

Utjecaj promjenjivih svjetlosnih uvjeta na fotosintezu u biljaka

Križanec, Antonija

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:881019>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-14**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Antonija Križanec

**Utjecaj promjenjivih svjetlosnih uvjeta na
fotosintezu u biljaka**

Završni rad

Zagreb, 2024.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Antonija Križanec

**The effect of changing light conditions on
photosynthesis in plants**

Bachelor thesis

Zagreb, 2024.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Molekularna biologija na Botaničkom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom prof. dr. sc. Željke Vidaković-Cifrek.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Utjecaj promjenjivih svjetlosnih uvjeta na fotosintezu u biljaka

Antonija Križanec

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Svjetlost je ključna za život biljaka jer služi kao izvor energije u procesu fotosinteze. Fotosinteza je složen proces kojim biljke provode pretvorbu svjetlosne energije u biološki iskoristivu energiju, a odvija se u kloroplastima. Osim što je važan izvor energije, svjetlost posredstvom fotoreceptora sudjeluje u regulaciji rasta i razvoja biljaka. Kao sesilni organizmi, biljke imaju različite prilagodbe i mehanizme aklimatizacije koji im omogućuju provedbu fotosinteze u promjenjivim svjetlosnim uvjetima. Odgovor biljaka na promjenjive, često nepovoljne, svjetlosne uvjete ostvaruje se na različitim organizacijskim razinama. Primjer odgovora na promjene osvjetljenja su gibanja organa i kloroplasta, promjene sadržaja fotosintetskih pigmenta i nekih svojstava fotosistema. Pri visokom intenzitetu svjetlosti postoji opasnost od oštećenja fotosintetskog aparata, što može negativno utjecati na stopu fotosinteze i razvoj biljke. Opisani su različiti mehanizmi koji postoje u biljkama radi zaštite od posljedica djelovanja previsokog intenziteta svjetlosti. Nadalje, biljke koje žive u zasjenjenim uvjetima imaju čitav niz prilagodbi za provedbu fotosinteze pri niskom intenzitetu svjetlosti. Ovaj rad daje uvid u složenost utjecaja svjetlosti na biljke i opisuje neke od mehanizama prilagodbe fotosinteze na promjenjive svjetlosne uvjete.

Ključne riječi: fotokemijske reakcije, fotoreceptori, fotosintetski pigmenti, fotosistemi, karotenoidi, tilakoidna membrana

(18 stranica, 5 slika, 0 tablica, 33 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: prof. dr. sc. Željka Vidaković-Cifrek

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

The effect of changing light conditions on photosynthesis in plants

Antonija Križanec

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Light is essential for the life of plants because it is a source of energy for the process of photosynthesis, in which plants convert light energy into biologically usable energy. Besides being an important source of energy, light is also involved in the regulation of plant growth and development, in which the photoreceptors are involved. As sessile organisms, plants have various adaptations and acclimatization mechanisms that enable them to perform photosynthesis under changing light conditions. Plants respond to changing, often unfavourable light conditions at different organizational levels. Examples of responses to variable light include the movement of organs and chloroplasts, changes in the content of photosynthetic pigments and certain properties of the photosystems. At high light intensities, there is a risk of damage to the photosynthetic apparatus, which can have a negative effect on the rate of photosynthesis and plant development. There are various mechanisms in plants that protect them from the consequences of excessive light intensity. In addition, plants that live in the shade have different adaptations for performing photosynthesis at low light intensity. This article gives an insight into the complexity of the effects of light on plants and describes some of the adaptation mechanisms of photosynthesis to changing light conditions.

Keywords: photochemical reactions, photosynthetic pigments, photoreceptors, photosystems, carotenoids, thylakoid membrane

(18 pages, 5 figures, 0 tables, 33 references, original in: Croatian)

Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Prof. Željka Vidaković-Cifrek, PhD

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. ZNAČENJE SVJETLOSTI ZA BILJKE	2
2.1. ULOGA SVJETLOSTI U RASTU I RAZVOJU BILJAKA	3
2.2. SVJETLOST KAO IZVOR ENERGIJE U FOTOSINTEZI.....	3
3. FOTOSINTETSKE REAKCIJE U BILJKAMA	6
3.1. FOTOKEMIJSKE REKACIJE NA TILAKOIDNIM MEMBRANAMA KLOROPLASTA.....	6
3.2. BIOKEMIJSKE REAKCIJE FOTOSINTEZE (CALVINOV CIKLUS).....	9
4. FOTOSINTEZA U PROMJENJIVIM SVJETLOSNI UUVJETIMA	10
4.1. ODGOVOR BILJAKA NA PROMJENJIVE SVJETLOSNE UUVJETE GIBANJEM ORGANA I KLOROPLASTA.....	11
4.2. PRIMJERI PRILAGODBE PROCESA FOTOSINTEZE PROMJENJIVIM SVJETLOSNI UUVJETIMA	12
4.3. ZAŠTITNI MEHANIZMI U UUVJETIMA VISOKOG INTENZITETA SVJETLOSTI.....	13
4.4. PRILAGODBE BILJAKA NA ŽIVOT U SJENI	15
5. ZAKLJUČAK	16
6. LITERATURA.....	16
7. ŽIVOTOPIS	18

