

LA FOTOSINTESI

La fotosintesi è il processo mediante il quale l'energia solare è captata e convertita in energia chimica, energia dei legami di composti organici che rappresentano la fonte di energia utilizzabile da tutti gli organismi viventi.

C.Mazzocchi e M. C.Spampinato
Liceo LEONARDO Brescia

primo livello

secondo

terzo livello

La biosfera e gli organismi fotoautoautotrofi

Si pensa che le prime semplici forma di vita comparse sulla Terra avessero un metabolismo di tipo *anaerobico* e presumibilmente *eterotrofo chemiosintetico*; un notevole impulso all'evoluzione di questi organismi viventi è stato dato dalla comparsa dei primi organismi *autotrofi fotosintetici* con la capacità di utilizzare la luce solare come fonte di energia per produrre molecole organiche a partire da molecole inorganiche e con la conseguente liberazione di ossigeno molecolare (O₂) nell'atmosfera.

La comparsa degli organismi *fotoautotrofi* ha trasformato radicalmente l'atmosfera del nostro pianeta, infatti liberando nell'aria l'ossigeno gassoso estratto dall'acqua permettono di ridurre notevolmente la concentrazione di anidride carbonica presente (oggi vicina allo 0,03%) e di formare lo strato di ozono che protegge dai raggi ultravioletti provenienti dal Sole e molto dannosi per gli esseri viventi.

Tipi di nutrizione degli organismi

FOTOAUTOTROFO: utilizza la luce come fonte di energia e CO₂ come fonte principale di carbonio. Un organismo fotoautotrofo obbligato cresce solo in presenza di luce e CO₂; inoltre usa sostanze inorganiche quali H₂O, H₂, o H₂S, come donatori di elettroni per ridurre CO₂ in carbonio cellulare (CH₂O).

FOTOETEROTROFO: cresce mediante fotosintesi se dotati di un donatore di elettroni (H₂ o organico) per l'assimilazione riduttiva di CO₂. Questi microrganismi possono utilizzare la luce come fonte di energia e contemporaneamente assimilare dall'ambiente composti organici come substrato per la crescita.

CHEMIOAUTOTROFO: utilizza substrati inorganici ridotti sia per l'assimilazione riduttiva di CO₂ sia come fonte di energia; questi microrganismi ricavano l'energia necessaria dalla ossidazione di H₂, NH₃, NO₂⁻, H₂S o Fe²⁺. I chemioautotrofi aerobici utilizzano O₂ come accettore terminale di elettroni, mentre alcuni Archaea anaerobici usano lo zolfo inorganico.

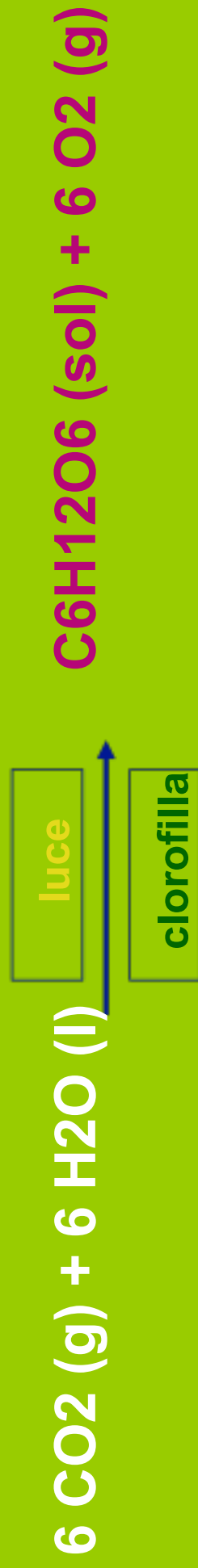
CHEMIOETEROTROFO: microrganismo che assimila le sostanze organiche come fonte sia di carbonio che di energia; tale fonte può essere rappresentata da un unico substrato (glucosio) oppure vi possono essere fonti differenti di carbonio e di energia. Per esempio i riduttori del solfato utilizzano H₂ per ottenere energia ma necessitano di un substrato organico per la biosintesi cellulare.

Fonti di energia e di carbonio utilizzate dagli esseri viventi

<i>Modalità di nutrizione</i>	<i>fonte di energia</i>	<i>fonte di carbonio</i>
Chemoeterotrofo	composti organici	composti organici
Chemoautotrofo	composti inorganici	diossido di carbonio
Fotoautotrofo	luce solare	diossido di carbonio
Fotoeterotrofo	luce solare	composti organici

Reazione globale della fotosintesi

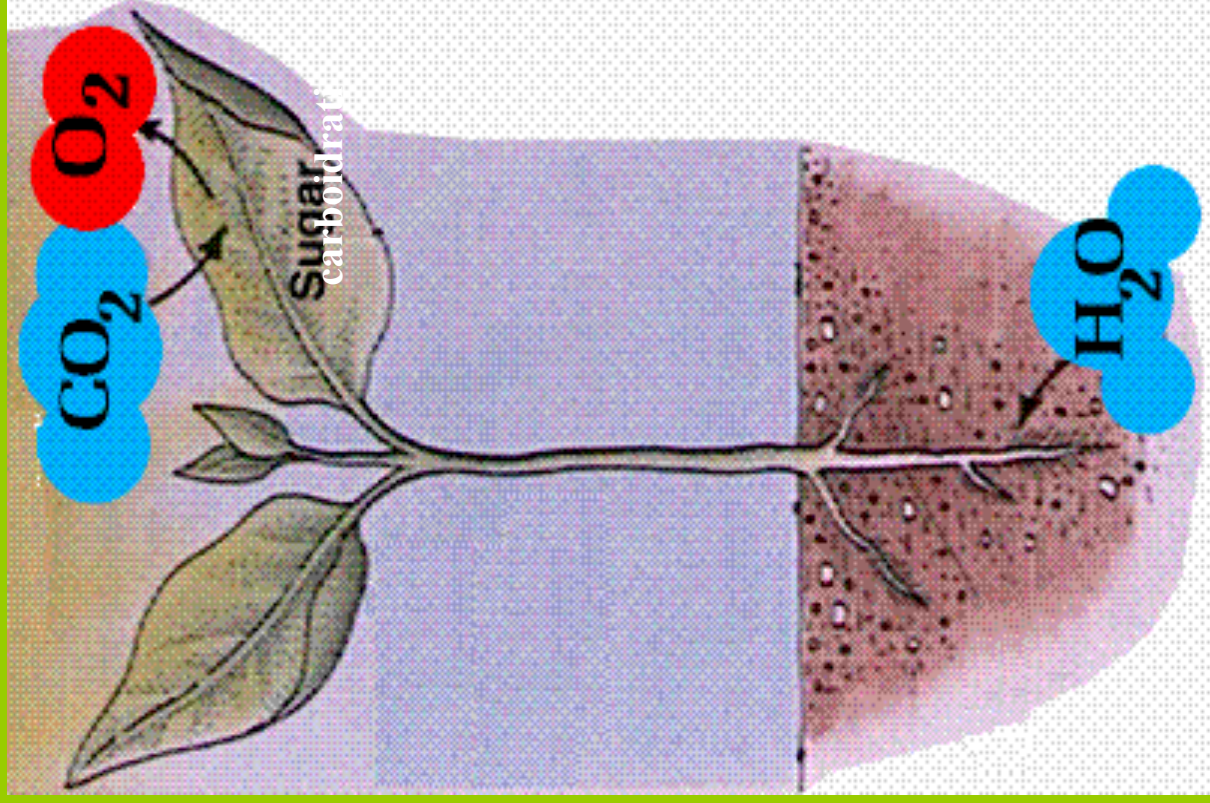
La fotosintesi è un processo che consiste in una serie molto complessa di reazioni, la cui reazione globale, correttamente bilanciata, può essere schematizzata come segue:



I carboidrati vengono sintetizzati utilizzando l'*anidride carbonica* dell'aria, che viene ridotta per mezzo dell'*idrogeno* estratto dall'acqua.

L'*energia luminosa* necessaria per alimentare il processo è catturata dal pigmento verde *clorofilla*, presente nelle foglie. L'*ossigeno* molecolare viene eliminato attraverso le foglie.

La reazione nella pianta



Le cellule delle foglie, in presenza di luce, prendono anidride carbonica ed acqua, rilasciano ossigeno e producono carboidrati

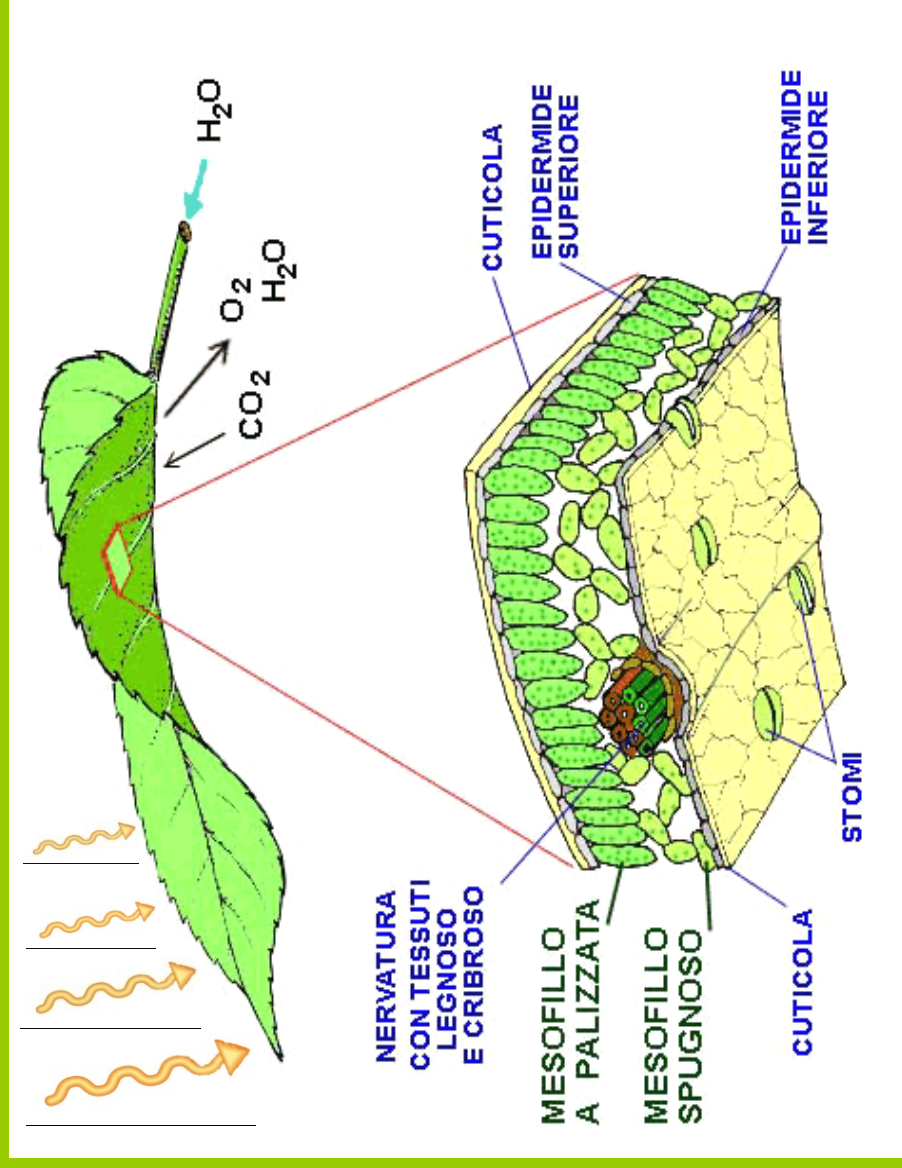
Molecole iniziali che verranno utilizzate per la sintesi di tutte le altre molecole organiche

L'acqua, assorbita dalle radici, si distribuisce in tutta la pianta

Sede della fotosintesi

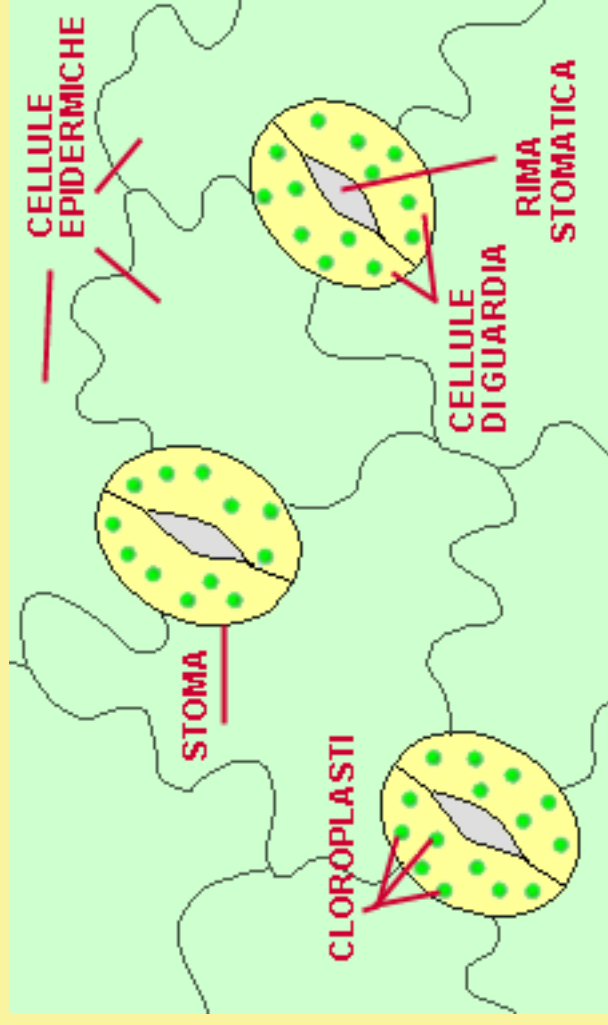
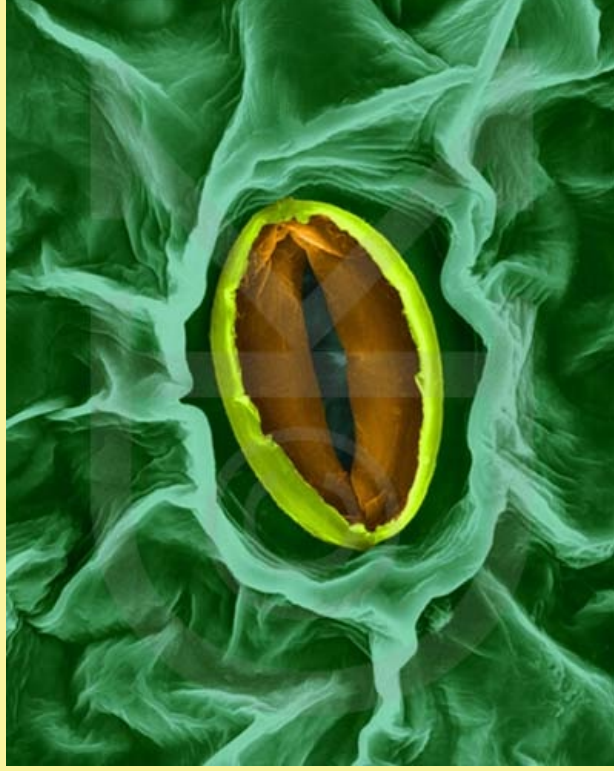
Negli organismi eucarioti la fotosintesi si realizza nelle parti verdi dei vegetali, in genere nelle foglie, nelle cellule in cui sono presenti cloroplasti.

