



# Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση

Συστήματα δέσμευσης άνθρακα και  
φωτοαναπνοή



Η φωτοσύνθεση είναι βασική «είσοδος»  
άνθρακα στο μεταβολισμό.

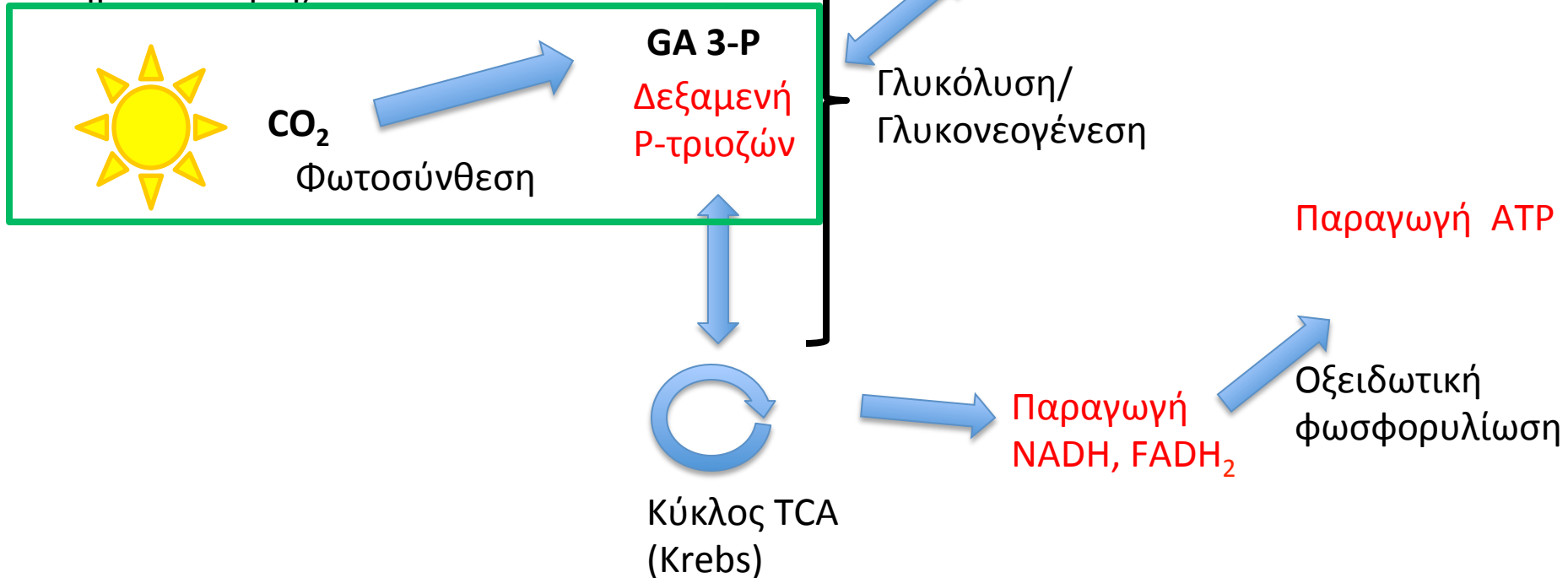




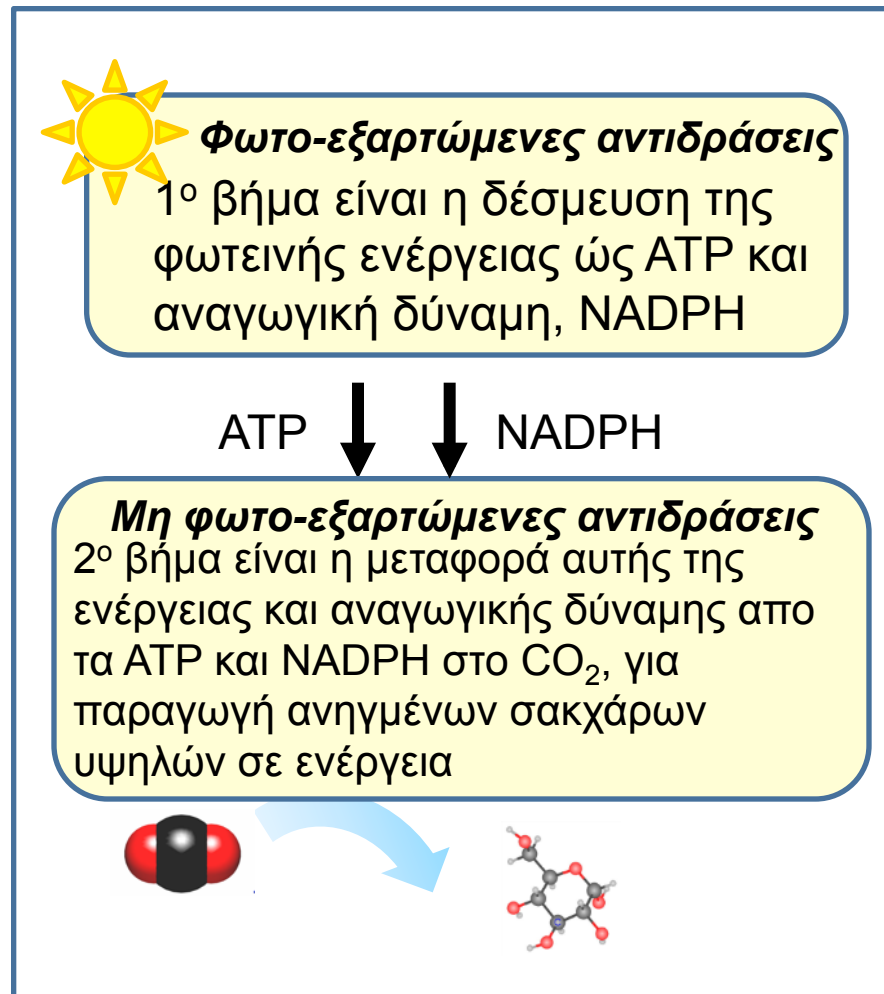
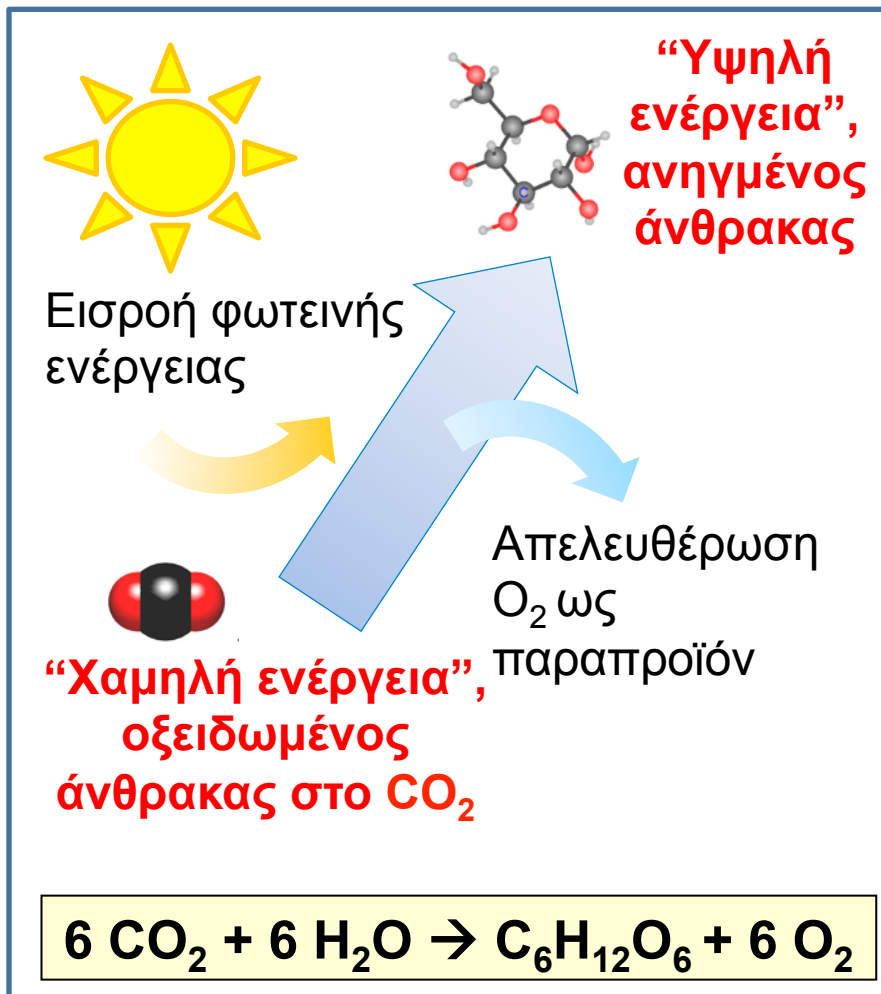
# Οι φωσφορικές τριόζες συνδέουν την φωτοσύνθεση με τον κεντρικό μεταβολισμό.

Μεταβολισμός  
**αμύλου**  
(αποθήκευση)

Μεταβολισμός  
**σουκρόζης**  
(μεταφορά/  
σηματοδότηση)



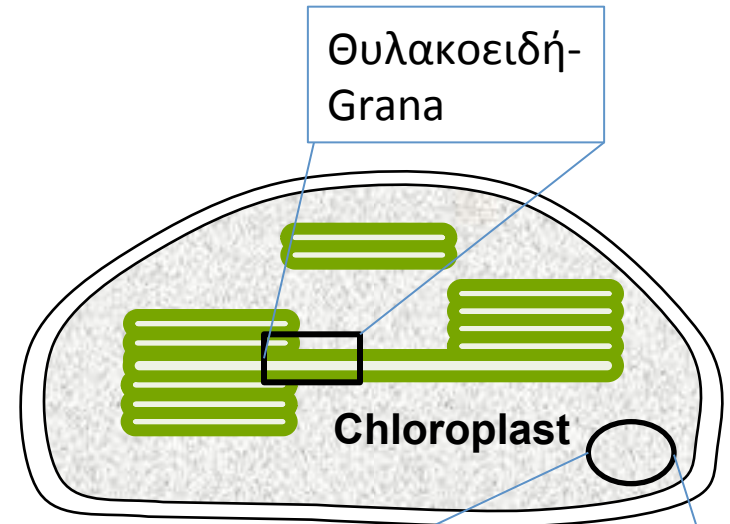
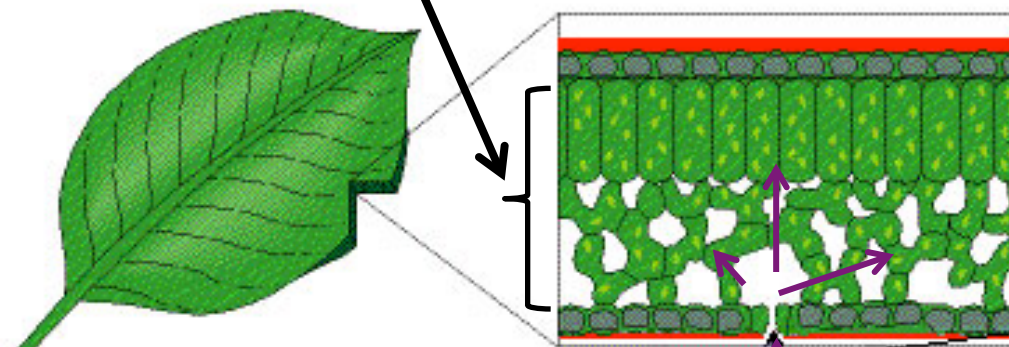
# Συνοπτικά: Η φωτοσύνθεση δεσμεύει την φωτεινή ενέργεια ως ανηγμένο άνθρακα



