



# FOTOSINTESI



Le  $C_4$  permettono anche un discreto risparmio di acqua. Questo perchè l'enzima PEP carbossilasi è molto efficiente, e mantiene la concentrazione della  $CO_2$  molto bassa negli spazi intercellulari durante il giorno – più bassa che nelle piante  $C_3$ .

Si crea così un gradiente di concentrazione della  $CO_2$  tra aria esterna e spazi intercellulari della foglia particolarmente ripido, che consente una più rapida entrata della  $CO_2$  negli stomi. Una pianta  $C_4$  con stomi parzialmente chiusi può fotosintetizzare alla stessa velocità di una  $C_3$  con stomi completamente aperti ed evitare perdite eccessive di  $H_2O$ .

L'uso altamente economico della  $CO_2$  fatto dalle piante  $C_4$  è dimostrato anche dal punto di compensazione per la  $CO_2$  che in queste piante si avvicina a zero. Invece nelle  $C_3$  la fotosintesi netta si annulla quando la concentrazione per la  $CO_2$  è scesa al 10-20% rispetto a quella normale dell'atmosfera.





Il fatto che il metabolismo C4 si sia evoluto più volte nella storia delle angiosperme ha fatto sì che si sviluppassero diverse varianti, che differiscono principalmente per:

A) La natura del composto a 4 atomi di carbonio che fa da *carrier* per la CO<sub>2</sub> (**acido malico o aspartico**), e del composto a 3 atomi di carbonio che torna alle cellule del mesofillo (**piruvato o alanina**)

B) L'enzima che catalizza la decarbossilazione nelle cellule della guaina del fascio.

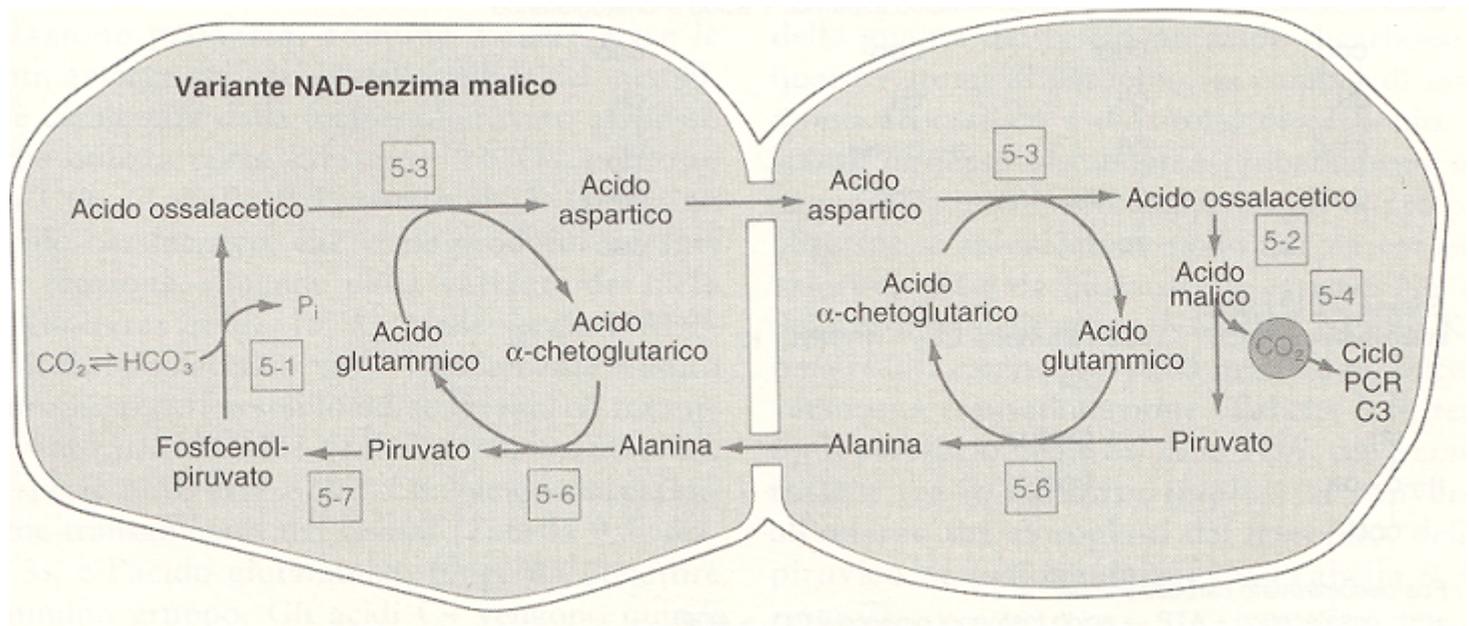
Inoltre, vi sono delle varianti intermedie.

La tipologia di metabolismo C4 fino a ora vista è quella probabilmente più diffusa, in cui il carrier è l'acido malico, e l'enzima che catalizza la reazione di decarbossilazione è una **malato deidrogenasi (enzima NADP-malico)**.



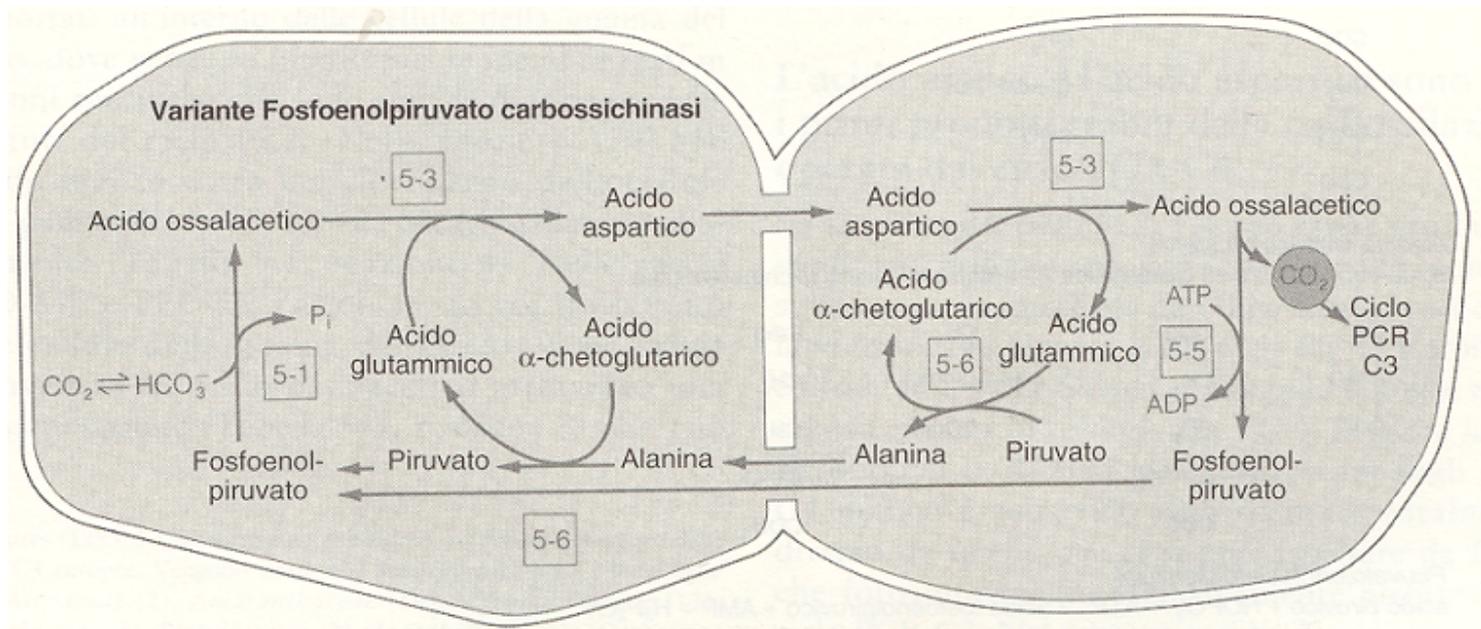
## Tipo NAD-ME

In questo caso l'enzima coinvolto è un'altra malato deidrogenasi, l'enzima NAD-malico. Il substrato in questo caso non è il NADP, ma il NAD.



## Tipo PEPCK

In questo caso l'enzima coinvolto è la **fosfoenolpiruvato carbossichinasi**. Il carrier è l'acido aspartico, che viene convertito in ossalacetato, poi decarbossilato nel citosol delle cellule della guaina del fascio con consumo di ATP.



