FISIOLOGIA DELLA FOTOSINTESI E DELLA TRASLOCAZIONE DEI FOTOSINTATI

- Concetti generali, caratteristiche della luce e dei pigmenti
- Organizzazione dell'apparato fotosintetico
- Fase delle reazioni tilacoidali
- Fase delle reazioni stromatiche, struttura, attivazione e funzionamento della Rubisco - Il Ciclo di Calvin - Attività ossigenasica della Rubisco e fotorespirazione - Cicli C4 e CAM –
- Sintesi di amido e saccarosio
- Traslocazione dei fotosintati per via floematica

LA FOTOSINTESI:
CONCETTI GENERALI E REAZIONI ALLA LUCE

FOTOSINTESI

Conversione di energia luminosa in energia di legame da parte di piante, alghe e procarioti.

Sintesi di composti organici a partire da composti inorganici

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow{\text{luce}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

(Fotosintesi ossigenica)

FOTOSINTESI ANOSSIGENICA



$$6CO_2 + 12H_2S \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6S_2 + 6H_2O$$

Esperimenti di Hill su cloroplasti isolati utilizzando accettori di elettroni artificiali (benzochinone, ferricyanide..)



$$4Fe^{3+} + 2H_2O \rightarrow 4Fe^{2+} + O_2 + 4H^+$$

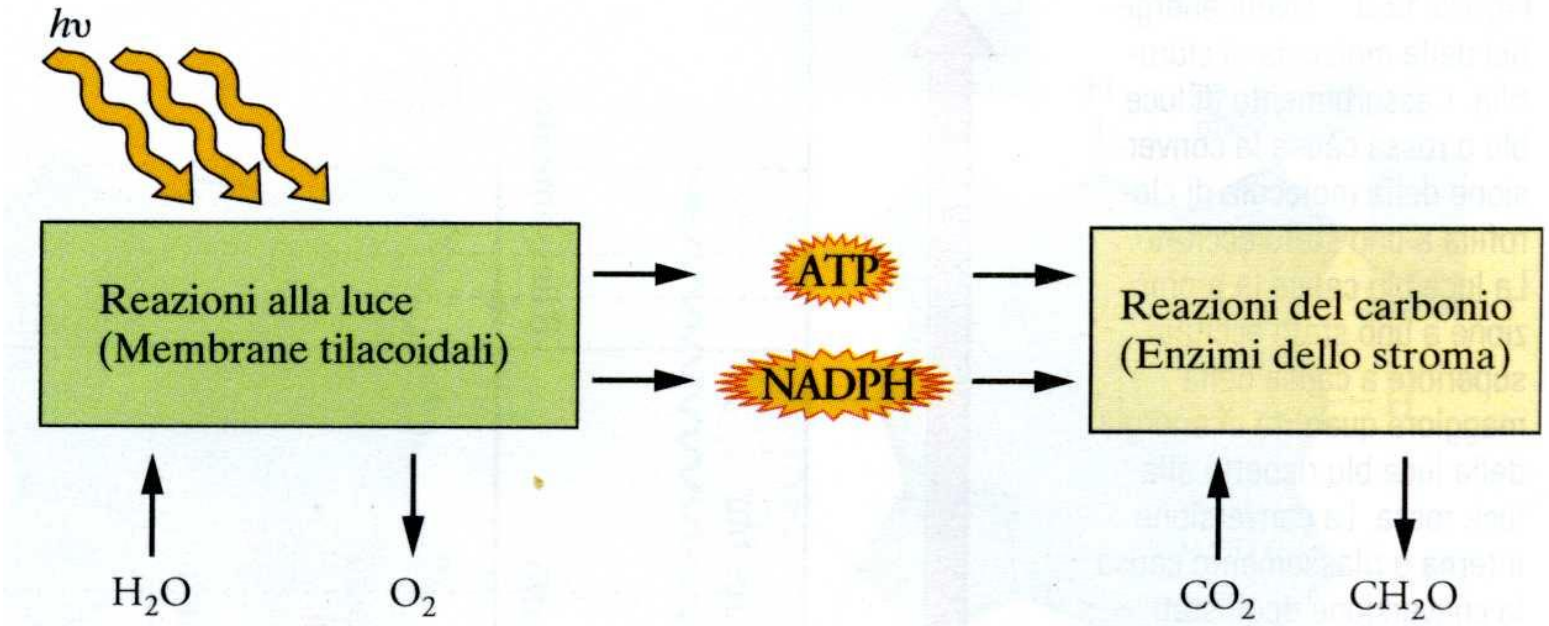
La fotosintesi è un processo redox

Produzione di ossigeno avviene in assenza di CO_2:
O_2 emesso dalle piante deriva da **H_2O** e non da CO_2

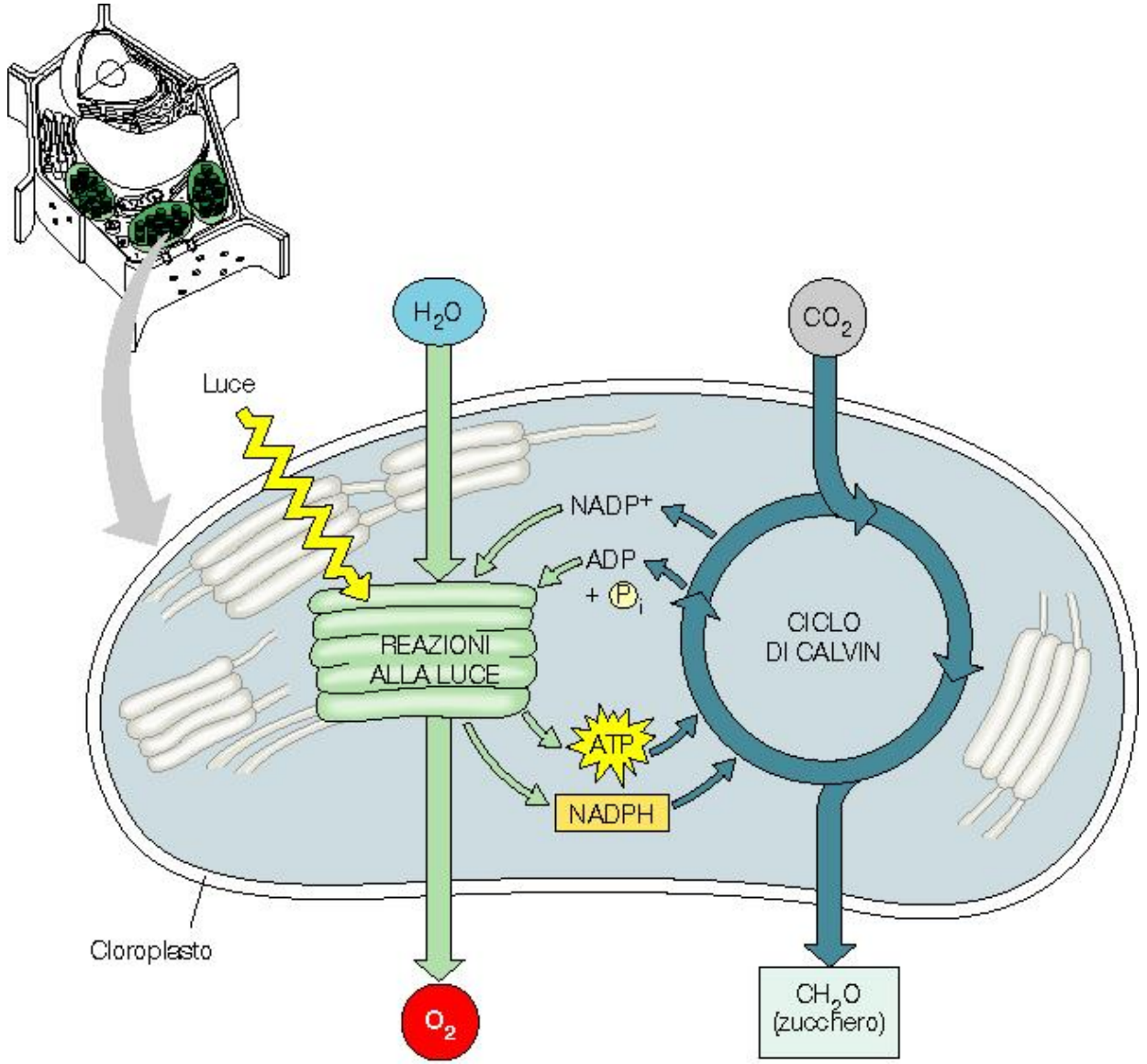
Processo divisibile in due fasi:

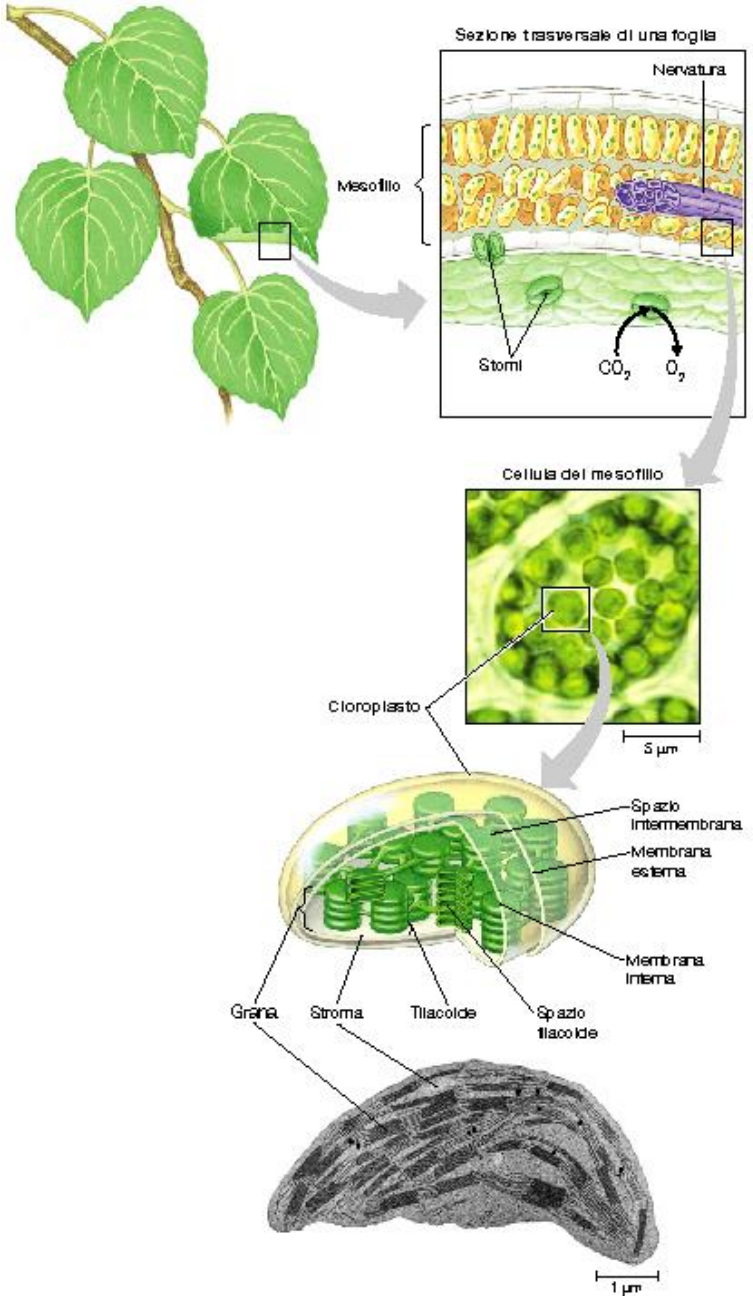
Reazioni alla luce (o tilacoidali)

