

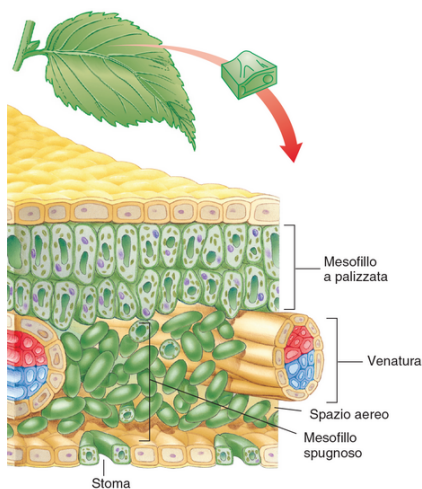
Il cloroplasto, similmente al mitocondrio, è delimitato da due membrane, una esterna ed una interna (FIG. 9-4b). La membrana interna racchiude una regione contenente una matrice fluida chiamata stroma , in cui si trova la maggior parte degli enzimi necessari per la produzione di molecole di carboidrati. Sospeso nello stroma vi è un terzo sistema di membrane, che forma un insieme di sacculi appiattiti a forma di disco interconnessi tra loro, detti tilacoidi.

Le membrane tilacoidali racchiudono uno spazio interno, detto lume tilacoidale , ripieno di liquido. In alcune regioni, i tilacoidi sono disposti in pile chiamate grana (sing. *granum*). Ogni granum sembra una pila di monete, in cui una singola moneta è rappresentata da un disco tilacoidale. Alcune membrane tilacoidali si estendono da un granum ad un altro. Le membrane tilacoidali, similmente alla membrana mitocondriale interna (vedi Capitolo 8), sono coinvolte nella sintesi di ATP. (I procarioti fotosintetici non hanno cloroplasti, ma possiedono membrane tilacoidali, generalmente organizzate nella zona periferica della cellula, che prendono origine da inflessioni della membrana plasmatica).

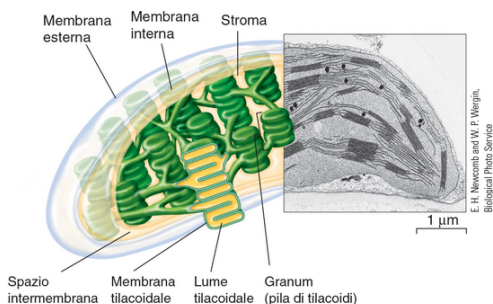
La clorofilla si trova nella membrana tilacoidale

Le membrane tilacoidali contengono diversi tipi di pigmenti , cioè sostanze che assorbono la luce visibile. I vari pigmenti assorbono luce di diverse lunghezze d'onda. La clorofilla , il pigmento fondamentale della fotosintesi, assorbe luce principalmente nelle regioni del blu e del rosso dello spettro visibile. La luce verde non è invece assorbita in modo apprezzabile, ma per la maggior parte è trasmessa o riflessa dalle foglie; la conseguenza di questo fenomeno è proprio l'aspetto verde degli apparati fogliari delle piante.

La molecola della clorofilla è formata da due parti fondamentali, un anello complesso e una lunga catena laterale (FIG. 9-5). La struttura ad anello, chiamata *anello porfirinico*, è costituita da anelli più piccoli di atomi di carbonio e azoto (*anelli pirrolici*) uniti tra loro; l'anello porfirinico è deputato all'assorbimento di energia luminosa. La struttura porfirinica della clorofilla è molto simile al gruppo eme dell'emoglobina, il pigmento rosso contenuto nei globuli rossi. Tuttavia, diversamente dall'eme, che contiene un atomo di ferro al centro dell'anello, la clorofilla contiene in quella posizione un atomo di magnesio. La molecola di clorofilla contiene anche una lunga catena idrocarburica laterale che la rende estremamente apolare e la ancora alla membrana.



(a) Questa sezione trasversale della foglia mostra che il mesofillo è il tessuto fotosintetico. La CO_2 penetra nella foglia attraverso minuscoli pori o stomi, e l' H_2O è trasportata al mesofillo dai vasi.



(b) Nel cloroplasto, i pigmenti necessari per la cattura della luce nelle reazioni della fase luminosa della fotosintesi sono inseriti nelle membrane tilacoidali, mentre gli enzimi per la sintesi delle molecole di carboidrati sono contenuti nello stroma.

Tutte le molecole di clorofilla delle membrane tilacoidali sono associate con specifiche *proteine che legano la clorofilla*, di cui ne sono stati identificati circa 15 tipi differenti. Ogni membrana tilacoidale è riempita da molecole di clorofilla e da proteine che legano la clorofilla, orientate in modo preciso, un'organizzazione che permette il trasferimento dell'energia da una molecola all'altra.

Esistono diversi tipi di clorofilla. La più importante è la clorofilla *a*, il pigmento che inizia le reazioni luce-dipendenti. La clorofilla *b* è un pigmento accessorio che prende anch'esso parte alla fotosintesi, e differisce dalla clorofilla *a* soltanto in un gruppo funzionale dell'anello porfirinico: il gruppo metilico ($-\text{CH}_3$) della clorofilla *a* è rimpiazzato nella clorofilla *b* da un gruppo carbonilico ($-\text{CHO}$) terminale. Questa differenza sposta la lunghezza d'onda della luce assorbita e, conseguentemente, di quella riflessa dalla clorofilla *b*, facendola apparire giallo-verde, mentre la clorofilla *a* è verde brillante.

I cloroplasti contengono anche altri pigmenti fotosintetici accessori, come i carotenoidi , di colore giallo e arancio (vedi Fig. 3-14). I carotenoidi assorbono luce di lunghezza d'onda diversa da quella della clorofilla, allargando così lo spettro di luce che fornisce energia per la fotosintesi. La clorofilla può essere eccitata direttamente dalla luce o indirettamente da altri pigmenti a loro volta eccitati dalla luce. Quando una molecola di carotenoide è eccitata, la sua energia può essere trasferita alla clorofilla *a* . Inoltre, i carotenoidi sono antiossidanti capaci di inattivare le forme dell'ossigeno altamente reattive generate nel cloroplasto.

La clorofilla è il principale pigmento fotosintetico

Come abbiamo visto, la membrana tilacoidale contiene pigmenti di diverso tipo. Mediante uno strumento chiamato **spettrofotometro** è possibile misurare le capacità relative dei vari pigmenti di assorbire luce a diverse lunghezze d'onda. Lo spettro di assorbimento di un pigmento è una rappresentazione grafica dell'assorbimento delle diverse lunghezze d'onda della luce. La FIGURA 9-6a mostra gli spettri di assorbimento per la clorofilla **a** e la clorofilla **b**.

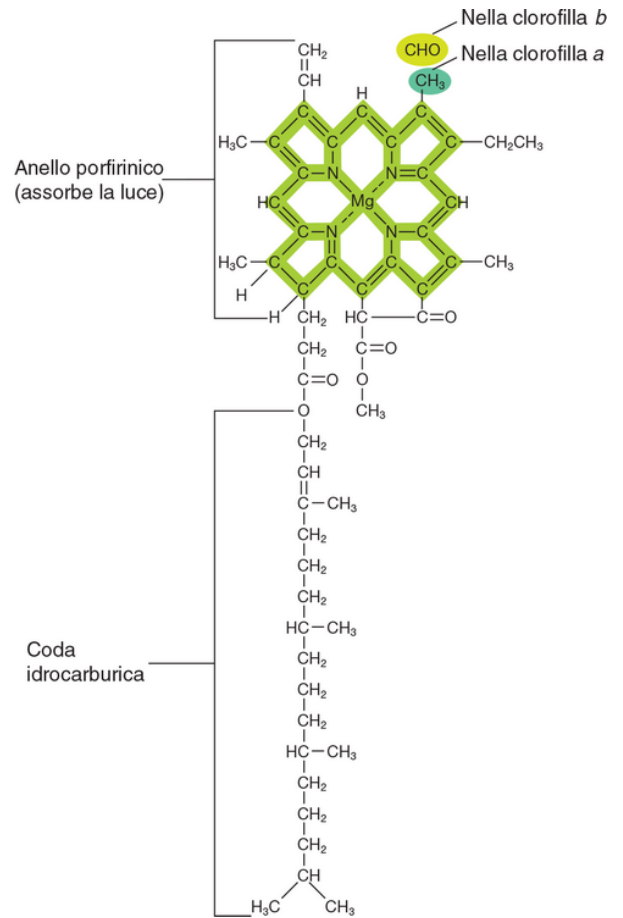
FIGURA 9-5→

La struttura della clorofilla

La clorofilla è costituita da un anello porfirinico e da una catena laterale idrocarburica. L'anello porfirinico, che ha al centro un atomo di magnesio, è una molecola contenente un sistema alternato di legami singoli e doppi; questa struttura si incontra comunemente nelle molecole dotate della proprietà di assorbire fortemente certe lunghezze d'onda della luce visibile e di rifletterne altre (la clorofilla riflette il verde).

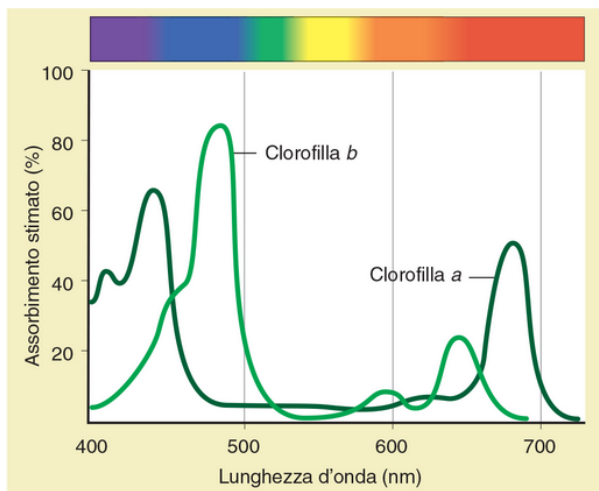
Nell'angolo in alto a destra del diagramma, un gruppo metilico ($-\text{CH}_3$) distingue la clorofilla **a** dalla clorofilla **b**, che nella stessa posizione ha un gruppo carbonilico ($-\text{CHO}$).

La catena laterale idrocarburica è idrofobica ed ancora la clorofilla alla membrana tilacoidale.

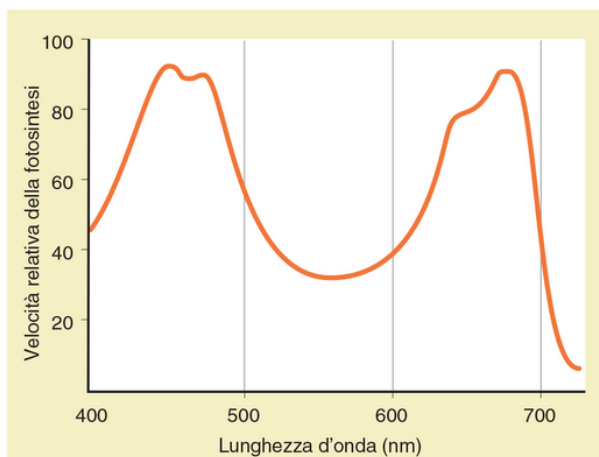


Uno spettro di azione della fotosintesi è un grafico della efficacia relativa di differenti lunghezze d'onda della luce.

Per ottenere uno spettro di azione, si misura la velocità della fotosintesi ad ogni lunghezza d'onda per foglie o tessuti esposti alla luce monocromatica (luce di una sola lunghezza d'onda) (FIG. 9-6b).



(a) Le clorofille **a** e **b** assorbono luce principalmente nelle regioni del blu (da 422 a 492 nm) e del rosso (da 647 a 760 nm).



(b) Lo spettro di azione della fotosintesi indica l'efficacia di diverse lunghezze d'onda della luce nel promuovere la fotosintesi. Per molte specie di piante lo spettro di azione della fotosintesi ricade nello spettro di azione mostrato in figura.

Il primo spettro di azione fu ottenuto nel 1883, in un esperimento divenuto un classico della biologia, ad opera del biologo tedesco T. W. Engelmann, il quale si servì dei cloroplasti della *Spirogyra*, un'alga verde di forma filamentosa che vive in acque dolci stagnanti o molto lente (FIGURE 9-7). Le singole cellule di *Spirogyra* contengono nel citoplasma un cloroplasto verde smeraldo a forma di lunga spirale. Engelmann espose queste cellule a uno spettro di colori ottenuto facendo passare la luce attraverso un prisma. Egli ipotizzò che se la clorofilla fosse stata veramente responsabile dei processi fotosintetici, questi sarebbero stati effettuati più velocemente in quelle aree dell'alga colpite dalla luce della lunghezza d'onda maggiormente assorbita dalla clorofilla stessa.

←FIGURA 9-6

Un confronto tra gli spettri di assorbimento della clorofilla **a** e della clorofilla **b** e lo spettro di azione della fotosintesi

ESPERIMENTO CHIAVE

PORSI DOMANDE CRITICHE: È un pigmento presente nel cloroplasto ad essere responsabile della fotosintesi?

SVILUPPARE UN'IPOTESI: Engelmann ipotizzò che la clorofilla fosse il principale pigmento fotosintetico.

In base a questo, egli si aspettava di osservare differenze nell'entità della fotosintesi, misurata in termini di quantità di ossigeno prodotto, a seconda delle lunghezze d'onda della luce utilizzate; si aspettava anche che tali lunghezze d'onda fossero coerenti con lo spettro di assorbimento della clorofilla, che era noto.

