

Φωτοσύνθεση



▲ **Εικόνα 10.1** Με ποιον τρόπο μπορεί το ηλιακό φως (εδώ εμφανίζεται με τη μορφή του χρωματικού φάσματος του ουράνιου τόξου) να τροφοδοτήσει ενεργειακά τη σύνθεση οργανικών ενώσεων;

ΒΑΣΙΚΕΣ ΕΝΝΟΙΕΣ

- 10.1 Η φωτοσύνθεση μετατρέπει την ενέργεια του φωτός στη χημική ενέργεια των τροφών
- 10.2 Οι φωτεινές αντιδράσεις μετατρέπουν την ηλιακή ακτινοβολία στη χημική ενέργεια των ATP και NADPH
- 10.3 Ο κύκλος του Calvin μετατρέπει CO₂ σε σάκχαρα χρησιμοποιώντας την ενέργεια των ATP και NADPH
- 10.4 Στις θερμές και ξηρές περιοχές έχουν αναπτυχθεί εναλλακτικοί μηχανισμοί δέσμευσης του διοξειδίου του άνθρακα

ΕΠΙΣΚΟΠΗΣΗ

Η διεργασία που τροφοδοτεί τη βιόσφαιρα

Το φως του ήλιου είναι η κινητήρια δύναμη της ζωής στον πλανήτη μας. Η ηλιακή ακτινοβολία φθάνει στη Γη ύστερα από ένα ταξίδι 150 εκατομμυρίων χιλιομέτρων και δεσμεύεται από ειδικά οργανίδια των φυτών, τους χλωροπλάστες, που τη μετατρέπουν σε χημική ενέργεια και την αποθηκεύουν στα μόρια των σακχάρων και διαφόρων άλλων οργανικών ενώσεων. Αυτή η διεργασία μετατροπής ονομάζεται **φωτοσύνθεση**. Θα ξεκινήσουμε τη μελέτη της φωτοσύνθεσης από την οικολογική της σημασία.

Με τη φωτοσύνθεση τρέφεται, άμεσα ή έμμεσα, το σύνολο σχεδόν του έμβιου κόσμου του πλανήτη μας. Δύο είναι οι κύριοι τρόποι με τους οποίους μπορεί ένας οργανι-

σμός να αποκτήσει τις οργανικές ενώσεις που χρειάζεται για να καλύψει τις ανάγκες του σε ενέργεια και αλυσίδες ατόμων άνθρακα: ο *αυτότροφος* και ο *ετερότροφος*. Οι **αυτότροφοι** οργανισμοί μπορούν να συντηρήσουν τον εαυτό τους χωρίς να χρειάζονται τα προϊόντα άλλων οργανισμών, καθώς είναι σε θέση να παράγουν τις αναγκαίες για την επιβίωσή τους οργανικές ενώσεις χρησιμοποιώντας ως πρώτη ύλη το CO₂ και άλλες ανόργανες πρώτες ύλες του περιβάλλοντος. Οι αυτότροφοι οργανισμοί αποτελούν την κύρια πηγή οργανικών ενώσεων για όλους τους μη αυτότροφους οργανισμούς και για τον λόγο αυτό περιγράφονται στη βιολογία ως οι *παραγωγοί* της βιόσφαιρας.

Αυτότροφοι οργανισμοί είναι όλα σχεδόν τα φυτά. Τα μόνα θρεπτικά συστατικά που χρειάζονται είναι νερό, ορισμένα μέταλλα από το έδαφος και διοξείδιο του άνθρακα από την ατμόσφαιρα. Για την ακρίβεια, τα φυτά είναι *φωτοαυτότροφοι* οργανισμοί, δηλαδή οργανισμοί που χρησιμοποιούν το φως ως πηγή ενέργειας για να συνθέσουν οργανικές ενώσεις (**Εικόνα 10.1**). Άλλες κατηγορίες φωτοσυνθετικών οργανισμών είναι τα φύκη, ορισμένα πρωτίστα και μερικοί προκαρυώτες (βλ. **Εικόνα 10.2**). Εδώ, θα αναφερθούμε μεν στις άλλες κατηγορίες αλλά μόνον ακροθιγώς: το κύριο βάρος θα δοθεί στα φυτά. Η ποικιλομορφία της αυτότροφης θρέψης στους προκαρυώτες και στα φύκη θα εξεταστεί λεπτομερέστερα στα Κεφάλαια 27 και 28.

Οι **ετερότροφοι** οργανισμοί προσλαμβάνουν τα οργανικά υλικά που χρειάζονται με τον δεύτερο τρόπο θρέψης. Καθώς είναι ανίκανοι να παράγουν τροφή από μόνοι τους, εξαρτώνται από τις ενώσεις που παράγουν άλλοι οργανισμοί και γι' αυτό ονομάζονται *καταναλωτές* της βιόσφαιρας. Η πλέον προφανής μορφή ετεροτροφίας είναι ένα ζώο που τρέφεται με φυτά ή άλλα ζώα. Υπάρχουν όμως και πιο σύνθετες μορφές ετερότροφης θρέψης. Ορισμένοι ετερό-



(α) Φυτά



(β) Πολυκύτταρα φύκη



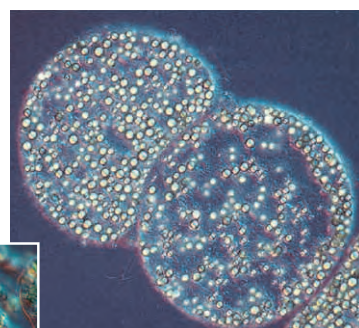
(γ) Μονοκύτταρα πρώτιστα

10 μm



(δ) Κυανοβακτήρια

40 μm

(ε) Πορφυρά
θειοβακτήρια

1,5 μm

▼ **Εικόνα 10.2 Φωτοαυτότροφοι οργανισμοί.** Οι οργανισμοί της φωτογραφίας χρησιμοποιούν την ενέργεια του φωτός για να τροφοδοτήσουν ενεργειακά τη σύνθεση οργανικών μορίων από διοξείδιο του άνθρακα και (στις περισσότερες περιπτώσεις) νερό. Με τη διεργασία αυτή, οι οργανισμοί δεν τρέφουν μόνο τον εαυτό τους, αλλά και ολόκληρο τον έμβιο κόσμο. (α) Τα φυτά είναι οι κύριοι παραγωγοί τροφής στην ξηρά. (β) Στα υδάτινα περιβάλλοντα, φωτοσυνθετικοί οργανισμοί είναι τα πολυκύτταρα φύκη, όπως το φαιοφύκος kelp της φωτογραφίας, ορισμένα μονοκύτταρα πρώτιστα, όπως η *Euglena* (γ), τα προκαρυωτικά κυανοβακτήρια (δ) και μερικοί άλλοι φωτοσυνθετικοί προκαρυώτες, όπως τα πορφυρά θειοβακτήρια που παράγουν θείο (ε) (τα σφαιρίδια της φωτογραφίας είναι κόκκοι θείου). (Οι φωτογραφίες γ, δ και ε έχουν ληφθεί από οπτικό μικροσκόπιο.)

τροφοί οργανισμοί καταναλώνουν τα κατάλοιπα νεκρών οργανισμών, π.χ. πτώματα, περιττώματα ζώων ή νεκρά φύλλα, τα οποία αποικοδομούν και κατόπιν χρησιμοποιούν τα προϊόντα της αποικοδόμησης για τη θρέψη τους. Αυτοί οι οργανισμοί είναι γνωστοί ως αποικοδομητές. Με αυτό τον τρόπο τρέφονται οι περισσότεροι μύκητες και πολλά είδη προκαρυωτών. Όλοι σχεδόν οι ετερότροφοι οργανισμοί, συμπεριλαμβανομένου του ανθρώπου, εξαρτώνται πλήρως (άμεσα ή έμμεσα) από τους φωτοαυτότροφους οργανισμούς τόσο για την τροφή τους όσο και για το οξυγόνο, ένα παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης.

Σε αυτό το κεφάλαιο θα μάθουμε πώς ακριβώς λειτουργεί η φωτοσύνθεση. Αρχικά θα γνωρίσουμε τις γενικές αρχές της φωτοσύνθεσης και κατόπιν θα εξετάσουμε τα δύο φωτοσυνθετικά στάδια, τις φωτεινές αντιδράσεις, με τις οποίες δεσμεύεται η ηλιακή ακτινοβολία και μετατρέπεται σε χημική ενέργεια, και τον κύκλο του Calvin, με τον οποίο η χημική ενέργεια επενδύεται στην παραγωγή

γή των οργανικών μορίων των τροφών. Τέλος, θα εξετάσουμε ορισμένες εξελικτικές πλευρές της φωτοσύνθεσης.

Τ Μ Η Μ Α

10.1

Η φωτοσύνθεση μετατρέπει την ενέργεια του φωτός στη χημική ενέργεια των τροφών

Η αξιοσημείωτη ικανότητα ενός οργανισμού να δεσμεύει την ηλιακή ακτινοβολία και να τη χρησιμοποιεί για να τροφοδοτήσει ενεργειακά τη σύνθεση οργανικών ενώσεων είναι αποτέλεσμα της δομικής οργάνωσης των κυττάρων του.

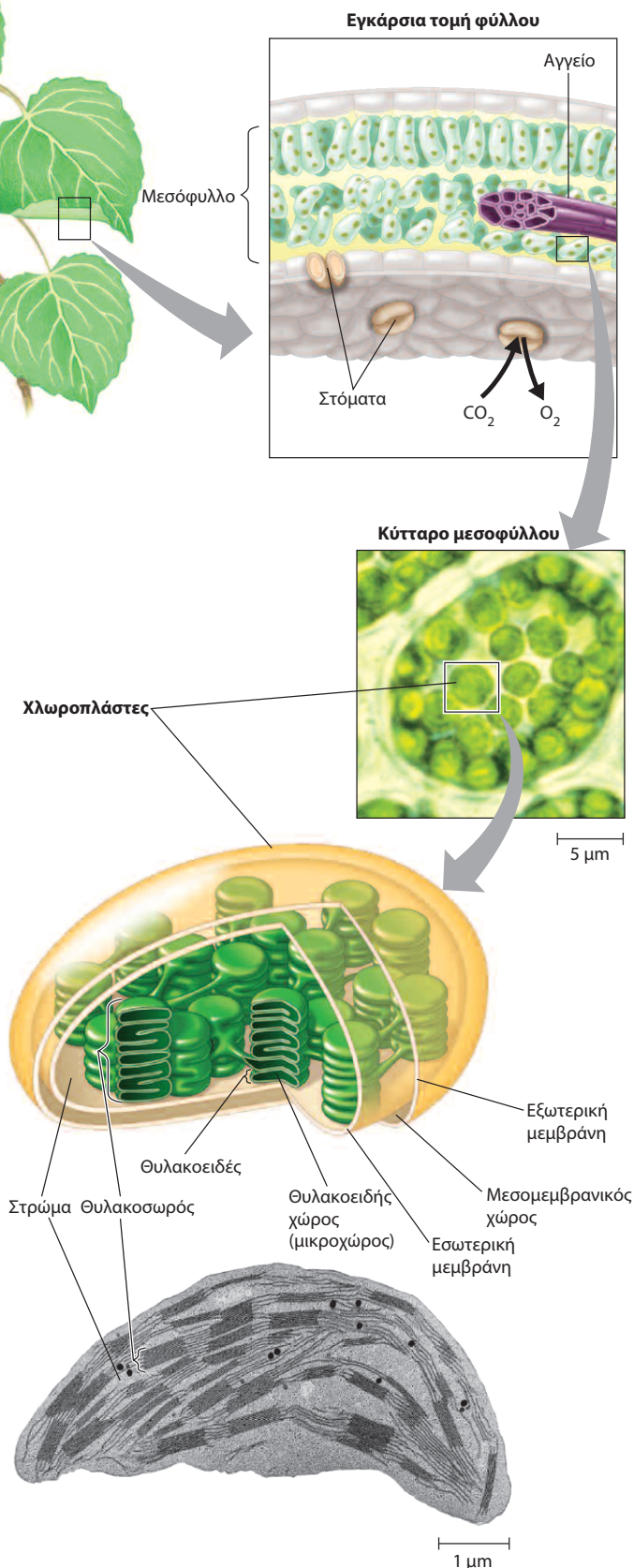
Αναγκαία προϋπόθεση για την αποτελεσματική εκτέλεση όλων των απαραίτητων χημικών αντιδράσεων είναι

η ομαδοποιημένη συνύπαρξη φωτοσυνθετικών ενζύμων και άλλων εξειδικευμένων μορίων σε μια ειδική βιολογική μεμβράνη. Η διεργασία της φωτοσύνθεσης πιθανότατα ξεκίνησε σε κάποια ομάδα βακτηρίων που διέθεταν αυτά τα μόρια μέσα σε αναδιπλώσεις της κυτταροπλασματικής μεμβράνης τους. Είναι χαρακτηριστικό ότι οι αναδιπλώσεις της φωτοσυνθετικής μεμβράνης στα φωτοσυνθετικά βακτήρια που ζουν σήμερα, μοιάζουν πάρα πολύ με εκείνες της εσωτερικής μεμβράνης των χλωροπλάστων που γνωρίσαμε στο Κεφάλαιο 6. Πιστεύεται, μάλιστα, ότι ο πρώτος αρχέγονος χλωροπλάστης ήταν στην πραγματικότητα ένας φωτοσυνθετικός προκαρυώτης που ζούσε μέσα σε ένα ευκαρυωτικό κύτταρο. (Περισσότερα γι' αυτή την υπόθεση συμβίωσης μεταξύ προκαρυωτών και ευκαρυωτών θα μάθουμε στο Κεφάλαιο 25.) Χλωροπλάστες υπάρχουν σε αρκετούς φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, αλλά εδώ θα εστιάσουμε το ενδιαφέρον μας στους χλωροπλάστες των φυτών.

Χλωροπλάστες: Οι θέσεις της φωτοσύνθεσης στα φυτά

Όλα τα πράσινα μέρη ενός φυτού έχουν χλωροπλάστες, συμπεριλαμβανομένων των πράσινων βλαστών και των άγουρων φρούτων. Στα περισσότερα φυτά, ωστόσο, κύριος τόπος φωτοσύνθεσης είναι τα φύλλα (**Εικόνα 10.3**). Υπάρχουν περίπου μισό εκατομμύριο χλωροπλάστες ανά τετραγωνικό χιλιοστόμετρο στην επιφάνεια ενός φύλλου. Το χρώμα των φύλλων οφείλεται στη **χλωροφύλλη**, την πράσινη χρωστική στο εσωτερικό των χλωροπλάστων. Πρόκειται για το μόριο των φυτών που απορροφά την ενέργεια του φωτός με την οποία τροφοδοτεί κατόπιν τη σύνθεση οργανικών μορίων στον χλωροπλάστη. Η μεγαλύτερη πυκνότητα χλωροπλάστων απαντά στα κύτταρα του **μεσοφύλλου**, τον ιστό που καταλαμβάνει το εσωτερικό κυτταρικό στρώμα των φύλλων. Τα φύλλα έχουν ειδικούς μικροσκοπικούς πόρους, τα **στόματα**, διαμέσου των οποίων εισέρχεται στο εσωτερικό του φύλλου το διοξείδιο του άνθρακα και εξέρχεται το οξυγόνο. Το νερό που απορροφάται από τις ρίζες κατανέμεται στα φύλλα μέσω αγγείων. Από τα αγγεία αυτά γίνεται και η τροφοδοσία των ριζών και άλλων μη φωτοσυνθετικών ιστών με τα σάκχαρα που παράγονται στα φύλλα.

Ένα τυπικό κύτταρο έχει 30 με 40 χλωροπλάστες, διαστάσεων 2-4 μm επί 4-7 μm ο καθένας. Στο εσωτερικό του χλωροπλάστη υπάρχει ένα πυκνό υγρό που ονομάζεται **στρώμα** και περιβάλλεται από μια διπλή μεμβράνη (όπως ακριβώς και στα μιτοχόνδρια). Ένα σύστημα διασυνδεδεμένων μεμβρανικών σάκων, τα **θυλακοειδή**, διαχωρίζει το στρώμα από ένα επιπλέον διαμέρισμα, αυτό που βρι-

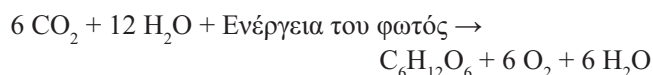


▲ Εικόνα 10.3 Πλησιάζοντας σταδιακά το τμήμα των φυτών όπου διενεργείται η φωτοσύνθεση. Το κύριο φωτοσυνθετικό όργανο των φυτών είναι τα φύλλα. Ξεκινώντας από τα φύλλα και την εσωτερική τους οργάνωση, προχωρούμε στο εσωτερικό ενός κυττάρου και, τέλος, στο εσωτερικό ενός χλωροπλάστη, το οργανίδιο όπου επιτελείται η φωτοσύνθεση. (Στο μέσο, μικροφωτογραφία από οπτικό μικροσκόπιο· κάτω, μικροφωτογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο διέλευσης.)

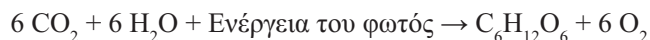
σκεται στο εσωτερικό των θυλακοειδών και ονομάζεται *θυλακοειδής χώρος* ή *μικροχώρος*. Ανά διαστήματα, τα θυλακοειδή στοιβάζονται το ένα πάνω στο άλλο και σχηματίζουν σωρούς που ονομάζονται *θυλακοσωροί* (grana). Στη μεμβράνη των θυλακοειδών βρίσκεται η χλωροφύλλη. (Οι αναδιπλωμένες φωτοσυνθετικές μεμβράνες των προκαρυωτών ονομάζονται επίσης θυλακοειδείς μεμβράνες· βλ. Εικόνα 27.7β.) Έχοντας κάνει μια πρώτη γνωριμία με τις θέσεις όπου επιτελείται η φωτοσύνθεση στα φυτά, είμαστε πλέον έτοιμοι να εξετάσουμε λεπτομερέστερα την ίδια τη διεργασία της φωτοσύνθεσης.

Ακολουθώντας τα άτομα κατά τη φωτοσύνθεση: Επιστημονική διερεύνηση

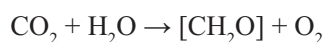
Οι επιστήμονες προσπαθούσαν επί αιώνες να αποκρυπτογραφήσουν τη διεργασία με την οποία τα φυτά παράγουν θρεπτικά υλικά. Αν και ορισμένα επιμέρους στάδια δεν έχουν κατανοηθεί ακόμα πλήρως, η συνολική αντίδραση της φωτοσύνθεσης είναι γνωστή ήδη από τα τέλη του 19ου αιώνα. Παρουσία φωτός, τα πράσινα μέρη των φυτών παράγουν οργανικές ενώσεις και οξυγόνο, από διοξείδιο του άνθρακα και νερό. Μπορούμε, με τη χρήση μοριακών τύπων, να συνοψίσουμε την πολύπλοκη ακολουθία των χημικών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης με την ακόλουθη εξίσωση:



Στην παραπάνω αντίδραση χρησιμοποιήσαμε γλυκόζη ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) στη θέση των οργανικών προϊόντων της φωτοσύνθεσης προκειμένου να απλοποιήσουμε τη σχέση ανάμεσα στη φωτοσύνθεση και την αναπνοή, στην πραγματικότητα όμως άμεσο προϊόν της φωτοσύνθεσης είναι ένα σάκχαρο με τρία άτομα άνθρακα, από το οποίο μπορεί κατόπιν να παραχθεί γλυκόζη. Το νερό εμφανίζεται και στα δύο σκέλη της εξίσωσης, επειδή κατά τη φωτοσύνθεση καταναλώνονται 12 μόρια νερού αλλά και συντίθενται εκ νέου άλλα 6. Αν απλοποιήσουμε ακόμη περισσότερο την παραπάνω εξίσωση αφήνοντας μόνο την καθαρή κατανάλωση νερού, τότε παίρνουμε:



Γράφοντας την εξίσωση σε αυτή τη μορφή, βλέπουμε ότι η συνολική χημική μεταβολή κατά τη φωτοσύνθεση είναι, ουσιαστικά, το αντίστροφο της κυτταρικής αναπνοής. Αξίζει να σημειωθεί ότι και οι δύο αυτές διεργασίες συμβαίνουν στα φυτικά κύτταρα. Ωστόσο, όπως θα δούμε σε λίγο, ο τρόπος με τον οποίο οι χλωροπλάστες συνθέτουν σάκχαρο δεν είναι μια απλή αντιστροφή των σταδίων της αναπνοής. Ας διαιρέσουμε τώρα την εξίσωση της φωτοσύνθεσης με το 6, για να τη φέρουμε στην απλούστερη δυνατή μορφή:



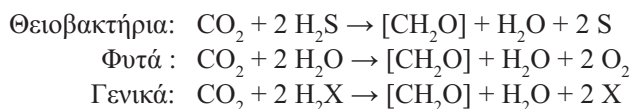
Οι αγκύλες γύρω από το CH_2O σημαίνουν ότι δεν έχουμε ένα πραγματικό σάκχαρο, αλλά ότι πρόκειται απλώς για τον γενικό τύπο ενός υδατάνθρακα. Πρέπει, με άλλα λόγια, να φανταστούμε ότι το μόριο του σακχάρου στα προϊόντα της φωτοσύνθεσης παρασκευάζεται με τη διαδοχική προσθήκη ενός ατόμου άνθρακα κάθε φορά. Συνεπώς, με έξι επαναλήψεις της παραπάνω αντίδρασης θα έχουμε, θεωρητικά τουλάχιστον, την παραγωγή ενός μορίου γλυκόζης. Ας δούμε τώρα με ποιον τρόπο κατόρθωσαν οι ερευνητές να παρακολουθήσουν, χρησιμοποιώντας την παραπάνω απλουστευμένη αντίδραση, την πορεία των στοιχείων C, H και O, από τα αντιδρώντα της φωτοσύνθεσης στα προϊόντα της.

Η διάσπαση του νερού

Ένα από τα πρώτα στοιχεία για την αποσαφήνιση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού ήταν η ανακάλυψη ότι το O_2 που παράγουν τα φυτά δεν προέρχεται από το CO_2 , αλλά από το H_2O . Οι χλωροπλάστες διασπούν το νερό σε υδρογόνο και οξυγόνο. Η κυρίαρχη υπόθεση, πριν την ανακάλυψη αυτή, ήταν ότι η φωτοσύνθεση αρχικά διασπά το διοξείδιο του άνθρακα ($\text{CO}_2 \rightarrow \text{C} + \text{O}_2$) και κατόπιν προσθέτει νερό στον άνθρακα ($\text{C} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}]$). Η υπόθεση αυτή προέβλεπε ότι το O_2 που απελευθερώνεται κατά τη φωτοσύνθεση προέρχεται από το CO_2 . Το μοντέλο αυτό αμφισβητήθηκε από τον C. B. van Niel, του Πανεπιστημίου Stanford. Ο van Niel ερευνούσε τη φωτοσύνθεση ορισμένων βακτηρίων που παρήγαγαν υδατάνθρακες από CO_2 , χωρίς ωστόσο να απελευθερώνουν O_2 . Ο van Niel κατέληξε στο συμπέρασμα ότι, σε αυτά τουλάχιστον τα βακτήρια, το CO_2 δεν πρέπει να διασπάται σε άνθρακα και οξυγόνο. Μία από τις ομάδες των βακτηρίων που μελετούσε χρησιμοποιούσε για τη φωτοσυνθετική λειτουργία της υδρόθειο (H_2S) αντί για νερό και παρήγαγε κίτρινα κοκκία θείου ως παραπροϊόν (τα κίτρινα κοκκία στην Εικόνα 10.2ε). Η φωτοσύνθεση των θειοβακτηρίων περιγράφεται με την ακόλουθη χημική αντίδραση:

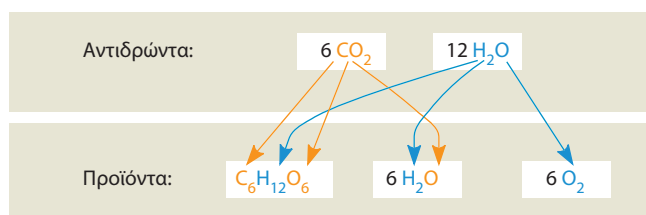


Ο van Niel κατέληξε στο συμπέρασμα ότι τα θειοβακτήρια διασπούν το H_2S και χρησιμοποιούν τα παραγόμενα άτομα του υδρογόνου για να παράγουν τα σάκχαρα που χρειάζονται. Στη συνέχεια, γενίκευσε την ιδέα αυτή και υποστήριξε πως όλοι οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί απαιτούν μια πηγή υδρογόνου για τις φωτοσυνθετικές λειτουργίες τους, η οποία μπορεί να ποικίλλει:



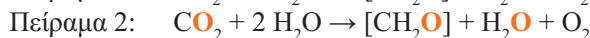
Έτσι, ο van Niel υπέθεσε ότι τα φυτά διασπούν το νερό και χρησιμοποιούν τα παραγόμενα άτομα υδρογόνου ως πηγή ηλεκτρονίων, απελευθερώνοντας ως παραπροϊόν O_2 .

