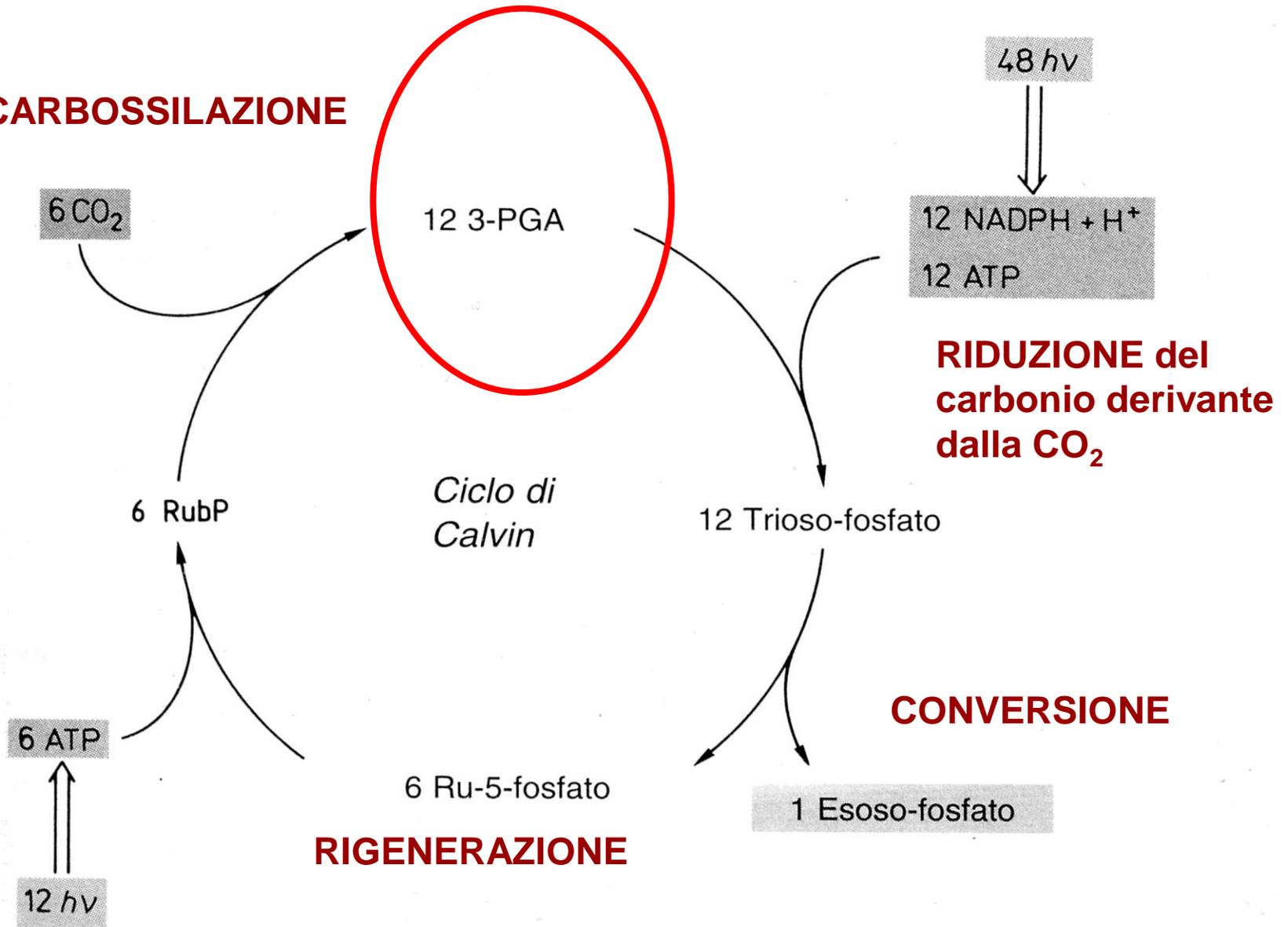




FOTOSINTESI

CARBOSSILAZIONE



48 hv

12 $\text{NADPH} + \text{H}^+$
12 ATP

RIDUZIONE del carbonio derivante dalla CO_2

CONVERSIONE

1 Esoso-fosfato

12 3-PGA

12 Trioso-fosfato

Ciclo di Calvin

6 Ru-5-fosfato

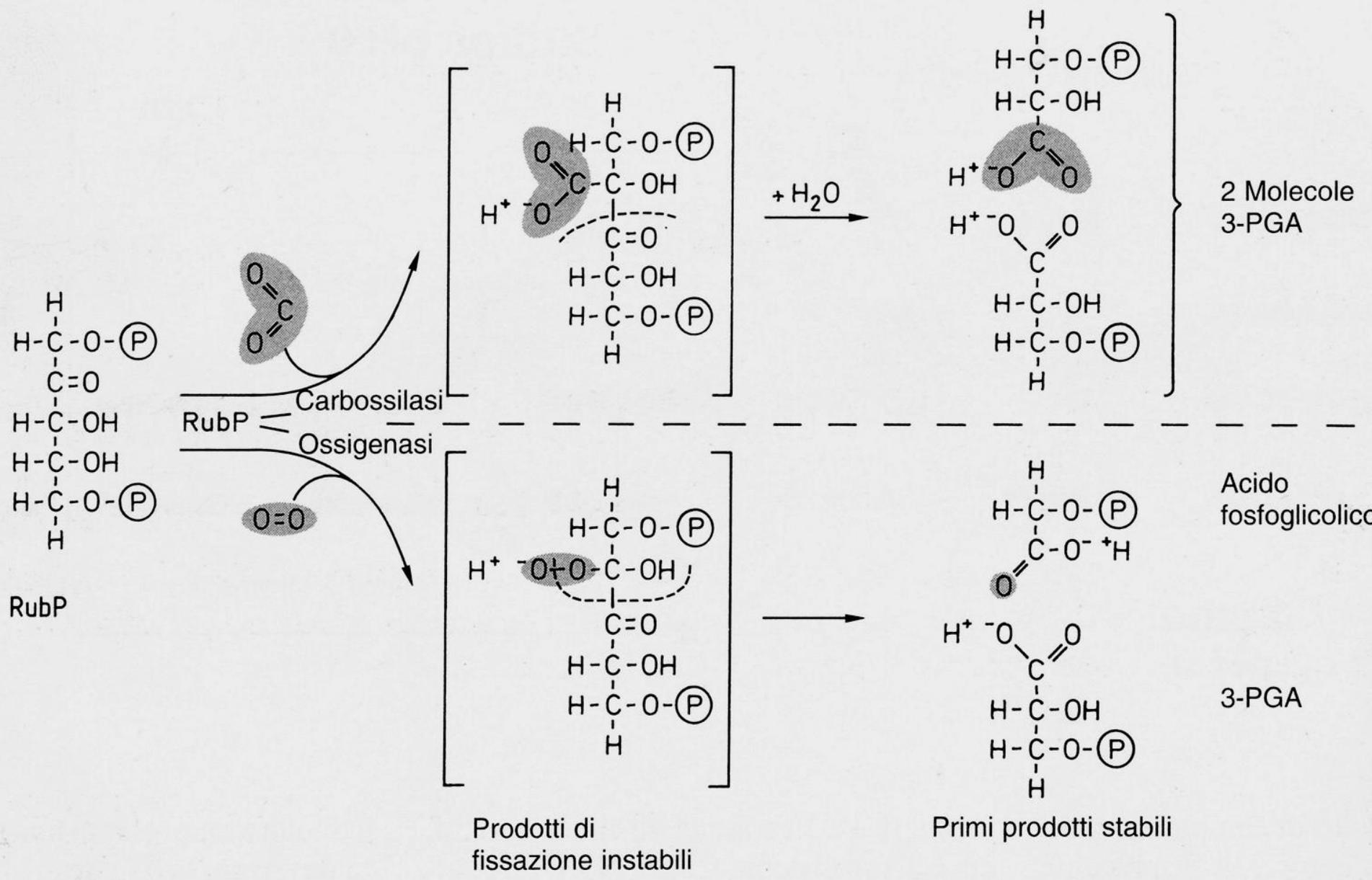
RIGENERAZIONE

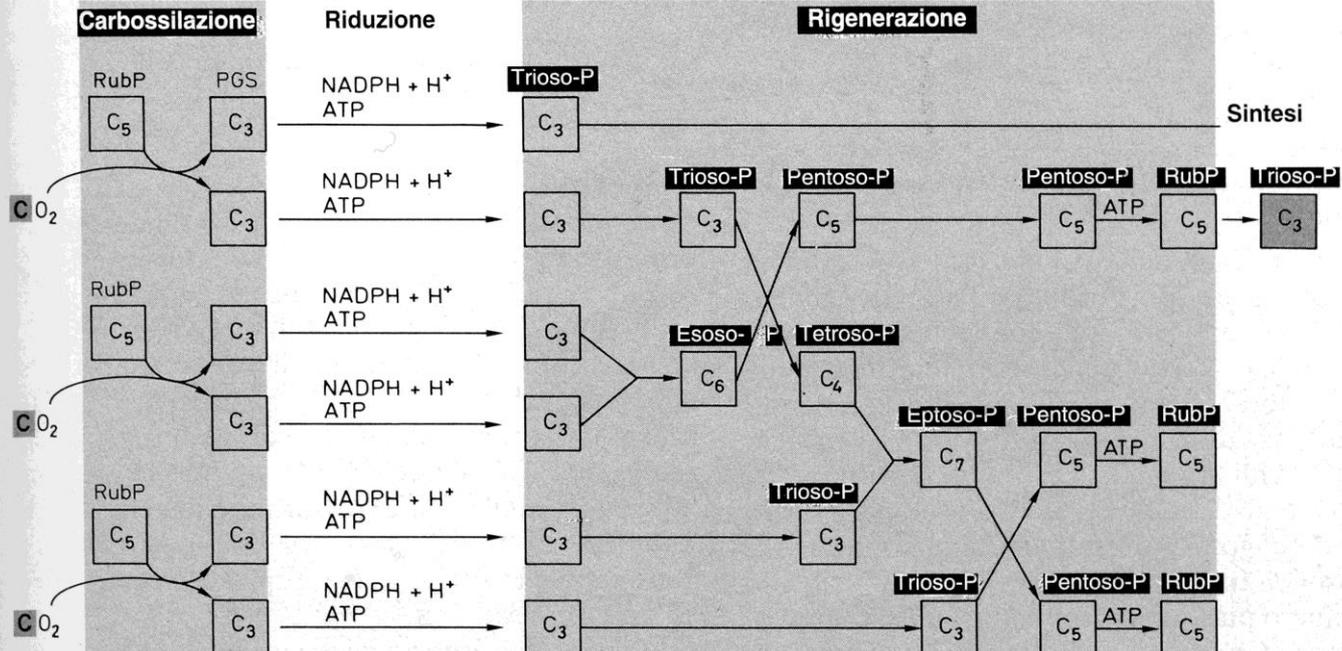
6 RubP

6 CO_2

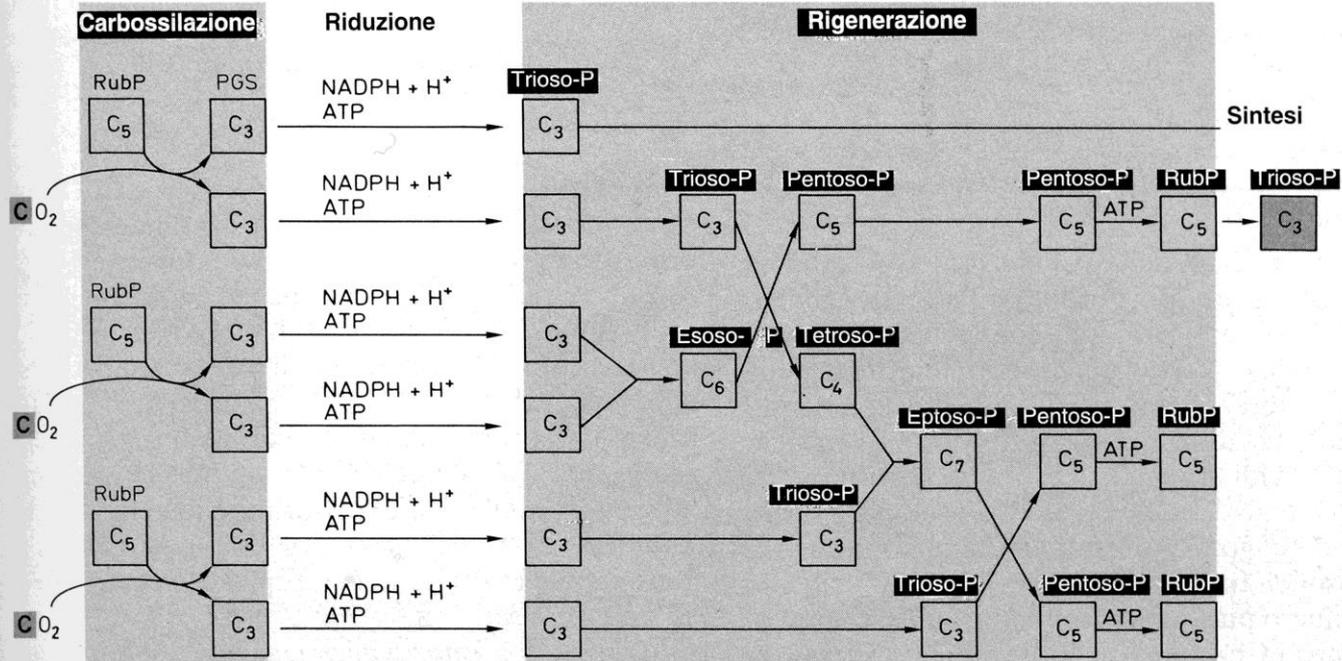
6 ATP

12 hv



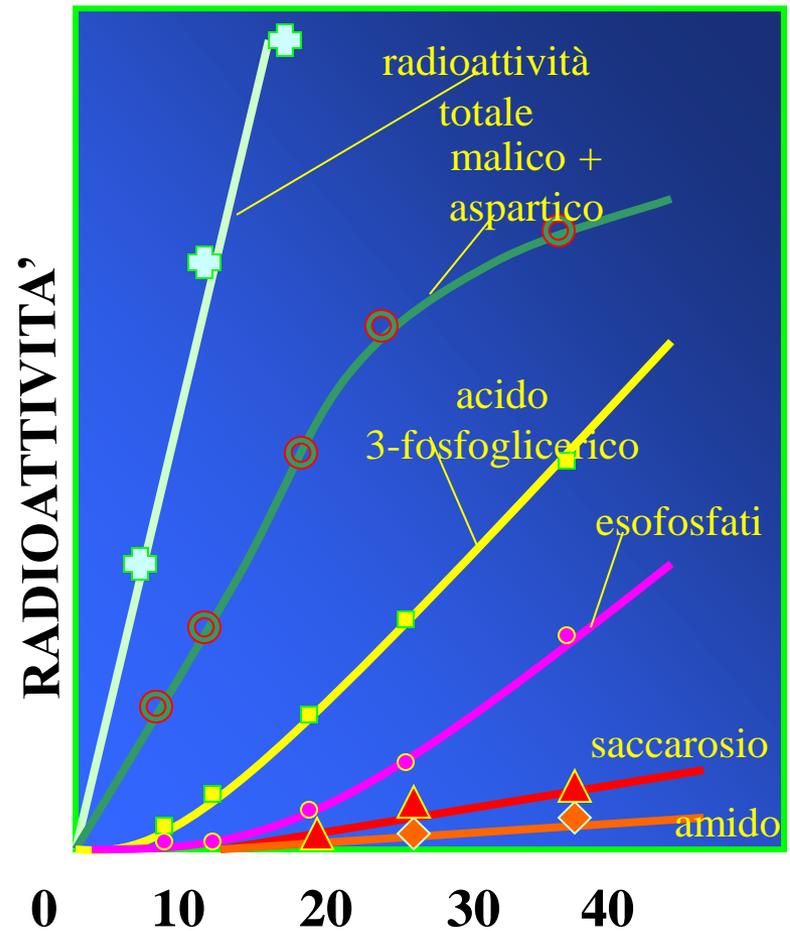
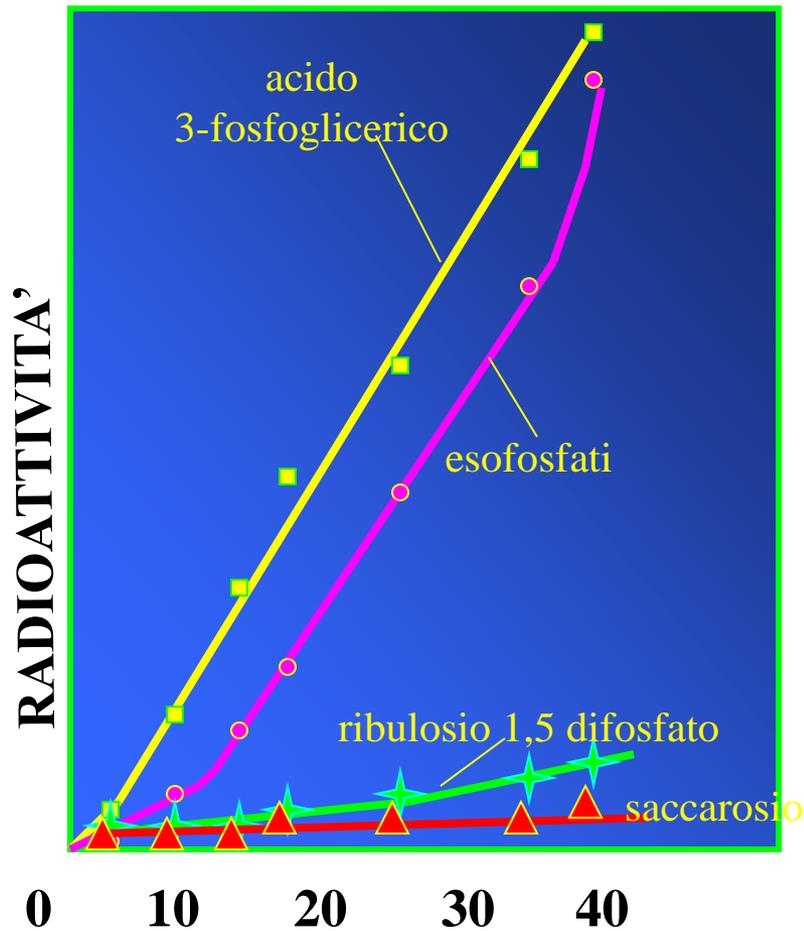


1 esoso-forsfato



METABOLISMO C4 o delle piante C4

Il loro primo prodotto di fissazione (temporanea) della CO_2 è un acido organico a 4 atomi di carbonio anziché acido 3-fosfoglicerico.



