

## Fotosintesi

E' un processo mediante il quale l'energia luminosa solare o artificiale viene catturata e trasformata in energia chimica.

Quest'ultima viene fissata nel fruttosio (un esoso) che si trasforma in glucosio, il quale, a sua volta, può venire immagazzinato sotto forma di amido, oppure può venire utilizzato per formare composti strutturali (ad es. cellulosa, le emicellulose, sostanze pectiche).

Glucosio e fruttosio sono composti ad alte contenuto energetico.

Nella fotosintesi vediamo quindi un aspetto energetico (quello di sintetizzare il glucosio e fornire così energia alla pianta), è un aspetto strutturale e di riserva (il glucosio può essere trasformato in composti come la cellulosa, l'amido ecc.).

La sintesi del glucosio



675 Kcal.

è una reazione endoergonica, cioè ha bisogno di energia dall'esterno.

In questo caso, per sintetizzare una mole di glucosio occorrono 675Kcal.

Non è che la  $\text{CO}_2$  si sommi all'acqua, perchè esse intervengono in due differenti momenti della fotosintesi.

L'acqua funge da donatore di elettroni e di  $\text{H}^+$ , e l' $\text{O}_2$  che si evolve non proviene dalla  $\text{CO}_2$  ma dall'acqua.

Per stabilirlo basta usare dell'acqua con ossigeno radioattivo.

La fotosintesi si può dividere in 2 fasi:

- 1) fase luminosa
- 2) fase oscura

La fase luminosa a sua volta comprende due fasi:

- a) fosforilazione, cioè sintesi di ATP da ADP (P).  
Si chiama anche fotofosforilazione, perchè avviene nella fase luminosa della fotosintesi.
- b) riduzione del NADP a NADPH+H<sup>+</sup>, che può avvenire, perchè l'acqua cede elettroni e ioni idrogeno. (2e<sup>-</sup>)

La fase oscura è così chiamata perchè può avvenire al buio.

E' caratterizzata dalla fissazione di CO<sub>2</sub>, che viene usata per la sintesi del glucosio.

La fase luminosa ha luogo quando la pianta è illuminata.

La fotosintesi avviene in tutte le parti verdi della pianta, cioè in tutte le posizioni provviste di cloroplasti (foglie, giovani fusti, ecc.)

Questi contengono dei pigmenti: clorofilla (a e b) e carotenoidi (caroteni e xantofille) nelle piante superiori.

A volte la clorofilla può essere mascherata dalla presenza di altri pigmenti, come gli antociani, che non intervengono nella fotosintesi.

I pigmenti si dividono in :

- 1) indispensabili : clorofilla a.
- 2) accessori: clorofilla b e carotenoidi ecc.  
Ricordiamo gli spettri di assorbimento dei pigmenti: la luce bianca è composta da diverse luci di diversa lunghezza d'onda, e quindi di diverso colore.

La clorofilla assorbe la luce nella regione del rosso e in quella del blu, cioè in due parti diverse dello spettro (in vitro, cioè estratta dalla pianta, la clorofilla "a" ha un picco sui 440 millimicron e uno sui 660, mentre la "b" li ha leggermente spostati rispetto alla "a" ).

Il verde, nella regione mediana dello spettro, non viene assorbito, ma riflesso, per cui la clorofilla appare verde.

Invece i carotenoidi assorbono la luce in una regione spostata rispetto ai picchi della clorofilla "a" e "b" ( nel violetto e nel blu).

Quindi i pigmenti accessori sono in grado di assorbire la luce di lunghezze d'onda che la clorofilla "a" utilizza diversamente, con un meccanismo detto risonanza indotta.

Vediamo come la clorofilla "a" utilizza queste energie.

Sappiamo che gli atomi sono provvisti di elettroni che "girano" in determinati orbitali:

Quando la molecola della clorofilla viene colpita da una certa quantità di luce, cioè dai fotoni (cioè particelle provviste di energia che viaggiano come onde), essi urtano l'elettrone della molecola fornendogli energia, e lo fanno saltare su orbitali più esterni.

Si possono verificare due casi:

- a) l'elettrone torna all'orbitale di partenza, cedendo energia sotto forma di calore o di fluorescenza; in questo caso l'energia va persa;
- b) può venir perso dalla molecola, e essere assunto da un altro composto.

La clorofilla e i carotenoidi sono organizzati in due complessi, detti fotosistema1 e fotosistema2 (PS 1 e PS 2 ).

Essi sono un ammasso di molecole molto vicine l'una all'altra, e si trovano dentro le lamelle del cloroplasti, e pare siano molto abbondanti nei grana.

Il fatto che siano estremamente vicini spie-

ga il passaggio di energia direttamente dai carotenoidi alla clorofilla "a".

Nel PS I ci sono molecole di clorofilla "a" e di carotenoidi; nel PS 2 molecole di clorofilla "a", carotenoidi, e clorofilla "b".

Nel PS 1 la clorofilla "a" ha un massimo di assorbimento a 683; nel PS 2 a 673 millimicron.

Questo diversi comportamento è dovuto all'influenza degli altri pigmenti.

La fase luminosa comprende: reazioni enzimatiche, fotochimiche, fenomeni di migrazione di energia (dai carotenoidi alla clorofilla "a", e da questa ad altre molecole).

Ci sono reazioni che avvengono secondo un gradiente di potenziale (fig.61): sono normali ossidoriduzioni in cui un elettrone passa da un composto a potenziale più positivo (cioè dal più elettropositivo al più elettronegativo).

Invece il fatto saliente è che ci siano reazioni che avvengono contro gradiente.

Partiamo dal PS 2, e precisamente dalla clorofilla "a" colpita dalla luce.

Consideriamo l'elettrone che viene spostato dalla clorofilla "a" colpita dalla luce, e che viene assunto dal composto "Q" che si riduce (e che rappresenta il primo accettore di elettroni di una serie di composti trasportatori di  $e^-$ ).

Questo elettrone va contro gradiente di potenziale, e questo non può avvenire senza intervento di energia dall'esterno.

La luce favorisce questa energia.

Da "Q", che si riossida, l'elettrone va a finire a un composto (un altro eccettore di  $e^-$ ) che lo cede a un altro andando secondo gradiente.

Da questo l' $e^-$  passa ad un altro composto, e così via, con una serie di ossido-riduzione catalizzate da enzimi.

L'elettrone passerà poi alla clorofilla "a" del fotosistema 1.

Quando il salto di potenziale è sufficientemente elevato, l'energia che si libera nella ossidazione viene acquisita dall'ADP+ P, che diviene ATP ( **fosforizzazione; non ciclica**).

Si arriva pertanto al fotosistema 1.

Intanto la clorofilla "a" ha bisogno di rimpiazzare l'elettrone perduto con un altro che viene fornito dall'acqua.

L'acqua normalmente è parzialmente idrolizzata e da origine a ioni  $H^+$  e  $OH^-$ :



Se gli  $OH^-$  si uniscono a due a due danno origine a una molecola di acqua; in più avanza O e due elettroni:



I due elettroni sono assunti dalla clorofilla "a" del fotosistema 2.

Il processo è continuo, l'O si libera come ossigeno atmosferico ed è una delle manifestazioni più vistose della fotosintesi.

Si passa al fotosistema 1

Anche qui arriva energia luminosa che colpisce clorofilla "a".

Questa perde un elettrone, che va, contro gradiente ad un accettore di elettroni X.

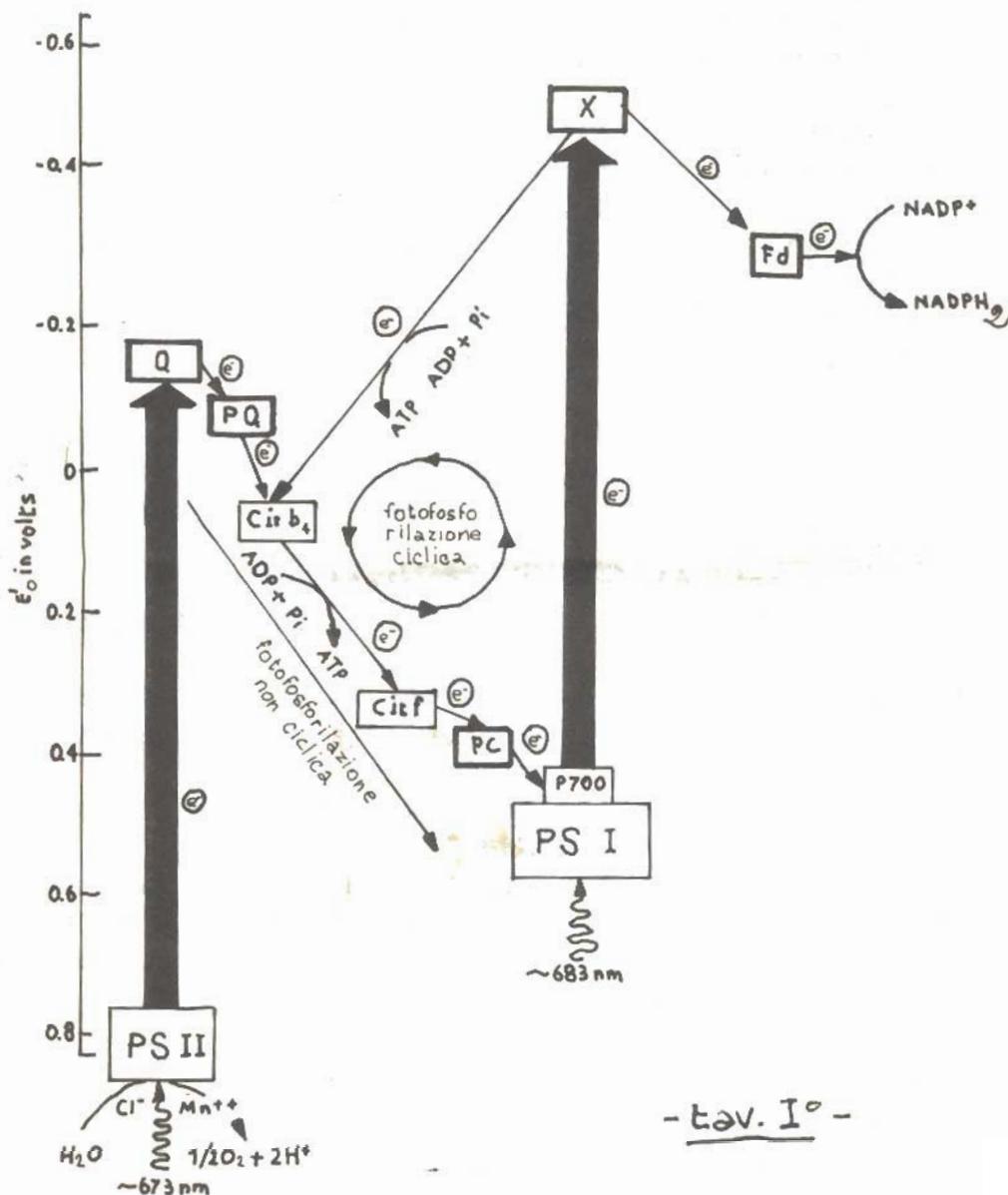
Quest'ultimo può cedere l'elettrone ad un composto intermediario (uno del sistema dei trasportatori a cui abbiamo accennato prima); e, siccome il salto di potenziale è elevato, si ha liberazione di energia e formazione di una seconda molecola di ATP (fosforilazione ciclica).

L' $e^-$  ritorna alla clorofilla "a" del PS 1.

Ma l'elettrone può venir ceduto dal composto X e andare, sempre contro gradiente, ad un altro

composto (ferridosina), e venire ceduto al  $\text{NADP}^+$ .

Questo composto prende  $1\text{H}^+$  dall'acqua, e due elettroni dalla ferridossina, trasformandosi in  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  (NADPH ridotto).



-tav. I°-

(da: O. Arrigoni.)

Riassumendo.

Rivediamo la strada che percorre questo elettrone.

La prima molecola che perde l'elettrone è la clorofilla "a" che si trova nel fotosistema 2?

Questo elettrone però, ha acquistato molta energia dai fotoni di luce, ed è in grado di andare contro gradiente di potenziale all'accettare " Q ".

Indi seguendo il gradiente di potenziale, scende lungo una catena di trasportatori e va alla clorofilla "a" del fotosistema 1.

In uno di questi passaggi vi è un salto di potenziale sufficientemente elevato per cui si libera abbastanza energia per la sintesi dell'ATP, (fotofosforilazione non ciclica).

La clorofilla "a" accetta questo elettrone, perchè avendo ricevuto energia luminosa, aveva perso il suo elettrone che era stato assunto dal composto X.

Da questo ultimo alcuni elettroni possono tornare ad un composto intermedio della catena dei trasportatori.

In questa ossido-riduzione vi è un salto di potenziale elevato, per cui l'energia liberata è sufficiente per la sintesi di ATP.

Questa fosforilazione prende il nome di fotofosforilazione ciclica.

L'elettrone segue poi la via vista prima tramite gli altri intermedi della catena, e torna alla clorofilla del fotosistema 1 (e di nuovo abbiamo un'altra fosforolazione non ciclica).

