

# FOTOSINTESI

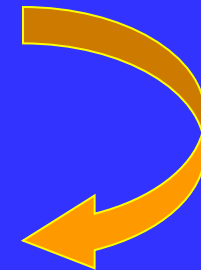
La fotosintesi è il processo con il quale le piante sintetizzano composti organici da materiali inorganici in presenza di luce solare.

Il **principale meccanismo chimico** è la conversione di



I **carboidrati** formati contengono più energia rispetto ai prodotti di partenza  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$

L'input solare consente la conversione di composti semplici e poveri di energia in composti organizzati in strutture complesse, ricchi di energia.



Alla base del processo c'è la scissione dell'acqua nei suoi componenti:

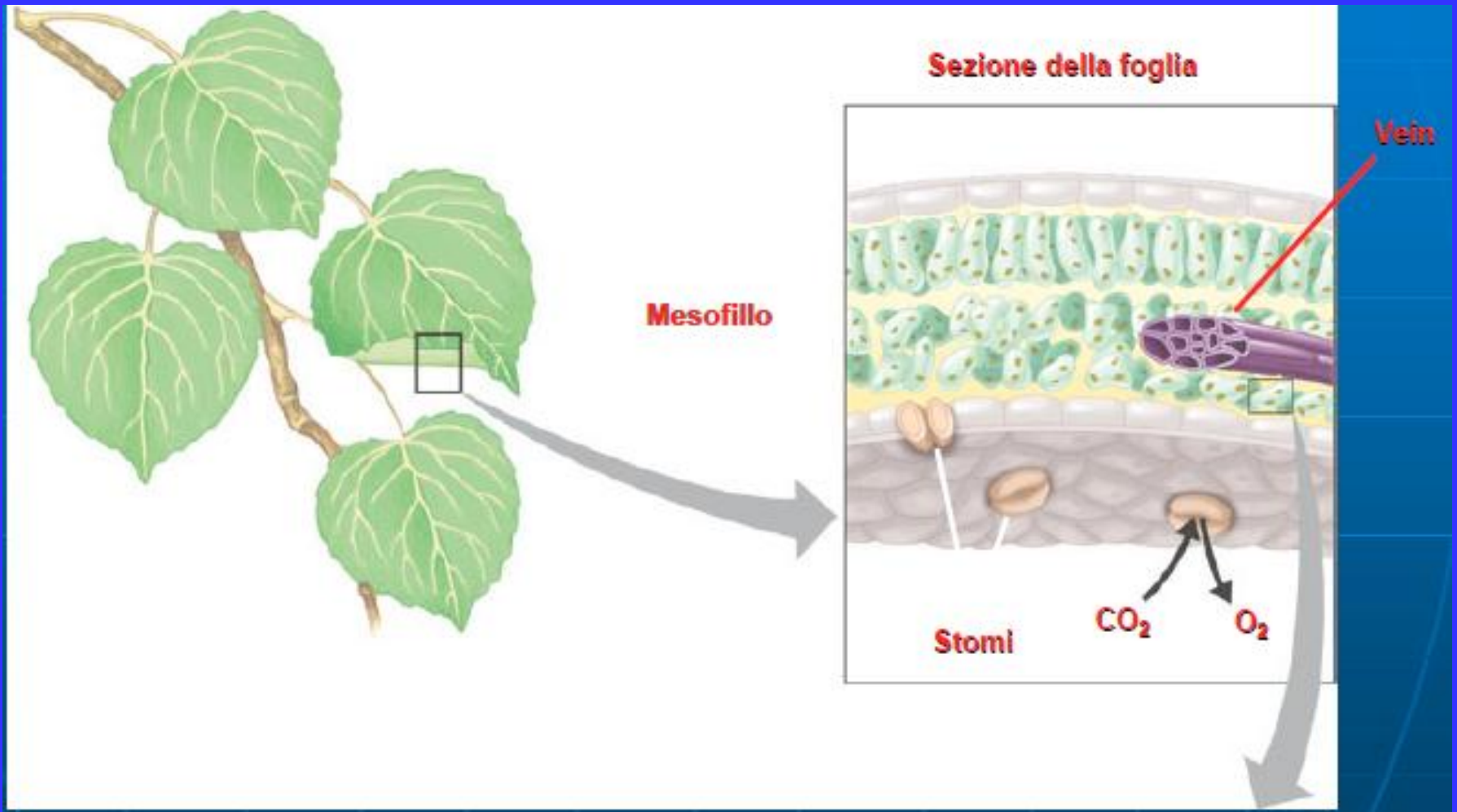


- L'ossigeno viene liberato sotto forma di gas  $\text{O}_2$
- L'idrogeno sotto forma di ioni  $\text{H}^+$  ed elettroni

**L'acqua è una molecola stabile.**

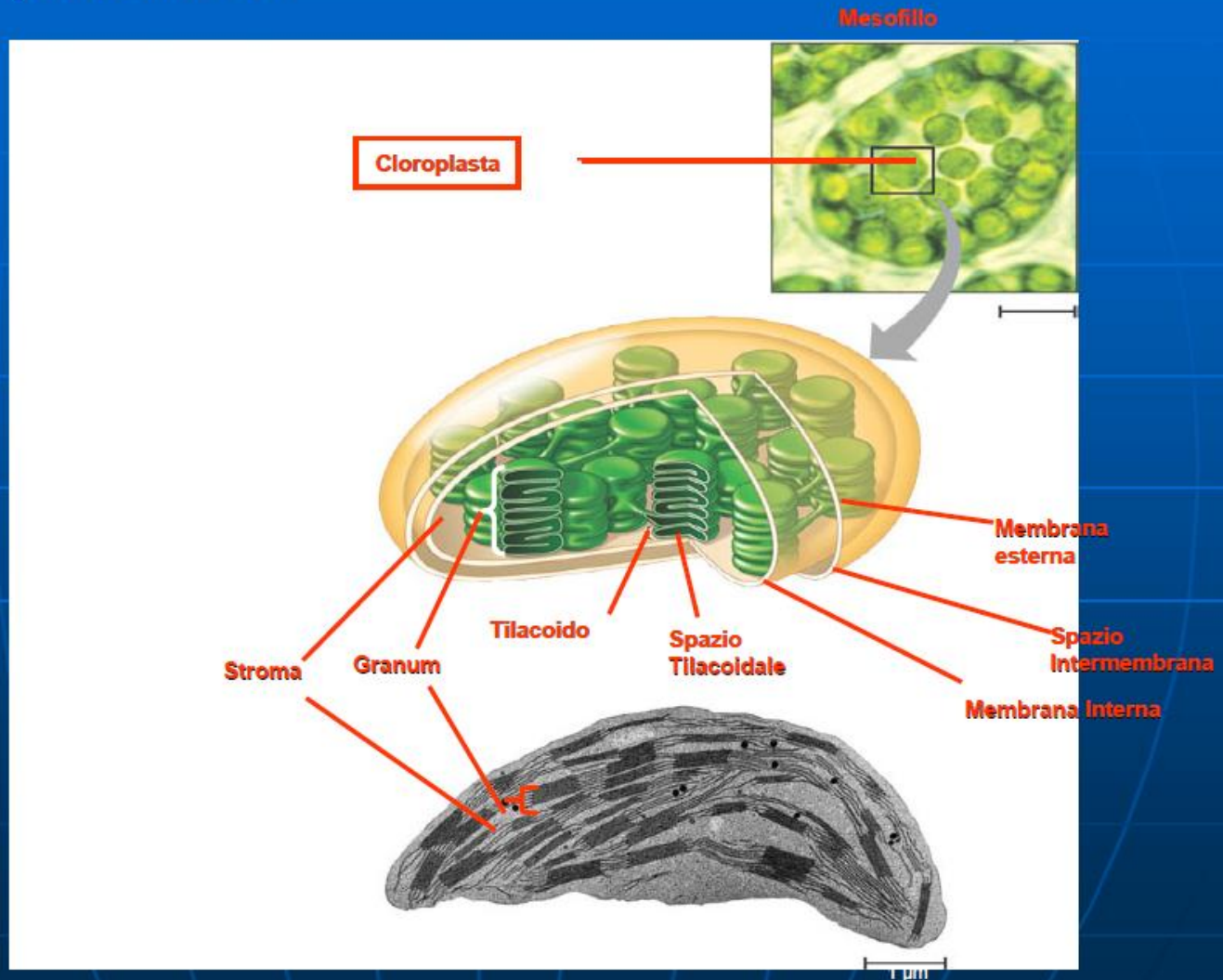
Attraverso la **fotolisi = scissione per mezzo della luce**

***L'ENERGIA RADIANTE VIENE CONVERTITA  
IN ENERGIA CHIMICA.***



La foglia è la sede della fotosintesi

I cloroplasti sono gli organuli citoplasmatici deputati al processo di fotosintesi



# FOTOSINTESI

```
graph TD; A[FOTOSINTESI] --> B[Fase luminosa]; A --> C[Ciclo di Calvin]; B --- D["Avviene nei grana<br/>Scinde l'H2O<br/>Rilascia O2<br/>Produce ATP ed NADPH"]; C --- E["Avviene nello stroma del<br/>cloroplasto<br/>Produce zuccheri dalla CO2<br/>Consuma ATP come energia<br/>ed NADPH come potere<br/>riducente"];
```

## Fase luminosa

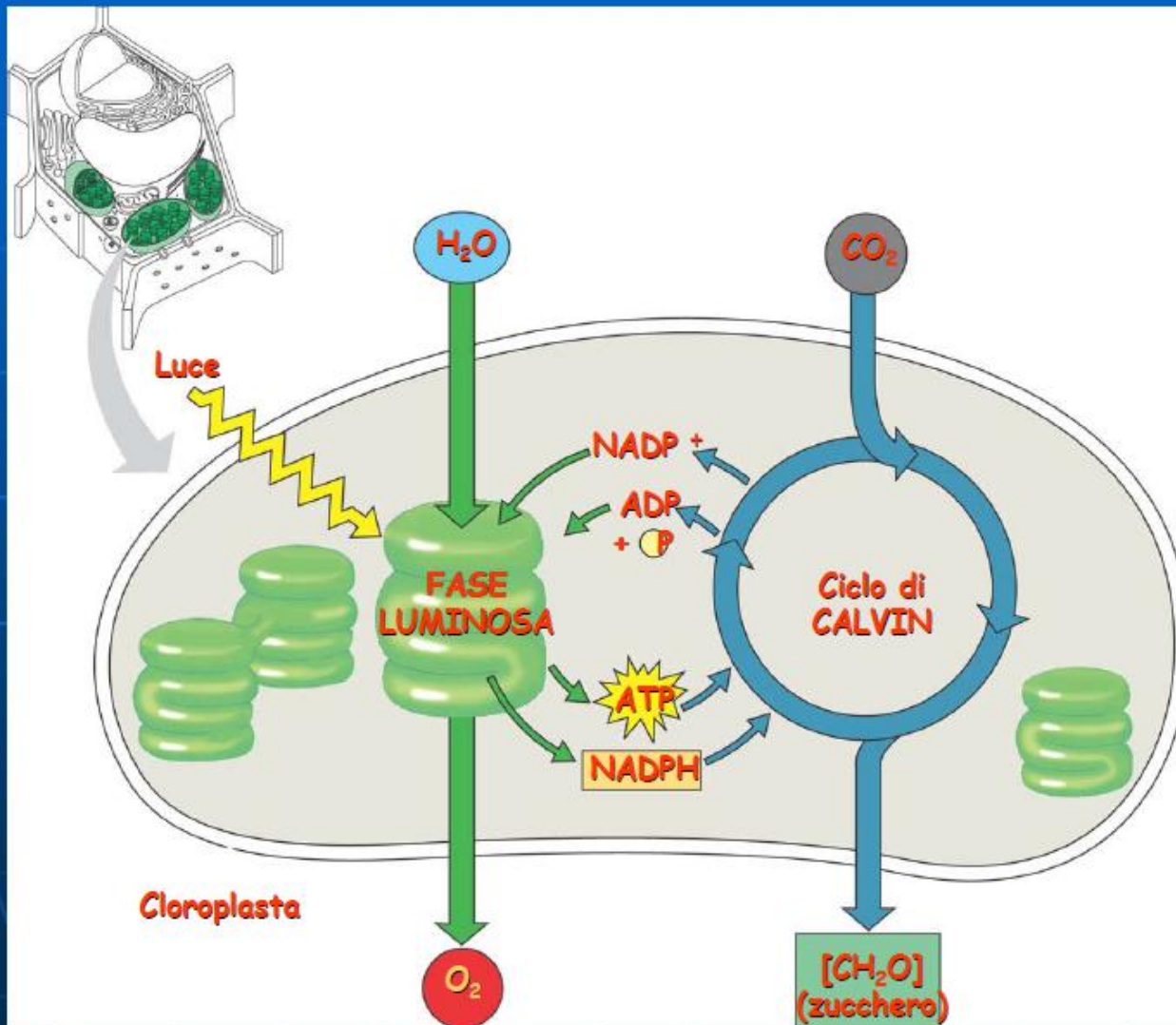
Avviene nei grana  
Scinde l' $H_2O$   
Rilascia  $O_2$   
Produce ATP ed NADPH

## Ciclo di Calvin

Avviene nello stroma del cloroplasto  
Produce zuccheri dalla  $CO_2$   
Consuma ATP come energia ed NADPH come potere riducente

Le 2 Fasi **non** avvengono in tempi diversi

# Una visione d'insieme del processo di fotosintesi



La radiazione luminosa è costituita da **fotoni**,

**Ogni fotone possiede una certa quantità di energia = quanto**

*teoria quantistica:*

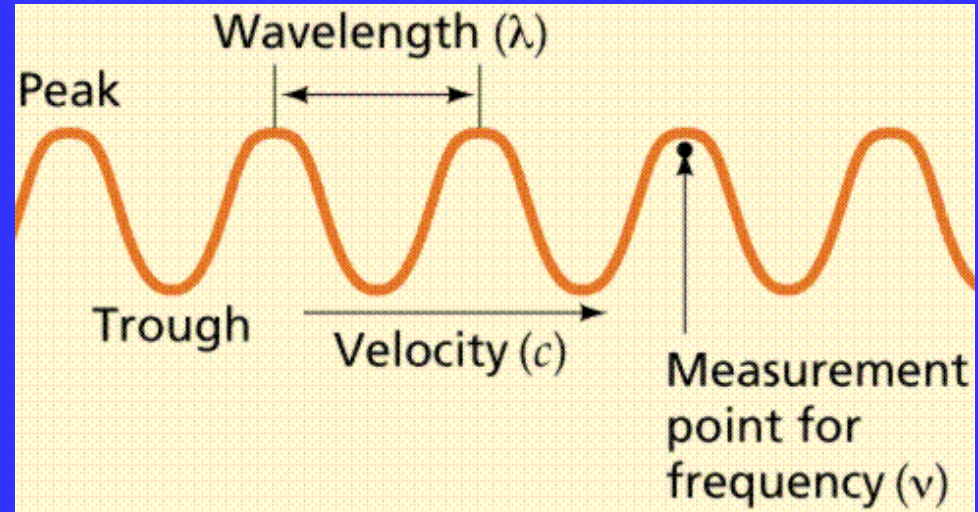
*Il contenuto energetico della luce non è continuo  
ma è liberato in pacchetti energetici = quanti*

I fotoni colpiscono i pigmenti fotosintetici trasferendo quanti di energia che eccitano gli elettroni portandoli ad un livello energetico più alto

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

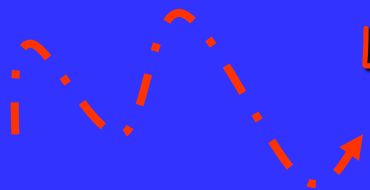
**L'onda** è caratterizzata da una

- $\lambda$  = lunghezza d'onda = distanza fra 2 picchi successivi
- $\nu$  = frequenza = numero di picchi d'onda che intercorrono in un determinato intervallo di tempo



L'energia del fotone è  $E = h \nu$  ( $h$  = cost di Planck)

è inversamente proporzionale alla  $\lambda$  :