Nei tessuti delle foglie i cloroplasti si distribuiscono nelle cellule dei mesofilli e nelle cellule di guardia degli stomi, spostandosi al loro interno in base alla quantità di luce presente; mancano nelle cellule dell'epidermide, che sono protette da una cuticola e trasparenti alla luce.



Gli stomi

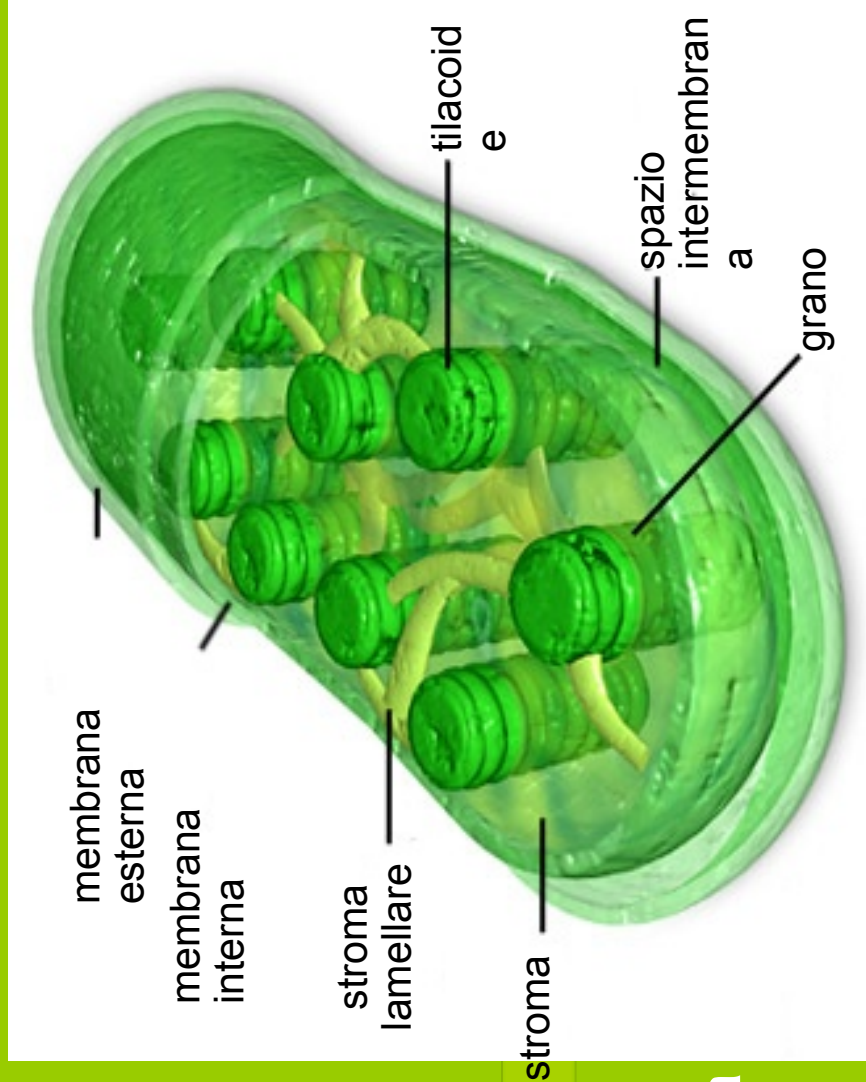
Le uniche cellule dell'epidermide ricche di cloroplasti (e quindi in grado di svolgere la fotosintesi) sono proprio le "cellule di guardia" degli stomi. Tutte le altre cellule epidermiche sono trasparenti alla luce, che le attraversa per andare a colpire i tessuti sottostanti, i clorenchimi, innescando la prima fase della fotosintesi.



Struttura di un cloroplasto

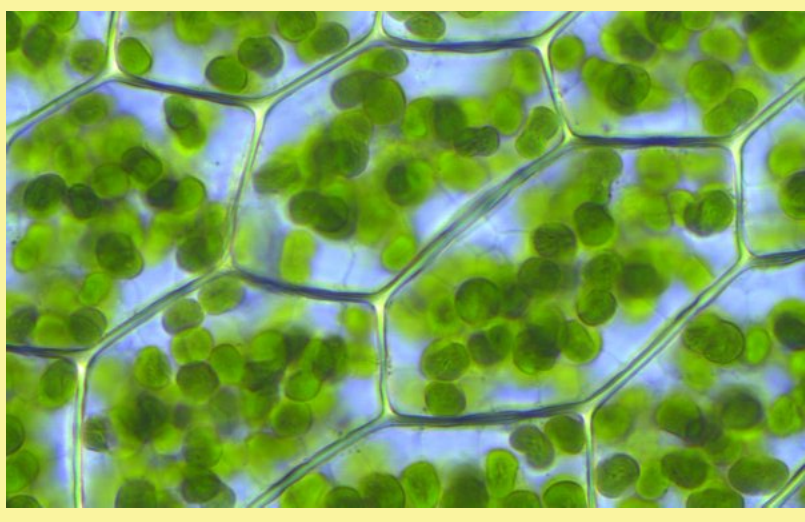
I cloroplasti sono organuli tondeggianti delimitati da una doppia membrana, come i mitocondri.

Ogni cloroplasto presenta all'interno numerose granulazioni (i **grani**), formate da vescicole discoidali delimitate da membrana ed in comunicazione tra loro; ogni vescicola rappresenta un **tilacoide**. I tilacoidi sono pieni di **clorofilla** e di altri **pigmenti**; nel compartimento tra la membrana del tilacoide e la membrana interna è racchiusa una sostanza fluida chiamata **stroma**.



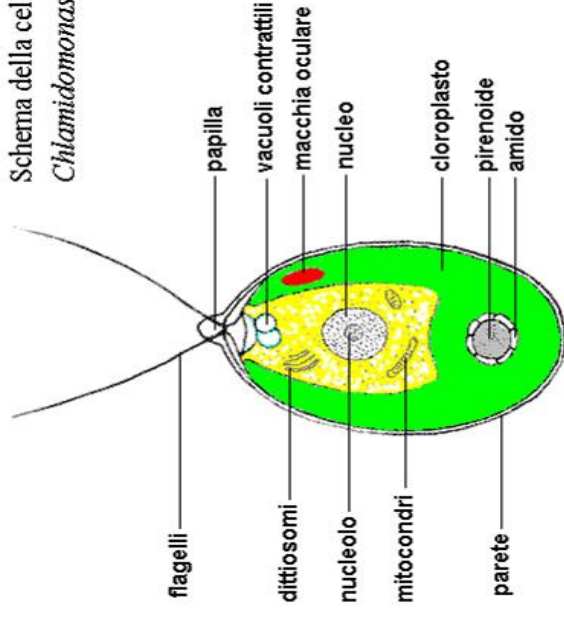
I cloroplasti

I cloroplasti, nelle piante superiori, sono piccoli e numerosi ed hanno sempre forma lenticolare. Nello stroma sono presenti molti enzimi coinvolti nel metabolismo dell'organulo, DNA circolare e ribosomi simili a quelli presenti nei batteri che consentono all'organulo di sintetizzare alcune delle proteine che gli sono necessarie.



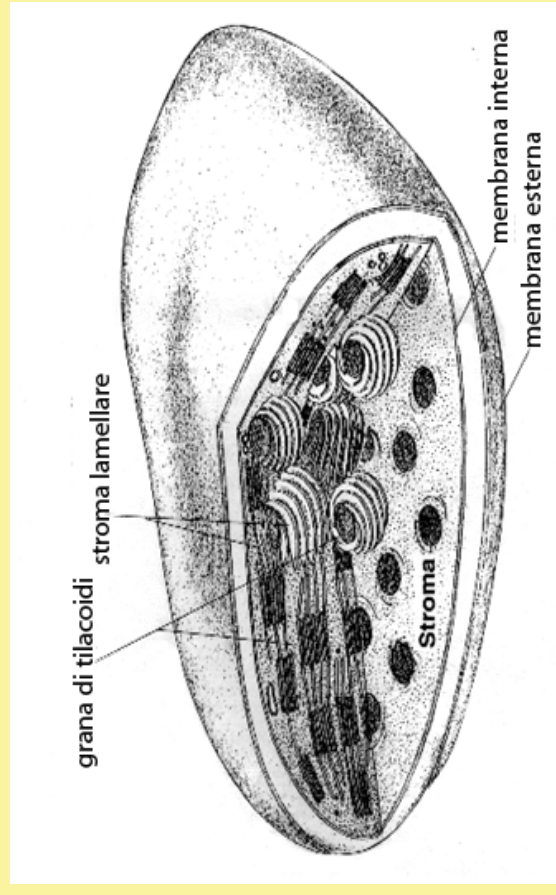
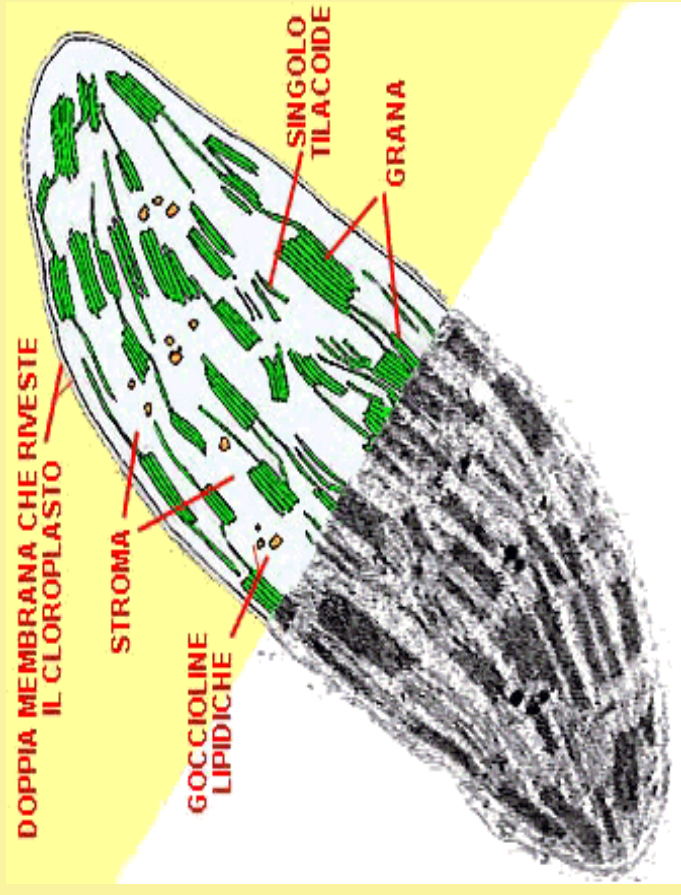
Nelle alghe verdi, invece, i cloroplasti sono pochi (a volte uno per cellula) e di grandi dimensioni. La loro forma è molto variabile e caratteristica per ciascuna specie; al loro interno sono ben distinguibili, anche al microscopio ottico, uno o più corpi tondeggianti detti “pirenoidi”, che sono i siti di accumulo dell'amido appena formato.

Schema della cellula di
Chlamydomonas sp.



Schemi da microfotografie

I tilacoidi sono una serie di membrane interne sovrapposte e collegate fra loro in modo da ottenere il massimo sviluppo di area superficiale: sono le membrane fotosintetiche, quelle in cui si trovano "ancorati" i pigmenti destinati a catturare la luce solare. Alcuni **tilacoidi** sono impilati gli uni sugli altri in strutture simili ad ammassi (grana). I **grana** sono collegati tra loro da altre membrane con struttura lamellare (intergrana).

