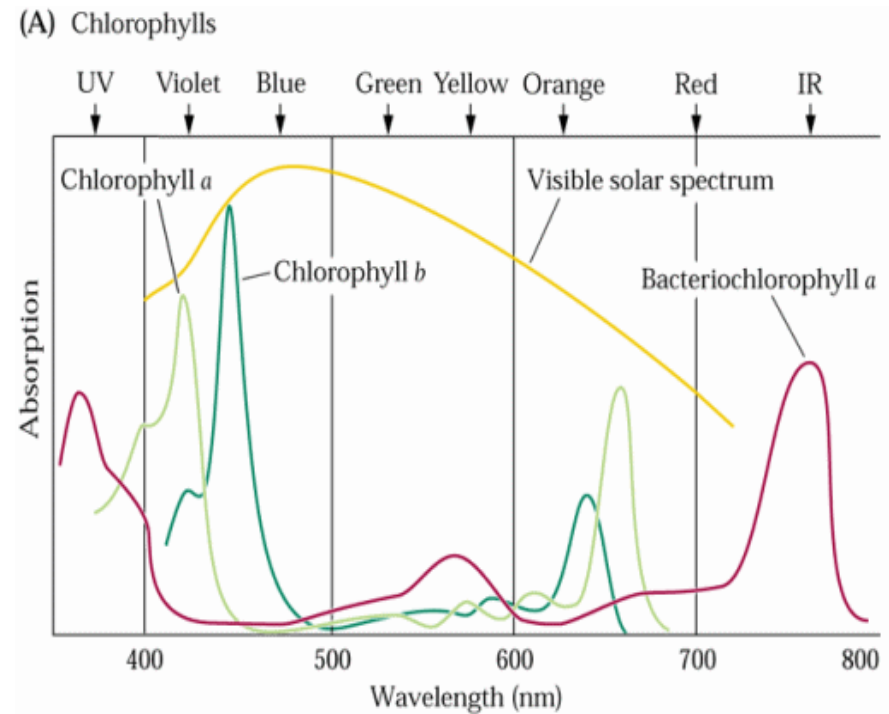
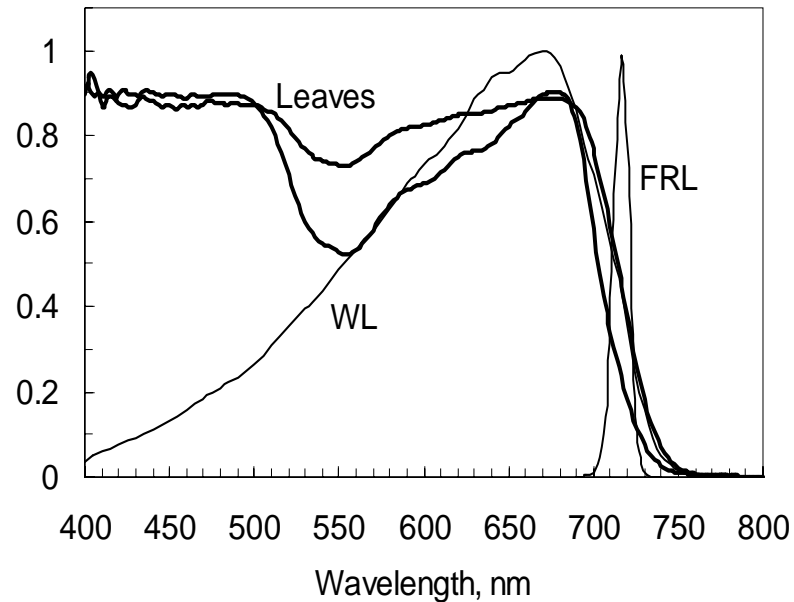
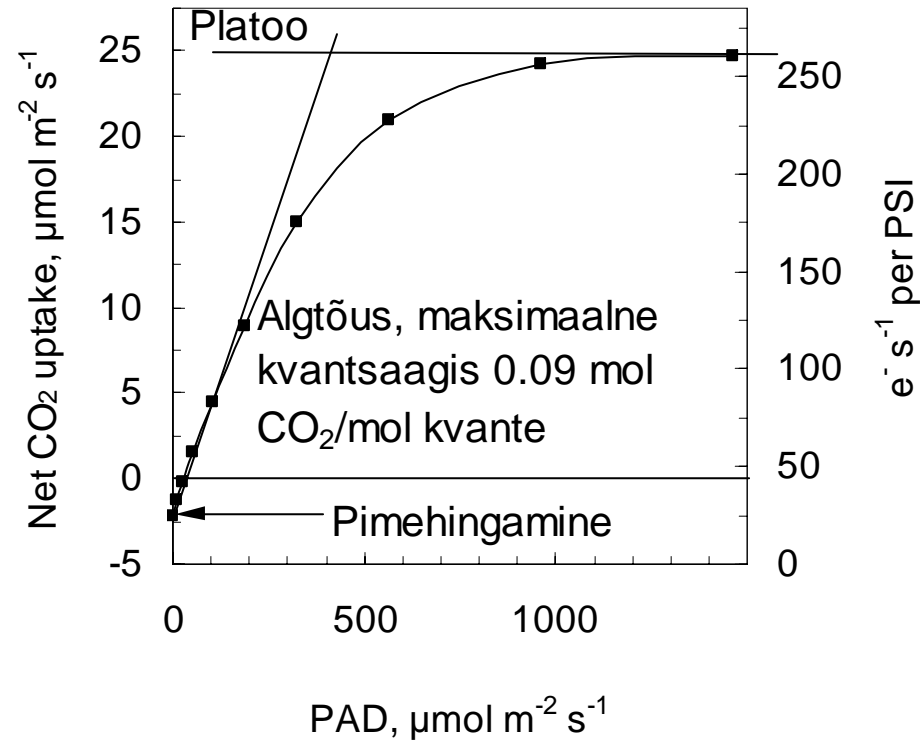