Da questo sistema però fuoriescono degli elettroni: vengono ceduti dal composto X, e vanno ad un altro composto, la ferridossina, che acquista l'elettrone e lo cede al NADP ossidato, che si riduce.

In sostanza la strada percorsa dagli elettroni è questa : partono dalla clorofilla "a" del

fotosistema 2, che a sua volta li rimpiazza con gli elettroni ceduti dall'acqua.

Quindi gli elettroni compiono il loro ciclo e restano in circolo, oppure ne escono completamente legandosi all'NADP.

In fin dei conti l'acqua perde elettroni che vengono assunti dall'NADP, che si riduce.

In questi passaggi abbiamo la sintesi di ATP, in cui parte dell'energia luminosa viene immagazzinata, come energia chimica.

### Fase oscura

In questa fase vengono utilizzati prodotti della fase luminosa.

La f.o. consiste nella utilizzazione della  $CO_2$  dell'atmosfera cioè nella fissazione e riduzione di questa, che viene immagazzinata in un composto che inizialmente è il fruttosio, e poi il glucosio ( $C_6H_{12}O_6$ ).

Calvin ha dimostrato che la  $CO_2$  non viene ridotta e poi polimerizzata per dare il glucosio, come si pensava all'inizio, ma si unisce al ribulosio (pentoso).

Esaminiamo il ciclo di Calvin partendo dal ribulosio. (fig. a)

Ribulosio 1-5 di-fosfato (due gruppi fosforici in posizione 1-5).

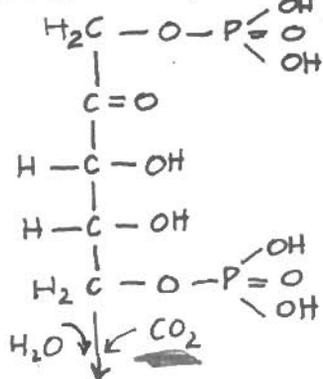
Inizialmente questo composto ha un solo gruppo fosforico in posizione 5; l'altro gruppo gli viene ceduto dall'ATP mediante fosforilazione.

Questo processo è molto importante, perchè se il ribulosio non è previamente fosforilato, non è abbastanza attivato per legare  $CO_2$ .

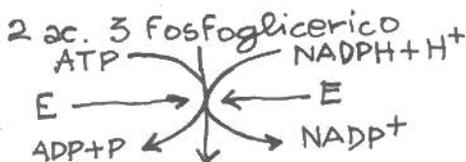
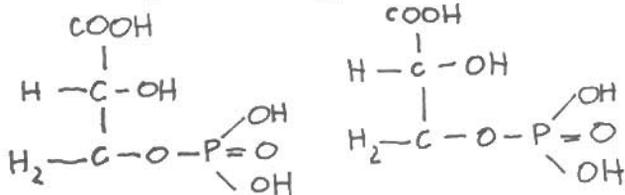
Quindi deve ricevere energia dall'esterno per reagire con la  $CO_2$  (tutte queste reazioni sono enzimatiche).

Quindi si forma un composto intermedio, detto, per brevità,  $C_6$  che si divide subito in due composti a tre atomi di carbonio, l'acido

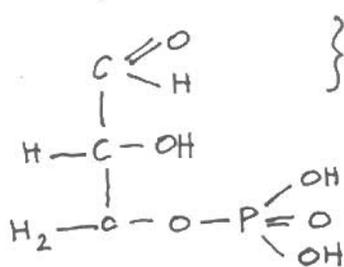
Ribuloso-5-P  
 $\xrightarrow[\text{ADP}]{\text{ATP}}$   
 Ribuloso-1,5-difosfato



[C<sub>6</sub>]



riduzione



gruppo aldeidico

2 trioso-3-fosfato

↓  
 1 fruttosio 1,6 difosfato

-tav. II°-

- Figura (a) -

3- fosfoglicerico (il composto  $C_6$  ha una vita molto breve) che ha un gruppo fosfato in posizione 3.

Poi accade una delle reazioni più importanti della f.o. : l'acido è ridotto ad aldeide.

Questa riduzione è fortemente endoergonica cioè richiede una notevole quantità di energia dall'esterno; l'energia è data dalle molecole di ATP che si trasforma in ADP+P, ma poiché questa è una riduzione vi è una cessione di elettroni e qui interviene il NADPH+H<sup>+</sup> che si ossida, e di conseguenza l'acido si riduce e diventa aldeide.

$(COOH)$   
 $(C=O)$   
 $(H)$   
perde un H  
o in meno

Si formano, quindi, due molecole di un composto "trioso-3-fosfato" (in realtà si forma anche un chetone, ma abbiamo semplificato per non confondere le idee; perciò qui è segnato il gruppo aldeidico perchè si capisca che avviene una riduzione).

Questo passaggio, e la prima fosforolazione del ribulosio dimostrano in che modo vengono utilizzati l'ATP e il NADPH che si erano formati durante la fase luminosa.

Queste due molecole di trioso-3-fosfato si uniscono poi a formare un composto a 6 atomi di C. cioè fruttosio 1,6 di fosfato.

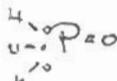
Il fruttosio può essere trasformato in glucosio quest'ultimo può dare origine ad es. all'amido (materiale di riserva), oppure può venire utilizzato per formare cellulosa, emicellulosa, sostanze peptiche ecc. ; inoltre può venire utilizzato direttamente nella respirazione, cioè essere demolito in modo da cedere l'energia che aveva accumulato durante la fotosintesi.

Questo è un processo per cui una sostanza inorganica come l'a.  $CO_2$  è organicata.

Siccome la f.o. è detta anche "ciclo di Calvin", vediamo di capire effettivamente il perchè di questo nome: finora abbiamo visto solo molecole che escono.

Vediamo ora come funziona il ciclo di Calvin.

$H_3PO_4$



Osserviamo la fig. b

Per capire il bilancio del ciclo dobbiamo prendere 6 molecole di ribulosio; se ci sono 6 molecole di ribulosio, saranno necessarie 6 molecole di ATP per la fosforilazione, da cui otteniamo 6 molecole di ribulosio 1,5 difosfato a cui si uniscono 6 molecole di un composto a un solo atomo di C, la  $\text{CO}_2$  e si formano 6 molecole di quel composto a 6 atomi di C. il  $\text{C}_6$ .

Abbiamo detto che questa molecola di  $\text{C}_6$  si spacca in due, formando 2 molecole a 3 atomi di C; poichè le molecole di  $\text{C}_6$ , erano 6, otteniamo 12 molecole a 3 atomi di  $\text{C}$ .

Due di queste si uniscono e danno una molecola a 6 atomi di C. (il fruttosio 1,6 difosfato), e questo possiamo dire che sia il "guadagno del ciclo", cioè quello che esce dal ciclo.

Vediamo ora che cosa succede in tutte le altre molecole di trioso.

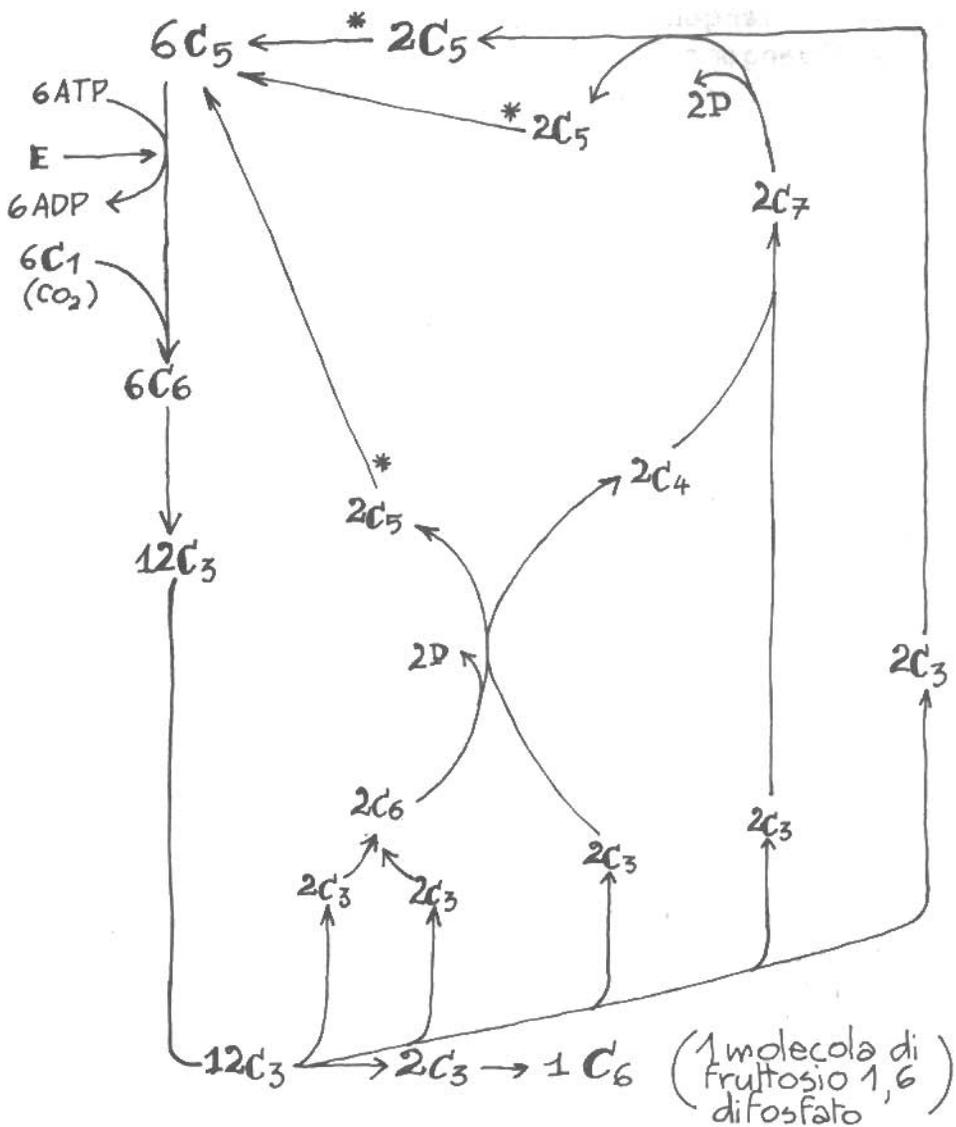
Due possono unirsi insieme, comportandosi come quelle che abbiamo appena descritto; altre due si uniscono a due di queste molecole a 6 atomi di C e originano 2 molecole: 1 di pentoso ( $\text{C}_5$ ) e una di tetoso ( $\text{C}_4$ ) ciascuna.

Le ultime due molecole di trioso si possono unire a quelle 4 molecole di C, dando quattro molecole di pentosi varie.

Quindi, riepilogando, alla fine abbiamo 6 molecole di pentosi che si trasformano in 6 di ribulosio 5 fosfato.

L'importante è avere una idea di come avviene il ciclo, e il fatto che abbiamo il guadagno netto di una molecola a 6 atomi di C partendo da 6 molecole di pentoso e da 6 di  $\text{CO}_2$ .

Tutte le altre molecole continuano a girare nel ciclo.



- tav. III° -

\* isomeri del ribulosio di partenza.

- Figura (b) -

## Riassumendo

Si parte da 6 molecole di ribulosio 5 fosfato (RU-5-P) che vengono fosforilate con sei molecole di atp e divengono ribulosio 1,5 difosfato.

Queste 6 molecole di pentos<sup>o</sup> si legano con 6 di CO<sub>2</sub> e si formano 12 molecole di un composto a 3 atomi di C. a cui è legato un gruppo P, che è l'acido fosfoglicerico (PGA).

l'acido fosfoglicerico deve essere ridotto, ma questo richiede 12 molecole di ATP e 12 di NADPH

Si formano così 12 molecole di un trioso.

Due di queste 12 si uniscono insieme e formano un composto a 6 atomi di C che rappresenta il guadagno netto della fotosintesi.

Questo composto a 6 atomi di C, che inizialmente è il fruttosio, e poi diviene glucosio, può essere utilizzato in vari modi:

- a) essere demolito nella respirazione, e liberare l'energia accumulata durante la sintesi;
- b) può formare dell'amido;
- c) può formare materiale da costruzione: cellulosa, emicellulose, sostanze pectiche della parete cellulare.

Il trioso, di cui abbiamo parlato prima può altresì uscire dal ciclo ed essere impiegato per sintetizzare aminoacidi e acidi organici.

Altre molecole di trioso danno origine a una serie di intermedi vari e in fine a ribulosio 5 fosfato da cui riprende il ciclo.

(A questo punto ritorna il discorso della connessione fra tutti i metabolismi.

Infatti, un intermedio della fase oscura, come il trioso, può essere utilizzato in altri metabolismi, ad es. in quello delle sostanze proteiche, o degli acidi organici, o nella glicolisi, che fa parte della respirazione).

chema riassuntivo della fotosintesi. ( Fig. c )

La fase luminosa è rappresentata dal rettangolo al centro della figura (fotosistema 1 e 2).

Si veda ora cosa entra nella fase luminosa, ossia quali elementi entrano dall'esterno.

Prima di tutto entrano i fotoni, cioè energia luminosa, poi acqua, importante perchè cede gli elettroni alla clorofilla e l'H che infine si vanno ad attaccare al NADP (che entra) e lo riducono a NADPH; entra pure ADP.

