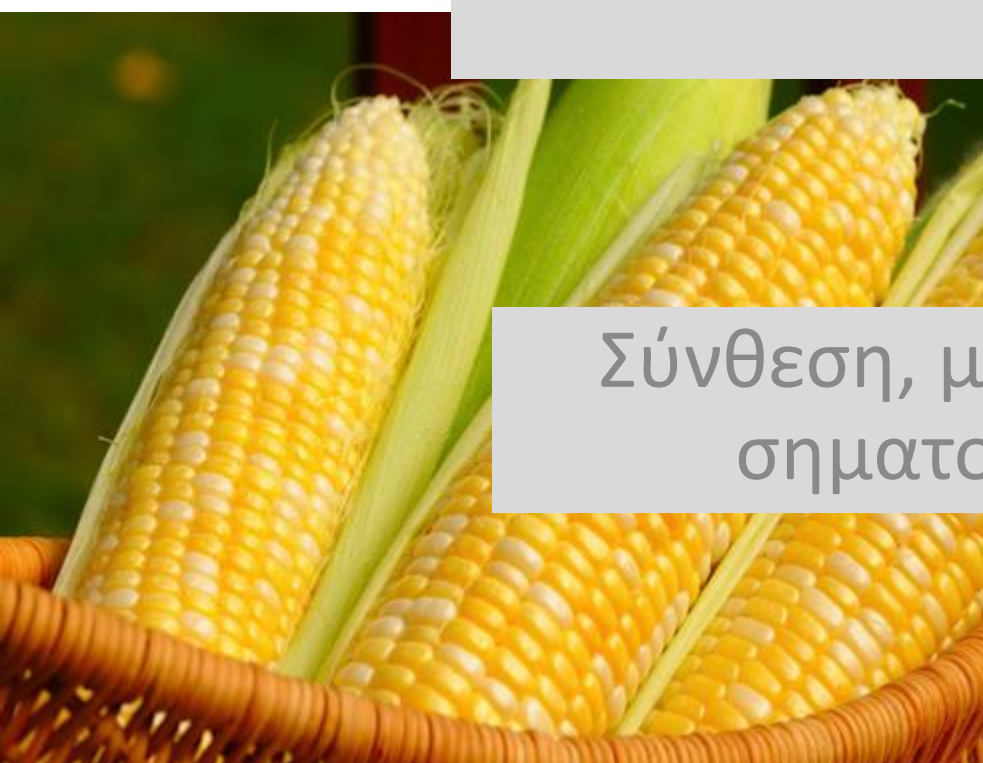


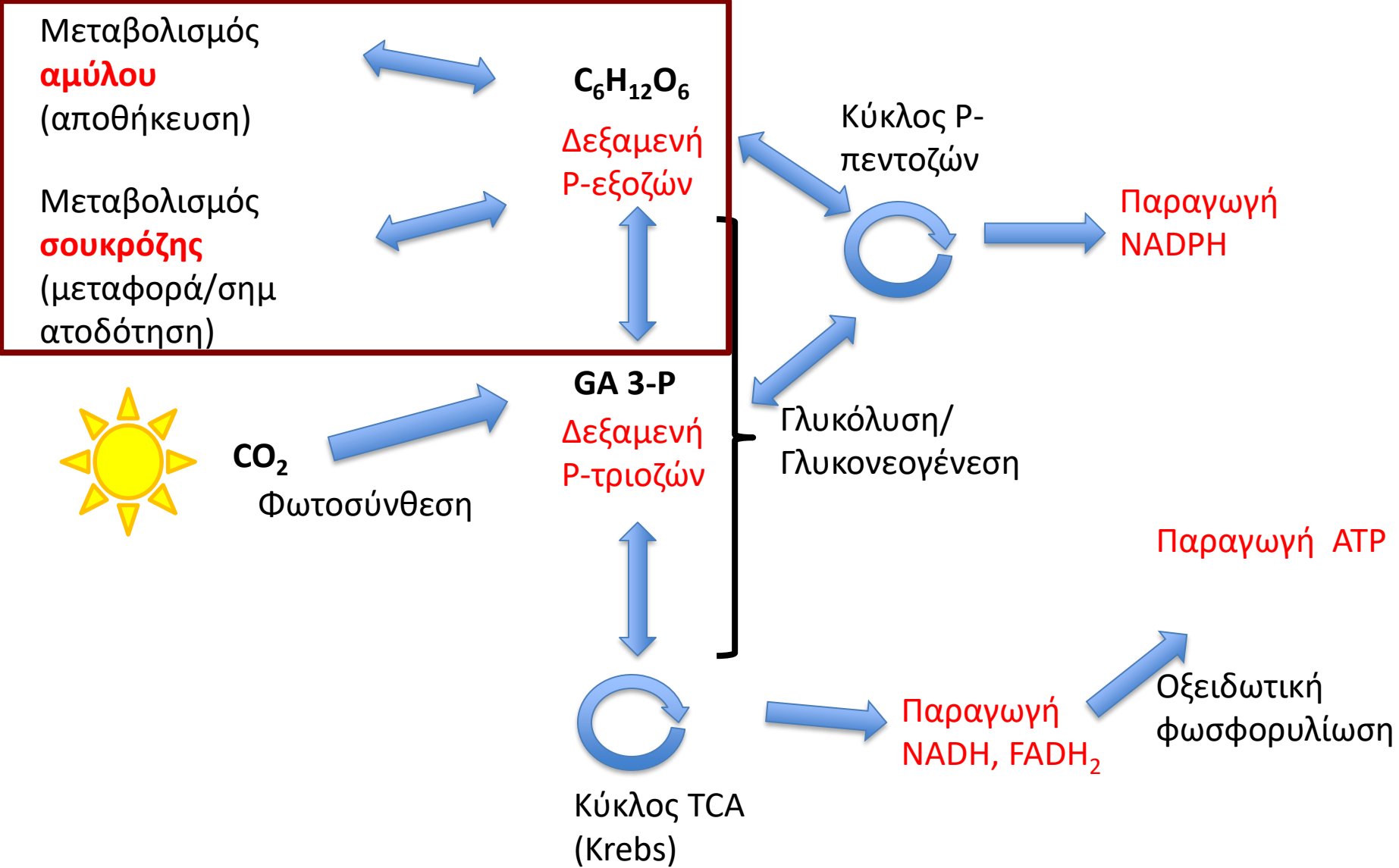


## Σουκρόζη & άμυλο



Σύνθεση, μεταφορά, &  
σηματοδότηση

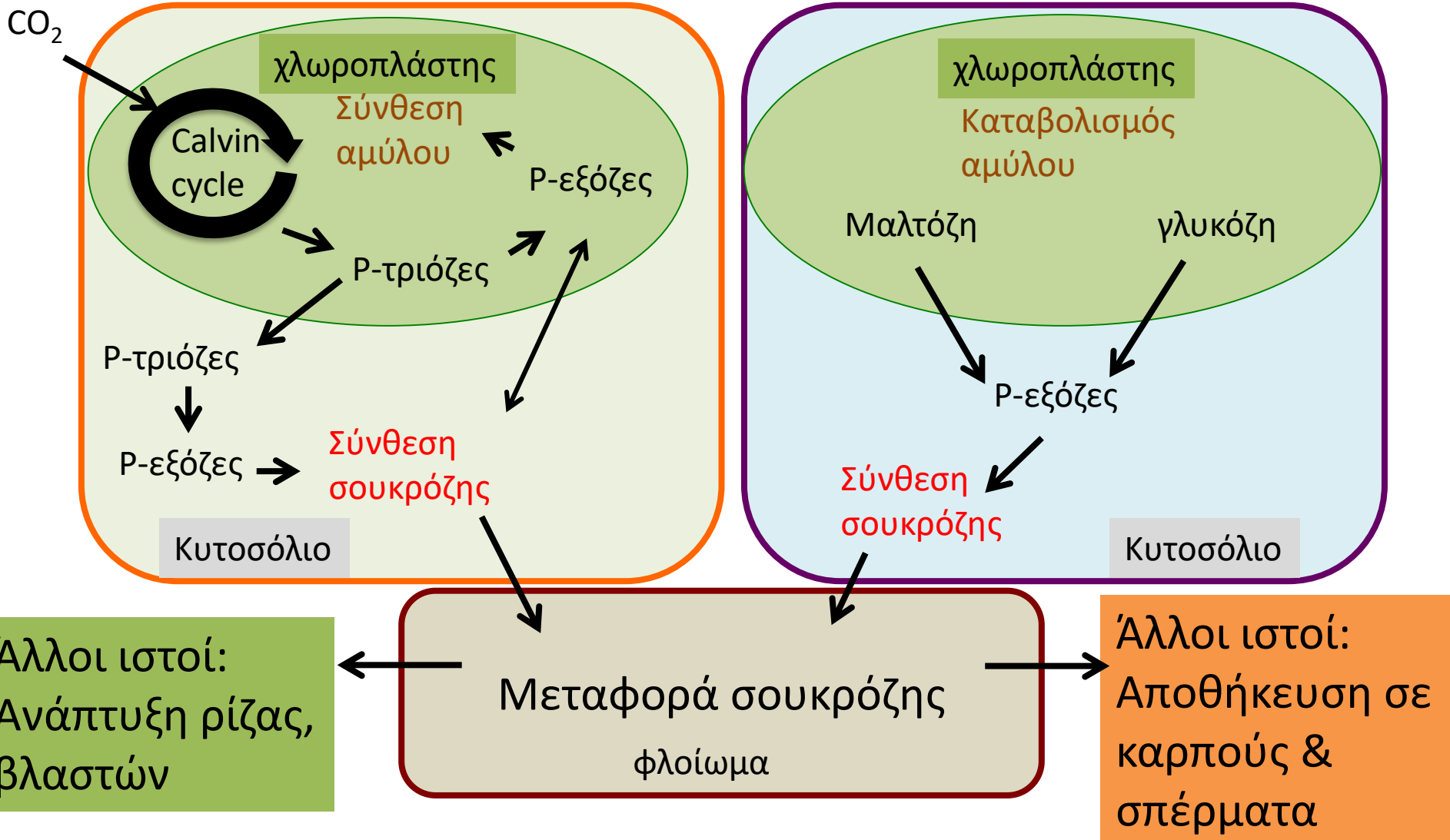
# Ο άνθρακας που δεσμεύεται απο τον κύκλο του Calvin μεταβολίζεται σε σουκρόζη ή άμυλο



# Ο δεσμευμένος άνθρακας αποθηκεύεται ως άμυλο ή μεταφέρεται ως σουκρόζη (ή άλλα σάκχαρα)

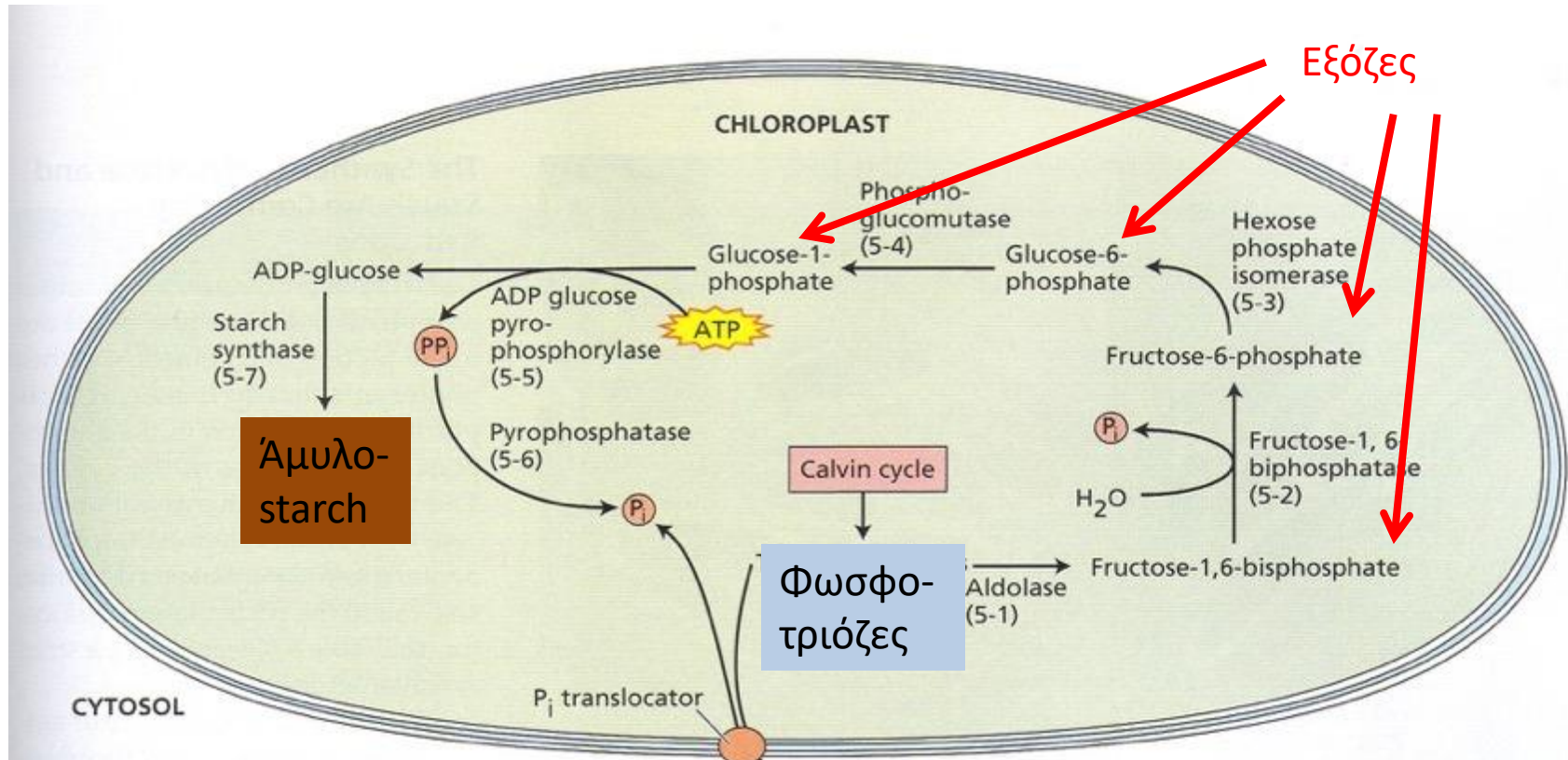
Ημέρα: ενεργή φωτοσύνθεση

Νύχτα: ανενεργή φωτοσύνθεση





# Φωσφορικές τριόζες απο τον κύκλο Calvin μετατρέπονται σε φωσφορικές εξόζες στο στρώμα των χλωροπλαστών, ή...



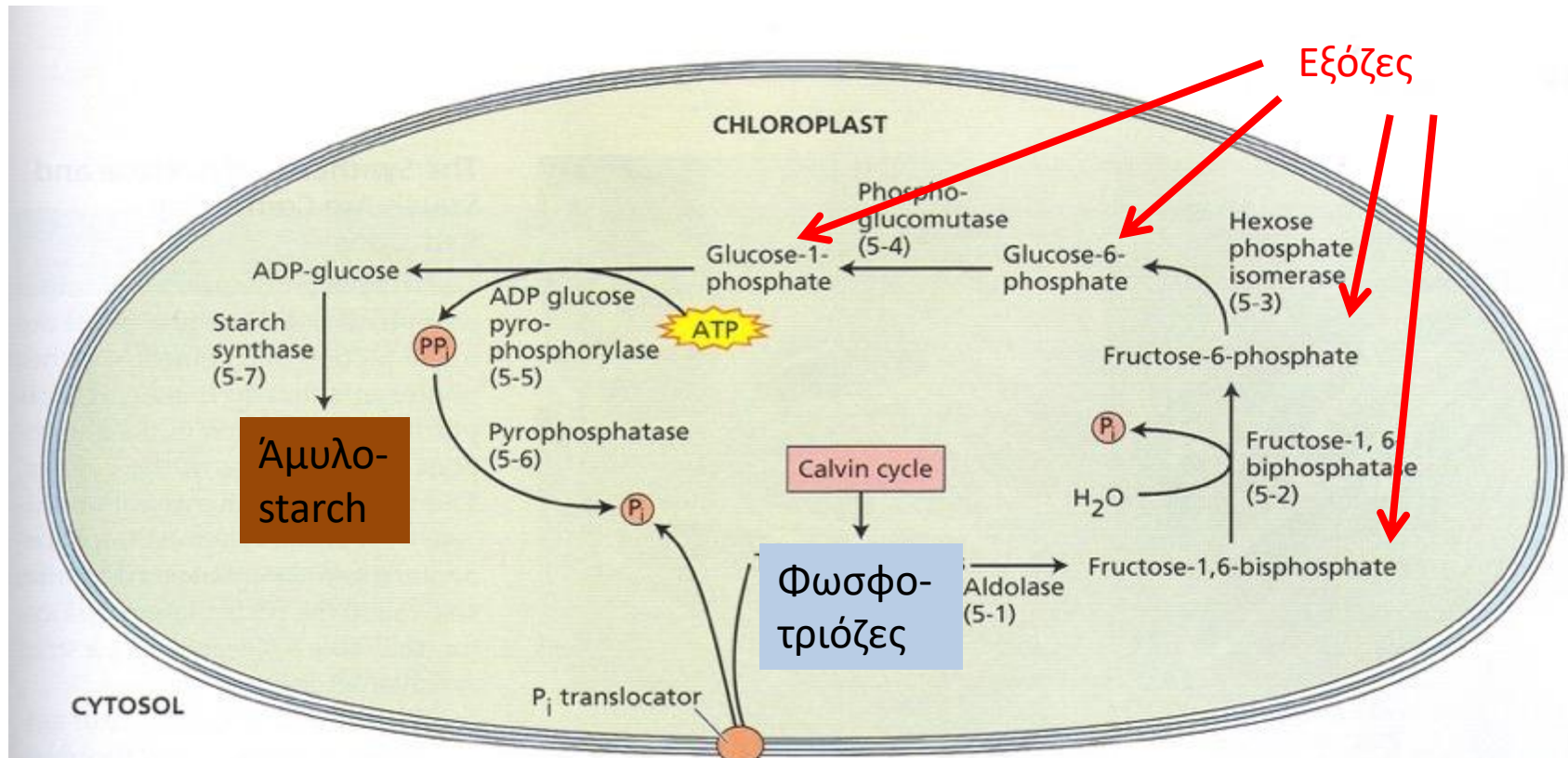
Πλαστιδιακές ισομορφές γλυκολυτικών/γλυκονεογενετικών ενζύμων συνθέτουν **φωσφορικές εξόζες**, απο τις φωσφο-τριόζες της φωτοσύνθεσης, οι οποίες έπειτα χρησιμοποιούνται για την **σύνθεση αμύλου** κατά τη διάρκεια της **ημέρας**.





