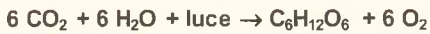


SCHEDA 6.1

LA FOTOSINTESI (L. Trainotti e A. Valletta)

La fotosintesi è l'unico processo biologico capace di raccogliere l'energia elettromagnetica proveniente dal sole e di trasformarla in energia chimica. La fotosintesi è effettuata dagli organismi fotoautotrofi (procarioti fotosintetici, alghe e piante), che possiedono strutture cellulari ed enzimi capaci di catturare l'energia luminosa ed utilizzarla per sintetizzare composti organici altamente energetici (zuccheri) a partire da molecole inorganiche (CO_2 e H_2O). L'ossigeno molecolare (O_2) liberato durante la fotosintesi è un prodotto di scarto. Si può semplificare l'intero processo con la seguente reazione:

Reazione complessiva della fotosintesi



$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ è la formula generica di un esoso, ovvero uno zucchero a 6 atomi di C come il glucosio, che è il monomero di polimeri di riserva come l'amido, o strutturali come la cellulosa. Inoltre, il glucosio può essere rapidamente convertito in fruttosio, un altro esoso, con il quale si condensa a dare il saccarosio, il principale zucchero di trasporto. Va tuttavia sottolineato che il prodotto della fotosintesi sono zuccheri-fosfati a tre atomi di carbonio (triosofosfati), ovvero la gliceraldeide-3-fosfato e il suo isomero diidrossiacetone-fosfato. Gli organismi fotoautotrofi sono in grado, grazie a una moltitudine di vie biosintetiche, di ottenere tutti i composti organici di cui necessitano a partire dai triosofosfati.

Negli eucarioti le reazioni della fotosintesi hanno luogo nel cloroplasto. Il processo è generalmente suddiviso in due fasi: la **fase luminosa** che avviene nelle membrane dei tilacoidi e la **fase di organizzazione del carbonio** (anche definita impropriamente "fase oscura") localizzata nello stroma. La fotosintesi è un processo fortemente endoergonico (richiede 2840 KJ per mole glucosio) in cui il carbonio passa da un grado di riduzione zero ($R_{\text{CO}_2}=0$) a un grado di riduzione 1 ($R_{\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6}=1$). Durante la fase luminosa vengono prodotte molecole di **adenosina trifosfato** (ATP) e **nicotinammide adenina dinucleotide fosfato** (NADPH). L'energia fornita dall'idrolisi dell'ATP e il

potere riducente del NADPH prodotti nella fase luminosa vengono sfruttati nella fase di organizzazione del C per la sintesi di triosofosfati (Fig. 6.1.1).

Fase luminosa

Gli organismi fotosintetici sono in grado di assorbire l'energia elettromagnetica proveniente dalle lunghezze d'onda dello spettro visibile della radiazione solare grazie a speciali molecole, definite **pigmenti fotosintetici** (par. 6.5). Nelle alghe verdi e nelle piante i pigmenti fotosintetici sono la **clorofilla a**, la **clorofilla b** e i **carotenoidi**. La clorofilla a è il **pigmento fondamentale**, mentre la clorofilla b e i carotenoidi sono definiti **pigmenti accessori**. La funzione dei pigmenti accessori è ampliare lo spettro delle lunghezze d'onda utilizzabili per la fotosintesi. La clorofilla a è presente in tutti gli organismi fotosintetici. Nei diversi organismi fotosintetici si possono trovare diversi pigmenti accessori, quali clorofilla c nelle alghe brune e nelle diatomee, batterioclorofilla nei batteri purpurei, clorobium-clorofilla nei solfobatteri verdi e ficobiline nei cianobatteri e nelle alghe rosse.