Η επιβεβαίωση της υπόθεσης του van Niel επιτεύχθηκε 20 περίπου χρόνια αργότερα με τη χρήση του οξυγόνου-18 (^{18}O). Το ^{18}O είναι ένα βαρύ ισότοπο με το οποίο οι



▲ **Εικόνα 10.4** Πορεία των ατόμων κατά τη φωτοσύνθεση. Τα άτομα στο μόριο του CO_2 είναι χρωματισμένα με πορτοκαλί και του H_2O με γαλάζιο χρώμα.

επιστήμονες μπόρεσαν να ιχνηθετήσουν τα άτομα του οξυγόνου και να παρακολουθήσουν την πορεία τους κατά την εξέλιξη της φωτοσύνθεσης. Τα πειράματα έδειξαν ότι το O_2 που παρήγαγαν τα φυτά ήταν ιχνηθετημένο με ^{18}O μόνο όταν πηγή του ήταν το νερό (πείραμα 1). Αν το ^{18}O εισερχόταν στο φυτό υπό τη μορφή CO_2 , το εκλυόμενο O_2 δεν ήταν ιχνηθετημένο με ^{18}O (πείραμα 2). Οι ακόλουθες αντιδράσεις συνοψίζουν τα ευρήματα των πειραμάτων αυτών. Τα ιχνηθετημένα άτομα του οξυγόνου (^{18}O) συμβολίζονται με κόκκινο:



Ένα σημαντικό αποτέλεσμα της ανακατανομής των ατόμων κατά τη διάρκεια της φωτοσύνθεσης είναι η απομάκρυνση του υδρογόνου από το νερό και η ενσωμάτωσή του στο παραγόμενο σάκχαρο. Το O_2 είναι παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης και απελευθερώνεται στην ατμόσφαιρα. Η **Εικόνα 10.4** παρουσιάζει τον τελικό προορισμό όλων των ατόμων που συμμετέχουν στη διεργασία της φωτοσύνθεσης.

Η φωτοσύνθεση ως οξειδοαναγωγική διεργασία

Ας συγκρίνουμε τώρα συνοπτικά τη φωτοσύνθεση με την κυτταρική αναπνοή. Και οι δύο διεργασίες περιλαμβάνουν ακολουθίες οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων. Στην κυτταρική αναπνοή, η ενέργεια που απελευθερώνεται προέρχεται από τα ηλεκτρόνια των υδρογόνων των σακχάρων και μεταφέρεται (μέσω ειδικών πρωτεϊνικών φορέων) στο οξυγόνο, σχηματίζοντας νερό ως παραπροϊόν. Καθώς τα ηλεκτρόνια «πέφτουν» (μέσω της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων) προς το ηλεκτραρνητικό οξυγόνο, χάνουν δυναμική ενέργεια την οποία αξιοποιεί το μιτοχόνδριο για τη σύνθεση ATP (βλ. Εικόνα 9.16). Στη διεργασία της φωτοσύνθεσης έχουμε την αντίστροφη ροή ηλεκτρονίων. Καθώς το νερό διασπάται, μεταφέρονται ηλεκτρόνια μαζί με ιόντα υδρογόνου από το νερό στο διοξείδιο του άνθρακα, το οποίο ανάγουν σε σάκχαρο. Επειδή τα ηλεκτρόνια αυξάνουν τη δυναμική τους ενέργεια κατά τη μετακίνησή τους από το νερό στο σάκχαρο, η όλη διεργασία απαιτεί την προσθήκη ενέργειας, άρα είναι ενδόεργη. Η πρόσθετη αυτή ενεργειακή ώθηση προσφέρεται στα φυτά από το ηλιακό φως.

Τα δύο στάδια της φωτοσύνθεσης: Προεπισκόπηση

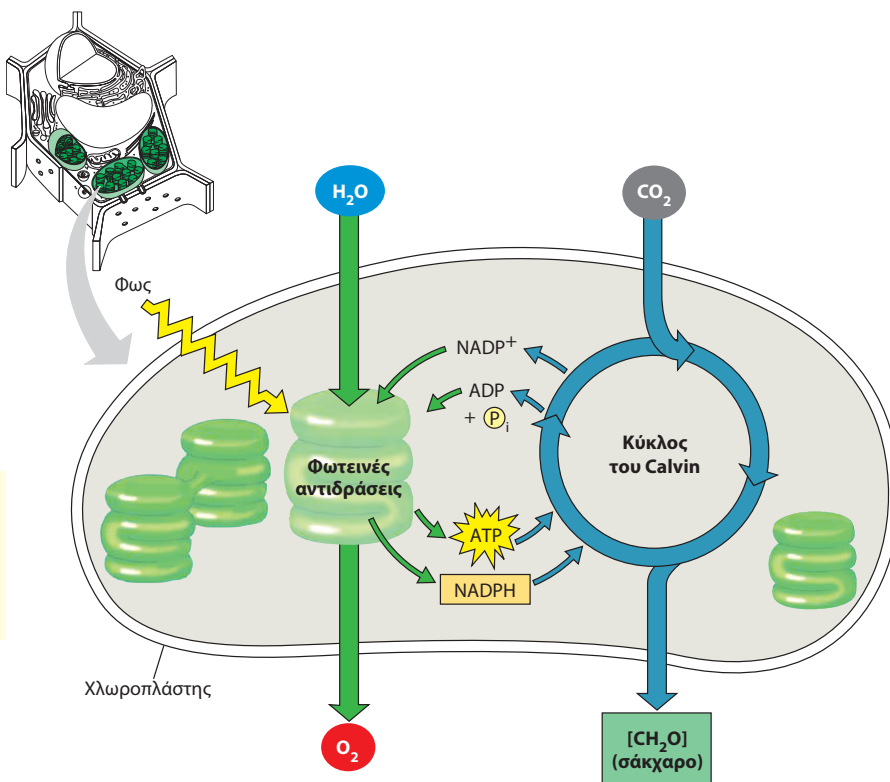
Η αντίδραση που χρησιμοποιήσαμε προηγουμένως για να συνοψίσουμε τον χημικό «ισολογισμό» της φωτοσύνθεσης είναι υπερβολικά απλουστευμένη, αφού κρύβει την πολυπλοκότητα των φωτοσυνθετικών διεργασιών. Στην πραγματικότητα, η φωτοσύνθεση δεν γίνεται σε ένα αλλά σε δύο στάδια, που το καθένα περιλαμβάνει αρκετά επιμέρους βήματα. Τα δύο κύρια στάδια της φωτοσύνθεσης είναι οι **φωτεινές αντιδράσεις** (το στάδιο που αφορά το πρώτο συνθετικό της λέξης φωτοσύνθεση, δηλαδή τη συμμετοχή του φωτός) και ο **κύκλος του Calvin** (το στάδιο που αφορά το δεύτερο συνθετικό της λέξης φωτοσύνθεση, δηλαδή τη *σύνθεση* οργανικών ενώσεων) (**Εικόνα 10.5**).

Οι φωτεινές αντιδράσεις είναι το στάδιο της φωτοσύνθεσης που μετατρέπει την ηλιακή ακτινοβολία σε χημική ενέργεια. Στο στάδιο αυτό διασπάται το νερό, οπότε διασφαλίζεται μια πηγή ηλεκτρονίων και πρωτονίων (ιόντων υδρογόνου, H^+) και απελευθερώνεται O_2 (ως παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης). Το φως που απορροφά η χλωροφύλλη τροφοδοτεί ενεργειακά τη μεταφορά ηλεκτρονίων και ιόντων υδρογόνου από το νερό σε έναν δέκτη που ονομάζεται **NADP⁺** (φωσφορικό δινουκλεοτίδιο νικοτιναμίδης-αδενίνης), όπου αυτά αποθηκεύονται προσωρινά. Ο ηλεκτρονιοδέκτης **NADP⁺** είναι «πρώτος εξάδελφος» του **NAD⁺**, του φορέα ηλεκτρονίων που γνωρίσαμε στην κυτταρική αναπνοή. Μοναδική διαφορά μεταξύ τους είναι η παρουσία μίας επιπλέον φωσφορικής ομάδας στο μόριο του **NADP⁺**. Οι φωτεινές αντιδράσεις χρησιμοποιούν την ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας για την αναγωγή του **NADP⁺** σε **NADPH**, με την προσθήκη ενός ζεύγους ηλεκτρονίων και ενός H^+ . Ένα άλλο σημαντικό προϊόν των φωτεινών αντιδράσεων είναι η **ATP**. Η **ATP** παράγεται με την προσθήκη μιας φωσφορικής ομάδας στην **ADP**, ενώ η απαιτούμενη ενέργεια προέρχεται από τον μηχανισμό της χημειώσμωσης· η όλη διεργασία ονομάζεται **φωτοφωσφορλίωση**. Βλέπουμε, δηλαδή, ότι η ενέργεια του φωτός μετατρέπεται αρχικά σε χημική ενέργεια με τη μορφή δύο ενώσεων, του **NADPH** και της **ATP**. Το **NADPH** δρα ως «αναγωγική δύναμη», με άλλα λόγια ως πηγή ηλεκτρονίων που μπορεί να τροφοδοτήσει κάποιον ηλεκτρονιοδέκτη και να προκαλέσει την αναγωγή του, ενώ η **ATP** συνιστά ένα ευέλικτο ενεργειακό νόμισμα για μεγάλο αριθμό κυτταρικών αντιδράσεων. Προσέξτε ότι κατά τη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων δεν παράγονται σάκχαρο. Η παραγωγή σακχάρων γίνεται στο δεύτερο στάδιο της φωτοσύνθεσης, στον κύκλο του Calvin.

Ο κύκλος του Calvin πήρε την ονομασία του από τον Melvin Calvin, ο οποίος μελέτησε τα στάδια της φωτοσύνθεσης μαζί με τους συνεργάτες του στα τέλη της δεκαετίας του 1940. Ο κύκλος ξεκινά με την ενσωμάτωση του ατμοσφαιρικού CO_2 σε οργανικά μόρια που υπάρχουν ήδη στους χλωροπλάστες. Η αρχική ενσωμάτωση του άνθρακα στις οργανικές ενώσεις είναι γνωστή ως **δέσμευση**

► **Εικόνα 10.5** Επισκόπηση της φωτοσύνθεσης: συνεργασία των φωτεινών αντιδράσεων με τον κύκλο του Calvin. Οι φωτεινές αντιδράσεις εκτελούνται στις θυλακοειδείς μεμβράνες, ενώ ο κύκλος του Calvin στο στρώμα του χλωροπλάστη. Οι φωτεινές αντιδράσεις αξιοποιούν την ηλιακή ενέργεια για να συνθέσουν ATP και NADPH, τα οποία τροφοδοτούν (αντίστοιχα) με χημική ενέργεια και αναγωγική ισχύ τον κύκλο του Calvin. Ο κύκλος του Calvin ενσωματώνει το CO₂ σε οργανικά μόρια, που κατόπιν μετατρέπονται σε σάκχαρα. (Υπενθυμίζουμε ότι ο συντακτικός τύπος των περισσότερων απλών σακχάρων είναι ένα πολλαπλάσιο της δομικής μονάδας CH₂O.)

Εφεξής θα χρησιμοποιείται μια πιο συνοπτική μορφή αυτού του διαγράμματος που θα δείχνει σε ποιο φωτοσυνθετικό στάδιο (τις φωτεινές αντιδράσεις ή τον κύκλο του Calvin) ανήκουν οι εκάστοτε περιγραφόμενες διεργασίες.



του άνθρακα. Στη συνέχεια, ο κύκλος του Calvin προσθέτει ηλεκτρόνια στον νεοενσωματωμένο άνθρακα, ανάγοντάς τον σε υδατάνθρακα. Η αναγωγική ισχύς προέρχεται από το NADPH (που, όπως είπαμε, αποκτά τα ηλεκτρόνια του στο στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων). Για τη μετατροπή του CO₂ σε υδατάνθρακα, ο κύκλος του Calvin χρειάζεται πρόσθετη χημική ενέργεια υπό τη μορφή ATP, που επίσης παράγεται με τις φωτεινές αντιδράσεις. Τα επιμέρους μεταβολικά βήματα του κύκλου του Calvin αναφέρονται ενίοτε και ως «σκοτεινές αντιδράσεις» ή φωτοανεξάρτητες αντιδράσεις, επειδή σε κανένα από αυτά δεν απαιτείται άμεσα η παρουσία φωτός. Στα περισσότερα φυτά, όμως, ο κύκλος του Calvin λαμβάνει χώρα κατά τη διάρκεια της ημέρας, γιατί μόνο τότε μπορούν να παραχθούν (από τις φωτεινές αντιδράσεις) τα απαιτούμενα NADPH και ATP. Ουσιαστικά, δηλαδή, οι χλωροπλάστες παράγουν σάκχαρα χρησιμοποιώντας την ηλιακή ακτινοβολία για να συντονίσουν τα δύο φωτοσυνθετικά στάδια.

Όπως δείχνει η Εικόνα 10.5, οι φωτεινές αντιδράσεις εκτελούνται στα θυλακοειδή των χλωροπλάστων, ενώ ο κύκλος του Calvin στο στρώμα. Στα θυλακοειδή γίνεται η προσθήκη ηλεκτρονίων και φωσφορικής ομάδας, αντίστοιχα, στα μόρια των NADP⁺ και ADP. Τα μόρια αυτά απελευθερώνονται εν συνεχεία στο στρώμα, όπου παίζουν καθοριστικό ρόλο στον κύκλο του Calvin. Στην εικόνα παρουσιάζονται τα δύο φωτοσυνθετικά στάδια σαν ένα είδος μεταβολικών «μηχανών» που εισάγουν στο εσωτερικό τους συγκεκριμένες «πρώτες ύλες» και παράγουν συγκεκριμένα προϊόντα. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε λεπτομερέστερα τον τρόπο λειτουργίας κάθε σταδίου χωριστά, ξεκινώντας από τις φωτεινές αντιδράσεις.

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ

10.1

1. Πώς φθάνουν στους χλωροπλάστες των φύλλων τα αντιδρώντα μόρια της φωτοσύνθεσης;
2. Με ποιον τρόπο συνέβαλε η χρήση ισοτόπων του οξυγόνου στην αποσαφήνιση της χημείας της φωτοσύνθεσης;
3. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων, ATP και NADPH, είναι απαραίτητα για τη λειτουργία του κύκλου του Calvin. Ας υποθέσουμε ότι κάποιος μελετητής δηλώνει ότι το αντίστροφο δεν αληθεύει, δηλαδή ότι τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων δεν εξαρτώνται από τον κύκλο του Calvin και ότι με συνεχή φωτισμό θα μπορούσαν να παράγονται διαρκώς ATP και NADPH. Συμφωνείτε ή διαφωνείτε, και γιατί;

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

ΤΜΗΜΑ

10.2

Οι φωτεινές αντιδράσεις μετατρέπουν την ηλιακή ακτινοβολία στη χημική ενέργεια των ATP και NADPH

Οι χλωροπλάστες είναι χημικά «εργοστάσια» που τροφοδοτούνται ενεργειακά από τον ήλιο. Οι μεμβράνες των θυλακοειδών μετατρέπουν την ηλιακή ακτινοβολία στη χη-

μική ενέργεια των ATP και NADPH. Για να κατανοήσουμε καλύτερα τη μετατροπή αυτή, είναι απαραίτητο να γνωρίζουμε ορισμένες σημαντικές ιδιότητες του φωτός.

Η φύση του ηλιακού φωτός

Το φως είναι ουσιαστικά μια μορφή ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας, που ονομάζεται επίσης ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία. Η ηλεκτρομαγνητική ενέργεια ταξιδεύει υπό τη μορφή κυμάτων, που μοιάζουν κατά κάποιο τρόπο με τα κύματα που δημιουργούνται όταν ρίχνουμε μια πέτρα στα ήρεμα νερά μιας λίμνης. Ωστόσο, αντίθετα με τη διαταραχή ενός υλικού μέσου, όπως είναι το νερό της λίμνης, τα ηλεκτρομαγνητικά κύματα συνιστούν διαταραχές σε ηλεκτρομαγνητικά πεδία.

Η απόσταση ανάμεσα στις κορυφές δύο διαδοχικών κυμάτων (ηλεκτρομαγνητικών ή άλλων) ονομάζεται **μήκος κύματος**. Τα μήκη των ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων κυμαίνονται από μικρότερα του ενός νανομέτρου (στην περίπτωση των ακτινών γάμμα) έως πάνω από ένα χιλιόμετρο (στην περίπτωση των ραδιοκυμάτων). Το συνολικό εύρος των μηκών κύματος της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας είναι γνωστό ως **ηλεκτρομαγνητικό φάσμα (Εικόνα 10.6)**. Για τη ζωή, το πιο σημαντικό τμήμα του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος είναι η στενή ζώνη ανάμεσα στα 380 nm και στα 750 nm περίπου. Η ακτινοβολία ανάμεσα σε αυτά τα μήκη κύματος είναι γνωστή ως **ορατό φως**, διότι μπορεί να γίνει αντιληπτή (με τη μορφή των διαφόρων χρωμάτων) από το ανθρώπινο μάτι.

Η θεώρηση του φωτός ως κύματος εξηγεί πολλές από τις ιδιότητές του, αλλά όσον αφορά ορισμένα χαρακτηριστικά του το φως συμπεριφέρεται σαν να αποτελείται από διακριτά σωμάτια, που ονομάζονται **φωτόνια**. Τα φωτόνια δεν είναι χειροπιαστά αντικείμενα αλλά συμπεριφέρονται

ως τέτοια, υπό την έννοια ότι περιέχουν συγκεκριμένη ποσότητα ενέργειας. Η ποσότητα της ενέργειας που περιέχει ένα φωτόνιο είναι αντιστρόφως ανάλογη του μήκους κύματος του φωτός. Όσο μικρότερο είναι το μήκος κύματος δεδομένης ακτινοβολίας τόσο περισσότερη ενέργεια περιέχει κάθε φωτόνιο της. Έτσι, ένα φωτόνιο κυανού φωτός περιέχει σχεδόν διπλάσια ποσότητα ενέργειας από εκείνη ενός φωτονίου ερυθρού φωτός.

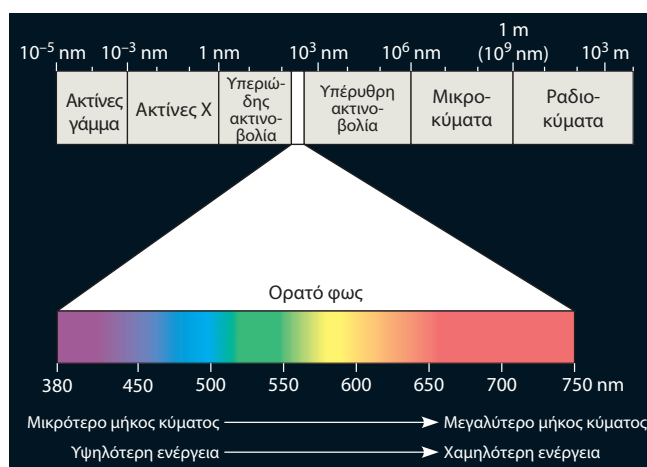
Η ηλιακή ακτινοβολία εκπέμπει ολόκληρο το φάσμα της ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας. Ωστόσο, η παρουσία της ατμόσφαιρας γύρω από τη Γη λειτουργεί ως φίλτρο διαλογής, που επιτρέπει τη διέλευση του ορατού φωτός, εμποδίζοντας το μεγαλύτερο μέρος της υπόλοιπης ακτινοβολίας να φθάσει στη γήινη επιφάνεια. Κατά συνέπεια, το μέρος του φάσματος που μπορούμε να αντιληφθούμε (δηλαδή το ορατό φως) είναι ταυτόχρονα το είδος της ακτινοβολίας που τροφοδοτεί ενεργειακά και τη φωτοσύνθεση.

Φωτοσυνθετικές χρωστικές:

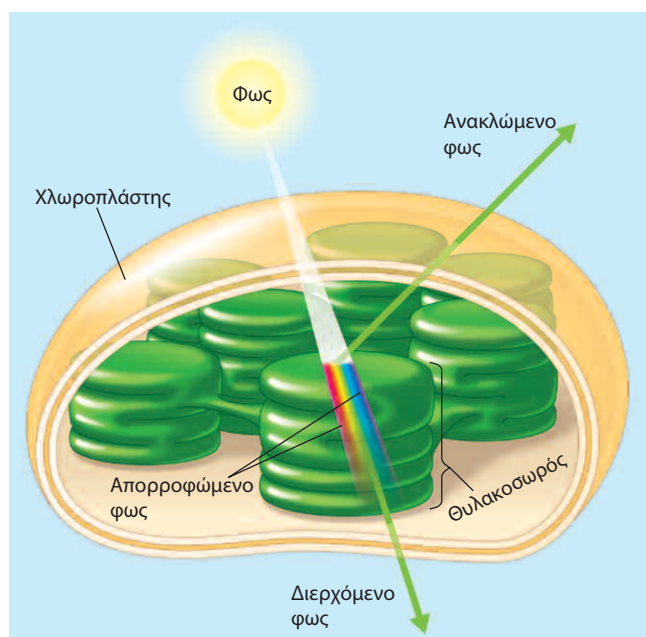
Οι υποδοχείς του φωτός

Όταν το φως πέσει σε ένα τεμάχιο ύλης μπορεί είτε να ανακλαστεί είτε να διέλθει μέσα από το συγκεκριμένο υλικό είτε να απορροφηθεί. Όσες ουσίες απορροφούν το ορατό φως φέρουν την ονομασία **χρωστικές**. Διαφορετικές χρωστικές απορροφούν διαφορετικά μήκη κύματος του φωτός. Εκείνα τα μήκη κύματος που απορροφώνται από μια χρωστική απουσιάζουν από το φως. Αν φωτίσουμε μια χρωστική με λευκό φως, το χρώμα που βλέπουμε να εκπέμπει η χρωστική είναι εκείνο που ανακλάται ή διέρχεται μέσα από τη χρωστική. (Αν μια χρωστική απορροφά όλα τα μήκη κύματος, τότε φαίνεται μαύρη.) Τα φύλλα μάς φαίνονται πράσινα επειδή η χλωροφύλλη απορροφά στο ιώδες-κυανό και στο ερυθρό τμήμα του φωτός, επιτρέποντας τη διέλευση και ανάκλαση του πράσινου φωτός (**Εικόνα 10.7**). Η ικανότητα μιας χρωστικής να απορροφά διάφορα μήκη κύματος του φωτός μετριέται με μια ειδική συσκευή που ονομάζεται **φασματοφωτόμετρο**. Το εν λόγω μηχανήμα έχει την ικανότητα να παράγει μια δέσμη φωτός με συγκεκριμένο κάθε φορά μήκος κύματος και, αφού την κατευθύνει στο διάλυμα μιας χρωστικής, να μετρά στη συνέχεια το κλάσμα του φωτός που διέρχεται σε κάθε μήκος κύματος. Το γράφημα που αναπαριστά την απορρόφηση του φωτός μιας χρωστικής ως προς τα διάφορα μήκη κύματος ονομάζεται **φάσμα απορρόφησης** αυτής της χρωστικής (**Εικόνα 10.8**).