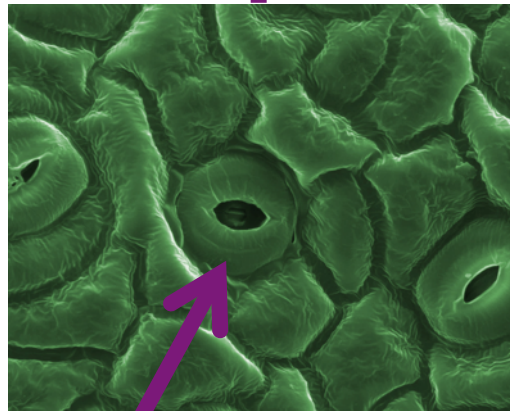


# Η δέσμευση άνθρακα γίνεται στο στρώμα των χλωροπλαστών

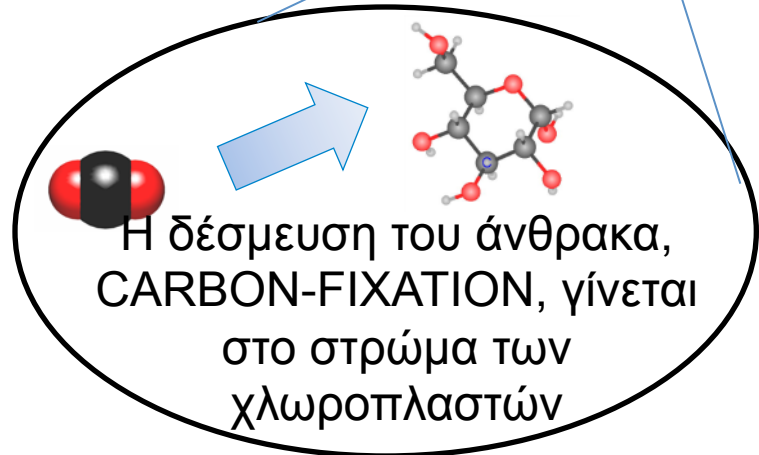
μεσόφυλλο



CO<sub>2</sub> εισέρχεται στον χώρο του μεσόφυλλου μέσω των στομάτων, διαπερνά τα κυτταρικά τειχώματα, μεμβράνες, και κυτοσόλιο για να φθάσει στους χλωροπλάστες



CO<sub>2</sub>

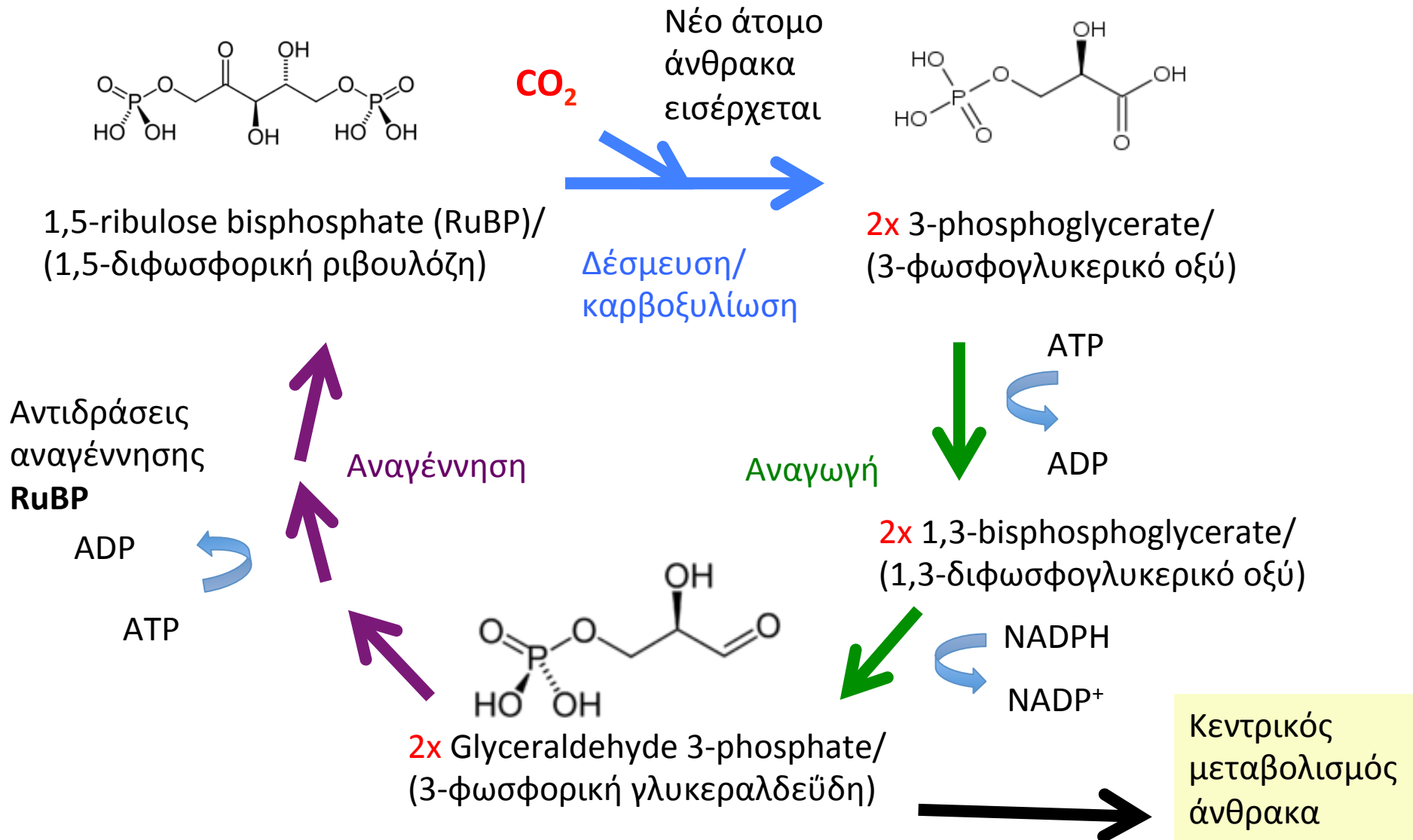


# Περίγραμμα του μαθήματος

- **Κύκλος Calvin-Benson, C3 φυτά**
- Φωτοαναπνοή
- C4 και CAM φυτά



# Οι ενζυμικές αντιδράσεις που δεσμεύουν το CO<sub>2</sub> αποτελούν τον κύκλο Calvin-Benson







# Η RuBisCO καταλύει την αντίδραση δέσμευσης CO<sub>2</sub>

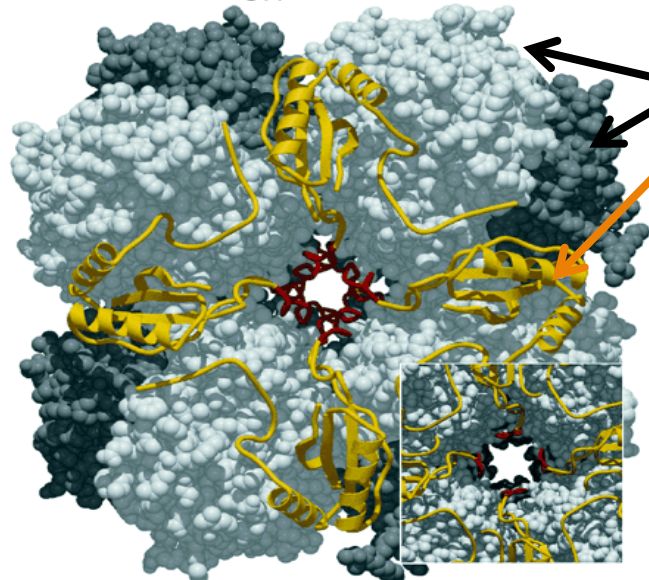
Η **RuBisCO**, **R**ibulose **B**isphosphate **C**arboxylase/**O**xxygenase, (καρβοξυλάση/οξυγενάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης) καταλύει την παρακάτω αντίδραση σχηματίζοντας ένα ασταθές ενδιάμεσο ενεδιόλης με 6 άτομα άνθρακα:



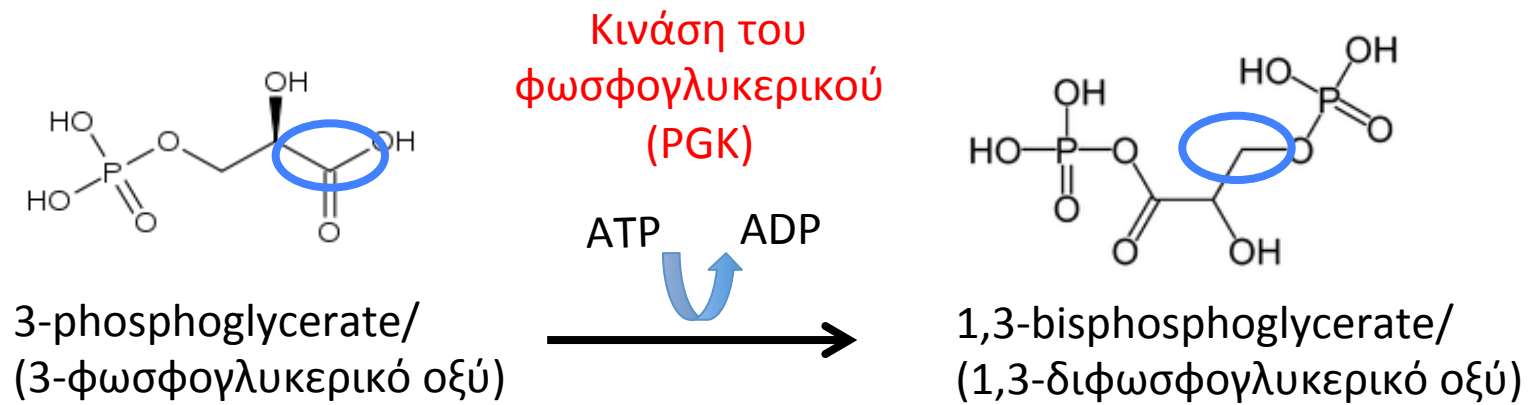
Η RuBisCO είναι πιθανόν το ένζυμο με τη μεγαλύτερη αφθονία στη Γή.

L υπομονάδες σε γκρί  
S υπομονάδες με κίτρινο  
σε κρυσταλλική δομή υπερ-συμπλόκου

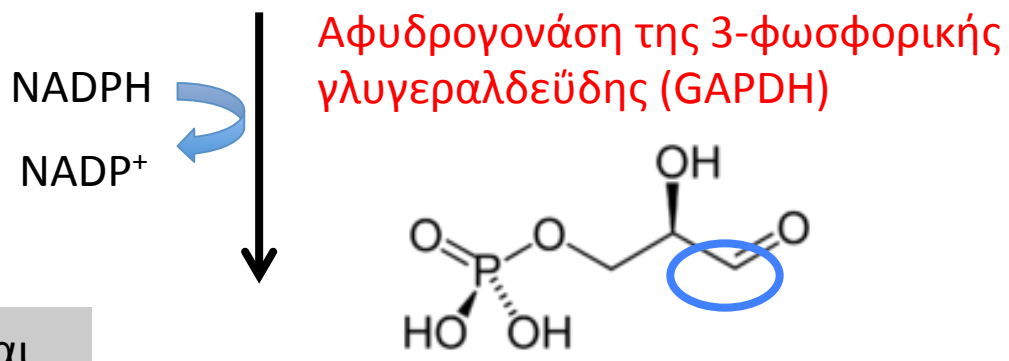
Αποτελείται από μια μεγάλη (L) και μια μικρή (S) υπομονάδα. Λειτουργεί ως διμερές, L<sub>2</sub>S<sub>2</sub>, αλλά σχηματίζει και υπερ-σύμπλοκο από 4 διμερή. Χρησιμοποιεί Mg<sup>2+</sup> ως συμπάραγοντα. Είναι αργό, k<sub>cat</sub>=3-10 s<sup>-1</sup>



# Πλαστιδιακές ισομορφές συντηρημένων ενζύμων του μεταβολισμού καταλύουν τις αντιδράσεις αναγωγής



Ο άνθρακας C-1 ανάγεται από καρβοξυλικό (-C<sup>4+</sup>OOH) σε καρβονυλικό (-C<sup>1+</sup>H=O) με δαπάνη 1 ATP και 1 NADPH.