I pigmenti fotosintetici sono localizzati sulle membrane tilacoidali. Questi non sono disposti casualmente, ma sono inseriti in speciali strutture, costituite principalmente da proteine e pigmenti, definite **fotosistemi** (Fig. 6.1.2). In ciascun fotosistema possono essere distinti i pigmenti del **complesso antenna** (carotenoidi e clorofille) da quelli del **centro di reazione** (molecole di clorofilla a definite "clorofille speciali"). I primi hanno la funzione di captare l'energia elettromagnetica proveniente dal sole e di trasferirla per risonanza fino al centro di reazione, ossia il cuore del fotosistema, dove avviene l'ossidazione e la successiva riduzione delle clorofille speciali. Nelle piante si trovano due fotosistemi: il **fotosistema I** (PSI) e il **fotosistema II** (PSII). I centri di reazione del PSI e del PSII sono anche rispettivamente definiti P_{700} e P_{680} . La P è l'iniziale del termine "pigmento", mentre le cifre al pedice si riferiscono alle lunghezze d'onda, espresse in nanometri, alle quali tali pigmenti hanno i picchi massimi di assorbimento dell'energia luminosa.

Nel PSII, l'energia luminosa può essere assorbita

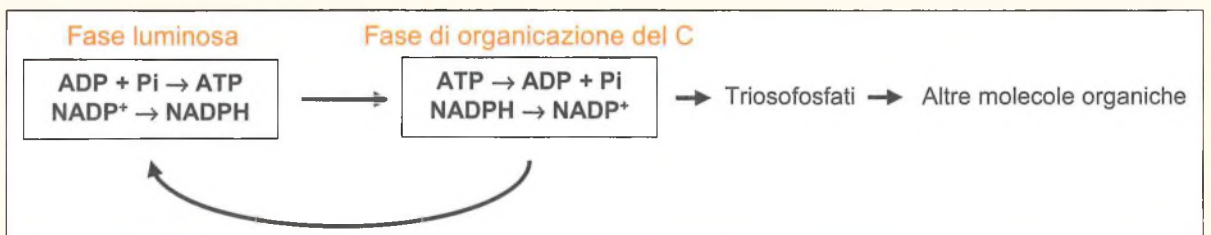


FIGURA 6.1.1

Vedi testo.

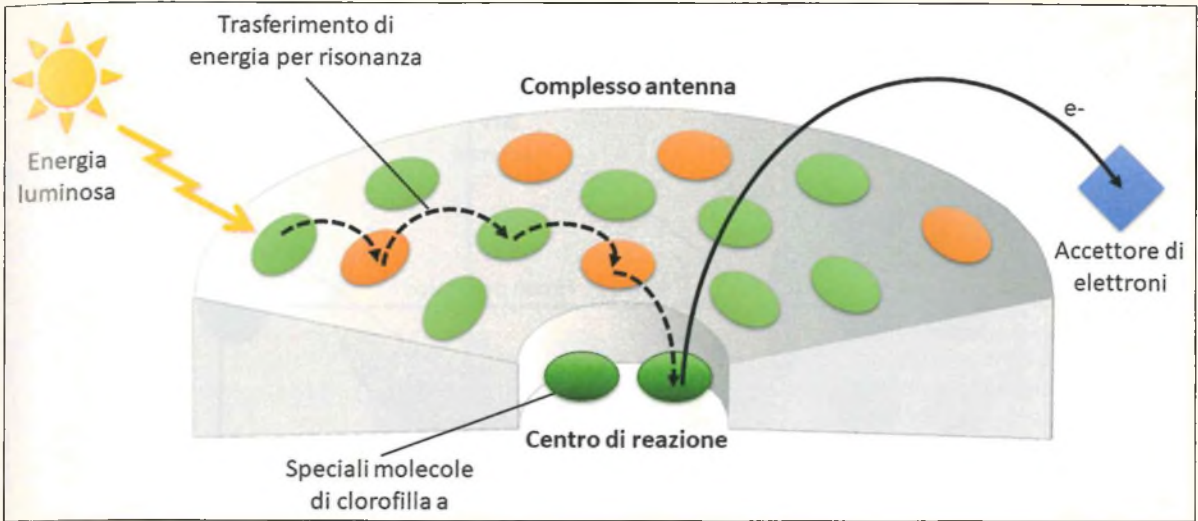
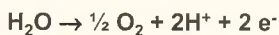