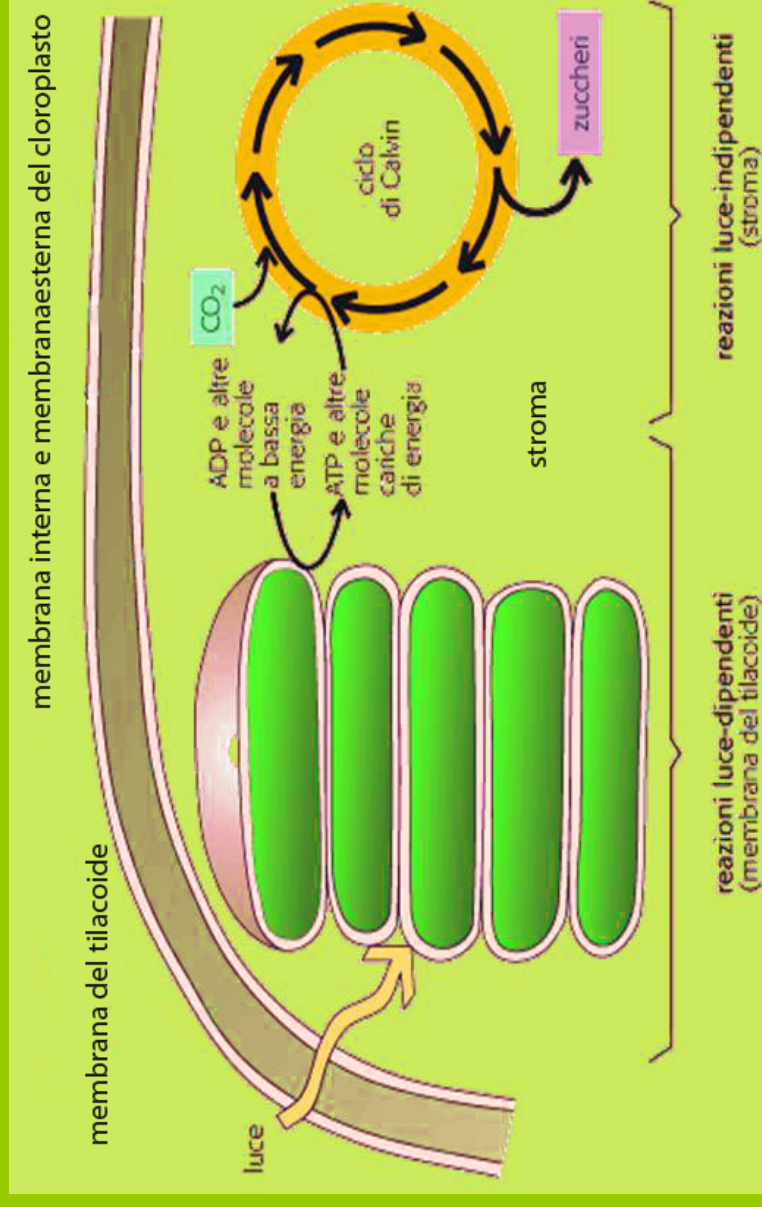


Fasi della fotosintesi

L'intero processo viene generalmente diviso in due fasi distinte:

La fase luminosa, serie di reazioni luce-dipendenti che avvengono sulla membrana dei tilacoidi.

La fase oscura, serie di reazioni luce-indipendenti che possono avvenire indifferentemente in presenza o in assenza di luce, ma non possono avvenire in assenza dei prodotti della fase luminosa; si svolgono nello stroma dei cloroplasti.



Fase luminosa

La fase luminosa è il momento in cui l'energia solare viene catturata dai pigmenti fotosintetici e trasformata in energia chimica.

Perché avvenga devono essere presenti:

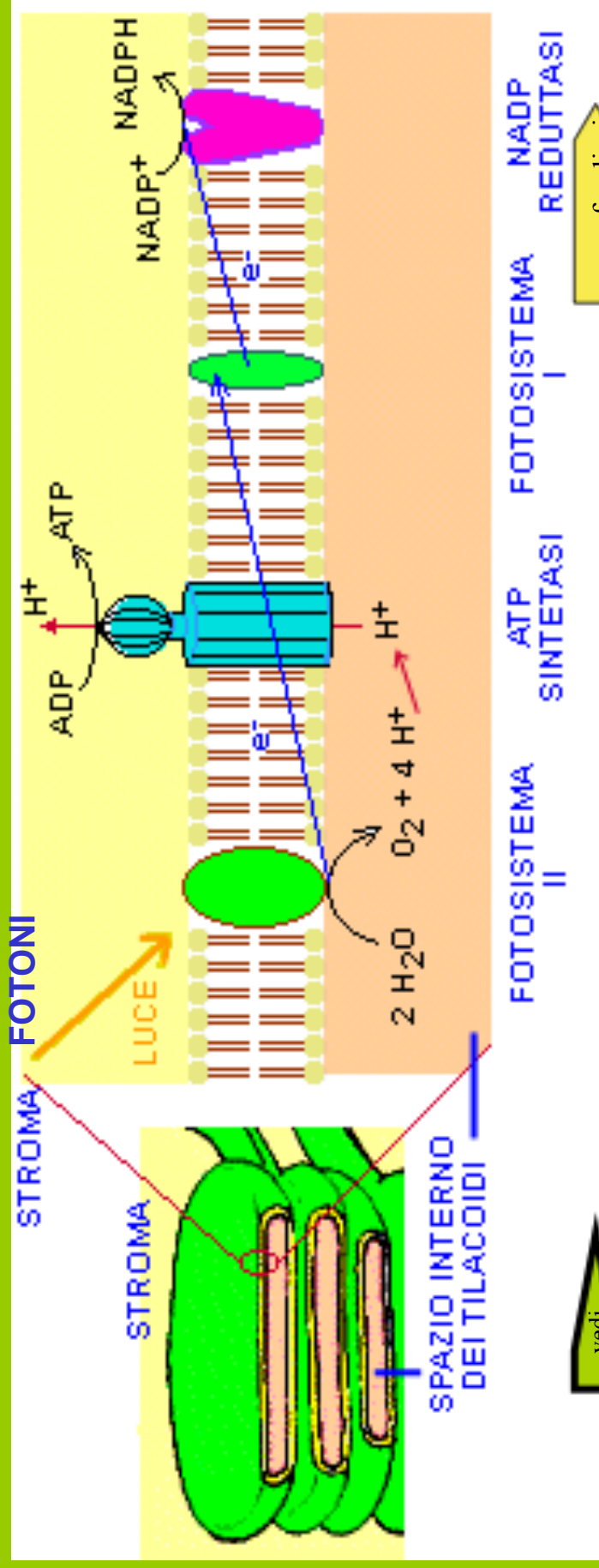
- **acqua - proveniente dalle radici**
- **pigmenti fotosintetici - molecole responsabili della cattura dell'energia luminosa e della sua conversione in energia chimica**
- **trasportatori di energia - ADP/ATP**
- **trasportatori di elettroni e protoni – NADP⁺/NADPH presenti nello stroma del cloroplasto o nel citoplasma dei procarioti**

In questa fase si distinguono essenzialmente tre processi:

- 1. Cattura dell'energia**
- 2. Trasporto degli elettroni**
- 3. Fotofosforilazione**

Cattura dell'energia

I fotoni attraversano gli strati dell'epidermide delle strutture fotosintetiche, entrano nei *cloroplasti* delle cellule e raggiungono la membrana dei *tilacoidi*; qui trovano ad attenderli efficientissime "trappole", coneguate per catturare la loro energia. Tali "trappole" sono i *fotosistemi*, che rappresentano le unità funzionali in cui sono organizzati i pigmenti fotosintetici.



I fotosistemi

Nelle piante superiori le membrane dei tilacoidi hanno due diversi tipi di fotosistemi, il *fotosistema II (PS II)* e il *fotosistema I (PS I)*, con funzioni distinte e complementari.

Ciascun fotosistema è composto da due subunità complementari:

- a. il gruppo dei "*pigmenti antenna*"
- b. il "*centro di reazione*".

I pigmenti antenna

I pigmenti antenna sono molecole di *clorofilla*, *carotenoidi* e altre sostanze, che trasferiscono l'energia captata da un fotone di appropriata lunghezza d'onda ad un'altra molecola di pigmento vicina. Questa, a sua volta, in modo del tutto casuale, la cede ad un altro pigmento e così via, finché questo "flusso di energia" non raggiunge il centro di reazione.

Centro di reazione

Il centro di reazione è un complesso proteico che include diverse molecole di pigmento, le più importanti delle quali sono senza dubbio le molecole di clorofilla *a* e *b*.

Il Fotosistema II ha un centro di reazione denominato P680

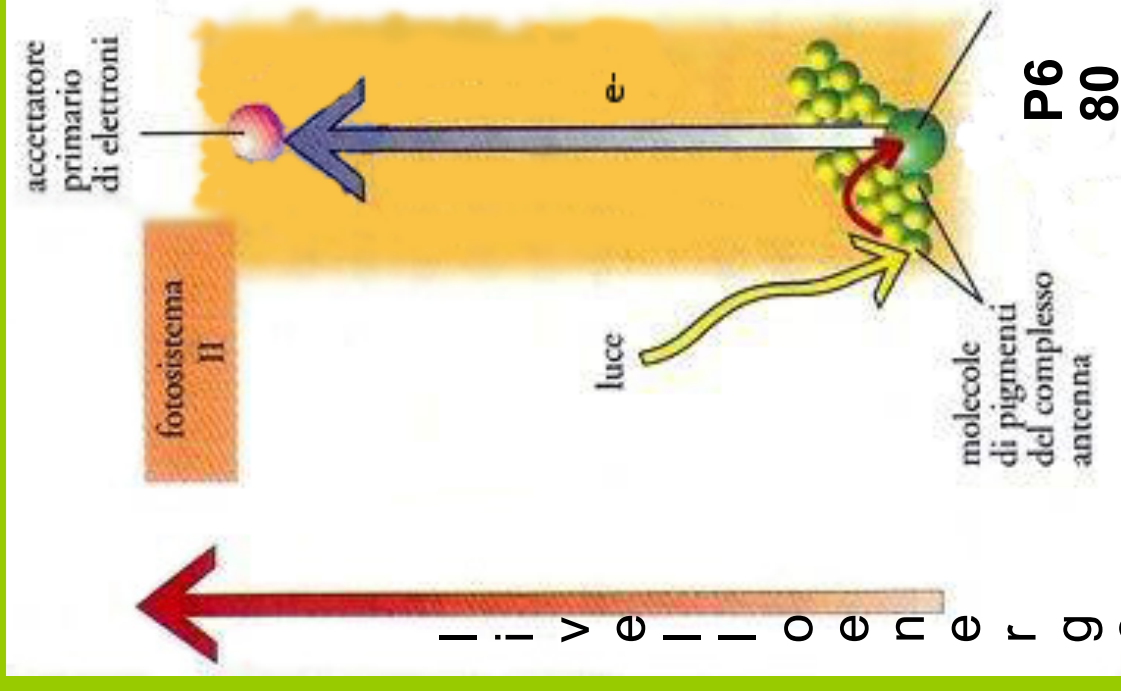
Il Fotosistema I ha un centro di reazione denominato P700

I valori 680 e 700 indicano la lunghezza d'onda, in nanometri, che viene assorbita dalla molecola principale di clorofilla di ogni fotosistema.

Meccanismo di cattura

Quando l'energia luminosa (fotone) raggiunge (direttamente o attraverso i pigmenti-antenna) una molecola di clorofilla nel *centro di reazione di un fotosistema*, fa eccitare uno dei suoi elettroni periferici ad un livello di energia più alto.

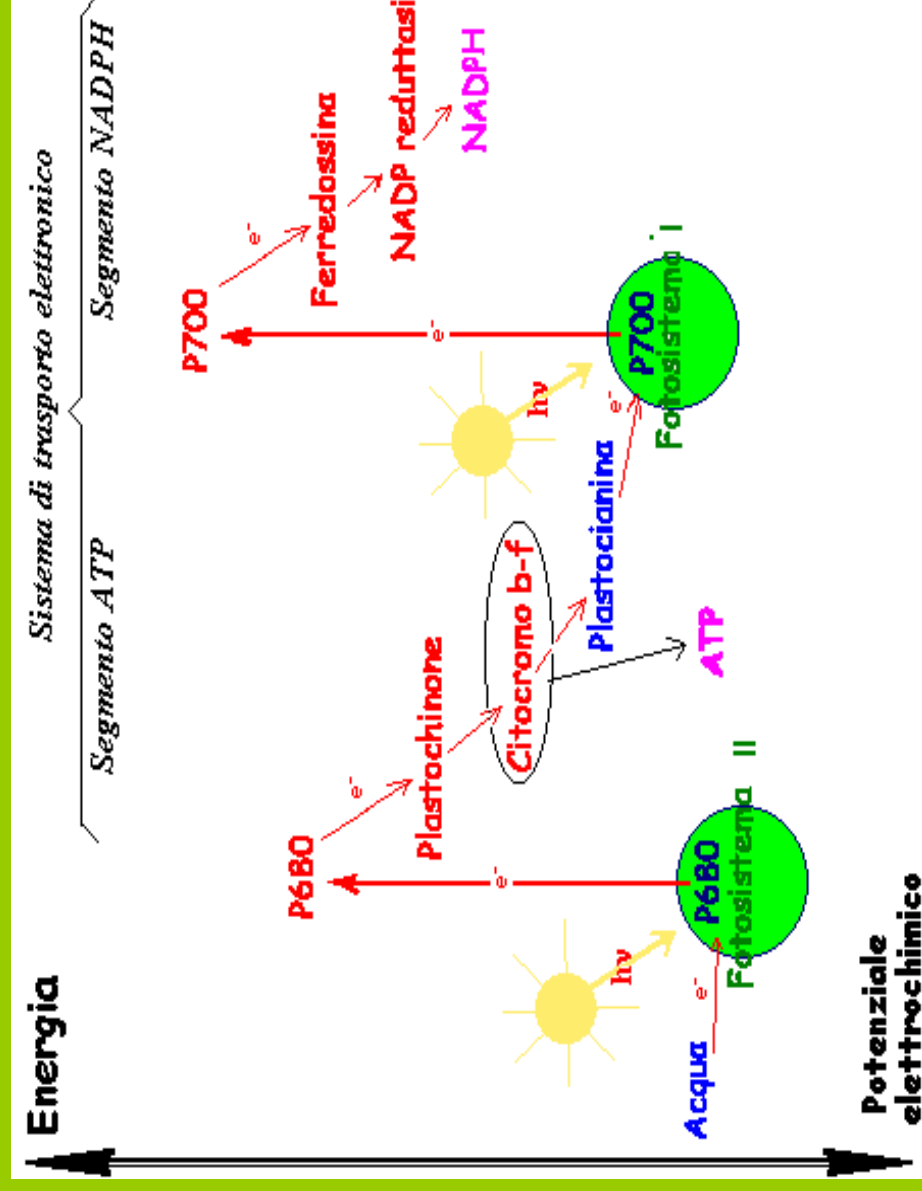
Questo fenomeno avviene sia nel fotosistema II che nel fotosistema I.



