CAPITOLO

# 11

# La fotosintesi

*Una foglia non crea energia: la raccoglie. Ogni zucchero che costruisce è un po' di luce del Sole messa da parte.*

**OBIETTIVI**

1. Descrivere la fotosintesi come un'ossidoriduzione e collocarne le due fasi nei compartimenti del cloroplasto.
2. Collegare l'energia dei fotoni all'assorbimento dei pigmenti e distinguere spettro di assorbimento e spettro d'azione.
3. Spiegare i fotosistemi, la fotolisi dell'acqua, il flusso non ciclico e ciclico degli elettroni (schema a Z) e la fotofosforilazione, confrontandoli con il mitocondrio.
4. Descrivere le tre fasi del ciclo di Calvin e calcolarne la stechiometria, contando gli atomi di carbonio.
5. Spiegare la fotorespirazione e le strategie delle piante $C_4$ e CAM, valutandone vantaggi e costi.
6. Collegare la fotosintesi alla produzione primaria, al ciclo del carbonio e ai biocarburanti.

**INDICE DEL CAPITOLO**


11.1 La fotosintesi come ossidoriduzione ..... 2
11.2 La luce e i pigmenti ..... 4
11.3 La fase luminosa ..... 7
11.4 Il ciclo di Calvin ..... 13
11.5 Fotorespirazione, piante C4 e CAM ..... 15
11.6 Fotosintesi, ecosistemi ed energia ..... 18

Scienze naturali 5 · Parte II · Biochimica: le molecole della vita e il metabolismo · versione 1.0
Capitolo 11: La fotosintesi · pagine 289–314 del volume completo · estratto per lo studio

Ogni anno gli organismi fotosintetici della Terra trasformano in sostanza organica circa cento miliardi di tonnellate di carbonio prelevato dall'aria e dall'acqua: più o meno metà sulle terre emerse, metà negli oceani, dove lavorano soprattutto alghe microscopiche e cianobatteri. Quasi tutto ciò che mangiamo, il legno, il carbone e il petrolio, perfino l'ossigeno che respiriamo vengono da questo processo. Eppure la reazione complessiva, scritta in una riga, è un'ossidoriduzione «in salita»: l'acqua, una sostanza stabilissima, cede elettroni che finiscono, attraverso molti passaggi, sul carbonio della $CO_2$.

Nei capitoli precedenti hai seguito il cammino opposto: nel capitolo 9 il glucosio viene ossidato e gli elettroni scendono fino all'ossigeno, mentre la cellula ne ricava ATP. Qui vedrai come la luce li fa risalire. Ritroverai gli stessi strumenti (trasportatori di elettroni, gradienti di protoni, un'ATP sintasi) usati al contrario, e la chimica dei carboidrati del capitolo 7.

## 11.1 La fotosintesi come ossidoriduzione

**DA RICORDARE**

**Richiamo · Che cosa sai già.** In *Scienze naturali 2*, cap. 5, hai studiato l'equazione complessiva $6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$, il cloroplasto con i tilacoidi impilati nei grana e lo stroma, le due fasi della fotosintesi e i fattori limitanti (luce, $CO_2$, temperatura), con gli esperimenti di van Helmont e di Priestley. In *Scienze naturali 4*, cap. 15, hai visto la foglia, gli stomi e, in un approfondimento, le piante $C_4$ e CAM. Qui studiamo le reazioni.

Leggiamo l'equazione complessiva con gli strumenti della chimica. Nella $CO_2$ il numero di ossidazione del carbonio è +4; nel glucosio è in media 0. L'ossigeno dell'acqua passa invece da −2 a 0 nell'$O_2$. La fotosintesi è quindi un'ossidoriduzione in cui l'**acqua si ossida** e il **carbonio si riduce**: è l'esatto rovescio della respirazione cellulare. Per questo il suo bilancio energetico è il rovescio di quello del capitolo 9: per formare una mole di glucosio da $CO_2$ e acqua servono circa +2870 kJ, che la luce deve fornire.

Che l'ossigeno liberato provenga dall'acqua lo dimostrarono nel 1941 Samuel Ruben e Martin Kamen, con i loro collaboratori, all'Università della California a Berkeley (ne hai letto in un approfondimento di *Scienze naturali 2*, cap. 5); qui vediamo come lo misurarono. Fornirono ad alghe unicellulari del genere *Chlorella* acqua arricchita nell'isotopo pesante $^{18}O$ e, in un altro esperimento, $CO_2$ arricchita: con lo spettrometro di massa trovarono nell'ossigeno prodotto la stessa proporzione di $^{18}O$ dell'acqua, non quella della $CO_2$. Come ricorderai, per mostrarlo si scrive l'equazione con dodici molecole d'acqua a sinistra e sei a destra:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2{}^{18}O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ {}^{18}O_2 + 6\ H_2O$$

Gli atomi di ossigeno delle sei molecole d'acqua prodotte, come quelli del glucosio, vengono dalla $CO_2$. Ruben e Kamen avevano scoperto l'anno prima, nel 1940, anche il carbonio-14, l'isotopo radioattivo che, dopo la guerra, permise di seguire il percorso del carbonio (vedi Fisica 5 per il decadimento radioattivo).

### 11.1.1 Il cloroplasto: due fasi in due compartimenti

Il cloroplasto (Figura 11.1) è lungo in genere 5–10 µm ed è avvolto da un **involucro** di due membrane. All'interno, immersi nello **stroma**, ci sono i **tilacoidi**: sacchetti appiattiti, impilati nei grana e collegati da tilacoidi intergrana, la cui membrana racchiude uno spazio interno continuo, il **lumen**. Il cloroplasto ha quindi tre compartimenti: lo spazio fra le due membrane dell'involucro, lo stroma e il lumen. Come il mitocondrio, contiene un piccolo DNA circolare e ribosomi propri, un'eredità dei cianobatteri da cui deriva per endosimbiosi (vedi *Scienze naturali 2*, cap. 3).

Le due fasi della fotosintesi occupano compartimenti diversi. Le **reazioni della fase luminosa** avvengono nella membrana dei tilacoidi: catturano la luce, ossidano l'acqua liberando $O_2$ e producono ATP e NADPH. Le reazioni del **ciclo di Calvin** avvengono nello stroma: usano ATP e NADPH per ridurre la $CO_2$ a zucchero. Il collegamento fra le due fasi è chimico: ADP, $P_i$ e $NADP^+$ tornano dalla seconda alla prima.

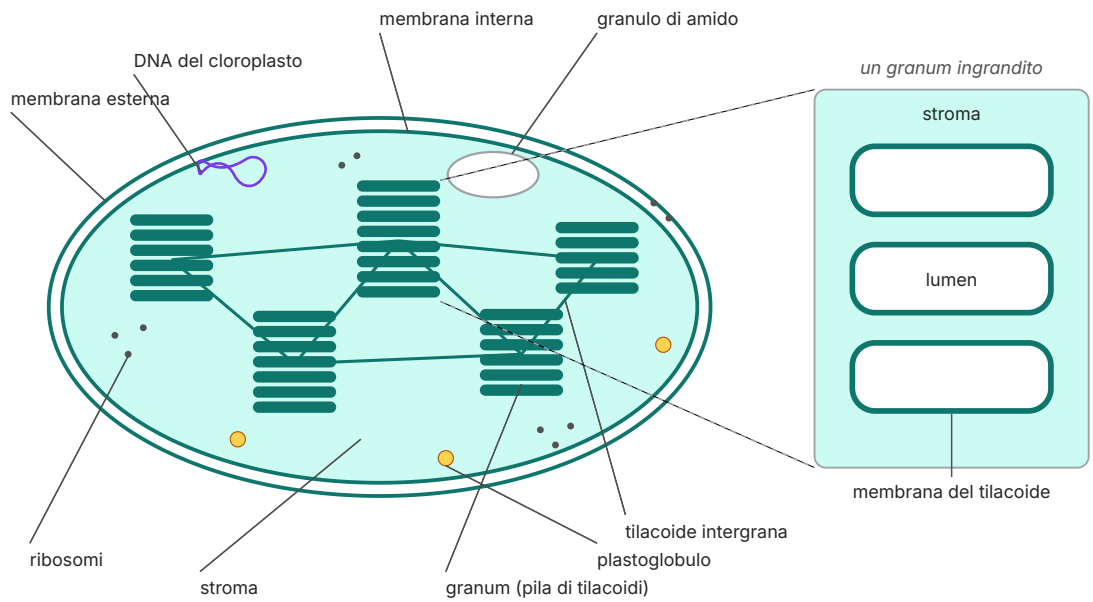



**Figura 11.1** Il cloroplasto (schema non in scala; lunghezza tipica 5–10 µm). L'involucro ha due membrane; nello stroma si trovano i tilacoidi, impilati nei grana e collegati dai tilacoidi intergrana, granuli di amido, plastoglobuli (gocce di lipidi), ribosomi e DNA. A destra, un granum ingrandito: la membrana del tilacoide separa lo stroma dal lumen.

## 11.2 La luce e i pigmenti

### 11.2.1 I fotoni

Per una molecola la luce non è un flusso continuo: arriva in pacchetti, i fotoni, ciascuno con un'energia proporzionale alla frequenza $f$ della radiazione (vedi Fisica 5):

$$E = hf = \frac{hc}{\lambda}$$

dove $h$ è la costante di Planck e $c$ la velocità della luce (appendice, Tabella A.1). La luce visibile va da circa 380 nm (violetto) a circa 750 nm (rosso); più corta è la lunghezza d'onda, più energia porta il fotone. Una molecola assorbe un fotone solo se la sua energia corrisponde alla differenza fra due livelli elettronici della molecola: un elettrone passa allora a uno **stato eccitato**, più ricco di energia. Le molecole colorate assorbono nel visibile perché hanno lunghi sistemi di doppi legami coniugati, nei quali gli elettroni π sono delocalizzati (vedi capitolo 3): più è esteso il sistema coniugato, minore è il salto di energia e maggiore la lunghezza d'onda assorbita.

**ESEMPIO SVOLTO**

**L'energia di una mole di fotoni**

**Problema.** Calcola l'energia di un fotone di luce rossa da 680 nm, in joule e in elettronvolt, e l'energia di una mole di questi fotoni.

**Soluzione.** $E = hc/\lambda = (6{,}626 \times 10^{-34}\ \text{J·s} \times 2{,}998 \times 10^{8}\ \text{m/s}) / (680 \times 10^{-9}\ \text{m}) = 2{,}92 \times 10^{-19}$ J. In elettronvolt: $2{,}92 \times 10^{-19}$ J / $(1{,}602 \times 10^{-19}$ J/eV) = 1,82 eV (lo stesso che 1240/680, con $hc = 1240$ eV·nm). Una mole di fotoni: $2{,}92 \times 10^{-19}$ J × $6{,}022 \times 10^{23}\ \text{mol}^{-1} = 1{,}76 \times 10^{5}$ J/mol = 176 kJ/mol.

**Risultato.** Una mole di fotoni rossi porta circa 176 kJ: un ordine di grandezza paragonabile all'energia di un legame chimico e molto maggiore dei 30,5 kJ/mol dell'idrolisi dell'ATP. È energia «ad alta qualità», sufficiente a spostare un elettrone da una molecola a un'altra.