FIGURA 6.1.2

L'energia luminosa assorbita da una molecola del complesso antenna viene trasferita per risonanza, ovvero senza trasferimento di carica, da un pigmento all'altro, fino a raggiungere il centro di reazione, dove determina la separazione di carica, ovvero il trasferimento di un elettrone da una delle molecole di clorofilla speciale ad una molecola che farà da accettore di quell'elettrone. La clorofilla speciale del centro di reazione si ossida, mentre l'accettore si riduce (disegno di A. Valletta).

direttamente dalle molecole del P_{680} , oppure grazie al trasferimento per risonanza dell'energia da uno o più pigmenti del complesso antenna. Quando le molecole di clorofilla speciale del P_{680} assorbono un'adeguata quantità di energia si ossidano, ossia perdono elettroni. Il buco elettronico viene colmato da una serie di reazioni di ossidoriduzione nelle quali il donatore finale di elettroni è l'acqua. La reazione di ossidazione dell'acqua è tra quelle a potenziale maggiore in biologia ed è indicata come **fotolisi dell'acqua**.

Fotolisi dell'acqua



↓
Accumulo nel lume tilacoidale

È proprio a seguito di tale reazione che nella fotosintesi viene generato ossigeno. I protoni derivanti dalla fotolisi dell'acqua vengono accumulati nel lume tilacoidale e contribuiscono a generare un gradiente protonico tra il lume stesso e lo stroma.

Gli elettroni persi dalle molecole del P_{680} vengono trasferiti ad una molecola definita **accettore primario**, la feofitina (una molecola di clorofilla a modificata), che conseguentemente viene ridotta. Successivamente la feofitina si ossida, trasferendo gli elettroni a una serie di molecole (plastochinoni, complesso del citocromo b_6/f e plastocianina), che prima si riducono e poi velocemente si ossidano. Nel loro complesso queste molecole costituiscono una catena di trasporto degli elettroni, ossia un sistema in grado di condurre passo per passo gli elettroni dal PSII al PSI. Nell'ossidazione del citocromo b_6/f , ulteriori protoni vengono trasportati dallo stroma al lume del tilacoide, contribuendo alla genesi del gradiente protonico tra lume e stroma (Fig. 6.1.3).

Il gradiente protonico tra lume e stroma, generato dalla fotolisi dell'acqua e dall'ossido-riduzione del citocromo b_6/f , viene sfruttato per generare ATP. Sulla membrana dei tilacoidi è infatti presente un complesso enzimatico, **ATP sintetasi** (Fig. 6.1.4), che costituisce un canale attraverso il quale i protoni

Catena di trasporto degli elettroni dal PSII al PSI

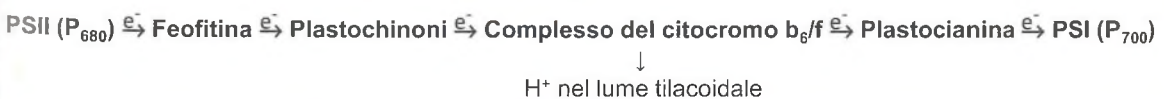


FIGURA 6.1.3

Vedi testo.