EFFETTUARE ESPERIMENTI: La fotografia in (a) mostra cellule dell'alga filamentosa *Spirogyra*, che contengono un lungo cloroplasto a forma di spirale. Il disegno in (b) mostra il modo in cui Engelmann utilizzò un prisma per esporre le cellule ad una luce che era stata scomposta in varie lunghezze d'onda. Egli stimò la formazione di ossigeno (che sapeva essere un prodotto della fotosintesi) sfruttando il fatto che alcuni batteri aerobi ne sarebbero stati attratti. Come controllo (non mostrato), espose allo spettro luminoso anche i batteri in assenza di cellule di *Spirogyra*.

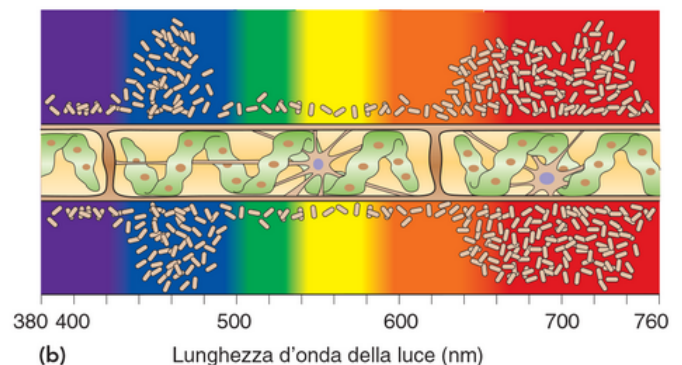
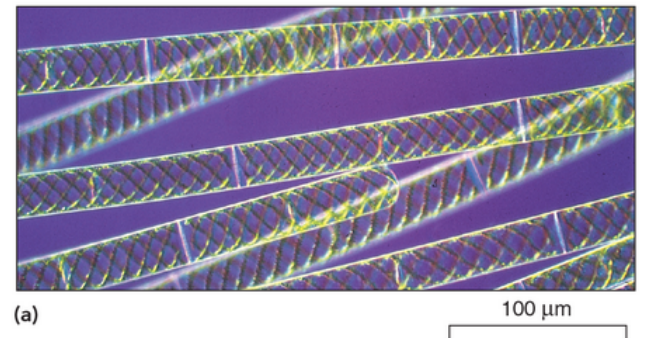


FIGURA 9-7 →
Il primo spettro d'azione della fotosintesi

RISULTATI E CONCLUSIONI: Mentre i batteri isolati (controllo) non mostravano preferenza per una particolare lunghezza d'onda, essi erano attratti in gran numero dalle cellule fotosintetiche esposte a luce rossa o blu, lunghezze d'onda che sono fortemente assorbite dalla clorofilla (vedi Fig. 9-6). Pertanto, Engelmann concluse che la clorofilla fosse responsabile della fotosintesi.

Come potevano, però, essere misurate differenze nell'efficienza fotosintetica in tempi nei quali la tecnologia non era sofisticata come lo è oggi? Engelmann sapeva che la fotosintesi produce ossigeno e che esistono batteri capaci di muoversi che sono attratti da zone ad alta concentrazione di ossigeno. Egli determinò lo spettro di azione della fotosintesi osservando che i batteri si accumulavano in alcune regioni e come prodotto in altre. Inoltre, tutto l'ossigeno prodotto deriva dall'acqua, per cui sono richieste 12 molecole di acqua per produrre 12 atomi di ossigeno. Tuttavia, poiché non vi è una produzione netta di acqua, la reazione può, per la nostra discussione, essere così semplificata: batteri sciamavano verso le porzioni di *Spirogyra* illuminate dalla luce nelle regioni del rosso e del blu. Il fatto che, in assenza di *Spirogyra*, i batteri non si raccogliessero in alcuna regione particolare della luce mostrava che i batteri non erano stati attratti dalla sola presenza della luce di colore rosso o blu. Poiché lo spettro di azione corrispondeva esattamente allo spettro di assorbimento della clorofilla, Engelmann concluse che la clorofilla nei cloroplasti (e non un'altra sostanza in un altro organulo) fosse responsabile della fotosintesi. Le osservazioni di Engelmann sono state, in seguito, confermate da esperimenti condotti con metodologie più sofisticate.

Se si esamina attentamente la Figura 9-6, si può notare come lo spettro di azione della fotosintesi non è esattamente sovrapponibile allo spettro di assorbimento della clorofilla. La spiegazione di tale fenomeno è che i pigmenti accessori, come i carotenoidi, trasferiscono una parte dell'energia di eccitazione prodotta dalla luce verde alle molecole di clorofilla. La presenza di questi pigmenti fotosintetici accessori può essere dimostrata mediante analisi chimica della maggior parte delle foglie, anche se è ovvia nei climi temperati, quando le foglie delle piante terrestri cambiano colore in autunno. Verso la fine della stagione vegetativa, la clorofilla è degradata (il magnesio dell'anello porfirinico è accumulato nei tessuti permanenti dell'albero) e nelle foglie diventano visibili i pigmenti accessori arancio e gialli.

Verifica

- Quale membrana del cloroplasto è la più importante nel processo di fotosintesi?
- Quali sono le due regioni separate da tale membrana?
- Qual è il significato del fatto che gli spettri di assorbimento combinati della clorofilla a e della

clorofilla b sono grosso modo sovrapponibili allo spettro di azione della fotosintesi? Perché tali spettri non coincidono perfettamente?
La fluorescenza riveste un ruolo nella fotosintesi?

9.3 UNA VISIONE D'INSIEME DELLA FOTOSINTESI

OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

- Descrivere la fotosintesi come processo di ossido-riduzione.
- Distinguere tra le reazioni dipendenti dalla luce e le reazioni di fissazione del carbonio della fotosintesi.

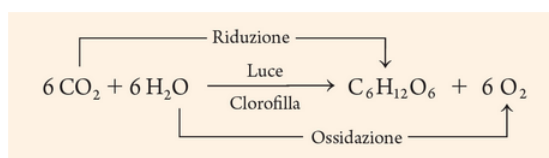
Durante la fotosintesi, una cellula utilizza l'energia luminosa catturata dalla clorofilla per dirigere la sintesi di carboidrati. Globalmente, la reazione della fotosintesi può essere così sintetizzata:



L'equazione è comunemente scritta nella forma sopra riportata, con l'acqua da entrambe le parti, perché essa è presente come reagente in alcune reazioni e come prodotto in altre. Inoltre, tutto l'ossigeno prodotto deriva dall'acqua, per cui sono richieste 12 molecole di acqua per produrre 12 atomi di ossigeno. Tuttavia, poiché non vi è una produzione netta di acqua, la reazione può, per la nostra discussione, essere così semplificata:



È evidente che in questa reazione gli atomi di idrogeno sono trasferiti dall'acqua all'anidride carbonica per formare i carboidrati, in un tipico processo di ossido-riduzione (redox). Come già osservato nel Capitolo 7, nel corso di una reazione redox, uno o più elettroni, generalmente come parte di uno o più atomi di idrogeno, sono trasferiti da un donatore di elettroni (agente riducente) ad un accettore di elettroni (agente ossidante).



Quando gli elettroni vengono trasferiti, è trasferita anche una parte della loro energia. La reazione globale della fotosintesi è tuttavia ingannevole perché, in realtà, non si verifica alcun trasferimento diretto di atomi di idrogeno. L'equazione globale descrive *cosa* accade, ma *non come* accade. L'intero processo è molto complesso e implica numerosi passaggi, molti dei quali sono reazioni di ossido-riduzione.

Le reazioni della fotosintesi sono divise in due fasi: le reazioni dipendenti dalla luce (la fase *luminosa* della fotosintesi) e le reazioni di fissazione del carbonio (la fase di *sintesi* della fotosintesi). Ciascuna di queste fasi ha luogo in parti diverse del cloroplasto: le reazioni dipendenti dalla luce avvengono a livello dei tilacoidi, mentre le reazioni di fissazione del carbonio avvengono nello stroma (FIG. 9-8).

ATP e NADPH sono i prodotti delle reazioni dipendenti dalla luce: una visione d'insieme

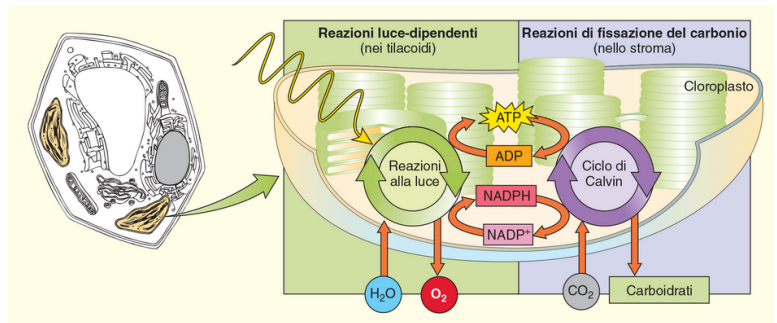
Nei tilacoidi, l'energia luminosa è trasformata in energia chimica nel corso delle reazioni dipendenti dalla luce. Queste reazioni iniziano con la cattura di energia luminosa da parte della clorofilla, con il conseguente passaggio di uno dei suoi elettroni da un livello fondamentale ad un livello energetico più elevato.

L'elettrone eccitato è trasferito ad una molecola accettrice ed è rimpiazzato da un elettrone proveniente dall'acqua. Quando ciò accade, la molecola d'acqua che fornisce l'elettrone viene scissa, liberando in tal modo ossigeno molecolare (FIG. 9-9). Parte dell'energia contenuta negli elettroni eccitati è utilizzata per fosforilare l'adenosina difosfato (ADP), formando adenosina trifosfato (ATP). In aggiunta, si ha la riduzione del coenzima nicotinammide adenin dinucleotide fosfato (NADP +) a NADPH . 1 Il NADPH è un trasportatore di idrogeno simile al NADH, ma si differenzia per la presenza di un gruppo fosfato.

1 Sebbene il modo corretto di scrivere la forma ridotta del NADP + sia NADPH + H + , per semplicità nel testo viene abbreviata come NADPH.

PUNTO CHIAVE Le reazioni dipendenti dalla luce che avvengono nei tilacoidi catturano l'energia in forma di ATP e NADPH; tale energia viene poi utilizzata per alimentare le reazioni di fissazione del carbonio che avvengono nello stroma.

FIGURA 9-8→
Una visione globale della fotosintesi



Diversamente dal NADH, che è generalmente associato a vie cataboliche come la respirazione cellulare aerobica, il NADPH fornisce elettroni ad alta energia per promuovere reazioni di vie anaboliche, come le reazioni di fissazione del carbonio della fotosintesi. Così, i prodotti delle reazioni dipendenti dalla luce, ATP e NADPH, sono entrambi necessari nelle reazioni endoergoniche di fissazione del carbonio.

I carboidrati sono prodotti durante le reazioni di fissazione del carbonio: una visione d'insieme

Le molecole di ATP e NADPH prodotte durante la fase luminosa non sono adatte a costituire un deposito energetico di lunga durata. Per tale motivo, parte della loro energia è trasferita ai legami chimici dei carboidrati, che possono essere prodotti in gran quantità e conservati a lungo termine. La fissazione del carbonio consiste nell'unione degli atomi di carbonio, provenienti dall'anidride carbonica, allo scheletro di molecole organiche preesistenti. Dato che queste reazioni non richiedono un intervento diretto della luce, esse venivano in passato anche definite "reazioni al buio". Esse, tuttavia, non richiedono necessariamente il buio e, di fatto, molti degli enzimi coinvolti nell'intero processo sono più attivi alla luce. Inoltre, le reazioni della fissazione del carbonio dipendono dai prodotti delle reazioni della fase luminosa. Le reazioni di fissazione del carbonio avvengono nello stroma dei cloroplasti.



Bernard Wittrich/Visuals Unlimited

FIGURA 9-9

L'ossigeno prodotto dalla fotosintesi

Nelle giornate di sole, l'ossigeno rilasciato dalle piante acquatiche è talvolta visibile in forma di bollicine nell'acqua. Questa pianta (Elodea) è in piena attività fotosintetica.

Dopo aver presentato una visione globale della fotosintesi, esaminiamo ora l'intero processo in modo più dettagliato.

Verifica

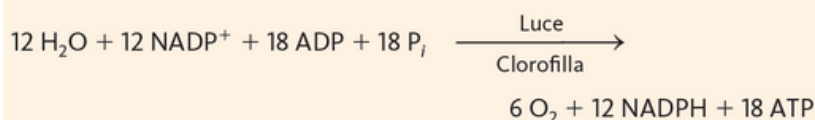
- È più ossidato l'ossigeno che fa parte di una molecola di acqua oppure l'ossigeno molecolare?
- In che modo le reazioni di fissazione del carbonio dipendono dalle reazioni dipendenti dalla luce?

9.4 LE REAZIONI DIPENDENTI DELLA LUCE

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

6. Descrivere il flusso di elettroni attraverso i fotosistemi I e II nella via di trasporto non ciclico degli elettroni ed i prodotti sintetizzati; fare il confronto con il trasporto ciclico degli elettroni.
7. Spiegare la formazione del gradiente di protoni (H^+) attraverso la membrana tilacoidale e la funzione di questo gradiente nella sintesi di ATP.

