

4. FOTOSYNTETICKÁ BARVIVA A SVĚTLOSběRNÉ ANTÉNY

4.1 FOTOSYNTETICKÁ BARVIVA

Ve fotosyntetickém ústrojí plní barviva tři úlohy:

(1) Vlastní fotochemická přeměna energie v reakčních centrech. V oxygení fotosyntéze je takto činný pouze chlorofyl *a*, u fotosyntetických bakterií je to nejčastěji také BChl *a*, ale u mnohých také BChl *b*. (Bakterio)chlorofyly, které po excitaci rozdělují náboje tvoří obvykle dimerovou strukturu, tzv. zvláštní pár.

(2) Zachycení fotonů a přenos excitace soustavou molekul barviv do reakčního centra. To je úkol barviv zabudovaných v bílkovinných molekulách světlosběrných antén. V těchto pigmentproteinech jsou vedle (bakterio)chlorofylů *a* a *b* také další (bakterio)chlorofyly (*c*, *d* a *e*), fykobiliny a xanthofyly. Podle toho rozeznáváme antény převážně (bakterio)chlorofylové, převážně xanthofylové a výhradně fykobilinové. Další dělení antén je podle jejich strukturních vlastností (viz oddíl 4.2).

(3) Ochrana fotosyntetického ústrojí před (a) nežádoucí nebo (b) nadměrnou excitací.

(a) Jako nežádoucí excitaci označujeme tripletovou excitaci molekuly chlorofylu ($^3\text{Chl}^*$, elektron při excitaci změní spin). Ve fotosyntéze chlorofyl působí ve stavu singletní excitace ($^1\text{Chl}^*$). Ta má velmi krátkou dobu života (řádově 10^{-9} s), avšak vhodné uspořádání kofaktorů v reakčním centru dovoluje v tomto krátkém čase přenos elektronu na primární akceptor. $^1\text{Chl}^*$ přechází s malou, ale nezanedbatelnou, pravděpodobností v $^3\text{Chl}^*$, který má dosti dlouhou dobu života (řádově 10^{-3} s) na to, aby se setkal s molekulou kyslíku. O_2 má tripletní konfiguraci elektronů. Při srážce chlorofyl přejde do základního stavu a kyslík do singletního stavu, který je velmi reaktivní a oxiduje bílkoviny i barviva fotosyntetického ústrojí. Karoteny (v reakčních centrech) a některé xanthofyly (v anténách) přejímají od chlorofylu tripletní excitaci, která na nich zaniká, aniž působí škody, poněvadž karotenoidy v tripletním stavu s kyslíkem nereagují.

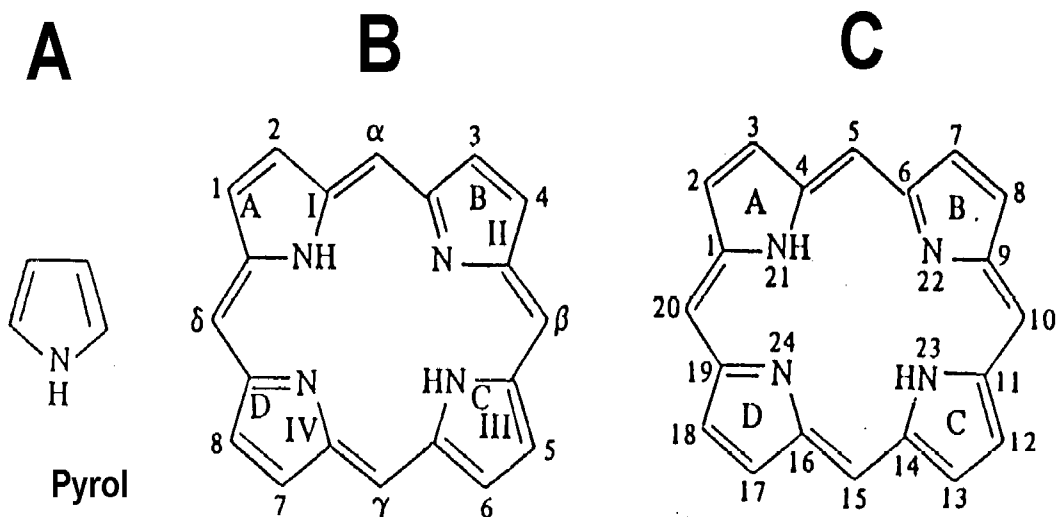
(b) Fotosyntetické ústrojí je často vystaveno vysokým ozářenostem. Četnost excitací je pak taková, že přenosy elektronů v thylakoidní membráně a biochemické reakce Calvinova cyklu nestačí zpracovávat produkty primární fotochemické reakce. Je-li nepoměr mezi četností excitací reakčního centra a rychlostí odběru produktů primární fotochemické reakce příliš velký, dochází k většímu počtu neobvyklých reakcí, které mají nežádoucí následky. Jednou z cest jak tento nepoměr zmenšit je snížení účinnosti přenosu excitační energie ze světlosběrných antén do reakčních center. Podle některých hypotéz mohou některé xanthofyly v anténě LHC2 přejít do stavu, v němž účinně přejímají excitaci chlorofylových molekul a zhášejí ji (tj. promění ji v termální oscilace svých molekul). Tak se sníží podíl excitace polapené reakčním centrem.

Chemicky patří všechna barviva fotosyntetických membrán do dvou skupin: tetrapyroly s uzavřeným kruhem jsou chlorofyly a bakteriochlorofyly, s kruhem otevřeným jsou fykobiliny. Polyisopreny jsou karotenoidy, které se dělí na uhlovodíkové karoteny a kyslíkaté xanthofyly.

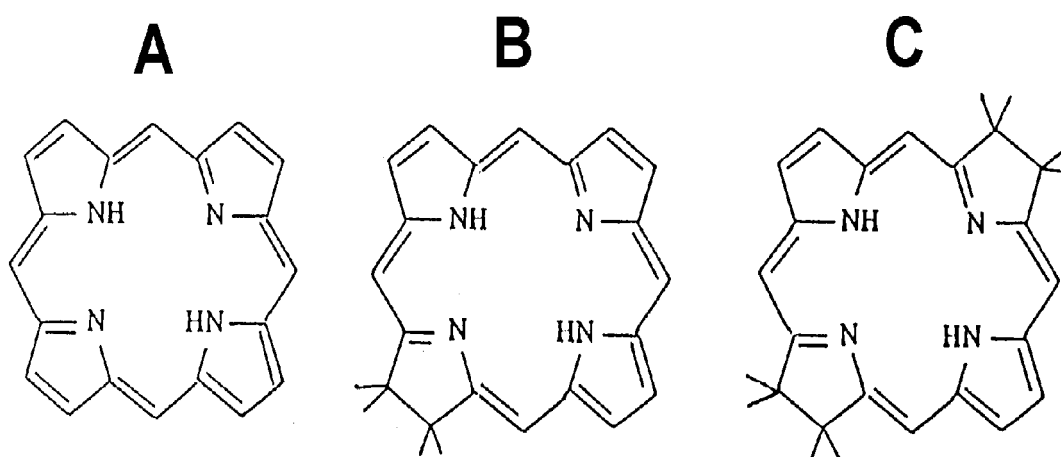
4.1.1 KRUHOVÉ TETRAPHYROLY (PORFYRINY)

Pyrol (**Obr. 4.1-1**) je pětičlenný N-heterocyklický kruh, který je velmi stálý. Sloučeniny s jedním takovým kruhem se však v přírodě vyskytují vzácně. Zato některá

z nejrozšířenějších přírodních barviv, která mají významné úlohy v metabolismu, jsou porfyriny, odvozené od porfinu. Porfín je makrocyklus ze čtyř pyrolů spojených jednouhlíkatými můstky. Na **Obr. 4.1-1** je jeho strukturní vzorec a jsou tam vyznačeny dva způsoby označování atomů uhlíku (dusíku) a jednotlivých kruhů, s nimiž se v literatuře setkáme. Z porfínového kruhu jsou odvozeny hemy (které jsou základem hemoglobinu, myoglobinu, cytochromů, katalasy, peroxidasy a jiných prostetických skupin enzymů). Chlorofyly a bakteriochlorofyly jsou odvozeny jednak z chlorinu, což je dihydroporfín, jednak z tetrahydroporfínu bakteriochlorinu (**Obr. 4.1-2**).



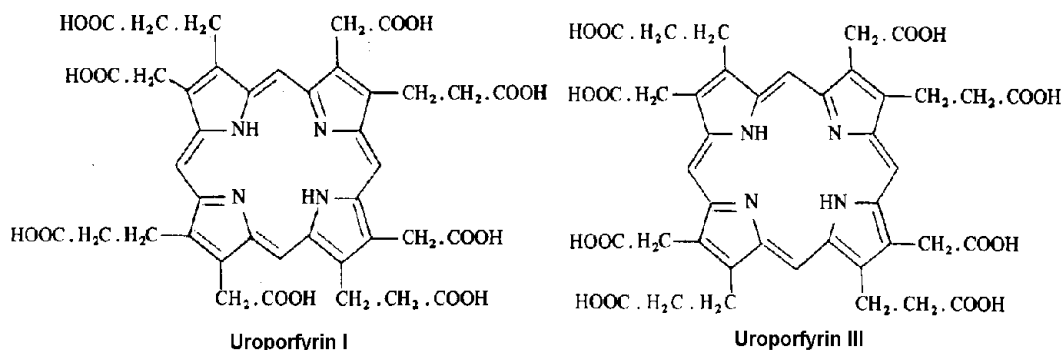
Obr. 4.1-1. Základní strukturní jednotka porfínového makrocyklu - pyrol **A**) a dvě číslování jeho atomů používaná souběžně v literatuře: **B**) způsob zavedený Fisherem, **C**) mezinárodní norma IUPAC.



Obr. 4.1-2. Modifikace porfínového kruhu, které jsou základem různých chlorofylů a bakteriochlorofylů. Nalevo je porfín, uprostřed je chlorin (dihydroporfín) a napravo bakteriochlorin.

Při biosyntéze porfyrinů vzniká jako první produkt s uzavřeným kruhem tetrapyrrol, jehož každý pyrolový kruh nese jako substituenty jeden zbytek kyseliny octové a jeden zbytek kyseliny propionové. Téměř všechny přirozené tetrapyrroly mají uspořádání substituentů,

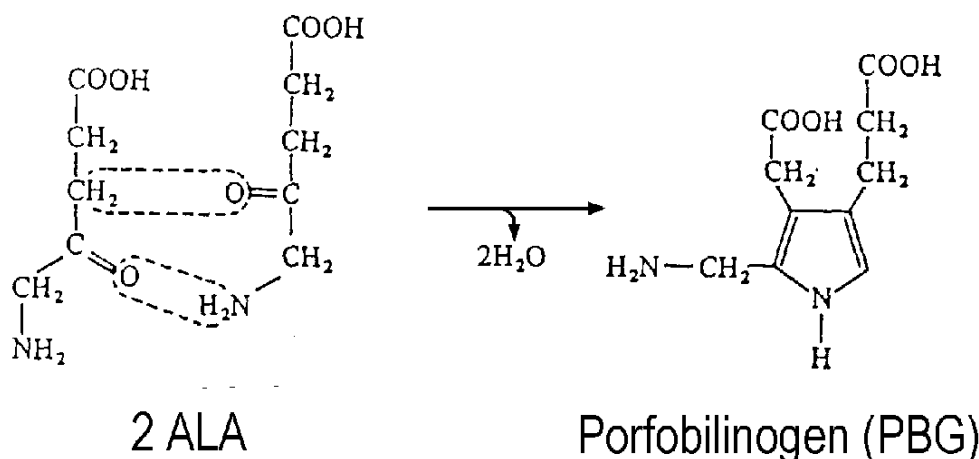
kteřé se označují jako typ III (uroporfyrinogen III) a jen výjimečně se vyskytuje substituční typ I (Obr. 4.1-3).



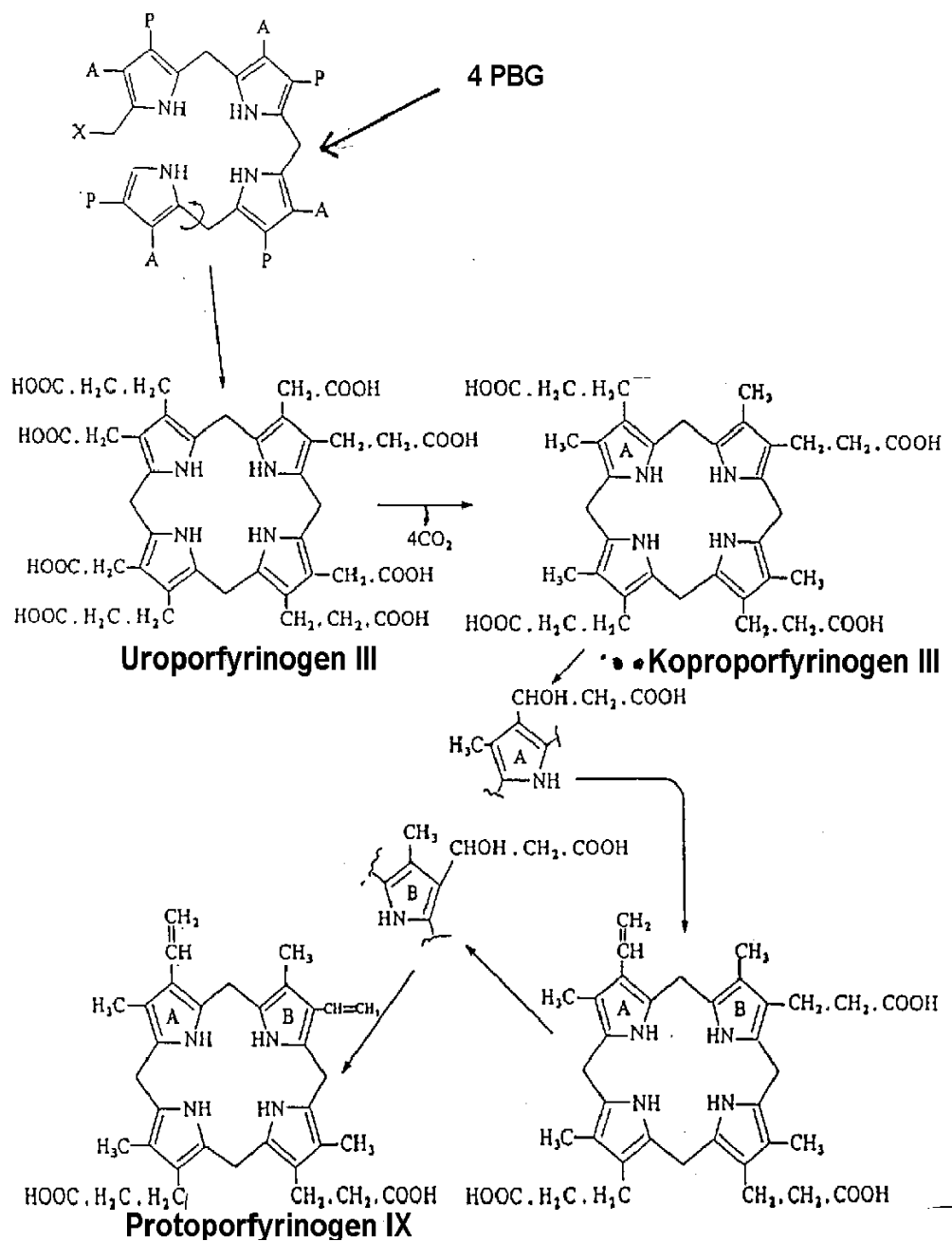
Obr. 4.1-3. Dva způsoby, jak mohou být uspořádány substituenty v přirozených tetrapyrolech. Biosyntéza všech chlorofylů vychází z uroporfyriu III.

Tetrapyrolový makrocyklus leží v rovině a je význačný soustavou silně konjugovaných vazeb. Jejím důsledkem je delokalizace elektronů v celém cyklu, která mu dodává silně aromatický charakter. Snadno dochází k elektronické excitaci, která vede k vektoriálním přeskupením nábojů s několika různými dipolovými momenty přechodu. Tetrapyroly se proto vyznačují několika intenzivními absorpčními pásy v oblasti 360 - 700 nm. Charakteristickým znakem tetrapyrolového makrocyklu je velmi výrazný Soretův pás ležící mezi 350 a 450 nm. Ten je důsledkem symetrického rozložení čtyř pyrolových dusíků.

Dráha biosyntézy všech tetrapyrolů je společná až po protoporfyrin IX. Jejím prvním krokem je kondenzace dvou molekul kyseliny δ -aminolevulové (zkráceně označované ALA nebo δ -ALA), kterou vznikne molekula porfobilinogenu (PBG, Obr. 4.1-4). Kondenzací čtyř porfobilinogenů vzniká uroporfyrinogen III a z něj postupnými modifikacemi postranních řetězců protoporfyrinogen IX (Obr. 4.1-5A). Ten se mění na barevný protoporfyrin IX s kruhem konjugovaných vazeb odnětím šesti vodíků - čtyři z uhlíků tvořících můstky mezi pyrolovými jádry a dva z dusíků dvou pyrolových jader (Obr. 4.1-5B).

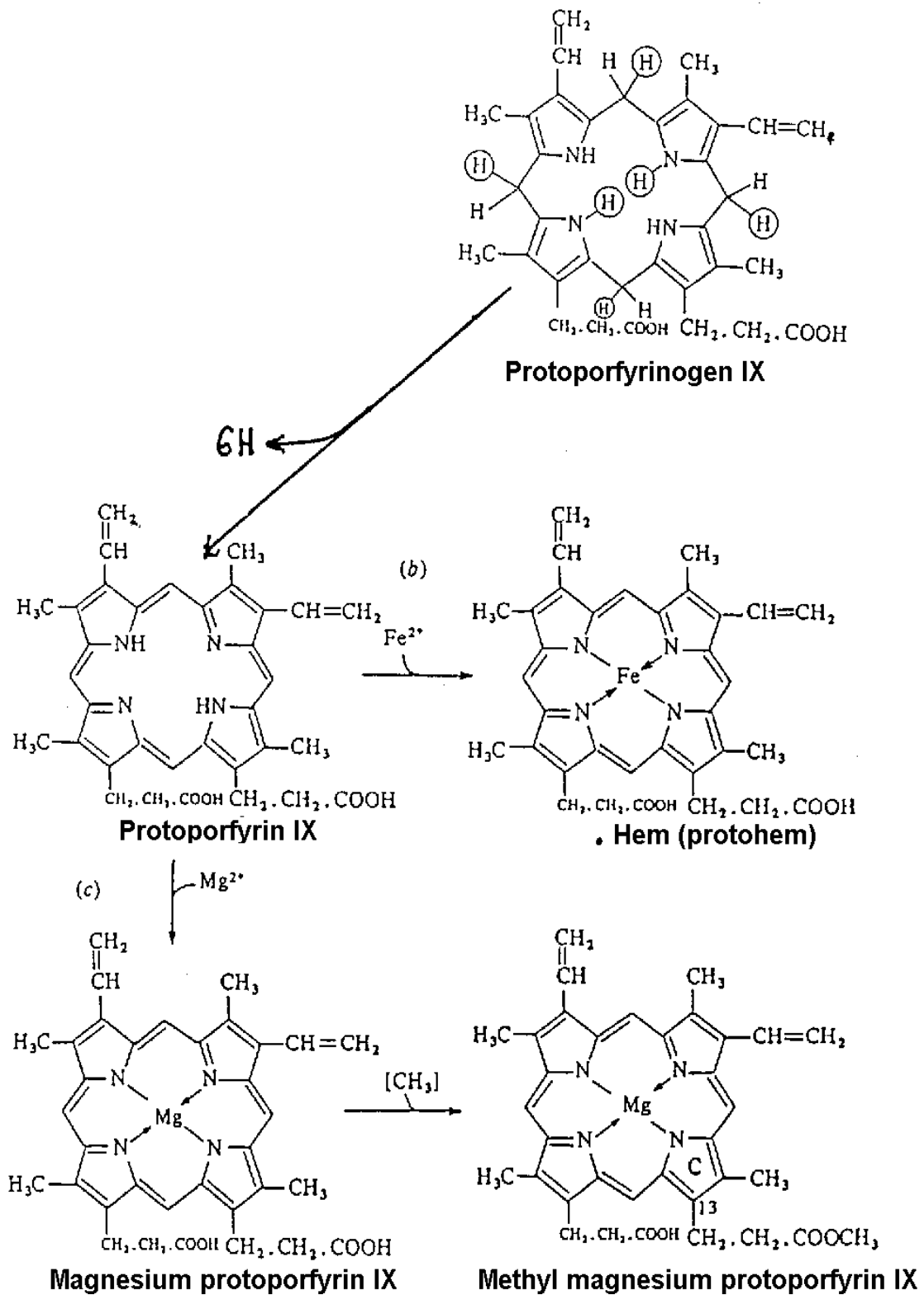


Obr. 4.1-4. Vznik molekuly porfobilinogenu (PBG) kondenzací dvou molekul kyseliny δ -aminolevulové (zkráceně označované ALA nebo δ -ALA).