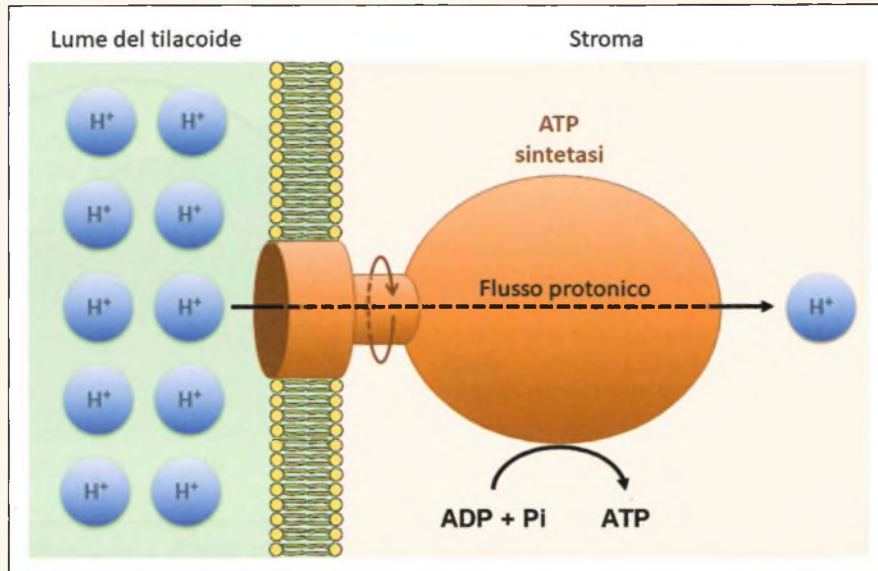


FIGURA 6.1.4

Sintesi di ATP mediante fotofosforilazione ad opera del complesso enzimatico ATP sintetasi (disegno di A. Valletta).

possono fluire secondo gradiente. L'energia associata al flusso protonico viene sfruttata per sintetizzare ATP a partire da *adenosina difosfato* (ADP) e fosfato inorganico (P_i), secondo il meccanismo chemiosmotico proposto da Mitchell negli anni '60. Per distinguerlo dall'analogo processo che si verifica nel mitocondrio, nel caso della fotosintesi si parla di *fotofosforilazione*.

Anche nel PSI, l'energia luminosa può essere assorbita direttamente dalle molecole del centro di reazione oppure grazie al trasferimento per risonanza dalle molecole del complesso antenna. Anche qui, l'assorbimento di energia causa l'ossidazione delle molecole del centro di reazione e la riduzione di un accettore primario di elettroni (una molecola di clorofilla a modificata, simile alla feofitina). Tuttavia, il buco elettronico nel centro di reazione non viene rimpiazzato dalla fotolisi dell'acqua, ma dagli elettroni provenienti dal PSII. Questi fluiscono poi attraverso una seconda catena di trasporto degli elettroni, che li convogliano sul $NADP^+$, riducendolo a NADPH (Fig. 6.1.5).

I livelli energetici dei trasportatori durante il trasferimento di elettroni dall'acqua al $NADP^+$ è energizzato a livello dei due fotosistemi, il P_{680} e il P_{700} , ed è rappresentato dal cosiddetto schema a Z, mostrato in Fig. 6.1.6. Come si vede, un singolo evento di energizzazione sarebbe sufficiente a consentire il passaggio degli elettroni dall'acqua al $NADP^+$, ma il gradiente sarebbe così basso da rendere le reazioni reversibili. I due eventi di energizzazione, invece, rendono il gradiente di ossido-riduzione tra un trasportatore e il successivo sufficientemente elevato da rendere il flusso di elettroni unidirezionale.

Fase di organizzazione del C

Nella fase di organizzazione del C, l'ATP e il NADPH prodotti nella fase luminosa vengono utilizzati per ridurre il carbonio della CO_2 e per sintetizzare zuccheri semplici. Le reazioni di organizzazione sono catalizzate da enzimi localizzate nello stroma ed organizzate in un ciclo detto di *Calvin* (dal nome del suo scopritore) o "riduttivo dei pentosi fosfati" (ciclo PCR). Il primo passaggio del ciclo di Calvin consiste

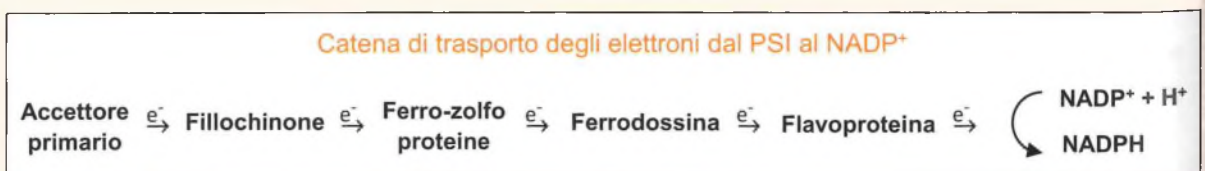


FIGURA 6.1.5

Vedi testo.