Nelle reazioni dipendenti dalla luce, l'energia dei raggi solari è utilizzata per fosforilare l'ADP, con produzione di ATP, e per ridurre il $NADP^+$ a NADPH. L'energia luminosa catturata dalla clorofilla è temporaneamente immagazzinata in questi due composti. Queste reazioni possono essere riassunte come segue:



I fotosistemi I e II comprendono ciascuno “complessi antenna” multipli e un centro di reazione

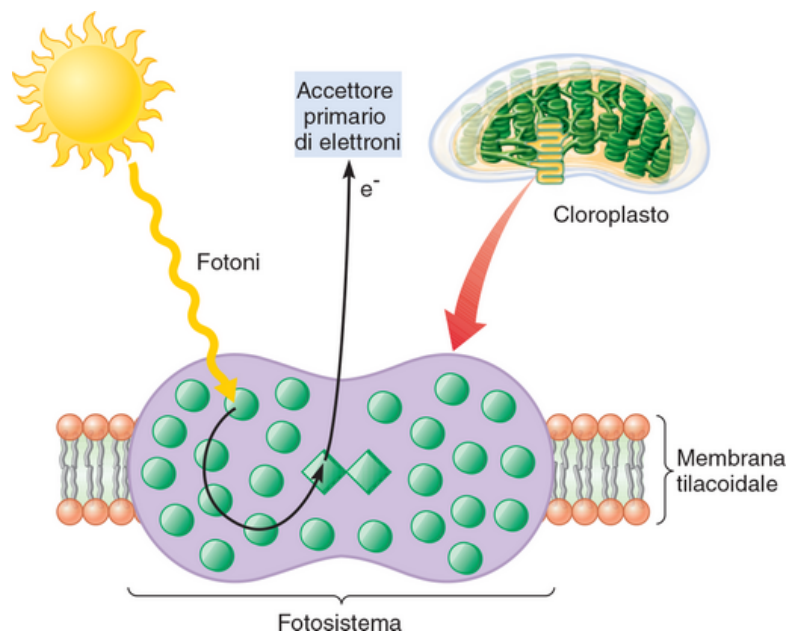
Le reazioni dipendenti dalla luce iniziano quando la clorofilla a e/o i pigmenti accessori assorbono luce. Secondo il modello correntemente accettato, le molecole di clorofilla **a** e **b** e i pigmenti accessori sono organizzati con proteine che legano i pigmenti nella membrana tilacoidale in unità chiamate complessi antenna. Le molecole di pigmento e le proteine associate sono disposte in questi complessi in gruppi altamente ordinati di 250 molecole di clorofilla associate a specifici enzimi ed altre proteine. Ciascun complesso antenna capta la luce e ne trasferisce l'energia ad un centro di reazione, un complesso formato da molecole di clorofilla e proteine, inclusi i componenti di trasferimento degli elettroni che partecipano direttamente alla fotosintesi (FIG. 9-10). L'energia luminosa è convertita in energia chimica nei centri di reazione mediante una serie di reazioni di trasferimento di elettroni.

Nella fotosintesi sono coinvolti due tipi di unità fotosintetiche, definiti fotosistema I e fotosistema II. I rispettivi centri di reazione si distinguono per l'associazione delle molecole di clorofilla a proteine che ne spostano leggermente, ma in maniera specifica, lo spettro di assorbimento. La clorofilla a ha normalmente un picco di assorbimento intorno ai 660 nm. Invece, il centro di reazione del fotosistema I consiste di un paio di molecole di clorofilla a con un picco di assorbimento a 700 nm e viene indicato come P700. Il centro di reazione del fotosistema II è costituito da un paio di molecole di clorofilla a con un picco di circa 680 nm e viene indicato come P680.

FIGURA 9-10

Visione schematica di un fotosistema

Le molecole di clorofilla (cerchietti verdi) e i pigmenti accessori (non mostrati) sono organizzati in strutture che catturano la luce, dette complessi antenna. È illustrata una porzione di uno di tali complessi all'interno di un fotosistema. Ogni complesso è costituito da diverse centinaia di molecole di pigmento, a cui sono associate speciali proteine (non mostrate). Tali proteine mantengono i pigmenti in una disposizione spaziale altamente ordinata, in modo tale che quando una molecola di un complesso antenna assorbe un fotone, l'energia derivante da quel fotone può essere immediatamente trasferita da una molecola di pigmento ad un'altra (freccia nera). Quando questa energia raggiunge una delle due molecole di clorofilla nel centro di reazione (rombi verdi), un elettrone viene eccitato ed è catturato da un accettore primario di elettroni.



Quando una molecola di pigmento assorbe energia luminosa, questa viene trasferita attraverso un processo noto come **risonanza**, direttamente da una molecola di pigmento ad un'altra del complesso antenna, fino a raggiungere il centro di reazione. Nel momento in cui l'energia raggiunge una molecola di P700 o P680 del centro di reazione dei fotosistemi I e II rispettivamente, si ha il trasferimento di un elettrone ad un livello energetico più alto. Come sarà spiegato nel paragrafo seguente, questo elettrone eccitato può essere ceduto ad un accettore primario, che in tal modo viene ridotto.

Il trasporto non ciclico di elettroni produce ATP e NADPH

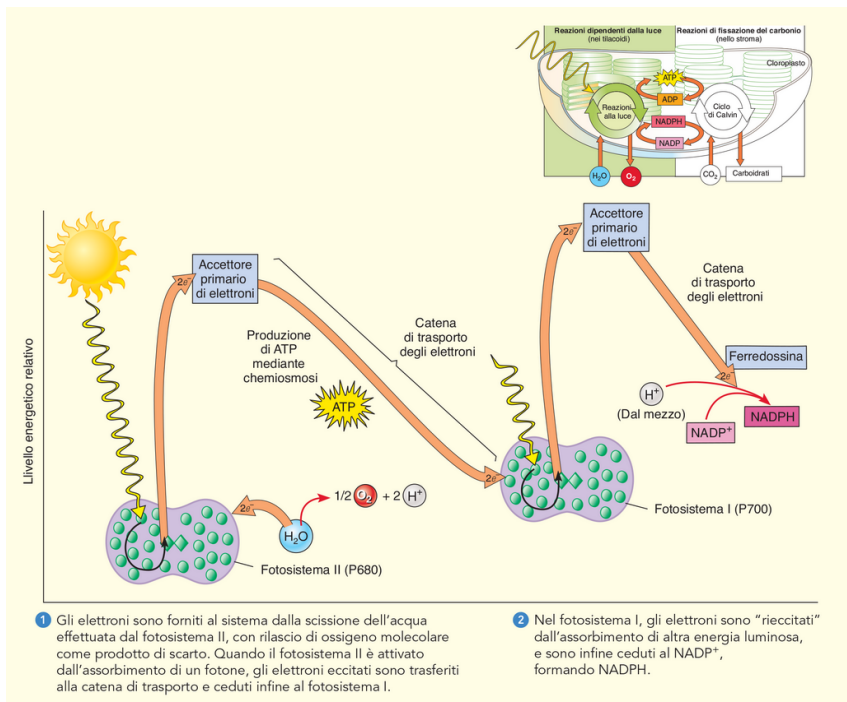
Iniziamo la discussione sul trasporto non ciclico degli elettroni con gli eventi associati al fotosistema I (FIG. 9-11). Una molecola di pigmento in un complesso antenna del fotosistema I assorbe un fotone di luce. L'energia assorbita è trasferita al centro di reazione, dove eccita un elettrone di una molecola di P700. L'elettrone eccitato è trasferito ad un accettore primario, una speciale molecola di clorofilla a, che rappresenta il primo di una serie di accettori di elettroni. L'elettrone eccitato è quindi trasferito, attraverso una catena di trasporto degli elettroni, da un accettore all'altro, fino alla **ferredossina**, una proteina contenente ferro. La ferredossina trasferisce l'elettrone al NADP + mediante l'**enzima ferredossinaNADP+ reduttasi**.

Quando il NADP + accetta due elettroni ed un protone (H^+), si forma il composto ridotto NADPH, che viene rilasciato nello stroma. Il P700, cedendo un elettrone all'accettore primario, si carica positivamente; l'elettrone perso viene reintegrato dal fotosistema II.

Analogamente al fotosistema I, il fotosistema II è attivato ogni volta che una molecola di pigmento di un suo complesso antenna cattura un fotone di energia luminosa. L'energia è trasferita al centro di reazione.

dove sposta un elettrone del P680 ad un livello energetico superiore. L'elettrone eccitato è quindi raccolto da un accettore primario (una molecola di clorofilla altamente modificata, detta **feofitina**) e può passare lungo la catena di trasporto per arrivare fino al P700 del fotosistema I.

In che modo viene rimpiazzato l'elettrone che è stato donato alla catena di trasporto degli elettroni? Questo avviene attraverso la fotolisi (scissione alla luce) dell'acqua, un processo che non solo fornisce elettroni, ma rappresenta anche la fonte della quasi totalità dell'ossigeno presente nell'atmosfera terrestre. In conseguenza della cessione di un elettrone all'accettore primario, una molecola di P680 del fotosistema II, caricata positivamente ($P680^+$), diventa un agente ossidante così potente da essere capace di estrarre elettroni da un atomo di ossigeno di una molecola d'acqua. Nel corso di tale reazione, probabilmente catalizzata da un unico enzima contenente magnesio, si ha la scissione dell'acqua in due elettroni, due protoni ed un atomo di ossigeno. Ciascun elettrone è donato ad una molecola di $P680^+$, che perde la sua carica positiva, mentre i protoni sono rilasciati nel lume tilacoidale. Poiché l'ossigeno non può esistere in forma atomica, l'atomo di ossigeno prodotto dalla scissione di una molecola di H_2O è scritto come $\frac{1}{2} O_2$. Devono essere scisse due molecole d'acqua per produrre una molecola di ossigeno. La fotolisi dell'acqua è una reazione importante, ma il suo nome è ingannevole: infatti, la luce non scinde l'acqua direttamente, ma solo indirettamente, causando l'ossidazione delle molecole di P680.



PUNTO CHIAVE Il trasporto non ciclico di elettroni converte l'energia luminosa nell'energia chimica dell'ATP e del NADPH.

FIGURA 9-11 Il trasporto non ciclico di elettroni

Nel trasporto non ciclico di elettroni, la produzione di ATP è accoppiata ad un flusso unidirezionale di elettroni eccitati (frecce arancioni), dall'acqua (in basso a sinistra) al $NADP^+$ (al centro a destra). Attraverso la catena di trasporto passa un solo elettrone per volta, anche se nella figura sono mostrati due elettroni perché tanti sono quelli richiesti per formare una molecola di NADPH.

Il trasporto non ciclico degli elettroni è un processo lineare continuo

In presenza di luce, vi è un flusso continuo e unidirezionale di elettroni dalla sorgente primaria, l'acqua, all'accettore finale, il $NADP^+$. L'acqua va incontro a fotolisi catalizzata enzimaticamente, per rimpiazzare gli elettroni eccitati ceduti alla catena di trasporto degli elettroni dalle molecole di P680 del fotosistema II. Questi elettroni si spostano lungo la catena di trasporto degli elettroni che connette il fotosistema II con il fotosistema I. Così, continuamente vanno a rimpiazzare gli elettroni eccitati ceduti dal P700.

Nel corso del loro trasferimento attraverso la catena di trasporto che unisce il fotosistema II al fotosistema I, gli elettroni perdono progressivamente energia. Parte dell'energia rilasciata è utilizzata per pompare protoni attraverso la membrana tilacoidale, dallo stroma al lume tilacoidale, con la produzione di un gradiente protonico. L'energia contenuta in questo gradiente è sfruttata per produrre ATP mediante **chemiosmosi**, che sarà discussa più avanti. L'ATP e il NADPH, prodotti nel corso delle reazioni dipendenti dalla luce, sono rilasciati nello stroma del cloroplasto, dove sono entrambi utilizzati nelle reazioni di fissazione nel carbonio.

Il trasporto ciclico di elettroni produce ATP ma non NADPH

Solamente il fotosistema I è coinvolto nel trasporto ciclico degli elettroni, la più semplice delle reazioni dipendenti dalla luce. Questo processo è ciclico in quanto gli elettroni che provengono dal P700 nel centro di reazione alla fine ritornano allo stesso P700. In presenza di luce, vi è un continuo flusso di elettroni attraverso una catena di trasporto degli elettroni posta nella membrana tilacoidale. Nel trasferimento di elettroni da un accettore ad un altro, si ha una perdita di energia che è in parte utilizzata per pompare

protoni attraverso la membrana tilacoidale. Un enzima (ATP sintasi), localizzato nella membrana tilacoidale, sfrutta l'energia del gradiente protonico per sintetizzare ATP. Non si ha produzione di NADPH, né scissione dell'acqua, e non è generato ossigeno. Da solo, il trasporto ciclico di elettroni non può servire come base per la fotosintesi perché, come si vedrà in seguito, il NADPH è necessario per la riduzione della CO₂ a carboidrati.

Il significato del trasporto ciclico di elettroni nella fotosintesi delle piante è ancora poco chiaro. Questo processo può verificarsi nelle cellule vegetali quando vi è una quantità troppo scarsa di NADP⁺ per accettare elettroni dalla ferredossina. Osservazioni recenti suggeriscono che il flusso ciclico degli elettroni potrebbe contribuire a mantenere il rapporto ottimale tra ATP e NADPH necessario per la fissazione del carbonio e a fornire ATP extra per alimentare altri processi ATP-dipendenti nei cloroplasti. È generalmente accettata l'idea che tale processo fosse utilizzato da batteri molto antichi per produrre ATP dall'energia luminosa. Una catena di reazioni analoga al trasporto di elettroni ciclico delle piante è presente in alcuni moderni procarioti fotosintetici. Il trasporto di elettroni ciclico è confrontato con quello non ciclico nella TABELLA 9-1.

