

LA FOTOSINTESI

Il processo della fotosintesi è tipico degli esseri viventi autotrofi: alla base di tutto c'è la trasformazione dell'energia radiante (elettromagnetica) del Sole in energia chimica potenziale, accumulata nei legami chimici della molecola del glucosio o dei suoi composti disaccaridi (maltosio, saccarosio) o dei suoi polisaccaridi (amido, cellulosa, amilosio).

Nel 1780 il chimico inglese Joseph Priestley (1733-1804) aveva scoperto che le piante, durante il loro ciclo vitale, producevano ossigeno.

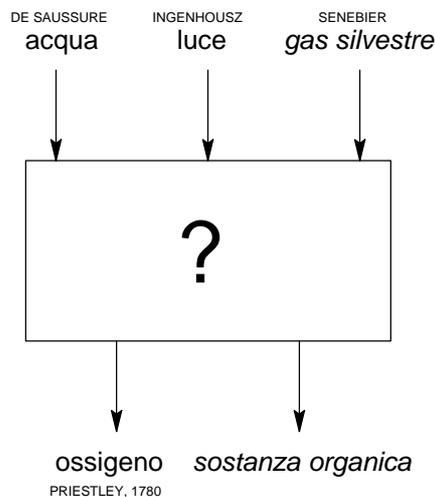
Infatti, accendendo una candela in un ambiente chiuso, ad esempio sotto una campana di vetro a tenuta ermetica, si osserva che essa si spegne piuttosto velocemente: noi sappiamo che si spegne perché viene consumato tutto l'ossigeno presente come molecola O_2 .

Se mettiamo sotto la stessa campana un piccolo animale da laboratorio (es. una cavia) osserviamo che esso muore, dopo un periodo di tempo piuttosto limitato.

Priestley, perfezionò ulteriormente l'esperimento: avendo posto una pianta di menta ed un topolino sotto la campana di vetro capovolta e immersa parzialmente in una bacinella d'acqua, constatò che il topolino sopravviveva anche dopo alcuni giorni.

Sostituendo il topolino con una candela accesa e ripetendo l'esperienza, osservò che la candela rimaneva accesa per un tempo molto più lungo rispetto a quando la pianta di menta non era presente.

E, come detto, ricavò un'importante conseguenza: le piante producono ossigeno e quest'ossigeno permette la vita al topolino o il permanere della fiamma accesa.



In seguito, il medico olandese Jan Ingenhousz (1730-1799), eseguì una serie di esperimenti per cercare di capire il ruolo fondamentale della luce nell'attuazione del processo della fotosintesi.

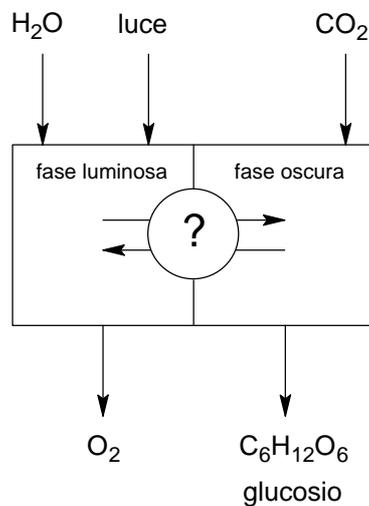
Nei suoi scritti troviamo questa importante osservazione: *“Osservai che le piante non solo hanno la facoltà di correggere l'aria cattiva in sei o dieci giorni, crescendo in essa come indicavano gli esperimenti del Dr. Priestley, ma che esse attuano questo compito importante in modo completo in poche ore; che questa straordinaria operazione non è dovuta alla vegetazione ma all'influenza della luce del Sole sulle piante”*.

Altra scoperta importante, ad opera del pastore svizzero Jean Senebier (1742-1809), è che il processo della fotosintesi utilizza “aria fissata”, quella che per noi è anidride carbonica CO_2 : si tratta del riconoscimento del primo reagente della fotosintesi.

