

TEMPERATURE ELEVATE e/o STRESS IDRICO  
AUMENTANO LA FOTORESPIRAZIONE



Evoluzione di sistemi per concentrare CO<sub>2</sub>  
in prossimità della Rubisco:

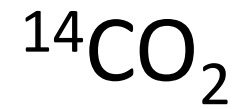
**Piante C<sub>4</sub>**  
**Piante CAM**



**IL CICLO  $C_4$**   
per la concentrazione di  $CO_2$

# PIANTE C<sub>4</sub>

Canna da zucchero



Acido malico  
Acido aspartico

Composti organici a  
4 atomi di carbonio

Fotosintesi  $C_4$  in circa 8000 specie (circa il 3% delle specie note). Angiosperme sia monocotiledoni (più di 6000) che dicotiledoni

Contribuisce al 25% della produttività primaria delle piante terrestri a livello globale

Rappresenta una frazione importante dei consumi della popolazione umana

Rappresenta un adattamento di notevole successo in habitat caldi, aridi o ipersalini



Sorgo



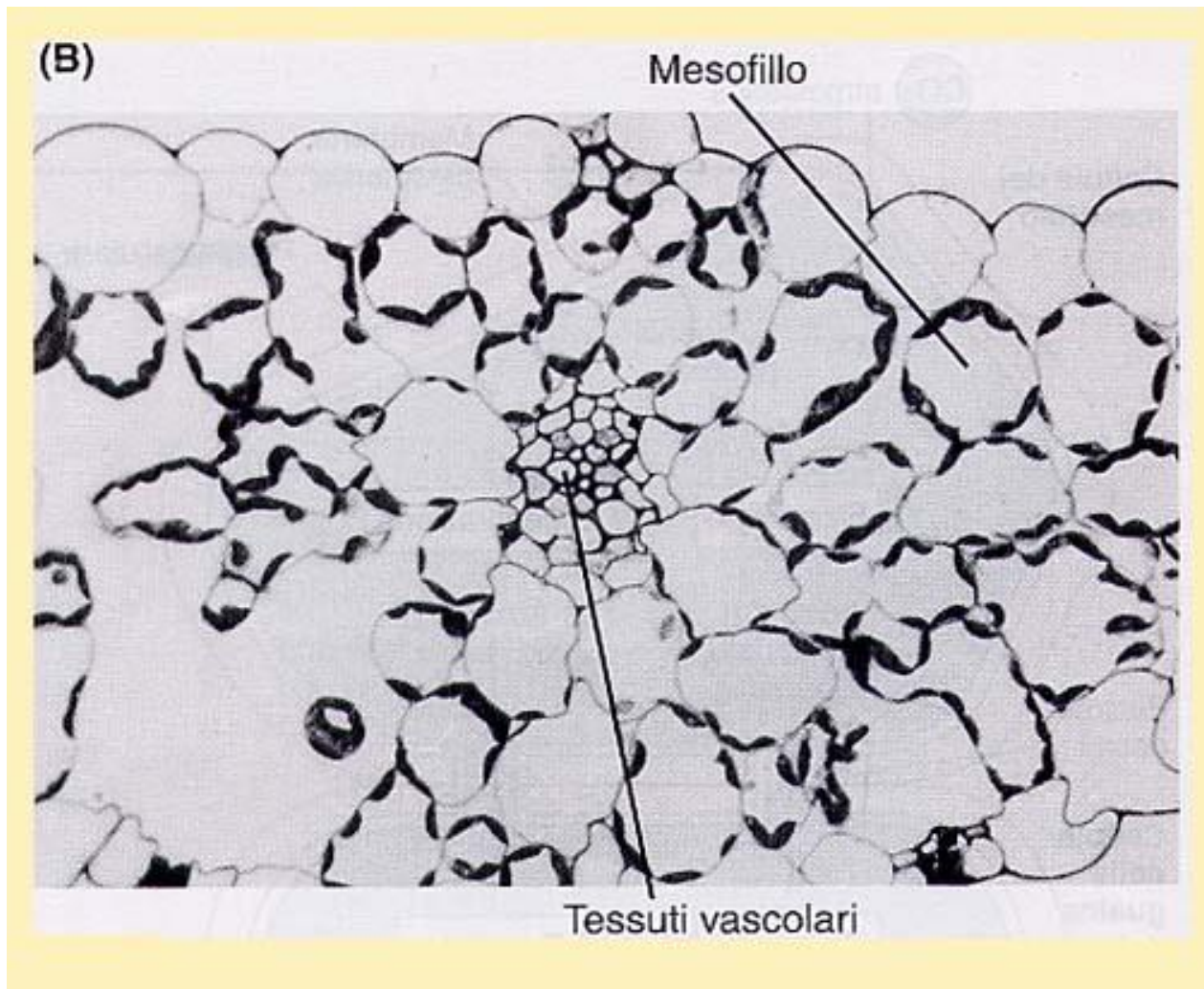
Mais

## **DUE ADATTAMENTI**

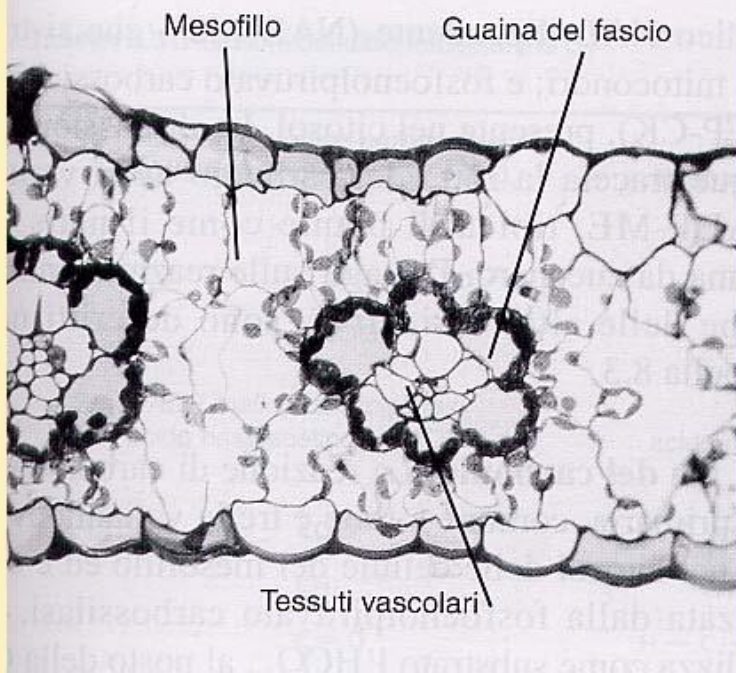
➤ **ANATOMICO**

➤ **BIOCHIMICO**

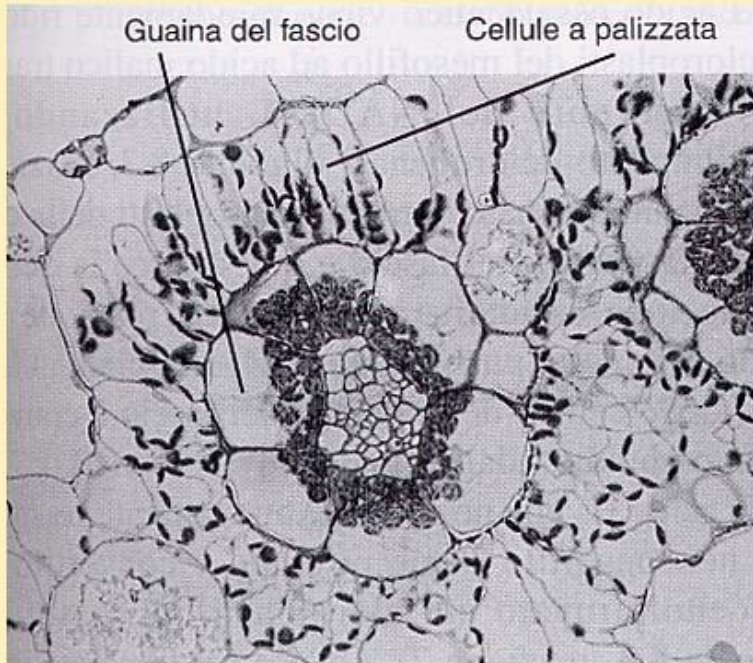




*Avena sativa* (C<sub>3</sub>)



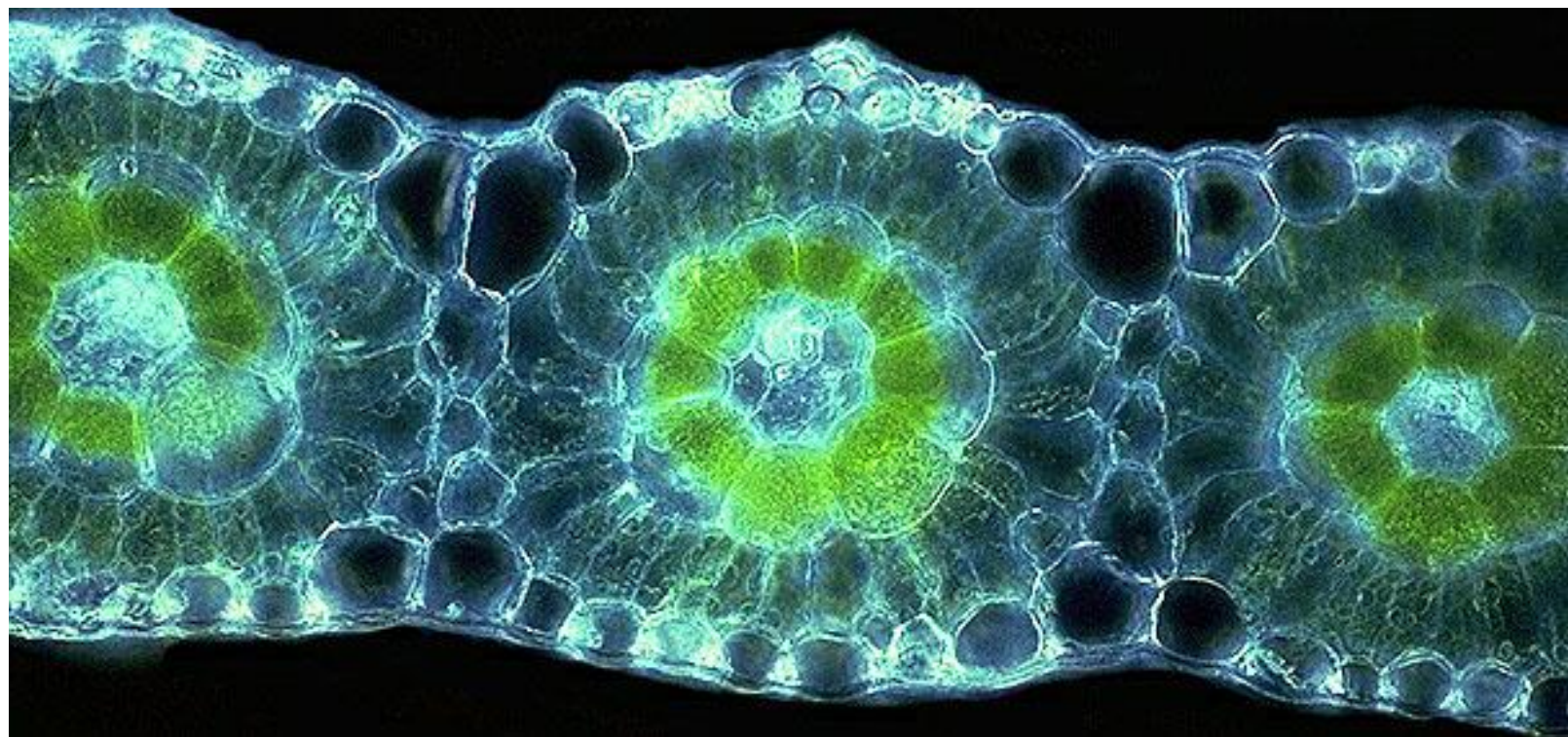
*Zea mays* (C<sub>4</sub>)  
Monocotiledone



