

**Università degli Studi di Padova**

**Dipartimento di Biologia**

**Corso di Laurea in Biologia**

Elaborato di Laurea

**Evoluzione dei complessi antenna negli eucarioti**

Tutor: **Dott.ssa Isabella Moro**  
Dipartimento di Biologia

Laureando: **Alessandro Rossi**

ANNO ACCADEMICO 2015/2016



## Indice

1. Introduzione .....	1
1.1 Storia evolutiva dei plastidi .....	2
1.2 I complessi antenna: struttura ed evoluzione .....	4
2. Ficobilisomi .....	4
2.1 Struttura .....	4
2.2 Distribuzione e Filogenesi.....	6
3. Superfamiglia LHC .....	6
3.1 Distribuzione e Filogenesi.....	6
4. Famiglia LHC .....	7
4.1 Distribuzione e Filogenesi.....	8
4.2 Struttura .....	9
4.3 Pigmenti .....	10
4.4 Supercomplesso PSII-LHCII.....	10
4.5 Supercomplesso PSI-LHCI .....	12
5. I complessi antenna nelle Dinophyta .....	13
6. Conclusioni .....	14
7. Bibliografia .....	14



## 1. Introduzione

I fotosistemi sono dei complessi pigmento-proteina associati alle membrane tilacoidali dei cianobatteri e dei cloroplasti degli eucarioti fotoautotrofi, il cui compito fondamentale è raccogliere energia luminosa e utilizzarla per condurre le reazioni della parte luminosa della fotosintesi.

Sono composti da un *core*, indicato come centro di reazione, inserito nella membrana tilacoidale, in cui avviene la reazione fotosintetica, e da un complesso antenna la cui funzione è quella di ampliare lo spettro di assorbimento del pigmento fotosinteticamente attivo (negli eucarioti fotosintetici esclusivamente clorofilla *a*) e di aumentare la probabilità che tali pigmenti vengano eccitati, accelerando così il processo di fotosintesi (Ballottari *et al.*, 2012) (Fig. 1).

Se la struttura del *core* dei fotosistemi negli eucarioti è rimasta pressoché immutata durante l'evoluzione, i complessi antenna sono invece cambiati in maniera sostanziale.

Due sono i tipi di antenna: i ficobilisomi e i complessi della famiglia LHC.

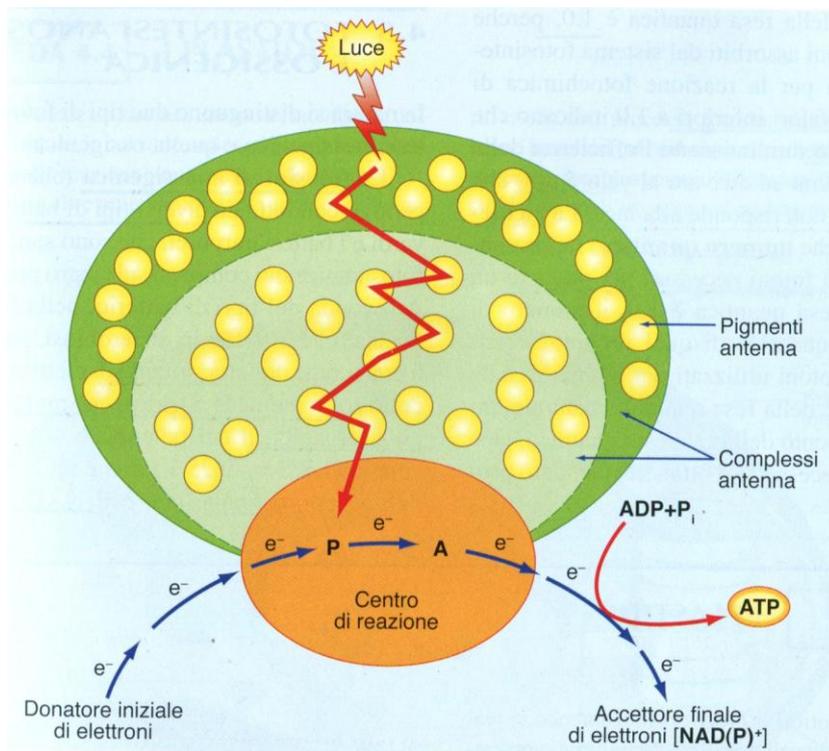


Fig. 1: Schema generale di un fotosistema, da Rascio (2014)

## 1.1 Storia evolutiva dei plastidi

La capacità di fotosintesi venne acquisita dagli eucarioti grazie a un evento di endosimbiosi, avvenuto all'incirca 1,5 miliardi di anni fa, tra un cianobatterio endosimbionte e un organismo eucariote primitivo eterotrofo e che portò alla formazione del cloroplasto, un organello semiautonoma di una cellula eucariote (Neilson e Durnford, 2010). In seguito a questo evento iniziale, indicato come endosimbiosi primaria, si svilupparono le diverse linee evolutive di eucarioti che presentano gli attuali plastidi primari, circondati da un sistema costituito da due membrane, ovvero il phylum Glaucophyta, ritenuto il taxon più basale, il phylum Rhodophyta e il phylum Chlorophyta, oltre alle piante terrestri. Successivamente i phyla Chlorophyta e Rhodophyta divennero protagonisti di eventi di endosimbiosi secondaria, in seguito ai quali si originarono i plastidi di altri taxa eucariotici. Le Chlorophyta, presumibilmente in due eventi endosimbiotici distinti, diedero origine ai plastidi delle Euglenophyta e delle Chlorarachniophyceae; le Rhodophyta, invece, portarono alla formazione dei plastidi del gruppo dei Cromalveolata, comprendente le divisioni Cryptophyta, Haptophyta, Heterokontophyta e Dinophyta, anche se l'origine monofiletica o meno di quest'ultimo gruppo è dibattuta, e gli eventi endosimbiotici secondari potrebbero essere stati più di uno (Hoffman *et al.*, 2011, Keeling, 2013, Büchel, 2015) (Fig.2).

