

# PRODURRE ENERGIA DALLA FOTOSINTESI

Nuovi studi chiariscono i meccanismi che regolano l'assorbimento dell'energia solare nelle piante e aprono la strada ai fotobioreattori

ROBERTO BASSI

**L**A FOTOSINTESI È UNO DEI PROCESSI FONDAMENTALI per la vita sul nostro pianeta, forse il più essenziale. Infatti, la sua capacità di liberare ossigeno gassoso e produrre biomassa a partire da acqua e anidride carbonica, utilizzando l'energia derivante dalla luce solare, è l'unico meccanismo che introduce energia nella biosfera. Ad eccezione dei batteri chemolitotrofi, che sfruttano l'energia associata allo stato di riduzione di sostanze minerali emesse dai vulcani nelle profondità marine, la stragrande maggioranza dell'energia dei viventi deriva dalla fotosintesi. La comparsa della fotosintesi ossigenica, circa 2,5 miliardi di anni fa, ha modificato completamente l'atmosfera terrestre: l'accumulo dell'ossigeno liberato dalla fotolisi dell'acqua ha permesso l'evoluzione della respirazione e la colonizzazione delle terre emerse da parte degli organismi viventi. Negli organismi eucarioti (piante ed alghe), il processo fotosintetico avviene a livello di un particolare organello cellulare, il cloroplasto, e si compone di due fasi. La prima, detta «luminosa», in cui l'energia solare è utilizzata direttamente per sintetizzare molecole ad alto contenuto energetico (ATP e NADPH), costituisce il vero tratto distintivo degli organismi autotrofi, la loro capacità di convertire l'energia elettromagnetica della luce in energia chimica. La seconda consiste nella sintesi di molecole organiche utilizzando ATP e NADPH e usa dei meccanismi comuni anche agli organismi eterotrofi (animali, funghi, batteri). Quest'ultima fase è detta «oscura» in quanto può avvenire anche al buio, nonostante la maggior parte delle piante operi entrambe le fasi contemporaneamente durante il giorno.

L'originalità del processo fotosintetico rispetto al resto delle reazioni biochimiche che avvengono nei viventi consiste nel fondere in un'unica catena di eventi la luce e le reazioni metaboliche cellulari. La difficoltà risiede nel fatto che le reazioni biochimiche più rapide sono catalizzate dagli enzimi in tempi brevi (frazioni di millisecondi,  $10^{-3}$  sec), ma lentissimi se comparati a quelli impiegati dalla luce per attraversare una cellula, che sono nell'ordine dei femtosecondi ( $10^{-15}$  sec). Il risultato di queste diverse scale temporali è che i fotoni abbandonano la cellula prima che qualsiasi reazione biochimica abbia la possibilità di sfruttare la loro energia.

La fotosintesi procede, quindi, per tappe in cui la stabilità (intesa come durata di vita) degli stati molecolari a cui l'energia è associata risulta progressivamente aumentata, fino a raggiungere tempi com-



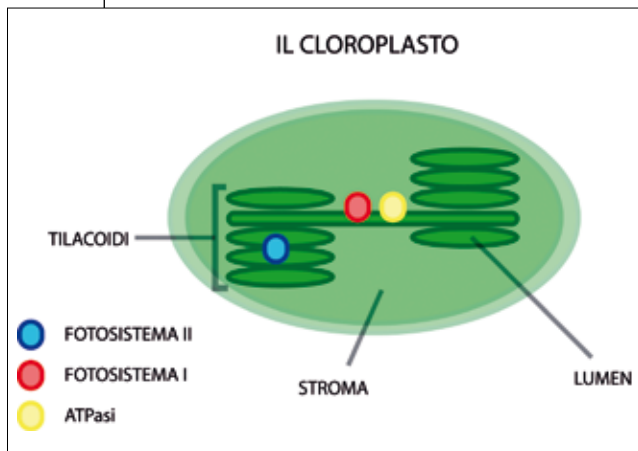
CORTESIA OREGON STATE UNIVERSITY

Un bioreattore sperimentale dell'università dell'Oregon dove vengono fatte crescere diverse specie di alghe per la produzione di olio da utilizzare come biodiesel.

