

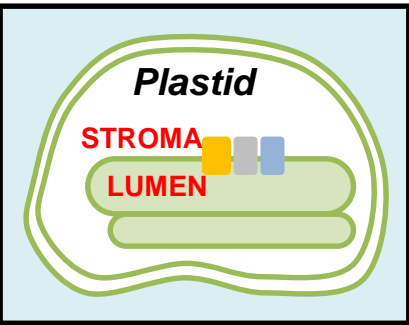
Εισαγωγή στην φωτοσύνθεση

Φωτο-εξαρτώμενες αντιδράσεις της
φωτοσύνθεσης

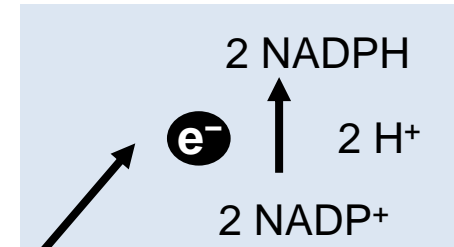
Περίγραμμα του μαθήματος

- **Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων**
- Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων
- Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση

Τα φωτοσυστήματα είναι ενσωματωμένα στις μεμβράνες των θυλακοειδών

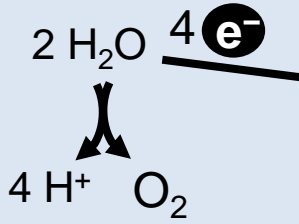


Cytochrome b_6f
(Cyt b_6f) πολυ-πρωτεϊνικό σύμπλοκο ενσωματωμένο στη μεμβράνη

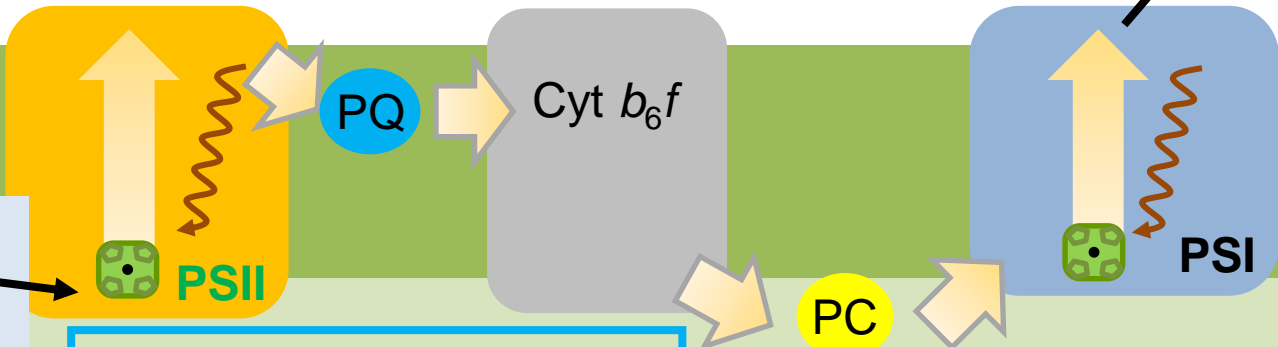


STROMA

Thylakoid Membrane

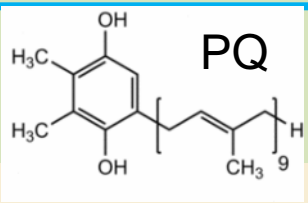


LUMEN

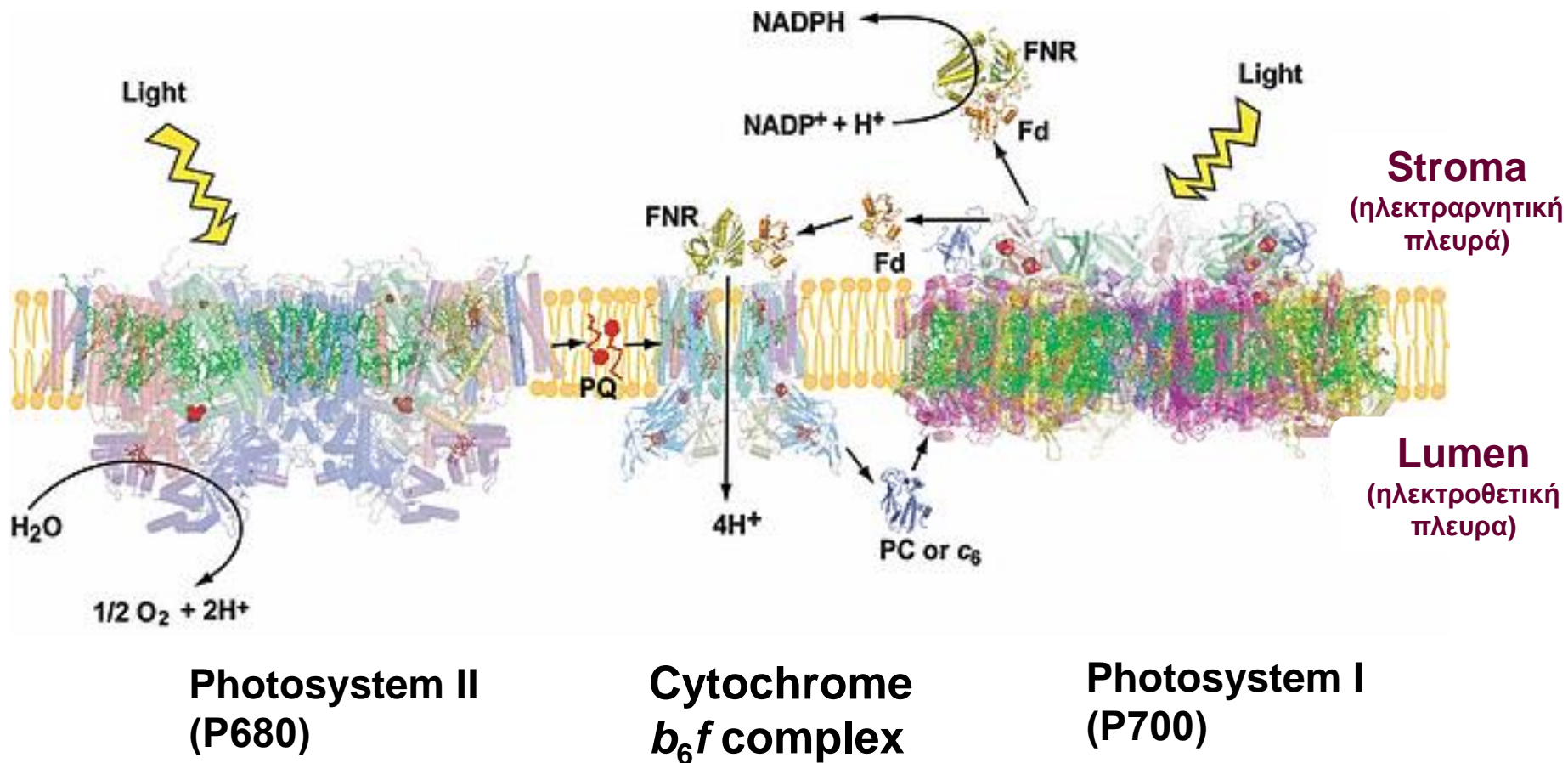


Η plastoquinone (PQ-πλαστοκινόνη) είναι μικρό, κινητό, μόριο-μεταφορέας ηλεκτρονίων

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

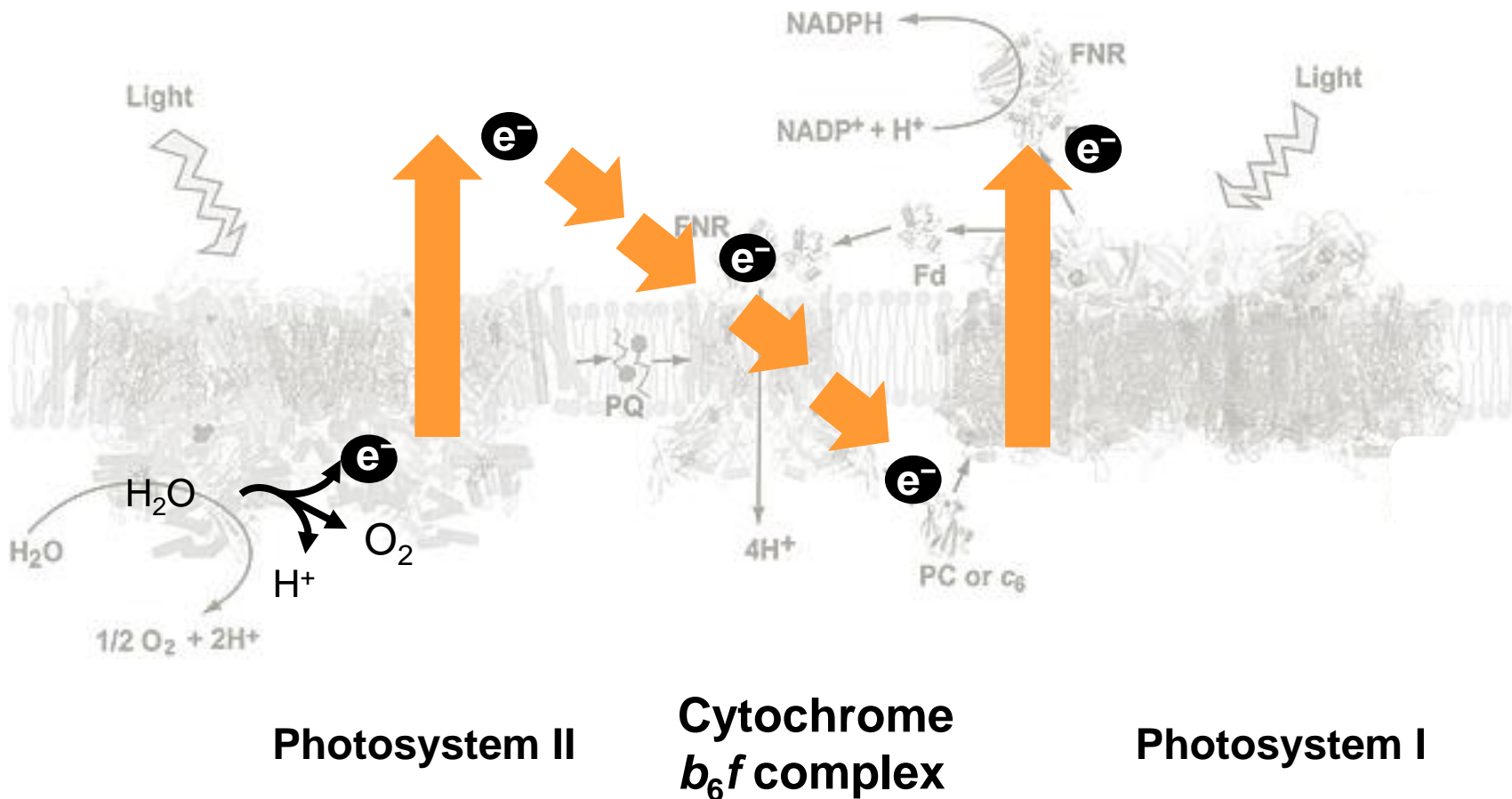


Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων



Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b_6f Complex. *Photochemistry and Photobiology*. 84: [1349-1358](#).

Η γραμμική μεταφορά ηλεκτρονίων απαιτεί τρία σύμπλοκα, PSII, Cyt b_6f , & PSI

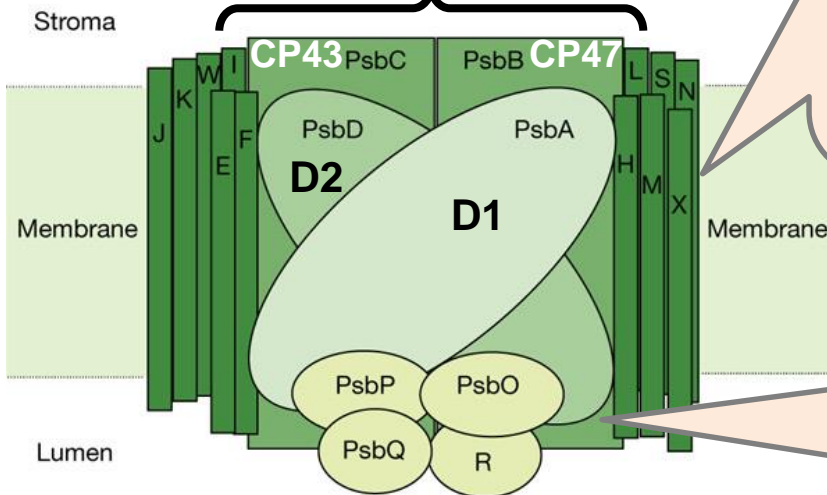


Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b_6f Complex†. Photochemistry and Photobiology. 84: [1349-1358](#).

Δομή και λειτουργία του υπερ-συμπλόκου Photosystem II – LHCI

Το PSII είναι πολυ-πρωτεϊνικό σύμπλοκο, λειτουργεί ως διμερές. Εδώ φαίνεται η δομή μονομερούς

center core

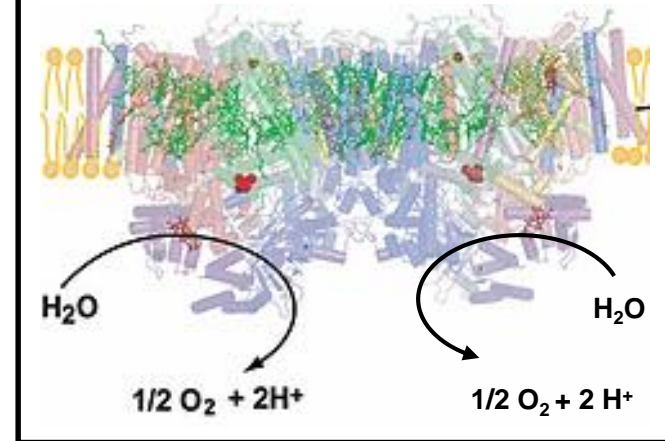


Ο συντηρημένος πυρήνας αντίδρασης περιέχει τις **D1** & **D2**, και εσωτερικές κεραίες-πρωτεΐνες **CP43** & **CP47**

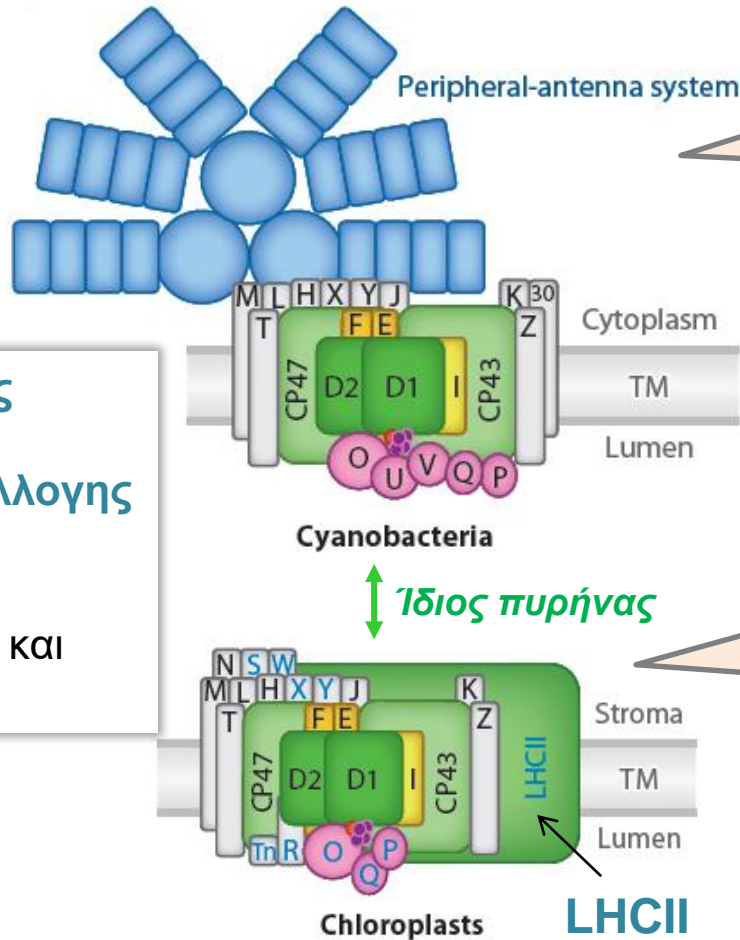
Το σύμπλεγμα έκλυσης O_2 , Mn_4CaO_5 , βρίσκεται στην πλευρά της μήτρας και προστατεύεται από εξωτερικές πρωτεΐνες

Μη-συντηρημένες εξωτερικές πρωτεΐνες

Διμερής δομή του PSII



Συντηρημένοι πυρήνες, διαφορετικά συστήματα-κεραίες



Οι περιφερικές κεραίες και τα συμπλοκα συλλογής φωτός (LHC) διαφέρουν σε κυανοβακτήρια και χλωροπλάστες

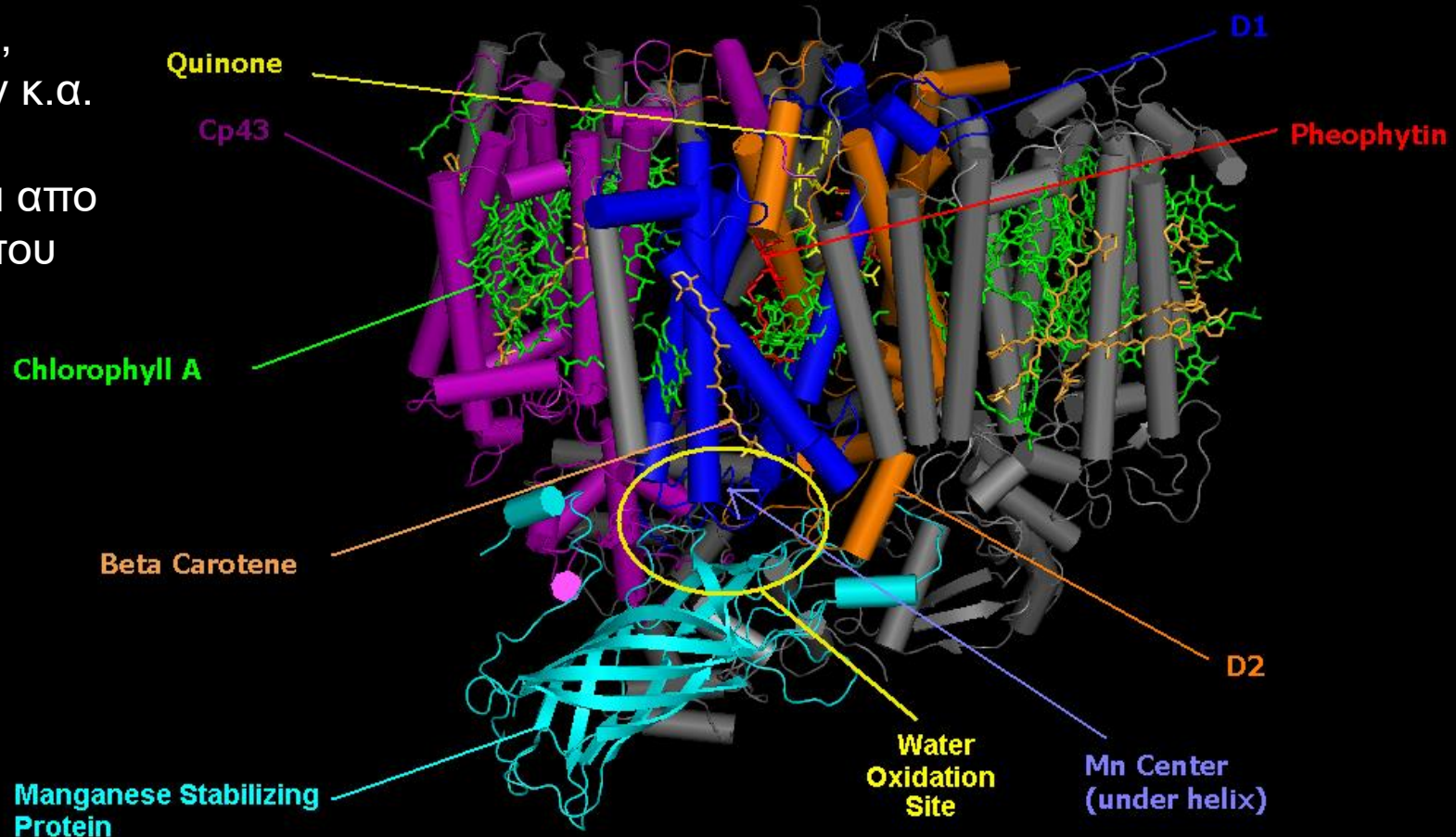
Κυανοβακτήρια & ερυθροφύκη συλλέγουν φως μέσω περιφερικών συστημάτων κεραίων

Φυτα και χλωροφύκη συλλέγουν φως από LHCs ενσωματωμένων στη μεμβράνη

Reprinted with permission © Annual Reviews Nickelsen, J. and Rengstl, B. (2013). Photosystem II assembly: From cyanobacteria to plants. Annu. Rev. Plant Biol. 64: 609–634.

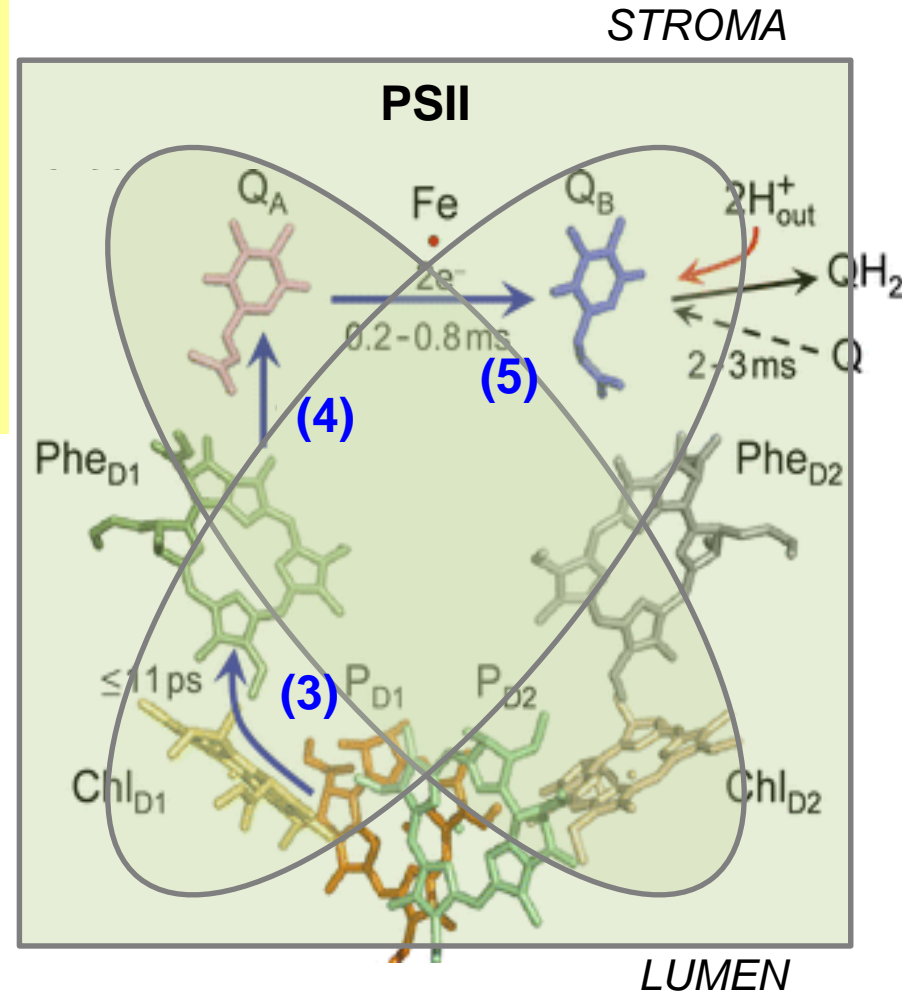
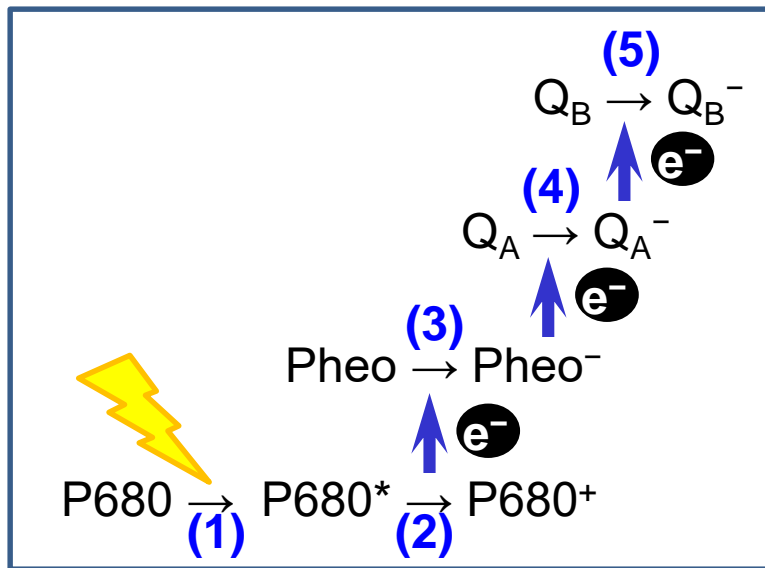
Ρόλος των πρωτεϊνών είναι να συγκρατούν και να προσανατολίζουν τις χρωστικές

Πολλά μόρια χλωροφυλλών, καροτενοειδών κ.α. μικρά μόρια συγκρατούνται από τις πρωτεΐνες του PSII.