Πλαστιδιακές ισομορφές των PGK και GAPDH καταλύουν αυτές τις αντιδράσεις. Οι κυτοσολικές μορφές τους δρουν αντίστροφα κατά την γλυκόλυση/γλυκονεογένεση

Αναγέννηση RuBP

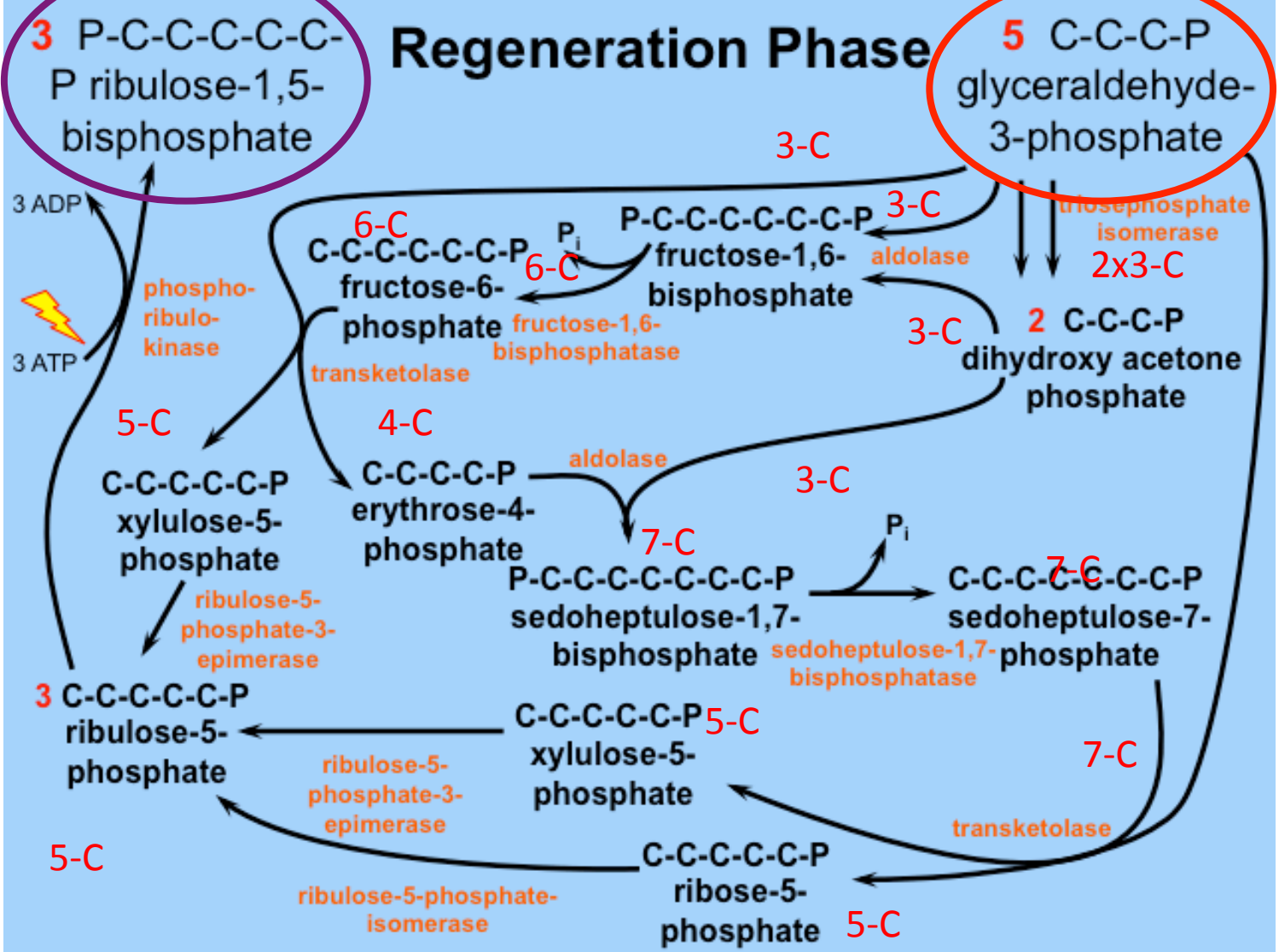
Κεντρικός μεταβολισμός



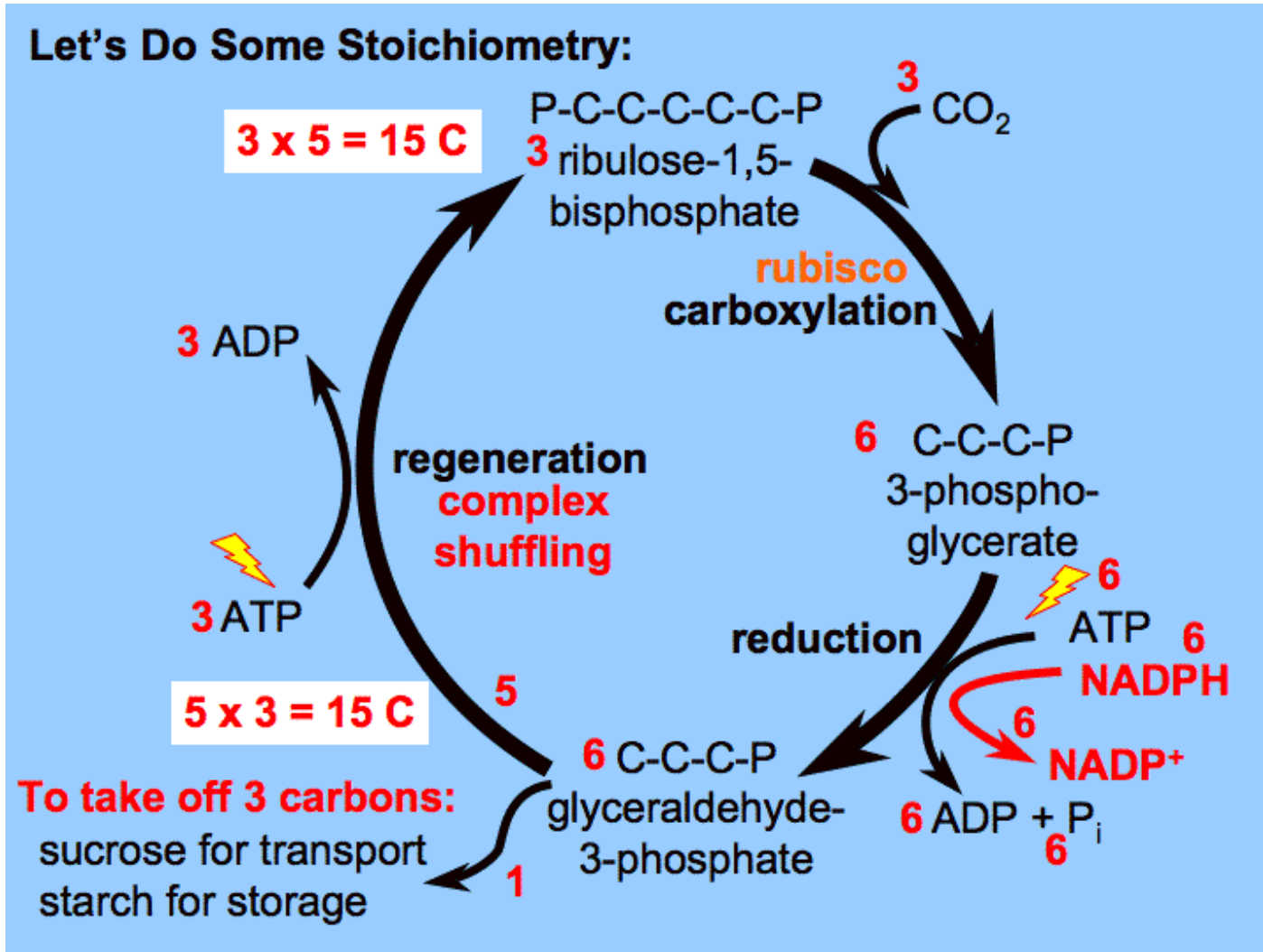
# Αναγέννηση της RuBP γίνεται με τρεις διαφορετικούς συνδυασμούς αντιδράσεων χωρίς απώλεια άνθρακα

15-C  
βγαίνουν  
ως RuBP

15-C  
μπαίνουν  
ως GA-3P

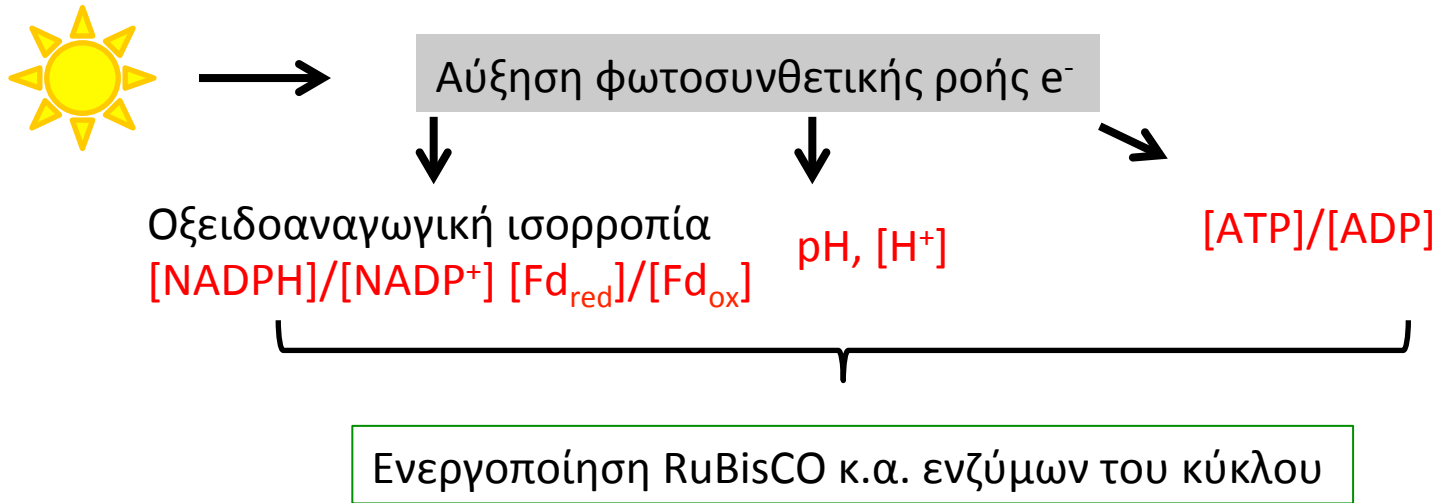


# Στοιχειομετρία του κύκλου Calvin





# Ο κύκλος Calvin ενεργοποιείται απο το φώς και ρυθμίζεται απο πολλούς άλλους παράγοντες



Ο κύκλος Calvin ελέγχεται επίσης με:

- 1) **Επανατροφοδοτική ρύθμιση** με συσσώρευση προϊόντων του κύκλου
- 2) Σχηματισμό **υπερμοριακών συμπλόκων**-δέσμευση ενζύμων σε ανενεργή μορφή
- 3) Επιπλέον **ρύθμιση της RuBisCO**, η οποία γίνεται από:
  - I) RuBisCO activase (ενεργάση της RuBisCO)
  - II) 2-carboxy-D-arabinitol 1-phosphate (CA1P, 1-φωσφορική 2-καρβόξυ-D-αραβινιτόλη)
  - III) Επίπεδα CO<sub>2</sub>
  - IV) [H<sup>+</sup>], [Mg<sup>2+</sup>]

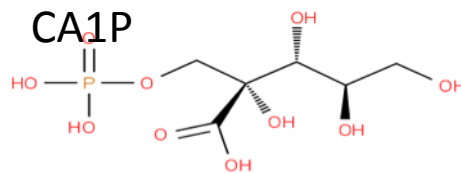
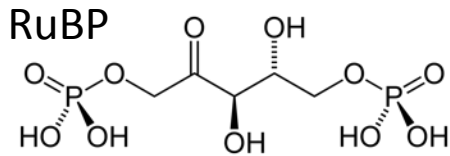
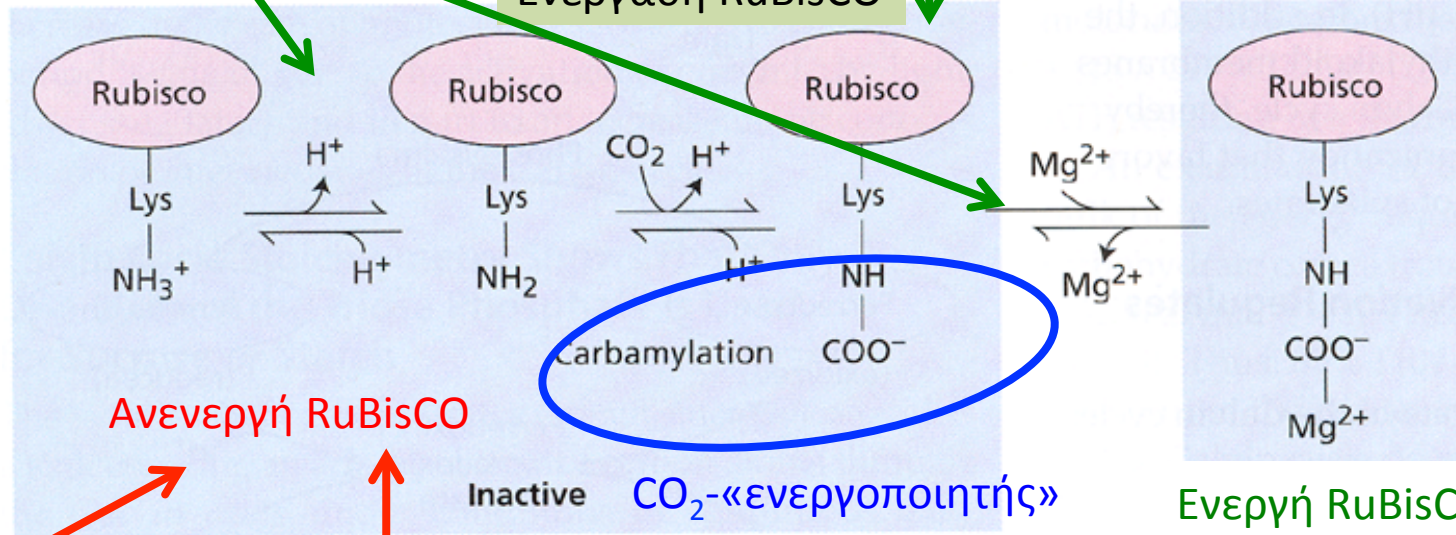
# Η δράση της RuBisCO καθορίζεται από ένα κατάλοιπο Lys στο ενεργό της κέντρο

Ευνοείται από υψηλό pH

Ευνοείται από υψηλά επίπεδα CO<sub>2</sub>

Μέγιστη ενεργότητα σε υψηλό pH

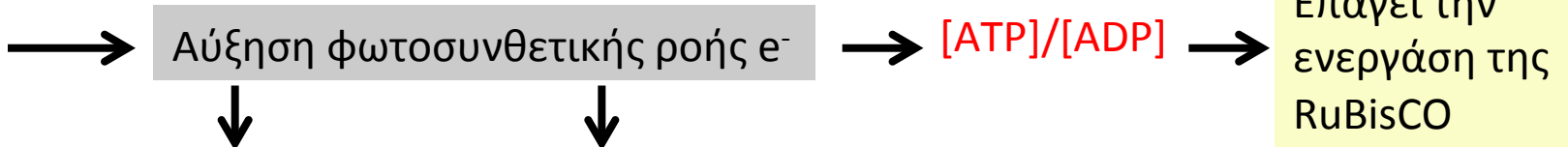
Ενεργάση RuBisCO



Η ενεργάση της RuBisCO ενεργοποιείται από το σύστημα Fd/Thx και υψηλό [ATP]/[ADP]. Η αφαίρεση αναστολέων RuBP & CA1P από το ενεργό κέντρο της RuBisCO απαιτεί ATP, ενώ αναστέλλεται από ADP.

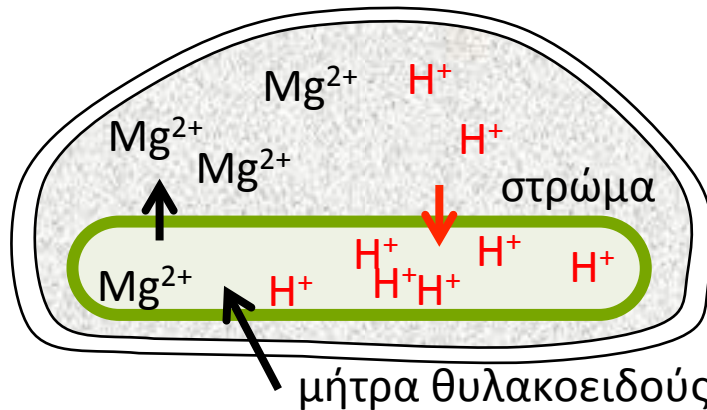
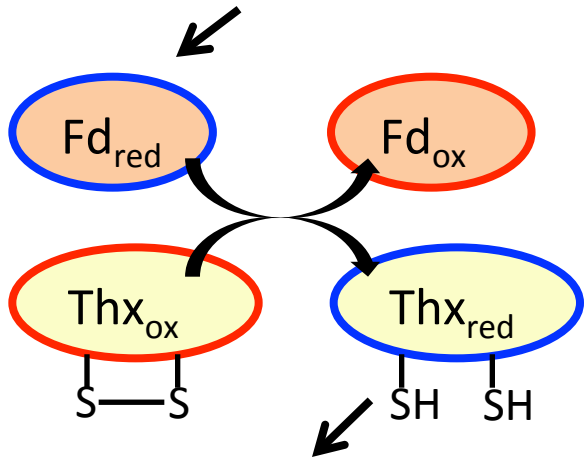
Δέσμευση RuBP ή CA1P στο ανενεργό καταλυτικό κέντρο αναστέλλουν ισχυρά την RuBisCO & αποτρέπουν τη καρβαμυλίωση

# Το φώς επάγει το σύστημα φερεδοξίνης (Fd)-θειορεδοξίνης (Thx) και αλλαγή του πλαστιδιακού pH



Οξειδοαναγωγική ισορροπία  
 $[NADPH]/[NADP^+]$   $[Fd_{red}]/[Fd_{ox}]$

pH,  $[H^+]$



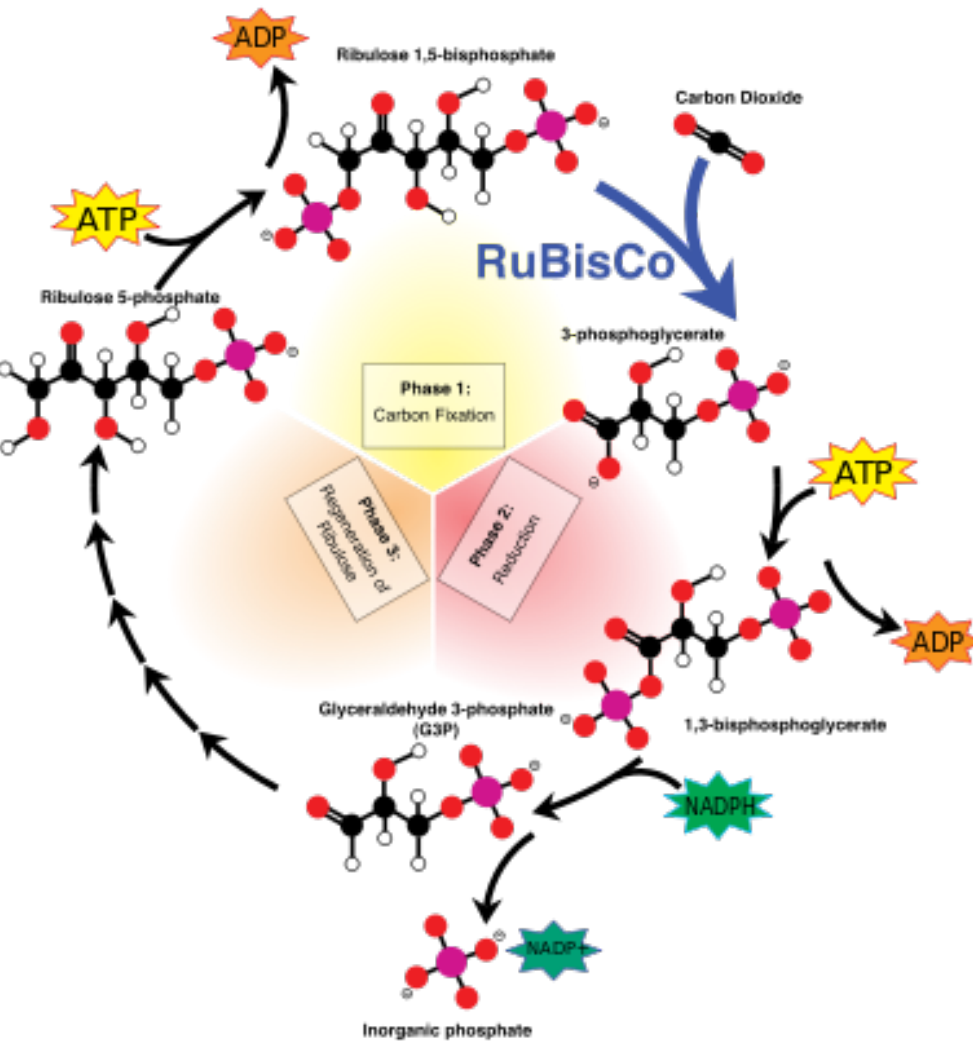
Αύξηση του pH του **στρώματος** λόγω συσσώρευσης  $H^+$  στα θυλακοειδή (pH7 σε pH8). Αυξάνει τη δράση της **RuBisCO** (έχει **υψηλό βέλτιστο pH**), επάγει την κίνηση  $Mg^{2+}$ , **απαραίτητο για δράση RuBisCO**, προς το στρώμα.