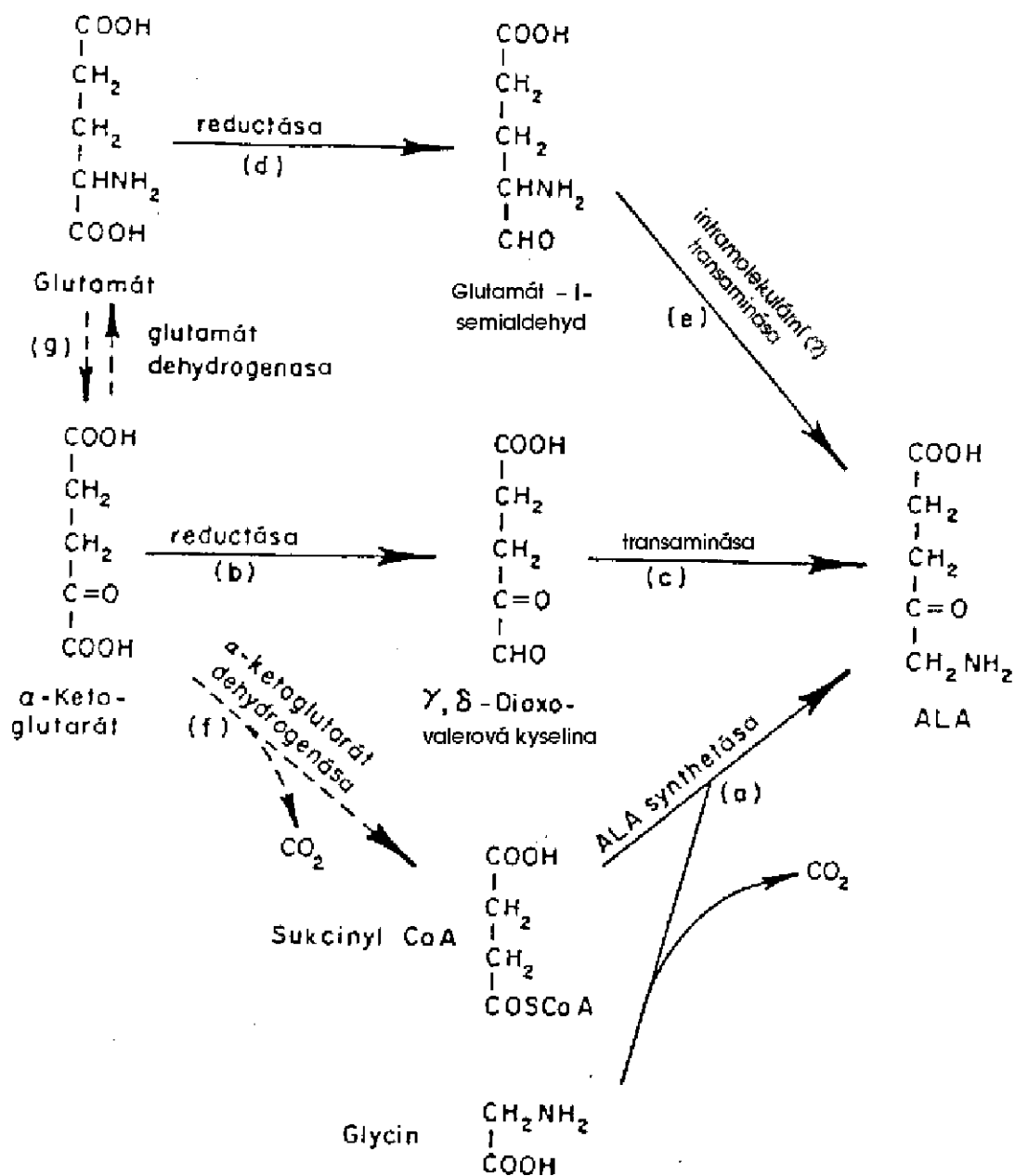


Obr. 4.1-5A Kondenzací čtyř molekul porfobilinogenu vzniká jedna molekula uroporphyrinogenu III a z něho dále, postupnou modifikací postranních řetězců, protoporphyrinogen IX.

Kyselina δ -aminolevulová vzniká ve fotosyntetických organismech nejčastěji redukcí a transaminací z glutamátu, jednou z cest naznačených na **Obr. 4.1-6**. Jen ve fotosyntetických bakteriích a některých rostlinách můžeme předpokládat vznik ALA ze sukcinyl-koenzymu A a glycinu, který katalyzuje ALA-syntetáza, což je cesta běžná u živočichů a bakterií.



Obr. 4.1-5B Oxidace protoporphyrinogenu IX na protoporphyrin IX, chelatace hořčíku a methylace dávají vzniknout methyl magnesium protoporphyrinu.

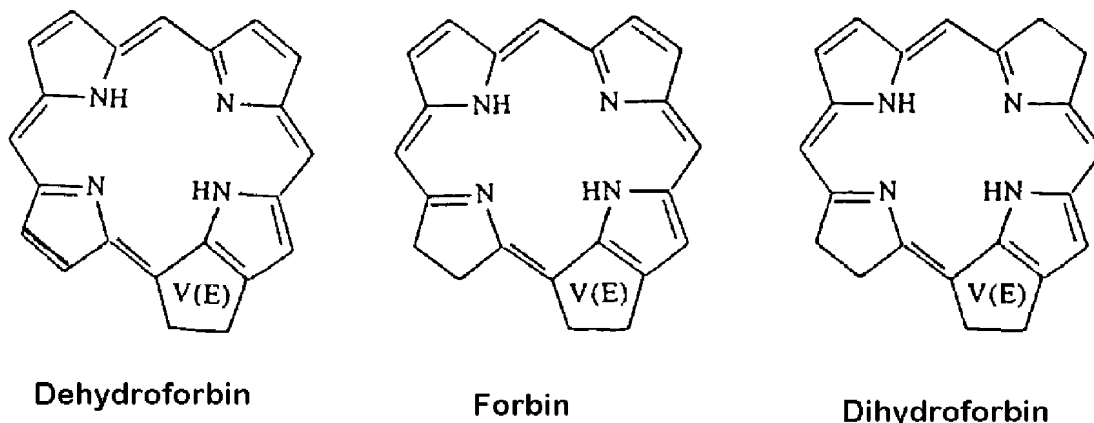


Obr. 4.1-6 Různé cesty vzniku δ-aminolevulové kyseliny.

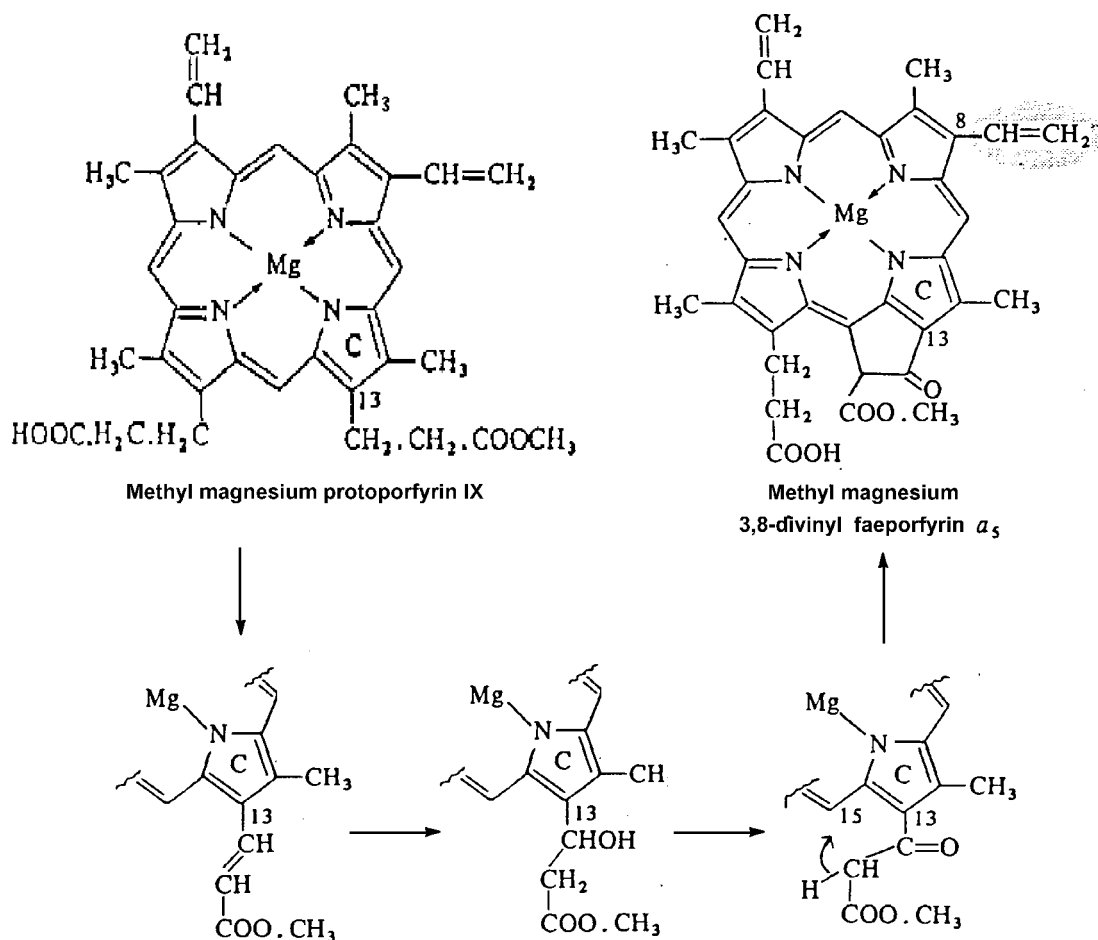
4.1.1.1 CHLOROFYLY A BAKTERIOCHLOROFYLY

Polycyklické jádro chlorofylů *a*, *b* a *d* je forbin, což je chlorin (tedy dihydroporfin), který má ještě jeden kruh, tzv. isocyklický kruh, kruh E nebo kruh V (Obr. 4.1-7). Při biosyntéze tento kruh vzniká oxidací propionylového zbytku vázaného na C-13, který vytvoří kruh tak, že se naváže na uhlík methinového můstku γ , čili C-15 (Obr. 4.1-8). Stejný polycyklický základ mají bakteriochlorofyly *c*, *d* a *e*. Bakteriochlorofyly *a* a *b* mají za základ bakterioforbin, což je dihydroforbin odvozený z bakteriochlorinu (tedy z tetrahydroporfinu) hydrogenací uhlíků 7 a 8 na kruhu II (B). Naproti tomu chlorofyl *c* je založen na dehydroge-

novaném forbinu (uhlíky 17 a 18) a má tedy základní tetrapyrrolový kruh porfínový, ne chlorinový (Obr. 4.1-7).



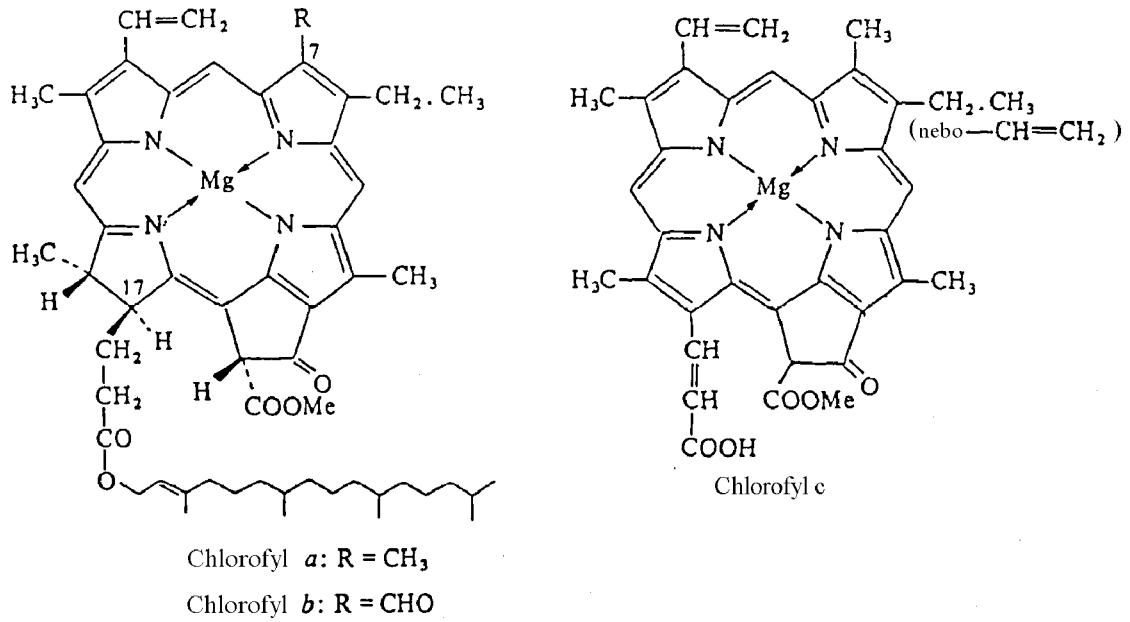
Obr. 4.1-7. Forbin a jeho deriváty, které jsou základem různých chlorofylů a bakteriochlorofylů.



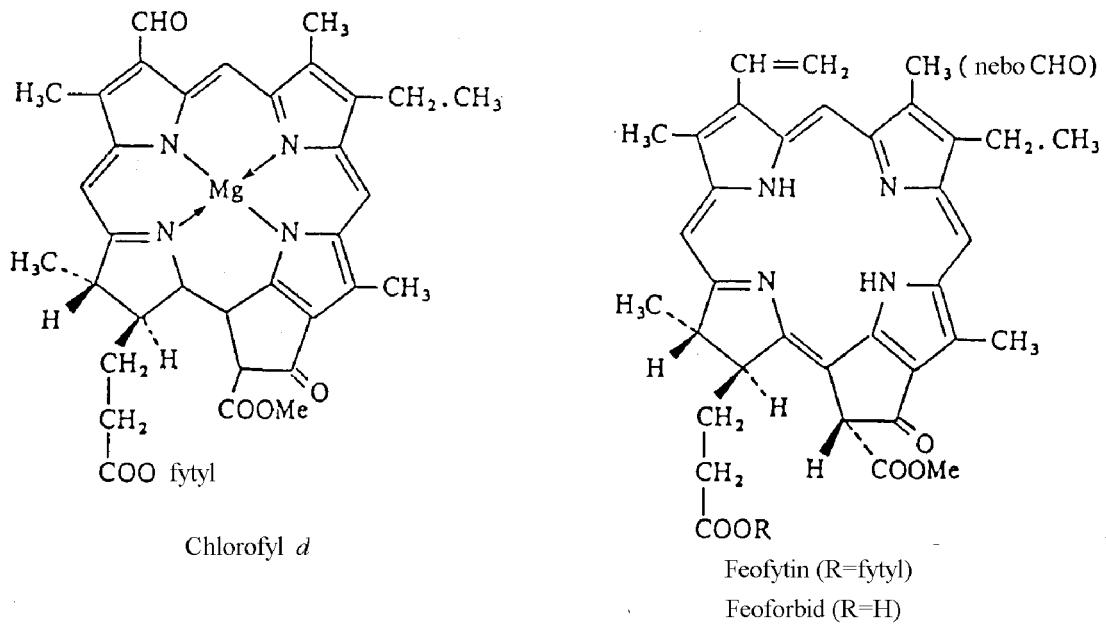
Obr. 4.1-8. Vznik pátého isocyklického kruhu, kterým se methyl magnesium protoporphyrin IX mění na methyl magnesium 3,8-divinyl feoporphyrin a_5 . Z něho redukcí vinylové skupiny vzniká protochlorofylid a , který se dále redukuje (na kruhu IV) na chlorofylid a .

Další rozlišení chlorofylů a bakteriochlorofylů je dáno různými substituenty na uhlících 3, 7, 8 a 12 a esterifikací zbytku kyseliny propionové na C-17 různými alkoholy,

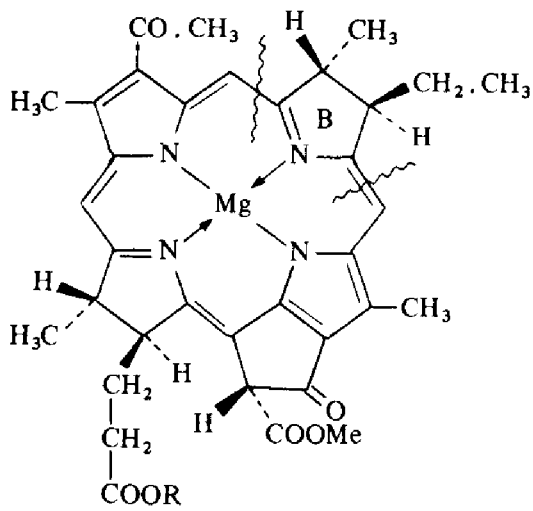
pouze u chlorofylu *c* tento zbytek není esterifikován. Všechny strukturální charakteristiky chlorofylů a bakteriochlorofylů jsou shrnuty na **Obr. 4.1-9** a v tabulce **Tab. 4.1-1**.



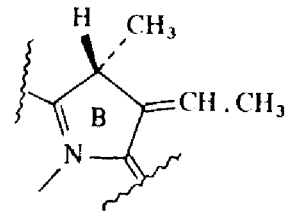
Obr. 4.1-9A Strukturální vzorce chlorofylů *a*, *b*, *c*.



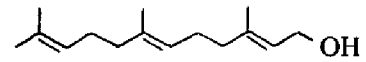
Obr. 4.1-9B Strukturální vzorce chlorofylu *d*, feofytinu a feoforbidu.



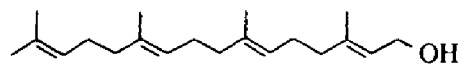
Bakteriochlorofyl *a*
 (R = farnesyl nebo geranylgeranyl)



Bakteriochlorofyl *b*

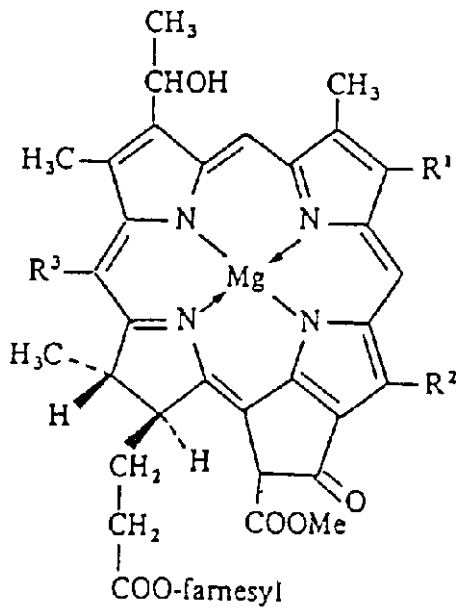


Farnesol



Geranylgeraniol

Obr. 4.1-9C Strukturní vzorce bakteriochlorofylů *a, b*.



$R^1 = \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_3, \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_3$
 nebo $\text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{CH}_3)_2$

$R^2 = \text{CH}_3$ nebo $\text{CH}_2 \cdot \text{CH}_3$

$R^3 = \text{H}, \text{CH}_3$ nebo $\text{CH}_2 \cdot \text{CH}_3$

Chlorobium chlorofyly (bakteriochlorofyly *c* a *d*)

Obr. 4.1-9D Strukturní vzorce bakteriochlorofylů *c, d*.

Tab. 4.1-1. Tabulka substituentů chlorofylů *a*, *b*, *c*, *d*, bakteriochlorofylů *a*, *b*, *c*, *d*, *e*. Poloha substituentů R1, R2, R3, R4 a R7 odpovídá polohám 3, 7, 8, 12 a 20 v IUPAC normě. R5 je na pátém isocyklickém kruhu, R6 je vazebné místo fytylu (P) nebo farnesyly (F).

Barvivo	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	R ₇
Chlorofyl <i>a</i>	-CH=CH ₃	-CH ₃	-CH ₂ -CH ₃	-CH ₃	-C=O-O-CH ₃	-P	-H
Chlorofyl <i>b</i>	-CH=CH ₃	-CH=O	-CH ₂ -CH ₃	-CH ₃	-C=O-O-CH ₃	-P	-H
Bakterio-chlorofyl <i>a</i>	-C=O-CH ₃	-CH ₃	-CH ₂ -CH ₃	-CH ₃	-C=O-O-CH ₃	-P/Gg	-H
Bakterio-chlorofyl <i>b</i>	-C=O-CH ₃	-CH ₃	=CH-CH ₃	-CH ₃	-C=O-O-CH ₃	-P	-H
Bakterio-chlorofyl <i>c</i>	-CHOH-CH ₃	-CH ₃	-C ₂ H ₅ -C ₃ H ₇ -C ₄ H ₉	-C ₂ H ₅ -CH ₃ (?)	-H	-F	-CH ₃
Bakterio-chlorofyl <i>d</i>	-CHOH-CH ₃	-CH ₃	-C ₂ H ₅ -C ₃ H ₇ -C ₄ H ₉	-C ₂ H ₅ -CH ₃ (?)	-H	-F	-H
Bakterio-chlorofyl <i>e</i>	-CHOH-CH ₃		-C ₂ H ₅ -C ₃ H ₇ -C ₄ H ₉	-C ₂ H ₅	-H	-F	-CH ₃

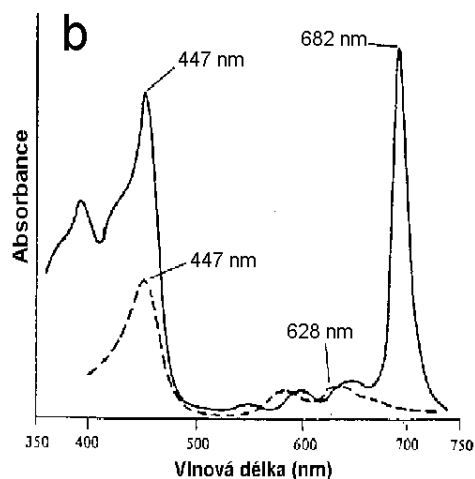
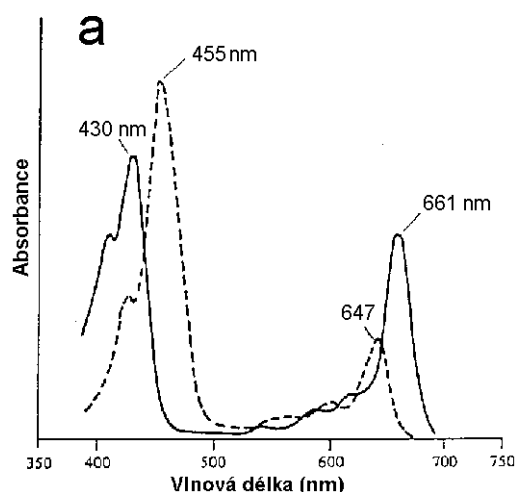
Chemický vzorec P je -CH₂CH=CH=CCH₃-(CH₂)₂-CHCH₃-(CH₂)₃-CHCH₃-(CH₂)₃-CHCH₃-CH₃.

Vzorec F je -CH₂-CH=CCH₃-(CH₂)₂-CH=CCH₃-(CH₂)₂-CHCH₃=C-CH₃.

Úroveň hydrogenace tetrapyrolového kruhu má vliv na polarizaci soustavy konjugovaných dvojných vazeb a tím na polohu absorpčních maxim. Na spektrální vlastnosti mají vliv také substituenty na tetrapyrolovém kruhu, kdežto povaha esterifikujícího alkoholu se projevuje nevýrazně (**Obr. 4.1-10**).