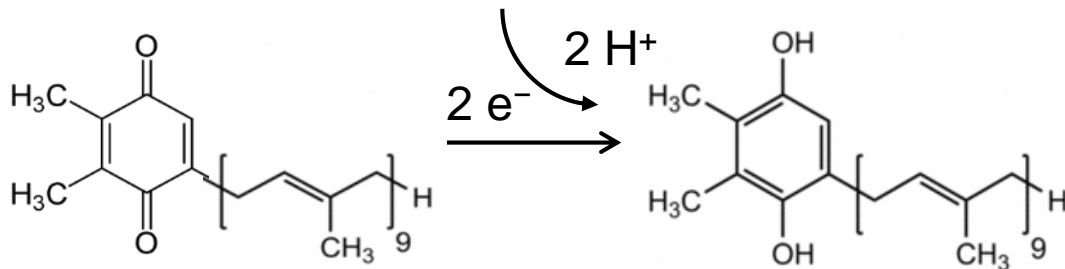


Πως γίνεται η μεταφορά ηλεκτρονίων στο PSII:

- (1) Το φως διεγείρει την χλωροφύλλη του κέντρου αντίδρασης P680 \rightarrow P680*
- (2) Ηλεκτρόνιο φεύγει από το P680*, αφήνει P680⁺ (φωτο-οξείδωση, διαχωρισμός φορτίων)
- (3) Το ηλεκτρόνιο μεταφέρεται στην φαιοφυτίνη (pheophytin-Pheo), δημιουργεί Pheo⁻
- (4) Pheo⁻ δίνει ηλεκτρόνιο στην Q_A, παράγει Q_A⁻
- (5) Q_A⁻ δίνει το ηλεκτρόνιο στην Q_B, παράγει Q_B⁻



Πλαστοκινόνη/ πλαστοκινόλη είναι μεταφορείς ηλεκτρονίων και H⁺



Plastoquinone (PQ)
στην Q_B θέση του PSII

Plastoquinol (PQH₂)

Διάχυση στη λιπιδιακή
διπλοστιβάδα προς το
Cyt *b*₆*f*

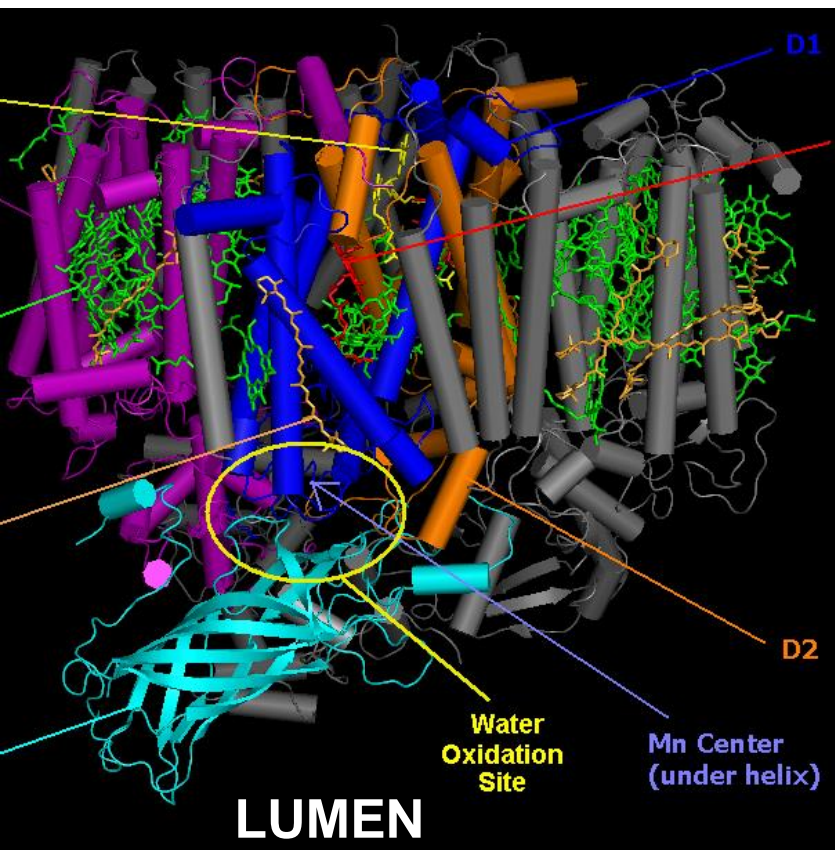


PQH₂ διαχέεται,
μεταφέροντας H⁺
και ηλεκτρόνια.

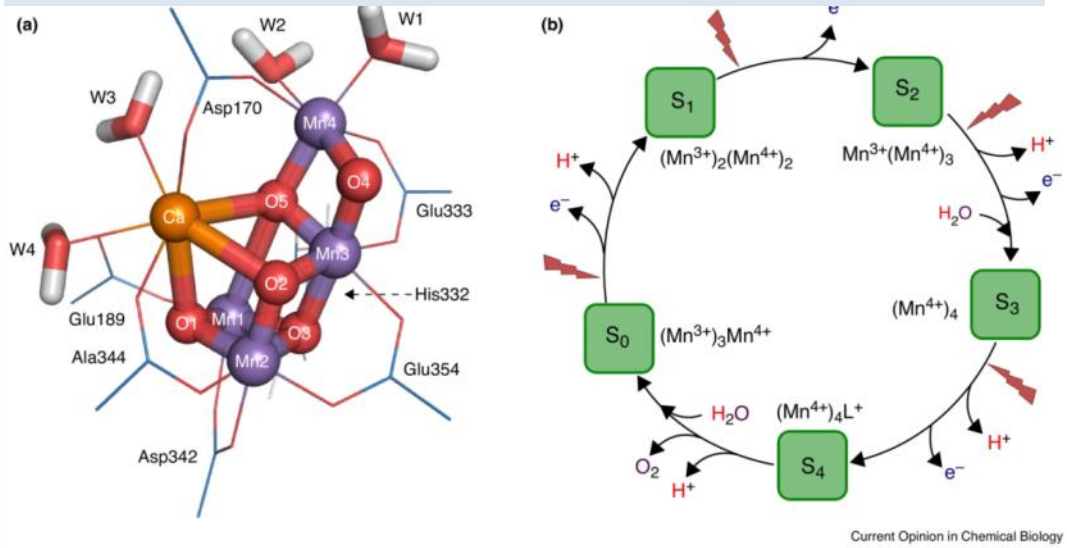
Plastoquinone (PQ) στην Q_B θέση
ανάγεται σε PQ²⁻ και παίρνει 2 H⁺
απο το στρωμα για σχηματίσει
PQH₂ (plastoquinol)

See Cramer, W. A., Hasan, S.S., and Yamashita, E. (2011). The Q cycle of cytochrome *bc* complexes: A structure perspective. *Biochim. Biophys. Acta - Bioenerg.* 1807: [788-802](#).

Το σύμπλοκο έκλυσης O₂ (OEC) είναι στην επιφάνεια του PSII προς την μήτρα του θυλακοειδούς

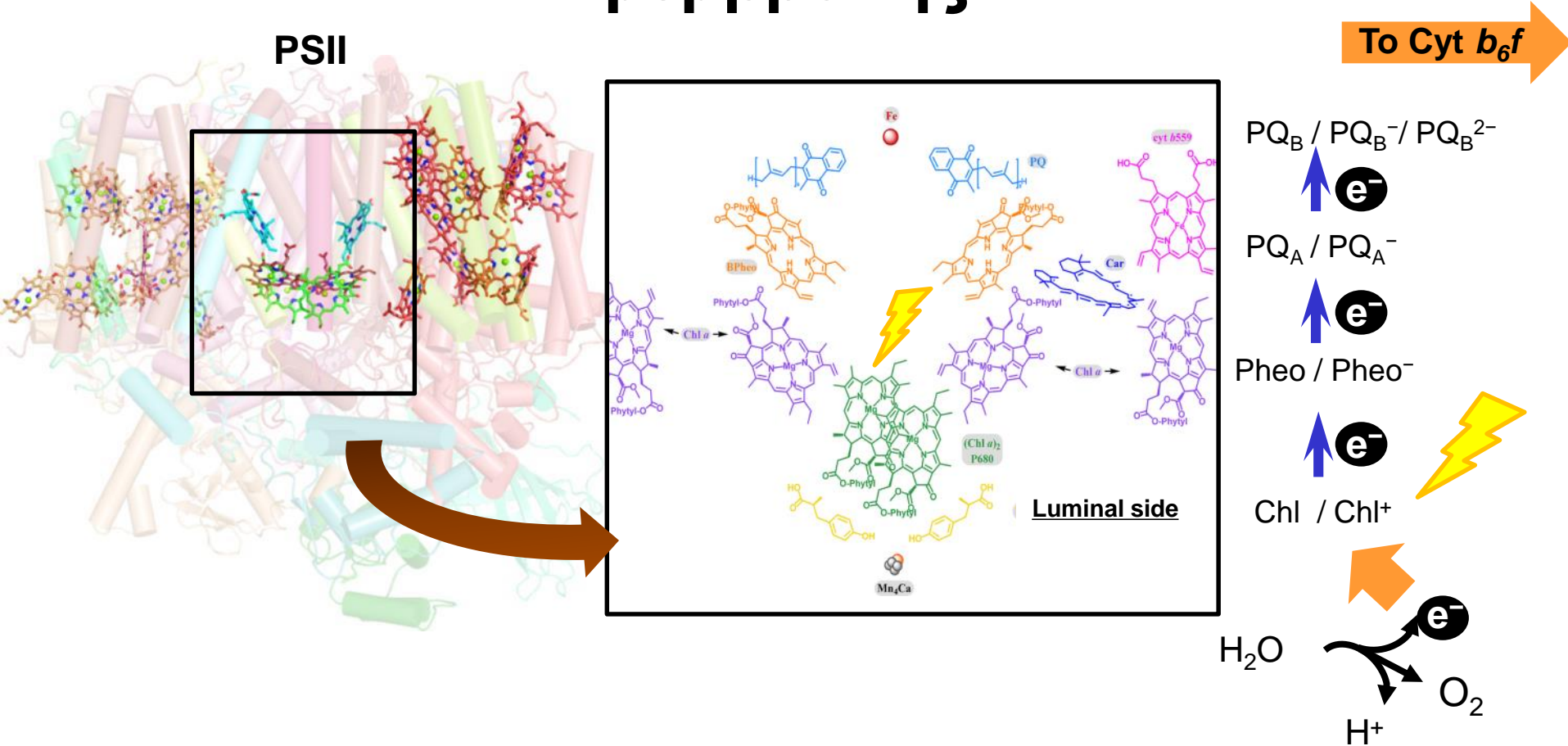


Στο καταλυτικό κέντρο του OEC υπάρχει ανόργανο σύμπλοκο Mn₄CaO₅ που διεξάγει τη μηχανιστικά δύσκολη αντίδραση του ν' αφαιρέσει τέσσερα ισχυρά συγγρατημένα ηλεκτρόνια και πρωτόνια απο το νερό για να σχηματίσει μοριακό οξυγόνο.



Reprinted from Vogt, L., Vinyard, D.J., Khan, S. and Brudvig, G.W. (2015). Oxygen-evolving complex of Photosystem II: an analysis of second-shell residues and hydrogen-bonding networks. *Curr. Opin. Chem. Biol.* 25: 152-158 with permission from Elsevier. [Neveu, Curtis](#)

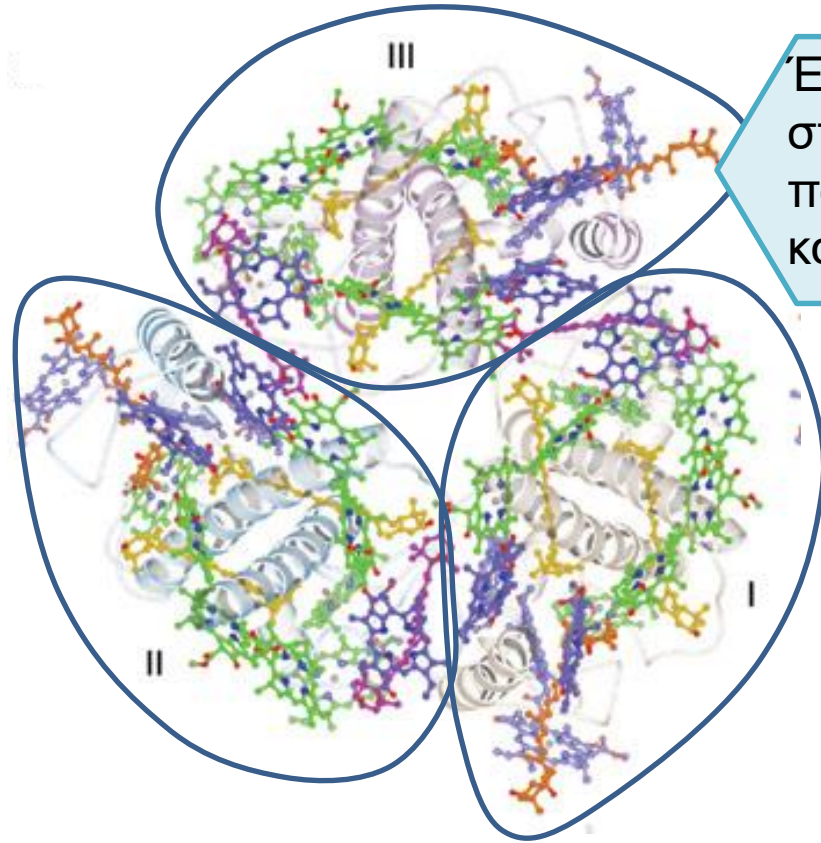
Ηλεκτρόνια μεταφέρονται απο την πλευρά μήτρας προς την πλευρά του στρώματος της μεμβράνης



Reprinted from Senge, M. O., Ryan, A. A., Letchford, K. A., MacGowan, S. A., & Mielke, T. (2014). Chlorophylls, symmetry, chirality, and photosynthesis. *Symmetry*. 6: [781-843](#)

Φωτόνια δεσμεύει και το σύμπλοκο συλλογής φωτός LHC*II που σχηματίζει τριμερή

*LHC, light harvesting complex = σύμπλοκο συλλογής φωτός






Ένα μονομερές LHCII σπανακιού περιέχει 1 πολυπεπτίδιο, 14 χλωροφύλλες, και 4 καροτενοειδή

LHCII τριμερή (πράσινο) περικυκλώνουν διμερή PSII (γκρί)

Ο ρυθμός μεταφοράς ενέργειας από LHCII στο PSII ορίζεται από το φώς, περιβάλλον, μεταβολική κατάσταση, κ.ο.κ.



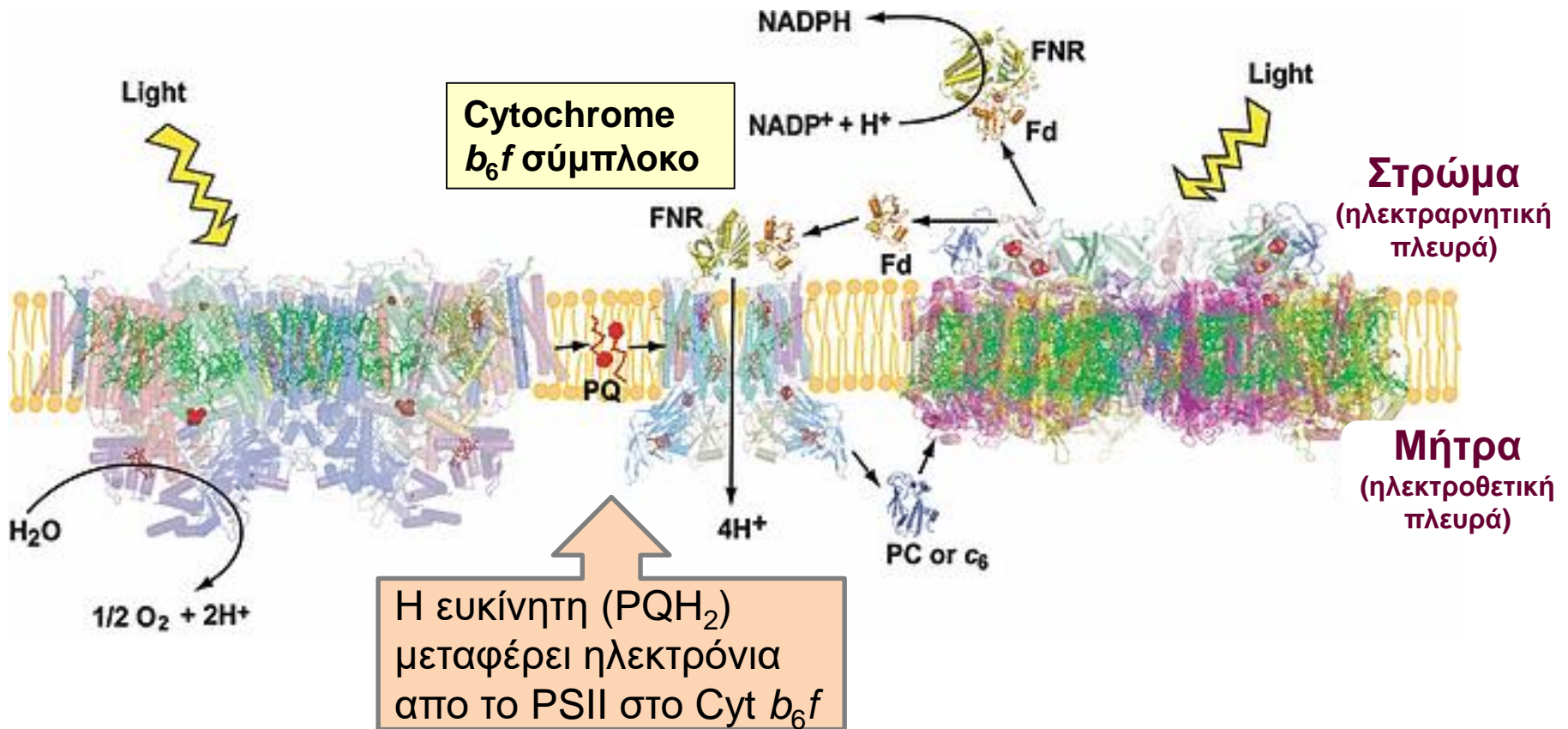
RCII complex 
LHCII trimer 
LHCII monomer 

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd Liu, Z., Yan, H., Wang, K., Kuang, T., Zhang, J., Gui, L., An, X. and Chang, W. (2004). Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. Nature. 428: [287-292](#); see also Drop, B., Webber-Birungi, M., Yadav, S.K.N., Filipowicz-Szymanska, A., Fusetti, F., Boekema, E.J. and Croce, R. (2014). Light-harvesting complex II (LHCII) and its supramolecular organization in Chlamydomonas reinhardtii. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics. 1837: [63-72](#)..

Σύμπλοκο Cytochrome b_6f & ο κύκλος Q

PSII κέντρο αντίδρασης

PSI κέντρο αντίδρασης



Η ευκίνητη (PQH₂) μεταφέρει ηλεκτρόνια απο το PSII στο Cyt b_6f

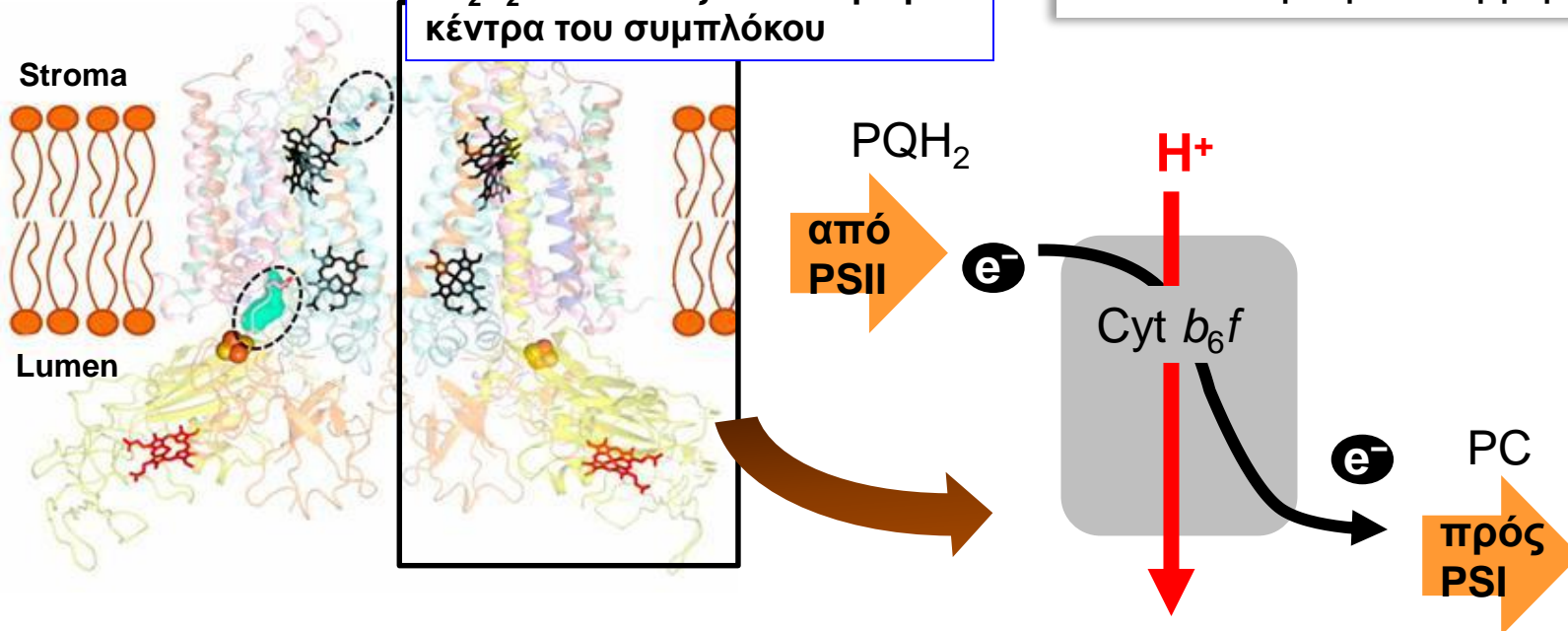
Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b_6f Complex. Photochem. Photobiol 84: [1349-1358](#).



Δομή Cyt b_6f (στα κυανοβακτήρια)

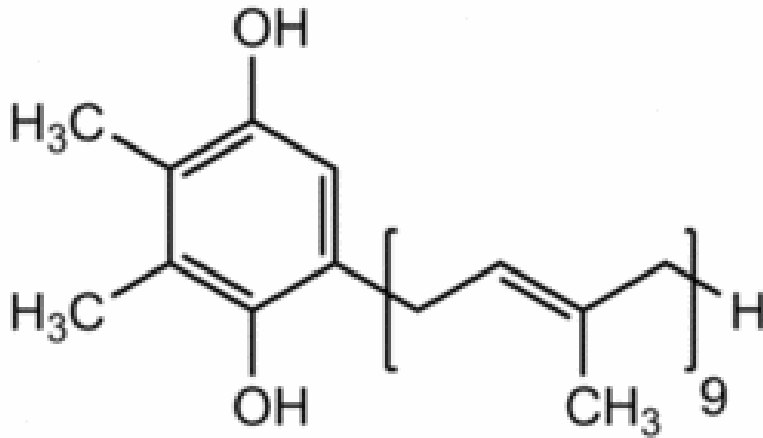
Ηλεκτρόνια μεταφέρονται από την PQH_2 μέσω του Cyt b_6f και τελικά δίνονται στη plastocyanin (PC). Αυτό συνδυάζεται με μεταφορά H^+ από το στρώμα στη μήτρα

4 μόρια αίμης κι 1 σύμπλοκο Fe_2S_2 είναι τα οξειδοαναγωγικά κέντρα του συμπλόκου



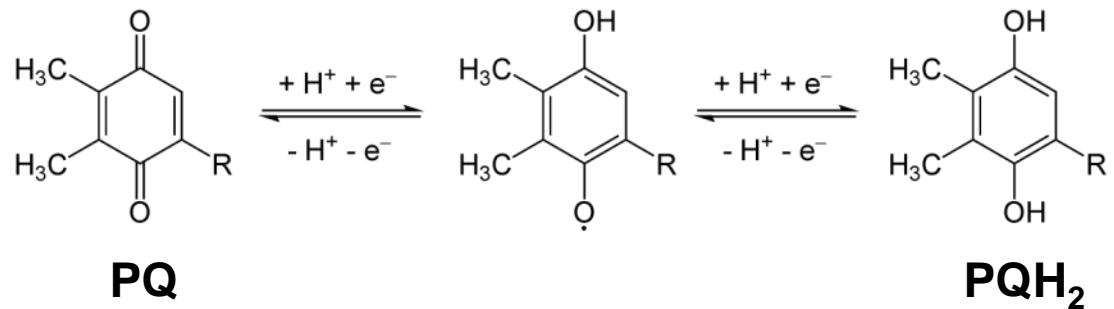
Reprinted from Hasan, S.S., Yamashita, E., Baniulis, D. and Cramer, W.A. (2013). Quinone-dependent proton transfer pathways in the photosynthetic cytochrome b_6f complex. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 110: [4297-4302](#); See also Tikhonov, A. (2013). pH-Dependent regulation of electron transport and ATP synthesis in chloroplasts. Photosynth. Res. 116: [511-534](#).. Stroebel, D., Choquet, Y., Popot, J.-L. and Picot, D. (2003). An atypical haem in the cytochrome b_6f complex. Nature. 426: [413-418](#).

