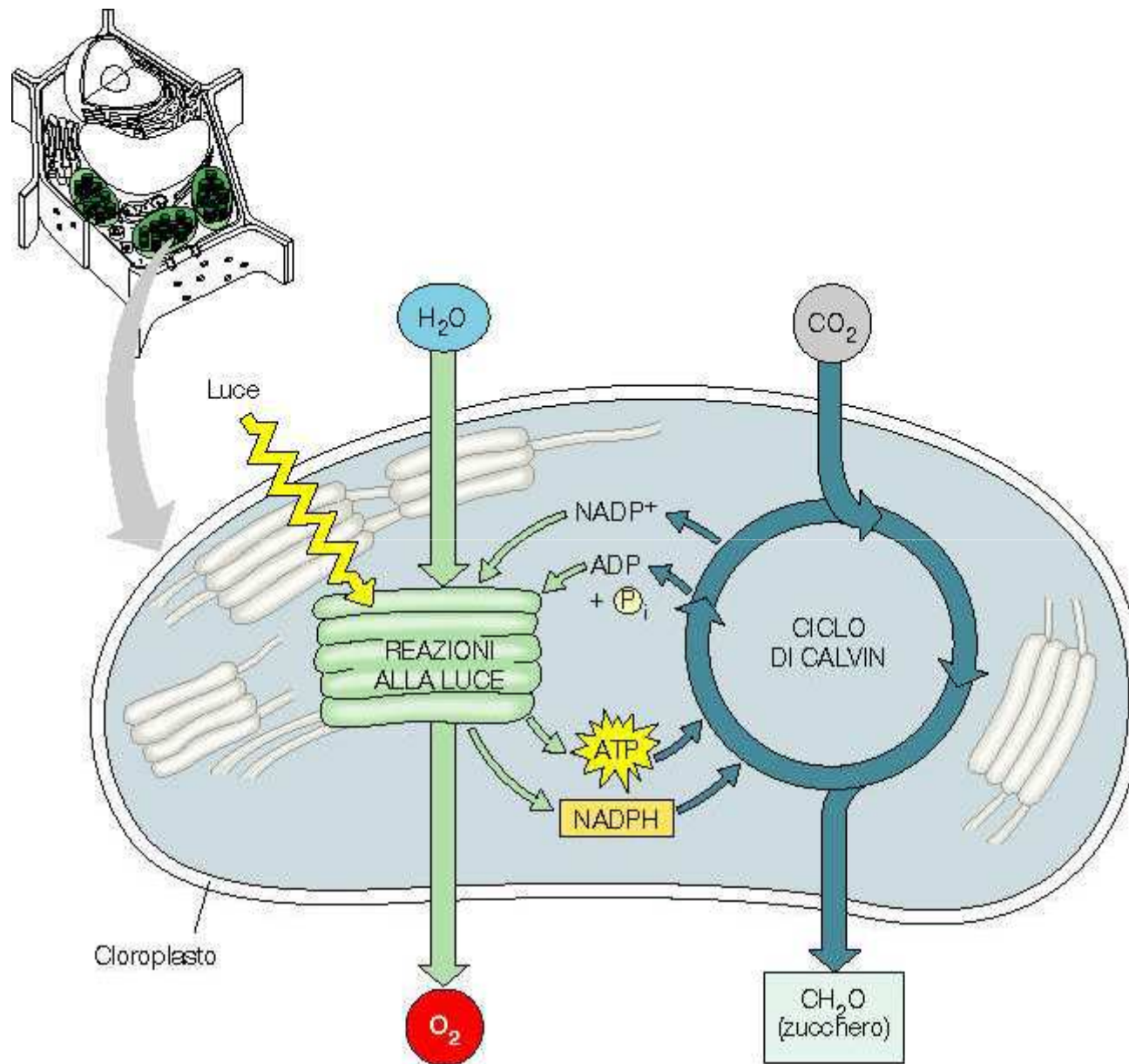
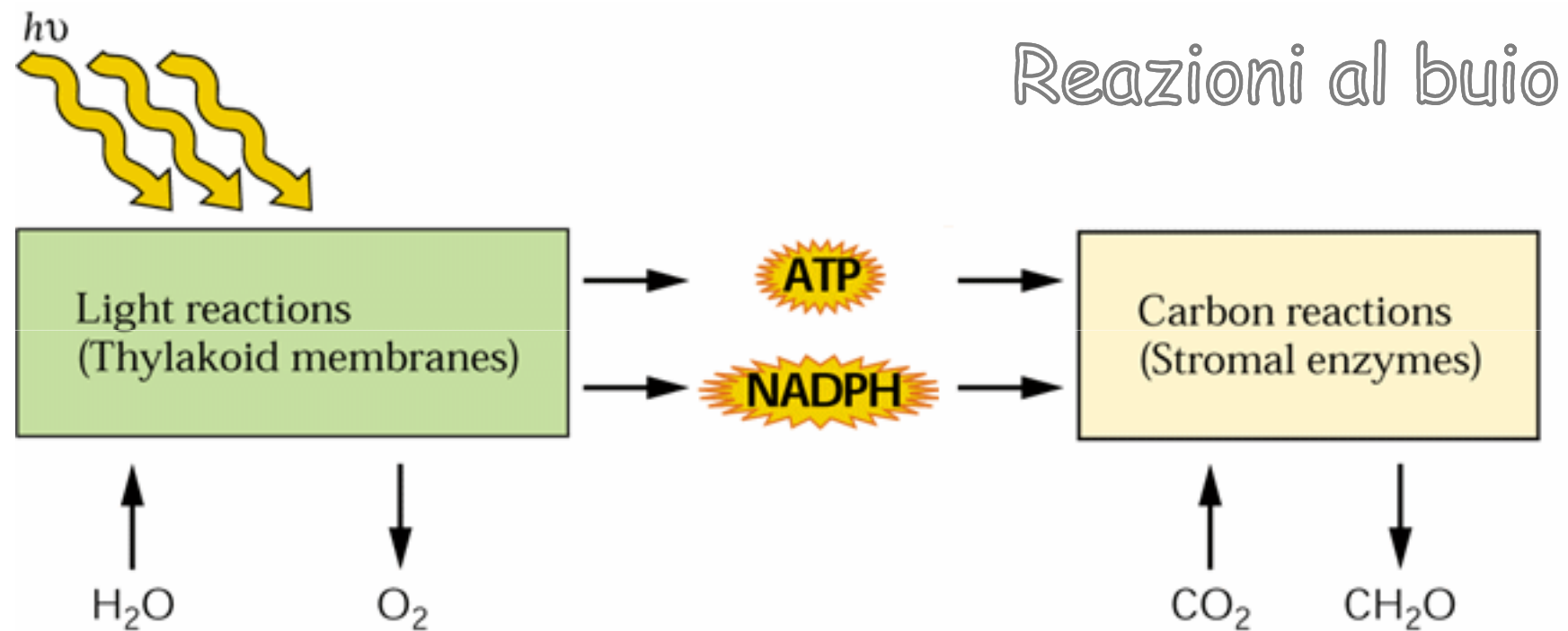


An aerial photograph of a vast, dense green forest, likely a tropical rainforest, stretching towards a distant horizon. The sky is filled with large, dramatic clouds, with a bright light source breaking through near the center. The text "LE REAZIONI DI FISSAZIONE DEL CARBONIO" is overlaid in the center of the image.

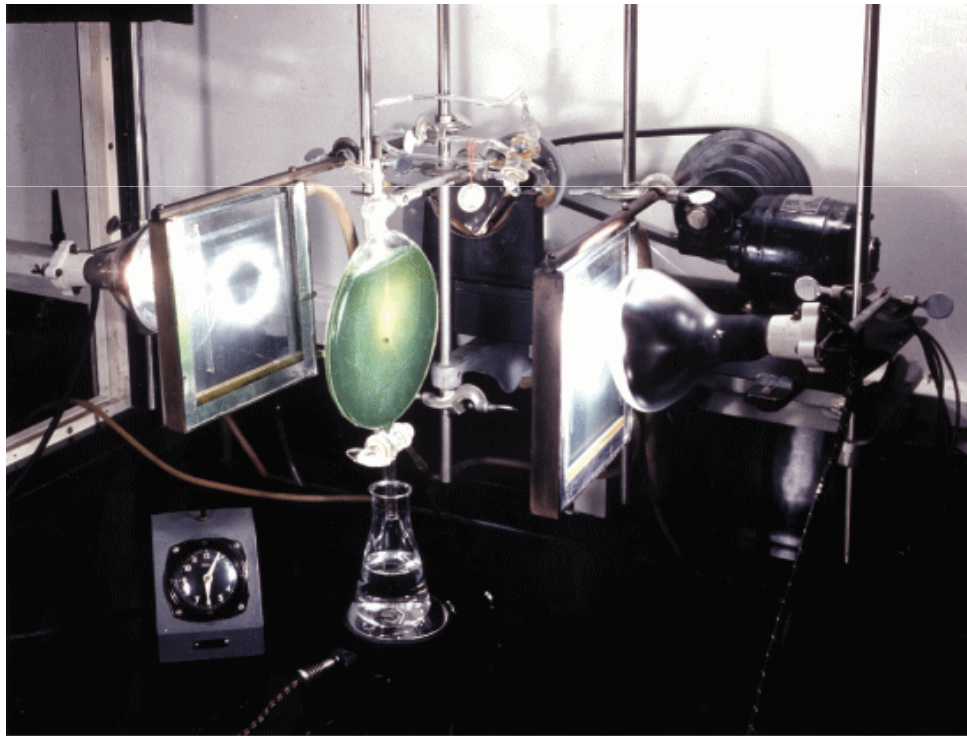
LE REAZIONI DI FISSAZIONE DEL CARBONIO





CICLO DI CALVIN

riduzione fotosintetica del carbonio, PCR



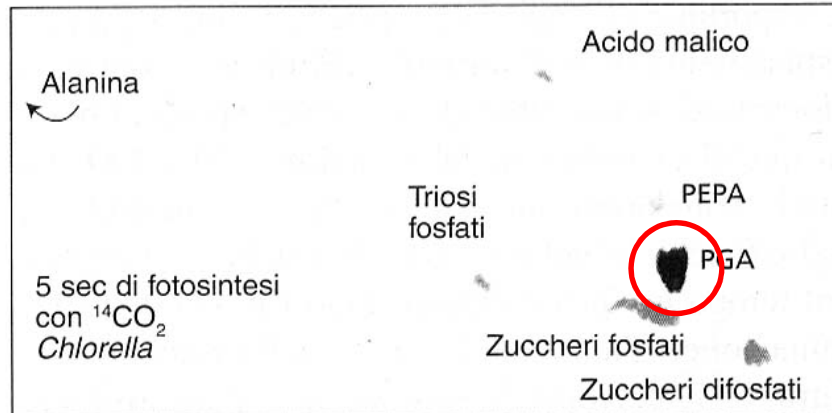
$^{14}\text{CO}_2$



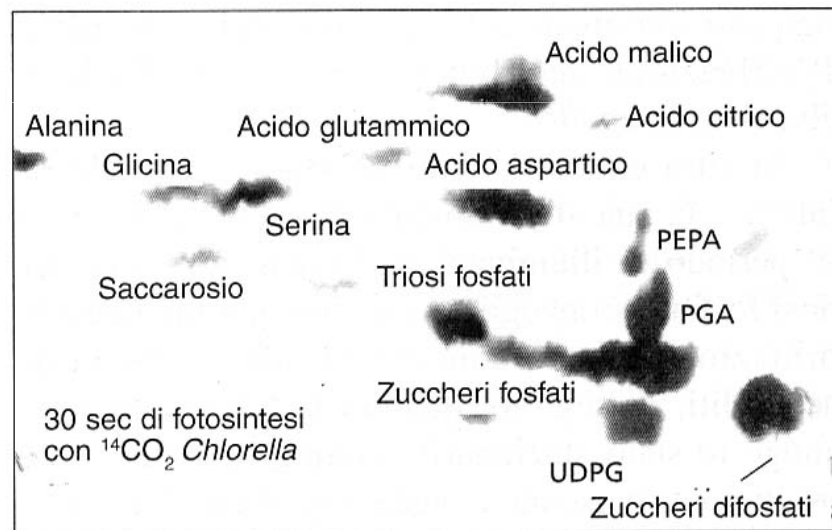
Chlorella



analisi intermedi
marcati



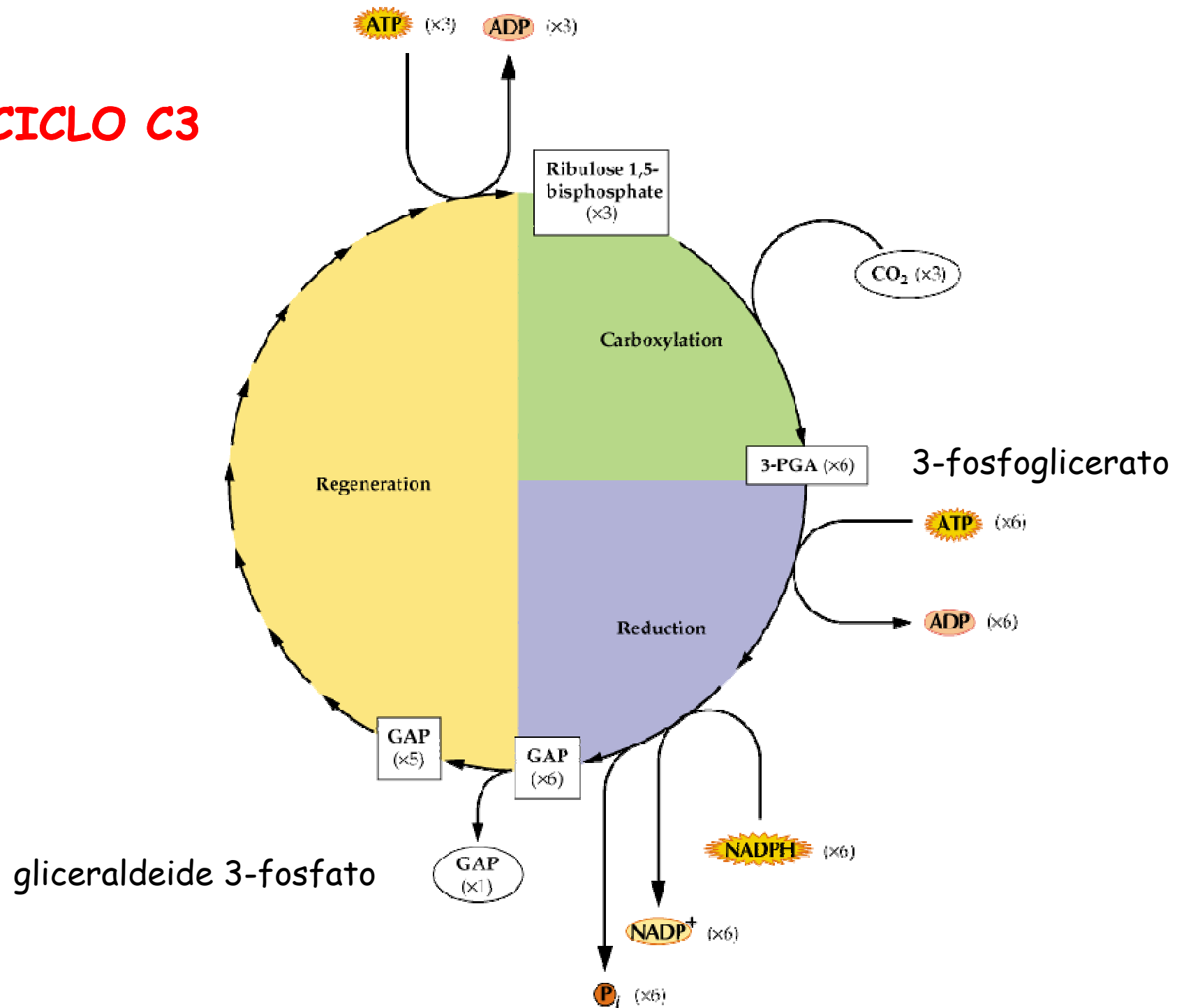
← dopo 5 s



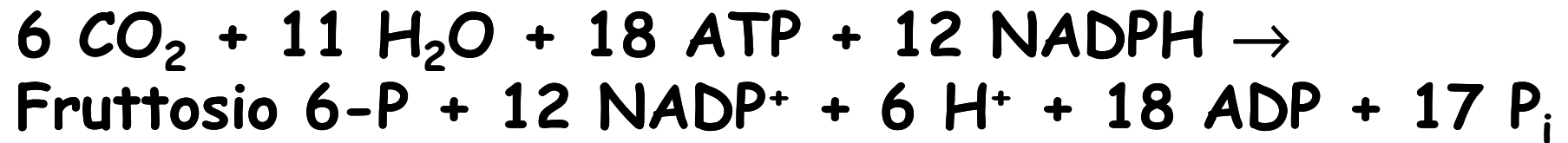
← dopo 30 s

**l'accettore della CO_2 è il
ribulosio 1,5 bis-fosfato**

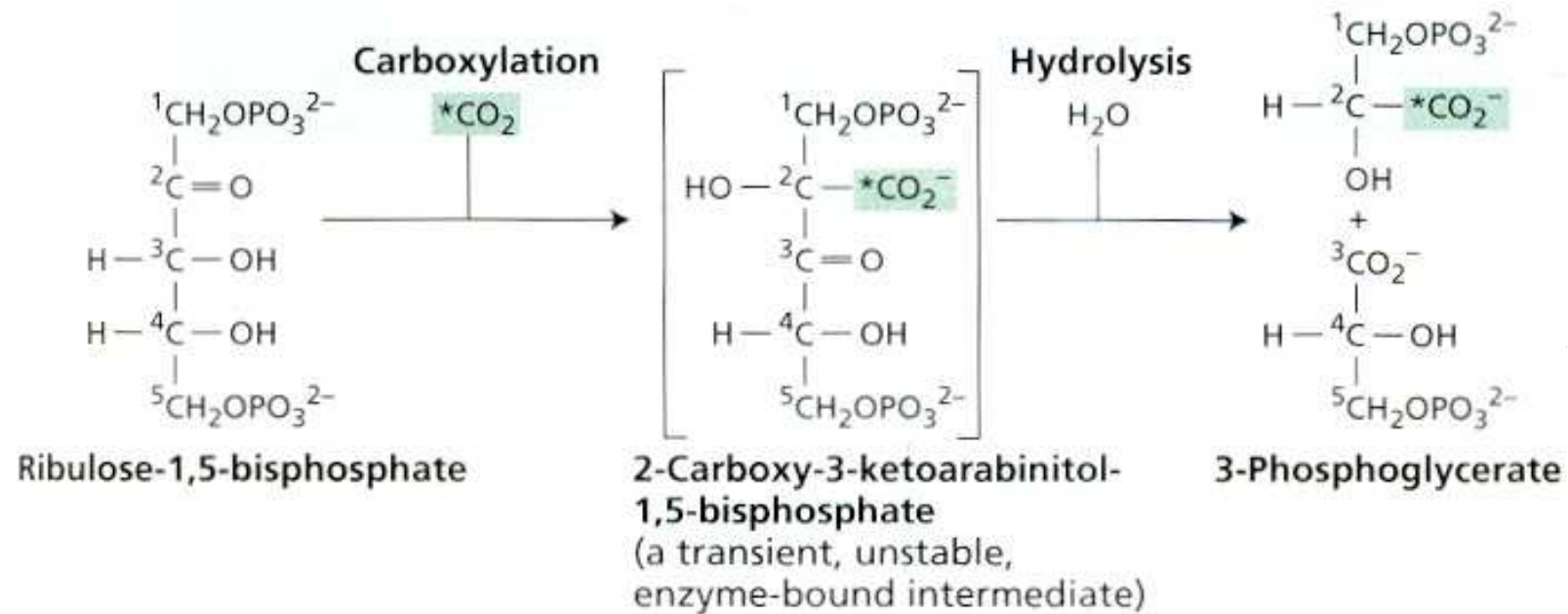
CICLO C3



STECIOMETRIA GENERALE

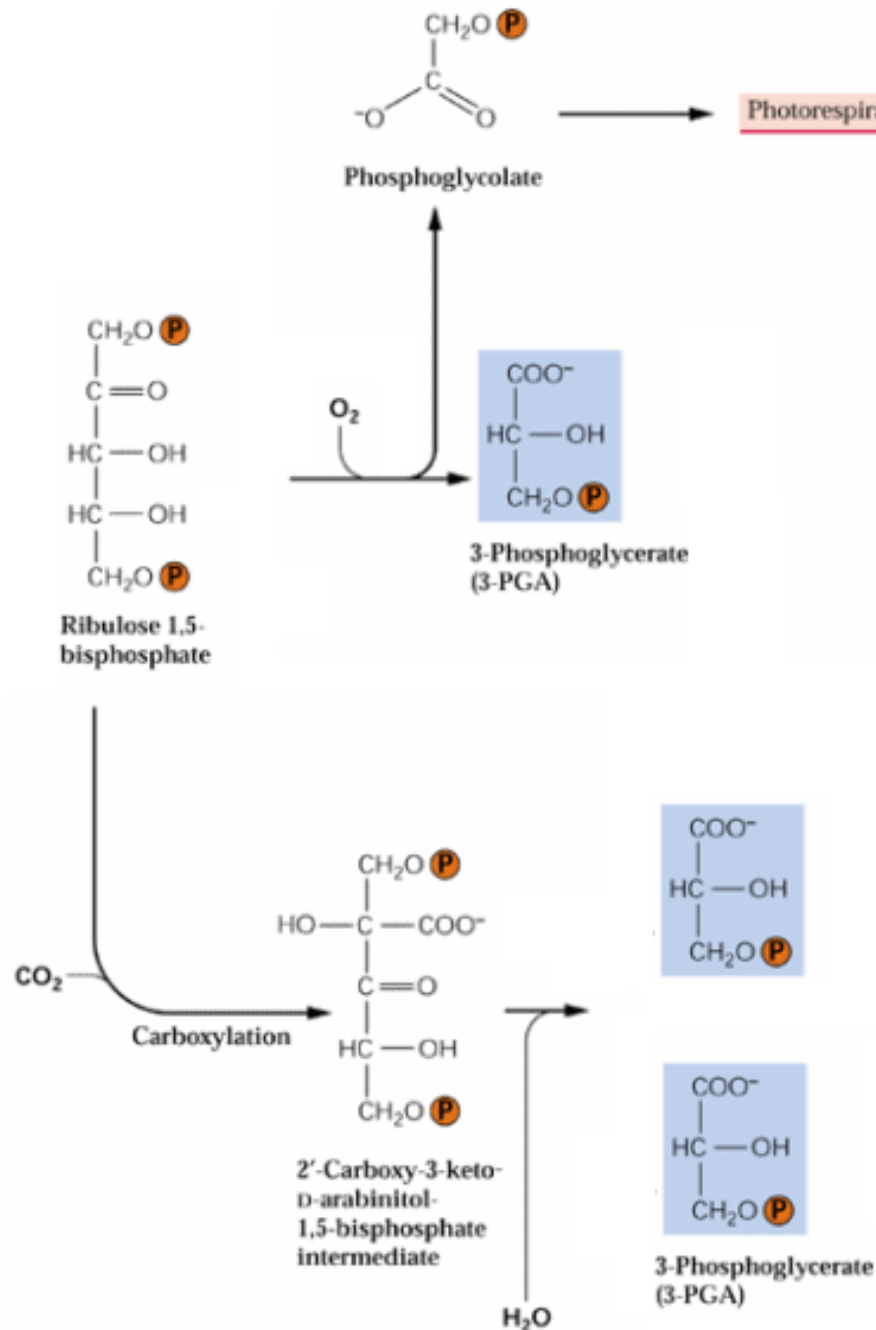


il ciclo di Calvin consuma 3 ATP e 2 NADPH per ogni molecola di CO_2 fissata



$$\Delta G = -51 \text{ kJ mol}^{-1}$$

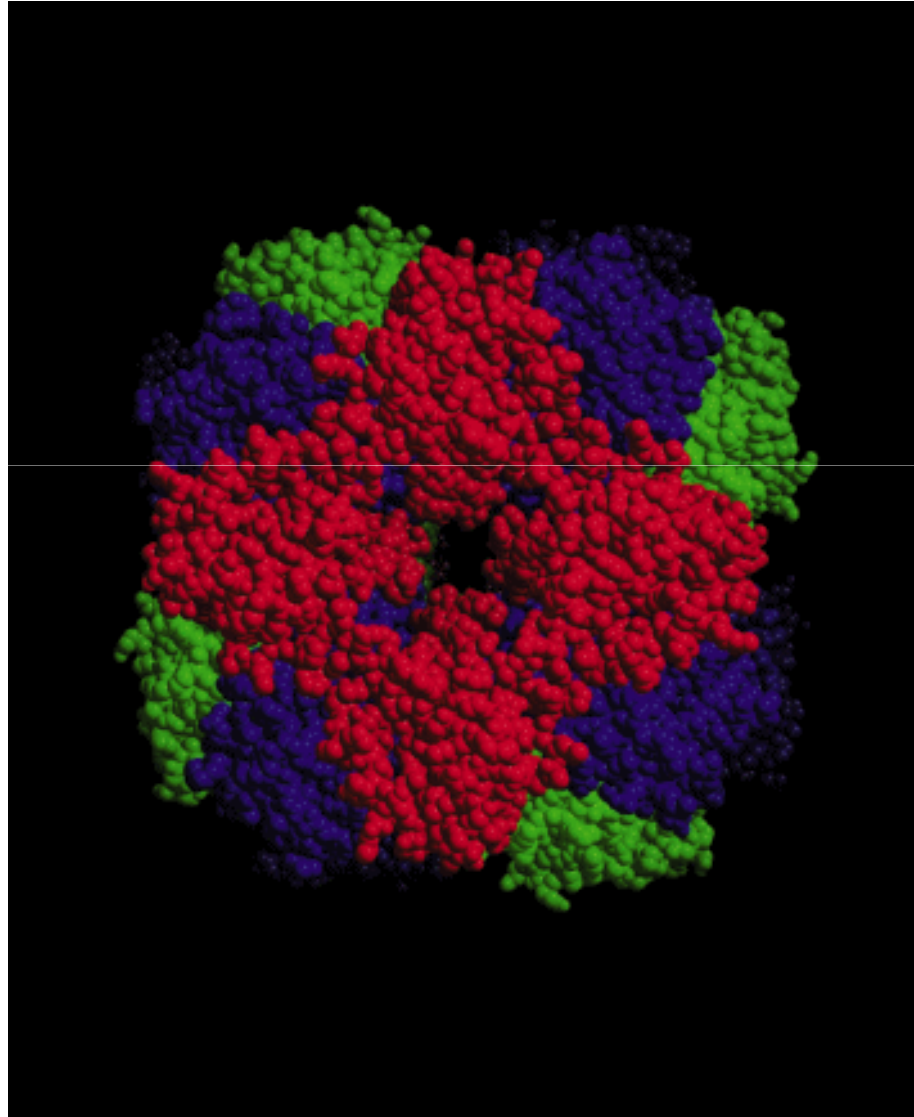
La reazione è catalizzata da un enzima chiamato **RUBISCO**



La Rubisco è in grado di catalizzare anche la reazione di ossigenazione del ribulosio 1,5-bisfosfato

RuBisCO

ribulosio 1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi



enzima multimerico

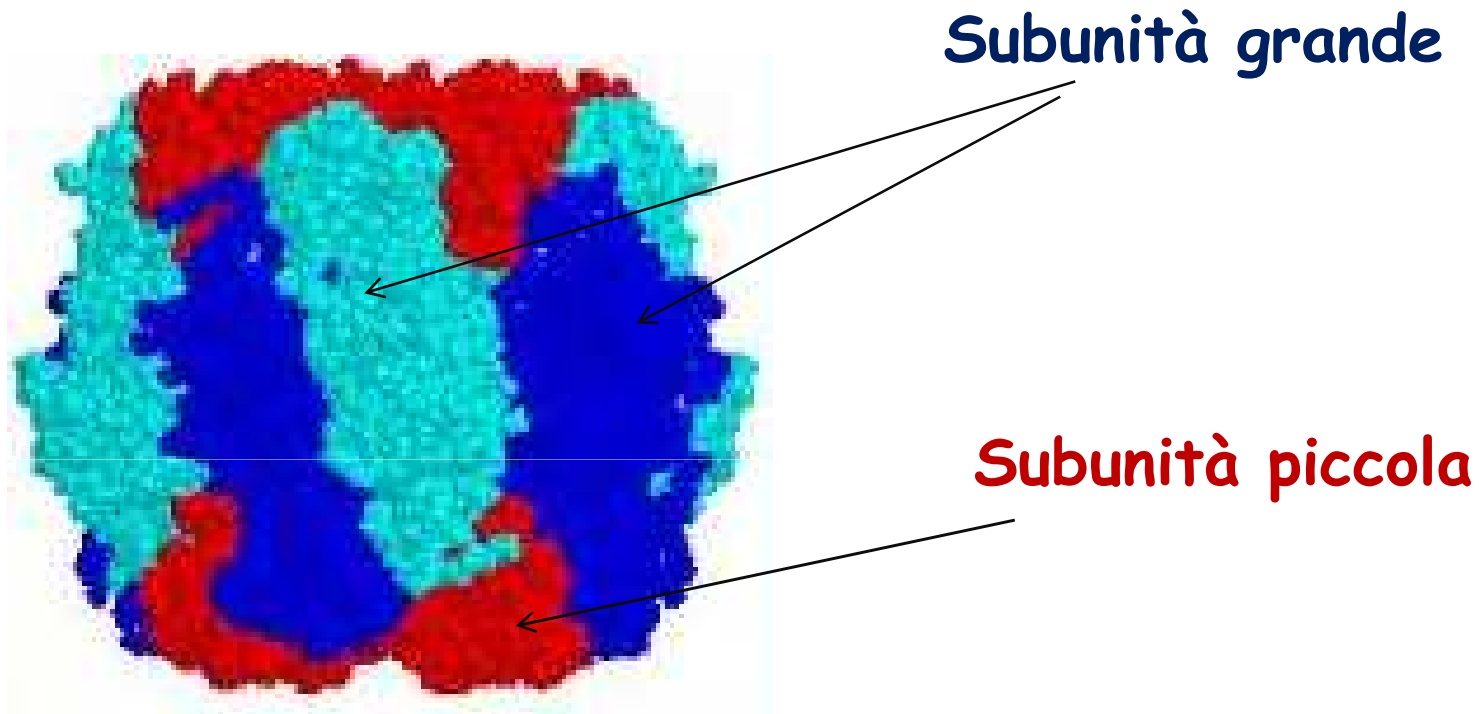
L_8S_8

8 subunità grandi (55 kDa)

8 subunità piccole (14 kDa)

560 kDa

Rubisco



40% della frazione proteica
totale delle foglie

nello stroma [rubisco] = 4 mM
500 volte > [CO₂]

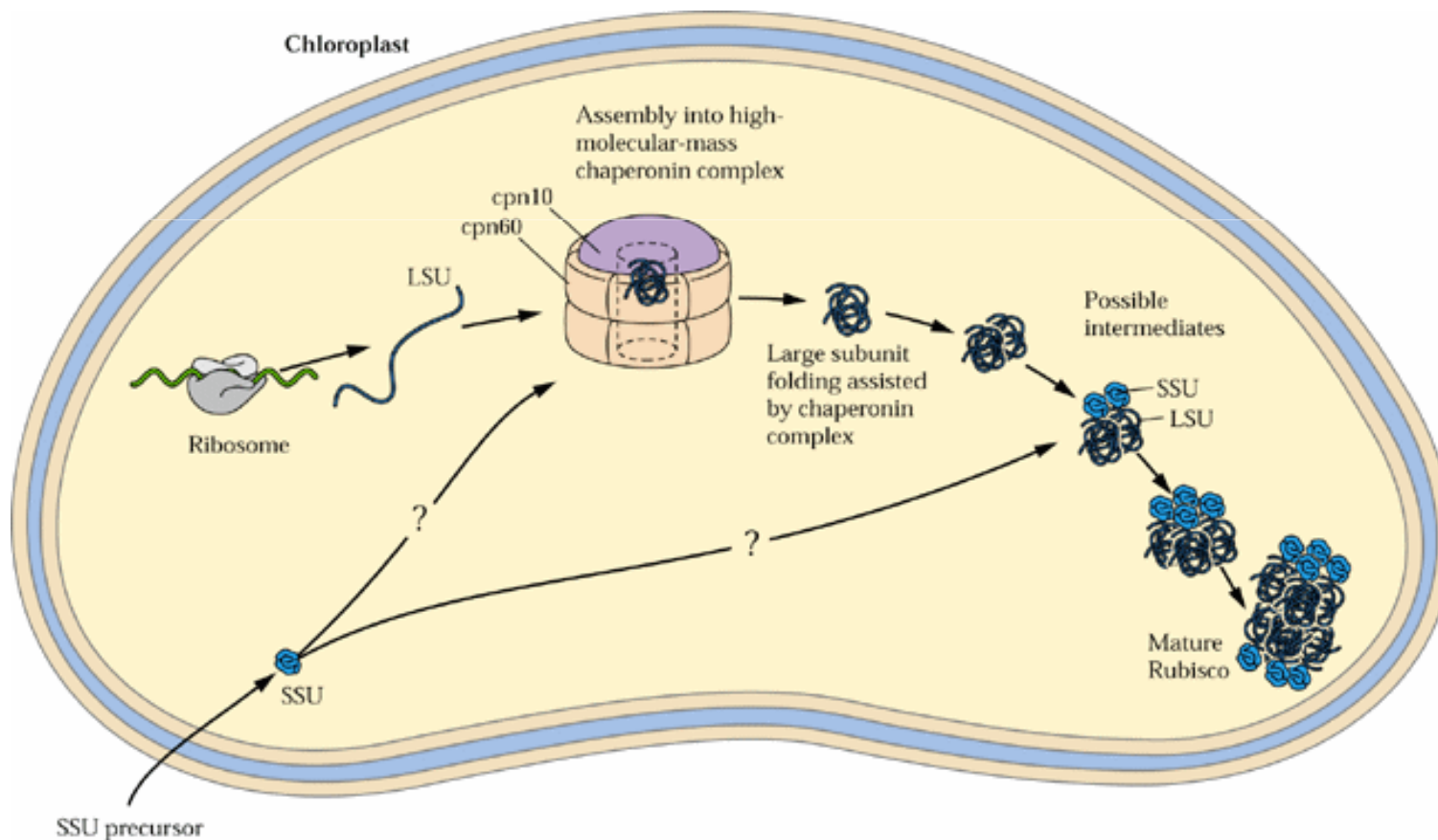
Rubisco

luce



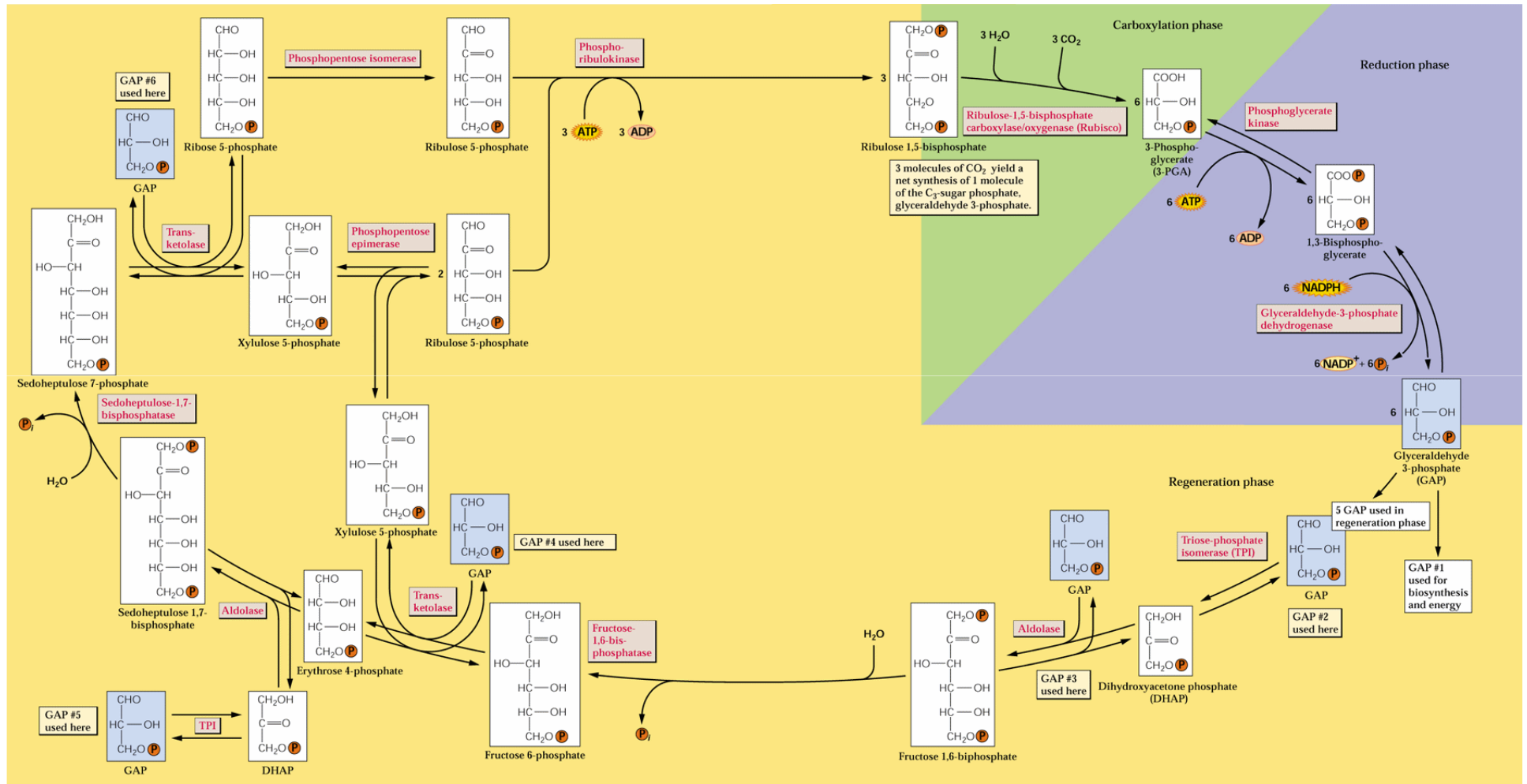
genoma nucleo $\rightarrow$ *rbcS* (precursore subunità piccola)

genoma cloroplasto $\rightarrow$ *rbcL* (subunità grande)

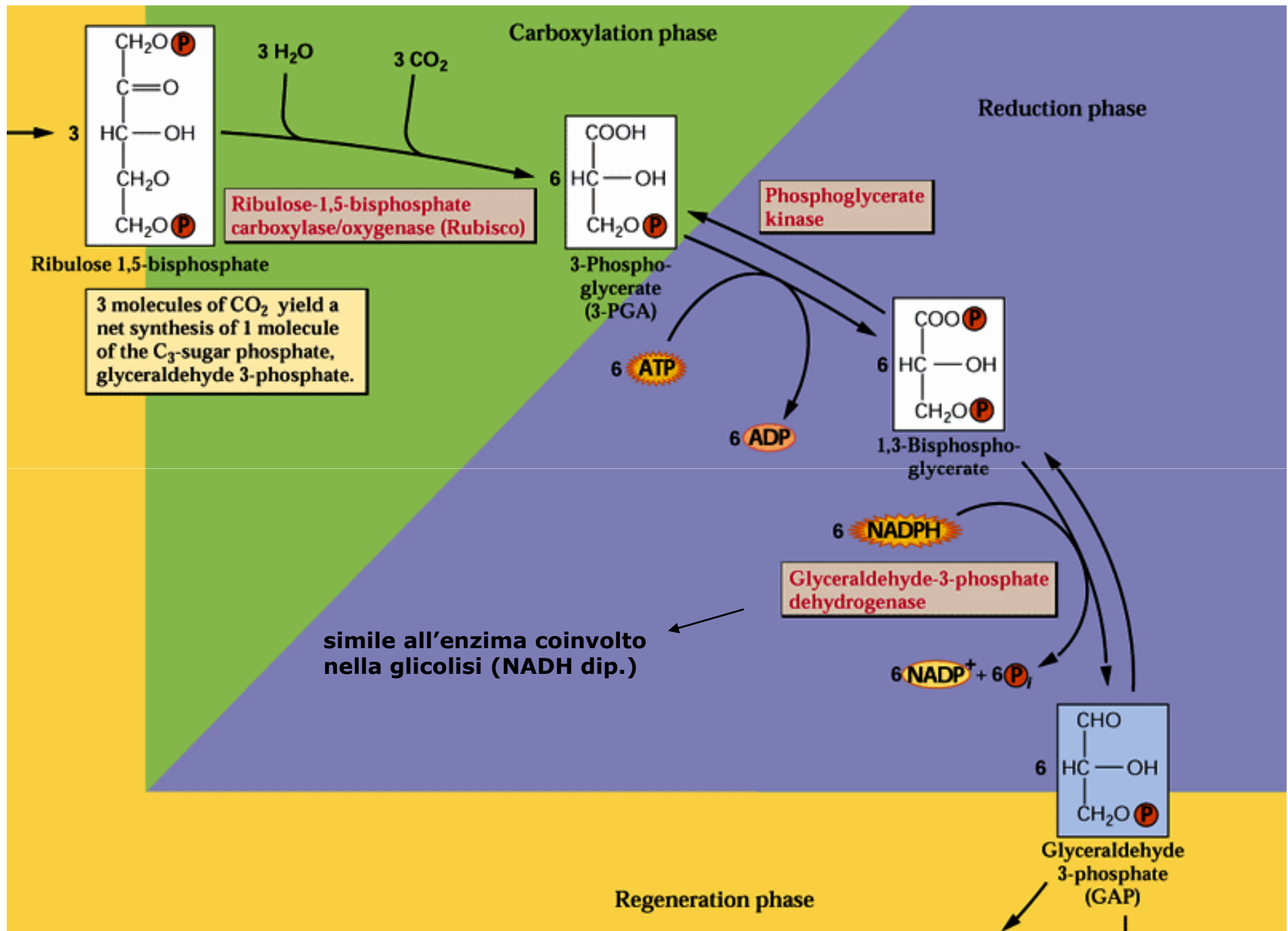


riassumendo

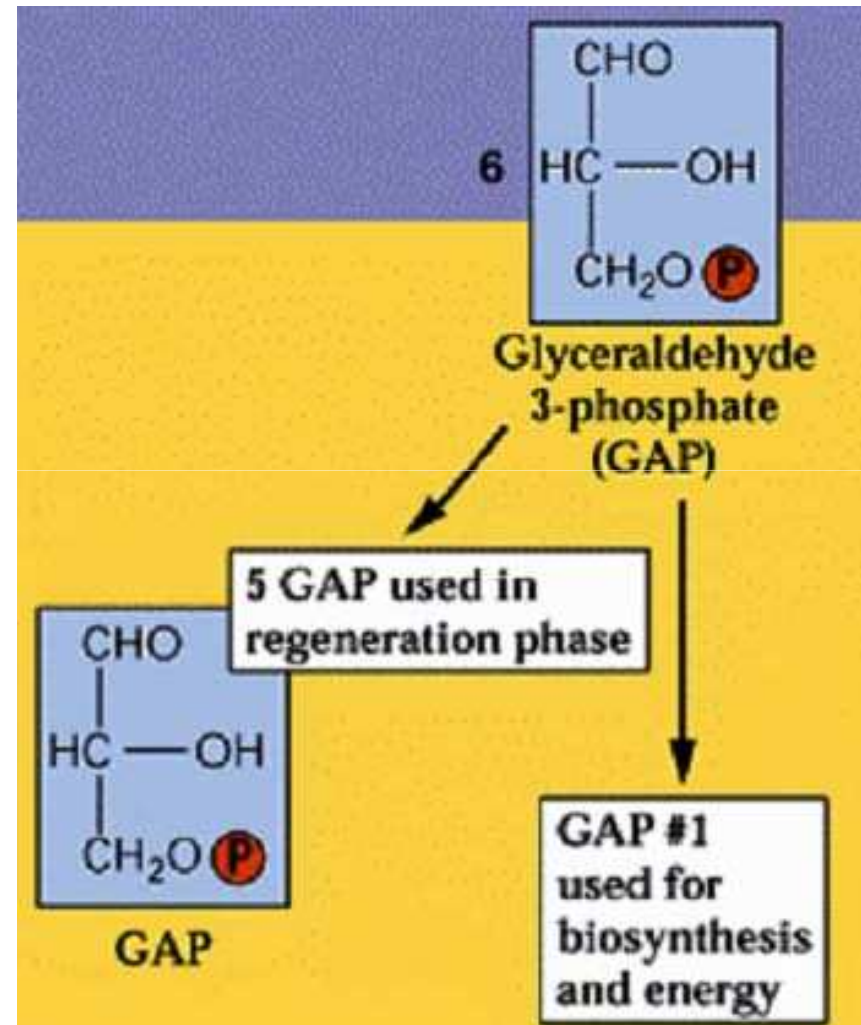
CICLO DI CALVIN



FISSAZIONE DI 3 MOLECOLE DI CO₂

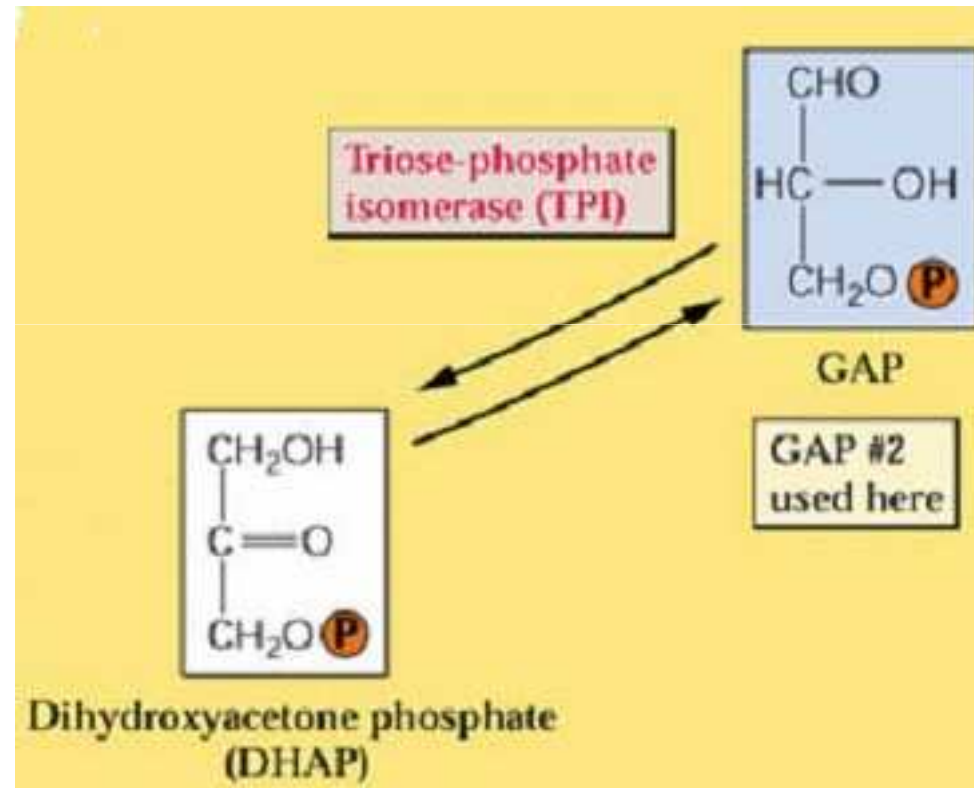


rigenerazione del RuBP



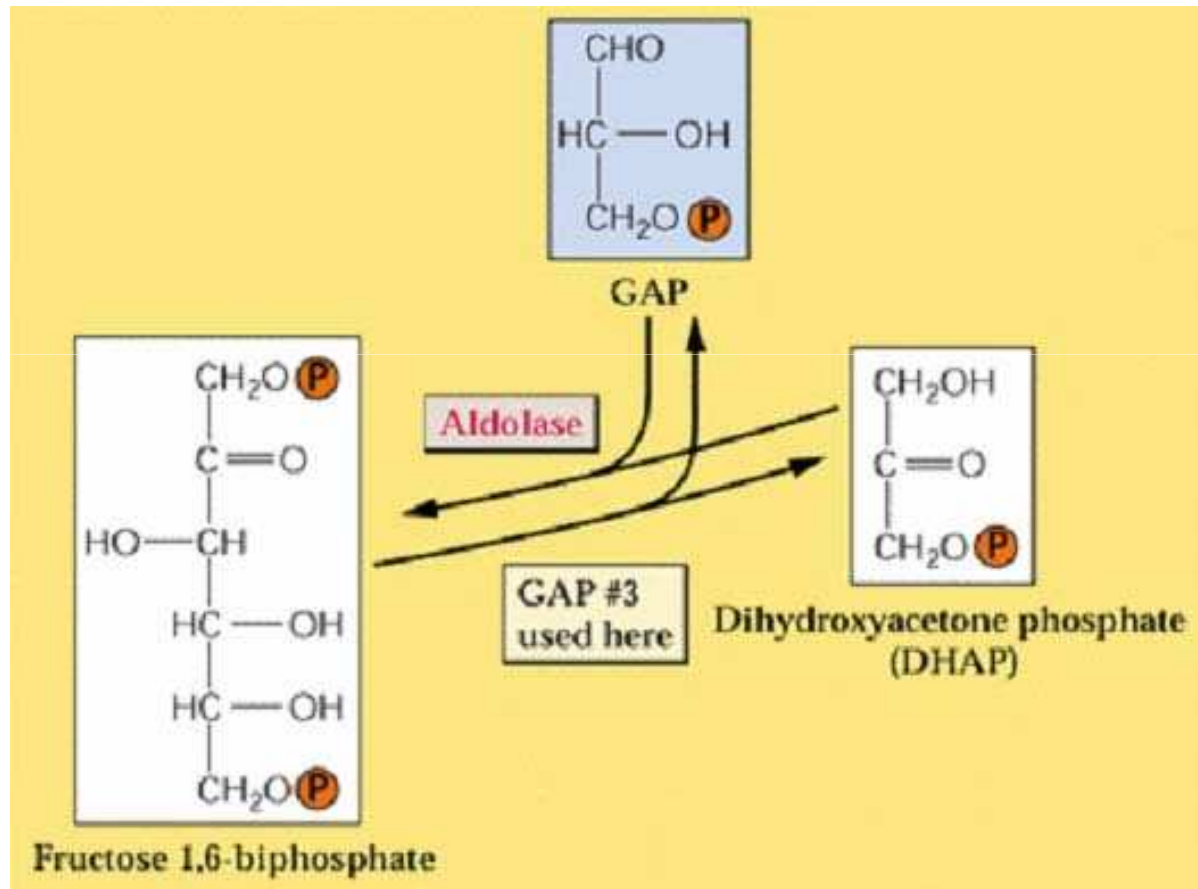
rigenerazione del RuBP

una molecola di gliceraldeide 3-fosfato è convertita a diidrossiacetone fosfato da una trioso-fosfato isomerasi



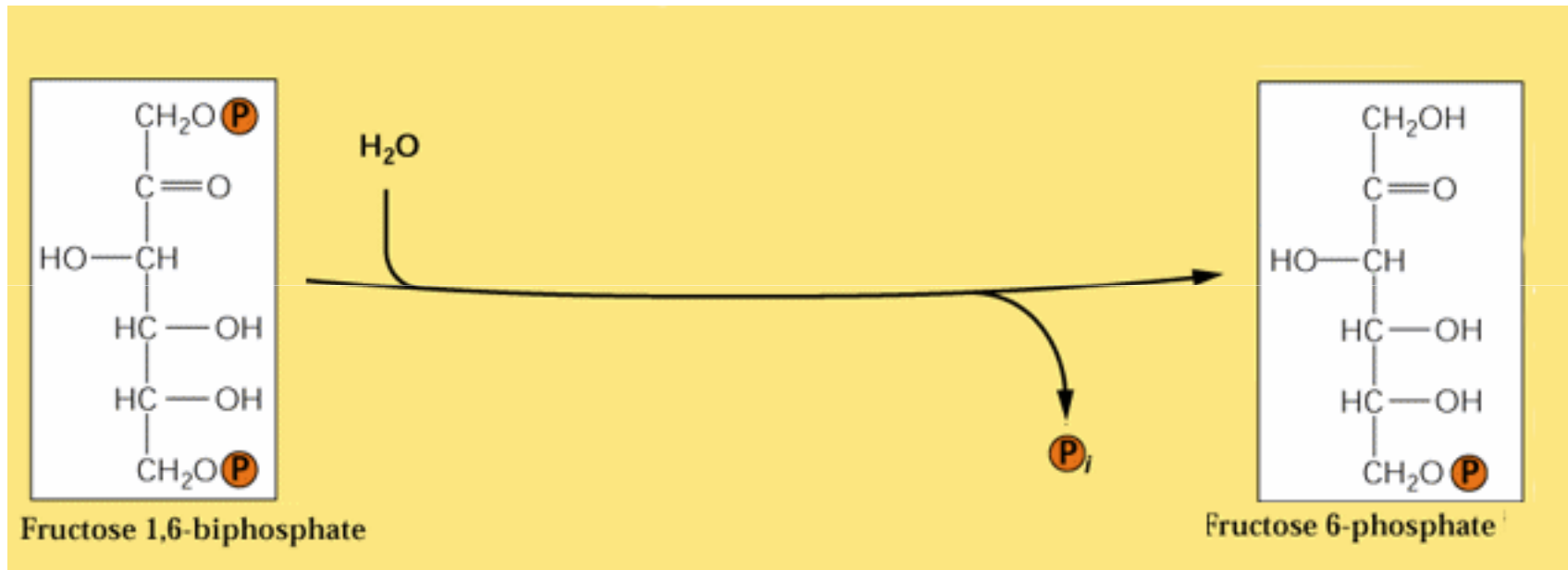
rigenerazione del RuBP

il diidrossiacetone fosfato reagisce con una molecola di gliceraldeide 3-fosfato



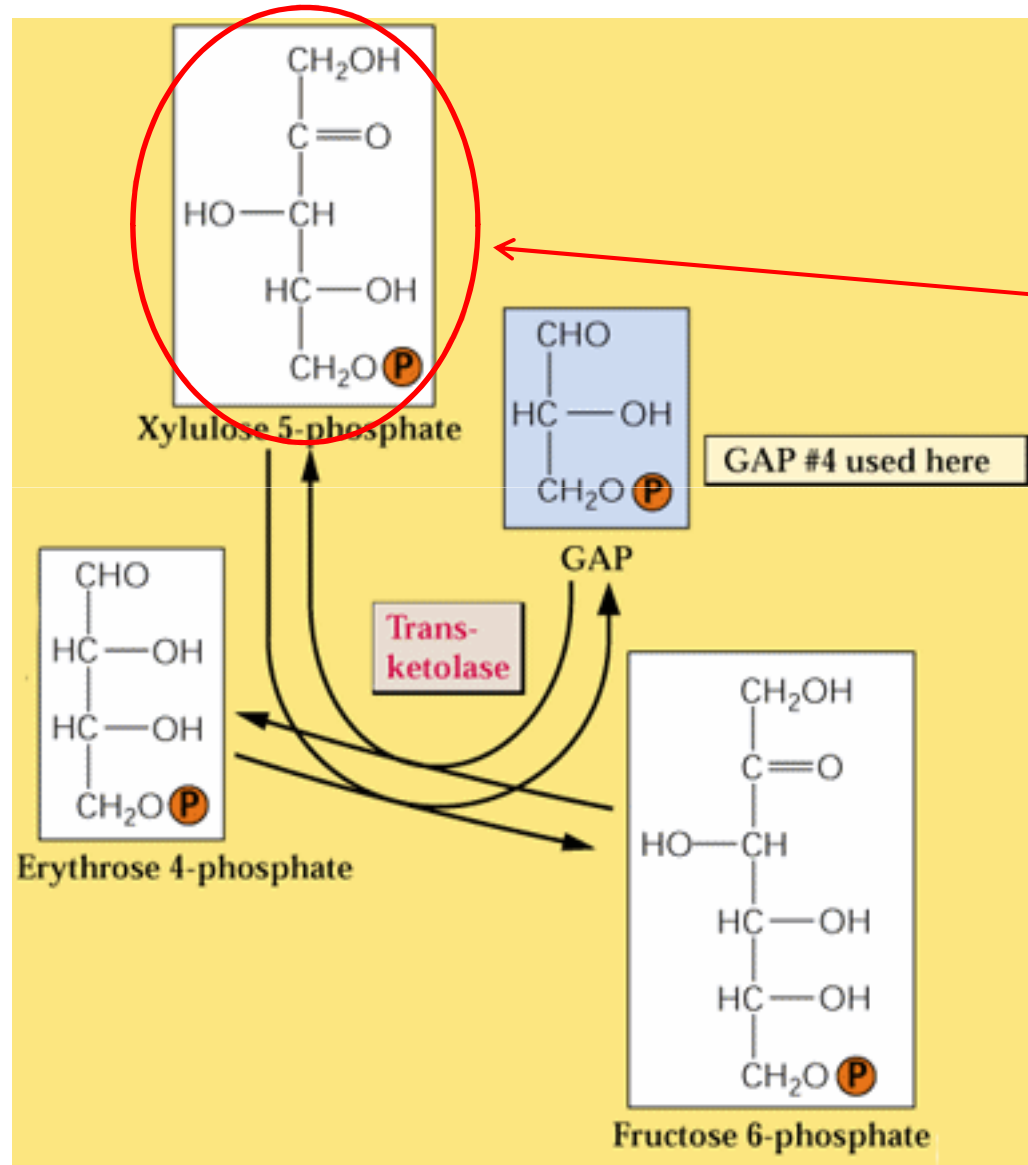
rigenerazione del RuBP

il fruttosio 1,6-bisfosfato viene defosforilato a fruttosio 6-fosfato



rigenerazione del RuBP

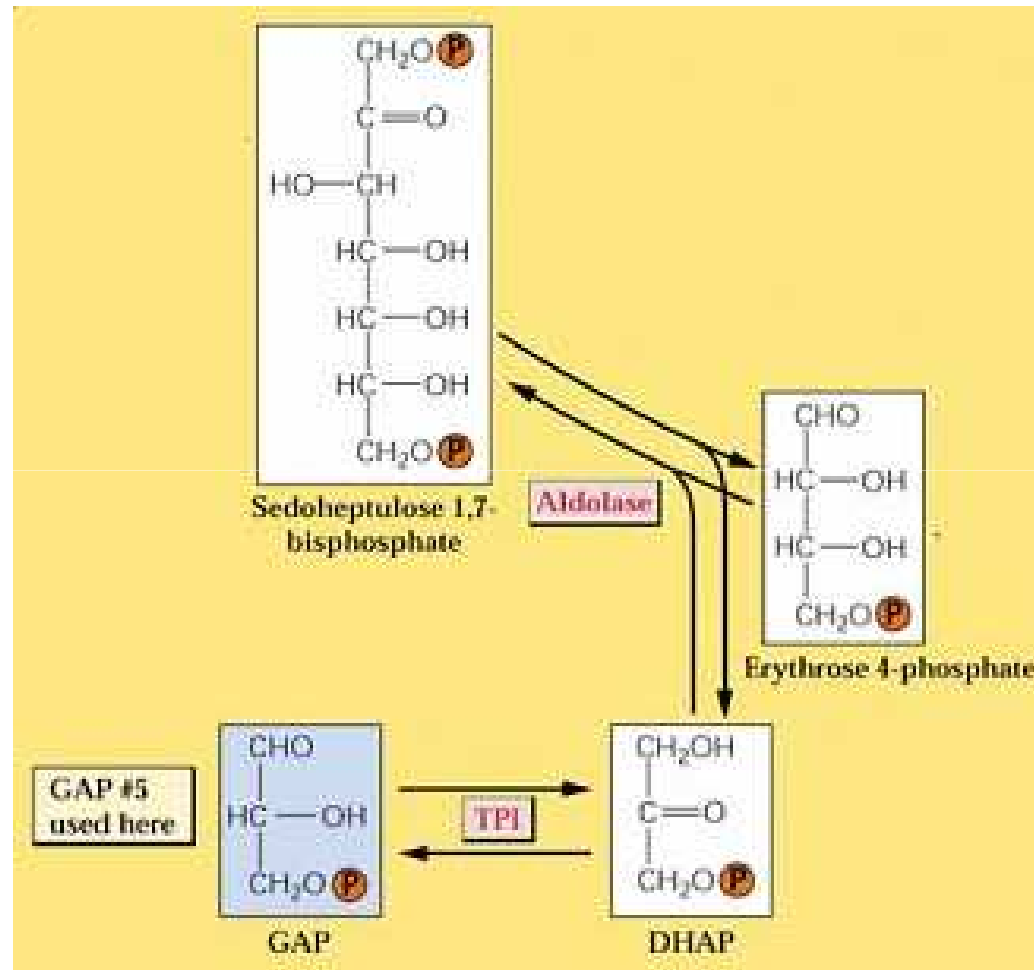
il fruttosio 6-fosfato reagisce con la gliceraldeide 3-fosfato



pentoso

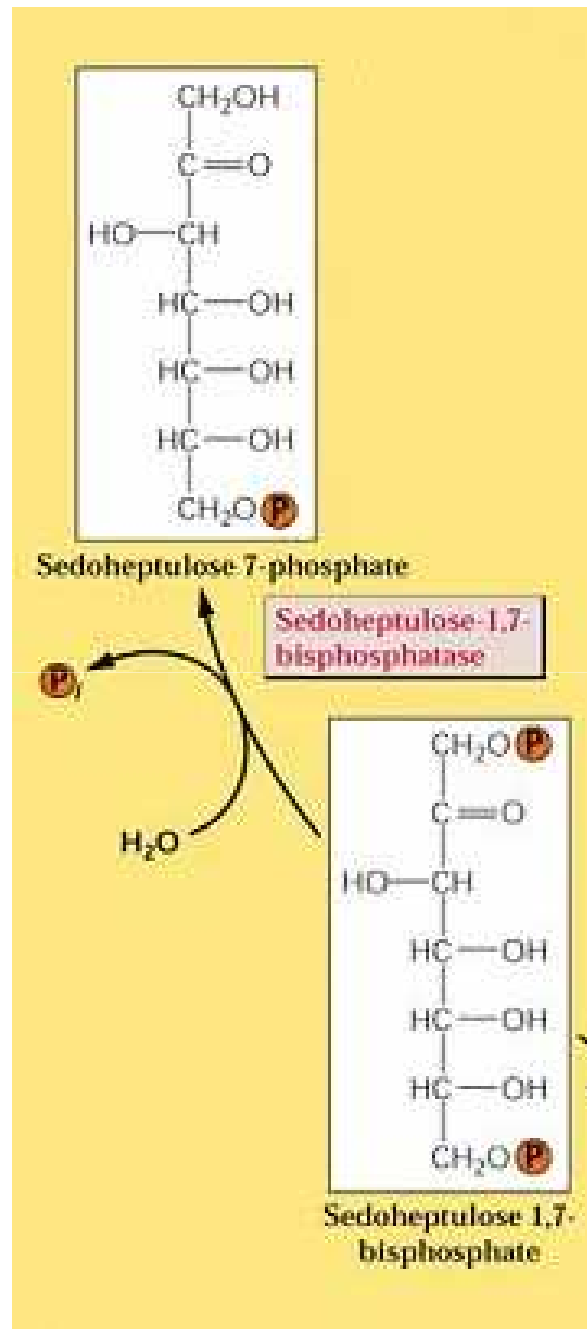
rigenerazione del RuBP

l'eritrosio 4-P reagisce con il diidrossiacetone-P

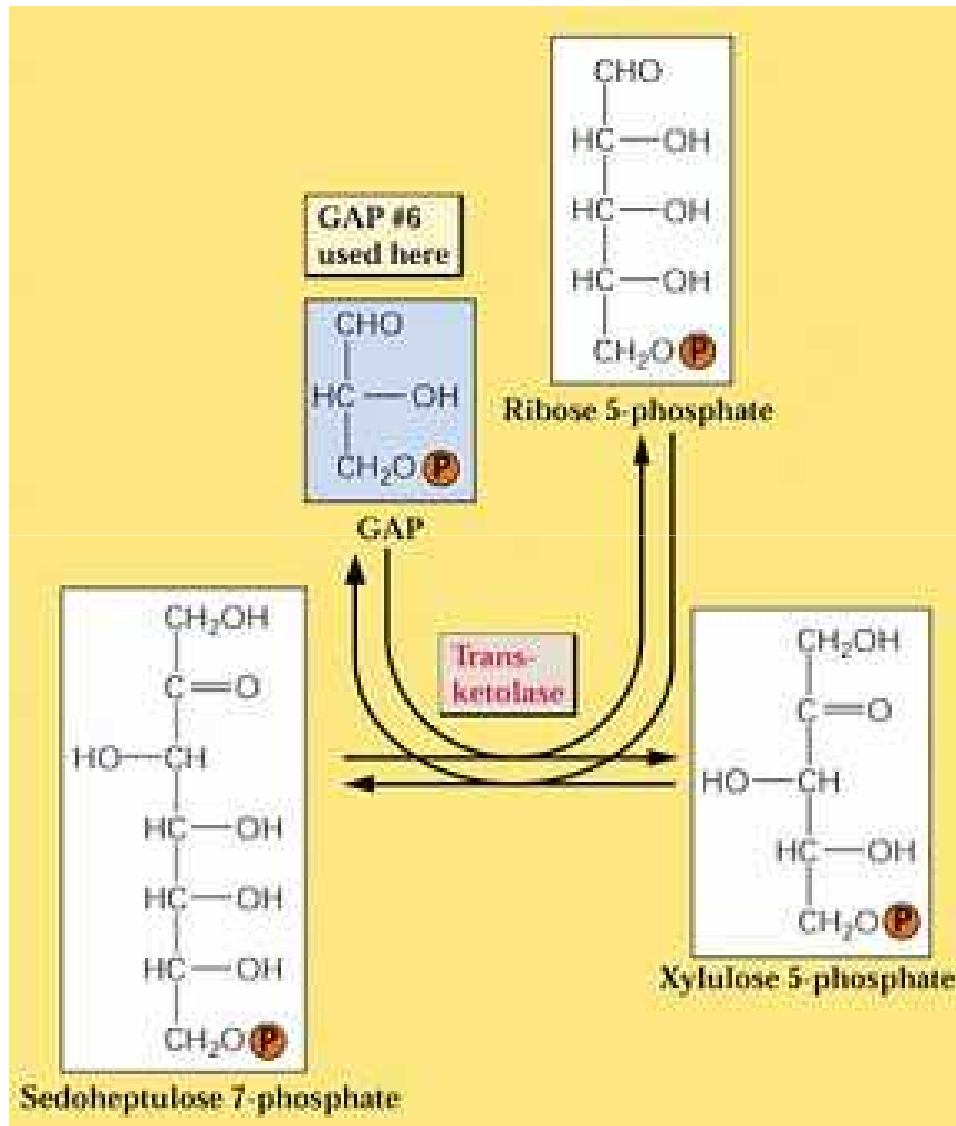


rigenerazione del RuBP

il sedoeptuloso 1,7 bisfosfato
viene defosforilato



rigenerazione del RuBP

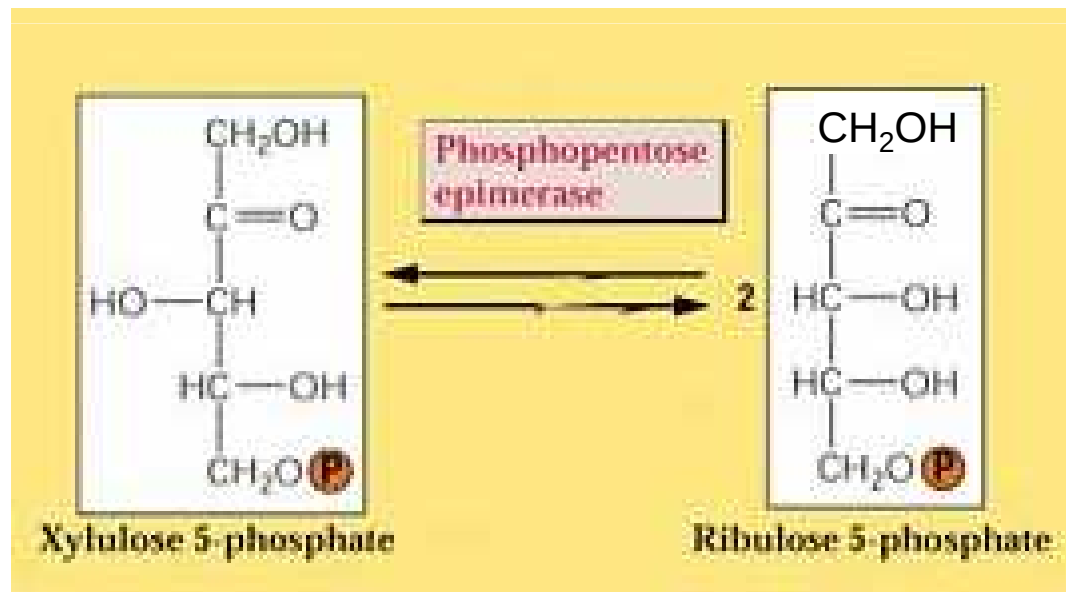


Dal sedoheptulosio 7-P e dalla 6a molecola di gliceraldeide 3-P, si formano due **pentosi**

rigenerazione del RuBP

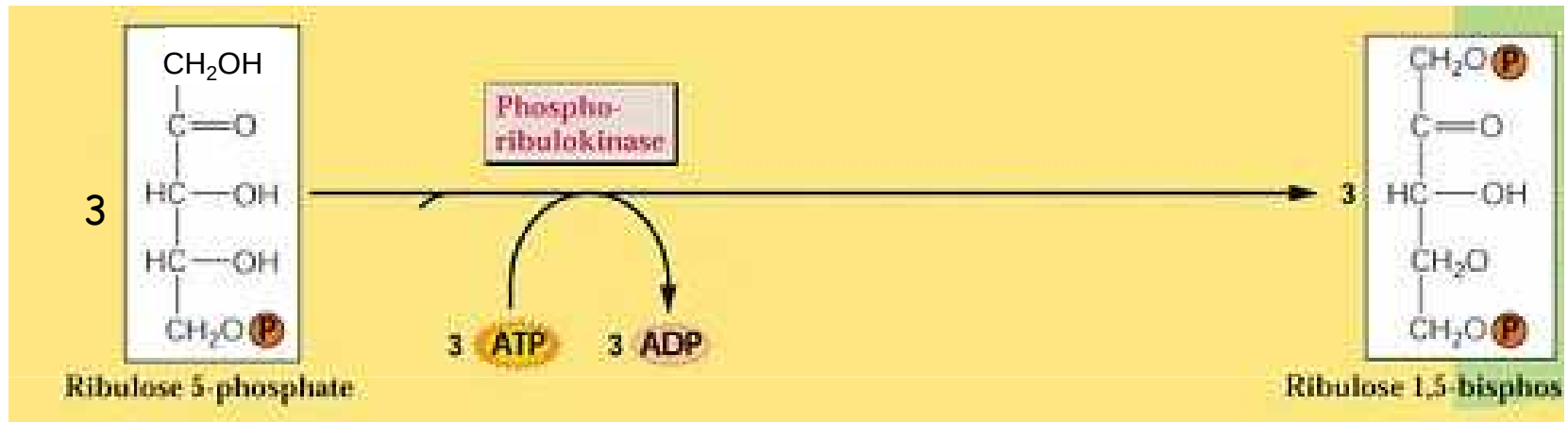


L'aldoso ribosio 5-P è isomerizzato nel chetoso ribulosio 5-P



Lo xilulosio 5-P è epimerizzato a ribulosio 5-P

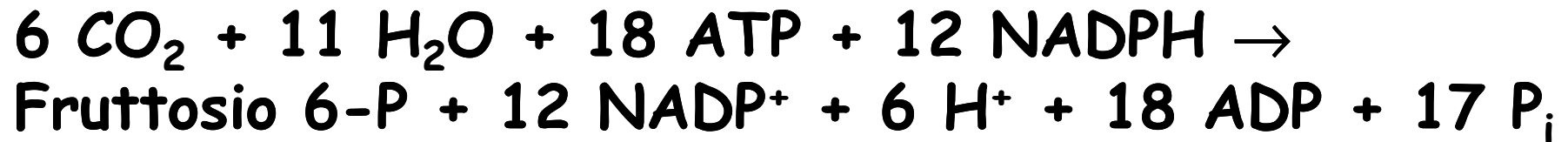
rigenerazione del RuBP



Il ribulosio 5-P viene fosforilato da una chinasi e si riforma l'accettore ribulosio 1,5 bisfosfato



il Ciclo di Calvin utilizza l'energia in modo efficiente



- ossidazione totale a CO_2 di una mole di esoso = **2804 kJ**
- sintesi 1 mole fruttosio-6-fosfato:

$$12 \text{ NADPH} \rightarrow 12 \times 217 \text{ kJ} = \mathbf{2604 \text{ kJ}}$$

$$18 \text{ ATP} \rightarrow 18 \times 29 \text{ kJ} = \mathbf{522 \text{ kJ}}$$

$$\text{Totale} = \mathbf{3126 \text{ kJ}}$$

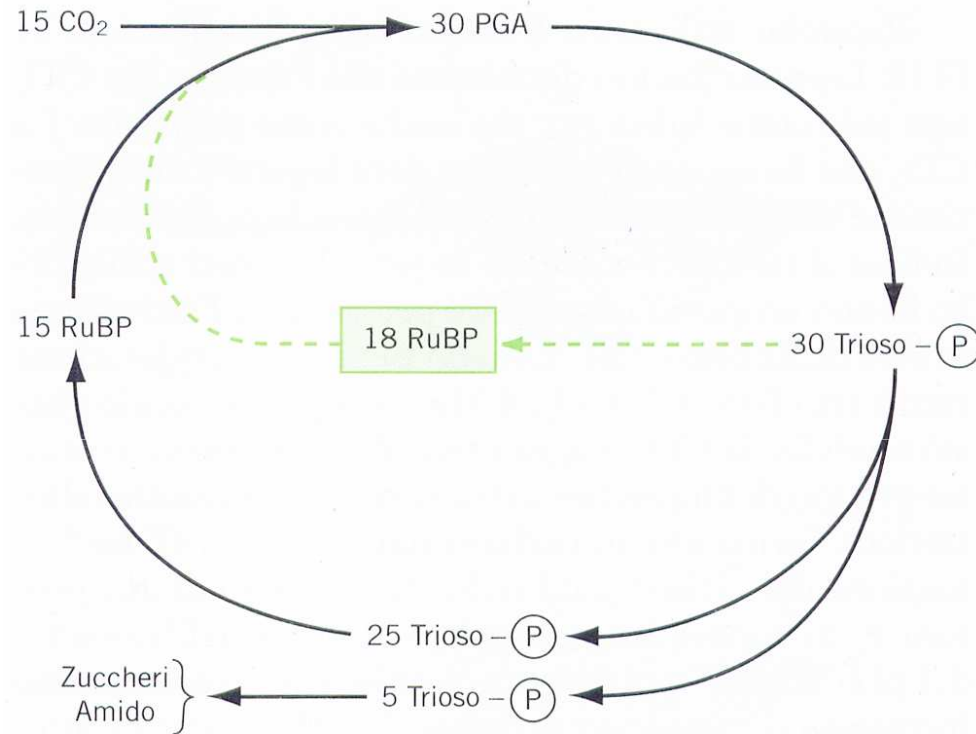
EFFICIENZA CICLO CALVIN = 90%

L'efficienza di conversione dell'energia luminosa in energia chimica è di circa il 27% per $\lambda = 680 \text{ nm}$

La differenza rispetto all'efficienza del ciclo di Calvin significa che la maggior parte dell'energia viene persa dai centri di reazione durante la sintesi di ATP e NADPH piuttosto che durante le reazioni del ciclo di Calvin

In condizioni di campo efficienza molto più bassa: 0,2 - 4%

Il ciclo di Calvin ha proprietà autocatalitiche



Quando è richiesto, del carbonio può essere trattenuto dal ciclo per sintetizzare una maggior quantità di RuBP

REGOLAZIONE DEL CICLO DI CALVIN

Regolazione quantità enzimi

Controllo dell'espressione genica

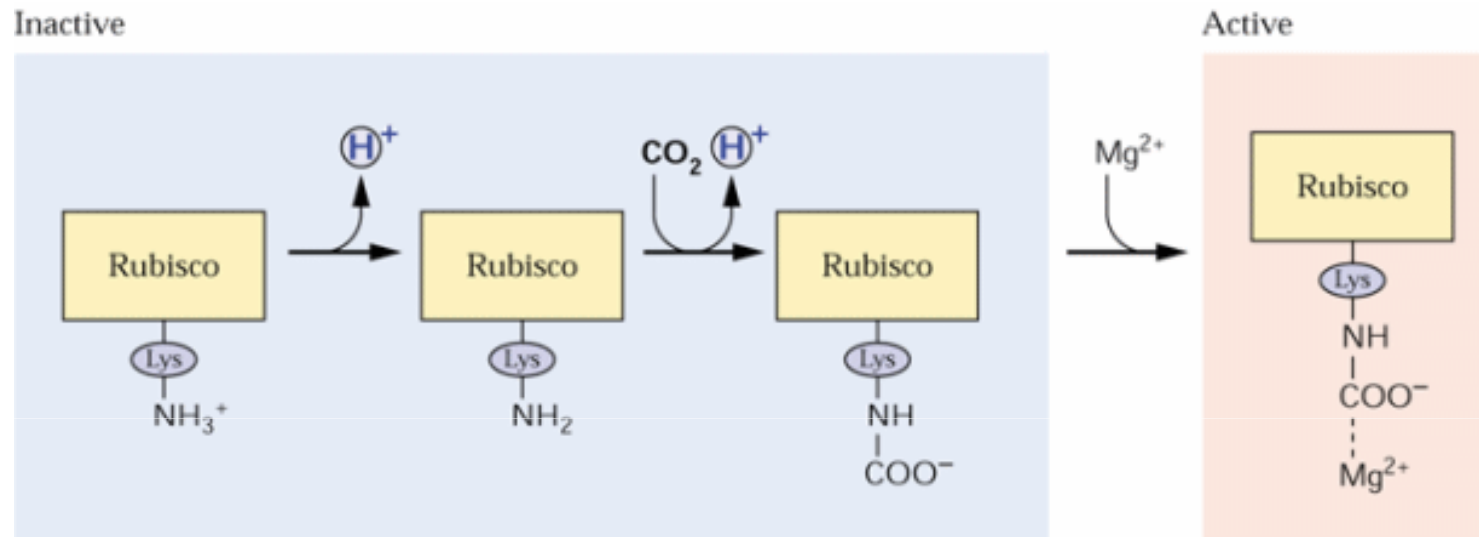


**Il gene della rbcS è indotto
dalla luce**

Regolazione attività enzimi

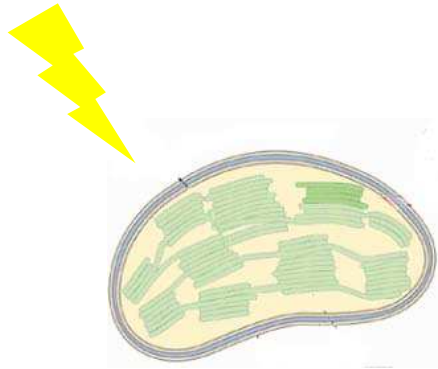
La luce regola l'attività di alcuni
enzimi del ciclo di Calvin

REGOLAZIONE DELLA RUBISCO

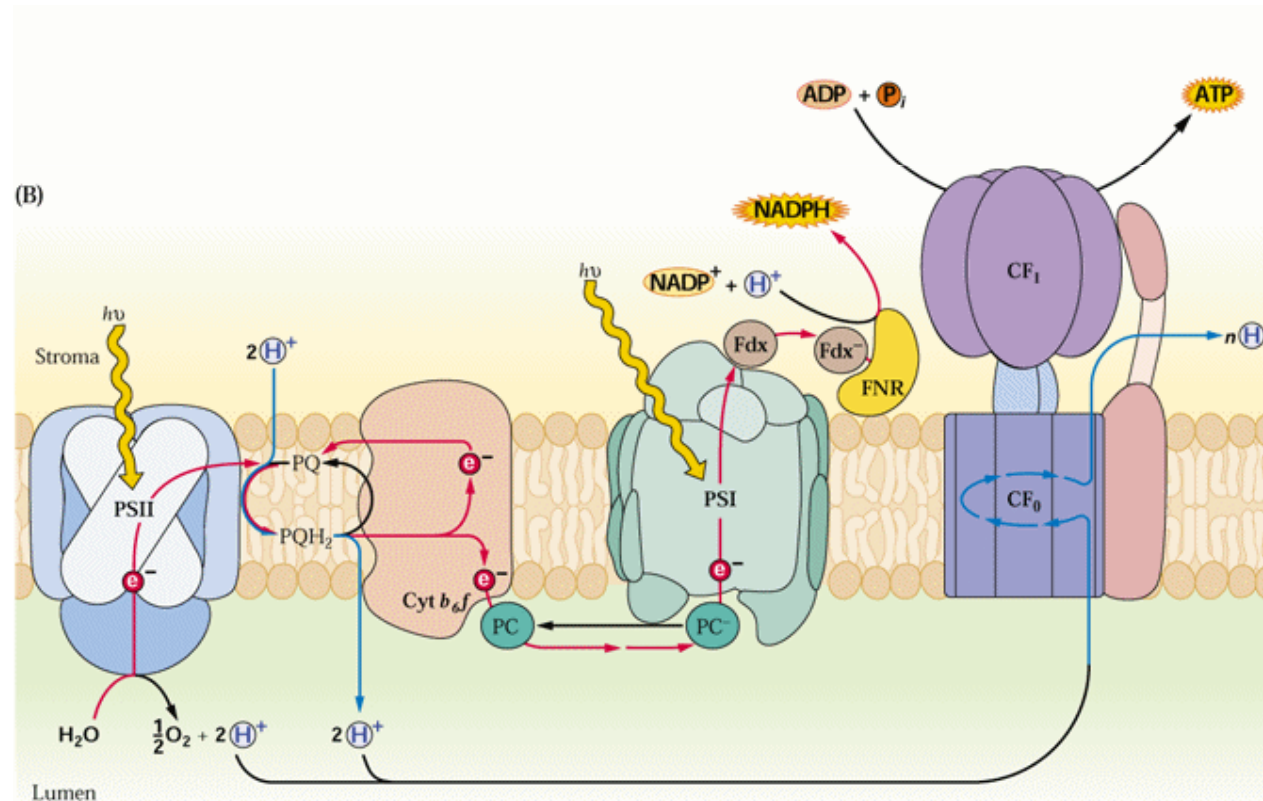


una molecola di CO_2 reagisce con la Lys201

reazione favorita dall'aumento del pH nello stroma

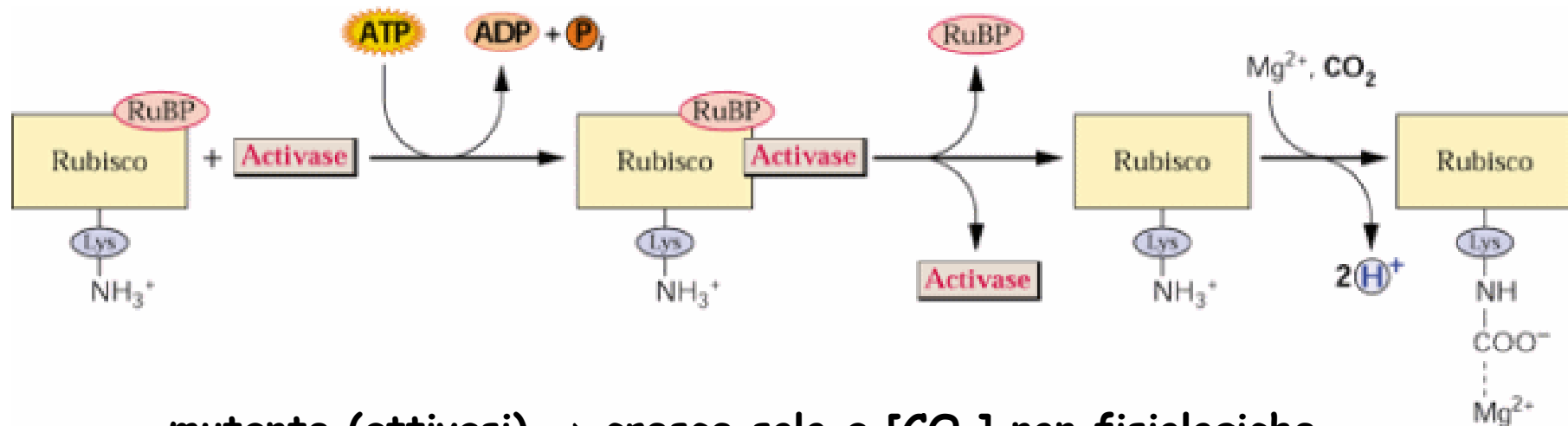


$\text{pH } 7 \rightarrow 8$
 $[\text{Mg}^{2+}] \text{ } 1\text{-}3 \text{ mM} \rightarrow 3\text{-}6 \text{ mM}$



in vitro $[CO_2] = \text{mM}$
in vivo $[CO_2] = \mu\text{M}$

il RuBP lega la Rubisco $\rightarrow$ no carbammilazione



mutante (attivasi) $\rightarrow$ cresce solo a $[CO_2]$ non fisiologiche

Durante la notte la Rubisco è inibita dal 2-carbossiarabinitolo 1-fosfato che compete con il RuBP per il sito attivo

La Rubisco Attivasi, attivata dalla luce, rimuove l'inibitore dalla Rubisco

REGOLAZIONE DEL CICLO DI CALVIN

altri enzimi del ciclo di Calvin sono attivi solo alla luce

gliceraldeide 3-fosfato deidrogenasi

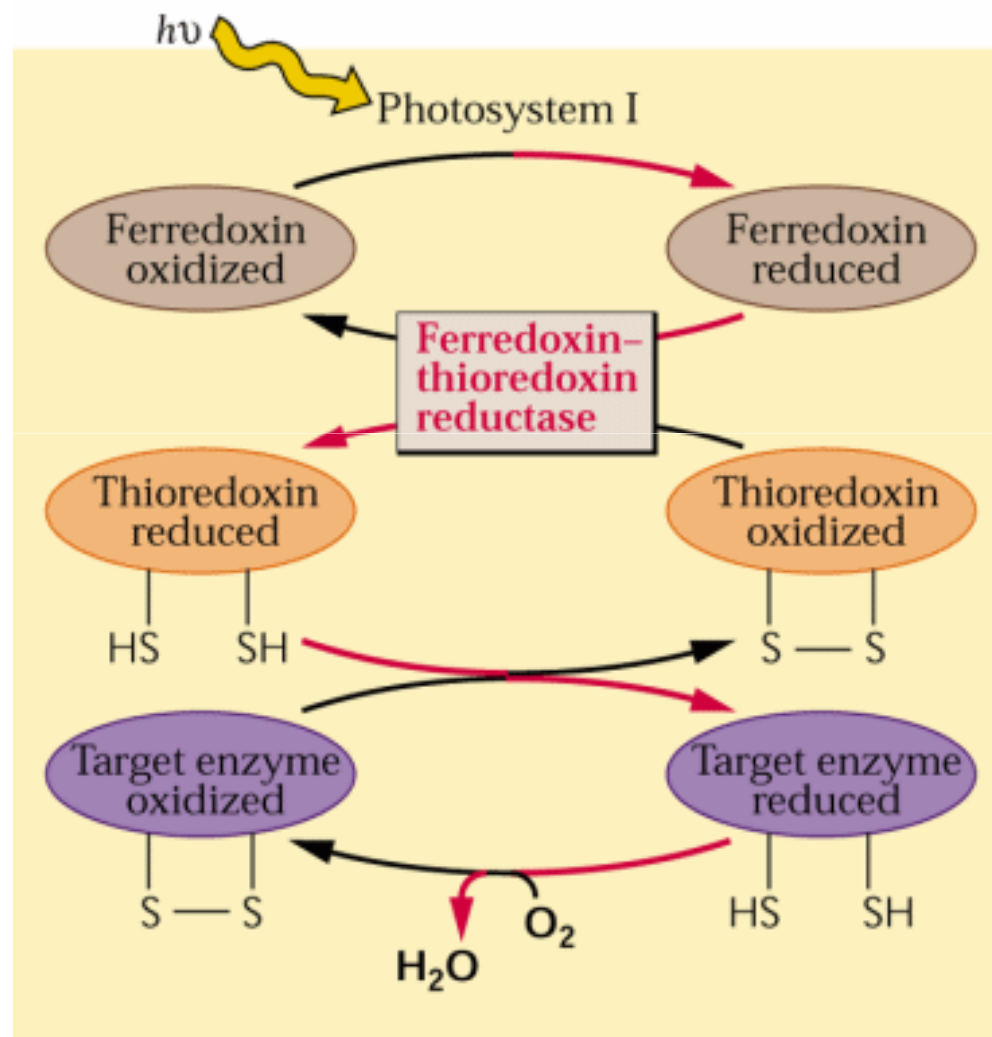
fruttosio 1,6-bisfosfato fosfatasi

sedoeptulosio 1,7-bisfosfato fosfatasi

ribulosio 5-fosfato chinasi



SISTEMA FERREDOSSINA - TIOREDOSSINA



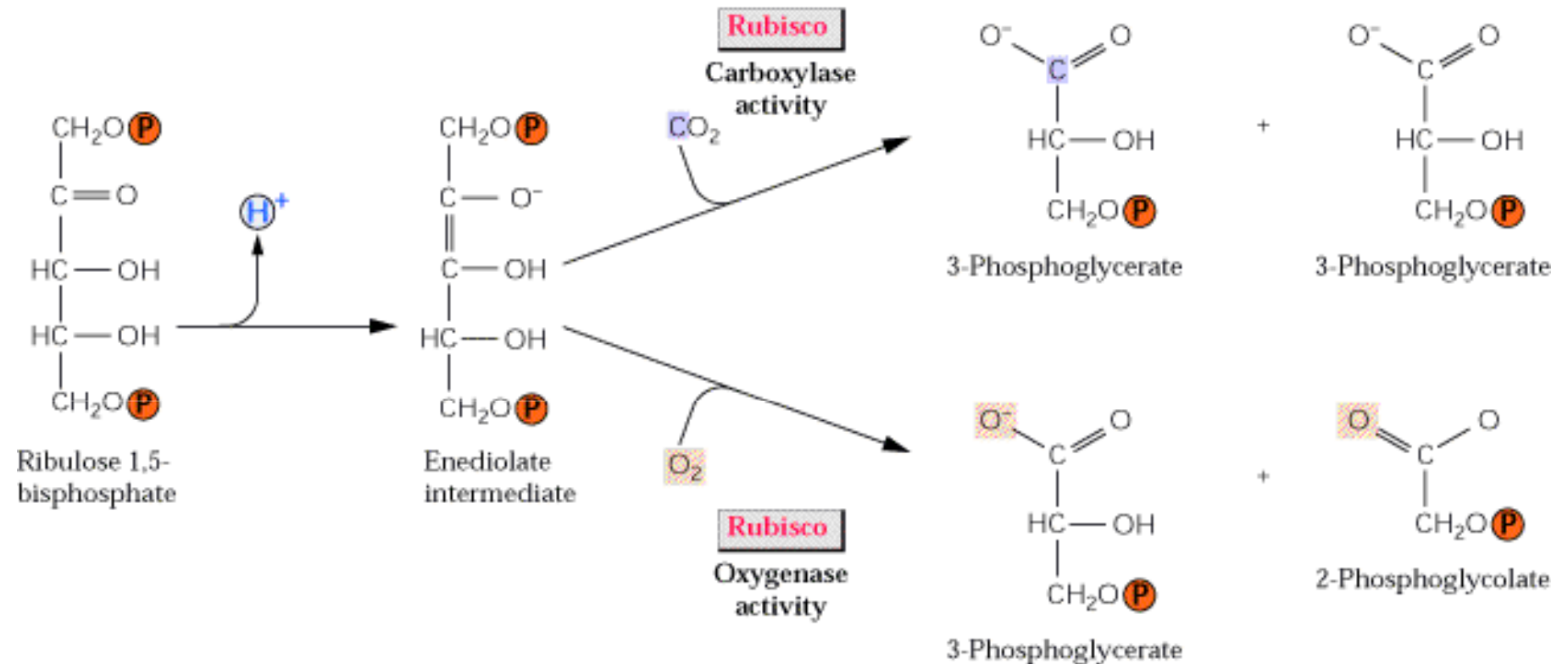
FOTORESPIRAZIONE

Anni '20

O_2 inibisce la fotosintesi in Chlorella

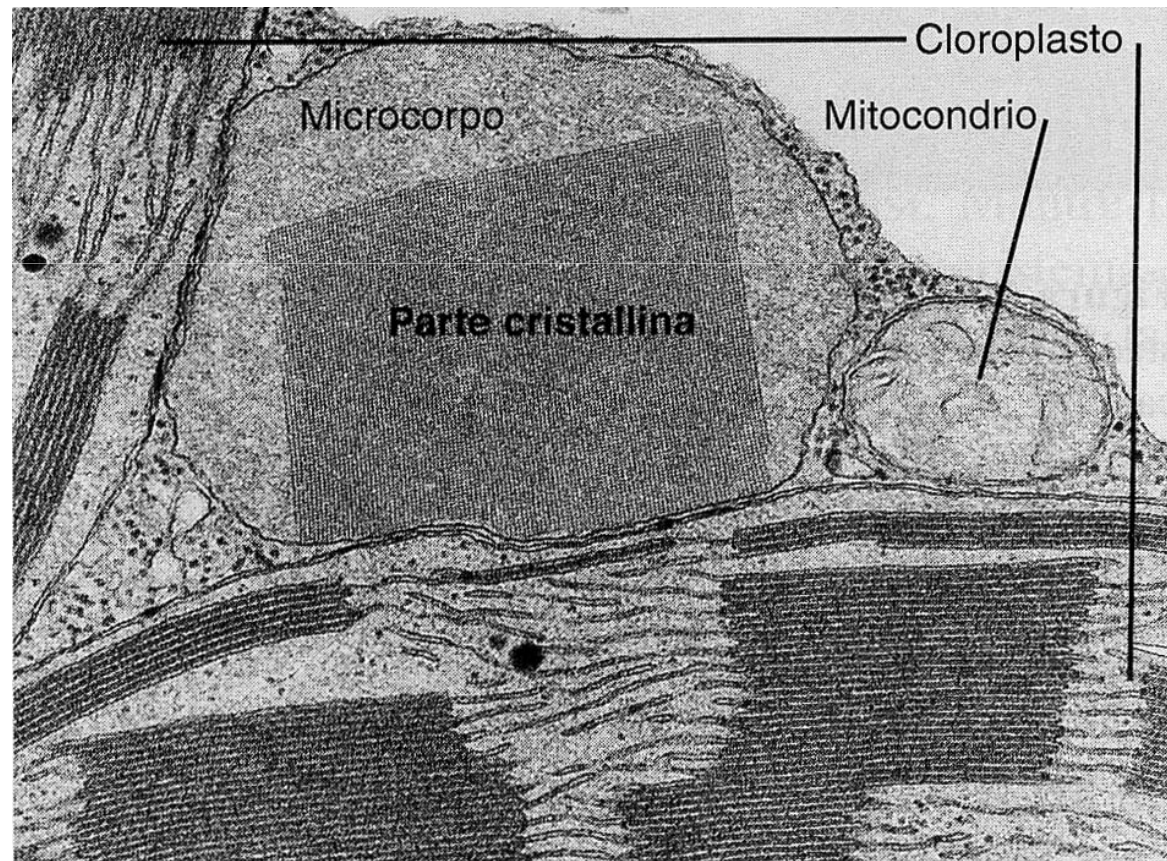
$[O_2]$ 21%	→	42%	➡	- 50% velocità fotosintesi
$[O_2]$ 21%	→	2%	➡	+ 100% velocità fotosintesi

La Rubisco è in grado di legare anche l'ossigeno

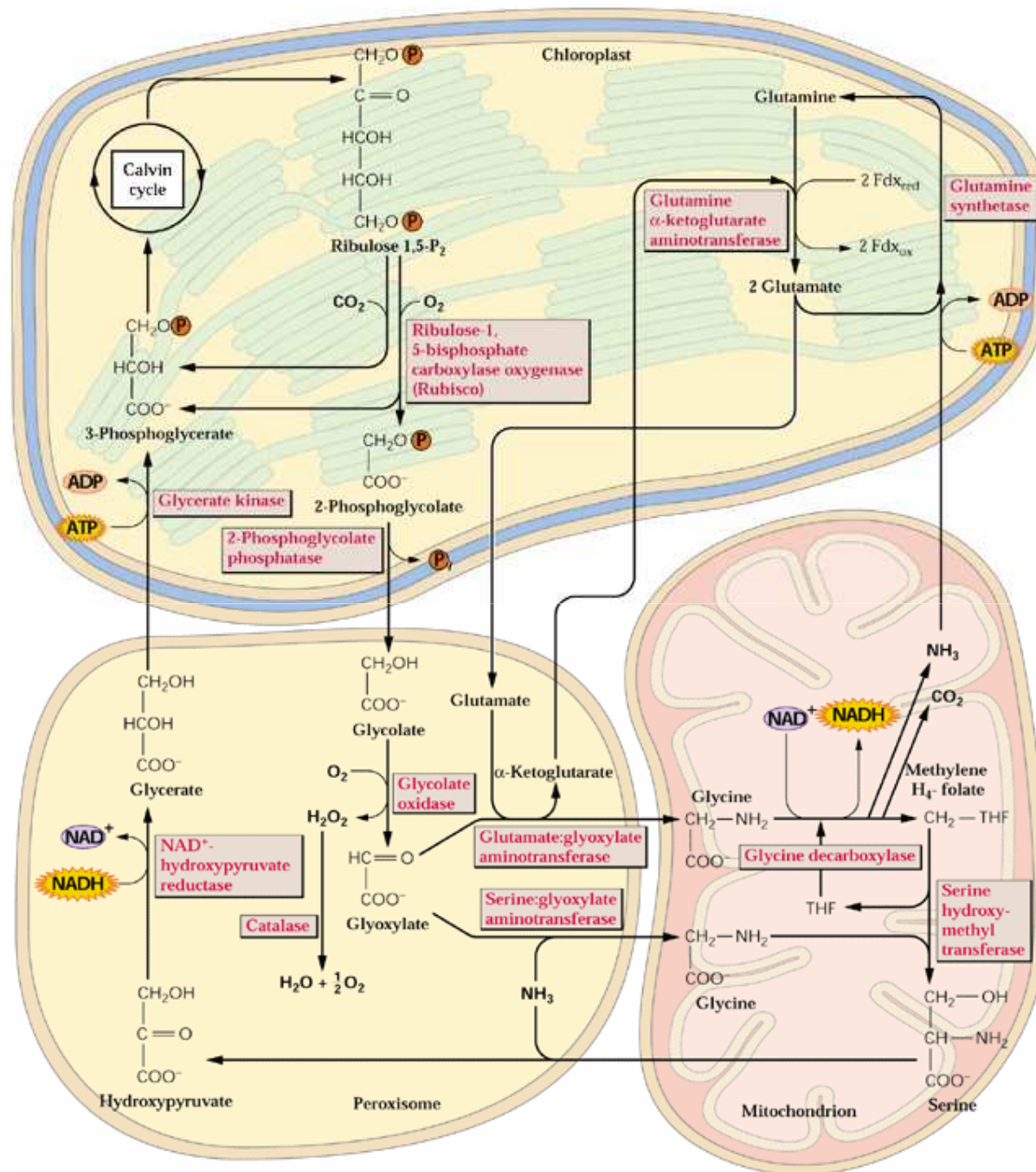


REAZIONE DI OSSIGENAZIONE

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

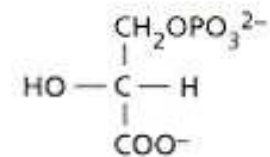
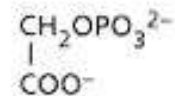
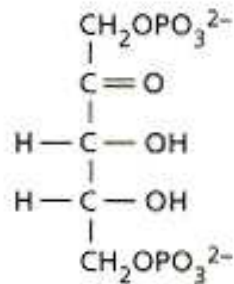
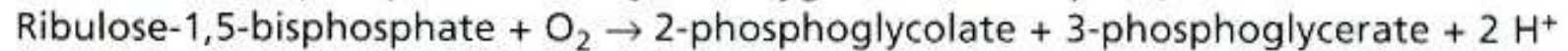


CICLO PCO o CICLO C2

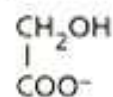
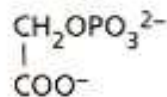
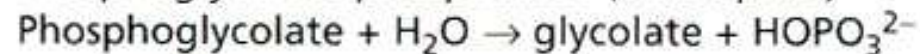


CLOROPLASTO

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



2. *Phosphoglycolate phosphatase (chloroplast)*



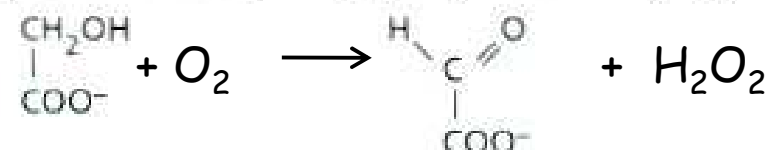
il glicolato esce dai cloroplasti tramite un trasportatore specifico: **traslocatore glicolato/glicerato**

entra nei perossisomi (diffusione facilitata dalle **porine**)

PEROSSIDISOMA

3. Glycolate oxidase (peroxisome)

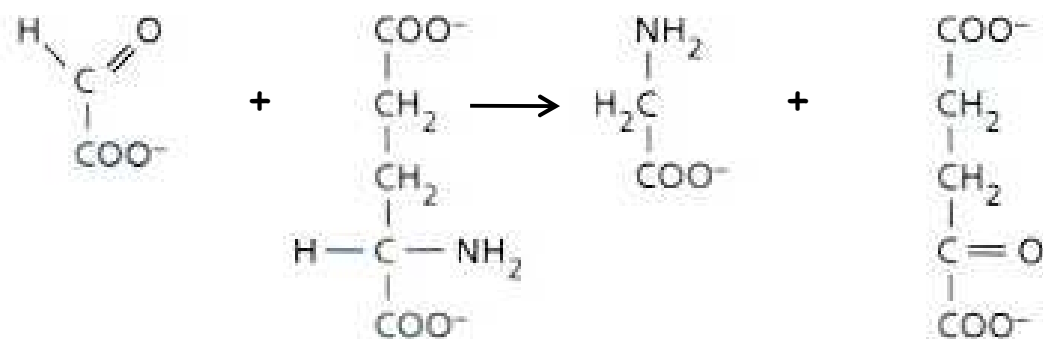
← Ossidasi dipendente da FMN



4. Catalase (peroxisome)



5. Glyoxylate:glutamate aminotransferase (peroxisome)



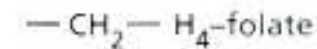
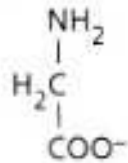
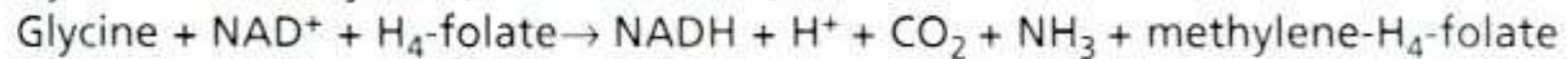
transaminazione

La **glicina** esce dal perossisoma attraverso le porine

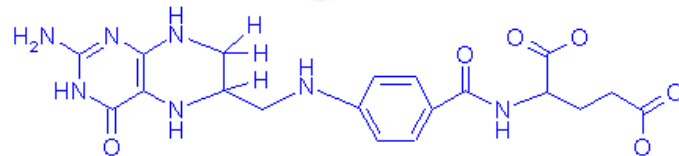
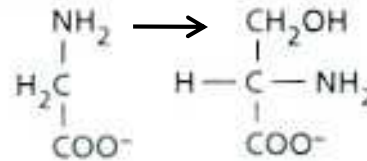
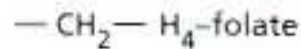
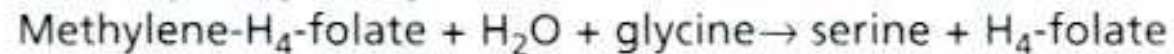
MITOCONDRIO

la glicina entra nel mitocondrio probabilmente grazie ad un trasportatore specifico

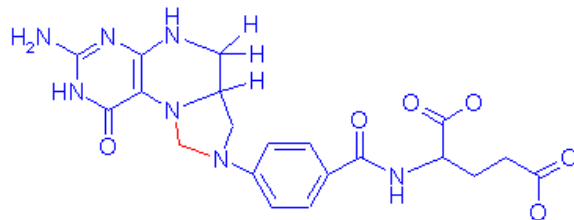
6. Glycine decarboxylase (mitochondrion)



7. Serine hydroxymethyltransferase (mitochondrion)



tetrahydrofolate



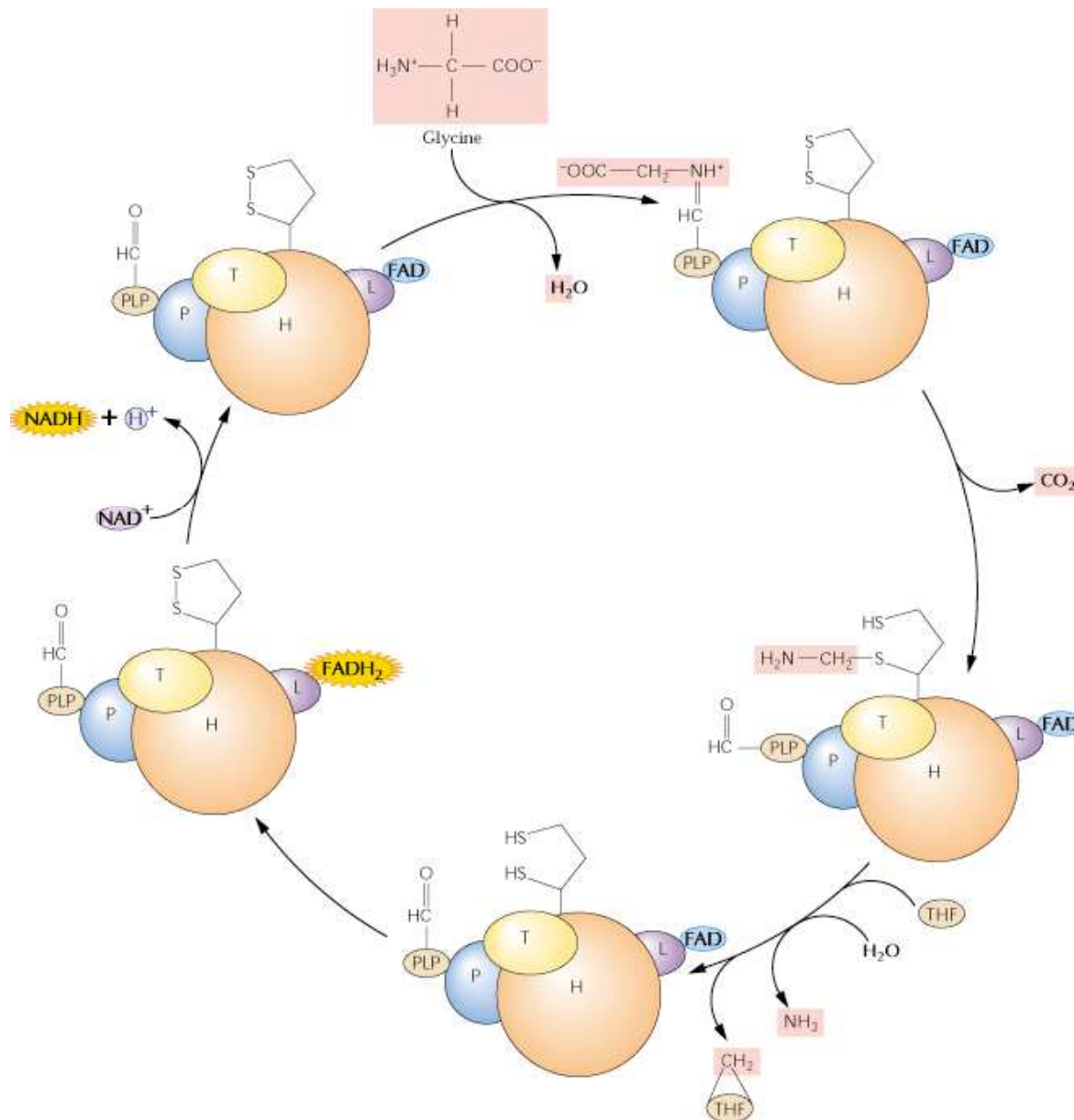
5,10-methylenetetrahydrofolate

2 glicina



serina, CO_2 , NH_3 , NADH

GLICINA DECARBOSSILASI



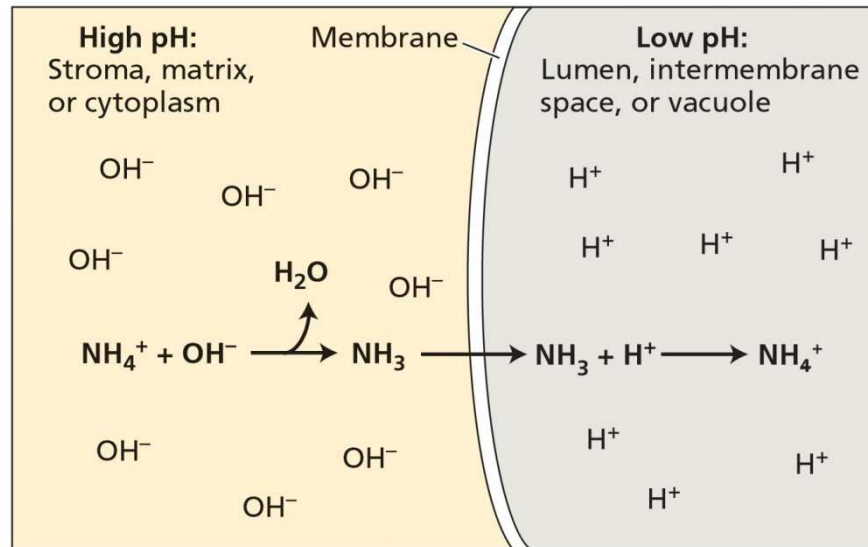
Proteina P: contiene piridossal fosfato

Proteina H: contiene una lipoammide

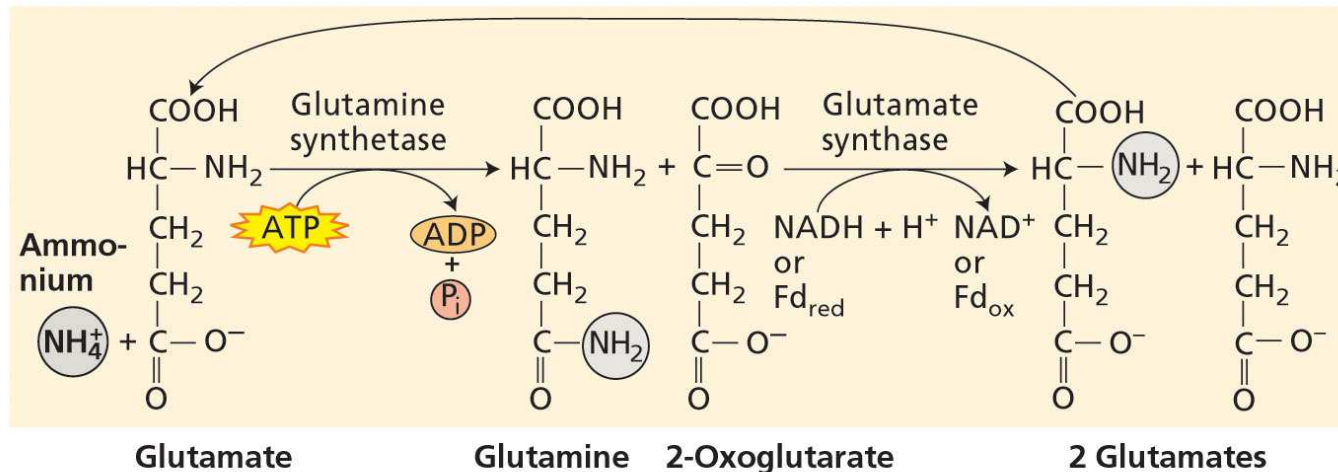
Proteina T: lega il THF

Proteina L: lipoamide deidrogenasi che lega FAD

L'ammoniaca "scarica" i gradienti protonici



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 12.2 © 2002 Sinauer Associates, Inc.



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 12.7 (Part 1) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

CLOROPLASTO

Glutammina Sintetasi
GS

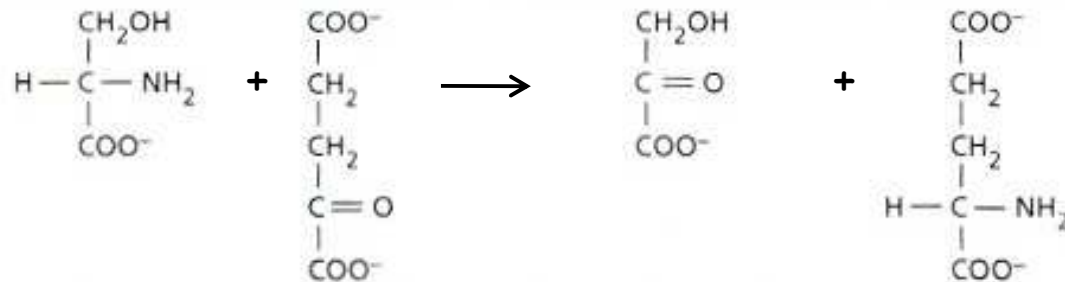
Glutammato Sintasi
Ferredossina-dipendente
GOGAT

PEROSSIDISOMA

La serina passa nel perossisoma

8. *Serine aminotransferase (peroxisome)*

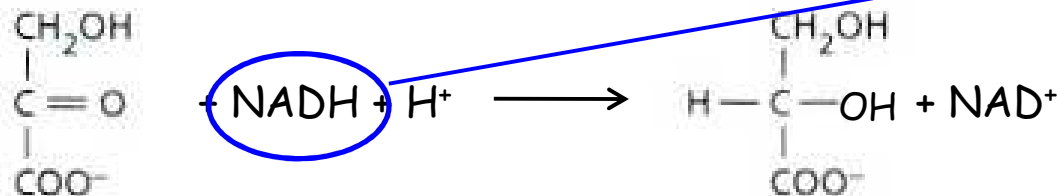
Serine + α -ketoglutarate $\rightarrow$ hydroxypyruvate + glutamate



la serina è deaminata a idrossipiruvato
l'accettore dell' NH_2 è l'acido α -chetoglutarico

9. *Hydroxypyruvate reductase (peroxisome)*

Hydroxypyruvate + $\text{NADH} + \text{H}^+ \rightarrow$ glycerate + NAD^+

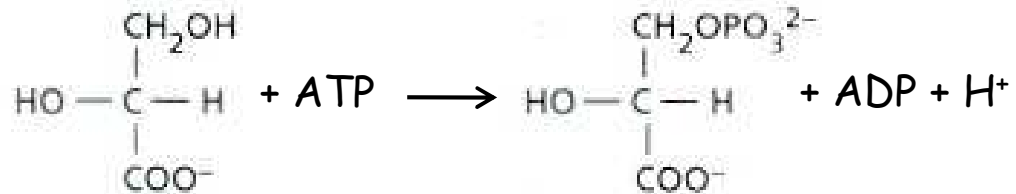


Navetta
ossalacetato-
malato

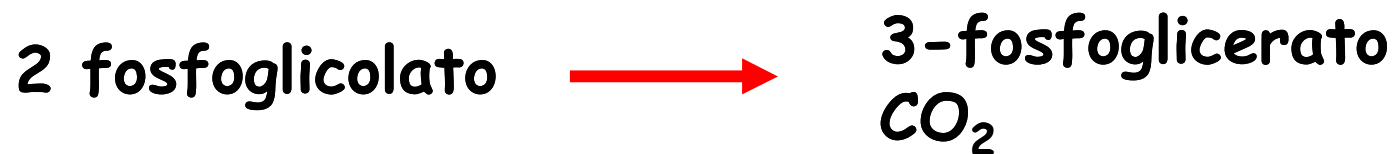
L'idrossipiruvato è ridotto a glicerato che passa nel cloroplasto
grazie al traslocatore glicolato/glicerato

CLOROPLASTO

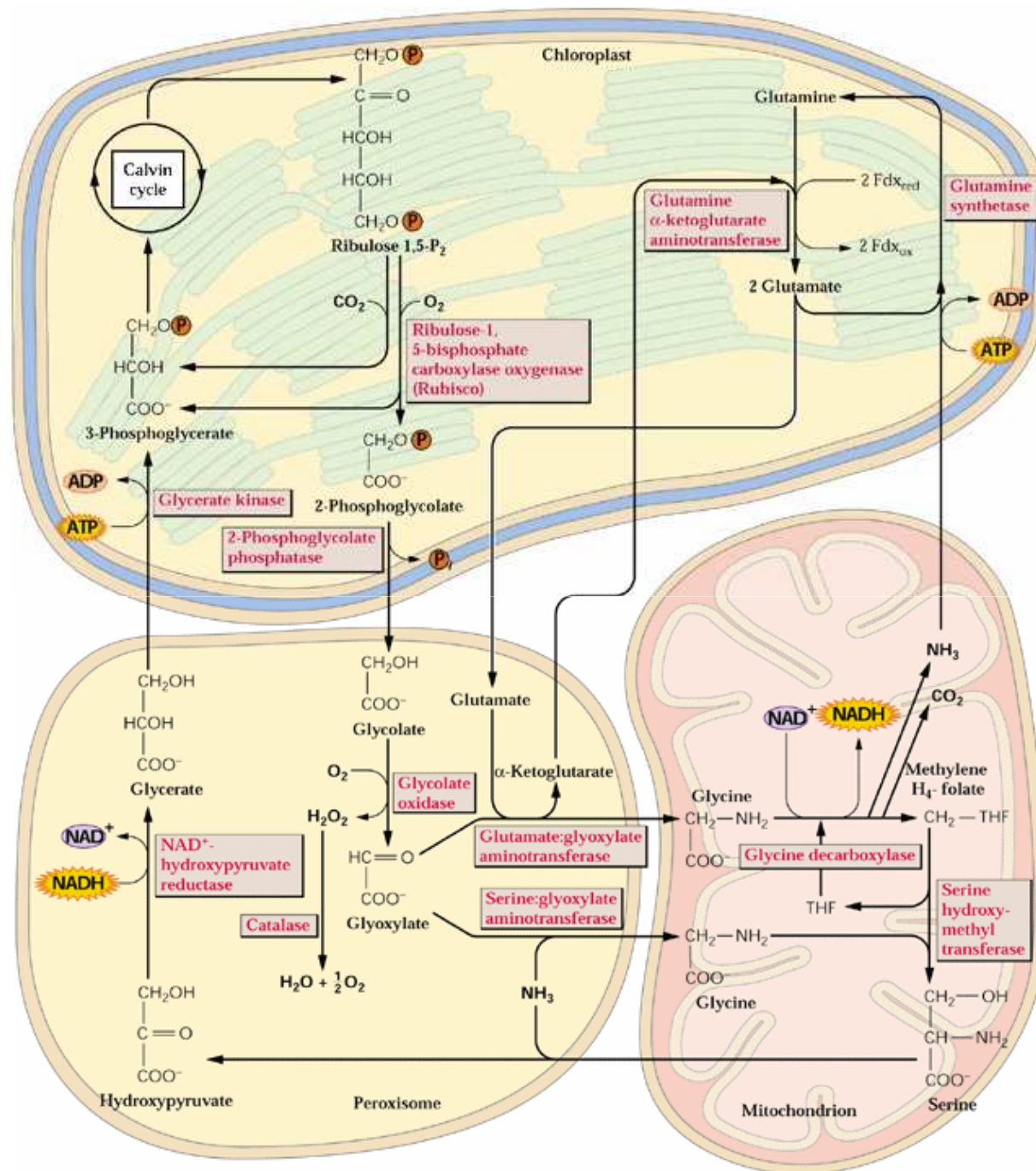
10. Glycerate kinase (chloroplast)



COMPLESSIVAMENTE



il ciclo PCO recupera il 75% del C



Reazioni nette del ciclo C2

2 Ribulosio 1,5-bisfosfato + 3 O₂ + H₂O + glutammato + ATP



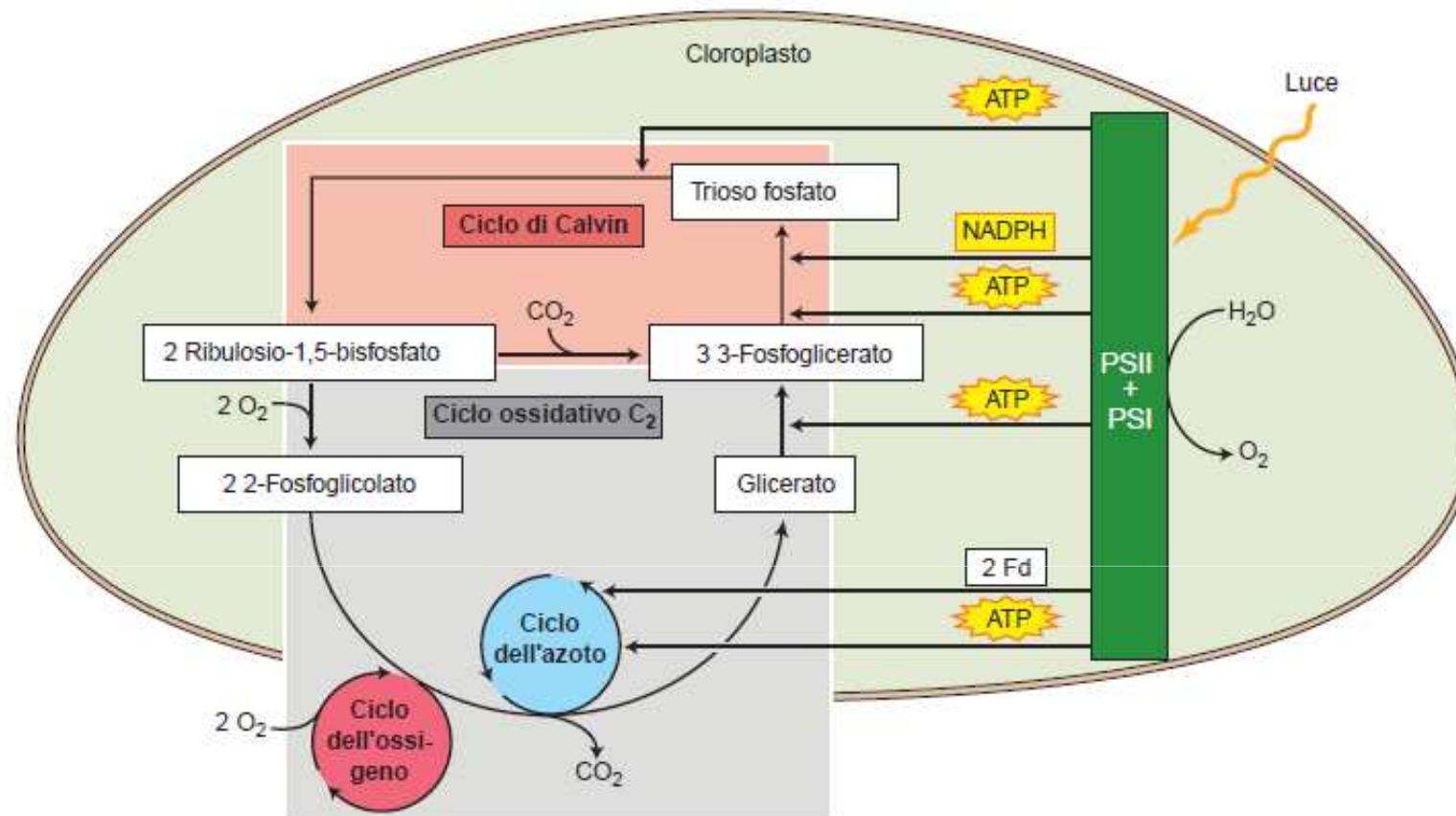
3 3-fosfoglicerato + NH₄⁺ + CO₂ + 2 Pi + α-chetoglutarato + ADP

Reazioni che nel cloroplasto recuperano il glutammato

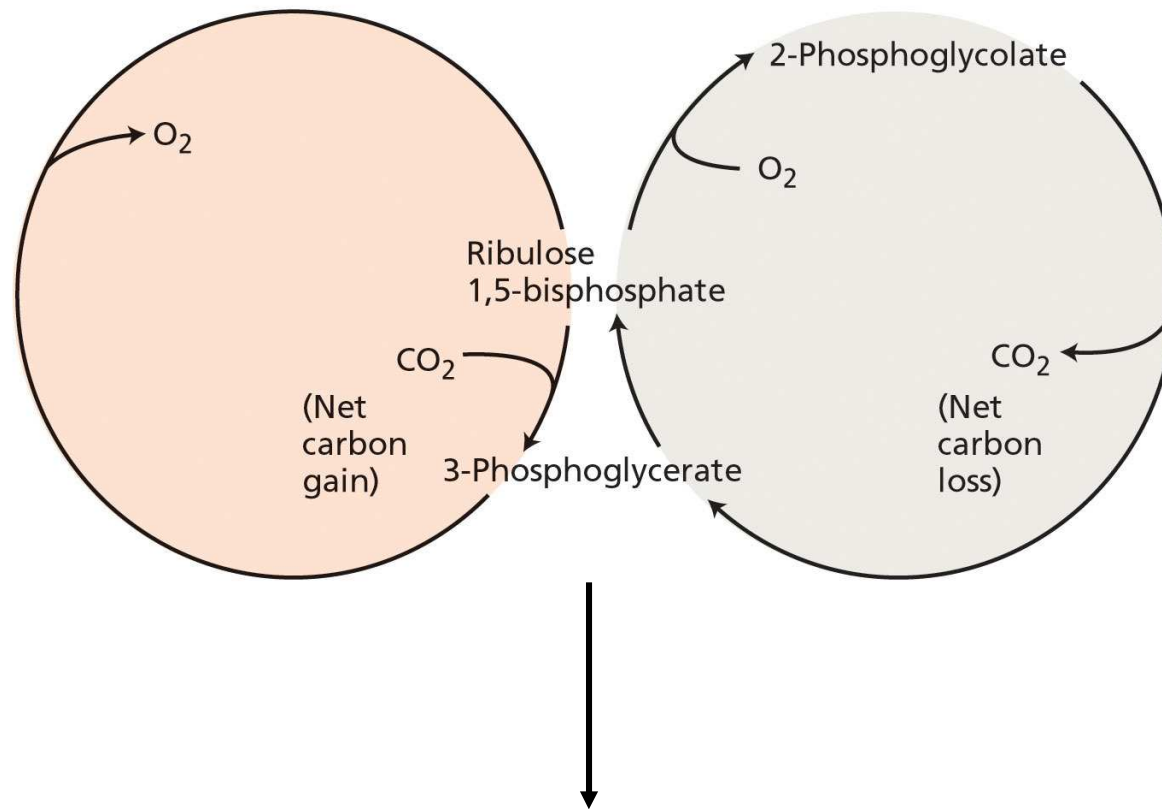
α-chetoglutarato + NH₄⁺ + [(2 Fd_{rid} + 2H⁺), ATP]



glutammato + H₂O + [(2 Fd_{oss} + 2H⁺), ADP + Pi]

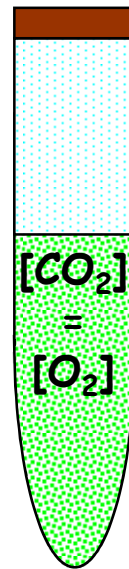


3 cicli simultaneamente: Carbonio
Azoto
Ossigeno



Proprietà cinetiche Rubisco
Temperatura
[CO₂] [O₂]

IN VITRO



$$\frac{\text{carbossilazione}}{\text{ossigenazione}} = 80$$

$$K_m (\text{CO}_2) = 10 \mu\text{M}$$
$$K_m (\text{O}_2) = 250 \mu\text{M}$$

IN VIVO

$$\text{a } 25^\circ\text{C} \quad \frac{\text{carbossilazione}}{\text{ossigenazione}} = 3.0$$

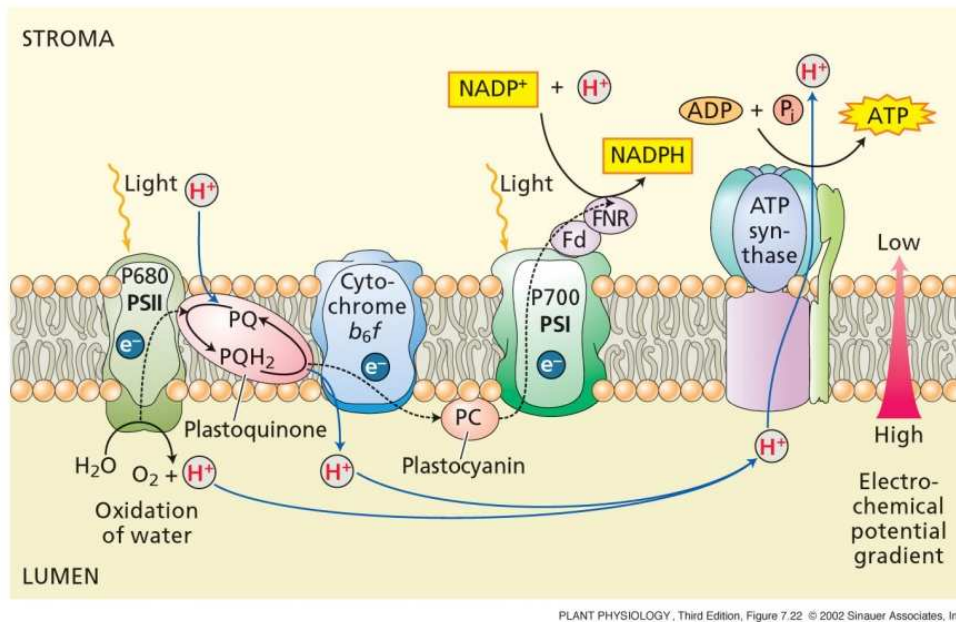
attività ossigenasica Rubisco

L'atmosfera primordiale era ricca
in CO_2 e povera in O_2

fattore di specificità CO_2/O_2

Batteri anaerobi	10
Cianobatteri	50
Piante	80/100

Il significato biologico della fotorespirazione non è stato chiarito



limitazione danno **fotoossidazione**
prevenzione della **fotoinibizione**