Si ha l'uscita dalla fase luminosa di  $O_2$  che deriva dall'acqua e di altre molecole molto importanti: l'ATP, che si forma dall'ADP e il NADPH.

Quindi, nella fase luminosa dal punto di vista energetico, abbiamo la produzione di ATP e di NADP ridotto. (e ricambio di  $O_2$ )

Affrontiamo ora la fase oscura: si può far iniziare dal ribulosio-fosfato, composto a 5 atomi di C con un gruppo fosforico attaccato ad un atomo di C.

L'ATP cede un gruppo fosforico e trasforma il ribulosio-fosfato in difosfato.

Ora si hanno 5 atomi di C con due gruppi fosforici attaccati.

Allora il ribulosio è in grado di attaccare  $CO_2$  e di trasformarsi in due molecole di acido fosfoglicerico, un composto a tre atomi di C.

L'acido viene ridotto ad aldeide fosfoglicerica e la riduzione comporta l'apporto di energia dall'esterno (energia che viene ancora fornita dall'ATP) e di due molecole di NADPH.

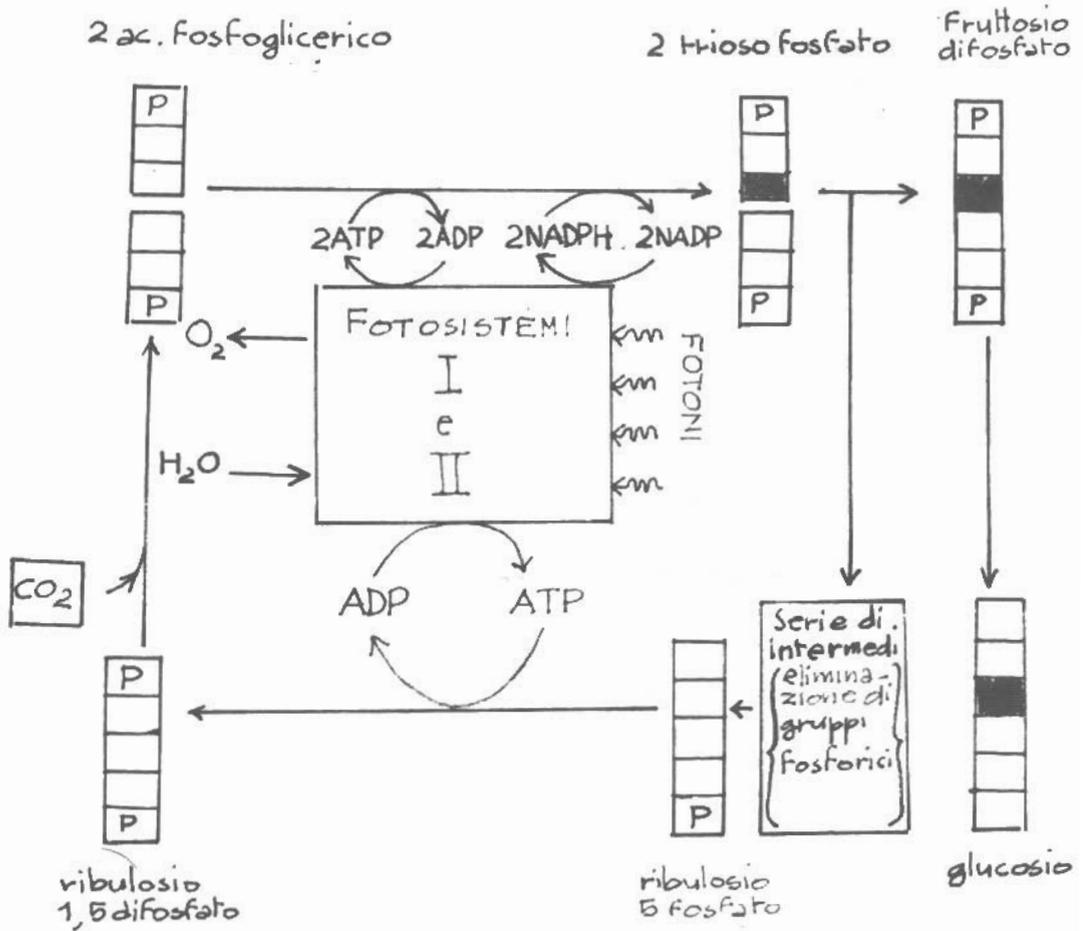
Due molecole di aldeide (triosio-fosfato) si uniscono insieme e danno una molecola di fruttosio difosfato, che poi si trasforma in glucosio.

Gli ATP e i NADPH prodotti nella fase luminosa non devono necessariamente impiegati nella fase oscura.

Come abbiamo già detto possono venire usati in altri metabolismi.

Schema riassuntivo della fotosintesi.

Fig. C



- lav. IV° -

L'ATP può essere ad es. impiegato nelle prime fasi della respirazione.

Altre molecole di trioso invece danno origine ad una serie di intermedi vari e infine a ribuloso-fosfato che riprende il ciclo.

### Fotosintesi in taluni batteri.

Anche alcuni tipi di batteri (batteri purpurei) effettuano la fotosintesi utilizzando come donatore di  $H_2$ , anziché l'acqua, l'idrogeno solforato ( $H_2S$ ).

Lo studio della fotosintesi dei batteri ha avuto questa importanza: ci ha fatto capire chi era il donatore di  $H_2$  e da dove derivava l'ossigeno atmosferico.

Si può così schematizzare la fotosintesi dei batteri:



nelle piante invece:



I due schemi sono uguali tranne che, al posto dell' $O_2$ , nei batteri c'è S.

Quindi lo studio di questi batteri ci ha fatto capire che  $O_2$  deriva dall'acqua e non dalla  $CO_2$ .

Questo è stato confermato anche da recenti studi con composti radioattivi.

Grazie a ricerche abbastanza recenti, si è trovato che nelle piante ci sono altre vie per la fissazione della  $CO_2$ , la quale anzichè fissarsi al ribulosio 1,5 difosfato, può condensarsi e ridursi in maniera varia (gli enzimi di queste reazioni non sono stati ancora completamente determinati) e dare origine ad un acido a due atomi di C, cioè all'acido glicolico.

In genere questa via, per cui la  $CO_2$  si condensa dando origine ad acido glicolico, viene inibita se la  $CO_2$  si presenta ad alta concentrazione.

L'altra via è quella per cui la  $CO_2$  si unisce ad un composto a 3 atomi di C che è il fosfoenolpiruvato.

Unendosi a questo composto, la  $CO_2$  da origine a degli acidi bicarbossilici (cioè con 2 gruppi  $COOH$ ) i quali possono essere diversi.

In questo caso passiamo da un composto a 3 atomi di C, che poi si unisce con la  $CO_2$ , a un certo numero di composti a 4 atomi di C, che sono caratterizzati da due gruppi carbossilici  $COOH$ , e sono: l'acido malico, l'acido ossalacetico, l'acido aspartico.

Riassumendo, possiamo ottenere o un composto a due atomi di C (acido glicolico), oppure degli acidi bicarbossilici a 4 atomi di C.

Queste vie sono probabilmente molto meno attive del ciclo di calvin.

A questo punto occorre puntualizzare una cosa: non si creda che la fissazione di  $CO_2$  sia un fatto caratteristico delle cellule provviste di cloroplasti, ma è abbastanza comune negli organismi viventi, e l'ATP necessario alle cellule non fotosintetiche può essere fornito dai processi respiratori e non necessariamente della fotosintesi.

### Fattori limitanti la fotosintesi;

Possono essere:

a) fattori interni

b) fattori esterni

Fra i primi ad es. il numero degli stomi:

se ci sono pochi stomi c'è un limitato scambio di gas, e conseguentemente, poca  $CO_2$  disponibile per la fissazione.

Altro fattore limitante interno è il contenuto di clorofilla, che può variare da foglia a foglia, con una attività fotosintetica più o meno intensa.

Questi fattori interni possono comunque essere difficilmente modificati.

Molto più interessante è lo studio dei fattori esterni che può avere degli sbocchi pratici.

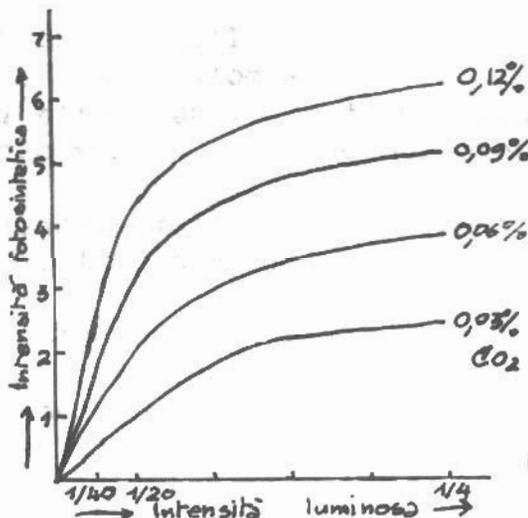
Tra questi ricordiamo innanzi tutto la luce, sia come intensità che come qualità, cioè tipo di radiazione e lunghezza d'onda che arriva alle foglie.

Ricordiamo inoltre, il contenuto di  $CO_2$  dell'atmosfera, la temperatura, e la disponibilità idrica.

Si è visto dunque che anche in questo fenomeno come in moltissimi altri di natura biologica, è valida la legge del minimo, cioè, se di tutti gli elementi in gioco ve ne è uno insufficiente, questo può, da solo, rallentare tutto il processo.

Vediamo un esempio:

*(legge del "fattore limitante")*



(da Cappelletti)

In ordinata abbiamo l'intensità della fotosintesi, in ascissa l'intensità luminosa.

Aumentando questa si ha un brusco innalzamento della curva, poi, man mano che l'intensità della luce cresce, la curva, poi si addolcisce fino a diventare una retta orizzontale.

Questo significa che, pur aumentando la luce, c'è qualche altro fattore limitante che impedisce un ulteriore aumento dell'attività fotosintetica: questo fattore può essere, ad es., la quantità di  $\text{CO}_2$  presente nell'aria.

Quest'ultima si trova di solito nella percentuale dello 0,03%.

Ponendo la pianta in un ambiente controllato, e, raddoppiando la quantità di  $\text{CO}_2$  e aumentando contemporaneamente l'intensità luminosa, si ha effettivamente un aumento dell'attività fotosintetica, e la fase stazionaria viene raggiunta più tardi.

Aumentando ancora la  $\text{CO}_2$  si ha una curva ancora più alta, ma ad un certo punto, ad un ulteriore aumento della  $\text{CO}_2$ , non corrisponde un uguale incremento di attività fotosintetica.

A questo punto è chiaro che è intervenuto un altro fattore limitante, ad es., la quantità di clorofilla presente nelle foglie.

Tutto ciò può aiutare a comprendere il concetto di fattore limitante.

A proposito della luce vi sono alcuni fatti da puntualizzare: studiando l'intensità della fotosintesi si nota che essa è molto elevata a quelle lunghezze d'onda che corrispondono alle lunghezze di onda di assorbimento della luce da parte della clorofilla.

Quindi lo spettro della fotosintesi, che si può esprimere ad es. come quantità di  $\text{CO}_2$  organi-

cata, è perfettamente sovrapponibile a quello dello assorbimento della luce da parte della clorofilla.

Da ciò discende l'enorme importanza della luce nella fotosintesi, perchè somministrando ad es.

raggono attività

di cui l'azione (e da con-  
e colore verde  
ella sciafite)

luce verde, si ha ugualmente un'attività fotosintetica, ma non così intensa come quando si somministra luce rossa o blu, oppure luce bianca che contiene entrambi questi colori.

Per quanto riguarda la quantità di luce si distinguono le piante in eliofile e sciafite.

Le eliofile sono piante che crescono bene in pieno sole; le sciafite, invece, preferiscono e tollerano anche intensità luminose molto più basse.

Ad. es. i cespugli che vivono nel sottobosco, all'ombra dei grandi alberi, sono piante sciafite.

In genere le piante eliofile hanno anche un aspetto esteriore caratteristico: i fusti più raccorciati, le foglie sono più spesse e con meno clorofilla.

La distinzione fra eliofile e sciafite può anche riferirsi ad una sola pianta: ad es. in un albero dalla chioma molto alta, si possono avere le foglie più esterne diverse da quelle più interne.

Le foglie più esterne sono paragonabili alle foglie delle eliofile, in quanto ricevono una maggiore quantità di luce, mentre le foglie più interne si possono paragonare alle foglie delle piante sciafite, in quanto ricevono una minor quantità di luce.

In genere le piante tropicali tollerano intensità luminose anche molto maggiori di quelle tollerate dalle piante dei climi temperati.

Degli altri fattori esterni più fortemente limitanti, questi sono i più importanti: la temperatura; come tutti i processi biologici, anche la fotosintesi ha una temperatura ottimale, una temperatura massima e una minima; la disponibilità idrica; l'acqua infatti è il donatore di elettroni e di ioni  $H_+$ , che vengono utilizzati nella fase luminosa della fotosintesi; inoltre se non c'è acqua la pianta muore prima, per altri motivi che non dipendono dalla fotosintesi.