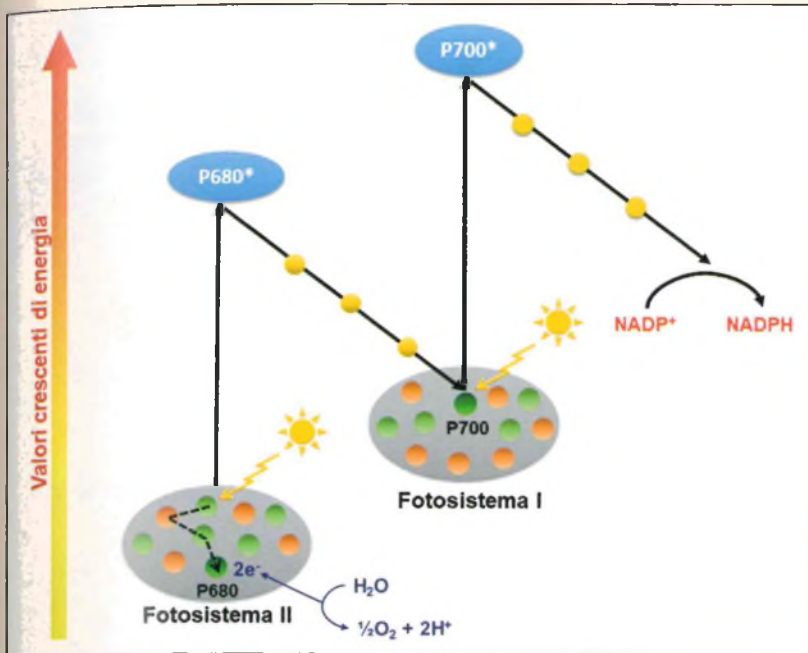


FIGURA 6.1.6

Lo schema a Z mostra i livelli energetici dei trasportatori durante il trasferimento di elettroni dall'acqua al NADP⁺. I tratti ascendenti indicano i momenti di energizzazione del trasporto a livello del fotosistema II (P680 che diventa P680*) e fotosistema I (P700 che diventa P700*) mediati dall'energia luminosa e i discendenti diminuzioni di energia potenziale per il trasferimento degli elettroni da un trasportatore al successivo (disegno di A. Valletta).

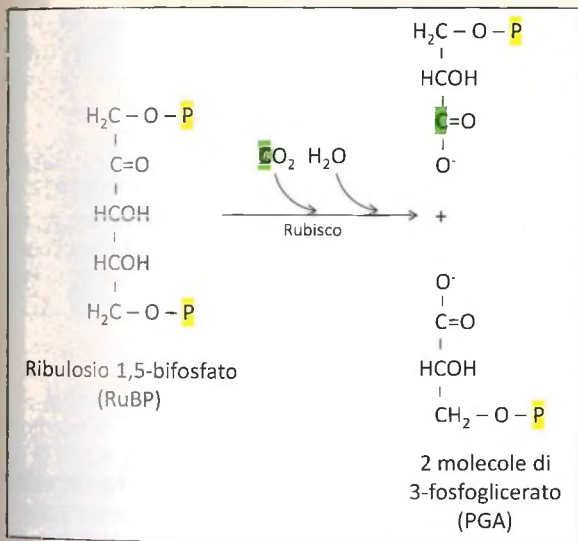


FIGURA 6.1.7

Vedi testo.

