Struktura i funkcija fotosustava II

Kasač, Filip

Undergraduate thesis / Završni rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:181:424399

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

ODJEL ZA BIOLOGIJU
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

zir.nsk.hr

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Filip Kasač

Struktura i funkcija fotosustava II

Završni rad

Osijek, 2018. godina

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA **Završni rad**

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Znanstveno područje: Prirodne znanosti

Znanstveno polje: Biologija

STRUKTURA I FUNKCIJA FOTOSUSTAVA II

Filip Kasač

Rad je izrađen na: Laboratorij za staničnu i molekularnu biologiju biljaka

Mentor: prof. dr. sc. V. Cesar

Kratak sažetak završnog rada: Fotosustav II je specijalizirani kompleks koji koristi svjetlosnu energiju za prijenos elektrona iz vode u plastokinon što rezultira proizvodnjom kisika i oslobađanje reduciranog plastokinona u fotosintetsku membranu. Ključne komponente kompleksa PSII uključuju: periferni antenski sustav koji koristi klorofil i druge pigmentne molekule koje apsorbiraju svjetlost, reakcijski centar u jezgri kompleksa koji je mjesto početnih reakcija elektronskog prijenosa i klaster Mn_4CaO_5 koji katalizira oksidaciju vode.

Jezik izvornika: hrvatski

Ključne riječi: transport elektrona, razvijanje kisika, fotosinteza, tilakoidna membrana

Rad je pohranjen: na mrežnim stranicama Odjela za biologiju te u Nacionalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Nacionalne i sveučilišne knjižnice u Zagrebu.

BASIC DOCUMENTATION CARD **Bachelor Thesis**

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Department of Biology

Undergraduate university study programme in Biology

Scientific Area: Natural Sciences

Scientific Field: Biology

PHOTOSYSTEM II: STRUCTURE AND FUNCTION

Filip Kasač

Thesis performed at: Laboratory of plant cell and molecular biology

Supervisor: PhD Vera Cesar, professor

Short abstract: Photosystem II is a specialized complex that uses light energy to drive the transfer of electrons from water to plastoquinone, resulting in the production of oxygen and the release of reduced plastoquinone into the photosynthetic membrane. The key components of the PSII complex include a peripheral antenna system that employs chlorophyll and other pigment molecules to absorb light, a reaction centre at the core of the complex that is the site of the initial electron transfer reactions and an Mn_4CaO_5 cluster that catalyses water oxidation.

Original in: Croatian

Key words: electron transport, oxygen evolution, photosynthesis, thylakoid membrane

Thesis deposited: on the Department of Biology website and the Croatian Digital Theses Repository of the National and University Library in Zagreb.

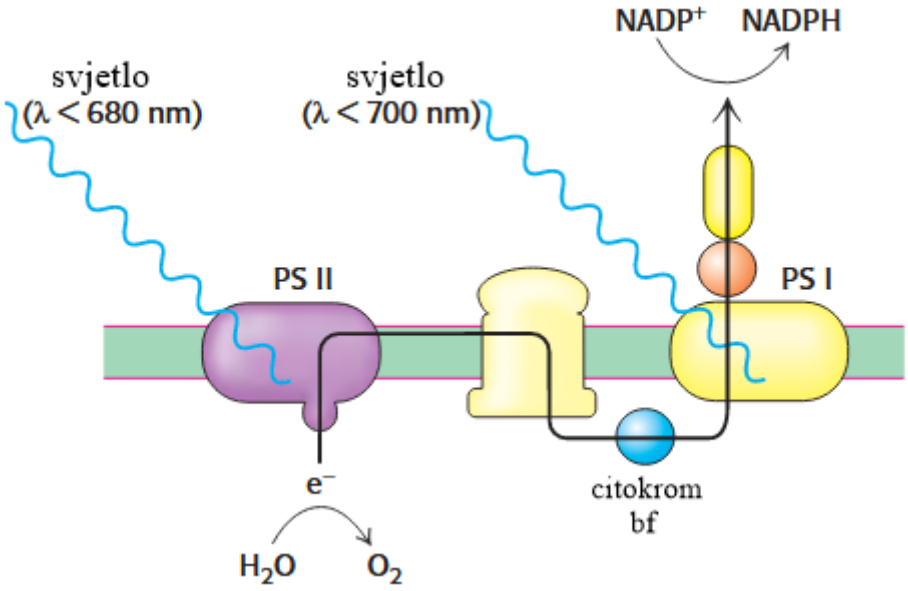
SADRŽAJ

1. UVOD.....1
   1.1 Fotosustavi.....1
   1.2 Fotosustav II.....2
2. STRUKTURA FOTOSUSTAVA II.....3
   2.1 Ukupna struktura.....3
   2.2 Proteini.....5
   2.3 Kofaktori: klorofili, karotenoidi i lipidi.....5
   2.4 PSII plastokinoni.....6
   2.5 Kisik razvijajući kompleks (OEC).....8
3. FUNKCIJA FOTOSUSTAVA II.....10
   3.1 Razdvajanje vode.....10
   3.2 Aktivni redoks ostatci tirozina u fotosustavu II.....11
   3.3 Primarni donor P680.....12
   3.4 Smjer protonskog gradijenta.....12
4. ZAKLJUČAK.....14
5. LITERATURA.....15