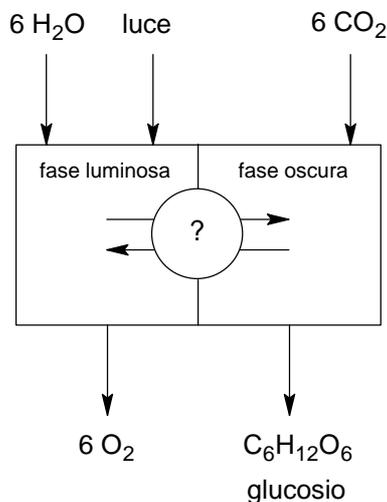
Theodore de Saussure (1767-1845) identificò l’acqua H_2O come il secondo dei reagenti del processo della fotosintesi.

La sua dimostrazione fu piuttosto semplice e definita, partendo dal fatto che la somma dei due prodotti della fotosintesi (la massa organica della pianta e l’ossigeno) era superiore alla massa dell’anidride carbonica consumata.

Infatti, conoscendo la legge di Lavoisier (la somma delle masse dei reagenti è uguale alla somma delle masse dei prodotti) e osservando che alle piante erano state fornite solo luce ed anidride carbonica, concluse che l’altro reagente dovesse essere proprio l’acqua e solo lei.



Solo verso la fine del XVIII secolo però, l’equazione complessiva della fotosintesi poté essere rappresentata in modo completo: la comprensione di quali fossero i due reagenti (acqua e anidride carbonica) ed i suoi prodotti (sostanza organica ed ossigeno) permise di fare un ulteriore passo avanti, verificando sperimentalmente anche il ruolo fondamentale svolto dalla luce nel processo della fotosintesi.

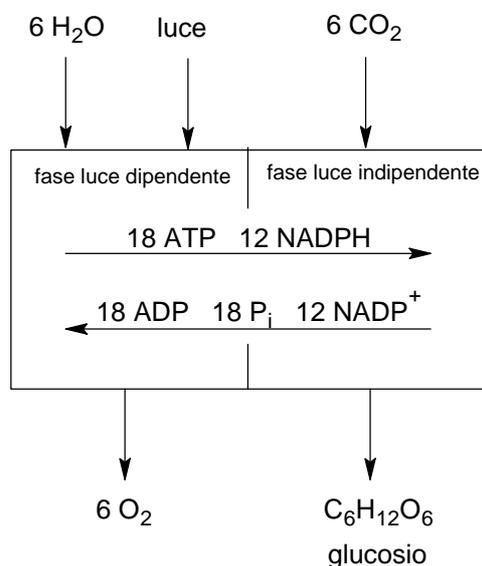


La luce che un tempo era considerata come un elemento chimico, venne collocata giustamente dal chirurgo tedesco Julius Mayer (1814-1878), poiché egli riconobbe che i vegetali riescono a trasformare l'energia solare in energia chimica: *“Le piante ricevono una forma di energia, la luce, e producono un'altra energia, sotto forma di diversi composti chimici”*.

Del contenuto della scatola che simboleggia i processi interni e articolati della fotosintesi, inizialmente non si conosce praticamente niente.

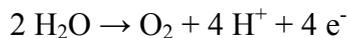
Successivamente, con il lavoro di Mayer, si individuano una fase luminosa ed una fase oscura: si sa che l'energia radiante viene trasformata in energia chimica, ma non si sa come questo avvenga.

Da ultimo (e certi aspetti verranno compresi solo nel XX secolo) si scoprirà che questa energia chimica viaggia dalla fase luminosa alla fase oscura sotto forma di ATP (adenosintrifosfato) e di NADPH (nicotinammide adenindinucleotide fosfato, in forma ridotta).



Quanta acqua H₂O serve per produrre una molecola di ossigeno O₂?

