



FOTOSINTESI

Gran parte della vita sulla Terra come la conosciamo oggi dipende dai prodotti delle reazioni della fotosintesi che fissano la CO_2 in composti organici, riducendo parzialmente il carbonio e liberando ossigeno molecolare dall'acqua.

Si tratta di un processo complesso, presente solo in alcuni gruppi di batteri, nelle alghe e nelle piante superiori.



I rappresentanti dei vari gruppi fotosintetici: da destra, a sinistra batteri purpurei fotosintetici, foglie di piante superiori, e cianobatteri.



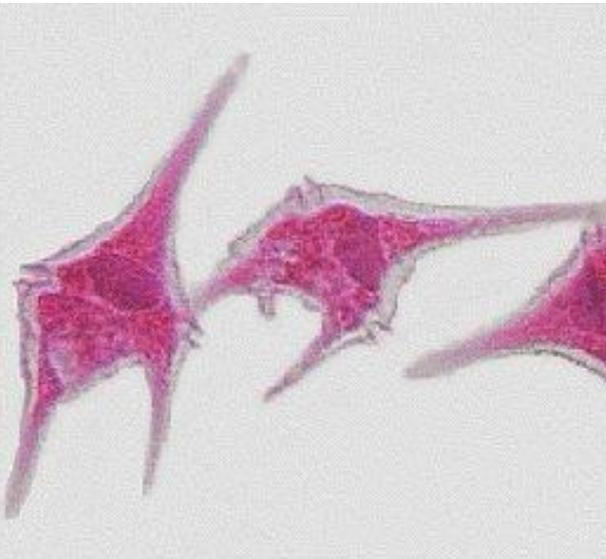
La fotosintesi è il processo biochimico più gigantesco che ci sia sulla terra.

Ogni anno esso trasforma in sostanze organiche più di **700 miliardi di tonnellate di anidride carbonica.**

Questo colossale processo chimico avviene grazie a un trasferimento di energia dal Sole al sistema vivente. Una parte dell'energia del Sole rimane conservata sotto forma di energia di legame chimico nelle molecole organiche sintetizzate, in particolare grazie alla parziale riduzione degli atomi di carbonio.

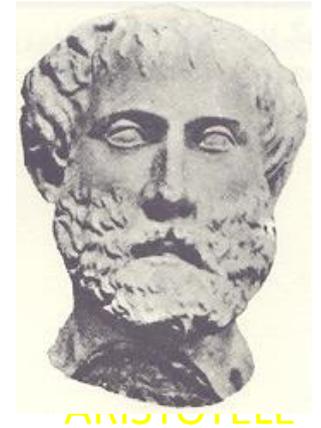
Si può correttamente affermare che “*la fotosintesi trasforma energia luminosa in energia di legame chimico*”.

Si stima che circa il 40% dell'attività fotosintetica totale sia dovuto ai microscopici organismi del plancton (cianobatteri, diatomee, dinoficee, ecc.) che galleggiano sulla superficie dei mari (che occupa il 71% della superficie totale del pianeta).



... ovviamente il restante 60% è dovuto alle piante, in particolare quelle vascolari, che colonizzano le terre emerse (cioè il 29% della superficie totale del pianeta).

Aristotele, e gli altri studiosi greci, osservando che i processi vitali degli animali dipendevano dalle disponibilità di cibo, pensavano che le piante traessero il loro nutrimento dal terreno.





J.B. van
HELMONT

van Helmont coltivò una piantina di salice in un vaso di terracotta, aggiungendo soltanto acqua.

Circa 400 anni fa, in uno dei primi esperimenti biologici accuratamente documentati, il medico belga **Jan Baptista van HELMONT** (ca. 1577-1644), offrì la prima prova sperimentale che il terreno da solo non bastava a nutrire una pianta.





J.B. van
HELMONT

In cinque anni il peso del salice era aumentato di circa **70 kg**, mentre il terreno contenuto nel vaso pesava **solo 57 grammi in meno.**





J.B. van
HELMONT

Sulla base di questi risultati **Van Helmont** giungeva alla conclusione che il corpo della pianta non era stato costruito a spese del terreno (**vero!**), falsificando per la prima volta l'ipotesi di Aristotile su base sperimentale.

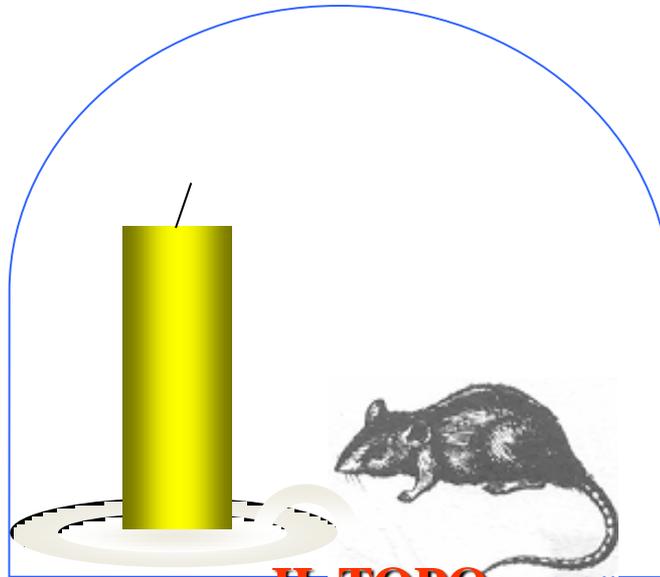
Purtroppo ipotizzò anche che la materia derivasse dall'acqua piovana somministrata alla pianta nei cinque anni (**falso!**).

Non lo sfiorò l'idea che ad essere coinvolto fosse un costituente dell'aria, cosa del resto logica perchè a quei tempi le conoscenze su cosa fosse l'aria erano molto primitive.



J. PRIESTLEY

Verso la fine del diciottesimo secolo era opinione comune che un oggetto che brucia libera nell'ambiente una sostanza, il "**flogisto**". L'aria è necessaria per la combustione perchè diluisce questo flogisto. In un ambiente chiuso, se l'aria si satura di flogisto, la combustione non può continuare. L'aria che non permette la combustione, cioè "ricca di flogisto", non permette neanche la vita animale.



**IL TOPO
MUORE**

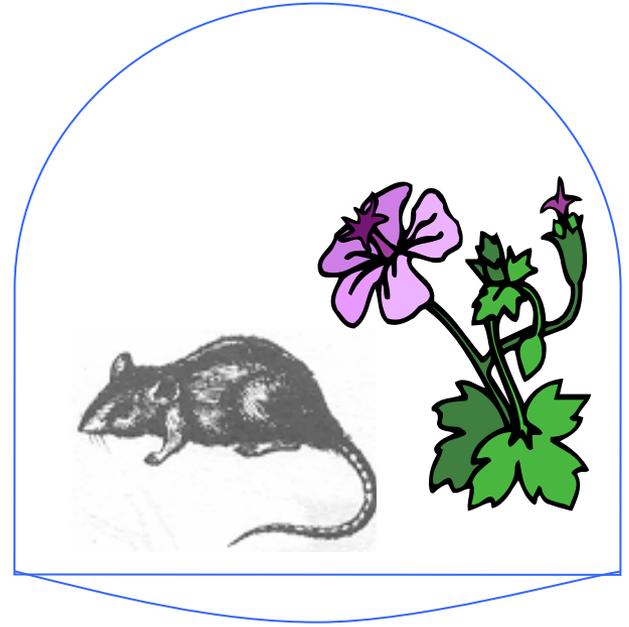
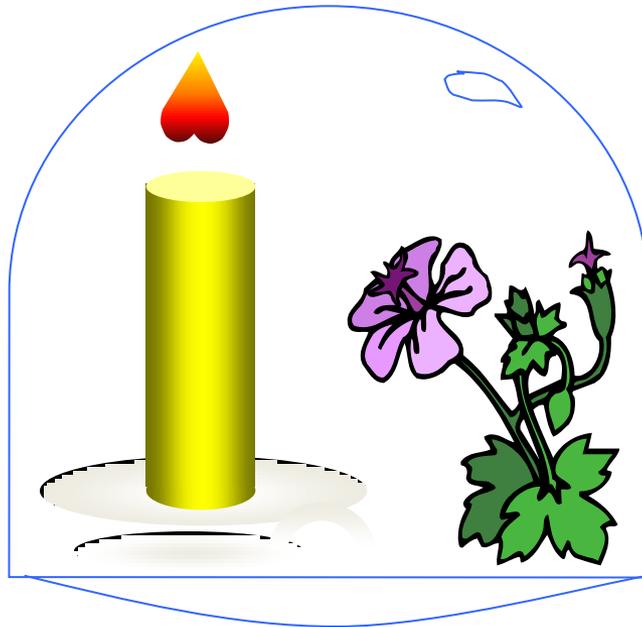
Nel 1774 un sacerdote inglese, **Joseph Priestley** (1733-1804), riporta di aver scoperto per caso un metodo per rigenerare l'aria trasformata precedentemente dalla fiamma di una candela.





