

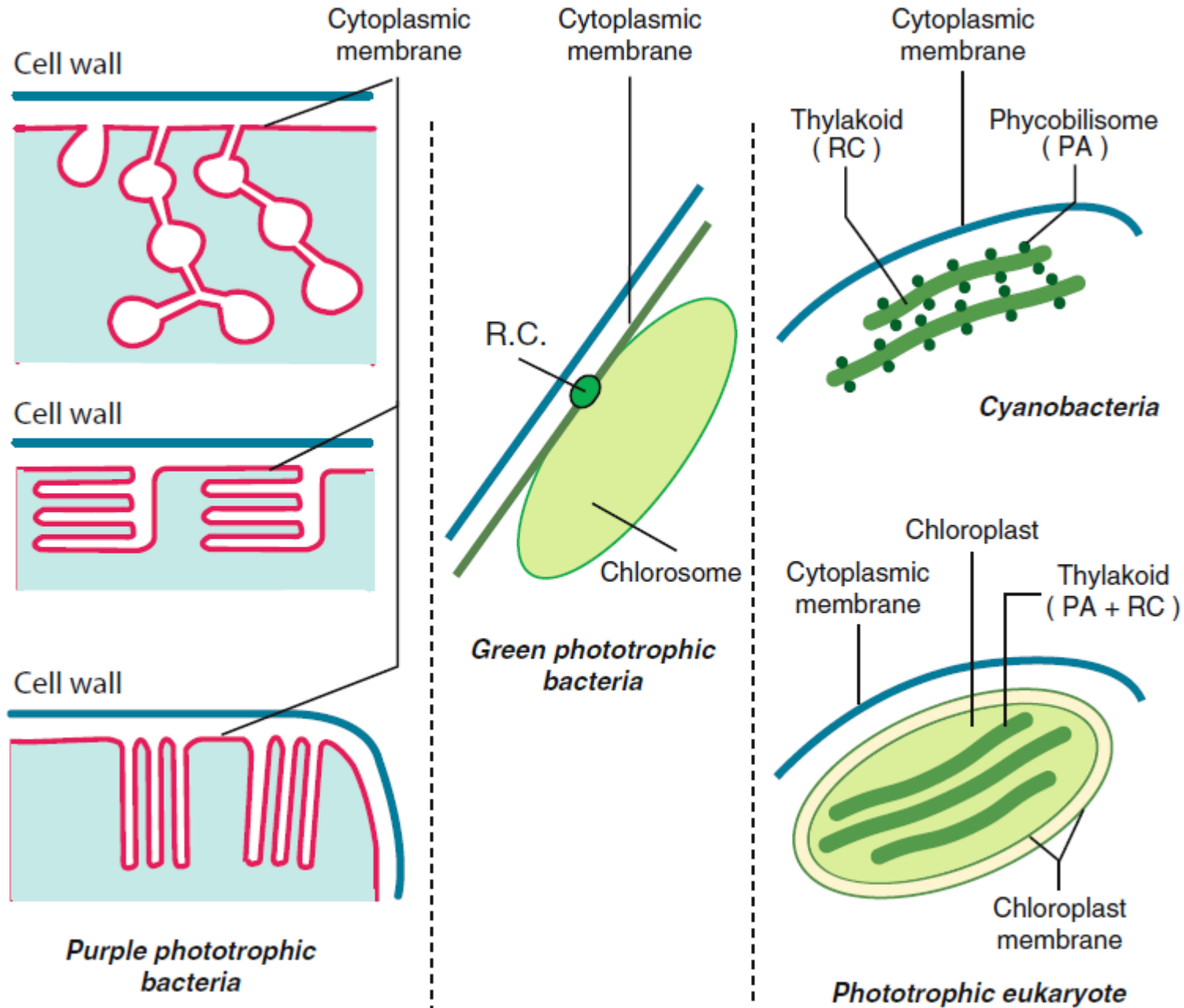
Lezione 14: Metabolismi fototrofi

Dott.ssa Nastro Rosa Anna – Prof.Stefano Dumontet

FOTOSINTESI BATTERICA

L'attività fotosintetica dei procarioti è molto differente se si considerano i cianobatteri oppure i batteri fotosintetici anossigenici. Ci occuperemo qui solo della fotosintesi anossigenica batterica.

- ❖ I microrganismi che hanno un'attività fotosintetica anossigenica possono vivere in ambienti anaerobici fortemente riducenti, dove nessun altro organismo fotosintetico può vivere.
- ❖ Il loro prevalere in determinati ambienti è anche favorito dal tipo di pigmenti di cui sono corredati (**batterioclorofille**) che assorbono a lunghezza d'onda fra i 700 e i 900 nm, una zona dello spettro luminoso in cui non c'è competizione né schermaggio con altri organismi fotosintetici.



Localizzazione cellulare dei pigmenti in microrganismi fototrofi.

AP = pigmento antenna

RC = centro di reazione

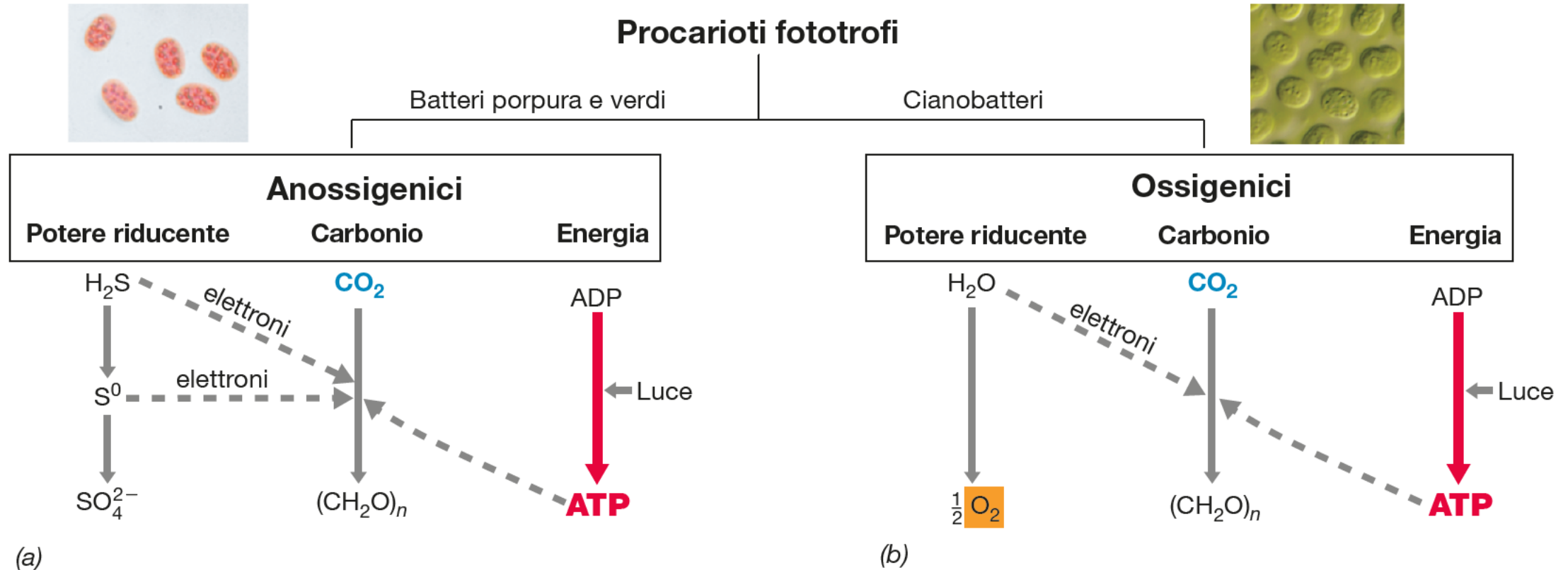
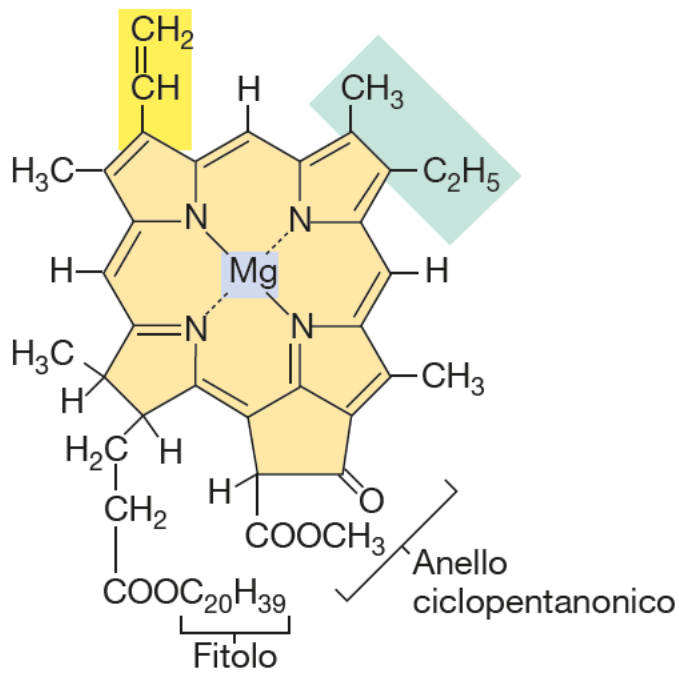


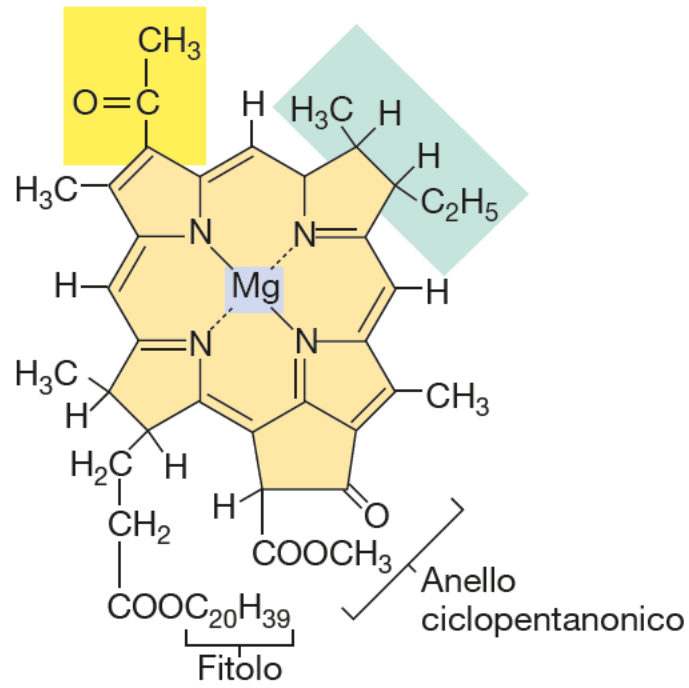
Figura 14.5 Schema della fotosintesi. Produzione di energia e potere riducente in fototrofi anossigenici (a) e ossigenici (b). Si noti che i fototrofi ossigenici producono O_2 , mentre quelli anossigenici no.