La sintesi di ATP avviene mediante chemiosmosi

Ciascun componente della catena di trasporto degli elettroni, che lega il fotosistema II al fotosistema I, può esistere in una forma ossidata (a più bassa energia) e in una ridotta (a più alta energia). L'elettrone catturato dal P680 e proveniente dall'accettore primario è altamente eccitato ed è trasferito da un trasportatore all'altro in una serie di reazioni redox esoergoniche. Ad ogni trasferimento si ha perdita di energia, ma parte di questa energia è utilizzata per alimentare la sintesi di ATP (una reazione endoergonica). Poiché la sintesi di ATP (che avviene per fosforilazione dell'ADP) è accoppiata al trasporto di elettroni eccitati dai fotoni della luce, questo processo è chiamato fotofosforilazione.

	Trasporto non ciclico degli elettroni	Trasporto ciclico degli elettroni
Donatore di elettroni	H ₂ O	Nessuno – gli elettroni si muovono ciclicamente
Rilascio di ossigeno?	Sì (dall'H ₂ O)	No
Accettore terminale di elettroni	NADP ⁺	Nessuno – gli elettroni si muovono ciclicamente
Forma nella quale l'energia è temporaneamente catturata	ATP (mediante chemiosmosi); NADPH	ATP (mediante chemiosmosi)
Fotosistema(i) coinvolto(i)	PSI (P700) e PSII (P680)	Solo PSI (P700)

TABELLA 9-1

Un confronto fra il trasporto non ciclico e ciclico degli elettroni

Il modello chemiosmotico spiega l'accoppiamento tra sintesi di ATP e trasporto degli elettroni

Come discusso in precedenza, i pigmenti e gli accettori di elettroni delle reazioni dipendenti dalla luce sono immersi nella membrana tilacoidale. L'energia liberata dagli elettroni che viaggiano lungo la catena degli accettori è utilizzata per pompare protoni dallo stroma, attraverso la membrana tilacoidale, nel lume tilacoidale (FIG. 9-12). Come conseguenza di questa attività, si

genera un gradiente protonico a cavallo della membrana tilacoidale. I protoni si accumulano nel lume tilacoidale anche in conseguenza della scissione dell'acqua durante il trasporto non ciclico degli elettroni. Poiché i protoni non sono altro che ioni idrogeno (H⁺), il loro accumulo provoca una caduta di pH all'interno del tilacoide ad un valore di circa 5, mentre il pH dello stroma è di circa 8. Questa differenza di pH di circa 3 unità corrisponde ad una differenza di concentrazione di ioni idrogeno ai due lati della membrana tilacoidale superiore a 1000 volte.

Il gradiente protonico possiede una grande quantità di energia libera dovuta al suo stato di bassa entropia. Come avviene all'interno del cloroplasto la conversione di questa energia in una forma più utile alla cellula? In accordo con i principi generali della diffusione, è ragionevole aspettarsi che i protoni, altamente concentrati nel tilacoide, mostrino una forte tendenza a diffondere rapidamente all'esterno. Questo, tuttavia, non può avvenire in maniera incontrollata, perché la membrana tilacoidale è impermeabile agli H⁺, eccetto che attraverso alcuni canali formati dall'enzima ATP sintasi, una proteina transmembrana, presente anche nei mitocondri, che forma complessi sporgenti nello stroma di dimensioni tali da essere osservabili al microscopio elettronico (vedi Fig. 8-11b). Quando i protoni diffondono attraverso i complessi dell'ATP sintasi, l'energia libera diminuisce in conseguenza dell'aumento di entropia. Ciascun complesso dell'ATP sintasi è in grado di accoppiare il processo esoergonico della diffusione dei protoni secondo il loro gradiente di concentrazione al processo endoergonico di fosforilazione dell'ADP per formare ATP, che è rilasciato nello stroma del cloroplasto (FIG. 9-13). Il movimento di protoni attraverso l'ATP sintasi si pensa induca cambiamenti nella conformazione dell'enzima, che sembrano essere necessari per la sintesi di ATP. È stato stimato che la sintesi di una molecola di ATP richieda il passaggio di quattro protoni attraverso l'ATP sintasi.

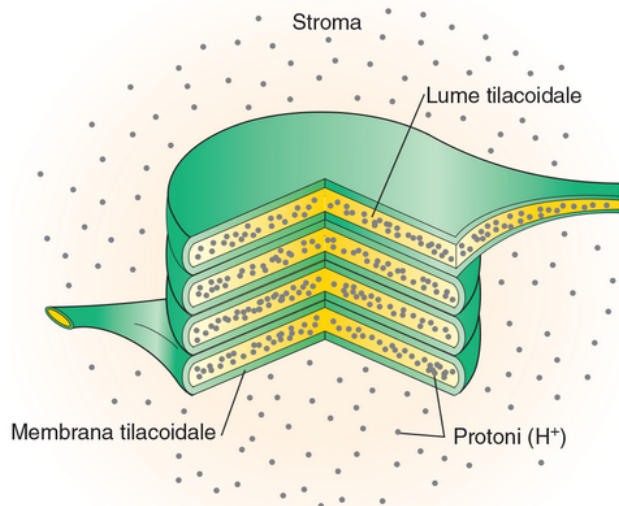


FIGURA 9-12

L'accumulo di protoni nel lume tilacoidale

Durante il movimento degli elettroni lungo la catena di trasporto degli elettroni, i protoni sono pompati dallo stroma al lume tilacoidale, con la creazione di un gradiente protonico. La più alta concentrazione di H^+ nel lume tilacoidale ne abbassa il pH.

Il meccanismo mediante il quale la fosforilazione dell'ADP è accoppiata alla diffusione dei protoni secondo gradiente è detto chemiosmosi. Costituendo la connessione essenziale tra catena di trasporto degli elettroni e fosforilazione dell'ADP, la chemiosmosi rappresenta un meccanismo fondamentale per gli accoppiamenti energetici nella cellula. È importante ricordare dal Capitolo 8 che la sintesi di ATP mediante chemiosmosi avviene anche nella respirazione aerobica (vedi TABELLA 9-2).

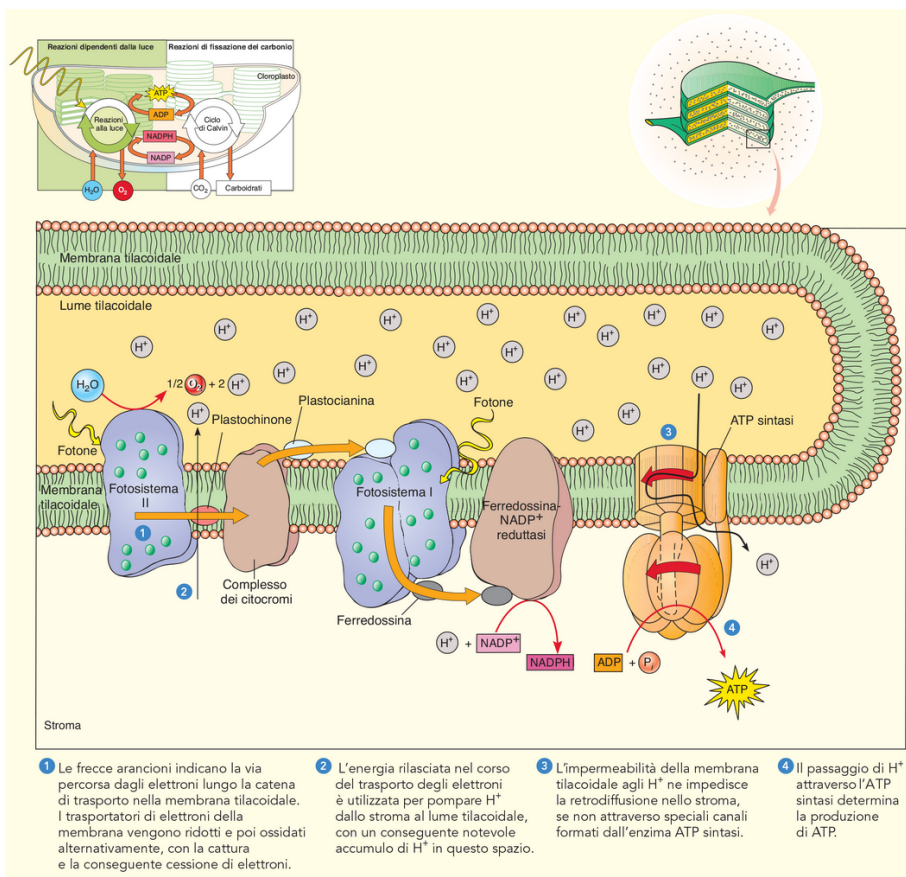
PUNTO CHIAVE

I trasportatori di elettroni associati con la membrana tilacoidale trasferiscono elettroni ad alta energia, dall'acqua al NADP⁺, formando NADPH. L'ATP è generato per chemiosmosi.

FIGURA 9-13

Una visione dettagliata del trasporto degli elettroni e della chemiosmosi

[* Il NADPH è un trasportatore di idrogeno (e quindi di elettroni) molto simile al NADH, da cui differisce solo per la presenza di un gruppo fosfato. Tuttavia, il NADPH è generalmente utilizzato con enzimi appartenenti a vie anaboliche, come la fotosintesi. Il NADH è invece associato a vie cataboliche, come la respirazione cellulare.]



	Fotosintesi	Respirazione aerobica
Tipo di reazione metabolica	Anabolismo	Catabolismo
Materiali di partenza	CO_2 , H_2O	$C_6H_{12}O_6$, O_2
Prodotti finali	$C_6H_{12}O_6$, O_2	CO_2 , H_2O
Cellule in cui hanno luogo questi processi	Cellule contenenti clorofilla (alcune cellule vegetali, alghe, alcuni batteri)	Qualsiasi cellula metabolicamente attiva possiede la respirazione aerobica o un'altra via di rilascio d'energia
Siti coinvolti (nelle cellule eucariotiche)	Cloroplasti	Citoplasma (glicolisi); mitocondri
Produzione di ATP	Mediante la fotofosforilazione (un processo chemiosmotico)	Mediante fosforilazione a livello del substrato e fosforilazione ossidativa (un processo chemiosmotico)
Principale molecola di trasferimento degli elettroni	NADP ⁺ (è ridotto a NADPH*)	NAD ⁺ (è ridotto a NADH*)
Localizzazione della catena di trasporto degli elettroni	Membrana tilacoidale	Membrana mitocondriale interna (creste)
Donatore degli elettroni per la catena di trasporto	Nel trasporto di elettroni non ciclico: H_2O (è fotolizzata con rilascio di elettroni, protoni ed ossigeno)	Donatore immediato: NADH, $FADH_2$ Donatore primario: glucosio o altri carboidrati
Accettore terminale di elettroni della catena	Nel trasporto di elettroni non ciclico: NADP ⁺ (è ridotto a NADPH)	O_2 (è ridotto a formare H_2O)

* Il NADPH è un trasportatore di idrogeno (e quindi di elettroni) molto simile al NADH, da cui differisce solo per la presenza di un gruppo fosfato. Tuttavia, il NADPH è generalmente utilizzato con enzimi appartenenti a vie anaboliche, come la fotosintesi. Il NADH è invece associato a vie cataboliche, come la respirazione cellulare.

TABELLA 9-2

Confronto tra fotosintesi e respirazione aerobica

Verifica

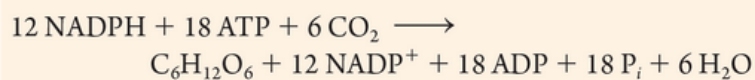
- Perché l'ossigeno molecolare è un prodotto secondario necessario della fotosintesi?
- Quale processo rappresenta il meccanismo effettivo della fotofosforilazione?
- Perché per il processo fotosintetico sono richiesti sia il fotosistema I che il fotosistema II? La fosforilazione ciclica può sostenere da sola la fotosintesi? Motivate la vostra risposta.

9.5 LE REAZIONI DI FISSAZIONE DEL CARBONIO

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

8. Riassumere le tre fasi del ciclo di Calvin ed indicare il ruolo che l'ATP e il NADPH svolgono in questo processo.
9. Spiegare in che modo la fotorespirazione riduce l'efficienza fotosintetica.
10. Confrontare le vie C₄ e CAM.

