

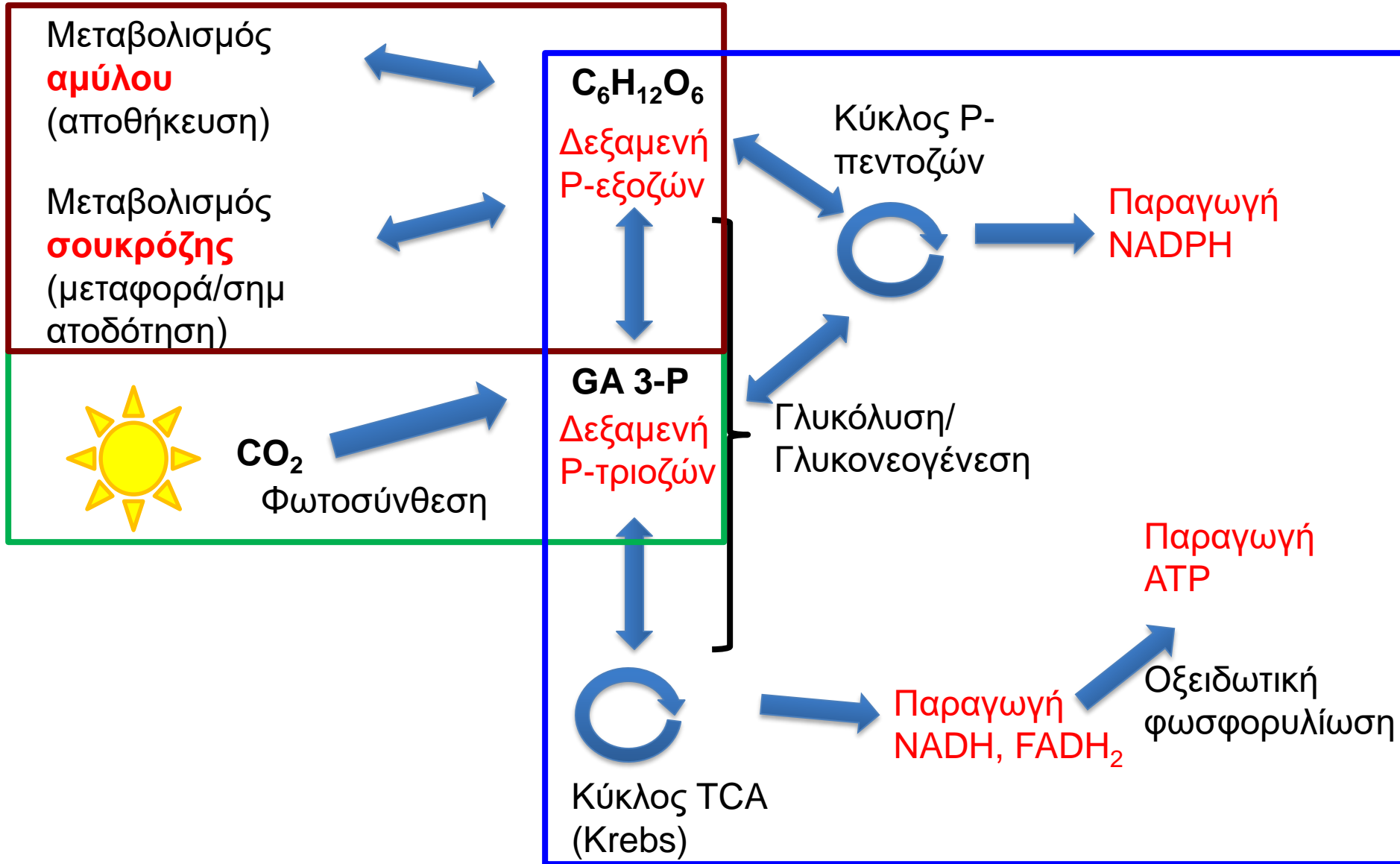
Γιατί να με νοιάζει ο φυτικός μεταβολισμός;



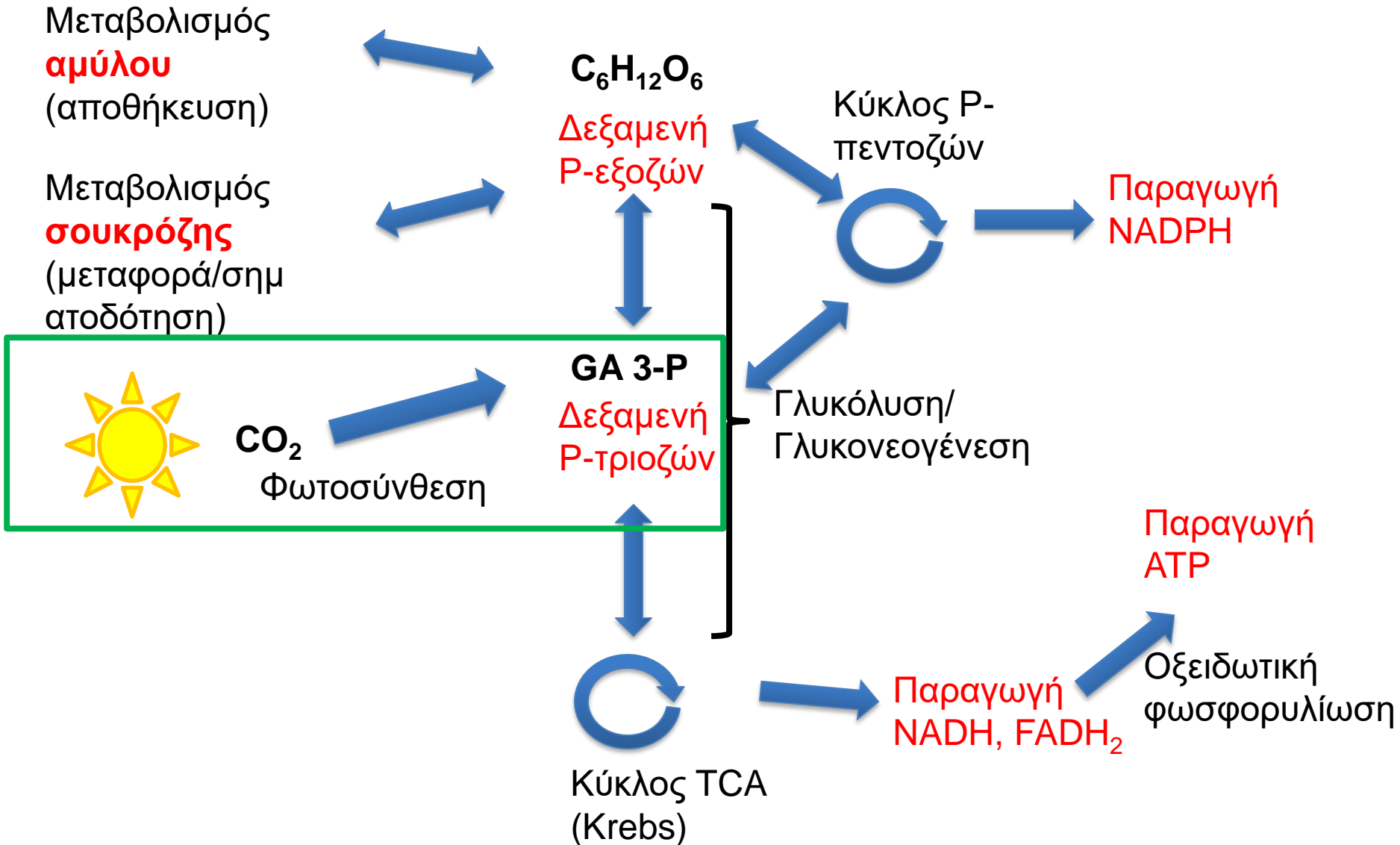
Φυτικός μεταβολισμός: γιατί να με νοιάζει;

- Βασιζόμαστε στον φυτικό μεταβολισμό για:
 - Τροφή
 - Πηγή δομικής ύλης/ενέργειας
 - Φαρμακευτικά & Καλλυντικά
 - Περιβαλλοντική ισορροπία (επίδραση σε κλίμα και μορφολογία)
 - **Ααα...ναι, και για ν' αναπνέουμε!**

Σύνοψη του μεταβολισμού υδατανθράκων στα φυτά



Η φωτοσύνθεση είναι βασική «είσοδος» του άνθρακα στον μεταβολισμό.



**Η φωτοσύνθεση είναι βασική «είσοδος»
του άνθρακα στον μεταβολισμό.**



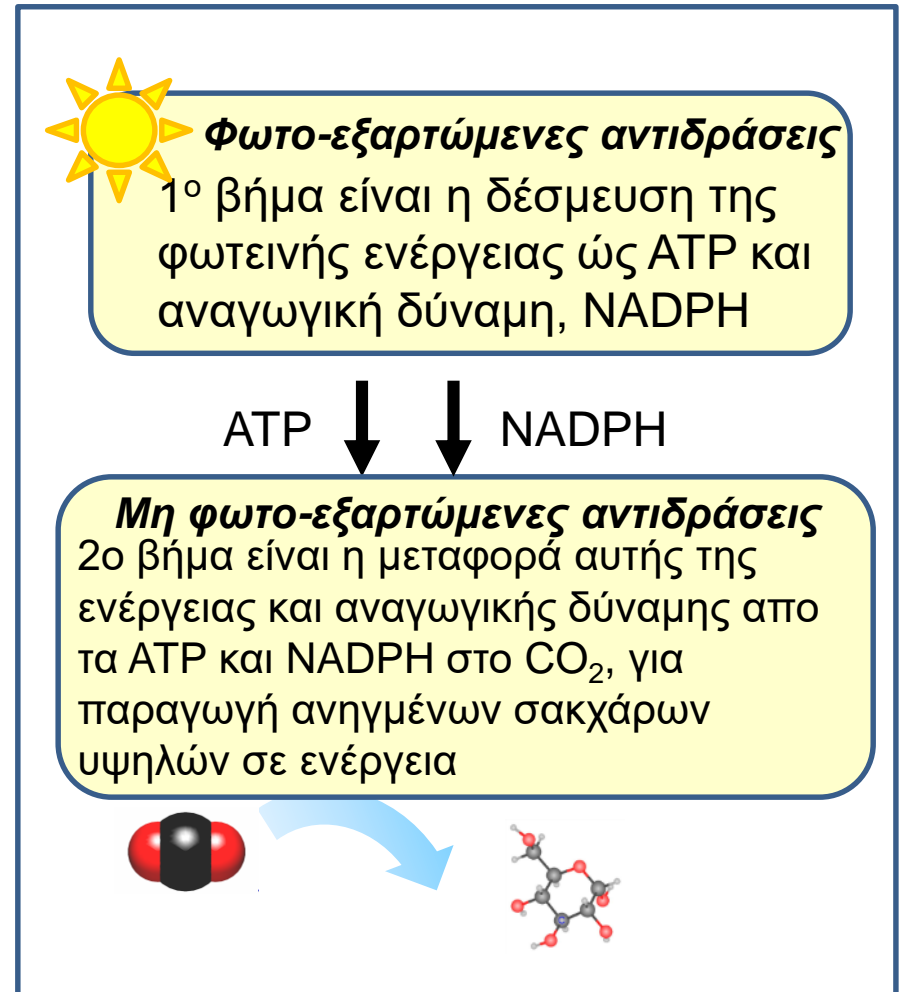
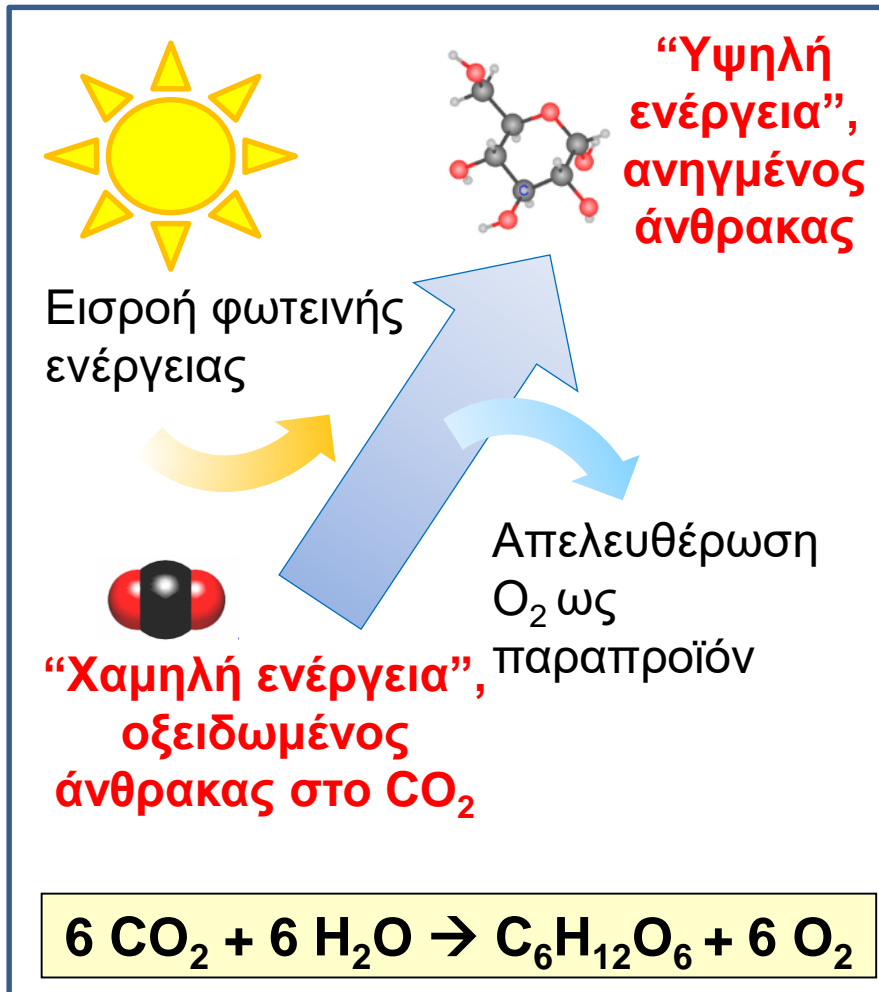
Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση

Φωτο-εξαρτώμενες αντιδράσεις της
φωτοσύνθεσης

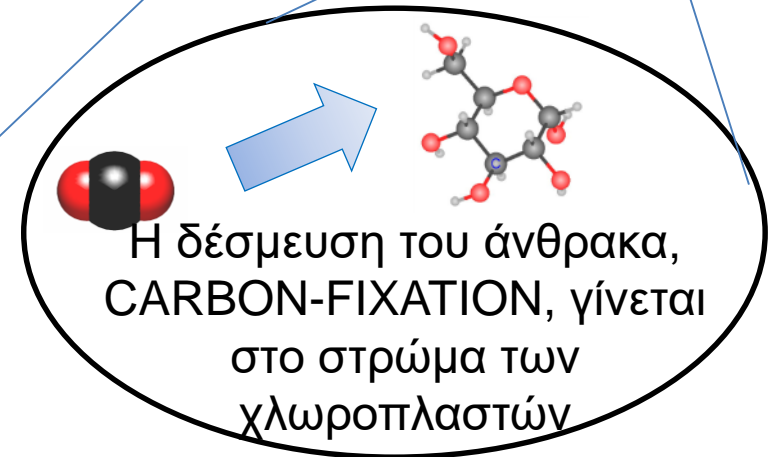
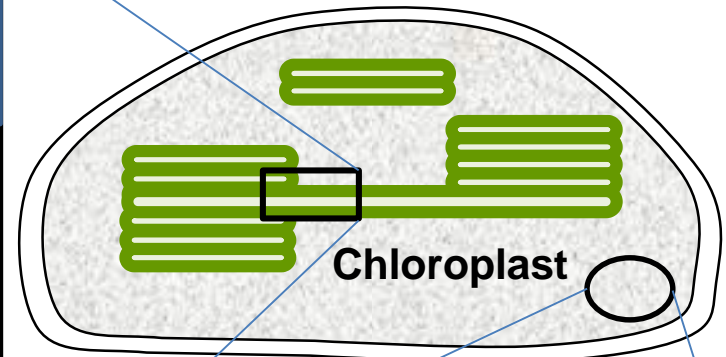
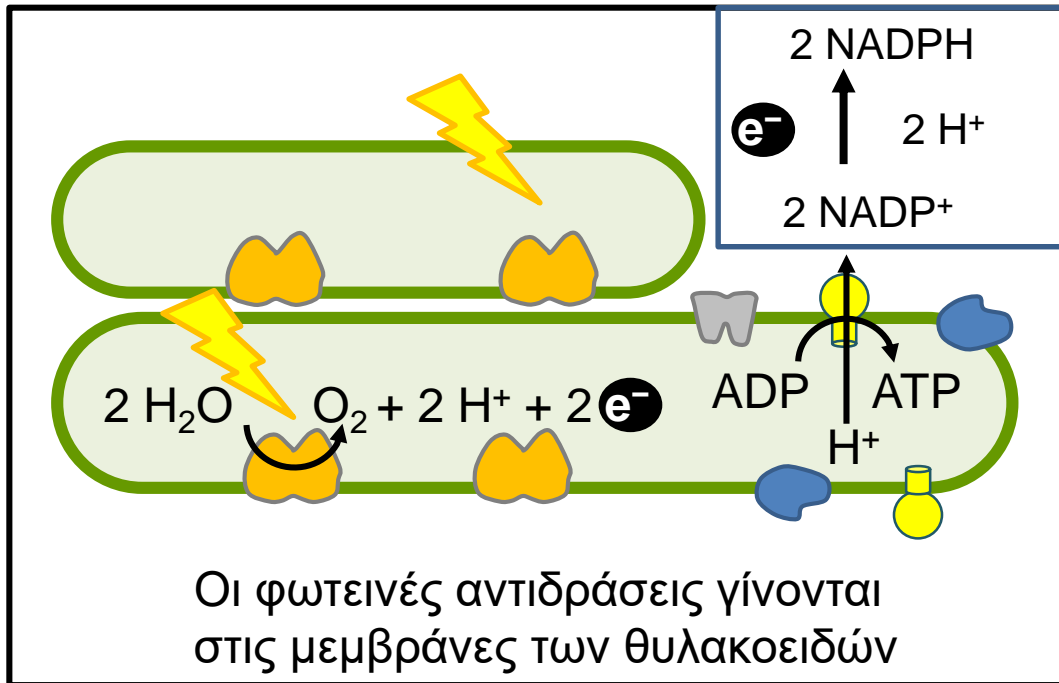
Περίγραμμα του μαθήματος

- **Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση**
- Φώς και χρωστικές
- Καμπύλη απόκρισης στο φως και κβαντική απόδοση
- Πλαστίδια και χλωροπλάστες
- Εξέλιξη και ποικιλομορφία της φωτοσύνθεσης
- «Φωτοσυνθετικοί» μύκητες και ζώα
- Βελτίωση της φωτοσύνθεσης
- Τεχνητή φωτοσύνθεση
- Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων
- Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων
- Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση

Συνοπτικά: Η φωτοσύνθεση δεσμεύει την φωτεινή ενέργεια ως ανηγμένο άνθρακα



Η φωτοσύνθεση ολοκληρώνεται απο δύο ομάδες συζευγμένων αντιδράσεων

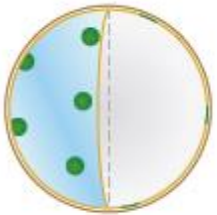


Adapted from Kramer, D.M., and Evans, J. R. (2010). The importance of energy balance in improving photosynthetic productivity. *Plant Physiol.*155: [70–78](#).

Οι φωτεινές αντιδράσεις γίνονται (συνήθως) στις μεμβράνες των θυλακοειδών

Prokaryotes

Gloeobacter violaceus, το μόνο κυανοβακτήριο χωρίς θυλακοειδής μεμβράνες



300 nm

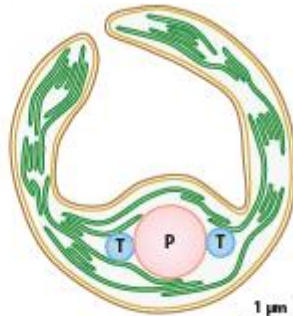


300 nm

Synechocystis spp. PCC6803, μοντέλο κυανοβακτήριο

Eukaryotes

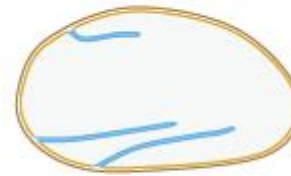
Chlamydomonas reinhardtii, μοντέλο χλωροφύκος



1 μm

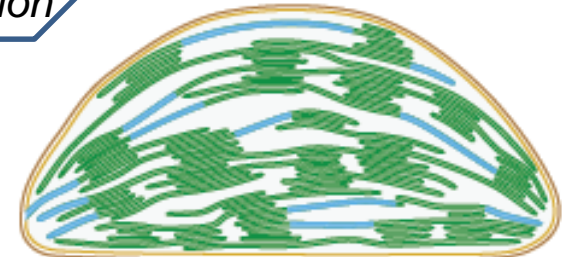
PLANT

Light-induced differentiation



300 nm

Proplastid (Προπλαστίδιο)



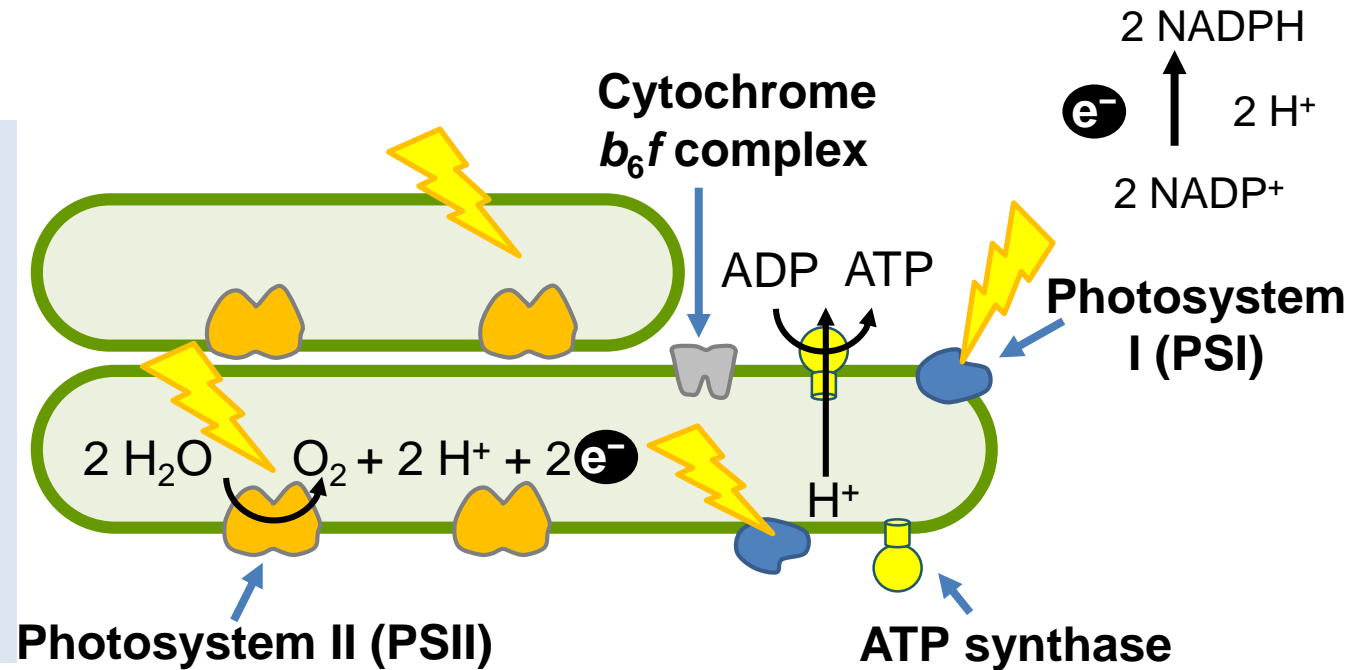
1 μm

Chloroplast

Reproduced with permission © Annual Reviews of Plant Biology Nickelsen, J. and Rengstl, B. (2013). Photosystem II assembly: From cyanobacteria to plants. Annu. Rev. Plant Biol. 64: 609-635.

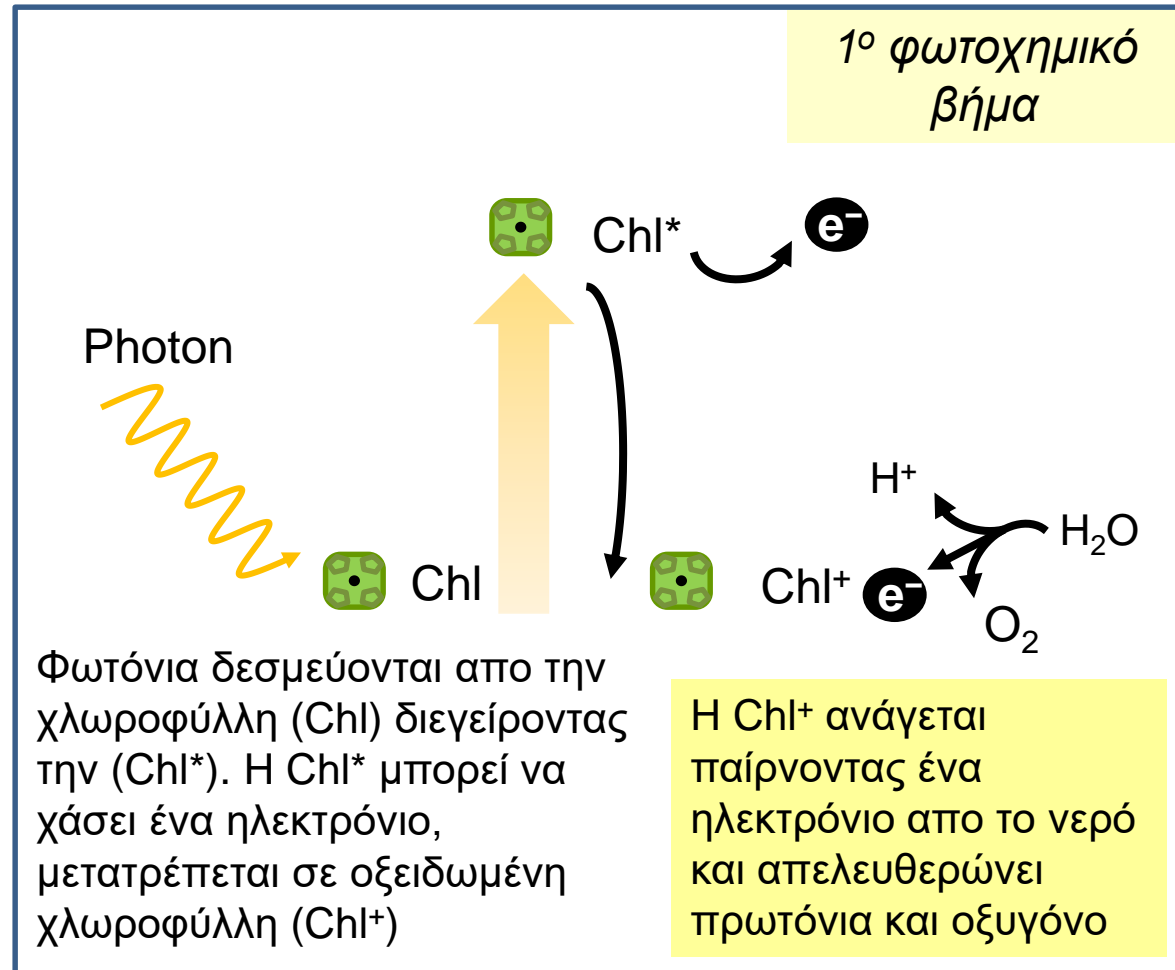
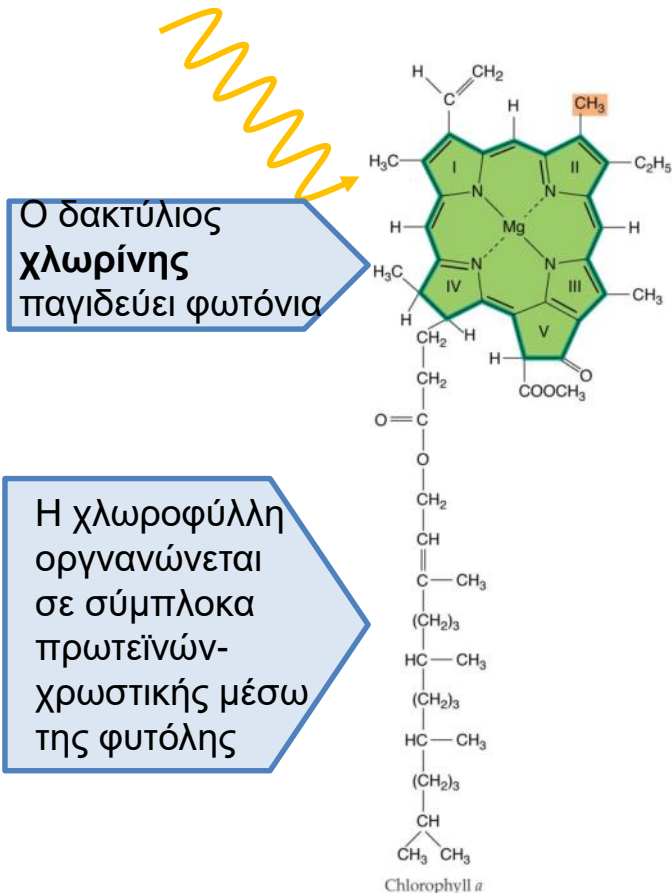
Οι φωτεινές αντιδράσεις παράγουν: O₂, ATP και NADPH

Απαιτούνται αρκετά πολυ-πρωτεϊνικά σύμπλοκα: δύο συστήματα φωτοδέσμευσης (photosystems, **PSI** και **PSII**), το σύμπλοκο **cytochrome b₆f**, και **ATP synthase**



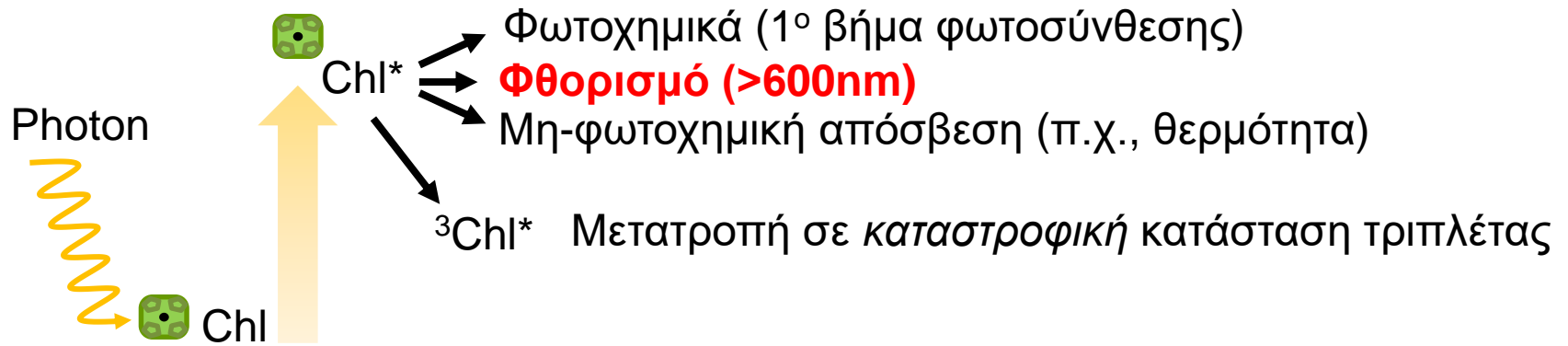
Adapted from Kramer, D.M., and Evans, J. R. (2010). The importance of energy balance in improving photosynthetic productivity. *Plant Physiol.*155: [70–78](#).

