

Comprende versione

ebook



N. Rascio

Elementi di Fisiologia Vegetale

III Edizione

S. Carfagna

S. Esposito

N. La Rocca

M. A. Lo Gullo

P. Trifilò

P. Trost

V. Vona



Accedi ai contenuti digitali

Espandi le tue risorse

un libro che **non pesa**
e si **adatta** alle dimensioni
del **tuo lettore!**



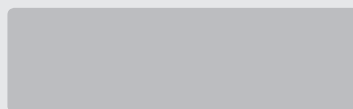
COLLEGATI AL SITO
EDISESUNIVERSITA.IT

ACCEDI AL
MATERIALE DIDATTICO

SEGUI LE
ISTRUZIONI

Utilizza il codice personale contenuto nel riquadro per registrarti al sito **edisesuniversita.it** e accedere ai contenuti digitali.

Scopri il tuo **codice personale** grattando delicatamente la superficie



Il volume NON può essere venduto, né restituito, se il codice personale risulta visibile.
L'**accesso ai contenuti digitali** sarà consentito **per 18 mesi**.

Per attivare i **servizi riservati**, collegati al sito **edisesuniversita.it** e segui queste semplici istruzioni

Se sei registrato al sito

- clicca su *Accedi al materiale didattico*
- inserisci email e password
- inserisci le ultime 4 cifre del codice ISBN, riportato in basso a destra sul retro di copertina
- inserisci il tuo **codice personale** per essere reindirizzato automaticamente all'area riservata

Se non sei già registrato al sito

- clicca su *Accedi al materiale didattico*
- registrati al sito o autenticali tramite facebook
- attendi l'email di conferma per perfezionare la registrazione
- torna sul sito **edisesuniversita.it** e segui la procedura già descritta per *utenti registrati*



I contenuti digitali sono accessibili dalla propria **area riservata** secondo la procedura indicata nel frontespizio.

Dalla sezione **materiali e servizi** della tua area riservata potrai accedere all'**Ebook**, ovvero la versione digitale del testo in formato epub, standard dinamico che organizza il flusso di testo in base al dispositivo sul quale viene visualizzato. Fruibile mediante l'applicazione gratuita BookShelf, consente una visualizzazione ottimale su lettori e-reader, tablet, smartphone, iphone, desktop, Android, Apple e Kindle Fire.

L'accesso ai contenuti digitali sarà consentito per **18 mesi**.

Elementi di Fisiologia Vegetale

N. Rascio - S. Carfagna - S. Esposito - N. La Rocca -
M. A. Lo Gullo - P. Trifilò - P. Trost - V. Vona

III edizione



Elementi di FISILOGIA VEGETALE - III Edizione
N. Rascio - S. Carfagna - S. Esposito - N. La Rocca
M.A. Lo Gullo - P. Trifilò - P. Trost - V. Vona
Copyright © 2021, EdiSES Edizioni S.r.l. – Napoli

9 8 7 6 5 4 3 2 1 0
2025 2024 2023 2022 2021

Le cifre sulla destra indicano il numero e l'anno dell'ultima ristampa effettuata

A norma di legge è vietata la riproduzione, anche parziale, del presente volume o di parte di esso con qualsiasi mezzo.

L'Editore

L'Editore ha effettuato quanto in suo potere per richiedere il permesso di riproduzione del materiale di cui non è titolare del copyright e resta comunque a disposizione di tutti gli eventuali aventi diritto.

Fotocomposizione:

Fotocomposizione TPM S.a.s. – Città di Castello (PG)

Fotoincisione e stampa:

Tipolitografia Petrucci S.r.l. – Via Venturelli, 7/B – 06012 Città di Castello (PG)

per conto della

EdiSES Edizioni S.r.l. – Piazza Dante Alighieri, 89 – Napoli

www.edisesuniversita.it **assistenza.edises.it**

ISBN 978-88-3623-0426

I curatori, l'editore e tutti coloro in qualche modo coinvolti nella preparazione o pubblicazione di quest'opera hanno posto il massimo impegno per garantire che le informazioni ivi contenute siano corrette, compatibilmente con le conoscenze disponibili al momento della stampa; essi, tuttavia, non possono essere ritenuti responsabili dei risultati dell'utilizzo di tali informazioni e restano a disposizione per integrare la citazione delle fonti, qualora incompleta o imprecisa.

Realizzare un libro è un'operazione complessa e, nonostante la cura e l'attenzione poste dagli autori e da tutti gli addetti coinvolti nella lavorazione dei testi, l'esperienza ci insegna che è praticamente impossibile pubblicare un volume privo di imprecisioni. Saremo grati ai lettori che vorranno inviarci le loro segnalazioni e/o suggerimenti migliorativi sulla piattaforma assistenza.edises.it

AUTORI

NICOLETTA RASCIO

Professore ordinario, Università degli Studi di Padova

SIMONA CARFAGNA

Professore associato, Università degli Studi di Napoli “Federico II”

SERGIO ESPOSITO

Professore ordinario, Università degli Studi di Napoli “Federico II”

NICOLETTA LA ROCCA

Professore associato, Università degli Studi di Padova

MARIA ASSUNTA LO GULLO

Professore ordinario, Università degli Studi di Messina

PATRIZIA TRIFILÒ

Professore associato, Università degli Studi di Messina

PAOLO TROST

Professore ordinario, Università degli Studi di Bologna

VINCENZA VONA

Professore ordinario, Università degli Studi di Napoli “Federico II”

Un particolare ringraziamento a

ANDREA NARDINI

Professore ordinario, Università degli Studi di Trieste (autore delle Schede 2.2 e 2.3)

FABIO RAIMONDO

Ricercatore universitario, Università degli Studi di Messina (autore della Scheda 2.1)

Prefazione

della terza edizione

L'idea di lavorare ad un testo di Fisiologia Vegetale derivò, verso il 2010, dalla considerazione che i testi allora disponibili per i nostri studenti universitari erano generalmente traduzioni italiane di trattati, piuttosto ponderosi, in lingua inglese. Ciò creava, tra la stesura originale e la disponibilità sul mercato, un *lag time* piuttosto lungo, che poteva giocare negativamente sull'attualità dell'informazione in una disciplina sostenuta da attività di ricerca in grado di fornire sempre nuove conoscenze sui meccanismi molecolari, biochimici, cellulari ed organismici alla base della funzionalità delle piante.

Da questa considerazione derivò l'iniziativa di fornire agli studenti un testo nuovo e più immediato, agile e di dimensioni adeguate all'ampiezza dei corsi di Fisiologia Vegetale dei nostri Atenei, scritto in lingua italiana da autori italiani. Aderimmo così al progetto mettendo a disposizione le nostre competenze scientifiche e le esperienze didattiche maturate nel campo della Fisiologia Vegetale nelle diverse sedi di appartenenza.

Il nostro lavoro si concretizzò nel testo di "Elementi di Fisiologia Vegetale" pubblicato nel 2012.

L'ampliamento delle conoscenze, derivate dalle nuove informazioni fornite dalle attività di ricerca in diversi campi della Fisiologia Vegetale, ci portò, negli anni successivi, a realizzare una seconda edizione, pubblicata nel 2017.

Le stesse motivazioni ci hanno spinto ad impegnarci, ancora una volta, per la realizzazione di una nuova stesura del testo, adeguandola alle attuali conoscenze.

Come per le due precedenti, anche per questa terza edizione del libro, ci siamo prefissi di fornire un'informazione il più possibile completa ed aggiornata degli argomenti trattati e di svilupparli, anche quando particolarmente complessi, attraverso un linguaggio semplice, chiaro e didatticamente efficace, arricchito anche da numerose figure esplicative. In diversi capitoli, inoltre, sono state aggiunte ulteriori schede di approfondimento riguardanti particolari aspetti delle tematiche affrontate che, se inseriti nel testo, avrebbero reso meno fluida e continua la trattazione.

Nella nuova edizione del libro è stata mantenuta la considerazione degli argomenti principali di Fisiologia Vegetale: la germinazione dei semi, il bilancio idrico della pianta, la nutrizione minerale, il metabolismo energetico fotosintetico e respiratorio, l'assimilazione del carbonio, dell'azoto e dello zolfo, le risposte di crescita e sviluppo delle piante ai segnali endogeni (fitoormoni) ed a quelli esogeni (luce), i movimenti delle piante e l'orientamento nello spazio.

È stato invece tralasciato il campo, estremamente ampio, del metabolismo secondario, per il quale si rimanda a testi più specifici di Biochimica Vegetale e di Ecofisiologia Vegetale, e sono stati affrontati solo marginalmente i complessi eventi genetici e molecolari della Biologia dello Sviluppo, che sono argomento di uno specifico volume di questa stessa Casa Editrice.

La nostra intenzione è stata quella di realizzare un testo nuovo, arricchito ed attuale, rivolto a studenti che abbiano già acquisito conoscenze di Botanica e di Biologia Cellulare delle piante. Il libro quindi è indicato per insegnamenti di Fisiologia Vegetale collocati nel secondo-terzo anno dei percorsi triennali, o nei successivi bienni magistrali dei Corsi di Laurea in Biologia, ma anche di tutti gli altri Corsi di Laurea che prevedano percorsi di tipo biologico, come Biologia Molecolare, Biotecnologie, Scienze Naturali ed Ambientali, Scienze Agrarie.