Αναγωγή δισουλφιδικών δεσμών & ενεργοποίηση:

- Ενεργάσης της RuBisCO → RuBisCO
- Αφυδρογονάση της 3-φωσφορικής γλυκεριναλδεΐδης (GAPDH)
- Φωσφατάση της 1,6 διφωσφορικής φρουκτόζης
- Φωσφατάση της 1,7 διφωσφορικής σεδοπτουλόζης
- Κινάση της 5 φωσφορικής ριβουλόζης (φώσφορίβουλοκινάση)



# Σύνοψη: Ο κύκλος Calvin χρησιμοποιεί ATP & NADPH από τις φωτεινές αντιδράσεις για δέσμευση CO<sub>2</sub>



- Ένα μόριο **RuBP** χρησιμοποιείται για δέσμευση 1 νέου ατόμου C.
- Η αντίδραση δέσμευσης CO<sub>2</sub> γίνεται σε ένα βήμα από το ενζυμο **RuBisCO**.
- Οι υπόλοιπες αντιδράσεις του κύκλου **ανάγουν** τον δεσμευμένο C και **αναγεννούν** την RuBP
- Για την **ολοκλήρωση** του κύκλου απαιτείται δέσμευση **τριών νέων ατόμων C**.
- Η ρύθμισή του είναι αλληλένδετη με τη λειτουργία των φωτεινών αντιδράσεων και την διαθεσιμότητα υποστρωμάτων

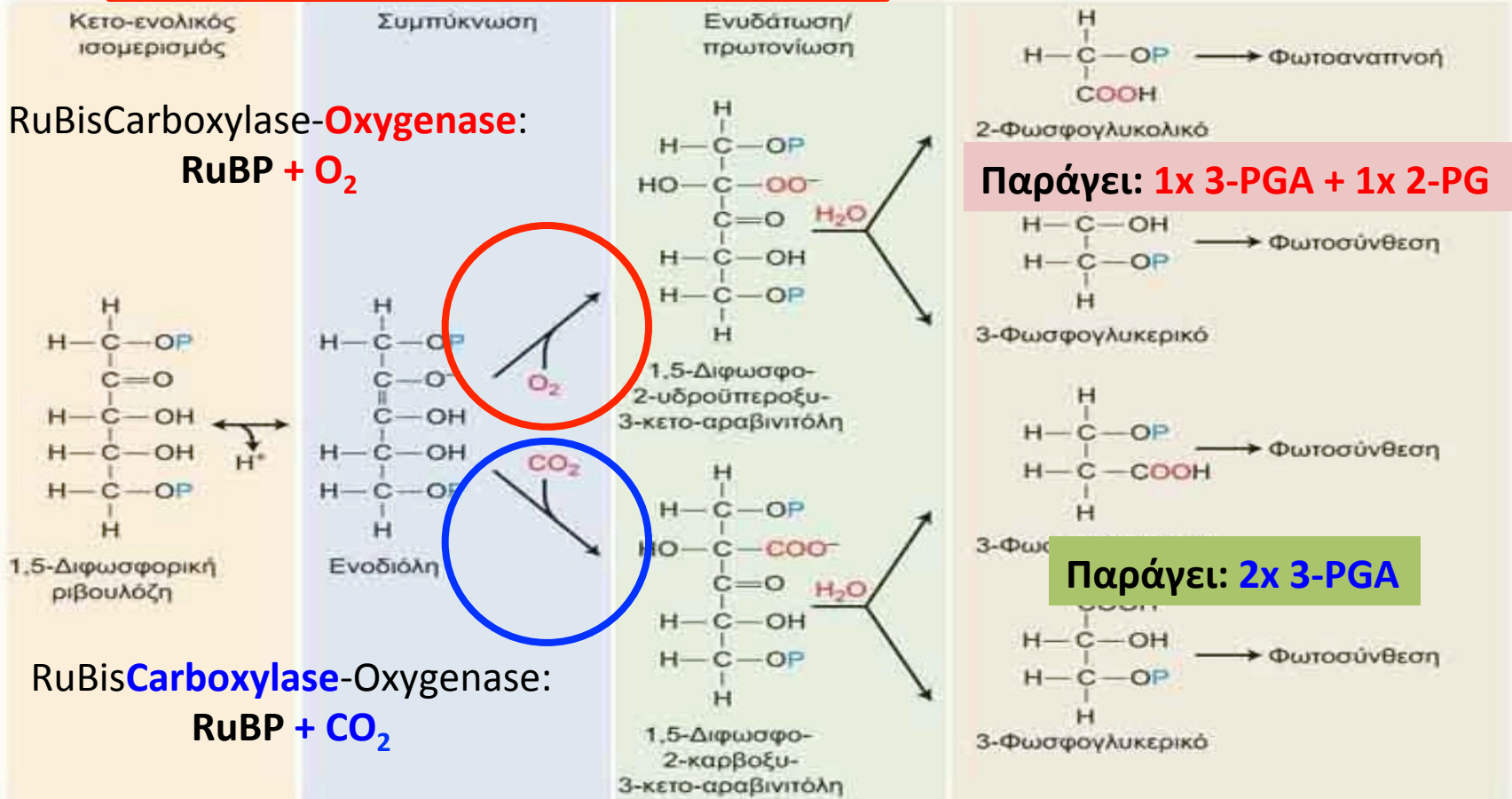
# Περίγραμμα του μαθήματος

- Κύκλος Calvin-Benson, C3 φυτά
- **Φωτοαναπνοή**
- C4 και CAM φυτά

# Η RuBisCO μπορεί να χρησιμοποιήσει $O_2$ αντί για $CO_2$ ως υπόστρωμα.

**Φωτοαναπνοή: χωρίς δέσμευση άνθρακα**

Για κάθε 3 αντιδράσεις καρβοξυλάσης  
Γίνεται 1 αντίδραση οξυγενάσης

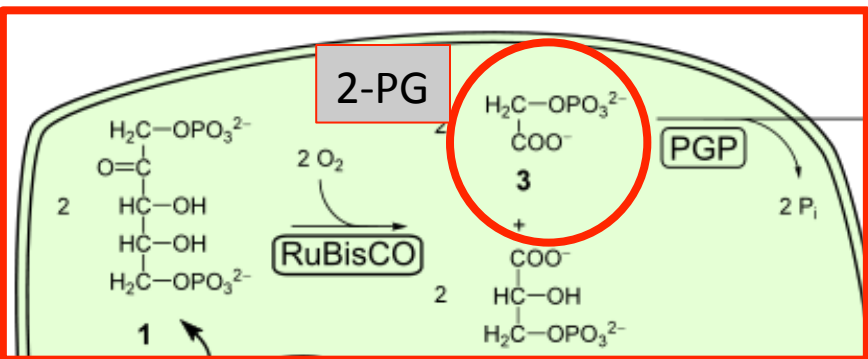


Κανονική φωτοσύνθεση: αφομοίωση 1 νέου άνθρακα

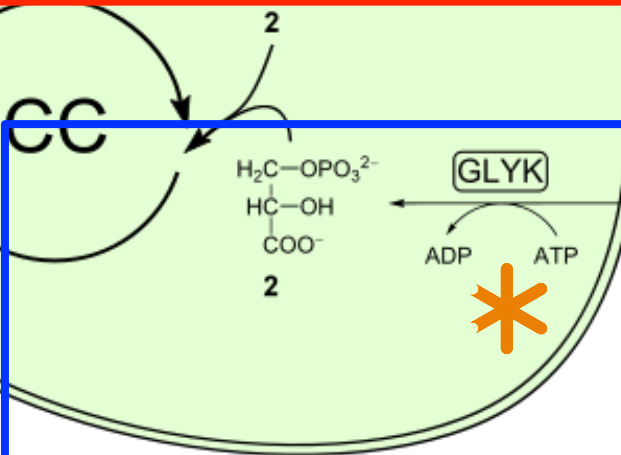
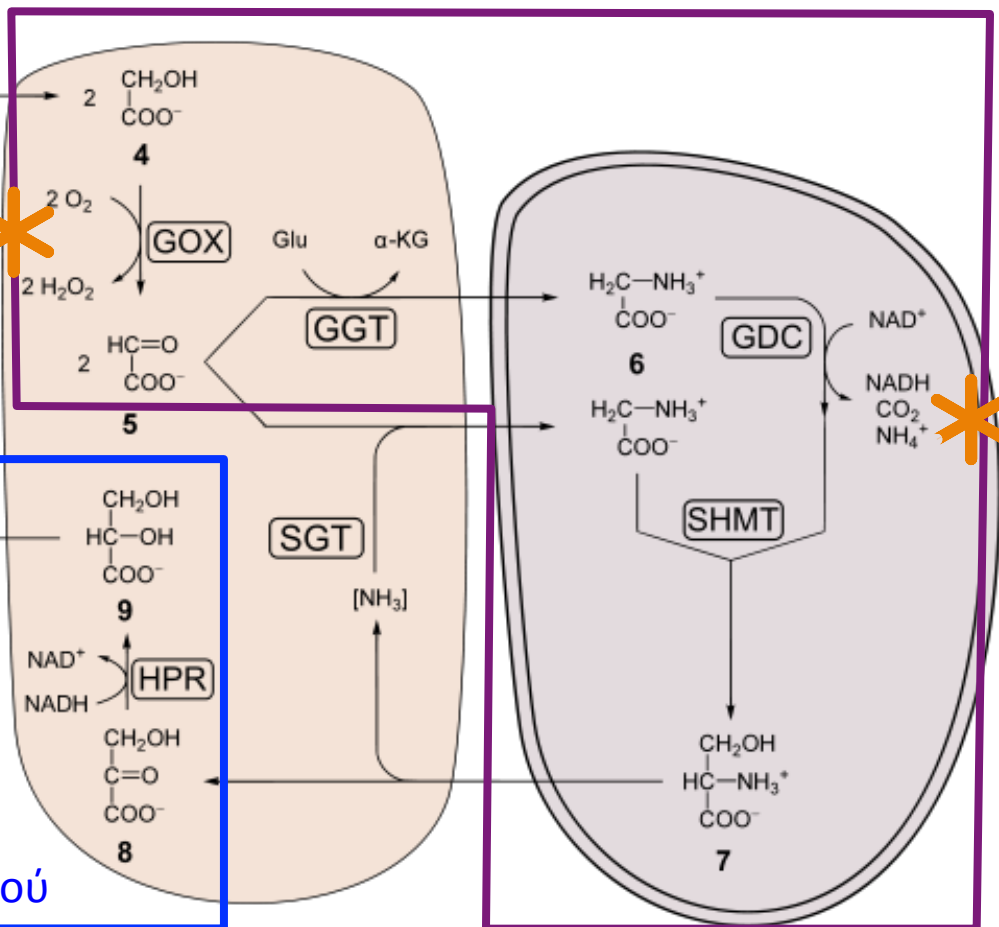


# Τα φυτά ανακυκλώνουν το 2-PG με τις αντιδράσεις της φωτοαναπνοής με απώλεια άνθρακα και δαπάνη ATP

## Αντίδραση οξυγενάσης



## Οξείδωση-σχηματισμός γλυκίνης & σερίνης



## Σχηματισμός 3-φωσφογλυκερικού

Chloroplast

Peroxisome

Mitochondrion

# Photorespiration

## Enzymes

- 1 RubisCO
- 2 Phosphoglycolate phosphatase
- 3 Glycolate oxidase
- 4 Glutamate-Glyoxylate aminotransferase
- 5 Glycine decarboxylase complex
- 6 Serin-Glyoxylate aminotransferase
- 7 Pyruvate reductase
- 8 Glycerate kinase
- 9 Catalase
- 10 Glutamate synthase & Glutamine synthetase