Prodotti che si formano dopo una breve esposizione a CO₂ radioattiva in una pianta che possiede solo il ciclo di Calvin (*Chlorella*, un'alga unicellulare) e in una pianta C₄ (canna da zucchero). Nella *Chlorella* il primo prodotto fotosintetico che compare già dopo un'esposizione brevissima alla CO₂ radioattiva è l'acido 3-fosfoglicerico mentre nella canna da zucchero compaiono per primi gli acidi malico e aspartico che derivano dalla fissazione provvisoria della CO₂ ad opera della PEP carbossilasi. Saccarosio e amido, i prodotti finali della fotosintesi compaiono notevolmente più tardi in entrambi i casi. Il comportamento delle piante C₃ è simile a quello della *Chlorella*.

Si tratta di adattamenti fisiologici di piante che vivono in ambienti caratterizzati in genere da forte irraggiamento luminoso e temperature elevate.

Introducendo delle fissazioni temporanee pre-Ciclo di Calvin, alcune specie hanno raggiunto:

- i più elevati ratei fotosintetici (piante C4);
- il più efficiente uso dell'acqua (piante CAM).

Quali sono le piante C4?

Solo un numero ridotto delle 250.000 angiosperme sono piante C4.

Si trovano ad esempio tra le graminacee e le chenopodiacee, indicando una origine polifiletica, che è relativamente recente (10 milioni di anni fa...).

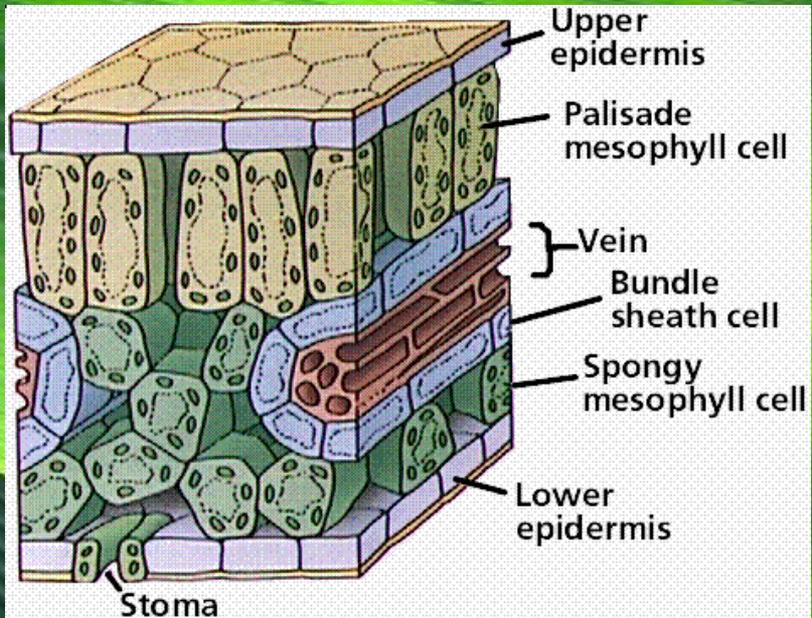
Le graminacee C4 sono in buona parte erbe tropicali (tra cui il “nostro” **mais**, **la canna da zucchero**, **il sorgo**, ma anche molte “malerbe” dei nostri campi...).