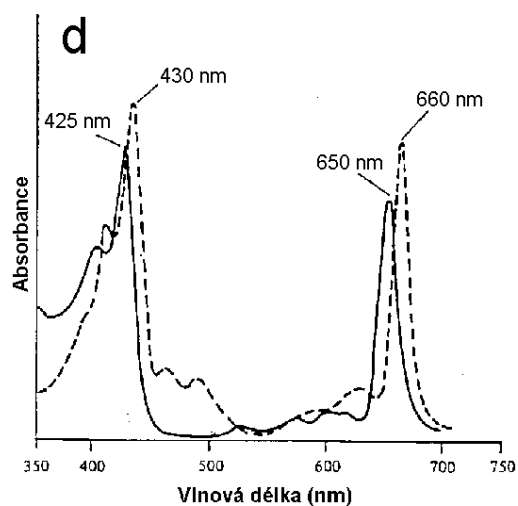
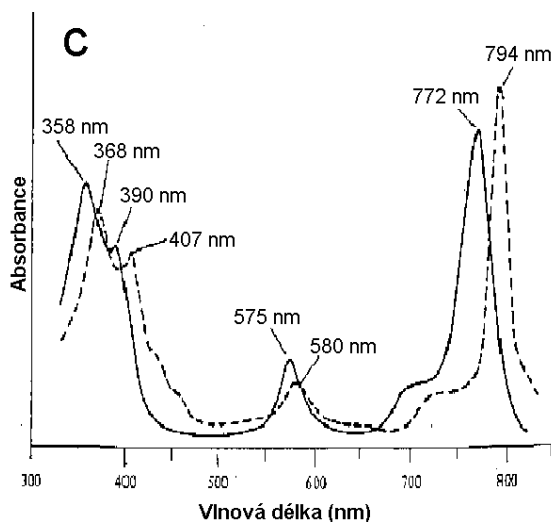
(Bakterio)chlorofyly mají ve středu tetrapyrolového kruhu chelatovaný ion hořčíku, Mg²⁺. Pokud hořčík v kruhu není, nazýváme pigmenty (bakterio)feofytiny, s příslušným písmenem (bakterio)chlorofylu, z něhož je feofytin odvozen. Absorpční maxima jsou ve spektrech feofytinů posunuta proti odpovídajícím chlorofylům a mají odlišnou výšku (**Obr. 4.1-10**). (Bakterio)feofytiny mají významnou úlohu v reakčních centrech. Hořčík se však velmi snadno ztrácí z (bakterio)chlorofylových molekul při extrakci a jiných operacích (zejména je-li prostředí kyselé), a proto se nacházejí často větší množství feofytinů při analýzách jako artefakt. Někdy se také chlorofyly záměrně feofytinizují a stanovují se pak jako odpovídající feofytiny. Silnější působení kyseliny odštěpuje také alkohol, esterifikující propionový zbytek na C-17. Vznikají feoforbidy, které jsou dobře rozpustné ve vodě. Toho se využívá k odstranění chlorofylů ze směsi pigmentů rozpuštěných v nepolárním rozpouštědle.

Spektrální vlastnosti (bakterio)chlorofylů, tj. poloha a výška absorpčních pásů, závisí také výrazně na povaze prostředí, v němž jsou barviva rozptýlena. Spektra barviv se liší, jsou-li rozpuštěna v různých rozpouštědlech. Mění se především s polaritou rozpouštědla (**Obr. 4.1-11**). Podobný vliv má také nekovalentní vazba chlorofylů na hydrofobní molekuly bílkovinných komplexů. Absorpční spektra chlorofyl-proteinových komplexů se navzájem liší, i když obsahují též (bakterio)chlorofyl. Vazba na bílkovinu posouvá červené absorpční pásy k delším vlnovým délkám.



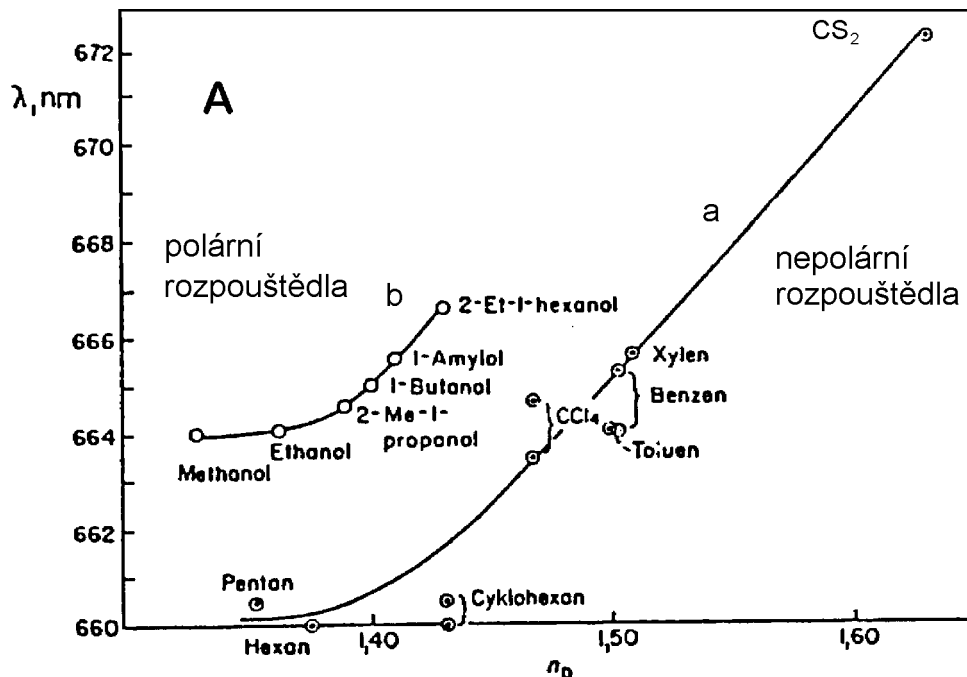
Obr. 4.1-10A Absorpční spektra chlorofylu *a* (—) a chlorofylu *b* (---) rozpuštěných v dietyléteru.

Obr. 4.1-10B Absorpční spektra chlorofylu *d* (—) a chlorofylu *c* (---) rozpuštěných v dietyléteru.

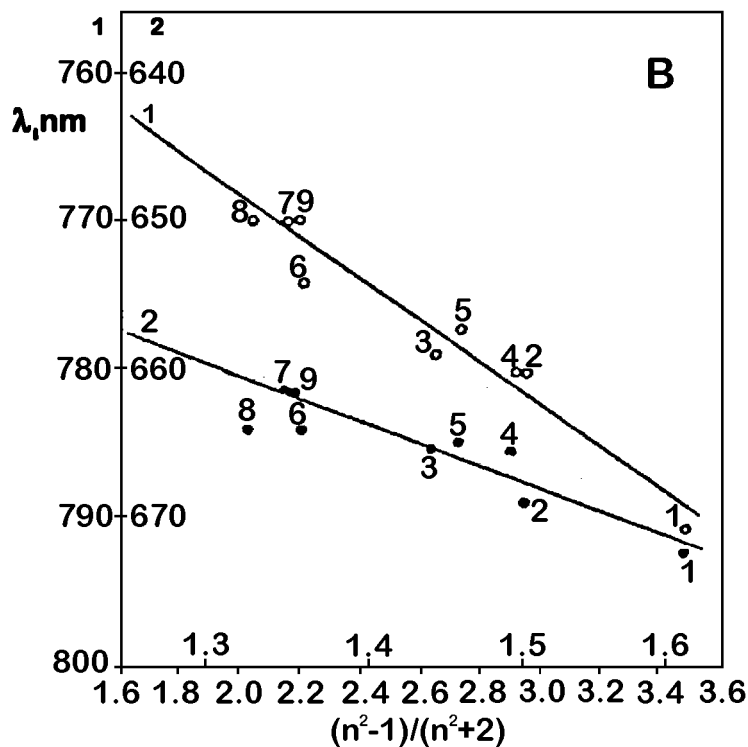


Obr. 4.1-10C Absorpční spektra bakteriochlorofylu *a* (—) a bakteriochlorofylu *b* (---) rozpuštěných v dietyléteru.

Obr. 4.1-10D Absorpční spektra chlorofylu „650“ (—) a chlorofylu „660“ (---) připravených z *Chlorobium* v dietyléteru.



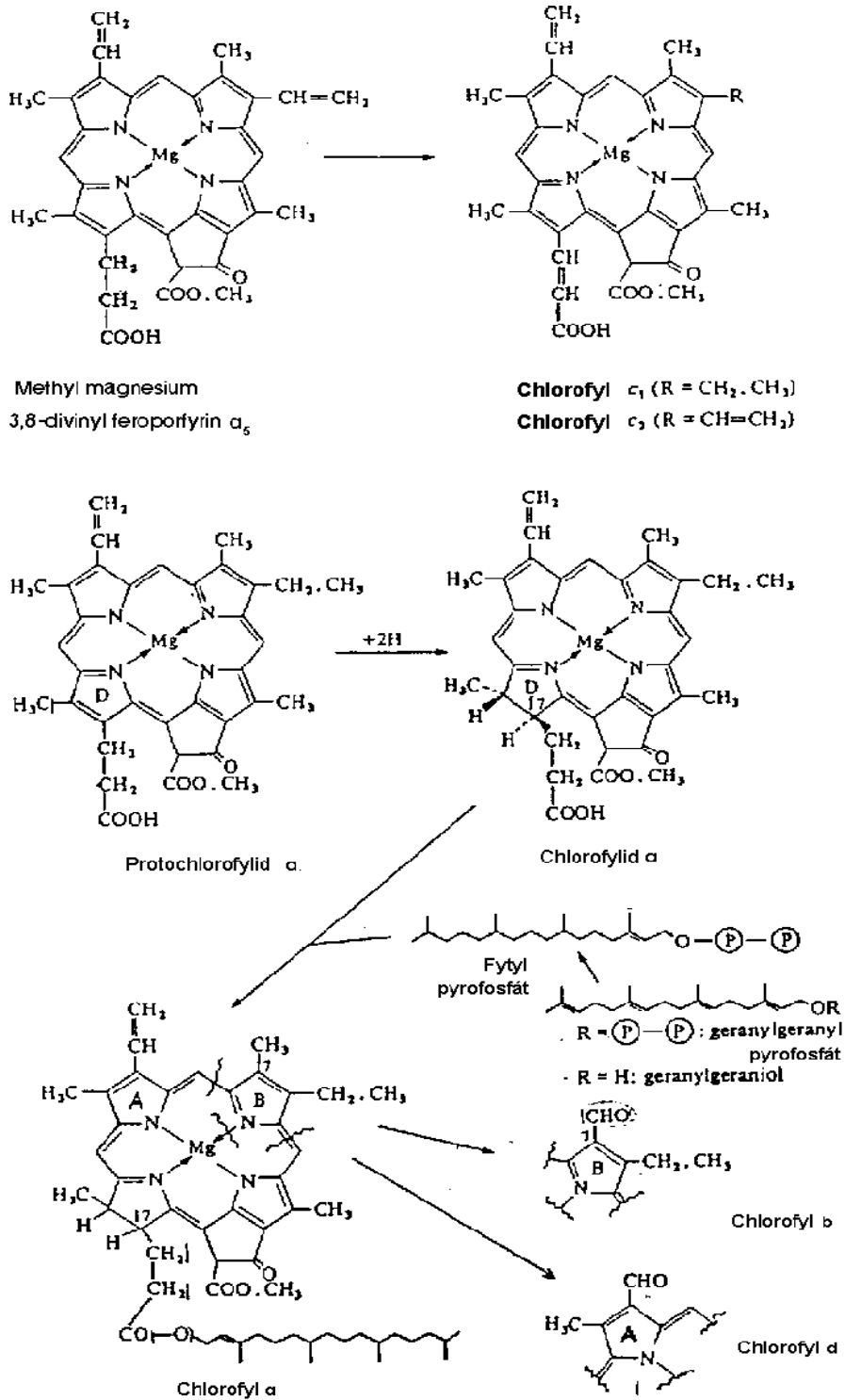
Obr. 4.1-11A Závislost polohy maxima červeného Q_y absorpčního pásu chlorofylu *a* na indexu lomu polárních a nepolárních rozpouštědel. Se stoupajícím indexem lomu rozpouštědla se zvyšuje také intenzita mezimolekulárních vlivů způsobujících polarizaci molekul rozpouštěné látky.



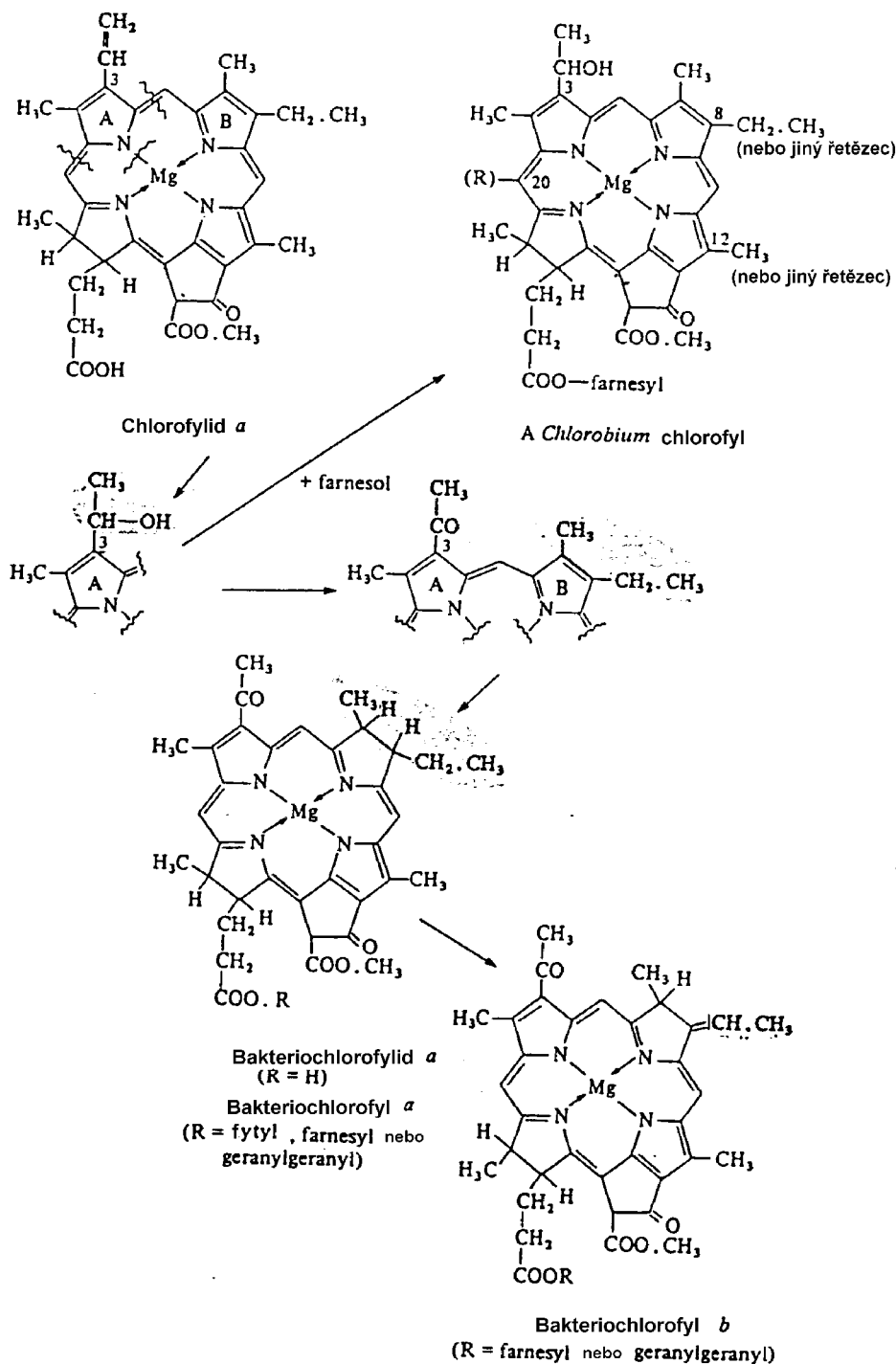
Obr. 4.1-11B Závislost polohy absorpčního maxima barviv extrahovaných z purpurových bakterií, v odlišném grafickém znázornění. Číslice označují tato rozpouštědla: 1 - sírouhlík, 2 - pyridin, 3 - chloroform, 4 - benzen, 5 - chlorid uhličitý, 6 - etanol, 7 - éter, 8 - metanol, 9 - aceton.

Dráha biosyntézy zvláště pro chlorofyly začíná chelatací hořčična-tého iontu protoporfyrinem IX (biosyntéza proto-porfyrinu IX je popsána v předchozím oddíle). Další kroky jsou: methylace zbytku kyseliny propionové na C-13, β -oxidace tohoto zbytku a uzavření kruhu na

C-15, a redukce vinylu na C-8 na ethyl. Tím vznikne protochlorofylid *a* (**Obr. 4.1-12**).



Obr. 4.1-12. Syntetické dráhy, jimiž vznikají různé chlorofyly z methyl magnesium-feoporfyrinu a_5 .



Obr. 4.1-13. Biosyntetické dráhy vzniku bakteriochlorofylů.

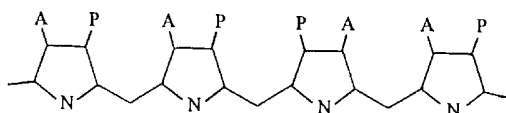
V Obr. 4.1-12 je dále znázorněno, že z protochlorofylidů vzniká chlorofylid redukcí dvojných vazeb mezi uhlíky 17 a 18 na kruhu D (IV). Tato redukce je význačná tím, že při biosyntéze chlorofylů u vyšších rostlin probíhá jen za působení světla. NADP-protochlorofylid reduktasa může redukovat jen excitovaný protochlorofylid na chlorofylid. Protochlorofylid je přitom vázán v komplexu s bílkovinou, která je snad právě onou reduktasou. U fotosyntetických bakterií, cyanobakterií, řas, mechorostů a kaprad'orostů může celá biosyntéza chlorofylu proběhnout ve tmě. Poslední redukční krok u nich katalyzuje jiná reduktasa. Zdá se, že na počátku vývoje vyšších rostlin došlo ke ztrátě této reduktasy mutací.

Klíční rostlinky nahosemenných rostlin mohou syntetizovat chlorofyl ve tmě v dělohách a několika prvních listech (jehlicích). Fotochemická redukce protochlorofylidu na chlorofylid je významným krokem, v němž se reguluje tvorba chlorofyl-proteinových komplexů v thylakoidech a celé utváření chloroplastů. U etilovaných klíčnicích rostlin se z proplastidu ve tmě vytvářejí místo chloroplastů tzv. etioplasty (viz kapitola o utváření fotosyntetické membrány u různých organismů). Úpravou ozařování etiolovaných rostlin (např. použitím krátkých záblesků (1 ms) v odstupu několika minut nebo hodin) lze dosáhnout různě rychlé tvorby jednotlivých chlorofyl-proteinových komplexů. Využívá se toho pokusně pro získání listů s minimálním obsahem anténních komplexů apod.

Bakteriochlorofyly vznikají z chlorofylových prekurzorů modifikacemi substituentů, případně redukcí dvojně vazby v kruhu B (II) a esterifikací propionylového zbytku na uhlíku 17 jinými alkoholy, než je fytol charakteristický pro chlorofyly (**Obr. 4.1-13**).

4.1.2 OTEVŘENÉ TETRAPYROLY

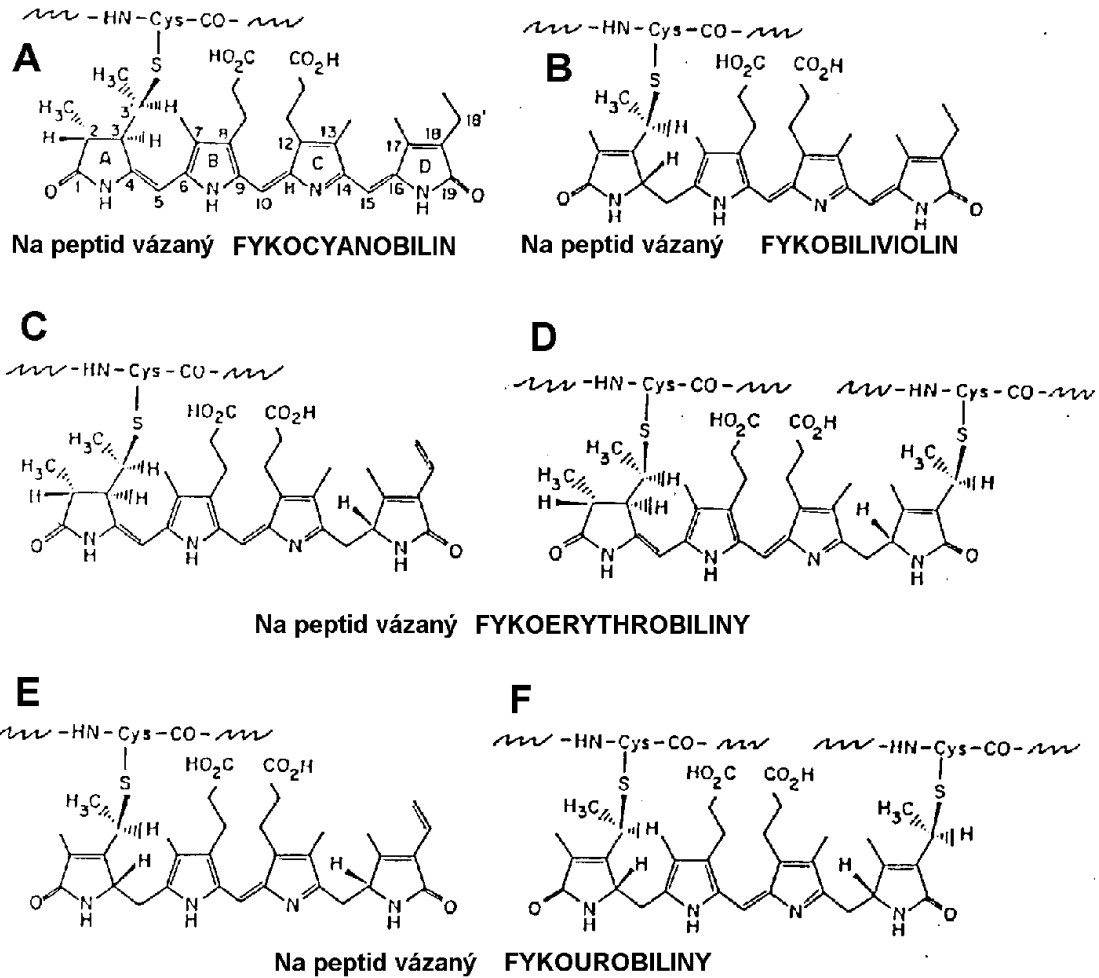
Fykobiliproteiny jsou chromoproteiny s kovalentně vázanými barvivy fykobiliny. Fykobiliny jsou lineární neboli otevřené tetrapyroly, jejichž základní struktura je na **Obr. 4.1-14**. U živočichů se také setkáváme s biliny; jsou tam produktem rozkladu hemu a jsou známy jako žlučová barviva. Také u sinic a řas vznikají fykobiliny oxidačním otevřením porfyrinového kruhu.