Fotografie: a sinistra, fotomicrografia di cellule di un tipico fototrofo anossigenico, il batterio sulfureo porpora *Chromatium*; le cellule hanno un diametro di circa $5 \mu m$. Si notino all'interno delle cellule i globuli di zolfo prodotto dall'ossidazione di H_2S . A destra, fotomicrografia di cellule del cianobatterio *Halotheca*; le cellule hanno un diametro di circa $5 \mu m$.

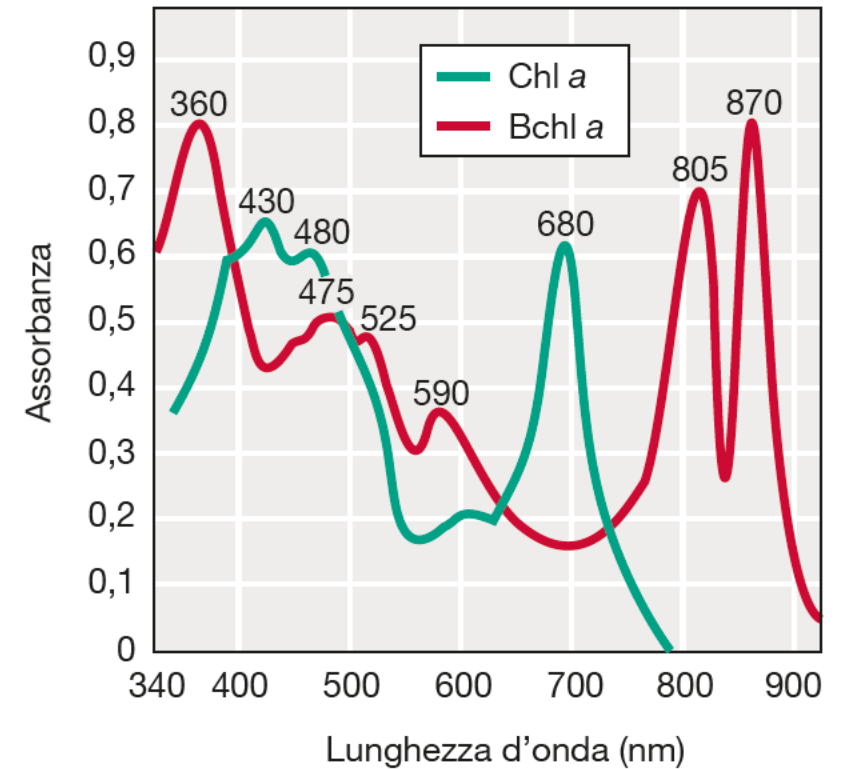


Clorofilla a

(a)



Batterioclorofilla a



(b)

Figura 14.6 Strutture e spettri della clorofilla a e della batterioclorofilla a. (a) Le due molecole sono identiche, eccetto per le parti evidenziate in giallo e verde. (b) Spettro di assorbimento (curva verde) di cellule dell'alga verde *Chlamydomonas*. I picchi a 680 e a 430 nm sono dovuti alla clorofilla a, mentre i picchi a 480 nm sono dovuti ai carotenoidi. Spettro di assorbimento (curva rossa) di cellule del batterio porpora fototrofo *Rhodospseudomonas palustris*. I picchi a 870, 805, 590 e 360 nm sono dovuti alla batterioclorofilla a, mentre i picchi a 525 e 475 nm sono dovuti ai carotenoidi.

Pigmento/massimo di assorbimento (<i>in vivo</i>)	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	R ₇
Bchl a (batteri porpora)/ 805, 830-890 nm	$\begin{array}{c} \text{---C---CH}_3 \\ \\ \text{O} \end{array}$	---CH_3^a	$\text{---CH}_2\text{---CH}_3$	---CH_3	$\begin{array}{c} \text{---C---O---CH}_3 \\ \\ \text{O} \end{array}$	P/Gg ^b	---H
Bchl b (batteri porpora)/ 835-850, 1020-1040 nm	$\begin{array}{c} \text{---C---CH}_3 \\ \\ \text{O} \end{array}$	---CH_3^c	$\begin{array}{c} \text{=C---CH}_3 \\ \\ \text{H} \end{array}$	---CH_3	$\begin{array}{c} \text{---C---O---CH}_3 \\ \\ \text{O} \end{array}$	P	---H
Bchl c (batteri verdi sulfurei)/745-755 nm	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{---C---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$	---CH_3	$\begin{array}{c} \text{---C}_2\text{H}_5 \\ \text{---C}_3\text{H}_7^d \\ \text{---C}_4\text{H}_9 \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{---C}_2\text{H}_5 \\ \text{---CH}_3 \end{array}$	---H	F	---CH_3
Bchl c_s (batteri verdi non sulfurei)/740 nm	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{---C---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$	---CH_3	$\text{---C}_2\text{H}_5$	---CH_3	---H	S	---CH_3
Bchl d (batteri verdi sulfurei)/705-740 nm	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{---C---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$	---CH_3	$\begin{array}{c} \text{---C}_2\text{H}_5 \\ \text{---C}_3\text{H}_7 \\ \text{---C}_4\text{H}_9 \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{---C}_2\text{H}_5 \\ \text{---CH}_3 \end{array}$	---H	F	---H
Bchl e (batteri verdi sulfurei)/719-726 nm	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{---C---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{---C---H} \\ \\ \text{O} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{---C}_2\text{H}_5 \\ \text{---C}_3\text{H}_7 \\ \text{---C}_4\text{H}_9 \end{array}$	$\text{---C}_2\text{H}_5$	---H	F	---CH_3
Bchl g (eliobatteri)/ 670, 788 nm	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{---C=CH}_2 \end{array}$	---CH_3^a	$\text{---C}_2\text{H}_5$	---CH_3	$\begin{array}{c} \text{---C---O---CH}_3 \\ \\ \text{O} \end{array}$	F	---H

^aNessun doppio legame tra C₃ e C₄; ulteriori atomi di H sono nelle posizioni C₃ e C₄.

^bP, fitil estere (C₂₀H₃₉O-); F, farnesil estere (C₁₅H₂₅O-); Gg, geranilgeraniol estere (C₁₀H₁₇O-).

^cNessun doppio legame tra C₃ e C₄; un ulteriore atomo di H è in posizione C₃.

^dLe batterioclorofille c, d, ed e sono costituite da miscele isomeriche con sostituenti diversi in posizione R₃, come mostrato.

Figura 14.7 Struttura di tutte le batterioclorofille note (Bchl). Sono elencati i diversi sostituenti presenti nelle posizioni da R₁ a R₇ nella struttura riportata a destra. I massimi di assorbimento *in vivo* rappresentano i picchi di assorbimento in condizioni fisiologiche. Lo spettro delle batterioclorofille estratte dalle cellule e dissolte in solventi organici è spesso piuttosto differente.

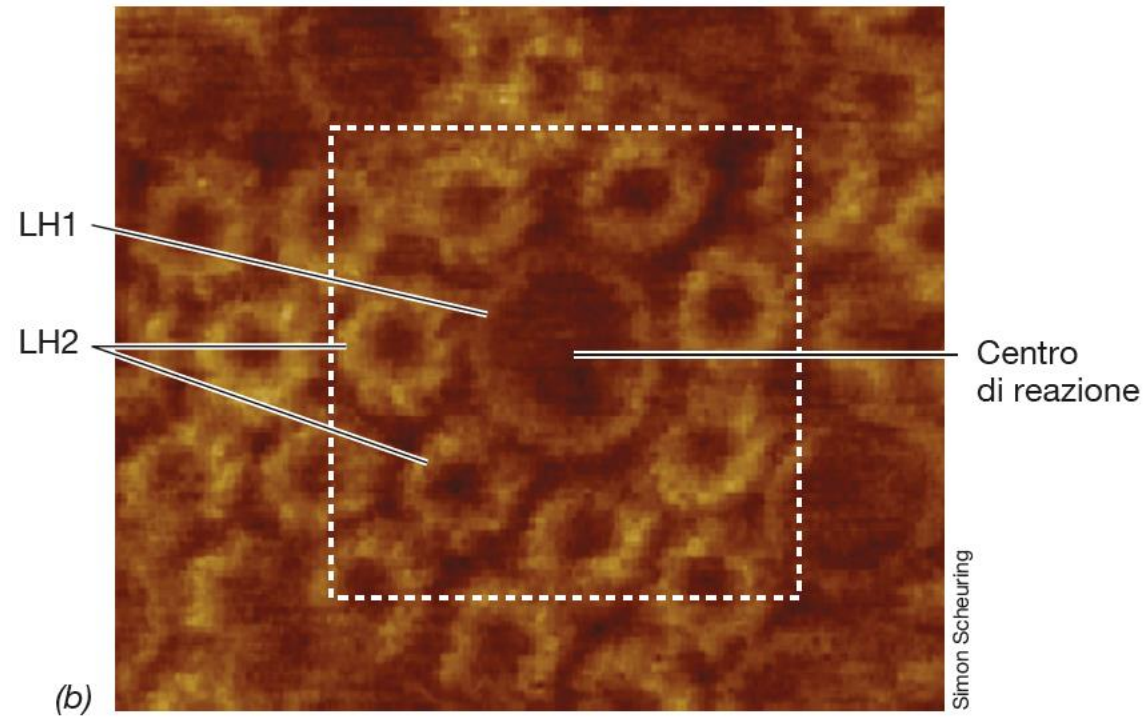
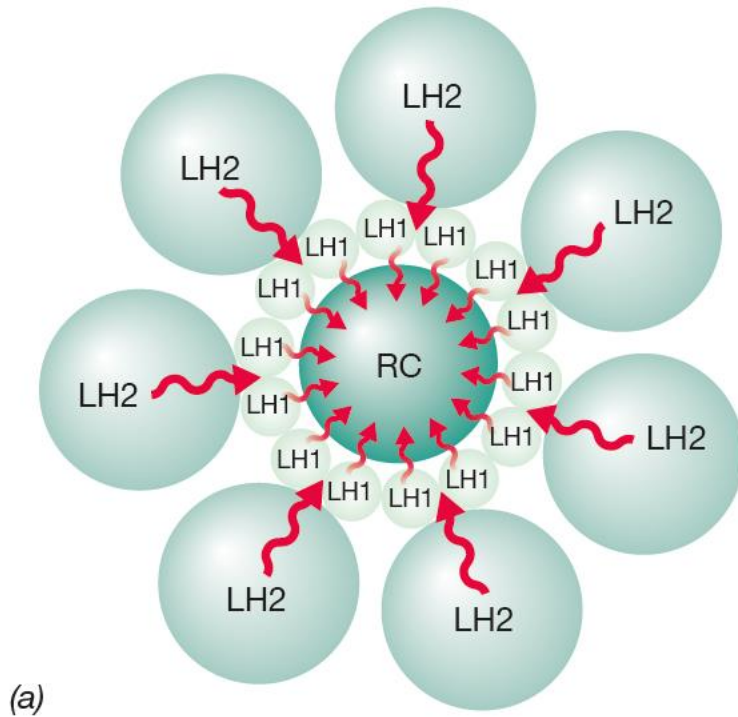


Figura 14.8 Disposizione delle clorofille/batterioclorofille che catturano la luce e dei centri di reazione in una membrana fotosintetica. (a) L'energia luminosa assorbita dalle molecole che catturano la luce (LH, verde chiaro) viene trasferita ai centri di reazione (RC, verde scuro) dove hanno inizio le reazioni fotosintetiche del trasporto di elettroni. Le molecole dei pigmenti

sono fissate nella membrana da specifiche proteine di legame. (b) Micrografia a forza atomica dei fotocomplessi del batterio purpureo *Phaeospirillum molischianum*. Questo organismo possiede due tipi di complessi che catturano luce, LH1 e LH2. I complessi LH2 trasferiscono l'energia ai complessi LH1, e questi la trasferiscono a loro volta al centro di reazione (si veda la Figura 14.14b).