### 11.2.2 Clorofille e carotenoidi

Nelle membrane dei tilacoidi delle piante si trovano due classi di pigmenti. Le **clorofille** hanno una testa formata da un grande anello tetrapirrolico, simile a quello dell'eme dell'emoglobina (vedi capitolo 8), con al centro uno ione $Mg^{2+}$ anziché il ferro, e una lunga coda idrofoba, il fitolo, che le ancora alla membrana. La **clorofilla *a*** ($C_{55}H_{72}MgN_4O_5$) è presente in tutti gli organismi che liberano ossigeno; la **clorofilla *b*** ($C_{55}H_{70}MgN_4O_6$) differisce per un solo gruppo dell'anello, un gruppo aldeidico –CHO al posto di un metile. Le clorofille assorbono fortemente il blu-violetto e il rosso e poco il verde: la luce verde, riflessa e trasmessa, è quella che arriva ai nostri occhi.

I **carotenoidi** sono terpeni a 40 atomi di carbonio, costruiti da unità di isoprene (vedi capitolo 3), con una lunga catena di doppi legami coniugati; i **caroteni**, come il β-carotene ($C_{40}H_{56}$), sono idrocarburi, le **xantofille** contengono ossigeno. Assorbono nel blu e nel blu-verde e appaiono gialli o arancioni. Hanno due compiti: catturano luce che le clorofille assorbono poco e ne passano l'energia alle clorofille (sono **pigmenti accessori**), e proteggono l'apparato fotosintetico dall'eccesso di luce, dissipando come calore l'energia delle clorofille sovraeccitate e disattivando le forme reattive dell'ossigeno.

In autunno, nelle foglie degli alberi decidui la clorofilla viene smontata prima dei carotenoidi e il suo azoto e il suo magnesio vengono recuperati nei rami: il giallo e l'arancione dei carotenoidi, che c'erano già, diventano visibili. Il rosso di alcune specie, come certi aceri, è invece dovuto alle antocianine, pigmenti idrosolubili che si formano nel vacuolo proprio in questa stagione e non partecipano alla fotosintesi.

### 11.2.3 Spettro di assorbimento e spettro d'azione

Lo **spettro di assorbimento** di un pigmento è il grafico della luce che esso assorbe in funzione della lunghezza d'onda; si misura con uno spettrofotometro su una soluzione del pigmento estratto. Lo **spettro d'azione** della fotosintesi è invece il grafico dell'*efficacia* con cui le diverse lunghezze d'onda fanno avvenire il processo, misurata per esempio come ossigeno liberato da una foglia o da un'alga illuminate con luce di un solo colore e della stessa intensità.

Il primo spettro d'azione fu ottenuto nel 1882 dal fisiologo tedesco Theodor Wilhelm Engelmann con un esperimento elegante. Proiettò lo spettro della luce, ottenuto con un prisma, su un filamento dell'alga verde *Cladophora* immerso in una goccia d'acqua con batteri aerobi mobili, che si muovono verso le zone più ricche di ossigeno. Al microscopio i batteri si accumularono lungo il filamento in corrispondenza della luce blu-violetta e di quella rossa, poco in corrispondenza del verde: le lunghezze d'onda che liberano più ossigeno sono quelle che le clorofille assorbono meglio.

Il confronto (Figura 11.2) mostra che lo spettro d'azione segue l'assorbimento dell'insieme dei pigmenti, non di uno solo: nel blu-verde, dove le clorofille assorbono poco, l'efficacia resta discreta grazie ai carotenoidi. Il verde non è del tutto perduto: una parte viene assorbita negli strati profondi della foglia, dopo molte riflessioni. Oltre circa 680 nm, invece, l'efficacia crolla anche se la clorofilla *a* assorbe ancora: è un indizio che la fotosintesi usa due sistemi di pigmenti diversi.

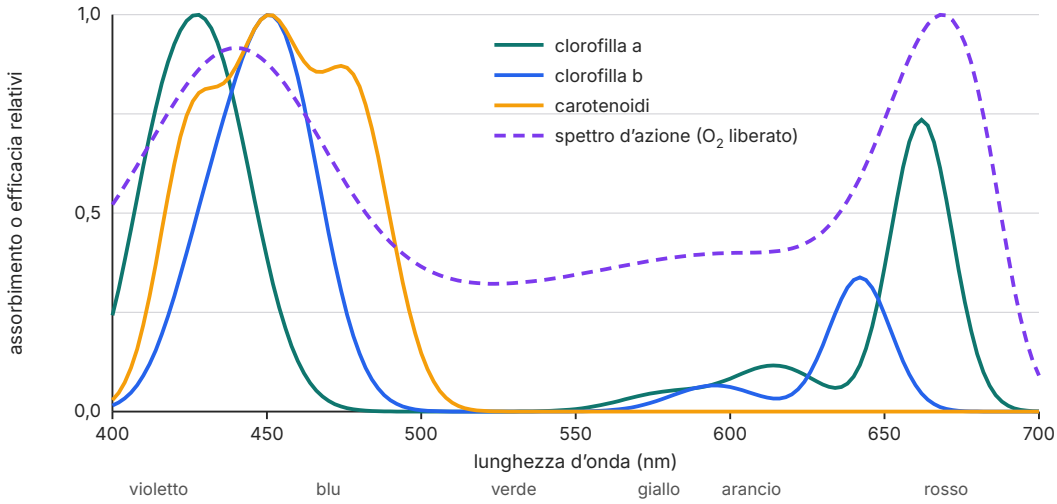



**Figura 11.2** Spettri di assorbimento della clorofilla *a*, della clorofilla *b* e dei carotenoidi (pigmenti estratti in un solvente organico; ogni curva è riportata in proporzione al proprio massimo) e spettro d'azione della fotosintesi (ossigeno liberato a parità di fotoni incidenti). Andamento indicativo, costruito dalle posizioni tipiche dei massimi: clorofilla *a* circa 430 e 662 nm, clorofilla *b* circa 453 e 642 nm, β-carotene circa 450 e 478 nm.

**COLLEGAMENTI**

**Fisica · Perché proprio il visibile?** Un fotone ultravioletto porta energia sufficiente a rompere legami e a danneggiare il DNA; un fotone infrarosso lontano ne porta troppo poca per eccitare un elettrone di valenza. La luce visibile, con 1,7–3,3 eV per fotone (1240/750 e 1240/380), ha l'energia giusta per spostare un elettrone senza distruggere la molecola. È anche la banda in cui la radiazione del Sole che arriva al suolo è più intensa (vedi Fisica 5, lo spettro elettromagnetico). Lo stesso principio, un fotone che separa una carica, è alla base delle celle fotovoltaiche: nel silicio basta circa 1,1 eV.

ESPERIENZA DI LABORATORIO

### La cromatografia dei pigmenti fotosintetici

**Obiettivo.** Separare i pigmenti di una foglia di spinacio, riconoscerli dal colore e calcolarne il fattore di ritenzione $R_f$.

**Materiali.** Foglie fresche di spinacio; mortaio e pestello; un po' di sabbia lavata; etanolo (o acetone) per l'estrazione; striscia di carta da cromatografia (o lastrina per TLC); capillare o stuzzicadenti; becher alto con coperchio (o vasetto di vetro chiuso); solvente di corsa indicato dal docente (per esempio una miscela di etere di petrolio e acetone); matita, righello.

**Procedimento.** 1) Trita le foglie con la sabbia e pochi millilitri di etanolo fino a ottenere un estratto verde scuro; lascia depositare. 2) Traccia a matita una linea di partenza a 2 cm dal fondo della striscia. 3) Deposita una goccia di estratto al centro della linea, lascia asciugare e ripeti 10–15 volte, finché la macchia è scura e piccola. 4) Versa il solvente nel becher per un'altezza di circa 1 cm (sotto la linea di partenza), inserisci la striscia e chiudi. 5) Quando il fronte del solvente è a 1–2 cm dal bordo superiore, togli la striscia, segna subito il fronte a matita e lascia asciugare. 6) Misura la distanza percorsa da ogni macchia e dal solvente, dalla linea di partenza, e calcola $R_f$ = distanza della macchia / distanza del fronte.

**Sicurezza.** Etanolo, acetone ed etere di petrolio sono infiammabili e i loro vapori irritano: lavora in un'aula ventilata o sotto cappa, lontano da fiamme e da fonti di calore, con occhiali di protezione; tieni chiusi i contenitori; il docente prepara e smaltisce il solvente di corsa. Non portare le mani alla bocca e lavale alla fine.

**Risultato atteso ed elaborazione.** Con i solventi apolari più comuni, su carta, l'ordine dall'alto verso il basso è in genere: caroteni (giallo-arancio, vicino al fronte), xantofille (gialle), clorofilla *a* (verde-azzurro), clorofilla *b* (verde-giallo); l'ordine e i valori cambiano con il solvente e con il supporto. Esempio di calcolo: con il fronte a 8,0 cm e la clorofilla *a* a 3,8 cm, $R_f = 3{,}8 / 8{,}0 = 0{,}48$; i caroteni a 7,6 cm danno $R_f = 0{,}95$. I caroteni, idrocarburi apolari, sono trattenuti poco dalla carta, polare, e corrono con il solvente; la clorofilla *b*, con il suo gruppo aldeidico, è un po' più polare della *a* e resta più indietro.

**Domande.** Perché la linea di partenza va tracciata a matita e non a penna? Perché il solvente non deve toccare la macchia di partenza? Come cambierebbe il cromatogramma di una foglia gialla d'autunno? Progetta una prova per confrontare foglie cresciute al sole e all'ombra.

## 11.3 La fase luminosa

### 11.3.1 I fotosistemi

Nella membrana dei tilacoidi i pigmenti non sono sparsi: sono legati a proteine in grandi complessi, i **fotosistemi**. Ogni fotosistema ha due parti. Il **complesso antenna** contiene alcune centinaia di molecole di clorofilla *a*, *b* e di carotenoidi: quando una di esse assorbe un fotone,

l'energia di eccitazione passa per risonanza da una molecola all'altra, in meno di un miliardesimo di secondo, fino al **centro di reazione**. Qui una coppia speciale di molecole di clorofilla *a*, una volta eccitata, fa ciò che nessun altro pigmento fa: **cede un elettrone** a una molecola accettore vicina. L'energia della luce diventa così una separazione di cariche, cioè energia chimica: la clorofilla eccitata è un riducente molto forte, e la clorofilla rimasta con una carica positiva un ossidante.

Le piante hanno due fotosistemi, numerati nell'ordine in cui furono scoperti, che non è quello in cui lavorano. Il **fotosistema II** (PSII) ha un centro di reazione chiamato **P680**, dal massimo di assorbimento a 680 nm; il **fotosistema I** (PSI) ha il **P700**. Gli elettroni attraversano prima il PSII, poi il PSI.

### 11.3.2 La fotolisi dell'acqua e il flusso non ciclico

Seguiamo un elettrone lungo la membrana (Figura 11.3).