L'energia va diminuendo all'aumentare della lunghezza d'onda

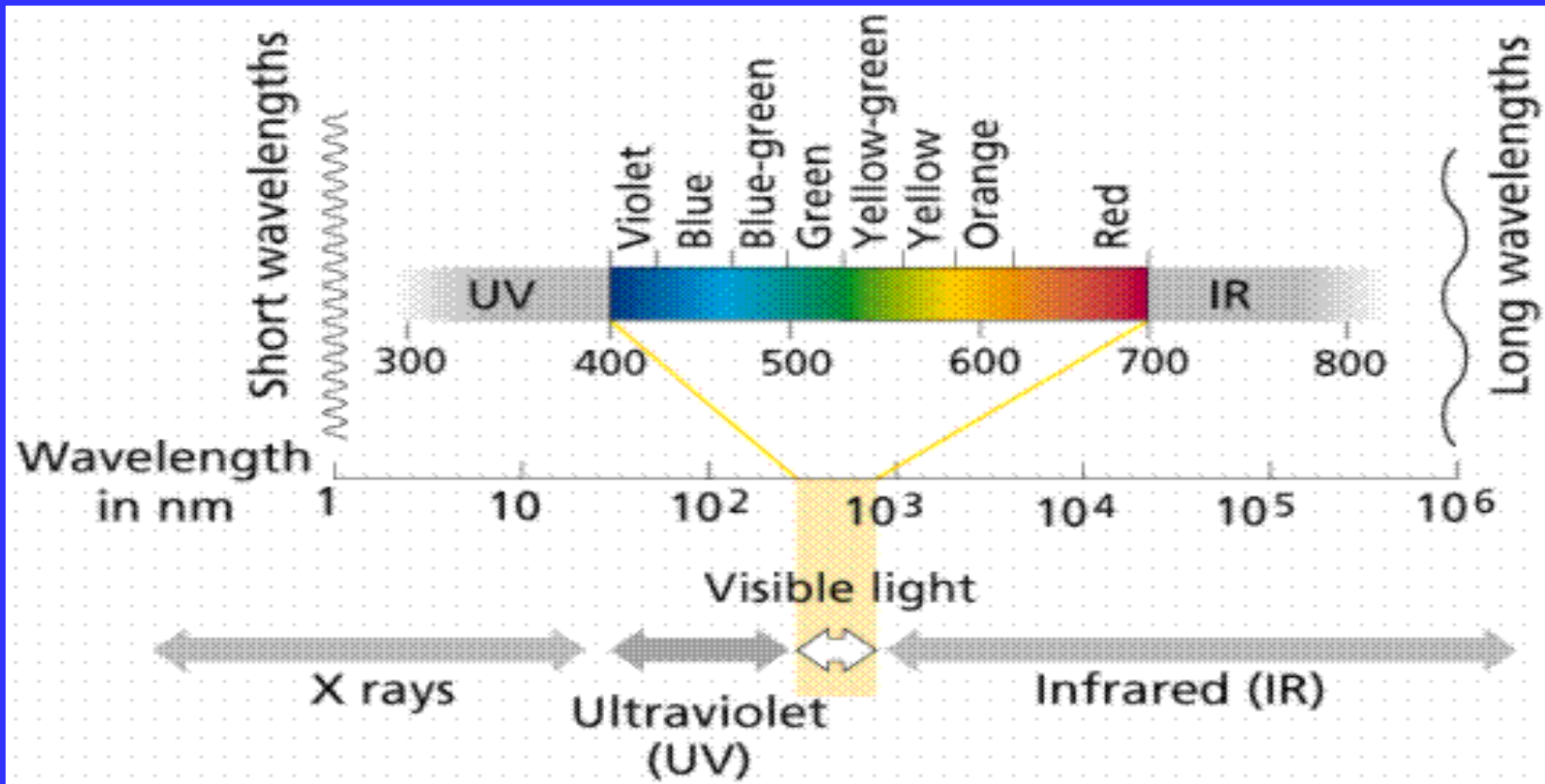
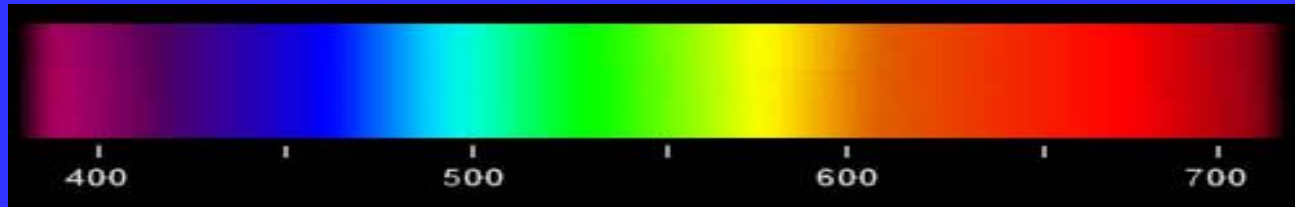
Ogni composto ha un suo **spettro di assorbimento** = capacità di assorbire luce ad una determinata  $\lambda$  in funzione della sua struttura atomica.



La luce del sole è un insieme di fotoni con frequenze diverse.

La **regione del visibile** è quella che possiamo percepire comprende frequenze comprese fra la

zona del violetto (400 nm) e quella del rosso (circa 750 nm).



La nostra atmosfera è trasparente alla luce visibile

La regione del visibile presenta la

maggior abbondanza delle radiazioni luminose

rispetto a tutte le altre

la fotosintesi utilizza la luce visibile



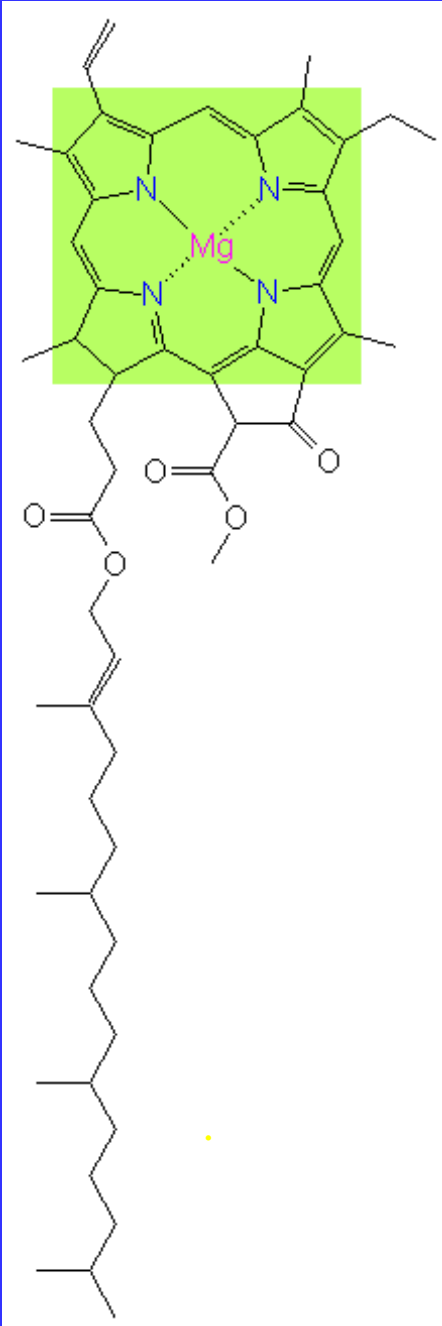
- Le radiazioni a lunghezza d'onda più grande di quelle del **rosso (oltre 750 nm)** hanno scarsa energia, quelle a lunghezza d'onda minore della luce **viola (sotto i 400 nm)** ne hanno troppa e, se assorbite, degraderebbero rapidamente molte molecole biologiche.

# PIGMENTI FOTOSINTETICI

## CLOROFILLE

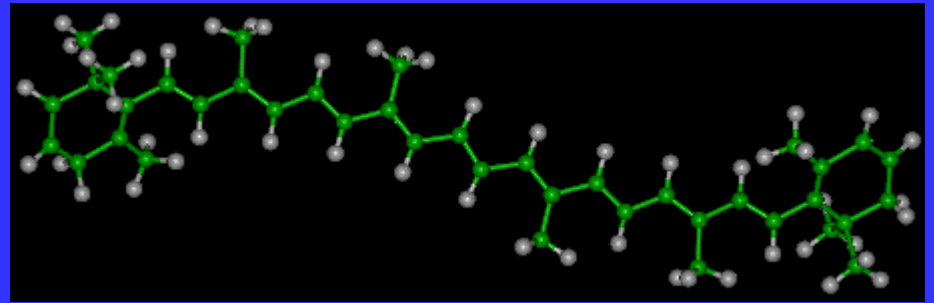
La molecola della clorofilla a è caratterizzata da un "nucleo porfirinico" formato da quattro anelli pirrolici, un atomo di magnesio (Mg) e numerosi doppi legami coniugati. La parte evidenziata in verde è responsabile dell'assorbimento di energia luminosa e quindi, della colorazione verde della clorofilla stessa.

la lunga catena idrocarburica "fitolo" permette l'ancoraggio della clorofilla allo strato lipidico della membrana dei tilacoidi



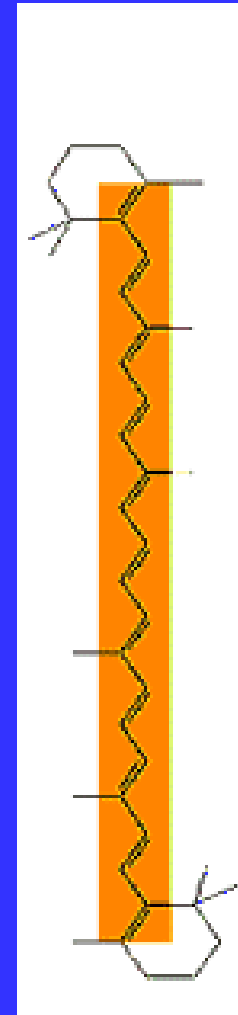


# I CAROTENOIDI

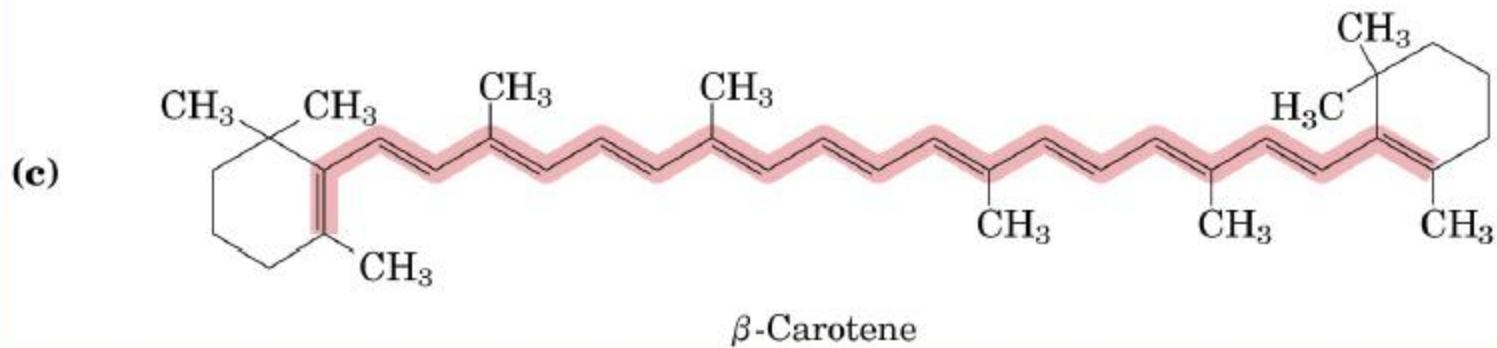


La molecola del  $\beta$ -carotene è caratterizzata da undici doppi legami coniugati.

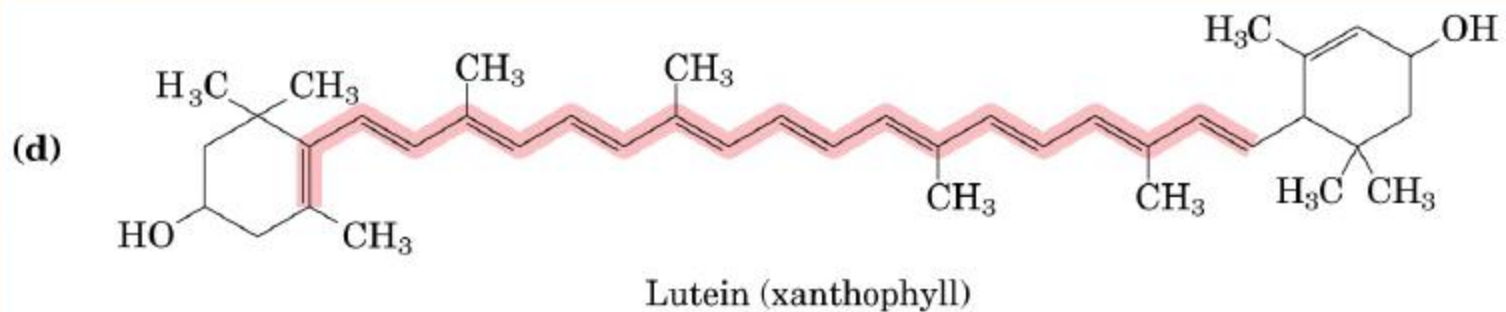
I carotenoidi sono in grado di assorbire una banda nella zona del viola-blu-azzurro, frequenze non assorbite dalla clorofilla. Il loro ancoraggio, nella membrana dei tilacoidi, è simile a quello del fitolo.



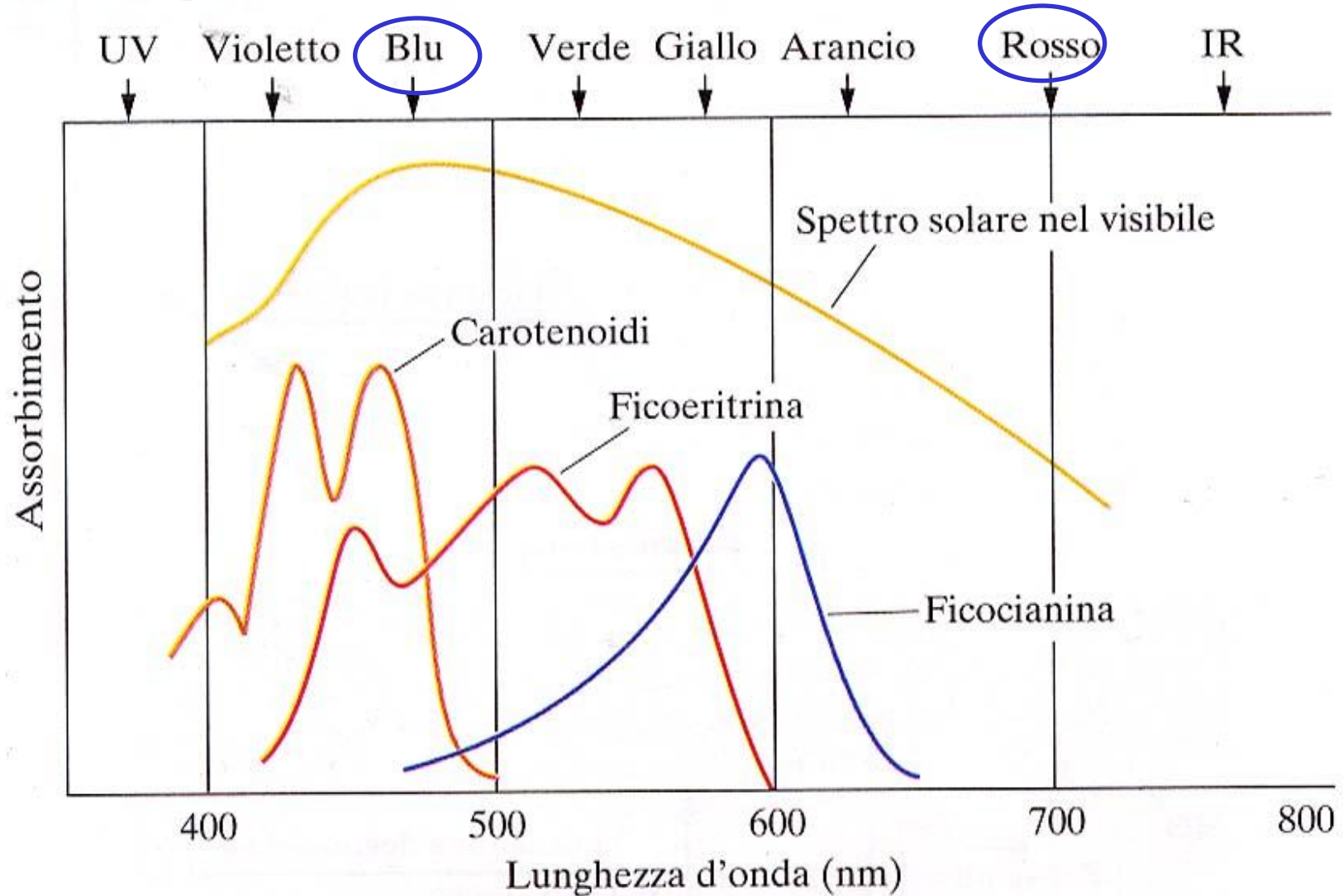
## $\beta$ -carotene



## Luteina

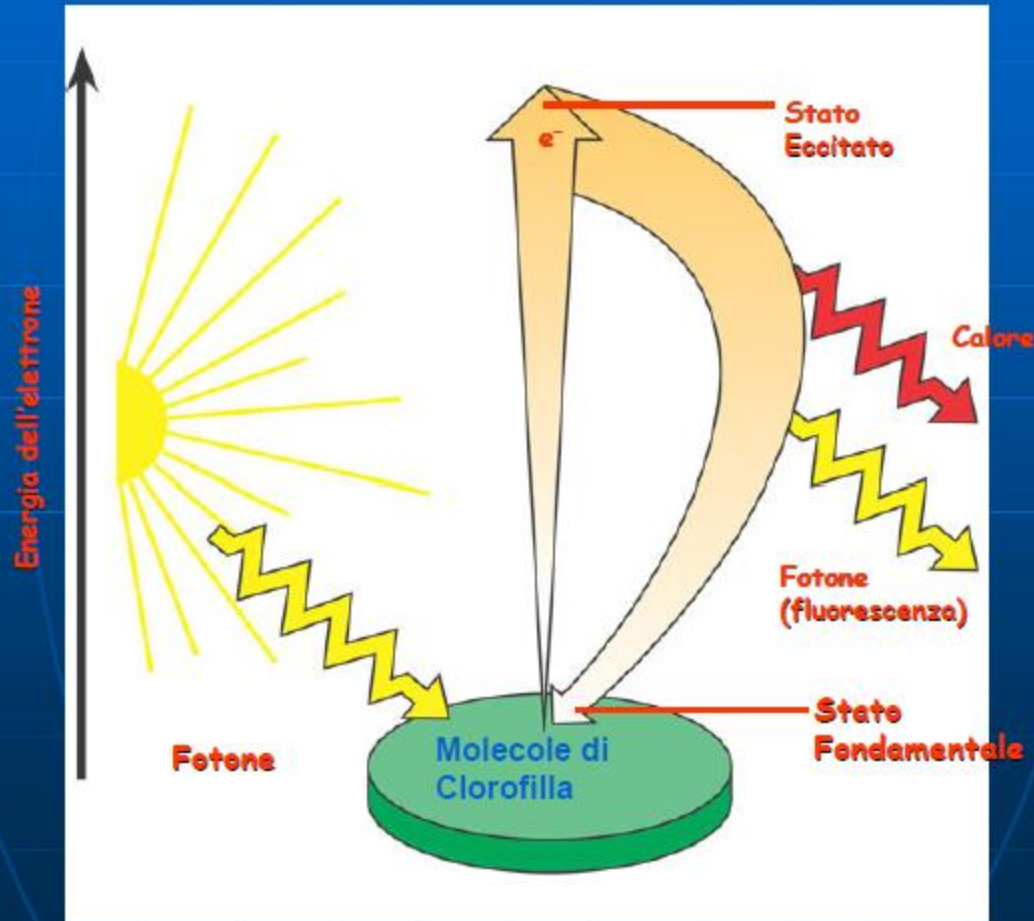


**(B)** Altri pigmenti fotosintetici



La clorofilla assorbe luce nelle regioni blu e rossa dello spettro, riflette la luce verde (550 nm)

- Quando un pigmento assorbe la luce
  - Esso va da uno stato fondamentale ad uno stato eccitato, instabile





*L'energia assorbita dal pigmento può essere poi riemessa in modi diversi a seconda dei casi e dello stato eccitato raggiunto.*

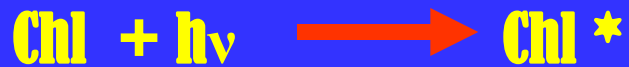
**1. Fluorescenza** : *riemissione sotto forma di radiazione luminosa avente minore energia e lunghezza d'onda maggiore di quella assorbita:*

*i carotenoidi assorbono le radiazioni blu-violetto e riemettono le radiazioni rosse che possono essere assorbite dalla clorofilla.*

**2. Fosforescenza**      *Riemissione lenta di radiazione luminosa.*

**3. Dissipazione dell'energia sotto forma di calore**  
*l'elettrone ritorna allo stato fondamentale o ad uno eccitato a minore energia*

#### 4. Trasferimento dell'elettrone eccitato ad una molecola accettore



La clorofilla ( Chl) assorbe un fotone passando a un livello energetico superiore o **stato eccitato** (Chl\*) instabile e tende a tornare nel suo stato basale a bassa energia

L'assorbimento della radiazione luminosa da parte di un pigmento :  
attivazione di uno o più *elettroni periferici*  
*che fanno parte del sistema dei doppi legami coniugati:*

→ passaggio dal normale livello energetico (**stato fondamentale**) ad un livello energetico più alto (**stato energetico "eccitato"**).