1. UVOD

1.1 Fotosustavi

Fotosinteza je proces pretvorbe sunčeve svjetlosti u biomasu koju pokreću veliki protein-kofaktor kompleksi u plazmatskoj membrani fotosintetskih bakterija i u tilakoidnim membranama unutar kloroplasta biljaka. Fotosinteza u zelenim biljkama ovisi o suradnji dvije vrsta kompleksa, koji su vezani za membranu i osjetljivi na svjetlost (slika 1), a zovu se fotosustav I (PSI) i fotosustav II (PSII). Fotosustav I je osjetljiv na svjetlost valnih duljina kraćih od 700 nm i koristi svjetlom nastale visokoenergetske elektrone za stvaranje redukcijske snage u obliku nikotinamid adenin dinukleotid fosfata (NADPH). On je potreban za biosintetske reakcije. Elektroni koji stvaraju jednu molekulu NADPH potječu od dviju molekula vode, koja se oksidira u fotosustavu II, pobuđenom apsorpcijom svjetla na valnim duljinama kraćim od 680 nm. Pri tome se kao sporedni produkt stvara molekula kisika. Elektroni putuju iz fotosustava II u fotosustav I preko citokroma bf, membranski vezanog kompleksa koji je homologan kompleksu III u oksidacijskoj fosforilaciji. Citokrom bf stvara gradijent protona kroz tilakoidnu membranu, koji potiče sintezu molekula ATP-a. PSII i PSI zajedno sudjeluju u stvaranju NADPH i ATP.



Slika 1. Dva fotosustava. Apsorpcija fotona od dvaju različitih fotosustava (PSI i PSII) nužna je za protok elektrona od vode do $NADP^+$ (preuzeto i prilagođeno prema Berg i sur., 2013).

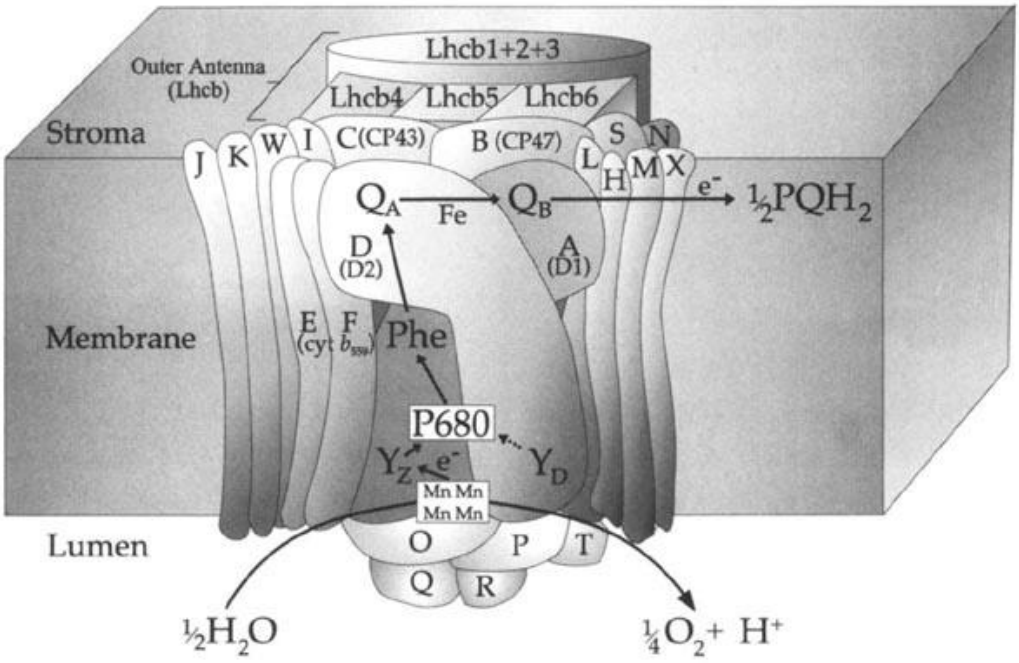
1.2 Fotosustav II

Fotosustav II (PSII) je veliki transmembranski kompleks, koji katalizira svjetlom potaknut prijenos elektrona s vode na plastokinon. Nalazi se u svim vrstama biljaka, algi i cijanobakterija. U svom srcu je jezgra reakcijskog središta (RC) gdje se svjetlosna energija pretvara u elektrokemijsku potencijalnu energiju i gdje dolazi do reakcije razdvajanja vode. Fotosustav II postoji kao dimer. PSII dimer je 105 Å dubok (45 Å je u membrani), 205 Å dug i 110 Å širok. Svaki od monomera sadrži najmanje dvadesetak različitih podjedinica proteina i više od 50 ugrađenih kofaktora (klorofila, karotenoida, hema, plastokinona, feofitina, lipida). Mnogi od tih kofaktora služe kao veliki antenski sustav koji skuplja energiju fotona svjetlosti i prenosi ovu energiju u središte reakcijskog centra s visokom učinkovitošću. Dimer klorofila (P680) u reakcijskom centru sadrži elektrone koji su pobuđeni energijom. Elektroni P680 prolaze kroz lanac prijenosa elektrona (ETC), prenose se na citokrom b6f preko reduciranog plastokinona, a zatim u plastocijanin, prije nego što se reduciraju P700 klorofili PSI. Reakcijski ciklus dovršen je redukcijom P680 klorofila pomoću elektrona izvedenih od cijepanja vode na kisik razvijajućem središtu (OEC), stvarajući molekule kisika (O_2) i H^+ iona koji se šire u citosol (bakterije) ili tilakoidni lumen (biljni kloroplasti).

