



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

Φωτοσύνθεση (ΒΙΟΛ-440)

2^η Ενότητα

Μηχανισμός της φωτοσυνθετικής διαδικασίας

Κοτζαμπάσης Κυριάκος

Καθηγητής

Τμήμα Βιολογίας

Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στα πλαίσια του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «**Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο Πανεπιστήμιο Κρήτης**» έχει χρηματοδοτήσει μόνο τη αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «**Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση**» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



Σημείωμα αδειοδότησης

- Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Μη Εμπορική Χρήση, Όχι Παράγωγο Έργο 4.0 [1] ή με τα γενέστερα, Διεθνή Έκδοση. Ξεχωρίζονται τα αυτεπλήρη έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

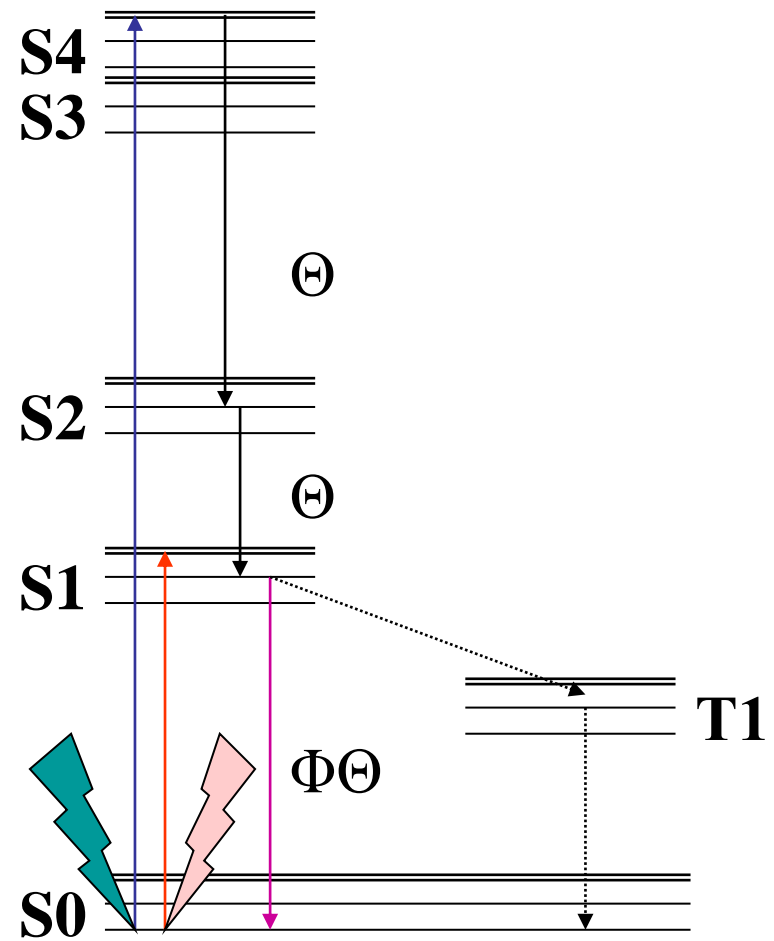
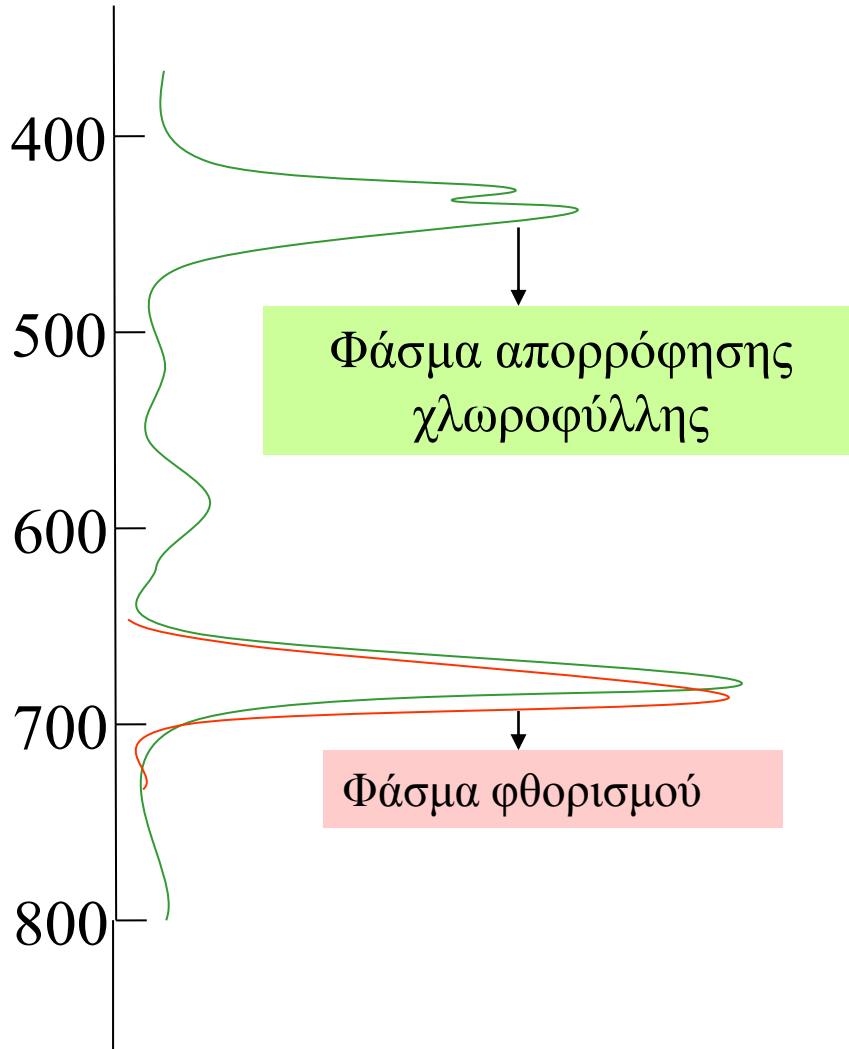
- Ως **Μη Εμπορική** ορίζεται η χρήση:
 - που δεν περιλαμβάνει άμεσο ή έμμεσο οικονομικό όφελος από την χρήση του έργου, για το διανομέα του έργου και αδειοδόχο
 - που δεν περιλαμβάνει οικονομική συναλλαγή ως προϋπόθεση για τη χρήση ή πρόσβαση στο έργο
 - που δεν προσπορίζει στο διανομέα του έργου και αδειοδόχο έμμεσο οικονομικό όφελος (π.χ. διαφήμιση) από την προβολή του έργου σε διαδικτυακό τόπο
- Ο δικαιούχος μπορεί να παρέχει στον αδειοδόχο ξεχωριστή άδεια να χρησιμοποιεί το έργο για εμπορική χρήση, εφόσον αυτό του ζητηθεί.

ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗΣ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΑΣ

Η φωτοσύνθεση είναι συνδυαστικό αποτέλεσμα επιμέρους διαδικασιών. Οι κυριότερες από αυτές είναι:

- Η φωτονιακή απορρόφηση από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές και η διέγερση τους.
- Η μεταφορά της δεσμευμένης ενέργειας στο σύμπλοκο συλλογής φωτός.
- Η ορθολογική διοχέτευση της δεσμευμένης από το σύμπλοκο συλλογής φωτός ενέργειας στα δύο φωτοσυστήματα και η φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων (φωτεινές αντιδράσεις).
- Η μετατροπή της ηλιακής ενέργειας σε χημική μέσω της φωτοφωσφορυλίωσης. και
- Η επένδυση της χημικής ενέργειας που κερδίστηκε, στην μετατροπή ανόργανου άνθρακα (CO_2) σε οργανική ύλη μέσω του κύκλου του Calvin (σκοτεινές αντιδράσεις).

➤ Η φωτονιακή Απορρόφηση και Διέγερση των Φωτοσυνθετικών Χρωστικών



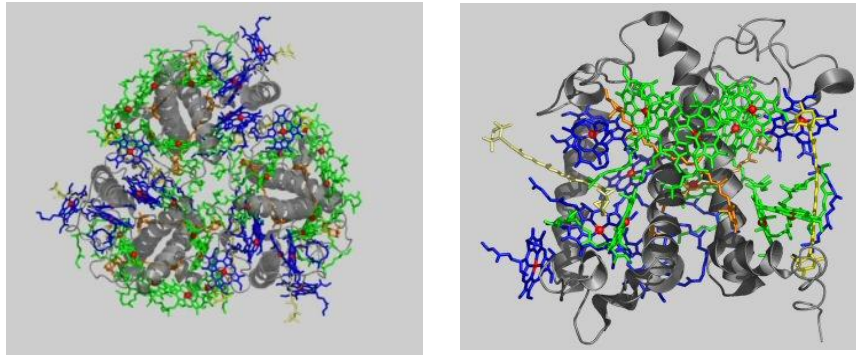
Διάγραμμα ενεργειακών επιπέδων των χλωροφυλλών και σχέση του φάσματος απορρόφησης των χρωστικών με τα ενεργειακά επίπεδα (S0, S1, S2, S3 & S4). Θ: η απελευθέρωση της ενέργειας γίνεται υπό την μορφή θερμότητας, ΦΘ: η απελευθέρωση της ενέργειας κατά την αποδιέγερση S1→S0 γίνεται υπό την μορφή φθορισμού.

Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης αρχίζει ουσιαστικά με την απορρόφηση φωτονιακής ενέργειας, κατά την οποία ένα ηλεκτρόνιο της χρωστικής, που δέχθηκε το φωτόνιο, παίρνει την επιπλέον ενέργεια και μεταφέρεται σε άλλη ηλεκτρονιακή στοιβάδα, η οποία βρίσκεται σε μεγαλύτερη απόσταση από τον πυρήνα (πρόκειται για την γρηγορότερη αντίδραση στην φωτοσυνθετική διαδικασία: 10^{-15} s).

Αυτό σημαίνει ότι το μόριο από την ενεργειακά βασική του κατάσταση (S_0) μεταβαίνει σε μία διεγερμένη κατάσταση (S_n). Η χημική δομή του μορίου και ιδιαίτερα ο αριθμός των π-ηλεκτρονίων, που εκφράζεται με την εναλλαγή απλών και διπλών δεσμών, καθορίζουν την ποιότητα των φωτονίων, που μπορούν να διεγείρουν το μόριο, ώστε να φτάσει σε συγκεκριμένο ενεργειακό επίπεδο. Όσο περισσότερα π ηλεκτρόνια έχει η χρωστική, τόσο λιγότερη φωτονιακή ενέργεια χρειάζεται για να μεταφερθεί κάποιο ηλεκτρόνιο της χρωστικής σε παραπάνω ενεργειακή στοιβάδα και ως εκ τούτου να διεγερθεί ενεργειακά η χρωστική. Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλες και καροτενοειδή), που επιλέχθηκαν από την φύση για την δέσμευση της φωτονιακής ενέργειας, είναι πλούσιες σε π-ηλεκτρόνια και ως εκ τούτου χρειάζονται σχετικά μικρή φωτονιακή ενέργεια για να διεγερθούν.

το φάσμα απορρόφησης υποδηλώνει την ποιότητα των φωτονίων, που μπορούν να διεγείρουν το εν λόγω μόριο. Ξεκινώντας την παρατήρηση από τα μεγάλα μήκη κύματος (χαμηλής ενέργειας) προς τα μικρά (υψηλής ενέργειας), το πρώτο μέγιστο καθορίζει το μήκος κύματος της ακτινοβολίας, που απαιτείται για να μεταφέρει το μόριο στην S_1 κατάσταση. Το δεύτερο μέγιστο καθορίζει την απαιτούμενη ακτινοβολία για τη διέγερση του μορίου στην S_2 κατάσταση, κ.ο.κ. Τα μέγιστα του φάσματος απορρόφησης των χρωστικών *in vivo* είναι μετατοπισμένα προς τα μεγαλύτερα μήκη κύματος λόγω του ότι όλες οι φωτοσυνθετικές χρωστικές *in vivo* με πρωτεΐνες.

➤ Τρόποι μεταφοράς ενέργειας στο σύμπλοκο συλλογής φωτός



Το μεγαλύτερο μέρος της ακτινοβολίας, που χρησιμοποιείται στη φωτοσυνθετική διαδικασία, απορροφάται από τις χρωστικές (χλωροφύλλες και καροτενοειδή) του συμπλόκου συλλογής φωτός LHC II.

Η απορροφηθείσα από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές ενέργεια δεν απελευθερώνεται αλλά μεταφέρεται σε γειτονικά μόρια χρωστικών. Επομένως, η διέγερση μεταφέρεται από μόριο σε μόριο χωρίς καμία επίπτωση στη χημική δομή των μορίων, μέχρι να φτάσει στα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων. Η μεταφορά ενέργειας στο σύμπλοκο συλλογής φωτός μπορεί να ακολουθήσει τους εξής δρόμους:

➤ *Μεταφορά ενέργειας μέσω ιδιοσυχνότητας.* Μπορεί να γίνει μεταξύ δύο γειτονικών μορίων χλωροφύλλης με το ίδιο S1 επίπεδο. Η ενέργεια, που ελευθερώνεται κατά την αποδιέγερση του ενός μορίου, διεγείρει το άλλο. Η διαδικασία είναι αμφίδρομη.

➤ *Ενεργειακή παγίδα.* Ένα μόριο χρωστικής από το LHC II με μεγαλύτερο S1 επίπεδο κατά την αποδιέγερση του μεταφέρει την διέγερση σε γειτονικό μόριο με χαμηλότερο S1 επίπεδο.

