

ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI

ANNO CDV - 2008

CONTRIBUTI DEL
CENTRO LINCEO INTERDISCIPLINARE
«BENIAMINO SEGRE»
N. 119

XXXIV SEMINARIO SULLA

EVOLUZIONE BIOLOGICA
E I GRANDI PROBLEMI DELLA BIOLOGIA

EVOLUZIONE OGGI

(Roma, 15-17 febbraio 2007)



SACCO DI CAMPIONE GRATUITO:
fuori campo applicazione IVA in esente
dal documento di trasporto (art. 1, c. 3,
lett. d), del DPR 26/10/1972, n. 133
e DPR 14/8/1996, n. 472

ROMA 2008
BARDI EDITORE
EDITORE COMMERCIALE

GIORGIO FORTI* – ALBERTO VIANELLI**

FONTI DI ENERGIA PER I VIVENTI E LORO
UTILIZZAZIONE: EVOLUZIONE DELLE STRUTTURE PER LA
TRASDUZIONE DI ENERGIA

ABSTRACT. – *Energy sources for the living organisms and their utilization: evolution of the energy transduction structures.* The evolution of the mechanisms of energy transduction in prokaryotes and eukaryotes is discussed. It is remarked that no increase of thermodynamic efficiency is found comparing the different fermentations and the respiratory pathways from the most primitive to the most recent organisms. In photosynthesis as well no increase of efficiency is observed in anoxygenic nor oxygenic photosynthesis, covering over 3 billion years of evolution: the extremely efficient (95 to 98%) primary photochemistry is followed by the lower efficiency further processes of photosynthesis. Fermentations, aerobic and anaerobic respiration and photosynthetic electron transport systems have efficiencies between 30 and 40%. Also, the chemical coupling mechanisms of energy transduction, which are probably more ancient, are thermodynamically more efficient, though much less versatile, than the chemiosmotic mechanisms. It is concluded that maximization of thermodynamic efficiency has never been a positive selection factor in Darwinian evolution. This could be expected on the basis of the enormous amount of energy flowing from the Sun to the biosphere of our planet, which is in great excess above the requirement of the life processes.

RIASSUNTO. – Si osserva che non vi è stato aumento nella efficienza termodinamica nei processi fermentativi né respiratori dagli organismi più primitivi a quelli comparsi più recentemente. Così nella fotosintesi, anossigenica ed ossigenica, attraverso oltre tre miliardi di anni di evoluzione. Inoltre, i meccanismi di accoppiamento chimico della trasduzione di energia che sono probabilmente più antichi, sono termodinamicamente più efficienti, sebbene meno versatili, dei più recenti meccanismi chemiosmotici. Si conclude

* Dipartimento di Biologia - Università degli Studi di Milano - Via Celoria, 26 - 20133 MILANO. giorgio.forti@unimi.it

** Dipartimento di Biologia Strutturale e Funzionale - Università degli Studi dell'Insubria - Via J.H. Dunant, 3 - 21100 VARESE. alberto.vianelli@uninsubria.it

che la ottimizzazione dell'efficienza termodinamica non è mai stata un fattore di selezione positiva per l'evoluzione darwiniana. Questo era d'altronde da attendersi, data la enorme quantità di energia che fluisce dal Sole alla biosfera del nostro pianeta, in grande eccesso su quanto richiesto per i processi vitali.

La sintesi delle strutture viventi, come qualsiasi altra sintesi chimica o altro lavoro, di qualsiasi natura: meccanico (si pensi al lavoro muscolare), osmotico (la assunzione dall'ambiente contro il gradiente di concentrazione di sostanze necessarie alla vita), elettrico (si pensi alla trasmissione dello stimolo nervoso o al trasporto di elettroni contro gradiente nella respirazione e nella fotosintesi) richiede una fonte di energia, che gli organismi tutti, uni- o pluricellulari, debbono trovare nell'ambiente in cui vivono. Dal punto di vista termodinamico, gli organismi viventi sono sistemi lontani dall'equilibrio, percorsi da un flusso di materia-energia, prelevata dall'ambiente, che dissipano producendo entropia: in questo non si differenziano da qualsiasi altro sistema, ed ubbidiscono alle leggi della termodinamica. Ma, a differenza degli altri sistemi chimici e fisici, i viventi trasformano materia ed energia *secondo un proprio progetto interno, ereditato dai genitori e tramite essi dagli antenati più lontani, «scritto» nella struttura del DNA sotto forma di sequenza dei nucleotidi che lo costituiscono, che determina la struttura degli «effettori» di tutte le funzioni, le proteine (enzimatiche e non). È questa una caratteristica essenziale per definire la vita.* La regolazione, entro valori che differiscono per molti ordini di grandezza, della velocità delle trasformazioni metaboliche è possibile perché tutte le reazioni metaboliche hanno alta energia di attivazione, e non avvengono a velocità apprezzabile in assenza dei catalizzatori *specifici* che sono le proteine enzimatiche. Regolando quindi la sintesi delle proteine a livello dell'espressione dei geni, e poi ancora a livello della loro attività catalitica, le trasformazioni di materia-energia nei viventi possono essere indirizzate per molte vie alternative.

Fonte di energia per i viventi sono le sostanze chimiche (gli alimenti) che le cellule viventi introducono dall'ambiente ed utilizzano con complesse reti di reazioni catalizzate da enzimi. Tuttavia, la fonte primaria di energia per tutti i viventi è l'energia delle radiazioni elettromagnetiche (la luce) provenienti dal Sole. Queste sono utilizzate direttamente dagli organismi fotosintetici, e l'energia accumulata, in forma chimica, è distribuita a tutti gli altri organismi attraverso la catena alimentare.

IL RUOLO DELLA FOTOSINTESI E QUELLO DELLA RESPIRAZIONE

La fotosintesi è l'unico processo che introduca energia libera sulla Terra, trasformando in energia di legami chimici l'energia delle radiazioni elettromagnetiche provenienti dal Sole (la luce), nella misura di circa 2×10^{24} joule all'anno. È ovvio, dunque, che qualsiasi biosintesi dipende direttamente o indirettamente da essa. Solo nelle prime fasi di ciò che chiamiamo «vita» può aver avuto importanza la sintesi di strutture organiche mediante l'energia di legami chimici presenti in un'atmosfera primitiva priva di O_2 . D'altronde, le prime tracce di procari fotosintetici anaerobi si fanno risalire a circa 3500 milioni di anni or sono: di circa 500 milioni di anni più recenti di altri organismi anaerobi preesistenti.

Occorre qui ricordare alcuni concetti fondamentali sulla natura della luce, e degli atomi e molecole che con essa possono interagire. Ogni dipolo elettrico oscillante emette radiazioni (luce) la cui frequenza è uguale alla frequenza di oscillazione del dipolo. L'energia delle radiazioni dipende dalla loro frequenza, secondo una costante universale di proporzionalità, la costante di Planck: $E = h\nu$, dove h è la costante di Planck e ν è la frequenza. La velocità della luce nel vuoto e, con buona approssimazione nell'aria, è costante (3×10^{17} nanometri/s) quindi l'energia delle radiazioni è $E = hc/\lambda$, dove c è la velocità della luce e λ la sua lunghezza d'onda. Gli atomi, ed in modo più complesso le molecole, sono dipoli oscillanti, e possono esistere in diversi *stati energetici discreti (stati quantici)*, cioè con valori di energia ben definiti, senza continuità tra uno stato e l'altro, come le radiazioni. Essi rappresentano i livelli di energia degli orbitali degli elettroni dell'atomo o della molecola. Quando una molecola è investita da una radiazione di energia $h\nu$ (un *quantum*), e la stessa quantità di energia è esattamente la differenza tra due degli stati energetici della molecola, la radiazione è *assorbita* dalla molecola, che passa allo stato eccitato: l'energia della radiazione diventa energia di eccitazione elettronica della molecola, e scompare come radiazione (questi fenomeni sono discussi da Jennings, 2008). Può essere riemessa come radiazione (fluorescenza) o essere trasferita ad altre molecole che abbiano le necessarie caratteristiche, dopo essersi equilibrata alla temperatura dell'ambiente (v. Jennings, 2008).