Η πλαστοκινόνη είναι μεταφορέας δύο ηλεκτρονίων και τ' αποδίδει στο Cyt b_6f



plastoquinol-9

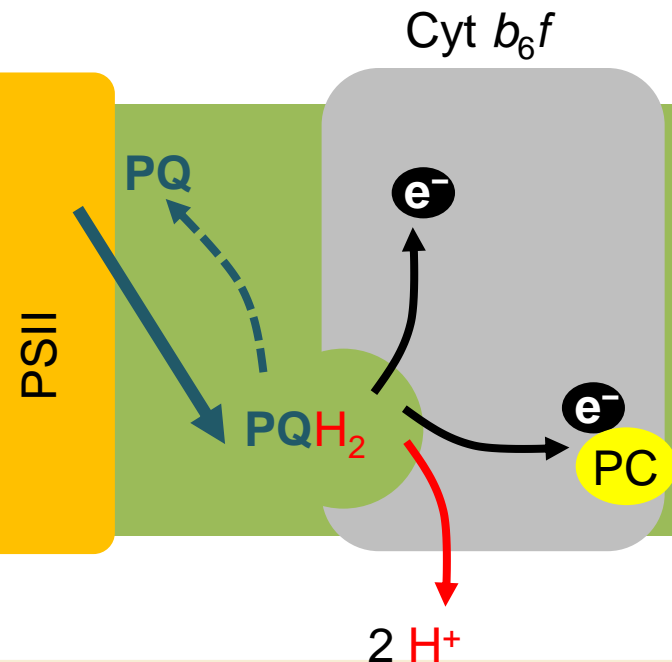
Plastoquinone (PQ) ανάγεται σε plastoquinol (PQH₂), και ξαναοξειδώνεται σε plastoquinone (κυκλική μετατροπή). Αυτό συνεπάγεται οξείδωση-αναγωγή και αποπρωτονίωση-πρωτονίωση συζευγνύοντας έτσι την μεταφορά H⁺ με την μετακίνηση ηλεκτρονίων



Ηλεκτρόνια & πρωτόνια περνάν απο το Cyt b_6f μέσω του κύκλου Q (κινόνης)

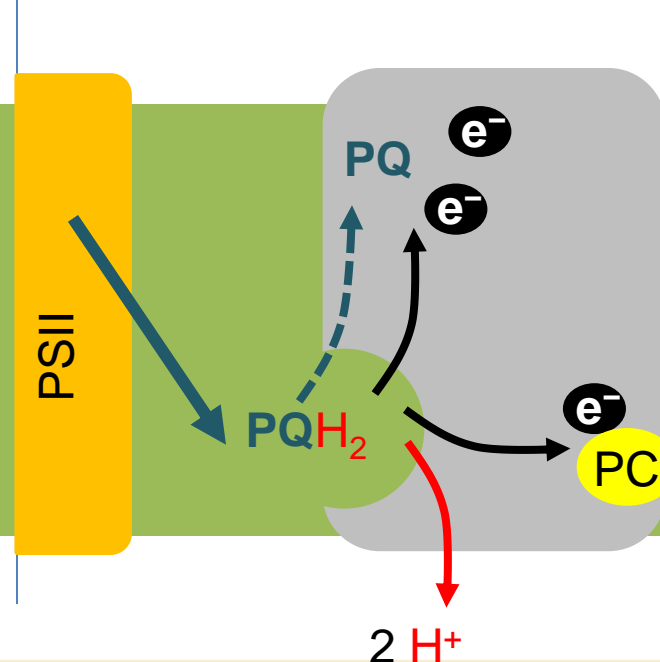
1^ο Μισό του κύκλου Q

PQH₂ ελευθερώνει 2 H⁺ στη μήτρα, 1 e⁻ στην PC και 1 στο Cytb₆f, η PQ γυρίζει στο PSII

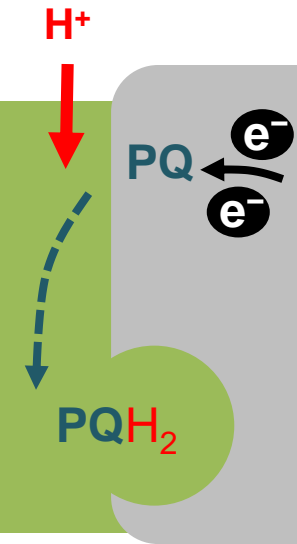


2^ο Μισό του κύκλου Q

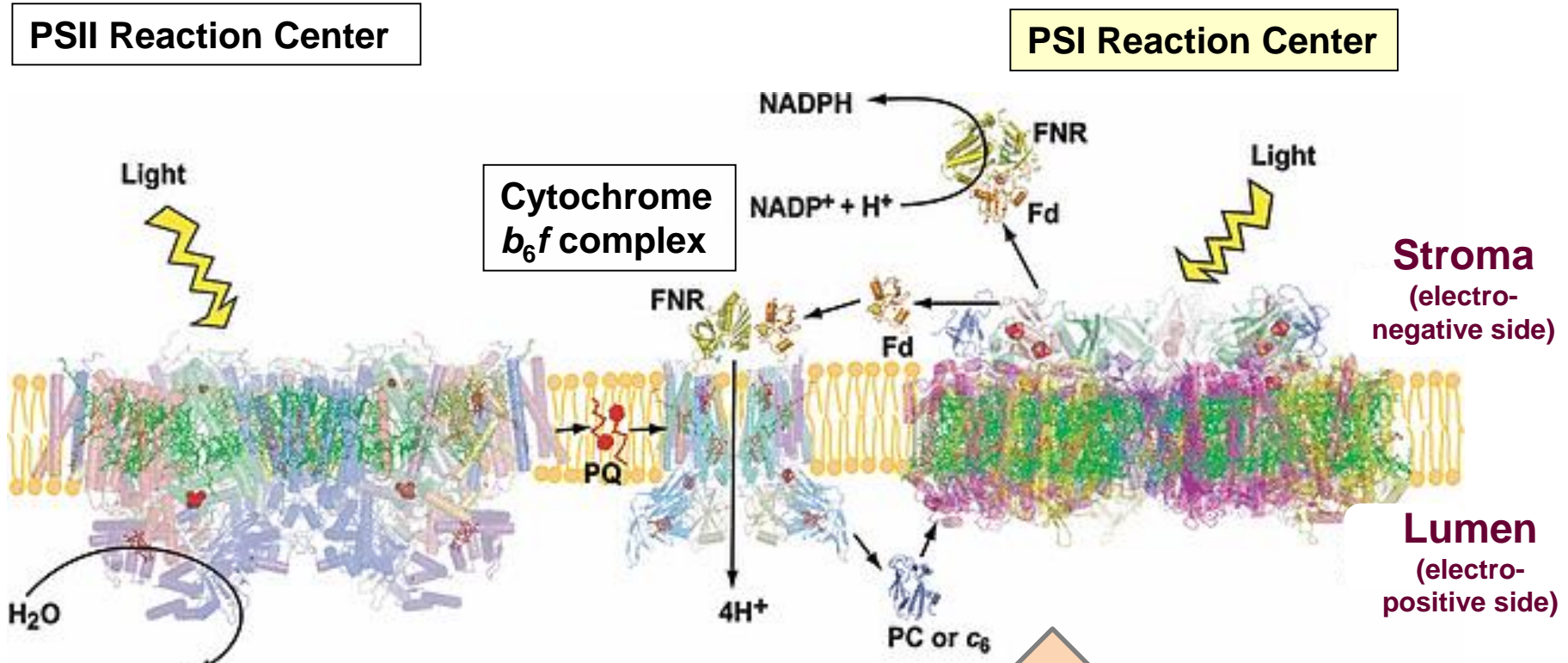
Άλλη PQH₂ αφήνει 2 ακόμη H⁺ στη μήτρα, 1 e⁻ στην PC. PQ, 2 e⁻ και 2 H⁺ αναπαράγουν PQH₂, που επαναλαμβάνει τον κύκλο



Λήξη του κύκλου



Δομή και λειτουργία του φωτοσυστήματος I – LHCI συμπλόκου

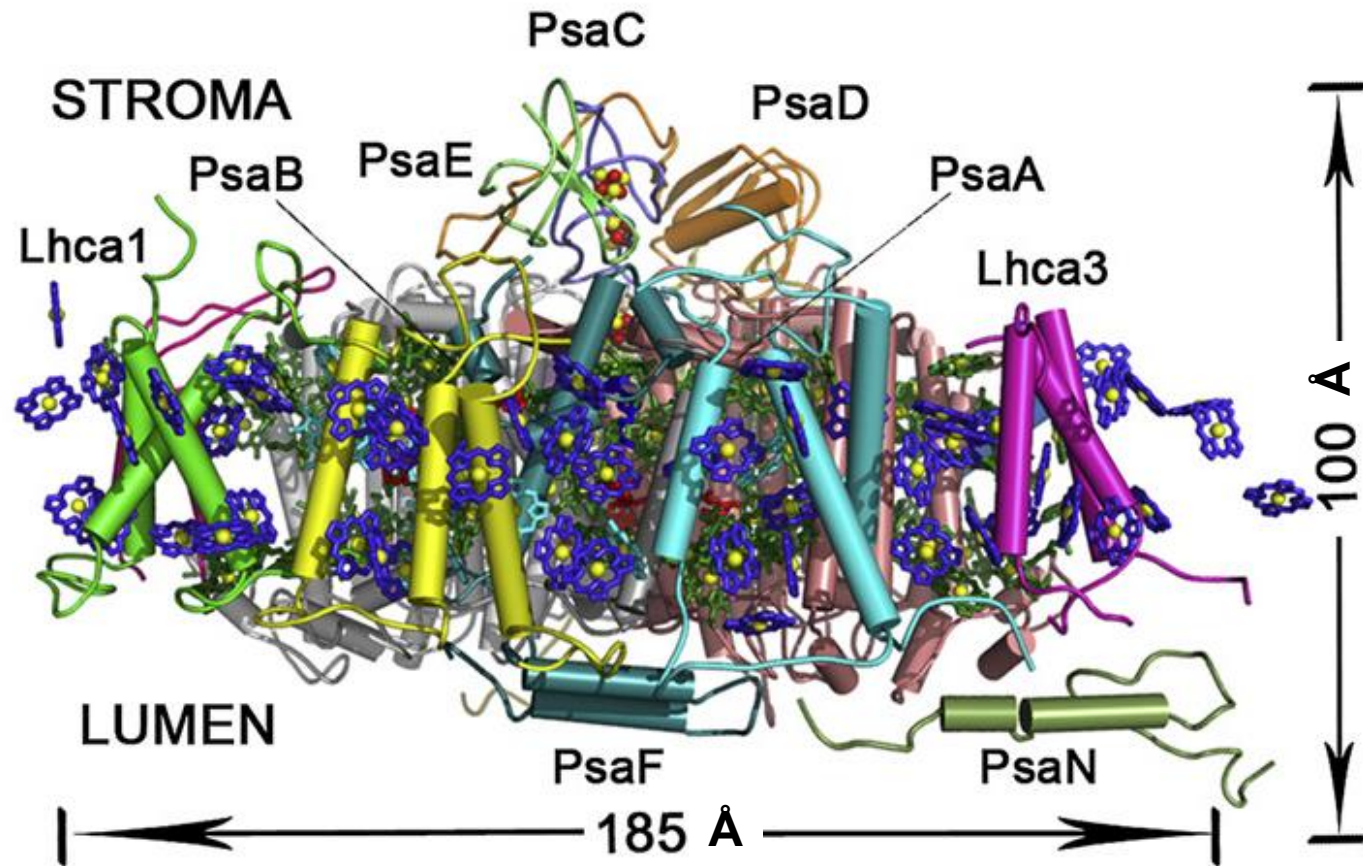


Ηλεκτρόνια μετακινούνται από το Cyt b_6f στο PSI με την plastocyanin (PC) ή το Cyt c_6 (φύκη)

Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b_6f Complex. Photochemistry and Photobiology. 84: 1349-1358.

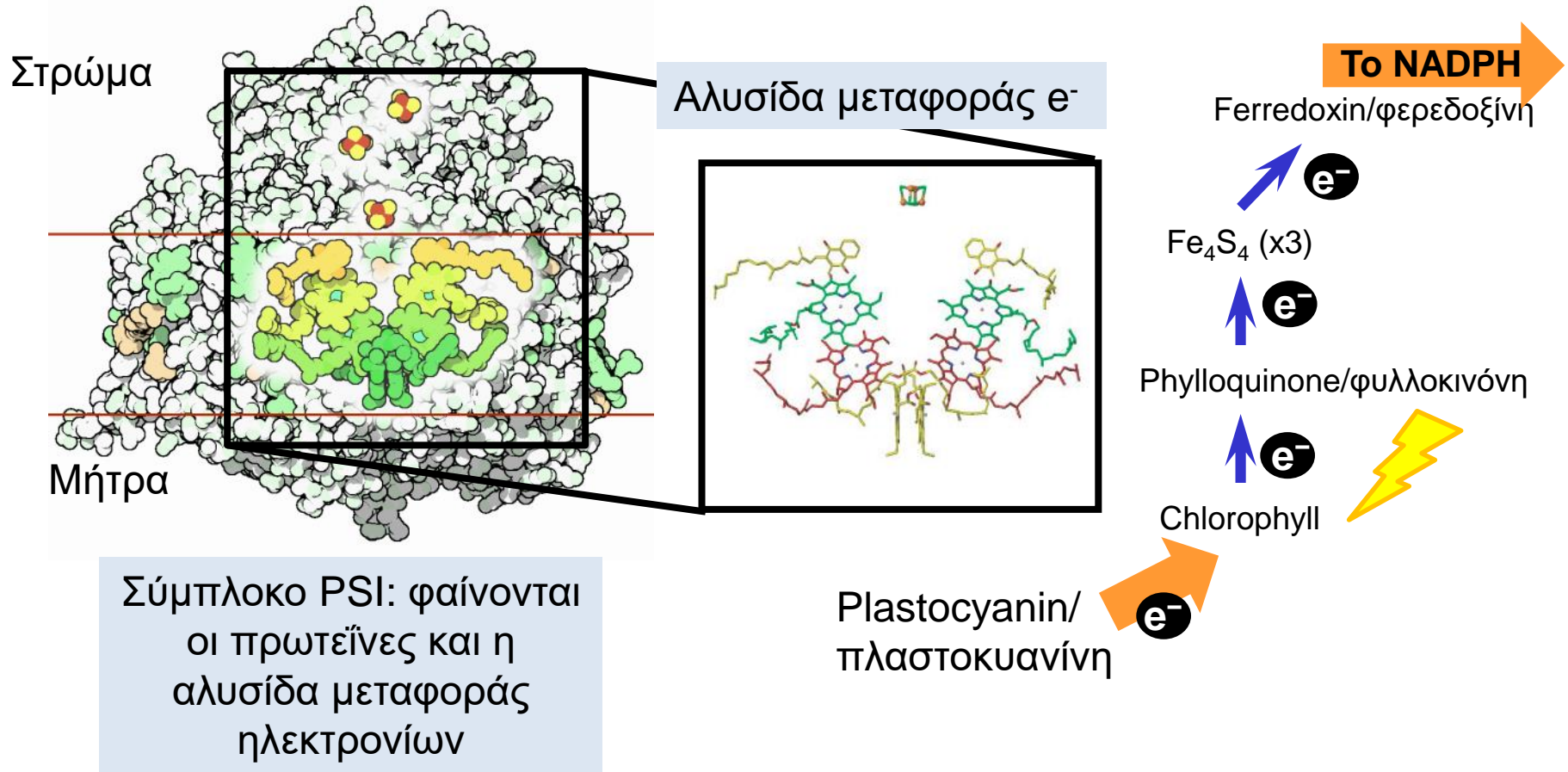
PSI είναι πολυ-πρωτεϊνικό σύμπλοκο με, πολλές χρωστικές

PSI με 17 πρωτεΐνες-υπομονάδες κυριαρχούν οι PsaA και PsaB, και 178 προσθετικές ομάδες, κυρίως χλωροφύλλη



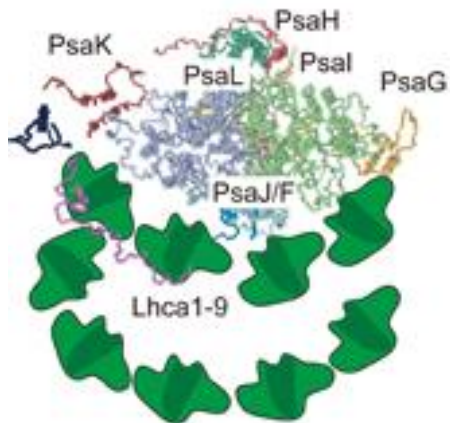
Reprinted from Amunts, A. and Nelson, N. (2009). Plant photosystem I design in the light of evolution. Structure. 17: [637-650](#) with permission from Elsevier.

Δομή και αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων του Φωτοσυστήματος I



Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd Jordan, P., Fromme, P., Witt, H.T., Klukas, O., Saenger, W. and Krausz, N. (2001). Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. Nature. 411: [909-917](#). © 2015 David Goodsell & RCSB Protein Data Bank. See also . Amunts, A., Drory, O. and Nelson, N. (2007). The structure of a plant photosystem I supercomplex at 3.4 Å resolution. Nature. 447: [58-63](#)

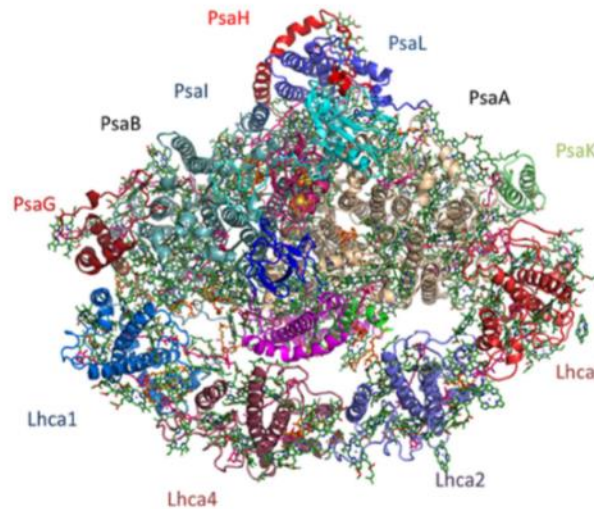
Στα φυτά, το PSI περικλείεται απο μηνίσκο συμπλόκων LHCI



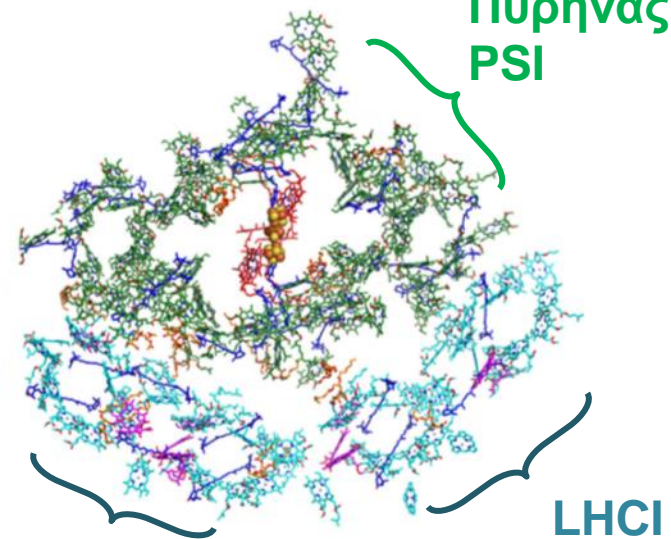
Chlamydomonas
2 σειρές LHCI

Κάτοψη του PSI-LHCI
συμπλόκου απο τη μήτρα του
θυλακοειδούς

Πρωτεΐνες



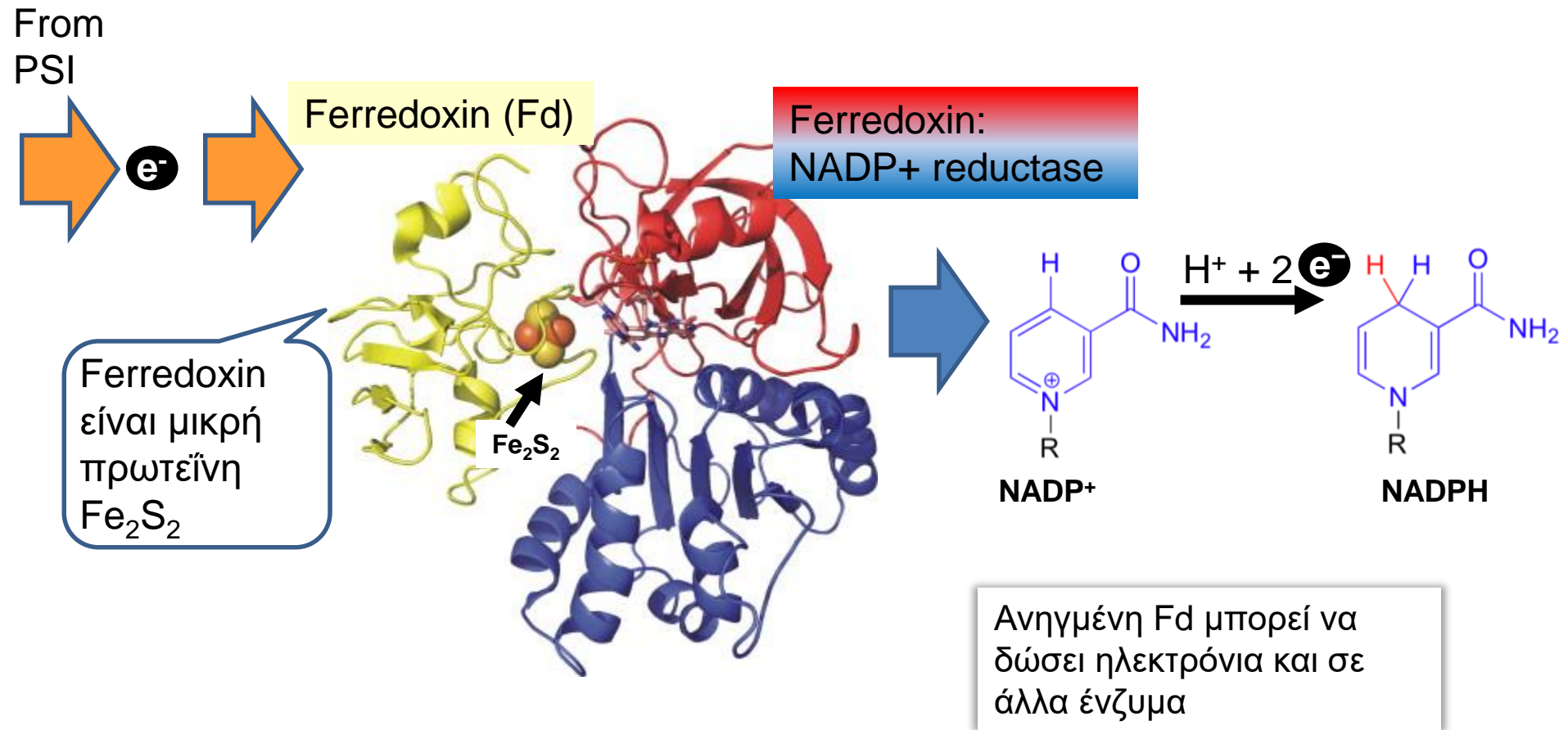
Χρωστικές



Μπιζέλι
1 σειρά LHCI

Reprinted from Mazor, Y., Borovikova, A. and Nelson, N. (2015). The structure of plant photosystem I super-complex at 2.8 Å resolution. eLife. 4: [e07433](https://doi.org/10.7554/eLife.07433). Minagawa, J. (2013). Dynamic reorganization of photosynthetic supercomplexes during environmental acclimation. Front. Plant Sci. 4: [513](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00513).