2. STRUKTURA FOTOSUSTAVA II

2.1 Ukupna struktura

Pregled sastava fotosustava II i transporta elektrona prikazan je na slici 2. Podjedinice D1 i D2 svakog monomera čine središte kompleksa, od kojih svaka obuhvaća pet membrana obavijene spiralom. Na obje strane D1/D2 središta su podjedinice CP43 i CP47, koje imaju šest transmembranskih heliksa usmjerenih slično na N-terminalne domene PsaA i PsaB podjedinica fotosustava I. PsbO (33-kDa protein) sadrži osam lančanih beta ploča koje stabiliziraju konformaciju petlji D1 proteina, te tako osiguravaju većinu lančanih liganada koji obuhvaćaju Mn_4CaO_5 središte za razvijanje kisika (OEC). Uz dvadesetak proteinskih podjedinica, svaki monomer sadrži 36 klorofila, 7 karotenoida, 1 Mn_4CaO_5 klaster, 2 hema, 2 plastokinona, 2 feofitina, lipida, kao i druge kofaktore. Podjedinice D1 i D2 sadrže fotosintetski reakcijski centar, a podskupine CP43 i CP47 obuhvaćaju većinu sekundarnih, antenskih pigmenata za prikupljanje svjetla. Više od 2600 molekula vode nalaze se u dimeru PSII, grupiranih na stromalnim (gornjim) i lumenalnim (donjim) membranskim površinama. Membranski vezana voda služi kao ligand za klorofil (Shen, 2015).



Slika 2. Fotosustav II: pregled sastava sustava i transporta elektrona. Kompleks PSII i njegov antenski sustav sastoje se od više od 20 podjedinica koje su ugrađene u tilakoidnu membranu ili povezane s njegovom lumenalnom površinom. Svjetlosna energija je zarobljena pretežno u vanjskoj anteni, koja se sastoji od proteina Lhcb1-6. Pobuđena energija se prenosi u fotokemijski aktivni centar reakcije (Dl i D2 proteini) preko CP47 i CP43, gdje se koristi za daljnje reakcije razdvajanja vode. Elektroni ekstrahirani iz vode prolaze iz lumenalno smještenog četveročlanog Mn klastera na D1-Tyr 161 (Y_Z), $P680^+$, Phe, Q_A i na Q_B preko nehemalne željezne skupine. Ovaj put prijenosa elektrona označen je strelicama. Protoni i molekularni kisik koji nastaju tijekom reakcije razdvajanja vode se oslobađaju u lumen. Plastokinon (PQ) vezan na Q_B mjestu prihvaća dva elektrona izvedena iz vode preko elektronskog transporta lanca i dva protona iz strome prije nego što se otpušta u tilakoidnu membranu u obliku PQH_2. Zapisivanje slova upotrijebljeno za podjedinice kompleksa jezgre odražava genetsko podrijetlo, primjerice A = produkt psbA gena (preuzeto i prilagođeno prema Hankamer, 1997).

2.2 Proteini

U cijanobakterijama PSII sadrži 20 podjedinica od kojih je 17 transmembranskih podjedinica i 3 su membranski-periferne, vanjske podjedinice s ukupnom molekularnom masom od 350 kDa. PSII u cijanobakterijama tipično postoji u dimernom obliku i kao takav ima ukupnu molekularnu masu od 700 kDa. Među transmembranskim podjedinicama, Dl i D2 (genski produkti psbA i psbD) imaju pet transmembranskih heliksa i čine jezgru reakcijskog središta PSII, s kojom svi kofaktori sudjeluju u reakcijama elektrona prijenosa i razdvajanja vode. U podskupinama D1 i D2 su podjedinice CP47 i CP43 (genski produkti psbB i psbC, CP označava klorofilni protein), koji imaju šest transmembranskih heliksa i vežu brojne molekule klorofila (Chl) da služe skupljanju svjetlosti. Uz ove 4 velike podjedinice, postoji 13 niskomolekularnih transmembranskih podjedinica: PsbE, PsbF, PsbH, PsbI, PsbJ, PsbK, PsbL, PsbM, PsbT, PsbX, PsbY, PsbZ i Psb30. Ove podjedinice imaju molekularne mase manje od 10 kDa i jednu transmembransku spiralu, osim PsbZ, koji ima dvije transmembranske spirale. 3 membranski-periferna, vanjski proteina povezani su s lumenalnom stranom PSII i potrebni su za održavanje reakcije razdvajanja vode. Kod cijanobakterijama ove podjedinice su PsbO (33 kDa), PsbU (12 kDa) i PsbV (citokrom c550, 17 kDa) dok se kod zelenih alga i viših biljkama, PsbU i PsbV zamjenjuju s PsbQ i PsbP (Shen, 2015).

