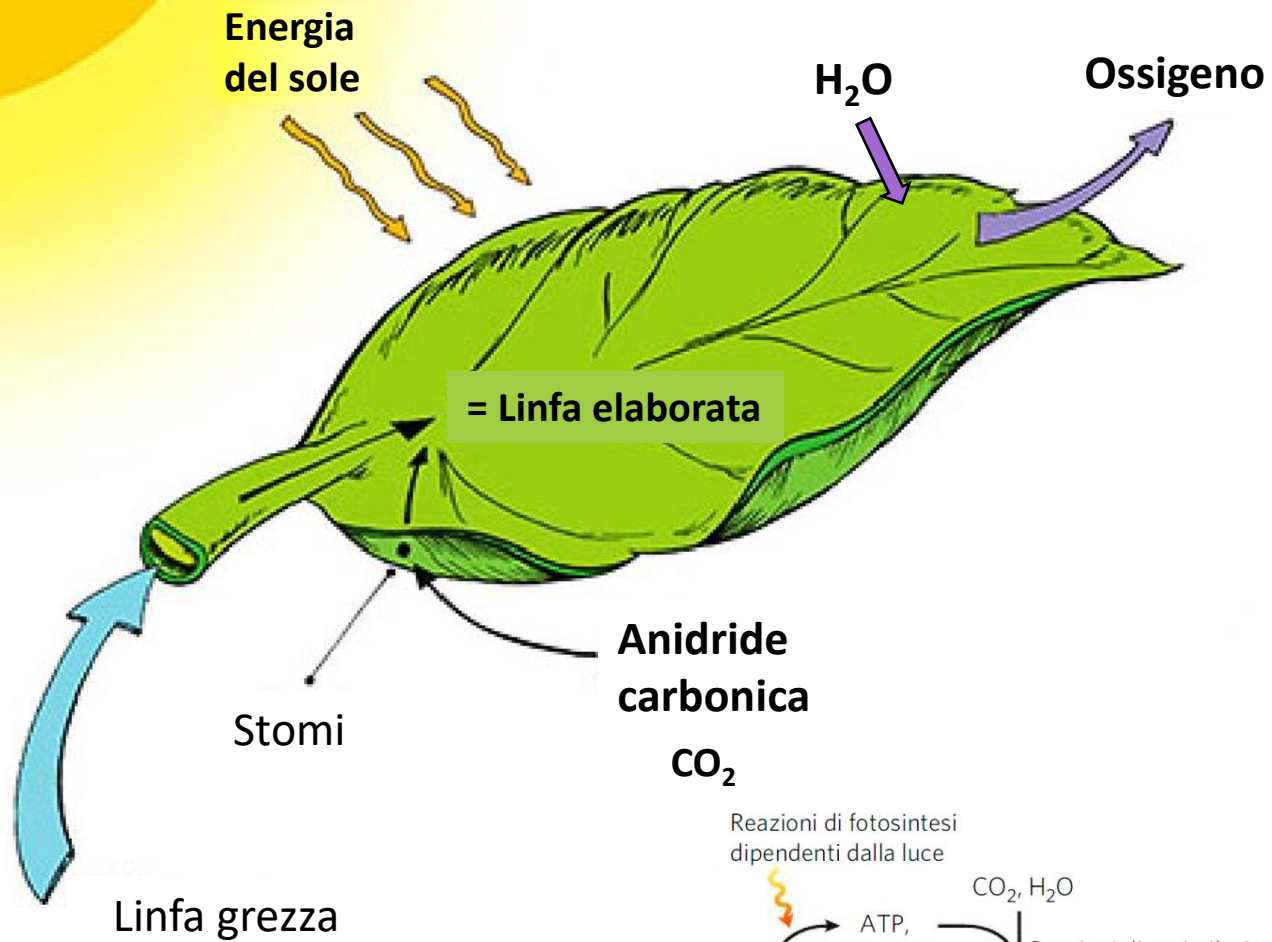




Fotosintesi



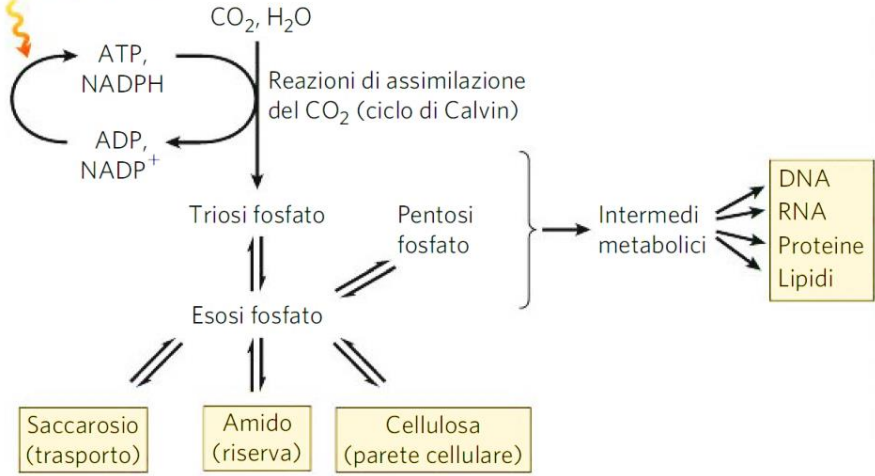
Linf grezza

= Linf elaborata

Anidride carbonica
CO₂

Stomi

Reazioni di fotosintesi dipendenti dalla luce

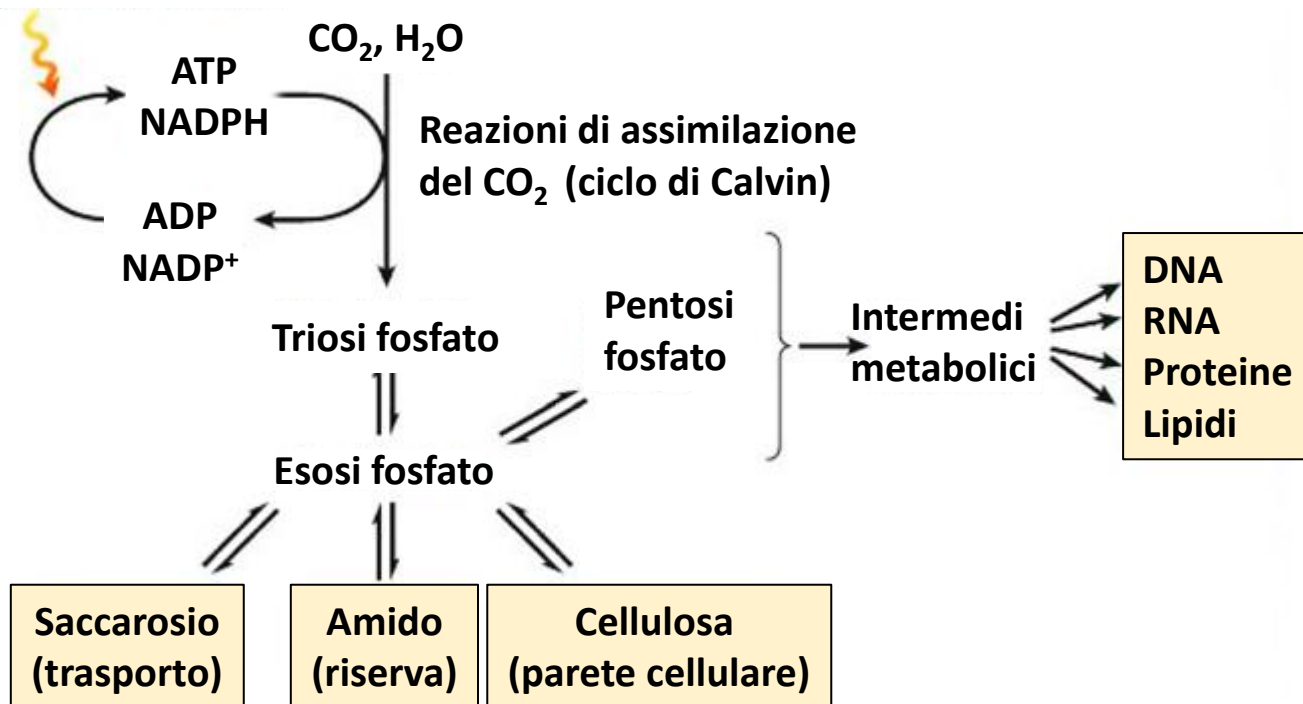


Gli organismi fotosintetici intrappolano l'energia solare e formano ATP e NADPH che usano come fonte di energia per formare carboidrati e altri composti organici a partire da CO₂ e H₂O contemporaneamente essi rilasciano O₂ nell'atmosfera

La fotosintesi è costituita da due processi separati:

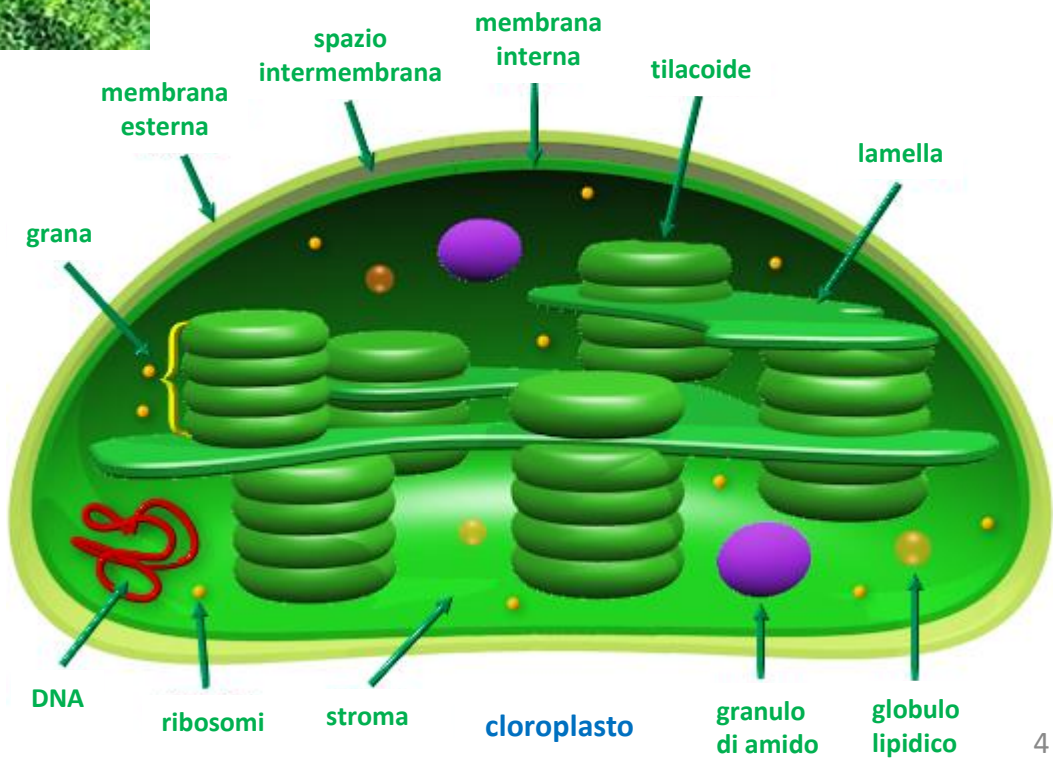
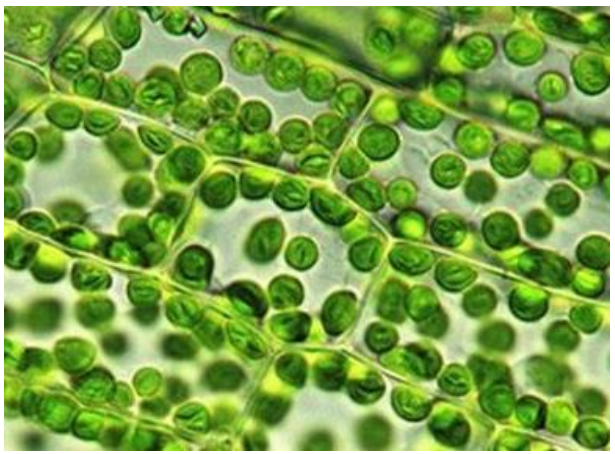
- le reazioni dipendenti dalla luce, in cui la luce del sole fornisce l'energia per la sintesi di ATP e NADPH (il processo di fotofosforilazione assomiglia a quello della fosforilazione ossidativa)
- le reazioni di fissazione (assimilazione o di organicazione) del carbonio, in cui ATP e il NADPH sono usati per ridurre la CO_2 e formare triosi fosfati attraverso una serie di reazioni note come ciclo di clavin.

