

ΒΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΧΡΩΣΤΙΚΕΣ & ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ

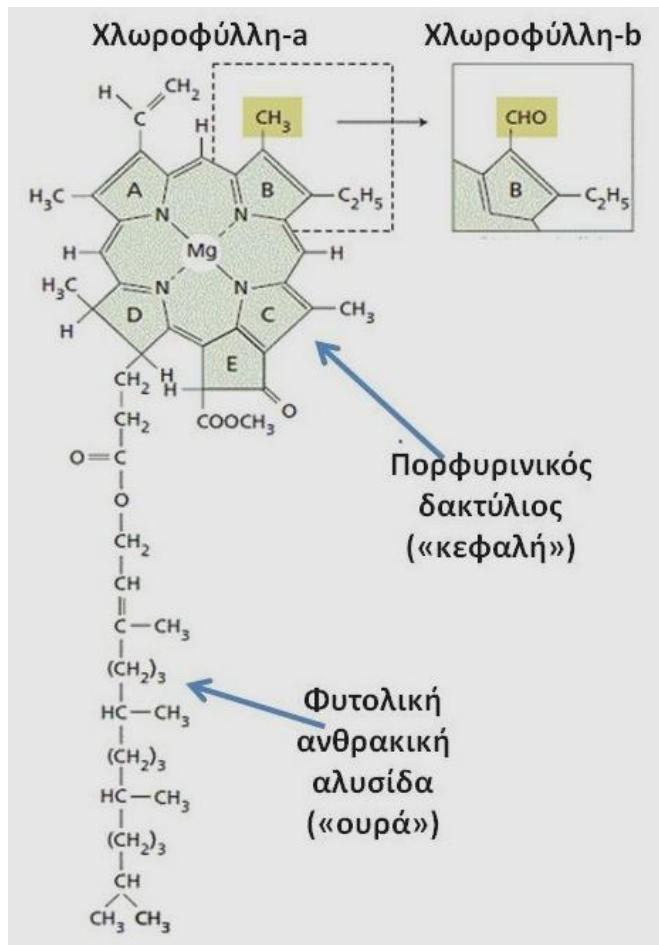
Γεώργιος Χώτος, καθηγητής
Εργαστήριο Καλλιέργειας Πλαγκτού, Τμ. Ζωικής Παραγωγής, Αλιείας &
Υδατοκαλλιεργειών
Πανεπιστήμιο Πατρών (ghotos@upatras.gr)



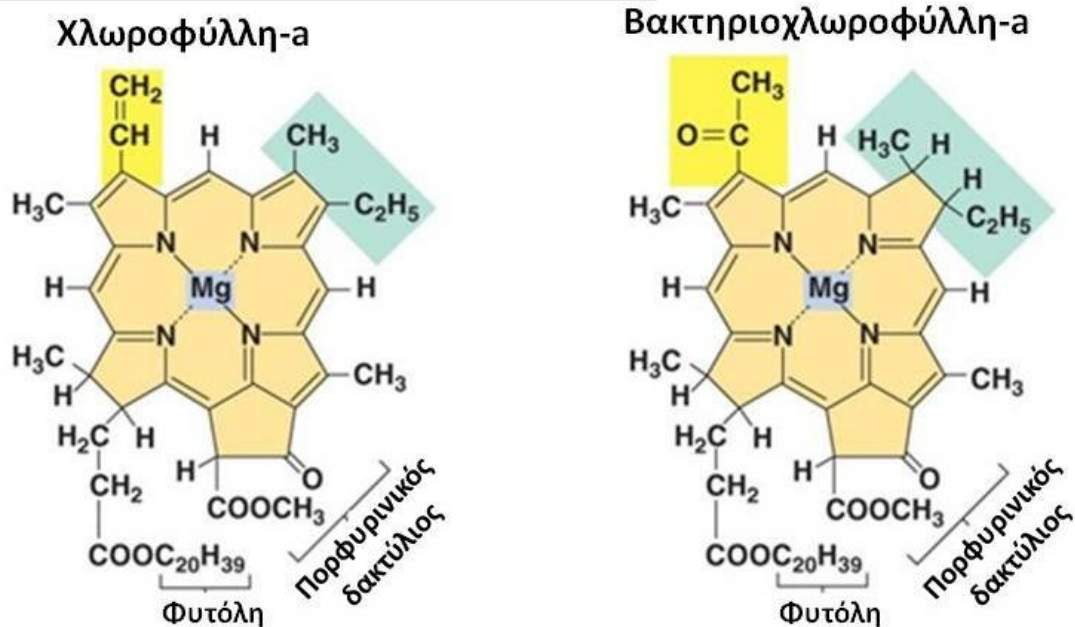
Αντί προλόγου

Ασχολούμενος με, και διδάσκοντας για τα φύκη, όλα περιστρέφονται γύρω απ' το φως. Και φως για τα φύκη σημαίνει φωτοσύνθεση. Φωτοσύνθεση σημαίνει μια εκπληκτική διεργασία που οργανώνει την "αποδιοργανωμένη" ενέργεια που εκπέμπεται από την ασύλληπτα συμπυκνωμένη που περιέχει ο Ήλιος, υπό τη μορφή των φωτονίων. Στη Γη, ενάντια στην κατεύθυνση που υπαγορεύει το 2^ο θερμοδυναμικό αξίωμα, η ζωή ξαναοργανώνει αυτή την ενέργεια σε χημικούς δεσμούς επειδή ακριβώς χρησιμοποιεί τα φωτόνια που "λούζουν" τον πλανήτη μας. Και αυτό γίνεται κατορθωτό επειδή υπάρχουν οι κατάλληλες βιολογικές μηχανές. Αυτές οι μηχανές είναι οι θυλακοειδείς μεμβράνες με εξαρτήματα τις φωτοσυνθετικές χρωστικές. Αναρίθμητοι επιστήμονες ανά τον κόσμο ασχολούνται με τη φωτοσύνθεση σε κάθε υποτομέα της βιολογίας. Αυτοί είναι οι ειδικοί και δημοσιεύουν θαυμαστές μεν αλλά ενίοτε πολύπλοκες και ακατανόητες για το μέσο φοιτητή (και όχι μόνο) επιστημονικές εργασίες. Θα ήταν αφελές να νομίσουμε ότι θα ήταν πραγματικά χρήσιμο κάποιος να αρχίζει να διαβάσει τέτοιες εργασίες χωρίς πρώτα να κατανοήσει τα βασικά της φωτοσύνθεσης. Και όταν λέω "βασικά" δεν εννοώ μόνο τις απλοϊκότητες του τύπου "φως και διοξείδιο ίσον γλυκόζη και οξυγόνο" αλλά και πολλές και ποικίλες ορολογίες που αποσπασματικές και κατεσπαρμένες σε βιολογικά κείμενα αφήνουν απορίες στο μέσο βιολόγο (και όχι μόνο). Εχοντας απωθημένο το παράπονό μου του ό,τι στο βιολογικό τμήμα με τις υποτυπώδεις και άχαρες κακοτυπωμένες σημειώσεις-φυλλάδες των "seventies" (για να μη θίξω ζητήματα διδασκαλίας) δεν κατανόησα σχεδόν τίποτα από το θαύμα της φωτοσύνθεσης, αποφάσισα να συντάξω ένα βοήθημα οδηγό σε γλώσσα όσο γίνεται πιο απλουστευμένη για τους ενδιαφερόμενους. Ενα βοήθημα όμως που δεν πρέπει να απωθεί με την έκτασή του και παρόλα αυτά να έχει επιστημονικότητα και να μην αφήνει απ' έξω τα σημαντικά. Και για να μην παρεκκλίνω από την ειδικότητά μου (την οποία κατέκτησα επειδή την αγάπησα) να επισημάνω ότι τα φύκη πραγματεύομαι μεν στο πεδίο αυτό αλλά όλα σχεδόν αφορούν και τα φυτά. Εχω σκοπό αυτό να το κάνω κατά τμήματα ένα κάθε φορά με το πρώτο να πραγματεύεται το πιο βασικό μέρος απ' όλα, τα μόρια που δεσμεύουν την ενέργεια του φωτός. Προς άρση πιθανής παρεξήγησης να επισημάνω ότι δεν κάνω μια εξαντλητική παρουσίαση των ευρημάτων της επιστήμης στο πεδίο αυτό αλλά μάλλον μια σκιαγράφηση όλων των βασικών στοιχείων που είναι γνωστά. Να αναφέρω μόνο ότι μια περιήγηση στη Wikipedia σχετικά με χλωροπλάστες, φωτοσύνθεση, χλωροφύλλες, καρωτενοειδή και τα παρόμοια θα δώσει εκπληκτικό πλούτο πληροφοριών πλην όμως θα απαιτηθούν πολλές παράπλευρες επισκέψεις για να κατανοηθούν πλήρως (και βεβαίως το συνιστώ ανεπιφύλακτα και βιβλία επίσης) για αυτόν που θα παθιαστεί με το θέμα. Όμως η πρωτοτυπία του παρόντος που φιλοδοξώ να επιτύχω είναι μια ιδιαίτερη εικόνα της φωτοσύνθεσης αναλύοντας το ρόλο των χρωστικών και με ανάλυση σε πίζελ (για να χρησιμοποιήσω όρους υπολογιστή) τόση όση είναι αρκετή για να είναι και η εικόνα καλή και σνάμα να μην πιάνει πολύ χώρο στον υπολογιστή του μυαλού.

Γιώργος Χώτος, Ιανουάριος 2020



Σχήμα 1. Απεικόνιση του μορίου της χλωροφύλλης-a και της χλωροφύλλης-b για να φανεί ότι διαφέρουν μόνο ελαφρά στο μόριό τους. Η χλωροφύλλη-a έχει μια μεθυλομάδα (CH_3) στη θέση που υποδεικνύεται αριστερά ενώ η χλωροφύλλη-b στη θέση της μεθυλομάδας έχει μια αλδεϋδομάδα (CHO). Κατά τα άλλα το μόριο των δύο χλωροφυλλών είναι ίδιο με ένα άτομο μαγνησίου (Mg) σε κεντρική θέση του πορφυρινικού δακτυλίου και μια μακρά ανθρακική φυτολική αλυσίδα σαν "ουρά".



Σχήμα 2. Απεικόνιση του μορίου της χλωροφύλλης-a (αριστερά) που υπάρχει σε όλους τους οξυγονογενείς φωτοσυνθετικούς οργανισμούς (ευκαρυωτικούς και προκαρυωτικούς που παράγουν οξυγόνο κατά τη φωτοσύνθεση) και της βακτηριοχλωροφύλλης-a (δεξιά) η οποία απαντάται μόνο στα ανοξυγονογενή φωτοσυνθετικά βακτήρια. Πηγή: <https://www.slideserve.com/elmo/metabolic-diversity-phototrophy-autotrophy-chemolithotrophy-and-nitrogen-fixation>

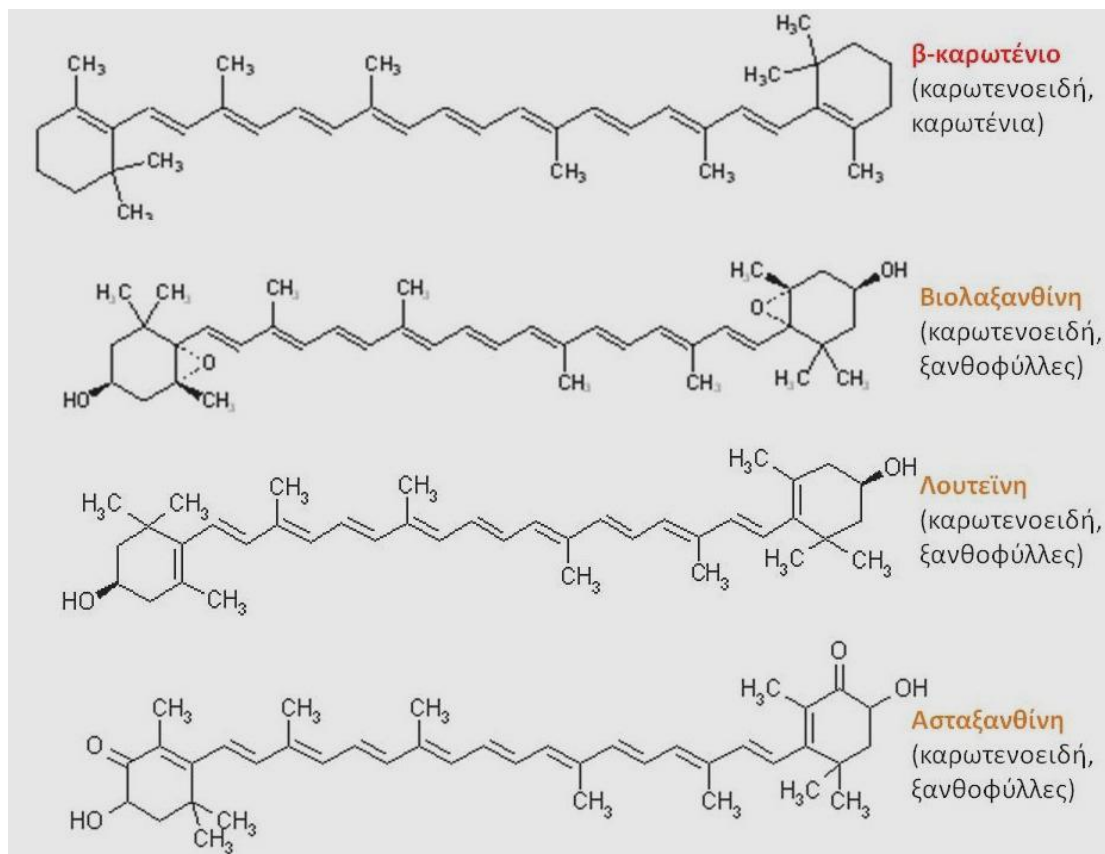
Συνοπτική παρουσίαση των φωτοσυνθετικών χρωστικών

Για να γίνει η **φωτοσύνθεση** στα φυτά, τα φύκη, τα κυανοβακτήρια και σε ορισμένα φωτοσυνθετικά βακτηρίδια πρέπει να δεσμευτεί η ενέργεια του φωτός. Αυτό επιτυγχάνεται με τις **φωτοσυνθετικές χρωστικές** που είναι ειδικά μεγάλα μόρια που βρίσκονται είτε στις εσωτερικές μεμβράνες (θυλακοειδή) των χλωροπλαστών που διαθέτουν στα κύτταρά τους τα φυτά και τα ευκαρυωτικά φύκη, είτε σε ειδικές μεμβράνες στο κύτταρό τους (και αυτές θυλακοειδή ονομάζονται) στους προκαρυωτικούς οργανισμούς (κυανοβακτήρια και άλλα βακτήρια).

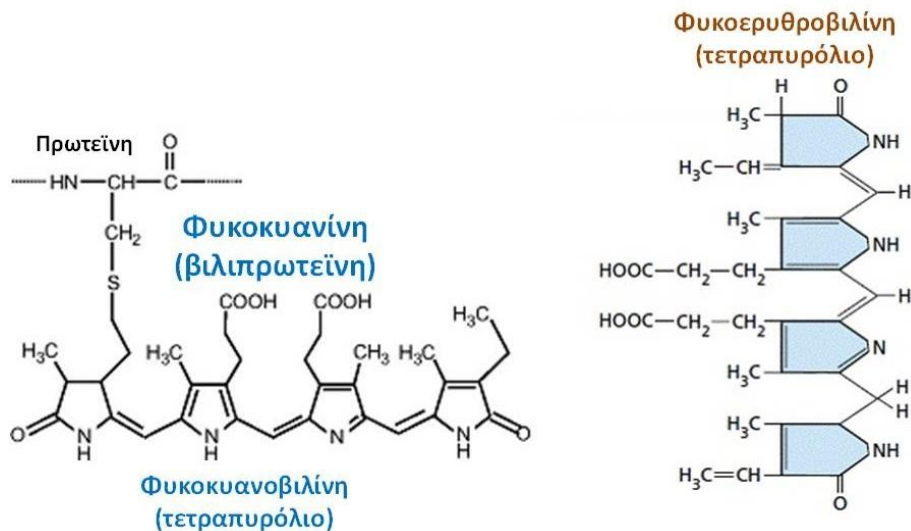
Οι πιο σημαντικές χρωστικές είναι οι **χλωροφύλλες** (χλωροφύλλη-a, -b, -c & -d). Το μόριο των χλωροφυλλών (Σχήμα 1) είναι πολύπλοκο με ένα μεγάλο δακτύλιο πορφυρίνης σαν "κεφαλή" και μια μακρά αλυσίδα υδρογονάνθρακα (φυτόλιο) σαν "ουρά". Όλες οι χλωροφύλλες (και οι βακτηριοχλωροφύλλες στα βακτήρια που επιτελούν ανοξυγονογενή φωτοσύνθεση-Σχήμα 2) σε κεντρική θέση του δακτυλίου της πορφυρίνης έχουν ένα άτομο **μαγνησίου** (Mg). Από τις διάφορες μορφές χλωροφύλλης (-a, -b, -c & -d) οι οποίες απαντώνται όλες ή μερικές από αυτές στους φωτοσυνθέτες (ανάλογα με το είδος του οργανισμού), πρέπει να επισημανθεί ότι η **χλωροφύλλη-a** υπάρχει οπωσδήποτε σε όλους. Αυτή η μορφή της χλωροφύλλης είναι που επιτελεί τη βασική διεργασία της δέσμευσης της ενέργειας του φωτός ενώ οι άλλες, μαζί και με άλλες χρωστικές που θα αναφερθούν παρακάτω (καρωτενοειδή, βιλιπρωτεΐνες) βοηθούν τη χλωροφύλλη-a στο έργο της που είναι να δεσμεύσει τα φωτόνια, να διεγερθεί, να διασπάσει το νερό σε αέριο οξυγόνο (O_2) και πρωτόνια (H^+), να στείλει ηλεκτρόνιά της σε ανώτερο ενεργειακό επίπεδο και από εκεί και πέρα να γίνουν διάφορες βιοχημικές αντιδράσεις (δεν είναι του παρόντος) που θα καταλήξουν στη βάση της ζωής, δηλαδή τη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα (CO_2) στον κύκλο των αντιδράσεων που καταλήγουν στην παραγωγή γλυκόζης με την κατανάλωση της οποίας τρέφεται κάθε έμβιο ον στη Γη.

Στα μέρη του κυττάρου όπου βρίσκονται οι χλωροφύλλες υπάρχουν και άλλες φωτοσυνθετικές χρωστικές τα **καρωτενοειδή** (Σχήμα 3). Τα καρωτενοειδή που παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλία μπορούν να διακριθούν σε δύο κατηγορίες τα **καρωτένια** και τις **ξανθοφύλλες**. Εκτός από τις χλωροφύλλες και τα καρωτενοειδή στα **κυανοβακτήρια** και σε ορισμένα ευκαρυωτικά φύκη (ροδοφύκη και κρυπτοφύκη) υπάρχουν και άλλες ιδιαίτερες φωτοσυνθετικές χρωστικές οι **φυκοβιλίνες** ή ορθότερα **βιλιπρωτεΐνες** (**φυκοκυανίνη**, **φυκοερυθρίνη**, **αλλοφυκοκυανίνη**) (Σχήμα 4) οι οποίες βρίσκονται μεν κοντά στις χλωροφύλλες αλλά είναι ομαδοποιημένες σε ειδικούς σχηματισμούς που μοιάζουν με "βεντάλια" (Σχήμα 16).

Πριν προχωρήσουμε να διευκρινιστούν 2 βασικά πράγματα. Πρώτον, οι χλωροφύλλες και τα καρωτενοειδή είναι κατά βάση λιποδιαλυτά μόρια ενώ οι φυκοβιλίνες υδατοδιαλυτά. Δεύτερον, καρωτένια και ξανθοφύλλες είναι σχεδόν πανομοιότυπα μόρια και διαφέρουν μόνο στο ότι οι ξανθοφύλλες έχουν και κάποια άτομα οξυγόνου στο μόριό τους ενώ τα καρωτένια καθόλου.



Σχήμα 3. Χαρακτηριστικές επικουρικές χρωστικές στα φωτοσυνθετικά φυτά και φύκη. Πρόκειται για τις χρωστικές που ανήκουν στην κατηγορία των καρωτενοειδών και διακρίνονται σε καρωτένια (π.χ. β-καρωτένιο ή β-καρωτίνη) και ξανθοφύλλες (π.χ. βιολαξανθίνη, λουτεΐνη, ασταξανθίνη). Όλα τα μόρια είναι σχεδόν πανομοιότυπα και αυτό που τα ξεχωρίζει είναι ότι τα καρωτένια αποτελούνται μόνο από άνθρακα (C) και υδρογόνο (H), ενώ οι ξανθοφύλλες περιέχουν και λίγα άτομα οξυγόνου (O).

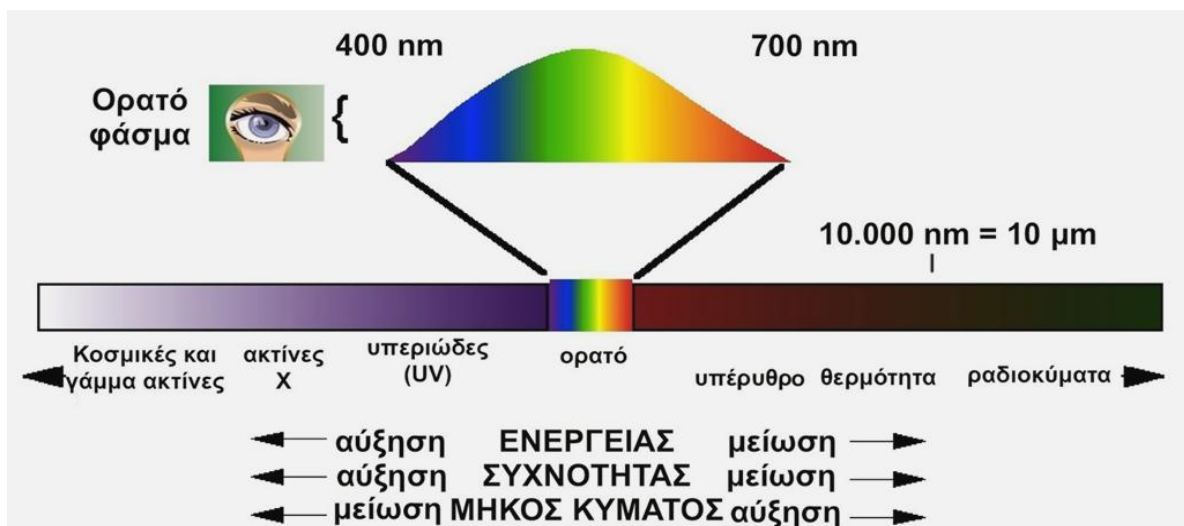


Σχήμα 4. Οι φυκοβιλίνες (φυκοκυανοβιλίνη και φυκοερυθροβιλίνη) είναι χαρακτηριστικές χρωστικές που υπάρχουν στα φωτοσυνθετικά κυανοβακτήρια (φύκη τα ονομάζουμε και αυτά), στα ροδοφύκη και στα κρυπτοφύκη και επιτελούν τον ίδιο ρόλο της επικουρικής χρωστικής (για τη χλωροφύλλη-α) που επιτελούν και τα καρωτενοειδή. Για να επιτελέσουν το ρόλο τους αυτό πρέπει να βρίσκονται ενωμένες με πρωτεΐνες σχηματίζοντας τις βιλιπρωτεΐνες (φυκοκυανίνη, φυκοερυθρίνη, αλλοφυκοκυανίνη).

