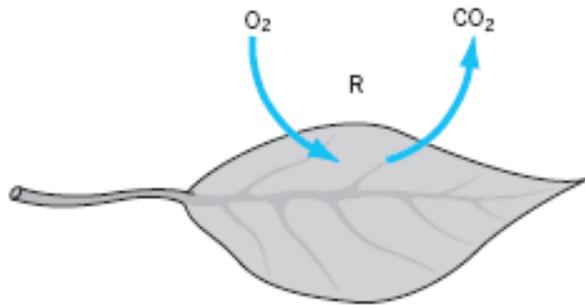
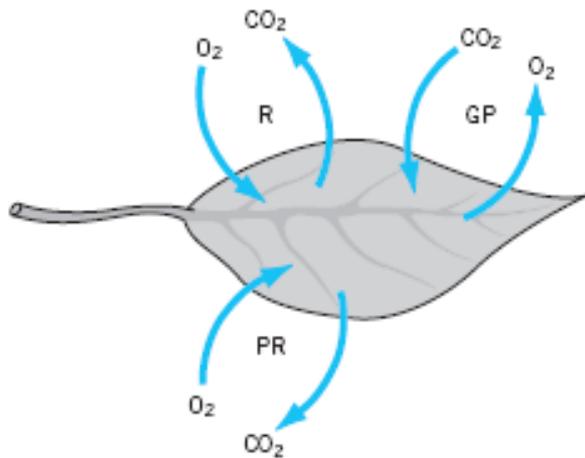


LA FOTORESPIRAZIONE



A. Buio



B. Luce

FIGURA 5.16 Scambi gassosi in una foglia C3 al buio (A) e alla luce (B). GP, fotosintesi lorda; PR, fotorespirazione; R, respirazione mitocondriale.

$$\text{Fotosintesi netta} = \text{GP} - \text{R}$$

Esperimenti con isotopi del carbonio:
aumento significativo della quantità di
CO₂ rilasciata durante il giorno

Fenomeno che prende il nome di
fotorespirazione

$$\text{Fotosintesi netta} = \text{GP} - (\text{R} + \text{PR})$$

LA FOTORESPIRAZIONE

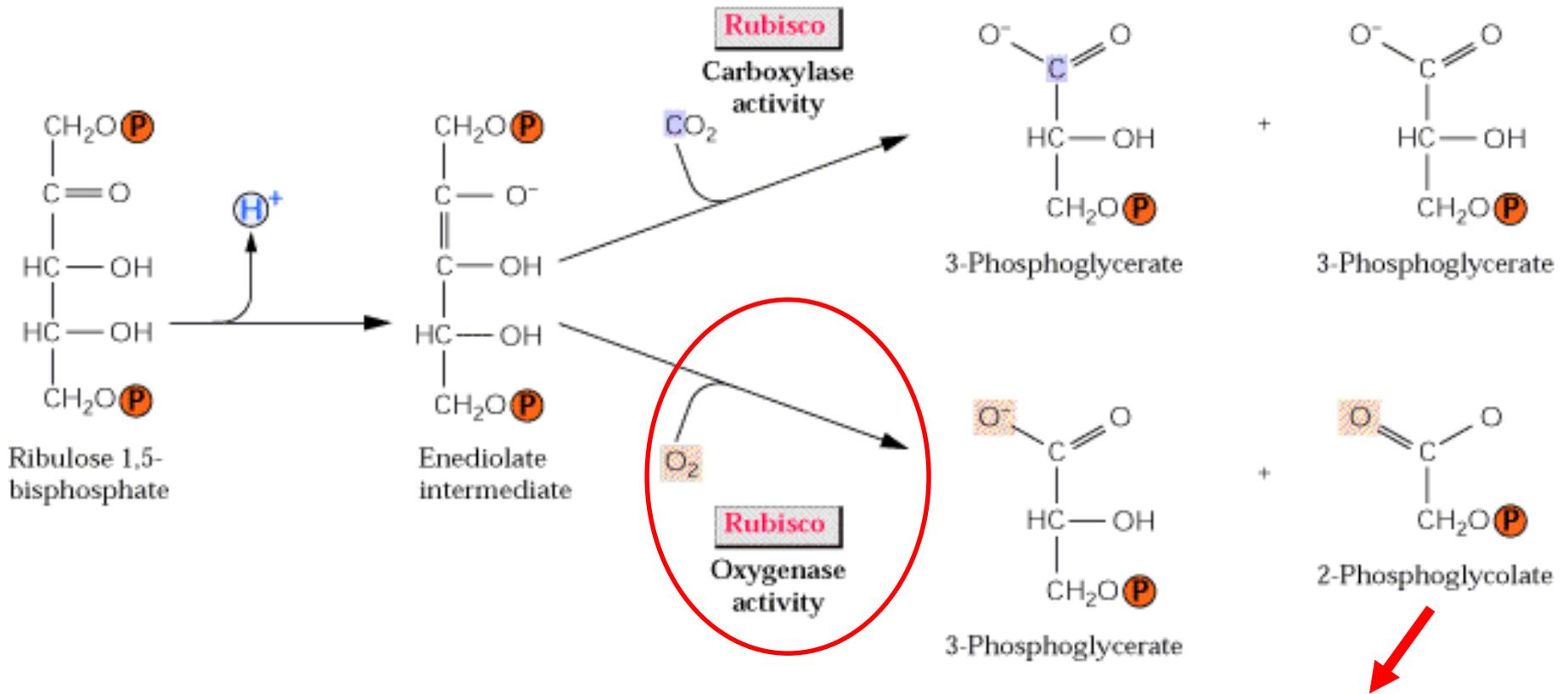
[O₂] 21% → 42% → -50% velocità fotosintesi

[O₂] 21% → 2% → +100% velocità fotosintesi

L'ossigeno molecolare inibisce la fotosintesi

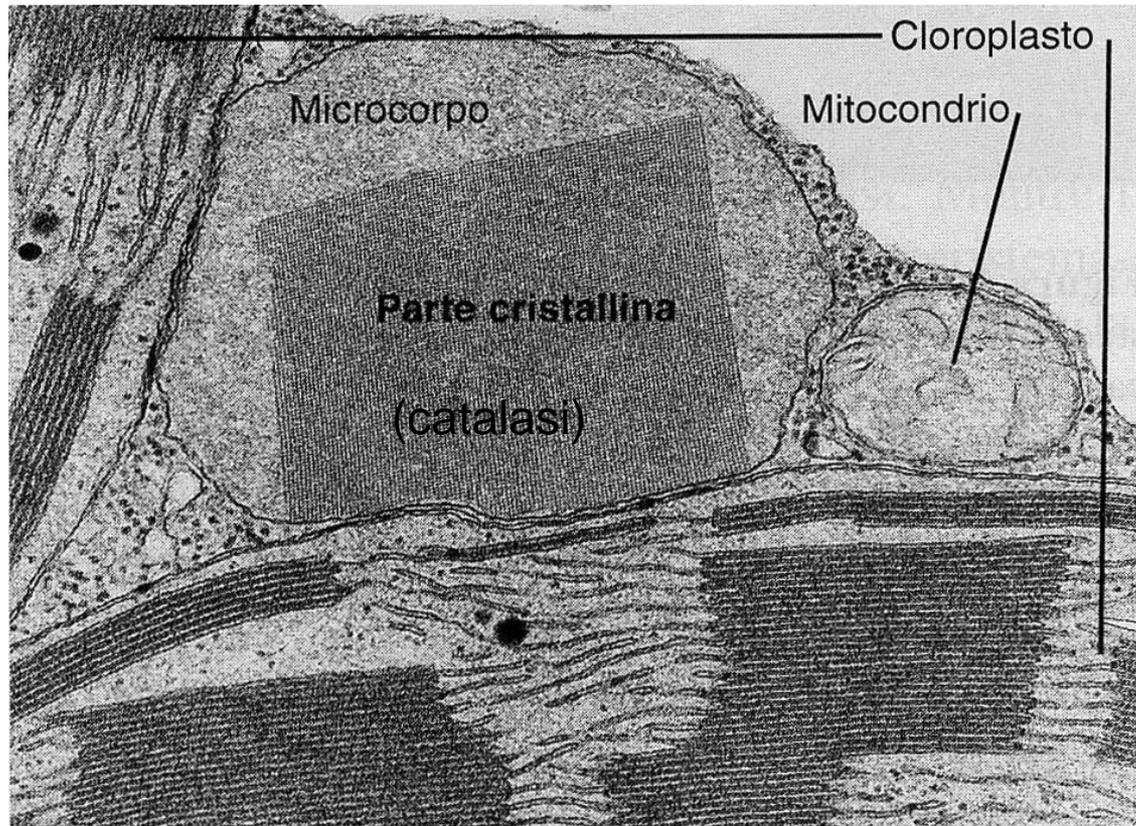
La Rubisco reagisce anche con l'ossigeno

(anche la Rubisco di batteri fotosintetici anaerobi...)



Perdita di 40% del C della molecola di ribulosio 1,5-bifosfato!

Il ciclo PCO (photorespiratory carbon oxidation) recupera parte del carbonio perduto nella reazione di ossigenazione del ribulosio 1,5-bisfosfato



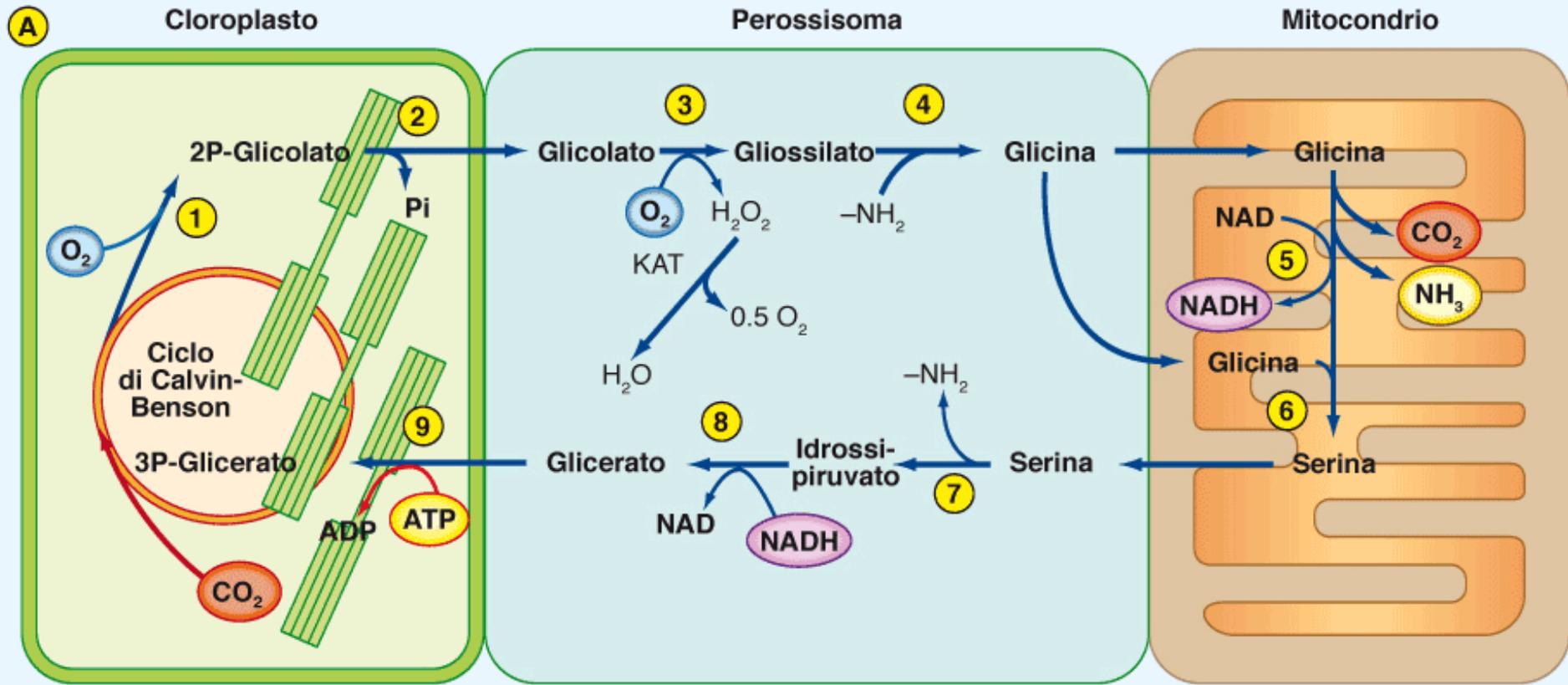
Nel complesso:

Da 2 molecole di fosfoglicolato (4 C totali) si forma una molecola di 3-fosfoglicerato (3 C) mentre una molecola di CO_2 viene persa