Η χλωροφύλλη ξεκινά τις φωτεινές αντιδράσεις δεσμεύοντας την ενέργεια του φωτός



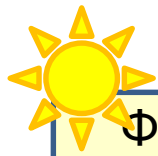
Buchanan, B.B., Gruissem, W. and Jones, R.L. (2015) [Biochemistry and Molecular Biology of Plants](#). American Society of Plant Physiologists.

Η διεγερμένη χλωροφύλλη μπορεί ν' αποδώσει τη δεσμευμένη ενέργεια με διάφορους τρόπους



Η «τύχη» της δεσμευμένης φωτεινής ενέργειας και άρα της φωτοσυνθετικής απόδοσης επηρεάζονται από πολλούς παράγοντες, όπως: θερμοκρασία, διαθεσιμότητα νερού και θρεπτικών, καταπονήσεις (stress), και άλλους παράγοντες.

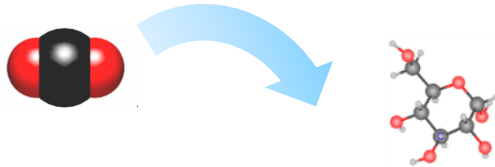
Η θερμοκρασία, ξηρασία, & άλλες καταπονήσεις επηρεάζουν την φωτοσυνθετική απόδοση



Φωτο-εξαρτώμενες αντιδράσεις



Αντιδράσεις δέσμησης άνθρακα

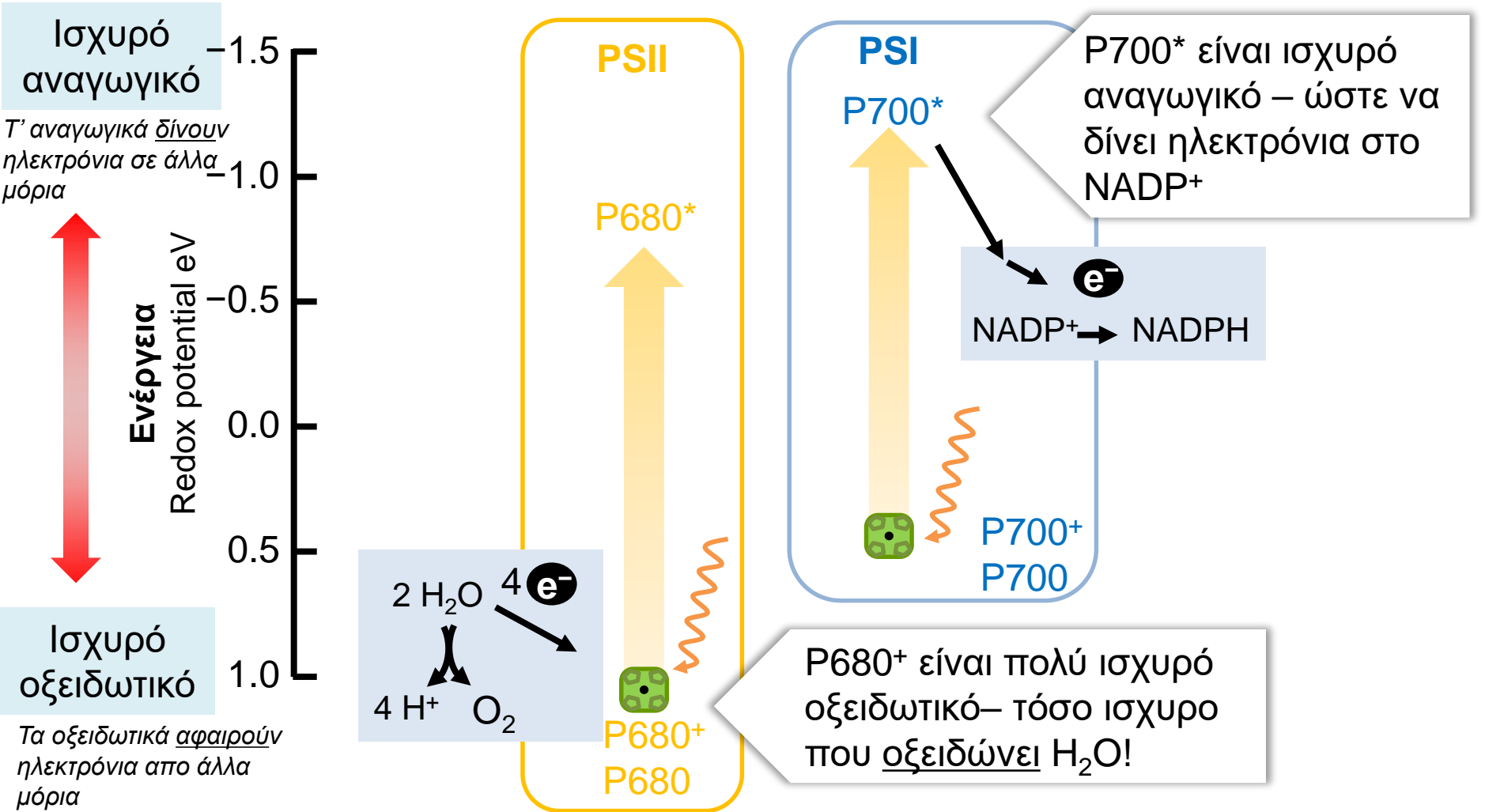


Οι δύο αυτές ομάδες αντιδράσεων συνδέονται μέσω των διαθέσιμων ATP/ADP and NADPH/NADP⁺

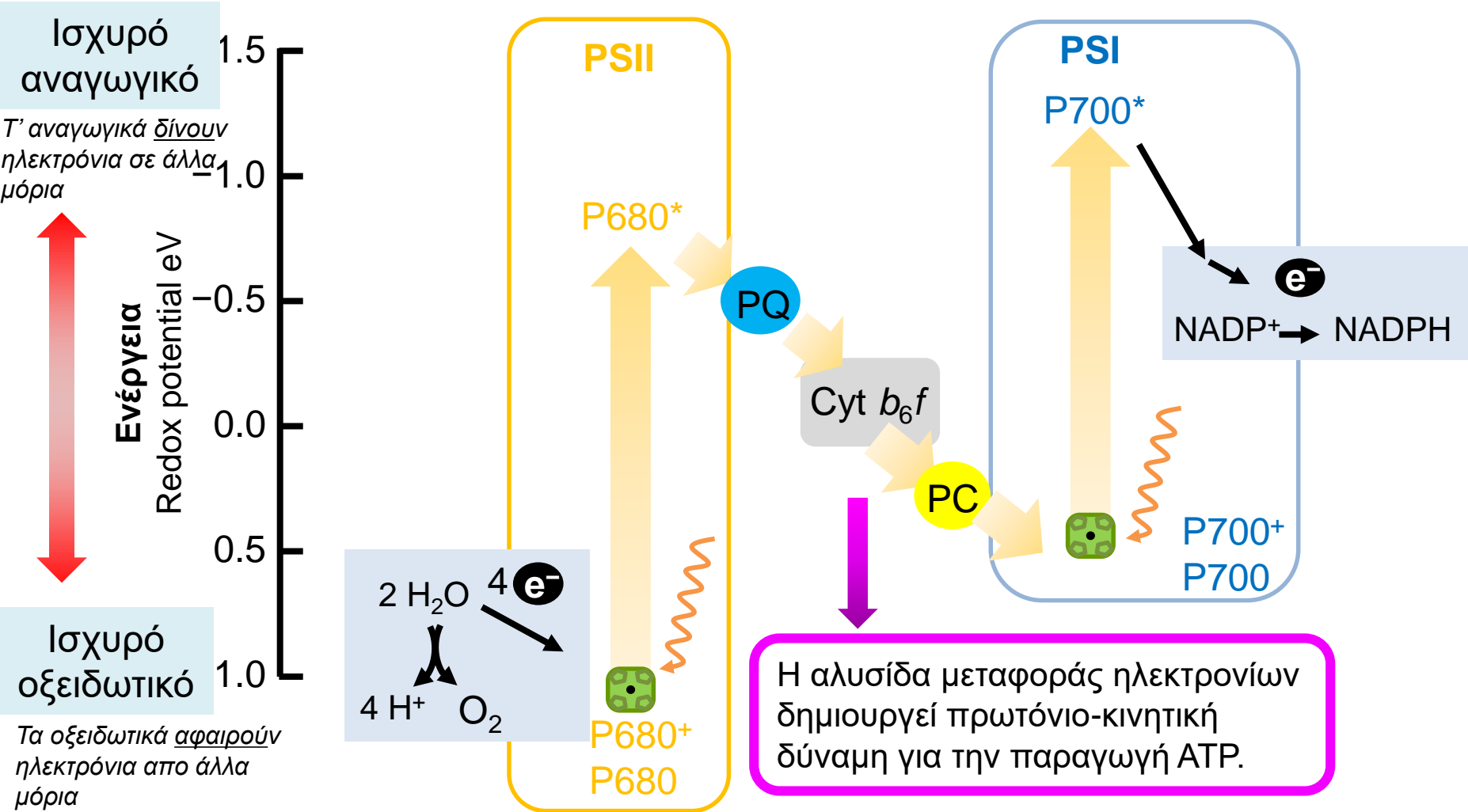
Παράδειγμα....

- Η υψηλή θερμοκρασία επηρεάζει την σταθερότητα πρωτεϊνικών συμπλόκων και τη ρευστότητα των θυλακοειδών μεμβρανών
- Η Χαμηλή θερμοκρασία καθυστερεί τις ενζυμικές αντιδράσεις
- Η ξηρασία επάγει το κλείσιμο των στομάτων, μειώνοντας την πρόσληψη και άρα δέσμηση του CO₂
- Έλλειψη/τοξική συσσώρευση θρεπτικών επηρεάζουν τα συστήματα μεταφοράς ηλεκτρονίων

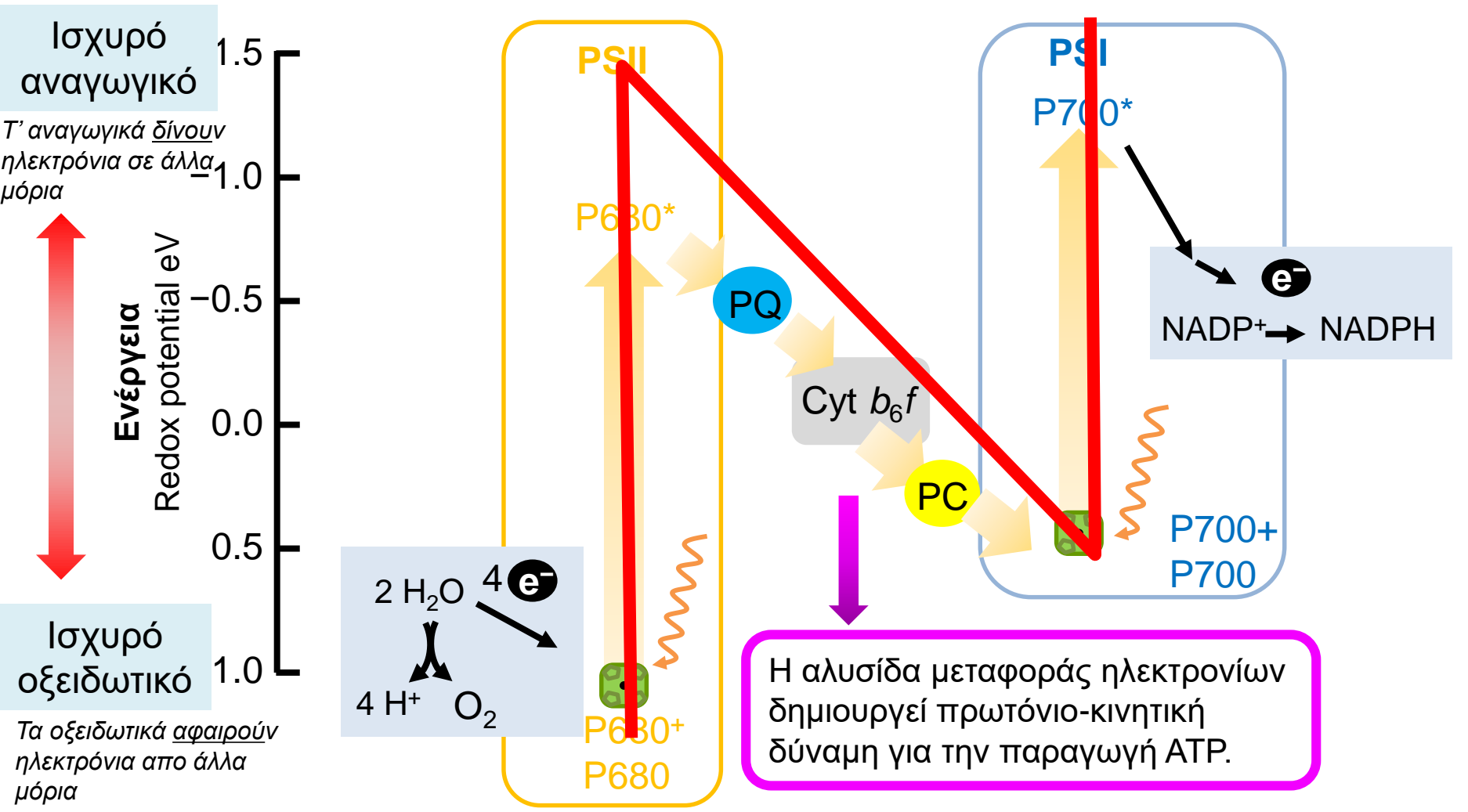
Η «οξυγενική» φωτοσύνθεση απαιτεί ΔΥΟ φωτοσυστήματα



PSI & PSII συνδέονται με μια αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων



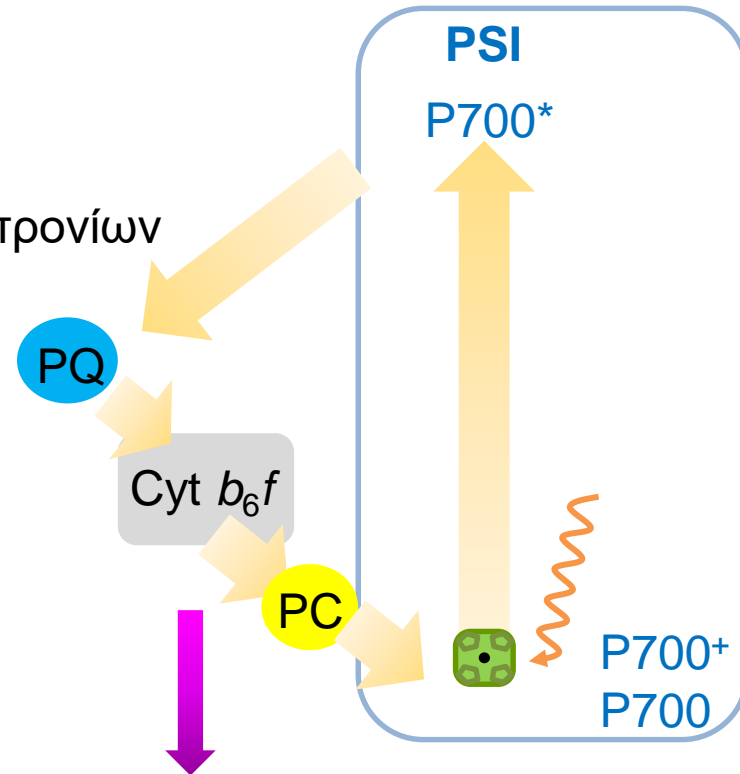
Αυτό το διάγραμμα λέγεται Z-scheme (σχήμα Z)



Το PSI λειτουργεί χωρίς το PSII, αλλά δεν παράγει O₂, ούτε NADPH

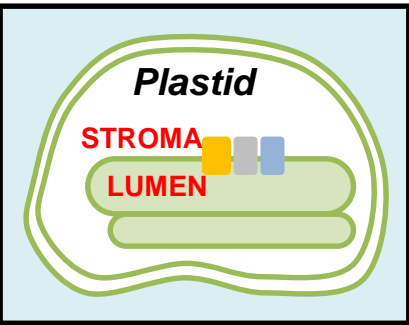
Κυκλική μεταφορά ηλεκτρονίων:

- Λειτουργεί το PSI
- Δεν συμμετέχει το PSII
- Συμμετέχει η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων
- Παράγεται ATP
- Δεν εκλύεται O₂
- Δεν παράγεται NADPH

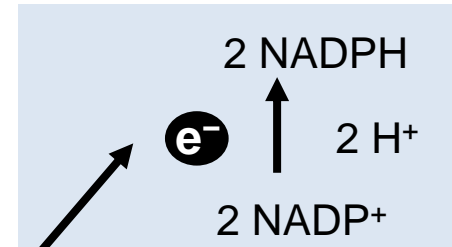


Η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων δημιουργεί πρωτόνιο-κινητική δύναμη για την παραγωγή ATP.

