

ENERGIA DALLA LUCE

Fototrofia \neq **Fotosintesi**

Fototrofia → utilizzo della luce come fonte di energia.
Fotosintesi → conversione dell'energia luminosa in energia necessaria alla fissazione CO₂.

FOTOSINTESI

Processo di trasformazione dell'energia luminosa in energia metabolica

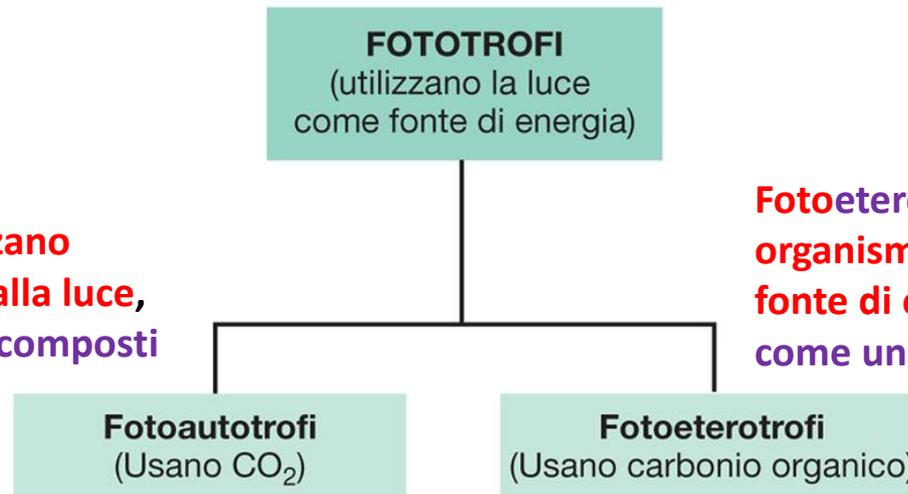
Fototrofi → organismi (procarioti ed eucarioti) in grado di sfruttare l'energia luminosa come fonte di energia.

Autotrofi → organismi in grado di utilizzare CO₂ come unica fonte di carbonio.

Molti organismi fototrofi (o fotosintetici) sono anche autotrofi.

Fotoautotrofi
organismi che utilizzano l'energia, ricavata dalla luce, per ridurre la CO₂ a composti organici.

Fotoeterotrofi
organismi che utilizzano la luce come fonte di energia e composti organici come unica fonte di carbonio.



Fotoeterotrofi obbligati
Incapaci di fissare la CO₂

Fotoeterotrofi facoltativi
Fissano la CO₂ solo in assenza di sostanze organiche utilizzabili

In funzione delle condizioni ambientali, alcuni microrganismi (**fototrofi facoltativi**) possono comportarsi sia da **fototrofi** che da **chemioeterotrofi**.

La presenza di **pigmenti** consente di sfruttare **l'energia luminosa (spettro elettromagnetico)**

- **Clorofilla** → piante, alghe e cianobatteri
- **Batterioclorofilla (Bchl *a, b, c, c_s, d, e, g*)** → batteri verdi, batteri porpora, eliobatteri
- **Batteriorodopsine** → *Archaea* fototrofi e molti *Bacteria*

proteine

Fototrofi → **SISTEMI FOTOSINTETICI**

Energia luminosa (energia elettromagnetica)



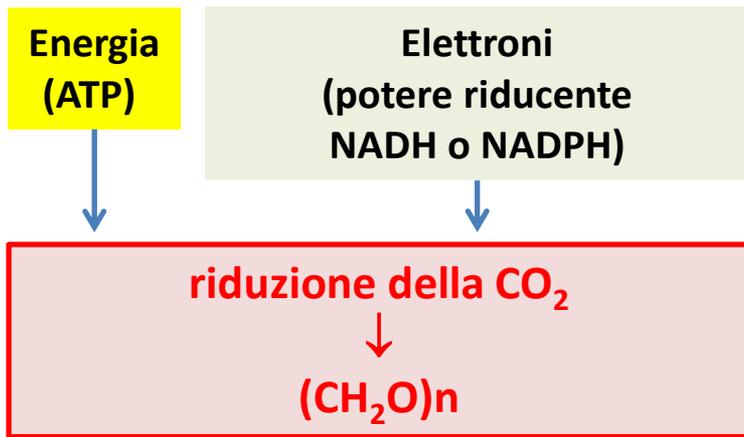
gradiente elettrochimico di membrana (FPM)



energia chimica (ATP, NADPH)

fotofosforilazione

fotoriduzione

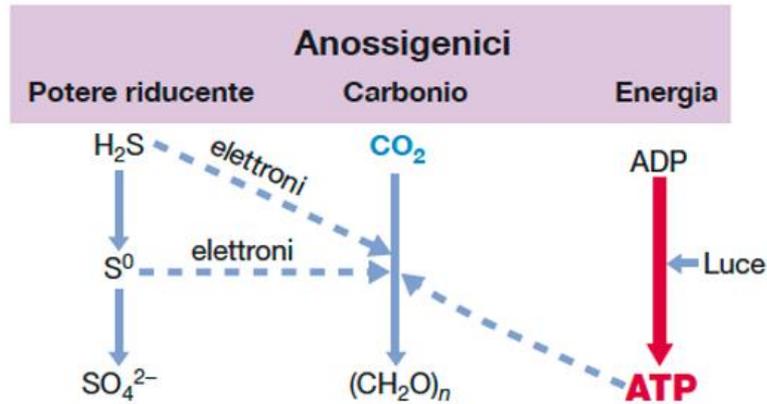


FISSAZIONE CO₂

Fototrofi

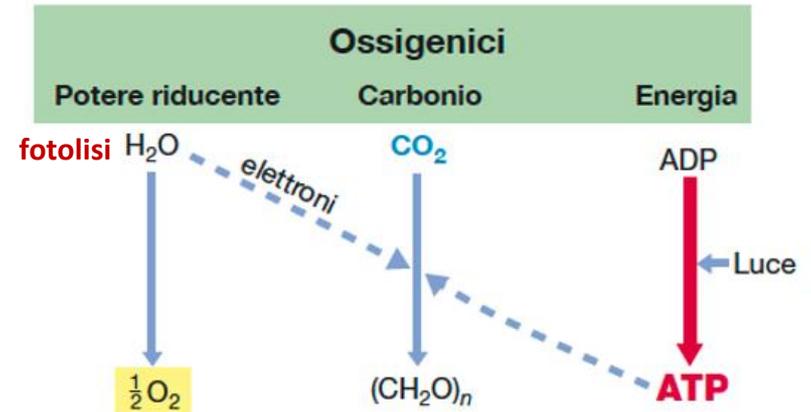
Batteri purpurei e verdi

Cianobatteri, alghe e piante verdi



Organismi che producono potere riducente utilizzando come donatori di e⁻ **composti inorganici ridotti** H₂S, S⁰, S₂O₃⁻, H₂.

La produzione di NAD(P)H può avvenire anche in assenza di luce.



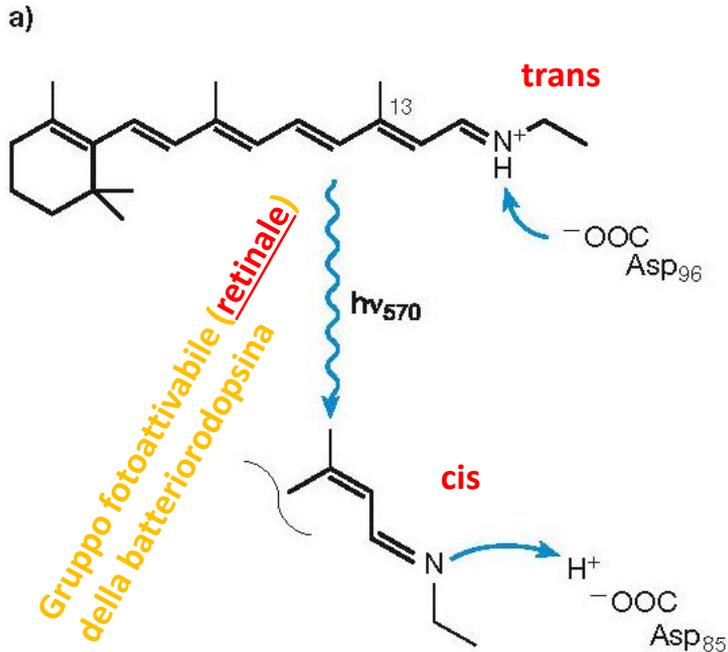
Organismi che producono potere riducente utilizzando come donatori di e⁻ **H₂O**.

La riduzione di NADP⁺ a NADPH consente la produzione di O₂.

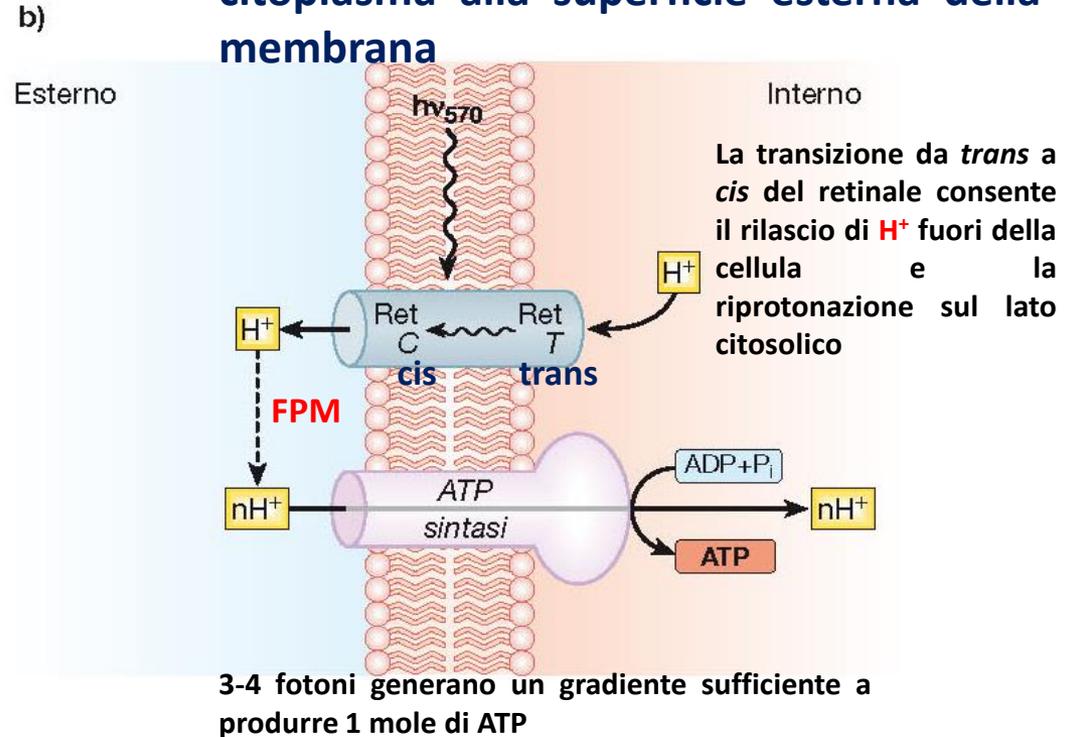
La luce è necessaria sia per produrre energia che per generare potere riducente.

Fototrofia basata sulla BATTERIORODOPSINA

Alcuni Archaea alofili estremi e marini, in condizioni ossigeno-limitanti, sintetizzano batteriorodopsina (proteina) associata al retinale (molecola fotosensibile).



La **batteriorodopsina**, in seguito all'assorbimento di un fotone (λ 570 nm), induce nel **retinale** un cambio di configurazione **trans**→**cis** accompagnato dal **trasferimento di protoni (H^+)** dal citoplasma alla superficie esterna della membrana



Questo meccanismo (batteriorodopsina-dipendente) rappresenta una **pompa protonica primaria**, in quanto non è necessaria la presenza di pigmenti antenna o centri di reazione e sistemi di trasportatori degli elettroni.

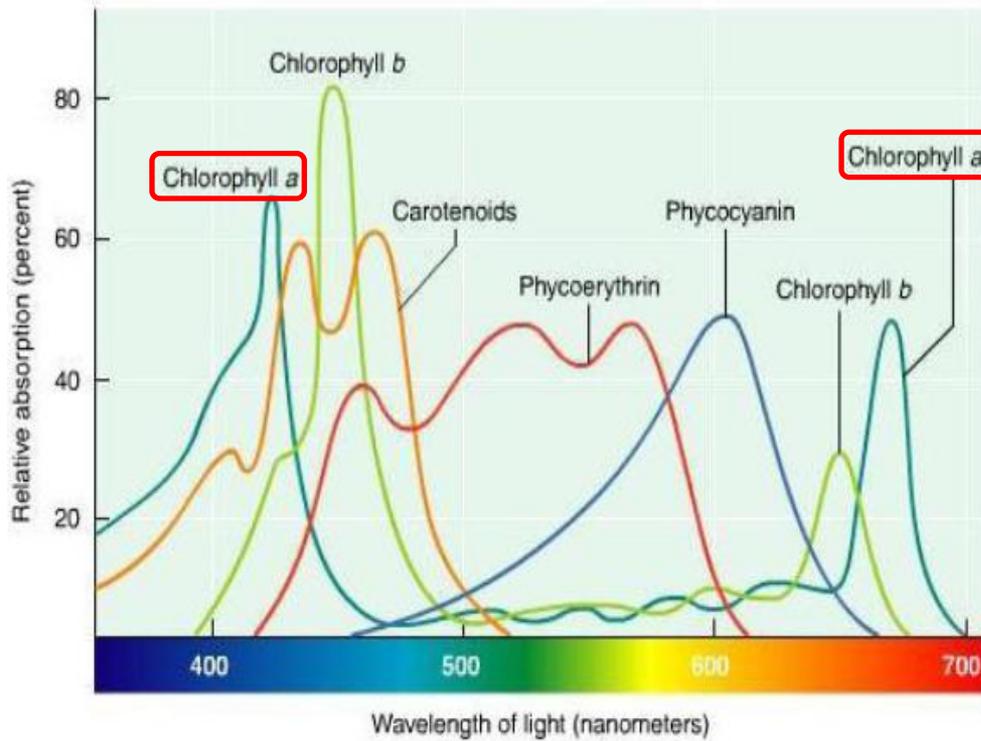
Questo sistema consente ad alcuni *Archaea* capaci di produrre batteriorodopsina, che di solito crescono in aerobiosi mediante respirazione, di sintetizzare ATP e di assimilare sostanza organica anche in condizioni di anossia (**fotoeterotrofia BR-dipendente**).