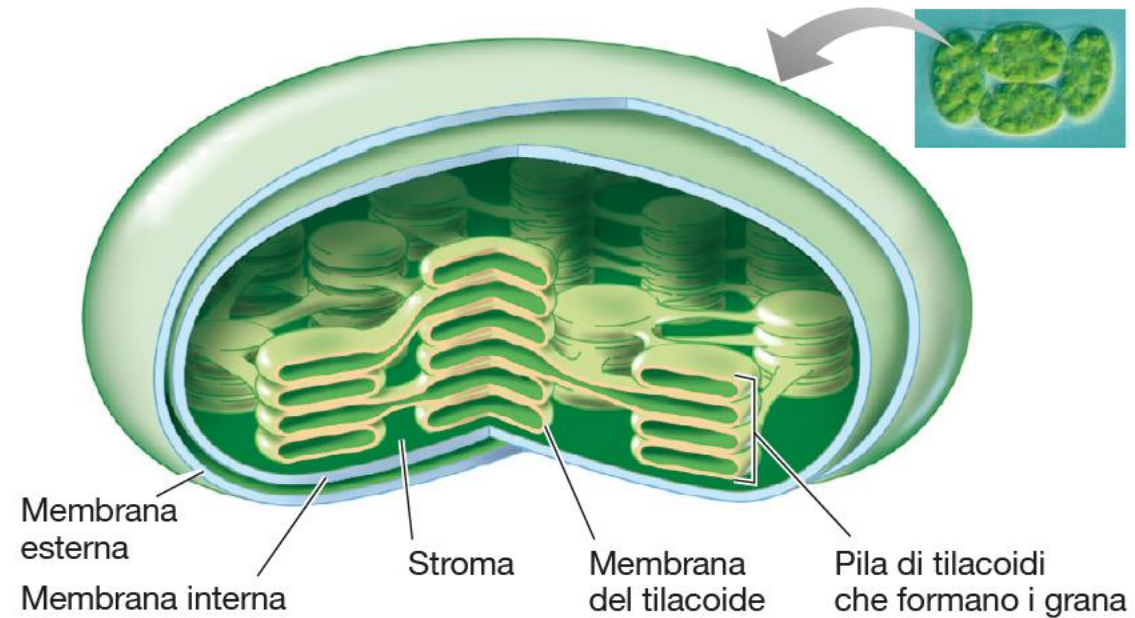
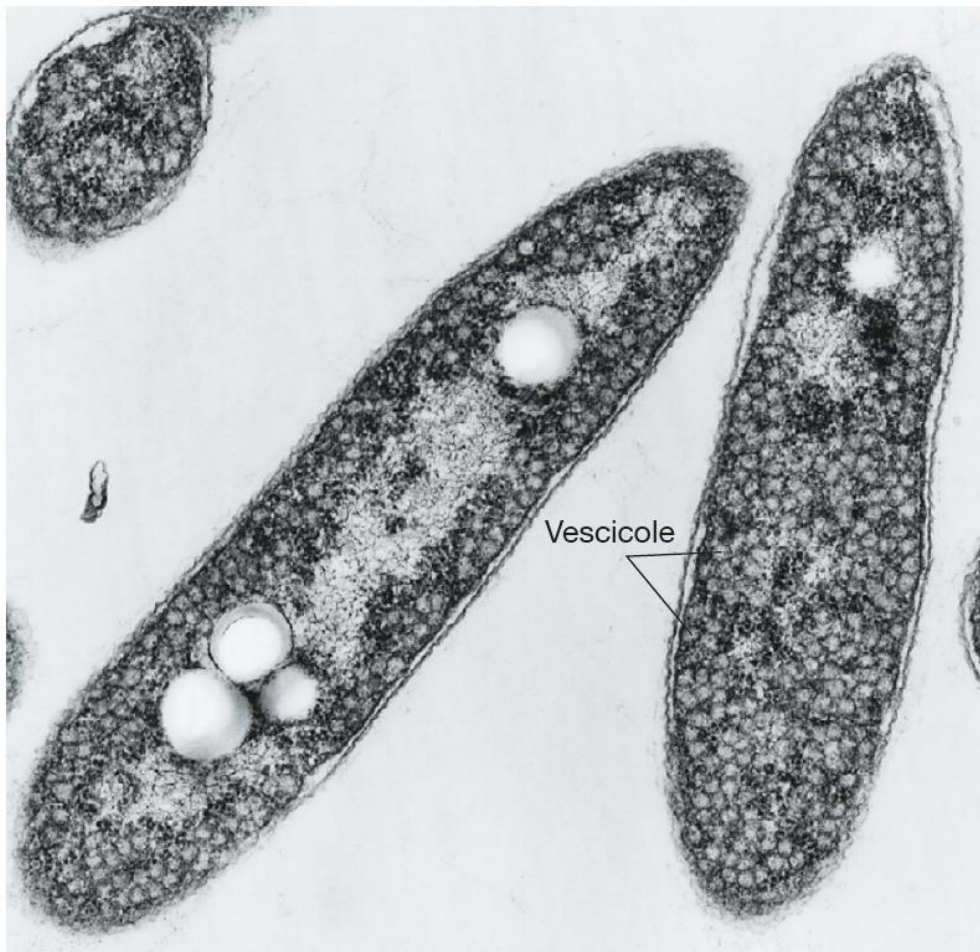


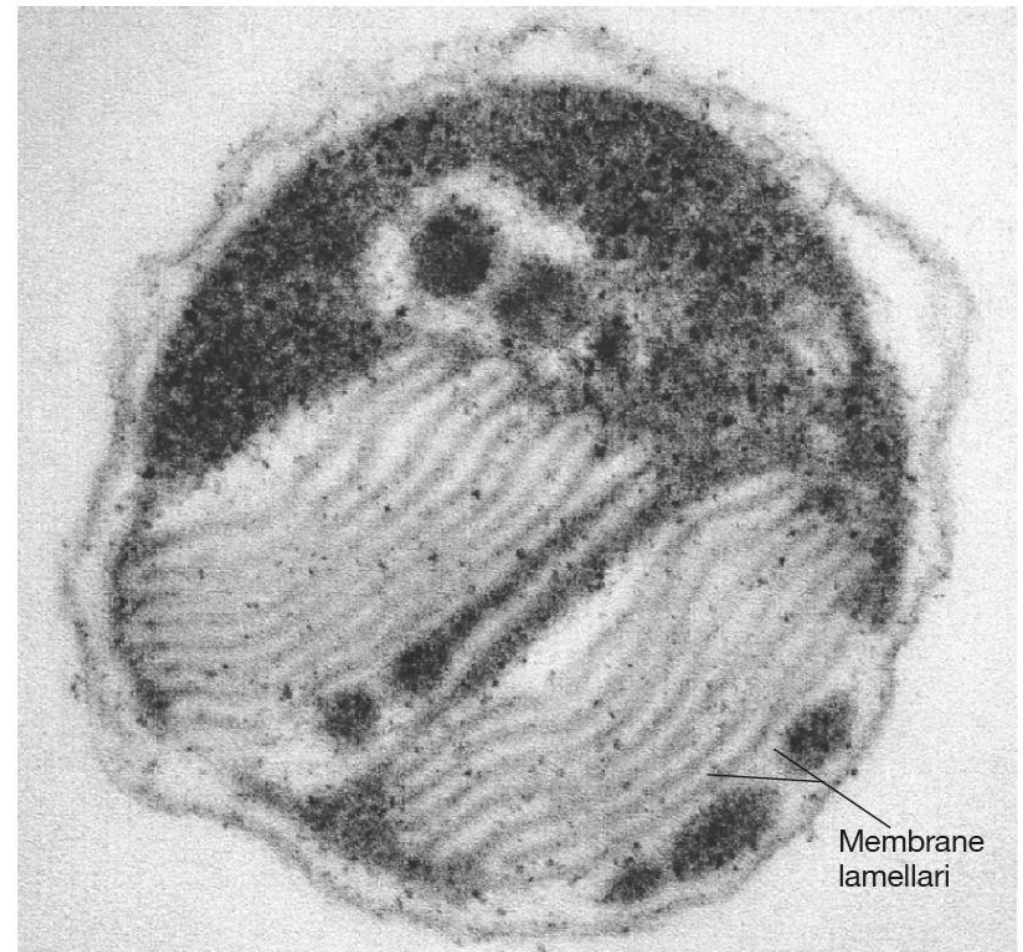
Figura 14.9 Cloroplasto. Dettaglio della struttura del cloroplasto che mostra come le circonvoluzioni delle membrane tilacoidi definiscono uno spazio interno chiamato stroma e formano pile di membrane denominate grana. Insetto: micrografia di cellule dell'alga verde *Makinoella*. Ognuna delle quattro cellule mostrate possiede numerosi cloroplasti.



(a)

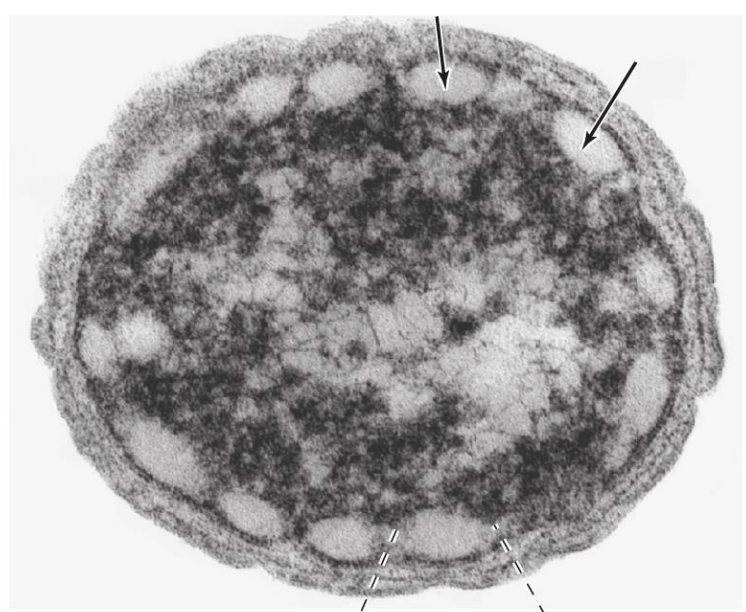
Figura 14.10 Membrane nei fototrofi anossigenici.

