



## Fotorecettori biologici: il sole e la vita sul pianeta terra

PIER LUIGI GENTILI\*

### Riassunto

*Il sole costituisce la principale fonte d'energia per il pianeta terra. Quest'energia è stata fondamentale per la comparsa della vita ed è tuttora essenziale per il suo sostentamento.*

*In questo lavoro viene descritto il ruolo svolto dall'energia solare nei confronti dei processi evolutivi terrestri e l'azione che esercita nei confronti degli attuali esseri viventi. La vita sul pianeta terra utilizza la radiazione solare sia come fonte d'energia sia come sorgente d'informazione ai fini dell'orientamento spaziale e temporale.*

### Abstract

*The Sun is an energy source of utmost importance for the Earth. Solar energy has been crucial for the emergence of Life and is still fundamental for its support.*

*In this paper, the role fulfilled by the Sun's energy toward the terrestrial evolutionary processes and the current action performed toward the living beings are presented. Life on Earth employs the solar radiation as both energy source and information spring for its spatial and temporal orientation.*

### 1. Introduzione

Il sole è la stella più vicina al pianeta terra, la quale, senza posa, irradia energia prodotta in virtù di reazioni nucleari che avvengono al suo interno.

La terra, che si trova ad una distanza media di circa 150 milioni di chilometri, riceve costantemente una piccola frazione dell'energia che il sole stesso sprigiona. Questa, se pur piccola, ma continua quantità d'energia fu una tra le principali cause che favorì la comparsa della vita sul pianeta terra ed è, tuttora, essenziale per il sostentamento d'ogni essere vivente.

L'energia solare giunge, per lo più, sotto forma di radiazioni elettromagnetiche aventi lunghezza d'onda comprese tra 170 e 4000 nm, cioè comprese tra la regione del lontano UV fino al vicino infrarosso (vedi Fig.1). Al limite superiore

dell'atmosfera, su ogni centimetro quadrato di superficie, orientata perpendicolarmente alla radiazione, arrivano circa 2 calorie al minuto.<sup>1</sup> Di tale energia, solo un 51 % raggiunge la crosta terrestre; la restante porzione è assorbita o riflessa dall'atmosfera, la quale, tra l'altro, impedisce che le radiazioni UV più nocive colpiscano gli esseri viventi.

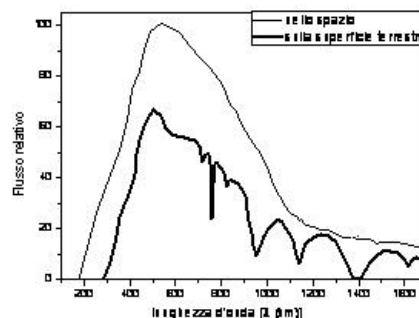


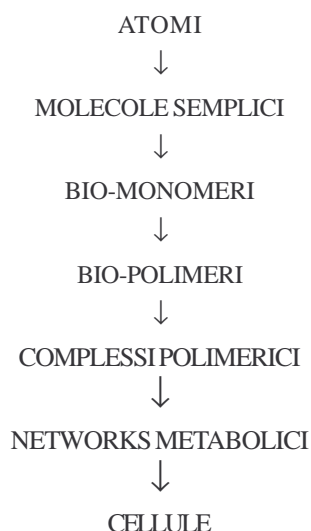
Fig. 1. Spettro solare sopra l'atmosfera (linea leggera) e vicino la superficie terrestre (linea in grassetto).

### 2. Comparsa della vita sul pianeta terra e sua evoluzione

E' indubbio il ruolo fondamentale svolto dalla radiazione solare ai fini della comparsa della vita sul pianeta terra. Secondo le teorie scientifiche più accreditate l'atmosfera primordiale consisteva di gas d'origine vulcanica, quali metano ( $\text{CH}_4$ ), ammoniaca ( $\text{NH}_3$ ), vapore d'acqua ( $\text{H}_2\text{O}$ ), azoto ( $\text{N}_2$ ), anidride carbonica ( $\text{CO}_2$ ), acido solfidrico ( $\text{H}_2\text{S}$ )... Tale miscela inorganica di gas, sotto l'azione principalmente di radiazione UV<sup>2</sup> e di scariche elettriche generate dai fulmini<sup>3</sup>, diede origine alle molecole base o unità costitutive le macromolecole presenti in ogni essere vivente. Tali molecole base non sono altro che i monomeri dei bio-polimeri, cioè amminoacidi, monosaccaridi e basi azotate.

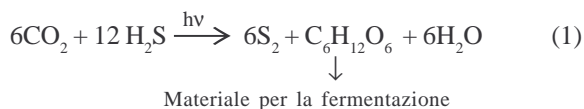
Secondo la teoria dell'evoluzione molecolare, la quale fornisce una visione deterministica dell'origine della vita,<sup>4</sup> i bio-monomeri, assemblandosi, diedero origine ai bio-polimeri, i quali, a loro volta, interagendo a livello supramolecolare crearono complessi polimerici. Secondo un cammino evolutivo caratterizzato da un crescente grado d'auto-organizzazione, i complessi polimerici, interagendo reciprocamente, diedero vita a network metabolici, i quali, a loro volta, coinvolti in processi sinergici, originarono le prime cellule.

\* Dipartimento di Chimica, Università di Perugia,  
Via Elce di Sotto 8, 06123 Perugia;  
pierluigi.gentili@tiscali.it

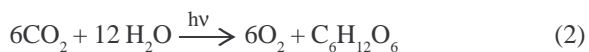


**Fig.2.** Schema che descrive la visione deterministica dell'origine della vita.

Grazie alle ricerche paleontologiche sappiamo che le testimonianze delle prime forme di vita debbono esser fatte risalire a circa 3 miliardi d'anni fa, al periodo precambriano.<sup>5</sup> I primi organismi viventi erano microscopici, unicellulari e procarioti.<sup>6</sup> Probabilmente essi vivevano sul fondo di mari dove si nutrivano di sostanze organiche continuamente formate per via non biologica. Si trattava, quindi, d'organismi eterotrofi che per produrre energia necessaria al loro sostentamento operavano la fermentazione anaerobica delle sostanze assorbite dall'ambiente. È molto probabile che la competitività nell'approccio alle risorse organiche, inevitabilmente presente in seno alle prime comunità eterotrofe, abbia spinto alcuni organismi a sfruttare appieno l'energia solare, ovvero a sintetizzare sostanze nutritive autonomamente, per via fotosintetica. Si originarono così comunità batteriche autotrofe,<sup>7</sup> il cui processo produttivo di sostanze nutritive, come indicato nello schema 1, altro non era che la fotosintesi in condizioni anaerobiche:



Una vera e propria rivoluzione biologica avvenne circa 2 miliardi d'anni fa, quando negli ecosistemi terrestri fecero la loro comparsa batteri autotrofi fotosintetici che utilizzavano acqua invece d'acido solfidrico come uno dei reagenti (vedi schema 2):



UV ad alta energia, ad uno strato d'ozono. L'ozono svolse un'azione schermante nei confronti delle radiazioni solari più nocive e permise ad alcuni esseri viventi di colonizzare la superficie terrestre. Inoltre l'abbondare di O<sub>2</sub> Il prodotto di scarto di questa reazione era l'ossigeno. Gli effetti della liberazione d'ossigeno furono straordinari. Questo gas biatomico accumulandosi progressivamente nell'atmosfera diede origine, per azione della radiazione diede agli organismi una nuova opportunità per l'autosostentamento, cioè quella di sfruttare la reazione di combustione delle sostanze nutritive per produrre energia. L'energia che si libera nella respirazione è di gran lunga superiore a quella rilasciata nella fermentazione.

L'esistenza d'esseri viventi dotati di differenti modalità di sussistenza indusse un cambiamento biologico attestato dai resti fossili risalenti a circa 1450 milioni d'anni fa: se prima gli unici resti fossili sono costituiti da organismi procarioti non più grandi di 60 μm, a partire da 1450 milioni d'anni fa compaiono resti fossili di cellule eucariote primitive "più grandi", le cui dimensioni vanno dai 100 ai 600 μm. Si ritiene che la comparsa delle prime cellule eucariote altamente organizzate, grazie alla presenza d'unità sub-cellulari dette "organuli", sia stata favorita dalla simbiosi tra procarioti in grado di operare ciascuno una specifica funzione e di trarre vantaggio reciproco dal processo d'integrazione. Per esempio il mitocondrio, definito la "centrale elettrica" delle cellule eucariote, nel quale avvengono i processi di respirazione, sarebbe il risultato di un processo simbiotico<sup>8</sup> tra un primitivo procariote in grado di fagocitare grandi quantità di nutrimento ed un batterio aerobico capace di operare la respirazione cellulare, ma con scarse capacità nutrizionali. È evidente che l'associazione tra queste due tipologie d'organismi era estremamente vantaggiosa in termini di bilancio energetico: il procariote poteva fornire grandi quantità di nutrimento al "proto-mitocondrio" le cui capacità consentivano al primo un migliore recupero energetico.

Un altro passo fondamentale nel lungo e complesso processo evolutivo degli esseri viventi fu l'acquisizione della pluricellularità. Essa fu favorita dagli indubbi vantaggi che garantiva in termini di stabilità strutturale (aumento delle dimensioni, aumento delle capacità rigenerative, allungamento della vita) e di funzionalità (divisione del lavoro tra differenti ceppi cellulari riuniti in organi e tessuti). Questa condizione fu sicuramente acquisita attorno a 800 milioni d'anni fa, periodo da cui provengono microfossili d'organismi interpretati come animali (Chitinozoi). Con quest'ultima acquisizione si completa il corredo fenomenologico della vita ed essa potrà esprimere, nelle ere successive, una potenzialità ben lungi dall'esser interamente compresa. Dopo numerosi millenni d'evoluzione, gli attuali essere viventi vengono suddivisi in cinque fondamentali famiglie, dette regni: quello degli animali, delle piante, dei funghi, dei protisti (organismi unicellulari eucarioti) e delle monere (organismi unicellulari procarioti).

### 3. Ruolo del sole nei confronti degli attuali esseri viventi

L'esistenza di tutti gli organismi viventi (eccezion fatta per quelli che vivono in ambiente ipogeo e negli abissi marini<sup>9</sup>), dipende dai fotoni che provengono dal sole. Questi possono esser utilizzati come quanti d'energia o come bit d'informazione ai fini dell'orientamento nello spazio e nel tempo.

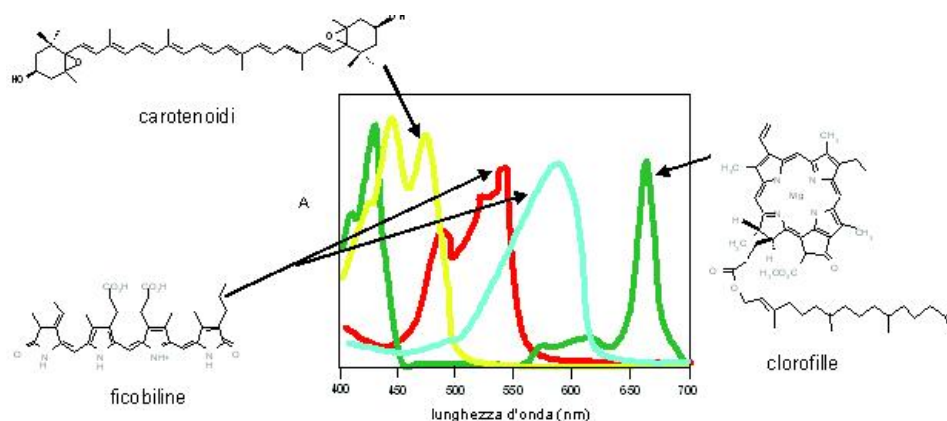
L'assorbimento dei fotoni da parte degli esseri viventi avviene in generale per mezzo di specifiche proteine fotorecetrici. Esse consistono di uno o più gruppi prostetici, i quali sono composti organici od organometallici, inclusi in un intorno macromolecolare di natura poli-amminoacidica, detto apoproteina. Sono i gruppi prostetici ad assorbire direttamente i fotoni solari ed ad innescare i processi di conversione dell'energia solare in energia chimica od elettrochimica.

