



Φωτοσυνθετικά γονίδια στα φυτά

Μοριακή Βιολογία και
Γενετική Φυτών

REVIEW

Photosynthetic gene expression in higher plants

James O. Berry · Pradeep Yerramsetty ·
Amy M. Zielinski · Christopher M. Mure

Received: 28 March 2013 / Accepted: 26 June 2013
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2013

J. O. Berry (✉) · P. Yerramsetty · A. M. Zielinski · C. M. Mure
Department of Biological Sciences, University at Buffalo,
Buffalo, NY 14260, USA
e-mail: camjob@buffalo.edu

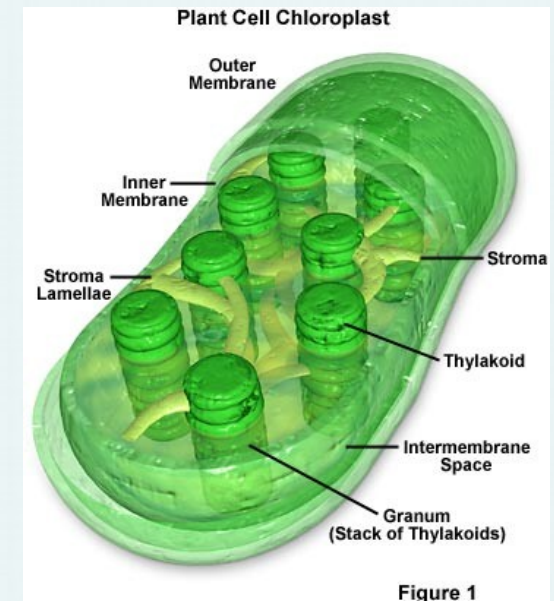
Published online: 10 July 2013

Επίσης και από:

- επιστημονικά άρθρα
- υλικό στο διαδίκτυο
- διαλέξεις κ. Βουλγαρίδου

Φωτοσύνθεση

- Η φωτοσύνθεση στα φυτά είναι μια ιδιαίτερα σύνθετη διαδικασία που περιλαμβάνει διαδοχικά στάδια:
 - Τη φωτοσυνθετική μεταφορά των ηλεκτρονίων (PET): **φωτεινές αντιδράσεις**
 - Τον κύκλο Calvin-Benson, δηλαδή τη φωτοσυνθετική δέσμευση του άνθρακα (C3 cycle): **σκοτεινές αντιδράσεις**
 - Βήματα που περιλαμβάνουν την αφομοίωση, τη μεταφορά και την αξιοποίηση των οργανικών ενώσεων - προϊόντων της φωτοσύνθεσης

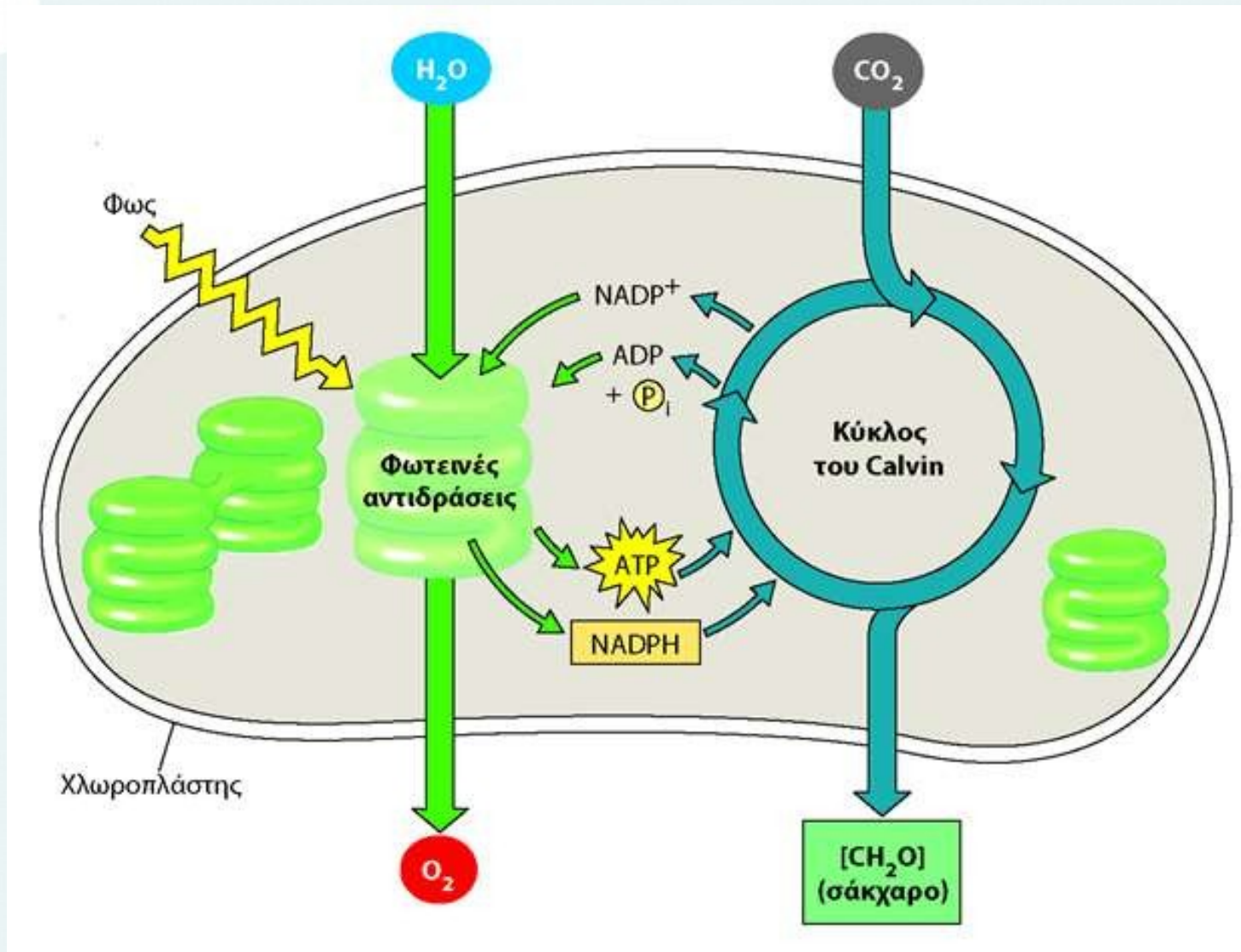


Γονίδια της φωτοσύνθεσης

- Τα στάδια της φωτοσύνθεσης στα ανώτερα φυτά είναι διακριτά αλλά επικαλύπτονται
- Απαιτούν τα προϊόντα από **εκατοντάδες** γονίδια που κωδικοποιούν πρωτεΐνες
 - στο πυρηνικό DNA
 - στο χλωροπλαστικό DNA
- Το προϊόν κάθε γονιδίου έχει συγκεκριμένο ρόλο αλλά όλα μαζί αλληλεπιδρούν σε ένα ευρύ δίκτυο φωτοσυνθετικών γονιδίων, ρυθμιστικών παραγόντων, σηματοδοτών και μεταβολικών διεργασιών



Φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις



Το φυτικό γονιδίωμα

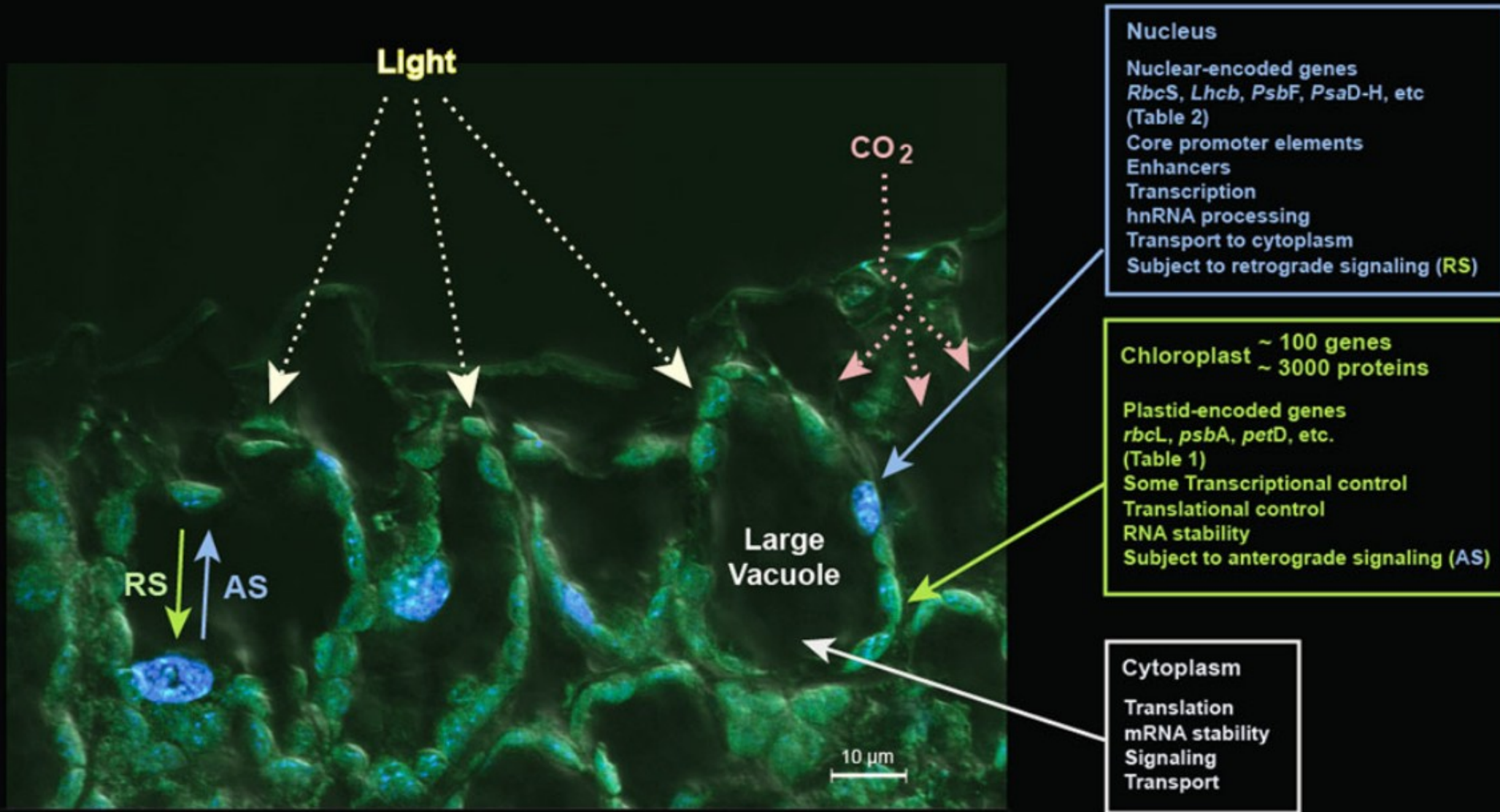
Table 1 General comparison of the *A. thaliana* nuclear, plastid and mitochondrial genomes (based on the TAIR10.1)

From: [The chloroplast genome: a review](#)

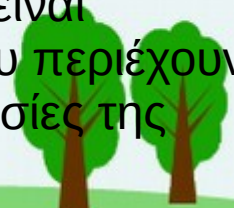
	Nucleus	Plastid	Mitochondrion
Genome size (bp)	119,668,634	154,478	367,808
Number of genes	38,311	129	284
Number of protein coding genes	48,265	85 (87)	33
GC content (%)	36.05	36.3	44.8
tRNA	684	37	22

GC content (%) guanine-cytosine content



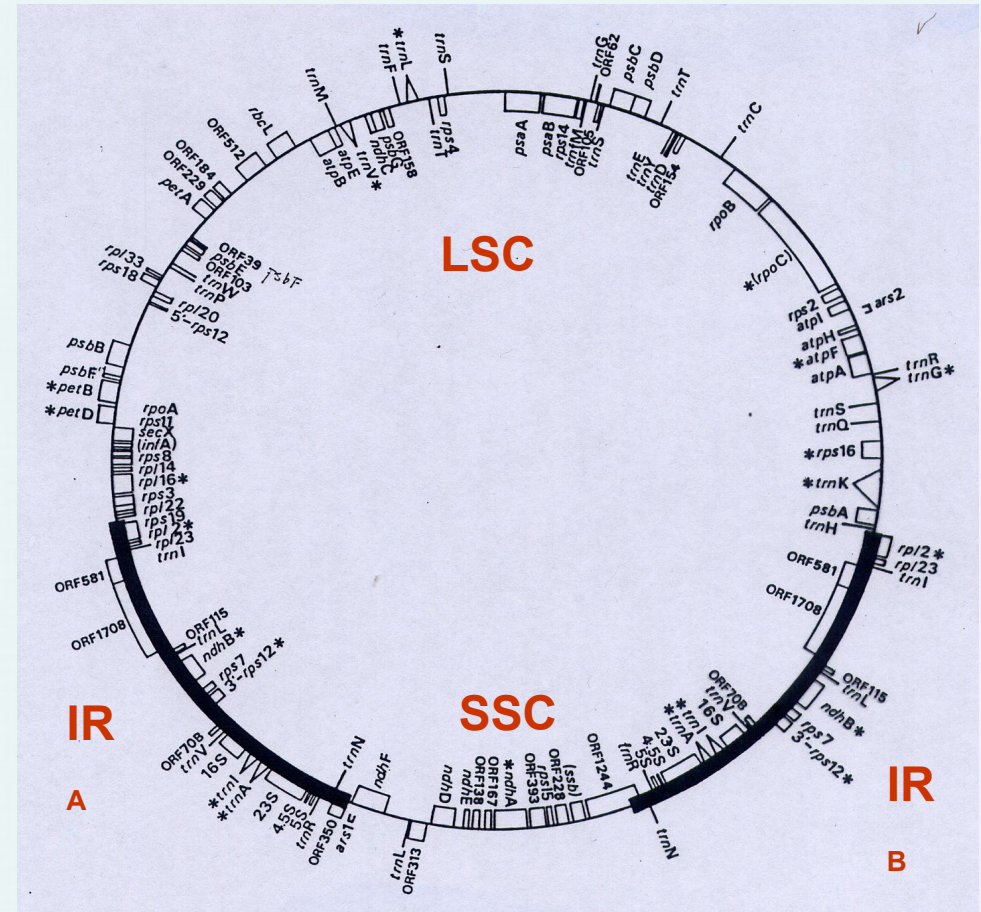


Φωτοσυνθετικά κύτταρα του *Arabidopsis thaliana*, όπως φαίνονται σε μικροσκόπιο laser (LSCM). Με πράσινο χρώμα φαίνονται τα κυτταρικά τοιχώματα και οι χλωροπλάστες. Το DNA είναι χρωματισμένο μπλε. Διακρίνονται οι πυρήνες των κυττάρων και οι χλωροπλάστες που περιέχουν DNA. Στα πλαίσια αναφέρονται τα πιο σημαντικά γονίδια και οι πιο σημαντικές διεργασίες της φωτοσύνθεσης.