Τα φάσματα απορρόφησης των χρωστικών των χλωροπλαστών μάς δίνουν πολύ σημαντικές πληροφορίες για τη σχετική αποτελεσματικότητα κάθε μήκους κύματος στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης, καθώς το φως μπορεί να επιτελέσει έργο μόνο εάν απορροφηθεί. Η **Εικόνα 10.9α** δείχνει το φάσμα απορρόφησης τριών τύπων χρωστικής των χλωροπλαστών: τη **χλωροφύλλη α**, που συμμετέχει άμεσα στις φωτεινές αντιδράσεις, τη βοηθητική χρωστι-



▲ **Εικόνα 10.6 Το ηλεκτρομαγνητικό φάσμα.** Το λευκό φως είναι ένα μείγμα από όλα τα μήκη κύματος του ορατού φωτός. Με τη βοήθεια ενός πρίσματος μπορούμε να αναλύσουμε το λευκό φως στα συστατικά του χρώματα, επειδή το πρίσμα κάμπτεται με διαφορετική γωνία το φως κάθε διαφορετικού μήκους κύματος. (Το ουράνιο τόξο προκαλείται από τα σταγονίδια νερού της ατμόσφαιρας που δρουν ως πρίσματα, βλ. Εικόνα 10.1) Το ορατό φως τροφοδοτεί ενεργειακά τη φωτοσύνθεση.



▲ **Εικόνα 10.7** Γιατί είναι πράσινα τα φύλλα: η αλληλεπίδραση του φωτός με τους χλωροπλάστες. Τα φύλλα φαίνονται πράσινα επειδή τα μόρια της χλωροφύλλης των χλωροπλάστων απορροφούν το κυανό και το ερυθρό φως (τα δύο αποτελεσματικότερα χρώματα για τη διενέργεια της φωτοσύνθεσης) και ανακλούν ή επιτρέπουν τη διέλευση του πράσινου φωτός.

κή χλωροφύλλη β και μια τρίτη ομάδα βοηθητικών χρωστικών που ονομάζονται καροτενοειδή. Το φάσμα απορρόφησης της χλωροφύλλης α υποδηλώνει ότι τα πλέον αποτελεσματικά μήκη κύματος για τη φωτοσύνθεση εντοπίζονται στο κυανό-ιώδες και στο ερυθρό τμήμα του φάσματος. Αυτά άλλωστε είναι και τα μήκη κύματος που απορροφώνται. Το λιγότερο αποτελεσματικό μήκος κύματος για τη φωτοσύνθεση είναι το πράσινο. Τα συμπεράσματα αυτά επιβεβαιώνονται και από το **φάσμα δράσης** της φωτοσύνθεσης (**Εικόνα 10.9β**), το οποίο μετρά τη σχετική αποτελεσματικότητα που έχουν για τη φωτοσυνθετική διεργασία τα διάφορα μήκη κύματος μιας ακτινοβολίας. Για να πάρουμε το φάσμα δράσης, φωτίζουμε έναν χλωροπλάστη με διαφορετικά χρώματα και κατόπιν κατασκευάζουμε μια γραφική παράσταση, όπου στον άξονα των x θέτουμε τα μήκη κύματος και στον άξονα των y κάποια χαρακτηριστική παράμετρο της ταχύτητας της φωτοσύνθεσης, π.χ. την κατανάλωση CO_2 ή την απελευθέρωση O_2 . Το φάσμα δράσης της φωτοσύνθεσης μετρήθηκε για πρώτη φορά το 1883 από έναν Γερμανό βοτανολόγο. Με ένα ευφύεστατο πείραμα, ο Theodor W. Engelmann κατάφερε (πολύ πριν επινοηθούν οι συσκευές μέτρησης της συγκέντρωσης O_2) να μετρήσει την ταχύτητα της φωτοσύνθεσης στα νηματώδη φύκη, χρησιμοποιώντας ως δείκτη της φωτοσυνθετικής λειτουργίας έναν πληθυσμό βακτηρίων (**Εικόνα 10.9γ**). Τα αποτελέσματά του ταιριάζουν εξαιρετικά με εκείνα που παίρνουμε σήμερα χρησιμοποιώντας εξειδικευμένες συσκευές (βλ. Εικόνα 10.9β).

Αν συγκρίνουμε προσεκτικά τις Εικόνες 10.9α και 10.9β, θα δούμε ότι το φάσμα δράσης της φωτοσύνθεσης δεν ταιριάζει απόλυτα με το φάσμα απορρόφησης της

χλωροφύλλης α. Το φάσμα απορρόφησης της χλωροφύλλης α «αποσιωπά» το ότι η ενεργειακή τροφοδότηση της φωτοσύνθεσης μπορεί, εν μέρει, να γίνει και από ορισμένα άλλα μήκη κύματος (δηλαδή διαφορετικά από εκείνα που η ίδια απορροφά). Αυτό συμβαίνει επειδή τα διάφορα μήκη κύματος των βοηθητικών χρωστικών παίζουν και αυτά φωτοσυνθετικό ρόλο, γεγονός που αυξάνει το φάσμα των χρωμάτων που μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη φωτοσύνθεση. Στην **Εικόνα 10.10** βλέπουμε τις δομικές διαφορές ανάμεσα στη χλωροφύλλη α και σε μια βοηθητική χρωστική, τη χλωροφύλλη β. Η μικρή δομική διαφορά

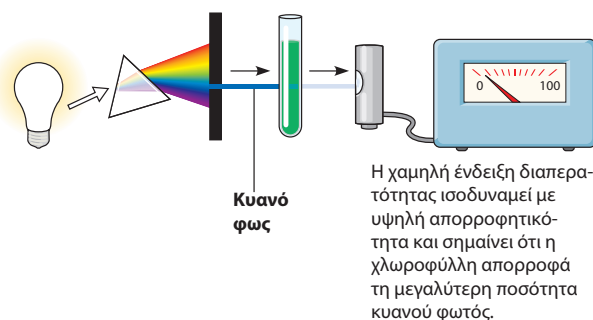
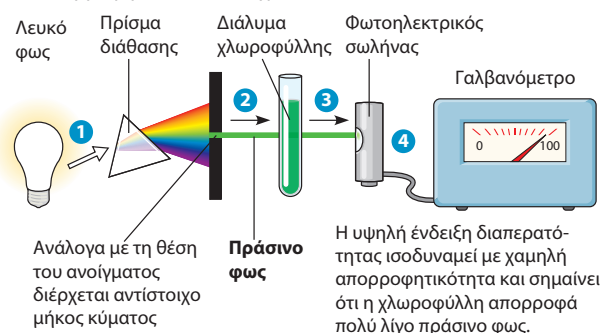
▼ Εικόνα 10.8 Ερευνητική μέθοδος

Προσδιορισμός φάσματος απορρόφησης

ΕΦΑΡΜΟΓΗ Το φάσμα απορρόφησης είναι η γραφική αναπαράσταση του πόσο καλά μπορεί συγκεκριμένη χρωστική να απορροφήσει τα διάφορα μήκη κύματος του ορατού φωτός. Προσδιορίζοντας τα φάσματα απορρόφησης των διαφόρων χρωστικών που υπάρχουν στους χλωροπλάστες, μπορούμε να κατανοήσουμε καλύτερα τον ρόλο κάθε χρωστικής σε ένα φυτό.

ΤΕΧΝΙΚΗ Το φασματοφωτόμετρο μπορεί να μετρήσει τις σχετικές ποσότητες φωτός που απορροφώνται ή διέρχονται από ένα διάλυμα χρωστικής, στα διάφορα μήκη κύματος.

- 1 Το λευκό φως αναλύεται με ένα πρίσμα σε χρώματα (διαφορετικά μήκη κύματος).
- 2 Το δείγμα (εν προκειμένω, η χλωροφύλλη) φωτίζεται διαδοχικά με διάφορα χρώματα. Εδώ παρουσιάζονται μόνο το κυανό και το πράσινο.
- 3 Το διερχόμενο φως πέφτει σε έναν φωτοηλεκτρικό σωλήνα, που μετατρέπει τη φωτεινή ενέργεια σε ηλεκτρισμό.
- 4 Το ηλεκτρικό ρεύμα μετρείται με γαλβανόμετρο. Το όργανο αυτό μετρά το ποσοστό του φωτός που διέρχεται από το δείγμα, άρα μετρά έμμεσα το ποσοστό του φωτός που έχει απορροφηθεί από το δείγμα.



ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ Τα διάφορα φάσματα απορρόφησης για τους τρεις τύπους χρωστικών των χλωροπλάστων παρουσιάζονται στην Εικόνα 10.9α.

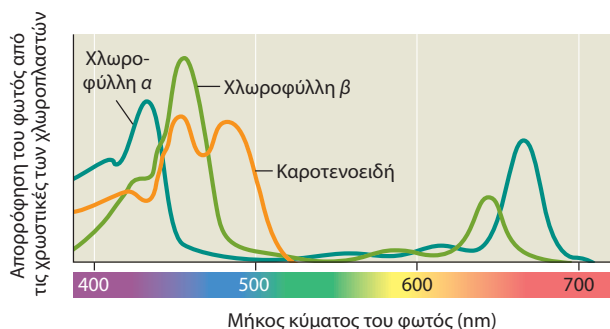
▼ Εικόνα 10.9 Διερεύνηση

Ποια μήκη κύματος του φωτός είναι αποτελεσματικότερα για την ενεργειακή τροφοδότηση της φωτοσύνθεσης;

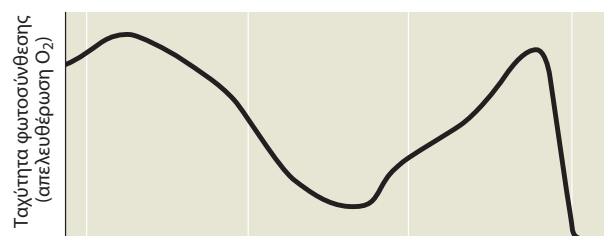
ΠΕΙΡΑΜΑ

Τα φάσματα απορρόφησης και δράσης, καθώς και η αποτελεσματικότητα των διαφόρων μηκών κύματος στη φωτοσύνθεση, προσδιορίστηκαν με το κλασικό πείραμα του Theodor W. Engelmann.

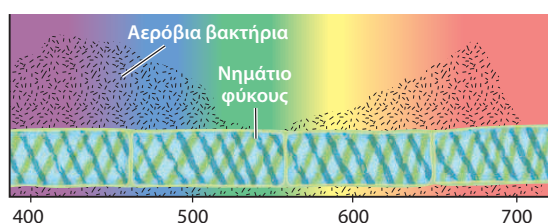
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ



(α) **Φάσματα απορρόφησης.** Οι τρεις καμπύλες αναπαριστούν τα μήκη κύματος του φωτός που απορροφώνται περισσότερο.



(β) **Φάσμα δράσης.** Το γράφημα αναπαριστά την ταχύτητα φωτοσύνθεσης ως προς το μήκος κύματος. Η καμπύλη που προκύπτει ονομάζεται φάσμα δράσης και μοιάζει, χωρίς να ταυριάζει απόλυτα, με το φάσμα απορρόφησης της χλωροφύλλης α [βλ. (α)]. Εν μέρει, αυτό οφείλεται στην απορρόφηση του φωτός από ορισμένες βοηθητικές χρωστικές, όπως η χλωροφύλλη β και τα καροτενοειδή.



(γ) **Το πείραμα του Engelmann.** Το 1883, ο T. W. Engelmann ανέλυσε το λευκό φως (διοχετεύοντάς το μέσα από ένα πρίσμα) στα συστατικά του χρώματα και φώτισε με αυτά τα διάφορα τμήματα ενός νηματώδους φύκου. Χρησιμοποίησε επίσης έναν δεύτερο πληθυσμό από αερόβια βακτήρια (που συγκεντρώνονται κοντά στην πηγή οξυγόνου) για να προσδιορίσει ποιο τμήμα του φύκου απελευθερώνει τη μεγαλύτερη ποσότητα O_2 και επομένως εμφάνιζε τη μέγιστη φωτοσυνθετική δράση. Η μεγαλύτερη πυκνότητα βακτηρίων εντοπίστηκε στα τμήματα του φύκου που φωτίζονταν με ιώδες (δηλαδή βαθύ κυανό) ή ερυθρό φως.

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑ

Αποτελεσματικότερα τμήματα του ορατού φάσματος του φωτός είναι το ιώδες-κυανό και το ερυθρό.

ΠΗΓΗ

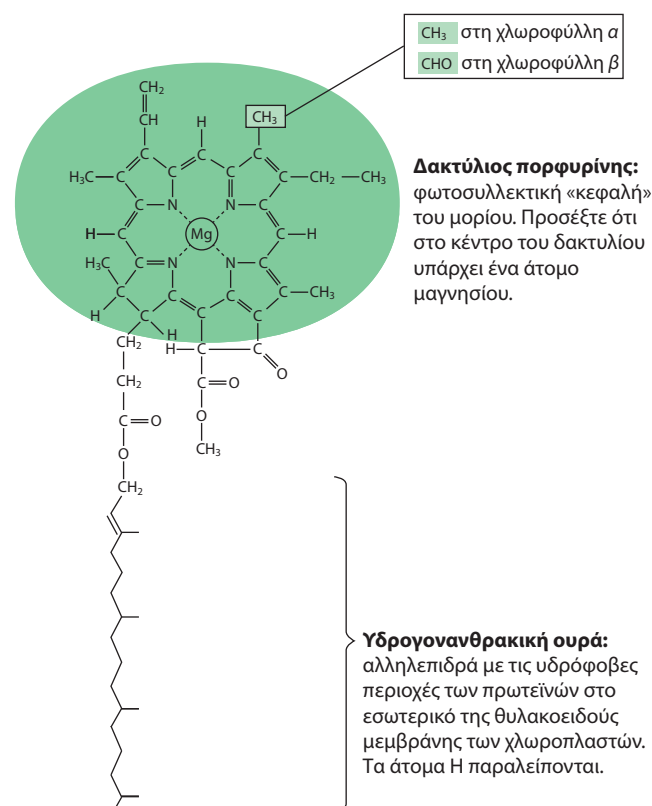
T. W. Engelmann, *Bacterium photometricum*. Ein Betrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und farbensinnes, *Archiv. für Physiologie*. 30:95–124 (1883).

ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;

Αν υποθέσουμε ότι ο Engelmann είχε τοποθετήσει ένα κόκκινο φίλτρο ανάμεσα στο πρίσμα και στα φύκη, πώς θα διαφοροποιούνταν τα αποτελέσματα του παραπάνω πειράματος;

ανάμεσα στα δύο μόρια αρκεί για να διαφοροποιήσει ελαφρά την απορρόφηση του φωτός στα μήκη κύματος του κυανού και του ερυθρού (βλ. Εικόνα 10.9α). Μια ορατή συνέπεια αυτών των διαφορών είναι ότι η χλωροφύλλη α έχει κυανοπράσινο χρώμα, ενώ η χλωροφύλλη β έχει ελαιοπράσινο.

Τρίτη ομάδα βοηθητικών χρωστικών είναι τα **καροτενοειδή**. Τα καροτενοειδή είναι υδρογονάνθρακες σε διάφορες αποχρώσεις του κίτρινου και του πορτοκαλί, επειδή απορροφούν το φως στα μήκη κύματος του ιώδους, του κυανού και του πράσινου (βλ. Εικόνα 10.9α). Η παρουσία αυτών των ενώσεων στους χλωροπλάστες διευρύνει περαιτέρω το φάσμα των χρωμάτων που συνεισφέρουν στη φωτοσύνθεση. Ωστόσο, τα καροτενοειδή (ή τουλάχιστον ορισμένα από αυτά) φαίνεται να επιτελούν μια ακόμη σημαντικότερη λειτουργία, τη **φωτοπροστασία**. Τα καροτενοειδή έχουν την ιδιότητα να απορροφούν και να διαχέουν την ενέργεια του φωτός όταν ο περιβαλλοντικός φωτισμός φθάσει σε εντάσεις τόσο υψηλές που θα μπορούσαν να προξενήσουν βλάβες στο μόριο της χλωροφύλλης ή να επιτρέψουν τη δημιουργία δραστικών ενώσεων του οξυγόνου επικίνδυνων για το κύτταρο. Αξίζει να αναφερθεί ότι μόρια παραπλήσια με τα καροτενοειδή των χλωροπλάστων υπάρχουν και στο ανθρώπινο μάτι, όπου έχουν παρόμοια φωτοπροστατευτική λειτουργία. Αυτά και άλλα παρεμφερή μόρια αντιοξειδωτικής δράσης (όλα τα εν λόγω μόρια φέρουν τη συλλογική ονο-



▲ **Εικόνα 10.10 Δομή του μορίου της χλωροφύλλης στους χλωροπλάστες των φυτών.** Η χλωροφύλλη α και η χλωροφύλλη β διαφέρουν μόνο σε μία από τις λειτουργικές ομάδες που συνδέονται με μια οργανική δομή που ονομάζεται δακτύλιος της πορφυρίνης.

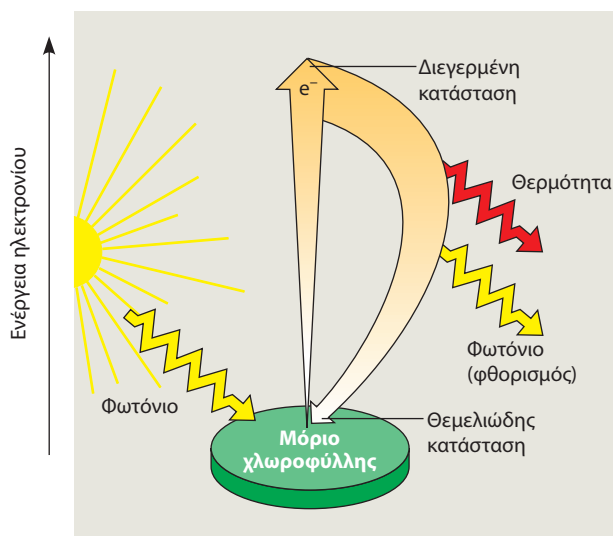
μασία «φυτοχημικά») υπάρχουν σε σχετική αφθονία στις αποκαλούμενες υγιεινές τροφές. Ενώ τα φυτά συνθέτουν μόνα τους όλα τα αντιοξειδωτικά μόρια που χρειάζονται, ο άνθρωπος και πολλά άλλα ζώα πρέπει να προσλαμβάνουν ορισμένες τουλάχιστον από αυτές τις ενώσεις μέσω της διατροφής τους.

Διέγερση της χλωροφύλλης από το φως

Ας δούμε τώρα τι ακριβώς συμβαίνει όταν η χλωροφύλλη και οι άλλες χρωστικές απορροφούν φως. Τα χρώματα που αντιστοιχούν στα απορροφώμενα μήκη κύματος εξαφανίζονται από το φάσμα του διερχόμενου και ανακλώμενου φωτός, αλλά η ενέργεια δεν μπορεί να εξαφανιστεί. Όταν ένα μόριο απορροφά ένα φωτόνιο, ένα από τα ηλεκτρόνια του μορίου μετατοπίζεται σε τροχιακό υψηλότερης ενεργειακής στάθμης. Όταν το ηλεκτρόνιο βρίσκεται στο κανονικό τροχιακό του, το μόριο της χρωστικής βρίσκεται στη *θεμελιώδη κατάσταση*. Η απορρόφηση του φωτονίου, και η επακόλουθη μετατόπιση του ηλεκτρονίου σε τροχιακό υψηλότερης ενεργειακής στάθμης, φέρνει το μόριο της χρωστικής στη *διεγερμένη κατάσταση*. Τα μόνα φωτόνια που απορροφώνται είναι εκείνα που η ενέργειά τους ισούται ακριβώς με τη διαφορά ενέργειας μεταξύ διεγερμένης και θεμελιώδους κατάστασης, η οποία όμως μπορεί να ποικίλλει από το ένα είδος μορίου στο άλλο. Κατά συνέπεια, κάθε συγκεκριμένη ένωση απορροφά μόνο εκείνα τα φωτόνια που αντιστοιχούν σε συγκεκριμένα μήκη κύματος (αυτός είναι μάλιστα ο λόγος για τον οποίο κάθε

χρωστική έχει το δικό της χαρακτηριστικό φάσμα απορρόφησης).

Ένα ηλεκτρόνιο το οποίο, λόγω της απορρόφησης του φωτονίου, μεταβαίνει από τη θεμελιώδη στη διεγερμένη κατάσταση δεν μπορεί να παραμείνει εκεί για πολύ. Η διεγερμένη κατάσταση, όπως και όλες οι καταστάσεις υψηλής ενέργειας, είναι ασταθής. Εν γένει, όταν τα μόρια μιας απομονωμένης χρωστικής απορροφήσουν φως, τα διεγερμένα ηλεκτρόνια επανέρχονται στο τροχιακό της θεμελιώδους κατάστασης μέσα σε ένα δισεκατομμυριοστό του δευτερολέπτου, απελευθερώνοντας την περίσσεια ενέργειας υπό μορφή θερμότητας. Αυτή η μετατροπή της ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας σε θερμότητα εξηγεί γιατί θερμαίνεται τόσο πολύ το πάνω μέρος των αυτοκινήτων τις ηλιόλουστες ημέρες. (Τα λευκά αυτοκίνητα θερμαίνονται λιγότερο, επειδή το λευκό χρώμα ανακλά όλα τα μήκη κύματος του ορατού φωτός, αν και απορροφά ακτινοβολία στο υπεριώδες και σε μερικά άλλα μη ορατά τμήματα του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος.) Σε ορισμένες απομονωμένες χρωστικές (μεταξύ των οποίων και στη χλωροφύλλη), η απορρόφηση φωτονίων δεν προκαλεί μόνο εκπομπή θερμότητας αλλά και εκπομπή φωτός. Αυτό συμβαίνει διότι η επιστροφή των διεγερμένων ηλεκτρονίων στη θεμελιώδη κατάσταση συνοδεύεται από εκπομπή φωτονίων. Αυτή η «δευτερογενής» εκπομπή φωτός ονομάζεται φθορισμός. Αν φωτίσουμε με λευκό φως ένα διάλυμα απομονωμένης χλωροφύλλης (που έχει εξαχθεί από τον χλωροπλάστη), το διάλυμα αυτό εκπέμπει εκτός από θερμότητα και ένα φθορίζον φως στο ερυθρό-πορτοκαλί τμήμα του φάσματος (**Εικόνα 10.11**).



(α) Διέγερση απομονωμένου μορίου χλωροφύλλης



(β) Φθορισμός

▲ **Εικόνα 10.11 Διέγερση απομονωμένης χλωροφύλλης από το φως.** (α) Η απορρόφηση ενός φωτονίου προκαλεί μετάβαση του μορίου της χλωροφύλλης από τη θεμελιώδη στη διεγερμένη κατάσταση. Το φωτόνιο εξαναγκάζει ένα ηλεκτρόνιο να μετακινηθεί σε τροχιακό με υψηλότερη δυναμική ενέργεια. Αν το μόριο της χλωροφύλλης που δέχεται τη φωτεινή ακτινοβολία είναι απομονωμένο (εκτός χλωροπλάστη), το διεγερμένο ηλεκτρόνιο επανέρχεται αμέσως στο αρχικό τροχιακό και η περίσσεια ενέργειας αποδίδεται ως θερμότητα και φθορισμός (φως). (β) Ένα διάλυμα χλωροφύλλης που διεγείρεται με υπεριώδες φως αποκτά κοκκινοπορτοκαλί λάμψη.

ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...: Αν ένα φύλλο που περιέχει την ίδια συγκέντρωση χλωροφύλλης με το διάλυμα της φωτογραφίας (β) εκτεθεί στο ίδιο υπεριώδες φως, δεν θα παρατηρηθεί φθορισμός. Πώς πιστεύετε ότι εξηγείται αυτή η διαφορά του εκπεμπόμενου φθορισμού ανάμεσα στο διάλυμα και στο ακέραιο φύλλο;

Ένα φωτοσύστημα: Σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης που συνδέεται με σύμπλοκα συλλογής του φωτός

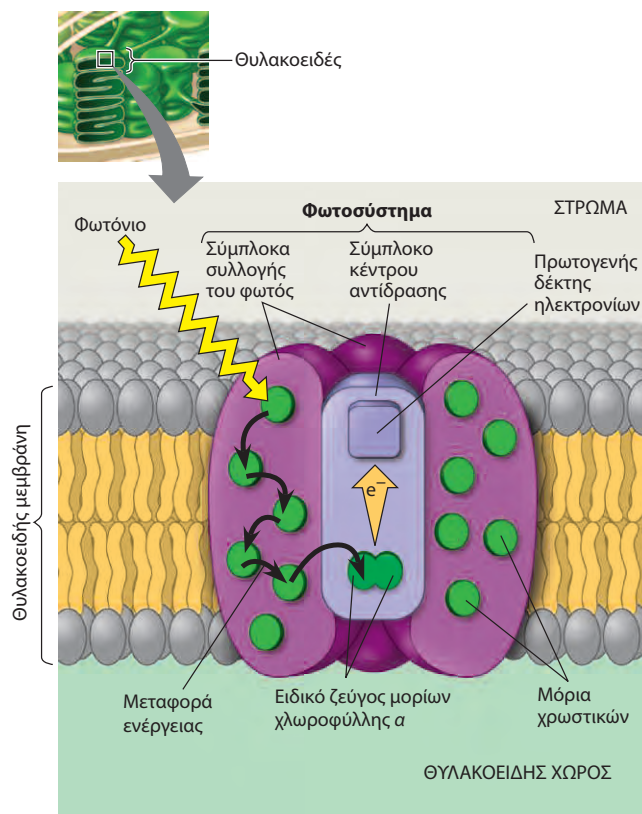
Όταν τα μόρια της χλωροφύλλης βρίσκονται μέσα σε έναν ακέραιο χλωροπλάστη, τότε η διέγερσή τους με φως έχει πολύ διαφορετικά αποτελέσματα από εκείνα που παρατηρούνται σε ένα διάλυμα απομονωμένης χλωροφύλλης (βλ. Εικόνα 10.11). Αυτό συμβαίνει επειδή τα μόρια της χλωροφύλλης που βρίσκονται στο φυσικό τους περιβάλλον, δηλαδή στη μεμβράνη των θυλακοειδών, δεν είναι απομονωμένα αλλά οργανώνονται μαζί με διάφορα άλλα μικρά οργανικά μόρια και πρωτεΐνες σε λειτουργικούς σχηματισμούς που ονομάζονται φωτοσυστήματα.

Το **φωτοσύστημα** αποτελείται από ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο, το **σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης**, που περιβάλλεται από αρκετά σύμπλοκα συλλογής του φωτός (**Εικόνα 10.12**). Το σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης περιλαμβάνει ένα ειδικό ζεύγος μορίων της χλωροφύλλης α . Κάθε **σύμπλοκο συλλογής του φωτός** αποτελείται από πολλά μόρια χρωστικών (μπορεί να περιλαμβάνουν χλωροφύλλη α , χλωροφύλλη β και καροτενοειδή) συνδεδεμένα με πρωτεΐνες. Ο αριθμός και η ποικιλία όλων αυτών των χρωστικών επιτρέπουν στο φωτοσύστημα να συλλέγει το φως σε σχετικά μεγάλη επιφάνεια και για μεγαλύτερο τμήμα του φάσματος απ' ό,τι θα μπορούσε να απορροφήσει οποιοδήποτε μεμονωμένο μόριο μιας χρωστικής. Το σύνολο όλων αυτών των συμπλόκων συλλογής του φωτός δρα σαν ένα είδος «κεραίας» που λειτουργεί έτσι ώστε να τροφοδοτεί το σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης. Όταν ένα μόριο χρωστικής απορροφήσει ένα φωτόνιο, η ενέργεια μεταφέρεται διαδοχικά από το ένα μόριο της χρωστικής του συμπλόκου συλλογής φωτός στο επόμενο μέχρι να περάσει τελικά στο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης (μπορούμε να παρομοιάσουμε το όλο φαινόμενο με τα ανθρώπινα κύματα «όλε» στις κερκίδες ενός γηπέδου). Το σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης περιέχει ένα μόριο ικανό να δέχεται ηλεκτρόνια και να ανάγεται, το οποίο ονομάζεται πρωτογενής δέκτης ηλεκτρονίων ή **πρωτογενής ηλεκτρονιοδέκτης**. Το ζεύγος των μορίων χλωροφύλλης α στο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης ονομάζεται «ειδικό» επειδή το μοριακό τους περιβάλλον—δηλαδή η ακριβής θέση τους και τα άλλα μόρια με τα οποία σχετίζονται—τους επιτρέπει να χρησιμοποιούν την ενέργεια του φωτός όχι μόνο για να μετατοπίσουν ένα από τα ηλεκτρόνιά τους σε υψηλότερη ενεργειακή στάθμη, αλλά και για να το μεταφέρουν τελικά σε ένα εντελώς διαφορετικό μόριο, τον πρωτογενή δέκτη ηλεκτρονίων.

Η μεταφορά ενός ηλεκτρονίου από το ζεύγος των μορίων χλωροφύλλης α του κέντρου αντίδρασης στον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη αποτελεί το πρώτο βήμα των φωτεινών αντιδράσεων. Μόλις το ηλεκτρόνιο της χλωροφύλλης διεγερθεί και μεταβεί σε υψηλότερο ενεργειακό επίπεδο, ο πρωτογενής ηλεκτρονιοδέκτης το συλλέγει με μια αντίδραση οξειδοαναγωγής. Ο λόγος για τον οποίο η απομονωμένη χλωροφύλλη φθορίζει όταν διεγερθεί με

φως είναι το ότι δεν υπάρχει δίπλα της ο πρωτογενής δέκτης ηλεκτρονίων, οπότε επιστρέφει άμεσα στη θεμελιώδη κατάσταση, αποδίδοντας την ενέργεια της διέγερσης ως φθορίζον φως. Στον ακέραιο χλωροπλάστη, όμως, η δυναμική ενέργεια που αποκτά το διεγερμένο ηλεκτρόνιο δεν «χάνεται» ως φως, αλλά μεταδίδεται σε άλλα μόρια. Το κάθε φωτοσύστημα λοιπόν (δηλαδή το σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης μαζί με τα σύμπλοκα συλλογής του φωτός που το περιβάλλουν) λειτουργεί ενιαία, ως μία μονάδα. Έργο αυτής της μονάδας είναι να μετατρέπει την ενέργεια του φωτός στη χημική ενέργεια που θα χρησιμοποιηθεί αργότερα για τη σύνθεση των σακχάρων.

Στη θυλακοειδή μεμβράνη υπάρχουν δύο τύποι φωτοσυστημάτων που συνεργάζονται μεταξύ τους στις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης. Αυτά ονομάζονται **φωτοσύστημα II (PS II)** και **φωτοσύστημα I (PS I)**. (Η ονομασίες I και II ακολουθούν τη σειρά με την οποία ανακαλύφθηκαν, αλλά το φωτοσύστημα II λειτουργεί πρώτο στις φωτεινές αντιδράσεις.) Κάθε φωτοσύστημα έχει ένα ιδιαίτερο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης (με άλλα λόγια έχει έναν ιδιαίτερο πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη μαζί με το ειδικό ζεύγος μορίων χλωροφύλλης α σε συνδυασμό με άλλες ειδικές πρωτεΐνες). Στο φωτοσύστημα II, η χλωροφύλλη α του κέντρου αντίδρασης είναι γνωστή ως P680, επειδή εμφανίζει μέγιστη απορρόφηση φωτός στα 680 nm



▲ **Εικόνα 10.12 Συλλογή φωτονίων από ένα φωτοσύστημα.** Όταν ένα φωτόνιο συναντήσει κάποιο μόριο χρωστικής του συμπλόκου συλλογής του φωτός, η ενέργειά του μεταφέρεται από μόριο σε μόριο μέχρι να φθάσει στο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης. Εκεί, ένα διεγερμένο ηλεκτρόνιο μεταφέρεται από το ειδικό ζεύγος μορίων της χλωροφύλλης α στον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη.

(αντιστοιχεί στο ερυθρό τμήμα του φάσματος). Στο φωτοσύστημα I, η χλωροφύλλη α του κέντρου αντίδρασης ονομάζεται P700, επειδή έχει μέγιστη απορρόφηση στα 700 nm (αντιστοιχεί στο βαθύ ερυθρό τμήμα του φάσματος). Οι δύο αυτές χρωστικές, P680 και P700, έχουν σχεδόν ταυτόσημη δομή (βλ. Εικόνα 10.10). Ωστόσο, ο συνδυασμός τους με διαφορετικές πρωτεΐνες της θυλακοειδούς μεμβράνης επηρεάζει την κατανομή των ηλεκτρονίων στα δύο μόρια και επάγει τις μικρές διαφορές που εμφανίζουν στις φωτοαπορροφητικές τους ιδιότητες. Ας δούμε τώρα με ποιον ακριβώς τρόπο λειτουργούν τα δύο φωτοσυστήματα όταν αξιοποιούν την ηλιακή ακτινοβολία για να παραγάγουν ATP και NADPH, τα δύο κύρια προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων.

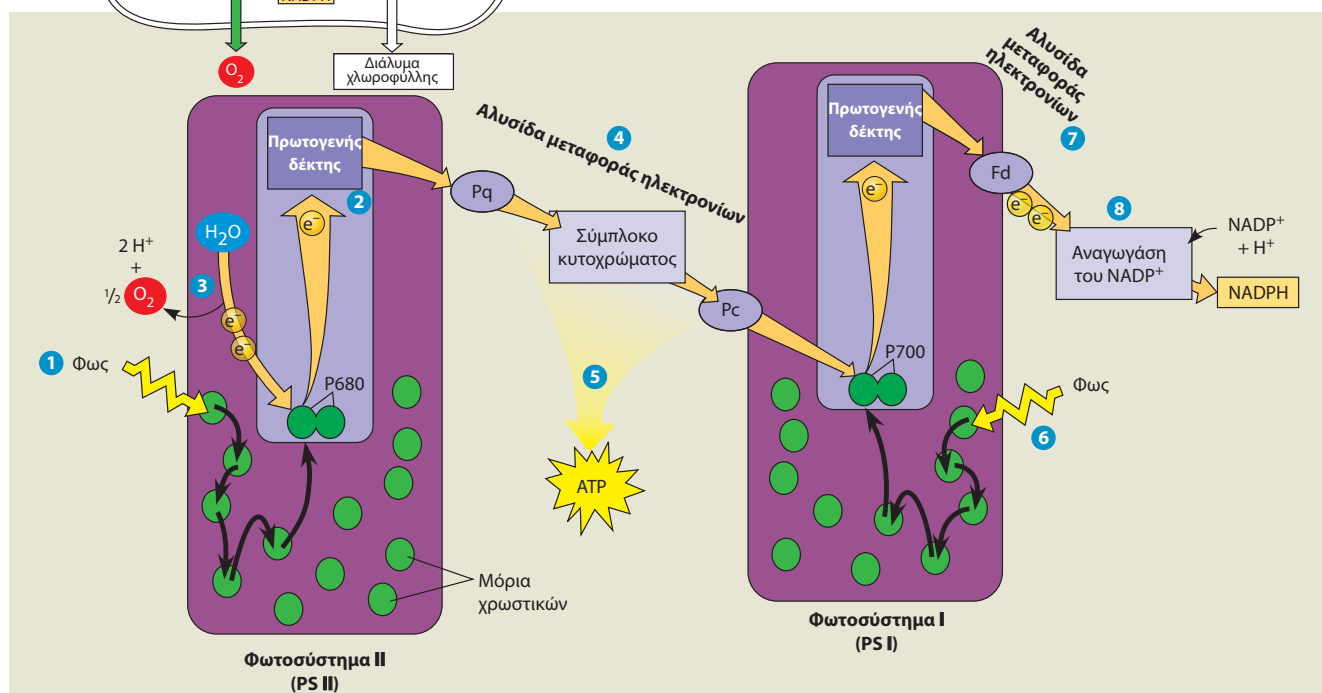
Μη κυκλική (γραμμική) ροή ηλεκτρονίων

Το φως τροφοδοτεί ενεργειακά τη σύνθεση ATP και NADPH ενεργοποιώντας τα δύο φωτοσυστήματα της θυλακοειδούς μεμβράνης των χλωροπλαστών. Κλειδί για τον συγκεκριμένο ενεργειακό μετασχηματισμό είναι η ροή ηλεκτρονίων μέσα από τα φωτοσυστήματα και τα άλλα ενσωματωμένα συστατικά της θυλακοειδούς μεμβράνης. Η συγκεκριμένη ροή ονομάζεται **μη κυκλική (γραμμική) ροή ηλεκτρονίων** και συμβαίνει κατά τη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης (**Εικόνα 10.13**). Οι αριθμοί στο κείμενο που ακολουθεί αντιστοιχούν στα αριθμημένα στάδια της εικόνας.

- 1 Ένα φωτόνιο πέφτει σε κάποιο μόριο χρωστικής του συμπλόκου συλλογής του φωτός, εξαναγκάζοντας ένα από τα ηλεκτρόνια της να μετατοπιστεί σε υψηλότερη ενεργειακή στάθμη. Τη στιγμή που το ηλεκτρόνιο επανέρχεται στη θεμελιώδη κατάσταση, ένα ηλεκτρόνιο από κάποιο γειτονικό μόριο χρωστικής μεταβαίνει στη διεγερμένη κατάσταση. Η διαδικασία αυτή συνεχίζεται, μεταδίδοντας ενέργεια από το ένα μόριο χρωστικής στο επόμενο, μέχρι να φθάσει στο ζεύγος μορίων της χλωροφύλλης P680, στο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης του φωτοσυστήματος II. Εκεί διεγείρει ένα ηλεκτρόνιο του χλωροφυλλικού ζεύγους ωθώντας το σε υψηλότερη ενεργειακή στάθμη.
- 2 Το εν λόγω ηλεκτρόνιο μεταφέρεται από τη διεγερμένη P680 στον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη. Ας συμφωνήσουμε ότι θα ονομάζουμε τη μορφή της P680 από την οποία απουσιάζει ένα ηλεκτρόνιο, ως P680⁺.
- 3 Κάποιο ένζυμο καταλύει τη διάσπαση ενός μορίου νερού σε δύο ηλεκτρόνια, δύο ιόντα υδρογόνου και ένα άτομο οξυγόνου. Ένα-ένα τα ηλεκτρόνια που προέρχονται από το νερό τροφοδοτούν το ζεύγος P680⁺, αντικαθιστώντας εκείνα που μεταφέρθηκαν στον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη. (Το μόριο της

P680⁺ είναι ο ισχυρότερος οξειδωτικός παράγοντας βιολογικής προέλευσης που γνωρίζουμε. Διαθέτει ένα ηλεκτρονιακό «κενό» που πρέπει απαραίτητως να αναπληρωθεί, κάτι που διευκολύνει σημαντικά τη μεταφορά ηλεκτρονίων από το διασπασμένο μόριο του νερού.) Το άτομο του οξυγόνου συνδέεται αμέσως με ένα άτομο οξυγόνου, από τη διάσπαση κάποιου άλλου μορίου του νερού, και σχηματίζει O₂.

- 4 Κάθε φωτοδιεγερμένο ηλεκτρόνιο μεταφέρεται από τον πρωτογενή δέκτη ηλεκτρονίων του PS II στο PS I μέσω μιας αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Τα επιμέρους συστατικά της αλυσίδας αυτής είναι παρόμοια με εκείνα της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων στην κυτταρική αναπνοή. Η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων μεταξύ PS II και PS I αποτελείται από τον φορέα ηλεκτρονίων πλαστοκινίνη (Pq), ένα σύμπλοκο κυτοχρωμάτων, και μια πρωτεΐνη που ονομάζεται πλαστοκυανίνη (Pc).
- 5 Η εξώεργη «πτώση» ηλεκτρονίων σε χαμηλότερη ενεργειακή στάθμη παρέχει την απαιτούμενη ενέργεια για τη σύνθεση ATP. Καθώς τα ηλεκτρόνια διέρχονται από το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων, η αντίληψη πρωτονίων δημιουργεί μια διαβάθμιση πρωτονίων που αξιοποιείται εν συνεχεία από τον μηχανισμό της χημειώσμωσης.
- 6 Εν τω μεταξύ, η ενέργεια του φωτός στο PS I έχει μεταφερθεί μέσω χρωστικών του συμπλέγματος συλλογής φωτός στο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης, όπου προκάλεσε τη διεγερση ενός ηλεκτρονίου του εκεί ζεύγους χλωροφυλλών α (P700). Το φωτοδιεγερμένο ηλεκτρόνιο μεταφέρθηκε κατόπιν στον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη του PS I, δημιουργώντας ένα ηλεκτρονιακό «κενό» στην P700, που μετατρέπεται πλέον σε P700⁺. Τώρα, η P700⁺ μπορεί να δράσει ως δέκτης ηλεκτρονίων και να δεσμεύσει το ηλεκτρόνιο που φθάνει στο τέρμα της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων από το PS II.
- 7 Τα φωτοδιεγερμένα ηλεκτρόνια μεταφέρονται, μέσω σειράς οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων, από τον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη του PS I στην πρωτεΐνη φερρεδοξίνη (Fd) και από εκεί σε μια δεύτερη αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων. (Η αλυσίδα αυτή δεν δημιουργεί διαβάθμιση πρωτονίων, επομένως δεν οδηγεί στη σύνθεση ATP.)
- 8 Το ένζυμο αναγωγή του NADP⁺ καταλύει τη μεταφορά ηλεκτρονίων από τη φερρεδοξίνη στο μόριο του NADP⁺. Απαιτούνται δύο ηλεκτρόνια για την αναγωγή του NADP⁺ σε NADPH. Επειδή το μόριο αυτό βρίσκεται σε υψηλότερη ενεργειακή στάθμη συγκριτικά με το νερό, τα ηλεκτρόνια του μπορούν να χρησιμοποιηθούν ευκολότερα στις αντιδράσεις του κύκλου του Calvin απ' ό,τι εκείνα των μορίων του νερού.

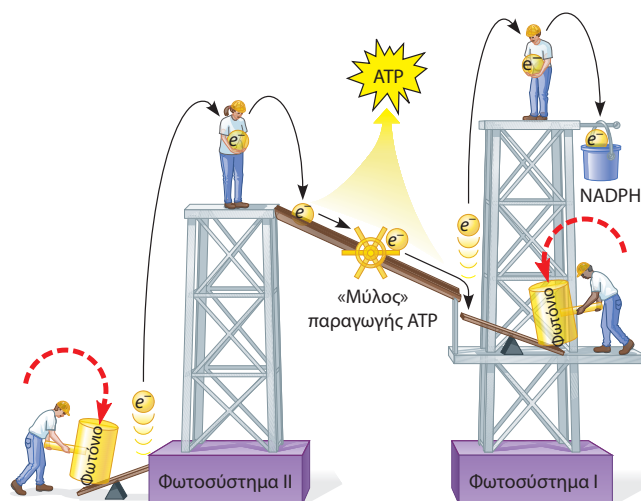


▼ **Εικόνα 10.13** Παραγωγή ATP και NADPH από τη γραμμική ροή ηλεκτρονίων κατά τις φωτεινές αντιδράσεις. Τα κίτρινα βέλη δείχνουν τη φωτοεπαγόμενη ροή ηλεκτρονίων από το νερό στο NADPH.

Όσο περίπλοκο κι αν είναι εκ πρώτης όψεως το διάγραμμα της Εικόνας 10.13, ας κρατήσουμε στον νου μας την αλληλουχία των επιμέρους φωτοσυνθετικών λειτουργιών. Οι φωτεινές αντιδράσεις χρησιμοποιούν την ενέργεια του φωτός για να παράγουν ATP και NADPH. Τα μόρια αυτά παρέχουν, αντίστοιχα, τη χημική ενέργεια και την αναγωγική ισχύ που απαιτούν οι αντιδράσεις σύνθεσης υδατανθράκων στον κύκλο του Calvin. Στην **Εικόνα 10.14** παρουσιάζεται ένα μηχανικό ανάλογο των ενεργειακών μεταβολών των ηλεκτρονίων, καθώς αυτά ρέουν μέσω των φωτεινών αντιδράσεων.

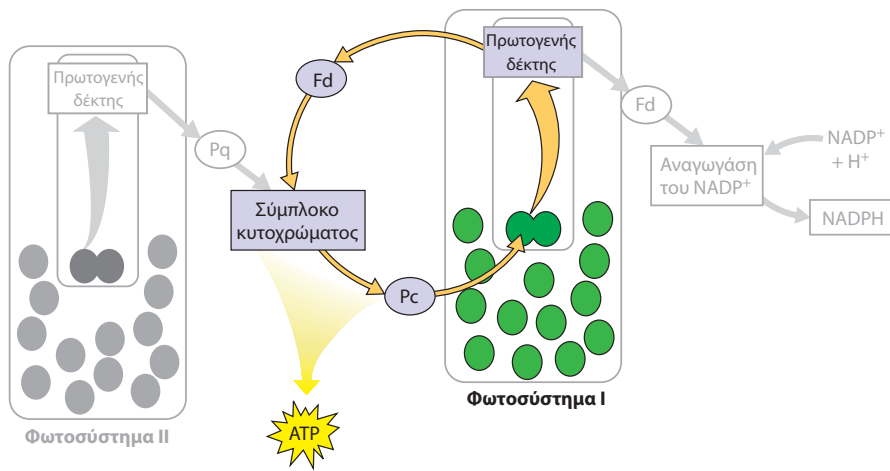
Κυκλική ροή ηλεκτρονίων

Σε συγκεκριμένες περιστάσεις, υπάρχει ενδεχόμενο τα φωτοδιεγερμένα ηλεκτρόνια να ακολουθήσουν μια εναλλακτική διαδρομή, την αποκαλούμενη **κυκλική ροή ηλεκτρονίων**, η οποία χρησιμοποιεί μόνο το φωτοσύστημα I χωρίς καμία ανάμειξη του φωτοσυστήματος II. Όπως μπορούμε να δούμε στην **Εικόνα 10.15**, η κυκλική ροή είναι στην ουσία ένα βραχυκύκλωμα: Αντί να μετατοπιστούν τα ηλεκτρόνια από τη φερρεδοξίνη στην αναγωγή του NADP⁺, επανέρχονται στο σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων και από εκεί σε μια χλωροφύλλη P700 του συμπλόκου του κέντρου αντίδρασης στο PS I. Σε αυτή τη διαδρομή των ηλεκτρονίων δεν παράγεται NADPH και δεν απελευθερώνεται οξυγόνο. Με την κυκλική ροή, ωστόσο, παράγεται ATP.



▲ **Εικόνα 10.14** Μηχανικό ανάλογο των φωτεινών αντιδράσεων.

Ορισμένες ομάδες φωτοσυνθετικών βακτηρίων που ζουν σήμερα γνωρίζουμε ότι διαθέτουν φωτοσύστημα I, αλλά όχι και φωτοσύστημα II. Σε αυτά τα είδη, που περιλαμβάνουν τα πορφυρά θειοβακτήρια της Εικόνας 10.2ε, η κυκλική ροή των ηλεκτρονίων είναι η μόνη φωτοσυνθετική μέθοδος παραγωγής ATP. Πιστεύεται ότι οι συγκεκριμένες βακτηριακές ομάδες είναι απόγονοι των αρχέγονων βακτηρίων όπου πρωτοεμφανίστηκε, με μια τέτοια μορφή κυκλικής ροής ηλεκτρονίων, η διεργασία της φωτοσύνθεσης.