POPIS KRATICA

ATP – adenzin trifosfat

Chl *a* – klorofil *a*

Chl *b* – klorofil *b*

IR – infracrveno zračenje

LHC – kompleks antena

LHCII – kompleks antena vezan uz PSII

NADP⁺ – oksidirani oblik nikotinamid adenin dinukleotid fosfata

NADPH – reducirani oblik nikotinamid adenin dinukleotid fosfata

PC – plastocijanin

Pheo – feofitin *a*

PQ_A – plastokinon Q_A

PQ_B – plastokinon Q_B

PQ_BH₂ – reducirani plastokinol

PSI – fotosistem I

PSII – fotosistem II

PTOX – plastidna terminalna oksidaza

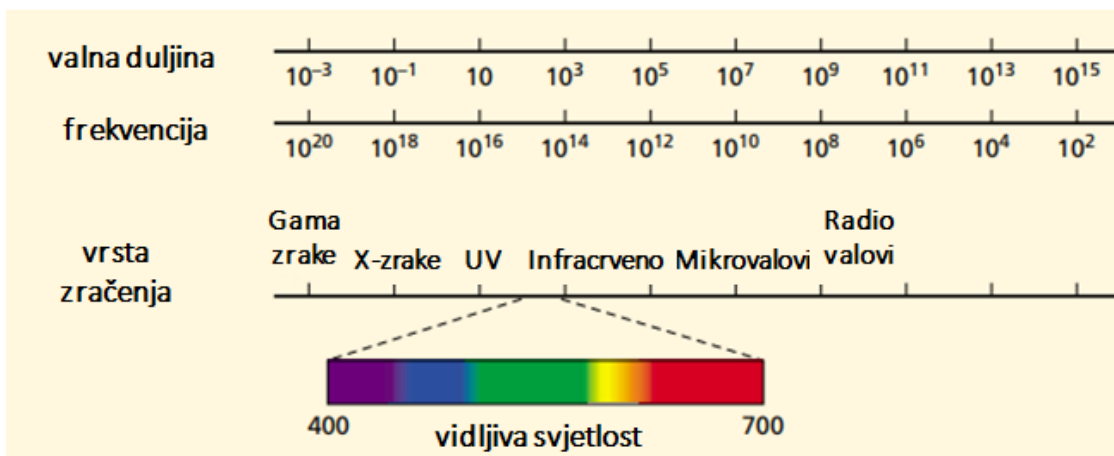
ROS – reaktivni kisikovi oblici

RUBISCO – ribuloza-1,5-difosfat karboksilaza/oksidogenaza

UV – ultraljubičasto zračenje

1. UVOD

Sunce je važan izvor energije za život na Zemlji. Sunčeva energija oslobađa se kao produkt termonuklearnih reakcija na Suncu te istovremeno emitira u svemir kao elektromagnetsko zračenje (Hrvatska enciklopedija 2024, *elektromagnetsko zračenje*). Elektromagnetski spektar je raspon elektromagnetskog zračenja određenih valnih duljina, od najduljih radiovalova na jednom kraju do najkraćih γ -zraka na drugom kraju spektra (Slika 1). Spektar vidljive svjetlosti obuhvaća samo manji dio elektromagnetskog spektra od 380 do 760 nm koji ljudsko oko percipira kao dugine boje. U širem smislu, pojam svjetlost uz vidljivu svjetlost uključuje i infracrveno (IR) te ultraljubičasto (UV) zračenje. Moderna znanost prihvaća teoriju o dualnoj, valno-čestičnoj prirodi svjetlosti. Svjetlost se opisuje kao skup individualnih „paketića“ energije, tzv. kvantata, koji se kreću kao val. Kvant svjetlosne energije naziva se foton. Energija fotona proporcionalna je frekvenciji, a obrnuto proporcionalna valnoj duljini. Nadalje, Sunčeva svjetlost je snop fotona različitih frekvencija (Hrvatska enciklopedija 2024, *svjetlost*). Samo dio emitirane Sunčeve energije (fotona) dopiye na površinu Zemlje, a opasno ionizirajuće zračenje (x-zrake i γ -zrake) uklanja se u atmosferi.



Slika 1. Elektromagnetski spektar i vrste zračenja. Izdvojen je i uvećano prikazan raspon valnih duljina vidljive svjetlosti od 400 nm (ljubičasto) do 700 nm (crveno). Prikazan je obrnuto proporcionalan odnos valne duljine i frekvencije. (Preuzeto i prilagođeno prema: Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Plant Physiology)

Postoji grana fizike, optika, koja se bavi proučavanjem svjetlosti. To je vrlo kompleksno područje istraživanja, a znanstvenici mu pristupaju na različite načine. U okviru biologije, važna je interakcija svjetlosti i živih organizama. Svjetlosna energija i svjetlost bili su jedan od ključnih

uvjeta za evoluciju života na Zemlji i formiranje biosfere (Blankenship 2002), a za opstanak i razvoj svih oblika života nužna je energija (Ruban 2015). U fotosintetskim organizmima, odvija se pretvorba energije Sunčeva zračenja u kemijsku energiju reduciranih organskih molekula, poznatija kao fotosinteza. Fotosintetski organizmi su biljke, alge i pojedini prokarioti. Preživljavanje na različitim staništima i u vrlo različitim okolišnim uvjetima omogućuju im prilagodbe za detekciju svjetlosne energije, njenu apsorpciju i pretvorbu. Fotosintetski organizmi su primarni proizvođači tj. fotoautotrofi te glavni izvor biološke energije i organskih tvari za sve heterotrofne organizme. Fotosinteza je jedan od najvažnijih biokemijskih procesa u biosferi, a za njeno odvijanje najznačajniji je vidljivi dio spektra Sunčevog zračenja.

Biljke su sesilni organizmi. Kroz mnogo generacija stečene su i očuvane različite adaptacije i mehanizmi aklimatizacije. Oni omogućavaju život biljaka u varijabilnim okolišnim uvjetima (Minagawa 2013). Korištenjem energije Sunčevog zračenja, u kloroplastima biljnih stanica dolazi do sinteze organskih spojeva – šećera, iz anorganskih spojeva - ugljikovog dioksida i vode, uz oslobađanje kisika. Takva oksigena fotosinteza odvija se u kompleksnom fotosintetskom sustavu koji je vrlo osjetljiv i podložan oštećenjima koja su često uzrokovana svjetlošću previsokog intenziteta (Szabó i sur. 2005). U prirodi, fluktuacije u intenzitetu svjetlosti uzrokovane su izmjenom dana i noći, godišnjih doba i različitim vremenskim uvjetima. Štoviše, promjene se mogu događati u vrlo kratkim vremenskim intervalima. U biljaka postoje različiti mehanizmi zaštite i odgovora na promjenjive svjetlosne uvjete. Prilagodba fotosintetskog aparata i učinkovitosti fotosinteze u promjenjivim svjetlosnim uvjetima važna je za preživljavanje biljaka u okolišu.

2. ZNAČENJE SVJETLOSTI ZA BILJKE

Svjetlost je važan okolišni čimbenik koji utječe na biljke u svim fazama njihova životnog ciklusa. Osim što je izvor energije i omogućava fotosintezu, značajno utječe na rast i razvoj (fotomorfogenezu). Prema tome, svjetlost je jedan od značajnih razvojnih signala. Različito trajanje osvjetljenja potiče specifične odgovore u biljkama. Svjetlost utječe i na gibanje u biljaka tako što inducira fototropizme i fotonastije – zakrivljenja i usmjerena gibanja organa koja ih

dovode u povoljnije položaje za iskorištavanje svjetlosti te gibanja u stanicama tj. gibanja kloroplasta uzrokovana svjetlošću (Pevalek-Kozlina 2003; Taiz i Zeiger 2002).

2.1. ULOGA SVJETLOSTI U RASTU I RAZVOJU BILJAKA

Skup fizioloških odgovora biljke na svjetlost tijekom rasta i razvoja poznat je kao fotomorfogeneza (Kami i sur. 2010). Za percepciju svjetlosti, biljke imaju fotoreceptore, molekule koje apsorbiraju svjetlost i potiču kaskadu reakcija u prijenosu signala koja završava biološkim odgovorom. Fotoreceptori stupaju u interakciju sa svjetlosti određenih valnih duljina i imaju specifični apsorpcijski spektar. Postojanje fotoreceptora biljci omogućava praćenje i detekciju svjetlosnih promjena u okolišu, uz usporednu prilagodbu fizioloških procesa sukladno varijabilnosti svjetlosnih uvjeta. Glavni fotoreceptori u biljkama su fitokromi, kriptokromi i fototropini (Jones i sur. 2012). Određeni fotoreceptor može samostalno potaknuti specifični fiziološki odgovor, no češći je slučaj usklađivanje jedinstvenog fiziološkog odgovora pod utjecajem više različitih fotoreceptora (Kami i sur. 2010).

Za aktivnost fitokroma važni su apsorpcijski maksimumi u crvenom dijelu spektra. Ti fotoreceptori sudjeluju u regulaciji ekspresije gena za proteine koji sudjeluju u fotomorfogenezi te posreduju u dnevnim (cirkardijanim) ritmovima biljaka. Induciraju različite procese, a najznačajniji su klijanje sjemenki osjetljivih na svjetlost, deetiolacija, stimulacija biosinteze klorofila, izbjegavanje sjene, povećavanje ekspanzije listova, otvaranje hipokotilne kuke, percepcija fotoperioda i regulacija cvjetanja. Kriptokromi su fotoreceptori za modru svjetlost važni u inhibiciji rasta hipokotila i stabljike, indukciji cvjetanja i stimulaciji biosinteze klorofila. Fototropini također apsorbiraju svjetlost modrog dijela spektra. Sudjeluju u optimizaciji rasta biljaka, reguliraju otvorenost puči djelovanjem na stanice zapornice, utječu na gibanja i orijentaciju kloroplasta u stanicama te fototropni odgovor biljaka, tj. fototropizme (Jones i sur. 2012).

