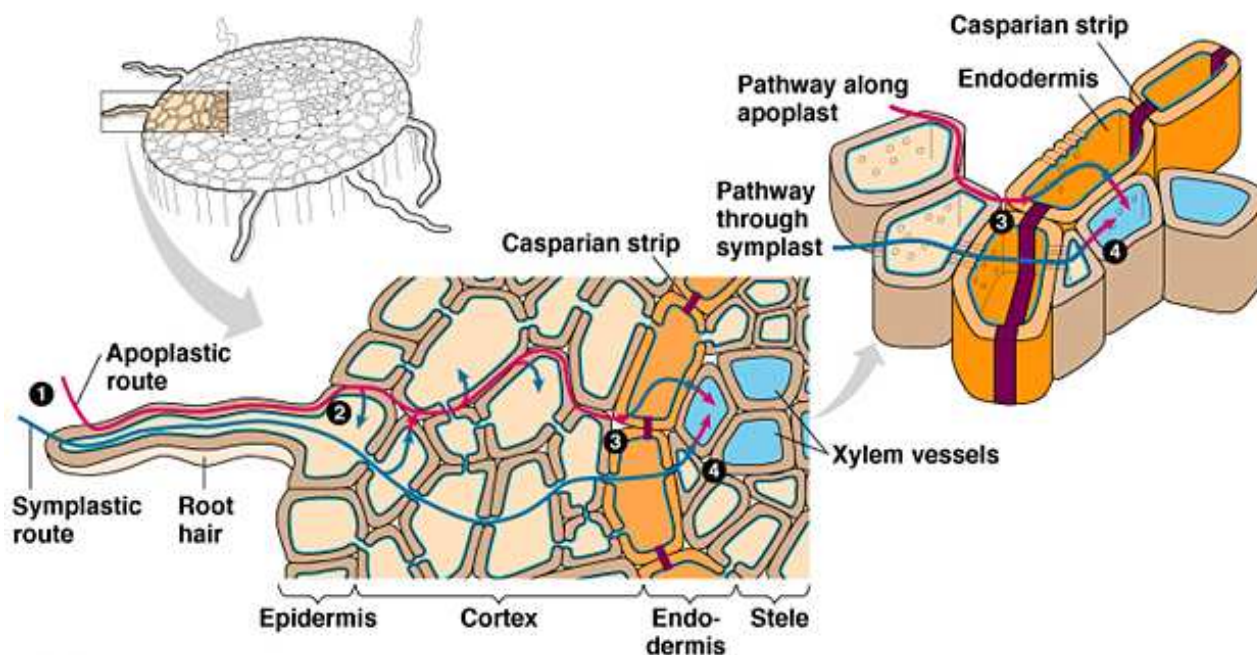


NUTRIZIONE MINERALE

Le cellule delle piante hanno bisogno di numerosi ioni minerali essenziali x il loro funzionamento.

Funzioni dei composti minerali nelle cellule vegetali	
minerale	funzione
nitrato	aminoacidi, proteine, nucleotidi, clorofilla, etc.
potassio	Cofattore di molti enzimi necessary per la regolazione dei processi (come I movimenti delle cellule di guardia) e per le sintesi, per esempio la biosintesi di proteine.
calcio	Funzioni regolatorie, prende parte nella struttura della parete cellulare, stabilizza le membrane e controlla i movimenti.
fosfato	Legami energetici (ATP), compnente degli acidi nucleici, prende parte nelle fosforilazioni, per esempio di zuccheri e proteine.
magnesio	Componente della clorofilla, compartecipa con l'ATP, importante per la biosintesi di proteine.
zolfo	aminoacidi e componente proteico, coenzima A.
ferro	Necessario per la sintesi di clorofilla, componente di citocromi e ferredoxina.
cloro	Prende parte nei processi osmotici.
rame	Cofattore di alcuni enzimi
manganese	Come il rame, componente nella biosintesi di proteine.
zinco	Come il rame (per esempio carbossipeptidasi, DNA-dipendente RNA polimerasi).
molibdeno	Controlla il metabolismo dell'azoto.
boro	Influeza l'uso di Ca^{2+}

RADICE



La **RADICE** presenta peli radicali e le pareti delle cellule della radice non sono impermeabilizzate; I soluti possono diffondere NELLE cellule e TRA le cellule ma giunte nella banda del Caspary, le sostanze devono attraversare la membrana.

Nella membrana sono presenti proteine

- CARRIER → transmembrana, come enzimi
- CANALI

E da un punto di vista termodinamico si possono riscontrare i trasportatori

- PASSIVI (1)
- ATTIVI (2)

1) → movimento di ioni secondo gradiente di potenziale elettrochimico; appartengono la famiglia dei canali e dei carrier

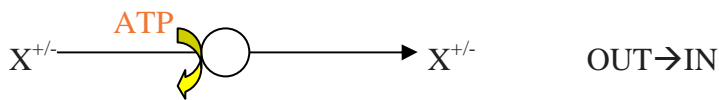
$$\Delta\mu_{S(b-a)} = RT \ln S_b/S_a + nF\Delta E_{(b-a)} \quad (S_a \rightarrow b)$$

$$\Delta\mu_S < 0$$

2) → movimento di ioni contro gradiente di potenziale elettrochimico per cui $\Delta\mu_S \geq 0$ e appartengono la famiglia dei carrier

REAZIONI METABOLICHE ESOERGONICHE → x trasporto di soluti

- nel caso dei cloroplasti è la reazione redox in cui si ha il trasporto controgradiente di H^+
- occorrono i **TRASPORTATORI ATTIVI** che utilizzano l'ATP in quanto possiedono una ATPasi di membrana e si dividono in:
 - **TRASPORTATORI ATTIVI 1°** → utilizzo di ATP per trasporti contro gradiente
 - **TRASPORTATORI ATTIVI 2°** → il gradiente elettrochimico dello ione che trasportano può essere utilizzato dagli altri carrier per utilizzare il trasporto contro gradiente di un altro soluto



L'origine di una differenza di potenziale a cavallo della membrana è responsabile della diversa mobilità dei vari ioni e dipende dai sistemi di trasporto attivo. In stato stazionario ho 2 valori alti con il citoplasma negativo rispetto all'esterno di $-120 / -240$ mV.

L'unico ione che tende a distribuirsi passivamente è il K^+ ; gli altri sono nel succo cellulare a $[]$ + basse di quelle attese secondo la legge di Nerst e trasportati attivamente all'esterno.

$$\text{potential difference} = E = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{C_o}{C_i}$$

R = gas constant
 T = absolute temperature
 Z = charge carried by ion
 F = Faraday constant
 C_i = inside concentration
 C_o = outside concentration

Gli anioni nelle cellule sono in $[] >$ e vengono trasportati attivamente fuori dalle cellule.


La $[H^+]$ tra vacuolo e citoplasma può essere diversa per via di eventuali gradienti; se è + alta nel vacuolo, nel succo misuro la $[H^+]$ del vacuolo ma se è + alta nel citoplasma, nel succo misuro una $[]$ + diluita.

H^+ e Ca^{++}


La $[H^+]$ nel vacuolo (o il suo pH) è simile a quella misurata nel succo cellulare cioè $\sim 5 \mu M$ (pH=5.3) MA nel citoplasma la $[H^+]$ è $0.055 \mu M$ e il pH=7.3.



La differenza di potenziale tra vacuolo e citoplasma: $+20$ mV

La differenza di potenziale a cavallo di membrana: -180 mV

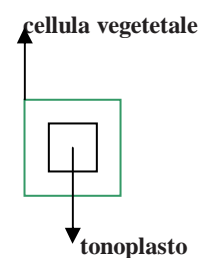
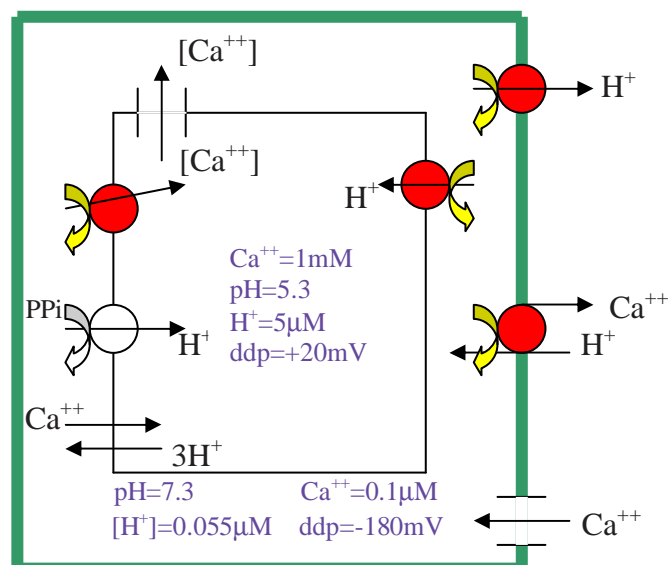
 = $ATP \rightarrow ADP + P$

 = pompa ATPasi

 = canale

 = diffusione
 = diffusione

 = carrier passivo



Il gradiente elettrochimico di H^+ a cavallo della membrana plasmatica è + ripido di quello del succo cellulare e il gradiente elettrochimico del tonoplasto è positivo perché vengono accumulati H^+ contro gradiente.

La $[Ca^{++}]$ nel citoplasma ha valori molto bassi e questo è essenziale x una cellula ke utilizza il fosfato inorganico come moneta di scambio per il metabolismo. Il fosfato di calcio $[Ca_3(PO_4)_2]$ è un sale poco solubile e una elevata $[]$ di calcio comporta la precipitazione e la sottrazione dello ione fosfato.

Il Ca^{++} ha la proprietà di interagire con le proteine cambiandone la struttura e quindi l'attività biologica.

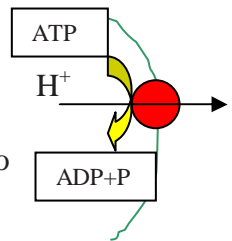
Il Ca^{+2} è un SECONDO MESSAGGERO.

Per aumentare la sua $[]$ nel citosol occorrono pochissime piconioli, il Ca^{++} entra in fretta ma questo non comporta una variazione dei soluti globali.

H^+ -ATPasi

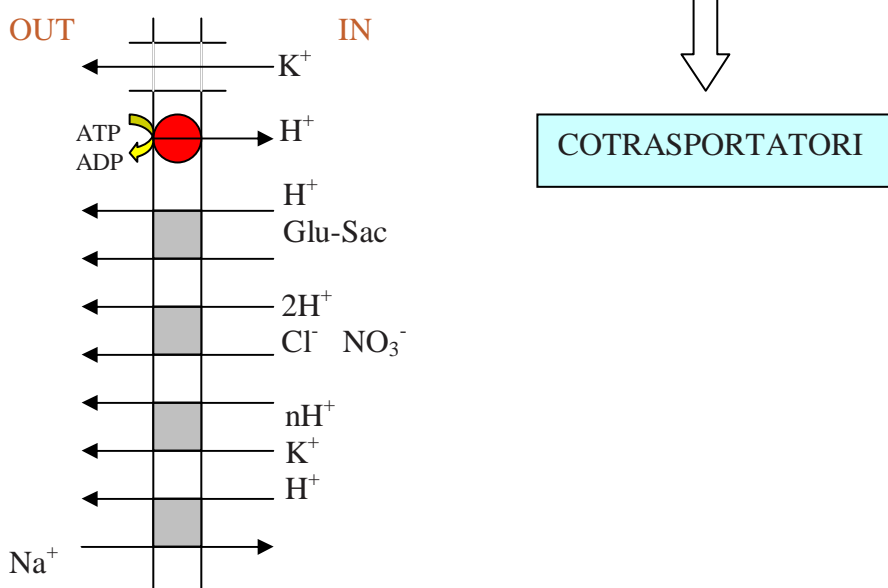
È la principale pompa elettrogenica sulla membrana plasmatica:

- accoppia l'idrolisi dell'ATP all'estrusione di H^+ dal citoplasma all'apoplasto
- di tipo P perché durante il ciclo catalitico si forma un intermedio fosforilato
- codificata da famiglia di geni con caratteristiche biochimiche diverse
- stechiometria 1:1
- dominio C-ter nel plasmalemma con sito autoinibitorio che lega le proteine 14-3-3
- queste impediscono l'autoinibizione
- stimolata dalla luce blu → apertura stomi e la FUSICOCCINA (tossina fungina) stimola l'associazione delle 14-3-3
- l'attività catalitica ha un optimum tra pH 6-6.5 e diminuisce a pH 7-7.5 e il pH della cellula è 7.3
- fa diventare + negativo il potenziale all'interno del citoplasma che influenza il trasporto di K^+ per il quale sono presenti 2 canali sulla membrana; il K tende ad entrare in cellula termodinamicamente ma anche grazie ai canali



L'insieme della differenza di H^+ , di pH e ddp → gradiente elettrochimico di protoni tra citoplasma ed esterno.

I protoni tendono a rientrare termodinamicamente e il loro rientro libera altrettanti Joule (20 kJ usati x espellerli) usati x fare lavoro purché ci sia l'accoppiamento tra l'influsso di H^+ che libera enel e un processo che richiede l'apporto di tale enel.