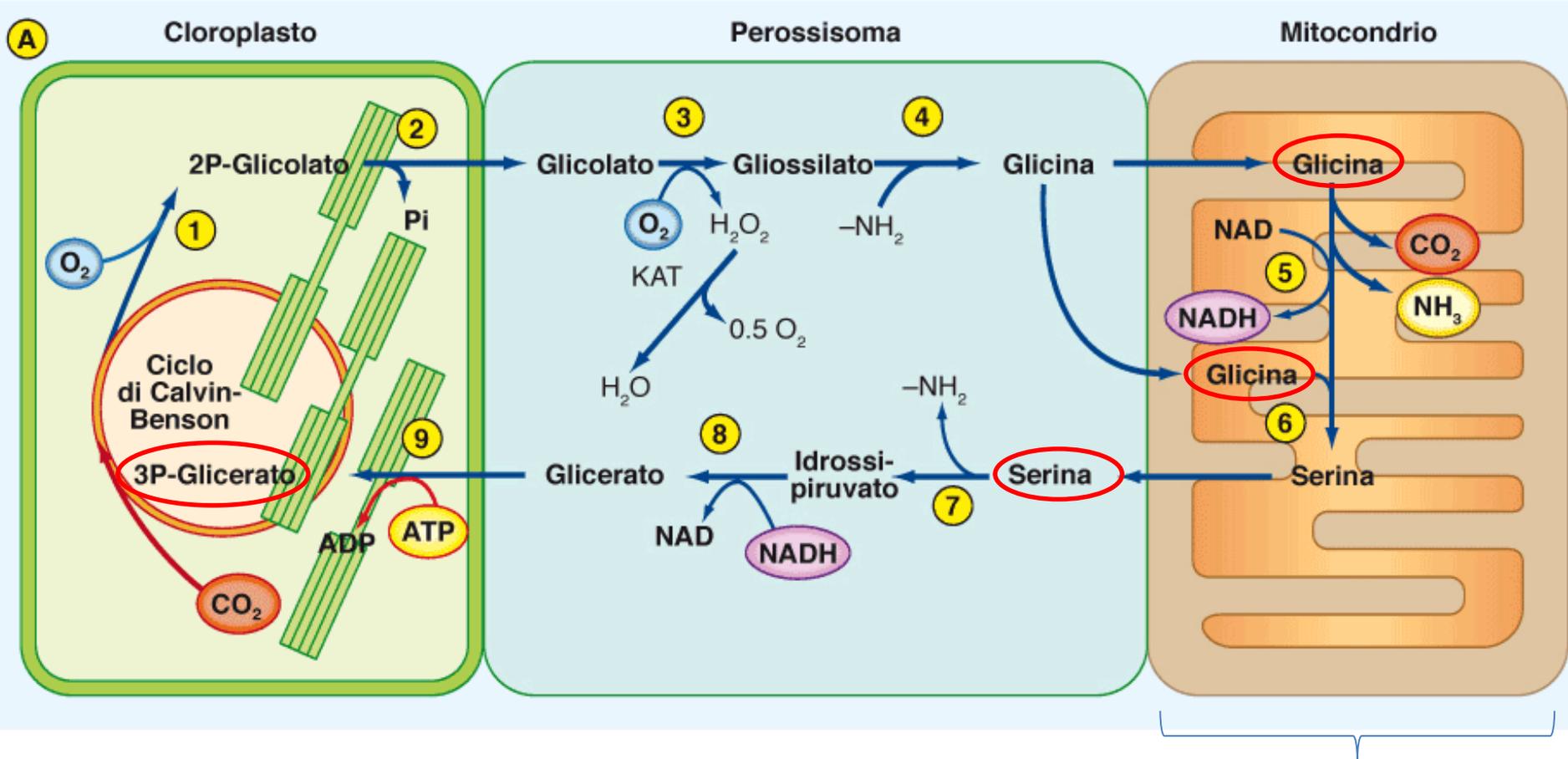
Il ciclo PCO recupera il 75% del C

che andrebbe perso a causa dell'attività ossigenasica della Rubisco

LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)



LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)



Nel **mitocondrio** 2 molecole di **Glicina** ($2C \times 2 = 4C$)
vengono convertite in

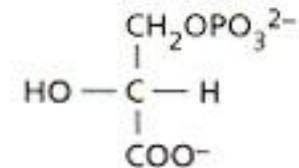
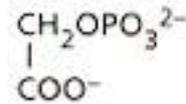
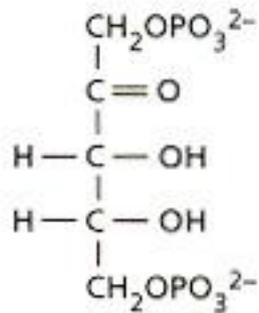
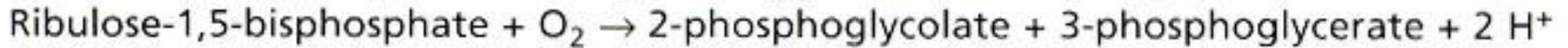
Nel cloroplasto:
3-fosfoglicerato

1 molecola di **Serina** (3C)
+
 $CO_2, NH_3, NADH$

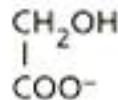
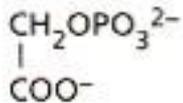
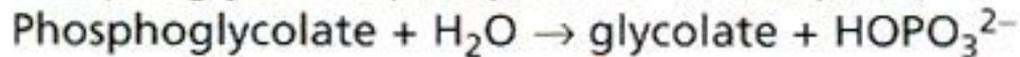
LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)

Nel cloroplasto:

1. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (chloroplast)



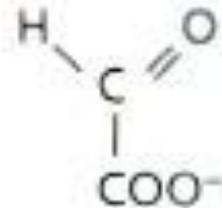
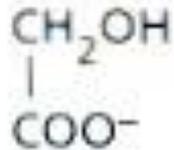
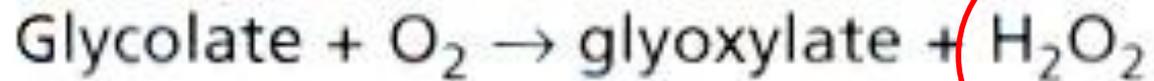
2. Phosphoglycolate phosphatase (chloroplast)



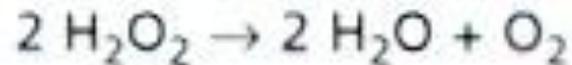
Il glicolato esce dal cloroplasto ed entra nel perossisoma tramite un traslocatore di antiporto glicolato/glicerato

Nel perossisoma:

3. *Glycolate oxidase (peroxisome)*



4. *Catalase (peroxisome)*

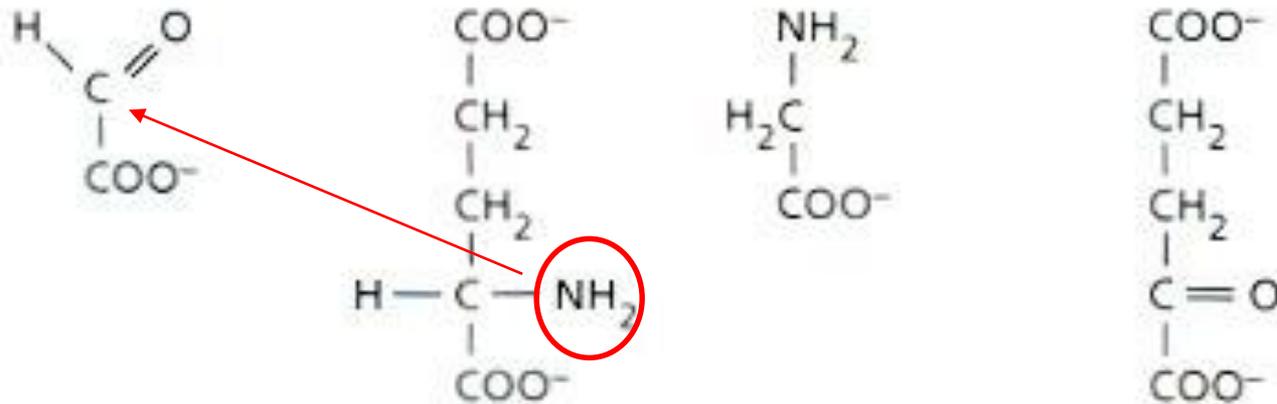


Nei perossisomi il glicolato viene ossidato a gliossilato, con produzione di perossido di idrogeno

LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)

Nel perossisoma:

5. *Glyoxylate:glutamate aminotransferase (peroxisome)*
Glyoxylate + glutamate → glycine + α -ketoglutarate



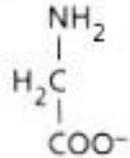
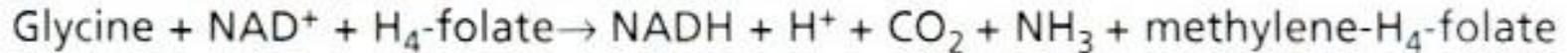
Nei perossisomi il gliossilato viene transaminato a glicina; il donatore del gruppo amminico è il glutammato.

La glicina passa nei mitocondri

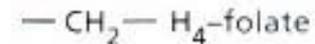
LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)

Nel mitocondrio:

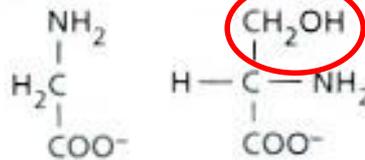
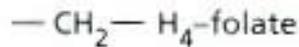
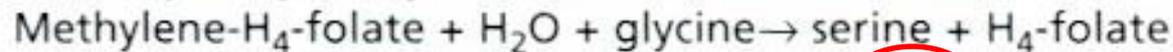
6. Glycine decarboxylase (mitochondrion)



Metilentetraidrofolato



7. Serine hydroxymethyltransferase (mitochondrion)



Nei mitocondri da due molecole di glicina (2x2 = 4 atomi di C) si forma una molecola di serina (3 atomi di C)

2 glicina



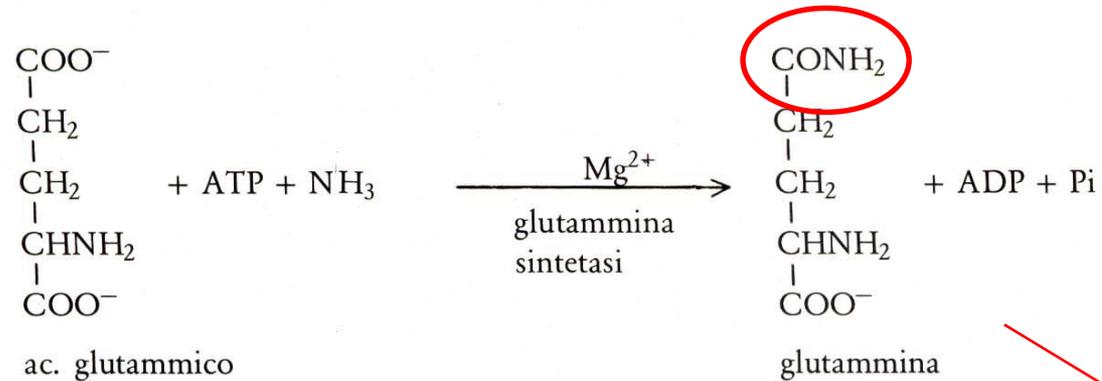
serina, CO₂, NH₃, NADH



CO₂ FOTORESPIRATORIA

LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)

NH_3 diffonde nei cloroplasti dove viene organizzato dalla glutammina sintetasi



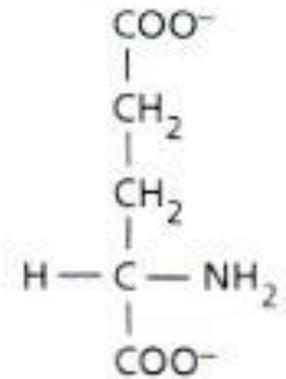
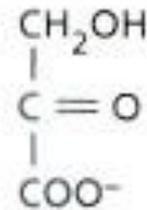
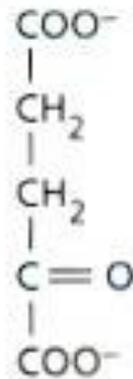
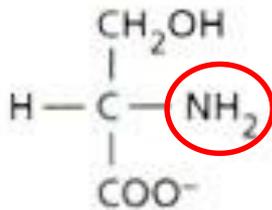
Ciclo GS-GOGAT

LE REAZIONI DEL CICLO PCO (C2)

Nel perossisoma:

8. Serine aminotransferase (peroxisome)

Serine + α -ketoglutarate \rightarrow hydroxypyruvate + glutamate

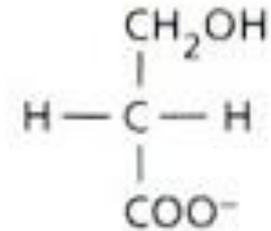
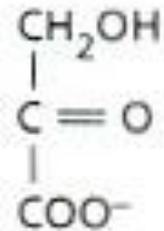
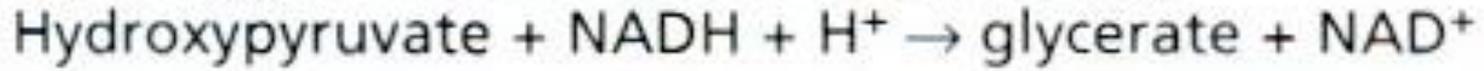


Nel perossisoma la serina viene deamminata a idrossipiruvato

L'accettore dell' NH_2 è l'acido α -chetoglutarico

Nel perossisoma:

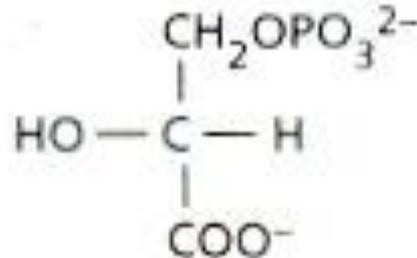
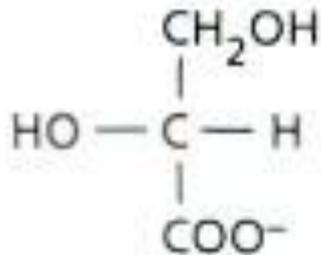
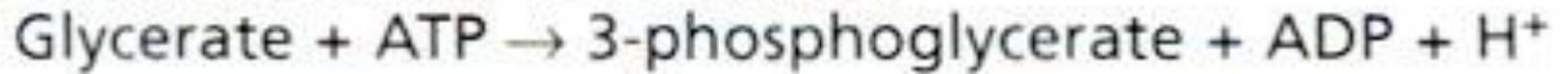
9. *Hydroxypyruvate reductase (peroxisome)*



L'idrossipiruvato è ridotto a glicerato

Il glicerato passa nel cloroplasto

10. *Glycerate kinase (chloroplast)*



Ciclo di Calvin

Il glicerato è fosforilato dalla glicerato chinasi a 3-fosfoglicerato che entra nel ciclo di Calvin

NEL COMPLESSO:

**da 2 molecole di fosfoglicolato (4C) si forma
1 molecola di 3-fosfoglicerato (3C)**

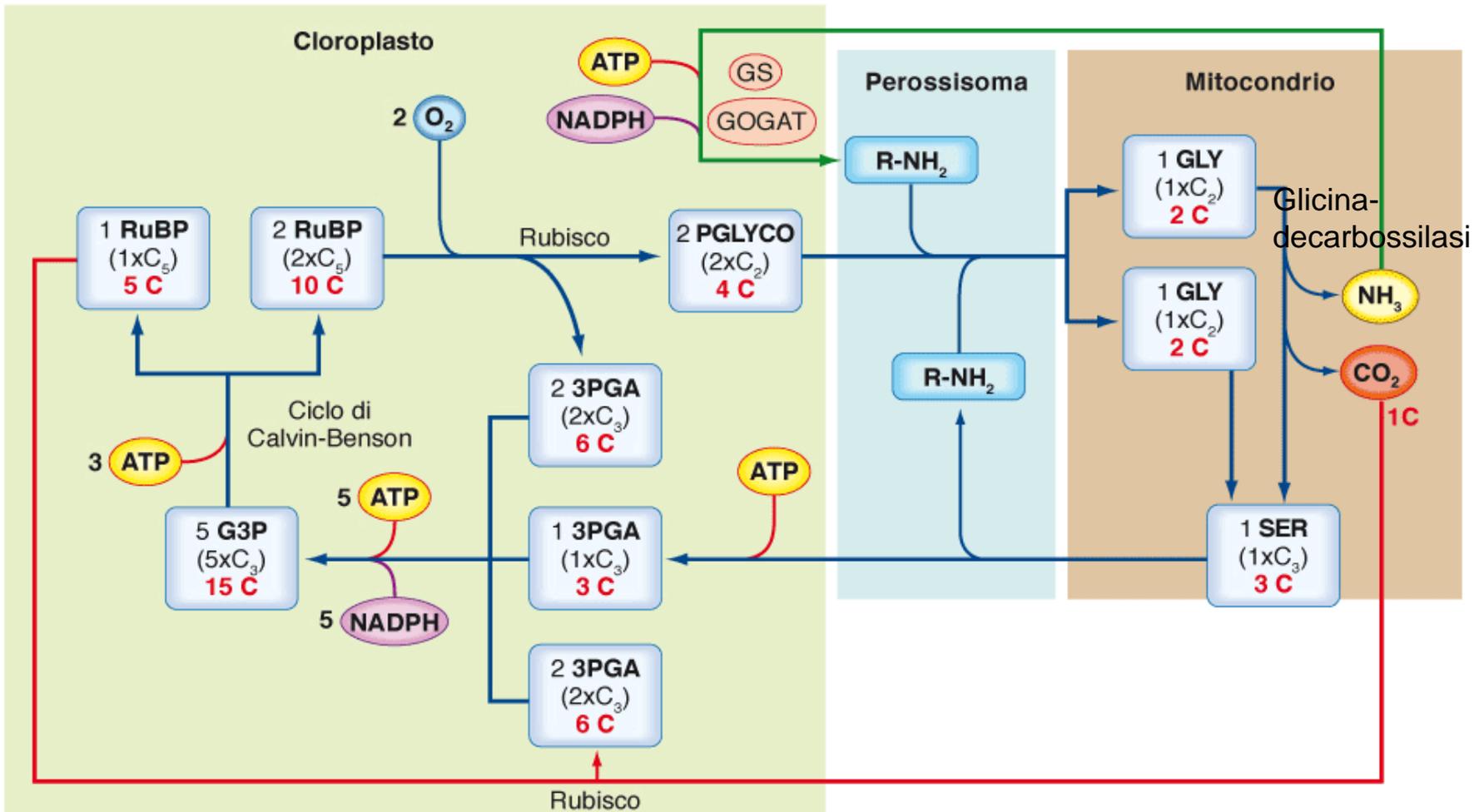
**cioè si recuperano i 3/4 del carbonio dissipato dalla
attività ossigenasica della Rubisco**

1/4 viene perso come CO₂

Mutanti Arabidopsis privi di enzimi chiave del ciclo fotorespiratorio:

Crescita stentata nella normale atmosfera (0.04% CO₂)

Normali in atmosfera arricchita (0.4%) di CO₂



Costo energetico di ogni singola reazione ossigenasica della Rubisco:

5 ATP e 3 NADPH

In qualunque condizione che favorisca la fotorespirazione, questa spesa aggiuntiva determina una **riduzione della resa fotosintetica e quindi della crescita della pianta**

Rubisco: attività carbossilasica e ossigenasica

Equazione di Michaelis-Menten:

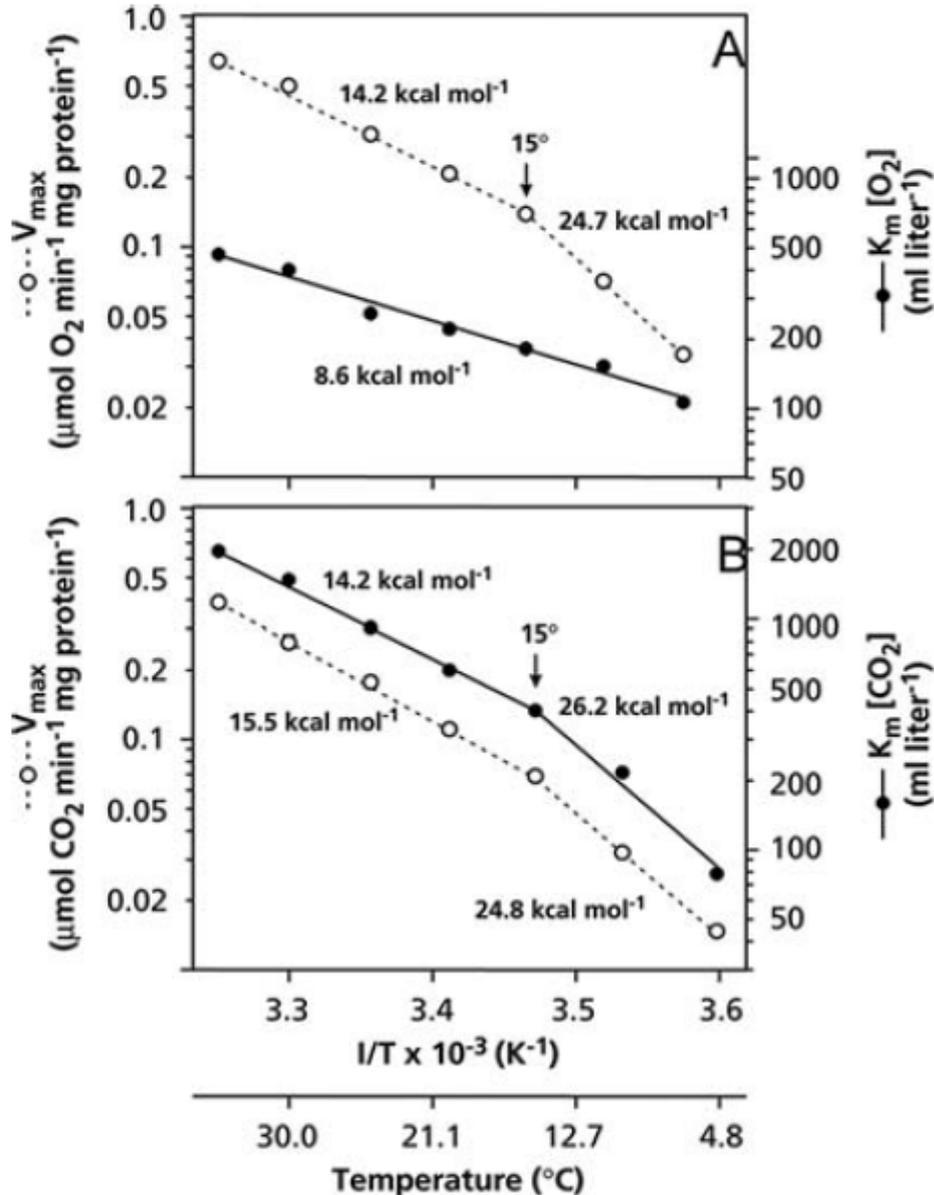
velocità della reazione enzimatica=f(conc. substrato)

Fattore di specificità $S_{c/o}$ (rapporto tra V_c e V_o se la concentrazione dei substrati fosse la stessa) nelle piante superiori è pari a 100 (da 80 a 130)

Nelle condizioni dell'atmosfera attuale (0.04% CO₂ e 21% O₂) e a **T = 30 °C**

$V_c/V_o = 3.2$, cioè $V_o/V_c = 0.31$

1- Effetto della temperatura sulla cinetica della Rubisco



All'aumentare di T, aumenta K_m sia per CO₂ che per O₂

Ma K_m aumenta più rapidamente per CO₂ che per O₂

Cioè l'affinità della Rubisco per la CO₂ diminuisce più rapidamente di quella per O₂

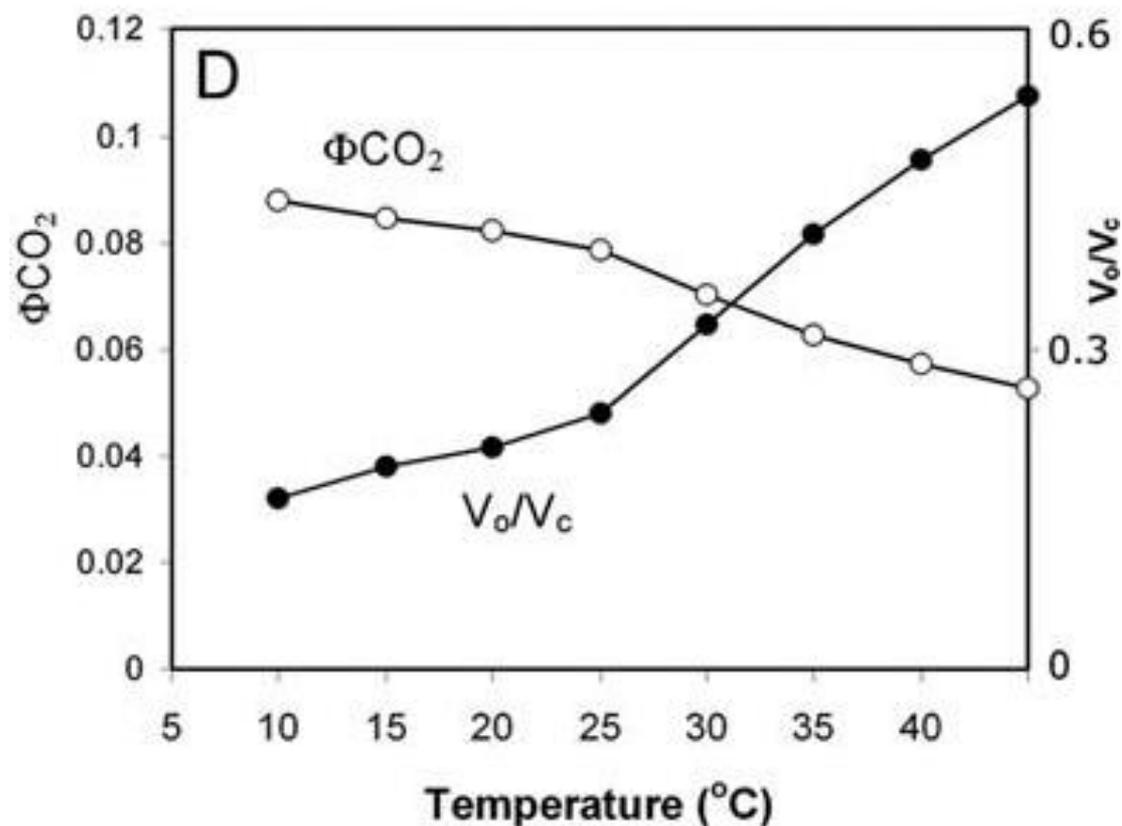
Esempio:

Passando da 5 a 30 °C

K_m per O₂ aumenta di 3 volte

K_m per CO₂ aumenta di 15 volte

1- Effetto della temperatura sulla cinetica della Rubisco



All'aumentare della temperatura aumenta il rapporto V_o/V_c

(= diminuisce il fattore di specificità della Rubisco)

2- Effetto della temperatura sulla solubilità di CO₂ e O₂

Legge di Henry

$$[\text{gas}] \mu\text{M} = P_{\text{gas}} \times \alpha$$

| Temperature (°C) | α (CO ₂) | [CO ₂] (μM in solution) | α (O ₂) | [O ₂] (μM in solution) | $\frac{[\text{CO}_2]}{[\text{O}_2]}$ |
|------------------|-----------------------------|---|----------------------------|--|--------------------------------------|
| 5 | 1.424 | 21.93 | 0.0429 | 401.2 | 0.0515 |
| 15 | 1.019 | 15.69 | 0.0342 | 319.8 | 0.0462 $V_o/V_c = 0.2-0.3$ |
| 25 | 0.759 | 11.68 | 0.0283 | 264.6 | 0.0416 |
| 35 | 0.592 -58% | 9.11 | 0.0244 -43% | 228.2 | 0.0376 $V_o/V_c = 0.6-1.0$ |

A 35° Carbossilazione/Ossigenazione = 1:1

Quindi.... effetto combinato della temperatura su:

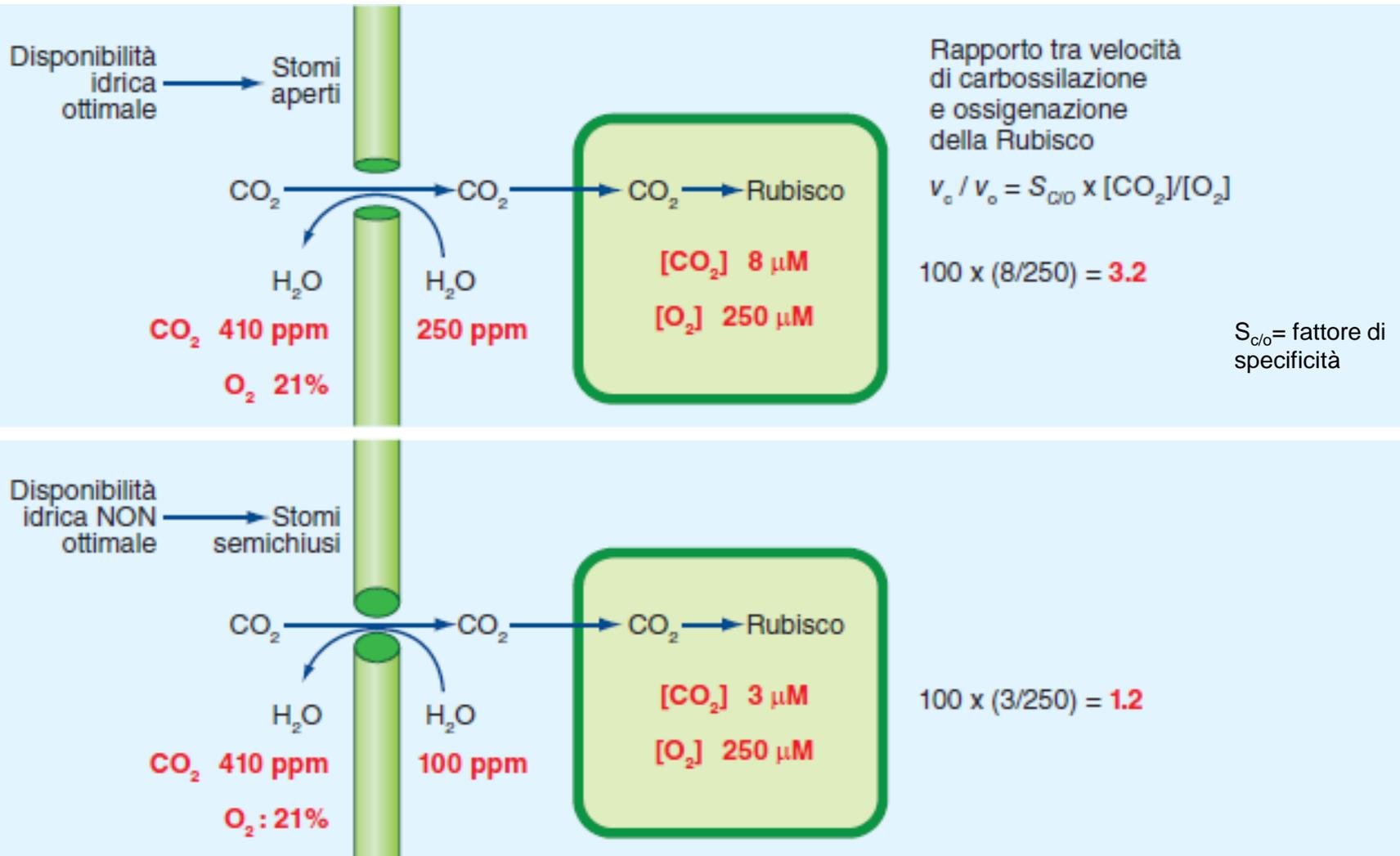
- Cinetica della Rubisco
- Solubilità di CO_2 e O_2

= all'aumentare della temperatura aumenta rapporto ossigenazione/carbossilazione

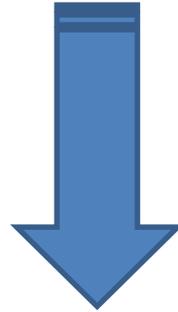
-> LA FOTORESPIRAZIONE AUMENTA ALL'AUMENTARE DELLA TEMPERATURA AMBIENTALE

A 35 °C la fotosintesi netta [cioè $\text{GP} - (\text{R} + \text{PR})$] è circa il 30% inferiore a quella che si avrebbe in assenza di attività ossigenasica della Rubisco

LA FOTORESPIRAZIONE AUMENTA IN CONDIZIONI DI STRESS IDRICO



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

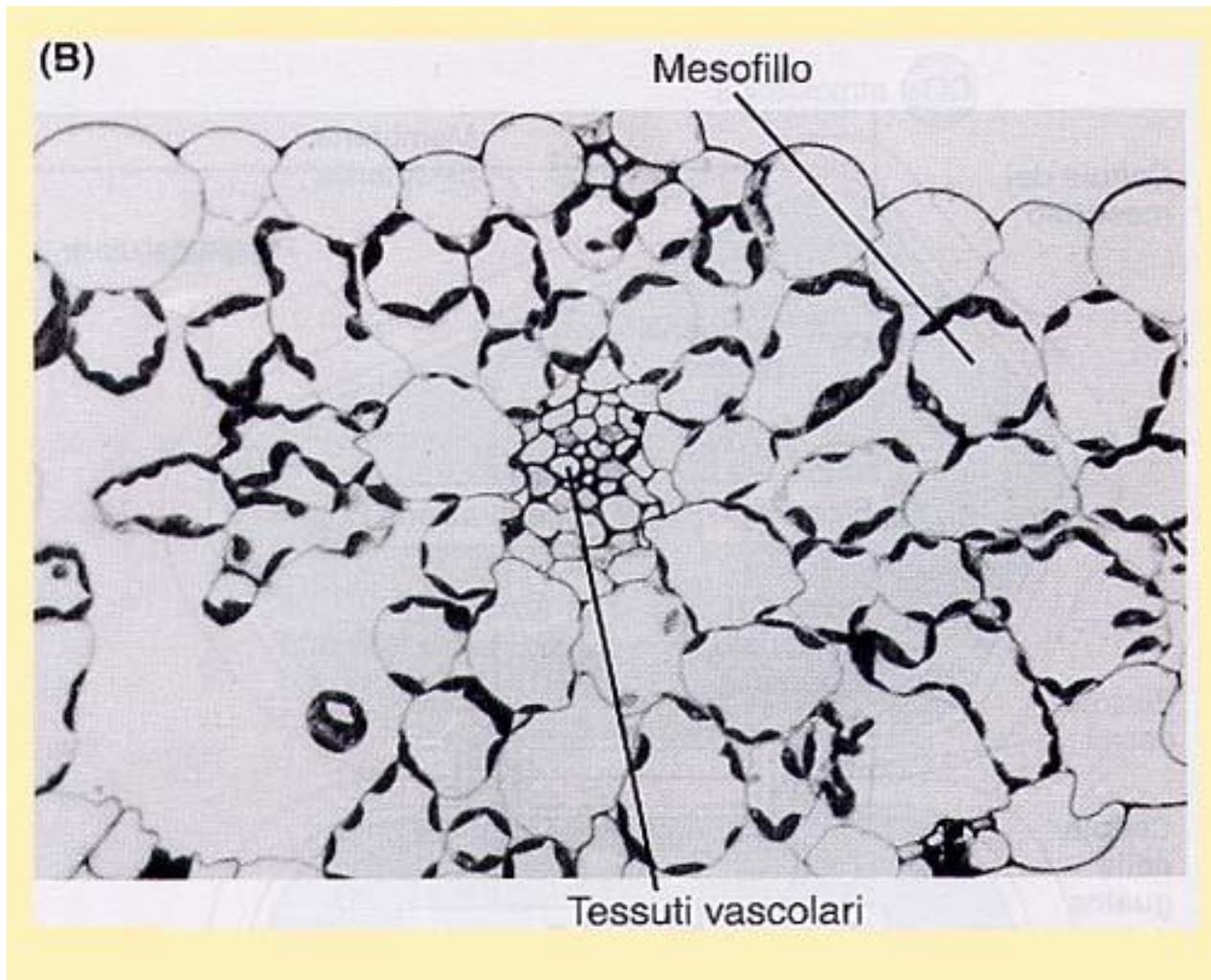


Mais

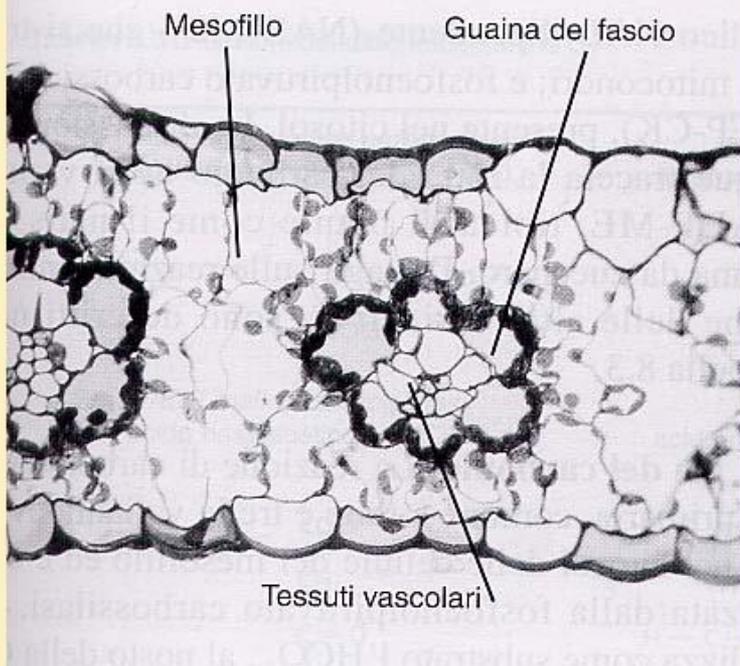
DUE ADATTAMENTI

➤ **ANATOMICO**

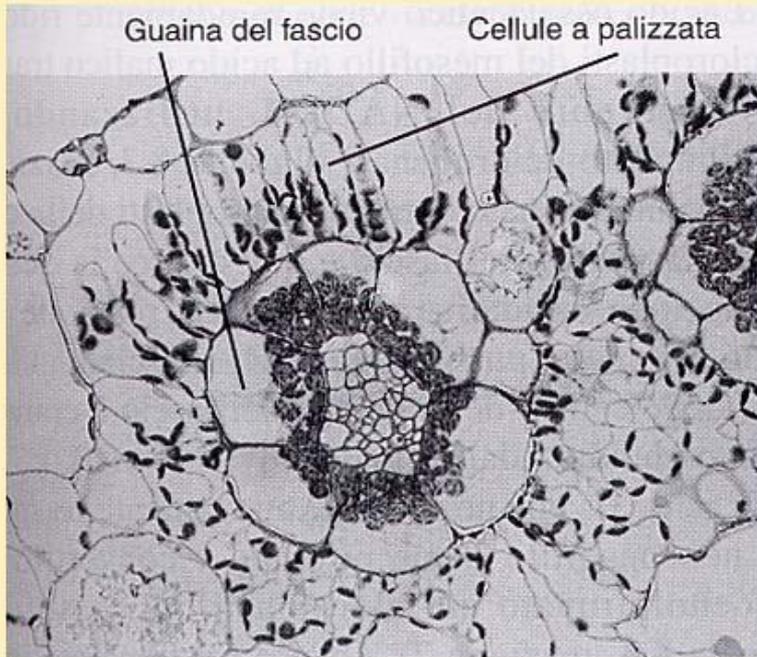
➤ **BIOCHIMICO**



Avena sativa (C₃)