Il 17 agosto 1771 Priestley "mise un rametto di menta (*sic!*) in un ambiente in cui aveva precedentemente bruciato una candela, avendo così riempito l'aria di flogisto".

Dieci giorno dopo Priesley constatava che in quella stessa aria la candela poteva essere riaccesa. E poteva permettere la respirazione di un topo messo all'interno della campana di vetro.





Su questa base **PRIESTLEY** concludeva che: "la natura utilizza le piante per la rigenerazione dell'aria".

Gli esperimenti di Priestley gli portarono molti onori, culminati nella consegna di una medaglia d'oro della Royal Society di Londra, che portava inciso: "*per le scoperte che ci hanno permesso di capire che nessuna pianta cresce invano ma ripulisce e purifica l'atmosfera*".





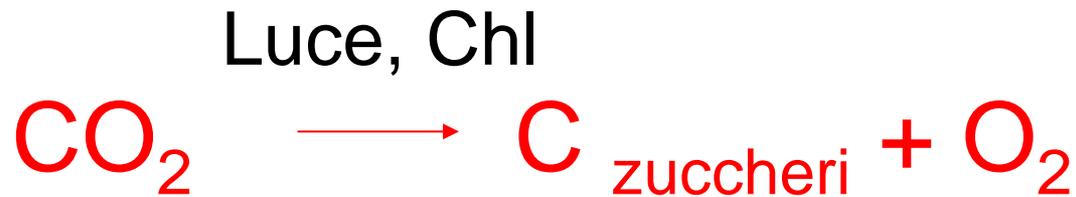
Priestley sarà in seguito il descrittore della CO_2 , dell' O_2 , dell' NH_3 e dell' NO_2 .

Oggi possiamo spiegare gli esperimenti di Priestley dicendo semplicemente che le piante assorbono la CO_2 prodotta dalla combustione e dalla respirazione e liberano ossigeno, che viene consumato dalla combustione e dai processi respiratori (di tutti gli organismi! piante comprese).



Jan INGEN HOUSZ (1730-1799), confermando gli esperimenti di Priestley, dimostrò che la rigenerazione dell'aria avveniva solo in presenza di luce solare e solo ad opera della parte verde delle piante.

Nel 1796, **Ingen Housz**, facendo proprie le idee di LAVOISIER*, identifica in CO_2 e O_2 i gas coinvolti. La CO_2 sarebbe scissa dal processo fotosintetico per dare carbonio, utilizzato per costruire la materia organica della pianta, e O_2 che si libera come gas, introducendo così una ipotesi che sarà dimostrata falsa solo molti decenni dopo.



* Il coniatore della parola "Oxygen"





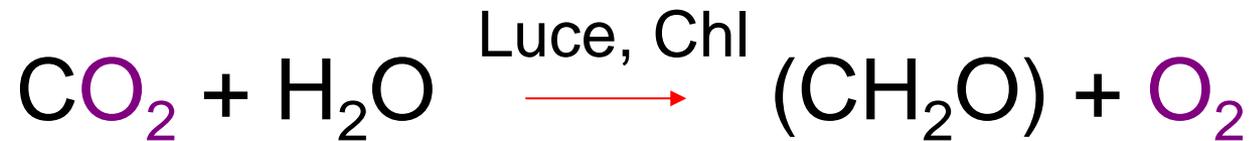
Nel 1804 lo svizzero **DE SAUSSURE** scoprì che la somma dei pesi delle sostanze organiche e dell'ossigeno prodotti era maggiore del peso della CO_2 consumata.

Dato che le sue piante da esperimento ricevevano solo acqua la differenza di peso doveva essere necessariamente legata all'acqua.

Concluse in seguito che negli zuccheri e nell'amido il rapporto era di un atomo di carbonio per molecola d'acqua $(\text{CH}_2\text{O})_n$ da cui il termine da lui introdotto di "**carboidrati**".



DE SAUSSURE propone che nell'equazione globale della fotosintesi [parzialmente fuorviante!!!] si debba assumere che i carboidrati derivano da una combinazione del carbonio e dell'acqua, anche se l'ossigeno liberato continua ad essere fatto derivare dalla molecola di anidride carbonica.



Questa ipotesi, abbastanza ragionevole, fu largamente accettata ma, messa in questi termini, è sbagliata.

Si dimostrerà infatti che l'ossigeno deriva dalla molecola di acqua (soltanto negli anni '50 del secolo scorso!).



C. B. van NIEL

A mettere in crisi questa ipotesi più di un secolo dopo la sua formulazione fu uno studente universitario, C.B. van NIEL (Stanford University).

van Niel conduceva esperimenti su diversi tipi di batteri fotosintetici. Tra i vari tipi di batteri studiati, alcuni, noti come solfobatteri purpurei, riducono l'anidride carbonica a carboidrati senza liberare ossigeno.

Questi solfobatteri utilizzano l'acido solfidrico (H_2S) per la fotosintesi invece della molecola dell' H_2O , e ciò comporta un accumulo di granuli di zolfo nativo (S) all'interno delle loro cellule.



C. B. van NIEL

van Niel propose per essi la
seguente reazione:





Questa scoperta non destò particolare interesse finchè **van Niel** non fece una coraggiosa estrapolazione.

Egli propose per la fotosintesi la seguente equazione generale:



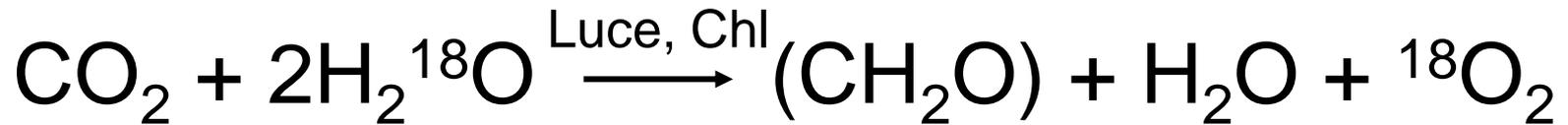
In questa equazione **H₂A** sta sia per «**H₂O**», sia per qualsiasi altra sostanza ossidabile, come, ad esempio, l'acido solfidrico (**H₂S**) o l'idrogeno molecolare (**H₂**) o un acido organico.

Nelle alghe e nelle piante verdi **H₂A** sta per **H₂O** e **2A** sta per **2O = O₂** («fotosintesi ossigenica»).

In poche parole, van Niel ipotizzava che ad essere scissa fosse l'H₂O, non la CO₂.



Questa brillante ipotesi, proposta nel **1930**, fu provata solo un ventennio più tardi, quando, usando un isotopo dell'ossigeno ($^{18}\text{O}_2$), si poté dimostrare che l'ossigeno gassoso che si sviluppa nella fotosintesi deriva effettivamente dall'acqua e non dall'anidride carbonica:





Sulla base di questi risultati nelle alghe e nelle piante verdi, dove l'acqua funziona da donatore di elettroni, l'equazione globale e bilanciata della fotosintesi si deve correttamente scrivere:





Noi ora sappiamo che il processo fotosintetico consta di due fasi nettamente distinte, chiamate “**fase luminosa**” e “**fase oscura**”, poste in serie.

Nella **fase luminosa** predominano le reazioni fotochimiche, con:

- assorbimento dell'energia luminosa
- trasporto di elettroni, che derivano dalla molecola dell' H_2O , la cui molecola viene rotta («fotolisi dell'acqua») e il cui ossigeno viene ossidato, lungo delle catene di trasporto, i cui componenti cambiano lo stato redox.
- formazione di **NADPH+H⁺ (=potere riducente)** e, grazie ad un processo indipendente, **ATP (=potere di legame)**, utilizzati nella fase successiva (“fase oscura”).