Il trasporto degli elettroni

Il fotone, colpendo il fotosistema II spinge un elettrone dal P680 a un livello più alto di energia. Questo elettrone, invece di ritornare nel suo stato fondamentale, è trasferito dai trasportatori di elettroni al P700 del fotosistema I, sostituendo l'elettrone perduto a sua volta in seguito a interazione con la luce.

Il trasferimento degli elettroni dal P680 al P700 può avvenire grazie ai trasportatori di e^- (plastoquinone $\square$ serie dei citocromi $\square$ plastocianina); durante tale trasferimento il donatore di e^- si ossida, mentre l'accettore di e^- si riduce.

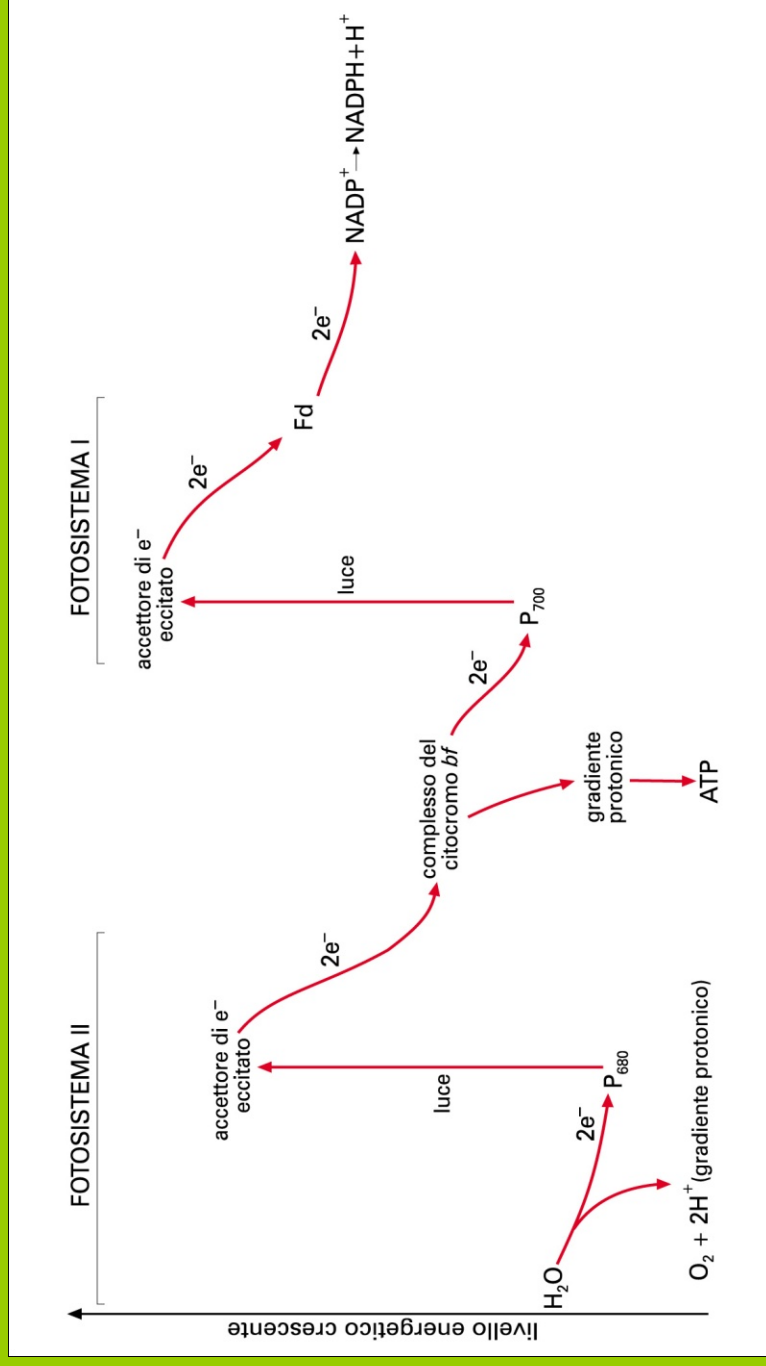


Come nel fotosistema II, anche nel fotosistema I la luce viene catturata da un complesso di pigmenti antenna e indirizzata verso il centro di reazione P700 con conseguente eccitazione dell'elettone che è convogliato verso una serie di molecole trasportatrici.

La tappa finale è la riduzione della ferridossina (una proteina idrosolubile) .

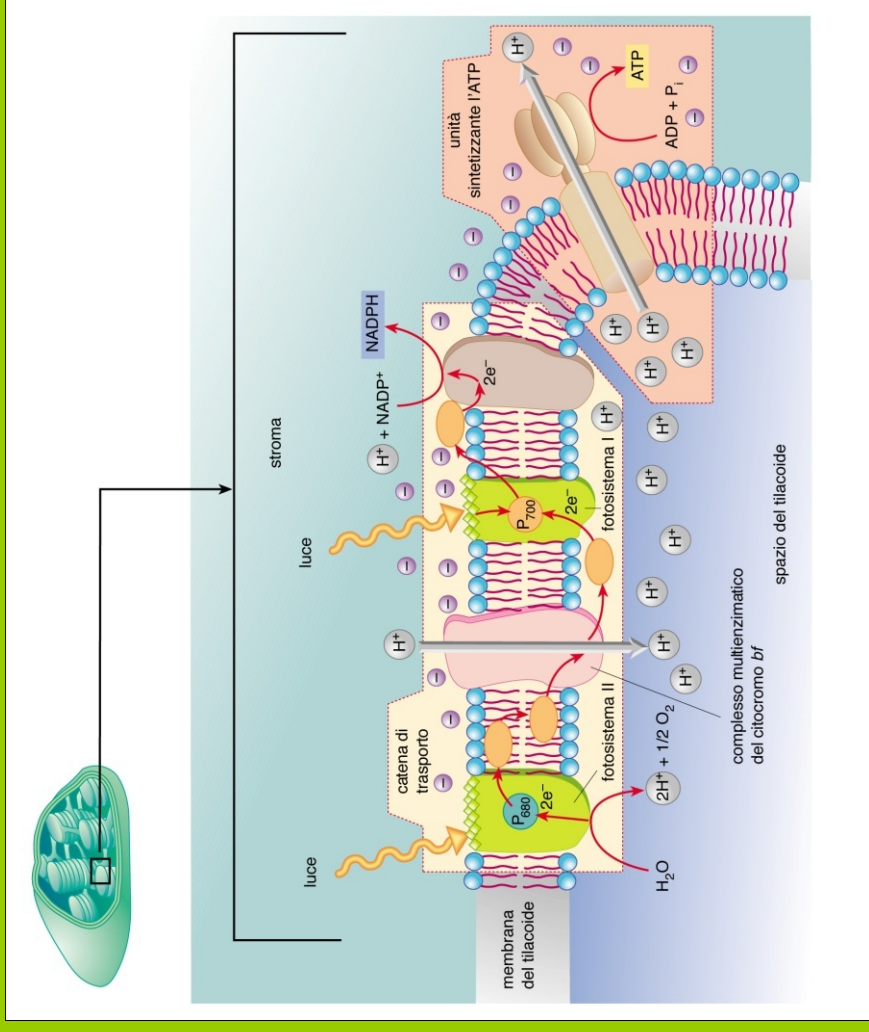
Una parte dell'energia derivata dal trasporto degli elettroni viene infine utilizzata per ridurre il NADP⁺ a NADPH.

Le reazioni del trasferimento elettronico lungo la catena di trasporto possono quindi essere considerate come una serie di ossidoriduzioni, in cui ogni molecola si comporta, di volta in volta, da accettore e donatore di elettroni (riducendosi e acquistando energia e, poi, ossidandosi di nuovo e tornando alla sua energia di partenza).



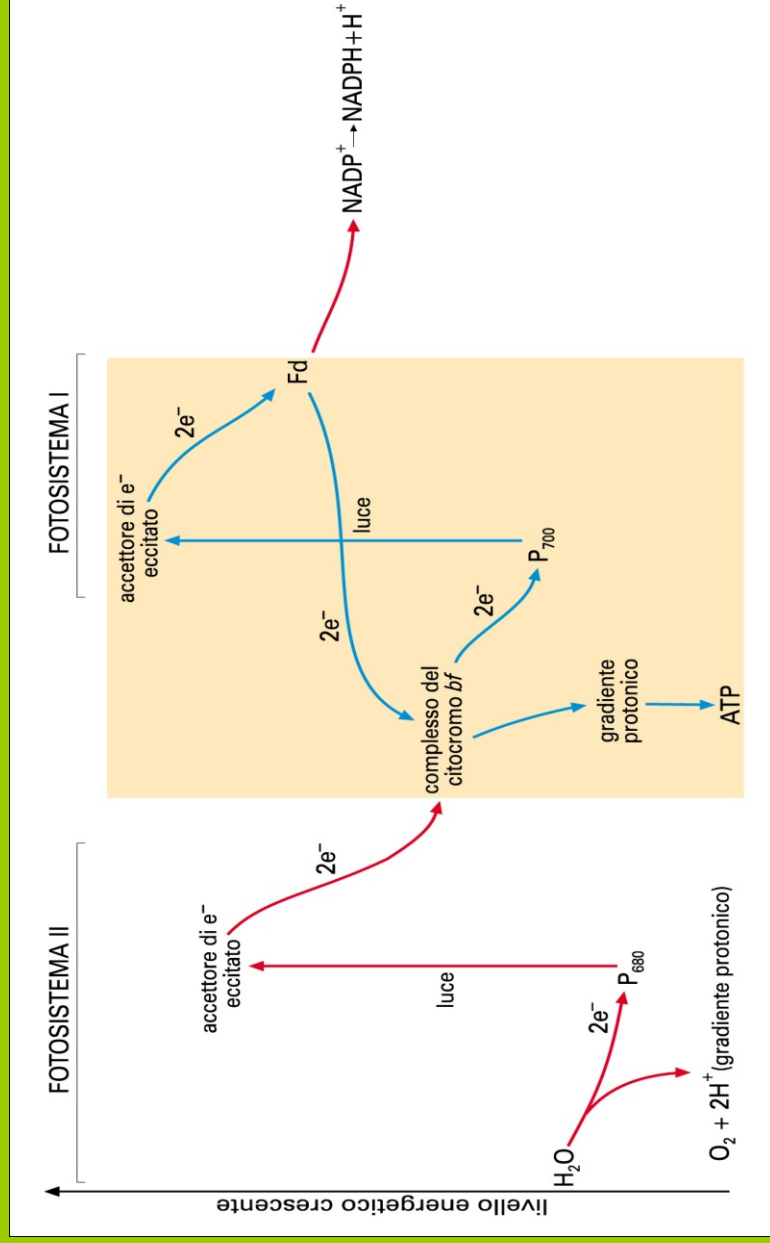
La fotofosforilazione

Durante il trasferimento di elettroni dal fotosistema II al fotosistema I, una parte dell'energia è utilizzata per pompare protoni dallo stroma all'interno del tilacoide: man mano che il trasporto degli elettroni procede, la concentrazione di H^+ nel lume dei tilacoidi va aumentando, mentre nello stroma rimane bassa.



Si crea così un notevole gradiente di concentrazione (la concentrazione degli ioni idrogeno all'interno dei tilacoidi arriva ad essere anche mille volte superiore a quella dello stroma) associato ad un'energia potenziale che è in grado di compiere un lavoro.

Il gradiente di concentrazione creatosi spinge i protoni a diffondere nello stroma, ma, per attraversare la membrana ad essi impermeabile, hanno bisogno di una proteina di trasporto: l'ATP-sintetasi, un complesso enzimatico inserito nella membrana del tilacoide che fornisce un canale attraverso il quale i protoni seguendo il gradiente di concentrazione passano nello stroma mentre l'energia potenziale del gradiente elettrochimico viene utilizzata per la produzione di ATP da ADP:



In tal modo il trasferimento degli ioni fornisce l'energia necessaria alla reazione di sintesi dell'ATP, secondo un processo chemiosmotico chiamato **fotofosforillazione**.

Gli elettroni nella fotosintesi

Nel fotosistema II la clorofilla del P680 rimpiazza gli elettroni persi, in seguito all'assorbimento di energia, con gli elettroni ricavati dalla fotolisi dell'acqua:



Il fotosistema I a sua volta rimpiazza gli elettroni persi, in seguito all'assorbimento di energia, con gli elettroni che arrivano dalla catena di trasporto del P680.

Fotolisi dell'acqua

L'acqua è una molecola stabile, quindi poco reattiva, e il processo della sua scissione è una reazione fortemente *endoergonica*, che per avvenire ha bisogno di essere alimentata dall'energia solare si parla infatti di "fotolisi", ossia "scissione per mezzo della luce".

Per mezzo della fotolisi, l'energia radiante della luce solare viene convertita in energia chimica, dato che le molecole di idrogeno e di ossigeno contengono una quantità maggiore di energia chimica rispetto alla molecola d'acqua da cui sono derivate.

La clorofilla, a normali temperature e con l'energia della luce visibile, scinde le molecole d'acqua, svolgendo un lavoro che, in condizioni ordinarie, richiede temperature di circa 2000°C o una forte corrente elettrica.