2.3 Kofaktori: klorofili, karotenoidi i lipidi

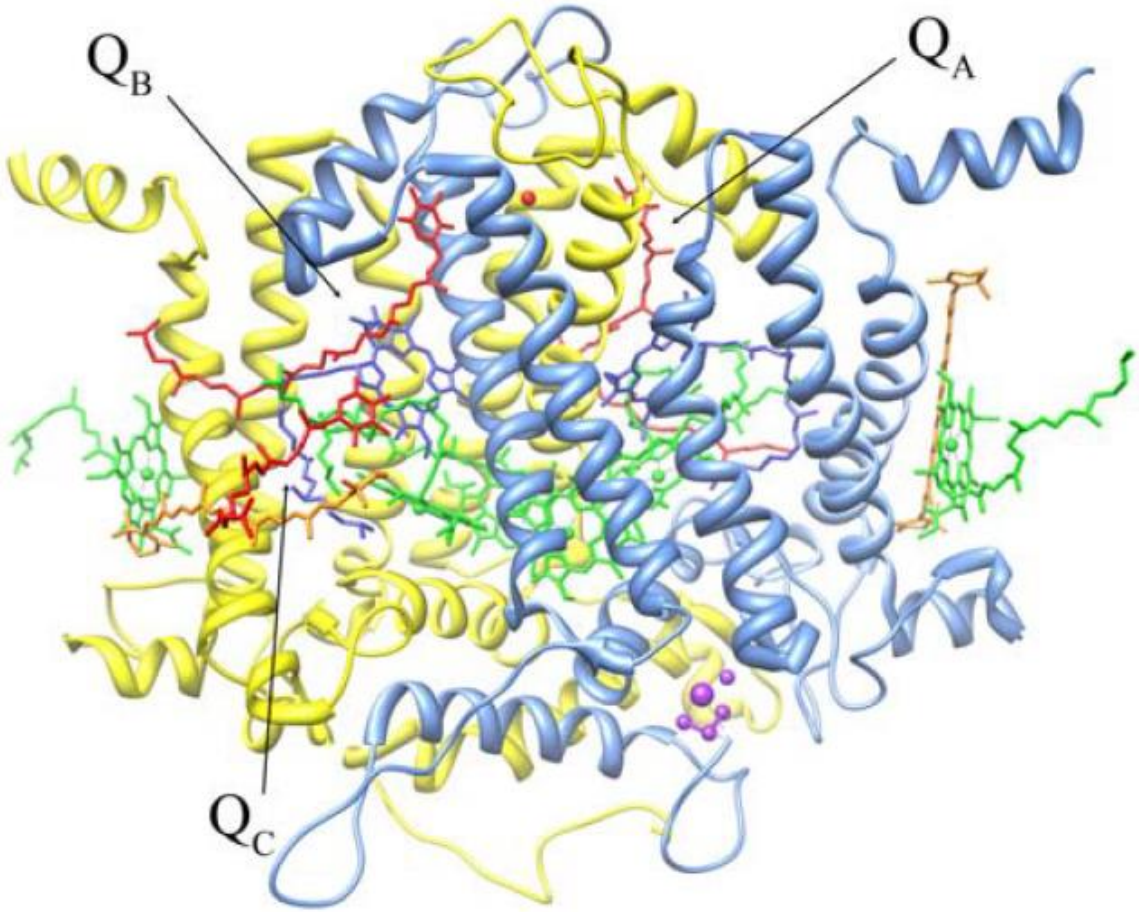
Važne molekulske komponente PSII također su karotenoidi (Car), klorofili (Chl) i lipidi. Smatra se da karotenoidi imaju presudnu ulogu u regulaciji svjetlosti, regulaciji prijenosa pobuđene energije, zaustavljanju stanja tripletnog stanja Chl i stabilizaciji strukture. Kristalografskim istraživanjima otkriveno je do 25 integralnih lipida povezanih sa svakim PSII monomerom, uključujući 11-monogalaktozildiacilglicerol (MGDG), 7-digalaktosildiacilglicerol (DGDG), 5-sulfokinovosil-diacilglicerol (SQDG) i 2-fosfatidilglicerol (PG), koji imaju skoro puno kompozicijsko i prostorno preklapanje u PSII monomernom i dimernom obliku. Integralni lipidi PSII ponašaju se više kao dinamični višenamjenski kofaktor u cjelokupnom radu kompleksa nego kao jednostavno hidrofobna okolna matrica. Lipidne molekule, zapravo, aktivno djeluju zajedno s manganovim središtem te ga stabiliziraju. Također doprinose definiranju konfiguracije približno 1/3 Chl-

a i 3/4 molekula Car-a u PSII, a posljednje, ali ne i manje važno, pretežno pridonose monomer-monomer interakciji PSII i složenoj dimerizaciji (Lambreva i sur., 2014).