#### 3.a. Sole come fonte d'energia.

##### 3.a.1. Fotosintesi clorofilliana.

Il più importante e sofisticato esempio di sfruttamento della radiazione solare come fonte d'energia e' costituito

dalla fotosintesi clorofilliana.<sup>10</sup> Essa è realizzata da organismi come piante, alghe e alcune varietà di batteri (cianobatteri e batteri purpurei). La fotosintesi inizia quando la luce è assorbita da pigmenti-antenna. Questi pigmenti possono appartenere alla classe delle clorofille, dei carotenoidi o delle ficobiline. Le strutture molecolari delle clorofille e delle ficobiline hanno in comune un'unità tetrapirrolica (vedi Fig.3), che nel caso delle clorofille è ciclica e coordinante un atomo di magnesio, mentre nelle ficobiline è lineare e non coordinata ad atomi metallici. I carotenoidi sono idrocarburi costituiti da due anelli esatomici, legati l'uno all'altro per mezzo di lunghe catene d'atomi di carbonio insaturo. Le clorofille assorbono luce blu e rossa, i carotenoidi assorbono la luce blu e parte della verde (come si vede in Fig. 3) e le ficobiline assorbono la restante porzione dello spettro visibile.

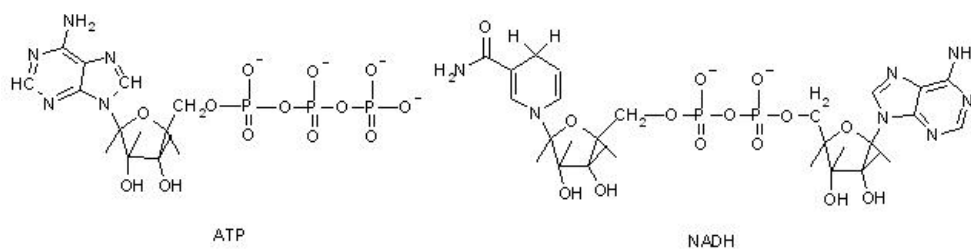


**Fig.3.** Strutture molecolari e spettri d'assorbimento dei cromofori clorofille, ficobiline e carotenoidi.

Considerando che tali pigmenti assorbono anche il vicino UV e che alcune batterioclorofille assorbono l'infrarosso, è evidente che nessuna regione dello spettro solare va sprecata. I pigmenti costituenti i sistemi antenna, presenti in numero variabile da decine ad alcune migliaia, a seconda dell'organismo fotosintetico, sono opportunamente orientati nello spazio l'uno rispetto all'altro grazie all'intorno proteico:<sup>11</sup> il fine è di trasferire la percentuale più alta possibile d'energia solare nei centri di reazione fotosintetici. I centri di fotoreazione sono costituiti da proteine situate nelle membrane di strutture a sacchetto dette tilacoidi (dal greco *θυλακος* = sacchetto). Negli eucarioti i tilacoidi sono contenuti in strutture a forma di disco con diametro di 5  $\mu\text{m}$  e spessore di 2  $\mu\text{m}$ , dette cloroplasti.

Le proteine di membrana dei centri di fotoreazione contengono molecole di clorofilla che, una volta assorbita l'energia proveniente dai sistemi antenna, innescano una reazione di trasferimento elettronico a vicine molecole accettrici, originando una separazione vettoriale (con direzione perpendicolare alla membrana) di cariche elettriche di segno opposto. La rapidità con la quale avviene la separazione di carica (da 3 a 30 picosecondi<sup>12</sup>) insieme con un cambiamento conformazionale della proteina, minimizzano la probabilità di ricombinazione delle cariche di segno opposto e quindi la dispersione di energia luminosa.

Dopo l'iniziale evento di separazione di cariche, ha luogo una serie di reazioni di trasferimento elettronico che alla fine trasformano l'energia assorbita dal sole in forma chimica che può esser utilizzata dalle cellule. Si producono, infatti, ATP (adenosin trifosfato) e NADH (nicotinammide adenosin dinucleotide fosfato).



**Fig.4** Strutture molecolari di ATP e NADH.

ATP e NADH sono essenziali per la trasformazione di CO<sub>2</sub> in zuccheri nella così detta fase oscura della fotosintesi (nota anche come ciclo di Calvin-Benson). NADH è un forte agente riducente e realizza la riduzione del carbonio. ATP, invece, è in grado di dare reazioni di fosforilazione (cedendo uno o due dei suoi gruppi fosfato terminali) che costituiscono un comune meccanismo d'attività enzimatica. Tutti gli organismi viventi utilizzano ATP come riserva d'energia sia per processi anabolici<sup>13</sup> che catabolici.<sup>14</sup> La sua sintesi è catalizzata dall'enzima ATP-sintasi<sup>15</sup> che viene attivato da un gradiente di potenziale elettrochimico transmembrana dovuto allo ione H<sup>+</sup>. Nei vegetali l'ATP-sintasi è localizzato nelle membrane dei tilacoidi ed il gradiente protonico si crea in virtù del flusso elettronico innescato dall'assorbimento della luce da parte della clorofilla.

Negli altri esseri viventi eucarioti, l'ATP-sintasi è localizzato nella membrana interna dei mitocondri ed il gradiente protonico è generato per ossidazione di molecole di glucosio. È noto, poi, che esistono batteri alofili che in presenza di O<sub>2</sub> ossidano molecole combustibili per produrre ATP, come gli eucarioti, ma quando l'ossigeno scarseggia, essi utilizzano una proteina di membrana, la batteriorodopsina, come pompa protonica, attivabile per assorbimento di luce solare.

### 3.a.2 Pompe ioniche

La batteriorodopsina<sup>16</sup> possiede il retinale come gruppo prostetico fotorecettore. Il retinale, derivato del beta-carotene, è anche il cromoforo della rodopsina, la proteina presente nelle cellule fotorecetriche che presenziano la funzione della visione negli animali (vedi paragrafo 3.b.1). Il retinale nella batteriorodopsina, prima di assorbire un fotone, ha i doppi legami C=C tutti con configurazione *trans* (vedi Fig. 5).

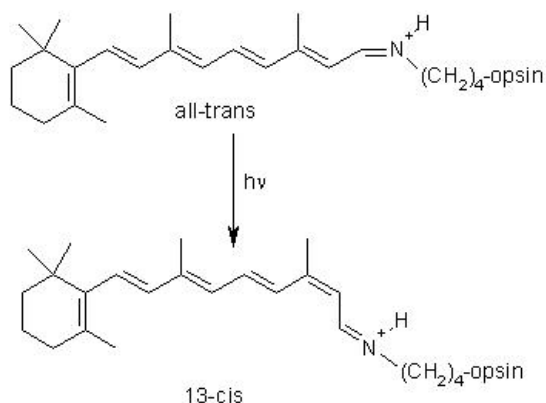


Fig. 5 Fotoisomerizzazione del retinale tutto-*trans* a 13-*cis* retinale.