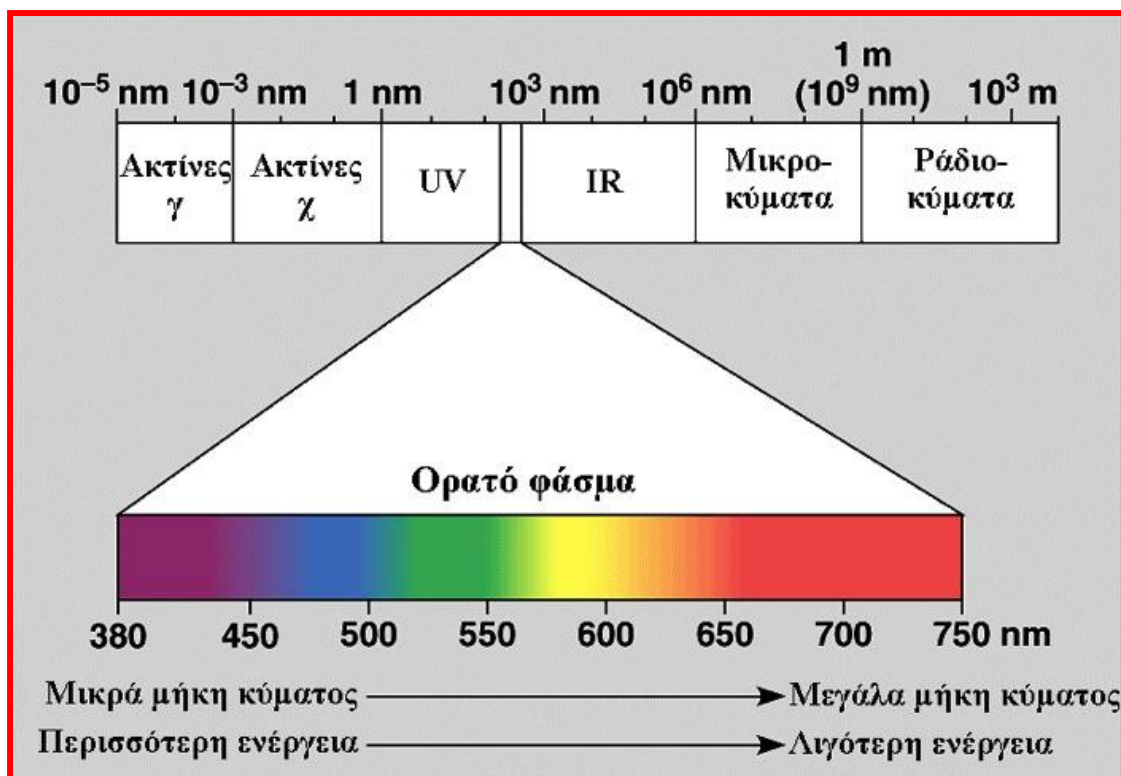
Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές στο σύνολό τους βοηθούν τη χλωροφύλλη-α να συλλέξει το μεγαλύτερο δυνατό αριθμό **φωτονίων** που είναι δυνατόν στην εκάστοτε κατάσταση φωτισμού (Σχήμα 5). Γι αυτό το λόγο ονομάζονται **επικουρικές** ή **βοηθητικές** ή **συμπληρωματικές χρωστικές**. Εκτός όμως από αυτό η παρουσία τους δημιουργεί ένα κατά κάποιο τρόπο κάλυμμα που προστατεύει τη χλωροφύλλη-α από περιπτώσεις έντονης ακτινοβολίας ή υπερϊώδους ακτινοβολίας που θα μπορούσαν να βλάψουν τη χλωροφύλλη-α, δρουν δηλαδή και **φωτοπροστατευτικά**.



Σχήμα 5. Φανταστική απεικόνιση για να δείξει τον τρόπο με τον οποίο οι επικουρικές χρωστικές (στην περίπτωση του σχήματος καρωτενοειδή και χλωροφύλλη-b) λειτουργούν ως "κεραία-χωνί" για να συλλέξουν το μεγαλύτερο δυνατόν αριθμό φωτονίων για να τον διοχετεύσουν στη χλωροφύλλη-a που βρίσκεται στο κέντρο αντίδρασης, εκεί δηλαδή που θα συμβεί η "φωτόλυση" του νερού και θα ληφθούν τα αναγκαία ηλεκτρόνια (όλα αυτά τα κάνει η ενεργοποιημένη χλωροφύλλη-a). Εύκολα μπορεί κάποιος να φανταστεί το πόσο χρήσιμο είναι ένα τέτοιο σύστημα σε συνθήκες χαμηλής ηλιοφάνειας.



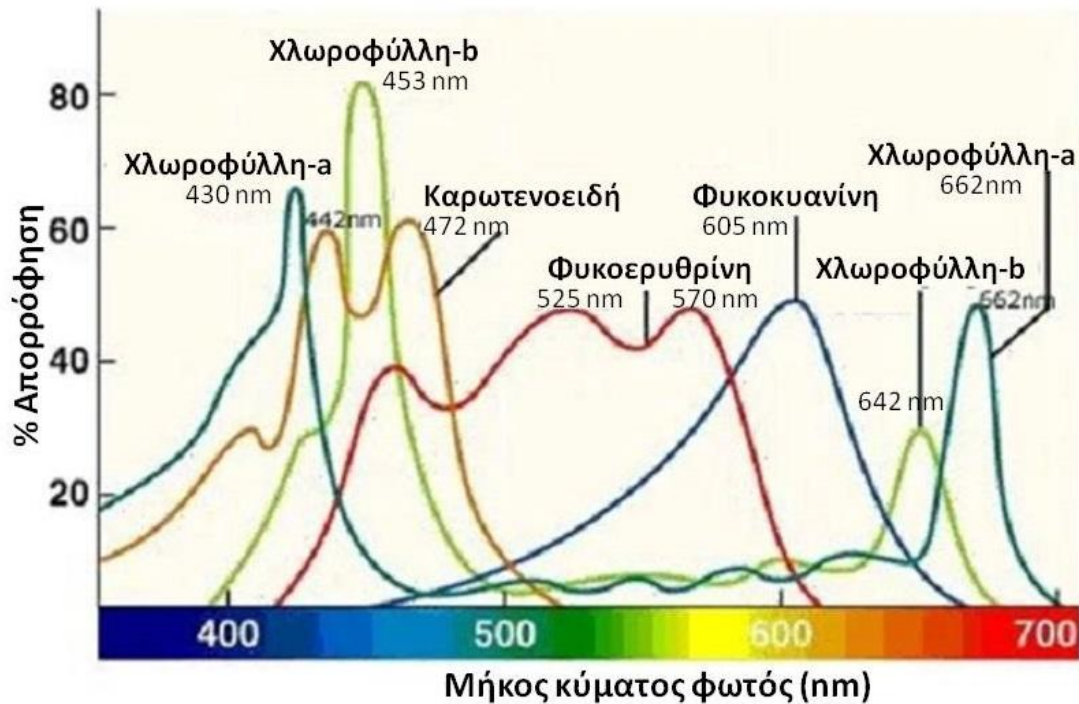
Σχήμα 6. Απεικόνιση του φάσματος της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας που εκπέμπει ο Ήλιος (δεν εκπέμπει μόνο ορατό φως όπως απλοϊκά πιστεύεται) και της οποίας μικρό μόνο μέρος αποτελεί το ορατό μέρος του φάσματος.



Σχήμα 7. Επικέντρωση από το Σχήμα 6 στην περιοχή του φάσματος που αποτελεί το ορατό φως με τα μήκη κύματος που αντιστοιχούν στα διάφορα χρώματα. Χαρακτηριστική η βαθμιαία μετάβαση από το ένα χρώμα στο άλλο (ιώδες-μπλε-πράσινο-κίτρινο-πορτοκαλί-κόκκινο). Τα μικρά μήκη κύματος διαθέτουν περισσότερη ενέργεια από τα μεγαλύτερα.

Το **ορατό φως** που λούζει τη Γη δεν αποτελεί παρά μέρος μόνο του φάσματος της **ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας** που εκπέμπει ο Ήλιος (Σχήματα 6 & 7). Τα φωτόνια του ορατού φάσματος χρησιμοποιούνται στη φωτοσύνθεση και αυτά γενικώς ανήκουν στο εύρος του φάσματος που περικλείεται μεταξύ 400 και 700 nm. Στην περιοχή των 400-500 nm περίπου είναι οι **μπλε** ακτινοβολίες και στην περιοχή 630-700 nm οι **κόκκινες**. Σε αυτές τις περιοχές και με μέγιστο απορρόφησης στα ~430 nm και ~662 nm είναι που η χλωροφύλλη-*a* εργάζεται αποδοτικά απορροφώντας την ενέργεια των φωτονίων. Το υπόλοιπο μέρος του φάσματος ~440-670 nm (πράσινο-κίτρινο-πορτοκαλί) παρόλο που και αυτό λούζει τη Γη με φωτόνια θα πήγαινε άχρηστο για τη φωτοσύνθεση αν δεν υπήρχαν οι επικουρικές χρωστικές να το δεσμεύουν και να μεταφέρουν την ενέργεια των φωτονίων του στη χλωροφύλλη-*a* (Σχήμα 8).

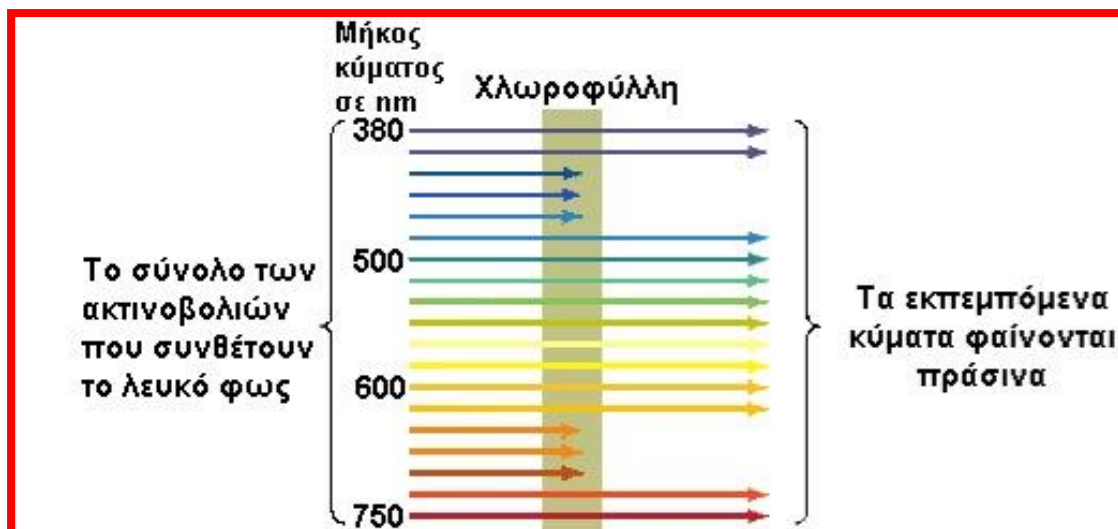
Οι επικουρικές χρωστικές (χλωροφύλλες, -*b*, -*c*, -*d*, καρωτενοειδή, βιλιπρωτεΐνες) έχουν μέγιστα απορρόφησης σε αυτή την περιοχή του φάσματος (440-650 nm) και δρουν σαν "κεραίες" ή σαν ένα ενεργειακό "χωνί" που όση ενέργεια πέφτει στη "χοάνη" του την οδηγούν στο ενεργό κέντρο όπου βρίσκεται η χλωροφύλλη-*a* για να μπορέσει διεγερόμενη να κάνει αυτά που αναφέρθηκαν παραπάνω.



Σχήμα 8. Οι χαρακτηριστικές καμπύλες των φασμάτων απορρόφησης για τις διάφορες χρωστικές (χλωροφύλλες-καρωτενοειδή-βιλιπρωτεΐνες) των φωτοσυνθετικών οργανισμών. Φαίνονται χαρακτηριστικά οι κορυφές (peaks) στην απορρόφηση του φωτός για την κάθε χρωστική εκεί δηλαδή που απορροφούν με τον αποτελεσματικότερο τρόπο φωτόνια.

Όλα τα φυσικά σώματα έχουν το χαρακτηριστικό τους χρώμα. Αυτό που αντιλαμβανόμαστε ως χρώμα τους είναι το μέρος εκείνο της φωτεινής ακτινοβολίας το οποίο δεν το απορροφούν αλλά το ανακλούν. Έτσι και τα φύλλα φαίνονται πράσινα επειδή η χλωροφύλλη που τα κατακλύζει απορροφά το μπλε και το κόκκινο μέρος του φάσματος και ανακλά το πρασινο-κιτρινο-πορτοκαλί το οποίο αντιλαμβανόμαστε ως πράσινο (Σχήμα 9).

Τα καρωτενοειδή βρίσκονται σε όλα τα κύτταρα που φωτοσυνθέτουν αλλά σε διαφορετικές αναλογίες ανάλογα με το είδος του οργανισμού. Στα φυλλοβόλα δέντρα πριν ρίξουν τα φύλα τους τα καρωτενοειδή καλύπτονται από τις χλωροφύλλες και το φύλλωμα φαίνεται πράσινο. Όταν όμως μπαίνει ο χειμώνας και η χλωροφύλλη των φύλλων αποσυντίθεται το φύλλωμα αρχίζει να δείχνει χρώματα κιτρινο-πορτοκαλί καθώς τα καρωτενοειδή αποσυντίθενται τελευταία.



Σχήμα 9. Φανταστική απεικόνιση κατά την οποία στη δέσμη του λευκού φωτός που το αποτελούν όλα τα μήκη κύματος όλων των χρωμάτων του ορατού φωτός παρεμβάλλουμε ένα διάλυμα χλωροφύλλης. Το φως που θα εξέλθει από τη στήλη της χλωροφύλλης θα φαίνεται πράσινο επειδή τα χρώματα που δεν απορροφά η χλωροφύλλη συνθέτουν το "πράσινο". Από τη φωτογραφία δεν πρέπει να βγάλουμε λανθασμένα συμπεράσματα, οι δύο μπλε γραμμές που εξέρχονται στην περιοχή των 380-400 nm και οι δύο ερυθρόχρωμες στα 730-750 nm, αποτελούν μέρος του υπεριώδους και υπέρυθρου φάσματος αντίστοιχα και δεν είναι ορατές, συνεπώς δεν συμβάλλουν στην θέαση του "πράσινου" που δημιουργούν οι γραμμές που εξέρχονται στο εύρος ~480-620 (ανοικτό μπλε - λαχανί - ανοικτό πράσινο - κίτρινο - ανοικτό πορτοκαλί) ο συνδυασμός των οποίων δημιουργεί γενικώς το πράσινο χρώμα των χλωροφυλλούχων φυτών.

Τα τελευταία χρόνια ο ρόλος των καρωτενοειδών για την υγεία του ανθρώπου έχει εκτιμηθεί πολύ διότι δρουν ως **αντιοξειδωτικά**, δηλαδή εξουδετερώνουν τις βλαβερές ελεύθερες ρίζες που είναι τοξικές για τον οργανισμό. Έτσι η βιομηχανία (Σχήμα 10) έχει στραφεί διεθνώς στην καλλιέργεια φυτών αλλά πολύ περισσότερο φυκών που περιέχουν στα κύτταρά τους μεγάλες ποσότητες καρωτενοειδών. Το πιο γνωστό καρωτενοειδές είναι το **β-καρωτένιο** που βρίσκεται ως γνωστόν στα καρότα και το οποίο μετατρέπεται στον οργανισμό των ζώων που θα το καταναλώσουν σε βιταμίνη Α. Υπάρχουν και μικροφύκη όπως το χλωροφύκος *Dunaliella salina* το οποίο αντέχει σε πολύ υψηλές αλατότητες και μάλιστα σε αυτές συσσωρεύει τόσο πολύ β-καρωτένιο που από πράσινο το κύτταρό του γίνεται κόκκινο. Η βιομηχανία καλλιεργεί τη *Dunaliella salina* για να παράγει β-καρωτένιο (αξίας > 12.000 ευρώ/kg) το οποίο θα χρησιμοποιηθεί σε σκευάσματα. Υπάρχουν και άλλα καρωτενοειδή με αντιοξειδωτική δράση όπως το λυκοπένιο (τομάτες), η λουτεΐνη, η βιολαξανθίνη, η **ασταξανθίνη** (από το φύκος *Haematococcus*) που αποτελούν αντικείμενο παραγωγής (την πρωτιά όμως κατέχουν τα πανάκριβα β-καρωτένιο και ασταξανθίνη). Εξίσου ισχυρή αντιοξειδωτική δράση με τα καρωτενοειδή έχουν και οι φυκοβιλίνες χρωστικές των κυανοβακτηρίων και μάλιστα απορροφούν τόσο αποτελεσματικά στο φάσμα εκείνο του φωτός (πρασίνο-κίτρινο-πορτοκαλί) που καμιά άλλη χρωστική δεν μπορεί να απορροφήσει με αποτέλεσμα τα κυανοβακτήρια να αναπτύσσονται ταχύτατα στα νερά ξεπερνώντας σε πληθυσμό τα υπόλοιπα φύκη. Ακριβώς αυτές οι φυκοβιλιπρωτεΐνες (**φυκοερυθρίνη** και **φυκοκυανίνη**) είναι που προσδίδουν ενίοτε και ανάλογα με το ποια επικρατεί στο

κύτταρό τους το χαρακτηριστικό πρασινο-μπλε χρώμα τους και γι' αυτό άλλωστε τα κυανοβακτήρια ονομάζονται και γαλαζο-πράσινα φύκη (blue-green algae). Σήμερα το κυανοβακτήριο **σπιρουλίνα** καλλιεργείται εντατικώς ανά τον κόσμο και εκτός από εξαιρετική ειδική και υγιεινή τροφή για τον άνθρωπο (πρωτεΐνες-πολυακόρεστα λιπαρά-βιταμίνες) είναι και εξαιρετική πηγή φυκοκυανίνης και φυκοερυθρίνης που είναι ισχυρά αντιοξειδωτικά (και επίσης σαν το β-καρωτένιο, πολύ ακριβά).



Σχήμα 10. Ειδικά προϊόντα υγιεινών τροφών με αντιοξειδωτικές ουσίες οι οποίες δεν είναι τίποτε άλλο παρά η καθαρή μορφή φωτοσυνθετικών χρωστικών (καρωτενοειδή και φυκοβιλιπρωτεΐνες) που εξήχθησαν από καλλιεργούμενα φύκη (ευκαρυωτικά και κυανοβακτήρια).

Συνοπτική εικόνα των φωτοσυνθετικών κυτταρικών δομών

Αφήνοντας κατά μέρος για τώρα τη δομή, τον αριθμό και τις ιδιαιτερότητες γενικά των χλωροπλαστών που υπάρχουν στις διάφορες κατηγορίες των ευκαρυωτικών φυκών, θα επικεντρωθούμε στις θεμελιώδεις επιμέρους διεργασίες στην εκμετάλλευση του φωτός που επιτελούνται για να επιτευχθεί η φωτοσύνθεση. Αυτές οι διεργασίες είναι λίγο-πολύ παρόμοιες και στα κυανοβακτήρια που δεν έχουν μεν χλωροπλάστες αλλά τα βασικά δομικά στοιχεία των χλωροπλαστών τα έχουν. Δηλαδή έχουν τις κατάλληλα διαμορφωμένες θυλακοειδείς μεμβράνες επάνω στις οποίες βρίσκονται οι φωτοσυλλεκτικές χρωστικές και έχουν και τα κατάλληλα ένζυμα στο "χυμό" που περιβάλλει τις μεμβράνες για να δεσμεύουν το διοξείδιο του άνθρακα (CO_2) και να το μετατρέπουν σε υδατάνθρακες (που τους αναφέρουμε χάριν ευκολίας σάκχαρα ή πιο απλά "γλυκόζη").

Εδώ πρέπει να γίνει μια επεξήγηση που θα λύσει μια παρεξήγηση η οποία ελλοχεύει στη νοητική σύλληψη που πάρα πολλοί (χωρίς να το ομολογούν) έχουν για τη φωτοσύνθεση. Δηλαδή το ότι η φωτοσύνθεση παρέχει την απαραίτητη ενέργεια στα φυτά (και στα φύκη φυσικά) από τον Ηλιο (το φως γενικά) ενώ την ανάλογη ενέργεια τα ζώα (οι ετερότροφοι γενικώς) τη λαμβάνουν από την τροφή τους. Αυτό είναι μεν αληθές αλλά όχι πλήρως.