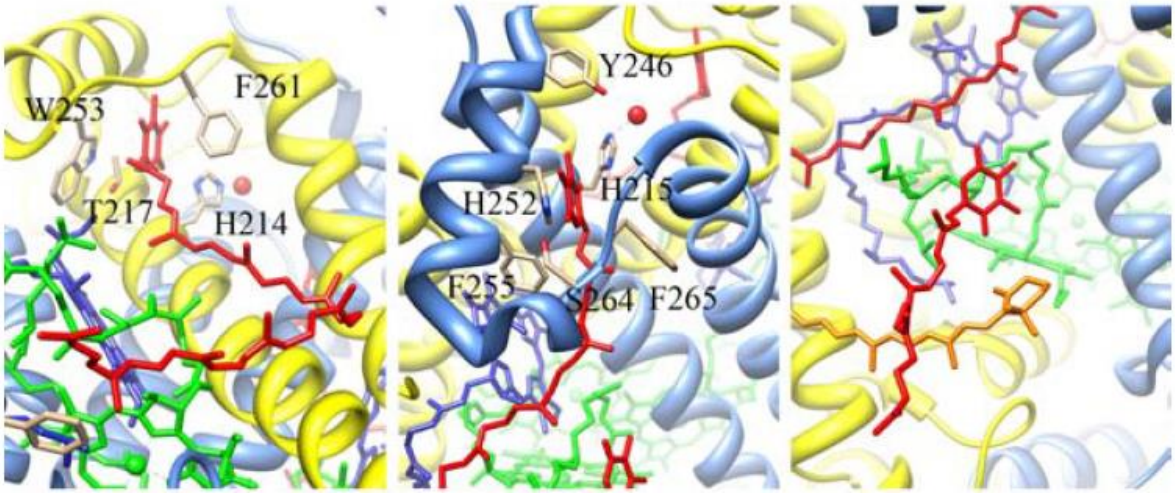
2.4 PSII plastokinoni

Plastikinon (slika 3) je primatelj elektrona koji može postojati u oksidiranom (Q) i reduciranom obliku (QH_2). Elektroni su u QH_2 na višem redukcijskom potencijalu od onih u vodi. Dvije kemijski identične molekule plastokinona, smještene na Q_A i Q_B veznim mjestima heterodimera RC imaju posebnu ulogu stabilizacije primarnog razdvajanja naboja i provođenja elektrona prema fotosintetskom lancu transporta elektrona. Postojanje trećeg plastokinona, Q_C, u kompleksu PSII jezgre u posljednje vrijeme identificirano je kristalografskim istraživanjima rezolucije od 2,9 Å (slika 4). Uloga ove kinonske molekule u funkciji PSII još uvijek nije jasna te je predmet budućeg istraživanja.

Plastokinon na mjestu Q_A čvrsto reagira s proteinskim matriksom RC-a te se ne protonira i ne može se izmjenjivati. Djeluje kao jedan primatelj elektrona i posreduje dvostruku redukciju druge kinonske molekule na Q_B veznom mjestu. Nasuprot tome, dvostruko reducirani i protonirani Q_B odstupa od mjesta vezanja i te ga odmah zamjenjuje nova molekula plastokinona, što dovodi do toga da se ova molekula više smatra supstratom nego čvrsto vezanim kofaktorom. Iako su kemijski identični, Q_A i Q_B pokazuju razlikovne redoksne potencijale, nužne za potenciranje PSII elektronskog prijenosa i fino podešavanje povratnih rekombinacijskih reakcija. Različita funkcionalna i redoks-svojstva plastokinonskih molekula PSII u velikoj su mjeri određene međudjelovanjem s okolinom kao što je H-vezanje, hidrofobne interakcije, π-slaganje (Lambreva i sur., 2014).



Slika 3. Shematski prikaz PSII reakcijskog centra koji pokazuje relativni položaj plastokinona Q_A, Q_B i Q_C kao crvene štapiće. Također su prikazani klorofili, feofitini i karotenoidi (u zelenim, plavim i narančastim štapićima). Klaster Mn_4CaO_5 i nehemalni željezni atom predstavljeni su ljubičastim i crvenim kuglicama. D1 i D2 okosnica su prikazana kao plava i žuta vrpca (preuzeto i prilagođeno prema Labreva i sur., 2014).



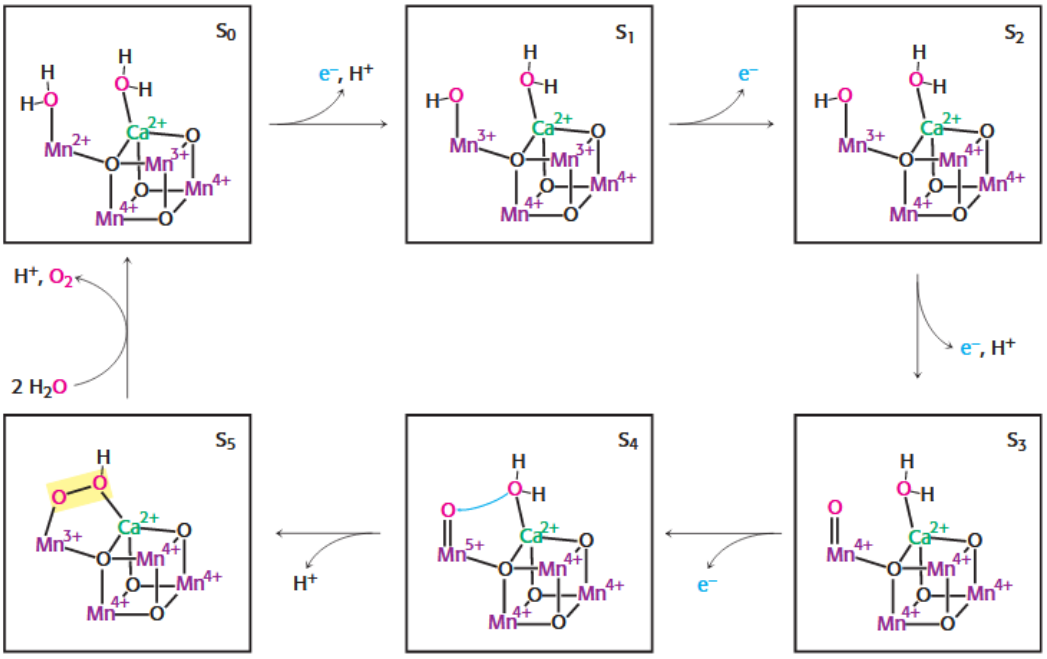
Slika 4. Detaljni prikaz plastokinona Q_A (lijevi dio slike), Q_B (središnji dio slike) i Q_C (desni dio slike). Ostaci spomenuti u tekstu prikazani su kao štapići obojeni tipom atoma (preuzeto i prilagođeno prema Labreva i sur., 2014).