Le radiazioni che arrivano sulla superficie della Terra sono in grande prevalenza comprese tra 320 e 1000 nm di lunghezza d'onda, (energie tra 93 e 28 kcal/N di Avogadro di quanti) con massima intensità tra 460 e 520 nm. Le radiazioni a energia maggiore (di lunghezza d'onda inferiore a 320 nm, radiazioni ultraviolette) sono in massima parte assorbite negli strati alti dell'atmo-

sfera, e quelle di λ superiore ai 1000 nm (infrarosse) sono assorbite dall'acqua, allo stato di vapore o liquido, oltre che da molte altre molecole.

La biosintesi delle prime molecole, capaci di assorbire le radiazioni nella regione visibile dello spettro solare (λ da 400 a 720 nm) e nel vicino infrarosso, ha permesso l'utilizzazione dell'energia delle radiazioni per effettuare la sintesi di legami chimici contro l'apparente gradiente termodinamico (quindi di tutte le strutture cellulari: proteine, RNA, DNA, polisaccaridi, lipidi eccetera) o per trasportare ioni e soluti contro il gradiente termodinamico. La sintesi dei pigmenti fotosintetici (le clorofille, i carotenoidi, le ficobiline) e di quelli visivi (le rodopsine), e la sintesi delle proteine di membrana a cui essi si legano negli specifici organelli della fotosintesi e della visione è quindi una tappa di decisiva importanza per l'evoluzione darwiniana degli organismi. Non per caso quindi i due principali processi «fotobiologici», fotosintesi e visione, dipendono da pigmenti che assorbono la regione «visibile» dello spettro solare ed il vicino infrarosso dai 350 ai 1000 nanometri di lunghezza d'onda, che rappresenta la maggior parte dell'energia solare che arriva alla superficie terrestre (fig. 1). Si tratta evidentemente di adattamento all'ambiente, dove la selezione naturale ha «scelto» gli organismi capaci di utilizzare l'energia solare per le proprie biosintesi e quelli capaci di utilizzarla per la visione, una funzione fisiologica di enorme importanza selettiva dopo la evoluzione del sistema nervoso.

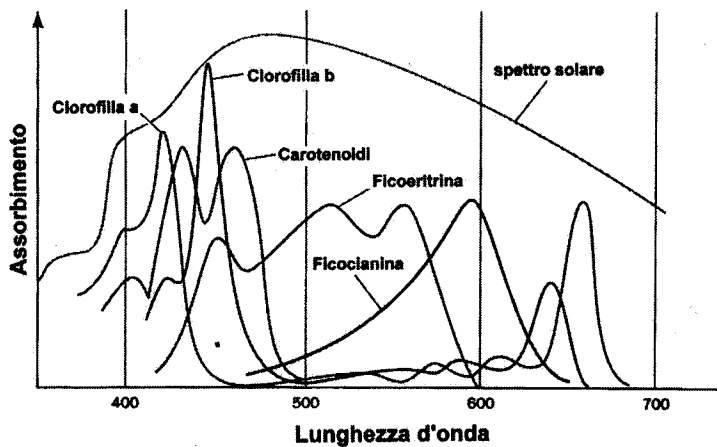
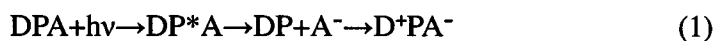


Fig. 1. - Lo spettro della radiazione solare sulla Terra e gli spettri di assorbimento dei principali pigmenti fotosintetici.

L'evoluzione della fotosintesi è legata alla formazione, geneticamente programmata ed ereditata, delle *membrane fotosintetiche* in cui sono incorporati i complessi pigmenti-proteine: non è infatti possibile tra molecole in soluzione un trasferimento efficiente di energia di eccitazione elettronica, che avviene principalmente per risonanza indotta e richiede che le molecole siano molto vicine tra loro e orientate in modo che i loro momenti dipolari siano antiparalleli (v. Jennings, 2008). Queste condizioni sono assicurate nell'apparato fotosintetico dalla struttura della parte proteica dei numerosi complessi clorofille-proteine, i cui geni si sono evoluti diversamente nei diversi organismi. Inoltre, la disposizione su membrane dell'apparato fotosintetico ha reso possibile l'accoppiamento chemiosmotico nella trasduzione di energia (v. Melandri, 2008), comune alla fotosintesi ed alla respirazione aerobia, molto più versatile anche se non più efficiente termodinamicamente dell'accoppiamento chimico (vedere più avanti), proprio della glicolisi, delle fermentazioni e di molti processi che avvengono ad opera di enzimi in soluzione nel citoplasma cellulare.

I pigmenti fotosintetici hanno due funzioni distinte: l'*assorbimento* della luce su vasta superficie nelle membrane fotosintetiche, dove essi sono contenuti sotto forma di complessi con specifiche proteine (funzione di *antenna*), e la *reazione fotochimica primaria*, che avviene al *centro di reazione* (CR) e consiste nel trasferimento di un elettrone da una molecola di clorofilla eccitata (allo stato di singoletto) ad un accettore, la cui natura è diversa nelle due reazioni fotochimiche della fotosintesi ossigenica e nei diversi fotosistemi della fotosintesi anossigenica (v. Jennings, 2008; Zannoni, 2008; Finazzi, 2008). La reazione fotochimica primaria genera un accettore ridotto, ed una clorofilla (indicata come P, per pigmento) con una carica positiva che è un radicale, avendo perso un solo elettrone, ed ha potenziale redox molto alto. Un donatore di elettroni riduce il P⁺ del CR, che ritorna allo stato iniziale, mentre il donatore viene ossidato. La reazione fotochimica primaria produce così una separazione di cariche elettriche:



dove D è il donatore ed A l'accettore di elettroni; P il pigmento allo stato fondamentale e P* allo stato eccitato: $h\nu$ è il quanto di energia trasferito dall'antenna, o assorbito direttamente dal CR. Nella fotosintesi ossigenica P è sempre una molecola di Chl_a, ed in quella anossigenica quasi sempre batterio-clorofilla *a*. L'insieme di antenna (alcune centinaia di molecole di pigmenti sempre legate a proteine) e CR viene chiamato fotosistema (PS). Il donatore

e l'accettore stanno il primo vicino alla superficie interna (lumenale) ed il secondo alla superficie esterna (stromatica) dei tilacoidi (le membrane fotosintetiche), quindi la separazione di cariche ha come conseguenza di creare una differenza di potenziale attraverso la membrana (v. Melandri, 2008), che costituisce una parte essenziale della conservazione dell'energia solare nella fotosintesi. La reazione fotochimica primaria, sia nella fotosintesi anossigenica che in quella ossigenica, consiste quindi in una separazione di carica elettrica attraverso la membrana dovuta al trasferimento di un elettrone dal CR allo stato eccitato ad un accettore primario ad esso associato: l'efficienza di questa reazione, che avviene in pochi picosecondi, è tra il 94 ed il 99% (v. Jennings, 2008), e non sembra cambiata nell'evoluzione dai batteri fotosintetici ai moderni eucarioti, sostanzialmente tutte le piante verdi.

