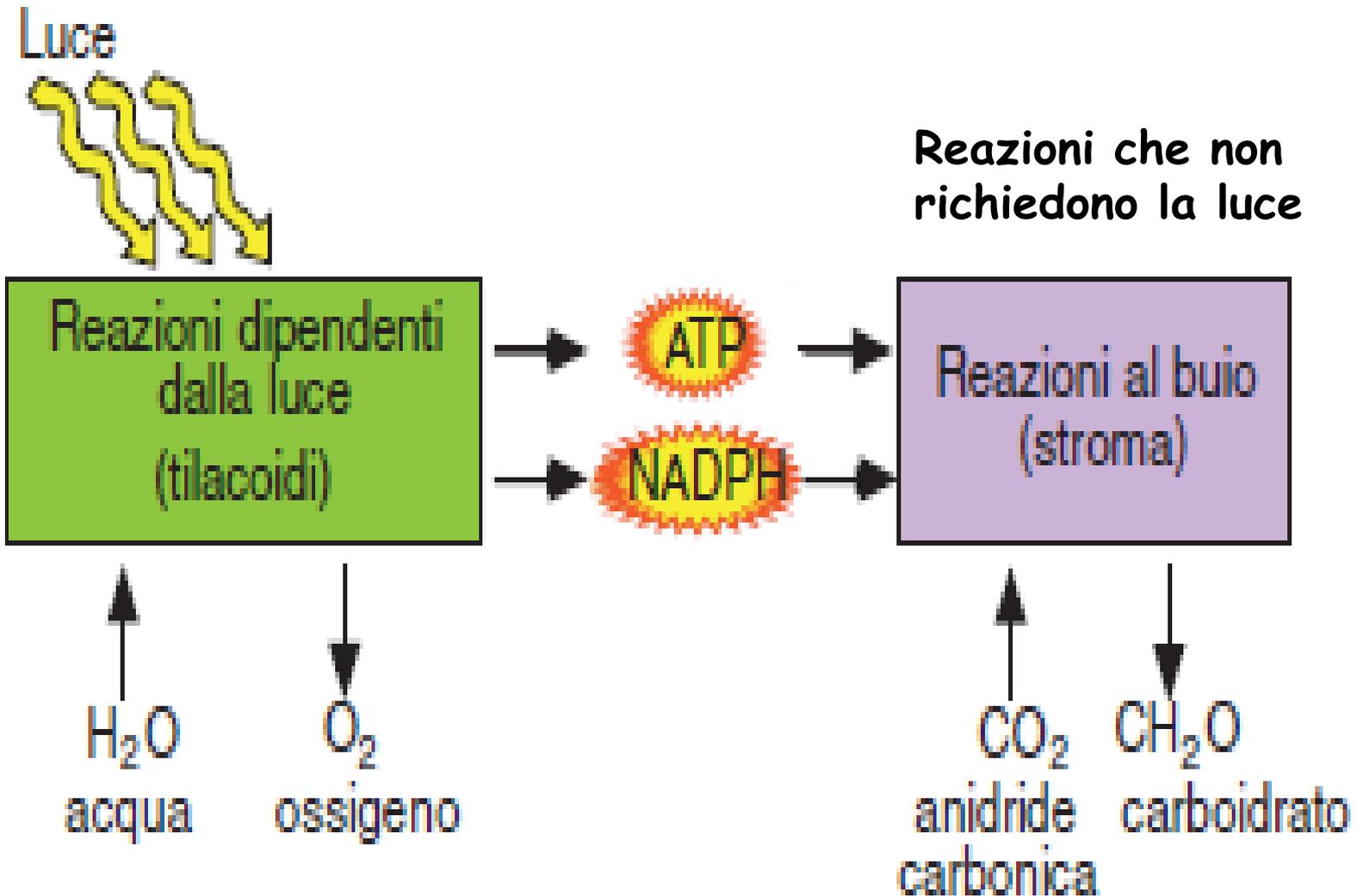


La fase oscura della fotosintesi

L'organicazione del carbonio, ossia la trasformazione del C della CO_2 in C dei carboidrati.

Nelle reazioni della fase oscura l'ATP e l'NADPH, prodotti nella fase luminosa, vengono utilizzati per fissare e ridurre il carbonio della CO_2 e per sintetizzare i carboidrati.