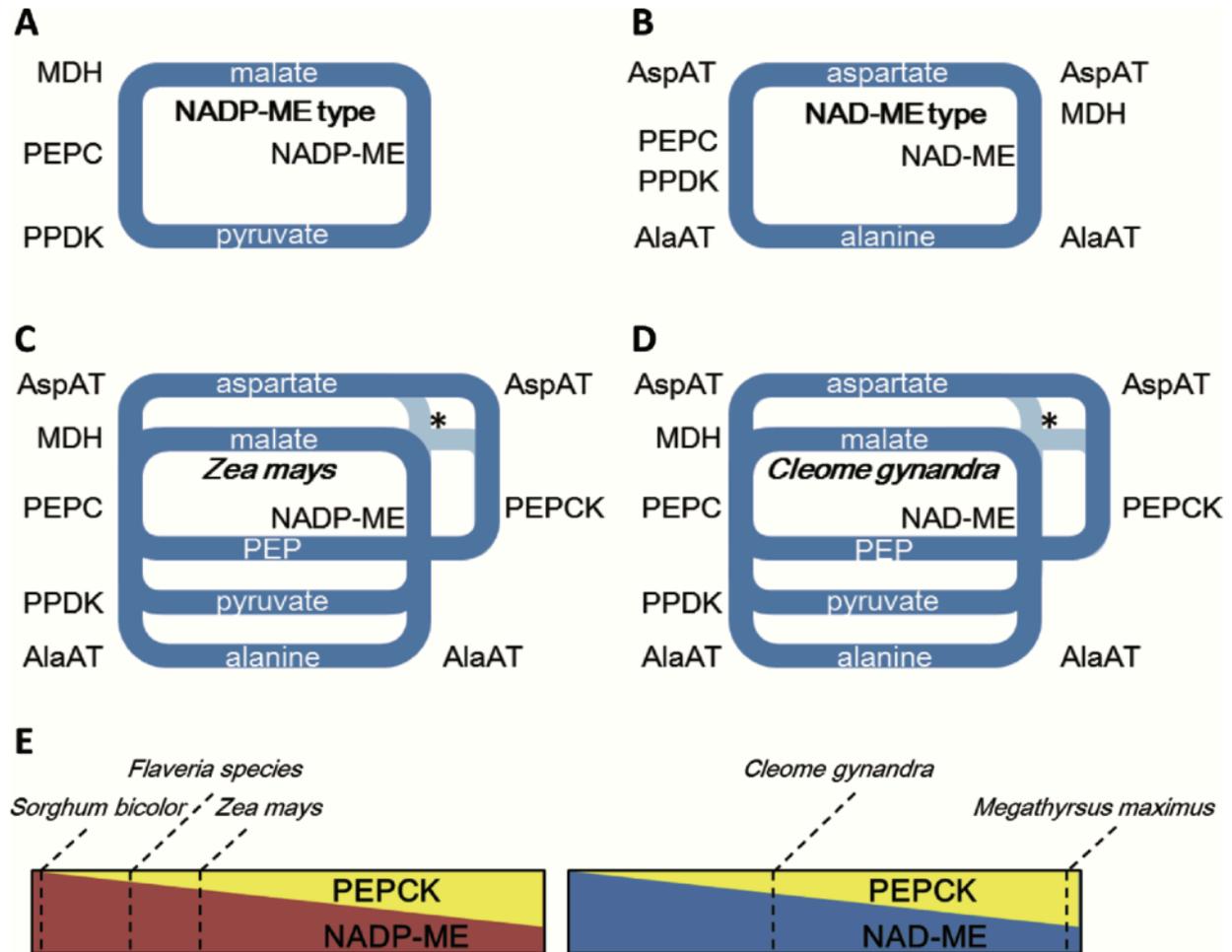


Tuttavia, come spesso in natura, la cose non sono così “semplici”.

Recenti studi hanno posto l’ipotesi che la terza “via”, quella che è contraddistinta dalla PEPCK, non sia mai presente come unica via metabolica C4, ma sia sempre accoppiata a una delle altre due, quale via supplementare per la decarbossilazione dell’ossalacetato nelle cellule della guaina del fascio. In diverse specie, questa via supplementare può essere completamente assente, o presente a vario grado.

Di fatto quindi, le classiche tre vie metaboliche C4 dovrebbero essere ridotte a due, con un ulteriore metabolismo supplementare che può andare a supportarle a vario grado in diverse specie.





**Fig. 8.** Textbook pathways (A, B) in comparison with the situation in the plant (C, D) for the NADP-ME type (A, C) and the NAD-ME type (B, D). Asterisks indicate where it is not clear whether the circles are also connected at this point by Asp aminotransferase and MDH. The  $C_4$  cycles have to be rewritten as branched cycles that split at the position of  $C_4$  transfer acid into aspartate and malate and at the position of  $C_3$  transfer acid into pyruvate, alanine, and (for PEPCK-using species) PEP. The proportions of different transfer acids probably vary with changing environmental conditions: for example, light for malate reduction or nitrogen availability for amino acids as transfer acids. (E) Contribution of PEPCK to malic enzyme activity in five different  $C_4$  species. AlaAT, alanine aminotransferase; AspAT, aspartate aminotransferase; MAL, malate; MDH, malate dehydrogenase; NADP-ME, NADP-malic enzyme; PEP, phosphoenolpyruvate; PEPC, phosphoenolpyruvate carboxylase; PEPCK, phosphoenolpyruvate carboxykinase; PPDK, pyruvate phosphate dikinase.



*Sorghum bicolor* (L.) Moench  
Poaceae

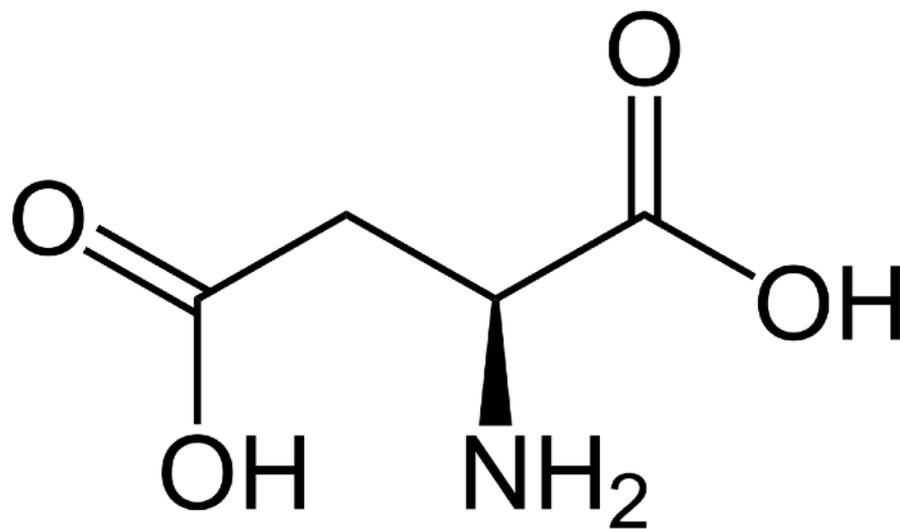
Coltivato anche in Italia come  
alimento per il bestiame. Nei  
paesi in via di sviluppo usato  
per l'alimentazione umana



*Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L.Jacobs  
Poaceae

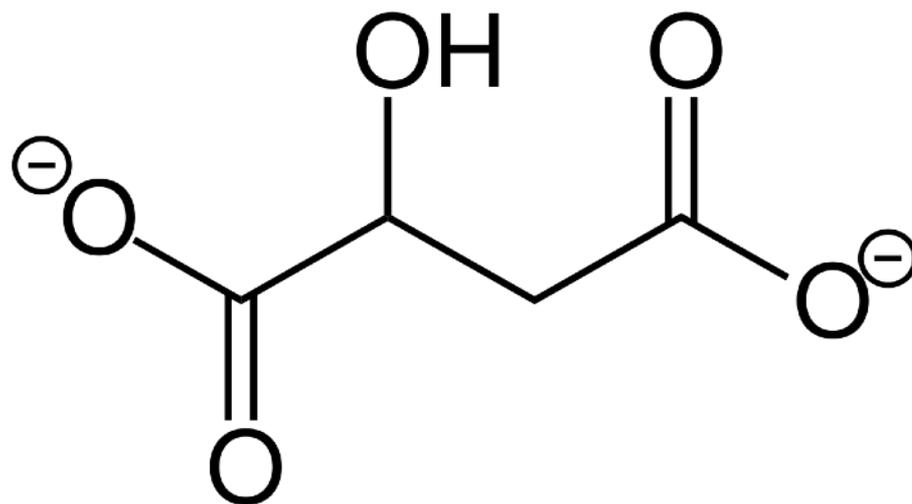
Pianta erbacea perenne dei climi caldi e secchi, nativa del  
continente africano





Acido aspartico

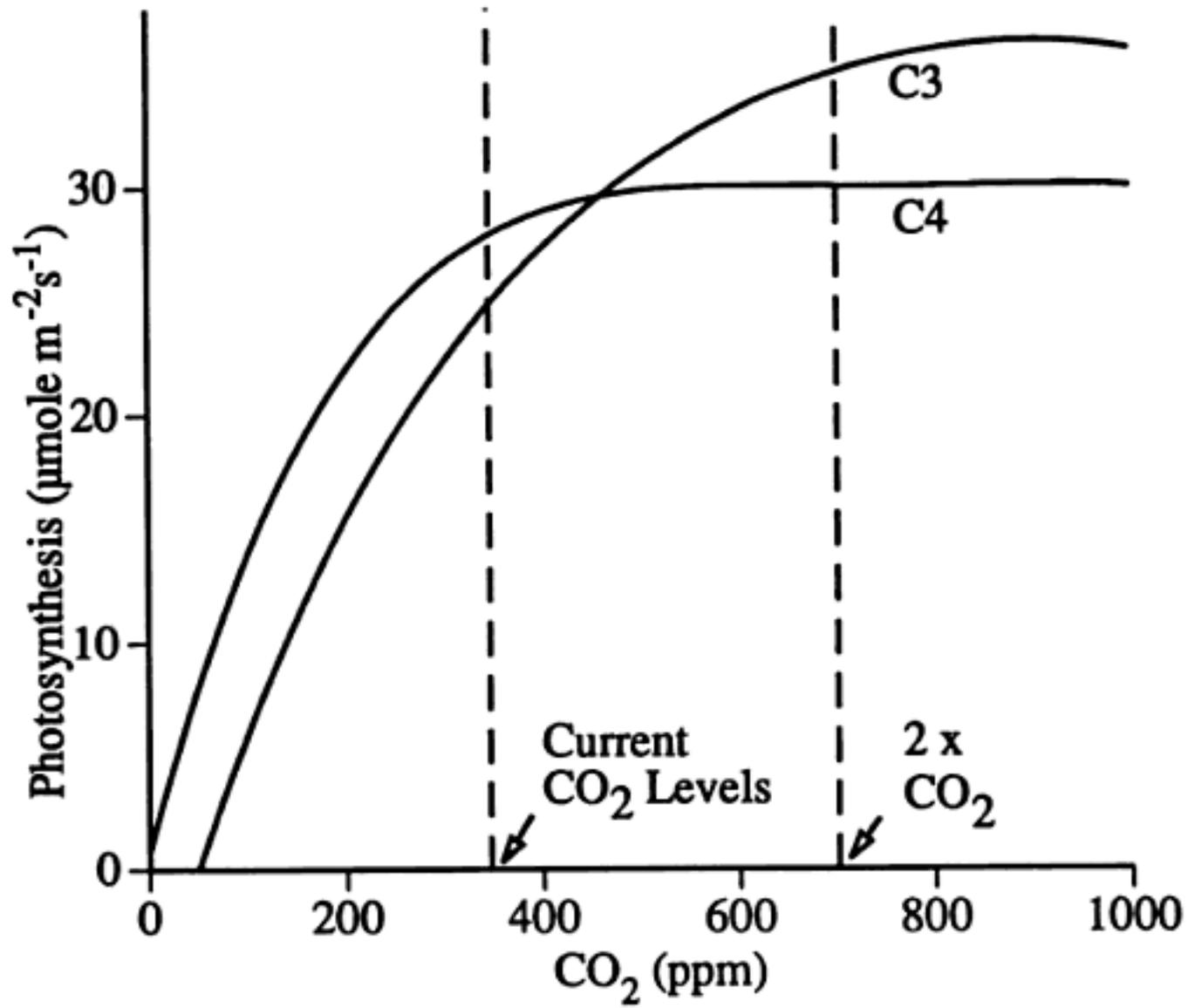
Malato





# Effetto del cambiamento climatico sulle piante C3 e C4







Diversi studi hanno messo in evidenza che un aumento della concentrazione di anidride carbonica in atmosfera favorisce maggiormente le piante C3 rispetto alle C4. Questo avviene come conseguenza della presenza stessa dei metabolismi di trasporto della anidride carbonica, che oltre una certa soglia raggiungono una velocità massima, che non può essere superata.