Τα φωτοσυστήματα είναι ενσωματωμένα στις μεμβράνες των θυλακοειδών

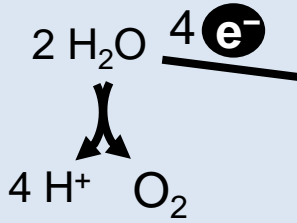


Cytochrome b_6f
(Cyt b_6f) πολυ-πρωτεϊνικό σύμπλοκο ενσωματωμένο στη μεμβράνη

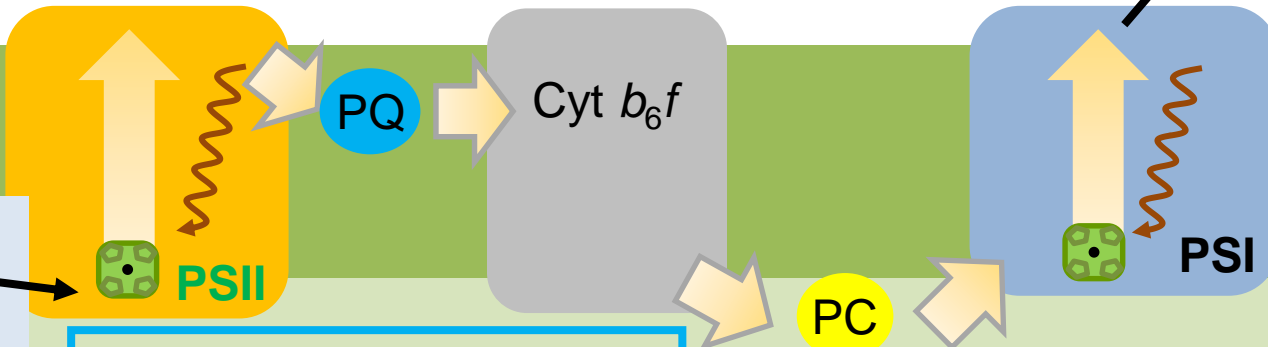


STROMA

Thylakoid Membrane

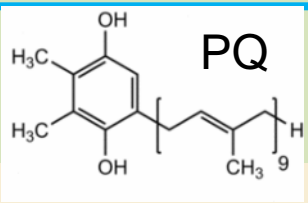


LUMEN

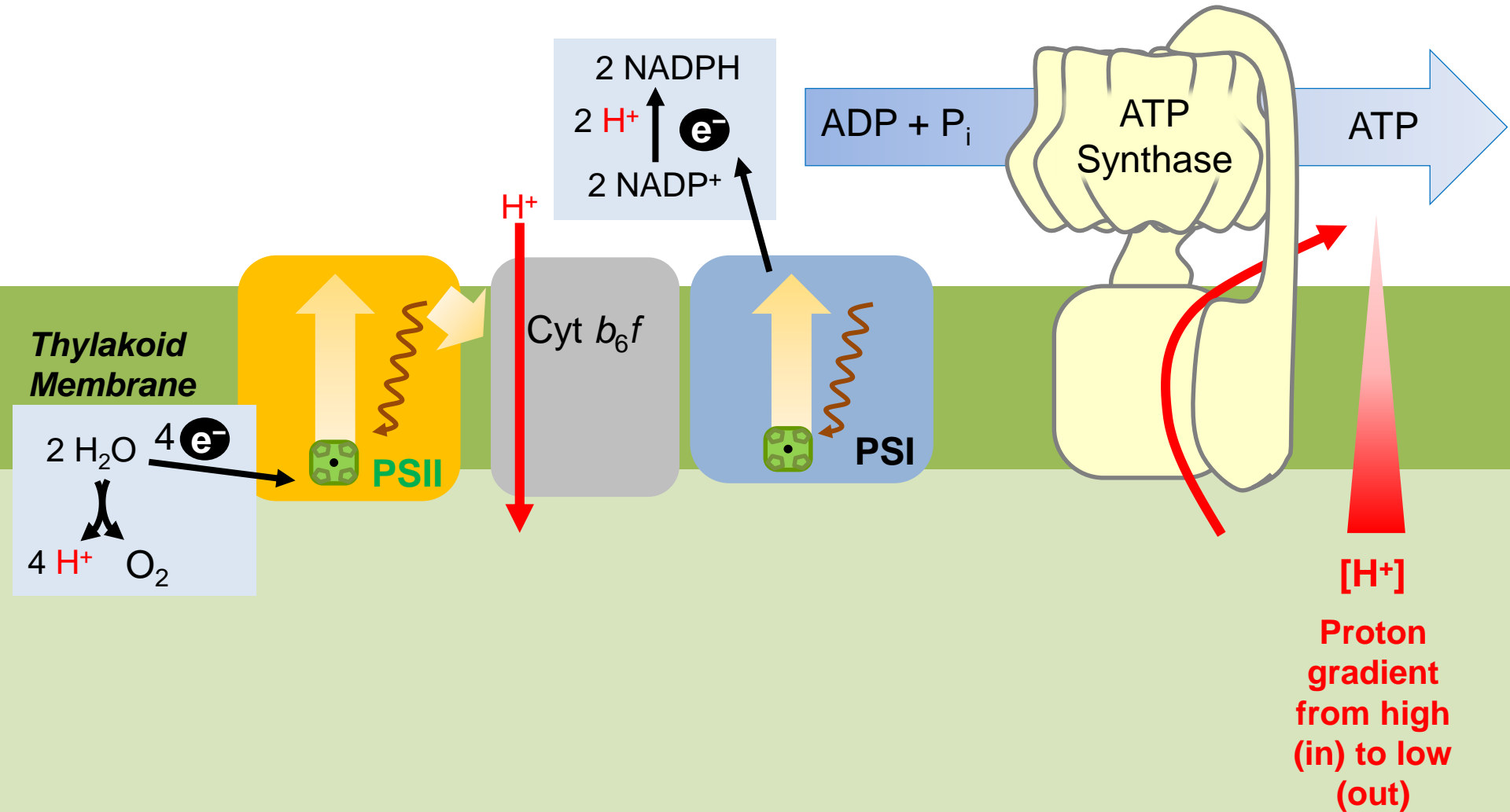


Η plastoquinone (PQ-πλαστοκινόνη) είναι μικρό, κινητό, μόριο-μεταφορέας ηλεκτρονίων

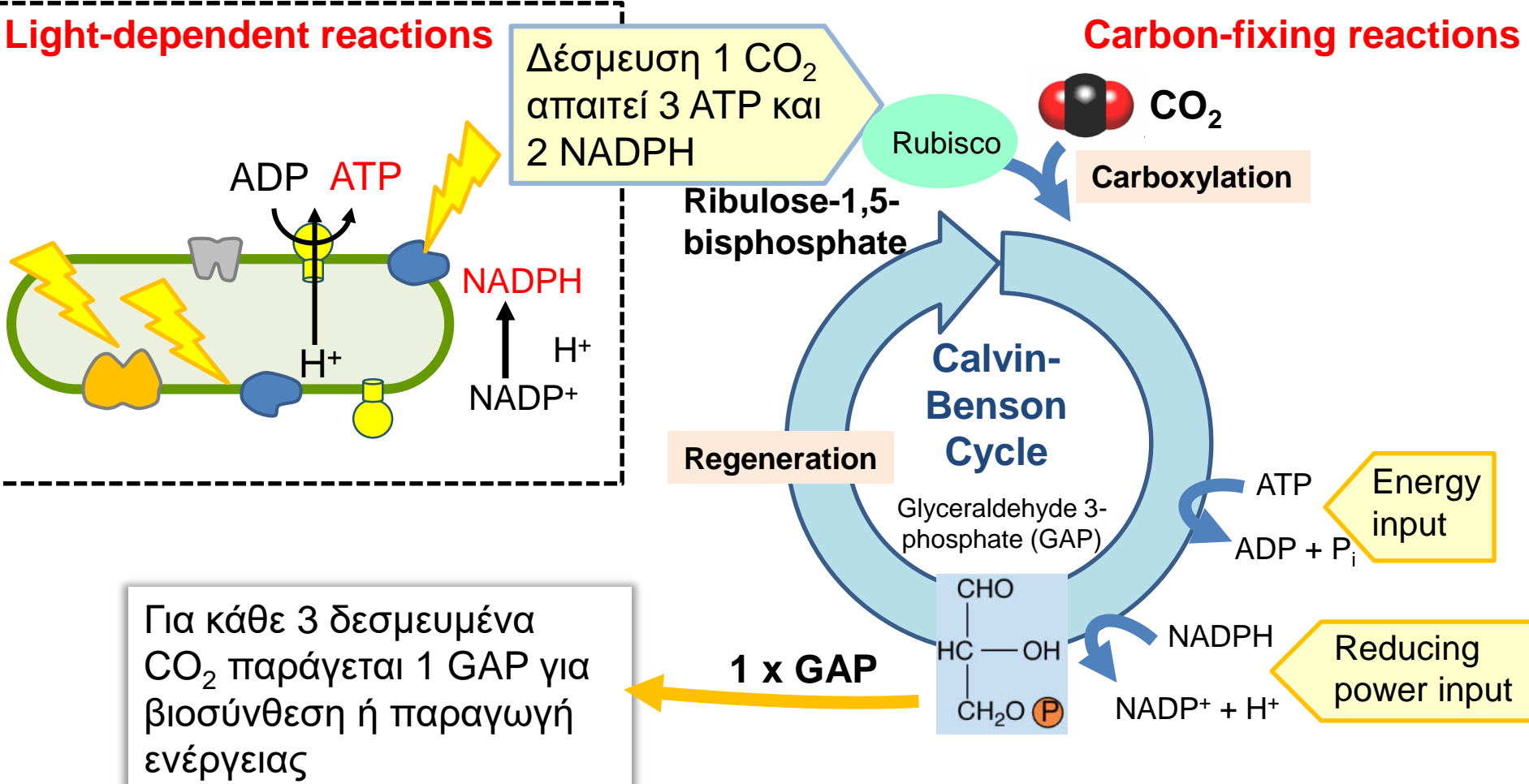
Η plastocyanin (PC-πλαστοκυανίνη) είναι μικρή, κινητή, πρωτεΐνη-μεταφορέας ηλεκτρονίων



Ηλεκτρικές και H⁺ βαθμιδώσεις οδηγούν στην σύνθεση ATP



Τα προϊόντα των φωτο-εξαρτώμενων αντιδράσεων καταναλώνονται στη δέσμευση άνθρακα



Adapted from: Buchanan, B.B., Gruissem, W. and Jones, R.L. (2000) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists.

Περίγραμμα του μαθήματος

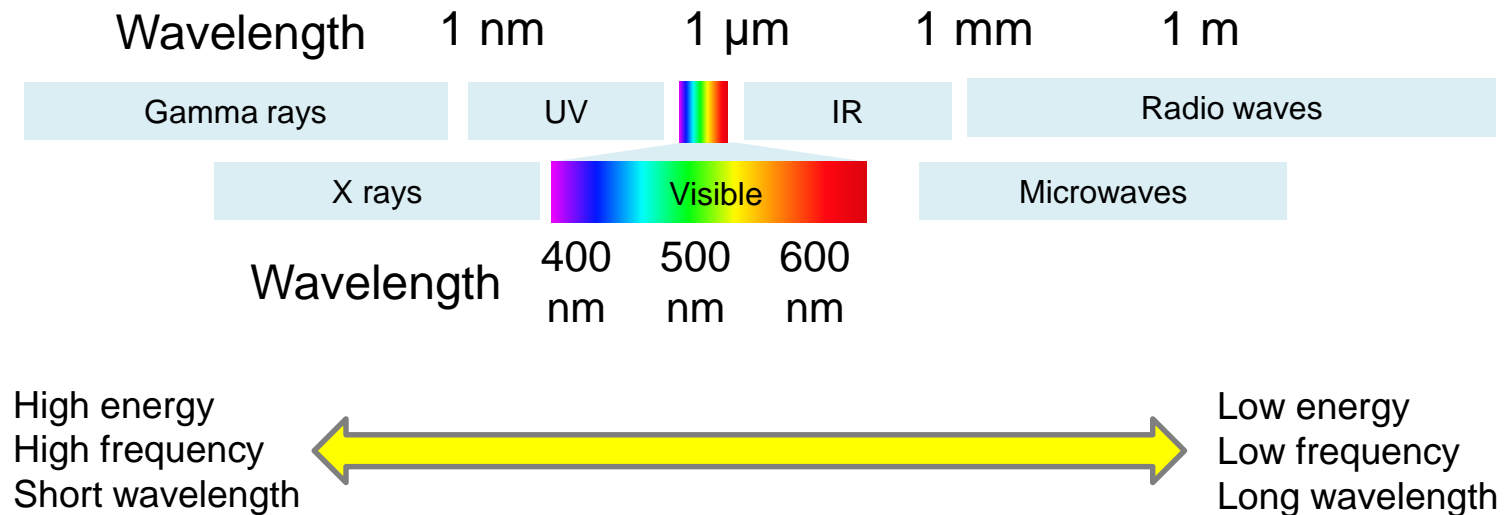
- Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση
- **Φώς και χρωστικές**
- Καμπύλη απόκρισης στο φώς και κβαντική απόδοση
- Πλαστίδια και χλωροπλάστες
- Εξέλιξη και ποικιλομορφία της φωτοσύνθεσης
- «Φωτοσυνθετικοί» μύκητες και ζώα
- Βελτίωση της φωτοσύνθεσης
- Τεχνητή φωτοσύνθεση
- Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων
- Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων
- Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση

Φως και χρωστικές

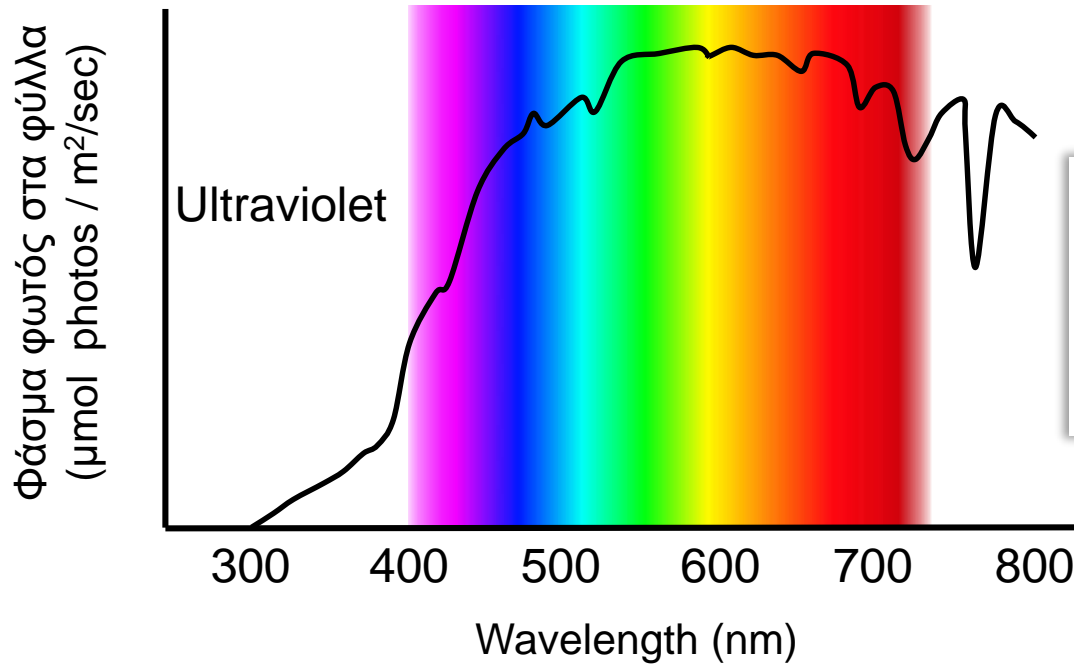
Το φως έχει σταθερή ταχύτητα, $c = 3 \times 10^8$ m/sec. Η συχνότητα (ν) είναι αντιστρόφως ανάλογη με το μήκος κύματος (λ):

$$\nu = c / \lambda$$

Η φωτεινή ενέργεια είναι ανάλογη της συχνότητας: $E = h\nu$ και αντιστρόφως ανάλογη του μήκους κύματος. Άρα, φως με **μικρό μήκος κύματος** (π.χ., UV) έχει **μεγαλύτερη ενέργεια** από φως **μεγάλου μήκους κύματος**.