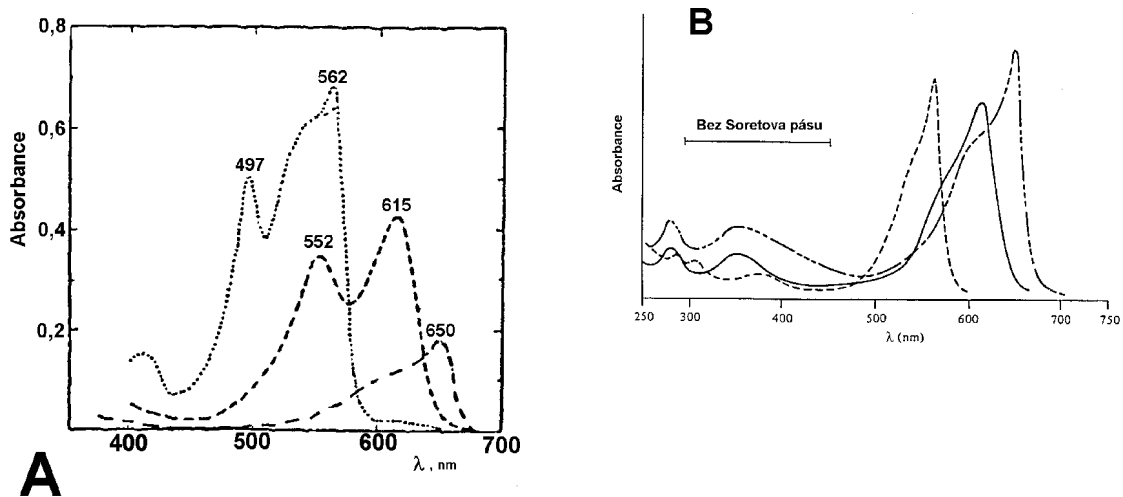
Obr. 4.1-14. Základní kostra molekuly bilinů (lineárních neboli otevřených tetrapyrolů) s vyznačením používaného číslování uhlíků a písmenného značení kruhů.

Uhlíkové můstky mezi pyrolovými jádry bilinů mohou mít obě vazby jednoduché nebo jednu dvojnou. Všechny tři můstky nasycené mají bilany, např. urobilinogen, který je pouze u živočichů. Jeden můstek s nenasycenou vazbou mají bileny, např. fykourobilin, dva nenasycené můstky mají bilidieny, např. fykoerythrobilin nebo fykobiliviolin, a všechny tři můstky mají dvojnou vazbu u bilitrienů, jejichž příkladem je fykocyanobilin. Strukturní vzorce všech uvedených bilinů jsou na **Obr. 4.1-15**, který také ukazuje povahu kovalentní vazby jednotlivých fykobilinů na jejich bílkoviny. Je to thioéterová vazba mezi prvním uhlíkem vinylového substituentu na pyrolovém kruhu fykobilinu a cysteinovým zbytkem v molekule bílkoviny. Všechny fykobiliny jsou takto vázány přes vinyl na kruhu A. Některé fykoerythrobiliny a fykourobiliny mají ještě druhou takovou vazbu na kruhu D.

Čtyři druhy fykobiliproteinů, které se vyskytují v sinicích a ruduchách, se liší polohou absorpčních vrcholů (**Obr. 4.1-16**): allofykocyanin (APC) má maximum absorpce mezi 650 a 680 nm, fykocyanin (PC) mezi 620 a 635 nm, fykoerythrocyanin (PEC) absorbuje nejsilněji u 575 nm a fykoerythrin (PE) mezi 545 a 565 nm. Zkratky mají P tam, kde v češtině píšeme F, neboť jsou odvozeny z anglických termínů, v nichž se fyko píše phyco. Velká rozmanitost absorpčních vlastností fykobiliproteinů (**Obr. 4.1-17** a **Obr. 4.1-18**) není tolik dána nepřilíš výraznými rozdíly ve struktuře molekul samotných fykobilinů, jako především jejich vzájemným působením s bílkovinou, na níž jsou vázány.

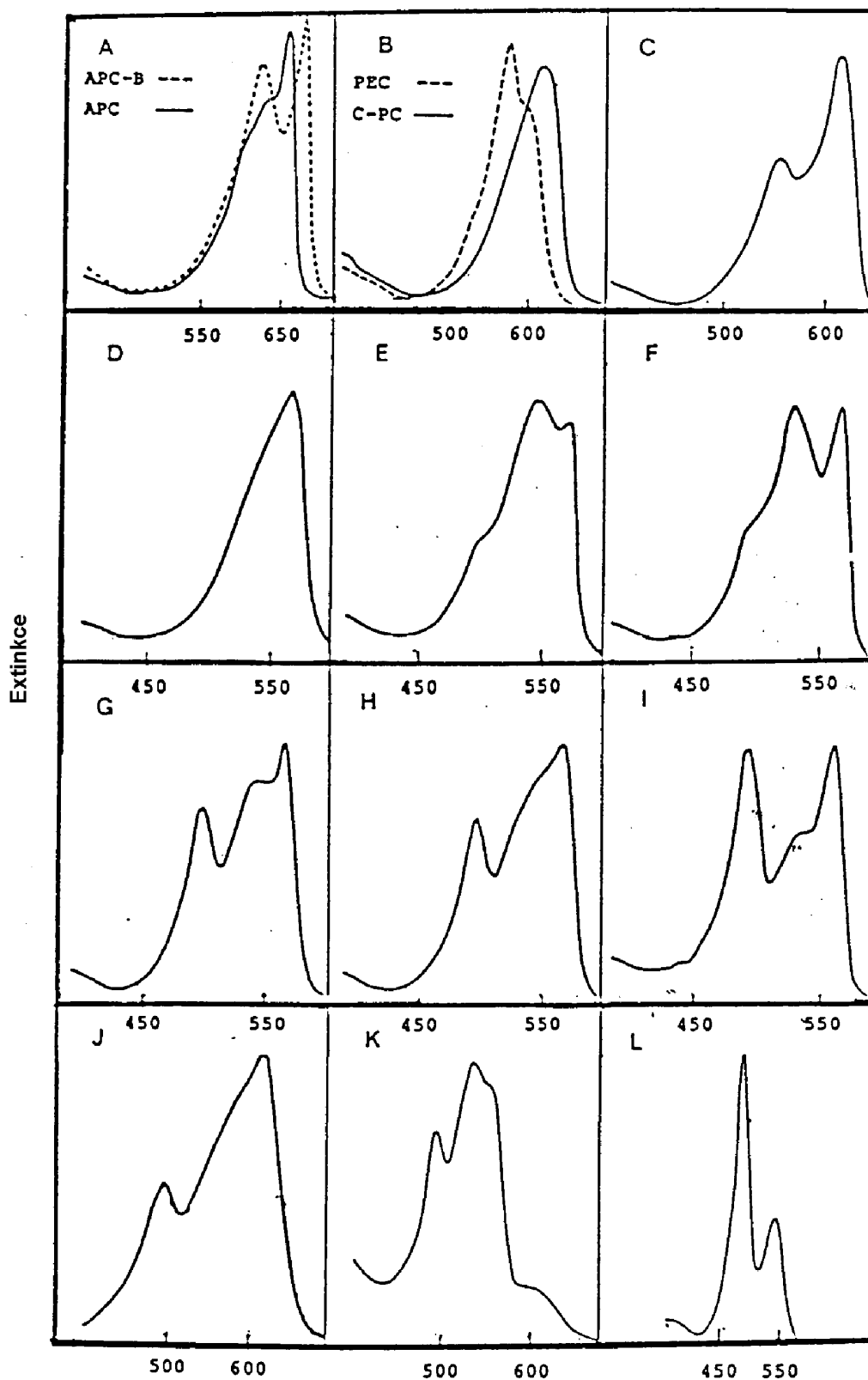


Obr. 4.1-15. Strukturní vzorce fykocyanobilinu (A), fykobiliviolinu (B), fykoerythrobilinů (C,D) a fykouroubilinů (E,F) a vyznačení jejich vazby na bílkovinnou část molekuly.

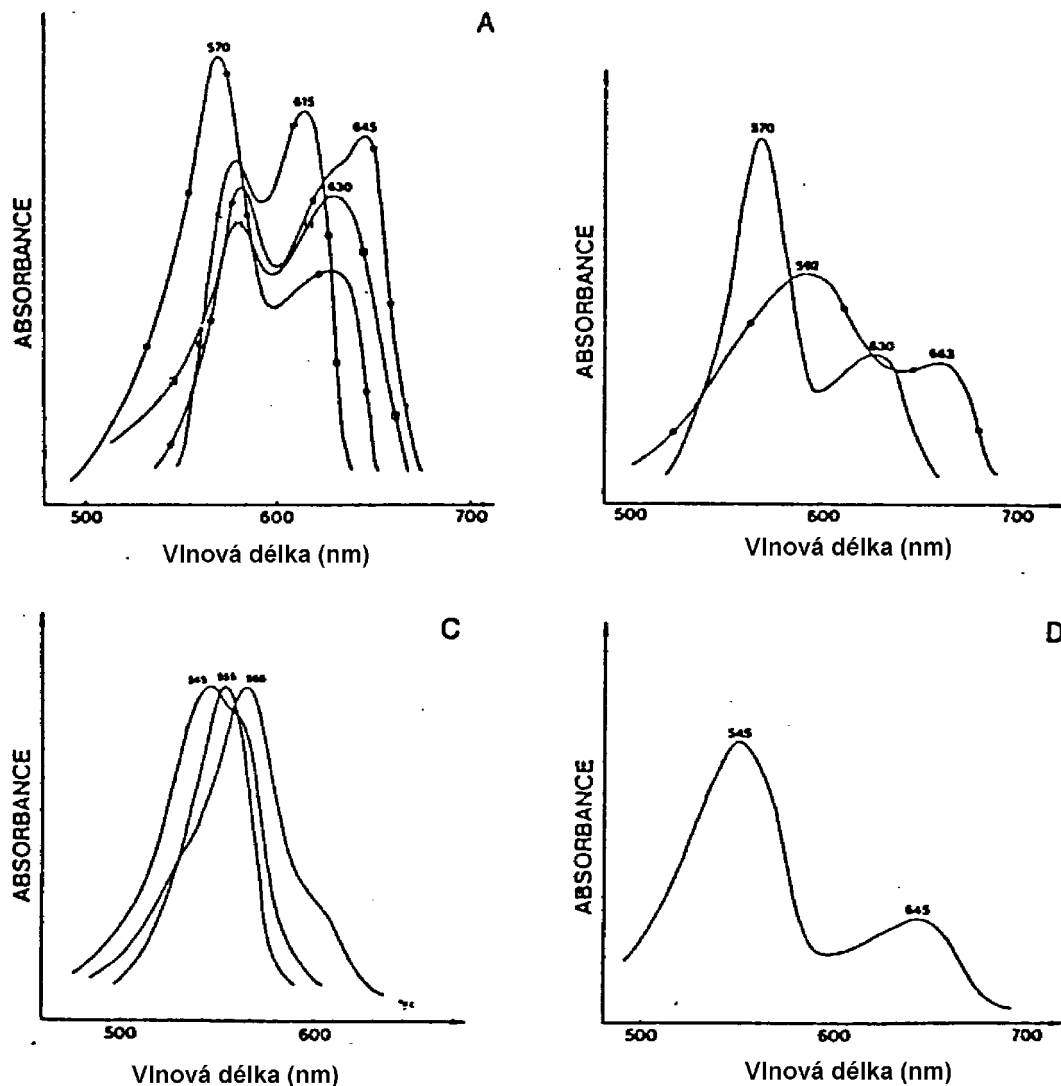


Obr. 4.1-16A Absorpční spektra fykoerythrinu (PE), fykocyaninu (PC) a allofykocyaninu (APC) z ruduchy *Porphyridium cruentum*

Obr. 4.1-16B Absorpční spektra fykoerythrinu (PE), fykocyaninu (PC) a allofykocyaninu (APC) ze sinice *Chlo-rogloea*

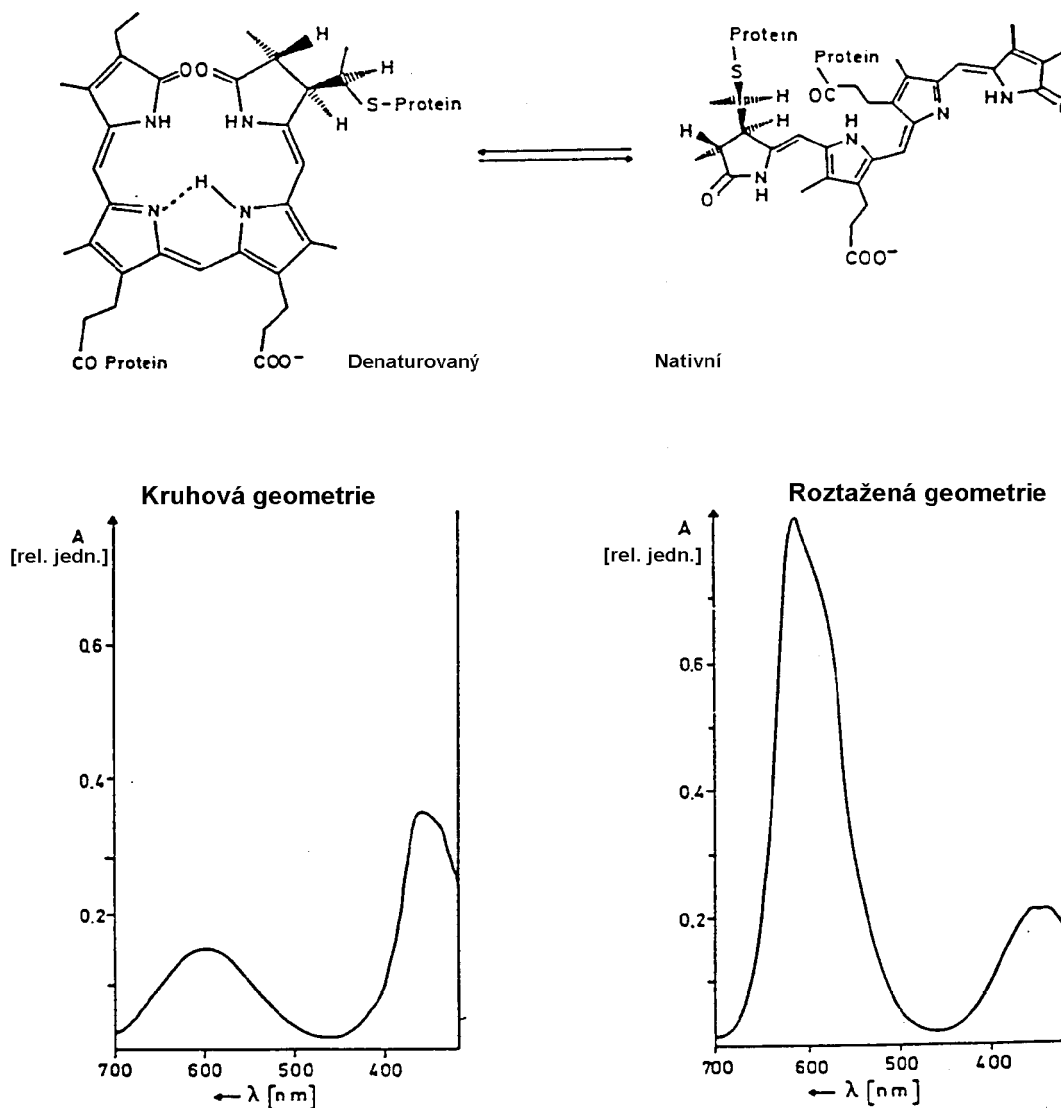


Obr. 4.1-17. Absorpční spektra biliproteinů ze sinic a ruduch. (A) APC a APC-B z *Anacystis variabilis*; (B) C-PC a PEC z *Anabaena*; (C) R-PC z *Porphyridium cruentum*; (D) C-PE ze *Synechocystis* 6701; (E) B-PE I z *Audouinella* 679; (F) B-PEII z *Goniotrichopsis sublitoralis*; (G) R-PEI z *Botryocladia pseudodichotoma*; (H) R-PEII z *Antithanionella glandulifera*; (I) R-PEIII z *Dasya* 2166; (J) CU-PEI z *Gloeobacter violaceus*; (K) CU-PEII ze *Synechocystis trididemni*; (L) CU-PEIII ze *Synechococcus* WH 8103.



Obr. 4.1-18. Absorpční spektra fykobiliproteinů ze skrytěnek (Cryptophyceae). **(A)** Fykocyaniny: Cr-PC z *Chroomonas daucoides* ($\lambda_{\max} = 570$ nm); Cr-PC z *Hemiselmis sp.* ($\lambda_{\max} = 615$ nm); Cr-PC z *Chroomonas sp.* ($\lambda_{\max} = 630$ nm); Cr-PC z *Chroomonas caerulea* ($\lambda_{\max} = 645$ nm); **(B)** Cr-PC z *Chroomonas daucoides* před ($\lambda_{\max} = 570$ nm) a po ($\lambda_{\max} = 592$ nm) působení kyselá 8M močoviny. **(C)** Fykoerythryny: Cr-PE z *Rhodomonas salina* ($\lambda_{\max} = 545$ nm); Cr-PE z *Hemiselmis brunescens* ($\lambda_{\max} = 555$ nm); Cr-PE z *Cryptomonas ovata* ($\lambda_{\max} = 566$ nm). **(D)** Cr-PE z *Cryptomonas acuta* ($\lambda_{\max} = 545$ nm).

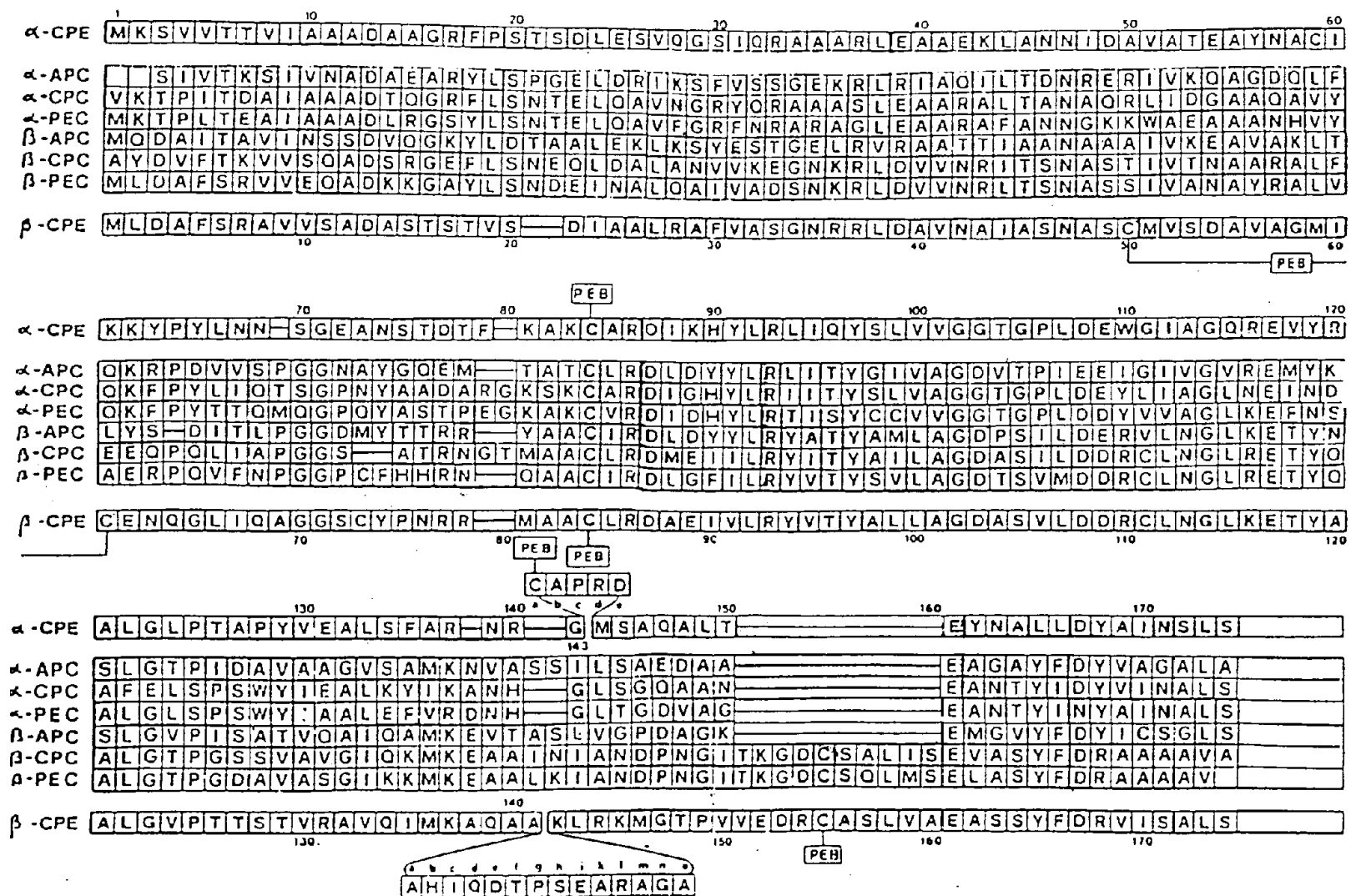
Ačkoli nazýváme fykobiliny lineární tetrapyroly (a také tak píšeme jejich vzorce), jejich molekula má tvar přeštipnutého prstence, jehož volné konce jsou od sebe oddáleny ve směru kolmém na rovinu kruhu. To je přirozené uspořádání čtyř pyrolových molekul (viz dále o vzniku fykobilinů). Ve fykobiliproteinech jsou však fykobilinové molekuly v různé míře nataženy, buď kovalentní vazbou na bílkovinu na obou koncích, nebo jiným silovým působením aminokyselinových zbytků v bílkovině. S natažením molekuly se výrazně mění její absorpční vlastnosti (**Obr. 4.1-19**). Nejčastějšími chromofory fykobiliproteinů jsou modrý fykocyanobilin (PCB, $\lambda_{\max} = 600 - 670$ nm), červený fykoerythrobilin (PEB, $\lambda_{\max} = 540 - 570$ nm) a červený fykourobilin (PUB, $\lambda_{\max} = 490 - 500$ nm). Méně častý je purpurový fykobiliviolin (PXB, také nazývaný kryptoviolin, poněvadž se vyskytuje u skrytěnek, *Cryptophyceae*, $\lambda_{\max} = 550 - 600$ nm) a dosud blíže neurčený zelený fykobilin odvozený od biliverdinu (PBV, $\lambda_{\max} = 660 - 690$ nm).