I **Bacteria fotosintetici** possiedono 2 tipi di pigmenti:
clorofilla (fototrofi ossigenici)
batterioclorofilla (fototrofi anossigenici)

Clorofilla e batterioclorofilla sono alla base delle **pompe protoniche secondarie**

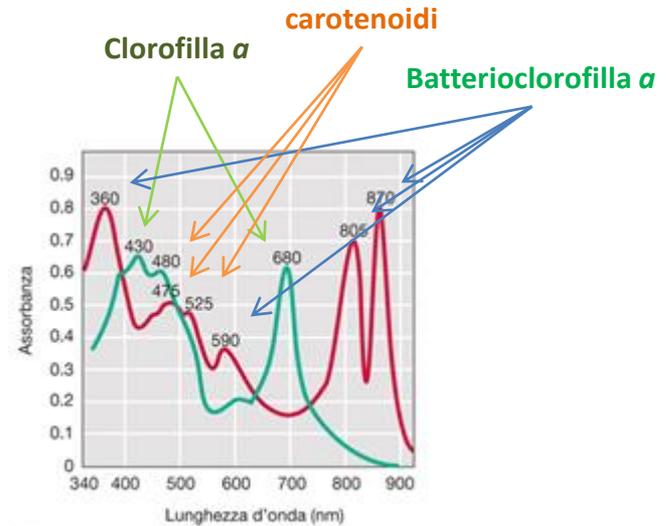
I diversi pigmenti assorbono luce a diverse lunghezze d'onda

Clorofilla
 piante superiori, alghe, cianobatteri



I **cianobatteri** contengono **clorofilla a** che, assorbendo luce rossa e blu, trasmette **luce verde**.

I **fototrofi anossigenici** (batteri verdi e purpurei) possono avere pigmenti diversi (**batterioclorofille**)



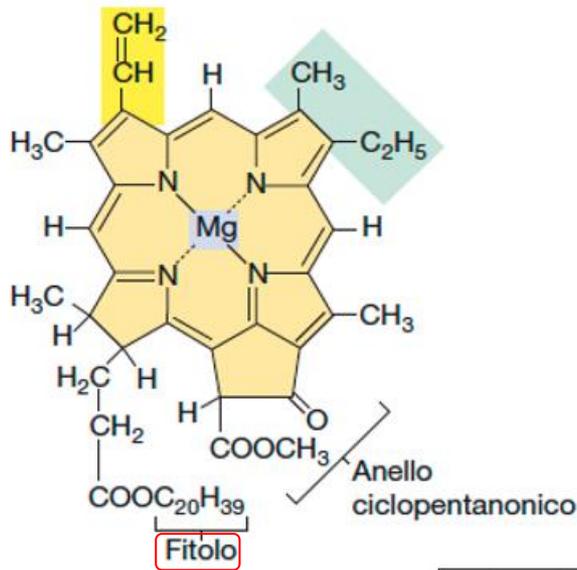
Dal punto di vista ecologico, il possedere pigmenti diversi consente ai diversi microrganismi di coesistere in uno stesso habitat, sfruttando ognuno luce a differente lunghezza d'onda.

Grafico verde: spettro assorbimento alga verde (*Chlamydomonas*).

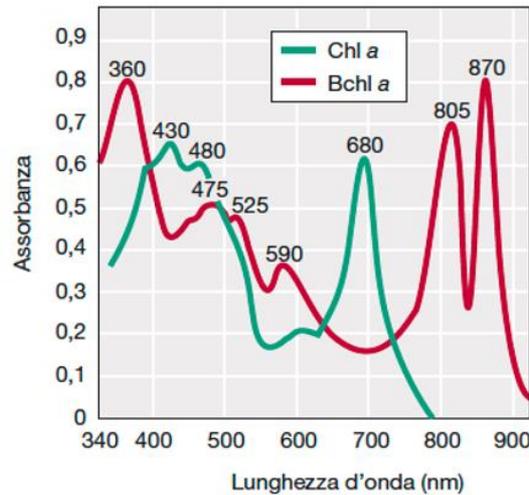
Grafico rosso: spettro assorbimento batterio rosso fototrofo (*Rhodospseudomonas palustris*).

Clorofilla e batterioclorofilla

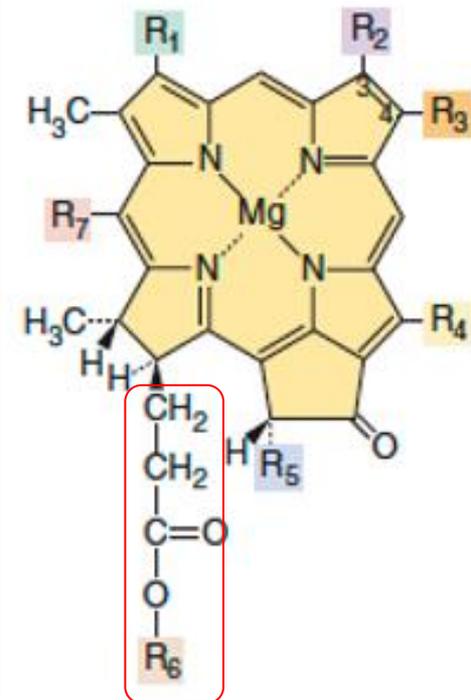
Possiedono una lunga **catena alcolica di fitolo** consente l'ancoraggio alle membrane fotosintetiche.

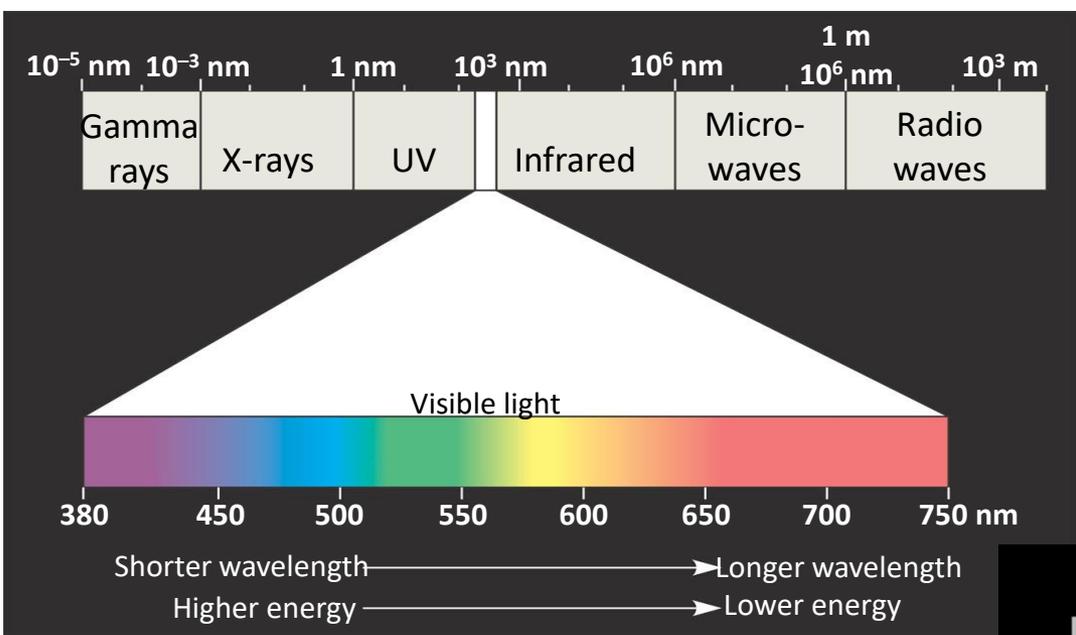


Clorofilla a

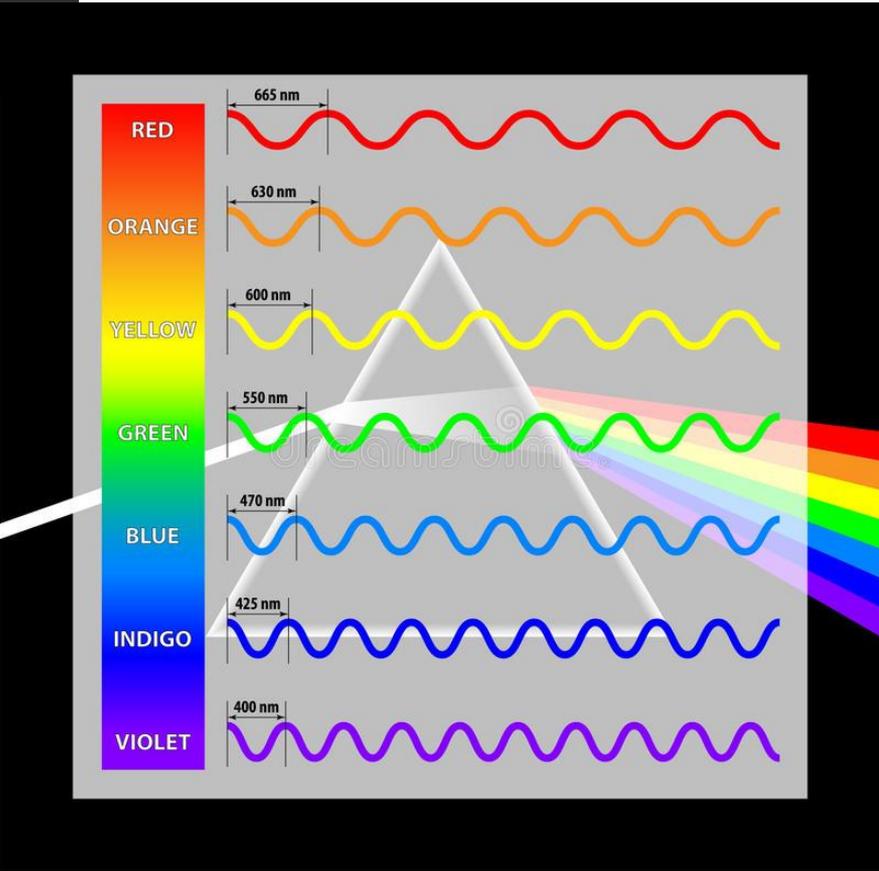


Struttura base delle **batterioclorofille** (Bchl a, b, c, c_s, d, e, g)

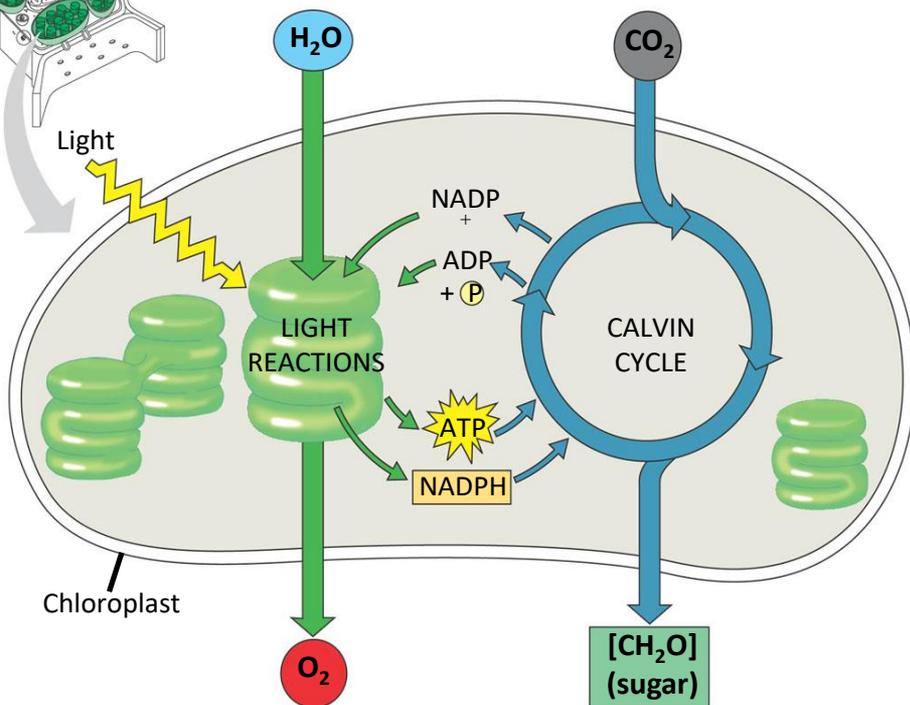
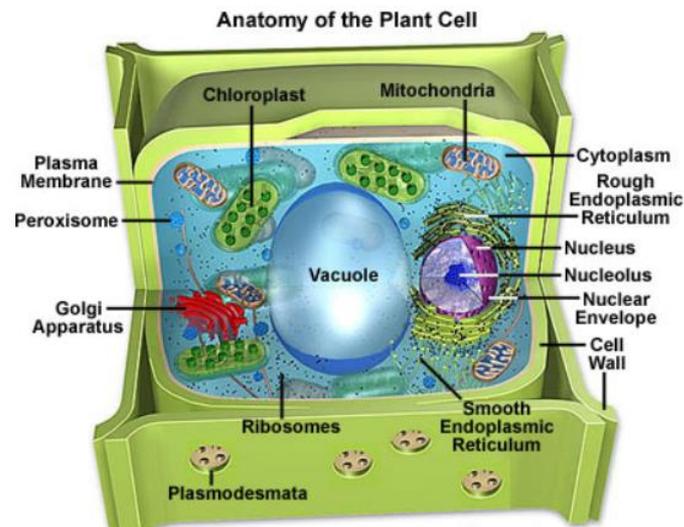
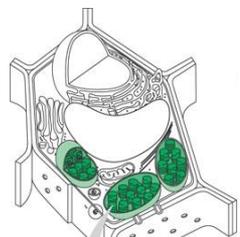
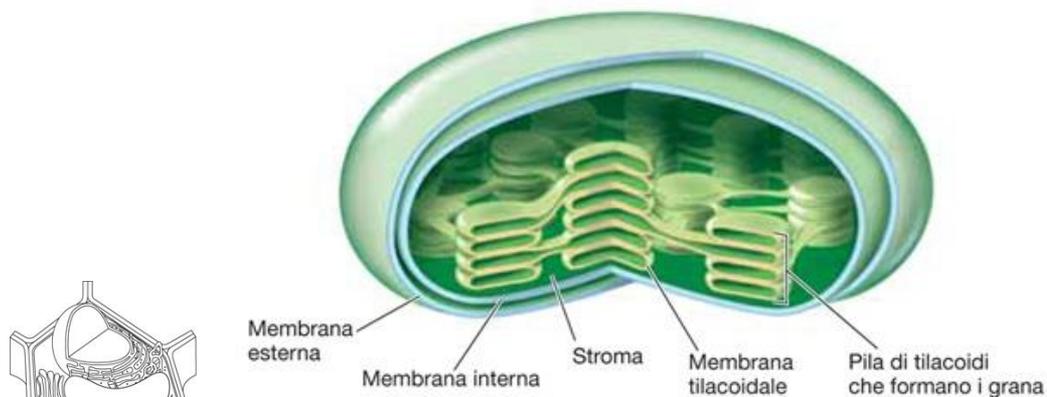




Spettro elettromagnetico della luce



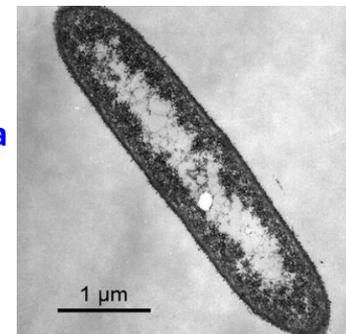
I **pigmenti fotosintetici** (antenne) e gli altri componenti (**centro di reazione, trasportatori di e⁻**) sono localizzati a livello dei sistemi di membrane (**membrane fotosintetiche**).