2.5 Kisik razvijajući kompleks (OEC)

Kisik razvijajući kompleks je mjesto oksidacije vode. To je okso-metalni skupina molekula koje se sastoje od četiri manganova iona (u oksidacijskim stanjima u rasponu od +2 do +4) i jednog dvovalentnog iona kalcija. Kada oksidira vodu, proizvodi kisik i protone, te redom isporučuje četiri elektrona iz vode u tirozinski (D1-Y161) bočni lanac, a zatim sam P680. Struktura kisik razvijajućeg kompleksa još uvijek je sporna. Rezultati dobiveni rendgenskom kristalografijom su osobito kontroverzni, jer postoje dokazi da se atomi mangana reduciraju pomoću visoko-intenzivnih X-zraka, mijenjajući promatranu OEC strukturu. Međutim, kristalografija u kombinaciji s nizom drugih (manje štetnih) spektroskopskih metoda kao što su EXAFS i elektronska paramagnetska rezonancija dale su prilično jasnu ideju o strukturi klastera (Ferreira i sur., 2004).

Jedna je mogućnost oblik kocke. Godine 2011. OEC PSII je istraživan i otkriveni su pet atoma kisika koji služe kao okso mostovi te povezuju pet atoma metala i četiri molekule vode vezane za klaster Mn_4CaO_5; U svakom monomeru fotosustava II pronađeno je više od 1300 molekula vode, od kojih neki formiraju velike vodikove mreže koje mogu poslužiti kao kanali za protone, molekule vode ili kisika.

Središte OEC-a u svakom monomeru je Mn_4CaO_5 klaster, koji se ima oblik iskrivljene stolice i leži u tilakoidnom prostoru. Glavni dijelovi tog centra su dva iona kalcija i četiri iona mangana (slika 5). Manganovi ioni su sposobni opstati u različitim oksidacijskim stanjima i stvoriti veze sa spojevima koji sadrže kisik. U tom manganskom središtu dvije molekule vode se oksidiraju u jednu molekulu kisika (Berg i sur., 2013).



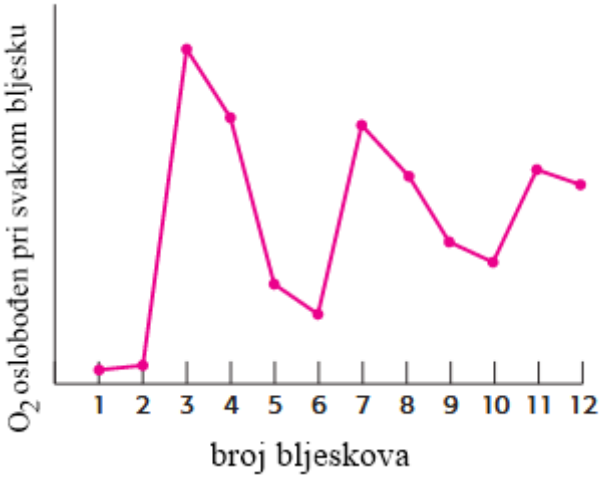
Slika 5. Moguća shema stvaranja kisika u manganskom središtu. Pretpostavljena struktura manganskog središta izgrađenog od četiriju manganova iona. Prikazan je i jedan kalcijev ion, a mnogi su drugi ligandi radi jasnoće izostavljeni. U središte koje se oksidira uklanja se jedan po jedan elektron. Sve dok dvije vezane molekule vode ne stvore molekulu O_2, koja se tada otpušta iz središta. Tirozinski ostatak (nije prikazano) sudjeluje u spregnutom prenošenju elektrona i protona. Strukture su označene sa S_0 do S_4 da bi se pokazao broj elektrona koje treba ukloniti (preuzeto i prilagođeno prema Berg i sur., 2013).

3. FUNKCIJA FOTOSUSTAVA II

3.1 Razdvajanje vode

Fotosintetsko cijepanje ili razdvajanje vode (ili evolucija kisika) jedna je od najvažnijih reakcija na planeti, budući da je izvor gotovo sveukupnog kisika atmosfere. Štoviše, umjetno fotosintetsko razdvajanje vode može doprinijeti učinkovitoj upotrebi sunčeve svjetlosti kao alternativnog izvora energije.