Esso è legato all'involucro proteico come base di Schiff (C=N<sup>+</sup>H). L'assorbimento di un fotone induce l'isomerizzazione geometrica da *trans* a *cis* del doppio legame C(14)=C(13). Tale riarrangiamento strutturale favorisce il rilascio protonico da parte della base di Schiff ad un amminoacido vicinale (Aspartato 85). Quindi, in virtù di una ben architettata struttura supramolecolare della proteina, si ha una cascata d'eventi che realizzano in pochi millisecondi la migrazione di un protone dal lato citoplasmatico al lato extracellulare ed il ripristino della configurazione tutta - *trans* per il retinale.

Per mantenere la corretta concentrazione di sali nel

citoplasma, vi sono alcuni batteri che sono dotati di un'altra pompa ionica fotoattivabile: l'alorodopsina.<sup>17</sup> Essa è situata nella membrana citoplasmatica e realizza un trasporto fotoindotto d'anioni quali Cl<sup>-</sup>, Br<sup>-</sup>, I<sup>-</sup> e NO<sub>3</sub><sup>-</sup> dall'ambiente extracellulare al citoplasma. Il gruppo prostetico fotosensibile è, come nella batteriorodopsina, il retinale legato covalentemente alla proteina sotto forma di base di Schiff e dotato di configurazione tutta - *trans*. L'alorodopsina ha una cavità creata da amminoacidi idrofobi, che accoglie gli anioni dal lato extracellulare, spogliandoli delle molecole d'acqua di solvatazione. Quando il retinale è nella configurazione tutta - *trans*, gli anioni non riescono a penetrare nel citoplasma. Nel momento in cui il gruppo prostetico assorbe radiazione (della regione visibile del verde, vale a dire compresa tra 500 e 650 nm), esso isomerizza a 13-*cis*-retinale (come nella batteriorodopsina) ed induce cambiamenti conformazionali della proteina, aprendo una via d'uscita per l'anione. Termicamente viene poi ripristinata la configurazione iniziale del retinale ed anche la conformazione di partenza della proteina, pronta per accogliere un nuovo anione.

### 3.a.3 Effetti dei raggi UV

I raggi solari ultravioletti<sup>18</sup> che raggiungono la superficie terrestre inducono processi fotochimici con risvolti, in certi casi, benefici ed in altri nocivi nei confronti degli esseri viventi.

È ben noto che l'esposizione prolungata ai raggi UVB può provocare danni nel DNA, la macromolecola che contiene l'informazione genetica d'ogni organismo. Per esempio, coppie pirimidiniche come la timina (una delle quattro basi azotate che costituiscono il codice genetico) possono dimerizzare (vedi Fig. 6).

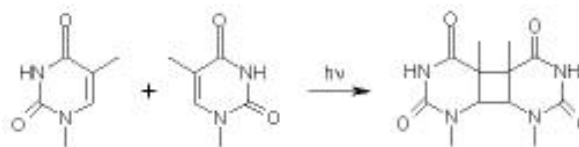


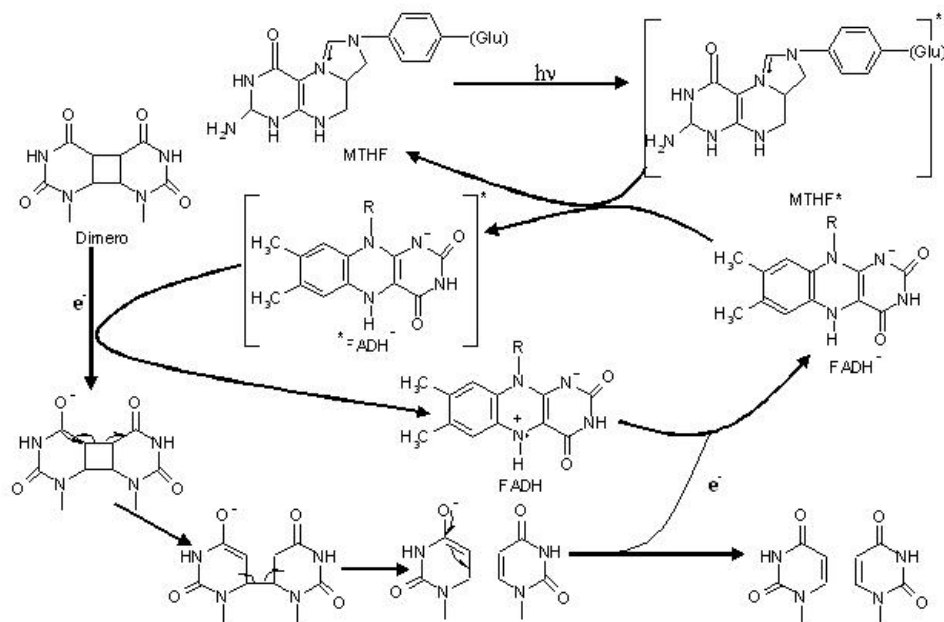
Fig. 6 Dimerizzazione della timina.

Un dimero pirimidinico non entra più nella struttura a doppia elica del DNA, per cui la replicazione e l'espressione dei geni rimangono bloccate fino a che la lesione non viene rimossa. Alcune specie di piante, batteri ed animali (non l'uomo) rimediano a questi danni per mezzo di una proteina fotoattivabile, la fotoliasi.

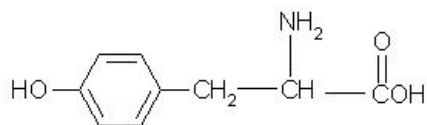
La fotoliasi<sup>16</sup> contiene due gruppi prostetici: il primo, il metilentetraidrofolato (MTHF, detto anche pterina) agisce da antenna, cioè assorbe la radiazione solare (con lunghezza d'onda nella regione dell'UVA e del blu) e trasferisce l'energia assorbita al secondo, flavina adenin dinucleotide (FADH<sup>-</sup>). FADH<sup>-</sup>, elettronicamente eccitato, cede un elettrone al dimero pirimidinico; il sistema ciclobutanico si scinde e quindi l'elettrone è riceduto alla flavina.

