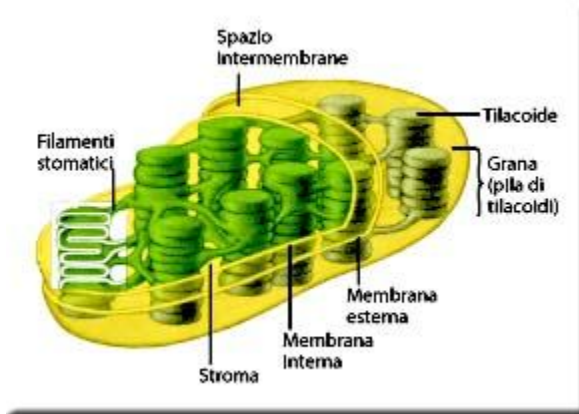


FOTOSINTESI CLOROFILLIANA

(fase luminosa)

La fotosintesi clorofilliana è il meccanismo biochimico degli organismi autotrofi che trasforma l'energia luminosa in energia chimica, queste reazioni avvengono in corrispondenza dei tilacoidi (introflessioni della membrana dei cloroplasti) che si organizzano in grana all'interno del cloroplasto.

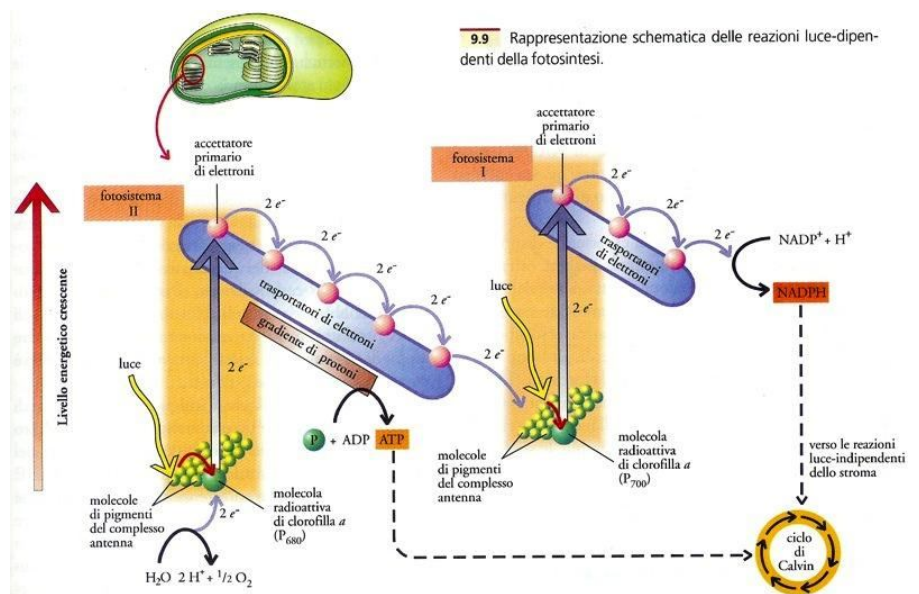


Nei tilacoidi la clorofilla e le altre molecole sono ammassate in unità dette fotosistemi; ogni unità contiene dalle 250 alle 400 molecole di pigmento che funzionano come antenne per catturare la luce. L'energia luminosa, quando è assorbita da uno dei pigmenti antenna, passa saltando da un pigmento all'altro del fotosistema, fino a raggiungere la clorofilla a che è considerato il centro di reazione del fotosistema.

Le conoscenze attuali indicano che nelle cellule vegetali ci sono due tipi di fotosistemi; osserviamo ora la figura incominciando dal fotosistema II in quanto agisce utilizzando elettroni posti a un livello energetico inferiore che provengono dalla fotolisi dell'acqua. $2\text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{luce}} 4\text{H}^+ + \text{O}_2 + 4\text{e}^-$

Nel fotosistema II l'energia luminosa assorbita dai pigmenti del complesso antenna è trasferita a una molecola reattiva di clorofilla detta P680 (P sta per pigmento). Questa energia spinge gli elettroni della molecola P680

verso un accettore primario di elettroni che si trova a un livello energetico superiore. Gli elettroni poi scendono dall'accettore primario, lungo una catena di trasporto di elettroni costituita da molecole trasportatrici con la seguente sequenza: pheofitina, plastochinone A, plastochinone B, complesso citocromo bf, plastocianina che trasportano gli elettroni ad un livello energetico inferiore a un livello energetico inferiore, ossia alla molecola