Nella fissazione del carbonio, l'energia dell'ATP e del NADPH è utilizzata per formare molecole organiche a partire dall'anidride carbonica. Le reazioni di fissazione del carbonio possono essere così sintetizzate:



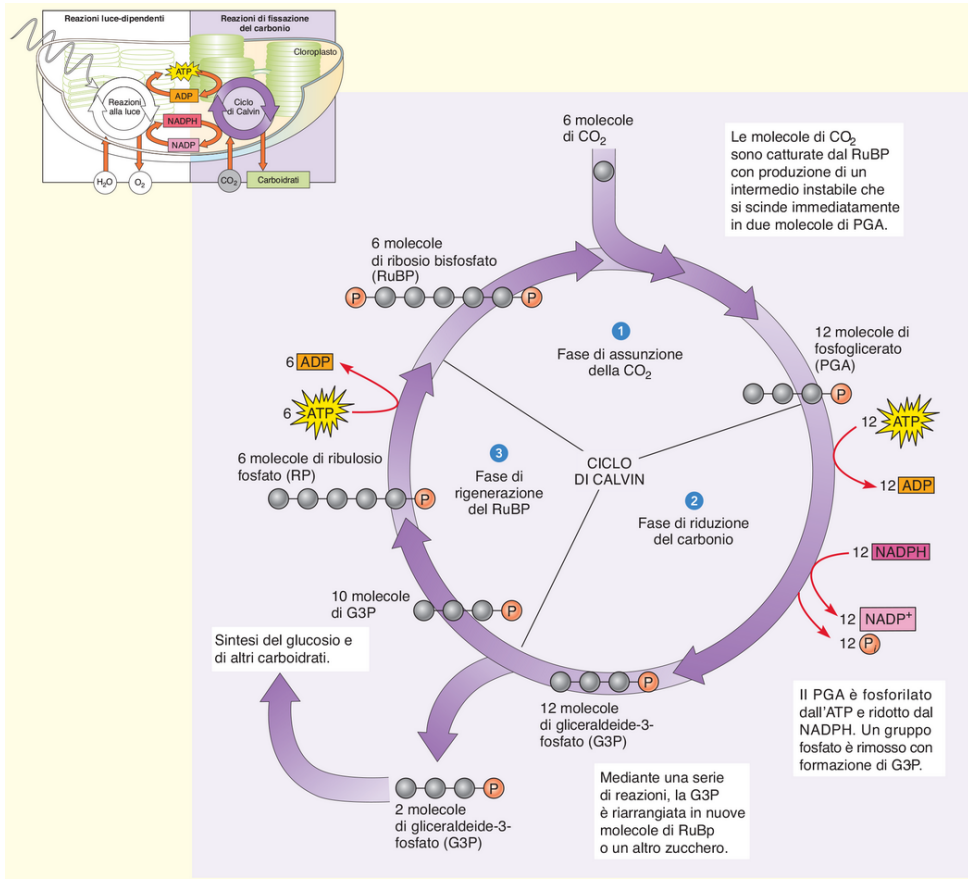
La maggior parte delle piante utilizza il ciclo di Calvin per fissare il carbonio

La fissazione del carbonio avviene nello stroma del cloroplasto attraverso una serie di 13 reazioni nota come ciclo di Calvin. Negli anni '50, Melvin Calvin, Andrew Benson ed altri ricercatori dell'Università della California riuscirono a chiarire i dettagli di questo ciclo e per questo risultato, nel 1961, fu assegnato a Calvin il premio Nobel per la Chimica.

Le 13 reazioni del ciclo di Calvin si dividono in tre fasi: assunzione di CO₂, riduzione del carbonio, e rigenerazione del RuBP (FIG. 9-14). I 13 enzimi che catalizzano le reazioni del ciclo di Calvin sono localizzati nello stroma del cloroplasto. Dieci di essi partecipano anche alla glicolisi (vedi Capitolo 8). Questi enzimi sono in grado di catalizzare reazioni reversibili, degradando molecole di carboidrati nella respirazione cellulare e sintetizzando molecole di carboidrati nella fotosintesi.

1. Assunzione di CO₂. La prima fase del ciclo di Calvin consiste in una singola reazione, in cui una molecola di CO₂ reagisce con un composto fosforilato a cinque atomi di carbonio, il ribulosio bisfosfato (RuBP). Questa reazione è catalizzata dall'enzima ribulosio bisfosfato carbossilasi/ossigenasi, noto anche come rubisco. L'enzima rubisco rappresenta la proteina contenuta in maggiore quantità nel cloroplasto, e può essere considerato una delle proteine più abbondanti della biosfera. Il prodotto di questa reazione è un composto intermedio instabile a sei atomi di carbonio, che immediatamente è scisso in due molecole di fosfoglicerato (PGA) a tre atomi di carbonio. Il carbonio che originariamente faceva parte della molecola di anidride carbonica è ora parte di uno scheletro carbonioso; il carbonio è stato "fissato". Poiché il prodotto iniziale delle reazioni di fissazione del carbonio è un composto a tre atomi di carbonio, il ciclo di Calvin è anche noto come via C₃. Le piante che inizialmente fissano il carbonio in questo modo sono chiamate piante C₃.
2. Riduzione del carbonio. La seconda fase del ciclo è costituita da due passaggi in cui l'energia dell'ATP e il potere riducente del NADPH (entrambi prodotti dalle reazioni dipendenti dalla luce) sono utilizzati per trasformare le molecole di PGA in gliceraldeide-3-fosfato (G3P). Come mostrato in Figura 9-14, ogni sei atomi di carbonio che entrano nel ciclo sotto forma di CO₂, sei atomi di carbonio lasciano il ciclo sotto forma di due molecole di G3P, per essere utilizzate nella sintesi dei carboidrati. Ciascuna di queste molecole di G3P è sostanzialmente uguale a mezza molecola di esoso. (In effetti, è da ricordare che la G3P è un intermedio chiave nella scissione del glucosio nel corso della glicolisi; vedi Figg. 8-3 e 8-4). Due molecole di G3P reagiscono fra loro esoergonicamente, formando glucosio o fruttosio. In alcune piante, il glucosio e il fruttosio sono poi uniti per produrre saccarosio (il comune zucchero da tavola), che si estrae normalmente dalla canna da zucchero, dalla barbabietola o dal succo d'acero. Le cellule vegetali possono usare il glucosio anche per produrre amido o cellulosa.
3. Rigenerazione del RuBP. È da notare che, sebbene due molecole di G3P vengano rimosse dal ciclo, dieci molecole di G3P rimangono; queste rappresentano un totale di trenta atomi di carbonio. Attraverso una serie di dieci reazioni che costituisce la terza fase del ciclo di Calvin, questi 30 atomi di carbonio, insieme agli atomi ad essi associati, sono riarrangiati in sei molecole di ribulosio

fosfato, ciascuna delle quali viene fosforilata per produrre RuBP, cioè il composto a cinque atomi di carbonio da cui il ciclo era iniziato. Queste molecole di ribulosio bisfosfato possono a loro volta ricominciare le reazioni di fissazione della CO₂ e produrre ancora G3P.



PUNTO CHIAVE L'ATP ed il NADPH forniscono l'energia che guida la fissazione del carbonio nel ciclo di Calvin.

FIGURA 9-14 Una visione dettagliata del ciclo di Calvin

In sintesi, per le reazioni di fissazione del carbonio sono richieste sei molecole di CO₂ (la sorgente degli atomi di carbonio e ossigeno nei carboidrati), gruppi fosfato trasferiti dall'ATP, ed elettroni (sotto forma di atomi di idrogeno) forniti dal NADPH (ma in definitiva derivati dalla fotolisi dell'acqua). Alla fine, i sei atomi di carbonio della CO₂ si possono considerare come utilizzati per la produzione di una molecola di esoso. Le restanti molecole di G3P sono utilizzate per sintetizzare altre

molecole di RuBP, con cui possono combinarsi nuove molecole di CO₂. Un riepilogo della fotosintesi è presentato nella TABELLA 9-3.

TABELLA 9-3 Sommario della fotosintesi

Serie di reazioni	Riassunto del processo	Materiali necessari	Prodotti finali
Reazioni alla luce (avvengono nella membrana tilacoidale)	L'energia solare è utilizzata per scindere l'acqua, per produrre ATP e per ridurre il NADP ⁺		
Reazioni fotochimiche	La clorofilla viene attivata; il centro di reazione cede un elettrone eccitato dalla luce ad una molecola accettrice	Energia luminosa; pigmenti (clorofilla)	Elettroni
Trasporto degli elettroni	Gli elettroni sono trasportati lungo la catena di accettori nella membrana tilacoidale; gli elettroni riducono il NADP ⁺ ; la scissione dell'acqua fornisce alcuni degli H ⁺ che si accumulano nello spazio tilacoidale	Elettroni, NADP ⁺ , H ₂ O, accettori di elettroni	NADPH, O ₂
Chemiosmosi	Gli H ⁺ diffondono attraverso la membrana tilacoidale, secondo il loro gradiente di concentrazione; questo passaggio può, però, avvenire solo attraverso canali di membrana formati dall'ATP sintasi; l'energia rilasciata è utilizzata per produrre ATP	Gradiente protonico, ADP, P _i , ATP sintasi	ATP
Reazioni di fissazione del carbonio (avvengono nello stroma del cloroplasto)	Fissazione del carbonio: l'anidride carbonica è utilizzata per produrre carboidrati	Ribulosio bisfosfato; CO ₂ , ATP, NADPH, enzimi necessari	Carboidrati, ADP, P _i , NADP ⁺

La fotorespirazione riduce l'efficienza fotosintetica

Molte piante C₃, comprese alcune di grande importanza per l'agricoltura, come la soia, il grano e le patate, producono carboidrati con la fotosintesi con una resa inferiore a quella attesa, specialmente durante il periodo delle alte temperature estive. Questo fenomeno è una conseguenza dei compromessi attuati dalla pianta tra la richiesta di CO₂ e la necessità di evitare la perdita di acqua. Ricordiamo che gran parte del processo fotosintetico avviene nelle cellule del mesofillo, che si trovano all'interno della foglia, e che l'ingresso e l'uscita dei gas da questa zona è regolata dagli stomi, piccoli pori concentrati sulla superficie inferiore della foglia (vedi Fig. 9-4a). Nelle giornate calde e secche, le piante chiudono i loro stomi per conservare l'acqua. Una volta chiusi gli stomi, la fotosintesi consuma rapidamente la CO₂ intrappolata nella foglia e produce O₂, che si accumula nel cloroplasto.

Ricordiamo che l'enzima responsabile della fissazione del carbonio nel ciclo di Calvin è il ribuloso bifsosfato carbossilasi/ ossigenasi (rubisco), che lega la CO₂ al ribuloso bifsosfato. Come è indicato dal nome completo dell'enzima, il rubisco agisce non solo da carbossilasi, ma anche da ossigenasi, dal momento che alti livelli di O₂ competono con la CO₂ per il suo sito attivo. Alcuni composti intermedi coinvolti nel ciclo di Calvin sono degradati a CO₂ e H₂O in un processo denominato fotorespirazione, poiché: (1) avviene in presenza di luce; (2) richiede ossigeno, come la respirazione aerobica; (3) produce CO₂ e H₂O, come la respirazione aerobica. Tuttavia, la fotorespirazione non produce ATP, e riduce in tal modo l'efficienza della fotosintesi poiché rimuove alcuni composti intermedi usati nel ciclo di Calvin.

Le ragioni della fotorespirazione nelle piante non sono state completamente chiarite; si ipotizza, però, che essa sia collegata alla comparsa dell'enzima rubisco già in tempi molto antichi quando i livelli di CO₂ erano alti e quelli dell'ossigeno molecolare bassi. Questa visione è supportata dalla recente osservazione che alcune sequenze aminoacidiche in rubisco sono simili a sequenze in alcune proteine batteriche che sembra si siano evolute prima della comparsa del ciclo di Calvin. L'ingegneria genetica per produrre piante con rubisco a più bassa affinità per l'ossigeno è un'area di ricerca promettente per migliorare il rendimento di certe piante di enorme valore per l'agricoltura.

La tappa iniziale di fissazione del carbonio differisce nelle piante C₄ e in quelle CAM

La fotorespirazione non è il solo problema che devono affrontare le piante impegnate nella fotosintesi. Dato che l'anidride carbonica non è un gas molto abbondante nell'atmosfera (solo lo 0,038%), non è sempre facile per le piante ottenerla nella quantità necessaria a svolgere efficacemente i processi fotosintetici. Quando l'ambiente è caldo e secco, gli stomi sono chiusi per ridurre la perdita di acqua, con il risultato che l'apporto di anidride carbonica è fortemente diminuito. Paradossalmente, quindi, l'anidride carbonica è potenzialmente meno disponibile proprio quando si ha il massimo di illuminazione per promuovere le reazioni alla luce.

Molte specie di piante che vivono in ambienti caldi e aridi hanno sviluppato adattamenti che facilitano la fissazione del carbonio. Le piante C₄ fissano inizialmente la CO₂ in un composto a quattro atomi di carbonio, l'ossalacetato. Le piante CAM fissano inizialmente il carbonio durante la notte attraverso la formazione dell'ossalacetato. Queste speciali vie metaboliche che avvengono nelle piante C₄ e CAM precedono il ciclo di Calvin (la via C₃); non lo sostituiscono.

La via C₄ fissa in modo efficiente la CO₂ a basse concentrazioni

La via C₄, in cui la fissazione della CO₂ avviene mediante la formazione dell'ossalacetato, non soltanto ha luogo prima della via C₃, ma avviene anche in cellule differenti. I caratteri morfologici delle foglie delle piante C₄ sono tipici: le cellule fotosintetiche del mesofillo sono strettamente associate alle cellule della guaina del fascio, che contengono cloroplasti e circondano strettamente i vasi della foglia (FIG. 9-15). La via C₄ ha luogo nelle cellule del mesofillo, mentre il ciclo di Calvin avviene nelle cellule della guaina del fascio.

Il componente chiave della via C₄ è un enzima dotato di affinità estremamente alta per l'anidride carbonica che è quindi capace di legarla efficacemente anche quando questa è presente a concentrazioni particolarmente basse. Questo enzima, denominato PEP carbossilasi, catalizza la reazione tra CO₂ e fosfoenolpiruvato (PEP), un composto a 3 atomi di carbonio, formando ossalacetato (FIG. 9-16).