## Translocators

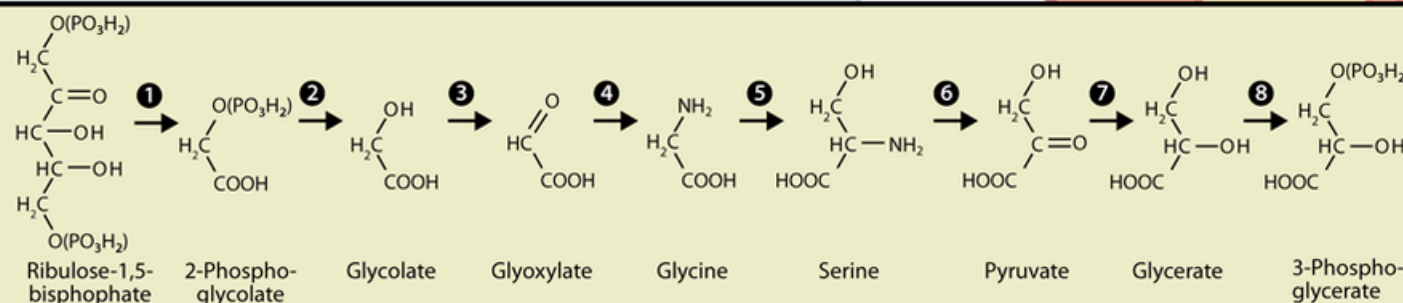
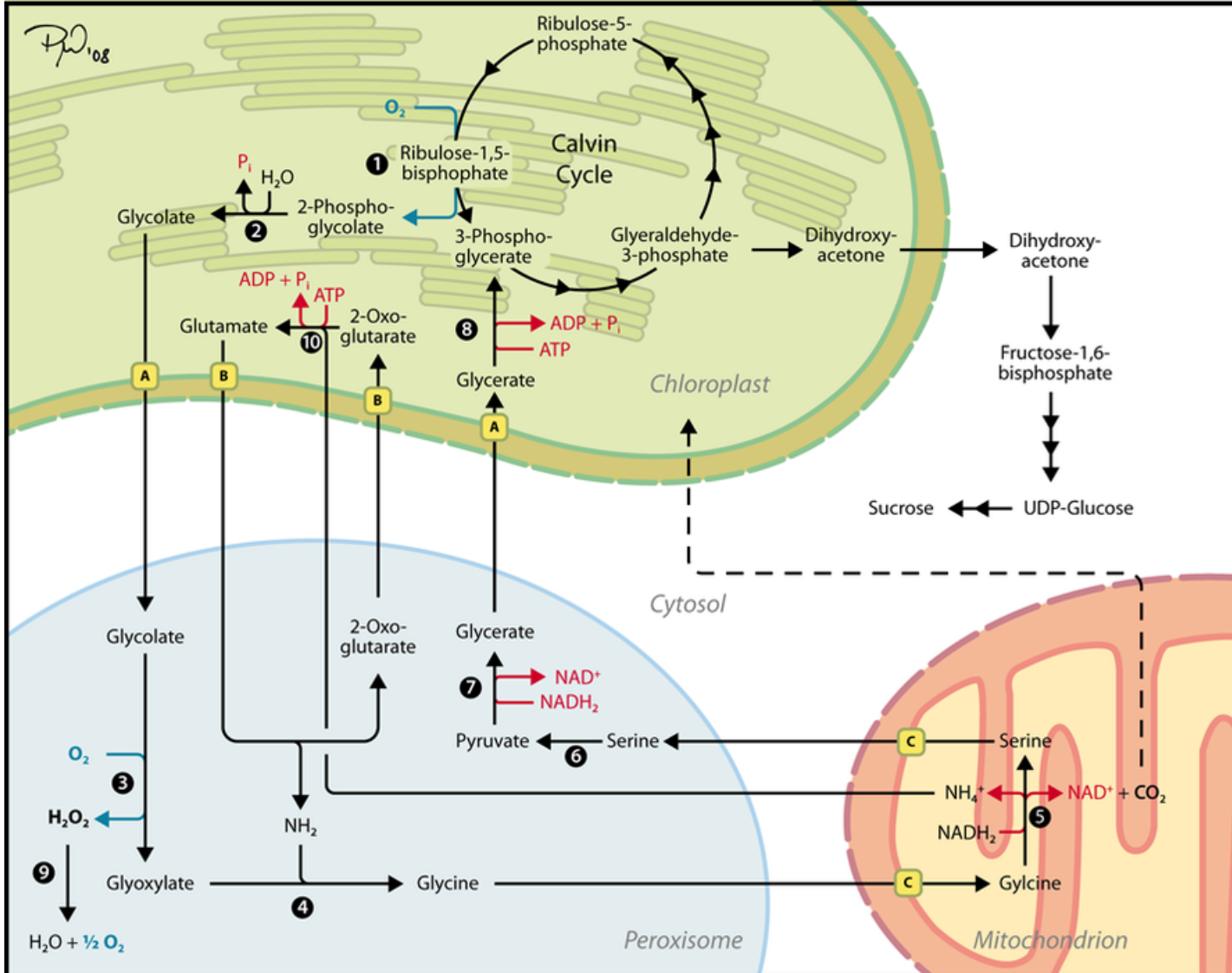
- A Glycerate-Glycolate translocator
- B Malate-Glutamate/2-Oxoglutarate translocator
- C Amino acid translocator

## Abbreviations

- $P_i$  /  $(PO_3H_2)$  Phosphate  
 ATP/ADP Adenitri/diphosphate  
 $NADH_2$  Nicotinamide adinine dinucleotide  
 $NH_4^+$  Ammonium  
 $NH_2$  Amino group  
 $H_2O_2$  Hydrogen peroxide  
 RubisCO Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase

Not drawn to scale! Enzymes and some compounds not directly involved in photorespiration are omitted for clarity.

Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL (2000). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Am Soc Plant Phys (Rockville).



# Περίγραμμα του μαθήματος

- Κύκλος Calvin-Benson, C3 φυτά
- Φωτοαναπνοή
- **C4 και CAM φυτά**



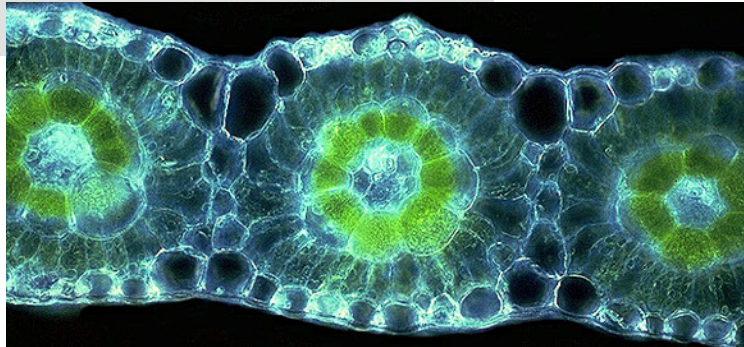
# Κάποια είδη ανέπτυξαν παραλλαγές της φωτοσύνθεσης για να μειώσουν το μεταβολικό κόστος της φωτοαναπνοής

## C-4 photosynthesis: Φωτοσύνθεση οξέων C-4



40% των μονοκοτυλήδων φυτών κάνουν C-4 φωτοσύνθεση

Ελαττώνει την φωτοαναπνοή διαχωρίζοντας τοπικά την πρόσληψη  $\text{CO}_2$  από την αντίδραση καρβοξυλάσης της RuBisCO



Kranz anatomy,  
leaf cross-section

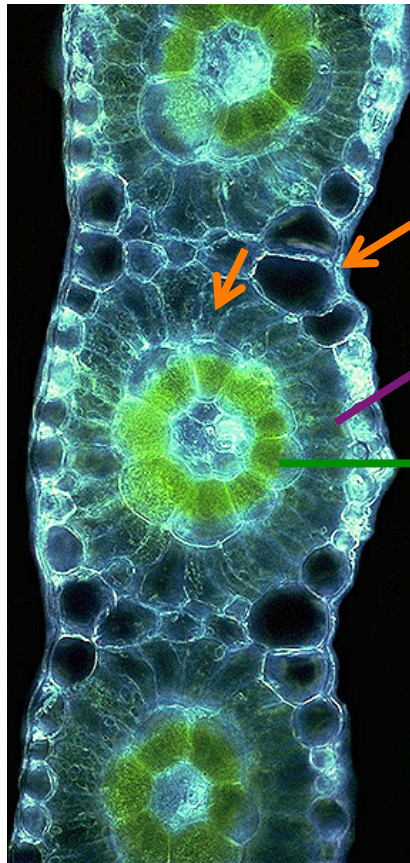
## Crassulacean acid metabolism (CAM)



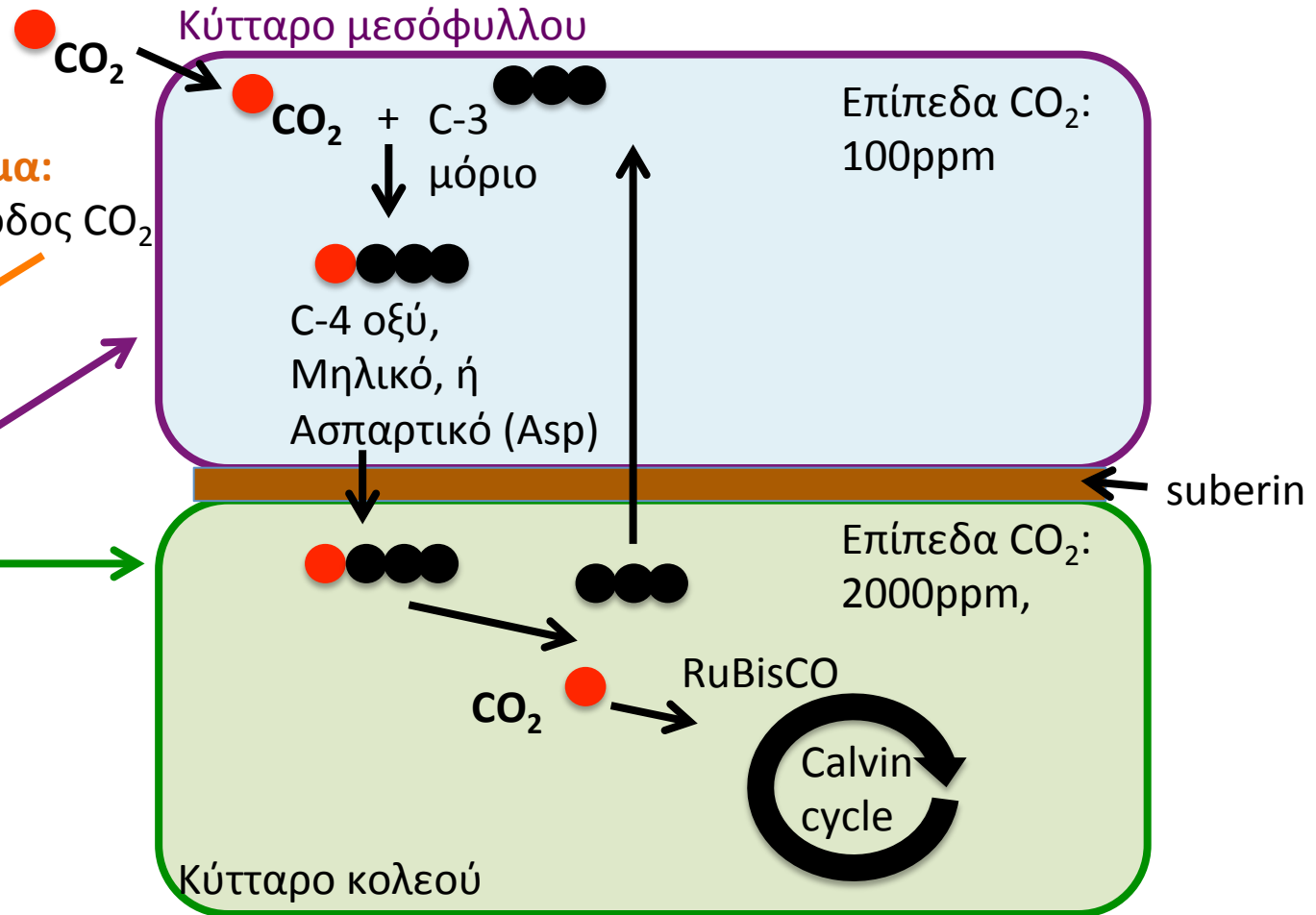
Τα CAM φυτά διαχωρίζουν χρονικά την πρόσληψη  $\text{CO}_2$  από την αντίδραση καρβοξυλάσης της RuBisCO και τις φώτο-εξαρτώμενες αντιδράσεις. Μειώνουν την απώλεια  $\text{H}_2\text{O}$  μέσω διαπνοής. Πολλά παχύφυλλα φυτά κάνουν CAM φωτοσύνθεση.