Il fotosistema II riesce ad usare l'acqua come donatore di elettroni.

La “*lacuna*” elettronica che si realizza nella clorofilla del P680 rende quest’ultima talmente energetica da farle “*strappare*” l’elettrone all’acqua, promuovendone la scissione.

Questa possibilità ha comportato un salto evolutivo enorme: è stato così messo a punto un processo catalitico che permette la sottrazione di 4 elettroni a due molecole di acqua per darne una di ossigeno



Riassumiamo la fase luminosa

L'equazione globale della fase luminosa della fotosintesi si può rappresentare:



in cui l' H_2O funge da donatore di elettroni, il coenzima NADP^+ da accettore; P_i è il fosfato inorganico che nel legame con ADP accumula energia chimica

- I prodotti sono NADPH, ATP e O_2 .
- Sia la molecola di NADPH carica di energia, sia l'ossigeno derivano direttamente da reazioni di ossido riduzione.
- La sintesi di ATP è differente, in quanto dipende dalla chemiosmosi, lo stesso meccanismo che genera ATP nella respirazione cellulare.

Perché la fase oscura?

Ci si potrebbe chiedere, a questo punto:
dato che le piante hanno già convertito, nella fase luminosa, l'energia del Sole in energia chimica (sotto forma di ATP e NADPH), che bisogno hanno di arrivare fino alla formazione dei carboidrati?

I motivi sono due

Fondamentalmente:

1. Il NADPH e l'ATP sono molecole instabili ed hanno vita breve.
2. I carboidrati prodotti, oltre ad essere molecole stabili (che possono essere accumulati o, secondo le necessità, essere rapidamente convertiti in energia), costituiscono gli scheletri carboniosi di base su cui la pianta (attraverso opportune modifiche) costruirà tutte le molecole organiche necessarie al suo metabolismo.

Fase oscura

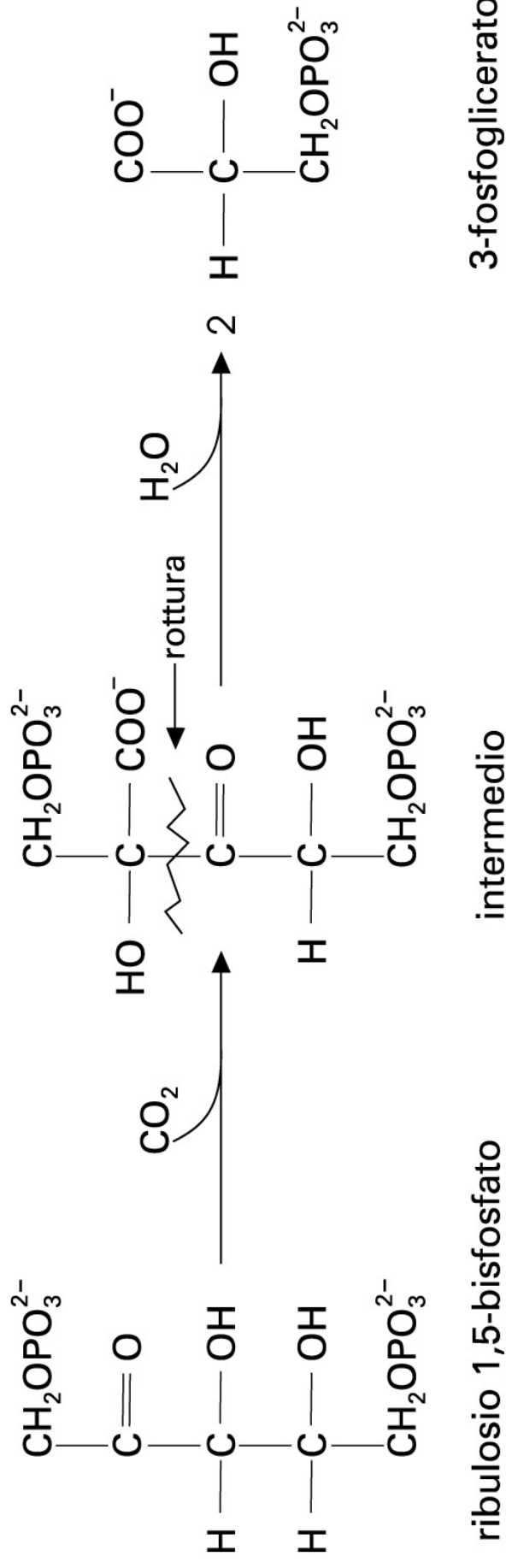
Nella fase oscura l'ATP e il NADPH, formati nella prima fase, forniscono l'energia necessaria per ridurre l'anidride carbonica e sintetizzare zuccheri semplici, processi che avvengono nello stroma dei cloroplasti tramite una serie di reazioni definite *ciclo di Calvin*.

In questa fase si dice che viene “fissato” il carbonio, perché si ha l'incorporazione di un gas (la CO₂) in una molecola “fissa”, solida, il carboidrato.

Si parla invece di “**organicazione**”, perché l'anidride carbonica, che è un composto inorganico, viene incorporata nei carboidrati che sono composti organici.

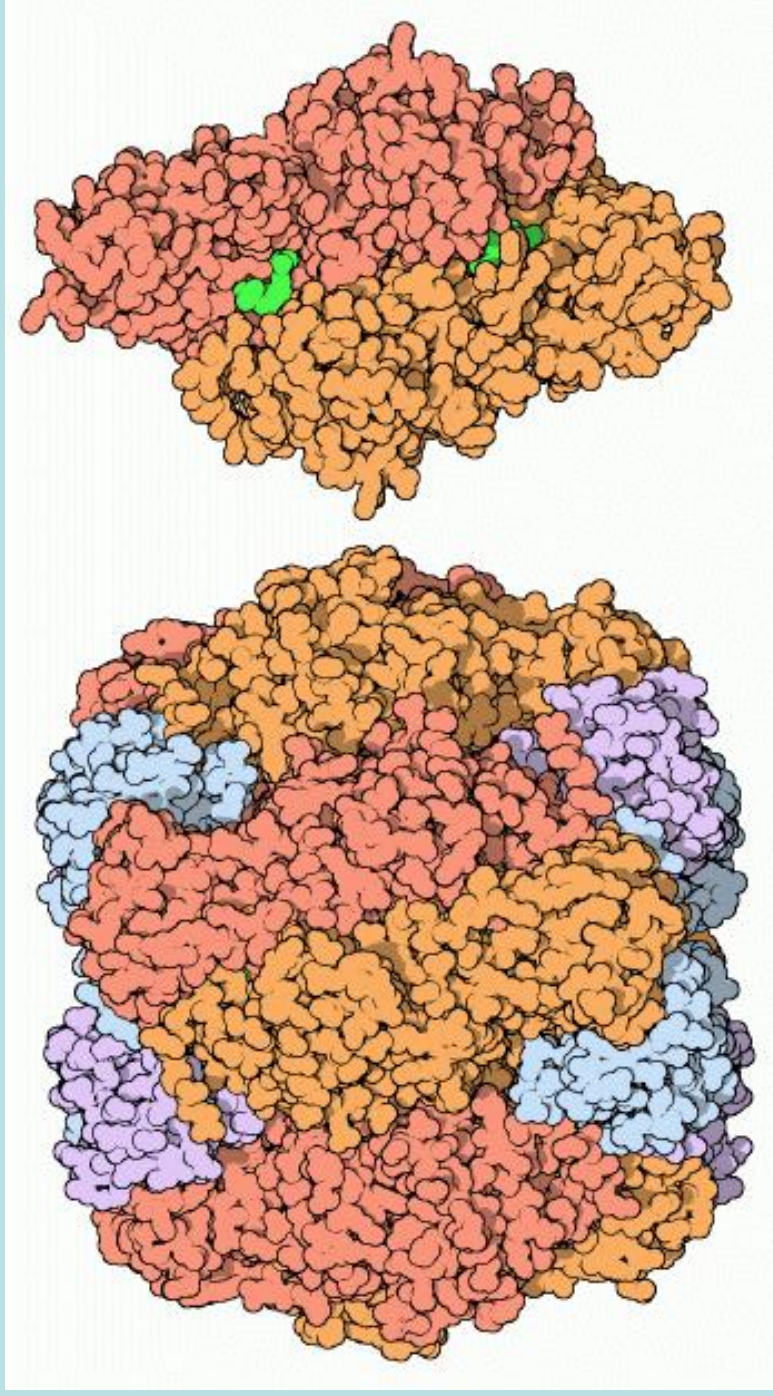
Inizio della fase oscura

La fissazione del carbonio inizia con l'attacco dell'anidride carbonica al **ribulosio bifosfato** (molecola a 5 atomi di carbonio C5, composto iniziale e finale del ciclo di Calvin). L'enzima che catalizza questa reazione, che porta alla formazione di una molecola C6, che subito si rompe in due C3, è la ribulosio difosfato carbossilasi (Rubisco).



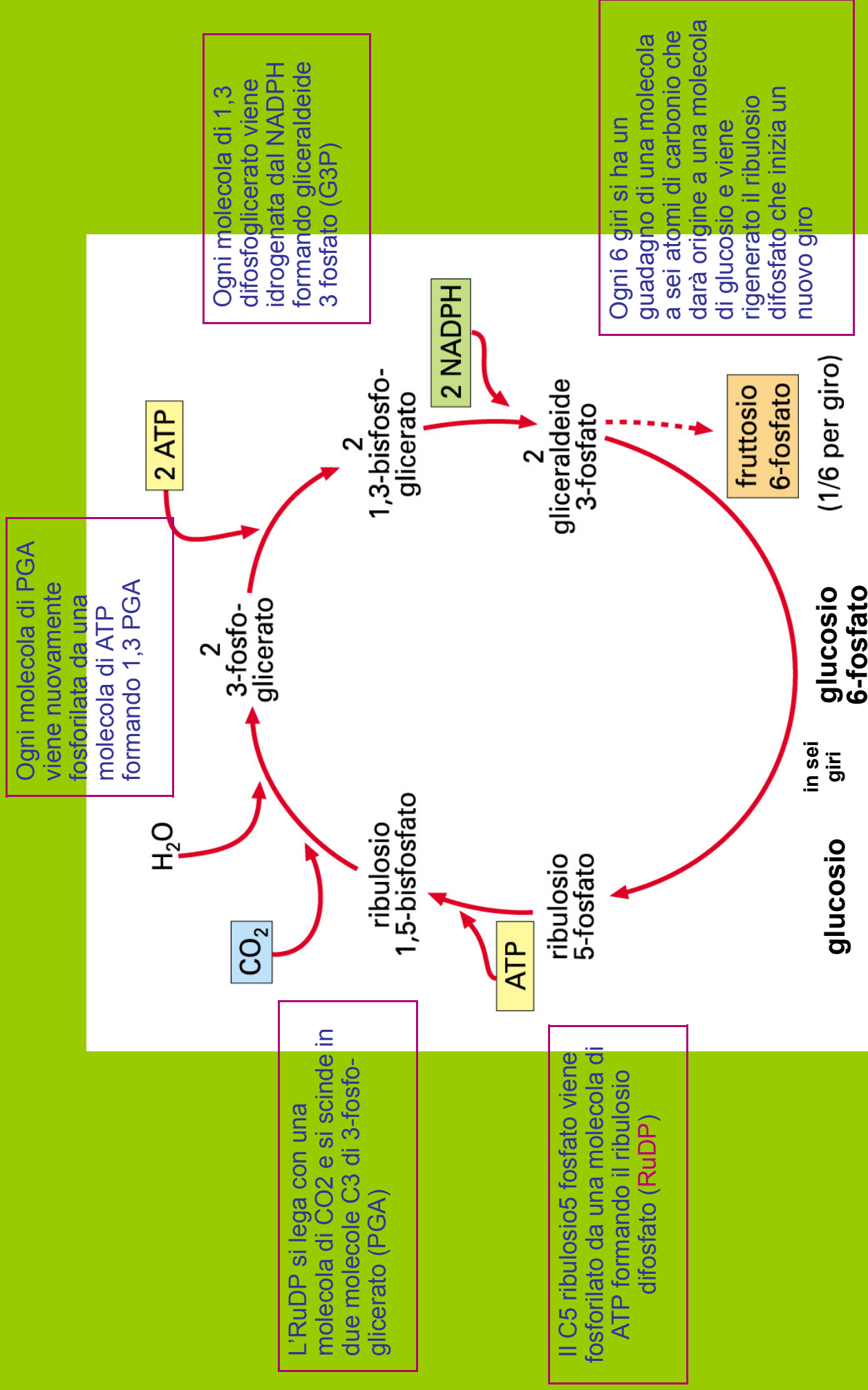
E' stato osservato che la Rubisco è la proteina più abbondante presente sulla Terra!

Infatti, siccome le reazioni catalizzate da questo enzima sono piuttosto lente, le cellule ne producono quantità enormi: nelle piante da solo raggiunge circa il 25% di tutto il materiale proteico presente nei cloroplasti ed il 50% di quello nello stroma.



La Rubisco presente nelle piante e nelle alghe (sinistra) è composta da 16 subunità, quella presente nei batteri fotosintetici (destra) solo da 2.