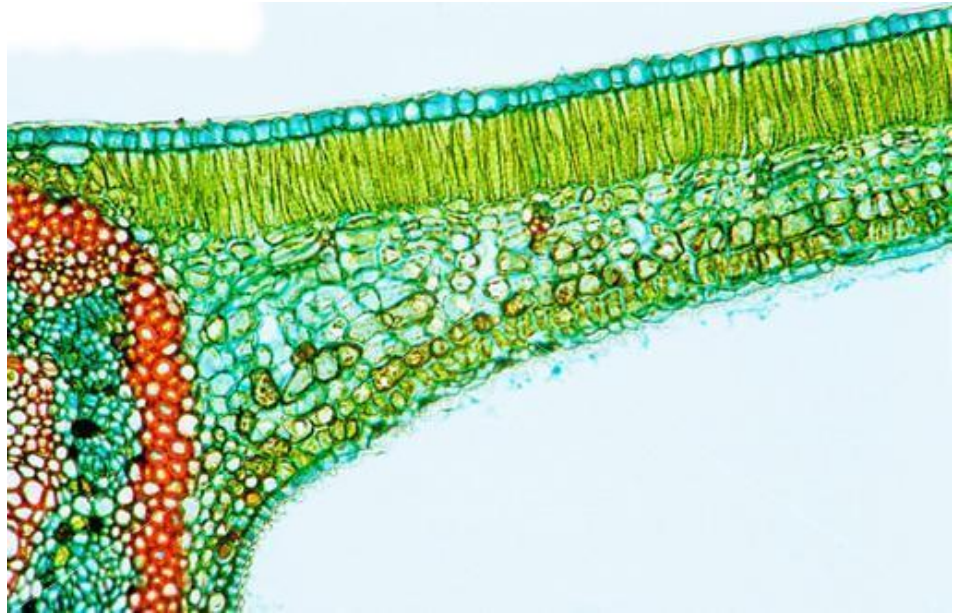
Reazioni del carbonio (o stromatiche)

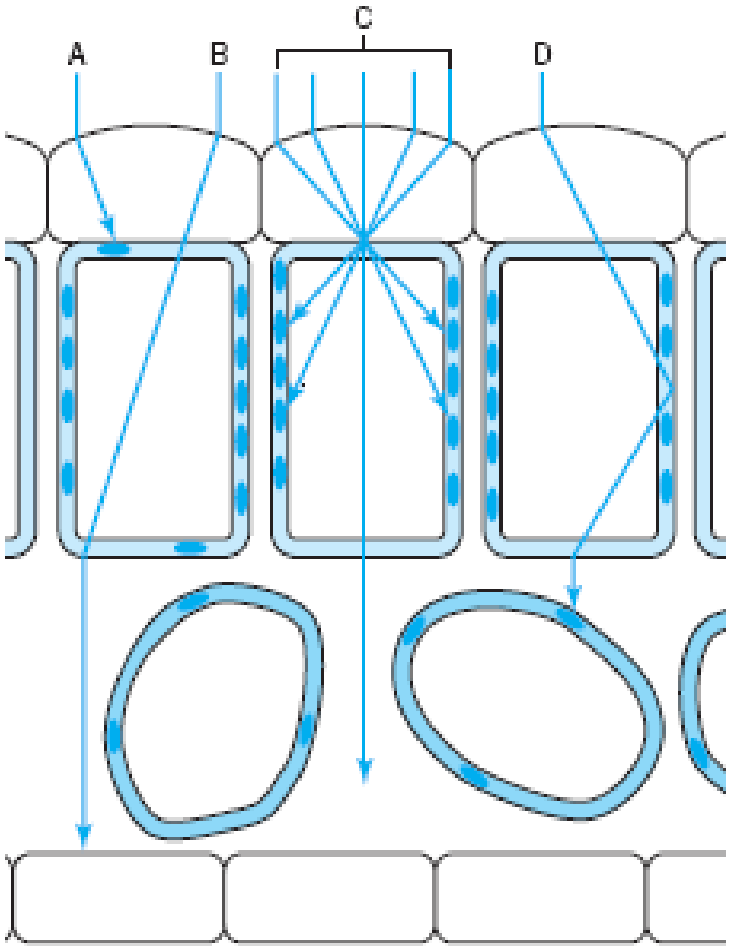


Le due fasi della fotosintesi sono strettamente associate



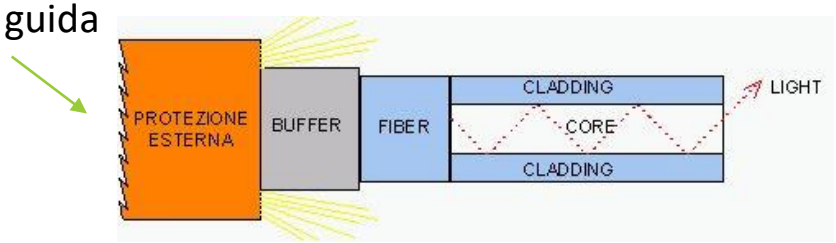

Sezione trasversale di una foglia
Nervatura
Mesofillo
Stomi
CO_2
O_2
Cellula del mesofillo
Cloroplasto
5 µm
Spazio intermembrana
Membrana esterna
Membrana interna
Grana
Stroma
Tilacoide
Spazio tilacoide
1 µm



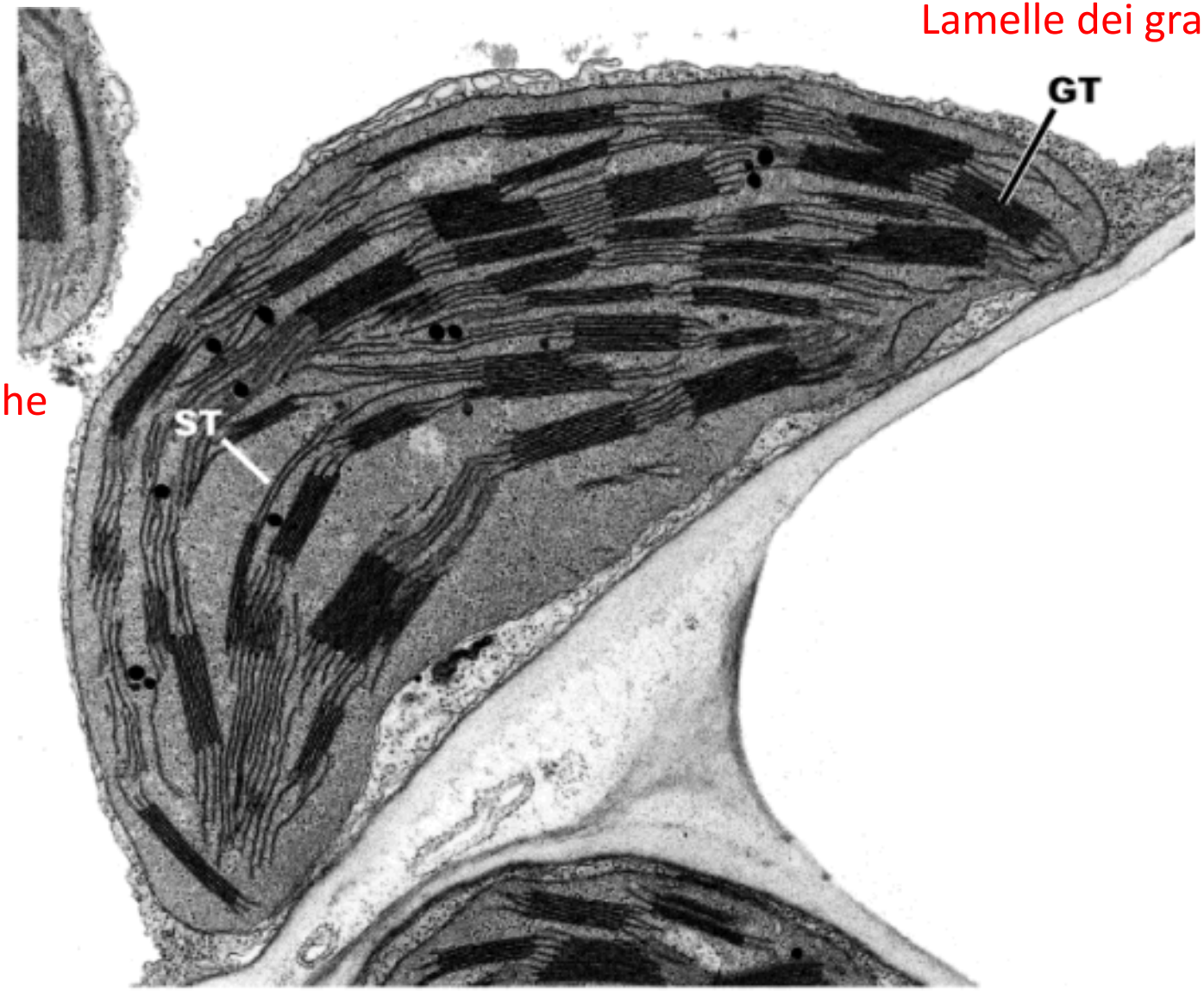


Massimizzazione dell'assorbimento della luce:

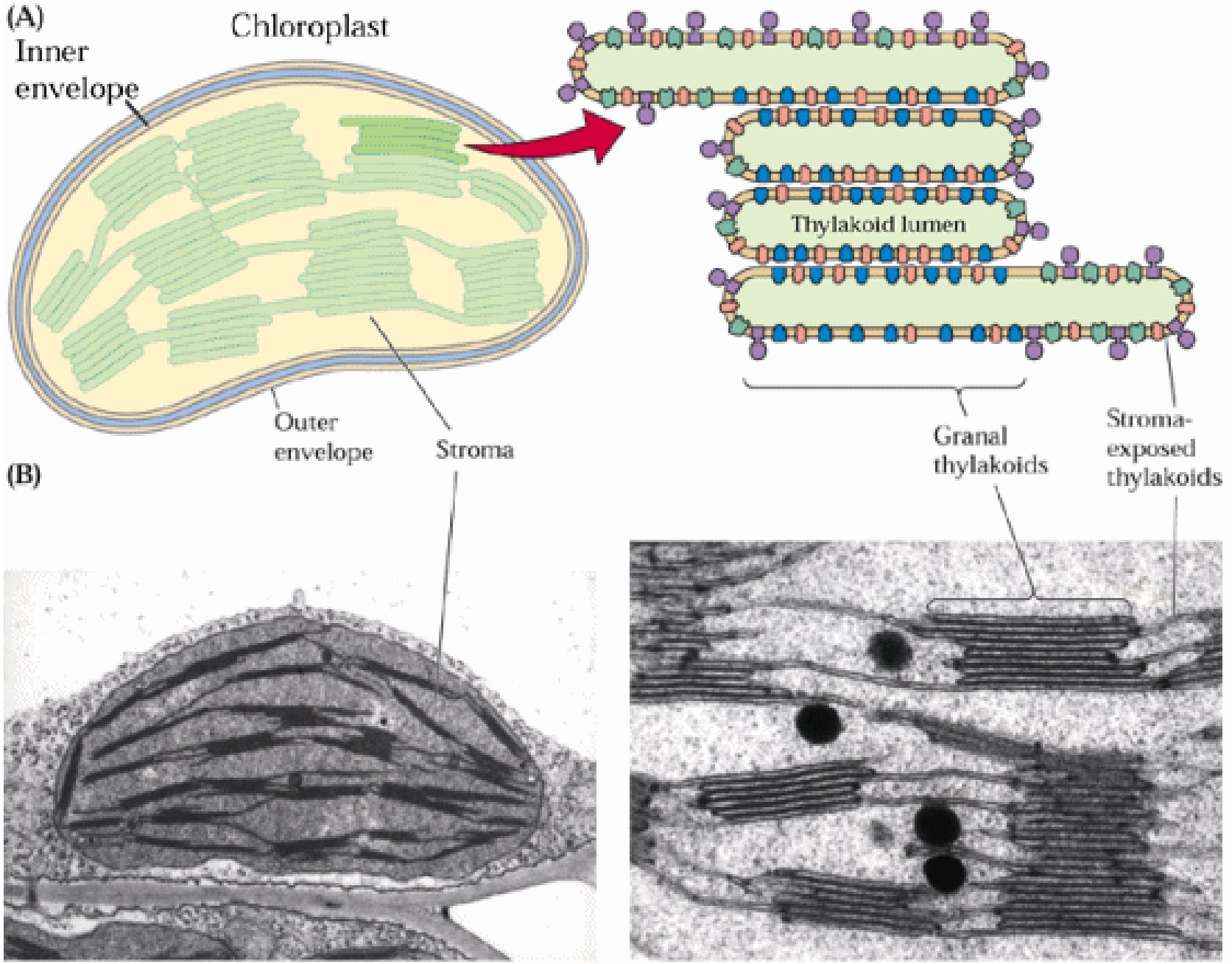
- Effetto setaccio
- Effetto lente
- Effetto guida