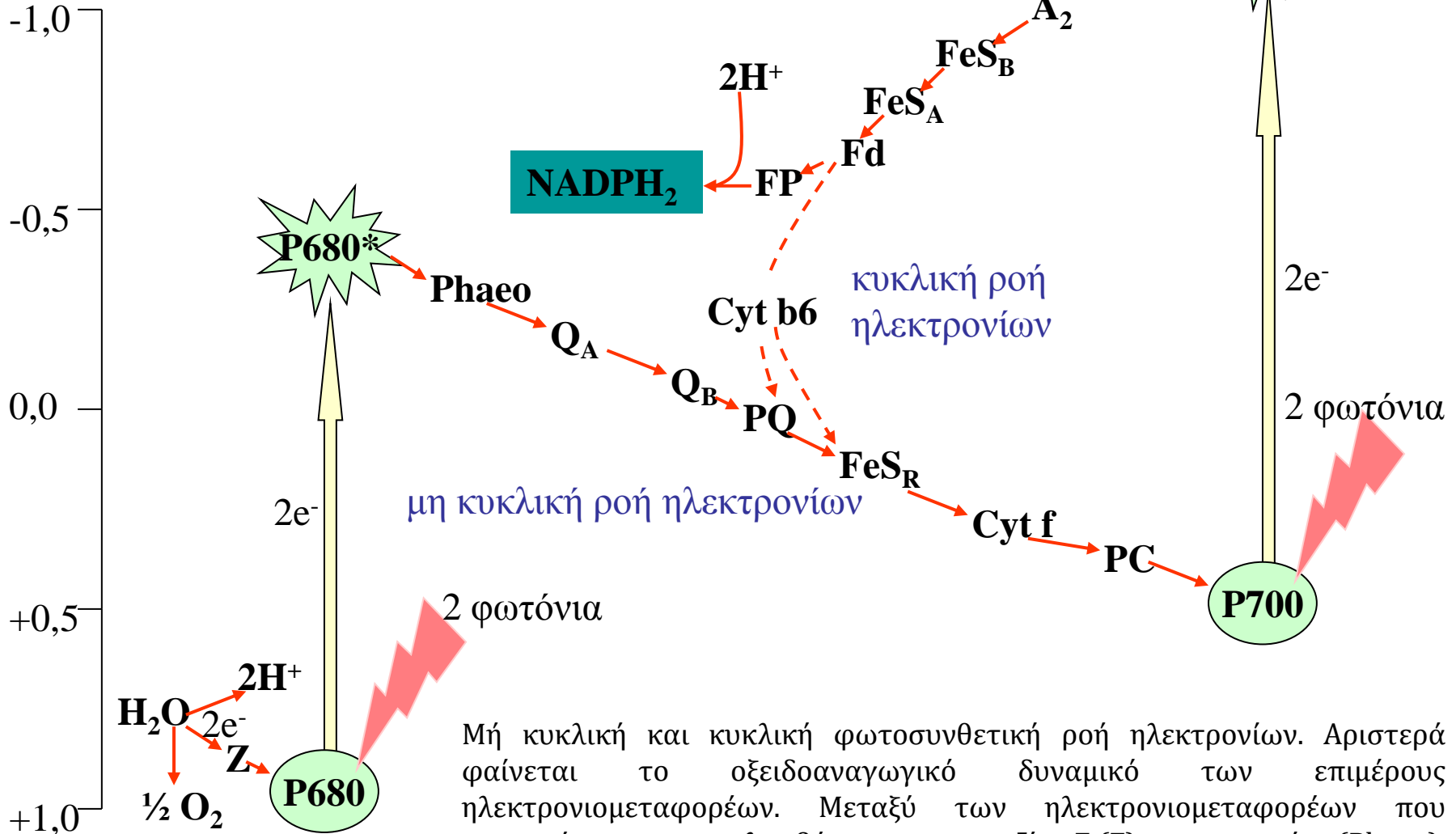
➤ Δύο μόρια που βρίσκονται σε T1 ενεργειακό επίπεδο συνεισφέρουν την ενέργεια τους για τη διέγερση ενός γειτονικού μορίου στην S1 κατάσταση.

➤ Ένα μόριο, που βρίσκεται σε T1 ενεργειακό επίπεδο με την προσθήκη επιπλέον ενέργειας (θερμική ενέργεια), μπορεί να διεγείρει γειτονικό μόριο στην S1 κατάσταση.

Οι δύο πρώτες περιπτώσεις είναι οι πιο συχνόι τρόποι μεταφοράς ενέργειας από χρωστική σε χρωστική μέσα στο LHC II, ενώ οι δύο τελευταίες είναι πολύ σπάνιες.

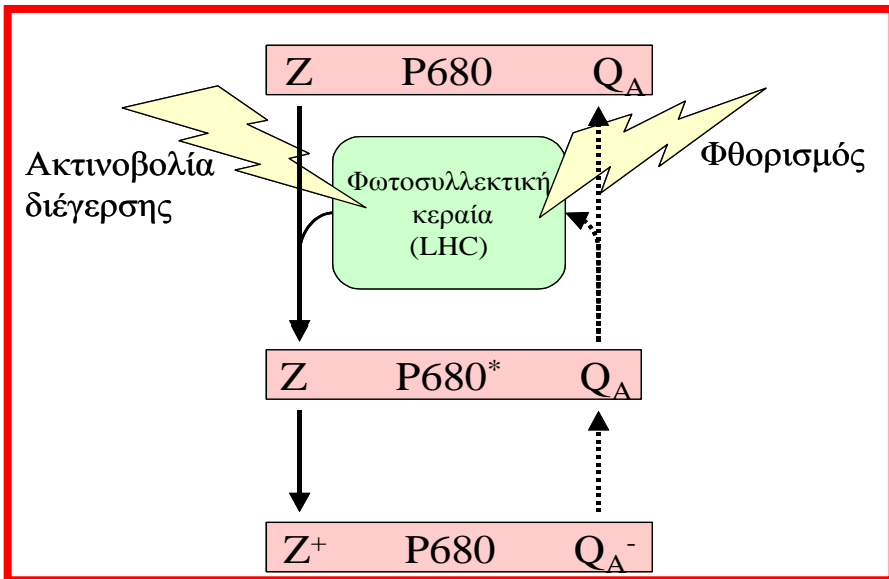
➤ Φωτοσυνθετική Ροή Ηλεκτρονίων

Εό [volt]