L'ATP e l'NADPH prodotti durante la fase luminosa della fotosintesi sono molecole altamente energetiche, però l'energia in esse contenute può essere conservata per tempi brevi perché queste molecole sono instabili. Reagiscono facilmente con altre molecole e non possono essere trasportate per lunghe distanze.

Con la sintesi di polisaccaridi si ottengono molecole molto più stabili che permettono l'immagazzinamento e il trasporto di energia.

Riserve a medio termine: il glucosio e il saccarosio (disaccaride formato da glucosio e fruttosio).

Riserve a lungo termine: l'amido

Gli organismi fotosintetizzanti da dove prendono la CO_2 ?

Le alghe ed i cianobatteri la prendono dall'ambiente acquatico dove è disciolta.

I vegetali terrestri la prendono dall'atmosfera.

La riduzione del carbonio avviene mediante una serie di reazioni note come ciclo di Calvin-Benson.

Gli enzimi coinvolti in queste reazioni non sono legati alle membrane dei tilacoidi ma sono liberi nello stroma.

Fase oscura: premio Nobel

- Melvin Calvin and co-workers use radioactively labeled $^{14}\text{CO}_2$ to elucidate the pathway of carbon assimilation in photosynthesis.

Calvin awarded Nobel Prize in 1961.

Il composto iniziale e finale del ciclo di Calvin è uno zucchero a **5 atomi di C** con due gruppi fosforici il **RIBULOSIO-1,5-DIFOSFATO, RuBP**

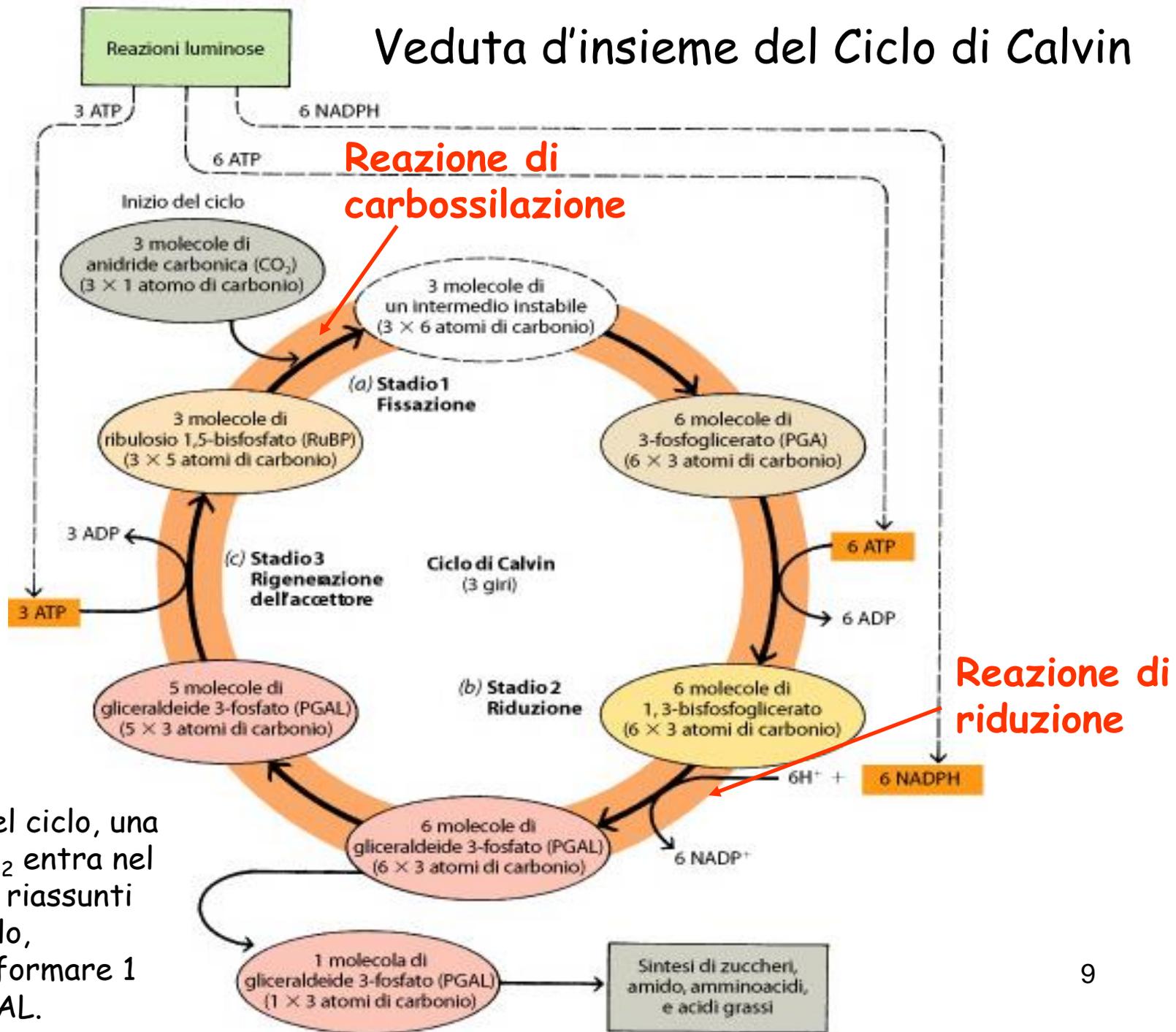
Nella prima reazione del ciclo una molecola di RuBP reagisce con una molecola di CO_2 .