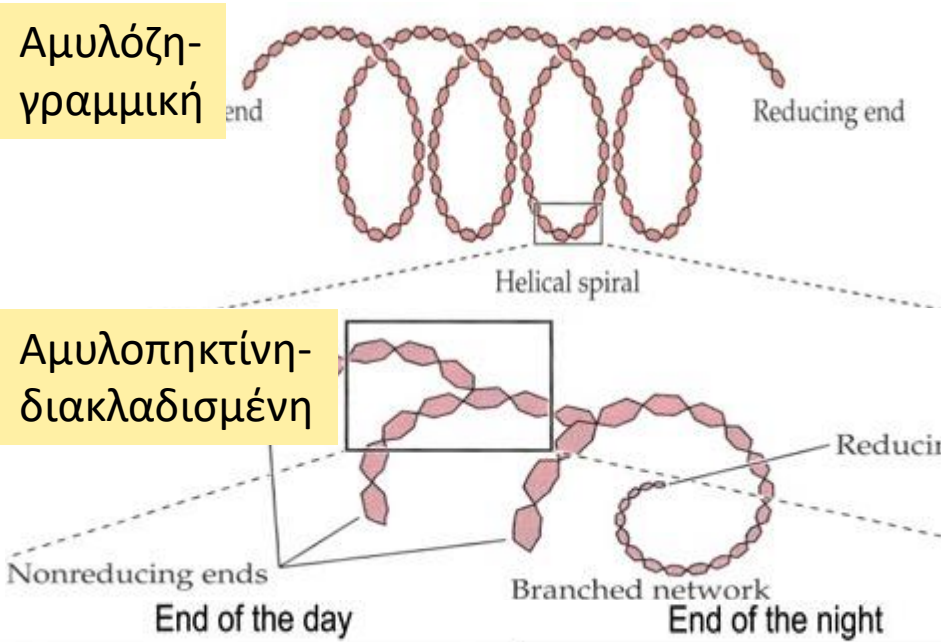


# Ο άνθρακας της φωτοσύνθεσης αποθηκεύεται ως άμυλο σε φωτοσυνθετικούς & αποθηκευτικούς ιστούς

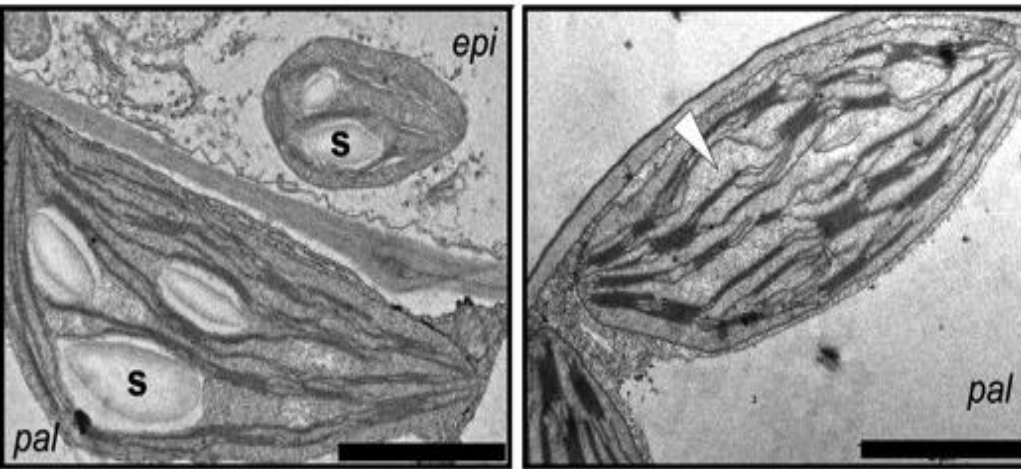
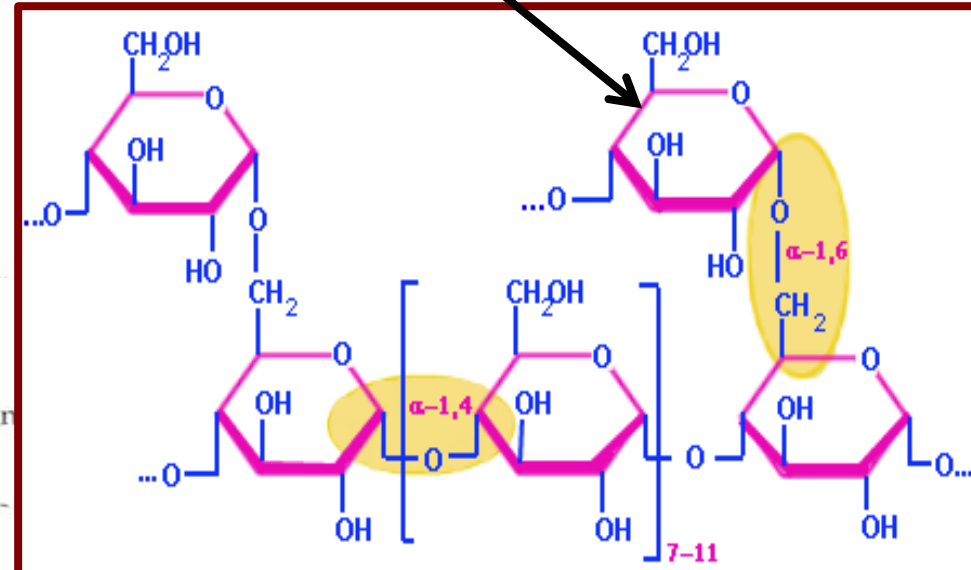


Πλαστιδιακές ισομορφές γλυκολυτικών/γλυκονεογενετικών ενζύμων συνθέτουν **φωσφορικές εξόζες**, από τις φωσφο-τριόζες της φωτοσύνθεσης, οι οποίες έπειτα χρησιμοποιούνται για την **σύνθεση αμύλου** κατά τη διάρκεια της **ημέρας**.

# Το άμυλο (starch) είναι ένα πολυμερές γλυκόζης (πολυδεξτράνη)



Κατάλοιπο γλυκόζης



Τα κατάλοιπα γλυκόζης του αμύλου συνδέονται με  $\alpha$ -1,4 γλυκοσιδικούς δεσμούς στις ευθείες αλυσίδες (αμυλόζη & αμυλοπηκτίνη) και  $\alpha$ -1,6 δεσμούς στις διακλαδώσεις (αμυλοπηκτίνη). Το άμυλο συσσωρεύεται σε **αμυλόκοκκους** (S, δίπλα) στα πλαστίδια των φωτοσυνθετικών & αποθηκευτικών ιστών.



# Οι συνθάσες αμύλου χρησιμοποιούν ADP-γλυκόζη για επιμήκυνση αλυσίδων αμύλου

1-P γλυκόζη απο γλυκονεογένεση μετατρέπεται σε ADP-γλυκόζη από την ADP-glucose PPase

## Βιοσύνθεση της ADP-γλυκόζης



Το ένζυμο πυροφωσφορυλάση της ADP-γλυκόζης καταλύει τον σχηματισμό ADP-γλυκόζης από ATP και 1-φωσφορική γλυκόζη με ταυτόχρονη απελευθέρωση πυροφωσφορικού.

Οι συνθάσες αμύλου προσθέτουν μονομερή γλυκόζης σε αλυσίδες «εκκινητές» αμύλου, δημιουργώντας α-1,4 δεσμούς & ελευθερώνοντας ADP.

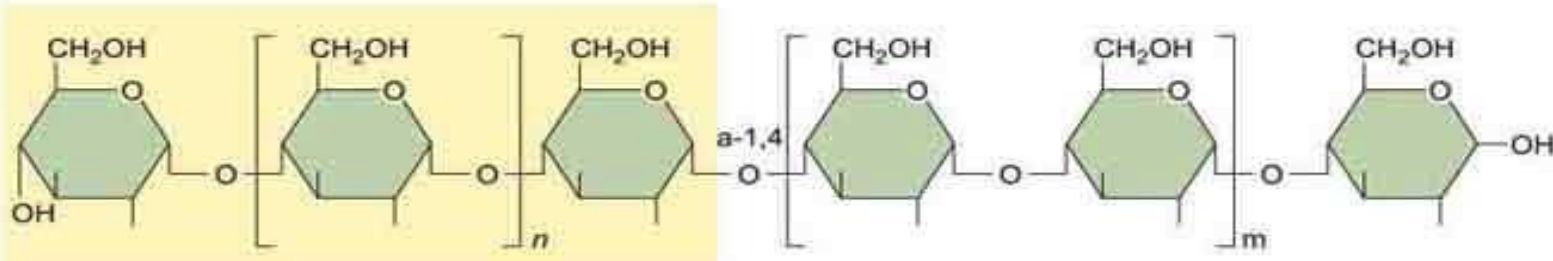
## Επιμήκυνση του αμύλου



Οι συνθάσες του αμύλου μεταφέρουν τη ρίζα γλυκόζης στο μη αναγωγικό άκρο μιας προϋπάρχουσας α-D-1,4 γλυκάνης που λειτουργεί ως μόριο υποδοχής (εκκινητής).

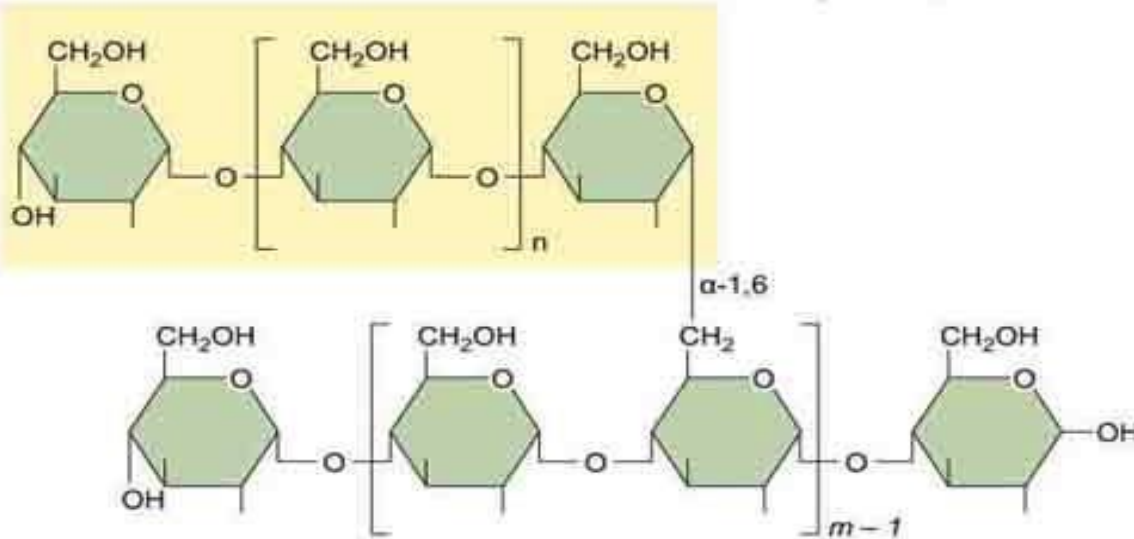
# Τα ένζυμα διακλάδωσης μετατρέπουν μόρια αμυλόζης σε αμυλοπηκτίνη

Διακλάδωση του αμύλου

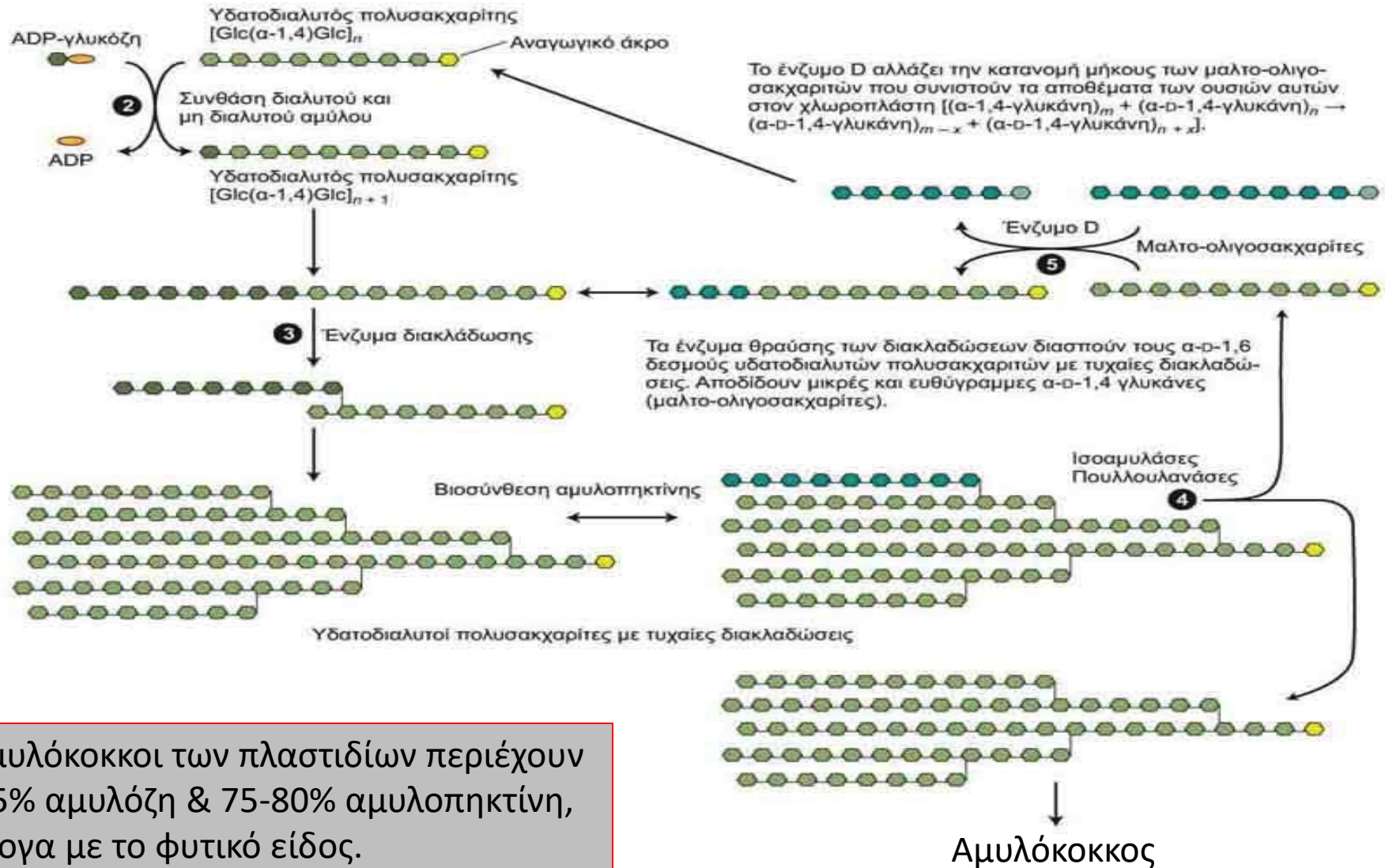


3 Ένζυμο διακλάδωσης

Τα ένζυμα διακλάδωσης θραύουν τους δεσμούς  $\alpha-D-1,4$  και μεταφέρουν τους απελευθερωμένους ολιγοσακχαρίτες σε μία ευθύγραμμη γλυκάνη, σχηματίζοντας δεσμό  $\alpha-D-1,6$ .