Se osserviamo la seguente semireazione di ossidazione:

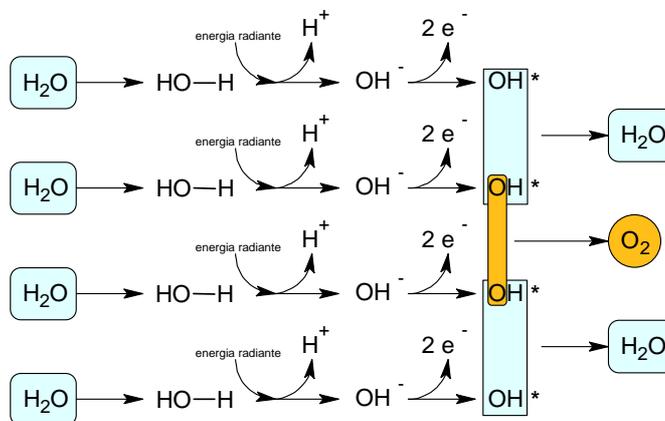
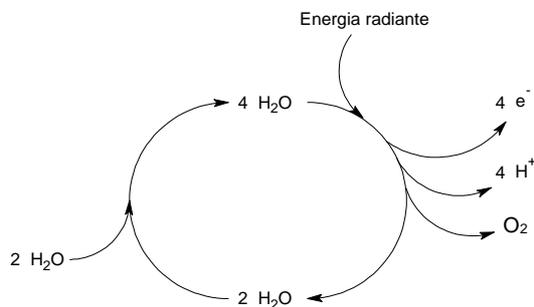


Vediamo che essa, più opportunamente, può essere rappresentata come:



Possiamo quindi fare una serie (schematica) di ragionamenti.

Quattro molecole d'acqua producono una molecola di ossigeno, con la restituzione di due molecole d'acqua; ventiquattro molecole d'acqua producono sei molecole di ossigeno, con la restituzione di dodici molecole d'acqua.



I fotosistemi

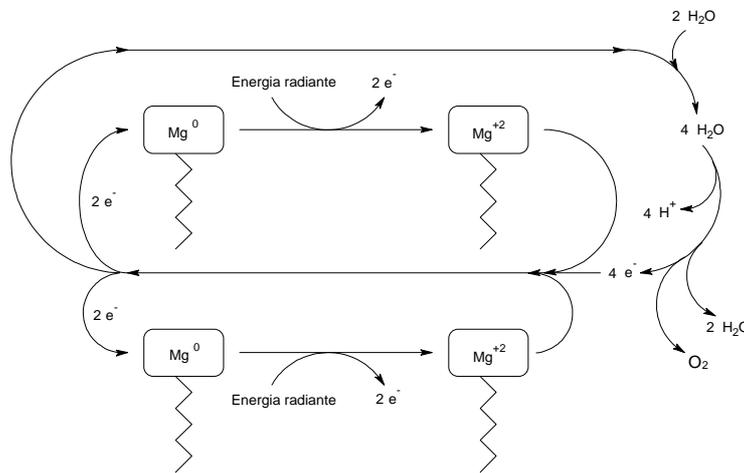
Nella membrana dei tilacoidi, la clorofilla *a* si associa a dei pigmenti accessori, per generare dei *fotosistemi*.

Il *fotosistema I*, caratterizzato dalla presenza del complesso P₆₈₀, ha la clorofilla *a* che viene eccitata alla lunghezza d'onda di 680 nm.

Invece il *fotosistema II*, caratterizzato dalla presenza del complesso P₇₀₀, ha la clorofilla *a* che viene eccitata alla lunghezza d'onda di 700 nm.

Ricordando che la lunghezza d'onda di una radiazione elettromagnetica è inversamente proporzionale alla frequenza ($c = \lambda\nu$) e che l'energia è data dalla relazione $E = h\nu$, si può facilmente constatare che per eccitare il complesso P₆₈₀ serve più energia rispetto al complesso P₇₀₀.

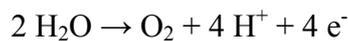
Fase luminosa non ciclica (o diagramma a Z)



Quando la luce colpisce il complesso P₆₈₀ (fotosistema II), la clorofilla *a* interessata dal fenomeno vede l'ossidazione dell'atomo di magnesio, che perde due elettroni, per diventare ione magnesio con carica +2:



Nella molecola di clorofilla si viene quindi a creare una *lacuna elettronica*, che deve essere prontamente colmata da elettroni che derivano dal processo di fotolisi dell'acqua:



Poiché la fotolisi dell'acqua libera 4 e⁻, è chiaro che per ogni molecola di O₂ prodotta bisogna attivare in parallelo due molecole di clorofilla *a* del complesso P₆₈₀ (fotosistema II).