Reazioni di fotosintesi dipendenti dalla luce

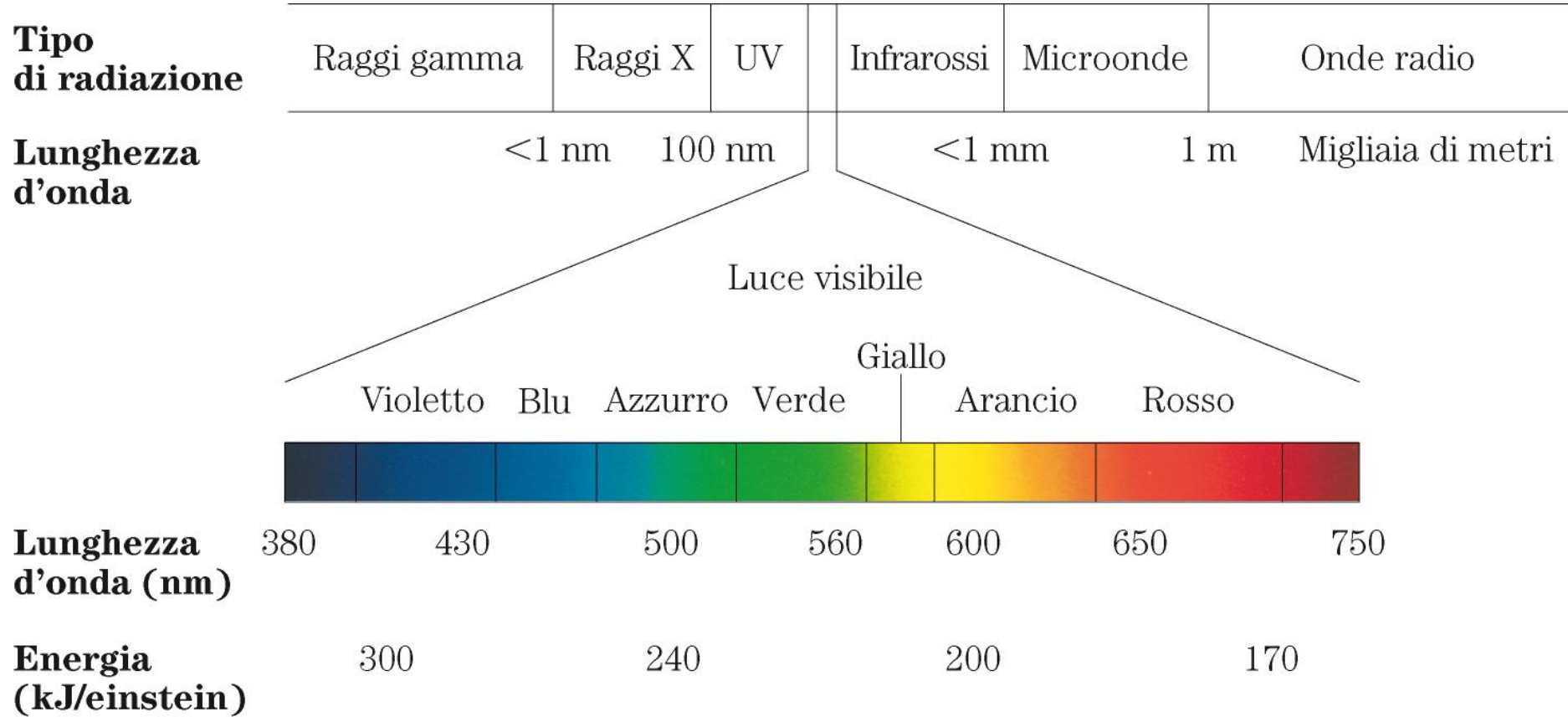




Nelle cellule fotosintetiche sia le reazioni alla luce sia le reazioni di fissazione del carbonio avvengono nei cloroplasti



Radiazione elettromagnetiche



Dove:

h è la costante di Plank ($6,626 \times 10^{-34} \text{ J s}$)

ν è la frequenza della luce in cicli al secondo

c è la velocità della luce ($3,00 \times 10^8 \text{ m/s}$)

λ è la lunghezza d'onda

$$E = h \nu = hc/\lambda$$

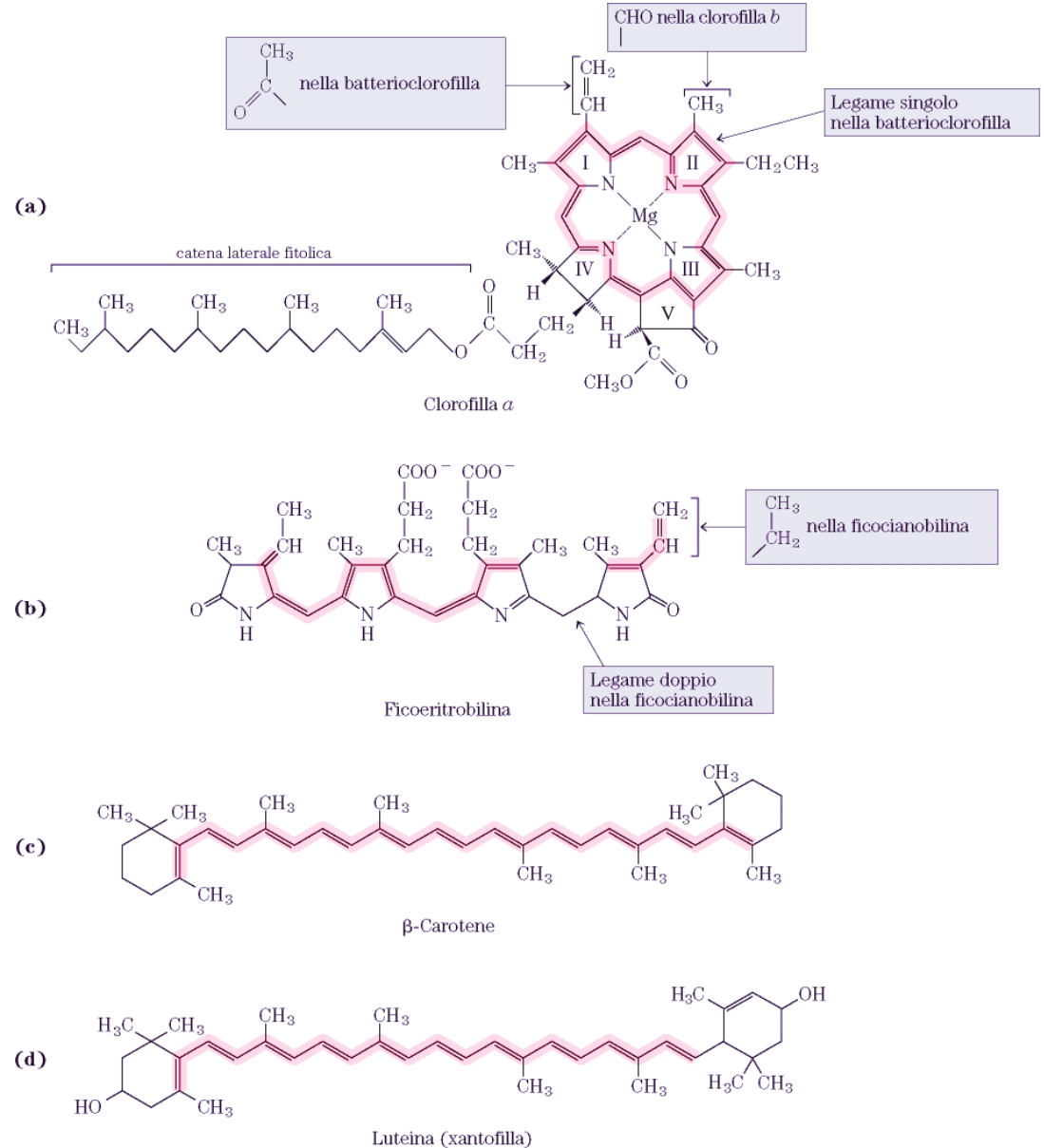
Fotopigmenti primari e secondari

Le clorofille sono i principali pigmenti che assorbono la luce presenti nelle membrane tilacoidi.