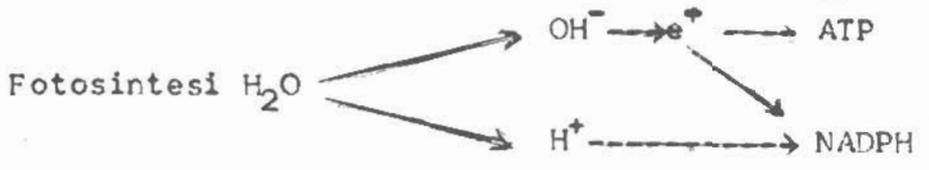
Chemosintesi

E' un processo operato da batteri definiti chemioautotrofi.

Essi assorbono tutta l'energia contenuta nei substrati inorganici e la usano per il loro metabolismo, cioè ossidano il composto inorganico e da questa ossidazione traggono energia.

Nella fotosintesi si aveva questo fenomeno: l'idrolisi dell'acqua che dava origine a ioni idrogeno e ioni OH<sup>-</sup>, da cui si ottenevano degli elettroni e, con l'ossidazione di vari intermedi si otteneva l'ATP, inoltre una parte degli elettroni e degli ioni idrogeno, andavano a ridurre il NADP a NADPH.

Questi due composti (ATP e NADPH) venivano utilizzati per la fissazione e la riduzione della CO<sub>2</sub> da cui si ottenevano poi composti ricchi di energia.



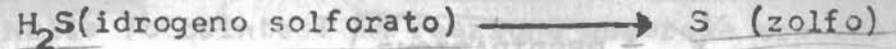
Nella chemiosintesi accade qualcosa di analogo. Invece dell'H<sub>2</sub>O si hanno dei composti organici che possono essere diversi.

Essi cedono elettroni, e talvolta anche degli ioni idrogeno, si ripropone quindi la stessa situazione precedente.

Si dà così origine a dell'ATP, oppure a dei trasportatori ridotti, che possono diversificare dal NADPH.

E' in questo senso che vi è un parallelismo tra fotosintesi e chemiosintesi: in entrambi i casi si ha un composto che viene ossidato e l'energia ottenuta viene immagazzinata in composti ad alta energia.

*e perche e- e H+*

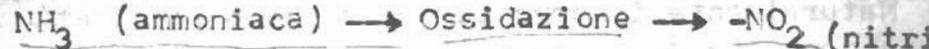


(ad opera di Beggiatoa)

Questa ossidazione e la successiva sono essenziali per le piante, e fanno parte del ciclo dello S.



(ad opera di Beggiatoa)



(ad opera di Nitrosomonas)



(ad opera di Nitrobacter)

(Le due ultime reazioni si trovano nel ciclo dell'azoto).



Dal punto di vista quantitativo, l'energia che organismi traggono da queste reazioni non è molta.

Però questi processi sono molto importanti per quanto riguarda l'ecologia.

Infatti quando gli organismi viventi muoiono, e restano nel terreno, ci sono dei batteri che trasformano le sostanze organiche soprattutto in ammoniaca e idrogeno solforato.

In ambienti limitati come ad es. un lago, la concentrazione di NH<sub>3</sub> e di H<sub>2</sub>S può raggiungere livelli tali da provocare la morte di tutti gli altri esseri viventi.

I batteri chemiosintetici, invece, eliminano l'H<sub>2</sub>S e l'NH<sub>3</sub> ossidandoli, e così li fanno diminuire di concentrazione.

Inoltre li mineralizzano, e li rendono utilizzabili dalle piante (ad es. l'azoto che viene sovente utilizzato dalle piante sotto forma di nitrato).

Questo ha molta importanza anche per i terreni agrari, perchè, se vengono uccisi tutti i batteri il ciclo biologico non avviene.

## X RESPIRAZIONE

E' la funzione che, attraverso una serie di processi metabolici (processi spesso ossidativi) fornisce energia chimica prontamente utilizzabile dalla pianta.

Naturalmente i composti che vengono respirati contengono una certa quantità di energia chimica, ma ciò che conta è che la respirazione rende questa energia chimica immediatamente utilizzabile dalle cellule della pianta?

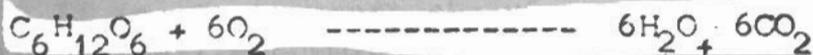
Questo significa che libera l'energia contenuta nel glucosio e la trasferisce ad altri composti, come l'ATP, che sono immediatamente utilizzabili come donatori di energia.

In senso più restrittivo, la definizione che si può applicare alla respirazione aerobia (ma non alle altre), è che la respirazione è quel processo mediante il quale gli organismi viventi, utilizzando l'O<sub>2</sub> dell'aria, riescono a demolire completamente altre molecole organiche complesse ossidandole, e a trasformarle in H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub>.

La differenza dalla prima definizione sta nel fatto che viene utilizzato l'ossigeno atmosferico.

Vi sono però anche tipi di respirazione in cui non interviene l'ossigeno.

La respirazione aerobia può essere riassunta nella stessa formula che schematizza la fotosintesi, ma questa volta scritta al contrario.



Nella respirazione aerobia, infatti, viene ossidato il glucosio, e si hanno 6 molecole di acqua e 6 di anidride carbonica.

Ma la cosa più importante è che si liberano 675 Kcal.

Nella fotosintesi la reazione generale era esattamente contraria: cioè, per ottenere il glucosio si partiva dall'acqua e dalla  $CO_2$  e in questa sintesi venivano spese 675 Kcal.

Nella respirazione vi è la demolizione della molecola di glucosio ottenuta nella fotosintesi, con liberazione dell'energia che era stata utilizzata per sintetizzarla.

Questa reazione, benchè esatta, è un po' troppo semplicistica, perchè, in realtà, la respirazione è data da una serie numerosissima di reazioni, in cui sono sintetizzati: degli intermedi che possono, ad es., anche uscirne e venire usati in altri metabolismi.

( Questo processo di demolizione del  $C_6H_{12}O_6$ , sarebbe un catabolismo, ma diverse tappe possono essere anaboliche per altri sistemi di reazioni.

Cioè questi composti possono essere utilizzati per tante altre reazioni: ad es. nell'anabolismo dei grassi).

Fra i substrati che possono essere utilizzati per la respirazione, il principale è il glucosio, però possono essere usati anche acidi grassi e protidi.

Il glucosio viene sintetizzato nella fotosintesi, (polimerizzato) ad amido primario nei cloroplasti, demolito, trasferito negli organi di riserva, e risintetizzato come amido secondario.

A un certo punto l'amido secondario è demolito a glucosio.

Questo processo avviene principalmente ad opera di due diversi enzimi:

- 1) la fosforilasi;
- 2) la amilasi e la maltasi.

La fosforilasi stacca una molecola di glucosio per volta.

Le amilasi spaccano la molecola di amido dando origine al maltosio, che viene trasformato in glucosio dalla maltasi.

La differenza fra questi due gruppi di enzimi che nel secondo caso, con le amilasi e la maltasi, otteniamo del glucosio non fosforilato; invece la fosforilasi non solo stacca una molecola di glucosio, ma gli attacca anche un gruppo fosforico.

Questa differenza è molto importante nella respirazione, perchè in un caso il glucosio dovrà essere fosforilato con due ATP, mentre nell'altro caso basterà un solo ATP.

## Respirazione aerobia

E' caratterizzata dall'intervento dell'O<sub>2</sub> e in essa si distinguono due parti:

- la glicolisi
- il ciclo di Krebs

I substrati respiratori, come già detto, possono essere diversi, ma il più comune è il glucosio che deriva dall'amido, o direttamente dalla fotosintesi.

Il glucosio si ottiene dall'amido per mezzo di degradazioni enzimatiche, operate dall'amilasi e dalla maltasi, oppure dalla fosforilasi.

Come abbiamo già detto, il risultato di queste due demolizioni è effettivamente diverso: se il glucosio deriva dall'amido per mezzo della fosforilasi esso è già provvisto di un gruppo fosforico; se il glucosio deriva dall'amido per azione delle amilasi e delle maltasi, si ottiene del glucosio non fosforilato.

L'importanza del diverso risultato di queste due vie di demolizione dell'amido è evidente dall'esame della glicolisi: il glucosio, che deve venire ossidato nel lungo processo della respirazione per poter reagire, deve venire previamente fosforilato.

Deve cioè venir spesa 1 mole di ATP per ottenere una mole di glucosio fosforilato in posizione 6. (1)

Il glucosio derivato dalla demolizione dell'amido per mezzo della fosforilasi, invece, porta già legato un gruppo fosforico, non si deve quindi spendere ATP per fosforilarlo.

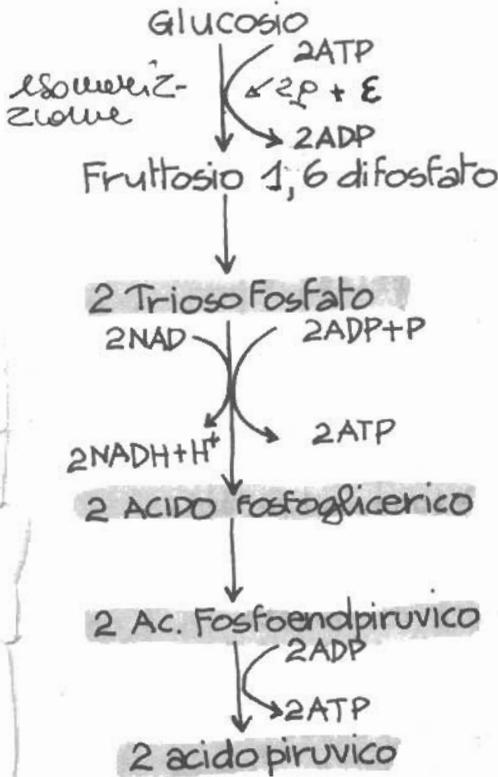
(1) Mole o grammomolecola = la quantità in peso di una qualunque sostanza = al suo peso molecolare espresso in grammi.

Schema semplificato della glicolisi.

Principali tappe

Bilancio energetico

Numero di atomi di carbonio



- 2ATP

+ 2ATP

+ 2 NADH + H<sup>+</sup>

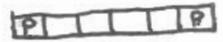
{ si è formato, per ragioni chimiche, un legame molto energetico }

+ 2ATP

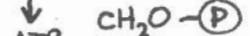
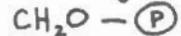
Totale

+ 2ATP

+ 2 NADH + H<sup>+</sup>



aldeide 3 fosfoglicerico



acido 3 fosfoglicerico



acido piruvico



- es. V° -

Nella prima fase della glicolisi il glucosio, se non lo già, viene fosforilato; si ha poi un processo detto di isomerizzazione, cioè il glucosio diventa fruttosio, un altro esoso; il fruttosio 6 fosfato, che viene nuovamente fosforilato con ATP.

In totale sono state spese 2 moli di ATP per mole di fruttosio.

Il fruttosio 1,6 difosfato, così ottenuto, viene scisso in due moli di trioso fosfato, una delle quali è quell'aldeide trefosfoglicerica già trovata nella fotosintesi.

Alcuni di questi passaggi sono inversi a quelli della fase oscura della fotosintesi.

A questo punto avvengono alcune reazioni fra le più importanti della glicolisi: l'aldeide fosfoglicerica viene ossidata e da origine all'acido 3 fosfoglicerico.

Una di queste reazioni è esoergonica, cioè avviene con fuoriuscita di energia, che viene catturata dall'ADP per formare una mole di ATP; vi è anche l'emissione di due H e di 2 elettroni che vanno a legarsi a un NAD il quale così si riduce.

Questa serie di reazioni sono esattamente contrarie a quelle viste nella fase oscura della fotosintesi, dove l'acido fosfoglicerico veniva ridotto ad aldeide fosfoglicerica, con utilizzazione di ATP e di  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  (ridotto).

Nella respirazione viene così liberata quell'energia che era stata accumulata nella fase oscura della fotosintesi.

Nello schema queste reazioni sono riassunte in un unico passaggio.

Successivamente le 2 moli di acido 3 fosfoglicerico, vengono trasformate in 2 moli di acido fosfoenolpiruvico, dove si forma un legame altamente energetico la cui energia, successivamente

si libera quando questo acido viene trasformato in acido piruvico e viene catturata dall'ADP con formazione di 2 moli di ATP.

### X Riassumendo;

Nella glicolisi il glucosio viene ossidato in diverse tappe e si ottiene dell'acido piruvico.

In queste serie di reazioni, dal punto di vista energetico, inizialmente vengono consumate due moli di ATP, per fosforilare 1 mole di glucosio: si formano poi due moli di ATP e 2 moli di NADH + H (ridotti) e, infine, nell'ultimo passaggio, altre due moli di ATP.

In definitiva, facendo la somma algebrica otteniamo 2 moli di ATP e 2 di NADH+H<sup>+</sup> (ridotto).

L'acido piruvico può andare incontro a diversi destini, se viene utilizzato nella respirazione aerobia, va incontro alla demolizione in una serie di reazioni che fan parte del ciclo di Krebs, altrimenti può essere trasformato per mezzo di alcune fermentazioni, cioè va incontro a respirazione anaerobia.

### Ciclo di Krebs

(fig. d)

Sinonimi del ciclo di Krebs sono anche, ciclo degli acidi tricarbossilici, oppure ciclo dell'acido citrico.