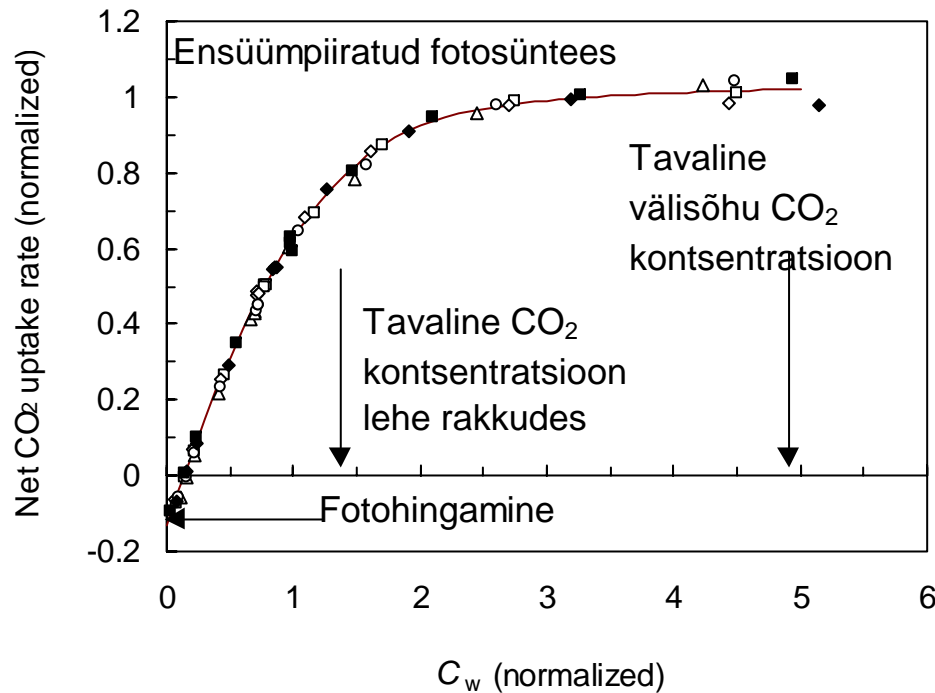
Peatükk 5. Fotosünteesi regulatsioon ja ökofüsioloogia



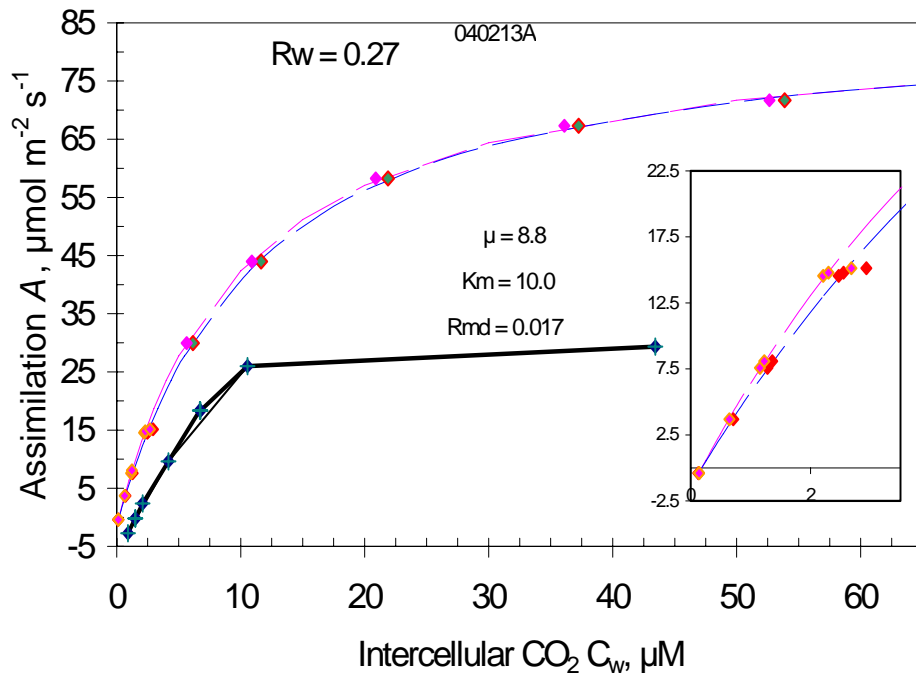
Suur kogus klorofülli a ja b (kuni $500 \mu\text{mol m}^{-2}$), klorofülli neeldumisribade nihkumine valk-kompleksides ja abipigmentide olemasolu on suurendanud lehtede neeldumist ka rohelises ja kollases valguses võrreldes klorofülli lahusega. Normaalse lehe üldine neeldumiskoeffitsient Fotosünteesiliselt Aktiivses Kiirguses (PhAR, 400 - 700 nm) on 0.85. Päikese spektris on ristilangevas kiirguses PhAR kvantide voo tihedus umbes $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$