◀ **Εικόνα 10.15 Κυκλική ροή ηλεκτρονίων.** Τα φωτοδιεγερμένα ηλεκτρόνια του PS I ενίοτε εκτρέπονται από τη φερρεδοξίνη (Fd) προς το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων και την πλαστοκυανίνη (Pc), απ' όπου επανέρχονται στη χλωροφύλλη. Αυτή η ηλεκτρονιακή εκτροπή ενισχύει την παραγωγή ATP (μέσω της χημειώσωσης), αλλά μειώνει την παραγωγή NADPH. Στην εικόνα έχουν συμπεριληφθεί για λόγους σύγκρισης τόσο η κυκλική όσο και η μη κυκλική (γραμμική) ροή ηλεκτρονίων (γκρίζο χρώμα). Τα δύο μόρια φερρεδοξίνης (το ένα με γκρίζο χρώμα) είναι στην πραγματικότητα ένα και το αυτό, και συγκεκριμένα ο τελικός φορέας ηλεκτρονίων στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων του PS I.

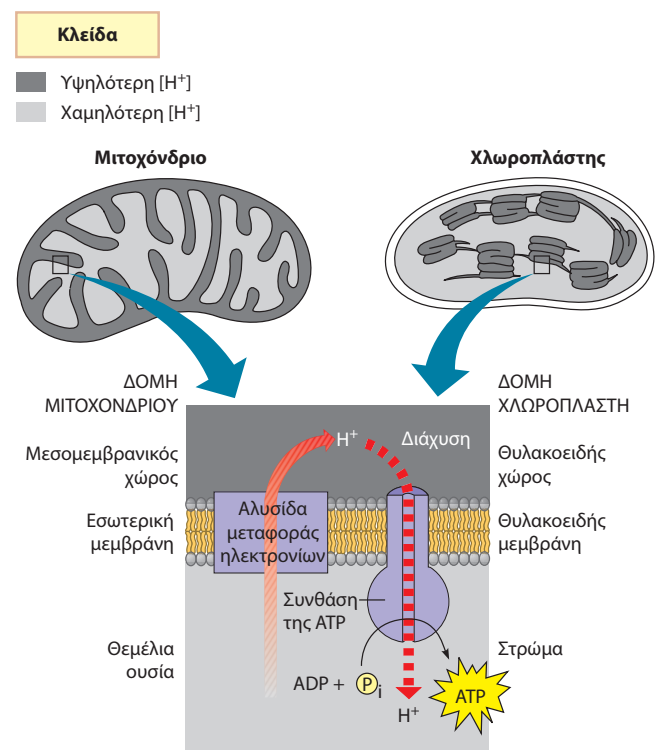
Κυκλική ροή ηλεκτρονίων εμφανίζεται, πάντως, και σε φωτοσυνθετικά είδη που διαθέτουν και τα δύο φωτοσυστήματα. Τέτοια είδη είναι ορισμένοι προκαρυώτες, όπως τα κυανοβακτήρια της Εικόνας 10.2δ, καθώς και όλα τα ευκαρυωτικά φωτοσυνθετικά είδη που έχουν (μέχρι σήμερα) ελεγχθεί ως προς αυτή την ιδιότητα. Η κυκλική ροή ηλεκτρονίων αποτελεί μάλλον –σε κάποιον βαθμό– ένα «εξελικτικό κατάλοιπο», όμως είναι φανερό ότι για τους οργανισμούς που τη διαθέτουν παίζει έναν, τουλάχιστον, ευεργετικό ρόλο. Φυτά που λόγω μεταλλάξεων δεν μπορούν να επιτελέσουν την κυκλική ροή των ηλεκτρονίων, μπορούν να αναπτυχθούν καλά σε χαμηλό φως, αλλά όχι και σε συνθήκες έντονου φωτισμού. Αυτό υποδηλώνει ότι η κυκλική ροή ηλεκτρονίων μπορεί να έχει φωτοπροστατευτικό ρόλο, προφυλάσσοντας τα φυτά από φωτοεπαγόμενες βλάβες. Λίγο παρακάτω στο κεφάλαιο αυτό, θα γνωρίσουμε περισσότερα για την κυκλική ροή των ηλεκτρονίων, αφού σχετίζεται με μια ιδιαίτερη φωτοσυνθετική προσαρμογή ορισμένων φυτών (βλ. Τμήμα 10.4).

Με όποιον τρόπο κι αν ρέουν τα ηλεκτρόνια πάντως (είτε μη κυκλικά είτε κυκλικά), ο μηχανισμός παραγωγής ATP παραμένει ίδιος. Πριν αρχίσουμε λοιπόν να εξετάζουμε τον κύκλο του Calvin, ας προχωρήσουμε σε μια σύντομη ανασκόπηση του μηχανισμού της χημειώσωσης, για να ξαναθυμηθούμε πώς συζευγνύονται, μέσω των βιολογικών μεμβρανών, οι οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις με τη σύνθεση της ATP.

Σύγκριση της χημειώσωσης στους χλωροπλάστες και στα μιτοχόνδρια

Οι χλωροπλάστες και τα μιτοχόνδρια παράγουν ATP με τον ίδιο βασικό μηχανισμό, τη χημειώσωση. Πρώτο κομβικό στοιχείο του μηχανισμού είναι η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων που υπάρχει ενσωματωμένη στη μεμβράνη και αντλεί πρωτόνια από τη μία πλευρά της μεμβράνης στην άλλη, ενόσω μεταφέρει ηλεκτρόνια μέσω σειράς φορέων οι οποίοι γίνονται ολοένα και πιο ηλεκτραρνητικοί. Με αυτό τον τρόπο, η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων μετατρέπει το οξειδοαναγωγικό δυναμικό σε πρωτονι-

εργτική δύναμη, δηλαδή στη δυναμική ενέργεια που αποθηκεύεται ως διαβάθμιση H^+ εκατέρωθεν της μεμβράνης. Ενσωματωμένο στην ίδια μεμβράνη είναι και το σύμπλοκο της συνθάσης της ATP, που συζευγνύει τη διάχυση των ιόντων υδρογόνου (σύμφωνα με τη διαβάθμιση της συγκέντρωσής τους μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης) με τη φωσφορυλίωση της ADP. Ορισμένοι πρωτεϊνικοί φορείς ηλεκτρονίων, όπως οι σιδηροφόρες πρωτεΐνες των κυτοχρωμάτων, μοιάζουν πάρα πολύ στους χλωροπλάστες και στα μιτοχόνδρια. Τα σύμπλοκα της συνθάσης της ATP

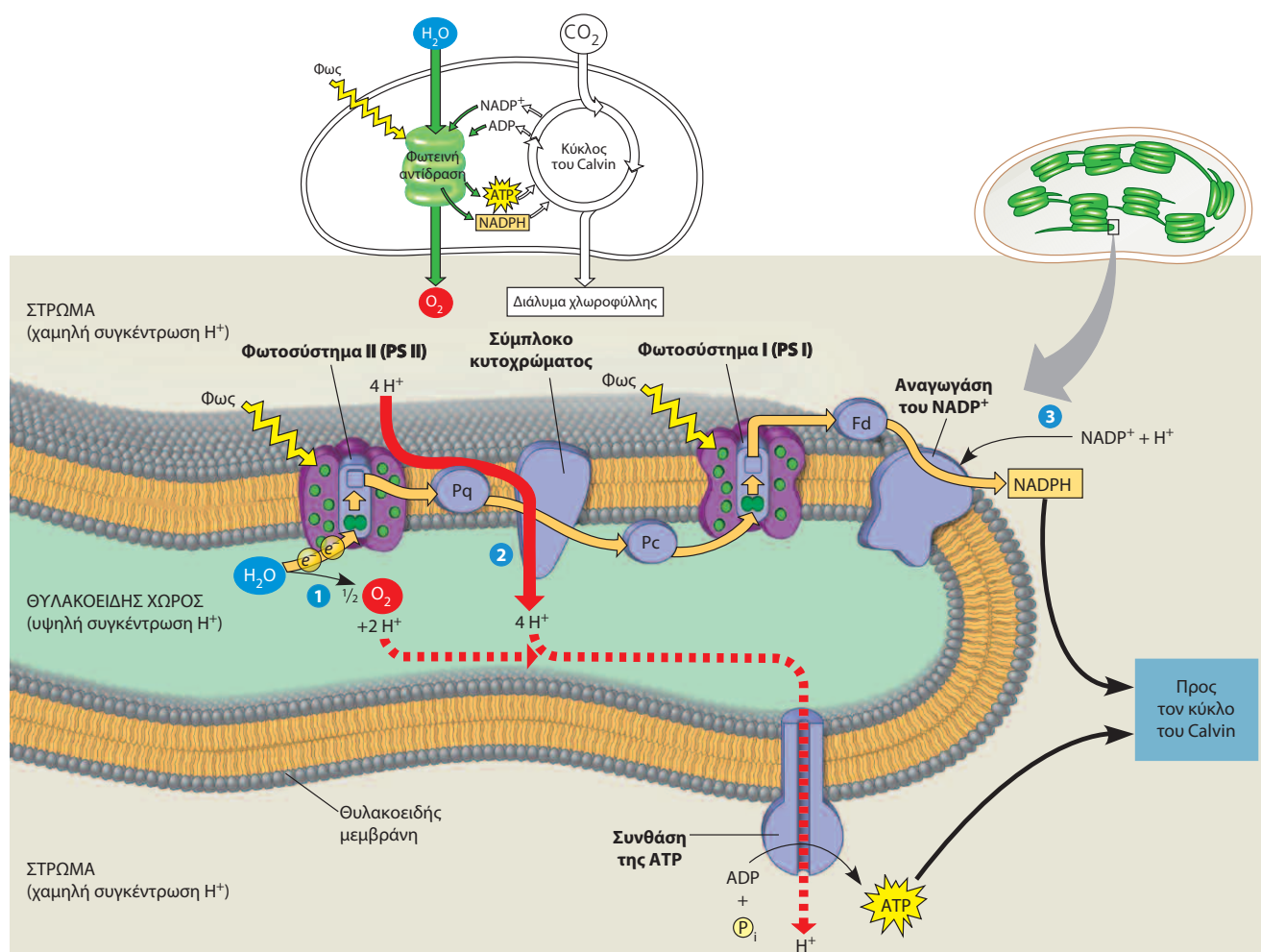


▲ **Εικόνα 10.16 Σύγκριση της χημειώσωσης στα μιτοχόνδρια και στους χλωροπλάστες.** Και τα δύο οργανίδια διαθέτουν αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων που αντλούν πρωτόνια (H^+) από την πλευρά της μεμβράνης με χαμηλή συγκέντρωση H^+ (ανοιχτό γκρίζο) προς την πλευρά με υψηλή συγκέντρωση H^+ (σκούρο γκρίζο). Κατόπιν, τα πρωτόνια διαχέονται σύμφωνα με τη διαβάθμιση της συγκέντρωσής τους και ξαναπερνούν από τη μεμβράνη. Επειδή όμως σε αυτή την πορεία κινούνται μέσω της δίοδου που τους παρέχει η συνθάση της ATP, θέτουν σε κίνηση τον μηχανισμό σύνθεσης ATP.

στα δύο οργανίδια μοιάζουν επίσης πάρα πολύ μεταξύ τους. Υπάρχουν όμως και αξιοσημείωτες διαφορές ανάμεσα στην οξειδωτική φωσφορυλίωση των μιτοχόνδριων και τη φωτοφωσφορυλίωση των χλωροπλάστων. Στα μιτοχόνδρια, τα ηλεκτρόνια υψηλής ενέργειας που ρέουν κατά μήκος της αλυσίδας μεταφοράς προέρχονται από οργανικά μόρια (που έτσι οξειδώνονται), ενώ στους χλωροπλάστες πηγή των ηλεκτρονίων είναι το νερό. Οι χλωροπλάστες δεν χρειάζονται τροφικά μόρια για να παραγάγουν ATP, αφού έχουν την ικανότητα αρχικά να παγιδεύουν την ενέργεια του φωτός και κατόπιν να την εκμεταλλεύονται για να οδηγήσουν τα ηλεκτρόνια από το νερό στην κορυφή της αλυσίδας μεταφοράς. Κοντολογίς, ενώ τα μιτοχόνδρια χρησιμοποιούν τη χημειώσμωση για να μεταφέρουν τη χημική ενέργεια των τροφικών μορίων

στην ATP, οι χλωροπλάστες μετατρέπουν την ενέργεια του φωτός στη χημική ενέργεια της ATP.

Η χωρική οργάνωση της χημειώσμωσης στους χλωροπλάστες και στα μιτοχόνδρια εμφανίζει μικρές διαφορές, αλλά και εξίσου ευδιάκριτες ομοιότητες (**Εικόνα 10.16**). Η εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου αντλεί πρωτόνια από τη θεμέλια ουσία προς τον μεσομεμβρανικό χώρο, ο οποίος μπορεί στη συνέχεια να δράσει ως δεξαμενή H^+ . Η θυλακοειδής μεμβράνη του χλωροπλάστη αντλεί πρωτόνια από το στρώμα στον θυλακοειδή χώρο (δηλαδή στον χώρο που λειτουργεί ως δεξαμενή). Για να κατανοήσουμε την ομοιότητα των δύο διατάξεων, ας υποθέσουμε ότι οι μιτοχονδριακές ακρολοφίες αποκόπτονται από την εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων και σχηματίζουν σάκους που αρχίζουν να αιωρούνται μέσα στη θεμέλια ου-



▲ **Εικόνα 10.17 Φωτεινές αντιδράσεις και χημειώσμωση: οργάνωση της θυλακοειδούς μεμβράνης.** Το διάγραμμα παρουσιάζει το μοντέλο που δεχόμαστε σήμερα για την οργάνωση της θυλακοειδούς μεμβράνης. Τα κίτρινα βέλη δείχνουν τη μη κυκλική (γραμμική) ροή των ηλεκτρονίων, όπως παρουσιάστηκε στην Εικόνα 10.13. Καθώς τα ηλεκτρόνια μεταπηδούν από φορέα σε φορέα κατά τη διάρκεια των οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων, τα ιόντα υδρογόνου απομακρύνονται από το στρώμα και αποθηκεύονται στον θυλακοειδή χώρο. Η συσσώρευση αυτή δημιουργεί μια διαβάθμιση

H^+ που αποθηκεύει ενέργεια υπό τη μορφή πρωτονιογερτικής δύναμης ανάμεσα στις δύο πλευρές της θυλακοειδούς μεμβράνης. Τρία τουλάχιστον είναι τα στάδια των φωτεινών αντιδράσεων που συνεισφέρουν στον σχηματισμό της διαβάθμισης πρωτονίων: **1** Η διάσπαση του νερού από το φωτοσύνστημα II, στην πλευρά της μεμβράνης προς τον θυλακοειδή χώρο. **2** Κατά τη μεταφορά των ηλεκτρονίων μέσω της πλαστοκινόννης (Pq) στο σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων, τα πρωτόνια μετατοπίζονται μέσω της μεμβράνης στον θυλακοειδή χώρο. **3** Τα ιόντα υδρογόνου απομακρύνονται

από το στρώμα κατά την πρόσληψή τους από το $NADP^+$. Παρατηρήστε με ποιον τρόπο αντλούνται τα ιόντα υδρογόνου από το στρώμα στον θυλακοειδή χώρο (βλ. και Εικόνα 10.16). Η διάχυση των ιόντων H^+ (σύμφωνα με τη διαβάθμιση της συγκέντρωσής τους) από τον θυλακοειδή χώρο πίσω στο στρώμα συνιστά την κινητήρια δύναμη για τη λειτουργία της συνθήσεως της ATP. Η ενέργεια που απελευθερώνεται από τις φωτεινές αντιδράσεις αποθηκεύεται στα μόρια των ATP και NADPH και, μέσω αυτών, μεταφέρεται στον κύκλο του Calvin για να χρησιμοποιηθεί στη σύνθεση υδατανθράκων.

σία. Τώρα είναι πιο εύκολο να αντιληφθούμε την ομοιότητα ανάμεσα στον θυλακοειδή χώρο των χλωροπλάστων και στον μεσομεμβρανικό χώρο των μιτοχονδρίων. Ότι είναι η θεμέλια ουσία στα μιτοχόνδρια, είναι το στρώμα στους χλωροπλάστες. Στο μιτοχόνδριο, τα πρωτόνια διαχέονται –ακολουθώντας τη διαβάθμιση της συγκέντρωσής τους– από τον μεσομεμβρανικό χώρο στη θεμέλια ουσία, διαμέσου της συνθάσης της ATP, συνθέτοντας κατά συνέπεια ATP. Στον χλωροπλάστη, η ATP συντίθεται καθώς τα ιόντα υδρογόνου διαχέονται από τον θυλακοειδή χώρο πίσω στο στρώμα μέσω των συμπλόκων της συνθάσης της ATP, των οποίων τα καταλυτικά κέντρα βρίσκονται στην πλευρά της μεμβράνης που είναι στραμμένη προς το στρώμα. Επομένως, η ATP σχηματίζεται στο στρώμα, όπου και συνεισφέρει ενεργειακά στη σύνθεση των σακχάρων που παράγονται κατά τον κύκλο του Calvin (Εικόνα 10.17, σελ. 241).

Η διαβάθμιση πρωτονίων (H^+), ή διαβάθμιση pH, ανάμεσα στις δύο πλευρές της θυλακοειδούς μεμβράνης έχει καθοριστική σημασία. Αν, χρησιμοποιώντας κατάλληλη πειραματική διάταξη, φωτίσουμε απομονωμένους χλωροπλάστες, το pH στον θυλακοειδή χώρο πέφτει γύρω στο 5 (η συγκέντρωση H^+ αυξάνεται), ενώ το pH στο στρώμα ανεβαίνει γύρω στο 8 (η συγκέντρωση H^+ μειώνεται). Αυτή η διαφορά των 3 περίπου μονάδων pH αντιστοιχεί σε διαφορά συγκέντρωσης των H^+ κατά χίλιες φορές. Αν στο ίδιο πείραμα διακόψουμε τον φωτισμό, η διαβάθμιση του pH εξανεμίζεται, αλλά επανέρχεται τάχιστα αν ανάψουμε πάλι το φως. Πειραματικά αποτελέσματα αυτού του είδους αποτέλεσαν ισχυρά επιχειρήματα υπέρ του μοντέλου της χημειώσμωσης.

Με βάση τις μελέτες διαφόρων εργαστηρίων, το μοντέλο που δεχόμαστε σήμερα όσον αφορά την οργάνωση του μηχανισμού των φωτεινών αντιδράσεων στη θυλακοειδή μεμβράνη παρουσιάζεται στην Εικόνα 17. Δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι κάθε μόριο και μοριακό σύμπλοκο της εικόνας αυτής υπάρχει σε πάρα πολλά αντίτυπα σε κάθε θυλακοειδές. Παρατηρήστε επίσης ότι τόσο το NADPH όσο και η ATP παράγονται στην πλευρά της μεμβράνης που είναι στραμμένη προς το στρώμα, όπου λαμβάνει χώρα ο κύκλος του Calvin.

Ας συνοψίσουμε τώρα τα γεγονότα των φωτεινών αντιδράσεων. Η ροή των ηλεκτρονίων αφαιρεί ηλεκτρόνια από το νερό, όπου βρίσκονται σε κατάσταση χαμηλής δυναμικής ενέργειας, και τα μεταφέρει στο NADPH, όπου αποθηκεύονται σε κατάσταση υψηλής δυναμικής ενέργειας. Κατά τη μεταφορά αυτή, το φωτοεπαγόμενο ρεύμα ηλεκτρονίων παράγει ταυτόχρονα ATP. Έτσι, η ενσωματωμένη φωτοσυνθετική συσκευή της θυλακοειδούς μεμβράνης μετατρέπει την ενέργεια του φωτός σε χημική ενέργεια, η οποία αποθηκεύεται στα μόρια των ATP και NADPH. (Το οξυγόνο είναι ένα απλό παραπροϊόν της φωτοσυνθετικής διεργασίας.) Ας δούμε τώρα με ποιον τρόπο ο κύκλος του Calvin χρησιμοποιεί τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων για να συνθέσει σάκχαρα από το CO_2 .

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ 10.2

1. Ποιο από τα χρώματα του φωτός είναι εκείνο με τη μικρότερη αποτελεσματικότητα στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης; Εξηγήστε.
2. Συγκριτικά με τον φωτισμό ενός αέριου χλωροπλάστη, ο φωτισμός ενός διαλύματος απομονωμένης χλωροφύλλης απελευθερώνει περισσότερη θερμότητα και παράγει λιγότερο φθορισμό. Εξηγήστε.
3. Ποιος είναι ο αρχικός δότης ηλεκτρονίων στις φωτεινές αντιδράσεις; Πού καταλήγουν αυτά;
4. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Στο πλαίσιο πειράματος, τοποθετούμε απομονωμένους χλωροπλάστες σε ένα διάλυμα που περιέχει τα κατάλληλα συστατικά και διαπιστώνουμε ότι οι χλωροπλάστες αρχίζουν να συνθέτουν ATP. Προβλέψτε τι θα συμβεί στην ταχύτητα της σύνθεσης ATP, αν στο διάλυμα προσθέσουμε μια ένωση που καθιστά τις μεμβράνες πλήρως διαπερατές στα ιόντα υδρογόνου.

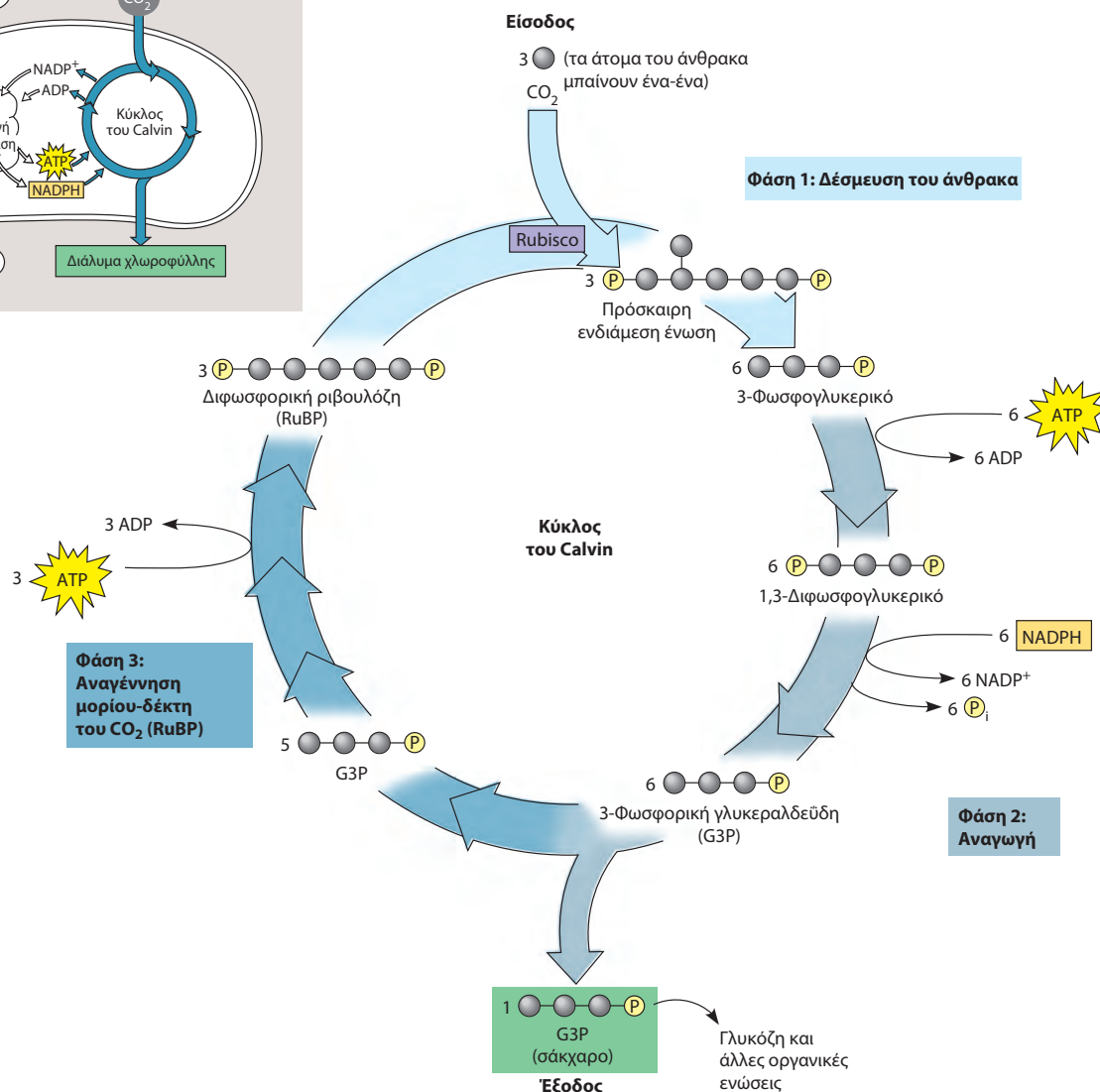
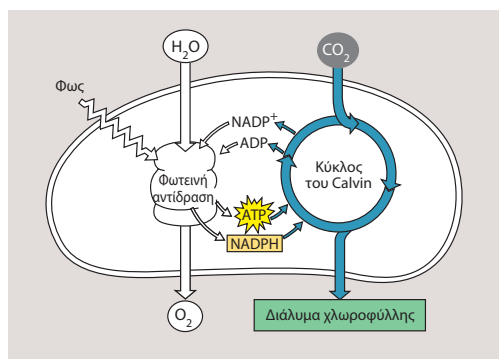
Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

ΤΜΗΜΑ 10.3

Ο κύκλος του Calvin μετατρέπει CO_2 σε σάκχαρα χρησιμοποιώντας την ενέργεια των ATP και NADPH

Ο κύκλος του Calvin μοιάζει με τον κύκλο του κιτρικού οξέος ως προς το ότι το αρχικό υλικό αναγεννάται μετά την είσοδο και έξοδο των αντίστοιχων μορίων. Ο κύκλος του κιτρικού οξέος, όμως, είναι ένας καταβολικός κύκλος που οξειδώνει τη γλυκόζη χρησιμοποιώντας την προκύπτουσα ενέργεια για να συνθέσει ATP, ενώ ο κύκλος του Calvin είναι ένας αναβολικός κύκλος στον οποίο καταναλώνεται ενέργεια για να συντεθούν υδατάνθρακες από μικρότερα μόρια. Ο άνθρακας εισέρχεται στον κύκλο του Calvin υπό τη μορφή CO_2 και εξέρχεται υπό τη μορφή σακχάρου. Ο κύκλος χρησιμοποιεί την ενέργεια της ATP και την αναγωγική ισχύ του NADPH για να προσθέσει ηλεκτρόνια υψηλής ενεργειακής στάθμης στα παραγόμενα σάκχαρα.