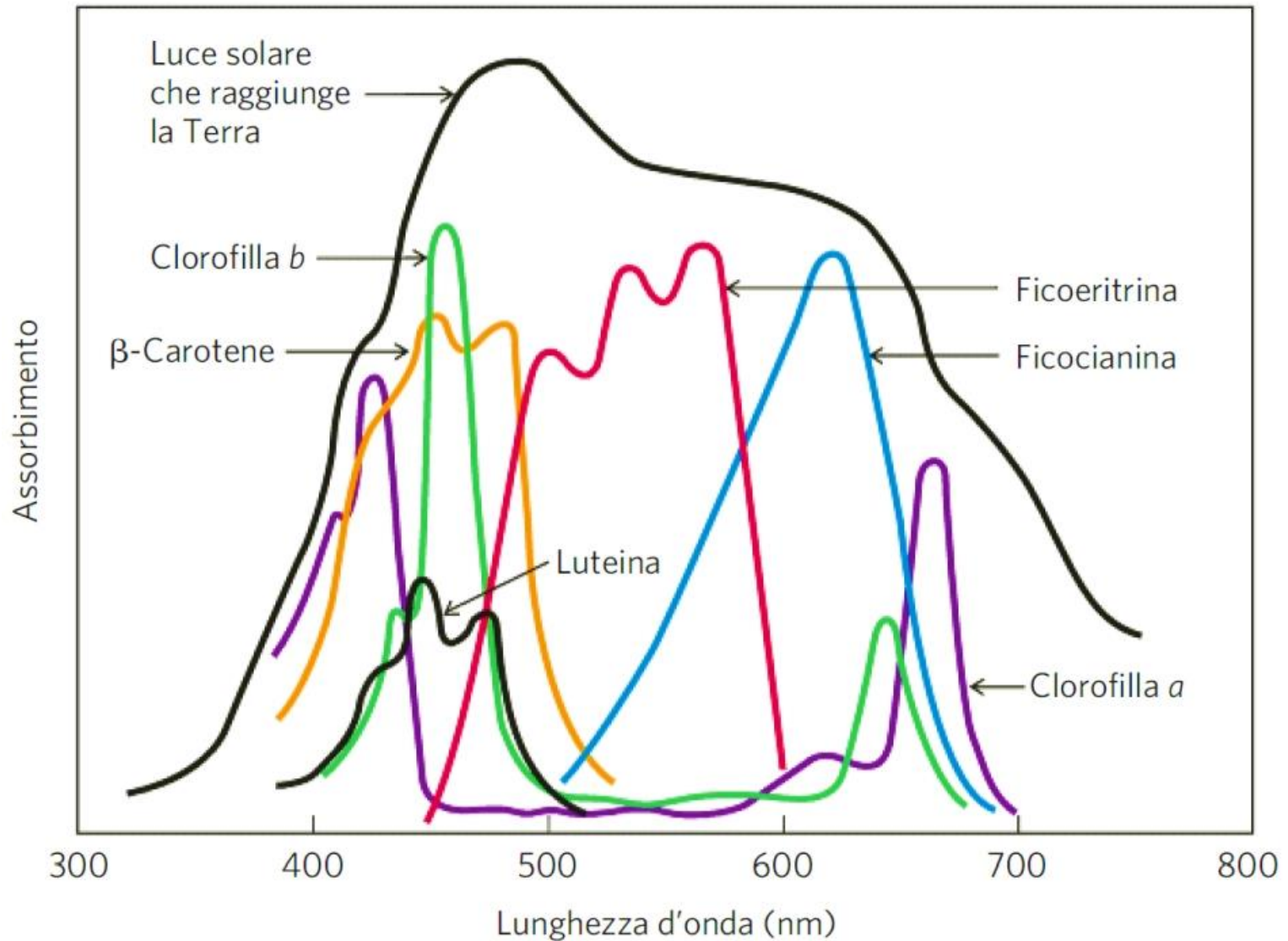
Si tratta di pigmenti verdi con una struttura policiclica in cui il Mg^{2+} è nella posizione centrale dell'anello. I 4 atomi di azoto della clorofilla orientati verso l'interno sono coordinati con questo ione.

Tutte le clorofille hanno una lunga catena laterale fitolica esterificata a un gruppo carbossilico sostituito dell'anello IV; le clorofille hanno un quinto anello con cinque membri.

Il sistema a 5 anelli (in rosa) assorbe la luce nella regione visibile dello spettro ed è quindi particolarmente adatto a svolgere la funzione della fotosintesi.



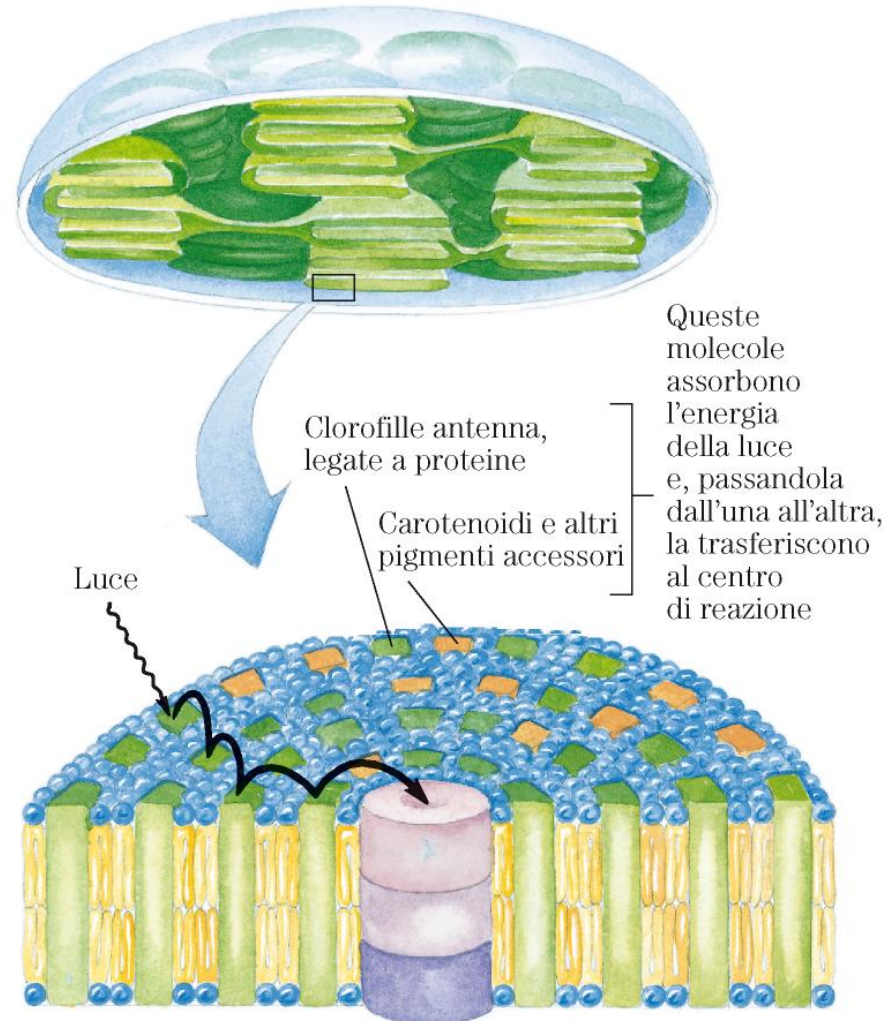
Assorbimento della luce visibile da parte dei fotopigmenti



Organizzazione dei fotosistemi nella membrana del tilacoide

L'assorbimento di un fotone da parte di una delle clorofille antenna porta all'eccitazione del centro di reazione mediante il trasferimento del eccitone (freccia nera). All'interno della membrana del tilacoide vi sono anche il complesso del citocromo b_6f e l'ATP sintasi.

l'eccitazione prodotta dalla luce causa una separazione di carica elettrica e dà inizio a una catena di reazioni di ossidoriduzione.



Queste molecole assorbono l'energia della luce e, passandola dall'una all'altra, la trasferiscono al centro di reazione

Clorofille antenna, legate a proteine

Carotenoidi e altri pigmenti accessori

Luce

Centro di reazione

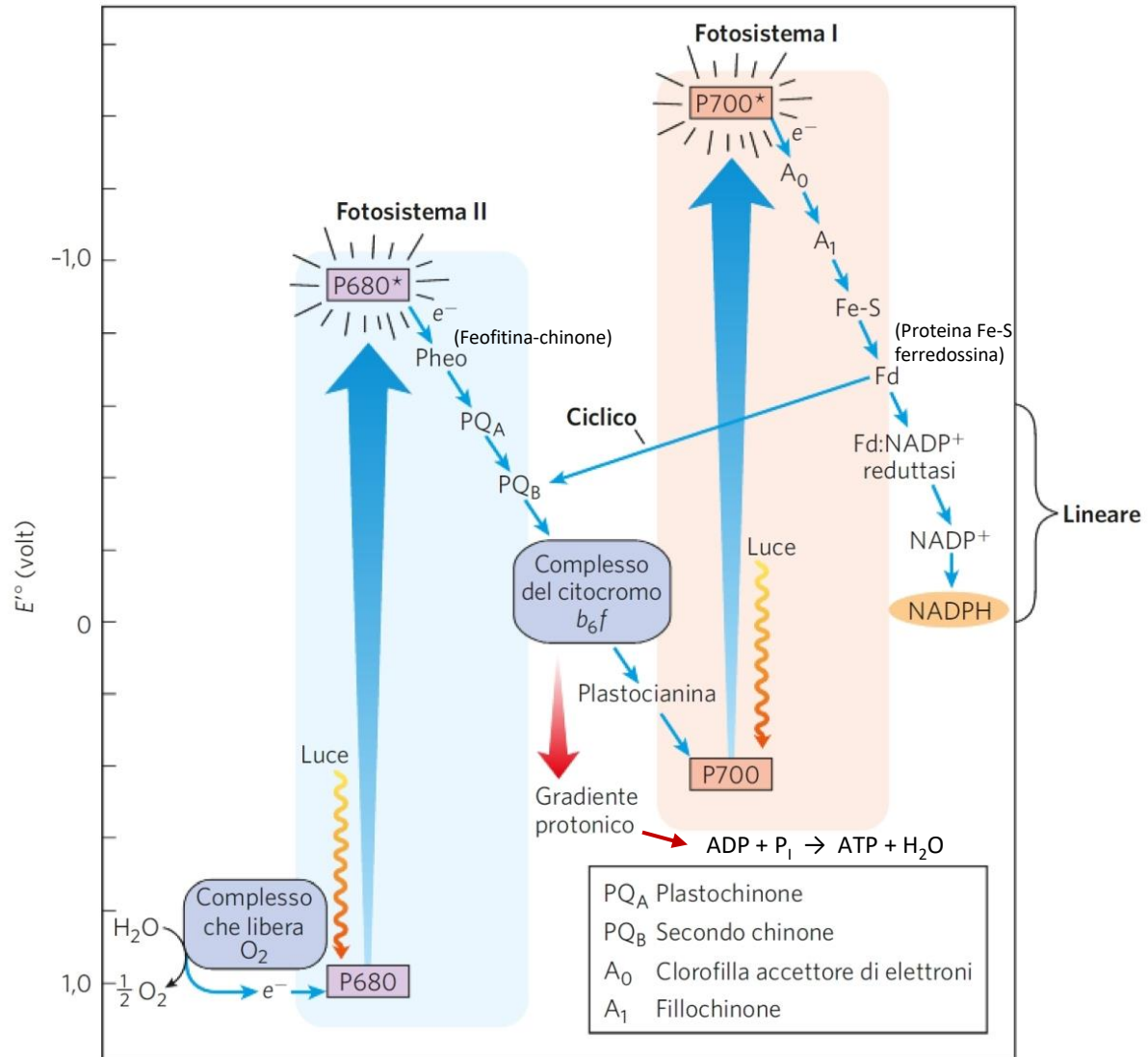
Qui la reazione fotochimica converte l'energia di un fotone in una separazione di carica, dando origine a un flusso di elettroni

Fotosistemi I e II nei cloroplasti

Nelle piante i due centri di reazione agiscono in sequenza: l'eccitazione della coppia P680* nel suo centro di reazione convoglia elettroni attraverso il complesso del citocromo b_6f con un contemporaneo movimento di protoni attraverso la membrana del tilacoide.