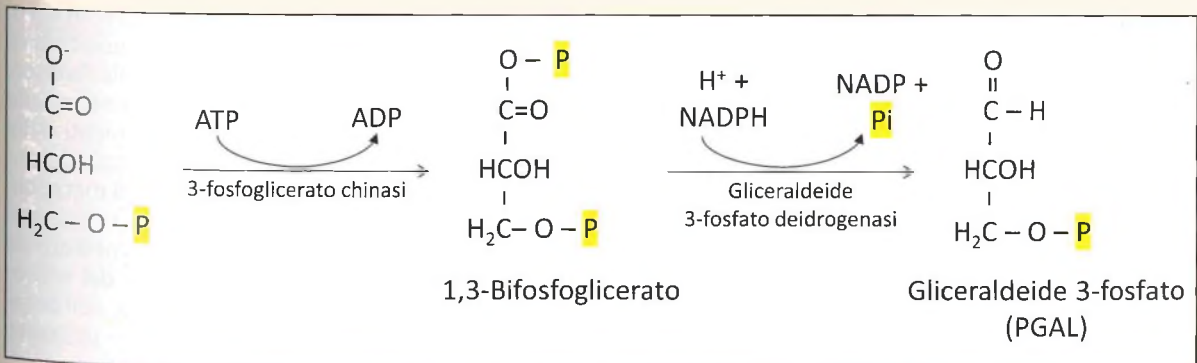
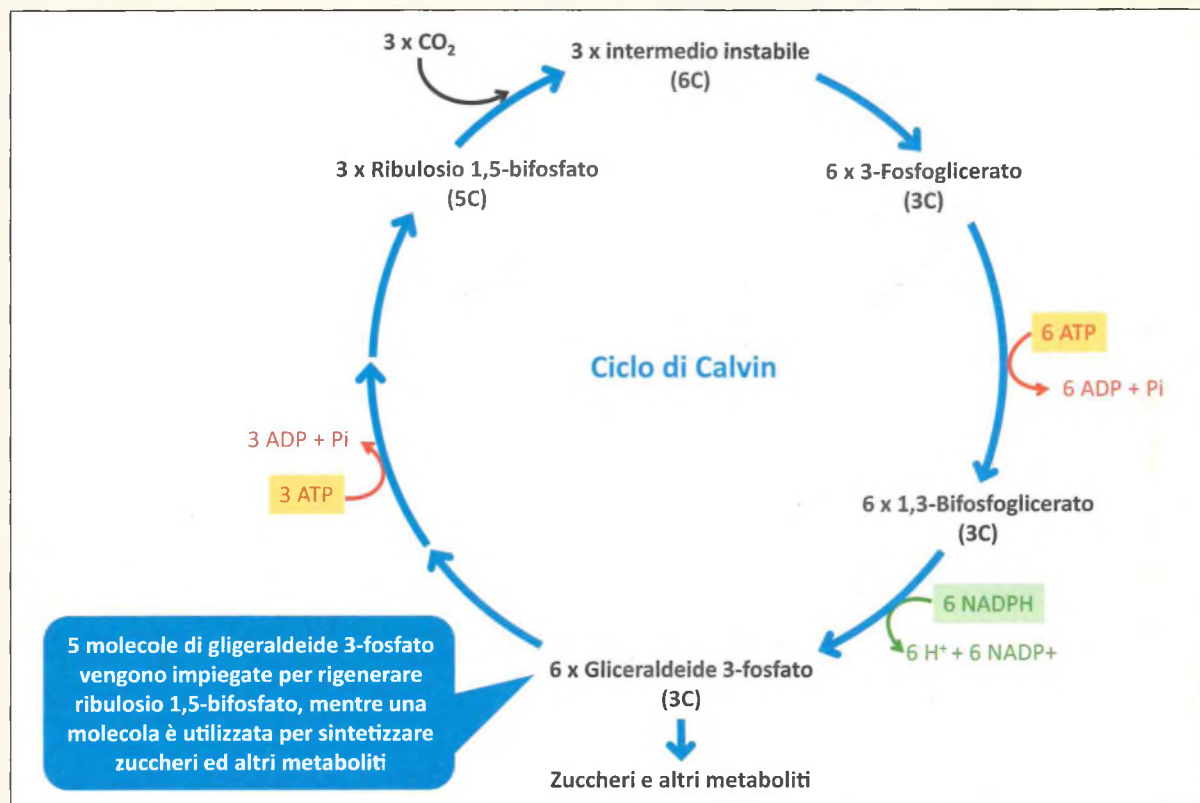


FIGURA 6.1.8

Vedi testo.