Quindi, considerato che un aumento di temperatura favorisce le C4, e un aumento di CO<sub>2</sub> favorisce le C3, quale potrebbe essere lo scenario futuro?

Obiettivamente difficile fare ipotesi, anche se l'aumento della CO<sub>2</sub> in atmosfera è stato enorme, circa il 30% negli ultimi 50 anni.

Tuttavia, i ricercatori scommettono molto sull'efficienza del metabolismo C4....



## Riso.... C4?

Il riso (*Oryza sativa*, con tutte le sue varietà coltivate) è una pianta C3.

Tuttavia, essendo il riso la principale fonte di calorie per una enorme fetta della popolazione mondiale, un aumento della produttività per ettaro conseguente a una aumentata efficienza fotosintetica sarebbe una panacea per la fame nel mondo. Attualmente in Asia circa 600 milioni di persone sono a rischio malnutrizione, e la popolazione totale dell'Asia è destinata a aumentare di circa 1,5 miliardi da qui al 2050.

Per questo motivo, i ricercatori stanno analizzando la possibilità di indurre in un cultivar di riso delle modificazioni che portino a una anatomia Kranz, e all'evoluzione di un metabolismo C4, che nelle condizioni ottimali rende le piante fotosinteticamente più efficienti di circa il 50% (un miglioramento della produttività per ettaro sufficiente a risolvere i problemi alimentari dell'Asia da qui al 2050).



*Oryza sativa* L.  
Poaceae





# Fotosintesi nelle piante CAM





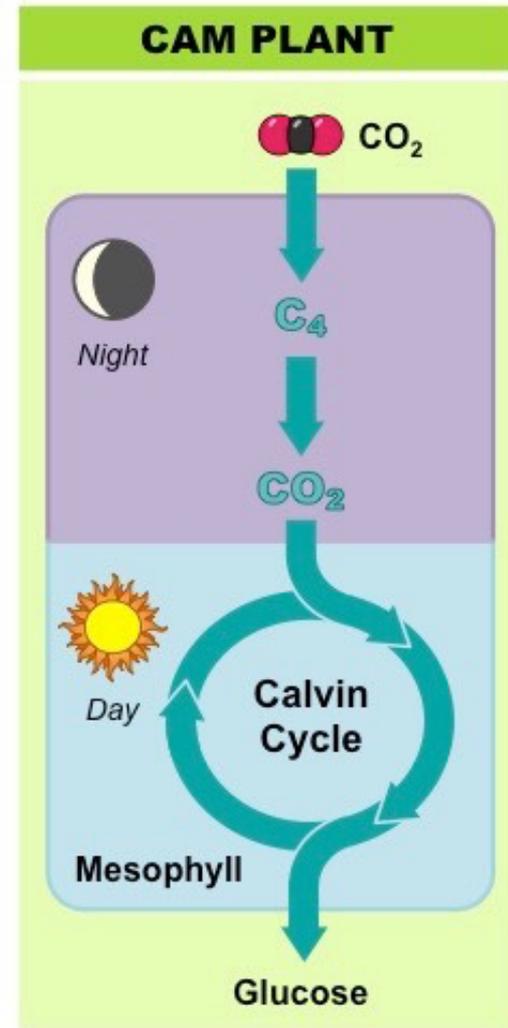
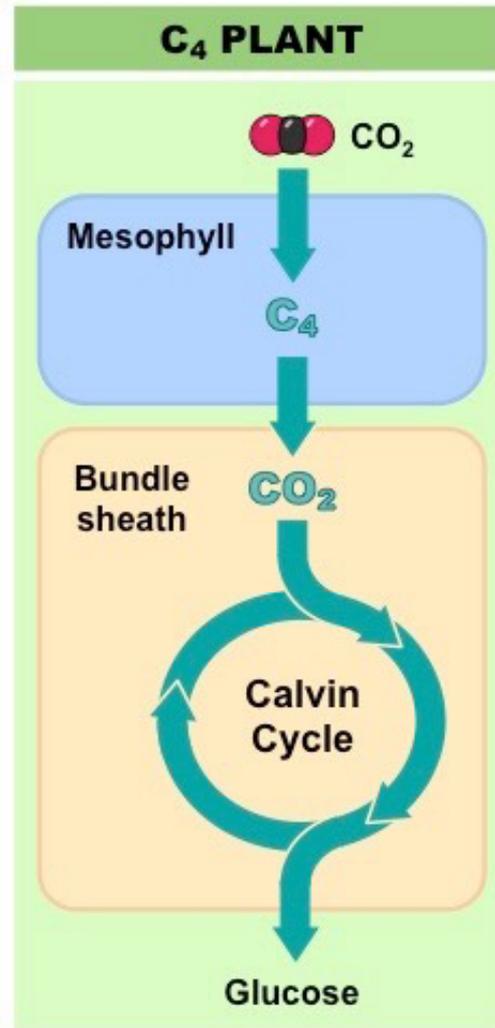
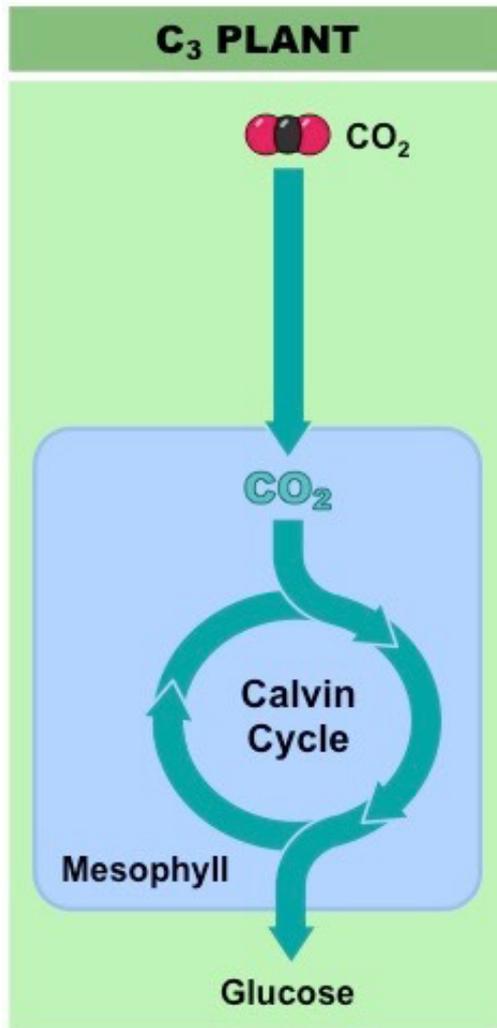
## Piante CAM

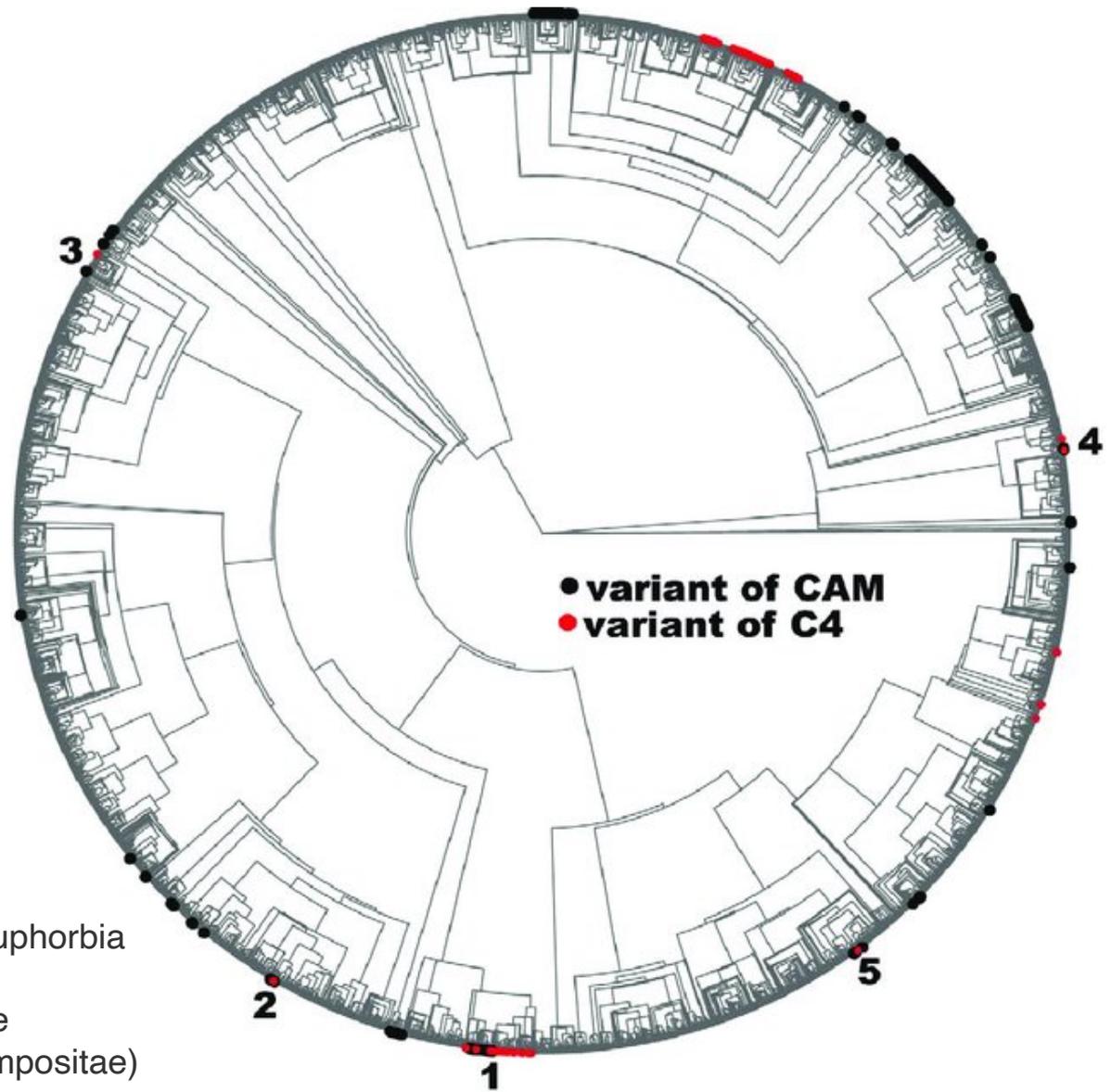
Un altro gruppo di specie che fissano  $\text{CO}_2$  in modo provvisorio è costituito dalle piante CAM (**C**rassulacean **A**cid **M**etabolism = Metabolismo Acido delle Crassulacee).