Nei batteri fotosintetici la fotosintesi *anossigenica* (che utilizza radiazioni nel vicino infrarosso fino a circa 1000 nanometri, cioè la lunghezza d'onda oltre la quale l'acqua assorbe le radiazioni) è basata su una sola reazione fotochimica con un solo fotosistema, ed è incapace di utilizzare l'acqua come donatore di elettroni e quindi incapace di evoluzione di ossigeno dall'acqua (v. Zannoni, 2008). La comparsa, nei cianobatteri di circa 3 miliardi di anni orsono, della fotosintesi *ossigenica* con due reazioni fotochimiche *in serie* collegate da una catena di trasportatori di elettroni ha portato alla comparsa dell'ossigeno nella nostra atmosfera (v. Finazzi, 2008). Infatti, la fotosintesi ossigenica utilizza l'acqua come donatore di elettroni per ridurre i piridinucleotidi. La concentrazione dell'O₂ è variata in modo complesso in tempi molto lunghi, fino alla attuale concentrazione del 20.78% in volume. L'aumento della concentrazione di O₂ ha portato alla progressiva scomparsa delle sostanze riducenti nell'atmosfera, nelle acque e sulla superficie terrestre. Di conseguenza, ha portato alla dipendenza della vita dalla fotosintesi ossigenica, che ha confinato negli ambienti anaerobici, acquatici e terrestri, la vita degli anaerobi, eterotrofi e fotosintetici. La figura 2A e B, mostra uno schema degli eventi nei due tipi di fotosistemi anossigenici, e la fig. 3 è uno schema semplificato dei due fotosistemi della fotosintesi ossigenica. Si ritiene che i due fotosistemi presenti negli organismi che compiono la fotosintesi ossigenica, il PS I ed il PS II, abbiano antenati in comune con i due tipi di fotosistemi presenti nei batteri fotosintetici anossigenici, rispettivamente quello presente nei solfobatteri verdi e negli *heliobacteria* («Tipo I», si veda la fig. 2B) e quello presente nei batteri purpurei e nelle *Chloroflexaceae* («Tipo II», si veda la fig. 2A). In accordo con tale ipotesi e con quanto detto sopra, l'efficienza

della reazione fotochimica primaria nei fotosistemi di Tipo I (0.98-0.99) e di Tipo II (0.92-0.94) presenti nei batteri fotosintetici anossigenici è del tutto comparabile a quella osservata, nei cianobatteri e nelle «moderne» piante verdi, per PS I e PS II rispettivamente (v. Jennings, 2008).

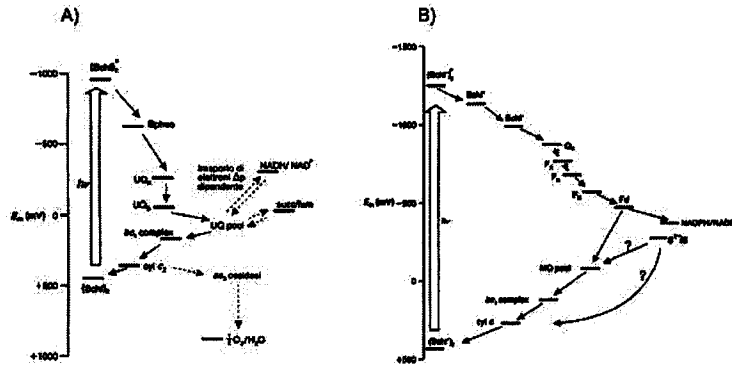


Fig. 2. – Schema del trasporto di elettroni nei batteri fotosintetici (da Nicholls e Ferguson, 2002). I due tipi diversi di fotosistemi dei batteri fotosintetici. A) Il trasporto di elettroni ciclico intorno al fotosistema utilizza un CR che contiene un dimero di batterioclorofilla *a* ed è accoppiato alla sintesi di ATP con il sistema chemiosmotico. La radiazione utilizzata al CR equivale a circa 30 kCal/n° di Avogadro di quanti, ed il lavoro contro il gradiente elettrochimico compiuto a spese dell'energia della luce per dare il composto stabile ubiquinone ridotto (UQH₂) è di circa -0.39 elettronvolt, o 9kCal/elettrone. L'UQH₂ viene utilizzato per la riduzione del NAD contro il gradiente elettrochimico, utilizzando l'ATP sintetizzato nel trasporto ciclico, o direttamente il gradiente elettrochimico (Δp , anche detto $\Delta\mu_{H^+}$). NADH e ATP vengono poi utilizzati per la assimilazione della CO₂. Il donatore finale di elettroni è un intermediario del ciclo di Krebs: il succinato o il malato. Nei batteri fotosintetici di questo tipo (*Rhodobacter spp* e *Chloroflexaceae*), che sono fotoanaerobi facoltativi, le stesse membrane contengono l'ossidasi terminale della respirazione, il cit aa₃, e servono le due funzioni: fotosintesi alla luce, in anaerobiosi, e respirazione al buio (v. Zannoni, 2008). Infatti, il cit c₂ può essere ossidato solo via cit.aa₃-O₂ al buio, mentre alla luce viene ossidato velocemente dalla Bchl⁺. La sintesi dei pigmenti fotosintetici avviene solo in anaerobiosi. B) Nei solfobatteri verdi e in *Heliobacteria*, le radiazioni utilizzate, di λ intorno a 760 nm (pari a 36.8 kCal/ n° Avogadro di quanti), ed il lavoro elettrochimico è maggiore: viene direttamente ridotta una ferredossina (Fd, E_m=-0.36V, ΔE_m = 0.70V), che riduce l'NADP. Anche in questi organismi la sintesi di ATP è accoppiata chemiosmoticamente al trasporto di elettroni ciclico intorno al CR, ed il donatore finale di elettroni è un composto minerale presente nell'ambiente, la coppia S²⁻/S.