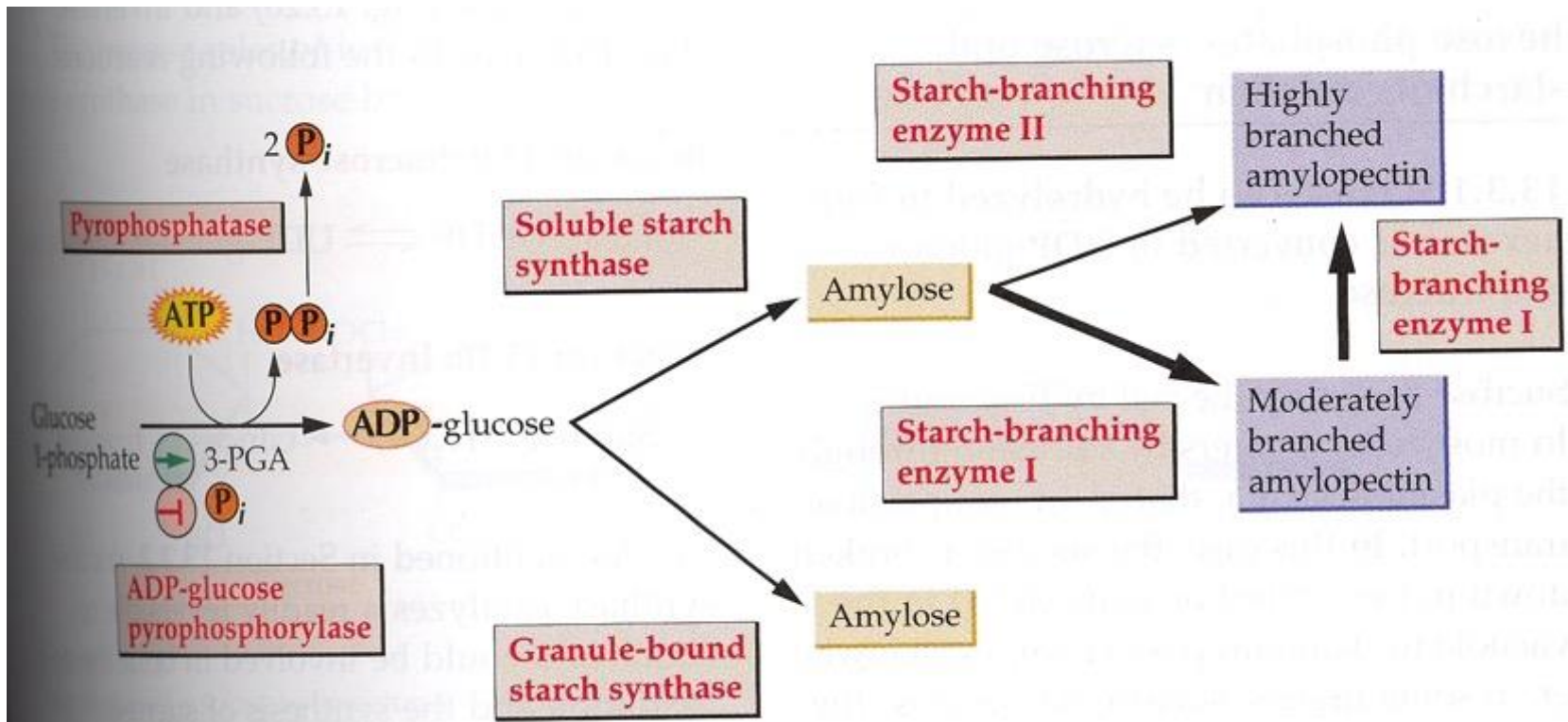
# Τα ένζυμα αποδιακλάδωσης & το ένζυμο D επιτρέπουν τόσο την αναδιοργάνωση όσο και την διάσπαση του αμύλου



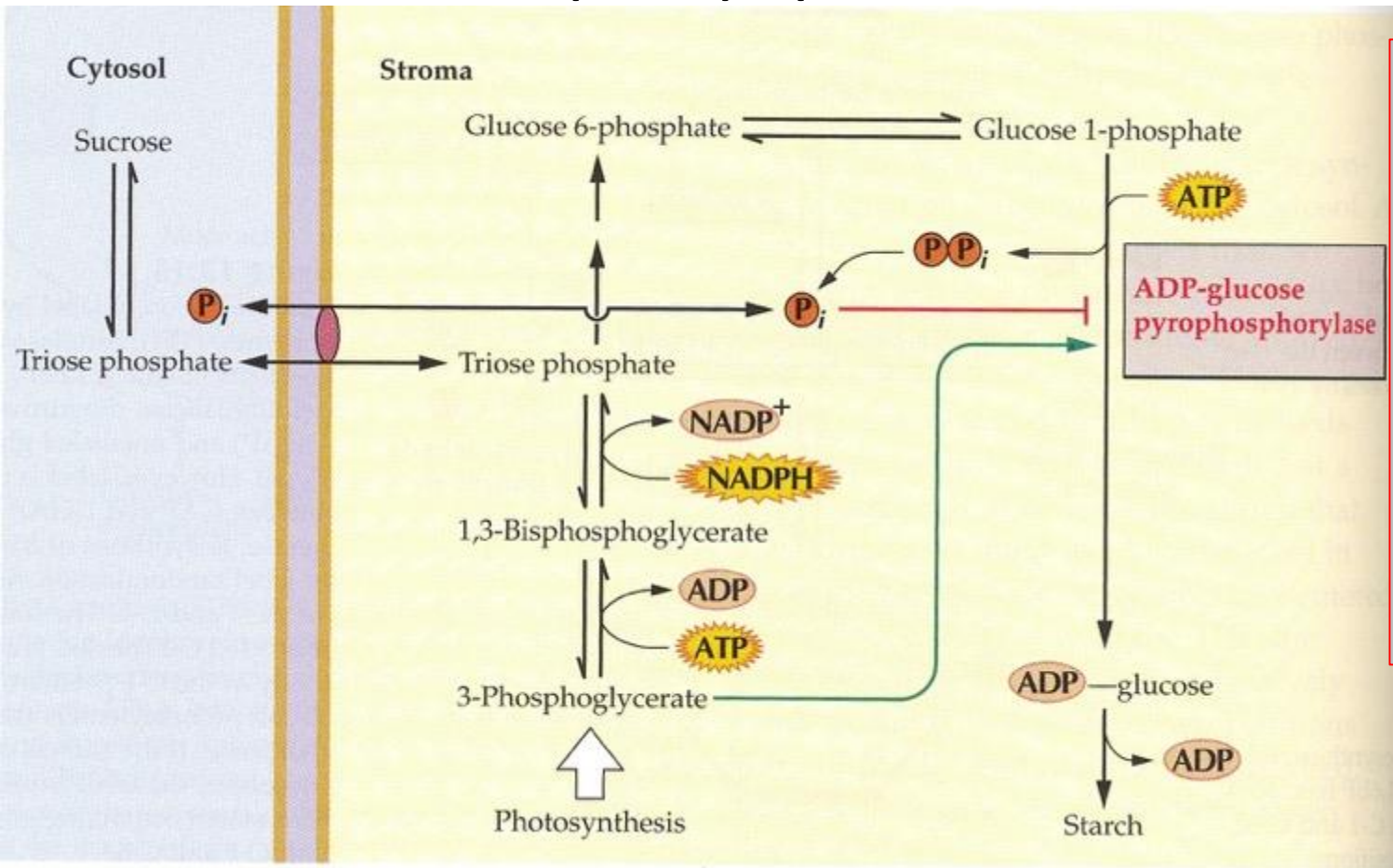
Οι αμυλόκοκκοι των πλαστιδίων περιέχουν 20-25% αμυλόζη & 75-80% αμυλοπηκτίνη, ανάλογα με το φυτικό είδος.



# Η σύνθεση αμύλου ρυθμίζεται με εμπροσθο- /επανα-τροφοδοτικούς μηχανισμούς



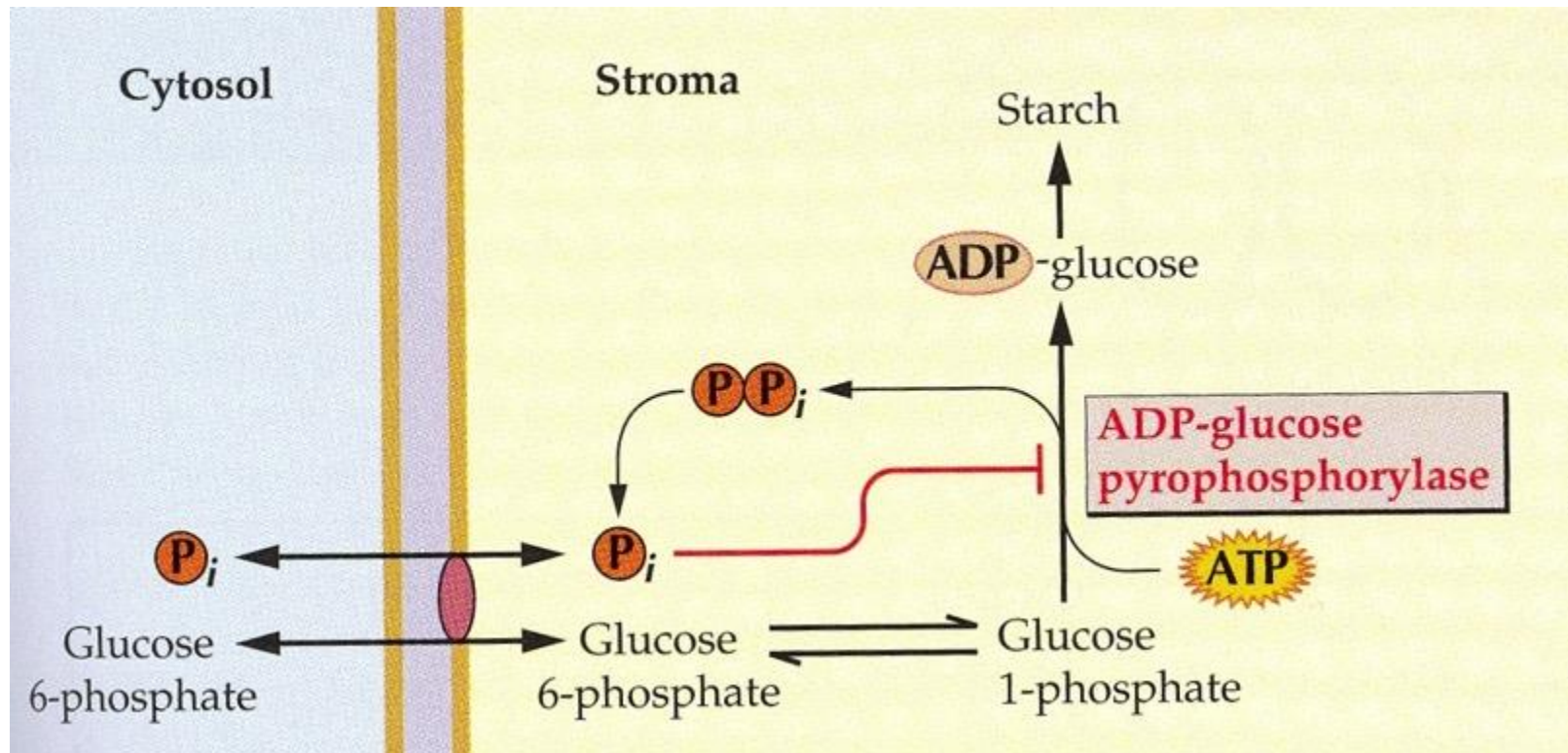
# Ο μεταβολισμός αμύλου συνδέεται ρυθμιστικά με τον μεταβολισμό της σουκρόζης μέσω των φωσφορικών ιόντων



Τα φωσφορικά που ελευθερώνει η ADP-Glc PPase & που εισάγονται από το κυτοσόλιο αναστέλλουν την ίδια επανατροφοδοτικά. Ενώ το φωτοσυνθετικό 3-PGA ενισχύει τη δράση της ADP-Glc PPase.

Τα φωσφορικά αναστέλλουν τόσο την συνθάση της σουκρόζης καθαυτού, αλλά και ενισχύουν τον ανασταλτικό μηχανισμό της 2,6-διφωσφορικής φρουκτόζης (βλπ. παρακάτω)

Η συσσώρευση φωσφορικών συνδέει τον μεταβολισμό αμύλου και με τη μεταφορά φωσφορικών τριοζών και γλυκόζης.





# Το άμυλο διασπάται με υδρόλυση ή με φωσφορόλυση

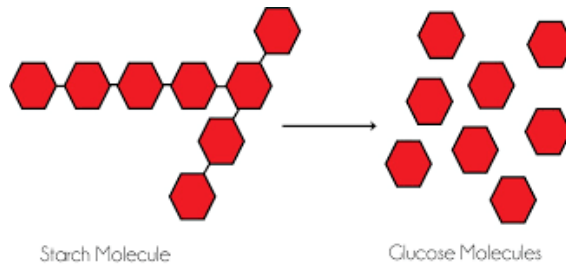
## Υδρόλυση:

-Συμβαίνει στα σπέρματα που αποθηκεύουν άμυλο

**-Καταλύεται απο:**

α-αμυλάση,  
β-αμυλάση,  
1,6-γλυκοσιδάση,  
α-γλυκοσιδάση

## Καταβολισμός αμύλου

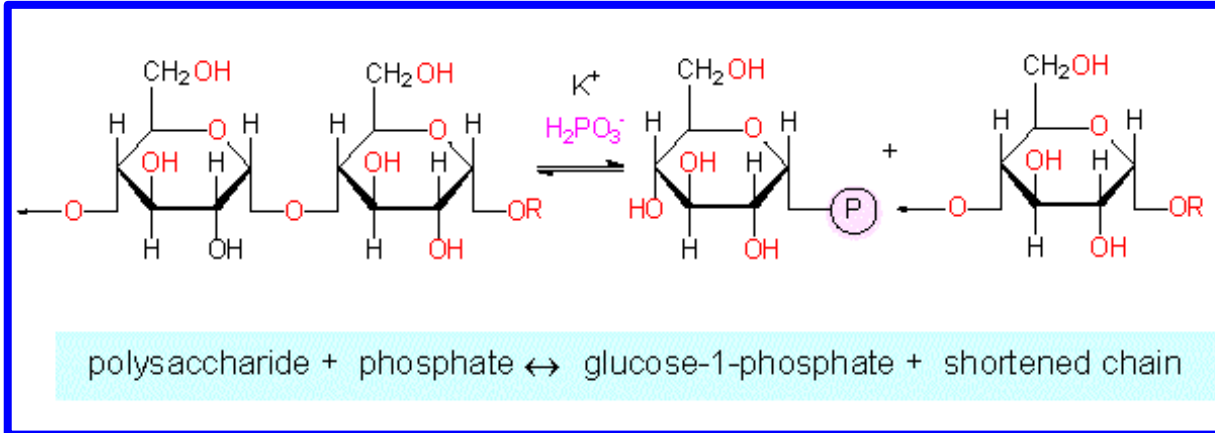
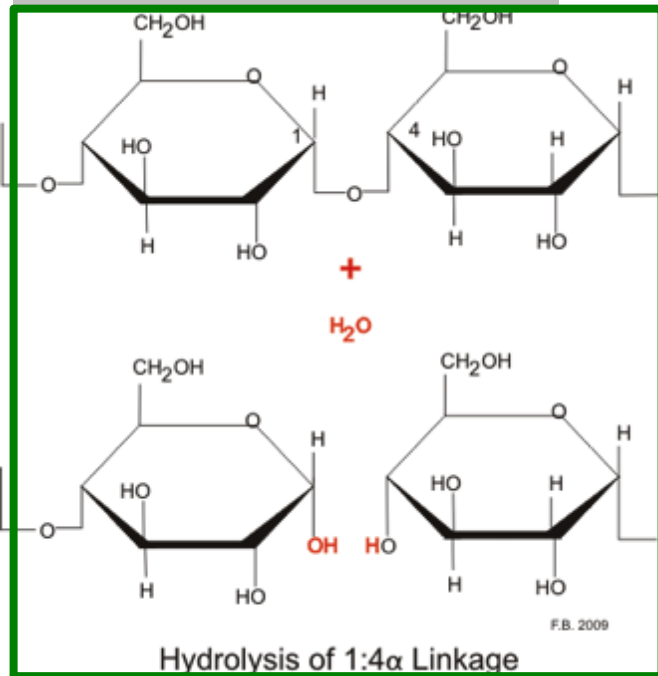


## Φωσφορόλυση:

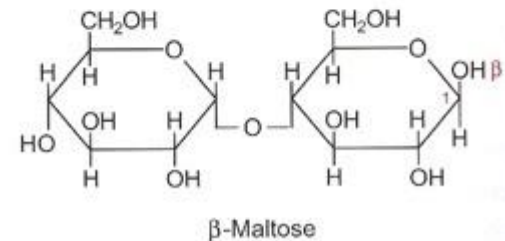
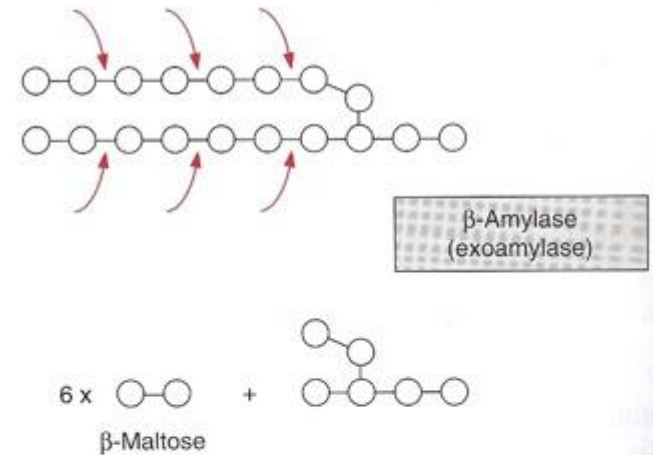
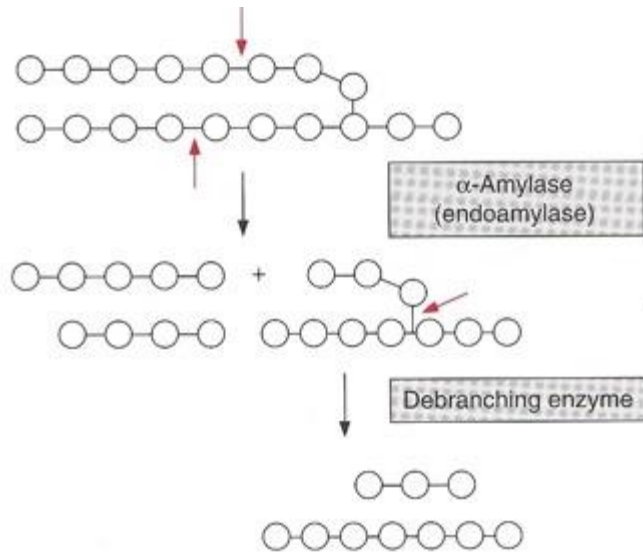
-Συμβαίνει σε ενυδατωμένους ιστούς (π.χ., φύλλα κατα τη διάρκεια της νύχτας)