Zea mays (C₄)
Monocotiledone

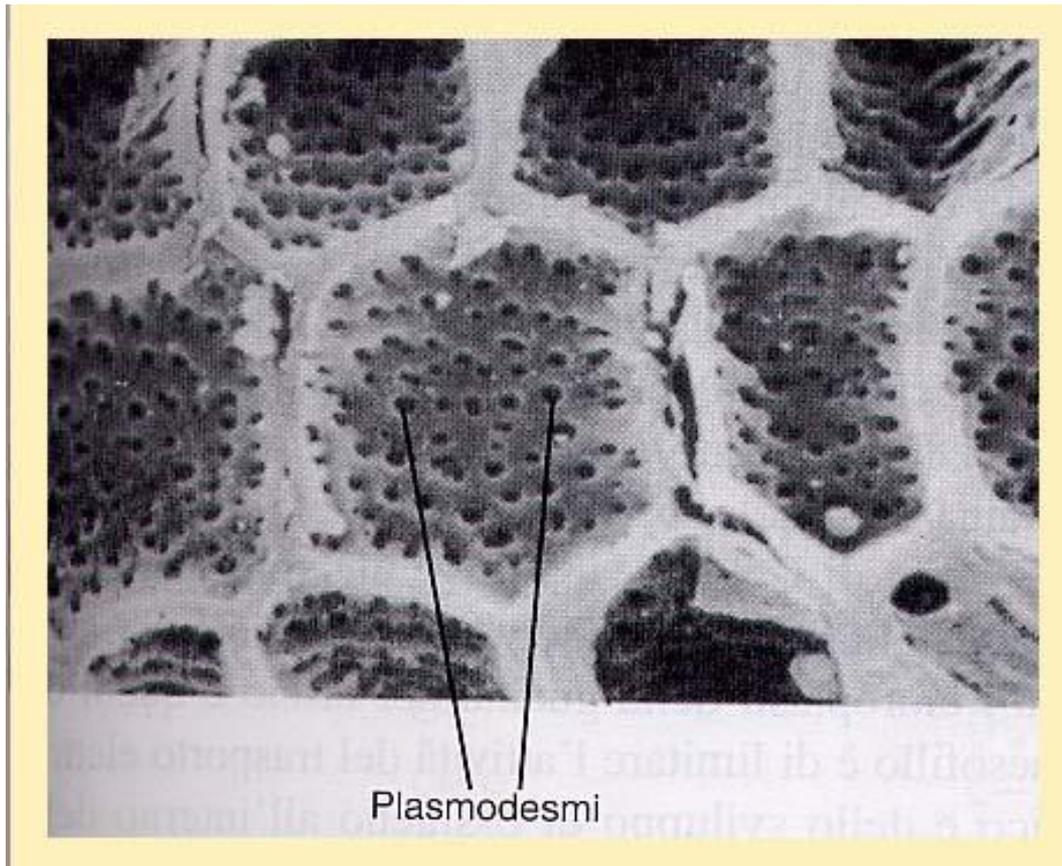


Anatomia Kranz

Gomphrena (C₄)
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**

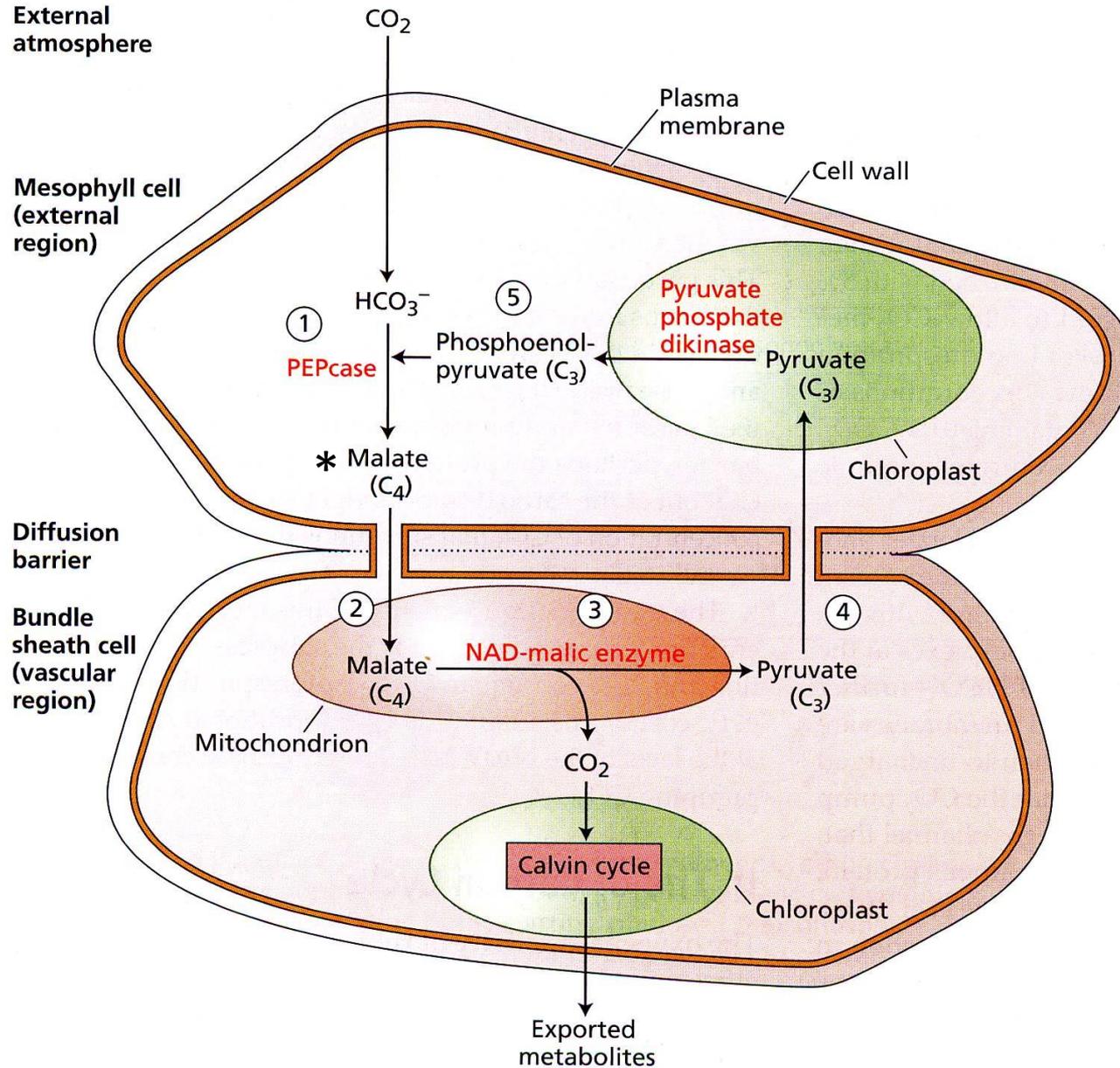
La prima nelle **cellule del mesofillo**

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

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

operata dalla **RUBISCO**

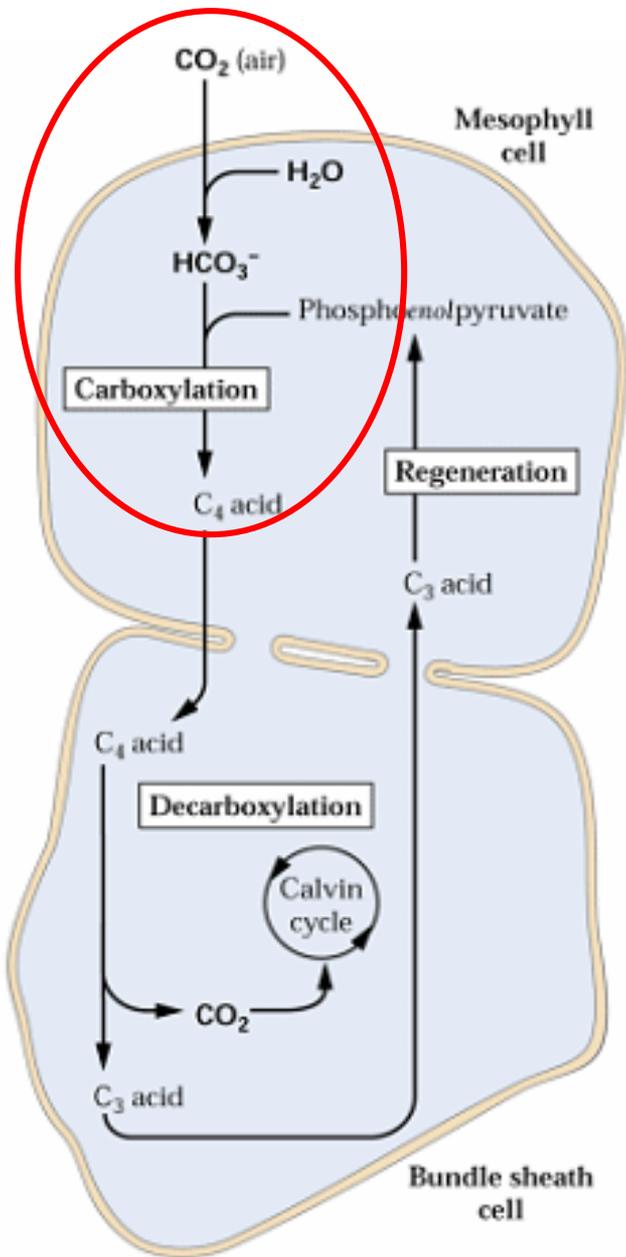
Metabolismo C₄ a «doppia cellula» (il più comune)



*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)



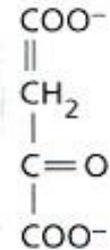
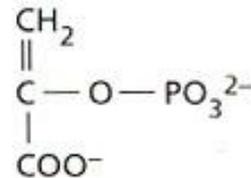
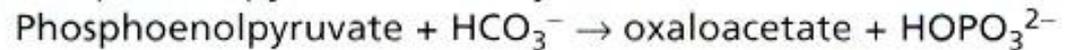
FISSAZIONE CO₂

Anidrasi carbonica:



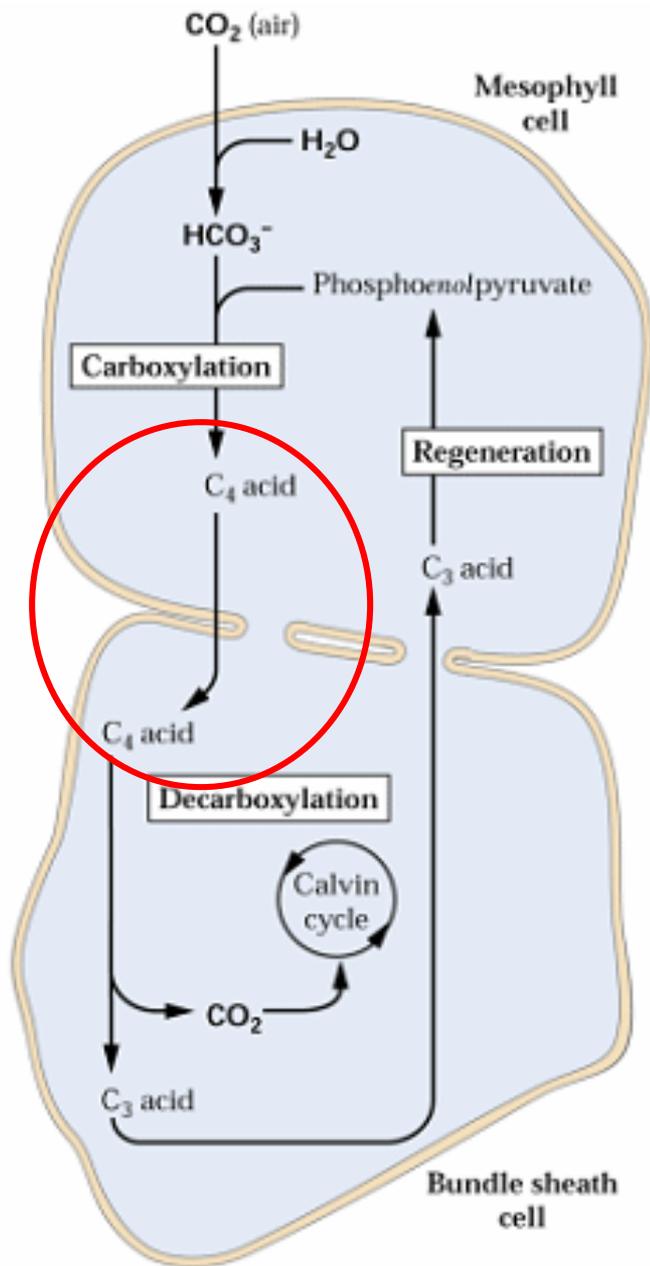
Viene carbossilato il **fosfoenolpiruvato**, con formazione di ossalacetato (C₄)

1. *Phosphoenolpyruvate carboxylase*



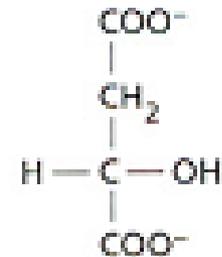
TRASPORTO

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



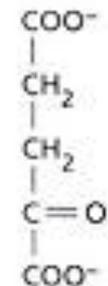
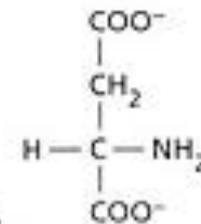
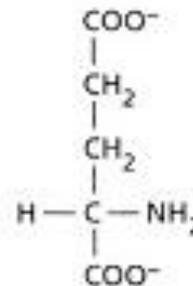
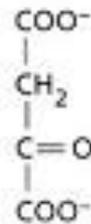
Attivata alla luce

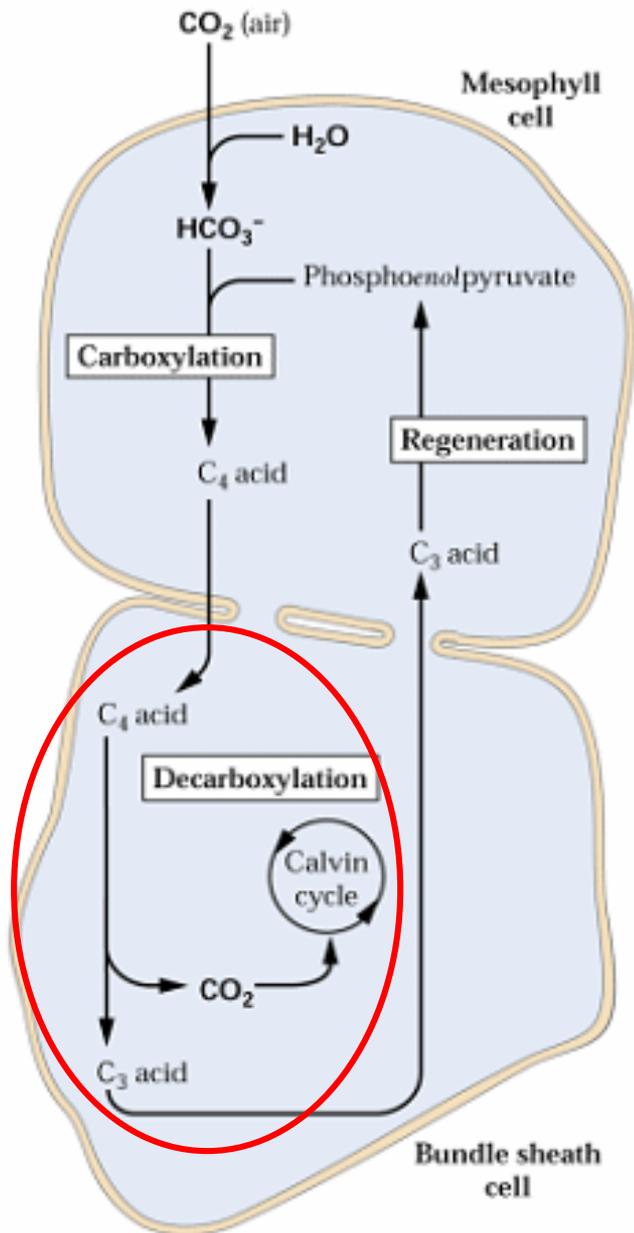
NADP:malate dehydrogenase tramite tioredossina
 Oxaloacetate + NADPH + H⁺ → malate + NADP⁺



Aspartate aminotransferase

Oxaloacetate + glutamate ⇌ aspartate + α-ketoglutarate





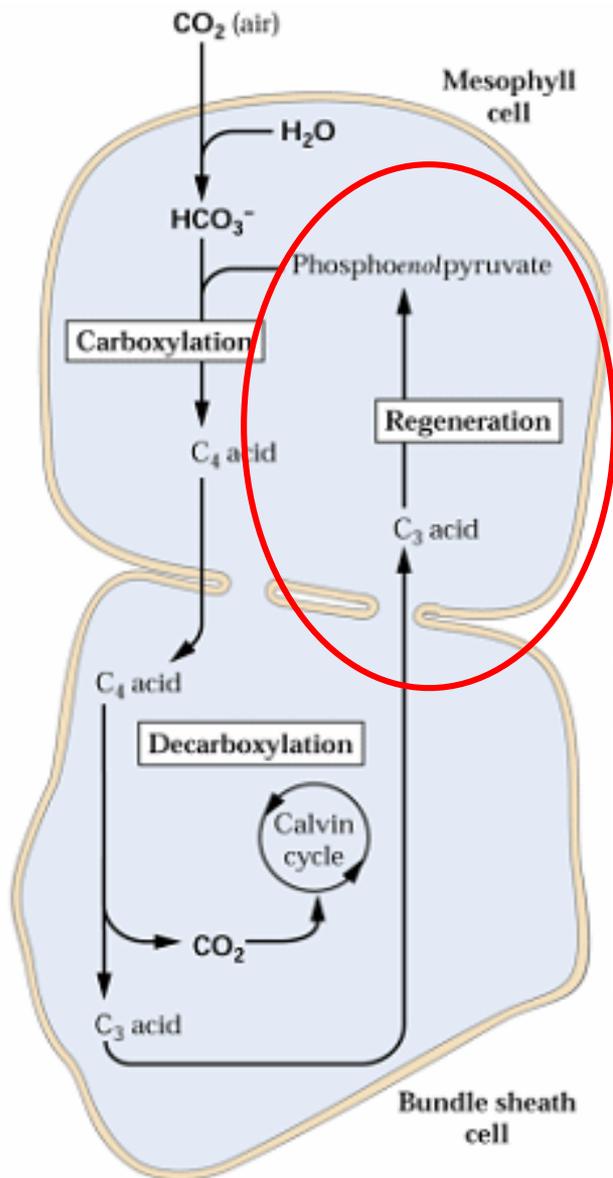
DECARBOSSILAZIONE

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 anziché piruvato

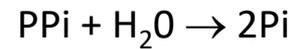
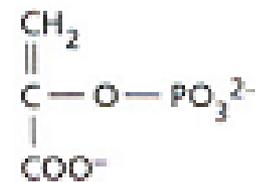


TRASPORTO/RIGENERAZIONE

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

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

Pyruvate-orthophosphate dikinase



Adenilato chinasi

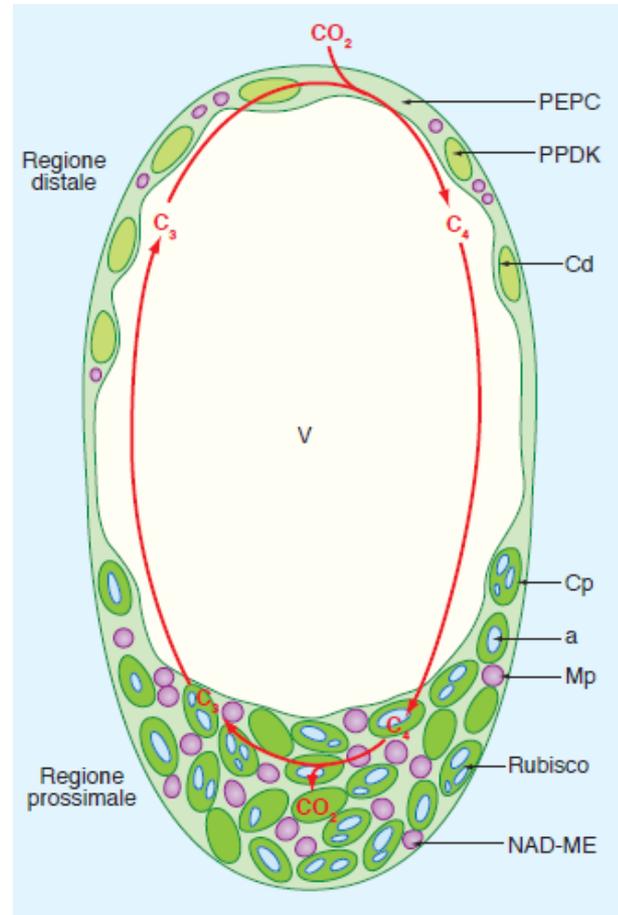
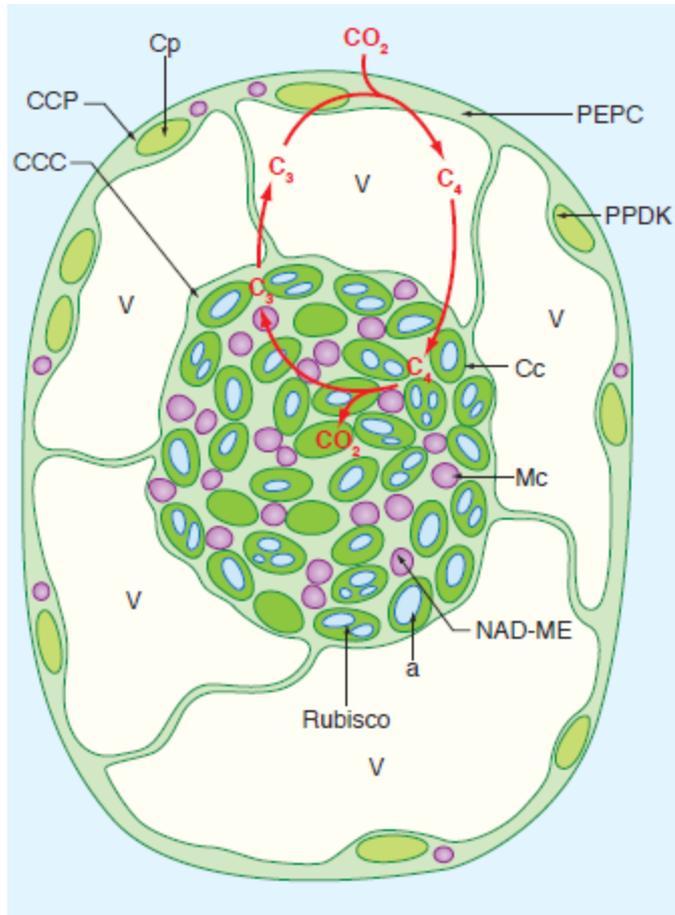