Il gradiente di H^+ generato dalla H^+ -ATPasi del plasmalemma viene utilizzato da vari sistemi per energizzare:

- tramite **SIMPORTO** → l'assorbimento di metabolici come zuccheri e aa; l'assorbimento di anioni minerali; l'assorbimento di K^+ quando è poco disponibile e l'influsso positivo tramite i canali non sarebbe sufficiente a mantenere l'omeostasi di questo ione; l'assorbimento di ormoni come l'auxina.

- Tramite **ANTIORTO** → l'espulsione di Na^+ dal citoplasma nelle piante tolleranti la salinità

L' H^+ -ATPasi → iperpolarizza la ddp a cavallo della membrana favorendo l'accumulo nel citoplasma di cationi assorbiti tramite canali voltaggio sensibili, come il K^+ .

In caso di ioni bivalenti (SO_4^{-2} ; HPO_3^{-2}) → simporto ma la simmetria è di 3 H^+ .

COTRASPORTO AA: 3 tipi

- AA-acidi ($COOH$)
- AA-basici (NH_3)
- AA-neutri (zwitterione)

CANALI IONICI PERMEABILI AL Ca^{++} :

- lo ione Ca è molto importante
- l'entrata di Ca avviene secondo gradiente di $[]$ e può essere mediato da sistemi di trasporto passivo e viceversa per l'uscita
- lo stato dei canali è di essere chiusi per mantenere il gradiente
- tra le proteine che legano il Ca nel citoplasma vi è la **CALMODULINA** che lega 4Ca x molecola e può interagire con altre proteine chiamate **PROTEINKINASICALCIODIPENDENTI** → fosforilano altre proteine

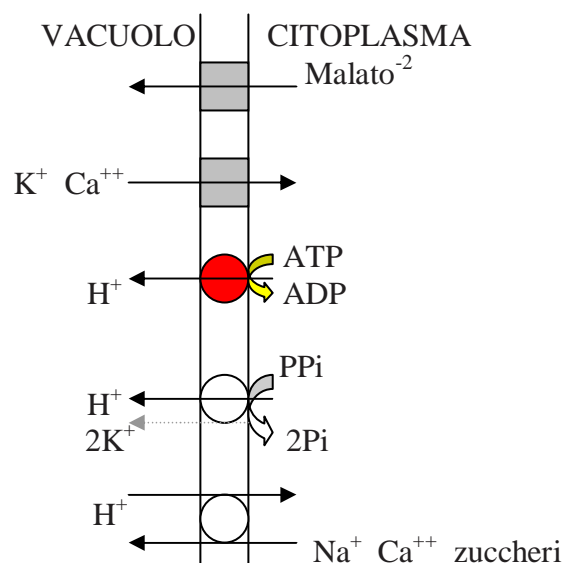
Il principale trasporto attivo che espelle Ca → **CALCIO-ATPasi** (P-ATPasi) che:

- trasporta il Ca contro gradiente con l'idrolisi di ATP
- il dominio N-ter è un sito di legame x la calmodulina
- il legame della calmodulina al sito inibitorio → > attività enzimatica
- è una proteina bersaglio
- catalizza anche lo scambio tra Ca^{++} e H^+ →

$$\Delta G_{Ca-ATPasi} = \Delta G_{ATP} + \Delta G_H + \Delta G_{Ca}$$

MEMBRANA VACUOLARE:

La differenza di potenziale a cavallo del tonoplasto generato dall' H -ATPasi e dall' H -Ppasi influenza il movimento passivo di ioni mediato da canali



La H-ATPasi e la H-PPasi del tonoplasto cooperano nel generare e mantenere un gradiente elettrochimico di protoni a cavallo del tonoplasto. L'H-PPasi potrebbe essere implicata anche nel trasporto di K^+ nel vacuolo. Questo gradiente energizza vari sistemi di antiporti che catalizzano l'accumulo nel vacuolo di ioni e metaboliti.

$$\Delta G_{H-ATPasi} = \Delta G_{ATP} + 2\Delta\mu H^+$$

L'H-ATPasi del vacuolo è diversa da quella della membrana plasmatica in fatti quando si lega l'ATP, si libera il P e l'ADP viene liberato in seguito.

L'**H-PPasi** → pirofosfatasi: pompa H^+ nel vacuolo usando l'energia di idrolisi del PPi presente nel citoplasma ed è strettamente dipendente dal K.

ANTIORTO Na/H → nelle alofite x accumulo di Na nel vacuolo.

Sul tonoplasto →

- 1 o + meccanismi di trasporto attivo del Ca che mediano l'accumulo nel vacuolo di Ca contro gradiente elettrochimico
- **Ca-ATPasi**: regolata da calmodulina e simile a quella plasmatica
- **Antiporto 2°**: trasporta anche Mg ed ha un'affinità < per il Ca

VACUOLO →

- + grande magazzino delle cellule vegetali
- riserva di Ca x innalzare la [Ca] nel citoplasma
- sul tonoplasto → canali x il Ca

IONI:

Nutrizione → minerale e serve per la distribuzione di assimilati fotosintetici

Omeostasi → regolazione concentrazioni soluti intracellulare

Compartimentazione → metabolismo

Trasmissione di segnali

REGOLAZIONE STOMI:

- dipende dall'attività di proteine di trasporto
- i principali segnali sono:

di **APERTURA** → stimolata dalla luce; inibita da CO_2 (quando all'interno della camera sottostomatica supera certi valori, ne viene indotta la chiusura); dipende dall' H_2O (lo stress idrico inibisce l'apertura e induce la chiusura). Il mediatore dello stress idrico è l'**ABA**

di **CHIUSURA** → vedere in seguito

STOMI:

- 2 cellule di guardia che delimitano una fessura: RIMA stomatica (aperta/chiusa)
- struttura isolata simpasticamente dalla foglia (no-plasmodesmi)
- tutti gli scambi avvengono tramite la membrana cellulare
- cellule di **GUARDIA** → cellule epidermiche differenziate, cloroplasti per fotosintesi e parete cellulare non omogenea
- parete con spessore resistente nella zona della rima
- disposizione radiale delle microfibrille di cellulosa → aumento pressione di turgore (entra H_2O) → resistenza in espansione.

Una cellula in equilibrio idrico con l'ambiente esterno, se la illumino, entra H_2O → potenziale idrico cellulare è diventato + negativo rispetto a quello esterno: $\varphi_{cell} < \varphi_{out}$

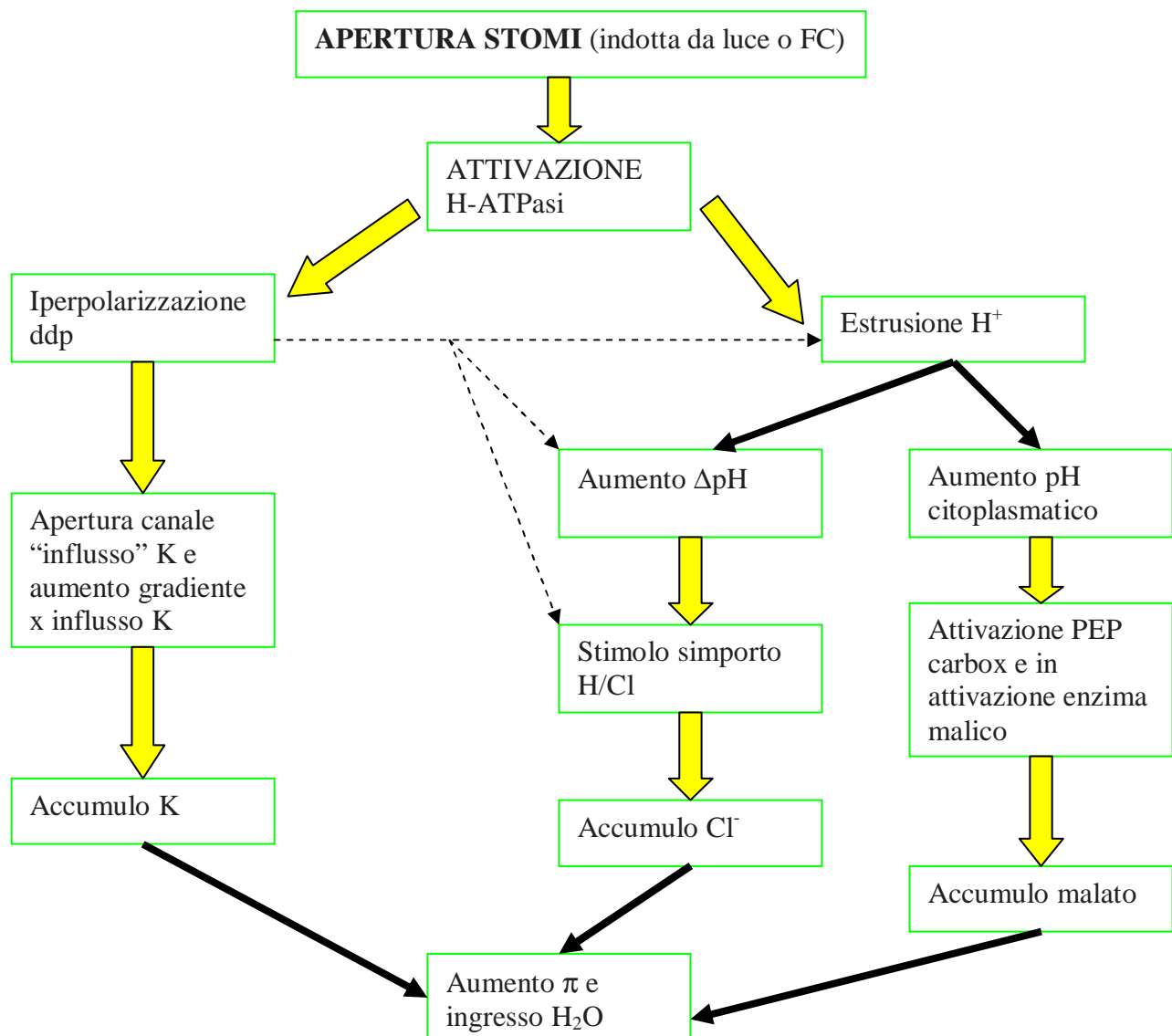
$$\varphi_{cell} = \varphi_{osm} + \varphi_p$$

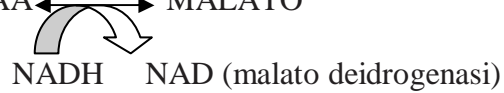
	Stoma chiuso	Stoma aperto
Φ_{osm}	1-2Mpa (0.4-0.8 Osm)	3-4Mpa
[K]	100 mM	500-600 mM

I soluti responsabili della variazione della componente osmotica sono i sali di K e gli anioni sono Cl^- e malato.

CONDIZIONI DI APERTURA:

- accumulo di Cl^- e malato
- iperpolarizzazione ddp
- estrusione H^+
- aumento pH citoplasmatico
- aumento fissazione CO_2 su malato
- *fusicoccina* stimola H-ATPasi e l'apertura degli stomi anche in condizioni non permissive
- la **luce BLU** aumenta l'associazione al dominio regolativi dell'H-ATPasi delle proteine 14-3-3
- H-ATPasi \rightarrow optimum a 6.5 ma il pH del citoplasma è 7.3 e la sua attività aumenta quando il pH nel citoplasma diminuisce e quindi aumenta la $[\text{H}^+]$. Questi sistemi sono detti **pHSTATI**



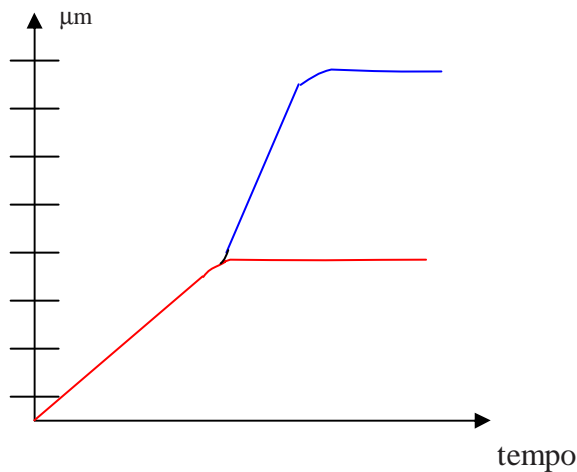


- optimum di pH alcalino (~9)
- stimolato a pH 7.3

Gli enzimi nella cellula sono quelli che sono lontani dall'optimum di pH perché l'attività enzimatica a piccole variazioni, aumenta tanto.