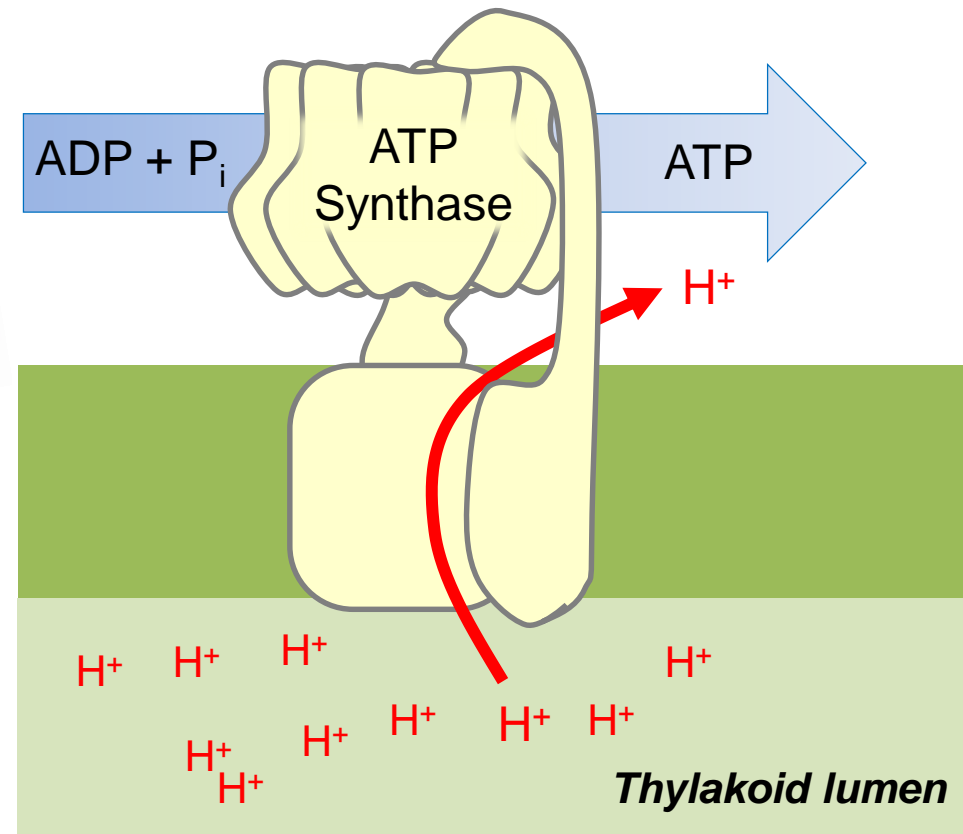
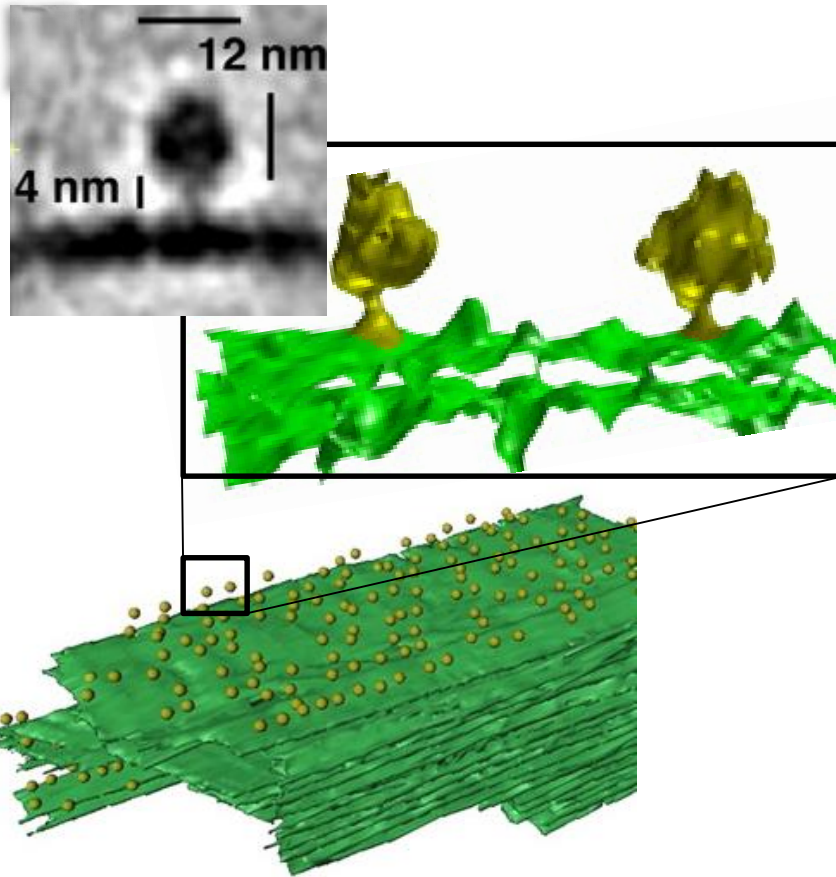
Η φερεδοξίνη μεταφέρει ηλεκτρόνια μέσω της ferredoxin:NADP⁺ reductase (FNR)



Reprinted from Mulo, P. (2011). Chloroplast-targeted ferredoxin-NADP⁺ oxidoreductase (FNR): Structure, function and location. *Biochim. Biophys. Acta (BBA) - Bioenergetics*. 1807: [927-934](#) with permission from Elsevier.

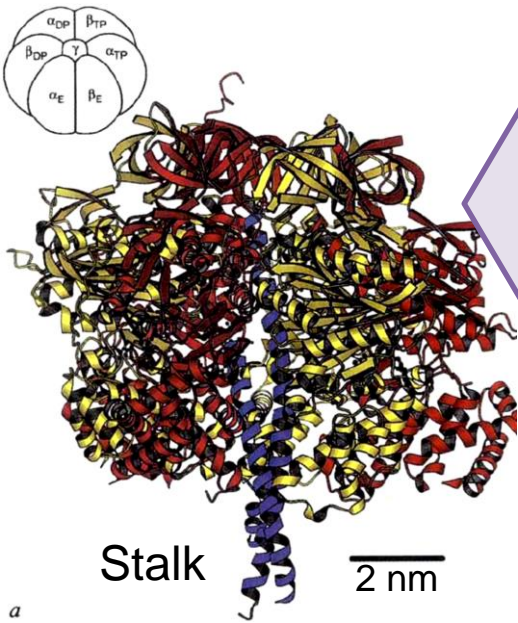
Δομή και λειτουργία της ATP συνθάσης

Το ATP συζευγνύει την απόσβεση της πρωτόνιο-κινητικής δύναμης με σύνθεση ATP

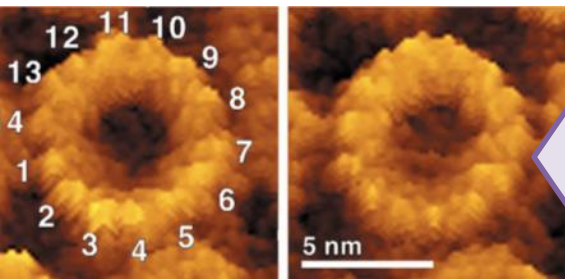
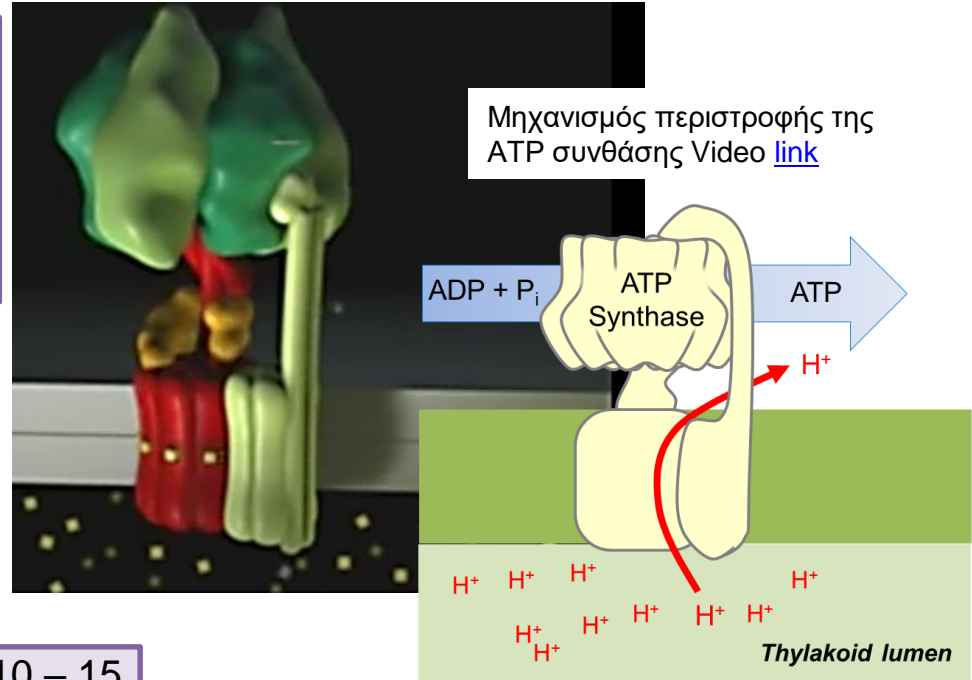


Daum, B., Nicastro, D., Austin, J., McIntosh, J.R. and Kühlbrandt, W. (2010). Arrangement of Photosystem II and ATP synthase in chloroplast membranes of spinach and pea. *Plant Cell*. 22: [1299-1312](#).

ATP synthase είναι μια «περιστροφική μηχανή» με πολλές υπομονάδες



Η F_1 υπομονάδα έχει τρεις α , τρεις β υπομονάδες, και από μία από γ , δ , και ϵ .

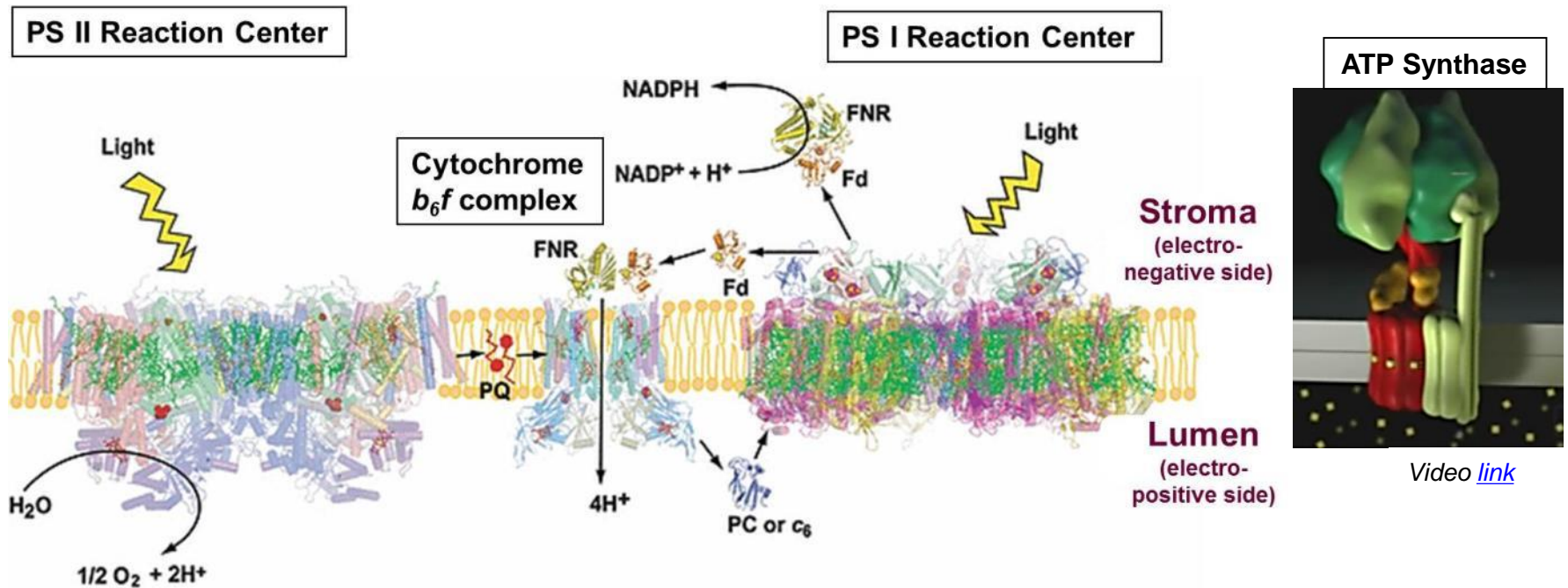


F_0 υπομονάδα: 10 – 15 υπομονάδες c σχηματίζουν δακτύλιο μέσα στη μεμβράνη του θυλακοειδούς

Ροή ηλεκτρονίων μέσω της περιστρέφει την κεντρική υπομονάδα-κορμό δημιουργώντας ροπή που ωθεί την σύνθεση ATP

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: from Abrahams, J.P., Leslie, A.G.W., Lutter, R. and Walker, J.E. (2001). [The structure of the chloroplast \$F_1\$ -ATPase at 3.2 Å resolution](#). J. Biol. Chem. 276: 1345-1352.

Σύνοψη: Δομή και λειτουργία φωτοσυνθετικών συμπλόκων



Οι προσπάθειες πολλών ερευνητών, επί πολλά έτη, αποκάλυψαν τις λεπτομερείς δομές και τους μηχανισμούς καθενός των φωτοσυνθετικών συμπλόκων μαζί με τις πρωτεΐνες, κι εκατοντάδες χρωστικές και συμπαραγοντες που τις απαρτίζουν.

Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b_6f Complex. *Photochemistry and Photobiology*. 84: [1349-1358](#).

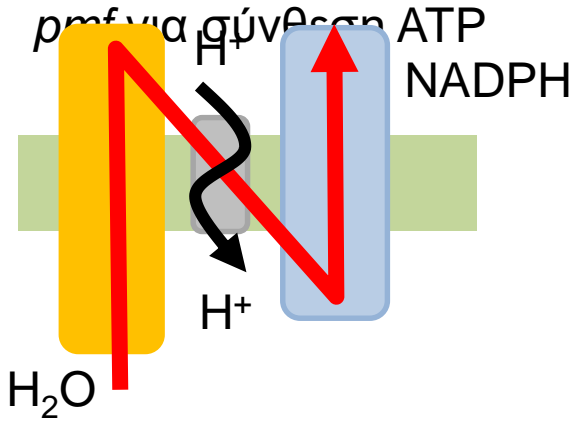
Περίγραμμα του μαθήματος

- Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων
- **Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων**
- Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση

Οδοί μεταφοράς ηλεκτρονίων

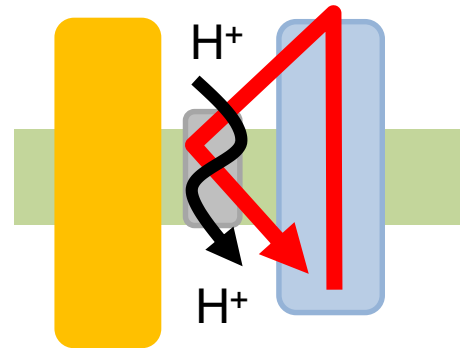
Γραμμική μεταφορά (LET)

- Ηλεκτρόνια από H_2O καταλήγουν στο NADPH
- Χρήση: PSII, Cyt b_6/f , and PSI
- Παραγωγή NADPH και *pmf* για σύνθεση ATP



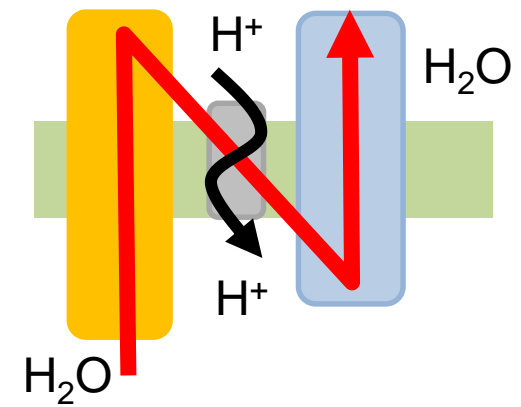
Κυκλική μεταφορά (CET)

- Ηλεκτρόνια μεταφέρονται κυκλικά, δεν παράγεται NADPH
- Χρήση: Cyt b_6/f and PSI
- Παραγωγή *pmf* για ATP σύνθεση



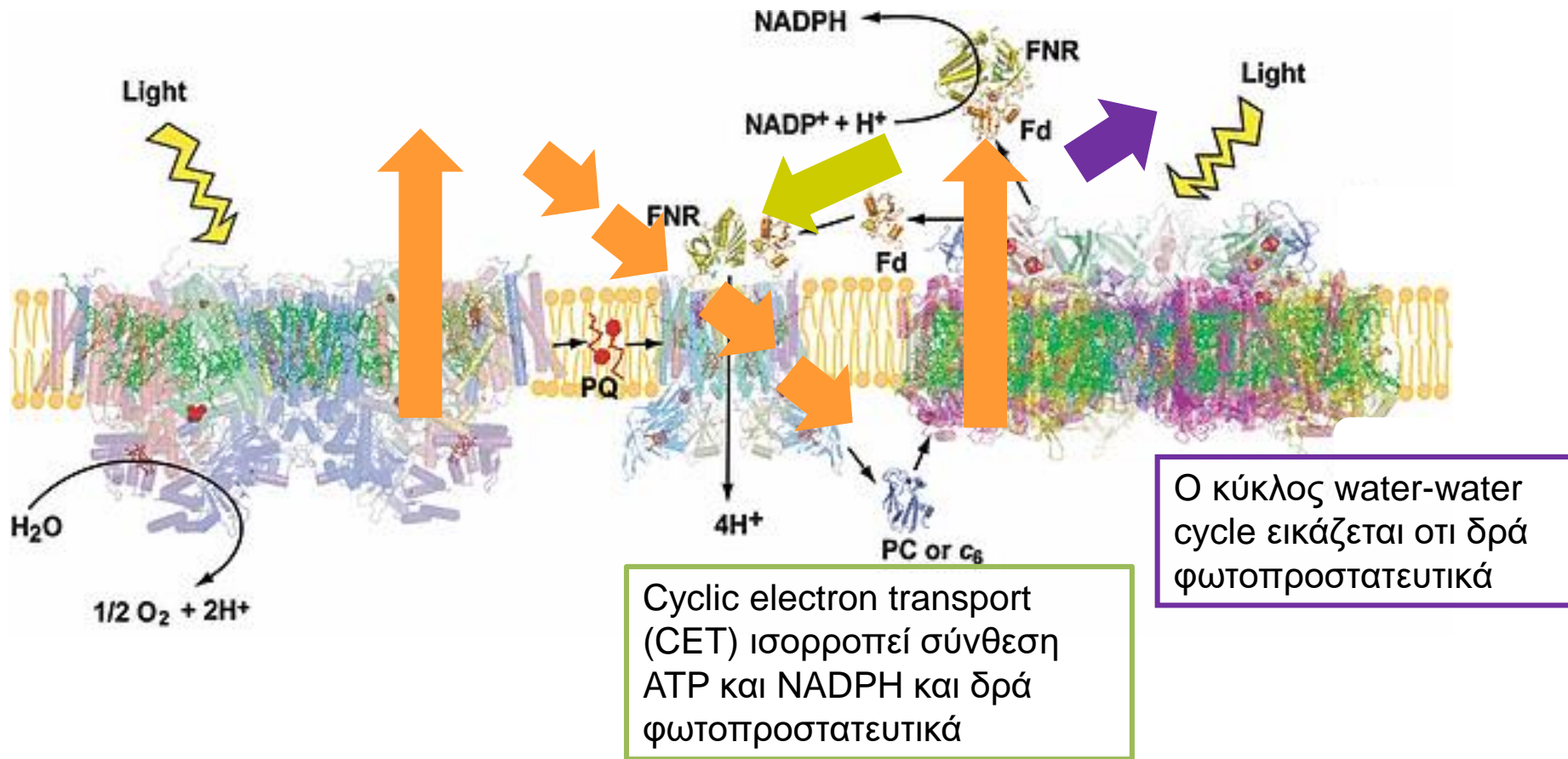
Κύκλος H_2O-H_2O

- Ηλεκτρόνια μεταφέρονται από H_2O στο H_2O
- Χρήση: PSII, Cyt b_6/f , and PSI
- Παραγωγή *pmf* για ATP σύνθεση, όχι NADPH



Οδοί μεταφοράς ηλεκτρονίων

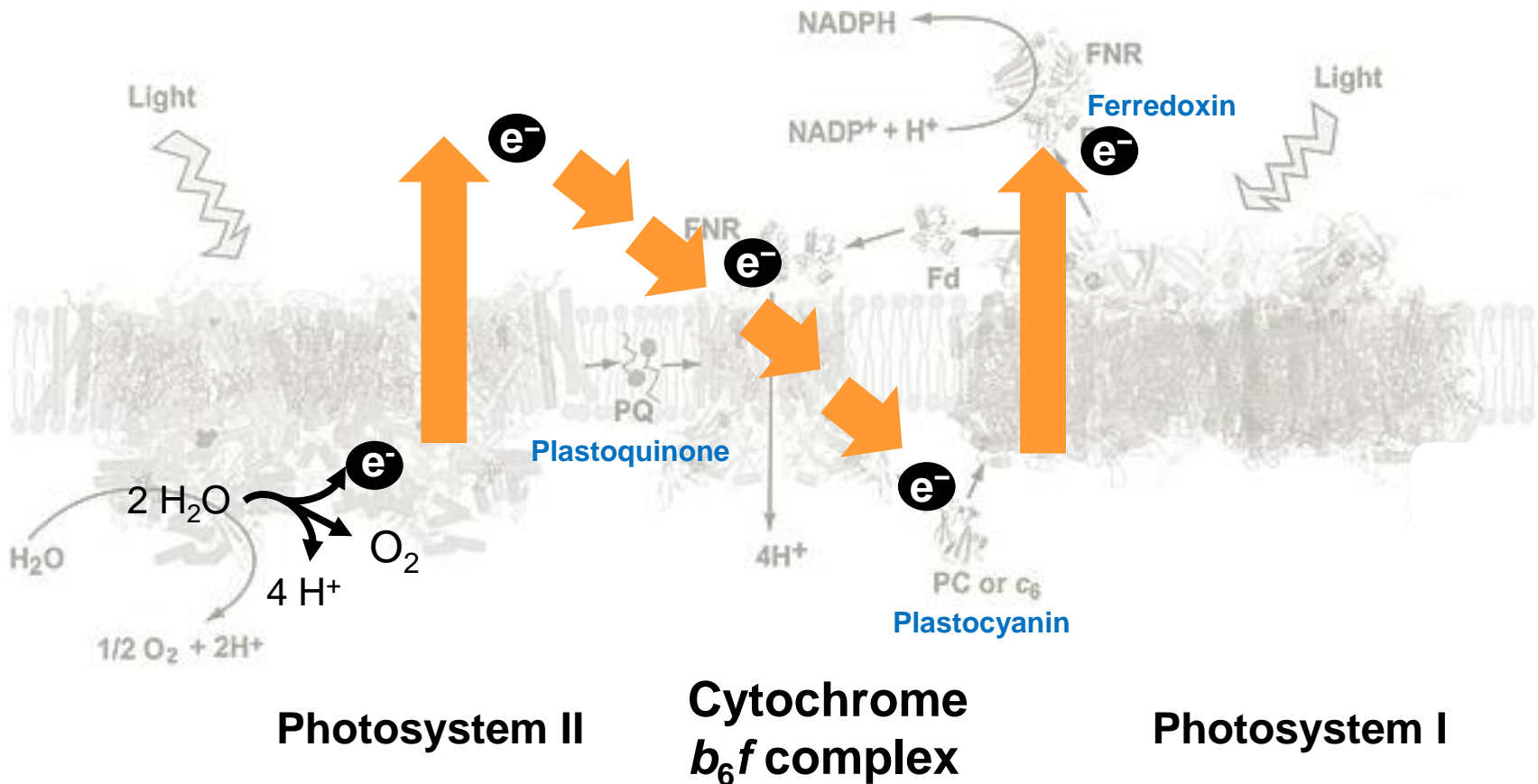
LET (Z-scheme) αποτελεί μία από τις δυνατές οδούς. Η μόνη που παράγει NADPH, άλλες οδοί μπορούν να παράγουν ATP και ν' αποτρέπουν φωτο-επαγώμενες βλάβες



Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b₆f Complex. Photochem. Photobiol. 84: [1349-1358](https://doi.org/10.1021/1349-1358).

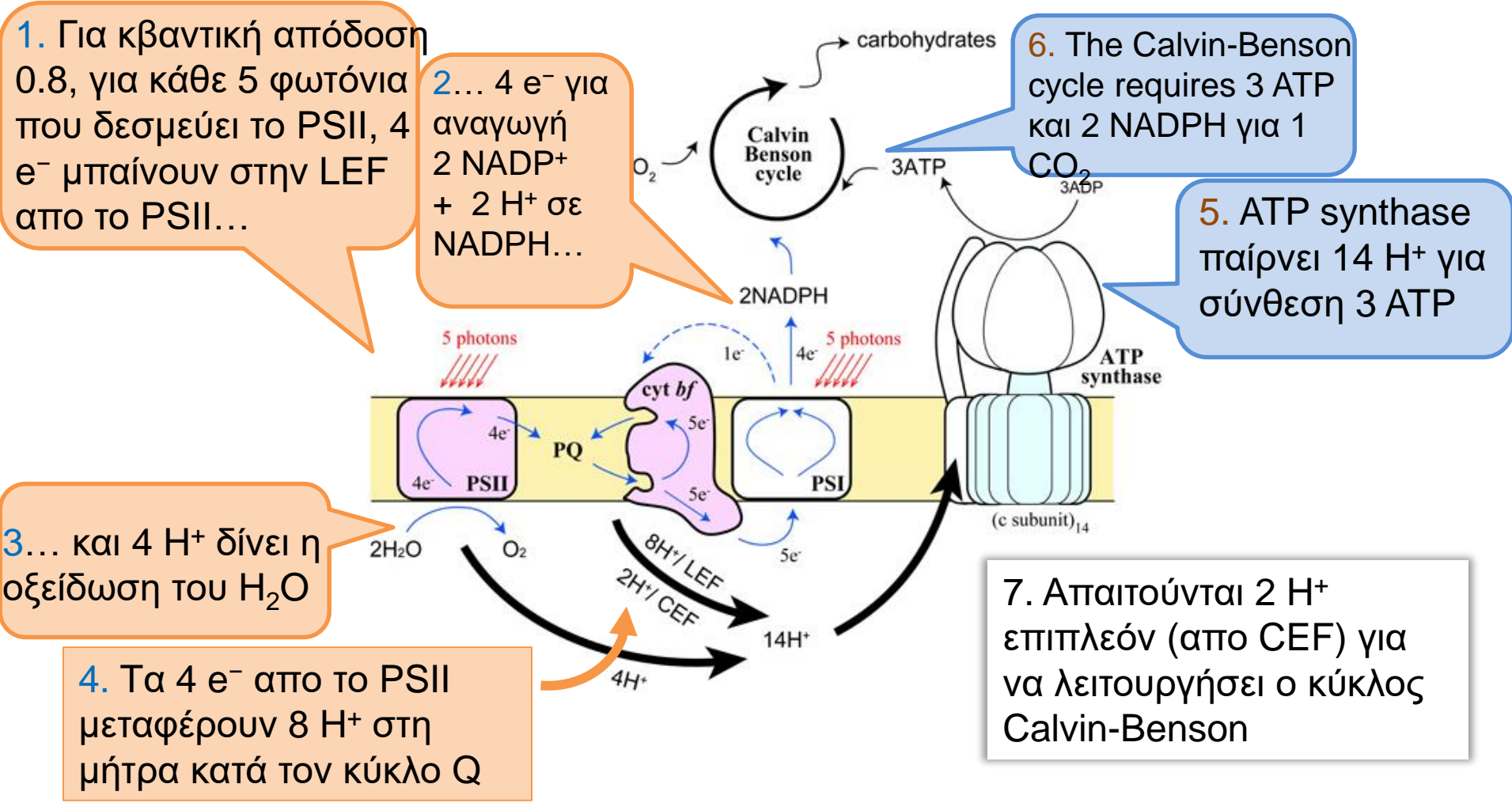
LET: Flow of electrons from H₂O to PSII to Cyt *b*₆*f* to PSI to NADPH

H₂O → PSII → PQ → Cyt *b*₆*f* → PC → PSI → Fd → NADP⁺ → NADPH



Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome *b*₆*f* Complex†. *Photochem. Photobiol.* 84: [1349-1358](#).

