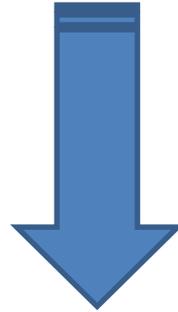


TEMPERATURE ELEVATE e/o STRESS IDRICO
AUMENTANO LA FOTORESPIRAZIONE



Evoluzione di sistemi per concentrare CO₂
in prossimità della Rubisco:

Piante C₄
Piante CAM



IL CICLO C_4
per la concentrazione di CO_2

PIANTE C₄

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

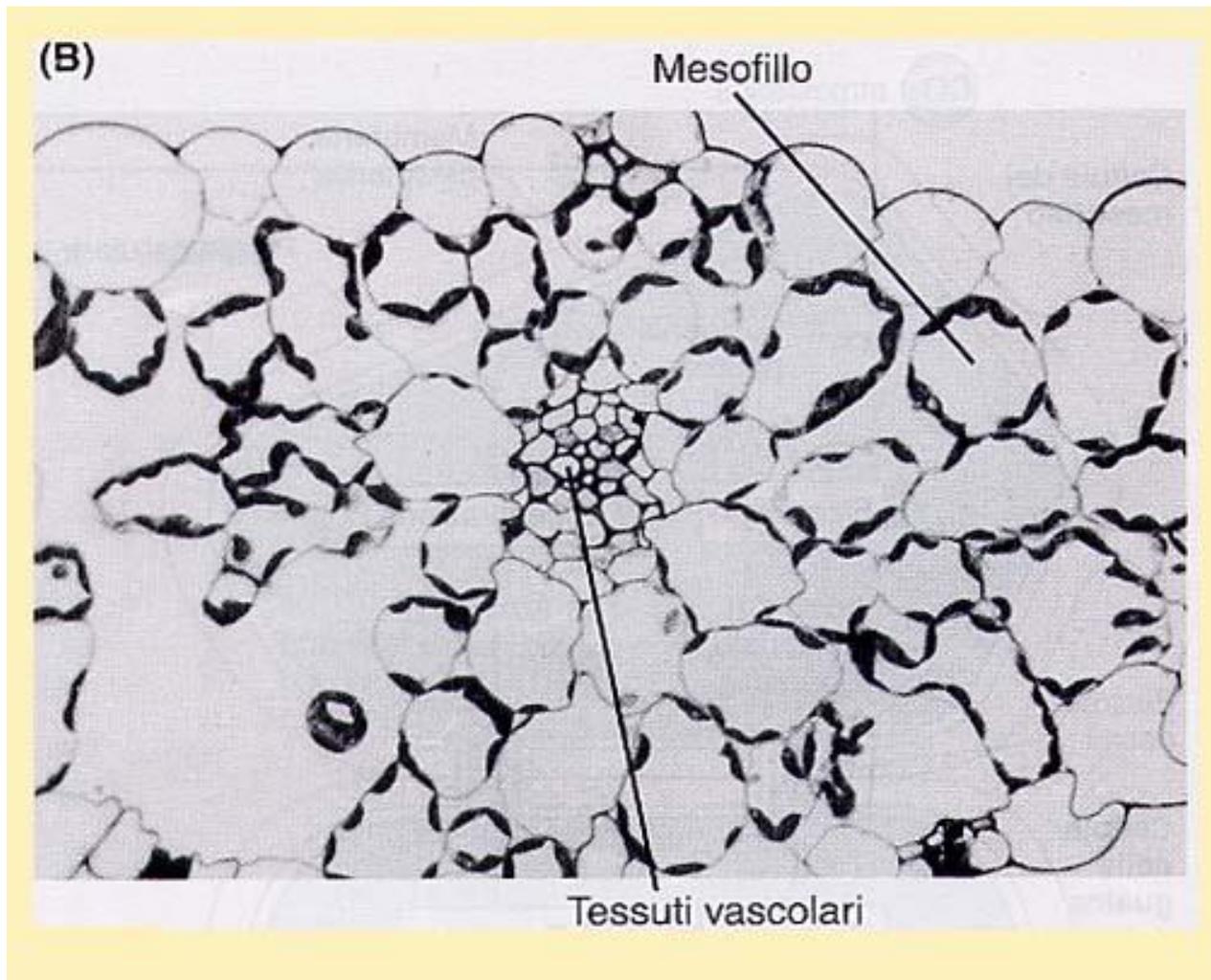


Mais

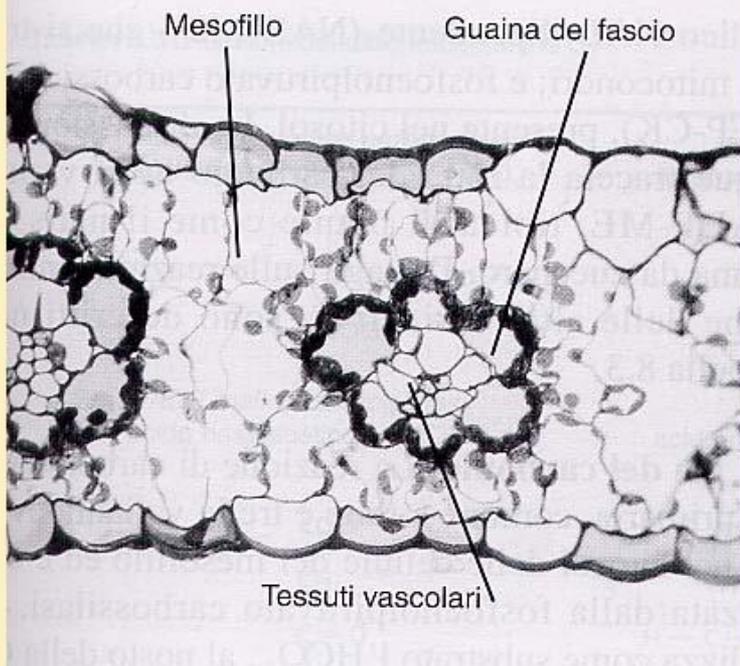
DUE ADATTAMENTI

➤ **ANATOMICO**

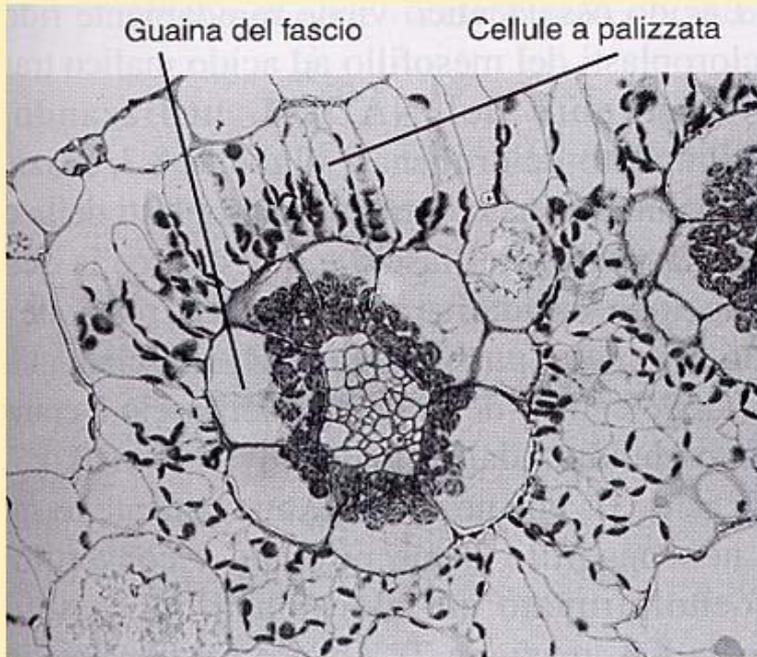
➤ **BIOCHIMICO**



Avena sativa (C₃)