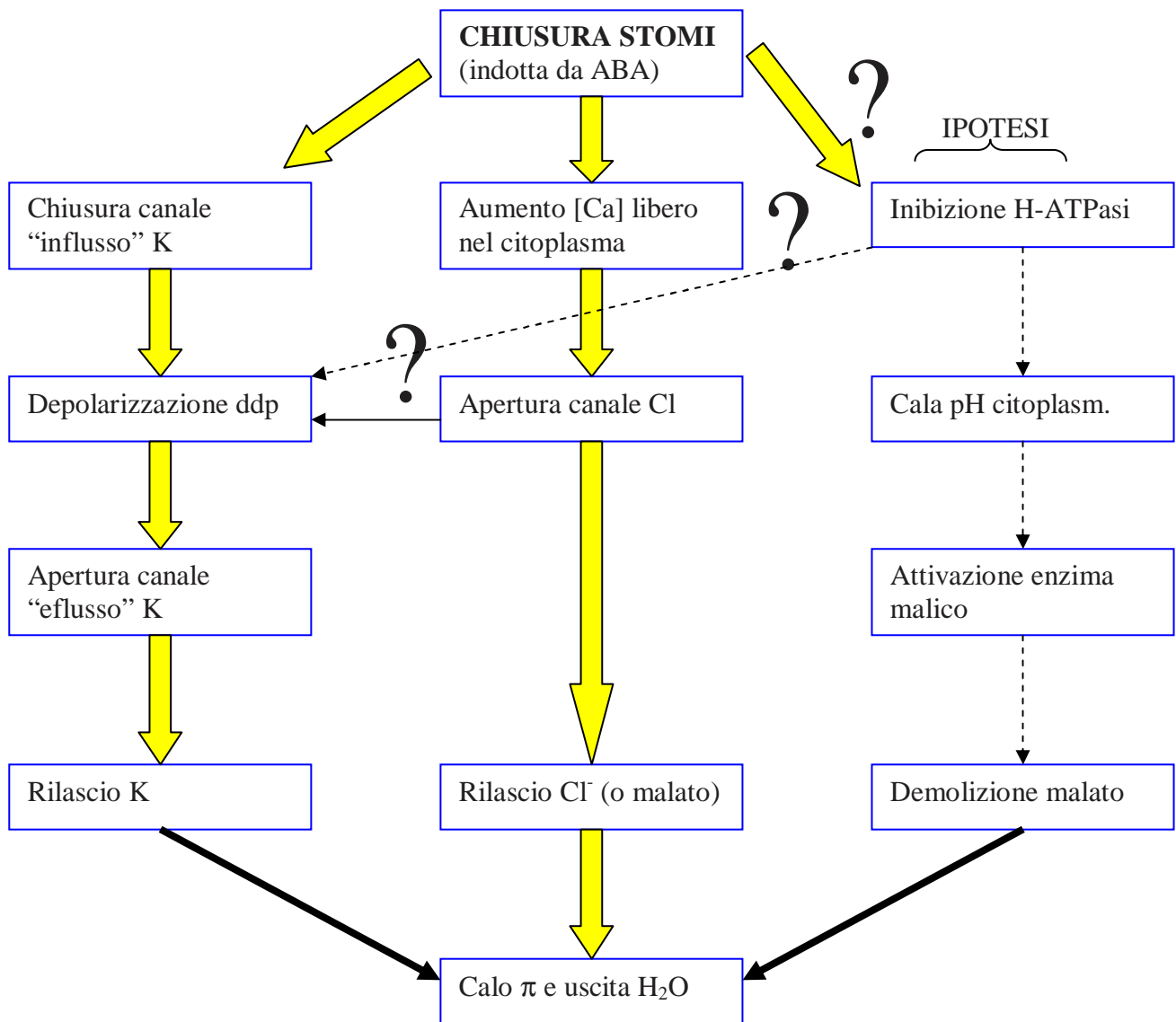
Quando il pH tende a salire, l'H-ATP estrude H^+ ma aumenta l'attività della PEP-carbossilasi \rightarrow acido malico \rightarrow caduta di pH.

Per far tutto ciò occorre una molecola che assorbe la luce \rightarrow FOTORECETTORE, per cui devo analizzare lo spettro d'azione di un processo e lo comparo con lo spettro d'assorbimento; se do **luce rossa**, dopo un po' non accade niente ma se do **luce blu** ho un'ulteriore apertura stomi.



CONDIZIONI DI CHIUSURA:

- ABA \rightarrow condizione di stress idrico
- Aumento $[\text{CO}_2]$ nella foglia \rightarrow eccesso di substrato intrafogliare
- Se si interrompe l'irrigazione viene a meno ABA nella foglia, che è prodotto da foglia e radici
- ABA chiude gli stomi in base ad un aumento $[\text{Ca}]$ citoplasmatico
- Gli stomi si chiudono anche in condizioni permissive



ENZIMA MALICO: nelle C4 $\text{malato} + \text{NADP} \rightarrow \text{pyr} + \text{CO}_2 + \text{NADPH}$

- ha un optimum di pH al valore di 6
- da un acido bicarbossilico a monocarbossilico che diminuisce l'acidità del succo
- = e contrario alla PEP carbossilasi
- effetto pHstato

L' H_2O esce e cala la pressione di turgore e gli stomi si chiudono

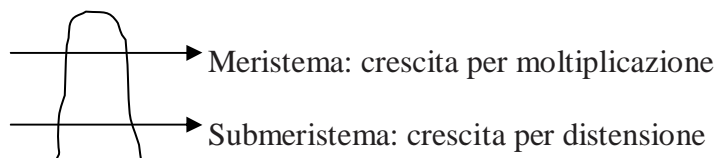
L'**ABA** → agisce sulle cellule di guardia secondo 2 meccanismi:

- 1) apertura canali Ca^{++} e aumenta $[\text{Ca}]$ citoplasmatico
- 2) ancora in fase di studio

Anche nel caso della CO_2 l'effetto è un aumento $[\text{Ca}]$ citoplasmatico e l'apertura dei canali ionici sulla membrana plasmatici o tonoplasto.

CRESCITA PER DISTENSIONE:

E' la crescita tipica delle piante, non per numero di cellule ma x aumento del volume cellulare nelle zone contigue ai meristemi



- questo aumento di volume è causato da un ingresso di H_2O
- le dimensioni lineari delle cellule aumentano fino di 10 volte
- il volume cellulare aumenta fino a 100 volte
- il peso fresco aumenta come il volume
- il peso secco (campione disidratato) aumenta molto meno: 5-10 volte

Nella cellula è il compartimento vacuolare che aumenta di volume ed è un processo a basso costo perché ciò ha a che vedere con la autotrofia e sessilità della pianta → occorre aumentare le superfici x la fotosintesi e a livello radicale aumentare la superficie assorbente.

All'inizio la cellula era in equilibrio: $\varphi_{cell} = \varphi_s + \varphi_p$ cioè $\varphi_{cell} = \varphi_{out}$ ma quando assorbe H_2O

$\varphi_{cell} < \varphi_{out}$ cioè φ_s diventa + negativo (cellule di guardia) e φ_p diventa - positivo (diminuisce la R meccanica della parete).

In realtà la [] di soluti non aumenta (resta costante) e la φ_s non diventa + negativo.

φ_p → resistenza della parete e tanto < è la R e > è l'espansione che posso ottenere applicando una forza che tira. Lo stimolo che determina il processo di crescita x distensione crea una diminuzione della R della parete.

DISTENSIONE:

la distensione può essere

- elastica: reversibile
- plastica: irreversibile

La componente del potenziale idrico che cambia in seguito a un segnale chimico, è la componente di pressione che diventa - positiva → aumento della DISTENSIBILITA' PLASTICA

Se entra tanta H_2O , si diluisce la [] per cui entrano anche tanti soluti, inoltre la cellula deve produrre nuove macromolecole per sintetizzare la parete cellulare, la membrana e il tonoplasto.

Il segnale che fa diminuire la R della parete è di tipo ORMONALE:

IAA → auxine: crescita per distensione nelle radici e epicotili/coleoptili

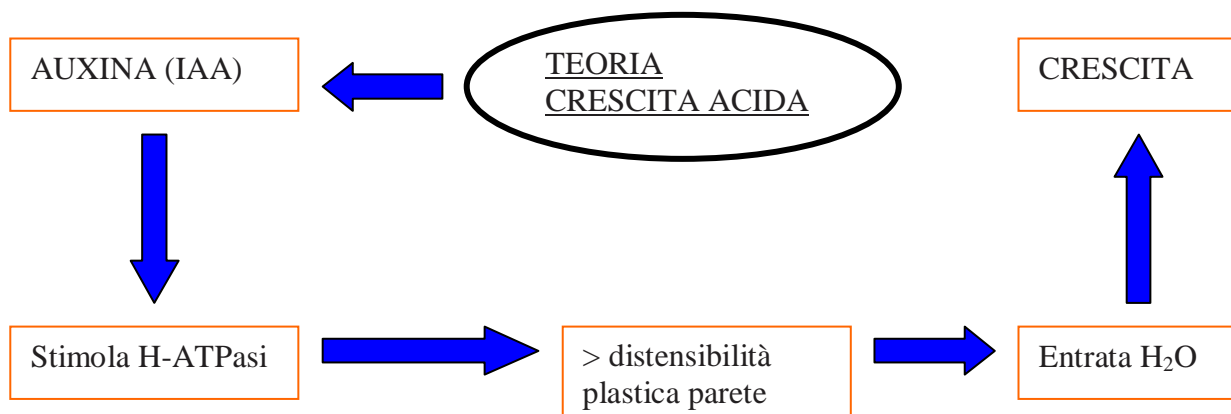
GA → gibberelline: ipocotili

CK → citochinine: crescita per distensione delle foglie

AUXINA:

- trasportata attraverso la membrana
- sintetizzata in germogli e coleotile
- se taglio via l'apice ottengo la zona subapicale e la tratto con IAA → i coleotili abrasi rispondono all'auxina estrudendo H^+ (abbassa il pH); ΔE si iperpolarizza (H-ATPasi)
- se iperstimo l'H-ATPasi con fusicoccina → crescita per distensione
- se fornisco VANADATO → inibisco H-ATPasi e lo stimolo di IAA e della crescita

L'IAA quindi: **stimola acidificazione; iperpolarizza; crescita**

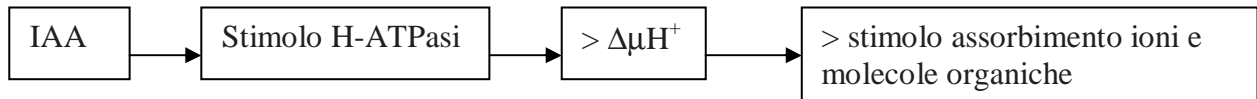


La R meccanica della parete 1° è dovuta alla cellulosa e al reticolo che possono formare le pareti ricche di PROLINA e quindi occorre rompere i legami gli sodici o i ponti

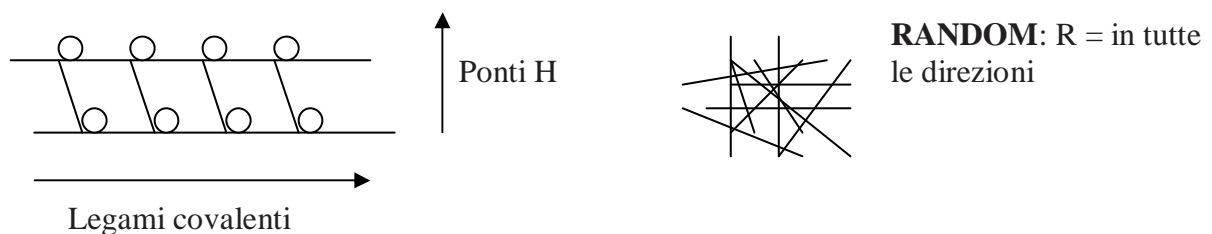
H \rightarrow IDROLASI \rightarrow optimum di pH acido.

ESPANSINA \rightarrow proteina di parete attivata da un abbassamento di pH della parete \rightarrow rompe i ponti H
Per la distensione occorre un valore di ϕ_p favorito.

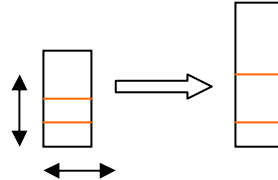
Se ACIDIFICO LA PARETE \rightarrow stimolo la crescita degli organi stimolati da GA e CK ma non è vero che le GA e CK stimolano la crescita attraverso acidificazione della parete.



La **DIREZIONE** della crescita segue l'orientamento delle nuove fibrille di cellulosa



Le fibrille sono perpendicolari rispetto alla direzione di crescita.: R è + forte nel senso \longleftrightarrow e minore \updownarrow sulla spinta dell'H₂O che entra



ETILENE \rightarrow disorienta la disposizione delle fibrille e fa sì che non perdano l'orientamento ordinato \rightarrow diminuisce la R in senso RADIALE e aumenta quella longitudinale e si ha un allungamento meno direzionale.