## Anatomia Kranz

*Gomphrena* (C<sub>4</sub>)  
Dicotiledone

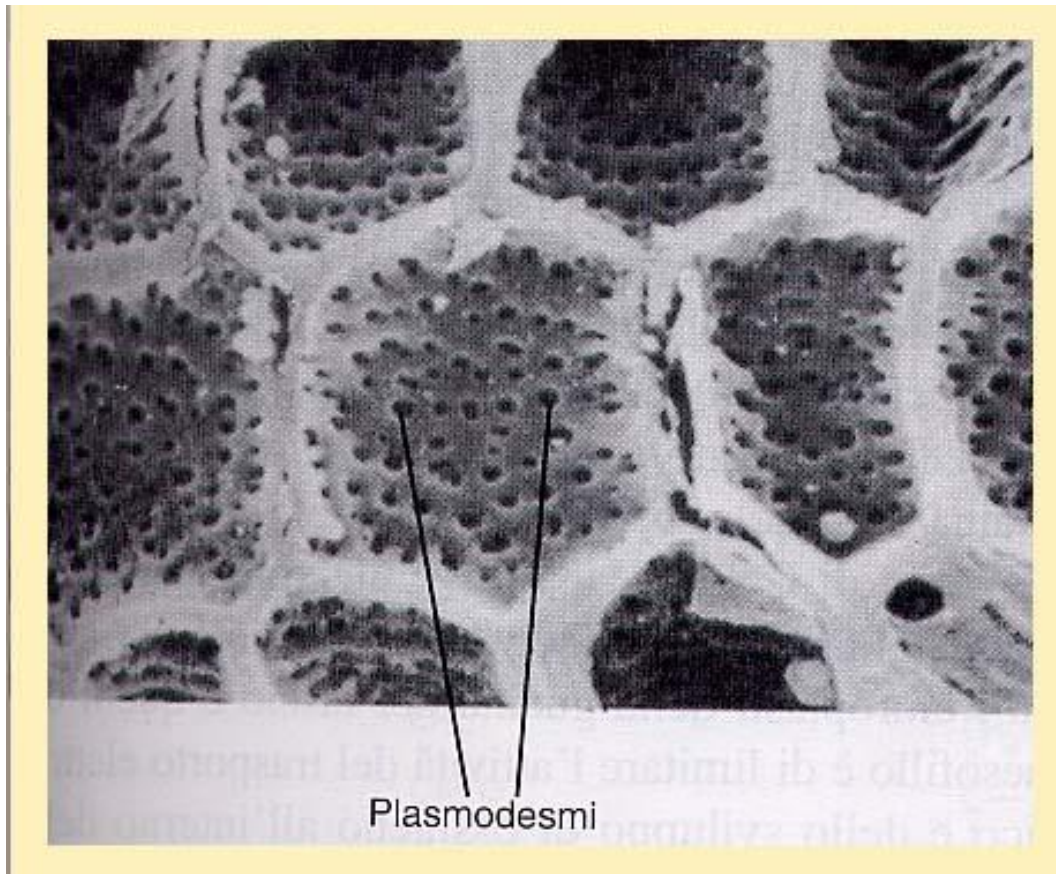






Le cellule della guaina del fascio e quelle del mesofillo sono in comunicazione tramite abbondanti plasmodesmi:

**flusso di metaboliti**



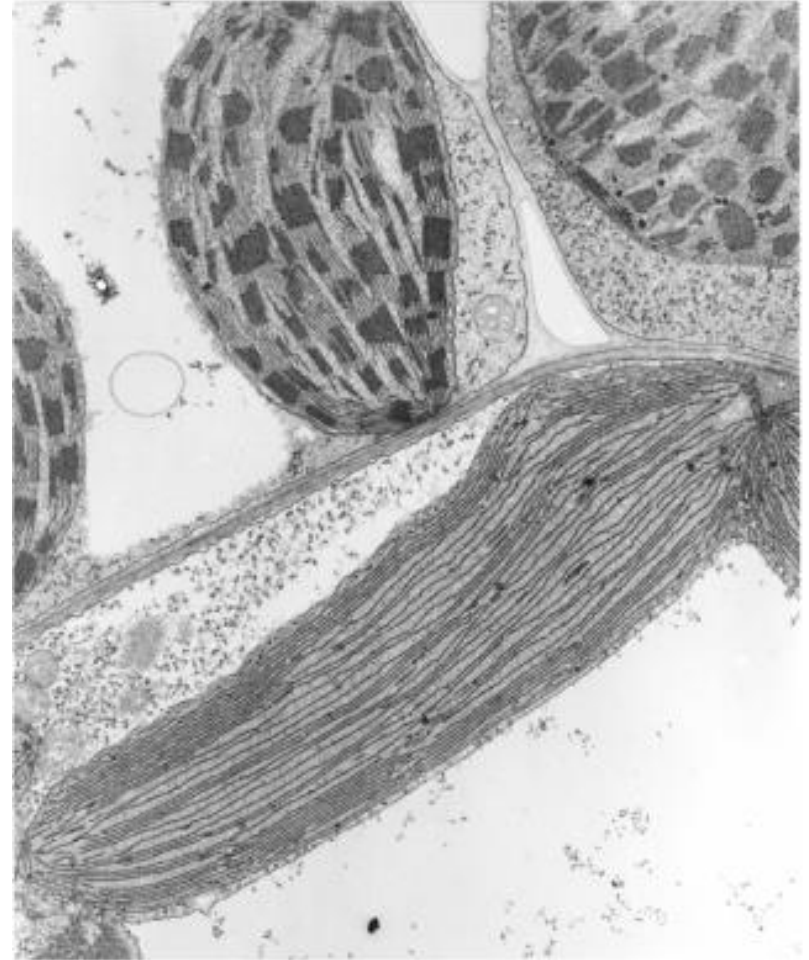
## Dimorfismo tra cellule della guaina del fascio e cellule del mesofillo

I cloroplasti delle cellule della guaina del fascio di piante  $C_4$  hanno una morfologia particolare: **assenza/scarsità di grana**

Non si ha produzione di ossigeno  
ATP dal flusso ciclico di elettroni

Le pareti che dividono le cellule della guaina del fascio dalle cellule del mesofillo hanno una **lamella suberificata**

Ostacola la diffusione dei gas (di  $O_2$  verso la gf, di  $CO_2$  verso l'esterno)



Nel ciclo  $C_4$  vengono operate **2 fissazioni di  $CO_2$**

**La prima** nelle **cellule del mesofillo**

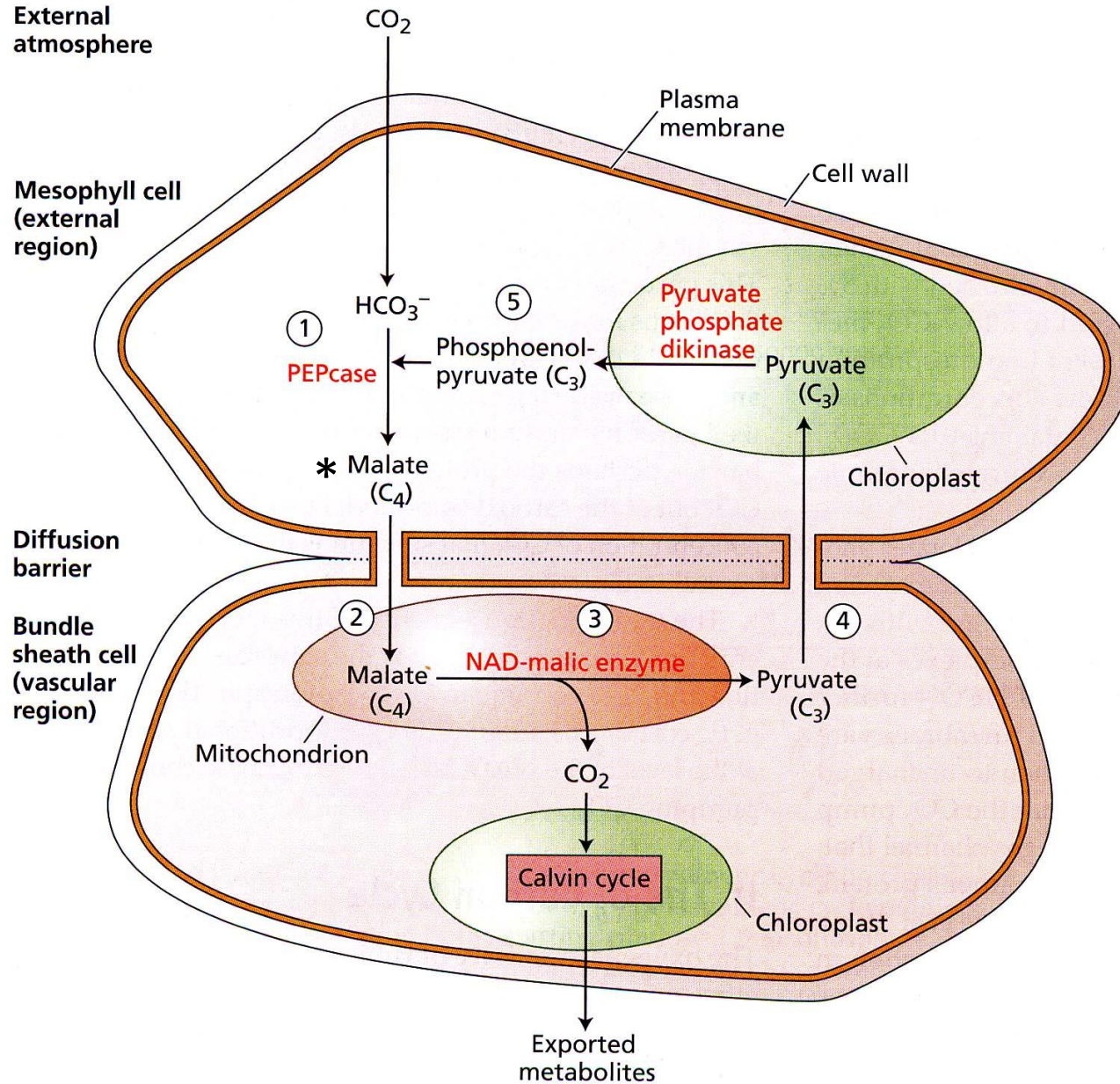
operata dall'enzima **FOSFOENOLPIRUVATO (PEP) CARBOSSILASI**