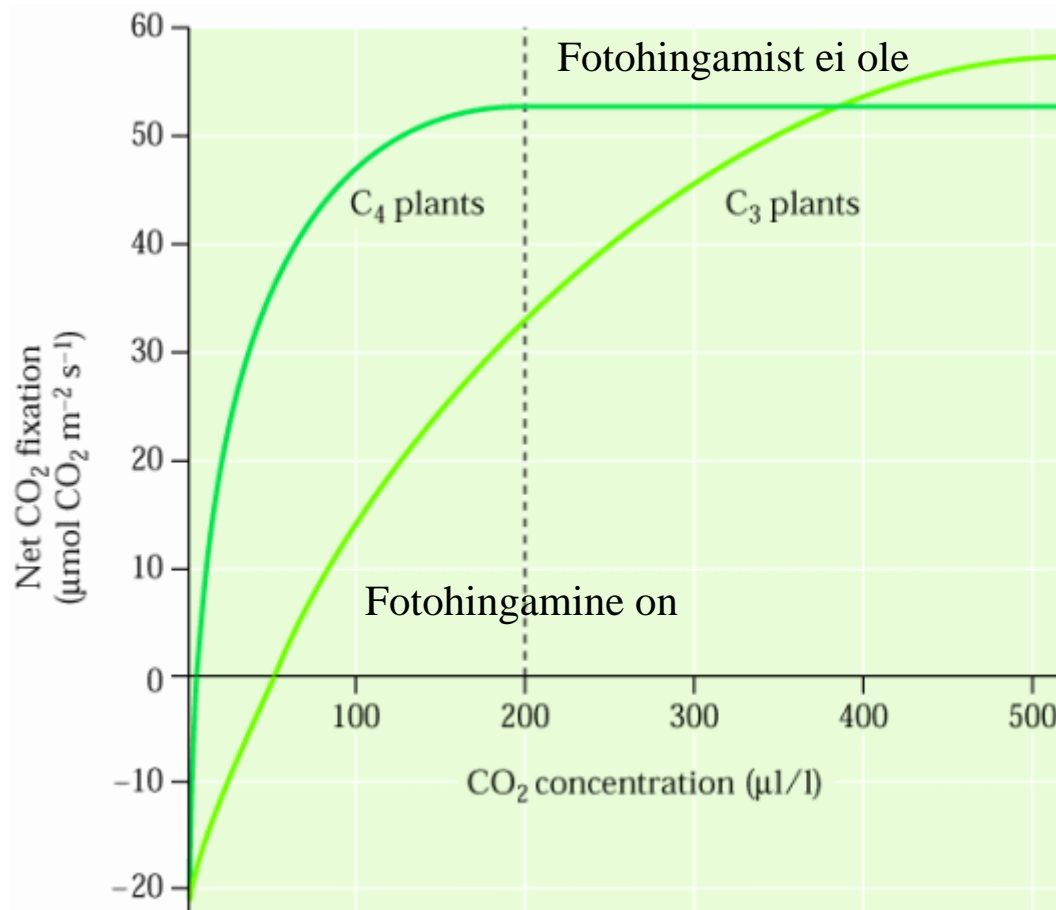
Päevalille fotosünteesi valguskõver. Maksimaalne kvantsaagis on 0.09 mol CO₂ / mol kvante, mitte 0.125, sest osa kvante läheb kaduma teel antennist fotosüsteemi tsentripigmendile (fluorestsents). Maksimaalne fotosünteesi kiirus on 25 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, mitte 150, nagu päikese PhAR voo tihedus võimaldaks. Piiravaks on CO₂ difusioon õhulõhededes ja fotosünteesi ensüümide aktiivsus. Lehe pimehingamine on 10% fotosünteesi maksimaalkiirusest



A. Fotosünteesi CO₂ kõver rakusisese CO₂ kontsentratsiooni järgi. Tavaliselt CO₂ kontsentratsioon ei ole küllastav, vaid fotosüntees võiks veel kolmandiku võrra tõusta.



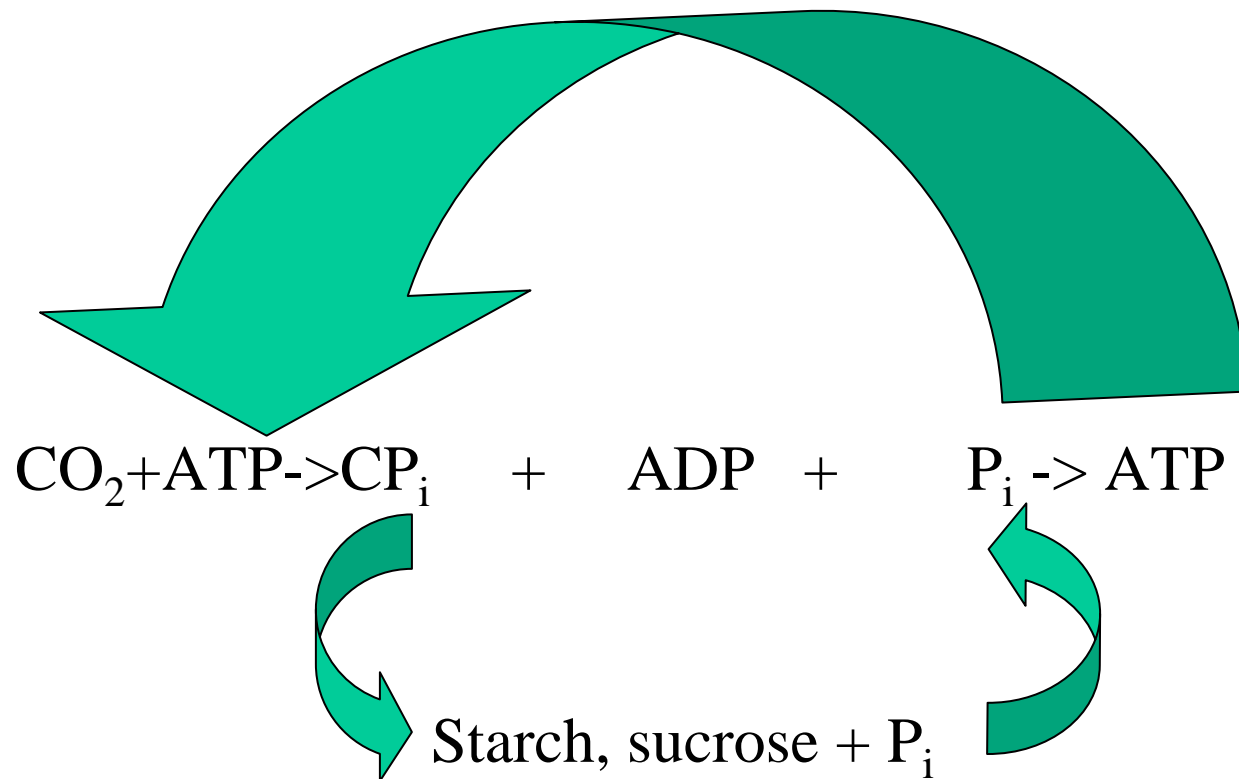
B. Tubaka maksimaalne fotosüntees on 25 μmol m⁻² s⁻¹, Rubisco võimaldaks kuni 70. Hapniku mõjul tekkiv fotohingamine vähendab fotosünteesi eriti madalal CO₂ kontsentratsioonil.