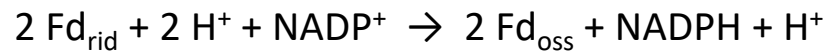
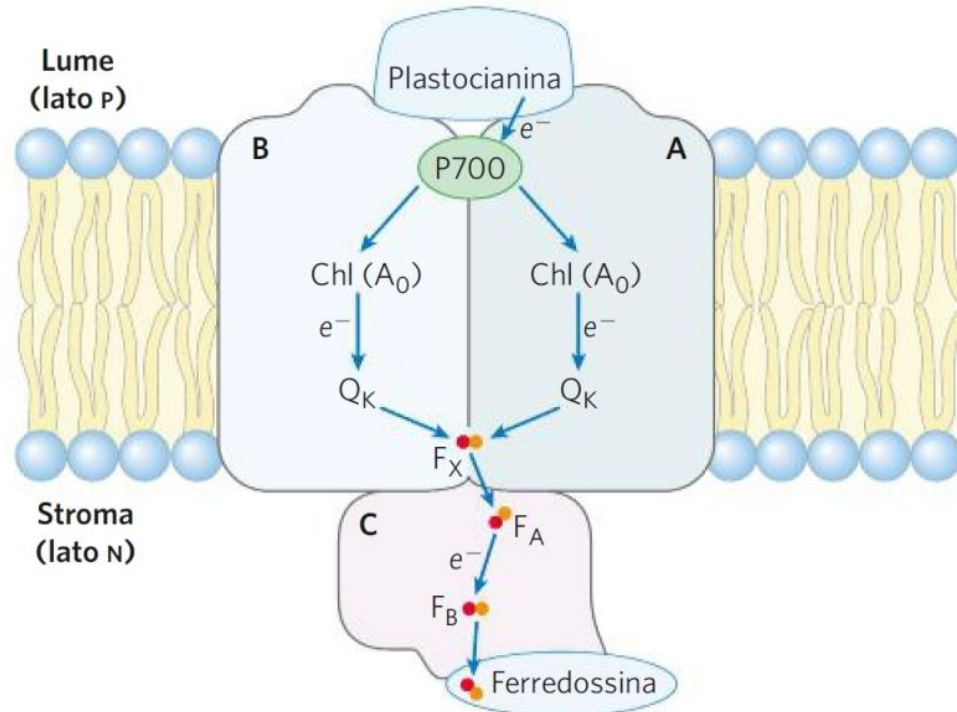
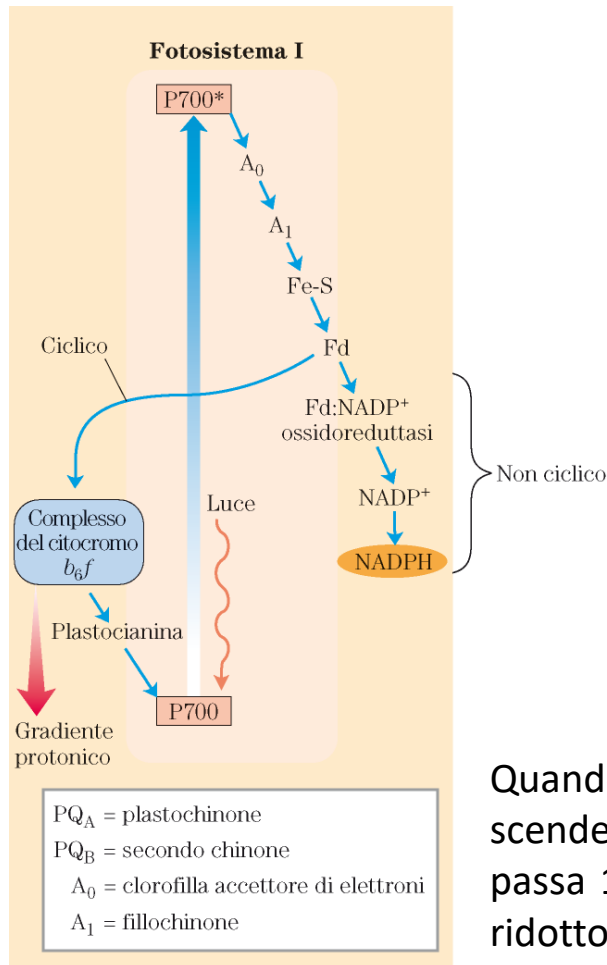
Per ogni coppia di elettroni che pasa attraverso il complesso vengono pompati nel lume 4 protoni. Il risultato finale è la formazione di un gradiente protonico attraverso la membrana del tilacoide.

Gli elettroni vengono trasferiti dal fotosistema II al fotosistema I, dove gli elettroni vengono trasportati producendo NADPH.



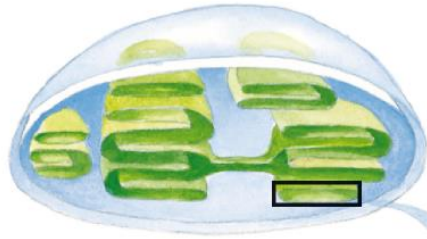
P680: P sta per pigmento, ovvero la clorofilla che assorbe luce alla λ di 680 e 700 nm.

Struttura del fotosistema I di una pianta e il flusso di elettroni attraverso il sistema

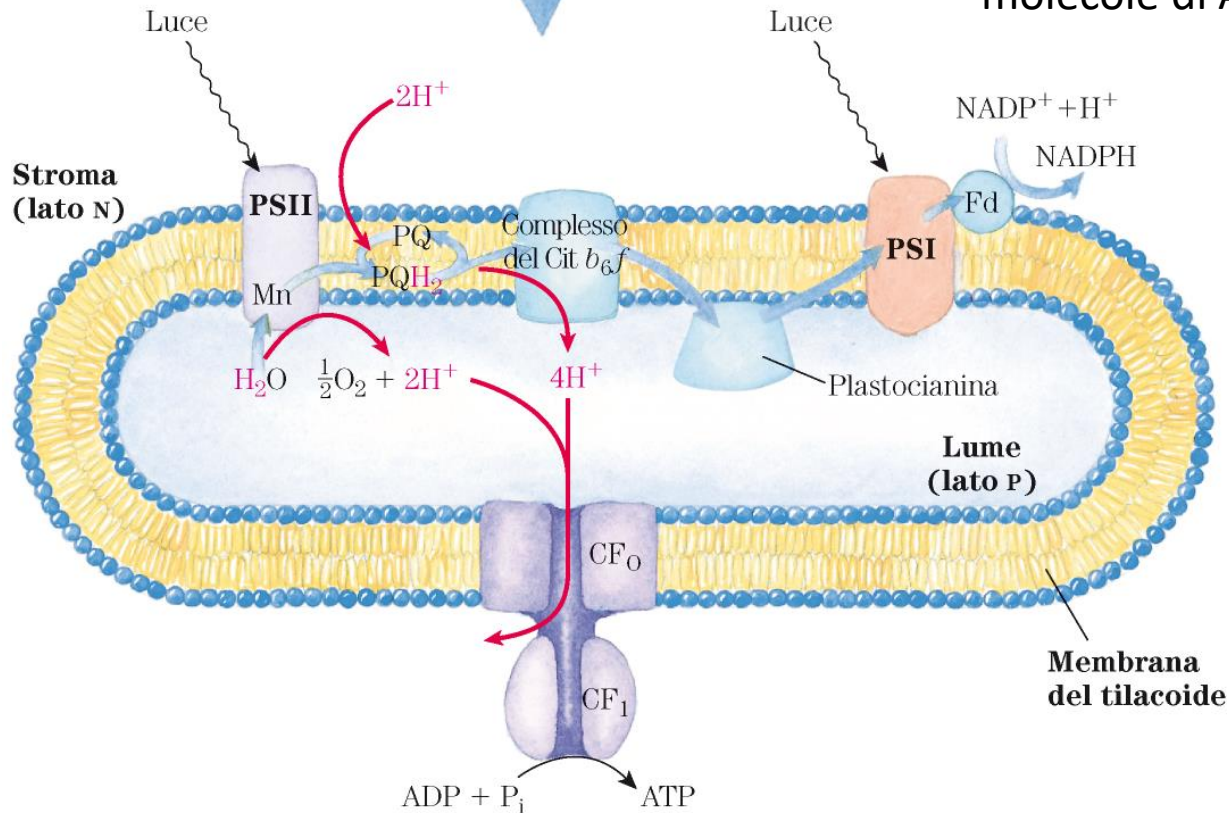


Quando il P700 viene eccitato da un fotone il suo potenziale di riduzione scende drasticamente, diventando un buon donatore di elettroni. Il P700 passa 1 elettrone attraverso la clorofilla chiamata A₀ al fillochinone Q_k. Il Q_k ridotto si ossida nuovamente passando 2 elettroni a un centro Fe-S (F_x) vicino al lato N della membrana. Da F_x gli elettroni si trasferiscono attraverso altri due centri Fe-S (F_A e F_B) alla ferridossina presente nello stroma. La ferridossina dona elettroni al NADP⁺ riducendolo a NADPH, una forma di energia intrappolata all'interno dei cloroplasti.