# Η ανατομία Kranz\* επιτρέπει τον διαχωρισμό της πρόσληψης CO<sub>2</sub> από την τελική δέσμευσή του

Kranz anatomy,  
leaf cross-section



**Στόμα:**  
είσοδος CO<sub>2</sub>



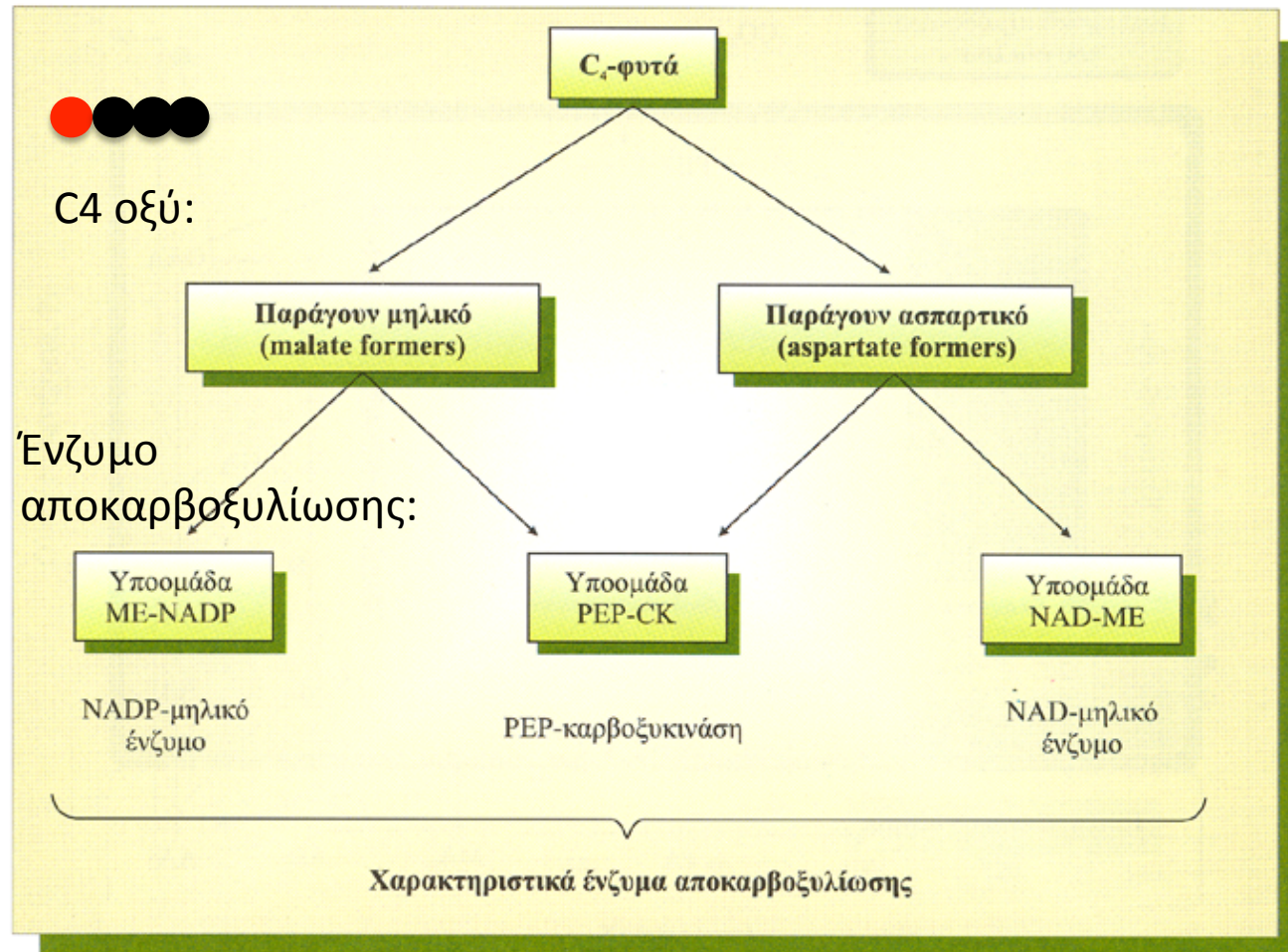
Εναπόθεση σουβερίνης (suberin) ανάμεσα στα κύτταρα μεσόφυλλου & κολεού αποτρέπει την διάχυση CO<sub>2</sub> προς τα έξω και την διάχυση O<sub>2</sub> προς τα κύτταρα του κολεού.

\*kranz= στεφάνι, γερμανικά



# Υπάρχουν τρία μονοπατία επανευθέρωσης $\text{CO}_2$ στα κύτταρα του κολεού των C-4 φυτών

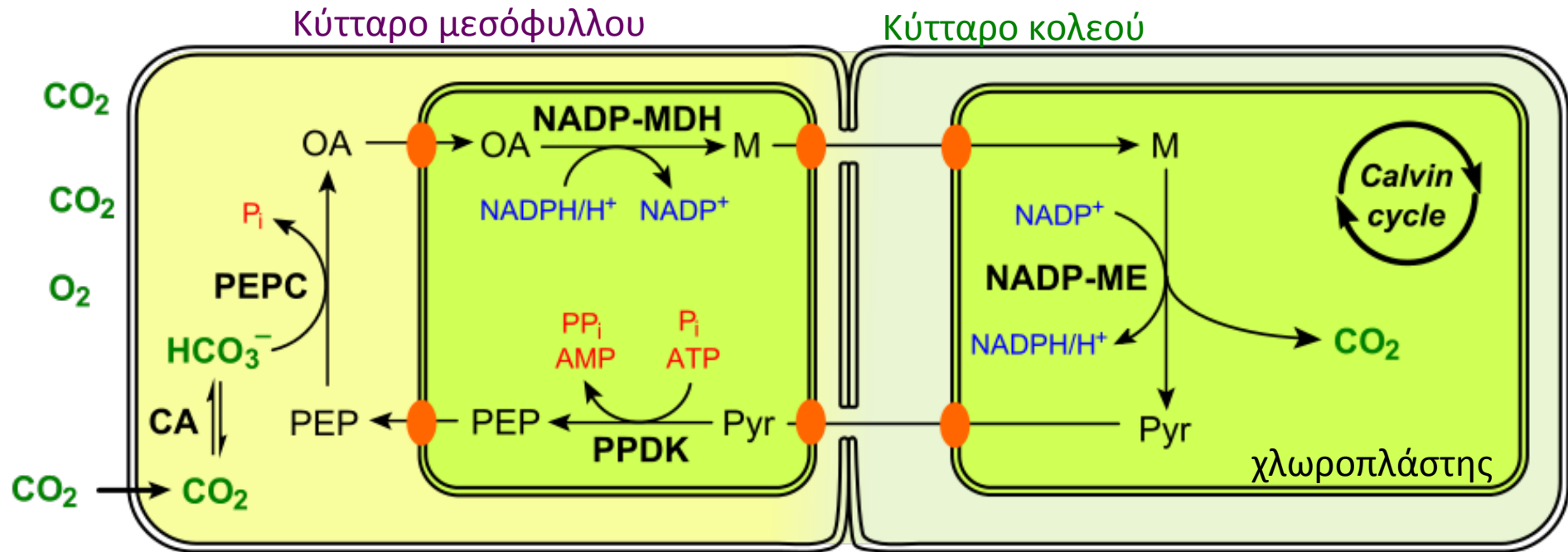
Ανάλογα με το είδος του C4 φυτού, διαφορετικά ένζυμα καταλύουν την αποκαρβοξυλίωση του C4 οξέως. Αυτά είναι: Η καρβοξυ-κινάση του φώσφο-ένολο πυροσταφυλικού (**PEPCK**), το **NADP<sup>+</sup>-μηλικό ένζυμο**, & **NAD<sup>+</sup>-μηλικό ένζυμο**.



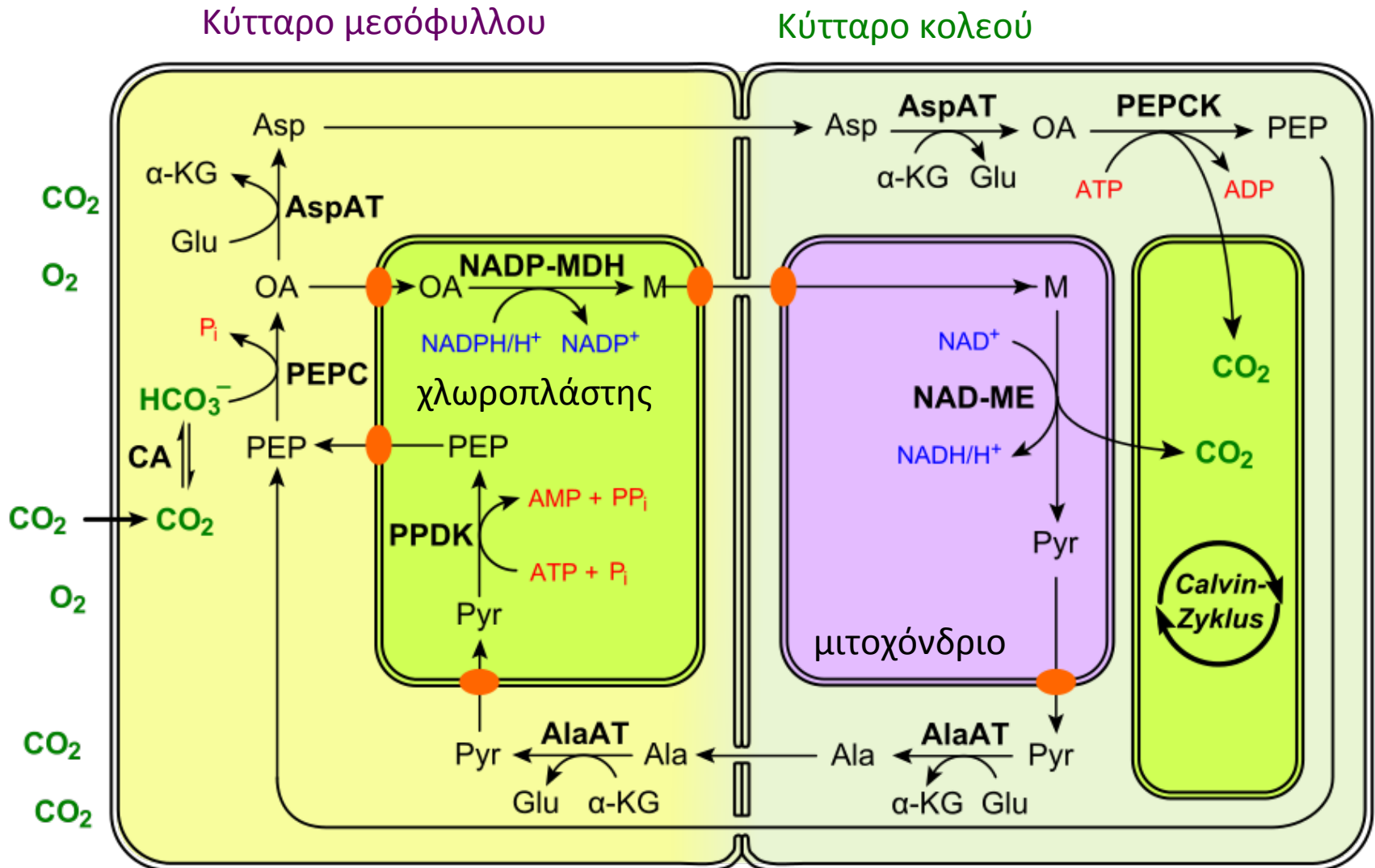
Εικόνα 6.8 Υποομάδες των C<sub>4</sub>-φυτών.