La CO_2 reagisce **enzimaticamente** con il RuBP. Il composto che si forma è un composto a **6 atomi di C**. Questo composto è molto instabile e viene subito scisso in due molecole a tre atomi di C, il **3-fosfoglicerato (PGA)**.

La sintesi di un composto a 3 atomi di C dà anche il nome all'intero ciclo. Infatti, il ciclo di Calvin è anche noto come **ciclo C3**.

Tutte le piante che nella prima reazione del ciclo di Calvin formano un composto stabile a 3 atomi di C (3-fosfoglicerato) sono anche dette piante **C3**.

Veduta d'insieme del Ciclo di Calvin



Ad ogni giro del ciclo, una molecola di CO_2 entra nel ciclo. Qui sono riassunti tre giri del ciclo, necessari per formare 1 molecola di PGAL.

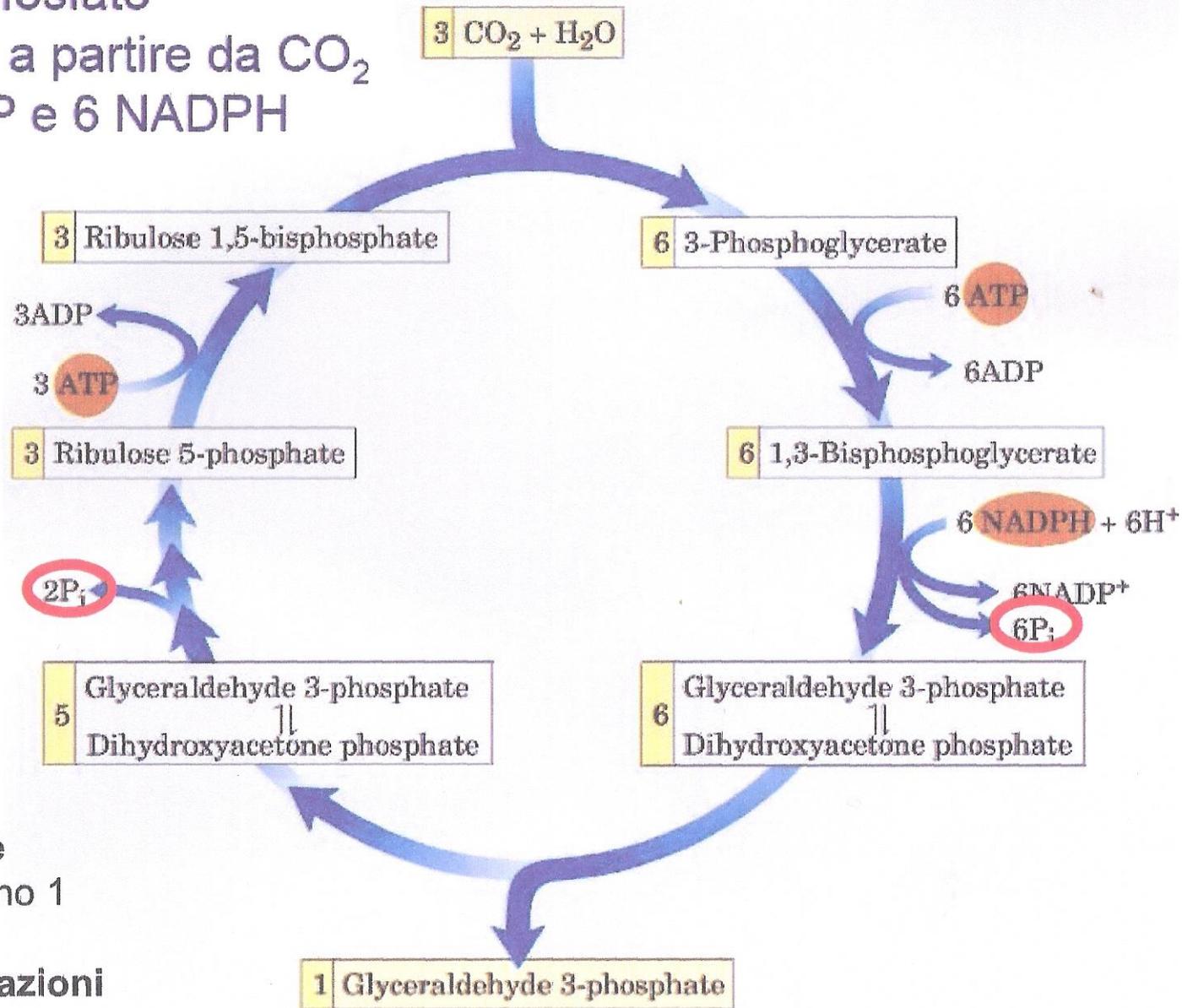
Il ciclo di Calvin si può suddividere in 3 fasi:

1) Fissazione della CO_2 ;

2) Riduzione del fosfoglicerato (PGA) a 3-fosfogliceraldeide (PGAL);

3) Rigenerazione del primo composto del ciclo, 5 delle 6 molecole di PGAL formate, vengono utilizzate per formare 3 molecole di RuBP.

Ogni trioso fosfato sintetizzato a partire da CO_2 costa 9 ATP e 6 NADPH



Affinchè tutte le tappe avvengano 1 volta:

3 carbossilazioni

Bilancio finale delle reazioni al buio della fotosintesi

Nella fase di ripristino del RuBP, il ribulosio deve essere rigenerato per poter alimentare costantemente il Ciclo.

Per ogni 6 cicli di fissazione del Carbonio si formano 12 molecole di 3-fosfogliceraldeide.

Di queste 12 molecole (a 3 atomi di C), 2 vengono utilizzate per sintetizzare 1 molecola di glucosio (6 atomi di C) e le altre 10 rigenerano il ribulosio.

Riassumendo il ciclo di Calvin:

Ad ogni giro completo una molecola di CO_2 entra nel ciclo reagendo con il ribulosio 1-5 difosfato (composto con 5 C).

Nei 3 giri del ciclo si formano, 3 molecole instabili a 6 atomi di C che si scindono per dare origine a 6 molecole di gliceraldeide 3-fosfato (PGAL) a 3 atomi di C.

Di queste 6 molecole di PGAL 1 lascia il ciclo per formare carboidrati e le altre 5 vanno a sintetizzare di nuovo il composto di partenza.

L'energia che permette lo svolgersi del ciclo è data dall'ATP e dal NADPH prodotti durante la fase luminosa.

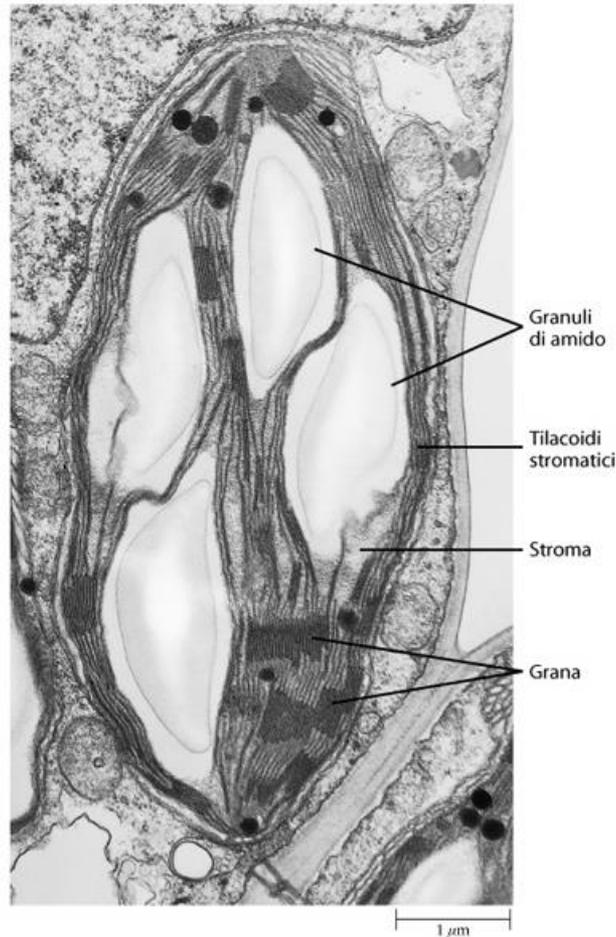
La gliceraldeide 3-fosfato è interconvertibile con un altro composto il **diidrossiacetonefosfato**. È questo che viene trasportato nel citosol e che da inizio alla sintesi di zuccheri, il monomero glucosio e il dimero **saccarosio**.