- **Fotosistema II.** Il P680 eccitato cede un elettrone a una molecola di feofitina (una clorofilla senza magnesio) e da questa a un plastochinone. Il $P680^+$ rimasto è l'ossidante biologico più forte che si conosca: riprende l'elettrone dall'acqua, grazie a un gruppo di quattro ioni manganese e uno di calcio legato al PSII sul lato del lumen. Ogni quattro elettroni ceduti, due molecole d'acqua si scindono: è la **fotolisi dell'acqua**, $2\ H_2O \rightarrow O_2 + 4\ H^+ + 4\ e^-$. L'ossigeno è un prodotto di scarto; i protoni restano nel lumen.
- **Plastochinone e citocromo $b_6f$.** Il **plastochinone** (PQ), piccolo e liposolubile, si muove nella membrana: ricevuti due elettroni, prende due $H^+$ dallo stroma e porta il tutto al complesso del **citocromo $b_6f$**, che libera i protoni nel lumen e ne pompa altri. È il corrispondente del complesso III della catena respiratoria.
- **Plastocianina e fotosistema I.** Gli elettroni passano alla **plastocianina** (PC), una piccola proteina con un atomo di rame che si muove nel lumen, e da questa al $P700^+$, che aveva ceduto un proprio elettrone dopo aver assorbito un fotone.
- **Ferredossina e NADPH.** Dal P700 eccitato l'elettrone passa, sul lato dello stroma, alla **ferredossina** (Fd), una proteina con un centro ferro-zolfo, e infine all'enzima ferredossina-$NADP^+$ reduttasi (FNR), che con due elettroni e un protone riduce $NADP^+$ a NADPH, nello stroma.

Il percorso dall'acqua al NADPH si chiama **flusso non ciclico** di elettroni. Il suo bilancio, per una molecola di ossigeno, è:

$$2\ H_2O + 2\ NADP^+ + 8\ \text{fotoni} \rightarrow O_2 + 2\ NADPH + 2\ H^+$$

Servono otto fotoni, perché ognuno dei quattro elettroni deve essere eccitato due volte, una in ciascun fotosistema. Contemporaneamente si accumulano protoni nel lumen.

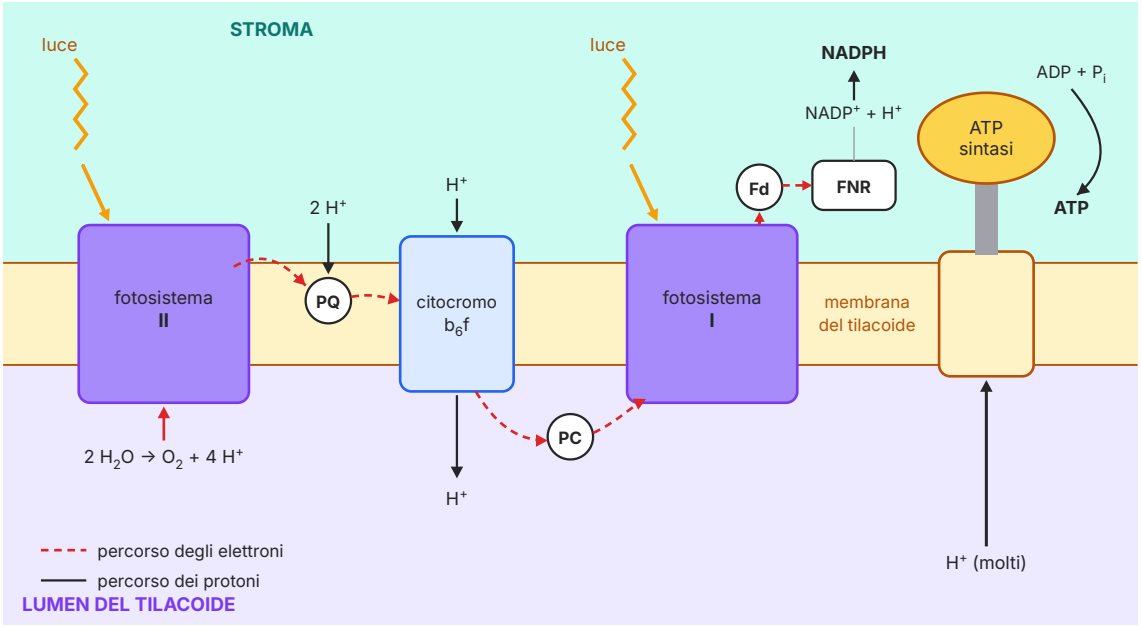



**Figura 11.3** La membrana del tilacoide e le reazioni della fase luminosa (schema non in scala). Il fotosistema II ossida l'acqua e libera $O_2$ e $H^+$ nel lumen; il plastochinone (PQ), il citocromo $b_6f$, la plastocianina (PC), il fotosistema I e la ferredossina (Fd) portano gli elettroni fino alla ferredossina-$NADP^+$ reduttasi (FNR), che forma NADPH nello stroma. I protoni accumulati nel lumen tornano nello stroma attraverso l'ATP sintasi, che forma ATP nello stroma.

### 11.3.3 Lo schema a Z

Che cosa fa la luce, in termini di energia? Riportiamo ogni trasportatore al suo potenziale standard di riduzione $E^{\circ\prime}$ (a pH 7; vedi *Scienze naturali 4*, cap. 5), con i valori più negativi in alto: un elettrone che scende verso il basso va «in discesa», come nella catena respiratoria. Si ottiene lo **schema a Z** (Figura 11.4). L'acqua ha $E^{\circ\prime}$ = +0,82 V, il $NADP^+$/NADPH −0,32 V: portare elettroni dall'acqua al $NADP^+$ significa farli salire di 1,14 V. In ciascun fotosistema un fotone solleva l'elettrone di circa 1,8 V (1240/680 ≈ 1,82 eV); fra i due fotosistemi, lungo la catena plastochinone → citocromo $b_6f$ → plastocianina, l'elettrone scende e una parte dell'energia serve a pompare protoni nel lumen.

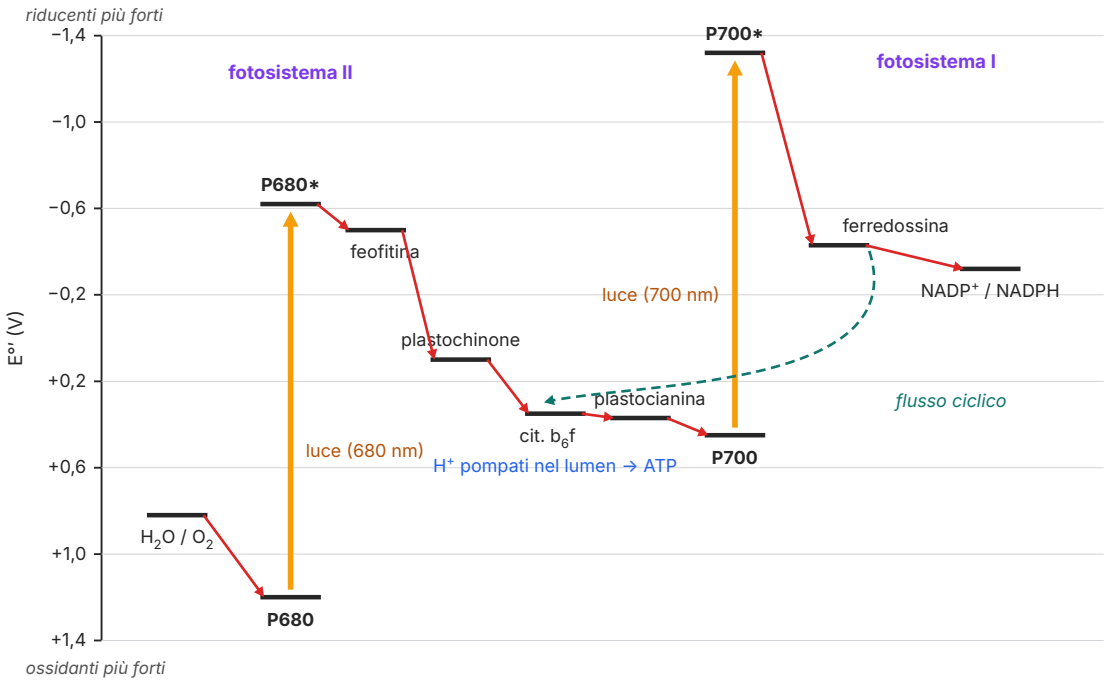



**Figura 11.4** Lo schema a Z del flusso di elettroni nella fase luminosa. Ogni trasportatore è disposto alla quota del suo potenziale standard di riduzione $E°'$ (valori indicativi, circa; alcuni trasportatori intermedi sono omessi). Le quote degli stati eccitati P680* e P700* si ottengono sottraendo al potenziale del centro di reazione l'energia del fotone in elettronvolt ($1240/\lambda$, con $\lambda$ in nm). Le frecce gialle rappresentano l'eccitazione dei centri di reazione da parte della luce; le frecce rosse il trasferimento spontaneo degli elettroni verso potenziali più positivi. In tratteggio, il flusso ciclico intorno al fotosistema I.

**ESEMPIO SVOLTO**

### Quanta energia costa un NADPH?

**Problema.** Calcola il $\Delta G^{\circ\prime}$ della reazione $H_2O + NADP^+ \rightarrow \frac{1}{2}\ O_2 + NADPH + H^+$, con $E^{\circ\prime}(O_2/H_2O) = +0{,}82$ V e $E^{\circ\prime}(NADP^+/NADPH) = -0{,}32$ V. Confrontalo con l'energia dei fotoni assorbiti.

**Soluzione.** L'accettore di elettroni è il $NADP^+$, il donatore l'acqua: $\Delta E^{\circ\prime} = E^{\circ\prime}(\text{accettore}) - E^{\circ\prime}(\text{donatore}) = -0{,}32\ \text{V} - (+0{,}82\ \text{V}) = -1{,}14$ V. Con $n = 2$ elettroni: $\Delta G^{\circ\prime} = -nF\Delta E^{\circ\prime} = -2 \times 96\,485\ \text{C/mol} \times (-1{,}14\ \text{V}) = +2{,}20 \times 10^5\ \text{J/mol} = +220\ \text{kJ/mol}$. Per ogni NADPH il flusso non ciclico usa 4 fotoni (2 elettroni × 2 fotosistemi): circa $4 \times 174$ kJ ≈ 700 kJ per mole di NADPH, contando 176 kJ/mol a 680 nm e 171 kJ/mol a 700 nm.

**Risultato.** La reazione ha $\Delta G^{\circ\prime} \approx +220$ kJ/mol: è la reazione inversa di quella che, nel capitolo 9, la catena respiratoria sfrutta ($\Delta G^{\circ\prime} \approx -220$ kJ/mol). Solo un terzo circa dell'energia dei fotoni finisce nel NADPH; un'altra parte viene conservata nel gradiente di protoni e quindi nell'ATP, il resto si disperde come calore.

### 11.3.4 Il gradiente di protoni e l'ATP

Durante il flusso non ciclico i protoni si accumulano nel lumen per tre vie: la fotolisi dell'acqua ve ne libera direttamente, il citocromo $b_6f$ ve ne trasferisce dallo stroma, e la riduzione del $NADP^+$ ne consuma nello stroma. Alla luce il lumen diventa molto più acido dello stroma. I protoni tornano nello stroma solo attraverso l'**ATP sintasi** del cloroplasto, un motore rotante con la testa rivolta verso lo stroma, che sintetizza ATP da ADP e $P_i$: è la **fotofosforilazione**, la sintesi di ATP spinta dalla luce attraverso la chemiosmosi, che conosci dal capitolo 9.

Nel 1966 André Jagendorf ed Ernest Uribe diedero una prova diretta dell'ipotesi chemiosmotica di Mitchell proprio con i tilacoidi. Li lasciarono al buio in una soluzione a pH 4, finché il lumen si acidificò, poi li trasferirono rapidamente in una soluzione a pH 8 con ADP e fosfato: senza luce e senza flusso di elettroni, i tilacoidi produssero ATP, finché il gradiente imposto artificialmente si esaurì. Il gradiente di protoni da solo basta a fare ATP. Le analogie e le differenze con il mitocondrio sono riassunte nella Tabella 11.1.