Gli Autori

INDICE GENERALE

Capitolo 1 La pianta e l'acqua 1

- 1.1 L'acqua e le sue proprietà chimico-fisiche 2
- 1.2 Il concetto di potenziale dell'acqua 3
- 1.3 Il contenuto di acqua degli organi vegetali e il suo potenziale utilizzo negli studi di ecofisiologia vegetale 5
- 1.4 Il suolo e l'acqua 6

Scheda 1.1 – La misura del potenziale dell'acqua e delle sue componenti: le applicazioni nel campo dell'ecofisiologia vegetale 11

Capitolo 2 Il bilancio idrico della pianta 17

- 2.1 L'assorbimento dell'acqua nella radice 18
- 2.2 La pressione radicale 20
- 2.3 Il trasporto xilematico 22
 - 2.3.1 Lo xilema 23
 - 2.3.2 La teoria della Tensione-Coesione (T-C) 26
 - 2.3.3 L'embolia xilematica 28
 - 2.3.4 La regolazione a breve termine del trasporto xilematico: effetto ionico e *refilling* xilematico 31
 - 2.3.5 La teoria del continuum suolo-pianta-atmosfera (SPAC) 35
- 2.4 La traspirazione 37
 - 2.4.1 Gli stomi: organizzazione, funzionalità e regolazione 40

Scheda 2.1 – Le aquaporine a cura di Fabio Raimondo 49

Scheda 2.2 – Le prove sperimentali a supporto della Teoria della Tensione-Coesione a cura di Andrea Nardini 53

Scheda 2.3 – Cambiamenti climatici, mortalità delle foreste e vulnerabilità all'embolia xilematica a cura di Andrea Nardini 56

Scheda 2.4 – La conduttanza idraulica fogliare e il suo impatto sulla produttività dell'intera pianta 59

Scheda 2.5 – Le piante della resurrezione 63

Capitolo 3 Il suolo, la radice e la nutrizione minerale 66

- 3.1 I nutrienti essenziali: macro e micronutrienti 67
- 3.2 Le carenze di nutrienti minerali 67
- 3.3 Il suolo e i nutrienti minerali 70
- 3.4 L'assorbimento dei nutrienti minerali 73
- 3.5 Il trasporto attraverso la membrana 74
 - 3.5.1 Le pompe e il trasporto attivo primario 74
 - 3.5.2 Il trasporto attraverso carrier e canali 75
- 3.6 L'acquisizione di nutrienti mediante l'acidificazione della rizosfera 82
- 3.7 Le radici esplorano il suolo 84
- 3.8 L'assorbimento di soluti da differenti zone della radice 86
- 3.9 L'assorbimento radiale di soluti e il trasporto allo xilema 87
- 3.10 Le micorrize 89
- 3.11 Le radici a grappolo 94

Scheda 3.1 – Le colture idroponiche 96

Scheda 3.2 – Le pompe protoniche 98

Scheda 3.3 – L'equazione di Nernst 103

Scheda 3.4 – Le piante iperaccumulatrici 104

Scheda 3.5 – Le micorrize: un'antica alleanza tra piante e funghi 107

Capitolo 4 La luce come risorsa energetica: le reazioni luminose della fotosintesi 110

- 4.1 I pigmenti fotosintetici 111
 - 4.1.1 Le clorofille 114

VIII Indice generale

4.1.2	I carotenoidi	117	5.1.2.	La regolazione del ciclo di Calvin-Benson	194
4.1.3	Le ficobiliproteine	119	5.2	I principali prodotti finali dell'organicaione fotosintetica del carbonio: amido e saccarosio	198
4.2	Il fotosistema	120	5.2.1	La biosintesi del saccarosio	200
4.3	La fotosintesi anossigenica e ossigenica	122	5.2.2	La biosintesi e l'architettura dei granuli d'amido	202
4.4	La membrana tilacoidale	122	5.2.3	I rapporti fisiologici tra cloroplasto e citosol: allocazione dei fotosintati	206
4.4.1	Il fotosistema II	124	5.2.4	Gli zuccheri come molecole segnale	209
4.4.2	Il complesso citocromico b_6f	132	5.3	La partizione dei fotosintati: organi <i>sink</i> e organi <i>source</i>	211
4.4.3	Il fotosistema I	134	5.4	Il rapporto tra organi <i>source</i> e organi <i>sink</i> mediato dal floema	212
4.4.4	La ferredossina e la ferredossina-NADP ⁺ riduttasi	138	5.4.1	Le modalità di caricamento e scaricamento del floema	216
4.4.5	Il complesso dell'ATP sintasi	139	5.4.2	La traslocazione floematica da <i>source</i> a <i>sink</i>	219
4.5	Il flusso lineare e il flusso ciclico di elettroni	141	5.5	La fotorespirazione	223
4.5.1	I percorsi del flusso ciclico di elettroni	142	5.5.1	La specificità della Rubisco e l'influenza ambientale sulla fotorespirazione	224
4.6	La fotoinibizione e la fotoprotezione del PSII	144	5.5.2	Il metabolismo fotorespiratorio	227
4.6.1	I meccanismi fotoprotettivi fogliari	145	5.6	I meccanismi di concentrazione della CO ₂ : le piante C ₄	231
4.6.2	Il <i>quenching</i> non fotochimico dell'energia luminosa nell'antenna esterna del PSII	145	5.6.1	Le varianti del metabolismo C ₄	235
4.6.3	I meccanismi di fotoprotezione del centro di reazione	149	5.6.2	La regolazione degli enzimi del metabolismo C ₄	239
4.6.4	Le transizioni di stato	150	5.6.3	Gli equilibri tra CO ₂ gassosa interna, CO ₂ disciolta e bicarbonato	240
4.6.5	Il ciclo di riparazione del PSII	154	5.7	I meccanismi di concentrazione della CO ₂ : le piante CAM	241
4.7	La fotoinibizione e la fotoprotezione del PSI	157	5.8	L'ecofisiologia della fotosintesi	246
4.7.1	Il flusso ciclico di elettroni nella fotoprotezione del PSI	157	5.8.1	La fotosintesi lorda e la fotosintesi netta	246
4.7.2	La clororespirazione	158	5.8.2	Le risposte fotosintetiche alla luce e alla CO ₂	246
4.7.3	La valvola a malato	159	Scheda 5.1	Le piante parassite	250
4.7.4	Il ciclo acqua-acqua	160	Scheda 5.2	La Rubisco: l'enzima più abbondante del pianeta	255
Scheda 4.1	– La fotosintesi non clorofilliana	164	Scheda 5.3	La gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi e la fosforibulochinasi: quando la regolazione del ciclo di Calvin-Benson diventa un fatto complesso	260
Scheda 4.2	– I tetrapirroli e le clorofille	167	Scheda 5.4	Il metabolismo C ₄ a cellula singola	264
Scheda 4.3	– La carotenogenesi e il ciclo della violaxantina	171			
Scheda 4.4	– I plastidi	175			
Scheda 4.5	– L'evoluzione della fotosintesi e degli organismi fotosintetici	181			
Capitolo 5					
Le reazioni fotosintetiche del carbonio	185				
5.1	Il ciclo di Calvin-Benson	187			
5.1.1	Le fasi di carbossilazione, riduzione e rigenerazione del ciclo di Calvin-Benson	189			

Scheda 5.5 – Il ciclo del carbonio, la produzione primaria e i cambiamenti globali	267
---	-----

Scheda 5.6 – Sicurezza alimentare e produttività primaria in agricoltura	272
---	-----

Capitolo 6 **Il metabolismo respiratorio** **278**

6.1 La degradazione dell'amido	279
6.1.1 La degradazione idrolitica dell'amido di riserva	282
6.1.2 La degradazione fosforolitica dell'amido di riserva	282
6.2 La degradazione dei fruttani	283
6.3 La degradazione del saccarosio	285
6.4 La glicolisi nelle cellule vegetali	285
6.5 La via ossidativa dei pentosi fosfati	293
6.5.1 La via ossidativa dei pentosi fosfati plastidiale	295
6.6 La respirazione mitocondriale	296
6.6.1 Il ciclo di Krebs	296
6.7 La regolazione delle vie respiratorie	301
6.8 La catena di trasporto degli elettroni nei mitocondri vegetali	303
6.8.1 Le peculiarità della catena di trasporto degli elettroni nei mitocondri vegetali	310
6.8.2 La via dell'ossidasi alternativa o via cianuro-resistente	310
6.8.3 La proteina disaccoppiante della membrana mitocondriale interna	313
6.9 Le fermentazioni	313
6.10 La demolizione delle riserve lipidiche dei semi	316
Scheda 6.1 – L'ATP sintasi mitocondriale	321
Scheda 6.2 – L'autofagia nelle piante	324

Capitolo 7 **L'assimilazione dell'azoto e dello zolfo** **329**

7.1 L'azoto	330
7.1.1 L'assorbimento di azoto dal suolo	330
7.1.2 L'assimilazione dell'azoto nella pianta	332

7.1.3 L'eterotrofia per l'azoto	338
7.1.4 Il ciclo dell'azoto	339
7.1.5 La fissazione biologica dell'azoto	342
7.2 Lo zolfo	352
7.2.1 Il ciclo biogeochimico dello zolfo	352
7.2.2 L'assorbimento del solfato nelle piante	353
7.2.3 La riduzione assimilativa del solfato	354
7.2.4 L'organizzazione del solfuro	357
7.2.5 La solfatazione	360

Scheda 7.1 – Gli enzimi della riduzione del nitrato ad ammonio	362
--	-----

Scheda 7.2 – Le piante carnivore	367
---	-----

Scheda 7.3 – Ulteriori percorsi del ciclo biogeochimico dell'azoto	372
--	-----

Scheda 7.4 – La nitrogenasi	374
------------------------------------	-----

Capitolo 8 **Gli ormoni nella crescita e nello sviluppo della pianta** **376**

8.1 L'auxina	378
8.1.1 Le auxine naturali e le auxine sintetiche	378
8.1.2 I siti di produzione e le vie biosintetiche dell'IAA	379
8.1.3 Il metabolismo dell'IAA	380
8.1.4 Il trasporto dell'auxina	381
8.1.5 La recezione e la trasduzione del segnale dell'auxina	386
8.1.6 I ruoli biologici dell'auxina	389
8.1.7 Gli usi commerciali di auxine sintetiche	395
8.2 Le gibberelline	395
8.2.1 La biosintesi e il metabolismo delle gibberelline	397
8.2.2 I siti di produzione e la traslocazione delle GA	397
8.2.3 La recezione e la trasduzione del segnale delle gibberelline	399
8.2.4 I ruoli biologici delle gibberelline	401
8.2.5 Gli usi commerciali di GA e di ritardanti di crescita	406