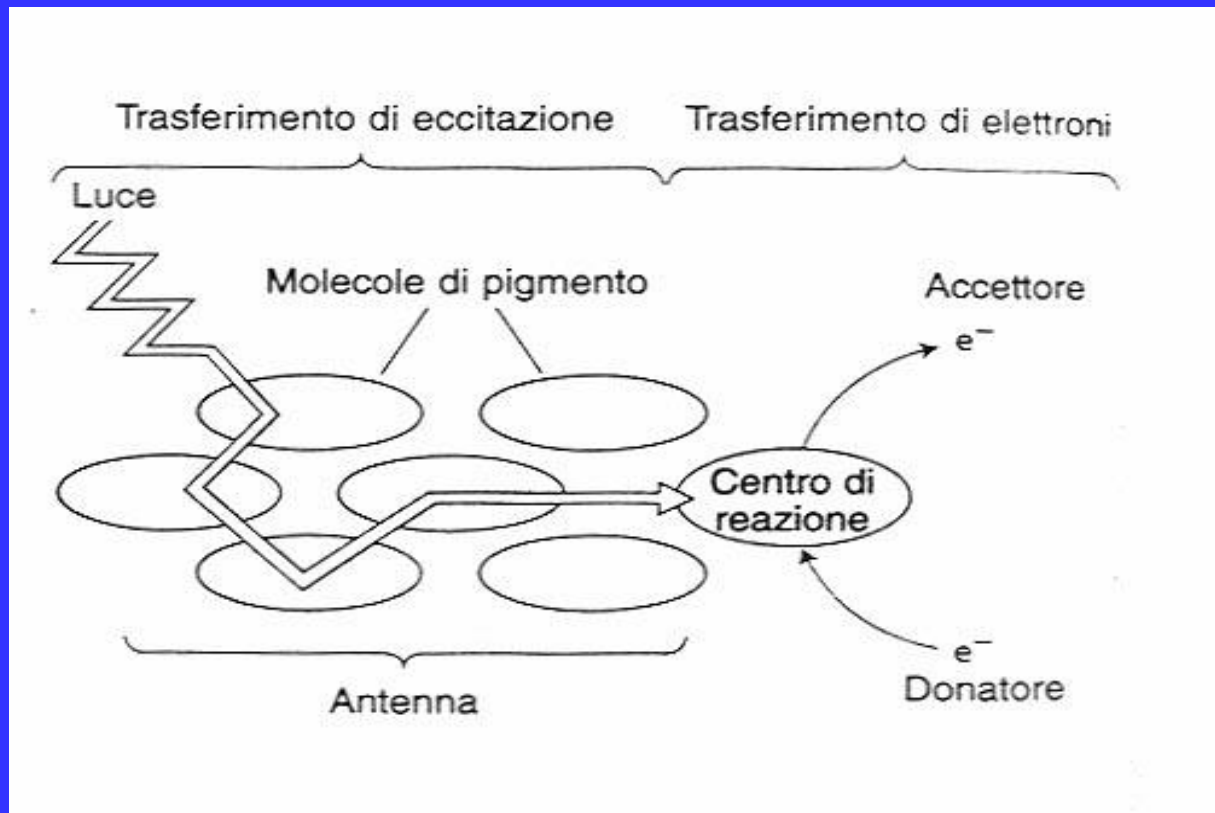
→ La luce blu eccita la Chl a uno stato energetico superiore rispetto alla luce rossa

*la clorofilla cede l'elettrone eccitato ad un accettore,  
l'elettrone perduto deve essere rimpiazzato  
a spese di un'altra molecola ( donatore di elettroni );  
la clorofilla riceve un altro elettrone proveniente dall'acqua.*

**La maggior parte dei pigmenti funziona da**

**Antenna = capta la luce e trasferisce l'energia fino al**

**Centro di reazione costituito da sole molecole di clorofilla  
dove avvengono le reazioni chimiche**

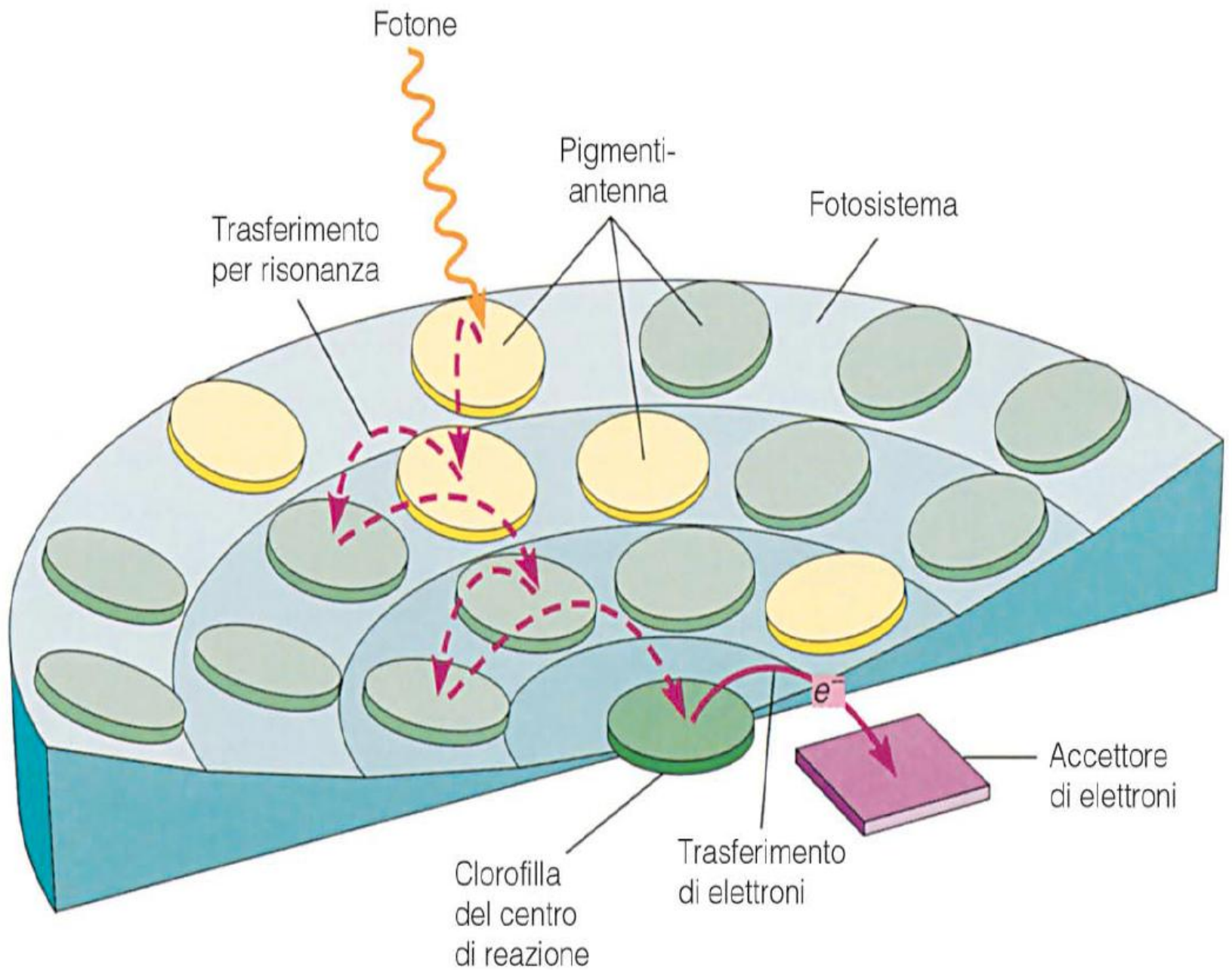


**Nell'antenna** il trasferimento dell'energia è un processo fisico:

- Non ci sono cambiamenti chimici
- Trasferimento di eccitoni, quanti di energia di eccitazione

**Nel centro di reazione:**

L'energia di eccitazione  $\longrightarrow$  perdita di 1 e<sup>-</sup> ad alta energia



Nella Fotosintesi cooperano 2 gruppi separati di pigmenti

### *Fotosistemi*

- fisicamente e chimicamente distinti: ognuno con i propri pigmenti e centri di reazione

**PS I** con più chl A assorbe a 700 nm e P700 è il suo centro di reazione

- Entrambi i fotosistemi devono funzionare perché la fotosintesi avvenga in modo efficiente

**PS II** con chl A = chl B assorbe a 680 nm e il suo centro di reazione è il P680

- **PSI e PSII funzionano da vettori di elettroni  $e^-$  :**  
Utilizzano l'en luminosa per spingere gli  $e^-$  lungo una serie di trasportatori da  $H_2O$  a NADP

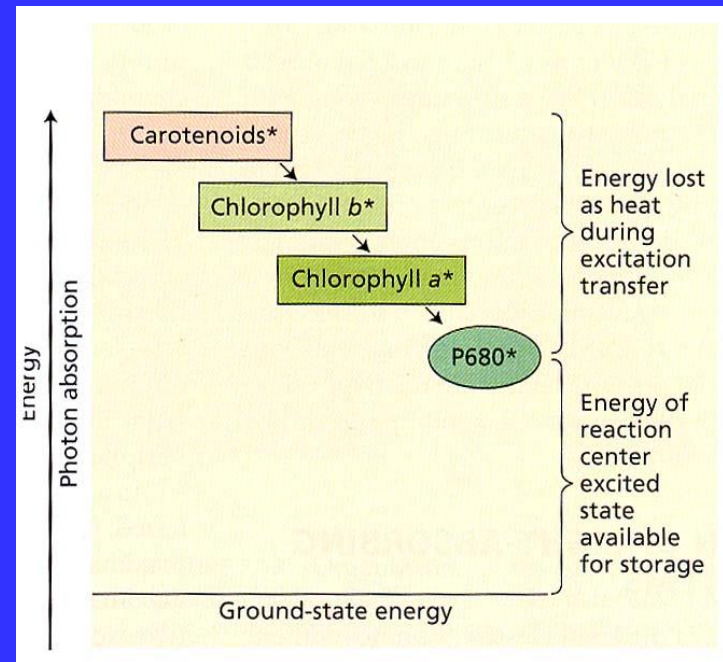
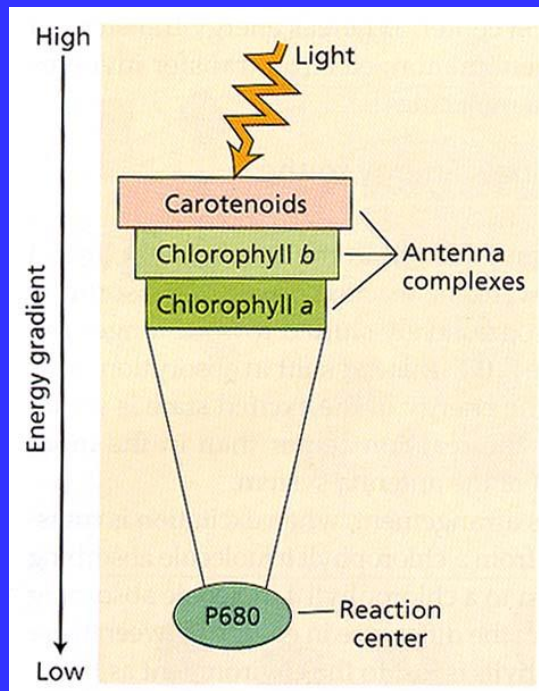
# Lo stato energetico dei pigmenti aumenta con la distanza dal centro di reazione

➔ gradiente di energia assicura il trasferimento di eccitazione fino al Centro di reazione

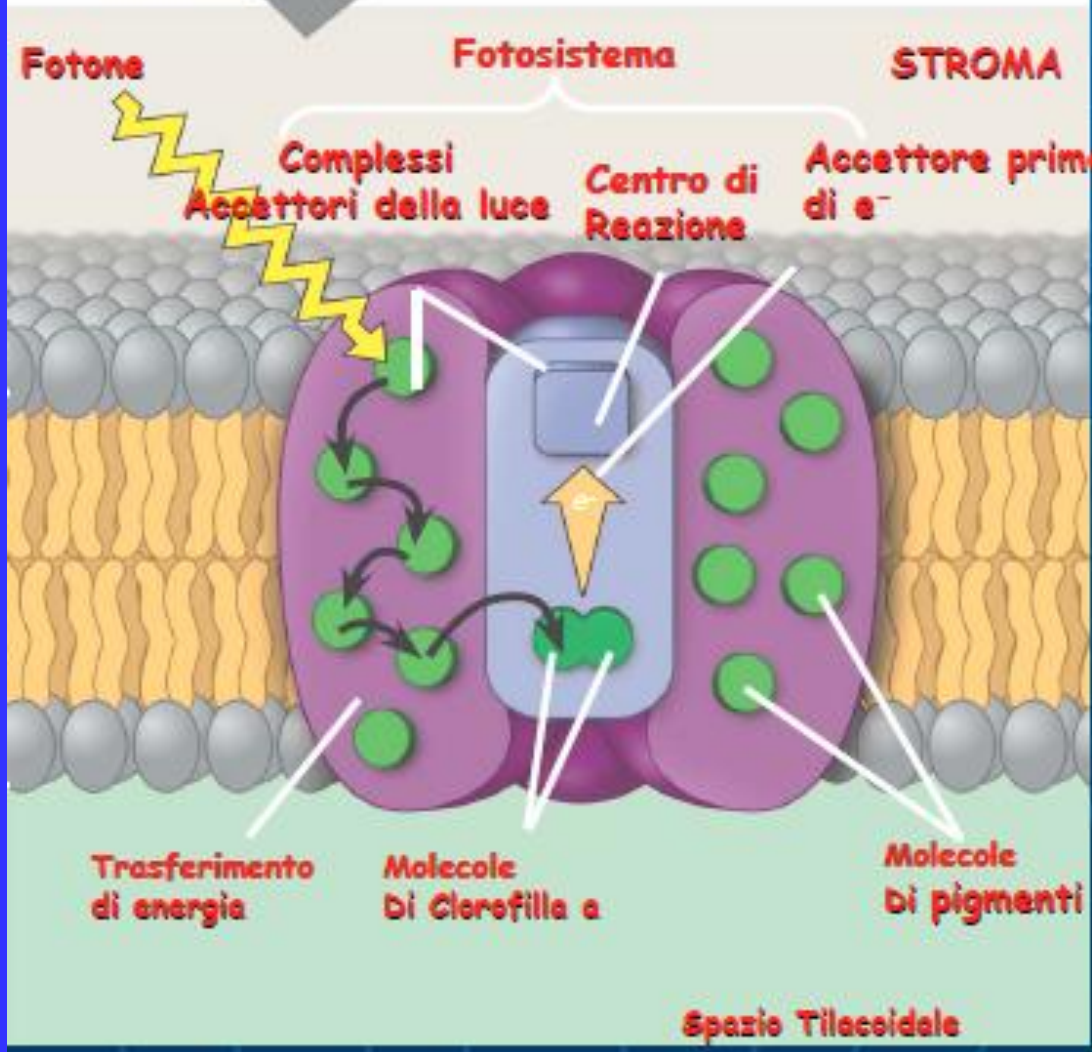
il 99% dei fotoni assorbiti dai pigmenti antenna raggiunge il centro di reazione