Ο υδατάνθρακας που παράγεται άμεσα από τον κύκλο του Calvin δεν είναι η γλυκόζη, αλλά ένα σάκχαρο τριών ατόμων άνθρακα που ονομάζεται **3-φωσφορική γλυκεραλδεΐδη (G3P)**. Αυτό σημαίνει ότι για την καθαρή σύνθεση ενός μορίου G3P χρειάζεται η δέσμευση τριών μορίων CO_2 , επομένως ο κύκλος πρέπει να εκτελεστεί τρεις φορές. (Υπενθυμίζεται ότι ο όρος «δέσμευση του άνθρακα» σημαίνει την αρχική ενσωμάτωση του CO_2 σε κάποιο οργανικό υλικό.) Έτσι, καθώς ακολουθούμε τις διάφορες επιμέρους αντιδράσεις του κύκλου πρέπει να έχουμε κατά νου ότι ουσιαστικά παρακολουθούμε την πορεία *τριών* μορίων CO_2 . Η Εικόνα 10.18 χωρίζει τον κύκλο του Calvin



▲ **Εικόνα 10.18 Ο κύκλος του Calvin.** Το διάγραμμα δείχνει τη διαδρομή των ατόμων άνθρακα (γκρίζες σφαίρες) μέσα στον κύκλο του Calvin. Οι τρεις φάσεις του κύκλου αντιστοιχούν στις τρεις φάσεις που αναλύονται στο κείμενο. Τελικά, για κάθε τρία μόρια CO_2 που εισέρχονται στον κύκλο παράγεται ένα μόριο 3-φωσφορικής

γλυκεραλδεύδης, δηλαδή ένα σάκχαρο με τρία άτομα άνθρακα. Οι φωτεινές αντιδράσεις διατηρούν σε κίνηση τον κύκλο του Calvin με το να αναγεννούν διαρκώς ATP και NADPH.

ΣΧΕΔΙΑΣΤΕ! Ξανασχεδιάστε τον κύκλο του Calvin χρησιμοποιώντας αριθμούς,

αντί για γκριζες σφαίρες, για να συμβολίσετε το ισοζύγιο των ατόμων του άνθρακα. Κάντε τους απαραίτητους πολλαπλασιασμούς σε κάθε στάδιο του κύκλου για να βεβαιωθείτε ότι δεν έχετε ξεχάσει κάποιο άτομο άνθρακα. Με ποια μορφή εισέρχονται στον κύκλο τα άτομα του άνθρακα και με ποια μορφή τον εγκαταλείπουν;

σε τρεις φάσεις: τη δέσμευση του άνθρακα, την αναγωγή του μορίου που δέχεται το CO_2 και, τέλος, την αναγέννηση αυτού του μορίου.

Φάση 1: Δέσμευση του άνθρακα. Ο κύκλος του Calvin ενσωματώνει τα μόρια του CO_2 ένα-ένα. Κάθε μόριο CO_2 προσδένεται σε ένα σάκχαρο πέντε ατόμων άνθρακα, τη διφωσφορική ριβουλόζη (RuBP). Το ένζυμο που καταλύει αυτό το αρχικό βήμα είναι η καρβοξυλάση της RuBP, συντεταγμένα **rubisco**. (Είναι η αφθονότερη πρωτεΐνη στους χλωροπλάστες, ενδεχομένως και η αφθονότερη στη Γη.) Το προϊόν της αντίδρασης, μια ενδιάμεση ένωση με έξι άτομα άνθρακα, είναι τόσο ασταθές, ώστε διασπάται αμέσως στη μέση

σηματίζοντας δύο μόρια 3-φωσφογλυκερικού οξέος (για κάθε δεσμευμένο CO_2).

Φάση 2: Αναγωγή. Κάθε μόριο 3-φωσφογλυκερικού οξέος αποκτά μία επιπλέον φωσφορική ομάδα από την ATP και μετατρέπεται σε 1,3-διφωσφογλυκερικό οξύ. Στη συνέχεια, το NADPH παραχωρεί ένα ζεύγος ηλεκτρονίων και ανάγει το 1,3-διφωσφογλυκερικό (που ταυτόχρονα χάνει μία φωσφορική ομάδα) σε G3P. Πιο συγκεκριμένα, τα ηλεκτρόνια από το NADPH ανάγουν την καρβοξυλομάδα του 1,3-διφωσφογλυκερικού στην αλδεϋδομάδα της G3P, αυξάνοντας τη δυναμική ενέργεια που περιέχει το μόριο αυτό. Η G3P είναι ένα σάκχαρο, και μάλιστα το ίδιο σάκχαρο τριών ατόμων άν-

θρακα που σχηματίζεται κατά τη διάρκεια της γλυκόλυσης από τη διάσπαση της γλυκόζης (βλ. Εικόνα 9.9). Παρατηρήστε ότι σε κάθε *τρία* μόρια CO_2 της Εικόνας 10.18 αντιστοιχούν *έξι* μόρια G3P. Ωστόσο, από αυτά τα *έξι* σάκχαρα τριών ατόμων άνθρακα μόνο ένα μπορεί να θεωρηθεί ως καθαρό κέρδος σε υδατάνθρακα. Ο κύκλος ξεκίνησε με 3 υδατάνθρακες των 5 ατόμων άνθρακα, οι οποίοι περιείχαν συνολικά 15 άτομα άνθρακα. Τώρα έχουν δημιουργηθεί 6 μόρια G3P με συνολική περιεκτικότητα 18 ατόμων άνθρακα. Ένα από αυτά τα 6 εγκαταλείπει τον κύκλο, για να χρησιμοποιηθεί από το φυτικό κύτταρο, αλλά τα υπόλοιπα 5 πρέπει να υποστούν όλες τις απαραίτητες μετατροπές ώστε να αναγεννηθούν τα *τρία* μόρια της RuBP.

Φάση 3: Αναγέννηση μορίου-δέκτη του CO_2 (RuBP).

Στα τελευταία βήματα του κύκλου του Calvin αναδιατάσσονται, μέσω μιας σύνθετης σειράς αντιδράσεων, οι ανθρακικοί σκελετοί των πέντε μορίων G3P, έτσι ώστε να προκύψουν *τρία* μόρια RuBP. Για να επιτευχθεί αυτό, ο κύκλος χρειάζεται να δαπανήσει *τρία* ακόμη μόρια ATP. Μετά από αυτά τα βήματα, η RuBP είναι και πάλι σε θέση να δεχθεί CO_2 και ο κύκλος μπορεί να συνεχιστεί.

Η συνολική δαπάνη για την καθαρή σύνθεση ενός μορίου G3P στον κύκλο του Calvin είναι εννέα μόρια ATP και *έξι* μόρια NADPH. Τα ATP και NADPH αναγεννώνται στις φωτεινές αντιδράσεις. Το μόριο της G3P που εγκαταλείπει τον κύκλο του Calvin αποτελεί την πρώτη ύλη διαφόρων μεταβολικών οδών, από τις οποίες θα συντεθούν οργανικές ενώσεις, όπως η γλυκόζη και άλλοι υδατάνθρακες. Κανένα από τα δύο φωτοσυνθετικά στάδια (ούτε οι φωτεινές αντιδράσεις ούτε ο κύκλος του Calvin) δεν μπορεί από μόνο του να παραγάγει σάκχαρα από CO_2 . Η φωτοσύνθεση είναι μια ιδιότητα που μπορεί να εμφανιστεί μόνο στον ακέραιο χλωροπλάστη, γιατί μόνο τότε μπορούν τα δύο φωτοσυνθετικά στάδια να συνυπάρξουν και να αλληλοσυμπληρωθούν.

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ 10.3

- Κατά τη σύνθεση ενός μορίου γλυκόζης, ο κύκλος του Calvin χρησιμοποιεί _____ μόρια CO_2 , _____ μόρια ATP και _____ μόρια NADPH.
- Ο μεγάλος αριθμός μορίων ATP και NADPH που χρησιμοποιούνται κατά τον κύκλο του Calvin είναι αντίστοιχος με τη μεγάλη αξία της γλυκόζης ως πηγής ενέργειας; Εξηγήστε.
- ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Εξηγήστε γιατί τα δηλητήρια που αναστέλλουν κάποιο από τα ένζυμα του κύκλου του Calvin αναστέλλουν τελικά και τις φωτεινές αντιδράσεις.

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

Τ Μ Η Μ Α

10.4

Στις θερμές και ξηρές περιοχές έχουν αναπτυχθεί εναλλακτικοί μηχανισμοί δέσμευσης του διοξειδίου του άνθρακα

Από τότε που τα φυτά εποίκησαν τη στεριά, εδώ και 475 περίπου εκατομμύρια χρόνια, διεξάγουν έναν διαρκή αγώνα προσαρμογής στους περιορισμούς της χερσαίας ζωής, και ειδικά στο πρόβλημα της αφυδάτωσης. Στα Κεφάλαια 29 και 36 θα γνωρίσουμε τις ανατομικές προσαρμογές που έχουν αναπτύξει για να μειώσουν τις υδατικές τους απώλειες. Εδώ θα ασχοληθούμε με τις μεταβολικές προσαρμογές των φυτών. Τις περισσότερες φορές, οι λύσεις που βρίσκουν οι οργανισμοί για τα διάφορα προβλήματά τους είναι κατ' ουσίαν συμβιβασμοί. Σημαντικό παράδειγμα αποτελεί ο συμβιβασμός ανάμεσα στην ανάγκη ενός φυτού να φωτοσυνθέσει και στην παράλληλη ανάγκη του να προφυλαχθεί από την υπερβολική απώλεια νερού. Το CO_2 που απαιτείται στη φωτοσύνθεση εισέρχεται στα φύλλα από τα στόματα, τους ειδικούς πόρους που βρίσκονται διάσπαρτοι στην επιφάνεια των φύλλων (βλ. Εικόνα 10.3). Ταυτόχρονα, όμως, τα στόματα είναι και η κύρια οδός της διαπνοής, δηλαδή της απώλειας νερού από τα φύλλα λόγω του φαινομένου της εξάτμισης. Όταν οι ημέρες είναι ζεστές και ξηρές, τα περισσότερα φυτά αντιδρούν με το να κλείνουν τα στόματα των φύλλων, προκειμένου να διατηρήσουν το υδατικό τους περιεχόμενο. Η απόκριση αυτή, όμως, μειώνει την απόδοση της φωτοσύνθεσης, διότι περιορίζει την παροχή CO_2 στα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Ακόμη και όταν τα στόματα είναι απλώς μισόκλειστα, η συγκέντρωση CO_2 στα διαμερίσματα αέρος του εσωτερικού των φύλλων αρχίζει να μειώνεται, ενώ η συγκέντρωση του O_2 που απελευθερώνεται από τις φωτεινές αντιδράσεις αρχίζει να αυξάνεται. Οι συνθήκες αυτές στο εσωτερικό των φύλλων ευνοούν μια «σπάταλη» διεργασία που ονομάζεται φωτοαναπνοή.

Φωτοαναπνοή: Ένα εξελικτικό κατάλοιπο;

Στα περισσότερα φυτά, η αρχική δέσμευση του άνθρακα γίνεται από τη rubisco, το ένζυμο του κύκλου του Calvin που προσθέτει CO_2 στη διφωσφορική ριβουλόζη. Τα φυτά αυτού του είδους ονομάζονται **φυτά C_3** , επειδή η πρώτη οργανική ένωση που παράγεται από τη δέσμευση του άνθρακα είναι μια ένωση με *τρία* άτομα άνθρακα, το 3-φωσφογλυκερικό οξύ (βλ. Εικόνα 10.18). Φυτά C_3 είναι, επί παραδείγματι, ορισμένα φυτά μεγάλης γεωργικής σημασίας, όπως το ρύζι, το σιτάρι και η σόγια. Τις θερμές και ξηρές ημέρες, τα φυτά C_3 κλείνουν τα στόματά τους και η παραγωγή σακχάρων μειώνεται, επειδή μειώνεται αντίστοιχα η τροφοδοσία του κύκλου του Calvin με CO_2 . Επι-

πλέον, η rubisco αρχίζει να δεσμεύει O_2 αντί για CO_2 . Όσο αραιώνει το CO_2 στο εσωτερικό των φύλλων, η rubisco τροφοδοτεί τον κύκλο του Calvin με ολοένα και περισσότερο O_2 αντί για CO_2 . Το προϊόν που σχηματίζεται διασπάται γρήγορα και εκείνο που τελικά βγαίνει από τον χλωροπλάστη είναι μια ένωση με δύο μόνο άτομα άνθρακα. Η ένωση αυτή διασπάται από τα υπεροξειδωμάτια και τα μιτοχόνδρια, απελευθερώνοντας CO_2 . Η παραπάνω διεργασία ονομάζεται **φωτοαναπνοή**, αφ' ενός επειδή συμβαίνει μόνο παρουσία φωτός και αφ' ετέρου επειδή παράγει CO_2 καταναλώνοντας O_2 (αναπνοή). Αντίθετα με τη φυσιολογική κυτταρική αναπνοή, η φωτοαναπνοή όχι μόνο δεν παράγει, αλλά καταναλώνει ATP. Επίσης, σε αντιδιαστολή με τη συνήθη φωτοσυνθετική λειτουργία, η φωτοαναπνοή δεν παράγει σάκχαρα. Για την ακρίβεια, μάλιστα, η φωτοαναπνοή *μειώνει* τη φωτοσυνθετική απόδοση, διότι αφαιρεί οργανική ύλη από τον κύκλο του Calvin, καθώς απελευθερώνει εκείνο το CO_2 που κανονικά θα έπρεπε να δεσμεύει.

Προκύπτει λοιπόν το εξής ερώτημα: πώς εξηγείται η παρουσία μιας μεταβολικής διεργασίας που φαίνεται να είναι τόσο αντιπαραγωγική για τα φυτά; Σύμφωνα με μια από τις πρώτες υποθέσεις που διατυπώθηκαν σχετικά, η φωτοαναπνοή δεν είναι τίποτε άλλο παρά ένα εξελικτικό «βαρίδι», ένα μεταβολικό κατάλοιπο προγενέστερων εποχών, στις οποίες η ατμόσφαιρα είχε πολύ λιγότερο O_2 και πολύ περισσότερο CO_2 απ' ό,τι σήμερα. Έτσι, στις συνθήκες της αρχέγονης ατμόσφαιρας στις οποίες πρωτοεμφανίστηκε η rubisco, η ανικανότητα του ενεργού κέντρου της να αποκλείει το O_2 δεν πρέπει να είχε μεγάλη σημασία και ήταν, μάλλον, συμπτωματική. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή, λοιπόν, η σύγχρονη rubisco διατηρεί κάποια από την αρχέγονη συγγένειά της προς το O_2 και, λόγω της αρκετά υψηλής συγκέντρωσης του O_2 στη σημερινή ατμόσφαιρα, είναι αναπόφευκτο να προκαλείται ένας αντίστοιχα υψηλός βαθμός φωτοαναπνοής.

Σήμερα γνωρίζουμε όμως ότι η φωτοαναπνοή παίζει, σε ορισμένες τουλάχιστον περιπτώσεις, προστατευτικό ρόλο για τα φυτά. Φυτά που λόγω μεταλλάξεων των υπεύθυνων γονιδίων έχουν ελαττωματική φωτοαναπνευστική ικανότητα, είναι πολύ πιο ευάλωτα στις βλάβες που προκαλεί ο έντονος φωτισμός. Το γεγονός αυτό θεωρείται σαφής ένδειξη ότι πραγματική λειτουργία της φωτοαναπνοής είναι να εξουδετερώνει τα «επιβλαβή» προϊόντα που συσσωρεύονται με τις φωτεινές αντιδράσεις, όταν λόγω της χαμηλής συγκέντρωσης CO_2 περιορίζεται η ομαλή πορεία του κύκλου του Calvin. Δεν γνωρίζουμε αν υπάρχουν και άλλες ευεργετικές συνέπειες της φωτοαναπνοής. Σε πολλά είδη φυτών (συμπεριλαμβανομένων πολλών καλλιεργήσιμων ειδών), η φωτοαναπνοή «ξοδεύει» μέχρι και το 50% του άνθρακα που δεσμεύεται στον κύκλο του Calvin. Εμείς οι άνθρωποι που, ως ετερότροφοι οργανισμοί, εξαρτόμαστε για την τροφή μας από τη δέσμευση του άνθρακα στους χλωροπλάστες, είναι αυτονόητο να θεωρούμε τη φωτοαναπνοή σαν ένα είδος σπατάλης. Και πράγματι, αν μπορούσαμε να μειώσουμε τη φωτοαναπνοή σε ορισμένα

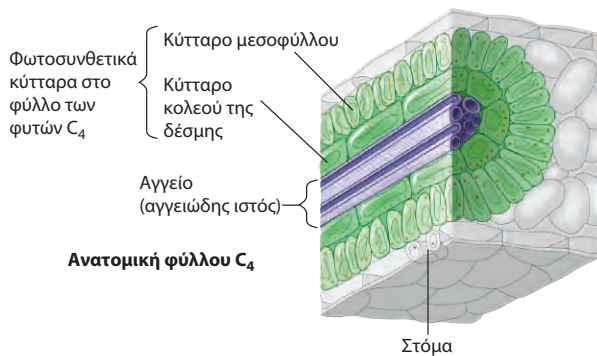
φυτικά είδη, χωρίς βέβαια να επηρεάσουμε με κάποιον άλλο τρόπο τη φωτοσυνθετική παραγωγικότητα, η απόδοση των καλλιεργειών και η παραγωγή τροφίμων θα αυξάνονταν σημαντικά.

Σε μερικά άλλα φυτικά είδη έχουν αναπτυχθεί εναλλακτικοί τρόποι δέσμευσης του άνθρακα, που ελαχιστοποιούν το φαινόμενο της φωτοαναπνοής και βελτιστοποιούν την απόδοση του κύκλου του Calvin, ακόμη και σε συνθήκες ζέστης και ξηρασίας. Οι δύο σημαντικότερες φωτοσυνθετικές προσαρμογές αυτού του είδους αφορούν τα φυτά C_4 και τα φυτά CAM.

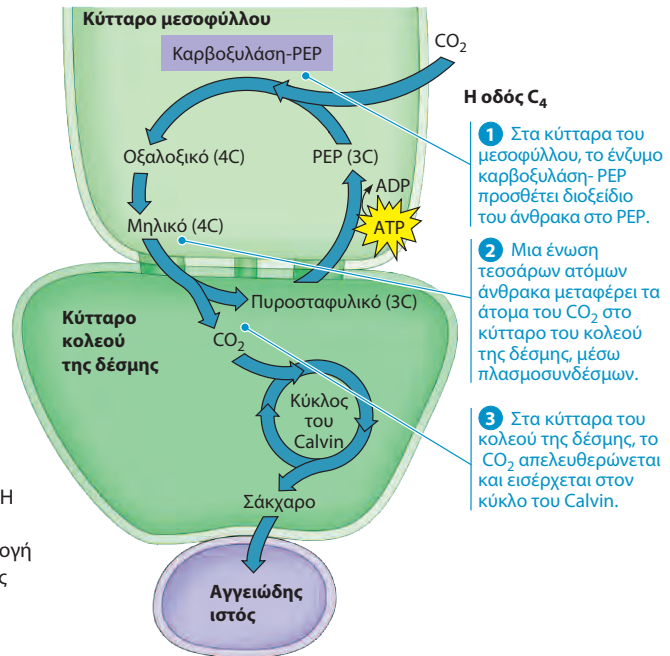
Φυτά C_4

Τα **φυτά C_4** ονομάζονται έτσι επειδή κατά την πρώτη αντίδραση του κύκλου του Calvin ο άνθρακας δεσμεύεται σε μια ένωση με τέσσερα (αντί τρία) άτομα άνθρακα. Η παρουσία της οδού C_4 έχει ταυτοποιηθεί σε αρκετές χιλιάδες είδη από τουλάχιστον 19 οικογένειες φυτικών ειδών. Στα φυτά C_4 με σημαντική γεωργική αξία ανήκουν και δύο είδη από την οικογένεια των αγραωστών, το σακχαροκάλαμο και το καλαμπόκι.