X Indice generale

8.3	Le citochinine	407
8.3.1	Le citochinine naturali e le citochinine sintetiche	407
8.3.2	I siti di produzione e le vie biosintetiche delle citochinine	409
8.3.3	Il metabolismo delle citochinine	411
8.3.4	Il trasporto delle citochinine	413
8.3.5	La recezione e la trasduzione del segnale delle citochinine	413
8.3.6	I ruoli biologici delle citochinine	415
8.3.7	Gli usi commerciali di citochinine	421
8.4	L'acido abscissico	421
8.4.1	I siti di produzione e le vie biosintetiche dell'acido abscissico	422
8.4.2	Il metabolismo dell'ABA	423
8.4.3	Il trasporto dell'ABA	424
8.4.4	La recezione e la trasduzione del segnale dell'acido abscissico	425
8.4.5	I ruoli biologici dell'ABA	428
8.4.6	L'uso commerciale dell'ABA	435
8.5	L'etilene	436
8.5.1	I siti di produzione, la biosintesi e il metabolismo dell'etilene	436
8.5.2	Il trasporto dell'etilene	439
8.5.3	La recezione e la trasduzione del segnale dell'etilene	439
8.5.4	I ruoli biologici dell'etilene	442
8.5.5	Gli usi commerciali dell'etilene e dei suoi inibitori	446
8.6	I brassinosteroidi	447
8.6.1	I siti di produzione, la biosintesi e il metabolismo dei brassinosteroidi	447
8.6.2	La traslocazione dei brassinosteroidi	449
8.6.3	La recezione e la trasduzione del segnale dei brassinosteroidi	449
8.6.4	I ruoli biologici dei brassinosteroidi	452
8.6.5	L'uso commerciale di brassinosteroidi	454
8.7	Gli strigolattoni	454
8.7.1	Gli strigolattoni naturali e gli strigolattoni sintetici	455
8.7.2	La via biosintetica degli strigolattoni	456
8.7.3	I siti di produzione e la traslocazione degli strigolattoni	458
8.7.4	La recezione e la trasduzione del segnale degli strigolattoni	458
8.7.5	I ruoli biologici degli strigolattoni	461
8.7.6	L'uso di strigolattoni sintetici nella lotta alle piante parassite	464
Scheda 8.1 – Le vie di trasduzione del segnale		466
Scheda 8.2 – I sistemi ubiquitina/proteasoma 26S e ubiquitina/vacuolo nella demolizione delle proteine		471
Capitolo 9 La luce come segnale ambientale: fotorecettori e fotomorfogenesi 477		
9.1	I fotorecettori della luce rossa: i fitocromi	481
9.1.1	Le caratteristiche molecolari del fitocromo	482
9.1.2	La famiglia dei fitocromi	484
9.1.3	Le risposte delle piante a diverse quantità di luce rossa	484
9.1.4	L'attivazione del fitocromo e la trasduzione del segnale della luce rossa	486
9.1.5	La sindrome di evitazone dell'ombra	492
9.1.6	L'induzione fotoperiodica della fioritura	496
9.2	I fotorecettori della luce UV-A/blu	500
9.2.1	I criptocromi	500
9.2.2	Le fototropine	506
9.2.3	La famiglia di fotorecettori Zeitlupe	514
9.3	Il fotorecettore della luce UV-B	515
9.3.1	L'attivazione dell'UVR8 e la trasduzione del segnale della luce UV-B	516
9.3.2	Gli effetti della luce UV-B bioattiva	518
9.4	La luce verde nelle segnalazioni morfogenetiche	518
Scheda 9.1 – L'orologio biologico		520
Scheda 9.2 – I fotorecettori nella termomorfogenesi		526

Capitolo 10 I semi e la germinazione

528

10.1	Lo sviluppo del seme	530
10.2	La vitalità del seme	530
10.3	I tipi di seme	531
10.4	Le riserve dei semi	532
10.4.1	Le riserve glucidiche	535
10.4.2	Le riserve proteiche	537
10.4.3	Le riserve lipidiche	539
10.5	La dormienza dei semi	542
10.5.1	La modulazione della dormienza: il ruolo ormonale	544
10.5.2	La modulazione della dormienza: i fattori ambientali	545
10.6	La germinazione	547
10.6.1	L'idratazione	547
10.6.2	Gli eventi biochimici	549
10.6.3	La sintesi di proteine ed acidi nucleici	550
10.7	L'utilizzo delle riserve	550
10.7.1	La mobilitazione dei carboidrati	550
10.7.2	La mobilitazione delle proteine	552
10.7.3	La mobilitazione dei lipidi	553
10.8	Le modalità di crescita della plantula	554

Scheda 10.1	– La regolazione della maturazione del seme	557
Scheda 10.2	– La conservazione dei semi	558
Scheda 10.3	– La biosintesi degli acidi grassi nei plastidi	559
Scheda 10.4	– Gli acidi grassi insoliti dei triacilgliceroli dei semi	562

Capitolo 11 L'orientamento delle piante nello spazio

564

11.1	I tropismi	565
11.1.1	Il fototropismo	566
11.1.2	L'eliotropismo	570
11.1.3	Il gravitropismo	573
11.1.4	L'idrotropismo della radice	579
11.1.5	Il tigmotropismo	581
11.2	Le nastie	583
11.2.1	La termonastia	583
11.2.2	La nictinastia	584
11.2.3	La tigonastia e la sismonastia	589
11.2.4	L'idronastia	592
11.3	Le nutazioni	594

Scheda 11.1	– L'orologio dei fiori di Linneo	596
--------------------	----------------------------------	-----

Indice analitico

597



Capitolo 5

Paolo Trost

LE REAZIONI FOTOSINTETICHE DEL CARBONIO

- ▲ 5.1 Il ciclo di Calvin-Benson
- ▲ 5.2 I principali prodotti finali dell'organizzazione fotosintetica del carbonio: amido e saccarosio
- ▲ 5.3 La partizione dei fotosintati: organi *sink* e organi *source*
- ▲ 5.4 Il rapporto tra organi *source* e organi *sink* mediato dal floema
- ▲ 5.5 La fotorespirazione
- ▲ 5.6 I meccanismi di concentrazione della CO_2 : le piante C_4
- ▲ 5.7 I meccanismi di concentrazione della CO_2 : le piante CAM
- ▲ 5.8 L'ecofisiologia della fotosintesi



SCHEDA

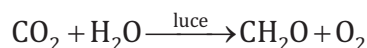
- 5.1 Le piante parassite
- 5.2 La Rubisco: l'enzima più abbondante del pianeta
- 5.3 La gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi e la fosforibulochinasi: quando la regolazione del ciclo di Calvin-Benson diventa un fatto complesso
- 5.4 Il metabolismo C_4 a cellula singola
- 5.5 Il ciclo del carbonio, la produzione primaria e i cambiamenti globali
- 5.6 Sicurezza alimentare e produttività primaria in agricoltura

Premessa

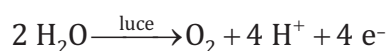
Le piante sono organismi fotoautotrofi, come tali possono vivere e crescere in totale assenza di qualunque fonte di sostanza organica, assorbendo dall'ambiente esclusivamente ioni e semplici molecole inorganiche. La biosintesi di molecole organiche, a partire da precursori inorganici (organizzazione), è un processo energeticamente dispendioso che gli organismi fotoautotrofi compiono utilizzando la luce solare come fonte energetica primaria. Durante la fase luminosa della fotosintesi, l'energia della luce assorbita dai fotosistemi è convertita in energia biochimica sotto forma di molecole di ATP e NADPH, sufficienti a sostenere l'organizzazione del carbonio (FIGURA 5.1).

La fotosintesi può essere rappresentata da una semplice equazione in cui l'energia della luce viene utilizzata per convertire anidride carbonica (CO_2) e acqua in zuccheri (CH_2O)¹. L'ossi-

geno, che si libera con la fotolisi dell'acqua, può essere inteso come un prodotto secondario della reazione di organizzazione del carbonio:



La semplicità di questa equazione non deve tuttavia trarre in inganno. Il processo fotosintetico è costituito da due fasi diverse, la fase luminosa (Capitolo 4) e la fase metabolica (questo Capitolo), e l'equazione appena descritta è perciò la somma di due equazioni distinte. La prima descrive la fotolisi dell'acqua:



mentre la seconda descrive l'organizzazione dell'anidride carbonica:

bruta dei carboidrati monosaccaridi è più precisamente $(\text{CH}_2\text{O})_n$ con n uguale come minimo a 3 (ad esempio gliceraldeide). Inoltre, sono carboidrati (e hanno formule leggermente diverse) anche i disaccaridi come il saccarosio e i polimeri di grado maggiore come l'amido e la cellulosa.