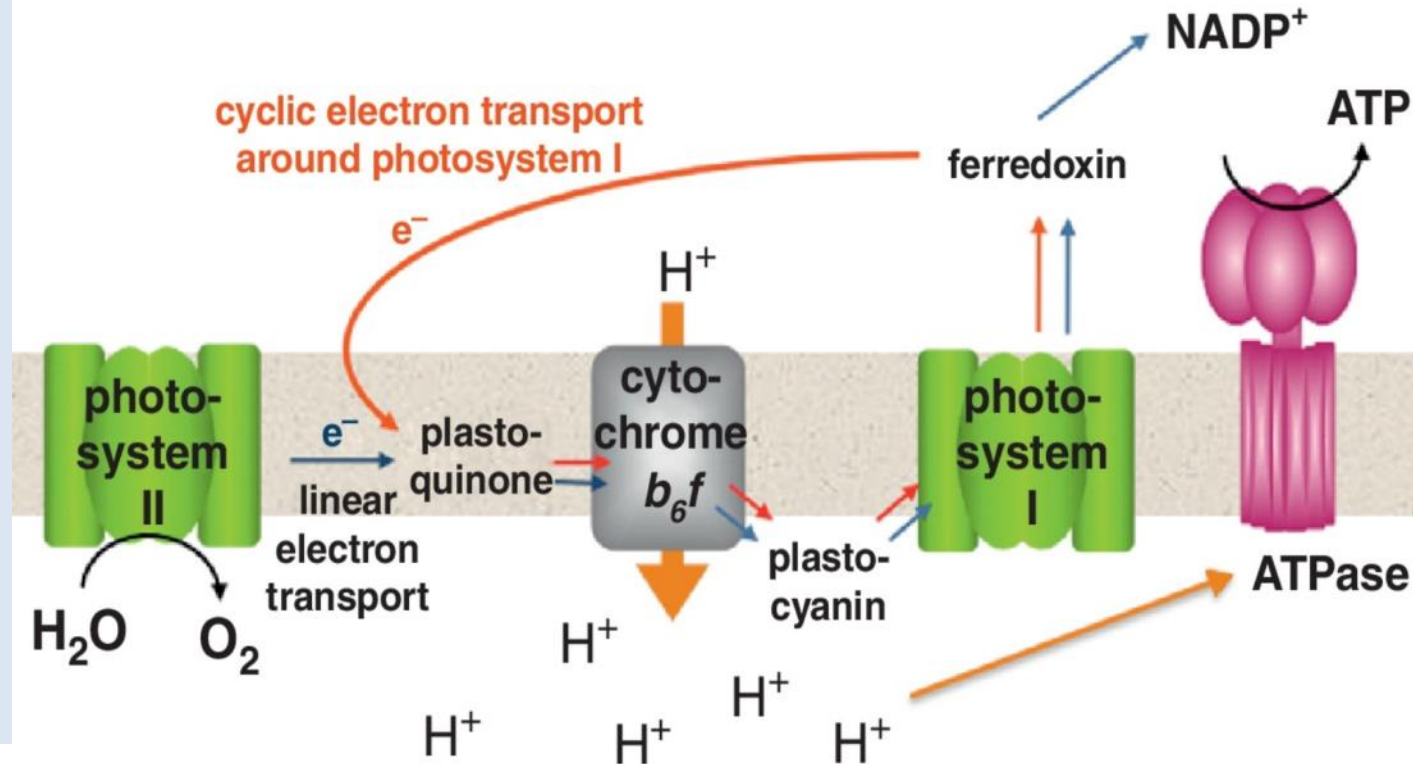
Στοιχειομετρία της LET φωτοσύνθεσης



Minagawa, J. (2013). Dynamic reorganization of photosynthetic supercomplexes during environmental acclimation. *Front. Plant Sci.* 4: [513](#).

Στην κυκλική μεταφορά, ηλεκτρόνια περνάνε από το PSI στο Cyt b_6f

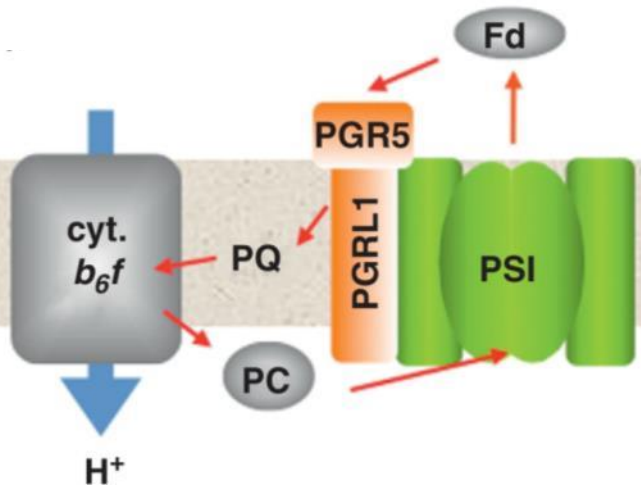
Πρωτόνια μεταφέρονται στη μήτρα (για σύνθεση ATP) αλλά δεν παράγεται NADP⁺. Έτσι η CET αλλάζει το λόγο των παραγόμενων ATP το NADPH σε σύγκριση με την LET. Επίσης δρα φωτοπροστατευτικά.



Reprinted from Shikanai, T. (2014). Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotechnol.* 26: 25-30 by permission from Elsevier..

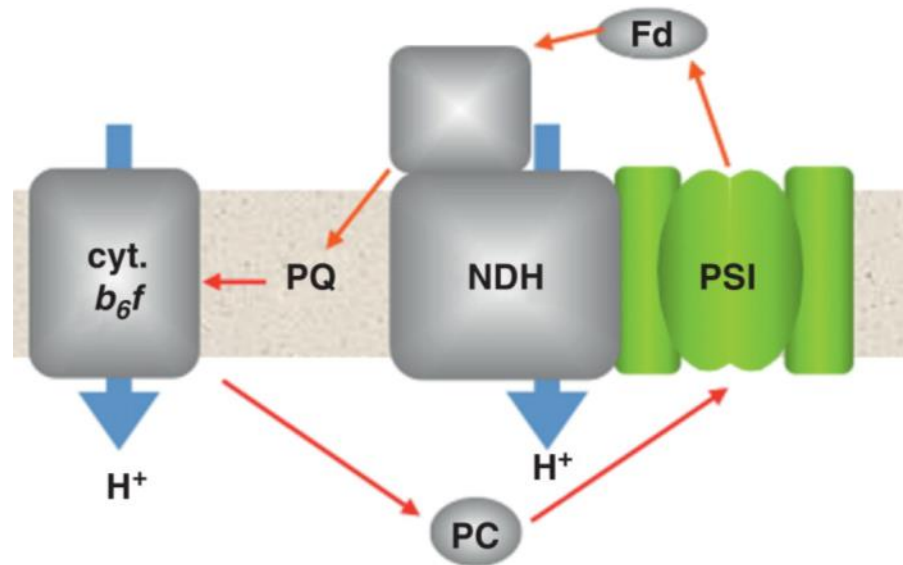
Υπάρχουν 2 τρόποι CET

(1) $PSI \rightarrow Fd \rightarrow PQ \rightarrow Cyt\ b_6f \rightarrow PC \rightarrow PSI$



Το σχήμα 1 απαιτεί τις PGR5 (PROTON GRADIENT REGULATED5) and PGRL1 (PGR-LIKE1)

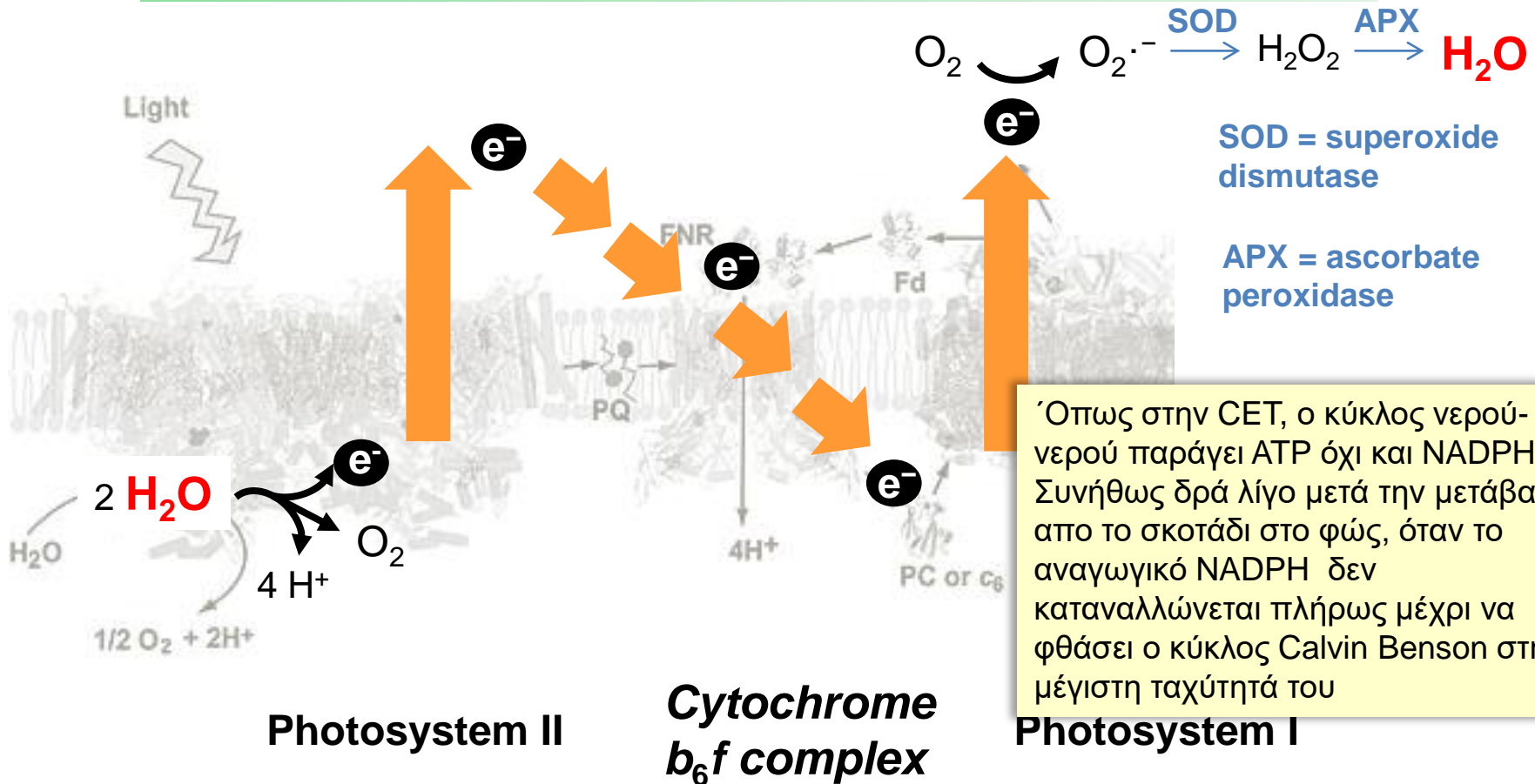
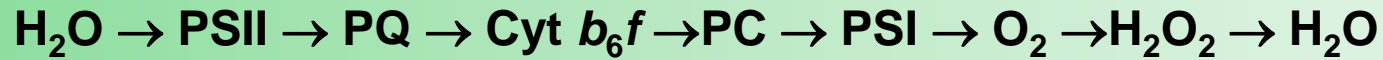
(2) $PSI \rightarrow Fd \rightarrow NADP^+ \rightarrow PQ \rightarrow Cyt\ b_6f \rightarrow PC \rightarrow PSI$



Στο σχήμα 2 συμμετέχει η NAD(P)H dehydrogenase (NDH)

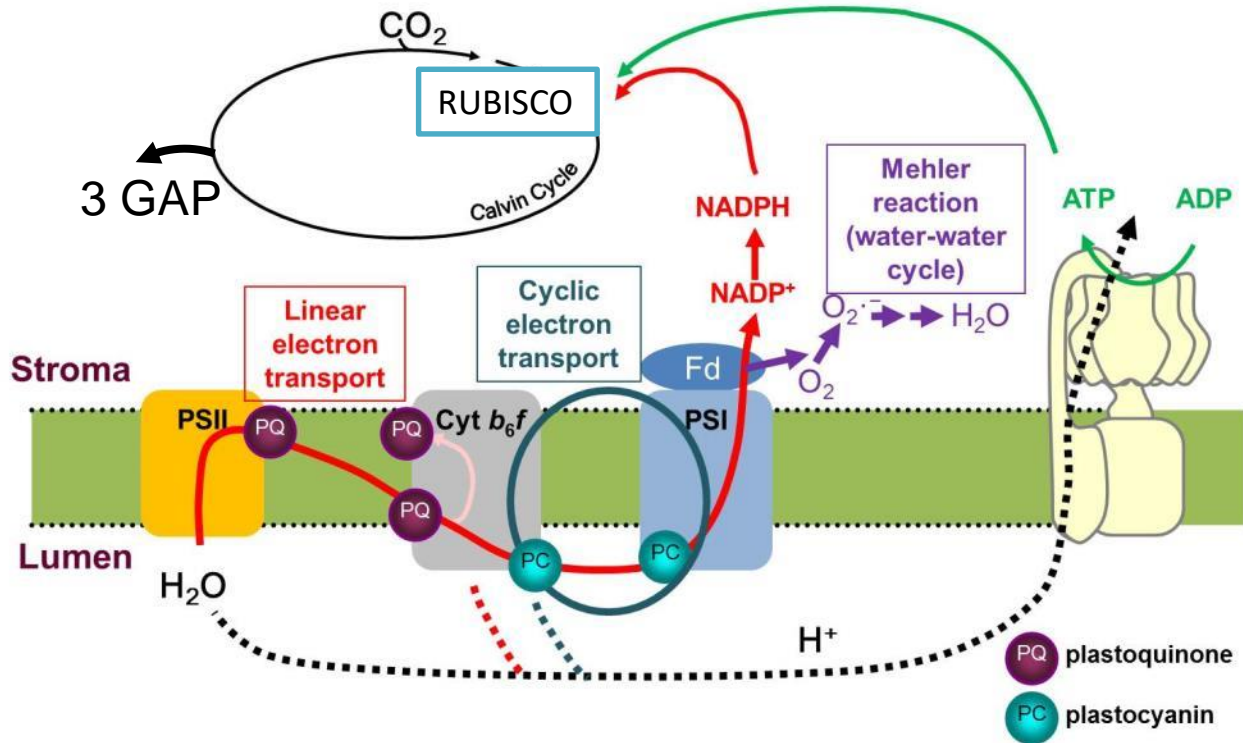
Reprinted from Shikanai, T. (2014). Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotechnol.* 26: 25-30 by permission from Elsevier..

Ο κύκλος νερού-νερού είναι μια επιπλέον οδός μεταφοράς ηλεκτρονίων



Reprinted by permission from Baniulis, D., Yamashita, E., Zhang, H., Hasan, S.S. and Cramer, W.A. (2008). Structure-Function of the Cytochrome b_6f Complex. *Photochem. Photobiol.* 84: [1349-1358](#).

Σύνοψη: Παραλλαγές στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων



Στην **γραμμική μεταφορά**, H₂O είναι ο δότης ηλεκτρονίων και το NADP⁺ ο τελικός δέκτης.

Στην **κυκλική μεταφορά**, ηλεκτρόνια ανακυκλώνονται μέσω του PSI.

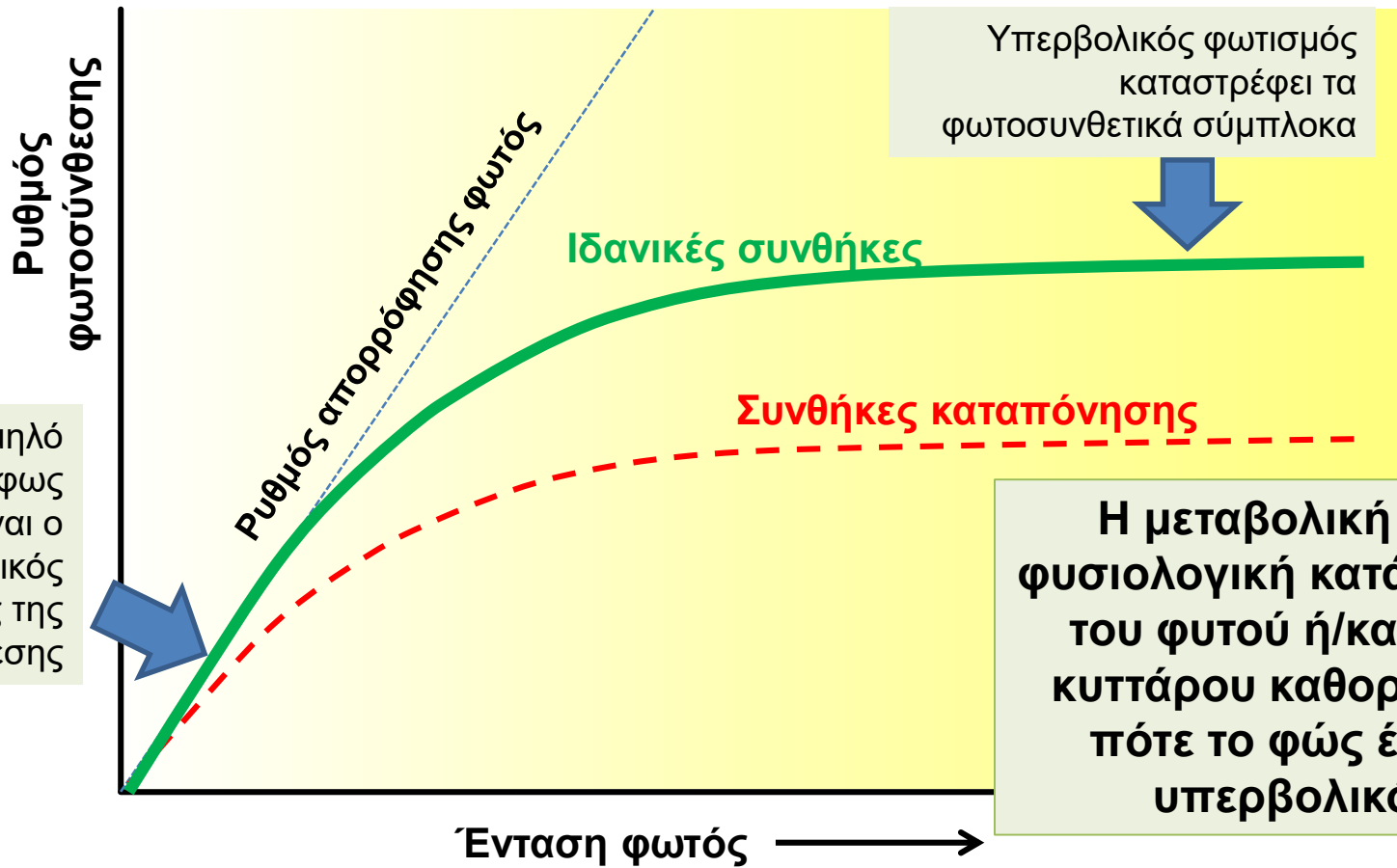
Στον **κύκλο νερού-νερού** ηλεκτρόνια από το νερό ανάγουν O₂ πάλι σε H₂O.

Η σχετική προσφορά κάθε οδού εξαρτάται από την μεταβολική προσφορά και ζήτηση για ATP και NADPH

Περίγραμμα του μαθήματος

- Δομή και λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων
- Τρόποι μεταφοράς ηλεκτρονίων
- **Προσαρμογή στο φώς: Αποφυγή καταστροφών κι επιδιόρθωση**

Αποφυγή κι επιδιόρθωση βλάβης: προσαρμογή στον υπερβολικό φωτισμό



Adapted from Li, Z., Wakao, S., Fischer, B.B. and Niyogi, K.K. (2009). Sensing and responding to excess light. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60: [239-260](#).

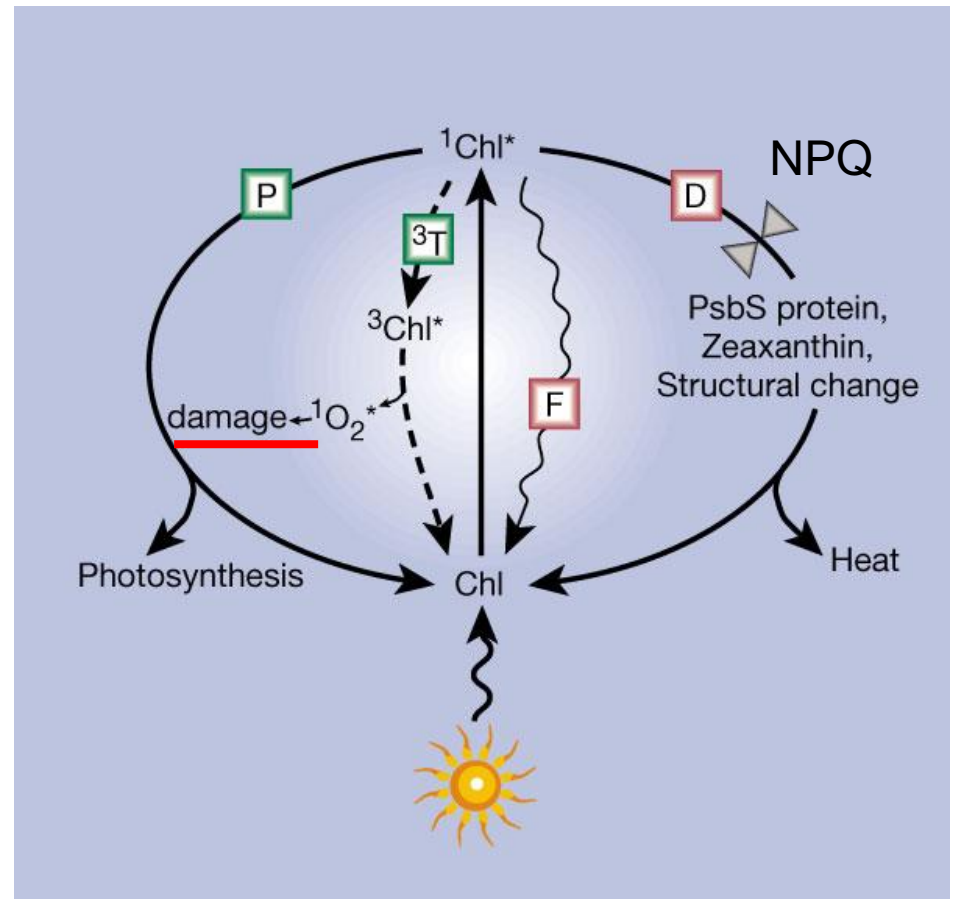
Υπερδιέγερση των φωτοσυστημάτων προκαλεί φωτο-οξειδωτική βλάβη

Με φωτισμό η χλωροφύλλη φθάνει σε κατάσταση απλής διέγερσης $^1\text{Chl}^*$.

Η $^1\text{Chl}^*$ χάνει ενέργεια:

- P** Φωτοχημικά
- F** Φθορισμό
- D** Μή-φωτοχημικά (e.g., heat, NPQ)

Εναλλακτικά, μεταβαίνει σε διεγερμένη κατάσταση τριπλέτας $^3\text{Chl}^*$ που μπορεί να μεταφέρει ενέργεια στ' οξυγόνο, παράγοντας δραστικές μορφές (ROS), οι οποίες προκαλούν βλάβες στα φωτοσυστήματα.



Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd Demmig-Adams, B. and Adams, W.W. (2000). Photosynthesis: Harvesting sunlight safely. Nature. 403: 371-374.

Υπάρχουν στρατηγικές προστασίας για αποφυγή βλάβης απο υπερβολικό φωτισμό

Μείωση της απορροφώμενης ενέργειας προσαρμόζοντας δυναμικά τα συστήματα κεραίας

Antenna complex

Reaction center

Απελευθέρωση ενέργειας ως θερμότητα

Τροποποίηση των μηχανισμών απελευθέρωσης ενέργειας οδηγεί σε κλώρωση και θάνατο των φυτών.