La maggior parte di PGAL che rimane nel cloroplasto viene convertito in amido primario.

Successivamente l'amido primario viene scisso in saccarosio e attraverso le cellule floematiche dei fasci vascolari viene esportato dalle foglie a tutte le altre cellule e tessuti della pianta.

Quindi

La finalità della fase oscura è produrre zuccheri, in particolare **amido primario**



Anche se il glucosio è considerato il principale prodotto della fotosintesi, nelle cellule che fotosintetizzano si produce pochissimo glucosio. La maggior parte del C fissato è convertito in **saccarosio** la forma mobile di carboidrato e in **amido** la principale forma di riserva di zuccheri.

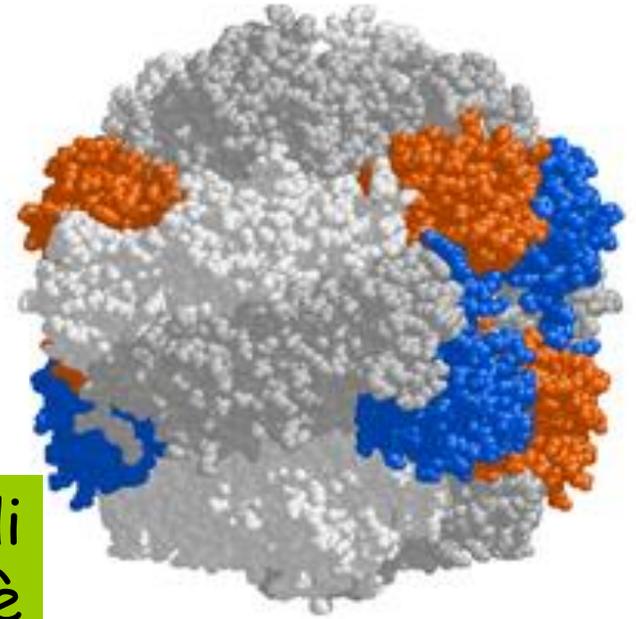
Il glucosio (monomero) ed il saccarosio (glucosio+fruttosio) sono piccole molecole facili da trasportare ma che a lungo andare, se accumulate nelle cellule, potrebbero alterare l'equilibrio osmotico della cellula stessa.

Al contrario l'amido, una grossa macromolecola, è più stabile del glucosio, può essere conservato nelle cellule anche per anni senza alterarne i processi osmotici.

Ogni reazione del ciclo di Calvin è catalizzata da un enzima specifico.

La reazione di fissazione della CO_2 è catalizzata dall'enzima ribulosio bifosfato **carbossilasi/ossigenasi** nota come **RUBISCO**.

La RUBISCO è uno dei più grandi complessi enzimatici conosciuti ed è uno degli enzimi più abbondanti sulla Terra, è attiva in tutti gli organismi fotosintetici.



Questo enzima è costituito da 2 tipi di subunità proteiche, 8 grandi subunità ed 8 piccole subunità. Le subunità non sono funzionali fin quando non si uniscono.