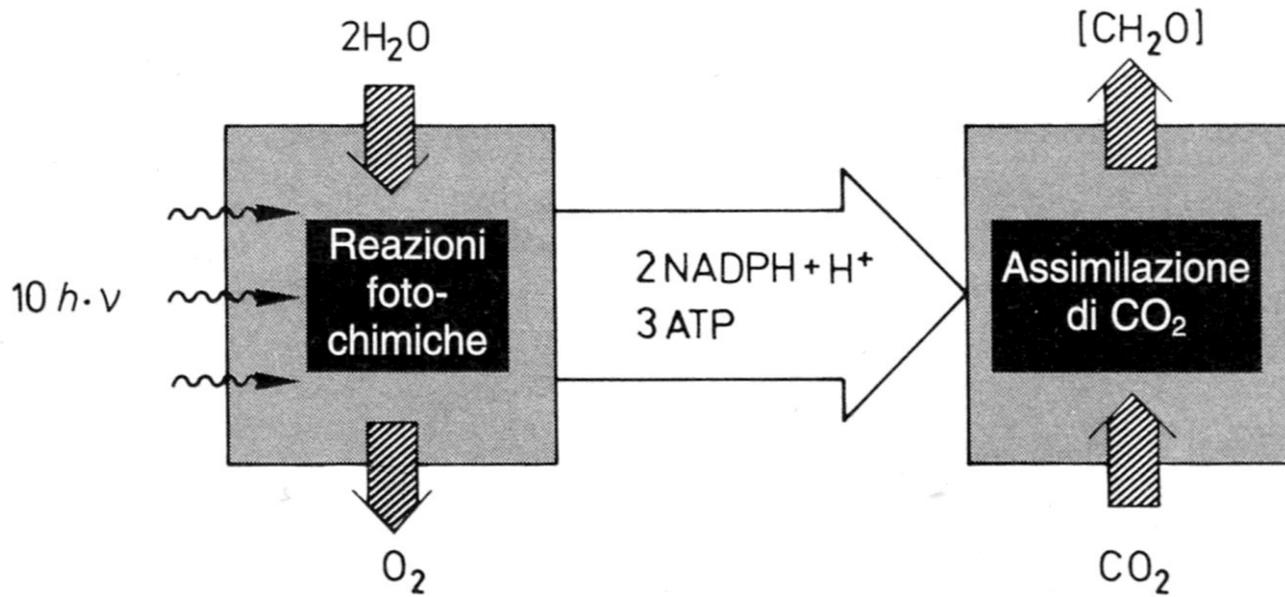
N.B.: nella fase luminosa la CO_2 non è minimamente coinvolta!!!



Nella **fase oscura** predominano le reazioni enzimatiche che, sfruttando l'ATP e il NADPH prodotti precedentemente, legano la molecola di CO_2 ad una molecola organica preesistente, e finalmente riducono l'atomo di carbonio. Seguono numerose reazioni enzimatiche per arrivare alla produzione del prodotto stabile finale, la molecola di glucosio (ciclo di Calvin).

Il nome di “fase oscura” è alquanto infelice in quanto essa comunque avviene in presenza di luce in quanto

- (a) richiede i prodotti della fase luminosa (eccezioni sono le piante «CAM»);
- (b) alcuni enzimi coinvolti sono attivati dalla luce.



Stato di ossidazione del carbonio: **0**



Stato di ossidazione del carbonio: **+4**



Membrane tilacoidali;
Spazi intratilacoidali

Stroma



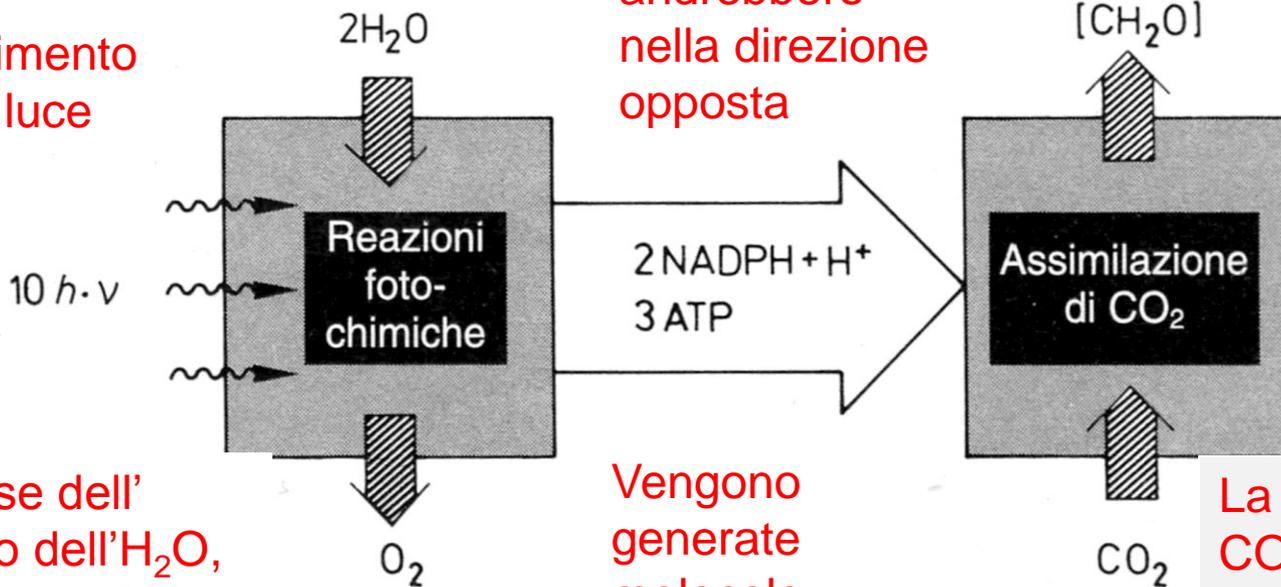


FASE LUMINOSA

L'energia assorbita permette delle reazioni che altrimenti andrebbero nella direzione opposta

FASE OSCURA

Assorbimento della luce



...a spese dell'ossigeno dell'H₂O, che viene ossidato. L'O₂ è un prodotto di scarto

Vengono generate molecole spendibili per reazioni di riduzione e di «energicizzazione» molecolare

La molecola della CO₂ viene legata, quindi il suo C ridotto

DIPENDENTE DALLA LUCE

DIPENDENTE DAI PRODOTTI DELLA FASE PRECEDENTE





Le prime prove per un processo a due fasi furono pubblicate nel **1905** dal fisiologo vegetale inglese **F.F. Blackman**.

Blackman misurava singolarmente e in combinazione gli effetti dell'intensità di luce e della temperatura sulla velocità di fotosintesi.

Blackman, sulla base dei suoi esperimenti, traeva le seguenti conclusioni:



1) Ci sono delle reazioni che dipendono dall'intensità della luce e sono indipendenti dalla temperatura.

2) C'e' una seconda serie di reazioni dipendenti non dalla luce ma dalla temperatura.

Entrambi i gruppi di reazioni sono necessari per la fotosintesi.



Un altro aspetto ormai consolidato legato alla **fase luminosa** derivò dagli esperimenti di **EMERSON**, che descrisse un fenomeno ora noto come **EFFETTO EMERSON**:

- l'assorbimento della luce è legato alla presenza di **DUE** gruppi macromolecolari distinti, che hanno massimi di assorbimento in regioni diverse dello spettro. Ad essi sono associate specifiche reazioni fotochimiche. I due gruppi («**FOTOSISTEMI**») lavorano in serie.