Mentre le piante C4 sono circa il 3% del totale delle piante vascolari, le CAM sono circa il 6%.

Sono praticamente delle C4 che “non ce l’hanno fatta”, perché hanno un metabolismo C4, ma non la separazione spaziale. Infatti, sia la cattura della  $\text{CO}_2$  in forma di malato che la sua decarbossilazione avvengono nelle cellule del mesofillo, e manca l’anatomia Kranz.







- (1) Caryophyllales
- (2) Chamaesyce/Euphorbia
- (3) Brassicales
- (4) Hydrocharitaceae
- (5) Asteroideae (Compositae)





Tra le piante CAM più note troviamo:

- le tipiche piante succulente della famiglia delle **Crassulaceae**, adattate a vivere in ambienti aridi, anche di casa nostra;
- le **Cactacee**;
- piante epifite (es. **Bromeliaceae**) delle foreste tropicali, tra cui qualche felce, e la mitica *Welwitschia*.

Si noti che mentre le C4 sono tutte angiosperme, le CAM sono anche gimnosperme, isoete e felci



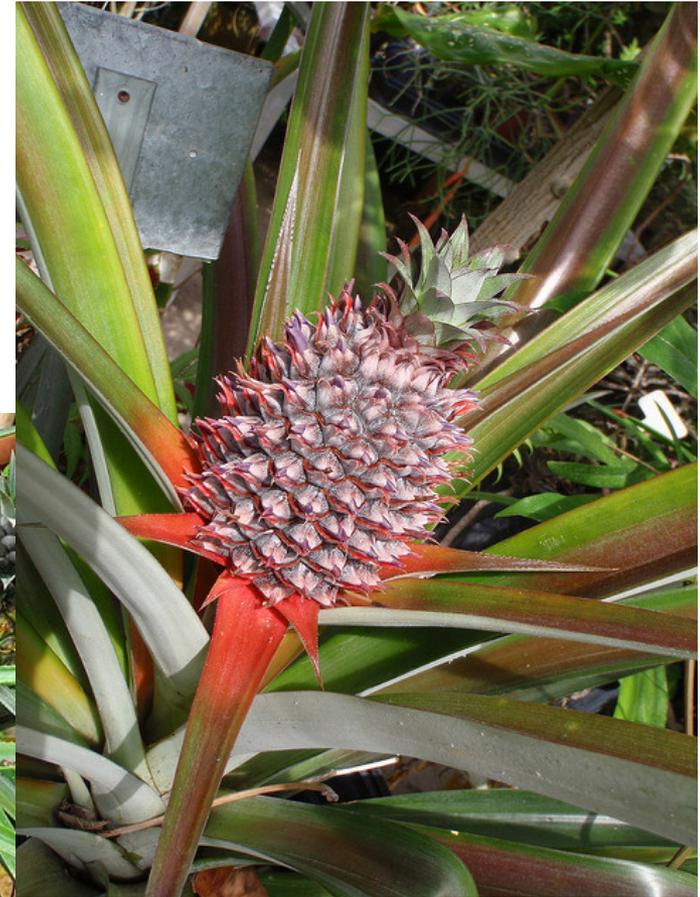
*Sedum album* L.  
Crassulaceae



*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.  
Cactaceae



*Ananas comosus* (L.) Merr.  
Bromeliaceae



*Welwitschia mirabilis* Hook.f.  
Welwitschiaceae





Le piante CAM separano nettamente nel tempo il momento dell'entrata della  $\text{CO}_2$  nella foglia da quello della sua fissazione nel ciclo di Calvin.

Il funzionamento è relativamente semplice:

**Di notte** esse aprono gli stomi, fanno entrare la  $\text{CO}_2$  e la fissano in modo analogo alle  $\text{C}_4$  formando acidi organici a 4 atomi di C (tipicamente acido malico).

**Di giorno** esse tengono gli stomi chiusi (tanto ormai la  $\text{CO}_2$  è stata assorbita e immobilizzata negli acidi organici) e decarbossilano gli acidi generati durante la notte liberando nuovamente la  $\text{CO}_2$ . Questa viene ora fissata normalmente attraverso la RuBisCO nel ciclo di Calvin.



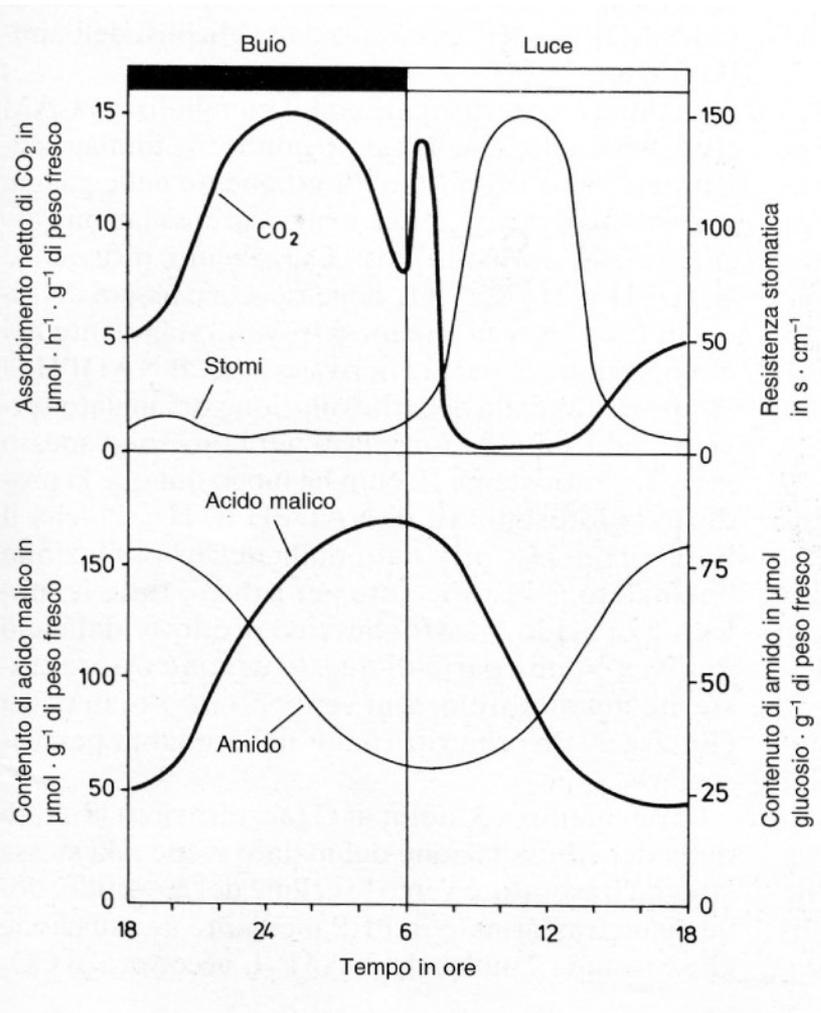


Nei periodi aridi, questa variante della fotosintesi normale consente alle piante CAM di tenere gli stomi aperti solo di notte quando la temperatura è più bassa e chiuderli di giorno quando il pericolo di andare in deficit d'acqua sarebbe maggiore.

La “politica” fotosintetica delle CAM cerca di ottenere un risparmio d'acqua attraverso una fissazione provvisoria della  $\text{CO}_2$ .

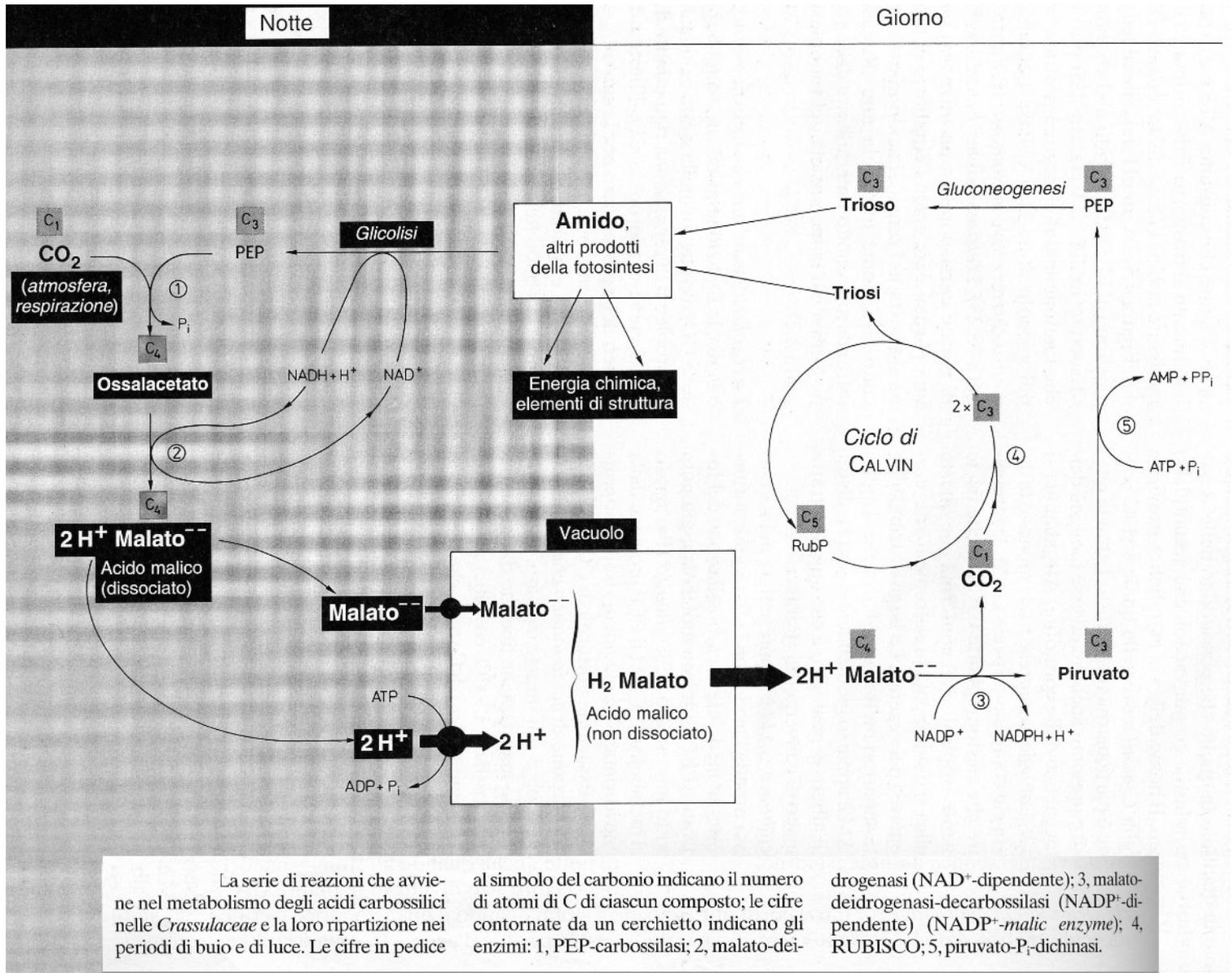
Nelle piante CAM la pre-fissazione e la fissazione vera e propria avvengono in un solo tipo cellulare, ma in due momenti diversi, la notte e il giorno.