**Tabella 11.1** Chemiosmosi nel mitocondrio e nel cloroplasto a confronto.

| Caratteristica | Mitocondrio (respirazione) | Cloroplasto (fase luminosa) |
|---|---|---|
| sorgente degli elettroni | NADH e $FADH_2$ (dagli alimenti) | acqua |
| accettore finale | $O_2 \rightarrow H_2O$ | $NADP^+ \rightarrow NADPH$ |
| energia che spinge gli elettroni | elettroni già ricchi di energia, che scendono | luce assorbita nei due fotosistemi |
| membrana | membrana mitocondriale interna (creste) | membrana dei tilacoidi |
| dove si accumulano i protoni | spazio intermembrana | lumen del tilacoide |
| dove si forma l'ATP | matrice | stroma |
| chinone mobile e complesso analogo | ubichinone; complesso III | plastochinone; citocromo $b_6f$ |
| il gradiente è dovuto soprattutto a | differenza di potenziale elettrico | differenza di pH |

### 11.3.5 Il flusso ciclico

Il ciclo di Calvin consuma ATP e NADPH nel rapporto 3 : 2 (lo vedremo fra poco), ma secondo le stime attuali il flusso non ciclico produce un po' meno di 3 ATP ogni 2 NADPH. Il deficit è colmato dal **flusso ciclico**: gli elettroni del PSI eccitato, invece di passare al $NADP^+$, tornano dalla ferredossina al citocromo $b_6f$ e da lì, attraverso la plastocianina, di nuovo al P700 (in tratteggio nella Figura 11.4). Il percorso è chiuso: non si ossida acqua, non si libera ossigeno e non si forma NADPH, ma il citocromo $b_6f$ continua a pompare protoni e quindi si forma ATP. Regolando quanto flusso ciclico affiancare al non ciclico, la cellula adatta la produzione di ATP e di NADPH a ciò che le serve.

**APPROFONDIMENTO**

**Approfondimento · Perché due fotosistemi? L'effetto Emerson.** Negli anni Quaranta e Cinquanta Robert Emerson misurò quante molecole di ossigeno libera un'alga per ogni fotone assorbito, a diverse lunghezze d'onda. Il rendimento era costante in quasi tutto il visibile, ma crollava oltre circa 680 nm, dove la clorofilla *a* assorbe ancora (il «calo nel rosso»). Nel 1957 Emerson e i suoi collaboratori scoprirono che, se alla luce rossa lontana si aggiunge luce di lunghezza d'onda più corta, la fotosintesi è più veloce della somma delle due luci date separatamente: è l'**effetto di intensificazione di Emerson**. La spiegazione, sviluppata negli anni successivi, è lo schema a Z: la luce oltre 690 nm eccita bene il fotosistema I ma poco il II, e la fotosintesi corre al massimo solo quando entrambi i fotosistemi lavorano in serie.

## 11.4 Il ciclo di Calvin

Il percorso del carbonio fu ricostruito fra il 1946 e i primi anni Cinquanta a Berkeley da Melvin Calvin, Andrew Benson e James Bassham. Esposero sospensioni di *Chlorella* illuminate a $CO_2$ marcata con $^{14}C$, poi, dopo pochi secondi, le uccisero di colpo in metanolo bollente, separarono i composti dell'estratto con la cromatografia su carta in due dimensioni e li localizzarono con lastre fotografiche impressionate dalla radioattività. Con le esposizioni più brevi, di pochi secondi, quasi tutto il $^{14}C$ si trovava in un composto a tre atomi di carbonio, il 3-fosfoglicerato; con tempi più lunghi compariva in zuccheri fosfati sempre più numerosi. Calvin ricevette nel 1961 il premio Nobel per la chimica. Il ciclo si chiama oggi **ciclo di Calvin** (o di Calvin–Benson–Bassham) e si svolge nello stroma in tre fasi (Figura 11.5).

### 11.4.1 Fissazione, riduzione, rigenerazione

- **Fissazione del carbonio.** L'enzima **RuBisCO** (ribulosio-1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi; si scrive anche «rubisco», come in *Scienze naturali 4*) lega una molecola di $CO_2$ al **ribulosio-1,5-bisfosfato** (RuBP), uno zucchero a cinque atomi di carbonio. Il composto a sei atomi di carbonio che si forma è instabile e si scinde subito in due molecole di **3-fosfoglicerato** (3 C). Il carbonio inorganico è ora in una molecola organica: è la **fissazione del carbonio**.
- **Riduzione.** Ogni 3-fosfoglicerato riceve un gruppo fosfato dall'ATP e diventa 1,3-bisfosfoglicerato; poi il NADPH lo riduce a **gliceraldeide-3-fosfato** (G3P), liberando fosfato: un gruppo carbossilico è diventato un gruppo aldeidico. Sono due reazioni della glicolisi percorse all'indietro (vedi capitolo 9), con il NADPH al posto del NADH.
- **Rigenerazione del RuBP.** Delle G3P prodotte, la maggior parte serve a ricostruire il RuBP: con una serie di riarrangiamenti, in cui compaiono zuccheri fosfati da tre a sette atomi di carbonio, cinque G3P (15 C) diventano tre molecole di ribulosio-5-fosfato (15 C), che l'ATP fosforila a RuBP.

Contiamo il carbonio per tre «giri», cioè per tre molecole di $CO_2$ fissate: 3 RuBP (15 C) + 3 $CO_2$ (3 C) → 6 molecole di 3-fosfoglicerato (18 C) → 6 G3P (18 C); di queste, 5 (15 C) rigenerano i 3 RuBP e **una sola G3P (3 C) è il guadagno netto**, che esce dal ciclo. Il costo: 6 ATP e 6 NADPH nella riduzione, 3 ATP nella rigenerazione.

**IN SINTESI**

**La stechiometria del ciclo di Calvin.**

$$3\ CO_2 + 9\ ATP + 6\ NADPH + 5\ H_2O \rightarrow G3P + 9\ ADP + 8\ P_i + 6\ NADP^+ + 3\ H^+$$

(il nono fosfato dell'ATP esce con la G3P). Per una molecola di esoso, cioè per due G3P: **6 $CO_2$, 18 ATP e 12 NADPH**. Rapporto ATP : NADPH = 3 : 2.

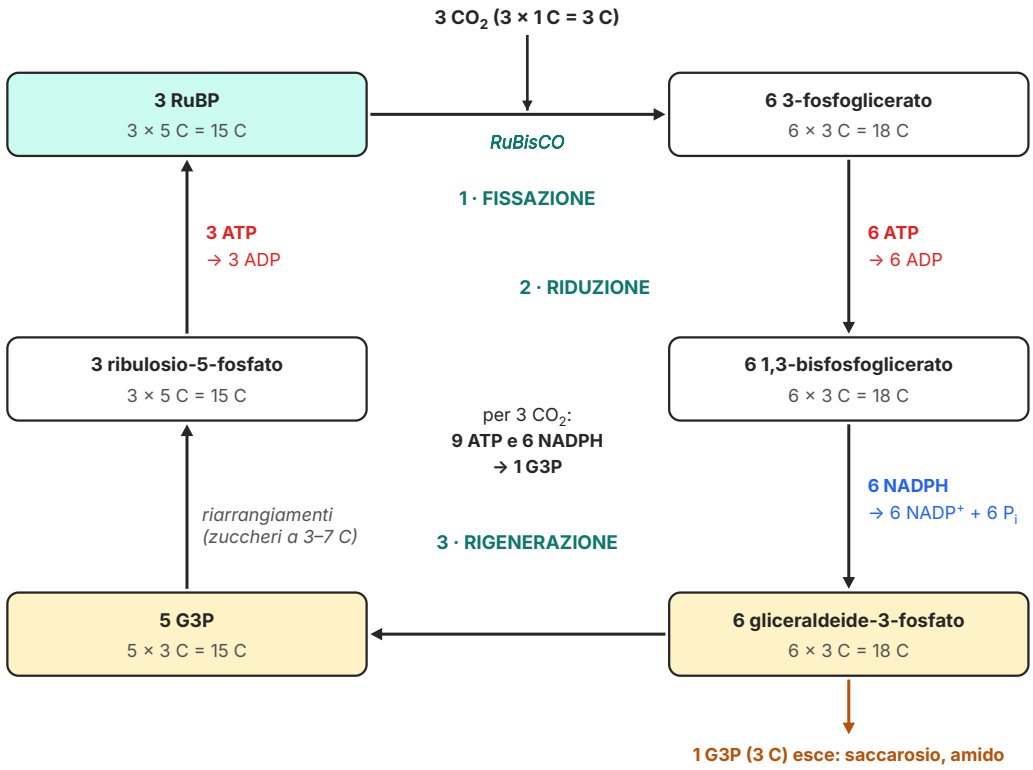



**Figura 11.5** Il ciclo di Calvin per tre molecole di $CO_2$ fissate, con il conto degli atomi di carbonio. La RuBisCO fissa la $CO_2$ sul ribulosio-1,5-bisfosfato (RuBP); il 3-fosfoglicerato viene ridotto a gliceraldeide-3-fosfato (G3P) con ATP e NADPH; cinque G3P su sei rigenerano il RuBP, e una G3P è il prodotto netto.

## 11.4.2 Il destino della G3P

La G3P è il vero prodotto della fotosintesi; il glucosio dell'equazione complessiva è solo un modo convenzionale di scriverlo. Di giorno una parte della G3P resta nello stroma e diventa **amido**, che si accumula in granuli nel cloroplasto; un'altra parte esce nel citoplasma in scambio con fosfato e diventa **saccarosio**, lo zucchero che il floema distribuisce agli organi che non fotosintetizzano (vedi *Scienze naturali 4*, cap. 15, e la chimica di amido e saccarosio nel capitolo 7). Di notte l'amido del cloroplasto viene demolito e continua a rifornire la pianta di zuccheri. Dalla G3P la pianta costruisce anche cellulosa, lipidi e, con l'azoto e lo zolfo assorbiti dal suolo, amminoacidi e nucleotidi; e le sue cellule, comprese quelle delle foglie, ossidano una parte di questi zuccheri con la respirazione cellulare, giorno e notte.

**ERRORE FREQUENTE**

**«La fase oscura avviene di notte».** Il ciclo di Calvin era chiamato «fase oscura» perché non usa direttamente la luce, ma il nome è fuorviante. Il ciclo ha bisogno dell'ATP e del NADPH appena prodotti dalla fase luminosa, che non si accumulano, e diversi suoi enzimi, RuBisCO compresa, sono attivati dalla luce: alla luce lo stroma diventa più basico, la concentrazione di $Mg^{2+}$ sale e la ferredossina, tramite una piccola proteina (la tioredossina), riduce i ponti disolfuro di alcuni enzimi attivandoli. Al buio il ciclo si ferma in pochi minuti. Le due fasi avvengono quindi insieme, di giorno. Un secondo errore: il ciclo «produce glucosio». Produce G3P; glucosio, saccarosio e amido si formano dopo.