Το χλωροπλαστικό DNA

- Το γονιδίωμα του χλωροπλάστη (cpDNA ή plastome) αποτελείται από:
 - μεγάλες αντεστραμμένες επαναλήψεις (large inverted repeats IRa & IRb)
 - ένα μεγάλο μονό αντίγραφο (large single-copy LSC)
 - ένα μικρό μονό αντίγραφο (small single-copy SSC)
- Ακολουθεί τη μητρική γραμμή καταγωγής στα αγγειόσπερμα
 - στα γυμνόσπερμα μεταφέρεται με τη γύρη και ακολουθεί την πατρική γραμμή καταγωγής



Lycium chinense

Table 1. Base composition in the chloroplast genome of *L. chinense*.

Region	Positions	T/U (%)	C (%)	A (%)	G (%)	Total (bp)
LSC		32.7	18.3	31.4	17.5	86,595
IRB		28.4	20.7	28.5	22.4	25,476
SSC		33.9	16.8	33.7	15.5	18,209
IRA		28.5	22.4	28.4	20.7	25,476
Total		31.5	19.2	30.7	18.6	155,756
CDS		31.3	17.9	30.5	20.3	79,700
	1st position	25.0	18.6	30.9	25.3	26,567
	2nd position	34.0	19.6	28.5	18.3	26,567
	3rd position	35.0	15.5	32.7	17.6	26,566



Young et al. 2019



Table 2. List of genes annotated in the chloroplast genomes of *L. chinense*.

Classification of Genes	Gene Names	Number
Photosystem I	<i>psaA, psaB, psaC, psaI, psaJ</i>	5
Photosystem II	<i>psbA, psbB, psbC, psbD, psbE, psbF, psbH, psbI, psbJ, psbK, psbL, psbM, psbN, psbT, psbZ</i>	15
Cytochrome b/f complex	<i>petA, petB *</i> , <i>petD *</i> , <i>petG, petL, petN</i>	6
ATP synthase	<i>atpA, atpB, atpE, atpF, atpH, atpI</i>	6
NADH dehydrogenase	<i>ndhA *</i> , <i>ndhB *</i> (×2), <i>ndhC, ndhD, ndhE, ndhF, ndhG, ndhH, ndhI, ndhJ, ndhK</i>	12 (1)
RubisCO large subunit	<i>rbcL</i>	1
RNA polymerase	<i>rpoA, rpoB, rpoC1, rpoC2</i>	4
Ribosomal proteins (SSC)	<i>rps2, rps3, rps4, rps7</i> (×2), <i>rps8, rps11, rps12 **</i> (×2), <i>rps14, rps15, rps16 *</i> , <i>rps18, rps19</i>	14 (2)
Ribosomal proteins (LSC)	<i>rpl2</i> (×2), <i>rpl14, rpl16, rpl20, rpl22, rpl23</i> (×2), <i>rpl32, rpl33, rpl36</i>	11
Ribosomal RNAs	<i>rrn 4.5</i> (×2), <i>rrn 5</i> (×2), <i>rrn 16</i> (×2), <i>rrn 23</i> (×2)	8 (4)
Protein of unknown function	<i>ycf1</i> (×2), <i>ycf2</i> (×2), <i>ycf3 **</i> , <i>ycf4</i>	6 (2)
Transfer RNAs	37 tRNAs (8 contain an intron, 7 in the inverted repeats region)	37 (7)
Other genes	<i>accD, ccsA, cemA, clpP, matK</i>	5
Total		130

* indicates gene containing one intron; while ** indicates gene with two introns.



Young et al. 2019



Chloroplast-encoded genes

- Οι χλωροπλάστες είναι φωτοσυνθετικά πλαστίδια στους πράσινους ιστούς των φυτών και έχουν δικό τους γονιδίωμα
 - κυκλικό και κλειστό μόριο DNA (προκαρυωτικού τύπου)
 - 120-160 Kb
- Πολλά από τα γονίδια που βρίσκονται στο χλωροπλαστικό γονιδίωμα (**cpDNA**) κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες που συμμετέχουν στις φωτεινές και στις σκοτεινές αντιδράσεις
 - Chloroplast-encoded genes
 - μεταγράφονται, μεταφράζονται, ρυθμίζονται και εκφράζονται εξ ολοκλήρου στον χλωροπλάστη
- Ονοματολογία: γονίδια των οργανιδιακών γονιδιωμάτων (mtDNA, cpDNA) γράφονται με μικρό αρχικό γράμμα, ενώ αυτά του πυρηνικού DNA με κεφαλαίο



Chloroplast-encoded genes

Γονίδια cpDNA:

rDNA μικρής μονάδας (κίτρινο)

rDNA μεγάλης μονάδας (πορτοκαλί)

υποθετικά χλωροπλαστικά ORF (μπεζ)

γονίδια πρωτεϊνών της φωτοσύνθεσης (πράσινο)

γονίδια άλλων πρωτεϊνών (κόκκινο)

γονίδια rRNA (μπλε)

γονίδια tRNA (μαύρο)

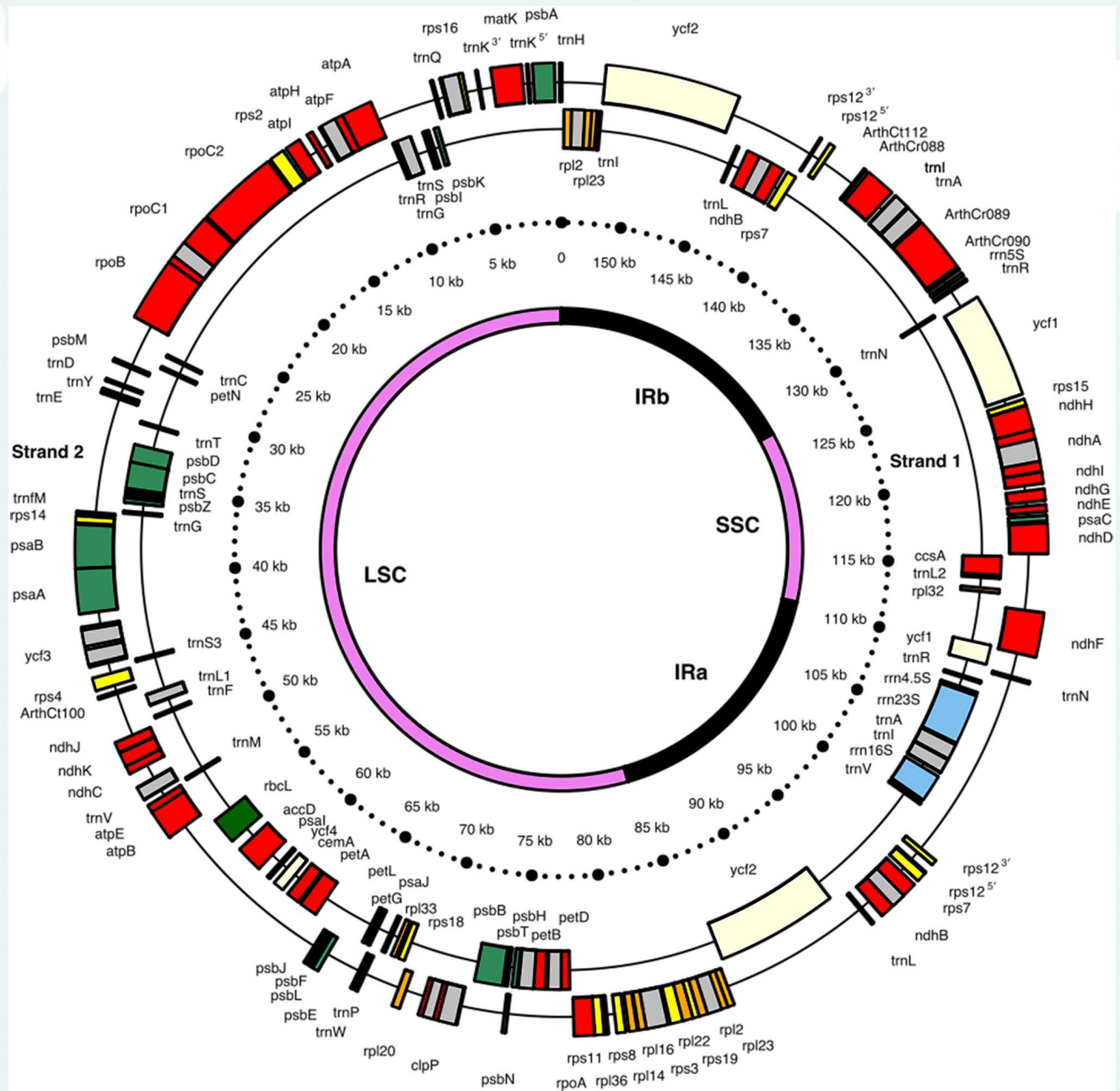


Table 1 Representative chloroplast-encoded genes, their associated photosynthetic proteins, and function

Gene	Protein/enzyme	Function	References
Chloroplast-encoded photosynthetic genes			
<i>rbcL</i>	Rubisco (large subunit)	Photosynthetic carbon fixation	Patel and Berry (2008)
<i>psaA-C, I, J</i>	Photosystem I components	Electron transport	Obokata et al. (1993)
<i>psbA-N, Tc, Z</i>	Photosystem II components	Electron transport	Westhoff et al. (1991) and Barbrook et al. (2010)
<i>petA</i>	Cytochrome <i>f</i>	Electron transport	Bruce and Malkin (1991)
<i>petB</i>	Cytochrome <i>b₆</i>		
<i>petD</i>	Subunit IV of cytochrome <i>b₆f</i> complex		
<i>petG, L</i>	~4kDa subunits of cytochrome <i>b₆f</i> complex		
<i>atpF, H, I</i>	CF ₀ ATPase subunits (I, III, and IV) (transmembrane domain)	ATP synthesis	Green and Hollingsworth (1992)
<i>atpA, B, E</i>	CF ₁ ATPase subunits (α , β , ϵ) (stromal domain)	ATP synthesis	Hennig and Herrmann (1986)
<i>rpl, rps</i>	Large and small subunits of ribosomal proteins	Protein synthesis	Yamaguchi and Subramanian (2000)

Genes that encode components of related complexes are highlighted with the same color

Nuclear-encoded, chloroplast-targeted genes

- Άλλες πρωτεΐνες που απαιτούνται για τη φωτοσύνθεση κωδικοποιούνται από γονίδια που βρίσκονται στο πυρηνικό γονιδίωμα
 - Photosynthesis-Associated Nuclear Genes (**PhANGs**)
- Τα PhANGs μεταγράφονται στον πυρήνα και μεταφράζονται σε ριβοσωμάτια του κυτοπλάσματος
- Αρχικά παράγονται με μία μεταφορική αλληλουχία του χλωροπλάστη (chloroplast transit sequence)
 - αλυσίδα πεπτιδίων που μεταφέρουν τις πρωτεΐνες στους χλωροπλάστες
 - αφαιρούνται στους χλωροπλάστες



Table 2 Representative nuclear-encoded photosynthetic genes, their associated proteins, and function

Gene	Protein/enzyme	Function	References
Nuclear-encoded genes			
<i>RbcS</i>	Rubisco (small subunit)*	Photosynthetic carbon fixation	Patel and Berry (2008)
<i>Rca</i>	Rubisco activase*	Dissociates sugar phosphates from the active site of Rubisco, facilitating carbamylation of a lysine residue/activation	Salvucci and Ogren (1996)
<i>PsaD-H, K, L, N, O</i>	Photosystem I components*	Electron transport	Obokata et al. (1993)
<i>Lhca1(Cabl)-6</i>	Antenna pigment proteins of PSI*	Light harvesting	Tyagi and Guar (2003)
<i>PsbO-Tn, U, W-Y</i>	Photosystem II components*	Electron transport	Lorković et al. (1995)
<i>Lhcb1(CablI)-6</i>	Antenna pigment proteins of PSII*	Light harvesting	Tyagi and Guar (2003)
<i>PetC</i>	Rieske iron–sulfur protein subunit of cytochrome <i>b₆f</i> complex*	Electron transport	deVitry (1994)
<i>PetM</i>	~4 kDa subunit of cytochrome <i>b₆f</i> complex*		deVitry et al. (1996)
<i>PetE</i>	Plastocyanin*	Electron transport	Tyagi and Guar (2003)
<i>PetF</i>	Plastid ferredoxin*		
<i>PetH</i>	Ferredoxin–NADPH-oxidoreductase*		
<i>AtpC, D</i>	CF ₁ subunits (γ , δ) (stromal domain)*	ATP synthesis	Green and Hollingsworth (1992)
<i>AtpG</i>	CF ₀ subunit II (transmembrane domain)*		