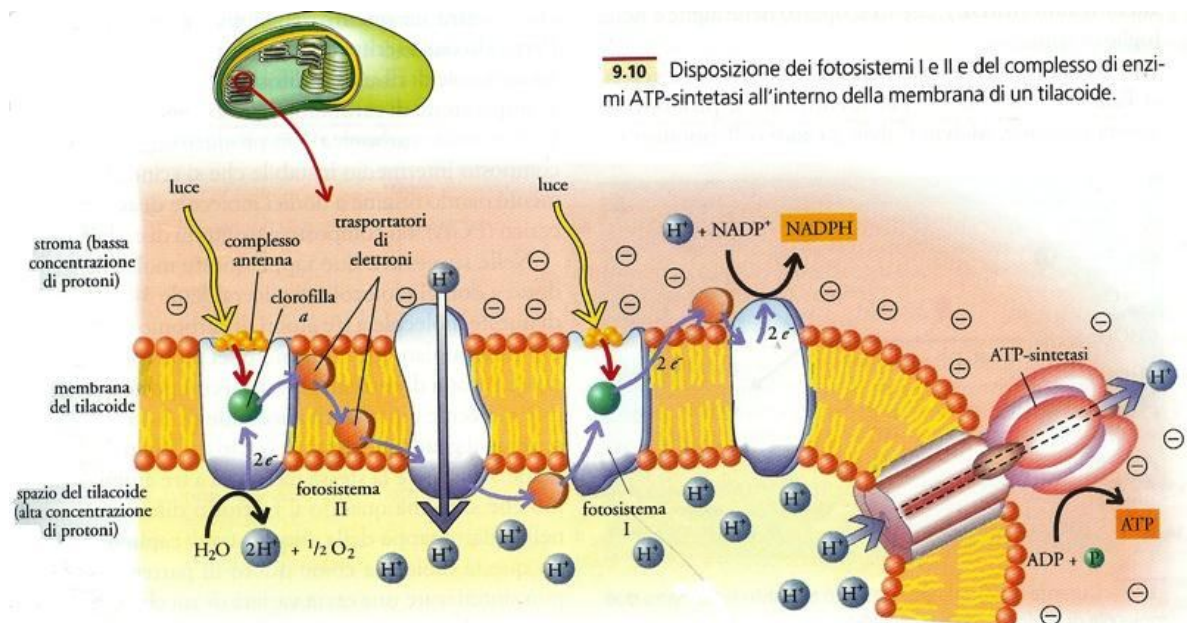


verso un accettore primario di elettroni che si trova a un livello energetico superiore. Gli elettroni poi scendono dall'accettore primario, lungo una catena di trasporto di elettroni costituita da molecole trasportatrici con la seguente sequenza: pheofitina, plastochinone A, plastochinone B, complesso citocromo bf, plastocianina che trasportano gli elettroni ad un livello energetico inferiore a un livello energetico inferiore, ossia alla molecola

attiva di clorofilla *a* del fotosistema I o P700. A mano a mano che gli elettroni scendono lungo questa catena di trasporto di elettroni costituita da: fillochinone A0, fillochinone A1, proteina ferro-zolfo, ferridossina e ferridossina NAD⁺ ossidoriduttasi. L'energia che essi liberano viene utilizzata per la sintesi di ATP. Per generare una molecola di ATP è necessario che due elettroni siano espulsi dal fotosistema II e scendano lungo la catena di trasporto verso il fotosistema I.

Nel fotosistema I la molecola reattiva di clorofilla *a* è detta P 700 poiché uno dei picchi del suo spettro di assorbimento è a 700 nanometri, una lunghezza d'onda leggermente maggiore del picco normale della clorofilla *a*. L'energia luminosa spinge gli elettroni della molecola P700 a un altro accettore primario di elettroni. Da questo accettore essi passano al NADP⁺ attraverso altri trasportatori. Un protone (H⁺) e due elettroni si combinano con una molecola di NADP⁺ per formare una molecola di NADPH. L'altro ione H⁺ liberato da ogni molecola d'acqua che si è scissa nel fotosistema II rimane in soluzione nello spazio del tilacoide. Gli elettroni rimossi dal fotosistema I sono rimpiazzati da quelli del fotosistema II. L'ATP e il NADPH rappresentano il guadagno netto delle reazioni luce-dipendenti. Per ottenere una molecola di NADPH è necessario che due elettroni siano spinti fuori dal fotosistema II e due elettroni dal fotosistema I.