Lutein-λουτεινή

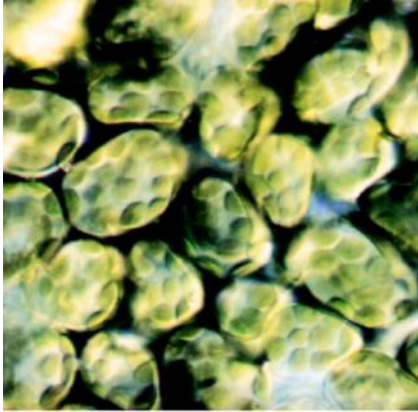
Zeaxanthin-ζεαξανθίνη

Αποτοξίνωση δραστικών μορφών οξυγόνου που παράγονται απο υπερβολική φωτεινή ενέργεια (π.χ., παραγωγή αντιοξειδωτικών)

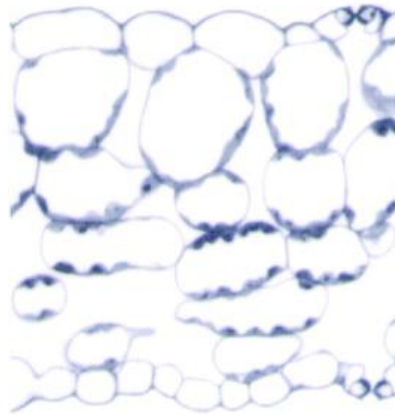
Li, Z., Ahn, T.K., Avenson, T.J., Ballottari, M., Cruz, J.A., Kramer, D.M., Bassi, R., Fleming, G.R., Keasling, J.D. and Niyogi, K.K. (2009). Lutein accumulation in the absence of zeaxanthin restores nonphotochemical quenching in the *Arabidopsis thaliana* npq1 mutant. *Plant Cell*. 21: [1798-1812](#). Havaux, M. and Niyogi, K.K. (1999). The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 96: [8762-8767](#); Adapted from Li, Z., Wakao, S., Fischer, B.B. and Niyogi, K.K. (2009). Sensing and responding to excess light. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60: 239-260

Κινήσεις για μείωση του φωτός που φθάνει στα φωτοσυστήματα

Top view



Side view



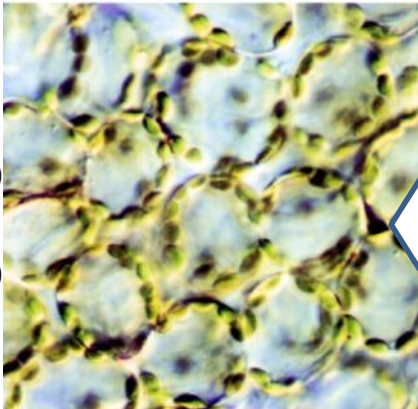
Low light



Arctostaphylos patula

Κάποια φυτά αλλάζουν την θέση, ή αναδιπλώνουν τα φύλλα τους για να μειώσουν τον φωτισμό και την βλάβη από υψηλές θερμοκρασίες.

High light



Χλωροπλάστες μετακινούνται στο πλάι για μείωση της απορρόφησης



Eucalyptus rossii



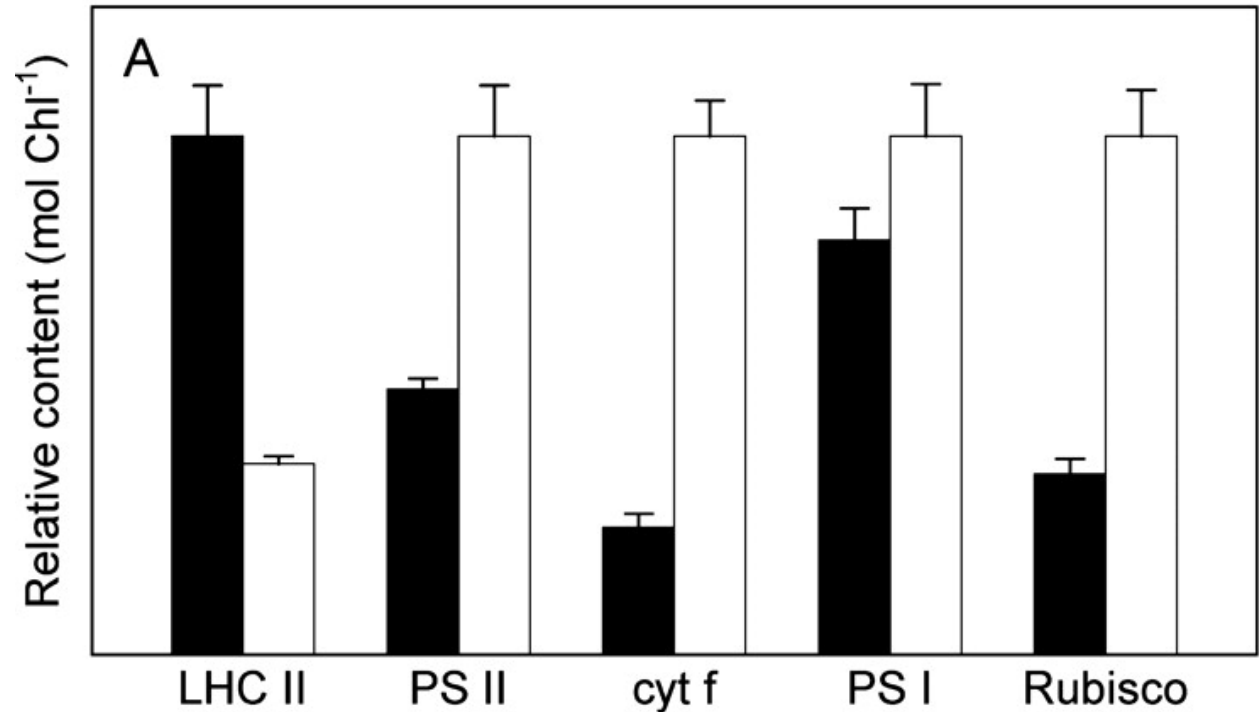
Selaginella lepidophylla

Oikawa, K., Kasahara, M., Kiyosue, T., Kagawa, T., Suetsugu, N., Takahashi, F., Kanegae, T., Niwa, Y., Kadota, A. and Wada, M. (2003). CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONING1 is essential for proper chloroplast positioning. Plant Cell. 15: 2805-2815. [Donald Hoburn](#); [Walter Siegmund](#); [Kristian Peters](#)

Προσαρμογή μέσω αλλαγών στην στοιχειομετρία των φωτοσυστημάτων

Χαμηλό φως:
Περισσότερα
συστήματα
φωτοσυλλογής
(LHCII)

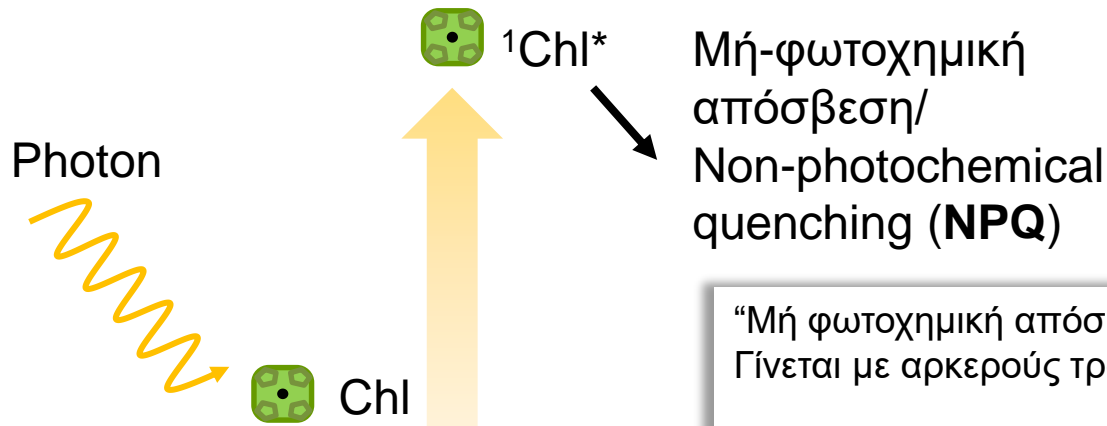
Υψηλό φως:
Αυξημένη
φωτοσυνθετική
ικανότητα
(περισσότερα PSI
και II, κ.λ.π.)
και φωτοπροστασία



Συστατικά των χλωροπλαστών σχετικά με την συνολική ποσότητα χλωροφύλλης σε *Arabidopsis* μεγαλωμένο σε χαμηλό (μαύροι ράβδοι) ή υψηλό (λευκοί ράβδοι) φωτισμό.

Reprinted by permission from Walters, R.G. (2005). Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *J. Exp. Bot.* 56: [435-447](#).

Η υπερβολική ενέργεια σκεδάζεται μέσω μή-φωτοχημικών μηχανισμών (NPQ)



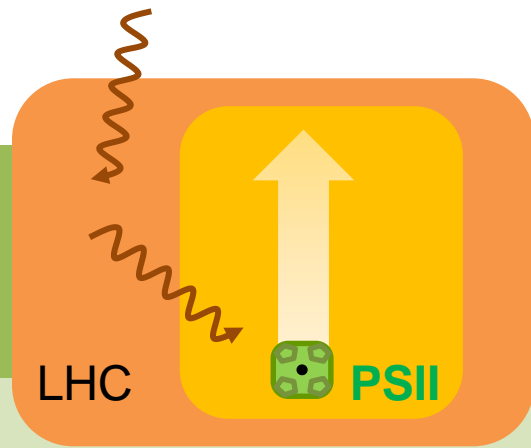
“Μή φωτοχημική απόσβεση”
Γίνεται με αρκερούς τρόπους:

qE = Απόσβεση με δαπάνη ενέργειας: Κύκλος ξανθοφυλών

qT = Αλλαγή κατάστασης φωτοσυστημάτων: Αλλαγή στη διαμόρφωση του LHCII

qI = Φωτοαναστολή: Φωτο-επαγόμενη ελάττωση της κβαντικής απόδοσης ως αποτέλεσμα βλαβών στα φωτοσυστήματα.

Απόσβεση με δαπάνη ενέργειας (qE) είναι η κυρίαρχη μορφή NPQ

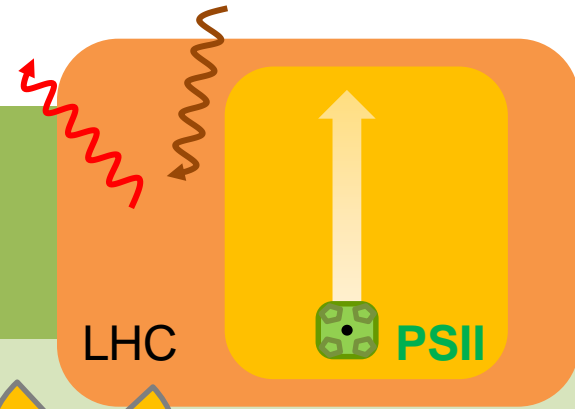


Χωρίς απόσβεση:
Γίνεται αποδοτική
μετάδοση φωτεινής
ενέργειας στο
κέντρο αντίδρασης
του PSII

**Απόσβεση με δαπάνη
ενέργειας:**
1. Οξείδωση της μήτρας
του θυλακοειδούς
ενεργοποιεί την απο-
εποξειδάση της
βιολαξανθίνης
(Violaxanthin De-
epoxidase, **VDE**)

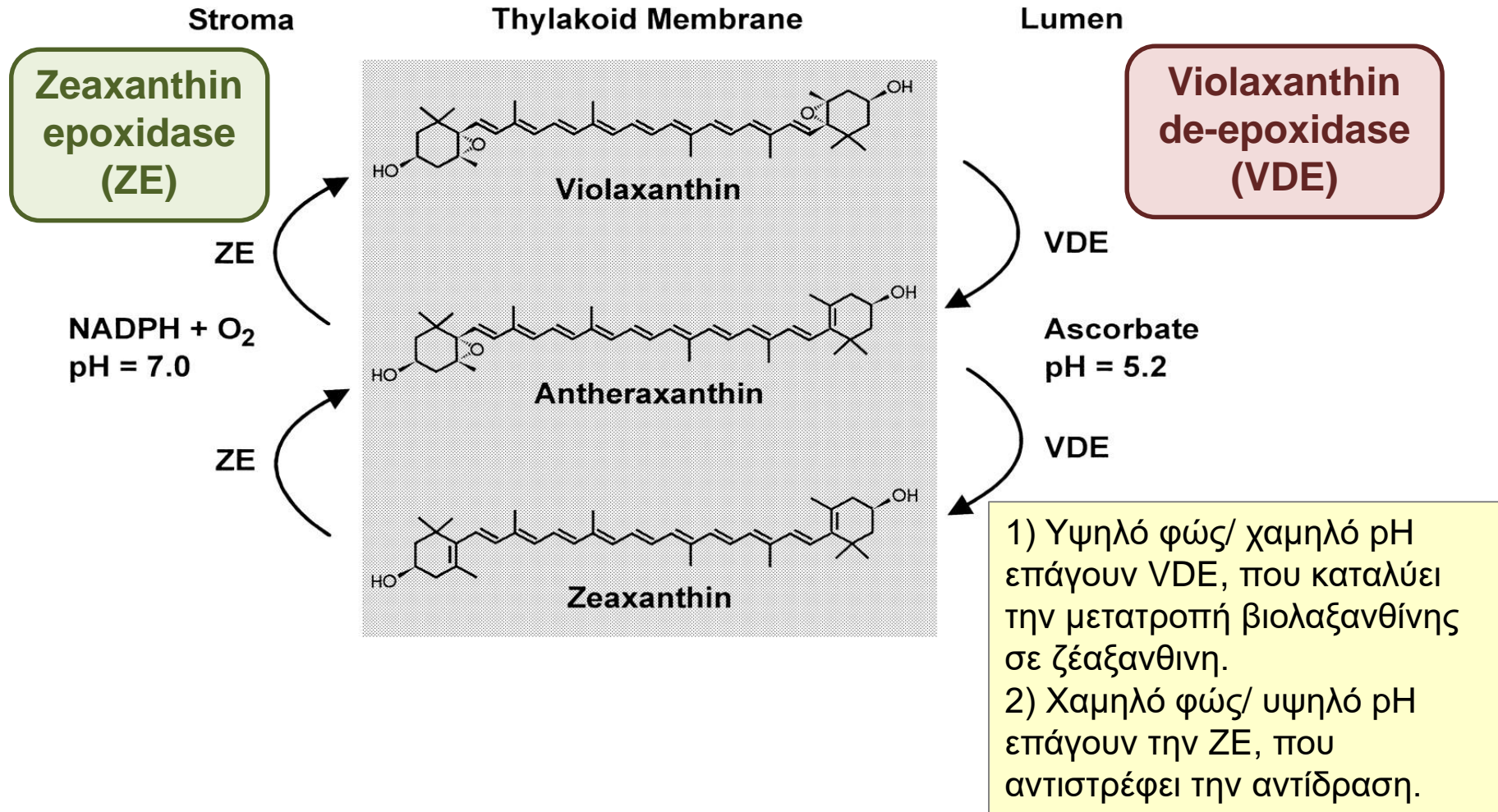


$[H^+]$ $[H^+]$
 $[H^+]$ $[H^+]$



2. VDE μετατρέπει την
βιολαξανθίνη σε
ζέαξανθίνη οδηγώντας σε
αυξημένη σκέδαση της
φωτεινής ενέργειας στο
σύμπλοκο φωτοσυλλογής
LHCII

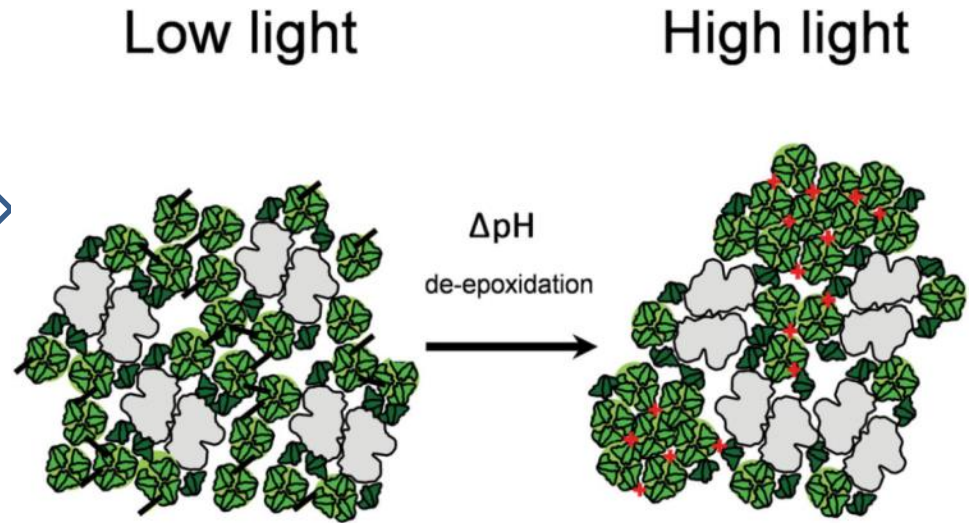
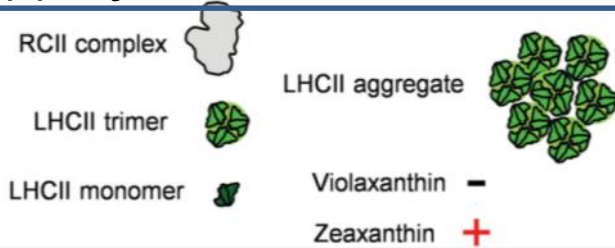
Κύκλος ξανθοφυλλών: αντιστρεπτή μετατροπή καροτενοειδών



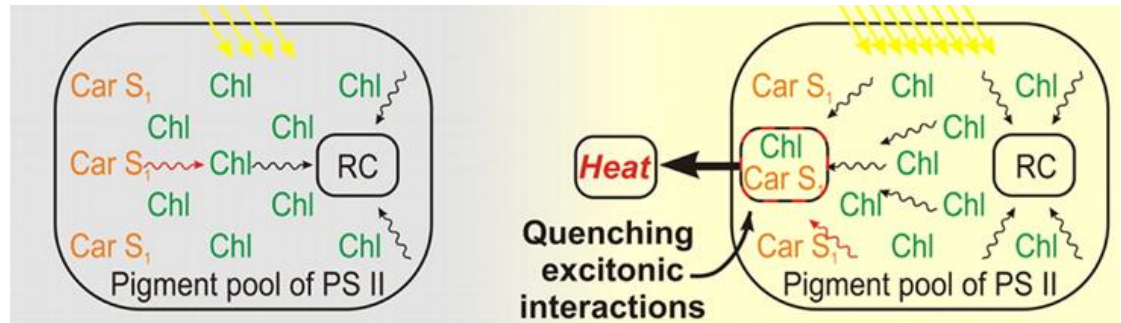
Hieber, A.D., Kawabata, O. and Yamamoto, H.Y. (2004). Significance of the lipid phase in the dynamics and functions of the xanthophyll cycle as revealed by PsbS overexpression in tobacco and in vitro de-epoxidation in monogalactosyldiacylglycerol micelles. *Plant Cell Physiol* 45: [92-102](#) by permission of Oxford University Press.

Ζεαξανθίνες προωθούν δομικές μεταβολές & απώλεια θερμότητας

Συσσώρευση ζεαξανθίνης (λόγω ενεργοποίησης VDE) αναδιοργανώνει τα LHCII και PSII (*RCII στα σχήματα*), ώστε να μειώσουν την μεταφορά ενέργειας στο PS II

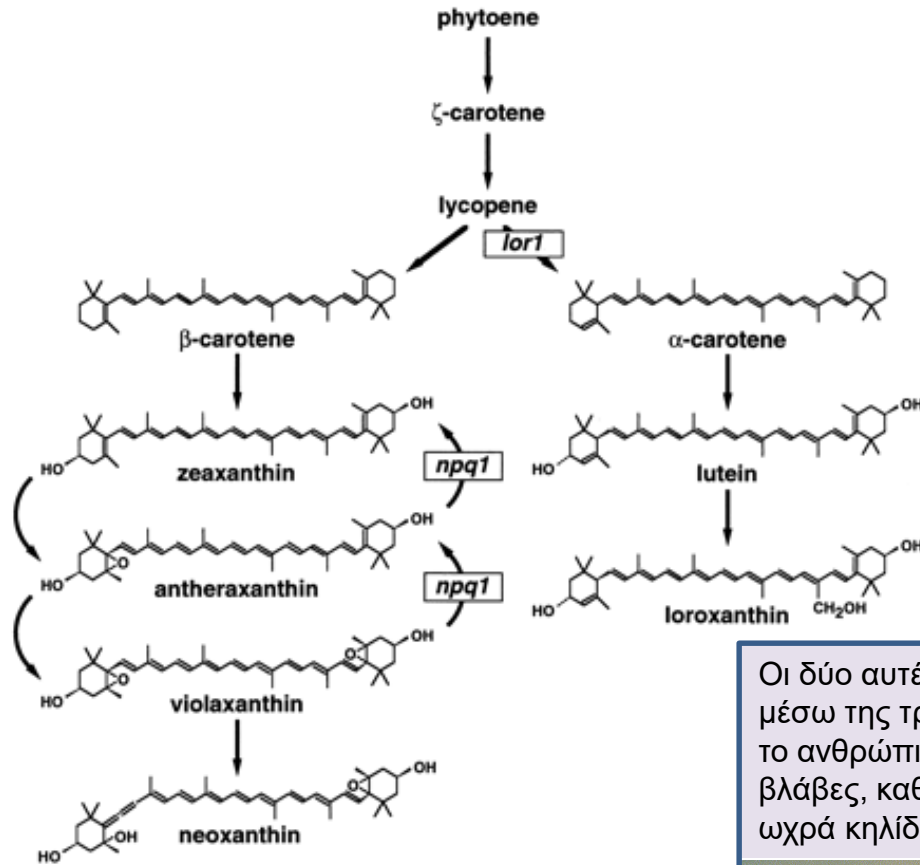


Οι δομικές αυτές αλλαγές προκαλούν μεγαλύτερη απώλεια ενέργειας ως θερμότητα

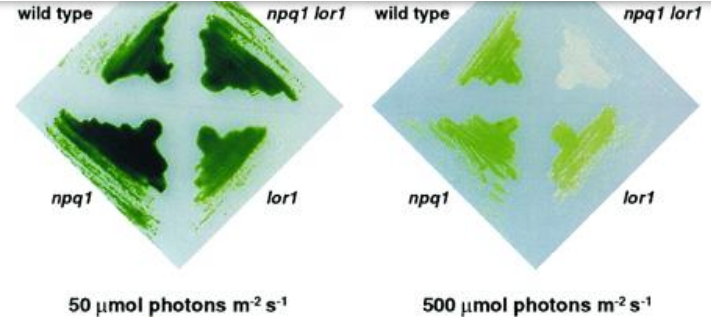


Reprinted with permission from Ruban, A.V. (2015). Evolution under the sun: optimizing light harvesting in Photosynthesis. J. Exp. Bot. 66: 7–23; Müller-Moulé, P., Conklin, P.L. and Niyogi, K.K. (2002). Ascorbate Deficiency Can Limit Violaxanthin De-Epoxidase Activity in Vivo. Plant Physiol. 128: 970-977.

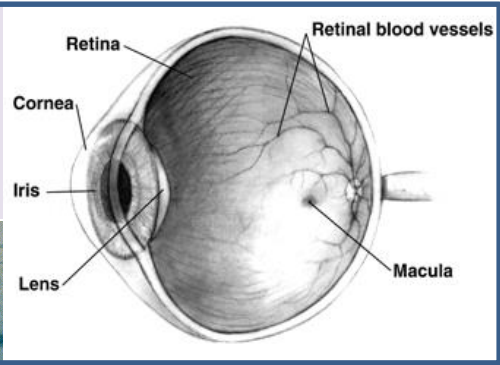
Η ζεαξανθίνη και λουτεΐνη δρουν και ως αντιοξειδωτικά στην φωτοπροστασία



Chlamydomonas με μεταλλάγματα που παρεμποδίζουν την παραγωγή της ζεαξανθίνης και λουτεΐνης είναι ευαίσθητα στην φωτο-οξείδωση



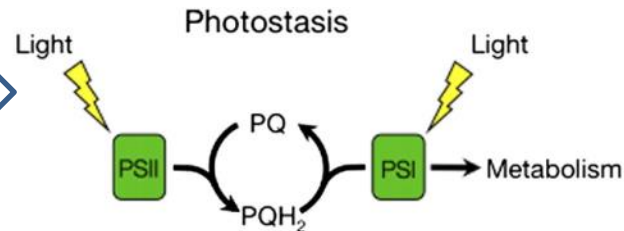
Οι δύο αυτές ξανθοφύλλες (λαμβάνονται μέσω της τροφής μας) προστατεύουν και το ανθρώπινο μάτι απο φωτο-τοξικές βλάβες, καθώς συσσωρεύονται στην ωχρά κηλίδα (*macula lutea*, πορτοκαλί).



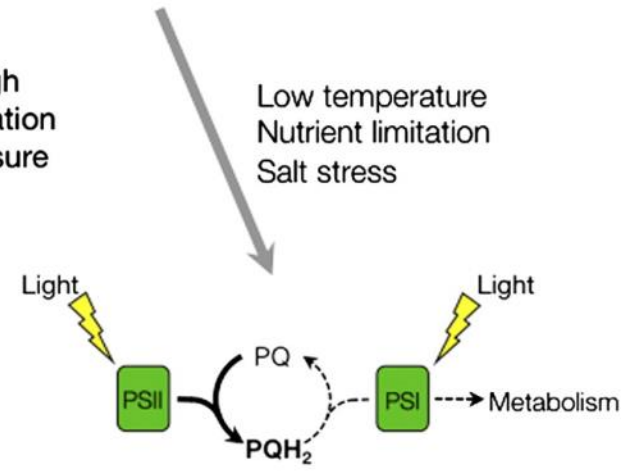
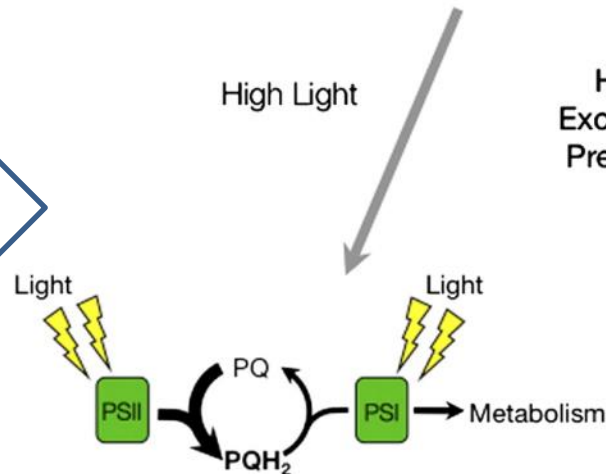
Niyogi, K.K., Björkman, O. and Grossman, A.R. (1997). The roles of specific xanthophylls in photoprotection. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94: [14162-14167](https://doi.org/10.1073/pnas.94.14162).

Η οξειδοαναγωγική κατάσταση των κινονών (PQ) επιδρά στις αλλαγές κατάστασης (qT)

Όταν PSII, PSI και ο καθοδικός μεταβολισμός ισορροπούν, οι κινόνες ισομοιράζονται σε PQ (οξειδωμένη) and PQH₂ (ανηγμένη) μορφές.

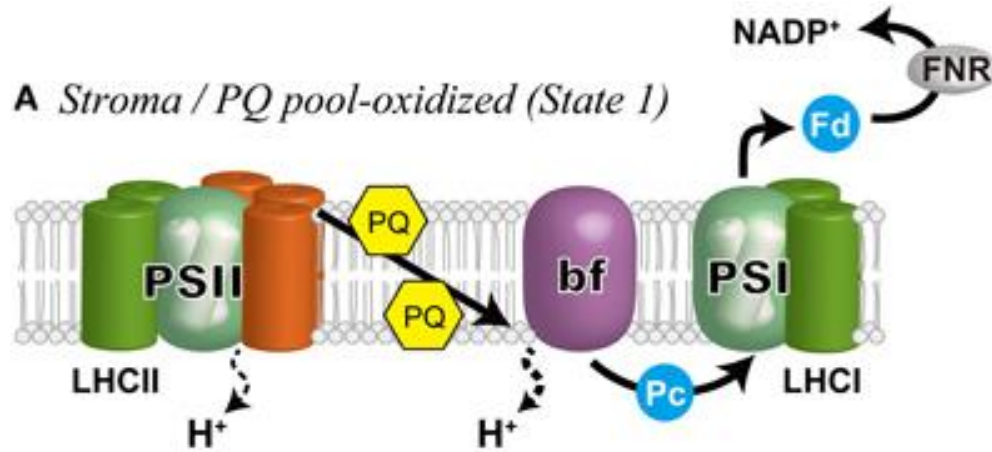


Πολύ φως (ή φως που ευνοεί το PSII) ή συνθήκες που αναστέλλουν τον καθοδικό μεταβολισμό προκαλούν συσσώρευση της ανηγμένης μορφής PQH₂



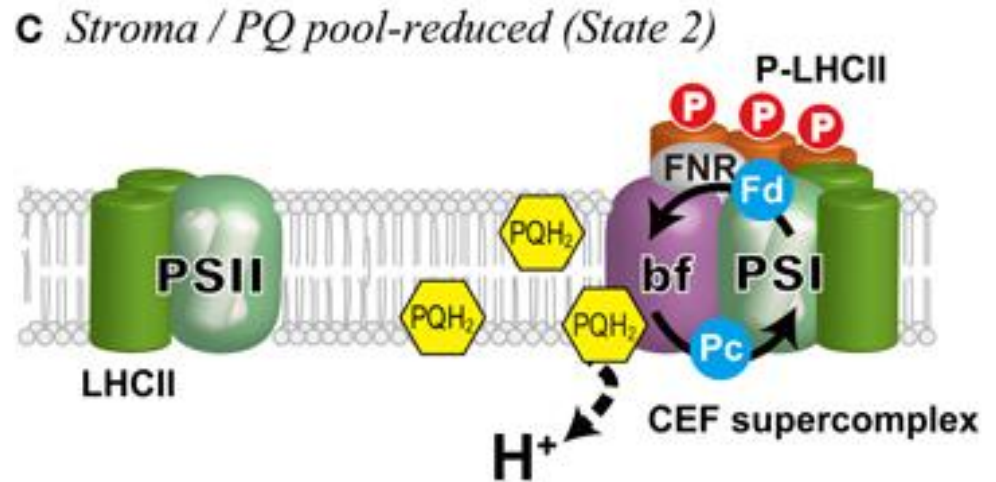
Rosso, D., Bode, R., Li, W., Krol, M., Saccon, D., Wang, S., Schillaci, L.A., Rodermel, S.R., Maxwell, D.P. and Hüner, N.P.A. (2009). Photosynthetic redox imbalance governs leaf sectoring in *the Arabidopsis thaliana* variegation mutants *immutans*, *spotty*, *var1*, and *var2*. *Plant Cell*. 21: 3473-3492.

Ανηγγμένη PQH_2 ενεργοποιεί την κινάση του LHCII και επάγει μεταβολή κατάστασης



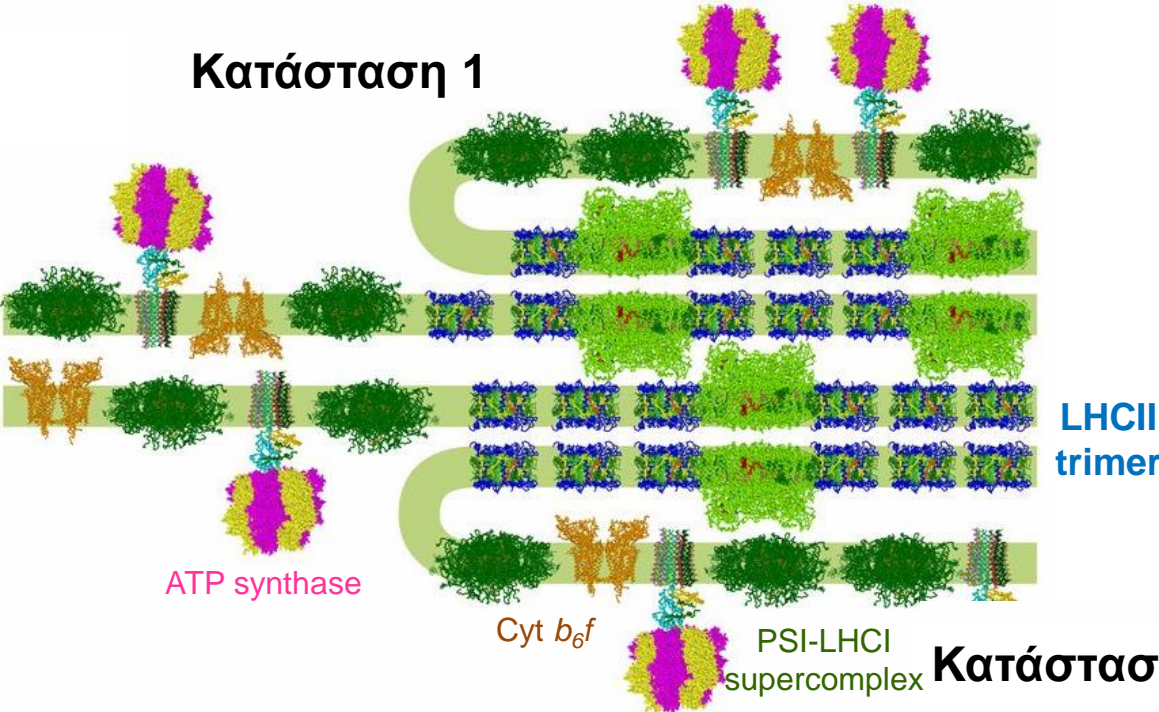
LHCII κινάση φωσφορυλιώνει την LHCII. Κάποια LHCII μεταφέρεται στο PSI

Συσσώρευση PQH_2 επάγει την LHCII κινάση



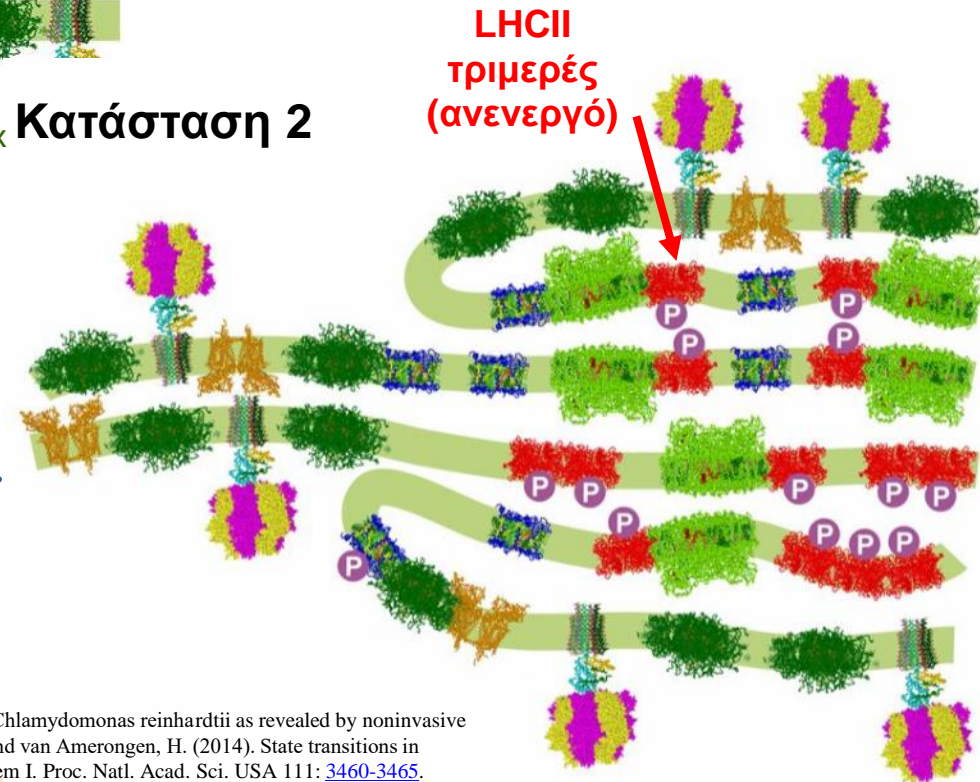
Minagawa, J. (2013). Dynamic reorganization of photosynthetic supercomplexes during environmental acclimation. *Front. Plant Sci.* 4: [513](#).

Κατάσταση 1



Φωσφορυλίωση της LHCII επίσης εμποδίζει την μεταφορά ενέργειας στο PSII

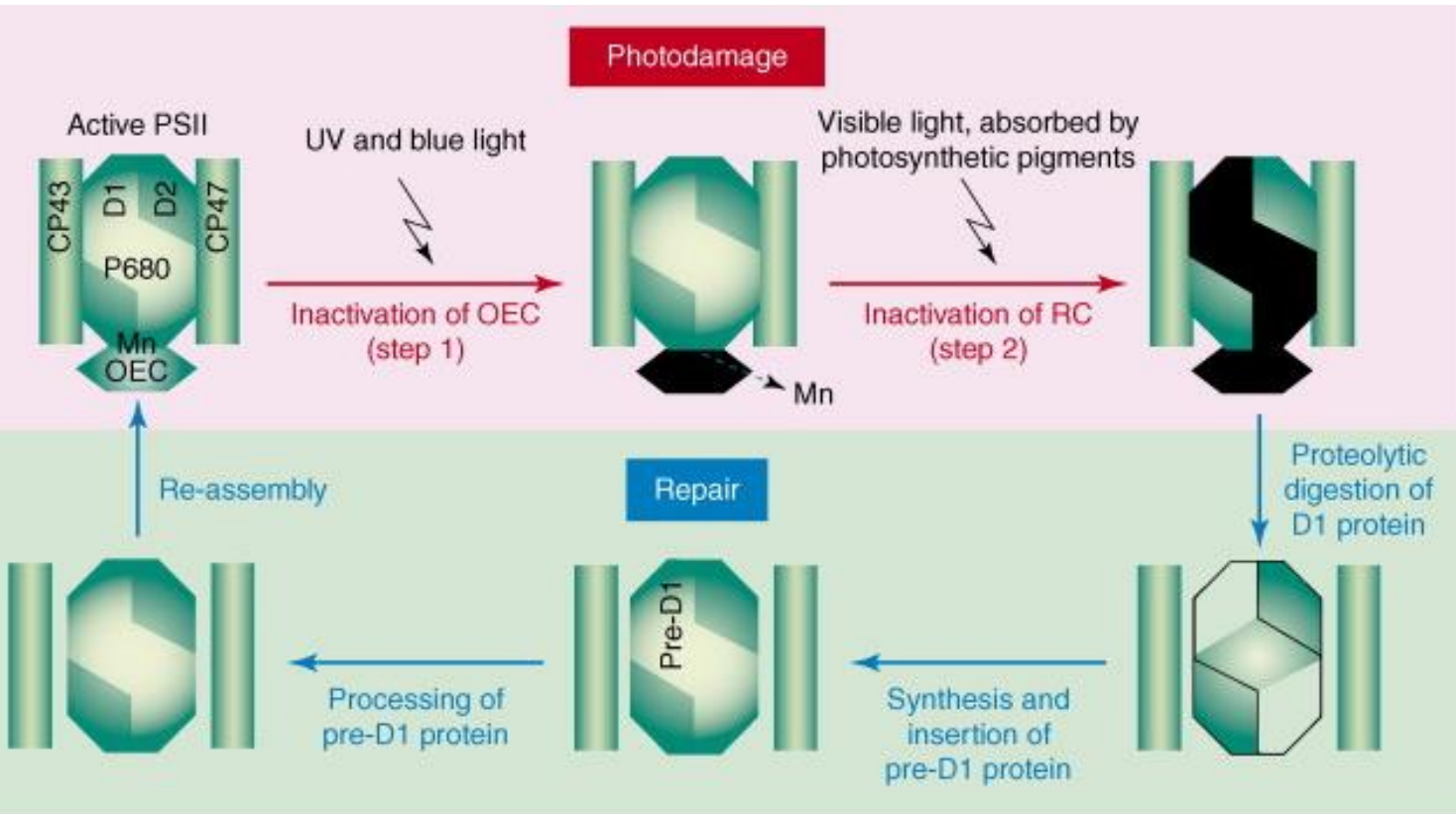
Κατάσταση 2



Ένα σύγχρονο μοντέλο προτείνει πως οι μεταβολές κατάστασης ισορροπούν τα PSII και PSI ελαττώνοντας την μεταφορά ενέργειας από το LHCII στο PSII

Nagy, G., Ünneper, R., 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](#). See also Ünlü, C., Drop, B., Croce, R. and van Amerongen, H. (2014). State transitions in *Chlamydomonas reinhardtii* strongly modulate the functional size of Photosystem II but not of photosystem I. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: [3460-3465](#).

Φωτοαναστολή (qI) προκαλείται από φωτο-επαγώμενες βλάβες στο PSII

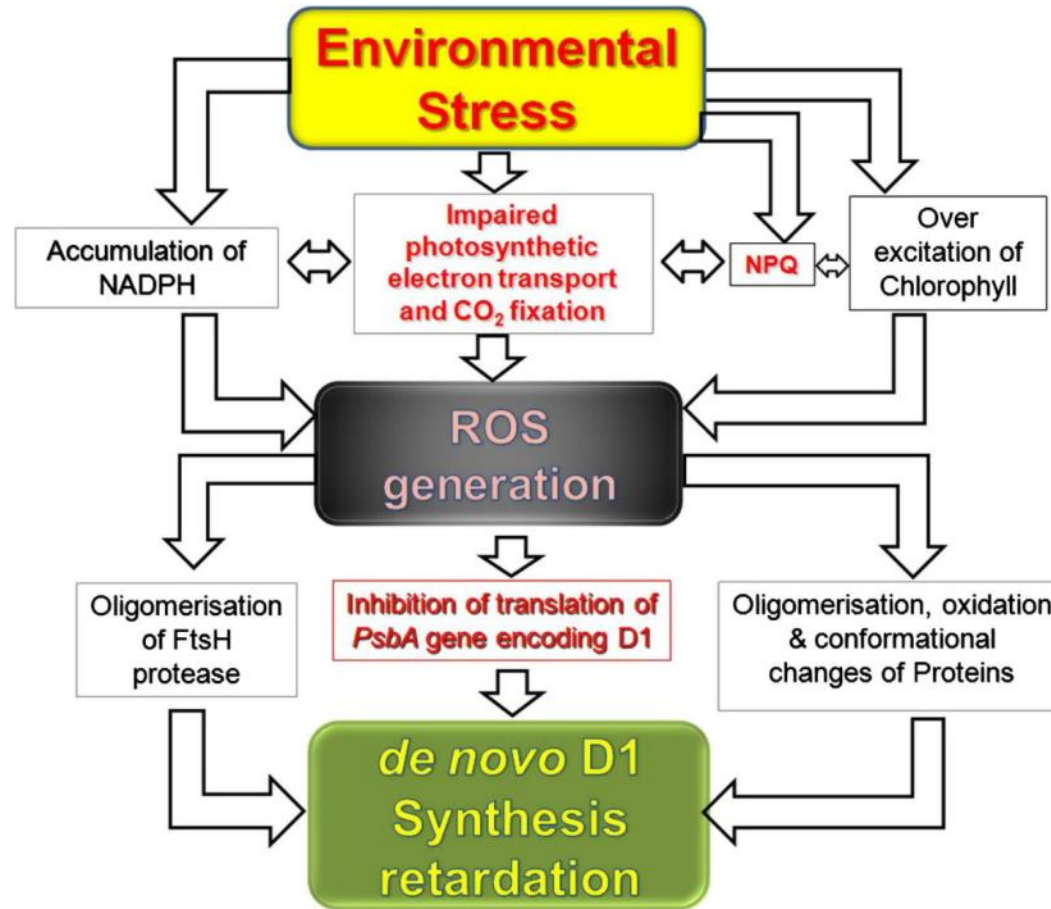


Η D1 πρωτεΐνη του PSII είναι επιρρεπής στην φωτο-επαγώμενη βλάβη, όταν ο ρυθμός καταστροφής της υπερβεί τον ρυθμό επιδιόρθωσης, αναστέλλεται η φωτοσύνθεση.

TRENDS in Plant Science

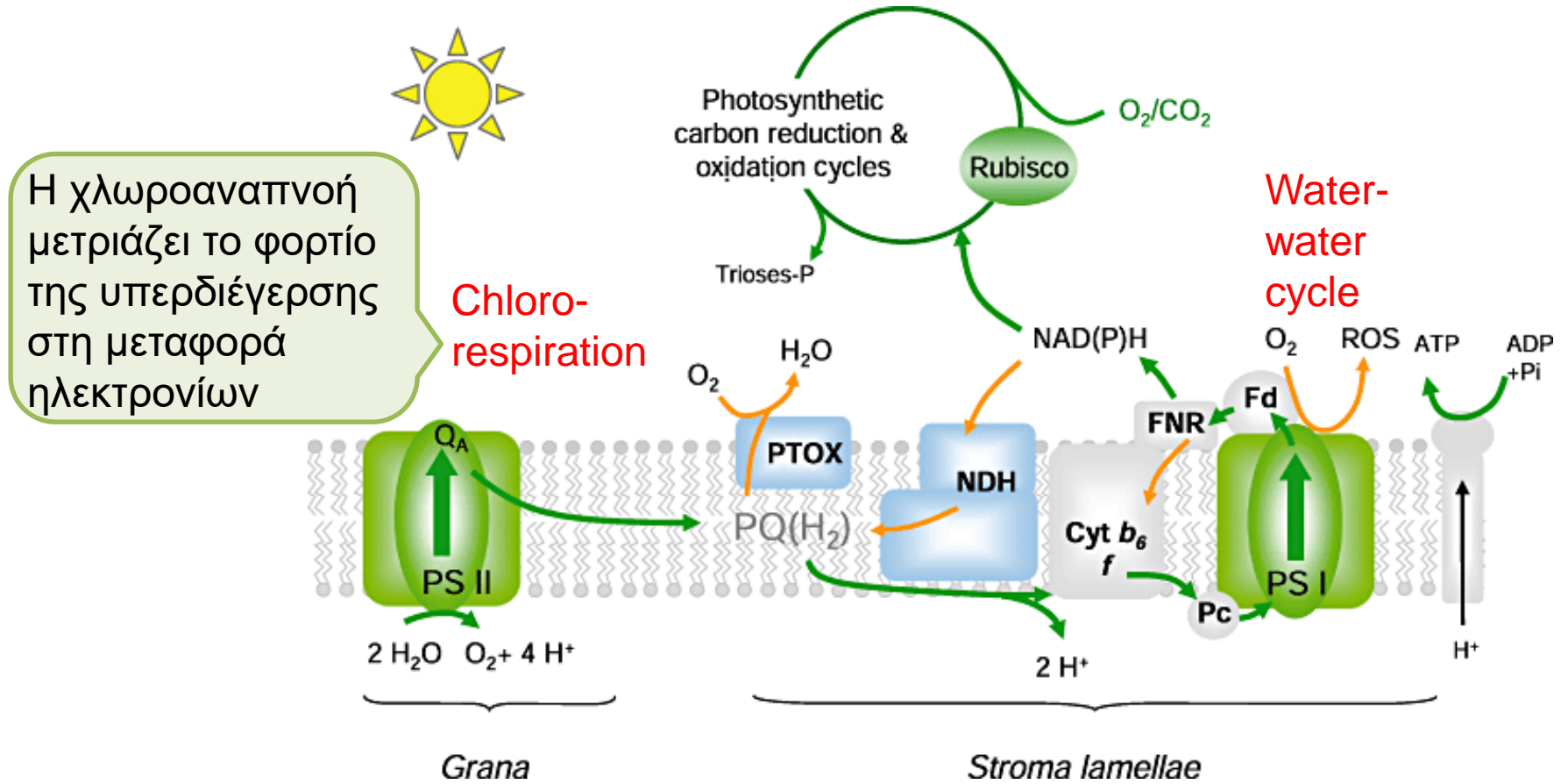
Reprinted by permission from Takahashi, S. and Murata, N. (2008). How do environmental stresses accelerate photoinhibition? Trends Plant Sci [178-182](#).

Βλάβη κι επιδιόρθωση του PSII επηρεάζονται από το περιβάλλον και τις καταπονήσεις



Reprinted by permission from Nath, K., Jajoo, A., Poudyal, R.S., Timilsina, R., Park, Y.S., Aro, E.-M., Nam, H.G. and Lee, C.H. (2013). Towards a critical understanding of the Photosystem II repair mechanism and its regulation during stress conditions. FEBS Lett. 587: [3372-3381](#).

Η τελική οξειδάση των πλαστιδίων οξειδώνει ανηγμένη PQH₂ ανάγωντας O₂

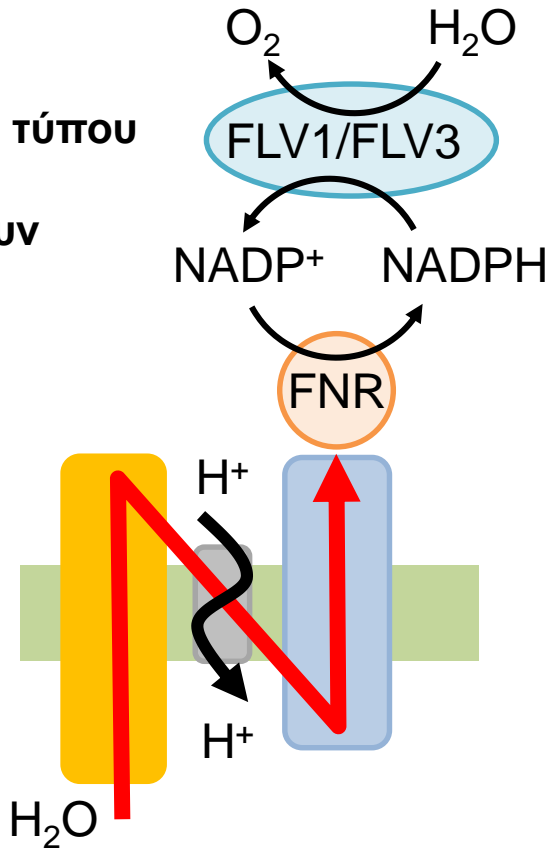


Η χλωροαναπνοή μετριάζει το φορτίο της υπερδιέγερσης στη μεταφορά ηλεκτρονίων

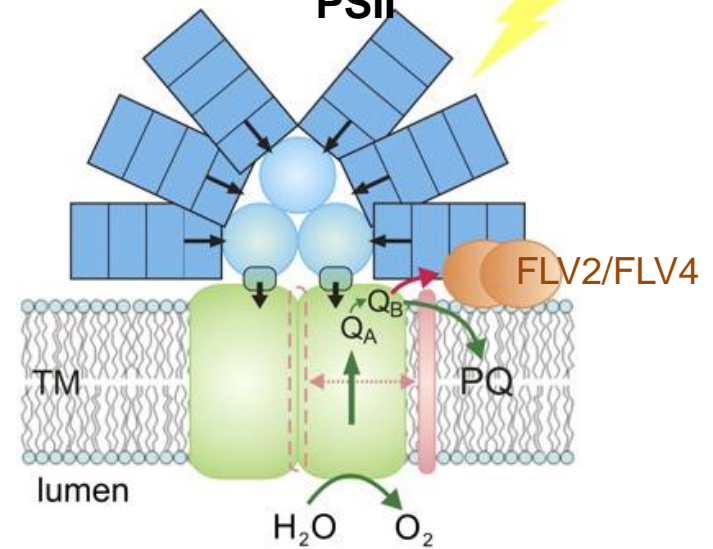
Reprinted with permission from Rumeau, D., Peltier, G. and Cournac, L. (2007). Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response. *Plant Cell Environ.* 30: [1041-1051](#). See also Nawrocki, W.J., Tourasse, N.J., Taly, A., Rappaport, F. and Wollman, F.-A. (2015). The plastid terminal oxidase: Its elusive function points to multiple contributions to plastid physiology. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: [49-74](#).