In una tappa che richiede il NADPH, l'ossalacetato è convertito in un altro composto a quattro atomi di carbonio, solitamente il malato. Questo passa poi nei cloroplasti delle cellule della guaina del fascio, dove un enzima diverso catalizza la reazione di decarbossilazione del malato per formare piruvato, un composto a tre atomi di carbonio, e CO₂. Contemporaneamente si forma NADPH, che rimpiazza quello consumato in precedenza:



La CO₂ liberata nelle cellule della guaina del fascio si combina con il ribuloso bifsosfato in una reazione catalizzata dal rubisco ed entra nel ciclo di Calvin, mentre il piruvato formato dalla reazione di decarbossilazione ritorna nelle cellule del mesofillo, dove reagisce con l'ATP rigenerando il fosfoenolpiruvato.

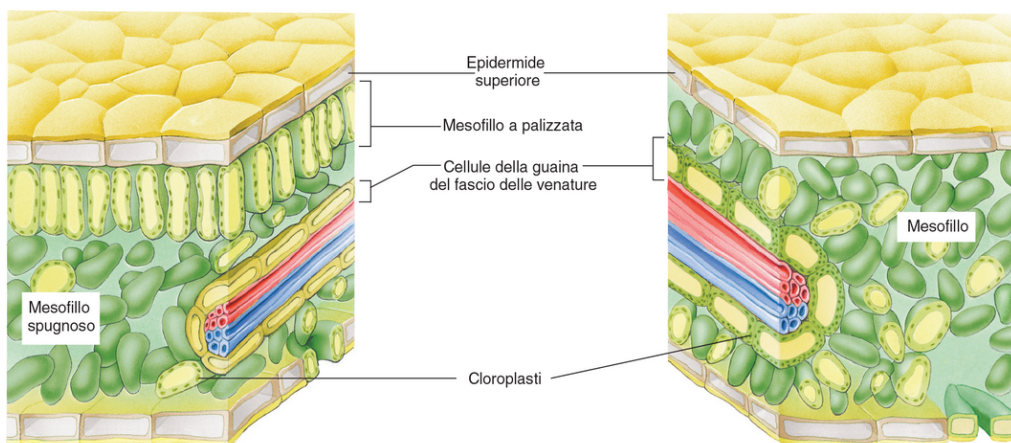
Grazie alla via C₄, la concentrazione della CO₂ nelle cellule della guaina del fascio è aumentata da 10 a 60 volte rispetto a quella che si osserva nelle cellule del mesofillo delle piante che utilizzano la sola via C₃. La fotorespirazione è trascurabile nelle piante C₄, dal momento che la concentrazione di CO₂ nelle cellule della guaina del fascio (dove è presente l'enzima rubisco) è sempre elevata.

Le vie C₃-C₄ combinate consumano 30 molecole di ATP per molecola di esoso contro le 18 molecole di ATP consumate in assenza della via C₄. Il consumo extra di ATP per rigenerare il PEP dal piruvato risulta però vantaggioso in presenza di una forte illuminazione, perché assicura un'alta concentrazione di CO₂ nelle cellule della guaina del fascio e consente al processo fotosintetico di svolgersi più velocemente. A

intensità luminose e temperature minori, invece, sono le piante C₃ ad essere avvantaggiate. Ad esempio, l'avena invernale, una pianta C₃, cresce abbondantemente in climi freddi, mentre ciò non è possibile per la sanguinella, in quanto le piante C₄ richiedono maggiore energia delle piante C₃ per fissare la CO₂.

Le piante CAM fissano la CO₂ di notte

Le piante che vivono in un ambiente estremamente arido, o xerico, hanno numerose modificazioni strutturali che consentono loro di sopravvivere. Molte piante xerofile presentano anche adattamenti fisiologici, tra cui una speciale via metabolica per la fissazione del carbonio, detta via CAM, o metabolismo acido delle crassulacee. Il nome di questa particolare via metabolica deriva dalle piante che la possiedono, le quali appartengono alla famiglia delle Crassulaceae. È da rilevare però che la via CAM si è evoluta indipendentemente in alcuni membri di oltre 25 famiglie di piante, che comprendono le Cactaceae, le Liliaceae e le Orchidaceae (FIG. 9-17).



(a) Nelle piante C₃ il ciclo di Calvin ha luogo nelle cellule del mesofillo e le cellule della guaina del fascio non sono fotosintetiche.

(b) Nelle piante C₄ le reazioni di fissazione della CO₂ in composti a quattro atomi di carbonio avvengono nelle cellule del mesofillo. I composti a quattro atomi di carbonio sono quindi trasferiti dalle cellule del mesofillo alle cellule fotosintetiche della guaina del fascio, nelle quali ha luogo il ciclo di Calvin.

FIGURA 9-15 *Struttura di piante C₃ e C₄ a confronto*

Diversamente dalla maggior parte delle piante, le piante CAM aprono gli stomi durante la notte, in modo da incamerare la CO₂ minimizzando la perdita di acqua. Le piante CAM utilizzano l'enzima PEP carbossilasi per fissare la CO₂ formando ossalacetato, che è convertito a malato ed è quindi immagazzinato nel vacuolo delle cellule. Durante il giorno, quando gli stomi

sono chiusi e gli scambi gassosi fra atmosfera e pianta non avvengono, la CO₂ è ottenuta dal malato mediante una reazione di decarbossilazione. La CO₂, resa in questa maniera disponibile all'interno dei tessuti della foglia, può quindi essere fissata e trasformata in zucchero mediante il ciclo di Calvin (la via C₃).

La via CAM è molto simile alla via metabolica C₄, ma con alcune importanti differenze. Le piante C₄ fissano inizialmente l'anidride carbonica in acidi organici a quattro atomi di carbonio nelle cellule del mesofillo. Questi acidi sono poi decarbossilati per produrre CO₂, che è fissata dalla via metabolica C₃ nelle cellule della guaina del fascio. In altre parole, nelle foglie di una pianta C₄ le vie C₃ e C₄ hanno luogo in **cellule diverse**. Nelle piante CAM, la fissazione iniziale di CO₂ avviene di notte, mentre la decarbossilazione del malato e la produzione di zuccheri dalla CO₂ avvengono di giorno, e quindi in **tempi diversi**, ma nella stessa cellula.

Anche se incapace di promuovere la crescita rapida data dalla via C₄, la via CAM è un adattamento di grande successo in condizioni xeriche. Infatti, le piante CAM, essendo capaci di sostenere scambi gassosi per la fotosintesi mantenendo ridotta in maniera significativa la perdita d'acqua, possono vivere nei deserti, dove né le piante C₃ né le piante C₄ sopravvivono.

FIGURA 9-16

Una visione schematica della via C₄

La CO₂ si combina con il fosfoenolpiruvato (PEP) nei cloroplasti delle cellule del mesofillo, formando un composto a quattro atomi di carbonio che è trasformato in malato. Il malato passa poi all'interno dei cloroplasti delle cellule della guaina del fascio, dove è decarbossilato. La CO₂ in tal modo liberata nelle cellule della guaina del fascio è utilizzata per la sintesi di carboidrati mediante il ciclo di Calvin.

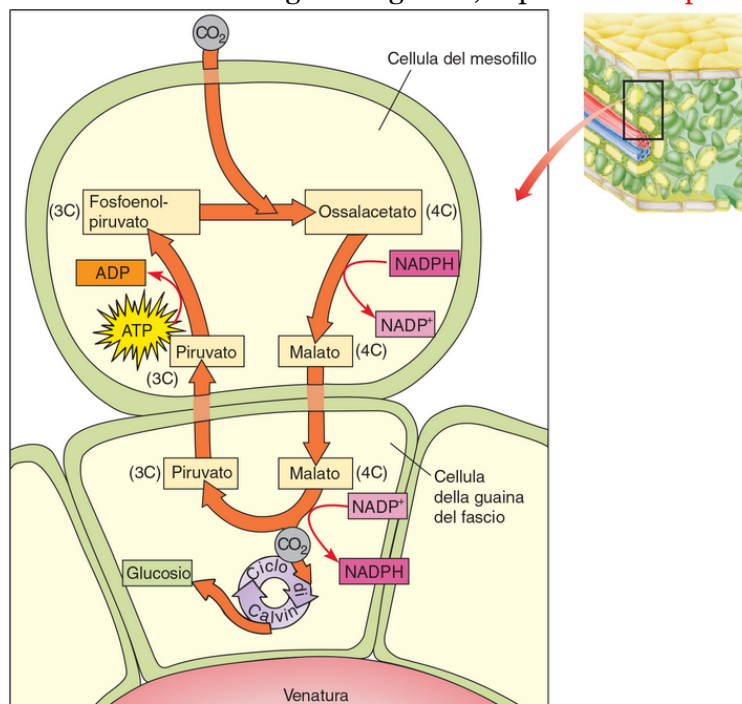




FIGURA 9-17 Una tipica pianta CAM

Il cactus spinoso (Opuntia) è una pianta CAM. Le oltre 200 specie attuali di Opuntia si sono originate nei vari habitat xerici del Nord e Sud America.

Verifica

- Quali sono le tre fasi del ciclo di Calvin?
- Quale fase del ciclo di Calvin richiede sia ATP che NADPH?
- Sotto quali aspetti la fotorespirazione differisce dalla respirazione aerobica?
- Le piante C₃, C₄ e CAM sono tutte dotate di rubisco? E di PEP carbossilasi?

9.6 DIVERSITÀ METABOLICA

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

11. Confrontare i fotoautotrofi e i chemioeterotrofi rispetto alle loro fonti di energia e di carbonio.

Le piante terrestri, le alghe ed alcuni procarioti sono fotoautotrofi . Sono fototrofi in quanto utilizzano l'energia luminosa per sintetizzare ATP e NADPH, che temporaneamente immagazzinano energia chimica, ma sono instabili e non possono essere accumulati nella cellula. Sono autotrofi (dal greco *auto*, che significa “da sé”, e *trophos* che significa “nutrirsi”) poiché sintetizzano complesse molecole organiche da semplici molecole inorganiche. L'energia chimica dell'ATP e del NADPH alimenta la fissazione del carbonio, la via anabolica con la quale una cellula sintetizza molecole organiche stabili a partire da CO₂ e acqua. I composti organici vengono utilizzati sia come materiale di partenza per la sintesi di altre molecole di cui la cellula necessita (carboidrati, aminoacidi e lipidi), sia come riserva di energia. Il glucosio e gli altri carboidrati prodotti durante la fotosintesi sono composti relativamente ridotti, che possono essere successivamente ossidati dalla respirazione aerobica o da altre vie cataboliche (vedi Capitolo 8).

Al contrario, gli animali, i funghi e la maggior parte dei batteri sono chemioeterotrofi . Sono chemiotrofi in quanto ottengono l'energia dai composti chimici mediante reazioni redox (vedi Capitoli 7 e 8). Sono eterotrofi (dal greco *heter*, che significa “altro”, e *trophos*, che significa “nutrirsi”) poiché non possono fissare il carbonio; essi utilizzano, invece, molecole organiche prodotte da altri organismi come molecole di partenza per sintetizzare i composti del carbonio di cui necessitano.

Ci sono così familiari le piante come fotoautotrofe gli animali come chemioeterotrofiche siamo portati a pensare che tutti gli organismi ricadano in queste due grandi categorie. In realtà, in alcuni batteri si ritrovano altre due tipologie di nutrizione. Alcuni batteri, noti come batteri purpurei non sulfurei, sono fotoeterotrofi , ovvero in grado di utilizzare l'energia luminosa, ma non di fissare il carbonio, e quindi devono ottenere il carbonio da composti organici. Alcuni altri batteri sono chemioautotrofi , ovvero ricavano l'energia dall'ossidazione di molecole inorganiche ridotte, come idrogeno solforato (H₂S), nitriti (NO₂⁻) o ammoniaca (NH₃). Parte di questa energia è poi utilizzata per la fissazione del carbonio.

Verifica

- In che modo una pianta verde ottiene energia? E carbonio? In che modo il nostro organismo ottiene queste cose?

9.7 LA FOTOSINTESI NELLE PIANTE E NELL'AMBIENTE

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

13. Analizzare l'importanza della fotosintesi sia nelle piante che in altri organismi.

Sebbene abbiamo classificato le piante come fotoautotrofi, non tutte le loro cellule effettuano la fotosintesi, ed anche le cellule dotate di cloroplasti posseggono anche i mitocondri ed effettuano la respirazione aerobica. Infatti, la respirazione, che utilizza le molecole organiche sintetizzate dalla pianta stessa, rappresenta la fonte diretta dell'ATP necessario per la gran parte del metabolismo della pianta.

Nelle piante, esistono vari meccanismi che regolano le attività relative di respirazione aerobica e fotosintesi. Benché gli enzimi del ciclo di Calvin non necessitino della luce per funzionare, essi sono regolati dalla luce. Come conseguenza delle reazioni dipendenti dalla luce, lo stroma diventa maggiormente basico (approssimativamente pH 8), attivando l'enzima rubisco ed altri enzimi del ciclo di Calvin. Al contrario, la luce tende ad inibire gli enzimi della glicolisi localizzati nel citosol. Pertanto, la fotosintesi è favorita dalla luce, mentre la respirazione aerobica non lo è. Quando la luce è molto scarsa, ad un livello noto come **punto di compensazione della luce**, la fotosintesi continua ad avvenire, ma non è evidente in quanto la velocità di fissazione della CO₂ ad opera della fotosintesi è uguale alla velocità di rilascio della CO₂ attraverso la respirazione aerobica. D'altra parte, quando la luce è molto intensa, la resa fotosintetica può essere notevolmente ridotta dalla fotorespirazione.