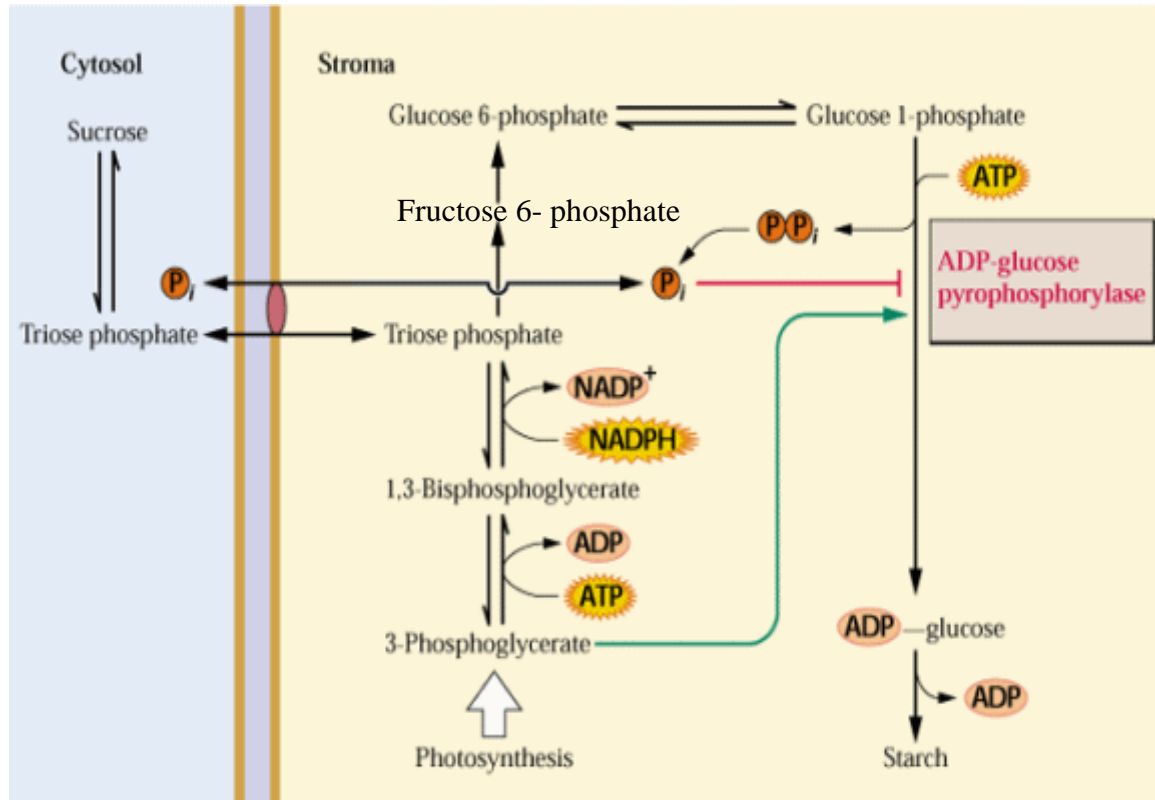
C₄ taimede PEP-karboksülaas on kiirem kui Rubisco ja tõmbab rakkudes CO₂ kontsentratsiooni madalamale kui Rubisco C₃ taimedes. Ka on C₄ taimedel fotohingamine väga väike, sest pärjarakkudes on CO₂ kontsentratsioon kõrge. Maksimumfotosüntees on C₃ taimedel aga isegi kõrgem kui C₄ taimedel, sest see on määratud suhkru-tärklise sünteesi kiirusega

Fotosünteesi kiirust määravad tegurid.