Circuiti elettronici e protonici nei tilacoidi



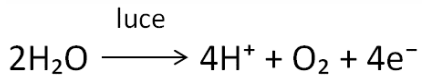
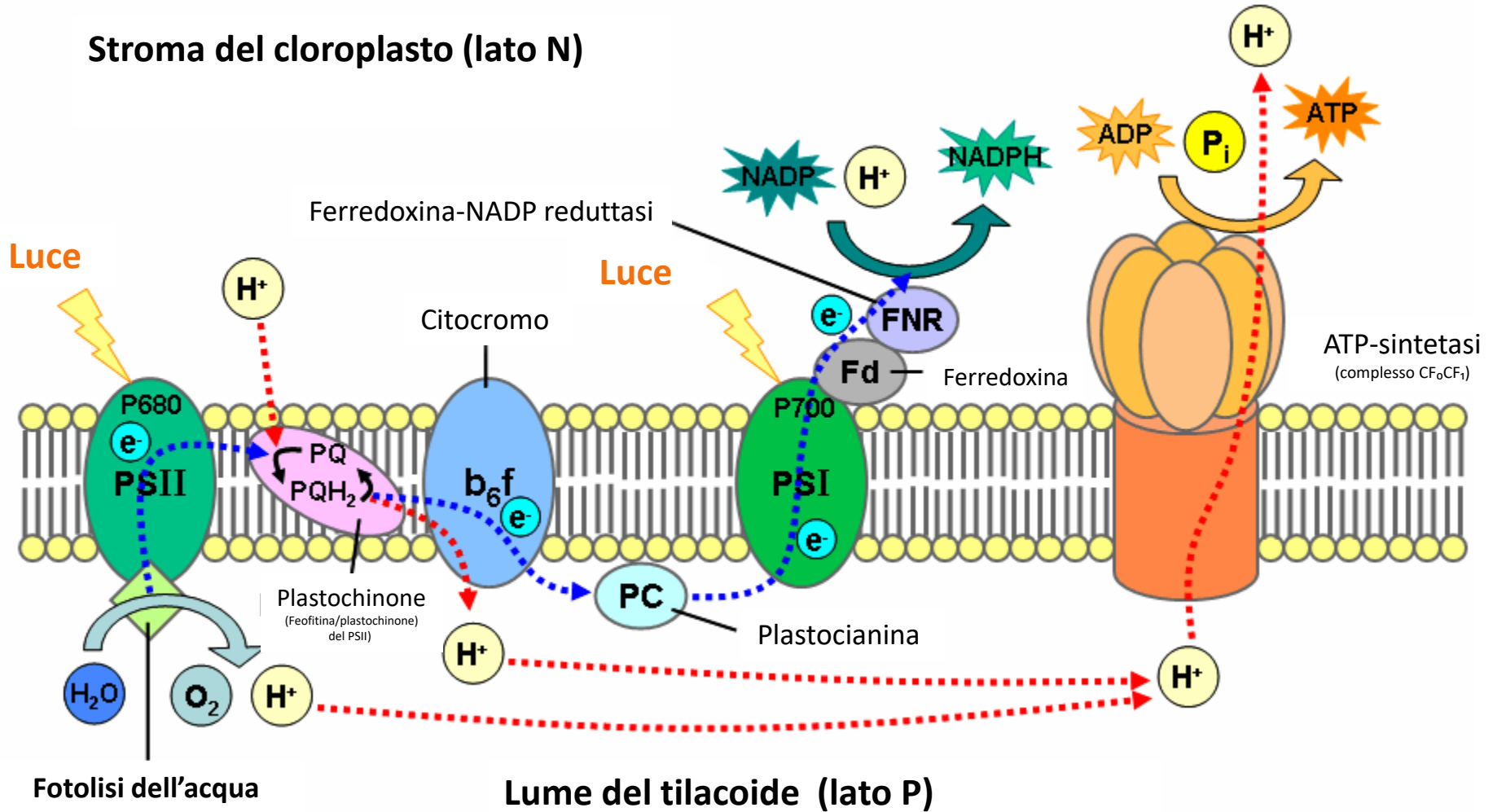
Il flusso degli elettroni e la fotofosforilazione sono accoppiati da un gradiente protonico. Da ogni molecola di O_2 ne vengono prodotte 3 di ATP. Almeno 8 fotoni devono essere assorbiti per trasferire 4 elettroni dall'acqua al NADPH ed è sufficiente per la sintesi di 3 molecole di ATP.



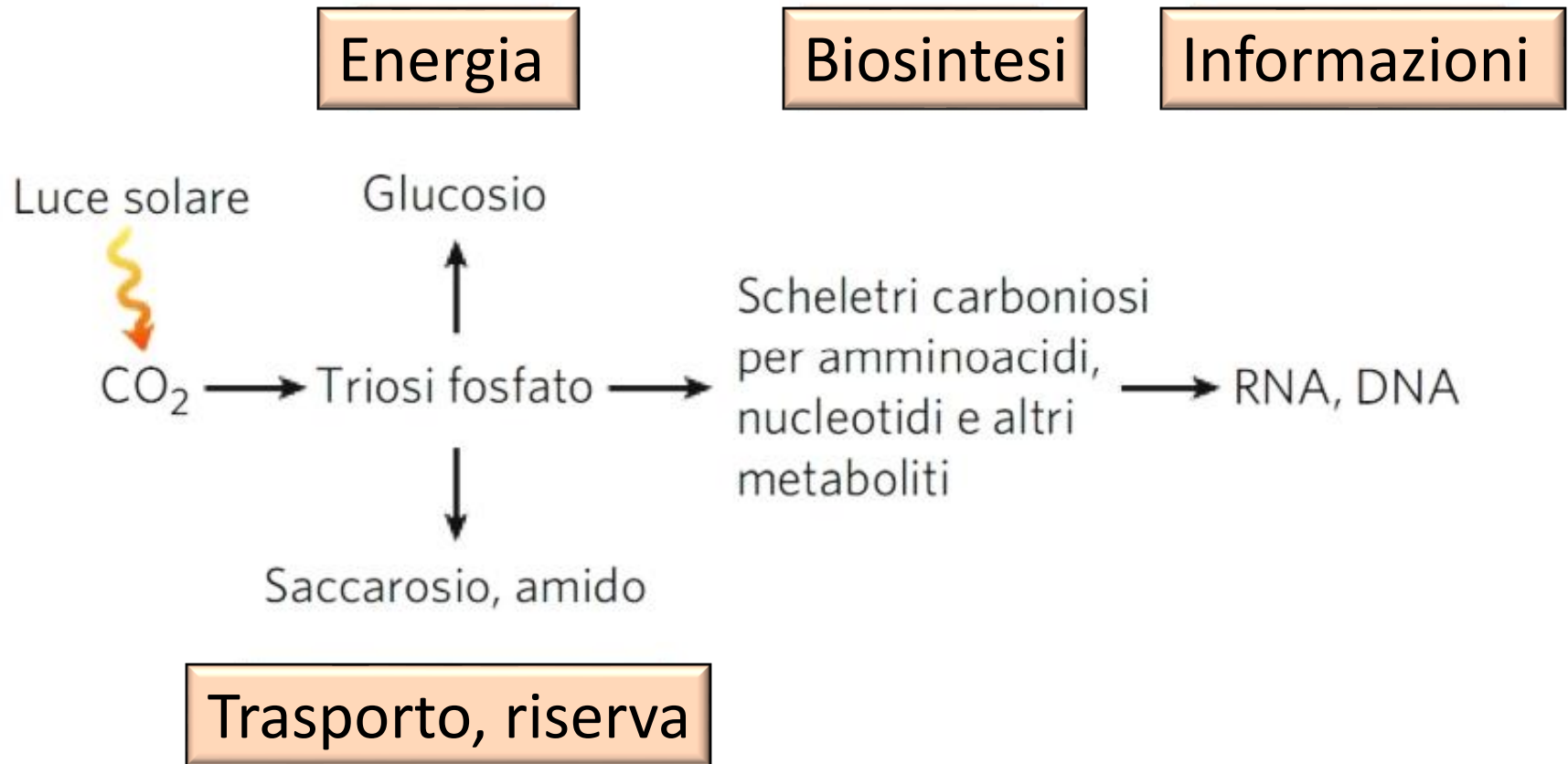
I protoni vengono pompati nel lume tilacoide, rientrano nello stroma attraverso il canale formato dalla porzione CF₀ dell'ATP sintasi. La subunità CF₁ catalizza la sintesi di ATP.

Fotosistemi I e II nei cloroplasti

Stroma del cloroplasto (lato N)



Prodotti della fotosintesi



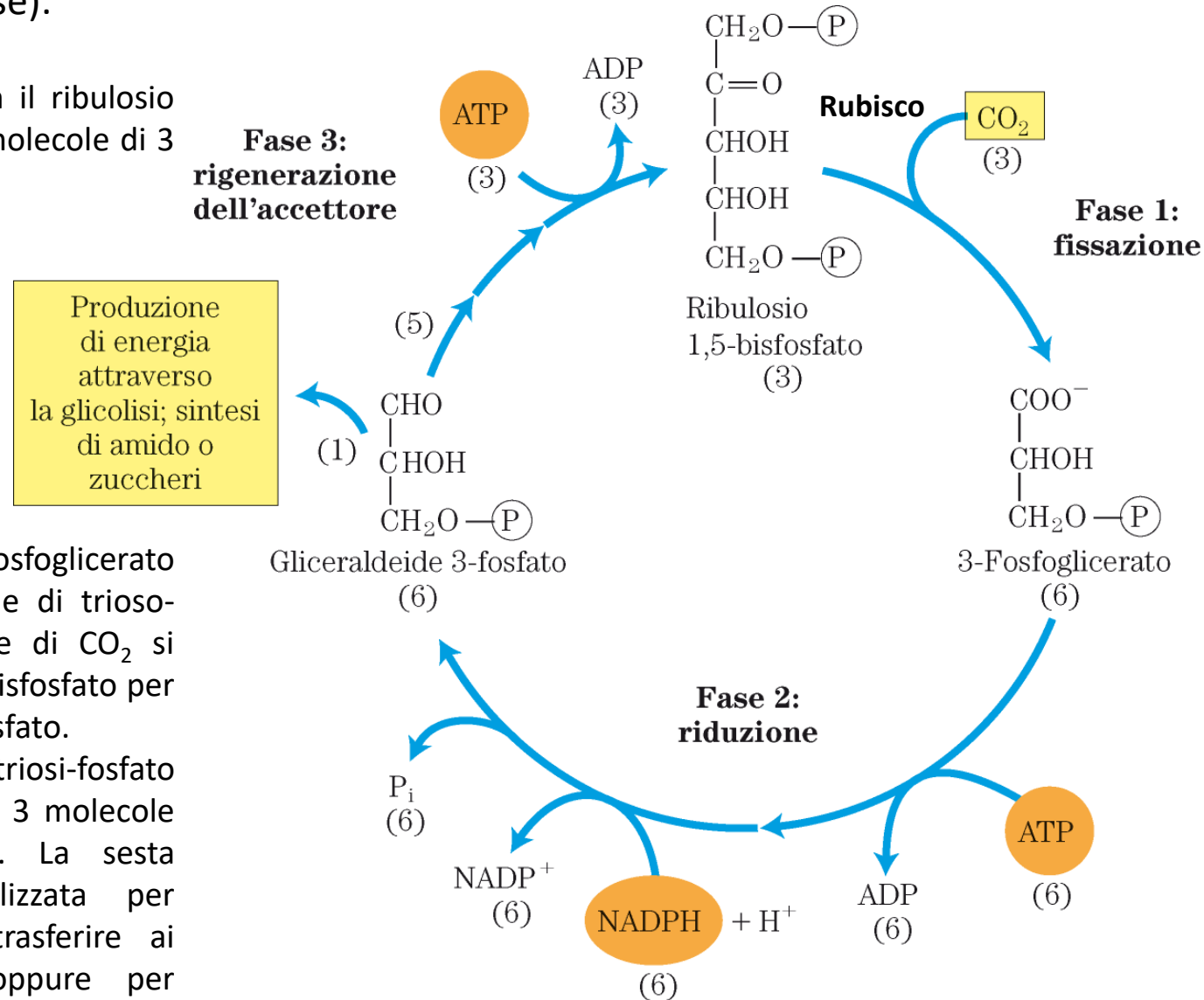
Le tre fasi dell'assimilazione della CO₂ negli organismi fotosintetici

Il ciclo di Calvin (prima fase):

Fase 1: La CO₂ condensa con il ribuloso 1,5 bisfosfato per formare 3 molecole di 3 fosfoglicerato.