## 11.5 Fotorespirazione, piante $C_4$ e CAM

### 11.5.1 Il difetto della RuBisCO: la fotorespirazione

La RuBisCO è probabilmente la proteina più abbondante sulla Terra, e una ragione è che è un enzima lento: ogni sito attivo fissa poche molecole di $CO_2$ al secondo, e la foglia compensa producendone moltissima. Ha anche un difetto più grave: il sito attivo accetta, oltre alla $CO_2$, l'$O_2$. Quando lega l'ossigeno (attività ossigenasica) il RuBP si scinde in una molecola di 3-fosfoglicerato e una di 2-fosfoglicolato, a due atomi di carbonio, che la pianta non può usare e deve recuperare con una via che attraversa tre organelli, cloroplasto, perossisoma e mitocondrio, consumando ATP e liberando $CO_2$ e ammoniaca. Il processo, che consuma $O_2$ e libera $CO_2$ alla luce, si chiama **fotorespirazione**. Nelle piante $C_3$, con il caldo, le stime indicano che la fotorespirazione può ridurre la fissazione netta del carbonio fino a circa un quarto.

La fotorespirazione aumenta con la temperatura, perché al crescere della temperatura la solubilità della $CO_2$ diminuisce più di quella dell'$O_2$ e l'enzima diventa meno selettivo per la $CO_2$. Aumenta anche quando la pianta, per non perdere acqua, chiude gli stomi: la $CO_2$ nella foglia cala e l'$O_2$ prodotto si accumula. La RuBisCO comparve miliardi di anni fa, in un'atmosfera ricca di $CO_2$ e quasi priva di ossigeno, dove il difetto non contava; l'ossigeno che oggi la ostacola è lo stesso che la fotosintesi ha accumulato nell'aria.

La maggior parte delle piante, come il frumento, il riso, la soia e quasi tutti gli alberi, fissa la $CO_2$ direttamente con la RuBisCO, e il primo prodotto è il 3-fosfoglicerato, a tre atomi di carbonio: sono le **piante $C_3$**. Nei climi caldi e aridi si sono evolute due strategie che concentrano la $CO_2$ intorno alla RuBisCO (Figura 11.7).

### 11.5.2 Le piante $C_4$: separazione nello spazio

Nelle **piante $C_4$**, come il mais, la canna da zucchero e il sorgo, la $CO_2$ è fissata prima nelle cellule del mesofillo da un altro enzima, la **PEP carbossilasi**, che lega lo ione idrogenocarbonato $HCO_3^-$ al fosfoenolpiruvato (PEP, 3 C) formando ossalacetato, un acido a quattro atomi di carbo-

nio (da cui il nome); l'ossalacetato è ridotto a malato. La PEP carbossilasi non reagisce con l'ossigeno ed è molto efficiente anche quando la $CO_2$ è scarsa.

Il malato passa nelle cellule della **guaina del fascio**, disposte a corona intorno alle nervature: è l'**anatomia Kranz** (dal tedesco *Kranz*, corona; Figura 11.6). Qui il malato libera la $CO_2$, che raggiunge una concentrazione molte volte maggiore di quella dell'aria proprio dove si trovano la RuBisCO e il ciclo di Calvin; la fotorespirazione diventa trascurabile. Il piruvato (3 C) che resta torna nel mesofillo, dove viene riconvertito in PEP con una spesa di energia equivalente a 2 ATP per ogni $CO_2$. La pompa di $CO_2$ ha dunque un costo.

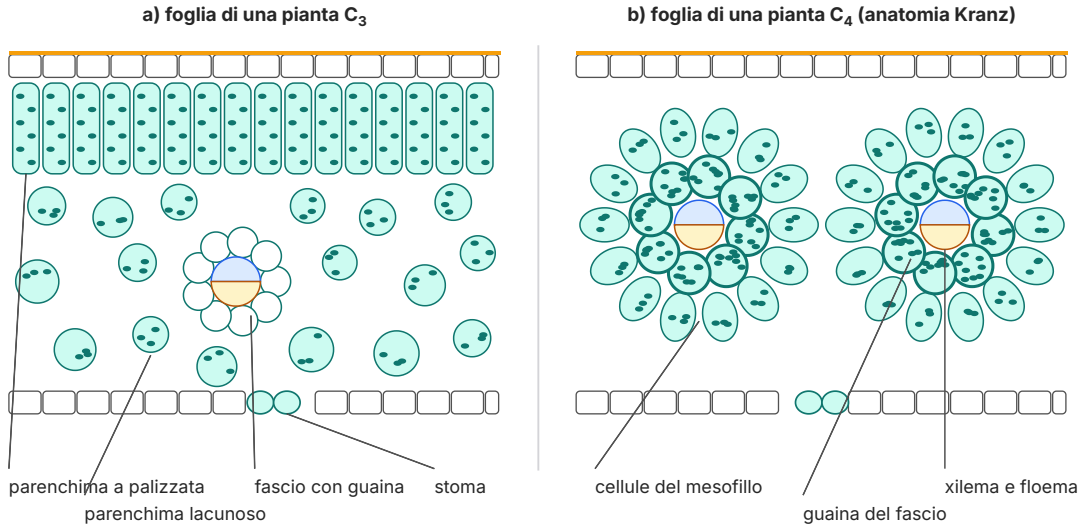



**Figura 11.6** Sezioni trasversali di foglie (schemi non in scala). a) In una pianta $C_3$ il mesofillo forma un parenchima a palizzata e un parenchima lacunoso; le cellule della guaina del fascio hanno pochi cloroplasti. b) In una pianta $C_4$ ogni fascio è circondato da una corona di grandi cellule della guaina ricche di cloroplasti, a loro volta circondate dalle cellule del mesofillo disposte a raggiera: l'anatomia Kranz.

### 11.5.3 Le piante CAM: separazione nel tempo

Le **piante CAM** (*Crassulacean Acid Metabolism*, dal nome delle Crassulacee, la famiglia delle piante grasse in cui fu studiato) usano gli stessi enzimi delle $C_4$, ma in una sola cellula e in tempi diversi. Di notte, quando l'aria è fresca e si perde poca acqua, aprono gli stomi: la PEP carbossilasi fissa la $CO_2$ e il malato si accumula nel vacuolo come acido malico (le foglie diventano sensibilmente acide al mattino). Di giorno gli stomi restano chiusi, l'acido malico libera la $CO_2$ e il ciclo di Calvin la fissa con l'ATP e il NADPH della fase luminosa. Sono piante CAM i cactus, le agavi, l'ananas, molte Crassulacee e il fico d'India, diffuso in Sicilia e nel Sud Italia. Perdono pochissima acqua per grammo di carbonio fissato, ma la quantità di $CO_2$ che possono immagazzinare in una notte limita la loro crescita.

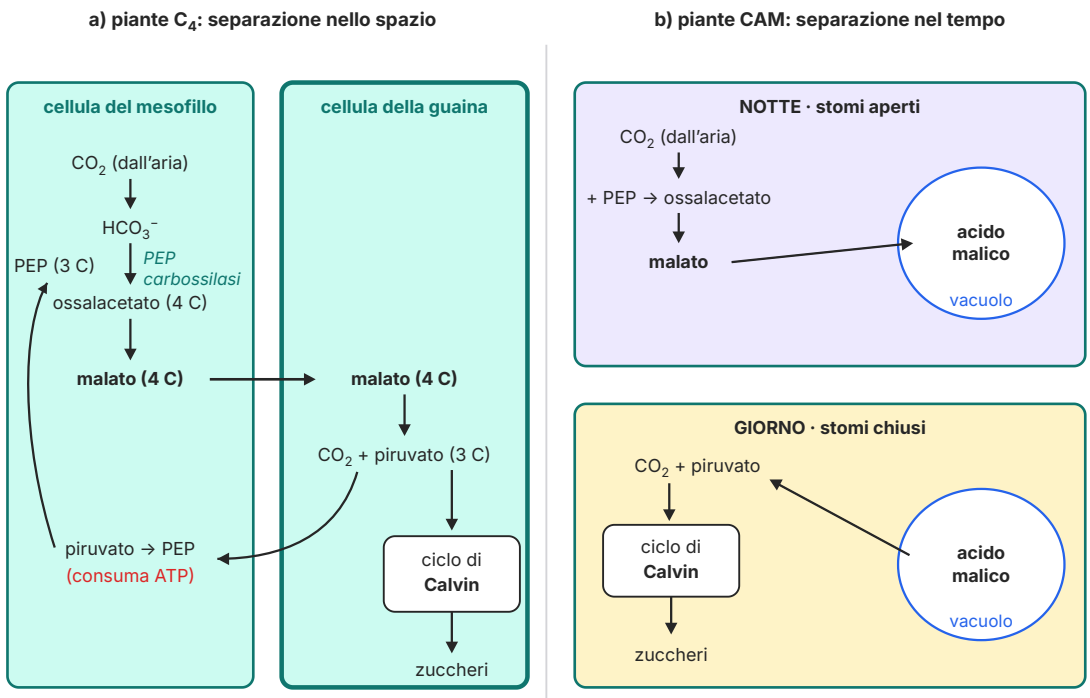



**Figura 11.7** Due modi di concentrare la $CO_2$ intorno alla RuBisCO (schemi semplificati). a) Nelle piante $C_4$ la PEP carbossilasi fissa la $CO_2$ nel mesofillo; il malato la porta nelle cellule della guaina del fascio, dove viene liberata per il ciclo di Calvin. b) Nelle piante CAM la stessa cellula fissa la $CO_2$ di notte, con gli stomi aperti, e la conserva come acido malico nel vacuolo; di giorno, a stomi chiusi, la libera per il ciclo di Calvin.

**Tabella 11.2** Piante $C_3$, $C_4$ e CAM a confronto (sintesi).

| Caratteristica | $C_3$ | $C_4$ | CAM |
|---|---|---|---|
| primo enzima che fissa la $CO_2$ | RuBisCO | PEP carbossilasi | PEP carbossilasi |
| primo prodotto stabile | 3-fosfoglicerato (3 C) | ossalacetato (4 C) | ossalacetato (4 C) |
| separazione fra prima fissazione e ciclo di Calvin | nessuna | nello spazio (mesofillo / guaina del fascio) | nel tempo (notte / giorno) |
| stomi aperti | di giorno | di giorno | di notte |
| fotorespirazione | rilevante, cresce con la temperatura | trascurabile | trascurabile |
| ATP per $CO_2$ fissata (ciclo di Calvin più pompa) | 3 | 5 | più di 3 (dipende dalla specie) |
| ambienti favorevoli | temperati, freschi, umidi | caldi, luminosi, anche aridi | molto aridi |
| esempi | frumento, riso, soia, alberi | mais, canna da zucchero, sorgo | cactus, agave, ananas, fico d'India |

**ERRORE FREQUENTE**

**«Le piante $C_4$ sono più efficienti delle $C_3$».** Dipende dalle condizioni. Le $C_4$ spendono 5 ATP per ogni $CO_2$ invece di 3; il vantaggio compare solo quando la fotorespirazione delle $C_3$ costa di più, cioè con luce intensa, caldo e stomi socchiusi. Nei climi freschi e alla luce debole le $C_3$ restano competitive o migliori: per questo frumento e riso dominano le zone temperate e il mais rende al meglio nelle estati calde. Le stime dell'efficienza teorica massima con cui l'energia solare diventa biomassa, calcolate a 30 °C e alla $CO_2$ di inizio secolo, sono circa il 4,6 % per le $C_3$ e il 6 % per le $C_4$ (X.-G. Zhu, S. P. Long, D. R. Ort, 2008).