Le chenopodiacee C4 sono in gran parte piante che vivono sulle spiagge o nelle depressioni saline nei deserti e semideserti.

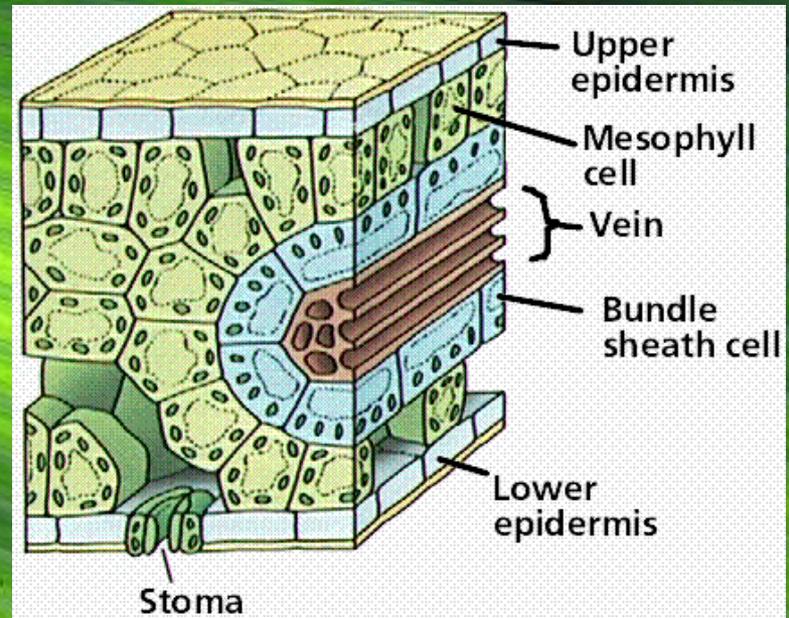
Le piante C4



Piante C3



Piante C4

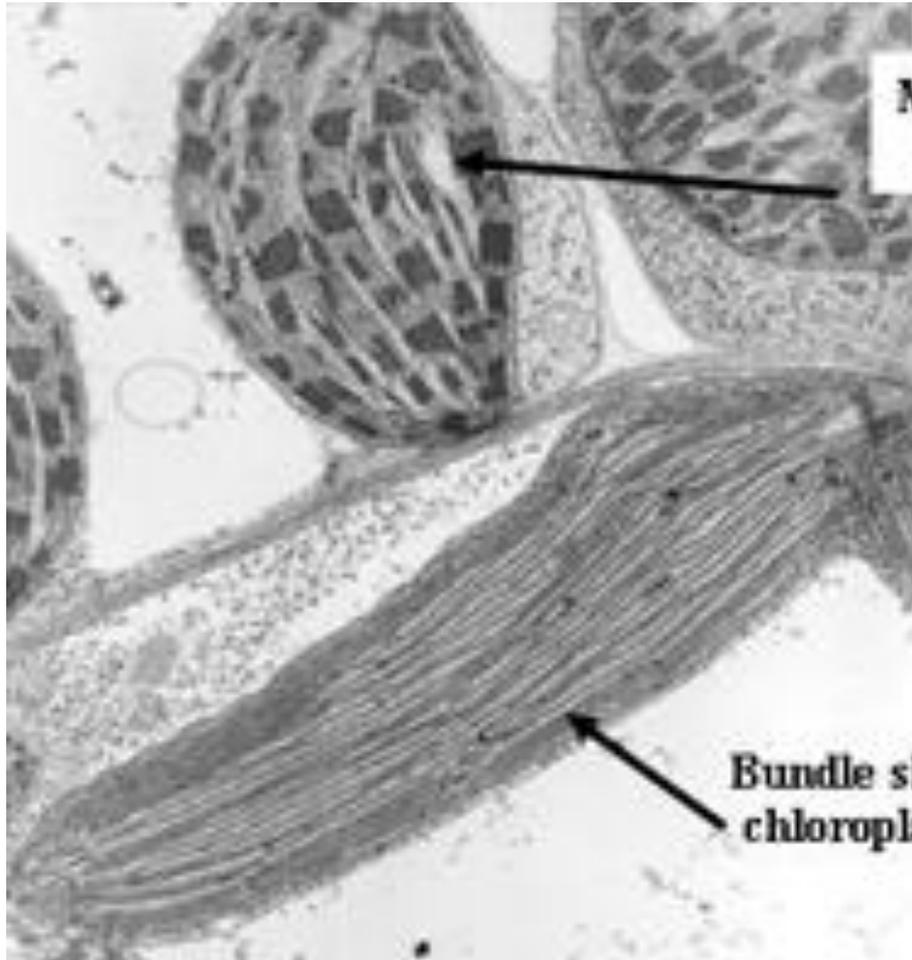


Nelle cellule specializzate della corona è attivo un meccanismo che incrementa la pressione parziale della CO_2 , in modo che la RUBISCO lavori solo con attività carbossilasica.

Nelle «normali» cellule del mesofillo c'è infatti una precedente fissazione provvisoria di CO_2 , per opera di un enzima particolare, cui segue l'esportazione di un intermedio provvisorio verso le cellule della corona, dove avviene la fissazione definitiva.



Le cellule del mesofillo contengono cloroplasti normali, quelle della guaina del fascio invece particolari cloroplasti senza grana e pieni di granuli d'amido. Questi cloroplasti non contengono il PS II (questo fotosistema è localizzato nei tilacoidi dei grana che qui mancano).