**-Καταλύεται απο:**

α-αμυλάση,  
φωσφορυλάση του αμύλου,  
ένζυμο αποδιακλάδωσης



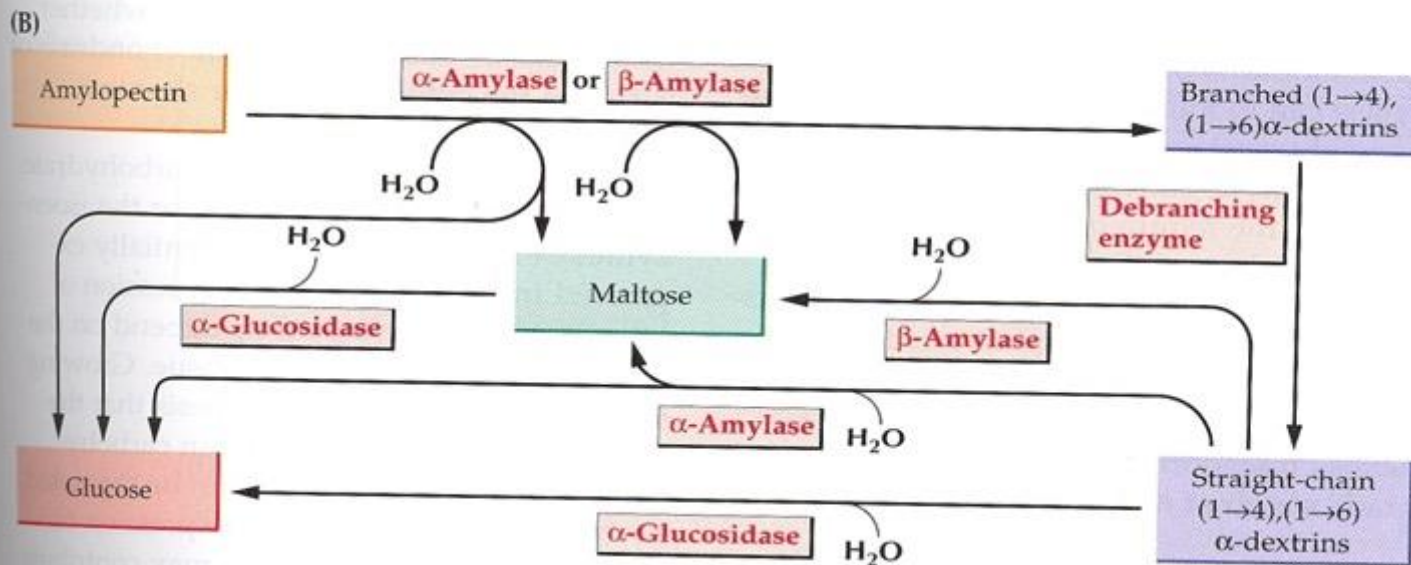
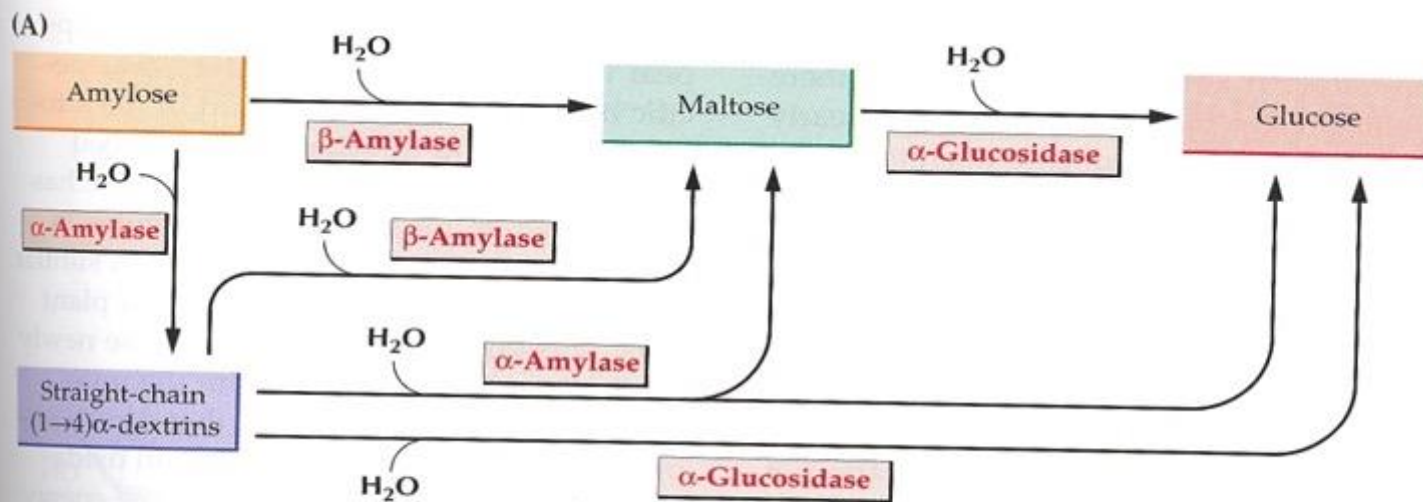
# Οι αμυλάσες διασπούν το άμυλο με διαφορετικούς τρόπους



Η  $\alpha$ -αμυλάση είναι μια **ένδοαμυλάση** διασπά  $\alpha$ -1,4 γλυκοσιδικούς δεσμούς παράγοντας μικρότερα, ευθύγραμμα ή διακλαδισμένα μόρια αμύλου που απαιτούν δράση του ενζύμου αποδιακλάδωσης και περαιτέρω υδρόλυση

Η  $\beta$ -αμυλάση είναι μια **εξωαμυλάση**, αφαιρεί μόρια μαλτόζης ( $\alpha$ -1,4 διγλυκόζη) από τα άκρα μορίων αμύλου. Απαιτείται επιπλέον υδρόλυση των προϊόντων

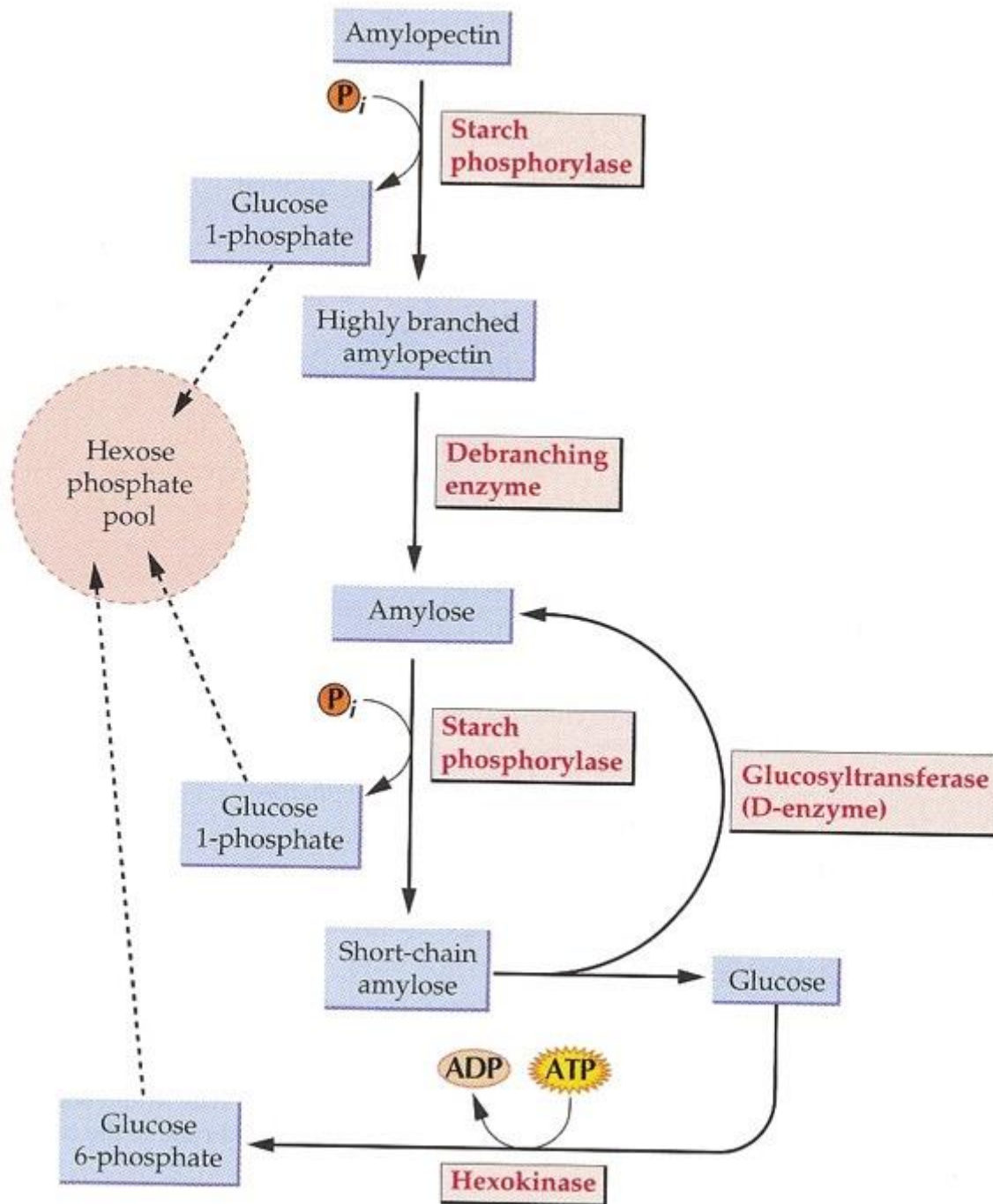
# Διαφορετικοί συνδυασμοί ενζύμων απαιτούνται για διάσπαση της αμυλόζης και της αμυλοπηκτίνης



Η αμυλόζη δεν απαιτεί δράση ενζύμων αποδιακλάδωσης. Α-/β-αμυλάσες ελευθερώνουν ευθύγραμμα μόρια αμύλου και μαλτόζη που μετατρέπονται σε γλυκόζη.

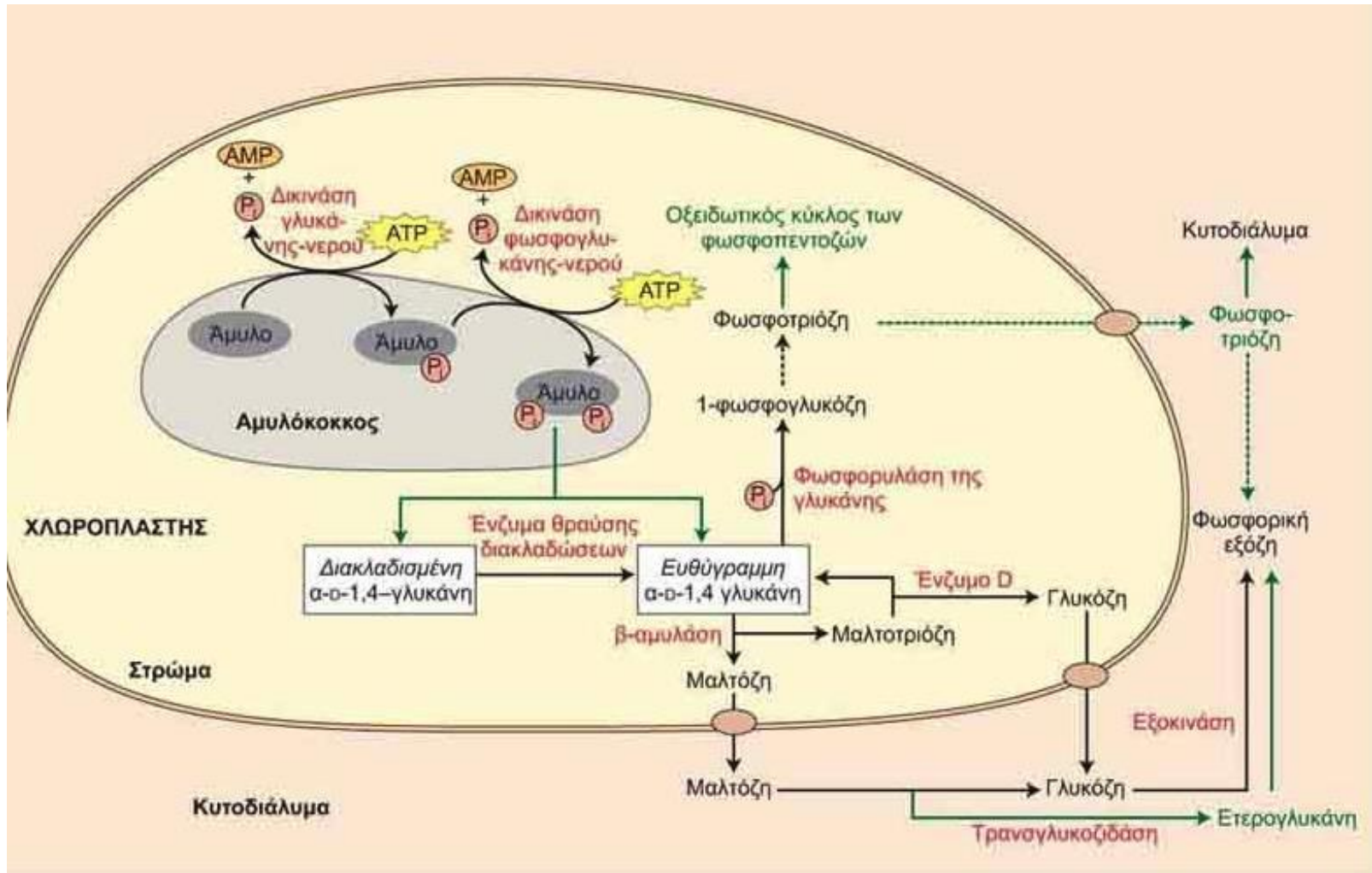
Η αμυλοπηκτίνη απαιτεί επιπλέον την ενεργότητα ενζύμων αποδιακλάδωσης για διάσπαση των  $\alpha$ -1,6 γλυκοσιδικών δεσμών.





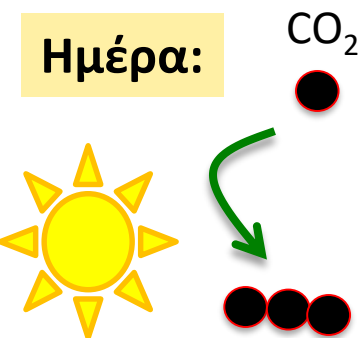
Η φωσφορυλάση του αμύλου ελευθερώνει μόρια φωσφο-γλυκόζης από τα άκρα της αμυλόζης & αμυλοπηκτίνης. Πλήρης διάσπαση της αμυλοπηκτίνης απαιτεί πάλι την ενεργότητα ενζύμων αποδιακλάδωσης.

# Ο καταβολισμός αμύλου χρησιμοποιείται για παραγωγή φωσφορικών εξοζών



# Σύνοψη: Ο μεταβολισμός αμύλου συνδέεται με την φωτοσύνθεση & το μεταβολισμό σουκρόζης

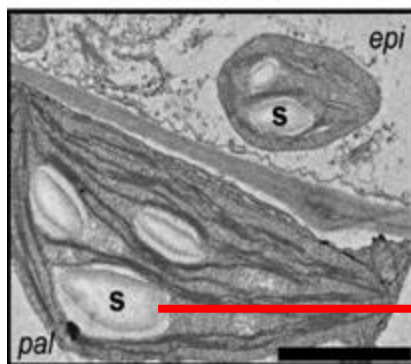
**Ημέρα:**



CO<sub>2</sub>

**Σύνθεση αμύλου:**  
αποθήκευση ανηγμένου άνθρακα στα πλαστίδια των φύλλων

End of the day

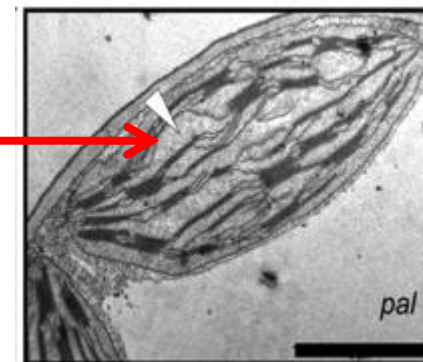


Φωτοσυνθετική δέσμευση άνθρακα, σύνθεση φωσφορικών τριοζών

**Νύχτα:**

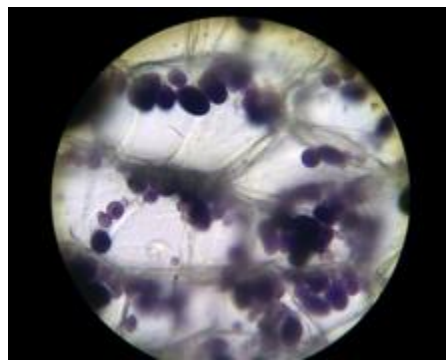
**Καταβολισμός αμύλου:** παραγωγή NADPH, παροχή άνθρακα σε γλυκόλυση/ αναπνοή και σύνθεση σουκρόζης για μεταφορά/χρήση σε άλλου ιστούς.