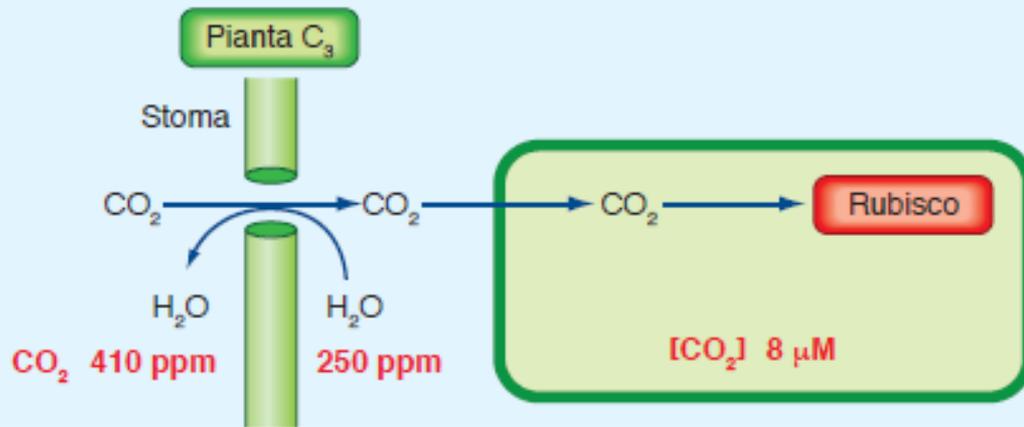
PEP viene esportato nel citosol



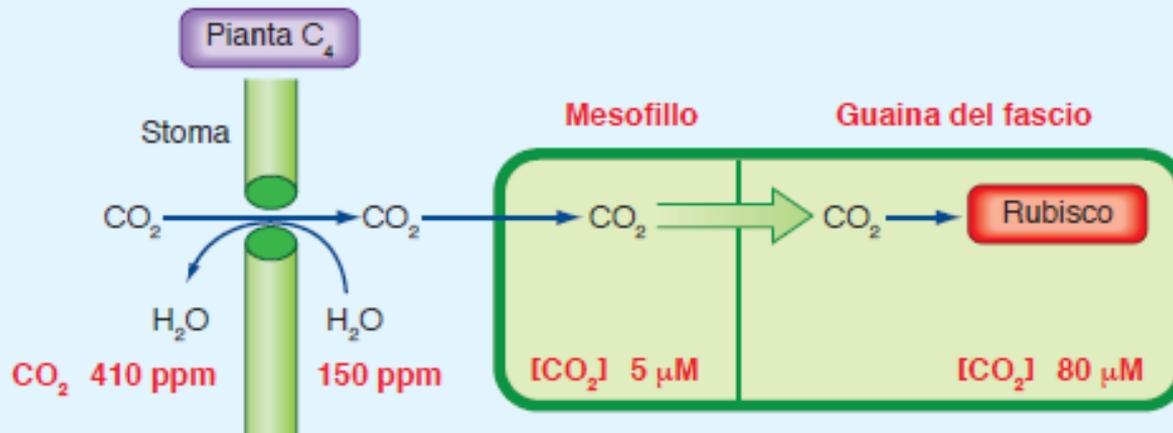
Bienertia

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





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!!!

$C_4 \rightarrow$ concentrazione CO_2 contro gradiente chimico



energia

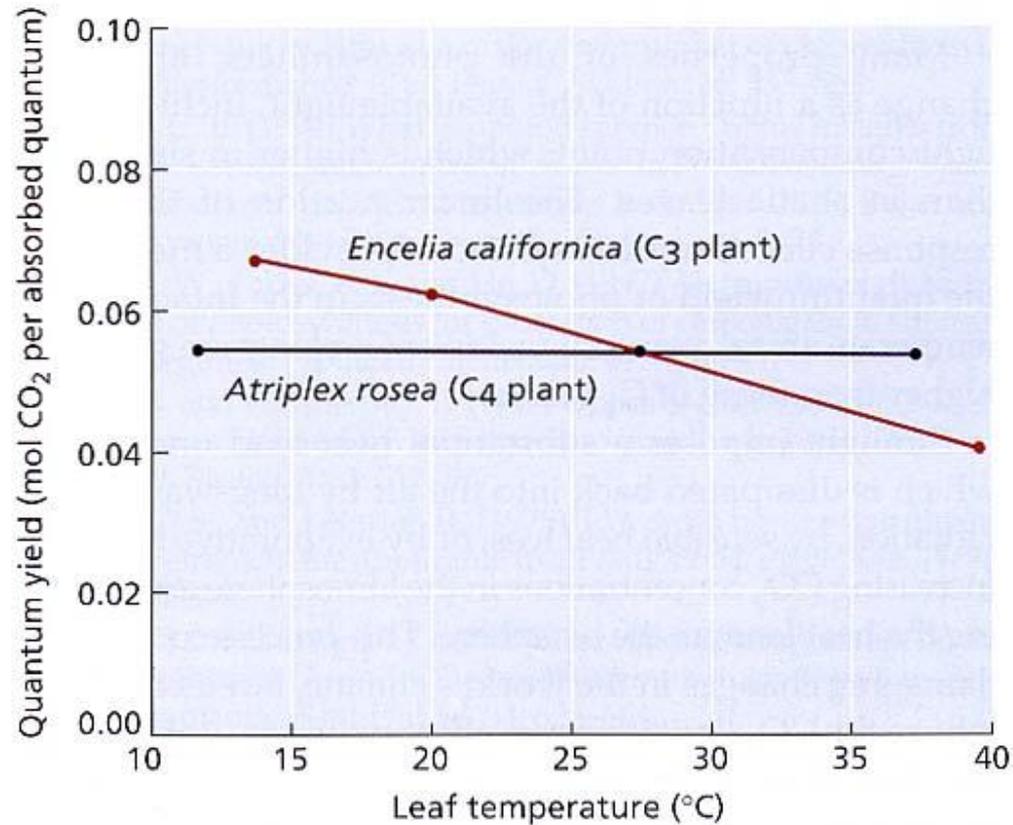
TABELLA 8.5
Energetica del ciclo fotosintetico del carbonio C_4

| | |
|---|---|
| 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

Le specie C_4 si sono evolute da progenitori C_3 in tempi e luoghi differenti

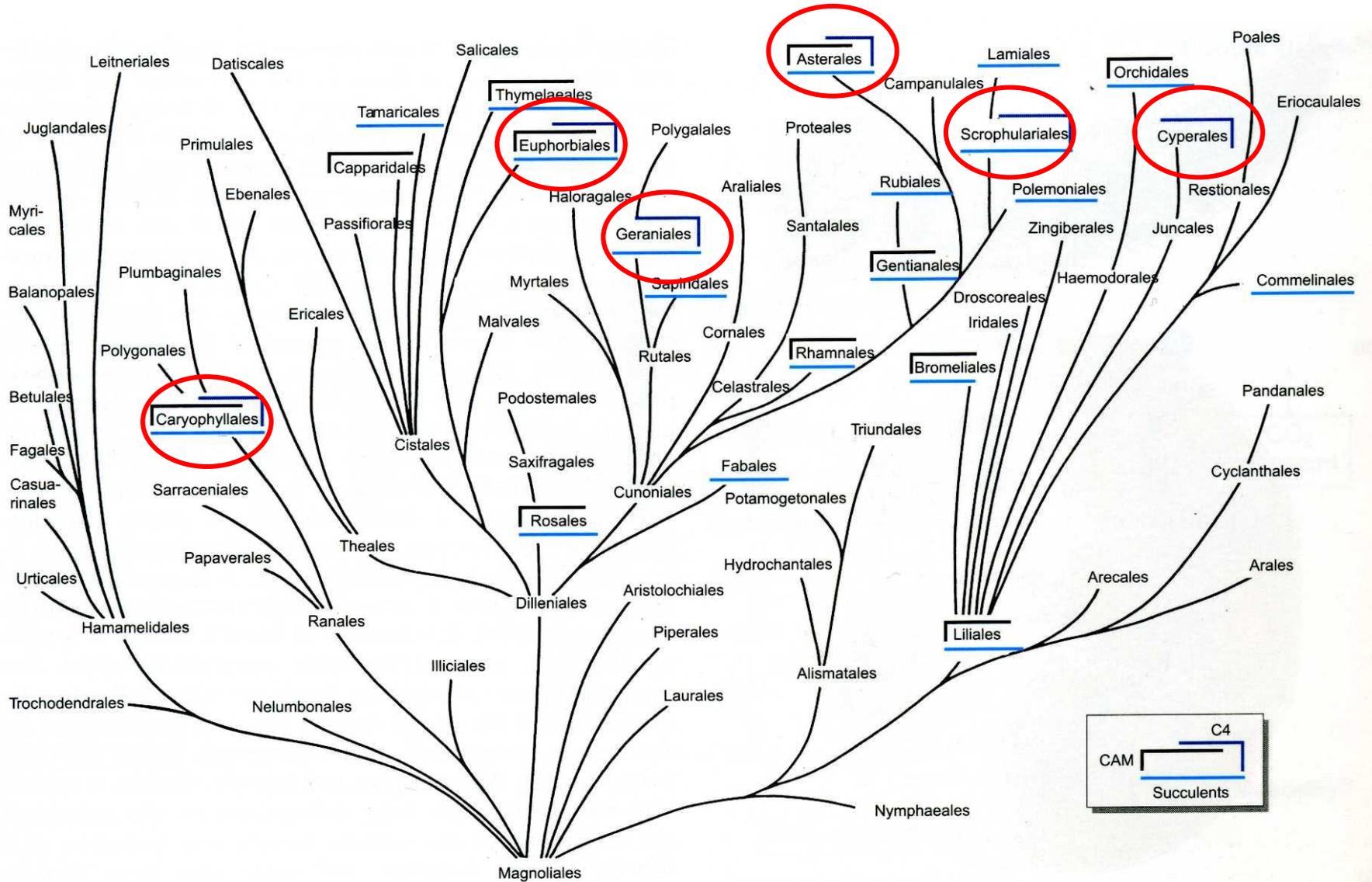
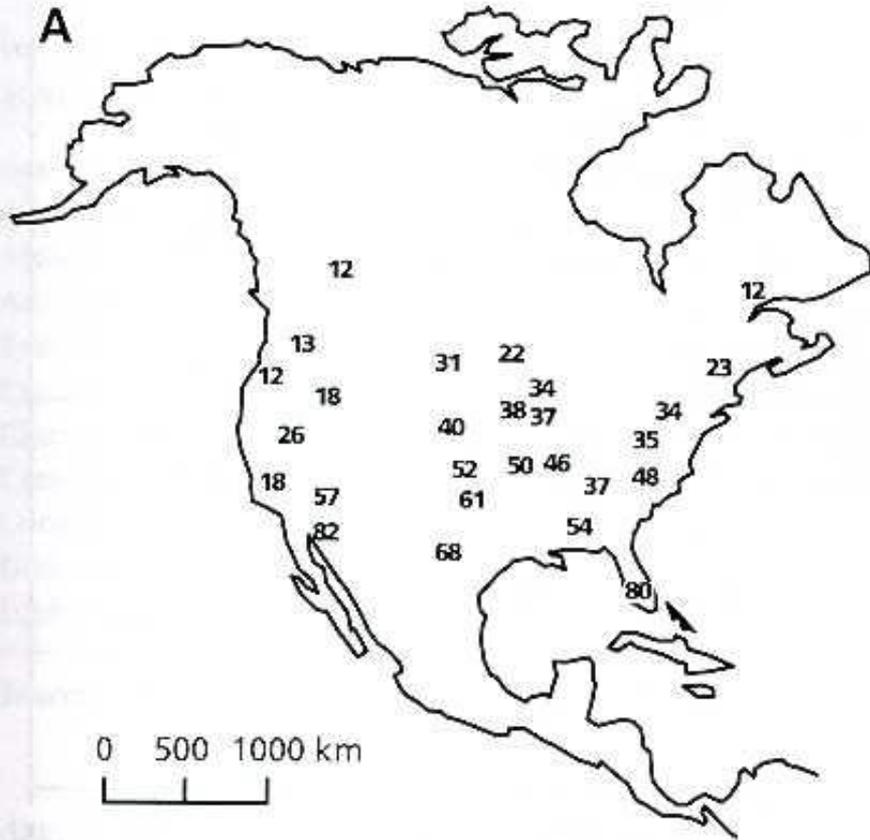


Fig. 2.4.4. The phylogenetic tree of higher plants at the category of Orders showing the distribution of succulents with C_3 metabolism and of CAM and C_4 plants. It can be seen that certain leaf types are in one taxonomic "guild", whereas in some orders all three types occur. (Evans 1972)