Lamelle dei grana

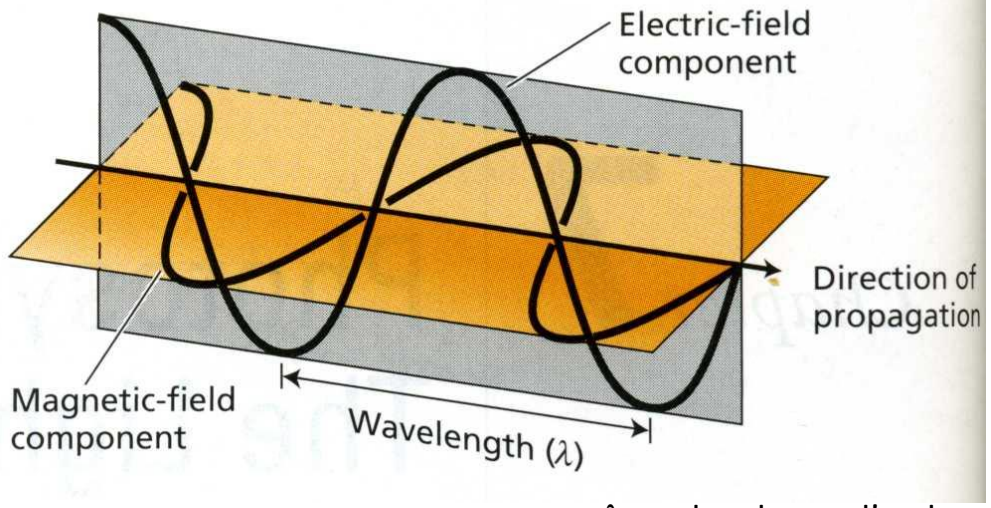


Lamelle stromatiche


(A)
Chloroplast
Inner envelope
Outer envelope
Stroma
Thylakoid lumen
Granal thylakoids
Stroma-exposed thylakoids
(B)

Luce → **Onda elettromagnetica**

Luce → **Particella**



λ = lunghezza d'onda

ν = frequenza

Fotone → contiene una quantità di energia definita (quanto)

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

Legge di Planck

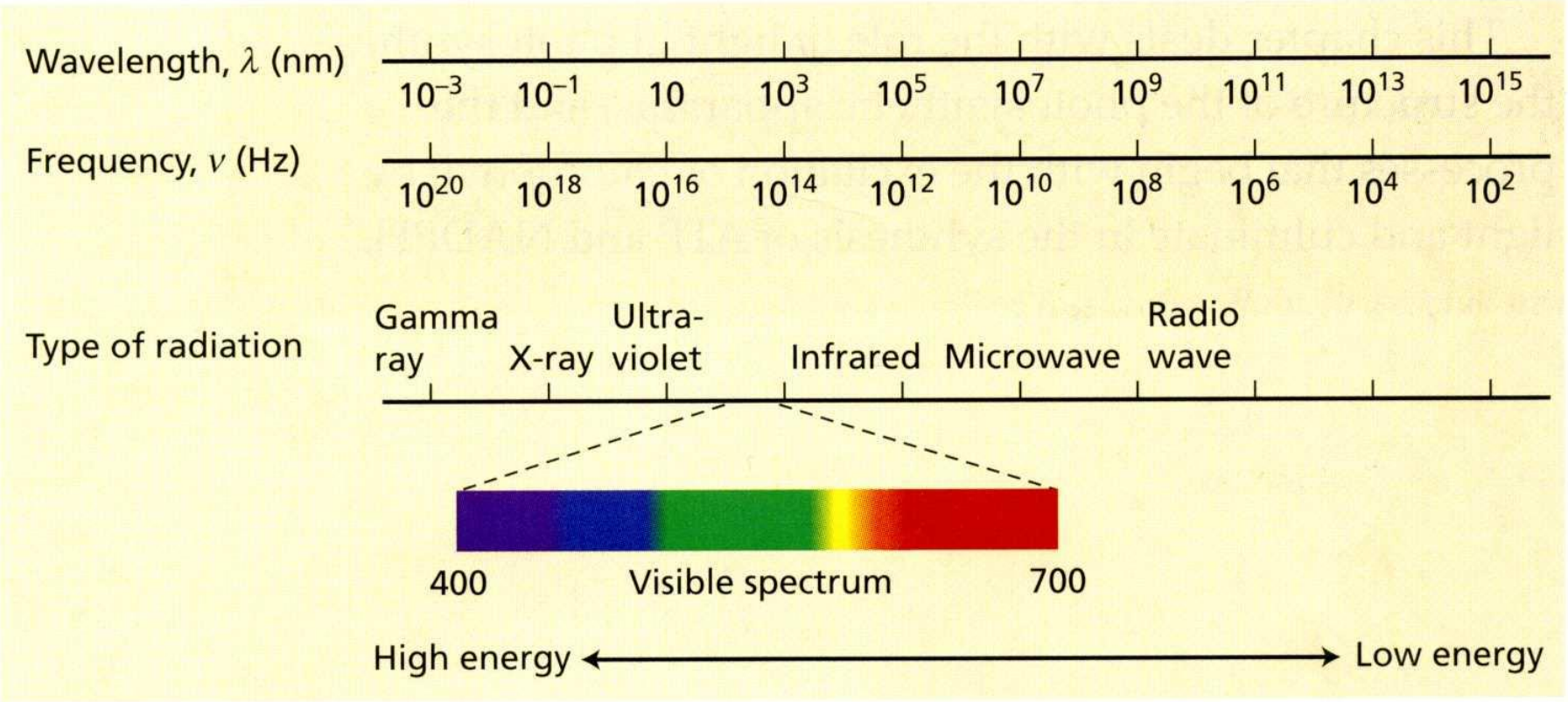
$$c = \lambda\nu$$

$$\nu = c/\lambda$$

h è la costante di Planck (6.626×10^{-34} J s)

c è la velocità della luce (3×10^{8} m s^{-1})

Lo spettro elettromagnetico



La radiazione fotosinteticamente attiva corrisponde alla banda del visibile (tra 400 e 700 nm circa)

Nota: radiazioni a lunghezza d'onda >700 nm o <400 nm non vengono utilizzate nella fotosintesi ma hanno importanti effetti (fotomorfogenetici, fotodistruttivi) sulla vita delle piante.

Fotone di luce rossa, λ = 660 nm = 6.6 x 10^{-7} m

h = 6.62 x 10^{-34} J s

$E_q = hc/\lambda = [(6.62 \times 10^{-34} \text{ J s}) \times (3 \times 10^{8} \text{ m s}^{-1})] / (6.6 \times 10^{-7} \text{ m}) = 3.01 \times 10^{-19}$ J

Fotone di luce blu, λ = 435 nm = 4.35 x 10^{-7} m

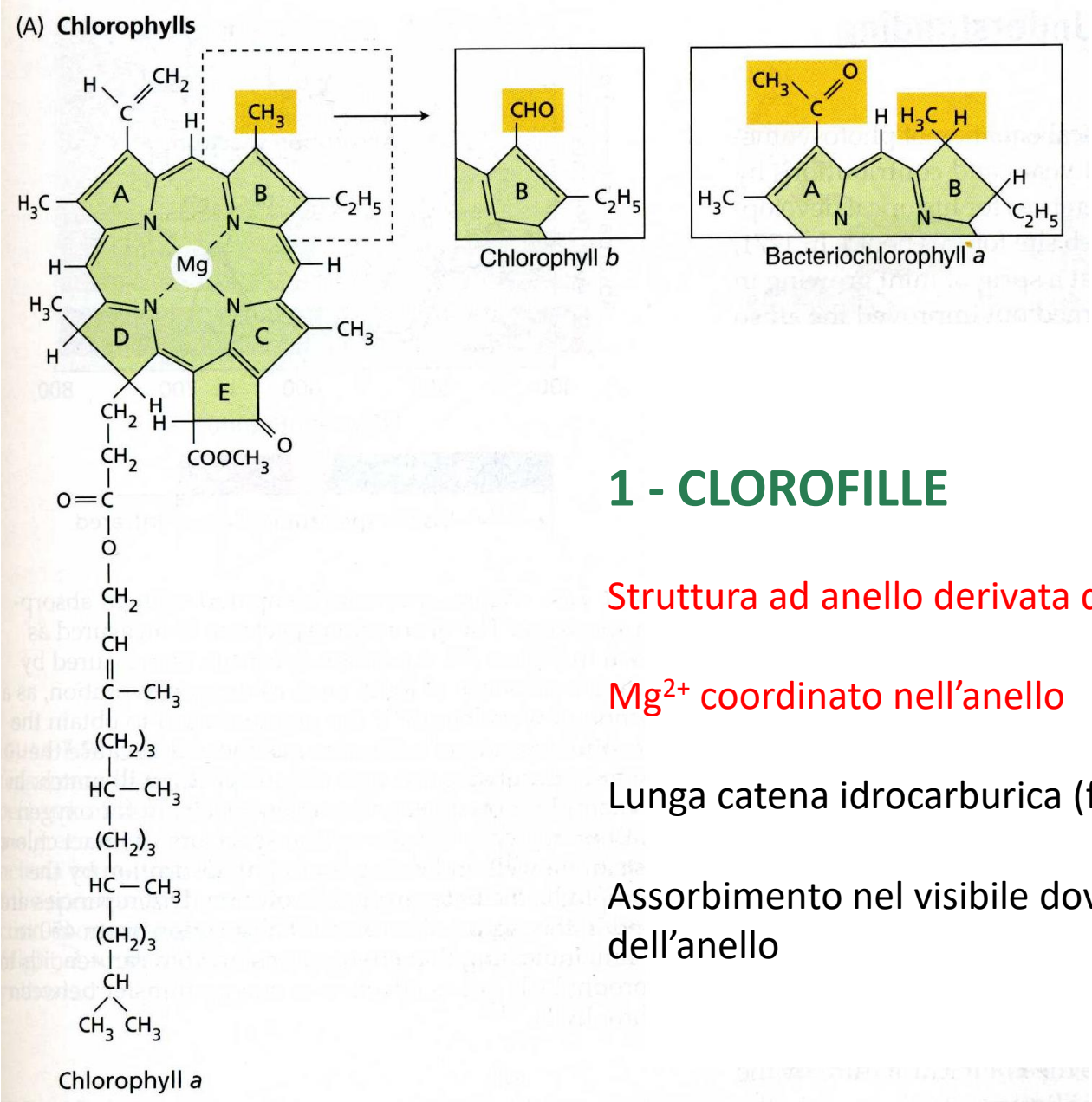
h = 6.62 x 10^{-34} J s

$E_q = hc/\lambda = [(6.62 \times 10^{-34} \text{ J s}) \times (3 \times 10^{8} \text{ m s}^{-1})] / (4.35 \times 10^{-7} \text{ m}) = 4.56 \times 10^{-19}$ J

TABELLA 3.1 Principali radiazioni di interesse biologico

Colore	Ambito di lunghezza d'onda (nm)	Energia media (kJ mol^{-1} fotoni)
Ultravioletto	*100-400*	
UV-C	100-280	471
UV-B	280-320	399
UV-A	320-400	332
Visibile	*400-740*	
Violetto	400-425	290
Blu	425-490	274
Verde	490-550	230
Giallo	550-585	212
Arancio	585-640	196
Rosso	640-700	181
Rosso lontano	700-740	166
Infrarosso	maggiore di 740	85