Ο μηχανισμός της φωτοσύνθεσης τύπου C_4 συνοδεύεται από ένα ιδιαίτερο ανατομικό χαρακτηριστικό των φύλλων (πρβλ. **Εικόνα 10.19** με την Εικόνα 10.3). Στα φυτά C_4 υπάρχουν δύο διακριτοί τύποι φωτοσυνθετικών κυττάρων, τα κύτταρα του κολεού της δέσμης και τα κύτταρα του μεσοφύλλου. Τα **κύτταρα του κολεού της δέσμης** διατάσσονται σε πολύ πυκνές δέσμες, σχηματίζοντας μια θήκη (κολεό) γύρω από τα αγγεία του φύλλου. Ανάμεσα στον κολεό της δέσμης και στα επιφανειακά κύτταρα του φύλλου απαντά μια πιο χαλαρή διάταξη κυττάρων, που ονομάζονται **κύτταρα του μεσοφύλλου**. Ο κύκλος του Calvin εντοπίζεται αποκλειστικά στους χλωροπλάστες των κυττάρων του κολεού της δέσμης. Ωστόσο, πριν από τη φάση αυτή λαμβάνουν χώρα η φάση της δέσμευσης του CO_2 και η φάση ενσωμάτωσης του άνθρακα σε οργανικές ενώσεις. Αυτές οι δύο φάσεις εντοπίζονται στα κύτταρα του μεσοφύλλου (βλ. τα αριθμημένα στάδια της Εικόνας 10.19). ❶ Το πρώτο βήμα διενεργείται από ένα ένζυμο που υπάρχει μόνο στα κύτταρα του μεσοφύλλου και ονομάζεται **καρβοξυλάση-PEP**. Το ένζυμο αυτό προσθέτει CO_2 στο φωσφοενολοπυροσταφυλικό οξύ (PEP), σχηματίζοντας ένα προϊόν με τέσσερα άτομα άνθρακα, το οξαλοξικό οξύ. Σε σχέση με τη rubisco, η καρβοξυλάση-PEP έχει πολύ μεγαλύτερη συγγένεια με το CO_2 και καθόλου συγγένεια με το O_2 . Έτσι, τις θερμές και ξηρές ημέρες, η καρβοξυλάση-PEP είναι σαφώς αποτελεσματικότερη στη δέσμευση του άνθρακα από τη rubisco, επειδή τις ημέρες αυτές τα στόματα είναι μισόκλειστα, με αποτέλεσμα η συγκέντρωση του CO_2 στο φύλλο να μειώνεται και εκείνη του O_2 να αυξάνεται. ❷ Εφόσον το φυτό C_4 ολοκληρώσει τη δέσμευση του άνθρακα του CO_2 , ακολουθεί η εξαγωγή του προϊόντος με τα τέσσερα άτομα άνθρακα (στην περίπτωση της Εικόνας 10.19 είναι το μηλικό οξύ)



▲ **Εικόνα 10.19** Ανατομική φύλλου ενός φυτού C_4 και η οδός C_4 . Η δομή και οι βιοχημικές λειτουργίες των φύλλων των φυτών C_4 είναι μια εξελικτική προσαρμογή στα θερμά και ξηρά κλίματα. Με την προσαρμογή αυτή διασφαλίζεται ότι η συγκέντρωση του CO_2 στον κολεό της δέσμης παραμένει σταθερή, γεγονός που ευνοεί τη φωτοσύνθεση έναντι της φωτοαναπνοής.



από τα κύτταρα του μεσοφύλλου και η μεταφορά του στα κύτταρα του κολεού της δέσμης. Η μεταφορά αυτή γίνεται μέσω πλασμοσυνδέσμων (βλ. Εικόνα 6.31). ❸ Μόλις η ένωση με τα τέσσερα άτομα άνθρακα εισέλθει στα κύτταρα του κολεού της δέσμης, το CO_2 απελευθερώνεται ξανά και ενσωματώνεται σε οργανικό υλικό από τη rubisco και τον κύκλο του Calvin. Με την αντίδραση απελευθέρωσης του CO_2 αναγεννάται το πυροσταφυλικό οξύ, το οποίο μεταφέρεται πίσω στα κύτταρα του μεσοφύλλου. Εκεί δέχεται μια φωσφορική ομάδα από την ATP και μετατρέπεται εκ νέου σε PEP, προκειμένου να συμμετάσχει και πάλι στις αντιδράσεις δέσμευσης του CO_2 . Η κατανάλωση αυτής της ATP μπορεί να θεωρηθεί ως το «τίμημα» που καταβάλλεται για να αυξηθεί η συγκέντρωση CO_2 στα κύτταρα του κολεού της δέσμης. Για να παράγουν αυτή την επιπλέον ATP, τα κύτταρα του κολεού της δέσμης χρησιμοποιούν τον μηχανισμό της κυκλικής ροής ηλεκτρονίων που γνωρίσαμε λίγο νωρίτερα (βλ. Εικόνα 10.15). Για την ακρίβεια, μάλιστα, το μόνο φωτοσύστημα που έχουν τα κύτταρα αυτά είναι το PS I, επομένως η κυκλική ροή ηλεκτρονίων είναι η μόνη φωτοσυνθετική μέθοδος που διαθέτουν για να παράγουν ATP.

Σκοπός του παραπάνω μηχανισμού των φυτών C_4 είναι η άντληση CO_2 από τα κύτταρα του μεσοφύλλου και η μεταφορά τους στον κολεό της δέσμης. Με αυτό τον τρόπο, η συγκέντρωση του CO_2 παραμένει σε υψηλά επίπεδα και η rubisco των κυττάρων του κολεού μπορεί να δεσμεύσει αποτελεσματικά το CO_2 , χωρίς να «αδρανοποιείται» από το O_2 . Το τμήμα του μηχανισμού που παίζει τον ρόλο της προωθητικής αντλίας του CO_2 είναι ο κύκλος αντιδράσεων της καρβοξυλάσης-PEP και της αναγέννησης του PEP, που τροφοδοτείται ενεργειακά από την ATP. Με αυτό τον τρόπο, η φωτοσύνθεση C_4 καταφέρνει να ελαχιστοποιήσει το φαινόμενο της φωτοαναπνοής και να αυξήσει την πα-

ραγωγή σακχάρων. Είναι προφανές ότι αυτή η φωτοσυνθετική προσαρμογή συνιστά ιδιαίτερο πλεονέκτημα στις περιοχές εκείνες όπου, λόγω υψηλών θερμοκρασιών και έντονου φωτισμού, τα στόματα των φυτών παραμένουν μισόκλειστα κατά τη διάρκεια της ημέρας. Μάλιστα, σε αυτά ακριβώς τα περιβάλλοντα εξελίχθηκαν τα φυτά C_4 και συνεχίζουν να ευδοκίμουν μέχρι σήμερα.

Φυτά CAM

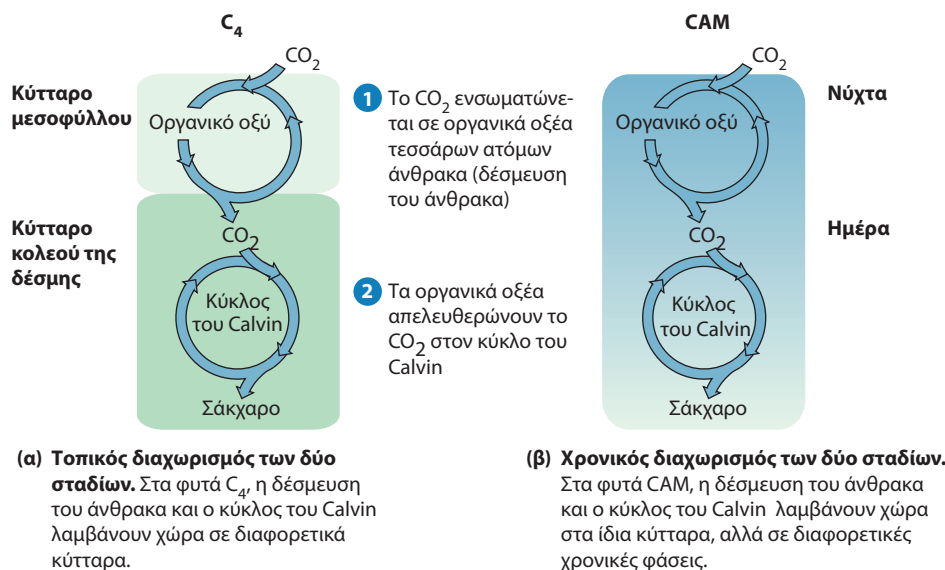
Πολλά φυτικά είδη που ζουν σε ξηρές περιοχές (π.χ. πολλά παχύφυτα, κακτοειδή, ο ανανάς και διάφοροι αντιπρόσωποι άλλων φυτικών οικογενειών) έχουν αναπτύξει μια διαφορετική φωτοσυνθετική προσαρμογή. Τα φυτά αυτά ανοίγουν τα στόματά τους κατά τη διάρκεια της νύχτας και τα κλείνουν την ημέρα, δηλαδή συμπεριφέρονται κατά τρόπο αντίστροφο από εκείνο των υπόλοιπων φυτών. Το κλείσιμο των στομάτων στη διάρκεια της ημέρας βοηθά μεν να διατηρηθεί το υδατικό περιεχόμενο των εν λόγω φυτών, ταυτόχρονα όμως εμποδίζει την είσοδο του CO_2 στα φύλλα. Έτσι, τα φυτά αυτά προσλαμβάνουν CO_2 κατά τη διάρκεια της νύχτας, όταν είναι ανοιχτά τα στόματά τους, και το ενσωματώνουν σε διάφορα οργανικά οξέα. Ο συγκεκριμένος τρόπος δέσμευσης του άνθρακα ονομάζεται **μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae** ή **CAM** (Crassulacean Acid Metabolism) και έχει πάρει την ονομασία του από την οικογένεια Crassulaceae, που περιλαμβάνει τα είδη των παχυφύτων στα οποία πρωτοανακαλύφθηκε η διεργασία αυτή. Τα οργανικά οξέα που παράγονται στα **φυτά CAM** κατά τη διάρκεια της νύχτας αποθηκεύονται στα χυμοτόπια των κυττάρων του μεσοφύλλου, όπου και παραμένουν μέχρι το κλείσιμο των στομάτων το πρωί. Όταν με την έλευση της ημέρας και την έναρξη των φω-



Σακχαροκάλαμο



Ανανάς



► **Εικόνα 10.20 Σύγκριση της φωτοσύνθεσης στα φυτά C_4 και CAM.** Και στις δύο προσαρμογές, **1** το CO_2 ενσωματώνεται αρχικά σε οργανικά οξέα και **2** κατόπιν μεταφέρεται στον κύκλο του Calvin. Οι οδοί C_4 και CAM συνιστούν δύο διαφορετικές εξελικτικές λύσεις στο πρόβλημα της συνέχισης της φωτοσύνθεσης, ενώ τα στόματα είναι εν μέρει ή εντελώς κλειστά τις ζεστές και ξηρές ημέρες.

τεινών αντιδράσεων μπορεί πλέον να αρχίσει η τροφοδοσία του κύκλου του Calvin με ATP και NADPH, το CO_2 απελευθερώνεται από τα οργανικά οξέα που δημιουργήθηκαν την προηγούμενη νύχτα και μεταφέρεται στους χλωροπλάστες, όπου ενσωματώνεται στα σάκχαρα.

Παρατηρήστε στην **Εικόνα 10.20** ότι η οδός CAM και η οδός C_4 εμφανίζουν μια σημαντική ομοιότητα. Και στις δύο, το διοξείδιο του άνθρακα ενσωματώνεται αρχικά σε κάποια ενδιάμεση οργανική ένωση πριν εισέλθει στον κύκλο του Calvin. Εκεί που διαφέρουν οι δύο οδοί είναι στο ότι, ενώ τα αρχικά στάδια δέσμευσης του άνθρακα και ο κύκλος του Calvin διεξάγονται στα φυτά C_4 σε διαφορετικά κύτταρα (τοπικός διαχωρισμός), στα φυτά CAM τα δύο στάδια λαμβάνουν χώρα στο ίδιο κύτταρο αλλά σε διαφορετικές χρονικές φάσεις (χρονικός διαχωρισμός). (Δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι όλα τα φυτά, είτε CAM είτε C_4 είτε C_3 , χρησιμοποιούν τελικά τον κύκλο του Calvin για να παραγάγουν σάκχαρα από διοξείδιο του άνθρακα.)

ΕΛΕΓΧΟΣ ΕΝΝΟΙΩΝ

10.4

1. Εξηγήστε γιατί η φωτοαναπνοή μειώνει την αποδοτικότητα της φωτοσύνθεσης.
2. Το γεγονός ότι τα κύτταρα του κολεού της δέσμης στα φυτά C_4 διαθέτουν μόνο το φωτοσύστημα PS I (και όχι το PS II) επηρεάζει τη συγκέντρωση O_2 . Ποια ακριβώς είναι αυτή η επίδραση και πώς θα μπορούσε να έχει ευεργετικά αποτελέσματα για το φυτό;
3. **ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...;** Πώς αναμένετε να επηρεαστεί η σχετική παρουσία των φυτών C_3 , C_4 και CAM σε μια περιοχή όπου το κλίμα μεταβάλλεται και γίνεται πολύ πιο θερμό και ξηρό;

Για προτεινόμενες απαντήσεις, βλ. Παράρτημα Α.

Η σημασία της φωτοσύνθεσης:

Ανακεφαλαίωση

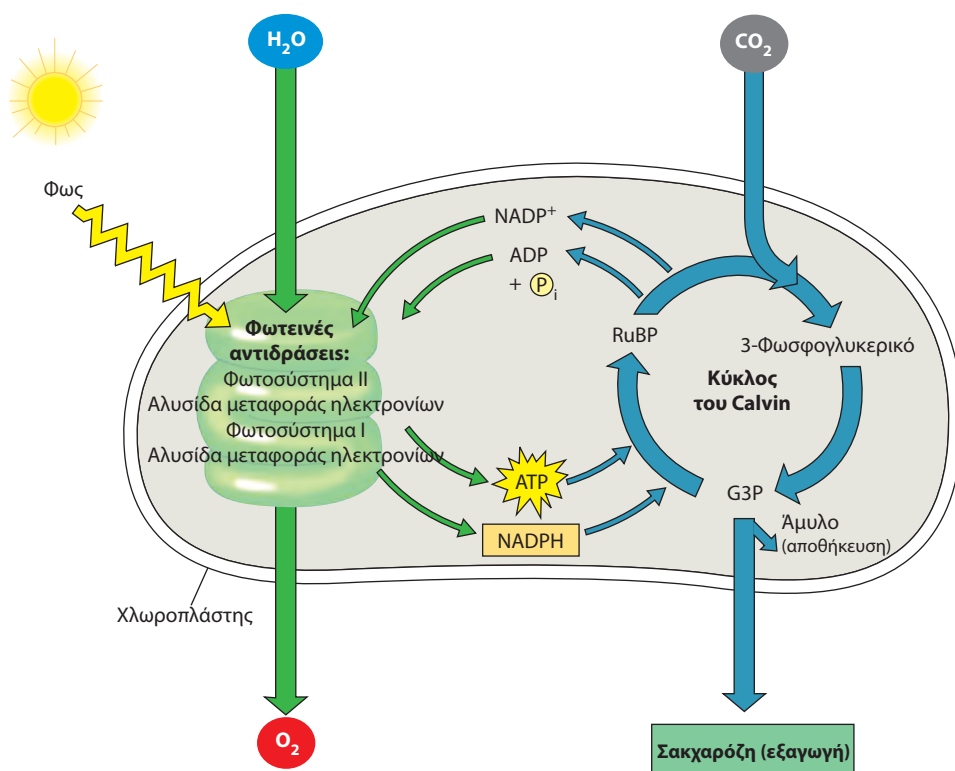
Σε αυτό το κεφάλαιο παρακολουθήσαμε την πορεία της φωτοσύνθεσης από τα φωτόνια μέχρι τα μόρια των τροφών. Οι φωτεινές αντιδράσεις συλλέγουν την ηλιακή ακτινοβολία και τη χρησιμοποιούν για να παράγουν ATP και να μεταφέρουν ηλεκτρόνια από το νερό στην ATP και στο NADP^+ . Ο κύκλος του Calvin χρησιμοποιεί την ATP και το NADPH για να παράγει σάκχαρο από διοξείδιο του άνθρακα. Η ενέργεια εισέρχεται στους χλωροπλάστες υπό τη μορφή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας και αποθηκεύεται στη χημική ενέργεια των παραγόμενων οργανικών ενώσεων. Μια σύνοψη της φωτοσυνθετικής διεργασίας παρουσιάζεται στην **Εικόνα 10.21**.

Ποια είναι η τύχη των φωτοσυνθετικών προϊόντων; Τα σάκχαρα που παράγονται στους χλωροπλάστες τροφοδοτούν ολόκληρο τον πλανήτη με χημική ενέργεια και ανθρακικούς σκελετούς, που χρησιμοποιούνται για τη σύνθεση των κυριότερων οργανικών μορίων των φυτικών κυττάρων. Το 50% περίπου της φωτοσυνθετικά παραγόμενης οργανικής ύλης καταναλώνεται ως καύσιμο υλικό κατά την κυτταρική αναπνοή των μιτοχονδρίων των φυτικών κυττάρων. Υπό ορισμένες συνθήκες υπάρχει και μια

πρόσθετη απώλεια φωτοσυνθετικών προϊόντων, λόγω του φαινομένου της φωτοαναπνοής.

Από τεχνική άποψη, τα πράσινα κύτταρα είναι τα μόνα αυτότροφα μέρη ενός φυτού. Το υπόλοιπο φυτό εξαρτάται για την επιβίωσή του από τα οργανικά μόρια που παράγονται στα φύλλα και διανέμονται με τα αγγεία. Στα περισσότερα φυτά, ο υδατάνθρακας που εξάγεται από τα φύλλα είναι η σακχαρόζη (ένας δισακχαρίτης). Η σακχαρόζη που φθάνει στα μη φωτοσυνθετικά κύτταρα χρησιμοποιείται είτε ως καύσιμη ύλη για να καλύψει τις ανάγκες της κυτταρικής αναπνοής είτε ως πρόδρομο μόριο σε μια πληθώρα αναβολικών οδών, από τις οποίες παράγονται πρωτεΐνες, λιπίδια και άλλα προϊόντα. Σημαντικό ποσοστό των σακχάρων, και συγκεκριμένα της γλυκόζης, πολυμερίζεται και σχηματίζει τον πολυσακχαρίτη κυτταρίνη. Η διεργασία αυτή είναι ιδιαίτερα έντονη στα φυτικά κύτταρα που βρίσκονται ακόμη στο στάδιο της ανάπτυξης και ωρίμανσης. Η κυτταρίνη συνιστά το κύριο συστατικό των κυτταρικών τοιχωμάτων και το πιο διαδεδομένο οργανικό μόριο των φυτών, ίσως μάλιστα και ολόκληρης της επιφάνειας του πλανήτη.

Τα περισσότερα φυτά καταφέρνουν να παράγουν σε ημερήσια βάση περισσότερα οργανικά υλικά απ' όσα χρειάζονται ως καύσιμα για την κυτταρική αναπνοή ή ως πρό-



► **Εικόνα 10.21 Σύνοψη της φωτοσύνθεσης.** Στο διάγραμμα αναφέρονται τα κύρια αντιδρώντα και προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων και του κύκλου του Calvin στους χλωροπλάστες των φυτικών κυττάρων. Ολόκληρη η σειρά των διεργασιών εξαρτάται από τη δομική ακεραιότητα του χλωροπλάστη και των μεμβρανών του. Τα ένζυμα των χλωροπλάστων και του κυτταροπλάσματος μετατρέπουν την 3-φωσφορική γλυκεραλδεΐδη (G3P), το άμεσο προϊόν του κύκλου του Calvin, σε πολλές άλλες οργανικές ενώσεις.

Οι φωτεινές αντιδράσεις:

- Διεκπεραιώνονται από μόρια της θυλακοειδούς μεμβράνης
- Μετατρέπουν την ενέργεια του φωτός στη χημική ενέργεια των ATP και NADPH
- Διασπούν H_2O και απελευθερώνουν O_2 στην ατμόσφαιρα

Οι αντιδράσεις του κύκλου του Calvin:

- Εκτελούνται στο στρώμα
- Χρησιμοποιούν ATP και NADPH για να μετατρέψουν το CO_2 στο σάκχαρο G3P
- Επιστρέφουν ADP, ανόργανο φωσφόρο και NADP^+ στις φωτεινές αντιδράσεις

δρομα μόρια για τη βιοσύνθεση. Η περίσσεια σακχάρων αποθηκεύεται υπό μορφή αμύλου εν μέρει στους ίδιους τους χλωροπλάστες και εν μέρει στα αποθηκευτικά κύτταρα των ριζών, των φυμάτων, των σπόρων και των καρπών. Ωστόσο, δεν πρέπει να ξεχνούμε ότι η κατανάλωση των μορίων που παράγονται με τη φωτοσύνθεση και χρησιμεύουν για τη θρέψη των ετερότροφων οργανισμών (στους οποίους ανήκει και ο άνθρωπος) δεν περιορίζεται μόνο στο άμυλο, αλλά περιλαμβάνει επίσης τα φύλλα, τις ρίζες, τους βλαστούς, τους καρπούς, ενίοτε και ολόκληρο το φυτικό σώμα.

Η φωτοσύνθεση είναι μια διεργασία πλανητικής κλίμακας, στην οποία οφείλεται η ύπαρξη του οξυγόνου στην

ατμόσφαιρα της Γης. Η συνολική παραγωγικότητα των μικροσκοπικών χλωροπλάστων σε ό,τι αφορά την παραγωγή τροφίμων είναι γιγαντιαία. Έχει υπολογιστεί ότι με τη φωτοσύνθεση παράγονται 160 δισεκατομμύρια μετρικοί τόνοι υδατανθράκων κάθε χρόνο (ένας μετρικός τόνος ισούται με 1.000 kg). Αυτή η οργανική ύλη ισοδυναμεί με 60 τρισεκατομμύρια αντίτυπα του βιβλίου που κρατάτε στα χέρια σας, που αν μπορούσαμε να τα στοιβάξουμε το ένα πάνω στο άλλο θα καλύπταμε 17 φορές την απόσταση Γης-Ηλίου! Καμιά άλλη χημική διεργασία στον πλανήτη μας δεν μπορεί να συγκριθεί σε παραγωγικότητα με τη φωτοσύνθεση. Και καμιά άλλη διεργασία δεν είναι τόσο σημαντική για τη ζωή στη Γη όσο αυτή.

Κεφάλαιο 10 Επανάληψη

ΣΥΝΟΨΗ ΒΑΣΙΚΩΝ ΕΝΝΟΙΩΝ

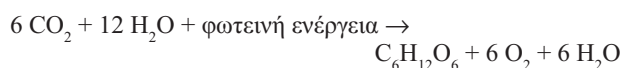
Τ Μ Η Μ Α

10.1

Η φωτοσύνθεση μετατρέπει την ενέργεια του φωτός στη χημική ενέργεια των τροφών (σ. 228-232)

► **Χλωροπλάστες: Οι θέσεις της φωτοσύνθεσης στα φυτά** Στους αυτότροφους ευκαρυώτες, η φωτοσύνθεση γίνεται στους χλωροπλάστες, τα οργανίδια που περιέχουν τα θυλακοειδή. Τα θυλακοειδή σχηματίζουν σωρούς που ονομάζονται θυλακωσωροί (grana).

► **Ακολουθώντας τα άτομα κατά τη φωτοσύνθεση: Επιστημονική διερεύνηση** Η συνολική αντίδραση της φωτοσύνθεσης είναι η ακόλουθη:



Οι χλωροπλάστες διασπούν το νερό σε υδρογόνο και οξυγόνο, ενσωματώνοντας τα ηλεκτρόνια του υδρογόνου σε μόρια σακχάρων. Η φωτοσύνθεση είναι μια οξειδοαναγωγική διαδικασία στην οποία οξειδώνεται το H_2O και ανάγεται το CO_2 .

► **Τα δύο στάδια της φωτοσύνθεσης: Προεπισκόπηση** Στα θυλακοειδή, οι φωτεινές αντιδράσεις διασπούν νερό, απελευθερώνουν O_2 και παράγουν ATP και NADPH. Στο στρώμα, ο κύκλος του Calvin σχηματίζει σάκχαρα από το CO_2 , χρησιμοποιώντας την ενέργεια της ATP και την αναγωγική ισχύ του NADPH.

Τ Μ Η Μ Α

10.2

Οι φωτεινές αντιδράσεις μετατρέπουν την ηλιακή ακτινοβολία στη χημική ενέργεια των ATP και NADPH (σ. 232-242)

► **Η φύση του ηλιακού φωτός** Το φως είναι μια μορφή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας. Τα χρώματα του ορατού φωτός περιέχουν τα μήκη κύματος που τροφοδοτούν τη φωτοσύνθεση.