Obr. 4.1-19. Vliv interakce fykobilinu s proteinem na absorpční spektra. Nativní fykocyanin ze *Spirulina plan-tensis* (vpravo) změni po denaturaci výrazně spektrum (vlevo).

Fykobiliproteiny tvoří u sinic a ruduch důmyslně sestavené složité anténní útvary zvané **fykobilisomy** a u skrytěnek jsou v jednodušších strukturách uvnitř thylakoidu. Fykobiliproteiny jsou hydrofilní (ve vodě rozpustné) polypeptidy, které jsou si podobné velikostí a základní strukturou, ale liší se sledem aminokyselin a typem chromoforu, s nímž jsou svázány.

Fykobiliproteiny sinic a ruduch jsou heterodimery složené z podjednotek U a V, jejichž molekulová hmotnost je okolo 20 kDa. Fykobilisomy sestávají z kotoučovitých útvarů (uvnitř s otvorem, **Obr. 4.2-12**) a ty jsou nejčastěji trimery nebo hexamery základního heterodimeru, tedy $(\alpha\beta)_3$ nebo $(\alpha\beta)_6$. Lze je disociovat na $(\alpha\beta)$ dimery při velmi nízké iontové síle roztoku nebo působením chaotropních činidel, ale na disociaci heterodimeru je třeba použít činidel, která současně bílkoviny denaturují. Všechny sinice a ruduchy obsahují allofykocyanin $(\alpha^{APC} \beta^{APC})_3$ a fykocyanin $(\alpha^{PC} \beta^{PC})_6$. Především ruduch (ale také u některých sinic) k nim přistupuje fykoerythrocyanin $(\alpha^{PEC} \beta^{PEC})_6$ nebo některý z fykoerythrinů. To může být C-PE, jehož složení je $(\alpha^{PE} \beta^{PE})_6$, nebo B-PE a R-PE se strukturou $(\alpha^{PE} \beta^{PE})_6$.



Obr. 4.1-20. Úplné sledy aminokyselin α i β polypeptidů různých spektroskopických tříd fykobilinů ze sinic. Allofykocyanin (APC), C-fykocyanin (CPC) a fykoerythrocyanin (PEC) jsou ze sinice *Mastigocladus laminosus*, fykoerythrin (CPE) je ze sinice *Fremyella diplosiphon*. Písmeny v obdélníčkách jsou vyznačena místa vážící fykobiliny (PCB - fykocyanobilin, PEB - fykoerytrobilin, PEB - bilin neznámé struktury).

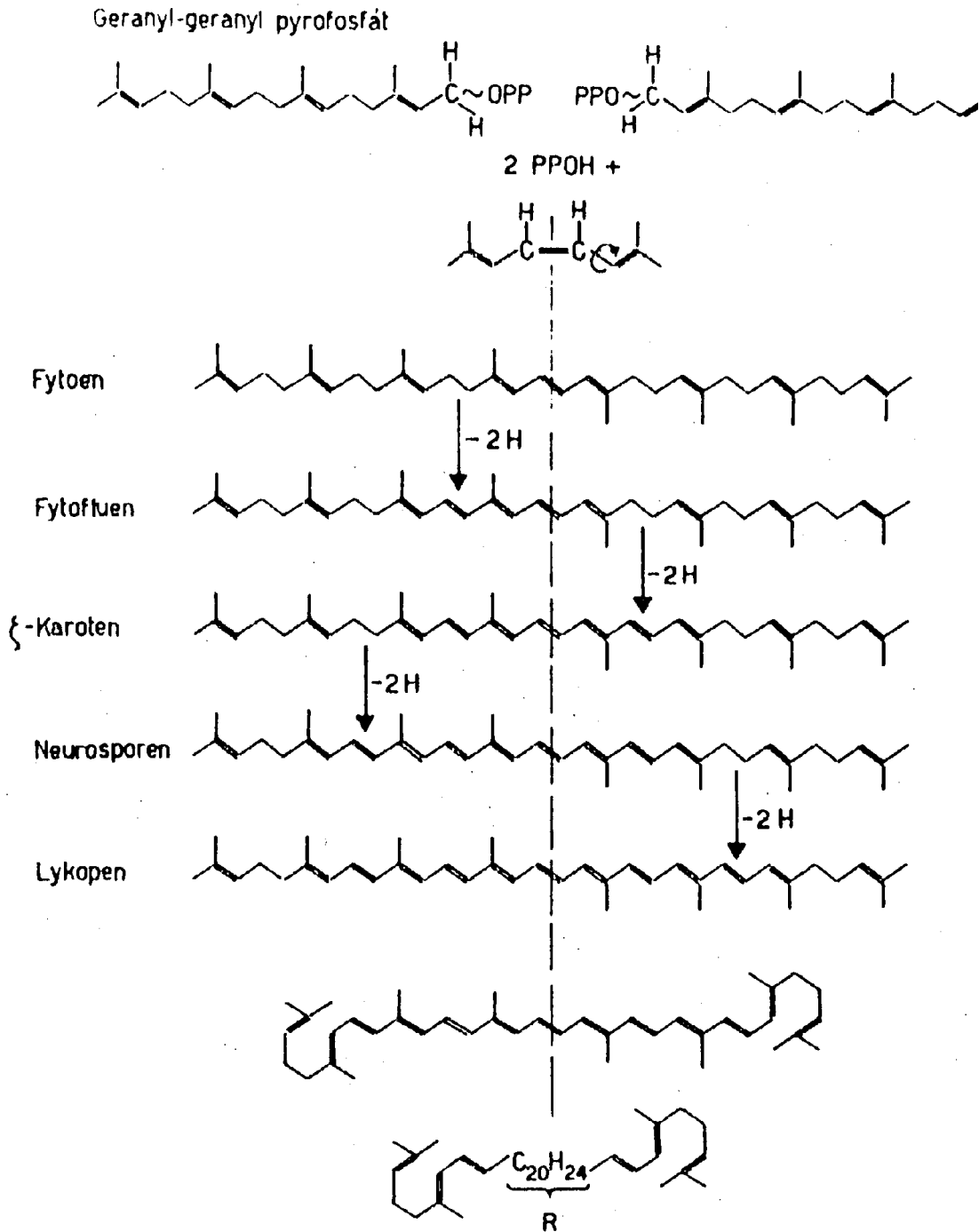
Písmena C, B, u fykoerythrinů a R u skrytěnek (*Cryptophyta*) označují příslušnost ke skupině charakterizované tvarem absorpčního spektra (a ovšem také strukturou, na níž tvar spektra závisí). Původně tato písmena označovala původ barviva ze sinic (Cyanobacteria), ruduch (Rhodophyta), nejprimitivnějšího řádu ruduch (Bangiales). Dnes se ale ví, že se mohou vyskytovat i v ostatních skupinách. τ ve fykoerythrinech je třetí podjednotka s molekulovou hmotností okolo 30 kDa a s vysokým obsahem chromoforů. Strukturní uspořádání fykobiliproteinů ve fykobilisomech je popsáno v kapitole 4.2.3.4.

Jsou známy úplné sledy aminokyselin pro všechny spektroskopické třídy fykobilinů. Předpokládá se, že všechny jsou odvozeny z jednoho společného předchůdce. Příklady jsou uvedeny v **Obr. 4.1-20**. Difrakcí rentgenových paprsků na krystalizovaných fykobiliproteinech se stanovila také jejich struktura i detaily jejich uspořádání v trimerech a hexamerech, jak je uvedeno na **Obr. 4.2-12**. Znají se také místa, kde jsou vázány chromofory. Podjednotka α váže jeden bilin na cysteinu v poloze 84 (C 84), podjednotka β jeden bilin na C 84 a jeden na C 155. Z tohoto pravidla je řada výjimek, např. u fykoerythrinů, které váží někdy dva chromofory na podjednotce α a tři na podjednotce β . Konformace a orientace, kterou bilin zaujme, je dána vazbou (kovalentní nebo jinou) druhého konce molekuly k různým aminokyselinám nosné bílkoviny a velmi silně ovlivňuje jeho spektrální vlastnosti. Chromofor, vázaný na C84 vyčnívá do středového kanálu vytvořeného navázáním dutin jednotlivých na sebe seřazených trimerů nebo hexamerů (viz **Obr. 4.2-12**).

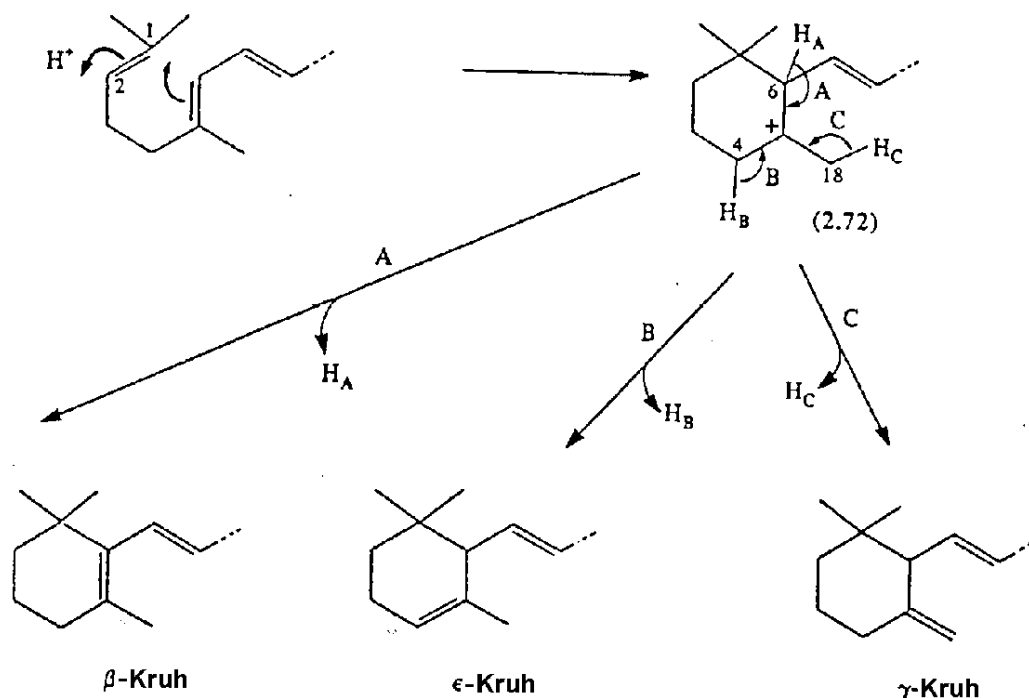
4.1.3 KAROTENOIDY

Karotenoidy jsou terpenoidy, rozmanité v podrobnostech struktury molekul a spekter (je známo více než 500 karotenoidů) při zachování jednotného stavebního schématu a základních spektrálních vlastností. Jsou to buď uhlovodíky, karoteny, nebo kyslíkaté sloučeniny z nich odvozené, xantofyly. Jejich uhlíková kostra obsahuje 40 atomů uhlíku a je postavena z osmi isoprenových jednotek. Čtyři a čtyři takové jednotky jsou kondenzovány vždy v souhlasné poloze (hlavičkou k ocásku) a dva takové řetězce o 20 atomech uhlíku jsou k sobě spojeny v zrcadlové poloze (tj. ocáskem k ocásku isoprenové molekuly). Proto jsou dva methyly nejbližší ke středu molekuly na opačných stranách řetězce a jsou na atomech uhlíku, které jsou od sebe odděleny čtyřmi dalšími atomy C (mezi ostatními methylovanými uhlíky v řetězci jsou vždy jen tři uhlíky). Prototyp základní molekuly karotenu, lykopen, je na **Obr. 4.1-21**.

Terminální isoprenové zbytky na obou koncích molekuly vytvářejí u mnohých karotenoidů alicyklický šestičetný kruh, který se uzavírá mezi druhým uhlíkem prvního a třetím uhlíkem druhého isoprenu. Jak k tomu dochází, je znázorněno na **Obr. 4.1-22**, kde jsou také uvedeny tři typy kruhů, které tak mohou vzniknout, a jejich označení řeckými písmeny. Cyklizace může proběhnout na jednom konci karotenoidové molekuly, nebo na obou. Lineární koncový isopren se označuje ψ . Řecká písmena se vyskytují také v triviálních názvech karotenů a tam se jen částečně kryjí s označením kruhů na **Obr. 4.1-22**. Tak β -karoten je β , β -karoten, ale α -karoten je β , ϵ -karoten, γ -karoten je β , ψ -karoten a δ -karoten je ϵ , ψ -karoten, jak je patrné z **Obr. 4.1-23** (dvě řecká písmena v těchto názvech označují strukturu jednoho a druhého konce molekuly). [-kruh z **Obr. 4.1-22** se v karotenech nevyskytuje, ale najdeme jej v některých xanthofylech (viz **Obr. 4.1-23** a **Obr. 4.1-24**). Některé karoteny a xanthofyly fotosyntetických bakterií mají jeden nebo oba kruhy ještě dehydrogenované na benzenové jádro; takové kruhy se označují jako kruhy ϕ a χ .



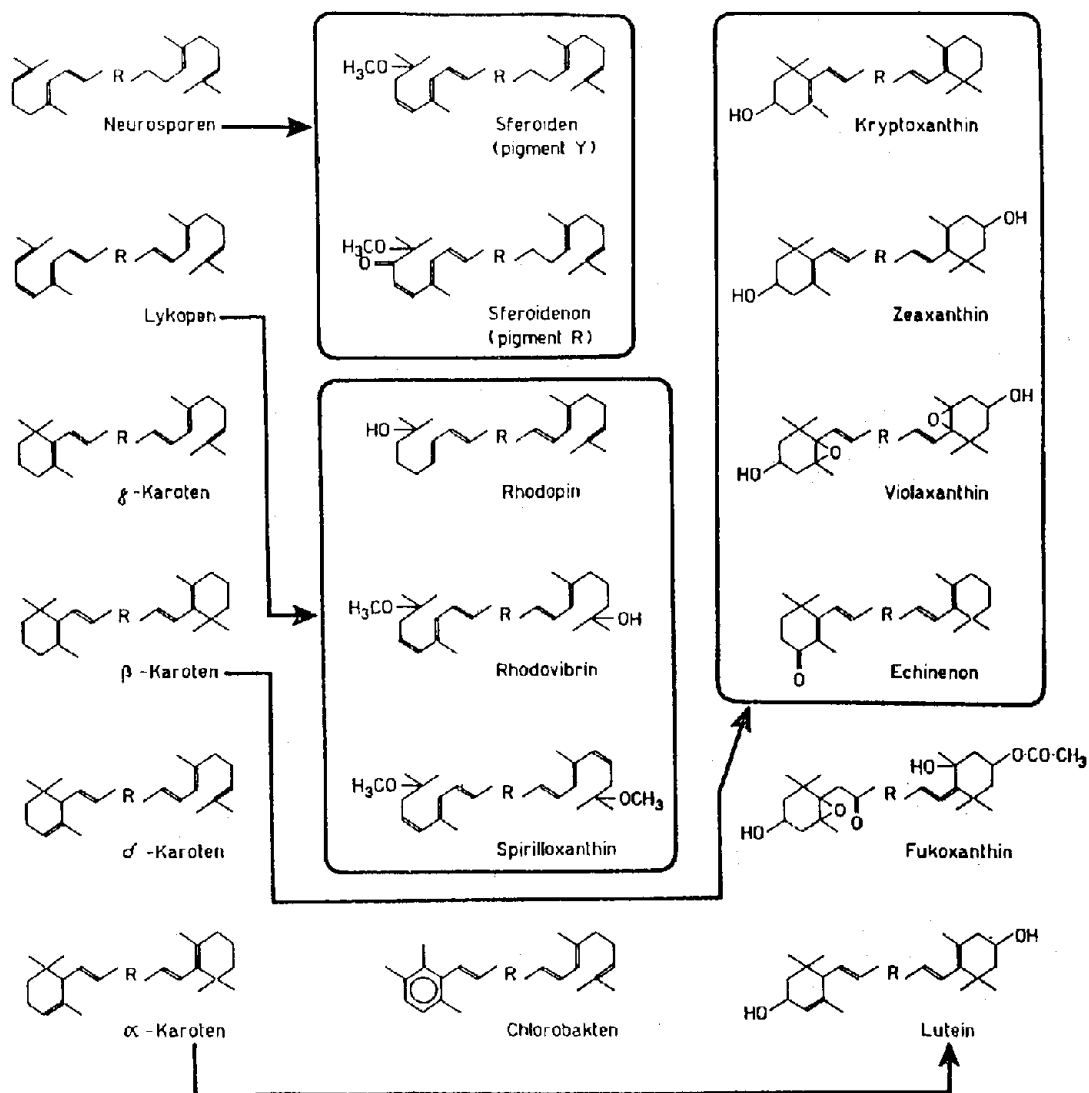
Obr. 4.1-21. Vznik základní kostry karotenoidů o 40 uhlících spojením dvou geranylgeranylových radikálů "ocáskem k ocásku" a řada karotenů vznikajících postupnou dehydrogenací řetězce. Poslední, lykopen, je nakreslen úplně rozvinutým vzorcem, dále vzorcem ukazujícím, jak vznikají, koncové kruhy některých karotenoidů, a konečně, zkráceným vzorcem v němž střední část řetězce, která je u většiny karotenoidů totožná, je zastoupena symbolem R.



Obr. 4.1-22. Reakce, jimiž vznikají různé typy koncových kruhů u karotenoidů.

Všechny kyslíkaté deriváty karotenoidových uhlovodíků se dnes nazývají xanthofyly (nejprve tento název patřil luteinu, později derivátům karotenu s hydroxylovou skupinou). V xanthofylech najdeme většinu běžných kyslíkatých funkčních skupin: hydroxyly, methoxyly, epoxidy, oxoskupiny, aldehydy a karboxyly. Karotenoly jsou nejběžnější a nejvýznamnější. Z nich nejrozšířenější u zelených řas a vyšších rostlin jsou deriváty α -karotenu a β -karotenu se dvěma hydroxyly (na uhlících 3 koncových kruhů), které se nazývají lutein a zeaxanthin (Obr. 4.1-23). Ketoskupiny bývají na uhlíku 4-koncového kruhu; takovou skupinu má, vedle hydroxyly, velmi důležitý derivát β -karotenu astaxanthin. Ve významných pochodech regulace přenosu energie přechází zeaxanthin ve violaxanthin, u něž kyslík tvoří epoxid na uhlících 5 a 6 koncového kruhu (Obr. 4.1-23).

U těch skupin řas, které nemají chlorofyl *b*, je ve světlosběrných anténách mnoho xanthofylů. Mezi nimi zaujímají významné místo xanthofyly se dvěma za sebou následujícími dvojnými vazbami u jednoho z koncových kruhů (např. fukoxanthin, peridinin a neoxanthin, viz Obr. 4.1-23 a Obr. 4.1-24). Fukoxanthin a peridinin mají kromě toho ještě kyslíky ve druhé polovině isoprenového řetězce. Hydroxylovou skupinu na prvním methylu od jednoho kruhu (sifonaxanthin a vaucheriaxanthin, Obr. 4.1-24). Konečně jsou xanthofyly, u nichž první konjugovaná vazba isoprenového řetězce v sousedství jednoho kruhu je trojná; to je např. diadinoxanthin, významný xanthofyl světlosběrné antény obrněnek (Obr. 4.1-24).