**La seconda** nelle **cellule della guaina del fascio**

operata dalla **RUBISCO**



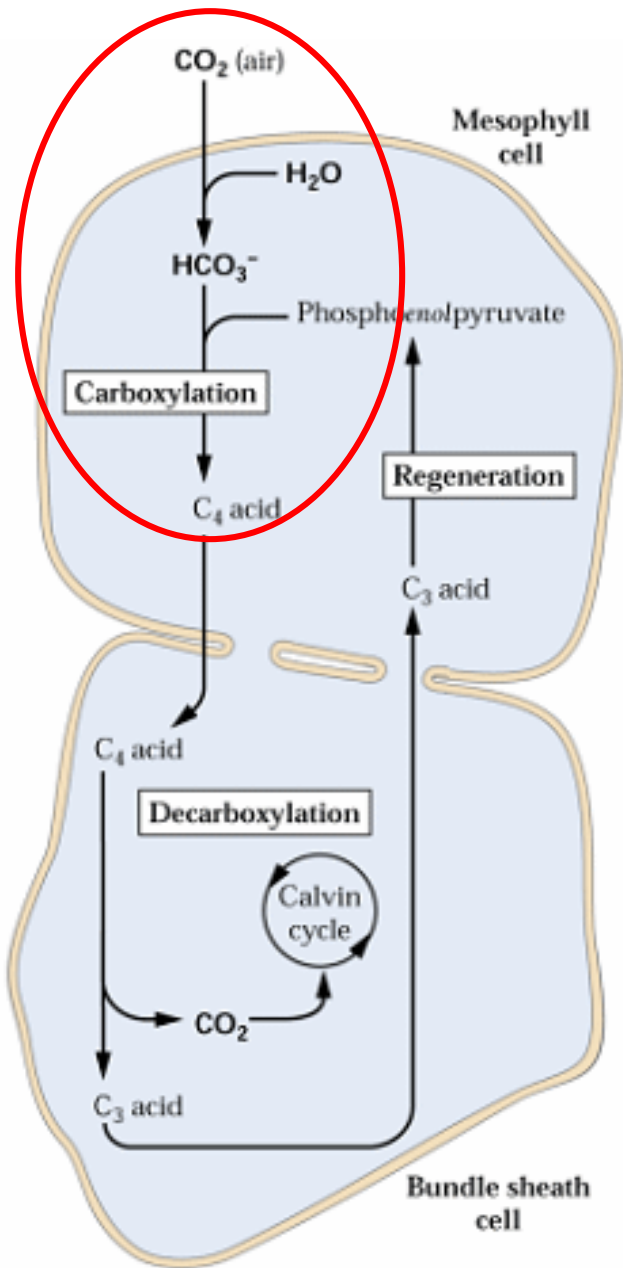
# Metabolismo C<sub>4</sub> a «doppia cellula» (il più comune)



\*oppure aspartato,  
via diversa

## IL CICLO $C_4$ PUO' ESSERE SUDDIVISO IN 4 FASI

- Fissazione del  $CO_2$  in un acido  $C_4$  (PEP, mesofillo)
- Trasporto acido  $C_4$  (cellule della guaina)
- Decarbossilazione acido  $C_4$
- Trasporto composto  $C_3$  e rigenerazione accettore (mesofillo)



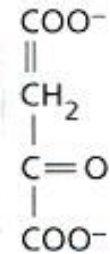
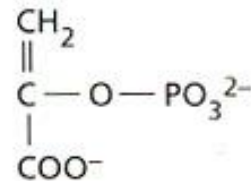
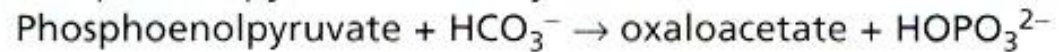
## FISSAZIONE CO<sub>2</sub>

Anidrasi carbonica:



Viene carbossilato il **fosfoenolpiruvato**, con formazione di ossalacetato (C<sub>4</sub>)

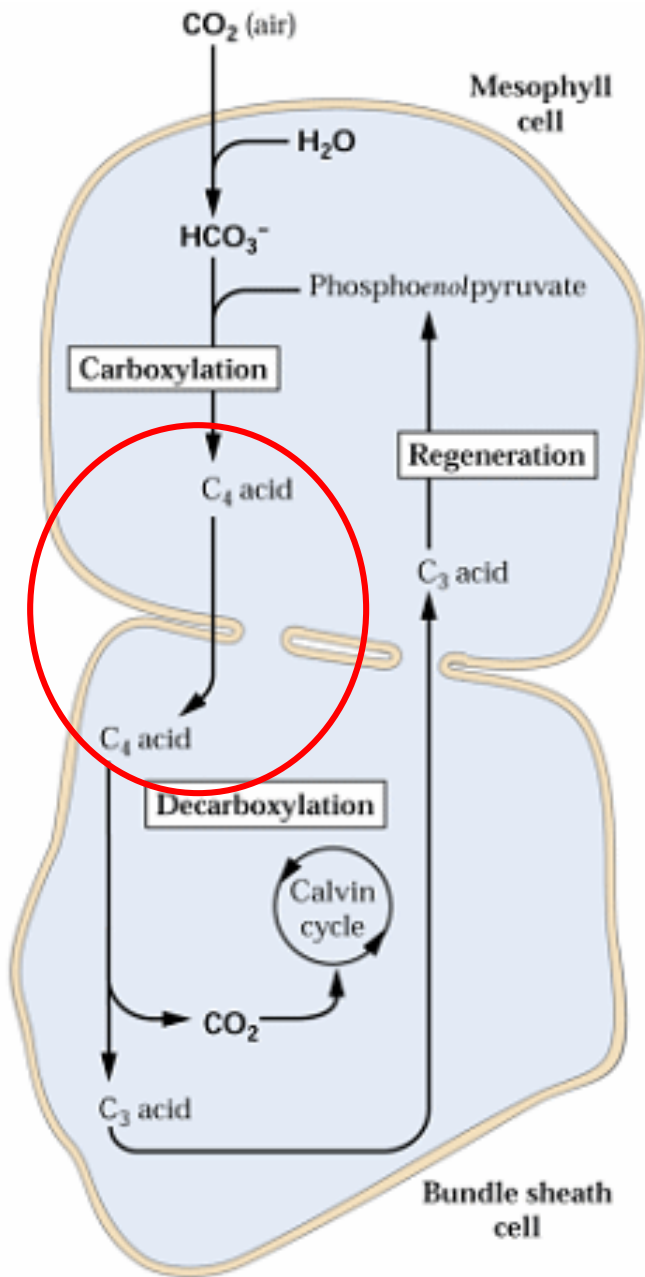
1. *Phosphoenolpyruvate carboxylase*





# TRASPORTO

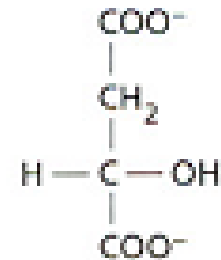
L'ossalacetato viene ridotto a malato/aspartato (nei cloroplasti), e questo viene trasportato nelle cellule della guaina del fascio



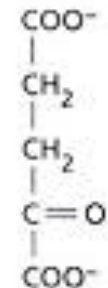
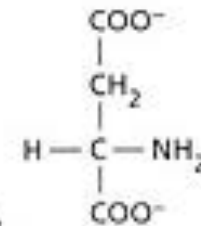
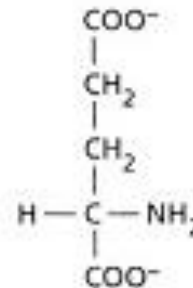
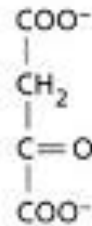
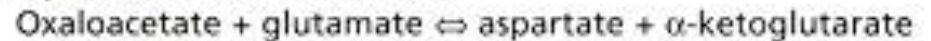
Attivata alla luce

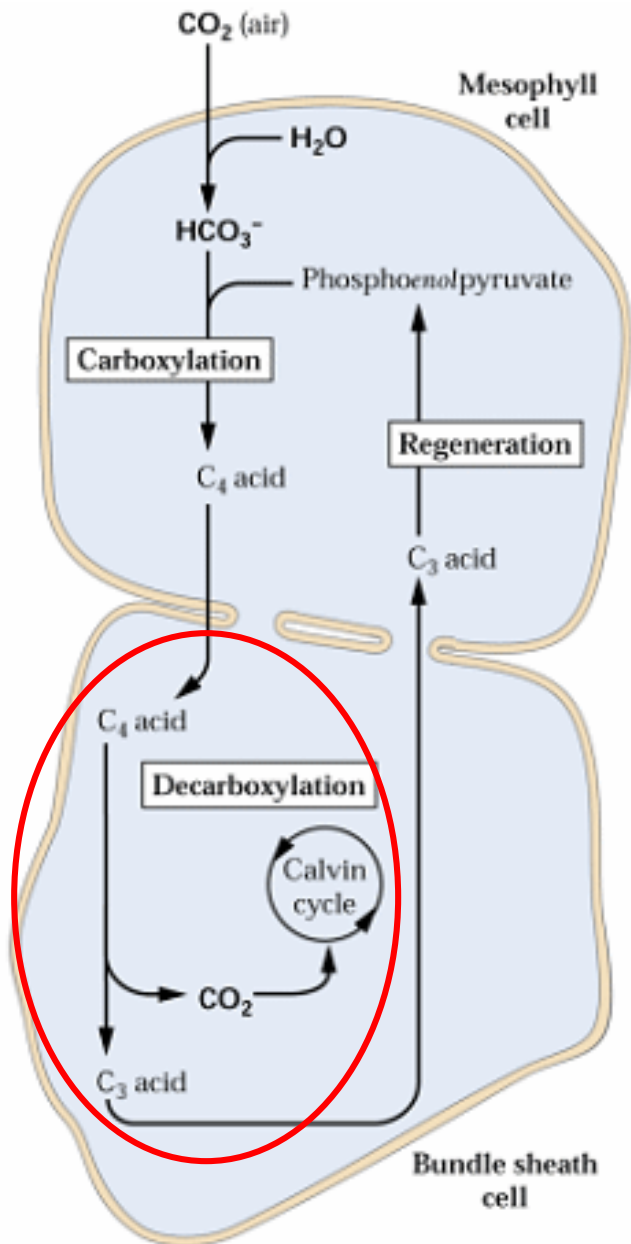
*NADP:malate dehydrogenase*

tramite tioredossina



*Aspartate aminotransferase*

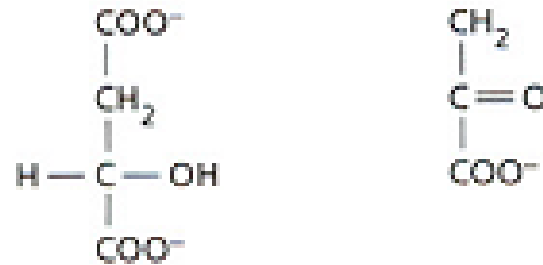




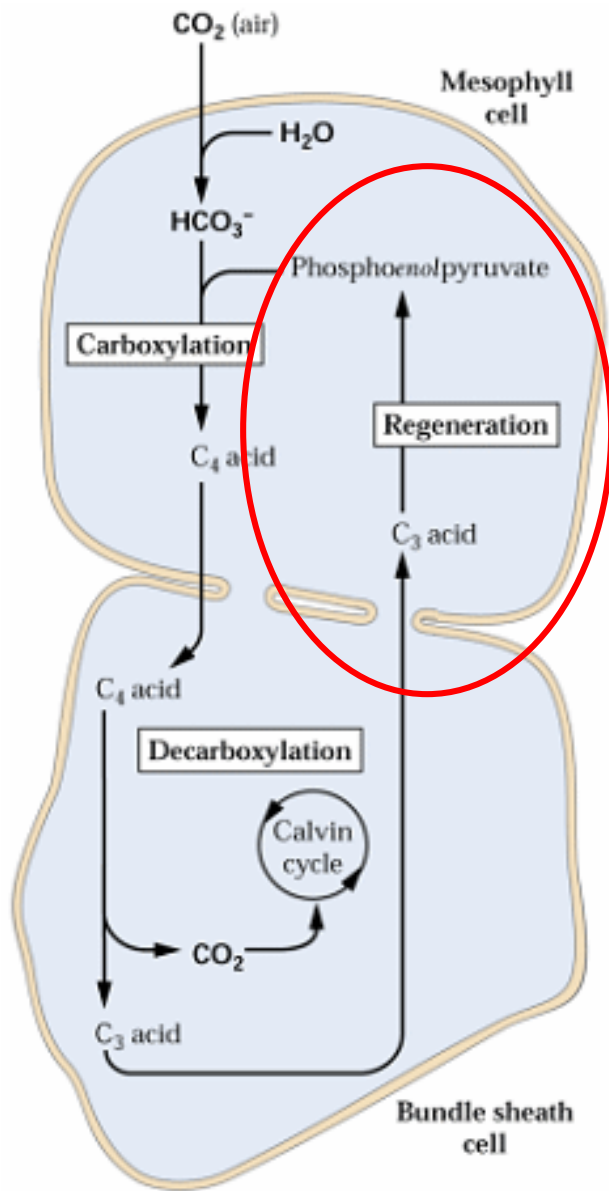
## DECARBOSSILAZIONE

L'acido C<sub>4</sub> viene decarbossilato, con liberazione di CO<sub>2</sub>, che viene fissata dalla Rubisco