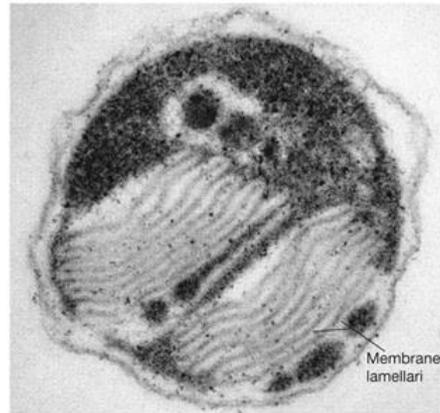
Nelle **CELLULE EUCARIOTICHE** le membrane fotosintetiche sono localizzate a livello di organuli intracellulari detti **cloroplasti**.

localizzazione pigmenti fotosintetici nei PROCARIOTI

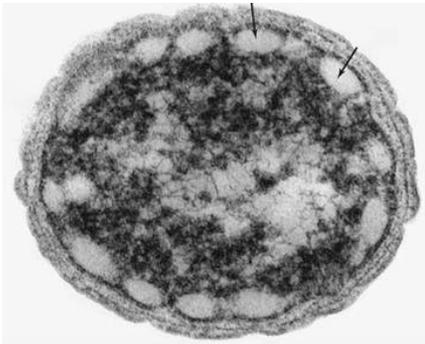
Membrana citoplasmatica
(eliobatteri)



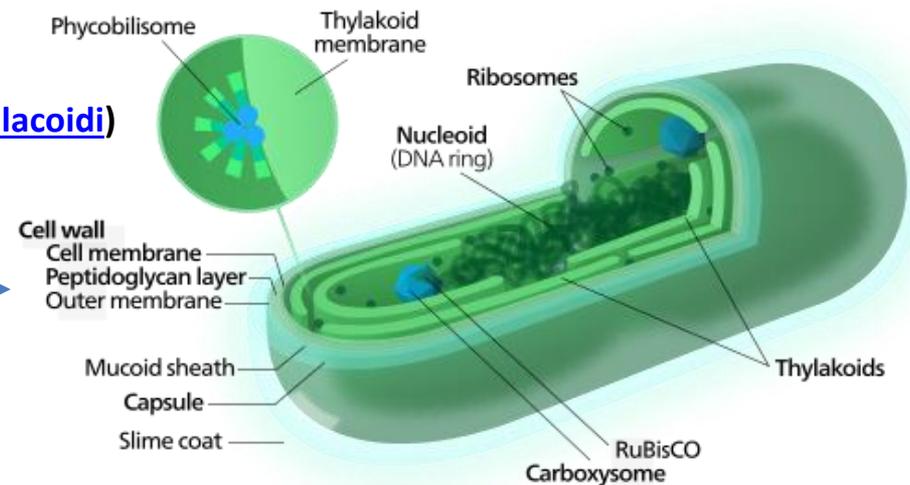
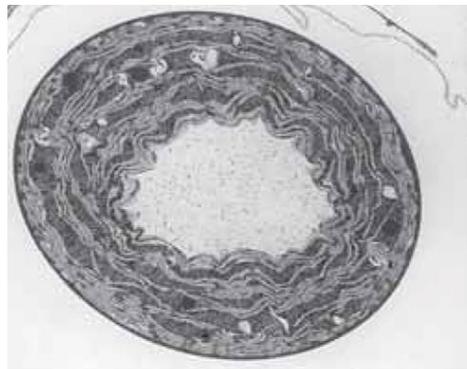
Invaginazioni della membrana citoplasmatica
sotto forma di membrane impilate (lamelle) o
vescicole (cromatofori)
(batteri rossi o porpurei)



Strutture membranose specializzate (clorosomi)
strettamente associate alla membrana
citoplasmatica (batteri verdi)



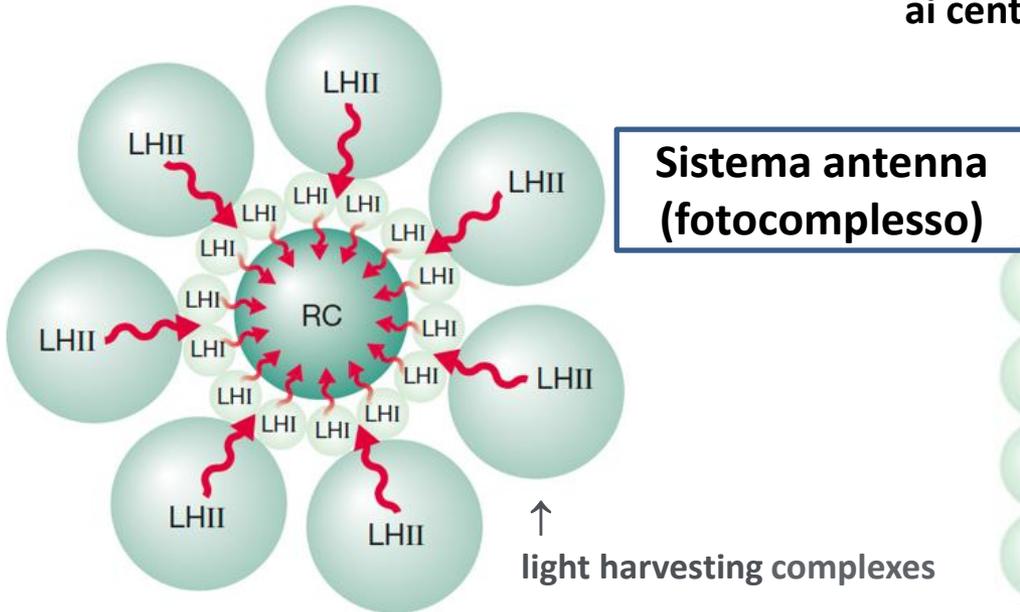
Membrane lamellari (tilacoidi)
(cianobatteri)



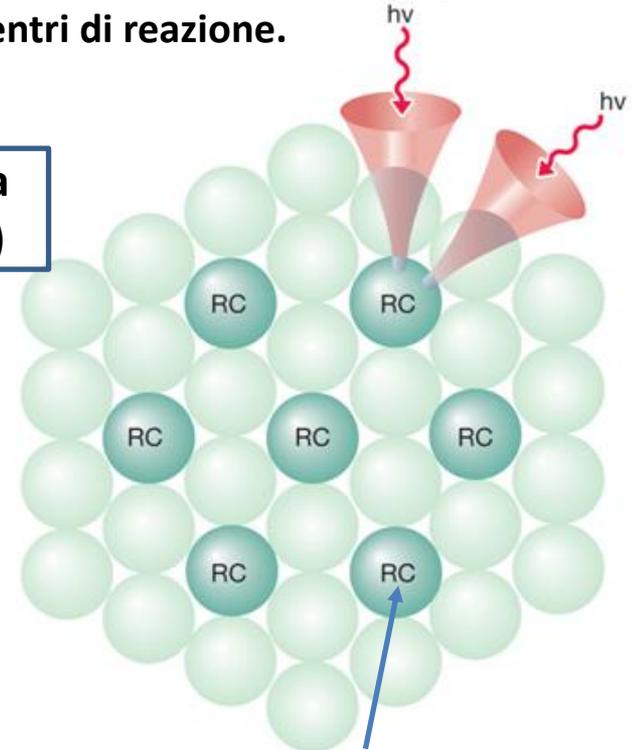
All'interno delle membrane fotosintetiche, i **pigmenti** sono associati a **proteine** formando **FOTOCOMPLESSI** di 50-300 molecole (**sistemi antenna**).

Alcune di queste molecole sono coinvolte direttamente nella sintesi di ATP (**centri di reazione**) dove avviene il trasporto degli e⁻.

I pigmenti (**clorofilla**, **batterioclorofilla**, **carotenoidi**, ...) dei **sistemi antenna** catturano la luce e ne convogliano l'energia ai centri di reazione.



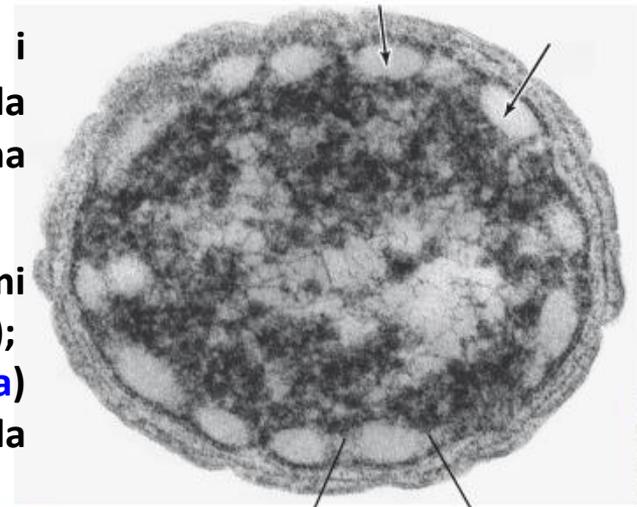
In *Paeospirillum molischianum* i complessi LHI trasferiscono ad RC l'energia luminosa catturata dal complesso LII.



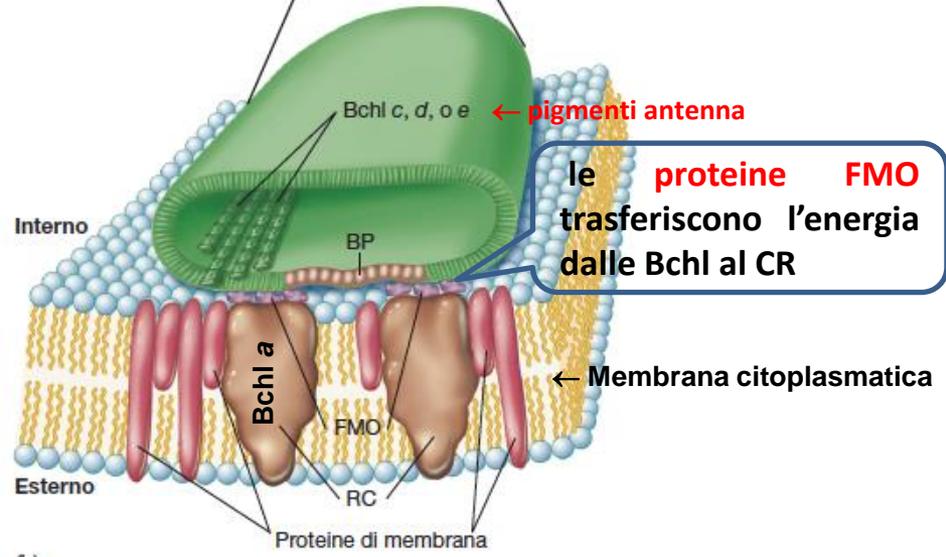
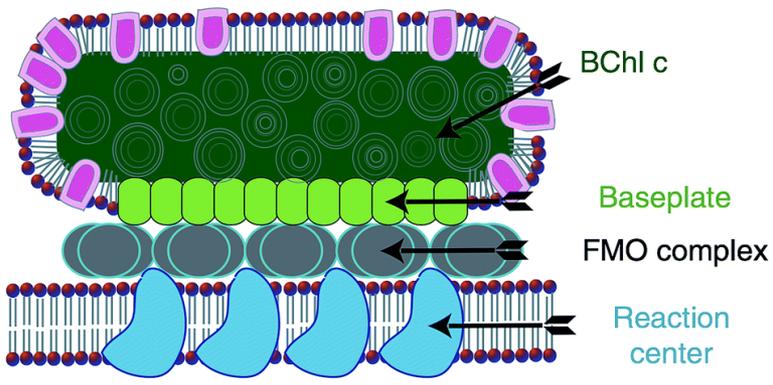
Le molecole dei pigmenti dei **centri di reazione** convertono l'energia luminosa in energia elettrochimica ($\Delta\mu\text{H}^+$).

Nei batteri verdi sulfurei e non sulfurei i **CLOROSOMI** (**batteriochlorofilla**), addossati alla membrana citoplasmatica, consentono la massima efficienza nella cattura di luce a bassa intensità.

A seconda delle specie batteriche, i clorosomi contengono diversi tipi di **batteriochlorofilla** (*c*, *d* o *e*); le batteriochlorofille *c*, *d* o *e* (**pigmenti antenna**) trasferiscono l'energia luminosa alla **batteriochlorofilla *a*** del RC.



(a)



(b)

The photosynthetic apparatus of green sulfur bacteria are made to **work efficiently under extremely low photon flux conditions**. Green sulfur bacteria are even found **at around 100 m below the surface of the Black Sea**, where the light intensity is only $1-2 \times 10^{15}$ photons $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ **as well as 2200 m below the surface of the Pacific Ocean**.

<http://pubs.rsc.org/en/content/articlehtml/2018/ta/c7ta11274b>

I batteri verdi sulfurei riescono a crescere ad intensità di luce più bassa rispetto a qualsiasi altro fototrofo. Colonizzano habitat scarsamente illuminati e prossimi all'anaerobiosi.

I microrganismi fototrofi **possiedono pigmenti accessori** (carotenoidi e ficobiline) coinvolti nella **cattura dell'energia luminosa**.

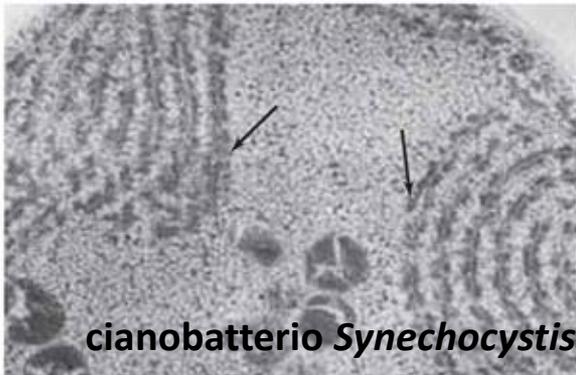
I **CAROTENOIDI** (β -carotene, licopene, clorobactene, xantofille, ...)

- sono presenti in tutti i fototrofi;
- strettamente associati alla clorofilla/batterioclorofilla;
- trasferiscono energia luminosa (~480 nm) ai CR;
- sono i pigmenti accessori più abbondanti;
- sono responsabili dei diversi colori dei batteri anossigenici (rosso, viola, rosa, verde, giallo, marrone, ...);
- assorbono la luce blu dello spettro;
- hanno **funzione fotoprotettiva** dei CR (reazioni di fotossidazione → forme reattive dell'ossigeno: radicali).



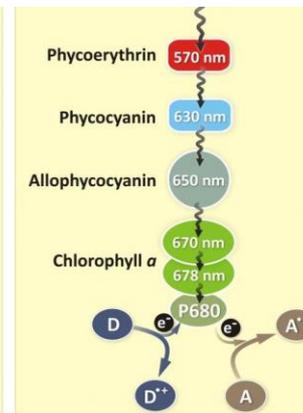
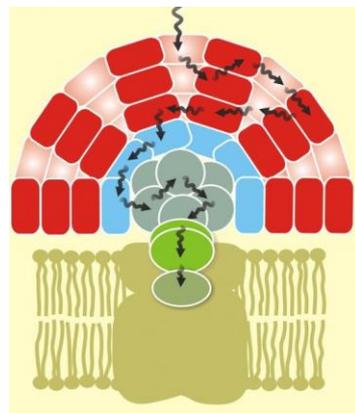
Rhodospirillum mutante senza carotenoidi

Le **FICOBILINE**, associate a proteine, formano le **ficobiliproteine** (cianobatteri e alghe rosse).