**FIGURA 6.1.9**

Ciclo di Calvin. Per formare una molecola di gliceraldeide 3-fosfato (PGAL), una molecola di zucchero a tre atomi di carbonio, sono necessari tre giri completi del ciclo di Calvin. L'energia necessaria viene fornita sotto forma di ATP e NADPH, generati durante la fase luminosa. Nell'intero processo si possono distinguere 3 fasi: 1) la carbossilazione in cui la CO_2 si lega al ribuloso 1,5-bifosfato, 2) la riduzione in cui il 3-fosfoglicerato viene fosforilato dall'ATP e poi ridotto dal NADPH a gliceraldeide 3-fosfato e 3) la rigenerazione in cui il ribuloso 1,5-bifosfato, accettore di CO_2 viene rigenerato. La PGAL rappresenta il substrato di partenza per la sintesi di zuccheri ed altri metaboliti.

nella carbossilazione del ribuloso 1,5-bifosfato (RuBP), uno zucchero a 5 atomi di carbonio. La carbossilazione è catalizzata dall'enzima più abbondante in natura, la Rubisco (ribuloso bifosfato carbossilasi/ossigenasi) che aggiunge una molecola di CO_2 al RuBP formando un composto intermedio a 6 atomi di carbonio che, essendo fortemente instabile, si scinde quasi istantaneamente in due molecole di 3-fosfoglicerato (PGA), ciascuna formata da 3 atomi di carbonio (Fig. 6.1.7).

Alla reazione di carbossilazione seguono due reazioni di riduzione, che portano alla formazione di due molecole di gliceraldeide-3-fosfato (PGAL). PGAL è il trioso che fa da mattone per la costruzione di tutti gli altri zuccheri e di molte molecole organiche (Fig. 6.1.8).

Nella PGAL il carbonio presenta il grado di riduzione che ha nel glucosio, dunque nelle successive reazioni non è richiesto il potere riducente (NADPH). La PGAL viene in parte utilizzata per la sintesi zuc-

cheri ed altri metaboliti e in parte per la rigenerazione del RuBP, che può essere utilizzato per ulteriori cicli di carbonizzazione. Il ciclo completo è riassunto in Fig. 6.1.9.

L'organizzazione di 36 molecole di CO_2 consente la sintesi del glucosio, $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ zucchero a 6 atomi di C, e la ricostituzione del pool delle 6 molecole di pentoso necessarie al funzionamento della Rubisco. Per ogni molecola di CO_2 organicata sono necessarie 3 molecole di ATP e 2 di NADPH, provenienti dalle reazioni della fase luminosa. I triosi sintetizzati durante la fotosintesi possono essere usati per il metabolismo plastidiale, ma sono anche attivamente esportati dal cloroplasto al citosol. Il trasporto è mediato da uno specifico trasportatore (traslocatore dei trioso-fosfati), inserito nella membrana interna dell'organello, che scambia trioso-fosfati con Pi, utilizzato nella sintesi di ATP.

In Fig. 6.1.10 viene presentato un quadro complessivo del processo fotosintetico.