(a) Cromatofori. Micrografia elettronica a trasmissione di una sezione di una cellula del batterio porpora *Rhodobacter* che mostra le membrane vescicolari fotosintetiche. Le vescicole si formano dall'invaginazione della membrana citoplasmatica e sono



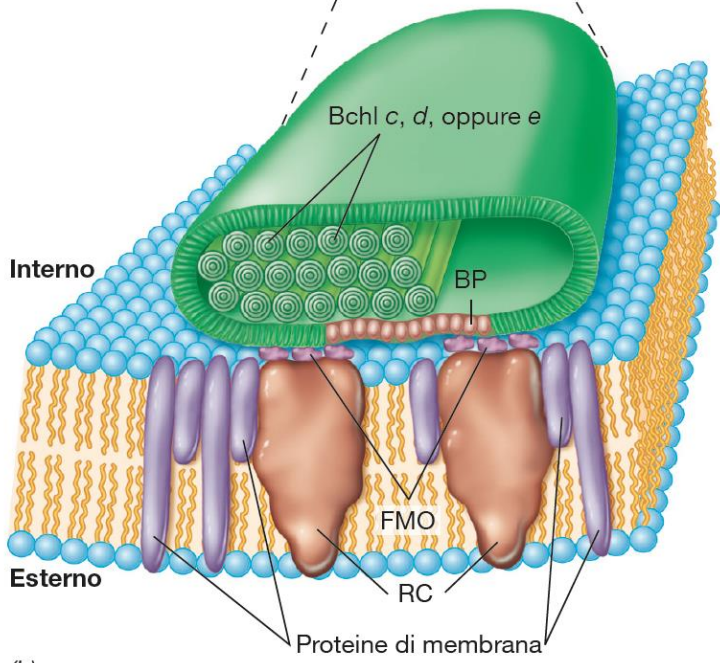
(b)

in continuità con essa. La cellula misura circa 1 μm . (b) Membrane lamellari nel batterio purpureo *Ectothiorhodospira*. La cellula misura circa 1,5 μm . Anche queste membrane si formano dall'invaginazione della membrana citoplasmatica e sono in continuità con essa, ma, invece di assumere forma di vescicole, formano delle pile.



Niels-Ulrik Frigaard

(a)



(b)

Figura 14.11 Clorosoma dei batteri verdi sulfurei e non sulfurei. (a) Micrografia elettronica a trasmissione di una sezione trasversale di una cellula del batterio verde sulfureo *Chlorobaculum tepidum*. Si notino i clorosomi (freccce). (b) Modello della struttura del clorosoma. Il clorosoma (verde) è disteso ben aderente alla superficie interna della membrana citoplasmatica. Le molecole di batterioclorofilla (Bchl) antenna sono organizzate in strutture tubolari all'interno del clorosoma e l'energia viene trasferita da queste alla Bchl a del centro di reazione (RC) nella membrana citoplasmatica attraverso una proteina denominata FMO. Le proteine della piastra basale (BP) fanno da connettori tra il clorosoma e la membrana citoplasmatica.

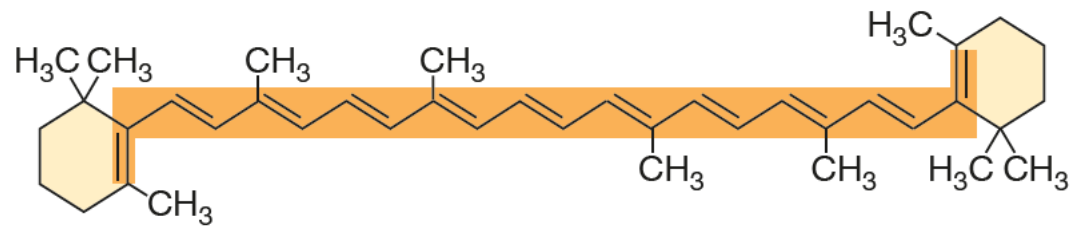
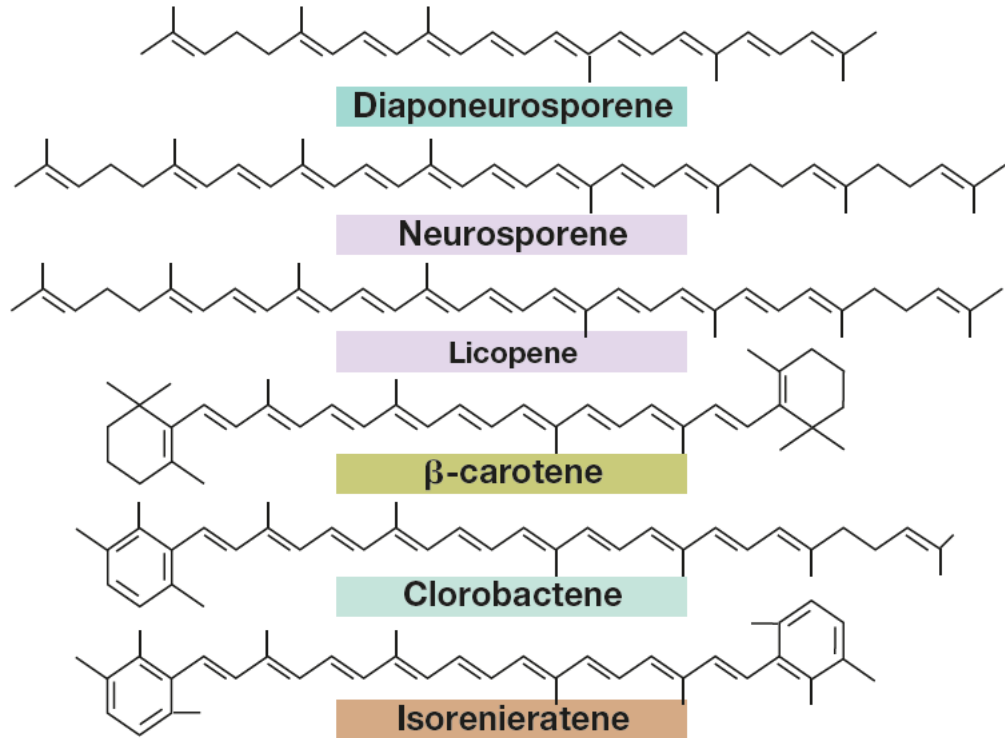








Figura 14.12 Struttura di un tipico carotenoide: il β -carotene. Il sistema dei doppi legami coniugati è evidenziato in arancione.

I. Caroteni



 Eliobatteri	 Batteri porpora
 Batteri verdi non sulfurei (<i>Chloroflexus</i>)	 Batteri porpora (in presenza di aria)
 Batteri verdi sulfurei	 Batteri verdi non sulfurei (specie colorate in marrone)

II. Xantofille

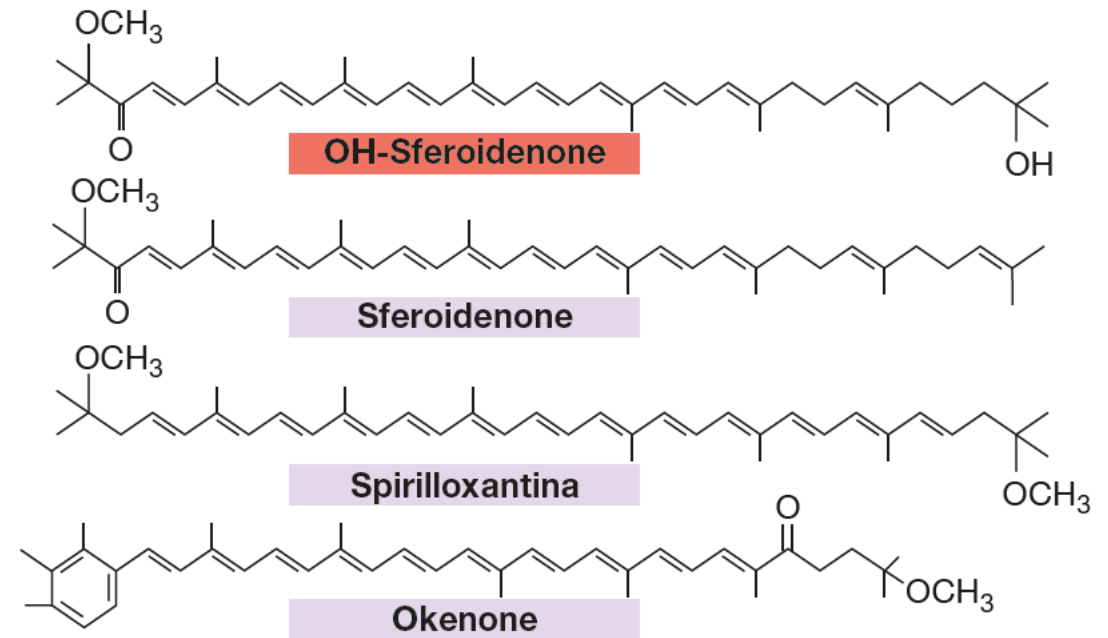
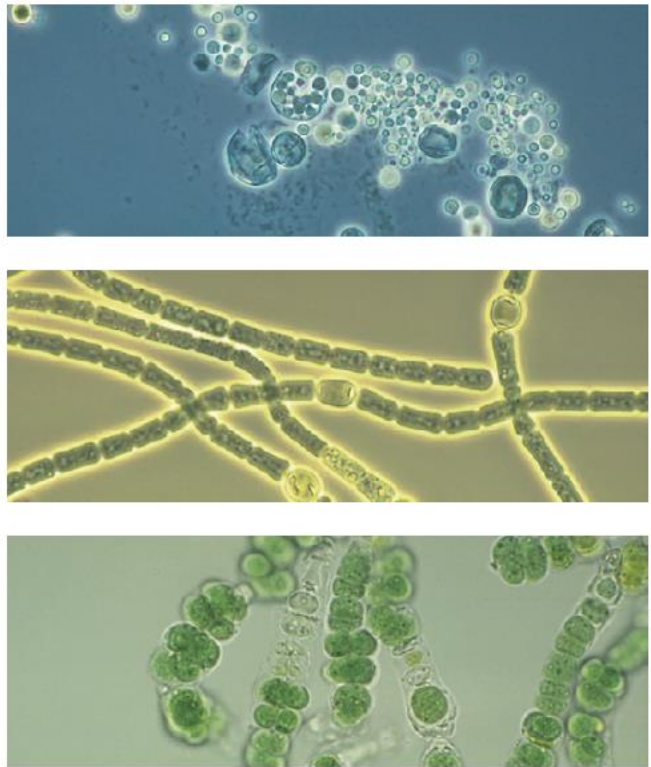
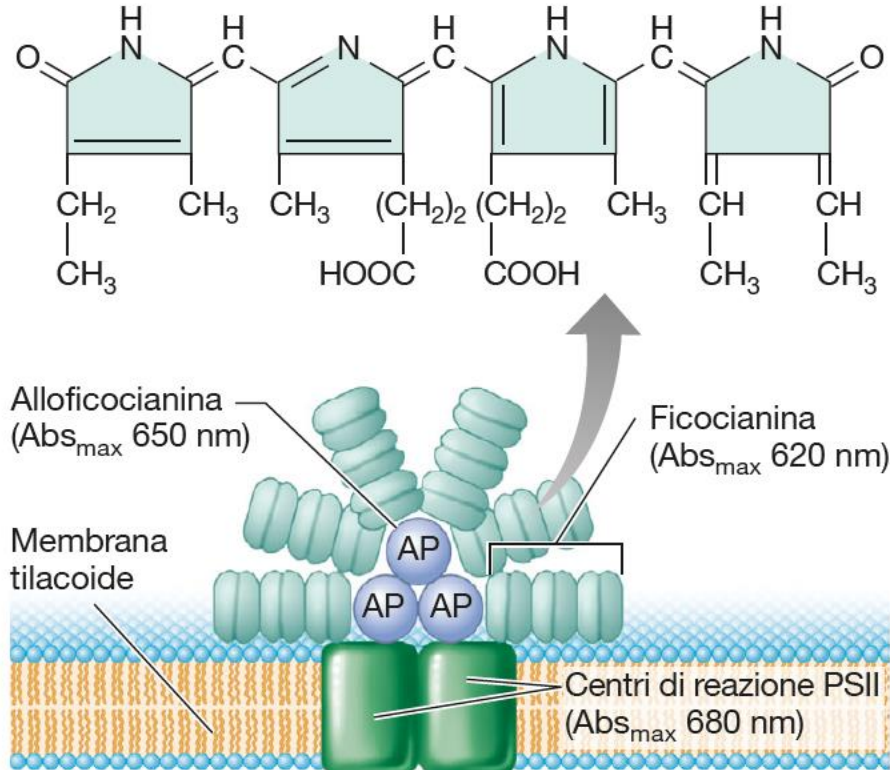