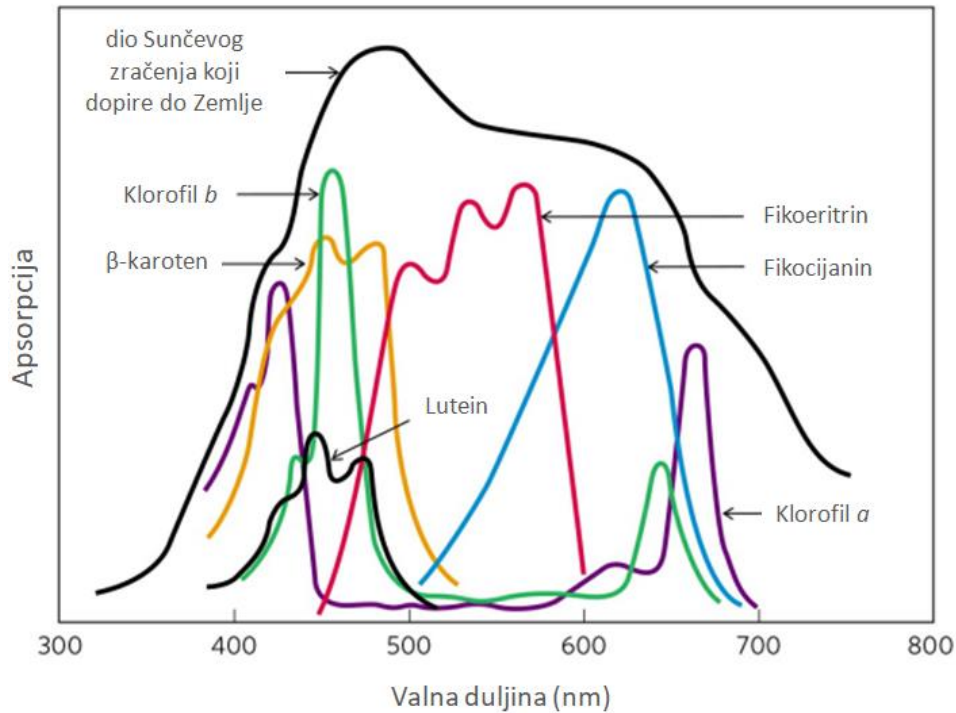
2.2. SVJETLOST KAO IZVOR ENERGIJE U FOTOSINTEZI

Biljke koriste svjetlost kao izvor energije u fotosintezi. Sinteza organskih molekula u gotovo svim živućim organizmima indirektno ili direktno ovisi o svjetlosti i procesu fotosinteze.

Konverzija anorganskog ugljikovog dioksida u reducirane organske produkte fotosinteze (šećere) naziva se fiksacija ili asimilacija ugljika. Molekulski kisik koji se koristi u svim biološkim reakcijama oksidacije, uključujući stanično disanje, zapravo je sporedni produkt procesa fotosinteze. U biljkama, fotosinteza je redoks proces u kojem je voda donor elektrona. Odvija se na tilakoidnoj membrani kloroplasta (Nelson i sur. 2021).

Za biološko iskorištavanje svjetlosti kao izvora energije u procesu fotosinteze, nužni su biljni fotosintetski pigmenti. To su molekule koje stupaju u interakciju s fotonima određene valne duljine iz vidljivog dijela elektromagnetskog spektra i apsorbiraju energiju. Svi pigmenti imaju specifični apsorpcijski spektar, a razlikuju se od fotoreceptora po ulozi. Naime, fotosintetski pigmenti sudjeluju u pretvorbi svjetlosne energije u kemijsku energiju dok fotoreceptori posreduju u prijenosu signala. Uz apsorpciju svjetlosne energije, molekule fotosintetskih pigmenta mogu prenositi energiju rezonantnim prijenosom (Calçada i sur. 2019). Apsorpcija fotona inducira prevođenje elektrona u pobuđeno stanje nakon čega se vrlo brzo elektron se vraća u osnovno stanje uz emisiju energije. Takva re-emitirana energija može se prenositi na druge molekule pigmenta, a dio se pretvara u svjetlost (fluorescencija) i toplinu (Nelson i sur. 2021).

Najvažniji pigmenti u fotosintezi su klorofili. U kloroplastima biljaka nalaze se klorofil *a* (Chl *a*) i klorofil *b* (Chl *b*) koji vrlo učinkovito apsorbiraju svjetlost u fotosintezi. Oni apsorbiraju svjetlosnu energiju modrog i crvenog dijela spektra (Slika 2). Budući da ne mogu apsorbirati dio spektra koji odgovara zelenoj svjetlosti, klorofili su pigmenti zelene boje. Klorofil *a* glavni je fotosintetski pigment biljaka koji ima apsorpcijske maksimume pri valnim duljinama 430 i 662 nm. Za razliku od njega klorofil *b* ima apsorpcijske maksimume pri valnim duljinama 453 i 642 nm (Pevalek-Kozlina 2003). Razlika u njihovim apsorpcijskim spektrima vidljiva je na Slici 2. Uz klorofile, u kloroplastima postoje i dodatni pigmenti, karotenoidi. Smatraju se pomoćnim pigmentima koji proširuju spektar apsorbirane svjetlosti i prenose energiju na klorofile. Osim toga, karotenoidi se smatraju i zaštitnim pigmentima jer štite od fotooksidacije. Mogu biti žuti, crveni ili narančasti. Razlikuju se ksantofili i karoteni. Na Slici 2 prikazani su apsorpcijski spektri dva istaknuta karotenoida – β -karotena i luteina. Za razliku od klorofila, karotenoidi apsorbiraju isključivo svjetlost modrog dijela spektra (Nelson i sur. 2021).



Slika 2. Apsorpcijski spektri fotosintetskih pigmentata (Preuzeto i prilagođeno prema: Nelson, D. L., & Cox, M. M. (2017). *Lehninger Principles of Biochemistry*)

U biljaka se fotosinteza odvija u kloroplastima, a fotosintetski pigmenti nalaze se u tilakoidnim membranama. Tamo klorofili i karotenoidi zajedno s proteinima izgrađuju komplekse, tzv. „antene“ koje primaju i prenose svjetlosnu energiju. Energija se usmjerava u reakcijski centar koji se sastoji od skupine integralnih membranskih proteina i molekula klorofila koje energiju koriste za fotokemijsku reakciju. Antene i reakcijski centar čine funkcionalnu cjelinu koja se naziva fotosistem. Fotokemijska reakcija u reakcijskom centru uključuje razdvajanje naboja (Nelson i sur. 2021), tj. prijenos elektrona s molekula klorofila *a* (tzv. specijalnog para) na primarni akceptor. Taj proces koji se odvija u reakcijskom centru opisuje se kao konverzija svjetlosne u kemijsku energiju. U tilakoidnoj membrani kloroplasta postoje dva fotosistema, fotosistem I (PSI) i fotosistem II (PSII). Sumarno, svjetlosna energija koju apsorbiraju pigmenti u antenama prenosi se do reakcijskog centra gdje se utroši za separaciju naboja na specijalnom paru molekula klorofila *a* koji u konačnici predaje elektron na najbliži akceptor elektrona (Pevalek-Kozlina 2003; Nelson i sur. 2021).