Oksidacija vode na molekularni kisik zahtijeva ekstrakciju četiri elektrona i četiri protona iz dvije molekule vode (slika 6). Eksperimentalno je dokazano da se kisik oslobađa putem cikličke reakcije kompleksa razvijanja kisika (OEC) unutar jednog PSII (Joliot i sur., 2003). Pokazali su da ako je fotosintetički materijal prilagođen tami (više biljke, alge i cijanobakterije) izložen nizu pojedinačnih bljeskovima svjetla, detektira se nastanak kisika s tipičnim razdobljem - četiri prigušene oscilacije s maksimumima na trećoj, sedmoj i jedanaestoj bljeskalici i s minimumima na prvoj i petoj bljeskalici. Na temelju ovog eksperimenta, (Bessel Kok i sur., 1970) uveli su ciklus od pet bljeskovitih induciranih prijelaza tzv. S-stanja, opisujući četiri redoksna stanja OEC-a: kada su četiri oksidacijska ekvivalenta pohranjena (na S_4-stanje), OEC se vraća u osnovni S_0-stanje. U nedostatku svjetla, OEC će se "opustiti" u stanje S_1; Stanje S_1 se često opisuje kao "tamno stabilno". S_1 stanje se uglavnom sastoji od manganovih iona s oksidacijskim stanjima Mn_3^+, Mn_3^+, Mn_4^+, Mn_4^+. Konačno, Jablonsky i Lazar predložili su među-S-stanje kao regulatorni mehanizam i vezu između S-stanja i tirozina Z (Vermaas, 1993).



Slika 6. Za stvaranje jedne molekule kisika potrebna su četiri fotona. Maksimalno oslobođenje O_2 događa se nakon svakog trećeg, sedmog i jedanaestog bljeska jer su mraku prilagođeni kloroplasti u S_1 stanju: stanje s jednim reduciranim elektronom (preuzeto i prilagođeno prema Berg i sur., 2013).

3.2 Aktivni redoks ostatci tirozina u fotosustavu II

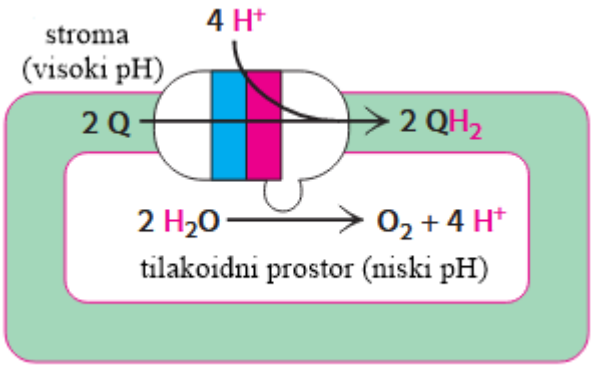
Tirozinski ostatak (Z) funkcionira kao kanal s jednim elektronom između sustava za razdvajanje vode i P680. U oksidiranom obliku, i Z i spori donor D, dovode do karakterističnih signala elektronske paramagnetne rezonancije (EPR) te se tako mogu detektirati. Taj tirozinski ostatak podjedinice D1 u fotosustavu II (Z) je neposredni donor elektrona, pri čemu nastaje radikal tirozina. Tirozinski radikal uklanja elektrone s manganovih iona, što uzrokuje uklanjanje elektrona s vode da bi nastao O_2 i H^+. Dakle, za izdvajanje četiriju elektrona iz molekule vode potrebna je apsorpcija četiriju fotona. Četiri se elektrona, koji potječu iz vode, upotrebljavaju za redukciju dviju molekula oksidiranog plastokinona (Q) u reducirani plastokinol (QH_2). Energija dvaju fotona sigurno je i učikovito pohranjena u obliku redukcijskog potencijala QH_2 (Vermaas, 1993).

3.3 Primarni donor P680

P680 ili primarni donor fotosistema II (gdje P označava pigment) odnosi se na bilo koji od dva posebna dimera klorofila D1 ili D2. Oni su pobuđeni kao da su jedna molekula. Broj 680 je njegov maksimum apsorpcije u crvenom dijelu vidljivog spektra (680 nm). Primarni donor prima pobuđenu energiju ili apsorbirajući foton odgovarajuće frekvencije (boja) ili prijenosom pobuđene energije iz drugih klorofila unutar fotosustava II. Tijekom pobude elektrona, elektron je pobuđen na višu razinu energije. Taj elektron naknadno je uhvaćen primarnim akceptorom elektrona, molekule feofitina koji se nalazi unutar fotosustava II kod P680. Oksidirani P680 ($P680^+$) naknadno se reducira elektronom koji potječe od vode (putem kompleksa koji razvija kisik). Oksidirani P680 ($P680^+$) je najjače poznato biološko sredstvo za oksidaciju. Procjenjuje se da je redoksni potencijal ~ 1,3 V. To omogućava oksidaciju vode tijekom fotosinteze (Rappaport F i sur., 2002).

3.4 Smjer protonskog gradijenta

Fotosustav II prolazi kroz tilakoidnu membranu, tako da se mjesto redukcije kinona nalazi s stromalne strane, dok mangansko središte, gdje se oksidira voda, leži u tilakoidnome prostoru. Stoga dva protona koja se rabe za redukciju Q u QH_2 potječu iz strome, a četiri protona koja se oslobađaju pri oksidaciji vode ulaze u tilakoidni prostor (slika 7).



Slika 7. Smjer protonskog gradijenta. Fotosustav II otpušta protone u tilakoidni prostor, a uzima ih iz strome. Rezultat toga je stvaranje gradijenta protona kroz tilakoidnu membranu s viškom protona (niski pH) s unutrašnje strane (preuzeto i prilagođeno prema Berg i sur., 2013).

Takva raspodjela protona, koja je posljedica viška protona u tilakoidnome prostoru u odnosu na situaciju u stromi, stvara gradijent protona kroz tilakoidnu membranu. Elektroni nadalje protječu u fotosustav I putem citokrom bf kompleksa (Berg i sur., 2013).