•L'energia persa nel trasferimento sottoforma di calore è trascurabile

**trasferimento di energia per risonanza**



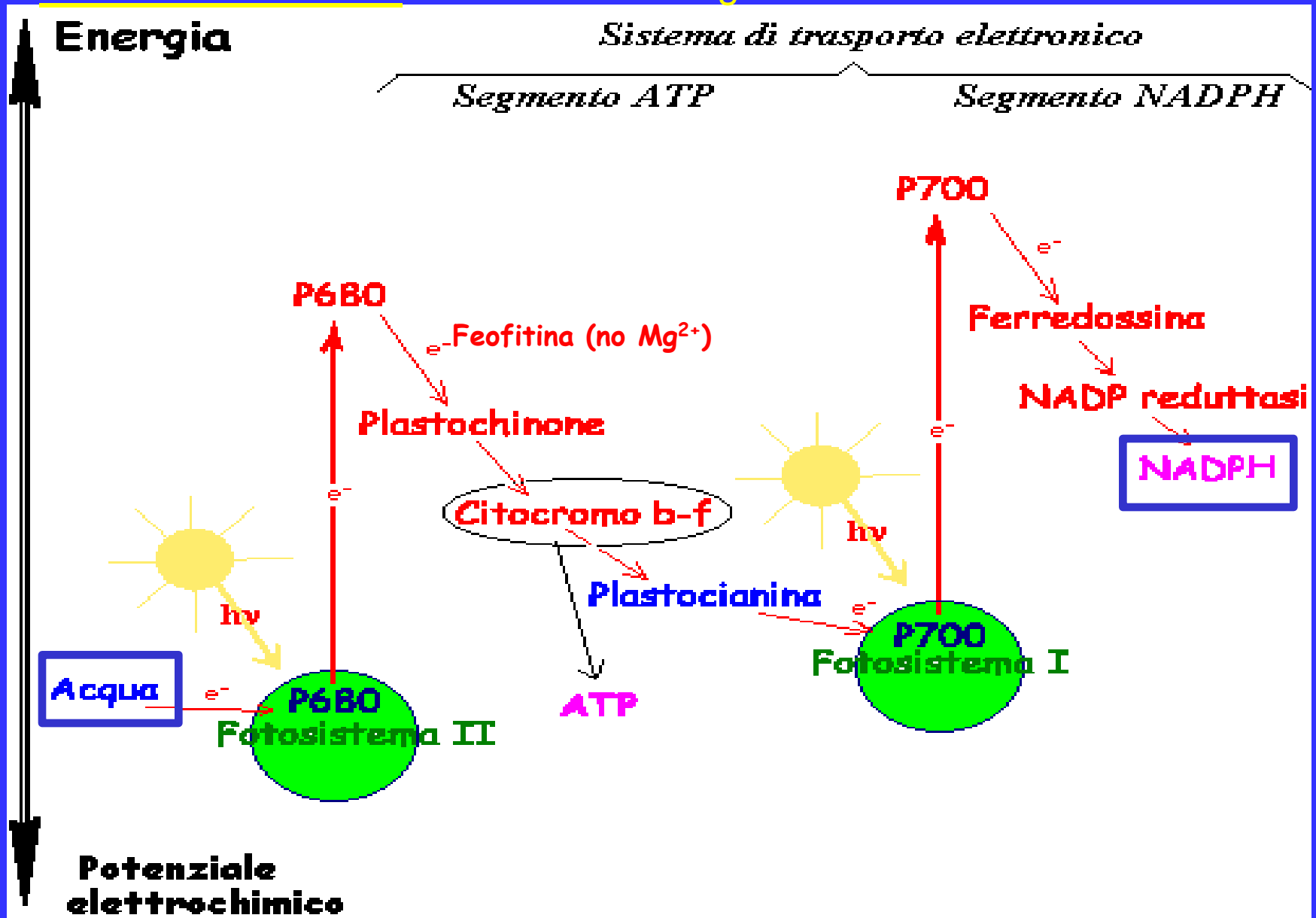
**200-300 molecole Chl per centro di reazione**  
**diverse centinaia di carotenoidi**







Lo schema Z fornisce informazioni sia di tipo cinetico che termodinamico sul movimento degli elettroni.

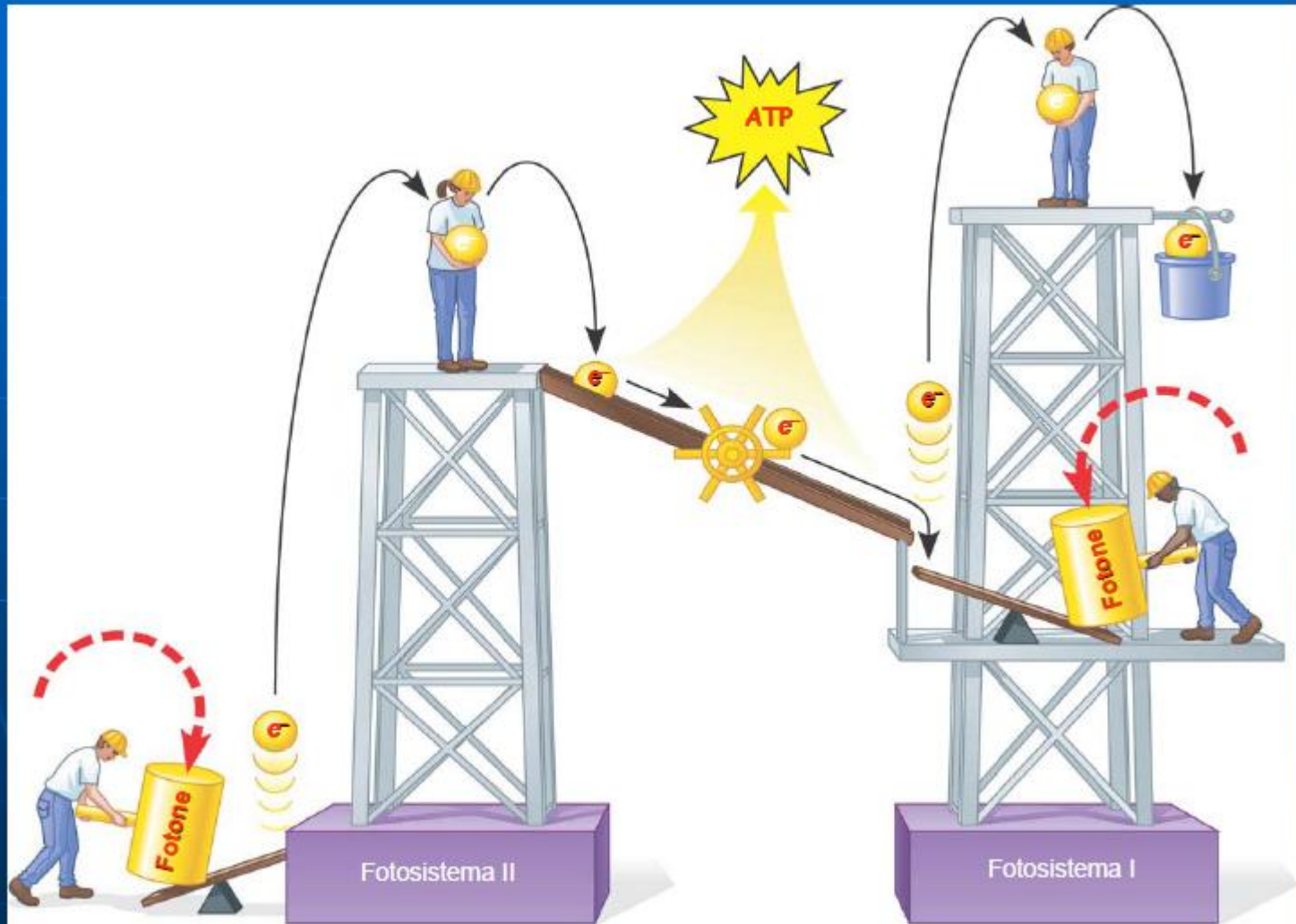


I trasportatori di e- sono sistemati verticalmente in funzione dei **potenziali redox** (tendenza a cedere e-)

*Lo schema Z è diviso in due segmenti, uno per ogni fotosistema:*

1. il primo segmento è alimentato dal fotosistema II e riguarda la **fotolisi dell'acqua** e alimenta il **gradiente protonico** contribuendo alla produzione di ATP ("**segmento ATP**"),
2. il secondo è alimentato dal fotosistema I e riguarda il destino finale degli elettroni e la **produzione di NADPH**

# SCHEMA Z



## L'evento fotochimico Iario è

trasferimento di 1 e<sup>-</sup> da Chl\* del centro di reazione

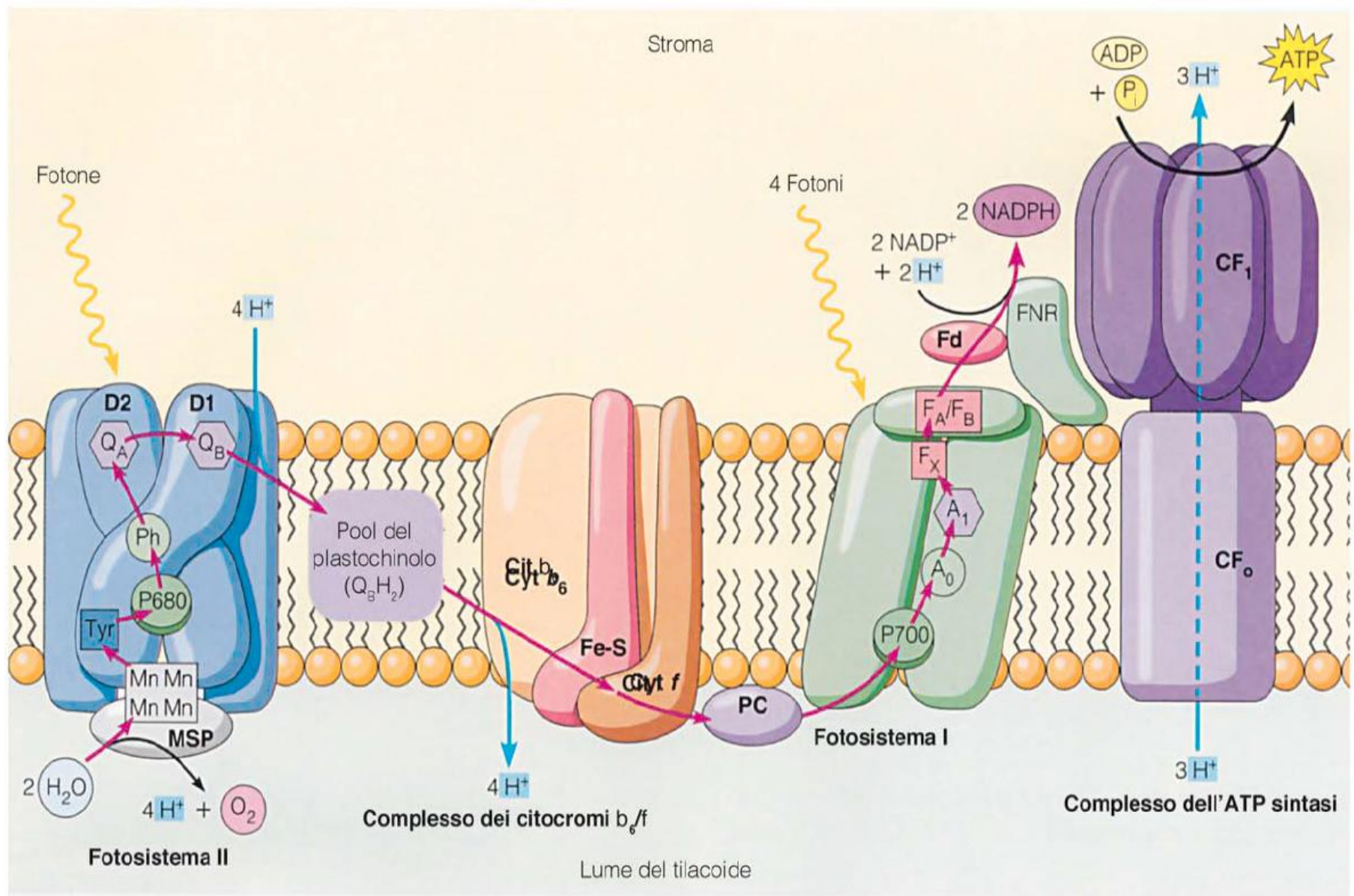
—————> a una molecola accettrice

la Chl passa a uno stato ossidato ha carica +  
può accettare 1 e<sup>-</sup> da un donatore

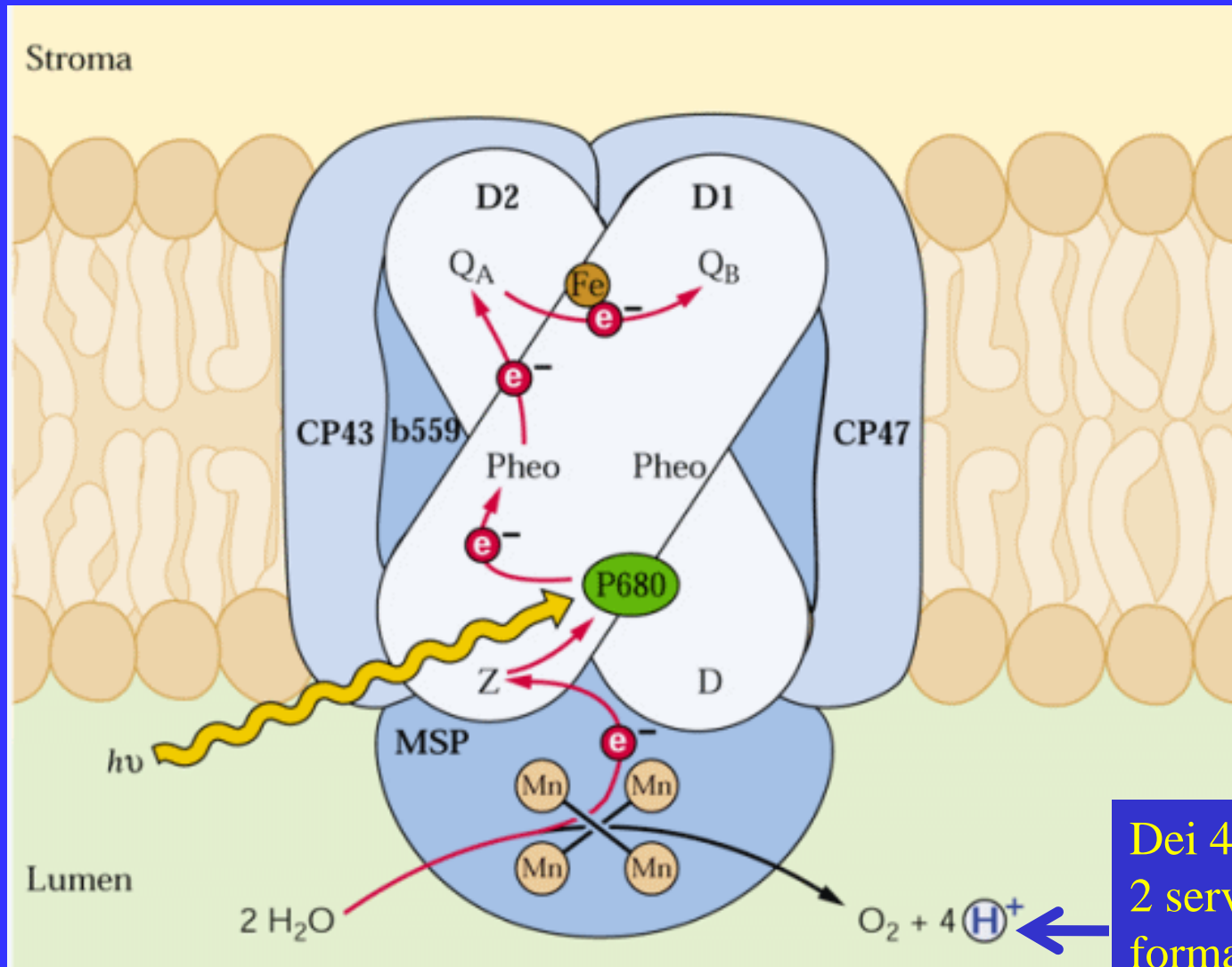
- Il donatore iniziale è l'H<sub>2</sub>O
- L'accettore finale è il NADP

**4 principali complessi proteici** operano i processi chimici della fase luminosa della fotosintesi:

**PSII, Citb6f, PSI e ATP sintetasi.**



## Modello strutturale del centro di reazione del PSII



Dei 4  $\text{H}^+$  ceduti :  
2 servono per la  
formazione di  $\text{PQH}_2$  e  
2  $\text{H}^+$  restano nel lumen

## Fotosistema II (PS II)

**Antenna del PS II:** due grossi polipeptidi trans-membrana chiamati CP43 e CP47 contenenti clorofilla a. Altre proteine accessorie (ACP) con ruolo di connessione tra complesso interno (CP) e LHC II (complesso mobile)

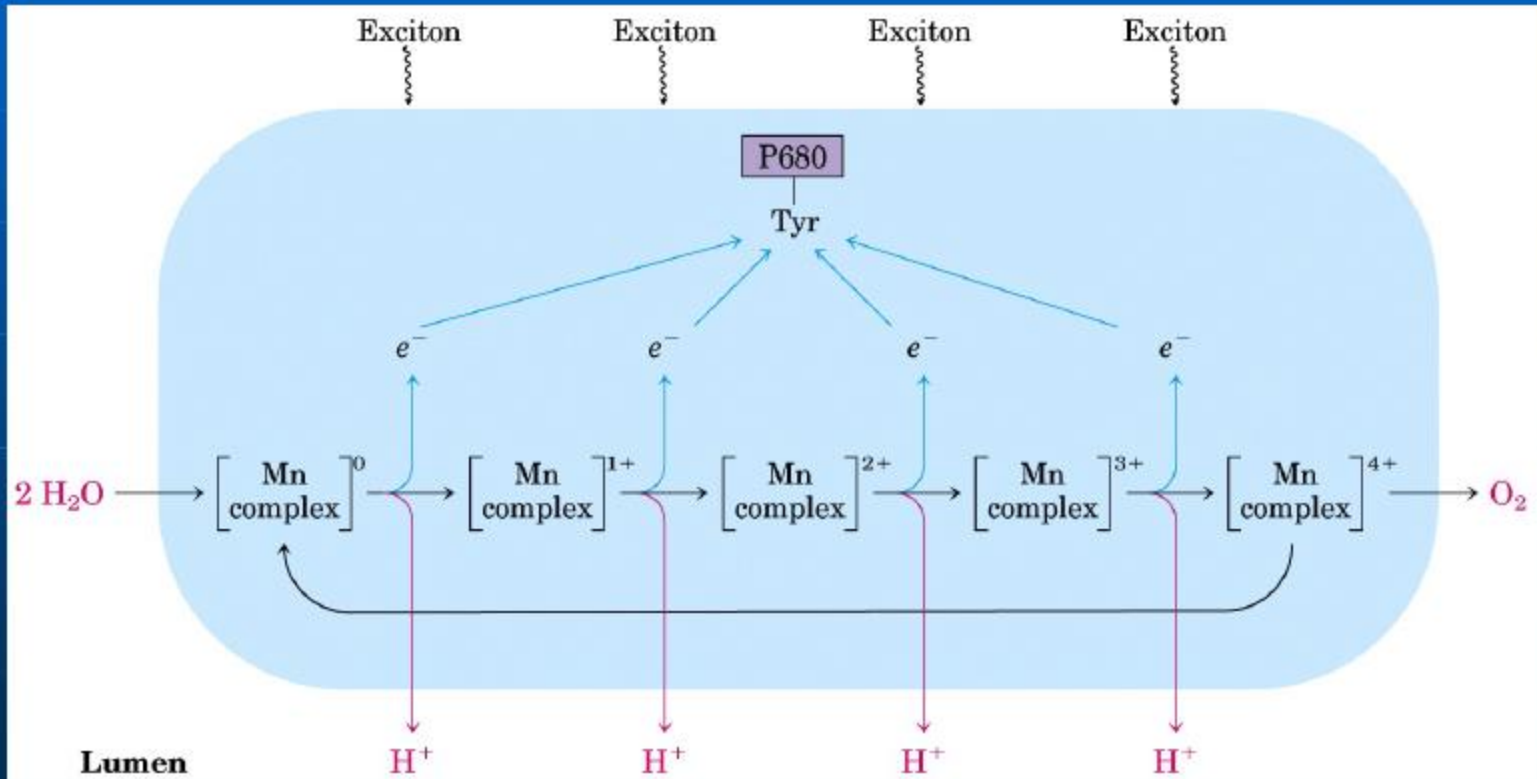
**Mn:** associato al lato luminale del tilacoide ai peptidi D1, D2, CP47. Il sito del Mn è protetto da proteine tra cui la Mn-stabilizing protein di 33kDa.