Tappe del ciclo di Calvin



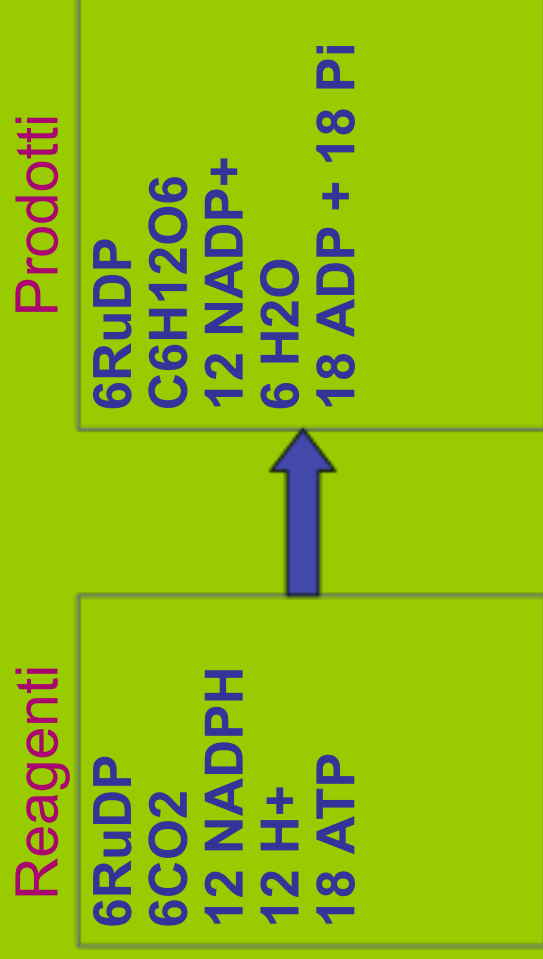
Equazione del ciclo di Calvin

La reazione complessiva è:

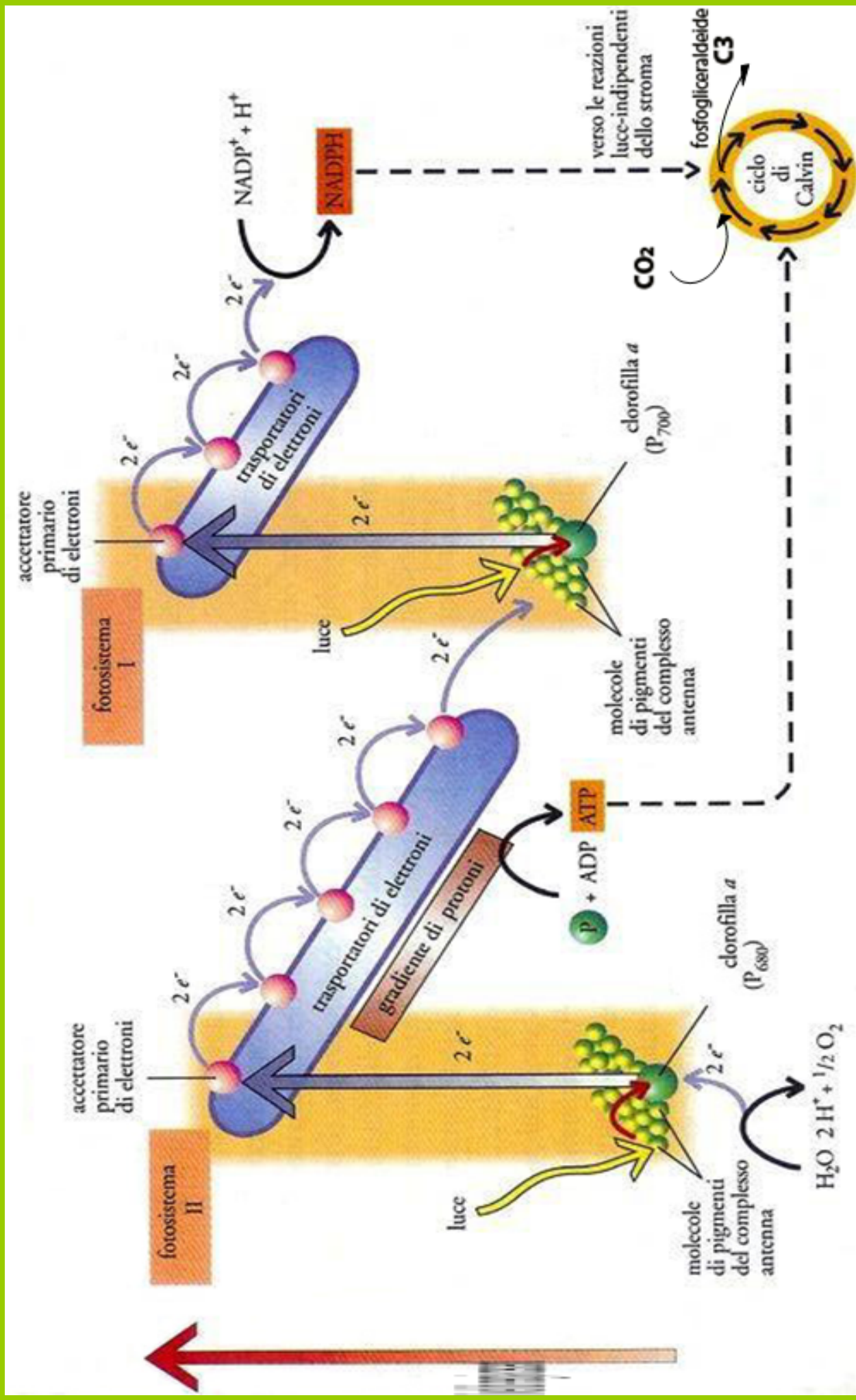


Essa richiede **sei** passaggi del **ciclo di Calvin** per produrre una molecola di glucosio a sei atomi di carbonio; quindi per fissare sei atomi di carbonio (produrre un C6) si consumano 6 CO₂.

L'ADP, il Pi e il NADP⁺ ottenuti dal ciclo di Calvin sono di nuovo disponibili per ricevere l'energia liberata dalle reazioni della fase luminosa e vengono quindi riciclati per formare nuovi **ATP e NADPH**.



Schema della fotosintesi clorofilliana



I pigmenti

I **pigmenti** sono sostanze chimiche che appaiono colorate perché, quando vengono illuminate dalla luce bianca, sono in grado di assorbire solo alcune radiazioni dello spettro luminoso, mentre ne riflettono altre.

La molecola di un pigmento che rientri tra le sostanze organiche (categoria alla quale appartengono anche i pigmenti fotosintetici), presenta caratteristiche chimiche ben precise; contengono infatti (accanto a particolari gruppi funzionali, detti "*cromofori*" se sono colorati di per sé, o "*auxocromi*" se aumentano l'intensità del colore) una serie di "**doppi legami coniugati**".

L'assorbimento di una radiazione luminosa da parte di un pigmento è un fenomeno che dipende dall'**attivazione** di uno o più elettroni periferici che fanno parte di un sistema di **doppi legami coniugati**.

Un doppio legame isolato assorbe infatti radiazioni nella zona dell'ultravioletto, ma se viene **"coniugato"** con altri doppi legami, l'assorbimento si sposterà nel campo della luce visibile, dalla zona del viola a quella del rosso.

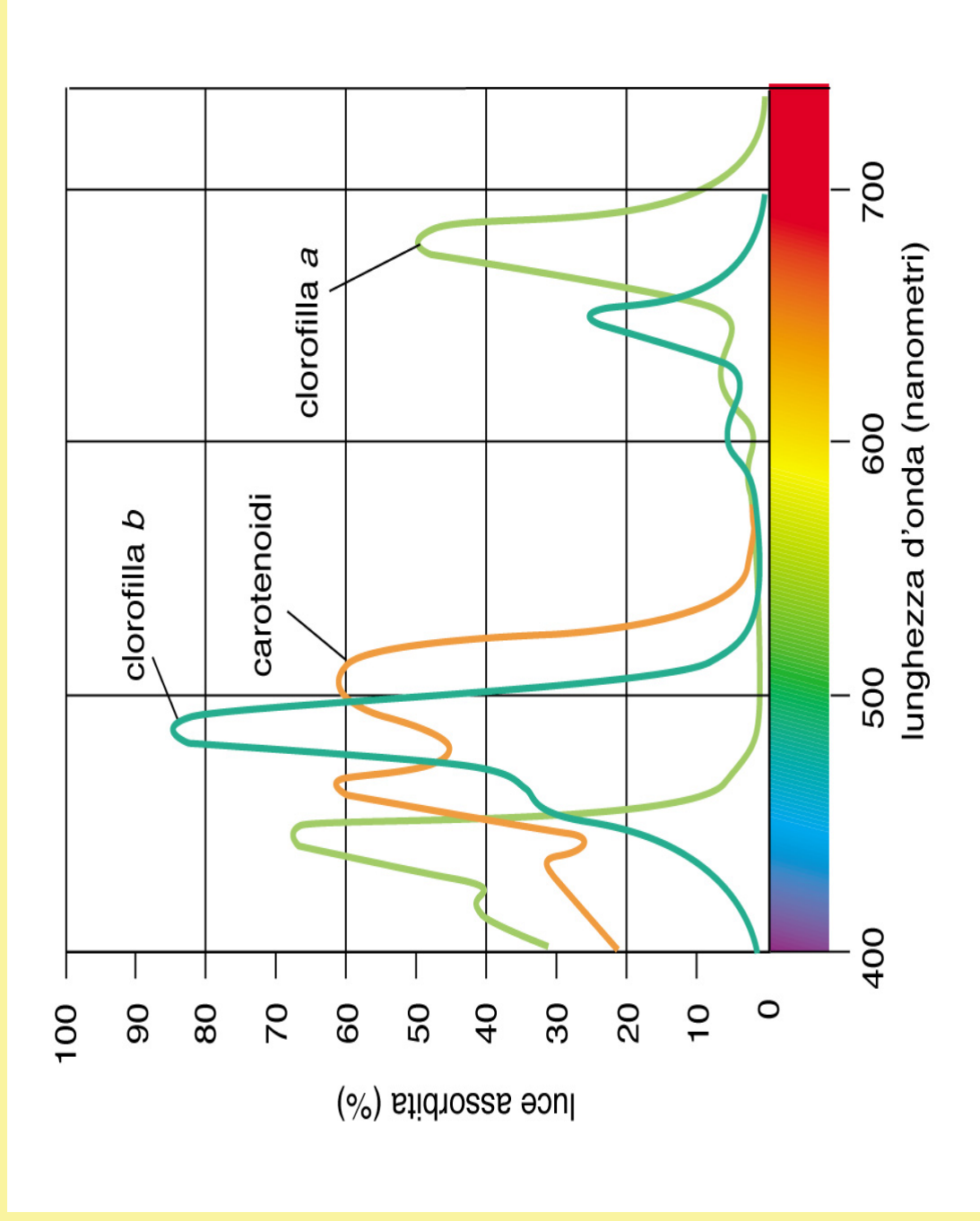
In altre parole, quanto maggiore è il numero dei doppi legami coniugati, tanto maggiore sarà la lunghezza d'onda assorbita dal pigmento.

Pigmenti fotosintetici

Le clorofille sono certamente i principali pigmenti fotosintetici : specialmente la **clorofilla a**, che rappresenta il pigmento che innesca le reazioni della fase luminosa ed assorbe soprattutto la luce rossa e blu-violetto, mentre riflette quella verde (v. fig.). La **clorofilla b** non partecipa direttamente alle reazioni fotosintetiche ma amplia la gamma di radiazioni che possono essere assorbite dalle piante ed assorbe la luce blu e arancione e riflette quella giallo-verde.

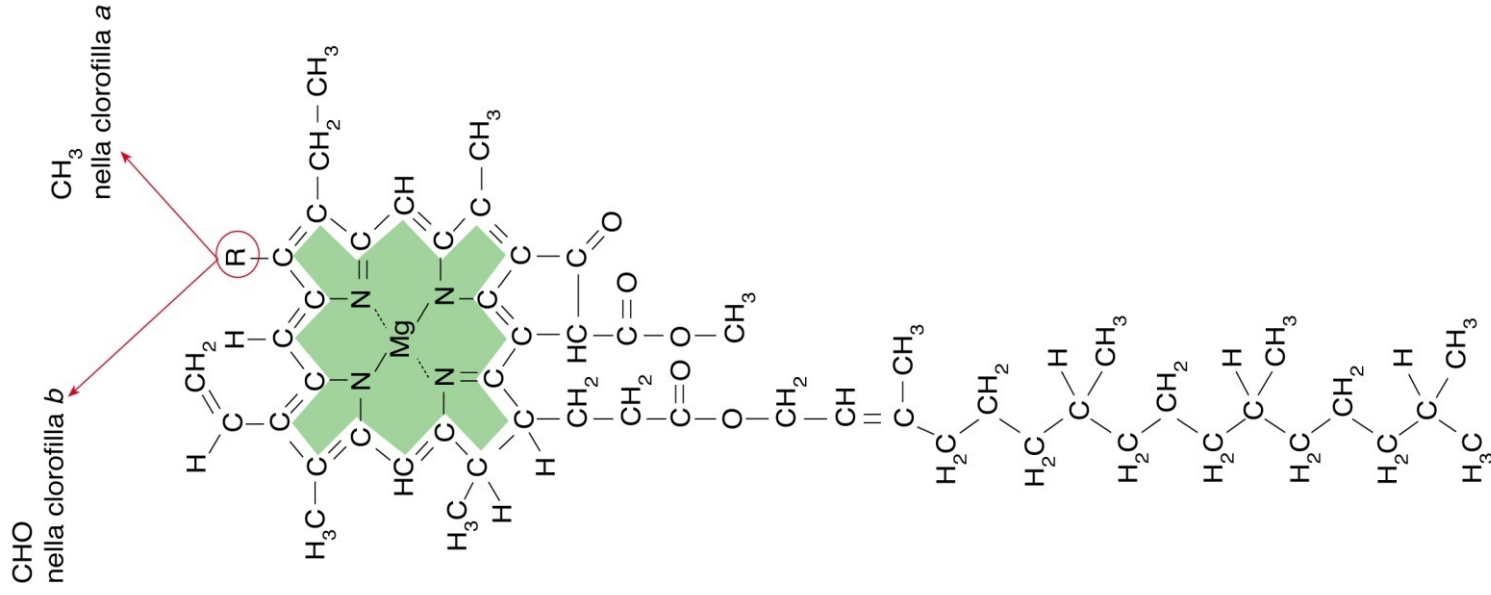
Esistono, tuttavia, altri tipi di pigmenti definiti “accessori” quali i **carotenoidi** (β -carotene, xantofilla) e le **ficobiline** (ficoeritrina e la ficocianina di alghe rosse e cianobatteri); questi pigmenti ampliano lo spettro di colori che possono assorbire la luce e la convogliano verso la clorofilla a.