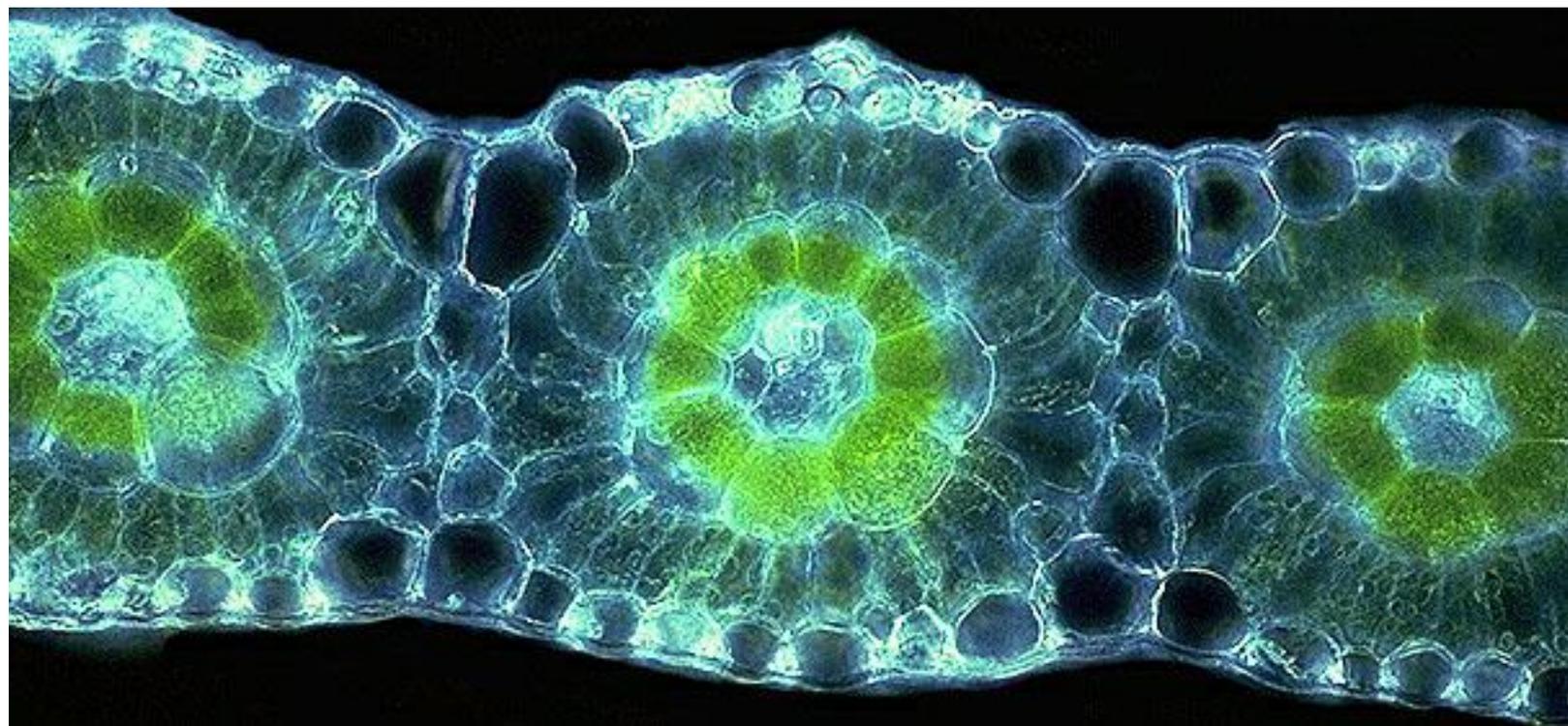


Zea mays (C_4)
Monocotiledone



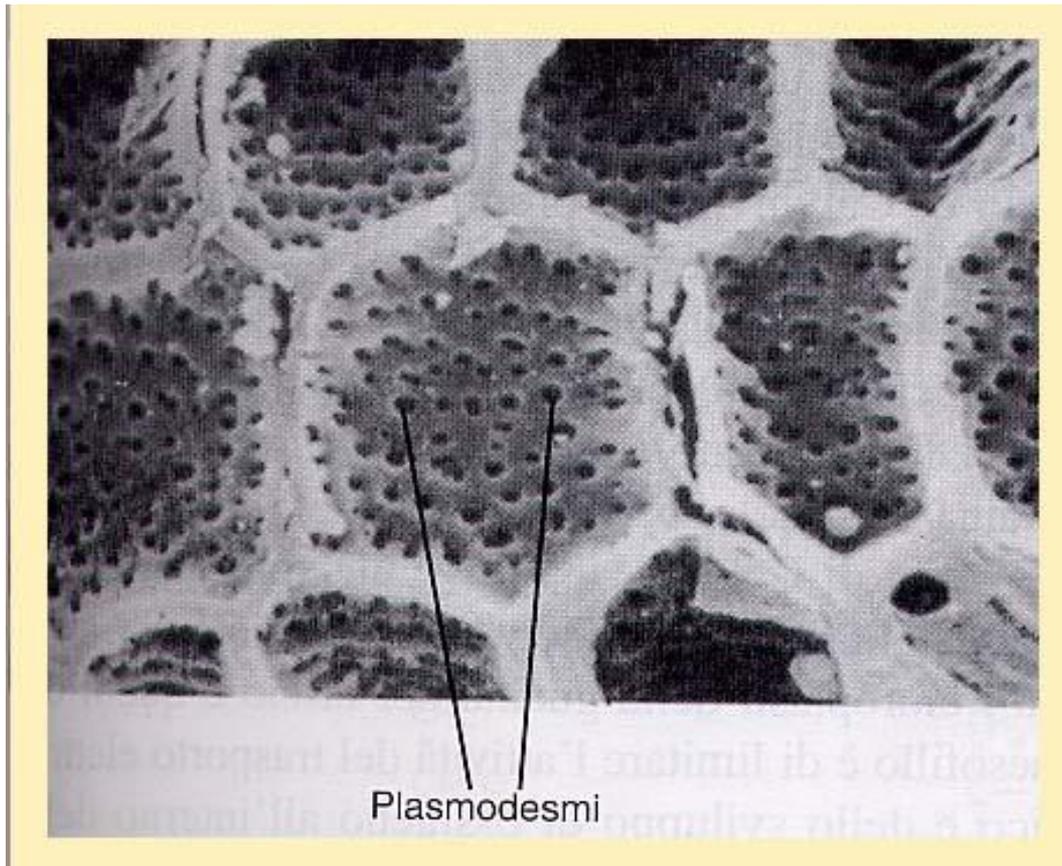
Anatomia Kranz

Gomphrena (C_4)
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**

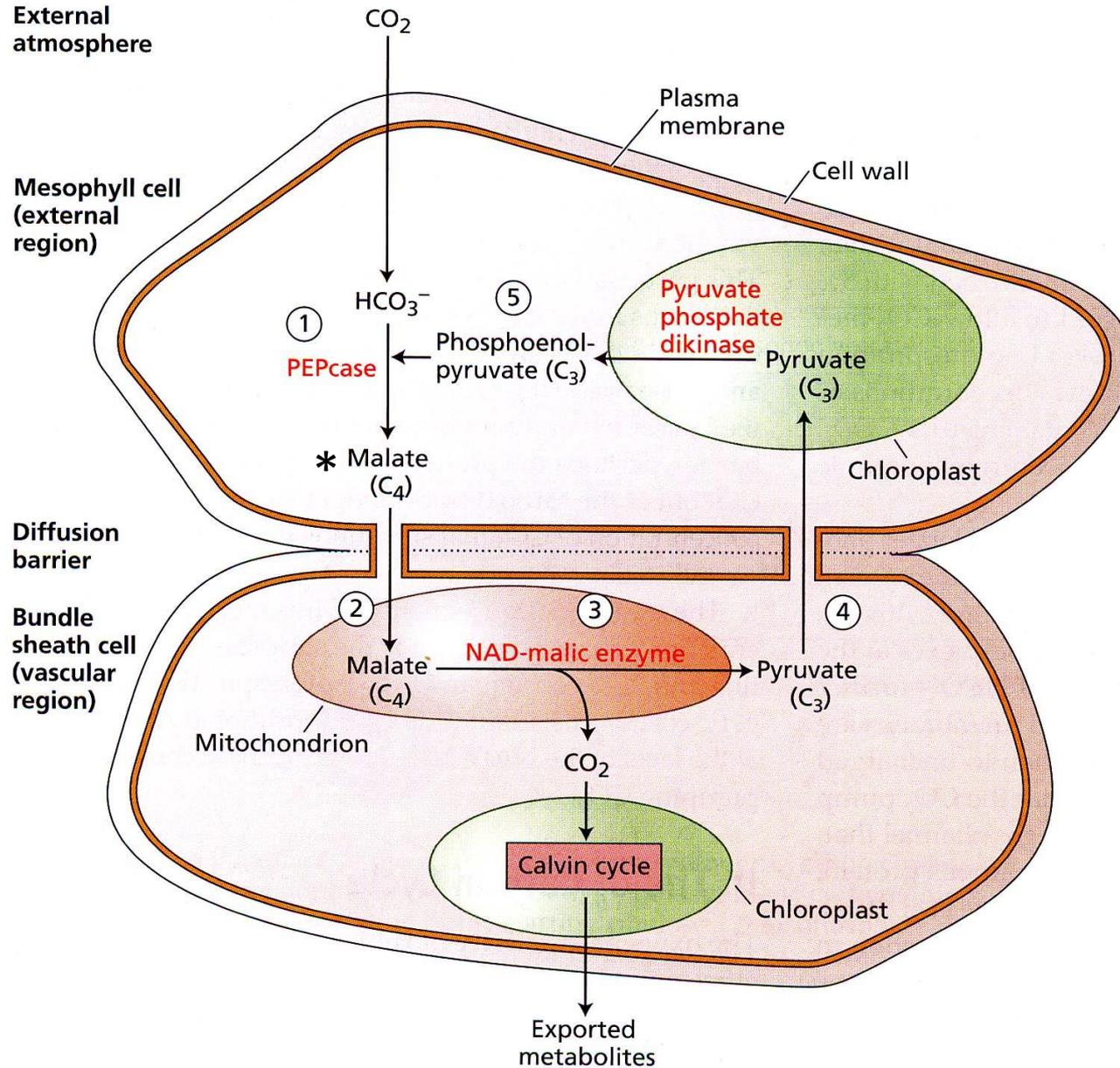
La prima nelle **cellule del mesofillo**

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

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

operata dalla **RUBISCO**

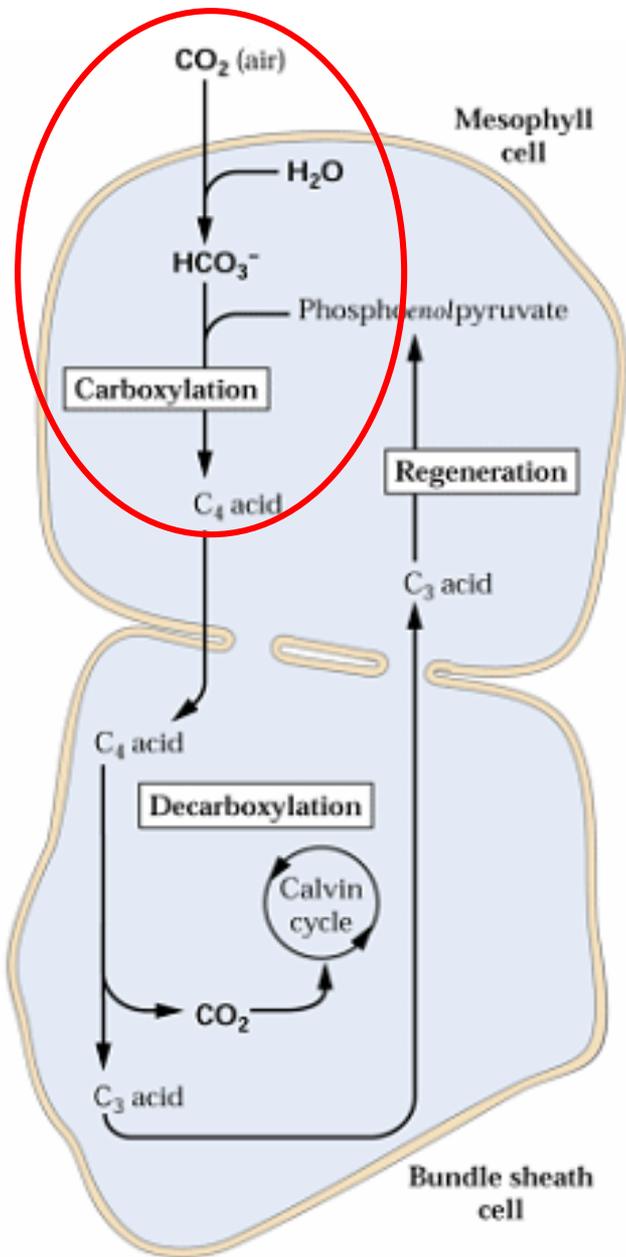
Metabolismo C₄ a «doppia cellula» (il più comune)