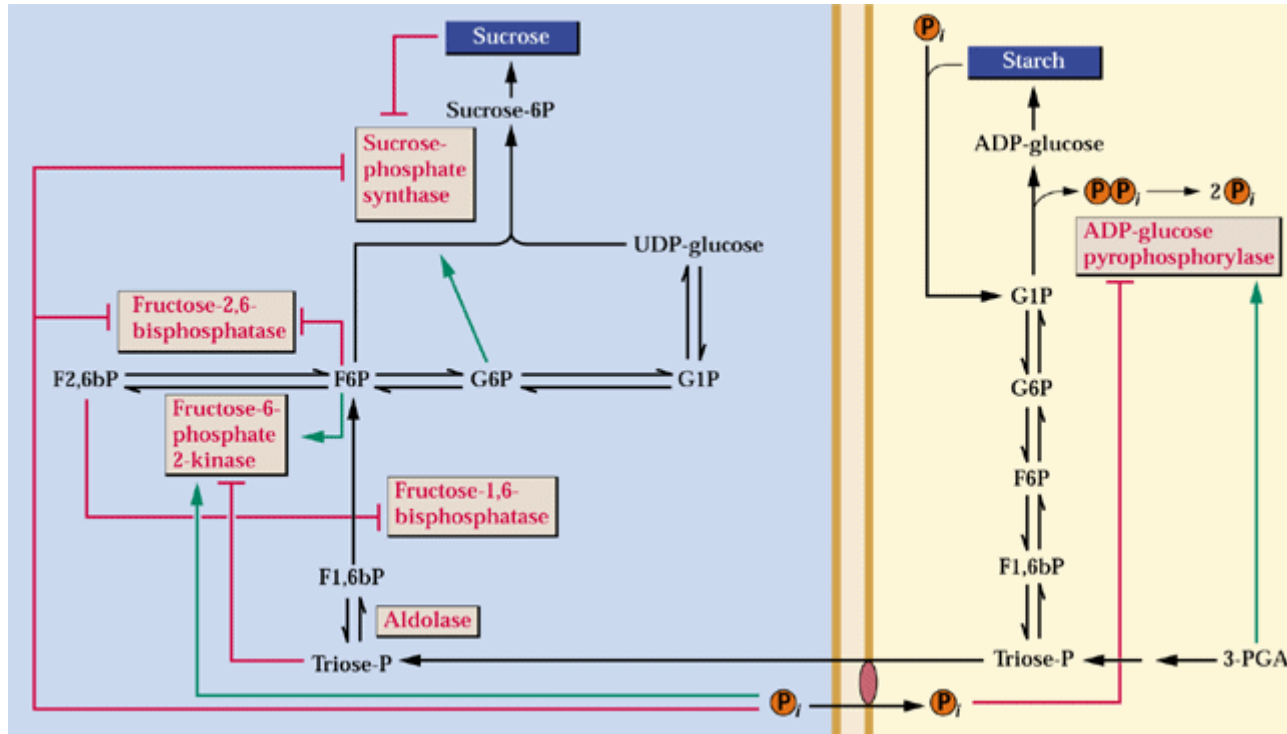
1. Valguskvantide voo tihedus. Piirab madalal valgusel. Kaod seotud ergastuse ülekandega fotosüsteemi antennist tsentrisse ja RuBP reageerimisega O_2 - ga Rubiscol.
2. CO_2 kontsentratsioon. Õhu CO_2 kontsentratsioon peaaegu küllastaks CO_2 sidumise reaktsiooni RuBP karboksülaasil, kuid difusioonitakistuse tõttu on tegelik rakusisene kontsentratsioon mitteküllastav. Mida madalamale langeb rakusisene kontsentratsioon, seda suuremad on kaod RuBP oksügeneerimisest.
3. Kui valgus ja CO_2 mõlemad on küllastavad, siis piiravad fotosünteesi kiirust ensüümreaktsioonid, kõige sagedamini tärklise ja suhkru sünteesi kiirus. Viimane piirab fosfori vabanemist vaheproduktidest ja fosfaadi kontsentratsiooni kaudu määrab ATP sünteesi kiiruse. Piiratud ATP sünteesi kiirus põhjustab H^+ gradiendi tõusu, mis omakorda takistab elektrontransporti läbi Cyt b_6f kompleksi.



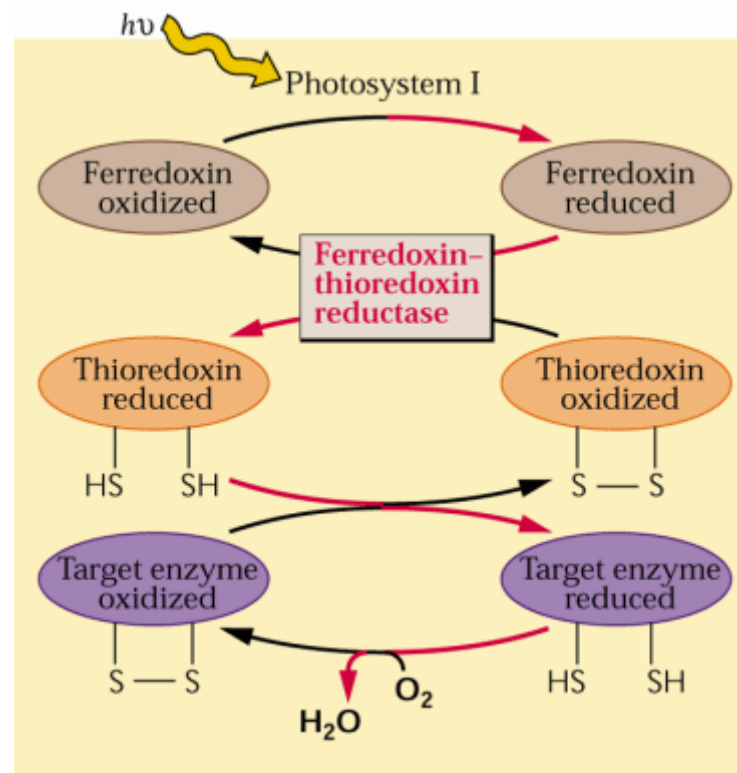
Fosfaadiringe fotosünteesis. Kõik CO_2 assimilatsiooni vaheproduktid on fosfaat-estrid. Üldine P_i hulk on konstantne, see määrab maksimaalse võimaliku vaheproduktide hulga. Uusi ei saa ATP abil enne sünteesida kui vanadest on sünteesitud sahharoos või tärklis. Nii saab viimaste sünteesi kiirus määrata fotosünteesi kiiruse.