Se malato: enzima malico NADP-dipendente; decarbossilazione nel cloroplasto



Se l'acido C<sub>4</sub> è l'aspartato, la decarbossilazione avviene nel mitocondrio ad opera di un enzima malico NAD-dipendente e viene prodotta alanina anzichè piruvato



## TRASPORTO/RIGENERAZIONE

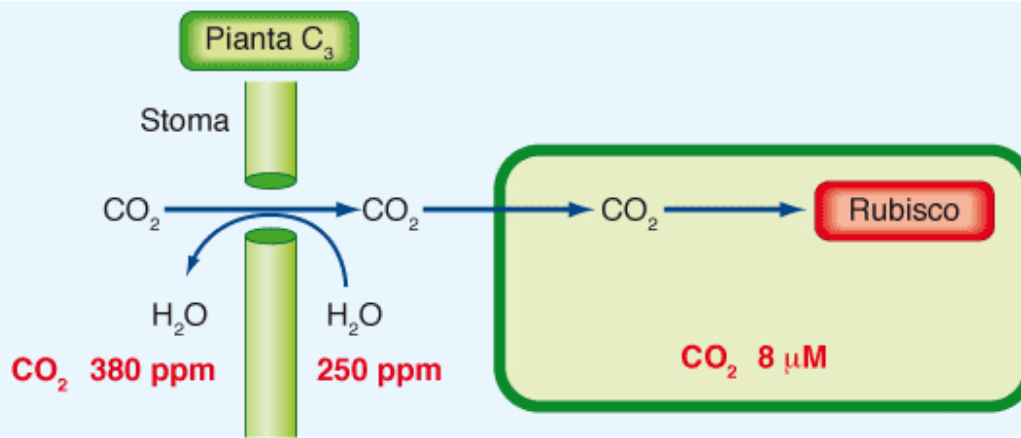
L'acido C3 (piruvato/alanina) viene trasportato nelle cellule del mesofillo ed utilizzato per rigenerare il PEP (nei cloroplasti)

*Pyruvate-orthophosphate dikinase*

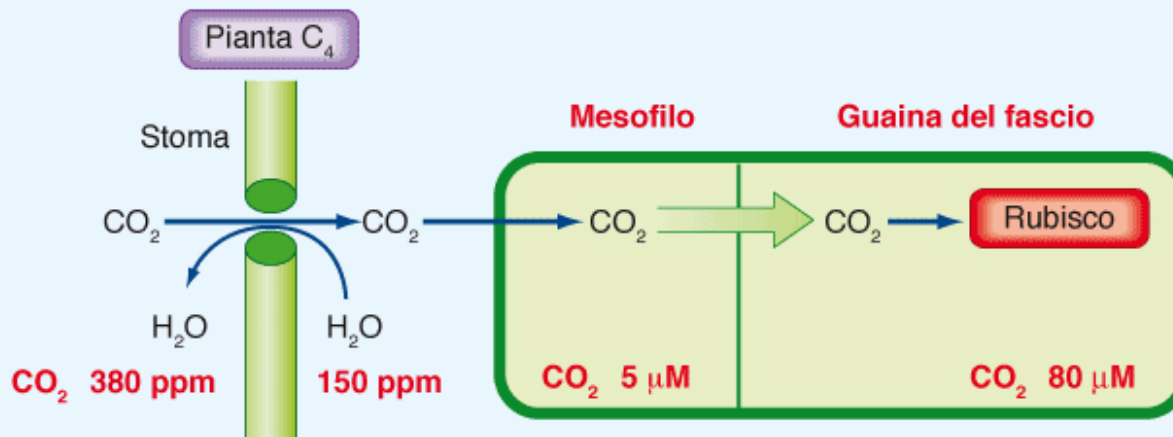


(se è trasportata l'alanina nel mesofillo, questa viene prima deamminata a piruvato)





Le piante C<sub>4</sub> possono mantenere gli stomi mediamente meno aperti di quelle C<sub>3</sub>, con conseguente riduzione della traspirazione e risparmio di acqua.



## RISULTATO e vantaggio:

Aumento della [CO<sub>2</sub>] nei cloroplasti delle cellule della guaina del fascio.

Soppressione dell'attività ossigenasica della Rubisco.

Soppressione della fotorespirazione!!!

Esistono 3 varianti del ciclo  $C_4$ , che si distinguono per l'enzima decarbossilante e l'acido  $C_4$  trasportato:

### Enzima decarbossilante:

- Enzima malico NADP dipendente → Specie a malato
  - Enzima malico NAD dipendente
  - PEP carbossichinasi
- } Specie ad aspartato

### Acido $C_4$ trasportato:

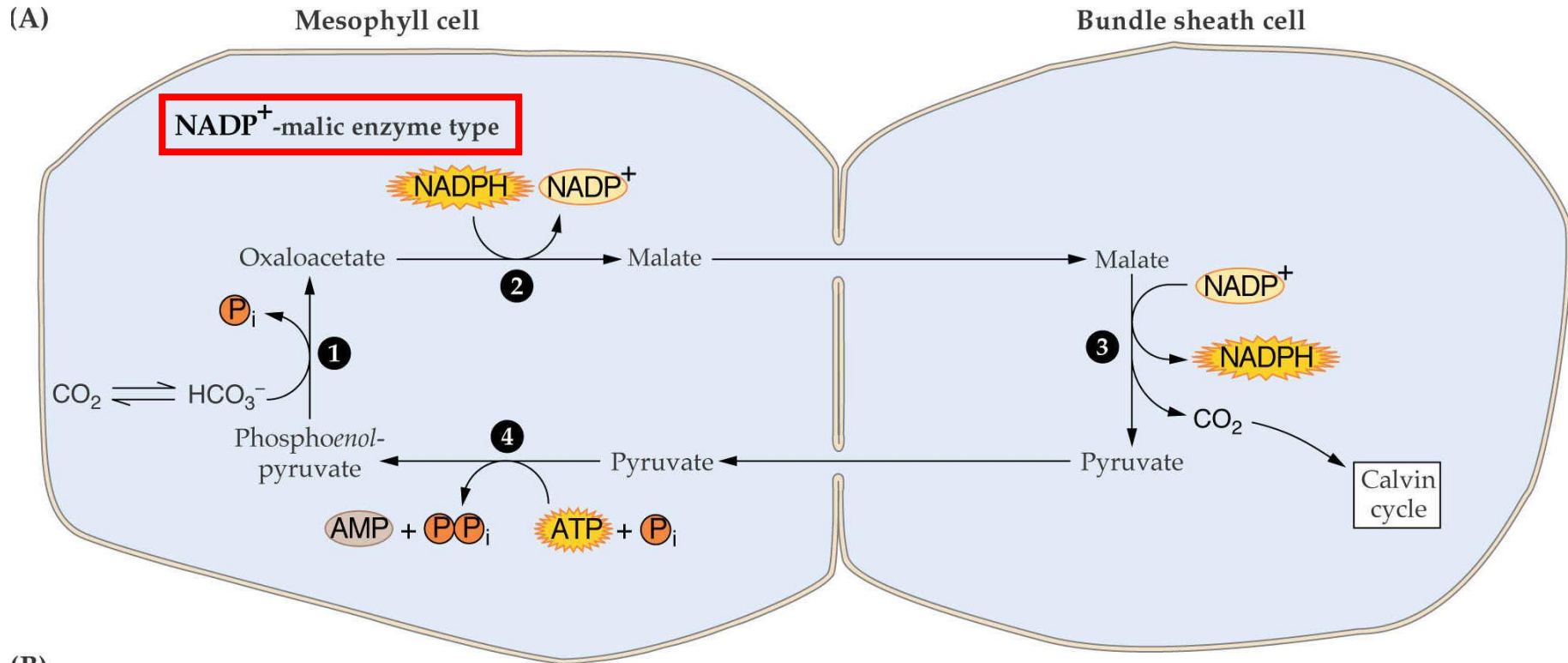
- Malato
- Aspartato

## Evidenze di convergenza evolutiva

Variante **enzima malico NADP-dipendente (cloroplastico)**:

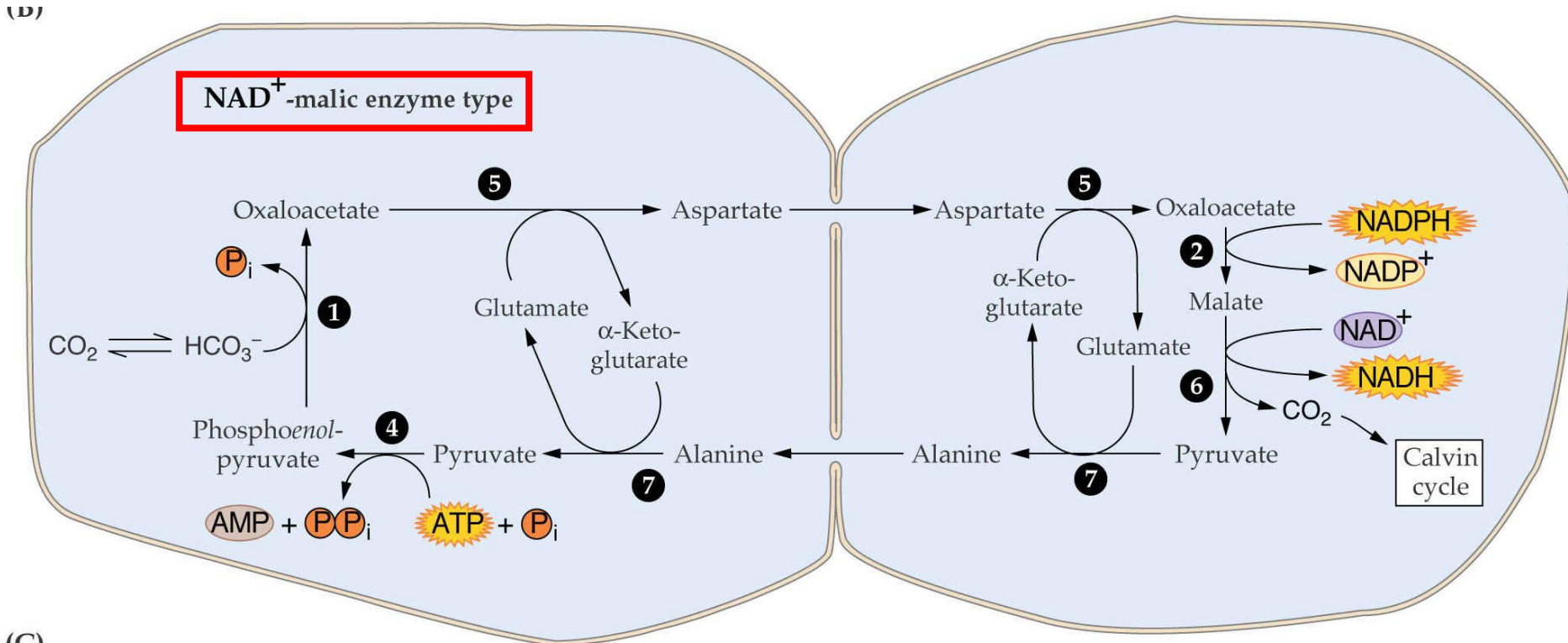
Riduzione di ossalacetato a malato nei cloroplasti delle cellule del **mesofillo**

Decarbossilazione del malato nei **cloroplasti** delle cellule della **guaina del fascio**



- |  |                                 |
|--|---------------------------------|
| 1. PEP carboxylase                         | 5. Aspartate aminotransferase   |
| 2. $\text{NADP}^+$ -malate dehydrogenase   | 6. $\text{NAD}^+$ -malic enzyme |
| 3. $\text{NADP}^+$ -malic enzyme           | 7. Alanine aminotransferase     |
| 4. Pyruvate-orthophosphate dikinase (PPDK) | 8. PEP carboxykinase            |

Variante **enzima malico NAD-dipendente (mitocondriale)**:  
**Transamminazione** di ossalacetato ad aspartato nel **citosol** delle cellule del **mesofillo**  
**Deamminazione** dell'aspartato a OAA nel **mitocondrio** delle cellule della **guaina del fascio**. OAA viene ridotto a malato e quindi decarbossilato.