End of the night

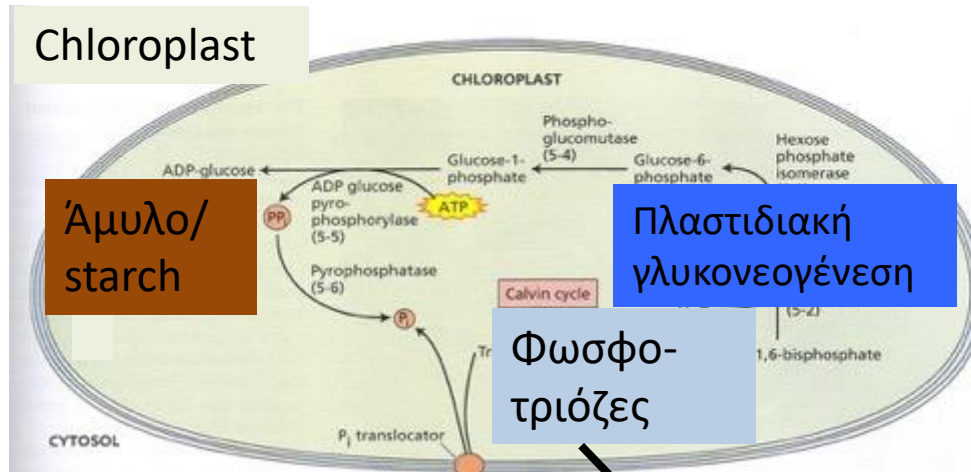


**Σύνθεση σουκρόζης:**  
μεταφορά και χρήση ανηγμένου άνθρακα σε μη-φωτοσυνθετικούς ιστούς. Μετατροπή σε άμυλο στους αποθηκευτικούς ιστούς (π.χ., αμυλοπλάστες πατάτας, δίπλα)

Αμυλόκοκκοι σε χλωροπλάστες στο τέλος της ημέρας (day) & τέλος της νύχτας (night)

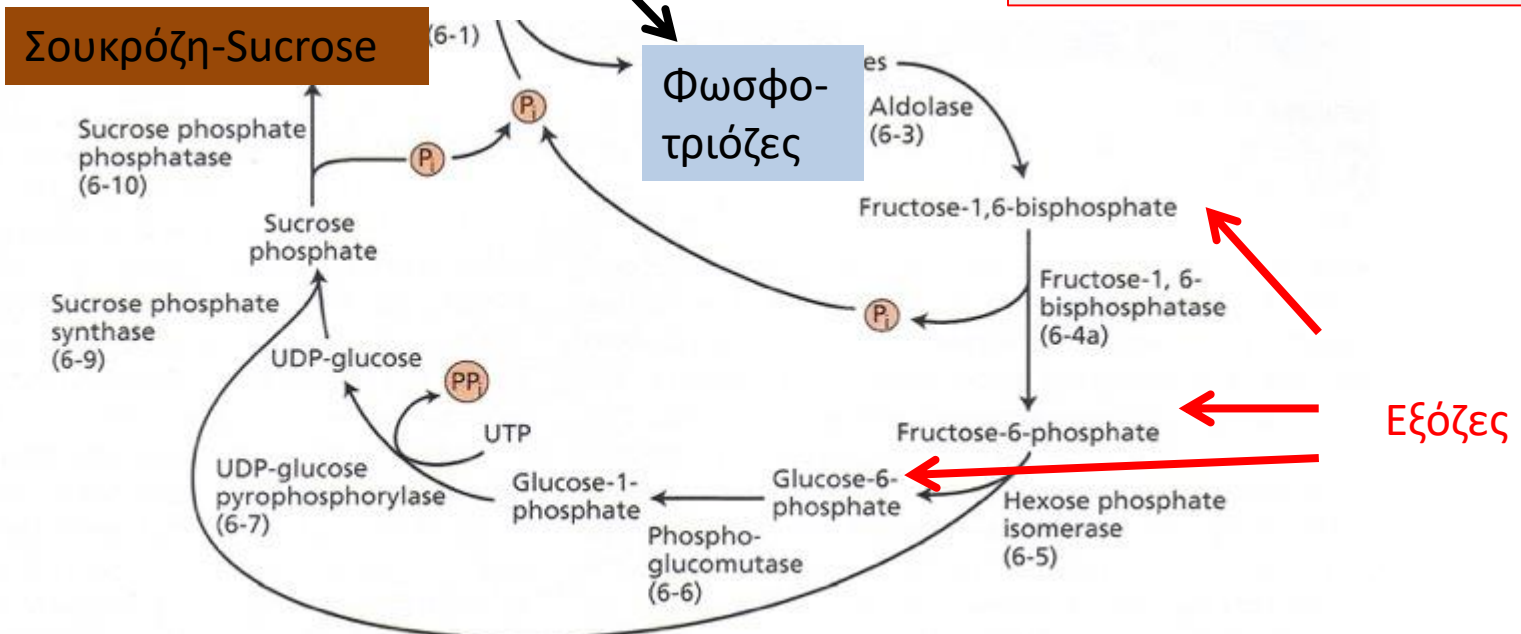


# Φωσφο-τριόζες εξάγονται στο κυτοσόλιο και χρησιμοποιούνται για σύνθεση σουκρόζης



Ένα μέρος των φωσφορικών τριοζών που παράγονται από την φωτοσύνθεση εξάγεται στο κυτοσόλιο. Μέσω τις κυτοσολικής γλυκονεογένεσης μετατρέπονται σε εξόζες για την μετέπειτα σύνθεση σουκρόζης

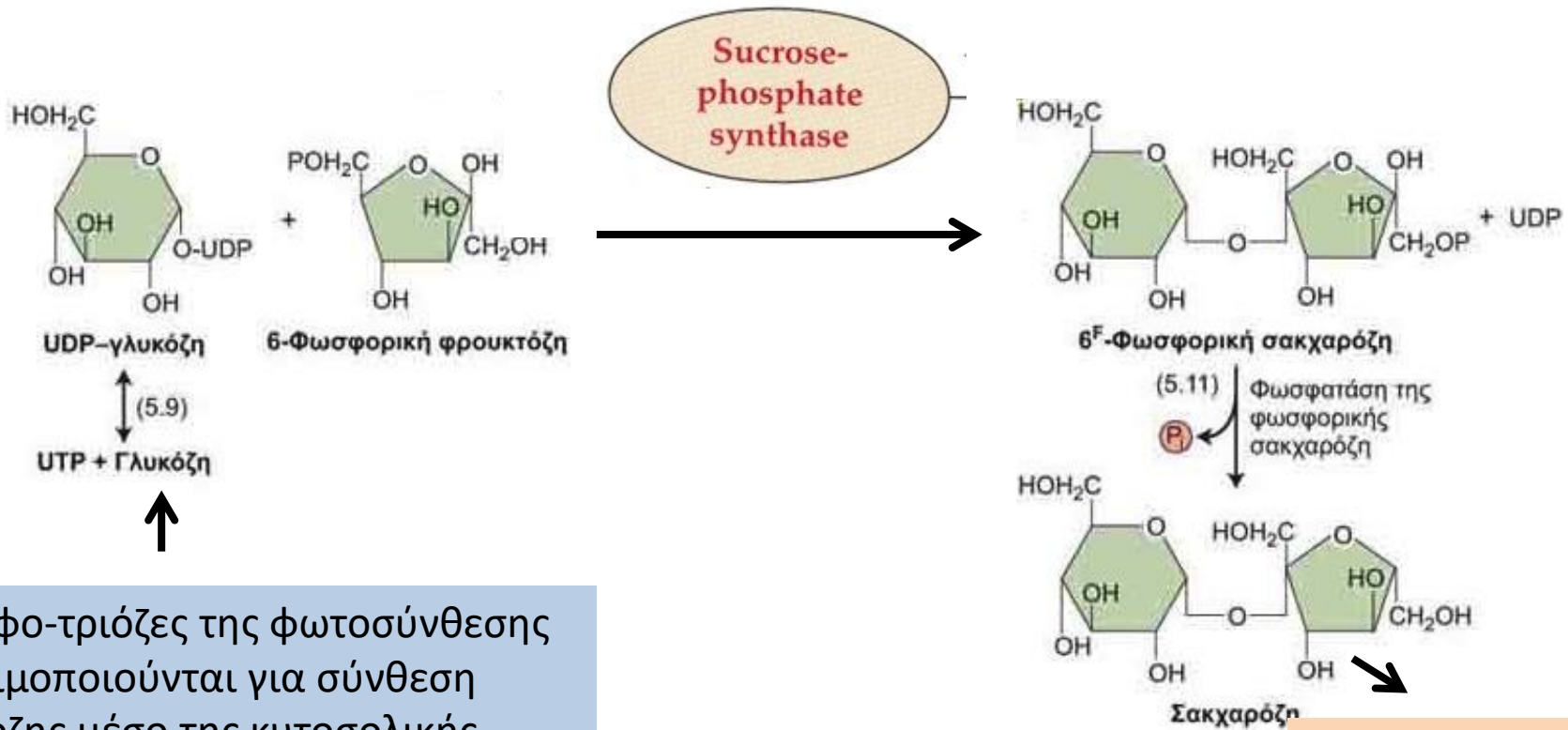
**Cytosol**





# Η συνθάση της φωσφο-σουκρόζης (SPS) καταλύει την σύνθεση 6<sup>F</sup>-φωσφορικής σουκρόζης στο κυτοσόλιο

**Ενεργή** συνθάση  
φωσφο-σουκρόζης



Φωσφο-τριόζες της φωτοσύνθεσης χρησιμοποιούνται για σύνθεση γλυκόζης μέσω της κυτοσολικής γλυκονεογένεσης.

Μεταφορά/  
μεταβολισμός

# Η SPS ρυθμίζεται μέσω φωσφορυλίωσης & με εμπρόσθο-/ανα-τροφοδοτική σηματοδότηση

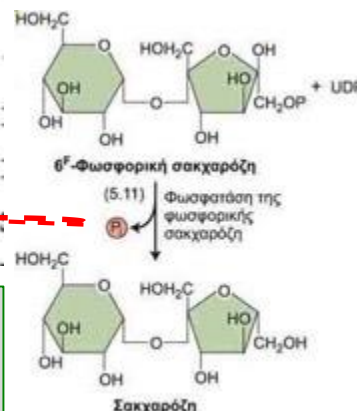
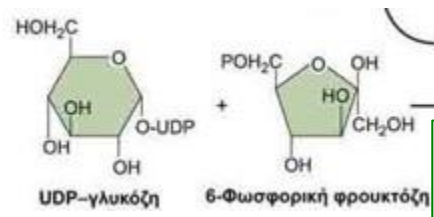
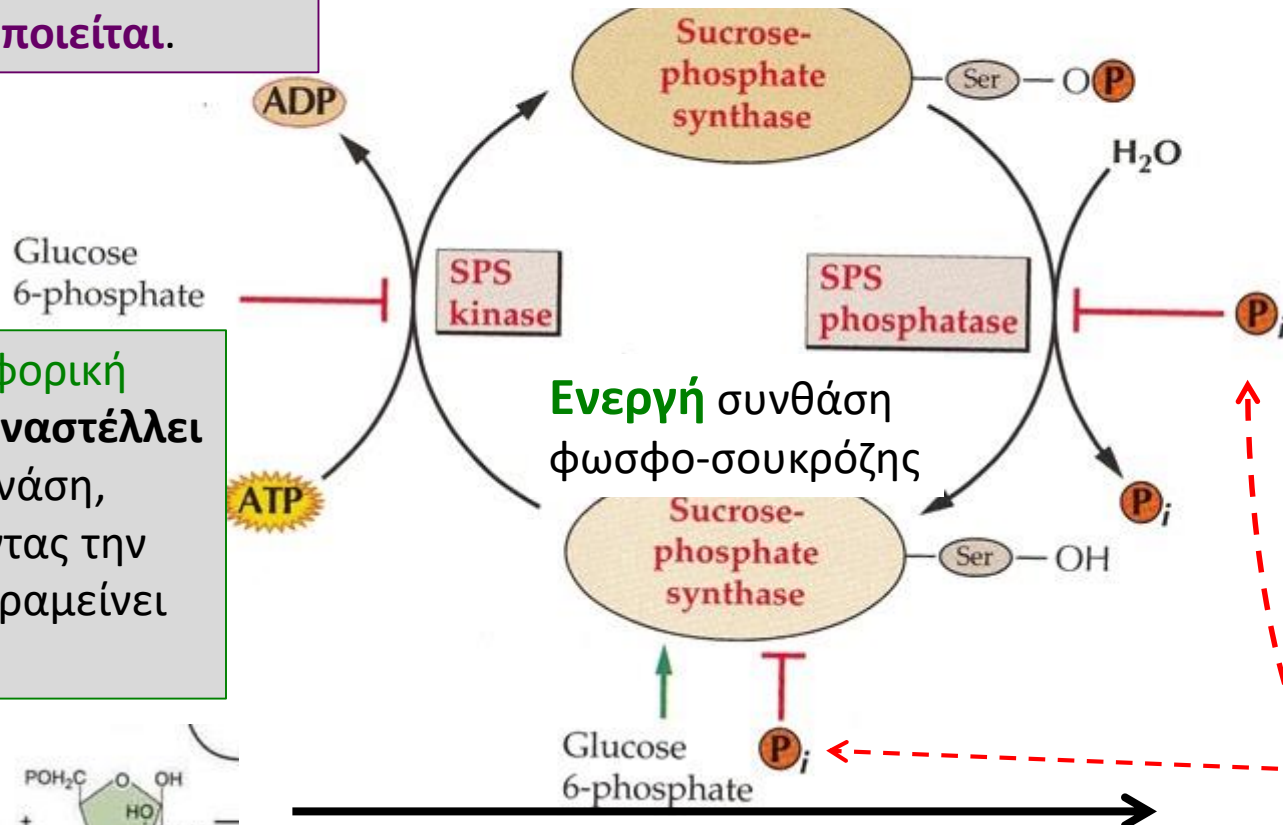
Η SPS φωσφορυλιώνεται από την **SPS-κινάση**, με δαπάνη ATP, και **απενεργοποιείται**.

**Ανεργή** συνθάση φωσφο-σουκρόζης (SPS)

Η SPS απο-φωσφορυλιώνεται από την **SPS-φωσφατάση** και **ενεργοποιείται**.

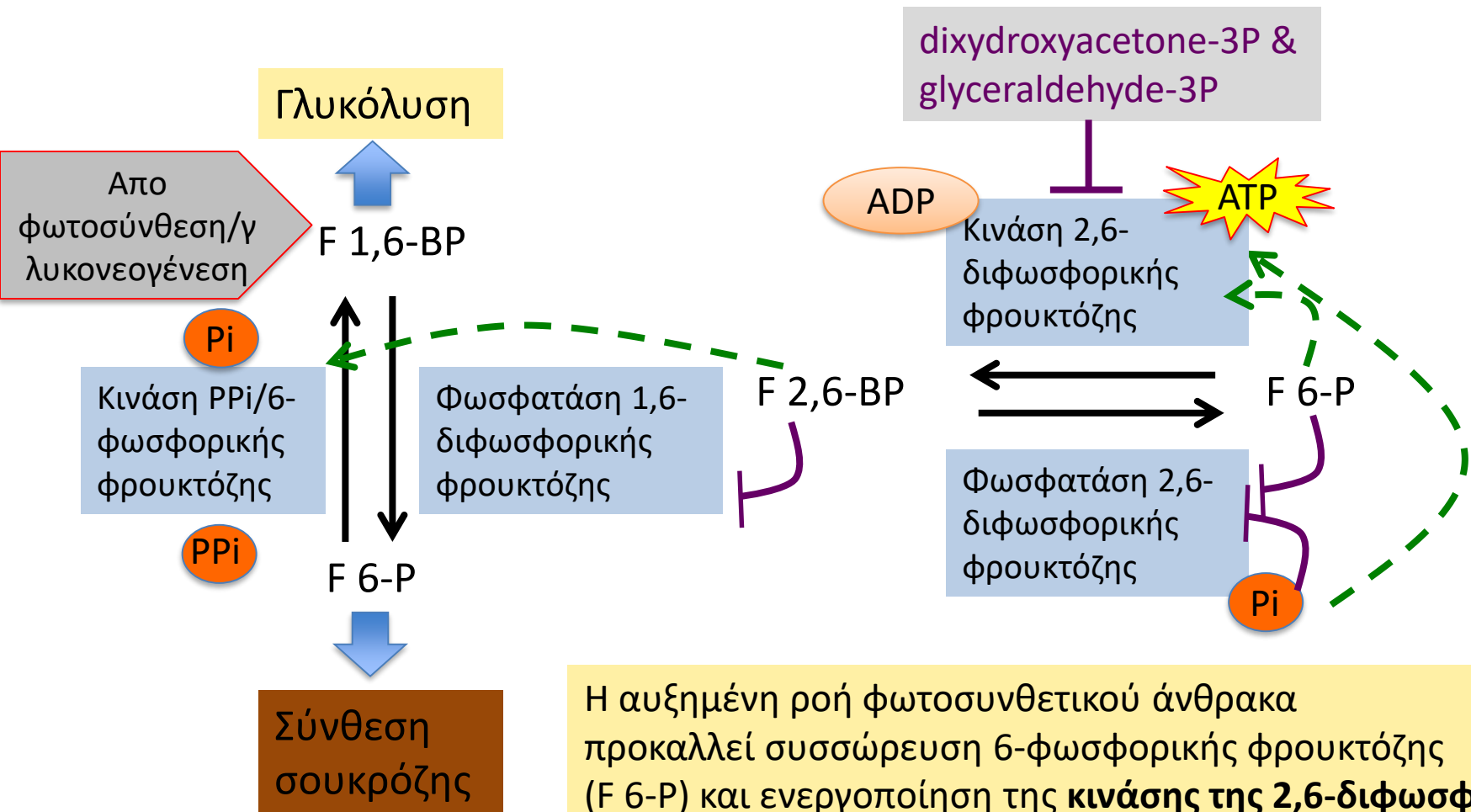
Η **6-φωσφορική γλυκόζη αναστέλλει** την SPS κινάση, επιτρέποντας την SPS να παραμείνει **ενεργή**.

Τα φωσφορικά **αναστέλλουν** την SPS φωσφατάση, καθιστώντας την SPS **ανεργή**.