Tärklise süntees toimub kloroplastis, kus päeval kogunevad tärkliseterad. Öösel need hüdrolyüsitakse ja vabanev glükoos (või trioosfosfaadid?) väljub kloroplastist. Tärklise süntees vajab ATP-d ja selle ahela tähtsaim ensüüm ADP glükoosi pürofosforülaas on allosteeriliselt aktiveeritav PGA, F6P ja trioosfosfaatide poolt

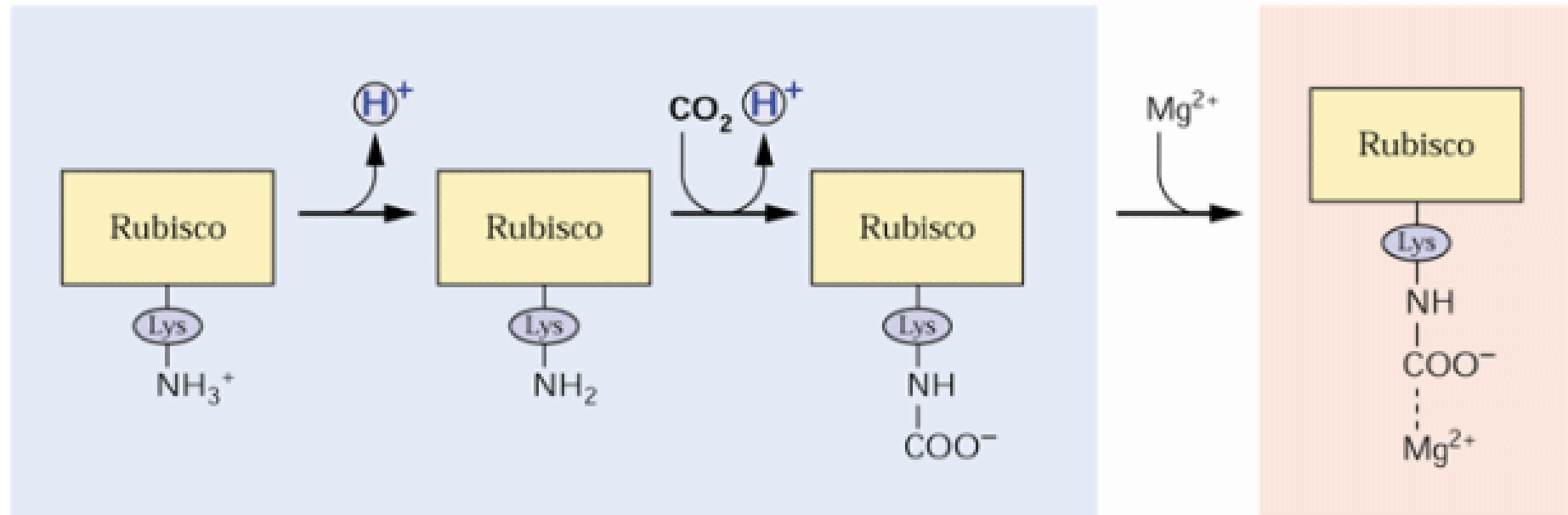


Sahharoosi süntees toimub tsütosoolis P -translokaatori kaudu väljatoodud trioosfosfaatidest. Sahharoosi sünteesi kiirust reguleerib tsütosooli F6BPas, mis blokeeritakse “valevõtme” põhimõttel F2,6BP molekuliga. Viimase süntees ja lagundamine on reguleeritavad trioosfosfaatide ja P_i tasemega. Kõrge T3P ja madal P_i viivad inhibiitori taseme alla, madal T3P ja kõrge P_i aga tõstavad seda. Nii hoitakse sahharoosi sünteesi kiirus tasakaalus fotosünteesi kiirusega.