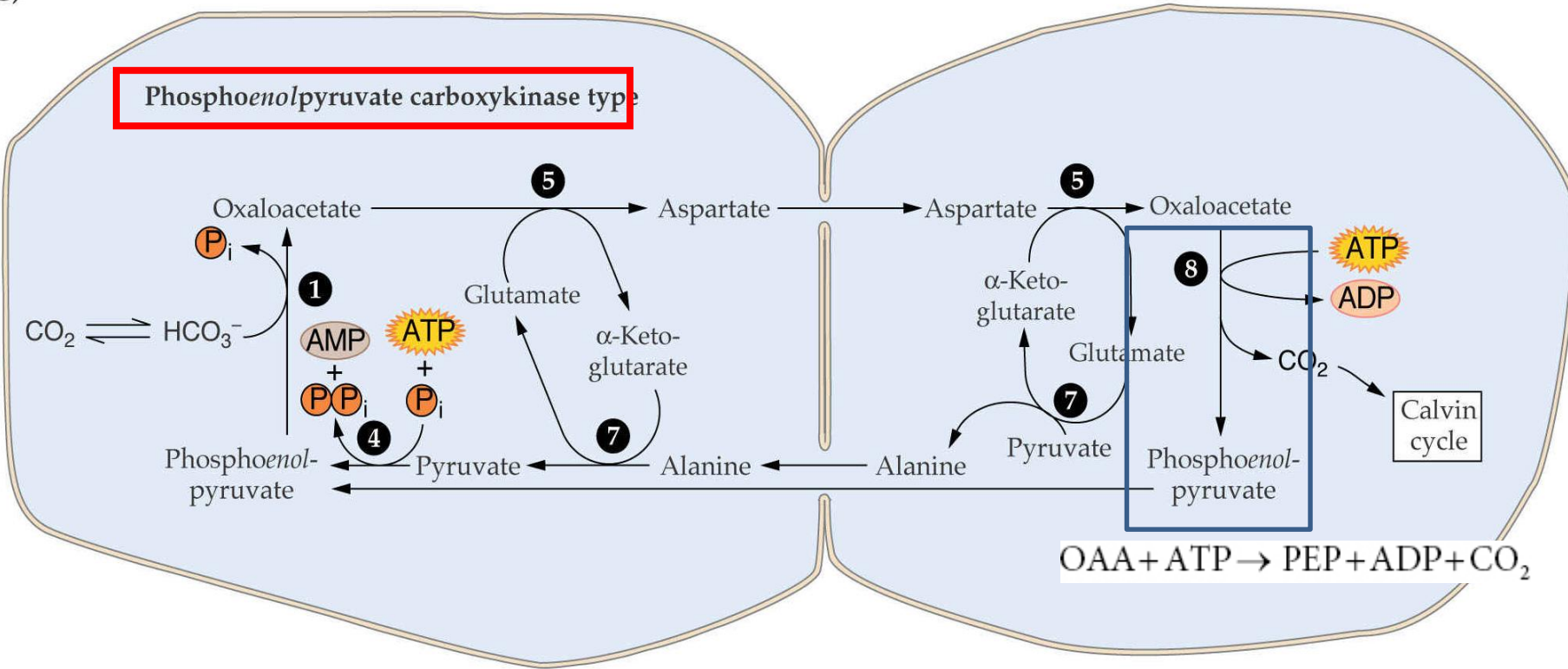
- |  |                                   |
|--|-----------------------------------|
| 1. PEP carboxylase                         | 5. Aspartate aminotransferase     |
| 2. NADP <sup>+</sup> -malate dehydrogenase | 6. NAD <sup>+</sup> -malic enzyme |
| 3. NADP <sup>+</sup> -malic enzyme         | 7. Alanine aminotransferase       |
| 4. Pyruvate-orthophosphate dikinase (PPDK) | 8. PEP carboxykinase              |



Variante **PEP carbossichinasi (citosolica)**:

**Transamminazione** di ossalacetato ad aspartato nel **citosol** delle cellule del **mesofillo**

**Deamminazione** dell'aspartato a OAA nel **mitocondrio** delle cellule della **guaina del fascio**. OAA viene decarbossilato nel citosol.

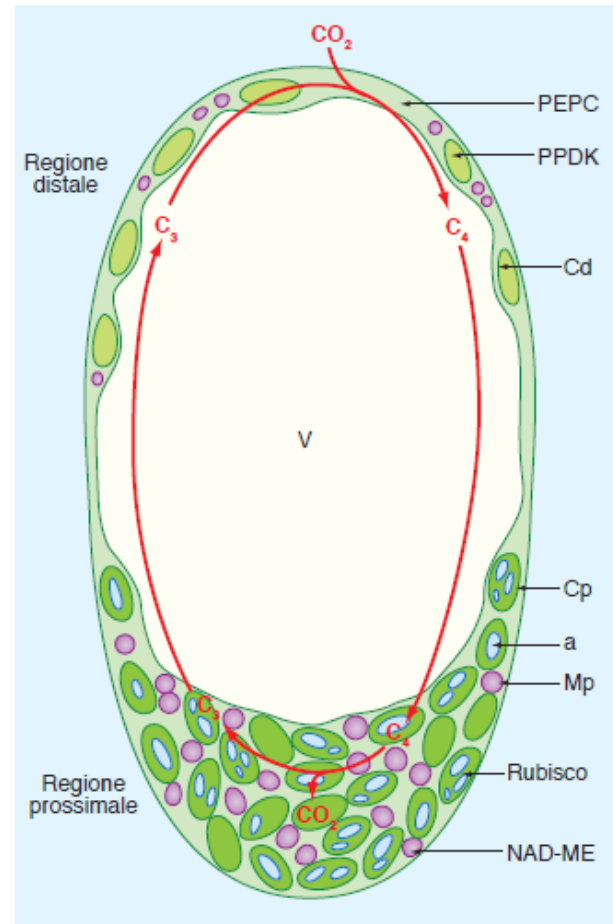
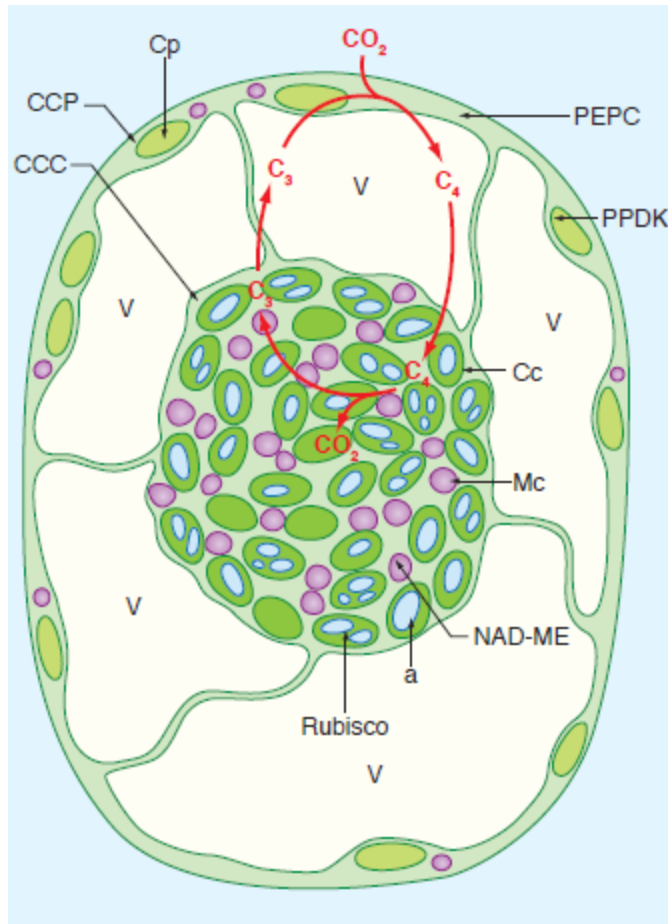


- |  |                                   |
|--|-----------------------------------|
| 1. PEP carboxylase                         | 5. Aspartate aminotransferase     |
| 2. NADP <sup>+</sup> -malate dehydrogenase | 6. NAD <sup>+</sup> -malic enzyme |
| 3. NADP <sup>+</sup> -malic enzyme         | 7. Alanine aminotransferase       |
| 4. Pyruvate-orthophosphate dikinase (PPDK) | 8. PEP carboxykinase              |



*Bienertia*

**Metabolismo  $C_4$   
a «cellula singola»  
(conosciuto in 3 specie della fam.  
delle *Chenopodiaceae*)**



$C_4 \rightarrow$  concentrazione  $CO_2$  contro gradiente chimico



energia

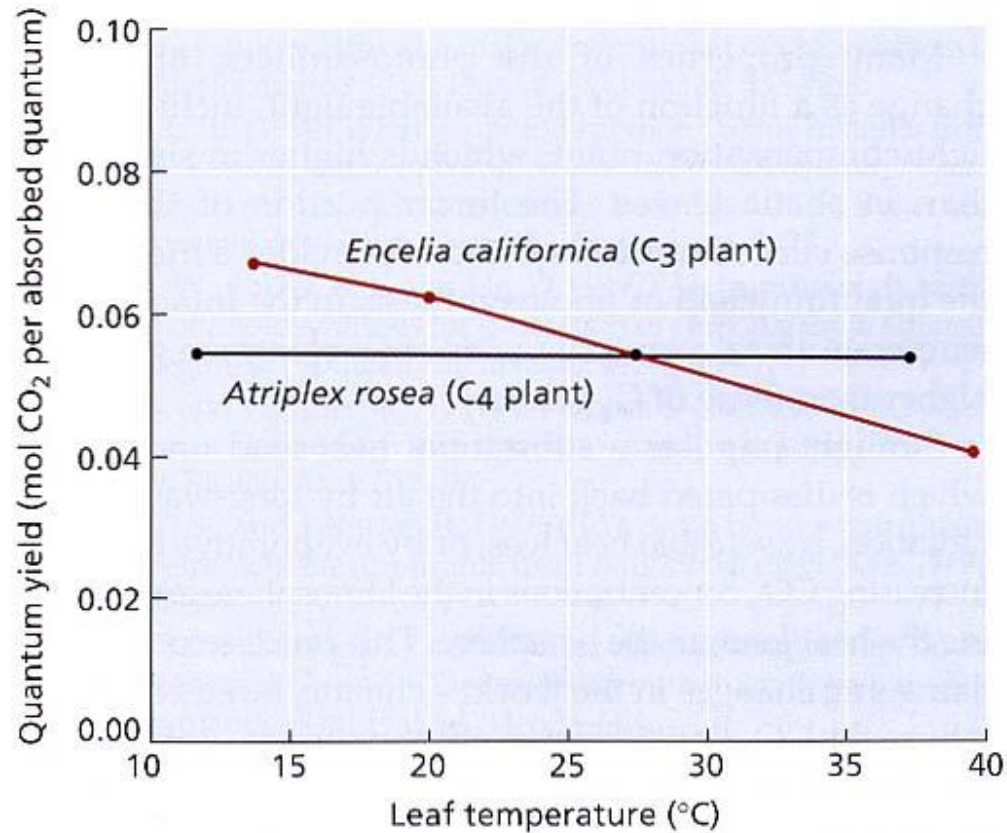
**TABELLA 8.5**  
Energetica del ciclo fotosintetico del carbonio  $C_4$