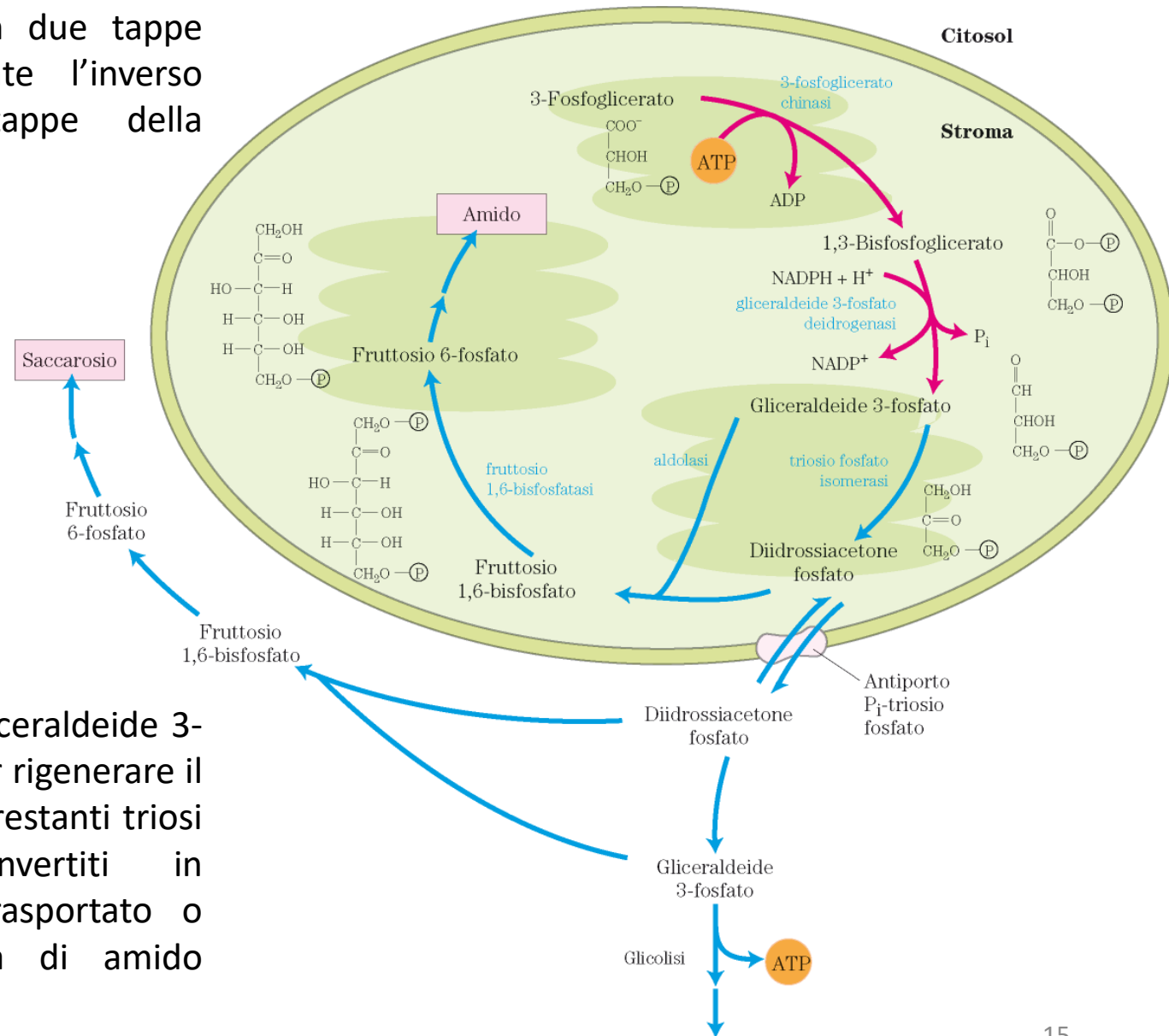
Fase 2: 3 molecole di 3 fosfoglicerato vengono ridotte a 3 molecole di trioso-fosfato. In totale 3 molecole di CO₂ si uniscono a 3 di ribuloso 1,5 bisfosfato per formare 6 di gliceraldeide 3 fosfato.

Fase 3: 5 delle 6 molecole di triosi-fosfato sono utilizzate per rigenerare 3 molecole di ribuloso 1,5 bisfosfato. La sesta molecola può essere utilizzata per sintetizzare saccarosio da trasferire ai tessuti non fotosintetici oppure per generare una riserva di amido.



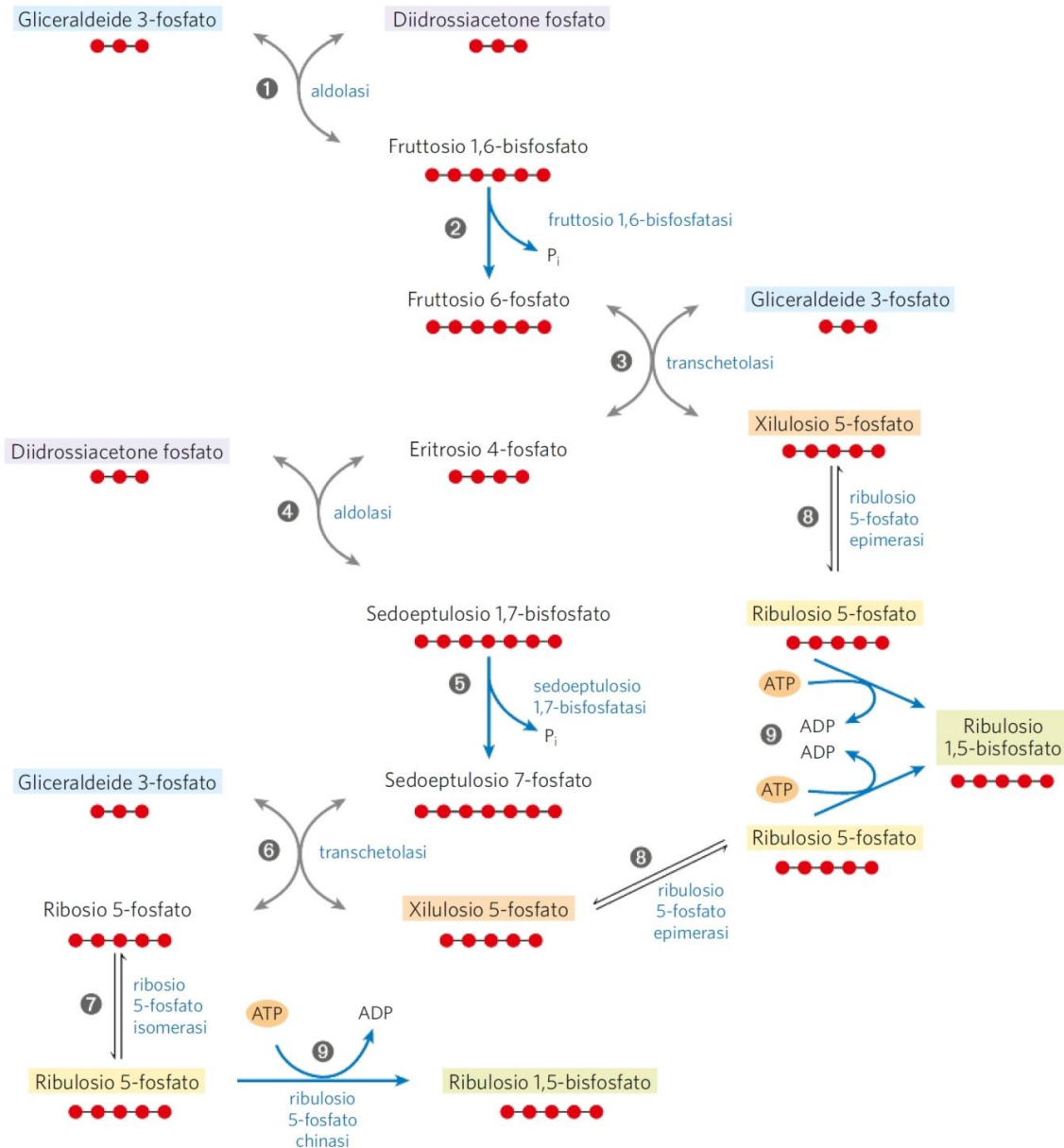
La seconda fase della fissazione della CO₂

Il 3-fosfoglicerato viene convertito in gliceraldeide 3-fosfato in due tappe che sono essenzialmente l'inverso delle corrispondenti tappe della glicolisi (frecche rosse).



La maggior parte della gliceraldeide 3-fosfato viene utilizzata per rigenerare il ribuloso 1,5 bisfosfato. I restanti triosi fosfato vengono convertiti in saccarosio che verrà trasportato o conservato sotto forma di amido (frecche blue).