¹ Utilizziamo l'espressione semplificata CH_2O per rappresentare i carboidrati ricordando però che la formula

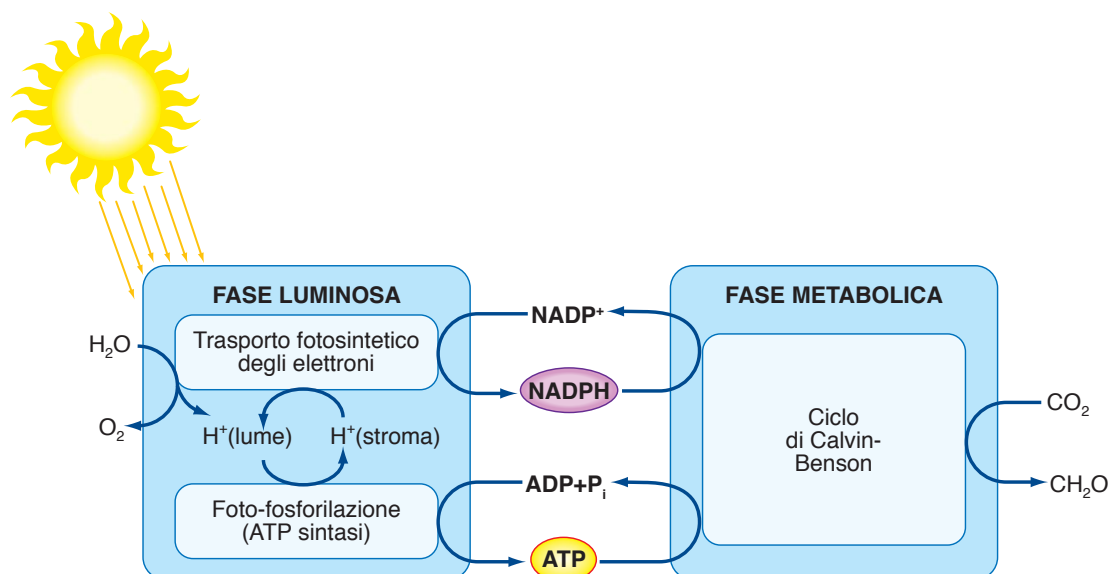
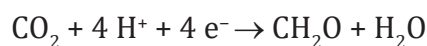


FIGURA 5.1 Rapporto tra fase luminosa e fase metabolica della fotosintesi. Il NADPH e l'ATP prodotti nei cloroplasti alla luce dai complessi della fase luminosa sono consumati dal ciclo di Calvin-Benson. In molte condizioni si misura un rapporto di circa 1 a 1 tra l' O_2 prodotto (dalla fotolisi dell'acqua) e la CO_2 consumata (dal ciclo di Calvin-Benson), tale da giustificare la classica equazione generale della fotosintesi: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$, dove per CH_2O si intende un'unità carboniosa di un carboidrato. Si noti però che la sintesi dei carboidrati non passa attraverso una reazione diretta tra CO_2 e H_2O .



Sommando le due equazioni parziali si ottiene l'equazione generale della fotosintesi che, nella sua semplicità, sembra suggerire che l'organicazione della CO_2 consista in un legame con l' H_2O , ma in effetti non è così. L'equazione generale della fotosintesi rappresenta l'integrazione della fase luminosa e della fase metabolica in un singolo processo fisiologico.

Naturalmente le piante non sono fatte di soli carboidrati (CH_2O). Molte molecole organiche contengono atomi di azoto (ad esempio proteine, acidi nucleici, clorofille) e zolfo (alcuni aminoacidi, glutazione, solfolipidi). Anche questi elementi sono assorbiti dalle piante come ioni inorganici (NO_3^- , SO_4^{2-}) e devono poi essere organicati con processi energeticamente dispendiosi. Inoltre, tutte le attività biosintetiche, così come l'assorbimento delle sostanze minerali, la traslocazione a lunga distanza dei prodotti della fotosintesi, l'adattamento alle condizioni di stress e in generale tutti gli aspetti della crescita e dello sviluppo delle piante sono processi che richiedono energia che deriva, in ultima analisi, dalla luce.

I carboidrati, che le piante sintetizzano con la fotosintesi, sono in gran parte utilizzati come carburante per alimentare la respirazione, e quindi convertiti in ATP restituendo all'ambiente il carbonio nella sua forma inorganica (CO_2) di minor pregio energetico. L'ATP così prodotto serve al mantenimento e alla crescita delle piante. Nel corso di un'intera giornata (cioè di un ciclo giorno-notte), solo una porzione limitata del carbonio organicato dalla fotosintesi si salverà dalla "combustione" respiratoria, e andrà a formare nuova sostanza organica dando origine a crescita netta della pianta.

In questo capitolo verrà trattata l'organicazione fotosintetica del carbonio e i metabolismi ad essa strettamente correlati, quali la fotorespirazione, la biosintesi dei principali carboidrati di riserva (amido e saccarosio) e i processi di concentrazione della CO_2 in alcuni gruppi di piante terrestri (C_4 e CAM). In tutti gli organismi a fotosintesi ossigenica, dai cia-

nobatteri alle piante superiori, l'organicazione fotosintetica della CO_2 avviene sostanzialmente allo stesso modo, attraverso il ciclo di riduzione fotosintetica del carbonio comunemente noto come ciclo di Calvin-Benson. Bisogna però ricordare che in natura esistono almeno cinque ulteriori cicli metabolici adatti alla fissazione della CO_2 . Questi cicli sono stati osservati in batteri e archeobatteri e sono oggetto di studio anche per futuristiche applicazioni biotecnologiche. I solfobatteri verdi, ad esempio, svolgono fotosintesi anossigenica e fissano la CO_2 con un ciclo riduttivo degli acidi tricarbossilici, che procede in senso inverso rispetto alla versione ossidativa dello stesso ciclo tipica dei mitocondri, vegetali e non (Capitolo 6).

Infine, ricordiamo che non tutte le piante hanno mantenuto un'attività fotosintetica come quella che descriveremo in questo capitolo. Alcune piante sono completamente o quasi completamente eterotrofe in quanto vivono da parassite di altre piante, traendo in questo modo beneficio dalla fotosintesi condotta da altri organismi, anziché dalla propria. Naturalmente si tratta di piante evolute da progenitori fotoautotrofi e quindi, per così dire, organismi eterotrofi di ritorno. Tra le parassite ci sono anche specie che arrecano gravi danni all'agricoltura, come quelle appartenenti ai generi *Cuscuta*, *Striga* e *Orobanche* che attaccano coltivazioni di notevole interesse economico ed alimentare. Alle piante parassite è dedicata la

SCHEDA 5.1.

5.1 Il ciclo di Calvin-Benson

L'organicazione del carbonio che avviene nel **ciclo di Calvin-Benson** consiste nell'incorporazione di una molecola di CO_2 all'interno di un acido organico fosforilato (**acido 3-fosfoglicerico** o **3-fosfoglicerato**, 3PGA). Nonostante questa reazione sia catalizzata da un singolo enzima (**Rubisco**), l'intero ciclo di Calvin-Benson è un metabolismo complesso che coinvolge ulteriori dieci enzimi che catalizzano la conversione dell'acido organico

3PGA nello zucchero **gliceraldeide-3-fosfato (G3P)**, e la successiva rigenerazione del substrato della Rubisco stessa (**ribulosio 1,5-bisfosfato, RuBP**). Gli undici enzimi del ciclo di Calvin-Benson sono tutti presenti in forma solubile nello stroma dei cloroplasti, ma le reazioni del ciclo non sono undici bensì tredici perché due enzimi (transchetolasi e aldolasi) catalizzano due diverse reazioni ciascuno.

Per una più facile comprensione, il ciclo di Calvin-Benson può essere suddiviso in tre fasi:

- una **fase di carbossilazione**, che coinvolge la sola Rubisco;
- una **fase di riduzione** in cui l'acido organico prodotto dalla Rubisco (3PGA) è ridotto ad un semplice zucchero trioso (G3P);
- e una **fase di rigenerazione** in cui il trioso G3P è utilizzato per riformare il substrato della fase di carbossilazione (RuBP) (FIGURA 5.2).

L'accettore primario della CO_2 , ovvero il substrato della Rubisco, è uno zucchero bisfosfori-