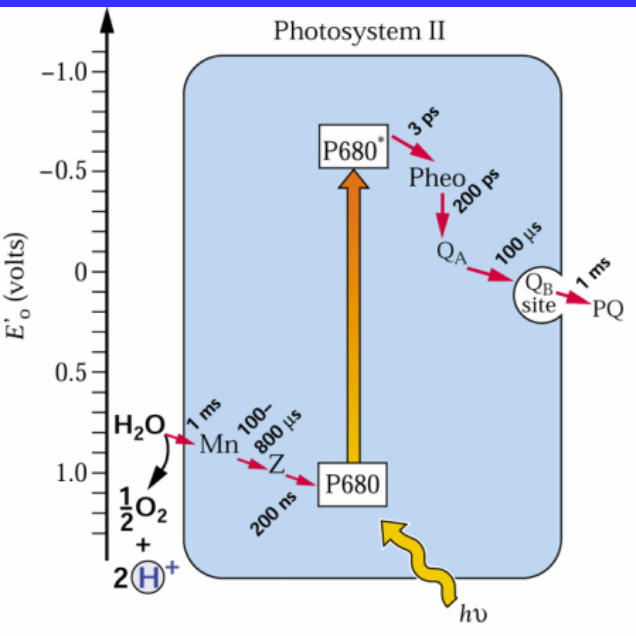
**Cit b559:** integrato nelle membrane tilacoidali, consiste di due peptidi di 4 e 9kDa con due gruppi eme a differente potenziale. È associato alle proteine D1-D2

**Polipeptidi D:** Proteina D1 di 32kDa e D2 sono integrali della membrana tilacoidale. D1 contiene il P680, la feofitina e il sito per l'accettore chinonico secondario QB. D1 Condivide con D2 il sito per QA.



# COMPLESSO CHE SCINDE L'H<sub>2</sub>O





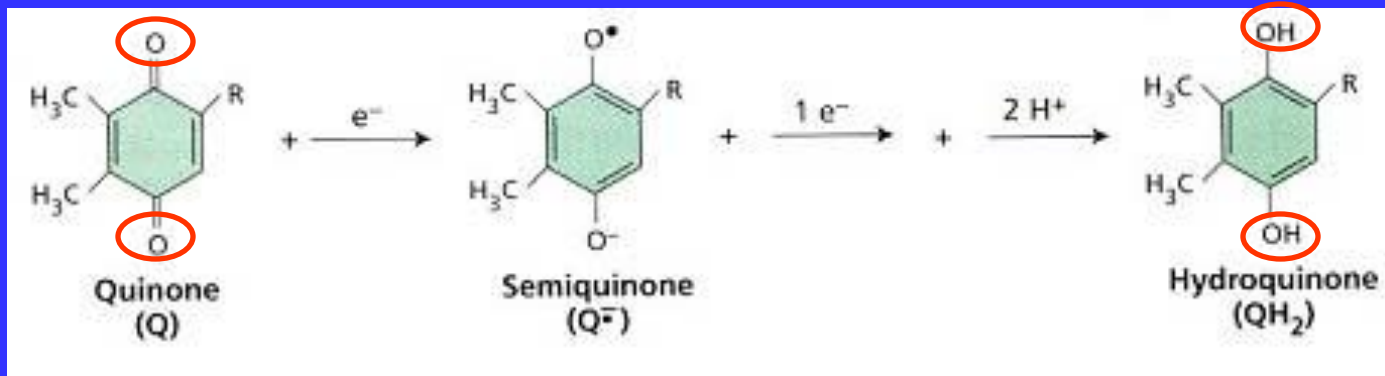
un I° elettrone è trasferito dalla feofitina a  $Q_A \rightarrow Q_A^-$   
(plastosemichinone)

l'elettrone passa da  $Q_A^-$  a  $Q_B \rightarrow Q_A$  e  $Q_B^-$

un II° elettrone passa da feofitina a  
 $Q_A$  diventa  $Q_A^-$

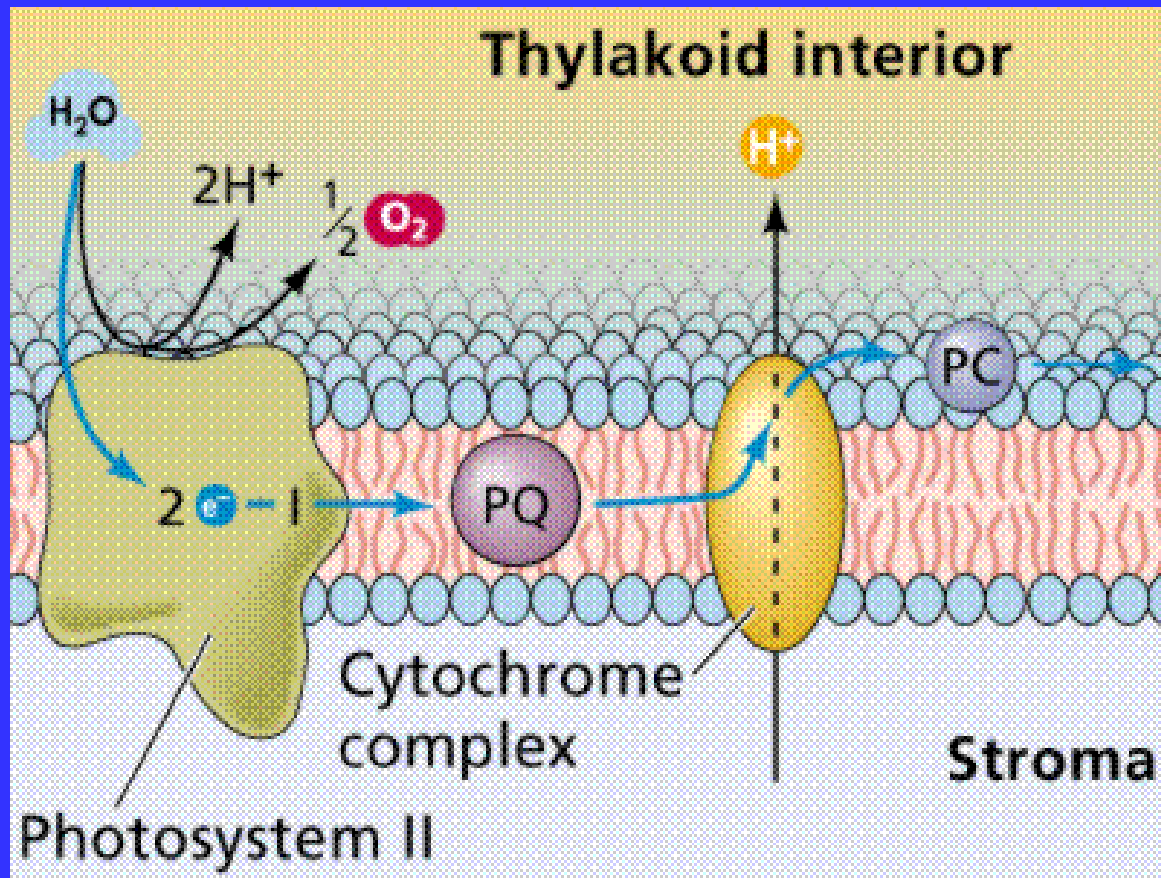
l'elettrone passa da  $Q_A^-$  a  $Q_B^- \rightarrow Q_B^{2-}$

$Q_B^{2-} + 2H^+ \rightarrow Q_BH_2$  (plastoidrochinone  
o plastochinolo)

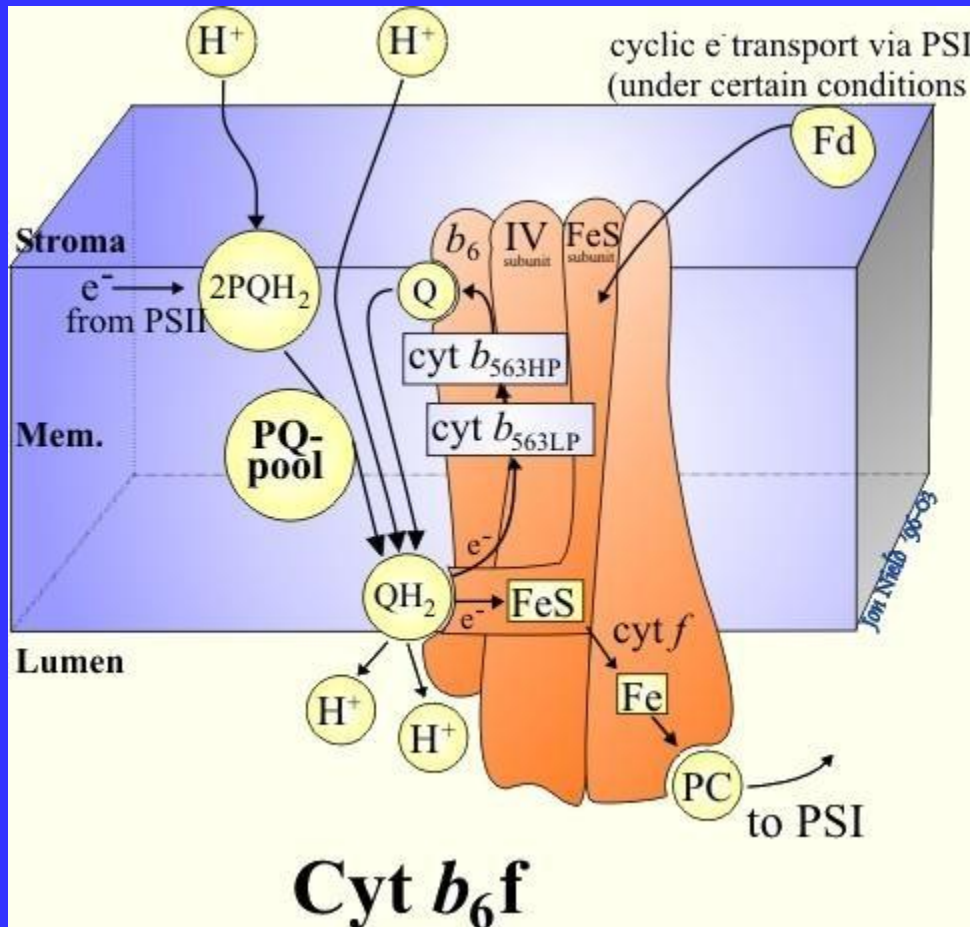


$Q_BH_2$  (mobile)  $\rightarrow$

Trasferimento dal PS II al PS I  
attraverso il complesso cyt b6-f

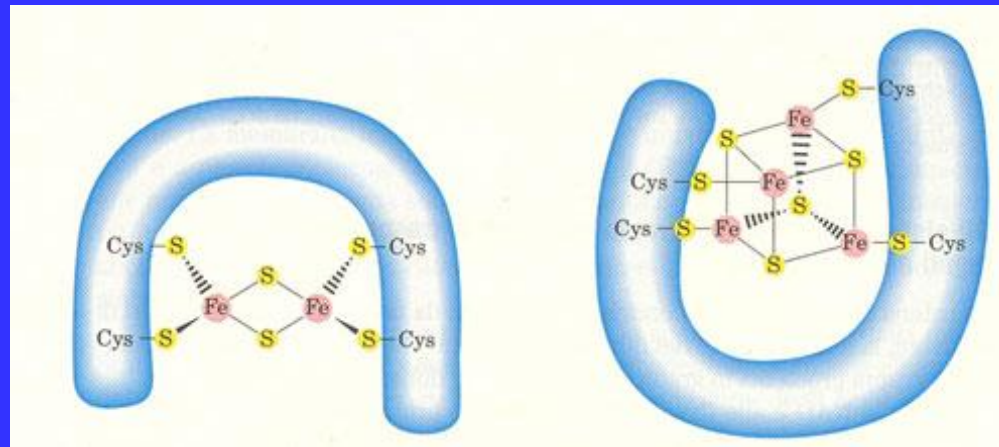
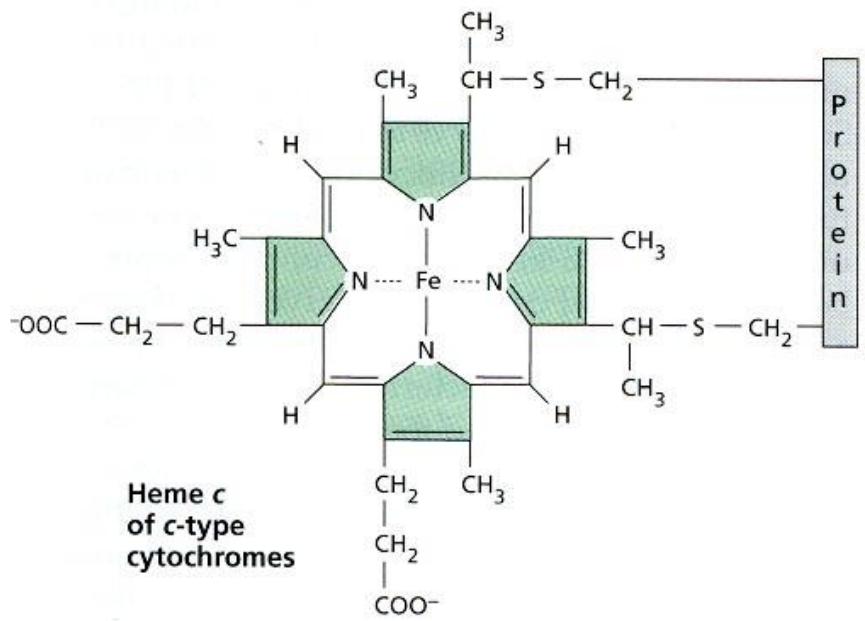
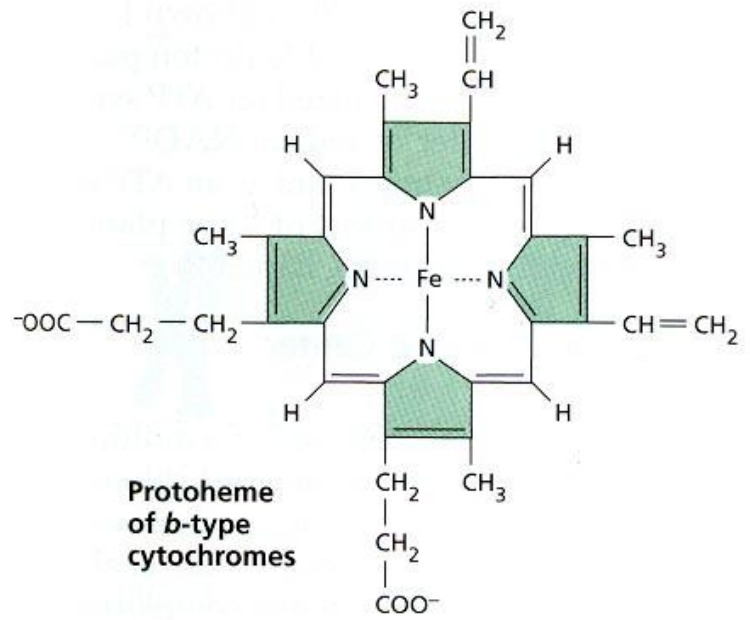


# CITOCROMO *b6f*



contiene 4 carriers di  
elettroni:

1. **Citocromo di tipo b**  
(*cyt b<sub>6</sub>* due gruppi eme)
2. **Citocromo di tipo c**  
(*cyt f* un gruppo eme)
3. **Proteina di Rieske**  
(gruppo FeS)
4. **Plastocianina**= proteina  
solubile contenente rame