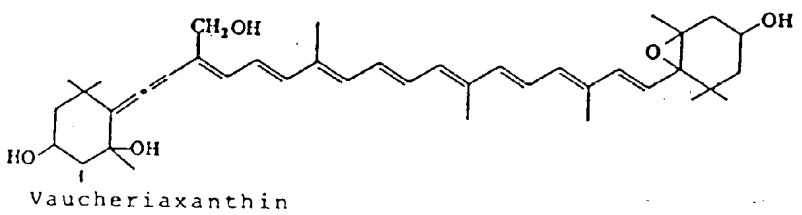
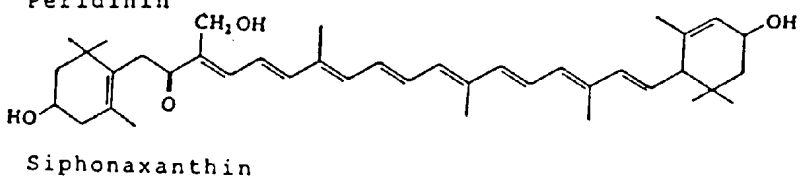
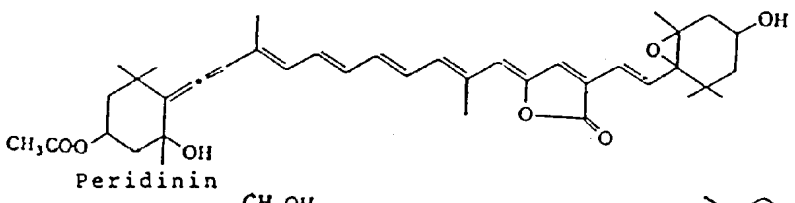
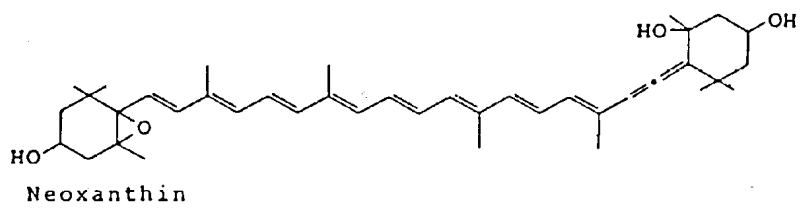
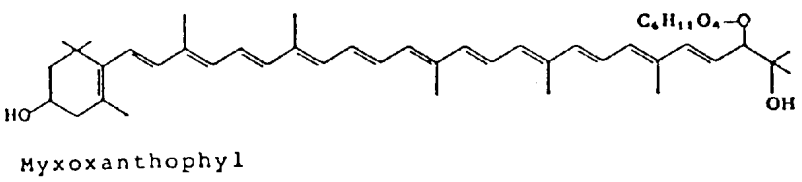
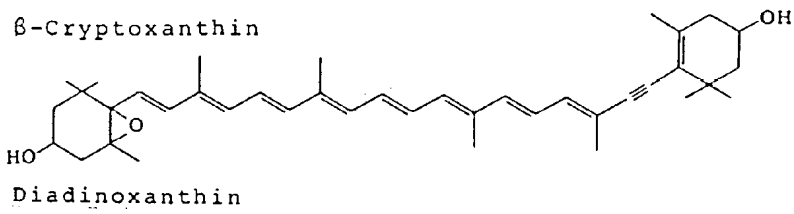
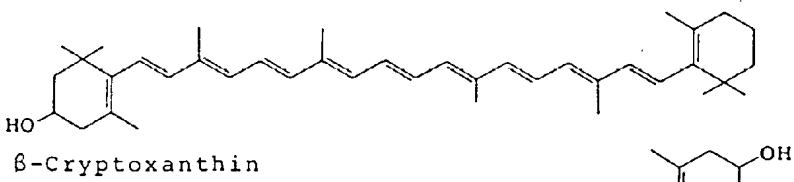
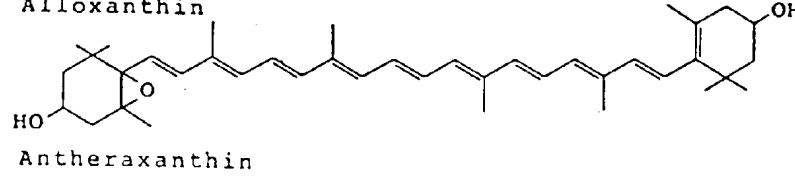
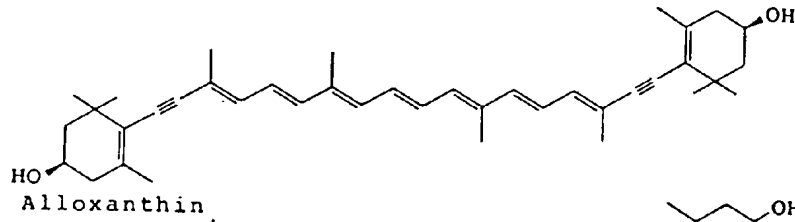


Obr. 4.1-22. Strukturální vztahy mezi karoteny a některými z nich odvozenými xanthofily.

Karoteny a xanthofily fotosyntetických bakterií jsou zpravidla lineární (bez koncových kruhů), kromě uvedené již výjimky, kdy mají na jednom konci benzenové jádro jako např. chlorobakten a okenon (Obr. 4.1-23).

Ve fotosyntetickém aparátu jsou karoteny v reakčních centrech, kde hrají významnou úlohu v ochraně před nepříznivými důsledky (zejména oxidačními reakcemi) vzniku (bakterio)chlorofylových tripletů, jejichž excitaci zhasí. Xanthofily mají významnou úlohu v anténách, jednak jako světlosběrná barviva, jednak jako regulátory účinnosti přenosu excitace z antény do reakčního centra. Jejich rozdělení v různých taxonomických skupinách fotosyntetických organismů je v Tabulce 4.1-2.

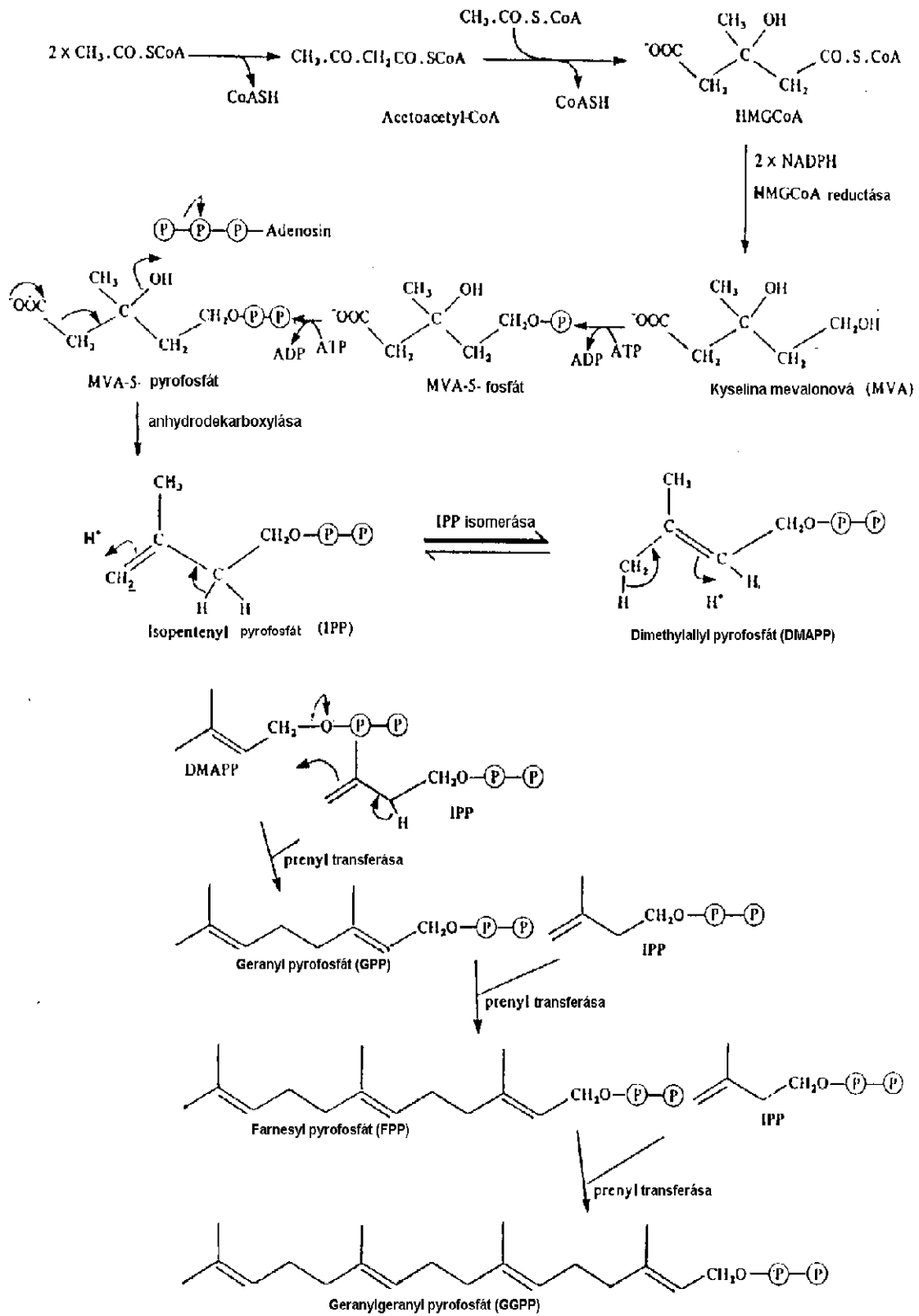
Obr. 4.1-23. (na následující straně) Xanthofily významné ve světlosběrných anténách řas, které neobsahují chlorofyl *b*.



Tab. 4.1-2. Rozdělení karotenoidů a xantofylů v různých taxonomických skupinách fotosyntézy (V znamená vysoký obsah, N nízký obsah karotenoidu, velké písmeno značí obsah ve všech zástupcích skupiny, malé jen v některých, pokud písmeno chybí, karotenoid se ve skupině nevyskytuje).

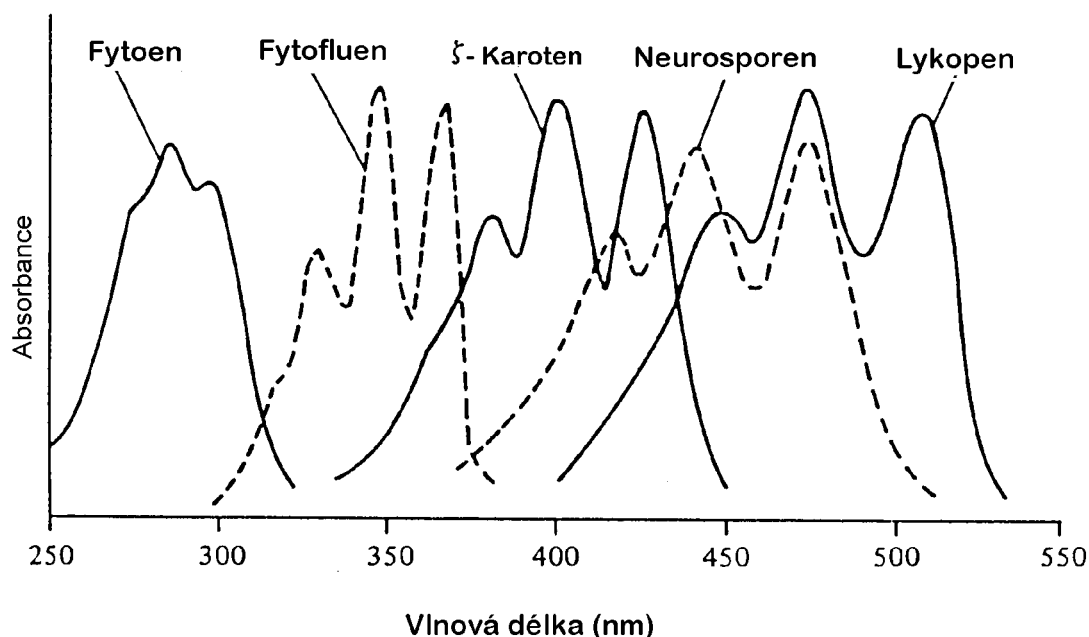
Karotenoid (triviální název)	Cyanophyceae	Prochlorophyceae	Rhodophyceae	Cryptophyceae	Dinophyceae	Chrysophyceae	Prymnesiophyceae	Bacillariophyceae	Tribophyceae	Eustigmatophyceae	Phaeophyceae	Euglenophyceae	Prasinophyceae	Chlorophyceae a Charophyceae
Antheraxanthin			v						n	n	n			H
α-karoten			V	N		n				n	n		n	N v
β-karoten	V N	V	V		N	V N	N	V	V	V N	V N	N	V	VN
γ-karoten					n								n	n
Diadinoxanthin					V	n	V		V			V		
Diatoxanthin					n		v		V		v	V		
Dinoxanthin					V									
Fukoxanthin			?v		v	v	V	V			V			
Heteroxanthin									V			N		
Izokryptoxanthin	N	n												
Lutein			v										V	V
Lykopen	n													
Monadoxanthin	n			n										
Myxoxanthofyl	V													
Neoxanthin	n					V						n	V	N
Oscillaxanthin	N													
Peridinin			?n		V									
Prasinoxanthin													v	
Siphonaxanthin													V	v
Siphonein												v	n	v
Vaucheriaxanthin									V	V				
Violaxanthin			?n			n		n		V	V		N	N
Zeaxanthin	V N	V	V N			V N		V N	n	vn	V	N	N	N

Syntéza karotenoidů se uskutečňuje jen v mikroorganismech a v rostlinách. Živočichové často hromadí velká množství karotenů získaných v potravě a dovedou je i chemicky modifikovat, avšak základní kostru neumějí sestavit. Ta vzniká postupem ilustrovaným na **Obr. 4.1-24**. Z acetylkoenzymu A vzniká řadou reakcí kyselina mevalonová, která je specifickým prekursorem všech isoprenoidů. Z kyseliny mevalonové vzniká dále isopentenyl pyrofosfát (IPP) a ten se kondensuje se svým isomerem dimethylalyl pyrofosfátem (DMAPP) na geranylpyrofosfát (GPP) s deseti uhlíky. Další kondensací se řetězec prodlouží na 15 uhlíků, které má farnesylpyrofosfát (FPP), a konečně, připojením posledního IPP vzniká geranylgeranylpyrofosfát (GGPP) se 20 uhlíky. Dva GGPP se pak spojí v zrcadlové poloze v první karotenoid fytoen, který je ještě bezbarvý (absorbuje v UV). K barevným karotenoidům vedou desaturační reakce, které vytvářejí postupně se prodlužující soustavu konjugovaných dvojných vazeb.

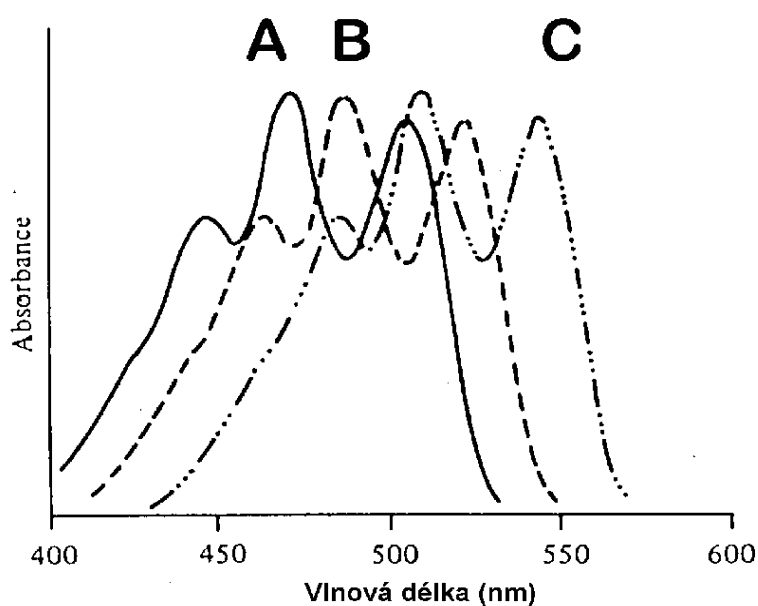


Obr. 4.1-24. Vznik geranyl-geranylpyrofosfátu z acetyl-koenzymu A základní isoprenoidovou biosyntetickou drahou.

Karotenoidy mají poměrně jednoduchá absorpční spektra, nejčastěji se třemi maximy. Absorpční vlastnosti udává soustava konjugovaných dvojných vazeb. Čím delší je soustava polyenových π -elektronů, tím je excitovaný stav stálější, k excitaci je třeba méně energie a dochází k ní při delších vlnových délkách. To je patrné z **Obr. 4.1-25**, v němž jsou srovnána spektra pro poslední členy biosyntetické dráhy lykopenu. Také u karotenoidů pozorujeme silný vliv prostředí, v němž jsou rozpuštěny, na polohu absorpčních vrcholů (**Obr. 4.1-26**). Vlivem těsné vazby na hydrofobní bílkoviny jsou také absorpční maxima karotenoidů v thylakoidech posunuta k delším vlnovým délkám proti jejich poloze v organických rozpouštědlech.



Obr. 4.1-25. Absorpční spektra acyklických karotenů, u nichž se prodlužuje soustava konjugovaných dvojných vazeb ze 3 na 5, 7, 9 a 11.



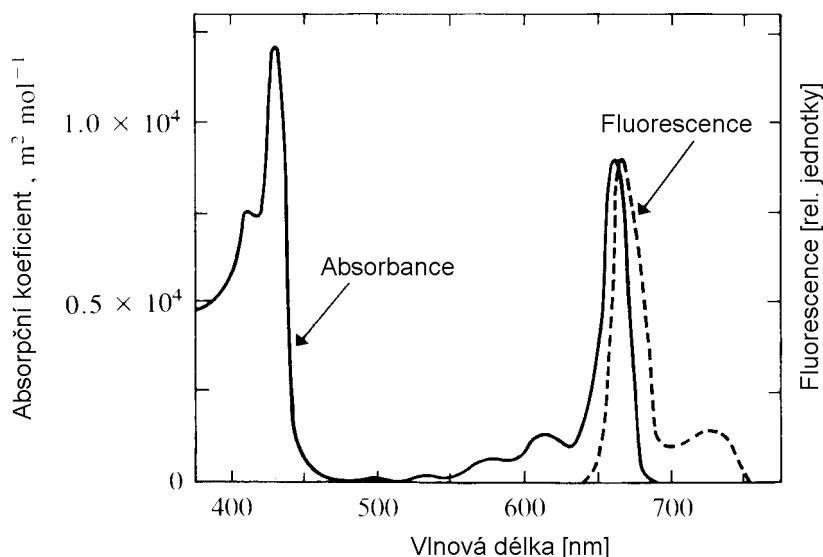
Obr. 4.1-26. Poloha absorpčního spektra karotenu lykopenu v různých rozpouštědlech:
A (plná čára) v petroléteru nebo ethanolu;
B (čárkovaná čára) v benzenu nebo v chloroformu;
C (čerchovaná čára) v sirouhlíku.

4.2 SVĚTLOSBĚRNÉ ANTÉNY.

4.2.1 VÝZNAM ANTÉN

Vedle bílkovinných komplexů s barvivy, která se účastní vlastní přeměny energie, jsou fotosyntetické membrány ještě vybaveny světlosběrnými pigmentoproteinovými komplexy, čili (světlosběrnými) anténami. Tyto bílkovinné komplexy obsahují molekuly barviva, které se zachycením zářivé energie (fotonu) dostanou do excitovaného stavu a excitaci přenášejí na další molekuly barviv uložené v téže nebo sousední molekule bílkoviny. Exciton takto přechází z jedné molekuly barviva na druhou po dobu, kterou nazýváme jeho průměrnou dobou života (její délka se pohybuje např. u Chl *a* ve zlomcích nanosekundy). Při tomto putování se exciton dostává i do zvláštního páru molekul barviva v reakčním centru, kde může být polapen a jeho energie se využije pro fotochemický akt rozdělení nábojů. Pokud během průměrné doby svého života není exciton takto polapen, přejde některá z excitovaných molekul do základního stavu buď tak, že excitační energii vyzaří jako fluorescenci nebo ji rozptýlí jako tepelné vibrace.

Všechna reakční centra, v bakteriální i v oxygenní fotosyntéze, jsou vybavena světlosběrnými anténami. Proč?



Obr. 4.2-1. Koeficient absorbance roztoku chlorofylu v éteru při různých vlnových délkách a spektrum vyzařované fluorescence.

Absorbci světla v prostředí obsahujícím látku, která světlo pohlcuje, popisuje Lambert-Beerův zákon

$$A_{\lambda} = \log (I_0 / I_x) = \epsilon_{\lambda} \cdot c \cdot x$$

kde A je absorbance při dané vlnové délce λ , ϵ_{λ} je extinkční koeficient barviva při této vlnové délce, c je koncentrace barviva a x délka optické dráhy paprsku absorbujícím prostředím. A a $\log (I_0 / I_x)$ jsou veličiny bezrozměrné. Pro c a x můžeme použít jednotek s různými rozměry, např.:

$$c [\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}], x [\text{m}], \text{ pak } \epsilon [\text{m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}]$$

nebo

$$c [\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}], x [\text{cm}], \text{ pak } \epsilon [\text{l} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}].$$

Druhá soustava jednotek je běžnější v laboratorní praxi, první má výhodu názornosti: Jestliže má ϵ rozměr $\text{m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}$, pak jeho hodnota udává plochu, na níž 1 mol molekul absorbující látky rozložených v souvislé vrstvě dokonale pohltí záření dané vlnové délky. Tuto hodnotu nazýváme také ekvivalentní molární černá plocha. Můžeme z ní vypočítat ekvivalentní černou plochu jedné molekuly pro danou vlnovou délku.

Pro chlorofyl *a* (**Obr. 4.2-1**) při vlnové délce maximální absorpce v Soretově pásu ($\lambda_{\text{max}} \cong 430 \text{ nm}$) je hodnota

$$\epsilon_{430} = 1,2 \times 10^4 \text{ m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}$$

(nebo $1,2 \times 10^5 \text{ l} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$, protože $1 \cdot \text{cm}^{-1}$ je vlastně 10^3 cm^2 a m^2 je 10^4 cm^2),
kdežto pro nejsilnější absorpci v červeném pásu je

$$\epsilon_{660} = 0,9 \times 10^4 \text{ m}^2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ (nebo } 0,9 \times 10^5 \text{ l} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}\text{)}.$$

Použijeme-li hodnotu ϵ_{430} , pak ekvivalentní černá plocha jedné molekuly pro tuto vlnovou délku je

$$1,2 \times 10^4 [\text{m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}] / 6,02 \times 10^{23} [\text{molekula} \cdot \text{mol}^{-1}] = 2 \times 10^{-20} [\text{m}^2 \cdot \text{molekula}^{-1}]$$

tedy 2 \AA^2 . Pro ϵ_{660} je hodnota ekvivalentní černé plochy o něco menší, asi $1,5 \text{ \AA}^2$. Střední hodnota absorpce v celé fotosynteticky účinné oblasti (400 - 700 nm) je nižší než 0,25 maximálních hodnot. Budeme tedy považovat ekvivalentní černou plochu molekuly chlorofylu pro celou oblast FAR za rovnou přibližně $0,5 \text{ \AA}^2$ ($0,005 \text{ nm}^2$). To je velmi malá část plochy, kterou zaujímá porfyrinové jádro chlorofylové molekuly, což je přibližně $15 \text{ \AA} \times 15 \text{ \AA} = 225 \text{ \AA}^2$.

Maximální hustota, které dosahuje tok fotonů fotosynteticky účinné části spektra při povrchu zemském je asi $2000 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, což odpovídá

$$2 \times 10^3 \times 10^{-6} [\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}] \times 6,02 \times 10^{23} [\text{fotonů} \cdot \text{E}^{-1}] = 12 \times 10^{20} \text{ fotonů} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}.$$

Na plochu $0,5 \text{ \AA}^2$ tedy dopadne při maximální ozáření 6 fotonů za sekundu. Při střední ozáření, která je kolem $600 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ jsou to přibližně 2 fotony $\cdot \text{s}^{-1}$ a při slabé ozáření, kolem $100 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, je to pouze 0,3 fotonu za sekundu. Poněvadž cesta elektronu celým řetězcem přenosu ve fotosyntetické membráně trvá méně než 10 ms, bez světlosběrných komplexů by složky řetězce přenosu elektronů při průměrných ozářeních po většinu času zahálely. Soubor několika set molekul, který koncentruje excitaci do jednoho RC může tento nepoměr vyrovnat a to je právě úkolem antén.