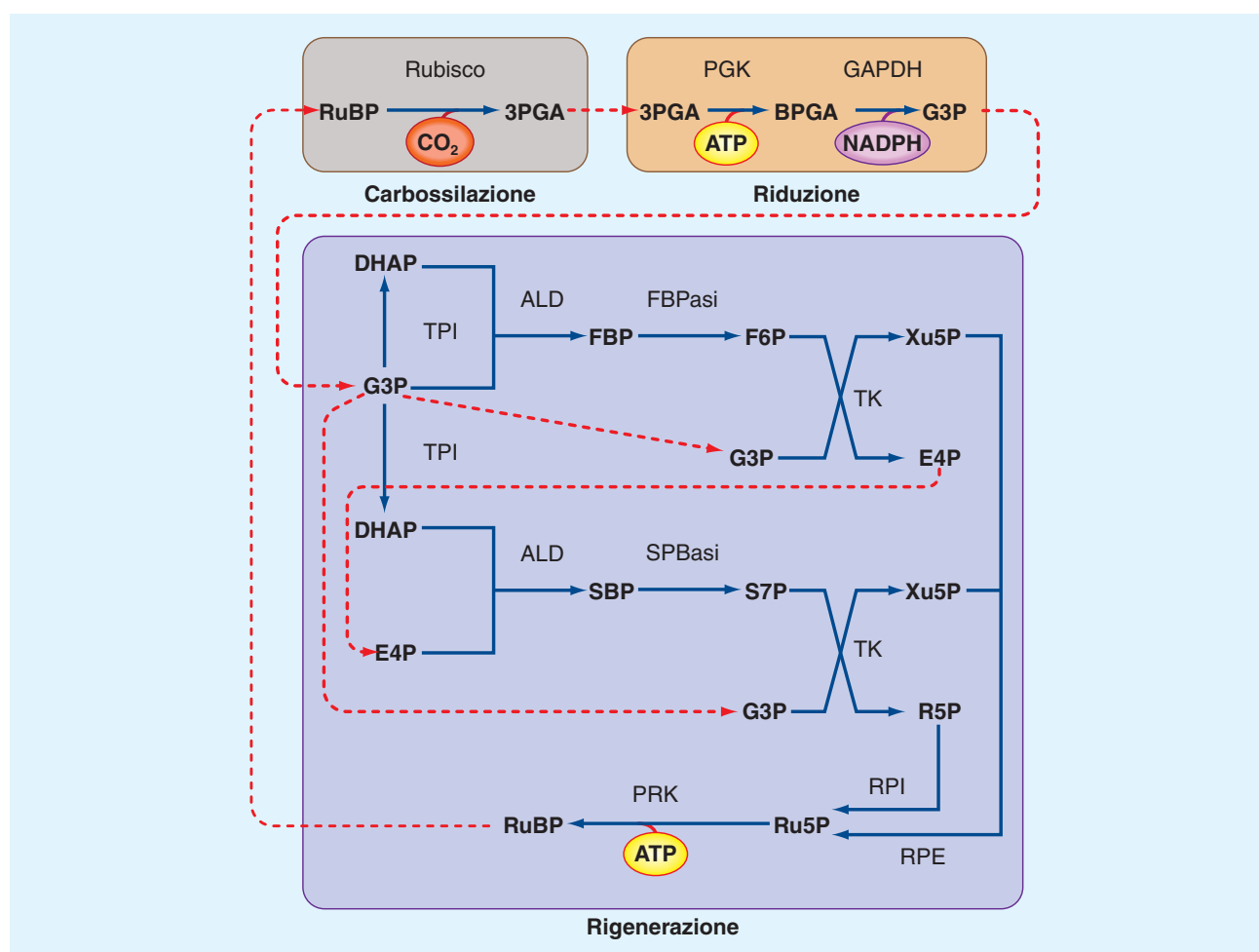


FIGURA 5.2 Il ciclo di Calvin-Benson comprende le fasi di carbossilazione, riduzione e rigenerazione. Si noti che la fase di rigenerazione comprende due blocchi di reazioni molto simili catalizzate dalla sequenza di enzimi TPI, ALD, FBPasi o SBPasi, TK. (RuBP = ribulosio 1,5-bisfosfato, 3PGA = 3-fosfoglicerato, BPGA = 1,3-bisfosfoglicerato, G3P = gliceraldeide 3-fosfato, DHAP = diidrossiacetone-fosfato, FBP = fruttosio 1,6-bisfosfato, F6P = fruttosio 6-fosfato, Xu5P = xilulosio 5-fosfato, E4P = eritrosio 4-fosfato, SBP = sedoeptulosio 1,7-bisfosfato, S7P = sedoeptulosio 7-fosfato, R5P = ribosio 5-fosfato, Ru5P = ribulosio 5-fosfato. Rubisco = ribulosio 1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi, PGK = 3-fosfoglicerato chinasi, GAPDH = gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi, TPI = trioso fosfato isomerasi, ALD = aldolasi, FBPasi = fruttosio 1,6-bisfosfato fosfatasi, TK = transchetolasi, SBPasi = sedoeptulosio 1,7-bisfosfato fosfatasi, RPE = ribosio fosfato epimerasi, RPI = ribosio fosfato isomerasi, PRK = fosforibulochinasi).

lato, chetoso, a 5 atomi di carbonio (RuBP). Il prodotto stabile della reazione di carbossilazione è invece un acido fosforilato a 3 atomi di carbonio (3PGA), di cui se ne producono 2 molecole per ogni ciclo carbossilativo della Rubisco ($C_5 + C_1 = 2 \times C_3$). La conversione del 3-fosfoglicerato in gliceraldeide-3P è catalizzata da due enzimi in serie e comporta la spesa di una molecola di ATP e una di NADPH per ridurre il carbossile dell'acido 3PGA nel gruppo aldeidico che caratterizza lo zucchero G3P. La rigenerazione del ribulosio bisfosfato a partire dalla G3P è un processo complicato (8 enzimi, 10 reazioni) anche se poco dispendioso. Una sola molecola di ATP viene consumata nell'ultima reazione di questa fase del ciclo per attaccare un secondo gruppo fosfato allo zucchero pentoso fosforilato **ribulosio 5-fosfato (Ru5P)**, convertendolo in questo modo in RuBP. Come vedremo, nell'apparente complessità della sequenza di reazioni che portano alla rigenerazione del RuBP vi è una logica piuttosto semplice (Figura 5.2).

In condizioni stazionarie, cioè in condizioni ideali in cui l'attività fotosintetica di una pianta è adattata a livelli costanti di luminosità, disponibilità idrica e di nutrienti, il ciclo di Calvin-Benson procede ad un ritmo costante. In queste condizioni ideali, tutti gli intermedi del ciclo di Calvin-Benson si assestano su livelli costanti e tutto il carbonio, che entra nel ciclo sotto forma di CO_2 , esce dal ciclo come prodotto netto sotto forma di carbonio organico. In particolare, il carbonio può uscire dal ciclo in forma di triosi fosfati, come la G3P o il diidrossiacetone fosfato (**DHAP**), che vengono esportati dal cloroplasto al citosol per la biosintesi del saccarosio o per la respirazione, o come esosi fosfati (ad esempio **fruttosio 6-fosfato, F6P**) utilizzati per la biosintesi dell'amido all'interno dell'organello stesso.

▲ 5.1.1 Le fasi di carbossilazione, riduzione e rigenerazione del ciclo di Calvin-Benson

La **fase di carbossilazione** del ciclo di Calvin-Benson è catalizzata dall'enzima Rubisco,

un acronimo che sta per **ribulosio 1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi** (**SCHEDA 5.2**). La doppia dicitura carbossilasi/ossigenasi ci ricorda che la Rubisco può utilizzare alternativamente anidride carbonica o ossigeno come substrato. Nel primo caso l'enzima svolge un ruolo fotosintetico e contribuisce alla crescita della pianta, nel secondo innesca un metabolismo accessorio che prende il nome di fotorespirazione e rappresenta un ostacolo alla crescita. Il rapporto tra **fotosintesi** e **fotorespirazione** è un aspetto importante della fisiologia delle piante.

La reazione catalizzata dalla Rubisco prevede diversi passaggi. In primo luogo, lo zucchero chetoso **RuBP** (il C-2 è un chetone), dopo essersi legato alla proteina, si equilibra spontaneamente con la sua **forma enediolica** [doppio legame (*ene*) tra i carboni C-2 e C-3 che portano due gruppi alcolici, di cui uno deprotonato, per questo *enediolato*]. A questo punto una molecola di CO_2 può formare un legame C-C con il C-2 del RuBP-enediolato. Si forma così un intermedio ramificato a 6 atomi di carbonio (**CKABP, 2-carbossi, 3-keto arabinolo 1,5-bisfosfato**) in cui il C-2, già legato ad un gruppo alcolico, è ora legato anche ad un gruppo carbossilico che deriva dalla CO_2 , mentre il C-3 è ossidato a chetone (C=O anziché HCOH) e il legame tra C-2 e C-3 ridiventa singolo. L'intermedio CKABP subisce una idratazione (aggiunta di una molecola d'acqua) che porta alla scissione del legame tra C-2 e C-3 per dare origine a due molecole di **acido 3-fosfoglicerico (3PGA)** (**FIGURA 5.3**). Si noti che la reazione della Rubisco non consuma direttamente energia.

Come anticipato, la selettività della Rubisco verso il substrato non è completa. Infatti, l'ossigeno molecolare (O_2) può attaccare il C-2 del RuBP-enediolato al posto della CO_2 dando origine ad un intermedio ossigenato (**idroperossido**) che si scinde spontaneamente in 3-PGA e in **2-fosfoglicolato (2PG)**, che naturalmente ha solo due e non tre atomi di carbonio (Figura 5.3). Il 2-fosfoglicolato è un intermedio non comune con effetti tossici sul metabolismo. Una via metabolica dedica-

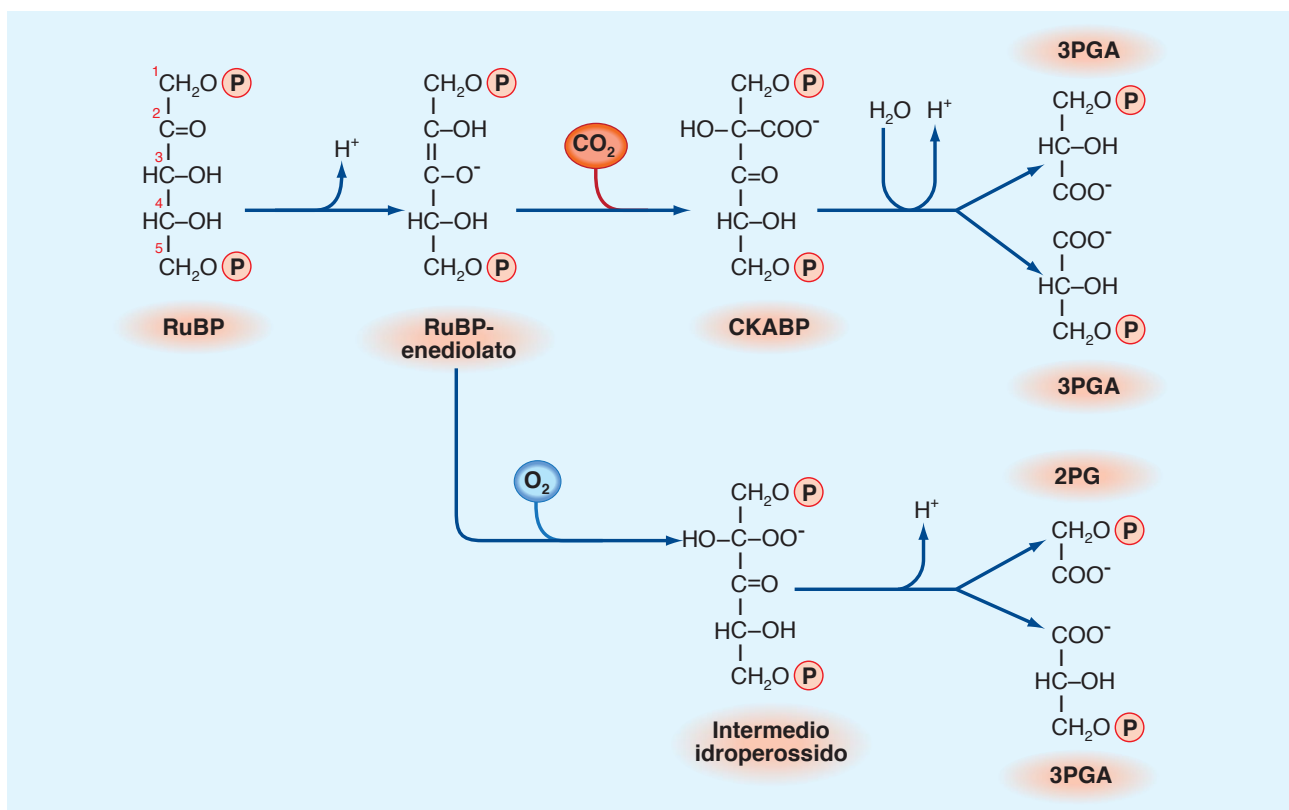


FIGURA 5.3 Reazioni alternative di carbossilazione e ossigenazione catalizzate dalla Rubisco. La forma del ribulosio 1,5-bisfosfato che può essere carbossilata o ossigenata è l'enediolato (doppio legame tra C-2 e C-3). Il primo prodotto della carbossilazione è il 2-carbossi-3-cheto-arabinitolo 1,5-bisfosfato (CKABP). Il prodotto finale 3-fosfoglicerato (3PGA) deriva dall'idratazione del CKABP che determina la scissione del legame tra i carboni C-2 e C-3. Nell'ossigenazione si forma un intermedio idroperossido in cui il legame tra i carboni C-2 e C-3 si scinde, favorendo la formazione di 2-fosfoglicolato (2PG, C-1 e C-2) e di 3PGA (C-3, C-4 e C-5).