Table 2 continued

<i>PGK</i>	Phosphoglycerate kinase	Phosphoryl transfer to ADP producing ATP	Brinkmann and Martin (1996)
<i>GapA/B</i>	Glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase	Glycolysis	Petersen et al. (2006)
<i>Pdk</i>	Pyruvate orthophosphate dikinase	Production of phosphoenolpyruvate for initial CO ₂ acceptance in C ₄ plants	Sheen (1999)
<i>NADP-ME</i>	NADP ⁺ -malic enzyme*	Biosynthetic pathways/photosynthetic. Plastid-localized form responsible for CO ₂ assimilation in some C ₄ plants	Lai et al. (2002)
<i>Ppc</i>	Phosphoenolpyruvate carboxylase	Initial fixation of CO ₂ into oxaloacetate in C ₄ plants	Westhoff and Gowik (2004)
<i>CA1-3</i>	β-Carbonic anhydrase	Catalyzes the interconversion of CO ₂ and bicarbonate for utilization by the primary carboxylating enzymes. Organelle and cytoplasmic localized forms	Tetu et al. (2007)

Proteins marked with an * are targeted to the chloroplasts. Genes that encode components of related complexes are highlighted with the same color



2 step reactions of photosynthesis in C₃ plants

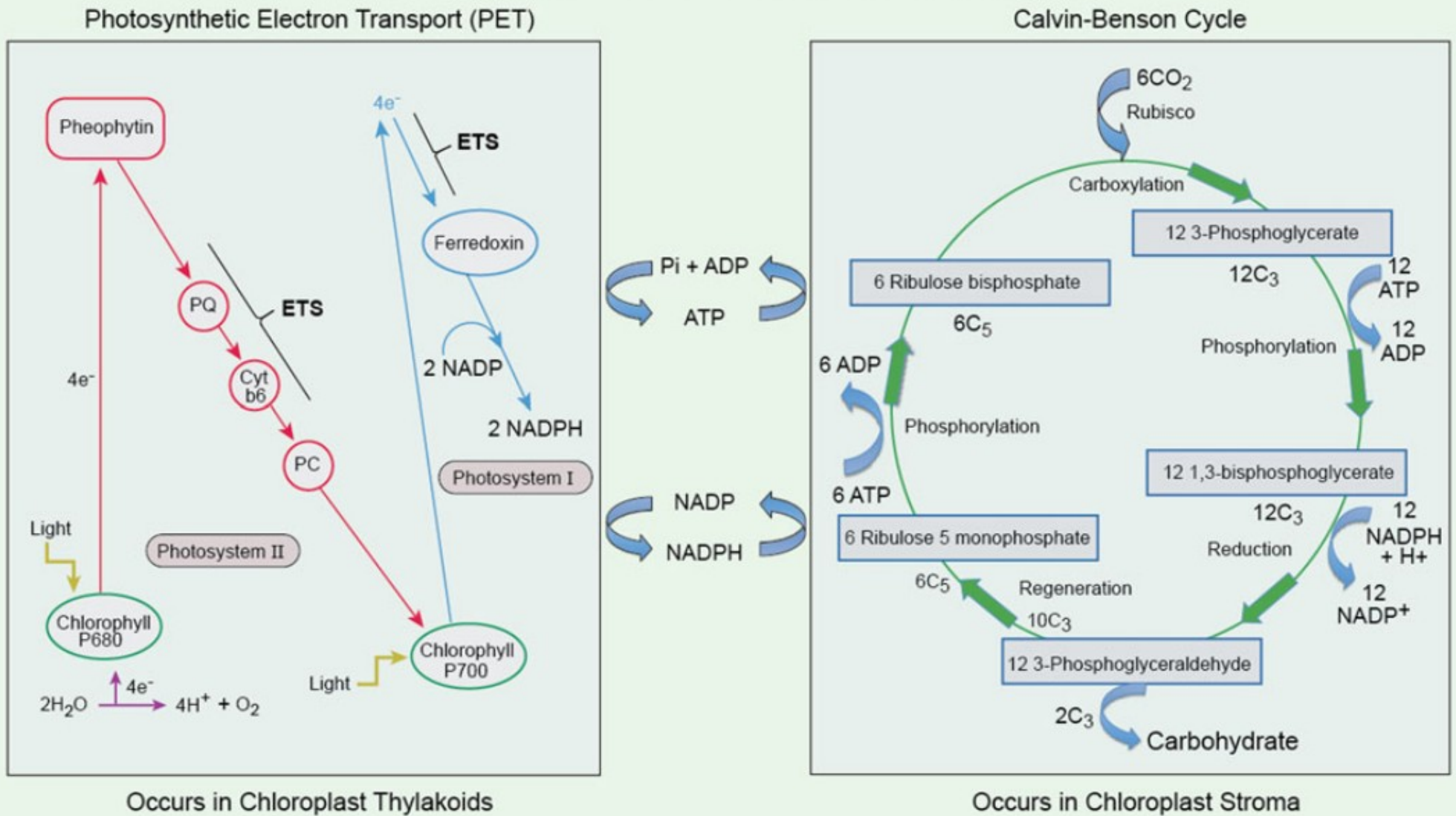


Fig. 2 The two stages of photosynthesis. *Left*, photosynthetic electron transport (PET) occurs via complexes that are embedded in the chloroplast thylakoid membranes. Some PET components are encoded by genes located on the chloroplast genome, others are encoded by the nuclear genome. *Right*, the Calvin-Benson cycle

occurs in the chloroplast stroma. Most components of the Calvin-Benson cycle are encoded by the nuclear genome. For more information about the photosynthetic genes that encode these various components, see text, Tables 1 and 2

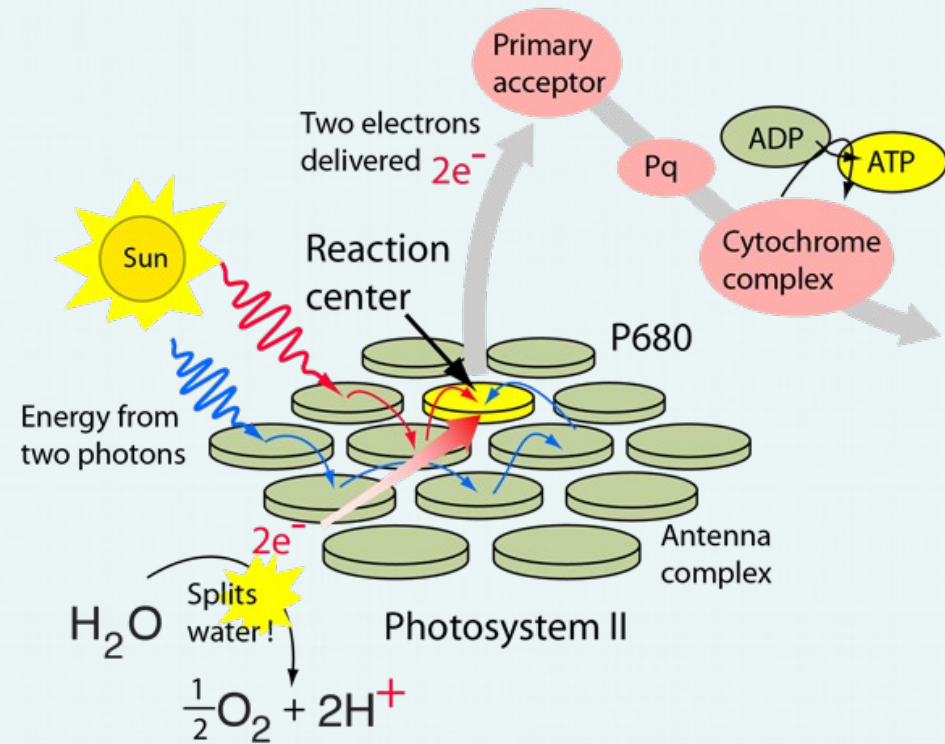
Γονίδια φωτεινών αντιδράσεων

- Υπάρχουν 4 συστήματα που συμμετέχουν στις φωτεινές αντιδράσεις (PET):
 - photosystem II
 - cytochrome *b6f*
 - photosystem I
 - ATP synthase
- Είναι συνδεδεμένα με τις μεμβράνες των θυλακοειδών
- Κάποια γονίδια που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες που απαρτίζουν τα συστήματα αυτά βρίσκονται στο cpDNA ενώ κάποια άλλα στο πυρηνικό DNA



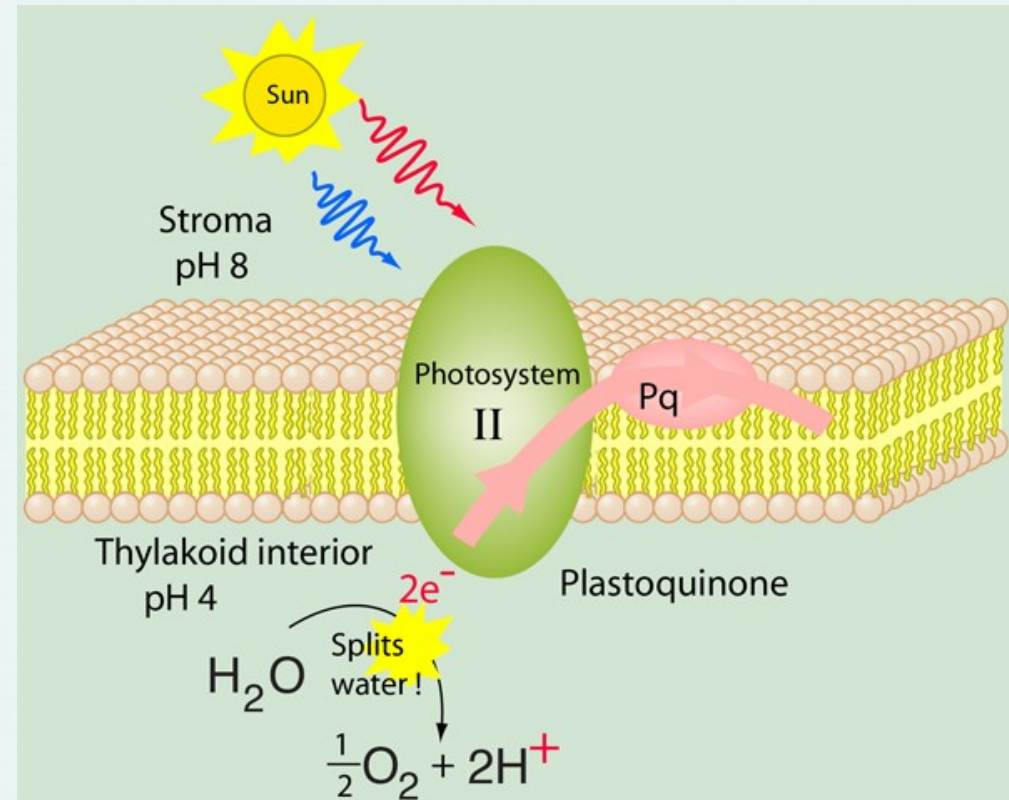
Φωτοσύστημα II (PSII)

- Υπεύθυνο για την αρχική σύλληψη των ηλεκτρονίων από την υδρόλυση
- Χλωροπλαστικά γονίδια μερών του PSII λέγονται **psb**
 - π.χ. *psbA* και *psbB*
- Αντίστοιχα τα πυρηνικά γονίδια των μερών του PSII λέγονται **Psb**
 - π.χ. *PsbO* και *PsbT*
- **Lhcb** genes, που παράγουν πρωτεΐνες που προσδένουν τις χρωστικές (χλωροφύλλη και χρωστικές αντένας στις μεμβράνες των θυλακοειδών για το σχηματισμό του PSII
 - π.χ. *Lhcb1*–*Lhcb6*



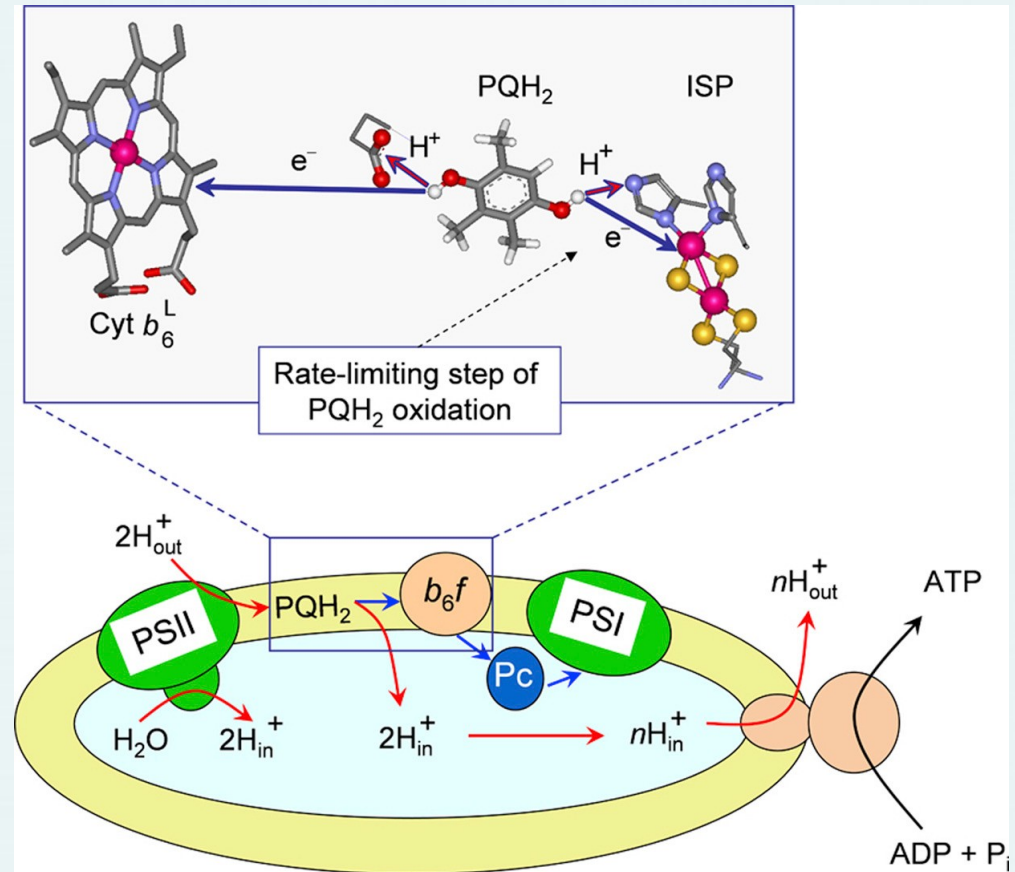
Πλαστοκινόνη (PQ)