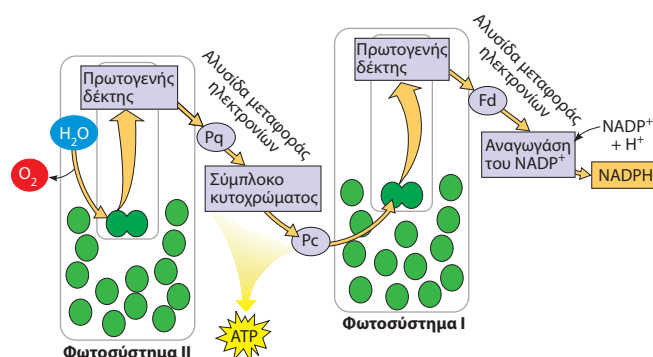
► **Φωτοσυνθετικές χρωστικές: Οι υποδοχείς του φωτός** Κάθε χρωστική απορροφά ένα συγκεκριμένο μήκος κύμα-

τος του φωτός. Κύρια φωτοσυνθετική χρωστική των φυτών είναι η χλωροφύλλη α. Οι υπόλοιπες βοηθητικές χρωστικές απορροφούν διαφορετικά μήκη κύματος του φωτός και μεταβιβάζουν την ενέργεια στη χλωροφύλλη α.

► **Διέγερση της χλωροφύλλης από το φως** Όταν μια χρωστική απορροφά ένα φωτόνιο, ένα ηλεκτρόνιο του μορίου της ωθείται σε τροχιακό υψηλότερης ενέργειας, προκαλώντας μετάβαση ολόκληρου του μορίου της χρωστικής από τη θεμελιώδη στη διεγερμένη κατάσταση. Η διεγερμένη κατάσταση είναι ασταθής. Σε απομονωμένα μόρια χρωστικών, τα ηλεκτρόνια τείνουν να επιστρέψουν στη θεμελιώδη κατάσταση, αποδίδοντας θερμότητα ή/και φως.

► **Ένα φωτοσύστημα: Σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης που συνδέεται με σύμπλοκα συλλογής του φωτός** Ένα φωτοσύστημα αποτελείται από ένα σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης γύρω από το οποίο βρίσκονται τα σύμπλοκα συλλογής του φωτός. Αυτά διοχετεύουν την ενέργεια των φωτονίων στο σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης. Η απορρόφηση ενέργειας από το ειδικό ζεύγος μορίων χλωροφύλλης α στο κέντρο αντίδρασης προκαλεί μετάβαση ενός ηλεκτρονίου των μορίων αυτών σε υψηλότερο ενεργειακό επίπεδο και τέλος τη μεταφορά του στον πρωτογενή δέκτη ηλεκτρονίων. Το σύμπλοκο του κέντρου αντίδρασης στο φωτοσύστημα Ι περιέχει μόρια της χλωροφύλλης α τύπου P700, ενώ εκείνο του φωτοσυστήματος ΙΙ μόρια χλωροφύλλης α τύπου P680.

► **Μη κυκλική (γραμμική) ροή ηλεκτρονίων** Η ροή ηλεκτρονίων κατά τη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων παράγει NADPH, ATP και οξυγόνο.



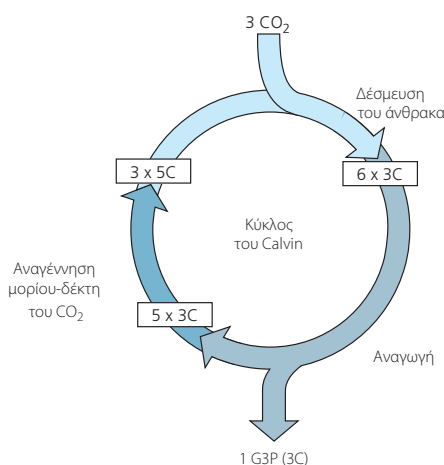
- **Κυκλική ροή ηλεκτρονίων** Κυκλική ροή των ηλεκτρονίων συμβαίνει μόνο στο φωτοσύστημα I και οδηγεί σε αύξηση της παραγωγής ATP, αλλά δεν συνοδεύεται από παραγωγή NADPH ή O_2 .
- **Σύγκριση της χημειώσωσης στους χλωροπλάστες και στα μιτοχόνδρια** Και στα δύο οργανίδια, οι οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις των αλυσίδων μεταφοράς ηλεκτρονίων δημιουργούν μια διαβάθμιση συγκέντρωσης εκατέρωθεν μιας μεμβράνης. Αυτή η πρωτονιεργετική δύναμη χρησιμοποιείται από τη συνθάση της ATP για την παραγωγή ATP.

Τ Μ Η Μ Α

10.3

Ο κύκλος του Calvin μετατρέπει CO_2 σε σάκχαρα χρησιμοποιώντας την ενέργεια των ATP και NADPH (σ. 242-244)

- Ο κύκλος του Calvin λαμβάνει χώρα στο στρώμα και χρησιμοποιεί τα ηλεκτρόνια του NADPH και την ενέργεια της ATP. Για κάθε τρία μόρια CO_2 που δεσμεύονται στον κύκλο του Calvin τελικά παράγεται ένα G3P, που κατόπιν μετατρέπεται σε γλυκόζη και άλλα οργανικά μόρια.



Τ Μ Η Μ Α

10.4

Στις θερμές και ξηρές περιοχές έχουν αναπτυχθεί εναλλακτικοί μηχανισμοί δέσμευσης του διοξειδίου του άνθρακα (σ. 244-247)

- **Φωτοαναπνοή: ένα εξελικτικό κατάλοιπο;** Στις ξηρές και ζεστές ημέρες, τα φυτά C_3 κλείνουν τα στόματά τους για να προφυλαχθούν από την απώλεια νερού. Το οξυγόνο που παράγεται από τις φωτεινές αντιδράσεις αρχίζει να συσσωρεύεται και, με τη διεργασία της φωτοαναπνοής, αντικαθιστά το CO_2 στο ενεργό κέντρο της rubisco. Η διεργασία αυτή καταναλώνει οργανικά καύσιμα και απελευθερώνει CO_2 χωρίς να παράγονται ATP ή υδατάνθρακες.
- **Φυτά C_4** Τα φυτά C_4 ελαχιστοποιούν το κόστος της φωτοαναπνοής ενσωματώνοντας το CO_2 σε ενώσεις τεσσάρων ατόμων άνθρακα στα κύτταρα του μεσοφύλλου. Οι ενώσεις αυτές εξάγονται κατόπιν στα κύτταρα του κολεού της δέσμης, όπου απελευθερώνουν το διοξείδιο του άνθρακα για να χρησιμοποιηθεί στον κύκλο του Calvin.
- **Φυτά CAM** Τα φυτά CAM ανοίγουν τα στόματά τους τη νύχτα, ενσωματώνοντας το CO_2 σε οργανικά οξέα που αποθηκεύονται στα κύτταρα του μεσοφύλλου. Κατά τη διάρκεια της ημέρας, τα στόματα κλείνουν και το CO_2 απελευθερώνεται από τα οργανικά οξέα για να χρησιμοποιηθεί στον κύκλο του Calvin.
- **Η σημασία της φωτοσύνθεσης: Ανακεφαλαίωση** Οι οργανικές ουσίες που παράγονται με τη φωτοσύνθεση παρέχουν τόσο την ενέργεια όσο και τις πρώτες ύλες για όλα τα οικοσυστήματα του πλανήτη μας.

ΕΛΕΓΤΕ ΤΙΣ ΓΝΩΣΕΙΣ ΣΑΣ

ΕΡΩΤΗΣΕΙΣ ΑΥΤΟΑΞΙΟΛΟΓΗΣΗΣ

- Οι φωτεινές αντιδράσεις τροφοδοτούν τον κύκλο του Calvin με
 - φωτεινή ενέργεια.
 - CO_2 και ATP.
 - H_2O και NADPH.
 - ATP και NADPH.
 - σάκχαρα και O_2 .
- Ποια από τις παρακάτω αλληλουχίες αναπαριστά ορθά την ηλεκτρονιακή ροή κατά τη φωτοσύνθεση;
 - $NADPH \rightarrow O_2 \rightarrow CO_2$
 - $H_2O \rightarrow NADPH \rightarrow$ κύκλος του Calvin
 - $NADPH \rightarrow$ χλωροφύλλη $\rightarrow$ κύκλος του Calvin
 - $H_2O \rightarrow$ φωτοσύστημα I $\rightarrow$ φωτοσύστημα II
 - $NADPH \rightarrow$ αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων $\rightarrow O_2$
- Ως **μηχανισμός**, η φωτοφωσφορυλίωση μοιάζει περισσότερο με
 - τη φωσφορυλίωση σε επίπεδο υποστρώματος κατά τη γλυκόλυση.
 - την οξειδωτική φωσφορυλίωση κατά την κυτταρική αναπνοή.
 - τον κύκλο του Calvin.
 - τη δέσμευση του άνθρακα.
 - την αναγωγή του $NADP^+$.
- Τι κοινό έχει η φωτοσύνθεση στα φυτά C_4 και στα φυτά CAM;
 - Και στις δύο περιπτώσεις χρησιμοποιείται μόνο το φωτοσύστημα I.
 - Και στις δύο κατηγορίες φυτών, η παραγωγή σακχάρων γίνεται εκτός του κύκλου του Calvin.
 - Η rubisco δεν χρησιμοποιείται σε κανένα από τα δύο φυτά για τη δέσμευση του άνθρακα.
 - Και οι δύο κατηγορίες φυτών παράγουν το μεγαλύτερο μέρος των σακχάρων τους στο σκοτάδι.
 - Τα θυλακοειδή δεν μετέχουν στη φωτοσύνθεση σε καμία από τις δύο κατηγορίες φυτών.
- Ποια διεργασία καθοδηγείται πιο άμεσα από την ηλιακή ακτινοβολία;
 - η άντληση πρωτονίων και η δημιουργία διαβάθμισης του pH εκατέρωθεν της θυλακοειδούς μεμβράνης
 - η δέσμευση του άνθρακα στο στρώμα
 - η αναγωγή μορίων $NADP^+$
 - η απομάκρυνση ηλεκτρονίων από τα μόρια της χλωροφύλλης
 - η σύνθεση ATP

6. Ποια από τις ακόλουθες προτάσεις περιγράφει ορθότερα τη διαφορά ανάμεσα στους ετερότροφους και στους αυτότροφους οργανισμούς;
- Μόνον οι ετερότροφοι οργανισμοί χρειάζονται οργανικές ενώσεις από το περιβάλλον τους.
 - Η κυτταρική αναπνοή χαρακτηρίζει μόνο τους ετερότροφους οργανισμούς.
 - Μόνον οι ετερότροφοι οργανισμοί έχουν μιτοχόνδρια.
 - Μόνον οι αυτότροφοι οργανισμοί μπορούν να τραφούν μόνοι τους χρησιμοποιώντας CO_2 και άλλα ανόργανα θρεπτικά συστατικά.
 - Μόνον οι ετερότροφοι οργανισμοί χρειάζονται οξυγόνο.
7. Ποιο από τα παρακάτω δεν συμβαίνει κατά τον κύκλο του Calvin;
- δέσμευση του άνθρακα
 - οξείδωση του NADPH
 - απελευθέρωση O_2
 - αναγέννηση μορίου-δέκτη του CO_2
 - κατανάλωση της ATP

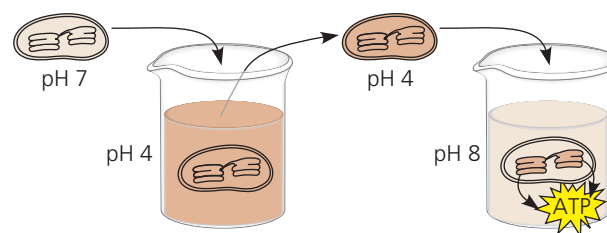
Για τις απαντήσεις των ερωτήσεων αυτοαξιολόγησης, βλ. Παράρτημα Α.

ΣΥΣΧΕΤΙΣΗ ΜΕ ΤΗΝ ΕΞΕΛΙΞΗ

8. Η φωτοαναπνοή μπορεί να μειώσει την αποδοτικότητα της φωτοσύνθεσης στην καλλιέργησιμη σόγια μέχρι και κατά 50%. Αναμένετε το ποσοστό αυτό να είναι υψηλότερο ή χαμηλότερο στα άγρια συγγενικά είδη της σόγιας, και γιατί;

ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΗ ΑΝΑΖΗΤΗΣΗ

9. **ΣΧΕΔΙΑΣΤΕ!** Το ακόλουθο διάγραμμα αναπαριστά ένα πείραμα με απομονωμένους χλωροπλάστες. Αρχικά, προκλήθηκε οξίνιση των χλωροπλάστων με τη διατήρησή τους για κάποιο χρονικό διάστημα σε διάλυμα με pH 4. Όταν το pH



του θυλακοειδούς χώρου έφθασε το 4, οι χλωροπλάστες μεταφέρθηκαν σε βασικό διάλυμα με pH 8. Στη συνέχεια, οι χλωροπλάστες αφέθηκαν να παραγάγουν ATP στο σκοτάδι. Σχεδιάστε σε μεγέθυνση ένα τμήμα της θυλακοειδούς μεμβράνης από το διάλυμα των χλωροπλάστων με pH 8. Σχεδιάστε τη συνθάση της ATP. Σημειώστε τις περιοχές υψηλής και χαμηλής συγκέντρωσης H^+ . Σχεδιάστε την κατεύθυνση της ροής πρωτονίων μέσω του ενζύμου και την αντίδραση σχηματισμού της ATP. Τελικά, τα μόρια της σχηματιζόμενης ATP θα βρεθούν μέσα ή έξω από το θυλακοειδές; Πώς εξηγείται η ικανότητα των χλωροπλάστων του πειράματος να παράγουν ATP στο σκοτάδι;

ΕΠΙΣΤΗΜΗ, ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΚΟΙΝΩΝΙΑ

10. Τα επιστημονικά δεδομένα δείχνουν ότι η αυξανόμενη συσσώρευση CO_2 στην ατμόσφαιρα από την καύση ξύλου και ορυκτών καυσίμων συμβάλλει στο φαινόμενο της «υπερθέρμανσης», δηλαδή στην αύξηση της μέσης θερμοκρασίας του πλανήτη. Αν και τα τροπικά δάση βροχής συμμετέχουν, όπως υπολογίζεται, στην παγκόσμια φωτοσύνθεση με ποσοστό πάνω από 20%, εν τούτοις η κατανάλωση τεράστιων ποσοτήτων CO_2 από τα δάση αυτά φαίνεται να επιδρά ελάχιστα ή και καθόλου στη μείωση της υπερθέρμανσης του πλανήτη. Πώς μπορούμε να εξηγήσουμε αυτό το γεγονός; (Υπόδειξη: Σκεφθείτε τι συμβαίνει αν οι θρεπτικές ύλες που παράγει ένα δέντρο τροπικού δάσους βροχής καταναλωθούν από ένα ζώο ή αν το δέντρο πεθαίνει.)

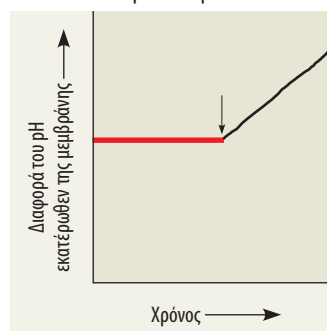
Το κύτταρο θα πρέπει να 19πλασιάσει τον ρυθμό κατανάλωσης γλυκόζης (στη ζύμωση παράγονται 2 μόρια ATP, ενώ στην κυτταρική αναπνοή 38).

Έλεγχος εννοιών 9.6

1. Τα λίπη είναι πολύ πιο ανηγμένα από τους υδατάνθρακες, με άλλα λόγια τα λίπη είναι πολύ λιγότερο οξειδωμένα από τους υδατάνθρακες. Τα μόρια των λιπών έχουν πολλές μονάδες $-\text{CH}_2-$, στις οποίες τα ηλεκτρόνια κατανέμονται ισότιμα στο σύνολο των δεσμών τους. Αντίθετα, τα ηλεκτρόνια σε ένα μόριο υδατάνθρακα είναι μερικώς οξειδωμένα (δηλαδή δεν κατανέμονται ισότιμα στους δεσμούς), επειδή αρκετά από αυτά έλκονται από τα άτομα οξυγόνου του υδατάνθρακα. **2.** Όταν καταναλώνουμε περισσότερη τροφή απ' όση χρειαζόμαστε για τις μεταβολικές μας διεργασίες, το σώμα την αποθηκεύει υπό μορφή του λίπους, για μεταγενέστερη χρήση. **3.** Θα αρχίσει να συσσωρεύεται AMP με αποτέλεσμα να αυξηθεί η δραστητικότητα της φωσφοφρουκτοκινάσης, άρα και ο ρυθμός της γλυκόλυσης. Εφόσον, σύμφωνα με τα δεδομένα της ερώτησης, δεν υπάρχει οξυγόνο, το κύτταρο θα συνεχίσει να μετατρέπει το πυροσταφυλικό σε γαλακτικό μέσω της γαλακτικής ζύμωσης, προσφέροντας μια πηγή ATP.

Ερωτήσεις αυτοαξιολόγησης

1. β 2. δ 3. γ 4. γ 5. α 6. α 7. δ 8. β 9. β
10.



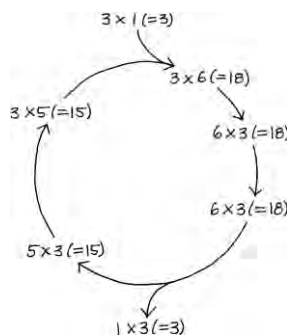
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 10

Ερωτήσεις εικόνων

Εικόνα 10.9 Μέσα από το φίλτρο θα περνούσαν τα μήκη κύματος του ερυθρού φωτός, αλλά όχι και του κυανού-ιώδους. Κατά συνέπεια, τα βακτήρια δεν θα συγκεντρώνονταν στην περιοχή του κυανού-ιώδους, άρα θα απουσίαζε από το φάσμα η αριστερή κορυφή. Ωστόσο, η δεξιά κορυφή του φάσματος δράσης θα εξακολουθούσε να υπάρχει, δεδομένου ότι το κόκκινο φως εξακολουθεί να περνά από το φίλτρο και να χρησιμοποιείται για φωτοσύνθεση.

Εικόνα 10.11 Στο ακέραιο φύλλο, τα περισσότερα ηλεκτρόνια που διεγείρονται από την απορρόφηση του φωτός χρησιμοποιούνται για να τροφοδοτήσουν ενεργειακά τις αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης.

Εικόνα 10.18



Στον κύκλο εισέρχονται συνολικά τρία άτομα άνθρακα, το ένα μετά το άλλο, υπό τη μορφή τριών μεμονωμένων μορίων CO_2 , και εξέρχονται, ανά τρεις περιστροφές του κύκλου, υπό τη μορφή ενός μορίου με τρία άτομα άνθρακα (G3P).

Έλεγχος εννοιών 10.1

1. Το CO_2 εισέρχεται στα φύλλα μέσω των στομάτων, ενώ το νερό εισέρχεται στο φυτό από τις ρίζες και φθάνει στα φύλλα μέσω αγγείων.

ων. **2.** Χρησιμοποιώντας για τη σήμανση των ουσιών το ^{18}O , ένα βαρύ ισότοπο του οξυγόνου, ο van Niel μπόρεσε να δείξει ότι το οξυγόνο που παράγεται κατά τη τη φωτοσύνθεση προέρχεται από το νερό και όχι από το CO_2 . **3.** Οι φωτεινές αντιδράσεις δεν θα μπορούσαν να συνεχίσουν την παραγωγή ATP και NADPH στο διηλεκτρικό, χωρίς να τροφοδοτούνται με τα ADP, NADP^+ και P_i που παράγει ο κύκλος του Calvin. Οι δύο κύκλοι αλληλοεξαρτώνται.

Έλεγχος εννοιών 10.2

1. Το πράσινο, επειδή το πράσινο φως είναι εκείνο που διέρχεται και ανακλάται περισσότερο (δεν απορροφάται) από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές. **2.** Σε έναν ακέραιο χλωροπλάστη, τα φωτοδιεγερμένα ηλεκτρόνια παγιδεύονται από τον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη, ο οποίος τα εμποδίζει να επιστρέψουν στη βασική τους κατάσταση. Στην απομονωμένη χλωροφύλλη, ωστόσο, δεν υπάρχει ο πρωτογενής ηλεκτρονιοδέκτης και τα φωτοδιεγερμένα ηλεκτρόνια επιστρέφουν αμέσως στη βασική κατάσταση, εκπέμποντας θερμότητα και φως. **3.** Αρχικός δότης ηλεκτρονίων είναι το H_2O . Το NADP^+ δέχεται τα ηλεκτρόνια στο τέλος της αλυσίδας και ανάγεται σε NADPH. **4.** Σε αυτό το πείραμα, η ταχύτητα σύνθεσης της ATP θα άρχιζε να μειώνεται και τελικά η σύνθεση ATP θα σταματούσε εντελώς. Επειδή η ένωση που προσθέσαμε εμποδίζει τη δημιουργία διαβάθμισης πρωτονίων εκατέρωθεν της μεμβράνης, η συνθάση της ATP δεν θα μπορεί να συνεχίσει την καταλυτική λειτουργία της.

Έλεγχος εννοιών 10.3

1. 6, 18, 12. **2.** Όσο περισσότερη δυναμική ενέργεια περιέχει ένα μόριο τόσο περισσότερη ενέργεια και αναγωγική δύναμη απαιτείται για τη δημιουργία του. Η γλυκόζη είναι πολύτιμη πηγή ενέργειας, επειδή είναι ένα έντονα ανηγμένο μόριο και έχει αποθηκεύσει μεγάλες ποσότητες δυναμικής ενέργειας στα ηλεκτρόνια της. Η αναγωγή του CO_2 σε γλυκόζη απαιτεί άφθονη ενέργεια και αναγωγική δύναμη, υπό τη μορφή μεγάλου αριθμού μορίων ATP και NADPH, αντίστοιχα. **3.** Οι φωτεινές αντιδράσεις απαιτούν ADP και NADP^+ που δεν σχηματίζονται σε επαρκείς ποσότητες (από ATP και NADPH) αν σταματήσει ο κύκλος του Calvin.

Έλεγχος εννοιών 10.4

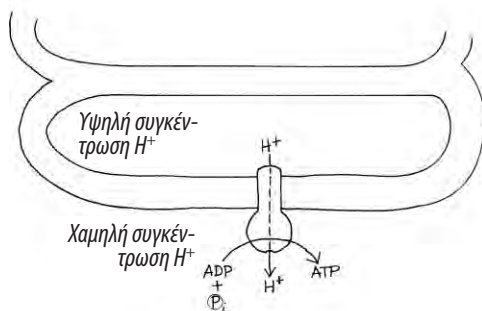
1. Η φωτοαναπνοή μειώνει την αποδοτικότητα της φωτοσύνθεσης διότι προσθέτει οξυγόνο, αντί για CO_2 , στον κύκλο του Calvin. Αποτέλεσμα είναι, αφ' ενός να μη γίνεται σύνθεση σακχάρου (αφού δεν δεσμεύεται άνθρακας) και αφ' ετέρου, αντί για σχηματισμό, να έχουμε κατανάλωση O_2 . **2.** Χωρίς το PS II, τα κύτταρα του κολεού της δέσμης δεν μπορούν να παράγουν O_2 , συνεπώς παρακάμπτεται ο ανταγωνισμός του O_2 με το CO_2 , σε ό,τι αφορά τη δέσμευσή τους στη rubisco. **3.** Τα είδη C_4 και CAM θα αντικαθιστούσαν πολλά από τα είδη C_3 .

Ερωτήσεις αυτοαξιολόγησης

1. δ 2. β 3. β 4. γ 5. δ 6. δ 7. γ

Επιστημονική αναζήτηση

9.



Η ATP θα καταλήξει έξω από το θυλακοειδές. Οι χλωροπλάστες θα μπόρεσουν να συνθέσουν ATP στο σκοτάδι διότι, λόγω του συγκεκριμένου πειραματικού χειρισμού, δημιουργείται τεχνητά η διαβάθμιση συγκέντρωσης πρωτονίων εκατέρωθεν της θυλακοειδούς μεμβράνης. Στο συγκεκριμένο πείραμα, επομένως, δεν είναι απαραίτητη η συμ-

μετοχή των φωτεινών αντιδράσεων για τη δημιουργία της διαβάθμισης H^+ που απαιτείται για να λειτουργήσει η συνθάση της ATP.