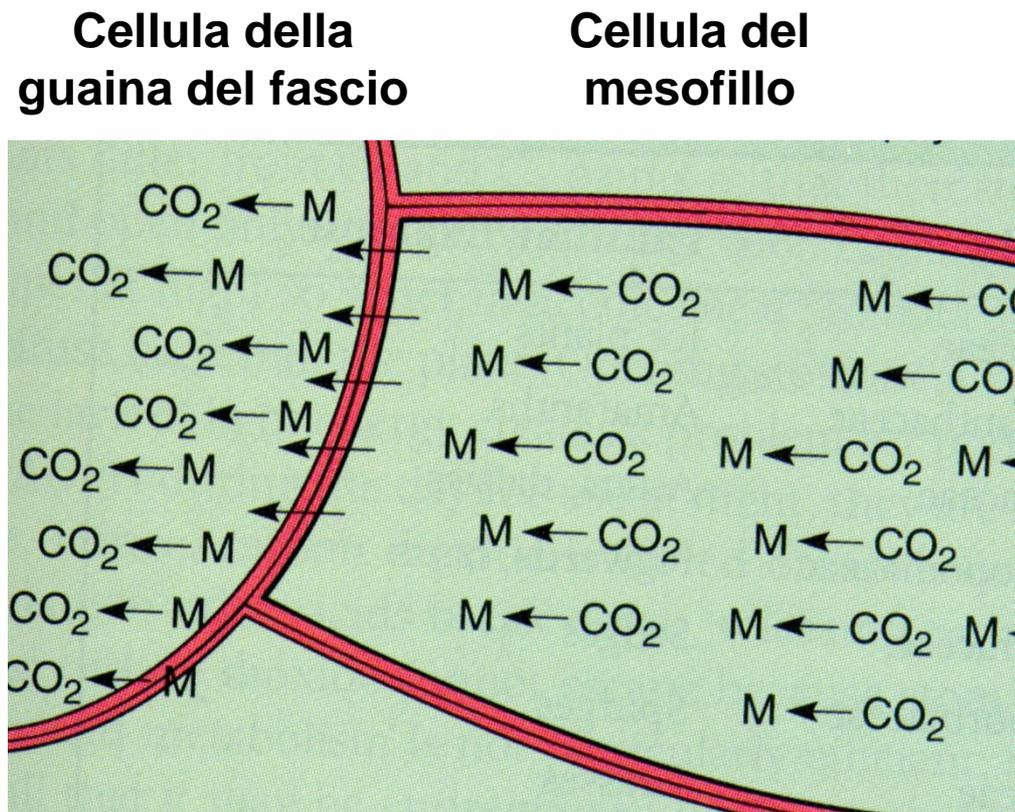


**Mesophyll cell
chloroplast**

**Bundle sheath cell
chloroplast**

La fissazione provvisoria della CO_2 avviene nelle cellule del mesofillo per opera dell'enzima **fosfoenolpiruvico (PEP) carbossilasi**, che ha altissima affinità per la CO_2 ; il substrato è l'acido PEP.

L'acido ossalacetico che ne deriva viene ridotto ad acido malico e quest'ultimo viene trasportato nelle cellule della guaina, dove viene decarbossilato ad acido piruvico, liberando CO_2 .

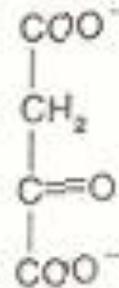
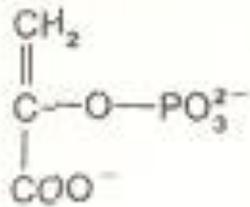
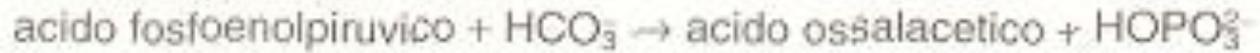


La CO_2 liberata all'interno delle cellule del fascio entra nel «normale» ciclo di Calvin: viene fissata sul ribulosio-1,5-bifosfato dando acido 3-fosfoglicerico ecc ecc.

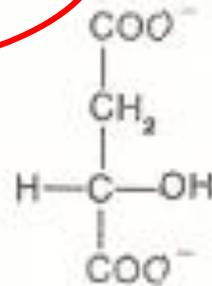
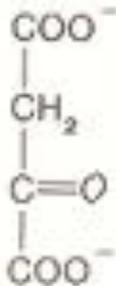
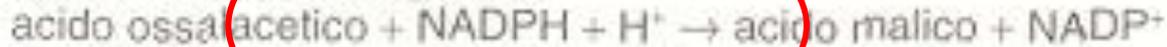
L'acido piruvico derivato dalla decarbossilazione del malico viene riportato nelle cellule del mesofillo e lì ritrasformato in PEP attraverso una reazione che richiede 2 molecole di ATP.

Carbossilazione C3 \longrightarrow C4

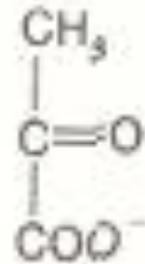
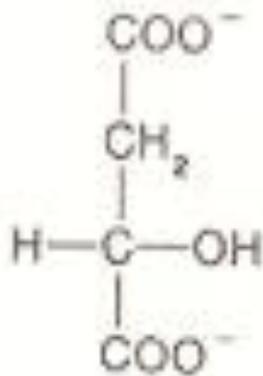
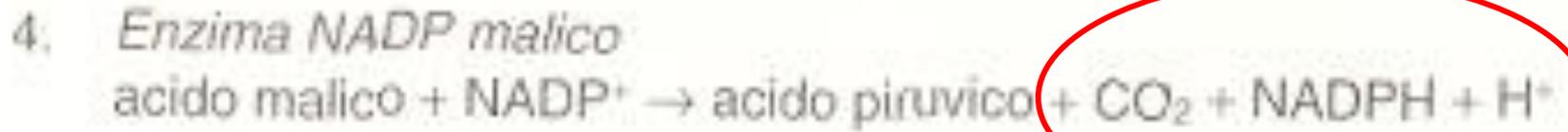
1. *Fosfoenolpiruvato carbossilasi*



2. *NADP malico deidrogenasi*



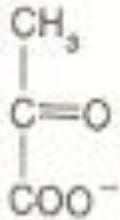
Decarbossilazione



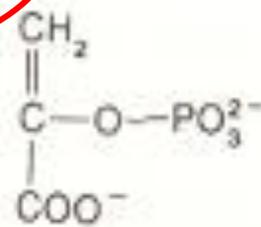
Liberazione di CO₂

Rigenerazione dell'acido PEP

Piruvato, ortofosfato dichinasi



**Costo energetico in
ATP**



In conclusione, nelle piante C_4 la formazione di sostanze organiche da CO_2 avviene esattamente come nelle altre piante: essa è però preceduta da una fissazione provvisoria di CO_2 sotto forma di acidi organici, che vengono scambiati tra due tipi cellulari diversi: le cellule del mesofillo e le cellule della guaina.

Le piante C_4 hanno il problema del costo di rigenerare l'acido fosfoenolpiruvico partendo dall'acido piruvico. Questo le fa consumare più ATP delle C_3 a parità di numero di carboidrati sintetizzati (rispettivamente, 5 ATP contro 3 ATP). Come risultato, la fotosintesi C_4 è competitiva solo in ambienti caldi e luminosi o nelle stagioni caratterizzate da questa combinazione di condizioni (per es. la nostra estate).

L'acido malico è praticamente un veicolo per trasportare la CO_2 nelle cellule della guaina del fascio concentrandola in quest'ultime.

Questo trasporto è facilitato dai numerosissimi plasmodesmi che collegano le due cellule.

Una volta liberata dal suo veicolo in seguito alla decarbossilazione la CO_2 non può più tornare indietro in quanto le cellule della guaina del fascio sono pochissimo permeabili alla CO_2 grazie alla parete suberificata.

In questo modo si crea all'interno della cellula della guaina un ambiente ad alta concentrazione di CO_2 , **favorendo l'attività carbossilatica della RuBisCO e inibendo quella ossigenasica**. In altre parole si crea un microambiente ideale per favorire la fotosintesi e inibire la fotorespirazione.