8 Active sites where CO₂ is fixed

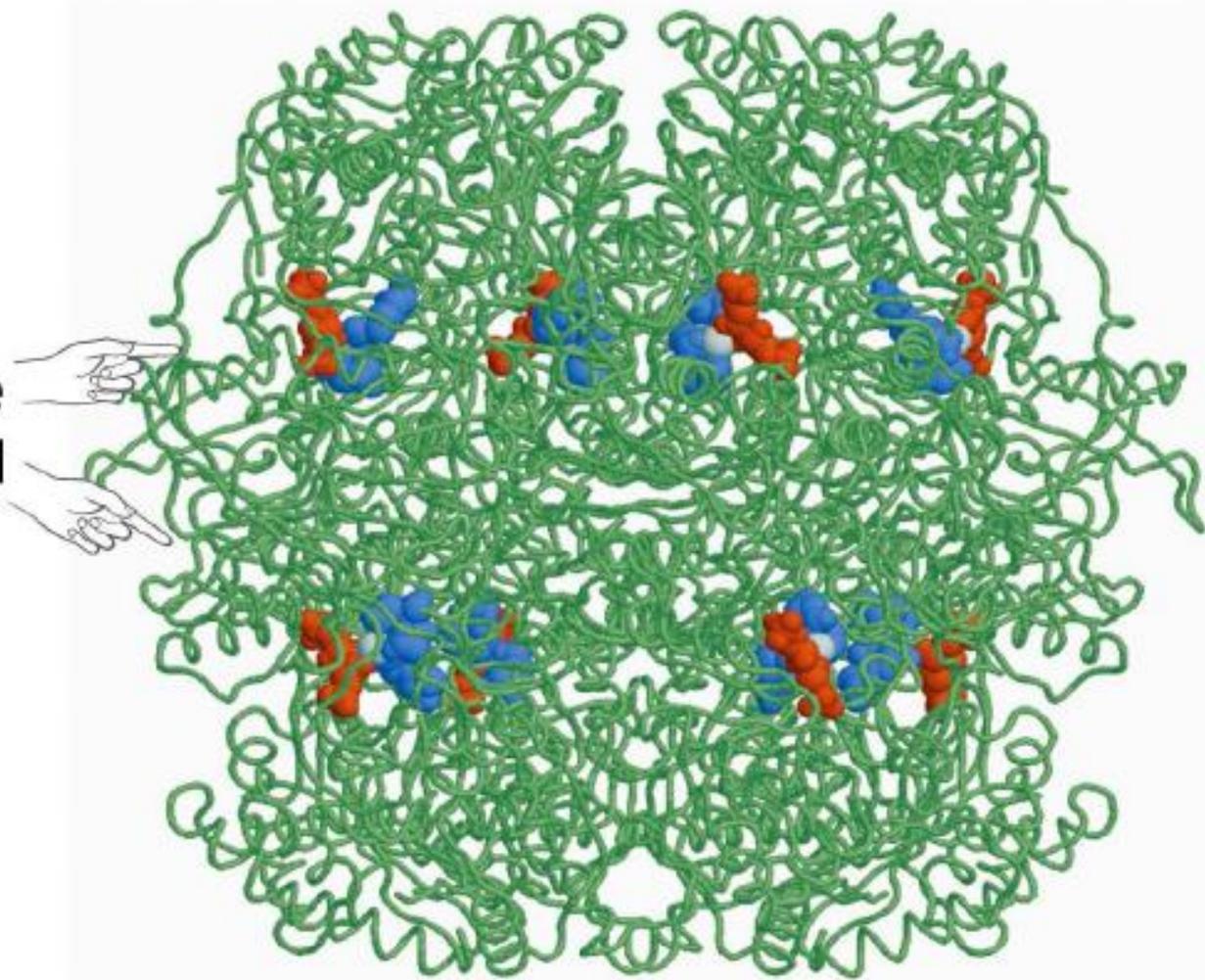


Figure 10-21 Biological Science, 2/e

© 2005 Pearson Prentice Hall, Inc.