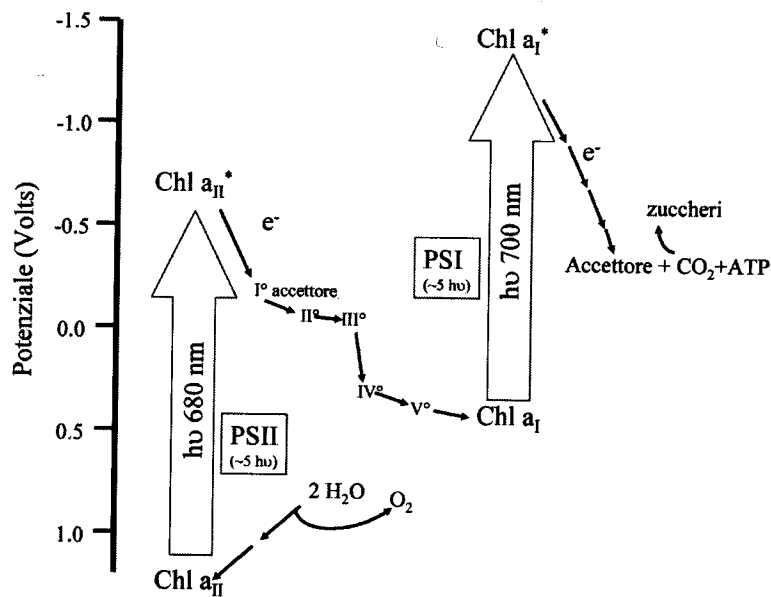


Fig. 3. - Schema semplificato del trasporto di elettroni nella fotosintesi ossigenica. La fotosintesi ossigenica utilizza come donatore di elettroni l' H_2O ed evolve O_2 , grazie al fatto che l'ossidante primario del PS II ha potenziale molto alto, circa +1.2 Volt. La clorofilla a_{II} del centro di reazione (P680) allo stato eccitato riduce un primo accettore, ed attraverso la catena di trasporto che connette i due sistemi (che comprende chinoni, citocromi ed una proteina a rame, v. Finazzi, 2008), riduce l'ossidante primario del PS I, la $\text{chl}a_1^+$ ($E_m = 0.45 \text{ V}$). La $\text{chl}a_1$ eccitata (a 700 nm) ha potenziale molto negativo e riduce una sequenza di accettori, l'ultimo dei quali è l' NADPH che viene utilizzato per la riduzione di CO_2 , insieme all' ATP la cui sintesi è accoppiata al trasporto di elettroni mediante il meccanismo chemiosmotico (v. Finazzi, 2008; Melandri, 2008). La riduzione di una molecola di CO_2 richiede 2 molecole di NADPH e 3 di ATP , nel ciclo riduttivo dei pentosi (ciclo di Calvin-Benson). Siccome il rapporto ATP/NADPH del trasporto di elettroni attraverso i due fotosistemi è di 1, una parte degli elettroni al lato riducente di PS I vengono trasportati all' O_2 (reazione di Mehler) generando ATP durante il trasporto, e rendendo così possibile la riduzione di CO_2 . La reazione di Mehler rappresenta circa il 20-25 % degli elettroni al lato riducente del PS I. Alternativamente, uno degli accettori del PS I ricicla gli elettroni sulla catena tra i due fotosistemi (v. Finazzi, 2008).

Nella fotosintesi anossigenica (v. Zannoni, 2008) l'energia delle radiazioni è utilizzata (nei diversi microrganismi) per compiere un lavoro elettro-

chimico contro l'apparente gradiente termodinamico pari a circa 0.35-0.70 elettronvolt, equivalenti a circa 34-65 kJ per elettrone, a seconda del tipo di fotosistema presente nei diversi microrganismi fotosintetici (è questa la differenza di potenziale che si è misurata tra il donatore e l'accettore di elettroni della reazione fotochimica catalizzata dal centro di reazione). La fotosintesi ossigenica, propria dei cianobatteri, delle alghe verdi e di tutte le piante verdi (v. Finazzi, 2008) produce i composti stabili ATP e NADPH (che verranno poi utilizzati per la assimilazione della CO_2) con guadagno netto di 1.13 elettronvolt (equivalenti a 109 kJ per elettrone), utilizzando *in serie* due fotoni assorbiti da due fotosistemi (PS II e PS I) per ogni elettrone estratto dall'acqua, con un'efficienza complessiva (compresa la sintesi dell'ATP) del 37% circa, nelle condizioni ottimali. L'efficienza della fotosintesi si abbassa ad ogni successiva trasformazione, come vuole il secondo principio della termodinamica, e nelle piante più produttive in campo (ad es. la canna da zucchero) si ha la conversione in sostanza organica di circa il 2.5% dell'energia dei fotoni assorbiti. Molto poco, se si pensa che le reazioni fotochimiche primarie, come detto sopra, possono avere efficienza superiore al 98%! (v. Jennings, 2008).

EFFICIENZA TERMODINAMICA ED EVOLUZIONE DEI SISTEMI BIOLOGICI DI TRASDUZIONE DELL'ENERGIA: FERMENTAZIONI, FOTOSINTESI E RESPIRAZIONE

Fermentazioni.

Se confrontiamo i meccanismi di trasduzione dell'energia nella respirazione aerobica con quelli dei processi di fermentazione anaerobica, certamente venuti prima nell'evoluzione, constatiamo che le loro efficienze termodinamiche sono molto vicine, intendendo per efficienza il rapporto tra energia (sotto qualsiasi forma) consumata ed energia di legami chimici prodotti, e assumendo i valori massimi ottenibili nei due tipi di processi.

Consideriamo ad esempio la fermentazione lattica, che converte il glucosio (ma qualsiasi altro substrato può essere considerato, prendendo in considerazione le stechiometrie pertinenti) in acido lattico (Equazione 2). Essa è accoppiata alla sintesi di ATP, la molecola che può essere utilizzata, direttamente o indirettamente, come donatore di energia in tutte le biosintesi (proteine, DNA,

RNA, acidi grassi, polisaccaridi, ecc.) ed i lavori cellulari, secondo le equazioni complessive:



Efficienza: 31.9%.

Nelle equazioni (2) e (3) si indicano i valori riferiti alle condizioni di ΔG° , cioè di concentrazioni unitarie di reagenti e prodotti (*i valori di ΔG e ΔE utilizzati in questo capitolo sono tutti riferiti a pH 7.0*). Il bilancio preciso per l'energia libera conservata nell'ATP varia, in valore assoluto, in funzione delle concentrazioni reali di reagenti e prodotti e della temperatura ($\Delta G = \Delta G^\circ + RT \ln [\text{prodotti}]/[\text{reagenti}]$), che possono essere diverse nelle diverse situazioni. Generalmente nel citoplasma delle cellule batteriche il ΔG per la sintesi di ATP è molto più alto, 10-12 kCal/mole, come pure nello stroma dei cloroplasti alla luce (12-13) o nella matrice dei mitocondri (11), nel citoplasma delle cellule eucariotiche (14): quindi l'approssimazione fatta utilizzando i valori di ΔG° porta ad una notevole sottostima dell'efficienza assoluta (teorica). I valori hanno comunque significato per confrontare le efficienze delle varie vie metaboliche, ed il confronto non viene sostanzialmente influenzato dai più elevati valori assoluti dell'efficienza.

Il bilancio energetico è quasi identico per la fermentazione alcolica (v. tab. I).

RESPIRAZIONE.

Nel caso della respirazione aerobica tramite la catena respiratoria dei citocromi, come avviene nei mitocondri degli organismi superiori ma anche in eucarioti unicellulari (es. il lievito) ed in batteri aerobici, il glucosio è completamente ossidato a CO_2 e H_2O attraverso la glicolisi, il ciclo degli acidi tricarbossilici (ciclo di Krebs) e la catena di trasporto degli elettroni all' O_2 , secondo l'equazione complessiva (4), accoppiata alla sintesi di ATP (equazione 5):



Efficienza: 39%.

Come si vede, l'aumento di efficienza termodinamica della respirazione aerobica rispetto alle due principali fermentazioni, nel corso di un periodo lunghissimo di evoluzione probabilmente dell'ordine di 800-1000 milioni di anni, è di solo circa il 22%. Inoltre, la respirazione aerobica, che utilizza la catena respiratoria dei citocromi, ha cambiato poco meccanismi ed efficienza dall'*Escherichia coli* all'*Homo sapiens*, nonostante alcune differenze nei dettagli di funzionamento del meccanismo chemiosmotico. Queste differenze infatti si compensano per quanto riguarda il potenziale di membrana generato con il trasporto di elettroni, ed il «consumo» di potenziale di membrana per il processo globale di sintesi dell'ATP (v. Melandri, 2008). La struttura dei componenti della catena respiratoria è un esempio di conservazione, a livello genetico, imposto da una funzione (il trasporto di elettroni all'ossigeno) essenziale alla sopravvivenza. Qualsiasi mutazione genica, che porti ad alterazioni della struttura proteica tali da perdere l'attività catalitica, viene inesorabilmente eliminata dalla selezione, mentre si propagano alla discendenza variazioni «neutre», che non alterano troppo l'attività catalitica.