Per comprendere in che modo si forma ATP mentre gli elettroni passano lungo la catena di trasporto dal fotosistema II al fotosistema I, occorre osservare attentamente la figura.



L'energia che essi liberano è utilizzata per pompare protoni dallo stroma allo spazio del tilacoide. Attraverso la membrana del tilacoide si instaura perciò un gradiente di protoni; particolari enzimi, cioè i complessi ATP-sintetasi inseriti nella membrana dei tilacoidi, forniscono un canale attraverso cui i

protoni possono scendere lungo il gradiente e tornare nello stroma. Mentre ciò avviene, l'energia potenziale del gradiente elettrochimico consente la sintesi di ATP a partire da ADP. Questo processo chemiosmotico è detto fotofosforilazione ed è simile alla fosforilazione ossidativa che si svolge nei mitocondri in quanto utilizza analoghi trasportatori di elettroni ed enzimi. Durante la fotofosforilazione si svolgono contemporaneamente altri tre eventi:

1. la molecola di clorofilla P 680 che ha perso due elettroni, cerca di sostituirli subito, e ci riesce prendendoli da una molecola d'acqua, che viene privata di due elettroni e viene quindi scissa in protoni e ossigeno attraverso il meccanismo della fotolisi dell'acqua



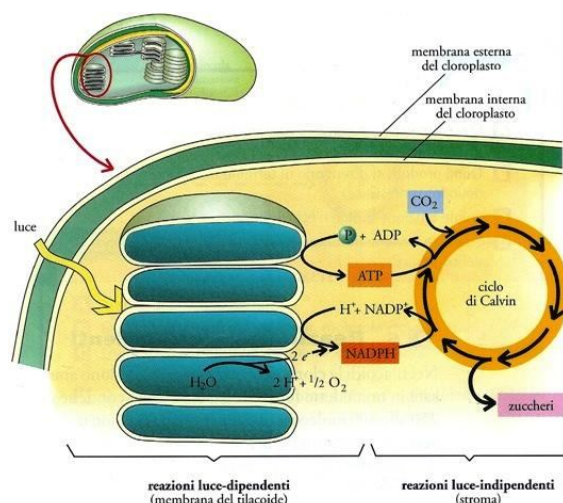
2. altra energia luminosa è catturata dalla molecola reattiva di clorofilla (P700) del fotosistema I. La molecola si ossida e gli elettroni sono spinti verso un accettore primario di elettroni dal quale passano al NADP^+ .

Due elettroni e un protone si combinano con il NADP^+ per formare il NADPH;

3. gli elettroni rimossi dalla molecola P700 del fotosistema I vengono sostituiti dagli elettroni che provengono dall' accettore primario di elettroni del fotosistema II.

Nelle reazioni luce-dipendenti, quindi, c'è un continuo flusso di elettroni dall' acqua al fotosistema II, al fotosistema I e al NADP^+ , Come ha detto il premio Nobel per la medicina Albert Szent-Gyorgyi (1893-1986):

"Ciò che sostiene la vita... è una piccola corrente elettrica mantenuta dalla luce del Sole",

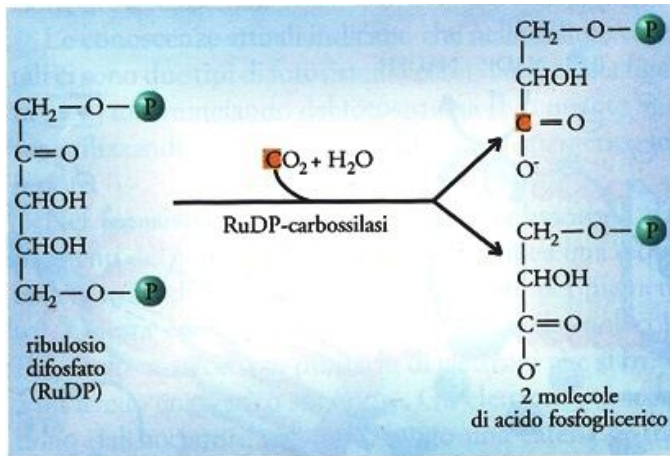


9.8 La fotosintesi avviene in due stadi: le reazioni luce-dipendenti si svolgono nelle membrane dei tilacoidi e le reazioni luce-indipendenti nello stroma.