Oltre agli eventi di acquisizione della capacità fotosintetica si aggiunse, in molte linee evolutive, la perdita di tale capacità, che non in tutti i casi si accompagnò alla perdita dei plastidi: questi vennero mantenuti in alcuni taxa in cui attualmente svolgono importanti funzioni biochimiche, oppure semplicemente come vestigia del passato. Lo studio dei plastidi criptici è complesso, tuttavia vi sono casi ben conosciuti come l'apicoplasto degli Apicomplexa (Keeling, 2010).

Da questo punto di vista si rivela particolarmente complessa la storia evolutiva delle Dinophyta: innanzitutto questo taxon include membri eterotrofi, che plausibilmente hanno perso la capacità di fotosintetizzare e con essa i plastidi, ma si è portati a pensare che in alcune linee gli organelli fotosintetici siano derivati da organismi appartenenti alle Haptophyta o alle Heterokontophyta, mediante un processo di endosimbiosi terziaria. La dinofita, *Lepidodinium viride*, per esempio, presenta un cloroplasto verde derivato da un processo di endosimbiosi secondaria seriale con un'alga verde, dopo la perdita del cloroplasto "rosso" (Watanabe *et al.* 1990).

La presenza di geni tipici della “linea verde” nel nucleo di alcune Dinophyta, in aggiunta, suggerisce una precedente endosimbiosi con un plastidio verde, successivamente perso (Büchel, 2015). Tutto ciò appare più comprensibile se si considera il fenomeno della cleptoplastia, un fenomeno nel quale un eucariote eterotrofo ne consuma uno autotrofo, conservandone però per qualche tempo il cloroplasto che viene mantenuto attivo (Tirichine e Bowler, 2011).

Un secondo evento endosimbiotico primario, infine, sembra essere avvenuto in tempi molto più recenti: un esempio di ciò è rappresentato dalla tecameba *Paulinella chromatophora*, appartenente ai Cercozoi. Questo organismo presenta degli organelli, detti appunto cromatofori, originati molto probabilmente da un cianobatterio appartenente a una linea diversa rispetto a quella che ha dato origine ai plastidi (Nowack *et al.*, 2008, Nakayama e Ishida, 2009).

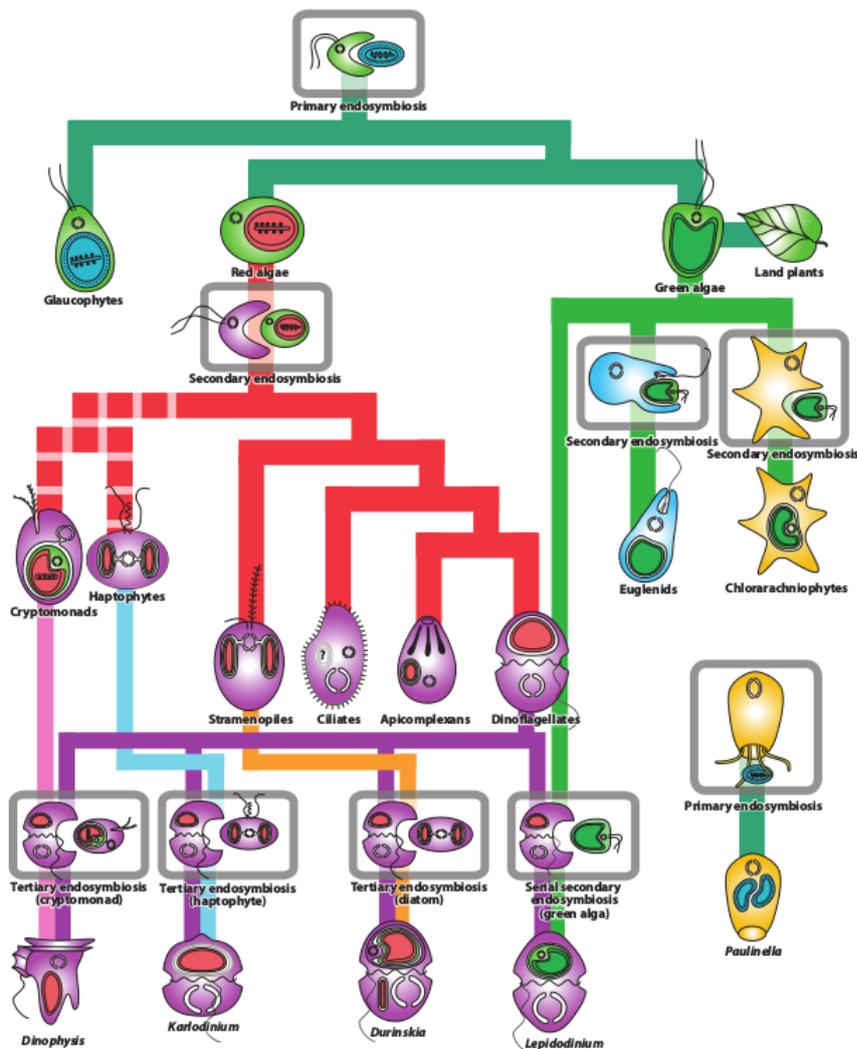


Fig. 2: Storia evolutiva dei plastidi, da Keeling (2013)

## 1.2 I complessi antenna: struttura ed evoluzione

L'acquisizione della capacità fotosintetica da parte degli eucarioti ha portato all'evoluzione di strategie di cattura della radiazione luminosa e della dissipazione dell'energia. In particolare, si è assistito alla transizione da un sistema antenna costituito da ficobilisomi nei cianobatteri a complessi antenna (LHCs) presenti sulle membrane tilacoidali, associati con ciascun fotosistema (Neilson e Durnford, 2010).

Data la mancanza di LHCs nei cianobatteri, si presume che questi complessi siano comparsi nei primi organismi fotosintetici eucarioti e si siano diversificati per giustificare differenti tipi di proteine LHC con funzioni uniche e la capacità di legare pigmenti (Wolfe *et al.*, 1994).

## 2. Ficobilisomi

I ficobilisomi (PBS) sono dei complessi antenna supramolecolari (7-15 MDa) formati da cromoproteine idrofiliche, dette ficobiliproteine (PBP), e da varie proteine *linker*, che presentano ruoli strutturali e di trasferimento dell'energia. I ficobilisomi sono i complessi antenna del fotosistema secondo (PSII) nei cianobatteri, nelle Glaucofite e nelle alghe rosse, soppiantati in questo ruolo nelle altre linee eucariotiche dalla famiglia LHC (Watanabe e Ikeuchi, 2013).