Molti procari ed eucarioti unicellulari possono vivere sia in anaerobiosi, utilizzando la fermentazione lattica (es. lattobacilli, *E. coli*) o alcolica (lieviti), che aerobicamente, utilizzando la catena respiratoria, i cui enzimi e trasportatori sono molto conservati nella struttura primaria e, soprattutto, in quella tridimensionale. Questi microrganismi crescono 4-5 volte più velocemente e consumano meno glucosio in presenza di ossigeno che in anaerobiosi («effetto Pasteur»), ed è stato dimostrato che questo fenomeno è dovuto alla regolazione dell'inizio della glicolisi da parte dell'ATP, la cui concentrazione regola quindi la propria biosintesi. Questo illustra il fatto che la possibilità di utilizzare la ulteriore perdita di potenziale di circa 1 volt dalla coppia ac.piruvico/lattico ($E_m = -0.185 \text{ Volt}$) alla coppia $0.5\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ ($E_m = 0.81 \text{ V}$) consente di utilizzare in modo molto più completo l'energia dei legami chimici del glucosio (o di qualsiasi altro substrato respiratorio).

Gli enzimi della glicolisi sono presenti ed attivi anche in tutti gli organismi superiori, animali e piante, e costituiscono la prima parte della respirazione

aerobica. Tuttavia, negli organismi superiori la capacità di produrre energia anaerobicamente è limitata dal differenziamento cellulare a certi tessuti ed organi: ad esempio, la fermentazione lattica può servire solo per pochi minuti nel muscolo, ed avviene negli eritrociti solo se altre cellule eliminano, con la respirazione aerobica, l'acido lattico prodotto. Nei neuroni, l'enzima lattico deidrogenasi non viene espresso e solo la respirazione aerobica fornisce l'energia (sotto forma di ATP e di potenziale di membrana) necessaria a queste attivissime cellule.

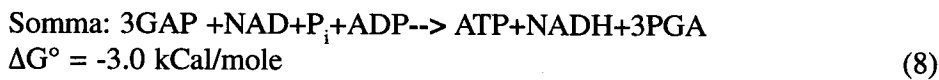
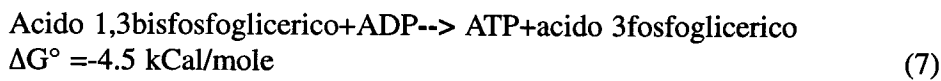
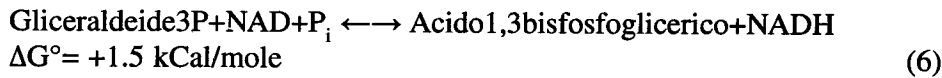
Occorre ricordare che la fermentazione, per lo meno nei procarioti, non è l'unico tipo di meccanismo di conservazione dell'energia che opera in condizioni anaerobiche: infatti, molti tipi di batteri svolgono un processo «respiratorio» in assenza di O_2 in cui l'accettore finale di elettroni può essere per esempio lo ione solfato (SO_4^{2-}), lo zolfo elementare (S_0), lo ione nitrato (NO_3^-) o nitrito (NO_2^-), il ferro ferrico (Fe^{3+}), il manganese nella forma Mn^{4+} o metaboliti cellulari come il succinato. Si parla infatti generalmente di «respirazione» quando le molecole di substrato vengono ossidate con un accettore di elettroni esterno. Si ha invece una «fermentazione» quando il substrato, solitamente una molecola organica, viene frammentato in molecole più piccole delle quali alcune servono da accettori di elettroni per l'ossidazione delle altre, senza coinvolgimento di alcun accettore esterno.

I componenti coinvolti nella respirazione anaerobica, vale a dire i citocromi, le flavoproteine, le proteine ferro-zolfo ed i chinoni (v. Melandri, 2008) presentano un elevatissimo grado di somiglianza con gli analoghi componenti presenti nella respirazione aerobica. Ciò suggerisce un'origine comune di tali complessi proteici precedente la comparsa dei cianobatteri e la conseguente ossigenazione dell'atmosfera terrestre.

La respirazione anaerobica si riscontra sia in procarioti che vivono solamente in condizioni anaerobiche (anaerobi obbligati, probabilmente molto antichi evolutivamente) sia in anaerobi facoltativi, quali il batterio del suolo *Paracoccus denitrificans* (la cui catena respiratoria è molto simile a quella dei mitocondri degli eucarioti), il batterio intestinale *Escherichia coli* già menzionato, il batterio del ruminante *Wolinella succinogenes*, per citare alcuni dei più studiati sotto l'aspetto del metabolismo energetico. Il donatore di elettroni può essere un composto proveniente dall'ambiente esterno, organico o inorganico (per es. H_2), ma anche dal metabolismo cellulare come il formiato. Quest'ultimo può fungere da donatore di elettroni al succinato in una catena respiratoria accoppiata alla produzione di ATP. Anche NO_3^- può accettare elet-

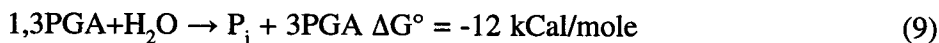
troni dal formiato in un processo analogo accoppiato alla sintesi di ATP (v. Melandri, 2008).

Confrontiamo ora i meccanismi di conservazione dell'energia, quello per accoppiamento chimico utilizzato nella glicolisi, e quello chemiosmotico proprio della fotosintesi e della respirazione, sia anaerobica sia aerobica, dal punto di vista della loro efficienza termodinamica. La conservazione dell'energia nella glicolisi anaerobica avviene a livello dell'ossidazione del triosofosfato, che è accoppiata chimicamente alla sintesi di ATP, una reazione fondamentale per procarioti ed eucarioti:



Efficienza: $7.5/10.5=71\%$ (-10.5 kCal/mole è la perdita di energia libera (ΔG°) della ossidazione della 3GAP ad acido (3PGA) da parte dell'accettore di elettroni NAD), e $+7.5 \text{ kCal/mole}$ è il ΔG° della formazione di ATP da $\text{ADP} + \text{P}_i$).

Le due reazioni sono catalizzate da due enzimi in soluzione nel citosol. Come si vede, un prodotto della prima reazione, il 1,3bisPGA, è il substrato obbligato della seconda, grazie alla assoluta specificità dell'enzima che la catalizza, e non entra in nessuna altra reazione. La elevatissima energia di attivazione ne previene la reazione di idrolisi,



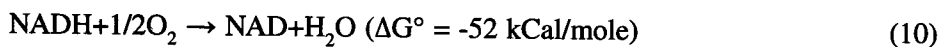
che sarebbe spontanea e praticamente irreversibile verso destra.

L'efficienza delle reazioni accoppiate (6)+(7) è del 71%, più del doppio della glicolisi anaerobica nel suo complesso (v. anche tab. I); questo è dovuto al fatto che le altre reazioni del processo perdono energia libera, e questa è l'unica che la conservi nell'ATP. L'efficienza termodinamica di questo antichissimo sistema enzimatico è, come si vede, molto elevata, ed assai mag-

giore della sintesi dell'ATP accoppiata al trasporto di elettroni nei processi respiratori sia anaerobici sia aerobici.

Per quanto riguarda la respirazione anaerobica, l'efficienza della conservazione dell'energia sotto forma di ATP con il meccanismo chemiosmotico (v. Melandri, 2008) può variare in un intervallo piuttosto ampio, dal 16% al 36%. I valori più bassi si osservano in vie metaboliche in cui alcune delle reazioni più esoergoniche non sono accoppiate alla sintesi di ATP (per esempio nel processo di denitrificazione). Per le catene respiratorie, i valori si situano intorno al 25% (respirazione del fumarato) o 39% (ossidazione del NADH e riduzione di nitrato).