Η ολοκληρωμένη αλήθεια είναι ότι όλοι οι οργανισμοί της Γης (φωτοσυνθετικοί και μη), την ενέργειά τους (δηλαδή την παραγωγή επαρκούς ποσότητας ATP) τη λαμβάνουν από την οξείδωση της γλυκόζης ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) η οποία αποικοδομούμενη κατά τη γλυκόλυση και την οξειδωτική φωσφορυλίωση μετατρέπεται σε διοξείδιο του άνθρακα (CO_2) και νερό (H_2O) δημιουργώντας με παράλληλη διεργασία (δεν υπάρχει λόγος να την αναφέρουμε εδώ) μεγάλες ποσότητες ATP. Με αυτό τον τρόπο λοιπόν όλα τα κύτταρα της Γης δημιουργούν το ATP τους. Και θα ρωτήσει κάποιος τώρα. Και το ATP που παράγεται κατά τη φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης τι είναι; Δεν είναι το ATP που χρειάζεται το φυτό (ή το φύκος) για να καλύψει τις ανάγκες του; Γι' αυτό δεν λέμε άλλωστε ότι τα φυτά

(και τα φύκη) καλύπτουν τις ανάγκες τους από τον Ηλιο; Ε! λοιπόν όχι. Αυτό το ATP που παράγεται από τη φωτοσύνθεση δεν είναι σε ποσότητα επαρκές για να υποστηρίξει τις τεράστιες ενεργειακές ανάγκες του κυττάρου. Παράγεται κατά τη φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης για να χρησιμοποιηθεί και να καλύψει μόνο τις ανάγκες των αντιδράσεων που γίνονται στη "σκοτεινή φάση" αυτές δηλαδή που δεσμεύουν το διοξείδιο του άνθρακα από την ατμόσφαιρα (φυτά) ή το νερό (φύκη) και το μετατρέπουν σε σάκχαρα (υδατάνθρακες ή γλυκόζη, όπως και να το πούμε το ίδιο πράγμα εννοούμε). Από τους υδατάνθρακες αυτούς είναι που το κύτταρο θα λάβει την "καύσιμη ύλη" για να παράγει στα μιτοχόνδρια (ευκαρυωτικοί οργανισμοί) ή σε ειδικές μεμβρανικές δομές (όλα τα βακτηρίδια) το πολύ ATP που χρειάζεται για τις συνεχείς ανάγκες του μεταβολισμού του.

Και για να γίνει ακόμα πιο κατανοητό το παραπάνω, να επισημάνουμε ότι το ATP που παράγει η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης παραμένει και χρησιμοποιείται μέσα στο χλωροπλάστη, όπου άλλωστε συμβαίνει και η δέσμευση-καθίλωση του διοξειδίου του άνθρακα για να παραχθούν τα σάκχαρα. Αντιθέτως η παραγωγή του ATP που προέρχεται από την οξείδωση των σακχάρων συμβαίνει έξω από το χλωροπλάστη καθώς τα σάκχαρα που παρήγαγε ο χλωροπλάστης εξάγονται στο κυτταρόπλασμα και εκεί υφίστανται γλυκόλυση που παράγει λίγο ATP και κατόπιν τα προϊόντα της γλυκόλυσης εισέρχονται στα μιτοχόνδρια και με μια διαδικασία που ονομάζεται οξειδωτική φωσφορυλίωση παράγονται τα πολλά μόρια ATP. Αυτό λοιπόν το πολύ ATP που παράγεται στα μιτοχόνδρια είναι που εξάγεται στο κυτταρόπλασμα για να καλύψει τις ενεργειακές ανάγκες του κυττάρου συνολικά.

Μπορεί βέβαια να ρωτήσει κάποιος τη λογική (εκ πρώτοις) ερώτηση. Και γιατί να γίνει η δέσμευση του άνθρακα (υπό τη μορφή του CO_2) με χρησιμοποίηση ATP που παρήχθη κατά τη φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης; Δεν θα μπορούσε να γίνει με ξόδεμα μέρους του ATP από τη μεγάλη ποσότητά του που παράγεται στα μιτοχόνδρια με την "καύση" της γλυκόζης; Η απάντηση είναι καθαρά λογιστική καθώς για να παραχθεί ένα μόνο μόριο γλυκόζης στις αντιδράσεις της "σκοτεινής φάσης" της φωτοσύνθεσης (κύκλος του Κάλβιν) απαιτείται η χρησιμοποίηση 18 μορίων ATP (δεν χρειάζεται εδώ να δοθούν λεπτομέρειες). Αν αυτά τα 18 μόρια ATP αφαιρεθούν από τα 36 περίπου ATP που παράγονται από την οξείδωση της γλυκόζης (γλυκόλυση και οξειδωτική φωσφορυλίωση) τότε πολύ λίγα ATP περισσεύουν για το μεταβολισμό του κυττάρου και το κύτταρο πρακτικά δεν μπορεί να ζήσει, ή αν ζήσει δεν μπορεί να "ξεδιπλώσει" πλήρως τις θαυμαστές του ικανότητες (μιλάμε πάντα για φυτά και φύκη). Έτσι δεν θα του περισσεύει τίποτα για να αποθηκεύσει ούτε υπό μορφή φρούτων ή αμύλου ή τέλος πάντων των ουσιών που συνηθίζουμε να ονομάζουμε τροφή για τους ζωικούς οργανισμούς. Πέραν όμως της παραπάνω απάντησης που είναι καθαρά θέμα ισοζυγίου υπάρχει και η φιλοσοφικο-στοχαστική σκέψη του πως πρωτοπαράχθηκαν τα σάκχαρα και πως χρησιμοποιήθηκαν από τις πρώτες μορφές ζωής, δηλαδή εισερχόμεθα στο μέγα θέμα που ταλανίζει τους επιστήμονες αυτό δηλαδή του πως ξεκίνησε η ζωή, δηλαδή του πως σχηματίστηκε το πρώτο κύτταρο. Αυτό όμως δεν θα αναλυθεί εδώ παρά μόνο με βάση τα παραπάνω θα επισημανθεί το μεγαλειώδους αποδοτικότητας επίτευγμα της φωτοσύνθεσης που είναι η τιθάσευση της ενέργειας του φωτός σε άφθονη ενέργεια για να παραχθεί άφθονη οργανική ύλη. Επιτυγχανομένου αυτού όλα τα άλλα είναι εύκολα και η ζωή ανθίζει.

Και για να κλείσουμε το κεφάλαιο της παραγωγής σακχάρων από τη φωτοσύνθεση ως προς τη νοητική σύλληψη αυτής, δεν είναι σωστό να μην αναφέρουμε και το δεύτερο συστατικό (εκτός του ATP) που παράγει η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης και το οποίο χρησιμοποιείται και αυτό (μαζί με το ATP) στη

σκοτεινή φάση για να παραχθούν σάκχαρα. Το συστατικό αυτό έχει ως βάση το οργανικό μόριο-συνένζυμο NADP (νικοτιναμιδο-αδενινο-φωσφορικο-δινουκλεοτίδιο) το οποίο κατά τη φωτεινή φάση ανάγεται (ενώνεται με 1 πρωτόνιο-ίόν υδρογόνου- H^+) και γίνεται NADPH. Γίνεται δηλαδή ένας μεταφορέας του υδρογόνου για να το μεταφέρει και αποδώσει εκεί που το χρειάζονται. Και το χρειάζονται στον κύκλο του Κάλβιν στη σκοτεινή φάση εκεί που το διοξείδιο του άνθρακα (CO_2) μετατρέπεται τελικώς σε σάκχαρο ($C_6H_{12}O_6$).

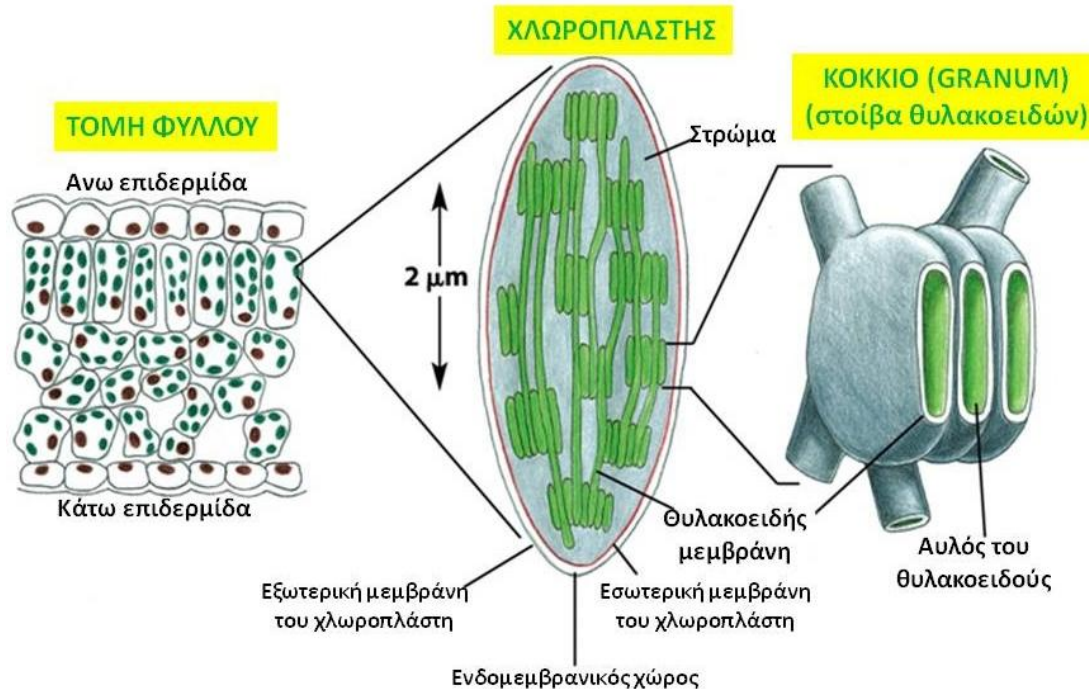
Ένα σάκχαρο περιέχει άνθρακα (C), οξυγόνο (O) και υδρογόνο (H). Άνθρακα και οξυγόνο το κύτταρο προμηθεύεται από το διοξείδιο (CO_2) αλλά χρειάζεται και υδρογόνο για να σχηματιστεί σάκχαρο. Αν και το υδρογόνο είναι το πολυπληθέστερο (και πρωταρχικό) στοιχείο του σύμπαντος, στη Γη βρίσκεται κυρίως δεσμευμένο στο νερό (H_2O) και δεν είναι διαθέσιμο υπό την απλή (H) ή ιονική (H^+) μορφή του για να δεσμευτεί στη διαδικασία σχηματισμού σακχάρων. Εδώ ακριβώς έρχεται η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης και η χλωροφύλλη διασπά το νερό (H_2O) σε πρωτόνια (H^+) και οξυγόνο (δύο O θα δώσουν O_2) και ιδού λοιπόν μια τεράστια ανεξάντλητη πρακτικά πηγή πρωτονίων (H^+). Αυτά τα πρωτόνια δεν μπορούν έτσι απλά να δεσμευτούν από κάποιες οργανικές ενώσεις και να παραχθούν σάκχαρα. Αυτό γίνεται με τη δράση ενζύμων, ενέργειας (ATP) και κάποιου δότη υδρογόνων (NADPH). Έτσι το παζλ συμπληρώνεται και καταλαβαίνουμε την τεράστια και ενεργειακώς συμφέρουσα συνθετική - δημιουργική ικανότητα της φωτοσύνθεσης.

Συμπέρασμα: Αν δεν παραχθούν ATP και NADPH στη φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης δεν παράγονται σάκχαρα. Αν σταματήσει η φωτοσύνθεση όλοι οι οργανισμοί της Γης θα ζήσουν για λίγο καταναλώνοντας ότι απόθεμα σακχάρων τους έχει απομείνει και κατόπιν η ζωή σβήνει. Θα σβήσει εντελώς; Όχι ακριβώς διότι κάποια αυτότροφα βακτηρίδια (τα λεγόμενα χημειοαυτότροφα) θα μπορούν να δεσμεύουν διοξείδιο του άνθρακα (CO_2) και να το μετατρέπουν σε σάκχαρα με τη βοήθεια ενέργειας που θα λαμβάνουν όχι από τη φωτοσύνθεση αλλά από την οξειδωση ανόργανων ενώσεων (π.χ. αμμωνίας, θείου, κ.ά.), όμως η ζωή αυτή θα είναι σταγόνα στον ωκεανό μπροστά στη ζωή που βασίζεται στη φωτοσύνθεση.

Σημείωση: Τα κυανοβακτήρια (τα θεωρούμε φύκη) καθώς και ορισμένα άλλα βακτηρίδια που φωτοσυνθέτουν αφού δεν έχουν ούτε χλωροπλάστες, ούτε μιτοχόνδρια, πως επιτελούν φωτοσύνθεση και οξειδωτική φωσφορυλίωση; Η απάντηση είναι ότι επιτελούν και τα δύο χωρίς προβλήματα με τις αντίστοιχες παρόμοιες με τα ευκαρυωτικά κύτταρα βιοχημικές διεργασίες να γίνονται επάνω στις εσωτερικές τους αναπεπταμένες μεμβράνες.

Οι διάφορες χρωστικές που δεσμεύουν το φως για να επιτελεσθεί η φωτοσύνθεση και πιο συγκεκριμένα η φωτεινή φάση αυτής, βρίσκονται άλλες απ' αυτές ενσωματωμένες και άλλες στην επιφάνεια ειδικών μεμβρανών που ονομάζονται **θυλακοειδείς**. Κοντά στις χρωστικές εμπηγμένες στις θυλακοειδείς μεμβράνες βρίσκονται και ειδικές πρωτεΐνες που μεταφέρουν ηλεκτρόνια από τη μια πρωτεΐνη στην άλλη μέχρι να τα αποδώσουν στο NADP και σε συνδυασμό με την πρόσληψη ενός πρωτονίου (H^+) αυτό να αναχθεί σε NADPH. Αυτά τα ηλεκτρόνια και αυτά τα πρωτόνια τα "παράγει" η χρωστική "αρχηγός" χλωροφύλλη-a η οποία τα αποκτά από τη διάσπαση του νερού την οποία μπορεί και επιτελεί χάρις στην ενέργεια που κερδίζει από τα φωτόνια που απορροφά. Εκτός από τις πρωτεΐνες μεταφορείς ηλεκτρονίων υπάρχουν και πρωτεΐνες-ένζυμα επίσης εμπηγμένες στις θυλακοειδείς μεμβράνες που παράγουν ATP (ATP-συνθετάσες) με τη βοήθεια των άφθονων πρωτονίων που έχουν παραχθεί και τα οποία κινούμενα από περιοχές υψηλής συγκέντρωσής των σε περιοχές χαμηλής συγκέντρωσης, ενεργοποιούν την ATP συνθετάση να παράγει ATP προσθέτοντας μια φωσφορική ομάδα (Pi) στο ADP.

Μιλώντας για ευκαρυωτικά κύτταρα οι θυλακοειδείς μεμβράνες βρίσκονται στο εσωτερικό του χλωροπλάστη με ποικιλία αναδιπλώσεων τους ανάλογα με το είδος του οργανισμού. Το υπόλοιπο του εσωτερικού του χλωροπλάστη καταλαμβάνεται από το κοκκώδες υδατοπύκνωμα "στρώμα" μέσα στο οποίο είναι καταναμημένα τα ένζυμα που συμμετέχουν στη δέσμευση του CO₂ και τη μετατροπή του σε σάκχαρα, δηλαδή στον **κύκλο του Κάλβιν** ή αλλιώς **σκοτεινή φάση** της φωτοσύνθεσης. Εξυπακούεται ότι τα απαραίτητα ATP και NADPH για να γίνει η παραγωγή σακχάρων υπάρχουν άφθονα στο στρώμα προερχόμενα από τη φωτεινή φάση. Σε μερικά φύκη όπως τα χλωρόφυτα, τα παραπάνω ένζυμα βρίσκονται συγκεντρωμένα σε μια ειδική κατασκευή στο στρώμα τη λεγόμενη **πυρηνοειδής**. Τα πυρηνοειδή είναι στην ουσία τα "εργοστάσια" παραγωγής σακχάρων. Γύρω τους υπάρχουν σφαιροειδείς μάζες αποθήκευσης αυτών των σακχάρων υπό τη μορφή του αμύλου (πολυσακχαρίτη). Μόνο οι χλωροπλάστες των φυτών της ξηράς και των χλωροφυκών από τα φύκη αποθηκεύουν στο εσωτερικό τους στρώμα άμυλο (άλλωστε τα φυτά κατάγονται φυλογενετικώς από τα χλωροφύκη). Σε όλα τα άλλα φύκη το άμυλο αποθηκεύεται εκτός του χλωροπλάστη (στο κυτταρόπλασμα υπό μορφή κοκκίων). Σε αντίθεση με τα φυτά στα οποία τα κύτταρα των φύλλων τους περιέχουν 10άδες ή 100άδες χλωροπλάστες το καθένα, στα ευκαρυωτικά φύκη τα κύτταρά τους περιέχουν πολύ λιγότερους και σε κάποια είδη μόνο ένα. Στα φυτά επίσης το μεγαλύτερο μέρος του κυττάρου το καταλαμβάνει ένα μεγάλο κενοτόπιο και στον περίξ αυτού κυτταροπλασματικό χώρο κατανέμονται οι χλωροπλάστες. Αντίθετα στα φύκη όπου συνήθως δεν υπάρχει τέτοιο κενοτόπιο (με λίγες εξαιρέσεις όπως το χλωροφύκος *Spirogyra*) ο/οι χλωροπλάστης/ες καταλαμβάνει/νουν το μεγαλύτερο μέρος του κυτταροπλάσματος. Το σχήμα και ο αριθμός των χλωροπλάστων ποικίλλει πολύ ανάμεσα στις ταξινομικές κατηγορίες των φυκών.



Σχήμα 11. Διαδοχικές μεγεθύνσεις χλωροπλαστικών απεικονίσεων (από ένα τυπικό φυτικό φύλλο) για ναδειχθεί η οργάνωση των θυλακοειδών μεμβρανών σε τοπικές καταναμημένες στοίβες (κοκκία) και ο χαρακτηριστικός χώρος (θυλάκιο) που δημιουργούν οι μεμβράνες και ο οποίος ονομάζεται αυλός του θυλακοειδούς ή ενδοθυλακοειδής χώρος.

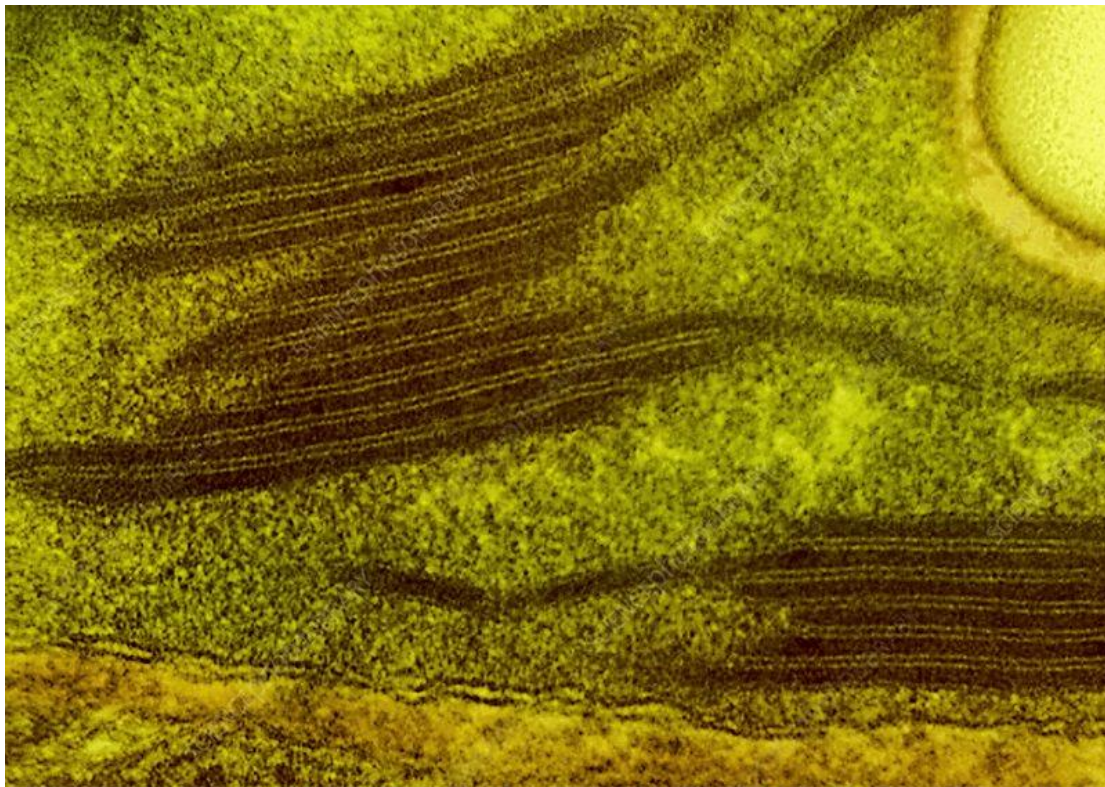
Πηγή: <http://oregonstate.edu/instruction/bi314/fall11/chloroplasts.html>.

Όταν μιλάμε για μεμβράνες του χλωροπλάστη πρέπει να διευκρινιστεί τι ακριβώς εννοούμε κάθε φορά, διαφορετικά θα επέλθει σύγχυση και εξ' αυτής έλλειψη κατανόησης για τη σχέση δομής και λειτουργίας του χλωροπλάστη. Πρώτα απ' όλα ο χλωροπλάστης είναι ένα πλαστίδιο το οποίο σε ποικίλες βιβλιογραφικές πηγές θα το συναντήσουμε και ως χρωματοφόρο. Και ναι μεν ο χλωροπλάστης είναι ένα χρωματοφόρο που επιτελεί φωτοσύνθεση αλλά υπάρχουν και άλλα χρωματοφόρα σε ειδικά κύτταρα των φυτών (όπως των ανθέων τους ή των φρούτων τους) τα οποία δεν επιτελούν φωτοσύνθεση. Οι χρωστικές που περιέχουν αυτά τα χρωματοφόρα εξυπηρετούν με το χρώμα που προσδίδουν σε κάποιους φυτικούς ιστούς άλλο σκοπό όπως π.χ. την προσέλκυση εντόμων. Επιπρόσθετα στα φυτά και σε ορισμένα φύκη οι χλωροπλάστες μπορεί να χάνουν τη φωτοσυνθετική τους λειτουργία και να μεταπίπτουν σε διαφορετικού τύπου χρωματοφόρα-πλαστίδια (π.χ. ετιοπλάστες, λευκοπλάστες, χρωμοπλάστες, ξηροπλάστες). Οι ετιοπλάστες ή οι ξηροπλάστες σε κατάλληλες συνθήκες με τη διαδικασία της φωτομορφογένεσης μπορούν να ξαναγίνουν χλωροπλάστες. Το χάσιμο της φωτοσυνθετικής ικανότητας ενός χλωροπλάστη γίνεται με την αποσύνθεση των θυλακοειδών του και η επαναφορά του σε φωτοσυνθετική λειτουργία γίνεται με τον επανασχηματισμό των θυλακοειδών του. Όλες αυτές οι διεργασίες παρόλη την ερευνητική πρόοδο (ιδίως στα φυτά) έχουν μεν διαπιστωθεί και κατανοηθεί στα βασικά τους σημεία όμως η πλήρης εικόνα τους (ιδιαίτερα στα φύκη) δεν έχει ακόμα συντεθεί.