Le ficobiliproteine si distinguono in ficoeritrine (PE), ficocianine (PC) e alloficocianine (AP); sono legate covalentemente a dei tetrapirroli lineari (biline) che costituiscono i cromofori. La PE è legata al cromoforo ficoeritrobilina (PEB), le altre due ficobiliproteine alla ficocianobilina (PCB). In alcune specie si presentano i cromofori ficoviolobilina (PVB) e ficourobilina (PUB), rispettivamente isomeri di PE e PC (Watanabe e Ikeuchi, 2013).

Le ficobiliproteine assorbono la luce nella banda di 450-670 nm.

### 2.1 Struttura

La struttura dei PBS consiste in diversi cilindri che si dipartono da un complesso centrale, detto *core*, che è associato al PSII; i cilindri sono formati da dischi, ognuno un esamero o trimero di PBP, collegati tra di loro mediante delle proteine

*linker* centrali. Il numero e la disposizione dei cilindri dipendono dalla struttura del *core*, solitamente sono sei o otto.

Anche il *core* è formato da cilindri, solitamente due, tre o cinque, composti ognuno da due o quattro dischi di esameri di PBP. Il *core* è assicurato alla membrana tilacoidale mediante altre proteine *linker*.

Ogni PBP è a sua volta un eterodimero composto da una subunità  $\alpha$  e una subunità  $\beta$ ; i cromofori possono essere legati da entrambe le subunità, e ogni eterodimero lega in totale da 1 a 3 molecole di cromoforo. Anche alcune proteine *linker* sono legate covalentemente a un cromoforo; sono dette subunità  $\gamma$ , e non sono imparentate con le subunità  $\alpha$  e  $\beta$ .

Nella struttura del PBS il *core* è costituito da dischi di APC (blu-porpora), la ficobiliproteina che assorbe lunghezze d'onda maggiori (650-670 nm), i cilindri periferici sono composti in posizione prossimale da dischi di PC (blu) con un picco di assorbimento a 617-620 nm e in posizione distale da PE (rossa), che assorbe fotoni a lunghezze d'onda più corte (545-565 nm) (Fig. 3). Questa disposizione permette di convogliare l'energia luminosa verso il centro di reazione.

Esistono due principali tipi di PBS: i ficobilisomi emidiscoidali e i ficobilisomi

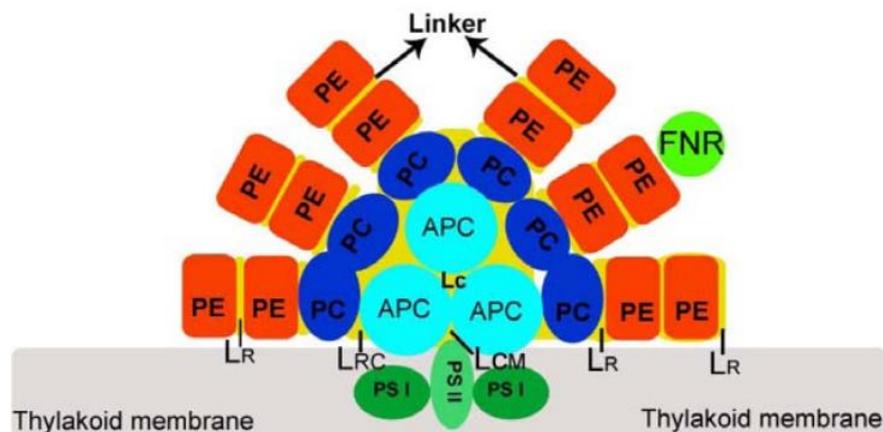


Fig. 3: Struttura di un ficobilisoma emidiscoidale, da Guan *et al.* (2007)

emisferoidali (Rascio, 2014). I primi sono costituiti da una sola serie di cilindri periferici che si dipartono dal *core* centrale e si trovano sia nelle membrane tilacoidali dei cianobatteri che delle alghe rosse, i secondi sono caratterizzati dall'aver diverse serie di cilindri periferici che partono dal *core* centrale e si trovano esclusivamente nelle alghe rosse.

## 2.2 Distribuzione e Filogenesi

I ficobilisomi sono presenti nei cianobatteri e negli organismi appartenenti alle divisioni Glaucophyta e Rhodophyta, tuttavia si trovano ficobiliproteine non localizzate nei ficobilisomi, ma presenti nel lume dei cloroplasti delle alghe appartenenti alla divisione Cryptophyta, formanti un'antenna denominata PE545 (Curutchet *et al.*, 2011).

Studi sulle sequenze aminoacidiche delle ficobiliproteine (Apt *et al.*, 1995, Zhao e Qin, 2006) dimostrano che queste derivano da un antenato comune: dapprima si separarono le linee delle subunità  $\alpha$  e  $\beta$ , in seguito queste si evolsero parallelamente; da entrambe queste linee si differenziarono prima le subunità componenti il *core* (APC), poi quelle costituenti i cilindri periferici (PE e PC).

## 3. Superfamiglia LHC

La superfamiglia LHC è una famiglia di proteine presenti negli eucarioti fotosintetici. È caratterizzata dalla presenza del cosiddetto “motivo LHC” (ExxxRxAM), facente parte di una o più eliche transmembrana, il cui scopo è di legare clorofilla.

Di questa superfamiglia fanno parte la famiglia LHC propriamente detta, il grande gruppo delle proteine simili a LHC (LHC-like proteins), la subunità S del fotosistema II (PSBS), una proteina a 4 eliche transmembrana coinvolta nel meccanismo di NPQ (non-photochemical quenching), la famiglia RedCAP (red lineage CAB-like proteins) e l'enzima ferrochelatasi II, che catalizza l'ultima reazione per la biosintesi dell'eme (Engelken *et al.*, 2010).

Tra queste, mentre le proteine della famiglia LHC-like e di quella PSBS sono coinvolte in meccanismi di protezione da stress, l'unica famiglia in cui si ritrovano proteine la cui funzione primaria è l'assorbimento della luce attraverso l'eccitazione della clorofilla e il trasferimento dell'energia luminosa ai centri di reazione e quindi con ruolo di antenna periferica è la famiglia LHC.