ta, detta **fotorespirazione**, sarà necessaria per rimuovere il 2-fosfoglicolato e recuperare parte del carbonio organico in esso contenuto. Per raggiungere questi scopi, la fotorespirazione consuma molta energia e influisce in modo considerevole sulla fotosintesi netta, ovvero la crescita delle piante.

La **fase di riduzione** del ciclo di Calvin-Benson interviene dopo la fase di carbossilazione condotta dalla Rubisco e ha lo scopo di generare il primo zucchero del ciclo (gli intermedi della terza fase, la fase rigenerativa, sono tutti zuccheri). La conversione di un acido organico in uno zucchero è in generale un processo energeticamente dispendioso. In questo caso **l'acido 3-fosfoglicerico (3PGA)** viene quindi attivato da una fosforilazione al C-1 (carbossile) per favorire la successiva riduzione. La rea-

zione, catalizzata dalla **fosfoglicerato chinasi (PGK)** consuma una molecola di ATP e genera **1,3-bisfosfoglicerato (BPGA)**, il cui C-1 viene poi ridotto ad aldeide con liberazione del fosfato. Il prodotto della reazione della **gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi (GAPDH)** è uno zucchero aldoso, di soli tre atomi di carbonio, fosforilato in posizione 3, che prende il nome di **gliceraldeide 3-fosfato** (indicata come **G3P** o anche come **GAP**) (FIGURA 5.4). Nei cloroplasti, la gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi utilizza **NADPH** come coenzima preferito, e NADH come seconda scelta, ed in questo oltre che nei meccanismi di regolazione è differente dalla GAPDH glicolitica del citosol che catalizza la reazione inversa, ma è completamente specifica per il NAD (Capitolo 6). Le differenze regolative tra GAPDH del ciclo di Calvin-Benson

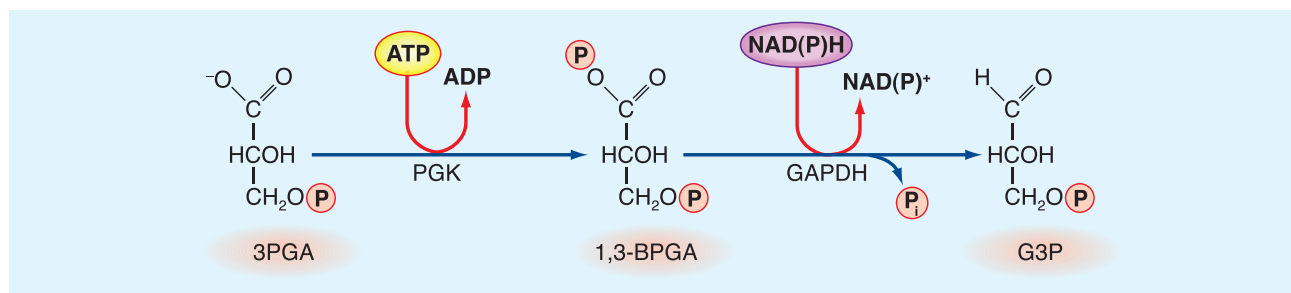


FIGURA 5.4 Fase di riduzione del ciclo di Calvin-Benson. In questa fase il gruppo carbossilico dell'acido 3-fosfoglicerico viene ridotto ad aldeide (gliceraldeide 3-fosfato, G3P) passando attraverso l'intermedio fosforilato 1,3-bisfosfoglicerato (1,3-BPGA). Il potere riducente (NADPH) e l'ATP necessari sono forniti dalle reazioni luminose della fotosintesi. (PGK = fosfoglicerato chinasi, GAPDH = gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi).

(cloroplasti) e GAPDH glicolitiche sono comuni a molte **coppie isoenzimatiche**. I sistemi di regolazione, infatti, dipendono soprattutto dal contesto fisiologico nei quali i diversi enzimi sono inseriti, e spesso isoenzimi che hanno struttura simile e catalizzano la stessa reazione sono diversamente regolati se hanno diversa localizzazione all'interno della pianta, o all'interno della cellula.

La GAPDH è l'unica deidrogenasi del ciclo di Calvin-Benson e giustifica il nome alternativo di **ciclo di riduzione fotosintetica del carbonio** dato a questo metabolismo. In una visione integrata della fotosintesi, non deve sfuggire che gli elettroni necessari alla GAPDH per ridurre l'acido BPGA nello zucchero G3P derivano dalla fotolisi dell'acqua attraverso il flusso lineare di elettroni della fase luminosa della fotosintesi (Capitolo 4).

Con la produzione dello zucchero G3P si conclude la fase di riduzione, costata **1 ATP** e **1 NADPH** per ogni trioso fosfato generato. Sarà questa la principale spesa metabolica dell'intero ciclo di Calvin-Benson.

La successiva **fase di rigenerazione** è piuttosto complicata perché i 3 atomi di carbonio della molecola di G3P devono essere riorganizzati a formare il substrato della Rubisco (ribulosio 1,5-BP) che è uno zucchero a 5 atomi di carbonio. Tutti gli intermedi di questa fase sono a loro volta zuccheri, variamente fosforilati, che distingueremo in funzione del numero di atomi di carbonio (da 3 a 7) e del-

la loro natura aldosa o chetosa. È molto facile ricostruire la formula di struttura di uno zucchero se si ricordano questi pochi dati, rimarrà qualche incertezza solo sull'esatta posizione dei gruppi-OH.

Nella fase di rigenerazione il ciclo procede con due blocchi paralleli di 4 reazioni ciascuno, molto simili tra loro, catalizzate in sequenza dalla **trioso fosfato isomerasi (TPI)**, dall'**aldolasi (ALD)**, da una fosfatasi (**fruttosio bisfosfato fosfatasi, FBPasi**, o **sedoheptulosio bisfosfato fosfatasi, SBPasi**) e dalla **transchetolasi (TK)** (**FIGURA 5.5**).

Nel primo blocco di reazioni, di due G3P (aldo- C_3), una è convertita nel suo isomero **diidrossiacetone fosfato (DHAP, cheto- C_3)** dalla trioso fosfato isomerasi (TPI), e i due triosi sono in seguito condensati dall'aldolasi (ALD) nel **fruttosio 1,6-bisfosfato (FBP, cheto- C_6)**, subito defosforilato a **fruttosio-6P (F6P)** dalla sua fosfatasi specifica (FBPasi). A questo punto entra in gioco la transchetolasi (TK) che favorisce la scissione dal F6P di una porzione a due atomi di carbonio (C-1 e C-2), che prende il nome di **glicolaldeide attivata**, e la condensazione di questa con una ulteriore molecola di G3P (la terza ad essere utilizzata in questa fase di rigenerazione). I prodotti della TK sono quindi **xilulosio 5-fosfato (Xu5P, cheto- C_5)**, formato dall'unione di G3P e glicolaldeide attivata, ed **eritrosio 4-fosfato (E4P, aldo- C_4)**, generato dal fruttosio-6P una volta rimossa la glicolaldeide (Figura 5.5).

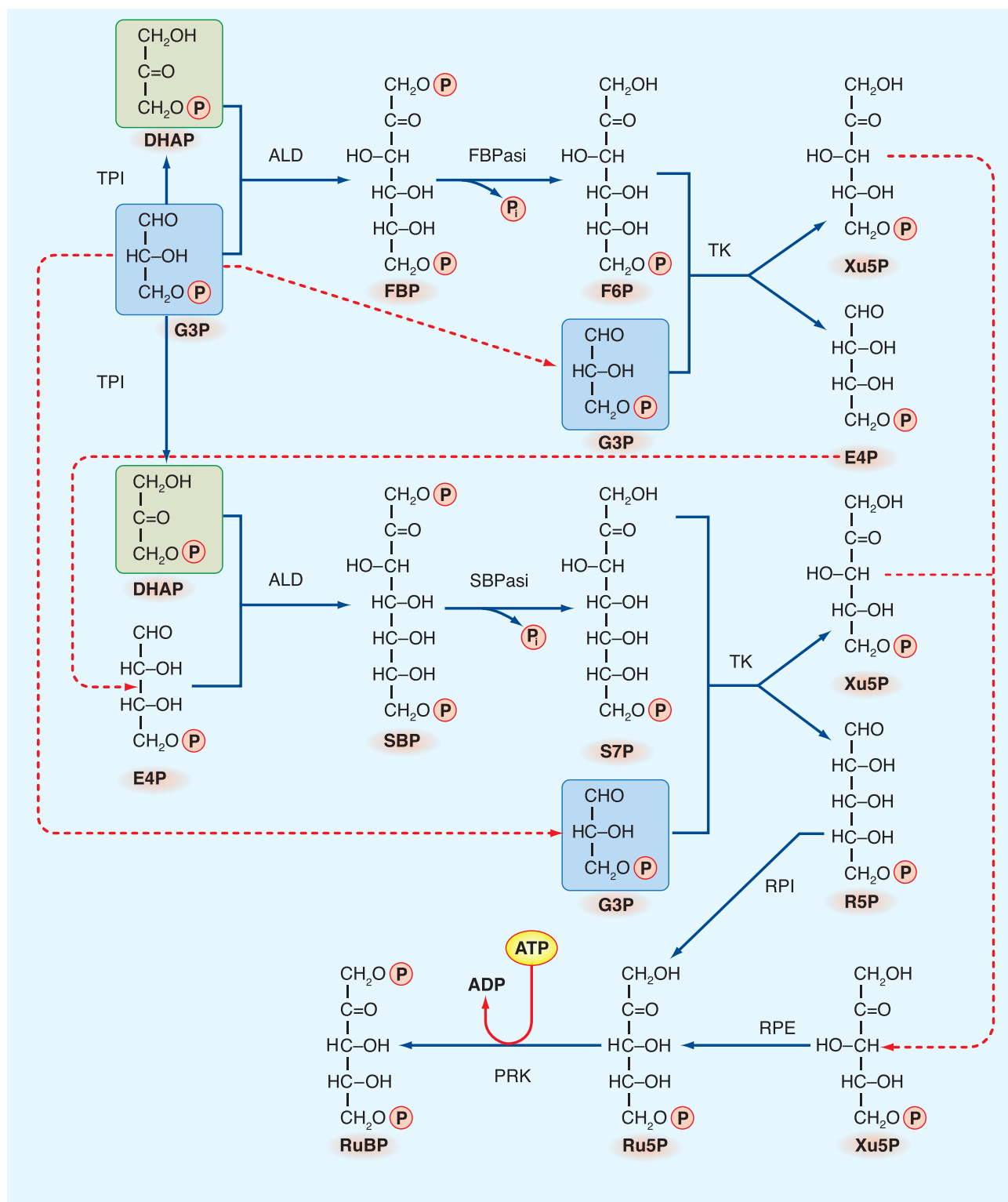


FIGURA 5.5 Fase di rigenerazione del ciclo di Calvin-Benson. Questa fase, in cui tutti gli intermedi sono zuccheri, aldotri o chetotri variamente fosforilati, comprende una serie di reazioni catalizzate dagli enzimi trioso fosfato isomerasi (TPI), aldolasi (ALD), fruttosio 1,6-bisfosfato o sedoheptulosio 1,7-bisfosfato fosfatasi (FBPasi o SBPasi) e transchetolasi (TK) ripetuta due volte. (G3P = gliceraldeide 3-fosfato, DHAP = diidrossiacetone-fosfato, FBP = fruttosio 1,6-bisfosfato, F6P = fruttosio 6-fosfato, Xu5P = xilulosio 5-fosfato, E4P = eritrosio 4-fosfato, SBP = sedoheptulosio 1,7-bisfosfato, S7P = sedoheptulosio 7-fosfato, R5P = ribosio 5-fosfato, Ru5P = ribulosio 5-fosfato, RPE = ribosio fosfato epimerasi, RPI = ribosio fosfato isomerasi, PRK = fosforibulochinasasi).

Seguendo la stessa logica e in parte utilizzando gli stessi enzimi, nel secondo blocco di reazioni una ulteriore molecola di **G3P** (la quarta) è convertita in **DHAP** dalla **TPI**, ma in questo caso la stessa **aldolasi**, che nel blocco precedente condensava G3P e DHAP, ora condensa il **DHAP** con l'**eritrosio-4P** che, rispetto alla G3P, è più lungo di un atomo di carbonio (Figura 5.5). Grazie alla ampia specificità dell'**aldolasi** si forma in questo modo uno zucchero chetoso a 7 atomi di carbonio), il **sedoheptulosio 1,7-bisfosfato (SBP, cheto-C₇)**, cui la fosfatasi specifica (**SBPasi**) fa perdere rapidamente la fosforilazione in C-1. Infine, la **TK**, anch'essa polivalente come l'**aldolasi**, combina il **sedoheptulosio-7P** con la quinta G3P, originando due pentosi: uno aldoso (**ribosio 5-fosfato, R5P, cheto-C₅**) ed uno chetoso (**Xu5P**, già incontrato). Vale quindi la regola generale che le transchetolasi estraggono un'unità C₂ da un chetoso per sommarla ad un aldoso, generando in questo modo un nuovo chetoso (con 2C in più dell'aldoso substrato) e un nuovo aldoso (con 2C in meno del chetoso dal quale deriva). Questo trasferimento di un'unità C₂ è reso possibile dalla tiamina pirofosfato, il cofattore che le TK legano nel loro sito attivo.

In questo modo la fase di rigenerazione ha creato un collegamento metabolico, a costo zero, tra il *pool* dei triosi fosfati (G3P e DHAP) e il *pool* dei pentosi fosfati. Questi ultimi comprendono, oltre al ribosio-5P e allo xilulosio-5P, anche il **ribulosio-5P (Ru5P)** che dai primi può facilmente derivare mediante **epimerasi** (da Xu5P a Ru5P) o **isomerasi** (da R5P a Ru5P). L'ultima reazione di questa fase e dell'intero ciclo di Calvin-Benson è catalizzata da una chinasi (**fosforibulochinasi, PRK**) che consuma una molecola di ATP per fosforilare il Ru5P in **RuBP** e quindi rigenerare il substrato della Rubisco (Figura 5.8). Rubisco, SBPasi e PRK sono gli unici enzimi del ciclo di Calvin-Benson ad essere utilizzati esclusivamente in questo metabolismo, tutti gli altri sono enzimi utilizzati anche nella gli-

colisi e nella via ossidativa dei pentosi fosfati, sia nelle piante che negli animali².

Per comprendere la **stechiometria del ciclo di Calvin-Benson** è utile fare un semplice esercizio, considerando l'organizzazione di 3 molecole di CO₂ (3×C₁) che insieme a 3 RuBP (3×C₅) generano 6 molecole di 3PGA (6×C₃). Nella successiva fase di riduzione, i 6 PGA sono convertiti in 6 G3P (6×C₃) con consumo di 6 ATP e 6 NADPH. Di queste 6 G3P, una (1×C₃) può essere intesa come il prodotto utile della carbossilazione (in termini di carbonio, 3 CO₂ equivalgono ad una G3P), le altre 5, per un totale di 15 atomi di C (5×C₃), daranno invece origine a 3 Ru5P (3×C₅), in cui i 15 atomi di carbonio sono distribuiti in tre pentosi. Infine, il ciclo sarà chiuso con il consumo di 3 ATP per fosforilare i 3 Ru5P. In totale 9 ATP e 6 NADPH sono consumati per l'organizzazione di 3 CO₂, con perfetto ripristino delle condizioni iniziali (**FIGURA 5.6**), ovvero semplificando: **3 ATP e 2 NADPH per ogni CO₂**. Le 2 molecole di NADPH forniscono i 4 elettroni necessari a ridurre il carbonio della CO₂ (che ha numero di ossidazione pari a +4) nel carbonio di uno zucchero (i cui atomi di carbonio hanno, mediamente, numero di ossidazione pari a zero), mentre le 3 molecole di ATP forniscono l'energia necessaria perché il processo proceda spontaneamente. Come vedremo questo è un costo teorico minimo, che nella realtà viene aumentato da metabolismi accessori e spesso inevitabili, primo fra tutti la fotorespirazione. Resta comunque valido il concetto che la crescita di un organismo fotosintetico comporta la spesa energetica minima di 3 ATP e 2 NADPH per ogni nuovo atomo di carbonio che entra a far parte della sua struttura organica.

² In effetti, in un microrganismo eterotrofo come il lievito (*Saccharomyces cerevisiae*) è stato possibile innescare un metabolismo ciclico di organizzazione della CO₂ introducendo, mediante ingegneria genetica, i soli geni che codificano per Rubisco e PRK. Infatti, tutti gli altri enzimi necessari al funzionamento del ciclo di Calvin-Benson sono già presenti in queste cellule, compresa una SBPasi diversa dalla SBPasi fotosintetica.

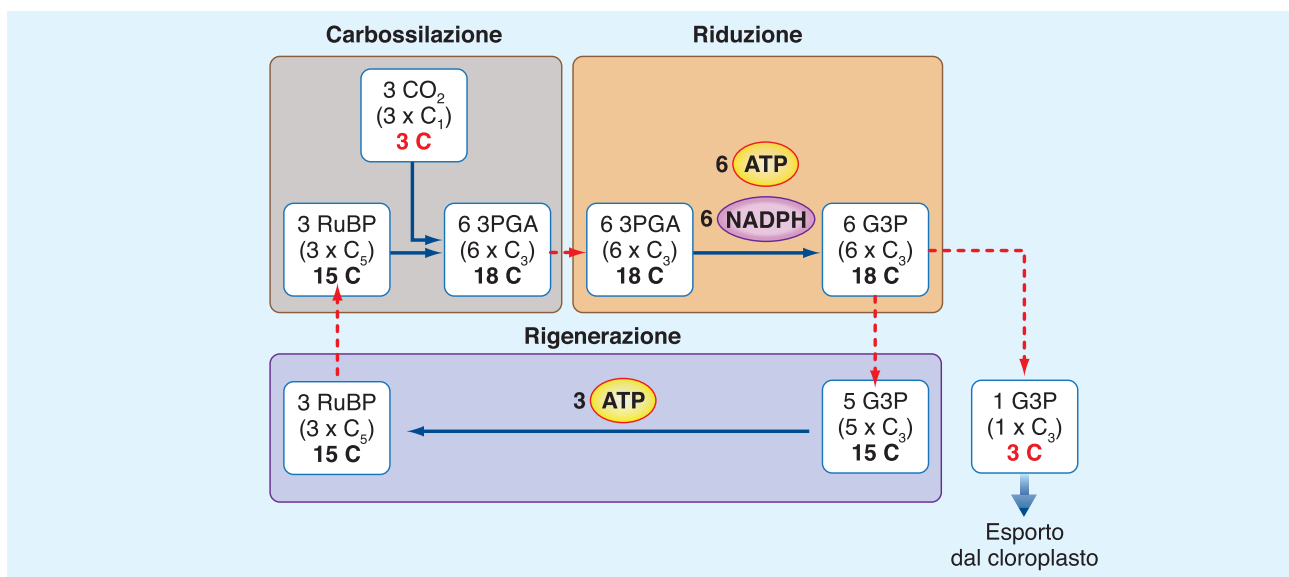


FIGURA 5.6 Stechiometria del ciclo di Calvin-Benson. Nello schema riportato, l'organizzazione di 3 atomi di C provenienti dalla CO_2 ($3 \times \text{C}_1 = 3 \text{ C}$) consente l'esporto dal cloroplasto di uno zucchero a 3 atomi di C, la G3P ($1 \times \text{C}_3 = 3 \text{ C}$), mantenendo intatto il pool dell'accettore primario della CO_2 , il RuBP ($3 \times \text{C}_5 = 15 \text{ C}$). L'organizzazione di una molecola di CO_2 costa, in termini energetici, 3 molecole di ATP e 2 di NADPH, sulla base del rapporto $(9 \text{ ATP} + 6 \text{ NADPH})/(3 \text{ CO}_2)$. (G3P = gliceraldeide 3-fosfato, 3PGA = acido 3-fosfoglicerico, RuBP = ribulosio 1,5-bisfosfato).

▲ 5.1.2. La regolazione del ciclo di Calvin-Benson

La velocità di produzione di ATP e NADPH da parte delle reazioni luminose della fotosintesi dipende direttamente dalla disponibilità di luce, ed equivale alla velocità alla quale il ciclo di Calvin-Benson, che dipende dalla disponibilità di CO_2 , consuma queste stesse molecole (Figura 5.1). Il coordinamento tra fase luminosa e fase metabolica della fotosintesi è importante anche perché le quantità di ATP e NADPH presenti nel cloroplasto sono molto limitate se confrontate alle velocità alle quali vengono continuamente prodotte e consumate durante la fotosintesi. Se la fase luminosa cala di intensità, per esempio perché è minore la disponibilità di luce, il ciclo di Calvin-Benson farà altrettanto per evitare che ATP e NADPH siano rapidamente esauriti. Viceversa, se è la fase metabolica ad essere inibita, per esempio perché gli stomi sono chiusi e diminuisce la CO_2 disponibile, la fase luminosa tenderà ad adeguarsi favorendo i processi di dissipazione termica (Capitolo 4). Esistono diversi meccani-

smi che permettono al ciclo di Calvin-Benson di essere regolato in modo armonico con la fase luminosa della fotosintesi. Qui tratteremo alcuni meccanismi generali basati sulle oscillazioni stromatiche di magnesio, pH, metaboliti e dello stato redox di particolari proteine. Per aspetti più specifici e dettagliati su alcuni sistemi enzimatici si rimanda alla Scheda 5.2 (Rubisco) e alla **SCHEDA 5.3** (GAPDH e PRK).

Alcuni enzimi del ciclo di Calvin-Benson, pur non percependo direttamente la luce, sono in grado di ricevere informazioni relative all'attività fotosintetica del cloroplasto. I segnali che trasmettono questa informazione sono di varia natura. Per esempio, le variazioni di concentrazione del Mg^{2+} e dei **protoni** nello stroma, come conseguenza dell'accumulo di protoni nel lume tilacoidale (Capitolo 4), sono un segnale importante che informa sull'attività fotosintetica del cloroplasto. Per effetto dei movimenti ionici attraverso le membrane tilacoidali (**FIGURA 5.7**), mentre al buio il pH stromatico è vicino alla neutralità (pH 7.2) e la concentrazione di magnesio è relativamente bassa (0.5 mM), alla

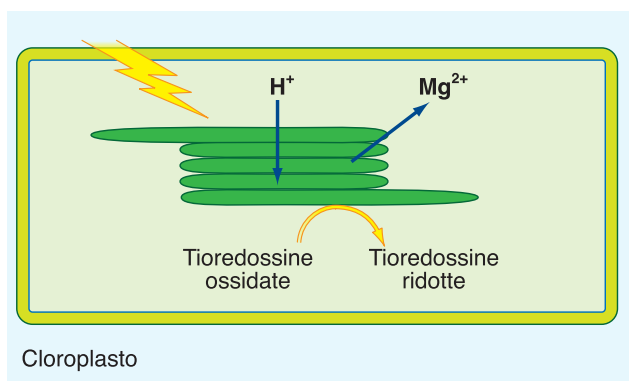


FIGURA 5.7 Eventi che caratterizzano lo stroma dei cloroplasti alla luce: le reazioni alla luce delle membrane tilacoidali determinano l'accumulo di protoni nel lume dei tilacoidi con conseguente aumento del pH stromatico. L'iperpolarizzazione della membrana tilacoidale è attenuata da un movimento in direzione opposta di ioni Mg^{2+} che si accumulano nello stroma. Il pool delle tioredossine dello stroma è ridotto alla luce da elettroni forniti dal fotosistema I, attraverso la ferredossina-tioredoxina riduttasi.

luce il pH dello stroma aumenta fino a circa pH 8.0 e il Mg^{2+} fino a circa 2 mM, considerando solo la quota che non è legata ad altre molecole come l'ATP. Molti enzimi del ciclo di Calvin-Benson, compresi Rubisco, GAPDH, FBPasi e SBPasi, sono attivati dal magnesio e da un pH debolmente alcalino.

Un ulteriore sistema di regolazione molto importante del ciclo di Calvin-Benson è di tipo **redox** ed è basato sulle **tioredossine**. Questo sistema, con le sue numerose varianti, svolge un ruolo rilevante anche nella regolazione di gran parte delle vie metaboliche dei cloroplasti e dei plastidi non fotosintetici. Le tioredossine sono delle piccole proteine di circa 12 kDa, presenti nei cloroplasti delle piante superiori in diversi tipi e sottotipi, tutti caratterizzati da un sito attivo con due cisteine comprese nella sequenza tipica **WCGPC** (triptofano-cisteina-glicina-prolina-cisteina) che, in condizioni ossidanti, possono formare un ponte disolfuro che le lega assieme (**FIGURA 5.8**). I cloroplasti contengono almeno 5 tipi di tioredossine con queste caratteristiche, noti come tioredossine *f*, *m*, *x*, *y*, *z*, oltre a molte tioredossine dette ati-

piche perché hanno caratteristiche strutturali in parte differenti. Le tioredossine *f* e *m* sono le più abbondanti e sono coinvolte nella regolazione del metabolismo. Partecipano a questa funzione anche le tioredossine atipiche **ACHT** (*Atypical Cys His-rich Thioredoxin*) e **TRXL2** (*Thioredoxin-Like 2*) che, insieme alle tioredossine *x* e *y*, agiscono da donatori elettronici per le perossiredossine che riducono l'acqua ossigenata (**Figura 4.30**). La tioredossina *z* fa parte del complesso della RNA polimerasi codificata dal DNA plastidiale e probabilmente svolge un ruolo nella regolazione redox di questo enzima.

Alla luce, il sistema delle tioredossine dei cloroplasti è ridotto (le due cisteine del sito attivo sono quindi in forma tiolica, -SH HS-) perché esiste un enzima specifico (**ferredossina-tioredoxina riduttasi, FTR**) che utilizza ferredossina fotoridotta dal fotosistema I per ridurre le tioredossine (**FIGURA 5.9**).

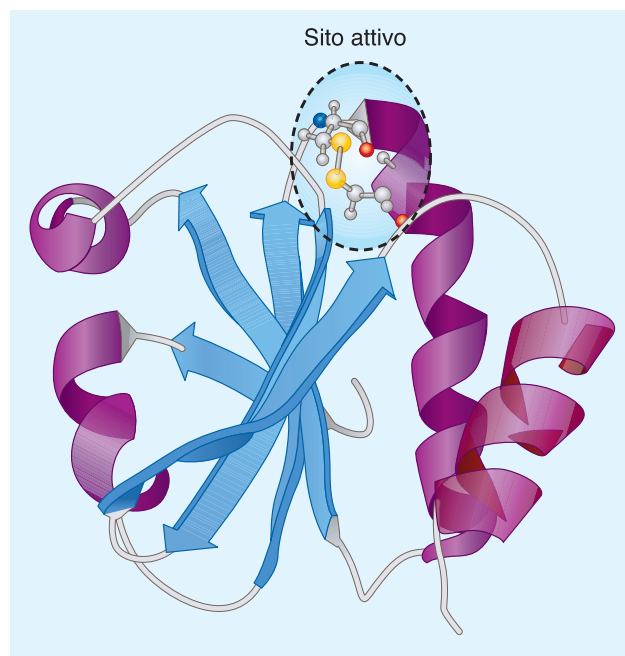


FIGURA 5.8 Struttura tridimensionale di una tioredossina. In azzurro il foglietto beta attorniato da quattro alfa eliche. Nel sito attivo sono evidenti i due atomi di zolfo (giallo) delle due cisteine vicinali, che in questa struttura formano un ponte disolfuro (la tioredossina è quindi ossidata).



N. Rascio

Elementi di Fisiologia Vegetale

Accedi ai contenuti digitali > Espandi le tue risorse > con un libro che non pesa e si adatta alle dimensioni del tuo lettore



All'interno del volume il **codice personale** e le istruzioni per accedere ai contenuti digitali.
L'accesso alle risorse digitali è **gratuito** ma limitato a **18 mesi** dalla attivazione del servizio.