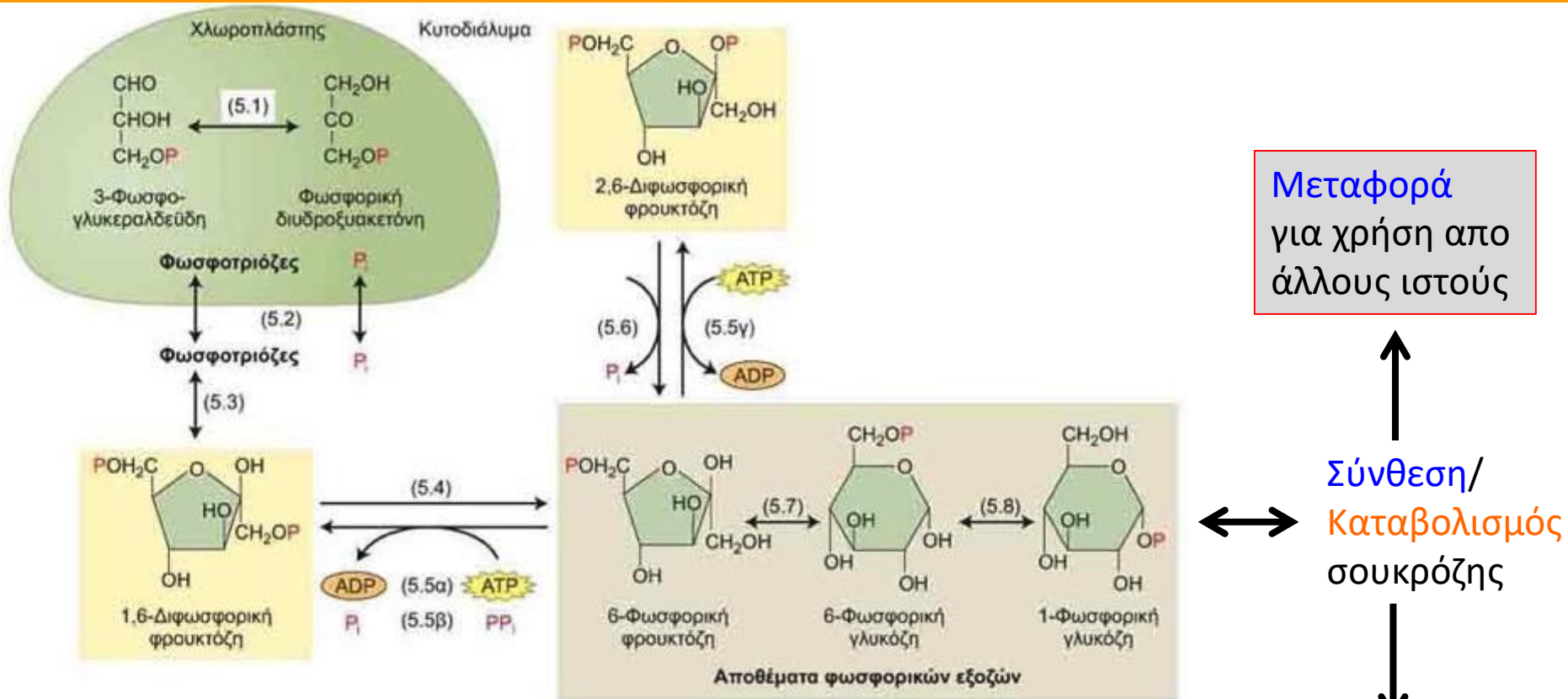
Η **6-φωσφορική γλυκόζη** και τα **φωσφορικά ενεργοποιούν & αναστέλλουν** αντίστοιχα την ίδια SPS.

# Η σύνθεση σουκρόζης ρυθμίζεται και από την 2,6-διφωσφορική φρουκτόζη (F 2,6-BP)



Η αυξημένη ροή φωτοσυνθετικού άνθρακα προκαλεί συσσώρευση 6-φωσφορικής φρουκτόζης (F 6-P) και ενεργοποίηση της **κινάσης της 2,6-διφωσφορικής φρουκτόζης**. Η F 2,6-BP δρά ως μεταβολίτης-σήμα & αναστέλλει την περεταίρω συσσώρευση F 6-P και σύνθεση σουκρόζης ενεργοποιώντας ταυτόχρονα την γλυκόλυση

# Σύνοψη: Άνθρακας απο την φωτοσύνθεση μετατρέπεται σε σουκρόζη για μεταφορά & χρήση σε άλλους ιστούς



Μεταφορά  
για χρήση απο  
άλλους ιστούς

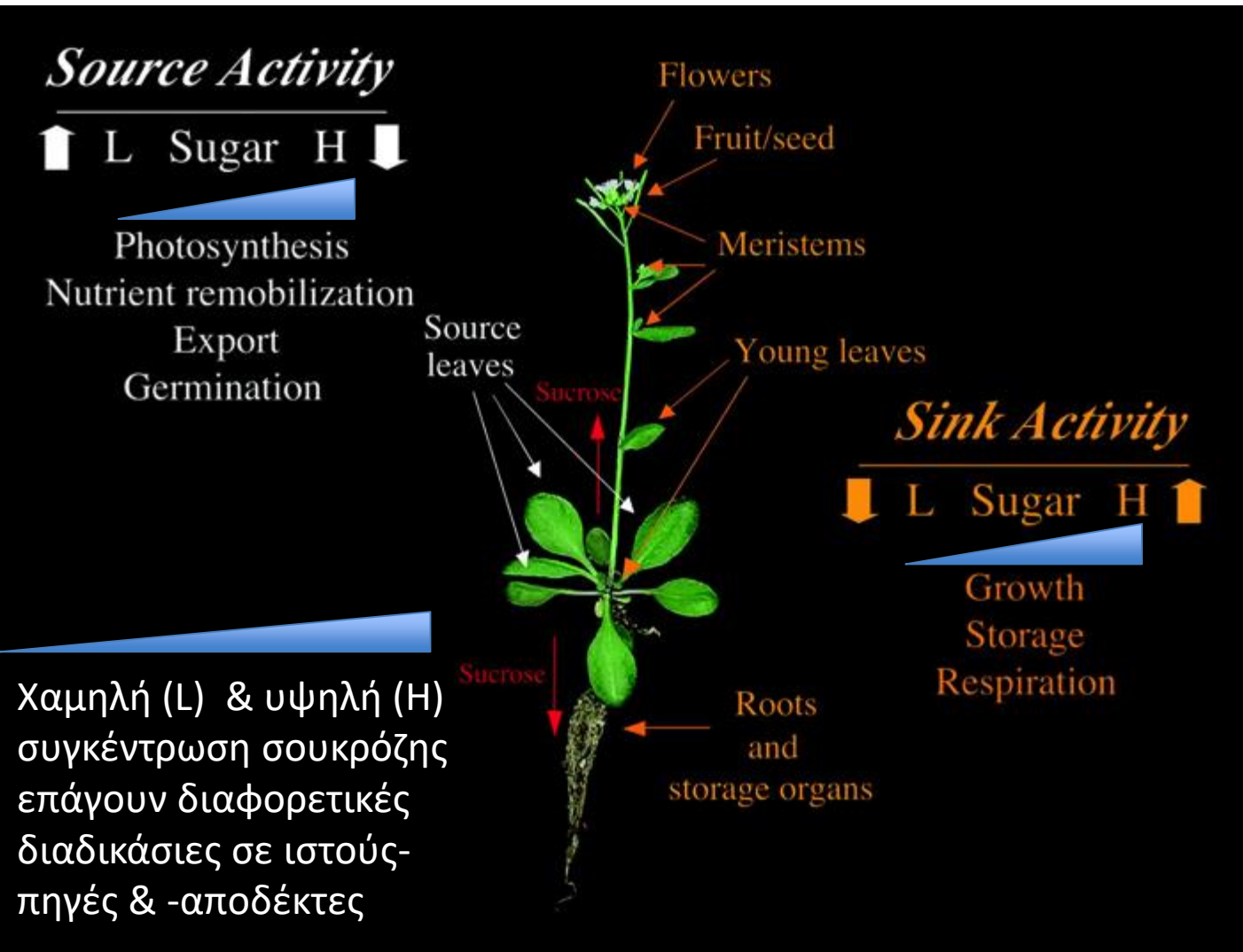
Σύνθεση/  
Καταβολισμός  
σουκρόζης

Καταβολισμός  
για παραγωγή ενέργειας-  
βιοσύνθεση σε άλλους  
ιστούς

Η σύνθεση της σουκρόζης συνδέεται με την διαθεσιμότητα φωσφο-τριοζών απο τα πλαστίδια, την ενεργειακή κατάσταση του κυττάρου (ATP/ADP & φωσφορικά), και την συσσώρευση ενδιάμεσων (G 6-P, F 6-P) & ρυθμιστικών (F 2,6-BP) μεταβολιτών.



# Δεν φωτοσυνθέτουνε όλοι οι φυτικοί ιστοί

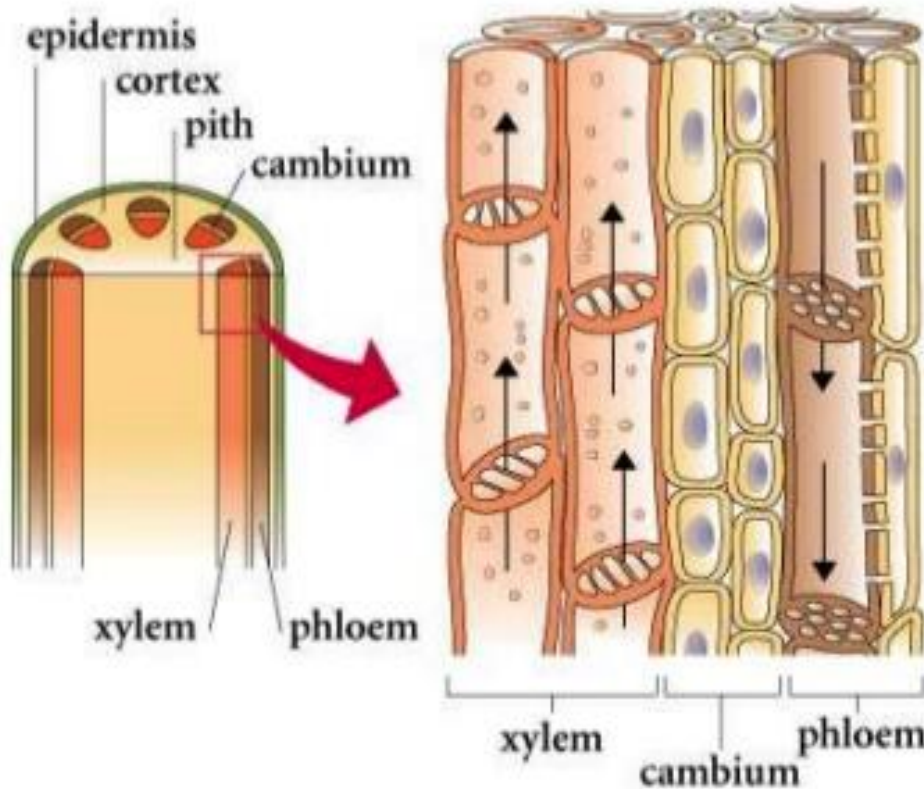


Ανάλογα με την συνολική δέσμευση ή κατανάλωση άνθρακα, οι ιστοί χωρίζονται σε **πηγές** (source-tissues) ή **αποδέκτες** (sink-tissues) σουκρόζης\*

Χαμηλή (L) & υψηλή (H) συγκέντρωση σουκρόζης επάγουν διαφορετικές διαδικασίες σε ιστούς-πηγές & -αποδέκτες

\* Οι όροι πηγή-/αποδέκτης-ιστός ισχύουν για όλα τα θρεπτικά που μπορεί να παράγει/προσλάβει ένα φυτό

# Η μεταφορά σουκρόζης μεταξύ των ιστών-πηγών & -αποδέκτων γίνεται στον φλοιό

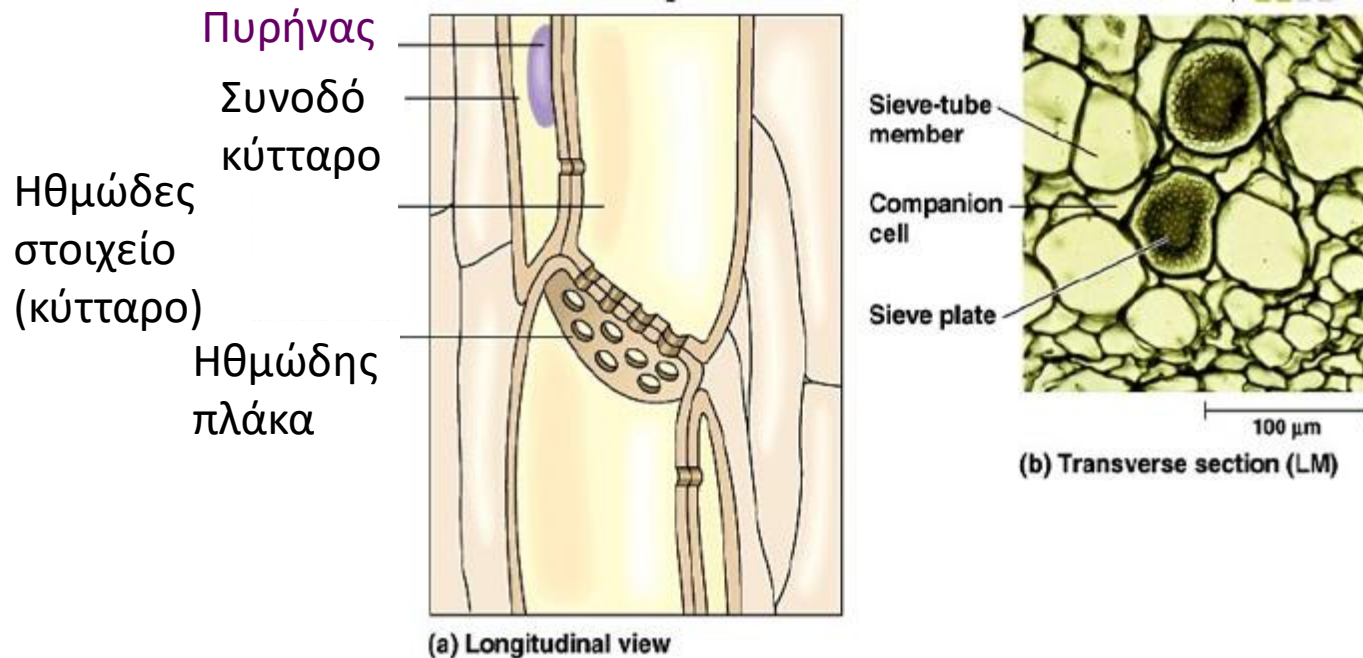


Το φλοιώμα αποτελείται από 3 είδη κυττάρων:

- Σκληρεΐδες
- Συνοδά κύτταρα
- Ηθμώδη κύτταρα

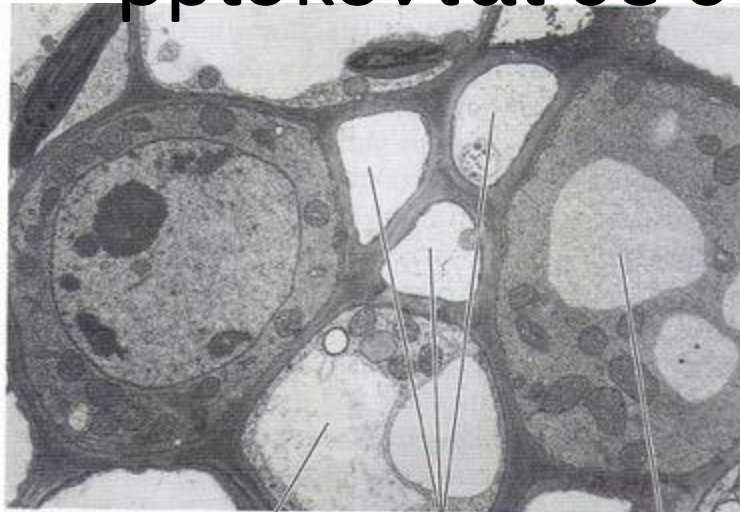
Είναι ζωντανός ιστός.

# Μεταξύ των ηθμώδων κυττάρων σχηματίζεται η ηθμώδης πλάκα

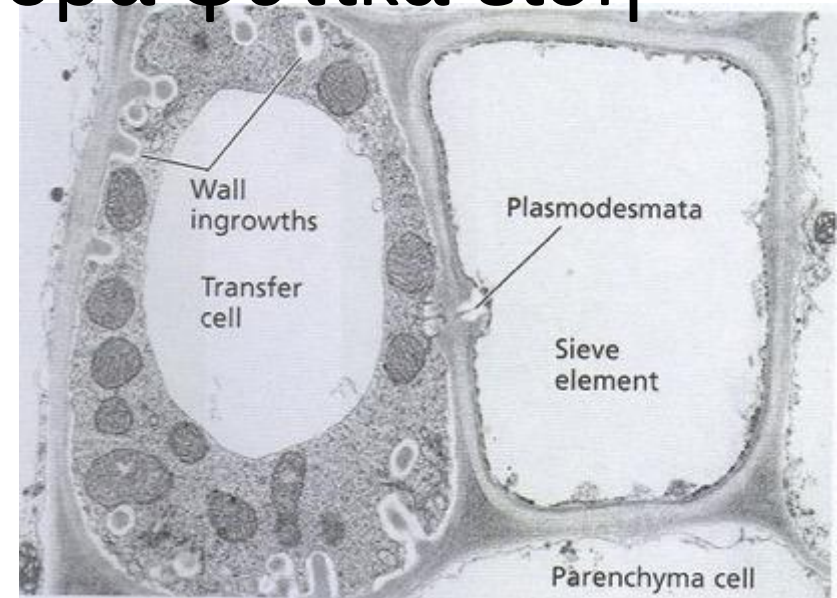


Η ηθμώδης πλάκα είναι διατρητή κι επιτρέπει την μεταφορά σουκρόζης & άλλων μορίων μέσω των ηθμαγγειωδών στοιχείων.