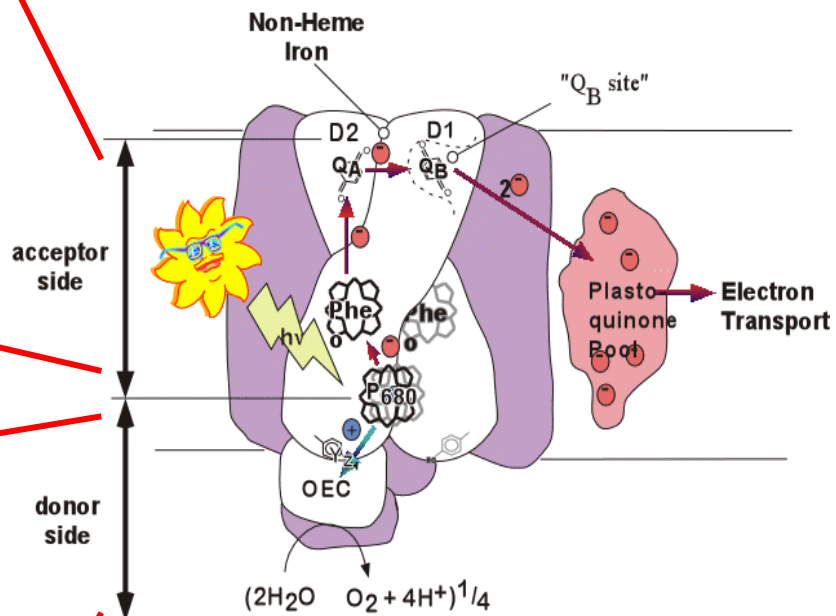
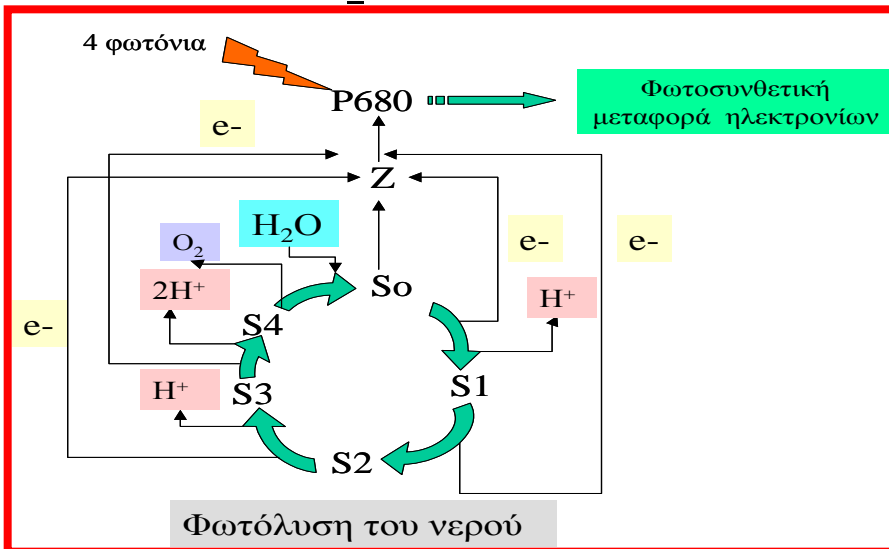
Μή κυκλική και κυκλική φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων. Αριστερά φαίνεται το οξειδοαναγωγικό δυναμικό των επιμέρους ηλεκτρονιομεταφορέων. Μεταξύ των ηλεκτρονιομεταφορέων που συμμετέχουν συμπεριλαμβάνονται η τυροζίνη Z (Z), η φαιοφυτίνη (Phaeo), κινόνες (Q_A & Q_B), η δεξαμενή της πλαστοκινόνης (PQ), κυτοχρώματα b6 (Cytb6) και f (Cytf), κέντρα Fe-S της πρωτεΐνης Rieske (FeS_R), η πλαστοκυανίνη (PC) και η φερρεδοξίνη (Fd). P680: Κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II, P700: Κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος I.

Διαχωρισμός Φορτίου



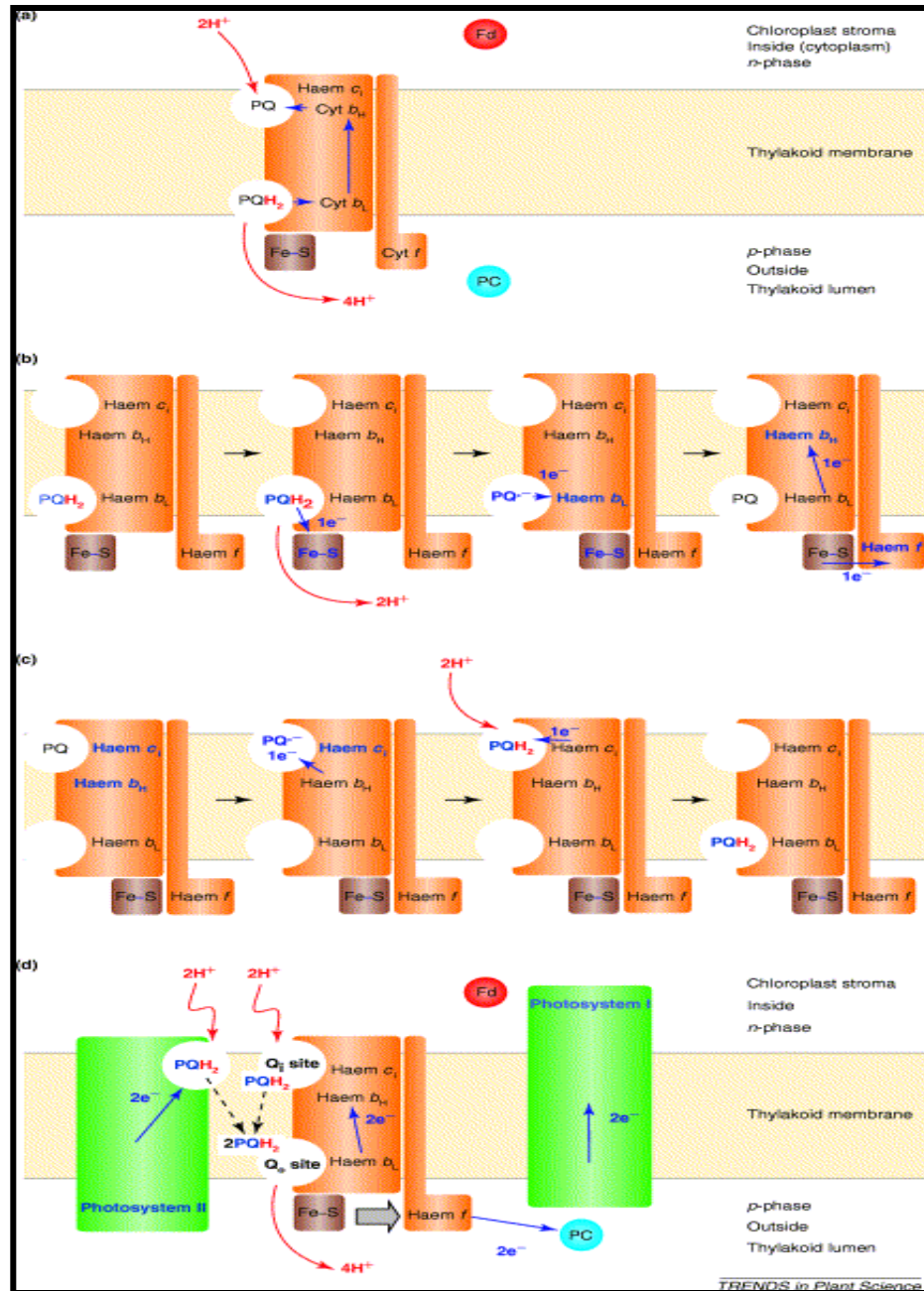
Διαχωρισμός φορτίου μετά την μεταφορά της δεσμευμένης από την φωτοσυλλεκτική κεραία ενέργειας στο κέντρο αντίδρασης του PSII. Η πιθανότητα πραγματοποίησης των αντιδράσεων ανασυνδυασμού φορτίου συμβολίζεται με τη διακεκομμένη γραμμή. Z: τυροζίνη Z, Q_A: κινόνη_A