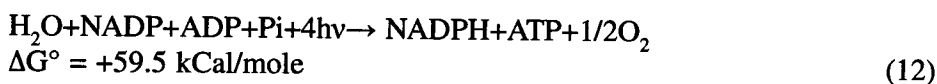
La catena respiratoria dei mitocondri degli attuali organismi aerobi, animali e piante, comune anche ai procarioti aerobi, che trasferisce elettroni dal NADH all' O_2 , per un ΔE_m di 1.13 Volt,



ed è accoppiata alla sintesi di 2.7 molecole di ATP con il meccanismo chemiosmotico, con efficienza del 36%. Come si vede, l'efficienza termodinamica non aumenta significativamente rispetto ai valori massimi delle catene respiratorie anaerobiche in cui tutte le reazioni siano accoppiate chemiosmoticamente alla sintesi di ATP.

FOTOSINTESI.

Nella fotosintesi ossigenica, il trasporto di elettroni dall' H_2O all' $NADP$ richiede 2 quanti/ elettrone trasportato, uno per ognuna delle due reazioni fotochimiche (v. Finazzi, 2008) collegate da una catena di trasporto di elettroni (fig. 3), ed è accoppiata con il meccanismo chemiosmotico alla sintesi di ATP, secondo l'equazione:



L'efficienza termodinamica dipende dalla frequenza della luce che si considera, poiché le clorofille (e le ficobiline) assorbono radiazioni con diverse

energie (v. fig. 1). Se si considera la luce assorbita nella regione rossa, a 680 nm (a questa λ si osserva la ossidazione della chl_a, CR di PS II) dove 1hv equivale a 41.7 kCal/ numero di Avogadro di quanti, l'efficienza massima che si calcola è del 36%. Il valore esatto è determinato misurando l'integrale della luce assorbita in tutto lo spettro: se così si fa, l'efficienza diminuisce considerevolmente, a causa del forte contributo dell'assorbimento alle lunghezze d'onda inferiori a 680 nm. Tuttavia, simile rendimento è puramente teorico, perché una parte della luce assorbita è *necessariamente* dissipata come fluorescenza e come calore (v. Jennings, 2008). Questi fenomeni sono richiesti per la protezione dell'apparato fotosintetico dalle radiazioni assorbite in eccesso rispetto alla capacità cinetica dei processi di utilizzazione: il trasporto di elettroni e la sintesi di ATP. Questo deriva dal fatto che mentre le reazioni fotochimiche primarie avvengono in pochi picosecondi, il trasporto di 2 elettroni da H₂O a NADP richiede 10 ms (nelle condizioni ottimali): è 10 miliardi di volte più lento. Per questa ragione occorre dissipare una parte dell'energia assorbita dai pigmenti, perché gli stati eccitati generano radicali liberi molto reattivi, soprattutto l'ossigeno singoletto ed il radicale OH, e altre specie chimiche, capaci di inattivare e distruggere le strutture dell'apparato fotosintetico

L'efficienza della fotosintesi completa, cioè l'assimilazione della CO₂ al livello di riduzione dei carboidrati, misurata *in vivo* o con cloroplasti isolati intatti, richiede 10 hv/molecola di CO₂. Questa è la massima efficienza osservata con cloroplasti isolati intatti, e richiede che tutti i fotoni assorbiti dai pigmenti vengano utilizzati per la fotochimica, e che tutti gli elettroni trasportati vengano utilizzati, senza perdite, per la assimilazione della CO₂. Sempre facendo il calcolo teorico dell'efficienza con luce di lunghezza d'onda di 680 nm, poiché la assimilazione della CO₂ a carboidrato accumula 114.3 kCal/mole, l'efficienza della conversione sarebbe del 28%.

Le misure sperimentali *in vivo* danno valori di meno della metà, alle intensità di luce in cui la velocità di fotosintesi è lineare in funzione dell'intensità della luce. Ad intensità di luce più elevata (come si ha in giornate estive luminose), si ottiene la saturazione da luce, e la fotosintesi è limitata dalla velocità delle reazioni enzimatiche di fissazione della CO₂: l'efficienza diminuisce drasticamente. Nelle condizioni naturali, il rendimento fotosintetico, inteso come produzione di biomassa delle piante coltivate o spontanee, è di molto inferiore: una delle piante annuali più produttive, la canna da zucchero, converte in biomassa circa il 2.5% dell'energia dei fotoni assorbiti. Sistemi fotoelettrici costruiti dall'Uomo per la conversione fotovoltaica convertono in

energia elettrica circa il 40% dei fotoni assorbiti: molto meno dell'efficienza della fotochimica primaria della fotosintesi, che è del 95-98% (v. Jennings, 2008), ma molto di più della produzione fotosintetica di biomassa.

Può essere interessante, dal punto di vista evolutivo, considerare l'efficienza della fotosintesi anossigenica, che è comparsa prima di quella ossigenica nell'evoluzione.

Per ciò che riguarda i batteri fotosintetici purpurei (fotosistema di Tipo II), la massima efficienza dell'assimilazione della CO_2 a livello di carboidrati, utilizzando tiosolfato (S_2O_3^-) o H_2 come donatore di elettroni, osservata in cellule intere di *Chromatium vinosum* è di 12 hv/molecola di CO_2 . Facendo l'analogo calcolo teorico dell'efficienza termodinamica, considerando che in questo caso la luce utilizzata era di 860 nm (33.2 kCal/mole di hv) ed utilizzando lo stesso ΔG° per l'assimilazione della CO_2 a livello di carboidrato, si ottiene un valore di 29%, quindi praticamente identico alla fotosintesi ossigenica. Nei batteri verdi sulfurei, rappresentativi dell'altro tipo di fotosintesi anossigenica (fotosistema di Tipo I), per la fotosintesi completa di *Chlorobium limicola* (in presenza di H_2 o S_2O_3^- come donatore di elettroni) è stata determinata una richiesta minima di 9-10 hv/molecola di CO_2 . Considerando che in questo caso la luce fornita era di 732 nm (39 kCal/mole di hv), si può calcolare un'efficienza termodinamica del 29-32%, quindi di nuovo assolutamente comparabile agli altri tipi di fotosintesi visti sopra.

TABELLA I. – Prodotti ed efficienza dei principali processi di trasduzione dell'energia.

Processo	Prodotti finali	ΔG° , kCal/mole	Efficienza
Fermentazione lattica	Ac. lattico	-47	32%
Fermentazione alcolica	Etanolo+ CO_2	-45.6	33%
Ossidazione 3GAP	PGA+NADH	-10.5	71%
Respirazione $\text{H}_2 \rightarrow$ fumarato <i>Wolinella succinogenes</i>	Succinato	-18	25%
Respirazione $\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ <i>Escherichia coli</i>	$\text{HCO}_3^- + \text{NO}_2^-$	-39.3	23%
Respirazione $\text{NADH} \rightarrow \text{NO}_3^-$ <i>Paracoccus denitrificans</i>	$\text{NAD} + \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O}$	-34	39%
Respirazione aerobica glucosio via cit.bc1,c,aa ₃	$6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$	-686	39%
Catena respiratoria NADH,citbc1,citc,citaa ₃	$\text{NAD} + \text{H}_2\text{O}$	-52	36%
Trasporto di e ⁻ fotosintetico $\text{H}_2\text{O}, 4\text{hv} \rightarrow \text{NADP}$	$\text{NADPH} + 0.5\text{O}_2$	+52	36%
Fotosintesi: $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 + 10 \text{ hv}$	$(\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$	+114.3	28%

Per il calcolo dell'efficienza, si è utilizzato il valore di +7.5 kCal/mole per il ΔG° della reazione $ADP+Pi \rightarrow ATP+H_2O$ a pH 7, e la stechiometria dell'ATP formato nei diversi processi indicati nel testo. Per le reazioni fotosintetiche, l'efficienza è calcolata per l'energia dei quanti di $\lambda=680$ nm, la λ a cui si osserva l'ossidazione della chl_a, Centro di reazione del PS II. Considerando che in natura le piante sono esposte a tutto lo spettro solare, e considerato lo spettro di assorbimento delle piante verdi (fig 1), il rendimento massimo (teorico) *rispetto alla luce assorbita scende* a circa il 22% per la fotosintesi ed al 25% per la fotoreduzione di NADP. In realtà, i risultati sperimentali di misura della fotosintesi completa in foglie intatte indicano rendimenti dell'ordine di circa il 10%, nelle condizioni migliori in cui la intensità della luce è il fattore limitante (v. Jennings, 2001).