4. ZAKLJUČAK

Fotosustav II je prvi kompleks u svjetlu ovisne reakcije fotosinteze. Nalazi se u tilakoidnoj membrani biljaka, algi i cijanobakterija. Unutar fotosustava, enzimi hvataju fotone svjetlosti te pobuđuju elektrone koji se zatim prenose kroz različite koenzime i kofaktore da bi se reducirao plastokinon na plastokinol. Pobuđeni elektroni zamjenjuju se oksidirajućom vodom kako bi se stvorili vodikovi ioni i molekularni kisik. Obnavljanjem izgubljenih pobuđenih elektrona sa sustavom razdvajanja vode, fotosustav II osigurava elektrone za sve reakcije u fotosintezi. Ioni vodika (protoni) koji nastaju oksidacijom vode pomažu pri stvaranju gradijenta protona koji se koristi za ATP sintazu da se stvori ATP. Pobuđeni elektroni koji se prenose na plastokinon konačno se koriste za redukciju $NADP^+$ u NADPH ili se koriste u cikličkoj fotofosforilaciji. Fotosintetsko cijepanje ili razdvajanje vode (ili evolucija kisika) jedna je od najvažnijih reakcija na planeti, budući da je izvor gotovo cjelokupnog kisika atmosfere. Moguće je da će objašnjenje mehanizma za cijepanje vode biti važno za dizajn umjetnog katalizatora sposobnog podijeliti vodu pomoću energije iz sunca, konačnog izvora čiste i obnovljive energije. Osim toga, detaljne strukturalne i funkcionalne informacije o ulogama proteinskih podjedinica, aminokiselina koje su uključene u razdvajanje vode, kanale protona, vode i kisika u PSII moći će biti genetički modificirani, što zauzvrat može dovesti do poboljšanja PSII funkcija i time veće produktivnosti biljke ili bolju prilagodbu nepovoljnim uvjetima okoliša.

Istraživanje fotosustav II zahtijeva primjenu i suradnju mnogih znanstvenih disciplina. Veliki broj biokemijskih, biofizičkih i fizioloških mjerenja nisu rezultirali primjenom bilo koje od disciplina pojedinačno. Vjerojatno je da taj trend povećanog značaja za interdisciplinarnu obuku i interese nije ograničen samo na istraživanja fotosinteze, već je jednako važan za mnoga druga područja biološke znanosti. Ovo područje u budućnosti predstavlja veliki izazov za znanstvenike i one koji će to tek postati.

5. LITERATURA

Barber, J. (2014) Photosystem II: Its function, structure, and implications of artificial photosynthesis. Biochemistry (Moscow) 79(3): 185-196.

Berg, J. M., Tymoczko, J. L., Stryer, L. (2013) Biokemija. Šesto izdanje, Zagreb, Školska knjiga HR.

Bricker, T. M. (1990) The structure and function of Cpa-1 and CP-a2 in photosystem II. Photosynthesis Research 24: 1-13.

Diner, B. A., Rappaport, F. (2002) Structure, dynamics, and energetics of the primary photochemistry of photosystem II of oxygenic photosynthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 53: 551-80.

Ferreira, K. N., Iverson, T. M., Maghlaoui, K., Barber, J., Iwata, S. (2004) Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. Science 303(5665): 1831-8.

Hankamer, B., Barber, J. (1997) Structure and membrane organization of photosystem II in green plants. Annu**.** Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48: 541-71.

Joliot, P. (2003) Period-four oscillations of the flash-induced oxygen formation in photosynthesis. Photosyn. 76(1-3): 65-72.

Kok, B., Forbush, B., McGloin, M. (1970) Cooperation of charges in photosynthetic O2 evolution-I. A linear four step mechanism. Photochem. Photobiol. 11(6): 457-75.

Lambreva, M. D., Russo, D., Polticelli, F., Scognamiglio, V., Antonacci, A., Zobnina, V., Campi, G., Rea, G. (2014) Structure/function/dynamics of photosystem II plastoquinone binding Sites. Current Protein and Peptide Science 15: 285-295.

Minagawa, J., Takahashi, Y. (2004) Structure, function and assembly of photosystem II and its light-harvesting proteins. Photosynthesis Research 82: 241-263

Nelson, N., Yocum, C. (2006) Structure and function of photosystems I and II. Annu. Rev. Plant Biol. 57: 521-65.

Pevalek-Kozlina, B. (2003) Fiziologija bilja. Zagreb, Profil International.

Rochaix, J., Erickson, J.. (1988) Function and assembly of photosystem II: genetic and molecular analysis. Trends in Biochemichal Science 2: 56-59.

Shen, J. (2015) The structure of photosystem II and the mechanism of water oxidation in photosynthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 66: 4.1-4.26.

Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J. R., Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. Nature 473(7345): 55-60.

Vermaas, W. (1993) Molecular-biological approaches to analyze photosystem II structure and function. Annu. Rev. Plant Biol. 44: 457-81.

Mrežne stranice

Web1. DaSilva, P., Mercey, D.: Photosystem II, the oxygenic protein-cofactor complex of photosynthesis. http://earth.callutheran.edu/Academic_Programs/Departments/BioDev/omm/jsmolnew/psII/psii.html#II (9.7.2018.)