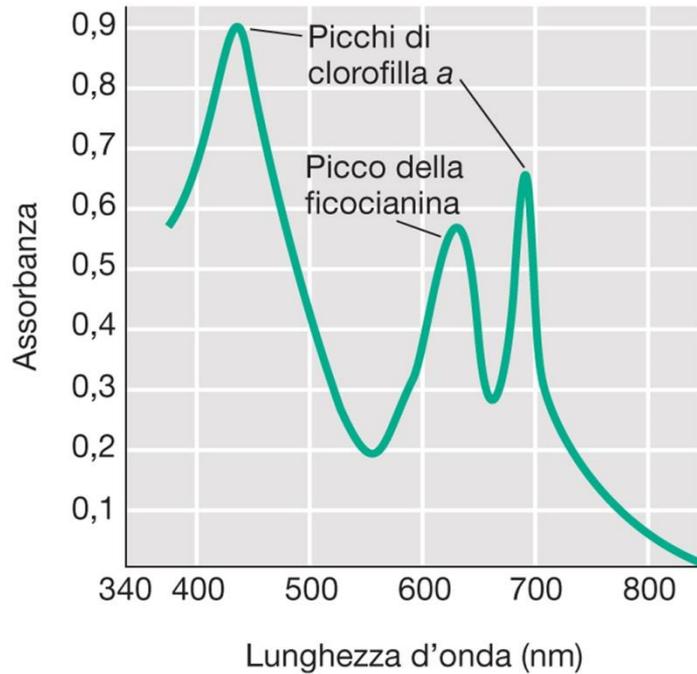


Le **ficobiline**, associandosi con **proteine**, formano i **ficobilisomi**, strutture ancorate alle membrane lamellari (tilacoidi).

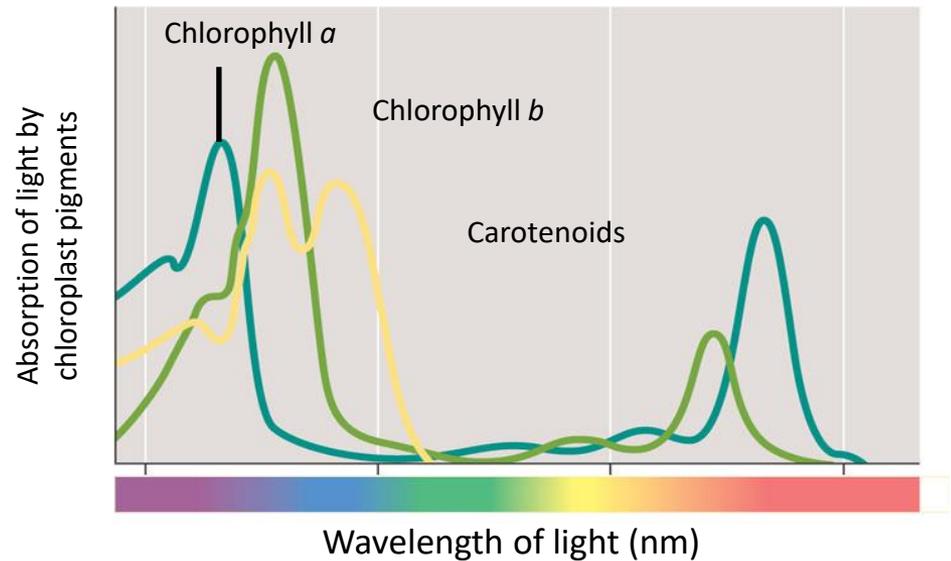
Le **ficobiline** – **ficoeritrina** (550 nm), **ficocianina**, (620 nm), **alloficocianina** (650 nm) - sono pigmenti presenti nei **cianobatteri** ed **alghe rosse**. Sono responsabili della cattura della luce a più bassa intensità e ne trasferiscono l'energia alle clorofille dei RC.



La presenza di pigmenti accessori consente di catturare gran parte della luce disponibile, allargando lo spettro di luce assorbita dall'apparato fotosintetico.



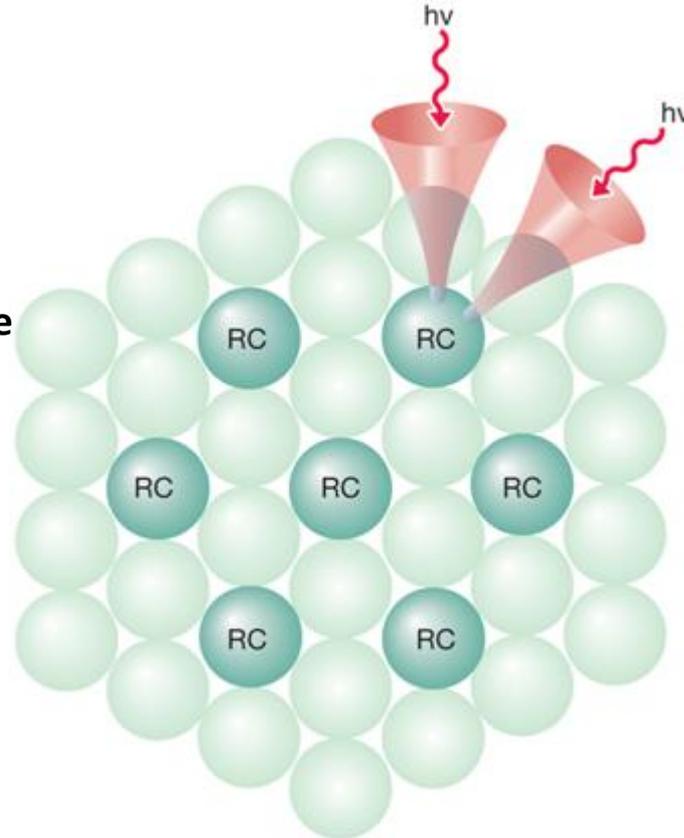
La presenza di pigmenti accessori allarga lo spettro di luce assorbita dall'apparato fotosintetico.



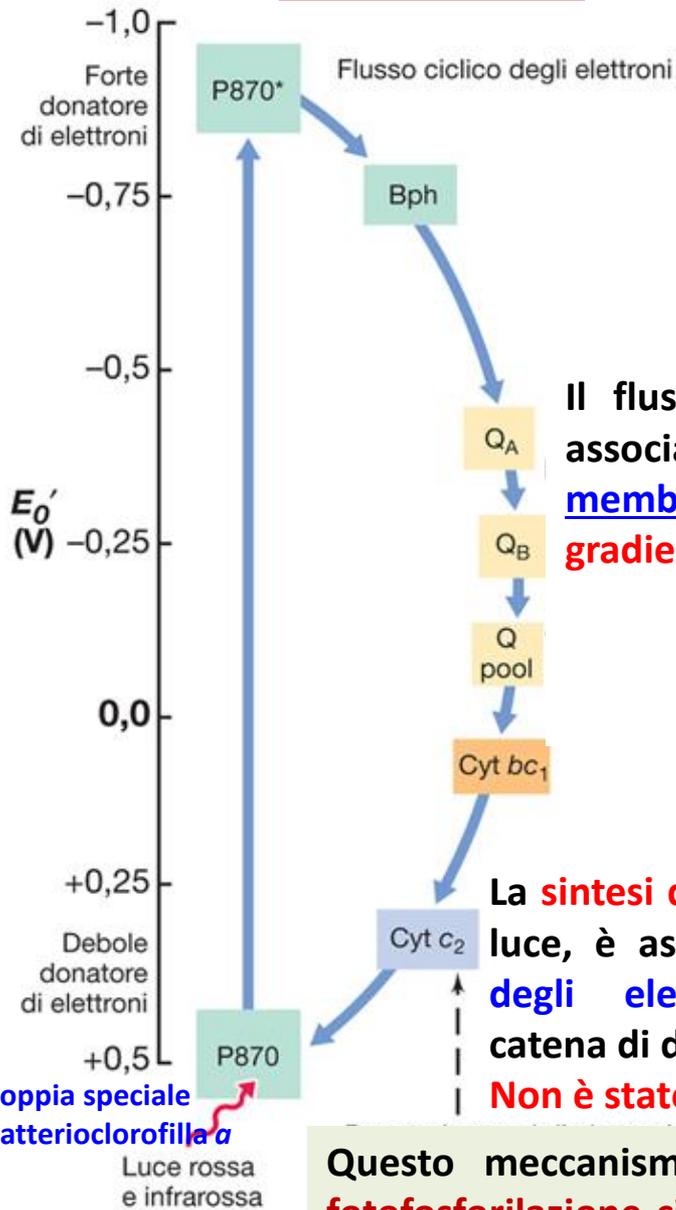
Fototrofia basata su clorofilla e batterioclorofilla

Nei *Bacteria* i **sistemi antenna**, contenenti **clorofilla** e **batterioclorofilla**, catturano la luce e la convogliano ai centri di reazione (RC).

I **RC** rappresentano una **pompa protonica secondaria**, attivata dalla luce, che converte l'energia elettromagnetica in potenziale di membrana.



FOTOSINTESI ANOSSIGENICA nei BATTERI PURPUREI

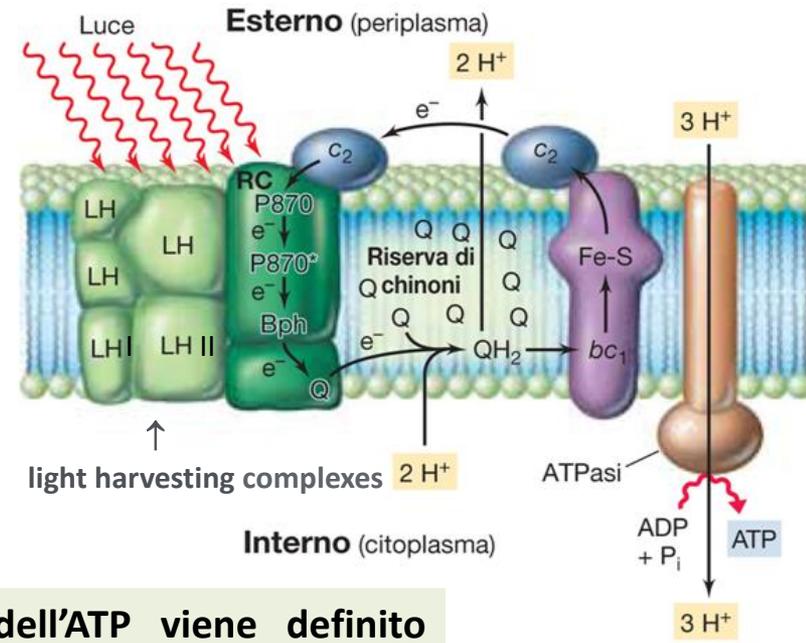


L'energia luminosa (pacchetti di eccitoni), dai pigmenti antenna, viene trasferita ai centri di reazione.

L'energia luminosa assorbita eccita le molecole di batterioclorofilla α (P870) trasformandole in forti donatori di elettroni (basso potenziale di riduzione).

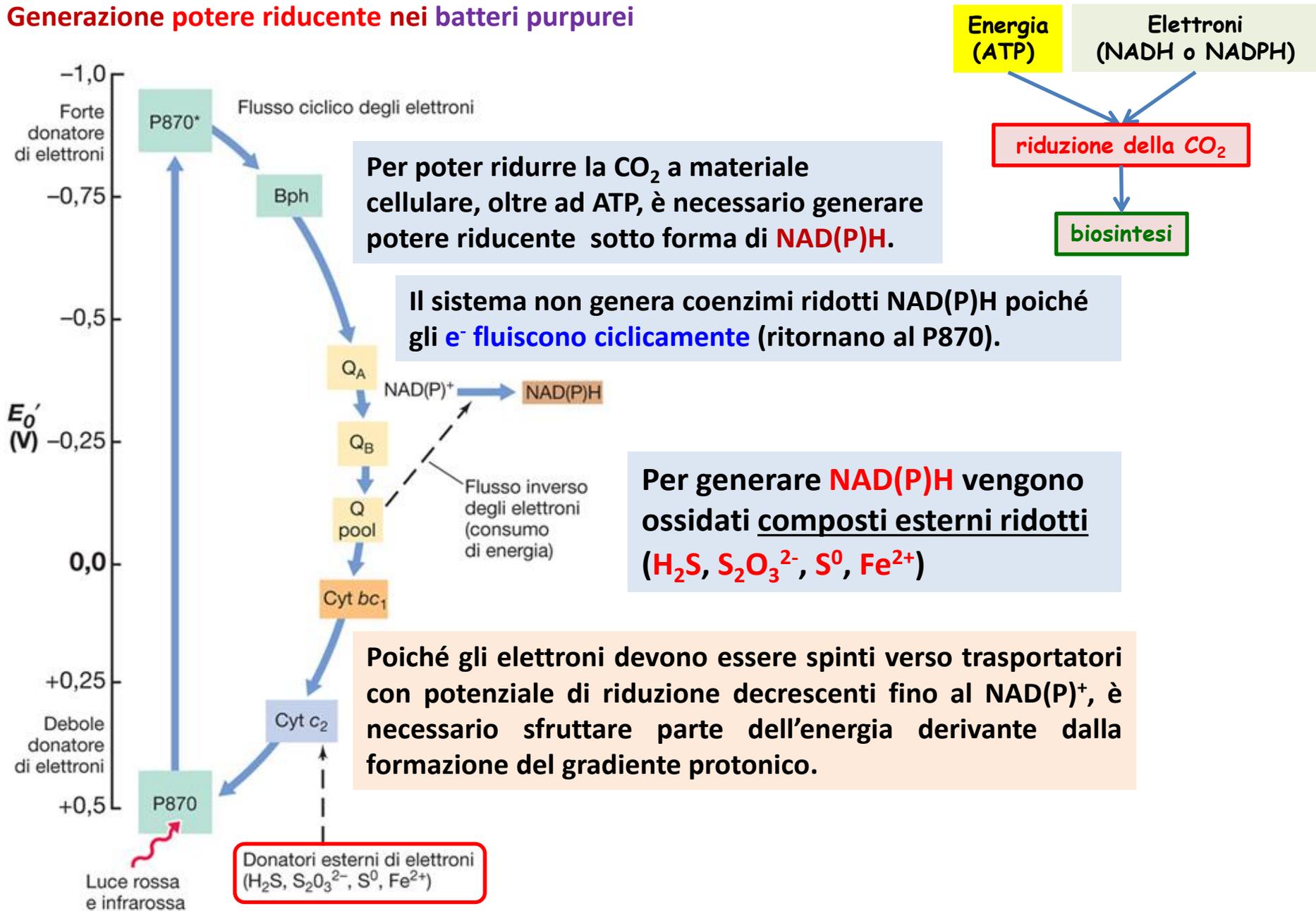
Il flusso di e^- lungo la catena di trasporto, associato all'estrusione di protoni attraverso la membrana, permette la formazione di un gradiente protonico (FPM).

La sintesi di ATP, mediata dalla luce, è associata al trasporto degli elettroni lungo una catena di diversi trasportatori. Non è stato formato NAD(P)H!



Questo meccanismo di generazione dell'ATP viene definito fotofosforilazione ciclica in quanto non vengono né immessi né consumati elettroni.