Come abbiamo sottolineato in questo capitolo, le reazioni del ciclo di Calvin forniscono una resa netta di G3P, uno zucchero fosforilato a tre atomi di carbonio. Quali sono i diversi destini della G3P nella pianta? Consideriamo una cellula fogliare attivamente impegnata nella fotosintesi. Una serie di enzimi possono convertire parte della G3P in glucosio e quindi in amido; quest'ultimo viene immagazzinato in granuli di amido che si formano nei cloroplasti. Di recente, è stato dimostrato che la demolizione di questo amido porta normalmente alla produzione del disaccaride maltosio (vedi Fig. 3-8a). Il maltosio è trasportato fuori dal cloroplasto e scisso nel citosol, fornendo glucosio per la respirazione aerobica. Non tutta la G3P finisce col formare carboidrati; una parte è infine convertita in aminoacidi, acidi grassi ed altre molecole organiche richieste dalle cellule fotosintetiche.

Una parte della G3P è esportata nel citosol, dove degli enzimi la convertono nel disaccaride saccarosio (vedi Fig. 3-8b). Il saccarosio è quindi attivamente trasportato fuori dalla cellula, si muove attraverso il sistema vascolare della pianta (vedi il Capitolo 35 per una discussione sul trasporto nelle piante) ed è attivamente trasportato all'interno delle varie cellule. Il saccarosio può essere scisso in glucosio e fruttosio, che sono utilizzati nella respirazione aerobica o come materiali di partenza per la sintesi delle varie molecole organiche di cui le cellule necessitano, come gli aminoacidi, i lipidi ed i carboidrati. Tali carboidrati includono la cellulosa, importante per le pareti cellulari (vedi Fig. 3-10), e l'amido, particolarmente abbondante negli organi di riserva come le radici (vedi Fig. 3-9a) e i tuberi (come le patate), e nei semi in via di sviluppo.

I benefici della fotosintesi per l'ambiente sono sbalorditivi. Ovviamente, grazie alla loro capacità di fissare il carbonio, i fotoautotrofi sono la fonte ultima di tutte le molecole organiche utilizzate come sorgente di energia e di carbonio dai chemioeterotrofi, come l'uomo (per l'eccezione, vedi **Approfondimenti: La vita senza il Sole** nel Capitolo 55). Inoltre, nello svolgimento della fissazione del carbonio, questi organismi rimuovono la CO₂ dall'atmosfera, rallentando in tal modo il fenomeno del riscaldamento globale (vedi Capitolo 57). Di importanza primaria è anche il fatto che la fotolisi dell'acqua ad opera del fotosistema II rilascia l'ossigeno molecolare di cui tutti gli organismi aerobi necessitano per la respirazione aerobica. L'ossigeno molecolare è così reattivo che non potrebbe essere mantenuto a certi livelli nell'atmosfera se non fosse continuamente rifornito in questo modo.

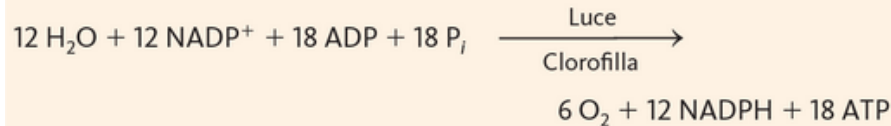
Come sarà discusso nel Capitolo 21 , l'evoluzione della fotosintesi che produce ossigeno ha rappresentato un evento centrale nella storia della vita sulla terra. Difatti, non solo ha permesso l'evoluzione degli organismi aerobi, ma ha reso anche possibile la vita sulla terra poiché nella stratosfera l'O₂ è convertito in ozono (O₃), che protegge il pianeta dai danni dei raggi ultravioletti.

Verifica

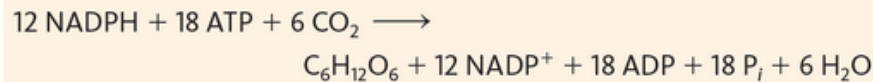
- In che modo una cellula della radice ottiene energia? E molecole organiche?
- Qual è la fonte dell'ossigeno molecolare presente nell'atmosfera terrestre?

Reazioni complessive della fotosintesi

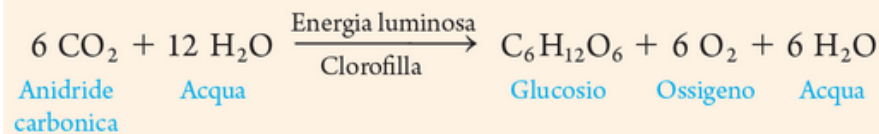
Reazioni dipendenti dalla luce (trasporto non ciclico degli elettroni):



Reazioni di fissazione del carbonio (ciclo di Calvin):



Cancellando i termini comuni da una parte e dall'altra delle frecce in queste due equazioni accoppiate, si ottiene l'equazione complessiva semplificata per la fotosintesi:



SOMMARIO: CONCENTRARSI SUGLI OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

9.1

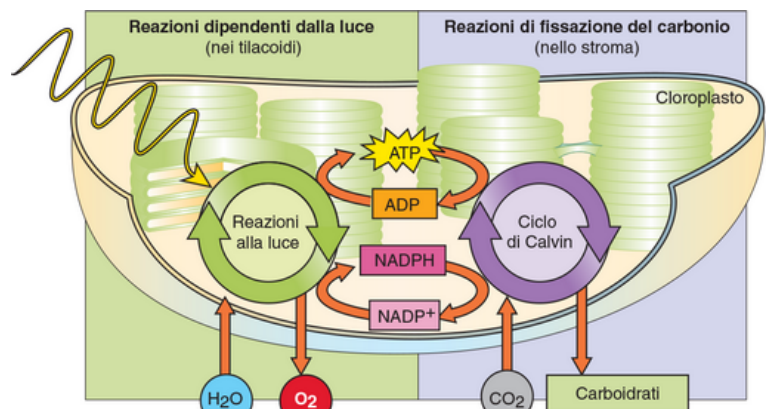
- Descrivere le proprietà fisiche della luce e spiegare la relazione che intercorre tra la lunghezza d'onda della luce e la sua energia.
 - La luce è costituita da particelle, denominate fotoni, che si muovono come delle onde.
 - I fotoni con lunghezza d'onda minore posseggono più energia di quelli con lunghezza d'onda maggiore.

9.2

- Descrivere la struttura interna di un cloroplasto e spiegare come i suoi componenti interagiscono, permettendo lo svolgimento del processo fotosintetico.
 - Nelle piante, la fotosintesi ha luogo nei cloroplasti, che sono localizzati in prevalenza nelle cellule del mesofillo, all'interno della foglia.
 - I cloroplasti sono organuli delimitati da una doppia membrana; la membrana interna racchiude lo stroma, in cui sono sospesi i tilacoidi, membrane sacciformi. I tilacoidi delimitano il lume tilacoidale. I tilacoidi disposti in pile prendono il nome di grana.
 - La clorofilla a, la clorofilla b, i carotenoidi e altri pigmenti fotosintetici sono componenti delle membrane tilacoidali dei cloroplasti.
- Descrivere il destino di un elettrone in una molecola biologica come la clorofilla quando questa assorbe un fotone di energia luminosa.
 - I fotoni possono eccitare alcune molecole biologiche, come la clorofilla ed altri pigmenti fotosintetici, causando l'eccitazione di uno o più elettroni, i quali possono essere catturati da molecole accettrici di elettroni.
 - Gli spettri di assorbimento combinati della clorofilla a e della clorofilla b sono simili allo spettro di azione della fotosintesi.

9.3

- Descrivere la fotosintesi come processo di ossido-riduzione.
 - Durante la fotosintesi, l'energia luminosa è catturata e convertita in energia chimica dei carboidrati; gli atomi di idrogeno derivanti



dall'acqua sono utilizzati per ridurre il carbonio, mentre l'ossigeno dell'acqua viene ossidato, formando ossigeno molecolare.

5. Distinguere nella fotosintesi le reazioni dipendenti dalla luce da quelle di fissazione del carbonio.

- Durante le reazioni dipendenti dalla luce, gli elettroni eccitati dalla luce sono utilizzati per produrre ATP e NADPH; queste molecole forniscono l'energia per la formazione dei carboidrati nel corso delle reazioni di fissazione del carbonio.

9.4

6. Descrivere il flusso di elettroni attraverso i fotosistemi I e II nella via di trasporto non ciclico degli elettroni e i prodotti sintetizzati; fare il confronto con il trasporto ciclico degli elettroni.

- I fotosistemi I e II sono i due tipi di unità fotosintetiche coinvolte nella fotosintesi. Ciascun fotosistema comprende molecole di clorofilla e pigmenti accessori, organizzati con proteine che legano i pigmenti in complessi antenna.
- Solo una particolare molecola di clorofilla a nel centro di reazione di un complesso antenna cede i suoi elettroni eccitati ad un vicino accettore di elettroni. P700 è il centro di reazione del fotosistema I, mentre P680 è il centro di reazione del fotosistema II.
- Durante le reazioni dipendenti dalla luce non cicliche, note come trasporto non ciclico di elettroni, si formano ATP e NADPH.
- Gli elettroni del fotosistema I sono eccitati mediante assorbimento della luce e trasferiti, attraverso una catena di trasporto degli elettroni, al NADP⁺ formando NADPH. Gli elettroni ceduti dal P700 del fotosistema I sono rimpiazzati da elettroni provenienti dal P680 del fotosistema II.
- Una serie di reazioni redox avviene quando gli elettroni eccitati passano lungo la catena di trasporto degli elettroni dal fotosistema II al fotosistema I. Gli elettroni donati dal P680 del fotosistema II sono rimpiazzati da elettroni resi disponibili dalla fotolisi dell'acqua; in questo processo viene liberato ossigeno.
- Durante il trasporto ciclico di elettroni, gli elettroni del fotosistema I tornano alla fine allo stesso fotosistema. Si produce ATP per chemiosmosi, ma non si generano NADPH e ossigeno.

7. Spiegare la formazione del gradiente di protoni (H⁺) attraverso la membrana tilacoidale e la funzione di questo gradiente nella sintesi di ATP.

- La fotofosforilazione è la sintesi di ATP accoppiata al trasporto di elettroni eccitati dai fotoni di luce. Parte dell'energia degli elettroni è utilizzata per pompare protoni attraverso la membrana tilacoidale, fornendo l'energia per sintetizzare ATP mediante chemiosmosi.
- La diffusione dei protoni attraverso la ATP sintasi, un complesso enzimatico della membrana tilacoidale, provoca la fosforilazione dell'ADP ad ATP.

9.5

8. Riassumere le tre fasi del ciclo di Calvin ed indicare il ruolo che l'ATP e il NADPH svolgono in questo processo.

- Le reazioni di fissazione del carbonio avvengono attraverso il ciclo di Calvin, conosciuto anche come via C₃.
- Durante la fase di assunzione di CO₂ del ciclo di Calvin, la CO₂ reagisce con il ribuloso bisfosfato (RuBP), uno zucchero a cinque atomi di carbonio, per azione dell'enzima ribuloso bisfosfato carbossilasi/ossigenasi, noto comunemente come rubisco, per formare il fosfoglicerato (PGA), un composto a tre atomi di carbonio.
- Durante la fase di riduzione del carbonio del ciclo di Calvin, l'energia e il potere riducente dell'ATP e del NADPH sono usati per convertire le molecole di PGA in gliceraldeide-3-fosfato (G3P). Per ogni 6 molecole di CO₂ fissate, si producono 12 molecole di G3P, di cui 2 lasciano il ciclo per produrre l'equivalente di una molecola di glucosio.
- Durante la fase di rigenerazione del RuBP del ciclo di Calvin, le rimanenti molecole di G3P sono modificate per rigenerare il RuBP.

9. Spiegare in che modo la fotorespirazione riduce l'efficienza fotosintetica.

- Nella fotorespirazione, le piante C₃ consumano ossigeno e producono CO₂ degradando intermedi del ciclo di Calvin, ma senza produrre ATP. La fotorespirazione si verifica in maniera significativa nelle giornate luminose, calde e secche, quando le piante chiudono gli stomi per conservare acqua, ostacolando però l'afflusso di CO₂ nelle foglie.

10. Confrontare le vie C₄ e CAM.

- Nella via C₄, l'enzima PEP carbossilasi lega efficacemente la CO₂, anche quando questa è a bassa concentrazione. Le reazioni C₄ hanno luogo nelle cellule del mesofillo. La CO₂ è fissata nell'ossalacetato, che è poi trasformato in malato. Il malato migra nelle cellule della

guaina del fascio , dove rilascia la CO_2 permettendo lo svolgimento del ciclo di Calvin.

- La via del metabolismo acido delle crassulacee (CAM) è simile alla via C_4 . Nelle cellule del mesofillo, la PEP carbossilasi fissa il carbonio durante la notte; nelle stesse cellule, durante il giorno, ha invece luogo il ciclo di Calvin.

9.6

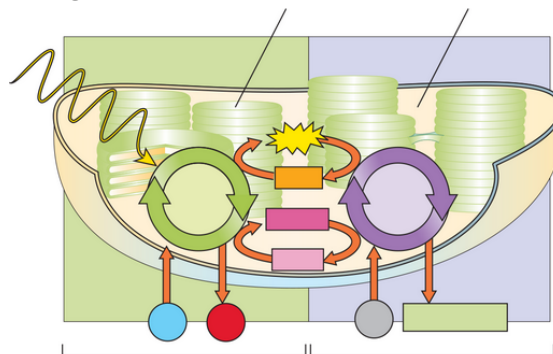
11. Confrontare i fotoautotrofi i chemioeterotrofi rispetto alle loro fonti di energia e di carbonio.
 - I fotoautotrofi utilizzano la luce come fonte di energia e sono capaci di incorporare la CO_2 atmosferica in scheletri carboniosi preesistenti.
 - I chemioeterotrofi ottengono energia attraverso l'ossidazione di composti chimici e il carbonio da molecole organiche prodotte da altri organismi.