*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)



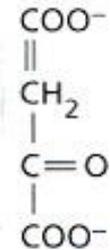
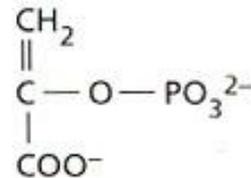
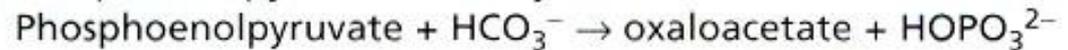
FISSAZIONE CO₂

Anidrasi carbonica:



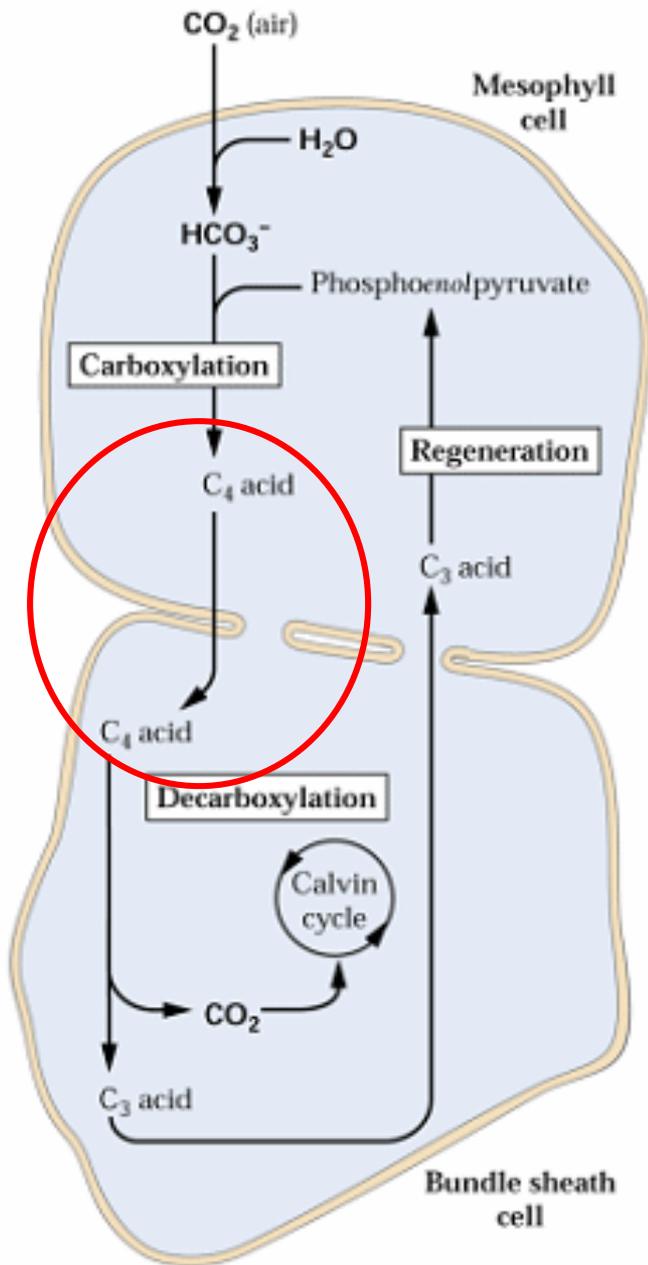
Viene carbossilato il **fosfoenolpiruvato**, con formazione di ossalacetato (C₄)

1. *Phosphoenolpyruvate carboxylase*



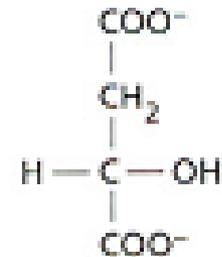
TRASPORTO

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



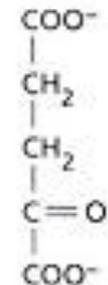
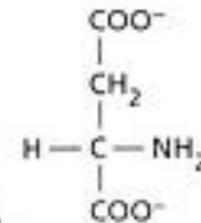
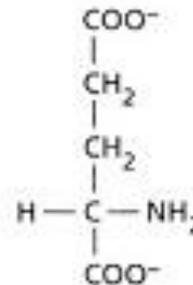
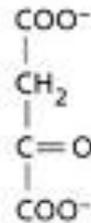
Attivata alla luce

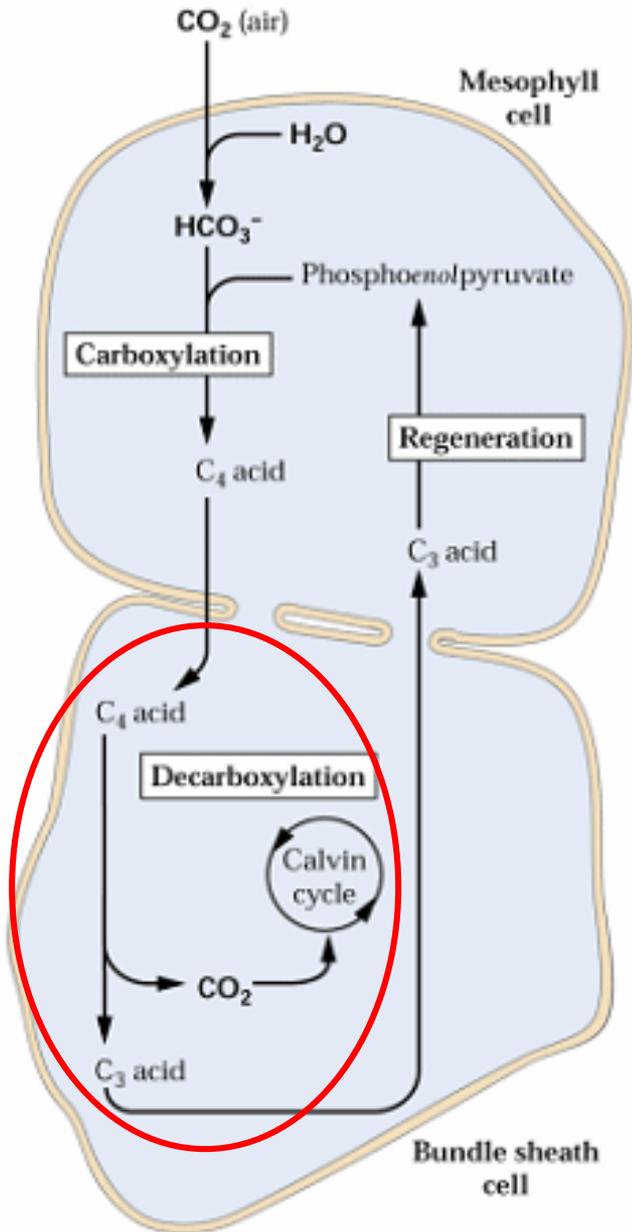
NADP:malate dehydrogenase tramite tioredossina
 $\text{Oxaloacetate} + \text{NADPH} + \text{H}^+ \rightarrow \text{malate} + \text{NADP}^+$



Aspartate aminotransferase

$\text{Oxaloacetate} + \text{glutamate} \leftrightarrow \text{aspartate} + \alpha\text{-ketoglutarate}$





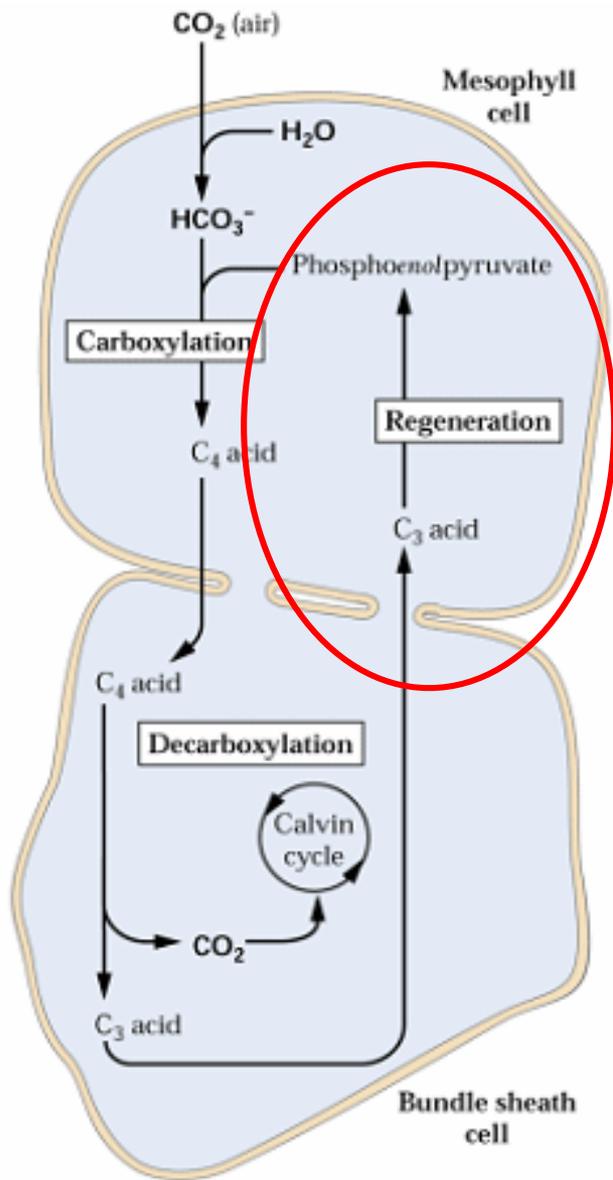
DECARBOSSILAZIONE

L'acido C₄ viene decarbossilato, con liberazione di CO₂, che viene fissata dalla Rubisco