- Πολύ σημαντικός παράγοντας των PET
 - δέχεται ηλεκτρόνια από το PSII και τα μεταφέρει στο σύστημα του κυτοχρώματος *b6f*
- Το βιοχημικό μονοπάτι της σύνθεσής της γίνεται στον χλωροπλάστη
 - καθοδηγείται από πολλά πυρηνικά γονίδια
 - π.χ. *Pds1*, *Sps2*, *Vte3*



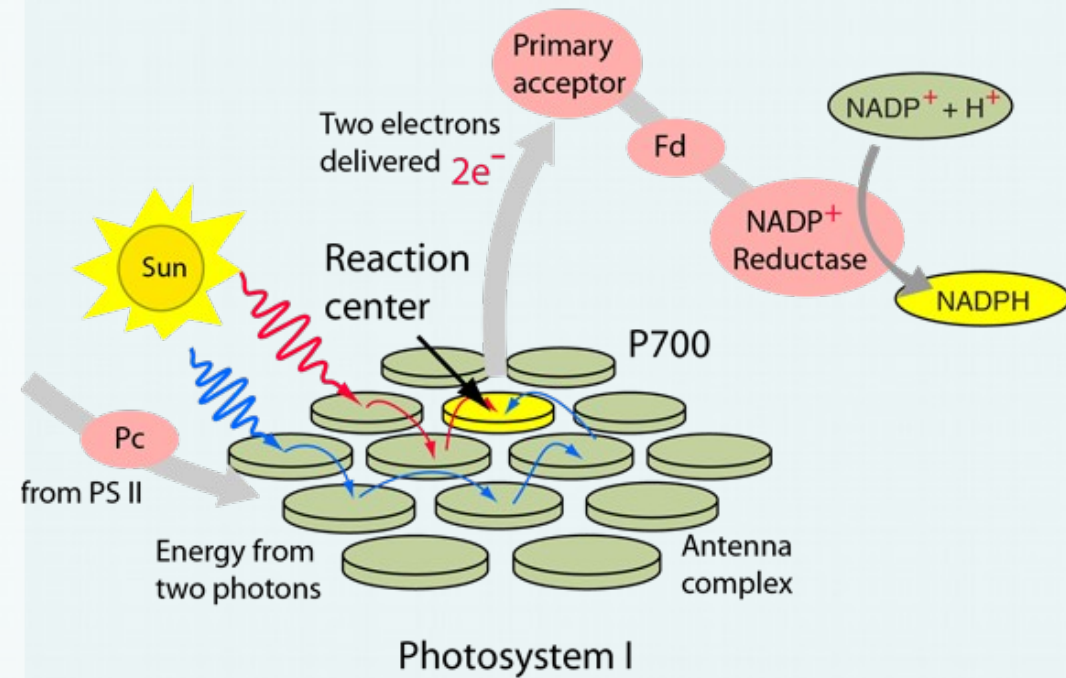
Σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων του κυτοχρώματος *b6f*

- Cytochrome *b6f* photosynthetic electron transfer (PET) complex
- Βρίσκεται στα θυλακοειδή και είναι υπεύθυνο για τη μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση
 - μεταφέρει ηλεκτρόνια από το PSII στο PSI
 - οδηγεί μία κλίμακα πρωτονίων που παράγει ATP μέσα από την κυκλική φωτοφωσφορυλίωση
- Τα περισσότερα γονίδια που παράγουν τα μέρη του συστήματος αυτό λέγονται *pet*
 - π.χ. *petD* (cpDNA), *PetE* και *PetF* (πυρηνικό DNA)



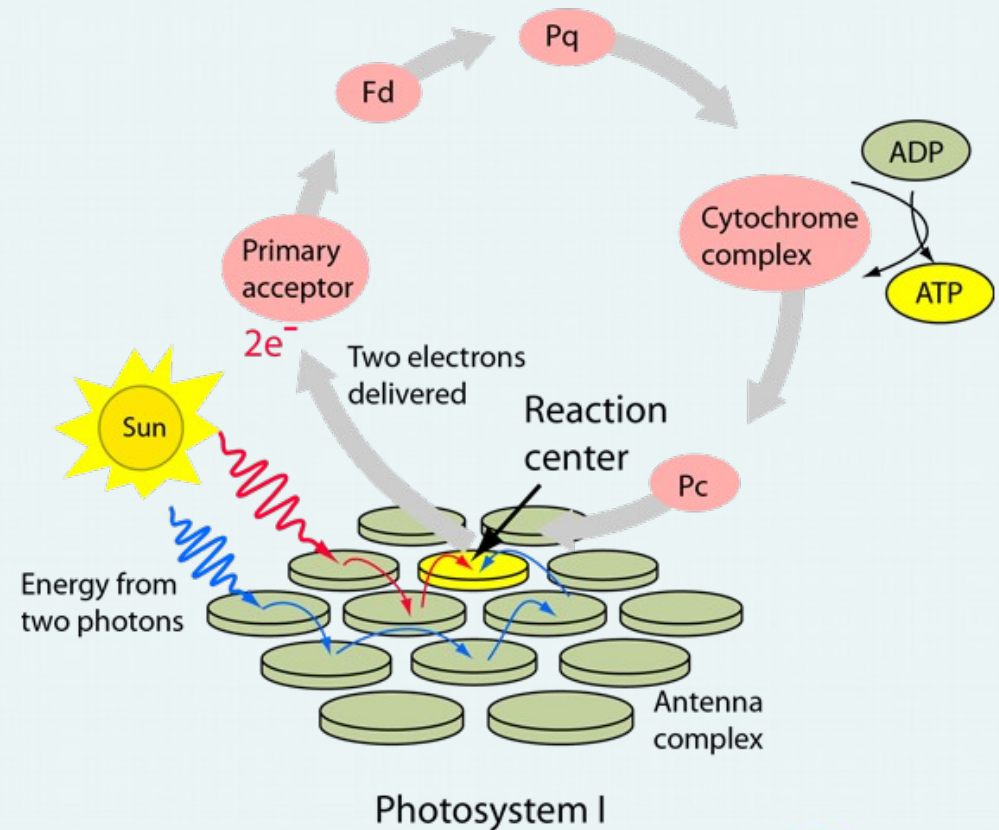
Φωτοσύστημα I (PSI)

- Δέχεται ηλεκτρόνια από το PSII μέσω PET και τα μεταφέρει στη φερρεδοξίνη για την σύνθεση του NADPH
- γονίδια **psa** στο cpDNA
 - *psaA* και *psaB*
- γονίδια **Psa** στο πυρηνικό DNA
 - *PsaD* και *PsaF*
- **Lhca** genes, που παράγουν πρωτεΐνες που προσδένουν τις χρωστικές (χλωροφύλλη και χρωστικές αντένας στις μεμβράνες των θυλακοειδών για το σχηματισμό του PSI
 - π.χ. *Lhca1–Lhca6*

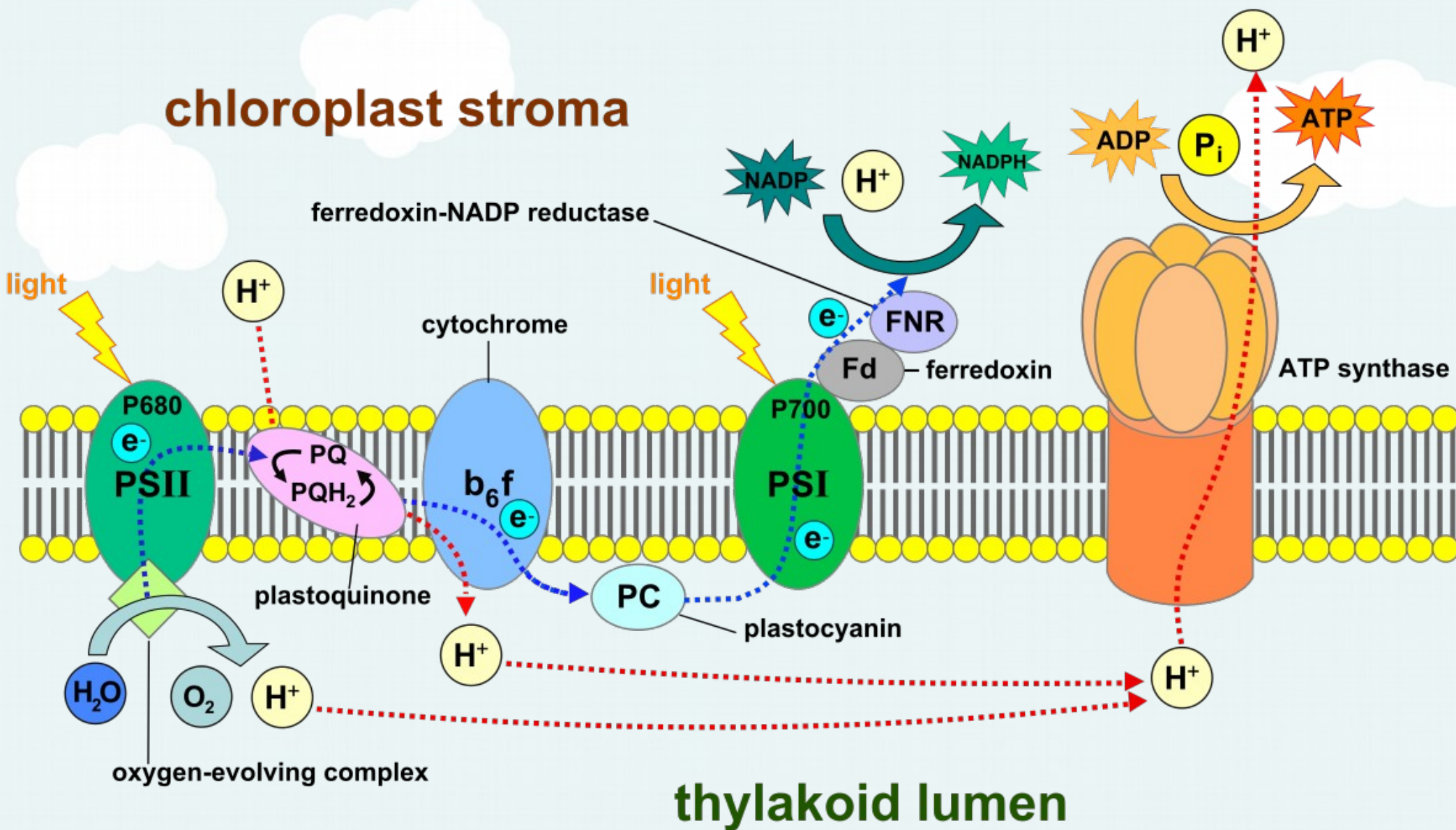


ATP synthase

- Η F-ATPase (ATP synthase) αποτελείται από δύο συνδεδεμένα συστήματα
 - CF₀ στη μεμβράνη του θυλακοειδούς και
 - CF₁ στο στρώμα του χλωροπλάστη
- Παράγουν ATP από την transmembrane proton motive force (PMF), που δημιουργείται από τη δράση των άλλων φωτεινών συστημάτων
 - Γονίδια: *atpA*, *atpB*, *AtpC* και *AtpG*