Φωτόλυση του H₂O



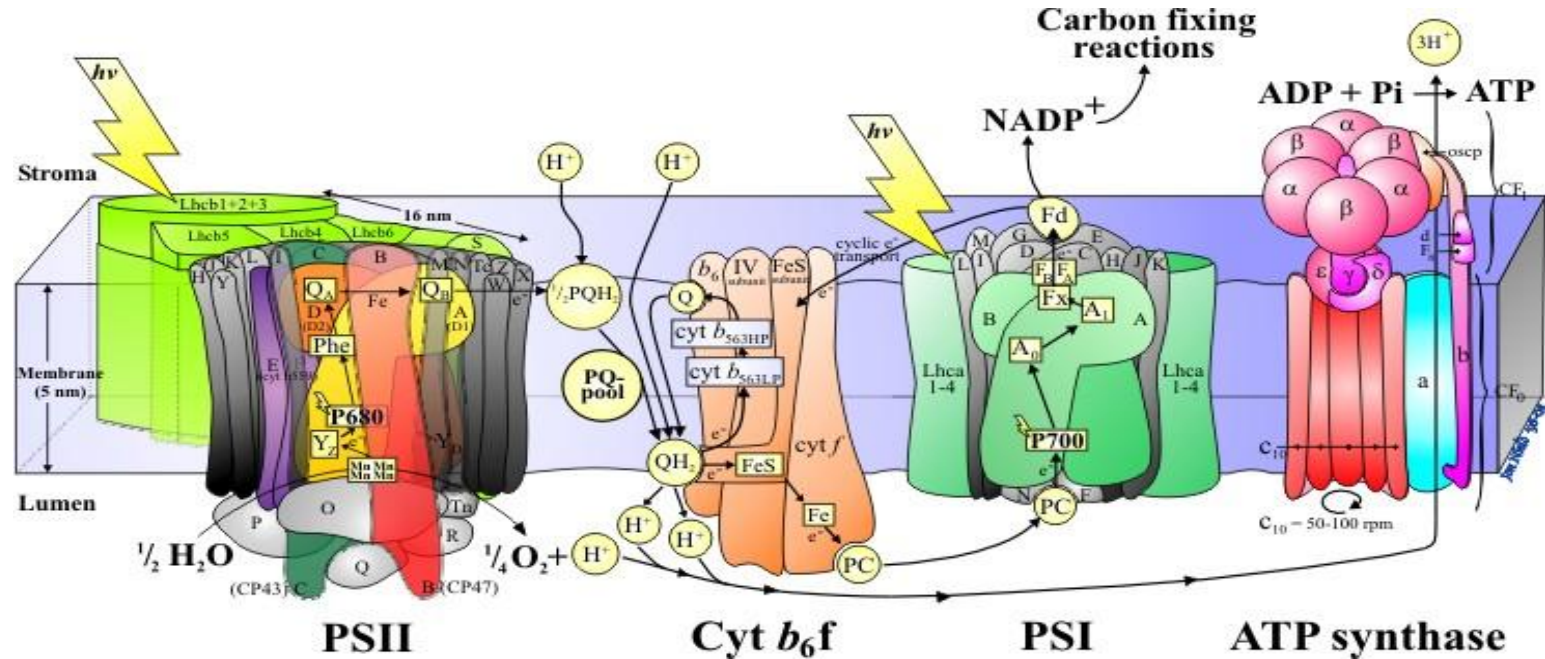
Κατά την φωτόλυση του H₂O η απελευθέρωση των ηλεκτρονίων και των πρωτονίων μέχρι την έκλυση O₂ γίνεται σε τέσσερα στάδια (S1, S2, S3 & S4).