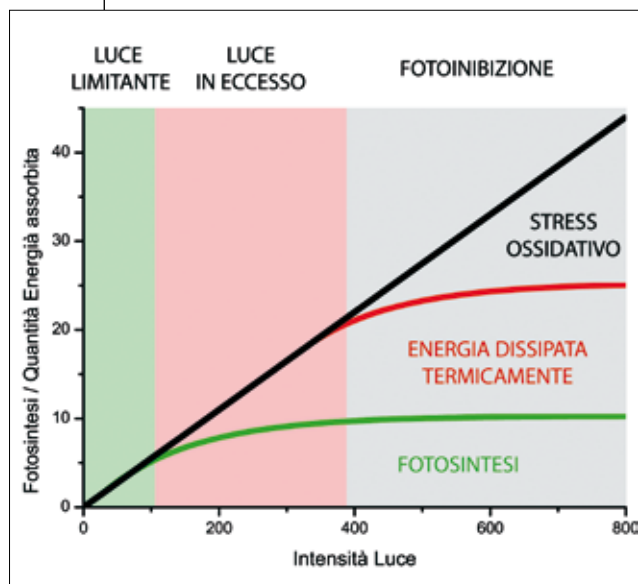
parabili a quelli delle reazioni biochimiche. La prima tappa consiste nell'assorbimento dei fotoni da parte di pigmenti, clorofille e carotenoidi, in cui l'energia del fotone porta alla formazione di uno stato elettronico eccitato, stabile tra 1 e 6 nanosecondi ( $10^{-9}$  sec). Il risultato è che l'energia della luce viene fermata, associandola alla singola molecola di clorofilla, per questo tempo. Le clorofille all'interno del cloroplasto si trovano coordinate a dei complessi proteici, detti fotosistemi, formati da 15-20 polipeptidi diversi e 200-300 molecole di clorofilla. I diversi pigmenti nei fotosistemi sono in grado di trasferire l'energia degli stati eccitati (eccitoni) tra di loro. In questo

modo, l'energia viene immagazzinata in un singolo fotosistema per tempi relativamente lunghi, centinaia di microsecondi ( $10^{-6}$  sec), finché non è utilizzata per le reazioni di trasporto elettronico che terminano con la riduzione del  $\text{NADPH}^+$  a  $\text{NADPH}$ , una molecola abbastanza stabile da essere accoppiata a reazioni biochimiche.

Gli elettroni utilizzati in questa reazione provengono dall'acqua, una molecola molto abbondante nella terra ma un cattivo donatore di elettroni. Infatti, il potenziale di ossidoriduzione della coppia acqua ( $\text{H}_2\text{O}$ )/ossigeno ( $\text{O}_2$ ) è molto più elevato rispetto a quello della coppia  $\text{NADPH}^+/\text{NADPH}$ , e ciò rende sfavorevole



Tutte le reazioni della fotosintesi avvengono all'interno del cloroplasto, un organello delle cellule vegetali. All'interno del cloroplasto esiste un sistema di membrane, chiamate tilacoidi, che separano due spazi, lo stroma ed il lumen. La fase luminosa della fotosintesi coinvolge diversi complessi multiproteici presenti all'interno della membrana dei tilacoidi, tra i quali i due fotosistemi I e II e l'ATPasi. Grazie alla loro attività l'energia luminosa viene utilizzata per trasportare elettroni dall'acqua al  $\text{NADP}^+$  e per trasportare protoni dallo stroma al lumen, formando un gradiente elettrochimico che viene poi sfruttato dall'ATPasi per la sintesi di ATP.