9.7

12. Analizzare l'importanza della fotosintesi per una pianta e per gli altri organismi.
 - La fotosintesi rappresenta la sorgente ultima di tutta l'energia chimica e delle molecole organiche disponibili per i fotoautotrofi , come le piante, ed anche per tutti gli altri organismi. Essa, inoltre, rifornisce costantemente l'atmosfera di ossigeno, che è vitale per tutti gli organismi aerobi.

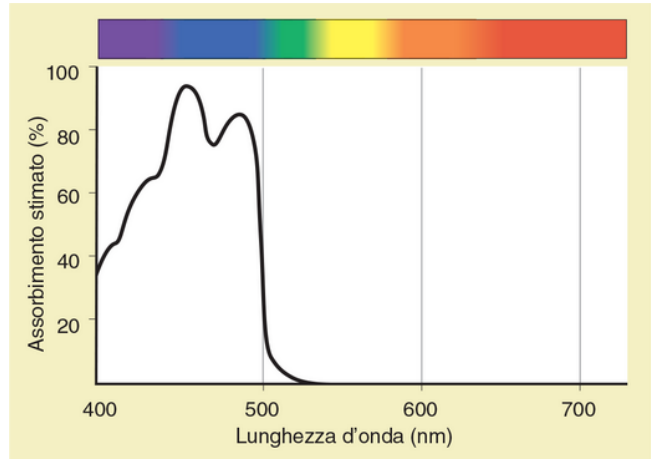
AUTOVERIFICHE

1. Dov'è localizzata la clorofilla all'interno del cloroplasto? (a) Associata alle membrane tilacoidali; (b) nello stroma; (c) nella matrice; (d) nel lume tilacoidale; (e) tra la membrana interna e quella esterna.
2. Nella fotolisi, parte dell'energia catturata dalla clorofilla è utilizzata per scindere: (a) la CO_2 ; (b) l'ATP; (c) il NADPH; (d) l' H_2O ; (e) sia b che c.
3. La luce è composta da particelle di energia denominate: (a) carotenoidi; (b) centri di reazione; (c) fotoni; (d) complessi antenna; (e) fotosistemi.
4. L'efficienza relativa delle diverse lunghezze d'onda della luce nella fotosintesi è dimostrata da: (a) lo spettro di azione; (b) la fotolisi; (c) le reazioni di fissazione del carbonio; (d) i fotoeterotrofi; (e) uno spettro di assorbimento.
5. Nelle piante, l'accettore finale di elettroni nel flusso di elettroni non ciclico è: (a) NADP^+ ; (b) CO_2 ; (c) H_2O ; (d) O_2 ; (e) G3P.
6. In _____, gli elettroni che sono stati eccitati dalla luce forniscono energia per aggiungere un gruppo fosfato all'ADP producendo ATP. (a) metabolismo acido delle crassulacee; (b) ciclo di Calvin; (c) fotorespirazione; (d) via C_4 ; (e) fotofosforilazione.
7. Il meccanismo mediante il quale si ha l'accoppiamento tra trasporto di elettroni e produzione di ATP tramite un gradiente protonico è detto: (a) chemiosmosi; (b) metabolismo acido delle crassulacee; (c) fluorescenza; (d) via C_3 ; (e) via C_4 .
8. Il ciclo di Calvin inizia quando l'anidride carbonica reagisce con: (a) il PEP; (b) la G3P; (c) il ribulosio bisfosfato; (d) l'ossalacetato; (e) il PGA.
9. L'enzima direttamente responsabile della fissazione di quasi tutto il carbonio sulla Terra è: (a) rubisco; (b) PEP carbossilasi; (c) ATP sintasi; (d) fosfofruttochinasi; (e) ligasi.
10. Nelle piante C_4 , le vie C_4 e C_3 hanno luogo in _____, mentre nella piante CAM le vie CAM e C_3 hanno luogo in differenti _____. (a) Momenti della giornata; cellule all'interno della foglia; (b) stagioni; cellule all'interno della foglia; (c) cellule all'interno della foglia; momenti della giornata; (d) cellule all'interno della foglia; stagioni; (e) momenti della giornata; stagioni.
11. Un organismo classificato come fotoautotrofo ottiene energia da _____ e carbonio da _____. (a) Luce; molecole organiche; (b) luce; CO_2 ; (c) molecole organiche; molecole organiche; (d) molecole organiche; CO_2 ; (e) O_2 ; CO_2 .
12. Aggiungete la didascalia alla figura sottostante. Fate riferimento alla Figura 9-8 per verificare le vostre risposte.



PENSIERO CRITICO

1. Tutti gli organismi autotrofi utilizzano l'energia luminosa? Fornite una spiegazione.
2. Per quale motivo, nelle piante, solo alcune cellule sono dotate di cloroplasti, ma tutte le cellule con metabolismo attivo possiedono mitocondri?
3. Spiegate perché il gradiente protonico formato durante la chemiosmosi rappresenta uno stato di bassa entropia. (Potreste dover fare riferimento alla discussione sull'entropia nel Capitolo 7).
4. Gli elettroni del glucosio hanno energia libera relativamente alta. Qual è l'origine della loro energia?
5. SCIENZA, TECNOLOGIA E SOCIETÀ. Quali strategie si potrebbero usare nel futuro per aumentare il rifornimento alimentare nel mondo? Date una risposta sulla base delle vostre conoscenze sulla fotosintesi e sui fenomeni ad essa correlati.
6. Come sarebbe la vita dei fotoautotrofi se non esistessero i chemioeterotrofi? E quella dei chemioeterotrofi se non esistessero i fotoautotrofi?
7. Cosa vi suggerirebbe l'esistenza di un pianeta lontano con un'atmosfera costituita per il 15% da ossigeno molecolare?
8. CONNESSIONE EVOLUTIVA . Fornite una spiegazione del fatto che i batteri, i cloroplasti e i mitocondri posseggono tutti quanti complessi di ATP sintasi.
9. ANALISI DEI DATI. La figura sottostante mostra lo spettro di assorbimento di un pigmento vegetale. Quali colori/lunghezze d'onda assorbe? Qual è il colore di questo pigmento?



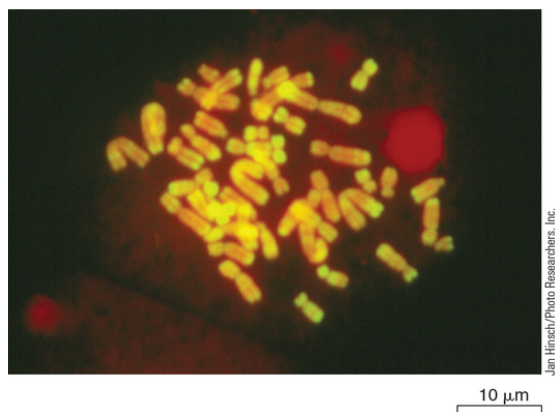
Articolo X. Cromosomi, mitosi e meiosi

10

Tutte le cellule si originano dalla divisione di cellule preesistenti. Tramite questo importante processo, un organismo può crescere, riparare parti danneggiate e riprodursi. Le cellule funzionano come unità di base della vita e come connessione essenziale tra le generazioni. Anche la cellula più semplice contiene una grande quantità di informazioni codificate nel DNA (acido desossiribonucleico). Il DNA di un individuo è organizzato in unità di informazione chiamate geni, che controllano le attività della cellula e sono trasmessi alla sua progenie. Quando una cellula si divide, l'informazione contenuta nel DNA deve essere prima fedelmente duplicata e quindi le copie prodotte sono trasmesse alle cellule figlie, attraverso una serie precisa di eventi (vedi fotografia).

Il DNA è una molecola molto lunga e sottile, che può facilmente aggrovigliarsi e rompersi, e il nucleo di una cellula eucariotica contiene un'enorme quantità di DNA. In questo capitolo, prenderemo in considerazione come gli eucarioti risolvono questo problema, impacchettando ogni molecola di DNA con proteine e assemblando il complesso risultante in unità strutturali chiamate **cromosomi**. Ogni cromosoma contiene centinaia o migliaia di geni.

Prenderemo quindi in considerazione la mitosi, il meccanismo che assicura che la cellula madre trasmetta una copia di ogni cromosoma a ciascuna delle cellule figlie. In tal modo, il numero dei cromosomi è mantenuto uguale ad ogni divisione mitotica. La maggior parte delle cellule somatiche (cellule del corpo) di un organismo eucariotico si divide per mitosi. Lo studio della mitosi è un'area di ricerca molto attiva per ottime ragioni: gli errori nella mitosi possono causare una serie di disordini e malattie come il cancro, una condizione patologica in cui le cellule si dividono ad una velocità incontrollata e diventano invasive. Pertanto, una comprensione più chiara della mitosi ha la potenzialità di portare al miglioramento delle cure per molte malattie.



Infine, si prenderà in considerazione la meiosi, lo speciale meccanismo con cui si riduce a metà il numero dei cromosomi. Negli eucarioti, i cicli vitali sessuati richiedono la meiosi. La riproduzione sessuata è caratterizzata dalla fusione di due cellule sessuali, o gameti, con formazione di una singola cellula chiamata zigote. La meiosi garantisce che ogni gamete abbia la metà del numero di cromosomi parentale, impedendo così che lo zigote contenga il doppio dei cromosomi dei genitori.

FIGURA 10-1 *cromosomi*

In questa immagine al microscopio ottico a fluorescenza sono mostrati cromosomi umani estratti da una cellula non identificata.

10.1 I CROMOSOMI EUCARIOTICI

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

1. Discutere il significato dei cromosomi in relazione al loro contenuto di informazione.
2. Spiegare come il DNA è impacchettato in cromosomi nelle cellule eucariotiche.

I principali portatori dell'informazione genetica negli eucarioti sono i cromosomi contenuti nel nucleo cellulare. Sebbene il termine cromosoma significhi "corpo colorato", i cromosomi sono virtualmente incolori; il nome si riferisce alla loro capacità di essere colorati da coloranti specifici. Attorno al 1880, i microscopi ottici erano stati migliorati al punto che i biologi, tra cui il tedesco Walther Fleming, cominciarono ad osservare i cromosomi durante la divisione cellulare. Nel 1903, il biologo americano Walter Sutton e il biologo tedesco Theodor Boveri notarono indipendentemente che i cromosomi erano i portatori fisici dei geni, ovvero di quei fattori genetici che Gregor Mendel aveva scoperto nel diciannovesimo secolo (vedi Capitolo 11).

I cromosomi sono costituiti da cromatina, un materiale complesso composto da DNA e proteine ad esso associate. Quando una cellula non è in divisione, la cromatina si trova sotto forma di lunghi e sottili filamenti parzialmente srotolati che, aggregandosi, le conferiscono all'osservazione al microscopio elettronico un aspetto granulare (vedi Fig. 4-13). Al momento della divisione cellulare, le fibre di cromatina si condensano e i cromosomi si rendono visibili come strutture distinte (FIG. 10-1).

Il DNA è organizzato in unità informative chiamate geni

Un organismo può possedere centinaia o anche migliaia di geni. Ad esempio, gli uomini possiedono circa 20.000 geni che codificano per proteine. Come vedremo più avanti nei prossimi capitoli, il concetto di gene è cambiato notevolmente dagli albori della genetica ad oggi, ma le nostre definizioni si sono sempre riferite al gene come ad una unità informazionale. Fornendo l'informazione necessaria per svolgere una o più funzioni cellulari specifiche, in definitiva un gene influenza alcune caratteristiche dell'organismo. Ad esempio, i geni controllano il colore degli occhi nell'uomo, la lunghezza delle ali nelle mosche e il colore del seme nei piselli.

Il DNA è impacchettato in modo altamente organizzato nei cromosomi

Le cellule procariotiche ed eucariotiche differiscono notevolmente nel contenuto e nell'organizzazione delle molecole di DNA. Il batterio *Escherichia coli* contiene normalmente un DNA lungo circa 4×10^6 coppie di basi (quasi 1,35 mm), organizzato in una singola molecola circolare. Dal momento che la lunghezza totale del suo DNA è circa 1000 volte superiore alla lunghezza della cellula, la molecola di DNA è avvolta e ripiegata, con l'aiuto di proteine, per poter essere contenuta nella cellula batterica (vedi Fig. 25-2).

Una tipica cellula eucariotica contiene molto più DNA rispetto ad un batterio, ed esso è organizzato all'interno del nucleo in diversi cromosomi, che sono ampiamente variabili in dimensioni e numero tra specie diverse. Benché il nucleo di una cellula umana abbia le dimensioni di una grossa cellula batterica, esso contiene una quantità di DNA pari a oltre 1000 volte quella presente in *E. coli*. Il contenuto di DNA di uno spermatozoo umano è di circa 3×10^9 coppie di basi; se questo fosse stirato da un estremo all'altro, avrebbe una lunghezza di quasi un metro. È sorprendente che tutto questo DNA sia contenuto in un nucleo che ha un diametro di soli 10 μm.

Come fa una cellula eucariotica a compattare il suo DNA nei cromosomi? Il processo di compattazione è facilitato da proteine chiamate istoni. 1 Gli istoni sono carichi positivamente poiché posseggono un gran numero di aminoacidi con catena laterale basica (vedi Capitolo 3). Essi si associano con il DNA, che è carico negativamente per l'abbondanza di gruppi fosfato, per formare strutture dette nucleosomi. L'unità