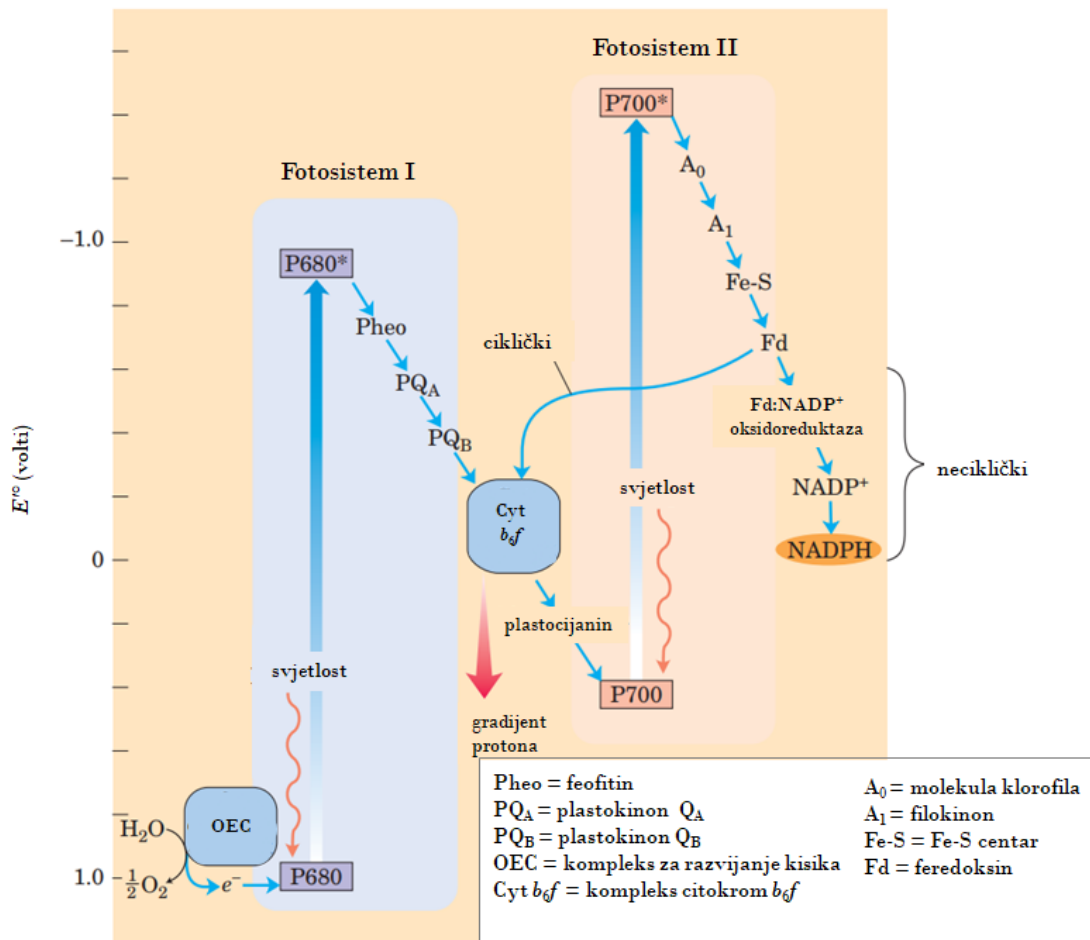
3. FOTOSINTETSKE REAKCIJE U BILJKAMA

Fotosinteza u biljkama je niz reakcija koje možemo podijeliti u dvije cjeline. U fotokemijskim ili svjetlosnim reakcijama na tilakoidnoj membrani kloroplasta svjetlosna energija koristi se za prijenos elektrona, točnije za niz redoks-reakcija koje rezultiraju sintezom NADPH i ATP. Ti produkti - NADPH i ATP koriste se u reakcijama koje se odvijaju u stromi kloroplasta. One uključuju asimilaciju ugljikovog dioksida i nazivaju se biokemijskim reakcijama fotosinteze ili Calvinov ciklus (Nelson i sur. 2021).

3.1. FOTOKEMIJSKE REKACIJE NA TILAKOIDNIM MEMBRANAMA KLOROPLASTA

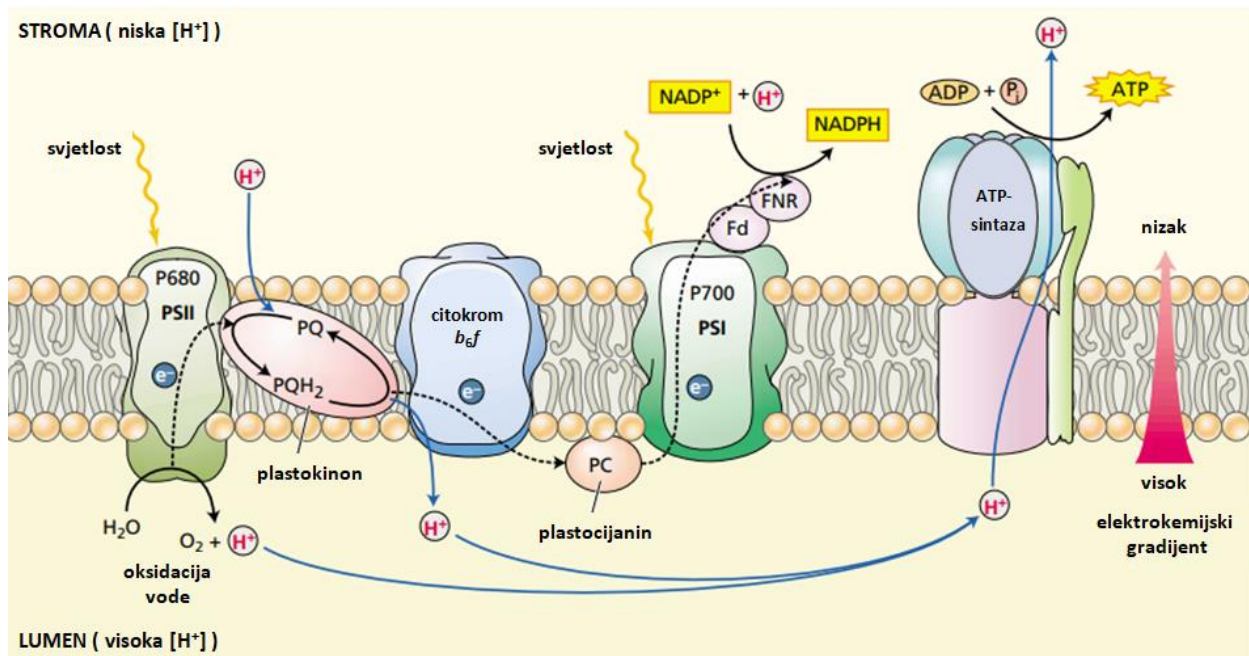
Kao što je ranije opisano, fotosintetski pigmenti u antenama apsorbiraju svjetlosnu energiju i usmjeravaju je prema reakcijskom centru fotosistema. U reakcijskom centru odvija se fotokemijska reakcija pri čemu molekula klorofila *a* predaje svoj eksitirani elektron najbližem akceptoru. Specijalizirana molekula klorofila *a* u reakcijskom centru fotosistemu II (PSII) označava se kao P680. Prijenos elektrona s te molekule na feofitin *a* (Pheo) je prvi događaj u lancu prijenosa elektrona. Nakon predaje elektrona akceptoru, u reakcijskom centru P680 treba nadomjestiti elektron i stoga se na PSII istovremeno odvija reakcija oksidacije vode. Elektroni oslobođeni iz vode nadomještaju nedostatak elektrona u reakcijskom centru P680, a molekularni kisik i proton (H^+) se oslobađaju u lumen tilakoida. Nadalje, u lancu prijenosa elektrona Pheo predaje elektrone na čvrsto vezani plastokinon Q_A (PQ_A) u PSII. Elektroni s PQ_A prenose se na mobilne prenositelje – molekule plastokinona Q_B (PQ_B). Kad PQ_B prihvati dva elektrona s PQ_A i dva protona iz strome kloroplasta, iz oksidiranog plastokinona Q_B pretvara se u reducirani plastokinol PQ_BH_2 . Plastokinol (PQ_BH_2) dolazi do kompleksa citokrom b_6/f i reducira ga predajom dvaju elektrona. Jedan elektron prenosi se na Fe-S centar Rieske proteina, a drugi na hem *b* citokroma b_6 . U konačnici, kompleks citokrom b_6/f predaje elektrone topljivom proteinu plastocijaninu (PC). PC prenosi elektrone na fotosistem I (PSI). Osim za prijenos elektrona, kompleks citokrom b_6/f važan je za prijenos protona (H^+) iz strome u lumen tilakoida, pri čemu se uspostavlja protonski gradijent preko tilakoidne membrane. Shema koja prikazuje prijenos elektrona na tilakoidnim membranama nalazi se na Slici 3.