Generazione potere riducente nei batteri purpurei



Rhodospirillum (batterio purpureo non sulfureo)
fotosistema II (ciclico, non richiede donatori di e⁻ esterni per sintesi ATP, non genera NAD(P)H)

Lume del tilacoide

1 La batterioclorofilla a assorbe i fotoni e ne scarica l'energia al centro di reazione P870

2 Due elettroni vengono rilasciati dalla coppia di molecole di batterioclorofilla a del P870 e trasferiti alla batteriofeofitina

5 Il citocromo c₂ dona nuovamente gli elettroni alla batterioclorofilla P870

Forza proton motrice

6 La forza proton motrice è usata per generare ATP

4 Mentre gli elettroni passano da una ferro-zolfo proteina al citocromo c₂, i protoni vengono trasferiti attraverso la membrana

3 La coppia di elettroni passa al chinone. Due protoni vengono aggiunti formando un chinolo ridotto

Luce

Batterioclorofilla a del P870

2 fotoni

2 e⁻

Citocromo c₂

FeS

Chinolo

Q_{H₂}

Batteriofeofitina

Chinone

2 H⁺

ATP sintasi

ADP + P_i

3 H⁺

ATP

Fissazione del carbonio o altre necessità metaboliche

Membrana del tilacoide

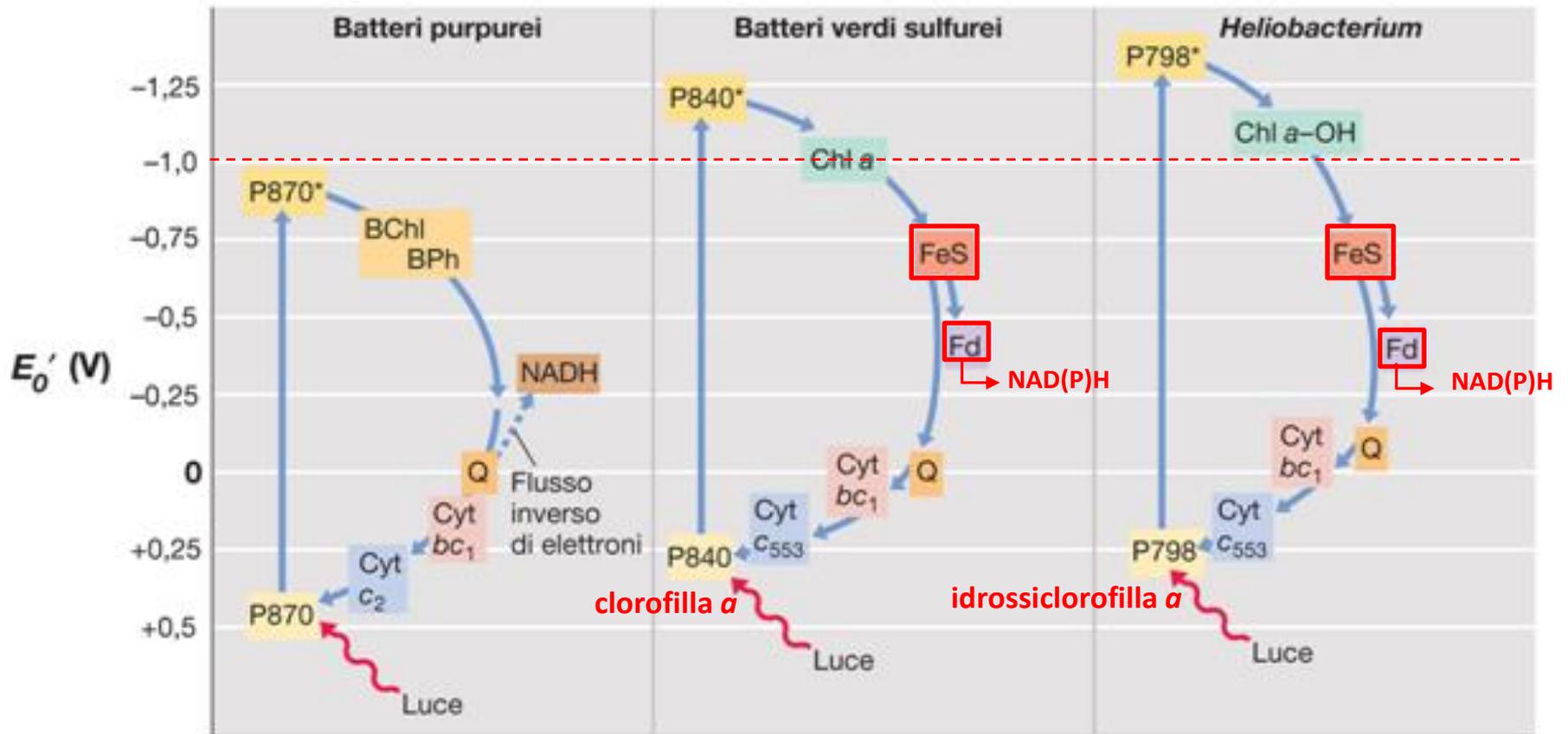
Fotopigmenti dell'antenna

Citoplasma

Per la **produzione di energia**, poiché il trasporto degli e⁻ segue un percorso ciclico, non sono richiesti donatori di e⁻ esterni.

Per **generare NAD(P)H** vengono ossidati diversi composti esterni ridotti (**H₂S, S₂O₃²⁻, S⁰, Fe²⁺**).

Fotosintesi nei diversi fototrofi anossigenici



Nei CR dei **batteri verdi sulfurei** e di ***Heliobacterium*** il primo accettore stabile di e^- non è un chinone (batteri purpurei) ma un **centro ferro-zolfo**, che ha un E'_0 più elettronegativo di NAD(P)⁺.

Nei batteri verdi sulfurei ed in *Heliobacterium*

- NAD(P)⁺ viene ridotto direttamente dalla **ferrodossina** (E'_0 più elettronegativo rispetto al NAD(P)⁺)
- **ATP e potere riducente vengono prodotti direttamente dalle reazioni alla luce.**

Chlorobium (batterio verde sulfureo, fotolitoautotrofo)
 fotosistema I (non ciclico, genera NAD(P)H)

Lume del tilacoide

1 La batterioclorofilla c assorbe i fotoni e scarica l'energia verso il centro di reazione P840

2 Due elettroni vengono rilasciati dalle due molecole di batterioclorofilla a nel P840

Deposito di granuli di S_0 all'esterno della membrana

5 Il citocromo c rimuove due elettroni da H_2S per rimpiazzare quelli persi dal P840. Vengono prodotti anche protoni

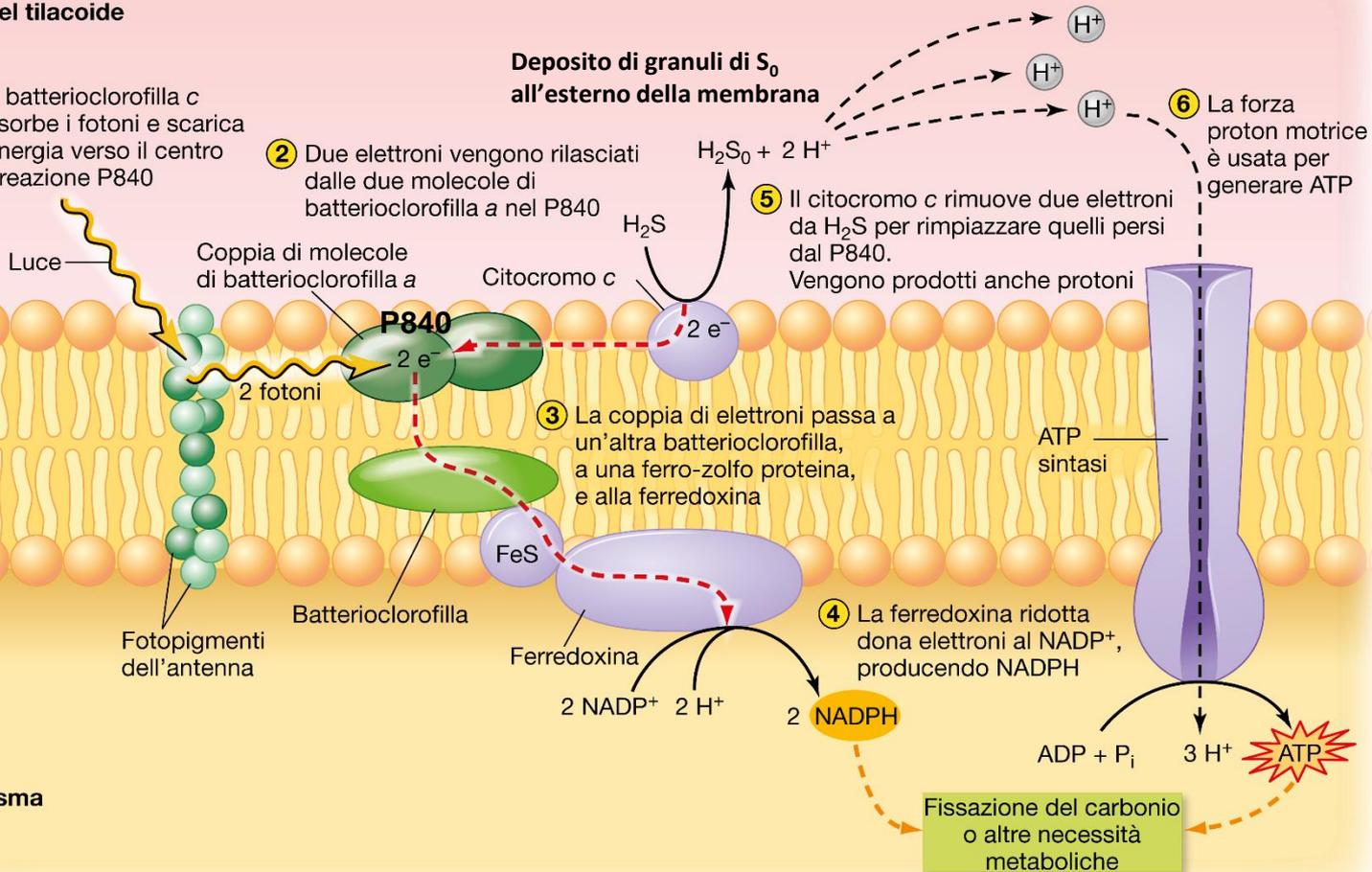
6 La forza proton motrice è usata per generare ATP

3 La coppia di elettroni passa a un'altra batterioclorofilla, a una ferro-zolfo proteina, e alla ferredoxina

4 La ferredoxina ridotta dona elettroni al $NADP^+$, producendo NADPH

Citoplasma

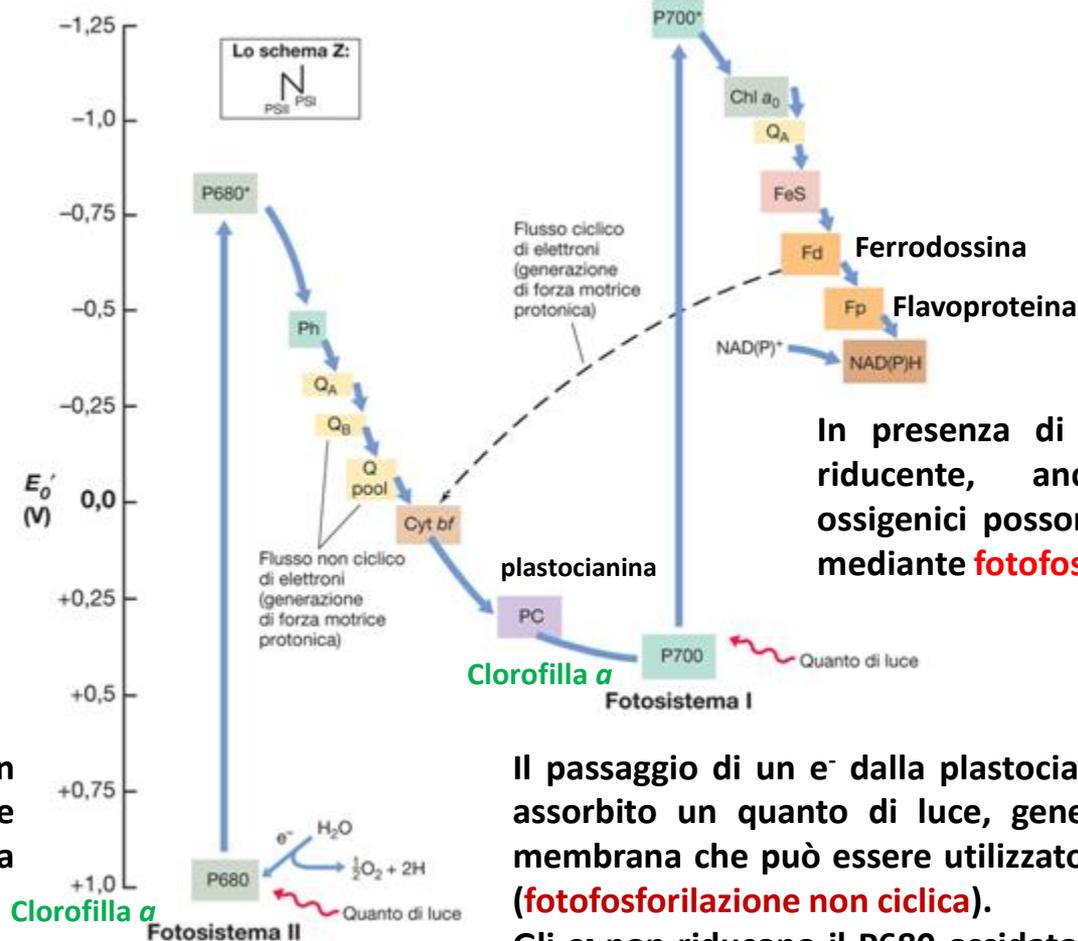
Fissazione del carbonio o altre necessità metaboliche



Il percorso degli e^- non è ciclico: per continuare a generare forza proton-motrice, gli e^- ceduti dalla *batterioclorofilla a* devono essere rimpiazzati da una fonte esterna (H_2S , S^0 , H_2).

FOTOSINTESI OSSIGENICA

Il flusso di elettroni avviene attraverso due fotosistemi (fotosistema I e fotosistema II).



Il fotosistema II (P680) ha un potenziale di riduzione leggermente superiore alla coppia O₂/H₂O

Dopo assorbimento di un **quanto di luce** a $\lambda = 680$ nm, alla molecola **P680** ossidata viene trasferito un e⁻ derivante dalla **fotolisi dell'acqua**.