### 3.1 Distribuzione e Filogenesi

Membri della superfamiglia LHC sono presenti in tutti gli eucarioti fotosintetici; lo studio più recente sulla filogenesi di questo gruppo è stato svolto da Engelken *et al.* (2010), da cui emerge che l'origine della superfamiglia è da ricercare nelle HLIP (High Light-Induced Proteins, facenti parte delle già menzionate LHC-like

proteins) cianobatteriche, un gruppo di proteine coinvolte in attività di fotoprotezione che presentano un'unica elica transmembrana (Engelken *et al.*, 2010). In seguito all'endosimbiosi primaria e al susseguente trasferimento nel genoma nucleare dei geni che codificano le HLIP, questi sono andati incontro a una notevole radiazione, differenziandosi nelle numerose famiglie osservabili oggi: già prima della separazione delle Glaucofite si era originata la famiglia delle SEP (Small Early light-induced Proteins, incluse anche queste nel gruppo LHC-like), che presenta due eliche transmembrana; da questa, successivamente, derivò per duplicazione di una delle due eliche la famiglia LHC, comune alle linee rossa e verde. Altre famiglie si differenziarono in seguito alla separazione di queste due linee evolutive: le RedCAP, caratteristiche delle Rodofite e dei cloroplasti da esse derivati, e le ELIP e le PSBS che sono invece esclusive della linea verde (Fig. 4). È degno di nota il fatto che non siano state trovate sequenze attribuibili alla superfamiglia LHC in organismi che si ritiene abbiano avuto antenati fotosintetici (Engelken *et al.*, 2010)

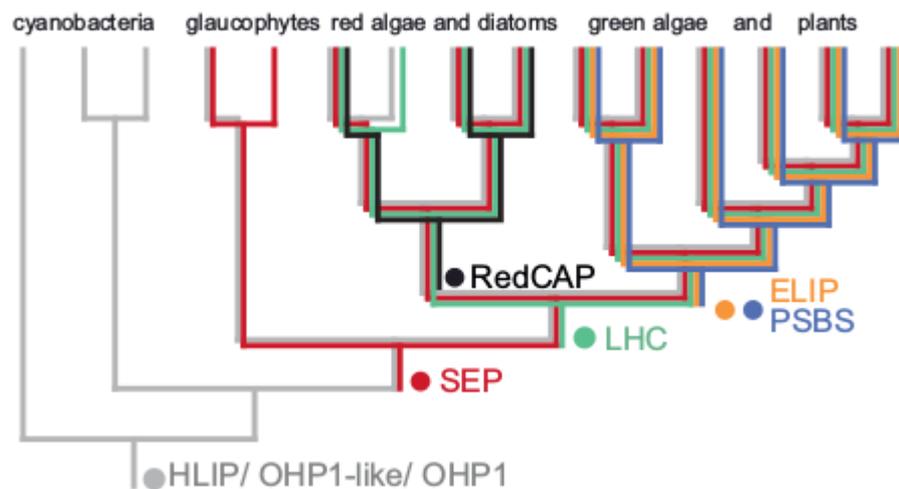


Fig. 4: Filogenesi della superfamiglia LHC, da Engelken *et al.* (2010)

#### 4. Famiglia LHC

Presente in tutti gli eucarioti fotosintetici ad eccezione delle Glaucofite, appartengono alla famiglia di proteine LHC i complessi antenna della maggioranza dei taxa eucariotici (Fig. 4). Sono proteine caratterizzate da tre eliche transmembrana, la prima e la terza delle quali presentano il “motivo LHC” che lega la clorofilla (Neilson e Durnford, 2010).

Le proteine LHC sono associate non covalentemente a diversi pigmenti appartenenti alle classi delle clorofille (tetrapirroli ciclici) e dei carotenoidi (appartenenti al gruppo degli isopreni), che variano a seconda dei taxa (Büchel, 2015). Oltre alla funzione di assorbimento della luce le proteine LHC svolgono un importante ruolo nella fotoprotezione grazie al meccanismo di NPQ (Non-Photochemical Quenching) (Goss e Lepetit, 2015).

#### 4.1 Distribuzione e Filogenesi

Gli organismi eucarioti fotosintetici presentano differenti proteine *light-harvesting*, ma tutti mostrano complessi antenna (Lhcs) sia come antenne aggiuntive che esclusive.

La famiglia LHC può essere divisa in due gruppi distinti: da una parte il gruppo di proteine della sottofamiglia Lhca/b che lega tipicamente la clorofilla *b* e la xantofilla luteina, a cui appartengono i complessi antenna degli organismi appartenenti alla linea verde. L'altro gruppo degli LHC contenenti clorofilla *a* e *c*, comprendente le sottofamiglie Lhcr, Lhcf, Lhcx e Lhcz, sebbene la distinzione fra Lhcr e Lhcf non è ancora così chiara (Dittami *et al.*, 2010; Hoffman *et al.*, 2011). Il differenziamento di queste linee si ritiene precedente alla separazione tra Rodofite e Clorofite (Büchel, 2015).

Il gruppo Lhcr è presente in tutti i gruppi che hanno ereditato i loro plastidi da un'alga rossa (Wolfe *et al.*, 1994), mentre il gruppo Lhcz si ritrova in tutti i plastidi che derivano da un evento di endosimbiosi secondaria sia dalla linea rossa che dalla linea verde.

Nella sottofamiglia Lhca/b il collegamento tra filogenesi, distribuzione e funzione è alquanto chiaro: due *sister groups*, Lhca e Lhcb, costituiscono rispettivamente i complessi antenna del fotosistema I e del fotosistema II (Koziol *et al.*, 2007, Neilson e Durnford, 2010).

Lo stesso non si può dire del secondo gruppo, che si rivela molto più difficile da analizzare: è rappresentato in tutti gli eucarioti fotosintetici, ma solo in alcuni taxa di Cromalveolati si ritrovano tutte le sottofamiglie (Fig. 5); non c'è una chiara correlazione tra filogenesi e funzione, e neppure tra sottofamiglie e pigmenti accessori, vale a dire che all'interno della stessa famiglia proteica possono variare molto sia la funzione, sia la stechiometria, sia la composizione dei pigmenti (Hoffman *et al.*, 2011).