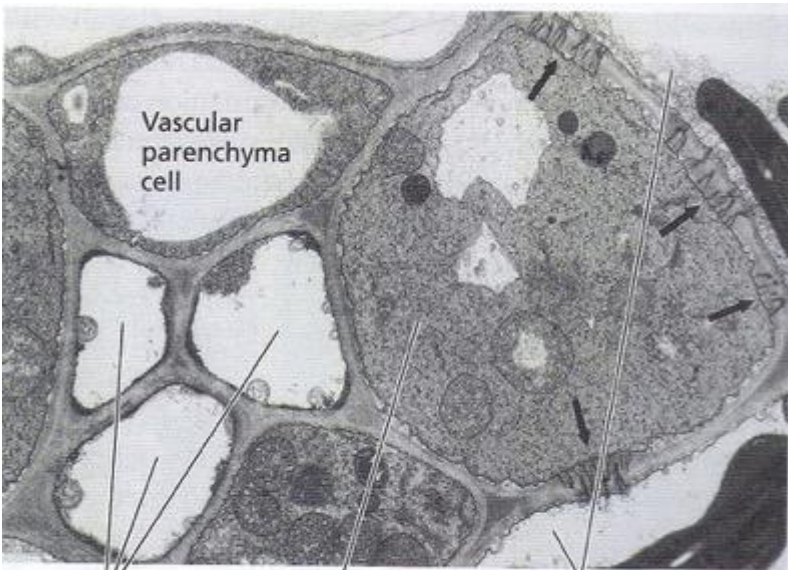
# Διαφορετικοί τύποι συνοδών κυττάρων βρίσκονται σε διάφορα φυτικά είδη



κοινά Sieve elements Intermediary cell



μεταγωγικά



ενδιάμεσα Sieve elements Bundle sheath cells

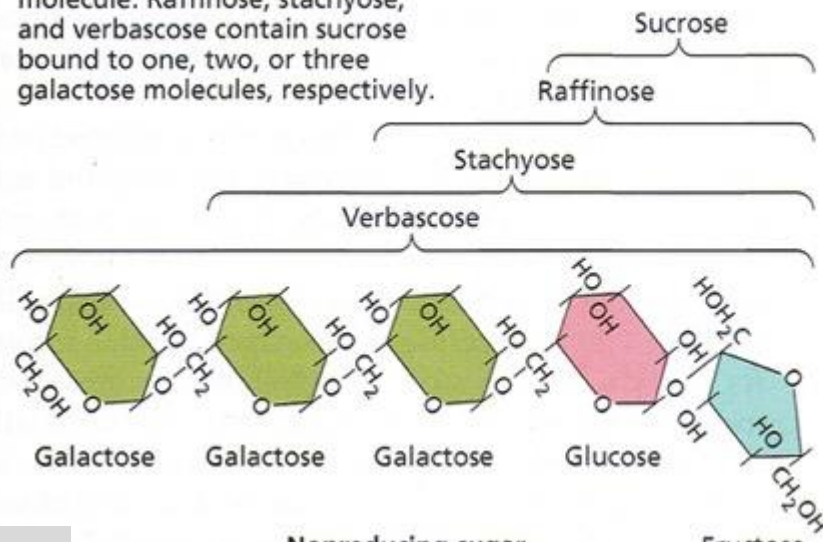
Τα συνοδά κύτταρα (ΣΚ) υποστηρίζουν μεταβολικά τα ηθμώδη στοιχεία & επιτελούν παρόμοιο ρόλο μεταφοράς μεταβολιτών. Τα **μεταγωγικά** ΣΚ έχουν αναδιπλώσεις στα κυτταρικά τοιχωματά που δεν επικοινωνούν με τα ηθμώδη στοιχεία για ν' αυξήσουν την επιφάνεια πρόσληψης μεταβολιτών, συμμετέχουν στην ενεργή πρόσληψη μεταβολιτών απο τις πηγές.



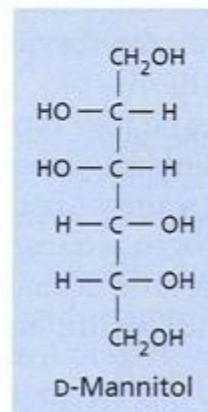
# Ο ηθμώδης χυμός έχει υψηλή περιεκτικότητα σε σάκχαρα

## ❖ Σάκχαρα (80-106 mg/ ml)

Sucrose is a disaccharide made up of one glucose and one fructose molecule. Raffinose, stachyose, and verbascose contain sucrose bound to one, two, or three galactose molecules, respectively.



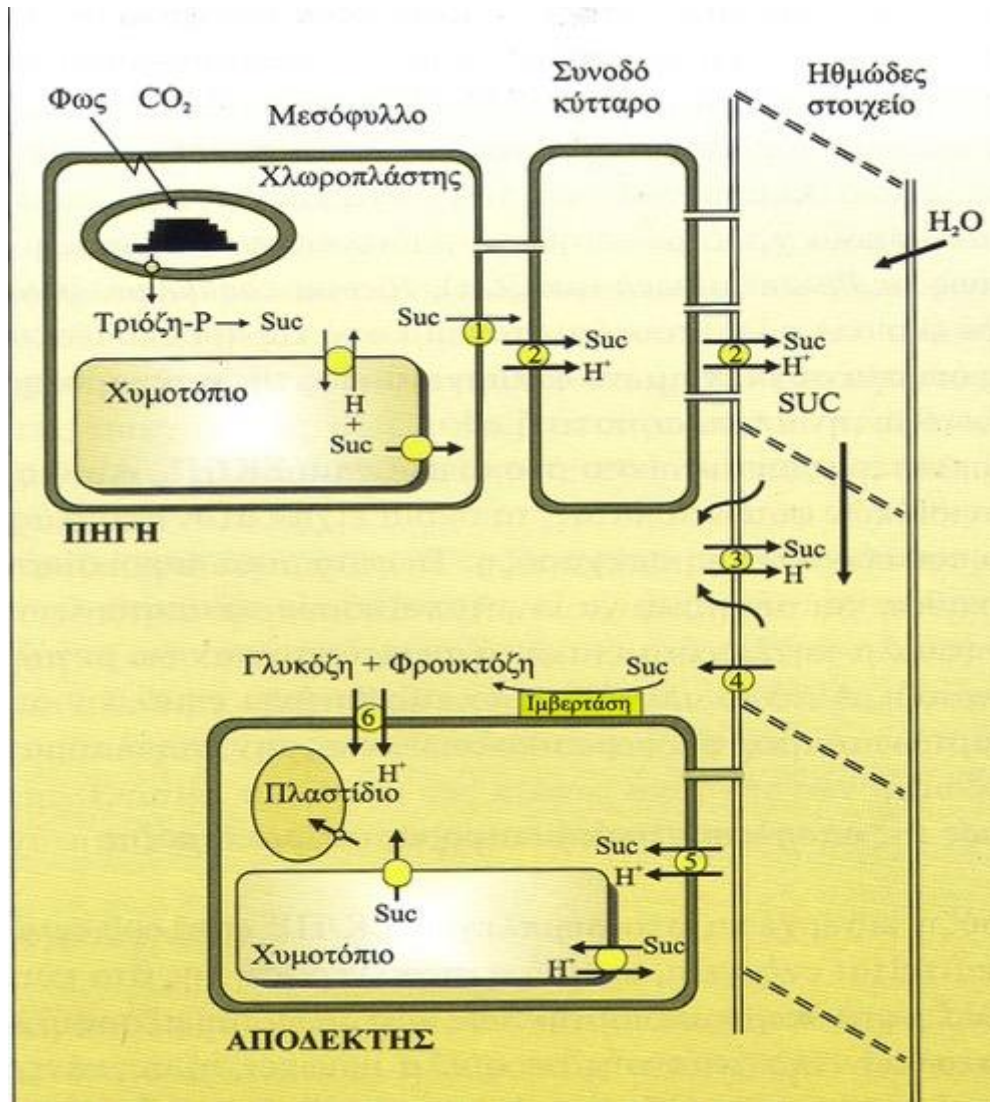
Mannitol is a sugar alcohol formed by the reduction of the aldehyde group of mannose.



Άλλα στοιχεία του ηθμού:

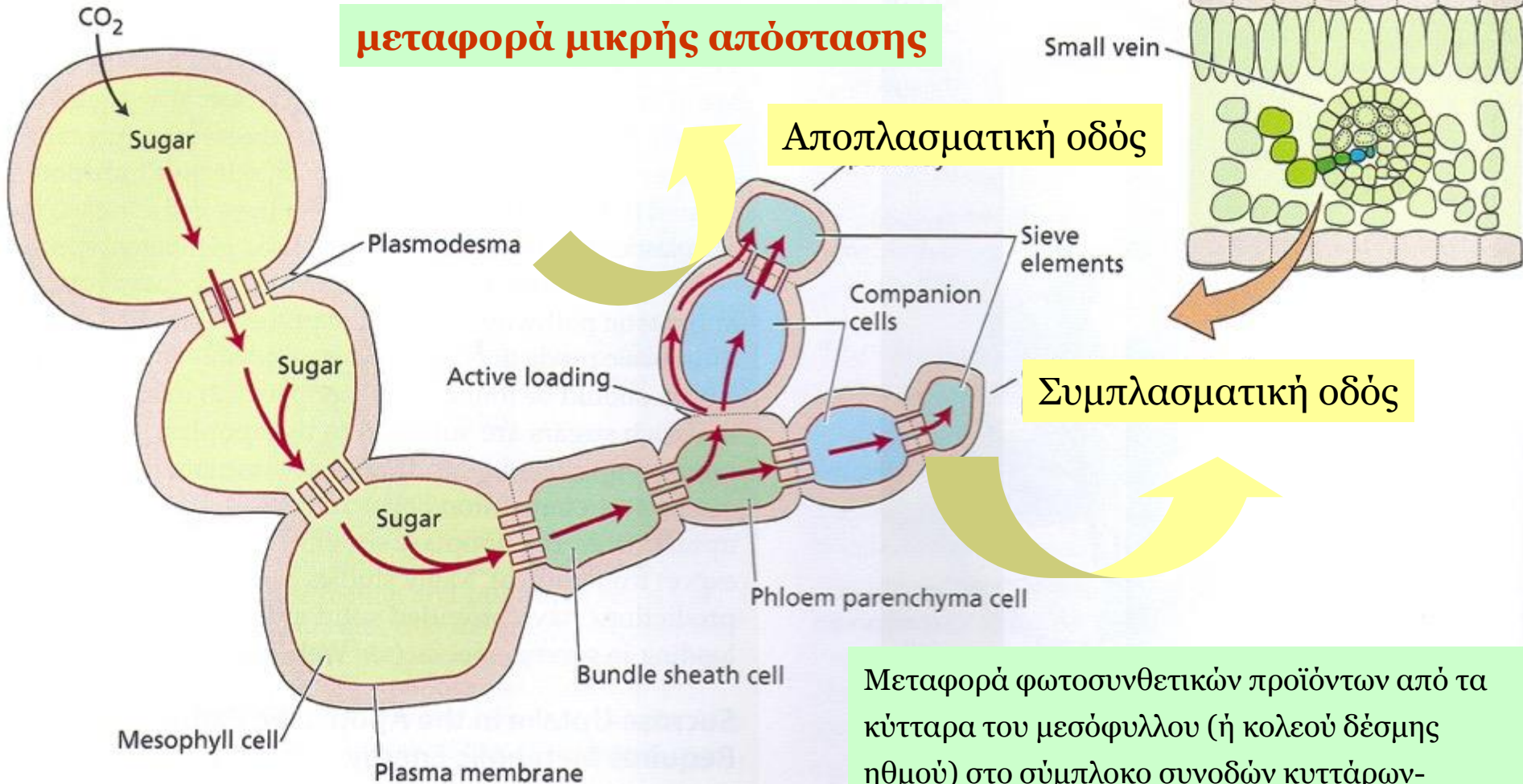
- ❖ αμινοξέα- ουρεΐδες (5.2 mg/ml)
- ❖ Οργανικά οξέα (2-3.2 mg/ml)
- ❖ πρωτεΐνες (1.45-2.2 mg/ml)(P-πρωτεΐνη, κινάσες, θειορεδοξίνη, ουβικουτίνη, chaperones, αναστολείς πρωτεασών)
- ❖ κάλιο (2.3- 4.4 mg / ml)
- ❖ χλώριο (0.355-0.675 mg/ ml)
- ❖ φωσφόρος (0.35 – 0.55 mg/ ml)
- ❖ μαγνήσιο (0.109- 0.122 mg /ml)

# Ο φλοιός φορτώνεται με μεταβολίτες στις πηγές & εκφορτώνεται στους αποδέκτες



# Η φόρτωση του φλοιώματος γίνεται με δύο τρόπους στις πηγές

μεταφορά μικρής απόστασης

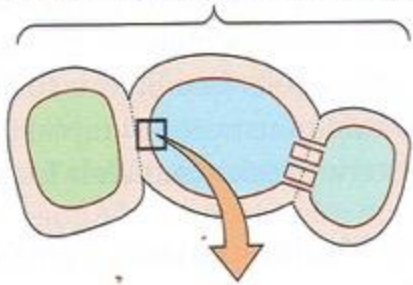


Μεταφορά φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα κύτταρα του μεσόφυλλου (ή κολεού δέσμης ηθμού) στο σύμπλοκο συνοδών κυττάρων-ηθμωδών άρθρων (ΣΚ/ΗΑ) γίνεται μέσω της συμπλασματικής και της αποπλασματικής οδού.



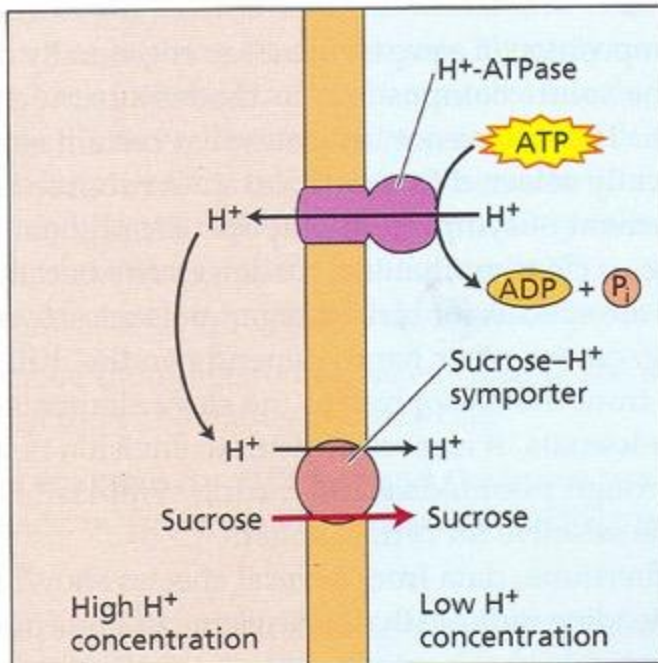
# Η αποπλασματική & η συμπλασματική μεταφορά επιτελούνται σε διαφορετικά φυτικά είδη

Sieve element-companion cell com



## 1) Η αποπλασματική οδός λειτουργεί σε:

- ✓ είδη φυτών με κοινά ή μεταγωγά συνοδά κύτταρα (συνήθως ποώδη, σε ηπειρωτικά ή ξηρά κλίματα)
- ✓ γίνεται αποκλειστικά μεταφορά σακχαρόζης
- ✓ η μεταφορά της σακχαρόζης γίνεται ενεργητικά



**συμμεταφορείς σακχαρόζης-πρωτονίων**  
*SUT1* (ηθμοσωλήνες, υψηλή συγγένεια)  
*SUT2* (ηθμοσωλήνες, υποδοχέας)  
*SUT4* (ηθμοσωλήνες, χαμηλή συγγένεια)  
*SUC2* (συνοδά κύτταρα)

### **Ρύθμιση ταχύτητας μεταφοράς**

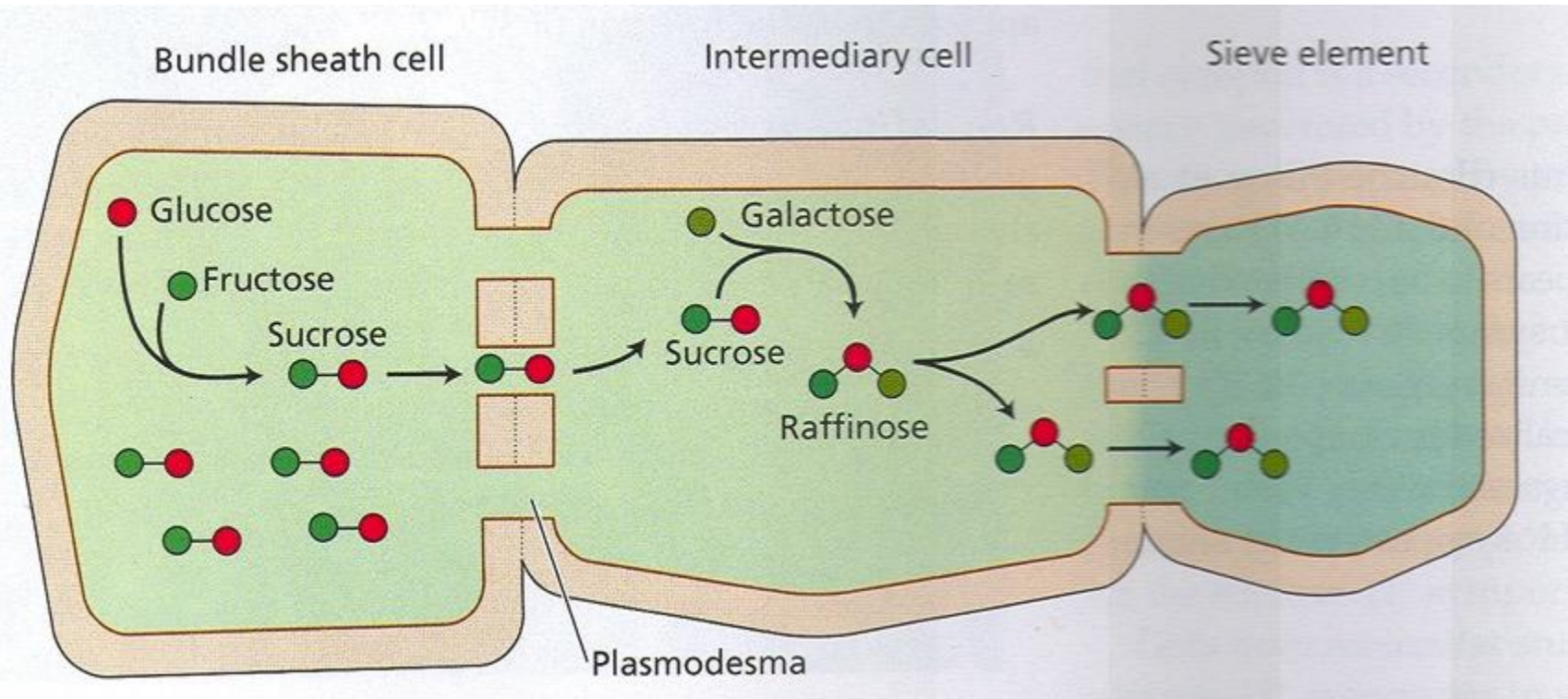
- Από τη συγκέντρωση της σακχαρόζης (και άρα και τη σπαργή των κυττάρων)
- Από τη γενικότερη κατάσταση θρέψης των φυτών