Ο χλωροπλάστης ως οργανίδιο του κυττάρου όπως και τα άλλα οργανίδια (μιτοχόνδρια, πυρήνας, σωμάτιο Golgi) περιβάλλεται από μεμβράνες. Δύο μεμβράνες σε κάποιες κατηγορίες φυκών, τρεις σε άλλες και 4 σε άλλες (στα φυτά πάντοτε δύο). Με λίγα λόγια αυτό που αξίζει να θυμόμαστε είναι ότι ο χλωροπλάστης δεν περιβάλλεται από μία μόνο μεμβράνη αλλά από περισσότερες. Το πολυμεμβρανικό κάλυμμα του χλωροπλάστη δεν έχει μέσα του (ούτε επάνω του) φωτοσυνθετικές ή άλλες χρωστικές. Ο ρόλος του όπως όλων άλλωστε των βιολογικών μεμβρανών είναι να ελέγχει την είσοδο ή έξοδο διαφόρων μορίων. Εσωτερικά της εσωτερης μεμβράνης του χλωροπλάστη βρίσκεται το υδατοπηκτώδες (gel) **στρώμα**, μια μάζα κυρίως από πρωτεΐνες-ένζυμα που συμμετέχουν στη "μεταμόρφωση" του διοξειδίου του άνθρακα (που διαχέεται μέσα στο χλωροπλάστη) σε σάκχαρα. Μέσα στο στρώμα επίσης βρίσκονται και κομμάτια ειδικού χλωροπλαστικού DNA, RNA και ριβοσώματα για να συνθέσει ο χλωροπλάστης τις δικές του ειδικές πρωτεΐνες. Με λίγα λόγια ο χλωροπλάστης μοιάζει με μια αυτόνομη οντότητα μέσα στο κύτταρο. Κάτι δηλαδή σαν κύτταρο μέσα στο κύτταρο αν μας επιτρέπεται η έκφραση. Και για να γίνει πιο εντυπωσιακή η αναφορά στη μερική αυτονομία του, να αναφέρουμε ότι διαρείται αυτόνομα και δεν μπορεί να δημιουργηθεί από το τίποτα χωρίς να έχει προηγηθεί διαίρεση του χλωροπλάστη (είτε κατά την κυτταρική ζωή είτε συμβαδίζοντας με τη μιτωτική διαίρεση του κυττάρου). Δηλαδή οι χλωροπλάστες είναι "αιώνιοι", απόγονοι όλοι του πρώτου χλωροπλάστη που προέκυψε κατά τη δημιουργία του πρώτου ευκαρυωτικού φωτοσυνθετικού κυττάρου με τη διαδικασία της **ενδοσυμβίωσης** (θεωρία που υποστηρίζει την πρωτοδημιουργία ενός φωτοσυνθετικού κυττάρου από την ενσωμάτωση εντός ενός αρχαίου ευκαρυώτη ενός φωτοσυνθετικού κυανοβακτηρίου).

Μέσα στο στρώμα υπάρχουν οι **φωτοσυνθετικές μεμβράνες**, αυτές δηλαδή που φέρουν τις φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλες, καρωτενοειδή, φυκοβιλίνες). Πρόκειται για πεπλατυσμένες μεμβρανοειδείς δομές τακτοποιημένες σε στρώσεις σε στενή επαφή των επιφανειών τους με τρόπο τέτοιο που να σχηματίζουν κάτι σαν σάκκους που τα ονομάζουμε **θυλακοειδή** (και τις μεμβράνες που τους αποτελούν **θυλακοειδείς μεμβράνες**) (Σχήμα 11). Οι μεμβράνες αυτές δεν

συνδέονται με το μεμβρανικό κάλυμμα του χλωροπλάστη παρά μόνο παροδικά σε ειδικές περιπτώσεις όπως στα μεριστωματικά κύτταρα των φυτών ή στους ζυγώτες που προκύπτουν από τη σύζευξη γαμετών όπου οι χλωροπλάστες έχουν χάσει όλα τα συνήθη μορφολογικά χαρακτηριστικά τους (όχι όμως και το DNA τους) και έχουν μεταπέσει σε μια υποτυπώδη μορφή το **προπλαστίδιο**. Με την απόκτηση των πλήρων χαρακτηριστικών του αναπτυσσόμενου ή βλαστώντος κυττάρου το προπλαστίδιο αναπτύσσεται και αυτό σε χλωροπλάστη και μια ειδική απόφυση της εσωτερικής του μεμβράνης μεγαλώνει σε μήκος και αναδιπλούμενη κατάλληλα σχηματίζει τις νέες θυλακοειδείς μεμβράνες. Κατόπιν αποσυντίθεται το τμήμα εκείνο που τις συνέδεε με την εσωτερική χλωροπλαστική μεμβράνη (από την οποία προήλθαν) και έκτοτε τα θυλακοειδή αποτελούν ανεξάρτητα μεμβρανοειδή **ελάσματα** εντός του χλωροπλάστη.

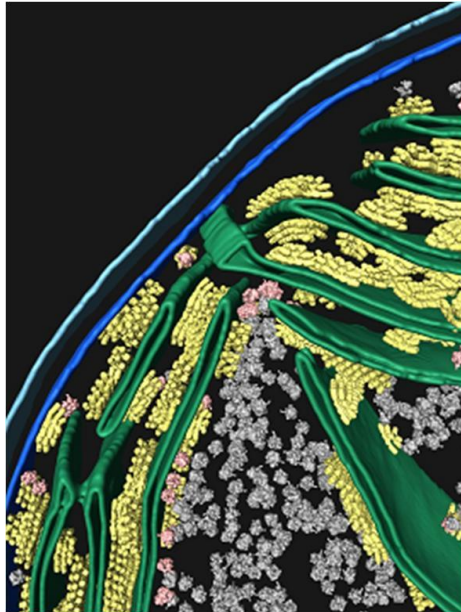


Σχήμα 12. Ηλεκτρονιομικροφωτογραφία 2 κοκκίων (grana) σε ένα χλωροπλάστη φυτικού κυττάρου όπου φαίνονται οι αυλοί των θυλακοειδών και η κοκκώδης επιφάνεια των θυλακοειδών μεμβρανών λόγω της συσσώρευσης των κατάλληλα οργανωμένων φωτοσυνθετικών χρωστικών συμπλόκων. Να σημειωθεί ότι πολύστοιβα κοκκία έχουν μόνο οι χλωροπλάστες των φυτών. Στα φύκη εκτός των χλωροφυκών που έχουν αραιά και ολιγόστοιβα κοκκία, όλα τα άλλα φύκη έχουν μόνο αναπτυγμένες μακριές θυλακοειδείς μεμβράνες.

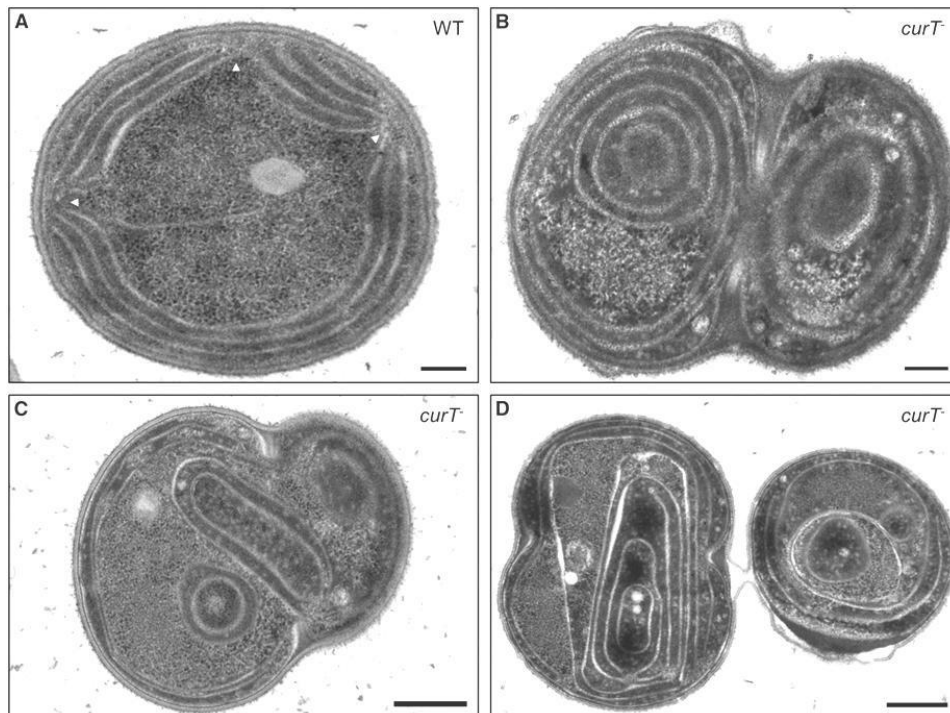
(Πηγή: <https://www.sciencephoto.com/media/640953/view/chloroplast-thylakoids-tem>).

Δύο θυλακοειδείς μεμβράνες σε στενή επαφή καθ' όλο το μήκος των επιφανειών τους σχηματίζουν ένα **θυλακοειδές**. Η επαφή είναι τόσο στενή που μόλις και αφήνει ένα λεπτό χώρο μεταξύ των δύο μεμβρανών τον λεγόμενο **ενδοθυλακοειδή** χώρο. Στην πραγματικότητα μια εκτεταμένη θυλακοειδής μεμβράνη που έχει διπλωθεί σχηματίζει ένα θυλακοειδές. Φυσικά αυτός ο χώρος (ο ενδοθυλακοειδής) δεν είναι κενός αλλά είναι γεμάτος με πηκτώδη μάζα παρόμοια με αυτή του στρώματος που περιβάλλει ότι υπάρχει στο εσωτερικό του χλωροπλάστη.

Έτσι είτε οι θυλακοειδείς μεμβράνες διατάσσονται σε στρώσεις των δύο, είτε των τριών, είτε περισσότερων σχηματίζοντας ειδικά στα φυτά τα λεγόμενα **κοκκία (grana)** (Σχήμα 12), πάντοτε μεταξύ των μεμβρανών θα υπάρχει αυτό το λεπτό "φύλλο" **στρώματος** που είναι υψίστης σημασίας για να παραχθεί η ενέργεια υπό τη μορφή του ATP. Με άλλα λόγια αυτοί οι κατά κάποιο τρόπο αποκλεισμένοι χώροι που δημιουργούν τοπικές ειδικές περιοχές (ονομάζονται και **αυλός του θυλακοειδούς**), διαδραματίζουν υψίστης σημασίας ρόλο στο να συσσωρεύουν τοπικά πρωτόνια (H^+) τα οποία ωθούμενα να διαχυθούν στον υπόλοιπο χώρο του στρώματος (όπου η συγκέντρωσή τους είναι χαμηλότερη), βρίσκουν τη μόνη διαθέσιμη δίοδο διαμέσου της ATP-συνθετάσης που βρίσκεται "σφηνωμένη" στη θυλακοειδή μεμβράνη, ενεργοποιώντας την έτσι να παράγει ATP (**χημειώσμοση**).



Σχήμα 13. Φαντασική απεικόνιση τμήματος της συγκρότησης των θυλακοειδών μεμβρανών ενός κυανοβακτηριακού κυττάρου. Φαίνονται οι θύλακες (αυλοί) που δημιουργούνται από τις αναδιπλωμένες θυλακοειδείς μεμβράνες (πράσινες χάριν απεικόνισης) καθώς και το σημείο από το οποίο ξεκινά η δημιουργία τους με κατάλληλη διόγκωση-αναδίπλωση της πλασματικής μεμβράνης (μπλε χάριν απεικόνισης). Στα κυανοβακτήρια τα θυλακοειδή ποτέ δεν σχηματίζουν στοίβες-κοκκία. Είναι απλώς επιμήκη ελάσματα. Πηγή: Rast et al. 2019.



Σχήμα 14. Φωτογραφίες κυανοβακτηριακών κυττάρων όπου φαίνεται η διάταξη των θυλακοειδών μεμβρανών κατά ομόκεντρους κύκλους. Πηγή: Heinz et al., 2016.

Η παραπάνω εντελώς συνοπτική περιγραφή της εσωτερικής δομής του χλωροπλάστη όσον αφορά τα θυλακοειδή (και τα θυλακοειδή των κυανοβακτηρίων, Σχήματα 13 & 14), πολύ απέχει βέβαια από το να συνοψίζει τα ευρήματα της έρευνας στο πεδίο αυτό. Ακόμα και σήμερα η πλήρης δομή και δημιουργία των θυλακοειδών από πρωταρχικές μορφές χλωροπλάστη (τα προπλαστίδια) δεν είναι πλήρως γνωστές οπότε ας περιοριστούμε στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης όπως αυτή επιτελείται από τα ποικίλα μόρια που βρίσκονται στις θυλακοειδείς μεμβράνες.

Η διάταξη των θυλακοειδών μέσα στο χλωροπλάστη ως προς την κατεύθυνση προς την οποία εκτείνονται είναι χαρακτηριστική και είναι παράλληλη προς τον μακρύ άξονα του χλωροπλάστη (οι χλωροπλάστες κατά κανόνα είναι οβάλ σχήματος και όχι σφαιρικού). Υπάρχει μεγάλος αριθμός θυλακοειδών σε κάθε χλωροπλάστη. Στα φυτά τα ελάσματα των θυλακοειδών σχηματίζουν με τοπικές αναδιπλώσεις και στρώσεις στοίβες τα λεγόμενα **κοκκία** (**grana**, ενικός **granum**), τα οποία ενώνονται (τα grana) μεταξύ των με μονοελάσματα θυλακοειδών. Ο αριθμός των θυλακοειδών που στοιβάζονται σε ένα κοκκίο ποικίλλει ανάλογα με το είδος του φυτού σε 5-20. Σε ένα τυπικό χλωροπλάστη υπάρχουν 40-60 κοκκία (grana). Τα κοκκία είναι χαρακτηριστικό γνώρισμα των φυτών μόνο διότι τα θυλακοειδή των φυκών δεν σχηματίζουν κοκκία, ή αν σχηματίζουν στα χλωροφύκη (μόνο) αυτά αφενός είναι πολύ λιγότερα σε αριθμό συγκριτικά με των φυτών (αλλά πλατύτερα) και αφετέρου ο αριθμός των θυλακοειδών που αποτελούν τη στοίβα είναι μικρότερος. Γενικώς και για να είμαστε ακριβέστεροι, η διάταξη των θυλακοειδών στα υπόλοιπα εκτός των χλωροφυκών φύκη (με την εξαίρεση των ροδοφυκών και των κρυπτοφυκών) δεν είναι ακριβώς κοκκία αλλά μάλλον στοίβαγμα 3 θυλακοειδών κατά το μήκος των γι αυτό ίσως είναι καλύτερα να ονομάζονται σύνθετα ελάσματα.

Στα φύκη τα περισσότερα από τα θυλακοειδή που διατρέχουν το χλωροπλάστη εκτείνονται καθ' όλο το μήκος του δηλαδή από το ένα άκρο του στο άλλο. Ανάλογα με το είδος του φύκου η ομαδοποίηση των θυλακοειδών που διατρέχουν τον χλωροπλάστη ποικίλλει. Η απλούστερη διάταξη παρουσιάζεται στα ροδοφύκη στο χλωροπλάστη των οποίων εκτείνονται μοναχικά θυλακοειδή (πάχους ~ 20 nm) και τα οποία διατηρούν εμφανή (στο μικροσκόπιο) απόσταση μεταξύ των. Στην επιφάνεια αυτών των θυλακοειδών υπάρχουν πολυάριθμα μικροσωματίδια διαμέτρου 30-40 nm τα οποία είναι τα **φυκοβιλισώματα** που συμμετέχουν στη σύλληψη των φωτονίων για να μεταβιβάσουν την ενέργεια στη χλωροφύλλη. Τα φυκοβιλισώματα με κύριο δομικό στοιχείο τις πρωτεΐνες-χρωστικές "**βιλιπρωτεΐνες**" υπάρχουν (μαζί βεβαίως με χλωροφύλλες και καρωτενοειδή) μόνο στα κυανοβακτήρια και στα ροδοφύκη. Στα κρυπτοφύκη υπάρχουν βιλιπρωτεΐνες αλλά όχι συγκροτημένες σε φυκοβιλισώματα. Όλα τα άλλα φύκη (και τα φυτά) έχουν για τη φωτοσύνθεση μόνο χλωροφύλλες και καρωτενοειδή.

Η επόμενη απλούστερη διάταξη των θυλακοειδών παρουσιάζεται στα κρυπτοφύκη (κρυπτόφυτα) όπου τα θυλακοειδή εκτείνονται κατά δυάδες χαλαρά σχετιζόμενες μεταξύ των (δηλαδή σε όχι στενή επαφή). Τα θυλακοειδή των κρυπτοφυκών είναι τα πιο παχιά (20-36 nm) μεταξύ όλων των άλλων φυκών και το πιο εκπληκτικό είναι ότι ενώ διαθέτουν βιλιπρωτεΐνες αυτές δεν διατάσσονται ως φυκοβιλισώματα στην επιφάνειά τους αλλά ως κοκκώδεις χρωστικές κατεσπαρμένες στον αυλό του θυλακοειδούς (ενδοθυλακοειδής χώρος).

Τα κυανοβακτήρια ως προκαρυωτικοί οργανισμοί δεν επιτελούν τις κυτταρικές τους λειτουργίες σε μεμβράνες αποκλεισμένες εντός οργανιδίων όπως τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες αλλά σε μεμβράνες που διατρέχουν το μεγαλύτερο μέρος του κυτταροπλάσματος. Έτσι για τη φωτοσύνθεση διαθέτουν μη ζευγαρωμένα θυλακοειδή που γεμίζουν κατά ομόκεντρους κύκλους το κυτταρόπλασμα από την

περιφέρεια μέχρι σχεδόν την κεντρική περιοχή (Σχήματα 13 & 14). Τα θυλακοειδή τους είναι παρόμοια με αυτά των ροδοφυκών, με φυκοβιλιώματα στην επιφάνειά τους. Το ρόλο του στρώματος του χλωροπλάστη στα κυανοβακτήρια τον επιτελεί το ίδιο το κυτταρόπλασμα και μάλιστα τα ειδικά ένζυμα που επιτελούν τη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα βρίσκονται συγκεντρωμένα σε ένα ειδικό μόρφωμα το **καρβοξυσωμάτιο**.

Στο σημείο αυτό είναι χρήσιμη μια διασάφηση επί της χρησιμοποιούμενης ορολογίας και της εξ' αυτής προκαλούμενης σύγχυσης (και όχι μόνο σε αδαείς) για τη δομή και το ρόλο των θυλακοειδών. Πρώτα απ' όλα να γίνει κατανοητή η διαφορά μεταξύ "**θυλακοειδούς μεμβράνης**" και "**θυλακοειδούς**". Ο όρος "θυλακοειδής μεμβράνη" αναφέρεται σε μια τυπική βιολογική μεμβράνη εκείνο δηλαδή το διπλό φωσφολιπιδικό στρώμα από το οποίο είναι φτιαγμένες οι βιολογικές μεμβράνες. Ο όρος "θυλακοειδής" αναφέρεται σε μια θυλακοειδή μεμβράνη που έχει διπλωθεί και μεταξύ της πάνω και της κάτω πλευράς της δημιουργείται ένας χώρος ο "**αυλός του θυλακοειδούς**" ή αλλιώς ο "**ενδοθυλακοειδής χώρος**". Το πόσο πολύ εκτείνεται αυτός ο χώρος ποικίλλει, πολύ εκτεταμένος σε μακρά θυλακοειδή που διατρέχουν κατά μήκος το χλωροπλάστη ή το κυτταρόπλασμα των κυανοβακτηρίων, πολύ πιο περιορισμένος σε κάθε θυλακοειδής που αποτελεί μέρος μιας στοίβας θυλακοειδών σε ένα κοκκίο (granum).

Το να ορίσουμε τη θυλακοειδή μεμβράνη ως μια τυπική βιολογική μεμβράνη είναι γενικό μεν αλλά σωστό. Σωστό υπό την έννοια του ότι αποτελείται μεν από τη διπλή στρώση των φωσφολιπιδίων που χαρακτηρίζει κάθε μεμβράνη (με τις πολικές-υδροφιλικές φωσφοχολινικές "κεφαλές" του κάθε φωσφολιπιδίου σε στενή επαφή στο άνω και κάτω μέρος και τα υδροφοβικά τμήματα με τις 2 υδρογονανθρακικές αλυσίδες το καθένα αντικριστά στο εσωτερικό), λάθος όμως διότι περιέχει ειδικά μόρια που δεν υπάρχουν σε καμιά άλλη μεμβράνη του κυττάρου. Η σύνθεσή της (οι βιολογικές μεμβράνες δεν αποτελούνται μόνο από φωσφολιπίδια) εκτός από πρωτεΐνες που έχουν όλες οι βιολογικές μεμβράνες, περιέχει και βιολογικές χρωστικές (χλωροφύλλες, καρωτενοειδή, βιλιπρωτεΐνες). Έτσι έχει βρεθεί μια τυπική σύνθεση των θυλακοειδών μεμβρανών να είναι: ~32 % λιπίδια, ~57 % πρωτεΐνες, ~9 % χλωροφύλλες και ~2 % καρωτενοειδή.

