ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

Φωτοσύνθεση (ΒΙΟΛ-440)

5η Ενότητα

Φωτοανάπτυξη του φωτοσυνθετικού μηχανισμού

Κοτζαμπάσης Κυριάκος

Καθηγητής

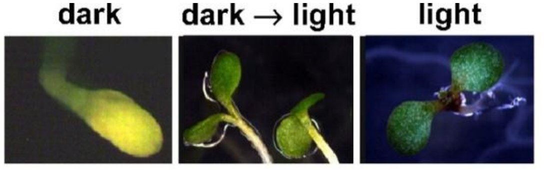
Τμήμα Βιολογίας

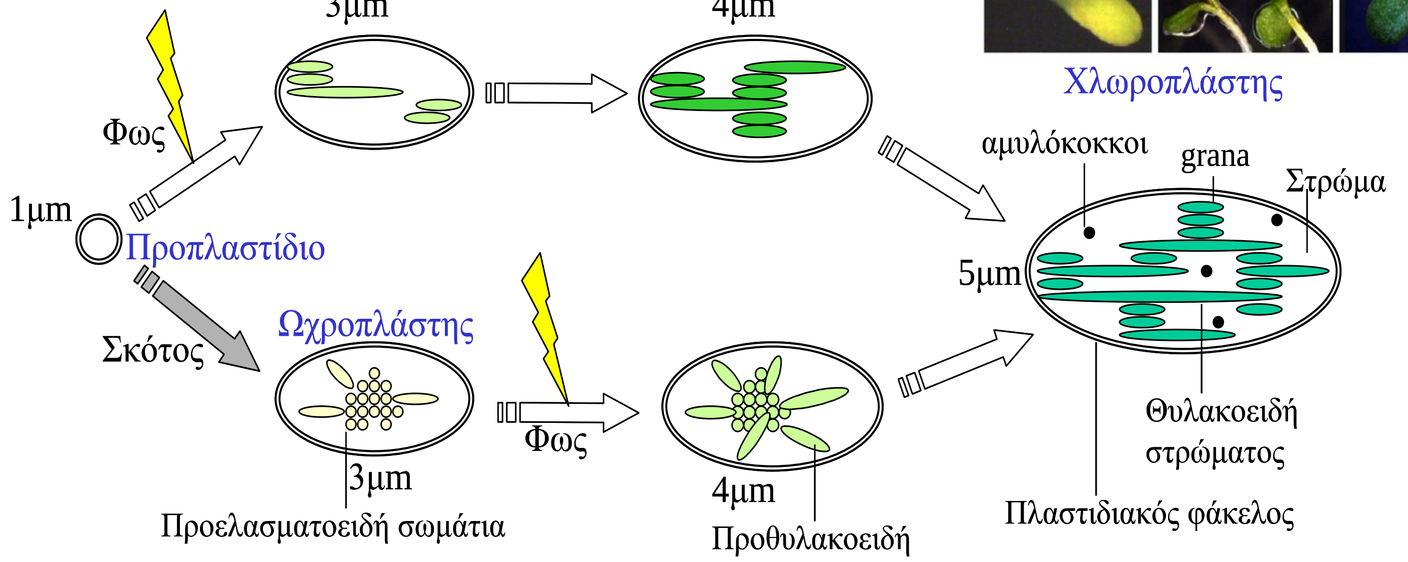
Χρηματοδότηση

- 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.

ΦΩΤΟΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΥ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΥ

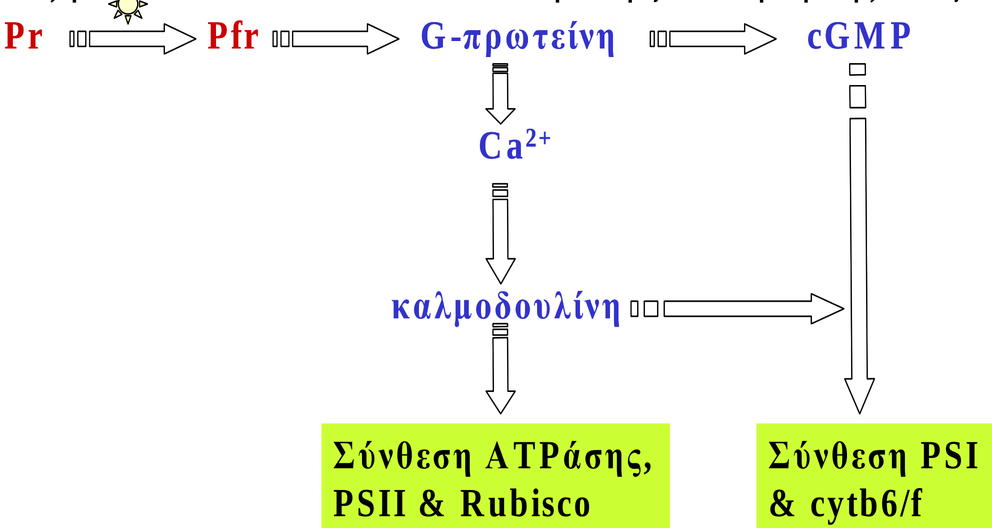
Τα αγγειόσπερμα, σε αντίθεση με τα γυμνόσπερμα αλλά και τα φύκη, αναπτύσσουν φωτοσυνθετικό μηχανισμό και κατ'επέκταση και ενεργό χλωροπλάστη μόνο κατά την έκθεση τους σε φως. Η ανάπτυξη τους στο σκοτάδι επιτρέπει τη δημιουργία πλαστιδίων με διπλό πλαστιδιακό φάκελο, όπως και οι χλωροπλάστες, ενώ η κύρια δομική διαφοροποίηση τους από τους χλωροπλάστες είναι η παντελής έλλειψη θυλακοειδών και grana. Στην θέση τους υπάρχουν σχηματισμοί μεμβρανικών κυστιδίων (**προελασματοειδή σωμάτια**), που πλαισιώνονται από λίγο πιο επιμήκεις μεμβρανικούς σχηματισμούς τα **προθυλακοειδή**. Τα πλαστίδια αυτά είναι σαφώς μικρότερα των χλωροπλαστών, δεν φέρουν φωτοσυνθετικό μηχανισμό και ονομάζονται **ωχροπλάστες**. Η ανάπτυξη/μεταμόρφωση αυτών των πλαστιδίων σε ώριμους **χλωροπλάστες** έχει άμεση σχέση με την ανάπτυξη του φωτοσυνθετικού μηχανισμού και ελέγχεται απόλυτα από το φως. Το φως δίνει το έναυσμα αυτής της διαδικασίας που περιλαμβάνει ταυτόχρονα τη βιοσύνθεση των φωτοσυνθετικών χρωστικών και την πρωτεϊνοσύνθεση των απαραίτητων για τον φωτοσυνθετικό μηχανισμό πρωτεϊνών.