Confronto dei profili di assorbimento delle radiazioni elettromagnetiche del visibile dei tre pigmenti fotosintetici

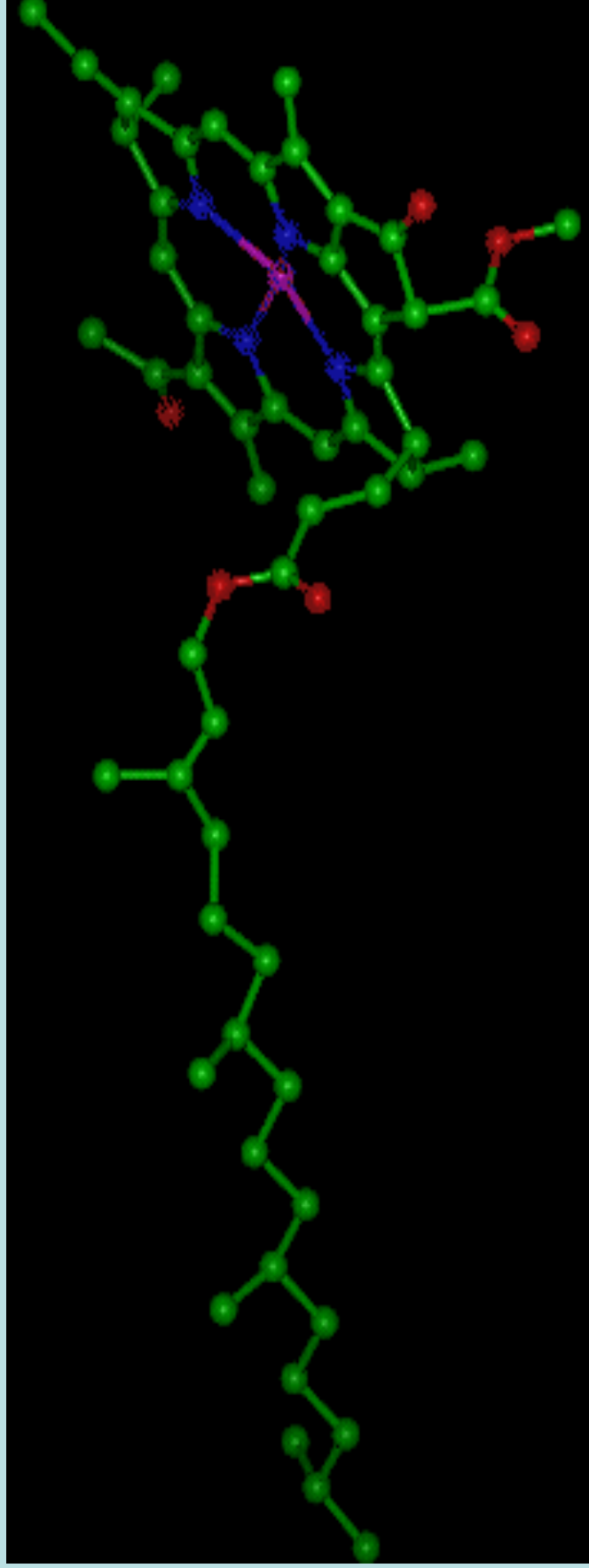


La molecola di clorofilla

Le molecole della clorofilla a e b sono caratterizzate da un **"nucleo porfirinico"** formato da quattro anelli pirrolici, un atomo di magnesio (Mg) e numerosi doppi legami coniugati. E' la parte evidenziata in colore, esso è responsabile dell'assorbimento di energia luminosa e della colorazione verde della clorofilla stessa. Può essere paragonato a una vera e propria antenna ricevente.



Oltre al **"nucleo porfirinico"**, la molecola di clorofilla presenta una lunga catena idrocarburica, detta **"fitolo"**. Questa può essere paragonata in qualche modo all'asta che sostiene l'antenna. La catena del fitolo è infatti la porzione della molecola che permette l'ancoraggio della clorofilla allo strato lipidico della membrana dei tilacoidi.

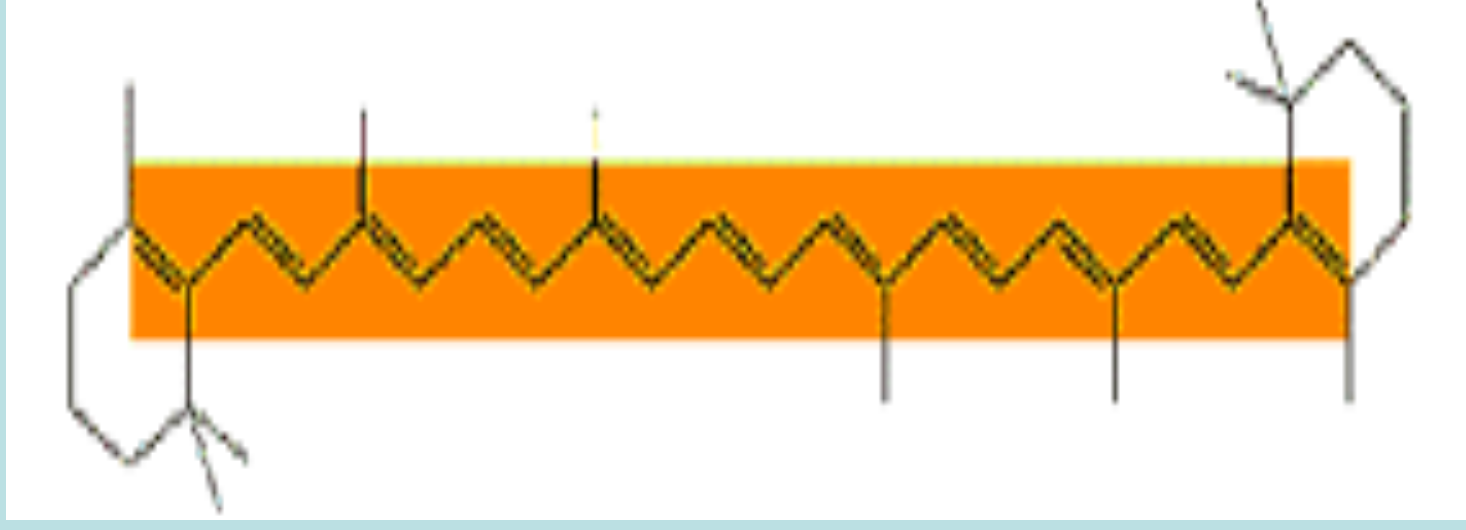


I carotenoidi

La molecola del β -carotene è caratterizzata da ben undici doppi legami coniugati, che le conferiscono la nota colorazione giallo-arancione (è la parte evidenziata, appunto, in arancione).

I carotenoidi sono in grado di assorbire una banda di radiazioni molto ampia nella zona del viola-blu-azzurro, per cui riescono ad utilizzare anche le frequenze non assorbite dalla clorofilla.

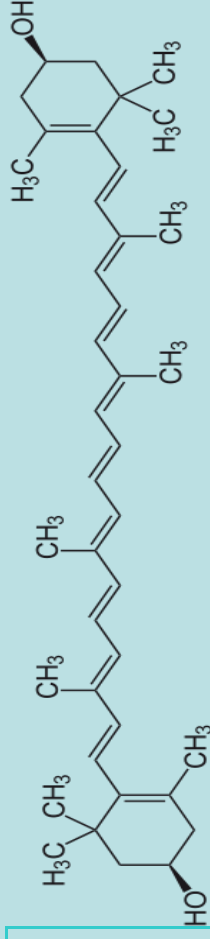
Il loro ancoraggio, nella membrana dei tilacoidi, è simile a quello del fitolo.



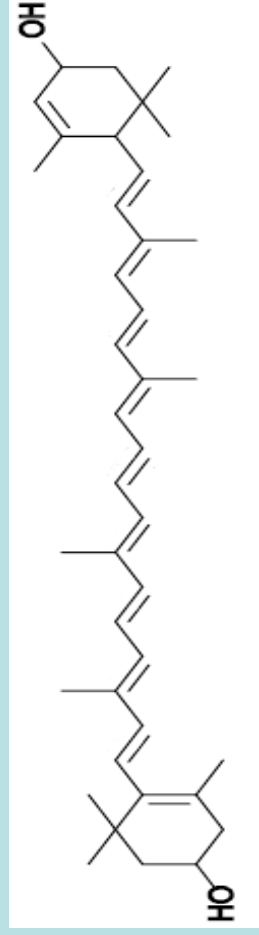
Le xantofille

Sono carotenoidi contenenti ossigeno nella struttura base del carotene.

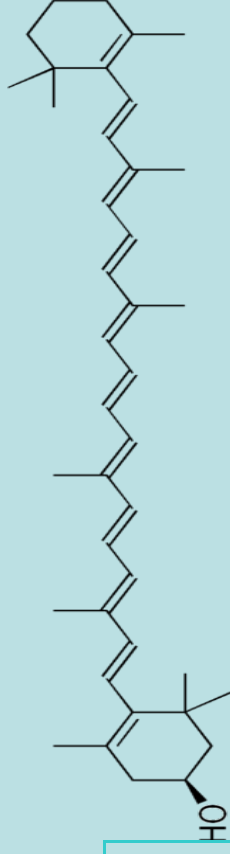
La zeaxantina è una xantofilla colorante naturale di colore giallo-arancio, una versione più ossidata del carotene. Di formula bruta $C_{40}H_{56}O_2$, insieme al carotene è responsabile del colore nei chicchi di mais (Zea), nel tuorlo d'uovo, nei peperoni rossi, nel mango e nel succo d'arancia.



La luteina (β,ϵ -carotene-3,3'-diolo) è una xantofilla, di formula $C_{40}H_{56}O_2$, corrispondente a quella del beta carotene con due gruppi ossidrilici negli anelli terminali.

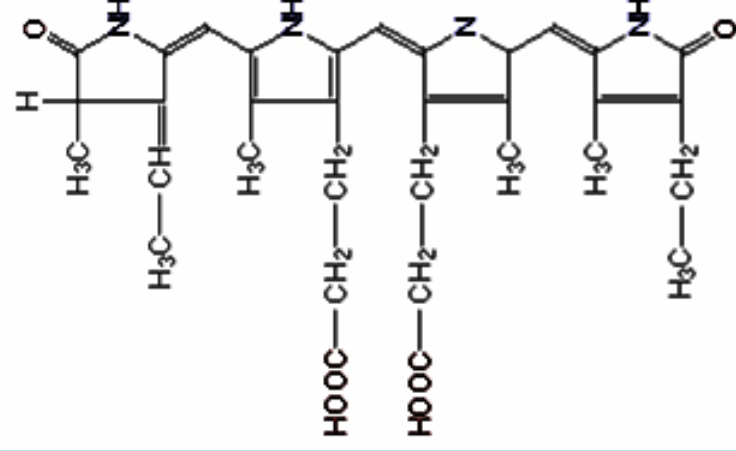


La criptoxantina è un carotenoido naturale, isolato da piante di Physalis alkekengi.

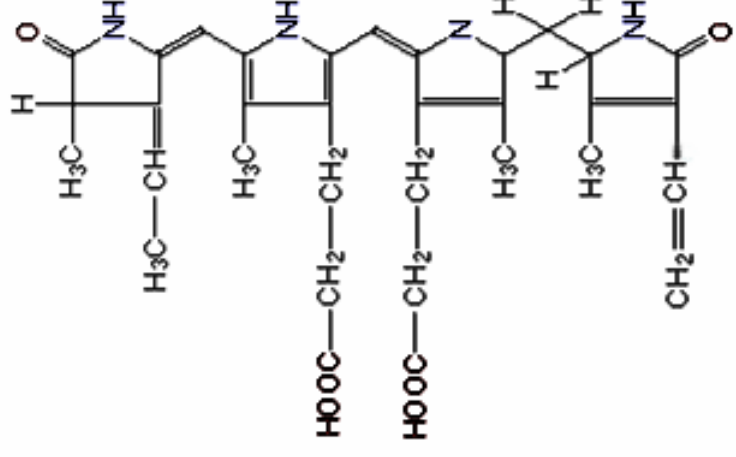


Ficobiline

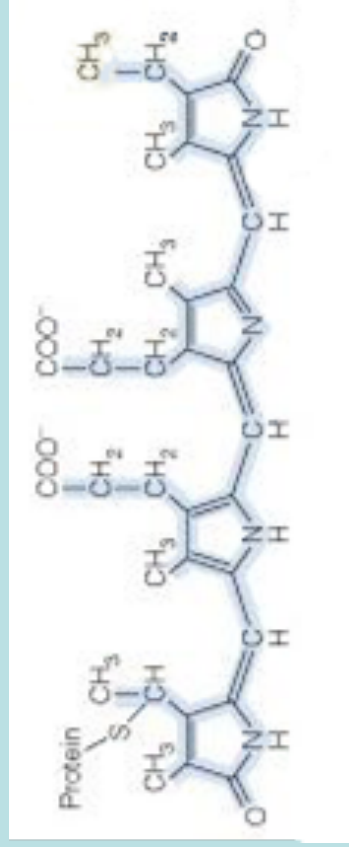
Sono pigmenti con molecole con lo stesso scheletro carbonioso e diverso grado di saturazione. Si associano a componenti proteiche per formare ficobiliproteine come la ficocianina (dal greco *phyco* «alga» e « *kianos* » verde-azzurro), presente in cianobatteri (come la *Spirulina* in fotografia) e rodofite.



ficocianobilina



ficeritrobilina



ficocianina



“Alternative” alla clorofilla

BATTERI CHEMIOSINTETICI

Scoperti nel 1880, ricavano energia senza l’uso della clorofilla: assorbono anidride carbonica al buio e non liberano ossigeno. Ricavano energia ossidando composti di zolfo o di ferro.