Pigmenti fotosintetici



1 - CLOROFILLE

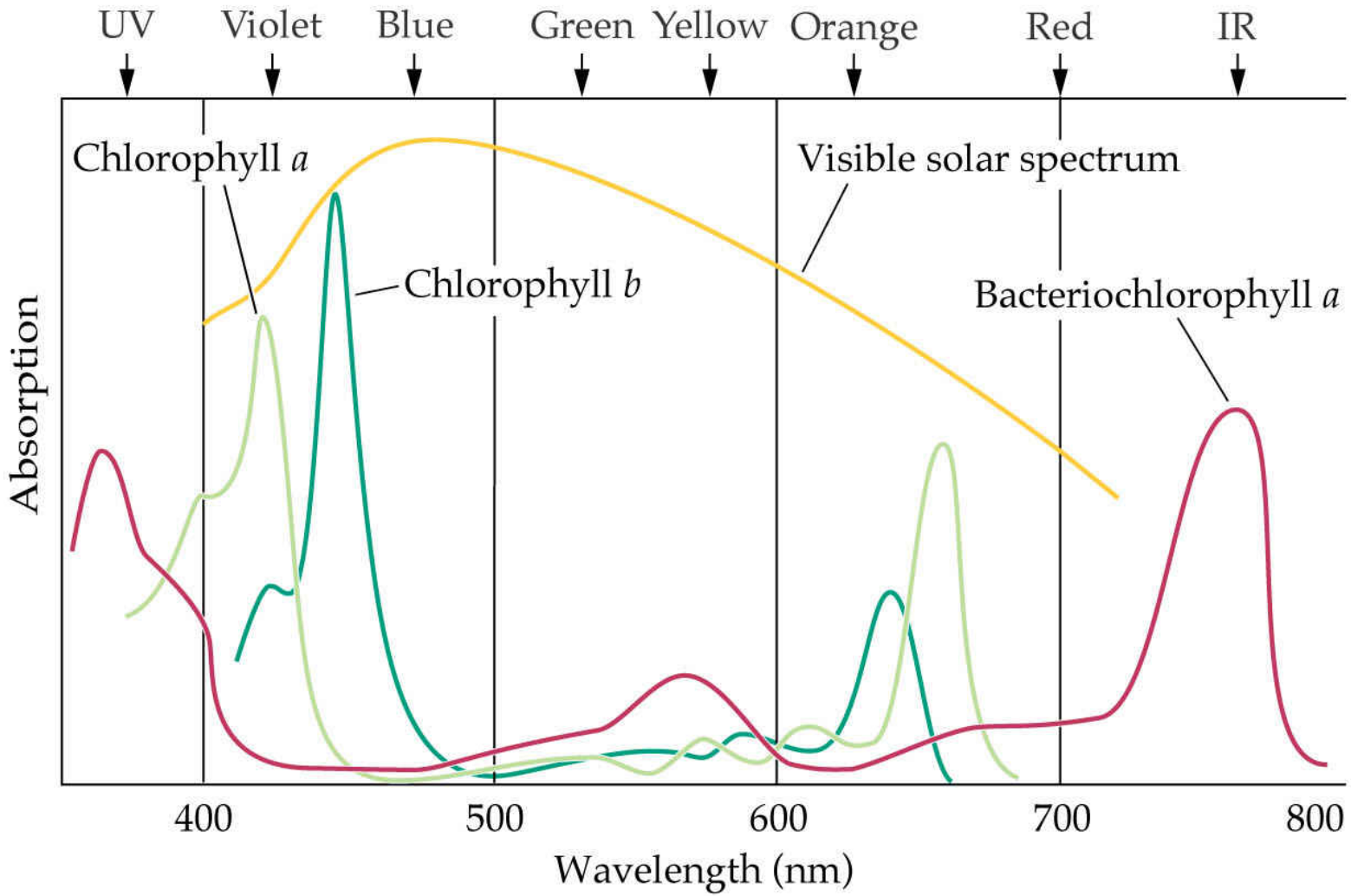
Struttura ad anello derivata dalle porfirine (emoglobina, citocromi)

Mg^{2+} coordinato nell'anello

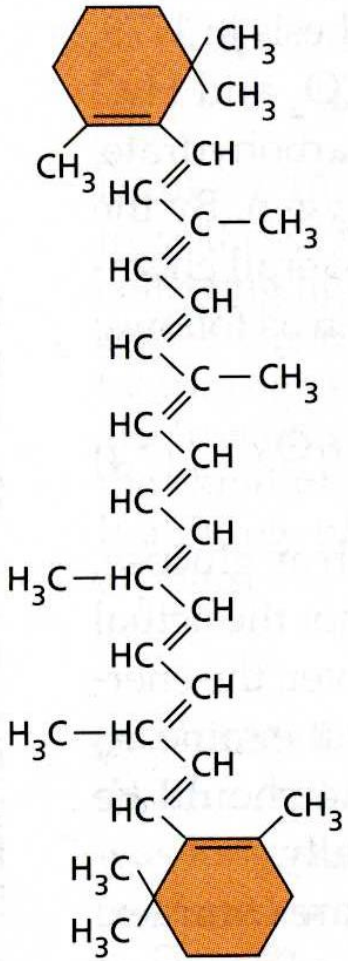
Lunga catena idrocarburica (fitolo)

Assorbimento nel visibile dovuto al sistema di doppi legami coniugati dell'anello

Spettro di assorbimento delle clorofille



(B) **Carotenoids**



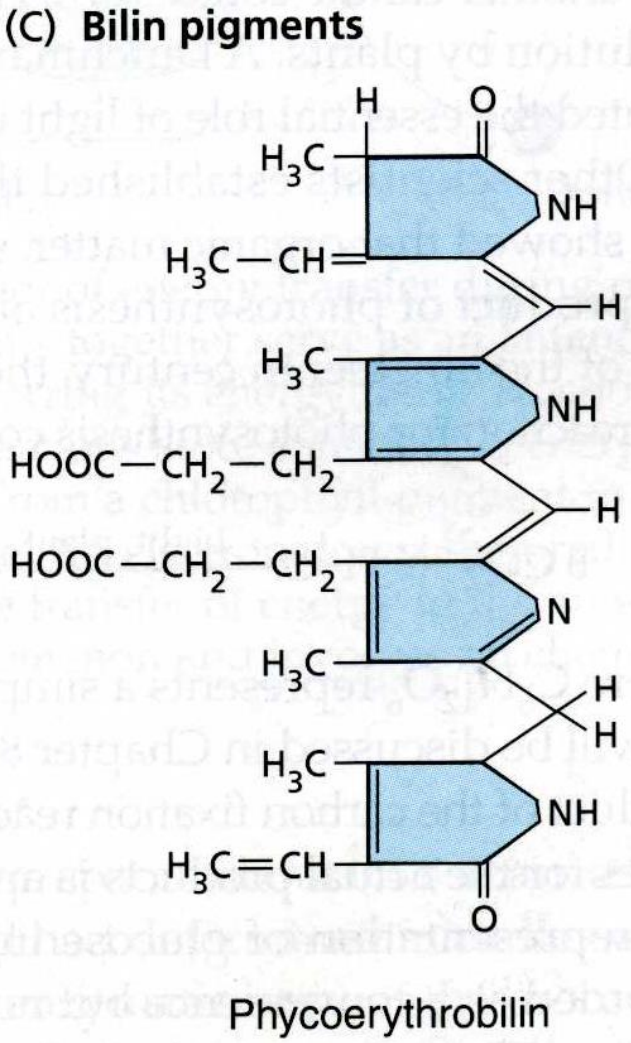
β-Carotene

2- CAROTENOIDI

Terpenoidi (o isoprenoidi) a 40 atomi di C

Molecola lineare con legami doppi multipli

Due classi: caroteni e xantofille



3 - FICOBILINE (cianobatteri e alghe rosse)

Tetrapirroli a catena aperta

In genere legate a una proteina come parte integrante della molecola (formando le FICOBILIPROTEINE) e organizzate in grossi complessi macromolecolari detti ficobilisomi

Tre gruppi principali di ficobiliproteine: ficoeritrine (rosse), ficocianine (blu), alloficocianine (blu-porpora)

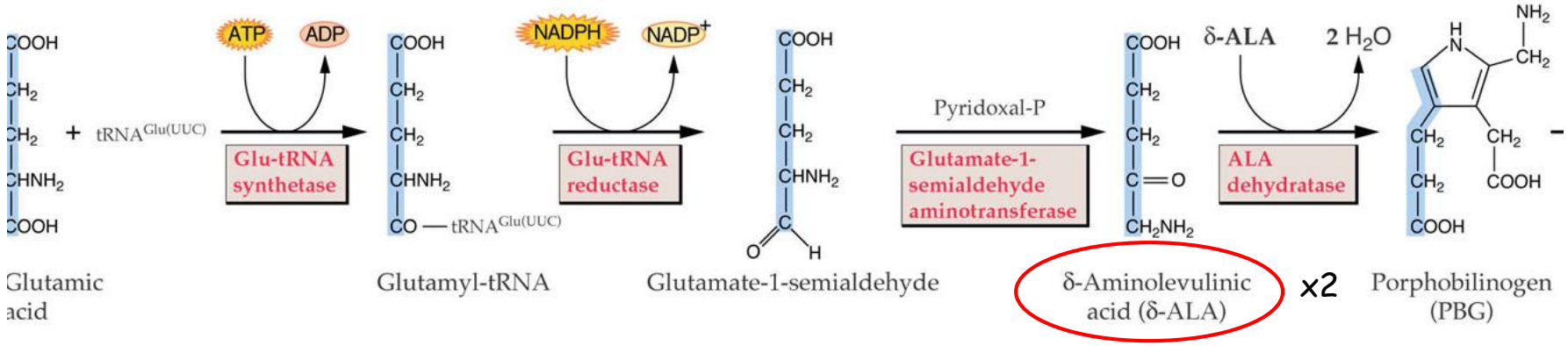
Clorofilla a: piante, alghe, cianobatteri
Clorofilla b: piante terrestri, alghe verdi, proclorofite
Clorofille c, d: diatomee, alghe brune, alghe rosse
Batterioclorofille: procarioti con fotosintesi anossigenica
Carotenoidi: ubiquitari

Table 7.1
Distribution of chlorophylls and other photosynthetic pigments

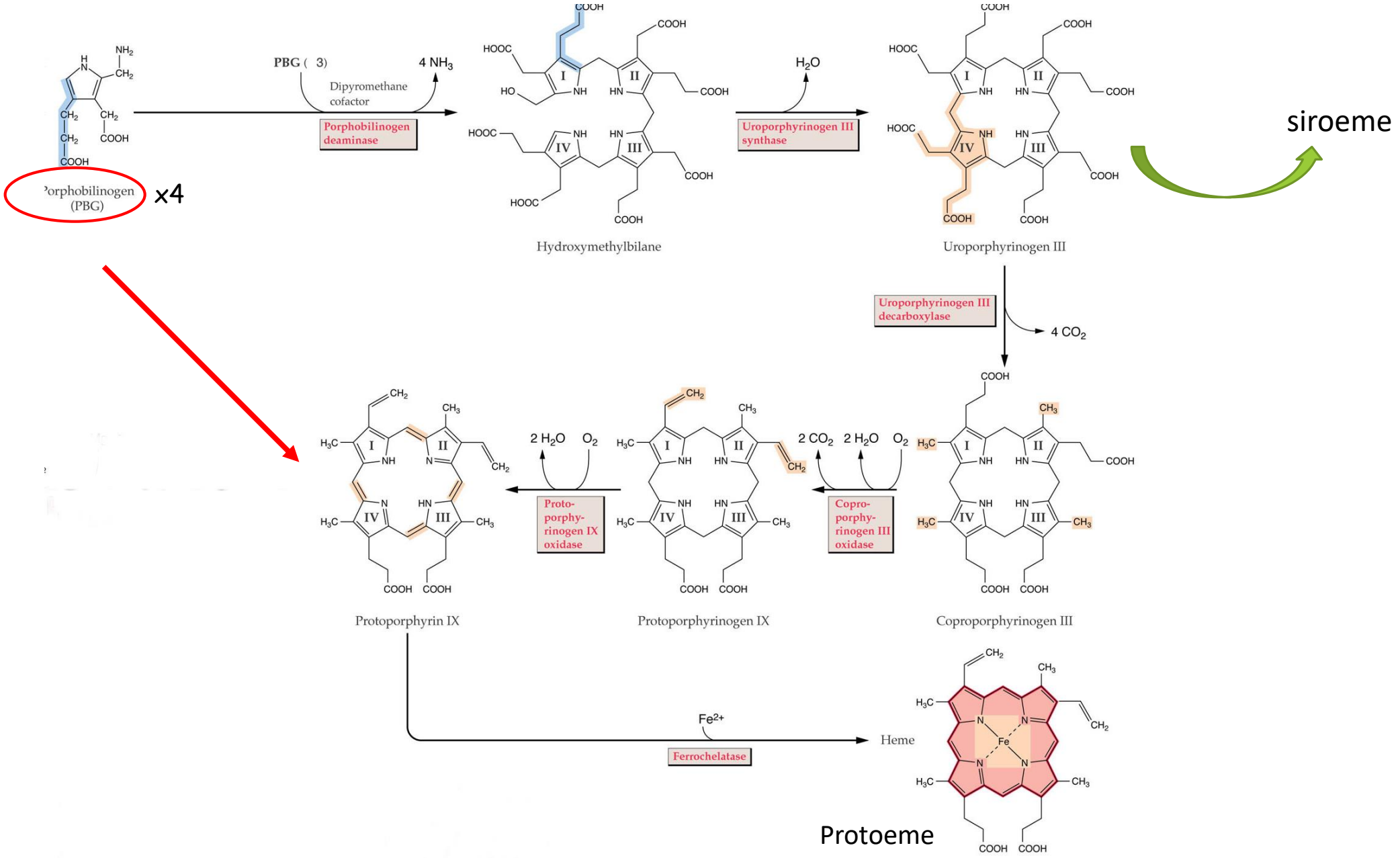
	Chlorophylls				Bacteriochlorophylls							
Organism	**a**	**b**	**c**	**d**	**a**	**b**	**c**	**d**	**e**	**g**	**Carotenoids**	**Phycobiliproteins**
Eukaryotes												
Mosses, ferns, seed plants	+	+	–	–							+	–
Green algae	+	+	–	–							+	–
Euglenoids	+	+	–	–							+	–
Diatoms	+	–	+	–							+	–
Dinoflagellates	+	–	+	–							+	–
Brown algae	+	–	+	–							+	–
Red algae	+	–	–	+							+	+
Prokaryotes												
Cyanobacteria	+	–	–	+							+	+
Prochlorophytes	+	+	–	–							+	–
Sulfur purple bacteria					+ or +		–	–	–	–	+	–
Nonsulfur purple bacteria					+ or +		–	–	–	–	+	–
Green bacteria					+	–	+ or +		or +	–	+	–
Heliobacteria					–	–	–	–	–	+	+	–