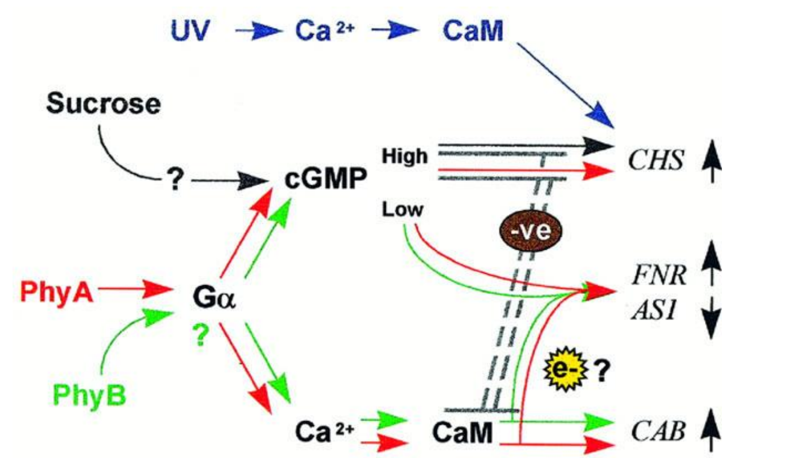




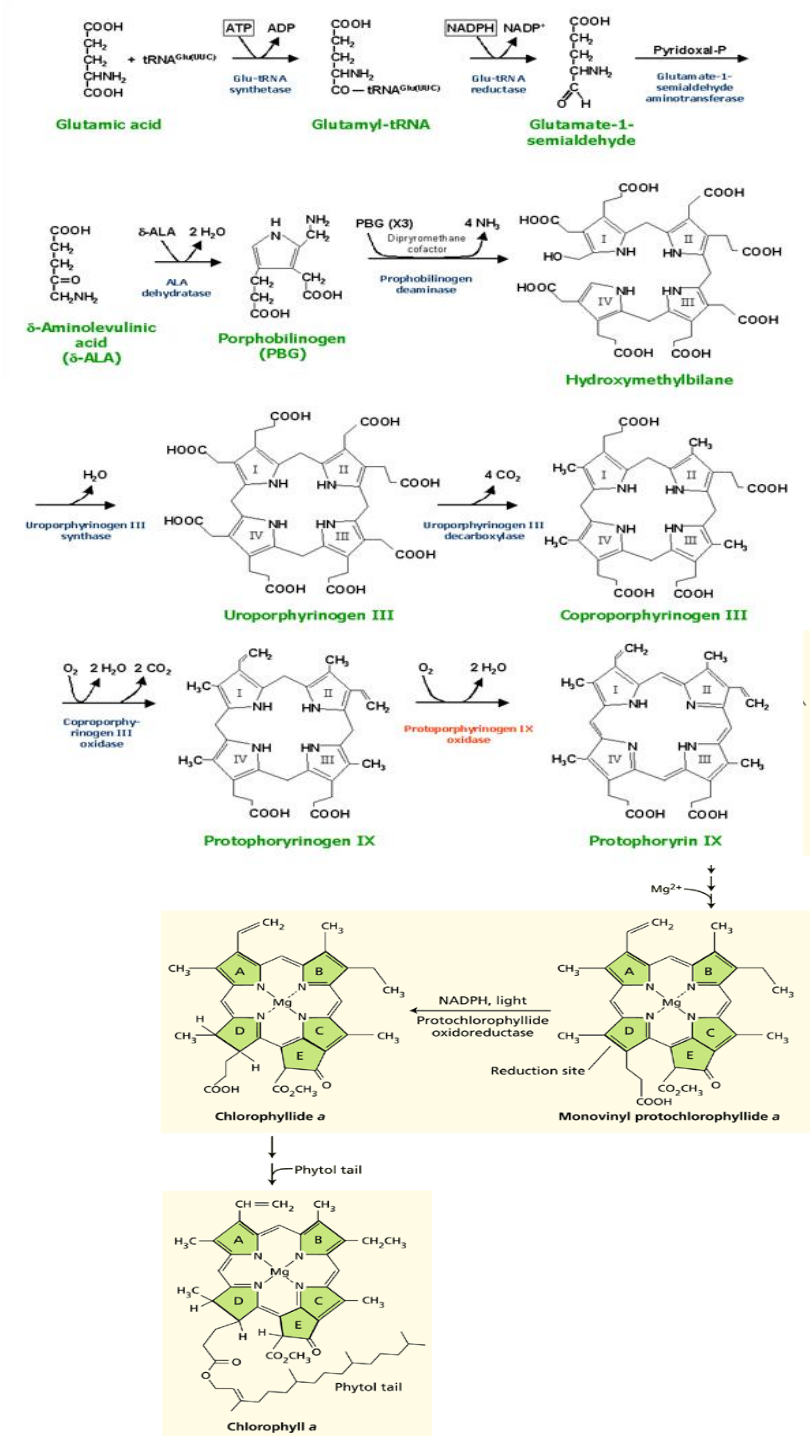
➤ Βιογένεση του Φωτοσυνθετικού Μηχανισμού

Η φωτοανάπτυξη του φωτοσυνθετικού μηχανισμού στα ανώτερα φυτά ξεκινά από έναν φωτοϋποδοχέα ερυθράς ακτινοβολίας, το φυτόχρωμα. Η αλυσίδα μεταφοράς σήματος, που ρυθμίζει την όλη διαδικασία παρουσιάζει δύο διακλαδώσεις μιας κεντρικής αλυσίδας μεταφοράς φωτονιακού σήματος, που ξεκινά από το φυτόχρωμα (πρωτογενής φωτοϋποδοχέας). Κοινός δευτερογενής αποδέκτης του σήματος, αμέσως μετά τον φωτοϋποδοχέα, είναι μια ετεροτριμερής G-πρωτεϊνη. Η ενεργοποίηση της αυξάνει τα επίπεδα του κυκλικού GMP (cGMP), που με την σειρά του επάγει την γονιδιακή έκφραση ενζύμων-κλειδιών και για την βιοσύνθεση των ανθοκυανινών.
Η πρώτη διακλάδωση του κεντρικού μονοπατιού μεταφοράς σήματος, που ξεκινά από μία ετεροτριμερή G-πρωτείνη και καταλήγει στην επαγωγή γονιδιακής έκφρασης πρωτεϊνών, που συγκροτούν τα φωτοσυνθετικά σύμπλοκα χρωστικών/πρωτεϊνών του LHC II και του PS II, καθώς επίσης και των ενζύμων-κλειδιών για την φωτοσύνθεση, ATPάσης και Rubisco, συνεχίζεται με την αύξηση της συγκέντρωσης ιόντων Ca^{2+}, που με την σειρά τους ενεργοποιούν το ένζυμο της καλμοδουλίνης. Η δεύτερη διακλάδωση της αλυσίδας μεταφοράς σήματος ξεκινά πάλι από την ενεργοποίηση μίας ετεροτριμερούς G-πρωτεϊνης, που στη συνέχεια αυξάνει το επίπεδο του cGMP. Ωστόσο για την γονιδιακή έκφραση πρωτεϊνών που συμμετέχουν στο σύμπλοκο PS I και κυτοχρώματος b_6f ($cytb_6f$) απαιτείται η ταυτόχρονη αύξηση του επιπέδου cGMP και η ενεργοποίηση της καλμοδουλίνης μέσω ιόντων ασβεστίου.