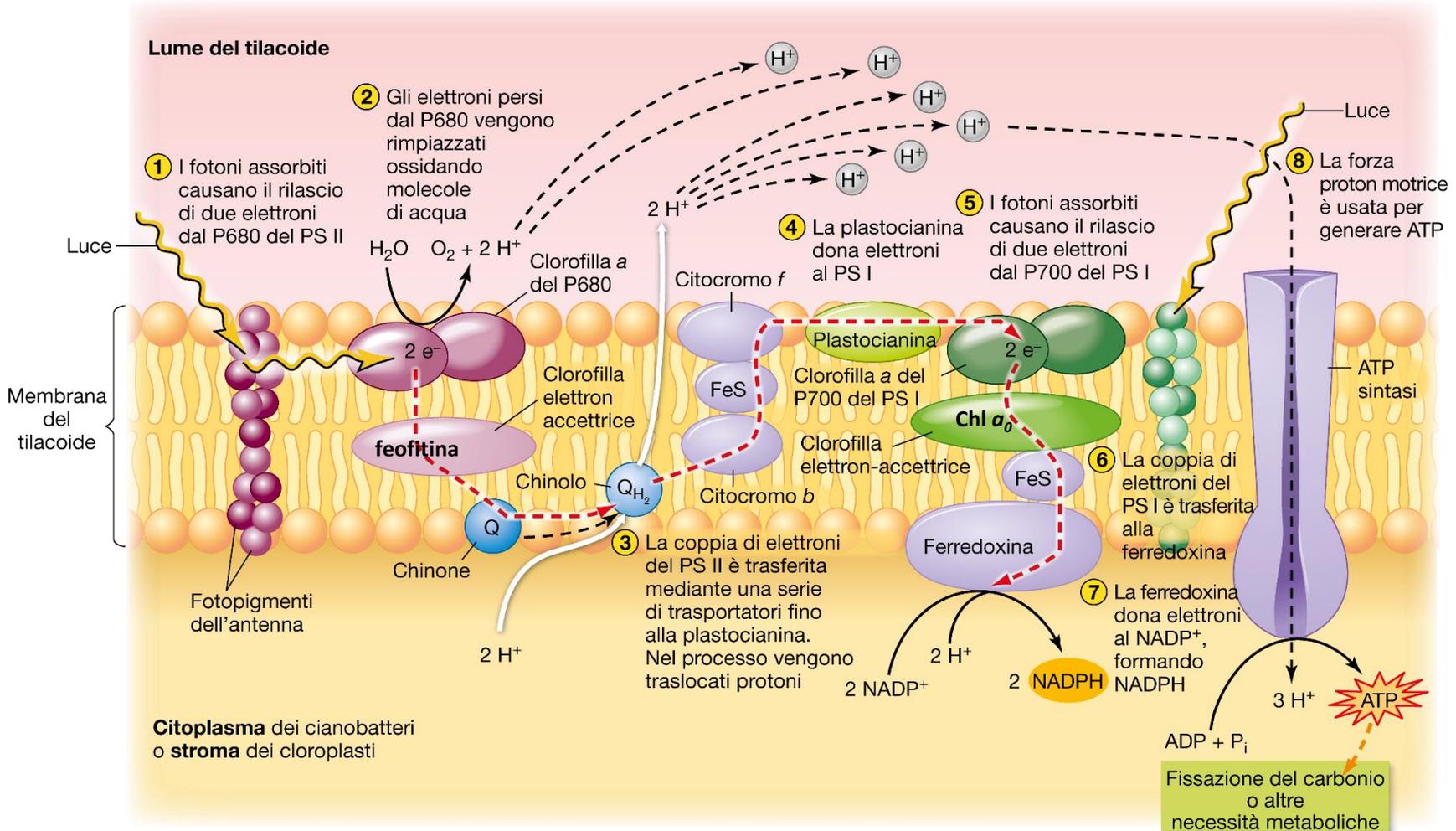
L'**energia luminosa** viene utilizzata sia per produrre ATP che NADPH. Gli e⁻ necessari per produrre NAD(P)H derivano dalla fotolisi dell'acqua in ossigeno (O₂) ed idrogenioni (H⁺).

In presenza di sufficiente potere riducente, anche i fototrofi ossigenici possono sintetizzare ATP mediante **fotofosforilazione ciclica**.

Il passaggio di un e⁻ dalla plastocianina al P700, che ha assorbito un quanto di luce, genera un potenziale di membrana che può essere utilizzato per sintetizzare ATP (**fotofosforilazione non ciclica**).

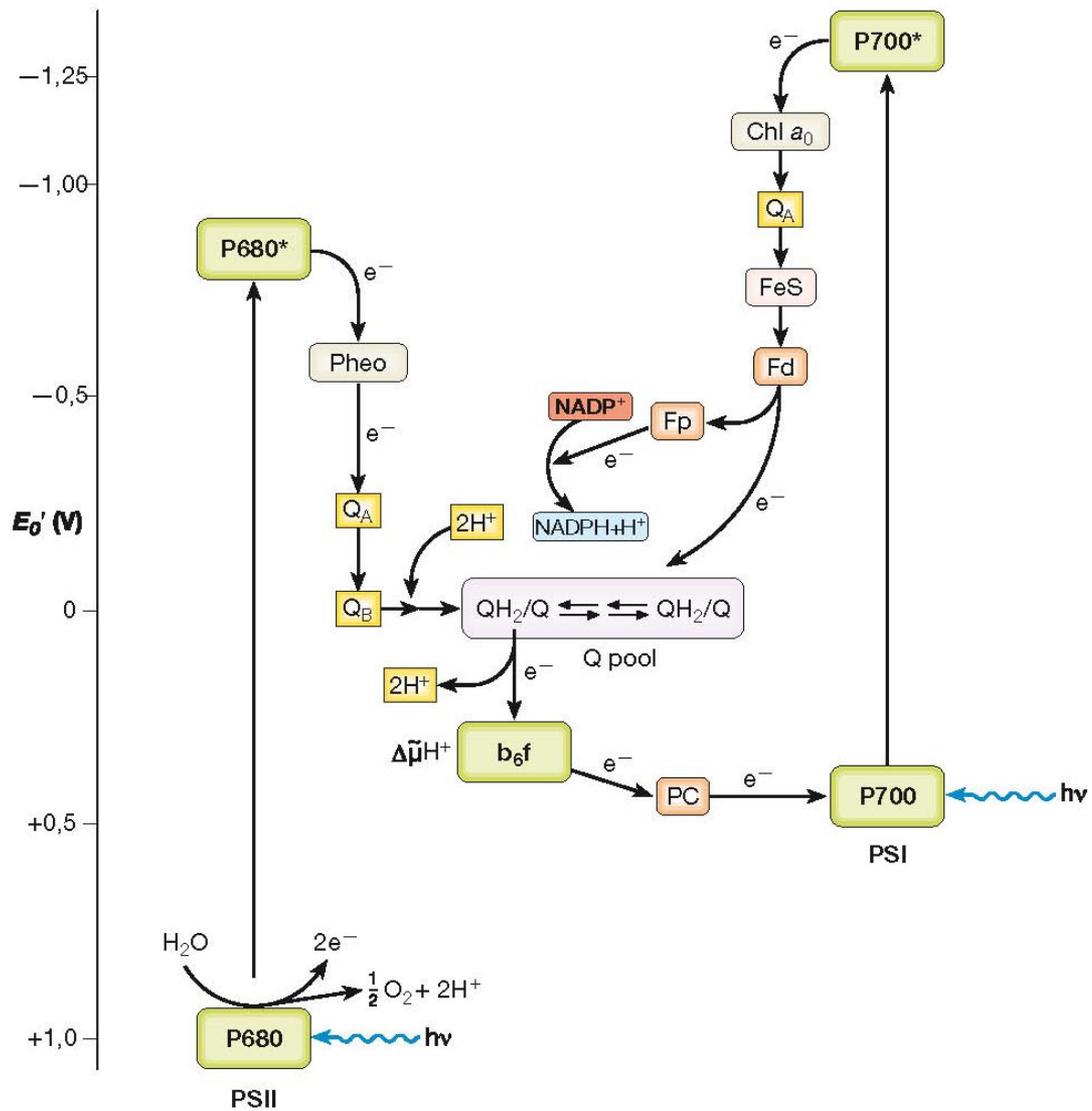
Gli e⁻ non riducono il P680 ossidato, ma vengono avviati verso il NADP⁺.

la fotosintesi ossigenica nei cianobatteri e nei cloroplasti

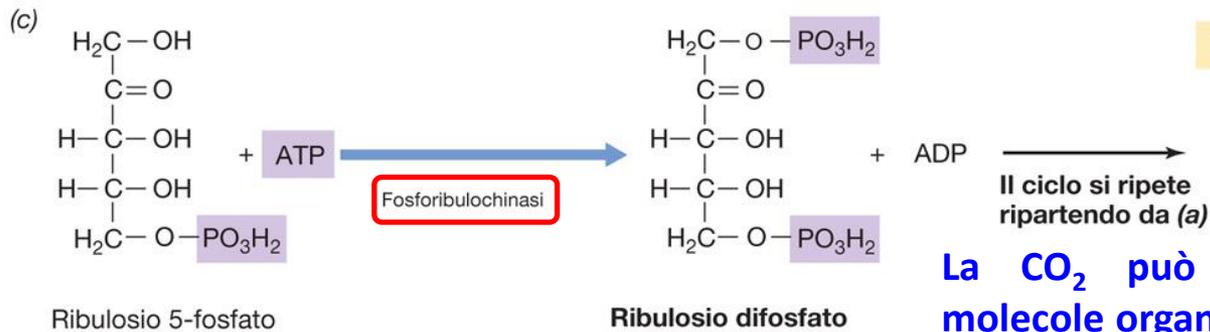
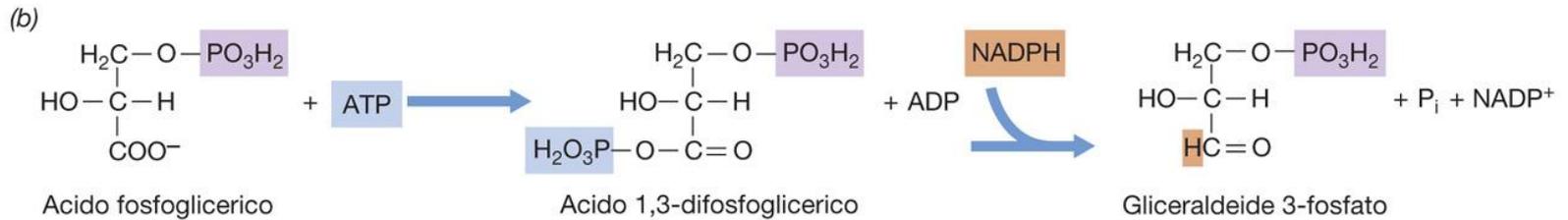
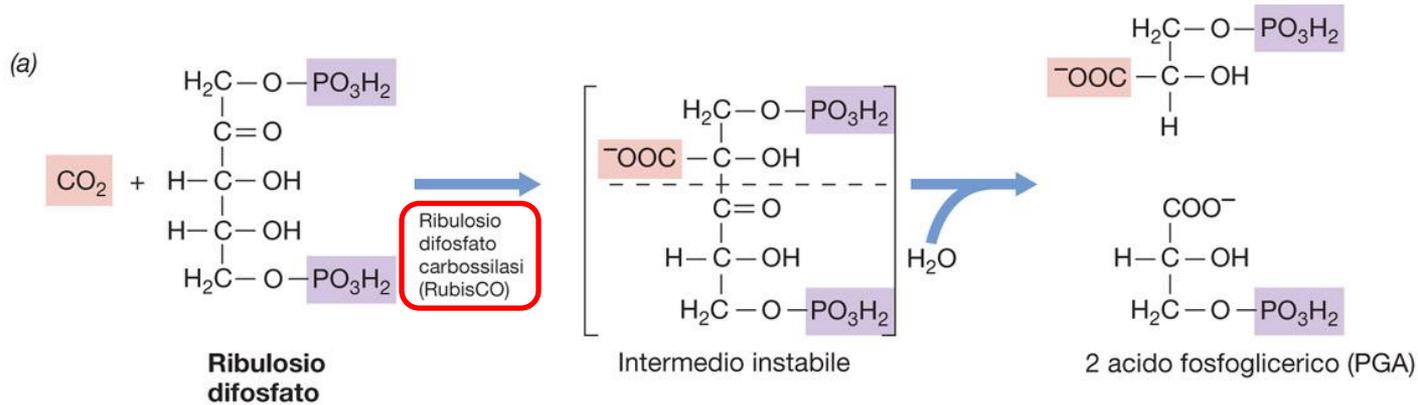


Alcuni microrganismi fotosintetici ossigenici, in caso di blocco del PSII, possono utilizzare solo il PSI.

Effettuano una **fotosintesi anossigenica**, formando ATP mediante **fotofoforilazione ciclica** e generando potere riducente utilizzando **H₂S** (cianobatteri) o **H₂** (alghe verdi) come donatori di e⁻.



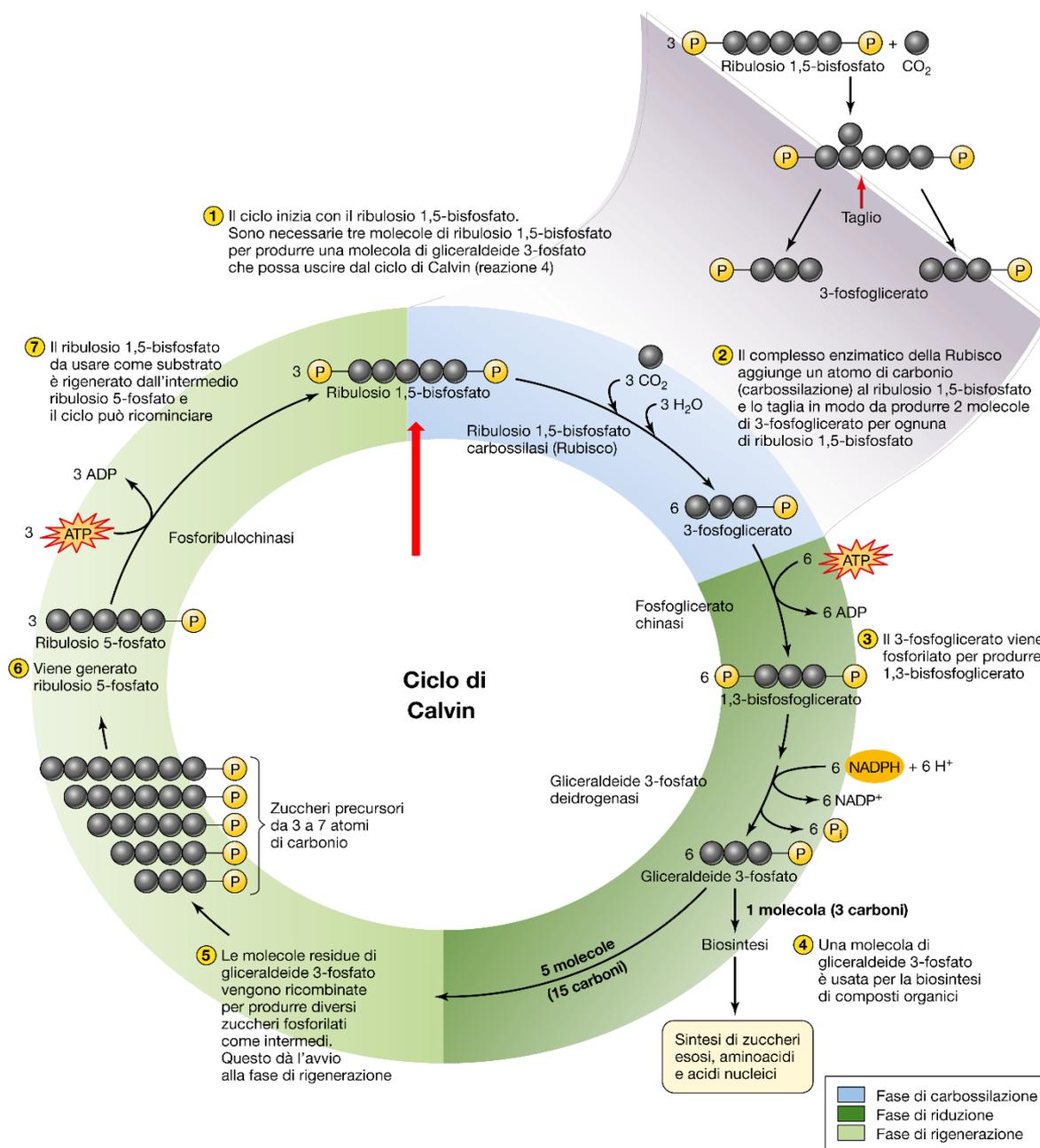
Il CICLO DI CALVIN rappresenta il sistema più importante per la fissazione del carbonio.