Krebs scoprì che l'acido piruvico inizialmente va incontro a una reazione molto complessa in cui si ha il distacco di 1 molecola di CO<sub>2</sub>, cioè una decarbossilazione e contemporaneamente va incontro anche ad una ossidazione (perdendo idrogeno che va a ridurre il NAD).

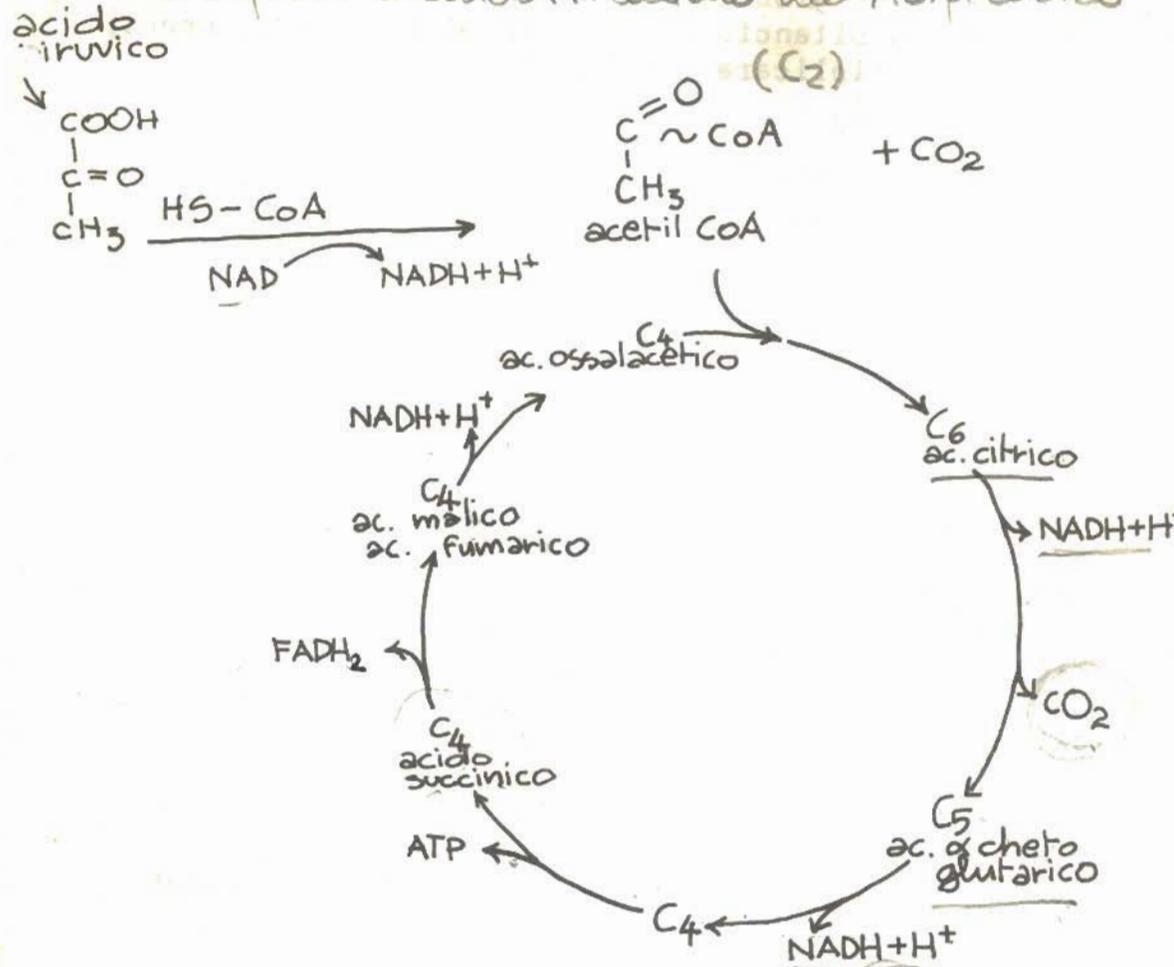
Alla fine di queste decarbossilazione ossidativa, dall'acido piruvico, che ha 3 atomi di C. si ottiene un composto con due atomi di C, il radicale acetico, che non si trova libero, ma legato ad un composto di nome coenzimaA (CoA), prendendo

Ciclo dell'Ac. Citrico o Ciclo degli Acidi Tricarbossilici

Schema semplificato del ciclo di Krebs

(fig. d)

completa decarbossilazione dell'Ac. piruvico



L'acido piruvico all'inizio va incontro ad una decarbossilazione (perde una molecola di  $\text{CO}_2$ ).

Inoltre l'H del gruppo carbossile ( $-\text{COOH}$ ), dopo una serie complessa di reazioni, si lega al  $\text{NAD}$  che si riduce e diventa  $\text{NADH} + \text{H}^+$ .

Quindi per ogni mole di acido piruvico, si libera una mole di  $\text{CO}_2$  e si riduce una mole di  $\text{NAD}$ .

Dal ciclo vero e proprio escono: due moli di  $\text{CO}_2$ , tre moli di  $\text{NADH}+\text{H}^+$ , una mole di  $\text{ATP}$  e una mole di  $\text{FADH}_2$ .

3  $\text{CO}_2$   
4  $\text{NADH}_2$   
1  $\text{FADH}_2$   
1  $\text{ATP}$

( segue fig. d )

Se si considera che la mole di glucosio iniziale produce nella glicolisi 2 moli di acido piruvico, per fare un bilancio complessivo del ciclo di Krebs, bisogna moltiplicare x 2 tutti i prodotti:

(6 moli di  $\text{CO}_2$

8 " "  $\text{NADH} + \text{H}^+$   
2 " "  $\text{FADH}_2$   
2 " " ATP )

---

nel complesso il nome di acetil coenzima A

La sintesi di questo acetil CoA è una tappa molto importante; esso è anche l'intermedio di altri metabolismi.

Questo composto è sufficientemente attivato, cioè ha una quantità di energia sufficiente perchè possa considerarsi con una molecola di acido ossalacetico, (schematizzato come un composto con 4 atomi di C).

I 2 atomi di C dell'acetile si staccano dal CoA e si sommano a questo acido con 4 atomi di C; si forma così l'acido citrico, un composto a 6 atomi di C, il quale può essere considerato il primo del ciclo di Krebs.

Questo acido passa, con varie reazioni, ad acido alfa-chetoglutarico (5 atomi di C); con una perdita di una molecola di  $\text{CO}_2$ ; contemporaneamente avviene però anche una ossidazione e quindi il NAD si riduce.

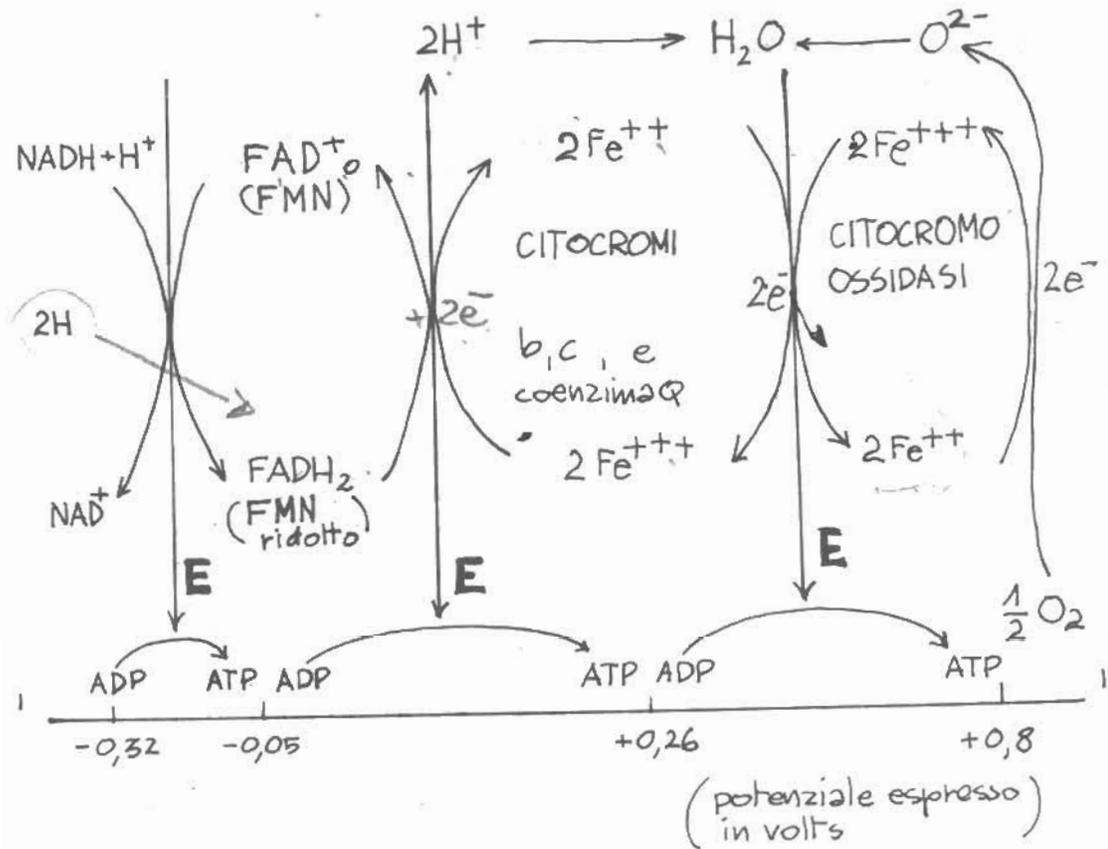
L'acido chetoglutarico si trasforma successivamente in un composto a 4 atomi di C e in questo passaggio da 5 a 4 atomi di C, si ha di nuovo la perdita di una molecola di  $\text{CO}_2$  e di nuovo una ossidazione per cui il NAD si riduce ( $\text{NADH} + \text{H}^+$ ) analogamente a quanto visto prima.

Poi l'acido a 4 atomi di C., in diverse reazioni intermedie, cede l'energia necessaria per formare un ATP e viene poi ulteriormente ossidato per cui si liberano anche ioni H ed elettroni che vengono catturati dal FAD (anchesso trasportatore di H); in successive reazioni ossidative si liberano H in successive ed elettroni che vengono catturati questa volta dal NAD e alla fine l'acido a 4 atomi di C, dopo varie reazioni, diventa di nuovo acido ossalacetico.

(Fig. e )

Catena respiratoria dei citocromi schematizzata.

*fosforilazione ossidativa*



Complessivamente (partendo dall'acido piruvico, fino alla fine del ciclo) per ogni mole di acido piruvico si sono liberate 3 moli di  $\text{CO}_2$  (in pratica viene eliminato il carbonio della molecola di acido piruvico), 4 moli di  $\text{NADH} + \text{H}^+$ , 1 mole di  $\text{FADH}_2$  e 1 mole di ATP.

Quindi in sostanza abbiamo dell'ATP, dei trasportatori di H ridotti e della  $\text{CO}_2$ .

### \* Riassumendo il ciclo di Krebs.

L'acido piruvico prodotto dalla glicolisi è formato da 3 atomi di C + O e H: nel ciclo questa molecola viene distrutta, infatti alla fine del ciclo il C e l'O si liberano come  $\text{CO}_2$ , mentre l'H si è accumulato nei trasportatori di H.

Questa demolizione è importante, perchè si libera buona parte dell'energia posseduta dalla molecola di glucosio che non era stata liberata dalla glicolisi, cioè l'energia posseduta dal glucosio, in parte viene liberata dalla glicolisi e in parte nel ciclo di Krebs.

In fin dei conti la respirazione restituisce la energia libera che si era accumulata nel glucosio durante la fotosintesi.

Il  $\text{NADH}$  e il  $\text{FADH}_2$  del ciclo di Krebs hanno una grandissima importanza perchè successivamente entrano in una catena, quella dei citocromi, dove vengono ossidati e, dalla loro ossidazione, si liberano diverse molecole di ATP.

Questi citocromi sono delle molecole che hanno all'interno un atomo di ferro, che può essere ridotto o ossidato, cioè può perdere o acquistare elettroni.

Dalla glicolisi e dal ciclo di Krebs si erano ottenuti dei  $\text{NADH} + \text{H}^+$ , che vengono ossidati da una molecola di  $\text{FAD}$ , che prende  $\text{H}^+$  ed elettroni dal  $\text{NAD}$  e si riduce ( $\text{FADH}_2$ ).

In questa reazione vi è un salto di potenzia-

le di ossido-riduzione, per cui l'energia che si libera è sufficiente a formare una molecola di ATP (da ADP+P inorganico).

Il  $FADH_2$  viene poi riossidato, per cui perde due elettroni che vengono presi dai primi (citocromi b- della serie di citocromi e coenzimi)

2 ioni ferro trivalenti di questi citocromi sono in grado di acquistare questi due elettroni e diventare ferro bivalente (quindi si riducono).

In queste reazioni si liberano anche due ioni idrogeno che verranno poi presi dall'ossigeno.

Successivamente questi citocromi b vengono ossidati da altri intermedi della catena (coenzima O e altri citocromi in una serie di reazioni ossido-riduttive).

In una di queste reazioni si ha un salto di potenziale sufficiente per formare un ATP.