http://plantcellbiology.masters.grkraj.org/html/Plant_Growth_And_Development10-Physiology_Of_Flowering.htm



➢ Η Βιοσύνθεση των Χλωροφυλλών

Ο σχηματισμός του φωτοσυνθετικού μηχανισμού προϋποθέτει την ταυτόχρονη βιοσύνθεση πρωτεϊνών αλλά και φωτοσυνθετικών χρωστικών (ιδιαίτερα χλωροφυλλών). Το βιοσυνθετικό μονοπάτι της χλωροφύλλης διακρίνεται σε επιμέρους τμήματα:

✓Μετατροπή του γλουταμικού οξέως σε αμινολεβουλινικό οξύ, που αποτελεί το πρόδρομο μόριο για το σχηματισμό της τετραπυρρόλης.

✓Ένωση δύο μορίων αμινολεβουλινικού οξέως για το σχηματισμό μίας πυρρόλης.

✓Ένωση τεσσάρων πυρρολών και σχηματισμό της πρώτης τετραπυρρόλης (πρωτοπορφυρίνη IX).

✓Είσοδο του κεντρικού ατόμου Mg^{2+} στην τετραπυρρόλλη και ο σχηματισμός του πρωτοχλωροφυλλιδίου.

✓Φωτομετατροπή που πρωτοχλωροφυλλιδίου σε χλωροφυλλίδιο.

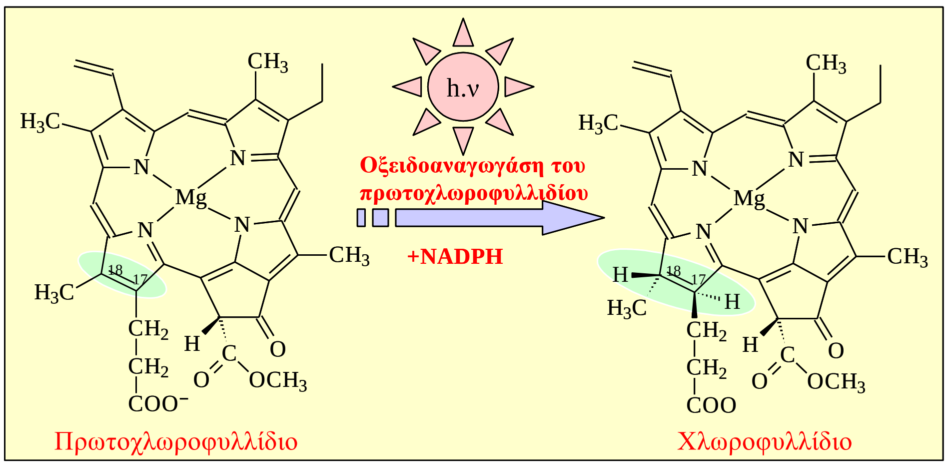
✓Πρόσθεση της φυτόλης στον D πυρρολικό δακτύλιο και σχηματισμός της χλωροφύλλης a.

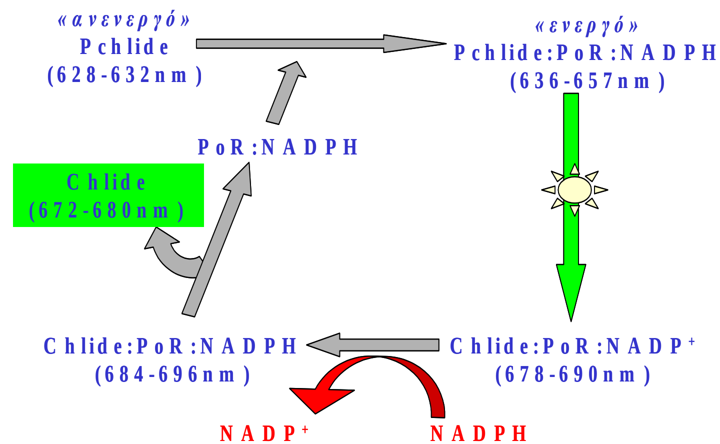
✓Μετατροπή ενός μεθυλίου του B πυρρολικού δακτυλίου σε αλδεΰδη και σχηματισμός της χλωροφύλλης b.