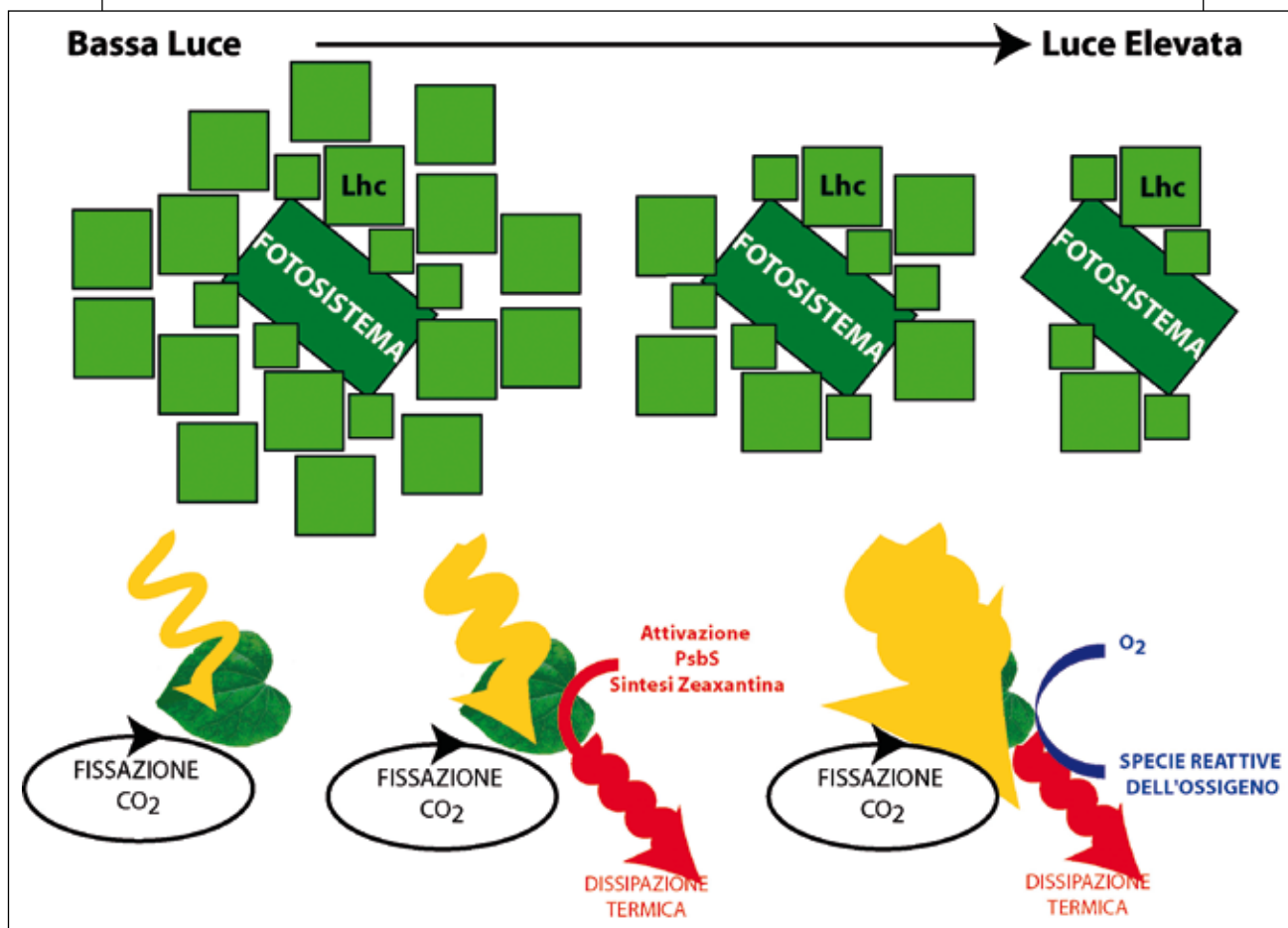
In condizioni di luce limitante la fotosintesi è direttamente proporzionale alla quantità di luce assorbita. Quando la luce assorbita supera la capacità di fissazione, si attivano dei meccanismi che dissipano termicamente l'energia in eccesso. In caso questi meccanismi non siano sufficienti si genera stress ossidativo, formazione di specie reattive dell'ossigeno e danni cellulari (fotoinibizione).

il passaggio degli elettroni dall'acqua al  $\text{NADPH}^+$ .

Questa difficoltà viene superata con l'intermediazione di un composto del manganese, il quale cede elettroni al fotosistema II e accumula quattro cariche positive, che nell'insieme gli conferiscono un potenziale redox sufficiente a scindere l'acqua nei suoi componenti,  $\text{O}_2$ , protoni ( $\text{H}^+$ ) ed elettroni ( $e^-$ ), ognuno dei quali ha un ruolo essenziale nella conservazione dell'energia. Gli elettroni vengono così avviati alla catena di trasporto elettronico; tuttavia, l'energia di un fotone di luce visibile non è sufficiente a promuovere l'elettrone al potenziale del  $\text{NADPH}^+$ . Per raggiungerlo è necessario l'assorbimento di un secondo fotone da parte del fotosistema I, e questa foto-reazione costituisce il secondo stadio di «propulsione» dell'elettrone verso il  $\text{NADPH}^+$ . I protoni, invece, si accumulano in un serbatoio, il lumen del cloroplasto, determinando un notevole calo del pH e la formazione di un gradiente protonico rispetto all'esterno, che viene utilizzato dall'enzima ATPasi per la sintesi dell'ATP (figura a lato).

L'ultimo prodotto della reazione fotosintetica è l'ossigeno. Quest'ultimo rappresentava un prodotto di scarto per l'antenato degli attuali batteri azzurri, il primo organismo in grado di usare l'acqua come donatore di elettroni. Col suo progressivo accumulo, l' $\text{O}_2$  è diventato un fattore selettivo per tutti gli organismi, fotosintetici e non. Ma, se da un lato esso è stato il motore che ha spinto l'evoluzione verso la respirazione e la vita pluricellulare e poi terrestre, dall'altro, questo elemento non ha mai cessato di essere tossico per la fotosintesi che ha evoluto meccanismi raffinati per evitarne o limitarne gli effetti nocivi. Infatti, l' $\text{O}_2$  è un ottimo accettore di elettroni e può essere facilmente ridotto dai fotosistemi, che trasportano un elettrone alla volta per ciascun fotone assorbito. Purtroppo, fra le varie forme di ossigeno, solo quella molecolare ( $\text{O}_2$ ) e l'acqua, che ha 4 elettroni in più, sono relativamente stabili, mentre gli stati redox intermedi, risultanti dalla riduzione dell'ossigeno con 1, 2 o 3 elettroni, sono instabili e molto dannosi per la materia biologica. Queste molecole sono nel loro complesso denominate Ros (specie reattive dell'ossigeno), e tra di loro ritroviamo il perossido d'idrogeno (più noto come acqua ossigenata, un comune disinfettante), lo ione superossido e l'ossigeno singoletto.