Monocotiledoni



Dicotiledoni

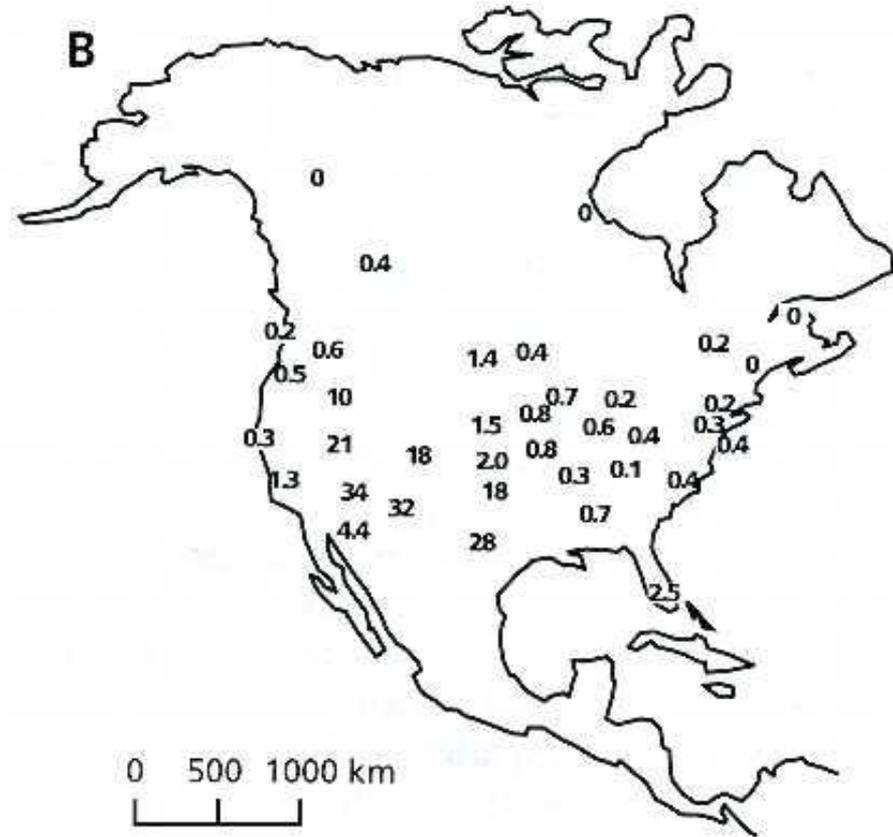
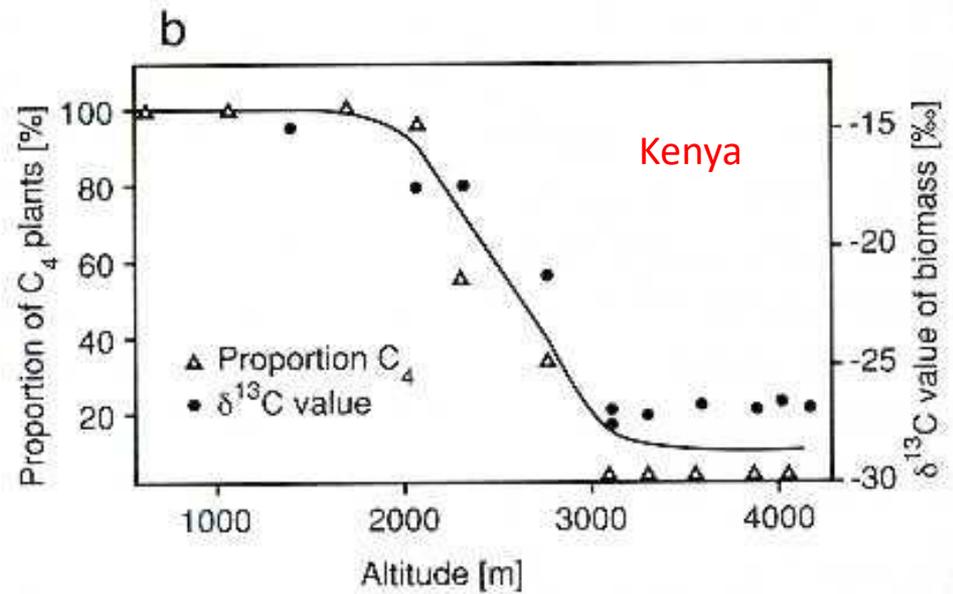
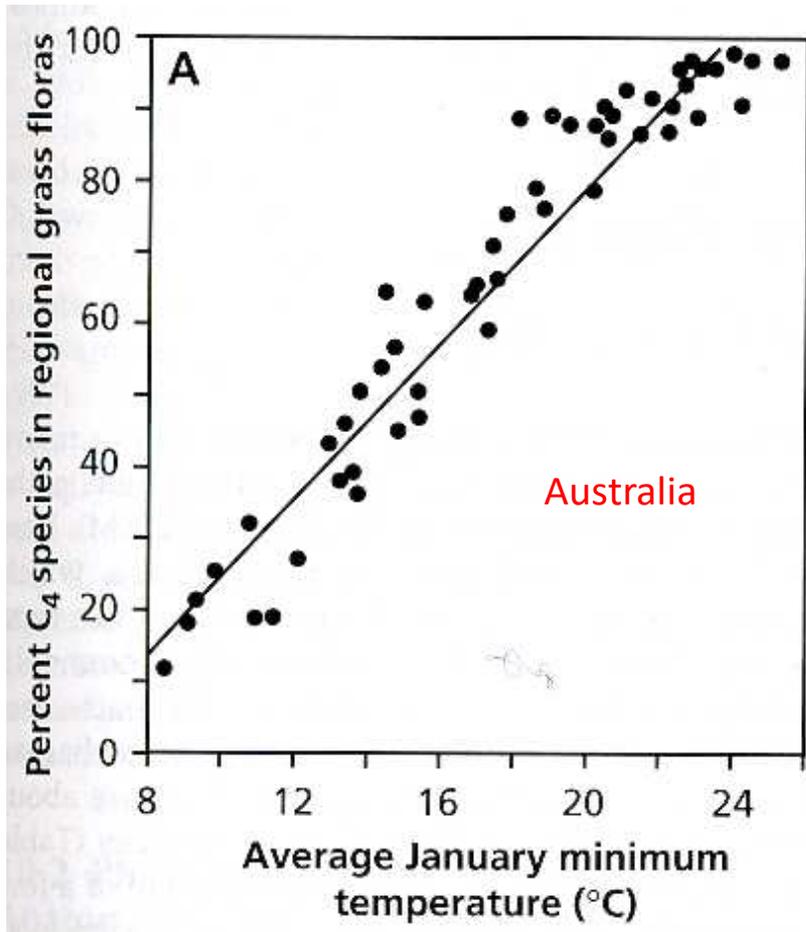


FIGURE 42. Geographic distribution of C₄ species in North America. (A) percentage of grass taxa that are C₄ plants. (B) percentage of dicotyledon taxa that are C₄ plants in

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 *Kalanchoe pinnata* (allora *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)

➤ **FORMAZIONE ACIDO C₄**

➤ **DECARBOSSILAZIONE**

C₄

SEPARATI SPAZIALMENTE

CAM

SEPARATI TEMPORALMENTE

NOTTE

(stomi aperti)



carbossilazione PEP



malato nel vacuolo

GIORNO

(stomi chiusi)

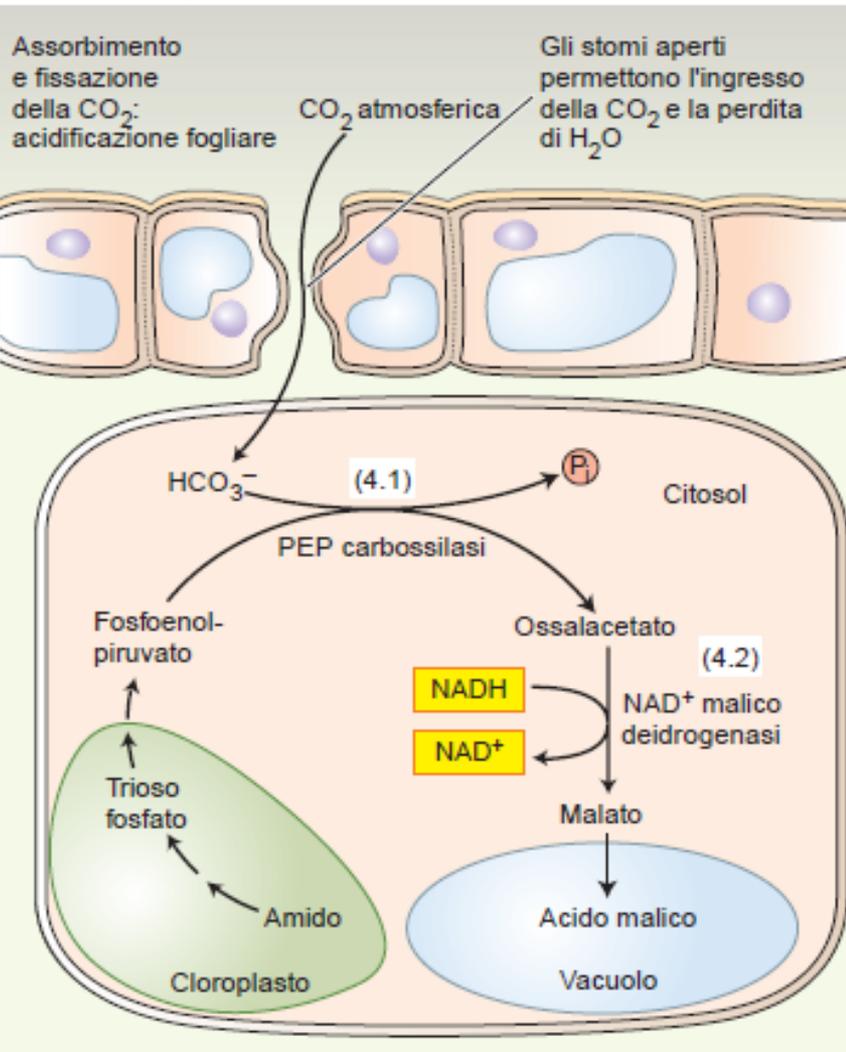


malato nel cloroplasto

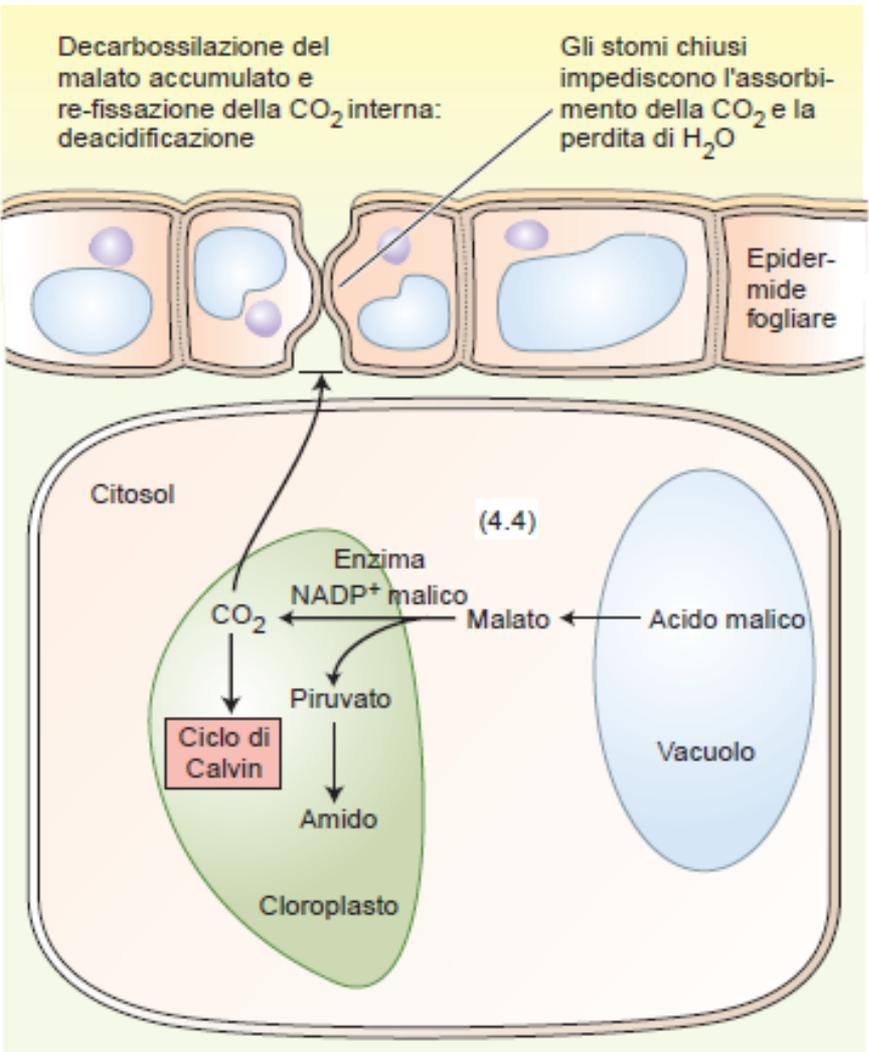


decarbossilazione

Buio: Stomi aperti



Luce: Stomi chiusi



Maggior efficienza nell'utilizzo dell'acqua ma..

Maggior dispendio energetico: ATP per ricostituzione delle riserve di amido

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