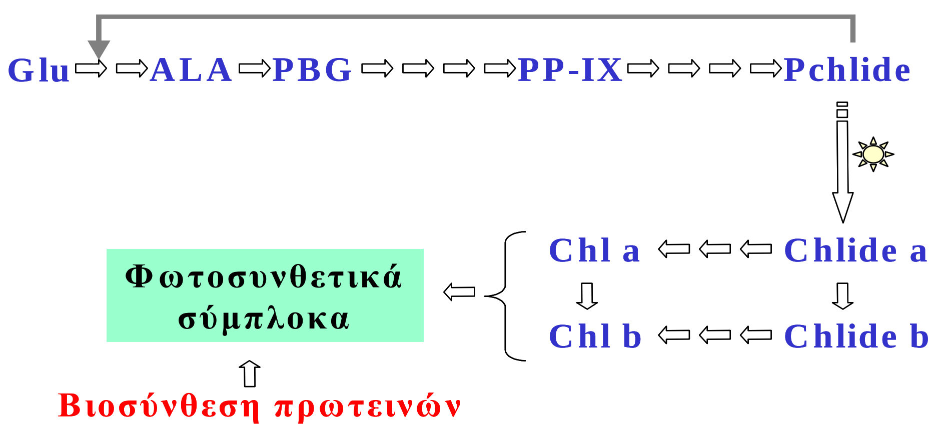
http://agron-www.agron.iastate.edu/Courses/Agron317/Pigment_Inhibitors.htm & http://5e.plantphys.net/image.php?id=97

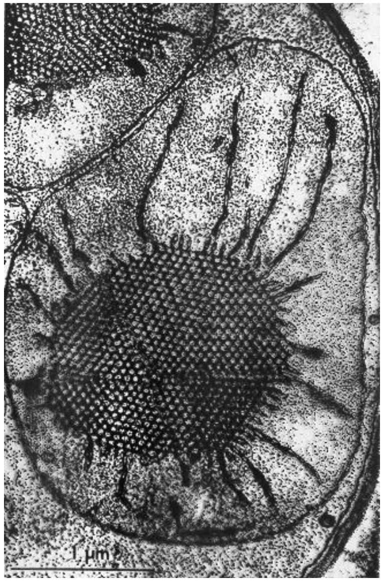
Φωτοαναγωγή του πρωτοχλωροφυλλιδίου σε χλωροφυλλίδιο

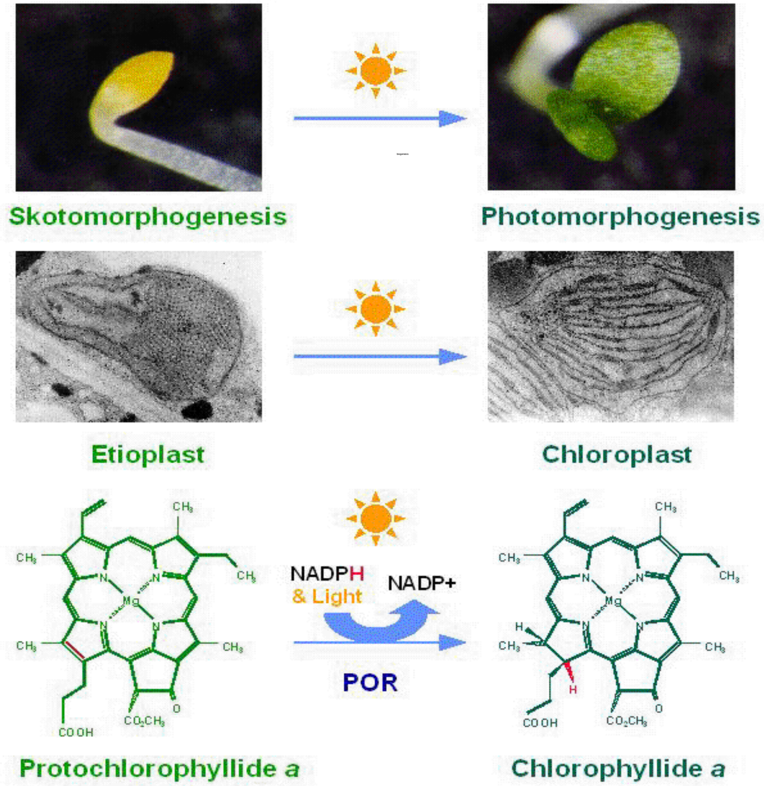
Η βιοσύνθεση των χλωροφυλλών στο σκοτάδι σταματά στο επίπεδο του πρωτοχλωροφυλλιδίου, που αποτελεί και τον φωτοϋποδοχέα για την έναρξη της βιοσύνθεσης χλωροφυλλών. Τα κοινά φωτοβιολογικά χαρακτηριστικά των δύο κύριων φωτοϋποδοχέων, του φυτοχρώματος για τη βιοσύθεση των πρωτεϊνών και του πρωτοχλωροφυλλιδίου για την βιοσύνθεση των χλωροφυλλών (μέγιστο απορρόφησης για το φυτόχρωμα είναι 660nm και για το “ενεργό” πρωτοχλωροφυλλίδιο 650nm), διασφαλίζει την ταυτόχρονη ενεργοποίηση τους, που αποτελεί προϋπόθεση για τη συντονισμένη βιοσύνθεση πρωτεϊνών και χρωστικών που θα χρησιμοποιηθούν για τον σχηματισμό του φωτοσυνθετικού μηχανισμού.