CICLO di CALVIN (fase al buio)

L'ATP prodotta durante la fotosintesi clorofilliana viene utilizzata nel ciclo di Calvin per effettuare la organizzazione del carbonio che avviene nello stroma in una serie ciclica di reazioni che prende il nome dallo scienziato che l'ha osservata per primo, il chimico statunitense Melvin Calvin. Il ciclo di Calvin è analogo al ciclo di Krebs in quanto, a ogni giro, il composto iniziale viene rigenerato. Il composto iniziale (e anche quello finale) del ciclo di Calvin è costituito da uno zucchero a cinque atomi di carbonio legato a due gruppi fosfato, il ribulosio difosfato (RuDP), che fu scoperto nelle alghe e nelle foglie di spinacio.

Il ciclo comincia quando l'anidride carbonica si lega al RuDP. Per identificare

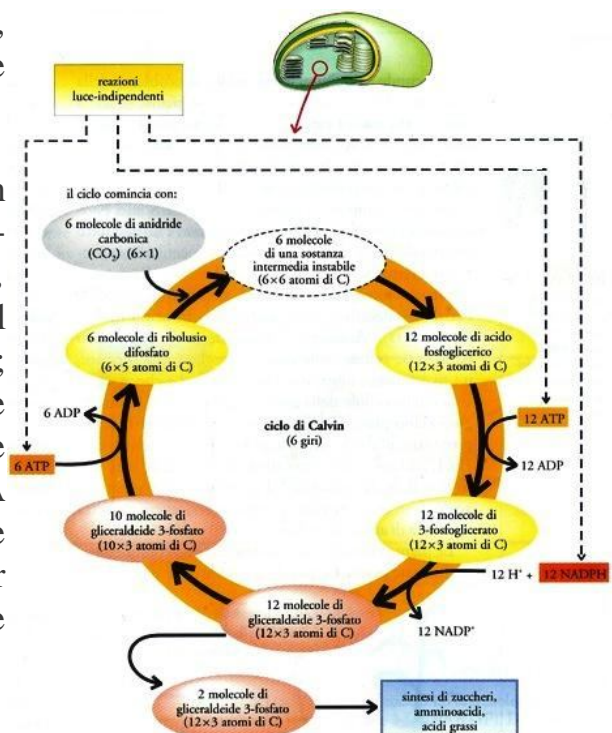


il prodotto di questa reazione, Melvin Calvin e i suoi collaboratori fecero crescere per un breve periodo di tempo alcune alghe fotosintetiche in presenza di molecole di anidride carbonica i cui atomi di carbonio erano stati resi radioattivi (fondino arancione nella figura). Il primo prodotto in cui trovarono gli atomi di carbonio marcati fu *l'acido fosfoglicerico* (PGA); ciò indicava che, quando

9.11 Durante la prima tappa del ciclo di Calvin si formano due molecole di acido fosfoglicerico (PGA).

l'anidride carbonica si lega, al RuDP, la molecola si scinde immediatamente per formare due molecole di PGA.

Questa reazione è catalizzata da un enzima specifico, la Ru-1,5DiP-carbossilasi (oggi nota come *rubisco*), che costituisce più del 15% del quantitativo proteico del cloroplasto; la RuDP-carbossilasi, in effetti, è ritenuta la proteina più abbondante sulla Terra. Ogni molecola di PGA prodotta in quest'a reazione iniziale contiene tre atomi di carbonio; per questo motivo, il ciclo di Calvin è conosciuto anche come *via del C3*.



9.12 Ciclo di Calvin. Nello schema sono riassunti sei giri, il numero necessario per ottenere due molecole di gliceraldeide 3-fosfato. L'energia che aziona il ciclo di Calvin è sotto forma di ATP e NADPH, prodotti nelle reazioni luce-dipendenti del primo stadio della fotosintesi.

Come nel ciclo di Krebs, ogni passaggio del ciclo di Calvin è catalizzato da un enzima specifico. A ogni giro completo una molecola di anidride carbonica entra nel ciclo, viene ridotta e si riforma una molecola di RuDP: tre giri del ciclo fanno entrare tre molecole di anidride carbonica, sufficienti per ottenere uno zucchero a tre atomi di carbonio, la gliceraldeide 3-fosfato (G3P).