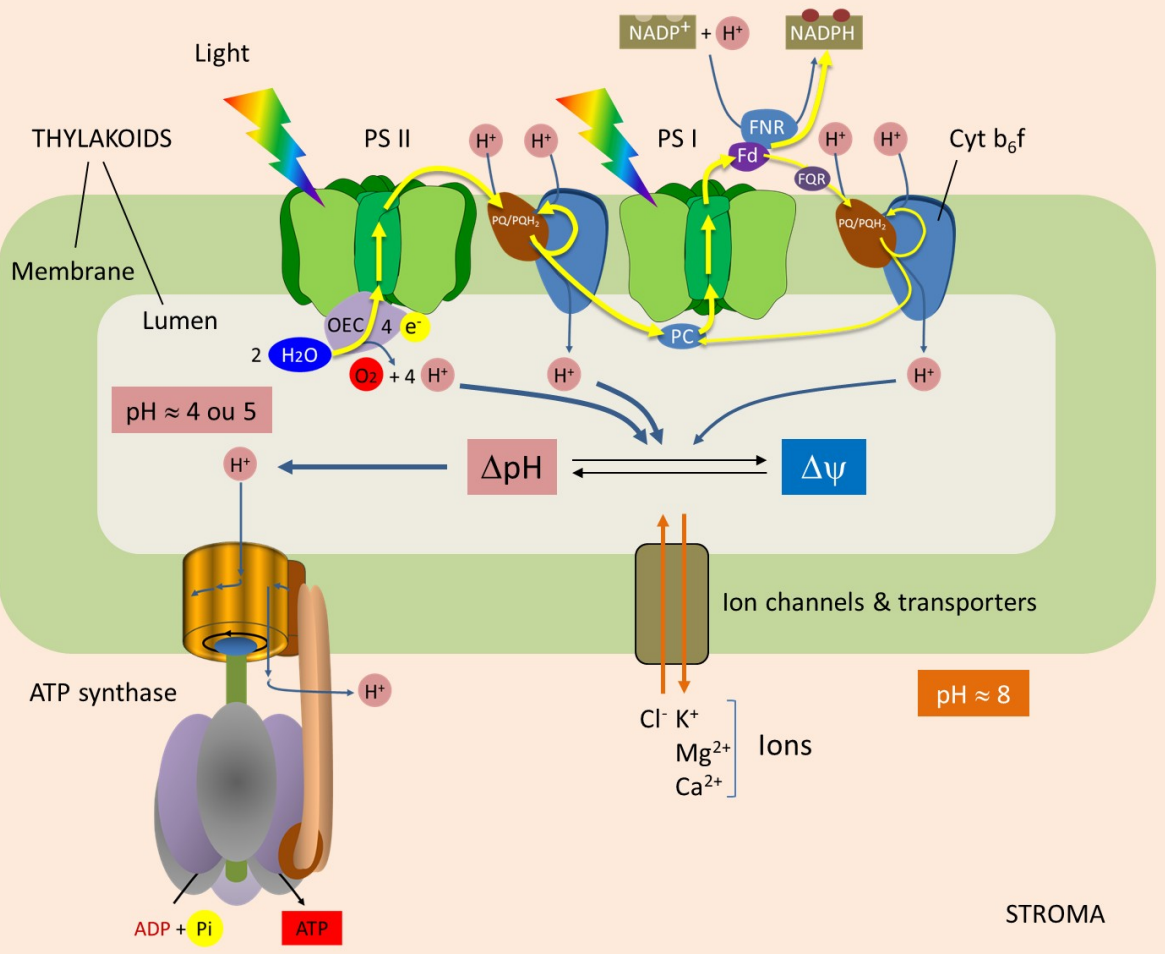
chloroplast stroma



thylakoid lumen

Στο κυτόχρωμα bf τα ηλεκτρόνια μεταπίπτουν σε χαμηλότερη ενεργειακή στάθμη. Η ενέργεια που απελευθερώνεται χρησιμοποιείται για την άντληση πρωτονίων από την περιοχή του στρώματος προς τον αυλό των θυλακοειδών. Με τον τρόπο αυτό επάγουν τον σχηματισμό μιας διαβάθμισης συγκέντρωσης πρωτονίων (H^+), που χρησιμοποιείται για τη σύνθεση ATP με μηχανισμό παρόμοιο με αυτόν της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης.



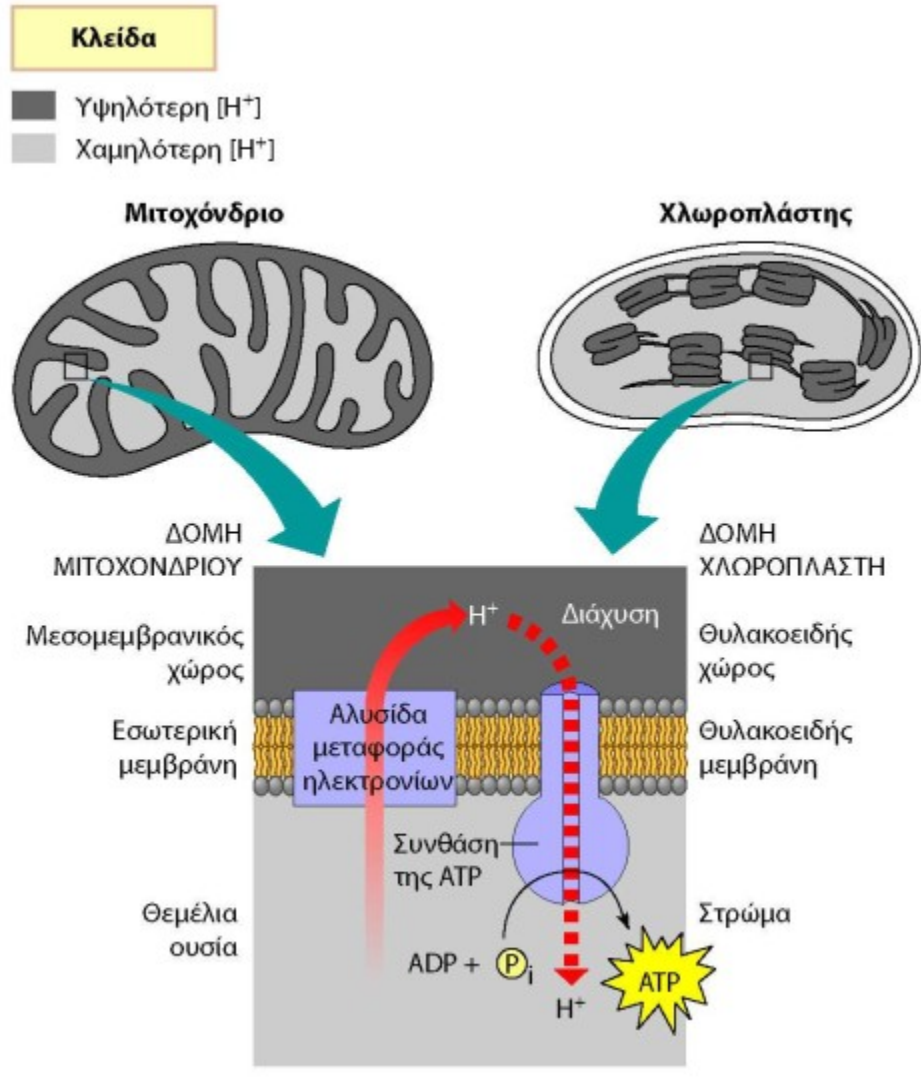


- Λόγω της υψηλής διαφοράς στη διαβάθμιση συγκέντρωσης τους τα H⁺ τείνουν να διαχέονται προς το στρώμα
- Αυτήν την ενέργεια με την μορφή της ηλεκτρομαγνητικής διαβάθμισης εκμεταλλεύεται το ένζυμο συνθάση του ATP
- Η διάχυση των H⁺ διαμέσου του διαύλου που σχηματίζει η συνθάση του ATP (F₀) επάγει την περιστροφή της γ υπομονάδας

- Η περιστροφή της γ υπομονάδας επάγει αλλαγές στην διαμόρφωση της β δομής οδηγώντας στην πρόσδεση των υποστρωμάτων (ADP και φωσφορική ομάδα) και εν συνεχεία στην αποδέσμευση του προϊόντος (ATP)

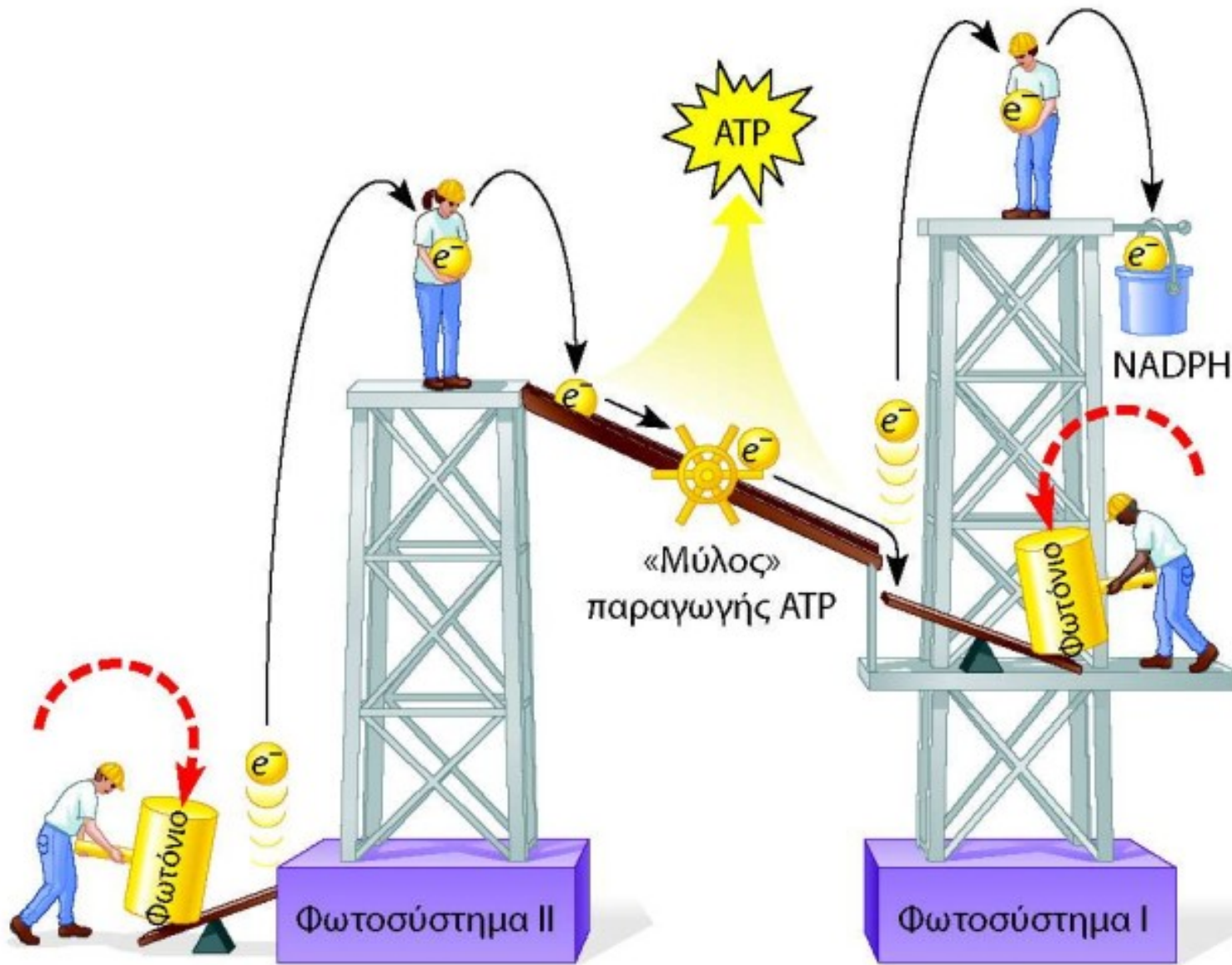


Διαφορές φωτοφωσφυλίωσης και οξειδωτικής φωσφορυλίωσης



- Στο μιτοχόνδριο τα ηλεκτρόνια που μεταφέρονται μέσω της αλυσίδας μεταφοράς προέρχονται από την οξείδωση των τροφών
 - Στους χλωροπλάστες η πηγή των ηλεκτρονίων είναι το νερό
- Στο μιτοχόνδριο απαιτείται η ύπαρξη τροφής για την επίτευξη της διαβάθμισης συγκέντρωσης H⁺
 - Στους χλωροπλάστες η ενέργεια που απαιτείται προέρχεται από τον ήλιο



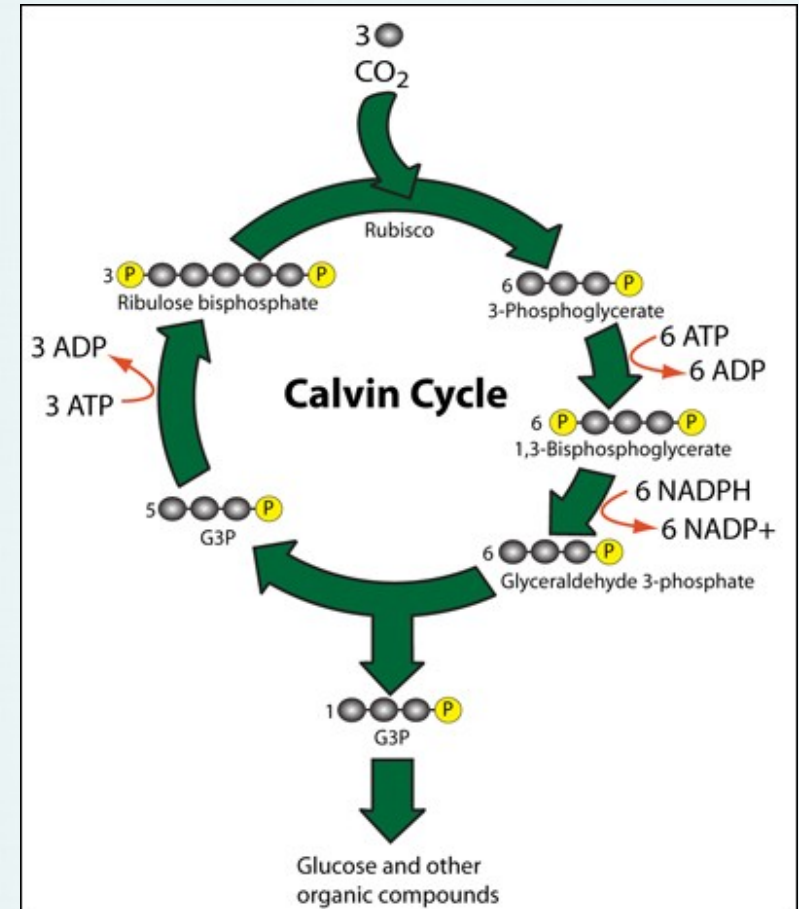


▲ **Εικόνα 10.14** Μηχανικό ανάλογο των φωτεινών αντιδράσεων.