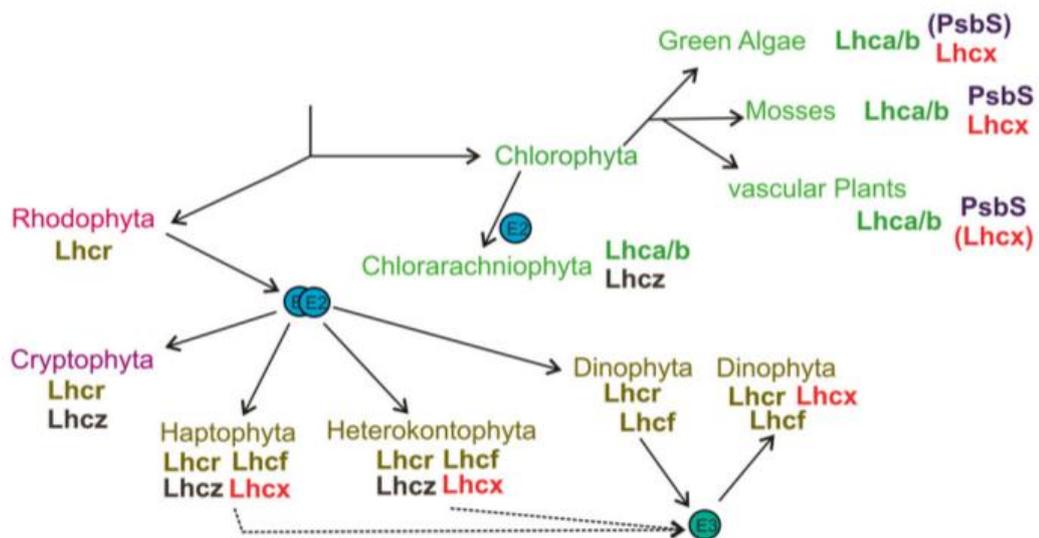


Fig. 5: Schema della filogenesi della famiglia LHC, da Büchel (2015)

## 4.2 Pigmenti

Le proteine della famiglia LHC legano non covalentemente due tipi di pigmenti, ovvero clorofille e carotenoidi.

Negli organismi della linea verde si trovano clorofille *a* e *b*, nelle alghe rosse solo clorofilla *a*, nei gruppi algali che possiedono plastidi derivati da alghe rosse clorofilla *a* e *c* (Takaichi, 2011).

I carotenoidi, invece, sono maggiormente diversificati e, oltre alla funzione di raccolta della luce, contribuiscono anche alla fotoprotezione mediante il fenomeno dell'estinzione non fotochimica, indicata come *Non-Photochemical Quenching* (NPQ), e alla deeccitazione dell'ossigeno singoletto (Domonkos *et al.*, 2013).

Nei diversi gruppi di organismi fotosintetici sono presenti differenti carotenoidi: mentre il  $\beta$ -carotene è ubiquitario, nelle alghe verdi e nelle piante terrestri i più comuni sono luteina, violaxantina e neoxantina, nelle Rhodophyta zeaxantina e luteina (Takaichi, 2011, Büchel, 2015). Nel gruppo delle Heterokontophyta c'è una grande varietà di carotenoidi, molti dei quali taxa-specifici, ma predominano diatouxantina, diadinoxantina, fucoxantina e peridinina, che ampliano lo spettro d'assorbimento dei fotosistemi assorbendo lunghezze d'onda verdi (Büchel, 2015). L'importanza di alcuni carotenoidi nella fotoprotezione è dovuta alla loro proprietà di ricevere l'energia di eccitazione dalle clorofille e dissiparla velocemente mediante emissione termica, evitando l'eventuale formazione di clorofilla eccitata in stato di tripletto, che potrebbe cedere l'elettrone in stato

eccitato a molecole di ossigeno formando specie radicali dannose (Goss e Lepetit, 2015). In condizioni di eccessiva luminosità in alghe verdi e piante terrestri l'acidificazione del lume, dovuta a un'eccessiva attività del PSII, attiva l'enzima violaxantina depossidasi che depossida la violaxantina a zeaxantina, attraverso l'intermedio anteraxantina. La zeaxantina, al contrario della violaxantina, ha un forte potere dissipativo e smaltisce dunque rapidamente l'energia di eccitazione in eccesso nel fotosistema. Questo fenomeno è noto come ciclo delle xantofille e ha analoghi in diversi taxa algali, ad esempio nelle diatomee con il ciclo della diatoxantina-diadinoxantina (Goss e Lepetit, 2015), e fa parte del fenomeno più ampio noto come *Non-Photochemical Quenching* (NPQ), che mira a proteggere l'organismo in caso di eccessiva luminosità e dunque di saturazione dei fotosistemi (Goss e Lepetit, 2015, Quaaas *et al.*, 2015).

### 4.3 Struttura

Gli unici complessi antenna di cui si conosca la struttura sono i complessi LHCI e LHCII, appartenenti alla linea verde, i cui componenti sono codificati dalle famiglie geniche *Lhca* e *Lhcb* rispettivamente.

### 4.4 Supercomplesso PSII-LHCII

Il fotosistema II (PSII), che si trova in forma dimerica nella membrana tilacoidale, è associato al complesso LHCII, formato da un sistema di antenne periferiche maggiori e minori e che costituiscono nel loro insieme il supercomplesso PSII-LHCII (Neilson e Durnford, 2010, Pan *et al.*, 2013).

Le antenne maggiori sono degli omo- o eterotrimeri formati dalle proteine Lhcb1, Lhcb2 e Lhcb3. Tali trimeri possono essere classificati come fortemente legati al fotosistema, detti trimeri S (*Strongly bound*), formati da unità proteiche Lhcb1 e Lhcb2, oppure moderatamente legati, trimeri M (*Moderately bound*) o debolmente legati, trimeri L (*Loosely bound*). Nei trimeri M e L oltre alle proteine Lhcb1 e Lhcb2 è presente anche la proteina Lhcb3 (Pan *et al.*, 2013).