Occorrono sei giri completi del ciclo, con l'introduzione di sei molecole di anidride carbonica, per produrre l'equivalente di una molecola di zucchero a



sei atomi di carbonio, con il glucosio. L'equazione complessiva è la seguente:

Partendo dalla scritta in alto a sinistra, si può notare che sei molecole di ribulosiodifosfato (RuDP), un composto a cinque atomi di carbonio, si combinano con sei molecole di anidride carbonica. Ciò produce sei molecole di un composto intermedio instabile che si scinde immediatamente dando origine a dodici molecole di acido fosfoglicerico (PGA), un composto a tre atomi di carbonio.

Nelle successive due tappe queste molecole sono ridotte a dodici molecole di gliceraldeide 3-fosfato. Dieci di queste molecole a tre atomi di carbonio si combinano e si riasssemblano per riformare sei molecole di RuDP a cinque atomi di carbonio (ossia, il composto iniziale). Le due molecole «in più» di gliceraldeide 3-fosfato rappresentano il guadagno netto del ciclo di Calvin. La gliceraldeide 3-fosfato è la stessa molecola a tre atomi di carbonio che si forma quando il fruttosio difosfato si scinde nella quarta tappa della glicolisi. Usando questa molecola come punto di partenza, la cellula può sintetizzare una certa varietà di zuccheri, amminoacidi e acidi grassi.

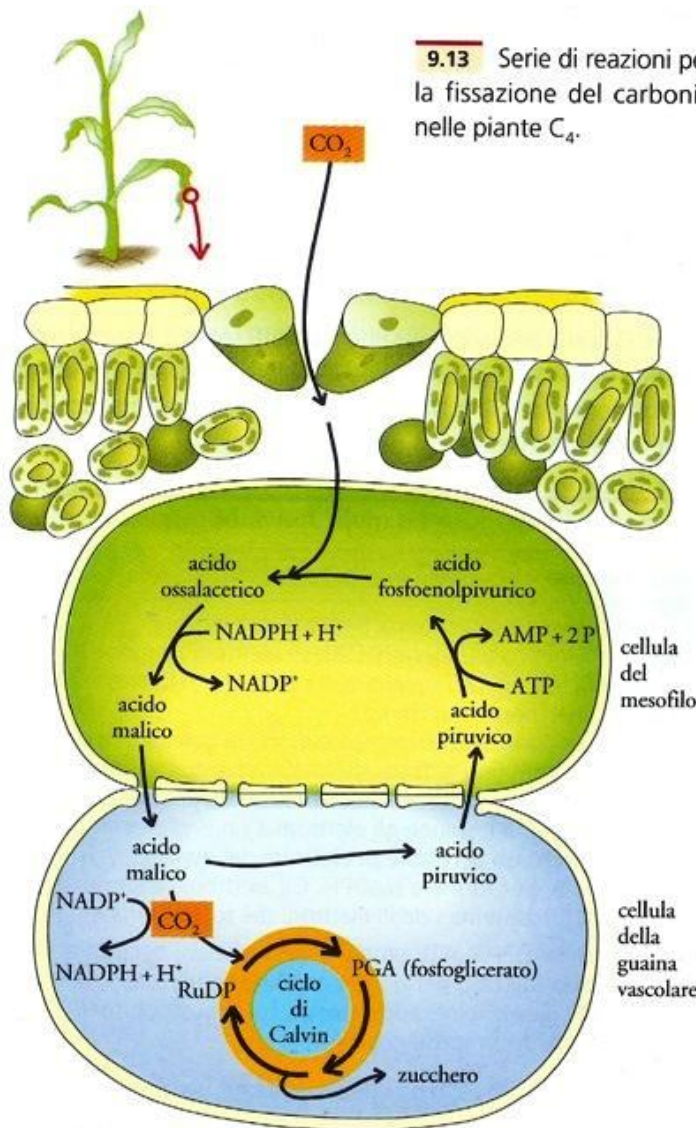
Una soluzione alla carenza di CO₂: la fotorespirazione.

In presenza di una grande quantità di anidride carbonica, il ciclo di Calvin si svolge in genere regolarmente; invece, quando nella foglia la concentrazione di anidride carbonica è bassa, se paragonata a quella dell'ossigeno, l'enzima RuDP-carbossilasi catalizza una reazione tra RuDP e ossigeno invece che tra RuDP e anidride carbonica.