RIPARTIZIONE ASSIMILATI FOTOSINTETICI:

Nel succo floematico \rightarrow alta [] di saccarosio

Negli organi di riserva \rightarrow alta [] saccarosio o amido

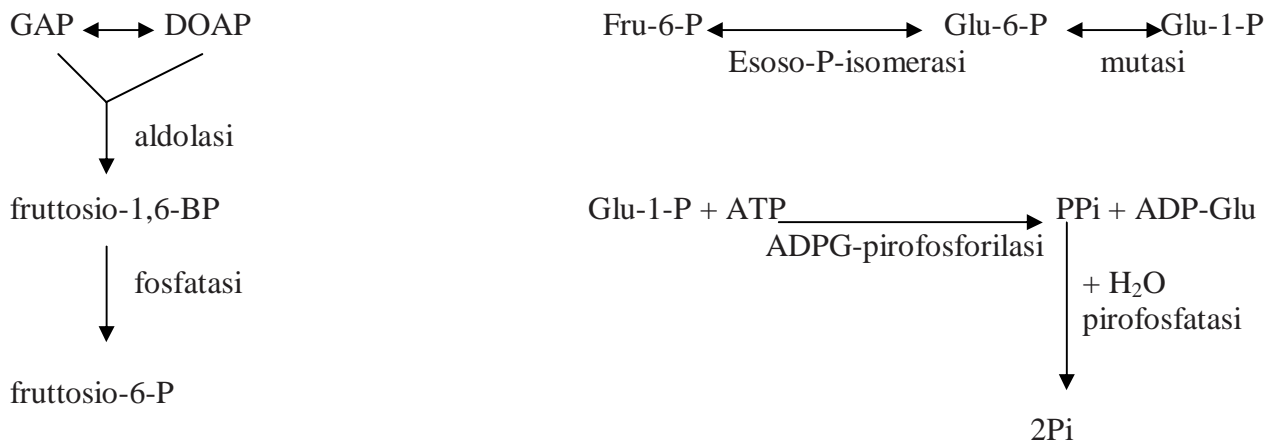
primario: dalla fotosintesi

Secondario: riserva

Amido \rightarrow degradato e trasportato nella notte e siccome non può essere trasportato perché è insolubile, allora deve essere degradato e risintetizzato negli organi di riserva.

FLUSSO DEI TRIOSO – FOSFATI:

Amido primario: sintetizzato all'interno dello stesso cloroplasto nello stroma in cui operano gli enzimi del ciclo di Calvin



Nello stroma dei cloroplasti → **pirofosfatasi** che idrolizza il PPI

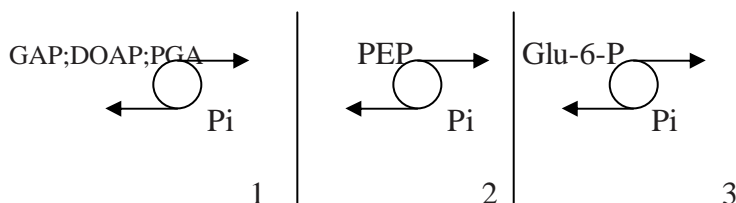
L'ADP-Glu reagisce con una molecola di AMIDO: $\text{ADP-Glu} + (\text{amido})_n \rightarrow (\text{amido})_{n+1} + \text{ADP}$ tramite l'**amilosio sintasi** che sintetizza l'AMIOSIO che è costituito da tante molecole di amido disposte in ramificazioni: queste ramificazioni sono opera di ENZIMI RAMIFICANTI.

Dalla cellula madre alla figlia si ha ereditarietà dei PLASTIDI che poi si differenziano. I proplastidi → piccoli granuli di amido che fa da precursore per la sintesi di nuovo amido.

La sintesi del saccarosio avviene nel citosol:

- per far sì che il metabolita passi dal cloroplasto al citosol la membrana esterna dei cloroplasti è a bassa selettività perché possiede una proteina canale → PORINA
- la membrana interna è altamente selettiva → TRASPORTATORE del P e specifiche proteine

Il TRASPORTATORE del P è una proteina che catalizza lo scambio tra metaboliti fosforilati e P inorganico. Appartiene a una famiglia in quanto ne esistono 3 isoforme:



Questi sono trasportatori passivi → seguono il gradiente di trioso P o di P.

La [] totale (Pi libero + Pi legato) resta costante nel cloroplasto e nel citosol indipendentemente dall'attività metabolica; quello che varia è il rapporto **Pi libero/P-legato** man mano che la fotosintesi procede nel cloroplasto.

DOAP →

- diidrossiacetonfosfato
- intermedio di 2 vie metaboliche: pentoso-fosfati e glicolisi
- DOAP → PIRUVATO → MITOCONDRI → ciclo di Krebs → CO₂
- Reagisce con gli enzimi della glicolisi ma in direzioni opposte

- 1) inibito da Fru-2,6-P
- 2) inibito da saccarosio, Pi; attivato da Glu-6-P
- 3) inibito da Pi; attivato da Fru-1,6-P e PGA

SINTESI E DEGRADAZIONE DEL FRUTTOSIO-2,6-P:

KINASI: $\text{Fru6P} + \text{ATP} \rightarrow \text{Fru-2,6-P}$ ed è attivata da Pi, Fru6P; inibita da 3PGA, 2PGA, PEP, DOAP

FOSFATASI: $(\text{Fru2,6P} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Fru6P} + \text{Pi})$ è inibita da Pi e Fru-6-P

La [Fru2,6P] varia al variare del rapporto di intermedi fosforilati a 3C (che inibiscono la sintesi) e di Pi: **3C-P** : quando è alto ho inibizione di KINASI e attivazione FOSFATASI \rightarrow [Fru2,6P] bassa

Pi



Attivazione
Fru1,6fosfatasi

Viceversa quando il rapporto sopra è basso.

Il Fru2,6P è inibitore della conversione da Fru1,6P \rightarrow Fru6P

Per sintetizzare saccarosio \rightarrow aumentare il rapporto sopra \rightarrow dipende dall'attività del trasportatore e delle [] nello stroma

L'altro segnale regolatore è l'accumulo del saccarosio stesso

SINTESI DI AMIDO:

Enzima ADPGpirofosforilasi

Se il rapporto sopra è basso \rightarrow

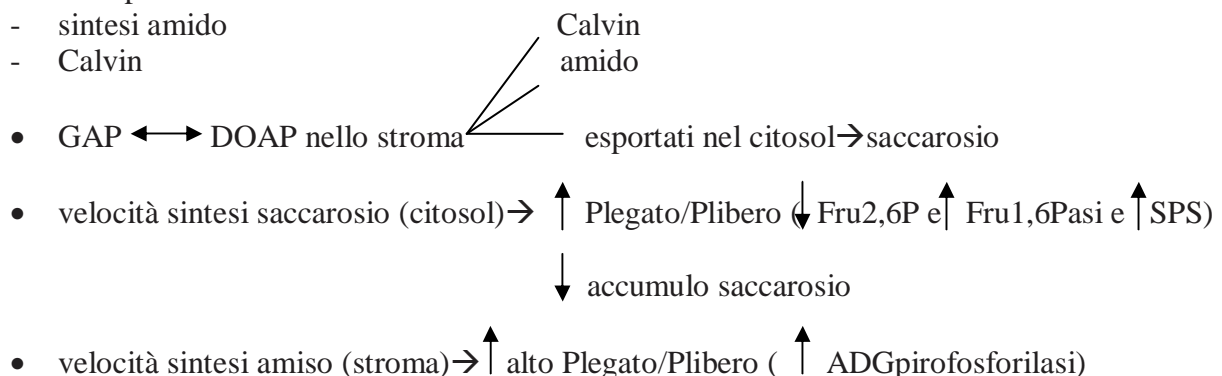
- no esportazione DOAP e GAP
- no saccarosio
- no amido
- solo Calvin

Se è medio \rightarrow

- esportazione
- rapporto alto nel citosol \rightarrow saccarosio
- Calvin
- Feedback

Se è alto \rightarrow

- inibita la sintesi di saccarosio
- no esportazione
- sintesi amido
- Calvin



Il rapporto **Plegato** varia in modo opposto in citosol e stroma e la sintesi di saccarosio parte solo **Plibero**

per un rapporto $>$ di un valore soglia e continua finchè non si accumula (esportazione).

L'esportazione dei trioso-P continua solo se vengono sottratti nel citosol.

La velocità di fotosintesi tende ad essere MINORE quando produce AMIDO 1° di quando fa saccarosio perché nell'amido 1° la [Pi libero] è bassa e quest'ultimo costituisce un substrato della sintesi di ATP per l'ATP sintasi: $ADP + P_i + H^+(lume) \rightarrow ATP + H^+(stroma)$

La capacità degli organi non fotosintetici di utilizzare i prodotti della fotosintesi, influenza la sintesi di amido e saccarosio e quindi la fotosintesi stessa.

Il saccarosio prodotto nel citosol viene accumulato nel vacuolo; viene esportato dal mesofillo e scaricato nel floema dove si ha il trasporto dei prodotti fotosintetici agli organi utilizzatori. Quando la velocità di produzione del saccarosio supera quella di esportazione, la [saccarosio] aumenta nel citosol; la velocità dell'esportazione dipende dalla velocità con cui gli organi utilizzatori utilizzano il saccarosio che gli arriva.

TRASLOCAZIONE:

Nei tubi cribrosi scorre il succo floematico con saccarosio, raffinosisio, stochiosio con un flusso di $\sim 10\text{-}20\text{g/cm}^2/\text{h}$.

Al saccarosio sono legate 3-4 molecole di galattosio.

Nella foglia la [SACCAROSIO] $\rightarrow \sim 1\text{M}$

Nel mesofillo la [SACCAROSIO] = 1-10mM (inibitore) x cui occorre lavoro per arrivare alla foglia. Si ha un accumulo contro gradiente di [] nel floema.

XYLEM	PHLOEM
$\phi = -0.8 \text{ MPa}$	$\phi = -1.1 \text{ MPa}$
$P = -0.7 \text{ MPa}$	$P = 0.6 \text{ MPa}$
$\pi = 0.1 \text{ MPa}$	$\pi = 1.7 \text{ MPa}$
$\phi = -0.6 \text{ MPa}$	$\phi = -0.4 \text{ MPa}$
$P = -0.5 \text{ MPa}$	$P = 0.3 \text{ MPa}$
$\pi = 0.1 \text{ MPa}$	$\pi = 0.7 \text{ MPa}$

Le cellule compagne possono essere trasformate in cellule di trasferimento.

I **PORI** della **PLACCA CRIBROSA** \rightarrow nella pianta viva sono aperti ma nelle sezioni erano chiusi per la disposizione del CALLOSIO prodotto e cacciato a tappare i pori in seguito a ferita.

Nella superficie di contatto tra mesofillo e floema, la densità dei plasmodesmi cala molto. Il passaggio di saccarosio \rightarrow membrana cellulare. Questo è un processo passivo mediato da PERMEASI secondo gradiente. L'assorbimento di saccarosio è trasporto ATTIVO \rightarrow simporto con H^+ e H-ATPasi.

Il trasporto del floema può essere basipeto o acropeto.

Il saccarosio viene rilasciato dal floema all'organo utilizzatore:

- **SOURCE** \rightarrow organo produttore
- **SINK** \rightarrow organo utilizzatore

Il saccarosio arriva nel sink per via simplastica o apoplastica e il trasporto dipende:

- dalla natura del sink: per es. nella spiga l'amido sta nei semi ma è un individuo diverso perché non ha gli organi
- dal tipo di metabolismo del sink: se l'organo sink è in fase di crescita (meristema), prende il saccarosio e in parte diventa substrato respiratorio \rightarrow ATP
- se il sink è un organo di RISERVA: accumulo saccarosio come tale a livello del vacuolo o per produrre amido 2° che essendo insolubile non aumenta l'osmolarità del succo.

Nelle piante che producono amido, è meglio il trasporto per via simplastica. Nel caso in cui lo scaricamento sia apoplastico, il saccarosio viene immesso nell'apoplasto (extracellulare) dove trova un enzima: INVERTASI (idrolizza il legame glicosidico fra glu e fru nel saccarosio; si chiama invertasi perché inverte la polarizzazione della luce). La [Sac] nell'apoplasto è bassa e quindi il Sac può uscire perché viene decomposto a glu e fru \rightarrow riassorbiti attivamente nel parenchima.

A livello della foglia (SOURCE)→

- assorbimento attivo di saccarosio all'interno degli elementi cribrosi
- [sac] a valori elevati (~100 mM)
- [] osmotica all'interno degli elementi floematici è elevata→valore componente osmotica è negativo→richiamo di H₂O→pressione di turgore elevata

L'opposto accade a livello del SINK→

- il saccarosio come arriva, esce
- [sac] è decine di volte + bassa del source
- [] osmotica + bassa→- negativo il valore della componente osmotica

Accumulo di saccarosio→abbassa la componente osmotica π : $\pi = - \varphi_s$

Fra SOURCE e SINK→differenza di pressione di 0.3 MPa che sono 3 atm e questa ferma il flusso di massa della soluzione nei tubi cribrosi dal source al sink. Viene mantenuta la ΔC e ΔP →flusso continuo che va secondo gradiente di pressione. L'H₂O si muove contro il potenziale idrico, o meglio, si muove tutta la soluzione (H₂O + soluti).

Teoria di MUNCH: i pori devono essere aperti per far sì che passano gli assimilati nel floema. Il flusso di massa implica che all'interno di un vaso il flusso sia unidirezionale: SOURCE→SINK però è bidirezionale o pluridirezionale perché i sink sono in varie direzioni rispetto al source. Il floema è fatto di tanti vasi e in pianta→flusso bidirezionale pur avendo nel tubo cribroso un flusso unidirezionale (basipeto e acropeto). Tutto ciò dipende dalla differenza di pressione che si genera dall'attività del sink perché l'abbassamento di pressione a livello del sink dipende dalla velocità con cui il saccarosio viene sottratto.