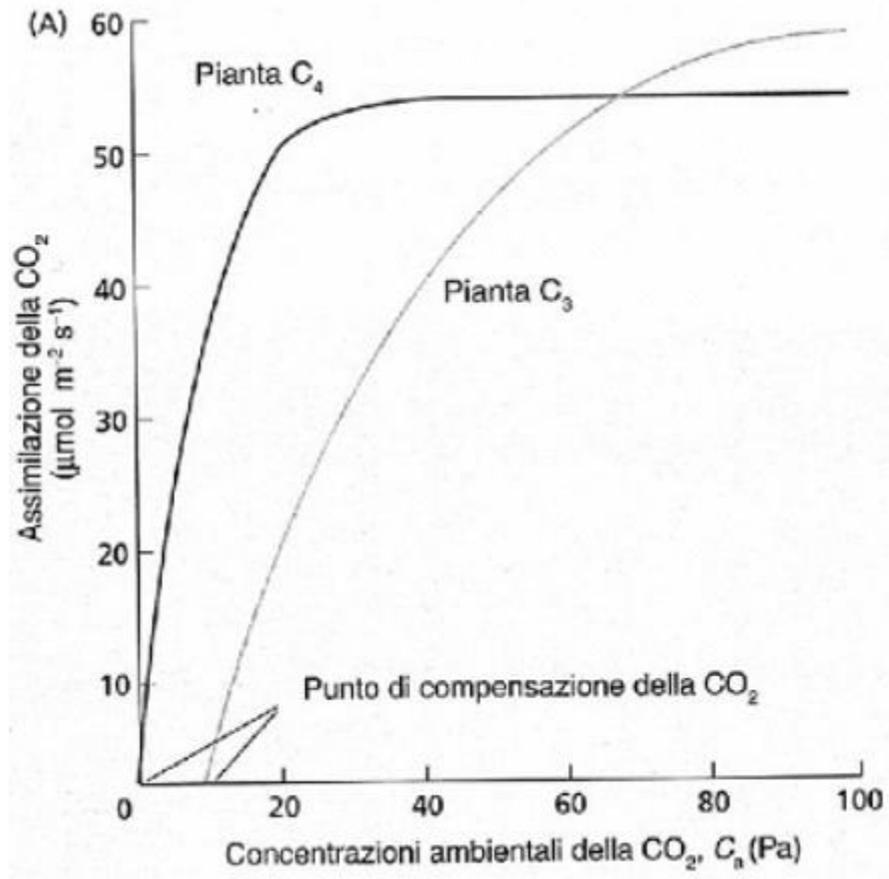
Le condizioni di “paradiso fotosintetico” delle cellule della guaina vengono ulteriormente esaltate dall'assenza del fotosistema II a livello dei cloroplasti delle cellule della guaina, mentre i perossisomi sono presenti solo nelle cellule della guaina del fascio, cioè proprio nella zona dove le condizioni per la fotorespirazione sono più sfavorevoli.

In questo modo anche se avviene la fotorespirazione la CO_2 derivante ha un'alta probabilità di essere ricatturata nelle cellule del mesofillo prima che raggiunga gli stomi. Questo grazie all'enzima PEP carbossilasi che lavora efficientemente anche a basse concentrazioni di substrato.

Le C_4 hanno quindi trovato un rimedio al problema bivalente dell'enzima RuBisCO. Le piante C_4 sono soprattutto adatte alle zone calde. Questo perché, quanto più caldo fa, tanto più viene alla luce il carattere ossigenasico di questo enzima: infatti il rapporto attività carbossilasica/attività ossigenasica diminuisce con l'aumentare delle temperature. Le C_4 permettono anche un discreto risparmio di acqua. Questo è conseguenza dell'enzima PEP carbossilasi che essendo molto efficiente cattura tutta la CO_2 mantenendo così 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. Questo consente una più rapida entrata della CO_2 negli stomi. Di conseguenza 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 .

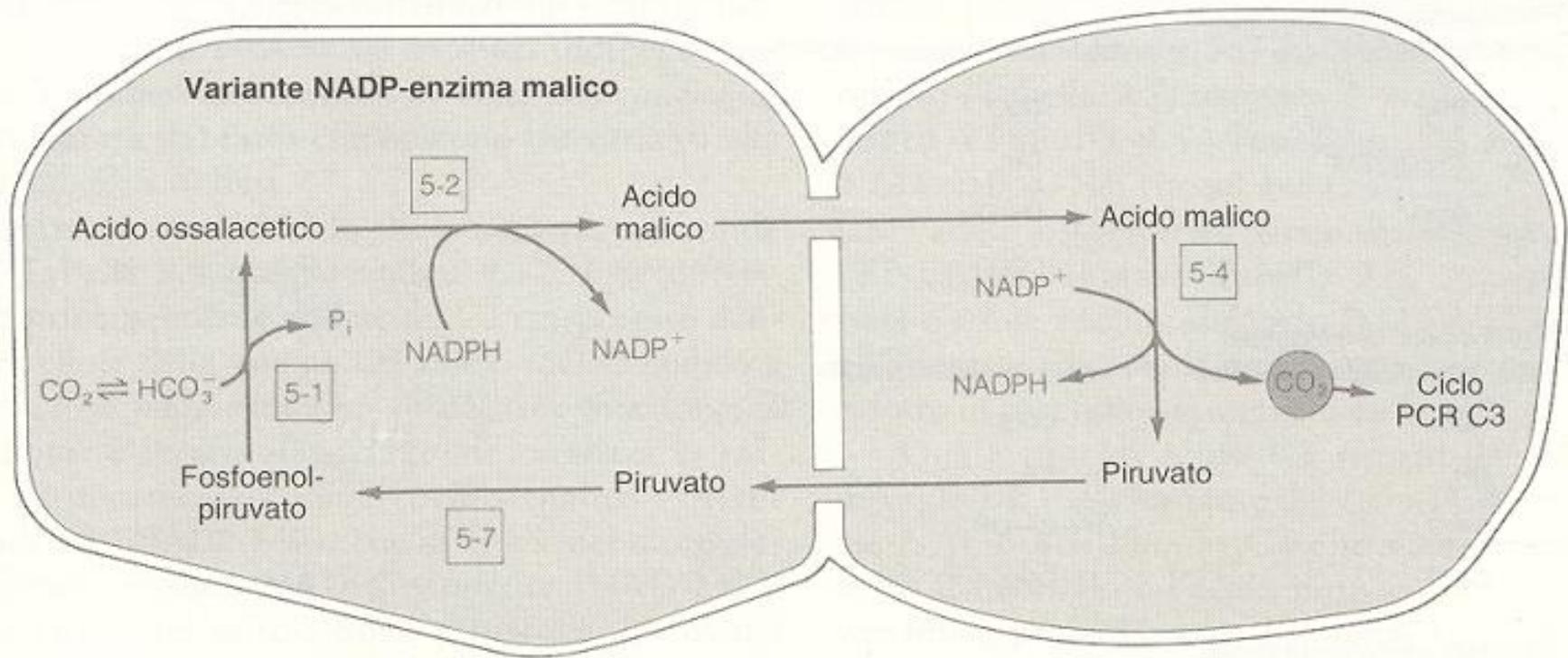
L'uso altamente economico della CO_2 fatto dalle piante C_4 è dimostrato anche dal punto di compensazione per la CO_2 che in queste piante si avvicina a zero. Invece nelle C_3 la fotosintesi netta si annulla quando la concentrazione per la CO_2 è scesa al 10-20% rispetto a quella normale dell'atmosfera.