Apsorpcija svjetlosne energije u antenama fotosistema I (PSI) u konačnici uzrokuje ekscitaciju elektrona na specijaliziranoj molekuli klorofila *a* u reakcijskom centru koja se označava kao P700. Pobuđeni elektron iz reakcijskog centra P700 prenosi se na drugu molekulu klorofila *a* (A_0). Istovremeno, reakcijski centar P700 koji je predao elektron preuzima elektron s plastocijanina, tj. regenerira reducirani P700. S prethodno spomenute molekule A_0 elektroni se prenose na molekulu filokinona (A_1), a zatim kroz tri Fe-S centra do molekule feredoksina (Fd). Feredoksin je protein koji prenosi elektrone preko 2 Fe-2S centra. Reducirani feredoksin prenosi elektron na enzim feredoksin-NADP⁺-oksidoreduktazu. Taj enzim katalizira reakciju redukcije NADP⁺ u NADPH. U biokemijskim reakcijama fotosinteze NADPH se koristi kao donor elektrona (Pevalek-Kozlina 2003; Nelson i sur. 2021).



Slika 3. „Z-shema“ prijenosa elektrona na tilakoidnim membranama. Pojedini prenosioac elektrona u lancu prijenosa smješten je na mjesto koje odgovara pripadnom redoks- potencijalu. (Preuzeto i prilagođeno prema: Nelson, D. L., Cox, M. M. (2015). Lehninger Principles of Biochemistry)

U fotokemijskim reakcijama sintetizira se i ATP, tj. provodi se reakcija fotofosforilacije. Ranije opisani tzv. neciklički tok elektrona (Slika 4) doprinosi stvaranju elektrokemijskog protonskog gradijenta na tilakoidnoj membrani zbog nakupljanja protona (H^+) u lumenu tilakoida. Spomenuti protonski gradijent je izvor energije za sintezu ATP-a na enzimskom kompleksu ATP-sintaza. Prolazak protona kroz kanal na membranskoj podjedinici CF_0 uzrokuje konformacijsku promjenu podjedinice CF_1 koja katalizira sintezu ATP-a. ATP i NADPH otpuštaju se u stromu (Pevalek-Kozlina 2003; Nelson i sur. 2021).



Slika 4. Neciklički tok elektrona. Prikazana je pojednostavljena shema prijenosa elektrona tijekom redoks-reakcija na tilakoidnoj membrani i stvaranje protonskog gradijenta. (Preuzeto i prilagođeno prema: Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Plant Physiology)

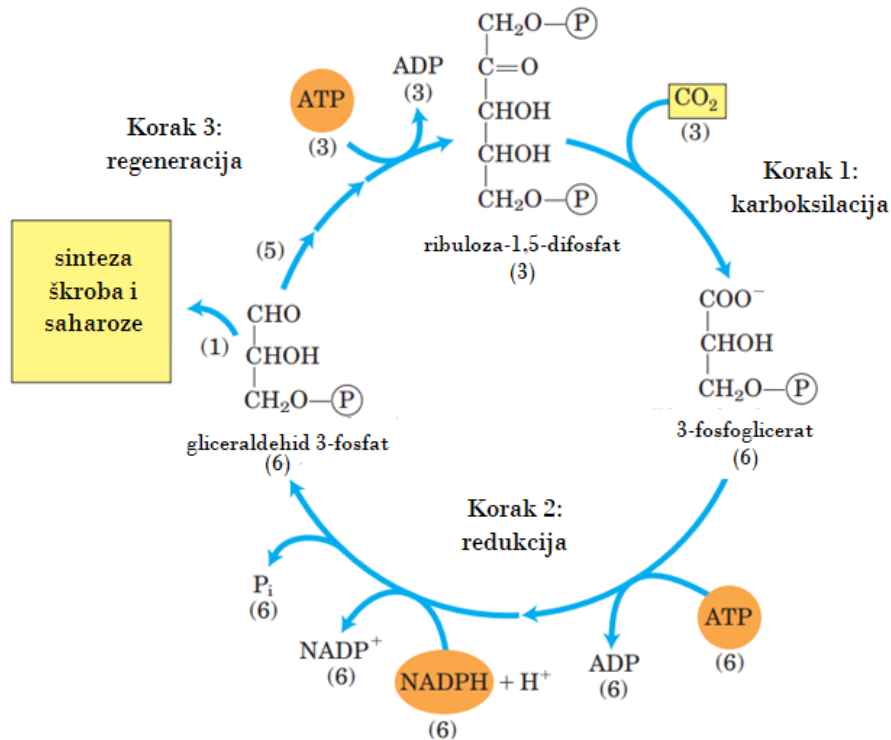
Ako se u kloroplastima nalaze velike količine NADPH i trenutno nema potrebe za njegovom sintezom, može se odvijati tzv. ciklički tok elektrona ili ciklička fotofosforilacija. Ciklički tok elektrona koji uključuje plastokinon, kompleks citokrom b_6f i PSI osigurava nastanak protonskog gradijenta za sintezu ATP-a. Umjesto da prenese elektron na feredoksin-NADP⁺-oksidoreduktazu, feredoksin predaje elektrone plastokinonu i te kompleksu citokrom b_6f (Slika 3) pa u tom putu ne nastaje NADPH. U ciklički tok elektrona nije uključen PSII (Nelson i sur. 2021).

Stvarni raspored i organizacija proteinskih kompleksa na tilakoidnoj membrani razlikuje se od većine grafičkih prikaza i shema. Poznato je kako se PSII uglavnom nalaze u grana-tilakoidima, dok se PSI i ATP-sintaza nalaze na stroma-tilakoidima i krajnjim dijelovima grana-tilakoida. Kompleks citokrom *b₆/f*jednoliko je raspoređen između stroma- i grana-tilakoida. Omjer između PSI i PSII varira ovisno o svjetlosnim uvjetima. Pri takvom rasporedu sastavnica lanca prijenosa elektrona, za ostvarivanje prijenosa elektrona značajnu ulogu imaju male molekule – plastokinon i plastocijanin, koje su mobilni prenosioci elektrona (Buchanan i sur. 2015).

3.2. BIOKEMIJSKE REAKCIJE FOTOSINTEZE (CALVINOV CIKLUS)

ATP i NADPH, sintetizirani u prethodno opisanim fotokemijskim reakcijama fotosinteze na tilakoidnim membranama, koriste se u reakcijama Calvinovog ciklusa u kojima se atmosferski ugljikov dioksid asimilira u organske spojeve. Jedan od intermedijera ciklusa – trioza fosfat (gliceraldehid-3-fosfat) postaje prekursor za daljnju sintezu škroba i saharoze. Ti ugljikohidrati su izvor ugljika za sintezu i drugih organskih molekula poput lipida, proteina i nukleinskih kiselina, kao i stanične energije u obliku ATP-a.

Calvinov ciklus (Slika 5) odvija se u tri koraka. Prvi korak je karboksilacija ribuloze-1,5-difosfata koju katalizira enzim Rubisco (ribuloza-1,5-difosfat karboksilaza/oksigenaza). U toj reakciji ugradnje ugljikovog dioksida u akceptorsku molekulu ribulozu-1,5-difosfat, preko kratkotrajnog intermedijera koji se sastoji od šest ugljikovih atoma, nastaju dvije molekule 3-fosfoglicerata. Drugi korak je redukcija molekula 3-fosfoglicerata do aldehida. Molekula 3-fosfoglicerata prvo se fosforilira uz utrošak ATP-a. Zatim se reducira do gliceraldehid-3-fosfata pri čemu se troši NADPH. Treći korak je regeneracija. To je složen skup reakcija u kojima se uz utrošak ATP-a iz trioza fosfata (gliceraldehid-3-fosfata) pregrupiranjem ugljika regenerira ribuloza-1,5-difosfat (Nelson i sur. 2021).