40% della frazione proteica totale delle foglie

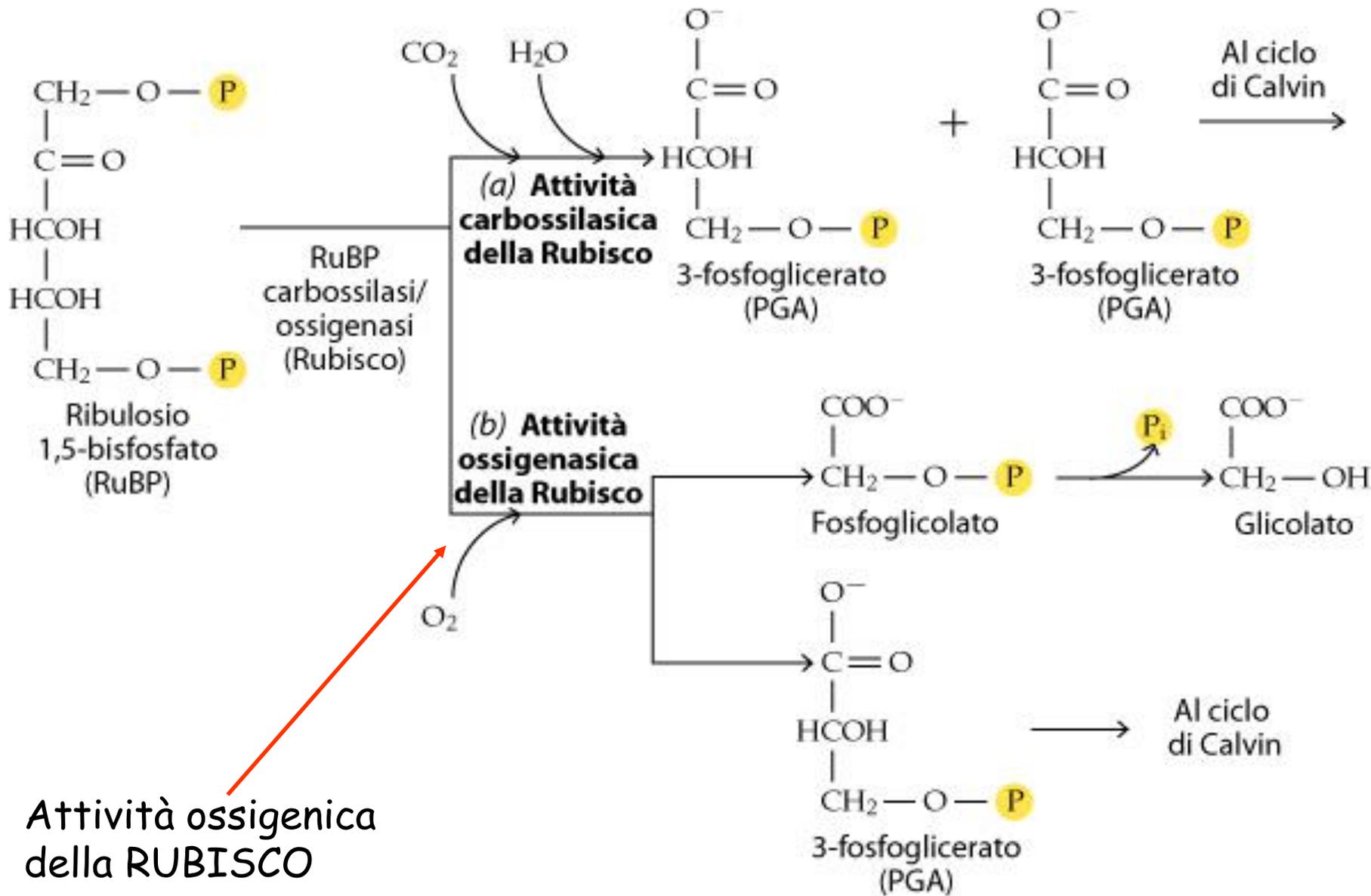
La RUBISCO viene attivata da un aumento del pH e dall'aumento dei livelli di ioni Mg

I siti attivi della RUBISCO sono in grado di legare sia la CO_2 che l' O_2 .

La presenza di O_2 non permette all'enzima RUBISCO di catalizzare la reazione di carbossilazione ($CO_2 + RuBP$) e di fissare il C determinando una grande perdita di energia per la pianta.

In presenza di alte concentrazioni di CO_2 il complesso enzimatico RUBISCO catalizza la fissazione del C efficientemente, ma in presenza di basse concentrazioni di CO_2 o più alte concentrazioni di O_2 c'è una forte competizione di quest'ultimo.

La RUBISCO catalizza così, la condensazione di O_2 con il RuBP per formare una molecola di 3-fosfoglicerato ed una di FOSFOGLICOLATO.