## Proteine Fe-S

# CICLO Q

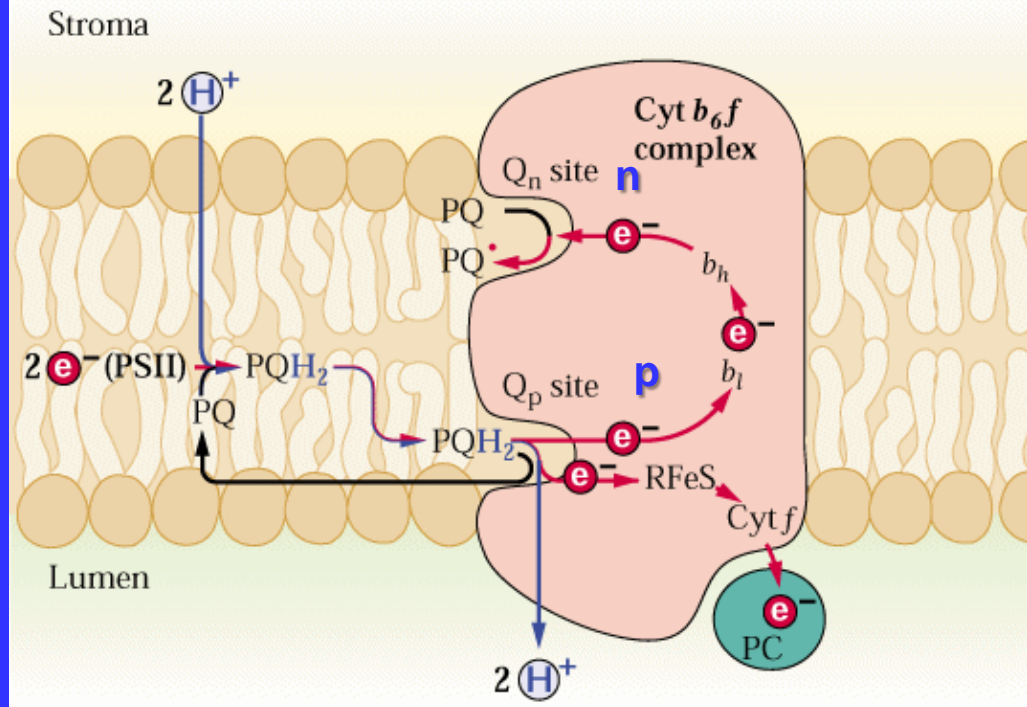
## ossidazione plastoidrochinone

un elettrone va verso il PS I

Ogni PC trasporta 1 e- per volta.

un elettrone innesca un processo ciclico

(A) First turnover



I° PQH<sub>2</sub>:

Lato p

1° e<sup>-</sup> : FeS<sub>R</sub> → cit f → PC → P700 (PSI)

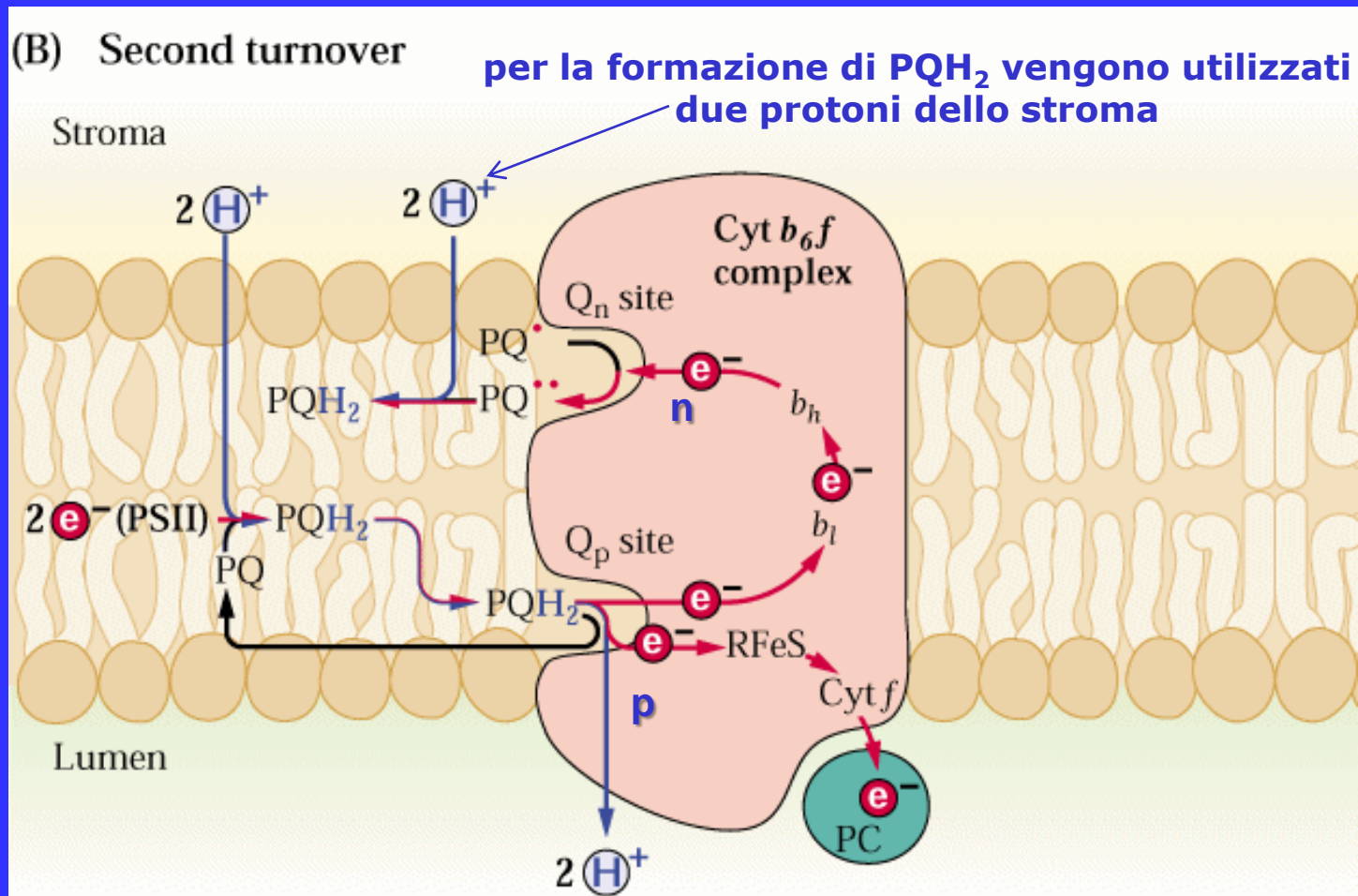
Lato n

2° e<sup>-</sup> : cit b<sub>6</sub> (1) → cit b<sub>6</sub> (2) → PQ

↓  
PQ<sup>-</sup>

semichinone

II°  $PQH_2$  da PSII  $\longrightarrow$   $e^-$  per ridurre semichinone  $PQ$  al sito n



Nel flusso elettronico attraverso il

**complesso citocromo b6-f :**

- **1 e-** è trasferito al PS I tramite una catena lineare di trasporto di elettroni , fino alla Plastocianina ( PC) = proteina che va a ridurre il P700 del PSI.  
Ogni PC trasporta 1 e- per volta
- **1 e-** va incontro ad un processo ciclico che aumenta il numero di H + pompati per ogni e- rispetto alla semplice sequenza lineare

**In totale 4 H+** vengono trasferiti

dalla faccia stromatica  al lume del tilacoide



***Generazione del potenziale elettrochimico :***

*diversa concentrazione degli H+ sui 2 lati della membrana*

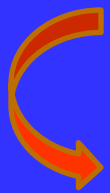
L'energia ottenuta da tale potenziale  ***sintesi di ATP***



- Nel sito **n** l'e<sup>-</sup> riduce il **semichinone PQ<sup>-</sup>** a **PQH<sub>2</sub>**
- Il **PQH<sub>2</sub>** diffonde dal sito **n** al sito **P** e può venire nuovamente ossidato dal centro **FeS di Rieske**, iniziando così un nuovo ciclo.

Il **ciclo Q** si completa con l'ossidazione della **II<sup>a</sup> molecola di PQH<sub>2</sub>** al sito **P** e i **2 H<sup>+</sup>** liberati nel lume

**Il complesso citocromo B6f deve girare 2 volte per ogni reazione**



**PQ** → **PQH<sub>2</sub>** al sito **n**

*interazione con 2 molecole di PQ provenienti da PSII*

### L'esistenza del ciclo Q:

- aumenta di 2 H<sup>+</sup> per ogni coppia di e<sup>-</sup> il numero di H<sup>+</sup> pompato dallo stroma nel lume, favorendo il gradiente elettrochimico
- Giustifica l'esistenza dei 2 cit b<sub>6</sub>

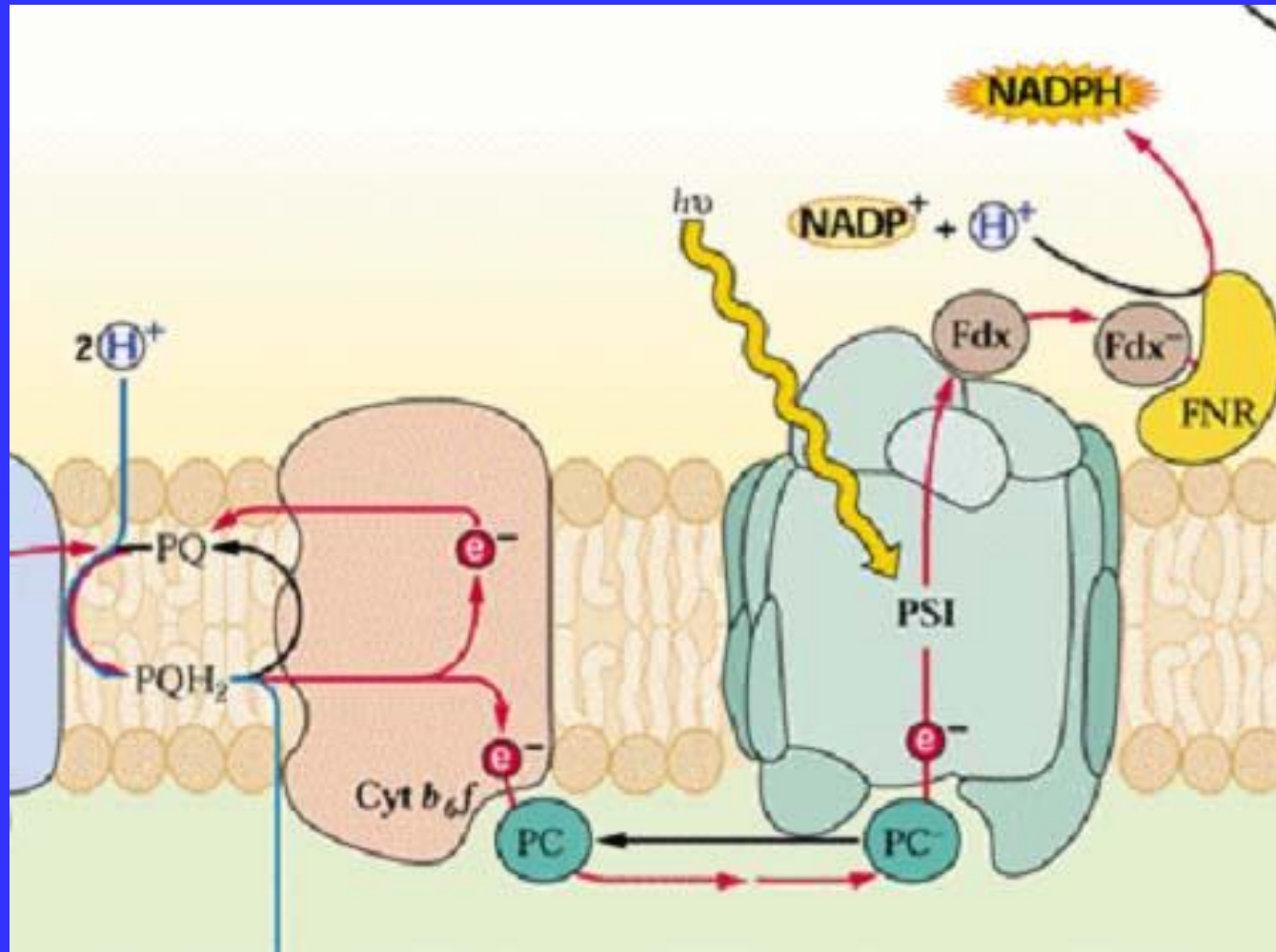
In conclusione  $2 e^-$  vengono trasferiti al PS I mediante



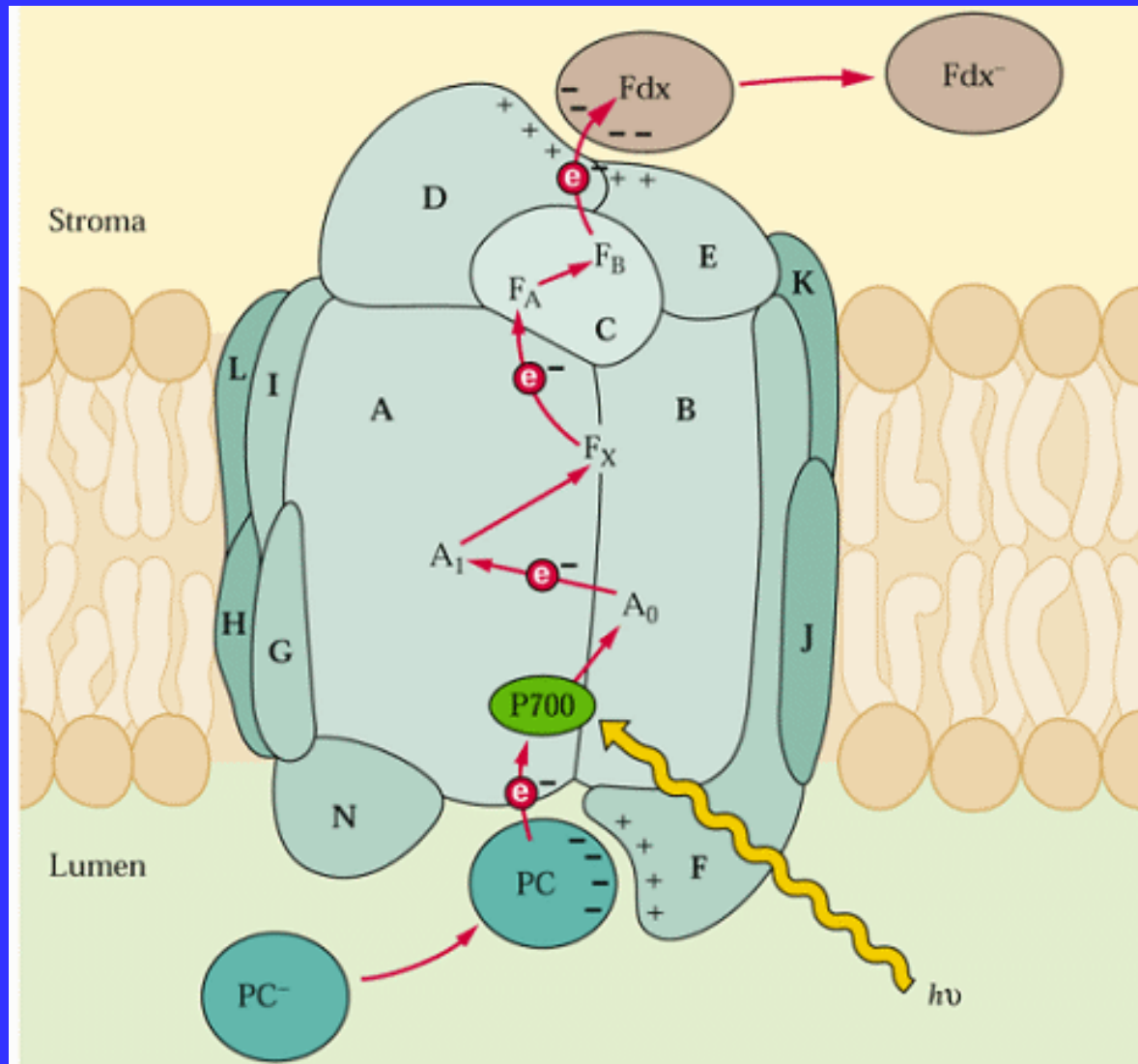
inoltre :