La fotoliasi è così pronta per riparare un altro danno dovuto a dimerizzazione, in un'altra parte del DNA (vedi Fig.7). Uno dei modi con cui l'uomo cerca di evitare la fotoinduzione di danni nel proprio DNA consiste nel produrre una sostanza schermante la radiazione solare, cioè la melanina.<sup>19</sup> La produzione di melanina viene stimolata dai raggi UV-A che penetrano nell'epidermide ed



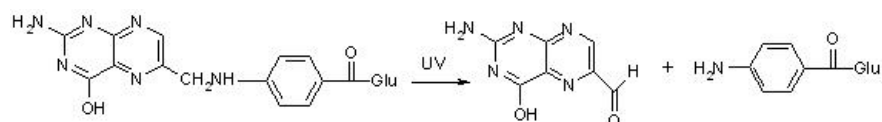


interagiscono con un tipo di cellule, i melanociti, che presentano la formazione di melanosomi. I melanosomi sono corpuscoli costituiti appunto da melanina impaccettata. La melanina (la cui etimologia deriva dal greco ἰΰέαδò = nero) è una sostanza macromolecolare reticolata avente come monomero base la tirosina (vedi Fig. 8).

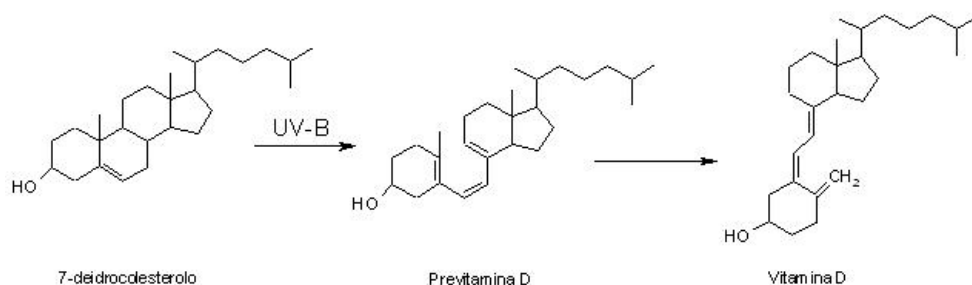


**Fig. 8.** Struttura molecolare della tirosina, unità base della melanina.

Esistono diversi tipi di melanina che variano per composizione e struttura e che possono essere suddivisi schematicamente in due gruppi: (a) l'eumelanina, un materiale il cui colore varia dal nero al bruno scuro e (b) la feomelanina di colore variabile dal giallo al rosso bruno. Tali melanine sono presenti non solo nella pelle, ma anche nei capelli, nei peli e nell'iride. Esse ci proteggono dagli effetti nocivi che la radiazione UV può indurre non solo nel DNA, ma anche sui folati (vedi Fig. 9). I folati costituiscono una famiglia di sostanze nutritive essenziali per la fertilità e lo sviluppo embrionale. In ogni modo è importante rilevare che i raggi solari UV non hanno solo effetti nocivi per la salute umana, ma sono anche benefici poiché, per esempio, inducono la sintesi della vitamina D. La radiazione UV-B converte il 7-deidrocolesterolo in Previtamina D, la quale viene successivamente trasformata in vitamina D dai reni (vedi Fig. 10).



**Fig. 9.** Fotodecomposizione dei folati per opera dei raggi UV.



**Fig. 10.** Biosintesi della Vitamina D fotoindotta dai raggi UV-B.

La vitamina D è essenziale per lo sviluppo della nostra ossatura.

È evidente, dunque, che il nostro organismo necessita di un equilibrato dosaggio di raggi solari UV. Questa è la ragione per cui nelle zone del globo più soggette all'irraggiamento solare, cioè ai tropici, gli uomini hanno molta melanina e quindi una carnagione scura, mentre spostandosi a latitudini maggiori, le carnagioni divengono più chiare.

### 3.b. Il sole come sorgente d'informazione

La radiazione solare non è solo una fonte d'energia, ma è anche una sorgente d'informazione che consente agli esseri viventi di orientarsi spazialmente e temporalmente sul pianeta terra.

#### 3.b.1. Orientamento spaziale degli animali

Moltissime specie del regno degli animali sono dotate d'organi come gli occhi che consentono di osservare e quindi di orientarsi spazialmente. La struttura di un occhio<sup>20</sup> può essere schematicamente paragonata a quella di una macchina fotografica. Se, per esempio, riflettiamo sulle parti che costituiscono l'occhio umano, (vedi Fig. 11) è evidente che la pupilla e l'iride svolgono la funzione del

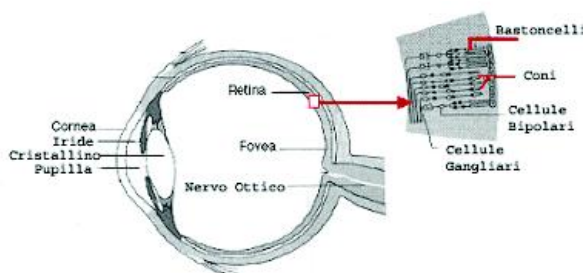


Fig. 11. Struttura schematica dell'occhio umano (tratta dal sito web: <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/V/Vision.html>).

diaframma, la cornea ed il cristallino quella dell'obiettivo e la retina quella della lastra fotografica.

La retina consiste di tre strati di cellule: lo strato di cellule fotorecetrici a cui si sovrappongono due strati di cellule neuronali. Il primo strato di cellule neuronali è costituito da cellule bipolari ed il secondo da cellule gangliari, le cui estremità sono collegate al nervo ottico. Nella parte centrale della retina, detta fovea, i due strati di cellule neuronali non sono presenti perché sono addensati nella periferia. In tal modo la fovea espone direttamente le cellule fotorecetrici. Dietro la retina vi è uno strato di cellule che producono melanina che svolge la funzione di assorbire la radiazione non captata dalle cellule fotorecetrici e che potrebbe creare fastidiosi fenomeni di riflessione in seno alla cavità ottica.

Le cellule fotorecetrici sono di due tipi: i coni, presenti in numero di circa tre milioni, che presiedono la visione diurna, a colori; i bastoncelli, presenti in numero di circa 100 milioni, che presiedono la visione notturna, in bianco e nero. La struttura di un bastoncello è illustrata in Fig.12: esso è una cellula allungata avente ad un'estremità un insieme di circa 1000 dischi dotati, nelle proprie membrane, delle proteine fotorecetrici (la struttura di tali dischi richiama alla mente quella dei tilacoidi delle piante).