Ma c'è di peggio: il trasporto fotosintetico di elettroni viene alimentato dagli stati eccitati della clorofilla, come detto sopra, e uno di questi stati - quello di tripletto - reagisce facilmente con l'ossigeno molecolare a dare ossigeno singoletto. Quindi, l'aumento della luce disponibile porta a un aumen-



Regolazione della fotosintesi in risposta alle condizioni ambientali. A lungo termine le piante rispondono alla bassa luce incrementando l'efficienza di assorbimento della luce tramite accumulo di proteine (Lhc), che la assorbono e trasferiscono l'energia ai fotosistemi. In condizioni di luce elevata, viceversa, l'accumulo di queste proteine è ridotto. A più breve termine, esistono delle risposte che, in pochi secondi, attivano la dissipazione dell'energia in eccesso come calore, per evitare la formazione di specie reattive dell'ossigeno.

to della produttività solo se la catena di trasporto elettronico e i fotosistemi che la alimentano sono in grado di utilizzare completamente gli stati eccitati della clorofilla per la sintesi di ATP e NADPH. Se restano degli stati eccitati inutilizzati, il loro accumulo ha l'effetto opposto: i fotosistemi saranno danneggiati e la resa in biomassa diminuirà. Questo fenomeno è noto come foto-inibizione.

A causa di questa contraddizione tra il loro essere produttori di ossigeno e il subirne gli effetti negativi, gli organismi fotosintetici hanno un rapporto complesso con la luce, la cui quantità non è quasi mai ottimale. Ciò può essere facilmente apprezzato analizzando l'andamento della fotosintesi in funzione dell'intensità della luce incidente. Quando la luce è bassa, la quantità di energia assorbita dai complessi fotosintetici risulta limitante per le reazioni di fissazione dell'anidride carbonica: una maggiore efficienza di assorbimento in queste condizioni cor-

risponde a un aumento di efficienza della fotosintesi. Quando invece la radiazione incidente è più elevata, altre tappe, a valle dell'assorbimento, diventano limitanti e l'accumulo di molecole di clorofilla allo stato eccitato diventa foto-inibitorio. Per evitare tale danno, le piante dissipano l'energia in eccesso in modo innocuo come calore, ma la stessa capacità di dissipazione è limitata e alzando ulteriormente la luce, gli apparati fotosintetici vengono inesorabilmente distrutti.

La fotoprotezione è costituita da molteplici risposte che richiedono tempi diversi per la loro attivazione. Esistono risposte a lungo termine, che adattano la struttura del cloroplasto alle condizioni medie di crescita dell'organismo sul lungo periodo. Ad esempio, quando le piante si trovano in condizioni di luce molto bassa, possono aumentare la loro capacità di assorbire luce sintetizzando le proteine-antenna, chiamate Lhc (*Light harvesting complexes*, ossia com-

plessi per la raccolta della luce), le quali aumentano l'efficienza di assorbimento della luce e trasferiscono l'energia catturata ai fotosistemi. Al contrario, se la luce è in eccesso e causa sovraeccitazione e stress ossidativo, le proteine-antenna vengono degradate, diminuendo pertanto il numero di fotoni assorbiti per fotosistema nell'unità di tempo. Tale meccanismo richiede la regolazione della trascrizione e della traduzione dei geni codificanti per queste proteine e necessita di diversi giorni per essere attivato. Il risultato è che una pianta può adattarsi perfettamente a qualsiasi condizione di luce costante ed essere molto efficiente, purché abbia a disposizione qualche giorno di tempo per l'adattamento. Purtroppo, questa possibilità non esiste in natura: ogni giorno la luce è bassa all'alba e al tramonto, mentre è alta nelle ore centrali della giornata. Variazioni ancora più rapide avvengono col passaggio di una nuvola di fronte al sole o quando le fronde sovrastanti sono mosse dal vento. Nessun processo di sintesi o degradazione proteica può essere così veloce e, in ogni caso, degradare le antenne e ri-sintetizzarle dopo poche ore o addirittura minuti sarebbe troppo dispendioso.