Μεταφορά Ηλεκτρονίων και Πρωτονίων στο Cytb₆f



TRENDS in Plant Science

➤ Ροή Ηλεκτρονίων και Φωτοφωσφορυλίωση



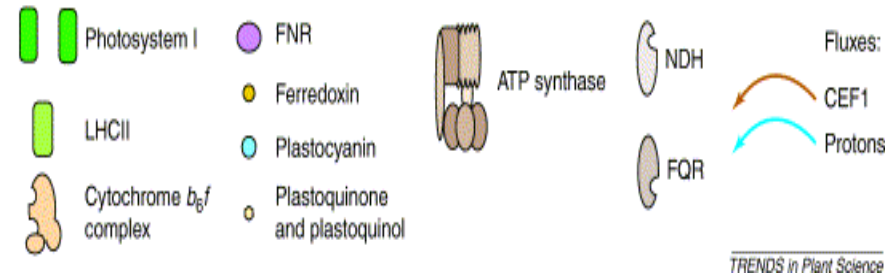
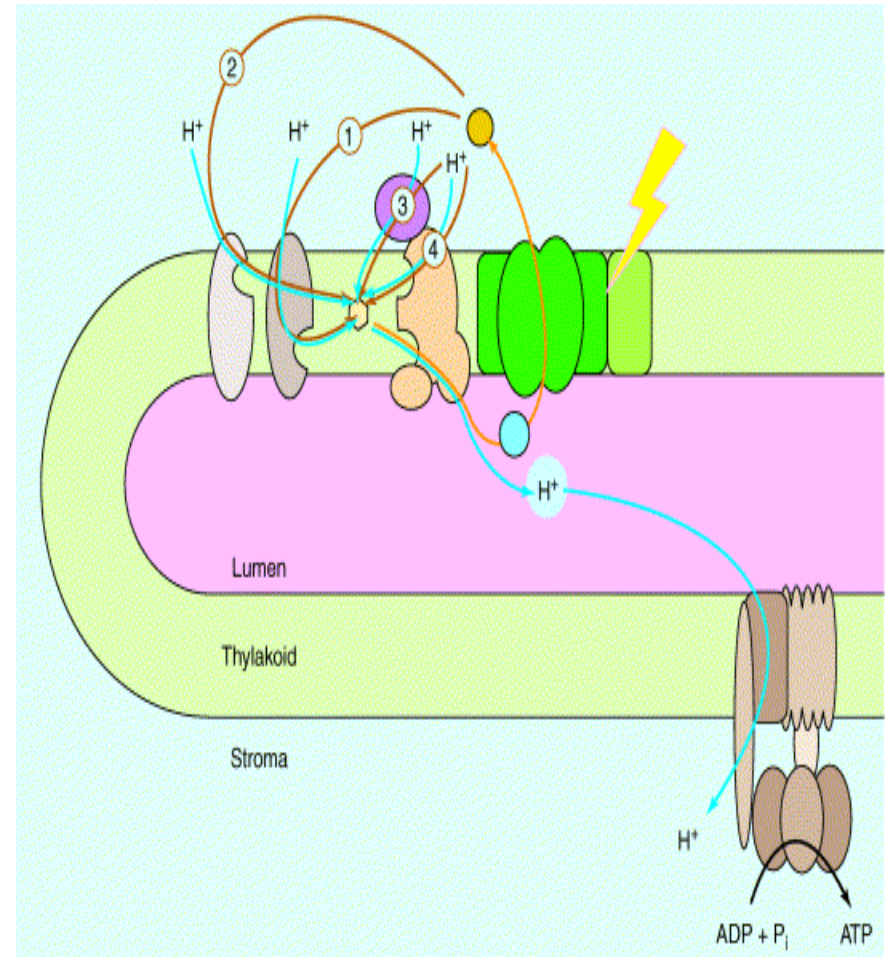
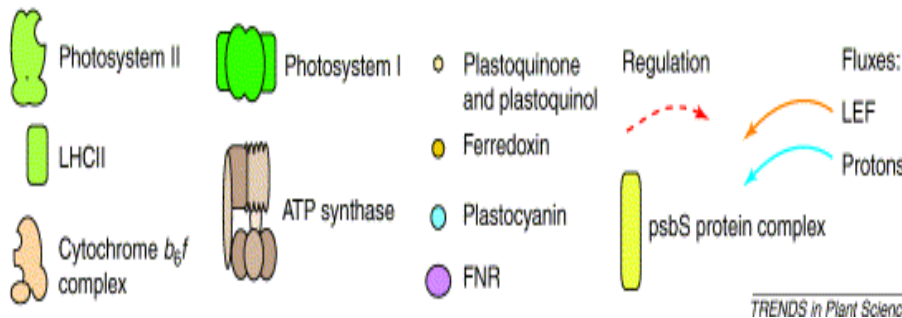
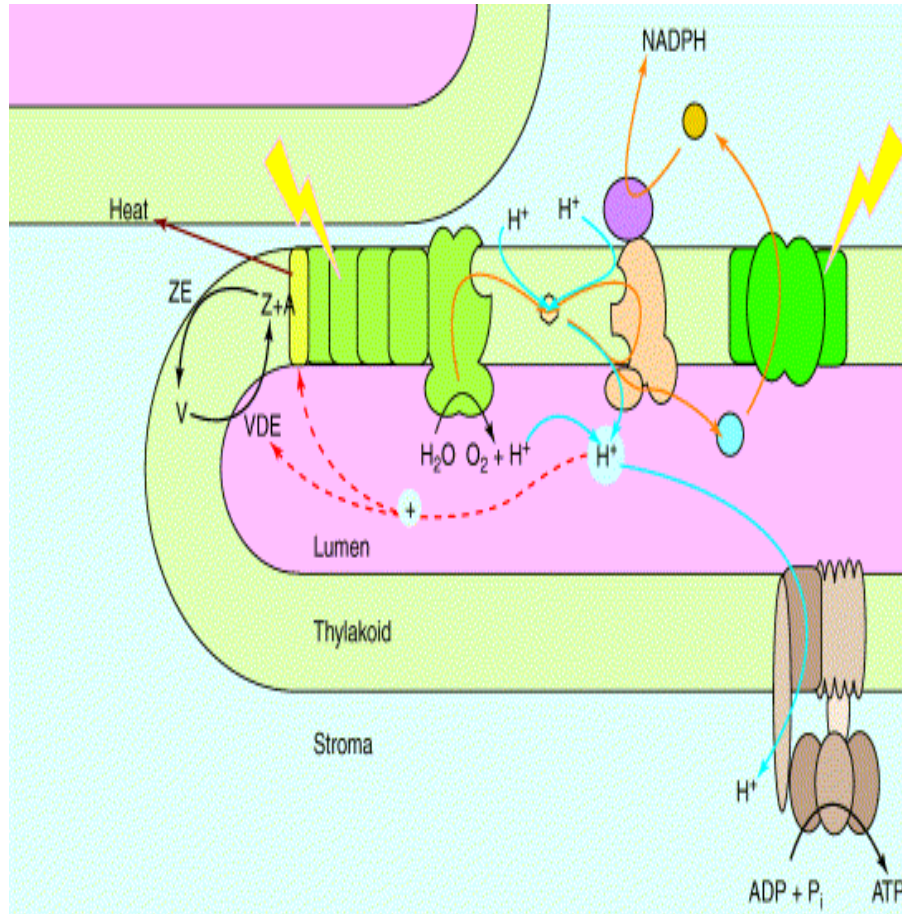
Κατά τη διάρκεια της φωτοσυνθετικής μεταφοράς των ηλεκτρονίων μεταφέρονται H^+ από το στρώμα στο μικροχώρο και ως εκ τούτου δημιουργείται μια διαβάθμιση πρωτονίων μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης των θυλακοειδών (στρώματος και μικροχώρου).

Η δύναμη κίνησης πρωτονίων (pmf), που δημιουργείται από τη διαβάθμιση των πρωτονίων ορίζεται από τον παράγοντα του δυναμικού της μεμβράνης ($\Delta\psi$) και τη διαβάθμιση της συγκέντρωσης των H^+ (ΔpH). Η σύνθεση του ATP από ADP, Pi και πρωτόνια καταλύεται από ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο, που είναι γνωστό ως ATP-συνθάση ή ATP-άση. Όταν η παραγωγή ATP γίνεται από τη διαβάθμιση πρωτονίων που προκύπτει από τη μη-κυκλική ροή ηλεκτρονίων τότε μιλάμε για **μη-κυκλική φωτοφωσφορυλίωση**, ενώ αντίστοιχα όταν προκύπτει από την κυκλική ροή ηλεκτρονίων τότε μιλάμε για **κυκλική φωτοφωσφορυλίωση**.

Video 1 – Light reactions: <http://vcell.ndsu.nodak.edu/animations/photosynthesis/movie-flash.htm>