4.2.2 ROZTRŽIDĚNÍ ANTÉN

Světlosběrné antény jsou u všech fotosyntetických organismů. U všech také rozeznáváme podle těsnosti spojení antény s reakčním centrem dva typy antén:

(1) Vnitřní antény (internal antennas), které jsou v neměnném stechiometrickém poměru k reakčnímu centru a bývají s reakčním centrem těsně spojeny;

(2) Vnější antény (external antennas), které jsou s reakčním centrem obvykle spojeny prostřednictvím vnitřní antény, někdy se mohou přemísťovat a buňka jich vytváří více nebo méně podle podmínek osvětlení, za nichž roste. LHC 2 a také jiné antény v membránách oxygenní fotosyntézy se mohou dokonce podle podmínek osvětlení přesouvat mezi PS 2 a PS 1.

Vnitřní antény jsou vždy zanořeny v membráně a jejich bílkoviny jsou hydrofobními vazbami vázány na bílkoviny reakčního centra. Naproti tomu u vnějších antén se v průběhu vývoje vyzkoušela dvě strukturní uspořádání:

(1) Vněmembránové antény (extrinsic [extramembrane] antennas), které jsou buď přichyceny na povrchu thylakoidů, jak je tomu u zelených sírných fotosyntetických bakterií,

u sinic a u ruduch, nebo jsou v dutině thylakoidu jako u skrytěnek. Bílkoviny, na nichž jsou barviva vázána, jsou většinou hydrofilní povahy.

(2) Vnitromembránové antény (intrinsic [intramembrane] antennas), jejichž bílkoviny jsou hydrofobní a prostupují membránu jednou nebo několika šroubovicemi α . Takové jsou antény u purpurových fotosyntetických bakterií, u všech řas kromě ruduch a skrytěnek a u všech vyšších rostlin.

4.2.3 ANTÉNY OXYGENNÍ FOTOSYNTÉZY

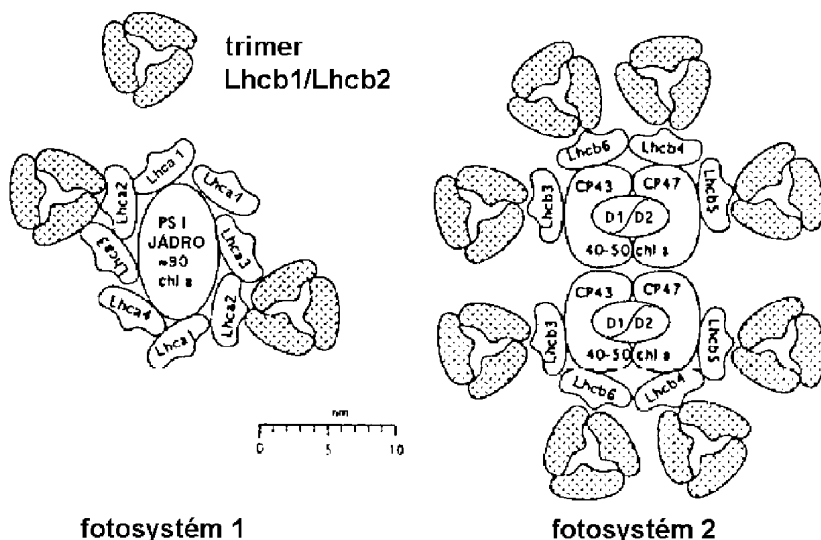
Dále bude řeč jen o anténách oxygenní fotosyntézy, i když bakteriální antény mají mnohé konstrukční prvky důležité pro pochopení vývoje antén oxygenní fotosyntézy. Popis těchto antén je v odpovídající kapitole skript J.Hála, I.Šetlík: „Biofyzika fotosyntézy“.

4.2.3.1 VNITŘNÍ ANTÉNY

Vnitřní antény jsou podobně jako reakční centra u všech organismů s oxygenní fotosyntézou shodné. U fotosystému 2 tvoří vnitřní anténu chlorofylprotein CP 47 a CP 43 (viz Kap. 3.5.5.2, Obr. 3.5-13); čísla udávají zdánlivou molekulovou hmotnost komplexu, jak se jeví při elektroforéze v polyakrylamidovém gelu. U fotosystému 1 působí jako vnitřní anténa velké množství chlorofylových molekul obsažených ve velkých (82 a 84 kDa) bílkovinách, které tvoří dimer reakčního centra (viz Kap. 3.5.5.4).

4.1.1.2 VNĚJŠÍ PROMĚNLIVÁ ANTÉNA ZELENÝCH ŘAS A VYŠŠÍCH ROSTLIN, LHC2

Vnější anténa fotosystému 2 u zelených řas a vyšších rostlin je opět dvojsložková. Sestává (1) z pohyblivého světlosběrného komplexu 2 (LHC2) a (2) ze spojovacích anténních chlorofylproteinů fotosystému 2 (viz Obr.4.2-2).

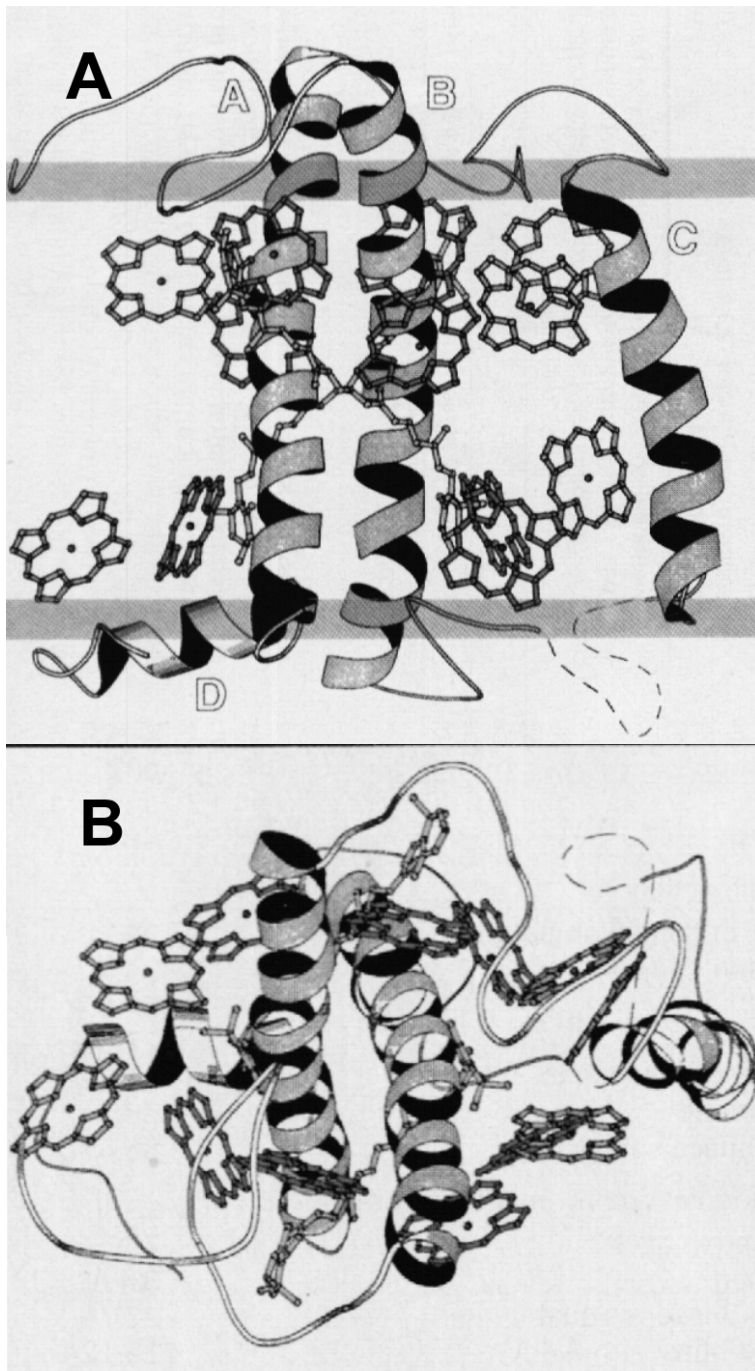


Obr. 4.2-2. Schéma složení vnějších antén fotosystému 1 a fotosystému 2. U PS1 jádro fotosystému obsahuje přibližně 90 molekul Chl *a* ve vnitřní anténě. Lhca1 až Lhca4 jsou vnější spojovací světlosběrné bílkoviny, které obsahují převážně Chl *a* a jen malé množství Chl *b*. U PS2 vnitřní antény CP43 a CP47 obsahují 40 až 50 molekul Chl *a*. Lhcb3 až Lhcb6 jsou vnější spojovací světlosběrné bílkoviny obsahující

Chl *a* i Chl *b*. Vyčárkované trimery u obou fotosystémů znázorňují vnější pohyblivý světlosběrný komplex LHC2, který obsahuje Chl *a* a Chl *b* v poměru 1 : 1. V trimerech LHC2 jsou obsaženy dva nepatrně odlišné monomery, Lhcb1 a Lhcb2 v proměnlivém zastoupení. LHC2 je ponejvíce (a v proměnlivém poměru) sdružen s PS2, může se však také sdružovat s PS1 a předávat mu excitační energii.

Nejdéle a nejlépe znám je komplex označovaný LHC 2 (light harvesting complex 2) nebo LHCP 2 (light harvesting chlorophyll protein 2, obě zkratky se stejně často píšou s římskými číslicemi, tj. LHC II, LHCP II). Komplex se v thylakoidech vyskytuje ve formě

trimerů (viz **Obr. 4.2-2**) a v obvyklých podmínkách (u „průměrně“ vyvinutého fotosyntetického aparátu) obsahuje okolo 50 % chlorofylu v chloroplastu.



Obr. 4.2-3. Model struktury monomeru LHC2 a jeho zasazení v membráně, jak se předpokládá podle měření na dvourozměrných krystalech trimeru LHC2 (viz **Obr. 4.2-5**). Část (A) pohled s boku (v rovně membrány), část (B) pohled ve směru kolmém na rovinu membrány. Šroubovice α prostupující membránu jsou označeny A, B a C. D je krátká šroubovice na C konci polypeptidu ležící na rozhraní membrány a roztoku v dutině thylakoidu. Šroubovice α jsou znázorněny formou páskového modelu. Z molekul chlorofylu jsou znázorněny jen polohy tetrapyrolového jádra.

Monomer má molekulovou hmotnost 25 kDa, skládá ho přibližně 230 aminokyselin a polypeptidový řetězec tvoří tři šroubovice α , procházející membránou (**Obr. 4.2-3** a **Obr. 4.2-4**). Jedna molekula bílkoviny obsahuje 6 molekul chlorofylu *a* a 6 molekul chlorofylu *b*.

Dále jsou v každé bílkovině dvě molekuly xanthofylu, nejčastěji je to lutein. Význam těchto xanthofylů je dvojitý:

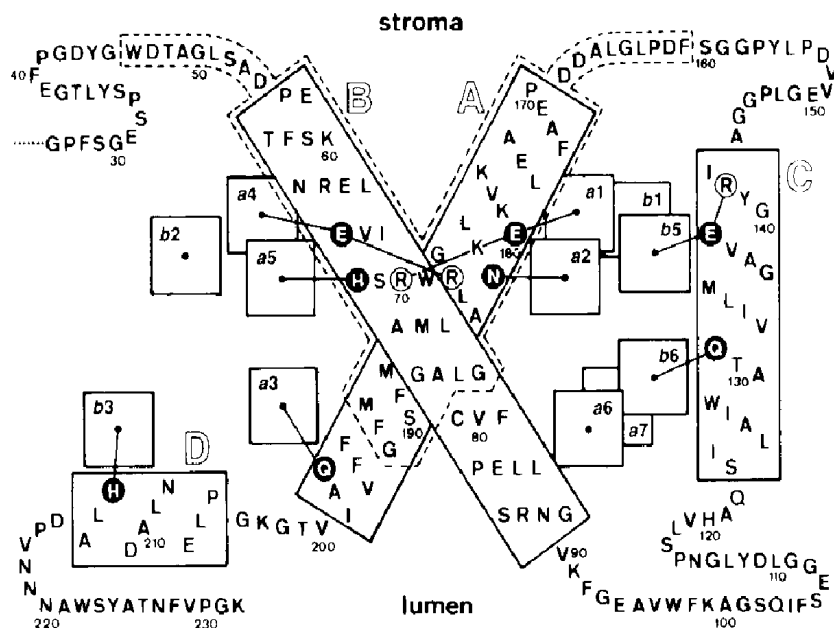
(a) Přispívají

k zachycování fotonů v oblasti, kde absorpce chlorofylu je minimální a excitační energii přenášejí na Chl *b*.

(b) Účinně zhášejí excitaci molekul chlorofylu, které se dostaly do tripletního stavu.

Tripletní excitované stavy molekuly chlorofylu jsou nebezpečné tím, že mají ve srovnání se singletní excitací o několik řádů delší dobu života (μs ve srovnání s ns) a mohou proto uskutečňovat i takové reakce, které závisí na náhodných srážkách excitované molekuly s nějakou molekulou schopnou vzájemného působení. Jednou takovou molekulou je kyslík, který může být chlorofylem excitován do singletního stavu. Kyslík v tomto stavu je jedním z nejagresivnějších oxidačních činidel a může způsobit ve fotosynte-

tickém aparátu značné škody. Xanthofyly zhašející tripletní stavy chlorofylu před těmito důsledky chrání.

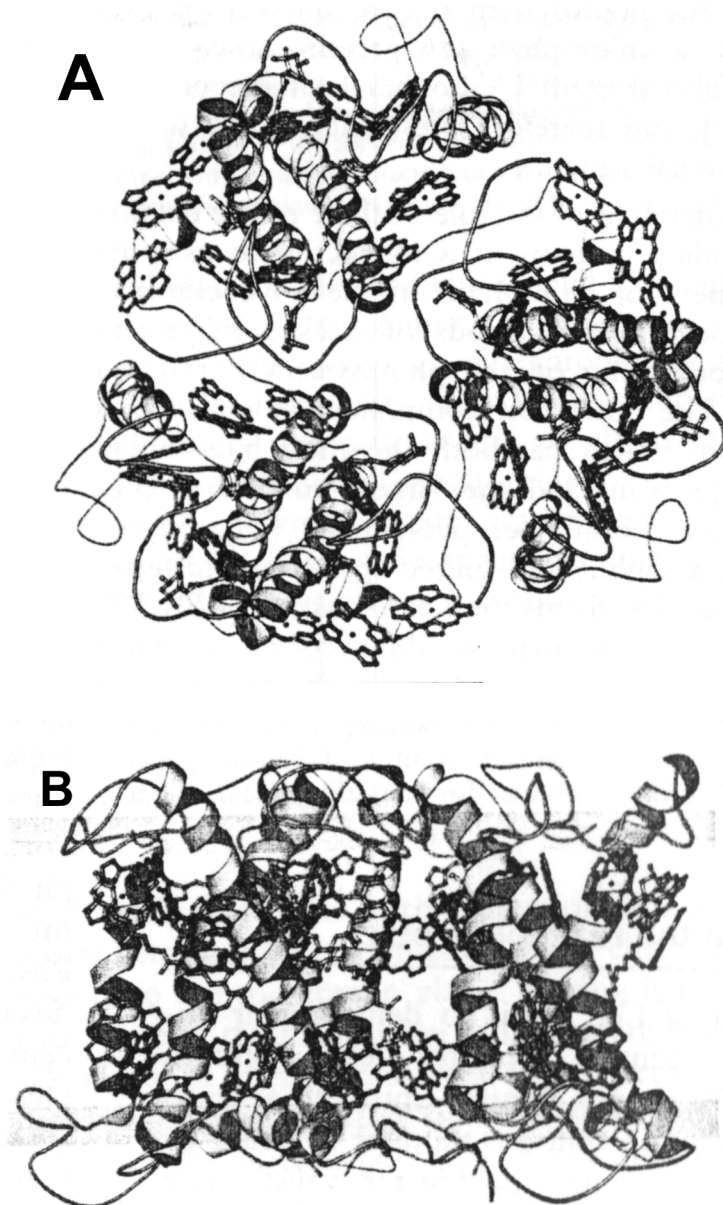


Obr. 4.2-4. Schématická kresba LHC2 ukazující sled aminokyselin polypeptidového řetězce. Šroubovice α jsou znázorněny jako válce a jejich označení (A, B, C, D) je jako v **Obr. 4.2-3**. Aminokyseliny jsou označeny jednopísmenným kódem. Černými kroužky jsou vyznačeny aminokyseliny, o nichž se předpokládá, že jsou ligandy pro chlorofyl.

LHC 2 obsahuje ještě další xanthofyly, ale nikoli v pevném stechiometrickém poměru k chlorofylu, nýbrž v proměnlivém množství, které se liší podle rostliny a podmínek, za nichž roste. Nejznámější z nich jsou xanthofyly tzv. zeaxanthinového cyklu (violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin), jejichž předpokládaná funkce je regulace přenosu excitační energie.

LHC2 je většinou směsí několika pigment-proteinových komplexů. Isoelektrickou fokusací lze rozlišit až šest těchto komplexů a také gelová elektroforéza jejich apoproteinů za denaturujících podmínek skýtá okolo šesti pásů v rozpětí molekulových hmotností 26 až 30 kDa. Počet rozdílných apoproteinů LHC2 je patrně ještě větší, poněvadž blotováním s pomocí protilátek se zjistilo, že v jednom pruhu na elektroforéze mohou být i dva proteiny. Také genů pro bílkoviny LHC2 (tzv. *Cab* geny) bylo u všech studovaných rostlin nalezeno několik, které se liší podrobnostmi v sekvenci aminokyselin. U *Arabidopsis* má rodina *Cab* genů tři zástupce, u jiných rostlin i více, nejvíce, tj. 17, jich bylo zatím nalezeno u rodu *Petunia*. Heterogenita populace apoproteinů LHC2 se patrně dále zvyšuje různými posttranslačními úpravami. Tak např. transitní sekvence, která řídí postup bílkoviny z cytoplasmy až do thylakoidní membrány, se odštěpuje dvěma různými způsoby.

Trojrozměrné krystaly LHC 2, které se podařilo získat, poskytly při rentgenové analýze difraktogramy s velmi nízkým rozlišením (6 Å). V lipidových membránách však LHC 2 tvoří vysoce uspořádané dvojrozměrné krystaly, které se studovaly elektronovou mikroskopií vysokého rozlišení a z těchto prací pocházejí modely jeho struktury (**Obr. 4.2-3 a 4.2-5**). Většina molekuly má hydrofobní charakter, jsou to tři šroubovice α , které procházejí membránou. Do stromatu vyčnívá C-konec polypeptidu (asi 60 aminokyselin), který obsahuje mnoho aminokyselinových zbytků s kladným nábojem (arginin, lysin, threonin) a také smyčka spojující dvě šroubovice α , která obsahuje také funkčně významné aminokyseliny. Na jednom z těchto řetězců vystavených do stromatu dochází k fosforylaci LHC2, která má velký význam pro přesuny LHC2 mezi granální a stromální částí thylakoidu.



Obr. 4.2-5 Model trimeru LHC2 při pohledu ve směru kolmém na rovinu membrány (část **A**) a ve směru souběžném s rovinou membrány (boční pohled, část **B**). Znázornění šroubovic α a zakreslení chlorofylových molekul podobné jako v **Obr. 4.2-3**.

Povrch thylakoidní membrány jako celek má poměrně silný záporný náboj, což způsobuje, že se membrány odpuzují, pokud není ve stromatu dostatečná koncentrace iontů Mg. Ty vykompenzují záporné náboje natolik, že se kladné náboje LHC 2 mohou přitahovat se zbytkem záporných nábojů a dojde tak k pevnému přimknutí (slnutí, anglicky stacking) thylakoidních membrán. Toto přimknutí je příčinou tvorby gran, útvarů charakteristických pro všechny chloroplasty, které mají v thylakoidech komplex LHC 2 (tedy chloroplasty zelených řas a vyšších rostlin). Vlastnosti LHC 2 jsou také základem regulačních pocho-

dů měnících rozdělení excitační energie mezi RC 1 a RC 2.

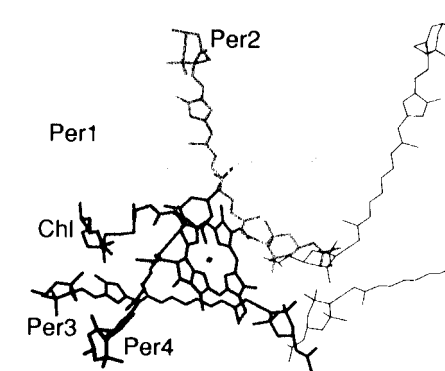
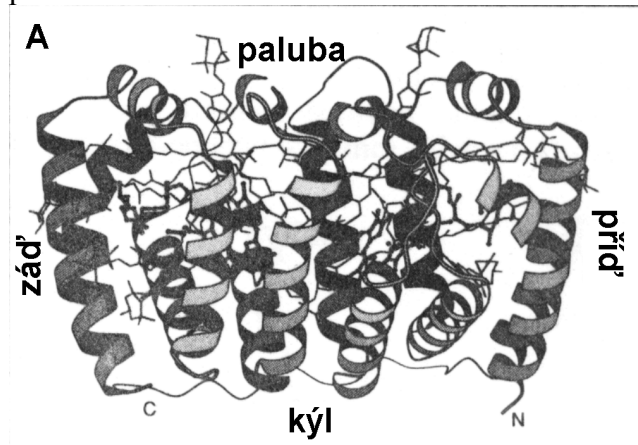
LHC 2 nepřisedá na vnitřní antény jádra PS2 přímo. Jejich spojení zprostředkují další anténní chlorofylproteiny o podobné molekulové hmotnosti jako LHC 2, jejichž struktura je daleko méně prozkoumána a které obsahují Chl *a* a Chl *b* v různém poměru. Jeden navržený způsob seskupení anténních chlorofylproteinů okolo PS 2 je na **Obr. 4.2-2**. Pro spojovací chlorofylproteiny se používá různých označení, nejčastěji CP s udáním molekulové hmotnosti, tedy např. CP24, CP26, CP29.

LHC2 může se od jádra PS2 oddělit a přesunout se k PS1. Tam také nepřisedá přímo k vnitřním anténám jádra PS1, ale je s nimi spojen, podobně jako u PS2, přes zprostředkující monomerní chlorofylproteiny. Ty mají opět různé názvy a příznačné pro ně je, že obsahují velmi málo Chl *b*. Jeden z navrhovaných modelů spojení LHCP s PS1 je na **Obr. 4.2-2**.