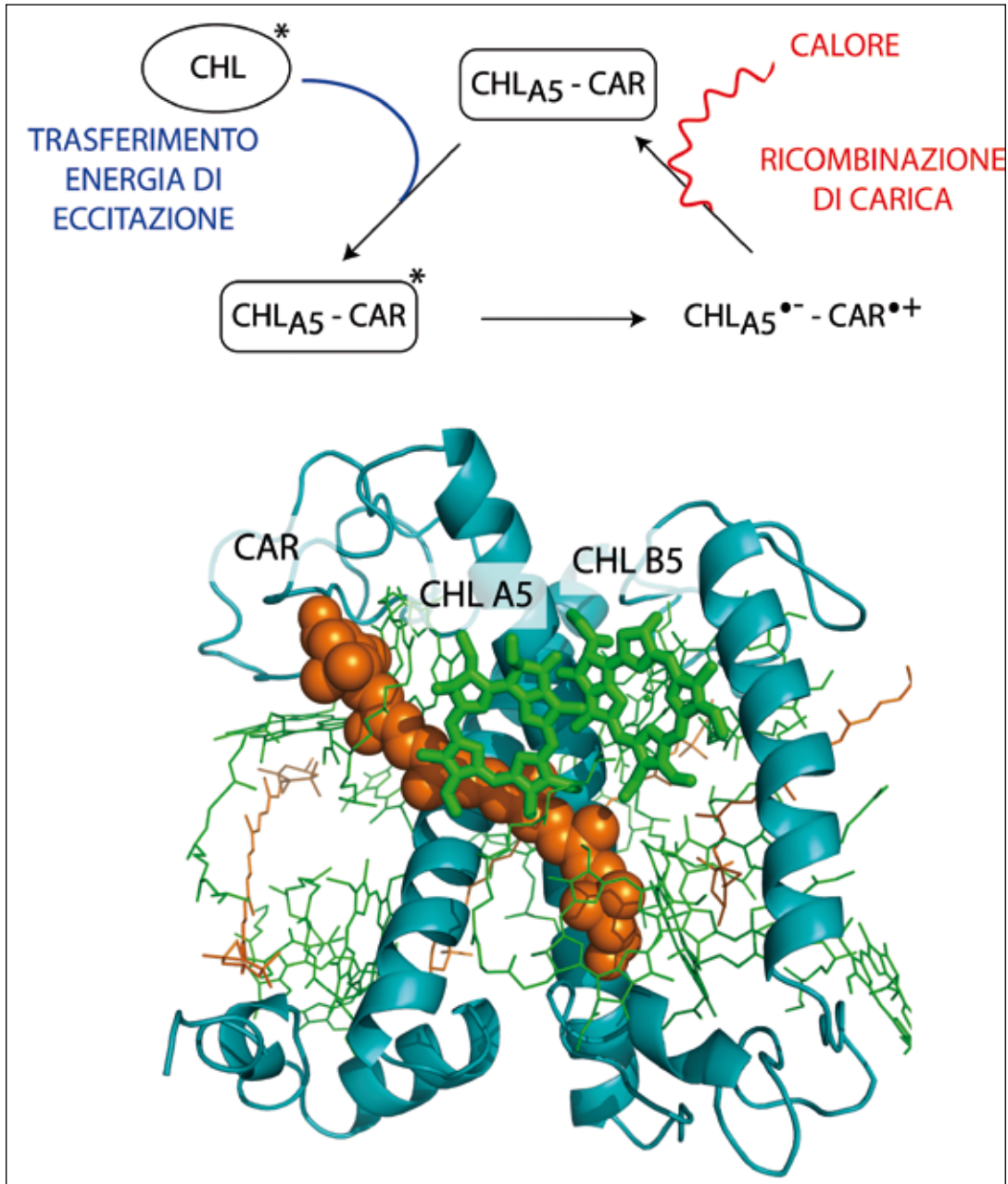
Se le antenne non possono essere distrutte, allora la luce sarà comunque assorbita, anche quando non ce n'è bisogno. L'unica opzione restante è quella di dissipare l'energia in maniera non dannosa, ad esempio sotto forma di calore. I meccanismi che attuano questa funzione possono essere attivati in pochi minuti e di fatto modulano l'efficienza con cui l'energia assorbita dalle proteine-antenna viene poi utilizzata dai fotosistemi. Nelle condizioni in cui la luce è così bassa da limitare la crescita, l'efficienza è massima, mentre in eccesso di luce l'energia è dissipata in un fenomeno denominato *non photochemical quenching* (NPQ), ovvero dissipazione non radiativa dell'energia. Il nome del processo deriva dal modo più comune di misura, sia della fotosintesi sia della dissipazione termica, che consiste nel rilevare la diminuzione di fluorescenza della clorofilla. La differenza tra i due processi è che mentre il primo dà origine a reazioni chimiche (trasporto di elettroni, sintesi di nuove molecole), il secondo produce solo calore ed è quindi non-fotochimico. La capacità di attivare il NPQ si è rivelata particolarmente importante nelle piante che vivono in ambiente terrestre, dove lo stress ossidativo è più forte rispetto all'ambiente acquatico: nell'aria c'è più luce, una minore disponibilità di anidride carbonica e la diffusione dell'ossigeno è maggiore.