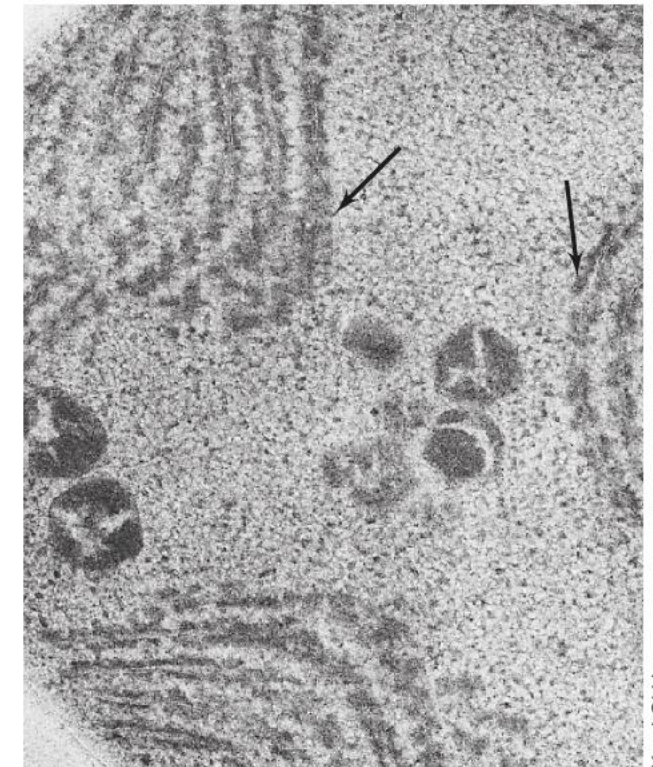
Figura 14.13 Struttura di alcuni carotenoidi che si ritrovano comunemente nei fototrofi anossigenici. I caroteni sono idrocarburi e le xantofille sono carotenoidi ossigenati. Si confronti la struttura del β -carotene mostrata nella Figura 14.12 con quella mostrata qui. Per semplicità, nelle strutture mostrate in questa figura i gruppi metile (CH_3) sono rappresentati solo dai legami.



(a)



(b)



(c)

Figura 14.14 Ficobiliproteine e ficobilisomi. (a) Fotomicrografia in campo chiaro di cellule dei cianobatteri (dall'alto in basso) *Dermocarpa*, *Anabaena* e *Fischerella*, che mostrano il tipico colore blu-verde dovuto alle ficobiliproteine. (b) Struttura della ficocianina (sopra) e del ficobilisoma. La ficocianina assorbe a energie superiori (lunghezze d'onda più corte) rispetto all'alloficcianina.

La clorofilla *a* assorbe a lunghezze d'onda più lunghe (energie inferiori) dell'alloficcianina. Il flusso di energia del PSII è quindi ficocianina → alloficcianina → clorofilla *a* (Figura 14.16). (c) Micrografia elettronica di una sezione sottile del cianobatterio *Synechocystis*. Si notino i ficobilisomi (frecche) con struttura tondeggiante di colore scuro attaccati alle membrane lamellari.

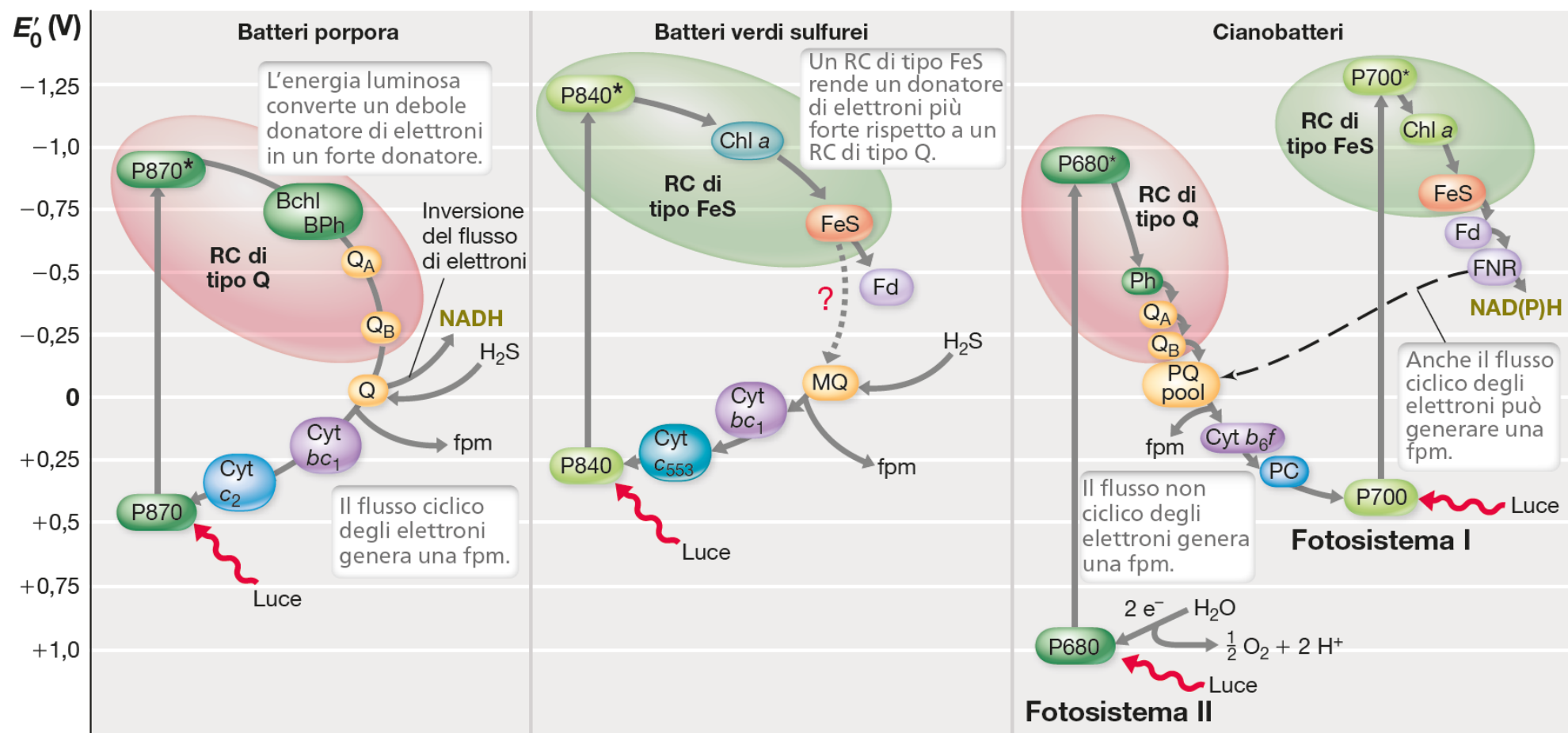


Figura 14.16 Confronto del flusso di elettroni nei batteri fototrofi anossigenici e ossigenici. I batteri porpora e i batteri verdi sulfurei possiedono, rispettivamente, centri di reazione (RC) di tipo Q e di tipo FeS, mentre i fototrofi ossigenici possiedono entrambe le tipologie. Il centro di reazione di tipo FeS dei batteri verdi sulfurei produce elettroni altamente elettronegativi che possono ridurre la ferredossina (Fd), consentendo la fissazione della CO₂ attraverso il ciclo inverso dell'acido citrico (Figura 14.4). I centri di reazione di tipo Q non possono ridurre la Fd, il che rende necessario il trasporto inverso degli elettroni affinché sia prodotto il NADH richiesto per fissare CO₂ attraverso il ciclo di Calvin (◀ Figura 3.26

e 3.27). Il flusso ciclico degli elettroni è presente nei batteri porpora, ma non nei batteri verdi sulfurei. Nei fototrofi ossigenici il flusso degli elettroni è non ciclico e produce il caratteristico "schema a Z" del flusso di elettroni. Se il fotosistema II è bloccato, i fototrofi ossigenici possono eseguire la fotosintesi ciclica nel fotosistema I (linea tratteggiata nel riquadro dei cianobatteri, si veda anche la Figura 14.17). Bchl, batterioclorofilla; BPh, batteriofeofitina; Chl, clorofilla; Cyt, citocromo; FeS, proteina ferro-zolfo; FNR, ferredossina-NADP ossidoreduttasi; P870, P840, P680 e P700, centri di reazione; PC, plastocianina; Ph, feofitina; PQ, plastoquinone; Q, chinone; Q_A, Q_B, chinoni intermedi; MQ, menachinone.