La terza fase dell'assimilazione della CO₂

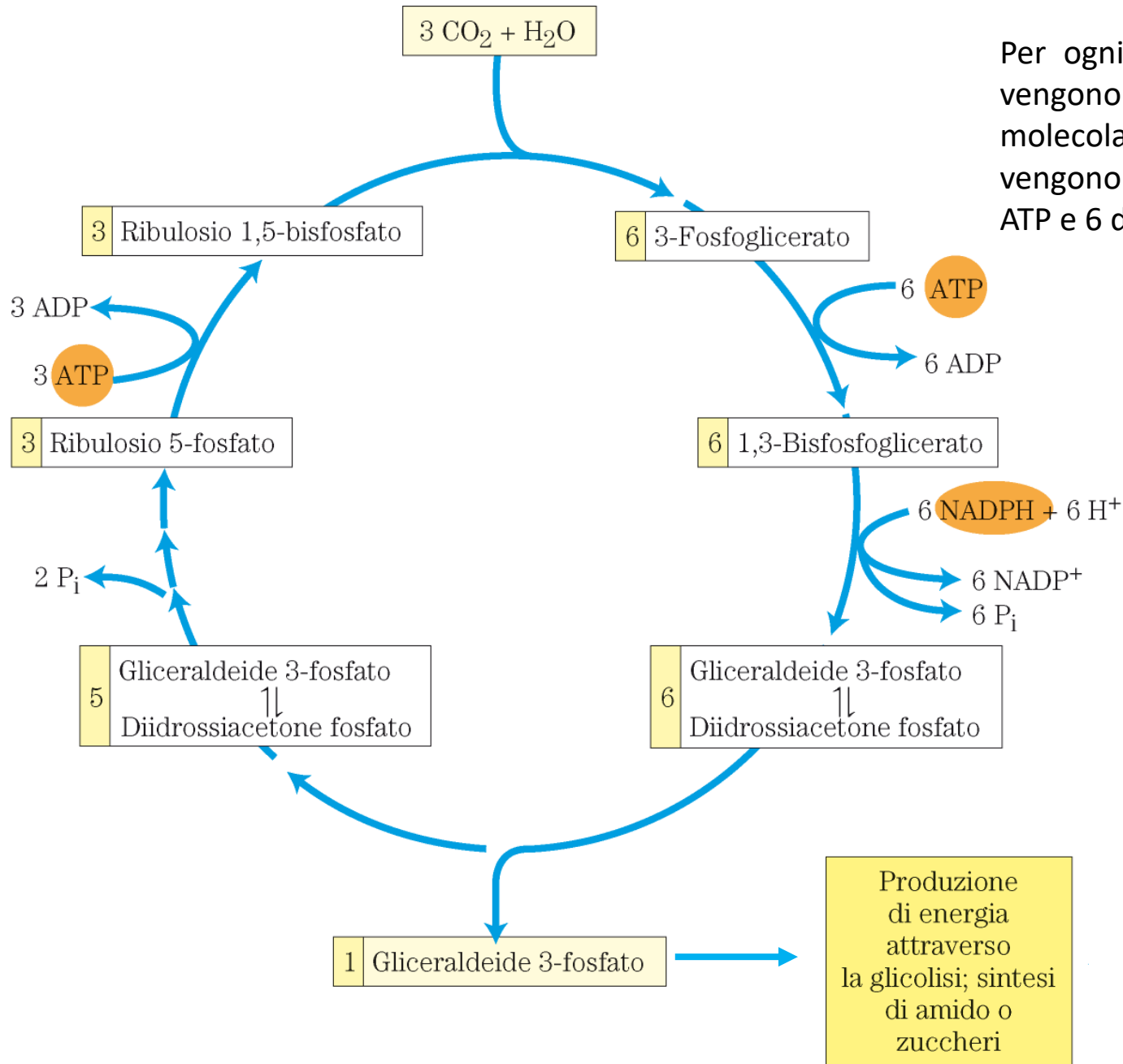


La rigenerazione del ribulosio 1,5 bisfosfato dai triosi fosfato.

Gli intermedi di questa via comprendono zuccheri a tre, quattro, cinque, sei e sette atomi di carbonio.

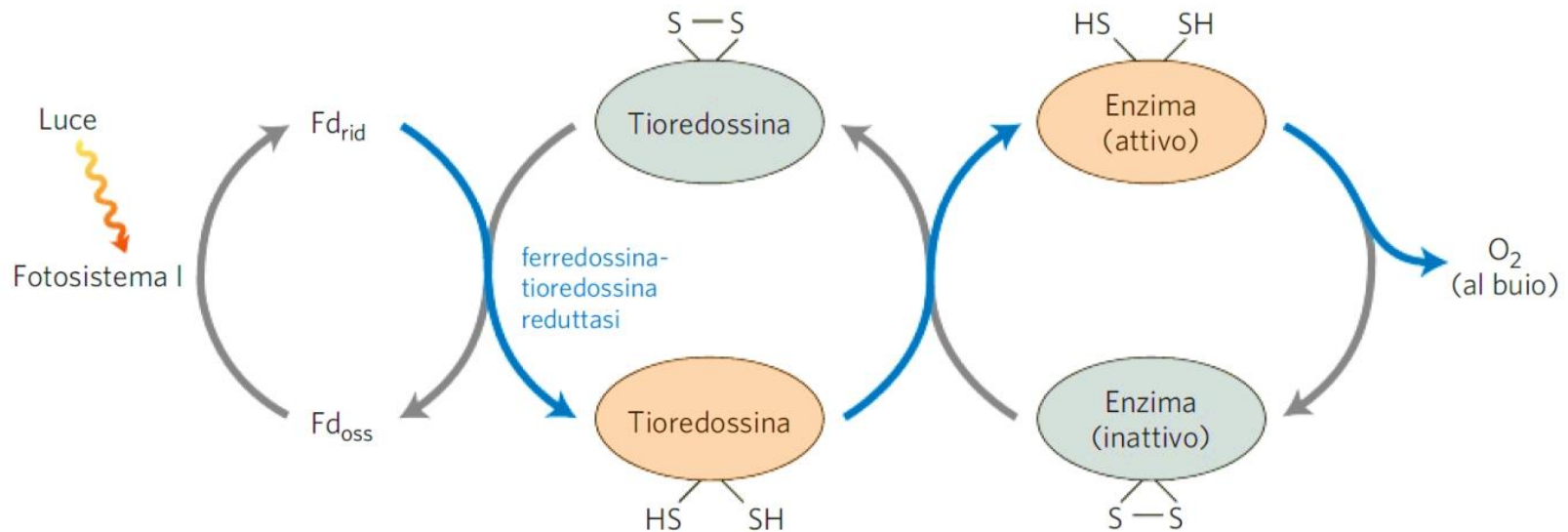
I composti di partenza sono la gliceraldeide 3-fosfato e il diidrossiacetone fosfato.

Stechiometria della fissazione della CO₂ attraverso il ciclo di Calvin



Per ogni 3 molecole di CO₂ che vengono fissate si forma 1 molecola di gliceraldeide fosfato e vengono consumate 9 molecole di ATP e 6 di NADPH.

L'attivazione da parte della luce di diversi enzimi del ciclo di Calvin



L'organizzazione della CO_2 richiede una grande quantità di ATP e NADPH e la loro concentrazione aumenta nello stroma quando i cloroplasti sono illuminati.

Quattro enzimi sono sottoposti a un particolare tipo di regolazione da parte della luce:

- **la ribulosio 5 fosfato chinasi**
- **la fruttosio 1,6 bisfosfatasi**
- **la sedoepulosio 1,7 bisfosfatasi**
- **la gliceraldeide 3 fosfato deidrogenasi**

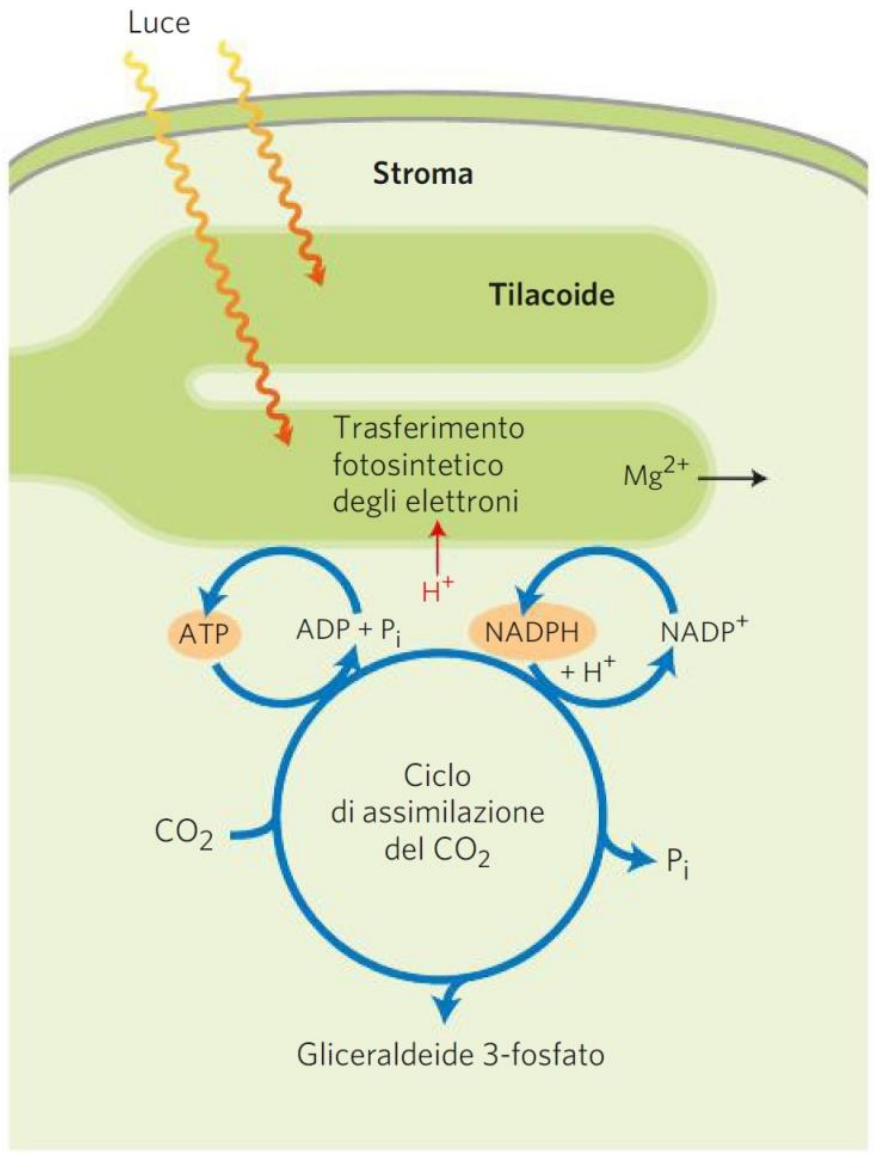
Vengono attivate dalla riduzione di ponti disolfuro che si formano tra due residui di cisteina determinanti per la loro attività catalitica. Quando questi residui di cisteina sono ossidati, si genera un ponte disolfuro e gli enzimi sono inattivi; questa è la condizione normale al buio. Durante l'illuminazione gli elettroni fluiscono dal fotosistema I alla ferredossina che trasferisce gli elettroni a una piccola proteina solubile chiamata tioredossina contenente un ponte disolfuro, questa proteina dona gli elettroni necessari per la riduzione dei ponti disolfuro degli enzimi attivati dalla luce.