Negli ultimi due anni si sono rese disponibili le sequenze dei genomi di diverse specie di alghe e di un muschio, *Physcomitrella patens*, che è considerato fra gli organismi più antichi ad aver colonizzato

le terre emerse. È stato così possibile comparare la composizione di questi genomi con quelli di alcune piante superiori disponibili già da qualche anno. Alcuni geni coinvolti nel meccanismo della dissipazione termica si sono differenziati in concomitanza con la colonizzazione dell'ambiente terrestre, suggerendo un loro ruolo cruciale nell'adattamento alle nuove condizioni ambientali. È il caso della proteina PsbS, indispensabile per la dissipazione termica nelle piante, ma non espressa nelle alghe unicellulari. Proprio questa proteina è stata a lungo ritenuta il sito in cui è catalizzata la reazione di dissipazione termica. Studi più approfonditi hanno poi rivelato come PsbS sia invece un sensore di pH, attivato dal trasporto di protoni nel lumen ad alta luce, come recentemente dimostrato. La vera e propria reazione di dissipazione avviene invece all'interno di alcune proteine-antenna, le stesse che raccolgono la luce solare. Le proteine Lhc hanno quindi una doppia funzione: una di raccolta della luce, preponderante in condizione di luce limitante, e una di dissipazione termica, a luce alta. Questa doppia funzione è resa possibile dalla loro capacità di assumere due conformazioni distinte a seconda delle condizioni, e il passaggio dall'una all'altra è indotto dal sensore PsbS.

Come spesso accade nel caso di meccanismi particolarmente cruciali, il controllo della dissipazione termica è doppio. Esiste infatti una seconda proteina fondamentale, la VDE (violaxantina de-epossidasi), responsabile della sintesi del carotenoide zeaxantina. Questa molecola è sintetizzata in condizioni di eccesso di luce e si lega alle proteine Lhc fungendo da modulatore allosterico e amplificando di 3-4 volte l'effetto dell'attivazione da PsbS.

Il meccanismo fondamentale del NPQ è stato oggetto di studio per almeno quarant'anni durante i quali sono stati pubblicati centinaia di articoli con le ipotesi più diverse. Fisici, chimici e biologi sono stati affascinati dalla possibilità che gli stessi pigmenti fotosintetici, clorofille e carotenoidi, in alcune condizioni fossero in grado di utilizzare la luce in modo efficiente, e, un minuto dopo, di dissipare gran parte dell'energia in calore. Solo negli ultimi tre anni è stata imboccata la via risolutiva. Delle due conformazioni in cui si possono trovare le proteine Lhc, quella indotta dall'attivazione di PsbS consente la formazione di una specie chimica transitoria: il radicale cationico di un carotenoide. Questa specie si forma ricevendo l'energia della clorofilla eccitata in pochi picosecondi ( $10^{-12}$  sec) e decade rapidamente dissipando calore. Questo processo è schematizzato nella figura 4: l'interazione tra una clorofilla allo stato eccitato e un carotenoide porta alla formazione di due



Meccanismo molecolare della dissipazione termica dell'energia in eccesso. Nelle condizioni in cui le piante possiedono un eccesso di energia assorbita si attiva un meccanismo di dissipazione sotto forma di calore. Grazie all'interazione di una molecola di Chl con un carotenoide si formano due specie radicaliche. Poi, attraverso una ricombinazione di carica queste ritornano allo stato iniziale. La reazione ha quindi l'unico effetto di dissipare l'energia termicamente. Tramite un'analisi mutazionale è stato identificato il sito responsabile di questa reazione in alcune molecole di clorofilla e carotenoidi legate in siti peculiari all'interno delle proteine-antenna.

specie radicaliche, una clorofilla carica negativamente (*chl*<sup>-</sup>) e un carotenoide con una carica positiva (*car*<sup>+</sup>). Queste specie ritornano poi allo stato neutro tramite un processo di ricombinazione di carica, grazie al quale entrambe le molecole ritornano al loro stato iniziale. La reazione non ha quindi nessun prodotto netto e l'unico effetto è la dissipazione di energia

come calore. Il chiarimento del processo ha richiesto la collaborazione tra i ricercatori del laboratorio di fotosintesi dell'Università di Verona e quelli dell'Istituto di Chimica-Fisica dell'università della California a Berkeley, diretti dal Prof. G. Fleming, un pioniere nelle misure di eventi ultra-rapidi con il laser. Clonando tutti i geni Lhc e riproducendo in vitro i diversi com-