Φλαβοσίδηρο-πρωτεΐνες παρέχουν φωτοπροστασία στα κυανοβακτήρια

FLV1/FLV3
καταλύουν
αντιδράσεις τύπου
Mehler κι
αναπαράγουν
NADP⁺

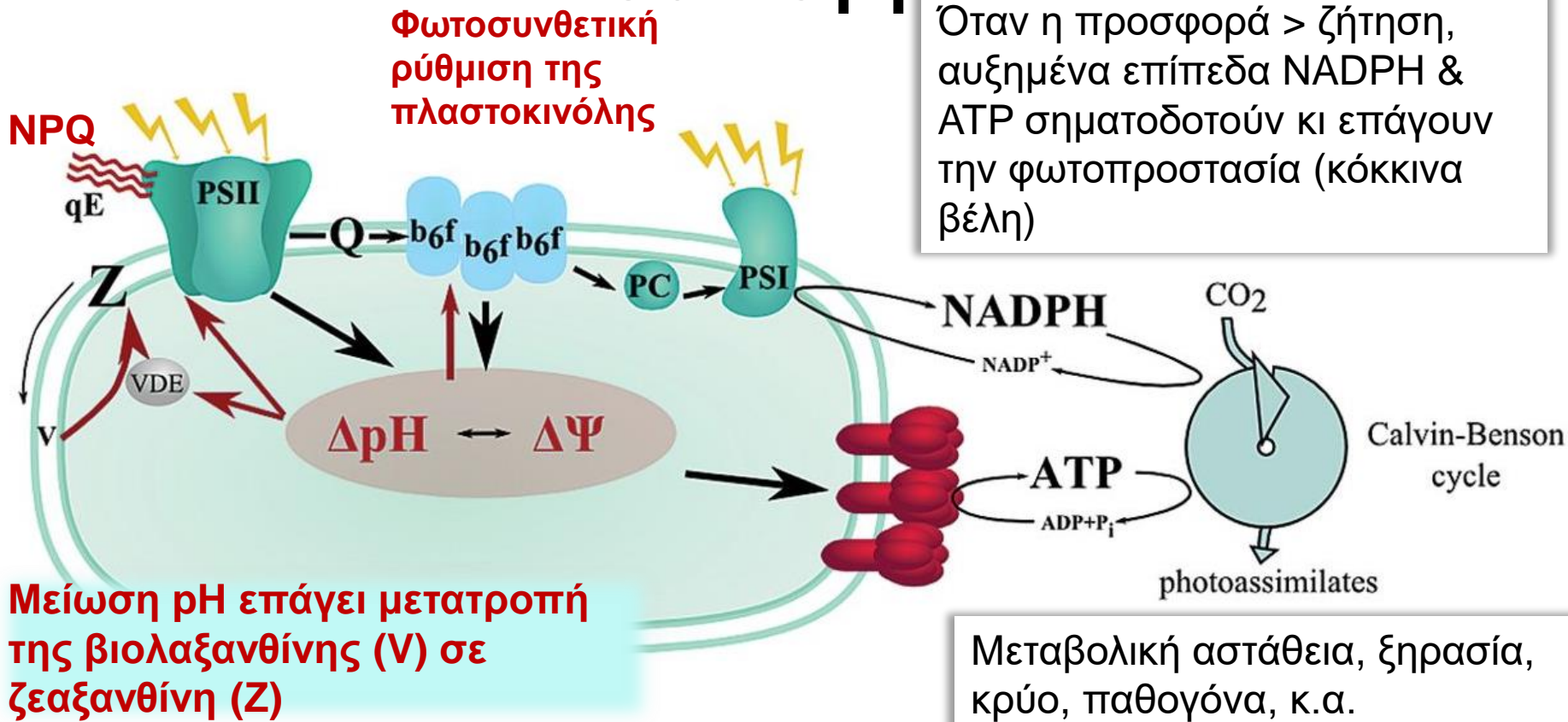


FLV2/FLV4
επιτελούν
εναλλακτική
μεταφορά
ηλεκτρονίων για να
ελαφρύνουν την
υπερ-διέγερση του
PSII



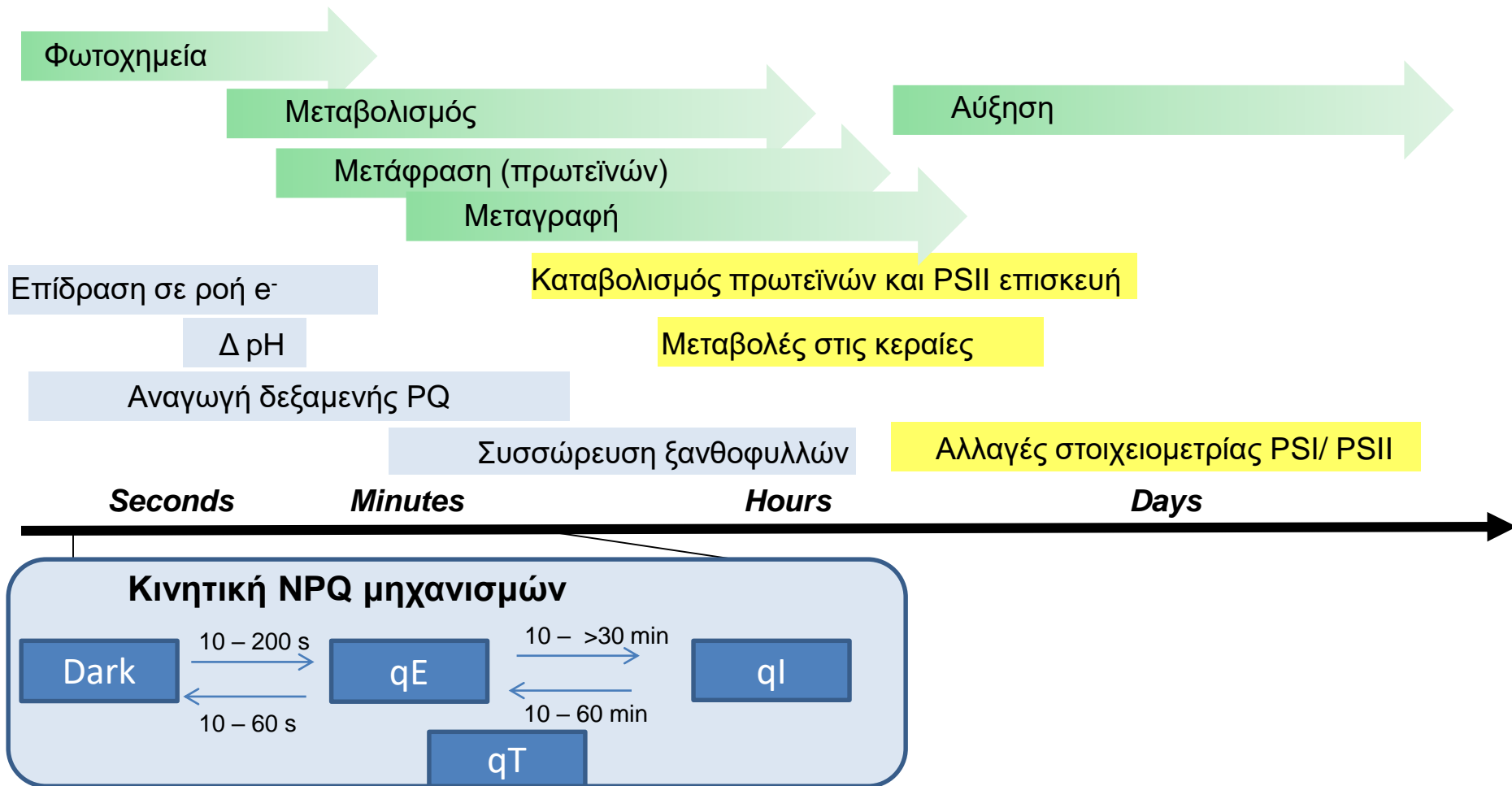
Reprinted with permission from Allahverdiyeva, Y., Suorsa, M., Tikkanen, M. and Aro, E.-M. (2015). Photoprotection of photosystems in fluctuating light intensities. *J. Exp. Bot.* 66: [2427-2436](#). Zhang, P., Eisenhut, M., Brandt, A.-M., Carmel, D., Silén, H.M., Vass, I., Allahverdiyeva, Y., Salminen, T.A. and Aro, E.-M. (2012). Operon flv4-flv2 provides cyanobacterial photosystem II with flexibility of electron transfer. *Plant Cell.* 24: [1952-1971](#).

Η μεταβολική ζήτηση για NADPH και ATP δρούν επανατροφοδοτικά στην φωτοσυλλογή



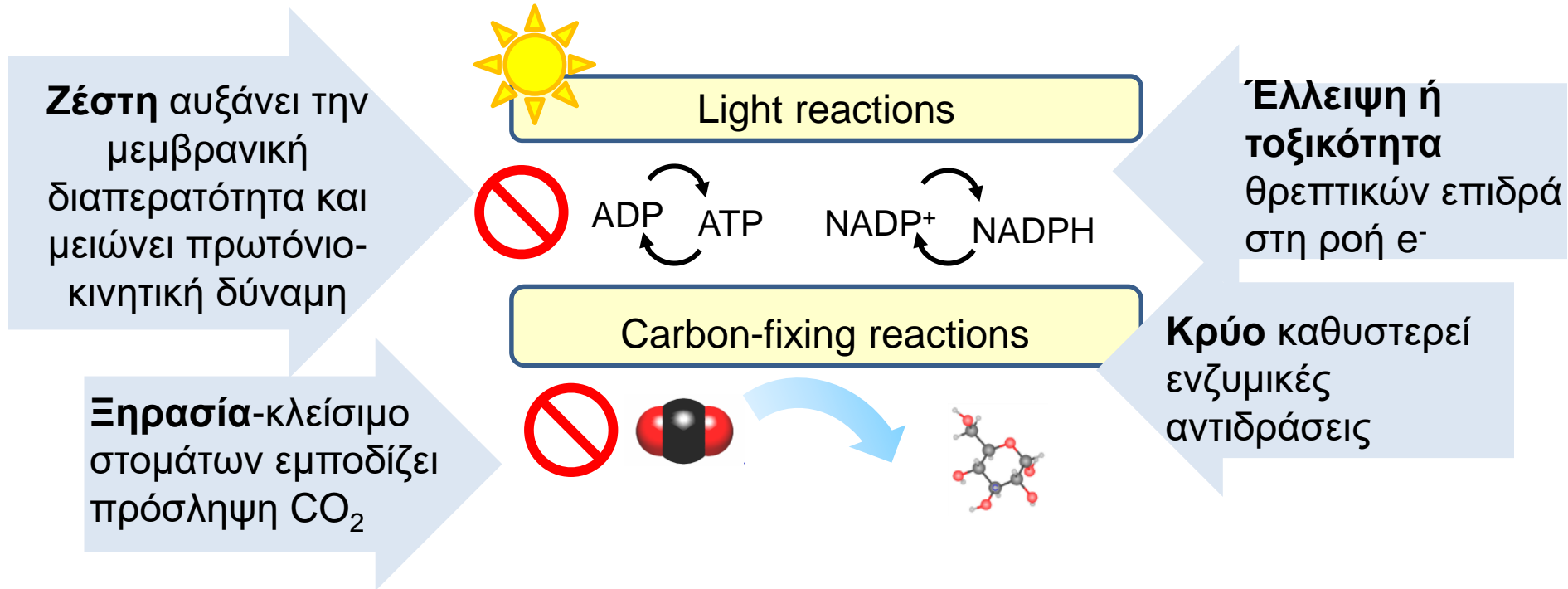
Reprinted with permission from Schöttler, M.A., Tóth, S.Z., Boulouis, A. and Kahlau, S. (2015). Photosynthetic complex stoichiometry of the cytochrome *b₆f* complex. *J. Exp. Bot.* 66: [2373-2400](https://doi.org/10.1093/jxb/erw001).

Χρόνος αποκρίσεων στην υψηλή φωτεινότητα



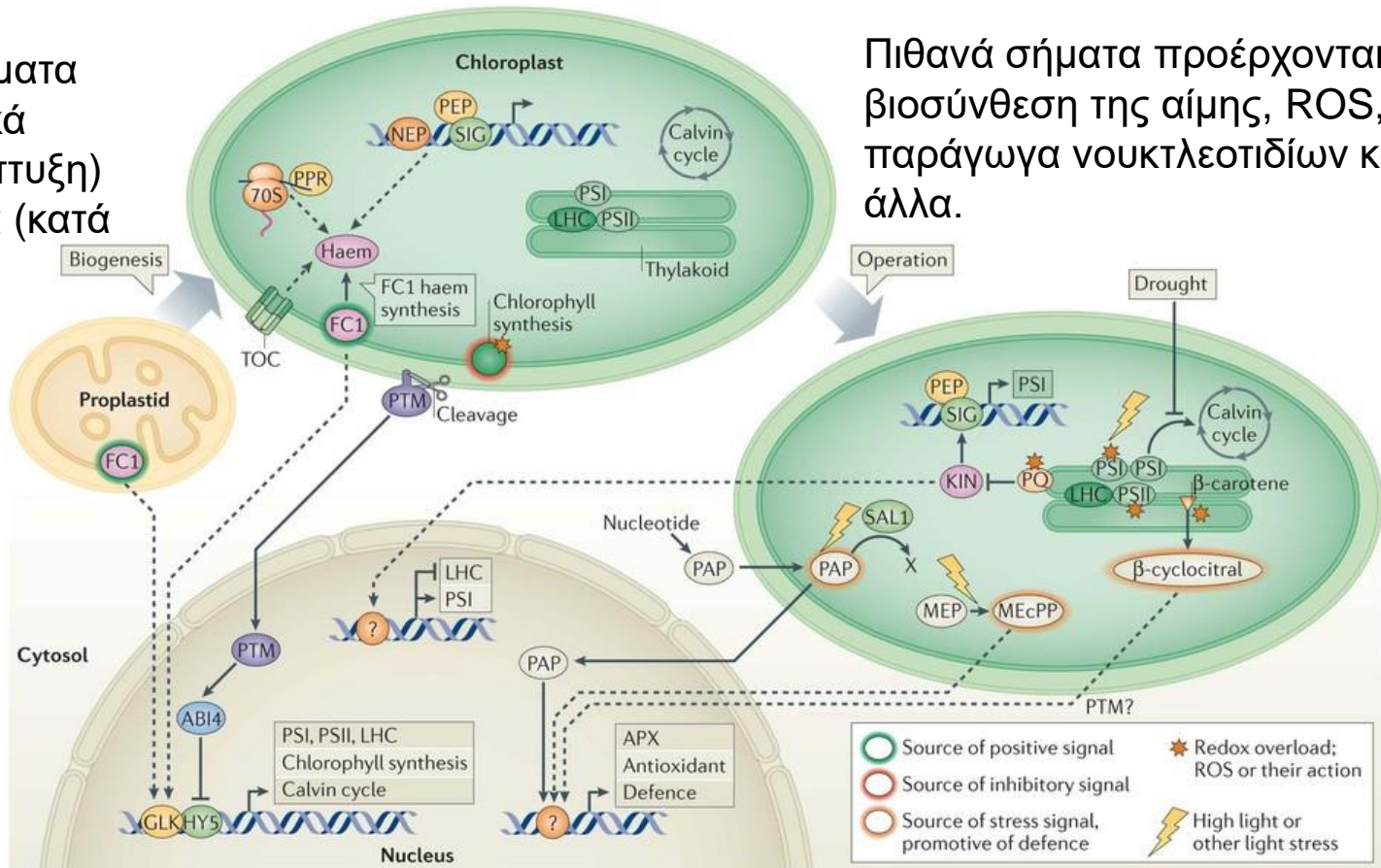
Adapted from Jahns, P. and Holzwarth, A.R. (2012). The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of Photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta Bioenergetics*. 1817: [182-193](#). Dietz, K.-J. (2015). Efficient high light acclimation involves rapid processes at multiple mechanistic levels. *J. Exp. Bot.* 66: [2401-2414](#). Erickson, E., Wakao, S. and Niyogi, K.K. (2015). Light stress and photoprotection in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant J.* 82: [449-465](#).

Ζέστη, ξηρασία, & άλλες καταπονήσεις επιδρούν στην φωτοσυνθετική απόδοση



Παλίνδρομη σηματοδότηση απο τα πλαστίδια στον πυρήνα είναι βασική για διατήρηση της ομοιόστασης

Παλίδρομα σήματα είναι βιογενετικά (κατά την ανάπτυξη) και λειτουργικά (κατά τη λειτουργία)

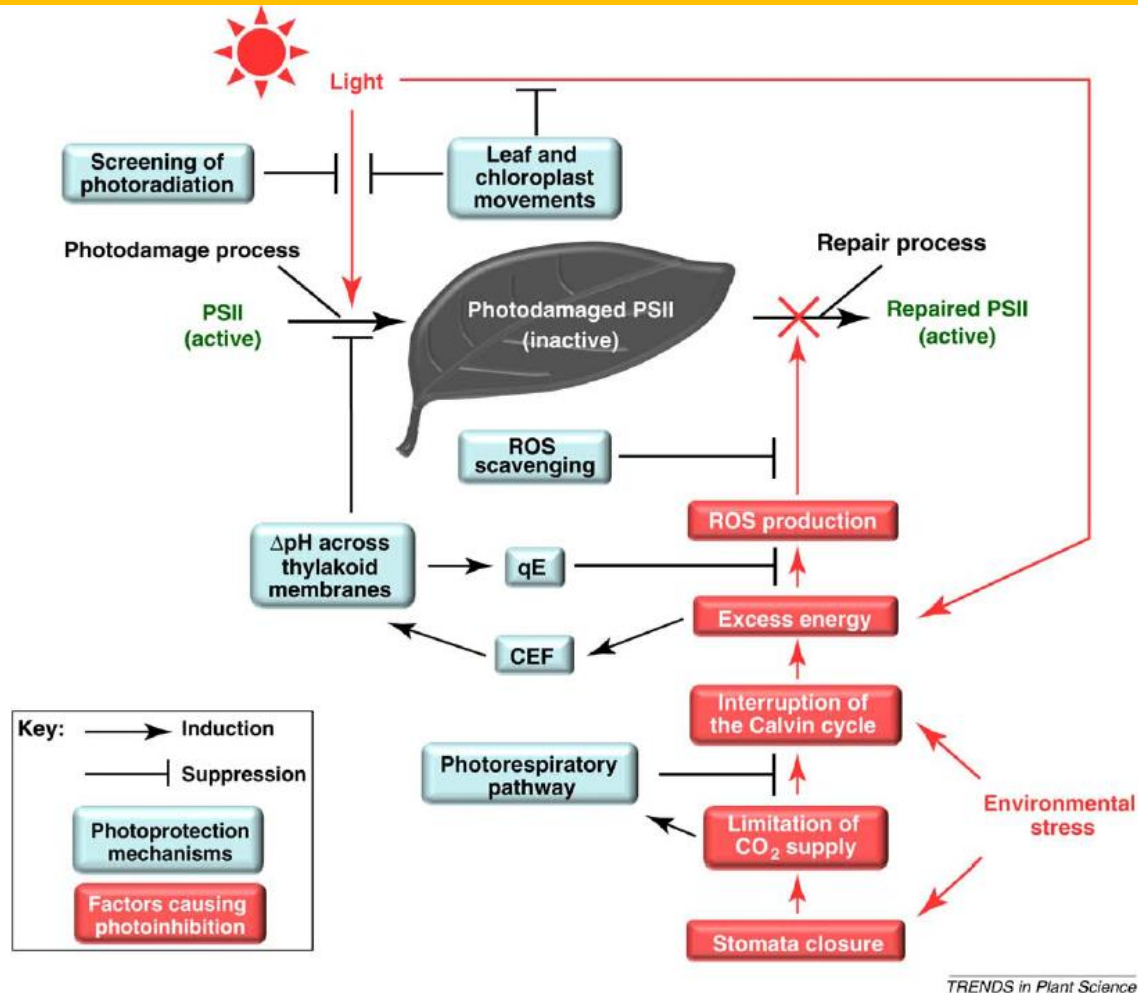


Πιθανά σήματα προέρχονται απο τη βιοσύνθεση της αίμης, ROS, παράγωγα νουκλεοτιδίων και πολλά άλλα.

Nature Reviews | Molecular Cell Biology

Reprinted with permission from Macmillan Publishing Ltd from Jarvis, P. and López-Juez, E. (2013). Biogenesis and homeostasis of chloroplasts and other plastids. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 14: [787-802](#); see also Dietz, K.-J. (2015). Efficient high light acclimation involves rapid processes at multiple mechanistic levels. *J. Exp. Bot.* 66: [2401-2414](#); Chi, W., Sun, X. and Zhang, L. (2013). Intracellular signaling from plastid to nucleus. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64: 559-582; Estavillo, G.M., Chan, K.X., Phua, S.Y. and Pogson, B.J. (2013). Reconsidering the nature and mode of action of metabolite retrograde signals from the chloroplast. *Frontiers Plant Sci.* 3: [300](#).

Σύνοψη των μηχανισμών προσαρμογής της φωτοσύνθεσης

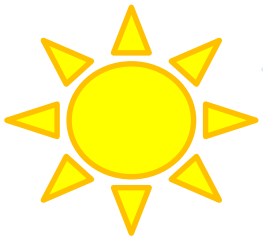


Παρόλο που οι μηχανισμοί φωτοσύνθεσης υπόκεινται σε βλάβες, τα φυτά έχουν αρκετούς μηχανισμούς φωτοπροστασίας

Reprinted from Takahashi, S. and Badger, M.R. (2011). Photoprotection in plants: A new light on Photosystem II damage. Trends Plant Sci. 16: 53–60, with permission from Elsevier

Σύνοψη: Οι φωτοσυνθετικές αντιδράσεις ανταποκρίνονται δυναμικά σε διάφορες συνθήκες

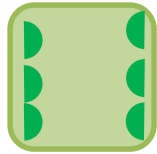
Μεταβλητή



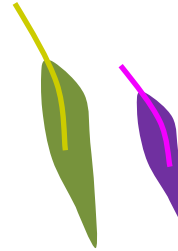
Ένταση, λ, γωνία
πρόσπτωσης,
διάρκεια

Αποκρίσεις

Φωτοσυλλογή

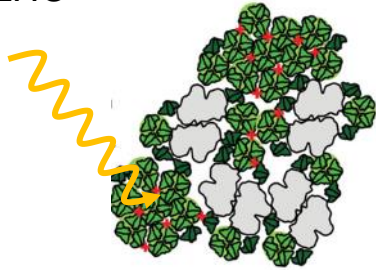


Κινήσεις χλωροπλαστών &
φύλλων, συσώρευση
χρωστικών & πρωτεϊνών

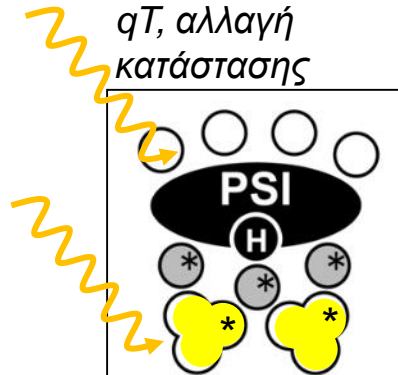


Σκέδαση ενέργειας και εξισορρόπηση φωτονίων

qE , απόσβεση στο
LHC



qT , αλλαγή
κατάστασης



Φωτοπροστασία

Τελική οξειδάση πλαστιδίων
Παραγωγή αντιοξειδωτικών

Προστασία φυτών απο
φωτο-οξειδωτική βλάβη,
ιδίως υπο καταπόνηση,
μπορεί ν' αποβεί
αποδοτικός τρόπος
βελτίωσης της
φωτοσύνθεσης

Μεταβλητή

Χημεία χλωροπλάστη

Διαθυλακοειδικό ΔpH / pmf
 PQ / PQH_2

Μεταβλητή

Φυσιολογία του φυτού

Περιβαλλοντικές καταπονήσεις

Μεταβλητή

ROS απο υπερβολικό

φωτισμό/άλλες

καταπονήσεις

Η φωτοσύνθεση πρέπει ν' ανταποκρίνεται στην κατάσταση ανάπτυξης & καταπόνησης του φυτού



Πρέπει να κατανοήσουμε τη φωτοσύνθεση στο επίπεδο ολόκληρου του φυτού, σε σχέση με την επίδραση της ανάπτυξης, καταπόνησεων, ηλικίας, ανάγκη για φωτοσυνθετικά προϊόντα και όλου του άλλους παράγοντες που την επηρεάζουν.

[Tom Donald](#); [Tom Donald](#); See Allahverdiyeva, Y., Battchikova, N., Brosché, M., Fujii, H., Kangasjärvi, S., Mulo, P., Mähönen, A.P., Nieminen, K., Overmyer, K., Salojärvi, J. and Wrzaczek, M. (2015). Integration of photosynthesis, development and stress as an opportunity for plant biology. *New Phytol.* 208: [647–655](#); [FEMA](#)