## 2) Η συμπλασματική οδός λειτουργεί

- ✓ είδη φυτών με ενδιάμεσα συνοδά κύτταρα (συνήθως δένδρα, θάμνοι, τροπικά και υποτροπικά)
- ✓ μεταφορά σακχαρόζης αλλά και ραφινόζης και σταχυόζης
- ✓ η μεταφορά της σακχαρόζης γίνεται με διάχυση

### μοντέλο “μηχανισμού παγίδευσης πολυμερούς”

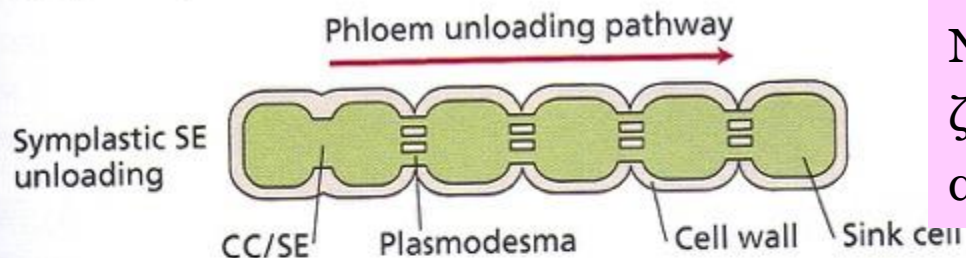


## Εκφόρτωση φλοιώματος (στους αποδέκτες)

Μεταφορά φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα κύτταρα των ηθμωδών άρθρων και η διανομή τους στα κύτταρα των αποδεκτών, όπου μεταβολίζονται ή αποθηκεύονται

Η οδός που ακολουθείται εξαρτάται από το όργανο αποδέκτη και το είδος του φυτού

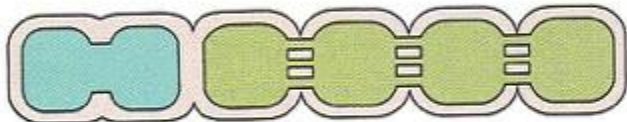
### A) Symplastic phloem unloading



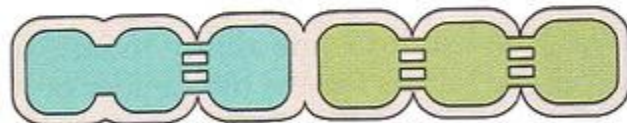
Νεαρά φύλλα, μεριστωματικοί ιστοί και ζώνη επιμήκυνσης νεαρών ριζών, αποθηκευτικά όργανα

### B) Apoplastic phloem unloading

Type 1  
Apoplastic SE  
unloading

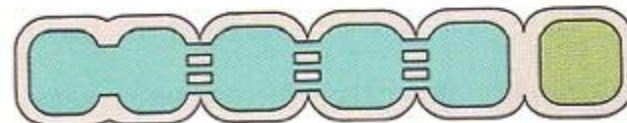


Type 2A  
Symplastic SE  
unloading

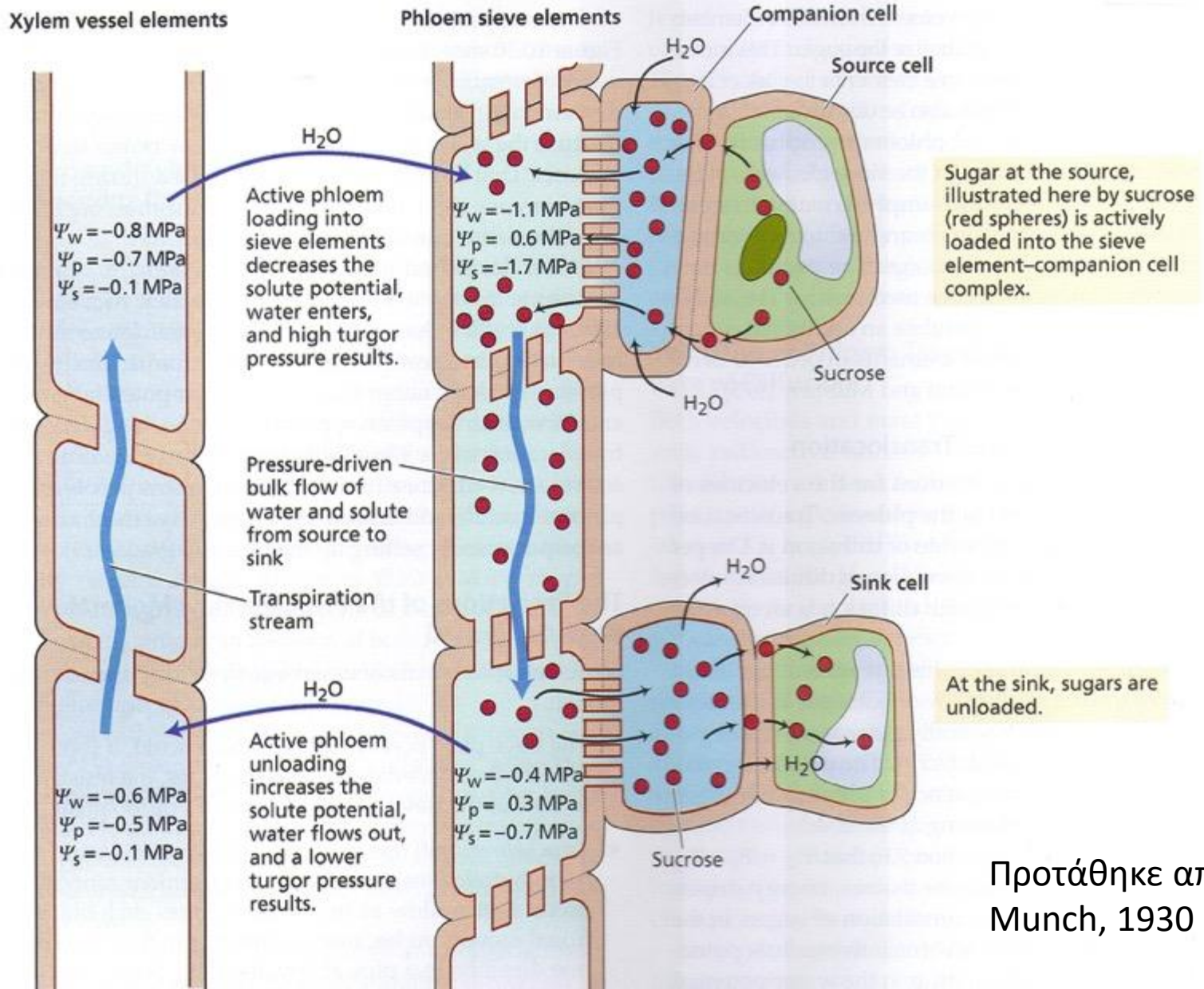


Αναπτυσσόμενα φρούτα και σπέρματα

Type 2B  
Symplastic SE  
unloading



# Το μοντέλο πίεσης-ροής\* είναι η καλύτερη εξήγηση της κίνησης μέσω του φλοιώματος



Sugar at the source, illustrated here by sucrose (red spheres) is actively loaded into the sieve element-companion cell complex.

At the sink, sugars are unloaded.

Προτάθηκε απο:  
Munch, 1930

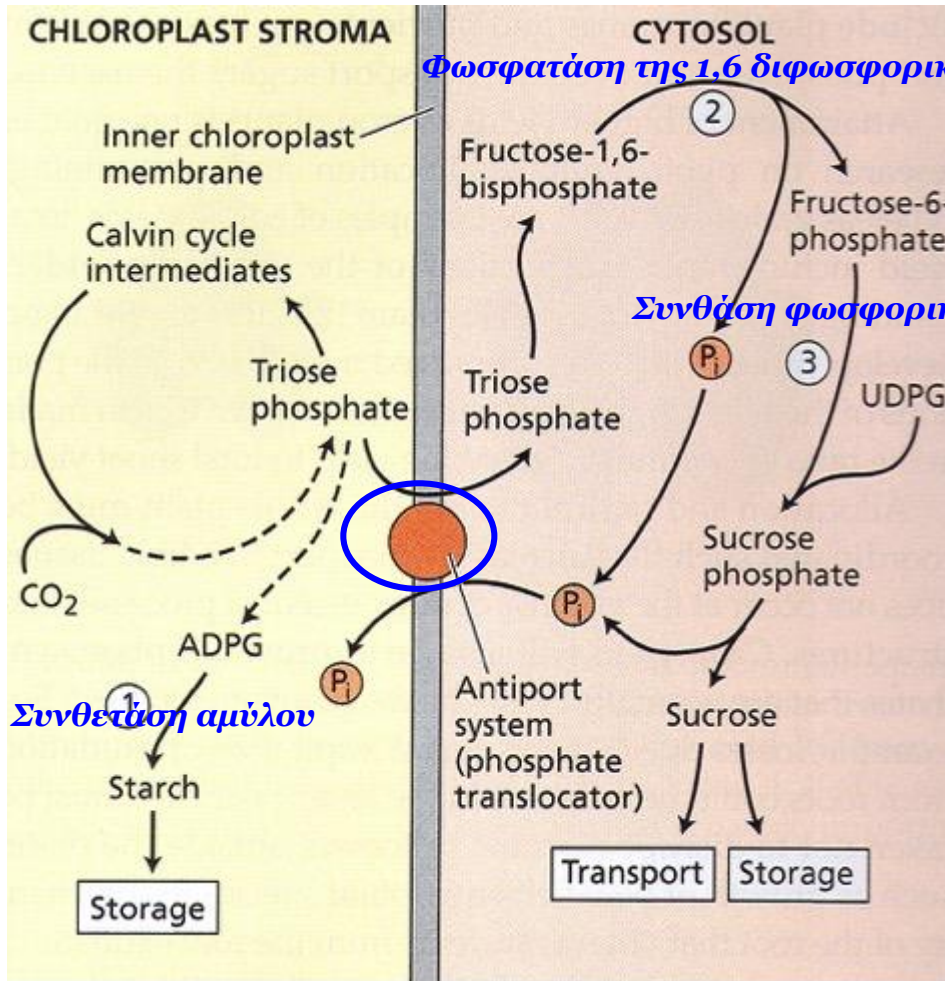


## **Προβλέψεις της θεωρίας που έχουν επιβεβαιωθεί πειραματικά:**

- Οι πόροι των ηθμωδών πλακών θα πρέπει να είναι ανοικτοί
- Σύγχρονη μεταφορά σε ένα μόνο ηθμώδες άρθρο δεν είναι δυνατόν να συμβεί
- Δεν απαιτείται μεγάλη κατανάλωση ενέργειας
- Υπάρχει μια θετική διαβάθμιση πίεσης και η πίεση σπαργής των κυττάρων στις πηγές είναι μεγαλύτερη από αυτή στους αποδέκτες. Η διαφορά της πίεσης πρέπει να είναι αρκετά μεγάλη για να ξεπερνά την αντίσταση κατά τη μεταφορά και να διατηρείται η ταχύτητα μεταφοράς (0.3-1.5 m /h)



# Τα φυτά κατανέμουν τον δεσμευμένο άνθρακα σύμφωνα με τις ανάγκες που αντιμετωπίζουν



Φωσφατάση της 1,6 διφωσφορικής φρουκτόζης

Συνθάση φωσφορικής σακχαρόζης

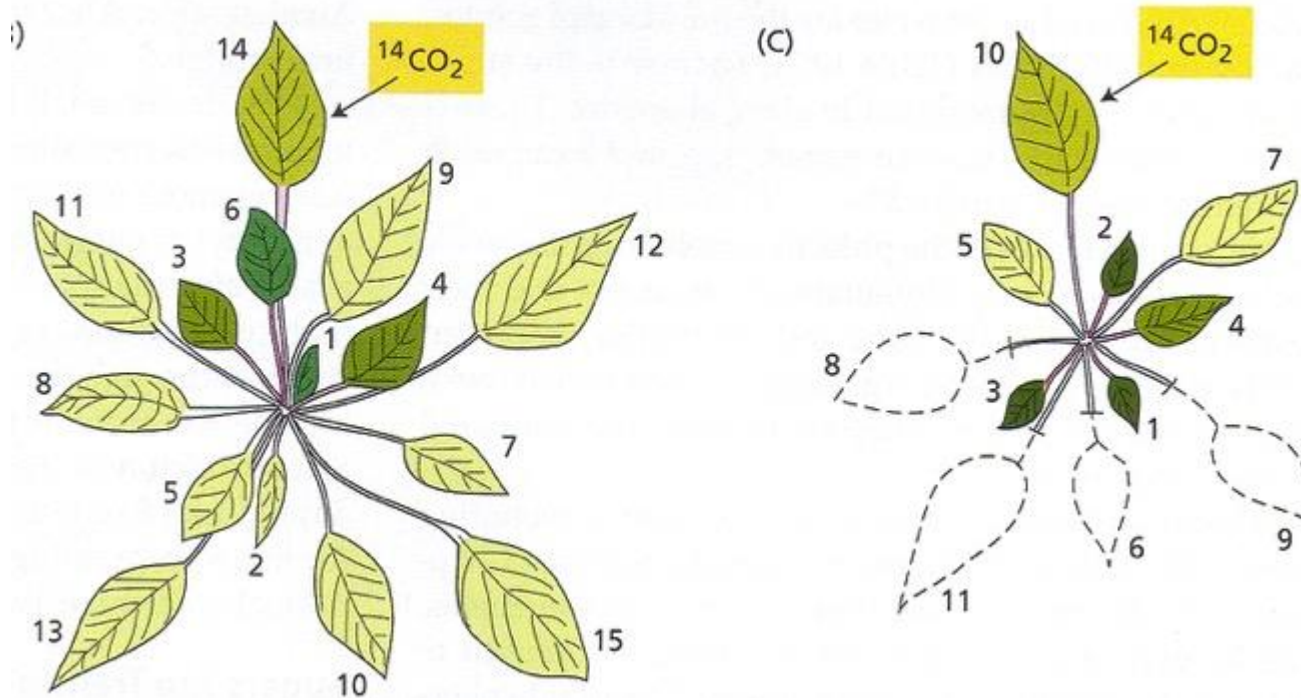
Συνθεσία αμύλου

**Κατανομή:** ρύθμιση της ποσότητας αφομοιωμένου άνθρακα που κατευθύνεται στα διάφορα μεταβολικά μονοπάτια. Ρυθμίζεται από **ένζυμα-κλειδιά** & συντονίζεται από τον **αντιμεταφορέα φωσφορικών-φωσφορικών τριοζών**

✓ Στις πηγές: μεταβολισμός / αποθήκευση / άμεση μεταφορά

✓ Στους αποδέκτες: μεταβολισμός (αύξηση) / αποθήκευση

Τα φωτοσυνθετικά προϊόντα διανέμονται σε διαφορετικές ποσότητες σε κάθε ιστό



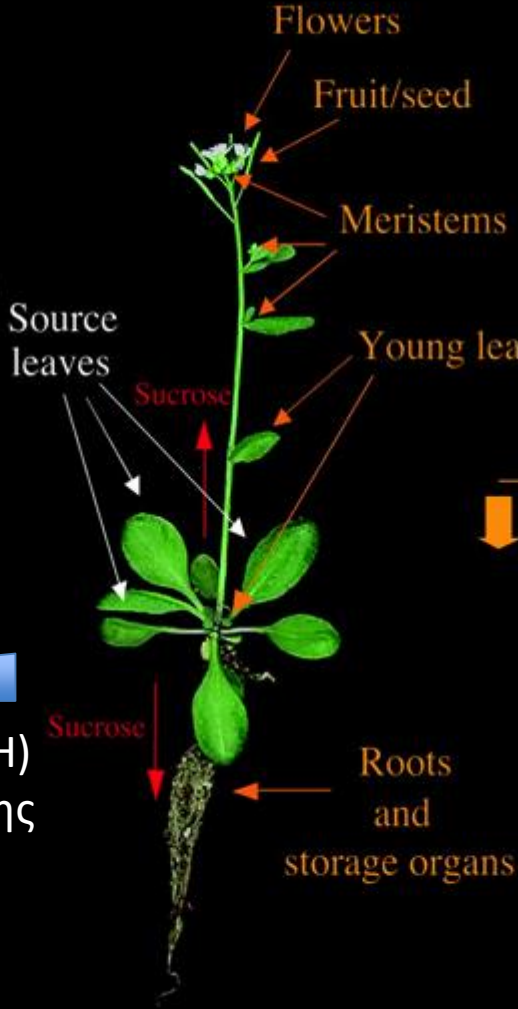
**Διαμερισμός:** διαφορεική διανομή των φωτοσυνθετικών προϊόντων στους διάφορους αποδέκτες. Εξαρτάται από: **Εγγύτητα** (στις πηγές), το **αναπτυξιακό στάδιο**, την **ορθοστοιχεία**, **τροποποίηση του μονολατιού μεταφοράς**, π.χ., τραυματισμός.

# Σύνοψη: Τα φυτά πρέπει να διαμερίσουν τα φωτοσυνθετικά προϊόντα σε όλους του ιστούς

## Source Activity

↑ L Sugar H ↓

Photosynthesis  
Nutrient remobilization  
Export  
Germination



## Sink Activity

↓ L Sugar H ↑

Growth  
Storage  
Respiration

Εκτός από άμεση χρήση στο μεταβολισμό, η σουκρόζη (κύριο, φωτοσυνθετικό προϊόν) έχει σημαντική σηματοδοτική δράση σε πηγές και αποδέκτες ιστούς. Επηρεάζει βασικές αναπτυξιακές, αυξητικές & αναπαραγωγικές διαδικασίες στα φυτά

Χαμηλή (L) & υψηλή (H) συγκέντρωση σουκρόζης επάγουν διαφορετικές διαδικασίες σε ιστούς-πηγές & -αποδέκτες