# Ο μηχανισμός NADP<sup>+</sup>-μηλικικού ενζύμου



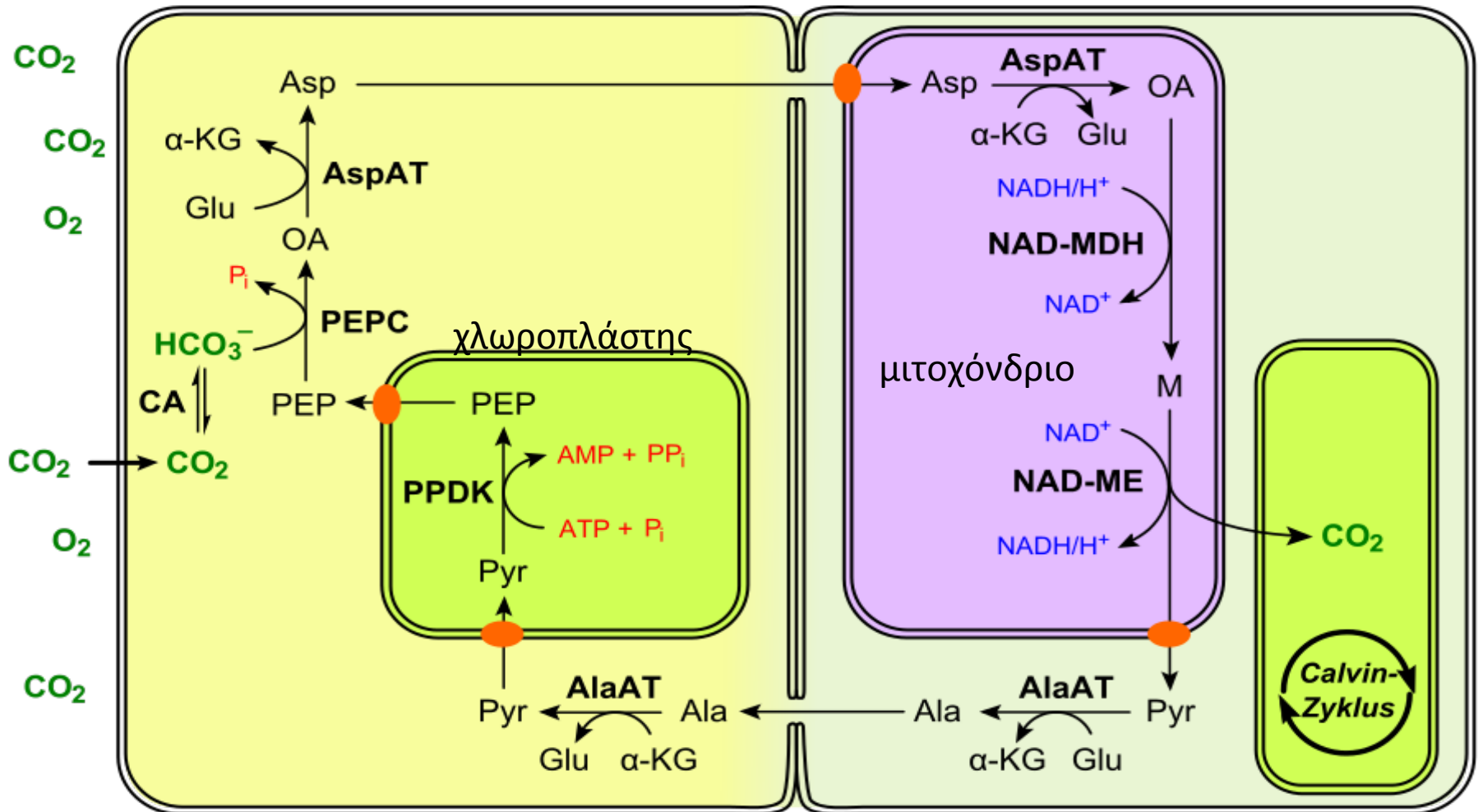
# Ο μηχανισμός ΡΕΡСΚ



# Ο μηχανισμός $\text{NAD}^+$ -μηλικικού ενζύμου

Κύτταρο μεσόφυλλου

Κύτταρο κολεού

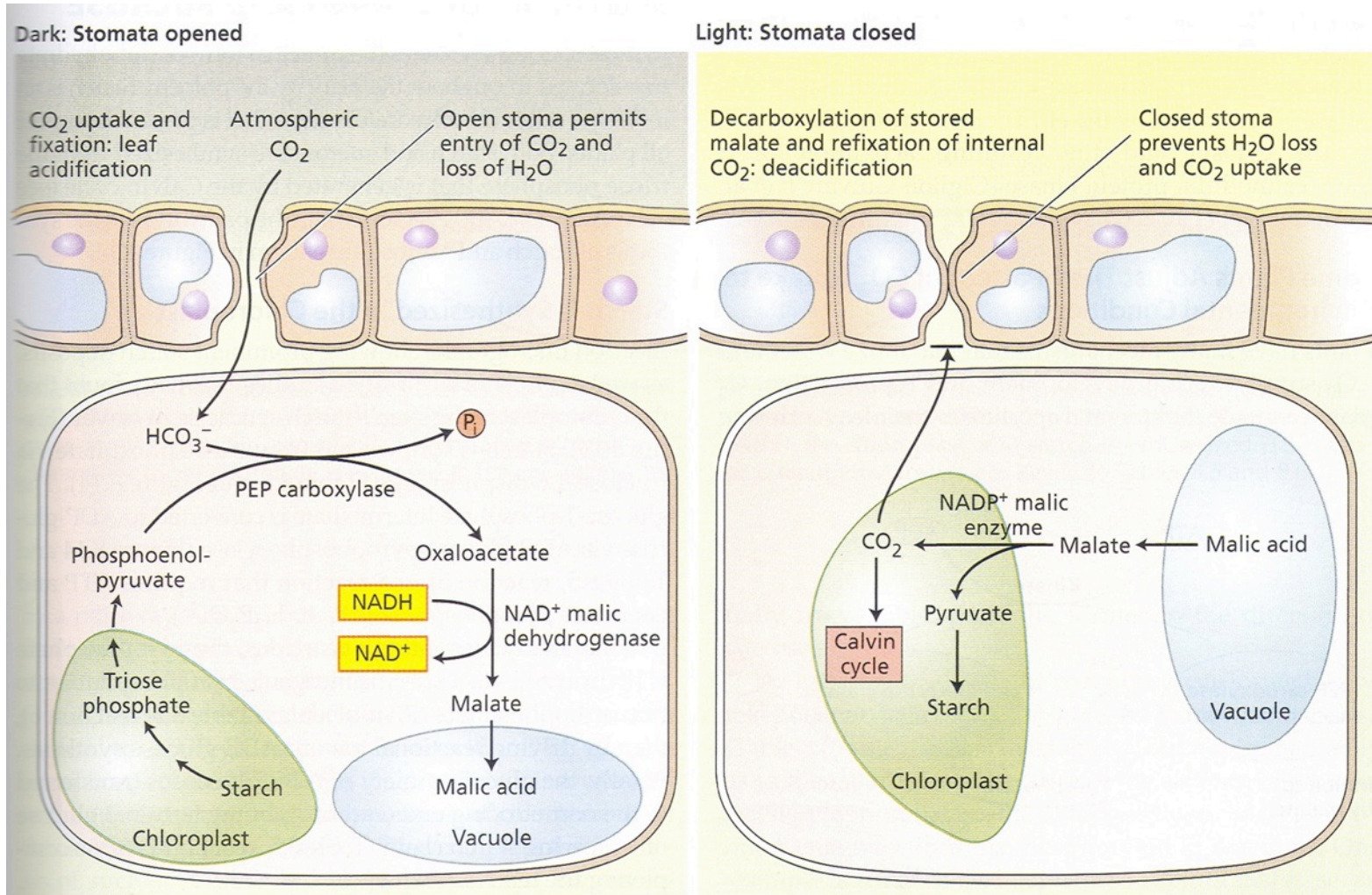


# Η C4 έχει πλεονεκτήματα για το φυτό έναντι της C3 φωτοσύνθεσης

- Είναι πιο αποδοτική σε συνθήκες έντονου φωτισμού, ξηρασίας, & έλλειψης θρεπτικών
- Ανθεκτικότερη σε υψηλές θερμοκρασίες
- Περιορίζει το μεταβολικό φορτίο της φωτοαναπνοής (Η ΡΕΡC δεν χρησιμοποιεί  $O_2$ ).
  - C3 φωτοσύνθεση: 18ATP/1 γλυκόζη, 25-50% άνθρακα χάνεται στην φωτοαναπνοή.
  - C4 φωτοσύνθεση: 30ATP/1γλυκόζη, ελάχιστη απώλεια άνθρακα στην φωτοαναπνοή.



# Τα CAM φυτά προσλαμβάνουν CO<sub>2</sub> στο σκοτάδι αλλά ολοκληρώνουν τη δέσμευση στο φως



Με αυτόν τον τρόπο μειώνουν τις απώλειες νερού από ανοικτά στόματα και αποφεύγουν την υψηλή συγκέντρωση O<sub>2</sub> κατά την διάρκεια δράσης της RuBisCO



# Σύνοψη: Οι 3 φωτοσυνθετικοί μηχανισμοί δέσμευσης CO<sub>2</sub>

Πίνακας 5.3. Σύνοψη των χαρακτηριστικών C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> και CAM φυτών και ορισμένοι χαρακτηριστικοί τους εκπρόσωποι.

Χαρακτηριστικά	C3	C4	CAM
<i>Ανατομικά χαρακτηριστικά</i>			
Ανατομία τύπου Kranz	όχι	ναι	όχι
χλωροπλάστες	ενός τύπου	δύο τύπων	ενός τύπου
<i>Βιοχημικά χαρακτηριστικά</i>			
Μόριο δέκτης του CO <sub>2</sub>	RudP	PEP	PEP
Πρώτο προϊόν της δέσμευσης του CO <sub>2</sub>	3-PGA (C <sub>3</sub> )	OAA (C <sub>4</sub> )	OAA (C <sub>4</sub> )
Τύποι δέσμευσης CO <sub>2</sub>	μόνο ένας	δύο, η λειτουργία τους διαχωρίζεται τοπικά	δύο, η λειτουργία τους διαχωρίζεται χρονικά
Ένζυμο δέσμευσης του CO <sub>2</sub>	RubisCO	PEPCase RubisCO	PEPCase RubisCO
Δέσμευση CO <sub>2</sub>	στο φως	στο φως	στο φως μέσω της C <sub>3</sub> οδού, στο σκοτάδι μέσω της C <sub>4</sub> οδού
Σημείο αντιστάθμισης CO <sub>2</sub>	υψηλό (25-100 ppm)	χαμηλό (0-10 ppm)	χαμηλό (0-5 ppm)
Φωτονική ροή κορεσμού της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας	περίπου το 1/5 της πλιακής	δεν παρατηρείται κορεσμός	δεν παρατηρείται κορεσμός
<i>Χαρακτηριστικά διαχείρισης νερού</i>			
Άνοιγμα στοματίων	ανοικτά την ημέρα	ανοικτά την ημέρα	ανοικτά τη νύκτα
Διαπνευστικό πηλίκιο	υψηλό 450-950	χαμηλό 250-350	πολύ χαμηλό 50-125