Il rendimento energetico complessivo della fotosintesi (v. tab. I) è determinato, oltre che dalle reazioni fotochimiche, dal trasporto di elettroni e dalla sintesi di ATP, anche dall'efficienza dei processi di organizzazione del carbonio, che utilizzano i prodotti della catena di trasporto di elettroni fotosintetica (ATP e NAD(P)H o ferredossina ridotta) per sintetizzare, a partire da CO₂, i composti necessari alle biosintesi cellulari, in particolare i trioso fosfati (gliceraldeide-3-fosfato, 3GAP, in equilibrio con diidrossiacetonefosfato, DHAP). I vari gruppi di organismi fotosintetici (fotoautotrofi) utilizzano, per l'assimilazione della CO₂, diverse vie metaboliche che condividono, almeno in parte, con procarioti non fotosintetici (chemioautotrofi). Considerando l'insieme degli organismi autotrofi, sono note quattro diverse vie di fissazione della CO₂, rappresentate schematicamente in fig. 4. È importante notare che ciascuna di tali vie ha una diversa richiesta energetica (ATP): di seguito vengono riportate, per ciascuna via, la richiesta energetica e la distribuzione filogenetica, con particolare riguardo, per le ragioni viste sopra, agli organismi fotoautotrofi.

A) Ciclo riduttivo dei pentosi fosfati (RPP): richiede 9ATP/3CO₂. È la via caratteristica degli organismi che compiono la fotosintesi ossigenica, ma è presente anche nei batteri fotosintetici purpurei ed in chemioautotrofi che vivono in condizioni aerobiche (strette o facoltative) o microaerofile (concentrazioni di O₂ di 1-3%). In generale, quindi, si trova in organismi il cui metabolismo è caratterizzato dalla presenza dell'O₂.

B) Ciclo riduttivo degli acidi tricarbossilici (rTCA, dove r sta per «reverse», cioè «inverso», nel senso che si tratta del ciclo degli acidi tricarbossilici (ciclo di Krebs) percorso in senso inverso a quanto avviene nel metabolismo ossidativo grazie all'apporto di potere riducente, in forma però di ferredossina

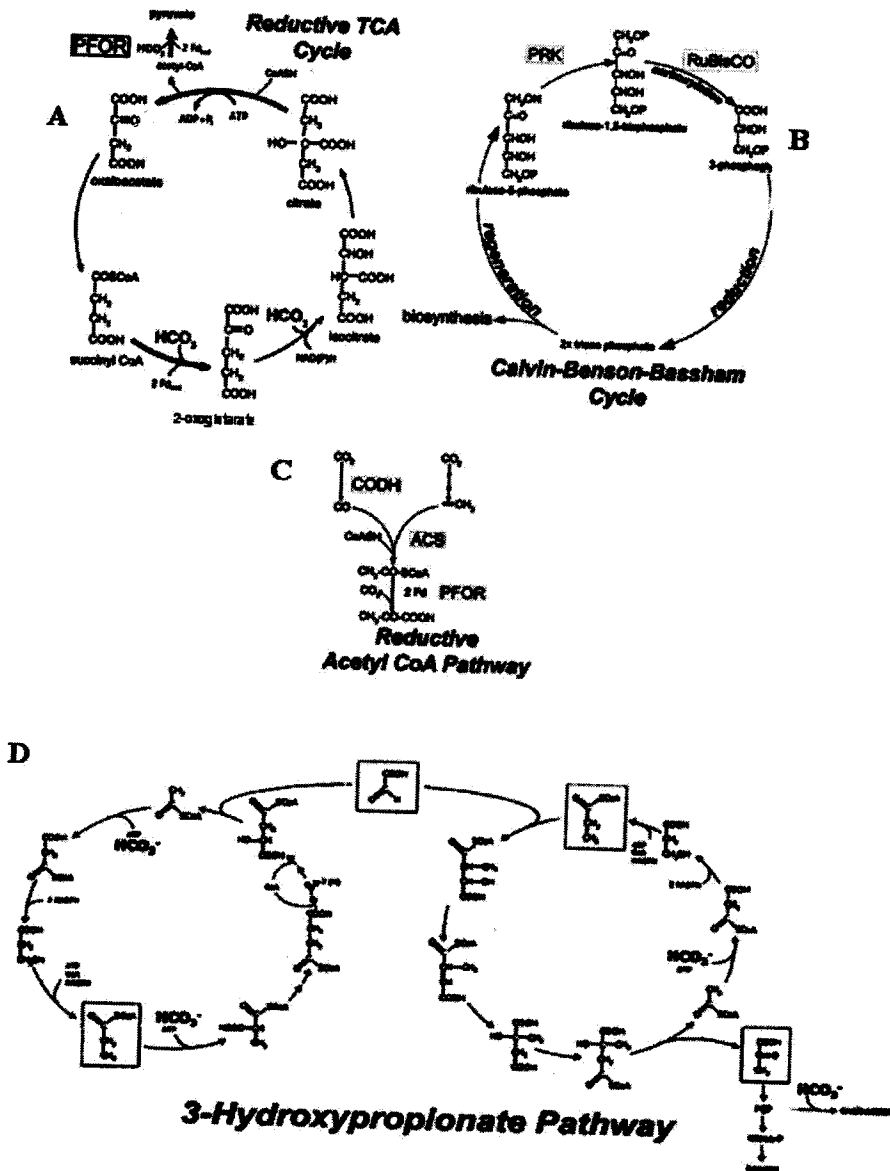


Fig. 4 – Rappresentazione schematica delle quattro note vie di fissazione autotrofica del carbonio. Racchiusi in riquadri sono le abbreviazioni degli enzimi che catalizzano le reazioni indicate. PFOR=piruvato:ferredossina ossidoriduttasi; RuBisCO=Ribuloso-1,5-bisfosfato Carbossilasi Ossigenasi; CODH=Carbonio Monossido Deidrogenasi; ACS=Acetil CoA sintasi (figura tratta da Raymond, 2005).

ridotta ($E_m = -0.4V$) e non di NADH, e di ATP): richiede 4-5 ATP/3CO₂ assimilata a livello di trioso fosfato. Questa via metabolica è inibita dalla presenza di O₂, sia perché la ferredossina batterica ridotta è riossidata dall'O₂, sia perché l'attività di alcuni enzimi chiave è sensibile all'O₂. Fra gli organismi fotosintetici, è presente nei batteri verdi sulfurei, anaerobi obbligati.

C) Via riduttiva dell'acetil-CoA: è una via la cui richiesta di ATP è molto bassa: 3-4 ATP/3CO₂, anche perché inizia dall'acetil-CoA, un composto che contiene già una elevata energia libera di legame nel CoAS-carbossil. L'elevata sensibilità alla presenza di O₂ degli enzimi che ne catalizzano le reazioni ne restringono la distribuzione a procarioti anaerobi obbligati generalmente associati con il metabolismo di H₂ quali per esempio i solforiduttori ed i metanogeni, mentre non è presente in nessun organismo fotosintetico noto.