Η φωτοσύνθεση ως προς το μέρος εκείνο που περιλαμβάνει την απορρόφηση της ενέργειας των φωτονίων και τη διέγερση των ηλεκτρονίων της χλωροφύλλης-*a* που δέχεται αυτή την ενέργεια, διεξάγεται από δύο συγκροτήματα χρωστικών και πρωτεϊνών που ονομάζονται Φωτοσύστημα I (PS I) και Φωτοσύστημα II (PS II). Τα δύο συγκροτήματα των φωτοσυστημάτων βρίσκονται κατεσπαρμένα σε όλη την επιφάνεια των θυλακοειδών μεμβρανών εμπηγμένα διαμπερώς στο λιπιδικό στρώμα. Μεταξύ των δύο μονάδων των φωτοσυστημάτων υπάρχουν ειδικές πρωτεΐνες άλλες εμπηγμένες διαμπερώς στη μεμβράνη και άλλες εμπηγμένες μερικώς στην άνω ή κάτω επιφάνειά της που ο ρόλος τους είναι η μεταφορά των ηλεκτρονίων από το PS II στο PS I (το λεγόμενο σύστημα μεταφοράς των ηλεκτρονίων). Ο τελικός αποδέκτης των ηλεκτρονίων (ζεύγους ηλεκτρονίων) είναι το NADP αναγόμενο σε NADPH μέσω της πρωτεΐνης-ενζύμου **NADP-αναγωγή** η οποία αποτελεί τον τελικό "κρίκο" στο σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η NADP-αναγωγή είναι μια πρωτεΐνη εμπηγμένη διαμπερώς στη θυλακοειδή μεμβράνη με το ενεργό κέντρο της που μεταφέρει το ζεύγος ηλεκτρονίων στο NADP (και το οποίο προσλαμβάνει και 1 πρωτόνιο- H^+ και γίνεται NADPH) τοποθετημένο προς τη μεριά του θυλακοειδούς που "βρέχεται" από το στρώμα του χλωροπλάστη. Στο στρώμα άλλωστε χρειάζεται το NADPH διότι εκεί γίνεται η αναγωγή του CO_2 (κύκλος του Κάλβιν) όπου το NADPH συμμετέχει. Τα ενεργοποιημένα ηλεκτρόνια από τη διέγερση του φωτοσυστήματος-I

που επέφεραν τα απορροφούμενα φωτόνια καταλήγουν στη NADP-αναγωγή μεταφερόμενα από την κινητική πρωτεΐνη **φερεδοξίνη** που βρίσκεται στην επιφάνεια της πλευράς του θυλακοειδούς που βλέπει προς το στρώμα (χάριν συντομίας εντεύθεν "στρωματική πλευρά"). Αξίζει να σημειωθεί επίσης ότι και το ενεργό κέντρο του Φωτοσυστήματος-I βρίσκεται στη στρωματική πλευρά.

Φυσικά τα ηλεκτρόνια που αφαιρέθηκαν από τη χλωροφύλλη-a του Φωτοσυστήματος-I πρέπει με κάποιο τρόπο να αναπληρωθούν και αυτό γίνεται με την πρόσληψη 2 ηλεκτρονίων που καταλήγουν εκεί από την κινητική πρωτεΐνη μεταφορέα ηλεκτρονίων **πλαστοκυανίνη** η οποία βρίσκεται στην επιφάνεια του αυλού του θυλακοειδούς (εντεύθεν χάριν συντομίας "ενδοθυλακοειδής πλευρά"). Η πλαστοκυανίνη έλαβε τα ηλεκτρόνια από ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο το **κυτοχρωματικό σύμπλοκο** το οποίο τα έλαβε από την πρωτεΐνη **πλαστοκινίνη** (επίσης στην ενδοθυλακοειδή πλευρά) στην οποία κατέληξαν τα 2 ενεργοποιημένα ηλεκτρόνια που αφαιρέθηκαν από τη χλωροφύλλη-a του Φωτοσυστήματος-II αφού αυτή διεγέρθηκε από το φως (στη στρωματική πλευρά).

Και επειδή τα ηλεκτρόνια που έχασε η χλωροφύλλη-a του Φωτοσυστήματος-II πρέπει φυσικά να αναπληρωθούν, αυτό γίνεται με τη λεγόμενη **φωτόλυση του H₂O** που πραγματοποιεί το Φωτοσυστήμα-II από την ενδοθυλακοειδή πλευρά του παράγοντας έτσι πρωτόνια (H⁺) και αέριο οξυγόνο (O₂). Τα 2 ηλεκτρόνια που μεταφέρονται από την πλαστοκινίνη στο κυτοχρωματικό σύμπλοκο συνοδεύονται και από ένα H⁺ κάθε φορά το οποίο το απέκτησε από αυτά που υπάρχουν στο στρώμα. Έτσι μαζί με τα 2 ηλεκτρόνια το κυτοχρωματικό σύμπλοκο δέχεται και ένα πρωτόνιο (H⁺) το οποίο το μεταφέρει στον ενδοθυλακοειδή χώρο. Αυτή η διαδικασία επαναλαμβανόμενη πολλές φορές δημιουργεί **υπερσυγκέντρωση πρωτονίων** στον αυλό του θυλακοειδούς (καθώς προστίθενται και H⁺ από τη διάσπαση του νερού) και υποσυγκέντρωση H⁺ στο στρώμα. Η πλαστοκινίνη λόγω ακριβώς του διπλού ρόλου που επιτελεί (μεταφορέας ηλεκτρονίων και πρωτονίων από το στρώμα) είναι εμπηγμένη στη θυλακοειδή μεμβράνη όχι όμως διαμπερώς και με την "ελεύθερη" πλευρά της στον ενδοθυλακοειδή χώρο.

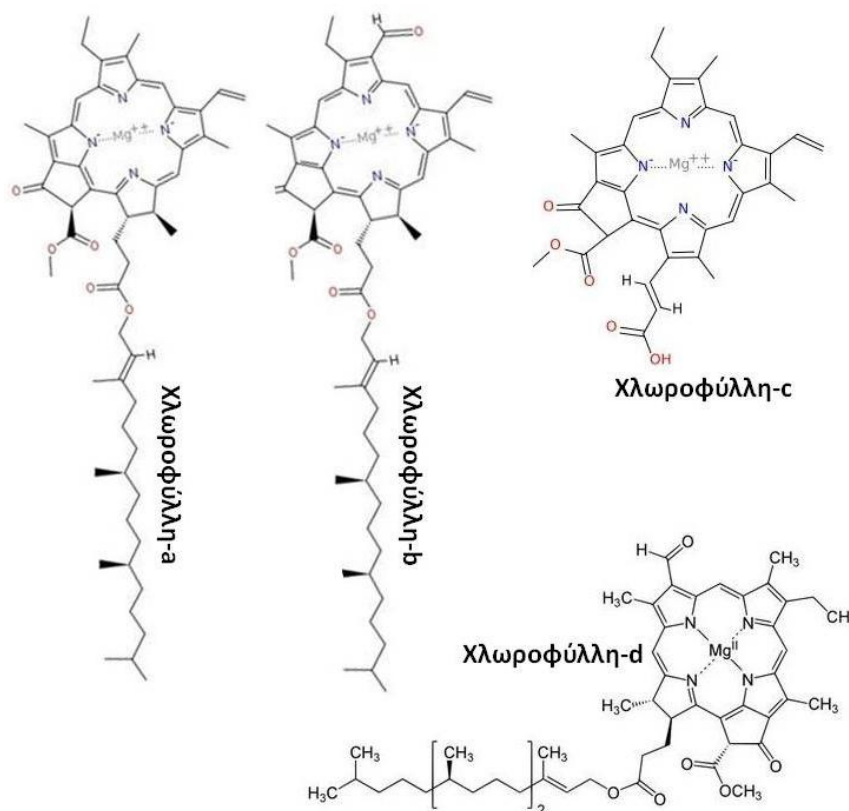
Συνεπώς αθροίζοντας ηλεκτρόνια και H⁺ που κατέληξαν στην αναγωγή του NADP σε NADPH διαπιστώνουμε ότι αμφοτέρω προέρχονται από τη διάσπαση του νερού (άμεσα τα ηλεκτρόνια, έμμεσα τα πρωτόνια). Και για να κλείσουμε αυτή τη συνοπτική παρουσίαση των θαυμαστών συμβάντων της φωτεινής φάσης να πούμε ότι το σπουδαιότερο κομμάτι που είναι η παραγωγή του ATP γίνεται ακριβώς επειδή δημιουργείται αυτή η ανισορροπία στη συγκέντρωση των πρωτονίων. Καθώς όπως προαναφέρθηκε ο ενδοθυλακοειδής χώρος είναι μια αποκλεισμένη περιοχή, η βεβαιωμένη υπερσυγκέντρωση πρωτονίων σε αυτόν και η υποσυγκέντρωσή τους στην άλλη πλευρά της θυλακοειδούς μεμβράνης (τη στρωματική) δημιουργεί τάση των πρωτονίων να διαχυθούν στο στρώμα προς εξίσωση των συγκεντρώσεών τους. Μη δυνάμενα όμως να διέλθουν από τη μεμβράνη (οι βιολογικές μεμβράνες είναι αδιαπέρατες στα ιόντα) αναγκάζονται να περάσουν από ένα πρωτεϊνικό μακρομόριο-ένζυμο την **ATP-συνθετάση** (ή ATP-συνθάση) η οποία εμπηγμένη διαμπερώς στη θυλακοειδή μεμβράνη δέχεται πρωτόνια από την ενδοθυλακοειδή πλευρά και καθώς αυτά διέρχονται δια μέσου της καταλήγοντας στη στρωματική πλευρά, την ενεργοποιούν να δημιουργήσει ATP προσθέτοντας μια φωσφορική ομάδα (Pi) στο ADP (στη στρωματική πλευρά του ενζύμου βεβαίως) με την όλη συγκεκριμένη διαδικασία να ονομάζεται **χημειώσωση**.

Μέσα στον ενδοθυλακοειδή χώρο καταναλώνεται συνεχώς νερό (H₂O) και παράγονται συνεχώς αέριο οξυγόνο (O₂) και πρωτόνια (H⁺). Θα μπορούσε να ρωτήσει κάποιος ως ποιο επίπεδο μπορεί να φτάσει η συσσώρευση των μορίων αυτών

στον ενδοθυλακοειδή χώρο και ακόμα να ρωτήσει από που προέρχεται η συνεχής τροφοδοσία του με νερό μια και αυτό διασπάται συνεχώς. Η απάντηση έρχεται εύκολα με απλή αναφορά στις ιδιότητες της διαπερατότητας των βιολογικών μεμβρανών. Μη φορτισμένα μικρά μόρια όπως το νερό ή το αέριο οξυγόνο (και το διοξείδιο του άνθρακα) διέρχονται άλλα ευκολότερα άλλα δυσκολότερα από τις μεμβράνες. Τα ιόντα όχι. Μόνο με ενεργό μεταφορά ή δια μέσου ειδικών διαύλων (όπως η ATP-συνθετάση) μπορούν τα ιόντα (όπως το H^+) να περάσουν από τη μια πλευρά της μεμβράνης στην άλλη. Συνεπώς το νερό που καταναλώνεται στον ενδοθυλακοειδή χώρο αναπληρώνεται από νερό που προέρχεται από το στρώμα (και αυτό από νερό του κυτταροπλάσματος, και αυτό από το εξωκυτταρικό περιβάλλον). Το αέριο οξυγόνο που δημιουργείται στον ενδοθυλακοειδή χώρο διέρχεται με απλή διάχυση από τη θυλακοειδή μεμβράνη, κατόπιν από τις χλωροπλαστικές μεμβράνες και κατόπιν στην ατμόσφαιρα δια μέσου της κυτταρικής μεμβράνης (και του κυτταρικού τοιχώματος όπου υπάρχει). Όλα αυτά τα περάσματα γίνονται κατά την κατεύθυνση που επιβάλλει η διάχυση των ουσιών διαμέσου μιας επιλεκτικώς διαπερατής μεμβράνης. Το οξυγόνο που παράγεται είναι τόσο πολύ που όχι μόνο επαρκεί και για τις ανάγκες της αερόβιας κυτταρικής αναπνοής αλλά το περίσσειμά του είναι αυτό που εμπλουτίζει (και συντηρεί) την ατμόσφαιρα σε οξυγόνο.

Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές

Τα μόρια που συλλέγουν την ενέργεια του φωτός που διαχέεται στο νερό είναι οι ήδη αναφερθείσες φωτοσυνθετικές χρωστικές η δομή των οποίων τα καθιστά ικανά να απορροφούν αποτελεσματικά το φως στα μήκη κύματος 400-700 nm (ορατό φως). Από τις 3 κατηγορίες των χρωστικών αυτών οι μεν δύο (χλωροφύλλες και καρωτενοειδή) υπάρχουν σε όλες τις κατηγορίες των φυκών (ευκαρυωτικών και κυανοβακτηρίων) ενώ η τρίτη (βιλιπρωτεΐνες) υπάρχει μόνο στα κυανοβακτήρια, στα ροδοφύκη και στα κρυπτοφύκη. Ας τις εξετάσουμε ξεχωριστά παρακάτω.



Σχήμα 15. Τα μόρια των διάφορων τύπων των χλωροφυλλών. Χαρακτηριστική η "κολοβή" φυτολική αλυσίδα στη χλωροφύλλη-α.

Χλωροφύλλες

Οι χλωροφύλλες είναι κυκλικές τετραπυρολικές ενώσεις με ένα άτομο μαγνησίου (Mg) να συνδέει χηλικά τους 4 δακτυλιοειδώς διατεταγμένους πυρολικούς δακτυλίους και μια μακρά υδρογονανθρακική (φυτολική) αλυσίδα (σαν "ουρά") συνδεδεμένη στο τετραπυρόλιο (δακτύλιος πορφυρίνης). Από τους 4 διαφορετικούς τύπους χλωροφυλλών (a, b, c, d) οι οποίοι διαφέρουν ελαφρά μεταξύ τους λόγω ορισμένων μορίων που αντικαθιστούν άλλα σε χαρακτηριστικές θέσεις της τετραπυρολικής "κεφαλής" του μεγαλομορίου της χλωροφύλλης (Σχήμα 15), η χλωροφύλλη-a απαντάται σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς του πλανήτη, η χλωροφύλλη-d μόνο σε ορισμένα είδη των ροδοφυκών (και σ' αυτά σε πολύ μικρή ποσότητα) και οι -b και -c (στην οποία διακρίνονται οι τύποι c_1 και c_2) σε διάφορες αναλογίες στα διάφορα είδη των φυκών (Πίνακας 1). Η χλωροφύλλη-a αποτελεί σε όλους τους χλωροφυλλούχους οργανισμούς το μεγαλύτερο ποσοστό από το εκάστοτε συνολικό ποσό των χλωροφυλλών που υπάρχει σε κάθε είδος φύκους και κυμαίνεται σε 0,37 % - 1,8 % επί του ξηρού βάρους του φύκους που αναπτύσσεται στα φυσικά νερά. Σε συνθήκες καλλιέργειας με πλούσια παροχή θρεπτικών (ιδιαίτερα ανόργανου αζώτου) και όχι έντονο φωτισμό, η χλωροφύλλη-a αυξάνεται και αυτή σε ποσοστό ακολουθώντας την αυξημένη περιεκτικότητα συνολικώς σε χλωροφύλλες που επιφέρουν στα φύκη αυτές οι συνθήκες (2-5 % επί του ξηρού βάρους της *Chlorella*, 3,5 % της *Euglena gracilis*). Οι χλωροφύλλες λόγω της κατασκευής του μακρομορίου τους παρουσιάζουν ιδιόμορφη διαλυτότητα. Η μεν φυτολική αλυσίδα (ουρά) είναι υδρόφοβη (λιποδιαλυτή) ο δε πορφυρινικός δακτύλιος (κεφαλή) είναι κατά το μεγαλύτερο μέρος του υδρόφοβος όμως ένα τμήμα του (στην περιοχή σύνδεσης με τη φυτόλη) είναι υδρόφιλο. Αυτό το χαρακτηριστικό τους προσδίδει ιδιαίτερη πρόσδεση στη θυλακοειδή μεμβράνη με το υδρόφοβο μέρος του πορφυρινικού δακτυλίου και την αλυσίδα της φυτόλης προς το υδρόφοβο μέρος της μεμβράνης (εσωτερικό) και το υδρόφιλο τμήμα του πορφυρινικού δακτυλίου προς το επιφανειακό υδρόφιλο τμήμα της μεμβράνης. Όμως μη νομίσει κάποιος ότι τα μόρια της χλωροφύλλης (και των καρωτενοειδών επίσης) βρίσκονται χυμένα ή σκορπισμένα μόνα τους στις θυλακοειδείς μεμβράνες. Όπως θα δούμε και παρακάτω οι χρωστικές αυτές δημιουργούν ειδικά σύμπλοκα με πρωτεΐνες και αυτά τα σύμπλοκα με την ειδική γεωμετρία και χωροθέτησή τους επάνω στις θυλακοειδείς μεμβράνες είναι που καθιστούν τις χρωστικές αποτελεσματικούς απορροφητές του φωτός. Συνεπώς το "υδρόφοβον" ή το "υδρόφιλον" χαρακτηριστικό των χρωστικών καθορίζεται, εκφράζεται και τελικώς δίδει την ιδιαίτερη τοποθέτηση των χρωστικών ανάλογα με τη διαμόρφωση του συμπλόκου χρωστικών-πρωτεϊνών. Πάντως κατά γενική θεώρηση οι χλωροφύλλες κατατάσσονται στις υδρόφοβες λιποδιαλυτές ενώσεις και γι αυτό άλλωστε τις εκχυλίζουμε από τα κύτταρα χρησιμοποιώντας για να διαλυθούν μέσα τους οργανικούς διαλύτες (αιθανόλη, ακετόνη κ.ά.).

Από τον Πίνακα 1 αξίζει να επισημανθούν τα εξής:

1. Όλοι οι φωτοσυνθέτες περιέχουν χλωροφύλλη-a.
2. Χλωροφύλλη-b υπάρχει σε όλα τα φυτά, μόνο στα χλωρόφυτα και ευγληνόφυτα από τα ευκαρυωτικά φύκη και από τα κυανοβακτήρια μόνο στην Τάξη Prochlorales.
3. Στα φύκη που περιέχουν χλωροφύλλη- c_1 θα υπάρχει οπωσδήποτε και χλωροφύλλη- c_2 .

Η μοριακή αναλογία χλωροφύλλης-a / χλωροφύλλης-b είναι μεγαλύτερη (~ 3) στα φυτά απ' ότι στα χλωροφύκη (~1 - 2,3) και μικρότερη από την αντίστοιχη στα ευγλενοφύκη (~ 6). Στο κυανοβακτήριο *Prochloron* η αναλογία είναι πολύ μεγάλη (2,6 - 12). Παρόμοιες αναλογίες με την χλωροφύλλη-b παρουσιάζει και η χλωροφύλλη-c όπου υπάρχει.

Η χλωροφύλλη-a απορροφά εντονότερα στη μπλε και ερυθρά περιοχή του φάσματος παρουσιάζοντας μέγιστα απορρόφησης στα 430 και 662 nm αντίστοιχα. Μεταξύ 450 και 650 nm η απορρόφησης της είναι αμελητέα και εκεί βοηθά η χλωροφύλλη-b με μέγιστα απορρόφησης στα 453 και 642 nm (σχεδόν παρομοίως και οι χλωροφύλλες-c₁ και c₂).

Πίνακας 1. Η κατανομή των διαφόρων τύπων της χλωροφύλλης στα αθροίσματα των φυκών (και των φυτών).

Αθροίσματα φωτοσυνθετικών οργανισμών	Χλωροφύλλες			
	a	b	c ₁	c ₂
Φυτά	+	+	-	-
Φύκη (Φύλα)				
Χλωρόφυτα	+	+	-	-
Ευγληνόφυτα	+	+	-	-
Δινόφυτα (Δινομαστιγωτά)	+	-	-	+
Κρυπτόφυτα	+	-	-	+
Ροδόφυτα	+	-	-	-
Απτόφυτα	+	-	+	+
Ετεροκοντόφυτα (Ομοταξίες)				
• Φαιοφύκη (Phaeophyceae)	+	-	+	+
• Χρυσοφύκη (Chrysophyceae)	+	-	+	+
• Ευστιγματοφύκη (Eustigmatophyceae)	+	-	-	-
• Διάτομα (Bacillariophyceae)	+	-	+	+
• Ξανθοφύκη (Xanthophyceae)	+	-	-	-
Κυανοβακτήρια	+	-	-	-
Κυανοβακτήρια μόνο στην Τάξη Prochlorales	+	+	-	-

Καρωτενοειδή

Η κατηγορία των φωτοσυνθετικών χρωστικών που περιλαμβάνονται στην ονομασία καρωτενοειδή και βοηθούν στην απορρόφηση του φωτός στη μπλε περιοχή του φάσματος και σε μήκη κύματος πέραν του μεγίστου της χλωροφύλλης-a (434 nm), δηλαδή στην περιοχή 440 - 470 nm, επεκτείνουν τη δυνατότητα της χλωροφύλλης-a να εκμεταλλεύεται ευρύτερο μέρος του ορατού φωτός (βοηθούμενη επίσης και από τις άλλες χλωροφύλλες και τις βιλιπρωτεΐνες).

Από χημική άποψη διαφέρουν πολύ από τις χλωροφύλλες καθώς είναι C₄₀ ισοπρενοειδείς ενώσεις. Η ικανότητά τους να απορροφούν φως οφείλεται στους πολλούς διπλούς δεσμούς του μορίου τους. Επειδή απορροφούν πολύ όλη σχεδόν τη μπλε περιοχή του φάσματος και λίγο από την πράσινη, το χρώμα τους ποικίλλει σε αποχρώσεις του κιτρινο-πορτοκαλί και κόκκινου.

Πίνακας 2. Σύνοψη των καρωτενοειδών χρωστικών που απαντώνται στα φύκη.

Καρωτενοειδή	Κυανοβακτήρια	Ροδόφυτα	Κρυπτόφυτα	Δινόφυτα	Ετεροκοντόφυτα (Raphidophyceae)	Απτόφυτα	Ετεροκοντόφυτα (Λιότσια)	Ετεροκοντόφυτα (Χανθοφύτες)	Ετεροκοντόφυτα (Eustigmatophyceae)	Ευγληνόφυτα	Χλωρόφυτα	Χλωρόφυτα (Prasinophyceae)	Ετεροκοντόφυτα (Chrysothyceae)
Ασταξανθίνη				δ						π	π		
β-καρωτένιο	K	K	K	δ	K	K	K	K	K	K	(K)	K	K
α-καρωτένιο		K	K	δ		δ					K	δ	
Κανθαξανθίνη	δ					δ			π	π	δ		
Κρυπτοξανθίνη	δ	δ				δ		δ			δ		π
Διαδινοξανθίνη				δ		δ	K	K		K			
Διατοξανθίνη				δ		δ	K	K		δ			
Δινοξανθίνη				δ									
Εχινόνη	δ					δ			π		δ		
Φυκοξανθίνη		δ		(K)		K	K						K
Ετεροξανθίνη								π		δ			
Λουτεΐνη		K			?						K	δ	
Λυκοπένιο	δ												
Μυξοξανθοφύλλη	K												
Νεοξανθίνη		δ					π	δ		δ	δ	δ	π
Οσκιλαξανθίνη	K												
Περιδινίνη				K									
Φυτοφλοένιο				δ									
Βιολαξανθίνη		δ							K		δ	δ	δ
Ζεαξανθίνη	δ	K							δ		K	δ	δ

Συμβολισμοί: **K** = κύριο καρωτενοειδές, **δ** = δευτερεύον καρωτενοειδές, **π** = υπάρχει σε ορισμένα είδη, **(K)** = συσσώρευση σε μεγάλες ποσότητες σε ορισμένα είδη.