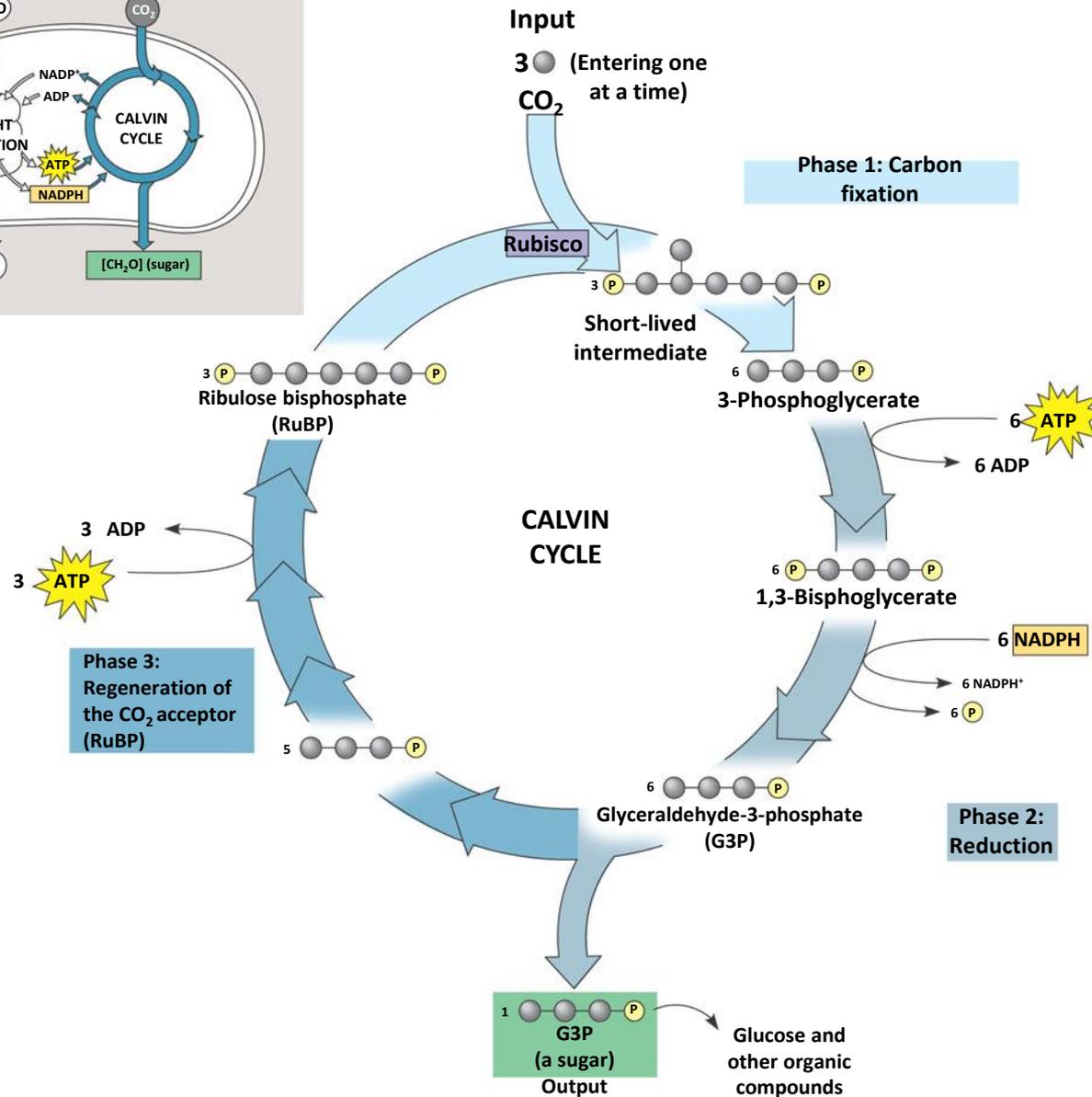
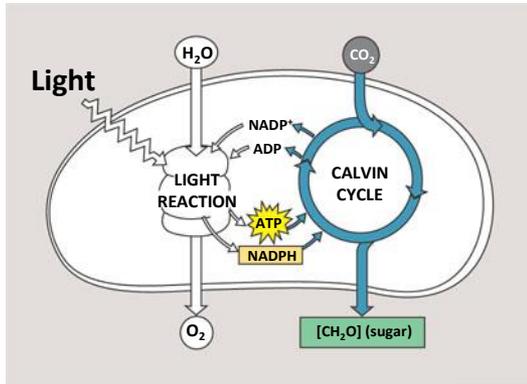
Biosintesi

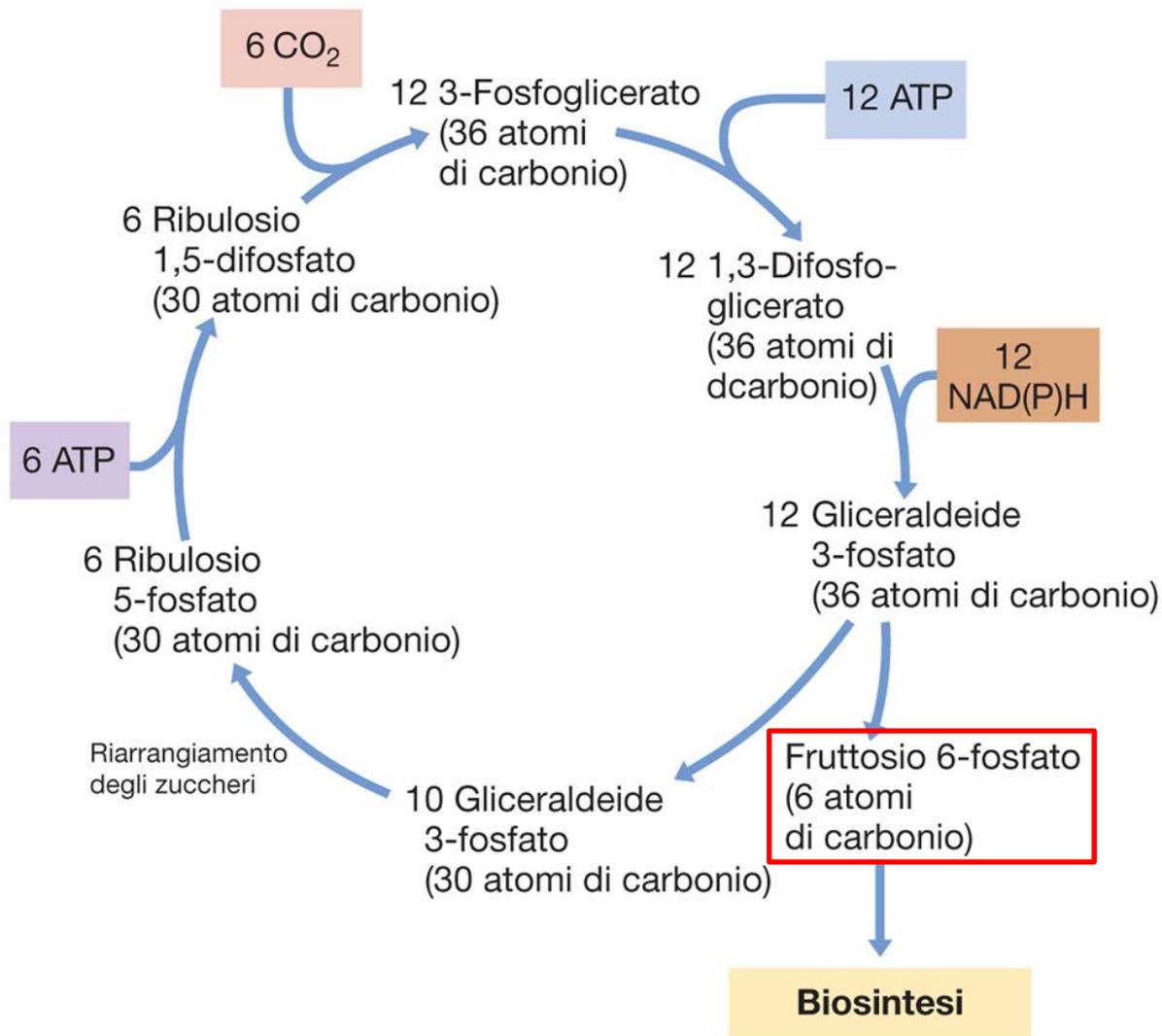
La CO_2 può essere incorporata nelle molecole organiche anche attraverso il ciclo TCA riduttivo.

Ciclo di Calvin

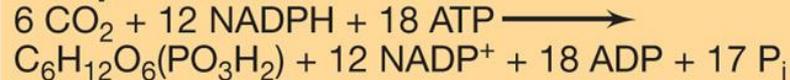


The Calvin cycle

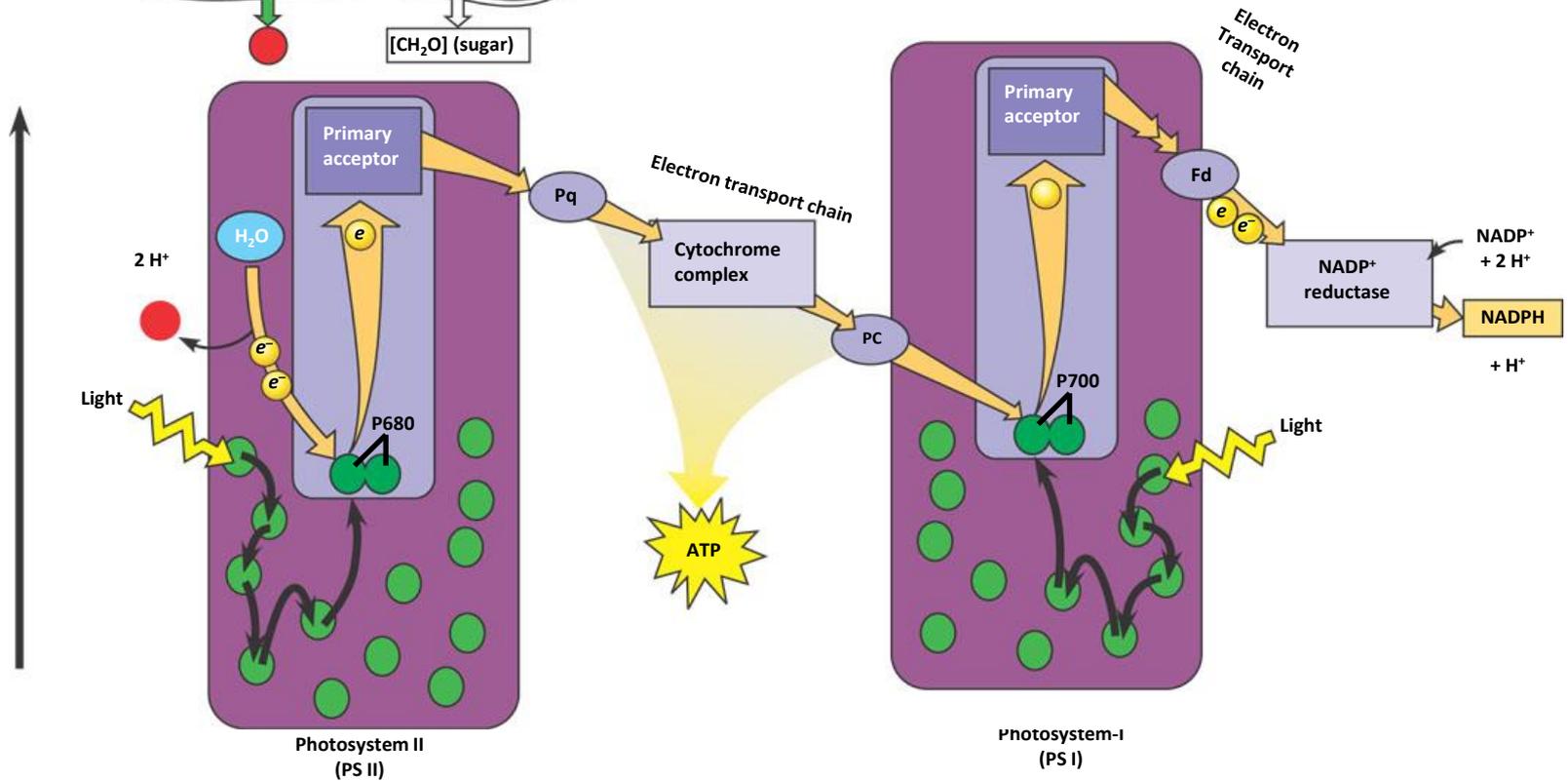
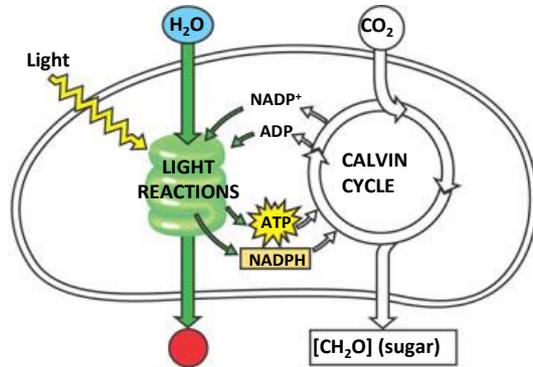