Fosfoenolpiruvato + $H_2O$ + NADPH + $CO_2$	$\rightarrow$ malato + NADP <sup>+</sup> + $P_i$ (mesofillo)
Malato + NADP <sup>+</sup>	$\rightarrow$ piruvato + NADPH + $CO_2$ (guaina del fascio)
Piruvato + $P_i$ + ATP	<u>Piruvato-fosfato dichinasi</u> $\rightarrow$ fosfoenolpiruvato + AMP + $PP_i$ (mesofillo)
$PP_i$ + $H_2O$	$\rightarrow$ 2 $P_i$ (mesofillo)
AMP + ATP	<u>Adenilato chinasi</u> $\rightarrow$ 2 ADP (mesofillo)
<hr/>	
Al Netto: $CO_2$ (mesofillo) + 2 ATP + 2 $H_2O$	$\rightarrow$ $CO_2$ (guaina del fascio) + 2 ADP + 2 $P_i$

Costo della concentrazione della  $CO_2$  nelle cellule della guaina del fascio: 2 ATP per ogni  $CO_2$

$C_4$	<b>2 ATP per <math>CO_2</math> trasportata</b>
Calvin	3 ATP + 2 NADPH per $CO_2$ fissata
<b>totale</b>	<b>5 ATP + 2 NADPH per <math>CO_2</math> fissata</b>

Resa quantica  
della fissazione di  
CO<sub>2</sub>

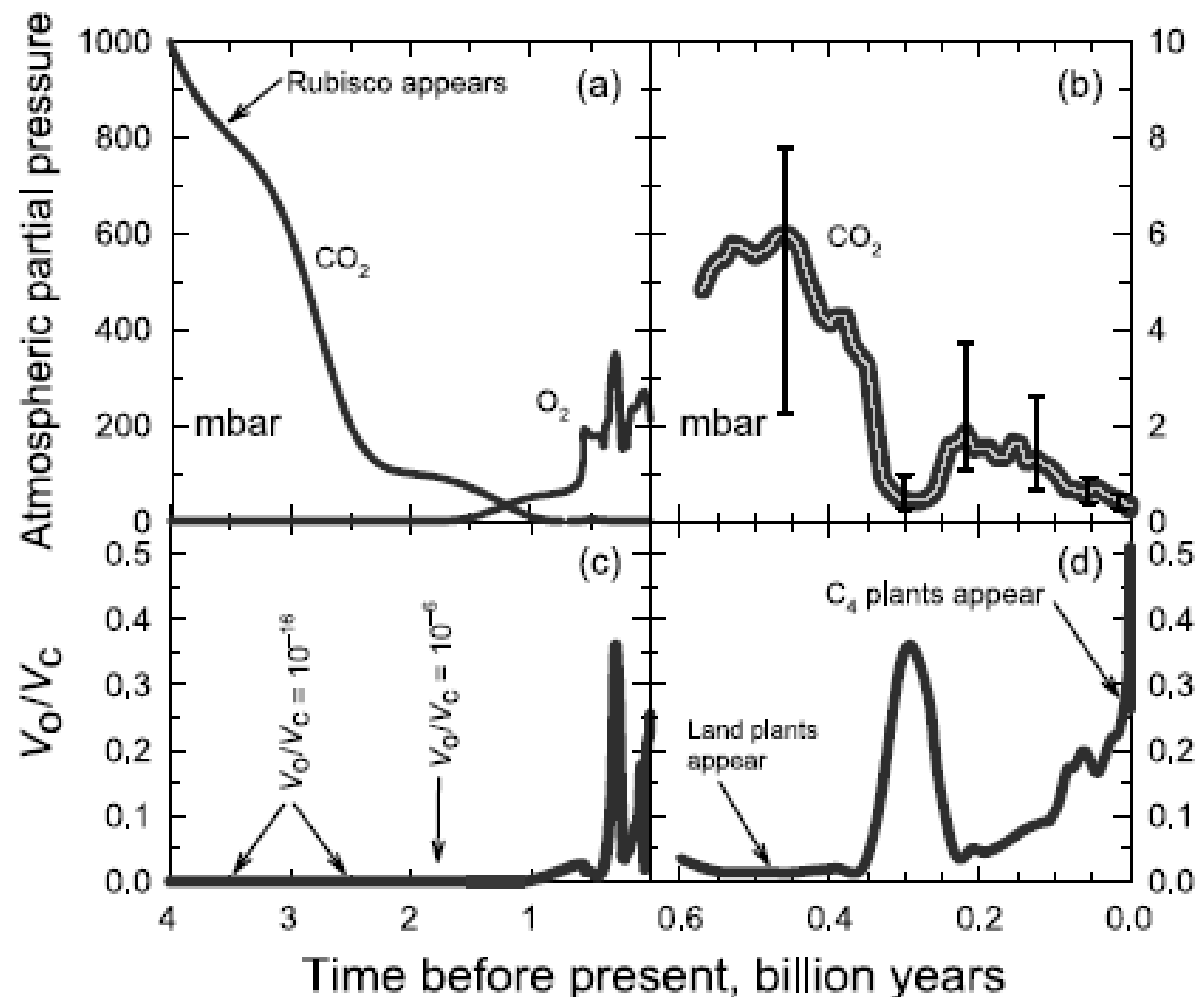


In condizioni di bassa fotorespirazione il ciclo C<sub>4</sub> è meno efficiente del ciclo C<sub>3</sub>. Tuttavia, ad alte temperature la resa quantica del ciclo C<sub>3</sub> diminuisce a causa della fotorespirazione mentre la resa quantica del ciclo C<sub>4</sub> rimane costante.

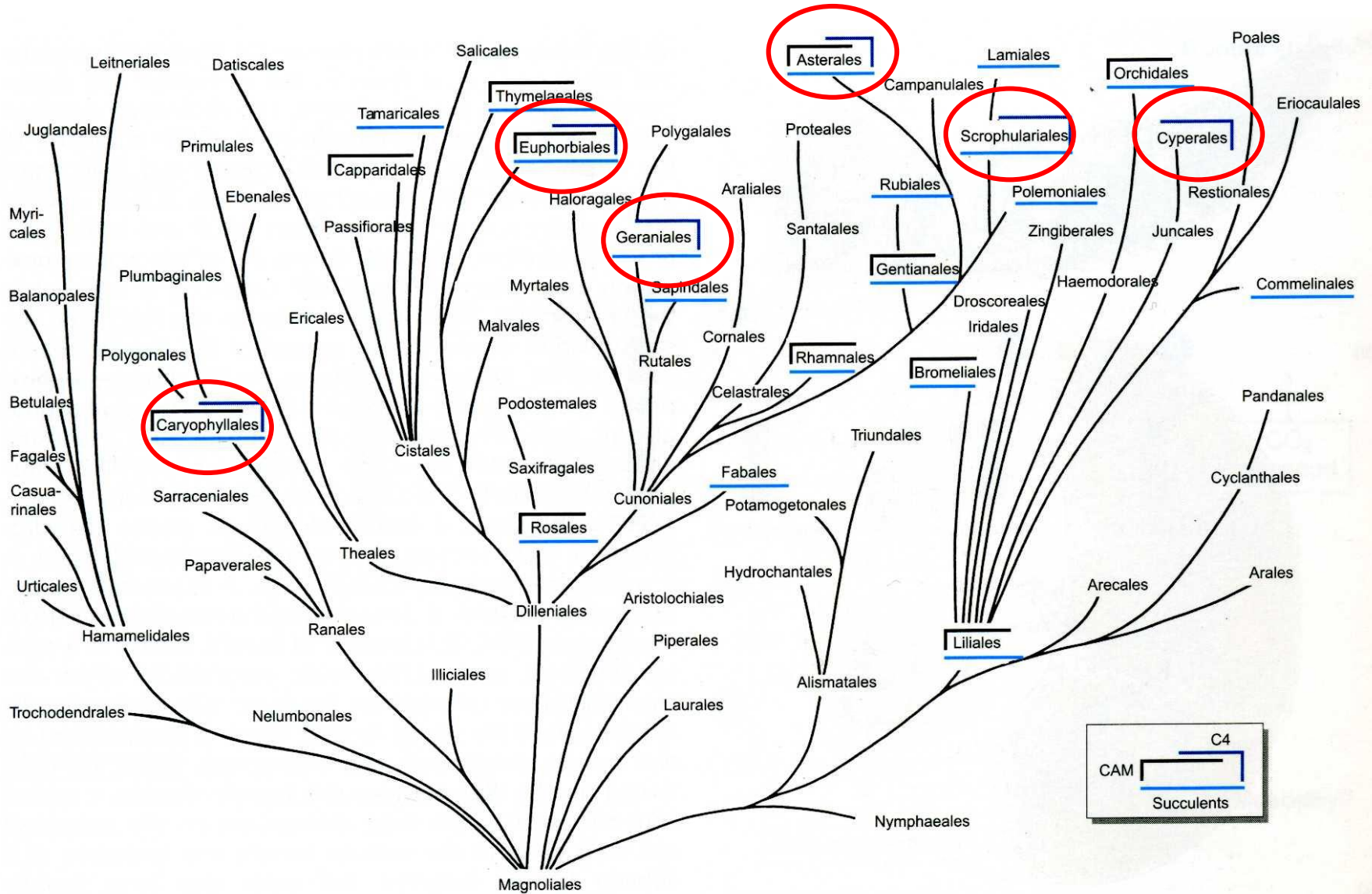
**LE PIANTE C<sub>4</sub> SONO FAVORITE NEGLI HABITAT CALDI**



Fig. 4 Profiles of modeled atmospheric CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> partial pressures (in mbar) over the history of the earth (a,b), and corresponding estimates of relative oxygenation potential for C<sub>3</sub> photosynthesis (c,d). Atmospheric CO<sub>2</sub> levels were modeled over the past 4 billion years (a) and 0.6 billion years (b); atmospheric O<sub>2</sub> levels were modeled over the past 4 billion years (data from Berner 1994). Oxygenation potential is modeled as the ratio of RuBP oxygenation to carboxylation ( $V_o/V_c$ ) corresponding to the gas levels shown in (a,b) and assuming a C<sub>3</sub> Rubisco (from spinach) at 30°C. from Sage (1999) by permission.