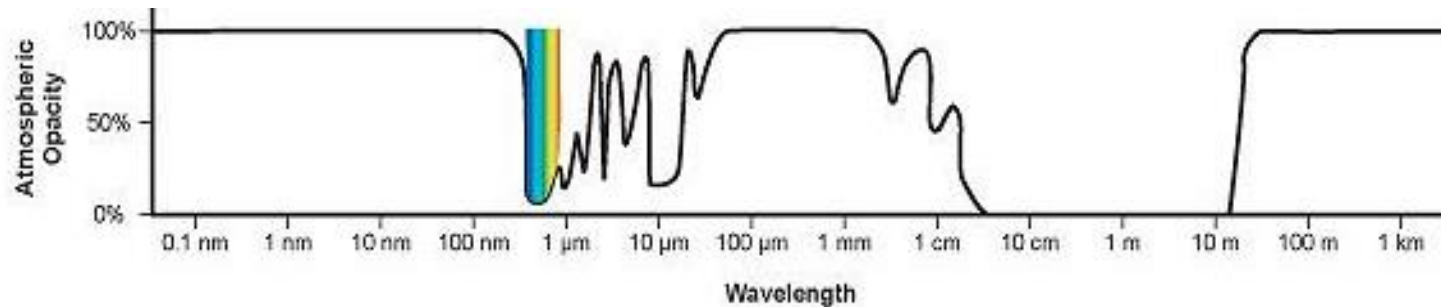


Το φως που φτάνει στα φύλλα είναι κυρίως στο ορατό φάσμα (400 – 700 nm)



Ο ήλιος εκπέμπει φως σε πολλά μήκη κυματος, αλλά τα πολύ χαμηλά μήκη κύματος απορροφούνται απο την ατμόσφαιρα.

Η ατμόσφαιρα απορροφά τα πολύ χαμηλά μήκη κύματος



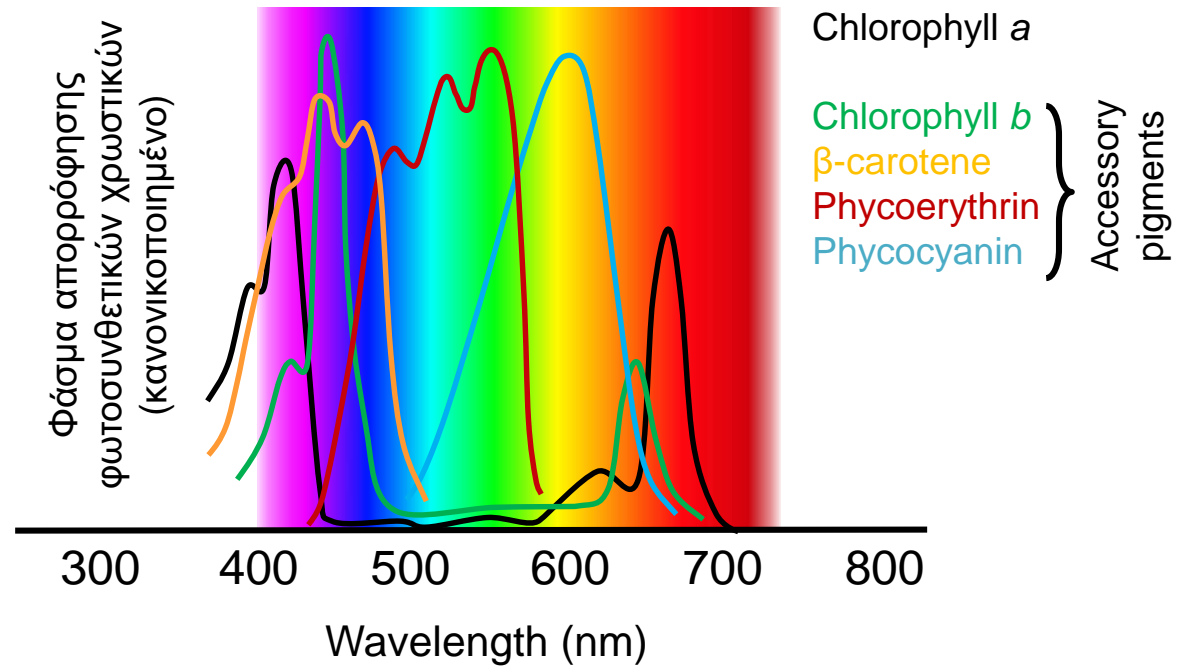
NASA

Συνολικά οι γνωστές φωτοσυνθετικές χρωστικές καλύπτουν όλο το ορατό φάσμα

Όλα τα φωτοσυνθετικά συστήματα που εξαρτώνται από την χλωροφύλλη περιέχουν **chlorophyll a**

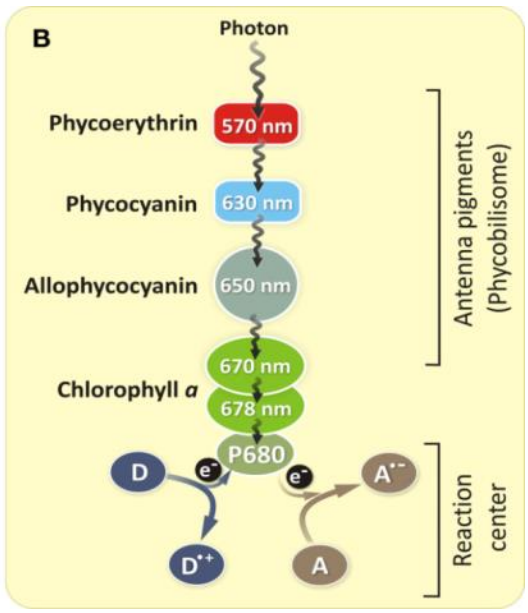
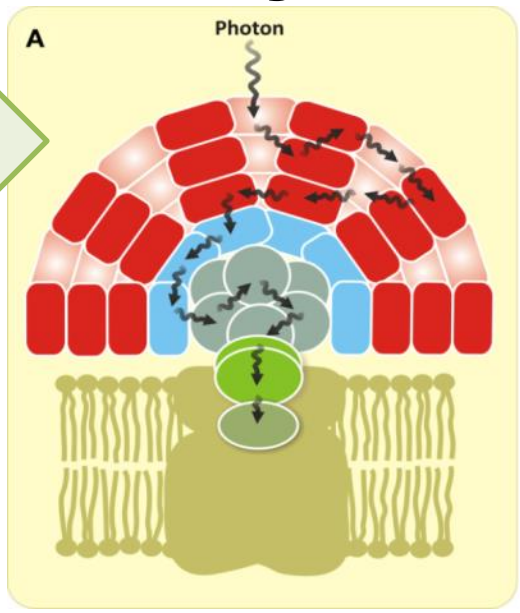
Τα διάφορα συστήματα-κεραίες δέσμευσης φωτός περιέχουν διαφορετικές επιπλέον χρωστικές για να διευρύνουν το φάσμα απορρόφησής τους.

- **Chlorophyll b** βρίσκεται σε φυτά ξηράς, χλωροφύκη και κυανοβακτήρια
- **Carotenoids** (καροτενοειδή) σε όλα τα φωτοσυνθετικά συστήματα που βασίζονται στην χλωροφύλλη
- **Phycoerythrin** (φυκοερυθρίνη) σε κυανοβακτήρια και φύκη εκτός χλωροφυκών και **phycocyanin** (φυκοκυανίνη) σε κυανοβακτήρια



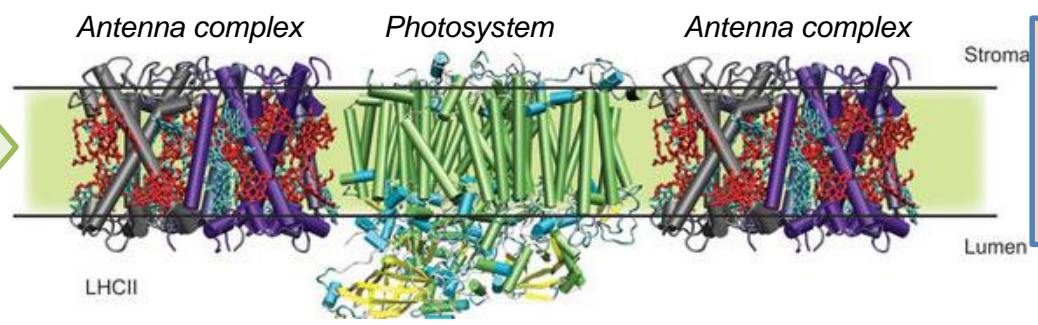
Οι βοηθητικές χρωστικές οργανώνονται σε σύμπλοκα-κεραίες δίπλα στα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων

Στα κυανοβακτήρια οι βοηθητικές χρωστικές βρίσκονται στα φυκοβιλισόματα



Συστήματα κεραίες μεταφέρουν ενέργεια στο κέντρο αντίδρασης

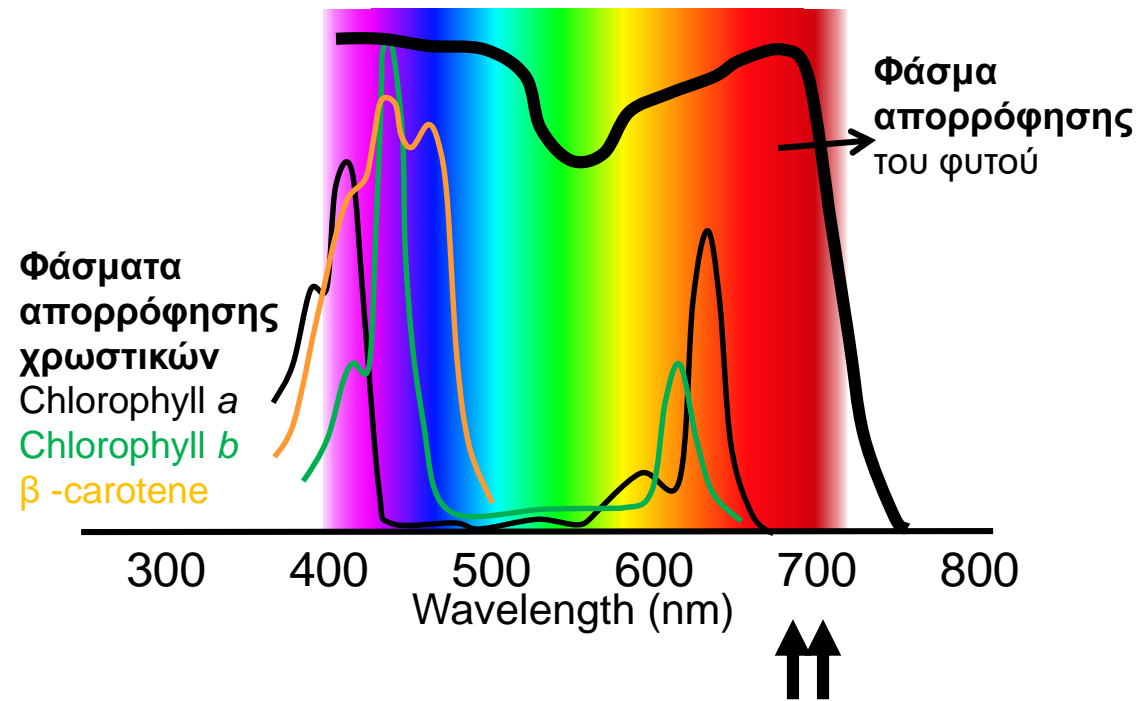
Στα χλωροφύκη και φυτά οι βοηθητικές χρωστικές βρίσκονται στην μεμβράνη των θυλακοειδών



Οργανώνονται σε σύμπλοκα συλλογής φωτός, LHCs

Govindjee and Shevela, D. (2011). Adventures with cyanobacteria: a personal perspective. *Frontiers in Plant Science*, 2: 28; Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Scholes, G.D., Fleming, G.R., Olaya-Castro, A. and van Grondelle, R. (2011). Lessons from nature about solar light harvesting. *Nat. Chem.* 3: 763-774.

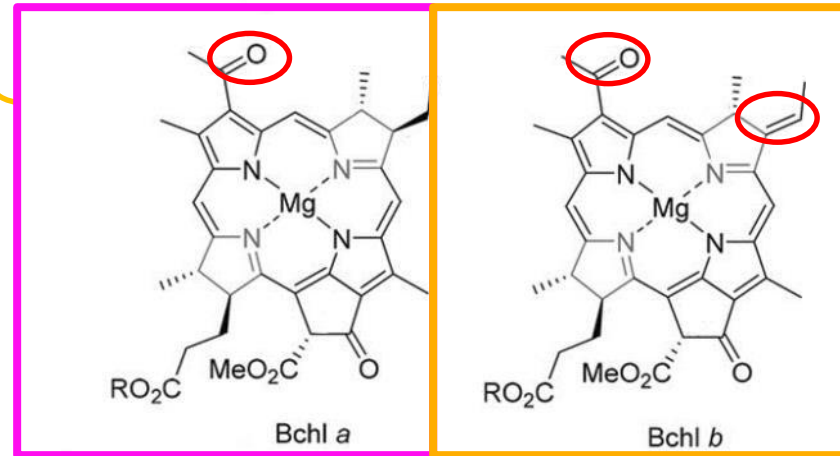
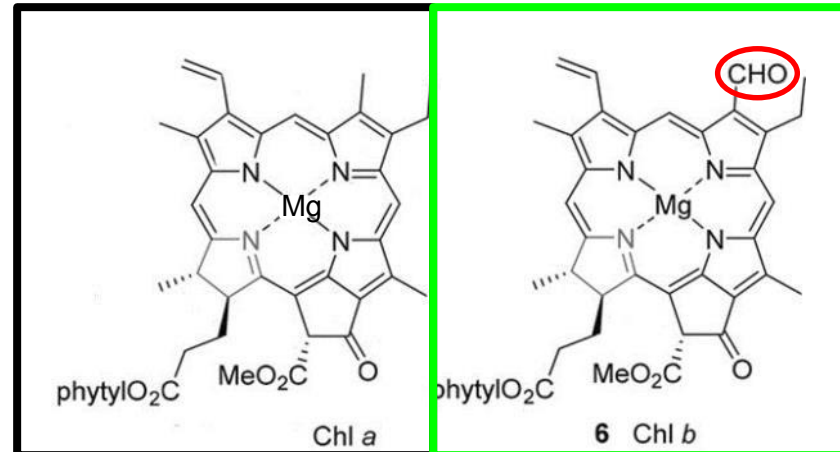
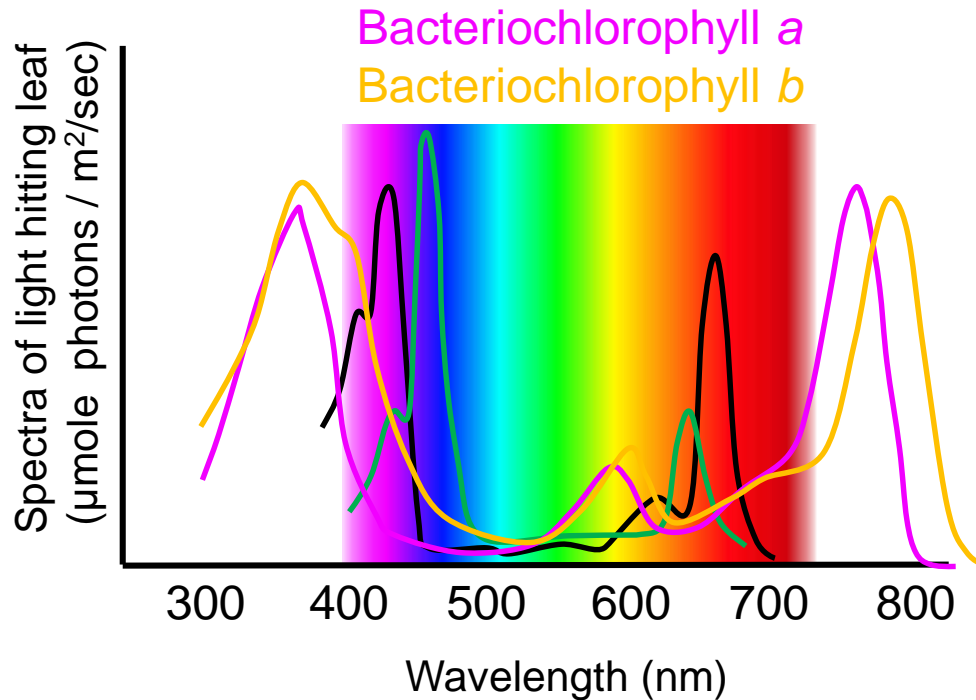
Το φωτοσυνθετικό φάσμα απορρόφησης σ' ένα φυτό επηρεάζεται απο το σύνολο των χρωστικών του