La proteina fotorecetrica è la rodopsina avente come cromoforo l'11-cis retinale situato nella tasca proteica e

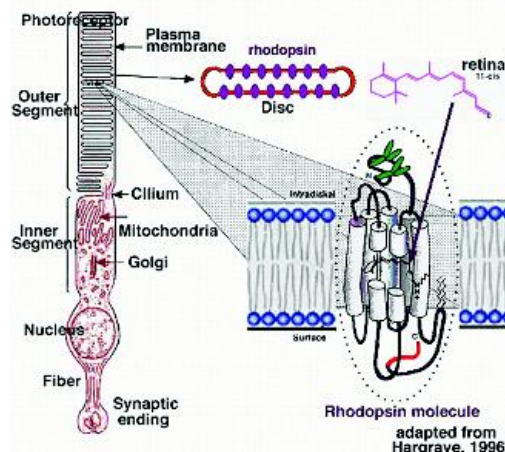


Fig. 12. Rappresentazione (tratta dal sito web: <http://webvision.med.utah.edu/photo1.html>) della struttura di un bastoncello, dei dischi presenti nel segmento esterno (Outer segment) e di una porzione della membrana di uno di tali dischi in cui è inserita la rodopsina.

con l'asse maggiore quasi orizzontale. Il primo processo indotto dall'assorbimento della radiazione è la fotoisomerizzazione dell'11-cis retinale a retinale tutto-trans (vedi Fig.13).

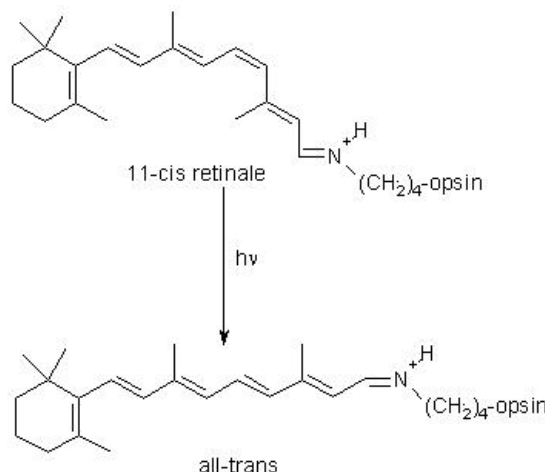


Fig. 13. Fotoisomerizzazione dell'11-cis retinale a retinale tutto-trans

Esso avviene in un intervallo di tempo alquanto corto, 200 fs (=200 10<sup>-15</sup>s)<sup>21</sup> e con elevata resa ( $\Phi=0.67$ ).<sup>22</sup> Il cambiamento strutturale del cromoforo induce cambiamenti conformazionali dell'intorno proteico, che attivano una cascata di reazioni enzimatiche, con un notevole effetto d'amplificazione e che si traducono alla fine in un segnale neuronale.

Anche le proteine fotorecetrici dei coni contengono l'11-cis retinale come cromoforo.<sup>23</sup> Nonostante esse abbiano in comune l'11-cis retinale come gruppo prostetico, si distinguono tre tipi di coni sulla base della posizione del massimo d'assorbimento del cromoforo che contengono. Vi è un tipo di cono che assorbe principalmente la componente blu dello spettro visibile, uno che assorbe principalmente la componente verde ed uno la rossa (vedi Fig.14).

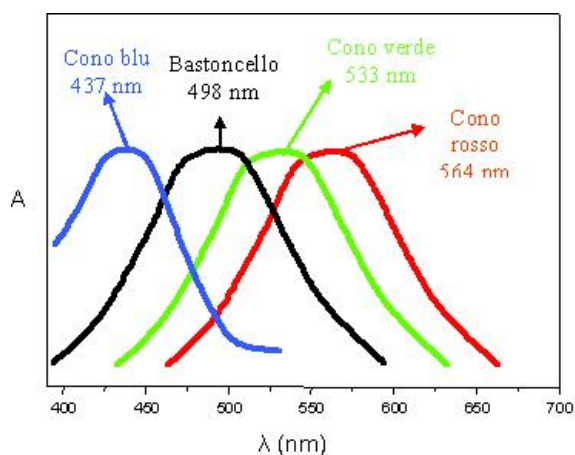


Fig. 14. Posizione spettrale della banda d'assorbimento dell'11-cis retinale nei tre tipi di coni e nei bastoncelli.

La differenza nel massimo d'assorbimento è causata da una differente sequenza amminoacidica della tasca proteica ospitante il gruppo prostetico. Per esempio la sostituzione di un amminoacido come l'alanina con uno più polare come la serina determina uno spostamento verso il rosso di circa 10 nm della lunghezza d'onda del massimo d'assorbimento del retinale. La visione dei diversi colori è frutto dell'attivazione, in diverse proporzioni, dei tre tipi di coni. Dalton, il padre della teoria atomica, contribuì a sollevare l'interesse per la visione anomala dei colori. Nel 1794, in un articolo presentato alla Manchester Literary and Philosophical Society, Dalton riferì di non vedere i colori come li vedevano altre persone: "Quella parte d'immagine che altri chiamano rossa appare a me poco più di un'ombra o mancanza di luce" e aggiungeva che l'arancione, il giallo ed il verde gli apparivano come "qualcosa che dovrei chiamare sfumature diverse di giallo". Oggi si definisce il daltonismo come l'incapacità di distinguere i colori nella regione dello spettro che va dal rosso al verde. Esso è dovuto alla mancanza di uno dei due coni che presenziano la visione del rosso e del verde rispettivamente. Vi sono soggetti che mancano di due tipi di coni: per essi la visione diurna appare in bianco e nero, come la visione notturna presieduta dai bastoncelli.

### 3.b.2. Orientamento spaziale dei microorganismi

Molti microorganismi mobili come i batteri, le alghe unicellulari ed i protozoi sono capaci di reagire a stimoli luminosi ambientali dovuti alla radiazione elettromagnetica solare, al fine di ottenere le migliori condizioni d'illuminazione per la loro crescita e per il loro metabolismo.

Nell'enorme varietà di microorganismi esistenti in natura, s'incontrano numerosi tipi di fotorecettori che presenziano la funzione d'orientamento spaziale.<sup>24</sup> Per esempio, fotorecettori come le rodopsine, in cui il processo fotoindotto è l'isomerizzazione del retinale tutto-trans a 13-cis retinale oppure la xantopsina nella quale il cromoforo è l'acido 4-idrossicinnamico ed il processo fotoindotto consiste in un'isomerizzazione del doppio legame C=C (vedi Fig.15).