Video 2 – Light reactions: <http://www.youtube.com/watch?v=isyksgQPnVY>

Μη-Κυκλική και Κυκλική Φωτοφωσφορλίωση



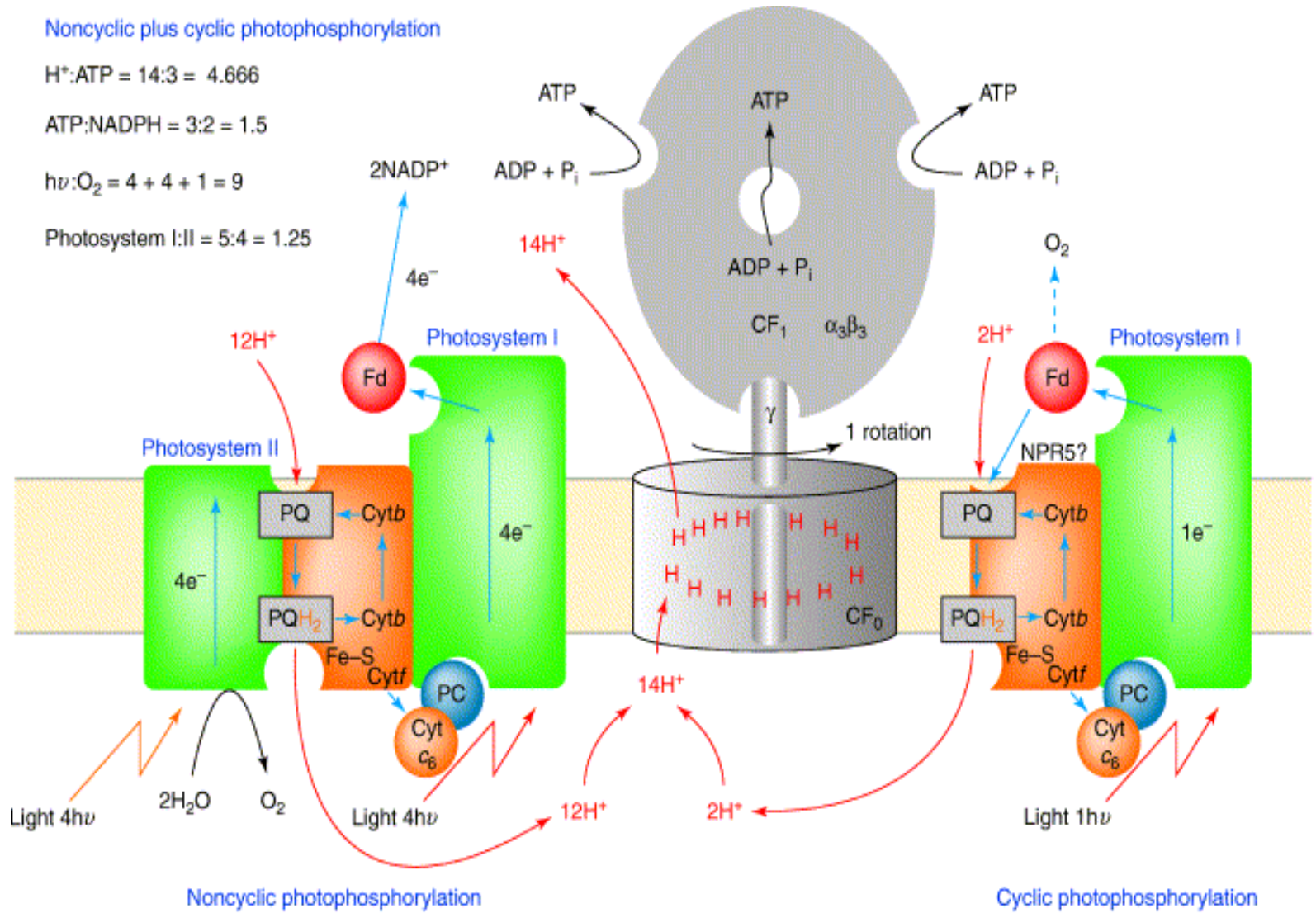
Noncyclic plus cyclic photophosphorylation

$H^+ : ATP = 14 : 3 = 4.666$

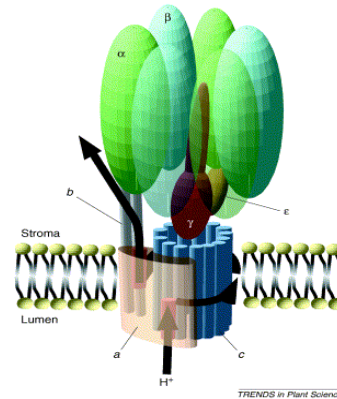
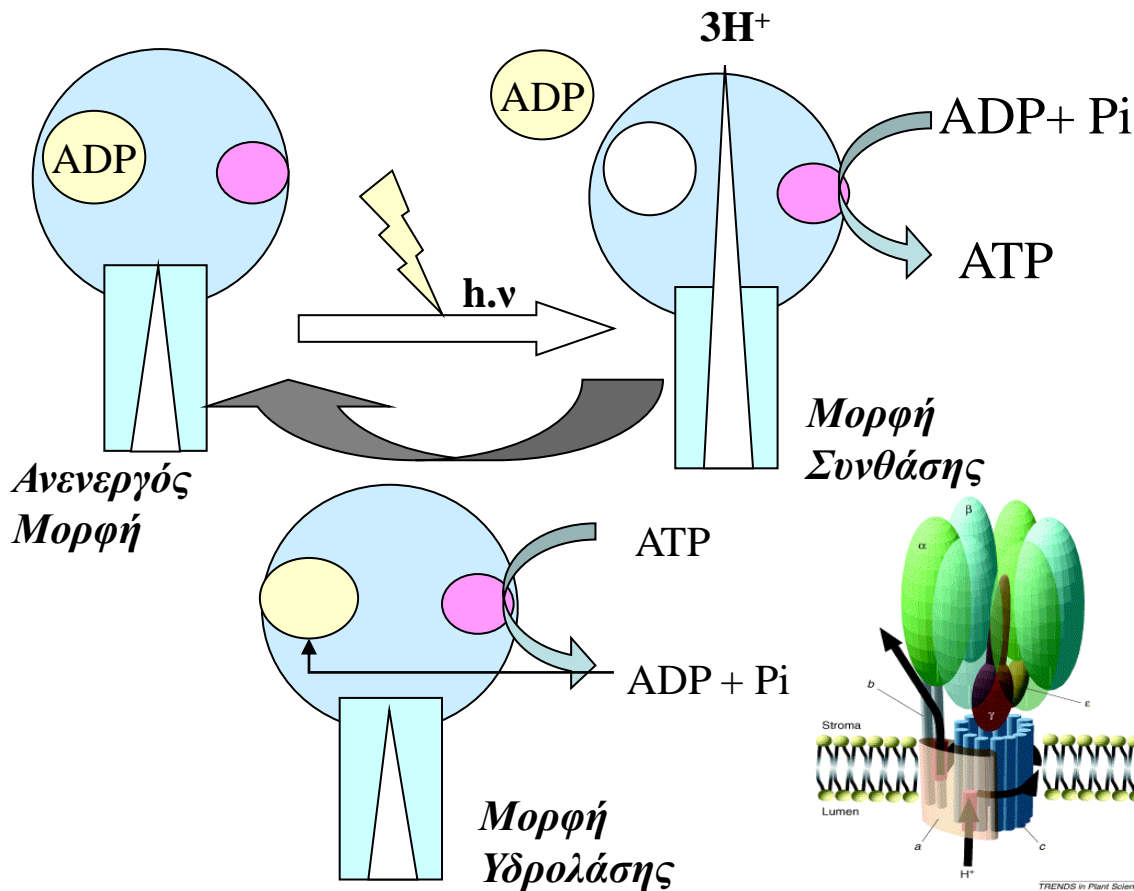
$ATP : NADPH = 3 : 2 = 1.5$