Andamento di alcuni tipici fenomeni del metabolismo degli acidi carbossilici nelle *Crassulaceae* durante il ciclo notte-giorno. In alto: assorbimento netto di CO<sub>2</sub> nelle foglie e resistenza stomatica alla diffusione. In basso: contenuto in acido malico e in amido nelle foglie. I valori indicati corrispondono a valori medi che possono variare molto secondo le specie e le condizioni esterne.





La serie di reazioni che avviene nel metabolismo degli acidi carbossilici nelle *Crassulaceae* e la loro ripartizione nei periodi di buio e di luce. Le cifre in pedice al simbolo del carbonio indicano il numero di atomi di C di ciascun composto; le cifre contornate da un cerchietto indicano gli enzimi: 1, PEP-carbossilasi; 2, malato-deidrogenasi (NAD<sup>+</sup>-dipendente); 3, malato-deidrogenasi-decarbossilasi (NADP<sup>+</sup>-dipendente) (NADP<sup>+</sup>-malic enzyme); 4, RUBISCO; 5, piruvato-P<sub>i</sub>-dichinasi.





Distretto fondamentale dell'accumulo è il **grande vacuolo vegetativo**. L'ingresso di malato avviene progressivamente contro un gradiente sempre più pronunciato, quindi richiede consumo di energia (ATP). L'efflusso durante il giorno è ad opera di acido malico indissociato (per le alte concentrazioni intravacuolari), dal vacuolo verso il citoplasma, dove l'acido malico viene decarbossilato.

Il funzionamento del metabolismo CAM si basa su una regolazione negativa della PEP-carbossilasi, enzima che viene inibito (*=non riesce a lavorare*) dall'acido malico, una molecola del quale si lega alla catena proteica, modificandone la struttura terziaria. Questo inibisce la fissazione della  $\text{CO}_2$  da parte della PEP-carbossilasi, eliminando la possibilità che la PEP-carbossilasi citoplasmatica leghi la  $\text{CO}_2$  al posto della RUBISCO plastidiale.

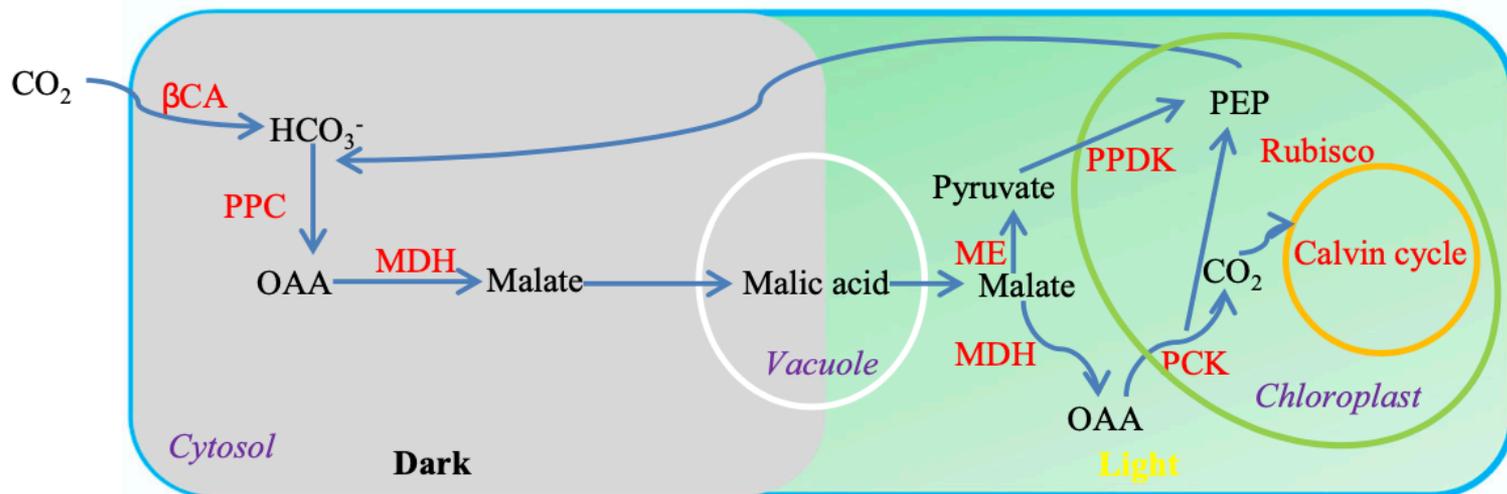


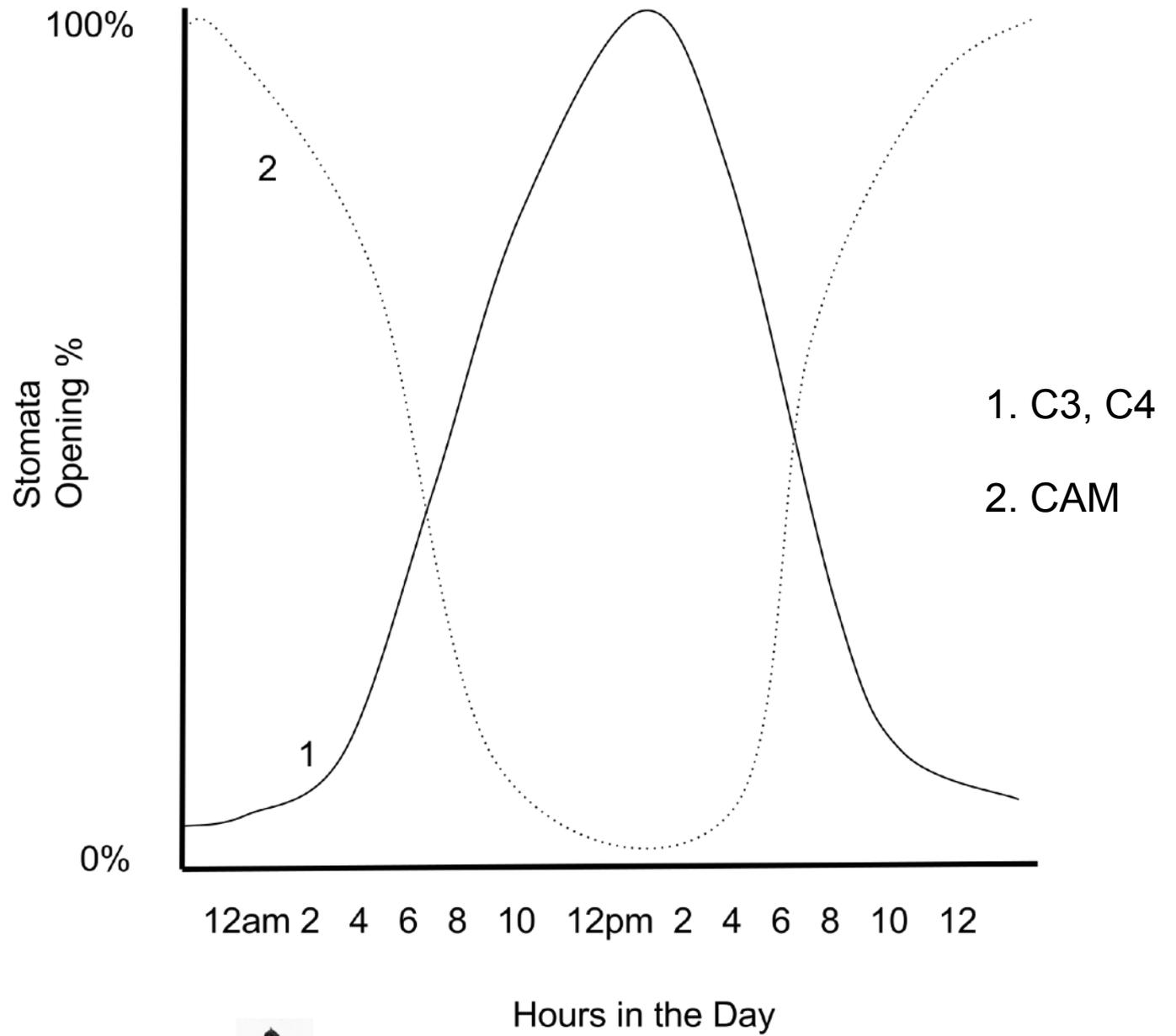


Il rilascio della CO<sub>2</sub> dal malato può avvenire o tramite la malato deidrogenasi (enzima NADP-malico), o tramite le fosfoenol-piruvato carbossichinasi (PEPCK).

Inoltre, a seconda dello stato di idratazione, sembra che la regolazione dell'azione del PEPCK vari durante il giorno.

Di certo, i due meccanismi di decarbossilazione possono lavorare contemporaneamente nelle piante CAM.