L'elevata organizzazione strutturale supramolecolare che circonda i pigmenti fotoattivi, fa sì che il processo fotochimico iniziale induca la trasmissione del segnale con notevole effetto d'amplificazione.

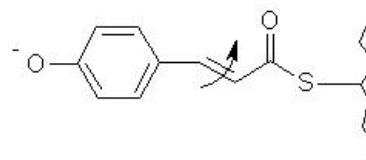


Fig. 15. Struttura molecolare dell'acido 4-idrossicinnamico contenuto in una tasca proteica della xantopsina

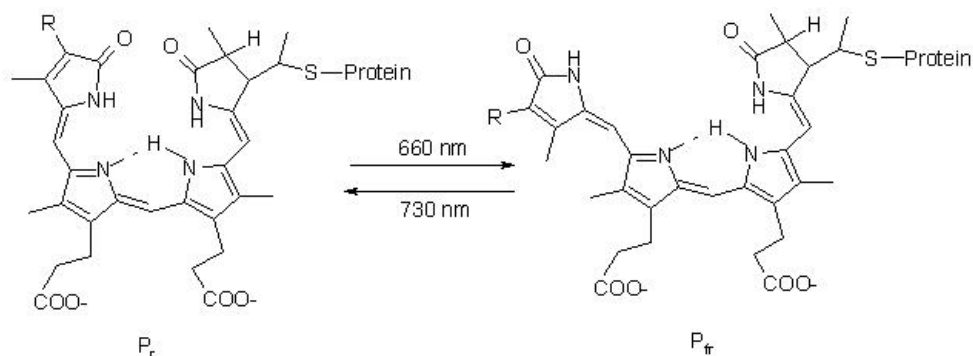
Il risultato finale consiste in una risposta comportamentale resa possibile da una specifica orientazione dell'apparato motore (flagelli o ciglia). La risposta comportamentale viene definita fototattica quando il microorganismo si avvicina (positiva) o si allontana (negativa) o si orienta perpendicolarmente (trasversa) nei confronti della direzione della luce. Quando varia l'intensità della luce, i microorganismi possono reagire con una risposta fotofobica, cioè arrestandosi e cambiando direzione e/o con una risposta fotocinetica, cioè variando la propria velocità di marcia, che può aumentare (fotocinesi positiva) o diminuire (fotocinesi negativa).

### 3.b.3 Orientamento spaziale delle piante

Le piante non sono organismi mobili, tuttavia esse sono in grado di alterare la propria forma e la propria orientazione spaziale al fine di ottimizzare l'esposizione alla luce solare. Lo sviluppo strutturale di un vegetale indotto dalla luce è detto fotomorfogenesi.<sup>25</sup> Ci sono diverse risposte fotomorfogenetiche, come la germinazione dei semi, l'induzione della fioritura, il trasporto di saccarosio, tanto per citarne alcune. Qualunque risposta fotomorfogenetica è indotta da luce rossa (con lunghezza d'onda intorno a 660 nm) ed è inibita da luce del lontano rosso avente lunghezza d'onda intorno a 730 nm.

Quest'uniformità di comportamento è dovuta alla presenza di un medesimo fotorecettore per tutti i tipi di fotomorfogenesi: il fitocromo. Il fitocromo è una proteina avente un'unità tetrapirrolica a catena aperta come cromoforo (vedi Fig.16). Quando la pianta è in assenza di luce, il fitocromo è nella forma  $P_r$ . Se  $P_r$  assorbe radiazione rossa, isomerizza nell'isomero  $P_{fr}$ . La forma  $P_{fr}$  ha un massimo d'assorbimento a 730 nm. Pertanto se la pianta è irradiata con luce appartenente al lontano rosso,  $P_{fr}$  si riconverte in  $P_r$ . La variazione strutturale che il cromoforo subisce nel passare da  $P_r$  a  $P_{fr}$ , induce variazioni conformazionali della proteina che lo include. In tal modo cambiano le proprietà leganti dell'apoproteina e quindi le sue capacità di espletare funzioni specifiche, che si traducono, per mezzo di una cascata d'eventi, in specifiche risposte morfogenetiche.

Le piante sono anche in grado di orientarsi verso la sorgente di luce per massimizzare la cattura dell'energia solare a fini fotosintetici. Tale attitudine è detta fototropismo.<sup>26</sup> Il fototropismo è regolato da una flavoproteina: la fototropina. Essa possiede una flavina come gruppo prostetico che è sensibile alla luce blu. Dopo l'assorbimento di radiazione, la flavina induce la produzione di specifici ormoni, le auxine, le quali si accumulano nelle cellule che si trovano dalla parte opposta rispetto alla posizione della sorgente luminosa. Le auxine provocano un allungamento delle cellule in cui si accumulano e quindi la pianta si piega verso la luce.



**Fig. 16.** Il fitocromo può sussistere nella forma strutturale  $P_r$ , che ha un massimo d'assorbimento a 660 nm, oppure nella forma  $P_{fr}$ , che ha un massimo d'assorbimento a 730 nm

### 3.b.4 Orientamento temporale degli esseri viventi

Molti processi fisiologici degli organismi viventi, come la regolazione della temperatura corporea e la produzione d'ormoni, sono periodici, cioè sono sotto il controllo d'orologi biologici interni. Questi orologi interni tendono a sincronizzarsi con il ciclo esterno giorno-notte, che ha un periodo di ventiquattro ore. La sincronizzazione avviene per mezzo di specifici fotorecettori proteici: i criptocromi e la melanopsina.<sup>27,28</sup> La melanopsina possiede un solo cromoforo il quale consiste in un isomero del retinale, come nella rodopsina (vedi paragrafo 3.b.1). I criptocromi, invece, contengono due cromofori: una flavina e una pterina. La pterina funge da antenna, mentre la flavina da donatore elettronico, come nella fotoliasi. A differenza della fotoliasi, la quale svolge un'azione enzimatica nella riparazione dei danni al DNA provocati dai raggi UV (vedi paragrafo 3.a.3), i criptocromi interagiscono con specifiche proteine presenti nel nucleo delle cellule inducendo l'attivazione o l'inibizione di specifici geni responsabili di risposte fisiologiche periodiche. Nei mammiferi e quindi anche nell'uomo, i criptocromi e la melanopsina sono localizzati negli occhi come i fotorecettori che presenziano la visione. Tuttavia essi non sono presenti nei coni e nei bastoncelli, ma nelle altre cellule neuronali presenti sulla retina. Mentre coni e bastoncelli inviano il segnale luminoso percepito dall'esterno, alla corteccia visiva attraverso il nervo ottico, le informazioni acquisite dai criptocromi e dalla melanopsina vengono trasmesse ad una coppia di densi clusters neuronici, detti nucleo suprachiasmatico, situati nell'ipotalamo.