BATTERIOCLOROFILLE

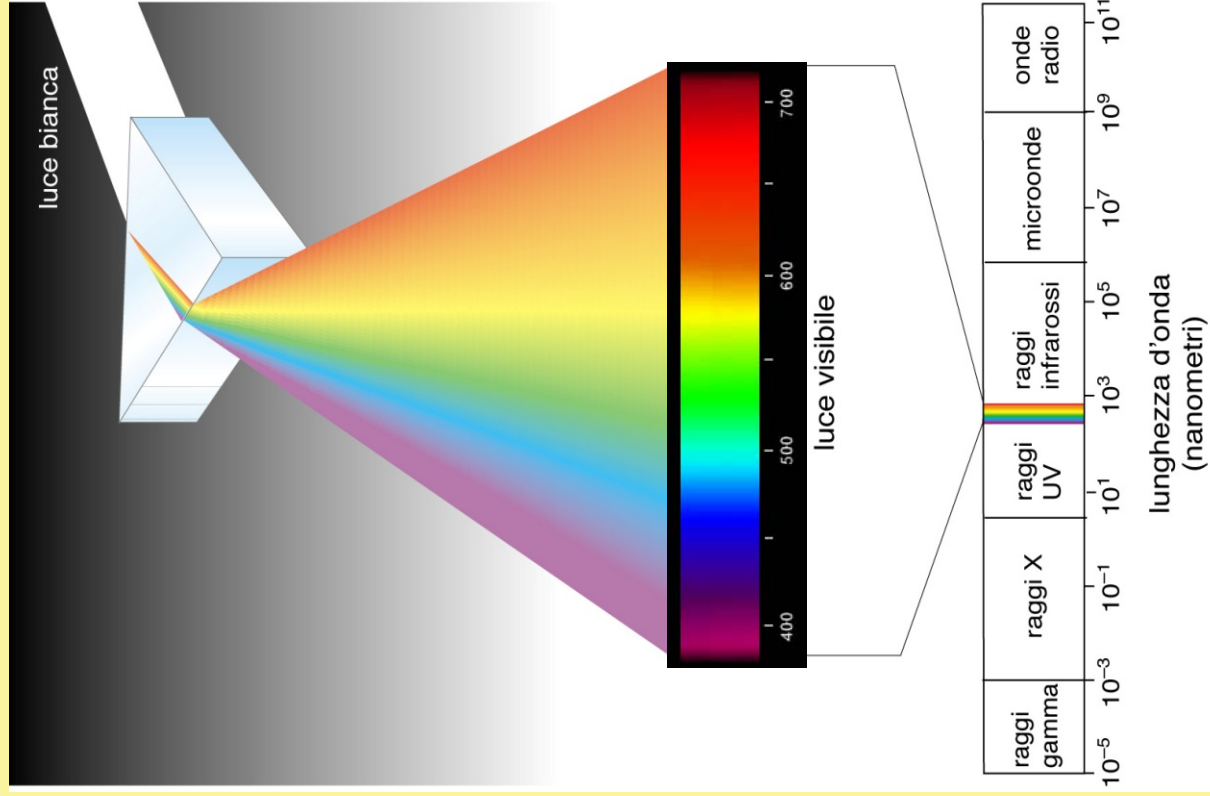
Composti simili alla clorofilla, presenti in alcuni batteri, che permettono di convertire la CO₂ in composti organici sfruttando l’energia luminosa e a volte anche l’infrarosso, cosa che la normale clorofilla non riesce a fare. Tuttavia le batterioclorofille non riescono a catalizzare la fotolisi e quindi a favorire l’accumulo della grande quantità di energia prodotta da questa reazione.

La luce

La luce ha propagazione di tipo ondulatorio ed è dotata di una lunghezza d'onda caratteristica, dalla quale dipende la quantità di energia trasportata (**teoria ondulatoria**).

La radiazione luminosa è costituita da fotoni, pacchetti di energia che corrispondono ad una precisa lunghezza d'onda. Maggiore è la lunghezza d'onda della radiazione luminosa maggiore è l'energia del fotone (**teoria quantistica**).

Lo spettro elettromagnetico



Lo spettro dei colori della luce visibile va dalla zona del violetto (a circa 400 nm) a quella del rosso (a circa 750nm).

Nell'intervallo compreso tra le zone del rosso e del viola troviamo tutti gli altri colori, tra i quali anche quelli delle radiazioni utilizzate dalle piante per la fotosintesi.

Luce visibile e fotosintesi

I fatto che la fotosintesi utilizzi la luce visibile, piuttosto che le altre zone dello spettro elettromagnetico, è probabilmente legato alla maggior abbondanza delle radiazioni luminose rispetto a tutte le altre (la nostra atmosfera è trasparente alla luce visibile) per cui gli organismi in grado di sfruttarle, come le piante, sarebbero stati favoriti da un punto di vista evolutivo. Inoltre, le radiazioni a lunghezza d'onda maggiore del **rosso (oltre 750 nm)** hanno scarsa energia, che per la maggior parte è assorbita dall'acqua come calore, mentre quelle a lunghezza d'onda minore del **viola (sotto i 400 nm)** ne hanno troppa e, se assorbite, degraderebbero rapidamente molte molecole biologiche.

.....

Quando un fotone di frequenza appropriata (ossia un fotone che trasporta l'esatta quantità di energia per quella certa transizione) colpisce una molecola di pigmento, gli elettroni dei doppi legami passano dal loro normale livello energetico (stato fondamentale**) ad un livello energetico più alto (**stato energetico "eccitato"**).**

L'energia assorbita dall'elettone può essere poi restituita in modi molto diversi a seconda dei casi e dello stato eccitato raggiunto.

.....



Rimissione sotto forma di radiazione luminosa con minore energia e quindi lunghezza d'onda maggiore di quella assorbita (fluorescenza)

Rimissione lenta di radiazione luminosa (fosforescenza)

Trasferimento dello stato eccitato a una molecola vicina
Cessione dell'elettone eccitato ad un'altra molecola
Dissipazione dell'energia sotto forma di calore, che riporta l'elettone del pigmento allo stato fondamentale o ad uno eccitato a minore energia

In termini ossido-riduttivi, l'elettone ceduto inizialmente (riduzione dell'accettore) viene rapidamente sostituito da un elettone ceduto da una seconda molecola (ossidazione del donatore). L'intero fenomeno è appunto definito **ossido-riduzione**.

“Alternative” fotosintetiche

Esistono, soprattutto fra gli organismi procarioti autotrofi, varie forme di fotosintesi, oltre alla fotosintesi clorofilliana ossigenica classica. In alcune specie di batteri autotrofi, l'idrogeno proviene non dall'acqua ma solfidrico, che nella fotosintesi viene ossidato a zolfo elementare (S₈)



Questi batteri sono anaerobi obbligati. Le forme di fotosintesi che vengono effettuate con lo zolfo (o in alcuni casi anche con l'azoto) vengono dette **anossigeniche**.

Anche fra gli organismi superiori si riscontrano vari tipi di fotosintesi clorofilliana. Le piante sono suddivise, in base alla forma di fotosintesi clorofilliana da esse compiuta, in tre gruppi principali, che hanno diverse caratteristiche: le piante **C3**, **C4** e **CAM**.

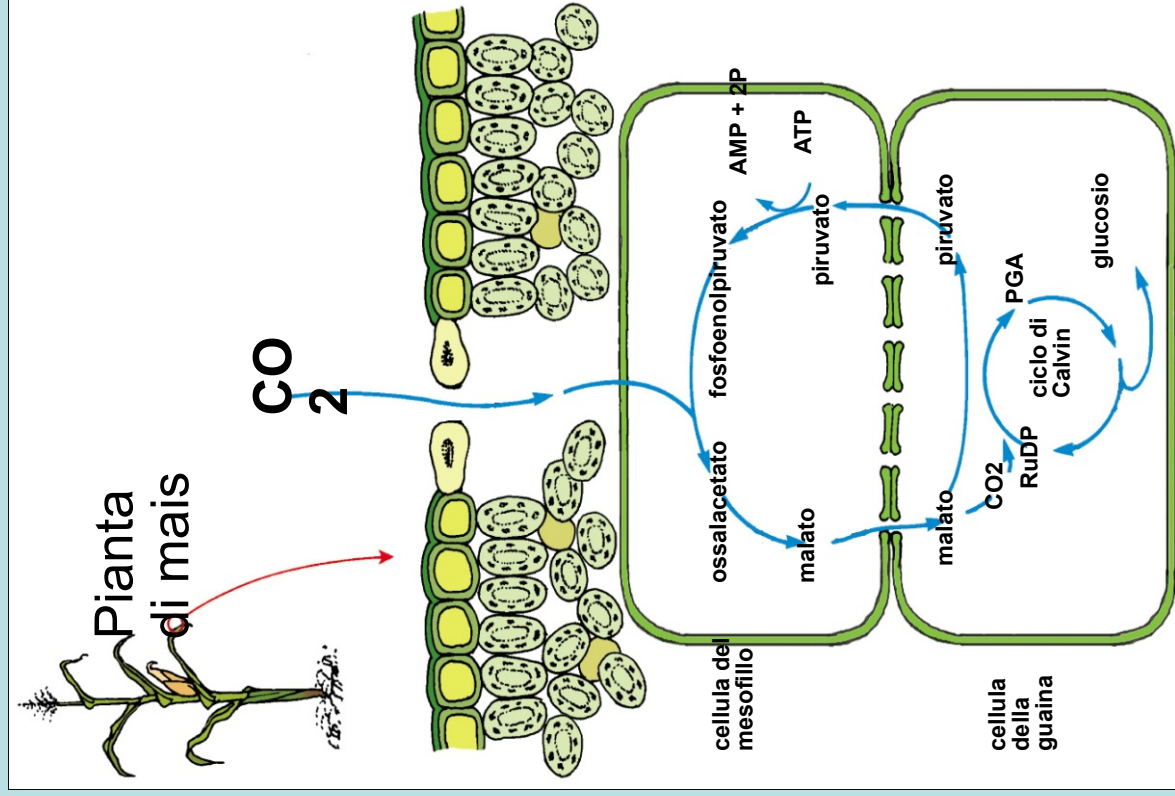
Tre vie metaboliche: C4, C3, CAM

La maggior parte delle piante realizza la fotosintesi clorofilliana classica e sono piante C3, poiché il primo composto organico della fotosintesi è una catena carboniosa a 3 atomi di carbonio, la gliceraldeide 3 fosfato (G3P), prodotta dal ciclo di Calvin. Queste piante:

- sono fotosinteticamente attive di giorno, mentre di notte chiudono gli stomi e diventano consumatori;
- compiono il processo della fotosintesi, a differenza delle piante C4, all'interno di un'unica cellula e, a differenza delle piante CAM, senza la necessità di scompartimenti;
- fotosintetizzano efficientemente solo a temperature temperate, poiché tengono gli stomi aperti anche di giorno e una temperatura eccessiva farebbe perdere troppa acqua dalle foglie.

Le piante C4 e CAM usufruiscono di una via differente per la fissazione della CO₂, che comporta la formazione di una molecola a 4 atomi di carbonio (l'ossalacetato). La fotosintesi C4 è, insieme alla fotosintesi CAM, un adattamento adottato da alcune specie di piante viventi in climi aridi per risparmiare acqua nella fase di fissazione del carbonio.

Fotosintesi C4



La via biosintetica del C4 coinvolge due tipi di cellule collegate tra loro da plasmodesmi: quelle del mesofillo e della guaina vascolare di piante tropicali (mais, canna da zucchero, sorgo). L'anidride carbonica, entrata nelle cellule del mesofillo, si lega ad una molecola C3 (il fosfoenolpiruvato) grazie ad un enzima attivo ad elevate concentrazioni di ossigeno e si forma un C4 (l'ossalacetato). Questo, convertito a malato, entra nelle cellule della guaina vascolare e viene scisso in piruvato ed anidride carbonica: la CO_2 nelle cellule interne entra nel ciclo di Calvin, mentre il piruvato passa nelle cellule del mesofillo per essere riconvertito nel fosfoenolpiruvato iniziale, consumando ATP. In sostanza, le cellule del mesofillo funzionano da sistema di cattura e pompaggio di CO_2 che ne rende più efficiente la fissazione e fa diminuire il grado di apertura degli stomi necessario per il suo assorbimento, con conseguente riduzione della perdita d'acqua.

Fotosintesi CAM

La via fotosintetica CAM (acronimo di Crassulacean Acid Metabolism, ossia metabolismo acido delle crassulacee) è un ciclo metabolico di fissazione del carbonio simile alla via del C4 che consente di ottimizzare l'attività fotosintetica in ambienti estremi, quali quelli desertici, proibitivi per altre vie. La fotosintesi CAM, attuata nelle Crassulaceae, nelle Cactaceae e in alcune specie di altre famiglie (es. Ananas, Agave, ecc.), è un adattamento xerofitico vero e proprio perché consente lo svolgimento della fotosintesi anche con gli stomi chiusi mentre nelle vie metaboliche ordinarie delle piante C3 e C4, la fotosintesi necessita dell'apertura degli stomi affinché si svolgano gli scambi gassosi (ingresso della CO₂ e uscita dell'O₂).



Queste piante aprono gli stomi di notte, quando è più fresco e umido, per consentire l'ingresso della CO₂ e la fissano in ossalacetato; di giorno, gli stomi si chiudono, per evitare la grande perdita d'acqua che si avrebbe per le alte temperature, e la CO₂ viene liberata dagli acidi organici e subito utilizzata per nel ciclo di Calvin.