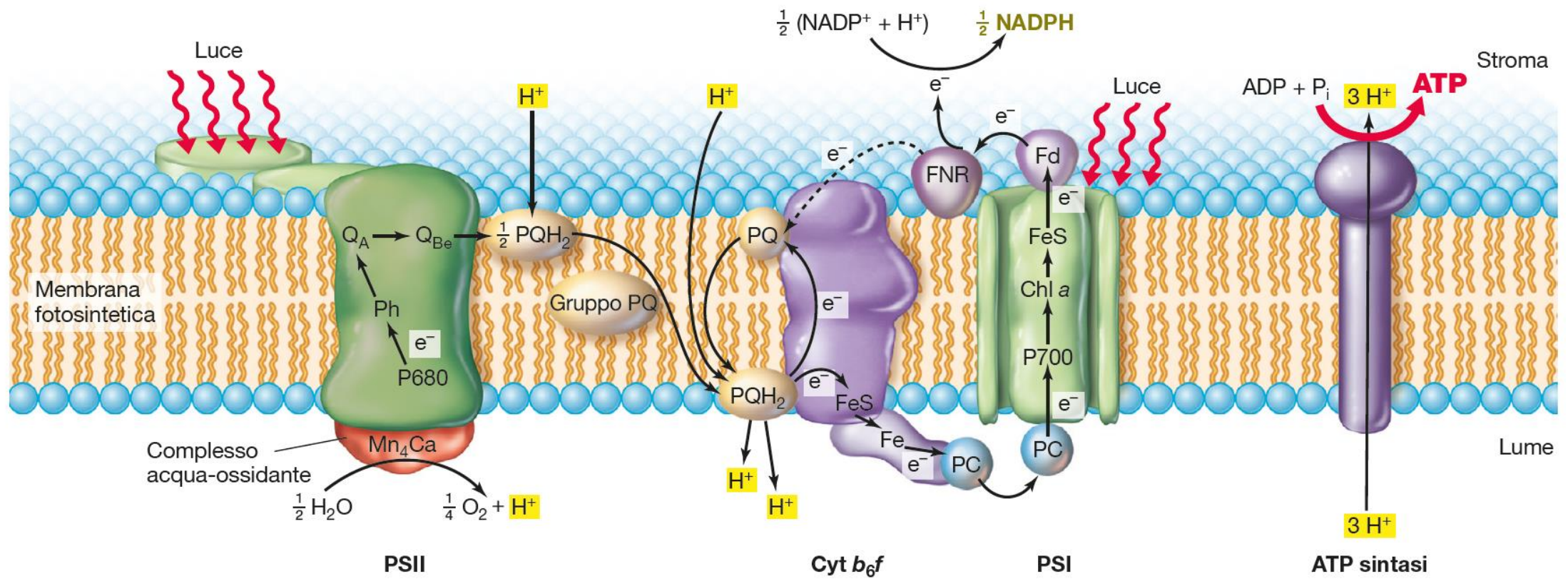
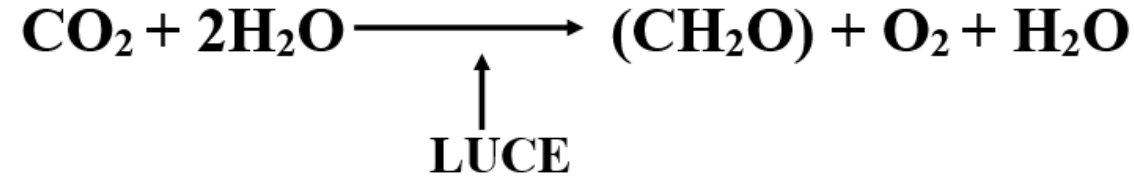


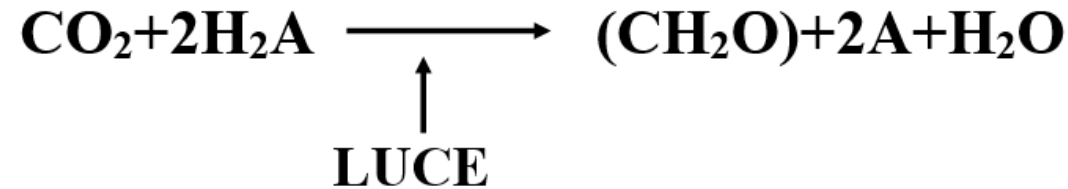
Figura 14.17 Trasporto degli elettroni nella fotosintesi ossigenica. Il fotosistema II (PSII) viene attivato dai fotoni, il che determina l'ossidazione dell'H₂O sul gruppo Mn₄Ca del complesso responsabile dell'ossidazione dell'acqua. Gli elettroni vengono trasferiti dal PSII al gruppo del plastoquinone (PQ/PQH₂). I protoni vengono scambiati attraverso la membrana nel momento in cui il plastoquinone viene ossidato dal citocromo b₆f. Per due molecole di acqua ossidate a una molecola di O₂, un totale di 12 protoni vengono rilasciati nel lume per alimentare l'ATP sintasi. Gli elettroni vengono quindi trasferiti alla plastocianina (PC),

che li trasporta al fotosistema I (PSI). In seguito all'attivazione da parte della luce, il PSI riduce la ferredossina (Fd), con una riduzione sequenziale della ferredossina:NADP ossidoreduttasi (FNR) e quindi NADP⁺. L'ATP e il NADPH prodotti nelle reazioni alla luce sono utilizzati per la fissazione di CO₂ nel ciclo di Calvin (◀Paragrafo 3.12 e Paragrafo 14.2). La fotofosforilazione ciclica si verifica quando la FNR cede elettroni al citocromo b₆f anziché al NADP⁺. Durante la fotofosforilazione ciclica, vengono prodotti più ATP e meno NADPH che durante la fotofosforilazione non ciclica.

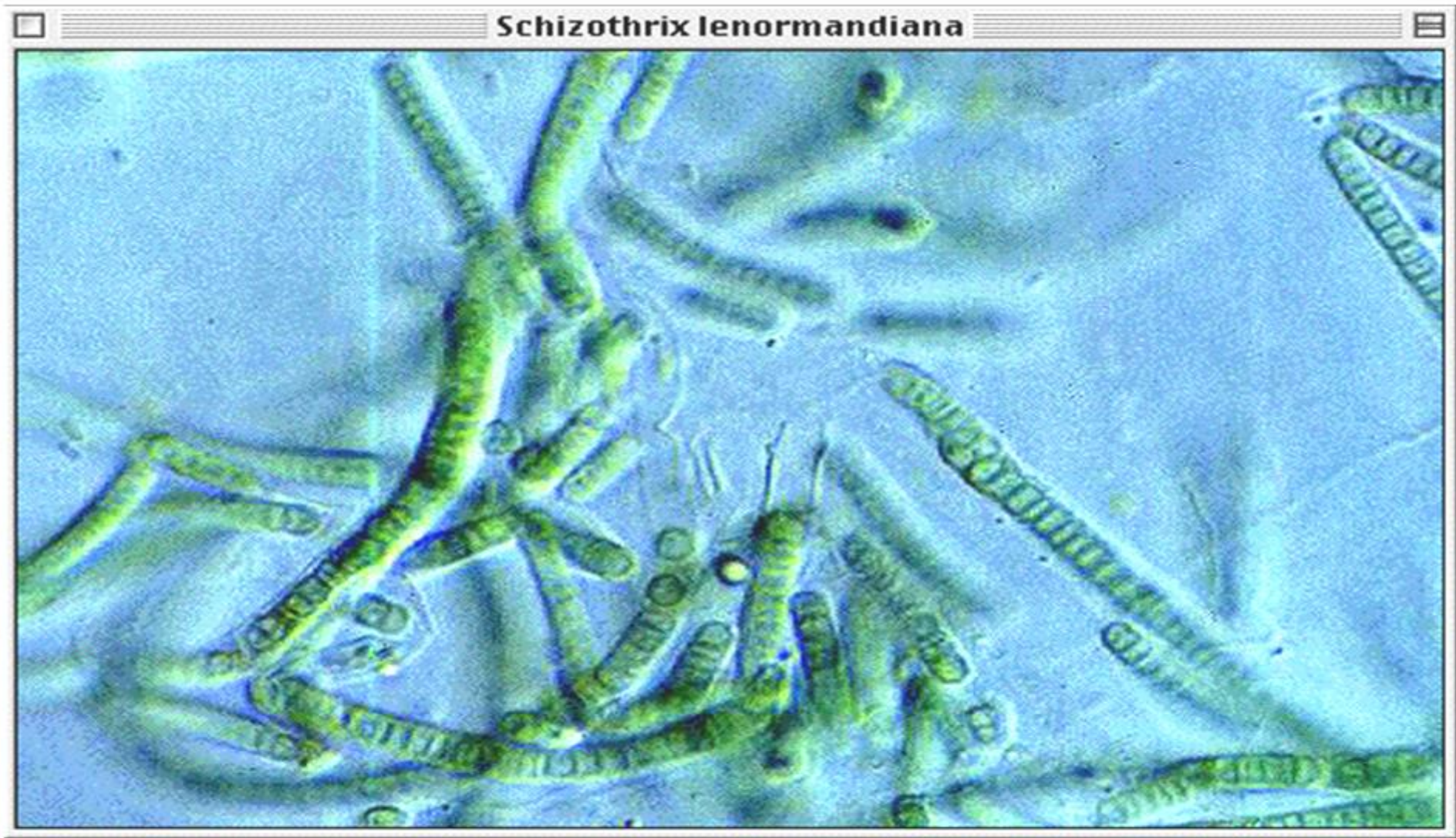
La fotosintesi ossigenica può essere sintetizzata come :



I batteri fotosintetici anossigenici sono privi del meccanismo di produzione di O₂ dalla fotossidazione di H₂O. Essi utilizzano, infatti, un donatore di potere riducente diverso dall'acqua secondo la reazione:

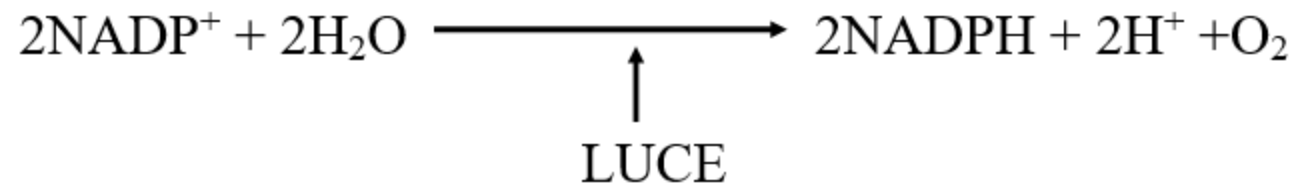


H₂A ed A sono due generiche sostanze nella forma ridotta ed ossidata (per esempio H₂S ed S)



Un cianobatterio (batterio fotosintetico ossigenico)

Nella fotosintesi ossigenica la CO_2 è ridotta nel ciclo di Calvin a spese del coenzima $\text{NADPH} + \text{H}^+$. L'equazione globale si può scrivere così:



Per rendere possibile tale reazione bisogna coprire un ampio intervallo energetico dai **+820 mV** della coppia ossido-riduttiva $\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2$ ai **-320 mV** della coppia $\text{NADPH}/\text{NADP}^+$. Tale intervallo energetico è coperto dall'energia fornita dalla luce.

Nelle piante verdi questo problema è risolto mettendo in serie due fotosistemi. Il primo (PSII) opera a potenziali di ossidoriduzione così positivi da essere in grado di ossidare l'acqua a $2\text{H}^+ + 1/2\text{O}_2 + 2\text{e}^-$ ed il secondo (PSI), in serie al primo, è in grado di utilizzare questi elettroni per la fotoriduzione del NADP^+ .

La fotosintesi delle piante superiori è perciò caratterizzata da un donatore di elettroni molto positivo, l' H_2O , ed un accettore molto negativo, l' NADP^+ .

Accettore e donatore sono connessi tramite i 2 fotosistemi.