## 11.6 Fotosintesi, ecosistemi ed energia

La fotosintesi è la porta d'ingresso dell'energia in quasi tutti gli ecosistemi: la biomassa prodotta dagli autotrofi, al netto della loro respirazione, è la **produzione primaria netta**, la base delle reti alimentari (vedi *Scienze naturali 2*). Una stima classica, ottenuta combinando dati da satellite e modelli, la valuta in circa 105 miliardi di tonnellate di carbonio all'anno, divisi quasi a metà fra le terre emerse (circa 56) e gli oceani (circa 49), dove la producono soprattutto organismi del fitoplancton (C. B. Field e collaboratori, 1998). La fotosintesi toglie $CO_2$ all'atmosfera, la respirazione e le decomposizioni la restituiscono: il loro squilibrio stagionale nell'emisfero boreale, dove le terre emerse sono più estese, si vede nell'oscillazione annuale della curva di Keeling

(vedi *Scienze naturali 1*). Il ruolo della fotosintesi nel ciclo globale del carbonio è studiato nel capitolo 16.

### 11.6.1 I biocarburanti

Poiché fissa l'energia del Sole in molecole ricche di energia, la fotosintesi è anche una fonte di combustibili rinnovabili, i **biocarburanti**. Il **bioetanolo** si ottiene per fermentazione alcolica (vedi capitolo 9) degli zuccheri della canna da zucchero o dell'amido del mais, idrolizzato; il **biodiesel** è una miscela di esteri metilici degli acidi grassi, ottenuta facendo reagire con il metanolo i trigliceridi degli oli vegetali, anche di quelli di frittura usati: è una transesterificazione, cioè una sostituzione nucleofila acilica (vedi capitolo 5) sui trigliceridi (vedi capitolo 7). In linea di principio la $CO_2$ liberata dalla combustione è quella che le piante hanno appena tolto all'aria.

Il bilancio reale, però, dipende dalla filiera: coltivare, concimare, trasportare e trasformare la biomassa consuma energia ed emette gas serra, e le colture energetiche occupano suoli che potrebbero produrre cibo o ospitare foreste. Se per far posto a una coltura si disbosca, anche altrove, il debito di carbonio può superare il vantaggio. Per questo la ricerca punta sui biocarburanti «avanzati», ricavati da scarti agricoli e forestali, da rifiuti o da alghe. Altri gruppi lavorano alla **fotosintesi artificiale**: dispositivi che, con catalizzatori e luce, scindono l'acqua o riducono la $CO_2$ producendo combustibili, imitando le due fasi della fotosintesi senza una pianta.

**COLLEGAMENTI**

**Agenda 2030 · Cibo, energia e suolo.** La fotosintesi tocca insieme tre obiettivi dell'Agenda 2030: sconfiggere la fame (obiettivo 2), l'energia pulita e accessibile (7) e la vita sulla terra (15). Un ettaro di terreno può produrre cibo, energia o habitat, e il conflitto fra questi usi è una questione insieme scientifica, economica ed etica. Distinguere le domande che la scienza può risolvere (quanta $CO_2$ risparmia una filiera, quanta acqua consuma) da quelle che richiedono una scelta di valori (a che cosa destinare il suolo) è parte dell'educazione civica.

**COLLEGAMENTI**

**Italiano · Il viaggio di un atomo di carbonio.** Nell'ultimo racconto del *Sistema periodico* (1975), «Carbonio», Primo Levi segue un atomo di carbonio che, legato all'ossigeno in una molecola di anidride carbonica, viaggia nell'aria finché una foglia lo fissa in uno zucchero, usando l'energia della luce; diventerà parte di un acino d'uva e poi del vino; il racconto si chiude con un altro atomo di carbonio, che arriva nel cervello di chi scrive (vedi *Italiano 5*). Levi, chimico di professione, descrive l'ingresso nella foglia come un evento minuscolo, rapido e decisivo. Prova a riscrivere quel passaggio con le parole di questo capitolo: lo stoma, la RuBisCO, il 3-fosfoglicerato, la G3P.

**SINTESI**

- La fotosintesi è un'**ossidoriduzione**: l'acqua si ossida a $O_2$, il carbonio della $CO_2$ si riduce; per una mole di glucosio servono circa +2870 kJ. L'ossigeno viene dall'acqua (Ruben e Kamen, 1941).
- Nel cloroplasto la **fase luminosa** avviene nella membrana dei tilacoidi, il **ciclo di Calvin** nello stroma.
- I fotoni hanno energia $E = hf = hc/\lambda$. **Clorofille** *a* e *b* assorbono blu-violetto e rosso; i **carotenoidi** blu e blu-verde, e proteggono dall'eccesso di luce. Lo **spettro d'azione** (Engelmann, 1882) segue l'assorbimento dell'insieme dei pigmenti.
- Un **fotosistema** è formato da un complesso antenna e da un centro di reazione, dove la clorofilla eccitata cede un elettrone. Il **PSII** (P680) ossida l'acqua (**fotolisi**); il **PSI** (P700) riduce la ferredossina e quindi il $NADP^+$.
- Nel **flusso non ciclico** gli elettroni vanno da $H_2O$ a NADPH (+220 kJ/mol per NADPH) attraverso PQ, citocromo $b_6f$ e plastocianina: **schema a Z**, 8 fotoni per $O_2$.
- I protoni si accumulano nel **lumen**; l'ATP sintasi li riporta nello stroma formando ATP (**fotofosforilazione**, chemiosmosi). Il **flusso ciclico** intorno al PSI produce solo ATP.
- Nel **ciclo di Calvin** la RuBisCO fissa la $CO_2$ sul RuBP (5 C) dando 2 molecole di 3-fosfoglicerato; queste sono ridotte a G3P; 5 G3P su 6 rigenerano il RuBP. Per 3 $CO_2$: 9 ATP, 6 NADPH, 1 G3P; per un esoso 18 ATP e 12 NADPH.
- La G3P diventa amido nel cloroplasto e saccarosio nel citoplasma. La «fase oscura» non avviene di notte: il ciclo di Calvin richiede i prodotti della fase luminosa e i suoi enzimi sono attivati dalla luce.
- La **fotorespirazione** (RuBisCO con $O_2$) spreca carbonio ed energia e cresce con la temperatura e con gli stomi chiusi.
- Le **piante $C_4$** fissano la $CO_2$ con la PEP carbossilasi nel mesofillo e la liberano nella guaina del fascio (anatomia Kranz): separazione nello spazio. Le **piante CAM** la fissano di notte e la usano di giorno: separazione nel tempo. Il vantaggio dipende dal clima.
- La **produzione primaria netta** globale è circa 105 miliardi di tonnellate di carbonio all'anno, metà sulle terre e metà negli oceani. I **biocarburanti** sono rinnovabili, ma il loro bilancio dipende dalla filiera e dall'uso del suolo.

## ESERCIZI

### Comprendere e ricordare

1. ● In quale parte del cloroplasto si trovano i fotosistemi?
   **A.** nella membrana esterna dell'involucro
   **B.** nello stroma
   **C.** nella membrana dei tilacoidi
   **D.** nel lumen del tilacoide

2. ● Da quale molecola proviene l'ossigeno liberato dalla fotosintesi?
   **A.** dall'acqua
   **B.** dal diossido di carbonio
   **C.** dal glucosio
   **D.** dal ribulosio-1,5-bisfosfato

3. ● Il prodotto della reazione catalizzata dalla RuBisCO con la $CO_2$ è:
   **A.** una molecola di gliceraldeide-3-fosfato
   **B.** una molecola di ossalacetato
   **C.** un esoso fosfato
   **D.** due molecole di 3-fosfoglicerato

4. ●● Lo spettro d'azione della fotosintesi rappresenta:
   **A.** la luce assorbita da una soluzione di clorofilla *a*
   **B.** l'efficacia delle diverse lunghezze d'onda nel far avvenire la fotosintesi
   **C.** le lunghezze d'onda riflesse da una foglia
   **D.** l'energia dei fotoni in funzione della lunghezza d'onda

5. ●● Nel flusso ciclico degli elettroni la cellula produce:
   **A.** solo NADPH
   **B.** NADPH, ATP e $O_2$
   **C.** solo ATP
   **D.** solo $O_2$

6. ●● Durante la fase luminosa la concentrazione di $H^+$ è più alta:
   **A.** nel lumen del tilacoide
   **B.** nello stroma
   **C.** nel citoplasma della cellula
   **D.** nello spazio fra le due membrane dell'involucro

7. ●● In una pianta CAM gli stomi sono aperti e la $CO_2$ è fissata dalla PEP carbossilasi:
   **A.** di giorno, nelle cellule della guaina del fascio
   **B.** di giorno, nelle cellule del mesofillo
   **C.** di notte, nelle cellule della guaina del fascio
   **D.** di notte, nella stessa cellula che di giorno svolge il ciclo di Calvin

8. ●●● Una sostanza blocca il trasferimento di elettroni dal plastochinone al citocromo $b_6f$. In una foglia illuminata ci si aspetta che:
   **A.** la liberazione di $O_2$ continui, ma cessi la produzione di ATP
   **B.** cessino la liberazione di $O_2$ e la produzione di NADPH
   **C.** continui il flusso non ciclico ma si fermi quello ciclico
   **D.** il ciclo di Calvin continui a lungo usando l'$O_2$

### Vero o falso

9. ● La «fase oscura» della fotosintesi avviene soprattutto di notte, quando la luce non serve.

10. ● Il prodotto netto del ciclo di Calvin che esce dal cloroplasto o diventa amido è la gliceraldeide-3-fosfato, non il glucosio.

11. ●● Nel flusso ciclico degli elettroni non si scinde acqua e non si libera ossigeno.

12. ●● L'ATP sintasi del cloroplasto ha la testa catalitica rivolta verso il lumen, dove si forma l'ATP.

13. ●● Le piante $C_4$ sono più efficienti delle piante $C_3$ in qualunque clima.

### Applicare

14. ● Calcola l'energia di un fotone di luce blu da 450 nm in elettronvolt e l'energia di una mole di questi fotoni in kJ/mol.

15. ● Quanti fotoni servono, al minimo, nel flusso non ciclico per liberare una molecola di $O_2$? E per produrre i 12 NADPH necessari a sintetizzare una molecola di glucosio?

16. ●● Calcola il $\Delta G^{\circ\prime}$ del trasferimento di un elettrone dalla plastocianina ($E^{\circ\prime} \approx +0{,}37$ V) al $P700^+$ ($E^{\circ\prime} \approx +0{,}45$ V). Il trasferimento è spontaneo?

17. ●● Il P700 ha $E^{\circ\prime} \approx +0{,}45$ V. Assorbendo un fotone da 700 nm, di quanti volt «sale» un suo elettrone? Stima l'$E^{\circ\prime}$ del P700 eccitato e spiega perché questo può ridurre la ferredossina ($E^{\circ\prime} \approx -0{,}43$ V).

18. ●● Completa il conto del carbonio nel ciclo di Calvin per 6 molecole di $CO_2$ fissate: quante molecole di RuBP servono, quante di 3-fosfoglicerato e di G3P si formano, quante G3P escono dal ciclo e quante rigenerano il RuBP? Verifica che gli atomi di carbonio tornino.

19. ●● Contando solo il ciclo di Calvin, quante molecole di $CO_2$, di ATP e di NADPH servono per sintetizzare una molecola di saccarosio ($C_{12}H_{22}O_{11}$)?

20. ●●● In una pianta $C_4$ la pompa del malato costa l'equivalente di 2 ATP per ogni $CO_2$, in aggiunta al ciclo di Calvin. Quanti ATP e NADPH servono per un esoso? Di quanto per cento aumenta il consumo di ATP rispetto a una pianta $C_3$?