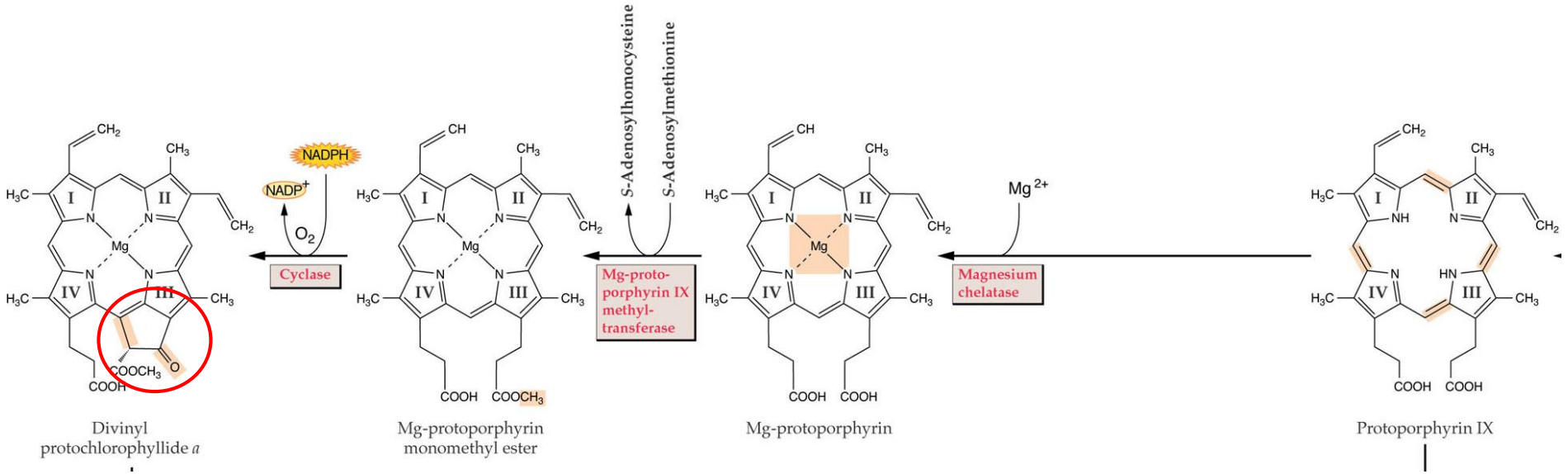
Biosintesi della clorofilla

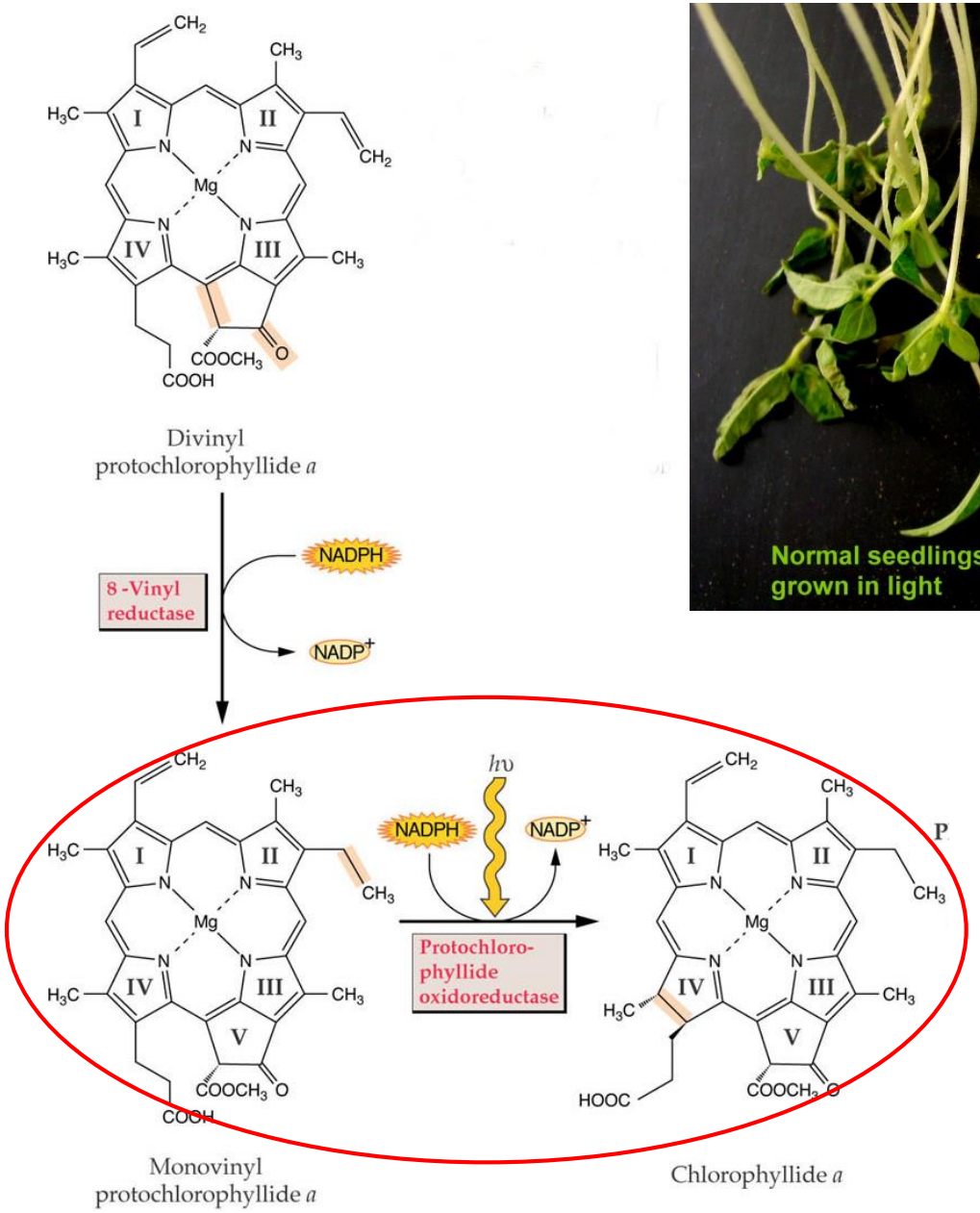
Nei cloroplasti (stroma)



- Precursore della clorofilla e dei gruppi eme
- Deriva dal glutammato in piante terrestri, alghe e molti batteri
- Reazioni successive (fino alla protoporfirina) comuni a piante e animali


Porphobilinogen (PBG)
x4
PBG (3)
Dipyromethane cofactor
4 NH3
Porphobilinogen deaminase
Hydroxymethylbilane
H2O
Uroporphyrinogen III synthase
Uroporphyrinogen III
siroeme
Uroporphyrinogen III decarboxylase
4 CO2
Coproporphyrinogen III
2 CO2 2 H2O O2
Copro-porphy-rinogen III oxidase
Protoporphyrinogen IX
2 H2O O2
Proto-porphy-rinogen IX oxidase
Protoporphyrin IX
Fe2+
Ferrochelatase
Heme
Protoeme


Protoporphyrin IX
Mg 2+
Magnesium chelatase
Mg-protoporphyrin
S-Adenosylhomocysteine
S-Adenosylmethionine
Mg-proto-porphyrin IX methyl-transferase
Mg-protoporphyrin monomethyl ester
NADPH
NADP+
O2
Cyclase
Divinyl protochlorophyllide a

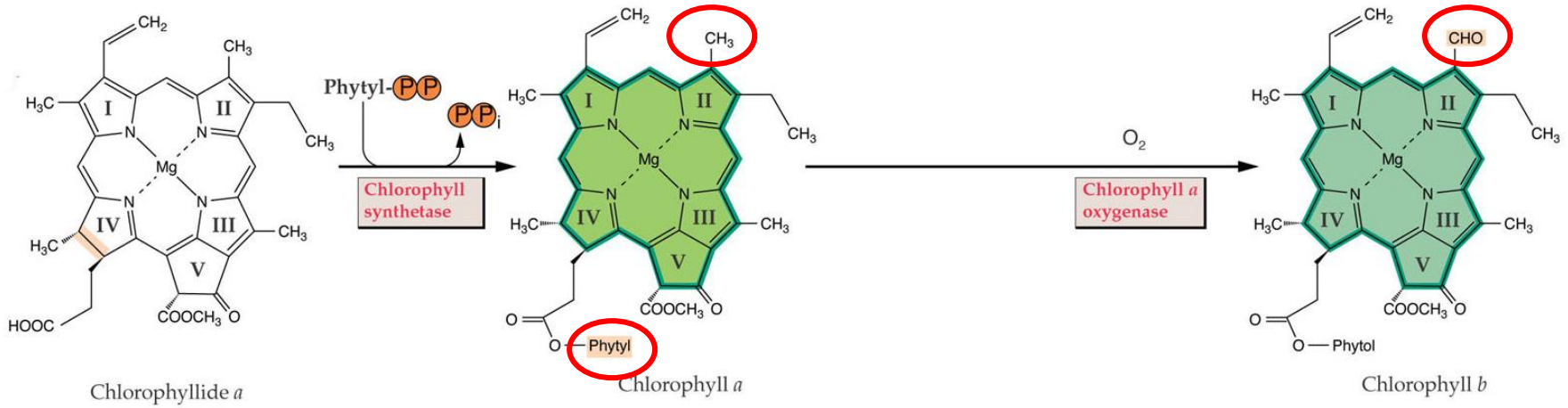




Protoclorofillide reduttasi

Luce-dipendente nelle Angiosperme

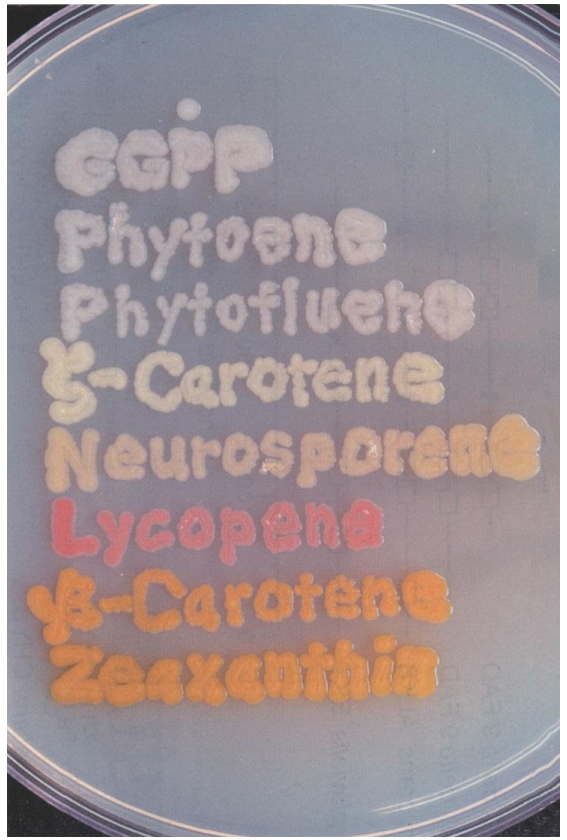
Indipendente dalla luce in Gimnosperme, alghe e batteri fotosintetici