Slika 5. Reakcije asimilacije ugljikovog dioksida (Calvinov ciklus). (Preuzeto i prilagođeno prema: Nelson, D. L., Cox, M. M. (2017). Lehninger Principles of Biochemistry)

4. FOTOSINTEZA U PROMJENJIVIM SVJETLOSNIM UVJETIMA

Biljke žive u varijabilnim okolišnim uvjetima i na raznolikim staništima. Između biljaka postoji kompeticija za nutrijente, prostor, vodu i svjetlost (Walters 2005). U prirodi su često izložene naglim i nepravilnim promjenama svjetlosnih uvjeta. Svjetlost je izvor energije za fotosintezu i signal za brojne razvojne procese u biljaka. Prethodno je opisana važnost svjetlosti za fotokemijske reakcije na tilakoidnim membranama. No osim toga, treba istaknuti da su produkti fotokemijskih reakcija, ATP i NADPH, preduvjet za odvijanje reakcija Calvinovog ciklusa. Iako u Calvinovom ciklusu svjetlost nije neposredni izvor energije, aktivnost čak pet enzima Calvinovog ciklusa na indirektan je način regulirano svjetlošću (Teiz i Zeiger 2002). Dakle, i za biokemijske reakcije fotosinteze potrebna je svjetlost.

Promjenjivi svjetlosni uvjeti odražavaju se na stopu fotosinteze, što znači da utječu i na rast biljaka. Odgovor biljke na varijabilne svjetlosne uvjete može se promatrati na različitim

organizacijskim razinama. Značajan doprinos u prilagodbi na svjetlosne uvjete imaju gibanja organa i kloroplasta, tj. njihovo dovođenje u povoljan položaj u odnosu na smjer upadne svjetlosti. Biljni organi u nekih vrsta biljaka te kloroplasti imaju sposobnost izbjegavanja svjetlosti ili se usmjeravaju prema izvoru svjetlosti. Uz to, radi postizanja odgovarajuće stope fotosinteze, dolazi i do strukturnih te molekularnih promjena u kloroplastima. U biljaka prilagođenih na život u uvjetima visokog intenziteta svjetlosti, kao odgovor na za njih nepovoljne zasjenjene uvjete potiče se izrazit produžni rast stabljika (Pevalek-Kozlina 2003). Sve spomenute promjene, koje utječu na iskorištavanje svjetlosne energije i provođenje fotosinteze, važni sumehanizmi adaptacije na promjenjive svjetlosne uvjete (Ruban 2009). Ti mehanizmi omogućuju prilagodbu procesa fotosinteze, a time i optimalan rast i razvoj biljke.

4.1. ODGOVOR BILJAKA NA PROMJENJIVE SVJETLOSNE UVJETE GIBANJEM ORGANA I KLOROPLASTA

Na razini organizma, prilagodba na svjetlosne uvjete vidljiva je kao promjena položaja i orijentacije listova. U aktivnom dizanju i spuštanju listova ovisnom o osvjetljenju sudjeluje promjena turgora u pulvinima (Koller 1990). To su specijalizirane strukture na bazi peteljke ili liski građene od stanica koje zbog kretanja iona preko plazmatske membrane mijenjaju turgor i na taj način kontroliraju položaj listova (Pevalek-Kozlina 2003). Primjer gibanja biljnih organa su različiti heliotropizmi. Oni su odgovor na promjenu pozicije Sunca i smjera svjetlosti (Serrano i sur. 2018). Na staničnoj razini, apsorpcija svjetlosne energije regulirana je gibanjima i orijentacijom kloroplasta u stanicama (Ruban 2009). Primijećeno je da kloroplasti izbjegavaju svjetlost visokog intenziteta te da se kreću prema manje osvjetljenim dijelovima stanice. Fenomen gibanja i reorijentacije kloroplasta štiti biljke od stresa uzrokovanog visokim intenzitetom svjetlosti i poboljšava iskorištavanje svjetlosti u fotosintezi (Wada 2013). Pri niskom intenzitetu svjetlosti kloroplasti u stanici nalaze se usporedno s površinom lista, postavljeni su okomito na smjer upadne svjetlosti. Suprotno, pri visokom intenzitetu svjetlosti kloroplasti se nalaze uz površinu stanice koja je usporedna sa smjerom upada svjetlosti. Poznato je da su za gibanje kloroplasta važni aktinski mikrofilamenti u citoplazmi, no detalji molekularnog mehanizma reorijentacije i gibanja kloroplasta nisu poznati (Wada 2016). U odgovoru biljke na promjenjive svjetlosne uvjete gibanjem organa i kloroplasta sudjeluju fotoreceptori. Fitokromi posreduju u dnevnim ritmičkim promjenama turgora u pulvinima i

gibanjima listova (Pevalek-Kozlina 2003). Fototropini su važni za reorijentaciju kloroplasta u biljnim stanicama (Wada 2013).

4.2. PRIMJERI PRILAGODBE PROCESA FOTOSINTEZE PROMJENJIVIM SVJETLOSNIM UVJETIMA

Tilakoidna membrana kloroplasta vrlo je dinamična struktura. U procesu aklimatizacije na promijenjene svjetlosne uvjete mijenja se njezin sastav i struktura u cilju optimizacije procesa fotosinteze. Ovisno o intenzitetu i kvaliteti svjetlosti, biljke modificiraju sastav fotosintetskih pigmenata radi učinkovitije apsorpcije svjetlosne energije i postizanja odgovarajuće stope fotosinteze. Regulacija apsorpcije svjetlosne energije očituje se kroz kontrolu sadržaja klorofila i drugih fotosintetskih pigmenata u antenama. Tipični odgovor biljaka na svjetlost povišenog intenziteta je povećanje omjera ukupnih karotenoida i ukupnih klorofila u antenama (Ballottari i sur. 2007). Nadalje, poznat je utjecaj intenziteta svjetlosti na veličinu antena u PSI i PSII. Biljke koje rastu pri jakom osvjetljenju imaju manje antene u usporedbi s biljkama koje rastu u sjeni (Mathur i sur. 2018). U uvjetima niskog intenziteta svjetlosti povećana je biosinteza klorofila *b* (Jia i sur. 2016). Kompleksi antena često se u literaturi spominju kao kompleksi za „hvatanje“ svjetlosti, LHC (engl. *light-harvesting complex*). Promjena veličine antena moguća je zbog translacijske regulacije *LHC* gena u odgovoru na svjetlosne uvjete. Ti geni kodiraju proteine u sastavu kompleksa antena (Floris i sur. 2013). Pri fluktuaciji svjetlosnih uvjeta, paralelno s veličinom antena mijenja se i stehiometrijski omjer PSI i PSII. Taj omjer varira zbog razlika u spektralnom sastavu, kvaliteti i intenzitetu svjetlosti (Jia i sur. 2016).

Za optimalno odvijanje fotosinteze pri promjeni svjetlosnih uvjeta, važno je uspostaviti pravilnu raspodjelu svjetlosne energije između PSI i PSII. Maksimumi apsorpcije reakcijskog centra P700 u PSI i P680 u PSII razlikuju se pa u određenim svjetlosnim uvjetima fotosistemi nisu jednako pobuđeni što rezultira razlikom u količini apsorbirane svjetlosne energije. Učinkovitu distribuciju svjetlosne energije između dvaju fotosistema i njihovu izbalansiranu ekscitaciju omogućuje mehanizam koji se naziva prijelazi stanja (od engl. *state transition*). Temelji se na kretanju LHCII u tilakoidnoj membrani pri čemu treba napomenuti da promjenu pozicije ostvaruje manji dio od ukupne količine LHCII. U slučaju učestalijeg pobuđivanja PSII u odnosu na PSI, poraste udio reduciranog plastokinona što dovodi do aktivacije tilakoidne proteinske kinaze. Taj enzim

fosforilira proteine LHCI (kompleks antena na PSII) što rezultira pomicanjem LHCI prema PSI zbog promjene površinskog naboja proteina. Time je omogućena povećana aktivnost PSI i optimiranje toka elektrona što uključuje i reoksidaciju plastokinona. Slijedi defosforilacija LHCI koji se tada vraća na poziciju uz PSII (Niyogi i sur. 2015; Nelson i sur. 2021).