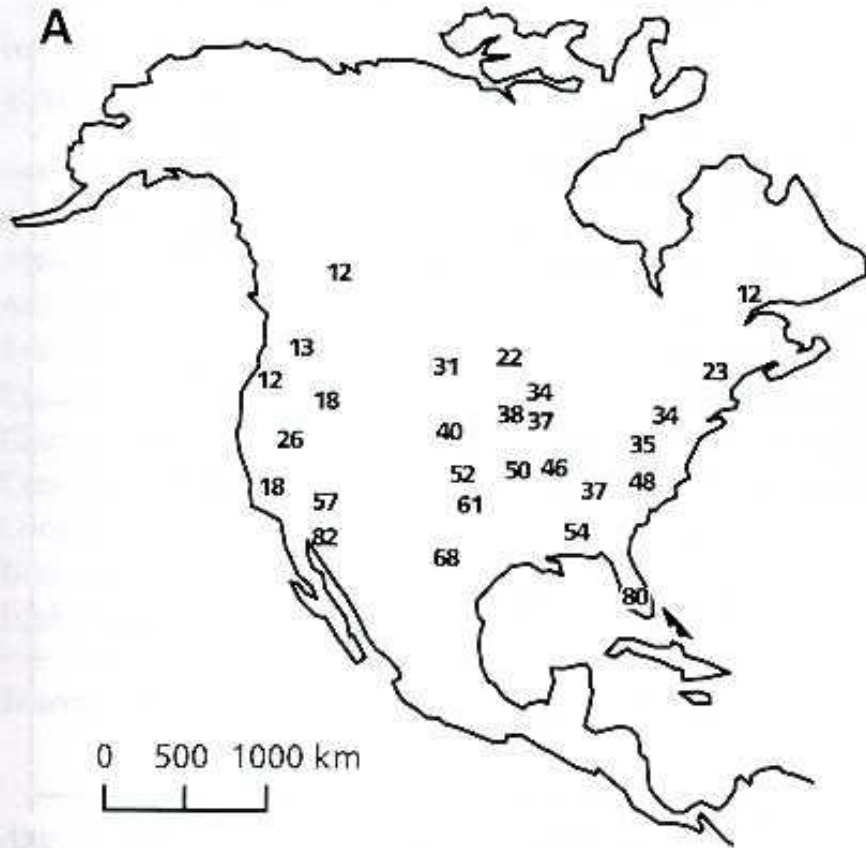


# Le specie C<sub>4</sub> si sono evolute da progenitori C<sub>3</sub> in tempi e luoghi differenti



**Fig. 2.4.4.** The phylogenetic tree of higher plants at the category of Orders showing the distribution of succulents with C<sub>3</sub> metabolism and of CAM and C<sub>4</sub> plants. It can be seen that certain leaf types are in one taxonomic “guild”, whereas in some orders all three types occur. (Evans 1972)

## Monocotiledoni



## Dicotiledoni

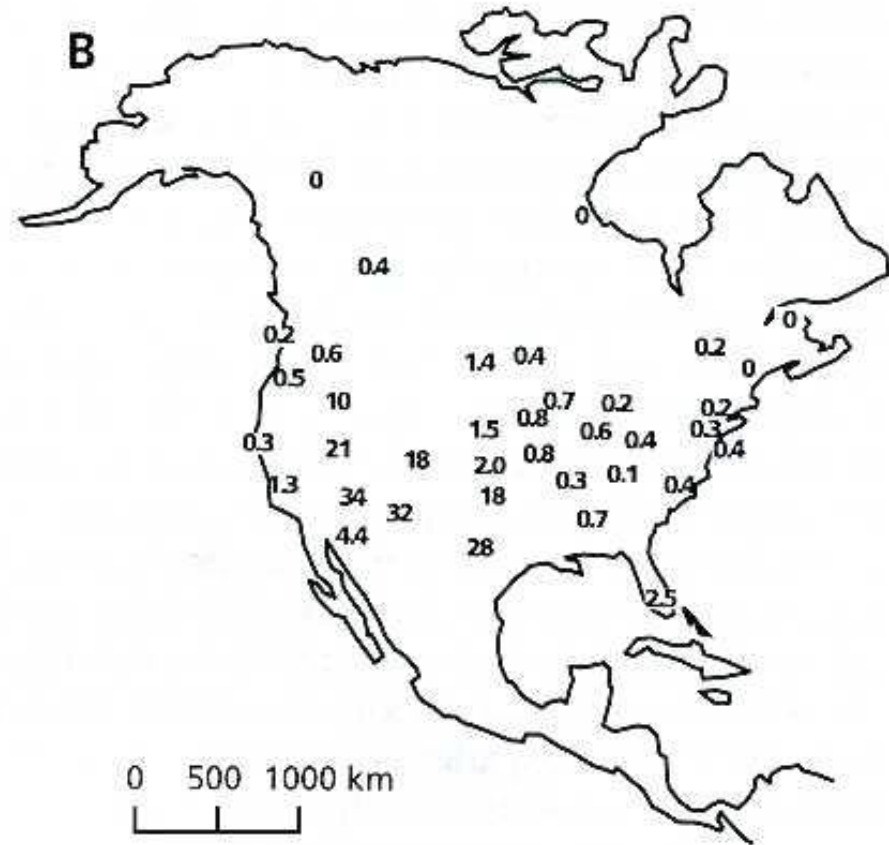
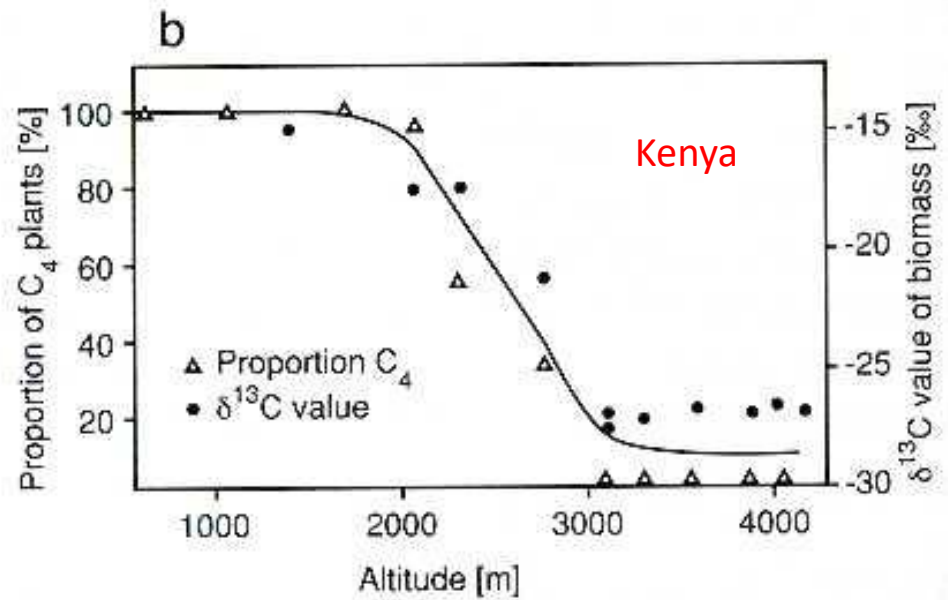
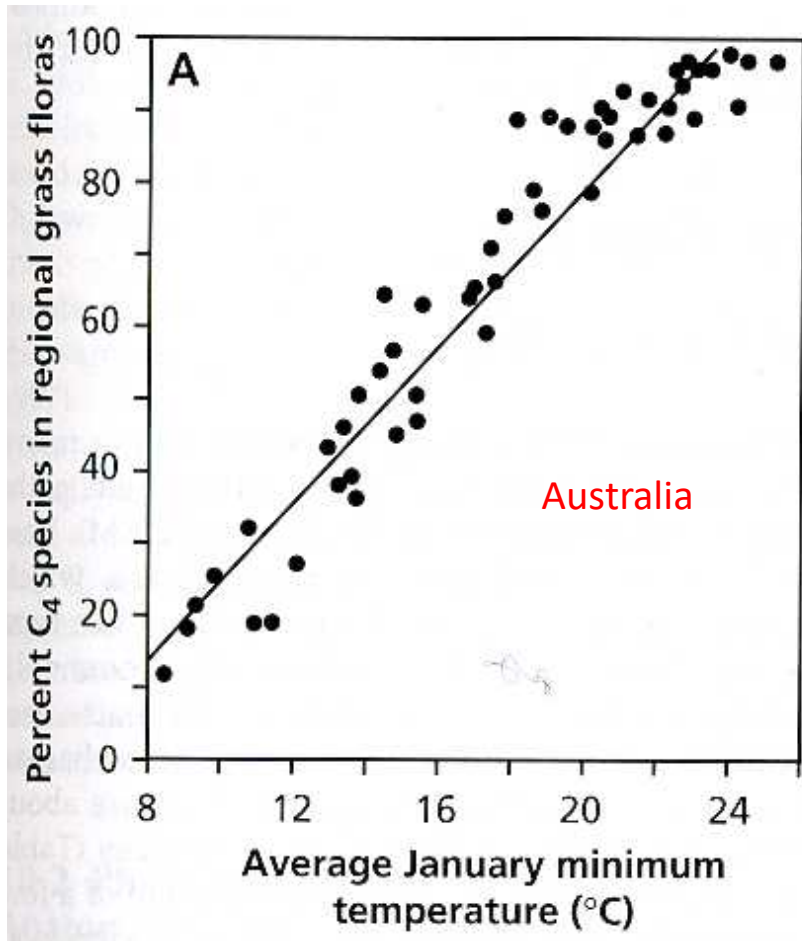


FIGURE 42. Geographic distribution of C<sub>4</sub> species in North America. (A) percentage of grass taxa that are C<sub>4</sub> plants. (B) percentage of dicotyledon taxa that are C<sub>4</sub> plants in

regional floras of North America (Teeri & Stowe 1976, and Stowe & Teeri 1978, as cited in Osmond et al. 1982).

Elevate temperature e bassa disponibilità idrica favoriscono la diffusione di piante C<sub>4</sub>





Le piante  $C_4$  possono mantenere gli stomi mediamente meno aperti di quelle  $C_3$ , con conseguente riduzione della traspirazione e risparmio di acqua.

Quindi le piante  $C_4$  sono favorite non soltanto in climi caldi, ma anche in quelli aridi.

$C_3$

500 g  $H_2O$  / g  $CO_2$  fissata

$C_4$

400 g  $H_2O$  / g  $CO_2$  fissata

**CAM**

100 g  $H_2O$  / g  $CO_2$  fissata

# METABOLISMO ACIDO DELLE CRASSULACEAE (CAM) per la concentrazione di CO<sub>2</sub>

1815, 'esperimento' di Benjamin-Heyne su *Bryophyllum calycinum*.

All'alba le piante hanno un sapore acido.

Durante il giorno diminuisce il sapore acido e a mezzogiorno sono prive di sapore.





# Non è limitato alle Crassulaceae

Saguaro (Cactaceae)



Ananas (Bromeliaceae)



Agave (Agavaceae)



Vaniglia (Orchidaceae)



*Welwitschia mirabilis*

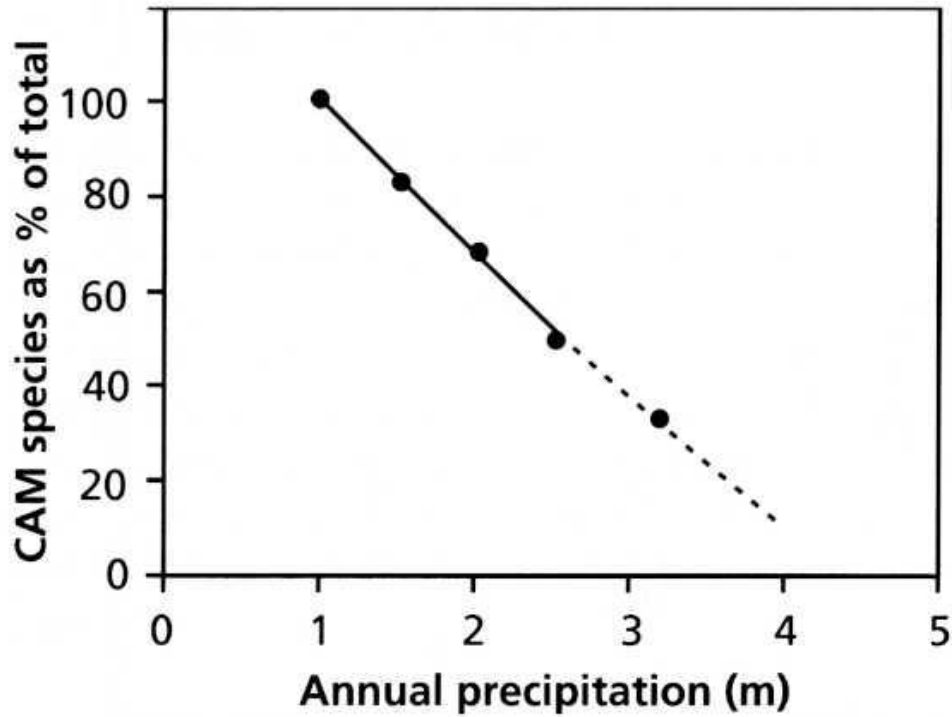
TABLE 12. Taxonomic survey of flowering plant families known to have species showing crassulacean acid metabolism.