D) Ciclo del 3-idrossipropionato (3-HP): ha una richiesta energetica intermedia, di 5-6 ATP/3 CO₂ ed è presente nelle *Chloroflexaceae*, fototrofi anossigenici già menzionati, e nelle *Sulfolobales*. Questi due gruppi sono anaerobi facoltativi soggetti a frequenti ed intense fluttuazioni nello spazio e nel tempo del livello di O₂ nel loro habitat.

Solo le vie A, B e D sono presenti in organismi fotoautotrofi. Ricordando che il metabolismo aerobico porta alla produzione di più ATP *per molecola* di substrato organico utilizzato nella respirazione, rispetto al metabolismo anaerobico (nel quale buona parte dell'energia del composto utilizzato rimane nel prodotto terminale, v. eq. 2 e tab. I), e che alcuni degli enzimi coinvolti sono sensibili all'O₂, è ragionevole aspettarsi che la distribuzione di tali vie fra i vari gruppi di microorganismi sia correlata all'habitat ed alla fisiologia dei microorganismi autotrofi stessi. Se la richiesta di ATP della via di fissazione della CO₂ fosse il principale fattore determinante l'efficienza del processo fotosintetico complessivo, a parità di efficienza della reazione fotochimica primaria e del trasporto fotosintetico di elettroni, ci si attenderebbe una sua sostanziale differenza fra i batteri purpurei, i cianobatteri e le piante verdi da una parte ed i batteri verdi sulfurei e le *Chloroflexaceae* dall'altra. Infatti i primi condividono lo stesso meccanismo di fissazione della CO₂ (ciclo RPP), che ha una richiesta di ATP doppia rispetto a quella dei meccanismi presenti nei secondi (cicli rTCA e 3-HP rispettivamente). I dati disponibili, discussi sopra, indicano tuttavia che l'efficienza della fotosintesi nei batteri verdi sulfurei è solo di poco (11-14%) superiore a quella della fotosintesi ossigenica, mentre per le *Chloroflexaceae* non esistono attualmente dati.

CONCLUSIONI

L'efficienza dei meccanismi base di trasduzione dell'energia si è conservata pressoché inalterata nell'evoluzione degli organismi per miliardi di anni e, talvolta, i meccanismi più antichi sono anche i più efficienti. È evidente dunque che l'ottimizzazione dell'efficienza energetica non è mai stata un fattore importante per la selezione darwiniana: questo non stupisce, perché l'energia solare disponibile è molto abbondante, ed è ridondante rispetto ai bisogni della sopravvivenza e riproduzione degli organismi viventi. Nella fotosintesi, la altissima efficienza delle reazioni fotochimiche primarie, sostanzialmente immutata da quasi 3000 milioni di anni (cioè dalla divergenza della fotosintesi ossigenica da quella anossigenica), è seguita dalle reazioni del trasporto secondario di elettroni, che avvengono con meccanismi molto simili a quelli respiratori, dei quali condividono l'efficienza di circa il 30-40% (v. tab. I) e la natura chimica dei trasportatori.

Osserviamo, come documentato sopra, che il meccanismo chimico di accoppiamento della trasduzione di energia, di cui si è discusso qui quello di più universale importanza, la sintesi di ATP accoppiata alla ossidazione della 3 fosfogliceraldeide, è termodinamicamente più efficiente del meccanismo chemiosmotico, probabilmente più recente. Il quale, tuttavia, sia è imposto nell'evoluzione perché è molto più versatile sotto diversi aspetti: la creazione del gradiente di protoni accoppiata al trasporto di elettroni in membrane consente di utilizzare il potenziale elettrochimico per gran numero di funzioni, tra le quali la sintesi di ATP (v. Melandri, 2008), ma anche il trasporto in scambio e contro gradiente di qualsiasi ione o soluto, grazie alla catalisi di proteine di membrana *specifiche* che l'evoluzione ha creato nei diversi organismi, sotto la costrizione della selezione. La stechiometria di queste funzioni che utilizzano il gradiente di protoni attraverso membrane è varia a seconda della struttura delle proteine di membrana che catalizzano la funzione, e può essere ridotta fino ad un protone/soluto trasportato, cioè da 2 a 5 kCal/mole nella maggior parte dei casi, mentre l'utilizzazione del sistema $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} / \text{ADP} + \text{P}_i$ ha come unità minima l'idrolisi di una molecola di ATP, cioè una perdita di energia libera molto maggiore che la traslocazione di un protone. Infine, non meno importante è considerare come il meccanismo chemiosmotico sia alla base della comunicazione tra cellule, che comprende la trasmissione dello stimolo nervoso e la comunicazione tra

neuroni: i vantaggi evolutivi di questi fenomeni sono enormi, ma sono al di là degli scopi di questo testo.

Alcune considerazioni generali si impongono. Anzitutto, che l'evoluzione darwiniana può essere, come è, libera ed imprevedibile proprio perché avviene in condizioni di ridondanza di energia disponibile, e gli organismi viventi possono permettersi un certo livello di «spreco» nella sua utilizzazione. In tal modo, possono esplorare nuove vie metaboliche grazie alla ridondanza anche del DNA: l'esempio più chiaro di questo è la presenza di tutti i geni in doppia copia negli organismi diploidi, e la diffusione nella specie, mediante la riproduzione sessuale, dei loro alleli. Sono ridondanti le strutture genetiche per le stesse funzioni: diverse sequenze di aminoacidi sono possibili per una proteina senza perdere in modo grave la funzione (enzimatica o altra), e questo dà ragione della varietà di strutture anche nell'ambito della stessa specie, e della variabilità delle proteine (e quindi dei geni che le codificano) che hanno identica funzione in specie diverse. La completa casualità degli errori intrinseci nel meccanismo di duplicazione del DNA dà la spiegazione chimica della divergenza delle strutture per una stessa funzione, e della comparsa di nuove funzioni: vedansi le variazioni di struttura dei citocromi e di altre proteine della respirazione e della fotosintesi in specie poco o molto lontane evolutivamente.

BIBLIOGRAFIA

- FINAZZI G., 2008. *Dalle alghe unicellulari alle piante superiori: confronto tra il sistema lineare e ciclico di trasporto di elettroni fotosintetico*. Contributi Centro Linceo Interd. «B. Segre», 119: 149-160.
- JENNINGS R.C., 2008. *Efficienza fotochimica della fotosintesi delle piante: le antenne e i centri di reazione*. Contributi Centro Linceo Interd. «B. Segre», 119: 119-126.
- MELANDRI B.A., 2008. *Evoluzione dei sistemi di trasduzione di energia nella fotosintesi e nella respirazione*. Contributi Centro Linceo Interd. «B. Segre», 119: 127-147.
- NICHOLLS D.G., FERGUSON S.J., 2002. *Bioenergetics 3*. Academic Press, London, 297 pp.
- RAYMOND J., 2005. *The Evolution of Biological and Nitrogen Cycling-a Genomic Perspective*. Mineralogical Society of America, Reviews in Mineralogy and Geochemistry, 59: 211-231.
- ZANNONI D., 2008. *Fotosintesi anossigenica*. Contributi Centro Linceo Interd. «B. Segre», 119: 161-172.

LETTURE CONSIGLIATE

- HAROLD F.M., 1986. *The vital force: A study of bioenergetics*. W.H. Freeman & Co., New York.
- MADIGAN M.T., MARTINKO J.M., PARKER J., 2003. *Brock Biologia dei Microorganismi*. Casa Editrice Ambrosiana, Milano.
- NELSON, D.L., COX M.M., 2006. *I Principi di Biochimica di Lehninger*. 4° edizione italiana. Zanichelli, Bologna.
- NICHOLLS D.G., FERGUSON S.J., 2002. *Bioenergetics 3*. Academic Press, London, 297 pp.