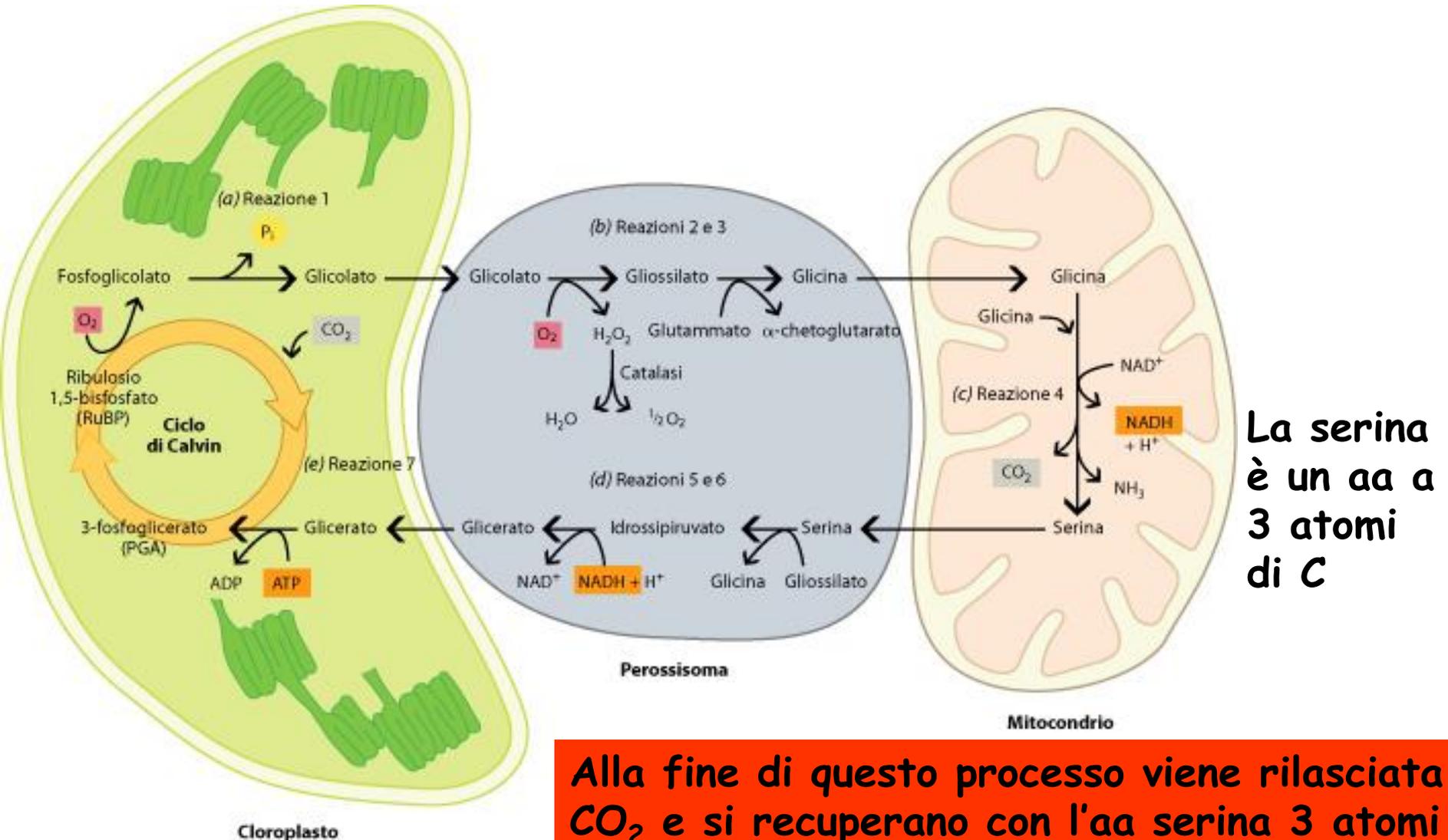


Durante la sintesi di fosfoglicolato non viene fissato alcun C e deve essere consumata energia per recuperare gli atomi di C dal fosfoglicolato.

La via del recupero è lunga e complessa e prevede il coinvolgimento di tre diversi organuli cellulari: il cloroplasto, il perossisoma ed il mitocondrio.

Questo processo metabolico è noto come FOTORESPIRAZIONE

La fotorespirazione può competere con il ciclo di Calvin



La serina è un aa a 3 atomi di C

Alla fine di questo processo viene rilasciata CO_2 e si recuperano con l'aa serina 3 atomi di carbonio.

La fotorespirazione è un processo che non produce molecole energetiche ma consuma ATP e NADH.

Durante questo processo parte del C fissato nella prima fase della fase oscura della fotosintesi viene di nuovo ossidato a CO_2 .

Quando la pianta chiude gli stomi, per condizioni ambientali sfavorevoli, si crea un ambiente favorevole alla fotorespirazione perchè la CO_2 non può entrare e l' O_2 prodotto non può uscire.