Ogni monomero lega non covalentemente otto molecole di clorofilla *a* e sei di clorofilla *b*, oltre a due molecole di luteina, una di neoxantina e una di violaxantina (Pan *et al.*, 2013).

I trimeri L hanno la particolarità di non essere stabilmente associati col fotosistema e formano un *pool* di elementi mobili che, in caso di necessità, si possono dissociare dal PSII e associarsi al PSI in condizioni di luce che

favoriscano l'eccitazione del PSII, bilanciando il flusso di energia tra i due fotosistemi. Questo fenomeno è noto come transizione di stato (Rochaix, 2014, Minagawa e Tokutsu, 2015).

I trimeri di antenne maggiori sono in contatto con il PSII grazie alle antenne minori (Fig. 6), che oltre a questa funzione giocano un ruolo importante nella fotoprotezione e nel ridirezionamento dell'energia luminosa dal PSII al PSI. Nelle alghe verdi queste antenne sono due, CP26 e CP29 (denominate anche Lhcb4 e Lhcb5), nelle piante terrestri se ne aggiunge una terza, CP24 (Lhcb6).

La composizione in pigmenti delle antenne minori è leggermente diversa, ad esempio CP29 lega 9 chl *a*, 4 chl *b*, 1 luteina, 1 neoxantina e 1 violaxantina (Pan *et al.*, 2013).

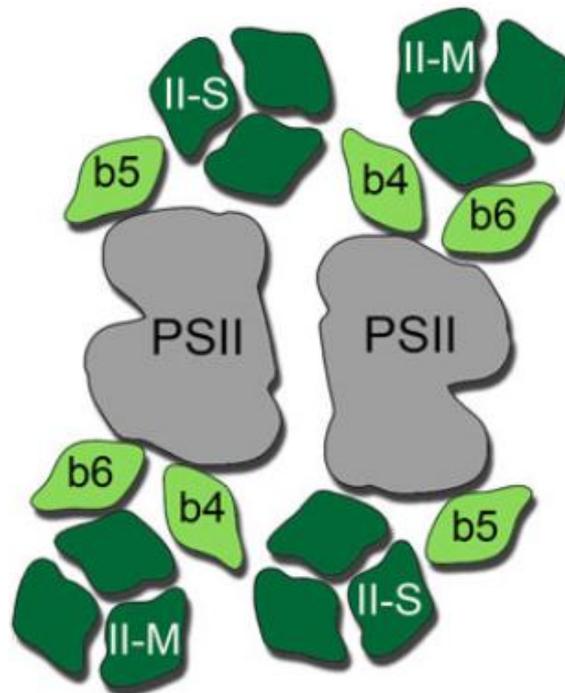


Fig. 6: Struttura del supercomplesso PSII-LHCII, da Neilson e Durnford (2010)

## 4.5 Supercomplesso PSI-LHCI

Meno voluminoso del precedente, il supercomplesso PSI è costituito dal fotosistema I, e da un numero variabile di proteine che prendono contatto con un lato di questo. Nelle piante superiori e nei muschi si tratta di due eterodimeri, formati uno dalle proteine Lhca1 e Lhca4 e il secondo dalle proteine Lhca2 e Lhca3 (Fig. 7) (Busch *et al.*, 2013, Mazor *et al.*, 2015).

Nelle alghe verdi il numero di antenne è maggiore: in *Chlamydomonas reinhardtii* sono 9 (Fig. 8) (Drop *et al.*, 2014).

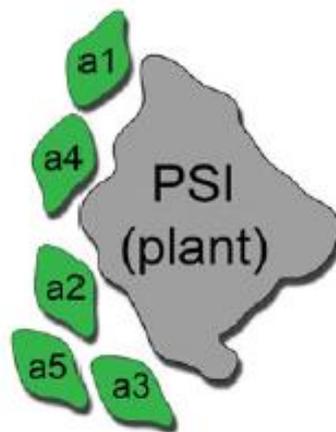


Fig. 7: Struttura del supercomplesso PSI-LHCI nelle piante, da Neilson e Durnford (2010)

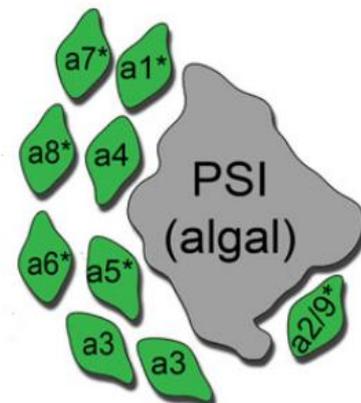


Fig. 8: Struttura del supercomplesso PSI-LHCI nelle alghe, da Neilson e Durnford (2010)

Come accennato in precedenza, al PSI può anche associarsi il trimero L dell'antenna LHCII, in un fenomeno denominato transizione di stato, formando il supercomplesso PSI-LHCI-LHCII. Questa diminuzione dell'affinità dei trimeri L per il PSII e aumento della stessa per il PSI è dovuto alla fosforilazione dei trimeri a opera di una chinasi, attivata a sua volta dall'aumento della concentrazione del PQH<sub>2</sub> (plastoquinolo) nelle membrane tilacoidali, dovuta alla maggior attività del PSII rispetto al PSI. Il meccanismo è reversibile, grazie alla presenza di una fosfatasi che ripristina lo stato non fosforilato delle antenne LHCII (Rochaix, 2014, Minagawa e Tokutsu, 2015). La condizione in cui i trimeri L si trovano associati al PSII è detta stato I, mentre è detto stato II quello in cui i trimeri L sono associati con il PSI.

La situazione descritta finora non è però definitiva: da alcuni studi emergerebbe che lo stato II, invece di eccezionale, è costitutivo e un trimero L è associato al PSI in qualsiasi condizione luminosa (Wientjes *et al.*, 2013, Grieco *et al.*, 2015). L'ipotesi di Grieco *et al.* (2015) è che entrambi i tipi di fotosistemi facciano in realtà parte di un'unica rete nella quale sono collegati da antenne LHCII, in cui competono per la raccolta dell'energia luminosa, offrendo dunque un punto di vista del tutto diverso da quello tradizionale.