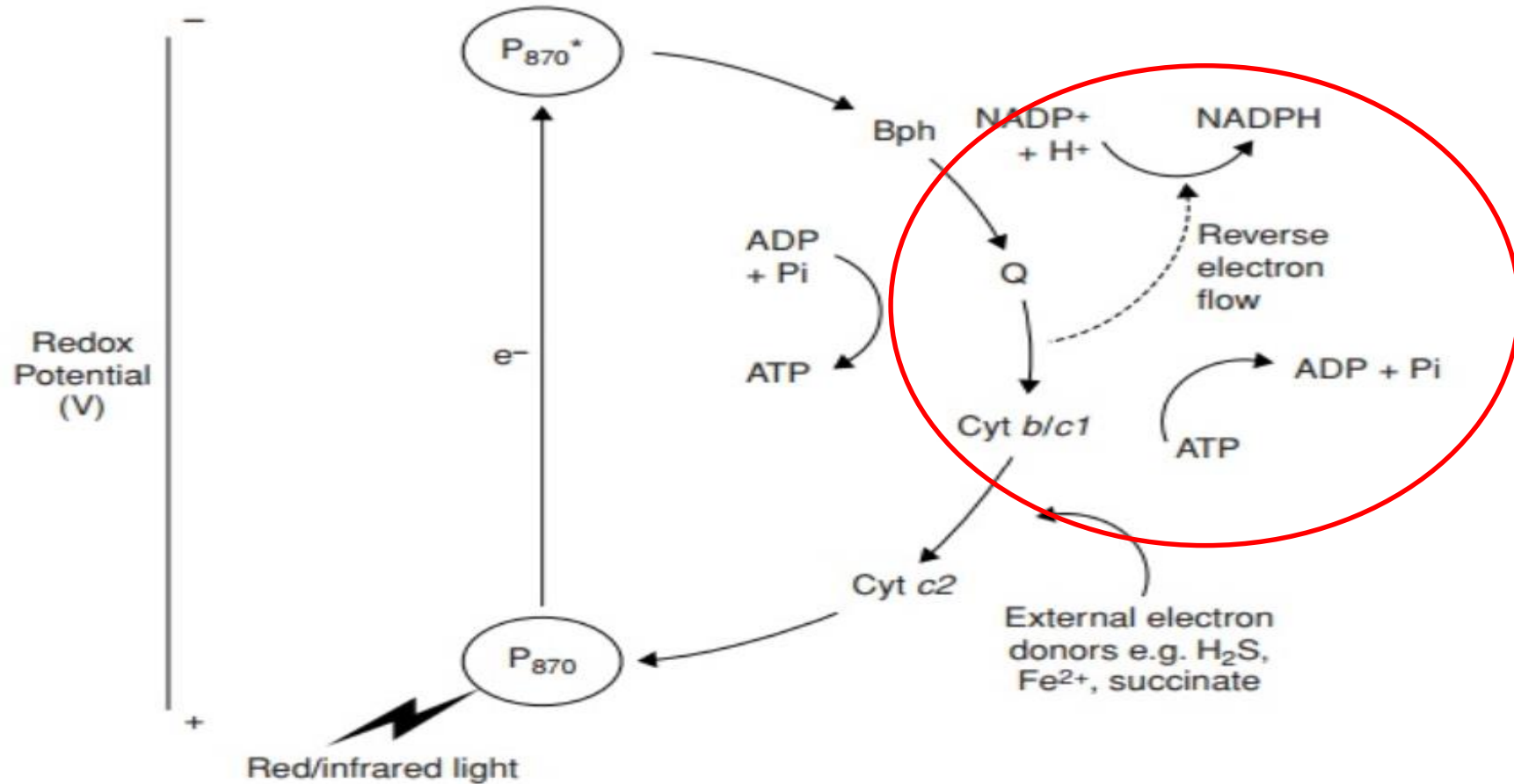
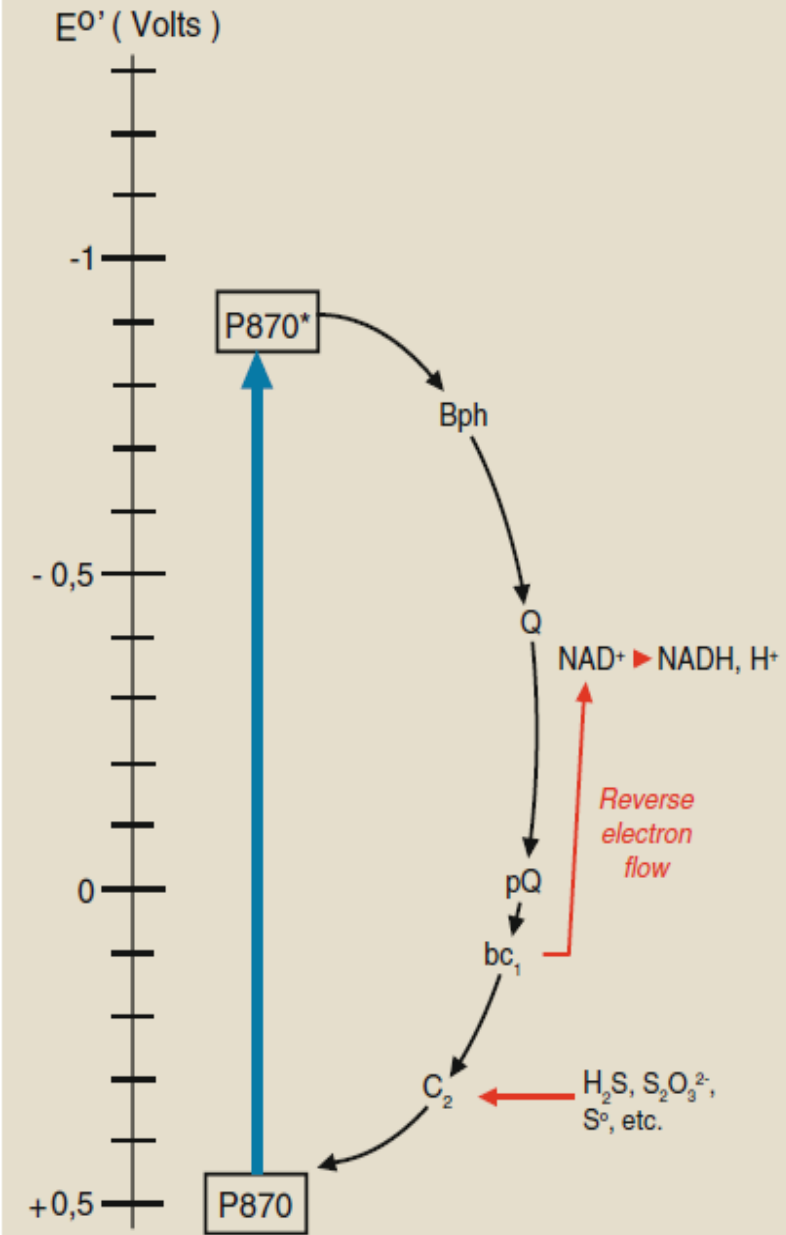
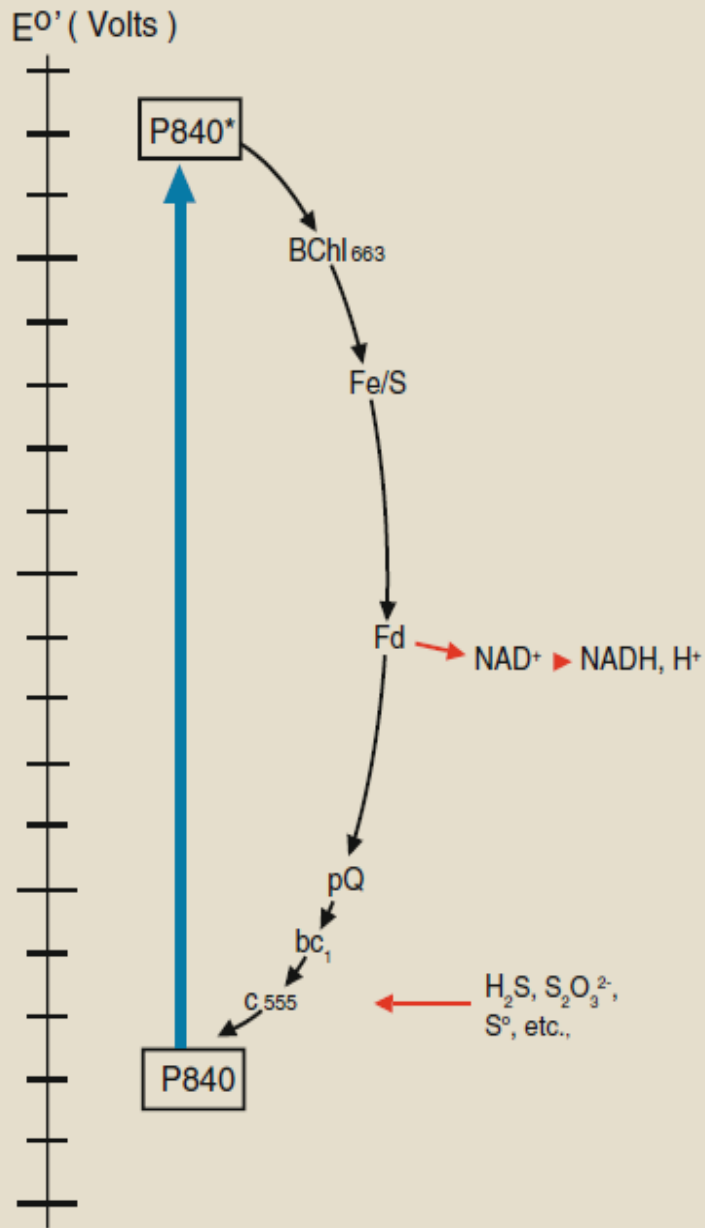


Figure 6.33 Electron flow in the anoxygenic photosynthesis of a purple bacterium. ATP is generated by the passage of electrons down an electron transport chain back to the reaction centre bacteriochlorophyll. Anoxygenic photosynthetic bacteria use molecules such as sulphur and hydrogen sulphide instead of water as external electron donors, hence no oxygen is generated. NADPH for use in CO₂ fixation must be generated by reverse electron flow. Bph = bacteriopheophytin (bacteriochlorophyll *a* minus its magnesium atom)

a**b**

Sistema fotosintetico di batteri fototrofi anossigenici.

(a) Batteri fototrofici porpora.