Forza del sink→è la risultante della sua attività metabolica moltiplicata per la sua dimensione fisica e determina la velocità di esportazione degli assimilati fotosintetici e quindi influenza anche l'attività del processo fotosintetico.

La sintesi di saccarosio→

- velocità dipendente dal sink
- inibita dalla fotosintesi se direzionata verso l'amido 1°
- rallentamento perché per l'amido 1° si creano condizioni inibitorie per il processo fotosintetico
- la velocità della fotosintesi è controllata dalla comunicazione tra source e sink attraverso il floema

IL TRASPORTO XILEMATICO:

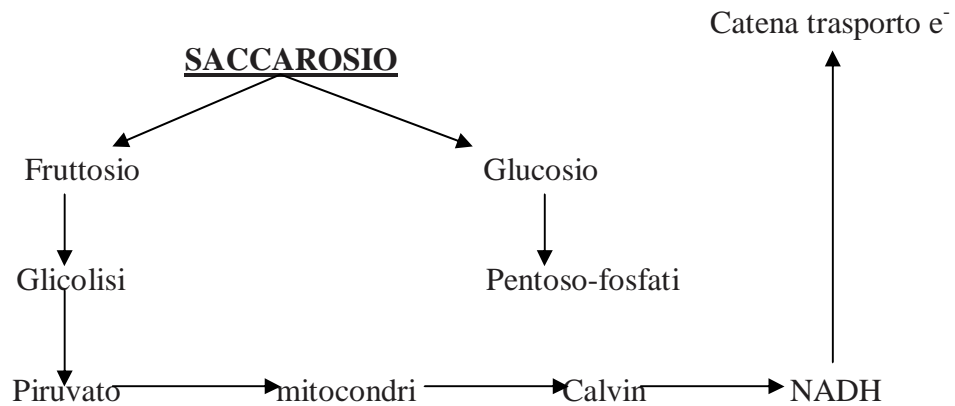
- continua sempre
- può diminuire la quantità di H₂O assorbita

L'accumulo di saccarosio richiama H₂O nei tubi cribrosi dallo xilema che genera una pressione negativa a livello dello xilema fogliare che è < di quella che si forma quando c'è la traspirazione MA sufficiente a drenare un flusso di massa nello xilema. L'H₂O viene fatta poi ritornare nello xilema→RICIRCOLO

SOURCE-SINK→

- definizione funzionale
- attività metabolica che svolge l'organo in quel momento
- una foglia quando spunta non è autosufficiente (SINK) ma quando acquista le sue dimensioni finali diventa SOURCE.

ARRIVO del SACCAROSIO AL SINK:



Gli acidi grassi vengono sintetizzati nei plastidi.

Le piante possono trovarsi in carenza di O_2 a causa dell' H_2O e la velocità di diffusione in fase liquida è $<$ rispetto alla fase gassosa \rightarrow diminuzione $[O_2]$ in prossimità della radice \rightarrow metabolismo anaerobio \rightarrow fermentazione (lattica o alcolica) e capacità di modulare la glicolisi.

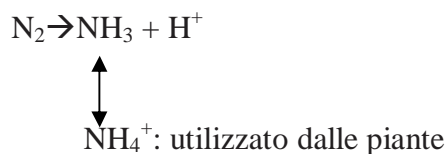
NUTRIZIONE AZOTATA:

Le piante sono in grado di utilizzare l'N inorganico x la sintesi delle molecole

$$\frac{\text{Molecole C}}{\text{Molecole N}} = \frac{10}{1}$$

Il costo energetico dell'organizzazione dell'N è $>$ di quello della $CO_2 \rightarrow$ il costo energetico dell'accumulo dell'N è $\frac{1}{5}$ dell'assimilazione della CO_2 .

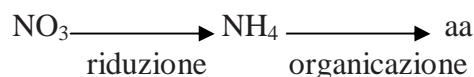
L'N è il principale costituente dell'aria ($\sim 80\%$) e grazie ai **rizobi** (simbiosi tra piante e batteri) si può giungere alla forma facilmente assimilabile dalle piante:



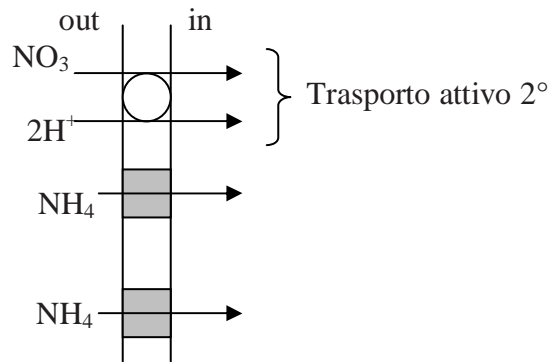
Nel terreno sono presenti NH_4^+ ; NO_2^- e NO_3^- che è la prevalente.

L'N è presente in forma ridotta negli aa e il substrato utilizzato per la sua organizzazione è quello NH_4^+ .

Se viene assorbito il NITRATO, questo viene ridotto a NH_4 con la seguente reazione di riduzione in cui si ha il trasferimento di 8 elettroni per molecola (8 eq di riduzione):



Sulla membrana cellulare è presente un SIMPORTO che utilizza il gradiente di H^+ generato dalla H-ATPasi:



L' NH_4 permea attraverso i canali del K tramite la PERMEASI (trasporto passivo e carrier).
La riduzione del NO_3 a $\text{NH}_4 \rightarrow 2$ RIDUTTASI:

1) prima reazione: $\text{NO}_3 \xrightarrow{\text{nitrato riduttasi}} \text{NO}_2$ (nel **citoplasma**)

trasferimento di 2 elettroni da NAD(P)H a NAD(P) e tale enzima presenta un atomo di **molibdeno**

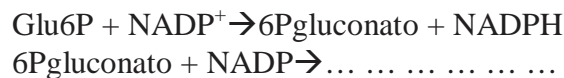
2) seconda reazione: $\text{NO}_2 + 8\text{H}^+ + 6\text{Fx}_{\text{red}} \xrightarrow{\text{nitrito riduttasi}} \text{NH}_4 + 6\text{Fx}_{\text{ox}} + 2\text{H}_2\text{O}$

NO_2 viene ridotto ad NH_4 nei **plastidi** del mesofillo fogliare e nelle radici; si ha un trasferimento di 6 elettroni donati dalla Fx_{red} e 8H^+ (4 per fare NH_4 e 4 per fare $2\text{H}_2\text{O}$)
L' NO_2 è tossico e non si accumula mai perché l'attività della NITRITO RIDUTTASI è ~ 10 volte superiore a quella della NITRATO RIDUTTASI.

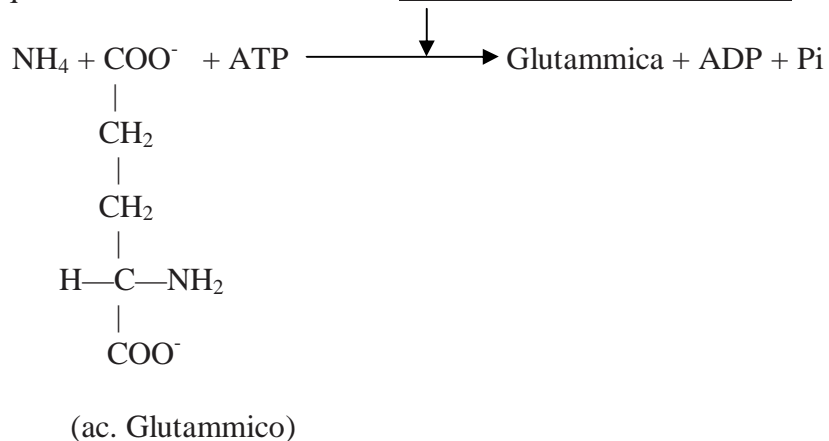
Nei cloroplasti la Fx viene ridotta nella reazione di Hill e una parte viene utilizzata per la riduzione dell' NO_2 .

Nelle **radici**: $\text{NADPH} + 2\text{Fx}_{\text{ox}} \rightarrow \text{NADP}^+ + 2\text{Fx}_{\text{red}}$

Il NADPH riduce la Fx e occorre però ridurre il NADPH e questo viene fatto nei **plastidi radicali** dalla *Glu-6-P deidrogenasi*. Qui gli zuccheri attraversano il floema e possono essere metabolizzati attraverso la via dei pentoso-fosfati riducendo quindi il NADP in NADPH.



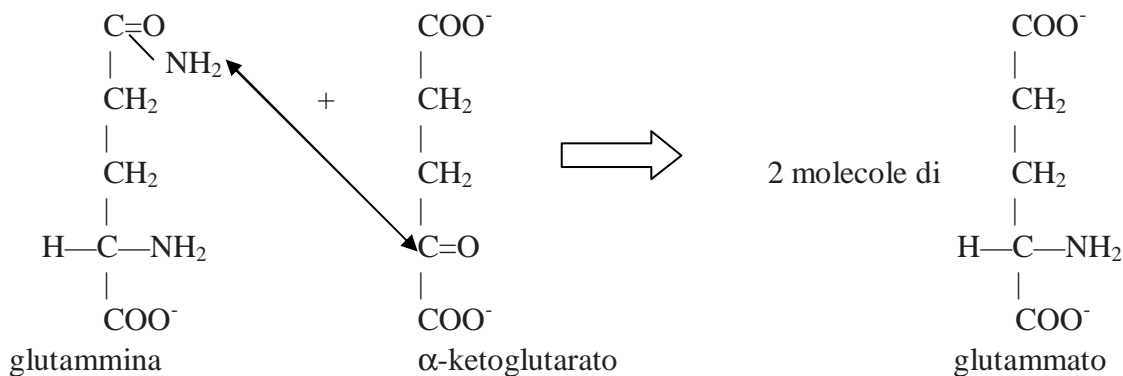
I primi composti in cui entra l' NH_4 sono la **glutammina e l'acido glutammico**. La prima reazione di **ORGANICAZIONE** è quella catalizzata dall'enzima: GLUTAMMINA SINTETASI:



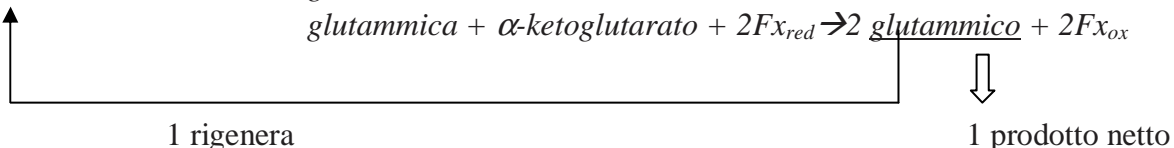
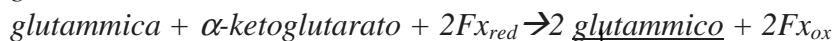
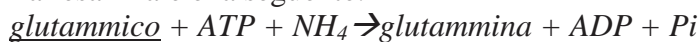
Otengo un gruppo **N-AMMIDICO** (C=O)



La reazione successiva vede il passaggio da un legame ammidico ad un legame amminico tramite l'enzima **GOGAT** (glutamina-oxoglutarato-amino-transferasi) per cui si ha il trasferimento di un gruppo N dalla glutammica all' α -ketoglutarato:

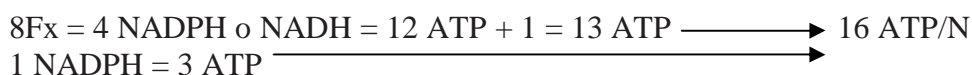


La resa finale è la seguente:



Per **transaminazione** si formano tutti gli altri aa dall'acido glutammico.

Processo	Consumo	Molecole di N	Molecole di C
Organicazione $\text{NO}_3 \rightarrow \text{NH}_4$	1 ATP; 2 Fx_{red} = 16 ATP 1 NADPH; 6 Fx_{red} N	16	/
Organicazione CO_2	3 ATP; 2 NADPH = 9 ATP	/	9



Il vantaggio evolutivo è dovuto al fatto che gli azotofissatori forniscono direttamente NH_4 alla pianta.

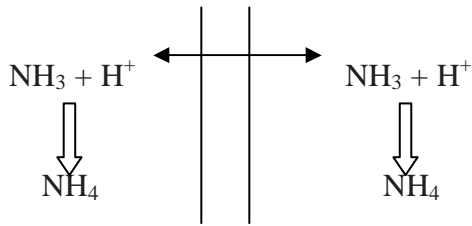
La glutammina sintetasi esiste in 2 isoforme: una plastidiale (foglie) e una citosolica (radice); per la riduzione e l'organicazione (in foglie e radici) partecipano enzimi citoplasmatici e plastidiali.

Nello **XILEMA**:

- NO_3 e aa (glu, asp)
- Non c'è NH_4 perché viene organicata nelle radici
- Se viene assorbito $\text{NO}_3 \rightarrow$ la riduzione e l'organicazione è contestuale cioè avvengono nelle radici o nelle foglie



L' NH_3 è tossica e permea attraverso la componente lipidica delle membrane e sottrae protoni (H^+) tanto + quanto + è acido quel compartimento. Tenere bassa la $[\text{NH}_4]$ è essenziale.