## 5. I complessi antenna nelle Dinophyta

Le Dinophyta presentano dei complessi antenna diversi. In particolare, si distinguono dinoflagellate, i cui cloroplasti sono derivati da un evento di endosimbiosi terziaria (come ad esempio specie appartenenti ai generi *Gymnodinium* e *Dinophysis*), con complessi antenna nei quali un derivato della fucoxantina è il principale carotenoide (Tengs *et al.* 2000). Altre dinoflagellate, invece, con cloroplasti derivati da un evento di endosimbiosi secondaria hanno dei sistemi antenna nei quali la peridininina è il pigmento chiave (Tengs *et al.* 2000). In queste microalghe possono essere distinti due differenti tipi di antenna: il *Chl a-Chl c<sub>2</sub>-Peridinin protein complex* (acpPC) e il *Peridinin-Chl a Protein* (PCP).

L'antenna acpPC è un complesso intrinseco di membrana le cui proteine appartengono alla superfamiglia LHC. Ciascuna proteina lega 7 molecole di clorofilla *a*, 4 di clorofilla *c<sub>2</sub>* e 11 di peridininina, insieme a 2 molecole di diadinoxantina (Hiller *et al.* 1993).

Il complesso PCP, invece, è un'antenna unica, solubile in acqua, situata nel lume tilacoidale, che si presenta in forma monomeric, dimerica o trimerica a seconda delle specie (Schulte *et al.*, 2009, Jiang *et al.*, 2015). Ogni subunità lega due molecole di clorofilla *a* e da sei a otto molecole di peridininina; questo carotenoide

permette sia l'assorbimento delle lunghezze d'onda verdi sia la protezione dal danno fotoossidativo (Niedzwiedzki *et al.*, 2013).

È degno di nota che le PCP non condividano similarità di sequenza con le antenne LHC, peraltro presenti nelle Dinophyta (Norris e Miller, 1994): rimane dunque ignota la loro origine evolutiva.

## 6. Conclusioni

La storia evolutiva della fotosintesi negli eucarioti è tutt'altro che semplice, e fornisce chiari esempi di diversi fenomeni evolutivi: duplicazione genica, trasferimento genico orizzontale, endosimbiosi e *exaptation*: a partire da un'iniziale evento di endosimbiosi con un cianobatterio la capacità fotosintetica si è diffusa in molti phyla eucarioti, sia verticalmente sia orizzontalmente, dando origine a un insieme quanto mai vario di taxa fotosintetici.

Allo stesso modo le strategie per la raccolta dell'energia luminosa si sono diversificate e lo studio di queste, negli ultimi anni, sta svelando tutta la complessità di un percorso di più di un miliardo di anni di evoluzione.

La visione che abbiamo oggi è chiara grazie a una cospicua mole di studi ma rimangono dei punti controversi, e la vastità dell'argomento implica che nuovi lavori potrebbero fornire dei nuovi punti di vista e rimettere in discussione le conoscenze già acquisite.

## 7. Bibliografia

Apt, K.E., Collier, J.L., & Grossman, A.R. (1995). Evolution of the phycobiliproteins. *Journal of Molecular Biology*, 248(1), 79-96. doi:10.1006/jmbi.1995.0203

Ballottari, M., Girardon, J., Dall'Osto, L., & Bassi, R. (2012). Evolution and functional properties of photosystem II light harvesting complexes in eukaryotes. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 1817(1), 143-157. doi:10.1016/j.bbabi.2011.06.005

Büchel, C. (2015). Evolution and function of light harvesting proteins. *Journal of Plant Physiology*, 172, 62-75. doi:10.1016/j.jplph.2014.04.018

Busch, A., Petersen, J., Webber-Birungi, M.T., Powikrowska, M., Lassen, L.M.M., Naumann-Busch, B., Nielsen, A.Z., Ye, J., Boekema, E.J., Jensen, O.N., Lunde, C., Jensen, P.E., Petersen, J. & Nørregaard Jensen, O. (2013). Composition and structure of photosystem I in the moss *Physcomitrella patens*. *Journal of*

*Experimental Botany*, 64(10), 2689-2699. doi:10.1093/jxb/ert126

Curutchet, C., Kongsted, J., Muñoz-Losa, A., Hossein-Nejad, H., Scholes, G. D., & Mennucci, B. (2011). Photosynthetic light-harvesting is tuned by the heterogeneous polarizable environment of the protein. *Journal of the American Chemical Society*, 133(9), 3078-3084. doi:10.1021/ja110053y

Domonkos, I., Kis, M., Gombos, Z., & Ughy, B. (2013). Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis. *Progress in Lipid Research*, 52(4), 539-561. doi:10.1016/j.plipres.2013.07.001

Drop, B., Webber-Birungi, M., Yadav, S.K.N., Filipowicz-Szymanska, A., Fusetti, F., Boekema, E.J., & Croce, R. (2014). Light-harvesting complex II (LHCII) and its supramolecular organization in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 1837(1), 63-72. doi:10.1016/j.bbabi.2013.07.012

Engelken, J., Brinkmann, H., & Adamska, I. (2010). Taxonomic distribution and origins of the extended LHC (light-harvesting complex) antenna protein superfamily. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1) doi:10.1186/1471-2148-10-233

Goss, R., & Lepetit, B. (2015). Biodiversity of NPQ. *Journal of Plant Physiology*, 172, 13-32. doi:10.1016/j.jplph.2014.03.004

Grieco, M., Suorsa, M., Jajoo, A., Tikkanen, M., & Aro, E. (2015). Light-harvesting II antenna trimers connect energetically the entire photosynthetic machinery - including both photosystems II and I. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 1847(6-7), 607-619. doi:10.1016/j.bbabi.2015.03.004

Guan, X., Qin, S., Zhao, F., Zhang, X., & Tang, X. (2007). Phycobilisomes linker family in cyanobacterial genomes: Divergence and evolution. *International Journal of Biological Sciences*, 3(7), 434-445.

Hiller, R.G., Wrench, P.M., Gooley, A.P., Shoebridge, G., & Breton, J. (1993). The major intrinsic light-harvesting protein of *Amphidinium*: characterization and relation to other light-harvesting proteins. *Photochemistry and Photobiology*, 57(1), 125-131.