Gli elettroni derivanti dall'ossidazione, ricchi di energia, possono essere "lanciati" contro gradiente elettrico, verso un ambiente sempre più negativo, fino a che vengono acquisiti da un accettore di elettroni A₁.

Nel frattempo, la molecola di clorofilla *a* del complesso P₇₀₀ (fotosistema I) viene eccitata dalla luce ed interessata anch'essa dal fenomeno di ossidazione dell'atomo di magnesio, che perde due elettroni, per diventare ione magnesio con carica +2:



Nella molecola di clorofilla *a* del complesso P₇₀₀ (fotosistema I) si viene quindi a creare una *lacuna elettronica*, che deve essere prontamente colmata da elettroni che derivano dal processo di fotolisi dell'acqua.

Infatti gli elettroni vengono rilasciati dall'accettore A₁ e cadono "spontaneamente" verso un ambiente sempre più positivo, fino a cadere in una trappola, costituita proprio dalla molecola di clorofilla *a* del complesso P₇₀₀ (fotosistema I), che è stata ossidata come detto in precedenza.

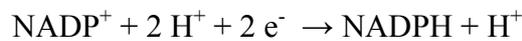
Durante la loro caduta dall'accettore A₁ al complesso P₇₀₀, le coppie di elettroni attivano due strutture che agiscono in modo consecutivo: in entrambi i casi c'è l'entrata di ADP e fosfato inorganico P_i, per ottenere due molecole di ATP, che verranno poi trasferite alla fase oscura.

La seconda di queste strutture è detta complesso del citocromo *bf*.

In seguito, elettroni che derivano dal processo di fotolisi dell'acqua, partono dal complesso P₇₀₀ (fotosistema I) e vengono "lanciati" ancora una volta contro gradiente elettrico, verso un ambiente sempre più negativo, fino a che vengono acquisiti da un secondo accettore di elettroni A₂.

Infine quest'accettore li rilascia alla ferredossina, che a sua volta riduce il NADP⁺.

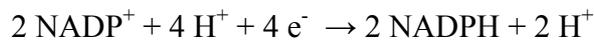
Gli elettroni interagiscono pertanto con gli ioni H⁺ derivanti dalla fotolisi dell'acqua e con la molecola di NADP⁺ per dare NADPH + H⁺:



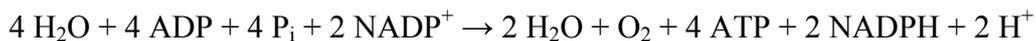
Poiché però, per ogni molecola di ossigeno O₂ prodotta, si ha:

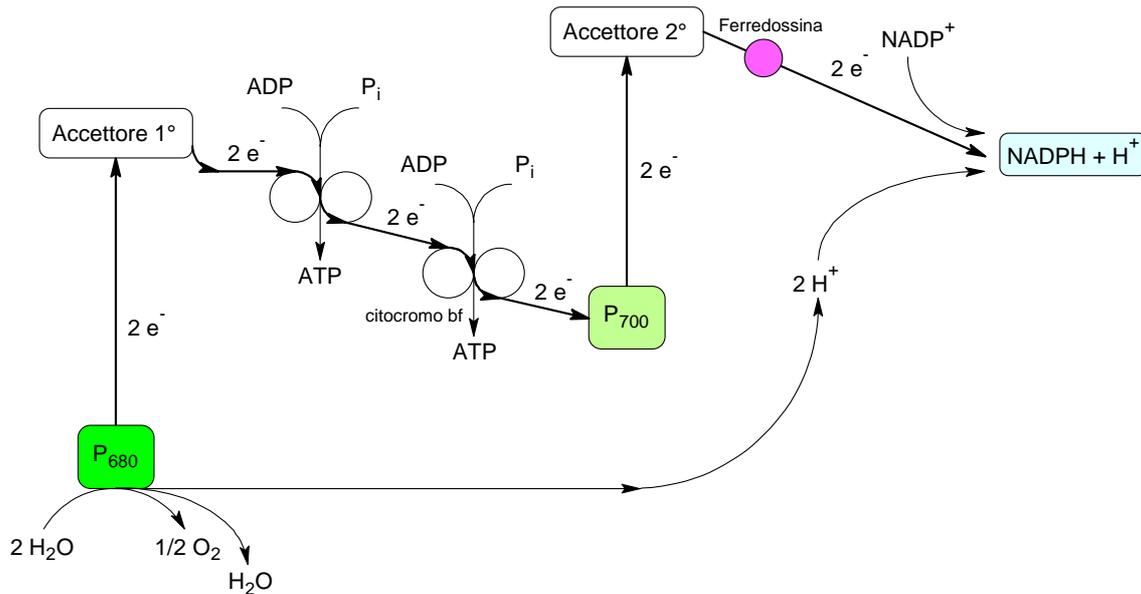


è opportuno scrivere, in modo più completo:



Mettendo assieme tutti i dati disponibili per la fase luminosa non ciclica della fotosintesi, possiamo scrivere infine:





Schema della fase luminosa non ciclica della fotosintesi

In sintesi, nella fase luminosa non ciclica della fotosintesi, si hanno questi fenomeni:

1. eccitazione del fotosistema II (P₆₈₀) e del fotosistema I (P₇₀₀);
2. processo di fotolisi dell'acqua a livello del fotosistema II (P₆₈₀);
3. produzione di ossigeno O₂ a livello del fotosistema II (P₆₈₀);
4. trasferimento, in sequenza, di una coppia di elettroni dal fotosistema II (P₆₈₀) all'acceptore A₁, al fotosistema I (P₇₀₀), all'acceptore A₂ e al NADP⁺;
5. produzione di due molecole di ATP, da inviare alla fase oscura;
6. produzione di due molecole di NADPH, da inviare alla fase oscura.

Fase luminosa ciclica

La fase luminosa non ciclica della fotosintesi interessa solo il fotosistema I (P_{700}). La molecola di clorofilla *a* del complesso P_{700} (fotosistema I) viene eccitata dalla luce ed interessata dal fenomeno di ossidazione dell'atomo di magnesio, che perde due elettroni, per diventare ione magnesio con carica +2:



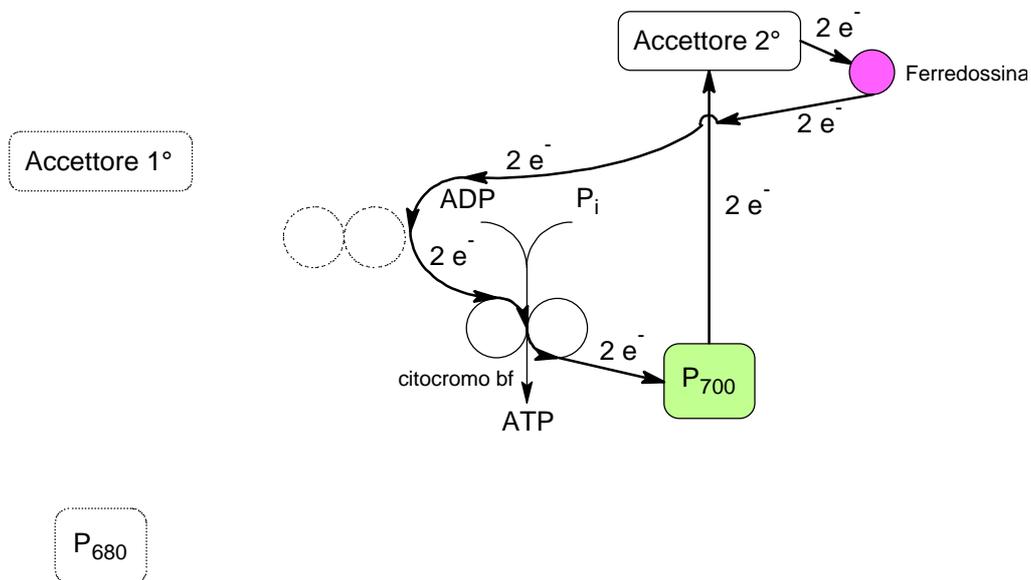
Gli elettroni che partono dal complesso P_{700} (fotosistema I), vengono "lanciati" contro gradiente elettrico, verso un ambiente sempre più negativo, e vengono acquisiti dall'accettore di elettroni A_2 .