Quando la $[\text{NH}_4]$ extracellulare è bassa, la pianta assorbe NO_3 quindi occorrono meccanismi di regolazione.

La capacità di assorbire NO_3 è influenzata dalla disponibilità di N sotto un'altra forma \rightarrow 2 tipi di regolazione a livello dell'espressione dei geni che codificano x il trasportatore del NO_3 e x gli enzimi annessi (NITRATO RIDUTTASI); sono geni la cui trascrizione è regolata in 2 modi:

- 1) **indotta** da NO_3
- 2) **repressa** da glutammica (1° prodotto organizzazione N)

Se c'è $[\text{NH}_4]$ nel mezzo esterno, viene assorbito e organicato a glutammica (ne varia la sua []) che inibisce la trascrizione dei geni. Se la $[\text{NH}_4]$ esterna diventa così bassa che la velocità di assorbimento e organizzazione diminuisce, i geni vengono **derepressi** e **indotti** sono se c'è NO_3 .

L'ISOFORMA del trasportatore di NO_3 è **costitutiva** e presente una bassa V_{max} e una alta K_m ; quella indotta da NO_3 e repressa da glutammica ha alta V_{max} e bassa K_m e si chiama **indotta**. La velocità di riduzione dell' NO_3 è regolata anche dalla regolazione dell'attività catalitica dell'enzima e la glutammica ne determina l'inattivazione.

L'assimilazione di N avviene a spese di substrati carboniosi per produrre molecole azotate e con l'assimilazione di N si ha una regolazione tra velocità di organizzazione del C e dell'N.

La **luce** è un segnale x la velocità di organizzazione e serve per compiere lavoro nell'assimilare e ridurre l' NO_3 .

COMUNICAZIONE TRA LE CELLULE VEGETALE:

- scambio di informazioni
- produzione segnale \rightarrow risposta \rightarrow effetto
- es. percezione di stress idrico a livello radicale \rightarrow chiusura stomi
- meccanismi di comunicazione che permettono lo sviluppo coordinato della pianta

ORMONI \rightarrow

- permettono regolazione metabolismo
- analoghi agli ormoni animali ma presentano alcune differenze tipiche delle piante:
- 1) crescita indefinita
- 2) non possono muoversi \rightarrow > adattamento
- 3) differenziamento meno spinto \rightarrow > plasticità \rightarrow totipotenza

SISTEMA ORMONALE \rightarrow

- produzione dell'ormone da organi specializzati \rightarrow circolazione \rightarrow organo bersaglio \rightarrow risposta che nelle piante è + plastica perché l'identificazione dello specifico sito di produzione dell'ormone non è chiara in quanto ciascun ormone può agire su diversi organi o cellule bersaglio causando RISPOSTE FISIOLOGICHE differenti e uno stesso processo fisiologico può essere regolato da diversi ormoni.
- Occorre una **proteina** capace di riconoscere un ormone
- Possibilità di essere trasportati da una parte all'altra della pianta
- Presenti a [] basse (μM)
- modulare la velocità di un processo

AUXINE→IAA

GIBBERELLINE→GA1

CITOCHININE→CK (zeatina)

ACIDO ABSCISSICO→ABA

ETILENE→CH₂=CH₂

BRASSINOSTEROIDI

Sono tutte molecole piccole (28 a poche centinaia) perché le cellule vegetali hanno la parete.

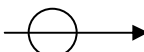
SITI DI PIANTA PRODUTTORI DI ORMONI

ORMONE	Siti di sintesi principali	Trasporto
IAA	<ul style="list-style-type: none">- meristema apicale- meristemi cambiali- semi in via di sviluppo	<ul style="list-style-type: none">- “trasporto polare”- floema- xilema
GA	<ul style="list-style-type: none">- semi (embrione)- tessuti giovani fusto- organi fiorali	<ul style="list-style-type: none">- floema- xilema
CK	<ul style="list-style-type: none">- radici- semi in via di sviluppo	<ul style="list-style-type: none">- xilema
ABA	<ul style="list-style-type: none">- foglie- radici- semi in via di sviluppo	<ul style="list-style-type: none">- xilema- floema
ETILENE	<ul style="list-style-type: none">- ovunque	<ul style="list-style-type: none">- diffusione in fase gassosa

TRASPORTO POLARE→IAA dall’apice del germoglio in direzione basipeta attraverso il parenchima; c’è una polarità intrinseca alle cellule attraverso cui avviene. È un trasporto altamente specifico e avviene contro gradiente di [IAA]→trasporto ATTIVO.

- 1) sistema di cotrasporto dell’IAA con H⁺: IAA può essere presente o come IAAH o IAA⁻ ma il cotrasporto implica l’entrata di H⁺; nel citoplasma è presente prevalentemente IAA⁻



- 2) permeasi:  IAA⁻

carrier, passivo, secondo gradiente di [], da dentro a fuori

Il simporto→membrane apicali (ATTIVO)

L’uniporto→membrane basali (PASSIVO)



Questo fa sì che vi sia una polarità intrinseca e l’IAA stimola il suo stesso trasporto perché attiva H-ATPasi.

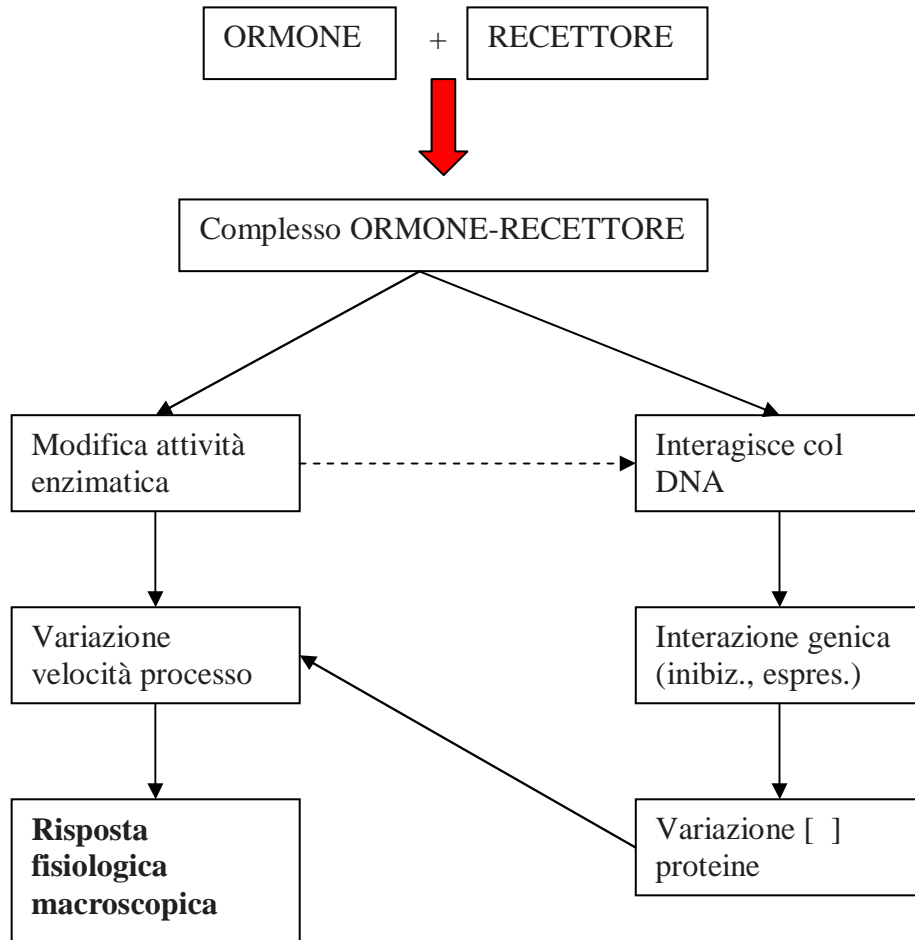
IAA →	↑ fototropismo e gravitropismo ↑ Crescita per distensione (coleottili, epicotili) ↑ Differenziamento tess. vascolari ↑ Rizogenesi ↓ Sviluppo gemme laterali (dominanza apicale)
GA →	↑ crescita x distensione e moltiplicazione (ipocotili) ↑ Dormienza ↑ Mobilizzazione riserve amilacee (semi graminacee)
CK →	↑ moltiplicazione cellulare ↑ Sviluppo gemme laterali ↑ Crescita x distensione (cotiledoni e foglie) ↓ senescenza
ABA →	↑ chiusura stomi ↑ Maturazione semi ↑ Dormienza ↓ Crescita x distensione (coleottili, epicotili) ↓ Mobilizzazione riserve amilacee (semi graminacee)
ETIL →	↓ allungamento fusti e radici (crescita x distensione) ↑ Maturazione frutti climaterici ↑ abscissione

DOMINANZA APICALE→inibizione gemme laterali; IAA→inibisce lo sviluppo gemme laterali;
CK→prodotte dalle radici e trasportate dallo xilema stimolano lo sviluppo gemme laterali

Agrobacterium tumefaciens→plasmide x sintesi di IAA e CK

TIPO	Dominanza apicale
WT (wild type)	+
++IAA	+++
++CK	--
++IAA	+
++CK	+

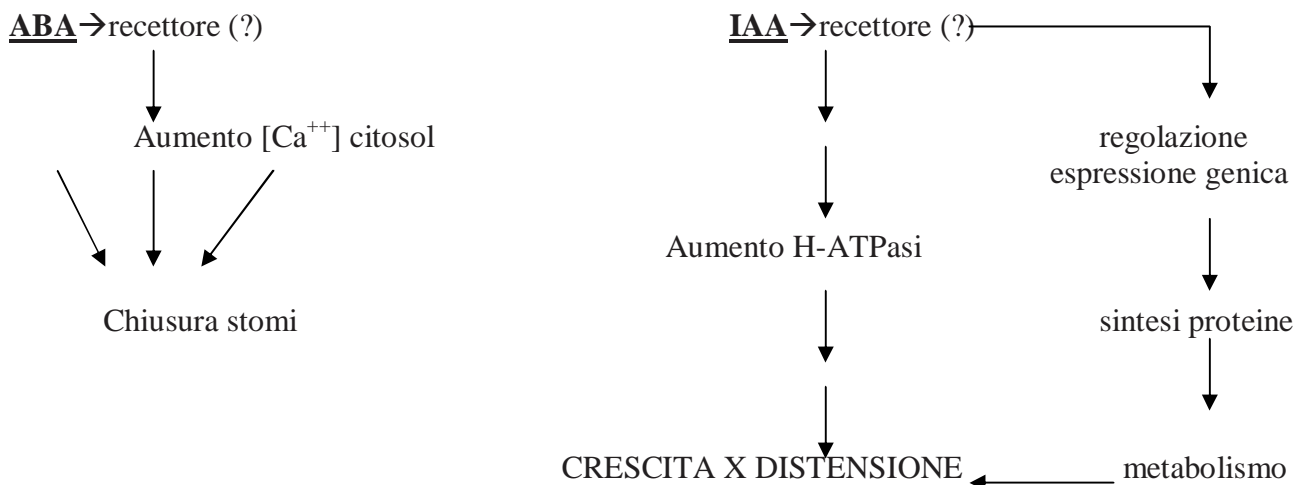
L'azione degli ormoni dipende dalle caratteristiche della cellula bersaglio.



La via sulla “sinistra” è reversibile mentre quella sulla “destra” è rilevante nel controllo del differenziamento (attivazione/disattivazione geni).

RECETTORI ORMONALI → se ne sa poco; sono diverse proteine capaci di legare IAA ma non è una caratteristica sufficiente, devono essere anche in grado di modificare la propria attività biologica.

Sono stati selezionati **MUTANTI** resistenti all’ETILENE → questo dipende dalla incapacità di riconoscere l’etilene per via di una mutazione sulla proteina recettore; i recettori per l’etilene sono stati nominati **etidinkinasi**.



Per la *mobilizzazione delle riserve amilacee* si ha un aumento della [GA] e una diminuzione della [ABA]; avviene nei semi delle graminacee in cui la periferia è rivestita da uno strato di cellule morte ricche di amido chiamato strato **aleuronico**. Durante la germinazione → da amido a glucosio → embrione.

α-amilasi: idrolizza i legami glicosidici 1 → 4 in punti casuali della molecola.

β-amilasi: scinde 2 unità di glucosio (maltosio) dalle catene di amilosio

Amilasi → prodotta dallo strato aleuronico da cui viene secreto e agisce nell'endosperma

Per trasformare l'amido in glucosio occorre il segnale di un ormone che è la GIBBERELLINA, mentre l'ABA inibisce la trascrizione del gene dell'**α-amilasi**.

PERCEZIONE SEGNALI AMBIENTALI:

La percezione del segnale luminoso → mediata dalla clorofilla ma la luce viene anche percepita dal recettore della luce blu → apertura stomi → CO₂ → fotosintesi.

L'**illuminazione** influisce sulla forma delle piante e la **luce** influenza il differenziamento dei fiori, la crescita della piantina e il differenziamento dei cloroplasti a seconda della quantità e qualità di luce assorbita.