21. ●●● Nel cloroplasto il flusso non ciclico trasferisce nel lumen circa 12 $H^+$ per ogni $O_2$ liberato, e l'ATP sintasi richiede circa 14 $H^+$ per 3 ATP. a) Quanti ATP si formano per ogni $O_2$ e per ogni NADPH? b) Per una G3P servono 6 NADPH e 9 ATP: quanti ATP mancano, e quale processo li fornisce?

22. ●●● In un esperimento del tipo di Ruben e Kamen l'acqua contiene lo 0,85 % di atomi di $^{18}O$ e la $CO_2$ lo 0,20 %. Quale percentuale di $^{18}O$ ti aspetti nell'$O_2$ liberato? E se l'ossigeno provenisse dalla $CO_2$?

### Leggere dati e figure

23. ●● Osserva la Figura 11.2. a) In quali intervalli di lunghezza d'onda la clorofilla *a* assorbe di più? b) Perché lo spettro d'azione non scende quasi a zero fra 450 e 500 nm, dove la clorofilla *a* assorbe poco? c) Che cosa succede allo spettro d'azione oltre 690 nm, e perché questo dato era sorprendente?

**Tabella 11.3** Distribuzione del $^{14}C$ fra i composti estratti da alghe illuminate in presenza di $^{14}CO_2$, in funzione della durata dell'esposizione (dati di esempio, costruiti sul modello dell'esperimento di Calvin; percentuali della radioattività totale degli estratti).

| Durata dell'esposizione | 3-fosfoglicerato | zuccheri fosfati (triosi, esosi, pentosi) | saccarosio e altri composti |
|---|---|---|---|
| 5 s | 85 | 12 | 3 |
| 30 s | 40 | 45 | 15 |
| 90 s | 20 | 45 | 35 |
| 5 min | 10 | 30 | 60 |

24. ●● La Tabella 11.3 riporta dati costruiti sul modello dell'esperimento di Calvin. a) Quale composto è il primo prodotto stabile della fissazione della $CO_2$, e da che cosa lo deduci? b) Perché la percentuale del 3-fosfoglicerato diminuisce col tempo, mentre la sua quantità assoluta, alla luce costante, resta circa stabile? c) Perché era indispensabile uccidere le cellule in pochi secondi?

**Tabella 11.4** Assorbanza a 600 nm di una soluzione di DCPIP (un colorante blu che diventa incolore quando è ridotto) mescolata con una sospensione di cloroplasti di spinacio, in quattro provette (dati di esempio).

| Provetta | 0 min | 5 min | 10 min | 15 min |
|---|---|---|---|---|
| A: cloroplasti, alla luce | 0,80 | 0,52 | 0,30 | 0,15 |
| B: cloroplasti, al buio | 0,80 | 0,79 | 0,79 | 0,78 |
| C: cloroplasti bolliti, alla luce | 0,80 | 0,80 | 0,79 | 0,79 |
| D: solo DCPIP e tampone, alla luce | 0,80 | 0,80 | 0,80 | 0,80 |

25. ●●● La Tabella 11.4 riporta un esperimento sulla reazione di Hill (1937): cloroplasti isolati, alla luce, riducono un accettore artificiale di elettroni. a) Calcola la velocità media di variazione dell'assorbanza nella provetta A nei primi 10 minuti. b) A che cosa servono le provette B, C e D? c) Quale molecola cede gli elettroni che riducono il DCPIP, e quale gas ti aspetti che si liberi nella provetta A? d) Nella provetta A si forma NADPH? Motiva la risposta.

### Indagare e argomentare

26. ●● Progetta un esperimento con dischetti di foglia (ottenuti con una cannuccia, privati dell'aria con una siringa e immersi in una soluzione diluita di idrogenocarbonato di sodio, dove affondano e poi risalgono quando si riempiono di $O_2$) per verificare se la luce verde è meno efficace della luce rossa e della blu. Indica variabile indipendente, variabile dipendente, variabili da controllare, il controllo e le norme di sicurezza.

27. ●●● In una giornata estiva molto calda e secca, una pianta di frumento e una di mais crescono nello stesso campo. Spiega con la biochimica della RuBisCO perché la fotosintesi del frumento rallenta più di quella del mais, e perché in una primavera fresca la situazione si può invertire.

28. ●●● Ricostruisci il ragionamento con cui gli esperimenti di Engelmann (1882), di Hill (1937) e di Ruben e Kamen (1941) hanno contribuito all'idea che la fotosintesi sia formata da una fase in cui la luce scinde l'acqua e da una in cui si riduce la $CO_2$. Per ciascuno indica che cosa si misurava e che cosa se ne concludeva.

### Verso l'esame

29. ●●● **Dal documento al colloquio.** *Documento.* «La curva di Keeling, misurata dal 1958 all'osservatorio di Mauna Loa, nelle Hawaii, non sale in modo regolare: ogni anno la concentrazione di $CO_2$ raggiunge un massimo in primavera e un minimo alla fine dell'estate, poi riprende a salire. Il dente di sega si ripete sopra una tendenza che, decennio dopo decennio, cresce.» (testo della redazione). a) Spiega l'oscillazione annuale con la fotosintesi e la respirazione degli ecosistemi dell'emisfero boreale. b) Perché l'oscillazione è più ampia nelle stazioni dell'emisfero nord che in quelle dell'emisfero sud? c) Matematica: quale tipo di funzione descrive il dente di sega, e come la combineresti con la tendenza di lungo periodo? d) Educazione civica: spiega perché aumentare la fotosintesi (per esempio piantando alberi) non basta da sola a compensare le emissioni di combustibili fossili.

30. ●●● **Collegare.** Confronta la catena respiratoria del mitocondrio (capitolo 9) con la fase luminosa del cloroplasto: la sorgente e la destinazione degli elettroni, il ruolo della luce, dove si accumulano i protoni, dove si forma l'ATP. Spiega poi perché fotosintesi e respirazione cellulare, insieme, formano un ciclo della materia ma non un ciclo dell'energia, e collega la risposta al ciclo del carbonio del capitolo 16.

### Approfondimento

31. ●●● **Approfondimento.** Un'alga illuminata solo con luce da 700 nm libera 10 unità di $O_2$ al minuto; con sola luce da 650 nm, della stessa intensità usata nell'esperimento combinato, ne libera 30. Con le due luci insieme ne libera 55. a) Che cosa ti saresti aspettato se i due fotosistemi lavorassero in modo indipendente? b) Come si spiega il risultato con lo schema a Z?

## PER APPROFONDIRE

- [LEH] D. L. Nelson, M. M. Cox, *Lehninger Principles of Biochemistry*: il capitolo sulla fotosintesi e la biosintesi dei carboidrati nelle piante, con lo schema a Z, la fotofosforilazione e la fotorespirazione.
- [STR] J. M. Berg, J. L. Tymoczko, L. Stryer, *Biochemistry*: i capitoli sulle reazioni luminose e sul ciclo di Calvin, con le vie $C_4$ e CAM.
- [ALB] B. Alberts et al., *Molecular Biology of the Cell*: il capitolo sulla conversione dell'energia nei mitocondri e nei cloroplasti, utile per il confronto fra i due organelli.

# Glossario del capitolo

**Anatomia Kranz**
Disposizione delle cellule nelle foglie delle piante $C_4$, con una corona di cellule della guaina del fascio, ricche di cloroplasti, intorno a ogni nervatura, circondata dalle cellule del mesofillo (ingl. *Kranz anatomy*).

**Carotenoidi**
Pigmenti gialli o arancioni a 40 atomi di carbonio con molti doppi legami coniugati (caroteni e xantofille); assorbono nel blu e proteggono l'apparato fotosintetico dall'eccesso di luce (ingl. *carotenoids*).

**Centro di reazione**
Parte di un fotosistema in cui una coppia di molecole di clorofilla *a*, eccitata, cede un elettrone a un accettore, trasformando l'energia della luce in una separazione di cariche (ingl. *reaction centre*).

**Complesso antenna**
Insieme di alcune centinaia di molecole di pigmento legate a proteine che assorbono la luce e ne trasferiscono l'energia al centro di reazione (ingl. *antenna complex*).

**Flusso ciclico**
Percorso degli elettroni dal fotosistema I alla ferredossina e di nuovo, attraverso il citocromo $b_6f$, al fotosistema I; produce ATP ma non NADPH né $O_2$ (ingl. *cyclic electron flow*).

**Flusso non ciclico**
Percorso degli elettroni dall'acqua al $NADP^+$ attraverso il fotosistema II, la catena di trasporto e il fotosistema I; produce $O_2$, NADPH e un gradiente di protoni (ingl. *non-cyclic electron flow*).

**Fotofosforilazione**
Sintesi di ATP da ADP e fosfato spinta dal gradiente di protoni che la luce crea attraverso la membrana dei tilacoidi (ingl. *photophosphorylation*).

**Fotolisi dell'acqua**
Ossidazione dell'acqua da parte del fotosistema II: $2\ H_2O \rightarrow O_2 + 4\ H^+ + 4\ e^-$; è l'origine dell'ossigeno atmosferico (ingl. *photolysis of water*).

**Fotorespirazione**
Processo che inizia quando la RuBisCO lega $O_2$ invece di $CO_2$; consuma $O_2$ e ATP e libera $CO_2$, sprecando parte del carbonio fissato (ingl. *photorespiration*).

**Fotosistema**
Complesso di proteine e pigmenti della membrana dei tilacoidi formato da un complesso antenna e da un centro di reazione; le piante hanno il fotosistema II (P680) e il fotosistema I (P700) (ingl. *photosystem*).

**Gliceraldeide-3-fosfato**
Zucchero fosfato a tre atomi di carbonio (G3P), prodotto netto del ciclo di Calvin, da cui la pianta forma amido, saccarosio e le altre molecole organiche (ingl. *glyceraldehyde 3-phosphate*).

**Lumen**
Spazio interno dei tilacoidi, delimitato dalla loro membrana; durante la fase luminosa vi si accumulano protoni (ingl. *thylakoid lumen*).

**PEP carbossilasi**
Enzima che lega lo ione idrogenocarbonato al fosfoenolpiruvato formando ossalacetato; non reagisce con l'ossigeno e fissa la $CO_2$ nelle piante $C_4$ e CAM (ingl. *PEP carboxylase*).

**Pianta $C_4$**
Pianta che fissa la $CO_2$ in un acido a quattro atomi di carbonio nelle cellule del mesofillo e la libera per il ciclo di Calvin nelle cellule della guaina del fascio (ingl. *$C_4$ plant*).

**Pianta CAM**
Pianta che apre gli stomi di notte, accumula la $CO_2$ come acido malico nel vacuolo e la usa di giorno nel ciclo di Calvin, a stomi chiusi (ingl. *CAM plant*).

**Produzione primaria netta**
Quantità di sostanza organica prodotta dagli autotrofi in un certo tempo, al netto di quella consumata dalla loro respirazione (ingl. *net primary production*).

**RuBisCO**
Ribulosio-1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi, l'enzima del ciclo di Calvin che fissa la $CO_2$ sul ribulosio-1,5-bisfosfato; lega anche l'$O_2$ (ingl. *RuBisCO*).

**Schema a Z**
Rappresentazione del flusso non ciclico degli elettroni sulla scala dei potenziali di riduzione, con le due «salite» dovute alla luce nei fotosistemi II e I (ingl. *Z scheme*).