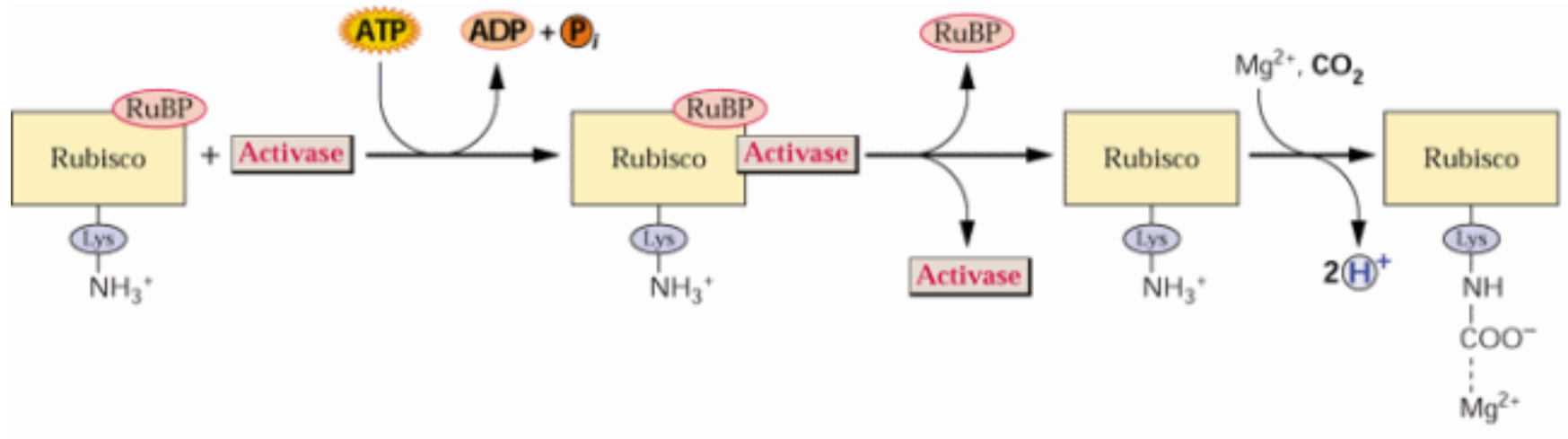


Ka mõned teised PCR (Pentosephosphate Carbon Reduction) ensüümid aktiveeruvad ainult valguse olemasolul. PSI aktseptorpoollel Fd taandub, see taandab tioredoksiini ja viimane ensüümide S-S (tiool-) rühmad, muutes need SH (sufhüdriül) rühmadeks. S-S sideme katkemine avab reaktsioonisaidi. Niimoodi aktiveeruvad: ATP süntaas, Rubisco aktivaas, GAP dehüdrogenaas, Fruktosbisfosfataas, Seduheptuloosbisfosfataas ja Ru5P kinaas

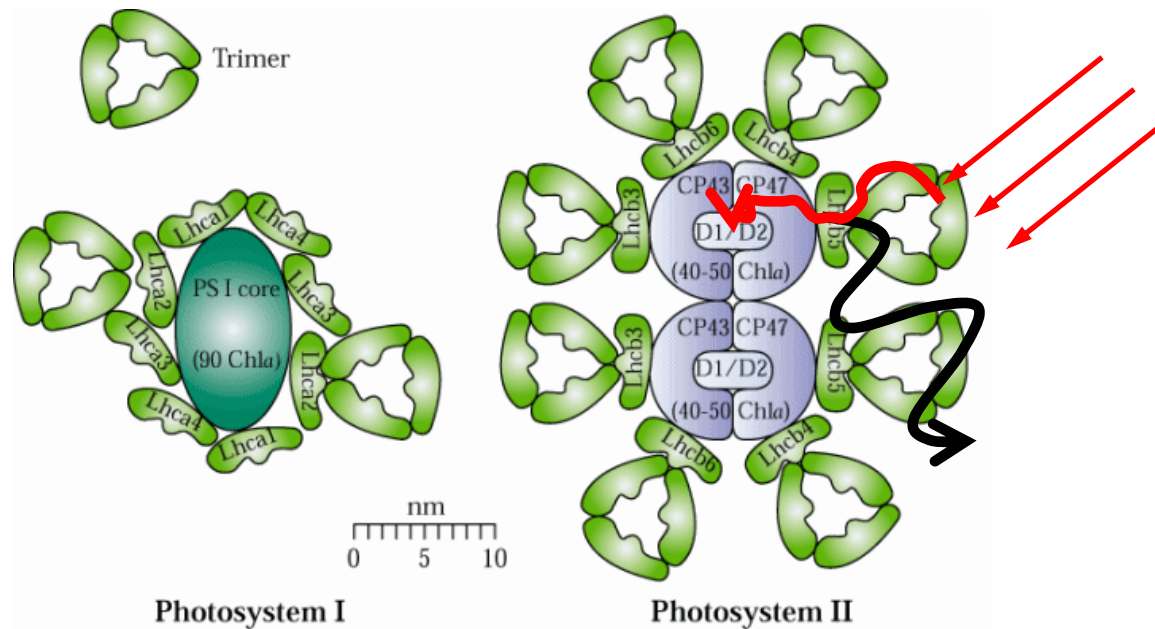
Inactive



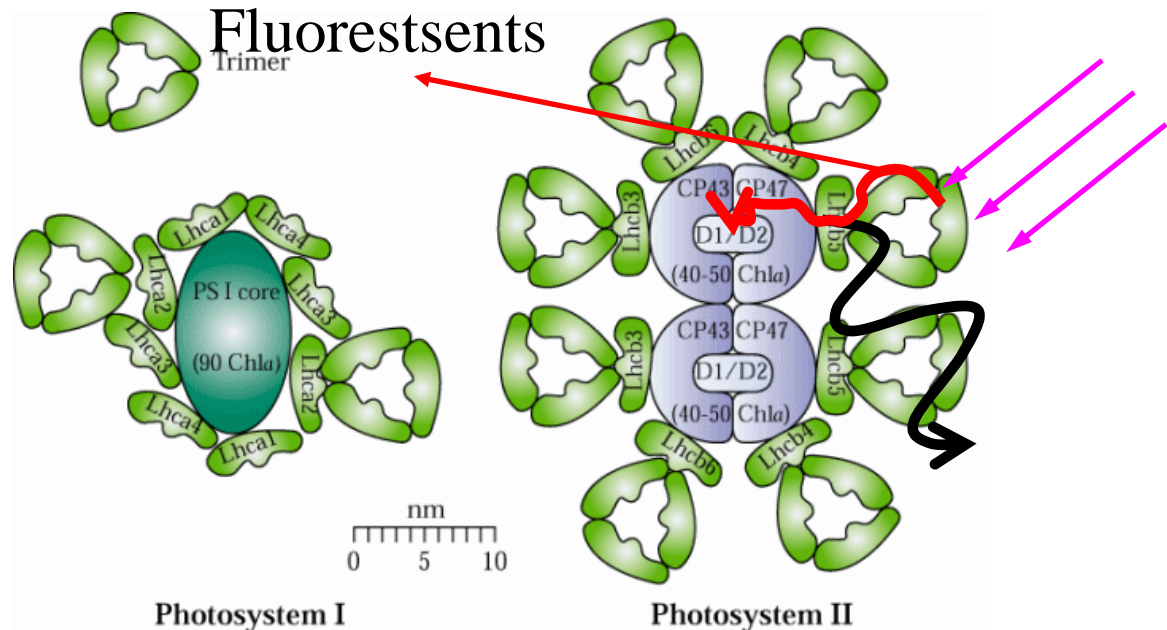
Rubisco on aktiveeritav ensüüm. Kõigepealt aktiivsaidi lüsiin deprotoneerub ja seostub CO_2 -ga (karbamüleerub). See on ekstra CO_2 molekul, mitte see, mis RuBP-ga seotakse! Karbamüülitud Rubisco seob Mg^{2+} ja muutub aktiivseks