CRESCITA IN CONDIZIONI DI LUCE LIMITANTE

Dissipazione Termica  
costitutivamente  
attivata



Piante Controllo



Piante Incapaci di attivare  
Dissipazione Termica



Importanza della regolazione dei meccanismi di dissipazione termica. Una regolazione efficiente dei meccanismi di dissipazione termica dell'energia è fondamentale per la crescita ottimale. Questo si vede crescendo dei mutanti di *Arabidopsis thaliana* (una pianta modello) in cui questi processi sono alterati in condizione di luce limitante. Un mutante in cui una componente della dissipazione termica è costantemente attivata (mutante *npq2* che accumula zeaxantina, a sinistra) mostra una crescita ridotta rispetto al controllo. Un mutante che invece è incapace di attivare un'altra componente della dissipazione (*npq4*, privo della proteina PsbS, a destra) a parità di condizioni, cresce più rapidamente.

plessi proteina-pigmento si è potuto identificare quali fra queste producessero il radicale cationico. Solo tre delle proteine Lhc, quelle codificate dai geni *lhcb4*, *lhcb5* e *lhcb6*, sono in grado di catalizzare la reazione dissipativa. In un lavoro recentemente pubblicato su *Science*, inoltre, è stata chiarita l'architettura della reazione, che nella proteina *Lhcb4* viene catalizzata da due molecole di clorofilla vicine tra loro (indicate come A5 e B5). Queste entrano in risonanza quando sono eccitate dalla luce e diventano capaci di accettare transitoriamente l'elettrone da una vicina molecola di carotenoide. La descrizione di questo processo sottolinea ancora una volta come le catene aminoacidiche delle proteine abbiano un ruolo fondamentale nel modulare le proprietà fisico-chimiche dei pigmenti.

Il sogno di tutti i botanici e fisiologi vegetali è sempre stato quello di migliorare il rendimento della fotosintesi per aumentare la massa dei raccolti o, più recentemente, per produrre biocarburanti, ma il rendimento energetico delle colture rimane desolatamente basso. Le più produttive tra le piante coltivate riescono a trasformare in biomassa meno dell'1% dell'energia incidente. Le alghe, grazie al loro ciclo di sviluppo più rapido, vanno un po' meglio ma arrivano al massimo al 5-8%. La ragione principale del basso rendimento è la dissipazione termica; le piante

sono infatti iper-sensibili rispetto alla possibilità di ricevere troppa luce e attivano la dissipazione termica con largo anticipo. Le dimensioni dell'impatto che questi processi possono avere sulla crescita delle piante è stato dimostrato analizzando dei mutanti specifici. Un mutante con alcune vie di dissipazione termica costantemente attivate (mutante *npq2*, che accumula zeaxantina) in condizioni di luce limitante cresce meno del controllo. Al contrario, piante prive della proteina PsbS (*npq4*), che non sono in grado di attivare efficacemente i meccanismi di dissipazione termica, crescono più del WT. Questa osservazione fu la prima ad indicare che l'efficienza della fotosintesi potesse essere aumentata. In condizioni naturali in cui l'illuminazione cambia frequentemente ci sono, ovviamente, delle controindicazioni, come suggerito dalla riduzione delle probabilità di sopravvivenza nei mutanti bloccati nella dissipazione termica. In condizioni controllate, però, come quelle di una serra o di un fotobioreattore, il rendimento è migliore. Le alghe sembrano essere il caso più favorevole dato che in acqua le condizioni sono molto più costanti in termini di temperatura, disponibilità di CO<sub>2</sub> e nutrienti, e intensità di luce. Poiché alcune di esse producono grandi quantità di oli (da cui si ricava il bio-diesel) o di idrogeno, la prospettiva di ottenere alte produt-

tività nelle condizioni controllate di foto-bioreattori chiusi appare molto realistica. Mentre le piante crescono bene solo a concentrazioni di CO<sub>2</sub> piuttosto basse, le alghe crescono in proporzione alla CO<sub>2</sub> disponibile fino a livelli molto alti (20-30%). Incanalare i fumi di una centrale termica in un fotobioreattore porterebbe quindi a un aumento di produttività della coltura e a una contemporanea sottrazione di CO<sub>2</sub> dall'atmosfera.

Infine, mentre la produzione di bio-combustibili da coltivazioni agrarie sottrae terreno all'agricoltura per fini alimentari e determina un incremento nel prezzo del cibo, le alghe costituiscono una filiera produttiva separata e dedicata solamente alla produzione energetica che può sfruttare anche terreni marginali non destinabili a coltivazioni per scopi alimentari.