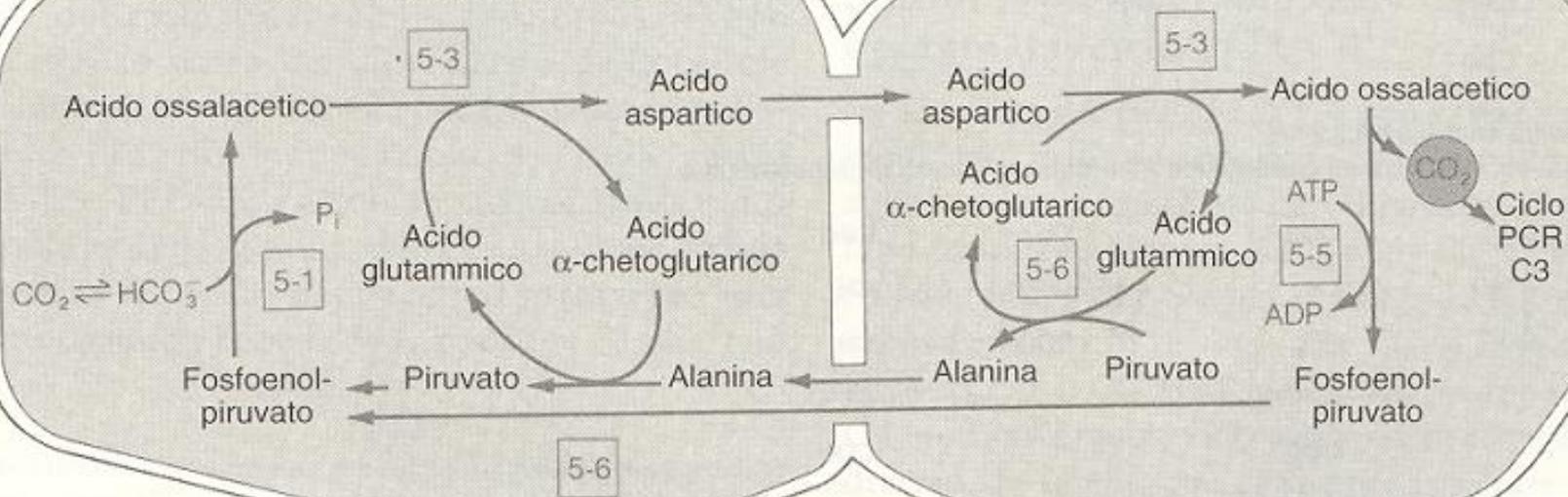
Un ultimo punto di attenzione va rivolto alle 3 varianti del ciclo C_4 per l'assimilazione del carbonio. Le varianti differiscono principalmente per

- (1) la natura dell'acido a 4 atomi di C (malico o aspartico) che viene trasportato nelle cellule della guaina del fascio e dell'acido a 3 atomi di C (piruvico o alanina) che ritorna alle cellule del mesofillo, e per
- (2) la natura dell'enzima che catalizza il passaggio della decarbossilazione nelle cellule della guaina del fascio. Le 3 varianti prendono nome dal meccanismo di decarbossilazione.

Variante NADP-enzima malico



Variante Fosfoenolpiruvato carbossichinasi

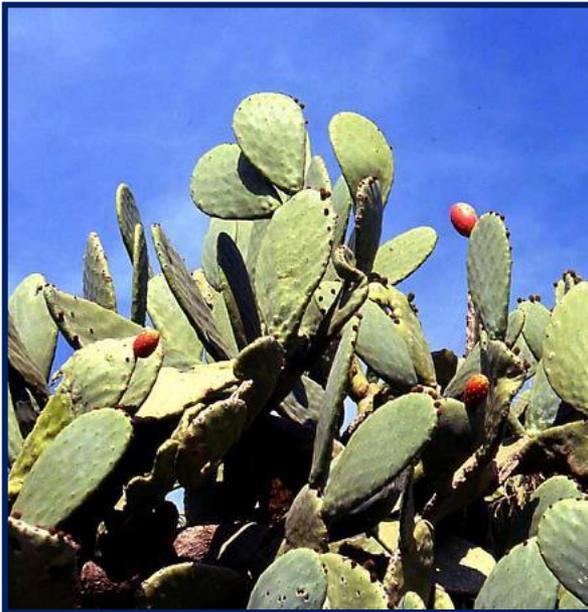


Piante CAM

Un altro gruppo di specie che fissano CO_2 in modo provvisorio è costituito dalle piante CAM (**C**rassulacean **A**cid **M**etabolism = Metabolismo Acido delle Crassulacee).

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*.





Le piante CAM separano nettamente nel tempo il momento dell'entrata della CO_2 nella foglia da quello della sua fissazione nel ciclo di Calvin.

Di notte esse aprono gli stomi, fanno entrare la CO_2 e la fissano in modo analogo alle C_4 formando acidi organici a 4 atomi di C (tipicamente acido malico).

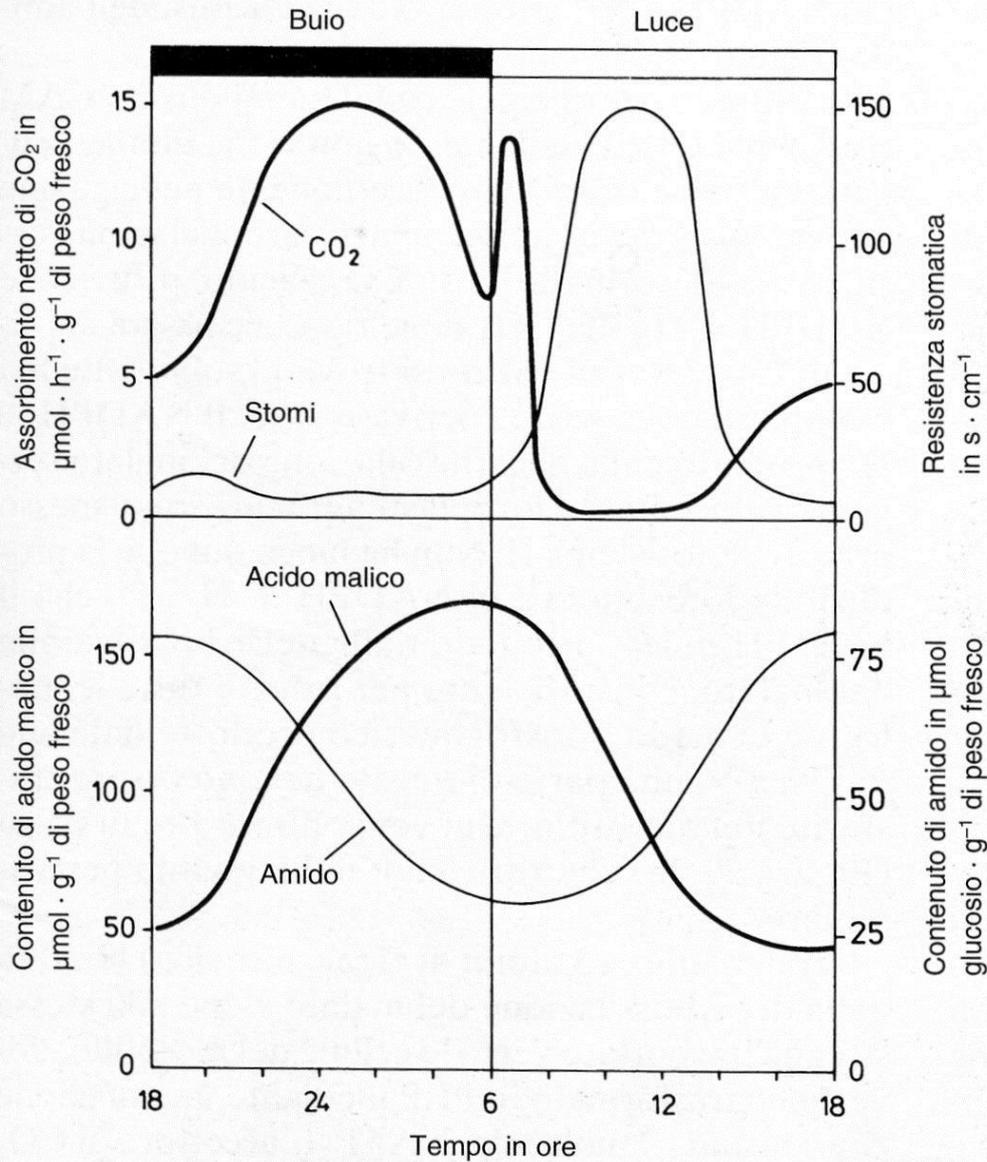
Di giorno esse tengono gli stomi chiusi (tanto ormai la CO_2 è stata assorbita e immobilizzata negli acidi organici) e decarbossilano gli acidi generati durante la notte liberando nuovamente la CO_2 . Questa viene ora fissata normalmente attraverso la RuBisCO nel ciclo di Calvin.