Το φάσμα φωτοσυνθετικής δράσης δείχνει το ρυθμό φωτοσύνθεσης όταν ένα συγκεκριμένο μήκος κύματος φωτός πέφτει στο φυτό.
Διαφορετικά φάσματα δράσης ανιχνεύονται σε άλλους οργανισμούς ανάλογα με τις βοηθητικές χρωστικές που φέρουνε.

Οι χλωροφύλλες των κέντρων αντίδρασης έχουνε μέγιστα απορρόφησης στα 680 και 700 nm.
Μεγαλύτερα μήκη κύματος δεν φέρουν αρκετή ενέργεια ώστε να υποστηρίξουν την φωτοσύνθεση στα φυτά

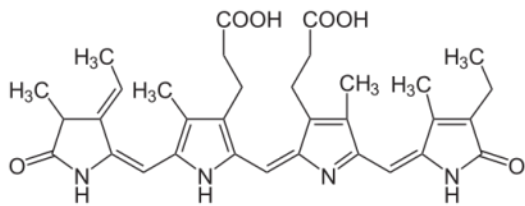
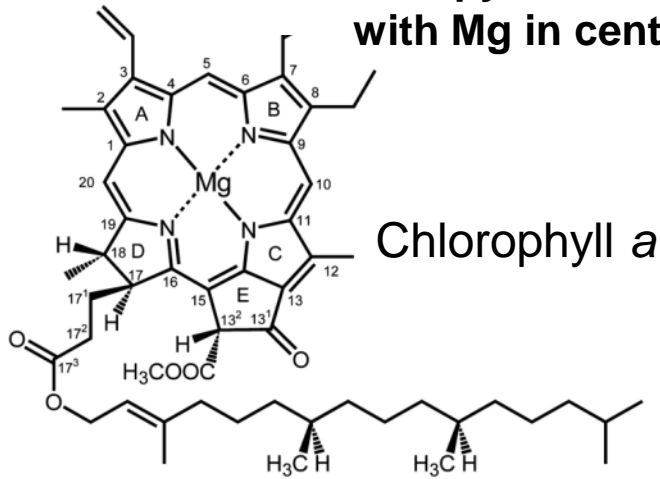
Οι βακτηριοχλωροφύλλες είναι παρόμοιες αλλά με διαφορετικά φάσματα απορρόφησης



Μικρές αλλαγές στις πλευρικές αλυσίδες αρκούν να προκαλέσουν διαφορά στο φάσμα απορρόφησης των (βακτηριο)χλωροφυλλών

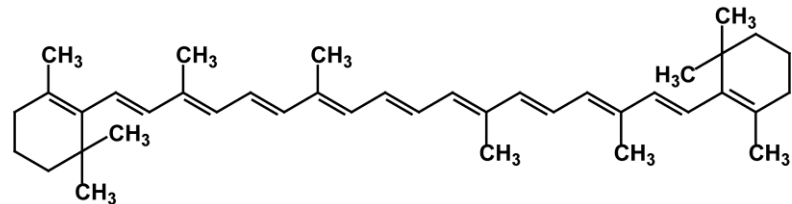
Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές χαρακτηρίζονται απο δίκτυα διπλών δεσμών άνθρακα

Tetrapyrrole ring with Mg in center

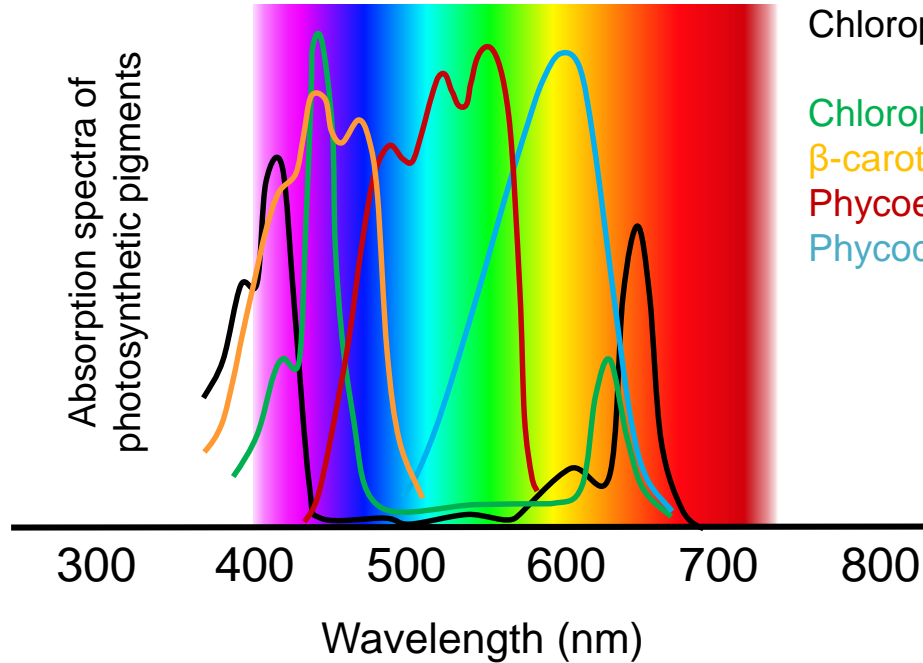


Phycocyanobilin
(linear tetrapyrrole)

β -carotene



Absorption spectra of photosynthetic pigments



Chlorophyll a

Chlorophyll b

β -carotene

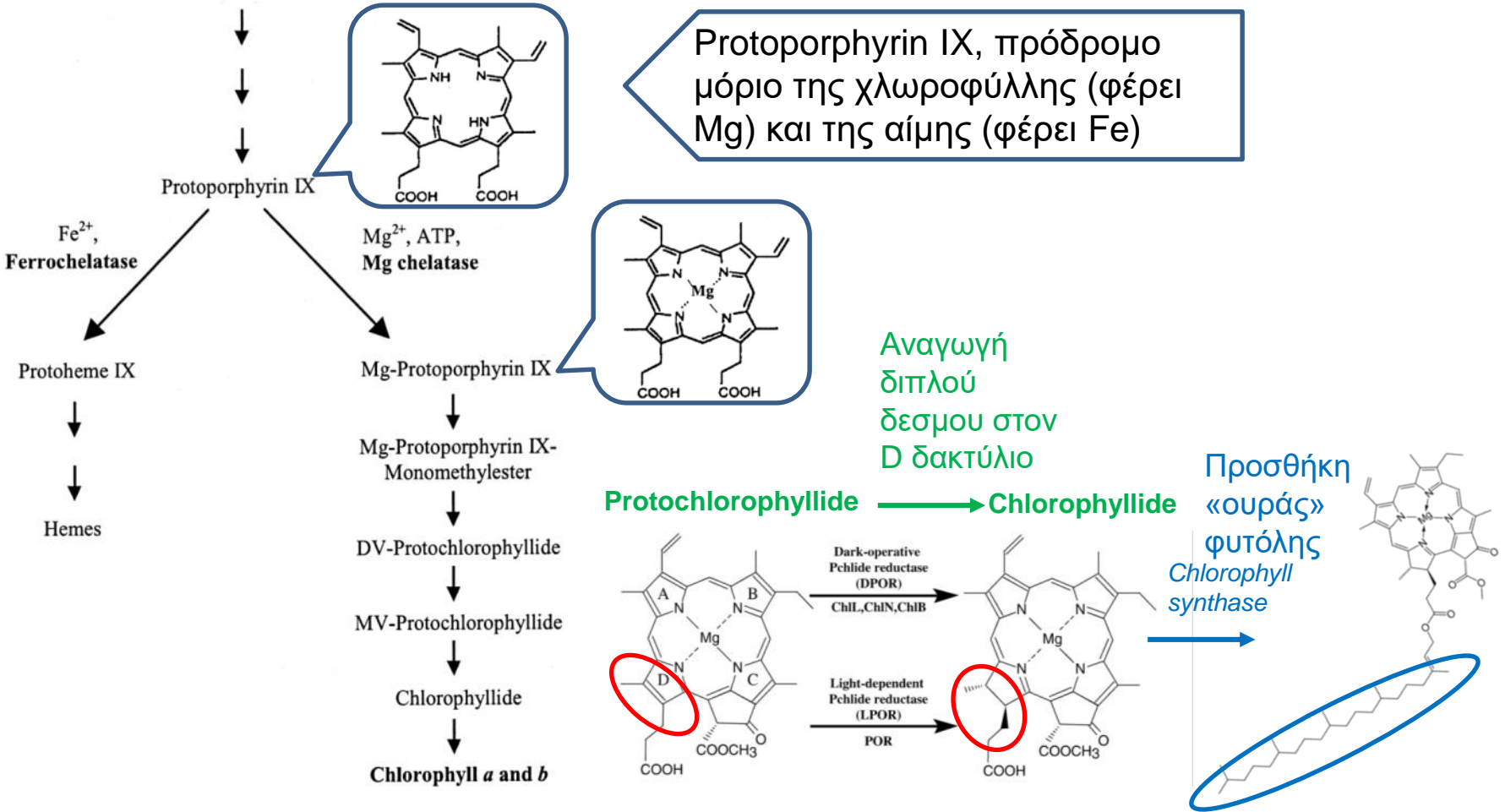
Phycoerythrin

Phycocyanin

Accessory pigments

Βιοσύνθεση της χλωροφύλλης

* Aminolevulinic Acid (ALA)



Rissler, H.M., Collakova, E., DellaPenna, D., Whelan, J. and Pogson, B.J. (2002). Chlorophyll biosynthesis. Expression of a second Chl I gene of magnesium chelatase in Arabidopsis supports only limited chlorophyll synthesis. *Plant Physiol.* 128: [770-779](#); Yamazaki, S., Nomata, J. and Fujita, Y. (2006). Differential operation of dual protochlorophyllide reductases for chlorophyll biosynthesis in response to environmental oxygen levels in the cyanobacterium *Leptolyngbya boryana*. *Plant Physiol.* 142: [911-922](#).

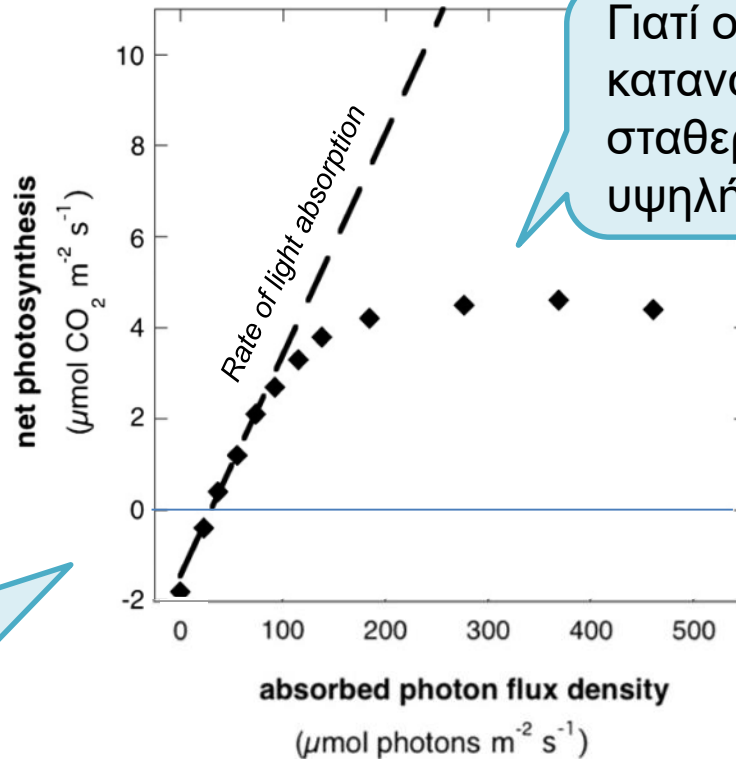
Περίγραμμα του μαθήματος

- Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση
- Φώς και χρωστικές
- **Καμπύλη απόκρισης στο φώς και κβαντική απόδοση**
- Πλαστίδια και χλωροπλάστες
- Εξέλιξη και ποικιλομορφία της φωτοσύνθεσης
- «Φωτοσυνθετικοί» μύκητες και ζώα
- Βελτίωση της φωτοσύνθεσης
- Τεχνητή φωτοσύνθεση
- Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων
- Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων
- Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση

Καμπύλη απόκρισης στο φως και κβαντική απόδοση

Σε χαμηλή φωτεινότητα η σχέση μεταξύ χρήσης CO₂ και έντασης φωτός είναι γραμμική. Γιατί;

Σε πολύ χαμηλές εντάσεις παράγεται CO₂ (αρνητική κατανάλωση). Γιατί;



Γιατί ο ρυθμός κατανάλωσης CO₂ σταθεροποιείται σε υψηλή φωτεινότητα;

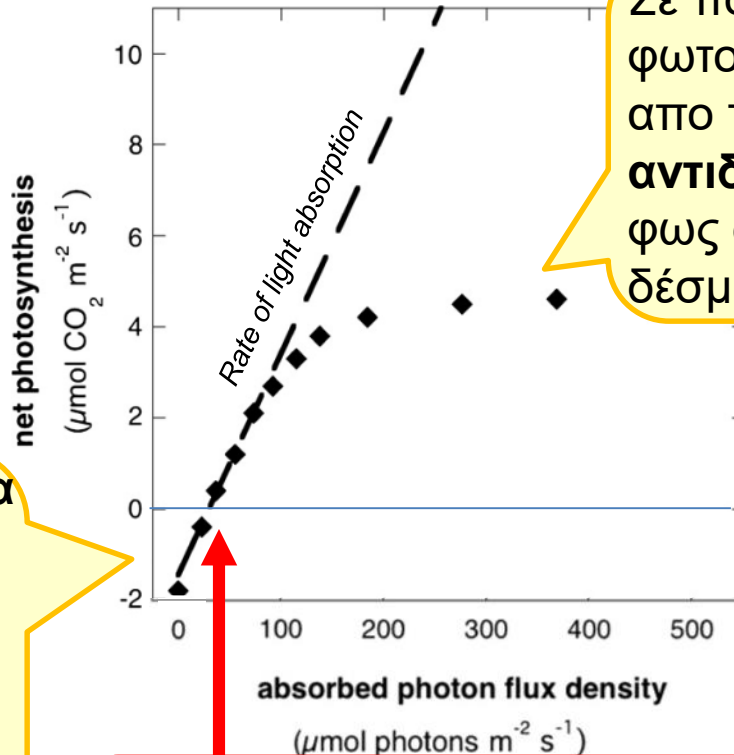
Skillman, J.B. (2008). Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. J. Exp. Bot. 59: [1647-1661](#) by permission of Oxford University Press .