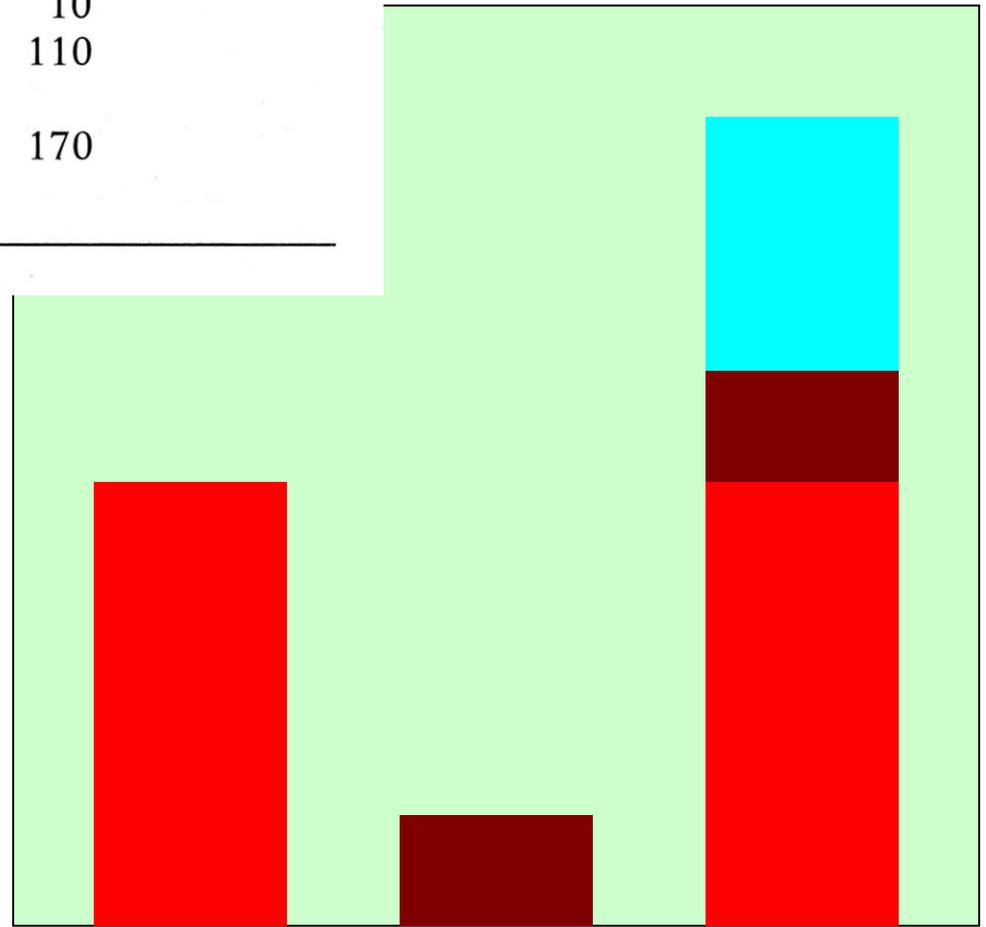
L'EFFETTO EMERSON

Lunghezza d'onda della luce, nm	Velocità relativa della fotosintesi
435	100
695	10
435 + 695 (risultato atteso)	110
435 + 695 (risultato sperimentale)	170



Rendimento

λ [nm]



435

700

435+700





Le osservazioni di **Emerson** su *Chlorella* furono completate da **French & Myers** i quali osservarono che le due luci collaborano insieme con effetto più che additivo anche se non vengono date contemporaneamente, bensì separate da un intervallo buio lungo sino a **1 secondo**.

La spiegazione più plausibile è che esistano due serie di reazioni fotochimiche distinte che vengono messe in moto a due diverse lunghezze d'onda.

Le due reazioni sono però connesse l'una all'altra, anzi una sta a valle dell'altra.



Nasceva così l'idea di
unità fotosintetiche o
FOTOSISTEMI,
che sono di due tipi soltanto.

L'acronimo è **PS**, che sta per
PhotoSystem(s)



Le esperienze di **Emerson** e **Arnold** con flash di luce portarono a un'altra importante conclusione.

Se si calcola il rapporto tra quantità di ossigeno emessa dalle alghe unicellulari dopo un brevissimo lampo di luce e quantità di clorofilla in esse contenuta si ottiene un valore costante.

La costanza del rapporto “ossigeno : clorofilla” (1 molecola di O_2 prodotto per 2500 molecole di clorofilla nelle particolari condizioni sperimentali dei due ricercatori) suggeriva che fosse necessaria la collaborazione di più molecole di clorofilla per evolvere una sola molecola di ossigeno.

FOTOSISTEMI

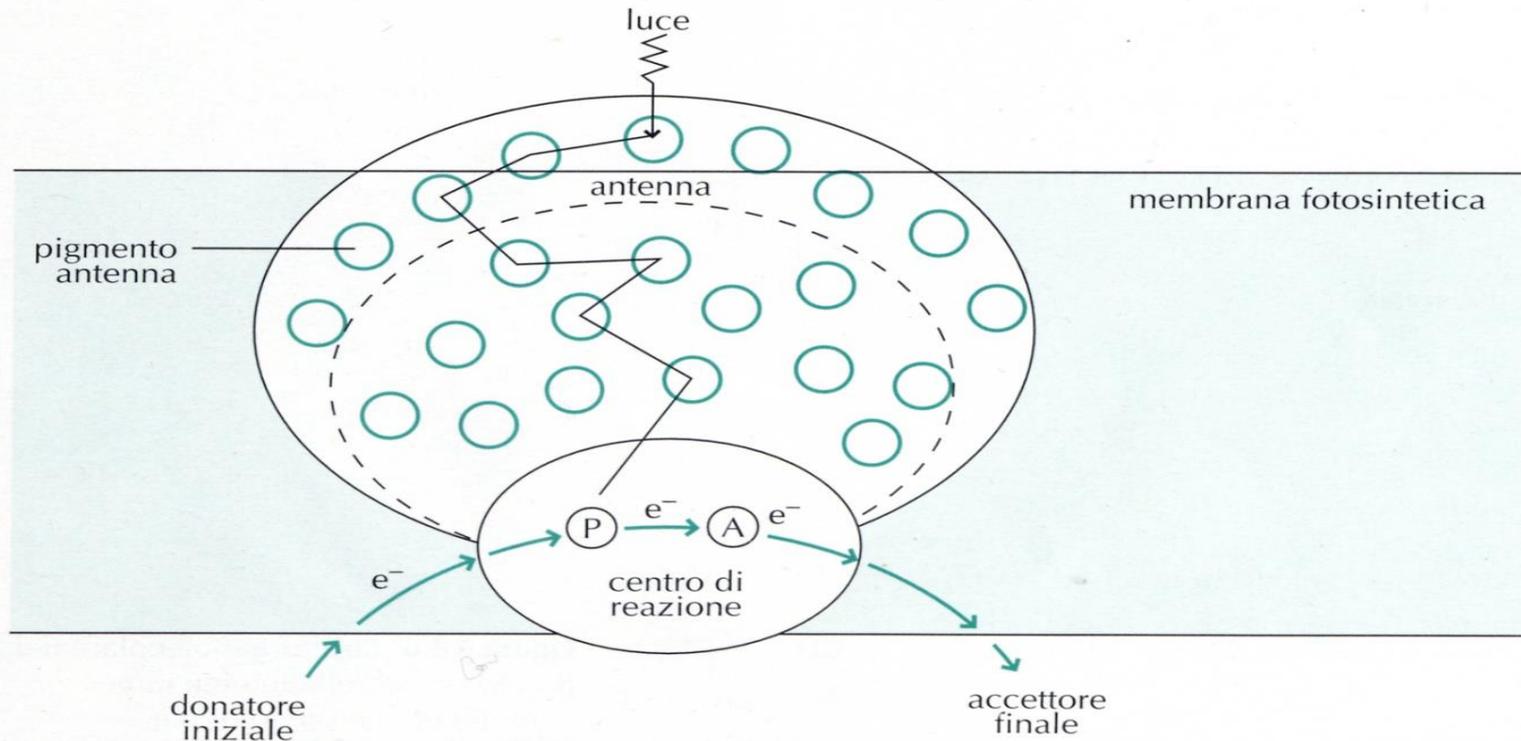
COLOROFILLE

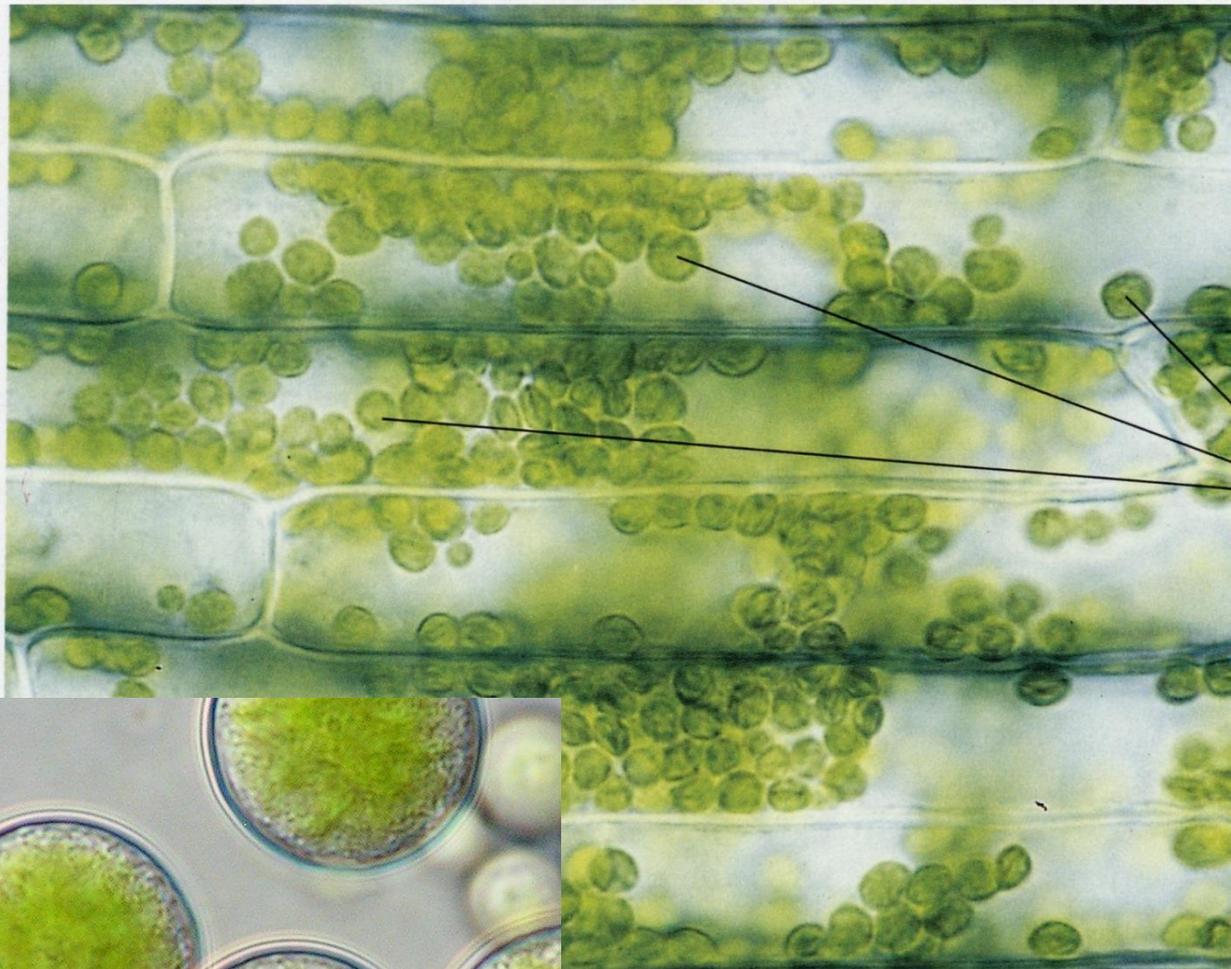
CAROTENOIDI

FICOBILIPROTEINE (limitate a
Cyanophyta, Rhodophyta, Cryptophyta)

PROTEINE

STRUTTURALI





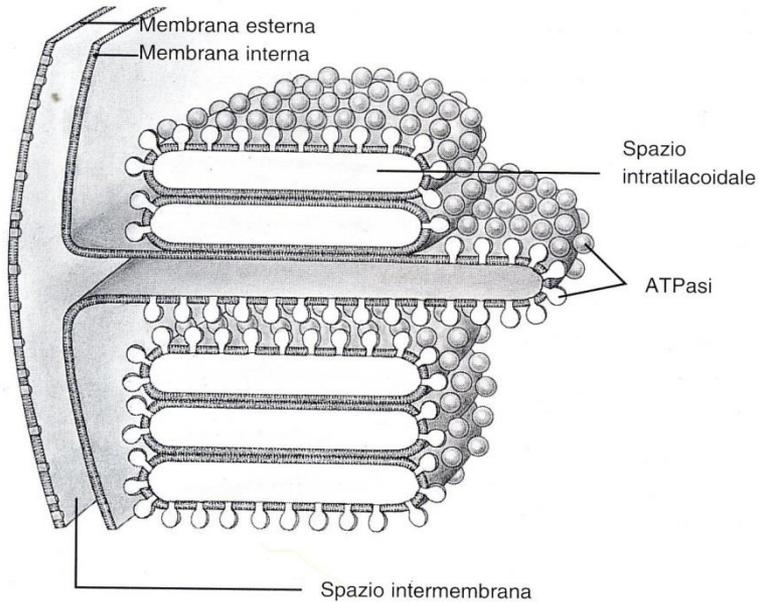
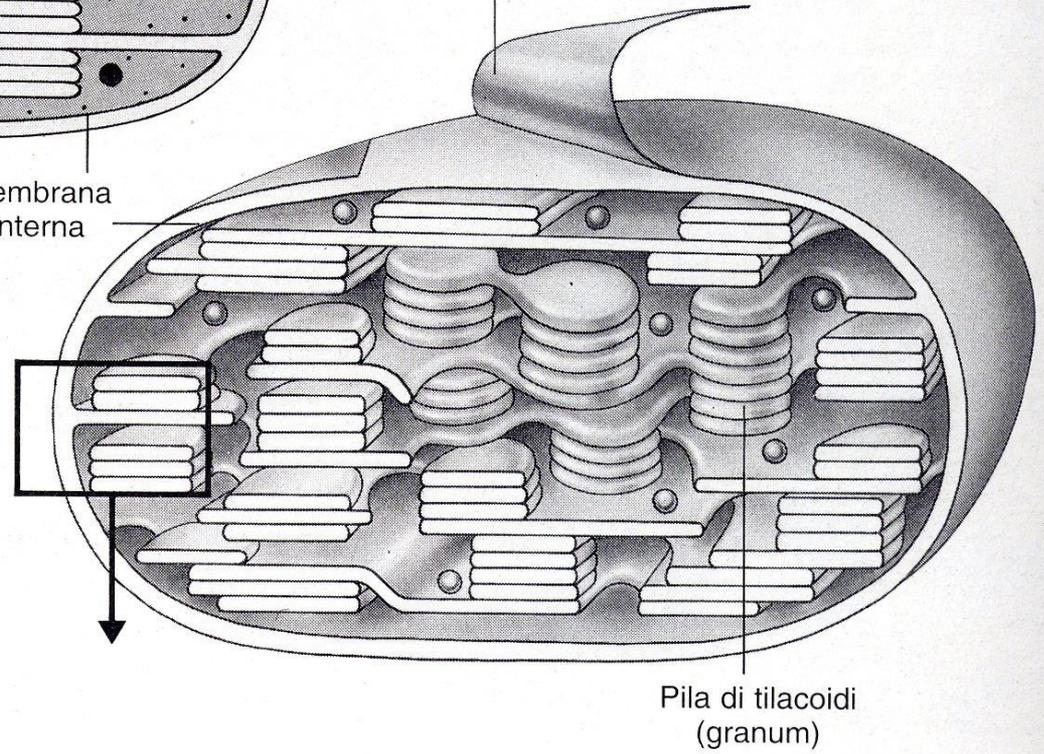
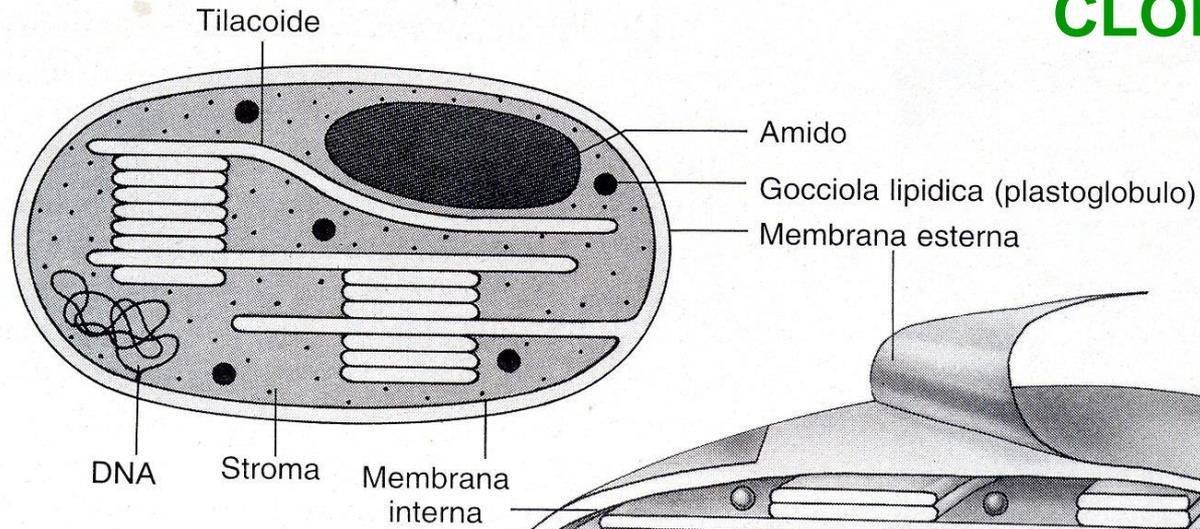
cloroplasti

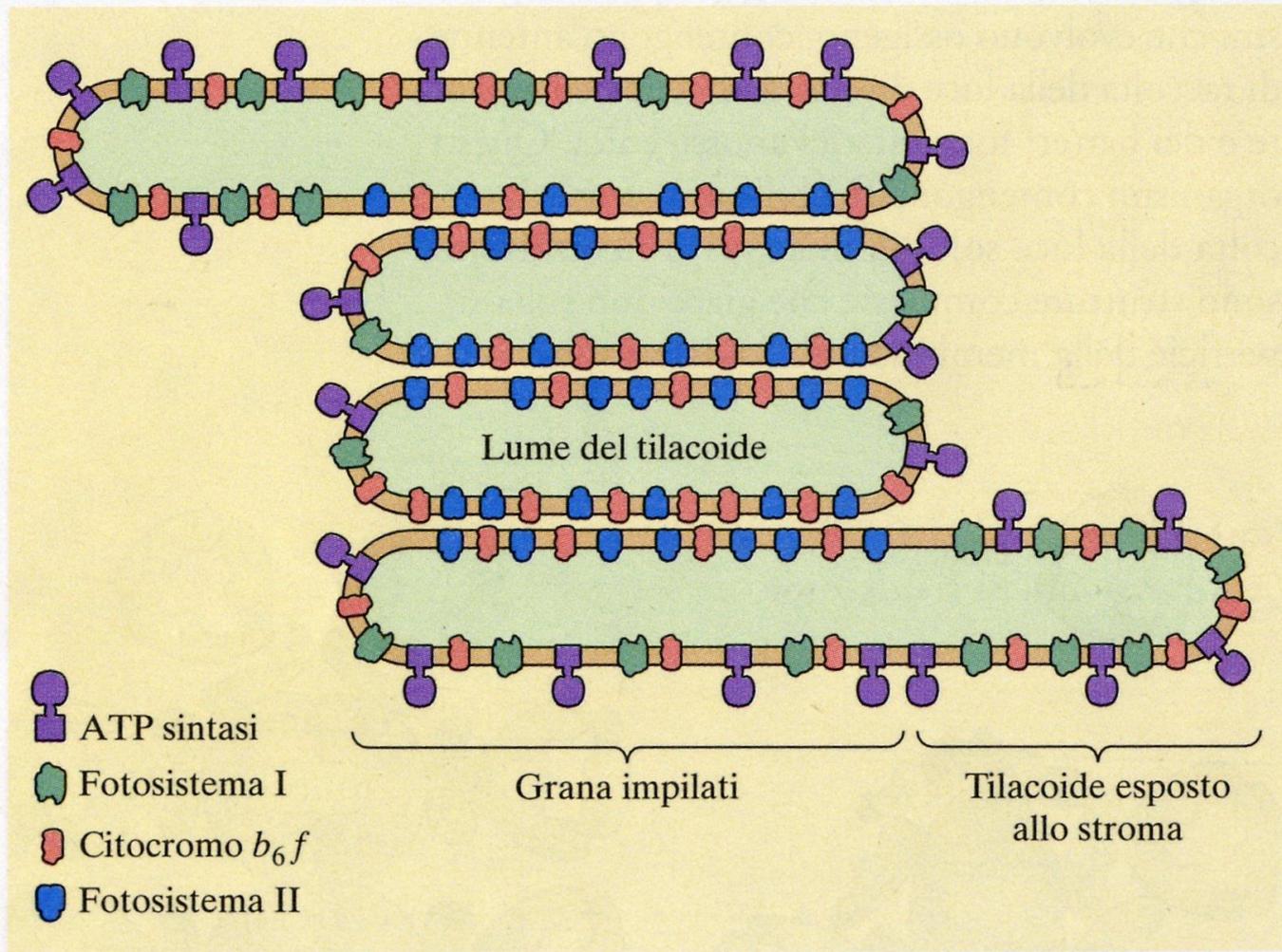
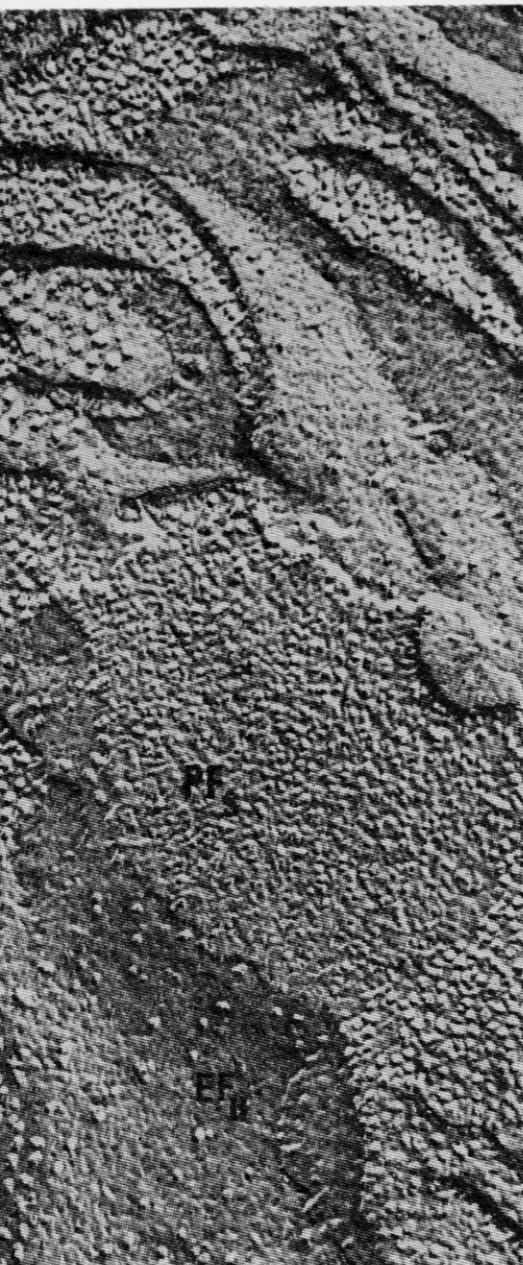


(*Elodea canadensis* Michx., fam. Hydrocharitaceae).



CLOROPLASTI





L'eterogeneità laterale dei complessi della membrana del cloroplasto. Il PSII è localizzato soprattutto nelle regioni impilate delle membrane tilacoïdali, mentre il PSI e l'ATPasi sono localizzate quasi esclusivamente nelle membrane non impilate. Il complesso del citocromo b_6f è distribuito equamente attraverso le due regioni. La separazione dei fotosistemi necessita di trasportatori elettronici mobili come il plastochinone e la plastocianina, che trasportano gli elettroni tra i complessi della membrana separati spazialmente.



Membrane tilacoidali: fotosistemi + complessi antenna (cattura della luce)

Pigmenti =
clorofilla a
clorofilla b
Carotenoidi

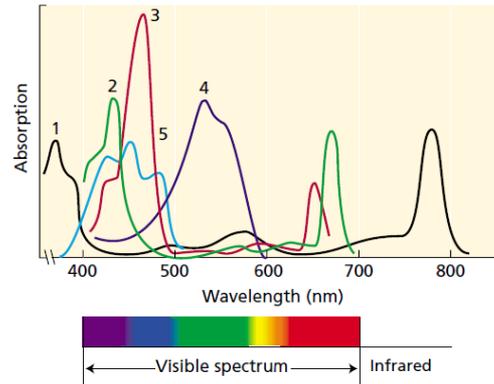
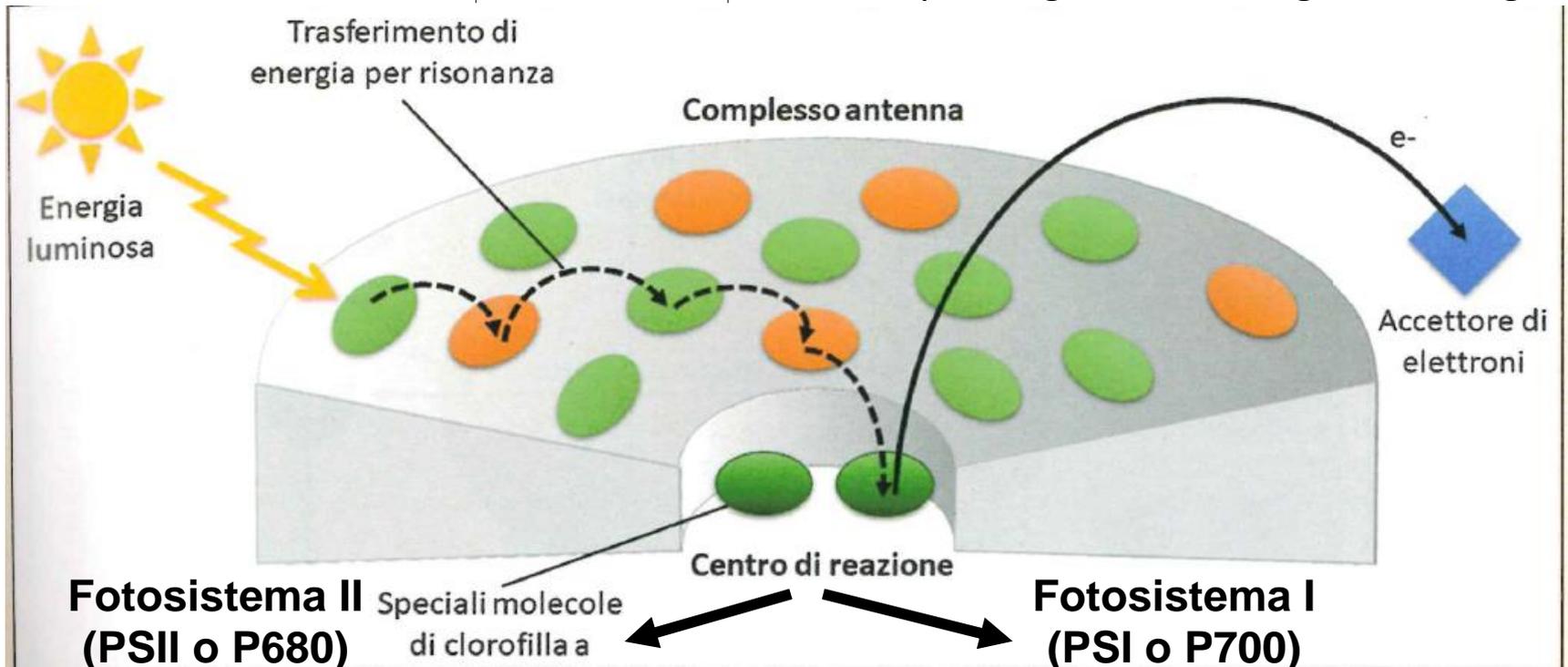


FIGURE 7.7 Absorption spectra of some photosynthetic pigments. Curve 1, bacteriochlorophyll *a*; curve 2, chlorophyll *a*; curve 3, chlorophyll *b*; curve 4, phycoerythrobilin; curve 5, β -carotene. The absorption spectra shown are for pure pig-

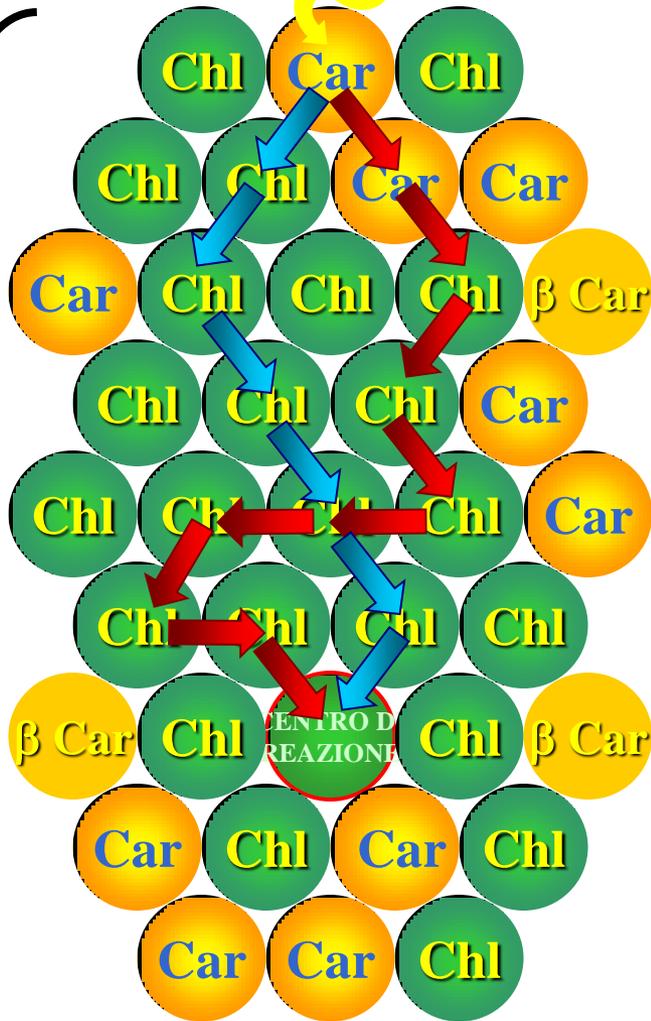
Il trasferimento di energia avviene da pigmenti con massima lunghezza d'onda di assorbimento più corta verso quelli con lunghezza d'onda più lunga = da > energia a < energia



$\lambda_{max} = 680 \text{ nm}$ (rosso)

$\lambda_{max} = 700 \text{ nm}$ (rosso lontano)

Sistema di assorbimento della luce

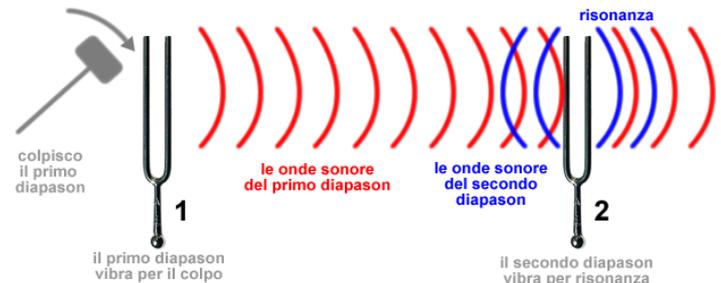


Chl = Clorofilla

Car = α Carotene

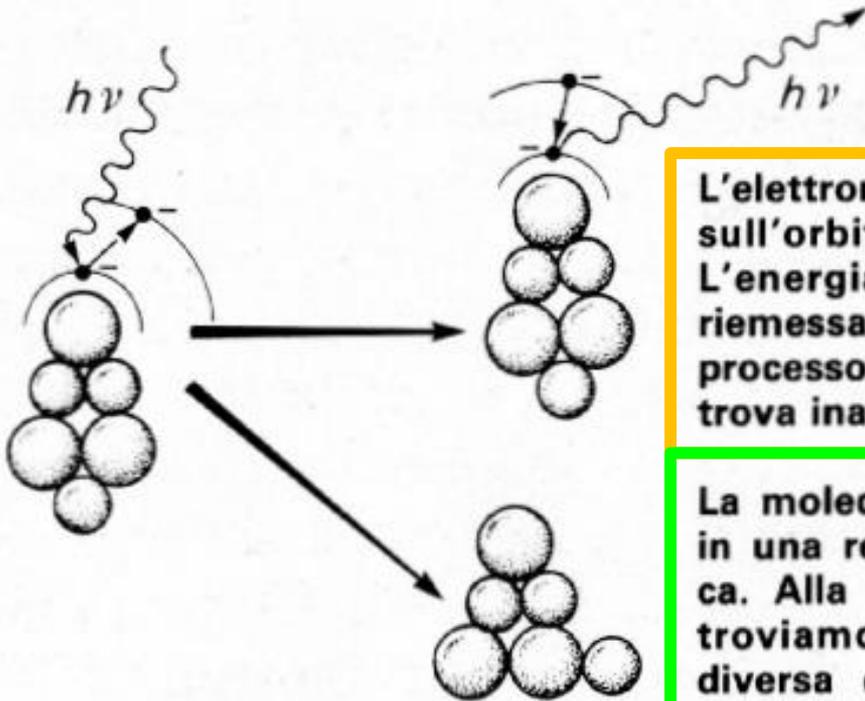
β Car = β Carotene

Cammino dell'energia di eccitazione attraverso il meccanismo della risonanza induttiva a partire da una molecola di pigmento del complesso antenna fino al centro di reazione.





ULTRAVIOLETTO E VISIBILE : eccitazione elettronica



L'elettrone può ricadere sull'orbitale originario. L'energia assorbita viene riemessa. Alla fine del processo la molecola si ritrova inalterata.

La molecola eccitata entra in una reazione fotochimica. Alla fine del processo troviamo una molecola diversa da quella di partenza.

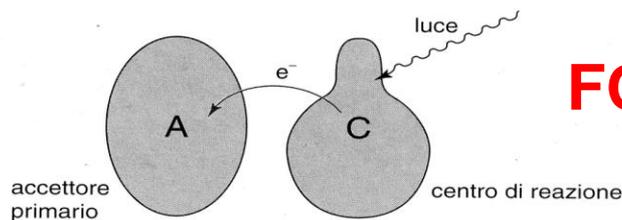
- 1) calore
- 2) fluorescenza
- 3) fosforescenza
- 4) cessione dell'energia di eccitazione
- 5) cessione di un elettrone

Via fotochimica

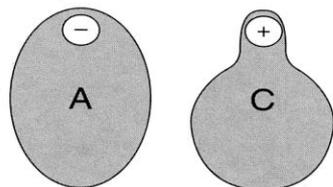
...i pigmenti fotosintetici e la clorofilla a in particolare



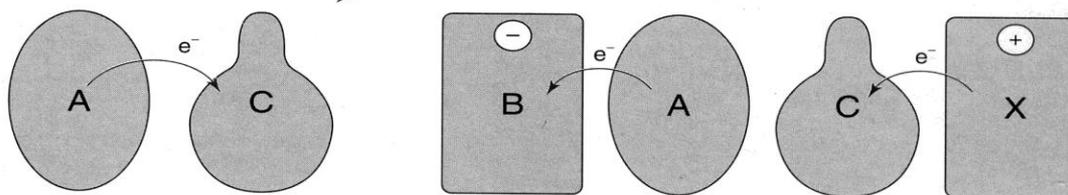
- ① Il centro di reazione eccitato cede un elettrone all'accettore primario.



- ② Risultato: il centro di reazione che ha perso un elettrone acquista una carica positiva, l'accettore primario che ha preso un elettrone acquista una carica negativa.

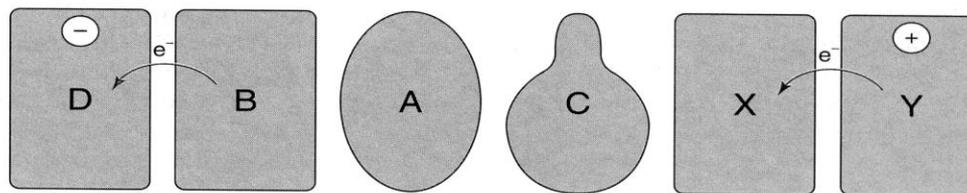


NO!



- ③ Ci si potrebbe aspettare che l'accettore primario restituisca rapidamente l'elettrone al centro di reazione. In tal modo le due opposte cariche elettriche del sistema si neutralizzerebbero.

- ④ Questo invece non avviene... per mancanza di tempo. Infatti A cede rapidamente l'elettrone a un altro accettore B. Contemporaneamente il centro di reazione riacquista l'elettrone perduto da un donatore X. Risultato: ci sono ancora due cariche opposte, ma esse si sono allontanate.



- ⑤ Il processo si ripete. Le opposte cariche si allontanano sempre di più.

Fig. 13.19 • In seguito all'eccitazione del centro di reazione si forma una coppia di cariche elettriche: il centro di reazione perde un elettrone e quindi acquista una carica positiva mentre un accettore riceve un elettrone e quindi acquista una carica negativa. Una volta terminato lo stato di accettazione le due cariche non si riuniscono nuovamente perché migrano verso molecole sempre più lontane fra loro.



Come lavorano in serie i due fotosistemi?

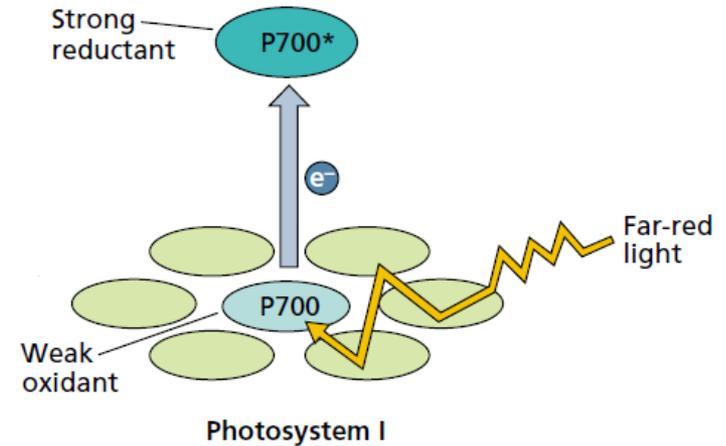
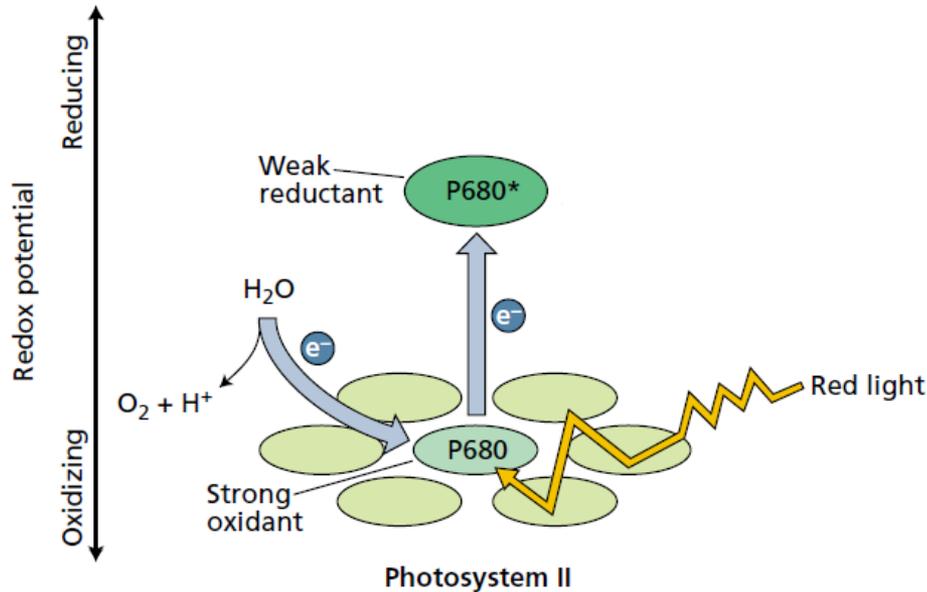


FIGURE 7.14 Z scheme of photosynthesis. Red light absorbed by photosystem II (PSII) produces a strong oxidant and a weak reductant. Far-red light absorbed by photosystem I (PSI) produces a weak oxidant and a strong reductant. The strong oxidant generated by PSII oxidizes water, while the strong reductant produced by PSI reduces NADP⁺. This scheme is basic to an understanding of photosynthetic electron transport. P680 and P700 refer to the wavelengths of maximum absorption of the reaction center chlorophylls in PSII and PSI, respectively.