$h\nu : O_2 = 4 + 4 + 1 = 9$

Photosystem I : II = 5 : 4 = 1.25



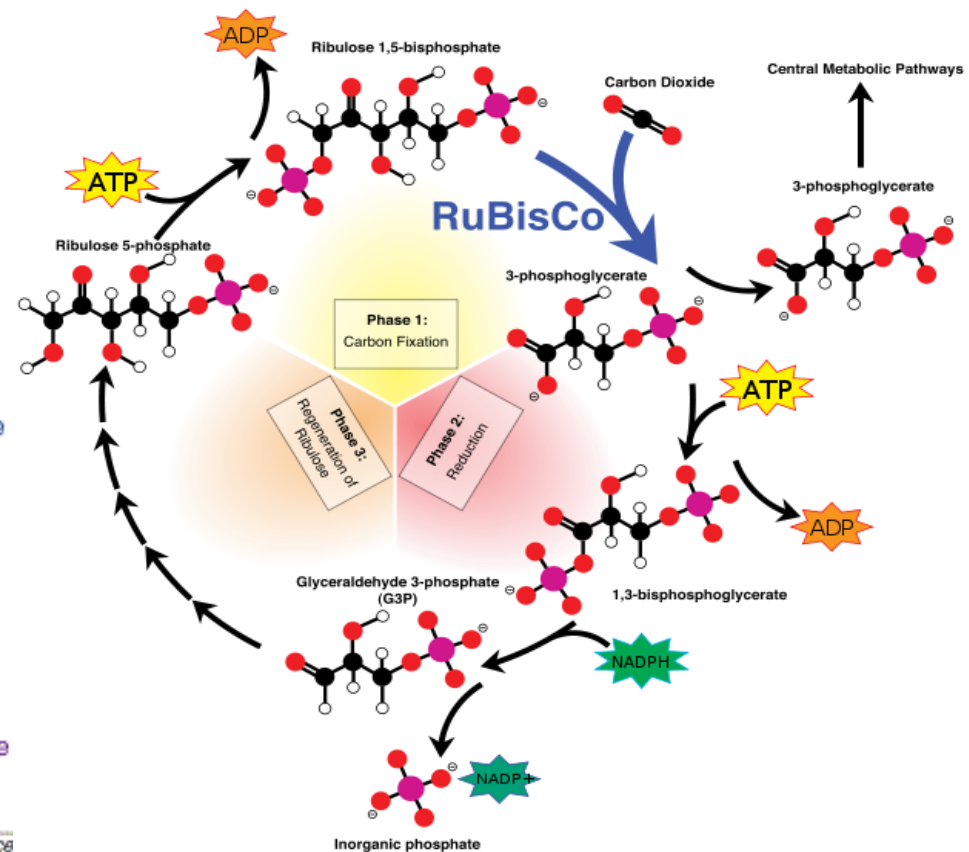
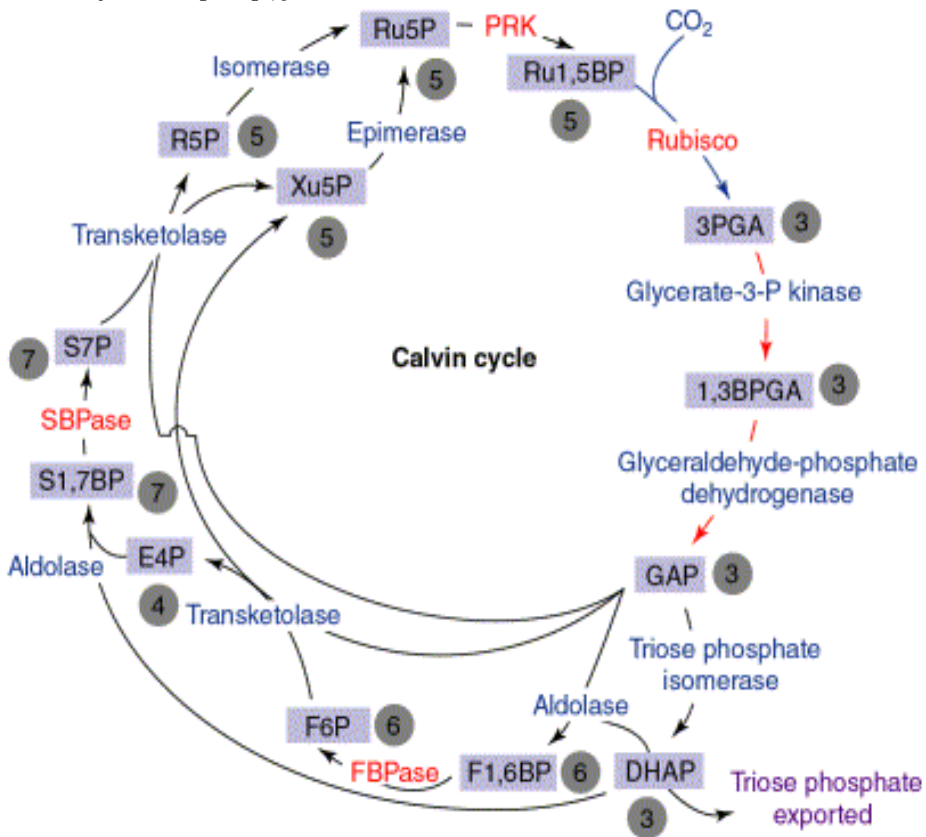
Λειτουργικές μορφές ATP-άσης



Η ATP-άση στους χλωροπλάστες μπορεί να παρουσιαστεί σε τρεις διαφορετικές μορφές, μια ανενεργή και δύο ενεργές μορφές. Στο σκοτάδι η ενεργή μορφή μεταπίπτει γρήγορα σε **ανενεργή** με τη σύνδεση ενός μορίου ADP στο CF1 μέρος του ενζύμου. Με το φωτισμό και τη δημιουργία της διαφοράς δυναμικού μεταξύ μικροχώρου και στρώματος λόγω φωτοσύνθεσης, το ADP απομακρύνεται από τη ρυθμιστική θέση του CF1 με αποτέλεσμα την αλλαγή της δομής αλλά και του ενεργού κέντρου της ATP-άσης, που λειτουργεί ως **συνθάση** μετατρέποντας ADP + Pi σε ATP. Σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας, η φωτοφωσφορυλίωση είναι τόσο υψηλή ώστε μετατρέπεται κάθε μόριο ADP σε ATP. Έτσι, αν ακολουθήσει σκοτάδι ή πολύ χαμηλής έντασης ακτινοβολία, δεν υπάρχει ADP για να συνδεθεί με το CF1 και να απενεργοποιήσει την ATP-άση. Σε αυτή την περίπτωση, η ATP-άση ενεργεί ως **υδρολάση**, όπου το ενεργό της κέντρο υδρολύει το ATP σε ADP + Pi, έως ότου δημιουργηθούν τόσα μόρια ADP, όσα απαιτούνται για να προσδεθούν στο CF1 και να απενεργοποιηθεί η ATP-άση.

➤ Κύκλος του Calvin (Σκοτεινές Αντιδράσεις)

Η παραγωγή ATP και NADPH από τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης επενδύονται στον κύκλο του Calvin για την μετατροπή του ανόργανου άνθρακα σε οργανική ύλη. Η καρβοξυλίωση τριών μορίων 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης παράγει έξι μόρια 3-φωσφογλυκερικού οξέος (**φάση καρβοξυλίωσης**). Μετά τη φωσφορυλίωση της καρβοξυλικής ομάδας, το 1,3-διφωσφογλυκερικό οξύ ανάγεται σε έξι μόρια 3-φωσφογλυκεραλδεΐδης (**φάση αναγωγής**). Από το σύνολο των έξι μορίων 3-φωσφογλυκεραλδεΐδης, το ένα αντιπροσωπεύει την καθαρή αφομοίωση τριών μορίων CO₂, ενώ τα άλλα πέντε αναγεννούν τα τρία αρχικά μόρια της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (**φάση αναγέννησης**).



TRENDS in Plant Science