Infine quest'accettore li rilascia alla ferredossina e da quest'ultima passano al complesso del citocromo *bf*. Attraversando questa struttura, per ritornare a colmare la *lacuna elettronica* del magnesio ionizzato nel complesso P_{700} (fotosistema I), si ha che la caduta della coppia di elettroni permette la produzione di una molecola di ATP.

In sintesi, nella fase luminosa ciclica della fotosintesi, si hanno questi fenomeni:

1. eccitazione solamente del fotosistema I (P_{700});
2. trasferimento, in sequenza, di una coppia di elettroni dal fotosistema I (P_{700}), all'accettore A_2 , alla ferredossina, al complesso del citocromo *bf* e nuovamente al fotosistema I (P_{700});
3. produzione di una molecola di ATP, da inviare alla fase oscura.

Non c'è fotolisi dell'acqua, né produzione di ossigeno O_2 , né produzione di NADPH.



Schema della fase luminosa ciclica della fotosintesi

La fase oscura della fotosintesi

La **fase oscura della fotosintesi** si può realizzare anche in presenza di luce e non solo ed esclusivamente al buio: per questo, più correttamente, viene anche definita **fase luce indipendente della fotosintesi**.

Questa fase è costituita dal **ciclo di Calvin e Benson**.

Si tratta di una serie ciclica di reazioni biochimiche che portano, ad ogni singolo giro, alla **conversione di una molecola di anidride carbonica (CO₂) in “sostanza organica”** che si accumula come **fruttosio 6-fosfato**, convertito a sua volta in **glucosio** o nei suoi polimeri tipici del mondo degli organismi autotrofi (**amido, cellulosa, amilosio, ecc.**).

Il processo si realizza quindi attraverso l'**organizzazione del carbonio**.

Ogni molecola di CO₂ incorporata richiede il contributo energetico di 2 NADPH + H⁺ e di 3 ATP.

Poiché per ottenere una molecola di **glucosio (C₆H₁₂O₆)** servono **6 molecole di CO₂**, si ricava che devono arrivare dalla fase luminosa della fotosintesi **12 NADPH + 6 H⁺ e 18 ATP**.

Nella prima fase del ciclo, il carbonio presente in una molecola di CO₂ viene legato all'**enzima RubisCO** (ribulosio 1,5 difosfato carbossilasi-ossigenasi).

La reazione con uno zucchero C5 (**ribulosio 1,5 difosfato**) porta alla formazione di un **intermedio a sei atomi di carbonio** (tipo C6), molto instabile.

Questo intermedio tende quindi a ricercare una nuova condizione di stabilità.

Viene subito spaccato (idrolizzato) in due molecole di **acido 3 fosfoglicerico**: si tratta di composti a tre atomi di carbonio e per questo si parla anche di “**via metabolica C3**”, tipica di moltissime **piante ed erbe delle zone temperate della Terra**.

Le due molecole di **acido 3 fosfoglicerico** vengono quindi convertite, mediante la reazione con due molecole di ATP, in due molecole di **acido 1,3 difosfoglicerico**.

Le molecole di acido 1,3 difosfoglicerico vengono ridotte da 2 (NADPH + H⁺): si ottengono due molecole di **aldeide 3 fosfoglicerica** (o **3-fosfogliceraldeide**).

Vediamo adesso il destino dei sei atomi di carbonio totali presenti.

Uno di questi (che in origine faceva parte della **CO₂ incorporata dalla pianta**) viene utilizzato per formare progressivamente un composto a sei atomi di carbonio: il **fruttosio 6-fosfato**, che poi viene convertito in **glucosio** e nei suoi polimeri (**amido, cellulosa, amilosio, ecc.**).

In secondo luogo, la molecola di 3 fosfogliceraldeide intera ed il residuo C2 dell'altra si fondono e, in seguito ad una serie piuttosto complessa di reazioni, si ottiene uno zucchero a cinque atomi di carbonio (**ribulosio 5-fosfato**).

Infine, il ribulosio 5-fosfato reagisce con una terza molecola di ATP, per dare il composto iniziale del ciclo di Calvin-Benson, cioè lo zucchero pentoso **ribulosio 1,5 difosfato**.