Στα καρωτενοειδή περιλαμβάνονται πάρα πολλές χρωστικές, πολλές περισσότερες από τις 4 χλωροφύλλες, και ανάμεσά τους διακρίνονται δύο ομάδες. Η πρώτη περιλαμβάνει τα 2 καρωτένια, α-καρωτένιο και β-καρωτένιο (ή καρωτίνη) και η δεύτερη τις δεκάδες ποικίλες ξανθοφύλλες που υπάρχουν στα διάφορα είδη.

Για να μην επικρατεί σύγχυση να ξεκαθαρίσουμε την ονοματολογία. Καρωτενοειδή είναι ο γενικός όρος που περιλαμβάνει καρωτένια και ξανθοφύλλες. Καρωτένια σημαίνει α-καρωτένιο ή/και β-καρωτένιο. Ξανθοφύλλες μόνο τα καρωτενοειδή που είναι ξανθοφύλλες. Τα καρωτένια είναι καθαροί υδρογονάνθρακες χωρίς οξυγόνο στο μόριό τους ενώ οι ξανθοφύλλες περιέχουν και οξυγόνο. Όπως και οι χλωροφύλλες τα καρωτενοειδή είναι υδρόφοβες ενώσεις διαλυόμενα σε οργανικούς διαλύτες. Τα καρωτένια ειδικά είναι πλήρως λιποδιαλυτά (πλήρως υδροφοβικά). Οι ξανθοφύλλες όμως που έχουν πολικότητα στα άκρα τους (υδροξύλια-OH) παρουσιάζουν και κάποια διαλυτότητα στο νερό έστω και αν το κεντρικό μακρύ μέρος του μορίου τους είναι υδροφοβικό.

Οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί περιέχουν μεγάλες αναλογίες καρωτενοειδών (Πίνακας 2) στην εκάστοτε συνολική ποσότητα των φωτοσυνθετικών χρωστικών τους. Στα φυτά και στα χλωροφύκη η μοριακή αναλογία καρωτενοειδών/χλωροφύλλες είναι περίπου 1/3. Στα άλλα φύκη (που δεν έχουν και

βιλιπρωτεΐνες) μπορεί να είναι ακόμα πιο εντυπωσιακή (περισσότερα καρωτενοειδή) όπως π.χ. 1/0,5 στο διάτομο *Phaeodactylum*, 1/1,4 στο δινομαστιγωτό *Gymnodinium* και 1/2, 1/0,5 στα φαιοφύκη *Hormosira* και *Laminaria* αντίστοιχα. Ακόμα και στα ροδοφύκη των οποίων η φωτοσύνθεση υποβοηθείται από τις βιλιπρωτεΐνες τους παρουσιάζονται πολλά καρωτενοειδή με αναλογίες καρωτενοειδών/χλωροφύλλες 1/1 - 1/2,6.

Σύμπλοκα πρωτεϊνών με χλωροφύλλες/καρωτενοειδή

Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές δεν είναι απλά ως διακριτά μόρια απλωμένες στις θυλακοειδείς μεμβράνες αλλά συζευγμένες με ειδικές πρωτεΐνες ώστε να σχηματίζουν ειδικά συγκροτήματα-σύμπλοκα. Μόνο υπό αυτή τη μορφή μπορούν να επιτελέσουν τους φωτοσυνθετικούς τους ρόλους. Ολα τα φωτοσυνθετικά σύμπλοκα περιέχουν χλωροφύλλη-*a* και ανάλογα με το είδος του φύκου και χλωροφύλλη-*b* ή -*c*. Περιέχουν επίσης ένα ή περισσότερα καρωτενοειδή. Για κάθε πρωτεΐνη που σχηματίζει σύμπλοκο υπάρχουν συνδεδεμένες μαζί της περισσότερα του ενός μόρια χλωροφύλλης και ταυτόχρονα ένα ή περισσότερα καρωτενοειδή. Αν και η μελέτη της δομής και λειτουργίας αυτών των συμπλόκων συνεχώς βρίσκει καινούργια στοιχεία, το επικρατούν σενάριο υπαγορεύει προς την άποψη ότι οι χλωροφύλλες και πιθανόν και τα καρωτενοειδή βρίσκονται εντός των αναδιπλώσεων της πεπτιδικής αλυσίδας της πρωτεΐνης και όχι στην επιφάνειά της. Οι δεσμοί που συγκρατούν πρωτεΐνη-χρωστικές δεν είναι ομοιοπολικοί. Το επικρατέστερο σενάριο δείχνει να υπάρχουν οι 3 παρακάτω τύποι δεσμών.

1. Μερικά ίσως και όλα τα μόρια της χλωροφύλλης συνδέονται λόγω ελκτικών δυνάμεων μέσω του μαγνησίου τους με ορισμένα αμινοξέα όπως ιδίως η ιστιδίνη των πλευρικών πεπτιδικών αλυσίδων.
2. Δεσμοί υδρογόνου μεταξύ του οξυγόνου των δακτυλίων της πορφυρίνης της χλωροφύλλης και υδρογόνων σε κατάλληλες θέσεις της πεπτιδικής αλυσίδας.
3. Υδροφοβικές σχέσεις μεταξύ της μη πολικής φυτολικής αλυσίδας της χλωροφύλλης και των μη πολικών περιοχών της πρωτεΐνης.

Για τα καρωτενοειδή η σύνδεσή τους με την πρωτεΐνη του συμπλόκου φαίνεται να βασίζεται στις υδροφοβικές σχέσεις μεταξύ της κεντρικής μακράς υδρογονανθρακικής τους αλυσίδας (υδροφοβική) και των μη πολικών αμινοξέων των πλευρικών πολυπεπτιδικών αλυσίδων. Αυτό ισχύει ιδιαίτερα για τα καρωτένια που δεν έχουν ούτε στα άκρα του μορίου τους πολικές ομάδες. Αντίθετα στις ξανθοφύλλες όπου τα άκρα παρουσιάζουν πολικότητα πιθανολογείται η ύπαρξη δεσμών υδρογόνου μεταξύ αυτών και ορισμένων πολικών περιοχών του πολυπεπτιδίου.

Τα σύμπλοκα πρωτεϊνών-χρωστικών συμμετέχουν στη φωτοσύνθεση με δύο τρόπους. Κάποια από αυτά υπάρχουν στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης των Φωτοσυστημάτων PS I και PS II συμμετέχοντας στη φωτεινή αντίδραση (φωτόλυση του νερού, αφαίρεση και μεταφορά ηλεκτρονίων), όμως ο μεγαλύτερος αριθμός τους συμμετέχει στη συλλογή της ενέργειας των φωτονίων σχηματίζοντας τις λεγόμενες "κεραιές συλλογής φωτονίων" για να μεταβιβάσουν την ενέργεια στα κέντρα αντίδρασης.

Μια σπουδαία ιδιότητα που παρουσιάζεται στο σύμπλοκο χρωστικών-πρωτεΐνης είναι αυτή που οφείλεται στην αλληλεπίδρασή τους και η οποία εκφράζεται ως τροποποίηση στο φάσμα απορρόφησης της κάθε χρωστικής. Με πιο απλά λόγια άλλο μέγιστο απορρόφησης παρουσιάζει η χρωστική στην καθαρή της μορφή και άλλο ως μέρος του συμπλόκου με την πρωτεΐνη. Έτσι όταν μετράμε τη χλωροφύλλη-*a* στο εργαστήριο στην καθαρή της μορφή μετά τη διάλυσή της σε οργανικούς διαλύτες, παρουσιάζει μέγιστα στην περιοχή 661-667 nm, 9-15 nm

χαμηλότερα από τα 676 nm που παρουσιάζει όταν μετράται σε χλωροπλάστες ζωντανών κυττάρων όπου βρίσκεται σε σύμπλοκο με πρωτεΐνη. Δηλαδή το σύμπλοκο χλωροφύλλης-πρωτεΐνης παρουσιάζει μέγιστο απορρόφησης μετατοπισμένο σε μακρύτερα μήκη κύματος απ' ό,τι της χλωροφύλλης μόνη της.

Το ίδιο φαινόμενο παρουσιάζεται και στα καρωτενοειδή (ιδιαίτερα στο β-καρωτένιο) με μετατόπιση του μέγιστου της απορρόφησης σε μακρύτερα μήκη κύματος στο σύμπλοκο καρωτενοειδούς-πρωτεΐνης (in vivo δηλ. σε ζωντανά κύτταρα) συγκριτικά με το καρωτενοειδές μόνο του. Η μετατόπιση μάλιστα αυτή σε σύμπλοκα με τα καρωτενοειδή φυκοξανθίνη, περιδινίνη και σιφωνοξανθίνη είναι ιδιαίτερα μεγάλη της τάξεως των 40 nm. Αυτά τα καρωτενοειδή απαντώνται στα φαιοφύκη, χρυσοφύκη, διάτομα και δινομαστιγωτά και η λόγω της παραπάνω μετατόπισης του μέγιστου της απορρόφησης των σε μήκη κύματος στην πράσινη περιοχή (απορροφούν το πράσινο ~500-560 nm) τα κάνει να φαίνονται καφετί. Αυτό βέβαια συμβαίνει στα ζωντανά κύτταρα όπου λειτουργεί το σύμπλοκο καρωτενοειδών-πρωτεϊνών παρουσιάζοντας την παραπάνω ιδιότητα. Αν για κάποιο λόγο το σύμπλοκο αποδομηθεί π.χ. με θέρμανση (καταστροφή της πρωτεΐνης) τότε τα καρωτενοειδή παρουσιάζουν το κανονικό τους φάσμα και μέγιστο απορρόφησης περί τα μήκη κύματος (λίγο λιγότερο από 500 nm) που αντιστοιχούν στο τέλος της μπλε περιοχής και αρχής της πράσινης. Στην πράξη τα παραπάνω αποδεικνύονται πολύ απλά. Αν ένα κομμάτι θαλλού ενός φαιοφύκου (χρώμα καφέ) βυθιστεί σε πολύ ζεστό νερό τότε τάχιστα το χρώμα του θα μετατραπεί σε πράσινο. Το αποτέλεσμα αυτό το επιφέρει η καταστροφή των συμπλόκων καρωτενοειδών-πρωτεϊνών μέσω της μετουσίωσης των πρωτεϊνών λόγω της θέρμανσης. Έτσι ενώ πριν το άθικτο σύμπλοκο καρωτενοειδών-πρωτεΐνης απορροφούσε το πράσινο μέρος του φάσματος και το φύκος φαινόταν καφέ, με την καταστροφή της πρωτεΐνης τα καρωτενοειδή μόνα τους δεν απορροφούν το πράσινο και το φύκος φαίνεται πράσινο.

Δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι μιλάμε για σύμπλοκα χλωροφυλλών-καρωτενοειδών-πρωτεΐνης. Κάθε σύμπλοκο περιέχει συζευγμένα με την πεπτιδική αλυσίδα οπωσδήποτε χλωροφύλλη-a, χλωροφύλλες-b ή/και -c σε ποικίλες αναλογίες και ένα ή περισσότερα καρωτενοειδή. Η ακριβής σύνθεση του κάθε συμπλόκου σε χλωροφύλλες και καρωτενοειδή ποικίλλει ανάμεσα στα είδη όπως ποικίλλει και το πόσα από αυτά (τα σύμπλοκα) συμμετέχουν άμεσα στα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων ή στο σύστημα "κεραίας" συλλογής φωτονίων. Δεν υπάρχει λόγος εδώ να αναφερθούν επ' αυτού τα πολλά νούμερα που δίδονται από τις πολυπληθείς ερευνητικές εργασίες. Αυτό που πρέπει να συγκρατήσουμε και έχει πρακτική σημασία ιδιαίτερα για την καλλιέργεια των φυκών, είναι ότι τα ζωντανά κύτταρα παρουσιάζουν ευρύτερη και αποτελεσματικότερη εκμετάλλευση του φωτεινού φάσματος διαφορετική απ' ό,τι υποδεικνύουν οι τιμές που μας δίνει το φασματοφωτόμετρο όταν εξετάζουμε την κάθε χρωστική στην καθαρή της μορφή. Αιτία γι αυτό είναι φυσικά η διαμορφωμένη απορρόφηση του φωτός που παρουσιάζουν τα σύμπλοκα χλωροφυλλών-καρωτενοειδών-πρωτεΐνης.

Βιλιπρωτεΐνες

Οι χρωστικές βιλιπρωτεΐνες απαντώνται μόνο στους χλωροπλάστες των ροδοφυκών και κρυπτοφυκών από τα ευκαρυωτικά φύκη και στις θυλακοειδείς μεμβράνες του κυτταροπλάσματος στα κυανοβακτήρια. Το χρώμα τους είναι είτε κόκκινο (φυκοερυθρίνες, φυκοερυθροκυανίνες) είτε μπλε (φυκοκυανίνες, αλλοφυκοκυανίνες). Το χρώμα τους προκαλείται από την εκάστοτε συμμετέχουσα φυκοβιλίνη στη βιλιπρωτεΐνη. Οι φυκοβιλίνες (φυκοερυθροβιλίνη, φυκοκυανοβιλίνη, φυκοουροβιλίνη) που αποτελούν το χρωμοφόρο συστατικό των φυκοβιλιπρωτεϊνών είναι από χημική άποψη ανοικτές τετραπυρολικές αλυσίδες. Για να σχηματιστεί μια

φυκοβιλιπρωτεΐνη, η συμμετέχουσα φυκοβιλίνη ενώνεται με την πρωτεΐνη με ομοιοπολικό δεσμό (σε αντίθεση με τα σύμπλοκα χλωροφυλών-καρωτενοειδών-πρωτεΐνης όπου δεν υπάρχουν ομοιοπολικοί δεσμοί). Οι φυκοβιλιπρωτεΐνες παρουσιάζουν πολικότητα στο μόριό τους (υδρόφιλες) και ως εξ' αυτού είναι διαλυτές στο νερό.

Ας ξεκαθαρίσουμε όμως πρώτα τη χρησιμοποιούμενη ορολογία διότι αλλιώς δεν θα ξέρουμε κάθε φορά σε τι αναφερόμαστε:

-Φυκοβιλίνες = ανοικτών αλυσίδων τετραπυρρόλες (φυκοερυθροβιλίνη και φυκοκυανοβιλίνη)

-Φυκοβιλίνες + πρωτεΐνες = φυκοβιλιπρωτεΐνες

-Φυκοβιλιπρωτεΐνες = φυκοκυανίνη, αλλοφυκοκυανίνη, φυκοερυθρίνη

-Βιλιπρωτεΐνη = φυκοβιλιπρωτεΐνη

Κάθε φυκοβιλιπρωτεΐνη (ή απλά βιλιπρωτεΐνη) αποτελείται από ίσες γραμμομοριακές ποσότητες δύο υπομονάδων ονομαζόμενες υπομονάδα-α και υπομονάδα-β. Υπάρχει και μια τρίτη η υπομονάδα-γ σε μερικές φυκοερυθρίνες σε πολύ μικρότερες ποσότητες (μία υπομονάδα-γ για κάθε -α ή -β). Κάθε υπομονάδα -α ή -β σε μια βιλιπρωτεΐνη είναι ενωμένη με τουλάχιστον μία φυκοβιλίνη. Η υπομονάδα-α μπορεί να έχει μία ή δύο φυκοβιλίνες. Η υπομονάδα-β μία, δύο ή τέσσερις και η υπομονάδα-γ τέσσερις. Η αναλογία των φυκοβιλινών στις βιλιπρωτεΐνες που συμμετέχουν μπορεί να αλλάζει ως αποτέλεσμα της επίδρασης της έντασης του φωτός. Ειδικά στα κυανοβακτήρια η ιδιότητα αυτή παρουσιάζεται έντονα ονομαζόμενη χρωματική προσαρμογή και τους επιτρέπει να αποικίζουν και να αυξάνονται πρακτικά σε όλα τα περιβάλλοντα ποικίλης φωτεινής έντασης.

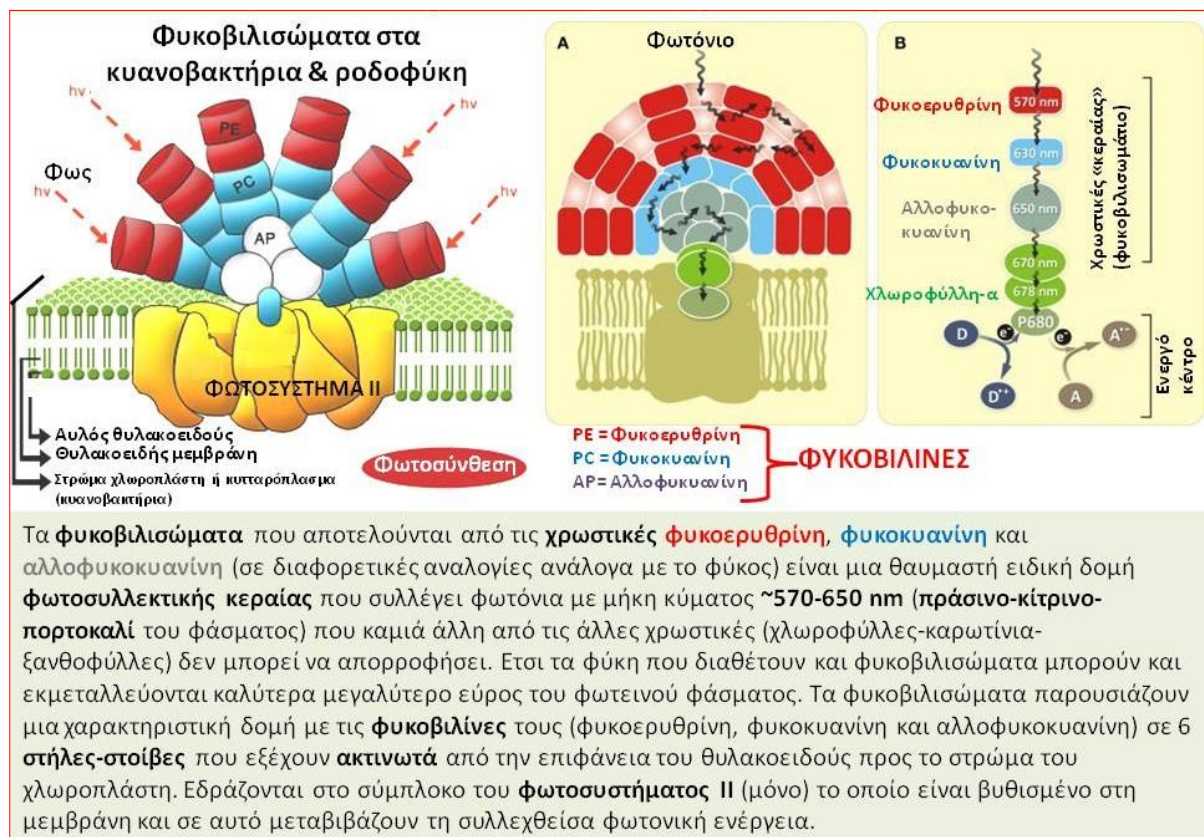
Τα ροδοφύκη διαθέτουν όλες τις βιλιπρωτεΐνες (φυκοκυανίνη, φυκοερυθρίνη και αλλοφυκοκυανίνη), τα κυανοβακτήρια το ίδιο με την εξαίρεση κάποιων ειδών όπου απουσιάζει η φυκοερυθρίνη και στα κρυπτοφύκη υπάρχει μόνο φυκοερυθρίνη ή φυκοκυανίνη. Στα ροδοφύκη σε ποσότητα επικρατεί η φυκοερυθρίνη ενώ στην πλειονότητα των κυανοβακτηρίων η φυκοκυανίνη. Η αλλοφυκοκυανίνη συμμετέχει σε όλα (εκτός των κρυπτοφυκών όπου απουσιάζει) με το μικρότερο ποσοστό.

Το φάσμα απορρόφησης των βιλιπρωτεϊνών είναι χαρακτηριστικό και εντελώς διαφορετικό από αυτό των χλωροφυλλών και καρωτενοειδών. Τα μέγιστα απορρόφησης των παρουσιάζουν μάλιστα 2 ή 3 κορυφές στο εύρος των ~ 500-650 nm δηλαδή από το τέλος του μπλε έως την αρχή του κόκκινου (περίλαμβάνει δηλαδή πράσινο, κίτρινο, πορτοκαλί). Στο Σχήμα 8 αποτυπώνεται το φάσμα απορρόφησης της φυκοερυθρίνης και της φυκοκυανίνης και παρατηρούμε ότι η φυκοερυθρίνη έχει 3 μέγιστα απορρόφησης και η φυκοκυανίνη ένα.

Οι βιλιπρωτεΐνες ως υδατοδιαλυτά μακρομόρια βρίσκονται στην επιφάνεια των θυλακοειδών μεμβρανών "βρεχόμενες" από το υδαρές στρώμα του χλωροπλάστη (στα ροδοφύκη) ή το κυτταρόπλασμα στα κυανοβακτήρια ή τον υδαρή αυλό του θυλακοειδούς στα κρυπτοφύκη. Όμως δεν συγκροτούνται σε άμορφες μάζες βιλιπρωτεϊνών αλλά είναι τακτοποιημένες με θαυμαστό τρόπο σε συγκροτήματα στοιβαγμένων βιλιπρωτεϊνών που συγκροτούν τα λεγόμενα φυκοβιλισωμάτια. Τα φυκοβιλισωμάτια έχουν μια χαρακτηριστική διάταξη από έξι στοίβες βιλιπρωτεϊνών ακτινωτά διατεταγμένων σε σχήμα βεντάλιας στη βάση της οποίας υπάρχει μόνο αλλοφυκοκυανίνη (Σχήμα 16). Το μέγεθος του φυκοβιλισωματίου είναι 30-40 nm (σε διάμετρο της "βεντάλιας") και το καθένα είναι προσκολλημένο στη θυλακοειδή μεμβράνη. Στα κρυπτοφύκη δεν υπάρχουν φυκοβιλισωμάτια. Η φυκοερυθρίνη στην πλειονότητα των κρυπτοφυκών (ή η φυκοκυανίνη σε μερικά) υπάρχει ως κοκκοειδούς μορφής μακρομόρια βιλιπρωτεϊνών κατανεμημένη πυκνά στον ενδοθυλακοειδή χώρο (αυλό του θυλακοειδούς).