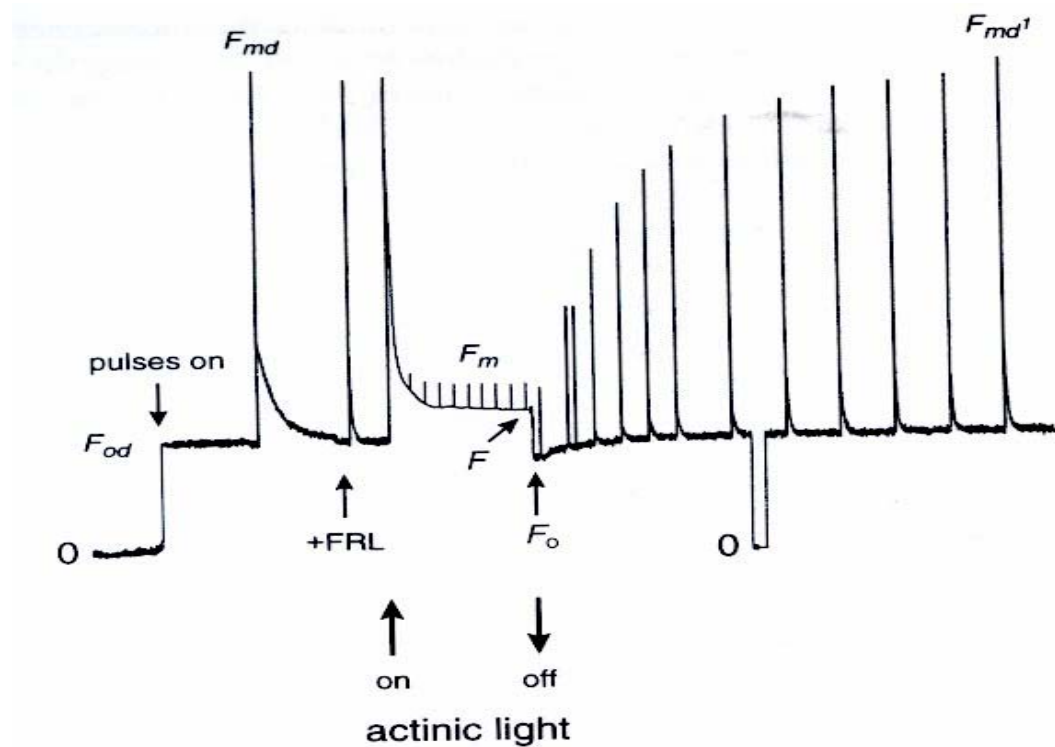
Kui aktiveerimata Rubisco seob “kogemata” RuBP, siis see blokeerib edasise reaktsiooni. Rubisco molekuli vabastab spetsiaalne ensüüm Rubisco aktivaas, mis aga tarbib ATP energiat.



Ergastuse mittefotokeemiline kustutamine (NPQ). Teel valgust neelanud klorofüllist reaktsioonitsentrisse satub ergastus pigmendile, milles kiiresti muutub soojuseks. See pigment võib olla ksantofüll zeaksantiin, mis tekib violaksantiinist tülakoidi luumeni kõrge happelisuse (tülakoidi energiseerituse) seisundis. Mittefotokeemiline kustutus indutseerub liigse valgustugevuse korral (madal luumeni pH) ja tema tõttu võivad kaduma minna kuni pooled kvandid. NPQ indutseerub 20 - 30 s jooksul ja relakseerub 5 -10 min jooksul. NPQ väldib tsentri üle-ergastust, seega hapniku aktiivvormide teket. NPQ on PSII antennis, PSI-s pole avastatud.



Klorofüllü fluorestsents. Teel valgust neelanud klorofüllist reaktsioonitsentrisse võib ergastus igalt klorofüllilt väikese tõenäosusega välja kiirguda 680 - 730 nm lainepikkusega fluorestsentsikvandina. Fluorestsentsi tõenäosus on seda suurem, mida kauem ergastus elab. Ergastuse fotokeemiline ja mittefotokeemiline kustutus mõlemad vähendavad fluorestsentsi tõenäosust. Kui tsentrid on avatud, on fluorestsents minimaalne (F_0), kui tsentrid on suletud on fluorestsents maksimaalne (F_m). NPQ olemasolu vähendab mõlemaid, nii F_0 kui ka F_m . Suurus $(F_m - F_0)/F_m$ näitab fotokeemilise reaktsiooni tõenäosust (kvantsaagist).



Klorofüllü fluorestsentsi mõõtmine. Mõõdetakse nõrkadest pulssidest tingitud fluorestsentsi saagist. Pimeduse foonil on saagis väike, sest PSII tsentrid on lahti (F_{0d}). Tugeva valguse foonil on saagis kõrge, sest tsentrid on kinni (F_{md}). Pika-aegne valgus indutseerib NPQ ja F_m langeb madalamale kui F_{md} . Ka F_0 on madalam kui F_{0d} . F suhteline asukoht F_0 ja F_m vahel näitab, kui suur osa tsentreid on kinni fotosünteesi ajal (aktseptor redutseeritud). Pimedas NPQ relakseerub aeglaselt ja F_m kasvab F_{md} tasemele.