4.2.3.3 VNĚJŠÍ PROMĚNLIVÁ ANTÉNA U CHROMOFYT A DINOFYT.

V těchto odděleních řas vnější pohyblivé antény obsahují vedle chlorofylu *a*, chlorofyl *c* a xanthofyly. O struktuře a složení těchto antén se toho ví mnohem méně, nežli o LHC 2 a o anténách fykobilinových. Částečně to jistě souvisí s tím, že jsou tyto antény nestálé při izolaci a tak jich bylo dosud izolováno ve stavu umožňujícím analýzu jen několik.

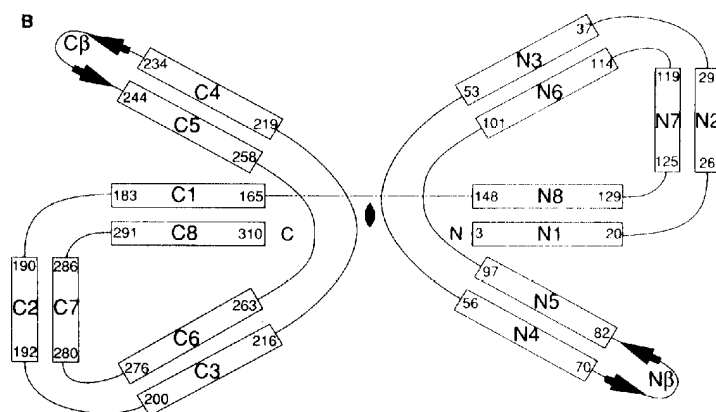
V těch případech, které se blíže zkoumaly, je bílkovina světlosběrného komplexu vzdáleně podobné struktury jako u LHC 2. Je v ní však výrazně vyšší poměr xanthofylů ku chlorofylu, než jaký shledáváme u LHC 2 a jsou to jiné xanthofyly než lutein. U chromofyt jsou nejvýznamnější fukoxanthin, diadinoxanthin a heteroxanthin. U dinofyt je především peridinin.



Obr. 4.2-6. Páskový model monomeru peridinin-chlorofylproteinu (PCP). Šest šroubovic α (odpovídají šroubovicím C1, C8, C3 až C6; N1, N8, N3 až N6 v **Obr. 4.2-8**) prostupuje membránou a tvoří „příď“ a „záď“ lodí, jak to vidí autoři modelu. Čtyři šroubovice rovnoběžné s membránou (C2, C7, N2 a N7 na **Obr. 4.2-8**) tvoří „palubu“. V levé a v pravé polovině „lodí“ je po jedné skupině barviv zobrazené na **Obr. 4.2-7**.

Obr. 4.2-7. Základní seskupení barviv, které sdružuje jednu molekulu Chl *a* (Chl) a čtyři molekuly peridininu (Per 1 až Per 4). Monomer PCP obsahuje dvě taková seskupení, uzavřená v dutině mezi šroubovicemi α tvořícími „lod““. Znáznomena je levá skupina barviv, z pravé do obrázku zasahují jen dva neočíslované peridiny (tenké čáry).

Jediný světlosběrný komplex tohoto typu, který se doposud podařilo vykrytalizovat a tak z něj získat dostatečně podrobná strukturální data. Schéma uspořádání peridininových molekul v anténě skrytinek je na **Obr. 4.2-6**. Přehled o tom, které xanthofyly převládají v jednotlivých třídách řas je v **Tab. 4.2-1**.



Obr. 4.2-8. Schéma struktury molekuly monomeru PCP, které ukazuje pořadová čísla aminokyselinyových zbytků tvořících jednotlivé šroubovice α . Ze schématu je dobře patrné symetrické uspořádání šroubovic prostupujících membránu (viz text k **Obr. 4.2-7**) i to jak vytvářejí dutinu, v níž jsou uzavřena barviva. Šroubovice nakreslené paralelně v tomto diagramu jsou také souběžné v bílkovině. Dvojice svírají mezi sebou úhly od 30° do 50° .

Tab. 4.2-1. Přehled složení světlosběrných antén u řas.

Rozmístění thylakoidů a obálka	Třída	Zástupci	Poměr Chl <i>a/b</i> nebo Chl <i>a/c</i>	Barviva obsažená v anténě	Apo-proteiny kD
T1/oT/O2	Rhodophyceae	<i>Porphyridium</i> <i>Porphyra</i> <i>Gracillaria</i> <i>Batrachospermum</i>	pouze Chl <i>a</i>	Fykobiliproteiny	16 - 20
T1,2,3/O2/ER	Cryptophyceae	<i>Cryptomonas</i> <i>Chilomonas</i> <i>Rhodomonas</i> <i>Chroomonas</i>	1,4	Fykobiliproteiny Chl <i>a</i> /c ₂ - - diadinoxanthin	18,5; 19,5;24 20; 24
T3/oL/O2/ER	Bacillariophyceae	<i>Phaeodactylum</i> <i>Nitzschia</i> <i>Coscinodiscus</i> <i>Skeletonema</i>	2,4 - 3,6	Chl <i>a</i> /c ₂ - - fukoxanthin Chl <i>a</i> /c ₁	17,5 - 19,5
T3/oL/O2/ER	Phaeophyceae	<i>Laminaria</i> <i>Fucus</i> <i>Aurocarpia</i> <i>Sphacellaria</i>	3,0	Chl <i>a</i> /c ₂ - - fukoxanthin Chl <i>a</i> /c ₁	15 - 20
T3/oL/O2/ER	Xanthophyceae	<i>Tribonema</i> <i>Vaucheria</i> <i>Botrydium</i> <i>Gloeochloris</i>	? velmi málo Chl <i>c</i>	Chl <i>a</i> /c ₂ - - heteroxanthin - diadinoxanthin	20
T3/oL/O2/ER	Chrysophyceae	<i>Ochromonas</i> <i>Dinobryon</i> <i>Synura</i> <i>Phacothamnion</i>	3,0	Chl <i>a</i> /c ₂ - - fukoxanthin Chl <i>a</i> /c ₁	<30 <30
T3/oT/O2/ER	Eustigmatophyceae	<i>Pleurochloris</i> <i>Polyedriella</i>	pouze Chl <i>a</i>	Chl <i>a</i> - - violaxanthin	22
T3/oT/O2/ER	Prymnesiophyceae (Haptophyceae)	<i>Chrysochromulina</i> <i>Prymnesium</i> <i>Pavlova</i> <i>Hymenomonas</i>	4,7	Chl <i>a</i> /c ₂ - fukoxanthin Chl <i>a</i> /c ₁	16,5; 17; 18 21
T3/O3	Dinophyceae	<i>Peridinium</i> <i>Ceratium</i> <i>Gymnodinium</i> <i>Glenodinium</i>	1,0 - 4,0	Chl <i>a</i> -peridinin Chl <i>a</i> /c ₂	19; 32; 49 19; 20 - 24
T3/O3	Euglenophyceae	<i>Euglena</i>	3,0	Chl <i>a</i> /b-lutein	27 - 29
T2-n/O2	Chlorophyceae	<i>Chlorella</i> <i>Chlamydomonas</i> <i>Hydrodictyon</i> <i>Acetabularia</i> <i>Ulva</i>	3,0	Chl <i>a/b</i> zeaxanthin lutein	26 -29

Symbole uspořádání thylakoidů a obálky: T1, T2, T3 - thylakoidy probíhají chloroplastem jednotlivě, sdružený po dvou, sdružený po třech; oT - obalový thylakoid (uzavírající ostatní thylakoidy chloroplastu); oL - obalová lamella složená ze tří sdružených chloroplastů; O2 - obálka chloroplastu ze dvou membrán; O3 - obálka chloroplastu ze tří membrán; ER - obálka z endoplasmatického retikula.

4.2.3.4 VNĚJŠÍ PROMĚNLIVÉ ANTÉNY S FYKOBILIPROTEINY.

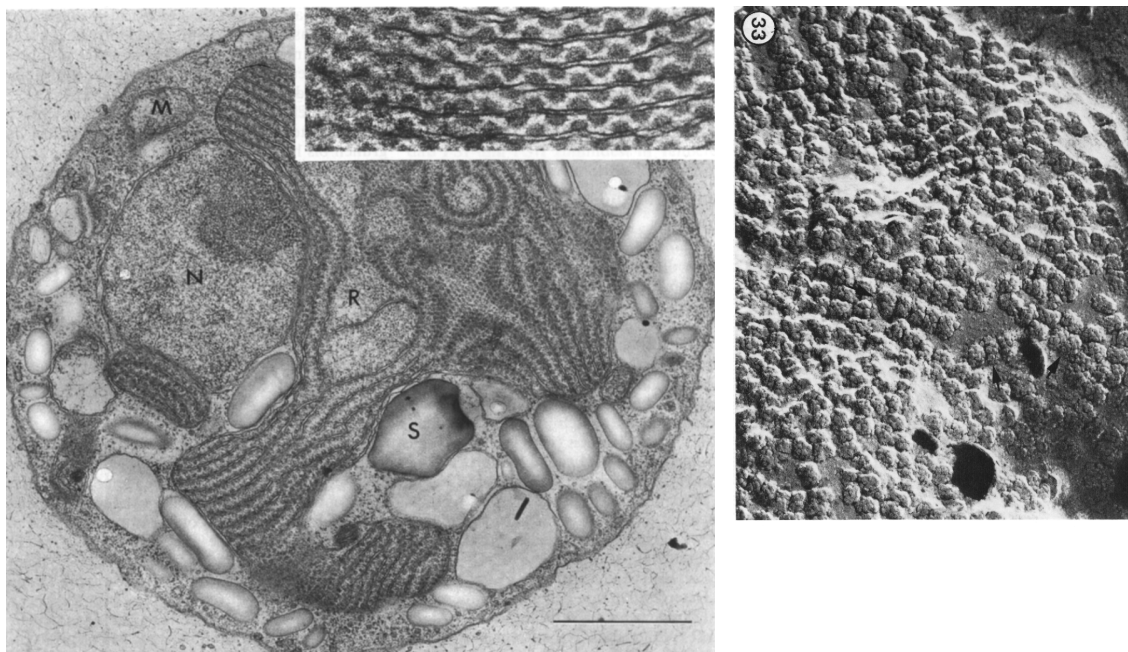
Tyto antény jsou dvojího typu:

(1) Nejvíce jsou rozšířeny antény tvořené fykobilisomy, což jsou útvary přichycené na stromálním povrchu thylakoidů, v nichž jsou uspořádány fykobiliproteiny s odlišnými absorpčními spektry tak, že to vede k maximální účinnosti přenosu do reakčního centra. Tyto antény mají prokaryontní sinice a z eukaryontních řas ruduchy.

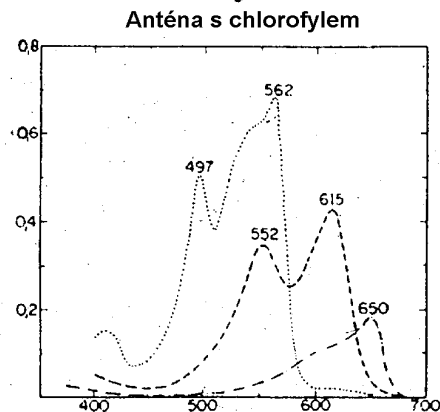
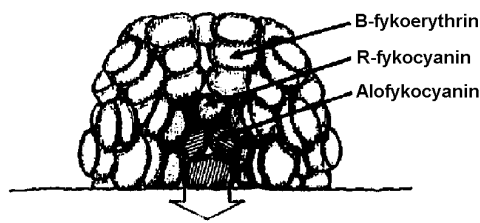
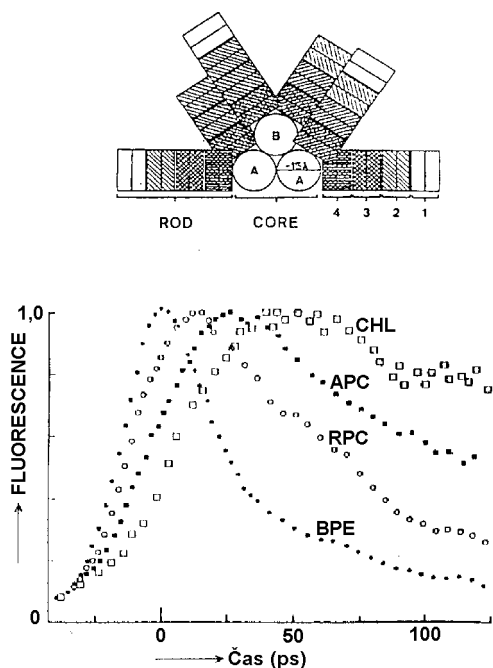
(2) U skrytěk (Cryptofyta) jsou fykobiliproteinové komplexy obsaženy v dutině thylakoidu. O jejich struktuře a uspořádání se ví méně, nežli o fykobilisomech.

V dalším bude řeč o fykobilisomových anténách u sinic a ruduch. Jejich vnitřní antény obou fotosystémů jsou shodné s vnitřními anténami u zelené vývojové řady. Dvě velké bílkoviny tvořící RC fotosystému 1 obsahují přibližně 150 molekul Chl *a*, kdežto CP43 a CP47, které tvoří vnitřní anténu PS2 obsahují celkem, podle údajů získaných v různých laboratořích na různých organismech, asi 30 až 50 molekul. Podstatně více nežli polovinu fotonů, které se dostanou do reakčních center, zachytí fykobilisomy. Jsou to rozsáhlé přesně uspořádané agregáty fykobiliproteinových molekul s charakteristickou vnější strukturou. Je v nich často až 50 % bílkovin v buňkách sinic.

Fykobilisomy jsou umístěny na vnějším povrchu thylakoidní membrány (vněmembránová anténa) a jsou různého tvaru. Ty, které se v elektronovém mikroskopu jeví jako malé okrouhlé tmavé skvrny na hranici thylakoidní membrány a plasmy (viz **Obr. 4.2-9**) jsou polokulovitě nebo vějířovité útvary (**Obr. 4.2-10 a 4.2-11**). Jsou různě veliké, obvykle o průměru asi 30 nm, molekulové hmotnosti 7 až 15 tisíc kD (tedy 7 až 15 MDa) a obsahují 300 až 800 bilinových molekul. Některé druhy mají fykobilisomy válcové, tvořené souvislými řadami vějířovitých fykobilisomů (**Obr 4.2-12**).



Obr. 4.2-9. Fykobilisomy na thylakoidech v chloroplastu ruduchy *Porphyridium cruentum*. (A) Elektronmikroskopický snímek ultratenkého řezu řasou. Fykobilisomy jsou patrné na povrchu thylakoidů jako tmavé skvrny. Vložený snímek je malý úsek svazku thylakoidů při větším zvětšení. (B) Fykobilisomy na povrchu thylakoidu zachycené na preparátu lámaném ve zmrazeném stavu.



Obr. 4.2-10. A – kresba znázorňující strukturu polokulovitěho fykobilisomu a slupkovité uspořádání jednotlivých fykobiliproteinů. B – velmi rychlá kinetika spektrálně rozlišené fluorescence, která ukazuje přenos excitace ve směru od barviv ve vnějších slupkách k barvivům jádra, tj. ve směru B-fykoerythrin (BPE) → R-fykocyanin (RPC) → →allofykocyanin (APC) → chlorofyl *a* (CHL).

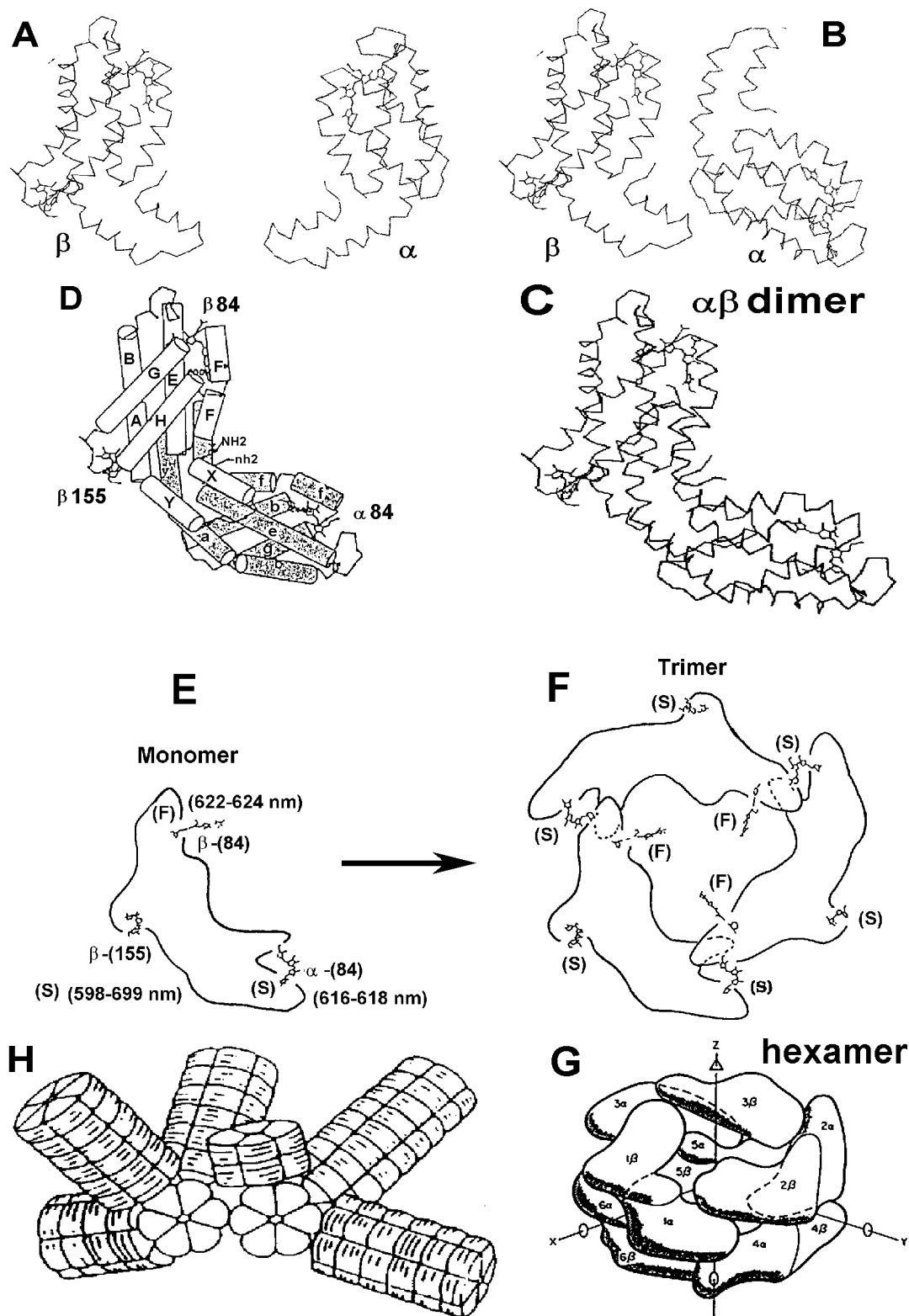
Obr. 4.2-11. A – schéma uspořádání trimerů $(\alpha\beta)_3$ a hexamerů $(\alpha\beta)_6$ v tyčinkách a válcích vějířovitého fykobilisomu ze sinice *Mastigocladus laminosus*. B – absorpční spektra fykoerythrinu (tečkovaná čára), fykocyaninu (čárkovaná čára) a allofykocyaninu (črthovaná čára), která ukazují, že excitace se přenáší z barviv s maximem absorpce při kratších vlnových délkách na barviva s maximem absorpce v dlouhovlnné oblasti.

Jednotlivé vějířovité (nebo polokulovité) fykobilisomy sestávají ze dvou nebo tří válců, na které nasadají radiálně tyčky (**Obr. 4.2-11 a 4.2-12**). Válce i tyčky jsou sestaveny ze strukturálních jednotek tvaru terčíku o průměru 11 nm uprostřed s otvorem o světlosti 3 nm. Terčíky sestávají z trimerů (tloušťka 3 nm) a hexamerů (tloušťka 6 nm) základního dimeru, složeného z podjednotek α a β .

Jak je uvedeno v oddíle 4.1.2, jsou známy úplné primární struktury bílkovin α a β všech spektroskopických tříd fykobilinů (**Obr. 4.1-20**). Je také známo na kterých cysteinylových zbytcích jsou vázány fykobilinové chromofory a jak nekovalentní vazba jejich druhého konce mění absorpční vlastnosti barviva (viz oddíl 4.1.2)

Jak se podjednotky α a β spojují v dimer a jak tyto dimery vytváří trimery nebo hexamery, základní stavební kameny fykobilisomů, je znázorněno na **Obr. 4.2-12**.

Přenos excitace je směřován skrze tyčinky do jádra a zde z donorových bilinů o absorpčním maximu 660 nm na koncové akceptorové biliny o maximu 670 nm. V tyčinkách je přenos také směřován pořadím fykobilinových pigmentů ve sloupci terčíků od fykoerythrinu přes fykocyanin k allofykocyaninu, tedy z barviva s maximem absorpce při kratší vlnové délce na barvivo s maximem při delší vlnové délce (**Obr. 4.2-11**). Že k přenosu energie skutečně dochází v tomto pořadí, to ukazují spektrální měření fluorescence při vysokém časovém rozlišení (**Obr. 4.2-10**). Pravidelnost struktury pro takto přesně uspořádanou funkci zajišťují spojovací bílkoviny, které jednotlivé terčíky k sobě poutají. Tyto bílkoviny se váží do centrální dutiny terčíků elektrostaticky a hydrofobně. Určují vzájemnou polohu terčíků i specifické spektrální vlastnosti, určující, který pigment je donor a který akceptor v usměrněném přenosu excitace.



Obr. 4.2-12. Schéma složení fykobiliproteinových trimerů a hexamerů, které jsou základními stavebními kameny fykobilisomů. **A** - čárový diagram podjednotek α a β , zakresleny jsou také fykobiliny, jeden v podjednotce α (C84) a dva v podjednotce β (C155). **B** - podjednotka α pootočená do polohy ve které tvoří s podjednotkou β základní dimer, zakreslený v **C**. **D** - základní dimer nakreslený tak, že šroubovice α jsou znázorněny jako válce. Fykobilinové chromofory jsou zavěšeny na cysteinových zbytcích v označených polohách. **E**, **F** - základní dimer se považuje za monomer při tvorbě trimeru nebo hexameru (**G**), které jsou základními stavebními kameny válců a tyček ve fykobilisomech (**H**).