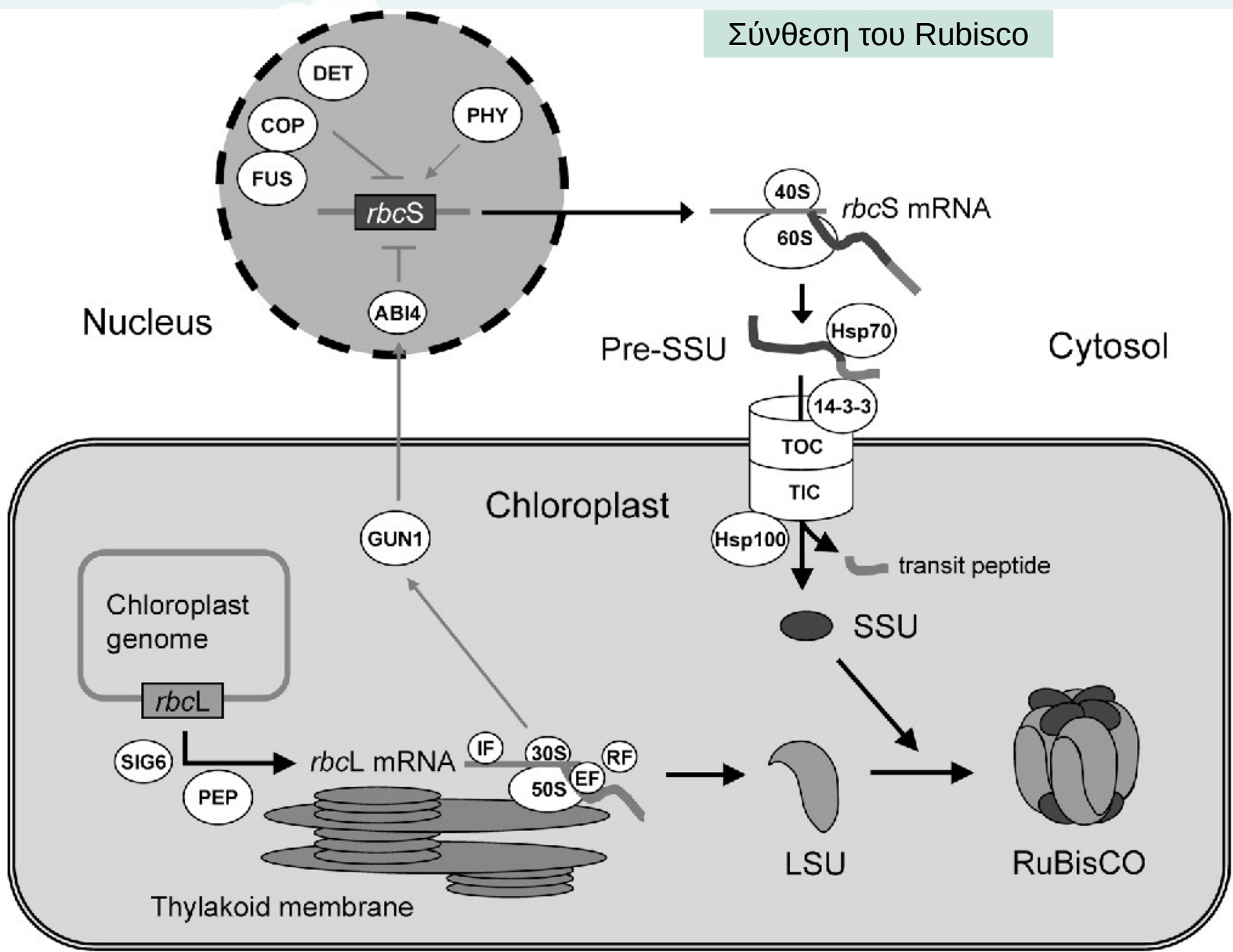


Γονίδια του κύκλου Calvin-Benson

- Οι σκοτεινές αντιδράσεις γίνονται στο στρώμα των χλωροπλαστών
- Αξιοποιείται το ATP και το NADPH που παράγονται από την PET για τη δέσμευση CO₂ από την ατμόσφαιρα και τη σύνθεση οργανικών μορίων
- Κύριο ένζυμο η 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (**Rubisco**)
- Σε αντίθεση με την PET, τα περισσότερα ένζυμα του κύκλου αυτού κωδικοποιούνται από γονίδια του πυρηνικού DNA
 - μεταφέρονται στον χλωροπλάστη μέσα από plastid-transit αλληλουχίες
 - π.χ. *Pgk* (phosphoglycerate kinase) και *Tpic* (triose phosphate isomerase)
- Εξαίρεση το Rubisco, που συνδυάζει το γονίδιο *rbcL* του cpDNA για το μεγάλο μέρος του (LSU) και μια οικογένεια 8 γονιδίων του πυρηνικού DNA για το μικρό μέρος του (SSU)
 - 8 SSU και 8 LSU σχηματίζουν ένα πλήρες λειτουργικό ένζυμο που αποτελείται από 16 μέρη



Σύνθεση του Rubisco



Ρυθμιστικοί παράγοντες

- Οι Trans-acting ρυθμιστικοί παράγοντες για τα φωτοσυνθετικά γονίδια καθορίζουν το πότε και το που θα εκφραστούν τα γονίδια αυτά
 - Πρωτεΐνες που συνδέονται στο DNA και ενεργοποιούν ή καταστέλλουν τους υποκινητές των πυρηνικών φωτοσυνθετικών γονιδίων
 - Ανοίγουν ή κλείνουν τη μεταγραφή
 - GT-1, GBF2, GA-1 στις cis-acting ρυθμιστικές αλληλουχίες GT, G-Box, I-Box
- Το mRNA του cpDNA και του nDNA διαθέτουν ειδικές cis-acting αλληλουχίες για μετα-μεταγραφική ρύθμιση
 - Στα 5' UTR, 3' UTR ή και μέσα την κωδική περιοχή του mRNA
 - Αναγνωρίζονται από πρωτεΐνες πρόσδεσης του RNA και επηρεάζουν τη μετάφραση, το μάτισμα, τη χωροθέτηση και τη σταθερότητα
 - Πολλές από αυτές τις πρωτεΐνες παράγονται στον πυρήνα και μεταφέρονται στο χρωμόσωμα



Ρυθμιστικοί παράγοντες

- Πρωτεΐνες που αντιδρούν στο φως επηρεάζουν την αύξηση και ανάπτυξη (φωτομορφογένεση) και ελέγχουν τη θέση των χλωροπλαστών στο κύτταρο και την έκφραση φωτοσυνθετικών γονιδίων
 - Φυτοχρώματα (κωδικοποιούνται από *PhyA*, *PhyB*, κ.α.), που αντιδρούν στο ερυθρό και υπέρυθρο φάσμα
 - Κρυπτοχρώματα (κωδικοποιούνται από *Cry1*, *Cry2*, κ.α.) που αντιδρούν στο ιώδες και UV
 - Φωτοτροπίνες (κωδικοποιούνται από *Nph1*, *Nph2*, κ.α.) που ελέγχουν την κίνηση των στομάτων (μεταξύ άλλων)
- Οξειδοαναγωγική δραστηριότητα που είναι συνεχής στα φυτικά κύτταρα
 - Στους χλωροπλάστες, η μεταφορά ηλεκτρονίων από το PSI στη φερρεδοξίνη ενεργοποιεί ένζυμα που ελέγχουν με τη σειρά τους τη μεταγραφή φωτοσυνθετικών γονιδίων



Έκφραση των γονιδίων των πλαστιδίων

- Τα πλαστίδια στα ευκαρυωτικά κύτταρα εξελίχτηκαν από παλαιότερους συμβιωτικούς φωτοσυνθετικούς προκαρυώτες (endosymbiosis)
 - παρόμοιοι με τα σημερινά *cyanobacteria*
- Τα πλαστίδια περιέχουν 100-200 γονίδια, σε ένα κυκλικό χρωμόσωμα
 - πολλαπλά αντίγραφα σε κάθε πλαστίδιο
- Η έκφραση των γονιδίων αυτών είναι προκαρυωτικού τύπου
 - πολυκιστρονικά οπερόνια
 - RNA πολυμεράση με sigma-like μεταγραφικούς παράγοντες
 - ριβοσωμικές πρωτεΐνες και ριβοσωμικά RNA προκαρυωτικού τύπου
 - ...όμως, έχουν ιντρόνια
- Τα περισσότερα γονίδια του χλωροπλάστη παράγουν υπομονάδες του φωτοσυνθετικού μηχανισμού
 - Άλλα γονίδια κωδικοποιούν πρωτεΐνες για μεταβολικές διεργασίες (επεξεργασία πρωτεϊνών, μεταβολισμός λιπιδίων) και μέρη των διαδικασιών μεταγραφής και μετάφρασης στον χλωροπλάστη (RNA polymerase, ριβοσωμικές πρωτεΐνες, tRNAs, rRNAs)
 - Πρωτεΐνες που κωδικοποιούνται στο cpDNA συνδυάζονται με εισαγόμενες πρωτεΐνες πυρηνικής προέλευσης για το σχηματισμό λειτουργικών συμπλόκων



Τύποι πλαστιδίων

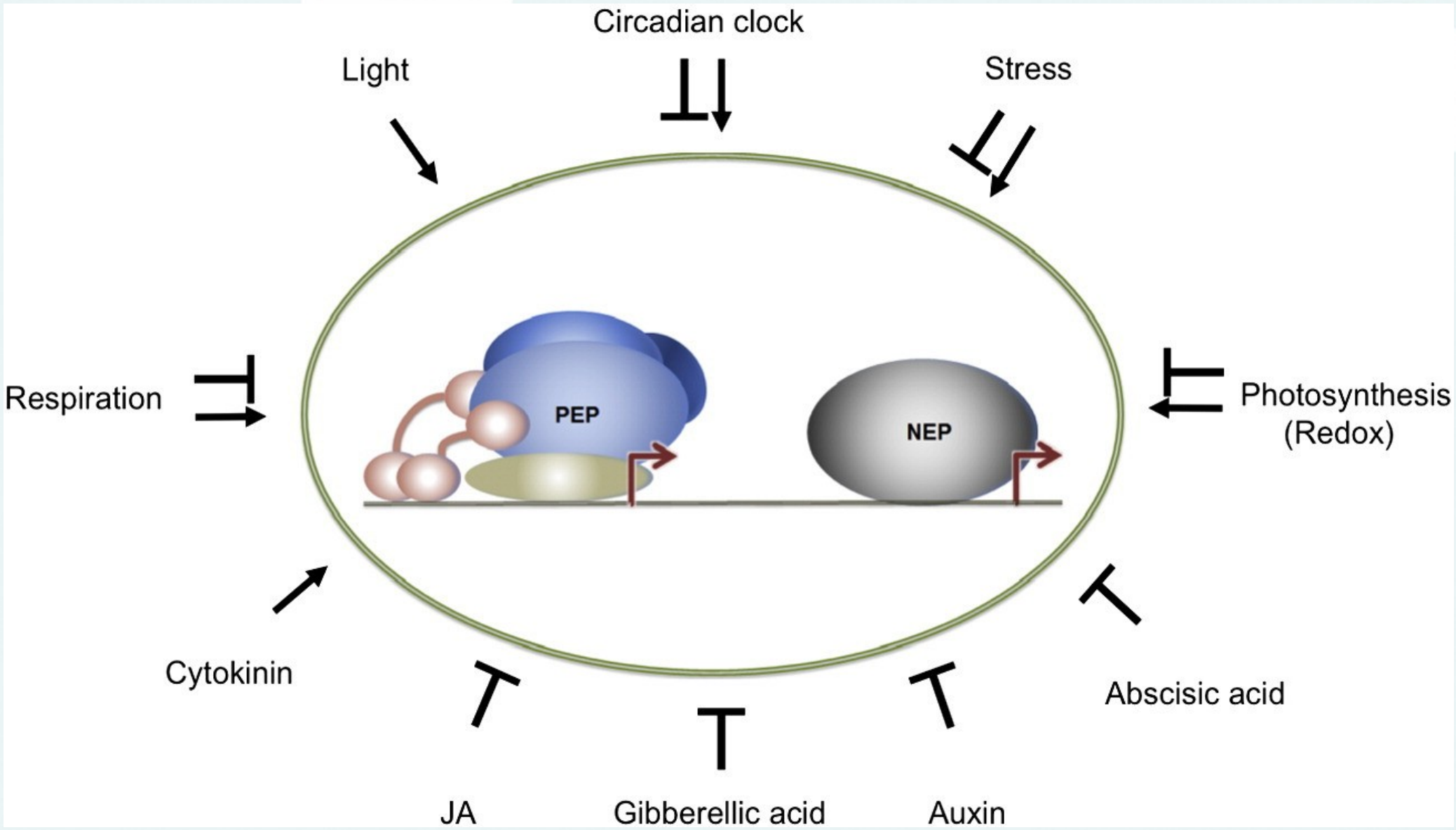
- Χλωροπλάστες: υπεύθυνοι για τη φωτοσύνθεση στα φυτά και στα ευκαρυωτικά φύκη
 - Προσπλαστίδια: αδιαμόρφωτες μορφές στα σπέρματα και στα μεριστώματα από τους οποίους προκύπτουν τα άλλα πλαστίδια
 - Ετιοπλάστες: προκύπτουν όταν το φυτό δεν εκτίθεται στο φως
 - Χρωμοσπλάστες: στους καρπούς και στα γηρασμένα φύλλα
 - Λευκοπλάστες: στους μη φωτοσυνθετικούς ιστούς
 - Αμυλοπλάστες: αποθηκευτικές λειτουργίες
- Κάθε τύπος πλαστιδίου έχει ξεχωριστά πρότυπα έκφρασης των φωτοσυνθετικών γονιδίων
 - αλλάζουν στο χρόνο κατά την ωρίμανση των ιστών και των οργάνων



Πολυμεράσες στο cpDNA

- Για τη μεταγραφή των πλαστιδιακών γονιδίων υπάρχουν δύο ειδών RNA πολυμεράσες:
 - αυτές που κωδικοποιούνται στο cpDNA (PEP)
 - μεταγράφουν γονίδια που είναι ενεργά σε χλωροπλάστες ώριμων πράσινων ιστών
 - αυτές που κωδικοποιούνται στο πυρηνικό DNA (NEP)
 - μεταγράφουν γονίδια που είναι ενεργά σε ανώριμους και πρώιμους ιστούς
- Οι πολυμεράσες λειτουργούν ανεξάρτητα αλλά συντονίζονται σε ένα μεικτό μεταγραφικό σύστημα
 - “eukaryotization” event
 - εξέλιξη από τους προκαρυωτικούς προγόνους στα συμβιωτικά φωτοσυνθετικά οργανίδια
- Υπάρχουν τρεις κατηγορίες γονιδίων στο cpDNA
 - Class I: μεταγράφονται αποκλειστικά από PEP
 - τα βασικά φωτοσυνθετικά γονίδια (*rbcL*, μέρη φωτοσυστημάτων)
 - Class II: μεταγράφονται τόσο από PEP όσο και από NEP
 - π.χ. *atpB*, *atpA*, *atpI*, *ndhB*, *ndhF*
 - Class III: μεταγράφονται αποκλειστικά από NEP
 - επιτελούν βασικές λειτουργίες στα ανώριμα και αναπτυσσόμενα πλαστίδια