Hoffman, G.E., Puerta, M.V.S., & Delwiche, C.F. (2011). Evolution of light-harvesting complex proteins from chl *c*-containing algae. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1) doi:10.1186/1471-2148-11-101

Jiang, J., Zhang, H., Lu, X., Lu, Y., Cuneo, M.J., O'Neill, H.M., Urban, V., Lo, C.S., Blankenship, R.E. (2015). Oligomerization state and pigment binding strength of the peridinin-chl *a*-protein. *FEBS Letters*, 589(19), 2713-2719. doi:10.1016/j.febslet.2015.07.039

Keeling, P.J. (2010). The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*,

365(1541), 729-748. doi:10.1098/rstb.2009.0103

Keeling, P.J. (2013). The number, speed, and impact of plastid endosymbioses in eukaryotic evolution. *Annual Review of Plant Biology*, 64, 583-607. doi:10.1146/annurev-arplant-050312-120144

Koziol, A.G., Borza, T., Ishida, K., Keeling, P., Lee, R. W., & Durnford, D. G. (2007). Tracing the evolution of the light-harvesting antennae in chlorophyll *a/b*-containing organisms. *Plant Physiology*, 143(4), 1802-1816. doi:10.1104/pp.106.092536

Mazor, Y., Borovikova, A., & Nelson, N. (2015). The structure of plant photosystem I super-complex at 2.8 Å resolution. *eLife*, doi:10.7554/eLife.07433

Minagawa, J., & Tokutsu, R. (2015). Dynamic regulation of photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Journal*, 82(3), 413-428. doi:10.1111/tpj.12805

Nakayama, T., & Ishida, K. (2009). Another acquisition of a primary photosynthetic organelle is underway in *Paulinella chromatophora*. *Current Biology*, 19(7), R284-R285. doi:10.1016/j.cub.2009.02.043

Neilson, J.A.D., & Durnford, D.G. (2010). Structural and functional diversification of the light-harvesting complexes in photosynthetic eukaryotes. *Photosynthesis Research*, 106(1-2), 57-71.

Niedzwiedzki, D.M., Jiang, J., Lo, C.S., & Blankenship, R.E. (2013). Low-temperature spectroscopic properties of the peridinin-chlorophyll *a*-protein (PCP) complex from the coral symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium*. *Journal of Physical Chemistry B*, 117(38), 11091-11099. doi:10.1021/jp401022u

Norris, B.J., & Miller, D.J. (1994). Nucleotide sequence of a cDNA clone encoding the precursor of the peridinin-chlorophyll *a*-binding protein from the dinoflagellate *Symbiodinium* sp. *Plant Molecular Biology*, 24(4), 673-677. doi:10.1007/BF00023563

Nowack, E.C.M., Melkonian, M., & Glöckner, G. (2008). Chromatophore genome sequence of *Paulinella* sheds light on acquisition of photosynthesis by eukaryotes. *Current Biology*, 18(6), 410-418. doi:10.1016/j.cub.2008.02.051

Pan, X., Liu, Z., Li, M., & Chang, W. (2013). Architecture and function of plant light-harvesting complexes II. *Current Opinion in Structural Biology*, 23(4), 515-525. doi:10.1016/j.sbi.2013.04.004

Quaas, T., Berteotti, S., Ballottari, M., Flieger, K., Bassi, R., Wilhelm, C., & Goss, R. (2015). Non-photochemical quenching and xanthophyll cycle activities in six green algal species suggest mechanistic differences in the process of excess energy dissipation. *Journal of Plant Physiology*, 172, 92-103. doi:10.1016/j.jplph.2014.07.023

Rascio, N. (2014). La luce come risorsa energetica: le reazioni luminose della fotosintesi. In: Rascio N., Carfagna S., Esposito S., La Rocca N., Lo Gullo M. A., Trost P., Vona V. Elementi di fisiologia vegetale. EdiSES, Napoli, pp. 59-110.

Rochaix, J. (2014). Regulation and dynamics of the light-harvesting system. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 287-309. doi:10.1146/annurev-arplant-050213-040226

Schulte, T., Niedzwiedzki, D.M., Birge, R.R., Hiller, R.G., Polívka, T., Hofmann, E., & Frank, H.A. (2009). Identification of a single peridinin sensing chl-*a* excitation in reconstituted PCP by crystallography and spectroscopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(49), 20764-20769. doi:10.1073/pnas.0908938106

Takaichi, S. (2011). Carotenoids in algae: Distributions, biosyntheses and functions. *Marine Drugs*, 9(6), 1101-1118. doi:10.3390/md9061101.

Tengs, T., Dahlberg, O.J., Shalchian-Tabrizi, K., Klaveness, D., Rudi, K., Delwiche, C.F., & Jakobsen, K.S. (2000). Phylogenetic analyses indicate that the 19'Hexanoyloxy-fucoxanthin-containing dinoflagellates have tertiary plastids of haptophyte origin. *Molecular Biology and Evolution*, 17(5): 718-729.

Tirichine, L., & Bowler, C. (2011). Decoding algal genomes: Tracing back the history of photosynthetic life on earth. *Plant Journal*, 66(1), 45-57. doi:10.1111/j.1365-313X.2011.04540.x

Watanabe, M., & Ikeuchi, M. (2013). Phycobilisome: Architecture of a light-harvesting supercomplex. *Photosynthesis Research*, 116(2-3), 265-276. doi:10.1007/s11120-013-9905-3

Watanabe, M., Suda, S., Inouye, I., Sawaguchi, T. & Chihara, M. 1990. *Lepidodinium viride* gen et sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyta), a green dinoflagellate with a chlorophyll *a* and *b* -containing endosymbiont. *Journal of Phycology*, 26, 741–51.

Wientjes, E., van Amerongen, H., & Croce, R. (2013). LHCII is an antenna of both photosystems after long-term acclimation. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 1827(3), 420-426.

Wolfe, G.R., Cunningham, F.X., Durnford, D.G., Green, B.R., Gantt, E. (1994). Evidence for a common origin of chloroplasts with light-harvesting complexes of different pigmentation. *Nature* 367, 566–568.

Zhao, F., & Qin, S. (2006). Evolutionary analysis of phycobiliproteins: Implications for their structural and functional relationships. *Journal of Molecular Evolution*, 63(3), 330-340. doi:10.1007/s00239-005-0026-2