Due aspetti chiave del metabolismo CAM:

- (i) L'apertura degli stomi è regolata (anche) dalla concentrazione parziale interna della  $\text{CO}_2$ , che dipende da questa attività enzimatica particolare. Di notte gli stomi stanno aperti per il forte consumo della  $\text{CO}_2$  interna per opera della PEP-carbossilasi, di giorno stanno chiusi perché c'è  $\text{CO}_2$  a sufficienza.
- (ii) L'elevata concentrazione di malato a livello vacuolare di notte determina un incremento della pressione osmotica, che si accompagna di conseguenza ad una aumentata efficienza di assorbimento radicale: la pianta riesce a recuperare più acqua, proprio quando l'ambiente offre eventuali fenomeni di condensa sulla superficie del terreno.



# Metabolismo fotosintetico e consumo d'acqua.

Alcuni dati riguardanti l'economia dell'acqua e del carbonio nel corso della fotosintesi delle piante C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e CAM (da C. BLACK). Il quoziente di traspirazione indica quanti g d'acqua vengono perduti quando viene assorbito dall'atmosfera e assimilato mediante la fotosintesi 1 g di carbonio.

	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	CAM
Quoziente di traspirazione in g H <sub>2</sub> O · g <sup>-1</sup> di C	Da 450 a 950	Da 250 a 350	Da 18 a 100 (per la fissazione di CO <sub>2</sub> durante la notte) Da 150 a 600 (per la fissazione di CO <sub>2</sub> durante il giorno)
Velocità massima della fotosintesi netta in mg CO <sub>2</sub> · m <sup>-2</sup> di sup. fogliare · s <sup>-1</sup>	Da 0,41 a 1,10	Da 1,1 a 2,2	Da 0,027 a 0,360
Velocità massima dell'aumento di sostanza secca in g · m <sup>-2</sup> di sup. fogliare · d <sup>-1</sup>	Da 50 a 200	Da 400 a 500	Da 1,5 a 1,8





Le specie con metabolismo CAM sono specie adattate a condizioni di forte stress idrico, sia esso permanente, come nei deserti, o periodi, come in tutti quegli ambienti ove a periodi di relativa abbondanza d'acqua si alternano periodi di aridità intensa.

Si pensi anche a molte specie epilitiche, dove l'acqua non permane nel substrato.

Queste specie sono contraddistinte anche da adattamenti morfologici per resistere alle condizioni spesso estreme in cui si trovano a crescere. In particolare, spesso esibiscono un basso rapporto superficie/volume, riducendo così la superficie attraverso la quale può avvenire l'evapotraspirazione. Spesso hanno anche stomi infossati, e spesse cuticole.





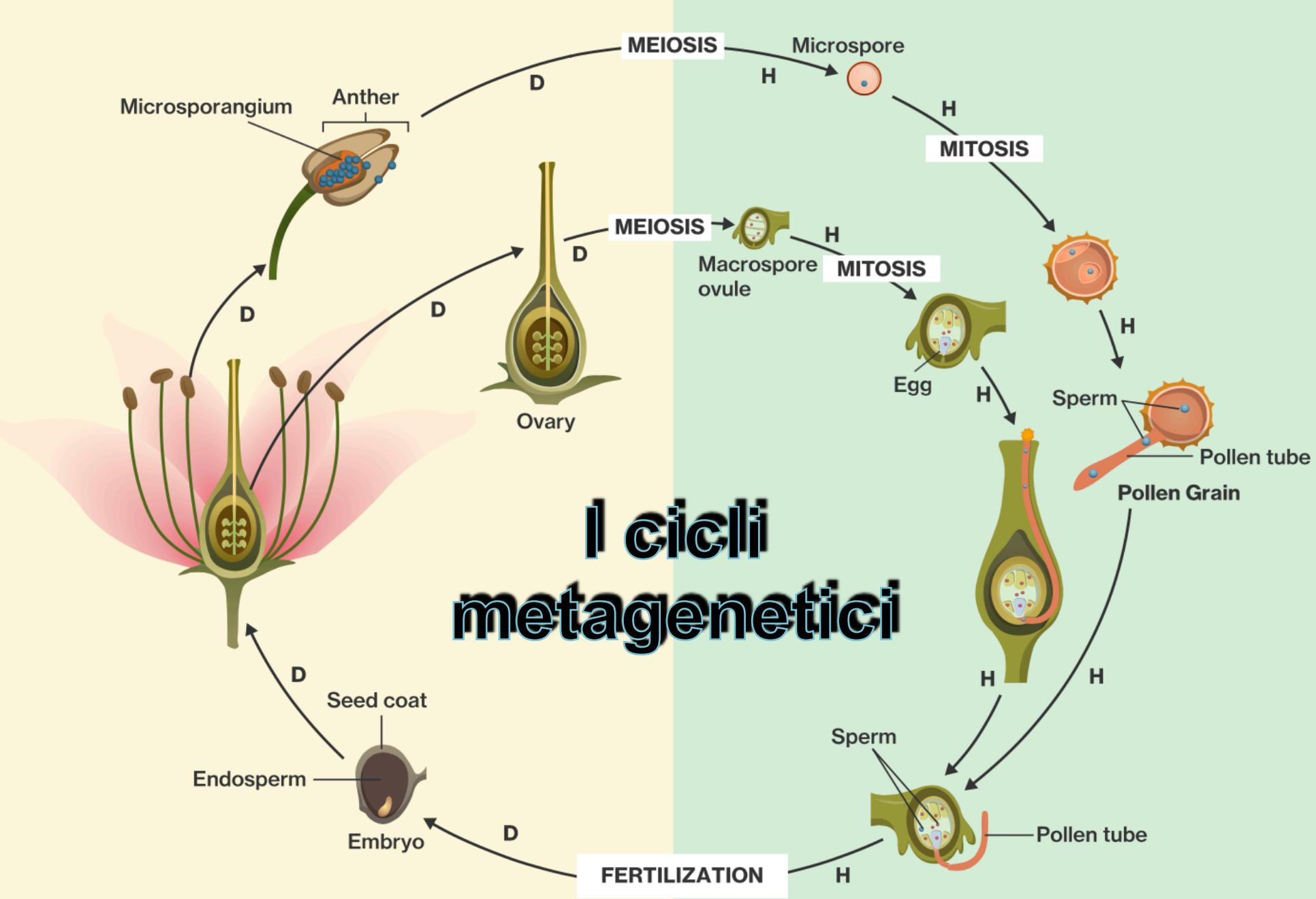
Esistono anche piante che non sono CAM obbligate, ma che usano questo metabolismo quando le condizioni lo rendono utile.

Si tratta di piante C3 o C4 in cui il metabolismo CAM può essere indotto da condizioni di elevato stress idrico prolungato. Queste sono in grado di cambiare completamente la strategia fotosintetica durante l'anno.

Un altro caso sono le specie che hanno un metabolismo CAM pur non aprendo, o aprendo molto poco gli stomi di notte. Queste accumulano (e usano) CO<sub>2</sub> durante il giorno, e al contempo riciclano la CO<sub>2</sub> prodotta dalla fotorespirazione.

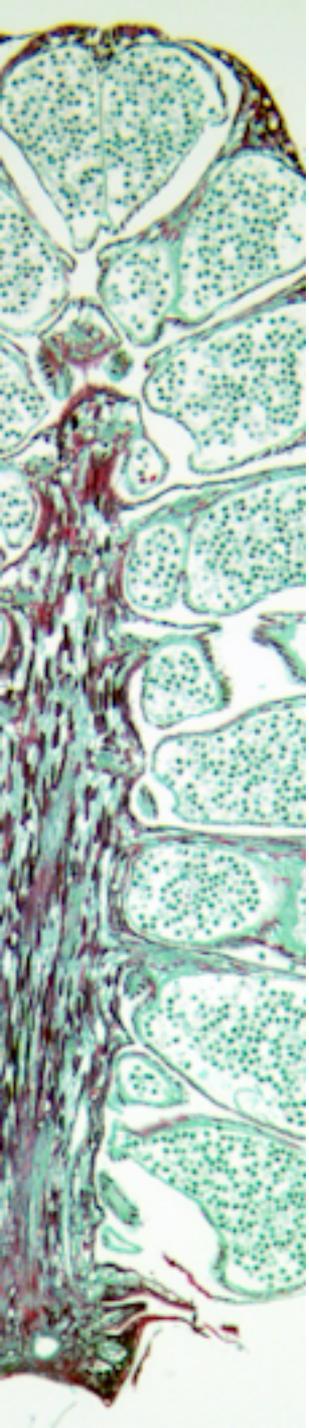
Si tratta probabilmente di casi intermedi di passaggio da metabolismi C3 o C4 e CAM vere e proprie