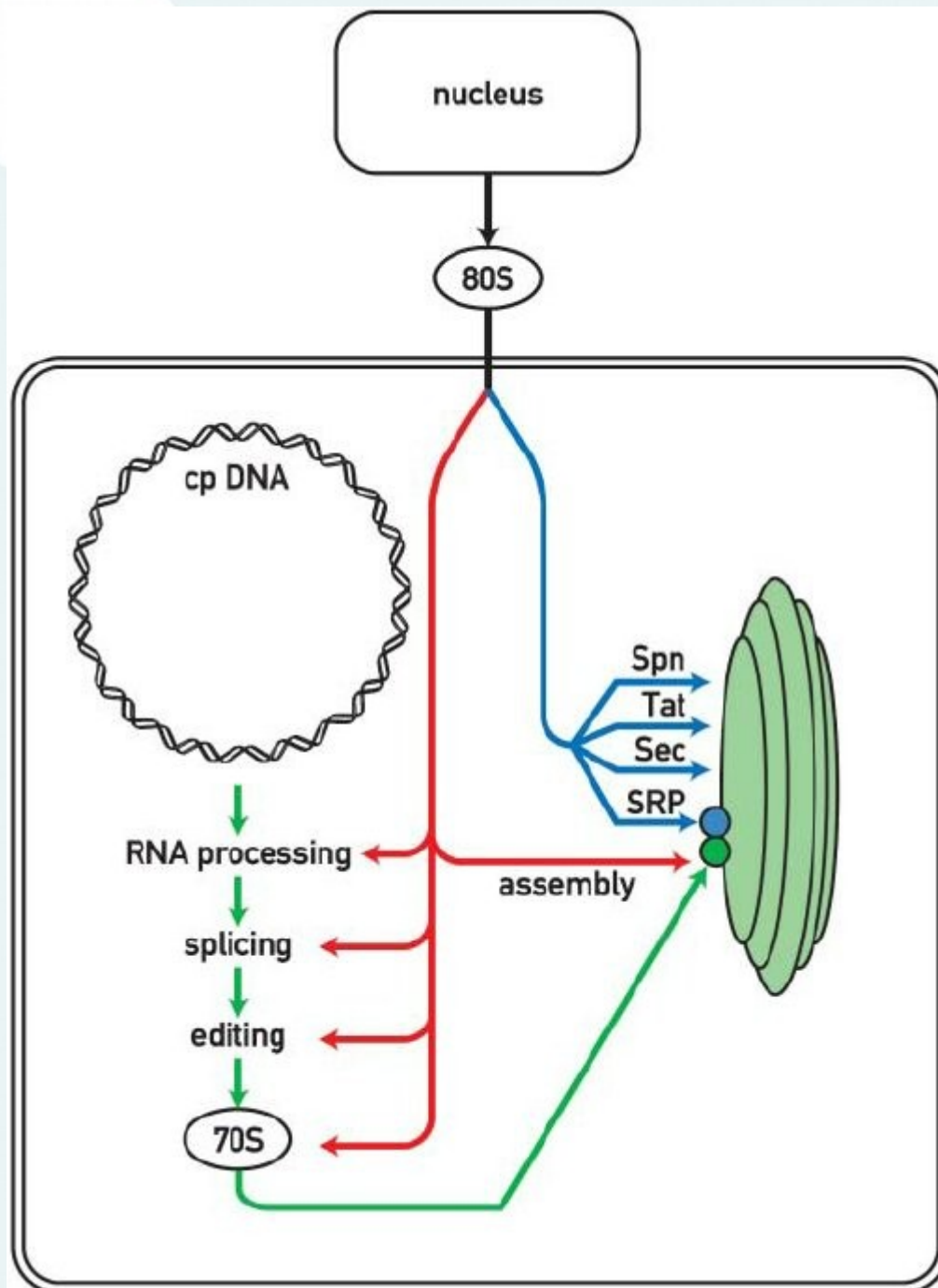




Πολυμεράσες στον πυρήνα

- Από τις 3.000 περίπου πρωτεΐνες που υπάρχουν στον χλωροπλάστη, οι περισσότερες κωδικοποιούνται από το πυρηνικό DNA
 - μεταγράφονται όπως και τα άλλα πυρηνικά γονίδια
 - RNA πολυμεράση II
 - μεταφέρονται στο κυτόπλασμα για τη μετάφραση και τα προϊόντα μεταφέρονται στον χλωροπλάστη
- Κάποια πυρηνικά γονίδια παράγουν προϊόντα που αλληλεπιδρούν με πρωτεΐνες που κωδικοποιούνται στον χλωροπλάστη και σχηματίζουν φωτοσυνθετικά σύμπλοκα
 - ATPase, PSI και PSII complexes
- Άλλα πυρηνικά γονίδια επιτελούν ρυθμιστικές λειτουργίες μέσα στους χλωροπλάστες
 - PPR πρωτεΐνες που προσδένουν σε αλληλουχίες RNA (pentatricopeptide repeat)

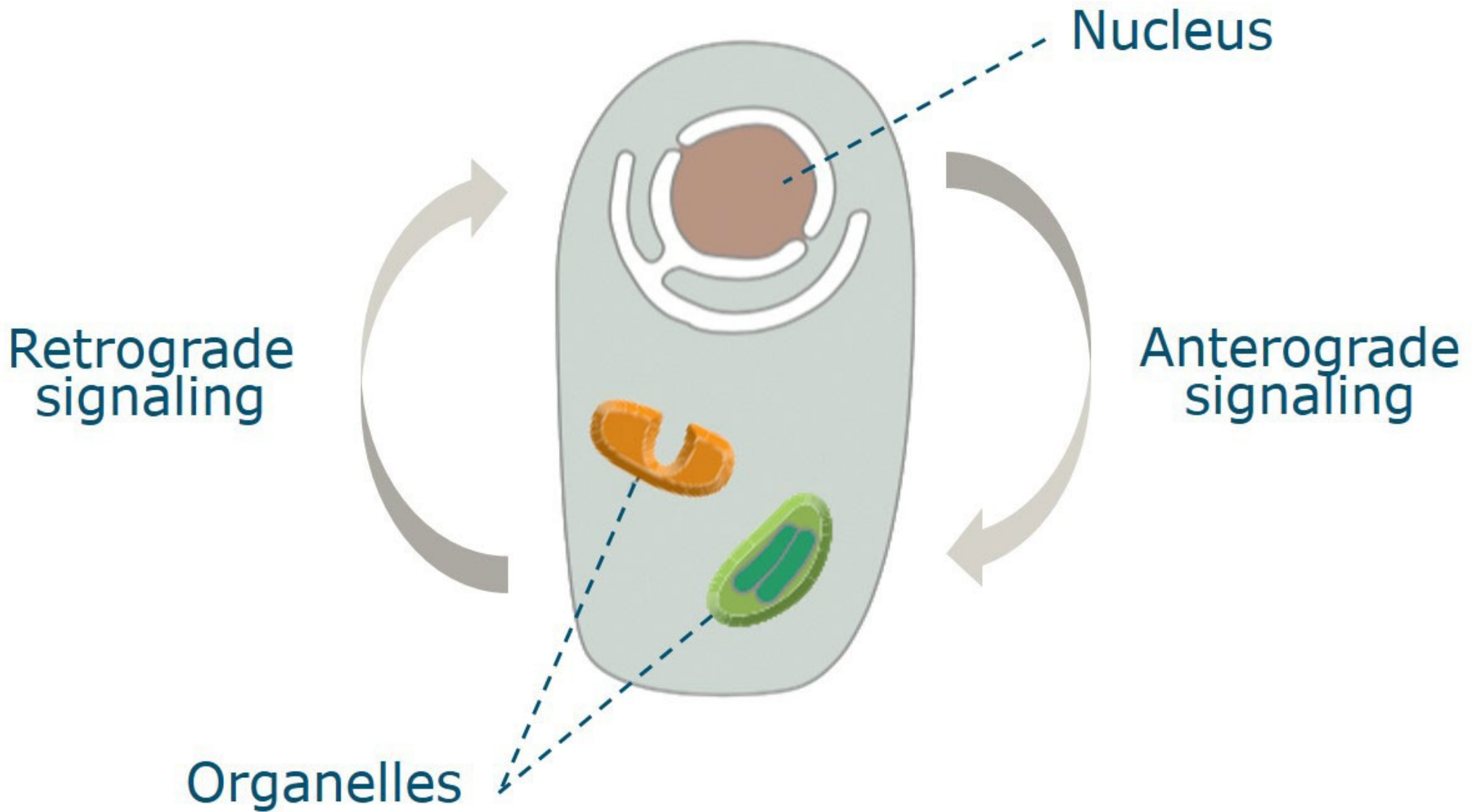




Συντονισμός

- Υπάρχει ένα σύστημα επικοινωνίας μεταξύ των δύο γονιδιωμάτων για το συντονισμό της έκφρασης των φωτοσυνθετικών γονιδίων
- αμφίδρομη διαδικασία
 - anterograde signaling
 - από τον πυρήνα στα πλαστίδια
 - retrograde signaling
 - από τα πλαστίδια στον πυρήνα
- Δυναμικές διαδικασίες που επηρεάζονται από το αναπτυξιακό στάδιο, το φως, την ενέργεια που παράγεται από τη φωτοσύνθεση, την αναστολή της φωτοσύνθεσης, οξειδοαναγωγικές επιδράσεις