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 CO_2 .

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

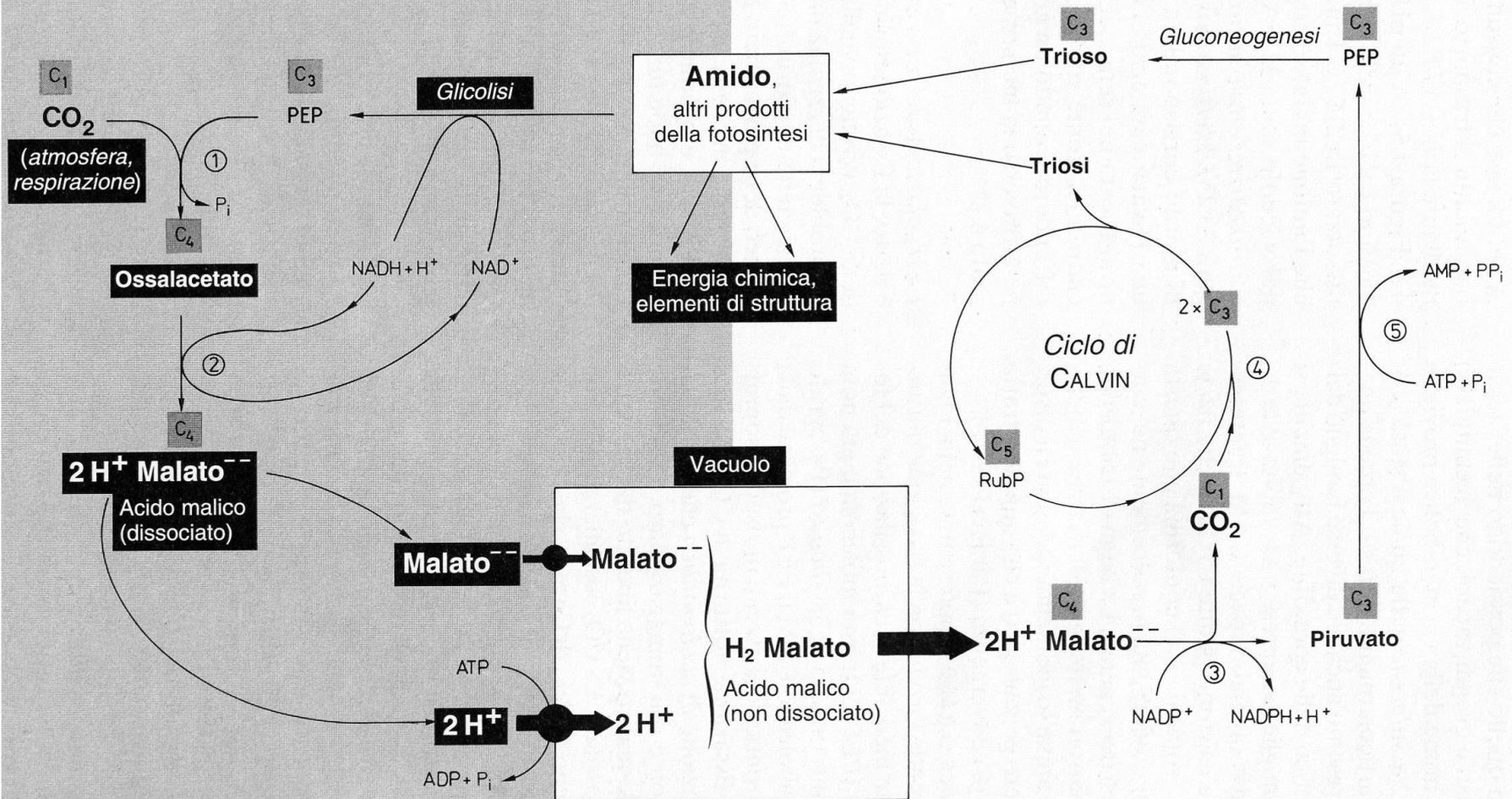




Andamento di alcuni tipici fenomeni del metabolismo degli acidi carbossilici nelle *Crassulaceae* durante il ciclo notte-giorno. In alto: assorbimento netto di CO₂ nelle foglie e resistenza stomatica alla diffusione. In basso: contenuto in acido malico e in amido nelle foglie. I valori indicati corrispondono a valori medi che possono variare molto secondo le specie e le condizioni esterne.

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 CO_2 da parte della PEP-carbossilasi, eliminando la possibilità che la PEP-carbossilasi citoplasmatica legghi la CO_2 al posto della RUBISCO plastidiale.



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⁺-dipendente); 3, malato-deidrogenasi-decarbossilasi (NADP⁺-dipendente) (NADP⁺-malic enzyme); 4, RUBISCO; 5, piruvato-P_i-dichinasi.

Due aspetti chiave del metabolismo CAM:

(i) L'apertura degli stomi è regolata dalla concentrazione parziale interna della CO_2 , che dipende dall'attività di questa attività enzimatica particolare. Di notte gli stomi stanno aperti per il forte consumo della CO_2 interna per opera della PEP-carbossilasi, di giorno stanno chiusi perché c'è CO_2 a sufficienza (e l'acqua scarseggia!!!).

(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.

Alcuni dati riguardanti l'economia dell'acqua e del carbonio nel corso della fotosintesi delle piante C₃, C₄ 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 ₃	C ₄	CAM
Quoziente di traspirazione in g H ₂ O · g ⁻¹ di C	Da 450 a 950	Da 250 a 350	Da 18 a 100 (per la fissazione di CO ₂ durante la notte) Da 150 a 600 (per la fissazione di CO ₂ durante il giorno)
Velocità massima della fotosintesi netta in mg CO ₂ · m ⁻² di sup. fogliare · s ⁻¹	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 ⁻² di sup. fogliare · d ⁻¹	Da 50 a 200	Da 400 a 500	Da 1,5 a 1,8



FINE