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



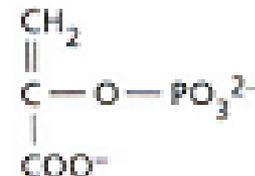
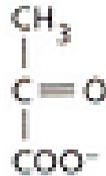
Se l'acido C₄ è l'aspartato, la decarbossilazione avviene nel mitocondrio ad opera di un enzima malico NAD-dipendente e viene prodotta alanina anzichè piruvato



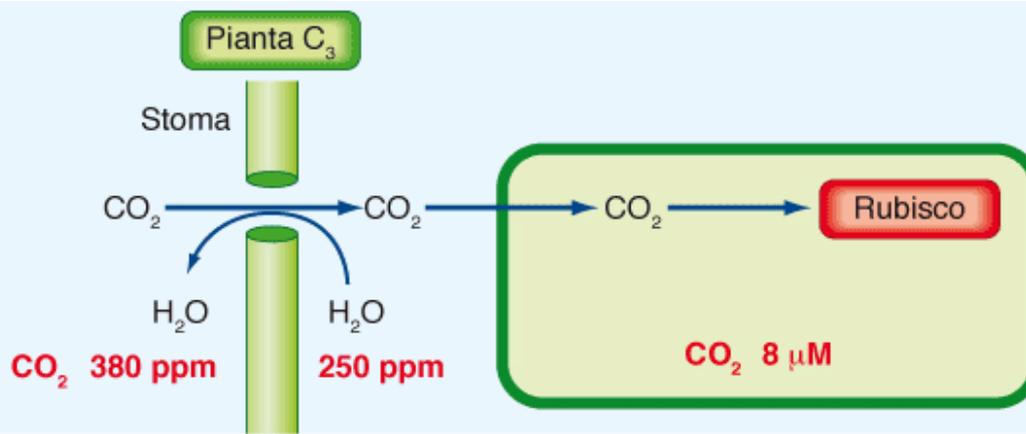
TRASPORTO/RIGENERAZIONE

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

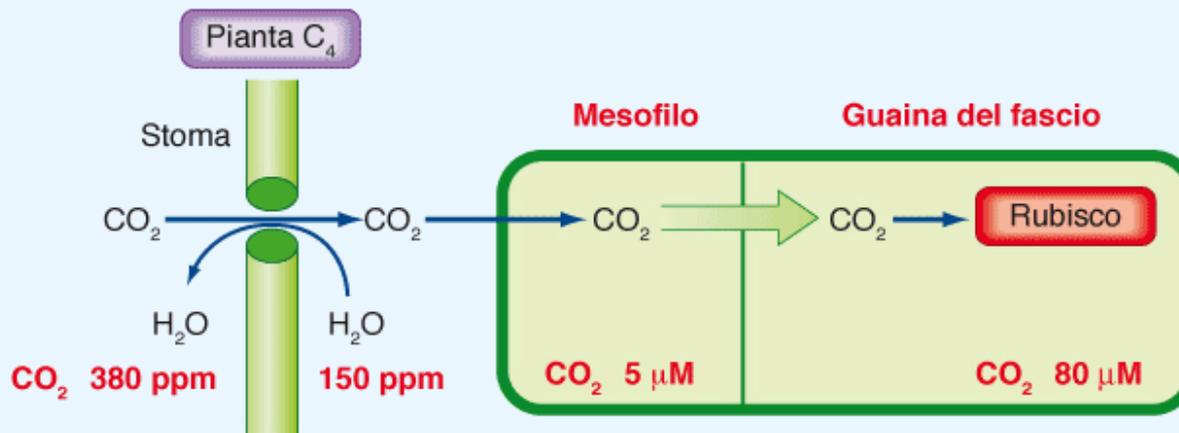
Pyruvate-orthophosphate dikinase



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



Le piante C₄ possono mantenere gli stomi mediamente meno aperti di quelle C₃, con conseguente riduzione della traspirazione e risparmio di acqua.



RISULTATO e vantaggio:

Aumento della [CO₂] 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:

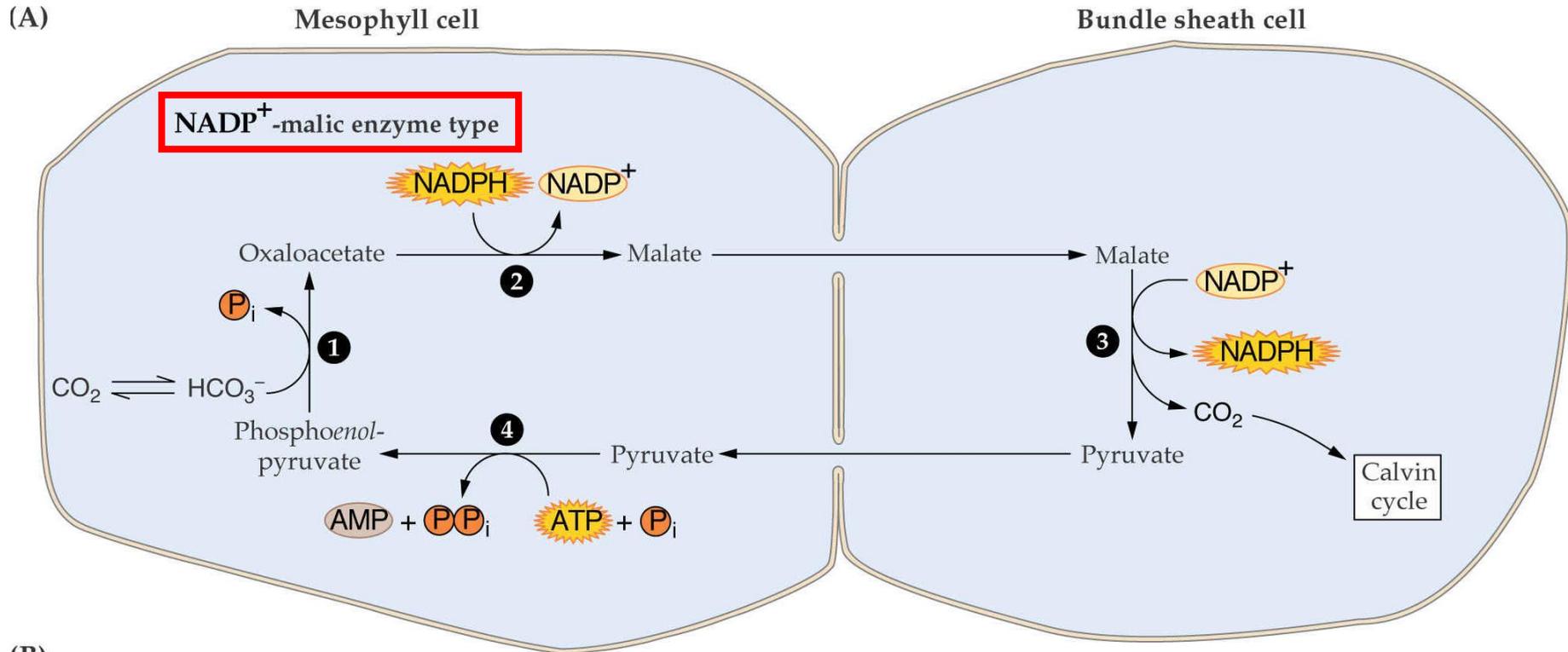
- Malato
- Aspartato

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

2. NADP⁺-malate dehydrogenase

3. NADP⁺-malic enzyme

4. Pyruvate-orthophosphate dikinase (PPDK)

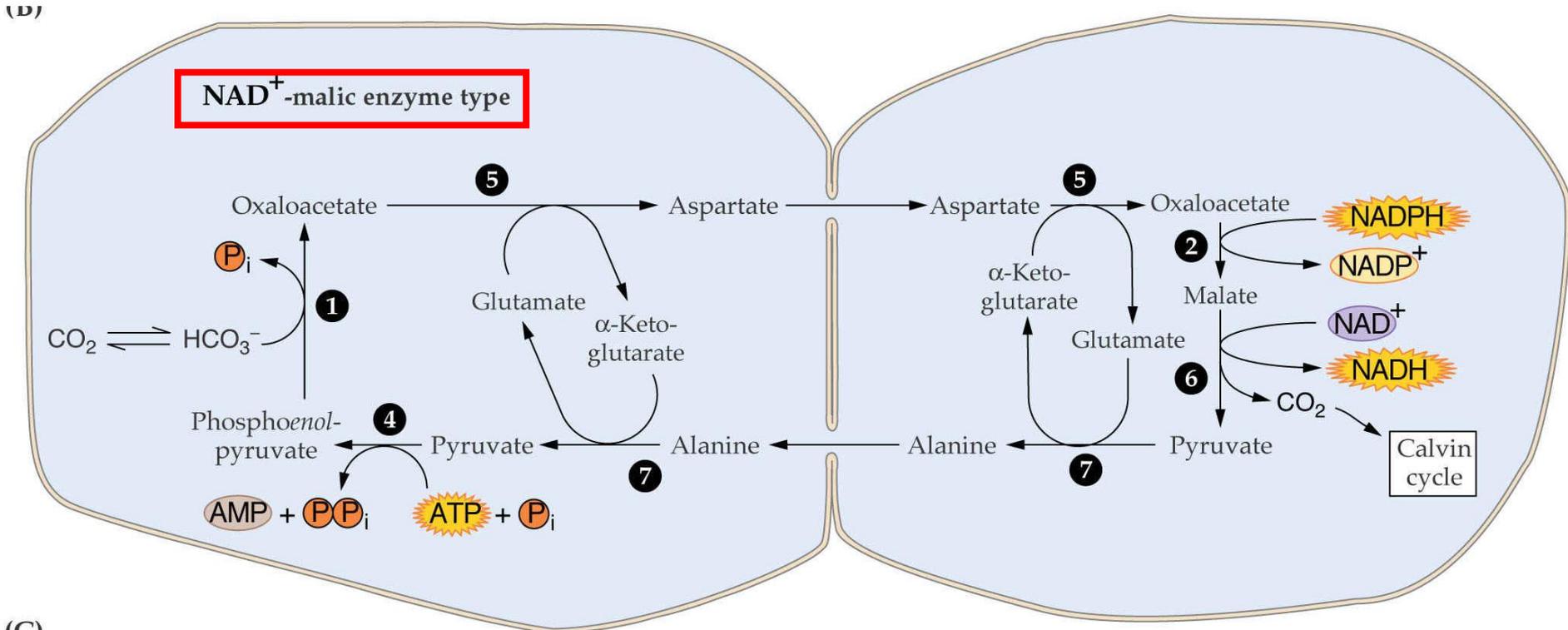
5. Aspartate aminotransferase

6. NAD⁺-malic enzyme

7. Alanine aminotransferase

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.

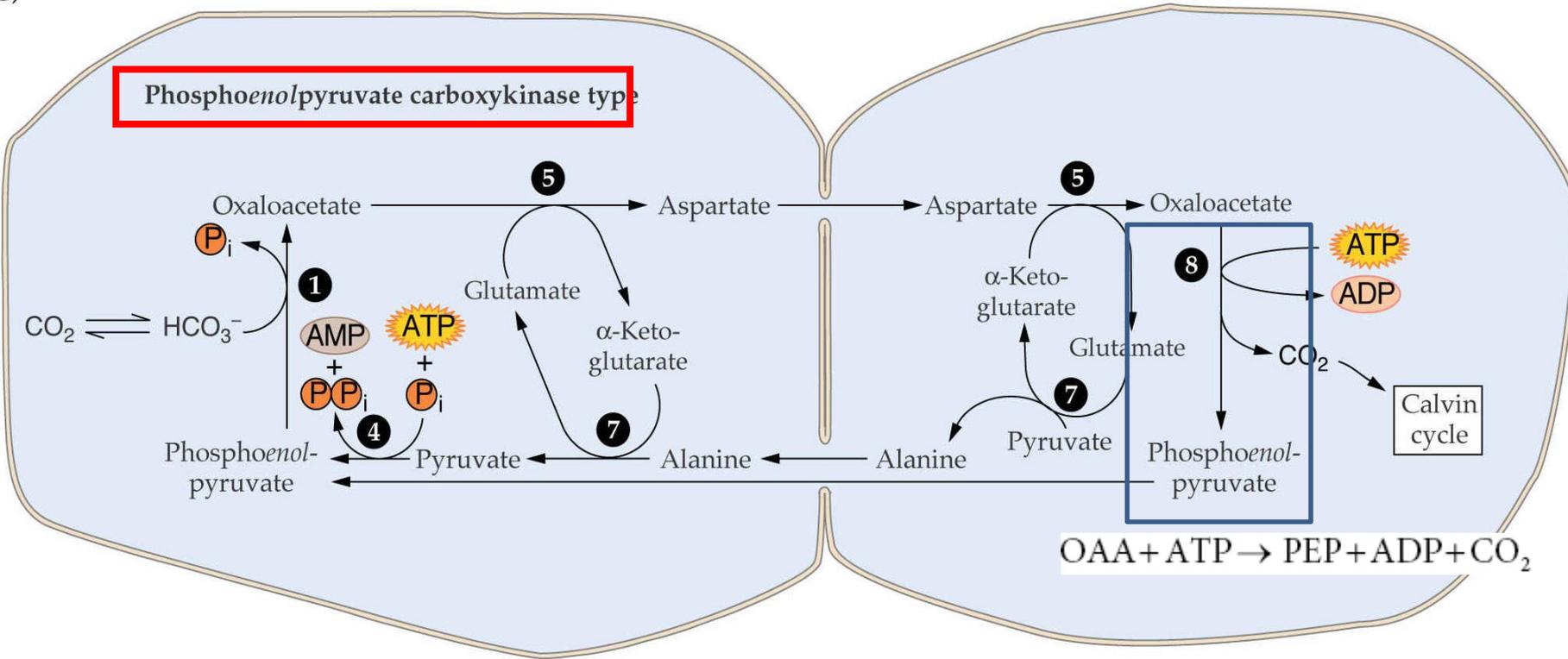


- | | |
|--|-----------------------------------|
| 1. PEP carboxylase | 5. Aspartate aminotransferase |
| 2. NADP ⁺ -malate dehydrogenase | 6. NAD ⁺ -malic enzyme |
| 3. NADP ⁺ -malic enzyme | 7. Alanine aminotransferase |
| 4. Pyruvate-orthophosphate dikinase (PPDK) | 8. PEP carboxykinase |

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.



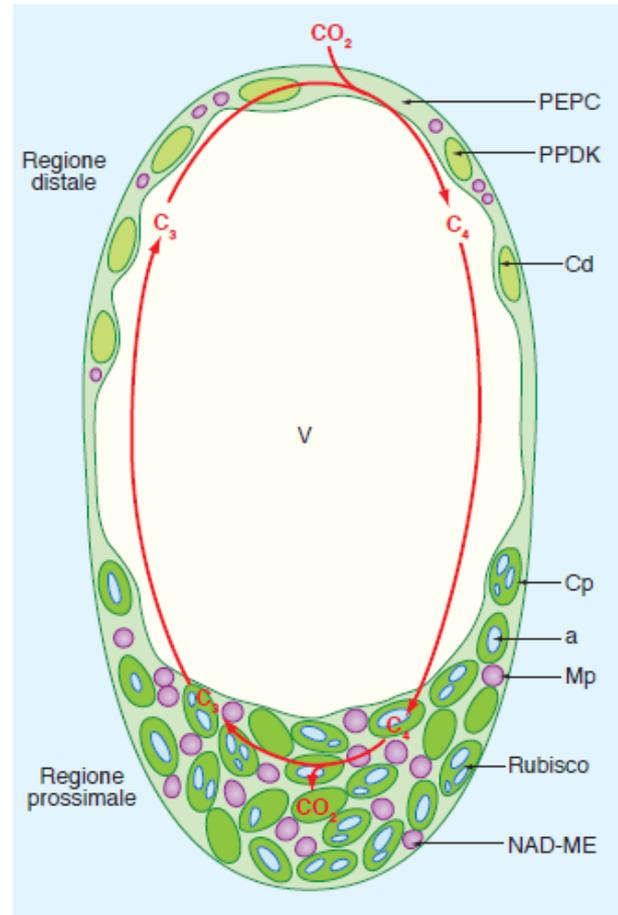
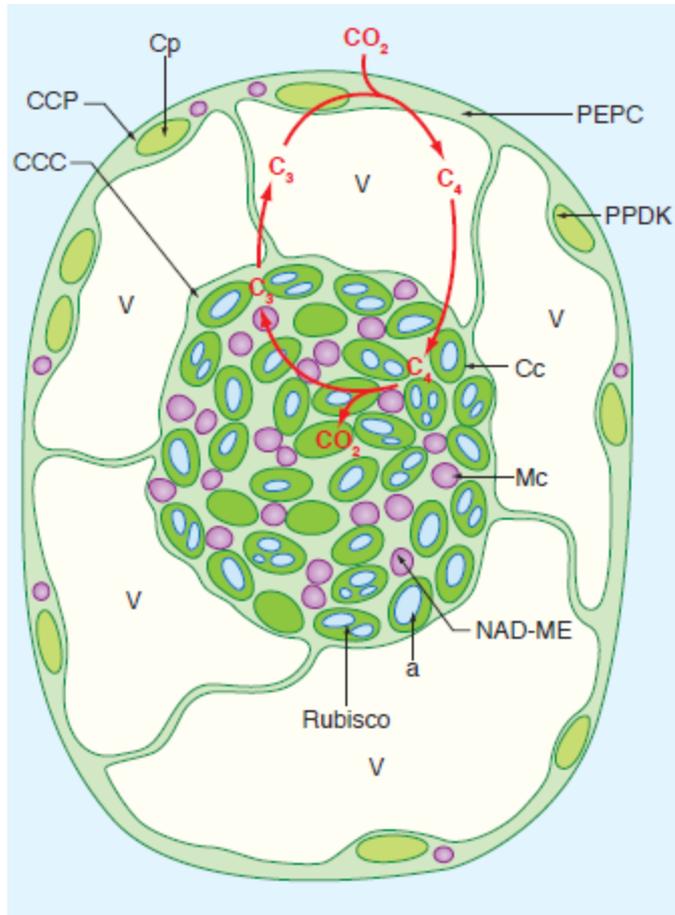
- | | |
|--|-----------------------------------|
| 1. PEP carboxylase | 5. Aspartate aminotransferase |
| 2. NADP ⁺ -malate dehydrogenase | 6. NAD ⁺ -malic enzyme |
| 3. NADP ⁺ -malic enzyme | 7. Alanine aminotransferase |
| 4. Pyruvate-orthophosphate dikinase (PPDK) | 8. PEP carboxykinase |