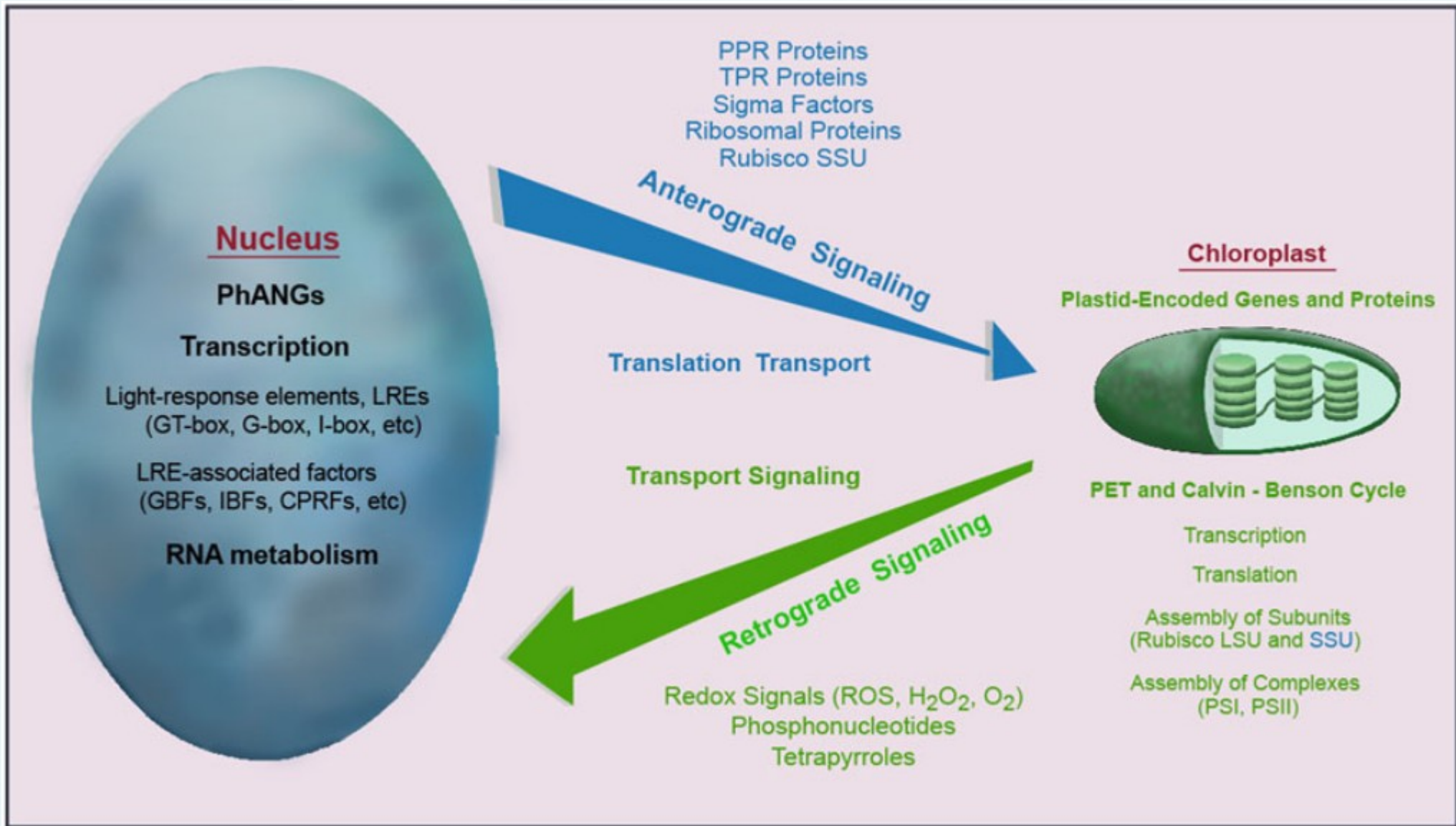




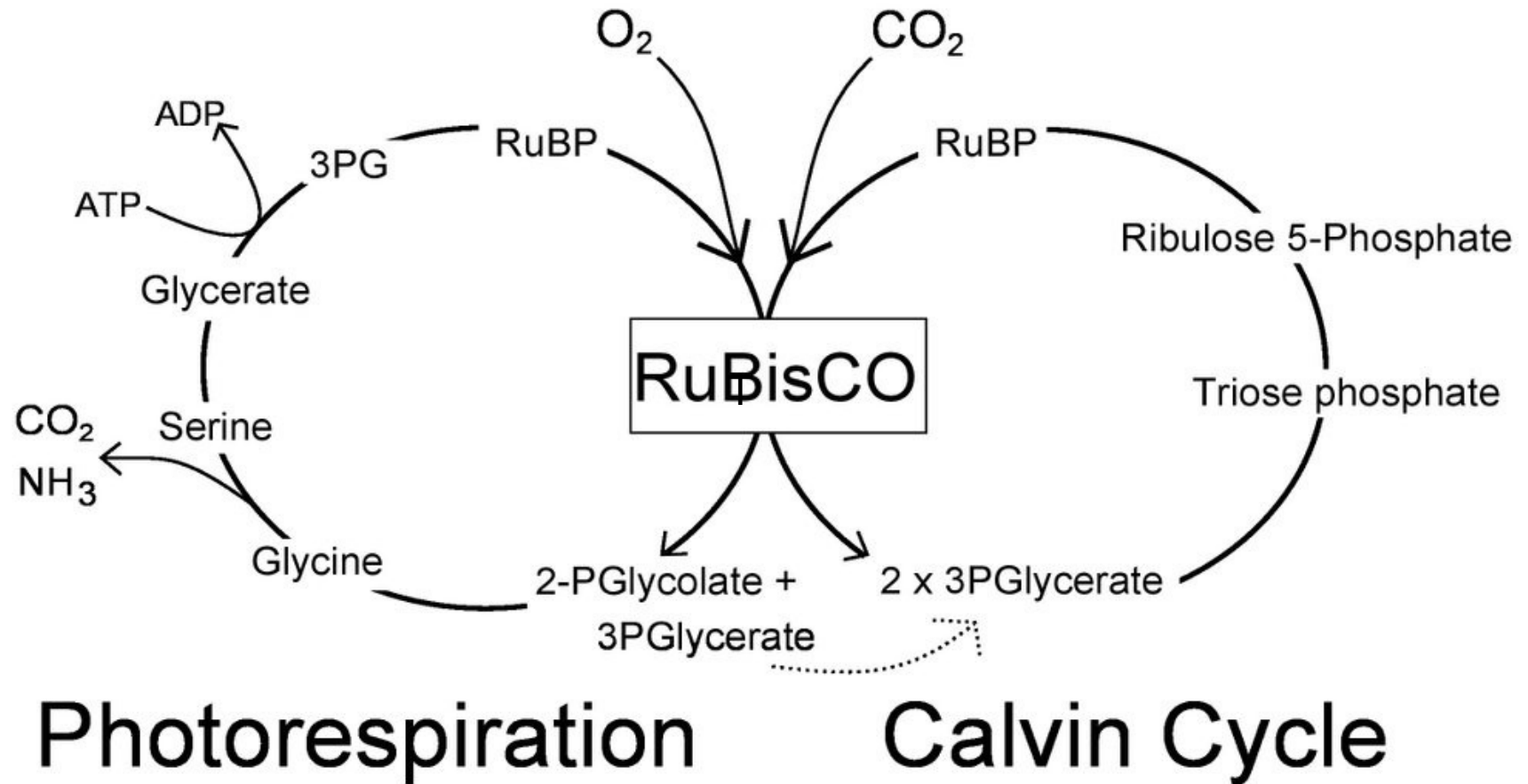
Συντονισμός

- Anterograde signaling
 - παράγοντες που κωδικοποιούνται στον πυρήνα και μεταφέρονται στον χλωροπλάστη
 - πρωτεΐνες που ρυθμίζουν την έκφραση των γονιδίων στα οργανίδια (ROGEs)
 - μετα-μεταγραφικοί ρυθμιστικοί παράγοντες (π.χ. PPR, TPR)
- Retrograde signaling
 - σηματοδοτικοί παράγοντες της φωτοσύνθεσης που παράγονται στους χλωροπλάστες και μεταφέρονται στον πυρήνα για να επηρεάσουν την έκφραση πυρηνικών γονιδίων
 - προϊόντα έκφρασης χλωροπλαστικών γονιδίων
 - μεταβολίτες που παράγονται από τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης

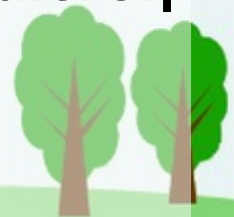




Φωτοαναπνοή και C4 φυτά



- Το Rubisco έχει διπλό ρόλο και παρουσία O₂ οδηγεί σε **φωτοαναπνοή**
 - Διαδικασία που δεν προσφέρει ενεργειακά στο φυτό
 - Τα C₄ φυτά έχουν εξελιχτεί για να αποτρέπουν την φωτοαναπνοή



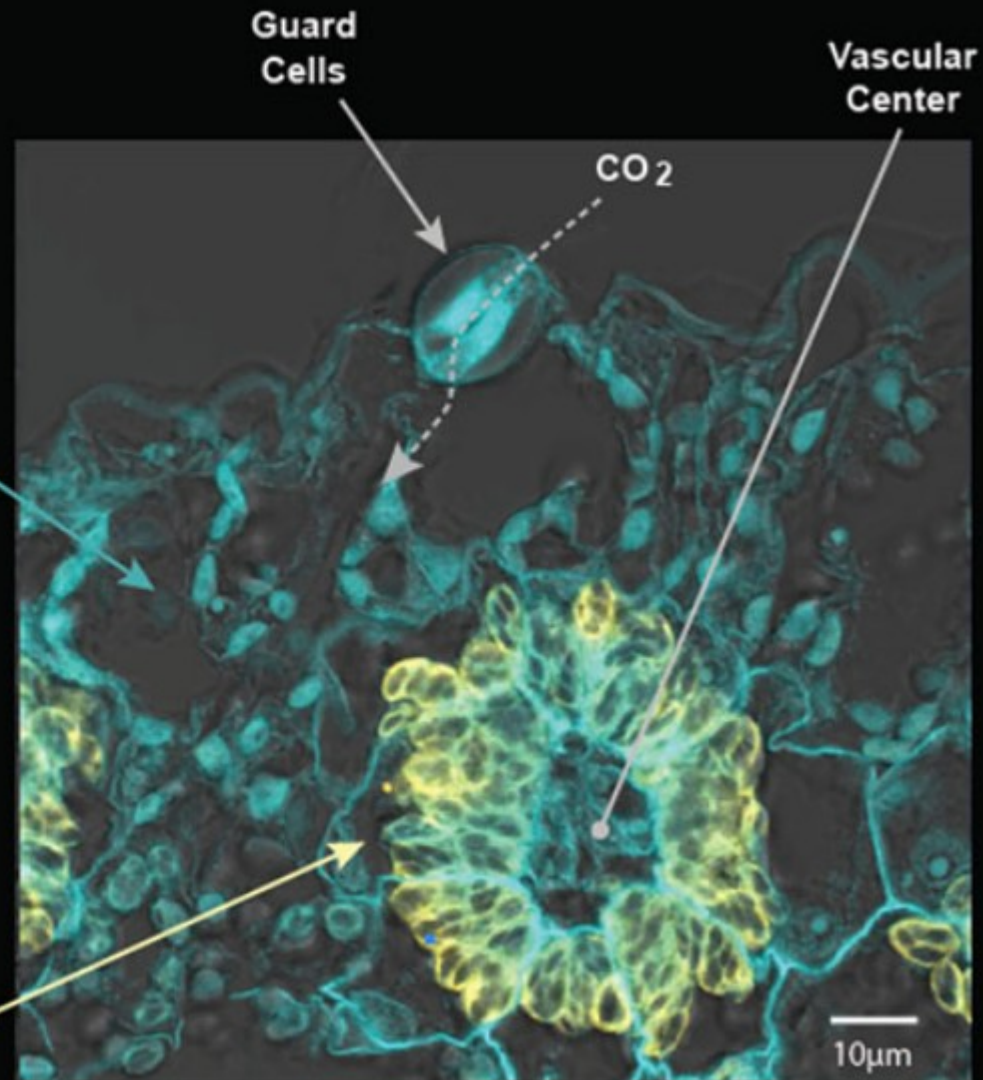
M Cells
In M cytoplasm PEPCase
is used for carboxylation

PPC genes are :

- * Regulated by light
- * Specifically expressed in M cells
- * Transcriptionally and post-transcriptionally regulated

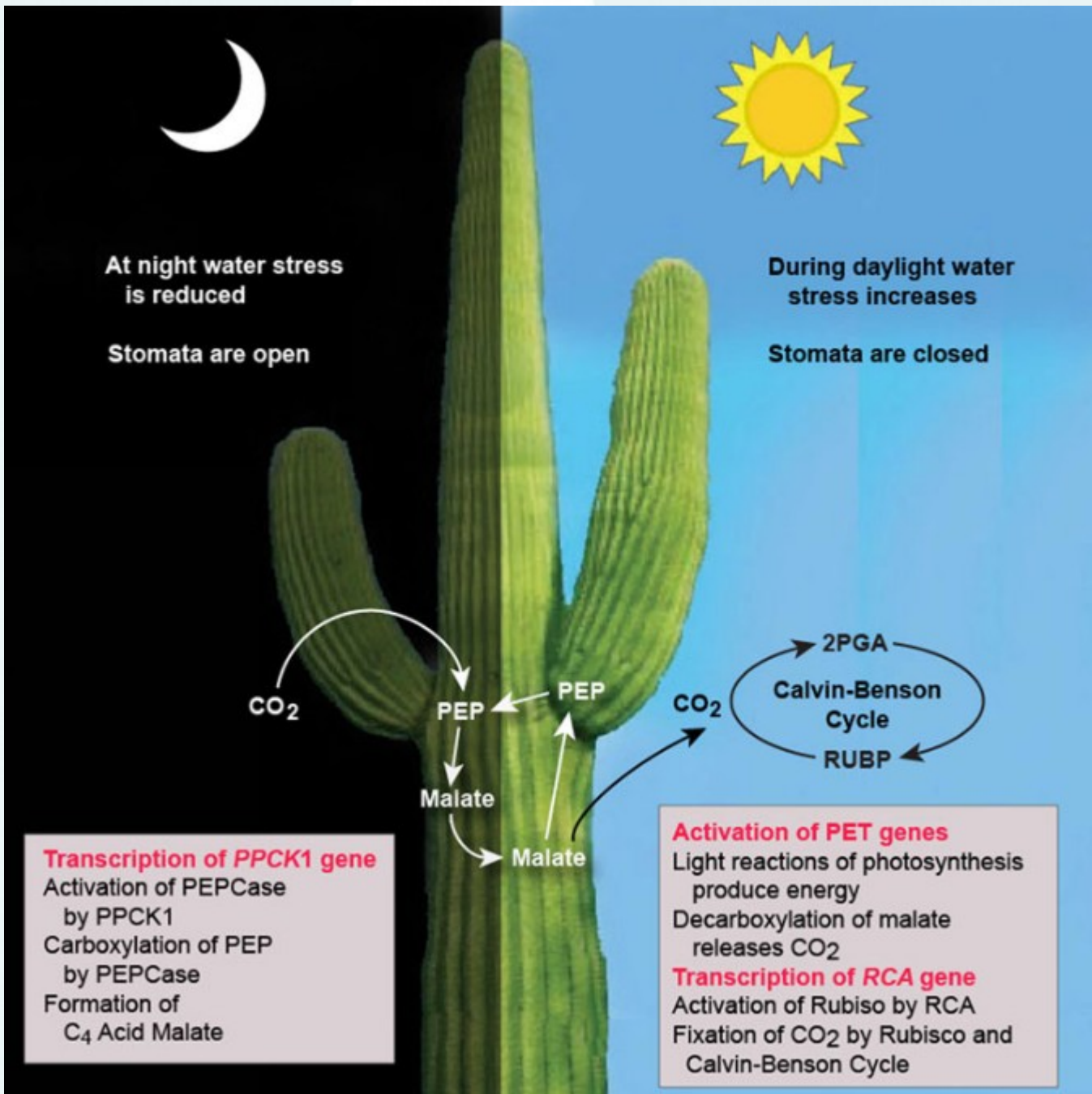
BS cells
In BS chloroplast Rubisco
is used for carboxylation
rbcL gene in chloroplast
RbcS gene in nucleus
These genes are:

- * Regulated by light
- * Specifically expressed in BS cells
- * Transcriptionally and post-transcriptionally regulated



C4 φυτά: δύο διαφορετικού τύπου χλωροπλάστες στα κύτταρα του μεσόφυλλου (M cells) και στα κύτταρα του δεσμικού κολεού (BS cells). Με κίτρινο χρώμα το Rubisco. Ο κύκλος του Calvin γίνεται μόνο στα BS cells που είναι απομονωμένα από τον ατμοσφαιρικό αέρα για την αποφυγή της φωτοαναπνοής. Στα M cells η δέσμευση του CO₂ γίνεται με το ένζυμο PEP-καρβοξυλάση (κύκλος Hatch & Slack).





Στα φυτά CAM (Crassulacean acid metabolism), η καρβοξυλίωση γίνεται το βράδυ με την PEP-καρβοξυλάση, επειδή η απώλεια νερού λόγω διαπνοής είναι ελάχιστη. Ο δεσμευμένος άνθρακας αποθηκεύεται σαν μηλικό οξύ. Την ημέρα γίνονται οι φωτεινές αντιδράσεις και ο κύκλος του Calvin με το Rubisco, χωρίς απώλεια νερού.





Ευχαριστώ για την προσοχή σας