Ποσοτικοποίηση της φωτοσύνθεσης: καμπύλη απόκρισης

Χαμηλό φως => το φως είναι ο **περιοριστικός παράγοντας**.

Περισσότερο φως = αυξημένη δέσμευση CO₂

Τα φυτά φέρουν **μιτοχόνδρια** και **αναπνέουν**, καταναλώνουν O₂ και παράγουν CO₂. Στο φως συνολικά είναι καταναλωτές CO₂, αλλά στο σκοτάδι υπερिशύει η αναπνοή



Σε πολύ υψηλή φωτεινότητα η φωτοσύνθεση **περιορίζεται** από τις **φωτο-ανεξάρτητες αντιδράσεις**. Περισσότερο φως δεν οδηγεί σε αυξημένη δέσμευση CO₂

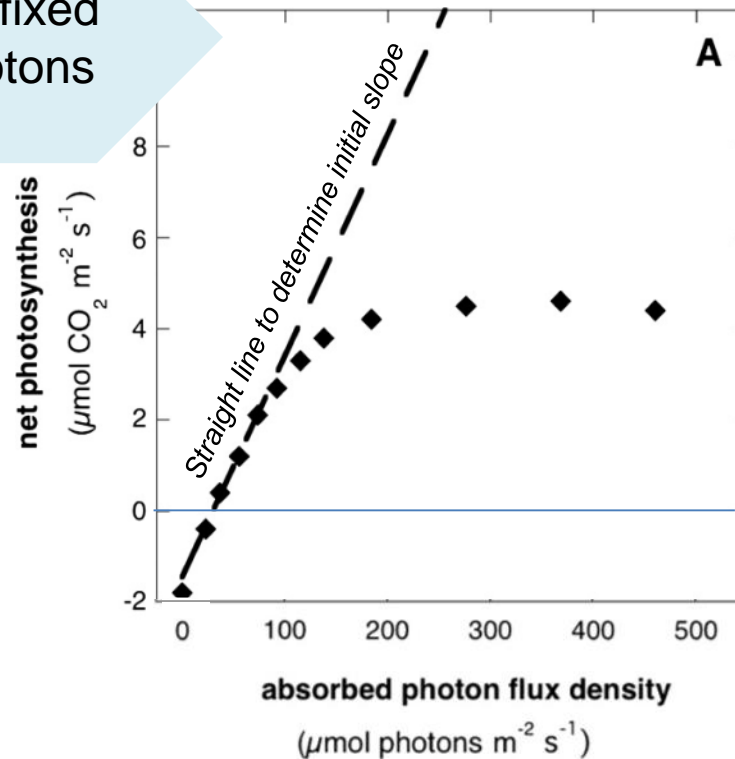
Εδώ είναι το **σημείο εξισορρόπησης του φωτός**: Η ποσότητα του φωτός που απαιτείται για να ισορροπήσει η φωτοσυνθετική κατανάλωση με την αναπνευστική παραγωγή CO₂

Skillman, J.B. (2008). Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. J. Exp. Bot. 59: [1647-1661](#) by permission of Oxford University Press .

Κβαντική απόδοση: Moles CO₂ δευσμούνται ή O₂ που παράγονται ανά moles φωτονίων

In this study, the quantum yield is 0.05 mol CO₂ fixed per mol absorbed photons (the slope of the line)

Η κβαντική απόδοση μπορεί να μετρηθεί μόνο σε συνθήκες χαμηλής φωτεινότητας, όπου η συσχέτιση φωτός/δέσμευσης CO₂ είναι γραμμική.



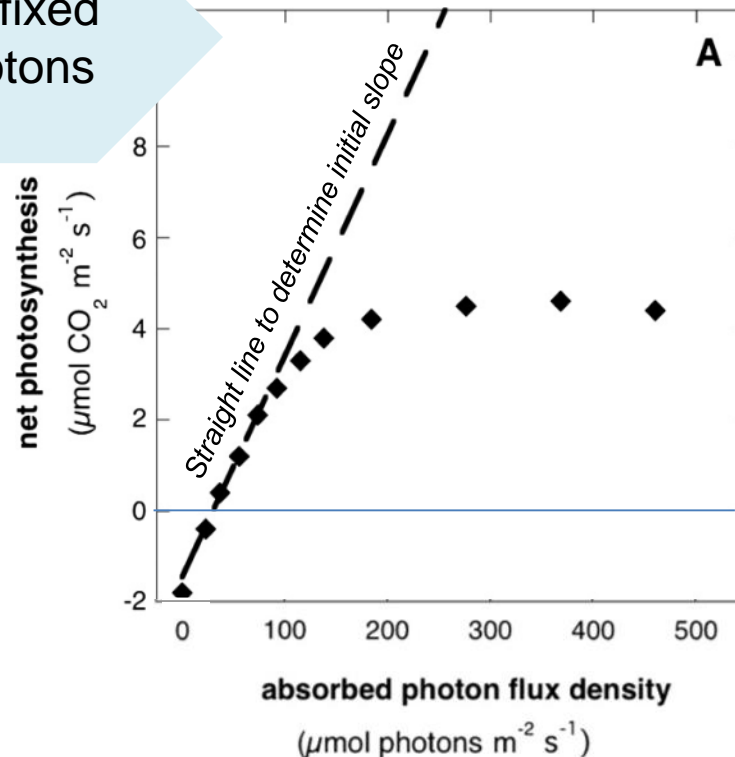
Απο τι επηρεάζεται η κβαντική απόδοση?

Skillman, J.B. (2008). Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. J. Exp. Bot. 59: [1647-1661](#) by permission of Oxford University Press .

Κβαντική απόδοση: Moles CO₂ δευσμούνται ή O₂ που παράγονται ανά moles φωτονίων

In this study, the quantum yield is 0.05 mol CO₂ fixed per mol absorbed photons (the slope of the line)

Η κβαντική απόδοση μπορεί να μετρηθεί μόνο σε συνθήκες χαμηλής φωτεινότητας, όπου η συσχέτιση φωτός/δέσμευσης CO₂ είναι γραμμική.



Απο τί επηρεάζεται η κβαντική απόδοση?

- Απορρόφηση φωτός απο φωτοσυνθετικές και μη-φωτοσυνθετικές χρωστικές
- Ισοροπία στην ενέργεια διέγερσης των PSI και PSII
- Θερμοκρασία
- (Για απόδοση CO₂, η δράση καθοδικών αντιδράσεων)

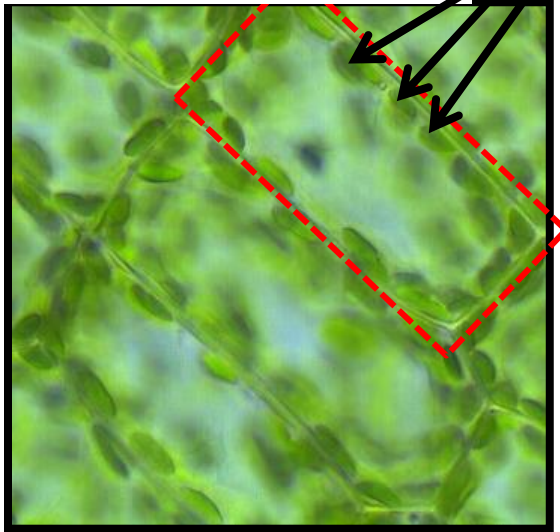
Skillman, J.B. (2008). Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. J. Exp. Bot. 59: [1647-1661](#) by permission of Oxford University Press .

Περίγραμμα του μαθήματος

- Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση
- Φώς και χρωστικές
- Καμπύλη απόκρισης στο φώς και κβαντική απόδοση
- **Πλαστίδια και χλωροπλάστες**
- Εξέλιξη και ποικιλομορφία της φωτοσύνθεσης
- «Φωτοσυνθετικοί» μύκητες και ζώα
- Βελτίωση της φωτοσύνθεσης
- Τεχνητή φωτοσύνθεση
- Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων
- Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων
- Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση

Πλαστίδια και χλωροπλάστες: απαραίτητα οργανίδια για τα περισσότερα φυτικά κύτταρα

Plant cell (outlined) with many green chloroplasts



Πέραν της φωτοσύνθεσης εδώ δρουν κ.α. μεταβολικές οδοί: αφομοίωση N και S, και η σύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών, χρωστικών, ορμονών, και λιπαρών οξέων.

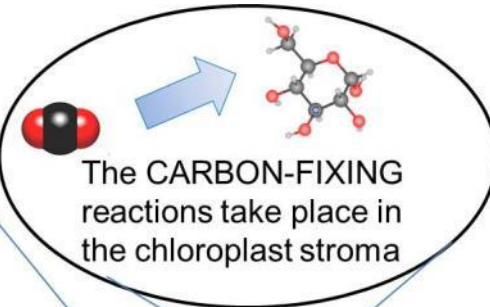
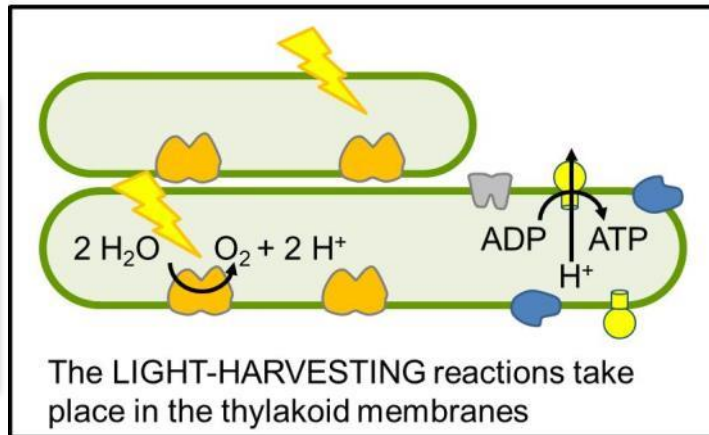
A single chloroplast



Φάκελος (διπλή μεμβράνη, όμοια με βακτήρια) περιέχει ειδικούς μεταφορείς

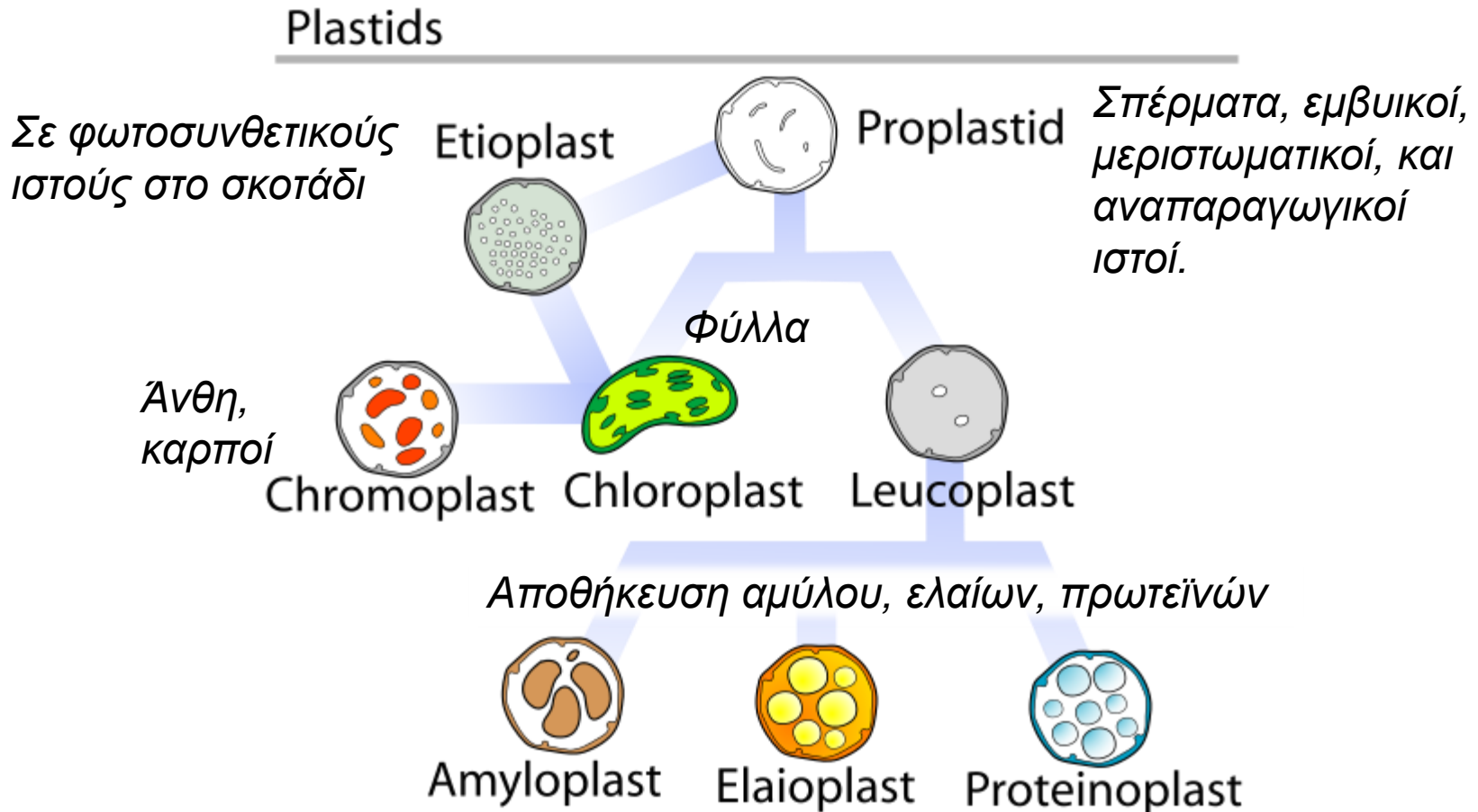
Στρώμα

Μεμβράνες θυλακοειδών



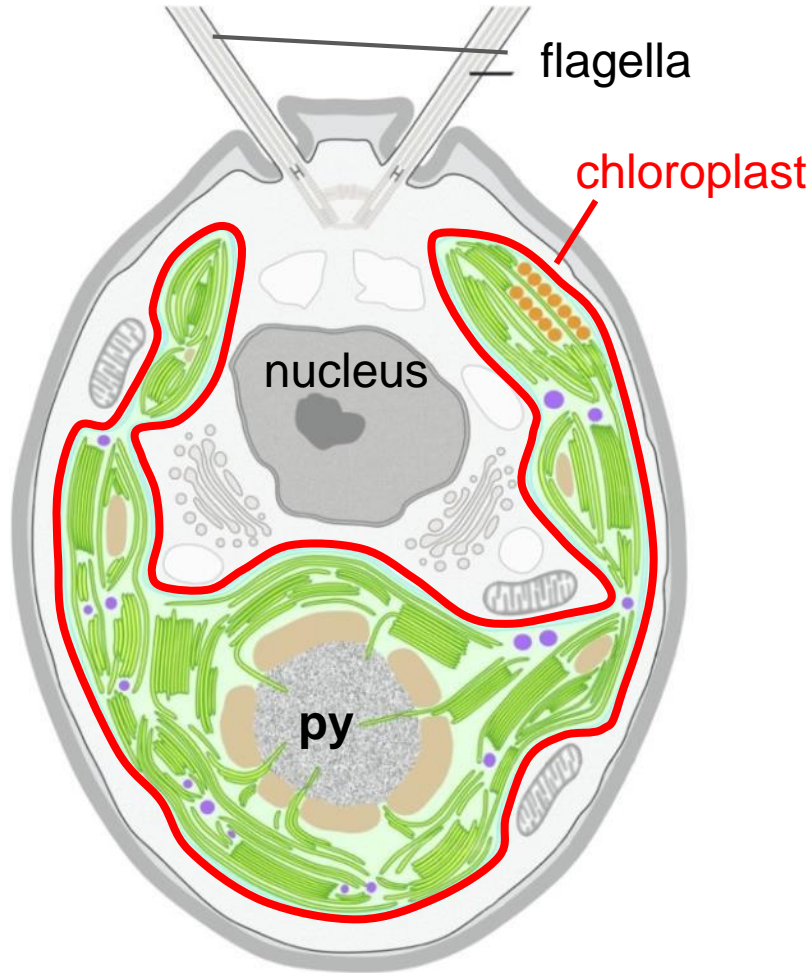
[Kristian Peters](#); [Louisa Howard](#), Dartmouth microscopy facility; [and3k](#) and [caper437](#)