L'ultimo dei citocromi che si è ridotti viene a sua volta riossidato dalla citocromo ossidasi?

Anche in questa ossido-riduzione si ha emissione di energia sufficiente per formare un ATP.

Quindi, sostanzialmente, per tre volte, si hanno delle ossido-riduzioni con produzione di tre molecole di ATP.

Poichè questa ossidazione sono accoppiate alla produzione di ATP, questo processo si chiama "fosforilazione ossidativa".

Il  $FADH_2$ , invece, quando viene ossidato, libera l'energia necessaria per formare solo 2 ATP. *lll*

Vediamo ora a cosa serve l'O in tutto questo processo.

Esso è l'ultimo accettore di quegli elettroni derivanti in fin dei conti dal glucosio.

Nell'ultima ossido-riduzione l'O atmosferico ( $O_2$ ), acquista a questi due elettroni dal citocromo ossidasi, per cui diventa ionizzato e si combina con i due H liberati dal FAD e formano una molecola di acqua.

Quindi è in quest'ultima reazione che si forma quell'acqua presente nel 2° termine della formula generale della respirazione:



Quindi la  $CO_2$  deriva dal ciclo di Krebs, mentre l' $H_2O$  deriva dalla catena respiratoria dei citocromi che è praticamente l'ultima tappa della respirazione (anche se molecole d'acqua vengono consumate e prodotte durante il ciclo).

Quindi l' $O$ , che è uno degli ossidanti più forti, è anche quello che riesce ad ossidare l'ultimo termine di questa catena e quindi ad accettare i due elettroni che si liberano dalla catena stessa. (vedi fig. e).



### Rilancio energetico della respirazione aerobia

complessivamente; partendo da una mole di glucosio:

a) Dalla glicolisi si ottengono:

2 ATP (o 3<sup>a</sup> seconda che il glucosio fosse o meno fosforilato) 2  
2 ATP

2  $NADH+H^+$  che con la catena dei citocromi diventano:

6 ATP

b) Dal ciclo di Krebs:

si moltiplica x2 poichè vengono ossidate le 2 moli di acido piruvico derivate da 1 mole di glucosio)

8  $NADH+H^+$  che con la catena dei citocromi diventano:

24 ATP

2  $FADH_2$  " " " " " " "

4 ATP

2 ATP

2 ATP

tot.

38 ATP

In definitiva, quando una pianta ossida 1 mole

di glucosio, ottiene 38 moli di ATP.

Questo rendimento è piuttosto elevato: l'energia che si accumula nell'ATP, corrisponde al 40% dell'energia che si libererebbe se il glucosio fosse bruciato.

Esiste all'interno degli organismi viventi un meccanismo: l'autocontrollo di determinate reazioni.

Ad es. se una pianta consuma molto ATP, da questo si riforma ADP; l'aver poi a disposizione molto ADP, rende anche possibile l'ossidazione di molti  $\text{NADH} + \text{H}^+$  (*catena Citocromi!*)

Il consumo di ATP regola a ritroso la respirazione.

Ad. es. quando noi corriamo, consumiamo molto ATP che viene trasformato in ADP, ma respirando più attivamente, consumiamo più ossigeno che serve per l'ossidazione di molti NAD ridotti; perciò vengono prodotti molti ATP. La carenza di ATP stimola la respirazione.

C'è quindi un controllo della respirazione derivante dal consumo dei prodotti finali della respirazione stessa.

Finora la respirazione aerobia è stata considerata come metabolismo complesso e se stante, senza connessioni con altri metabolismi, ma non è così.

Infatti alcuni intermedi di questa serie di reazioni possono uscire dal ciclo.

Per es. l'acido alfa-chetoglutarico può venire usato in un altro metabolismo: la organizzazione dell'azoto.

Nelle piante viene assorbito dell'azoto per es. sotto forma di  $\text{NO}_3^-$ , l'acido alfa-chetoglutarico è il primo composto presente nella pianta in grado di accettare l'N (assimilazione) e di trasformarsi in aminoacido: è un passaggio molto importante per quanto riguarda il metabolismo delle proteine.

Altri acidi, citrico, malico, cuccinico, sono

Questo è il punto di ingresso nel ciclo di Krebs di

importanti nelle piante.

Ci sono frutta, quali limoni, mele, ecc. (nei limoni l'acido citrico, nelle mele l'acido malico) con elevata concentrazione di tali acidi, i quali, contenuti nel succo vacuolare, possono anche derivare, appunto, dal ciclo di Krebs.

Nella figura f sono riportate alcune connessioni tra i vari metabolismi.

Nella respirazione dei glucidi, dal glucosio si ottiene acido piruvico, e da questo, acetilCoA che entra nel ciclo di Krebs; questa via connessa con le altre: ad es. le proteine sono fatte di aminoacidi, uno di questi può perdere il gruppo amminico e dare origine all'acido piruvico.

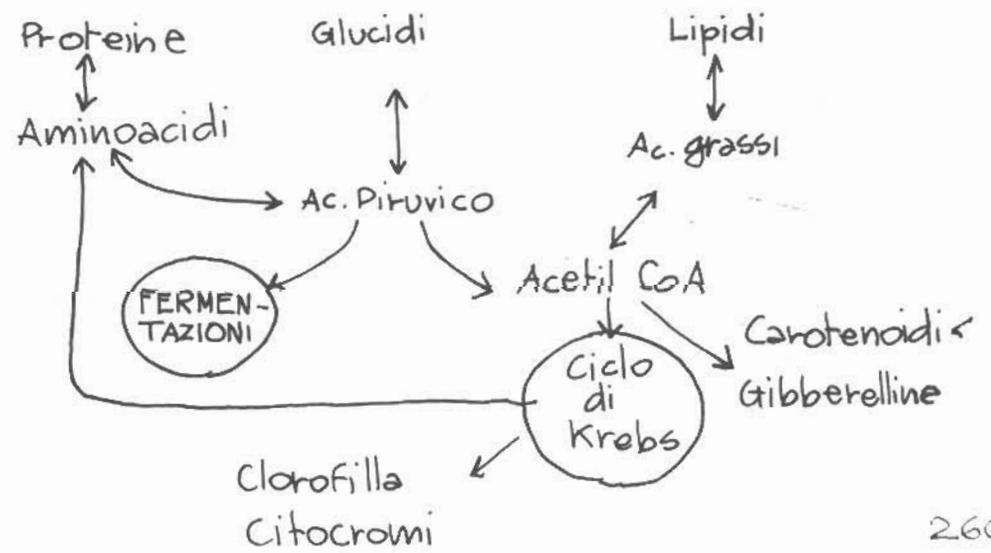
Nel ciclo di Krebs può entrare dell'acido piruvico che deriva dalla demolizione delle proteine.

I lipidi possono liberare acetil CoA e come tali entrare nel ciclo di Krebs.

In esso dunque, sono convogliati i prodotti di demolizione dei protidi, dei glucidi, dei lipidi.

L'acetil Coa può servire ad es., anche per la sintesi dei carotenoidi e delle gibberelline.

Dal ciclo di Krebs possono uscire dei composti che danno origine alla clorofilla e ai citocromi, oppure composti che danno origine agli aminoacidi, ecc. figura f



## Localizzazione a livello sub-cellulare della respirazione.

Nella cellula la glicolisi e il ciclo di Krebs sono localizzati in due compartimenti diversi: la glicolisi del citoplasma, e il ciclo di Krebs e la catena dei citocromi nei mitocondri.

Questa diversa localizzazione è stata scoperta esaminando gli enzimi di queste due tappe della respirazione: quelli della glicolisi sono stati trovati nel citoplasma, gli altri nei mitocondri.

In particolare gli enzimi del ciclo di Krebs si trovano, in ordinate sequenze, nella membrana interna dei mitocondri, quella che si introflette a formare le creste (un elevato numero di creste è indice di una forte respirazione).

I mitocondri sono le centrali energetiche delle cellule: circa il 75% dell'energia totale deriva dal ciclo di Krebs a livello dei mitocondri.

## Quoziente respiratorio

È il rapporto tra la  $\text{CO}_2$  emessa e  $1 \text{ O}_2$  utilizzato:  $\text{CO}_2 / \text{O}_2$ .

Il q.r. ha valori diversi a seconda del substrato che viene respirato: nel caso del glucosio il q.r. = 1; nel caso dei lipidi il q.r. è minore di 1.

Il valore del q.r. dipende dal grado di ossidazione delle molecole respiratorie: i lipidi in genere sono piuttosto ridotti, ed è necessario più ossigeno per fare avvenire questa reazione. (Bisogna ossidare oli)

I protidi hanno un q.r. intermedio fra lipidi e glucidi.

Possono venire respirati anche gli acidi organici, che sono molto ossidati, e il q. r. è molto maggiore di 1.

Il q.r. serve ad indicare la resa energetica del metabolita di cui si parla: la resa energetica degli acidi grassi è molto bassa, si ha poca ener-

già, quando vengono respirati, essendo il q.r. minore di 1.

Il valore del q.r., però è spesso solo orientativo: può darsi che un certo tessuto utilizzi contemporaneamente glucidi, protidi e lipidi; facendo una somma algebrica otteniamo un risultato non corrispondente alla realtà.

Per calcolare il q.r. dobbiamo sapere esattamente il metabolita usato e, in più, occorre una sufficiente disponibilità di  $O_2$ , altrimenti possono anche intervenire processi di anaerobiosi che complicano le cose.

### Fermentazione

Organismi diversi, batteri, funghi, ma anche organismi superiori, piante o animali in casi di poca disponibilità di  $O_2$  possono fare le fermentazioni, cioè utilizzare l'acido piruvico derivante dalla glicolisi e dare origine a composti come l'acido lattico, e l'alcool etilico.

Alcuni organismi danno origine all'acido butirrico; gli animali possono produrre l'acido lattico, le piante sia l'acido lattico (es. patate), che l'alcool etilico (es. carote, e molte altre piante).

Non si deve però pensare che le piante superiori facciano normalmente la fermentazione alcolica; in genere possono farla per un breve periodo di tempo: nel caso che ad es. delle radici si trovino in un ambiente asfittico (es. allagamento), per un breve periodo di tempo riescono ad eliminare l'acido piruvico trasformandolo in alcool etilico; ma in seguito questo metabolismo non è più sufficiente, e la pianta, ad un certo punto, muore.

Per la pianta è necessario l'ossigeno, e inoltre l'alcool etilico in certe dosi è tossico.

Le principali fermentazioni sono:

(Per esempio l'acido lattico)  
la fermentazione lattica: l'acido piruvico viene

ridotto ad acido lattico.

Avviene in un ambiente di anaerobiosi non stretta, cioè, con una tensione di  $O_2$  abbastanza bassa. Gli organismi che agiscono nella fermentazione lattica sono soprattutto batteri (Lacto bacillus, streptococcus lactis).

2) fermentazione alcolica: viene prodotto alcool etilico e viene fatta ad opera di organismi che trasformano l'acido piruvico in aldeide acetica per decarbossilazione, e che poi la riducono ad alcool etilico.



Questi organismi che compiono la fermentazione alcolica sono fra i più importanti dal punto di vista agronomico: fra essi il Saccharomyces cerevisiae (un fungo lievito) opera la fermentazione alcolica del vino della birra ecc.

Ci sono diverse specie di Saccharomyces che fermentano substrati diversi.

Oltre ai lieviti ci sono altri funghi che possono ugualmente fare questa fermentazione, e parimenti le radici di piante superiori in condizioni asfissia come già detto.

3) fermentazione butirrica: dà origine all'acido butirrico partendo dall'acido piruvico, e avviene in condizioni strettamente anaerobie.

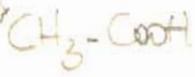
Il Clostridium pasteurianum utilizza parte dell'energia ricavata da questa fermentazione per fissare l'N atmosferico.

Vi sono poi batteri che riescono a demolire la cellulosa nel ruminale dei bovini.

Inoltre il Bacillus felsineus demolisce le sostanze pectiche della lamella mediana e rende utilizzabili le fibre ad es. della canapa e del liné come fibre tessili.

4) Un'altra fermentazione porta dall'alcool etilico all'acido acetico; avviene in ambiente aerobico (in presenza di  $O_2$ ).

(ossidazione (più che  $e^-$  e  $O_2$ ))



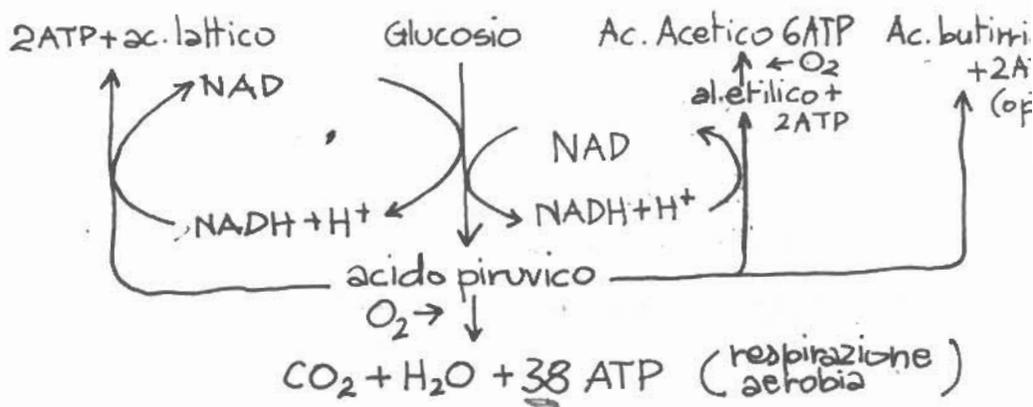
3

Quindi non tutte le fermentazioni sono anaerobiche; esiste anche la fermentazione acetica che è aerobia.