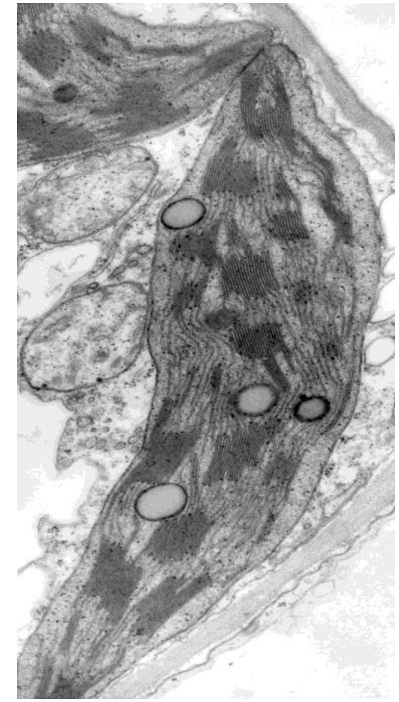


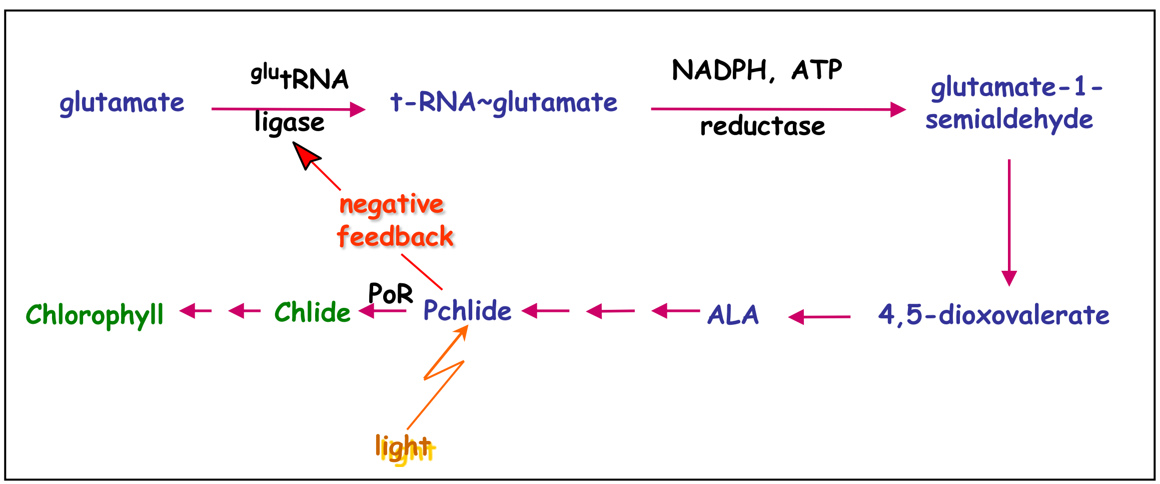


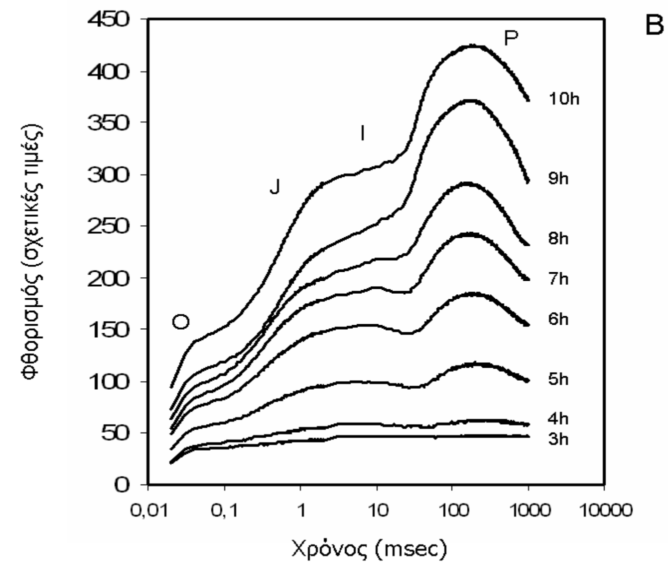


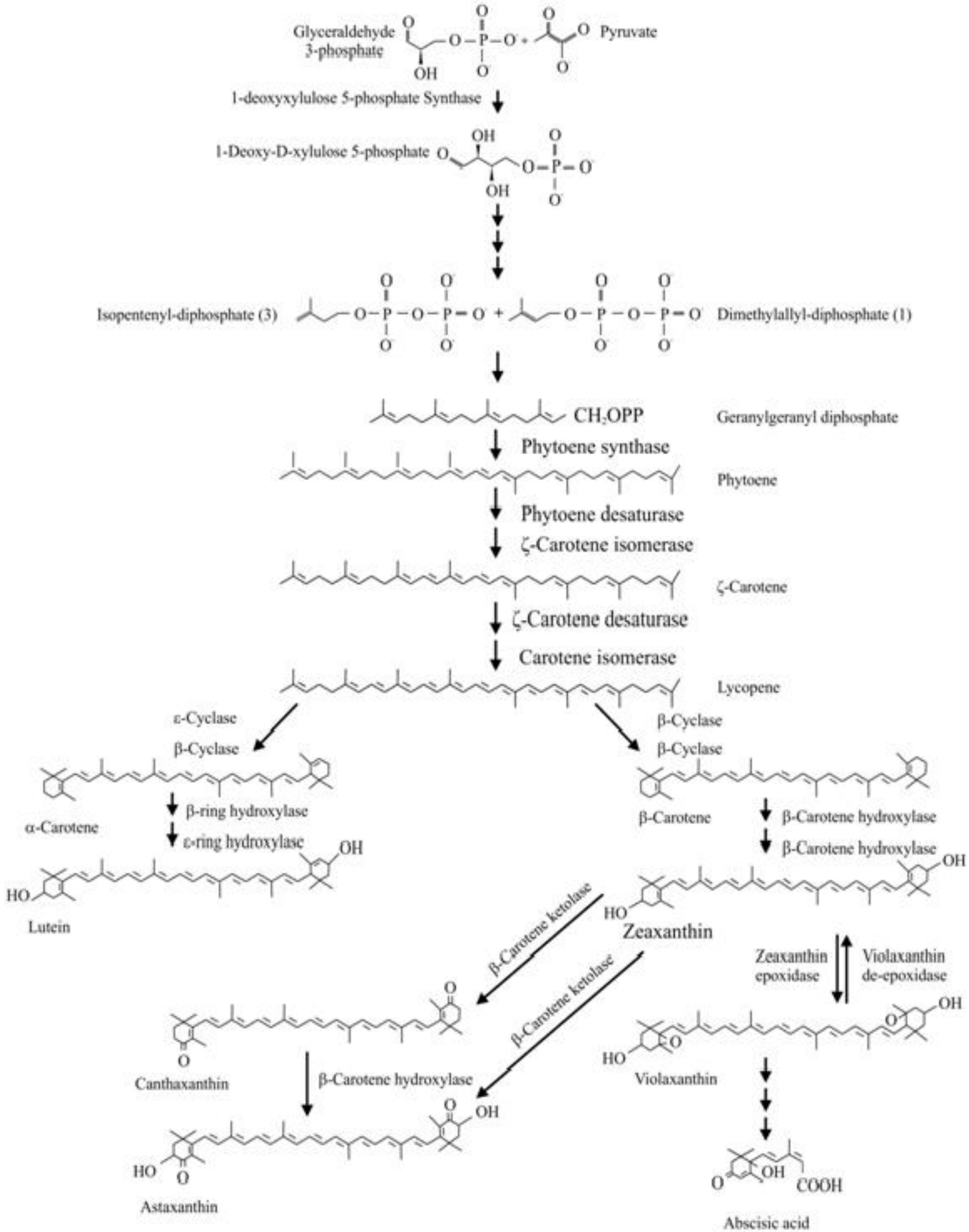

1 μm


Skotomorphogenesis
Photomorphogenesis
Etioplast
Chloroplast
NADPH
& Light
NADP+
POR
Protochlorophyllide a
Chlorophyllide a




glutamate
glutRNA
ligase
t-RNA~glutamate
NADPH, ATP
reductase
glutamate-1-semialdehyde
negative feedback
Chlorophyll
Chlide
PoR
Pchlide
ALA
4,5-dioxovalerate
light