**Spettro d'azione**
Grafico dell'efficacia con cui la luce delle diverse lunghezze d'onda fa avvenire un processo, come la fotosintesi (ingl. *action spectrum*).

# Soluzioni

**1.** C. I fotosistemi, con i loro pigmenti, sono complessi proteici inseriti nella membrana dei tilacoidi.

**2.** A. Lo mostrarono Ruben e Kamen con l'$^{18}O$: l'$O_2$ viene dalla fotolisi dell'acqua.

**3.** D. La RuBisCO lega la $CO_2$ al RuBP (5 C); il composto a 6 C si scinde in due 3-fosfoglicerato (3 C).

**4.** B. È l'efficacia (per esempio $O_2$ liberato a parità di fotoni) in funzione della lunghezza d'onda; A è uno spettro di assorbimento.

**5.** C. Gli elettroni tornano dalla ferredossina al citocromo $b_6f$: si pompano protoni e si forma ATP, ma non si ossida acqua e non si riduce $NADP^+$.

**6.** A. La fotolisi dell'acqua e il citocromo $b_6f$ accumulano protoni nel lumen.

**7.** D. Nelle piante CAM una stessa cellula fissa la $CO_2$ di notte (stomi aperti) e svolge il ciclo di Calvin di giorno; la guaina del fascio è delle $C_4$.

**8.** B. Se gli elettroni non lasciano il plastochinone ridotto, il PSII non può più riossidarsi e cedere elettroni: si fermano la fotolisi (niente $O_2$) e il flusso verso il PSI (niente NADPH); si ferma anche il pompaggio di protoni del citocromo, e il flusso ciclico, che passa dal citocromo, non può sostituirlo. Il ciclo di Calvin si arresta per mancanza di ATP e NADPH.

**9.** F. Il ciclo di Calvin usa l'ATP e il NADPH appena prodotti alla luce e i suoi enzimi sono attivati dalla luce: avviene di giorno, insieme alla fase luminosa.

**10.** V. Il ciclo produce G3P; glucosio, amido e saccarosio si formano dopo.

**11.** V. Il flusso ciclico coinvolge solo il PSI: produce ATP, ma né $O_2$ né NADPH.

**12.** F. La testa catalitica dell'ATP sintasi è rivolta verso lo stroma: i protoni passano dal lumen allo stroma e l'ATP si forma nello stroma, dove lo usa il ciclo di Calvin.

**13.** F. Le $C_4$ spendono più ATP per $CO_2$; sono avvantaggiate con caldo, luce intensa e aridità, mentre nei climi freschi le $C_3$ restano competitive.

**14.** $E$ = 1240 eV·nm / 450 nm = 2,76 eV; per mole: $(6{,}626 \times 10^{-34} \times 2{,}998 \times 10^{8} / 450 \times 10^{-9})$ J × $6{,}022 \times 10^{23}$ $mol^{-1}$ = $2{,}66 \times 10^{5}$ J/mol = 266 kJ/mol.

**15.** Per un $O_2$ si spostano 4 elettroni, ciascuno eccitato due volte: 8 fotoni. Per 12 NADPH servono 24 elettroni, cioè 48 fotoni (con 6 $O_2$ liberati).

**16.** $\Delta E^{\circ\prime}$ = +0,45 − (+0,37) = +0,08 V; con $n$ = 1: $\Delta G^{\circ\prime}$ = −1 × 96 485 C/mol × 0,08 V = −7,7 kJ/mol ≈ −8 kJ/mol. È negativo: il trasferimento è spontaneo.

**17.** Un fotone da 700 nm porta 1240/700 = 1,77 eV: l'elettrone sale di circa 1,77 V, quindi $E^{\circ\prime}$(P700*) ≈ +0,45 − 1,77 = −1,32 V. È molto più negativo di −0,43 V: il trasferimento alla ferredossina è «in discesa» ($\Delta E^{\circ\prime}$ positivo, $\Delta G^{\circ\prime}$ negativo).

**18.** 6 RuBP (30 C) + 6 $CO_2$ (6 C) → 12 molecole di 3-fosfoglicerato (36 C) → 12 G3P (36 C); 2 G3P (6 C) escono, pari a un esoso; 10 G3P (30 C) rigenerano 6 RuBP (30 C). Bilancio: 30 + 6 = 36 = 6 + 30.

**19.** Il saccarosio ha 12 atomi di C: servono 12 $CO_2$, cioè 4 G3P; per ogni G3P 9 ATP e 6 NADPH, quindi 36 ATP e 24 NADPH (la sintesi del saccarosio dalla G3P, a valle del ciclo, non è contata).

**20.** Per $CO_2$: 3 + 2 = 5 ATP e 2 NADPH; per un esoso (6 $CO_2$): 30 ATP e 12 NADPH. Aumento dell'ATP: (30 − 18)/18 = 0,67, cioè circa il 67 % in più.

**21.** a) 14 $H^+$ per 3 ATP = 4,67 $H^+$ per ATP; per $O_2$: 12/4,67 = 2,6 ATP; per $O_2$ si formano 2 NADPH, quindi 1,3 ATP per NADPH. b) 6 NADPH richiedono 3 $O_2$, che danno 3 × 2,57 = 7,7 ATP: ne mancano circa 9 − 7,7 = 1,3. Li fornisce il flusso ciclico intorno al fotosistema I.

**22.** L'$O_2$ viene dall'acqua: ci si aspetta lo 0,85 % di $^{18}O$. Se venisse dalla $CO_2$, lo 0,20 %. Il risultato distingue le due ipotesi.

**23.** a) Intorno a 430 nm (blu-violetto) e a 660 nm (rosso). b) Fra 450 e 500 nm assorbono la clorofilla *b* e i carotenoidi, pigmenti accessori che passano l'energia ai centri di reazione. c) Crolla, benché la clorofilla *a* assorba ancora: la luce oltre 690 nm eccita il PSI ma poco il PSII, e la fotosintesi ha bisogno di entrambi (calo nel rosso, spiegato poi con i due fotosistemi).

**24.** a) Il 3-fosfoglicerato: dopo 5 s contiene l'85 % della radioattività, e la sua percentuale scende quando il $^{14}C$ passa ad altri composti. b) Il 3-fosfoglicerato è un intermedio: viene consumato alla stessa velocità con cui si forma, mentre il $^{14}C$ si accumula nei prodotti a valle (zuccheri fosfati, poi saccarosio), che crescono in proporzione. c) Per fermare gli enzimi all'istante e «fotografare» i primi prodotti: in pochi secondi il carbonio marcato si sposta già lungo il ciclo.

**25.** a) $(0{,}80 - 0{,}30)/10\ \text{min} = 0{,}050\ \text{min}^{-1}$ di diminuzione dell'assorbanza. b) B mostra che serve la luce; C che servono cloroplasti con proteine integre (i fotosistemi denaturati non funzionano); D che il DCPIP non si decolora da solo alla luce. c) Gli elettroni vengono dall'acqua (fotolisi nel PSII); si libera $O_2$. d) Poco o nulla: il DCPIP sottrae elettroni alla catena prima del $NADP^+$, e nella sospensione non è stato aggiunto $NADP^+$; l'esperimento mostra che la liberazione di $O_2$ non richiede la $CO_2$.

**26.** Traccia di risposta: variabile indipendente il colore della luce (filtri rosso, verde, blu o LED di colori diversi); dipendente il tempo per cui metà dei dischetti risale, o il numero di dischetti a galla dopo un tempo fissato; da controllare intensità della luce (misurata con un luxmetro o un sensore, ricordando che a parità di lux i fotoni non sono uguali), distanza, temperatura dell'acqua, concentrazione di idrogenocarbonato, numero e foglia d'origine dei dischetti; controllo al buio; ripetere almeno tre volte. Sicurezza: lampade lontane dall'acqua, nessun ago sulla siringa, mani lavate.

**27.** Traccia di risposta: con caldo e siccità il frumento ($C_3$) chiude gli stomi; la $CO_2$ nella foglia cala e l'$O_2$ sale; la RuBisCO, meno selettiva a temperatura alta, lega più spesso l'$O_2$: la fotorespirazione cresce e la fissazione netta cala. Il mais ($C_4$) concentra la $CO_2$ nella guaina del fascio con la PEP carbossilasi, che non reagisce con l'$O_2$, e può tenere gli stomi più chiusi. In primavera fresca la fotorespirazione del frumento è modesta e le 2 ATP in più per $CO_2$ della pompa $C_4$ diventano uno svantaggio.

**28.** Traccia di risposta: Engelmann misurava dove si accumulavano i batteri aerobi lungo un'alga illuminata dallo spettro: l'$O_2$ si libera dove le clorofille assorbono (rosso e blu). Hill misurava la riduzione di un accettore artificiale e la liberazione di $O_2$ da cloroplasti isolati, alla luce, senza $CO_2$: la scissione dell'acqua e la liberazione di $O_2$ sono separabili dalla riduzione della $CO_2$. Ruben e Kamen misuravano l'$^{18}O$ nell'$O_2$ con lo spettrometro di massa: l'ossigeno viene dall'acqua. Insieme: la luce serve a ossidare l'acqua e a produrre un riducente; la $CO_2$ è ridotta in un secondo tempo.

**29.** Traccia di risposta: a) in primavera ed estate la fotosintesi delle foreste e delle praterie boreali supera la respirazione e la decomposizione e toglie $CO_2$ all'aria (minimo a fine estate); in autunno e inverno prevale il rilascio (massimo in primavera). b) Nell'emisfero nord le terre emerse, e quindi la vegetazione con stagioni marcate, sono molto più estese; nell'emisfero sud domina l'oceano. c) Una funzione periodica di periodo un anno (per esempio sinusoidale) sommata a una funzione crescente (lineare o leggermente esponenziale) che rappresenta la tendenza. d) La $CO_2$ fossile viene da carbonio sottratto al ciclo per milioni di anni; gli alberi la immagazzinano per decenni o secoli, su superfici limitate, e la restituiscono quando muoiono o bruciano: possono aiutare, ma non compensare emissioni continue. Collegamenti: Matematica (funzioni periodiche), Educazione civica e Agenda 2030 (obiettivi 13 e 15), Italiano (Levi, «Carbonio»).

**30.** Traccia di risposta: nel mitocondrio gli elettroni vengono dal NADH e dal $FADH_2$ (cioè dagli alimenti) e scendono spontaneamente fino all'$O_2$; nel cloroplasto vengono dall'acqua e, spinti due volte dalla luce, arrivano al $NADP^+$. In entrambi un chinone mobile e un complesso a citocromi pompano protoni: nello spazio intermembrana o nel lumen; l'ATP

sintasi li riporta indietro e forma ATP nella matrice o nello stroma (chemiosmosi). La materia (C, O, H) circola fra $CO_2$, zuccheri e $O_2$, mentre l'energia entra come luce ed esce come calore a ogni passaggio: per questo gli ecosistemi hanno bisogno di un flusso continuo di energia dal Sole. Collegamento con il ciclo del carbonio: fotosintesi e respirazione sono i flussi «veloci» fra atmosfera e biosfera.

**31.** a) Che la velocità con le due luci fosse la somma, 10 + 30 = 40 unità. b) Se ne misurano 55, più della somma: la luce da 700 nm eccita soprattutto il PSI, quella da 650 nm entrambi; insieme permettono ai due fotosistemi, che lavorano in serie, di funzionare al massimo (effetto di intensificazione di Emerson).