Se si lascia una bottiglia di vino aperta, si ritrova dell'aceto, perchè ci sono dei batteri (quali ad es. il *Bacterium aceti*) che utilizzano l'alcool etilico e lo ossidano ad acido acetico: dall'ossidazione dell'alcool etilico traggono una notevole quantità di energia (si ottengono 2 NAD ridotti che forniscono 6 ATP).

Il *Mycoderma aceti*, invece, è in grado di demolire ulteriormente l'acido acetico ad  $H_2O$  e  $CO_2$ , sfruttandone l'energia residua.

Schema delle fermentazioni



Qual'è il significato energetico delle fermentazioni, in particolare di quella lattica e alcoolica, e quale ulteriore vantaggio ottengono gli organismi che fermentano dalla ulteriore utilizzazione dell'acido piruvico?

Dal punto di vista energetico non vi è alcun guadagno.

Trasformando l'acido piruvico non ne traggono energia, ma lo fanno perchè hanno necessità di riossidare i NAD che si sono ridotti nella glicolisi: dalla glicolisi gli organismi ottengono 2 ATP, ma anche 2  $NADH+H^+$ .

4

Questi non vengono riossidati dalla catena respiratoria, che non è attiva, ma sono riossidati nella riduzione dell'acido piruvico, e sono perciò disponibili per un'altra glicolisi.

Questi passaggi ad es. da acido piruvico ad alcool etilico, da acido piruvico ad acido lattico servono perciò per riossidare i NAD, mentre l'acido piruvico si riduce.

Dal punto di vista energetico, la fermentazione etilica, partendo dal glucosio, ha una resa di soli 2 ATP (quelli che venivano dalla glicolisi), e lo stesso vale per la fermentazione lattica.

Questo ha un risvolto estremamente utile per l'uomo; perchè, per ottenere energia sufficiente per la loro vita, questi organismi devono fermentare una quantità notevolissima di substrati, e perciò producono ad esempio molto alcool, o molto acido lattico ecc.

I lieviti, o altri funghi che operano, ad es. la fermentazione alcolica, sono già presenti sulle bucce degli acini: sono microorganismi che hanno gli enzimi necessari per fermentare il glucosio dell'uva.

Questi organismi siano essi batteri o funghi, sono in genere molto diffusi, e se trovano il substrato utile e le condizioni ambientali adatte, compiono i processi di fermentazione molto rapidamente.

riassumendo: la respirazione aerobia, dal punto di vista energetico, produce molta energia, 38 ATP.

Le fermentazioni, in particolare quella etilica e quella lattica ne producono molto meno.

La fermentazione acetica produce molta più energia delle due precedenti, ma parte dall'alcool etilico, che presuppone una fermentazione etilica.

Un tipo particolare di respirazione anaerobia è operato da alcuni microorganismi, ed è molto importante dal punto di vista agrario, in quanto avviene in quei terreni che, per qualche motivo, sono poveri di C.

Se manca Ossigeno, manca l'ultimo accettore di elettroni della catena dei citocromi, cioè l'ultimo ossidante di tutta la serie di processi della respirazione aerobia.

Per ovviare a questo inconveniente, questi microorganismi riducono i nitrati e i nitriti (e anche i solfati sono ridotti ad  $H_2S$ ) presenti nel terreno e usano l'ossigeno così liberato come accettore di elettroni.

In questo modo, però impoveriscono il terreno di nitrati e di nitriti necessari alle piante in quanto talvolta li riducono ad  $N_2$  (azoto atmosferico), che si libera.

In un altro tipo di respirazione operato dal citoplasma delle piante, il glucosio 6fosfato, può venire ossidato direttamente attraverso la "via dei pentoso-fosfati".

In questo processo avviene qualcosa che in un certo senso, è come l'inverso del ciclo di Calvin.

Il glucosio 6 fosfato è ossidato in varie tappe ad opera del NADP, che si riduce assumendo gli elettroni e gli  $H^+$  del glucosio.

Al termine del ciclo otteniamo un certo numero di pentosi e la liberazione di  $CO_2$  nell'atmosfera.

Inoltre, si può riformare il glucosio 6fosfato. Non si ottiene ATP.

Dal punto di vista energetico, il  $NADPH+H^+$  non entra nella catena dei citocromi per essere ossidato.

Si suppone che gli ioni idrogeno e gli elettroni passino dal NADP al NAD per seguire poi la via dei citocromi.

Sembra che l'utilità di tutto questo processo consista nella sintesi dei pentosi che possono far parte degli acidi nucleici e di trasporta-

tori ridotti.

Questa via sarebbe alternativa alla glicolisi e al ciclo di Krebs dipendentemente dalla disponibilità di NAD o NADP.

### Visione d'insieme dei processi di fotosintesi e respirazione

Nella fase luminosa della fotosintesi entrano NADP, ADP+P, H<sub>2</sub>O ed energia luminosa, e si liberano ATP, NADPH+H<sup>+</sup> (NADP ridotto) e O<sub>2</sub>.

I trasportatori di energia possono passare ad altre reazioni ma in genere vanno alla fase oscura della fotosintesi, in cui viene fissata la CO<sub>2</sub>, e vengono sintetizzati glucidi utilizzabili come materiale da costruzione (cellulosa, emicellulose e sostanze pectiche), sostanze di riserva (principalmente amido) e composti organici ricchi di energia che possono venir respirati subito (princip. esosi).

In sostanza quello che è accaduto fino a questo punto è stata la trasformazione dell'energia luminosa immagazzinata a lungo termine nell'ATP, ma nei glucidi in genere).

I glucidi sintetizzati durante la fase oscura, vengono "respirati" nella glicolisi.

Dalla glicolisi escono ATP, NADH+H<sup>+</sup> (NAD ridotti), e acido piruvico.

L'ATP viene usato per altre sintesi, il NADH+H<sup>+</sup> in condizioni aerobiche può entrare nella catena dei citocromi; l'acido piruvico, invece, va incontro a due destini diversi:

- 1) entra nel ciclo di Krebs, e viene demolito a CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O con produzione di NAD ridotti e FADH che vengono riossidati nella catena dei citocromi con produzione di ATP;
- 2) viene usato nei processi di fermentazione, dai quali escono vari composti organici ridotti (alcol etilico, acido lattico e butirrico).

Riesaminando questi diversi metabolismi si può evidenziare il percorso degli elettroni.

Essi derivano dall'acqua idrolizzata, entrano nella fase luminosa (clorofilla "a", trasportatori di elettroni) e finiscono al NADP.

Da lì passano alla fase oscura e vengono immagazzinati nei composti ricchi di energia, che vengono poi ossidati nella glicolisi.

Da qui una parte degli elettroni passa al NAD, che si riduce.

Altri invece entrano, per mezzo dell'acido piruvico, nel ciclo di Krebs, da cui passano tramite NAD ridotti e  $FADH_2$ , alla catena dei citrocromi e vengono infine accettati dall'ossigeno.

Nel caso delle fermentazioni, invece, sono i composti organici come l'alcool etilico, l'acido lattico, l'acido butirrico che fungono da accettori terminali di elettroni.

### \* Punto di compensazione

*(vedi pp. 46)  
rimb. luce  
di respirazione)*

Esso è l'intensità luminosa in corrispondenza della quale la pianta durante la fotosintesi consuma una quantità di  $CO_2$  uguale a quella che produce con la respirazione.

Osserviamo il comportamento di una pianta al buio.

Se noi misuriamo la quantità di  $CO_2$  sottratta all'ambiente, non notiamo nessun consumo, ma se diamo alla pianta della  $CO_2$  radioattiva, vediamo che essa viene fissata, e quindi che la fotosintesi, fase oscura, procede anche al buio.

Se diamo della luce il consumo di  $CO_2$  aumenta.

Questo significa che le piante fotosintetizzano anche al buio, ma la quantità di  $CO_2$  fissata è equivalente a quella prodotta nella respirazione, e quindi il bilancio in parità non evidenzia consumi o liberazione né di  $CO_2$  né, del resto, di  $O_2$ .

L'intensità luminosa a cui corrisponde il pun-

to di compensazione è moltò bassa (dipende dalla specie, ma circa oscilla da 1/40 a 1/200 dell'intensità della luce solare nel periodo estivo): quando la luce aumenta, aumenta anche il consumo di  $CO_2$ , e la produzione di ossigeno raggiunge livelli molto alti.

### X Ciclo del Carbonio X

La  $CO_2$  è presente in grande quantità nell'atmosfera benchè in percentuale sia solo lo 0,03% ca. dei gas presenti.

La  $CO_2$  dell'aria deve essere fissata per produrre sostanze energetiche e di riserva, ma deve anche essere liberata di continuo, se si vuole che il ciclo vitale non abbia fine.

L'anidride carbonica viene fissata soprattutto con la fotosintesi o la chemiosintesi, e si trasforma in carbonio organico (C), che è il maggior costituente della materia vivente, inizialmente delle piante autotrofe e dei batteri fotosintetici, e dei batteri chemiosintetici.

La quantità di  $CO_2$  sottratta all'atmosfera dalla fotosintesi e dalla chemiosintesi è pari circa a 60 miliardi di tonnellate l'anno.

Questi organismi autotrofi liberano  $CO_2$  nell'aria attraverso la respirazione aerobia; inoltre le piante sono mangiate da organismi eterotrofi che assumono il (C) da esse fissato.

Gli organismi eterotrofi e gli organismi restituiscono la  $CO_2$  all'aria mediante la respirazione aerobia.

Le piante autotrofe e gli organismi eterotrofi vengono degradati da batteri o funghi della decomposizione.

Le molecole organiche (come ad es. la cellulosa) possono venir fermentate per mezzo di altri organismi (es. Clostridium e Azotobacter), e essere trasformate di nuovo in  $CO_2$ , oppure essere utilizzate per la respirazione.

Il carbonio però non segue solo queste vie.  
Le piante con il corso delle ere possono essere trasformate in carboni fossili, petroli, gas naturali, che vengono bruciati dall'uomo mediante combustione e liberano  $\text{CO}_2$ .

Inoltre vi sono anche i vulcani che liberano

<sup>2</sup> Bisogna ricordare anche che la  $\text{CO}_2$  dell'aria sempre in equilibrio con quella del mare, e fra due avviene uno scambio continuo.

Poi vi sono i carbonati (insolubili), e i bicarbonati che si sciolgono nell'acqua e liberano l'anidride carbonica.

L'azoto è un elemento chimico molto importante per la vita delle piante, anche se la sua percentuale è bassa quantitativamente, essa è infatti intorno al 2-4% del peso secco totale della pianta.

Nelle piante fa parte principalmente delle proteine e degli acidi nucleici, come gruppo amminico ( $\text{NH}_2$ ).

Nell'aria l'azoto si trova in concentrazione intorno al 75-78% a seconda se viene considerata in volume o in peso.

Nonostante questo; l'azoto atmosferico non può essere utilizzato direttamente né dalle piante superiori né dagli animali, ma solo da alcuni organismi particolari, batteri o alghe, che vengono denominati azoto-fissatori, in quanto riescono a fissare l'azoto atmosferico.

Le altre piante, invece, utilizzano l'azoto del terreno sotto forma di  $\text{NO}_3^-$ , cioè sotto forma di massima ossidazione; per certe piante questa forma  $\text{NO}_3^-$  è l'unica utilizzazione.

Ci sono invece delle piante come per esempio le patate e i giovani cereali, specialmente il riso, il grano, il grano turco, ecc., le quali preferiscono l'azoto sotto forma di sale d'ammonio, cioè sotto forma di ione ammonio ( $\text{NH}_4^+$ ).

Le piante che vivono su un terreno neutro, o debolmente alcalino, generalmente (con alcune eccezioni) utilizzano meglio l'N sotto forma di ione ammonio.

A PH più acido assorbono rapidamente l'N sotto forma di ione nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ).

Che ci siano delle piante che utilizzano l'N sotto forma di ione ammonio può essere dannoso, in quanto la continua asportazione di questi ioni ammonio, a lungo andare, rende il terreno acido: esso è infatti uno di quegli ioni fisiologicamente acidi, che induce cioè una certa acidità nel

basic

terreno dannosa per certe piante.

Nei terreni in cui l' $N$  è scarso, esso diventa un fattore limitante e condiziona la vita delle piante che vi vivono a tal punto che, se non si fanno delle concimazioni adeguate, crescono molto stentatamente (la concimazione azotata è una delle più importanti.)

Lo schema (fig. 9. mostra da dove derivano i nitrati e i sali d'ammonio.

L' $N_2$  atmosferico viene fissato da organismi azoto-fissatori, batteri o alghe, che lo trasformano in  $NH_4^+$  (ione ammonio), cioè compiono una riduzione dell'azoto atmosferico.