I **fotorecettori** innescano la traduzione dell'informazione nello stimolo luminoso che porta al differenziamento. Si riconoscono quindi semi *fotoblastici negativi* e *positivi* rispettivamente che non germinano e germinano alla luce.

Mettendo in relazione la risposta fotomorfogenica e la lunghezza d'onda che giunge si ottiene uno spettro d'azione:

- 3 classi di fotorecettori implicati nella traduzione dell'informazione nella luce
- recettori UV
- recettori BLU
- **fitocromo** (rossa)

FITOCROMO:

- 2 isoforme (A e B) espresse al buio e implicate nelle prime risposte alla luce
- proteina, omodimero di ~120.000 D, cromoforo (il pirrolo) non ciclizzato
- caratteristiche spettrali particolari perché cambia configurazione e quindi spettro di assorbimento.

Forma **Pr** →

- lunghezza d'onda del rosso
- in seguito all'assorbimento si trasforma in **Pfr** che assorbe le lunghezze del rosso lontano (far red)
- quando Pfr assorbe nel far red → trasforma il Pr

ROSSO → $\frac{P_{fr}}{P_{tot}} = 0.80 - 0.85$

ROSSO LONTANO → $\frac{P_r}{P_{tot}} = 0.95$ $\frac{P_{fr}}{P_{tot}} = 0.05$

La forma biologicamente attiva è **Pfr** per cui si osserva come varia il rapporto Pfr/Ptot a lunghezze d'onda diverse e si nota che si ha una risposta + sensibile alle variazioni di [Pfr] che non a quelle di [Pr].

Ptot = Pr + Pfr (1)

Pfr/Ptot = 0.8 ; se aumenta questo allora il rapporto Pr/Ptot diminuisce.

Il prodotto di sintesi del citocromo è la forma Pr e quando la pianta esce dal terreno → Pfr.

La pianta è in grado di misurare la durata del periodo di buio grazie al citocromo perché al buio la forma Pfr è instabile →

- Pfr reverte spontaneamente a Pr

- Pfr viene degradato da proteasi
- Al buio Pfr/Ptot diminuisce
- Prodotto di sintesi delle proteasi è Pr

Questo è chiamato **fotoperiodismo**: cambiamento dei processi fisiologici della pianta tra durata del giorno e della notte.

Si distinguono piante *longidiurne* → fioriscono se il rapporto durata giorno/durata notte è > 0

E piante *brevidiurne* → viceversa.

Quello che le piante misurano è la durata della notte (che è + costante) difatti se illumino con un FLASH di luce (pochi minuti) la pianta nel periodo di buio noto che le SDP (Short day plants) non fioriscono mentre le LDO (Long day plants) sì. Questo perché nel momento del flash → Pfr a Pr. La luce filtrata (da altre piante o foglie) è arricchita in rosso lontano perché il rosso è assorbito dalla altre foglie e questo effetto filtro abbassa il rapporto Pfr/Ptot che da 0.5 passa a 0.1-0.2. In natura quindi il rapporto precedente è tra 0.1 e 0.5.

L'intensità luminosa (frequenza di fotoni) non influenza il rapporto tra le 2 forme Pfr e Pr ma influenza solo la velocità con cui viene raggiunto il rapporto tra le 2 forme.

TRADUZIONE SEGNALE LUMINOSO:

La conversione fra Pr (+ idrofila) e Pfr (+ idrofoba) → comporta un cambiamento della conformazione delle molecole e del rapporto idrofilicità/idrofobicità.

Pfr → > tendenza ad associarsi alle membrane e FORSE influenza l'attività di qualche proteina di membrana e difatti si sono osservate sia variazioni della ddp che variazioni dei flussi ionici e un aumento dei flussi di Ca^{++} .

Il Ca^{++} è un buon 2° messaggero del segnale percepito dal citocromo perché è in grado di mimare le risposte del segnale percepito dal citocromo. Le risposte di fitomorfogenesi:

- differenziamento (cloroplasti)
- effetto su trascrizione di geni
- cambiamento attività proteica

Sono stati utilizzati mutanti nelle forme di citocromo (eziolamento → no plastidi differenziati) ad es.

Mutante privo di fitocromo A → non differenzia cloroplasti neanche se gli do luce rossa per cui faccio delle microiniezioni di diverse sostanze in cellula per vedere cosa è in grado di indurre il differenziamento dei cloroplasti in questo mutante andando a vedere la produzione di clorofilla, antocianine, principali complessi proteici dei cloroplasti.

Proteina G: regolatore nella traduzione dei segnali ormonali negli eucarioti, legato il GTP e attivato da tale legame.

GTPγS → non può essere idrolizzato per cui blocca la proteina G nella forma attiva

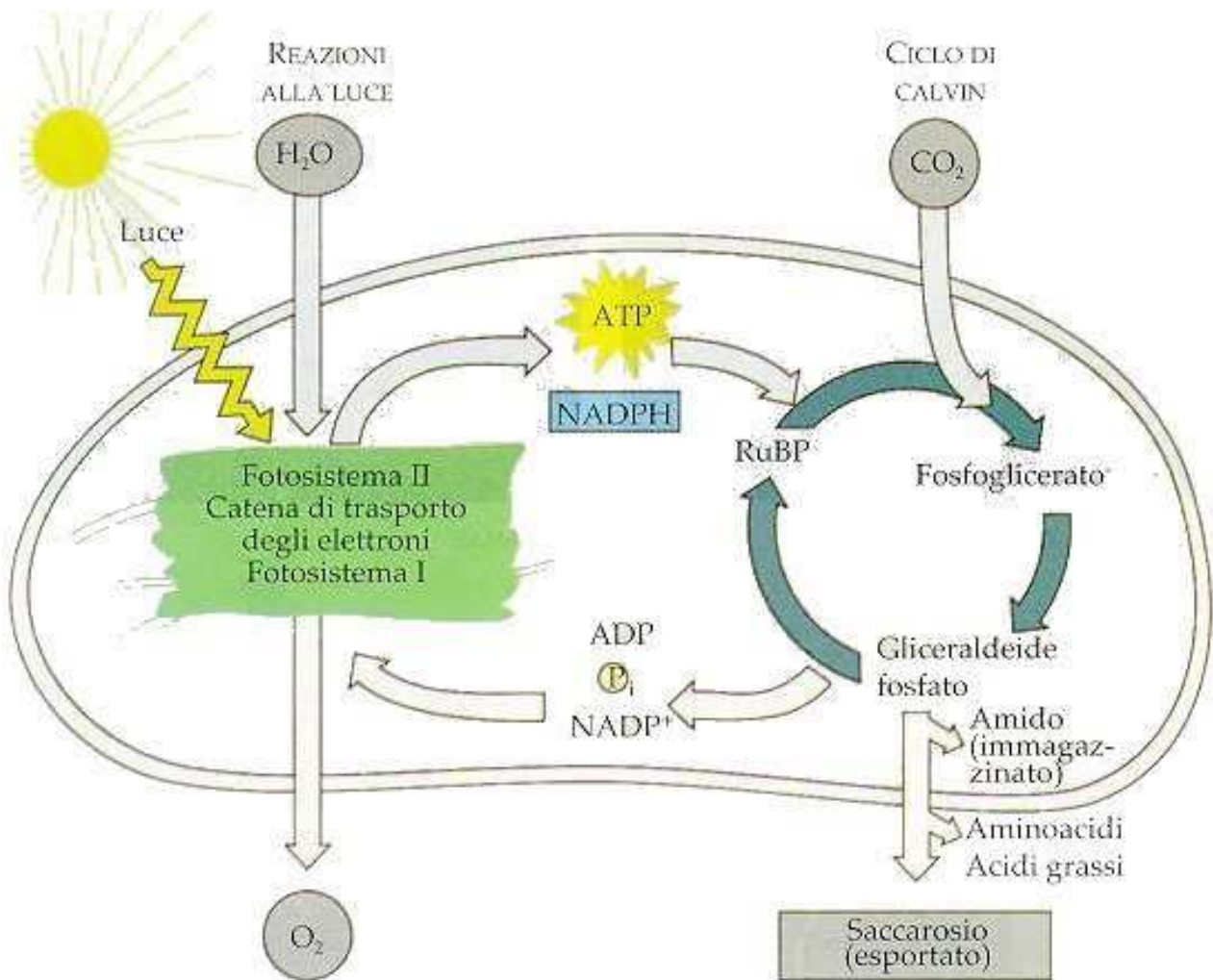
Ca^{++} → mima parte degli effetti del citocromo

CaM → calmodulina: $4\text{Ca}^{++} + \text{CaM} \rightarrow 4\text{CaCaM}$

Nucleotidi ciclici → cGMP fa sintesi di antociani

cGMP + CaCaM → stimola la produzione di "tutto"

RIEPILOGO FOTOCHIMICA:



Il sistema fotosintetico ossida l' H_2O ad O_2 senza alcuna partecipazione della CO_2 e l'accettore finale degli elettroni è il NADPH.

$$Q = \text{efficienza quantica} = \frac{\text{O}_2 \text{ prodotta}}{\text{Fotoni assorbiti}}$$

$Q \rightarrow$ brusca caduta all'incirca a 680 nm e una grande efficienza a 700 nm.

2 fotosistemi localizzati nella membrana dei tilacoidi ciascuno dei quali è costituito da un complesso proteico transmembrana formato da + subunità e comprende pigmenti dell'antenna, clorofilla del centro di reazione e i trasportatori di elettroni.

EVENTO FONDAMENTALE DEI PS \rightarrow trasferimento di un elettrone eccitato da un centro di reazione (P680 o P700) alla catena di trasporto degli elettroni.

La fonte ultima di elettroni è la molecola di acqua e la loro meta finale è la molecola di NADP^+ .

I protoni (H^+) vengono rilasciati nel lume dei tilacoidi in 2 punti del processo di trasporto degli elettroni e alcuni di questi derivano dalla scissione dell'acqua e altri provengono dallo stroma. Il trasferimento di protoni nel lume → gradiente di pH a cavallo della membrana tilacoide che viene utilizzato per produrre ATP.

I prodotti della fase luminosa sono quindi ATP e NADPH utili per la fase oscura nel ciclo di Calvin.

Fotosistema 2: la fotolisi dell'acqua

Il PS effettua una serie di reazioni di ossidoriduzione.

- fotone convogliato alla clorofilla del centro di reazione (P680)
- eccitazione del P680 che diventa ottimo agente riducente capace di trasferire velocemente l'elettrone eccitato dal P680 stesso ad un accettore primario che si trova a un livello energetico minore ovvero la *feofitina* (*Ph*)
- l'elettrone viene poi trasferito ad una serie di molecole di *plastoquinone* (Q_A e Q_B)
- 2 elettroni e 2 H^+ (derivanti dallo stroma) vengono raccolti dal Q_B
- il plastoquinone ridotto (*plastoquinolo* QH_2) viene rilasciato nella porzione lipidica della membrana tilacoide
- il plastoquinolo interagisce con un complesso legato alla membrana e costituito da citocromi e proteine ferro – zolfo: il *citocromo bf* (*cyt bf*) che catalizza il trasferimento di elettroni ad una proteina contenente rame (Cu), la *plastocianina* (*PC*)
- quando il QH_2 viene riossidato a Q, i 2 H^+ vengono rilasciati nel lume dei tilacoidi
- la PC che è una proteina mobile passa i suoi elettroni al PS 1 del P700 e in questo processo il Cu della PC da ridotto Cu(1) passa ad ossidato Cu(2)
- il P680 è sprovvisto di elettroni ed è trasformato in un potente ossidante ($P680^+$), questi elettroni vengono recuperati dall'acqua che viene scissa in presenza di un accettore di elettroni con concomitante produzione di O_2 , questo accettore è *MnC* e contiene 4 atomi di manganese e lo consentono di legare 2 molecole di acqua e di estrarre da esse 4 elettroni che vengono passati al centro di reazione ossidato del ($P680^+$) tramite un intermedio chiamato Z.
- i 4 H^+ che si formano vengono rilasciati nel lume del tilacoide contribuendo al gradiente.