### 4. Conclusioni

Questa rassegna dimostra come il sole sia stato importante ai fini della comparsa della vita sul pianeta terra e come sia tuttora essenziale per il sostentamento d'ogni essere vivente. Se il sole non irraggiasse più la sua energia, cesserebbero tutti i processi vitali che direttamente o indirettamente dipendono dalla radiazione solare. Tutti i processi vitali che necessitano direttamente dell'energia solare per poter essere attivati, dispongono di una proteina fotorecettrice come elemento finalizzato all'assorbimento dei fotoni provenienti dal sole. L'assorbimento della radiazione avviene ad opera del gruppo prostetico, cioè una molecola organica o organometallica, incluso in un involucro proteico. La molecola organica o organometallica, in seguito all'assorbimento di un fotone, cambia le proprie proprietà elettroniche-strutturali. Essa dà, quindi, vita a

reazioni monomolecolari di isomerizzazione geometrica od a reazioni bimolecolari ossidoriduttive o di trasferimento di energia le quali hanno un effetto allosterico sull'apoproteina: essa, cioè, subisce un cambiamento conformazionale. A ciò fa seguito una cascata d'eventi molecolari che trasducono l'energia dei fotoni solari in energia elettro-chimica o in informazione, qualora la proteina fotorecettrice presenzia una funzione d'orientamento spaziale o temporale dell'essere vivente che la possiede. Quest'estrema funzionalità è resa possibile dall'armoniosa complessità strutturale e funzionale che costituisce una delle peculiarità d'ogni essere vivente.

### Riferimenti e note

1. B. Accordi, E. L. Palmieri, Il globo terrestre e la sua evoluzione, Zanichelli, Bologna, 1991.
2. Da notare che non vi era  $O_2$  e quindi neanche ozono ad esercitare un'azione schermante nei confronti dei raggi UV a più alta energia.
3. Si ricordi l'esperienza di Miller e Urey nella quale una miscela d'acqua bollente, metano, idrogeno ed ammoniaca sottoposta all'azione di raggi UV e scariche elettriche, diede vita ad amminoacidi.
4. Alcuni esponenti di questa teoria sono Orgel, Morowitz e de Duve.
5. L. B. Halstead, Alla ricerca del passato, DeAgostini, Novara, 1984.
6. I procarioti sono organismi il cui corredo genetico costituito dall'acido deossiribonucleico (DNA) non è racchiuso in un nucleo all'interno della cellula.
7. Esistono, tuttora, nelle sorgenti calde d'origine vulcanica, batteri fotosintetici che vengono avvelenati da ossigeno e che producono carboidrati (da cui ricavano energia per fermentazione) attraverso una foto-decomposizione d'acido solfidrico.
8. Numerosi dati molecolari sembrano confermare la bontà della teoria simbiotica anche per altre strutture subcellulari, ad esempio per i cloroplasti (organuli di cellule vegetali nelle quali avviene la fotosintesi). Tra l'altro, forme d'associazione tra organismi differenti sono osservabili anche nella nostra era: un classico esempio è costituito dai licheni (che risultano dalla simbiosi di un fungo con un'alga).
9. Per tali organismi la dipendenza dall'energia solare è per lo più indiretta.
10. Un'introduzione alla fotosintesi con interessanti prospettive nella ricerca sulla fotosintesi artificiale si trova nel sito web <http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/education/photointro.html> e nell'articolo W. Vermaas, The World & I, 1998, 158.



11. Nei batteri verdi sono disposti in sacchetti.
12. 1 ps corrisponde a  $10^{-12}$  secondi.
13. Anabolismo: metabolismo costruttivo. Generalmente nell'anabolismo piccole molecole precursori sono assemblate in molecole organiche più grandi.
14. Catabolismo: metabolismo distruttivo. In genere nel catabolismo molecole organiche più grandi sono decomposte in costituenti più piccoli.
15. Nel sito <http://www.biologie.uni-osnabrueck.de/biophysik/Feniouk/FAQ.html> vi sono dettagliate informazioni riguardanti l'ATP-sintasi fornite da B. Feniouk, del Dip. di Biologia dell'Università di Osnabrueck (Germania), il quale invita anche ad inviare quesiti sull'argomento.
16. L. Stryer, Biochimica, Zanichelli, Bologna, 1996.
17. M. Kolbe, H. Besir, L. O. Essen, D. Oesterhelt, Science, 2000, 288, 1390.
18. I raggi UV che raggiungono la superficie terrestre hanno lunghezze d'onda comprese tra 290 e 380 nm, cioè consistono di raggi UV-B (compresi tra 290 e 320 nm) e raggi UV-A (compresi tra 320 e 380 nm).
19. N. G. Jablonski, G. Chaplin, Le Scienze, 2002, 412, 59.
20. D. H. Hubel, Occhio, cervello e visione, Zanichelli, Bologna, 1998.
21. Q. Wang, R. W. Schoenlein, L. A. Peteanu, R. A. Mathies, C. V. Shank, Science, 1994, 266, 422.
22. Una resa di reazione pari a  $\Phi=0.67$  implica che il 67 % dei fotoni, assorbiti dalle molecole di 11-*cis* retinale, è utilizzato per dare il prodotto di reazione retinale tutto - *trans*.
23. J. Nathans, Le Scienze Dossier, 2001, 9, 62.
24. A. Sgarbossa, G. Checcucci, F. Lenci, Photochem. Photobiol. Sci., 2002, 1, 459.
25. H. Duerr, H. Bouas-Laurent, Photochromism. Molecules and Systems, Elsevier, Amsterdam, 1990.
26. K. Sakamoto, W. R. Briggs, The Plant Cell, 2002, 14, 1723.
27. M. Menaker, Science, 2003, 299, 213.
28. R. G. Foster, Nature, 2005, 433, 698.