Στα φυκοβιλισωμάτια των ροδοφυκών και των κυανοβακτηρίων συμμετέχουν και οι 3 βιλιπρωτεΐνες μαζί με μικρές ποσότητες άχρωων πρωτεϊνών. Σε κάθε μία από τις ακτινωτά τοποθετημένες στοιβές βιλιπρωτεϊνών του κάθε φυκοβιλισωματίου, τα ακραία τμήματα καταλαμβάνονται από τις φυκοερυθρίνες και τα πιο κάτω από τις φυκοκυανίνες. Οι φυκοκυανίνες της βάσης κάθε ακτίνας βρίσκονται σε επαφή με 3 μονάδες αλλοφυκοκυανίνης που αποτελούν το κέντρο της "βεντάλιας" που είναι προσκολλημένο στην επιφάνεια της θυλακοειδούς μεμβράνης. Η αλλοφυκοκυανίνη είναι αυτή που μεταφέρει τη συλλεχθείσα από τις άλλες βιλιπρωτεΐνες ενέργεια των φωτονίων στη χλωροφύλλη-α του ενεργού κέντρου του Φωτοσυστήματος-II (PS II) που βρίσκεται βυθισμένο στη θυλακοειδή μεμβράνη και που επάνω του βρίσκεται τοποθετημένο το φυκοβιλισωμάτιο.

Η ύπαρξη των φυκοβιλισωματίων και η θέση τους στην επιφάνεια στον θυλακοειδών μεμβρανών προσφέρει στα φύκη που τα διαθέτουν (ροδοφύκη και κυανοβακτήρια) μεγάλο πλεονέκτημα στην εκμετάλλευση κάθε φωτεινής ακτινοβολίας. Οχι μόνο "συλλαμβάνουν" πιο εκτεταμένο εύρος φάσματος συγκριτικά με τα φύκη που δεν τα διαθέτουν αλλά και μπορούν και συλλέγουν ακόμα και φως ελάχιστης έντασης λόγω της διαμόρφωσης σαν φωτοσυλλεκτική "κεραία-βεντάλια" των φυκοβιλισωματίων. Αυτός άλλωστε είναι και ο λόγος που σε μεγάλα βάθη της θάλασσας (μέχρι περίπου τα 200 m) όπου το φως έχει μόλις το 1-2 % της έντασης που έχει στη επιφάνεια, τα μόνα μακροφύκη που επιβιώνουν εκεί είναι κάποια ροδοφύκη.



Σχήμα 16. Φανταστική απεικόνιση των φυκοβιλισωματίων στην επιφάνεια των θυλακοειδών μεμβρανών των κυανοβακτηρίων και των ροδοφυκών. Επεξηγήσεις δίδονται ενσωματωμένες στο σχήμα.

Ενεργά κέντρα φωτοσυστημάτων και μεταφορά ενέργειας

Σε κάθε φωτοσύστημα (PS I & PS II) το πλέον σπουδαίο βήμα των διαδοχικών διεργασιών που επιτελούν είναι η χρησιμοποίηση της φωτεινής ενέργειας που απορροφούν για να μεταφέρουν ηλεκτρόνια (ένα για κάθε φωτόνιο) από ένα δότη ηλεκτρονίων σε ένα δέκτη ηλεκτρονίων. Στο κάθε φωτοσύστημα ο δότης και ο δέκτης ηλεκτρονίων είναι διαφορετικοί. Στο μεν Φωτοσύστημα-II ο δότης είναι το νερό και ο δέκτης η πρωτεΐνη πλαστοκινόνη. Στο Φωτοσύστημα-I ο δότης είναι η πρωτεΐνη πλαστοκυανίνη και δέκτης η πρωτεΐνη φερεδοξίνη. Το μέρος σε κάθε φωτοσύστημα όπου συμβαίνουν αυτές οι ηλεκτρονιακές δοσοληψίες ονομάζεται **ενεργό κέντρο** και το μόριο που δέχεται και κατόπιν δίνει ηλεκτρόνια είναι η **χλωροφύλλη-a**. Πρόκειται για μια ειδική χλωροφύλλη-a συζευγμένη με μια ειδική πρωτεΐνη. Για να επιτελεσθούν μεταξύ άλλων και αυτές οι ενεργειακές διαδικασίες της φωτεινής φάσης της φωτοσύνθεσης, τα συμμετέχοντα σύμπλοκα των φωτοσυστημάτων, των κυτοχρωμάτων και της ATP-συνθάσης έχουν μια ορισμένη λειτουργική κατανομή επάνω (και μέσα) στις θυλακοειδείς μεμβράνες (Σχήμα 17).

Σε γενικές γραμμές η ηλεκτρονιακή μεταφορά είναι η ακόλουθη. Όταν η χλωροφύλλη-a του ενεργού κέντρου λάβει διεγερτική ενέργεια ένα ηλεκτρόνιο της ανυψώνεται σε ανώτερο ενεργειακό επίπεδο. Η ενεργοποιημένη χλωροφύλλη γίνεται έτσι αναγωγική δηλαδή μπορεί να προσφέρει ένα ηλεκτρόνιο σε ένα μόριο δέκτη. Προσφέροντας το ηλεκτρόνιο η χλωροφύλλη οξειδώνεται και για να αναπληρώσει το ηλεκτρόνιο που έχασε το αφαιρεί από κάποιο μόριο δότη ηλεκτρονίων και επανέρχεται έτσι στη βασική (αρχική) θεμελιώδη ενεργειακή της κατάσταση. Το μόριο από το οποίο αφαιρεί ηλεκτρόνια η χλωροφύλλη-a είναι το νερό (H₂O) το οποίο παρόλο που είναι μια πολύ δύσκολα διασπώμενη ένωση η ειδική διαμόρφωση του ενεργού κέντρου το κατορθώνει με μια διαδικασία που ονομάζεται **φωτόλυση του νερού** (και που δεν υπάρχει λόγος να αναλυθεί εδώ), το νερό διασπάται σε δύο πρωτόνια (H⁺) και ένα άτομο οξυγόνου (O) και τα δύο ηλεκτρόνια που του περισσεύουν πλέον (2 e⁻) με ασύλληπτης ταχύτητας διεργασίες παραλαμβάνονται (διαδοχικά; τα διάφορα βιβλία δεν το ξεκαθαρίζουν) από τη χλωροφύλλη-a.

Όταν η χλωροφύλλη-a χάνει (δίνει) το ηλεκτρόνιο της αλλάζει το φάσμα απορρόφησης του όλου συμπλόκου του ενεργού κέντρου και το μέγιστο της απορρόφησης εμφανίζεται στην κόκκινη περιοχή. Έτσι το ενεργό κέντρο του Φωτοσυστήματος-I παρουσιάζει μέγιστο στα 700 nm και του Φωτοσυστήματος-II στα 680 nm και γι' αυτό το λόγο στα διάφορα συγγράμματα οι ειδικές αυτές χλωροφύλλες των φωτοσυστημάτων απαντώνται με τη συντομογραφία-συμβολισμό P₇₀₀ και P₆₈₀. Στο σημείο αυτό πρέπει να λυθεί μια παρεξήγηση που ταλανίζει φοιτητές και μη. Έχοντας υπ' όψη τα παραπάνω μέγιστα απορρόφησης των φωτοσυστημάτων μπορεί να δημιουργηθεί η εντύπωση ότι αρκεί να φωτίζουμε για πειραματισμούς καλλιέργειας φυκών ή φυτών τα δοχεία με τεχνητό φως στα μήκη κύματος 680-700 nm προκειμένου να ενισχύσουμε-επιταχύνουμε τη φωτοσύνθεση. Αυτό χωρίς να είναι λάθος δεν αποτελεί την πλήρη αλήθεια.

Η κατάσταση έχει ως εξής: Τα δύο μόρια χλωροφύλλης-a που βρίσκονται στο κάθε ενεργό κέντρο των φωτοσυστημάτων δεν αποτελούν περ'ά μόνο ένα πολύ μικρό μέρος του συνολικού αριθμού των χλωροφυλλών (για να μην αναφέρουμε καν τα καρωτενοειδή ή/και τις φυκοβιλιπρωτεΐνες) που υπάρχουν στην όλη δομή του κάθε φωτοσυστήματος (περί τα 500 μόρια χλωροφυλλών). Συνεπώς το ευρύ εύρος του φωτεινού φάσματος που εκμεταλλεύονται όλες αυτές οι χρωστικές είναι αρκούντως επαρκές για να καλύψουν την ανάγκη για διέγερση της χλωροφύλλης-a η οποία πολύ λίγο έχει ανάγκη να απορροφήσει οπωσδήποτε φως στα 680 ή 700 nm. Οχι ότι κάτι τέτοιο αποκλείεται βέβαια μια και αν ένα φωτόνιο αυτών των μηκών κύματος

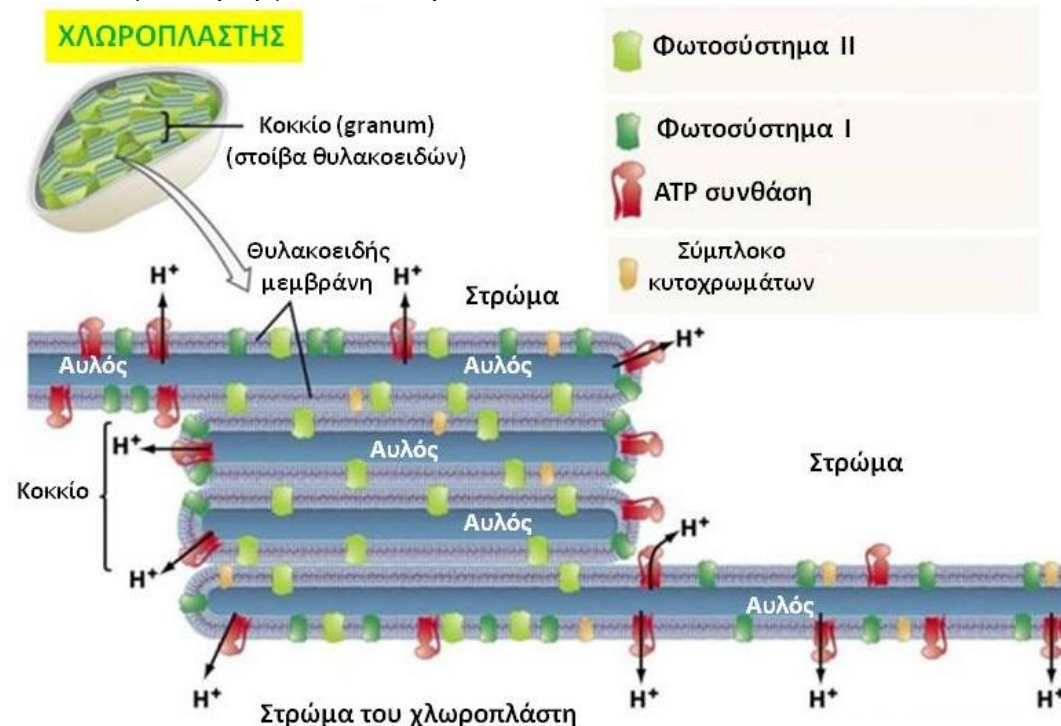
χτυπήσει απευθείας τη χλωροφύλλη-*a* του ενεργού κέντρου αυτή θα διεγερθεί. Όμως κάτι τέτοιο μάλλον δεν συμβαίνει συχνά αφενός για στατιστικούς λόγους μια και οι υπόλοιπες χρωστικές του φωτοσυστήματος αποτελούν τεράστιο πλήθος για μια ή δύο χλωροφύλλες του ενεργού κέντρου που υπάρχουν ανάμεσά τους και αφετέρου το ενεργό κέντρο είναι καλυμμένο από αυτές τις χρωστικές (που συγκροτούν την "αντένα") οπότε είναι ευκολότερο (και πιθανότερο) ένα φωτόνιο να συναντήσει κάποια από αυτές πρώτα. Συνεπώς αυτό που πραγματικά συμβαίνει είναι το ότι η διεγείρουσα ενέργεια του ενεργού κέντρου το κάνει να δονείται περισσότερο από την κανονική του μοριακή συχνότητα και η επιπλέον ενέργειά του μεταβιβάζεται με **επαγωγική συνήχηση** από μόριο χρωστικής σε μόριο χρωστικής (με τυχαίο τρόπο) μέχρι να καταλήξει στη χλωροφύλλη-*a* του ενεργού κέντρου.

Ας δούμε λίγο πιο αναλυτικά τα σχετικά με τη διεγερση των μορίων των χρωστικών και τη μεταβίβαση της ενέργειας από μόριο σε μόριο. Όλα φυσικά έχουν να κάνουν με ηλεκτρόνια. Όταν ένα φωτόνιο διεγείρει ένα μόριο χρωστικής ένα ηλεκτρόνιο της ανέρχεται σε ανώτερη ενεργειακή στοιβάδα. Φυσικά δεν θα μείνει σε αυτό το ανώτερο ενεργειακό επίπεδο μόνιμα αλλά θα επιστρέψει πίσω στη βασική του κατάσταση. Η ενέργειά του στην ανώτερη ενεργειακή κατάσταση διεγείρει κατά τον ίδιο μηχανισμό (επαγωγική συνήχηση) ένα γειτονικό μόριο χρωστικής (σε απόσταση το πολύ 5 nm) ενώ αυτό (το διεγερμένο ηλεκτρόνιο) "πέφτοντας" πίσω στη βασική του κατάσταση εκπέμπει φως σε υψηλότερο μήκος κύματος (δηλαδή με λιγότερη ενέργεια) από το φωτόνιο που αρχικά του προκάλεσε τη διεγερση. Το εκπεμπόμενο φως καλείται **φθορισμός** και παρουσιάζεται σε ποικίλα μόρια όταν διεγείρονται από φως με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά ανάλογα με τη διεγερόμενη ουσία. Αυτό που αξίζει να θυμόμαστε εδώ είναι ότι μιλώντας για τις φωτοσυνθετικές χρωστικές το ιδιαίτερο μέγιστο του φθορισμού (σε nm) που χαρακτηρίζει μια ορισμένη διεγερμένη χρωστική (από τις διάφορες που υπάρχουν) πρέπει να επικαλύπτεται με το φάσμα απορρόφησης της χρωστικής που θα διεγερθεί απ' αυτή για να γίνει αποτελεσματική μεταβίβαση ενέργειας. Γενικώς μιλώντας και απλοποιώντας το φαινόμενο, το μέγιστο του φάσματος απορρόφησης του μορίου της χρωστικής που προσφέρει την ενέργεια πρέπει να βρίσκεται σε μικρότερο μήκος κύματος (περισσότερη ενέργεια) από το μόριο της χρωστικής που θα λάβει την ενέργεια (μέγιστο σε μεγαλύτερο μήκος κύματος δηλαδή λιγότερης ενέργειας).

Όλα τα παραπάνω μπορούν να φαίνονται λίγο πολύπλοκα όμως έτσι έχει η κατάσταση και μόνο με το μηχανισμό της επαγωγικής συνήχησης εξηγείται καλώς η μεταφορά ενέργειας από μόριο χρωστικής σε μόριο χρωστικής. Όλες οι χρωστικές, χλωροφύλλη-*a*, -*b*, -*c*, τα ποικίλα καρωτενοειδή και οι βιλιπρωτεΐνες έχει αποδειχθεί πειραματικά (in vitro) ότι φθορίζουν έντονα όταν φωτιστούν και συνεπώς το μοντέλο της επαγωγικής αντήχησης εξηγεί τη μεταφορά ενέργειας μεταξύ των. Τα καρωτενοειδή όμως παρουσιάζουν την ιδιομορφία να μην φθορίζουν σχεδόν καθόλου και θα μπορούσε κάποιος να σκεφτεί ότι δεν μπορούν να συμμετάσχουν σε ένα τέτοιο μηχανισμό μεταφοράς της ενέργειας. Στην πραγματικότητα όμως η απουσία φθορισμού στα καρωτενοειδή φαίνεται ότι οφείλεται στη γρήγορη επαναφορά του ηλεκτρονίου τους από τη διεγερμένη κατάστασή του πίσω στη βασική του. Δηλαδή η επαγωγική συνήχηση όχι μόνο υπάρχει αλλά είναι και ταχύτερη απ' αυτή μεταξύ των μορίων των άλλων χρωστικών. Εκτιμάται πάντως ότι για να μπορέσουν τα καρωτενοειδή να μεταβιβάσουν την ενέργεια σε άλλες χρωστικές, τα μόρια αποδέκτες πρέπει να βρίσκονται πολύ κοντά τους, πολύ κοντύτερα από 5 nm που αναφέρθηκαν παραπάνω.

Απλοποιώντας ακόμη περισσότερο την περιγραφή μας αναφέρουμε τη μεταφορά ενέργειας σε όρους αποτελεσματικότητας η οποία μπορεί να κατανοηθεί

ως το ποσοστό της ενέργειας που τελικά μεταφέρεται από ένα μόριο που δέχεται φωτόνια σε ένα μόριο αποδέκτη της ενέργειας. Δηλαδή κατά μία ελεύθερη διατύπωση πόσα φωτόνια αξιοποιούνται και κατόπιν στα διάφορα βήματα μεταφοράς της ενέργειας από μόριο σε μόριο το ποσοστό επιτυχίας της μεταφοράς. Έτσι έχει βρεθεί 100 % αποτελεσματικότητα στα χλωροφύκη και στα φυτά κατά τη μεταφορά από τη χλωροφύλλη-b στη χλωροφύλλη-a, κάτι λιγότερο σε ποσοστό στη μεταφορά από τη χλωροφύλλη-c στη χλωροφύλλη-a και το ίδιο ισχύει για τα καρωτενοειδή όπου η χαμηλότερη αποτελεσματικότητά τους μπορεί να εξηγηθεί στο ότι πρώτα μεταβιβάζουν την ενέργεια στη χλωροφύλλη-b. Όμως μιλώντας για καρωτενοειδή αξίζει να αναφερθεί ότι στα φύκη που περιέχουν φυκοξανθίνη, περιδινίνη και σιφωνοξανθίνη που απορροφούν στο εύρος των 500-560 nm, η αποτελεσματικότητα είναι μεγαλύτερη καθότι μεταβιβάζουν την ενέργεια απευθείας στη χλωροφύλλη-a. Στα ροδοφύκη και στα κυανοβακτήρια η αποτελεσματικότητα κυμαίνεται σε 80-90 % και με διαδοχική μεταφορά ενέργειας κατά το σχήμα: φυκοερυθρίνη --> φυκοκυανίνη --> αλλοφυκοκυανίνη --> χλωροφύλλη-a. Στα κρυπτοφύκη που έχουν μόνο ένα τύπο βιλιπρωτεΐνης (στα περισσότερα φυκοερυθρίνη σε κάποια φυκοκυανίνη) η ενέργεια μεταφέρεται απ' ευθείας από τη βιλιπρωτεΐνη στη χλωροφύλλη-a με περισσότερο αποτελεσματική τη φυκοκυανίνη.



Σχήμα 17. Φαντασική απεικόνιση της κατανομής των μοριακών φωτοσυνθετικών συμπλόκων στις θυλακοειδείς μεμβράνες που σχηματίζουν στοίβες θυλακοειδών (κοκκία) ή είναι αστοίβαχτα θυλακοειδή. Παρατηρούμε ότι τα μακρομόρια της ATP-συνθάσης (που δημιουργεί ATP μέσω της διέλευσης δια μέσου της πρωτονίων- H^+) βρίσκεται στην επιφάνεια των θυλακοειδών που "βρέχονται" από το υδαρές στρώμα. Το ίδιο και τα σύμπλοκα του Φωτοσυστήματος-I ενώ τα αντίστοιχα του Φωτοσυστήματος-II βρίσκονται παντού. Τα κυτοχρώματα επίσης παντού. Η διάταξη αυτή είναι αποτέλεσμα του ρόλου που επιτελεί το κάθε σύμπλοκο. Δηλαδή η ATP-συνθάση μπορεί να λειτουργεί μόνο με διέλευση πρωτονίων από τον αυλό προς το στρώμα. Το Φωτοσύστημα-I θα παραδώσει τα ηλεκτρόνια του στο NADP που βρίσκεται στο στρώμα για να γίνει NADPH και να χρησιμοποιηθεί εκεί. Το Φωτοσύστημα-II που διασπά (σε O και H^+) το νερό που βρίσκεται στον αυλό βρίσκεται παντού για να εξυπηρετεί τη συσσώρευση πρωτονίων (H^+) στον αυλό.

Πηγή: <https://www.slideserve.com/latham/photosynthesis>.

Δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι προορισμός όλων αυτών των μεταβιβάσεων της ενέργειας μεταξύ των μορίων των χρωστικών είναι η χλωροφύλλη-*a* του ενεργού κέντρου του φωτοσυστήματος (I ή II). Αυτή θα διεγερθεί και ένα ηλεκτρόνιο της θα ανέβει ενεργειακή στάθμη αλλά δεν θα επανέλθει στη θέση του, αντίθετα θα μεταβιβαστεί σε αποδέκτη ηλεκτρονίων και από εκεί με διαδοχικές μεταβιβάσεις θα καταλήξει τελικώς (μαζί με άλλο ένα ηλεκτρόνιο) στο NADP ανάγοντάς το σε NADPH (βλέπε παρακάτω). Στο σημείο αυτό μετά από όλη την παραπάνω ανάλυση μπορούμε να καταλάβουμε το γιατί η ιδιαίτερη χλωροφύλλη-*a* (σε σύμπλοκο με ορισμένη πρωτεΐνη) παρουσιάζει το δικό της ιδιαίτερο μέγιστο απορρόφησης (680 ή 700 nm ανάλογα με το φωτοσύστημα που βρίσκεται) και πως αυτό διευκολύνει την αποτελεσματική κατάληξη της ενέργειας σε αυτή. Το μέγιστο της απορρόφησης της στα 680 ή 700 nm βρίσκεται στην περιοχή των μακρύτερων μηκών κύματος (λιγότερη ενέργεια) και συνεπώς τα υπόλοιπα μόρια των χρωστικών με μέγιστα απορρόφησης σε μικρότερα μήκη κύματος (περισσότερη ενέργεια) μπορούν να της μεταβιβάσουν την ενέργεια.