Le coltivazioni algali possono essere utilizzate per produrre diversi composti a elevato contenuto energetico. La prospettiva di più semplice attuazione oggi appare il loro impiego per l'estrazione di lipidi e la produzione di biodiesel, visto che molte specie di alghe producono una biomassa a elevato contenuto di lipidi. Una prospettiva la cui applicazione è più lontana nel tempo è invece sfruttare la loro capacità, assente nelle piante, di produrre idrogeno. Anche se il meccanismo ha una bassa efficienza che ne limita attualmente un'applicazione su larga scala, questa prospettiva è molto interessante per il futuro a medio termine perché rappresenterebbe la soluzione ideale per risolvere i problemi energetici, permettendo la produzione di energia a partire dalle due fonti più abbondanti in natura, H<sub>2</sub>O e luce del sole. Da due anni è attivo in Italia il consorzio Idrobio che riunisce diversi laboratori (Napoli, Firenze, Roma, Padova e Verona) nello studio della produzione di idrogeno da microorganismi fotosintetici.

Affinché le coltivazioni di alghe a fini energetici prendano piede su larga scala, tuttavia, è necessario incrementarne la produttività. Uno dei fattori su cui si può intervenire è il miglioramento dell'efficienza della fotosintesi all'interno dei fotobioreattori. Una coltura algale ha difatti una distribuzione della luce molto disomogenea: le cellule presenti in superficie sono esposte a una quantità di luce molto elevata, che sono in grado di sfruttare solo in parte, mentre il resto viene dissipato termicamente. La parte più interna della coltura, invece, riceve una quantità di luce ridotta che non è in grado di sostenere un intenso metabolismo e quindi limita la crescita. Una possibilità per ridurre questo limite consiste nello sviluppare ceppi di alghe con un minore contenuto di pigmenti per cellula, ad esempio limitando l'ac-

cumulo di proteine-antenna Lhc. In questo modo le cellule in superficie assorbirebbero meno luce, limitando lo spreco di energia come calore; allo stesso tempo una maggiore quantità di luce raggiungerebbe le cellule negli strati sottostanti. Questa possibilità tuttavia deve tenere conto del duplice ruolo delle proteine Lhc descritto sopra: infatti un ceppo senza antenne si troverebbe anche incapace di attivare le risposte di fotoprotezione, provocando la morte di tutte le cellule più esposte alla luce. La possibile soluzione è un ceppo in cui la delezione delle proteine-antenna sia selettiva, riducendone la quantità totale senza alterare il contenuto di quelle specifiche proteine (come le menzionate Lhcb4) che sono fondamentali per la fotoprotezione. In questo modo si otterrebbero ceppi con ridotto accumulo di proteine-antenna e quindi di pigmenti per cellula, senza però alterare le capacità foto protettive. L'effetto sarebbe di migliorare la distribuzione della luce all'interno del fotobioreattore e di conseguenza la sua produttività. Indipendentemente dalla scelta del prodotto finale, biodiesel o idrogeno, lo studio della fotosintesi e della sua regolazione in funzione delle condizioni di luce appare perciò essenziale per incrementare la resa di questi processi.

Roberto Bassi, Università di Verona

#### Bibliografia

- Ahn TK et al., Architecture of a charge-transfer state regulating light harvesting in a plant antenna protein. *Science* 320:794-797 (2008)
- Alboresi A et al., In silico and biochemical analysis of *Physcomitrella patens* photosynthetic antenna: identification of subunits which evolved upon land adaptation. *PLoS One* 3:e2033 (2008)
- Avenson TJ et al., Zeaxanthin radical cation formation in minor light-harvesting complexes of higher plant antenna. *J.Biol. Chem.* 283:3550-3558 (2008)
- Ballottari M et al., Contrasting behavior of higher plant photosystem I and II antenna systems during acclimation. *J.Biol. Chem.* 282:8947-8958 (2007)
- Bonente G et al., Interactions between the photosystem II subunit PsbS and xanthophylls studied in vivo and in vitro. *J.Biol. Chem.* 283:8434-8445 (2008)
- Dall'Osto L et al., A Mechanism of Nonphotochemical Energy Dissipation, Independent from PsbS, Revealed by a Conformational Change in the Antenna Protein CP26. *Plant Cell* 17:1217-1232 (2005)
- Holt NE et al., Carotenoid cation formation and the regulation of photosynthetic light harvesting. *Science* 307:433-436 (2005)
- Kulheim C et al., Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. *Science* 297:91-93 (2002)
- Li XP et al., A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature* 403:391-395 (2000)