4.3. ZAŠTITNI MEHANIZMI U UVJETIMA VISOKOG INTENZITETA SVJETLOSTI

Prethodno je spomenuto kako biljke izbjegavaju svjetlost previsokog intenziteta gibanjem organa i kloroplasta. Odgovor biljaka na nepovoljne uvjete previsokog intenziteta svjetlosti ostvaruje se i na molekularnoj razini. Postepeno povećanje svjetlosnog intenziteta dovodi do povećanja stope fotosinteze, ali previsoki intenzitet uzrokuje svjetlosno zasićenje fotosintetskog aparata. Svako daljnje povećanje intenziteta svjetlosti nema pozitivan učinak na fotosintezu, naprotiv, može uzrokovati oštećenje fotosintetskog aparata i smanjenje učinkovitosti fotosinteze (Pevalek-Kozlina 2003; Zhang i sur. 2024).

Prekomjerna ekscitacija molekula klorofila dovodi do nastanka tzv. tripletnog klorofila koji može potaknuti stvaranje reaktivnih kisikovih oblika (ROS) i na taj način uzrokovati oštećenje molekula u kompleksu antena. Potencijalno štetni učinak suviška apsorbirane svjetlosne energije mogu ublažiti molekule karotenoida koje preuzimaju energiju s tripletnog klorofila i disipacijom u obliku topline sprečavaju prijenos energije na druge molekule (Zhang i sur. 2024).

Za spomenute karotenoide uglavnom se ističe da su pomoćni pigmenti u fotosintezi, ali u antenama fotosistema karotenoidi su i zaštitni pigmenti. U uvjetima previsokog intenziteta svjetlosti karotenoidi istovremeno djeluju kao antioksidansi i štite klorofil od fotooksidacije (Roach i Krieger-Liszkay 2019). Promjena sastava fotosintetskih pigmenata u kloroplastima jedan je od mehanizama prilagodbe fotosinteze na svjetlosne uvjete. Posebno se ističe važnost ksantofilskog ciklusa. Pri povišenom intenzitetu svjetlosti, zbog pada pH vrijednost u lumenu tilakoida aktivira se enzim violaksantin-deepoksidaza. Taj enzim katalizira reakciju redukcije violaksantina u anteraksantin i zeaksantin (Ruban 2009). Za disipaciju suviška svjetlosne energije u obliku topline, najvažniji je pigment zeaksantin (Roach i Krieger-Liszkay 2019).

Nadalje, u uvjetima visokog intenziteta svjetlosti velika količina energije preusmjerava se na molekularni kisik zbog previsoke reduciranosti sastavnica lanca prijenosa elektrona na tilakoidnoj

membrani kloroplasta. Najveće količine ROS, poput singletnog kisika i superoksidnog aniona generiraju se na fotosistemima, PSI i PSII (Hossain i Dietz 2016; Pinnola i Bassi 2018; Zhang i sur. 2024). ROS stupaju u reakcije s proteinima, nukleinskim kiselinama, lipidima, klorofilima i drugim biološki značajnim molekulama pri čemu ih oštećuju (Pevalek-Kozlina 2003). To narušava strukturu tilakoidne membrane, sastavnica lanca prijenosa elektrona i drugih molekula koje sudjeluju u procesu fotosinteze (Szabo i sur. 2005). U konačnici pada stopa fotosinteze. Kao odgovor na porast količine ROS u kloroplastima aktivira se antioksidacijski sustav koji se sastoji od antioksidacijskih enzima i neenzimskih antioksidansa (Zhang i sur. 2024). Taj sustav značajno doprinosi ublažavanju štetnog učinka visokog intenziteta svjetlosti na proces fotosinteze.

Novija istraživanja predlažu da i proces fotorespiracije ima zaštitnu ulogu u uvjetima visokog intenziteta svjetlosti. Dugo se smatralo da je fotorespiracija nepovoljan proces za biljke jer zahtijeva ulaganje energije. Danas postoje dokazi da fotorespiracija ima pozitivnu ulogu u odgovoru biljke na nekestresne uvjete, uključujući i visoki intenzitet svjetlosti. Utroškom ATP-a, reduciranog feredoksina i NADPH proces fotorespiracije može doprinijeti optimizaciji dinamike prijenosa elektrona u lancu prijenosa elektrona u tilakoidnoj membrani i ublažiti nastanak ROS (Voss i sur. 2012).

Višak apsorbirane svjetlosne energije može se preusmjeriti u alternativne puteve lanca prijenosa elektrona. Centralnu ulogu u tom mehanizmu ima protein feredoksin koji je osim za lanac prijenosa elektrona, važan i kao donor elektrona u različitim metaboličkim reakcijama. Jedan od alternativnih puteva elektrona je ranije opisani ciklički tok elektrona u kojem feredoksin preuzima elektron s PSI i predaje ga plastokinonu te kompleksu citokrom*b₆f*. Dodatno, feredoksin može donirati elektron koji je preuzeo s PSI i na druge akceptore u različitim metaboličkim putevima kao što su npr. procesi asimilacije dušika i sumpora te aktivacija enzima Calvinovog ciklusa sustavom feredoksin-tioredoxin (Mondal i Bruce 2018). Postoji alternativni tok elektrona koji se odvija preko enzima PTOX. To je plastidna terminalna oksidaza na tilakoidnoj membrani. Slična je alternativnoj oksidazi (AOX) u mitohondrijima. Enzim PTOX koristi plastokinol kao donor elektrona za redukciju kisika do vode. Oksidacija plastokinona „rasterećuje“ lanac prijenosa elektrona u uvjetima povišenog intenziteta svjetlosti. Postoje dokazi da u takvim uvjetima broj molekula PTOX na tilakoidnoj membrani značajno poraste (Krieger-Liszkay i Feilke 2016).

Važan mehanizam adaptacije na svjetlost visokog intenziteta je i brza akumulacija različitih fenolnih spojeva, najčešće flavonoida (antocijana, flavona i flavonola) u biljnoj stanici. Spomenuti specijalizirani metaboliti nakupljaju se u epidermalnim stanicama listova, a uloga im je zaštita od svjetlosti visokog intenziteta i UV-zračenja (Takahashi i Badger 2011; Zhang i sur. 2024). Osim spomenutog učinka, antocijani umanjuju oksidacijski stres koji se sekundarno pojavljuje u uvjetima svjetlosnog stresa. Njihove hidroksilne skupine vrlo su snažni i reaktivni donori vodika i elektrona te stupaju u reakcije s ROS (Li i Ahammed, 2023) i na taj način štite fotosintetski aparat od oksidacijskog oštećenja.

4.4. PRILAGODBE BILJAKA NA ŽIVOT U SJENI

Biljke koje žive u sjeni imaju tanke listove velike površine, često s dugim peteljka. Općenito, kloroplasti tih biljaka su veći i imaju veći broj grana-tilakoida (Lichtenthaler i sur. 1981; Mathur i sur. 2018). Budući da su biljke koje žive u sjeni izložene uvjetima niskog intenziteta svjetlosti, trebaju maksimalno iskoristiti raspoloživu svjetlosnu energiju. Spomenuto je da u uvjetima niskog intenziteta svjetlosti kloroplasti zauzimaju položaj uz površinu lista, tj. okomito na smjer upadne svjetlosti da bi se ostvarila bolja učinkovitost fotosinteze. Za gibanje kloroplasta važni su fotoreceptori fototropini. Nadalje, za prilagodbu biljaka na zasjenjene uvjete važni fotoreceptori su i fitokromi jer biljkama omogućuju prepoznavanje kvalitete svjetlosti i odgovor na promjenjive svjetlosne uvjete. U biljaka koje su prilagođene na sunčana staništa, u zasjenjenim uvjetima postoji veza između fitokromom reguliranog rasta i oblika organizma. U sjeni je prisutan manji udio crvene svjetlosti, a povećani udio tamnocrvene svjetlosti. U takvim uvjetima povećava se stopa produžnog rasta stabljike u biljaka koje su prilagođene na sunčana staništa jer izduživanje stabljike i ubrzani rast omogućuju biljci da izađe iz sjene. Međutim, u biljaka koje obitavaju u zasjenjenom okolišu promjena omjera crvene i tamnocrvene svjetlosti ima slab ili nikakav učinak na produžni rast stabljike (Pevalek-Kozlina 2003). Nadalje, u biljaka koje žive u sjeni prisutne su i druge prilagodbe koje omogućuju da se i u zasjenjenom okolišu provodi fotosinteza. Npr. dokazana je promjena sastava fotosintetskih pigmenta. Tilakoidi sadržavaju više klorofila, povećana je biosinteza klorofila *b* (Jia i sur. 2016), veće su antene u fotosistemima i nema opasnosti od fotooksidacije (Mathur i sur. 2018).