La fonte di ATP e di NADH

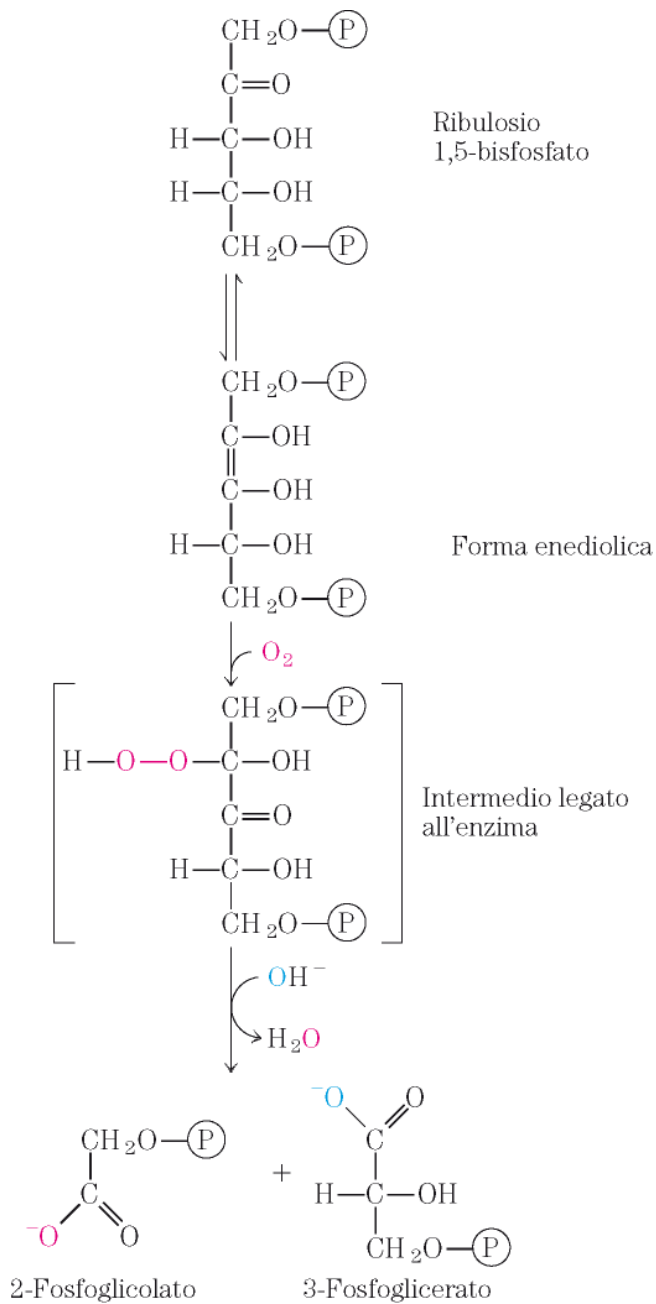
L'ATP e il NADPH prodotti dalle reazioni dipendenti dalla luce sono substrati essenziali per la riduzione del CO₂.

Le reazioni fotosintetiche che producono ATP e NADPH sono accompagnate dal trasferimento di protoni dallo stroma nei tilacoidi, ciò crea un ambiente alcalino nello stroma.

Gli ioni Mg²⁺ passano dai tilacoidi nello stroma aumentando la concentrazione di Mg²⁺ in questo compartimento.



Attività ossigenasica della rubisco: fotorespirazione



Le cellule fotosintetiche producono O_2 dalla scissione dell' H_2O durante le reazioni dipendenti dalla luce usano CO_2 . Il risultato è l'assorbimento della CO_2 e il rilascio di O_2 .

Al buio le piante effettuano anche la respirazione mitocondriale, l'ossidazione di substrati a CO_2 e la conversione di O_2 in H_2O .

Nelle piante esiste un altro processo che consuma O_2 e produce CO_2 ed è governato dalla luce. Questo processo si chiama foto-respirazione ed è una reazione collaterale della fotosintesi dovuta a una mancanza di specificità dell'enzima rubisco per la CO_2 ; l' O_2 compete con la CO_2 per il legame al sito attivo.

La rubisco può catalizzare anche la condensazione dell' O_2 con il ribuloso 1,5 bisfosfato formando una molecola di 3-fosfoglicerato e una di 2-fosfoglicolato, un prodotto metabolicamente inutile che richiede notevole quantità di energia cellulare e rilascia parte della CO_2 precedentemente fissata.

Il 2-fosfoglicolato verrà riciclato in 3-fosfoglicerato e rientrerà nel ciclo di Calvin.

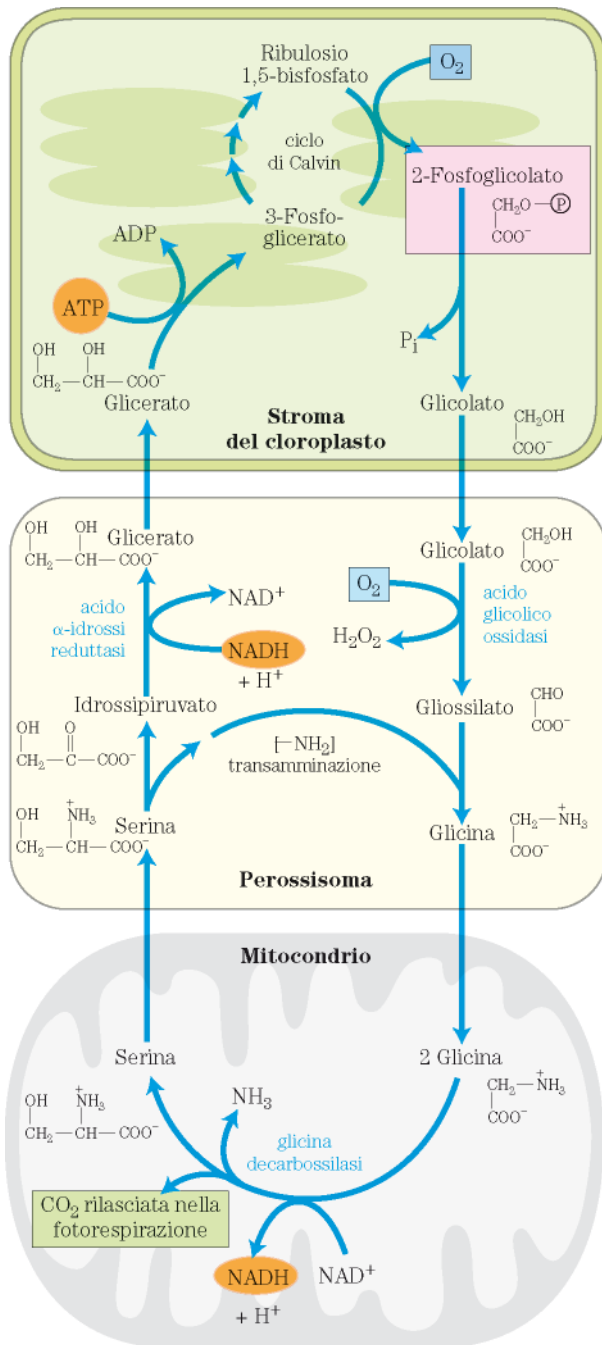
Ciclo ossidativo fotosintetico del carbonio o ciclo C2

La via del glicolato: Via di recupero del 2-fosfoglicolato che si forma durante la fotorespirazione comporta la sua trasformazione in serina e in 3-fosfoglicerato, che coinvolge tre compartimenti cellulari.

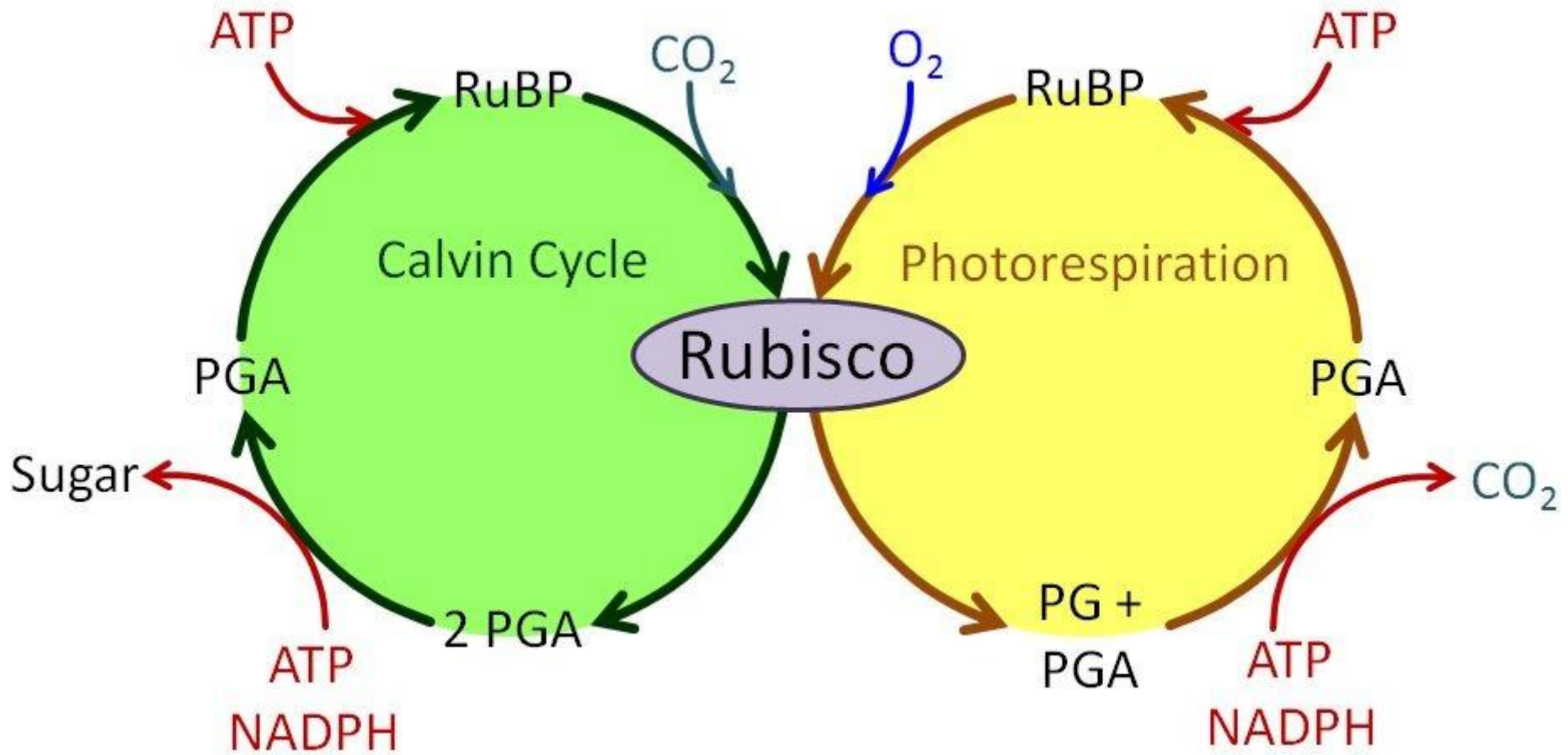
Il glicolato formato nei cloroplasti viene ossidato a gliossilato e transaminato a glicina nei perossisomi.

La serina viene convertita in idrossipiruvato e in glicerato nei perossisomi. Quest'ultimo ritorna nei cloroplasti e, dopo fosforilazione, rientra nel ciclo di Calvin.

Nei mitocondri due molecole di glicina condensano per formare una molecola di serina e CO_2 , che viene rilasciata durante la fotorespirazione.



L'enzima Rubisco catalizza la fissazione sia della CO_2 che dell' O_2



- Il prodotto della fissazione della CO_2 è il fosfoglicerato che entra nel ciclo di Calvin.
- Il prodotto dell'ossigenazione è il fosfoglicolato che viene riciclato in fosfoglicerato nella via fotorespiratoria.