Agavaceae	Geraniaceae
Aizoaceae	Gesneriaceae
Asclepiadaceae	Labiatae
Asteraceae	Liliaceae
Bromeliaceae	Oxalidaceae
Cactaceae	Orchidaceae
Clusiaceae	Piperaceae
Crassulaceae	Polypodiaceae
Cucurbitaceae	Portulacaceae
Didieraceae	Rubiaceae
Euphorbiaceae	Vitaceae

Sources: Kluge & Ting 1978, Medina 1996.

Ma non solo...  
AAM (Acquatic Acid Metabolism)





**FIGURE 50.** The relationship between percentage of epiphytic bromeliad species with CAM metabolism and mean annual rainfall in Trinidad (Winter & Smith 1996).



➤ **FORMAZIONE ACIDO C<sub>4</sub>**

➤ **DECARBOSSILAZIONE**

**C<sub>4</sub>**

**SEPARATI SPAZIALMENTE**

**CAM**

**SEPARATI TEMPORALMENTE**

**NOTTE**

(stomi aperti)



carbossilazione PEP



malato nel vacuolo

**GIORNO**

(stomi chiusi)

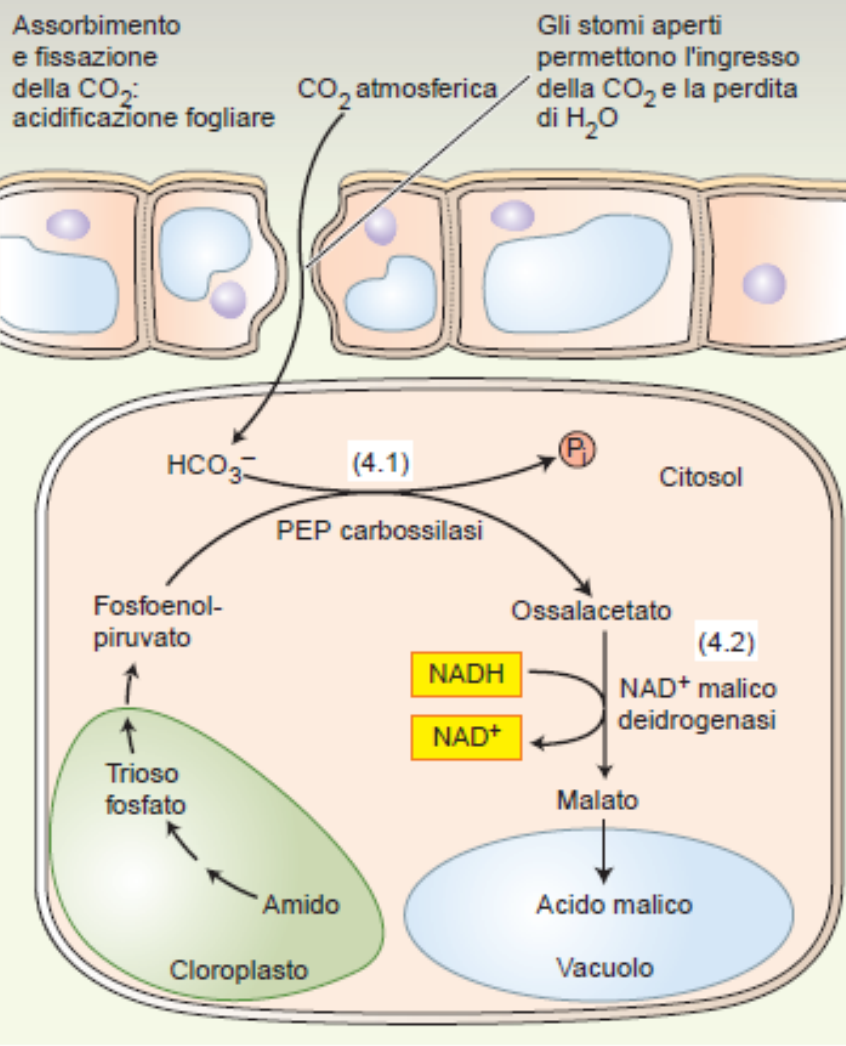


malato nel cloroplasto

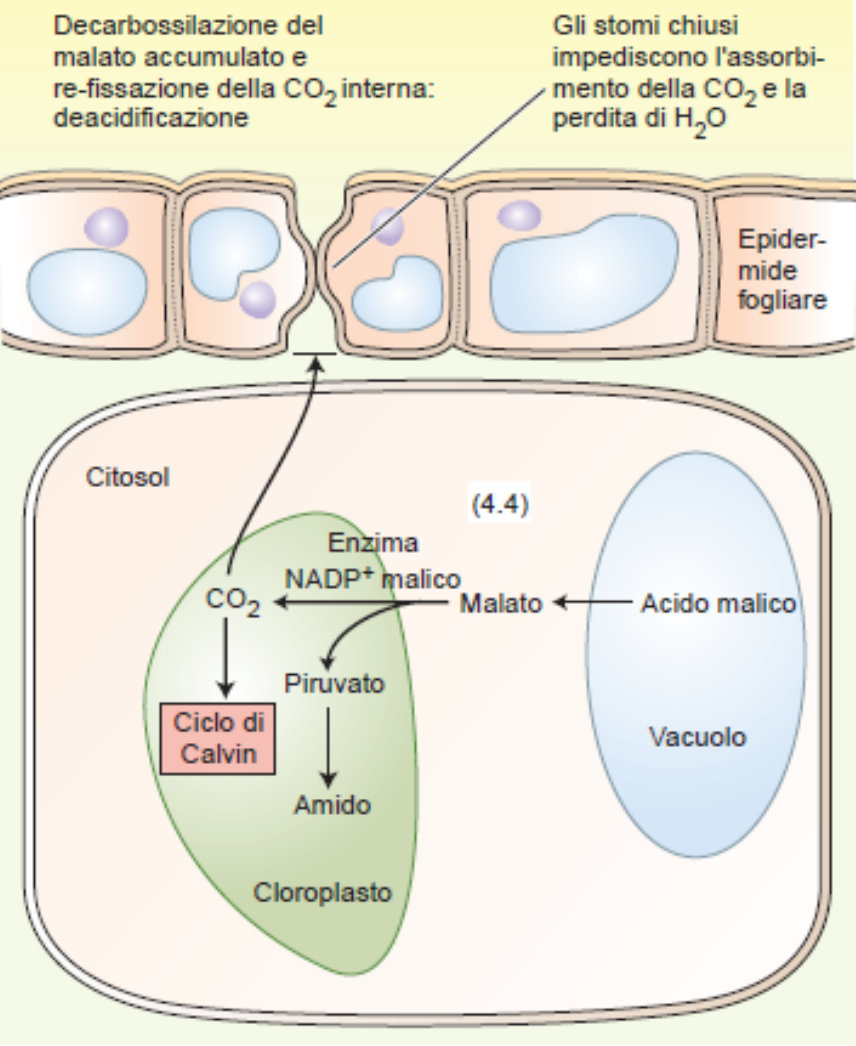


decarbossilazione

### Buio: Stomi aperti



### Luce: Stomi chiusi



**CAM obbligate:** attivazione costitutiva, metabolismo CAM determinato ontologicamente  
(*Cactaceae, Agavaceae*)

**CAM facultative:** metabolismo CAM indotto da fattori ambientali (es. disponibilità idrica)  
es. *Mesembrianthemum crystallinum* (*Aizoaceae*); induzione CAM è reversibile

**C<sub>3</sub> – CAM intermedie:** metabolismo CAM sempre presente, ma minoritario rispetto a quello C<sub>3</sub>

## In molti casi il metabolismo CAM è inducibile



*Mesembryanthemum crystallinum*

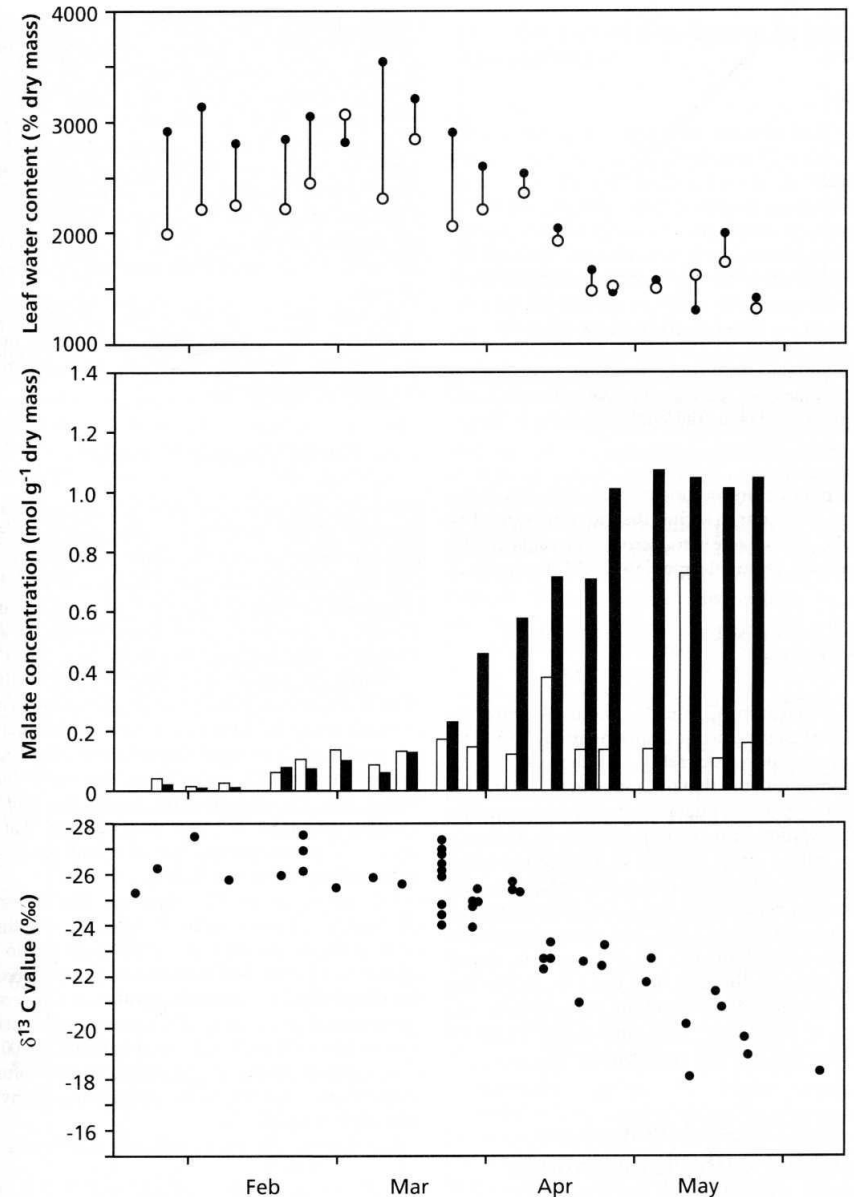


FIGURE 49. Induction of CAM in the facultative CAM species *Mesembryanthemum crystallinum*, growing in its natural habitat on rocky coastal cliffs of the Mediterranean Sea. There is a shift from the C<sub>3</sub> mode to CAM, coinciding with less discrimination against the heavy carbon isotope. Filled symbols and bars represent the end of the night; open symbols and bars represent end-of day values (Osmond et al. 1982).