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

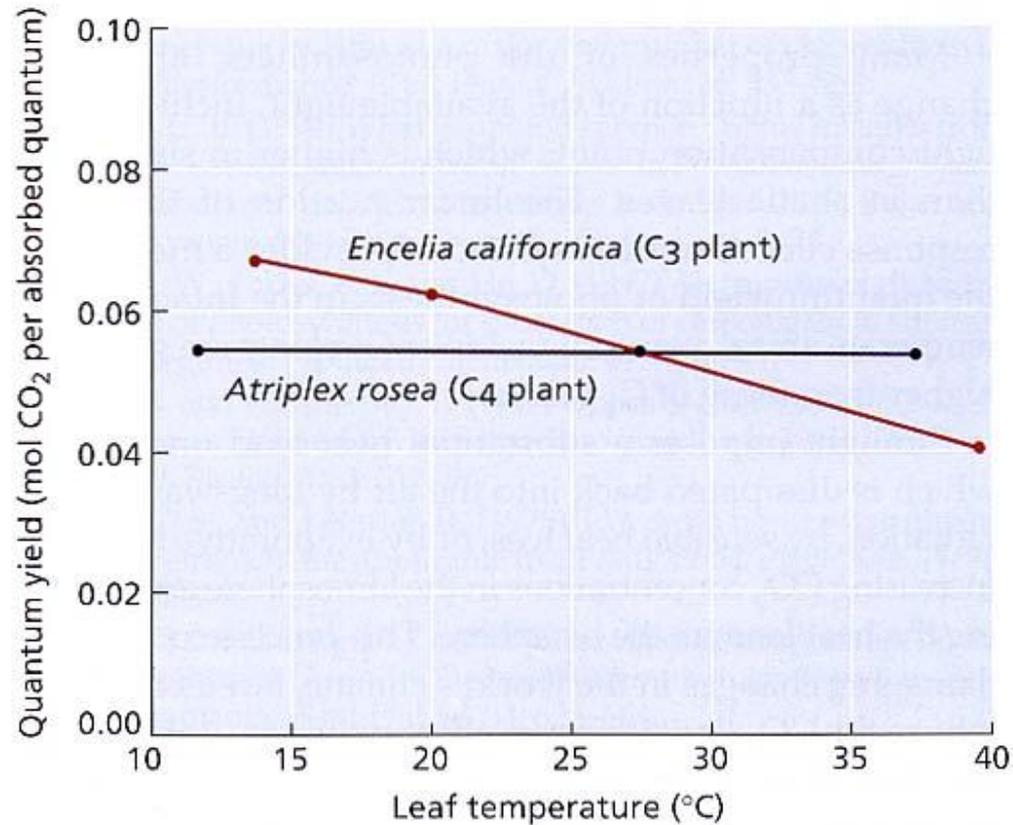
TABELLA 8.5
Energetica del ciclo fotosintetico del carbonio C_4

Fosfoenolpiruvato + H_2O + NADPH + CO_2	\rightarrow malato + NADP ⁺ + P_i (mesofillo)
Malato + NADP ⁺	\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	2 ATP per CO_2 trasportata
Calvin	3 ATP + 2 NADPH per CO_2 fissata
totale	5 ATP + 2 NADPH per CO_2 fissata

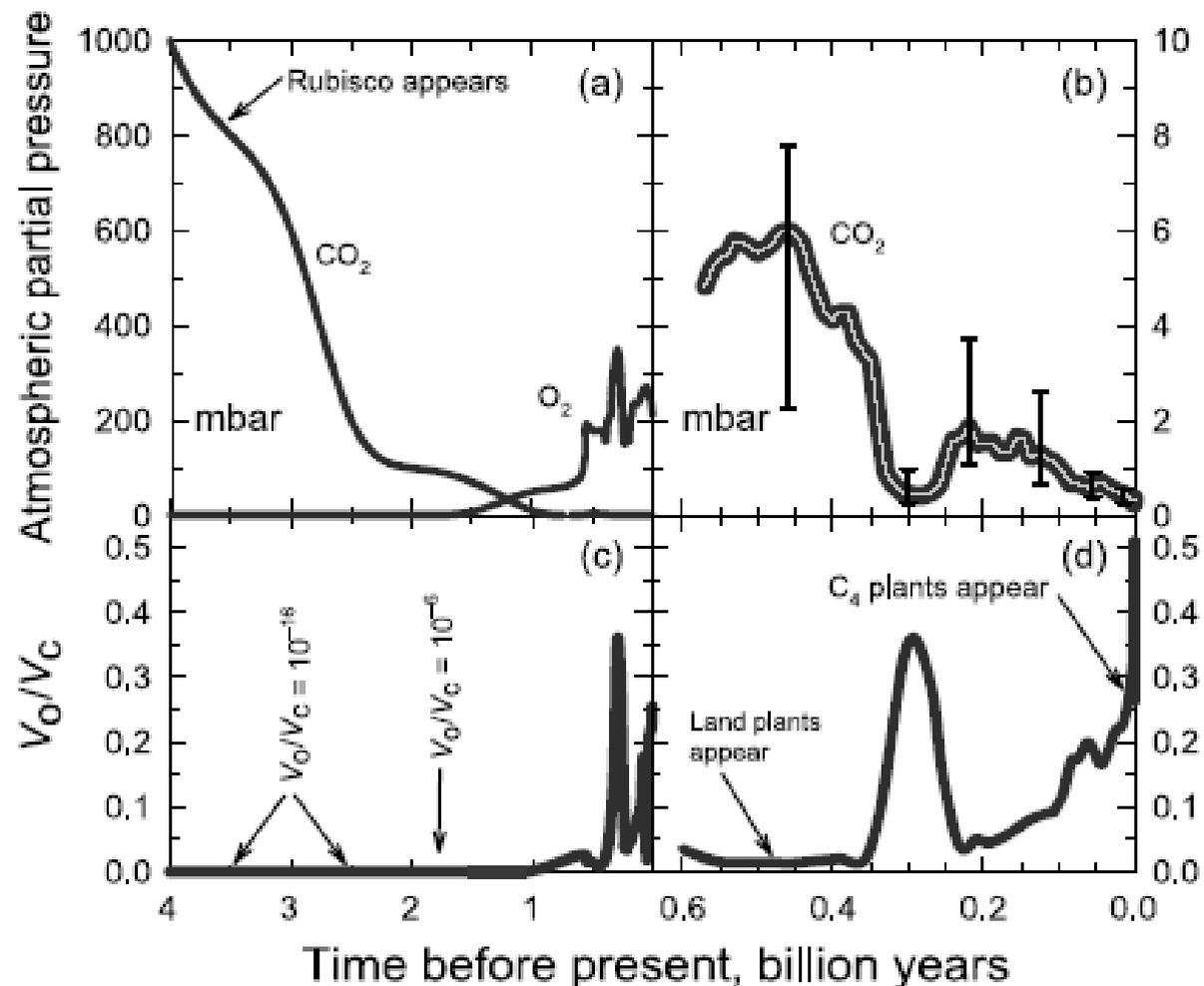
Resa quantica
della fissazione di
CO₂



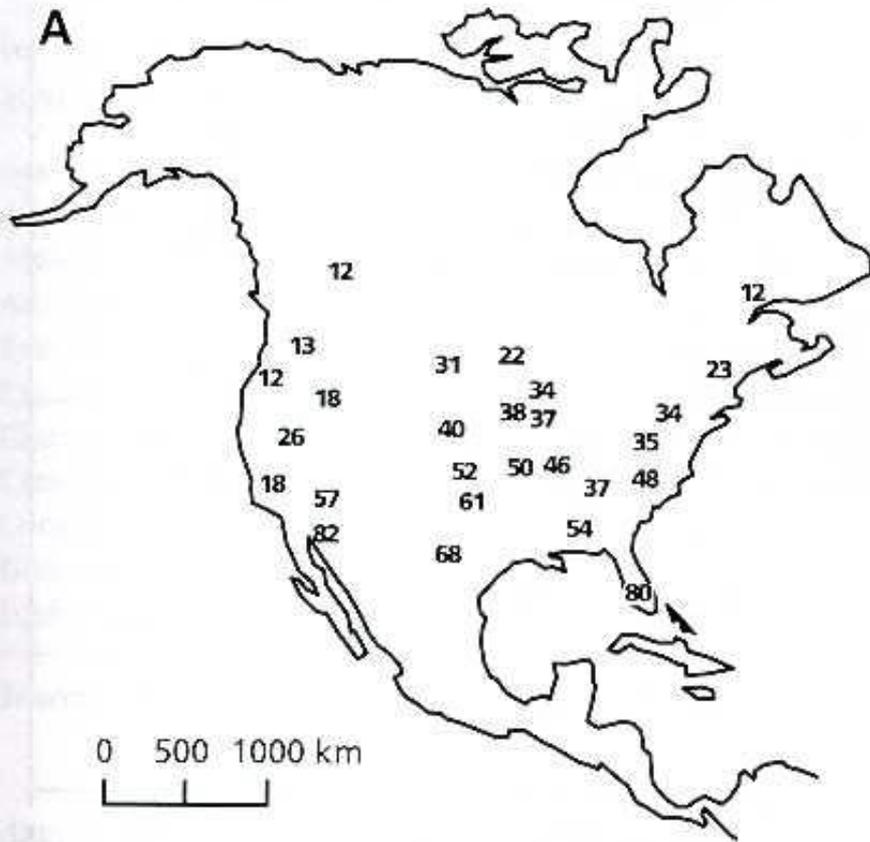
In condizioni di bassa fotorespirazione il ciclo C₄ è meno efficiente del ciclo C₃. Tuttavia, ad alte temperature la resa quantica del ciclo C₃ diminuisce a causa della fotorespirazione mentre la resa quantica del ciclo C₄ rimane costante.

