



IL CICLO C_4
per la concentrazione della CO_2

NON TUTTE LE PIANTE FOTORESPIRANO

PIANTE C4



$^{14}\text{CO}_2$

acido malico
acido aspartico

16 FAMIGLIE (15% piante)
(mono e dicotiledoni)

Graminacee, mais, canna da zucchero



sorgo



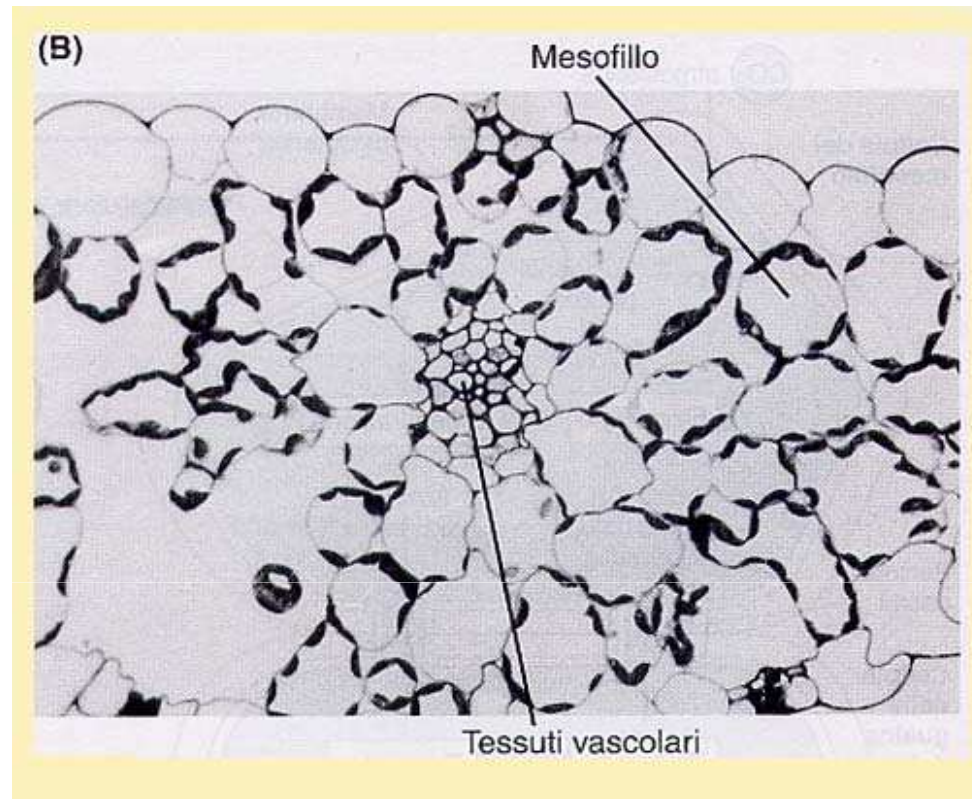
mais

adattamento ad ambienti caldo/umidi

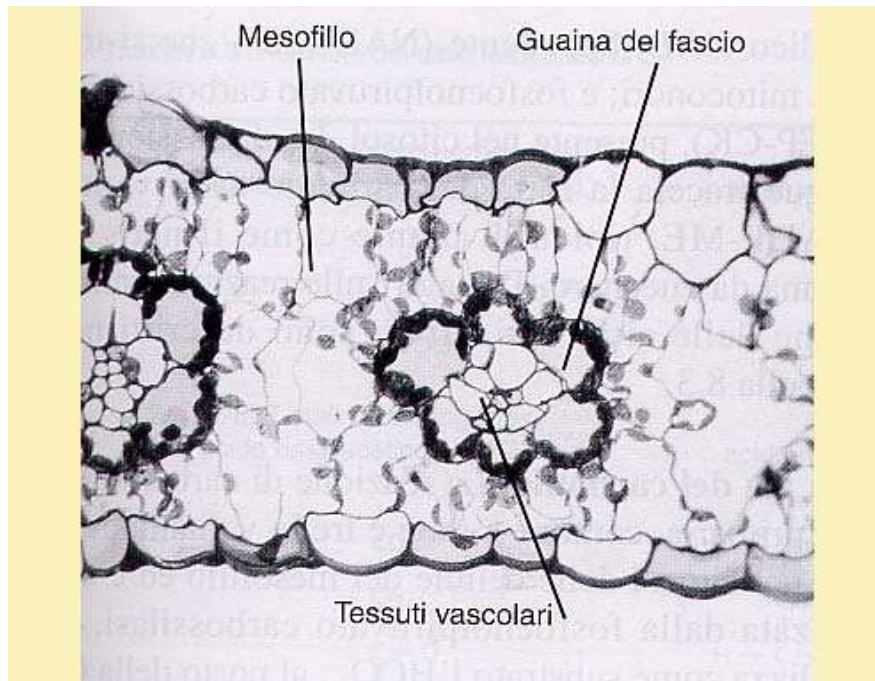
DUE ADATTAMENTI

➤ **ANATOMICO**

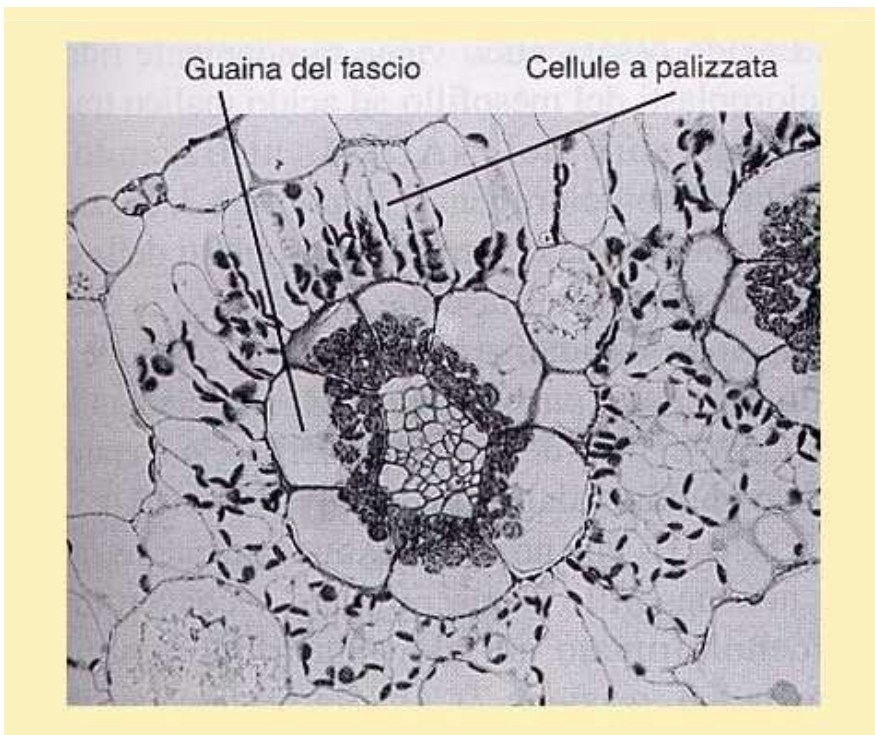
➤ **BIOCHIMICO**



Avena sativa (C3)

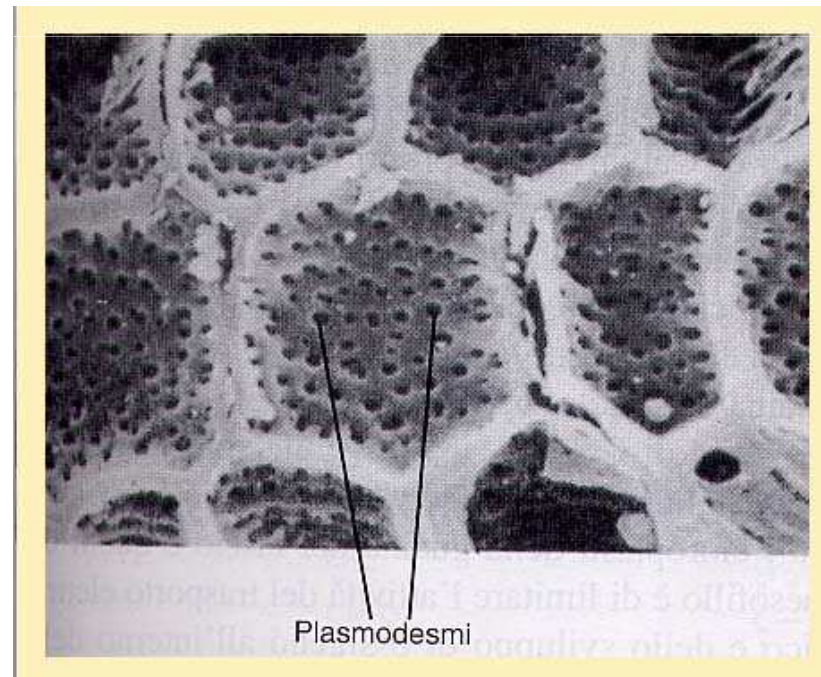


Zea mays (C4)
monocotiledone

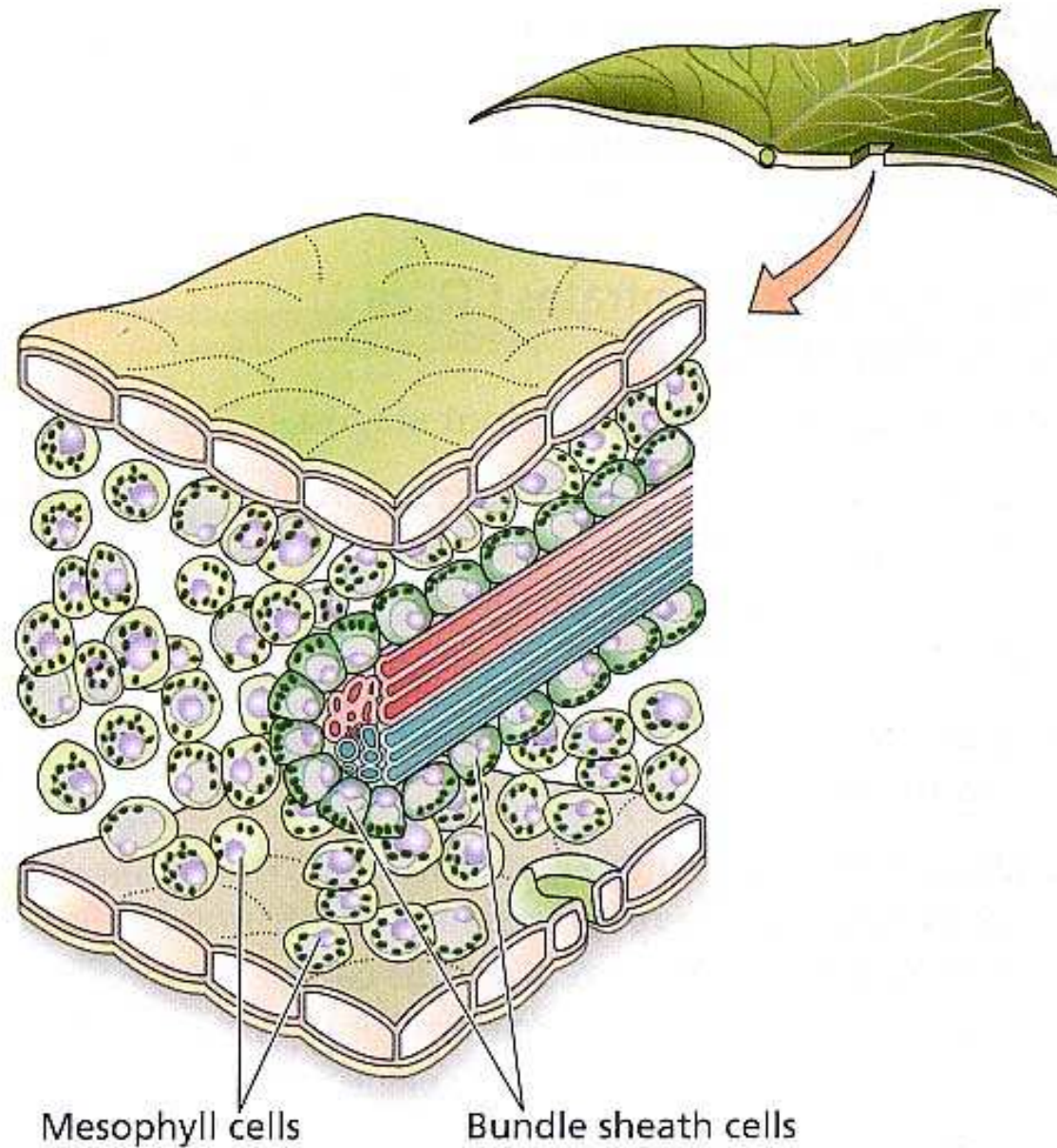


Gomphrena (C4)
dicotiledone

**le cellule della guaina del fascio e quelle
del mesofillo sono in comunicazione
tramite i plasmodesmi**



Schema struttura foglia di pianta C₄



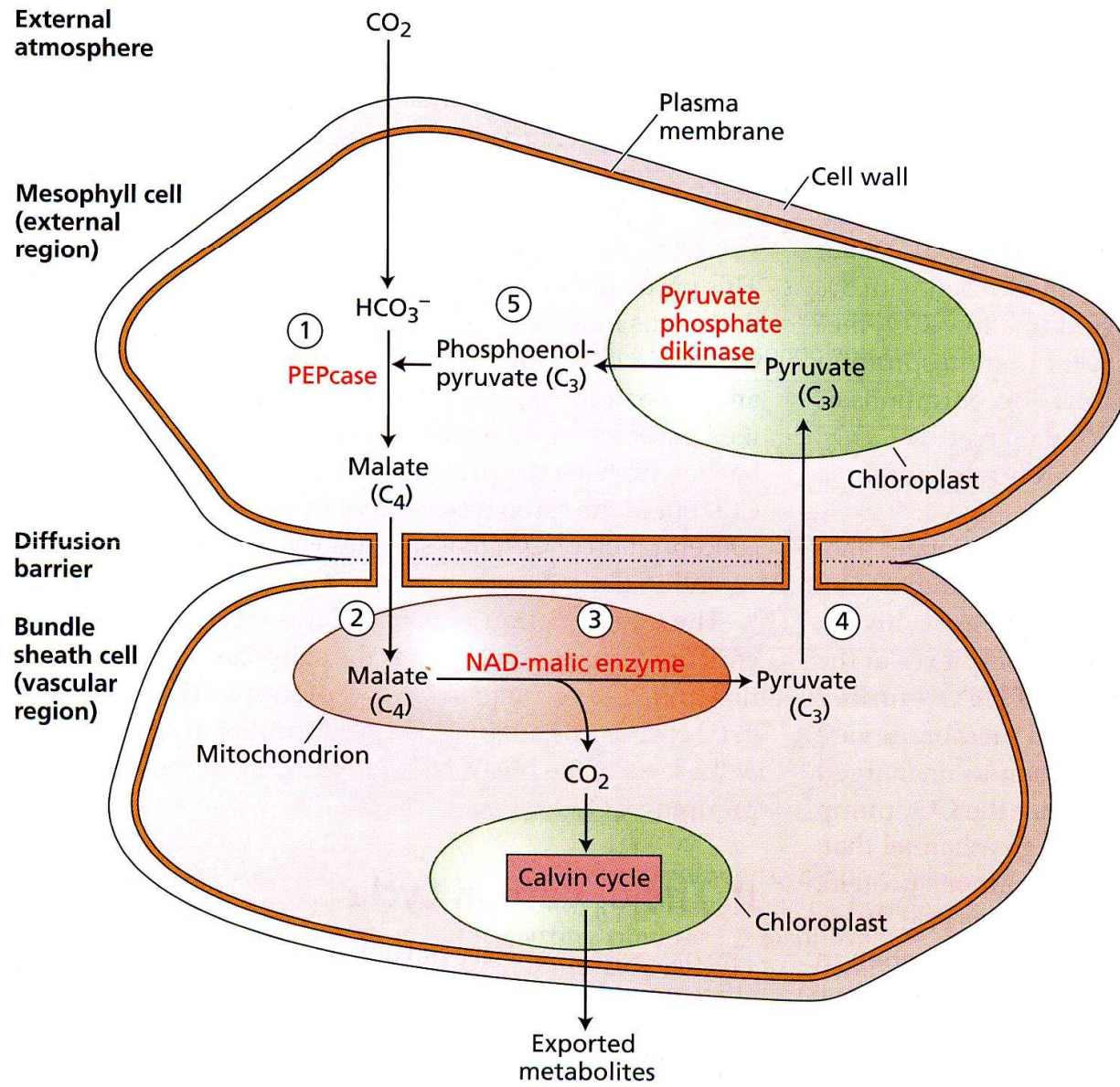
Nel ciclo C_4 vengono operate 2 fissazioni della CO_2

La prima nel mesofillo ad opera della

FOSFOENOLPIRUVICO CARBOSSILASI

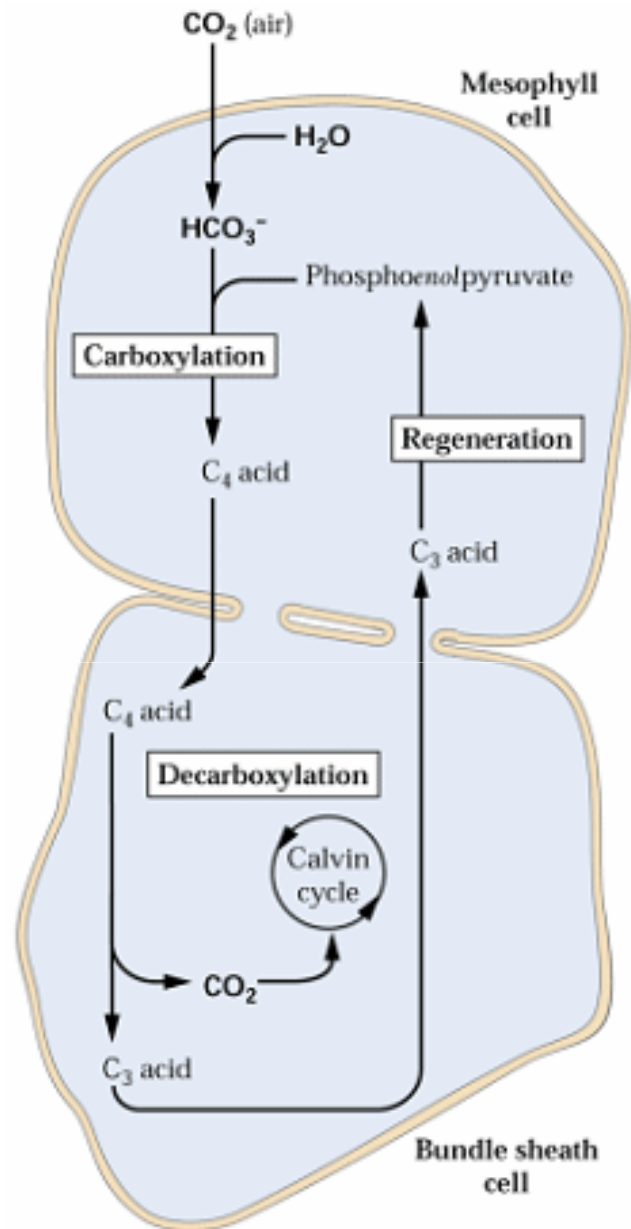
La seconda nelle cellule della guaina dei fasci

ad opera della **Rubisco**



IL CICLO C4 PUO' ESSERE SUDDIVISO IN 4 FASI

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



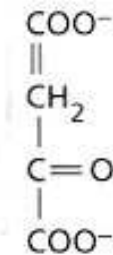
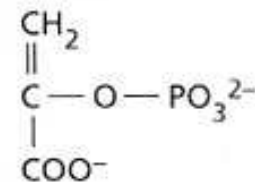
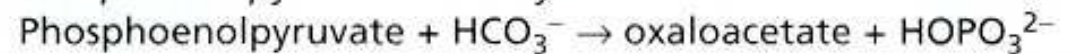
FISSAZIONE CO_2

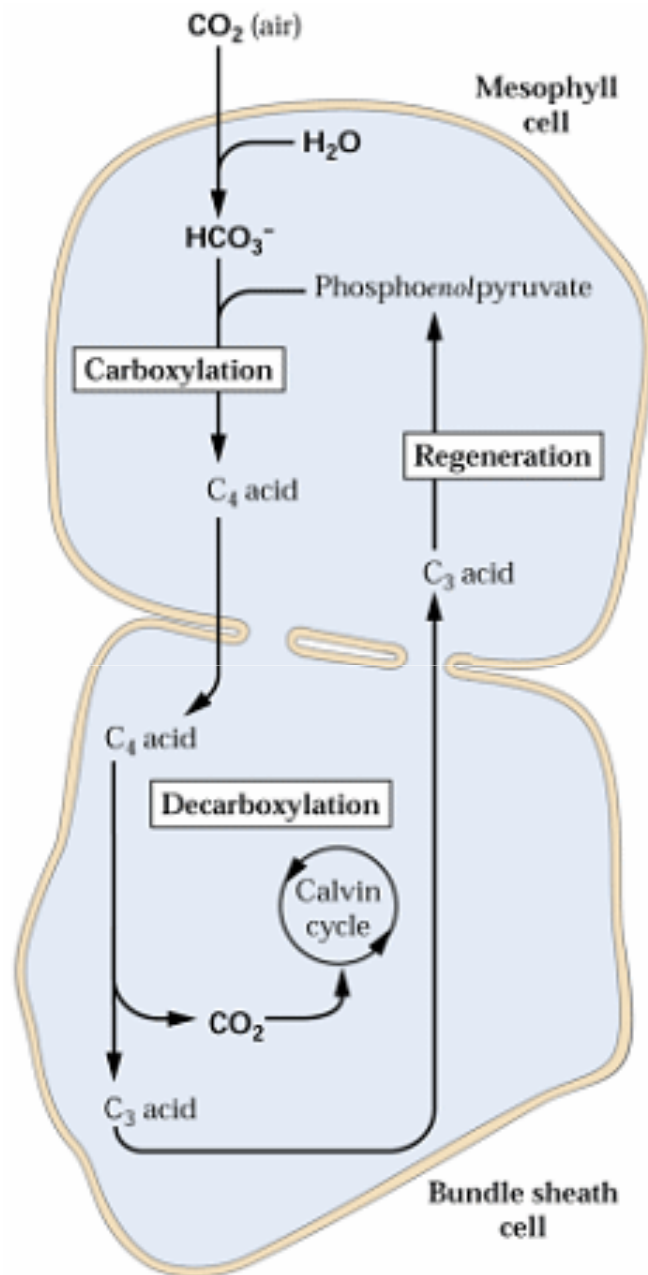
viene carbossilato il

fosfoenolpiruvato, con

**formazione di ossalacetato
(C_4)**

1. *Phosphoenolpyruvate carboxylase*

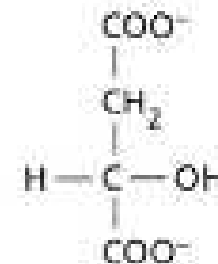




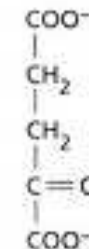
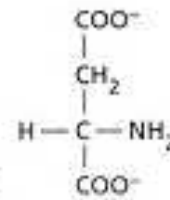
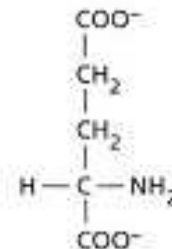
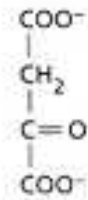
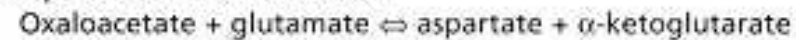
TRASPORTO

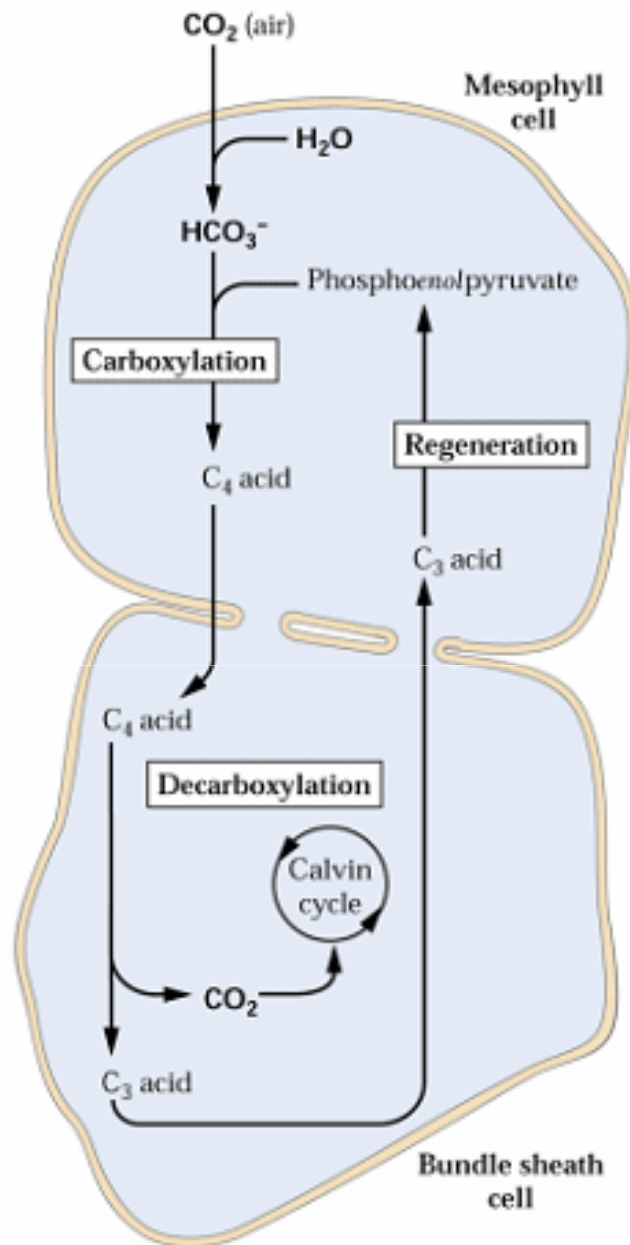
**l'acido C_4 viene
trasportato nelle cellule
della guaina del fascio**

NADP:malate dehydrogenase



Aspartate aminotransferase

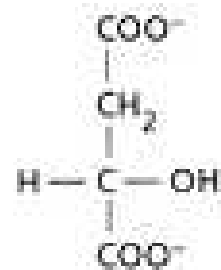


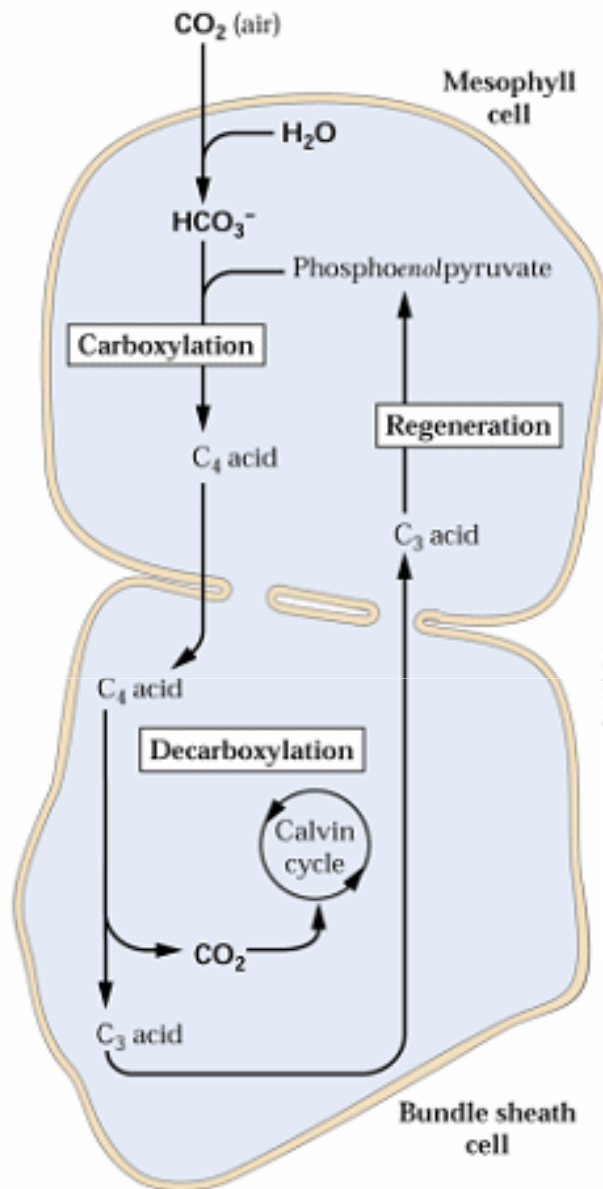


DECARBOSSILAZIONE

L'acido C_4 viene decarbossilato, con liberazione di CO_2 , che viene fissata dalla Rubisco

NAD(P) malic enzyme

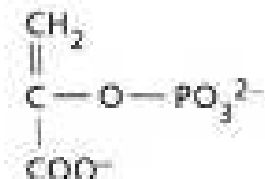




TRASPORTO/RIGENERAZIONE

l'acido C₃ viene trasportato nelle cellule del mesofillo ed utilizzato per rigenerare il PEP

Pyruvate-orthophosphate dikinase



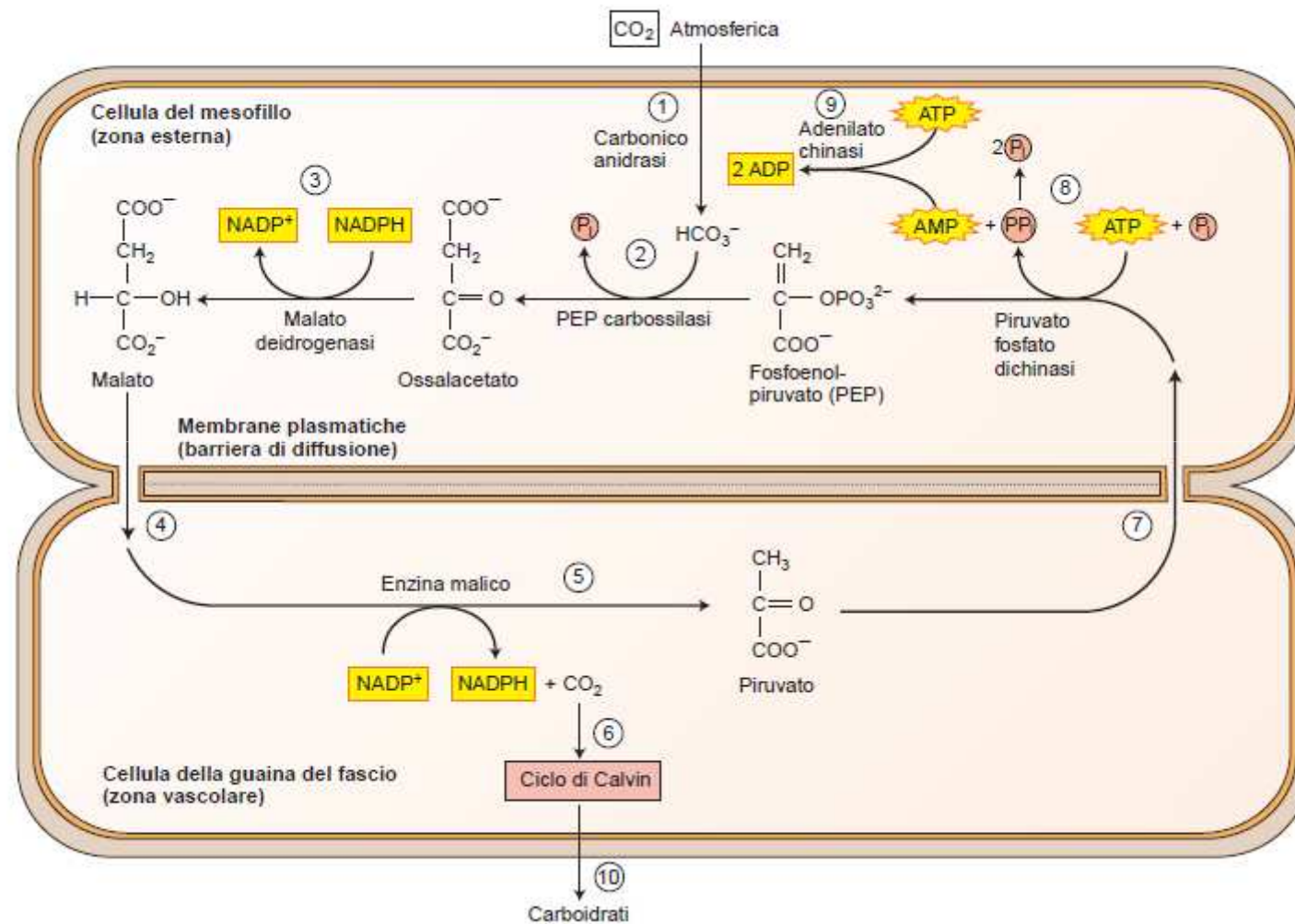
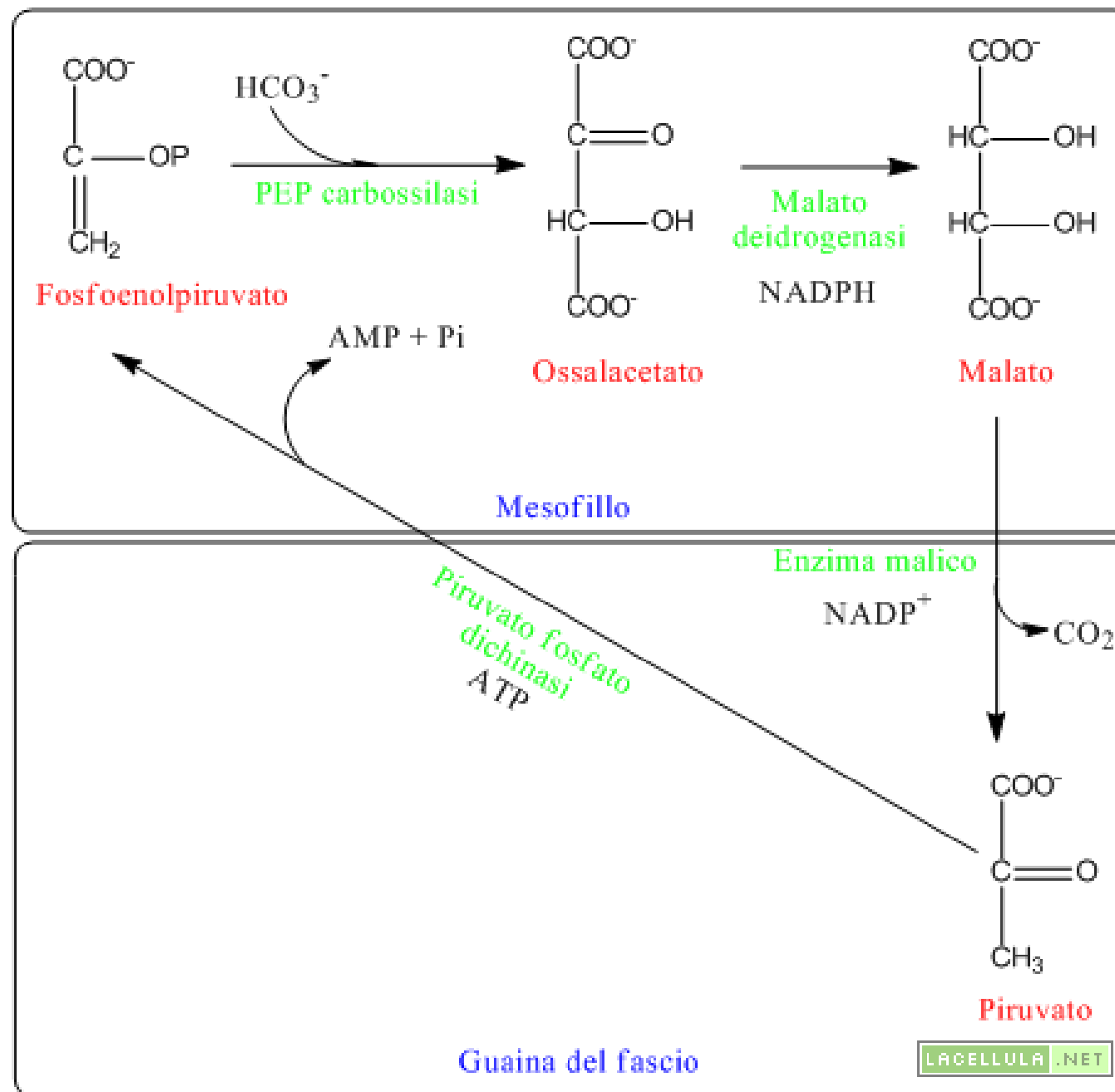
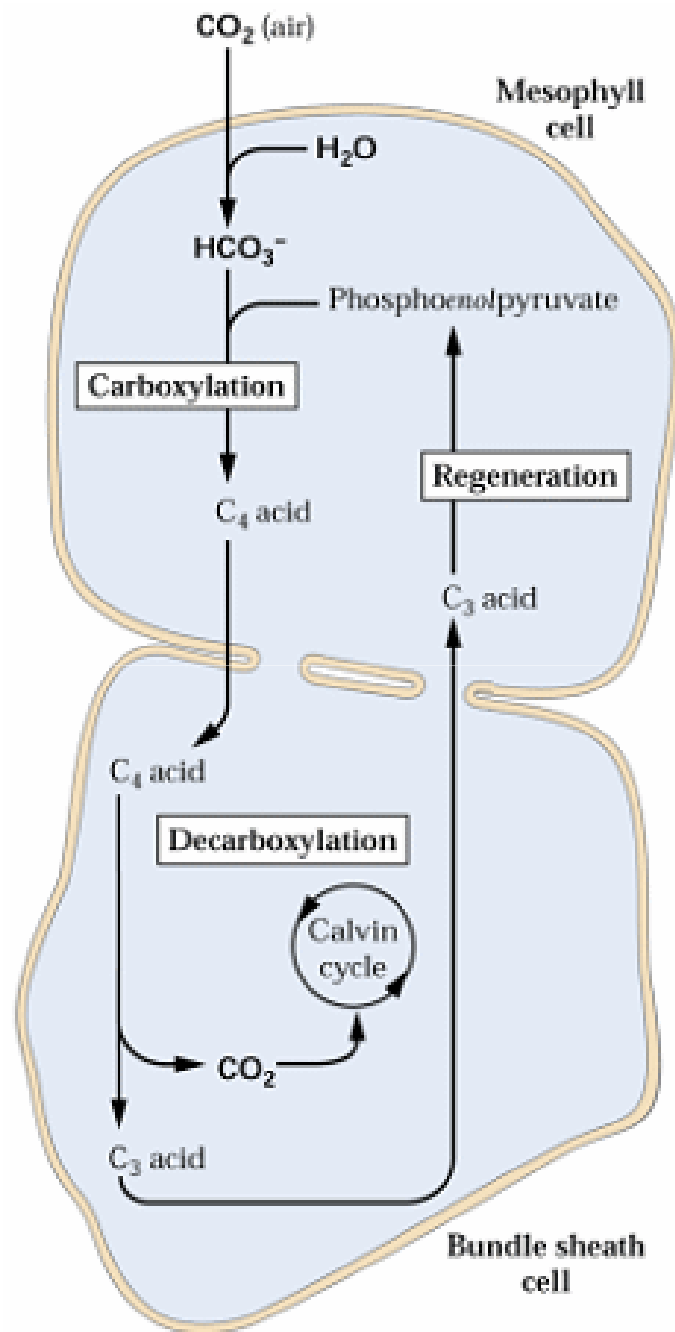


Figura 2.44 Il ciclo C₄ (C4 pathway). Il diagramma illustra il ciclo C₄ (C4 pathway) che coinvolge la cellula del mesofillo (zona esterna) e la cellula della guaina del fascio (zona vascolare). Il CO₂ atmosferico entra nella cellula del mesofillo e viene convertito in HCO₃⁻ dall'enzima carbonico anidraasi (1). HCO₃⁻ reagisce con l'ossalacetato (2) per formare il PEP (3,4) catalizzato dall'enzima PEP carbossilasi. Il PEP viene convertito in malato (5) dall'enzima malato deidrogenasi, utilizzando NADP⁺ e producendo NADPH. Il malato si muove dalla cellula del mesofillo alla cellula della guaina del fascio (6). Nella cellula della guaina del fascio, il malato viene convertito in piruvato (7) dall'enzima enzima malico, rilasciando CO₂ e producendo NADPH. Il CO₂ rilasciato entra nel ciclo di Calvin (8) per produrre carboidrati (9). Il piruvato si muove dalla cellula della guaina del fascio alla cellula del mesofillo (10). Nella cellula del mesofillo, il piruvato viene convertito in ossalacetato (11) dall'enzima piruvato fosfato dichinasi, utilizzando ATP e producendo AMP e P_i. L'AMP viene convertito in ATP (12) dall'enzima adenilato chinasi, utilizzando PP_i e producendo 2 ADP. L'ADP viene utilizzato per la conversione di HCO₃⁻ in PEP (13).





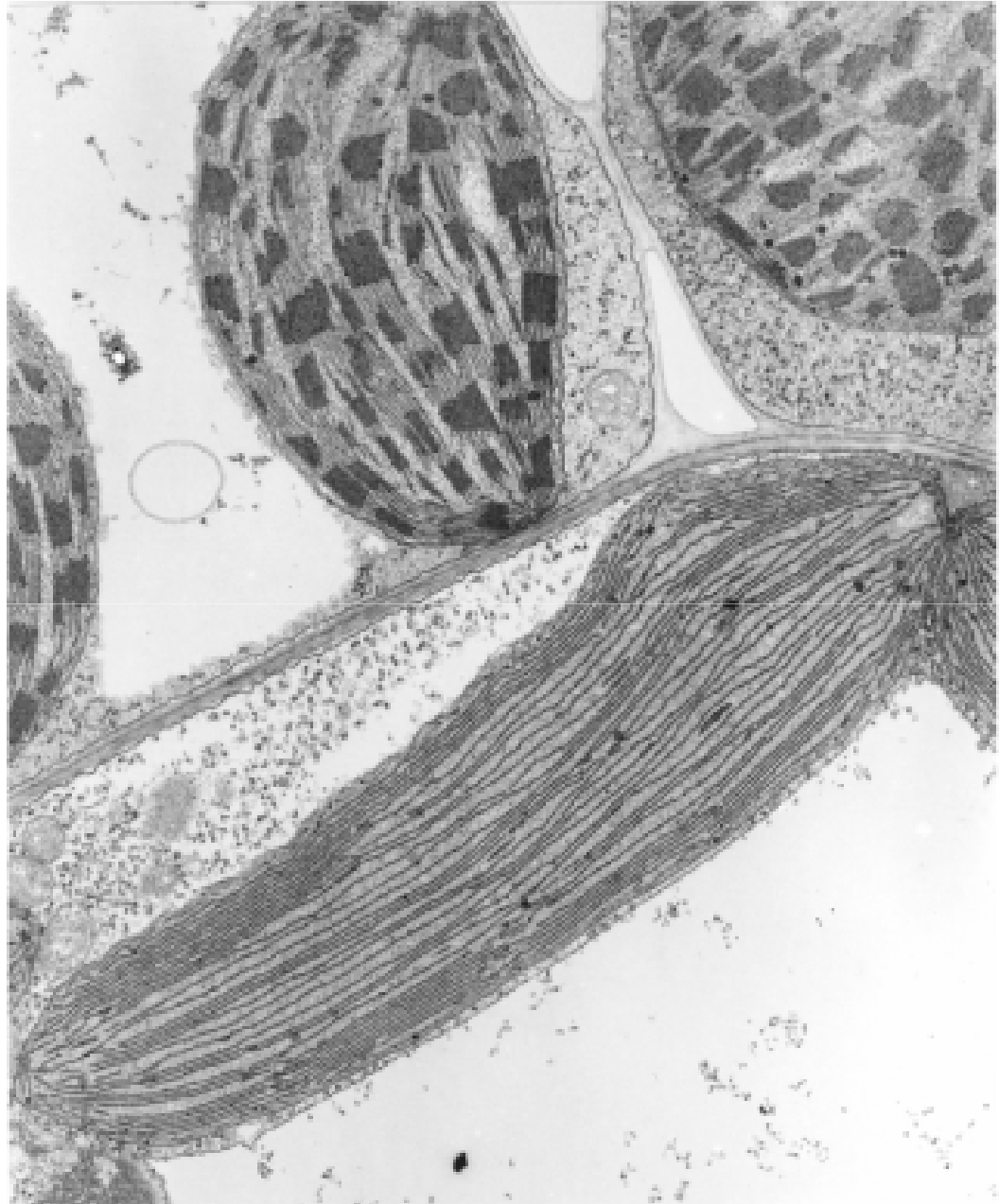
RISULTATO

+ CO_2 nei pressi della Rubisco

Soppressione della fotorespirazione

**i cloroplasti delle cellule
della guaina del fascio hanno
una morfologia particolare**

ATP dal flusso ciclico
di elettroni



C4 → concentrazione CO₂ contro
gradiente chimico



energia

TABELLA 8.5
Energetica del ciclo fotosintetico del carbonio C₄

Fosfoenolpiruvato + H ₂ O + NADPH + CO ₂	→ malato + NADP ⁺ + P _i (mesofillo)
Malato + NADP ⁺	→ piruvato + NADPH + CO ₂ (guaina del fascio)
Piruvato + P _i + ATP	→ fosfoenolpiruvato + AMP + PP _i (mesofillo)
PP _i + H ₂ O	→ 2 P _i (mesofillo)
AMP + ATP	→ 2 ADP (mesofillo)

Al Netto: CO ₂ (mesofillo) + 2 ATP + 2 H ₂ O	→ CO ₂ (guaina del fascio) + 2 ADP + 2 P _i
--	--

Costo della concentrazione della CO₂ nelle cellule della guaina del fascio: 2 ATP per ogni CO₂

C4	2 ATP per CO₂ trasportata
Calvin	3 ATP + 2 NADPH per CO ₂ fissata
totale	5 ATP + 2 NADPH per CO₂ fissata

Esistono 3 varianti del ciclo C4

Composto C4 trasportato:

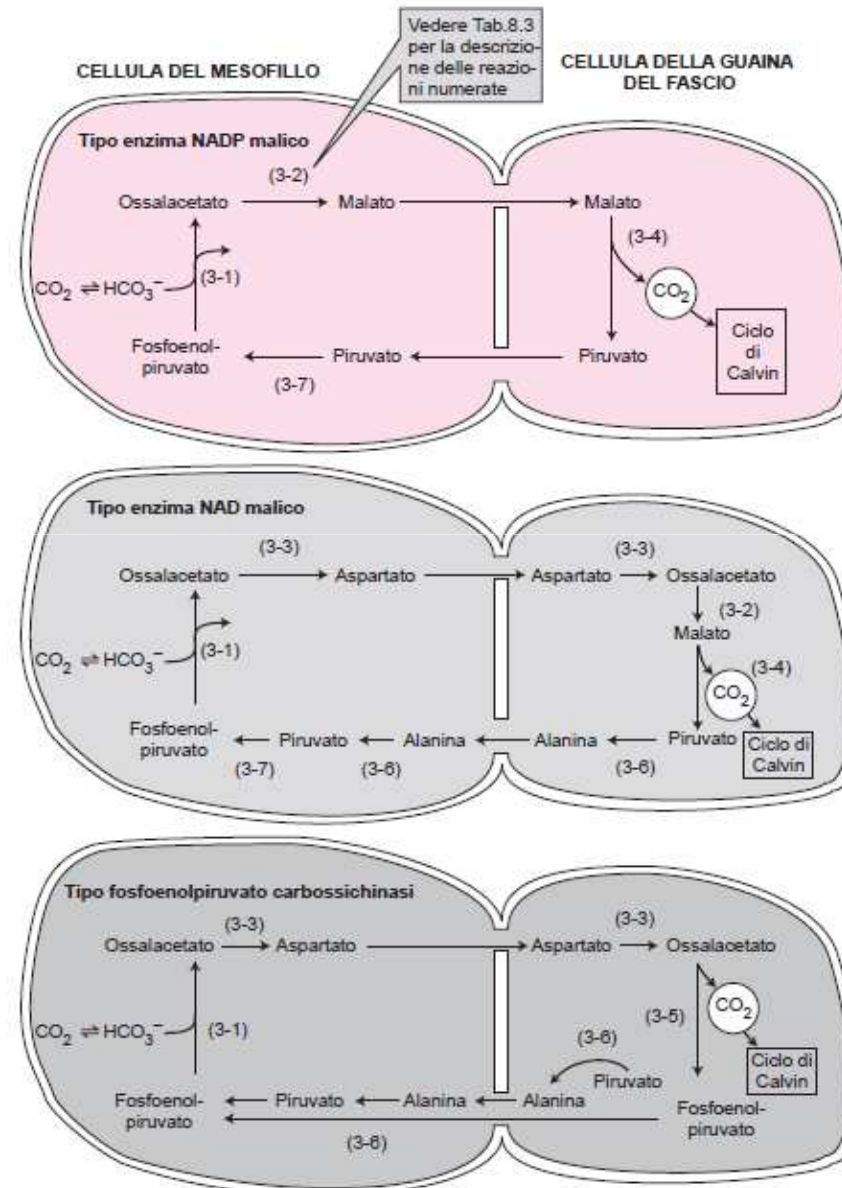
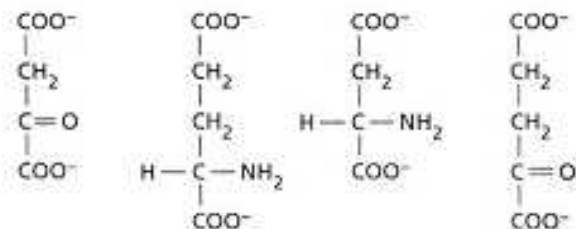
- ossalacetato
- malato
- aspartato

Enzima decarbossilante:

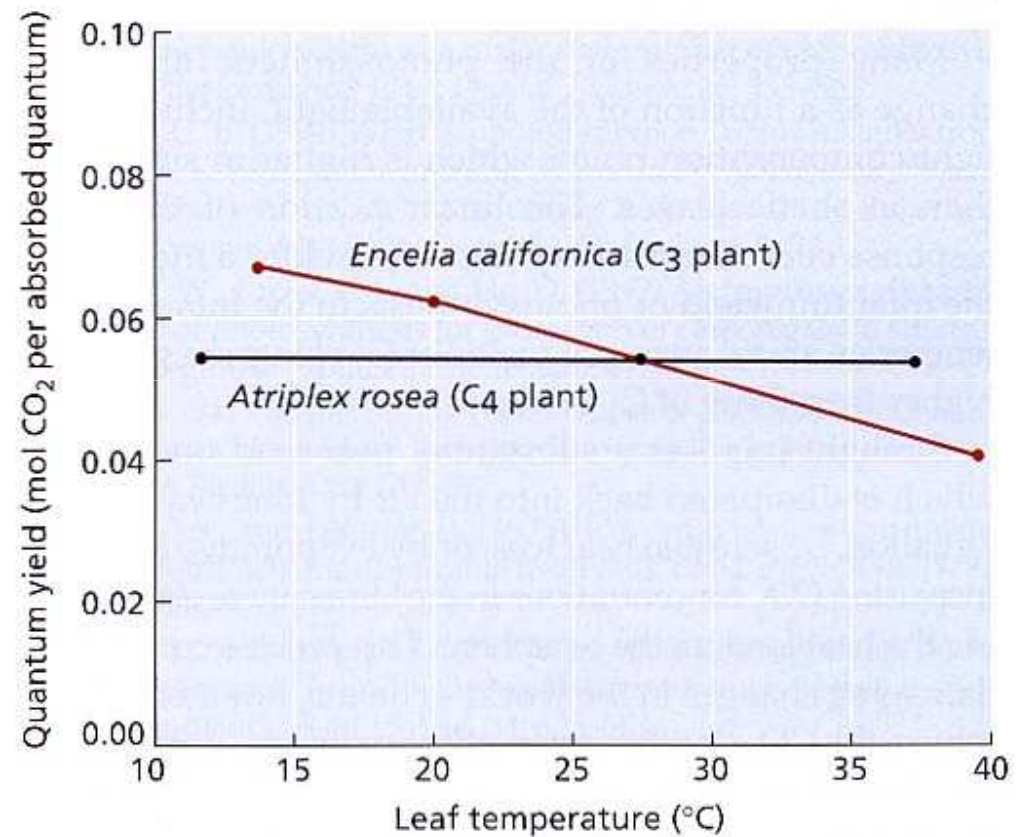
- Enzima malico NAD dip
- Enzima malico NADP dip
- PEP carbossichinasi

Aspartate aminotransferase

Oxaloacetate + glutamate $\rightleftharpoons$ aspartate + α -ketoglutarate



**in condizioni di bassa
fotorespirazione il ciclo
C4 non è redditizio**



METABOLISMO ACIDO DELLE CRASSULACEE (CAM)



Bryophyllum calycinum
(Hawaiian Air Plant)

adattamento ad ambienti caldi e aridi (cactus)

5% delle piante

non è limitato alle Crassulacee

In alcune specie il metabolismo CAM è inducibile



agave



vaniglia



ananas



orchidea

RIDOTTA PERDITA H₂O

C3

500 g H₂O / g CO₂ fissata

C4

400 g H₂O / g CO₂ fissata

CAM

100 g H₂O / g CO₂ fissata

➤ **FORMAZIONE ACIDO C4**

➤ **DECARBOSSILAZIONE**

C4 **SEPARATI SPAZIALMENTE**

CAM **SEPARATI TEMPORALMENTE**

NOTTE
(stomi aperti)



**carbossilazione
PEP**



**malato
nel vacuolo**

GIORNO
(stomi chiusi)

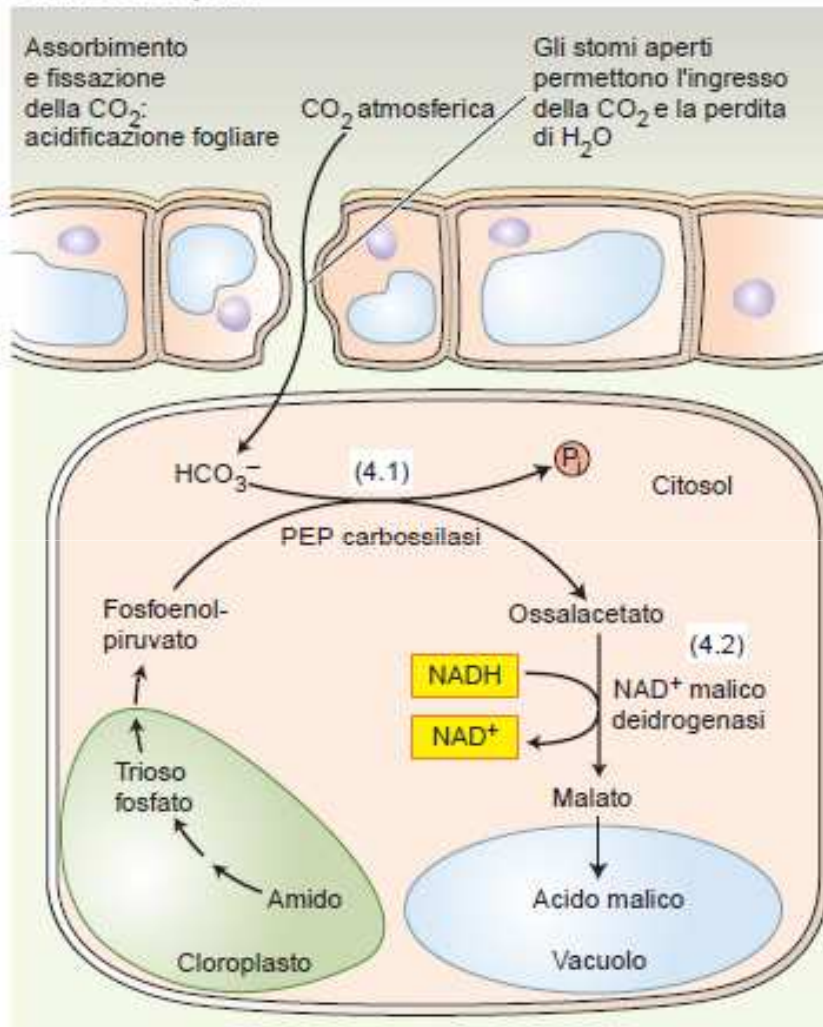


**malato nel
cloroplasto**

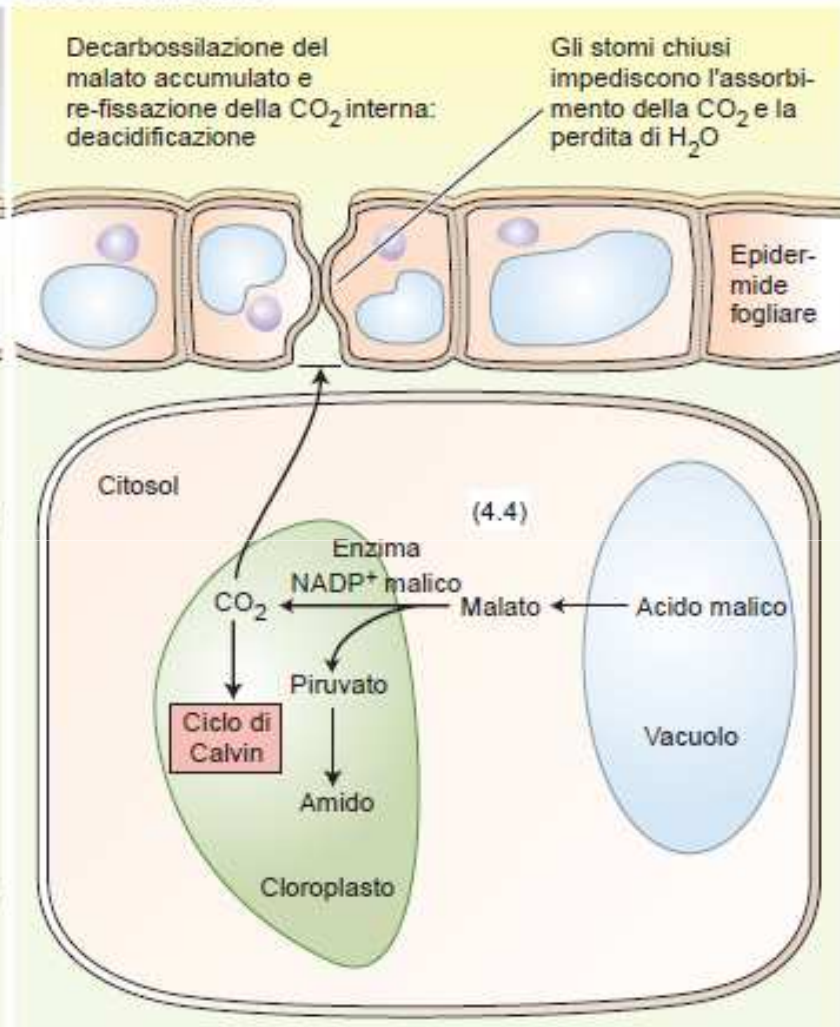


decarbossilazione

Buio: Stomi aperti



Luce: Stomi chiusi



Regolazione del metabolismo CAM

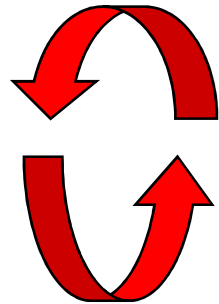
Richiede che le reazioni di carbossilazione e decarbossilazione, che avvengono nello stesso compartimento, siano attive in tempi diversi



Carbossilazione: attiva di notte

Decarbossilazione: attiva di giorno

Altrimenti



Ciclo futile

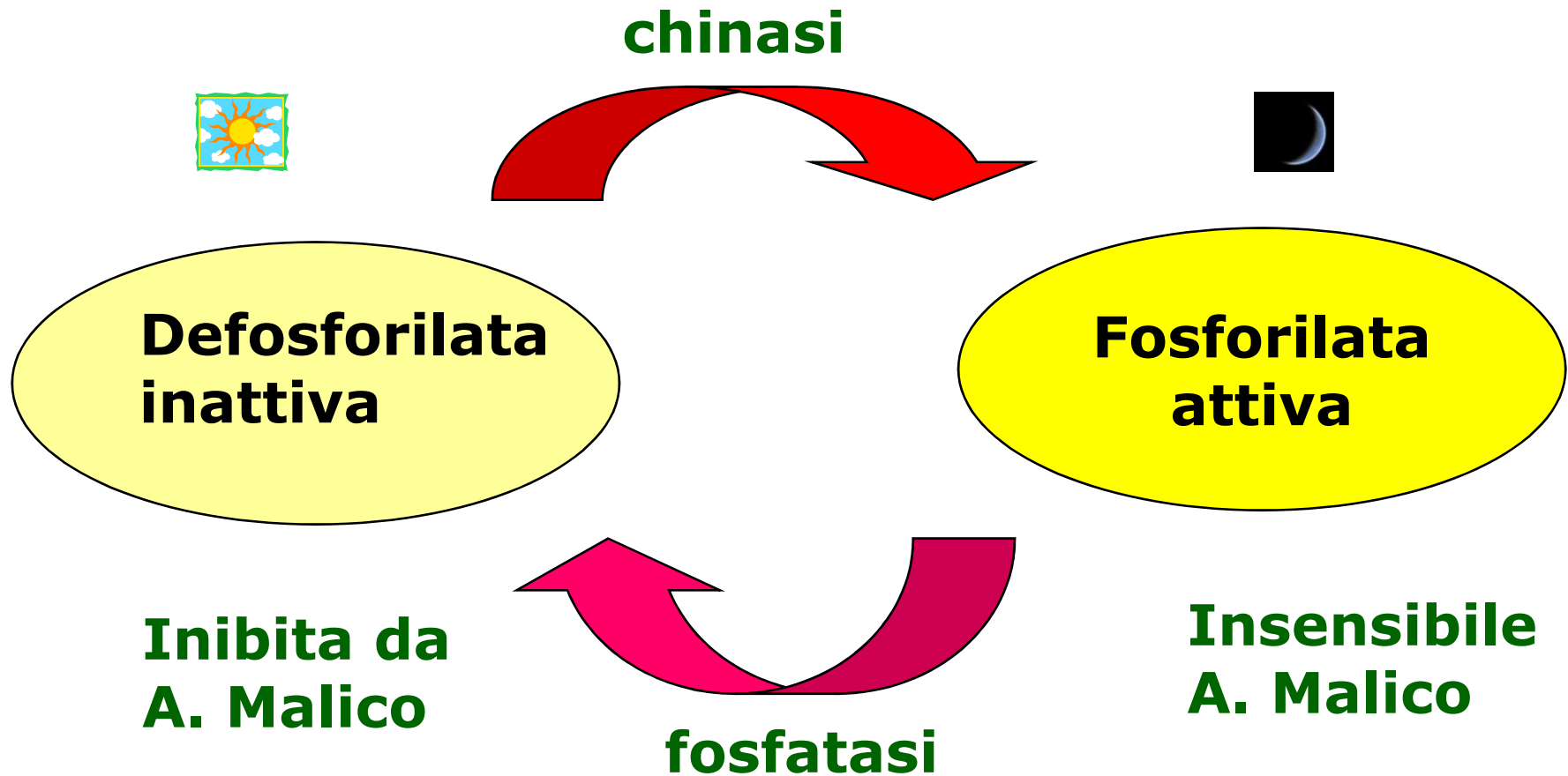
Nelle piante CAM la PEP Carbossilasi
esiste in due forme

Diurna: inibita da acido malico

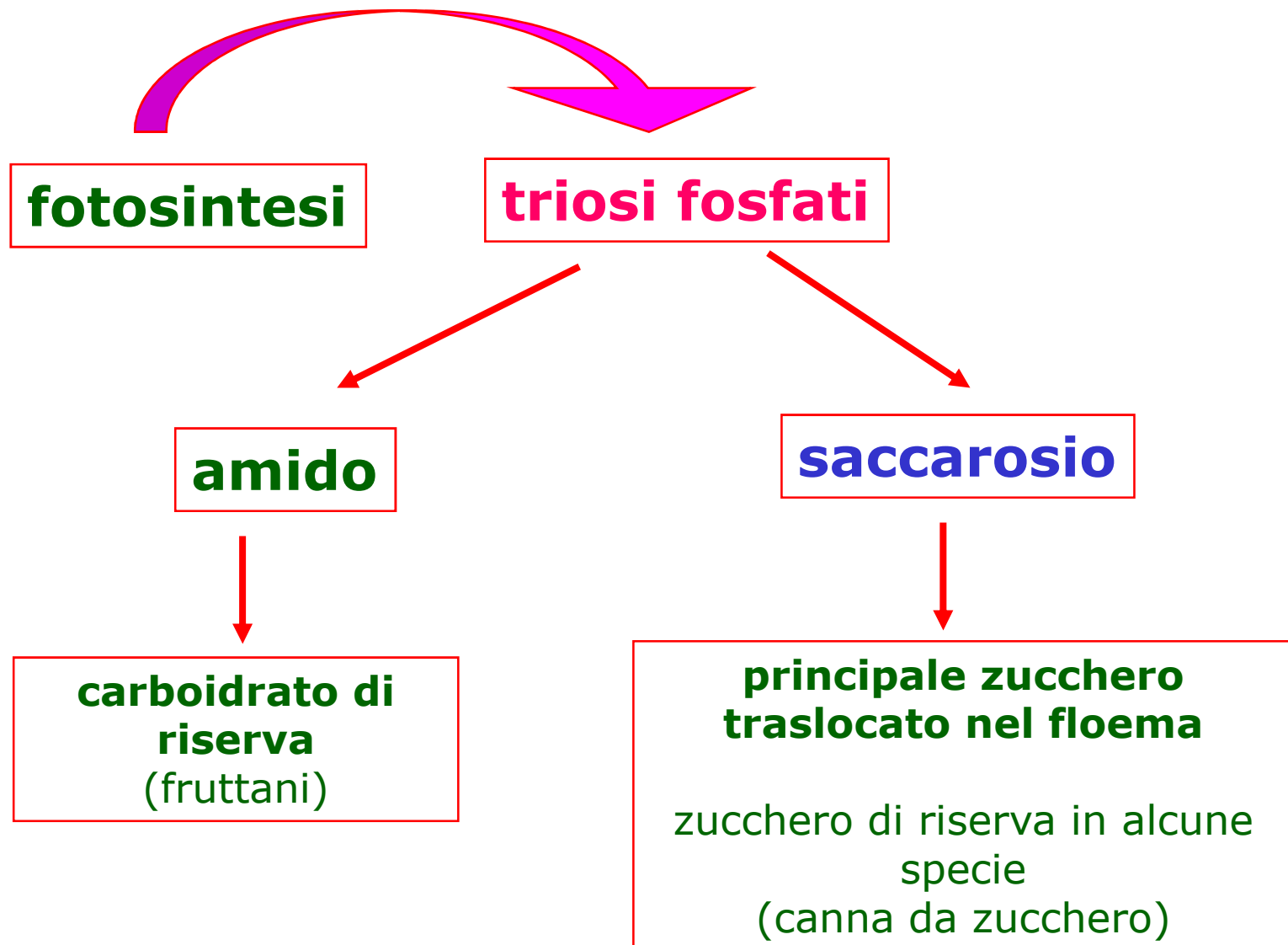
Notturna : insensibile all'acido malico

Le due forme differiscono nello
stato di fosforilazione

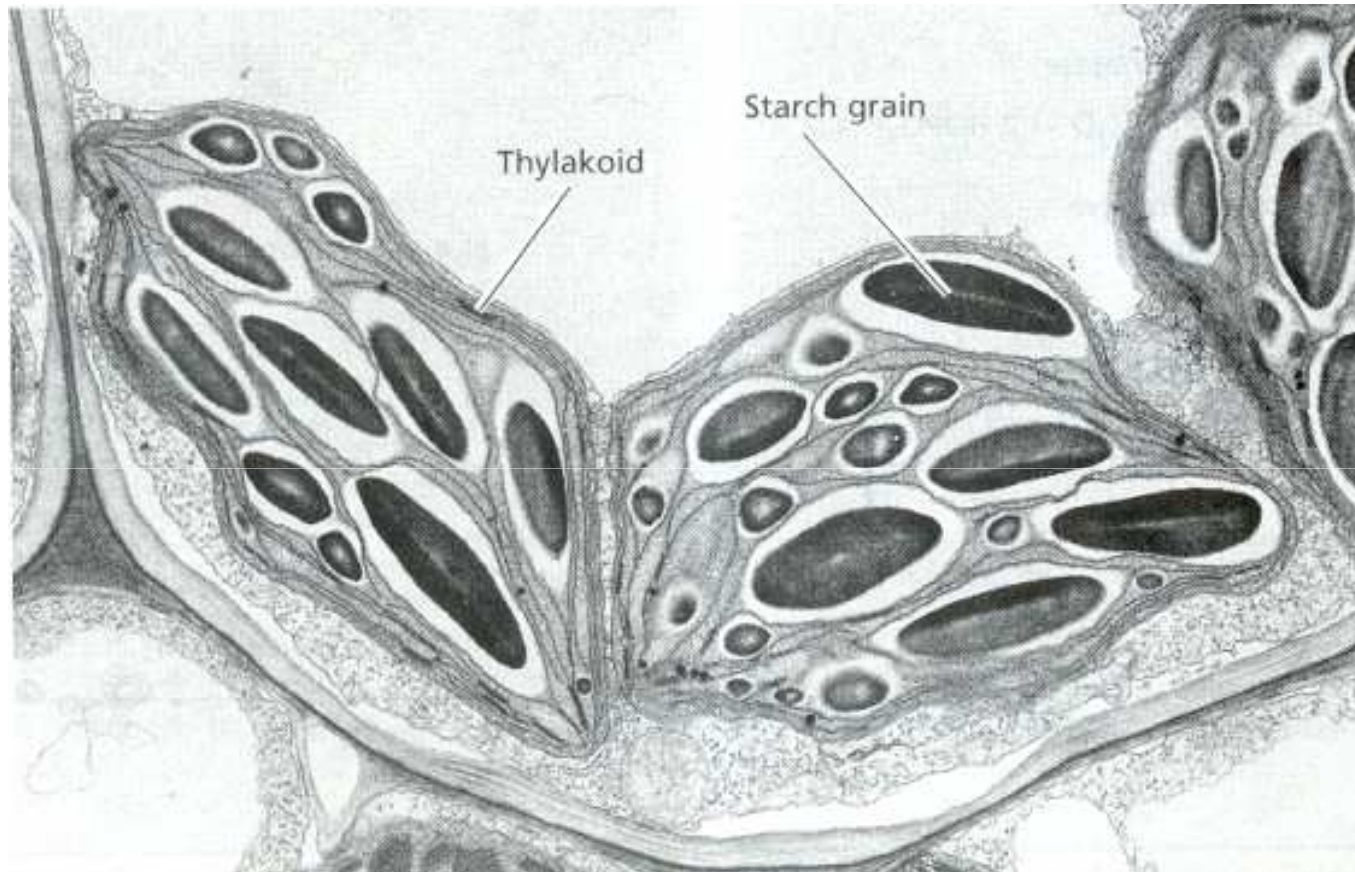
Regolazione della PEP carbossilasi delle piante CAM



SINTESI DI AMIDO E SACCAROSIO



la sintesi dell'amido avviene nei cloroplasti

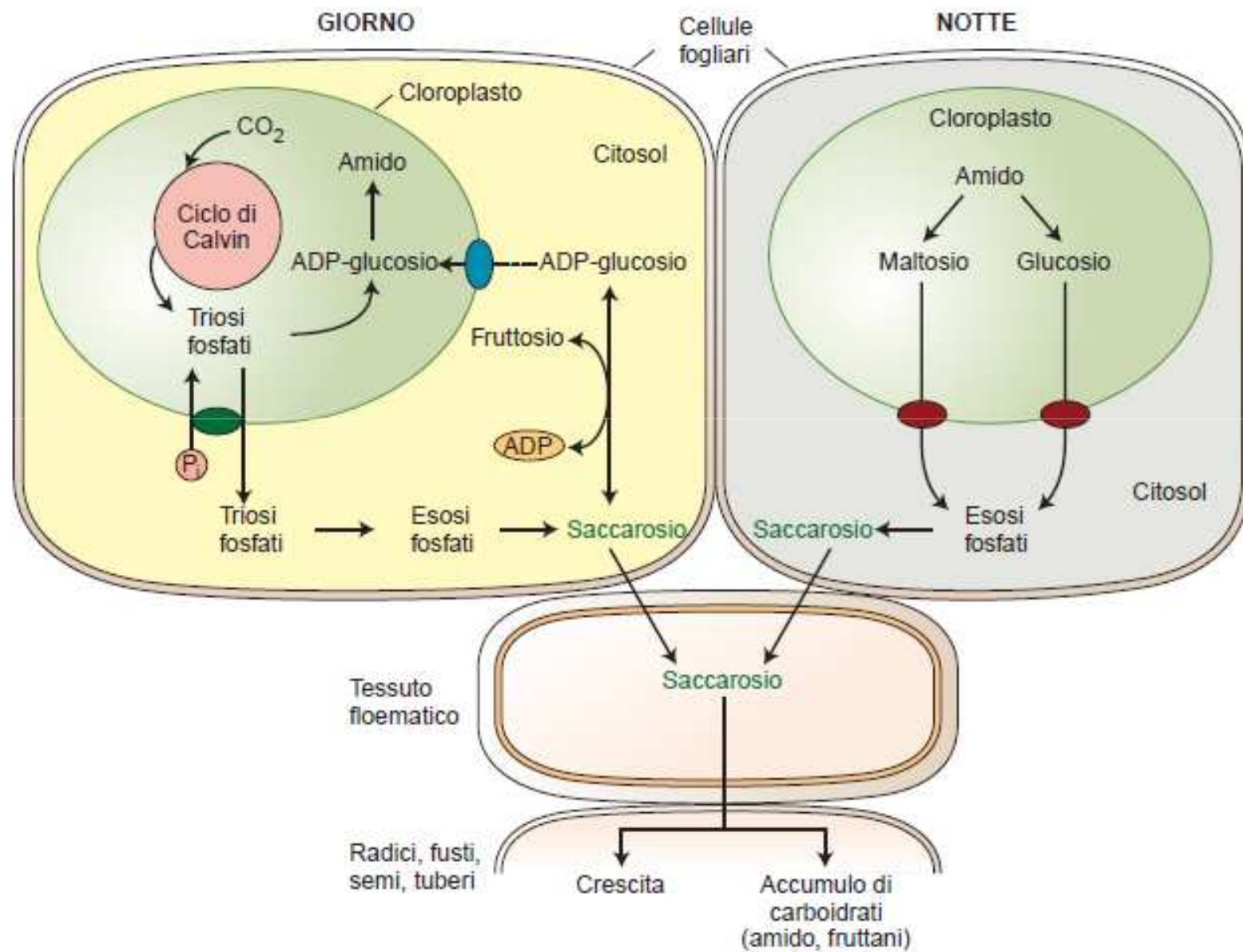


la sintesi del saccarosio avviene nel citoplasma

Alla luce: amido sintetizzato nei cloroplasti e saccarosio nel citosol ed esportato (floema)

Al buio: l'amido viene degradato per sostenere la sintesi ed il trasporto di saccarosio

Transizione buio /luce: riprende la sintesi di amido dei cloroplasti **AMIDO DI TRANSIZIONE**



La velocità fotosintetica determina la quantità totale di carbonio fissato

AMIDO (cloroplasti)

SACCAROSIO (citosol, consumo metabolico; esporto floematico)

L' ALLOCAZIONE è la distribuzione del carbonio fissato tra le varie vie metaboliche

LA RIPARTIZIONE è la regolazione della distribuzione del carbonio fissato tra i vari pozzi

AMIDO

α -amilosio (20%)

Solubile in acqua

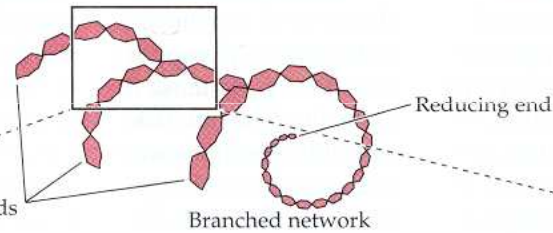
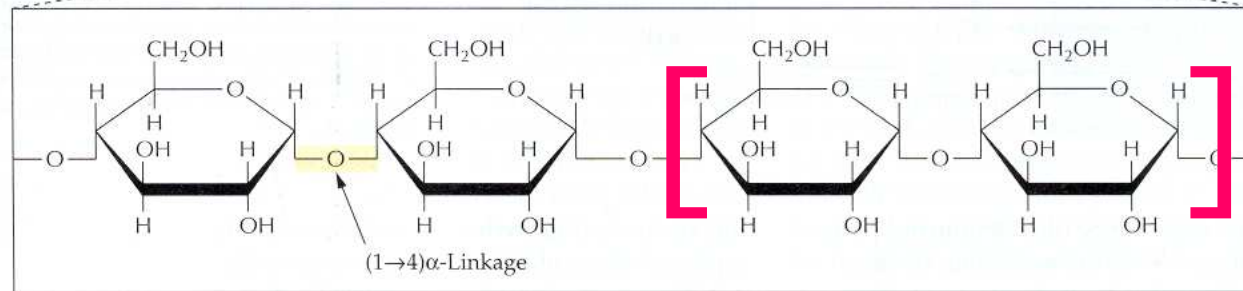
**catene lunghe e non ramificate
di unità di glucosio legate da
legami α 1 $\rightarrow$ 4**

amilopectina

(80%) insolubile in acqua

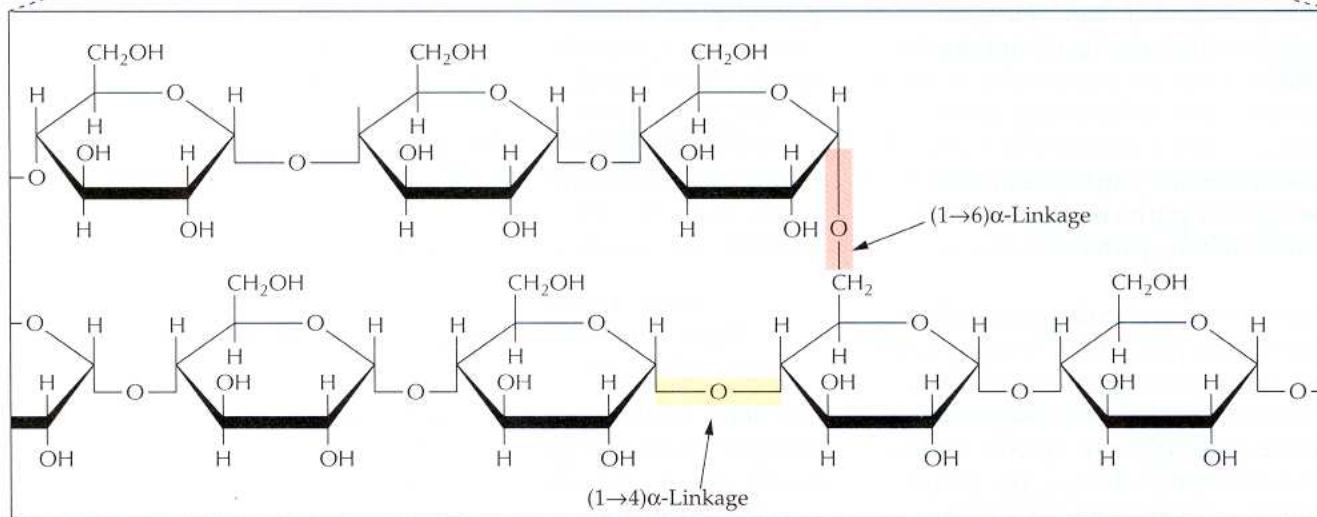
**catene di glucosio legate da
legami α 1 $\rightarrow$ 4 con ramificazioni
ogni 20-30 residui
(legami α 1 $\rightarrow$ 6)**

Amilosis, lineare



maltosio

Amilopectina, ramificata



La composizione relativa di amilosio e amilopectina dell'amido è importante negli usi alimentari e commerciali (pasta, carta, colla)

Amidi ramificati (amido ceroso: maggior contenuto di amilopectina) hanno una tessitura più stretta e una resistenza maggiore degli amidi lineari

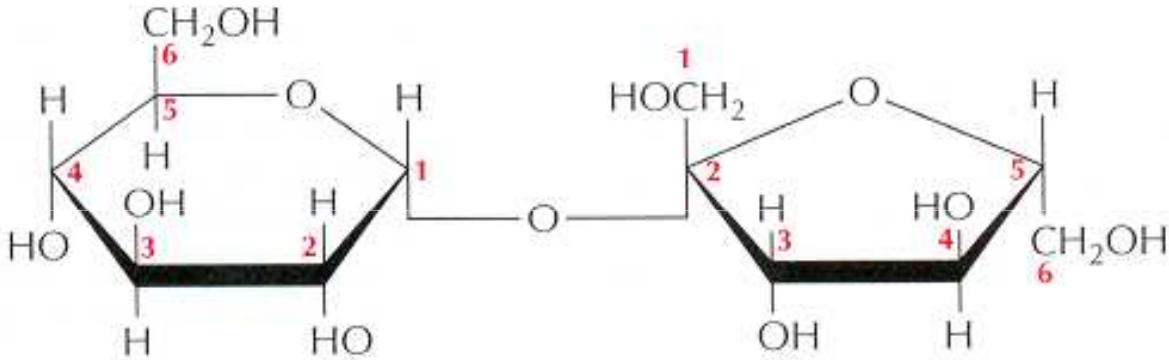
L'amido si accumula nei cloroplasti delle foglie e nei plastidi

(amiloplasti dell'endosperma di semi a riserve carboidratiche)

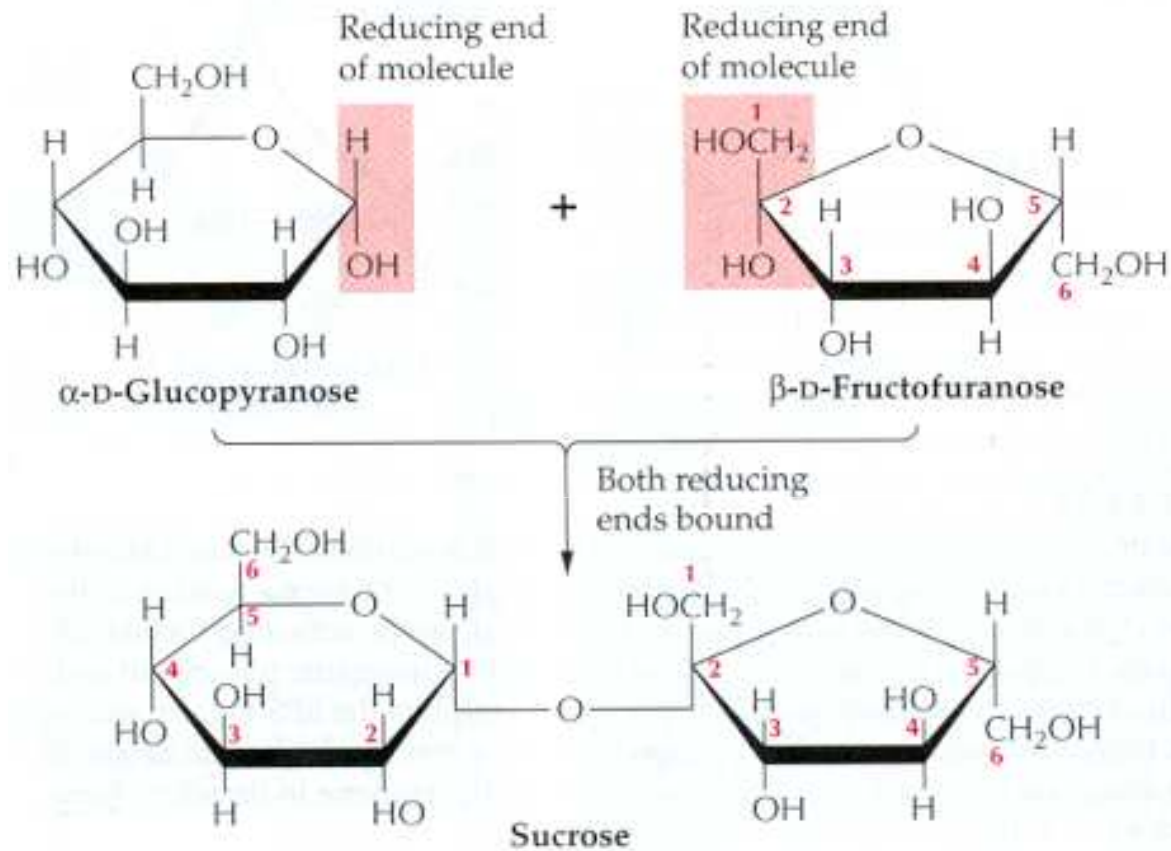
Si accumula sotto forma di granuli densi e con struttura

lamellare e semicristallina

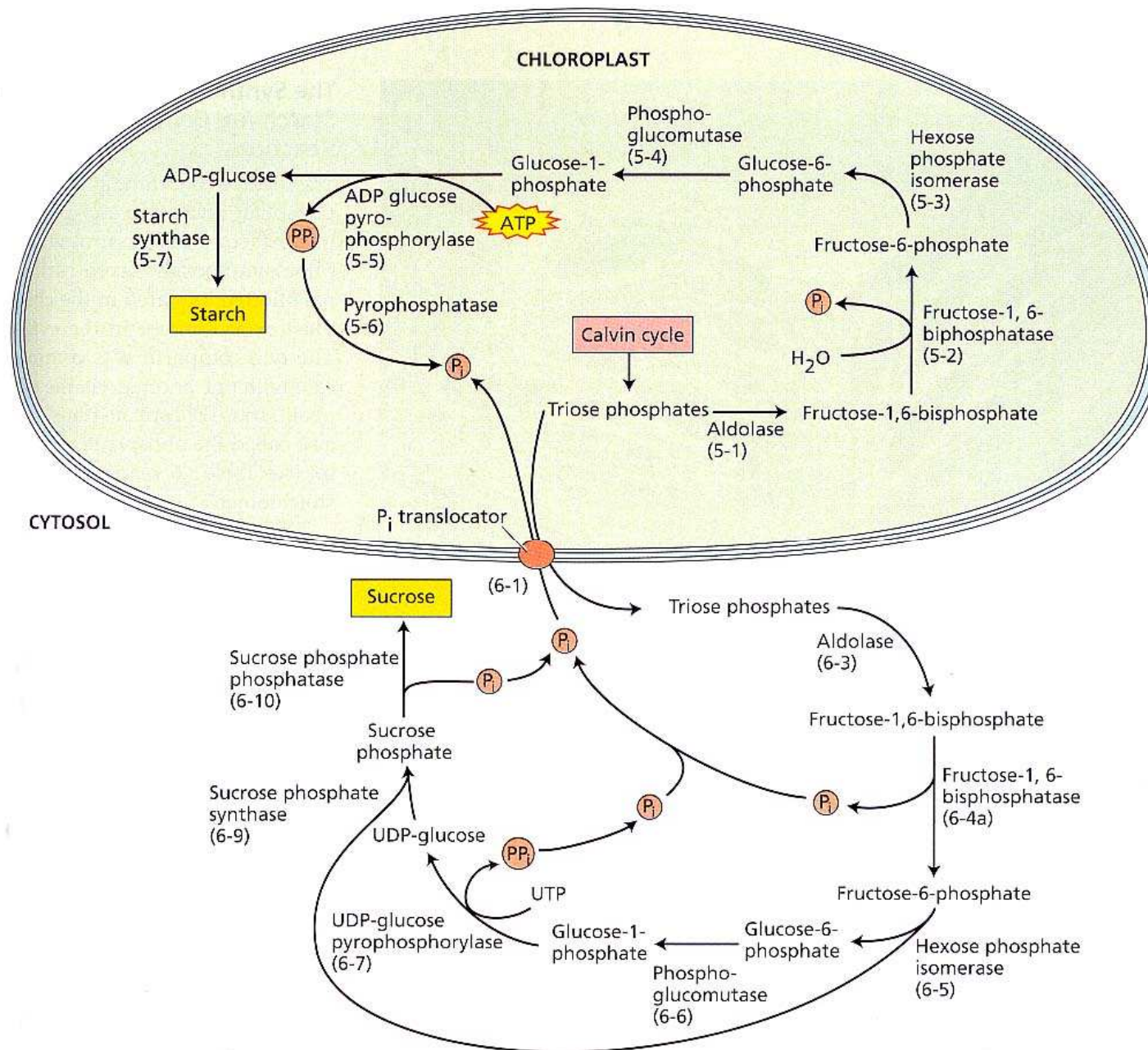
saccarosio



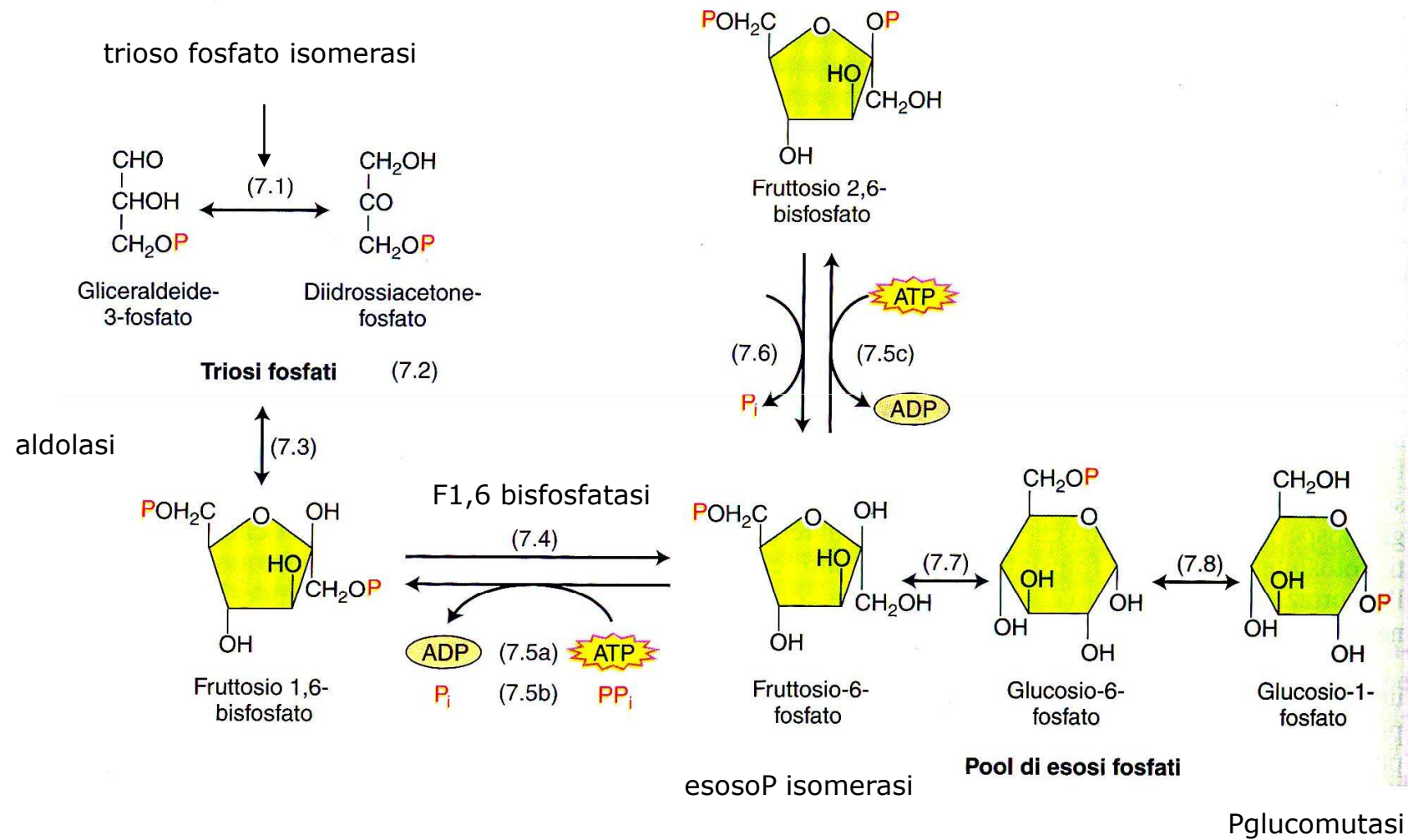
**disaccaride composto da glucosio e fruttosio
legame α (1 $\rightarrow$ 2)**



il saccarosio è uno zucchero non riducente

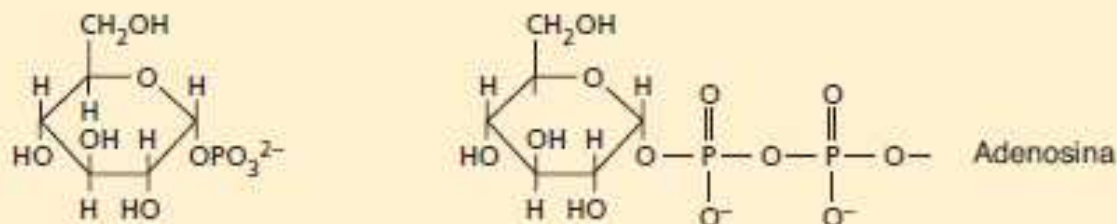


Sintesi dell'amido

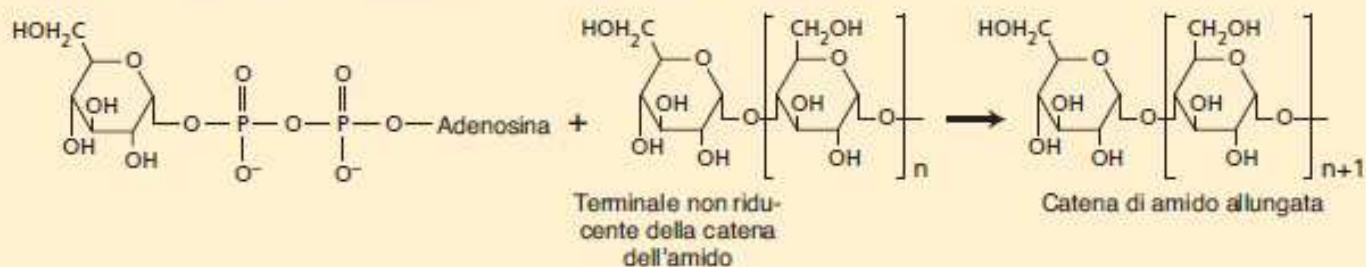
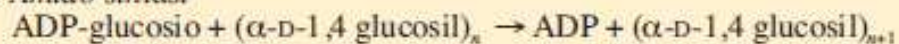




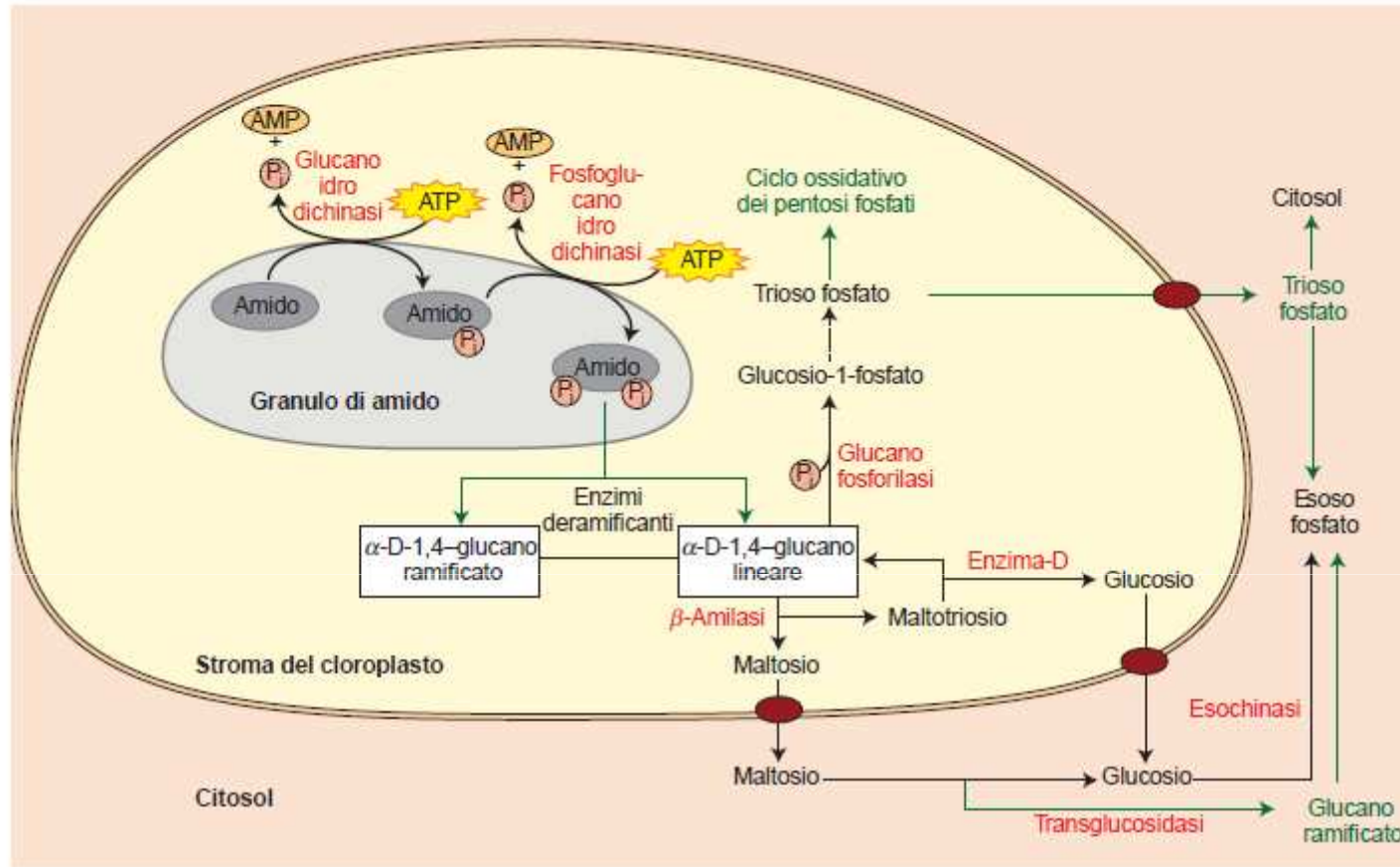
1. *ADP-glucosio pirofosforilasi*



3. *Amido sintasi*

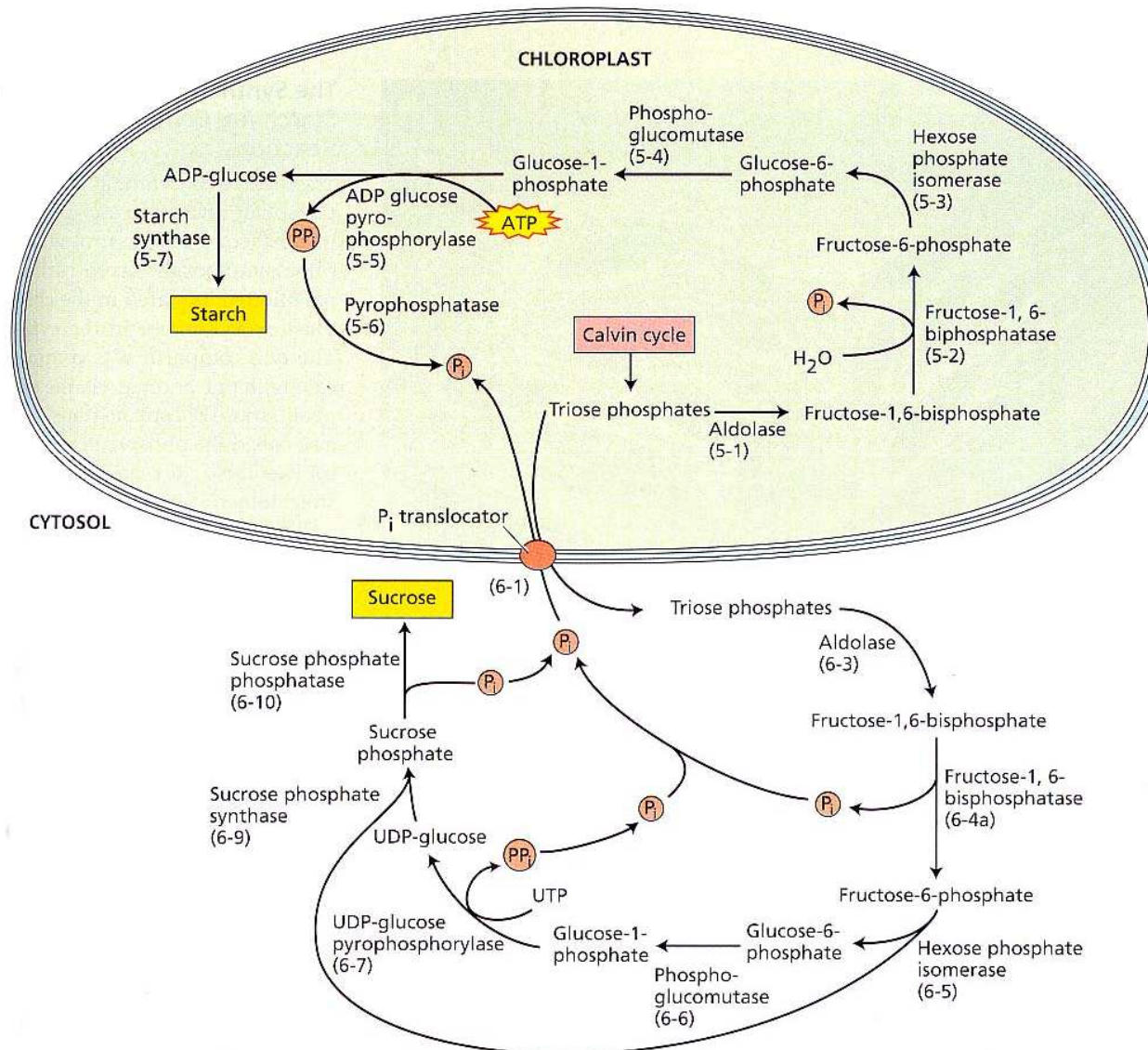


DEGRADAZIONE DELL'AMIDO

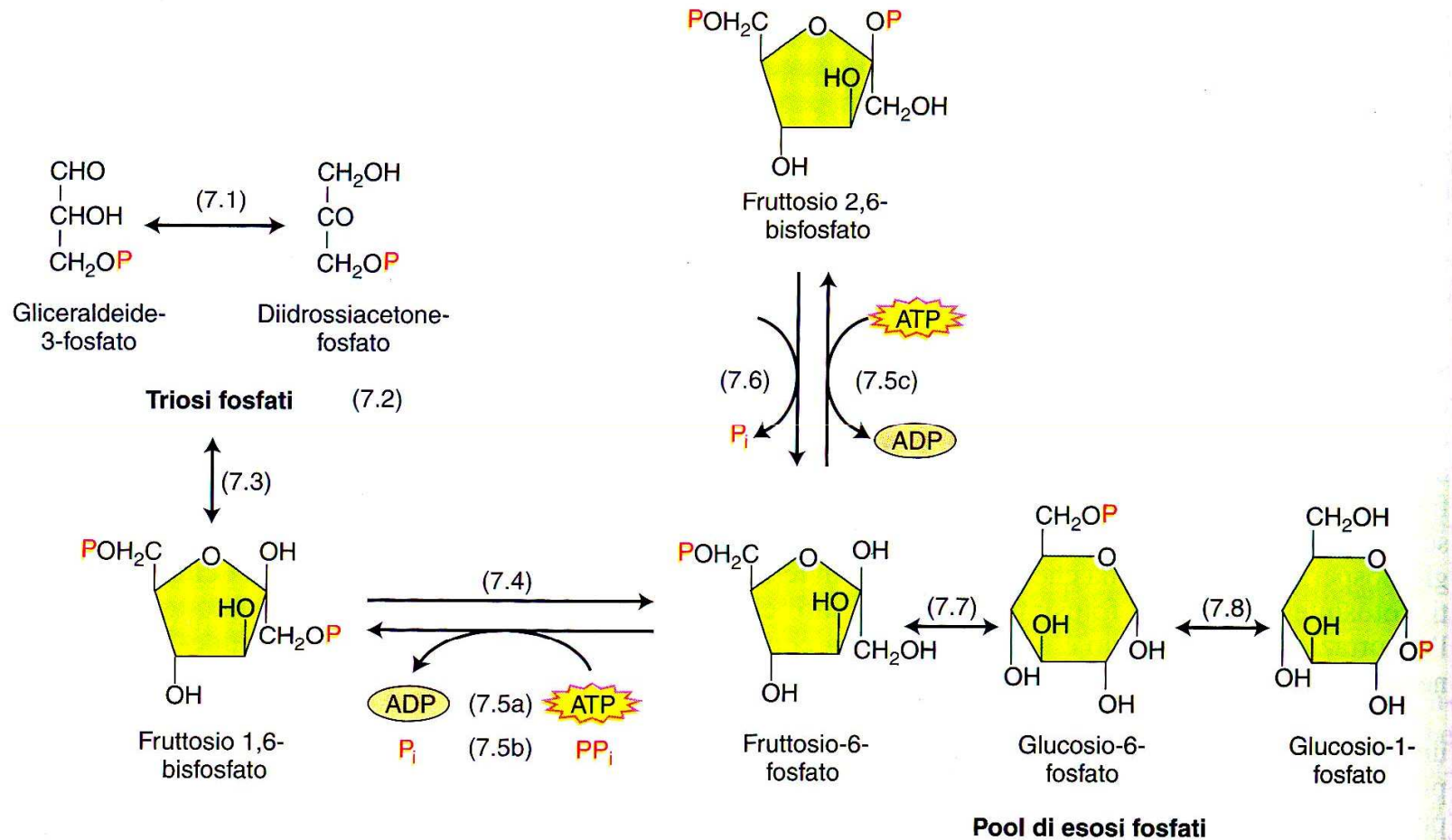


1. Glucano acqua dichinasi, fosfoglucono acqua dichinasi
2. Enzimi deramificanti (destrinasi)
3. β amilasi (maltosio); glucano fosfoidrolasi (glucosio 1-P)

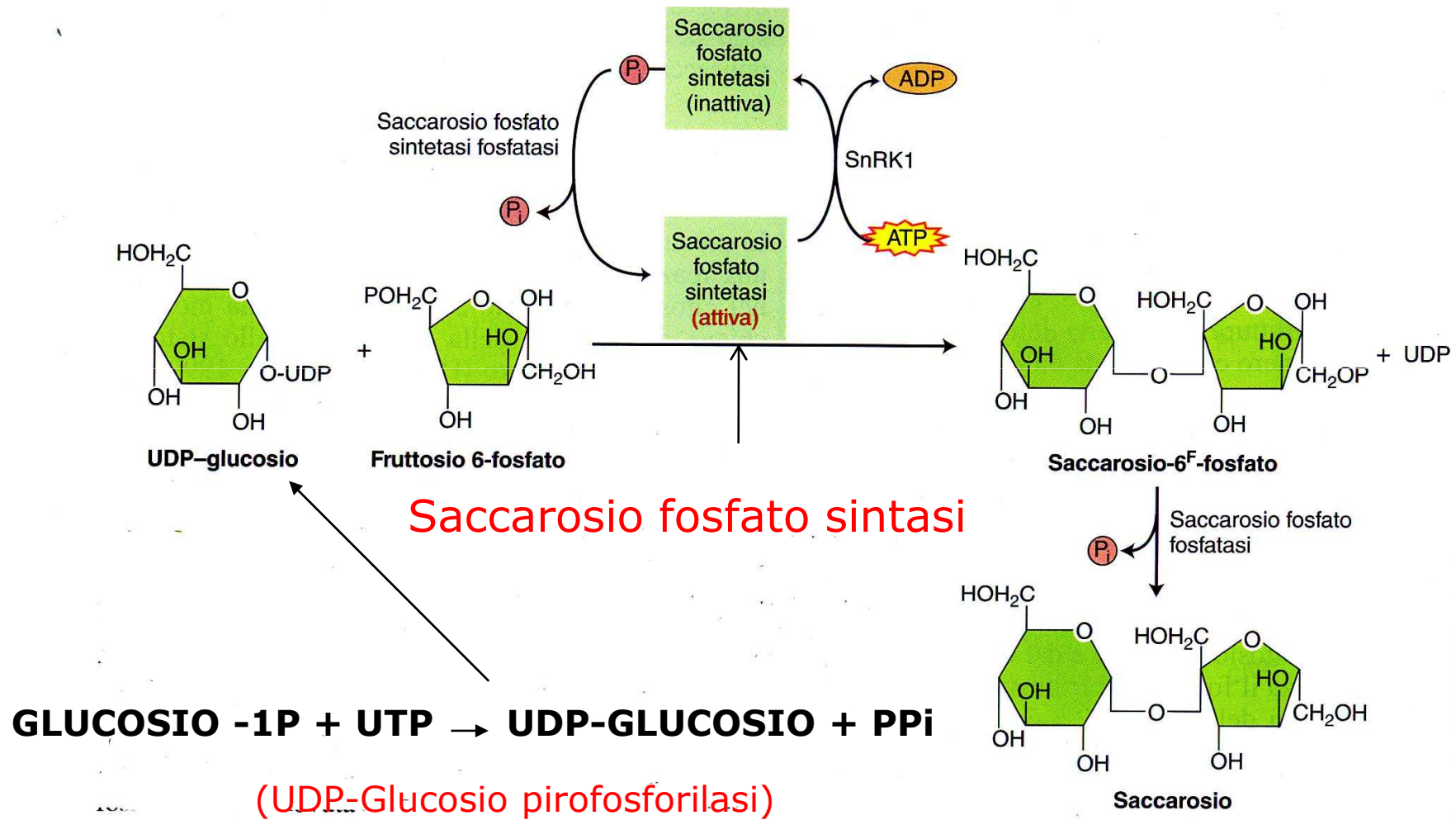
Sintesi del saccarosio



Il pool di esoso fosfati



Sintesi del saccarosio





saccarosio-P sintasi



($\Delta G^{\circ} = -16,5$ Kcal)

saccarosio-P fosfatasi

SACCAROSIO-P SINTASI:sintesi del saccarosio

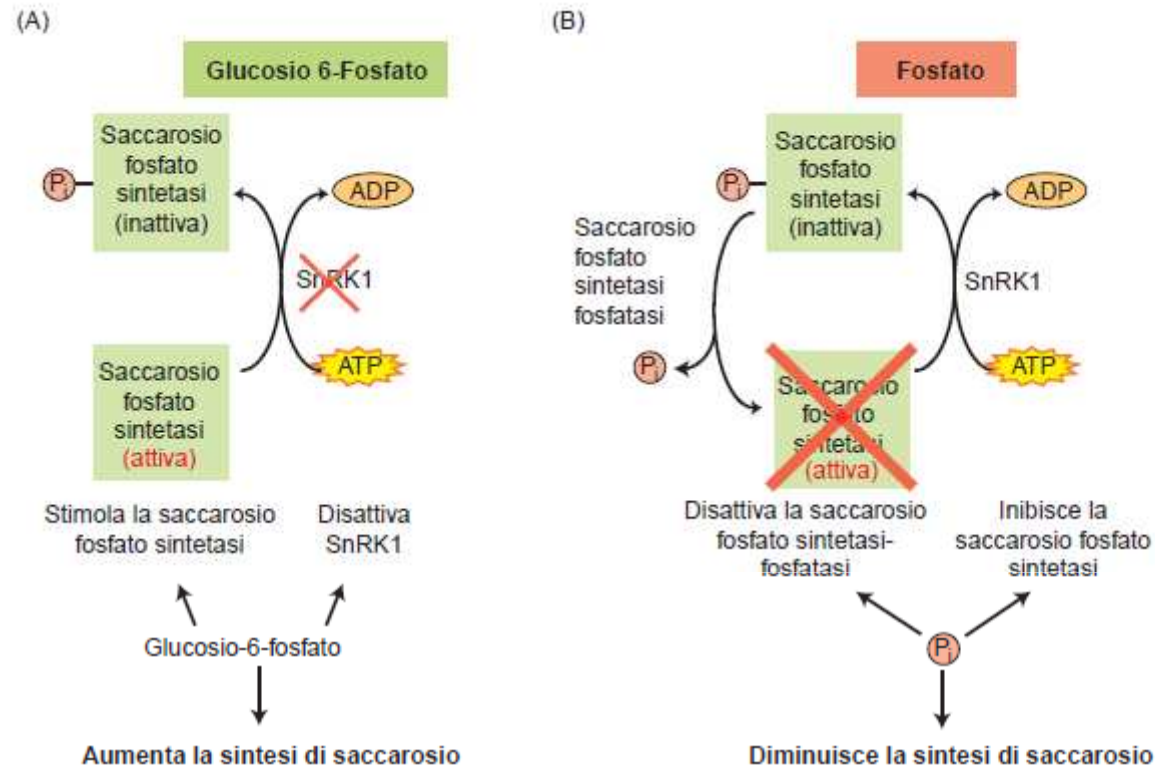


SACCAROSIO SINTASI: scissione del saccarosio per la sintesi della cellulosa



CELLULOSA

Regolazione **Saccarosio-P sintasi**: fosforilazione e metaboliti citosolici

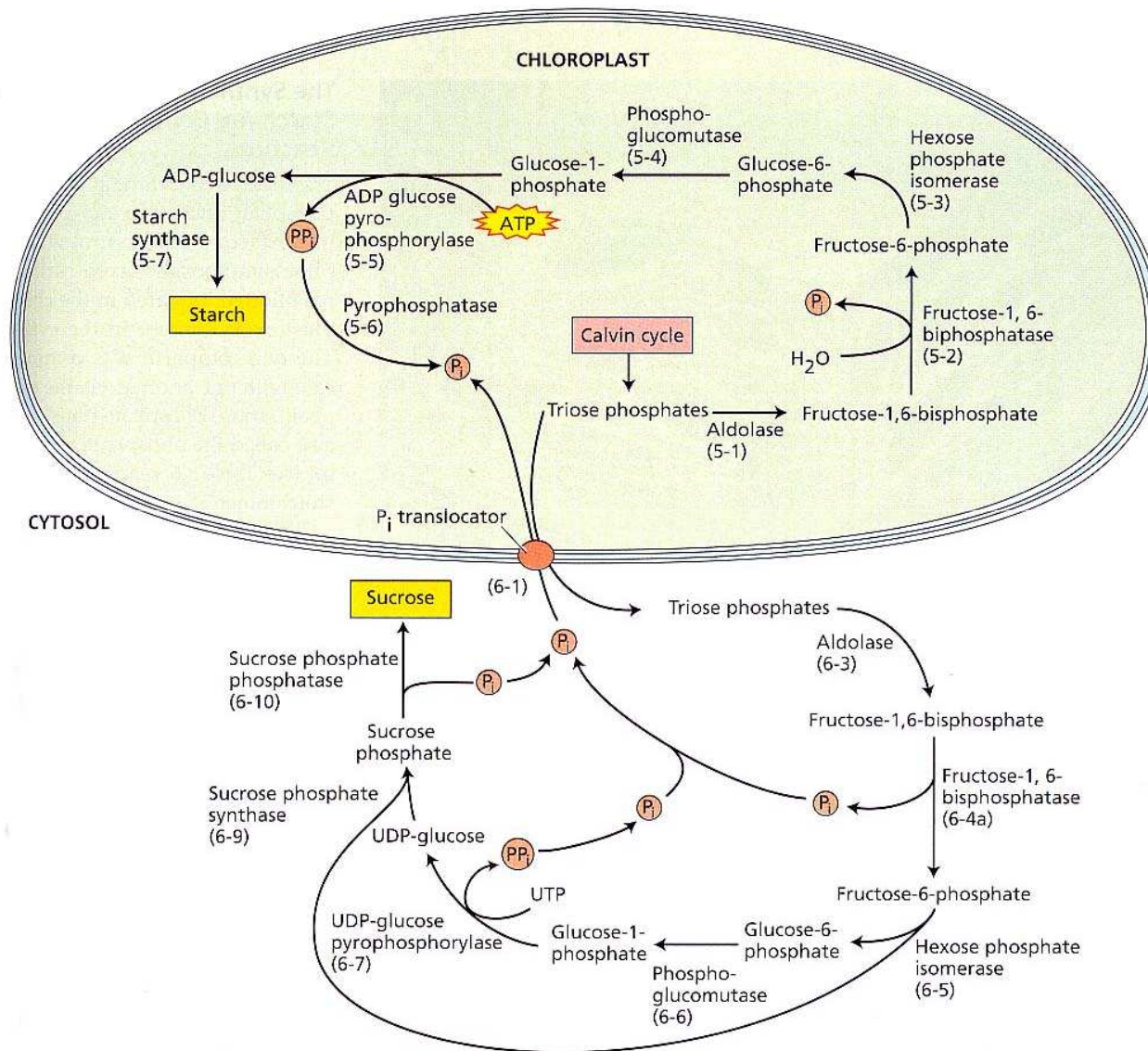


Nella transizione buio/ luce, aumenta nel citosol il Gluc 6-P e diminuisce il P (alta velocità di fotosintesi)

Glucosio 6-P: **attivatore**, inibisce la chinasi

P: **inibitore**, inattiva la fosfatasi, inibisce la saccarosio sintasi

Regolazione della allocazione del C tra amido e saccarosio

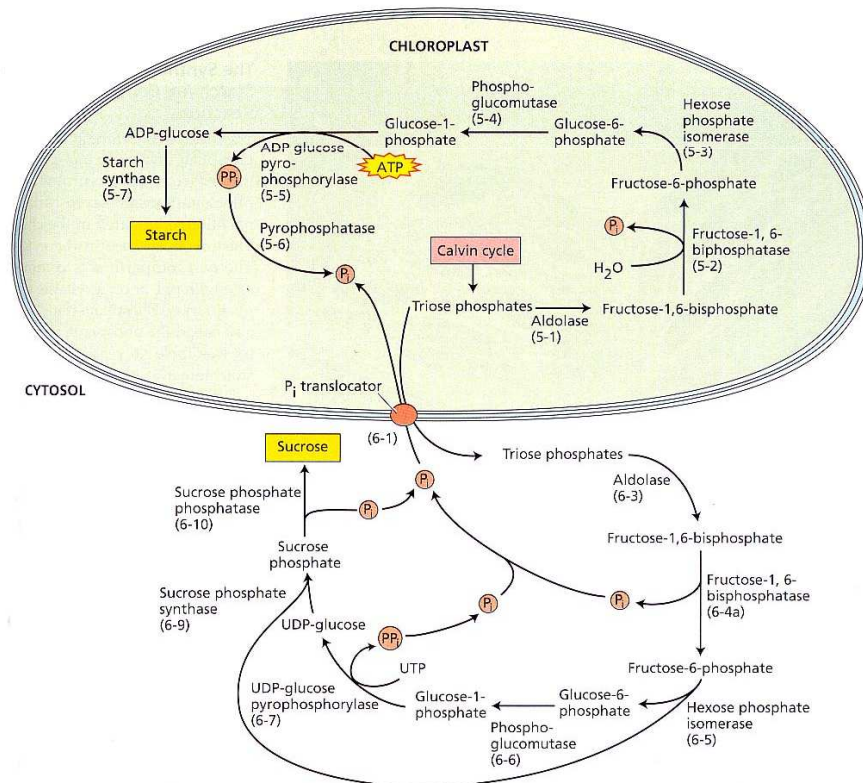
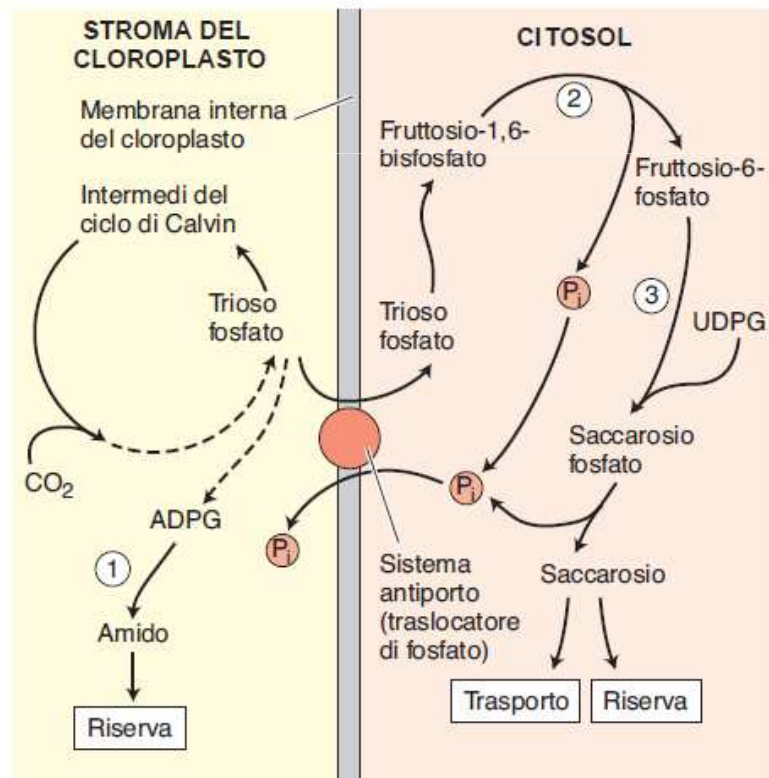


Fattori di regolazione:

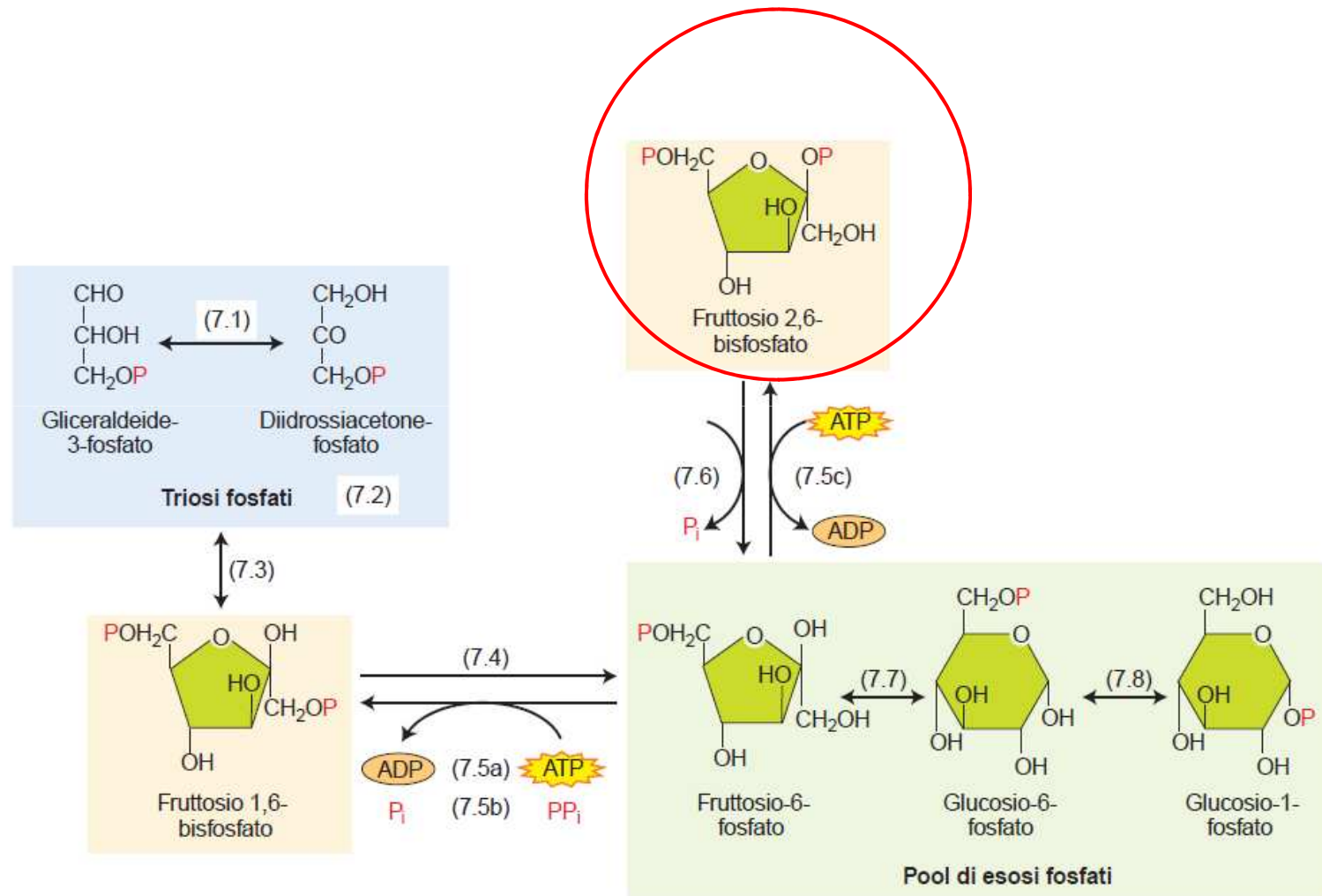
- rapporto $[\text{triosioP}]/[\text{P}]$ nel citosol (+ sintesi saccarosio)
- [fruttosio**2**,6 bisfosfato] nel citosol (- sintesi saccarosio)

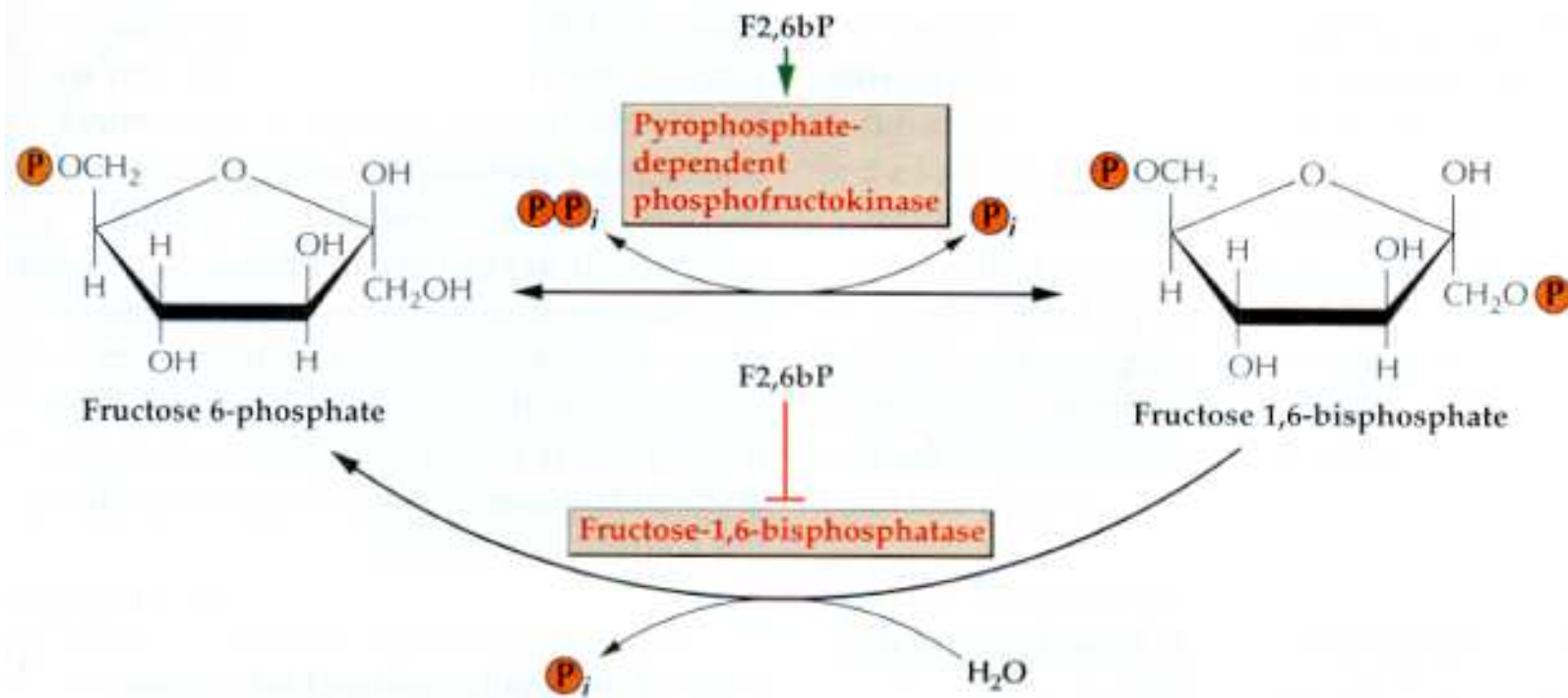
Di giorno i trioso P vengono esportati nel citosol in scambio col P attraverso il traslocatore del fosfato; elevato rapporto $[trioso\ P]/[P]$

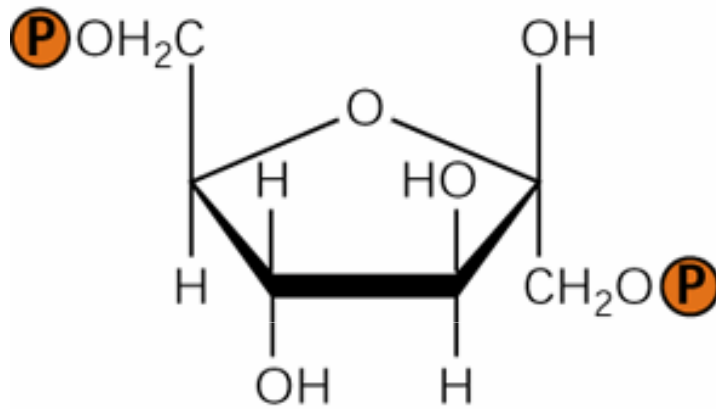
Favorita la formazione di fruttosio 1,6 bisfosfato e la sintesi di saccarosio



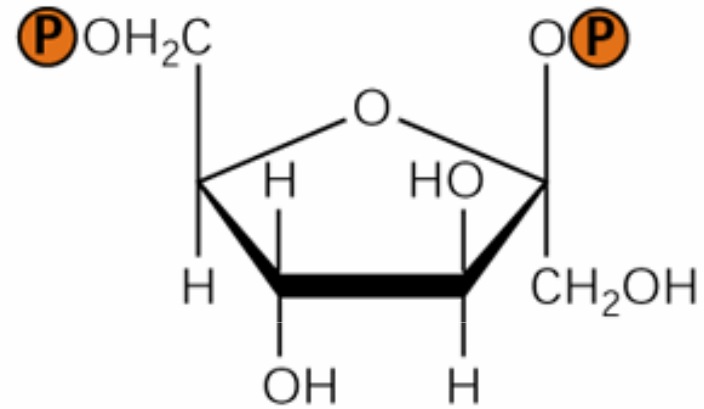
Fruttosio 2,6 bisfosfato







**Fructose 1,6-
bisphosphate,
a metabolic
intermediate**



**Fructose 2,6-
bisphosphate,
a regulatory
metabolite**

Fruttosio 2, 6 bisfosfato

Si forma dal fruttosio 6 P ad opera dell'enzima bifunzionale:

Fruttosio 6-p 2 chinasi-fruttosio 2,6 bisfosfato fosfatasi (citosol)

fruttosio 2,6 bisfosfato: inibisce la fruttosio 1,6 bisfosfato fosfatasi

attiva la fruttosio 6-P chinasi (PPi dip)



Inibita la formazione di fruttosio 6 P

e la sintesi di saccarosio

Fruttosio 6-p 2 chinasi-fruttosio 2,6 bisfosfato fosfatasi:

Attività chinasi stimolata da: P; fruttosio 6 P; inibita da
trioso fosfati

Attività fosfatasica inibita da: P; fruttosio 6 P



Fosfato e fruttosio 6 P nel citosol aumentano la sintesi
di fruttosio 2,6 bisfosfato il quale inibisce la
sintesi di saccarosio