5. ZAKLJUČAK

Iako se već dugi niz godina intenzivno istražuje utjecaj promjenjivih svjetlosnih uvjeta na fotosintezu u biljaka, svi detalji još nisu poznati. Moguća primjena stečenih znanja u praksi poticaj je za nastavak istraživanja. Izazov moderne znanosti je uzgoj biljaka otpornijih na stresne i promjenjive okolišne uvjete što uključuje i nepovoljne svjetlosne uvjete. Fotosinteza je primjer biološkog procesa iskorištavanja sveprisutne svjetlosne energije i ugljikovog dioksida. Razumijevanje prilagodbe fotosinteze na promjenjive svjetlosne uvjete može doprinijeti kreiranju novih strategija za suočavanje s rastućim problemom pojave klimatskih promjena, smanjenja poljoprivrednih prinosa, povećanja emisije stakleničkih plinova i potrebe za povećanom proizvodnjom hrane. Znanja o utjecaju svjetlosnih uvjeta na fotosintezu mogu se potencijalno iskoristiti u uzgoju biljaka s optimalnom stopom fotosinteze u svrhu povećanja potrošnje ugljikovog dioksida iz atmosfere. Interdisciplinarni pristup u istraživanjima povezanosti svjetlosnih uvjeta i procesa fotosinteze ključan je za buduću primjenu stečenih znanja.

6. LITERATURA

- Ballottari M., Dall'Osto L., Morosinotto T., Bassi R. (2007): Contrasting behavior of higher plant photosystem I and II antenna systems during acclimation. *Journal of Biological Chemistry*, 282, 8947–8958.
- Blankenship, R. E. (2002): *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*. Blackwell Science.
- Calçada M., Lunardi J. T., Manzoni L. A., Monteiro W., Pereira M. (2019): A distributional approach for the one-dimensional hydrogen atom. *Frontiers in Physics*, 7, 101.
- Floris M., Bassi R., Robaglia C., Alboresi A., Lanet E. (2013): Post-transcriptional control of light-harvesting genes expression under light stress. *Plant Molecular Biology*, 82, 147–154.
- Hossain M. S., Dietz K. J. (2016): Tuning of redox regulatory mechanisms, reactive oxygen species and redox homeostasis under salinity stress. *Frontiers in Plant Science*, 7, 548.
- Hrvatska enciklopedija, mrežno izdanje, *elektromagnetsko zračenje*. Leksikografski zavod Miroslav Krleža, 2013 – 2024. pristupljeno 31.8.2024. <<https://enciklopedija.hr/clanak/elektromagnetsko-zracenje>>
- Hrvatska enciklopedija, mrežno izdanje, *svjetlost*. Leksikografski zavod Miroslav Krleža, 2013 – 2024. pristupljeno 15.8.2024. <<https://enciklopedija.hr/clanak/svjetlost>>.

- Jia T., Ito H., Tanaka A. (2016): Simultaneous regulation of antenna size and photosystem I/II stoichiometry in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 244, 1041–1053.
- Jones R. L., Ougham H., Thomas H., Waaland, S. (2012): *The Molecular Life of Plants*. Prvo izdanje. John Wiley & Sons.
- Kami C., Lorrain S., Hornitschek P., Fankhauser C. (2010): Light-regulated plant growth and development. *Current Topics in Developmental Biology*, 91, 29–66.
- Koller D. (1990): Light-driven leaf movements. *Plant, Cell & Environment*, 13, 615–632.
- Krieger-Liszkay A., Feilke K. (2016): The dual role of the plastid terminal oxidase PTOX: Between a protective and a pro-oxidant function. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1147.
- Li Z., Ahammed G. J. (2023): Plant stress response and adaptation via anthocyanins: A review. *Plant Stress*, 10, 100230.
- Lichtenthaler H. K., Buschmann C., Döll M., Fietz H. J., Bach T., Kozel U., Meier D., Rahmsdorf U. (1981): Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research*, 2, 115–114.
- Mathur S., Jain L., Jajoo A. (2018): Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56, 354–365.
- Minagawa, J. (2013): Dynamic reorganization of photosynthetic supercomplexes during environmental acclimation of photosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 4, 513.
- Mondal J., Bruce B. D. (2018): Ferredoxin: the central hub connecting photosystem I to cellular metabolism. *Photosynthetica*, 56, 279–293.
- Niyogi K. K., Wolosiuk R. A., Malkin R. (2015): Photosynthesis. U: Buchanan B. B., Gruissem W., Jones R. L. (ur.) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Drugo izdanje. Wiley Blackwell, str. 508-566.
- Nelson D. L., Cox M. M., Hoskins A. A. (2021): *Lehninger Principles of Biochemistry*. osmo izdanje. W.H. Freeman.
- Pevalek-Kozlina, B. (2003): *Fiziologija bilja*. prvo izdanje. Profil International, Zagreb.
- Pinnola A., Bassi R. (2018): Molecular mechanisms involved in plant photoprotection. *Biochemical Society Transactions*, 46, 467-482.
- Roach T., Krieger-Liszkay A. (2019): Photosynthetic regulatory mechanisms for efficiency and prevention of photo-oxidative stress. *Annual Plant Reviews Online*, 2, 273–306.
- Ruban A. V. (2015): Evolution under the sun: optimizing light harvesting in photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 66, 7–23.

- Ruban A. V. (2009): Plants in light. *Communicative and Integrative Biology*, 2, 50–55.
- Serrano A. M., Arana M. V., Vanhaelewyn L., Ballaré C. L., Van Der Straeten D., Vandenbussche F. (2018): Following the star: inflorescence heliotropism. *Environmental and Experimental Botany*, 147, 75–85.
- Szabó I., Bergantino E., Giacometti G. M. (2005): Light and oxygenic photosynthesis: Energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation. *EMBO Reports*, 6, 629–634.
- Taiz L., Zeiger E. (2002): *Plant Physiology*. Treće izdanje. Sinauer Associates, Inc.
- Takahashi S., Badger M. R. (2011): Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, 16, 53–60.
- Voss I., Sunil B., Scheibe R., Raghavendra A. S. (2013): Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant biology*, 15, 713–722.
- Wada, M. (2013): Chloroplast movement. *Plant Science*, 210, 177–182.
- Wada M. (2016): Chloroplast and nuclear photorelocation movements. *Proceedings of the Japan Academy Series B: Physical and Biological Sciences*, 92, 387–411.
- Walters R. G. (2005): Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56, 435–447.
- Zhang M., Ming Y., Wang H. B., Jin, H. L. (2024): Strategies for adaptation to high light in plants. *aBIOTECH*, 1–13.

7. ŽIVOTOPIS

Antonija Križanec pohađala je Prvu gimnaziju Varaždin. U srednjoj školi bila je aktivni polaznik Centra izvrsnosti Varaždinske županije za fiziku i biologiju. Godine 2021. upisala je Prijediplomski studij Molekularne biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu.