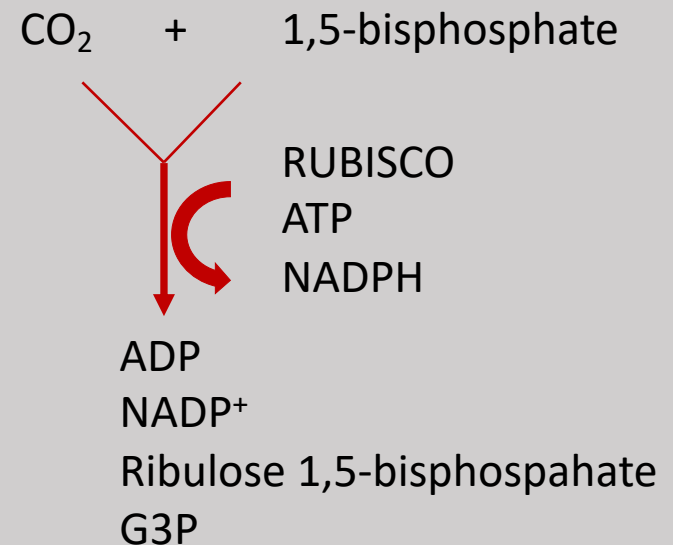
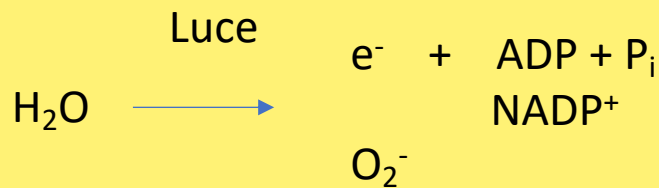
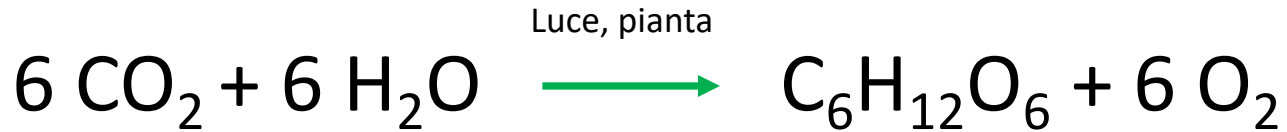


# Fotosintesi: La fase oscura e luminosa della fotosintesi e i percorsi alternativi per fissare l'anidride carbonica



Il prodotto finale: GLUCOSIO:

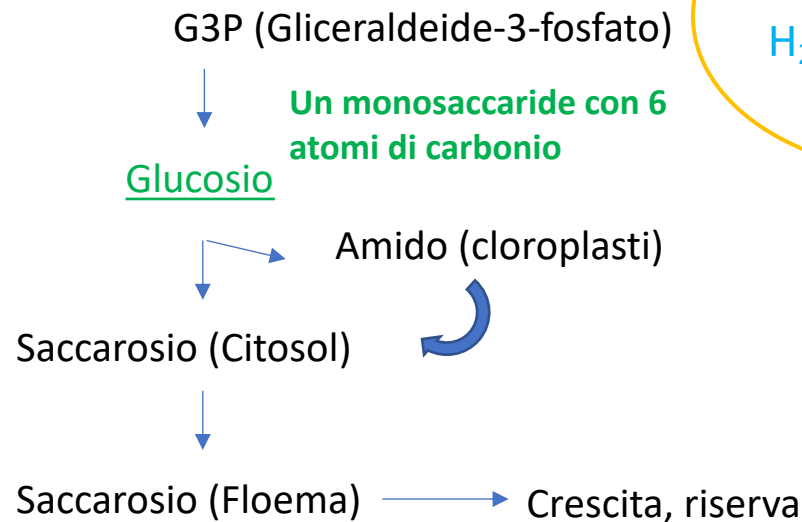
- Cellulosa (crescita)
- Respirazione cellulare
- Amido (riserva di energia)

## **Alla fine di questa lezione, dovrete essere capaci di:**

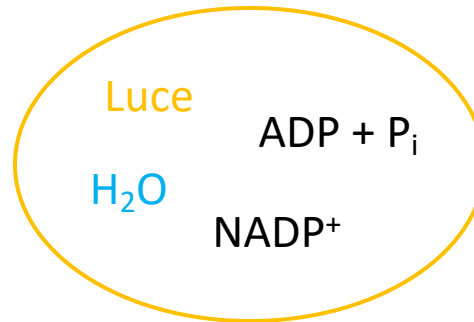
- Elencare i componenti della schema a Z e spiegare il flusso dei elettroni attraverso i vari proteine e complessi
- Disegnare lo schema z ed etichettare i vari componenti
- Identificare due modi in cui le foglie possono modificare la loro esposizione alla luce
- Spiegare le tre fasi del ciclo di calvin-benson, compresi i substrati e i prodotti di ciascuna fase
- Mettere a confronto i tre percorsi di fissazione dell'anidride carbonica e descrivi se aumentano o diminuiscono la possibilità di fotorespirazione
- **Lecture consigliate a Mauseth: Capitolo 10**

# Ruolo della fotosintesi ed i suoi componenti

Produzione di sostanze energetiche sotto forma di glucosio, ottenuto dalla  $\text{CO}_2$

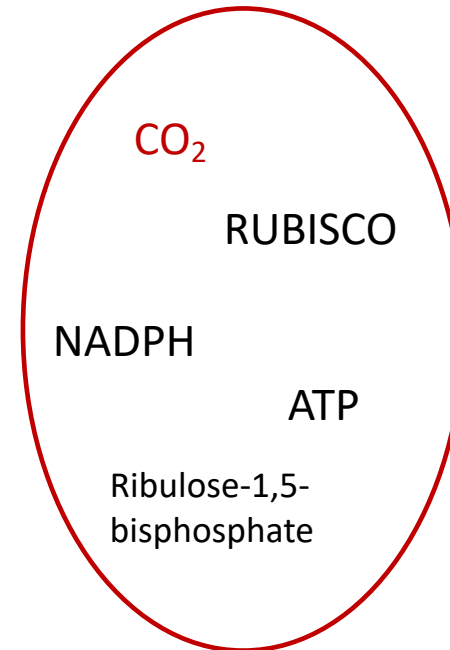


## Componenti critici



In quale parte del processo sono coinvolti?

Reazioni dipendenti dalla luce

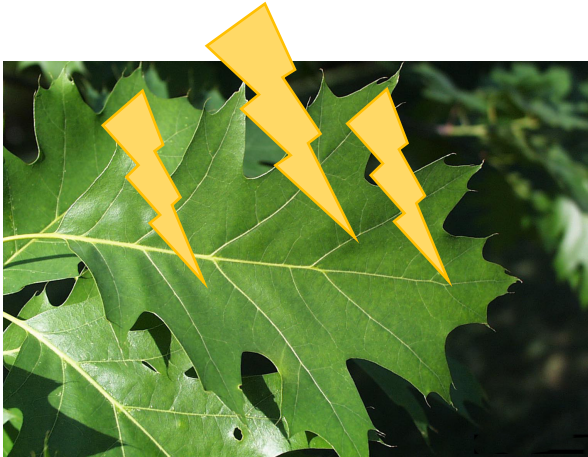


La fase oscura: il ciclo di Calvin-Benson

È un metodo per immagazzinare energia:

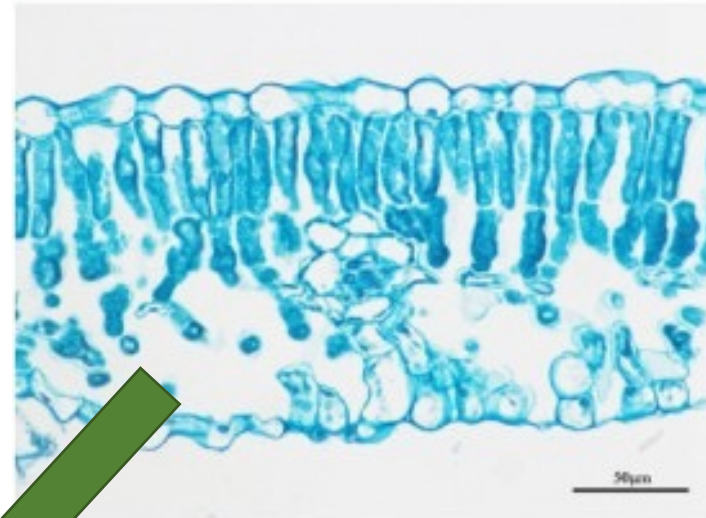
- ATP e NADPH - a breve termine;
- Glucosio - a medio termine;
- Amido – a lungo termine.

# Fotosintesi - Le reazioni dipendenti dalla luce: Anatomia



La fotosintesi è guidata dall'energia luminosa catturata dalle foglie

La luce viene trasmessa al palizzata e le cellule del mesofillo lacunoso ricche di cloroplasti

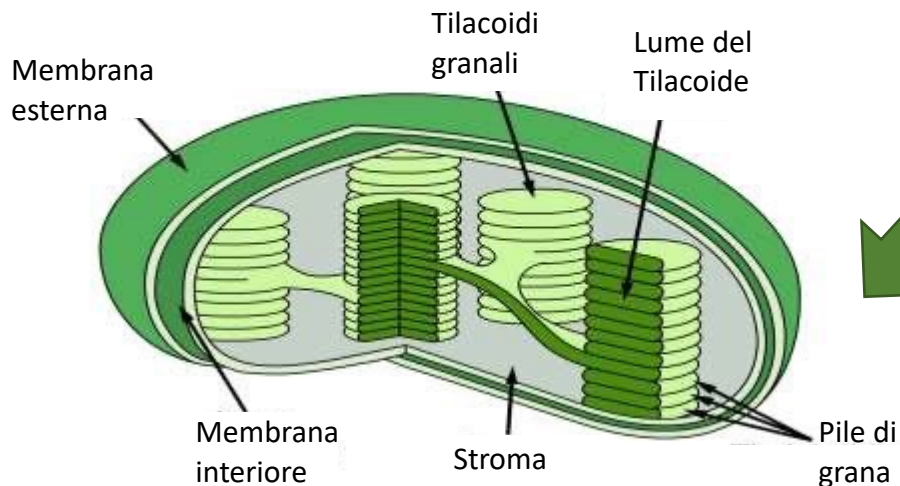


Palizzata

Mesofillo lacunoso

Sezione trasversale di una foglia di soya (*Glycine max*)

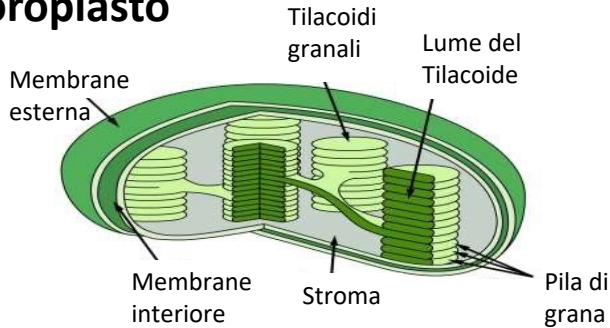
## Cloroplasto



La luce viene assorbita dalle membrane tilacoidi all'interno dei cloroplasti

# Fotosintesi - Le reazioni dipendenti dalla luce: I pigmenti

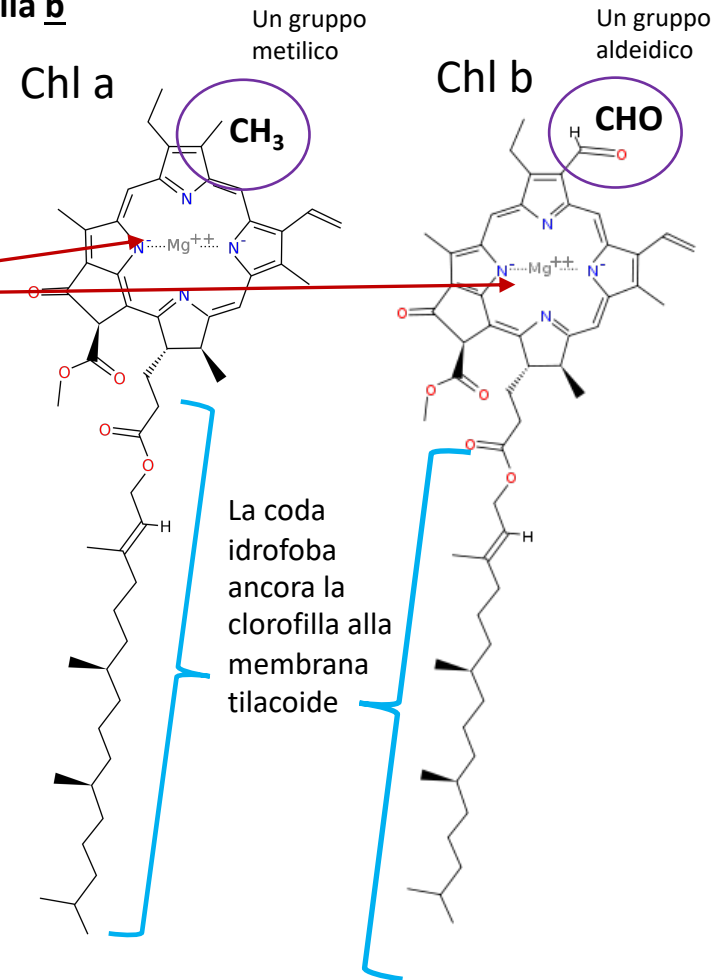
## Cloroplasto



I pigmenti principali per la fotosintesi sono la **clorofilla a** e **clorofilla b**

Le membrane dei tilacoidi sono disposte in pile interconnesse (pile di grana) dove si trovano i pigmenti che assorbono la luce

atomo centrale di Mg in un anello di porfirina



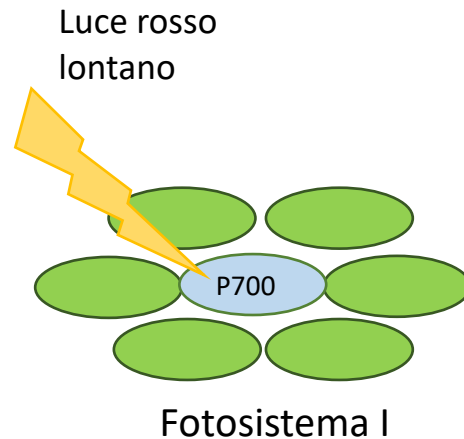
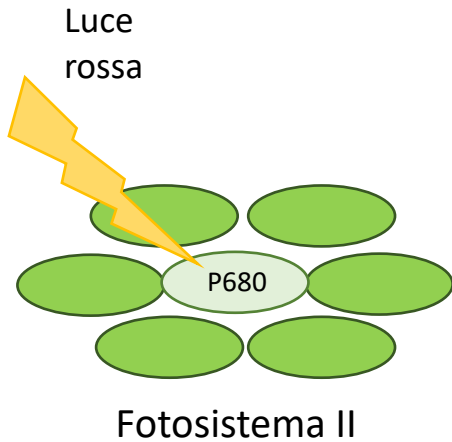
Tilacoidi dei grana



Tilacoidi intergrana

Chl a e Chl b sono raggruppate in centri di reazione o antenne che trasferiscono energia sotto forma di elettroni, localizzata nell'anello

# Fotosintesi - Le reazioni dipendenti dalla luce: L'organizzazione dei pigmenti, fotosistemi



Le molecole del pigmento concentrano l'energia verso il centro di reazione dove avvengono le reazioni chimiche di ossidazione e riduzione e si verifica il trasferimento di elettroni

Le strutture coinvolte nelle reazioni luce-dipendenti sono tutte localizzate alla membrana tilacoidale

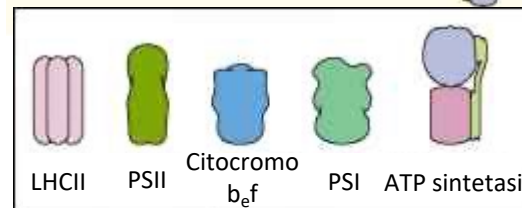
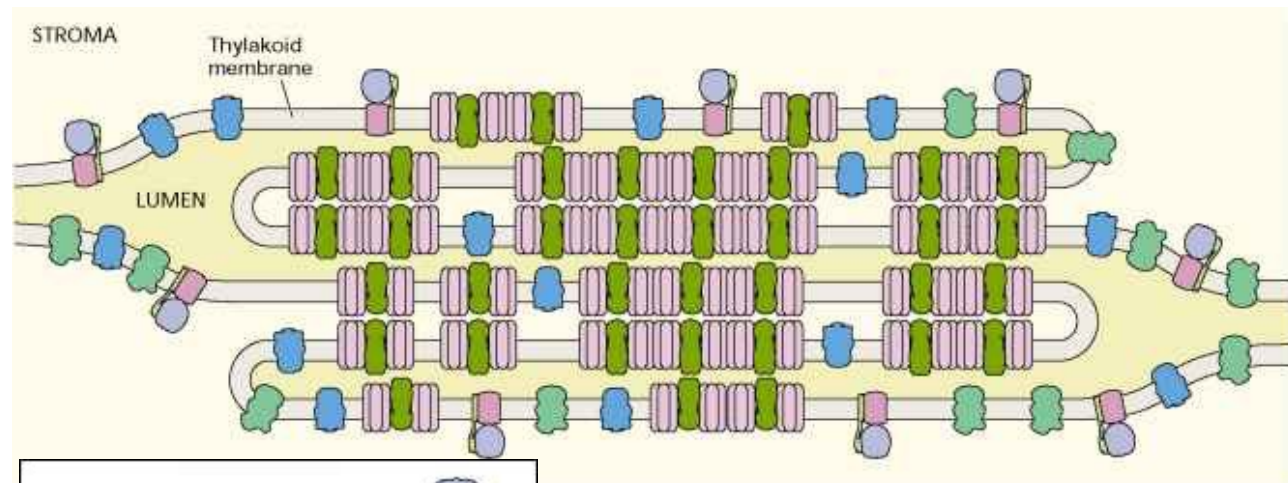
**LHCII e I:** Light harvesting complex; complessi proteina-clorofille che raccolgono la luce

**PSII:** chl a del P680 perdono gli elettroni a PSI

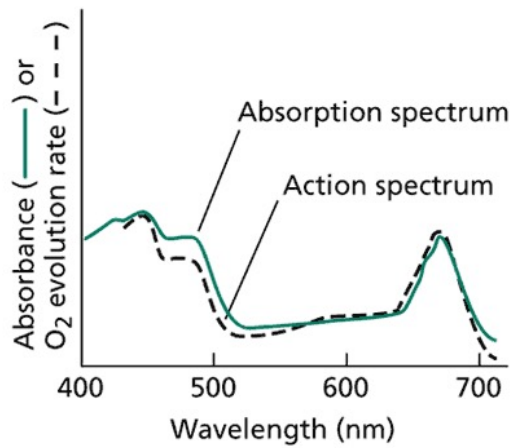
**Citocromo  $b_e f$ :** Proteine trasportatori di elettroni

**PSI:** chl a del P700 perdono gli elettroni a NADPH

**ATP sintetasi:** Enzima che sintetizza ATP sfruttando il gradiente protonico



In realtà ci sono due forme di energia che guidano la fotosintesi:

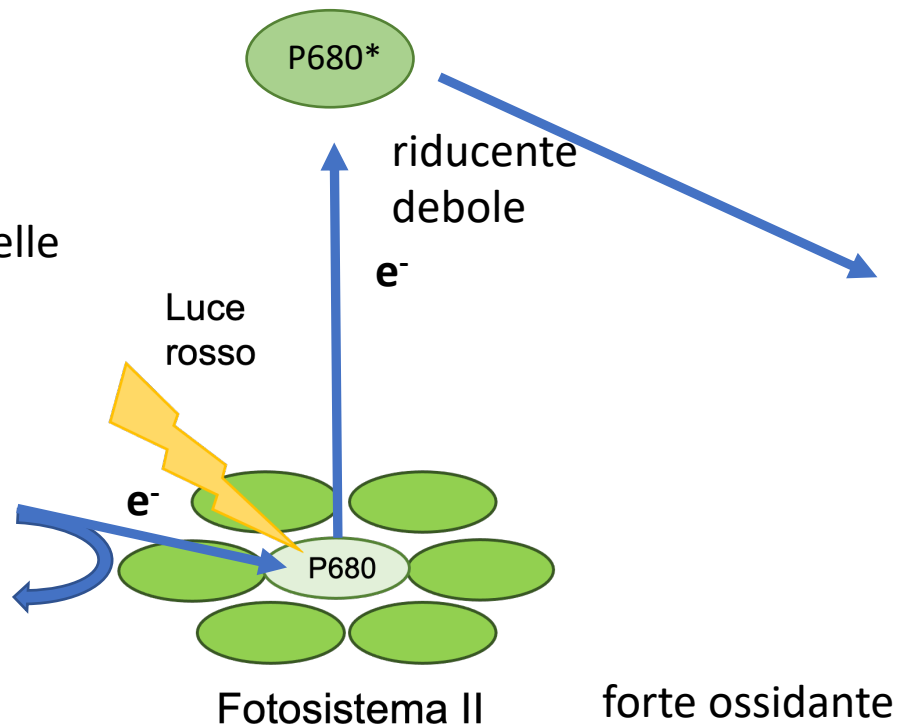


### 1. Energia luminosa

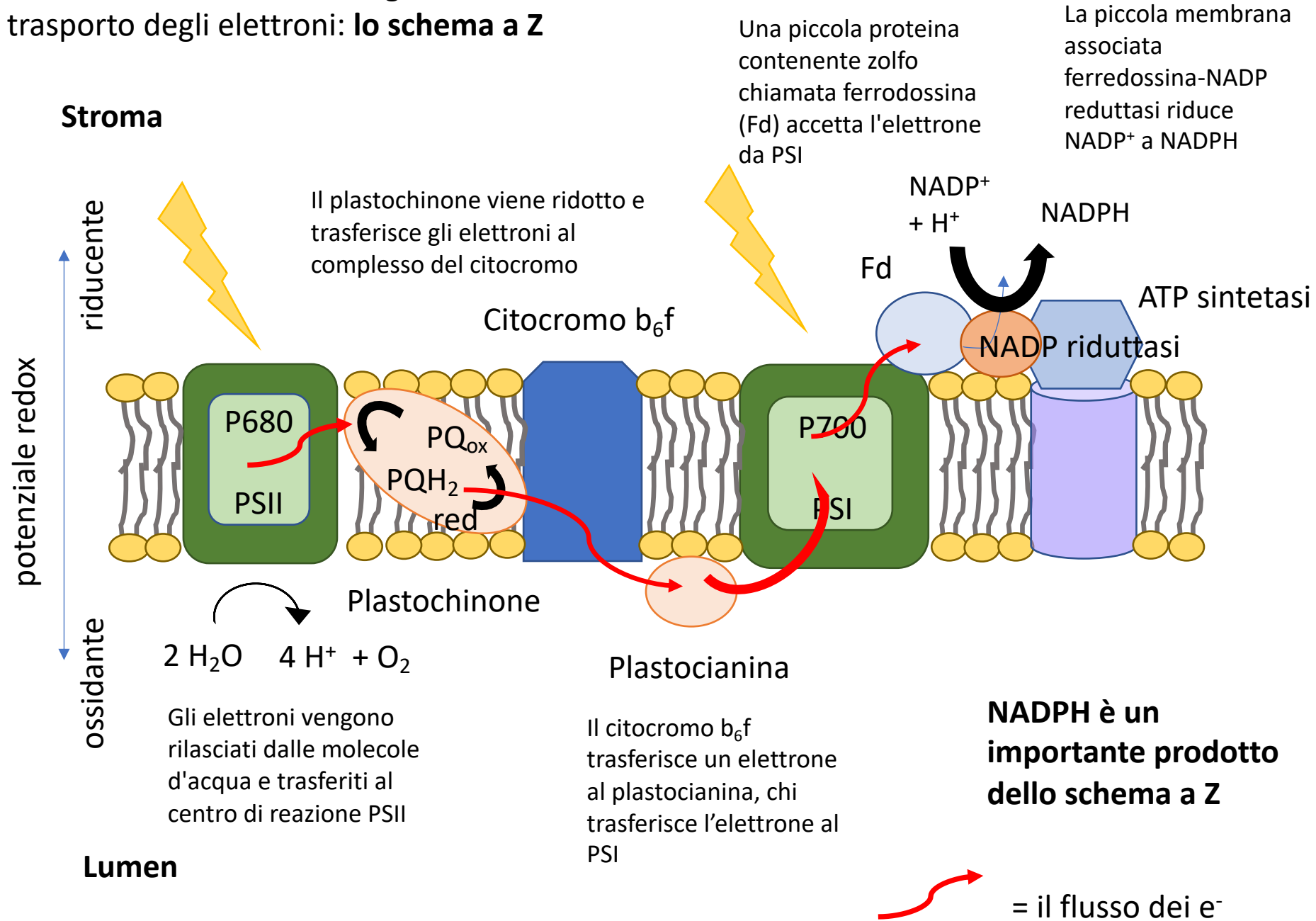
I fotoni di luce rossa e rossa lontana vengono assorbiti dai complessi di raccolta della luce dei fotosistemi

### 2. Energia chimica, dalla scissione delle molecole d'acqua da parte di PSII

Il fotosistema II ossida l'acqua, producendo un debole potenziale riducente che trasferisce l'elettrone dall'acqua ad un accettore

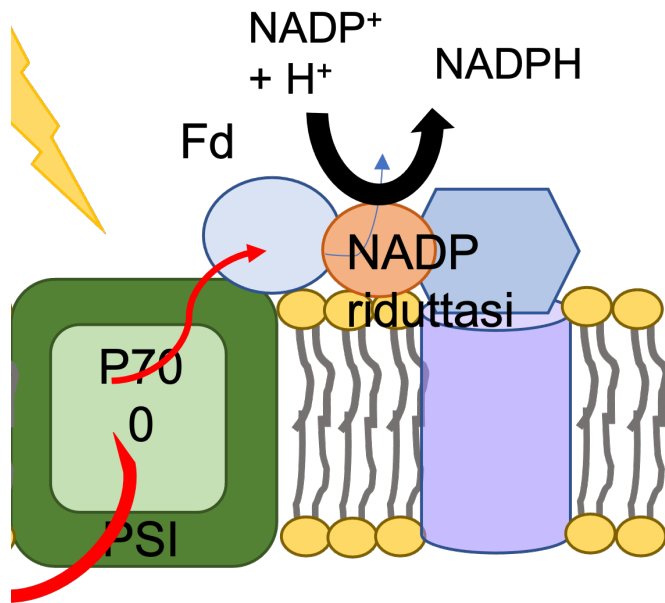


I due fotosistemi sono collegati mediante una catena di trasporto degli elettroni: **lo schema a Z**





Uno dei due prodotti della reazione dipendente dalla luce, il NADPH, è una molecola di accumulo di energia a breve termine importante per la fissazione del carbonio



NADPH: nicotinammide adenindinucleotide fosfato

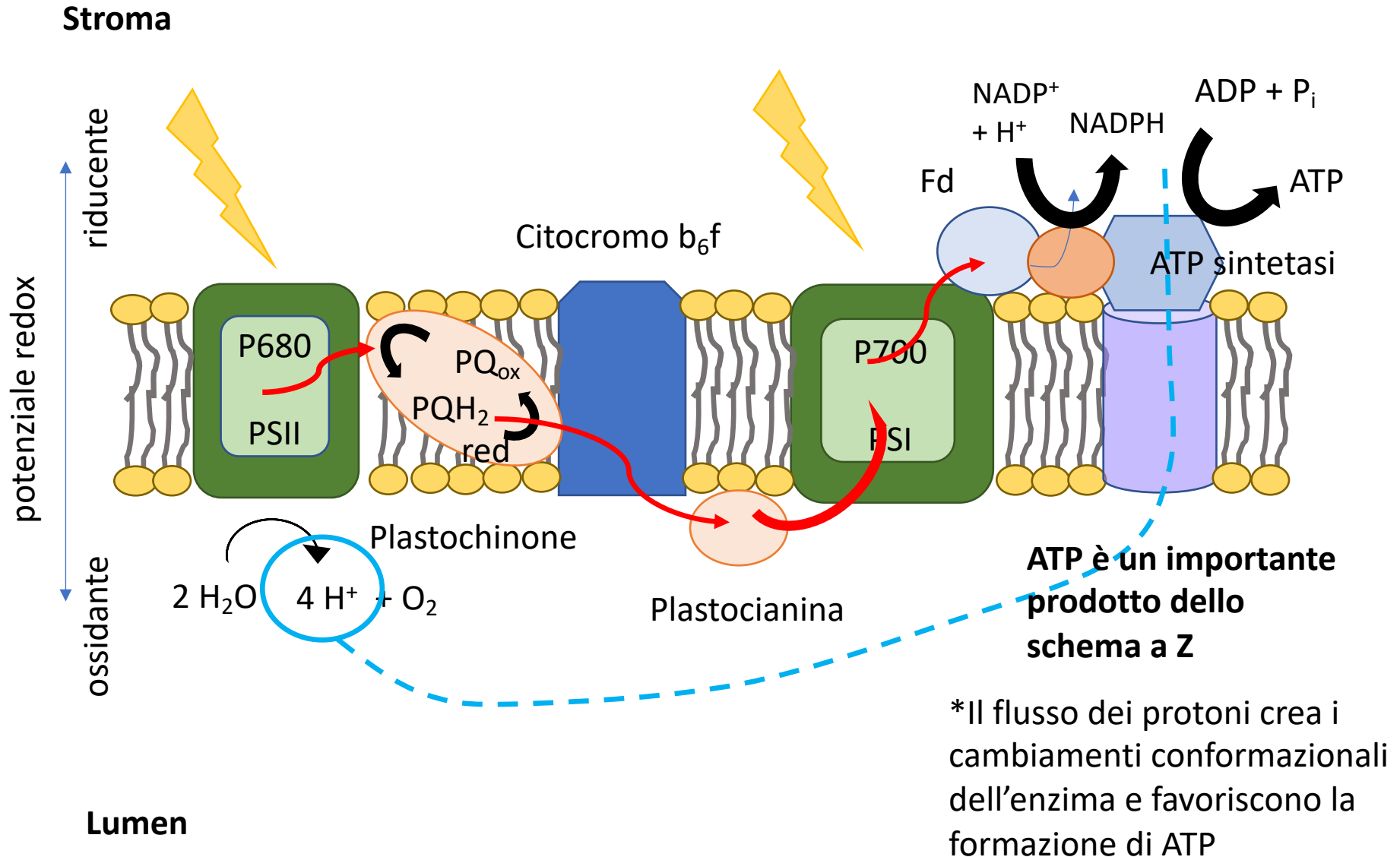
L'energia dell'elettrone guida la formazione di NADPH mediante protonazione di NADP<sup>+</sup>

Così, l'energia dell'elettrone è conservata nel legame idrogeno

inina

In precedenza abbiamo identificato la seconda fonte di energia nella reazione alla luce – l'energia chimica.

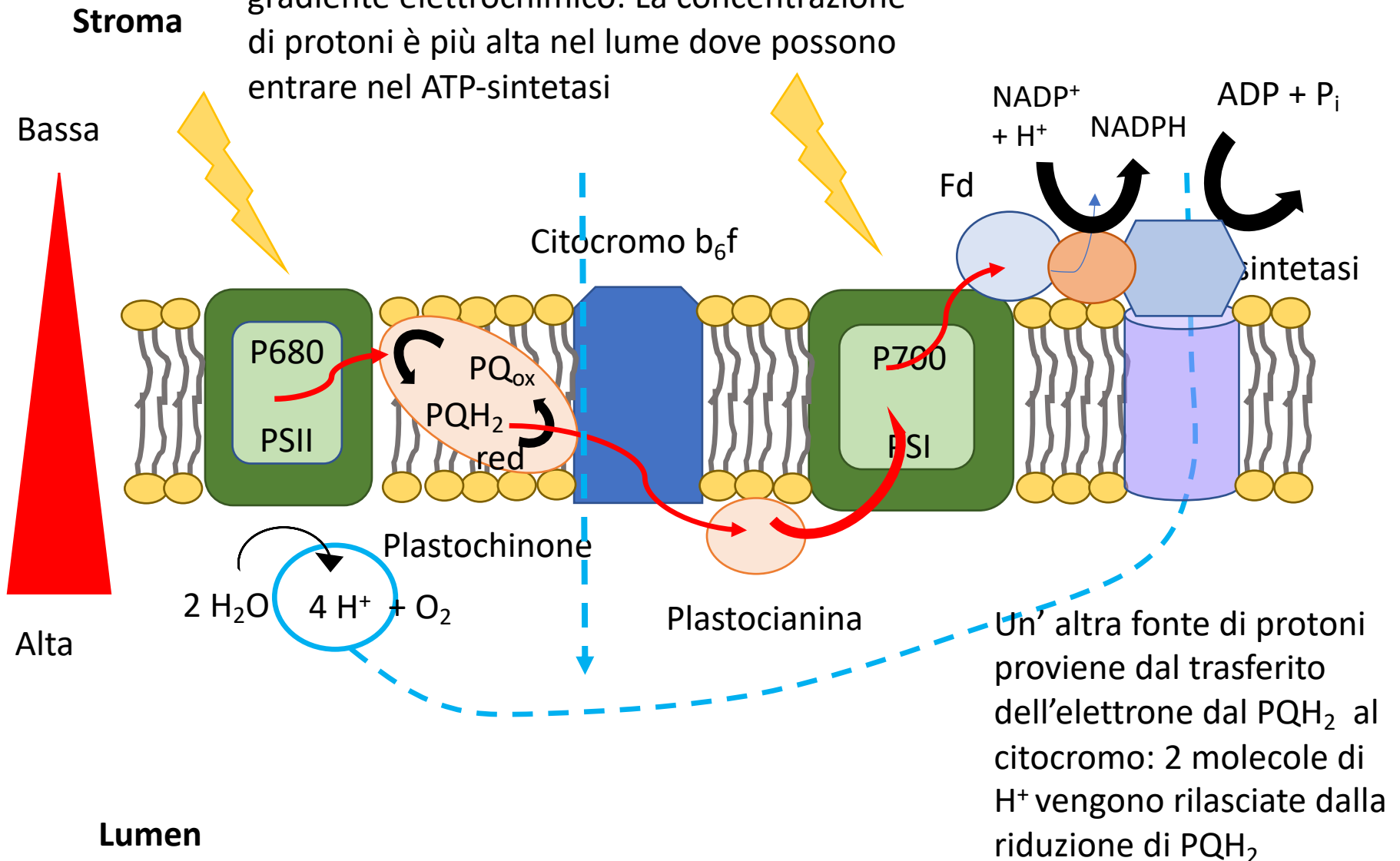
**Con la scissione di 2 molecole d'acqua, vengono rilasciati 4 protoni nel lume**



Il secondo prodotto dalla fase luminosa è l' ATP, un'altra riserva di energia a breve tempo, e una molecola importante per la fissazione CO<sub>2</sub>

ATP: adenosine trifosfato

la produzione di ATP è guidata da un gradiente elettrochimico: La concentrazione di protoni è più alta nel lume dove possono entrare nell'ATP-sintetasi



Stroma

Bassa

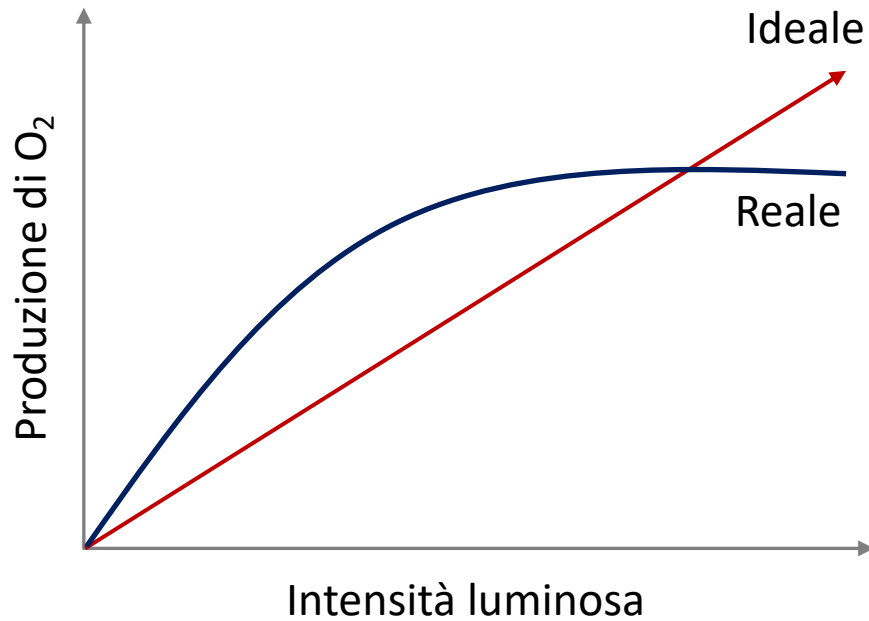
Alta

Lumen

NADP<sup>+</sup> + H<sup>+</sup> → NADPH  
ADP + P<sub>i</sub> → ATP-sintetasi

Un'altra fonte di protoni proviene dal trasferimento dell'elettrone dal PQH<sub>2</sub> al citocromo: 2 molecole di H<sup>+</sup> vengono rilasciate dalla riduzione di PQH<sub>2</sub>

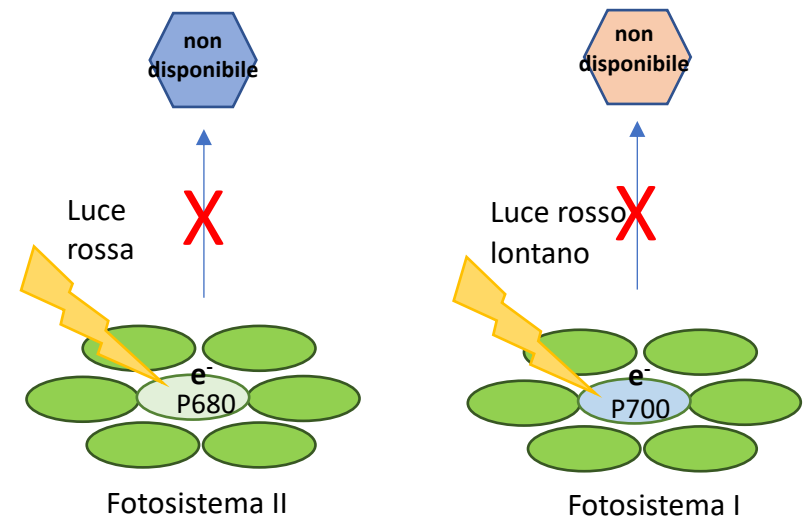
## L'energia luminosa guida le reazioni-dipendenti



- Se potessi misurare il tasso di produzione di  $O_2$  su una gamma di intensità di luce, cosa ti aspetteresti di vedere in termini di risposta?
- C'è un limite al tasso di produzione di  $O_2$ ? Se sì, da cosa dipende?

Fin quando il fotosistema non trasferire il suo elettrone a un accettore, il fotosistema è considerato «chiuso» e non può assorbire ulteriore luce

La luce ad alta intensità può danneggiare i fotosistemi a causa dell'energia non trasferita. Le piante hanno evoluto vari meccanismi per evitare danni indotti dalla luce



# Lo spessore delle foglie e la posizione dei cloroplasti sono caratteri "plastici" in risposta all'ambiente luminoso

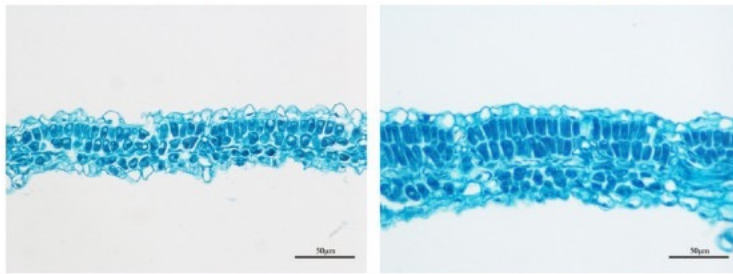
‘Plastico’ significa che il modo in cui si manifesta il carattere può cambiare in risposta alla variazione delle condizioni ambientali

**Spessore fogliare:** può verificarsi sulla stessa pianta nel corso di una sola stagione

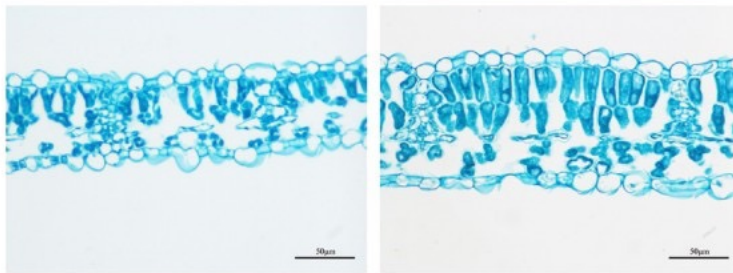
Ombra

Pieno sole

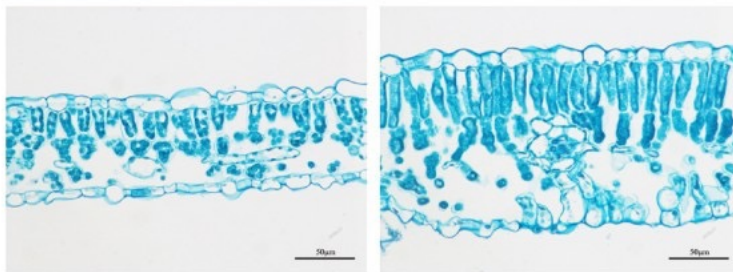
Foglie giovani



Foglie mature



Foglie senescenti

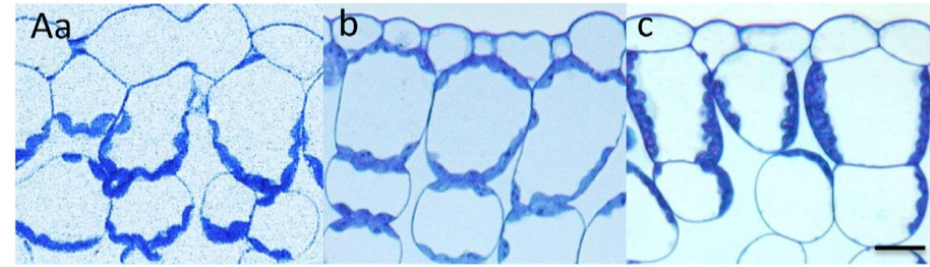


**Posizione dei cloroplasti:** può verificarsi nel corso della giornata, posizionando i cloroplasti sulla superficie della cellula per massimizzare l'esposizione alla luce in condizioni di scarsa luminosità e verticalmente ai bordi estremi per evitare danni dovuti all'elevata intensità luminosa

Buio (notte)

Luce (giorno)

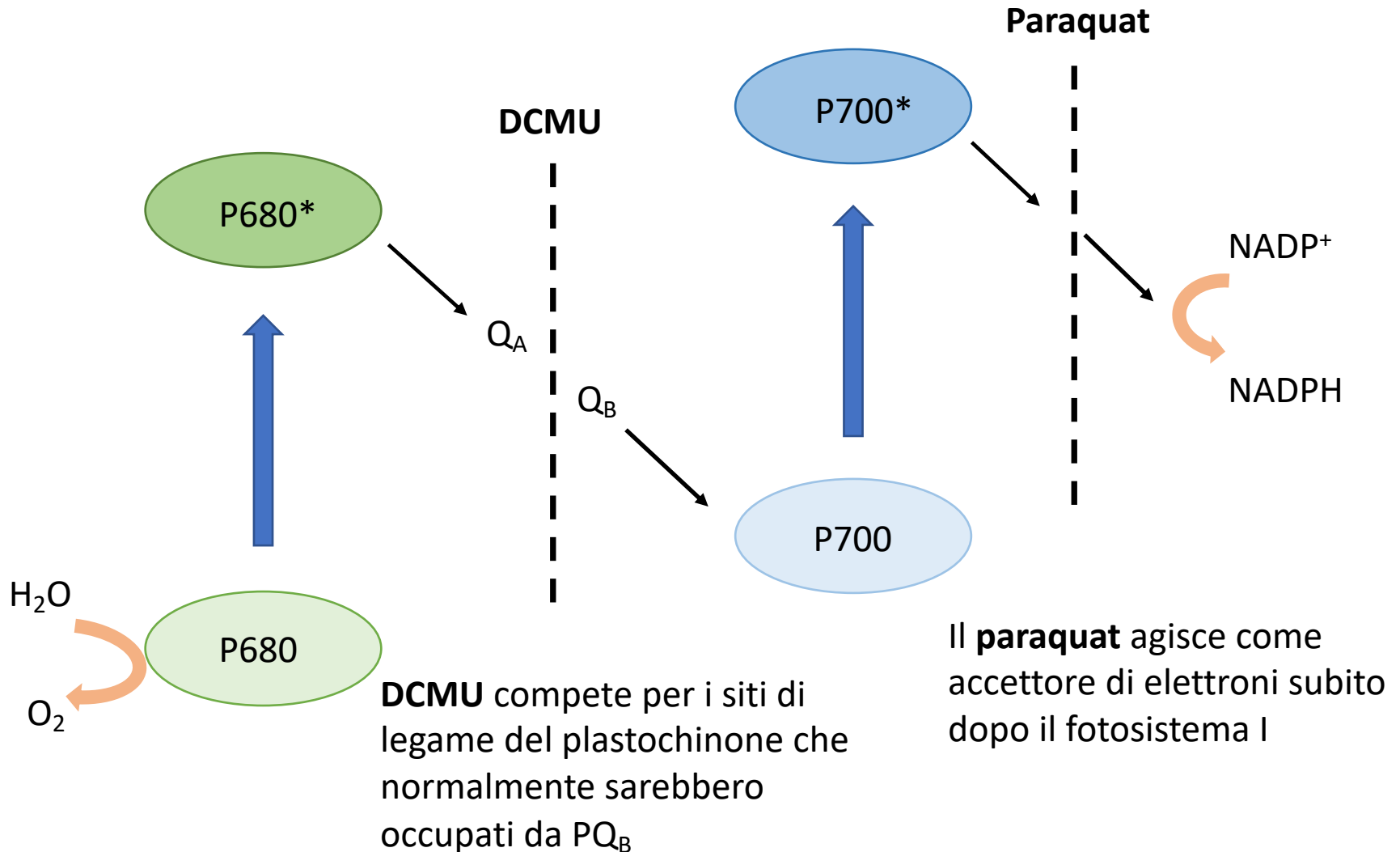
Luce (intenso)



<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168945213001246>

DCMU e Paraquat sono due erbicidi utilizzati in agricoltura per controllare le popolazioni di piante infestanti.

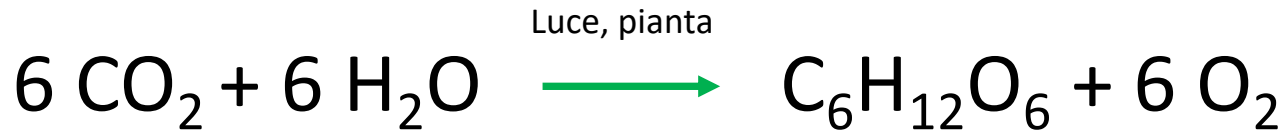
Uccidono le piante bloccando il trasporto di elettroni nella catena di trasporto degli elettroni delle reazioni dipendenti dalla luce



Pausa

10 minuti

- **Reazione complessiva della fotosintesi:**



- **La fase luminosa:**



- **La fase oscura:** Il ciclo di Calvin – Benson



1. Come viene convertita la CO<sub>2</sub> in una molecola di glucosio?

2. Da dove proviene la CO<sub>2</sub>?

3. Che cosa potrebbe limitare la fissazione della CO<sub>2</sub>?



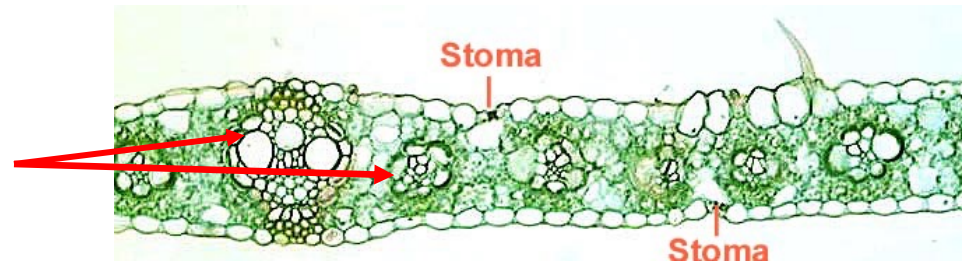
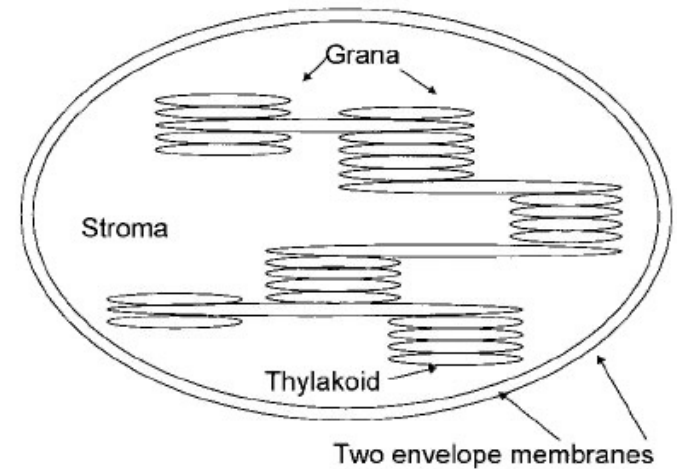
# Fissazione del carbonio: meccanismi e anatomia

Ci sono tre diversi percorsi per la fissazione del carbonio

**1) Metabolismo  $C_3$**  - Il più comune fra le piante terrestri; chiamato così per la molecola a 3 atomi di carbonio prodotta;

**2) Metabolismo  $C_4$**  – Un percorso alternativo in cui il processo di fissazione avviene in due luoghi separati e porta alla formazione di una molecola a 4 atomi di carbonio;

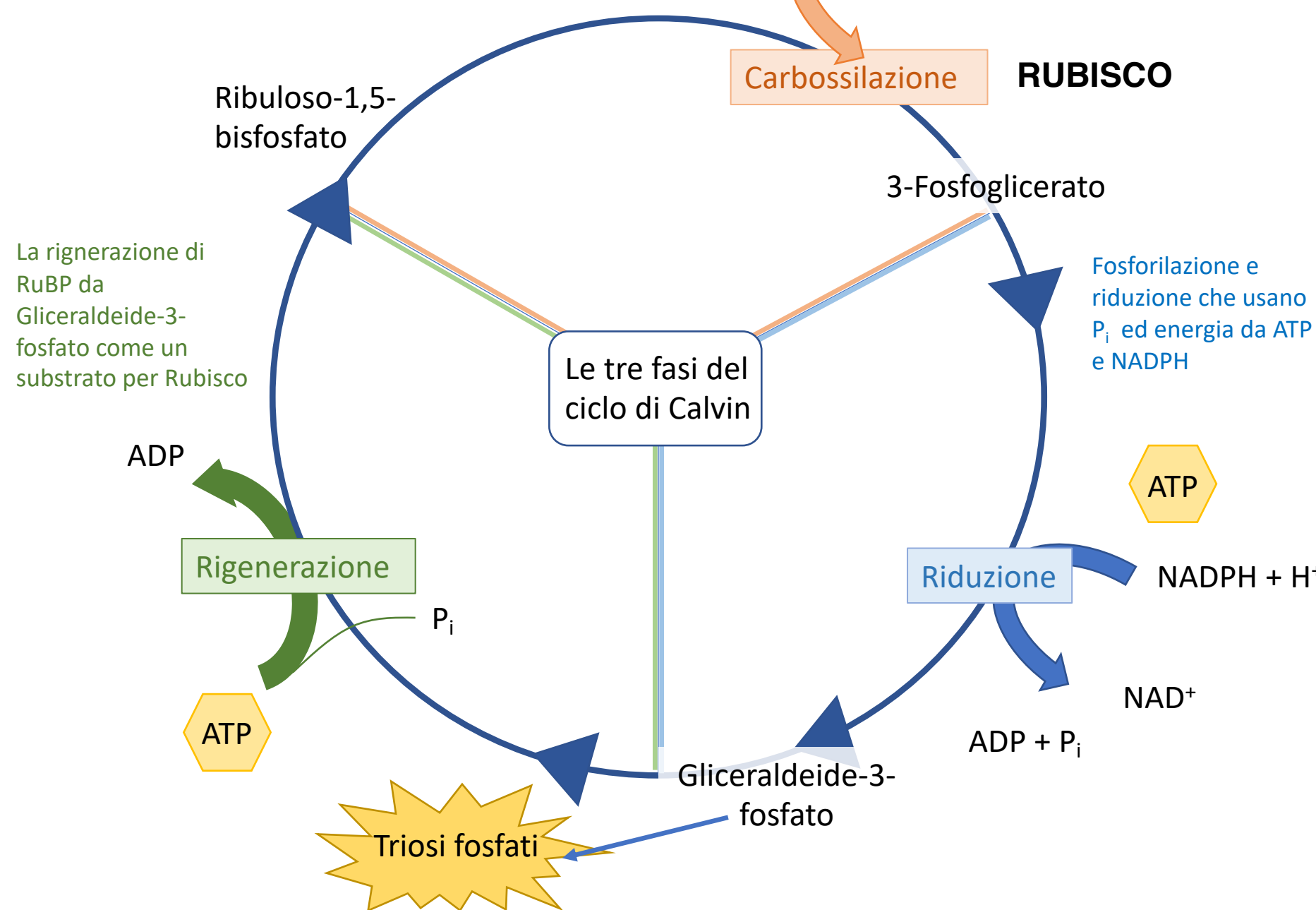
‘Anatomia Kranz’: il guaina del fascio



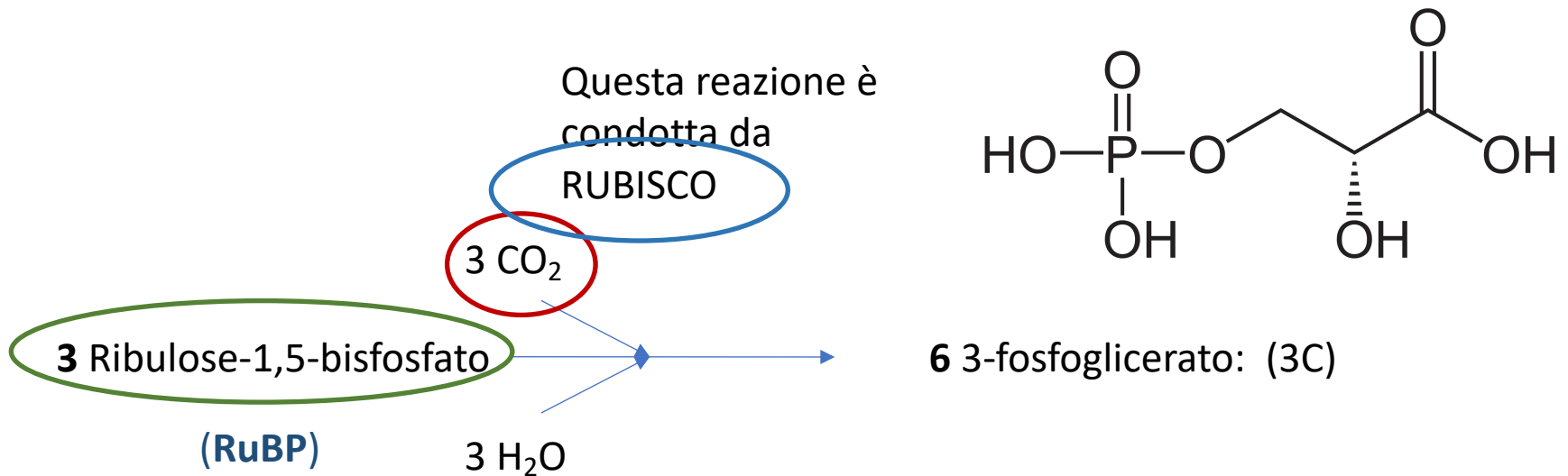
**3) Metabolismo CAM** – metabolismo acido delle crassulacee; un percorso alternativo in cui il processo di fissazione è diviso temporalmente (adattamento alle condizioni ambientali aride)

# Diagramma del percorso C3: il ciclo di Calvin-Benson

Inizio del ciclo  
 $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$   
Input di carbonio



## Il fase di Carbossilazione:



Ci sono tre fattori che potrebbero limitare il tasso di carbossilazione:

### La quantità di CO<sub>2</sub>

La quantità di CO<sub>2</sub> è regolata dalla velocità di fissazione e dall'apertura stomatica

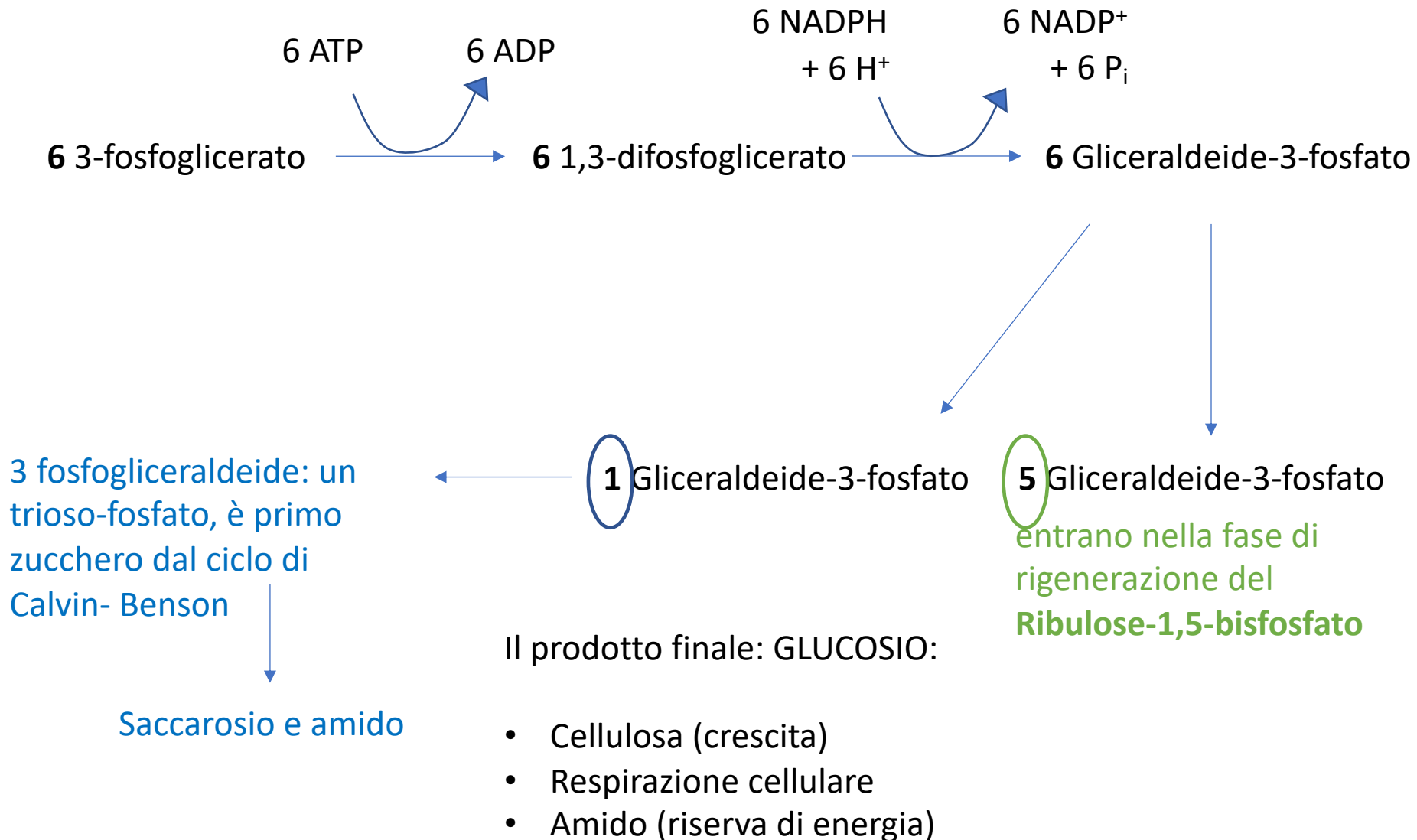
### La quantità di Rubisco

Rubisco è un enzima, quindi la sua sintesi richiede un apporto sufficiente di Azoto. In condizioni limitate di azoto, la concentrazione di Rubisco può essere ridotta

### La quantità di RuBP

Una mancanza di RuBP una riduzione nel di tasso di rigenerazioneBP può limitare il tasso di carbossilazione

## La fase di riduzione:



# Come viene regolato il ciclo di Calvin-Benson?

## 1) Enzima: RuBisCo

Rubuloso bisfosfato **carbossilasi/ossigenasi**

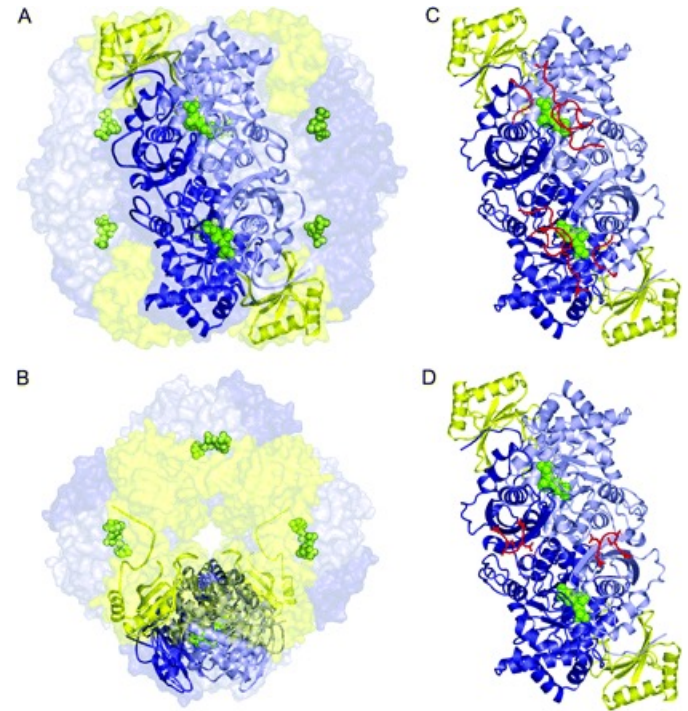
### a) Struttura:

- È sintetizzata nei ribosomi dei cloroplasti
- È una proteina composta da 8 sub-unità grandi e 8 sub-unità piccole
- L'assemblaggio delle 8 grandi sub-unità forma il sito di legame attivo funzionante

### b) Attività:

- RuBisCo ha affinità non solo per l'anidride carbonica, ma anche per l'ossigeno!
- Alta concentrazione di  $\text{CO}_2$  favorisce il carbossilasi di anidride carbonica invece d'ossigeno

Questo parte del nome è molto significativo – suggerisce una doppia funzione!



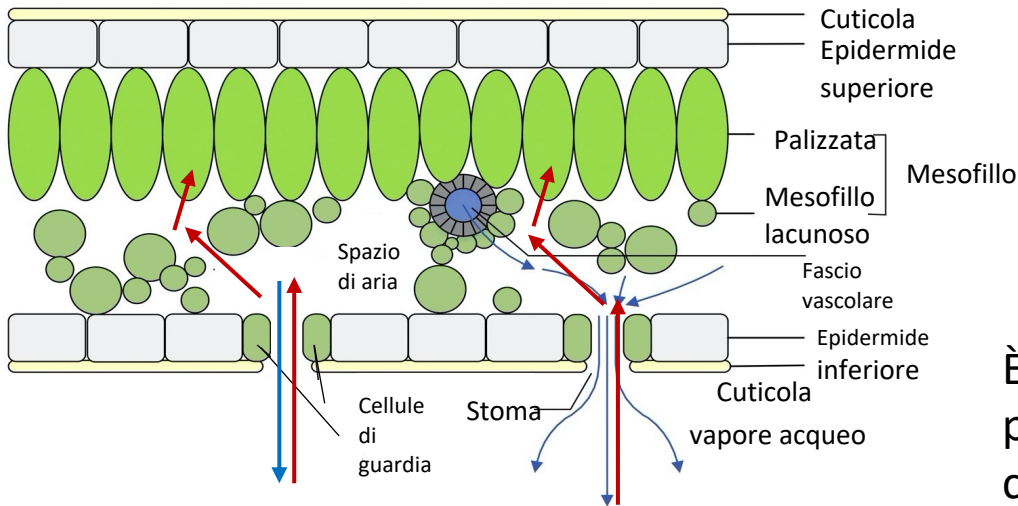
# Come viene regolato il ciclo di Calvin-Benson?

## 2) I substrati

a) ATP e NADPH: molecole temporanee che conservano energia che hanno origine nei meccanismi luce-dipendenti

b) H<sub>2</sub>O: viene dall'ambiente (suolo); assorbita dalle radici e trasportata nello xilema

c) CO<sub>2</sub>: Si diffonde attraverso gli stomi negli spazi intercellulari prima di entrare nel cloroplasto



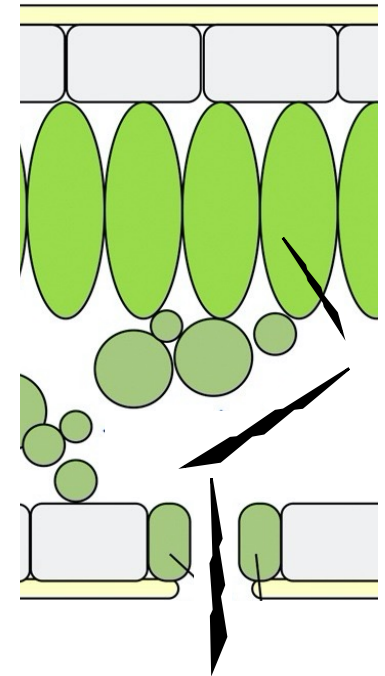
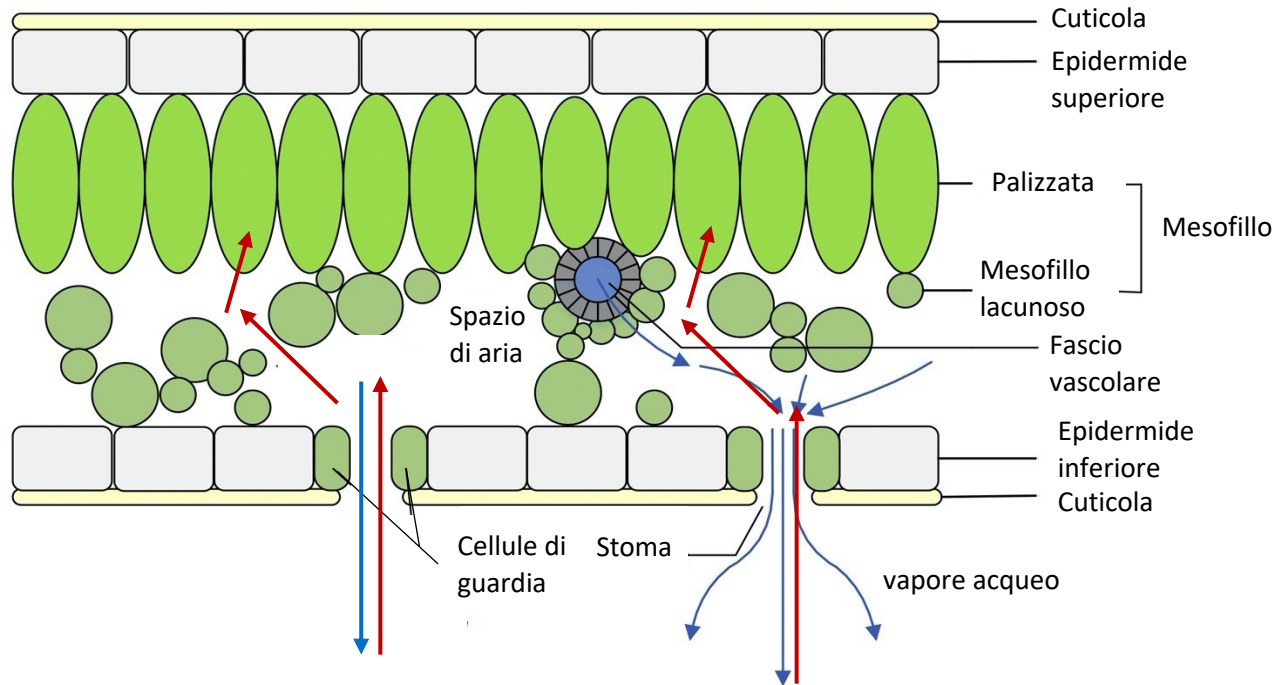
## Concentrazione di CO<sub>2</sub> atmosferica attuale

412.5 parti per milione

È importante ricordare che la pianta (foglia) fa sempre un compromesso tra:

- Guadagno di carbonio
- Perdita di acqua

# Via di diffusione della CO<sub>2</sub> in una foglia attraverso gli stomi



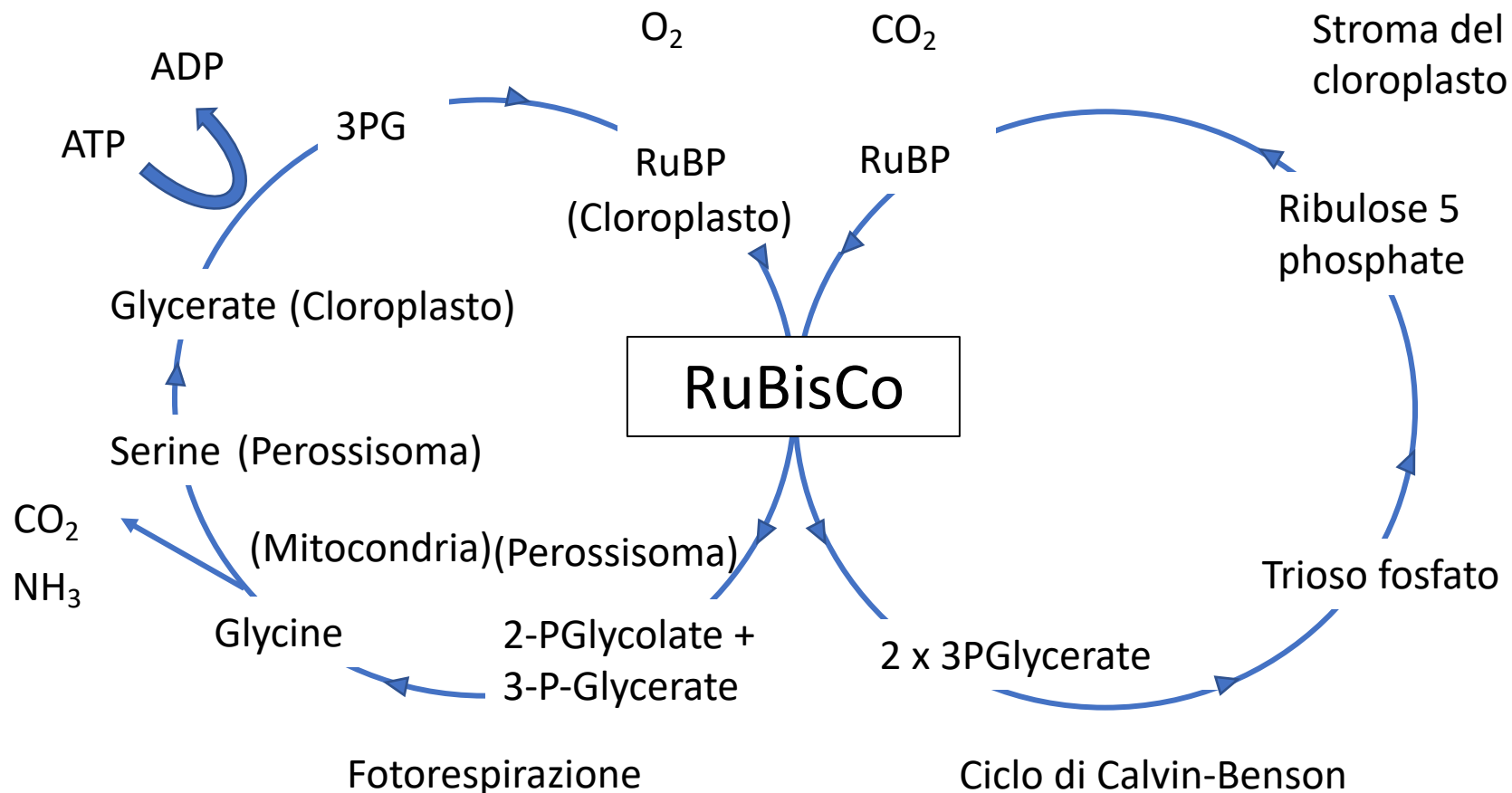
Vari punti di resistenza si verificano sul percorso della CO<sub>2</sub> dall'atmosfera al sito di fissazione dello stroma nel cloroplasto

- Stomatica
- Diffusione intercellulare
- Attraversare la membrane delle cellule mesofille
- La membrana del cloroplasto

Dove sono i potenziali punti di regolazione?

## L'efficienza della fissazione del carbonio non è perfetta: perché?

Perché la RuBisCo ha un'affinità sia per la CO<sub>2</sub> che per l'O<sub>2</sub>!



La fotorespirazione è uno dei più grandi flussi metabolici nelle piante e i tassi fotorespiratori possono essere c. il 25% dei tassi fotosintetici nelle foglie di C<sub>3</sub> a 25°C (Sharkey, 1988).

Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration

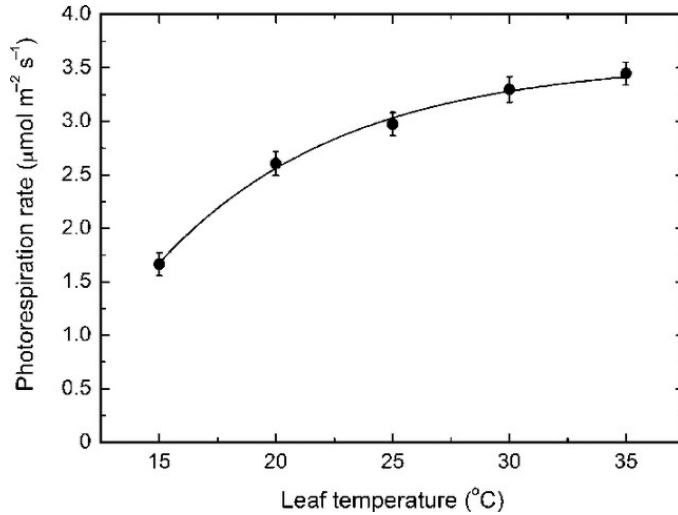
[Mirindi Eric Dusenage](#), [André Galvao Duarte](#), [Danielle A. Way](#) New Phytologist 2018



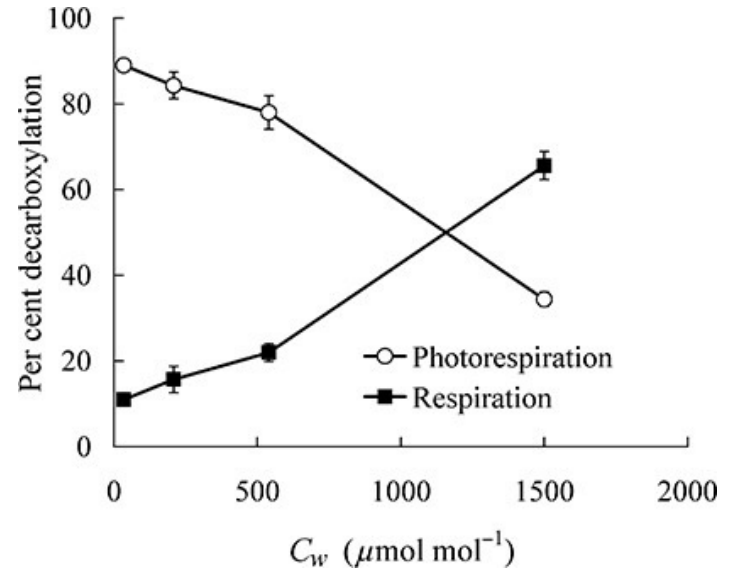
# Quali sono i fattori ambientali che influenzano le concentrazioni di CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub> nella foglia?

Temperatura: Temperature più elevate favoriscono la diffusione dell'O<sub>2</sub>

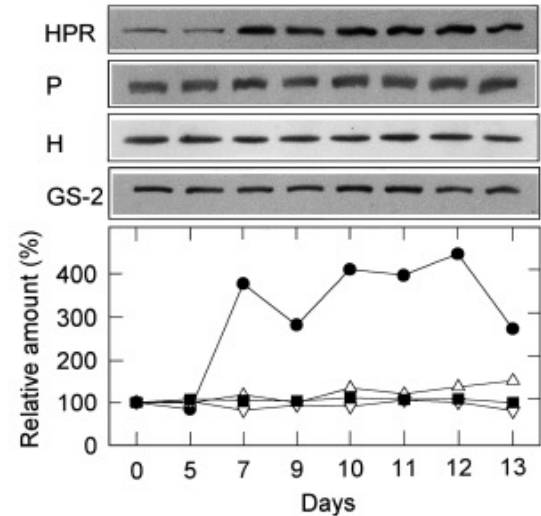
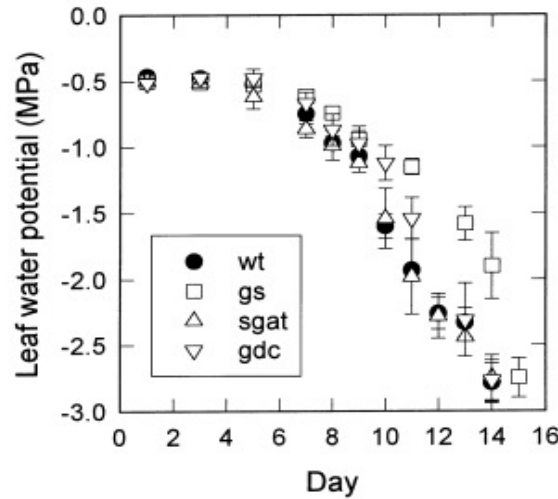
rendendolo più facilmente accessibile



Concentrazione di CO<sub>2</sub>:



Disponibilità di acqua: La chiusura degli stomi in condizioni di siccità riduce la concentrazione di CO<sub>2</sub> rispetto alla concentrazione di O<sub>2</sub>, rendendo più probabile che la RuBisCo si leghi all'O<sub>2</sub>



## Le piante possono evitare la fotorespirazione?

Quando c'è abbastanza acqua, possono lasciare gli stomi aperti per far entrare la  $\text{CO}_2$

Ma se non c'è acqua disponibile? Gli stomi si chiudono per evitare lo stress idrico...

Così, il rapporto tra  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$  cambia nel favore di  $\text{O}_2$

Con l'evoluzione di percorsi alternativi in alcuni gruppi vegetali adattati a condizioni ambientali difficili.

Piante  $\text{C}_4$



Piante CAM



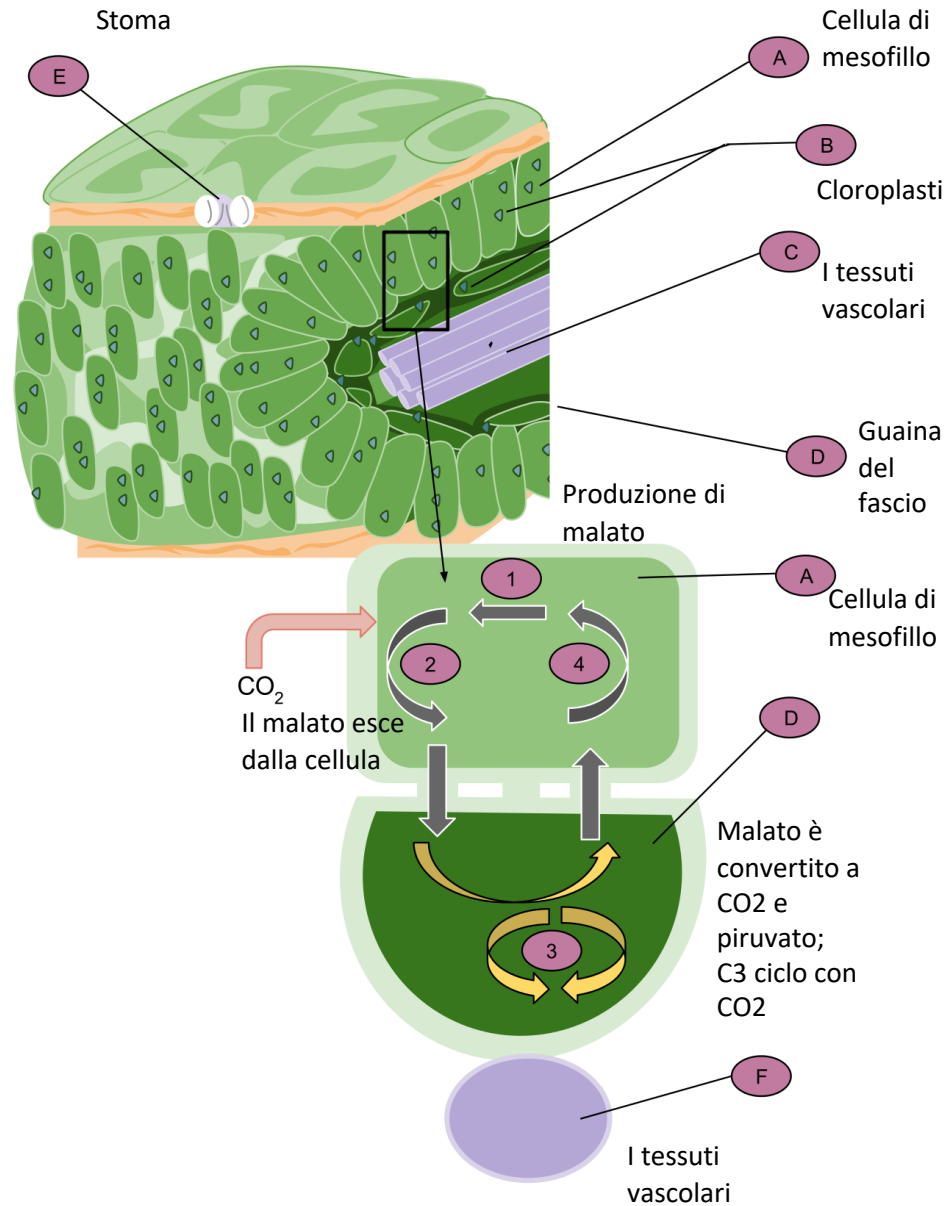
## Metabolismo C<sub>4</sub>: un cambiamento nella posizione dell'attività della Rubisco

Nel mesofillo – fissazione di CO<sub>2</sub> a un molecola di malato con 4 atomi di carbonio (invece di 3) con PEP carbossilasi (invece di Rubisco)

Ossalacetato viene ridotto a malato

Il malato migra nella guaina del fascio dove viene decarbossilato e ossidato ad acido piruvico – e viene rilasciata l'anidride carbonica

La RuBisCo si trova nel guaina del fascio dove c'è un'alta concentrazione di CO<sub>2</sub> e una bassa concentrazione di O<sub>2</sub>



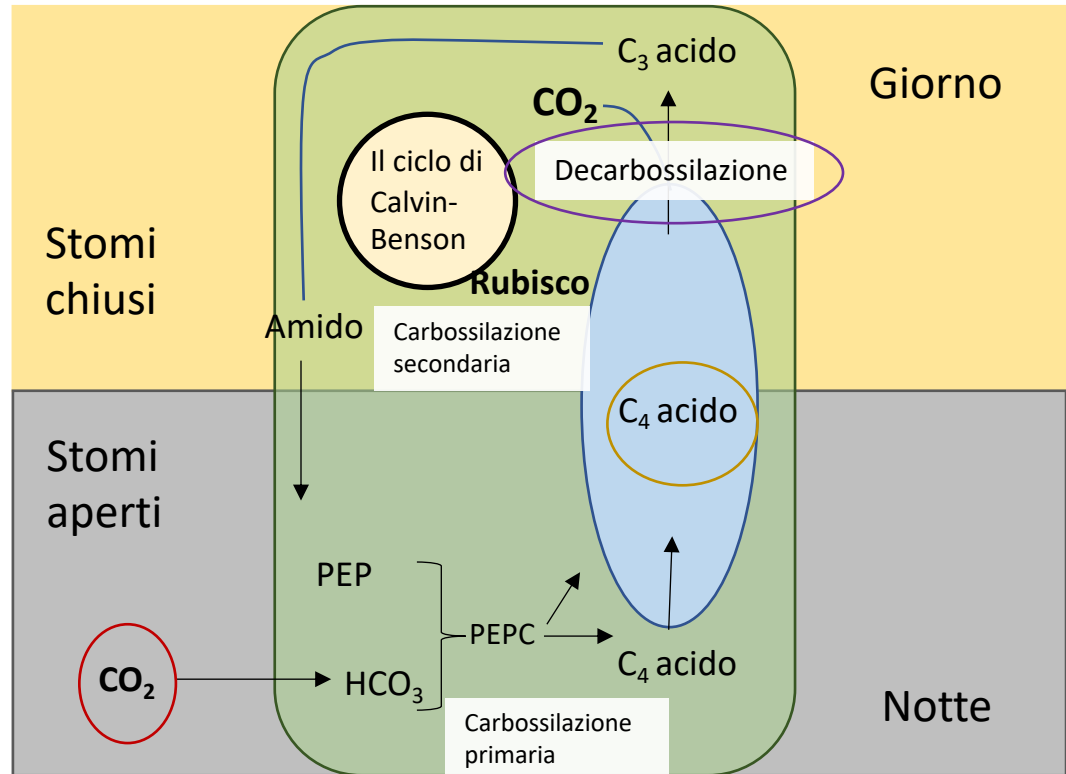
# Il metabolismo CAM

La  $\text{CO}_2$  entra durante la notte quando gli stomi sono aperti ed è fissata dalla PEP carbossilasi per formare malato (4 C)

Il malato viene conservato nel vacuolo

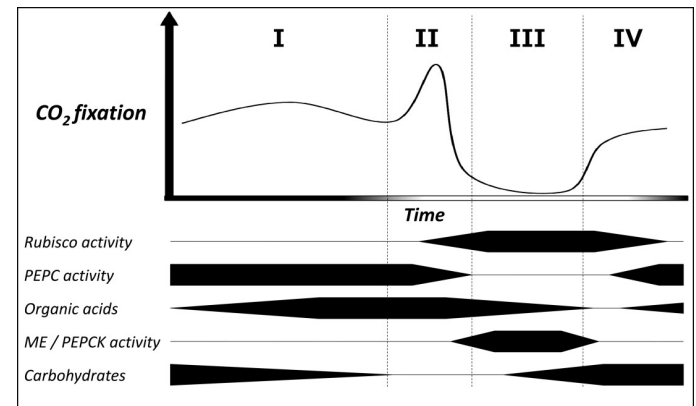
Durante il giorno, quando gli stomi sono chiusi, il malato viene trasportato nel cloroplasti dove viene decarbossilato ad acido piruvico (4 C e  $\text{CO}_2$ )

La  $\text{CO}_2$  rilasciato può entrare nel ciclo di Calvin-Benson e viene carbossilato a Rubisco



Modificato da Borland et al., 2014 Trends in Plant Science

La differenza fondamentale qui è la chiusura degli stomi durante il giorno!



## Una sintesi delle principali caratteristiche delle tre vie di fissazione del carbonio

	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	CAM
Accettore primario di CO <sub>2</sub>	RuBP	PEP	PEP
Prima enzima di carbossilazione	Rubisco	PEP-carbossilasi	PEP-carbossilasi
Primo prodotto stabile	3-fosfoglicerate (3C)	Malato (4C)	Malato (4C)
Tipo di ciclo	C <sub>3</sub>	C <sub>3</sub> and C <sub>4</sub>	C <sub>3</sub> and C <sub>4</sub>
Sito del ciclo C <sub>3</sub>	Stroma del cloroplasto	Guaina di fascio	Cellule di mesofille
Anatomia Kranz	Assente	Presente	Assente
Fotorespirazione	Present (ca. 25% a 25 C)	Assente	Assente
Efficienza dell'uso di acqua	Bassa	Media	Alta
Condizione dei stomi	Giorno: Aperti Notte: Chiusi	Giorno: Aperti Notte: Chiusi	Giorno: Chiusi Notte: Aperti
Temperatura ottimale	25° - 35°C	35° - 45°C	> 45°C
Separazione del ciclo di Calvin-Benson	No	Spaziale	del tempo