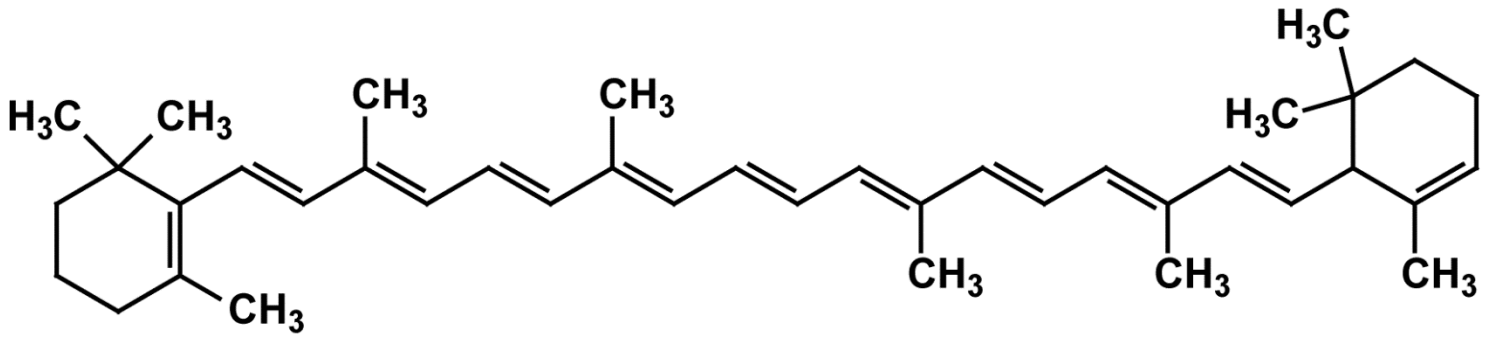
Esterificazione della catena di fitolo

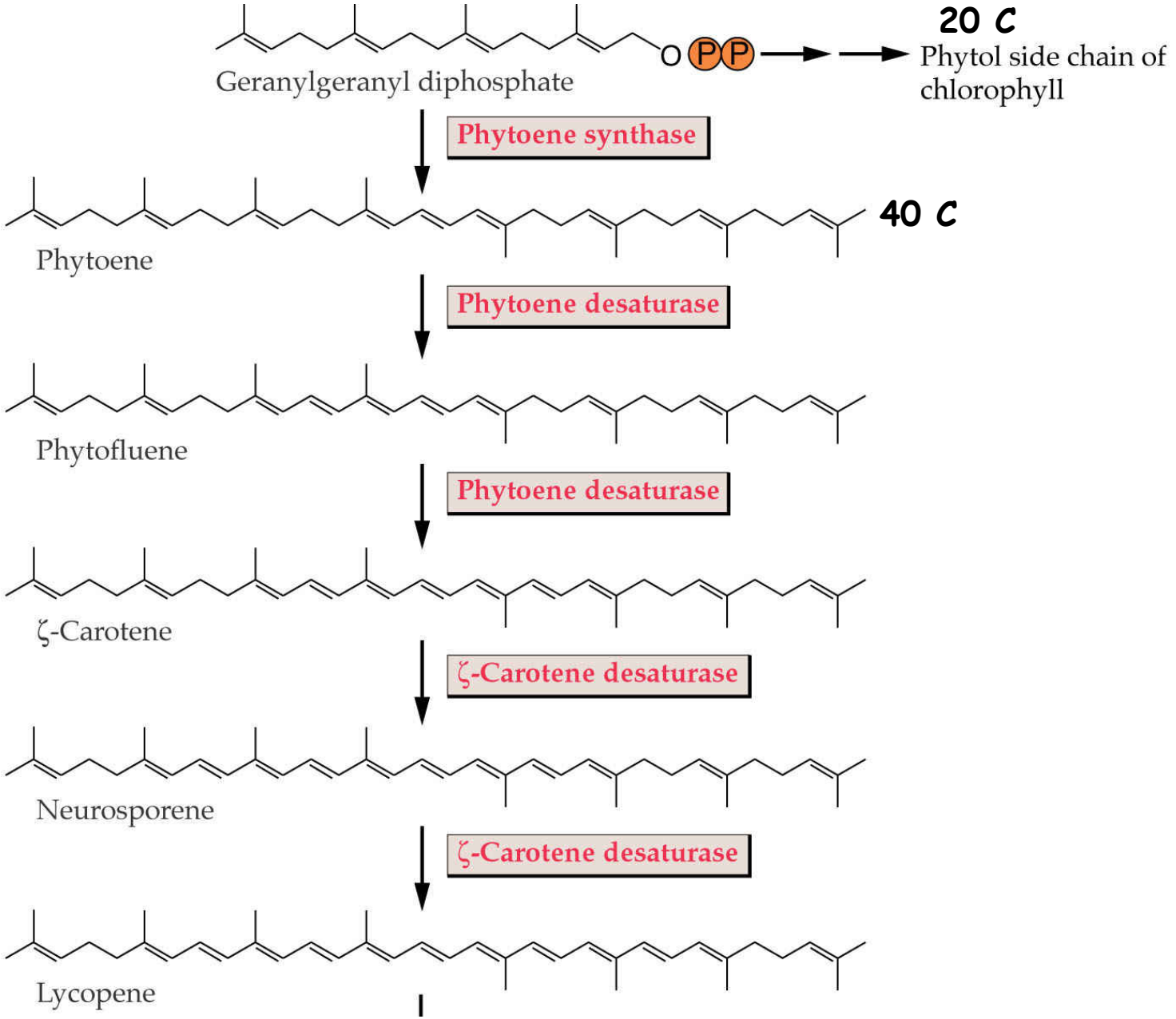
Chlb deriva da Chla attraverso l'azione di una ossigenasi che converte il metile a formile

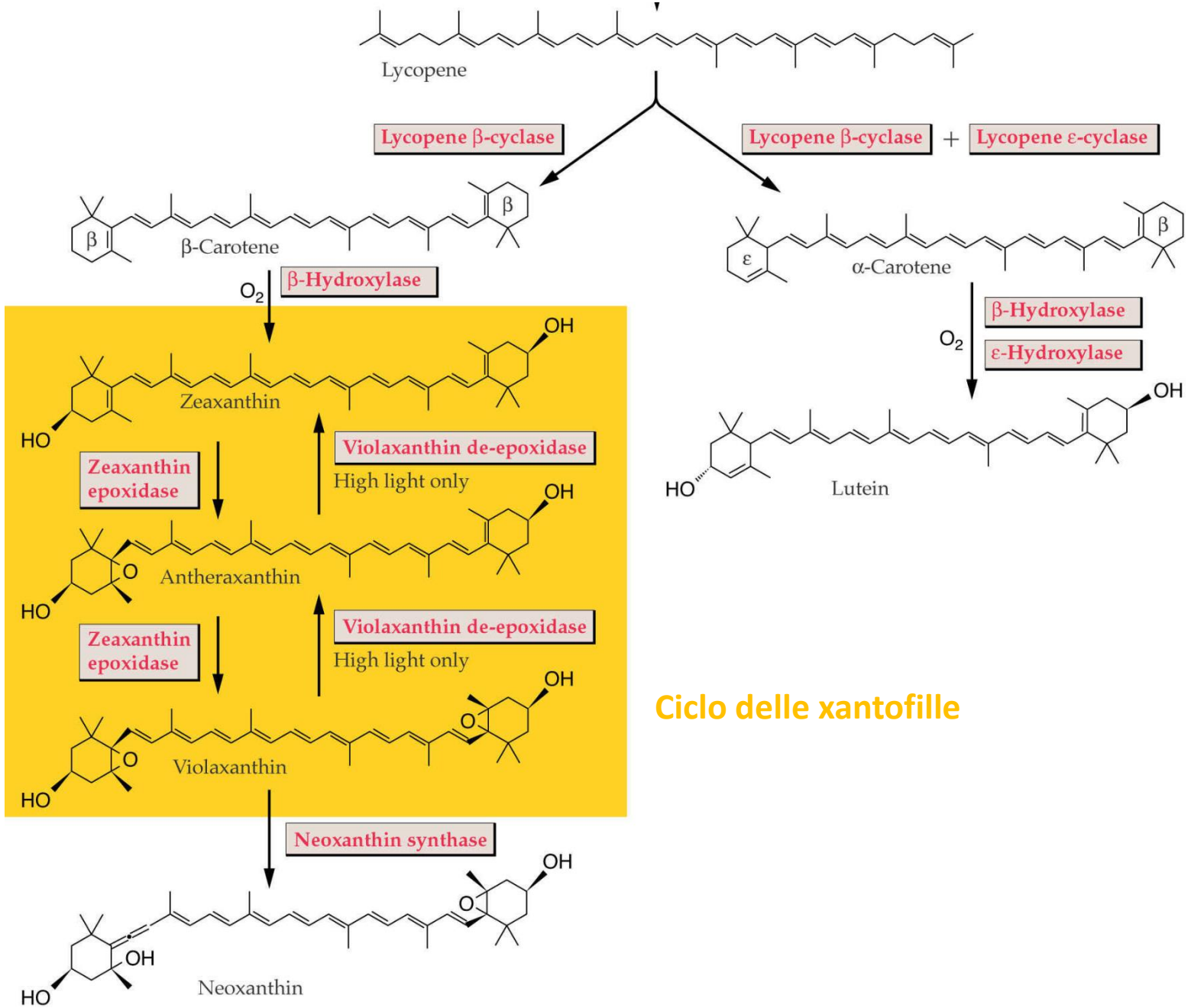
Carotenoidi



β–carotene: è il principale carotenoide in alghe e piante superiori

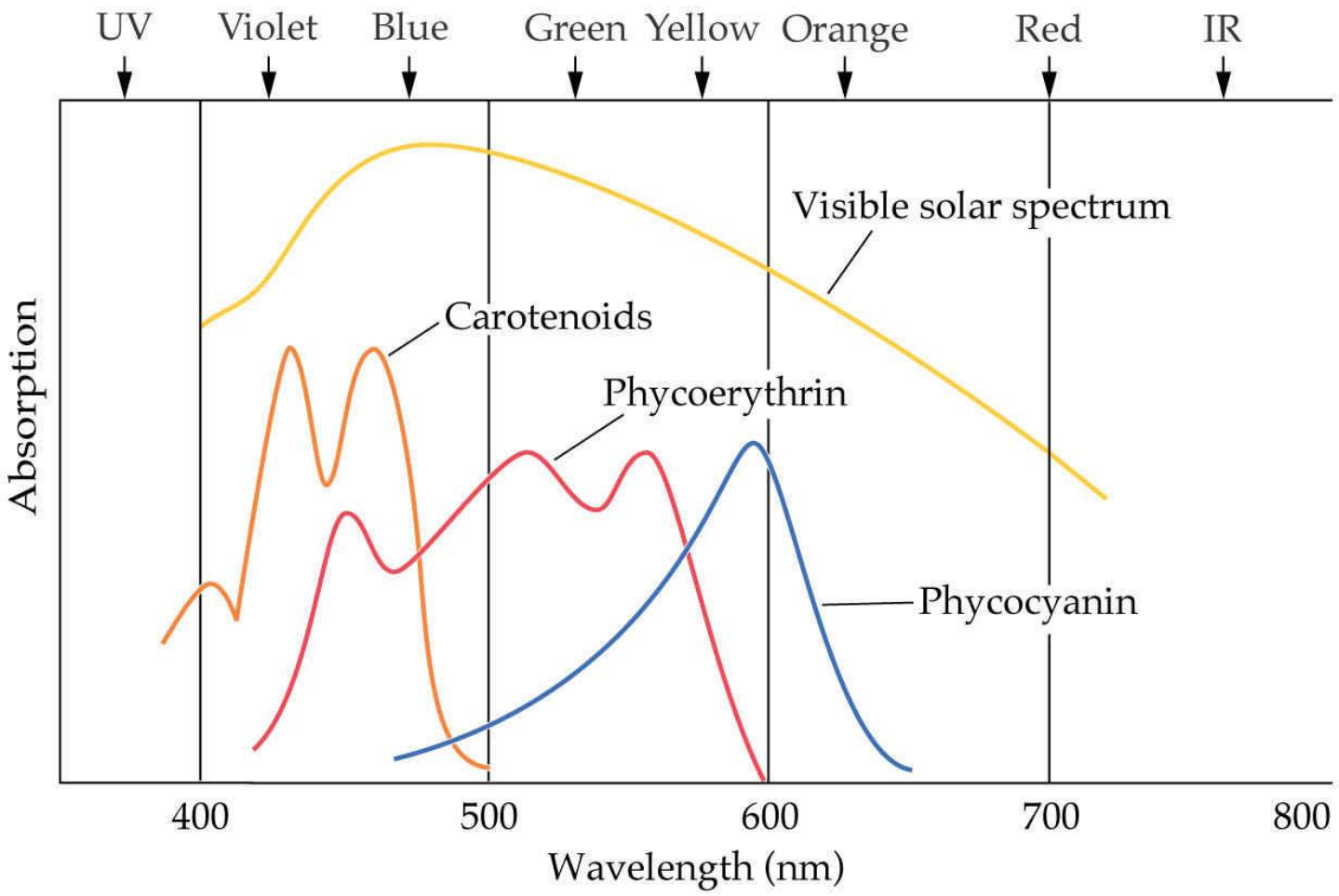


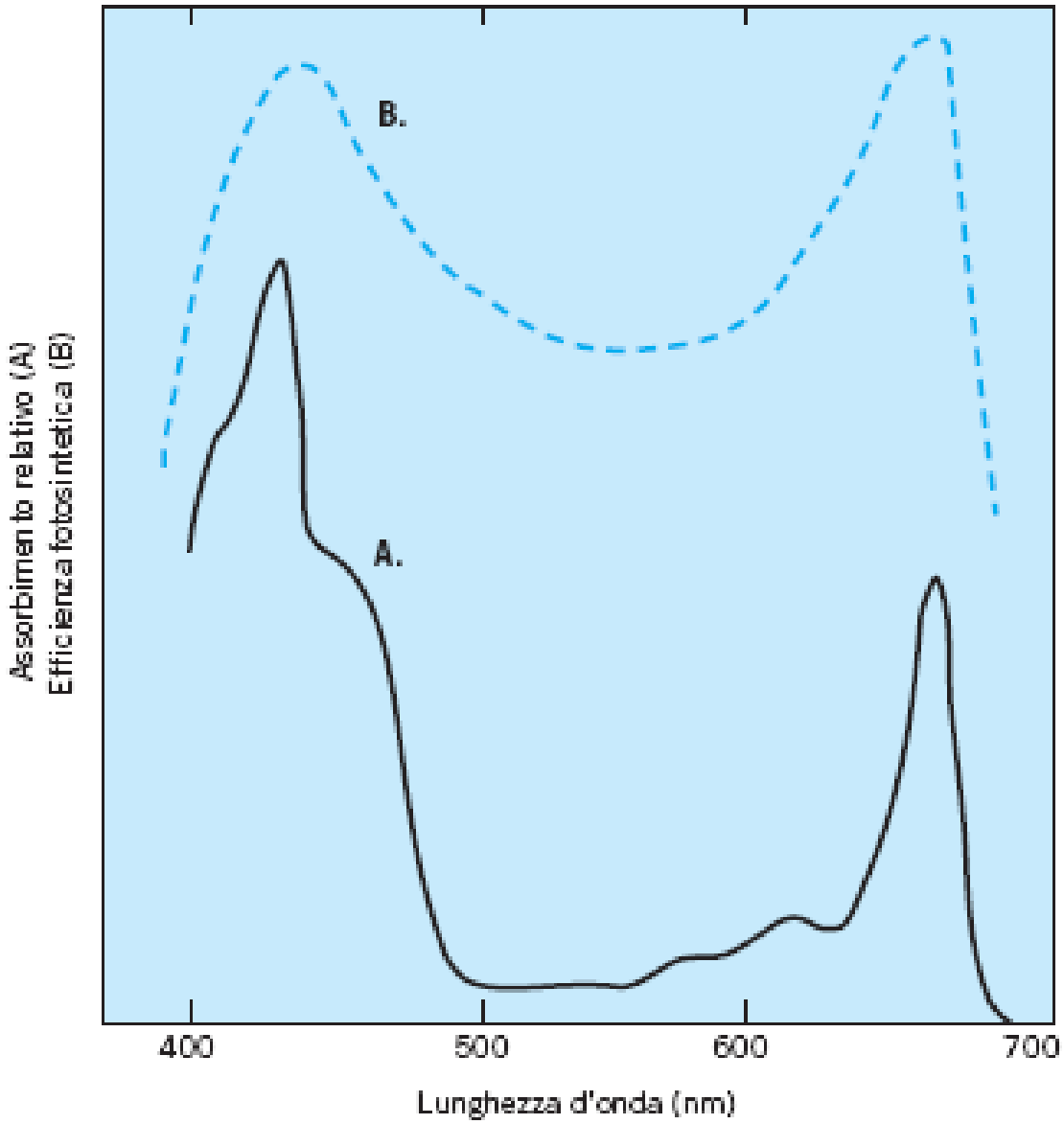

20 C
Geranylgeranyl diphosphate
O PP
Phytol side chain of chlorophyll
Phytoene synthase
40 C
Phytoene
Phytoene desaturase
Phytofluene
Phytoene desaturase
ζ-Carotene
ζ-Carotene desaturase
Neurosporene
ζ-Carotene desaturase
Lycopene



Ciclo delle xantofille

Spettro di assorbimento di carotenoidi e ficobiliproteine

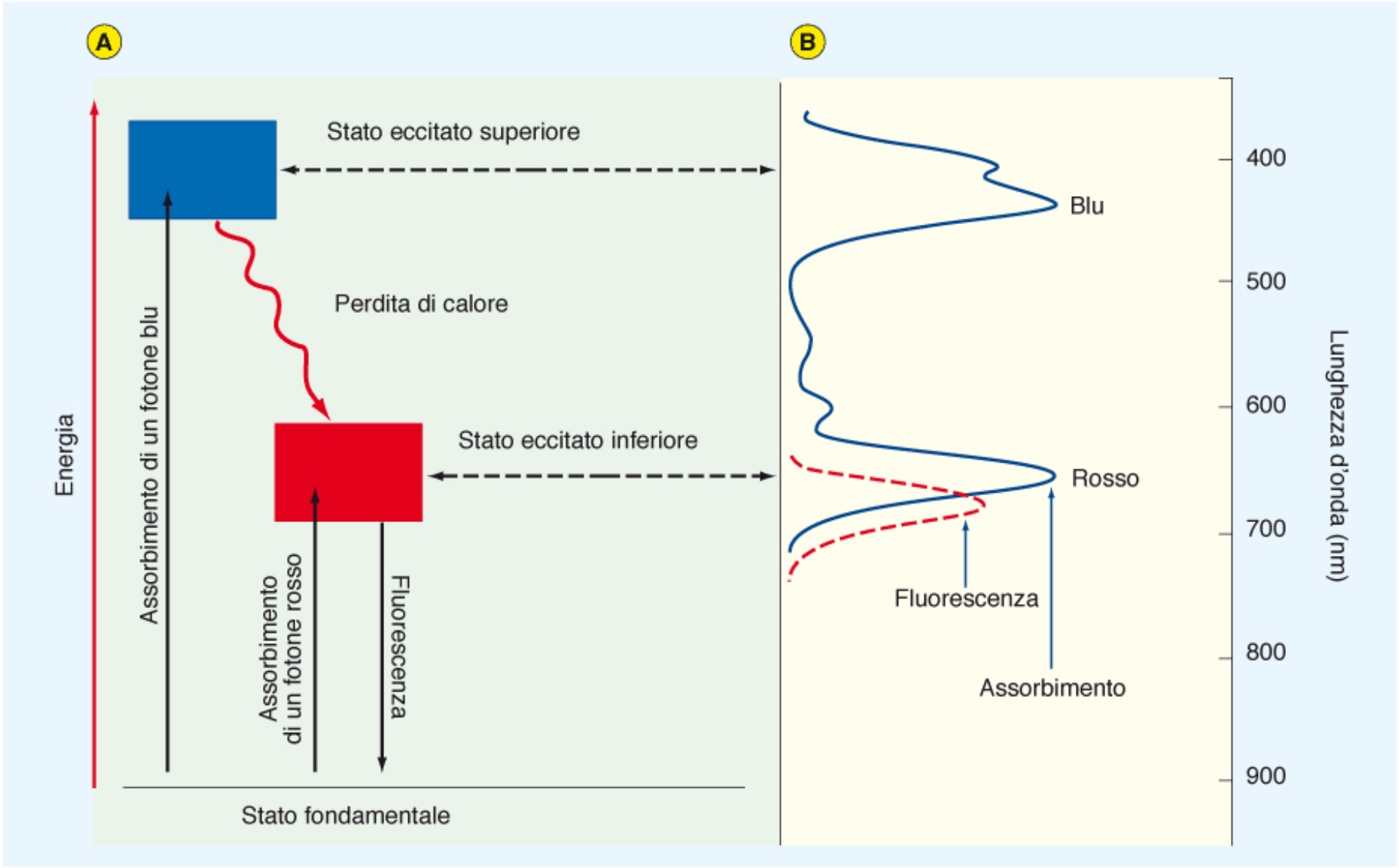




Spettro d'azione della fotosintesi nelle piante verdi

Spettro d'assorbimento della clorofilla

Assorbimento di luce da parte di un pigmento (clorofilla): evento fotofisico (10^{-15} s)



Un elettrone eccitato può tornare allo stato fondamentale rilasciando energia in forme diverse:

Rilassamento (o decadimento non radiante): l'energia viene rilasciata sotto forma di calore.

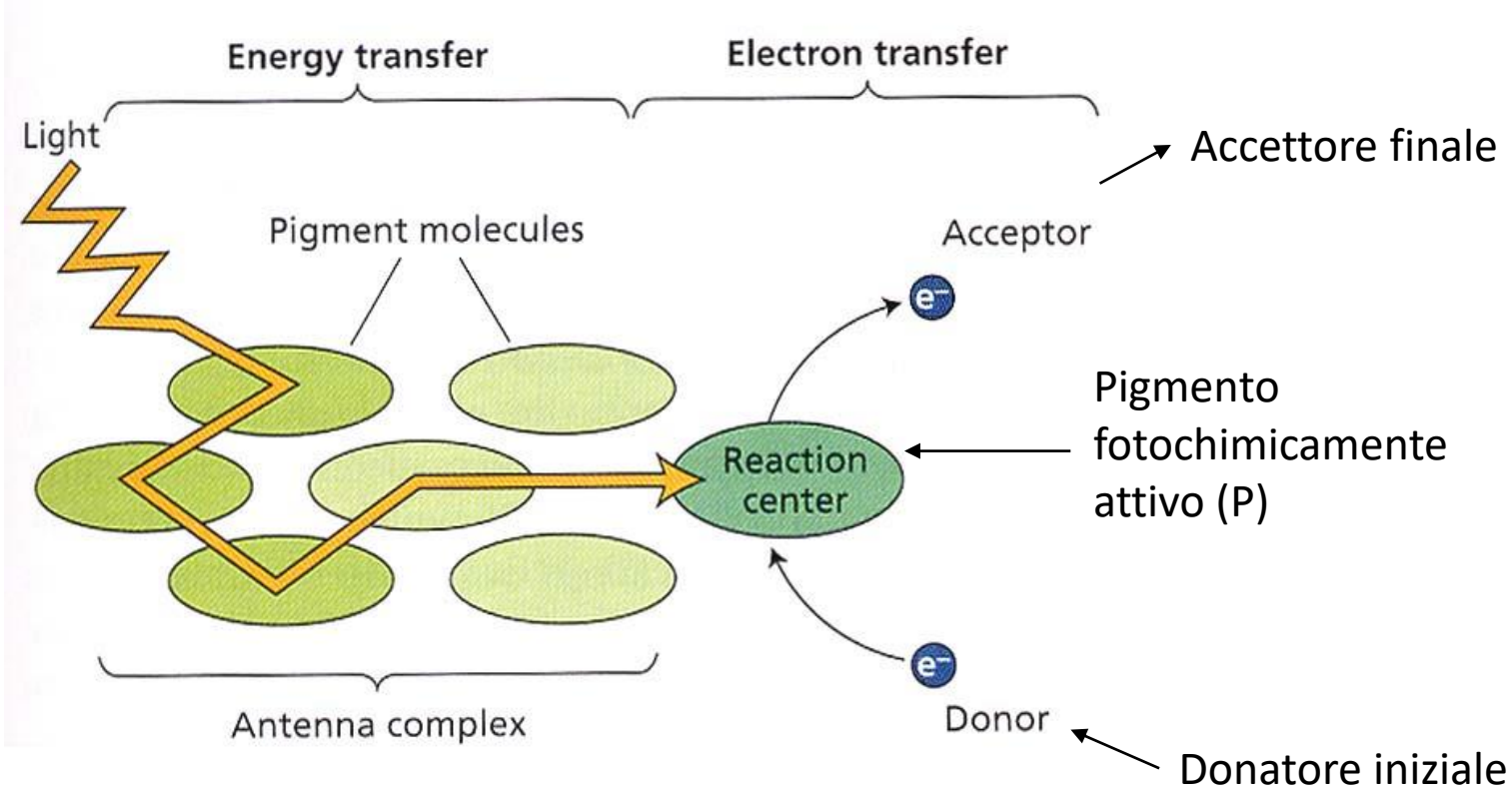
Fluorescenza (decadimento radiante): l'energia viene rilasciata con emissione di un fotone di lunghezza d'onda leggermente maggiore di quella assorbita

Trasferimento di energia per risonanza: l'energia passa dalla molecola di pigmento eccitata ad un'altra molecola di pigmento che si trova in prossimità -> **nei pigmenti antenna**

- Risonanza dipolo-dipolo: no contatto tra pigmenti
- Risonanza di scambio: contatto e scambio di e^-

Reazione fotochimica: il pigmento eccitato può perdere un elettrone che va a ridurre una molecola accettrice → -> conversione di energia luminosa in un prodotto chimico. Il pigmento rimane foto-ossidato e deve essere nuovamente ridotto da parte di un donatore di elettroni **-> solo in pigmenti fotochimicamente attivi (P)**

La maggior parte dei pigmenti funzionano come un'antenna



Accettore finale

Pigmento fotochimicamente attivo (P)

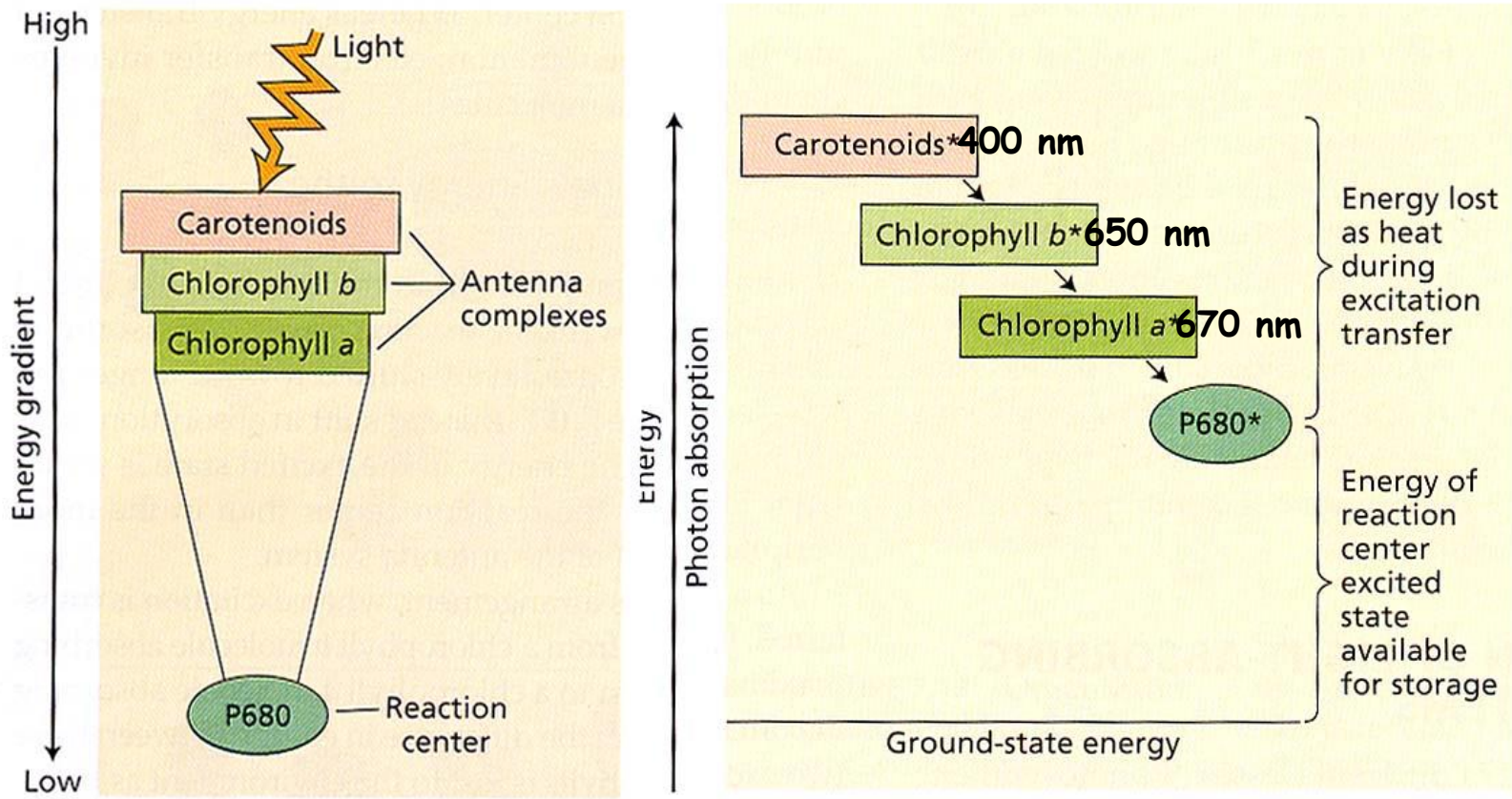
Donatore iniziale

Convogliano l'energia luminosa ai centri di reazione del PSII e del PSI

I sistemi antenna inviano l'energia ai centri di reazione

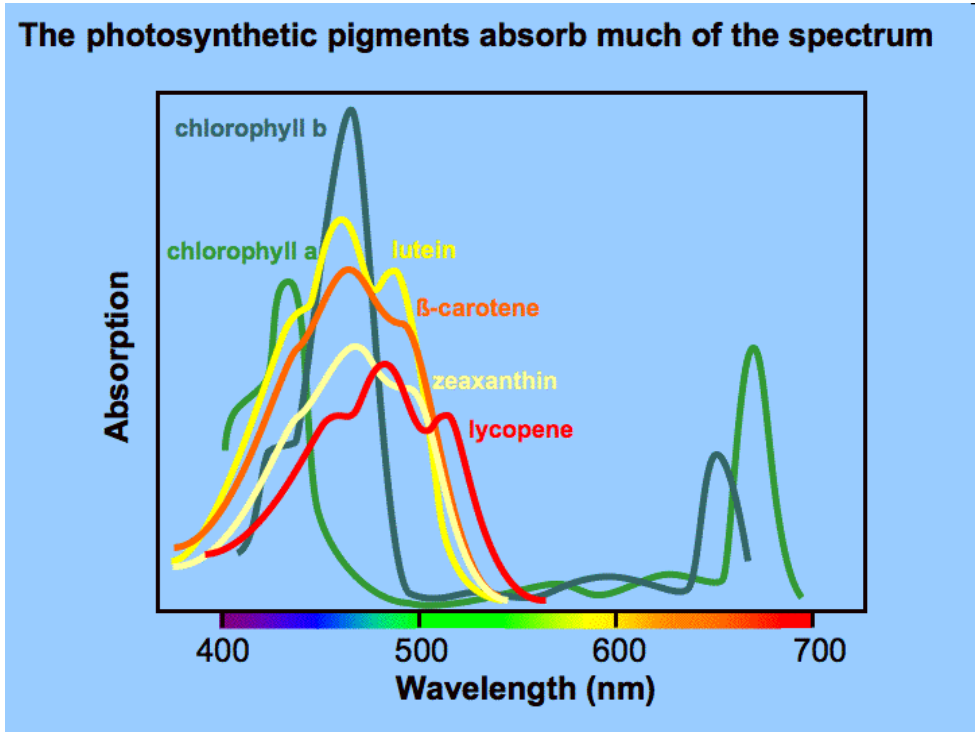
200-300 molecole Chl per centro di reazione, diverse centinaia di molecole di carotenoidi

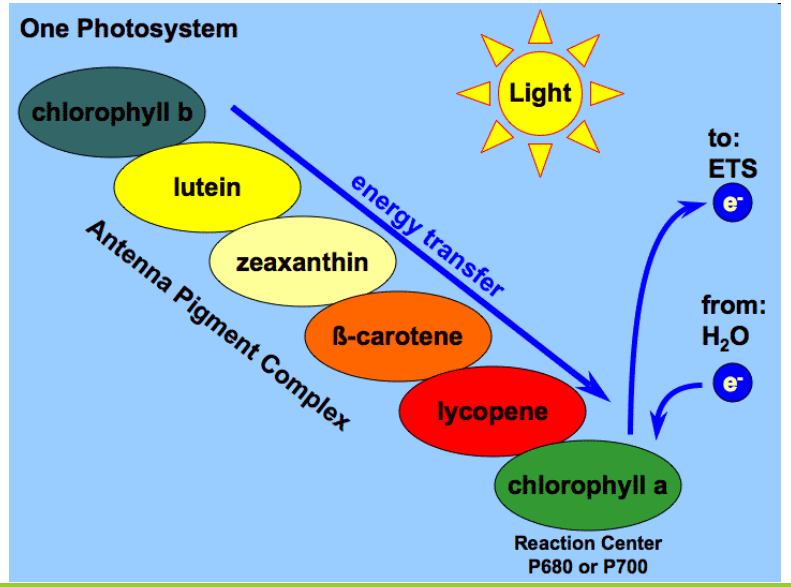
trasferimento di energia per risonanza



Gradiente energetico: trasferimento di energia verso il centro di reazione è energeticamente favorevole (pigmenti con massimi di assorbimento a lunghezze d'onda via via maggiori = meno energetiche).

Il 95-99% dei fotoni assorbiti dai pigmenti antenna trovano la loro energia trasferita nel il centro di reazione → conversione in en. fotochimica





Il trasferimento di energia è **unidirezionato**, verso pigmenti che assorbono fotoni a λ uguali o maggiori a quelle dei fotoni assorbiti dal pigmento donatore

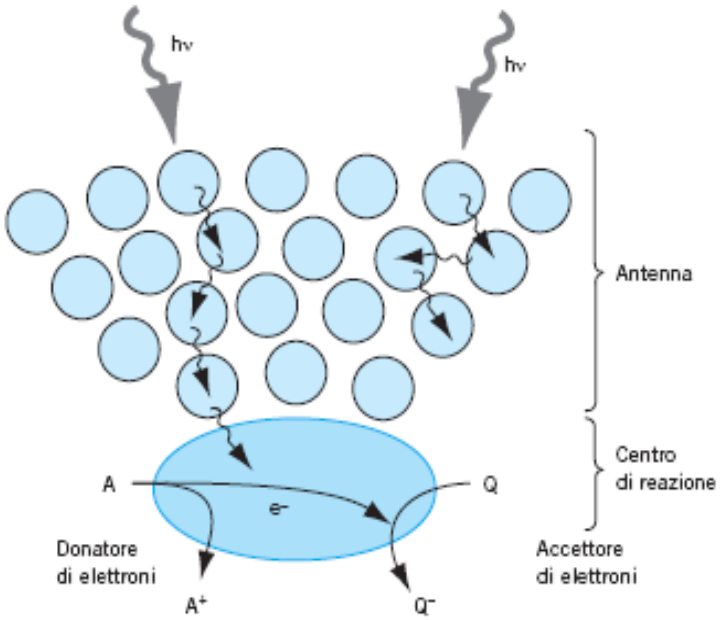


FIGURA 4.4 Un fotosistema contiene l'antenna e il centro di reazione. Le molecole di clorofilla dell'antenna assorbono i fotoni incidenti e trasferiscono l'energia di eccitazione ai centri di reazione dove avviene la reazione fotochimica di ossido-riduzione.