D = Diploid

H = Haploid

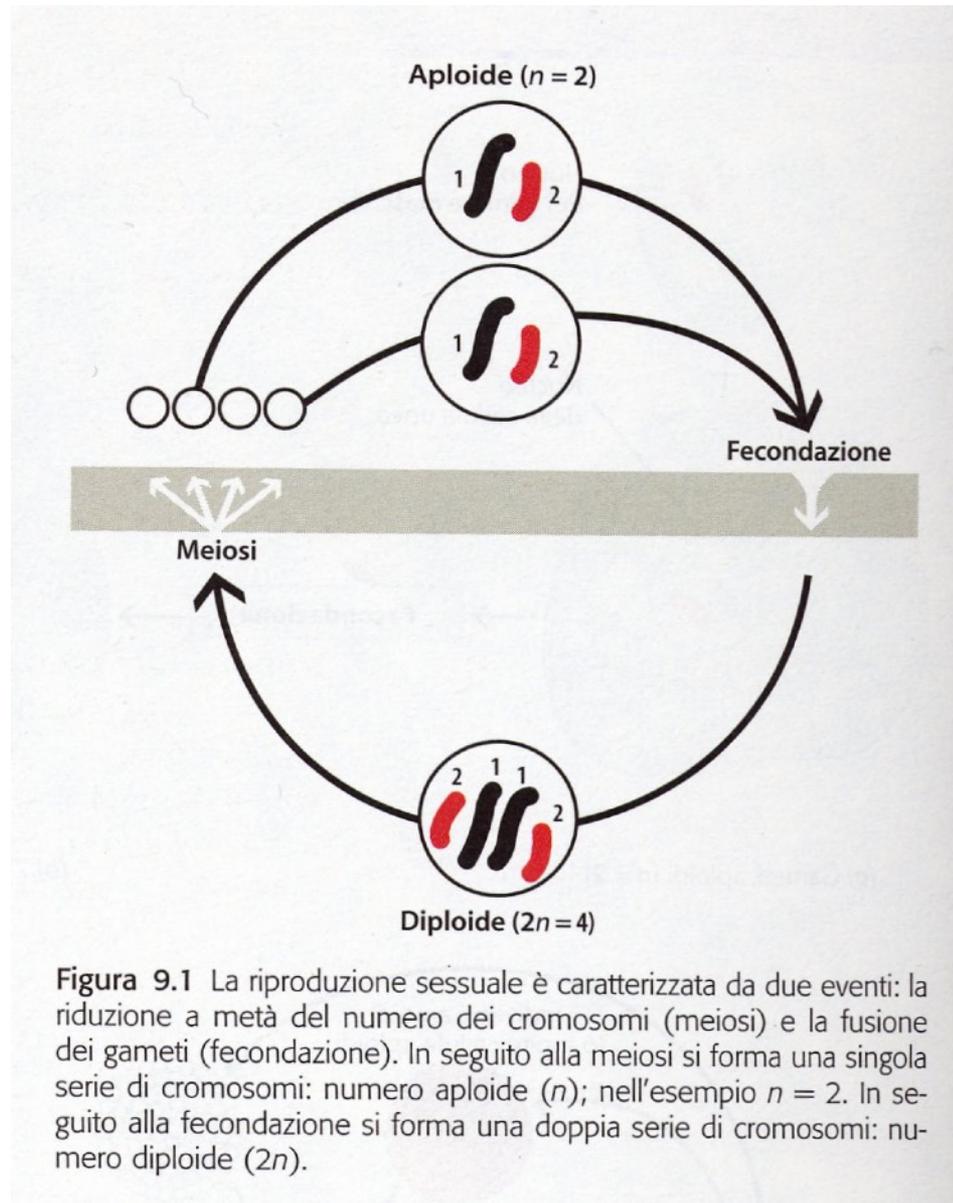
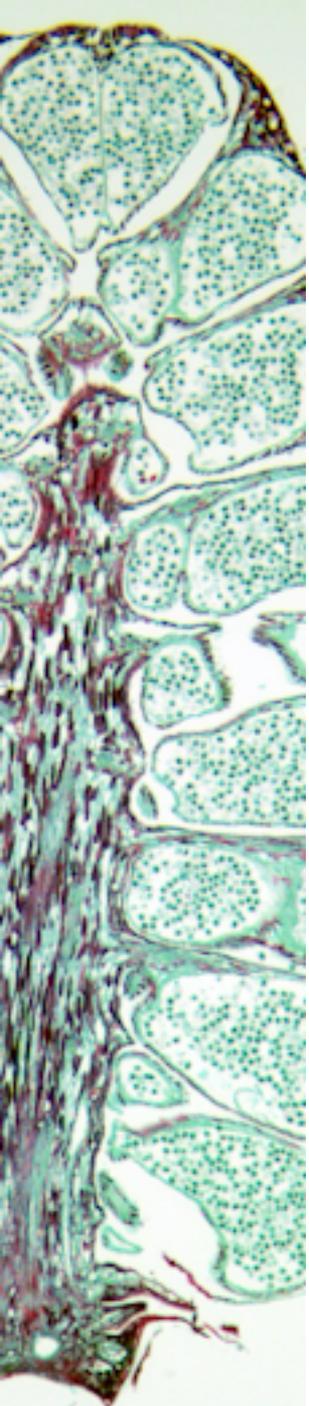


La riproduzione può avvenire sessualmente, con scambio di geni tra individui diversi (con diversi casi particolari...), o asessualmente, con la produzione di cloni dell'individuo originale. Nel primo caso il genoma dell'individuo prodotto è composto per metà da quello di ogni "genitore", mentre nel secondo è una copia di quello dell'unico "genitore".

La necessità di dover dimezzare il numero di cromosomi, passando da un numero  $2n$  (diploide) a un numero  $n$  (aploide) comporta un metodo di divisione cellulare diverso dalla mitosi, ovvero la meiosi.

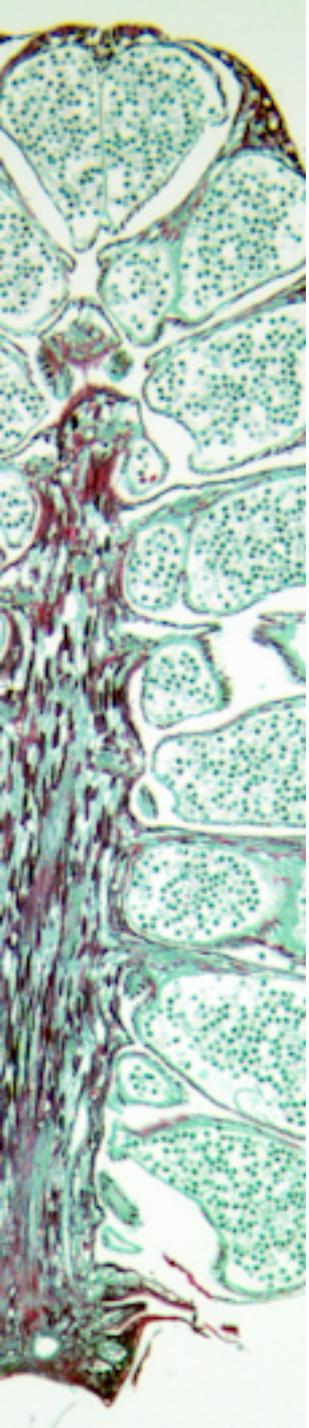
Negli organismi studiati dai botanici esistono diverse varianti di riproduzione sessuale, con cicli metagenetici molto vari, che vanno da quelli di organismi con meiosi zigotica (aplonti) a quelli con meiosi gametica (diplonti), passando per quelli con meiosi sporica (aplodiplonti).





**Figura 9.1** La riproduzione sessuale è caratterizzata da due eventi: la riduzione a metà del numero dei cromosomi (meiosi) e la fusione dei gameti (fecondazione). In seguito alla meiosi si forma una singola serie di cromosomi: numero aploide ( $n$ ); nell'esempio  $n = 2$ . In seguito alla fecondazione si forma una doppia serie di cromosomi: numero diploide ( $2n$ ).

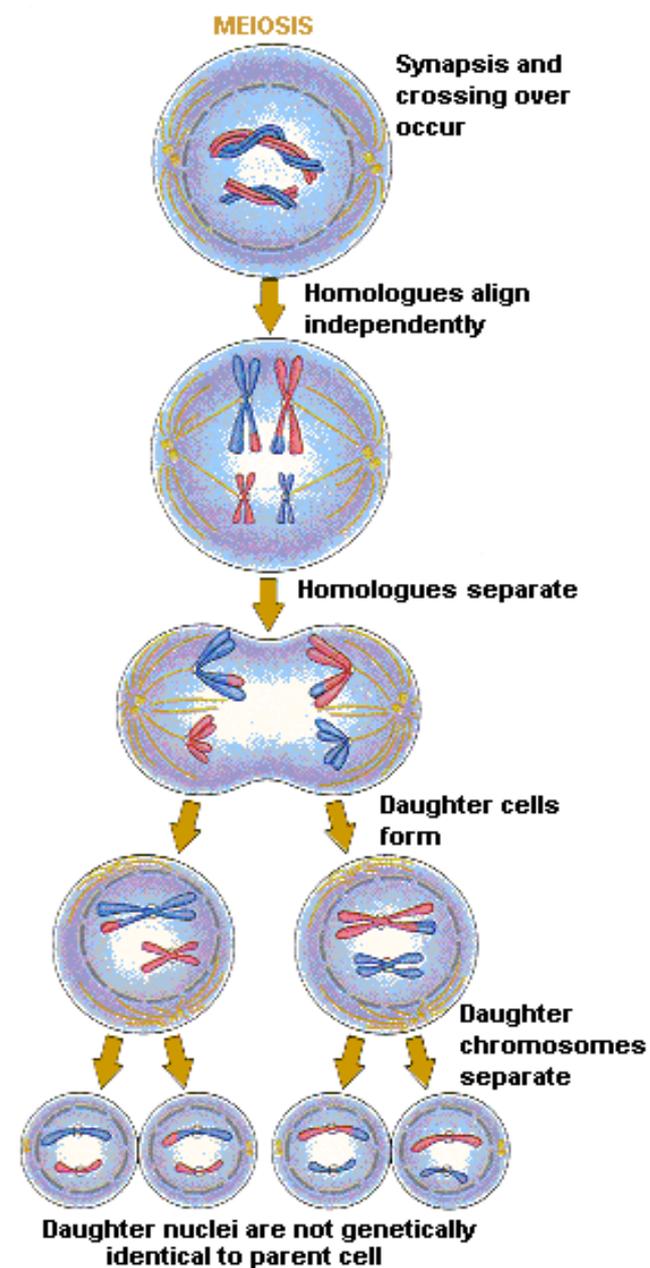
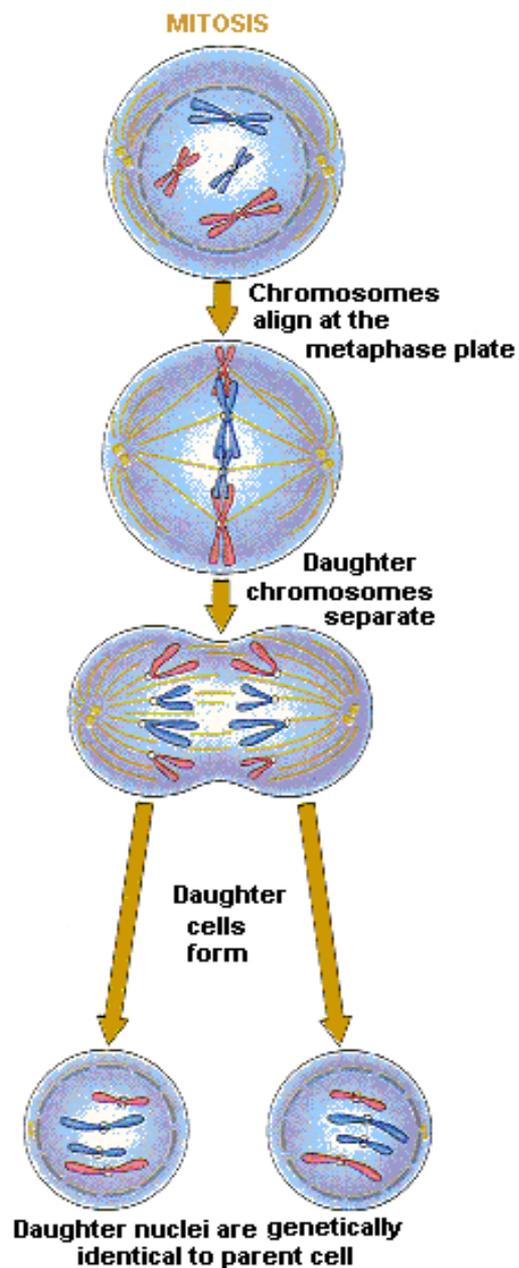
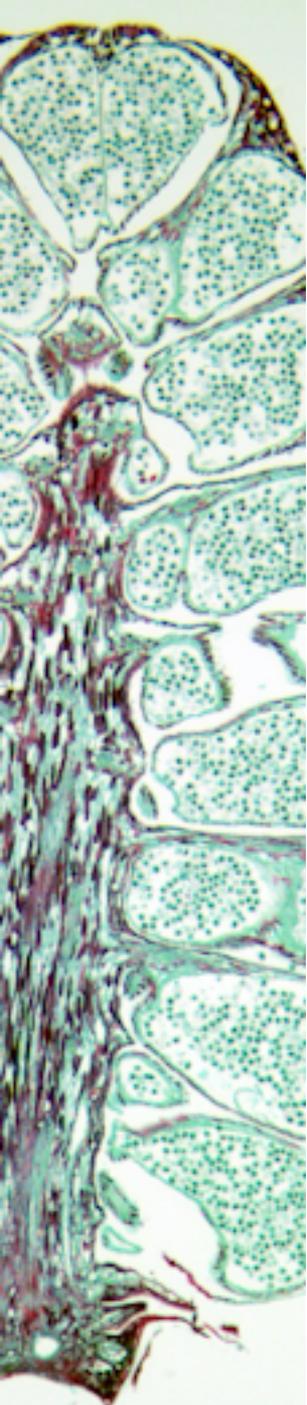