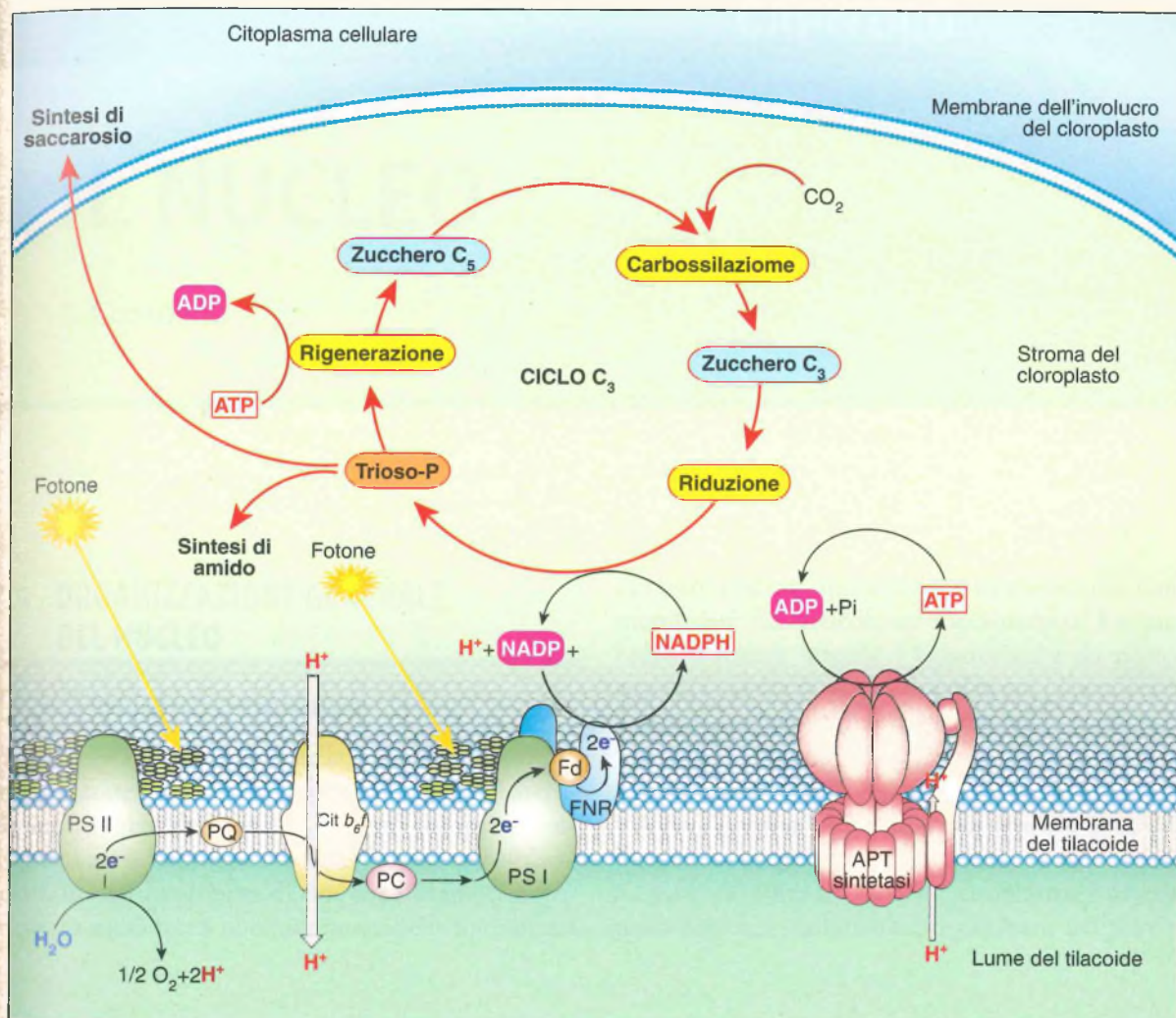


FIGURA 6.1.10

Rappresentazione schematica delle reazioni della fase luminosa (in basso) e di carbonizzazione (ciclo C₃, in alto) della fotosintesi all'interno di un cloroplasto. Nella membrana tilacoideale sono inseriti in modo vettoriale i due fotosistemi (PS I e PS II), il complesso del citocromo *b₆f* (Cit *b₆f*) e l'ATP sintasi. Il trasporto di e^- dal PS II al Cit *b₆f* avviene tramite i plastochinoni (PQ, ossidati, PQH₂, ridotti), e dal Cit *b₆f* al PS I attraverso la proteina del lume plastocianina (PC). Associate alla porzione stromatica del PS I ci sono le proteine ferredossina (Fd) e ferredossina-NADP reduttasi (FNR), che trasferisce gli e^- al NADP⁺, riducendolo a NADPH. La fotolisi dell'acqua avviene a livello del PS II. Nello stroma avviene il ciclo di Calvin. L'eccesso di triosi viene trasportato nel citosol attraverso il traslocatore dei trioso-fosfati, posto sulla membrana interna del cloroplasto.