FISIOLOGIA DELLA NUTRIZIONE E DELLE ASSIMILAZIONI

❖ Trasporto di soluti attraverso membrane biologiche + meccanismi di trasporto di membrana: pompe, carriers, canali

- Struttura, funzione e regolazione delle pompe protoniche nelle cellule vegetali
- Struttura e funzione dei carriers e dei canali ionici

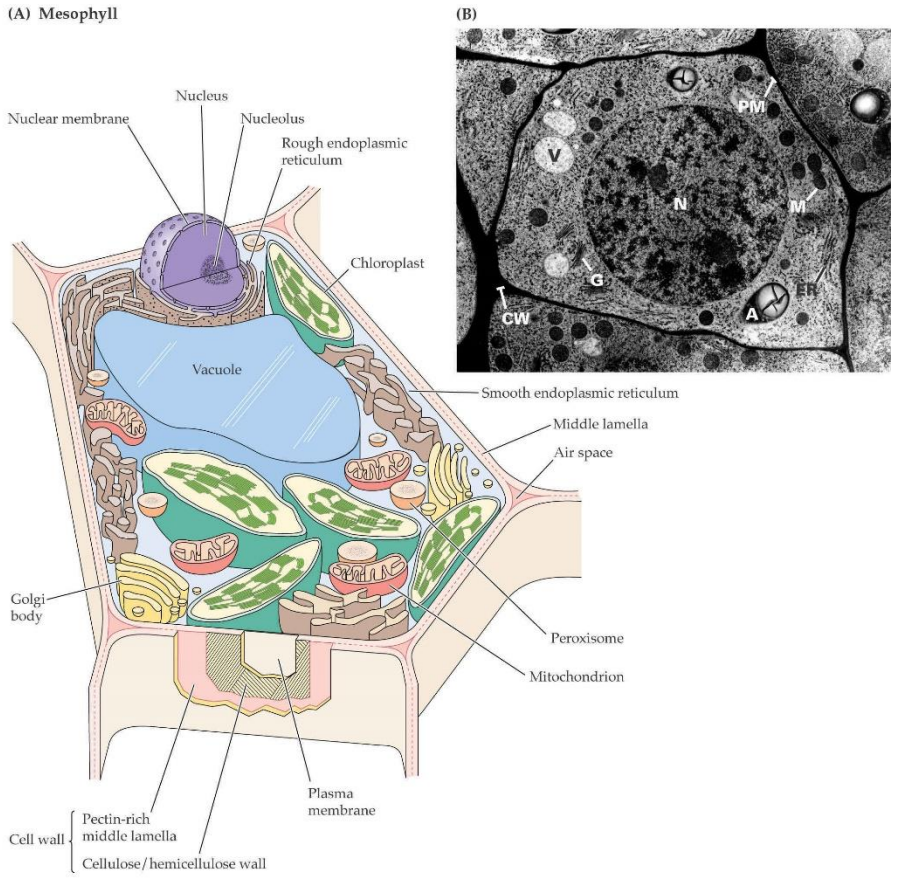
❖ Nutrienti essenziali. Disponibilità e acquisizione di nutrienti dal suolo: meccanismi e concetti generali.

- Acquisizione e assimilazione dell'azoto - Fissazione simbiotica dell'azoto
- Micorrize
- Acquisizione di fosforo, potassio e ferro

Trasporto di soluti attraverso membrane biologiche

Il trasporto di membrana è fondamentale per numerosi processi:

- Generazione della pressione di turgore
- Accrescimento
- Acquisizione di nutrienti minerali
- Distribuzione dei metaboliti
- Compartimentazione dei metaboliti primari e secondari
- Trasformazione dell'energia luminosa in energia chimica
- Trasduzione dei segnali
- Trasporto molecole segnale (es: ormone auxina)

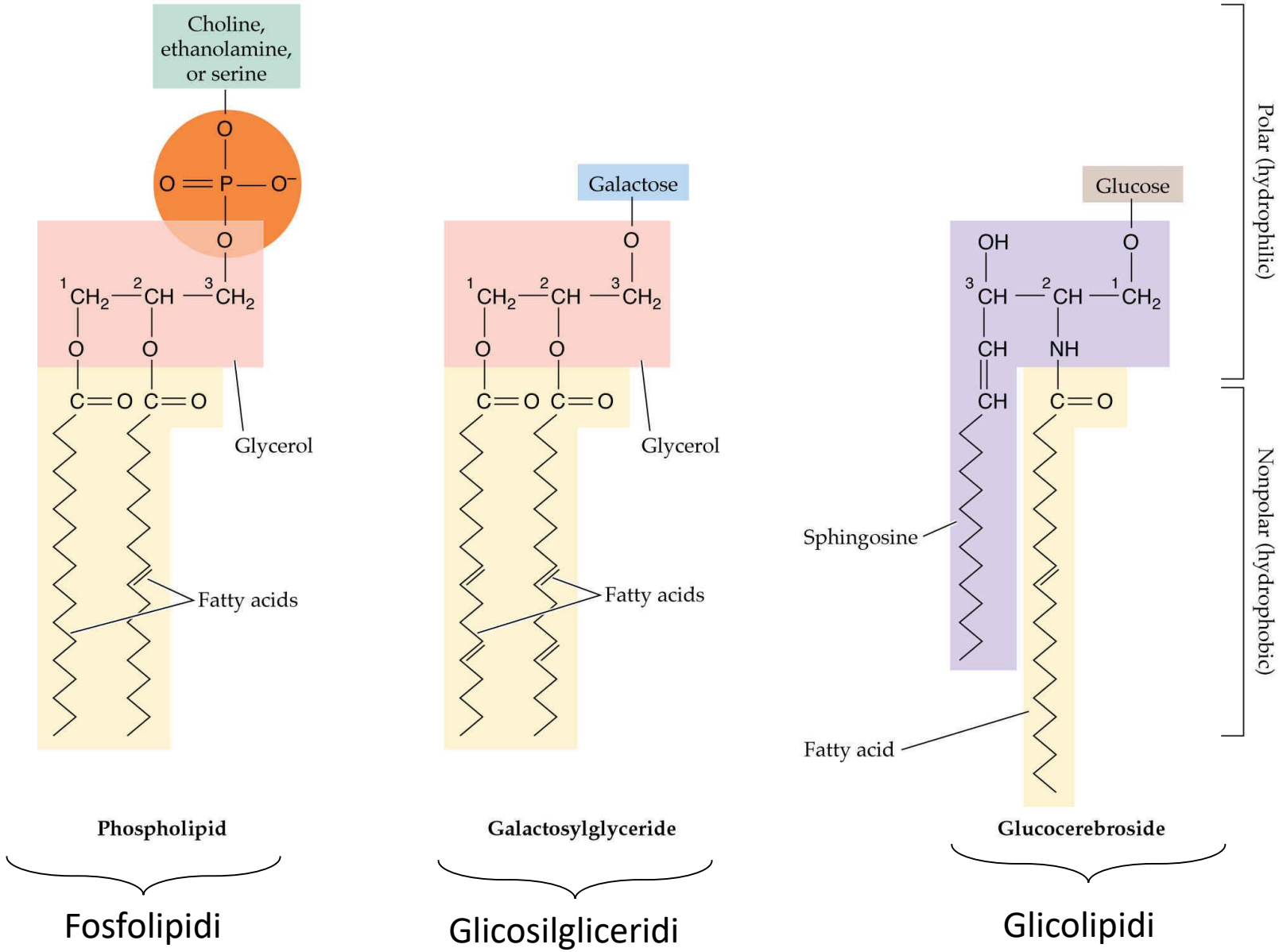


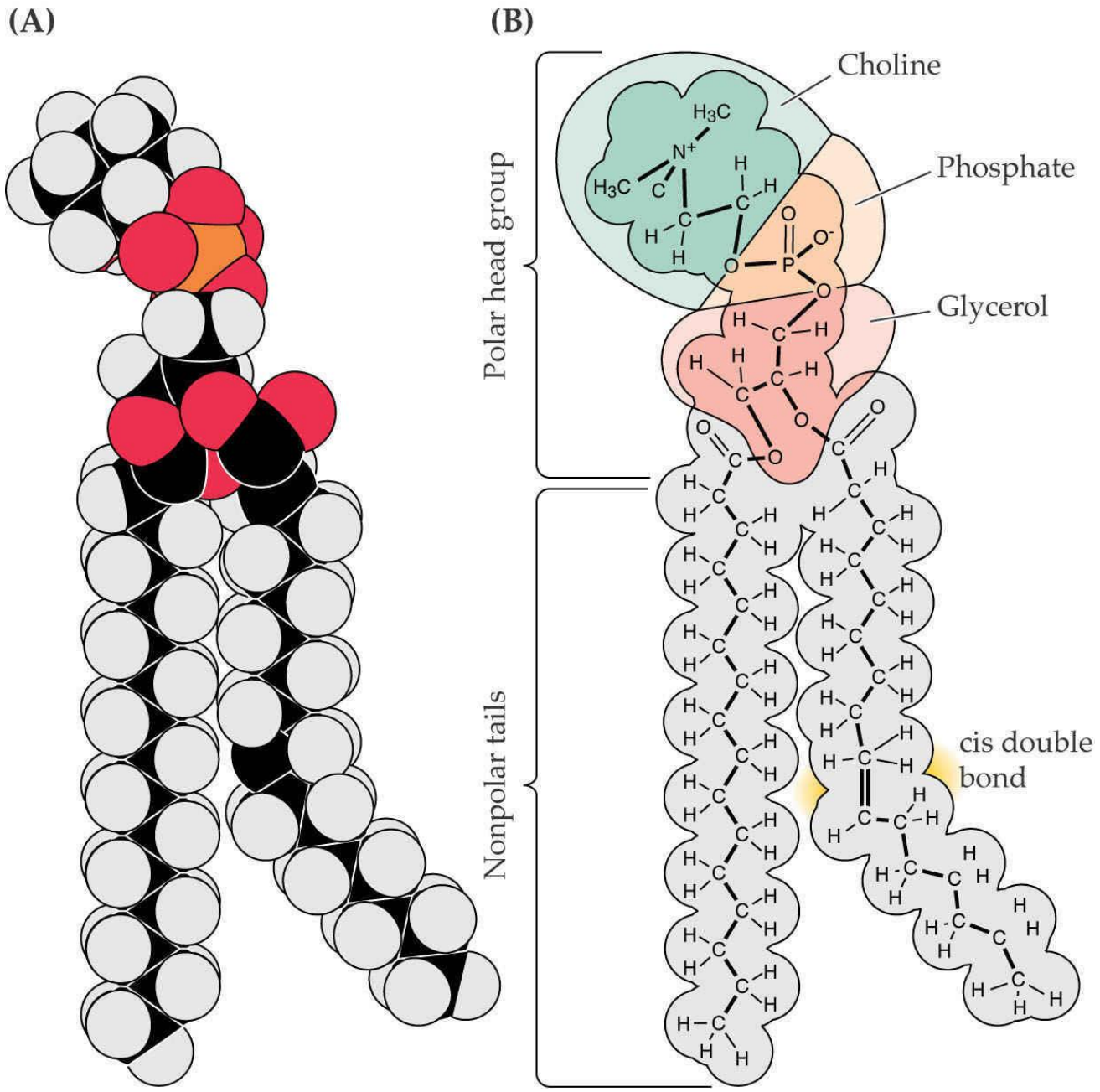
TRE CARATTERISTICHE FONDAMENTALI DELLE MEMBRANE BIOLOGICHE

1. COMPOSIZIONE CHIMICA: STRUTTURA LIPIDICA/PROTEICA DELLE MEMBRANE

2. STATO FISICO: STATO FLUIDO DELLE MEMBRANE

3. PROPRIETA' FISIOLOGICHE: PERMEABILITA' DELLE MEMBRANE ALL'ACQUA E AI SOLUTI


Choline, ethanolamine, or serine
Glycerol
Fatty acids
Phospholipid
Fosfolipidi
Galactose
Glycerol
Fatty acids
Galactosylglyceride
Glicosilgliceridi
Glucose
Sphingosine
Fatty acid
Glucocerebroside
Glicolipidi
Polar (hydrophilic)
Nonpolar (hydrophobic)


(A)
(B)
Choline
Phosphate
Glycerol
Polar head group
Nonpolar tails
cis double bond

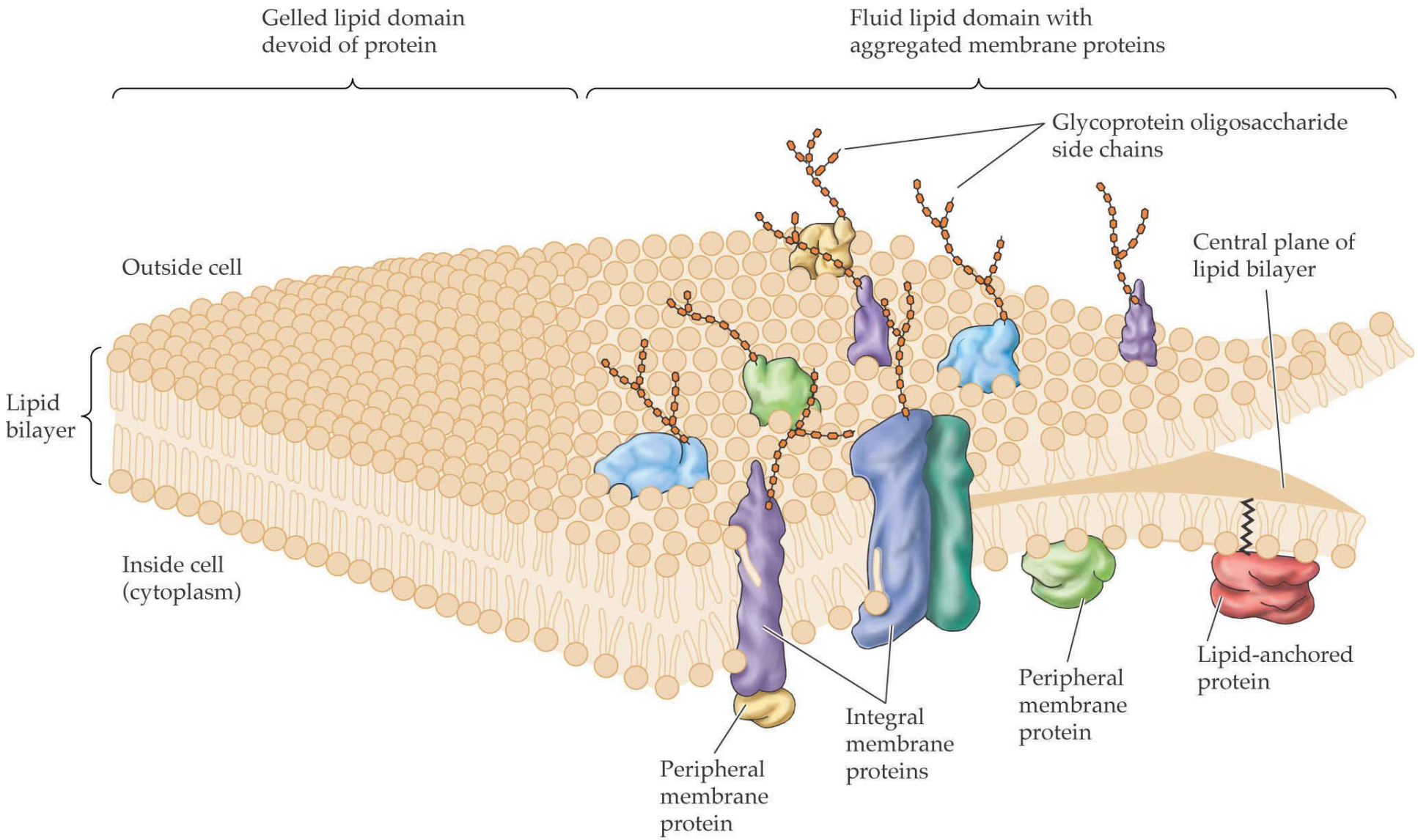
Box 1.3.1 Chemical structures and melting points of the fatty acids most commonly found in plant biomembranes

Carbon skeleton	Structure	Common name	Melting point (°C)
16:0	$CH_3(CH_2)_{14}COOH$	Palmitic acid	63.1
18:0	$CH_3(CH_2)_{16}COOH$	Stearic acid	69.6
20:0	$CH_3(CH_2)_{18}COOH$	Arachidic acid	76.5
16:1 (Δ^9)	$CH_3(CH_2)_5CH=CH(CH_2)_7COOH$	Palmitoleic acid	–0.5
18:1 (Δ^9)	$CH_3(CH_2)_7CH=CH(CH_2)_7COOH$	Oleic acid	13.4
18:2 ($\Delta^{9,12}$)	$CH_3(CH_2)_4CH(=CHCH_2)_7COOH$	α-Linoleic acid	–5.0
18:3 ($\Delta^{9,12,15}$)	$CH_3CH_2CH=CHCH_2CH=CHCH_2CH=CH(CH_2)_7COOH$	α-Linolenic acid	–11
20:4 ($\Delta^{5,8,11,14}$)	$CH_3(CH_2)_4CH=CHCH_2CH=CHCH_2CH=CHCH_2CH=CH(CH_2)_3COOH$	Arachidonic acid	–49.5

Gli acidi grassi insaturi solidificano a temperature più basse

Una maggior percentuale di acidi grassi insaturi nelle membrane delle cellule conferisce una maggiore resistenza al freddo nelle piante: strategia di acclimatazione!

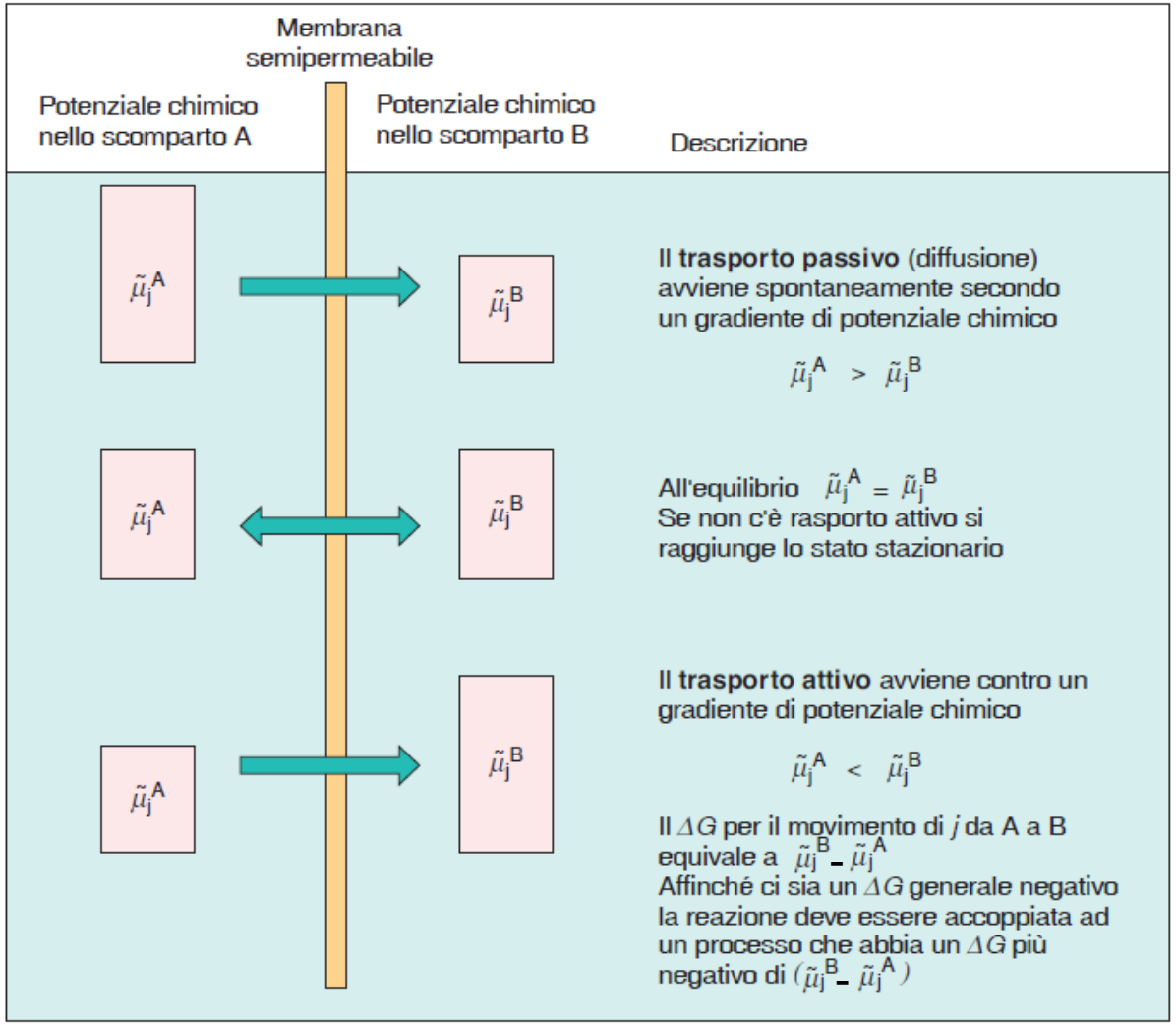
Modello del mosaico fluido



Trasporto passivo e trasporto attivo

Trasporto passivo: movimento di molecole per diffusione secondo il gradiente di potenziale chimico, movimento spontaneo

Trasporto attivo: movimento di sostanze contro il loro gradiente di potenziale chimico, è richiesta energia (es. ATP)

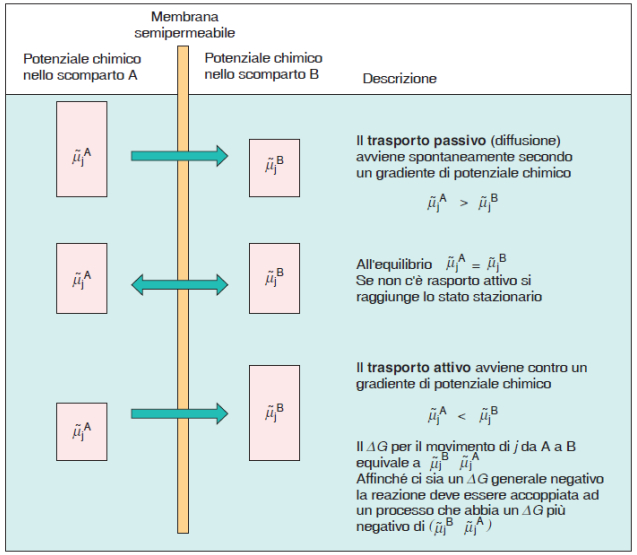


❖ **Per un soluto non carico elettricamente (es. saccarosio)**

$$\mu_s^A = \mu_s^* + RT \ln C_s^A$$
$$\mu_s^B = \mu_s^* + RT \ln C_s^B$$

Differenza di potenziale chimico

$$\Delta\mu_s = (\mu_s^* + RT \ln C_s^A) - (\mu_s^* + RT \ln C_s^B) = RT \ln(C_s^A/C_s^B)$$



❖ **Per un soluto carico elettricamente (es. ione potassio)**

$$\mu_K^A = \mu_K^* + RT \ln C_K^A + zFE^A$$
$$\mu_K^B = \mu_K^* + RT \ln C_k^B + zFE^B$$

Differenza di potenziale elettrochimico

$$\Delta\mu_K = (\mu_K^* + RT \ln C_K^A + zFE^A) - (\mu_K^* + RT \ln C_K^B + zFE^B) = RT \ln(C_K^A/C_K^B) + zF(E^A-E^B)$$

= gli ioni diffondono sia in risposta al loro gradiente di concentrazione che alla differenza di potenziale elettrico (E^A-E^B) tra i due scomparti

Il potenziale di diffusione è il potenziale che si genera come risultato di un processo di diffusione di ioni attraverso una membrana

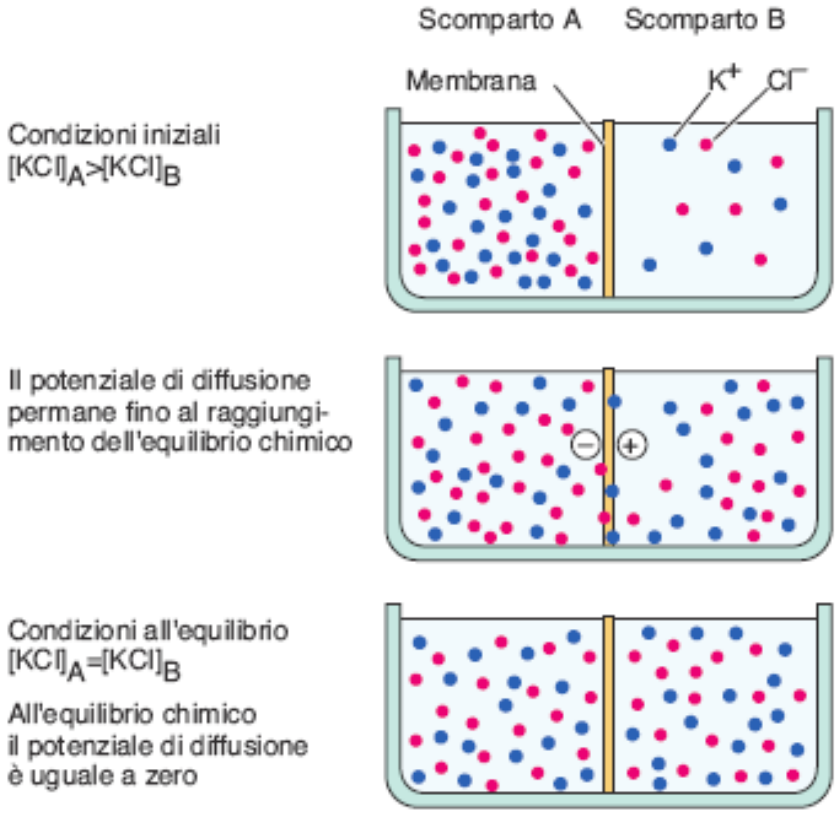


Figura 6.2 Sviluppo di un potenziale di diffusione e di una separazione di carica fra due scomparti separati da una membrana che é preferibilmente permeabile al potassio. Se la concentrazione del cloruro di potassio è maggiore nello scomparto A ($[KCl]_A > [KCl]_B$), il potassio e il cloro diffonderanno a una velocità più alta nello scomparto B, stabilendo un potenziale di diffusione. Quando le membrane sono più permeabili al potassio che al cloro, gli ioni potassio diffondono più velocemente degli ioni cloro e si genera una separazione di carica (+ e -).

Separazione di carica: l'esistenza di un potenziale di membrana implica un'ineguale distribuzione di carica

VELOCITA’ DI DIFFUSIONE DIVERSE PER I VARI IONI GENERANO
POTENZIALI DI DIFFUSIONE ATTRAVERSO LE MEMBRANE

Nel movimento di ioni attraverso membrane:

PRINCIPIO DELL'ELETTRONEUTRALITÀ

Una soluzione contiene sempre un numero uguale di anioni e cationi

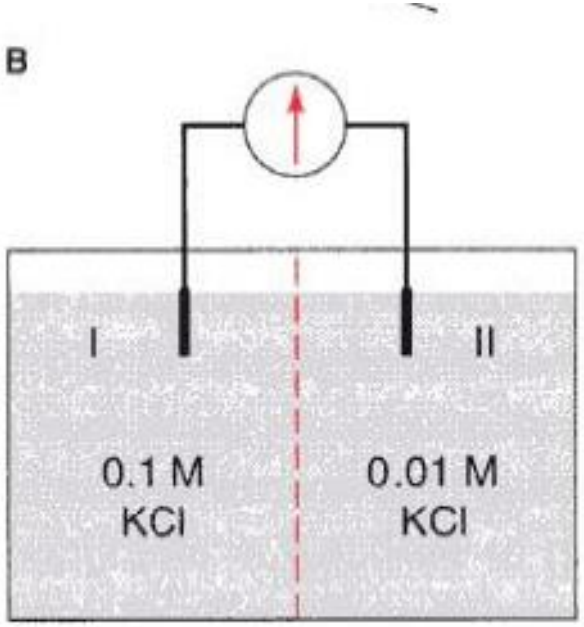
La presenza di un potenziale di membrana indica una distribuzione disuguale degli ioni attraverso la membrana, ma

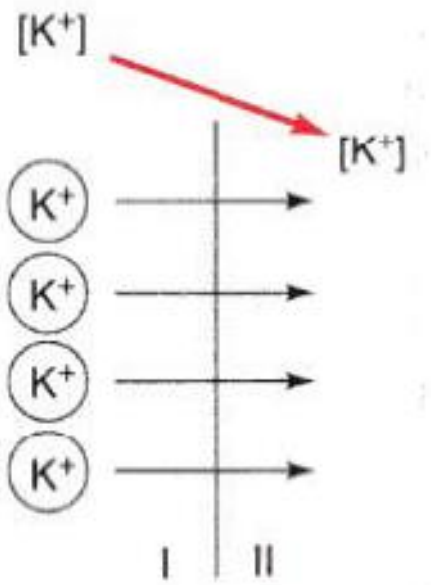
in termini chimici (di concentrazione), tale diseguaglianza è trascurabile

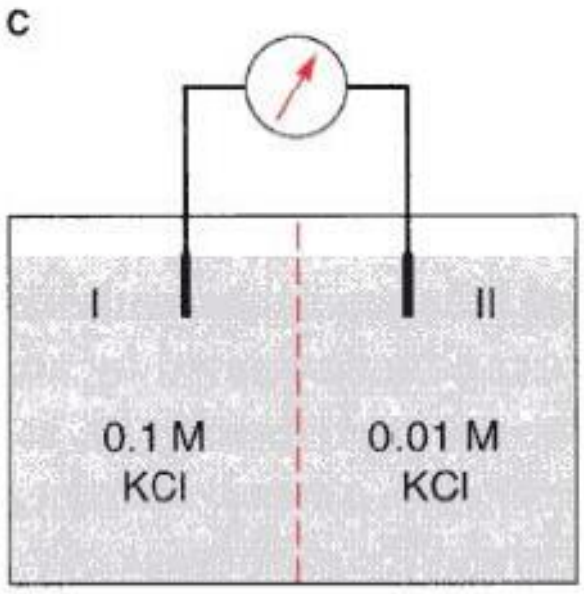
-100 mV → «solo» un anione in più su 100.000 dentro la cellula

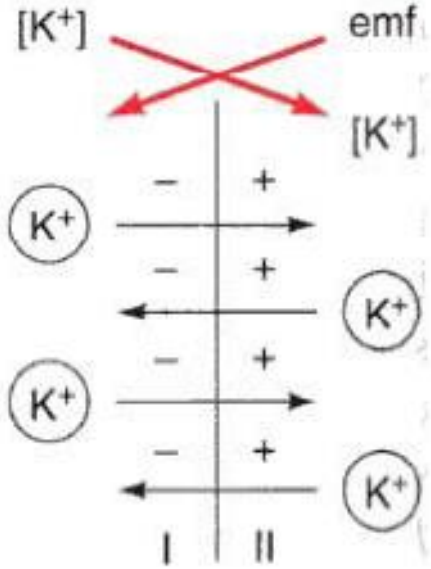
(differenza di concentrazione pari a 0.001%)

Membrana
permeabile solo al K^+









Quando la distribuzione di un soluto attraverso la

membrana raggiunge l'equilibrio, il flusso passivo (J)

è uguale in entrambe le direzioni

$$J_{o \rightarrow i} = J_{i \rightarrow o}$$

All'equilibrio i flussi sono gli stressi

$$J_{o \rightarrow i} = J_{i \rightarrow o}$$

e quindi il potenziale elettrochimico sarà lo stesso

$$\mu_j^o = \mu_j^i$$

Quindi:

$$\mu_j^* + RT\ln C_j^o + z_j F E_o = \mu_j^* + RT\ln C_j^i + z_j F E_i$$

$$E_i - E_o = \frac{RT}{z_j F} \ln \frac{C_j^o}{C_j^i}$$

Equazione di Nernst

Potenziale di Nernst

(=differenza di potenziale elettrico tra due scomparti): $\Delta E_n = E_i - E_o$

$$E_i - E_o = \frac{RT}{z_j F} \ln \frac{C_j^o}{C_j^i}$$

$$\Delta E_n = \frac{2.3RT}{z_j F} \log \frac{C_j^o}{C_j^i}$$

per un catione monovalente a 25°C

$$\Delta E_n = 59 \log \frac{C_j^o}{C_j^i} \quad (mV)$$

All’equilibrio, la differenza di concentrazione di uno ione tra due compartimenti è bilanciata dalla differenza di potenziale elettrico tra i compartimenti

in mV

$$\Delta E_n = 59 \log \frac{C_j^o}{C_j^i}$$

Stabilendo un ΔE di 59 mV si mantiene una differenza di concentrazione di 10 volte (per uno ione monovalente che diffonde passivamente)

Il potenziale di membrana altera la distribuzione degli ioni

Tutte le cellule possiedono un potenziale di membrana, dovuto alla distribuzione asimmetrica degli ioni tra l'interno e l'esterno della cellula

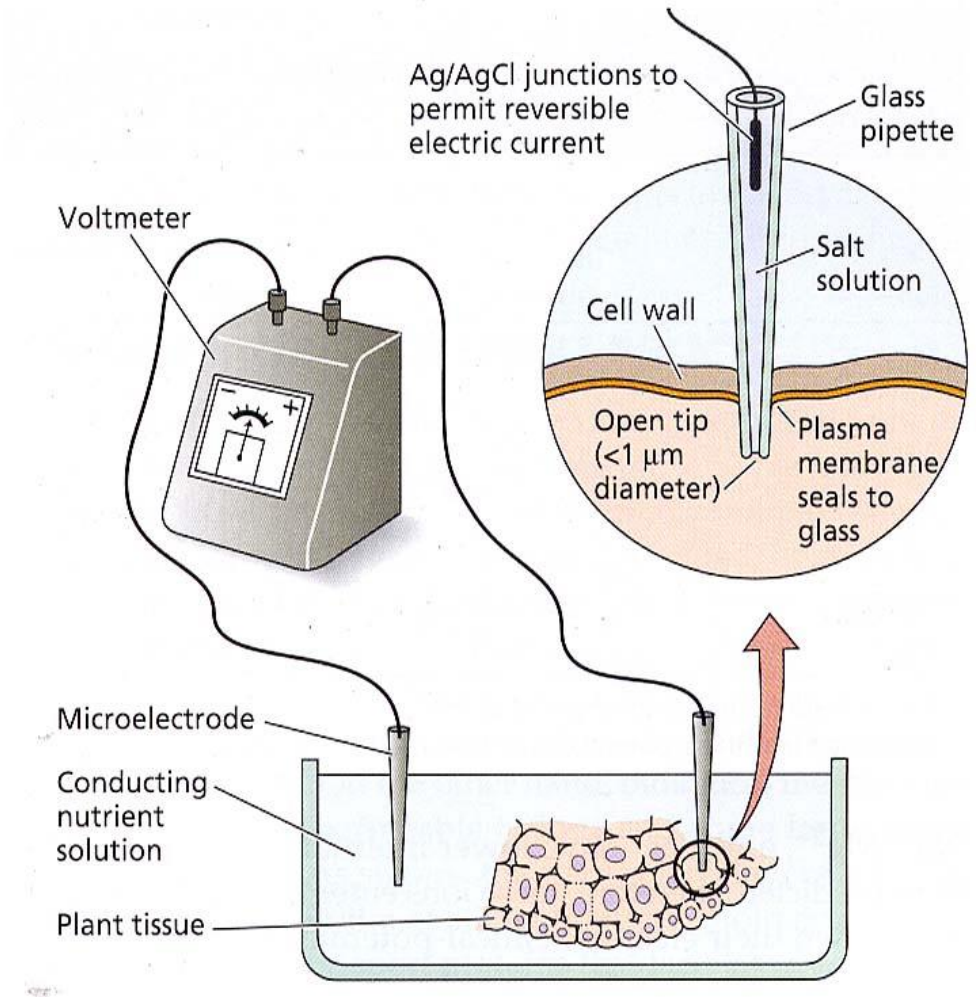


TABELLA 6.1
Confronto fra le concentrazioni osservate e quelle previste in tessuti radicali di pisello

Ione	Concentrazione del mezzo esterno (mmol L-1)	Concentrazione interna (mmol L-1)	(mmol L-1)
K^+	1	74	75
Na^+	1	74	8
Mg^{2+}	0,25	1.340	3
Ca^{2+}	1	10.700	2
NO^{3-}	2	0,0272	28
Cl^-	1	0,0136	7
$H_2PO_4^{2-}$	1	0,0136	21
SO_4^{2-}	0,25	0,00037	19

Fonte: Dati daHiginbotham et al, (1967)
Nota: Il potenziale di membrana misurato era di –110 mV

Valori previsti da Eq. Nernst (= se solo trasporto passivo)

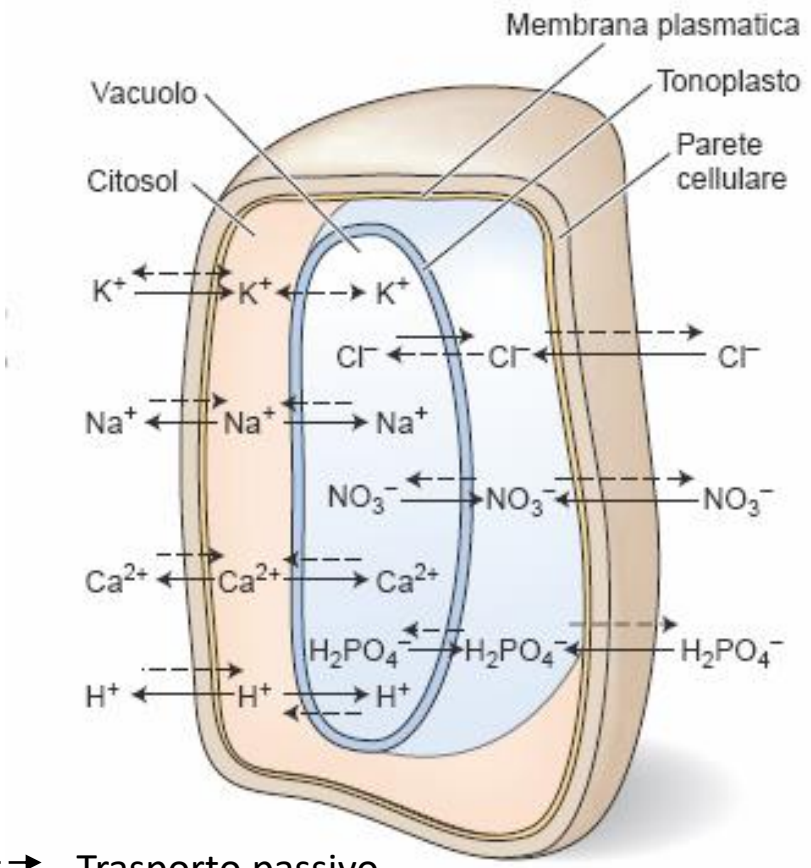
Valori osservati

$$\Delta E_n = \frac{2.3RT}{z_jF} \log \frac{C_j^o}{C_j^i}$$

Solo ione potassio vicino all'equilibrio

Anioni: concentrazioni più alte del previsto, prelievo attivo

Cationi: concentrazioni più basse del previsto, estrusione attiva

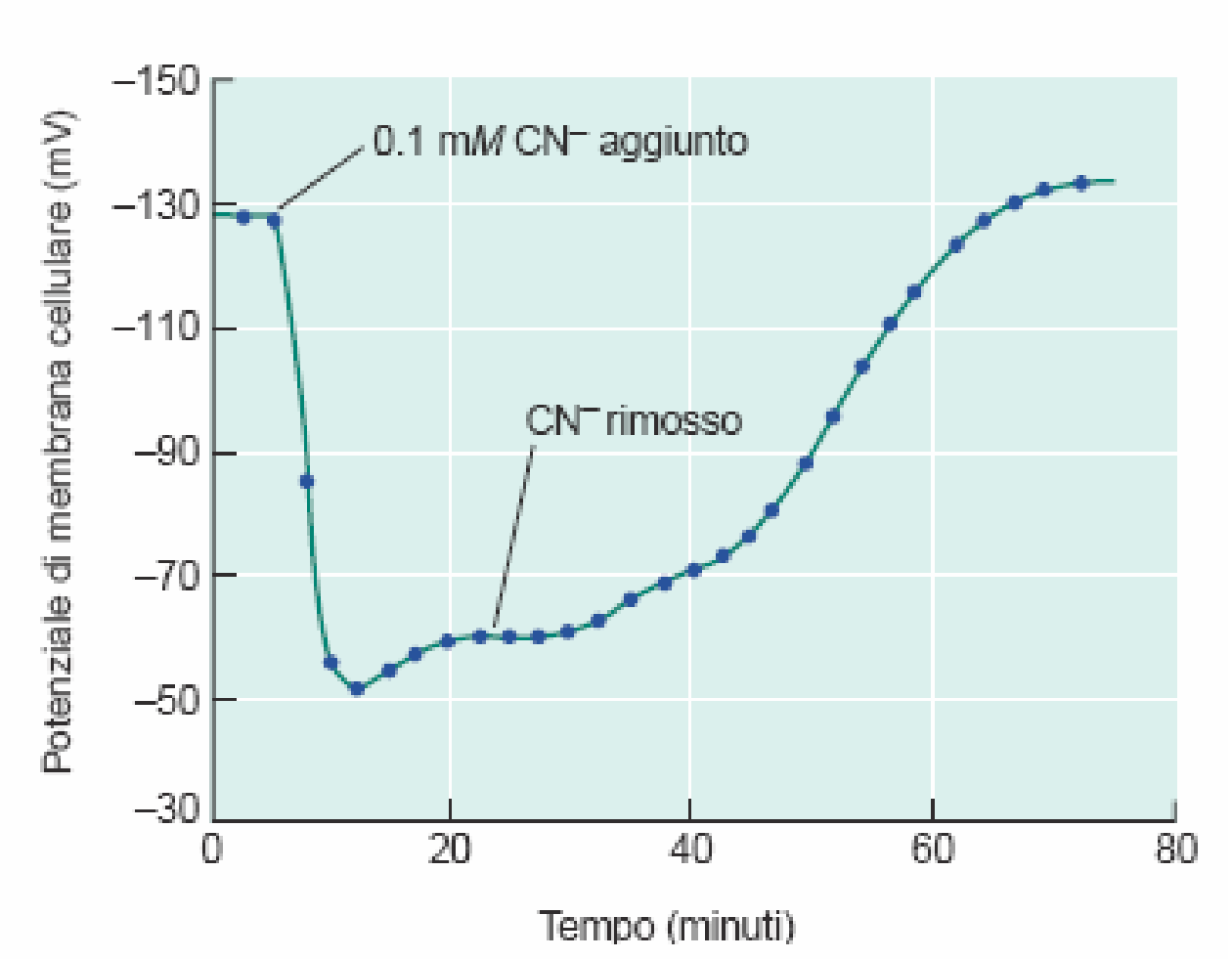


L’equazione di Nernst distingue trasporto attivo da quello passivo

ΔE calcolato: **da -50 a -40 mV**

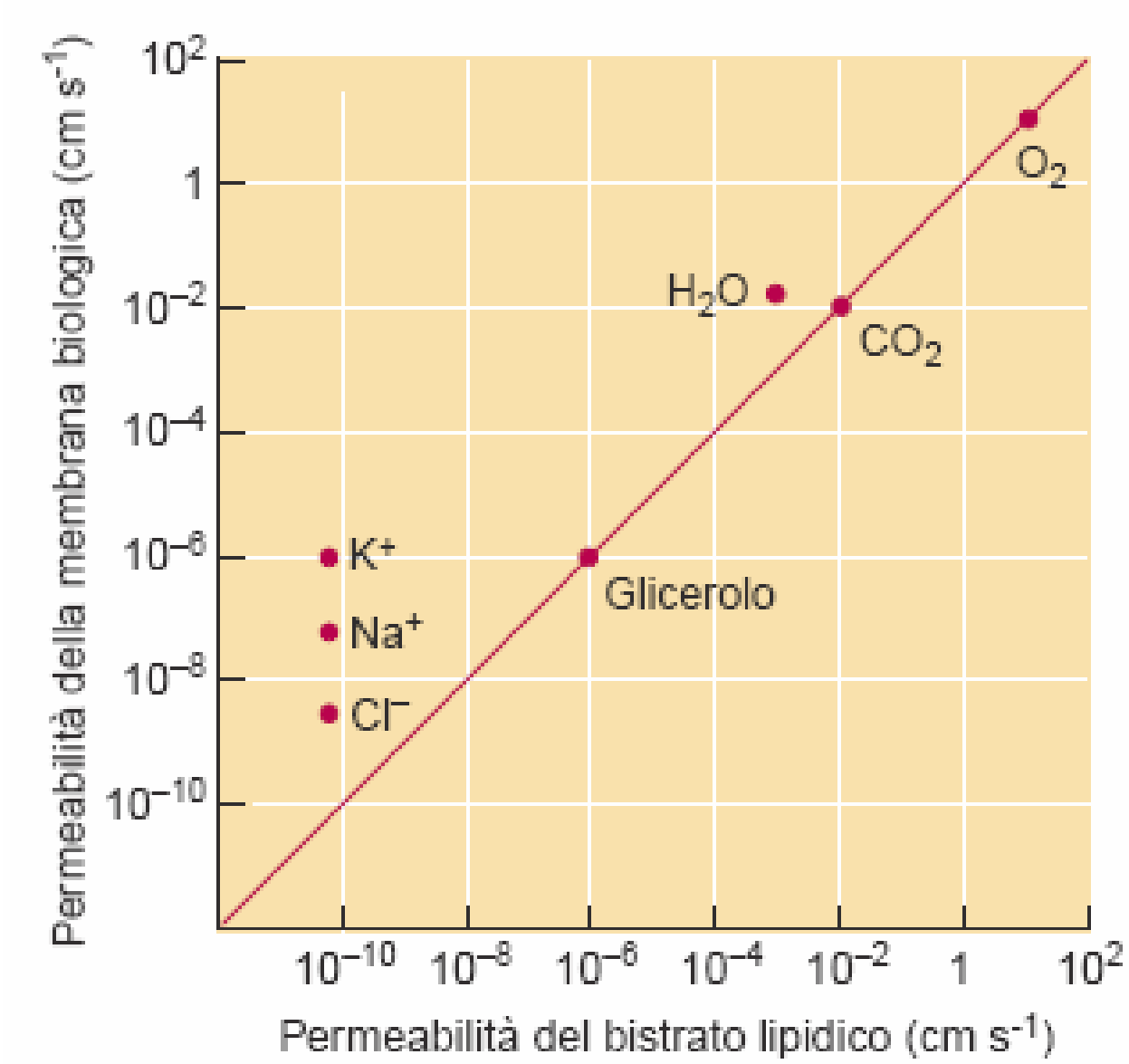
Misura sperimentale ΔE **da -240 a -60 mV**

Il trasporto attivo delle **pompe elettrogeniche** risulta in un movimento di carica elettrica netta e provoca uno scostamento del valore del potenziale di membrana da quello predetto

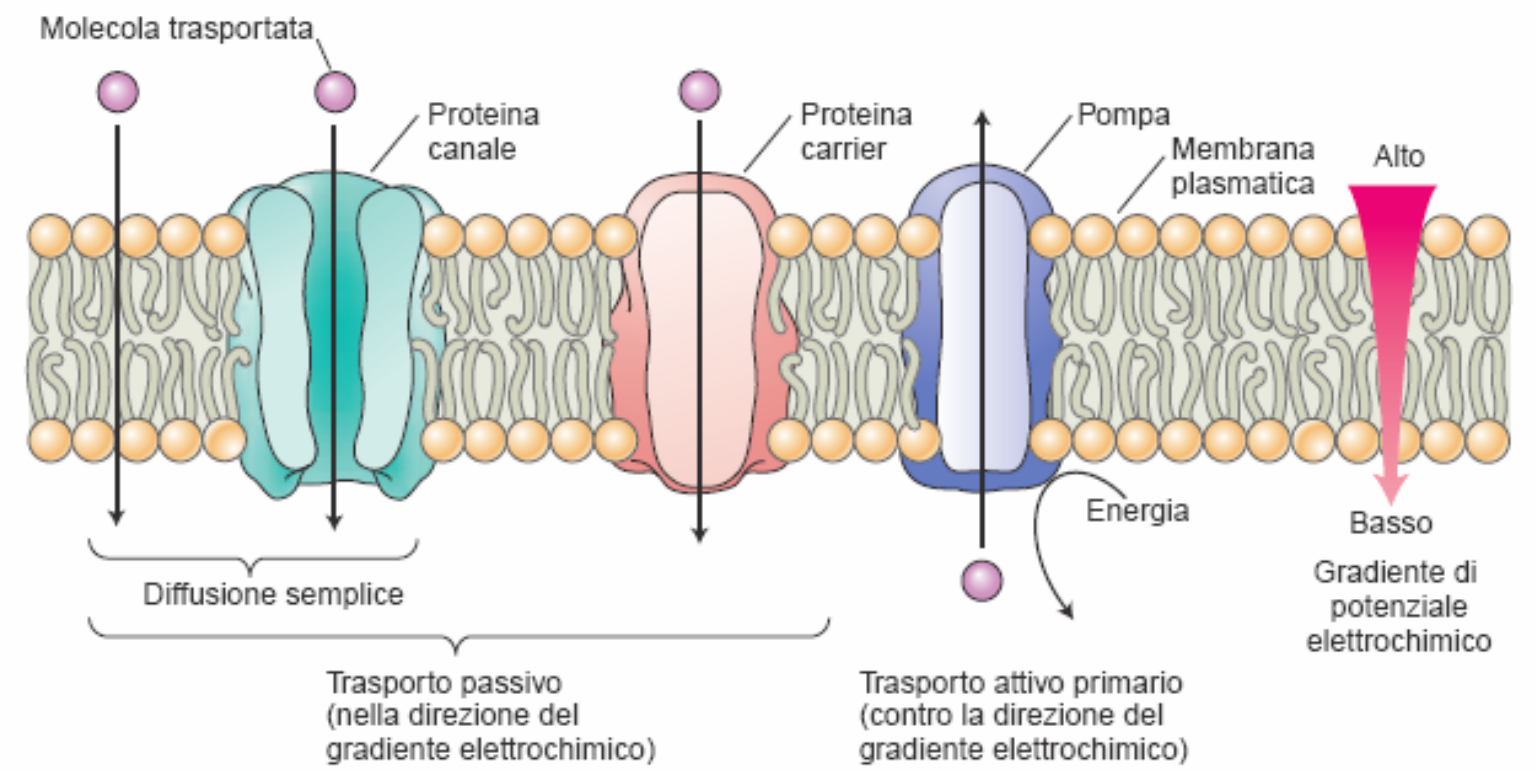


CN^- inibisce la sintesi di ATP nei mitocondri

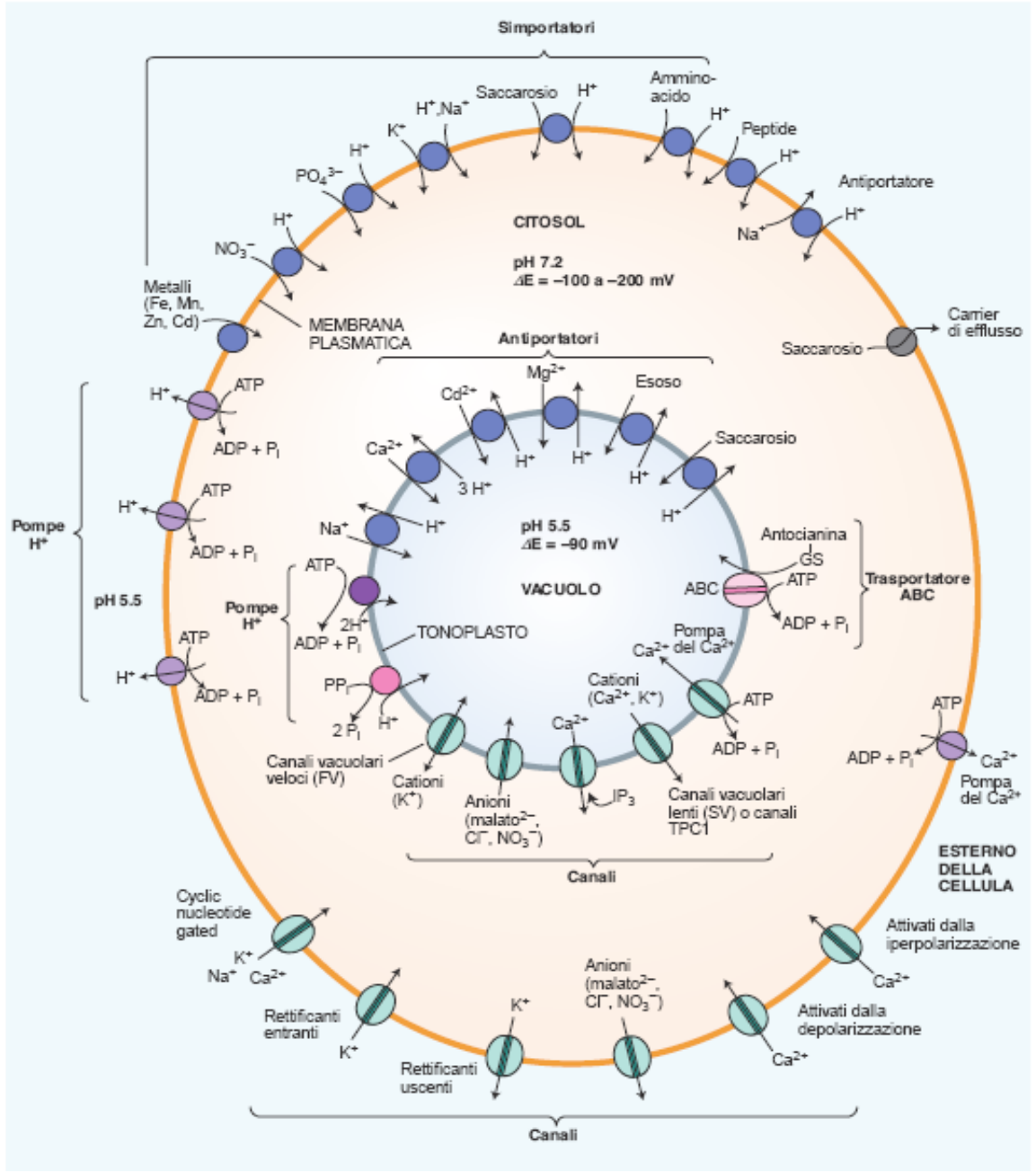
L'energia per il trasporto attivo è spesso fornita dall'idrolisi dell'ATP (es. nelle pompe elettrongeniche H^+- ATPasi)


Permeabilità della membrana biologica (cm s^{-1})
10^{2}
1
10^{-2}
10^{-4}
10^{-6}
10^{-8}
10^{-10}
O_2
H_2O
CO_2
K^+
Na^+
Cl^-
Glicerolo
10^{-10} 10^{-8} 10^{-6} 10^{-4} 10^{-2} 1 10^{2}
Permeabilità del bistrato lipidico (cm s^{-1})

Proteine di trasporto transmembrana



Specificità per il soluto trasportato.
In *Arabidopsis*, circa il 7% dei geni codifica proteine di trasporto!


Simportatori
Ammino-acido
Saccarosio
Peptide
Antiportatore
CITOSOL
pH 7.2
ΔE = –100 a –200 mV
Metalli (Fe, Mn, Zn, Cd)
MEMBRANA PLASMATICA
Carrier di efflusso
Antiportatori
Esoso
Pompe H+
pH 5.5
ΔE = –90 mV
VACUOLO
TONOPLASTO
Antocianina GS
Trasportatore ABC
Pompa del Ca2+
Cationi (Ca2+, K+)
Canali vacuolari veloci (FV)
Cationi (K+)
Anioni (malato2–, Cl–, NO3–)
IP3
Canali vacuolari lenti (SV) o canali TPC1
Canali
ESTERNO DELLA CELLULA
Cyclic nucleotide gated
Attivati dalla iperpolarizzazione
Rettificanti entranti
Rettificanti uscenti
Attivati dalla depolarizzazione
Canali

Principali sistemi di trasporto presenti nelle membrane biologiche

Pompe

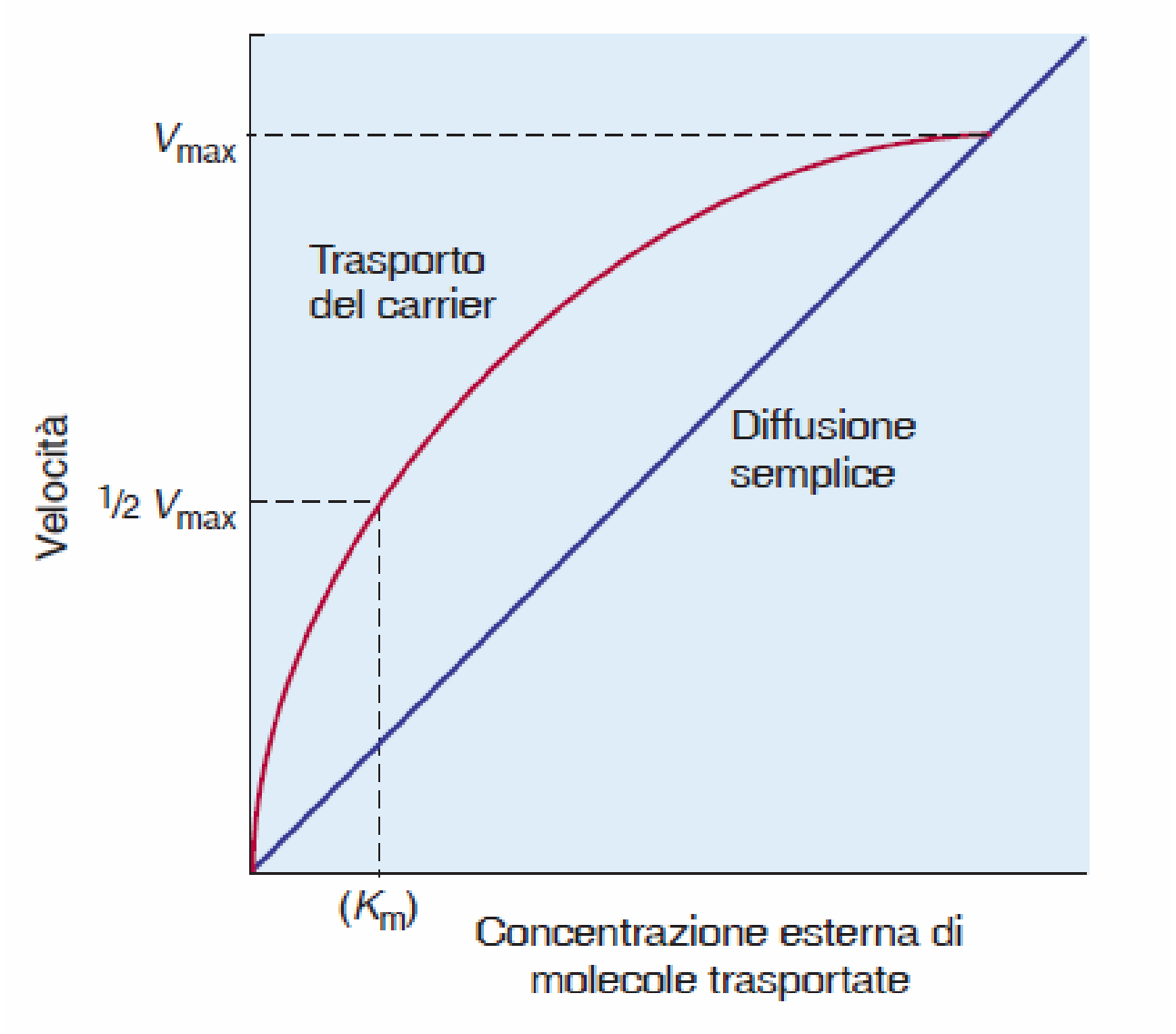
Numero di turnover: 10^2 ioni (o altre molecole) s^{-1}
Abbondanza: da 100 a >1000 per μm^2

Traslocatori/carrier

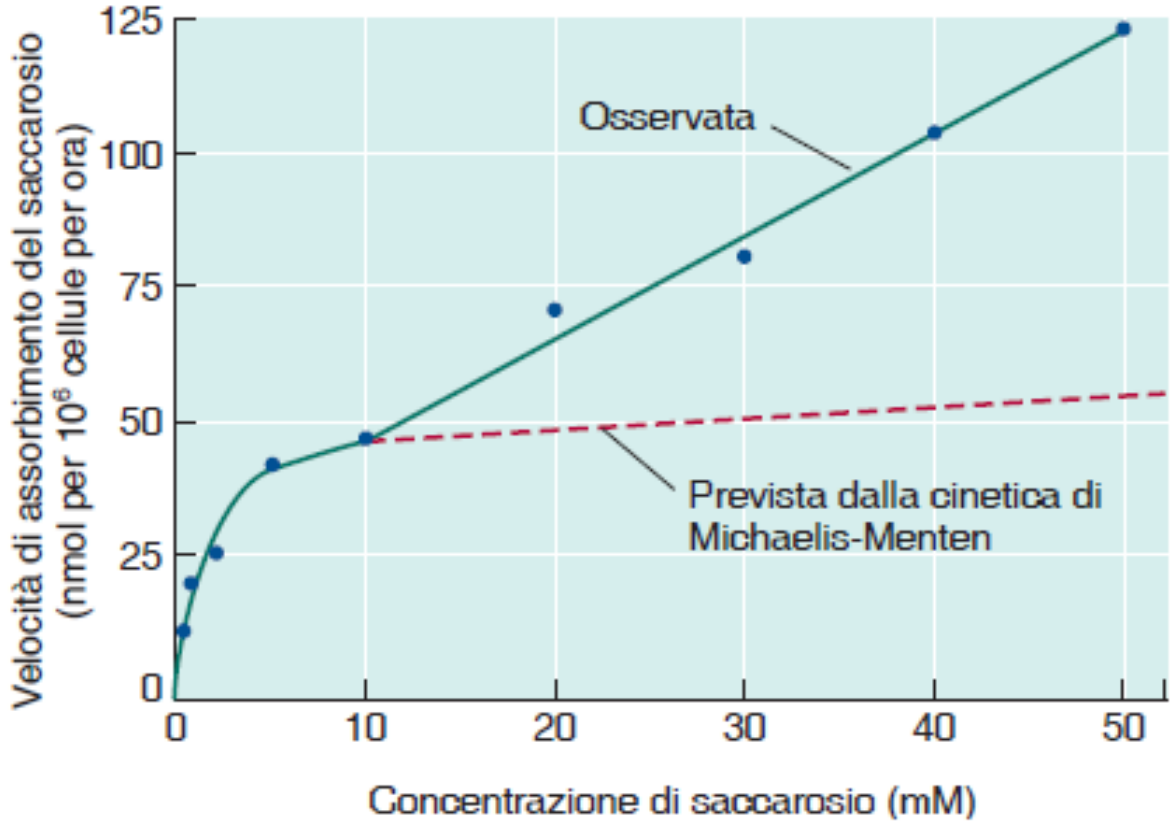
Numero di turnover: 10^3 ioni (o altre molecole) s^{-1}
Abbondanza: da 10 a 100 per μm^2

Canali

Numero di turnover: da 10^6 a 10^8 ioni (o altre molecole) s^{-1}
Abbondanza: da 1 a 10 per μm^2



Nei carrier: siti attivi di legame con la specie chimica trasportata.
Interazioni simili a quelle enzima-substrato: trasporto con cinetica simile a quella enzimatica



Protoplasti di soia:

- a basse concentrazioni, assorbimento da traslocatori (simportatori di H+-saccarosio, necessitano di energia)
- ad alte concentrazioni: solo diffusione facilitata (operata da carrier)

Trattamento con CN^- inibisce solo la componente saturabile (simportatori)

POMPE IONICHE: UNA POMPA IONICA E' UN COMPLESSO ENZIMATICO CHE UTILIZZA L'ENERGIA DI IDROLISI DI LEGAMI AD ALTA ENERGIA (solitamente l'ATP ma anche PPi) PER TRASLOCARE ("POMPARE") IONI CONTRO GRADIENTE DI POTENZIALE ELETTROCHIMICO

Principali pompe ioniche della cellula vegetale

- Plasmalemma:

Pompa protonica (P H^+-ATPasi)
Pompa del Ca^{2+}

- Tonoplasto:

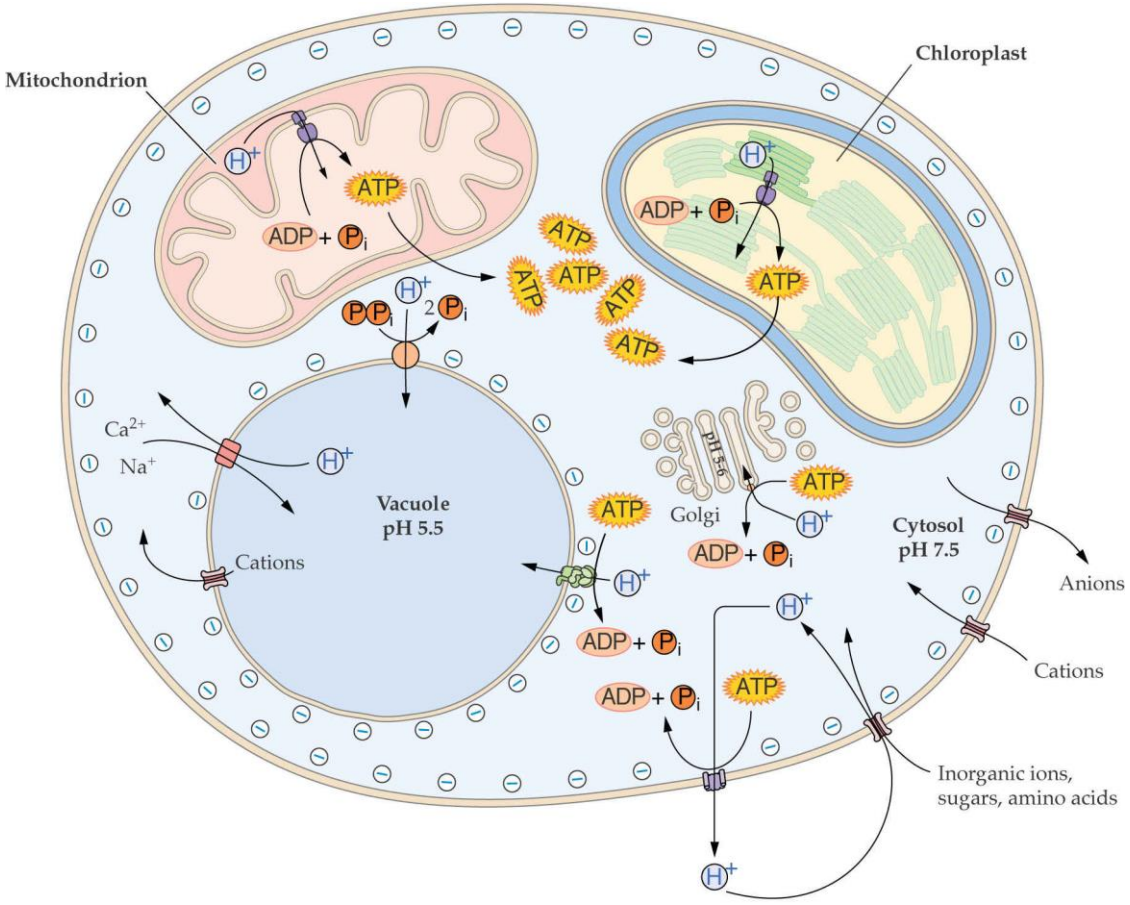
2 pompe protoniche (V H^+-ATPasi, H^+-PPasi)
Pompa del Ca^{2+}

- Creste mitocondriali e tilacoidi plastidiali:

Pompa protonica (F H^+-ATPasi o ATP sintasi)

- Membrane mitocondriali, membrane plastidiali, reticolo endoplasmatico, etc…:

Pompe protoniche
Pompa del Ca^{2+}



Nota: tutte queste pompe sono 'elettrogene', in quanto determinano un movimento netto di carica elettrica attraverso la membrana, con effetti sul potenziale di membrana.

POMPE PROTONICHE NELLE PIANTE

PERCHE' E' IMPORTANTE GENERARE UN GRADIENTE DI PROTONI?

a) variazioni della polarizzazione della membrana causano l'apertura di alcuni tipi di canali ionici (ad es. del K^+) e modificano i gradienti di potenziale elettrochimico influenzando il movimento di ioni attraverso la membrana

b) la fuoriuscita di H^+ favorisce il loro rientro passivo via traslocatori (ad es K^+/H^+, saccarosio/H^+, aminoacidi/H^+, anioni/H^+)

c) l'acidificazione del succo vacuolare mantiene in funzione varie proteine vacuolari

d) l'acidificazione della parete attiva numerosi enzimi responsabili dell'accrescimento cellulare per distensione

NUMEROSI PROCESSI COME L'APERTURA STOMATICA, LA NUTRIZIONE MINERALE E MOLTI ALTRI DIPENDONO DALLA FUNZIONALITA' DELLE POMPE PROTONICHE

Pompe (protoniche, cationiche):

P-H^+ ATPasi

V-H^+ ATPasi

H^+ PPasi (anche V-PPasi)

F-H^+ ATPasi (cloroplasto e mitocondrio)= ATP sintasi

Ca^{2+} ATPasi

ABC ATPasi (ABC = ATP Binding Cassette)

La P-H^+ ATPasi del plasmalemma

Assenti negli animali (che posseggono specifiche Na^+/K^+ -ATPasi: sono sempre P-ATPasi)

Singolo polipeptide con massa molecolare di 110 kDa

Presente sulla membrana come dimero o oligomero

In *Arabidopsis* 11 geni codificano per le isoforme di P H^+-ATPasi

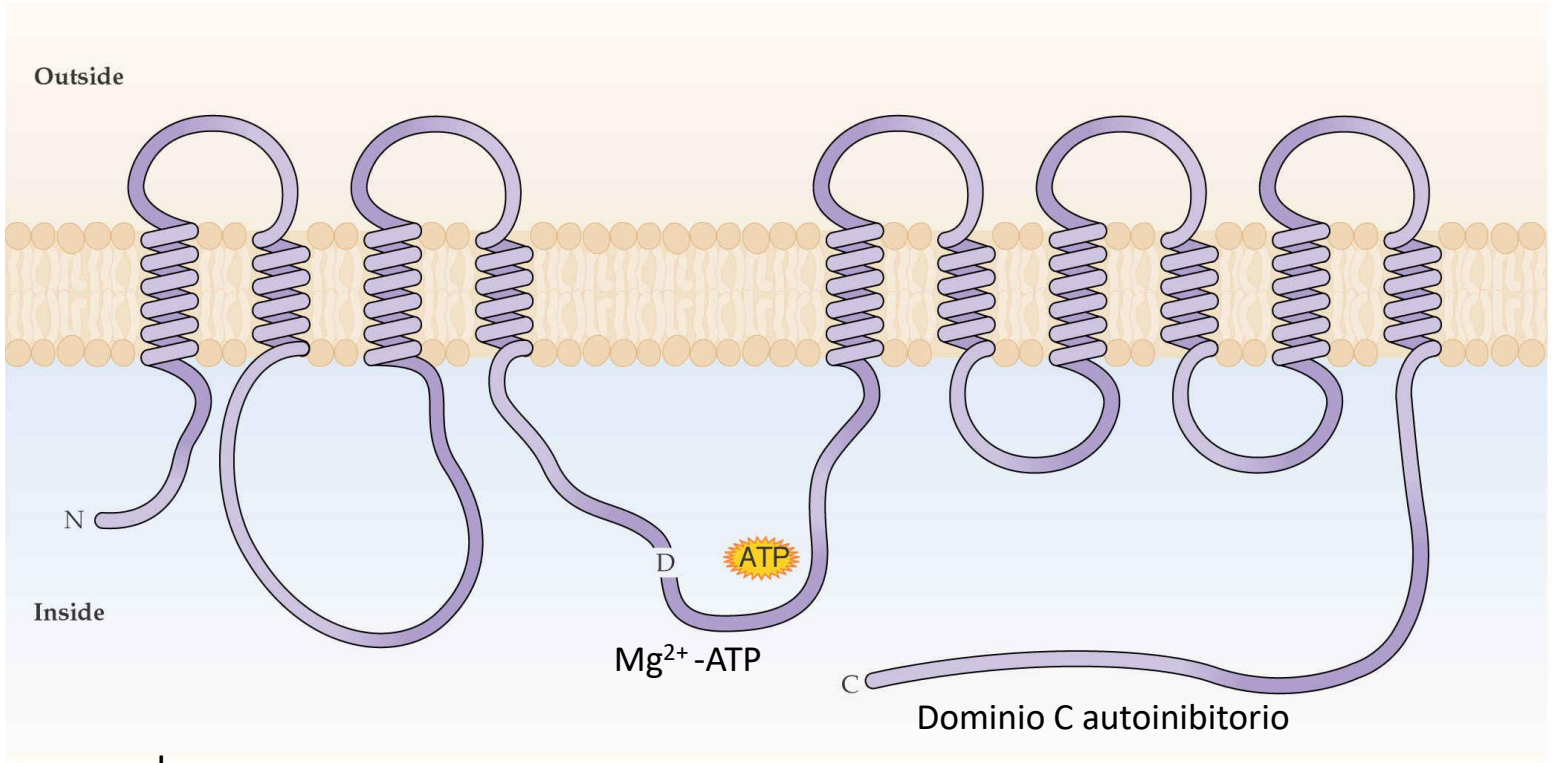
Funzione: pompa protoni verso l'apoplasto utilizzando l'energia derivante da idrolisi dell'ATP (-50 kJ mol^{-1})

Stechiometria di funzionamento: 1 H^+ per ogni ATP idrolizzato

Inibitore specifico: ortovanadato (HVO_4^{2-})

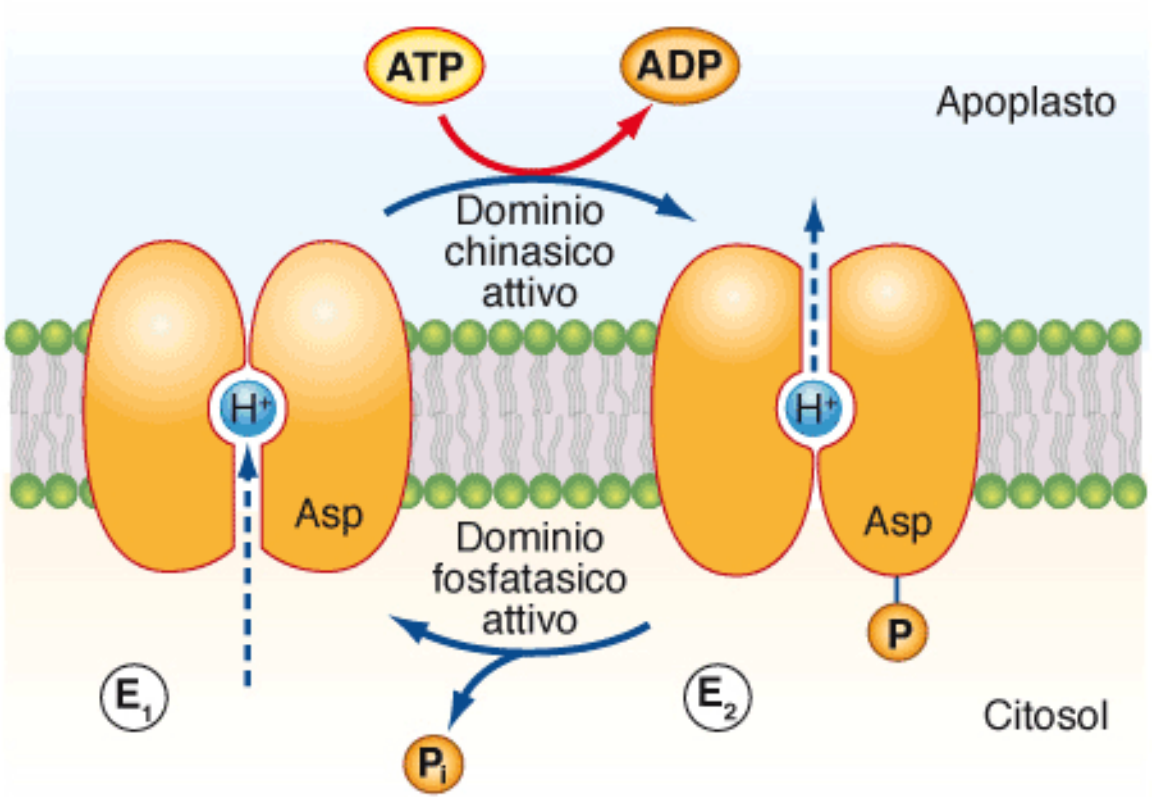
Nella frazione citosolica 3 domini con attività:
chinasica, fosfatasica, autoinibitoria

H^+-ATPasi della membrana plasmatica



10 regioni transmembrana

- Tra la 6a e la 10a, sito a cui si lega il protone
- Regione idrofilica tra la 4a e la 5a (dominio chinasico, catalizza l'idrolisi dell'ATP), contenente un residuo di acido aspartico (auto-fosforilato durante la catalisi, regione conservata tra molte pompe ioniche)
- Ansa idrofilica (dominio fosfatasico), partecipa alla defosforilazione del residuo di acido aspartico

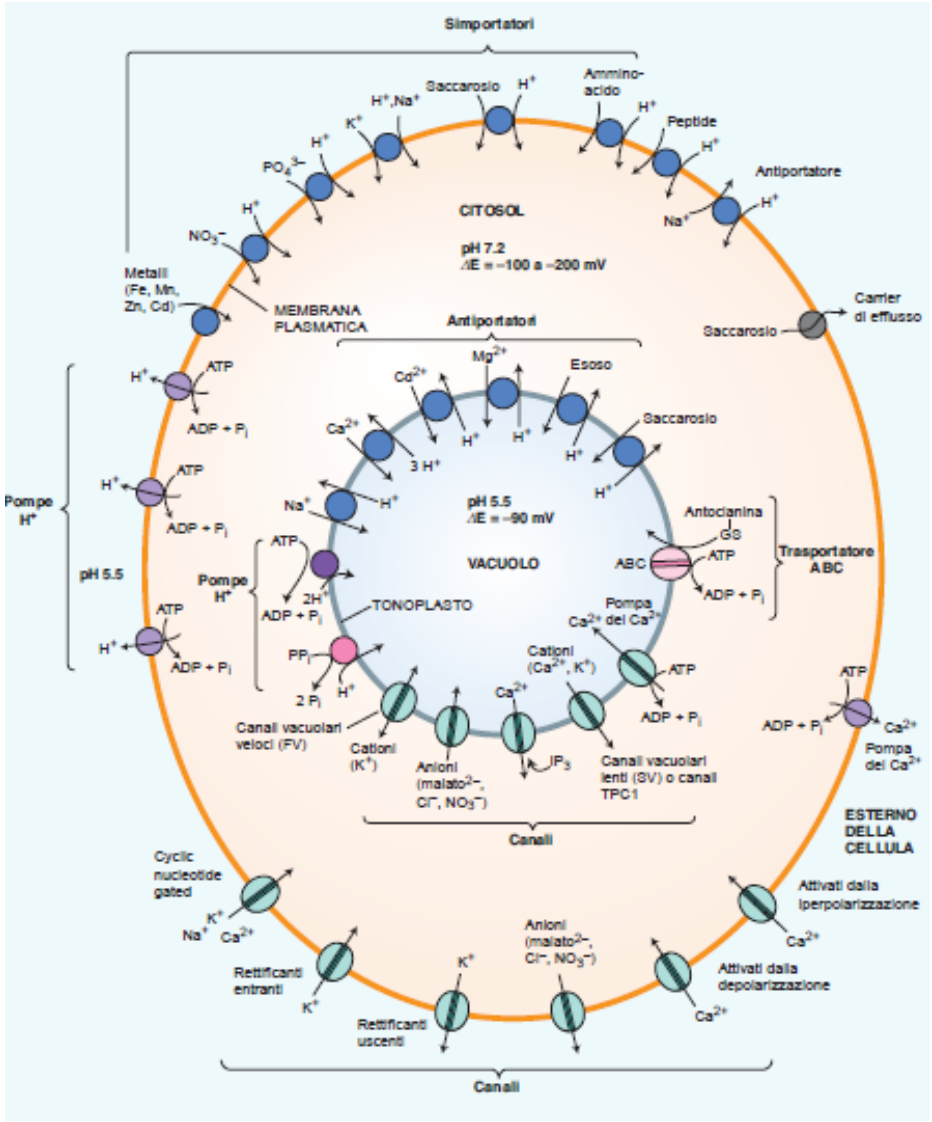


La pompa protonica del plasmalemma è una pompa di tipo P → stato di transizione in cui viene legato covalentemente un gruppo fosfato.
2 diverse conformazioni: E1 (non fosforilata) e E2 (fosforilata, v. figura)

Appartengono alla stessa superfamiglia (delle P-ATPasi):
H^+ ATPasi dei funghi, Na^+/K^+ ATPasi delle cellule animali, Ca^{2+} ATPasi di cellule vegetali e animali, H^+/K^+ ATPasi della mucosa gastrica dei mammiferi

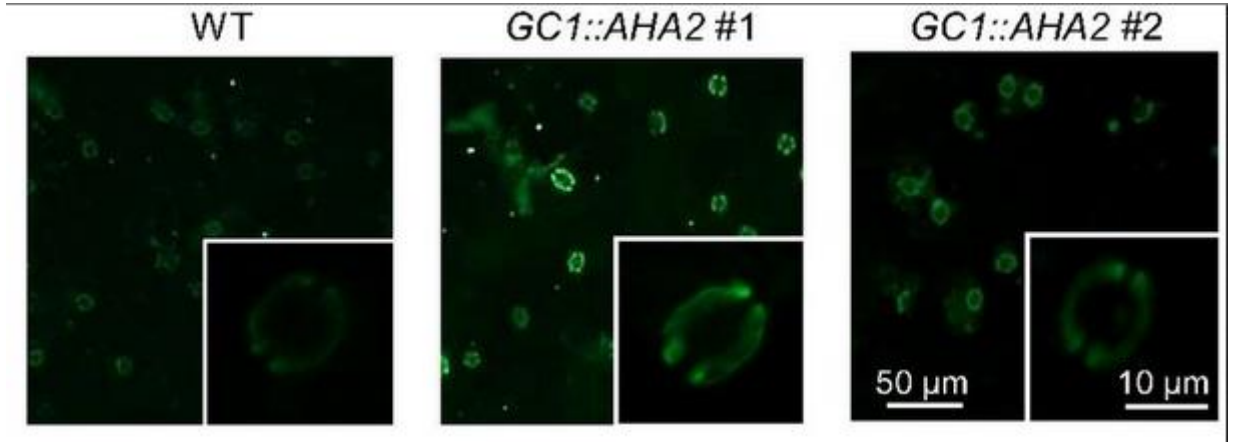
RUOLO FISIOLOGICO DELLA H^+-ATPasi DI PLASMALEMMA

Energizza i sistemi di trasporto di ioni e nutrienti

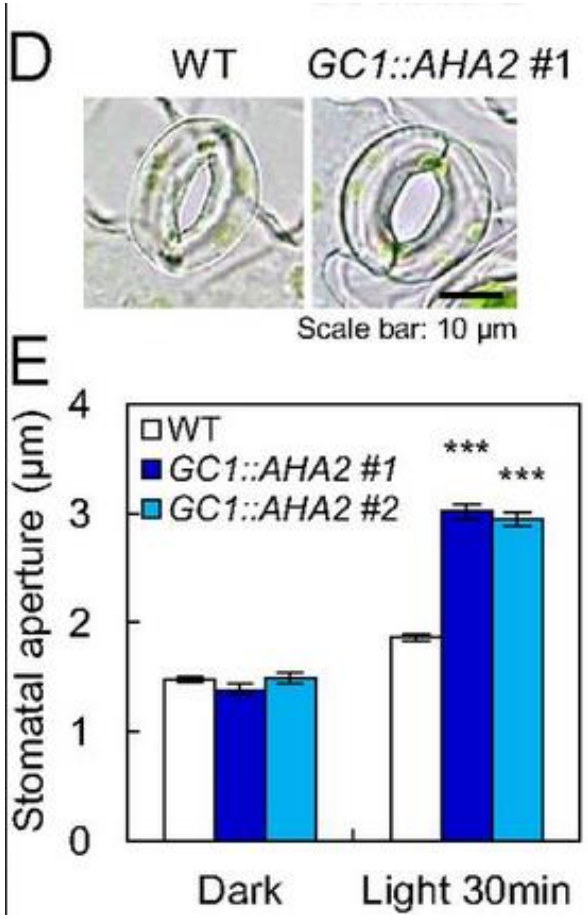


RUOLO FISIOLOGICO DELLA H^+-ATPasi DEL PLASMALEMMA

Apertura degli stomi

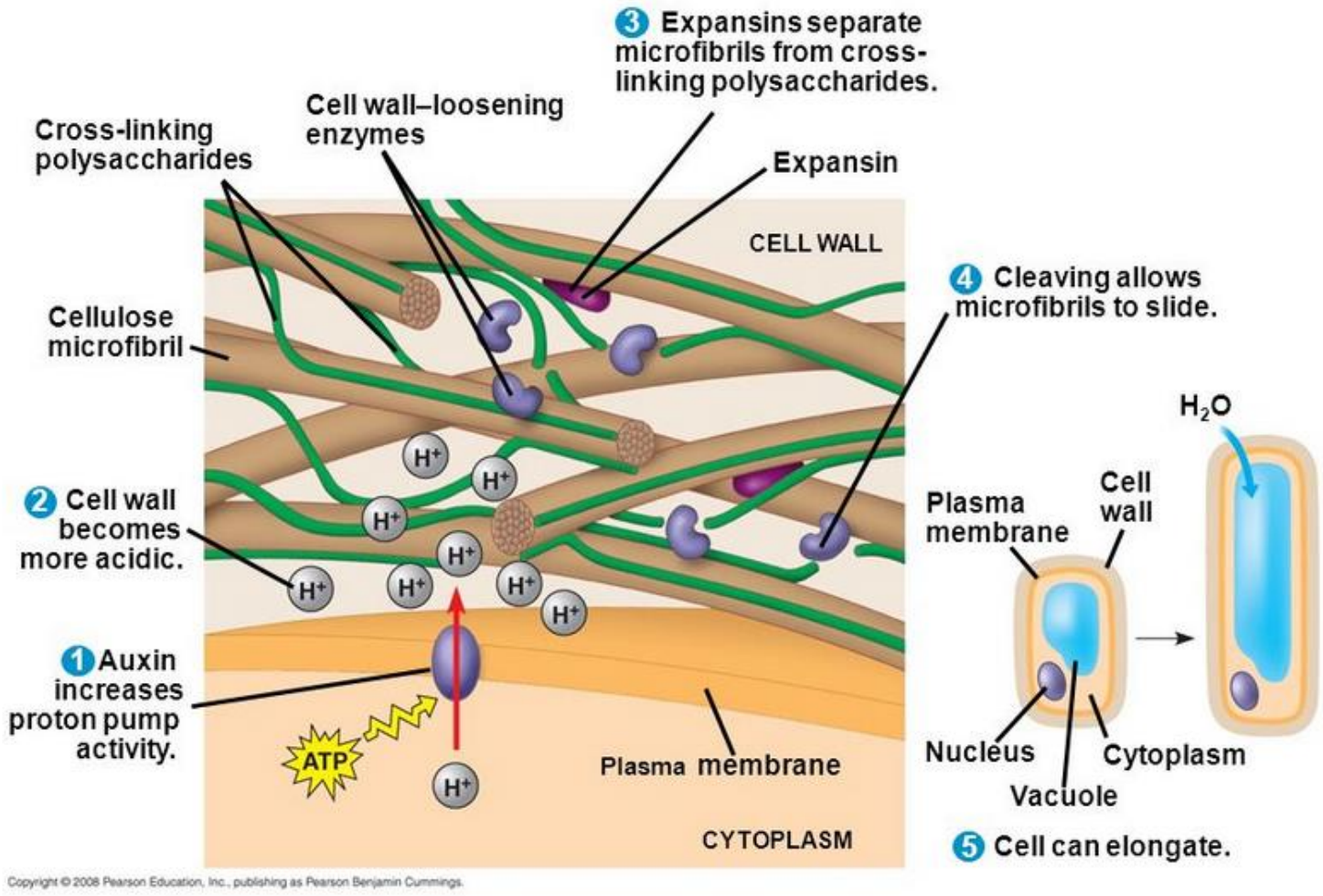






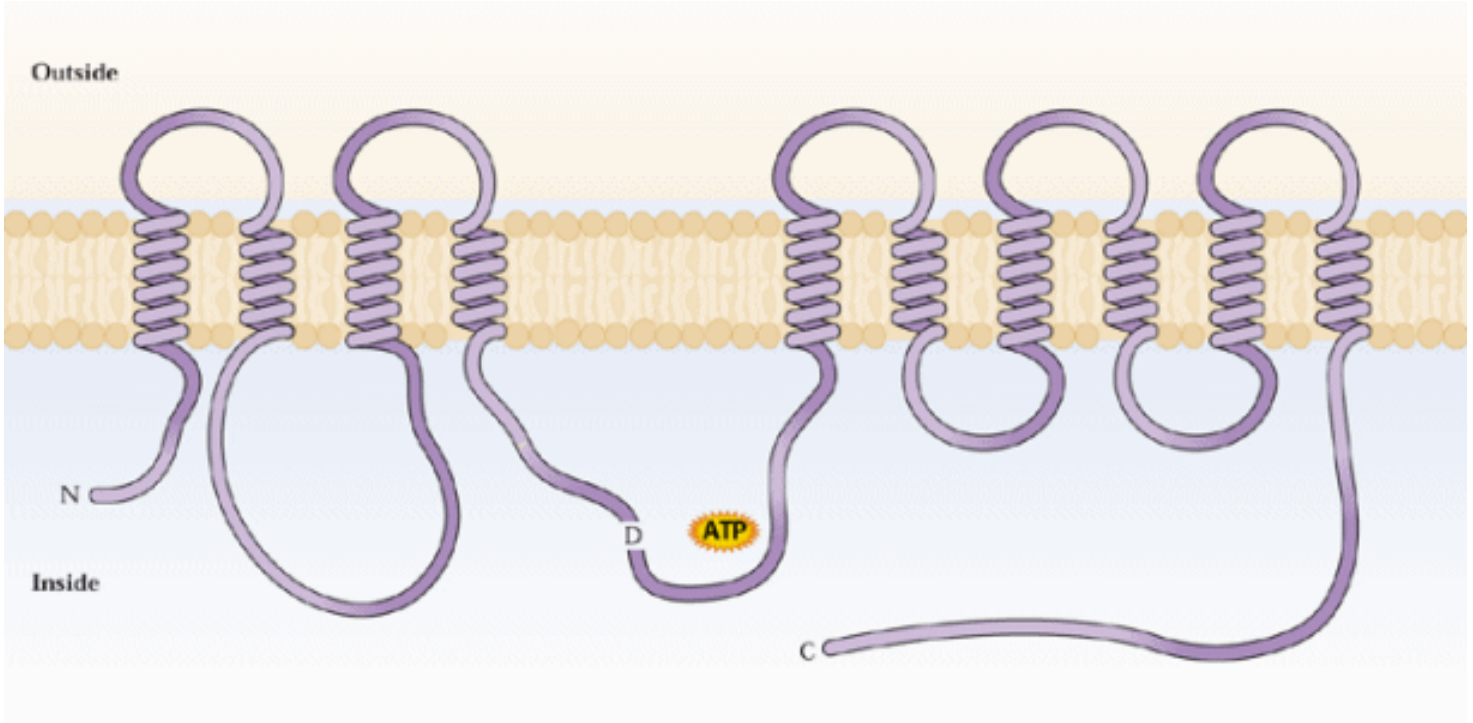
RUOLO FISIOLOGICO DELL'H^+-ATPasi DEL PLASMALEMMA

Accrescimento per distensione



Attivazione di espansine e β-glucanasi

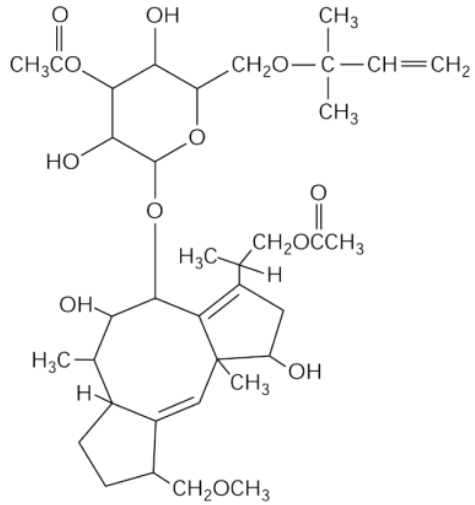
Il dominio C-terminale regola l'attività dell'enzima



Prove sperimentali: incremento considerevole dell'attivazione dell'H+-ATPasi se:

- espressione H^+-ATPasi senza dominio-C terminale
- proteolisi controllata

LA FUSICOCCINA



Fusicoccin



Metabolita fitotossico prodotto dal fungo
Fusicoccum amygdali

L'infezione provoca una attivazione irreversibile dell'H^+-ATPasi delle cellule di guardia

↓

Apertura incontrollata degli stomi

↓

Morte per disidratazione

L’attivazione indotta da fusicoccina e quella indotta da rimozione sperimentale del C-terminale non sono additive.

Quindi la fusicoccina agisce rimuovendo l’autoinibizione imposta dal C-terminale

La fusicoccina stabilizza il legame di una proteina 14-3-3 sul dominio C-terminale della H^+-ATPasi

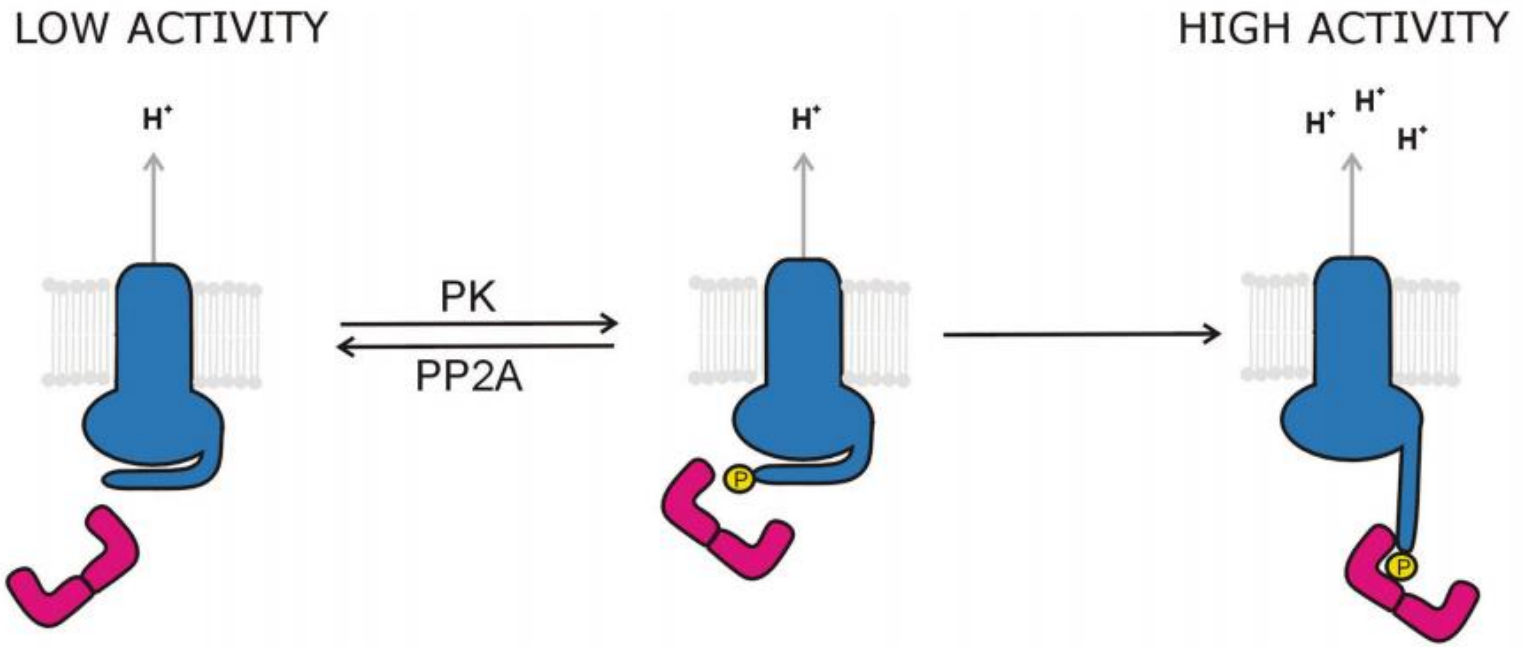
Proteine 14-3-3

Classe di proteine regolatrici diffuse in tutti gli eucarioti

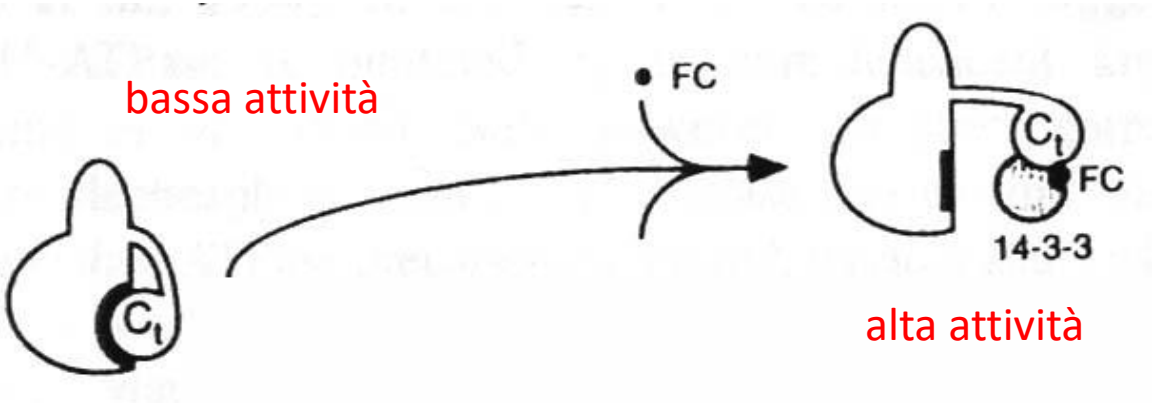
Proteine dimeriche. Ogni monomero ha un PM di circa 30 kDa

Interagiscono con numerose proteine bersaglio, tramite il riconoscimento di particolari sequenze fosforilate su residui di serina/treonina

In condizioni fisiologiche l'interazione reversibile tra H^+-ATPasi e proteine 14-3-3 è mediata dalla fosforilazione di un residuo di serina o treonina nel dominio C-terminale della pompa protonica

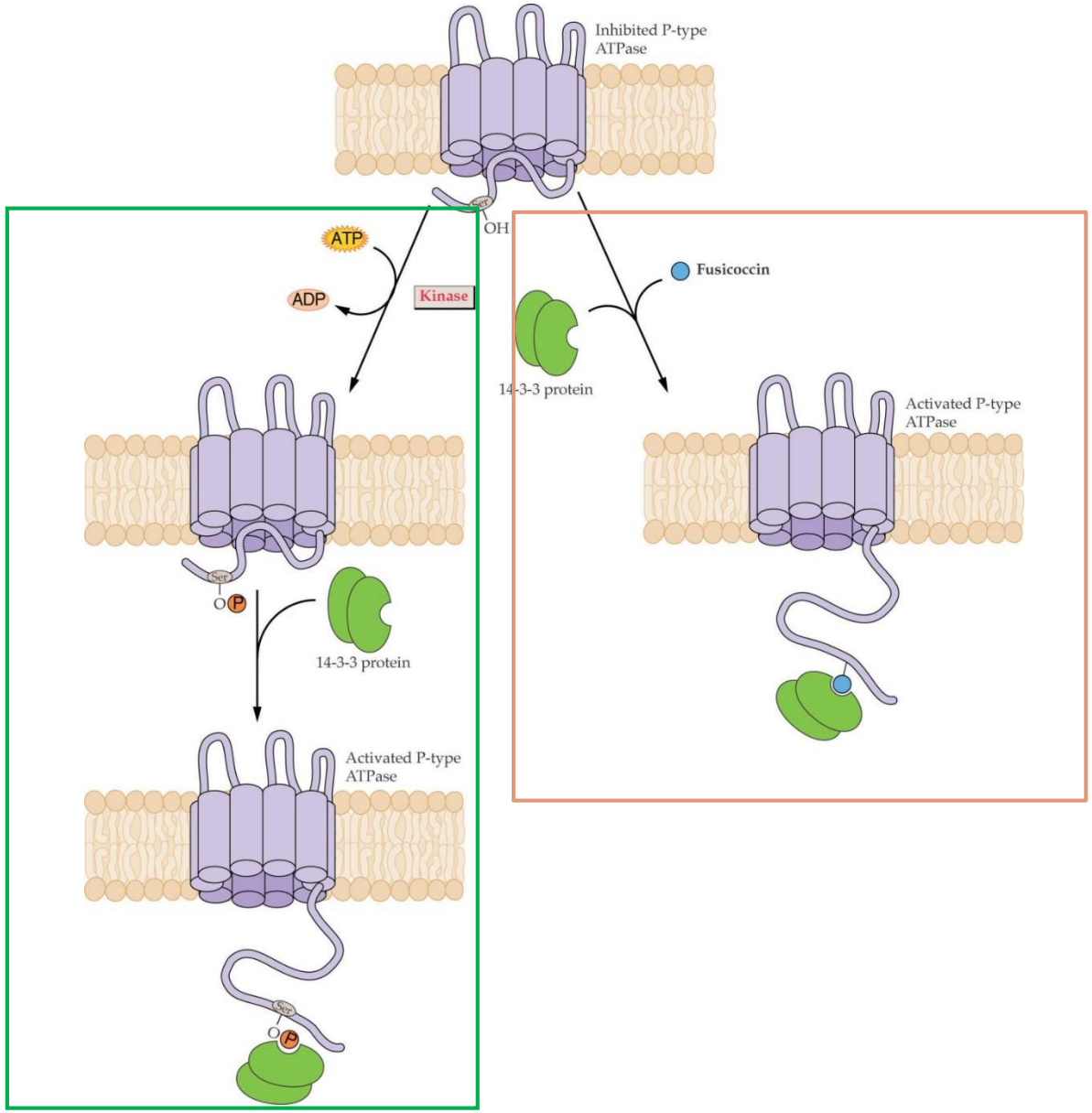


Meccanismo di azione della fusicoccina



La fusicoccina promuove il legame irreversibile
delle proteine 14-3-3 sul dominio C-terminale dell'H^+-ATPasi

Attivazione «normale»



Attivazione irreversibile ad opera della fusicoccina

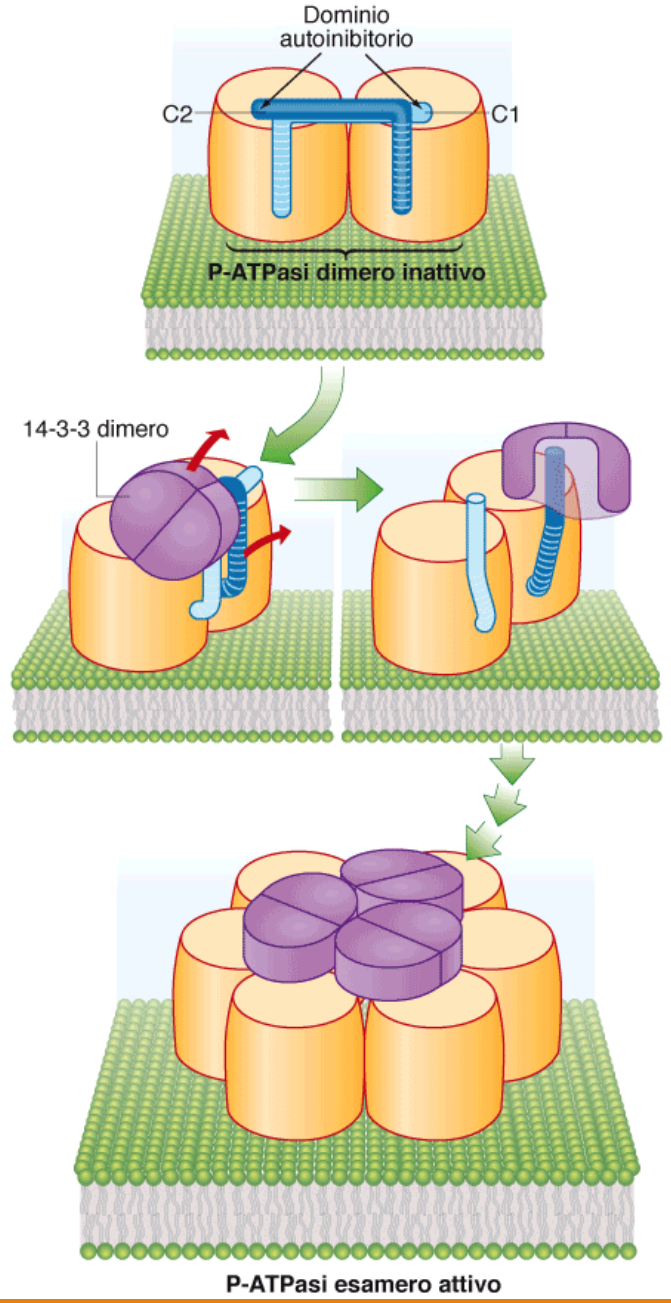
Attivazione della P-ATPasi tramite **conversione di un dimero inattivo in esamero attivo**:

1- fosforilazione del residuo di treonina (Thr947)

2- formazione di un complesso attivo tra la proteina attivante 14-3-3 e il dominio C-terminale

3- sequenziale associazione tra P-ATPasi e proteine 14-3-3 coinvolge altri dimeri:

esamero di P-ATPasi legato a 6 molecole di proteine 14-3-3-



La V-H^+ ATPasi del tonoplasto

Famiglia delle V –ATPasi, ubiquitaria in piante e animali

Massa molecolare > 600 kDa

Complesso proteico costituito da molte subunità, divise in due sottocomplessi

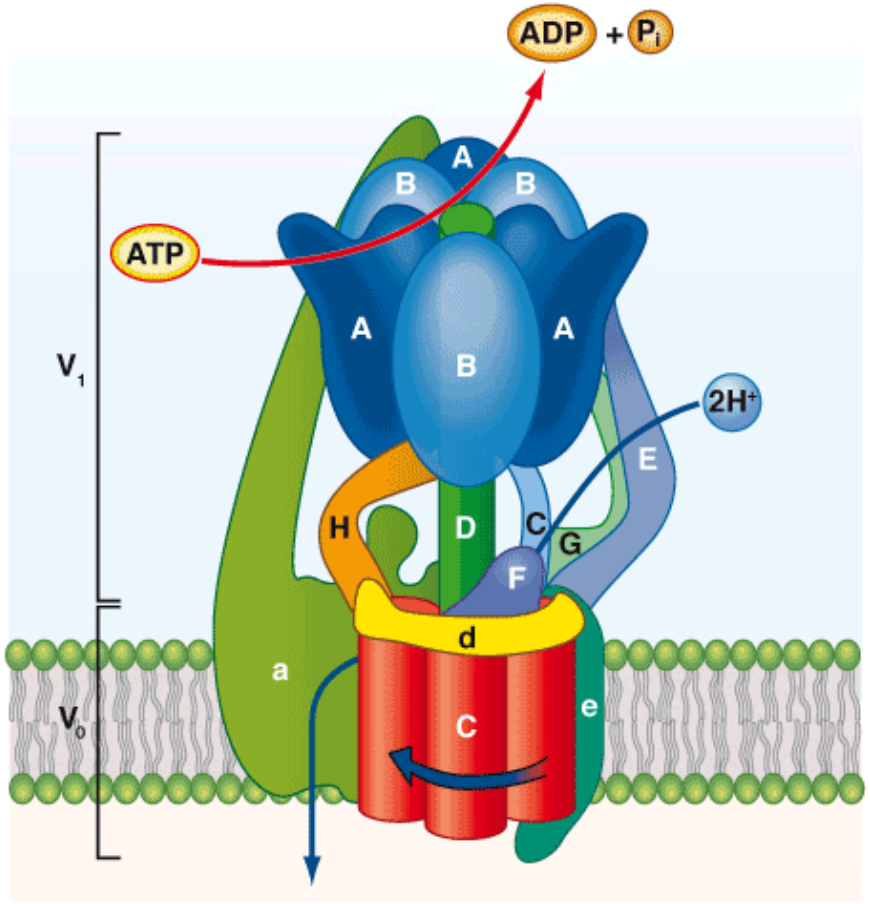
Stechiometria: 2 H^+ per 1 ATP

Pompa protoni all'interno del vacuolo

Importanza:

- Mantiene gradiente di protoni tra citosol e succo vacuolare
- Mantiene il potenziale di membrana trans-tonoplasto
- Mantiene basso il pH del succo vacuolare

V-H^+ ATPasi



Due sottocomplessi:

- Porzione V_1 (idrolisi dell'ATP)

«Testa» (esamero A_3B_3)

+ altre 6 subunità (C-H)

- Porzione V_0 (trasporto di H^+)

Anello c_6

(più altre sub-unità a, d, c', c'', e)

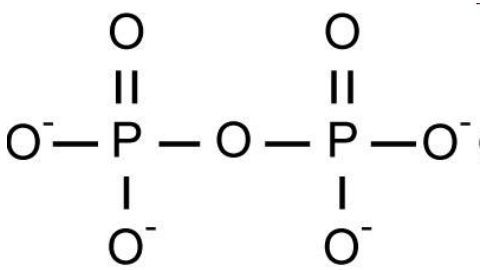
Le due porzioni sono collegate dalle sub-unità C, E, G, H che costituiscono l'asse periferico

Le sub-unità D ed F formano l'asse centrale

Idrolisi di ATP a livello di *A*, rotazione dell'asse centrale che spinge l'anello di subunità *c* a ruotare rispetto alla sub-unità *a*, promuovendo il movimento vettoriale dei protoni attraverso V_0.

Attività regolata da un meccanismo di ossidoriduzione che coinvolge residui di cisteina nelle subunità A ed E (inibizione dell'idrolisi di ATP tramite ossidazione di due gruppi tiolici a ponti disolfuro: 2HS- -> -S-S-)

H^+ PPasi



Pirofosfato: $P_2O_7^{4-}$

Indicate anche come V-PPasi

Ubiquitarie nelle piante superiori, presenti anche nelle alghe verdi, negli archeobatteri. Assenti in Animali e Funghi. In Arabidopsis 3 geni

Singolo polipeptide, massa molecolare: ca. 80 kDa

Stato funzionale: omodimero

Stechiometria: 1 H^+ per 1 PP_i (l'idrolisi di PP_i rilascia meno energia rispetto all'idrolisi di ATP)

16-17 domini transmembrana, 5 loops citosolici dove sono presenti i siti di legame e idrolisi di Mg^{2+} -PPi

Presente soprattutto nel tonoplasto (vacuolo), ma rilevate anche nel plasmalemma e nel Golgi

Regolazione dell'attività mediata da ossido-riduzione di due residui di cisteina

Sovraespressione di geni per V-PPasi in *Arabidopsis* aumenta la tolleranza allo stress salino e allo stress idrico, dovuta a potenziamento antiporto Na^+/H^+ e K^+/H^+ che sequestra ioni nel vacuolo e aumenta la capacità osmoregolatoria. + ruolo nell'organogenesi della pianta (coinvolta nel trasporto polare dell'auxina: sviluppo apparato radicale più esteso e robusto = maggiore tolleranza allo stress idrico).

Approccio biotecnologico

F-H^+ ATPasi (cloroplasto e mitocondrio) o ATP sintasi

Complessi enzimatici molto conservati:
Procarioti: plasmalemma
Eucarioti: tilacoidi del cloroplasto (CF_o-CF_1 ATP sintasi)
e creste mitocondriali (F_o-F_1 ATP sintasi)

Massa molecolare: circa 400 kDa

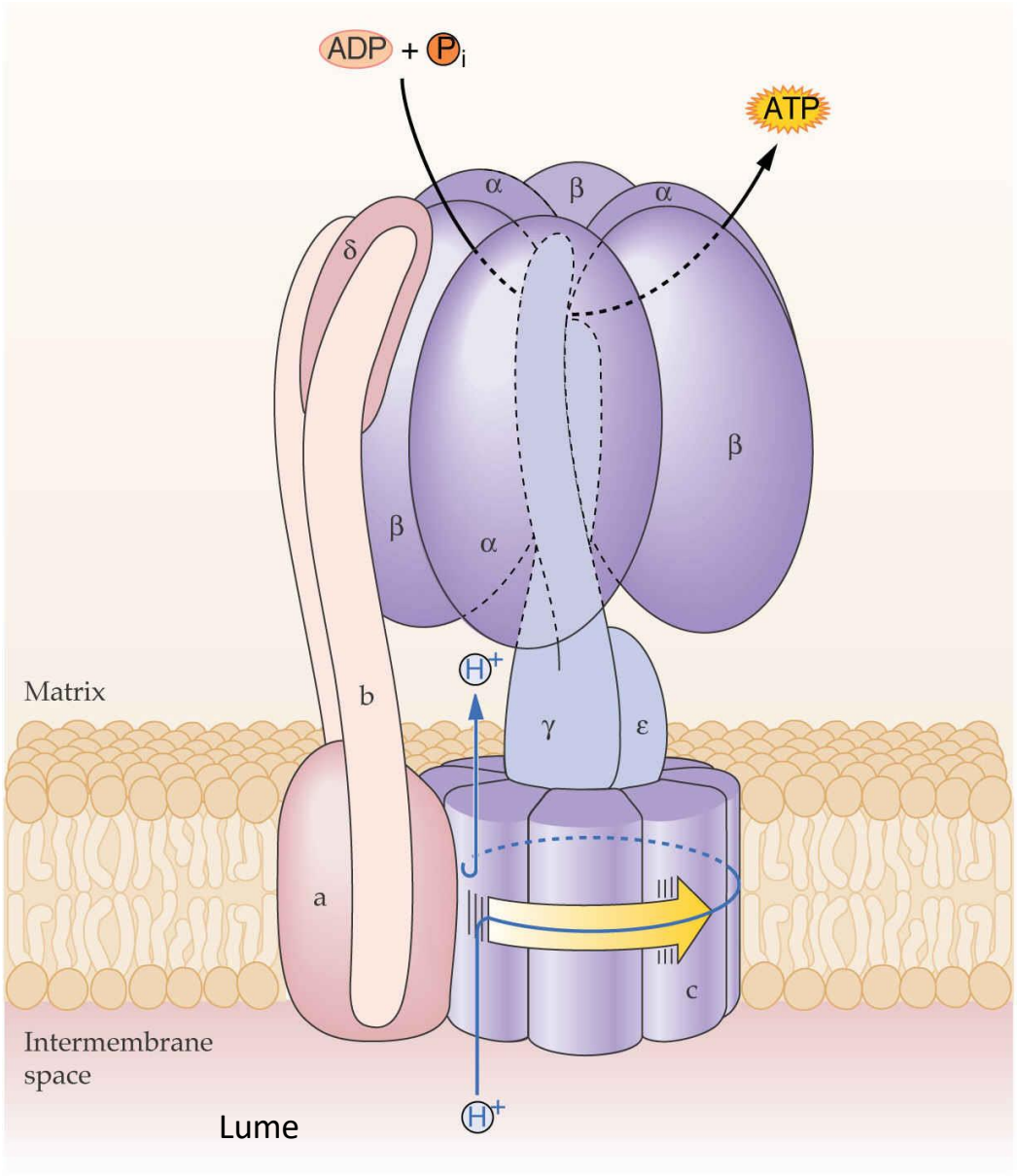
Complesso proteico costituito da molte sub-unità (simile a quello delle V- H^+ ATPasi)

Omodimeri nei mitocondri, concentrati nelle creste; monomeri nei cloroplasti

Stechiometria: ca. 4 H^+ per 1 ATP sintetizzato

Converte un gradiente di protoni in ATP

F-ATPasi (mitocondriale)

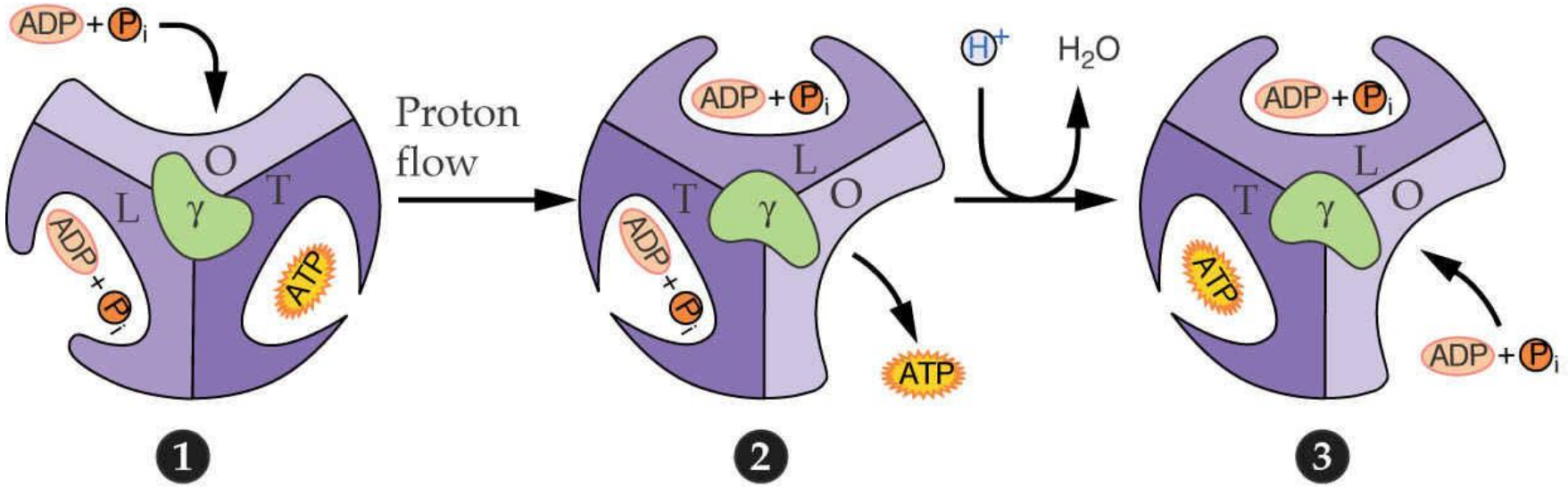


2 sottocomplessi:

F_1
α_3, β_3, γ, δ, ε

F_o
a, b, b', c_n

Schema di sintesi dell'ATP: modello di catalisi rotazionale



Stati catalitici dei tre siti attivi presenti nelle subunità β:
O (open): senza nucleotidi
L (loose): lega debolmente ADP e P
T (tight) : lega fortemente ADP e P per sintetizzare ATP

Ad ogni rotazione completa, sintesi di 3 ATP

12-14 protoni necessari per una rotazione completa (uno per ogni subunità c dell'anello)

Ca^{2+} ATPasi

Appartengono alla famiglia delle P-ATPasi

Nelle cellule vegetali sono presenti nel plasmalemma, tonoplasto, reticolo endoplasmatico, mitocondri, cloroplasti (involucro interno)

Massa molecolare: 110-130 kDa

Stechiometria: 1 Ca^{2+} per 1 ATP idrolizzato

Pompa Ca^{2+} da citosol verso parete, vacuolo, ER, mitocondri

[Ca^{2+}] nel citosol pari a circa 50-200 nM, nella parete o altri compartimenti pari a circa 2-5 mM (10.000 fino a 25.000 volte maggiore).

[Ca^{2+}] importante regolatore dell'attività cellulare:
- forma un sale insolubile con il fosfato
- è uno ione segnale in molti processi

Ca^{2+}-ATPasi

10 regioni transmembrana

Nelle piante, due classi di Ca^{2+} ·ATPasi, sulla base della capacità o meno di legarsi alla calmodulina:

Una classe di Ca^{2+} ·ATPasi (di tipo P) presenta un dominio N-terminale esteso: quando la calmodulina si lega a tale dominio, la pompa viene inibita (funzione autoinibitoria)

L'altra classe è di tipo ER (non lega con la calmodulina)

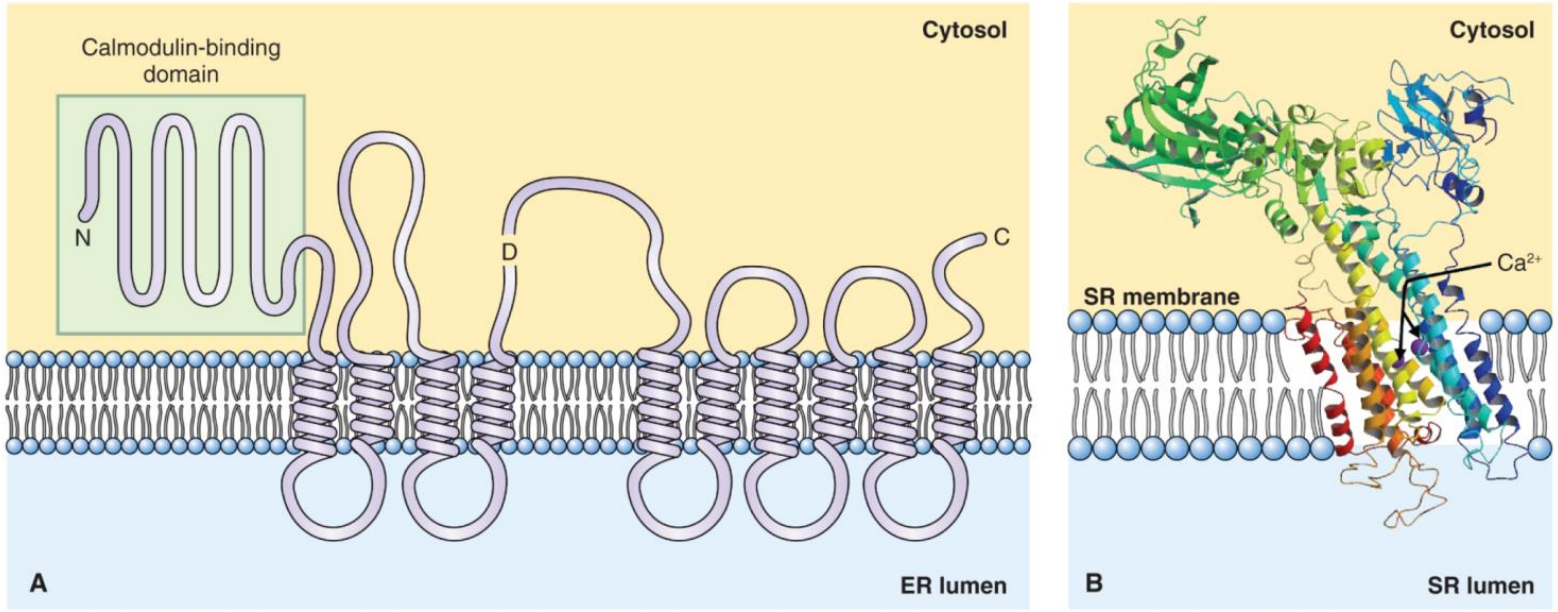


Figure 5.13

Configuration of membrane-associated Ca^{2+}-ATPase. (A) Membrane disposition of the vacuolar Ca^{2+}-ATPase showing ten transmembrane domains and an extended N-terminal calmodulin-binding domain. D, ATP-binding domain. (B) Ribbon diagram of the Ca^{2+}-ATPase based on X-ray crystallographic data, showing the ATP-hydrolyzing domain of a Ca^{2+} pump from an animal sarcoplasmic reticulum (SR; equivalent to the endoplasmic reticulum (ER)) and probable route of Ca^{2+} transport.

The Molecular Life of Plants, First Edition. Russell Jones, Howard Thomas, Helen Ougham and Susan Waaland. © 2012 John Wiley & Sons, Ltd.
Published 2012 by John Wiley & Sons, Ltd.

ABC ATPasi (ABC = ATP Binding Cassette)

Struttura: proteine oligomeriche costituite da sub-unità con domini idrofobici e domini periferici citoplasmatici che legano ATP

Presenza: in tutti gli organismi eucariotici, particolarmente abbondanti nelle piante (più di 120 geni in *Arabidopsis* e riso), dove sono presenti soprattutto nel plasmalemma e nel tonoplasto

Funzione: trasportano peptidi, zuccheri, lipidi, xenobiotici (detossificazione), prodotti secondari del metabolismo, alcuni ormoni (es. Auxina), in forma di composti semplici o coniugati del GLUTATIONE (Cisteina-Glutammato-Glicina) tramite glutatione transferasi

Trasportano molecole non-cariche (non sono pompe elettrogeniche