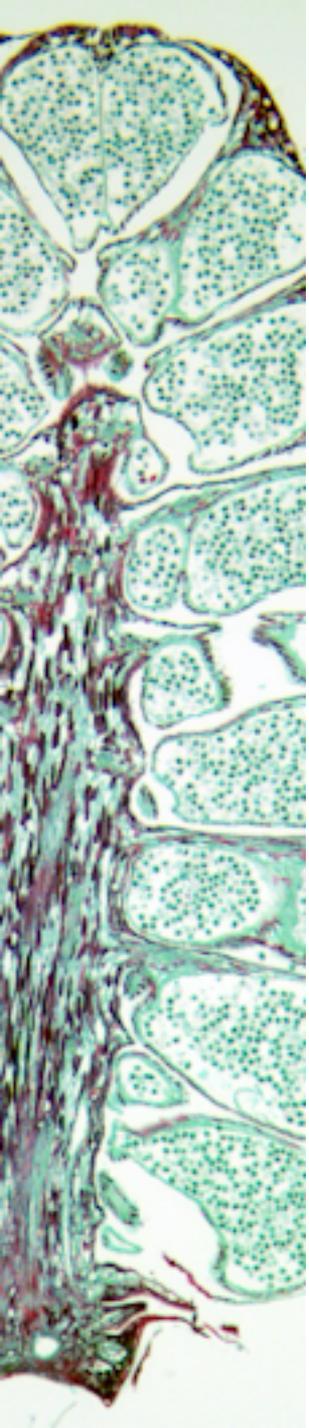


La **MEIOSI** differisce dalla **MITOSI** in tre punti fondamentali:

- 1) Il materiale genetico viene replicato una sola volta, ma vi sono due divisioni nucleari successive, che portano alla formazione di quattro nuclei.
- 2) Ognuno dei quattro nuclei è aploide, poiché contiene solo la metà dei cromosomi presenti nel nucleo diploide originario (sono state separate le coppie di cromosomi «omologhi»).
- 3) I nuclei prodotti per meiosi contengono combinazioni di alleli completamente nuove (ricombinazione genetica), in quanto la separazione dei cromatidi nelle cellule è casuale, e a ciò si aggiunge lo scambio di porzioni dei cromatidi stessi («crossing over»).



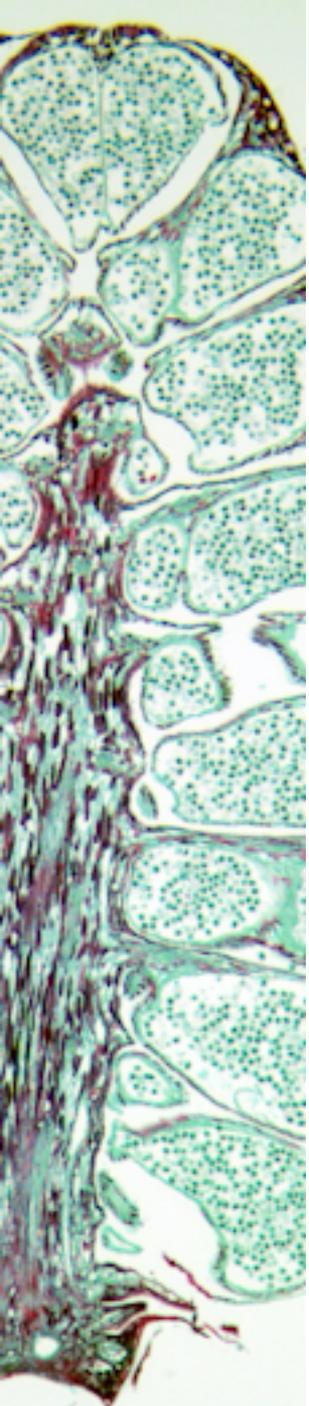




Con la meiosi vengono prodotti **NUCLEI DIFFERENTI** dal nucleo originario, a differenza della mitosi che porta alla formazione di NUCLEI con cromosomi IDENTICI a quelli del nucleo originario.

A causa della **MEIOSI** e della eventuale successiva **SINGAMIA** (fenomeni spesso associati tra loro, ma non necessariamente nello stesso individuo, vedi cicli metagenetici degli organismi vegetali diploidi), le popolazioni di organismi diploidi sono eterogenee al loro interno, essendo formate da individui che differiscono per combinazioni diverse di caratteri: è su questo materiale che lavorerà la selezione naturale...





## GAMETI

Devono fondersi due a due per sopravvivere, dando luogo alla formazione dello zigote (2n).

ISOGAMIA

ANISOGAMIA FUNZIONALE (+, -)

ANISOGAMIA FUNZ. E MORFOLOGICA

OOGAMIA Cellula uovo ♀  
 spermatozoidi (flagell.) } ♂  
 spermazi (non flagell.) }

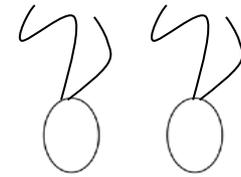
I gameti vengono prodotti nei  
**GAMETANGI**

♀ OOGONI      ♂ SPERMATOGONI

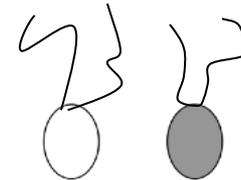
Se sono circondati da uno strato di cellule

♀ ARCHEGONI      ♂ ANTERIDI

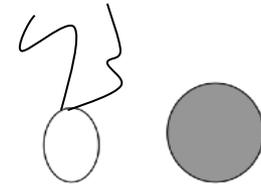
ISOGAMIA



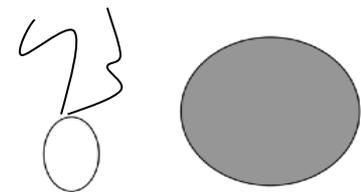
ANISOGAMIA FUNZIONALE

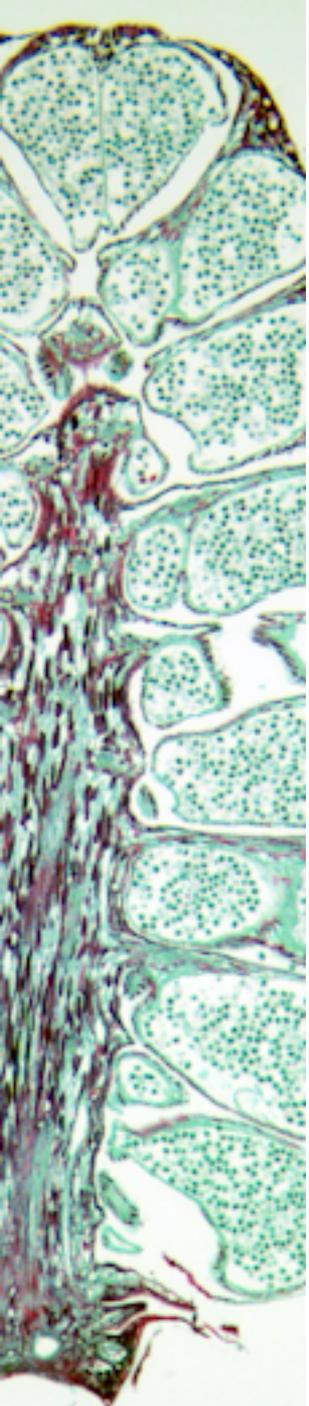


ANISOGAMIA FUNZIONALE E MORFOLOGICA



OOGAMIA





## Cellule germinali

### GAMETI

Devono fondersi due a due per sopravvivere, dando luogo alla formazione dello zigote (2n).

ISOGAMIA

ANISOGAMIA FUNZIONALE (+, -)

ANISOGAMIA FUNZ. E MORFOLOGICA

OOGAMIA    Cellula uovo ♀  
                  spermatozoidi (flagell.) ♂  
                  spermazi (non flagell.) ♂

I gameti vengono prodotti nei  
**GAMETANGI**

♀ OOGONI      ♂ SPERMATOGONI

Se sono circondati da uno strato di cellule

♀ ARCHEGONI    ♂ ANTERIDI

### AGAMETI o SPORE

Ciascuna spora è autonoma

Flagellate: zoo- o planospore

Immobili: aplanospore

Possono derivare da

MITOSI

MITOSPORE

MEIOSI

MEIOSPORE

Le spore vengono prodotte negli  
**SPORANGI**