LE PIANTE C₄ SONO FAVORITE NEGLI HABITAT CALDI

Fig. 4 Profiles of modeled atmospheric CO₂ and O₂ partial pressures (in mbar) over the history of the earth (a,b), and corresponding estimates of relative oxygenation potential for C₃ photosynthesis (c,d). Atmospheric CO₂ levels were modeled over the past 4 billion years (a) and 0.6 billion years (b); atmospheric O₂ 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 C₃ Rubisco (from spinach) at 30°C. from Sage (1999) by permission.



Monocotiledoni



Dicotiledoni

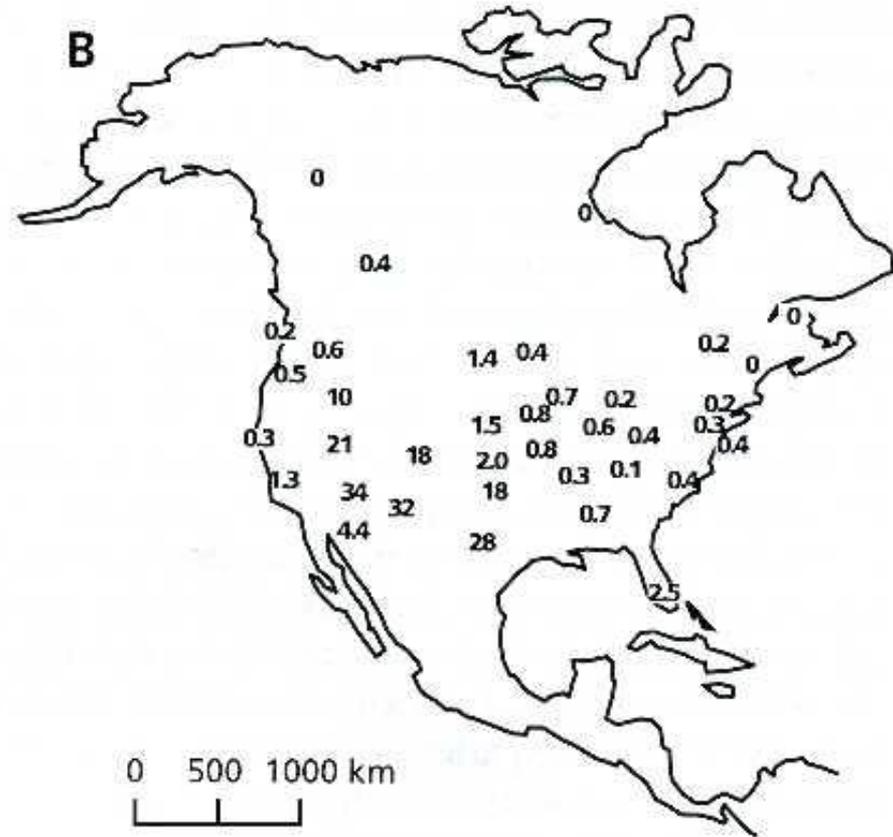
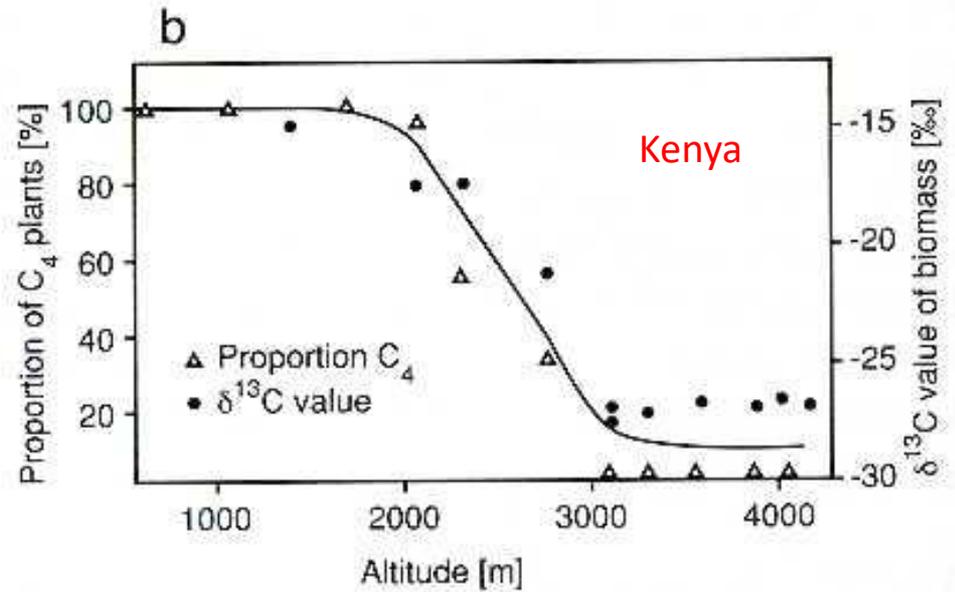
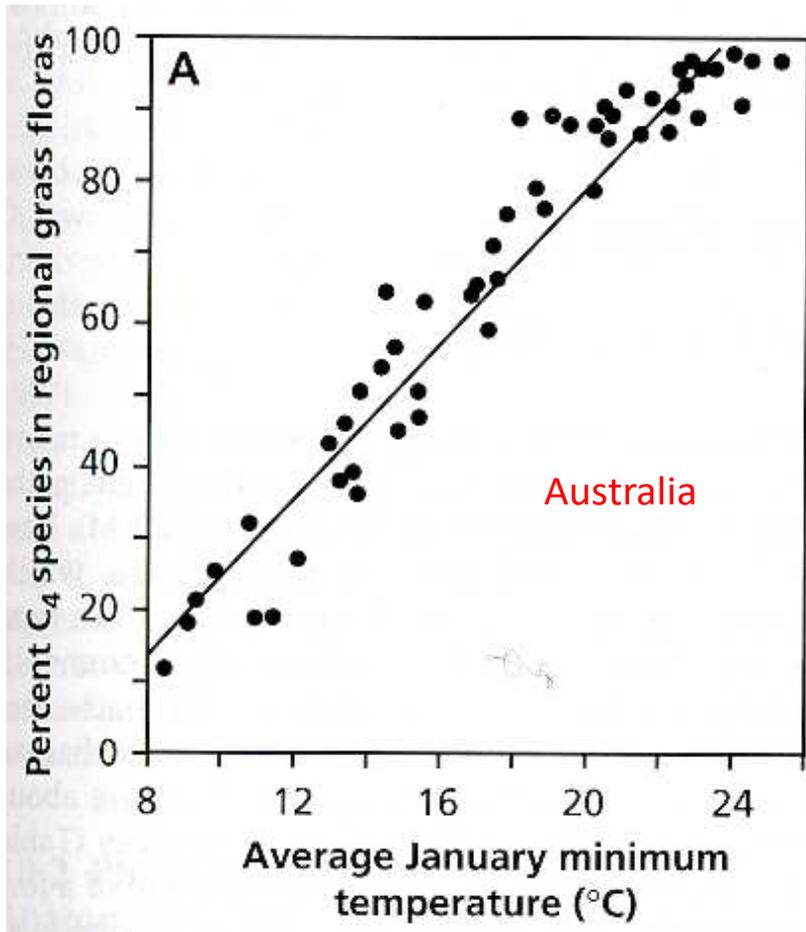


FIGURE 42. Geographic distribution of C₄ species in North America. (A) percentage of grass taxa that are C₄ plants. (B) percentage of dicotyledon taxa that are C₄ plants in

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 C₄



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 CO₂

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)

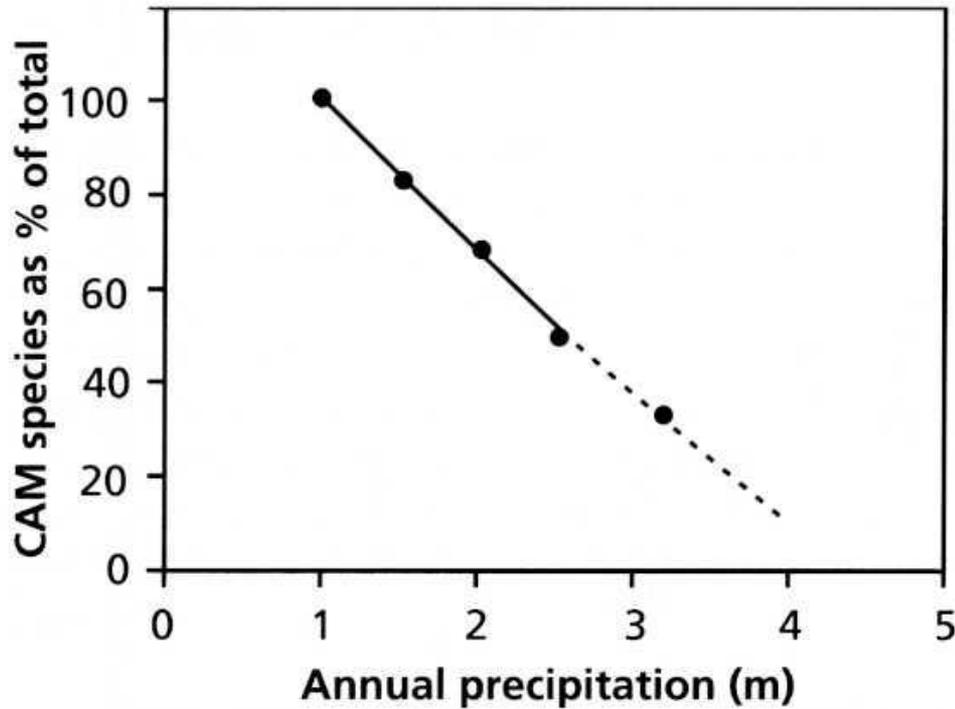


FIGURE 50. The relationship between percentage of epiphytic bromeliad species with CAM metabolism and mean annual rainfall in Trinidad (Winter & Smith 1996).