Questo ione ammonio deriva anche dalla decomposizione della materia organica come per esempio le proteine, gli acidi nucleici degli organismi viventi, siano essi animali o vegetali.

Quando muoiono, queste sostanze tornano al terreno; il gruppo aminico degli aminoacidi o delle basi degli acidi nucleici subisce una trasformazione, la ammonificazione, cioè una trasformazione in ioni ammonio per opera di organismi quali funghi e batteri della decomposizione.

Questi organismi riducono il gruppo aminico a  $NH_4^+$ , il quale può successivamente venire ossidato a  $NO_2^-$ .

Questo processo può continuare e portare ad una ulteriore ossidazione dell' $NO_2^-$  a  $NO_3^-$ .

Questo processo può continuare e portare ad una ulteriore ossidazione dell' $NO_2^-$  a  $NO_3^-$ .

Questo processo che parte dall' $NH_4^+$  e arriva all' $NO_3^-$ , si chiama nitrificazione.

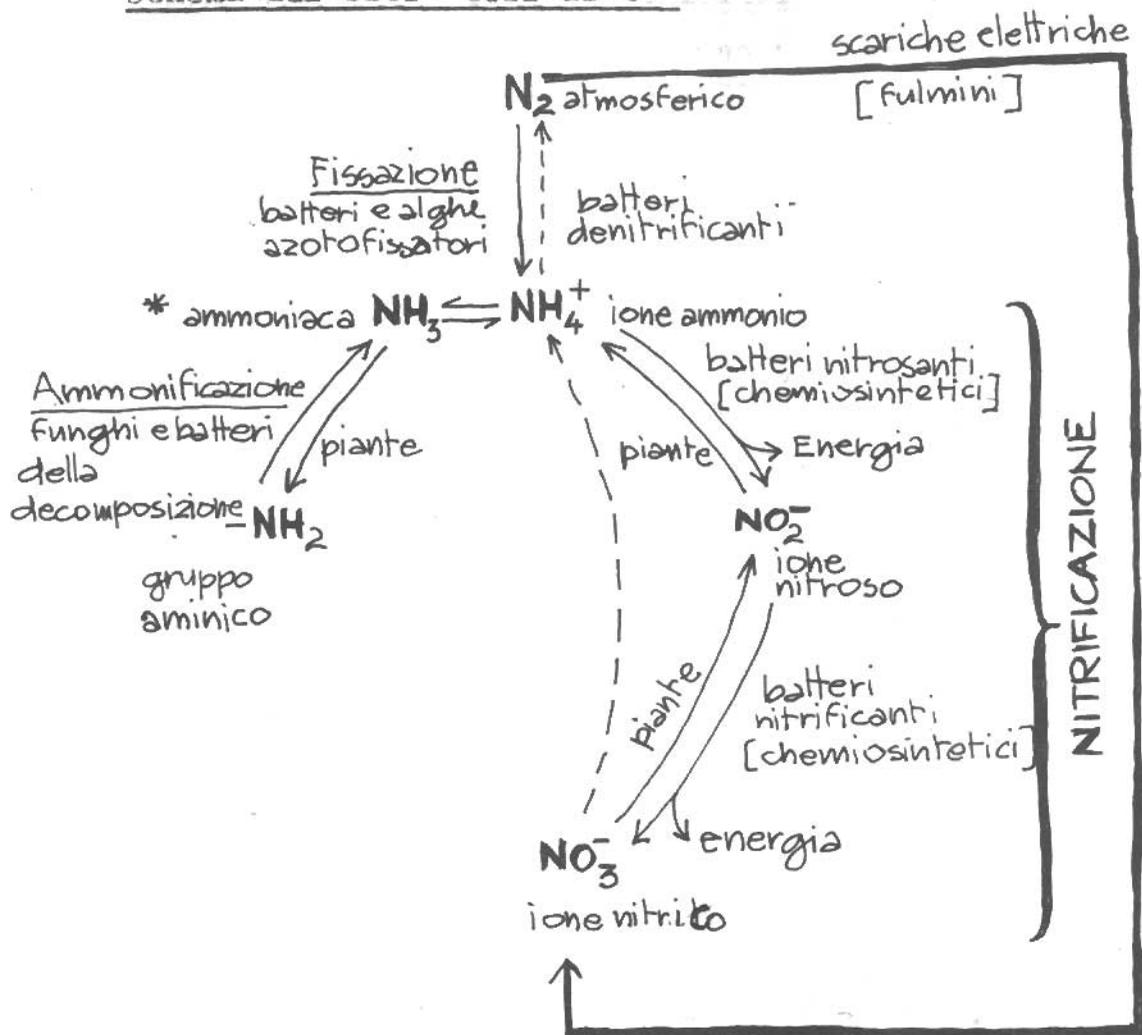
Il primo passaggio dall' $NH_4^+$  all' $NO_2^-$  è operato da batteri nitrosanti chemiosintetici, cioè batteri che da questa ossidazione traggono dell'energia; perciò sono anche detti organismi chemioautotrofi.

Ci sono poi dei batteri nitrificanti che operano la trasformazione dell' $NO_2^-$  in  $NO_3^-$ , i quali sono anch'essi chemiosintetici.

Questi batteri sono Nitrosomonas e Nitrobacter; i primi sono detti "nitrosanti" in quanto tra-

fig. (g)

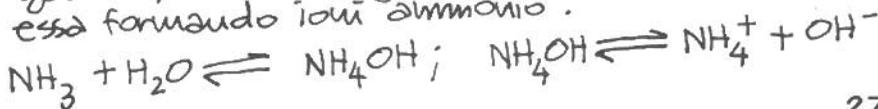
Schema del ciclo dell'azoto



- tav. VI<sup>o</sup> -

Le piante utilizzano l' $NO_3^-$  e lo riducono prima a  $NO_2^-$ , poi a  $NH_4^+$ , e infine lo fissano come  $NH_2$ .

\* l'ammoniaca a pressione e temperatura ambiente è gassosa, ma si scioglie in  $H_2O$  e reagisce con essa formando ioni ammonio.



sformano l' $\text{NH}_4^+$  in acido nitroso che si combina con Ca o Mg ecc., e si formano dei nitriti, e i secondi, batteri "nitrificanti", in quanto ossidano questi nitriti a nitrati.

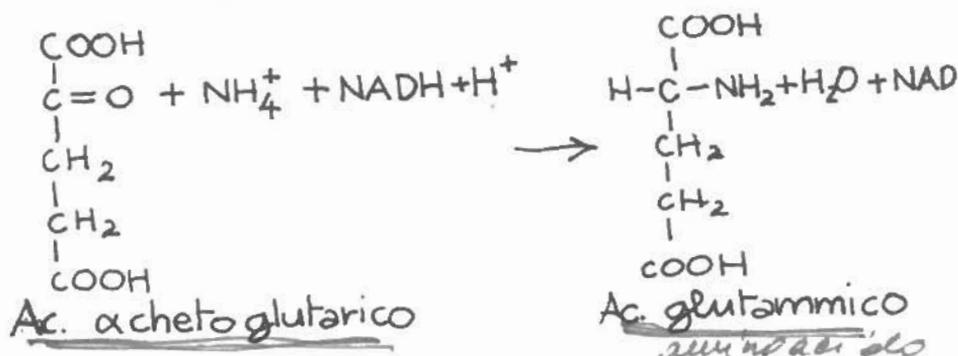
Le piante invece utilizzano l' $\text{NO}_3^-$ , e fanno il passaggio inverso, cioè riducono l' $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NO}_2^-$  e poi riducono ulteriormente l' $\text{NO}_2^-$  a  $\text{NH}_4^+$ .

Per compiere tale riduzione vengono utilizzati soprattutto NAD o NADP ridotti.

A questo punto nella cellula si ha una certa quantità di ioni ammonio (tossici per gli organismi viventi); la cellula elimina continuamente questo N ridotto "attaccandolo" all'acido alfa chetoglutarico.

In questo acido il gruppo chetonico, che si trova vicino al gruppo carbossilico, apre il proprio doppio legame, e a uno di questi legami si unisce il gruppo amminico in presenza di NAD ridotto.

Si ha così un processo di aminazione riduttiva, con formazione di acido glutammico.



Quindi l'atomo di carbonio del gruppo chetonico viene ridotto, perde l'O, e assume il gruppo amminico  $\text{NH}_2$ .

Questo passaggio è importante perché l'acido alfa-chetoglutarico è uno dei pochissimi composti che riescono ad aminarsi direttamente, formando così il primo aminoacido.

La pianta in questo modo riesce a trasformare un composto inorganico come lo ione ammonio, in un composto organico.

E' un processo molto importante, perchè tutti gli aminoacidi delle proteine e le basi degli acidi nucleici possono venire formati grazie a questa aminazione che solo le piante sono in grado di compiere.

In fatti successivamente l'acido glutammico, che è un aminoacido (malgrado il nome), riesce a cedere, con l'intervento di un enzima, il gruppo  $\text{NH}_2$  a un altro chetoacido, ad es. l'acido piruvico, che abbiamo visto nella glicolisi.

L'acido piruvico può uscire dalla glicolisi, e, senza seguire il ciclo di Krebs, può venire aminato, e dare origine ad un aminoacido.

Cioè, quando l'acido piruvico si lega al gruppo  $\text{NH}_2$ , si trasforma in aminoacido, la alanina.

Ci sono delle piante che riescono ad eliminare l'ammoniaca legandola a dei composti, e formare ad es. le amine, che possono avere un certo numero di gruppi aminici, ed hanno perciò un'azione anti tossica.

La riduzione del nitrato avviene nelle foglie, cioè nelle parti verdi della pianta; ci sono dei casi però, come quello del melo, in cui la riduzione dei nitrati avviene già a livello della radice.

Qui si formano degli aminoacidi, che vengono trasportati come tali attraverso lo xilema e vengono trasportati al resto della pianta.

L'organizzazione dell'azoto è intensa quando vi è una notevole disponibilità di NAD e NADP ridotti o altri donatori di elettroni, e quindi in quelle parti dove sono più attive la fotosintesi e respirazione.

Ci sono degli organismi, i batteri denitrificanti, i quali riducono l' $\text{NO}_3$  a  $\text{NO}_2$ , poi possono trasformarlo in  $\text{NH}_3$ , e ancora ulteriormente in N atmosferico,  $\text{N}_2$ .

Questi batteri sono anaerobi facoltativi, poichè se non hanno a disposizione l'ossigeno nel terreno, quando questo è poco aerato, utilizzano le forme

ossidate dell' N, come  $L'NO_3^-$  e anche  $L'NO_2$ , come accettore di elettroni della respirazione, impoverendo il terreno di composti azotati, poichè l'N si libera nell'aria o sotto forma di ammoniaca, o come  $N_2$ .

$L'N_2$ , atmosferico, può venire fissato e i terreni ne possono essere arricchiti.

I batteri e le alghe azoto-fissatori riescono ad utilizzare l'azoto atmosferico che può essere sciolto nell'acqua, ad es. nei liquidi circolanti nel suolo o nell'acqua del mare; lo riducono ad  $NH_4^+$ , e per far questo hanno bisogno di energia, che si procurano in maniera diversa a seconda del tipo di organismo.

Gli organismi azoto-fissatori possono essere: alcune alghe azzurre, come il Nostoc e l'Anabaena, che sono fotosintetiche, e traggono l'energia dalla luce solare.

I batteri, invece, traggono energia dalla demolizione dei glucidi, e possono essere liberi: in questo caso la traggono dalla respirazione aerobia se sono aerobi (Azotibacter), dalle fermentazioni se sono anaerobi (Clostridium); Oppure possono vivere in simbiosi con piante superiori e trarre energia dalla respirazione dei metaboliti di queste piante.

Ad es. ci sono batteri simbiotici delle leguminose (*Rhizobium leguminosarum*) che vivono nel terreno; attaccano le radici delle leguminose e vi penetrano.

La pianta reagisce a questa infezione batterica formando i tubercoli radicali, escrescenze delle radici che incapsulano i batteri. Questi utilizzano i glucidi della pianta e le cedono dei composti azotati; la pianta ad un certo punto uccide i batteri con enzimi protoelittici (che distruggono le proteine), utilizzando l'N che nel frattempo i batteri hanno accumulato.

quindi più che simbiosi si tratta di un pa-

## Rassitismo alternato successivo.

Fin dal tempo dei romani questo tipo di simbiosi ha avuto applicazioni pratiche in agricoltura: per un certo periodo di tempo nei terreni poveri di N si coltivano delle leguminose; prima della fioritura si tagliano e si interrano, in modo che tutt' N che le piante hanno fissato per mezzo dei batteri resta nel terreno, che se ne arricchisce.

Questa tecnica (sovescio) oggi non è più usata, perchè si fanno concimazioni con prodotti sintetici. E' invece importante la fissazione di N ad opera delle alghe azzurre.

Da noi queste possono crescere spontaneamente ma non sono coltivate, mentre in estremo oriente vengono coltivate soprattutto nelle risaie.

Le alghe azzurre possono essere marine o di acqua dolce, o di tutti e due i tipi.

Il Nostoc è esteso per centinaia di Km<sup>2</sup> nello Oceano indiano, e tutto l' N che riesce a fissare viene utilizzato dalla flora e dalla fauna in esso presenti.