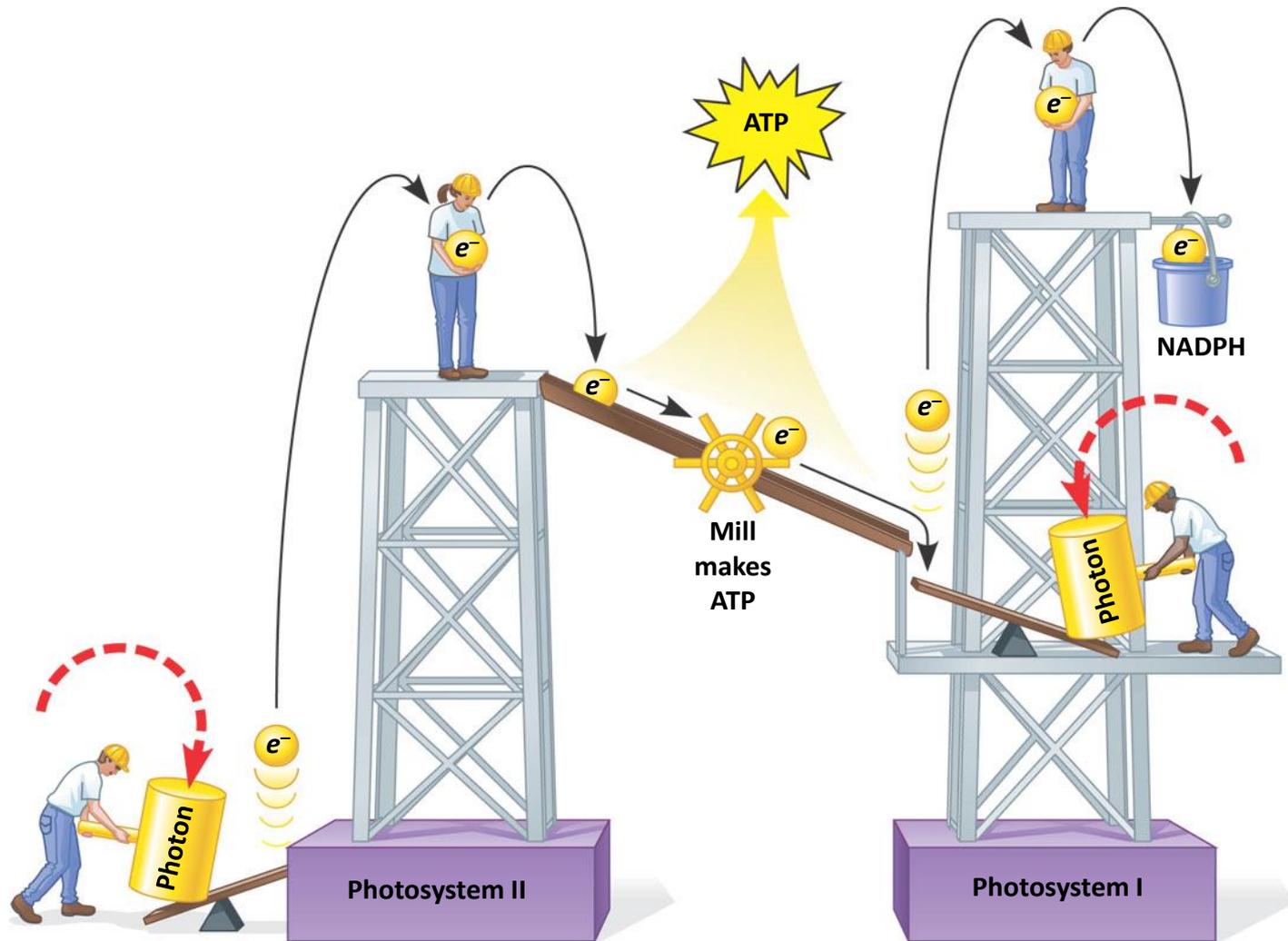
Complessivamente:



Produces NADPH, ATP, and oxygen

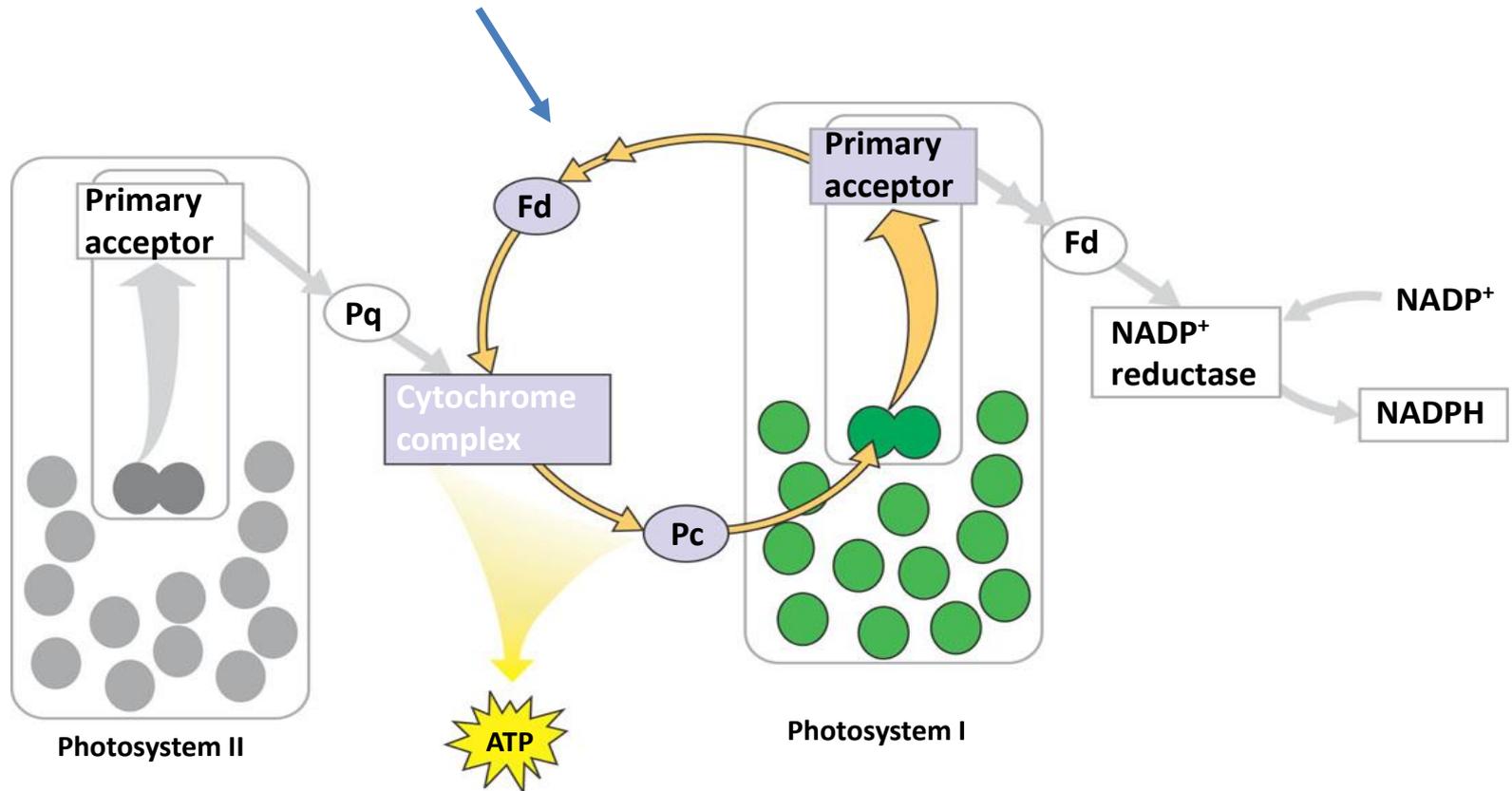


A mechanical analogy for the light reactions

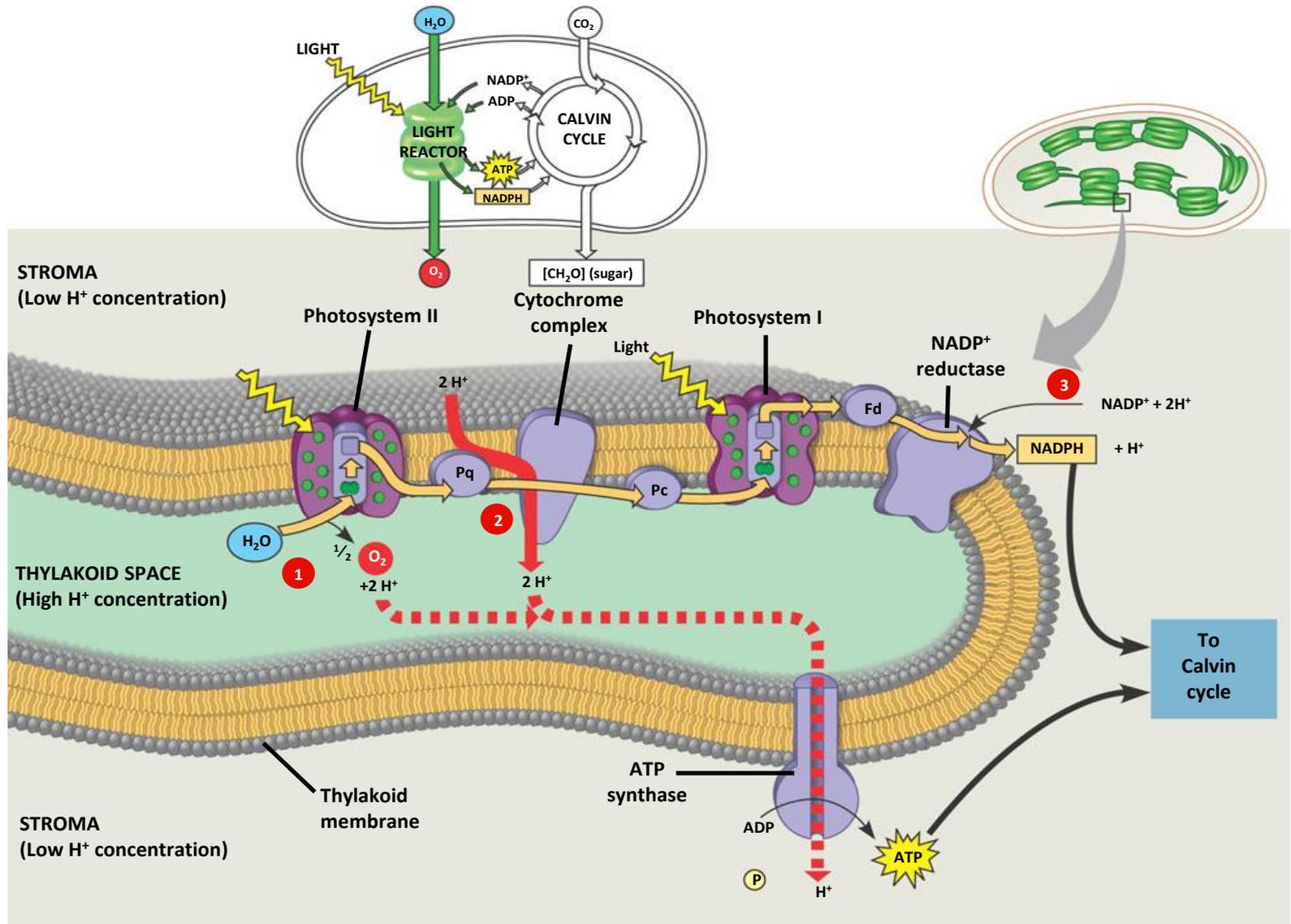


In cyclic electron flow

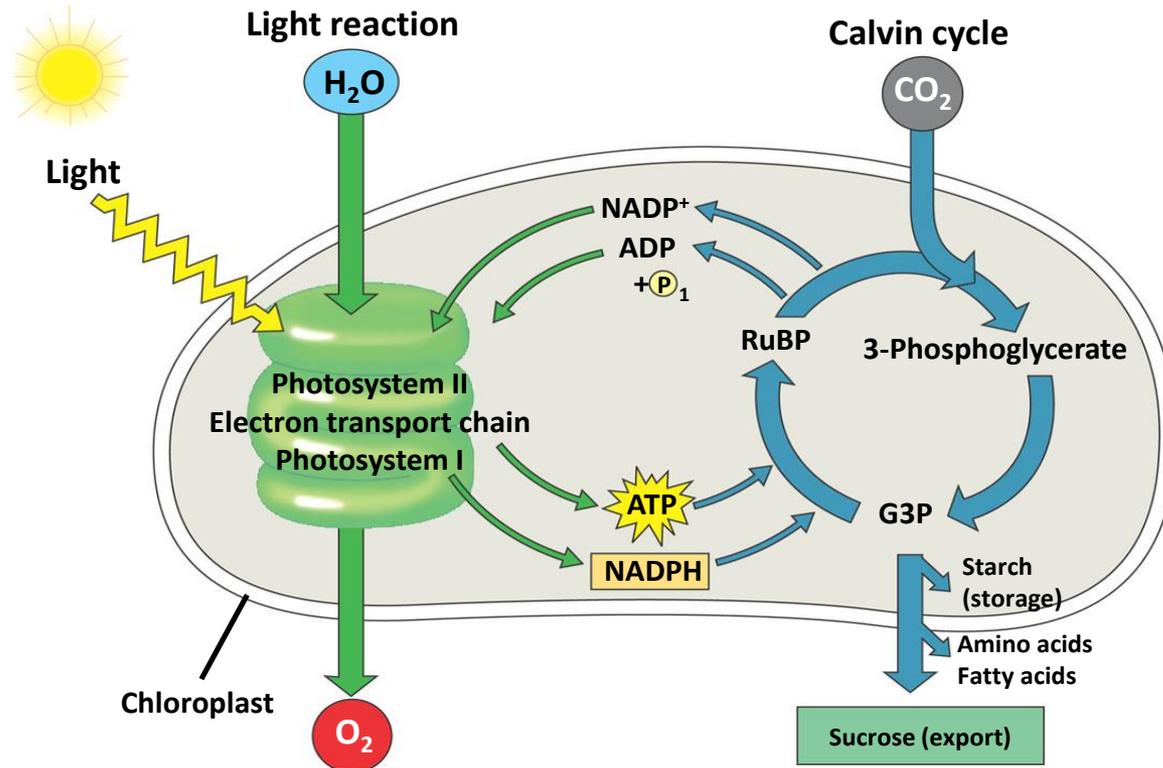
- Only photosystem I is used
- Only ATP is produced



The light reactions and chemiosmosis: the organization of the thylakoid membrane



The Importance of Photosynthesis:

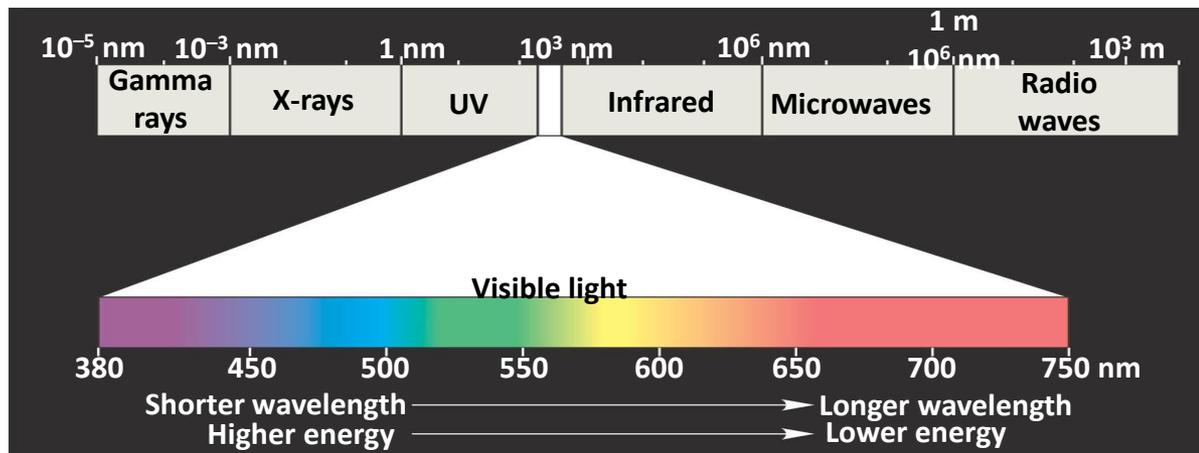


Light reactions:

- Are carried out by molecules in the thylakoid membranes
- Convert light energy to the chemical energy of ATP and NADPH
- Split H₂O and release O₂ to the atmosphere

Calvin cycle reactions:

- Take place in the stroma
- Use ATP and NADPH to convert CO₂ to the sugar G3P
- Return ADP, inorganic phosphate, and NADP⁺ to the light reactions



Review...Light and Water