➤ **FORMAZIONE ACIDO C₄**

➤ **DECARBOSSILAZIONE**

C₄

SEPARATI SPAZIALMENTE

CAM

SEPARATI TEMPORALMENTE

NOTTE

(stomi aperti)



carbossilazione PEP



malato nel vacuolo

GIORNO

(stomi chiusi)

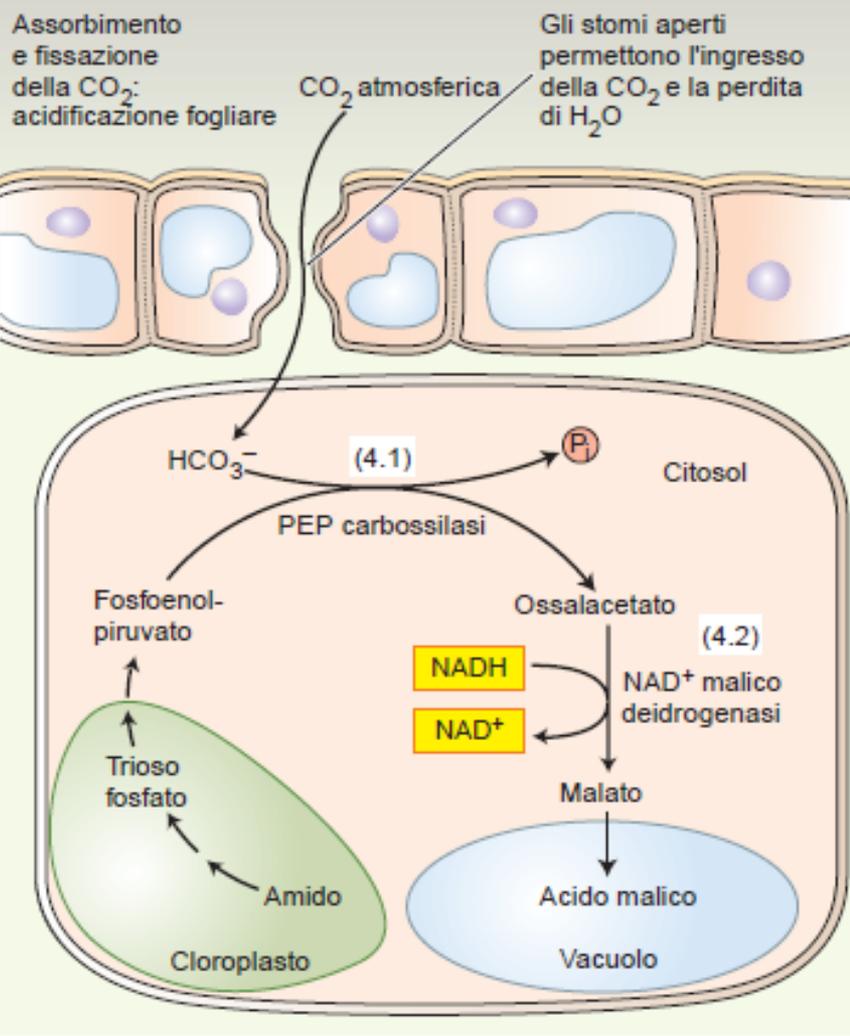


malato nel cloroplasto

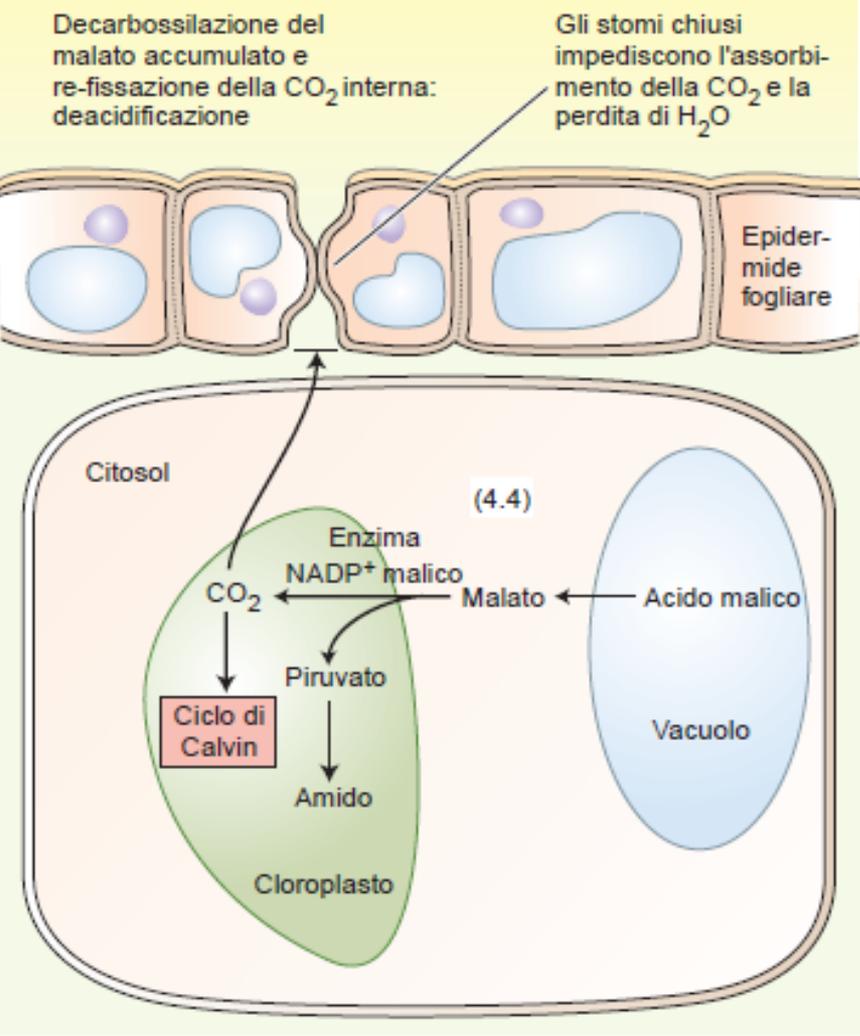


decarbossilazione

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

C₃ – CAM intermedie: metabolismo CAM sempre presente, ma minoritario rispetto a quello C₃

In molti casi il metabolismo CAM è inducibile



Mesembryanthemum crystallinum

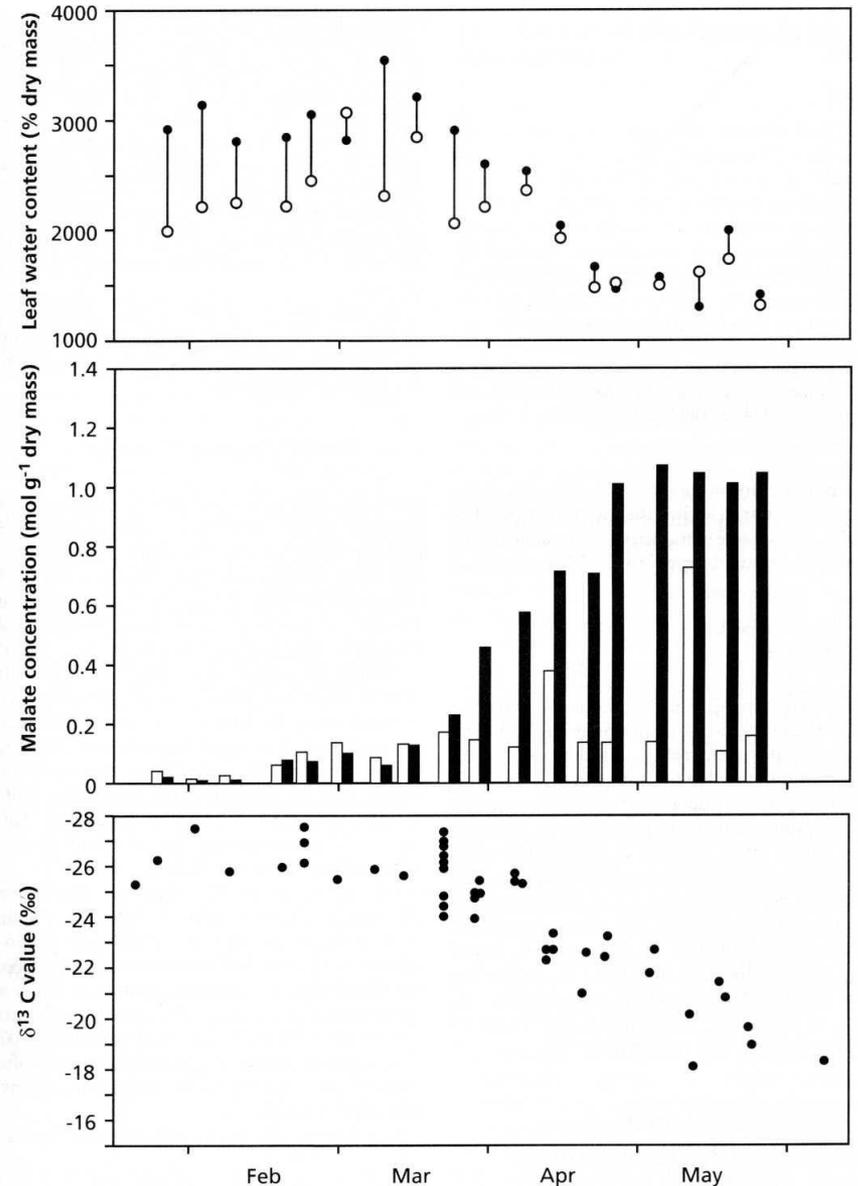


FIGURE 49. Induction of CAM in the facultative CAM species *Mesembryanthemum crystallinum*, growing in its natural habitat on rocky coastal cliffs of the Mediterranean Sea. There is a shift from the C₃ mode to CAM, coinciding with less discrimination against the heavy carbon isotope. Filled symbols and bars represent the end of the night; open symbols and bars represent end-of day values (Osmond et al. 1982).