B
Φθορισμός (σχετικές τιμές)
Χρόνος (msec)
O
J
I
P
10h
9h
8h
7h
6h
5h
4h
3h
0
50
100
150
200
250
300
350
400
450
0,01
0,1
1
10
100
1000
10000



➢Βιοσύνθεση των καροτενοειδών

Τα καροτενοειδή είναι καθαρά τερπενοειδή (**καροτένια**) ή υδροξυλιωμένες μορφές τερπενοειδών (**ξανθοφύλλες**), που αποτελούνται από μονάδες ισοπεντενυλίου (IPP). Η βιοσύνθεση τους ξεκινά από το ακέτυλο-συνένζυμο Α. Το πρώτο κύριο τερπενοειδές στη βιοσύνθεση των καροτενοειδών είναι το 15-cis φυτοένιο, το οποίο μετά από μια σειρά οξειδώσεις, σχηματίζει το λυκοπένιο. Από εδώ και πέρα γίνεται διακλάδωση του βιοσυνθετικού μονοπατιού. Το μονοκυκλικό γ-καροτένιο αποτελεί ενδιάμεσο του **β-καροτενίου**, αλλά και των ξανθοφυλλών ζεαξανθίνη, ανθεραξανθίνη, βιολαξανθίνη και νεοξανθίνη. Το επίσης μονοκυκλικό δ-καροτένιο αποτελεί ενδιάμεσο του **α-καροτενίου** και των αντίστοιχων ξανθοφυλλών, της λουτεΐνης και του εποξειδίου της λουτεΐνης.

http://lipidlibrary.aocs.org/plantbio/carotenoids/index.htm

Ο ρόλος των καροτενοειδών στην φωτοσυνθετική διαδικασία

Ο ρόλος των καροτενοειδών στην φωτοσυνθετική διαδικασία είναι διπλός:

- ✓ Τα καροτενοειδή παίζουν το ρόλο των φωτοσυλλεκτικών χρωστικών στο σύμπλοκο συλλογής φωτός όπως και οι χλωροφύλλες. Ένα ενεργειακά διεγερμένο καροτενοειδές του S1 επιπέδου ($^1Car^*$) μπορεί να μεταφέρει την ενέργεια του σε μόριο χλωροφύλλης διεγείροντας την χλωροφύλλη στην S1 κατάσταση ($^1Chl^*$). Με τον τρόπο αυτό, τα καροτενοειδή συμβάλλουν στη μεταφορά ενέργειας από το σύμπλοκο συλλογής φωτός στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης.

$$\mathbf{Car \xrightarrow{h.\nu} {}^1Car^*}$$
$$\mathbf{{}^1Car^* + Chl \xrightarrow{h.\nu} Car + {}^1Chl^*}$$

- ✓ Τα καροτενοειδή επίσης παίζουν ένα σημαντικό ρόλο φωτοπροστασίας του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Έχουν τη δυνατότητα να πάρουν την ενέργεια μιάς triplet-χλωροφύλλης ($^3Chl^*$) και φυσικά να διεγερθούν ενεργειακά σε triplet-καροτένιο ($^3Car^*$), που με την σειρά του απελευθερώνει την ενέργεια του υπό μορφή θερμότητας. Η σπουδαιότητα αυτής της αντίδρασης έγκειται στο ότι η $^3Chl^*$ θα μπορούσε να μεταφέρει την ενέργεια της στο οξυγόνο και να σχηματίσει διεγερμένο οξυγόνο S1 κατάστασης ($^1O_2^*$), που οδηγεί σε φωτο-οξείδωση και καταστροφή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού.

$$\mathbf{{}^3Chl^* + O_2 \xrightarrow{h.\nu} Chl + {}^1O_2^*}$$
$$\mathbf{{}^1O_2^* \xrightarrow{h.\nu} \text{Φωτο-οξειδωτική καταστροφή}}$$
$$\mathbf{{}^3Chl^* + Car \xrightarrow{h.\nu} Chl + {}^3Car^*}$$
$$\mathbf{{}^3Car^* \xrightarrow{h.\nu} Car + \text{θερμότητα}}$$