(b) Batteri fototrofici sulfurei verdi

P840-P870 = batterioclorofille

P870*-P840* = batterioclorofille eccitate

Bph = batteriofeofitina,

BChl₆₆₃ batterioclorofilla a modificata

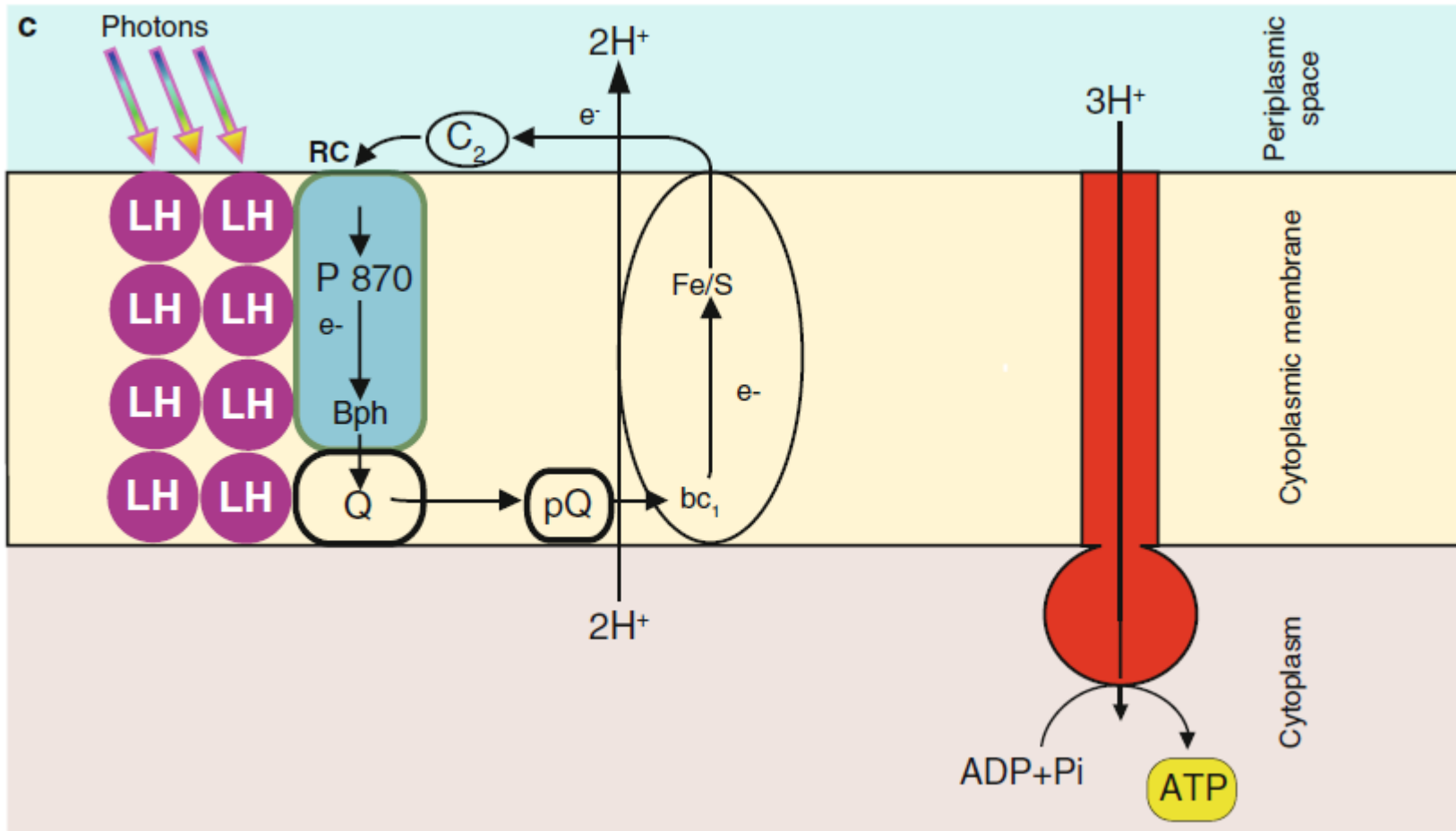
Q = chinone

Fe/S = proteina ferro-zolfo

Fd = ferredossina Fd

bc1 = complesso dei citocromi b e c1

c2 e c555 = citocromi



Localizzazione sulla membrana citoplasmatica dell'apparato fotosintetico di batteri porpora

Difference between plant and bacterial photosynthesis

organisms	Plant photosynthesis	Bacterial photosynthesis
	plants, algae, cyanobacteria	purple and green bacteria
type of chlorophyll	chlorophyll a absorbs 650-750nm	bacteriochlorophyll absorbs 800-1000nm
Photosystem I (cyclic photophosphorylation)	present	present
Photosystem II (noncyclic photophosphorylation)	present	absent
Produces O ₂	Yes (Oxygenic)	No (Anoxygenic)
Photosynthetic electron donor	H ₂ O	H ₂ S, other sulfur compounds or certain organic compounds

Table 5.6 Photosynthesis Compared in Selected Eukaryotes and Prokaryotes

Characteristic	Eukaryotes	Prokaryotes		
	Algae, Plants	Cyanobacteria	Green Bacteria	Purple Bacteria
Substance That Reduces CO₂	H atoms of H ₂ O	H atoms of H ₂ O	Sulfur, sulfur compounds, H ₂ gas	Sulfur, sulfur compounds, H ₂ gas
Oxygen Production	Oxygenic	Oxygenic (and anoxygenic)	Anoxygenic	Anoxygenic
Type of Chlorophyll	Chlorophyll <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>	Bacteriochlorophyll <i>a</i>	Bacteriochlorophyll <i>a</i> or <i>b</i>
Site of Photosynthesis	Chloroplasts with thylakoids	Thylakoids	Chlorosomes	Chromatophores
Environment	Aerobic	Aerobic (and anaerobic)	Anaerobic	Anaerobic

Proteine fotoattive: la batteriorodopsina

La batteriorodopsina è presente in archeobatteri alofili come *Halobacterium salinarum*. Si tratta di una macromolecola classificata come proteina fotoattiva in grado di assorbire la radiazione luminosa alla lunghezza d'onda di 570 nm. dove la biosintesi viene attivata in condizioni di scarsità di ossigeno una molecola formata da una componente proteica inserita nella membrana della cellula, l'opsina, e da una piccola molecola sensibile alla luce, l'11-cis-retinale. Quando il retinale assorbe un fotone ed isomerizza, passando da una conformazione trans ad una cis: una modifica conformazionale che, per una sorta di effetto domino, provoca una variazione strutturale nell'opsina, che guida direttamente il trasporto ionico attraverso la membrana cellulare, generando una forza protonica che può essere imbrigliata per generare energia chimica tramite la sintesi di ATP.

La sintesi di ATP è sufficiente per sostenere una crescita lenta di *Halobacterium salinarum* in condizioni anossiche. Inoltre, attraverso il sistema di antiporto Na^+ / K^+ contribuisce a mantenere l'equilibrio osmotico della cellula. La batteriorodopsina fornisce anche energia ad un sistema di simporto Na^+ /amminoacidi favorendo l'assorbimento di questi ultimi da parte della cellula

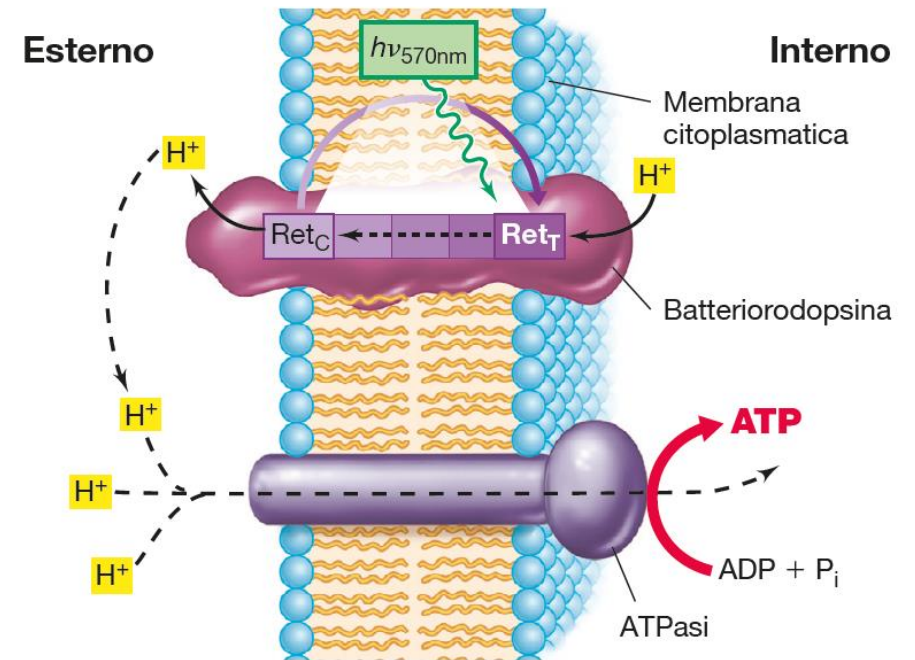
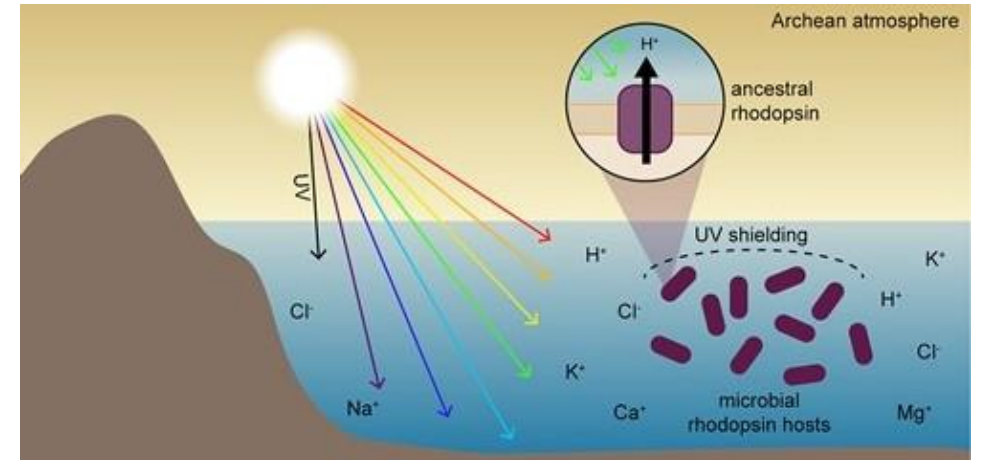


Figura 17.4 Modello relativo al meccanismo di azione della batteriorodopsina. La luce a 570 nm ($h\nu_{570\text{nm}}$) converte il retinale protonato della batteriorodopsina dalla forma *trans* (Ret_T) a quella *cis* (Ret_C), contestualmente alla traslocazione di un protone sulla superficie esterna della membrana citoplasmatica con formazione perciò di una forza proton-motrice. L'attività ATPasica è promossa dalla forza proton-motrice.

Comparando la sequenza amminoacidica di batteriorodopsine esistenti con la sequenza di proteine ancestrali ottenute tramite intelligenza artificiale, e combinando questi dati con le caratteristiche spettrali modellate della luce dell'ambiente terrestre [precambriano](#) – l'epoca della formazione del nostro pianeta, all'incirca 4.6 miliardi di anni fa – un team di ricercatori guidati dal *Nasa Center for Early Life and Evolution* ha ricostruito la **storia evolutiva di questa famiglia di proteine fotoattive** i cui risultati sono riportati in un [articolo](#) pubblicato sulla rivista *Molecular Biology and Evolution*.

Una teoria, questa, supportata dai risultati dello studio, secondo cui le rodopsine microbiche ancestrali probabilmente agivano come pompe protoniche sensibili alla luce verde, cosa che avrebbe consentito alle antiche forme di vita di occupare le profondità in una colonna d'acqua o in un biofilm in cui le lunghezze d'onda ultraviolette erano attenuate. Secondo lo studio, inoltre, la diversificazione delle funzioni della rodopsina e la capacità di assorbire lunghezze d'onda diverse potrebbe essere avvenuta successivamente, dopo il Grande evento di ossidazione, un periodo caratterizzato dall'accumulo nell'atmosfera di ossigeno prodotto dai primi organismi fotosintetici che intanto erano comparsi sulla Terra.



Lo scenario evolutivo proposto nello studio, secondo cui forme microbiche primordiali potrebbero aver occupato le profondità dell'ambiente marino archeano, dove erano protetti dall'elevata radiazione Uv e allo stesso tempo in grado, utilizzando le rodopsine, di assorbire le lunghezze d'onda del verde per produrre energia. Crediti: Cathryn D. Sephus et al., Molecular Biology and Evolution, 2022

<https://www.media.inaf.it/2022/06/30/nelle-rodopsine-la-storia-della-vita/>