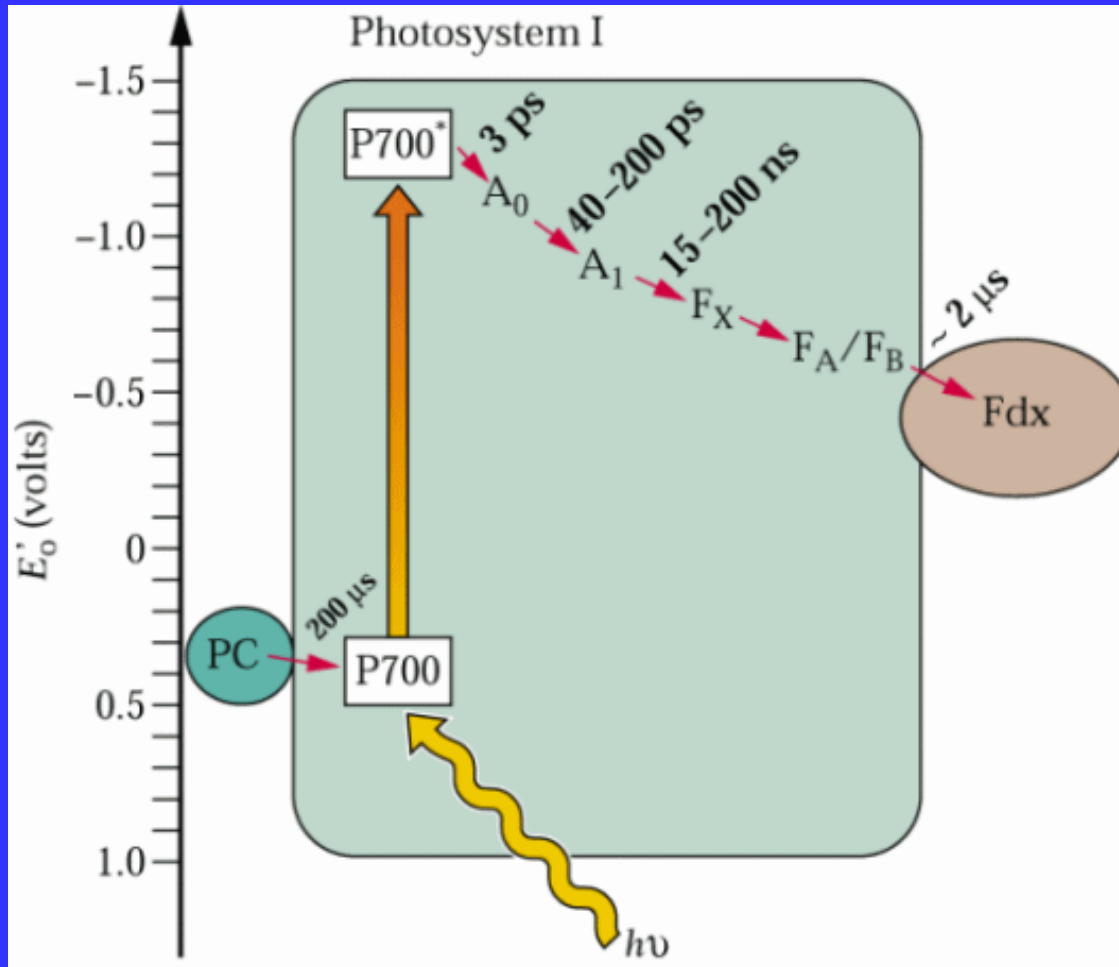


## Dalla plastocianina al fotosistema I



# Modello strutturale del centro di reazione del PSI





*ferredossina*  
*proteina solubile Fe-S*

**il PS-I funziona come  
 una**

**plastocianina-  
 ferredossina**

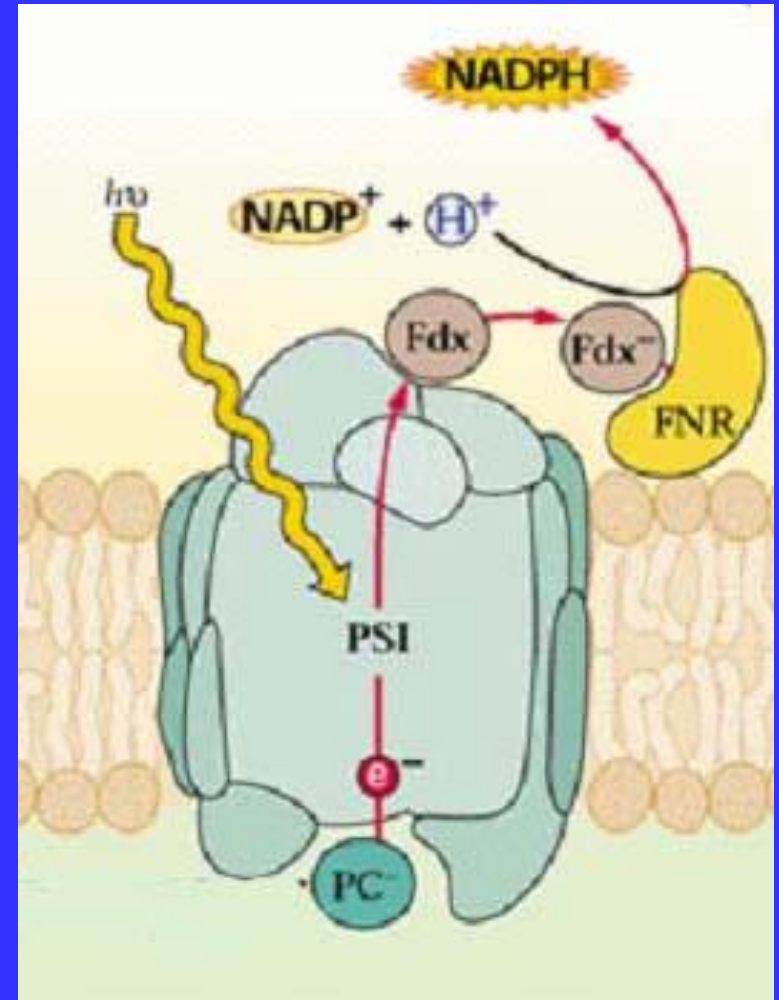
**ossidoreduttasi  
 luce-dipendente**

la ferredossina non trasferisce gli elettroni  
direttamente al **NADP<sup>+</sup>**

ma all'enzima  
**FNR**

**ferredossina-NADP<sup>+</sup> reduttasi**  
che trasferisce i due elettroni al  
**NADP<sup>+</sup>**

durante la riduzione del  
**NADP<sup>+</sup> → NADPH**  
un protone viene prelevato dallo  
stroma



Lungo una catena di trasportatori fino al



Il **P700** resta con un buco elettronico:

l'e<sup>-</sup> viene fornito dalla catena di trasportatori da **PSII a PSI**

L'e<sup>-</sup> per il P680 deriva da 1 molecola H<sub>2</sub>O con liberazione di O<sub>2</sub>



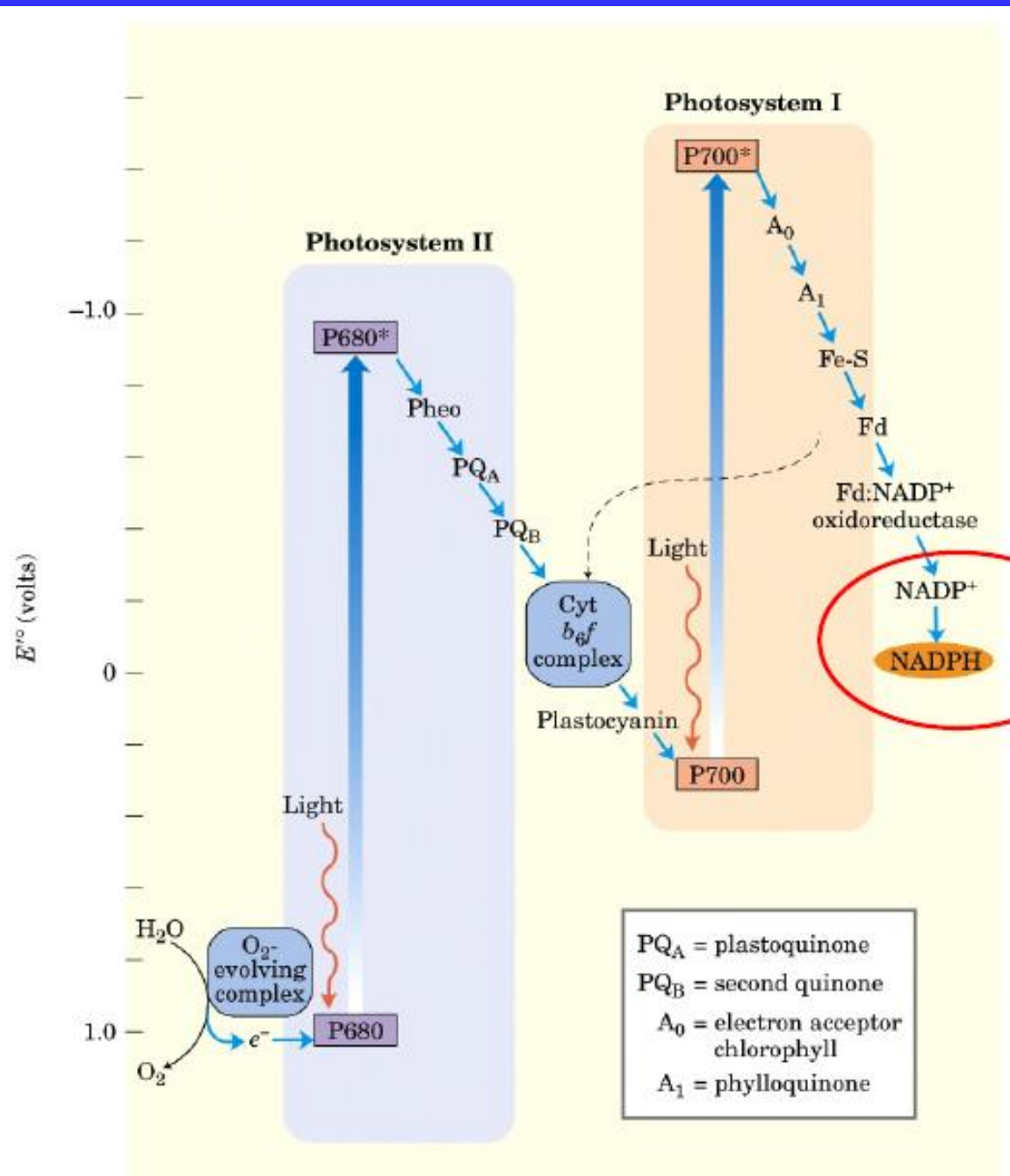
- 2 quanti di luce vengono assorbiti per il passaggio di 1 e<sup>-</sup>:

—————> 1 quanto per ogni PS

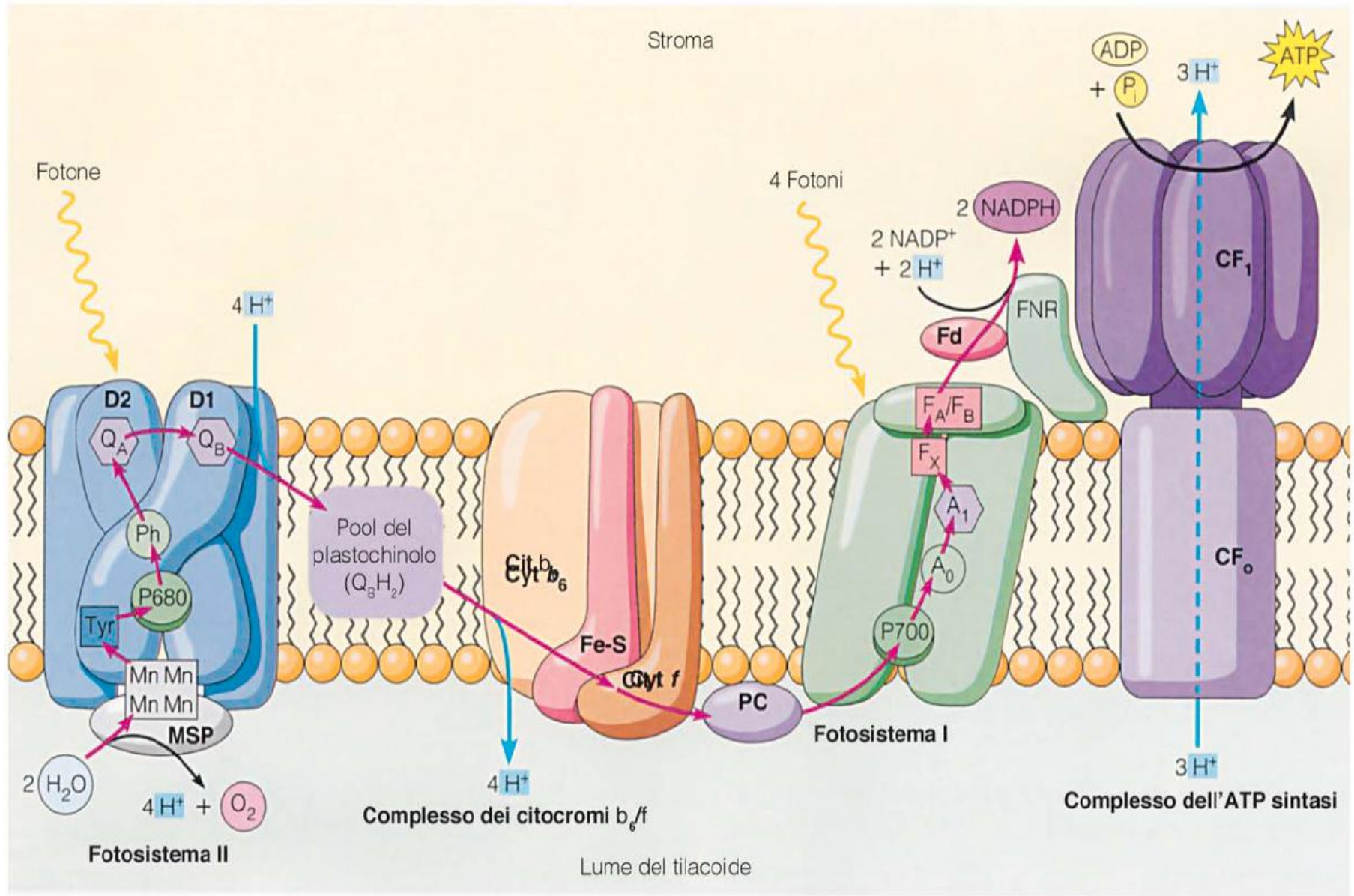
*1 molecola di O<sub>2</sub> necessita di 4 e<sup>-</sup> da 2 H<sub>2</sub>O e 2 NADP*

*8 quanti di luce : 4 per ogni fotosistema*

# SCHEMA Z







Oltre l'energia accumulata come **NADPH**,

parte dell'energia fotonica viene catturata sottoforma di

**legame fosfato ad alta energia** nelle molecola di **ATP** nel processo di

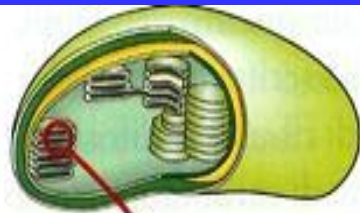
## **FOTOFOSFORILAZIONE**

**Durante il trasporto di elettroni è associato un trasporto di protoni:**

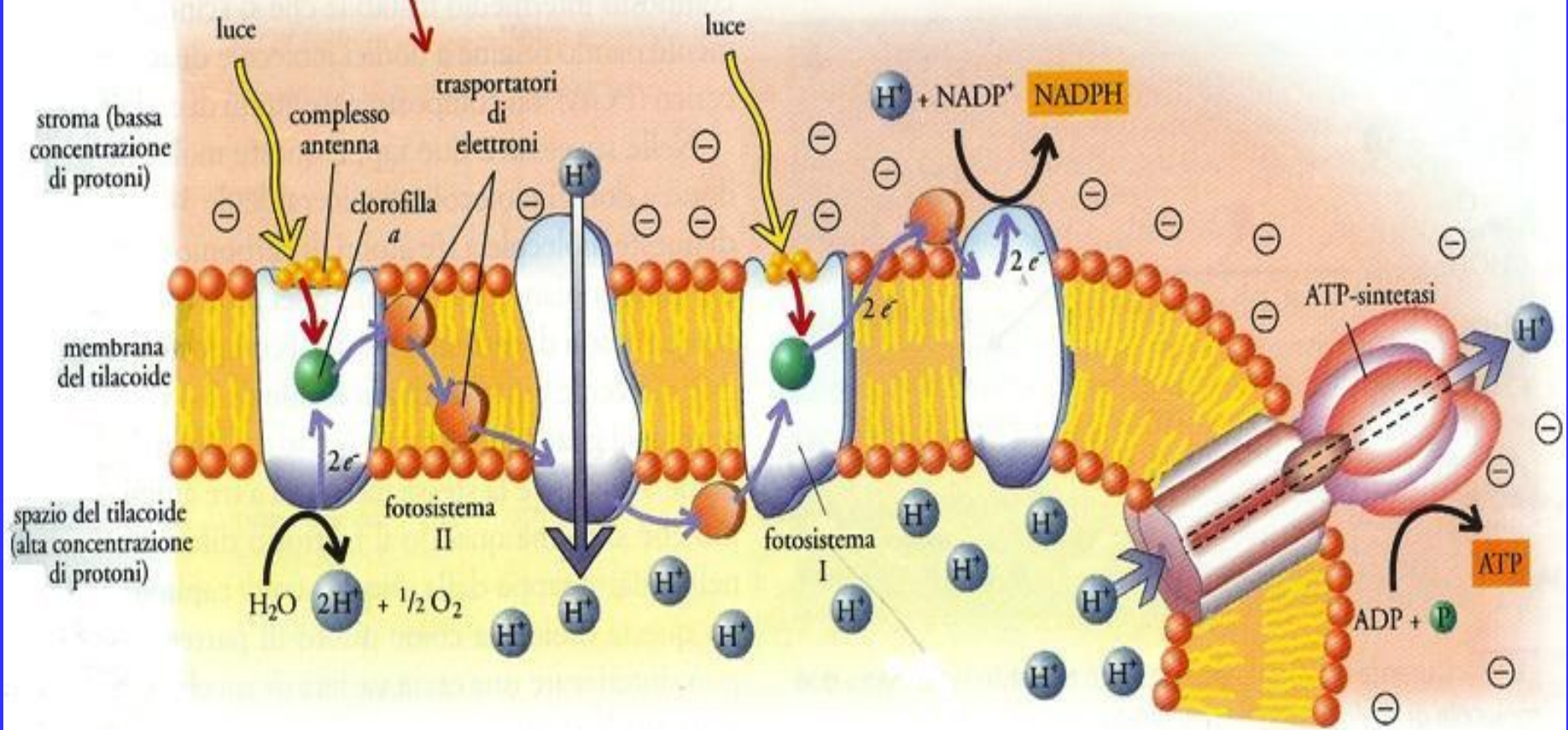
- Lo stroma diventa più alcalino
- Il lume diventa più acido

**Il gradiente di pH consente la fotofosforilazione**

*I tilacoidi non sono impermeabili agli  $H^+$   
tranne quando sono trasportati dall'ATP-Sintetasi*



**9.10** Disposizione dei fotosistemi I e II e del complesso di enzimi ATP-sintetasi all'interno della membrana di un tilacoide.