Τα φύκη ανάλογα με τις περιβάλλουσες συνθήκες φωτισμού παρουσιάζουν προσαρμοστικές αλλαγές στη φωτοσυνθετική λειτουργία τους με το φαινόμενο αυτό να ονομάζεται "**φωτεινή προσαρμογή**". Δηλαδή προσαρμόζουν τη φυσιολογία τους στις συνθήκες με τις εξής μορφολογικές ή βιοχημικές αλλαγές του κυττάρου τους: α) Αλλαγή στη συνολική ποσότητα των φωτοσυνθετικών χρωστικών τους. β) Αλλαγή στα ποσοστά των φωτοσυνθετικών χρωστικών. γ) Αλλαγή στο σχήμα του χλωροπλάστη. δ) Αλλαγή στην κατανομή των θέσεων των χλωροπλάστων (όπου υπάρχουν πολλοί). ε) Αλλαγή στην ποσότητα των ενζύμων που εμπλέκονται στον κύκλο του Κάλβιν (σκοτεινή φάση). Αυτές οι αλλαγές δεν συμβαίνουν απότομα αλλά ανάλογα με τα είδη παίρνουν ώρες ή και ημέρες για να επέλθουν. Τέτοιες αλλαγές συμβαίνουν βεβαίως και στα κυανοβακτήρια κι ας μην έχουν χλωροπλάστες, π.χ. το κόκκινο φως προκαλεί σύνθεση φυκοκυανίνης ενώ το μπλε αυξάνει την ποσότητα της φυκοερυθρίνης.

Θεωρητική και πρακτική προσέγγιση της σχέσης φως-φωτοσύνθεση

Τίποτα από τα παραπάνω δεν έχει νόημα από άποψη εφαρμογής αν η κατανόησή τους δεν οδηγήσει σε αποτελεσματικές μεθόδους αύξησης των φυκών στην καλλιέργειά τους ή στην κατανόηση των μεταβολών του εκάστοτε πληθυσμού των στη φύση. Για να εργαστούμε με αυτά πρέπει να μπορούμε να μετράμε τα χαρακτηριστικά του φωτός και τα χαρακτηριστικά της φωτοσύνθεσης. Το φως από βιολογική άποψη χαρακτηρίζεται με όρους ποσότητας και ποιότητας. Και τα δύο αυτά χαρακτηριστικά του μεταβάλλονται περιοδικά ή και ακανόνιστα στη φύση (πολύ περισσότερο μάλιστα στο νερό) καθώς και κατά τα επιθυμητά στο εργαστήριο.

Από την άποψη της **ποιότητας** του φωτός αυτό μπορεί να χαρακτηριστεί-αξιολογηθεί με το εύρος του φάσματός του και την κατανομή των διαφόρων μηκών κύματος που περιλαμβάνονται σε αυτό. Το μήκος κύματος δεν είναι απλώς ένα νούμερο αφηρημένο αλλά το βασικότερο νούμερο που μπορεί να μας δώσει πληροφορία για την ενέργεια του φωτός. Πρώτα απ' όλα να ξεκαθαριστεί ότι το φως δεν αποτελεί μια συνεχόμενη αδιάσπαστη ενότητα πράγματος (όσο δύσκολο κι αν είναι να το συλλάβουμε νοητικώς) αλλά μάλλον μια ροή αδιανόητα ελάχιστων "πακέτων" ενέργειας των λεγόμενων κβάντων (quantum, πληθ. quanta) ή αλλιώς φωτονίων, το καθένα από τα οποία περιέχει τόση ενέργεια όση καθορίζεται από το μήκος κύματός του. Και μιλάμε για μήκος κύματος διότι το φως (όσο κι αν είναι δύσκολο να το καταλάβουμε) κατέχει και εκφράζεται φυσικώς από δύο ιδιότητες-φύσεις ταυτόχρονα, αυτή του σωματιδίου και αυτή του κύματος. Έτσι η ενέργεια (**E**) ενός φωτονίου (σε Joule) εκφράζεται από το μήκος κύματός του κατά τη σχέση:

$$E = h \cdot \nu = h \cdot C/\lambda$$

όπου:

E = ενέργεια σε Joule

h = η σταθερά του Planck: $6,63 \cdot 10^{-34}$ Joule sec (προσοχή, Joule sec όχι Joule/sec ή Joule sec⁻¹)

ν = συχνότητα σε κύκλους/sec

C = η ταχύτητα του φωτός στο κενό $3 \cdot 10^8$ m/sec,

λ = το μήκος κύματος σε m ($1 \text{ nm} = 10 \text{ \AA} = 10^{-9}$ m, όπου \AA = angstrom).

Από απλή εξέταση του παραπάνω τύπου καταλαβαίνουμε γιατί ένα φωτόνιο από την ερυθρά περιοχή του φάσματος με μήκος κύματος 700 nm ($700 \cdot 10^{-9}$ m) έχει μόνο το 57 % της ενέργειας που έχει ένα φωτόνιο από την μπλε περιοχή με μήκος κύματος 400 nm ($400 \cdot 10^{-9}$ m). Ο παραπάνω τύπος μπορεί να απλοποιηθεί στον πιο πρακτικό και εύχρηστο που μας δίνει την ενέργεια (E σε joule) ενός φωτονίου με ένα μήκος κύματος (λ σε nm):

$$E = (1988/\lambda) \cdot 10^{-19} \text{ Joule}$$

Ο πραγματικός αριθμός φωτονίων που "χτυπούν" κάποια έστω ελάχιστη επιφάνεια είναι ασύλληπτα μεγάλος. Για παράδειγμα, σε μια ηλιόλουστη καλοκαιρινή ημέρα 1 m^2 μιας οριζόντιας επιφάνειας δέχεται περί τα 10^{21} φωτόνια (κβάντα)/sec του ορατού φάσματος (~ 400-750 nm). Η σχέση που συνδέει τα προσπίπτοντα φωτόνια ενός ορισμένου μήκους κύματος (μονοχρωματική ακτινοβολία) ανά μονάδα χρόνου (Q) με τη φωτεινή ροή ή ροή φωτεινής ενέργειας (Φ) εκφρασμένη σε watts (W) ή το αντίστροφο δηλαδή ροή ενέργειας από τα προσπίπτοντα φωτόνια, δίδεται από τη σχέση:

$$Q = 5,03 \cdot \Phi \cdot \lambda \cdot 10^{15}$$

Q = quanta/sec

λ = μήκος κύματος σε nm

Φ = watts (W)

Με την παραπάνω σχέση δηλαδή μπορούμε να εκφράσουμε τη ροή των φωτονίων με μονάδες ενέργειας Joule/sec = 1 watt και το αντίστροφο. Αυτό βέβαια μπορεί να γίνει με ακρίβεια μόνο για ένα ορισμένο μήκος κύματος λ (μονοχρωματικό φως), όμως στην περίπτωση ευρέως φάσματος όπως το ορατό φως (~ 400-750 nm) που χρησιμοποιούμε στις φυκοκαλλιέργειες, το μήκος κύματος δεν έχει ορισμένη τιμή οπότε αναγκάζομενοι να χρησιμοποιήσουμε μια μέση τιμή χάνουμε πολύ σε ακρίβεια.

Σε μια τέτοια κατάσταση μπορεί να βοηθήσει ο λόγος $Q:W$ της ηλιακής ακτινοβολίας στο εύρος φάσματος 400-700 nm ο οποίος σύμφωνα με τους Morel & Smith (1974) βρέθηκε να είναι: $2,77 \cdot 10^{18}$ quanta/sec/watt. Χρησιμοποιώντας το νούμερο αυτό μπορούμε πιο άνετα να μετατρέπουμε watts (ενέργεια) σε quanta/sec (ροή φωτονίων) με ικανοποιητική ακρίβεια \pm λίγων εκατοστιαίων ποσοστών ανεξαρτήτως των μετεωρολογικών συνθηκών.

Από την άποψη της ποσοτικής εκτίμησης του φωτός οι υπολογισμοί έχουν να κάνουν με τη μέτρηση της έντασής του η οποία εκφράζεται με 3 διαφορετικούς τρόπους (με 3 διαφορετικές μονάδες μέτρησης) ανάλογα με τη χρήση και το όργανο που χρησιμοποιούμε. Ετσι λοιπόν μετράμε την ένταση ως: 1) Φωτεινότητα, 2) Ενέργεια, 3) Φωτόνια (quanta). Ας δούμε κάθε τρόπο ξεχωριστά για να κατανοηθεί τι εκφράζει και πως μετράται.

1. **Φωτεινότητα.** Είναι ο δείκτης της λαμπρότητας ο οποίος περιλαμβάνει μόνο το ορατό μέρος του φάσματος (400-750 nm) και μετράται ως ροή φωτός ανά μονάδα επιφάνειας. Υπάρχουν ορισμένες προϋποθέσεις που πρέπει να λαμβάνονται υπ' όψη

για την εκάστοτε σωστή μέτρηση και κάποιοι συντελεστές διόρθωσης για τις ποικίλες πηγές φωτισμού (π.χ. θερμοκρασία χρώματος) αλλά δεν υπάρχει λόγος να εμβαθύνουμε εδώ. Μονάδα μέτρησης της φωτεινότητας είναι το **lux** με **1 lux = 1 διεθνές κηρίο(lumen)/m²**.

2. **Ενέργεια.** Οι μονάδες ενέργειας με τις οποίες εκφράζεται η ένταση του φωτός αφορούν όλο το ενεργειακό φάσμα της ακτινοβολίας, δηλαδή υπεριώδες (UV), ορατό (VS) και υπέρυθρο (IR) και με μονάδες μέτρησης watts·sec, erg, Joule, Langley και gram-calories. Οι σχέσεις που συνδέουν αυτές τις μονάδες είναι:

$1 \text{ g cal} = 4,185 \cdot 10^7 \text{ ergs} = 4,185 \text{ watts}\cdot\text{sec} = 4,185 \text{ Joule}$, $1 \text{ watt} = 1 \text{ Joule}/\text{sec}$, ($10^7 \text{ ergs} = 1 \text{ Joule}$)

$1 \text{ g cal}/\text{m}^2 = 1 \text{ Langley}$

Παρατηρούμε ότι η φωτεινότητα έχει να κάνει με ροή φωτός ανά επιφάνεια ενώ η ενέργεια με ενεργειακή ροή (ανά μονάδα χρόνου δηλαδή) με την εξαίρεση της χρησιμοποίησης μονάδων Langley όπου η διάσταση του χρόνου παραλείπεται. Αν θέλουμε να μετατρέψουμε φωτεινότητα σε ενέργεια ή το αντίστροφο μόνο με χοντρική προσέγγιση μπορούμε να το πραγματοποιήσουμε. Γενικώς μπορούμε να δώσουμε τρεις προσεγγιστικές σχέσεις: α) Ηλιακό φως στην επιφάνεια της θάλασσας, $1 \text{ lux} = 6 \cdot 10^{-6} \text{ Langley}/\text{min}$. β) Φως από λαμπτήρα βολφραμίου. $1 \text{ lux} = 86 \cdot 10^{-6} \text{ Langley}/\text{min}$. γ) Φως από λαμπτήρα φθορισμού, $1 \text{ lux} = 5 \cdot 10^{-6} \text{ Langley}/\text{min}$.

3. **Φωτόνια (κβάντα-quanta).** Μετράται ο αριθμός των φωτονίων ενός ορισμένου μήκους κύματος τα οποία έχουν μια ανάλογη (με το μήκος κύματός τους) ενέργεια. Το εύρος του φωτεινού φάσματος που αξιοποιείται από τη φωτοσύνθεση (φωτοσυνθετικώς ενεργή ακτινοβολία ή PAR) είναι σημαντικό για την αξιολόγηση της επίδρασης του φωτός στην ανάπτυξη των φυκών (και των φυτών φυσικά). Η φωτοσυνθετική απόκριση συσχετίζεται καλύτερα με τον αριθμό των φωτονίων παρά με την ενέργεια. Αυτό είναι αναμενόμενο επειδή η φωτοσύνθεση είναι μια φωτοχημική μετατροπή όπου κάθε μόριο (χρωστικής) ενεργοποιείται με την απορρόφηση ενός φωτονίου κατά τη φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης. Η PAR ορίζεται με όρους ροής φωτονίων (κβάντων) και πιο συγκεκριμένα ως ο αριθμός των γραμμομορίων των φωτονίων στο εύρος του φάσματος μεταξύ 400 nm και 700 nm. Ένα γραμμομόριο (mole) φωτονίων αντιπροσωπεύει (περιέχει) **6,0222 x 10²³ φωτόνια** (6,0222 x 10²³ είναι ο γνωστός αδιάστατος αριθμός Avogadro που εκφράζει τον αριθμό των μορίων ή ατόμων ή ιόντων σε μια μάζα (σε g) όση η γραμμομοριακή τιμή της εξεταζόμενης ουσίας). Έτσι η πυκνότητα μιας ακτινοβολίας φωτονίων, εκφράζεται σε γραμμομόρια ανά τετραγωνικό μέτρο και ανά δευτερόλεπτο (πρώην Einsteins ανά τετραγωνικό μέτρο και ανά δευτερόλεπτο) δηλαδή **mol φωτονίων/m²/sec**. Τώρα βέβαια τι ακριβώς εννοούμε ως "γραμμομόριο φωτονίων" είναι μια άλλη υπόθεση που μόνο οι φυσικοί μπορούν να εξηγήσουν (αμφιβάλλω όμως αν ο κοινός νους μπορεί να το συλλάβει). Παρόλη τη δυσκολία της νοητικής σύλληψης η κατάσταση έτσι έχει καθιερωθεί και με τέτοιες μονάδες (moles φωτονίων) μετράμε με ειδικά όργανα την ποσότητα του φωτός που πέφτει σε μια επιφάνεια. Μεγαλύτερη τιμή mol/m²/sec, μεγαλύτερη η ποσότητα (ας πούμε ένταση) φωτός που πέφτει π.χ. στο δοχείο καλλιέργειας φυκών. Και είναι πολύ απαραίτητο να γνωρίζουμε τα mol/m²/sec σε κάθε πειραματισμό για να μπορούμε να έχουμε αναφορές και να κάνουμε συγκρίσεις.

Δεν υπάρχει γενικός συντελεστής μετατροπής μεταξύ μετρήσεων φωτονίων και μετρήσεων ενέργειας ή φωτεινότητας για κάποιο εύρος φωτεινού φάσματος π.χ. τη φωτοσυνθετικώς ενεργή ακτινοβολία (400-700 nm). Εντούτοις, ένας συγκεκριμένος παράγοντας μετατροπής μπορεί να προσδιοριστεί για μια συγκεκριμένη πηγή φωτός.

Ετσι για να μετατρέψουμε lux ή lumen/m² σε μmol/m²/sec πολλαπλασιάζουμε (τα lux) με 0,019 για φως από λαμπτήρα πυρακτώσεως, 0,013 για λευκό φως από λαμπτήρα φθορισμού και 0,018 για φως μιας ηλιόλουστης ημέρας. Για το αντίστροφο μmol/m²/sec σε lux ή lumen/m² διαιρούμε (τα μmol/m²/sec) με αυτά τα νούμερα.

Σήμερα οι περισσότεροι ερευνητές χρησιμοποιούν μετρήσεις σε μmol/m²/sec ή mmol/m²/sec. Προσοχή μόνο στις μονάδες. 1 mmol/m²/sec = 1000 μmol/m²/sec. Υπάρχει και η ανάλογη μέτρηση σε Einsteins αν και τείνει να εγκαταλειφθεί. Δεν υπάρχει κάτι το πολύπλοκο εδώ, απλώς 1 Einstein = 1 mol φωτονίων, συνεπώς 1 mmol/m²/sec = 1 mEinstein/m²/sec και 1 μmol/m²/sec = 1 μEinstein/m²/sec.

Κλείνοντας τα περί μεθόδων και μονάδων μέτρησης του φωτός η προτίμηση του γράφοντος είναι προς τα lux δηλαδή την πιο παραδοσιακή μονάδα μέτρησης της έντασης του φωτισμού. Τα περισσότερα όργανα σε lux μετρούσαν (και μετρούν) την ένταση του φωτισμού και νοητικά έχουμε πιο "καθαρή" εικόνα. Ετσι ως μια καλή προσεγγιστική σχέση μετατροπής μονάδων φωτισμού κάτι δηλαδή σαν "οδηγός επιβίωσης" μπορεί να χρησιμοποιηθεί και η παρακάτω:

$$5 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec} = 250 \text{ lux} = 1 \text{ watt}/\text{m}^2$$

Τέλος δεν μπορούμε να μην αναφέρουμε ένα από τα πιο σημαντικά εργαλεία που διαθέτει ο ερευνητής που ασχολείται με τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα ενός φύκου ή φυτού. Ιδιαίτερα όμως στα μικροφύκη όπου ένα δείγμα νερού με τα κύτταρα που περιέχει μπορεί να ελεγχθεί ως έχει (σε αντίθεση με τα φύλλα που πρέπει να "λιώσουν" πρώτα) ως προς την απορρόφηση του φωτός που παρουσιάζει, η φασματοφωτομετρία αποτελεί το σημαντικότερο εργαλείο. Με τη φασματοφωτομετρία μετράμε το φάσμα απορρόφησης ενός δείγματος φυτοπλαγκτού (μονοκύτταρο ή πολυκύτταρο είδος) για διάφορους λόγους. Μπορεί να θέλουμε να δούμε ποιές χρωστικές διαθέτει. Μπορεί επίσης να θέλουμε να συγκρίνουμε την καμπύλη απορρόφησης και το μήκος κύματος της μέγιστης απορρόφησης κάποιας συγκεκριμένης χρωστικής στη φυσική της μορφή (στο κύτταρο) με την καθαρή απομονωμένη μορφή της που εκχυλίσαμε από το κύτταρο, με σκοπό να ελέγξουμε κατά πόσον η δέσμευση της χρωστικής με πρωτεΐνες στο κύτταρο αλλάζει την απορρόφηση του φωτός. Γενικώς θέλουμε να γνωρίσουμε το βαθμό αποτελεσματικού φωτοσυνθετικού μηχανισμού που διαθέτει κάποιο φύκος για να μπορεί να εκμεταλλεύεται την όποια "ποσότητα" φωτός φθάνει σ' αυτό στο υδάτινο ενδιαίτημά του.

Σημείωση. Δεν θα μπορούσα να μην αναφέρω επίσης αυτό που ως ονομασία πάντοτε με ενοχλούσε. Αναφέρομαι στη λεγόμενη "σκοτεινή φάση" της φωτοσύνθεσης. Αυτή δηλαδή που ορθότερα σημαίνει και πρέπει να ονομάζεται κύκλος του Κάλβιν (και ακόμα καλύτερα Calvin-Benson) με τον οποίο ενσωματώνεται το προσλαμβανόμενο CO₂ σε ειδικά μόρια και τελικώς μετατρέπεται σε σάκχαρο. Εχει καθιερωθεί βέβαια ο όρος, όμως δημιουργεί λάθος εντυπώσεις. Ο κύκλος του Κάλβιν δεν επιτελείται στο σκοτάδι για να τον ονομάζουμε "σκοτεινή φάση ή σκοτεινή αντίδραση". Το ότι δεν έχει άμεσα ανάγκη φωτός δε σημαίνει ότι απαιτεί σκοτάδι. Το ορθότερο είναι να ονομάζουμε τη "σκοτεινή φάση" ως "φωτο-ανεξάρτητη φάση". Και πάλι ο ορισμός δεν είναι απόλυτα ακριβής αλλά σίγουρα καλύτερος από το: "σκοτεινή φάση". Η αλήθεια είναι ότι οι φωτοσυνθέτες επιτελούν τον κύκλο του Κάλβιν κατά τις ώρες που υπάρχει φως μόνο διότι πολύ απλά τότε δουλεύει η φωτεινή φάση με την οποία παράγονται τα απαραίτητα ATP και NADPH που χρειάζονται και χρησιμοποιούνται στον κύκλο του Κάλβιν. Κατά τη νύκτα που δεν δουλεύει η φωτεινή φάση μη παραγομένων αυτών των μορίων σταματά και ο κύκλος του Κάλβιν.

ΕΠΙΛΕΓΜΕΝΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Berg, M. J., Tymoczko, L.J. & L. Stryer. 2002. Biochemistry (vol. I & II). Freeman & Company.

Borowitzka, M. & Borowitzka, L. 1992. Micro-Algal Biotechnology. Cambridge Univ. Press.

Borowitzka, Michael A., John Beardall & John A. Raven (eds). 2016. The Physiology of Microalgae (Developments in Applied Phycology) 1st ed. SPRINGER. ISBN-13: 978-3319249438. 655 pages.

Cambell, A. N. 1990. Biology. Benjamin/Cummings Publishing Co. ISBN: 0-8053-1800-3. 1165 pages.

Graham, L., Graham, J. & Wilcox, L. 2011. ALGAE-ΦΥΚΗ. Μετάφραση στην Ελληνική: Οικονόμου-Αμίλλη Αθηνά. Εκδόσεις Κωσταράκη, Αθήνα. ISBN: 978-960-87655-9-7. 813 σελ.

Kirk, O.T.J. 1983. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press. ISBN: 0-521-24450-1. 401 pages.

Lee, E. R. 2008. Phycology. Cambridge University. ISBN-13: 978-0521682770. 560 pages.

Steffen Heinz, Anna Rast, Lin Shao, Andrian Gutu, Irene, L Gügel, Eiri Heyno, Mathias Labs, Birgit Rengstl, Stefania Viola, Marc, M. Nowaczyk, Dario Leister & Jörg Nickelsen, 2016. Thylakoid Membrane Architecture in *Synechocystis* Depends on CurT, a Homolog of the Granal CURVATURE THYLAKOID1 Proteins. The Plant Cell, 28 (9) 2238-2260; DOI: 10.1105/tpc.16.00491.

Rast, A., Schaffer, M., Albert, S. William Wan, Stefan Pfeffer, Florian Beck, Jürgen M. Plitzko, Jörg Nickelsen & Benjamin D. Engel, 2019. Biogenic regions of cyanobacterial thylakoids form contact sites with the plasma membrane. Nat. Plants, 5, 436–446 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0399-7>.

Καράταγλης, Στ., 1999. Φυσιολογία Φυτών. Εκδόσεις Art of Text. ISBN 960-312-009-X. σελίδες 470.

Χώτος, Γ. (George Hotos), 2019. Φυκολογία (μέρος 2ο) - Μεταβολισμός-Φωτοσύνθεση - Απόκτηση άνθρακα - Θρεπτικά. Research Gate, DOI: 10.13140/RG.2.2.26030.66887. https://www.researchgate.net/publication/336073045_Phukologia_meros_2o-Metabolismos-Photosynthese-Apoktese_anthraka-Threptika.

Χώτος, Γ., 2018. Φυκολογία - Βιολογία των φυκών (μέρος 2ο). <http://www.tay.teiwest.gr/ghotos/?p=714>.