Fotosistema 1: la produzione di NADPH

- gli elettroni (provenienti dal PS2) vengono nuovamente rilasciati da un centro di reazione (P700) a seguito dell'eccitazione prodotta dalla luce e fatti passare attraverso una seconda catena di trasporto degli elettroni
- il P700 passa grazie ad un fotone, allo stato eccitato
- ogni elettrone passa attraverso una catena di trasporto e viene catturato da una clorofilla accettrice (A_0) e poi trasferito ad una molecola di *fillochinone* (A_1)
- infine viene fatto passare attraverso una serie di 3 proteine ferro-zolfo (F_X ; F_A ; F_B)
- l'elettrone viene trasferito ad un'altra proteina ferro-zolfo, la *ferrodossina* (*Fd*), una proteina solubile che si trova nello stroma
- l'enzima *ferrodossina $NADP^+$ ossidoriduttasi* catalizza il trasferimento di elettroni al $NADP^+$
- il NADPH prodotto dall'ossidazione della Fd viene rilasciato nello stroma, dove insieme all'ATP verrà utilizzato nella fase oscura
- $P700^+$ devono essere riforniti di elettroni che sono forniti dal PS2 tramite la PC

LA FASE OSCURA: IL CICLO DI CALVIN

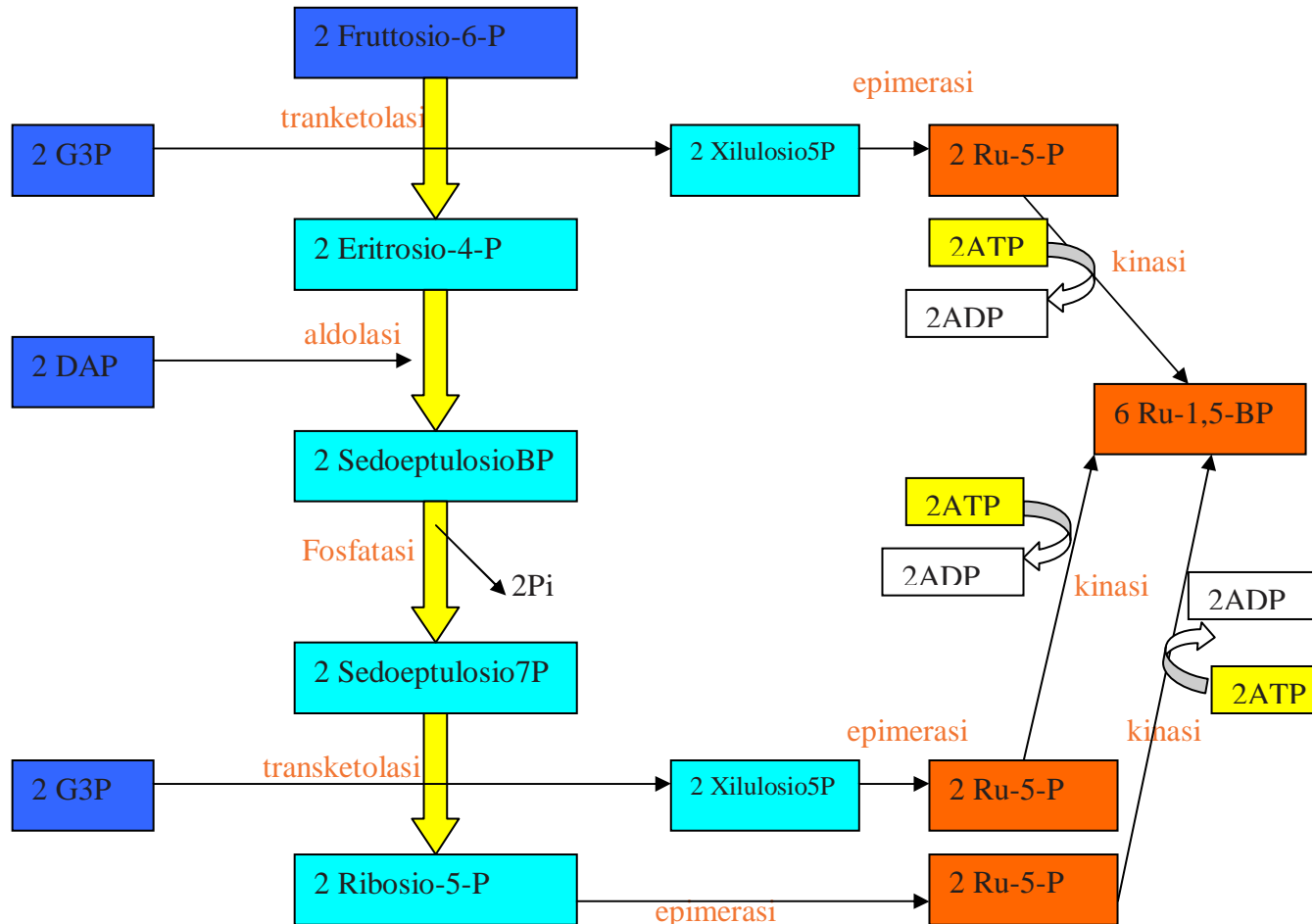
È un processo che avviene nello stroma del cloroplasto e la sua funzione è quella di fissare la CO_2 dell'atmosfera nei carboidrati utilizzando l'energia e il potere riducente prodotti durante la fase luminosa.

FISSAZIONE → attuata legando le singole molecole di CO_2 ad una molecola accettrice e incanalando quest'ultima in una serie ciclica di reazioni: **ciclo di Calvin**. Questo consta di 2 fasi: una prima in cui la CO_2 viene intrappolata sotto forma di carbossilato e ridotta al livello di aldeide o chetone. La seconda fase è destinata alla rigenerazione delle molecole accettrici.

Fase I: fissazione CO₂ e produzione di carboidrati

- la CO₂ viene incorporata nella G3P; l'accettore è il **RuBP** e la CO₂ viene legata al carbonio carbonilico del RuBP
- l'enzima che catalizza questa reazione è la **RUBISCO**
- ciascuna molecola di G3P viene fosforilata dall'ATP in una reazione catalizzata dalla *fosfoglicerato chinasi*
- si forma 1,3-BPG che viene successivamente ridotto a G3P con l'enzima *gliceraldeide-3-fosfato deidrogenasi* e viene utilizzato NADPH
- per ogni molecola di CO₂ sono state idrolizzate 2 ATP e ossidate 2 NADPH con formazione di 2 G3P
- in tutto il ciclo si svolge in 6 volte e si producono 12 G3P, 6 delle quali usate per produrre 3 molecole di Fru-1,6-BP di 1 sola sarà il prodotto netto

Fase II: rigenerazione dell'accettore

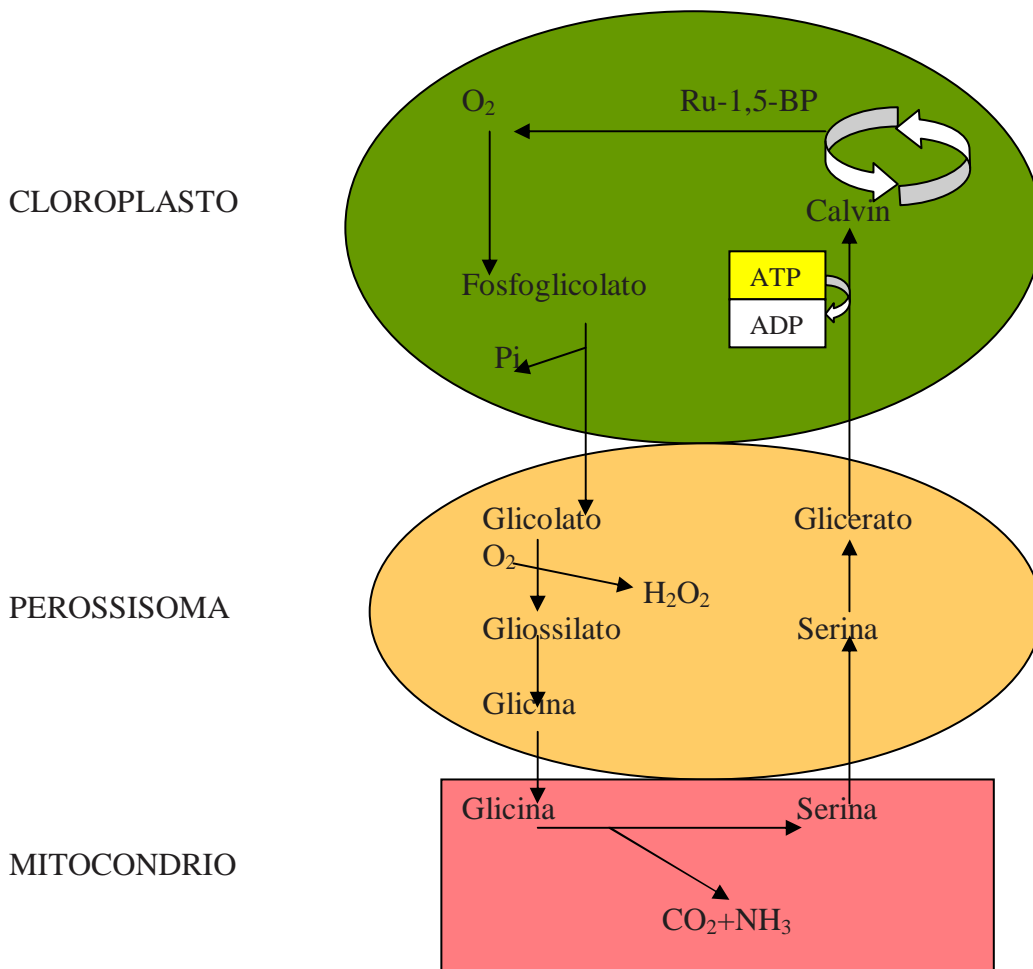


L'equazione globale della fase oscura è la seguente:

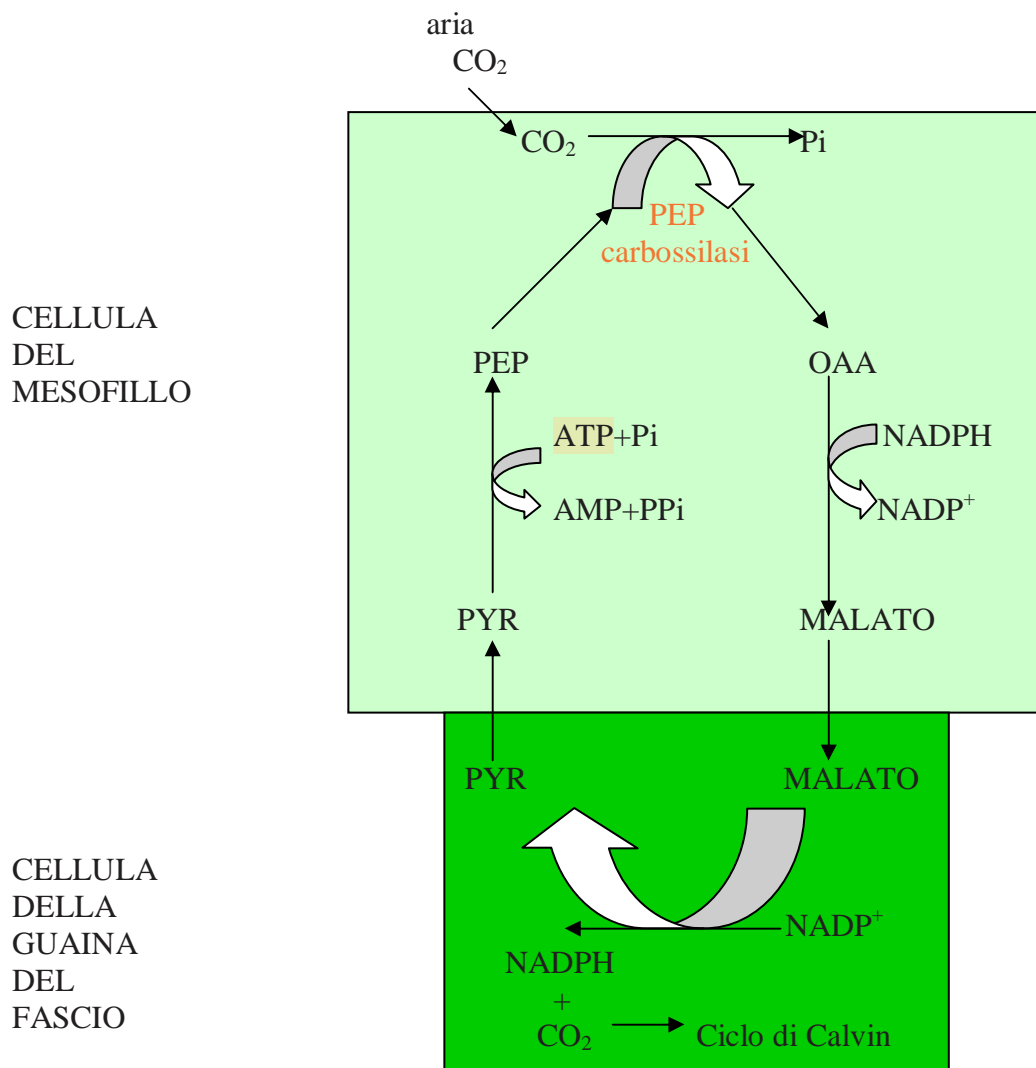


LA FOTORESPIRAZIONE e CICLO C₄

La RUBISCO ha un'azione sia carbossilatica che OSSIGENASICA difatti se nell'atmosfera la [O₂] aumenta, la RUBISCO lega l'ossigeno al Ru-1,5-BP producendo 1 molecola di G3P ed 1 di **FOSFOGLICOLATO** che è tossico e segue questa via: **LA FOTORESPIRAZIONE** →



Per evitare la perdita di CO₂ le piante C₄ concentrano l'attività fotosintetica del Ciclo di Calvin nelle cellule della **guaina del fascio** mentre le cellule del **mesofillo** contengono gli enzimi del ciclo C₄. Queste piante sono chiamate C₄ perché fissano la CO₂ nell'OAA, un composto a 4 atomi di C. **IL CICLO C₄** →



La separazione tra fissazione di CO₂ e RUBISCO è **spaziale** mentre nelle CAM la separazione è **temporale**.