Στα φυτά τα πλαστίδια πολλαπλασιάζονται με διάσχιση κι έπειτα διαφοροποιούνται

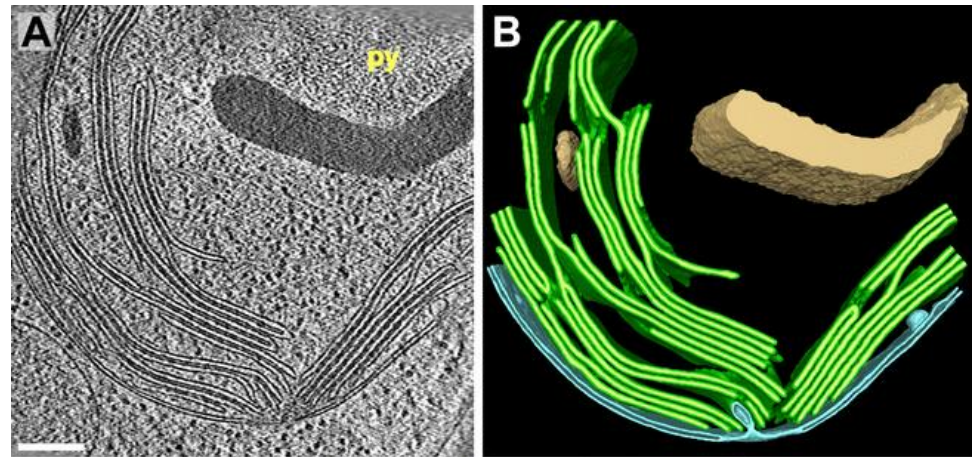


[Image credit LadyofHats](#); see also Sakamoto W., Miyagishima S., and Jarvis P. (2008). Chloroplast Biogenesis: Control of Plastid Development, Protein Import, Division and Inheritance. *The Arabidopsis Book* 6:e0110. doi:10.1199/tab.0110

Τα κύτταρα της *Chlamydomonas* φέρουν μοναδικό μεγάλο χλωροπλάστη

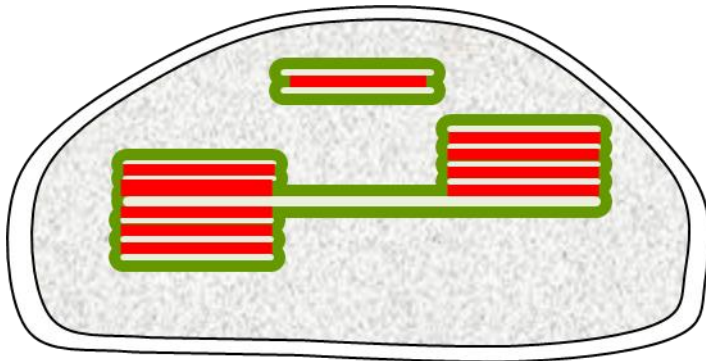
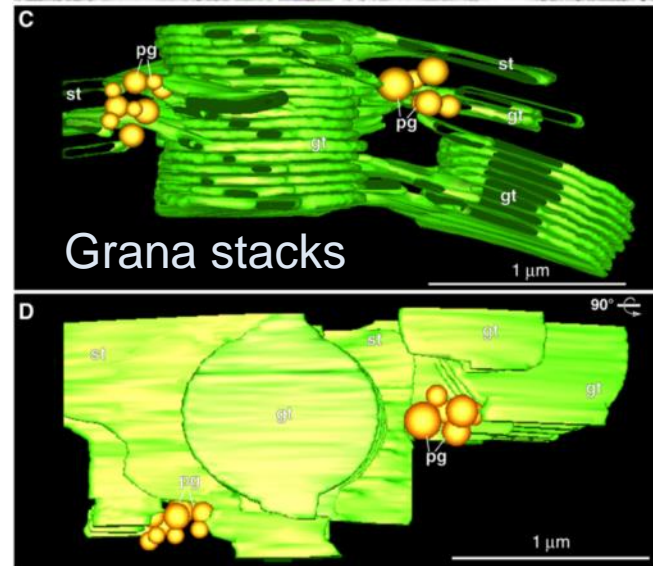


Στις εικόνες φαίνονται τα θυλακοειδή (πράσινο), αμυλόκοκκοι (καφέ) και μια ειδική περιοχή, το πυρηνοειδές (py) όπου γίνεται η δέσμευση CO₂.



Engel, B.D., Schaffer, M., Kuhn Cuellar, L., Villa, E., Plitzko, J.M. and Baumeister, W. (2015). Native architecture of the *Chlamydomonas* chloroplast revealed by in situ cryo-electron tomography. *eLife*. 4: [e04889](https://doi.org/10.1101/048899).

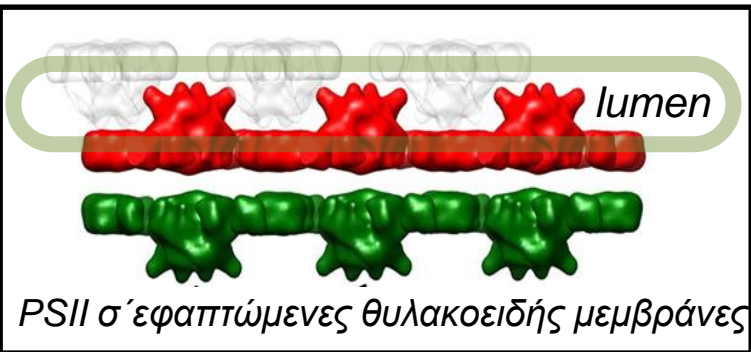
Τα φυτά περιέχουν τα χαρακτηριστικά Grana στα θυλακοειδή τους



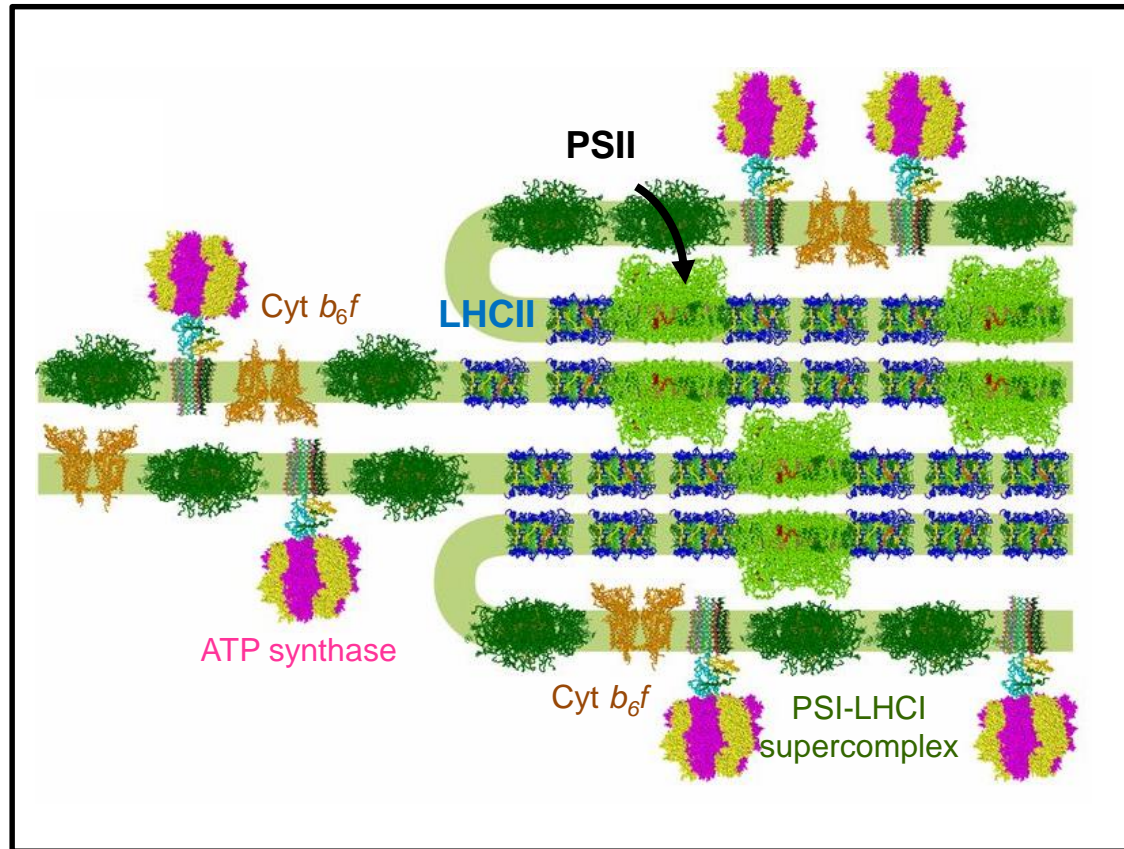
Μεμβράνες στις περιφέρειες είναι **μη επαπτόμενες** ενώ αυτές ανάμεσα στα grana **εφαπτόμενες**. Διαφορετικά φωτοσυνθετικά σύμπλοκα βρίσκονται στις δύο αυτές περιοχές των θυλακοειδών.

[Louisa Howard](#), Austin, J.R., et al and Staehelin, L.A. (2006). Plastoglobules Are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contain biosynthetic enzymes. *Plant Cell*. 18: [1693-1703](#); see also Staehelin, L.A. (1976). Reversible particle movements associated with unstacking and restacking of chloroplast membranes in vitro. *J. Cell Biol.* 71: [136-158](#).

Εφαπτώμενα και μη-εφαπτώμενα θυλακοειδή έχουνε διαφορετικούς ρόλους

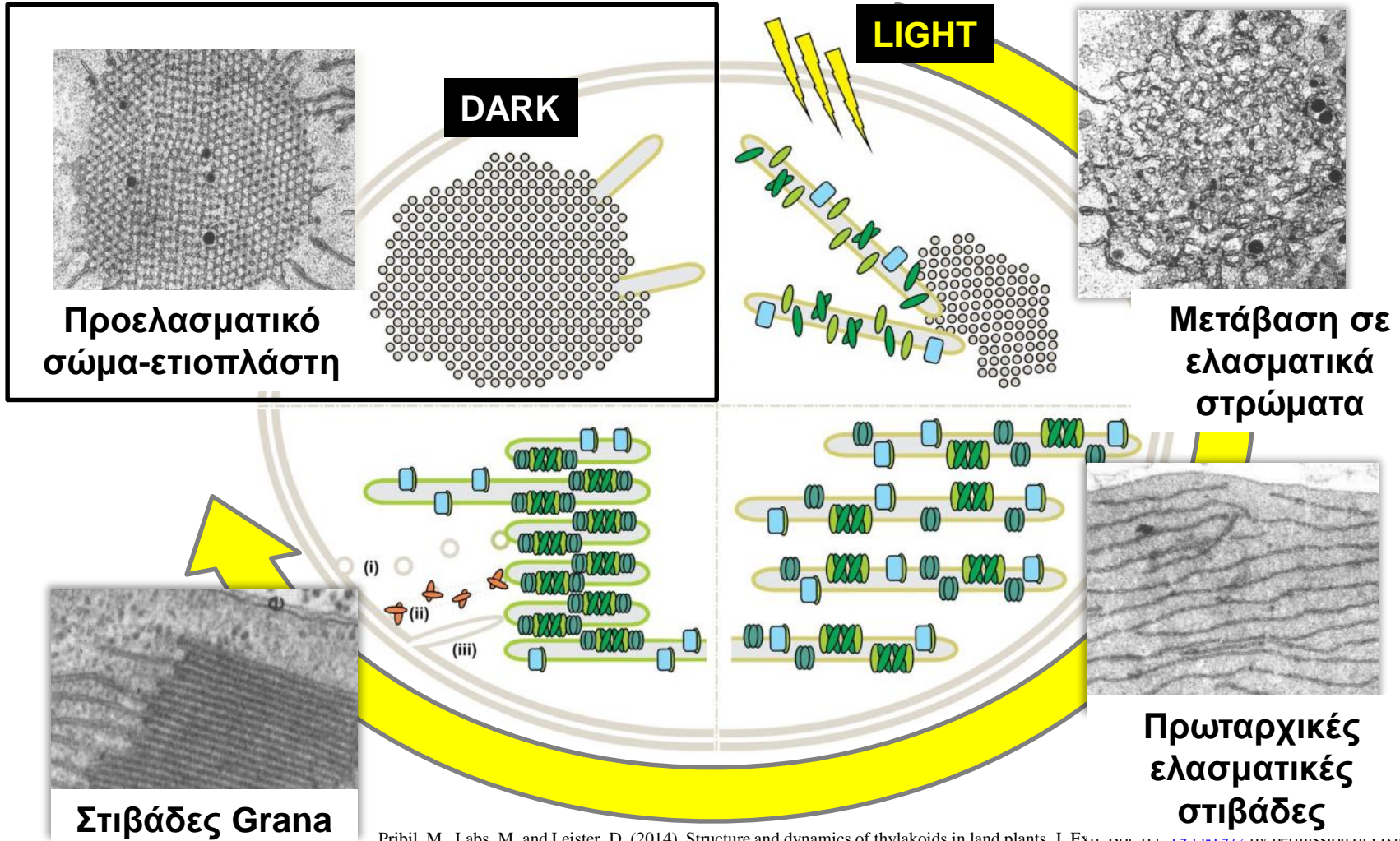


PSII βρίσκεται κυριώς σ'εφαπτόμενες μεμβράνες, οι **ATP synthase** και **PSI** σε μή-εφαπτόμενες, ενώ η **Cyt b_6f** παντού



Daum, B., et al., (2010). Arrangement of Photosystem II and ATP synthase in chloroplast membranes of spinach and pea. *Plant Cell*. 22: [1299-1312](#); Nagy, G., et al. and Minagawa, J. (2014). Chloroplast remodeling during state transitions in *Chlamydomonas reinhardtii* as revealed by noninvasive techniques in vivo. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 111: [5042-5047](#).

Το φως επάγει τη μετατροπή απο ετιοπλάστες σε χλωροπλάστες



Pribil, M., Labs, M. and Leister, D. (2014). Structure and dynamics of thylakoids in land plants. *J. Exp. Bot.* 55: 1229-1274 by permission of Oxford University Press. Von Wettstein, D., Gough, S. and Kannangara, C.G. (1995). Chlorophyll biosynthesis. *Plant Cell*. 7: 1039-1057..

Σύνοψη: Φώς, χρωστικές, κβαντική απόδοση και χλωροπλάστες.

1^ο βήμα της φωτοσύνθεσης είναι η δέσμευση της φωτεινής ενέργειας από χρωστικές στις θυλακοειδείς μεμβράνες των χλωροπλάστων