Questa reazione è la prima tappa di un processo conosciuto come fotorespirazione, in cui i carboidrati vengono ossidati in presenza di luce con formazione di acqua e dell'anidride carbonica; in altre parole, la cellula si autoproduce la CO₂ di cui necessita. Tuttavia, in modo diverso dalla respirazione dei mitocondri, la fotorespirazione, infatti, non è un processo redditizio dal punto di vista energetico in quanto non produce né ATP né NADH. In alcune piante più del 50% del carbonio fissato nella fotosintesi può essere riossidato ad anidride carbonica durante il processo di fotorespirazione.

Le condizioni che possono innescare la fotorespirazione sono piuttosto comuni. l'anidride carbonica non è sempre disponibile per le cellule fotosintetiche di una pianta. Come abbiamo visto, questo gas entra nella foglia attraverso gli storni, pori specializzati che si aprono e si chiudono in seguito alla pressione dell'acqua e ad altri fattori. Quando una pianta si trova in un ambiente caldo e asciutto deve chiudere i suoi storni per conservare l'acqua; ciò impedisce il rifornimento di anidride carbonica e favorisce invece l'accumulo di ossigeno prodotto dalla fotosintesi. Come conseguenza si

hanno concentrazioni basse di anidride carbonica e alte di ossigeno, fattori che inducono la



fotorespirazione.

Una seconda soluzione: la via del C₄

Il problema della carenza di CO₂ viene risolto da alcune piante grazie a una via alternativa per catturare questo gas. In queste piante la prima tappa della fissazione del carbonio consiste nel legame tra l'anidride carbonica e un composto chiamato acido fosfoenolpiruvico (PEP), e nella formazione di un composto a quattro atomi di carbonio, l'acido ossalacetico. (L'acido fosfoenolpiruvico è un prodotto intermedio della glicolisi e l'acido ossalacetico è un prodotto intermedio del ciclo di Krebs.)

Inizialmente, nelle cellule del mesofillo della foglia, l'acido ossalacetico viene trasformato in acido malico. Attraverso i plasmodesmi l'acido malico passa nelle cellule della guaina vascolare, che formano un rivestimento intorno ai fasci vascolari e che, a differenza delle cellule della guaina delle piante C₃, contengono i cloroplasti. Qui l'acido malico è demolito in acido piruvico e anidride carbonica, che entra nel ciclo di Calvin l'acido piruvico passa attraverso i plasmodesmi verso le cellule del mesofillo, dove viene ritrasformato in acido fosfoenolpiruvico, pronto per ricevere un'altra molecola di anidride carbonica.

Le piante che utilizzano questa via sono comunemente chiamate piante C4, per distinguerle dalle piante C3 in cui inizialmente il carbonio viene catturato per formare un composto a tre atomi di carbonio, l'acido fosfoglicerico (PGA).

La PEP-carbossilasi, l'enzima che catalizza la sintesi di acido ossalacetico nelle piante C4, ha un' affinità maggiore per l'anidride carbonica rispetto alla RuDP-carbossilasi, l'enzima che catalizza la formazione di PGA. Se gli stomi devono rimanere chiusi gran parte del loro tempo, come accade, per esempio, nei climi caldi e secchi per conservare acqua, la pianta *con* metabolismo C4 prenderà più anidride carbonica a ogni, per così dire, «respiro», rispetto alla pianta con metabolismo C3. Le piante C4 si sono evolute principalmente nelle zone tropicali e si sono adattate particolarmente bene a un'alta intensità luminosa, alle alte temperature e alla siccità; la canna da zucchero e il granturco sono tra le piante C4 più conosciute.

Una terza soluzione: le piante CAM.

Di solito gli stomi delle piante si aprono durante il giorno e si chiudono durante la notte, ma in alcune specie accade esattamente il contrario. Di notte, non solo la temperatura è più bassa, ma l'umidità è in genere più alta; entrambi questi fattori riducono la velocità di traspirazione. Le specie che aprono gli stomi soltanto di notte comprendono una certa varietà di piante adattate ai climi caldi e secchi, come, per esempio, i cactus, gli ananas e i membri della famiglia delle crassulacee come, per esempio, il genere *Sempervivum* che cresce in montagna.

Queste piante assorbono anidride carbonica di notte, trasformandola in acidi a quattro atomi di carbonio; durante il giorno, quando gli stomi si chiudono, l'anidride carbonica viene liberata da questi acidi organici e utilizzata immediatamente per la fotosintesi. Questo processo è detto metabolismo acido delle crassulacee e le piante che lo compiono sono dette piante CAM. Il metabolismo acido è analogo alla via del C4 della fotosintesi, sebbene si sia evoluto probabilmente in maniera indipendente.