**L'ATP-SINTETASI** è un grosso complesso enzimatico

Formato da 2 parti:

1. **CF<sub>0</sub>** porzione idrofobica legata alla membrana

1. **CF<sub>1</sub>** porzione sorgente nello stroma formata da polipeptidi di tipo **α e β**

I siti catalitici sono sui siti **β**

I siti **α** hanno funzioni regolatrici

**CF<sub>0</sub>** = canale trans-membrana

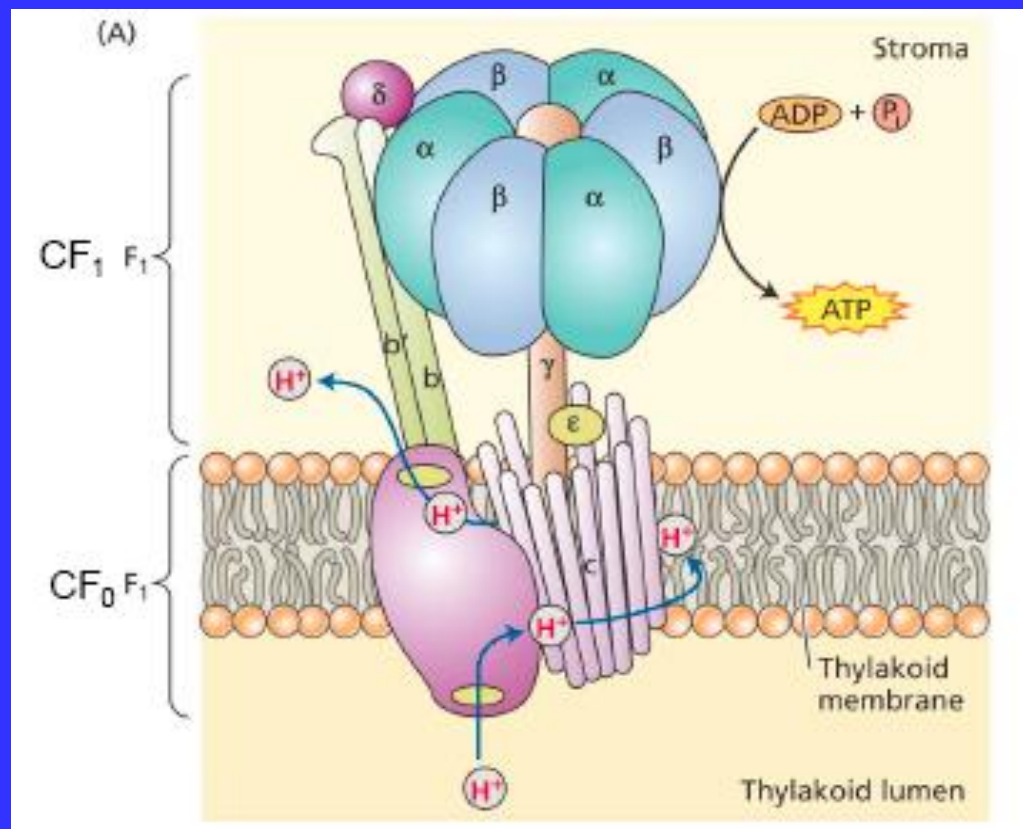
attraverso il quale passano gli H<sup>+</sup>

Il trasporto di H<sup>+</sup> provoca **modificazioni strutturali** nella

**ATP-Sintetasi**



**Legame tra ADP + Pi**

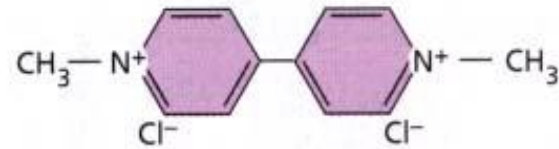


# Alcuni erbicidi bloccano il trasporto fotosintetico degli elettroni

(A)

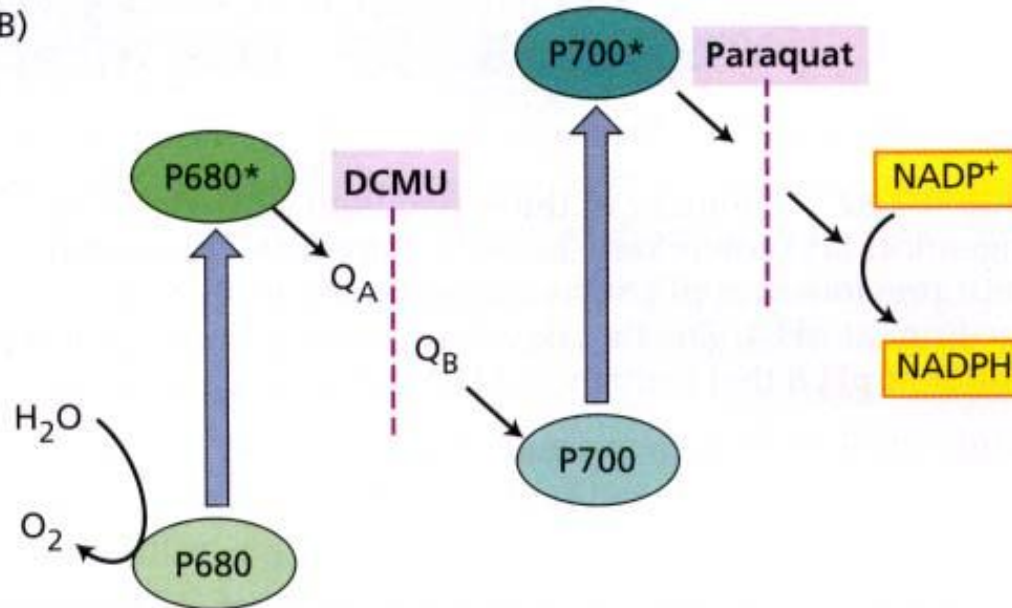


**DCMU (diuron)**  
(dichlorophenyl-dimethylurea)



**Paraquat**  
(methyl viologen)

(B)

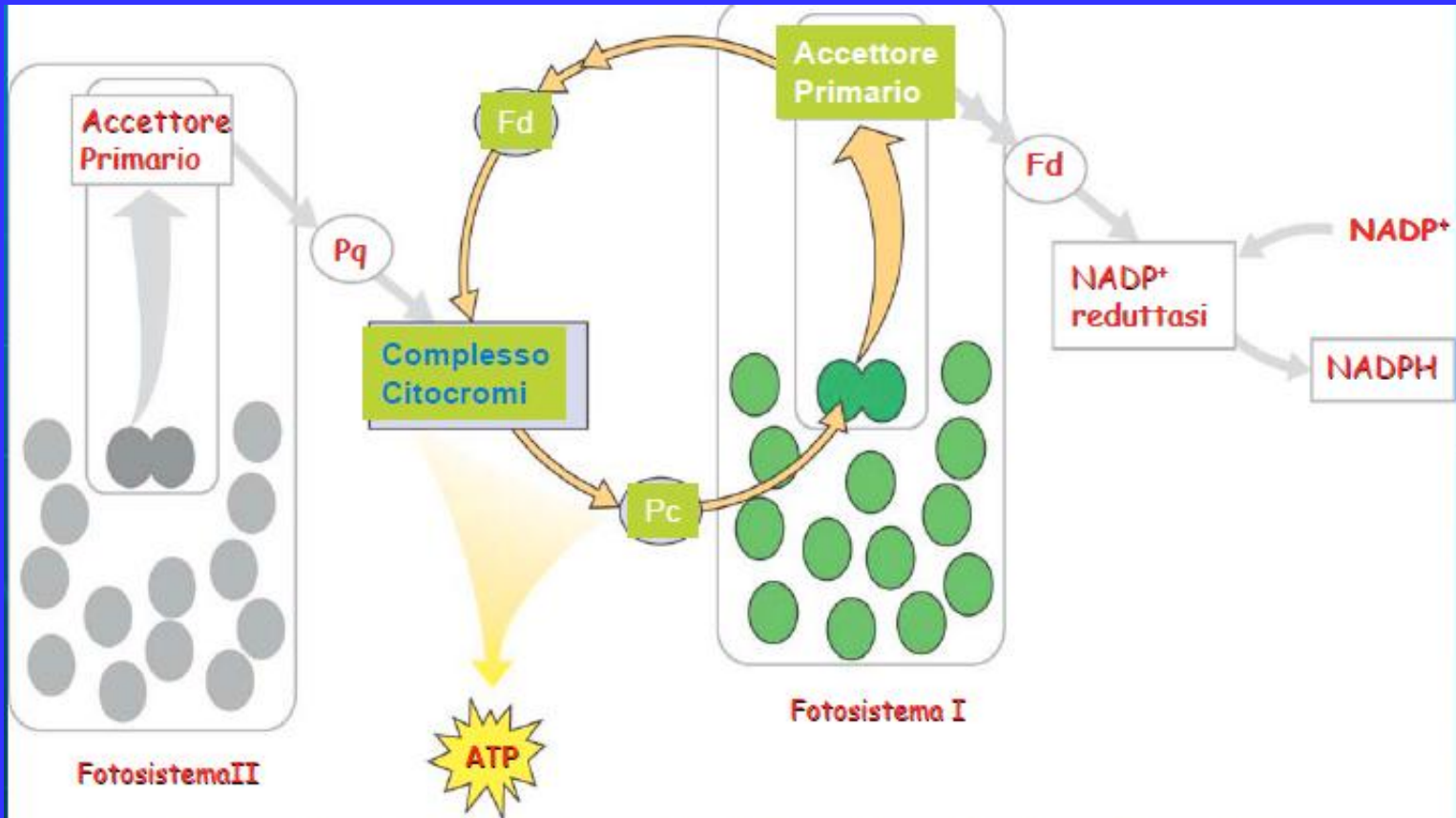


esiste anche una catena di trasporto ciclico di elettroni

Il PSI riduce la Fdx

$Fdx_{red}$  riduce

il PQ  $\longrightarrow$  PQH<sub>2</sub> del cit *b<sub>6</sub>f*  $\longrightarrow$  SI ATP  
NO NADPH



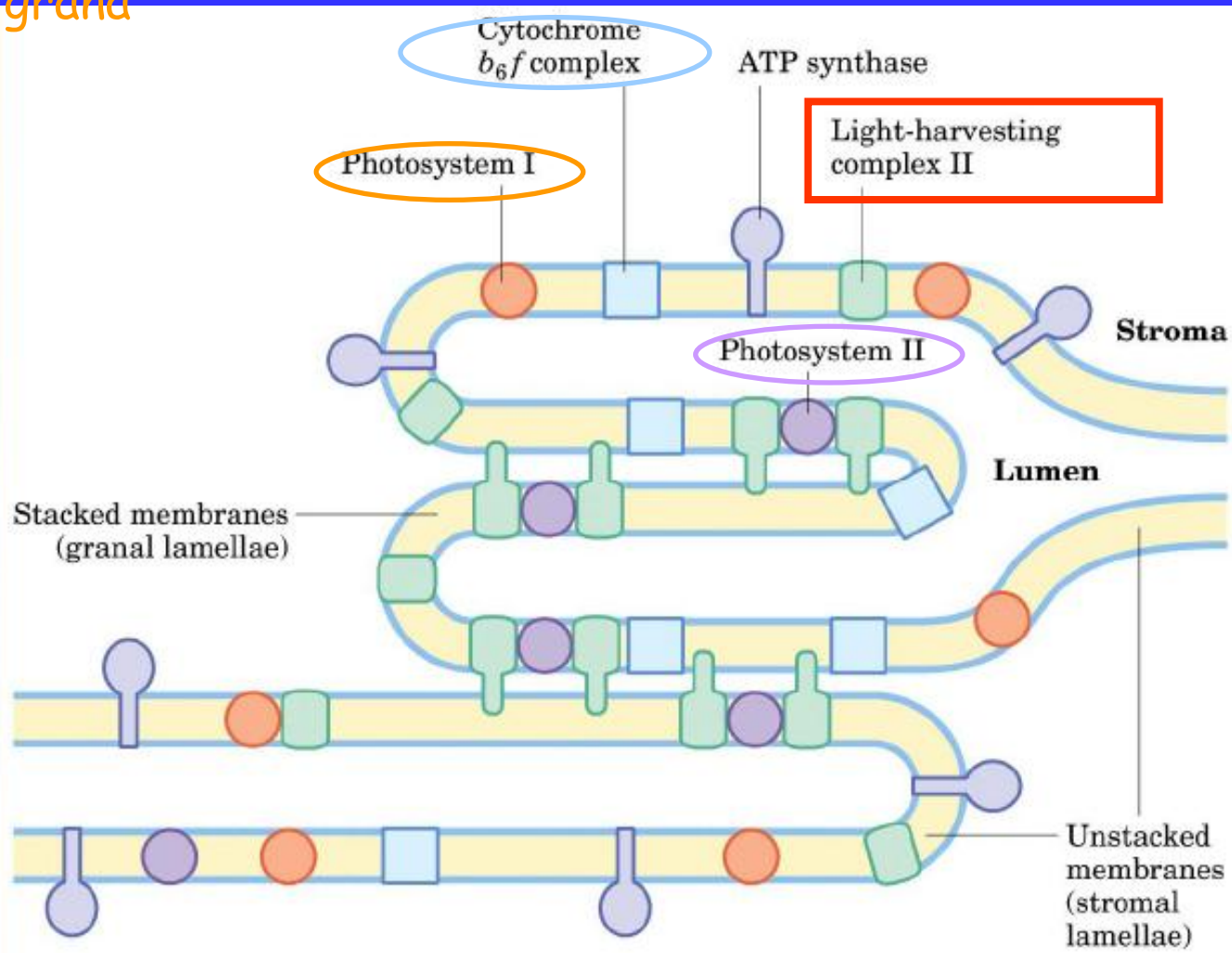
*è utilizzato solo il PSI  
il PSII non funziona*

**In condizioni particolari:**

- **Piante sottobosco o luce debole**
- **Se la fissazione di CO<sub>2</sub> richiede apporto addizionale di ATP**
- **Abbondanza di NADPH**

## Organizzazione della membrana tilacoidale :

- Il complesso B<sub>6</sub>f è distribuito in modo uniforme
- Il PS II è localizzato nei tratti vicini delle lamelle dei grana
- Il PSI è localizzato nelle lamelle stromatiche e sui bordi delle lamelle dei grana

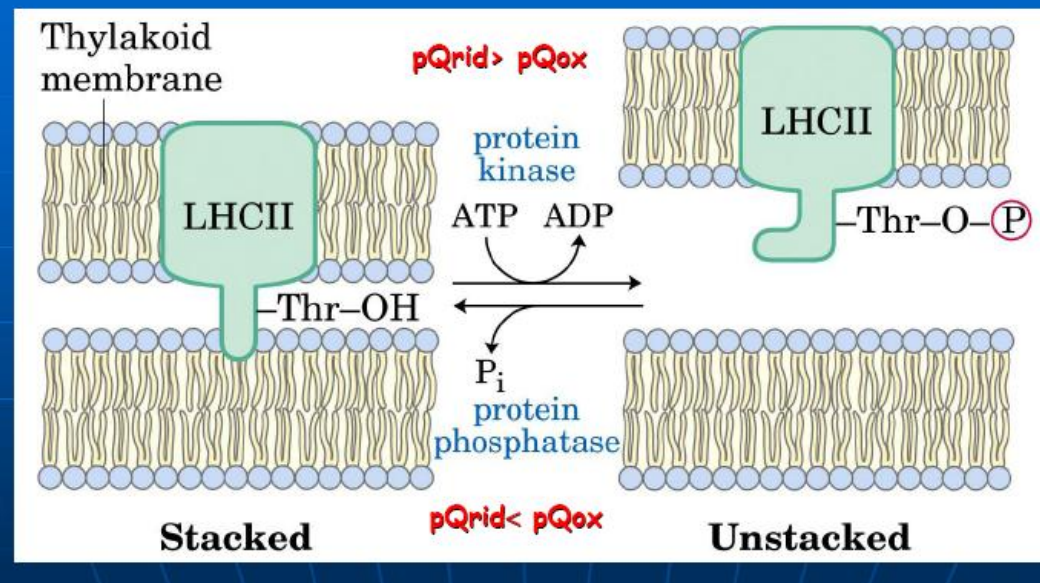




# Regolazione e funzionalita' del PS II

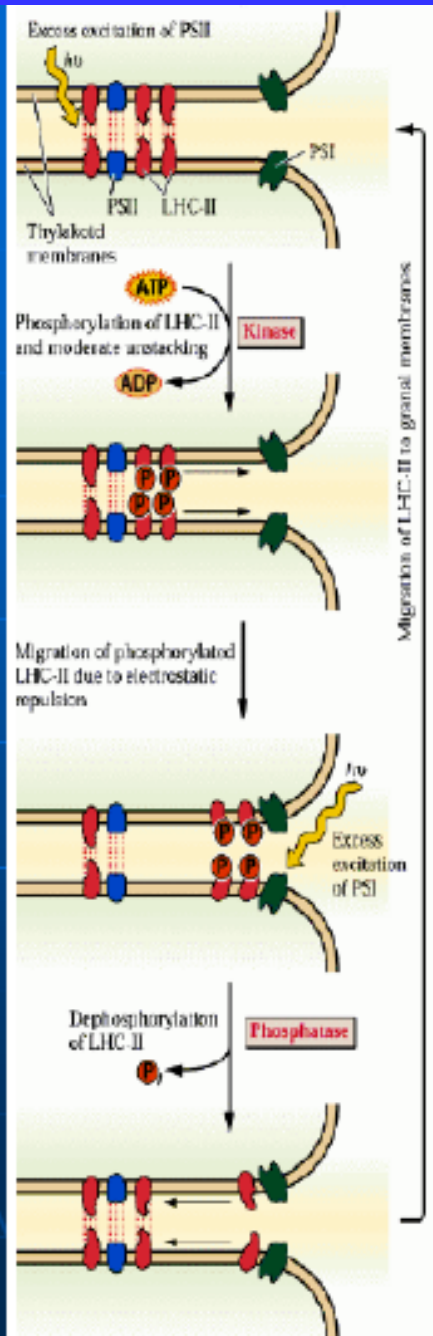
Nel caso in cui QA rimane ridotto per eccessiva illuminazione o mancato funzionamento del PS I, si osserva una fosforilazione di proteine sul versante stromatico del tilacoide.

slittamento del complesso LCH II dal PS II al PS I



$$Q_{rid} > Q_{ox}$$

Diminuiscono le attivita' collegate con il PS II, aumenta l'antenna e l'attivita' di PS I



I complessi LCH hanno una struttura che garantisce il collegamento fra le membrane tilacoidali.

Essi possono muoversi all'interno della membrana per mantenere efficiente la fotosintesi