



FOTOSINTESI

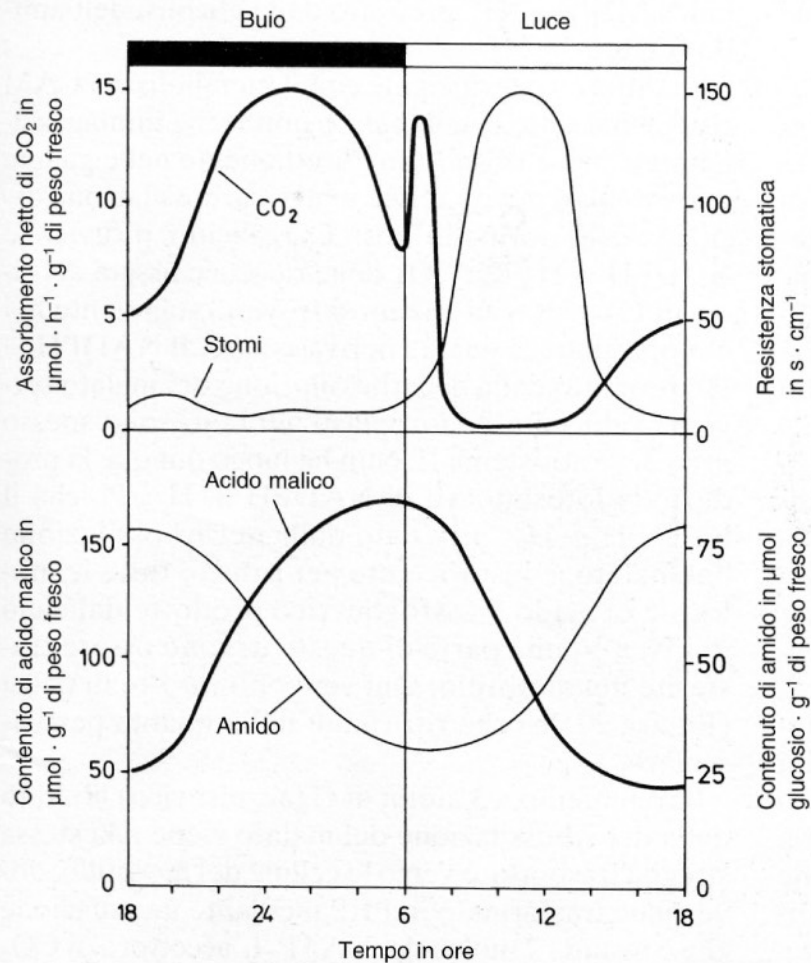


Nei periodi aridi, questa variante della fotosintesi normale consente alle piante CAM di tenere gli stomi aperti solo di notte quando la temperatura è più bassa e chiuderli di giorno quando il pericolo di andare in deficit d'acqua sarebbe maggiore.

La “politica” fotosintetica delle CAM cerca di ottenere un risparmio d'acqua attraverso una fissazione provvisoria della CO_2 .

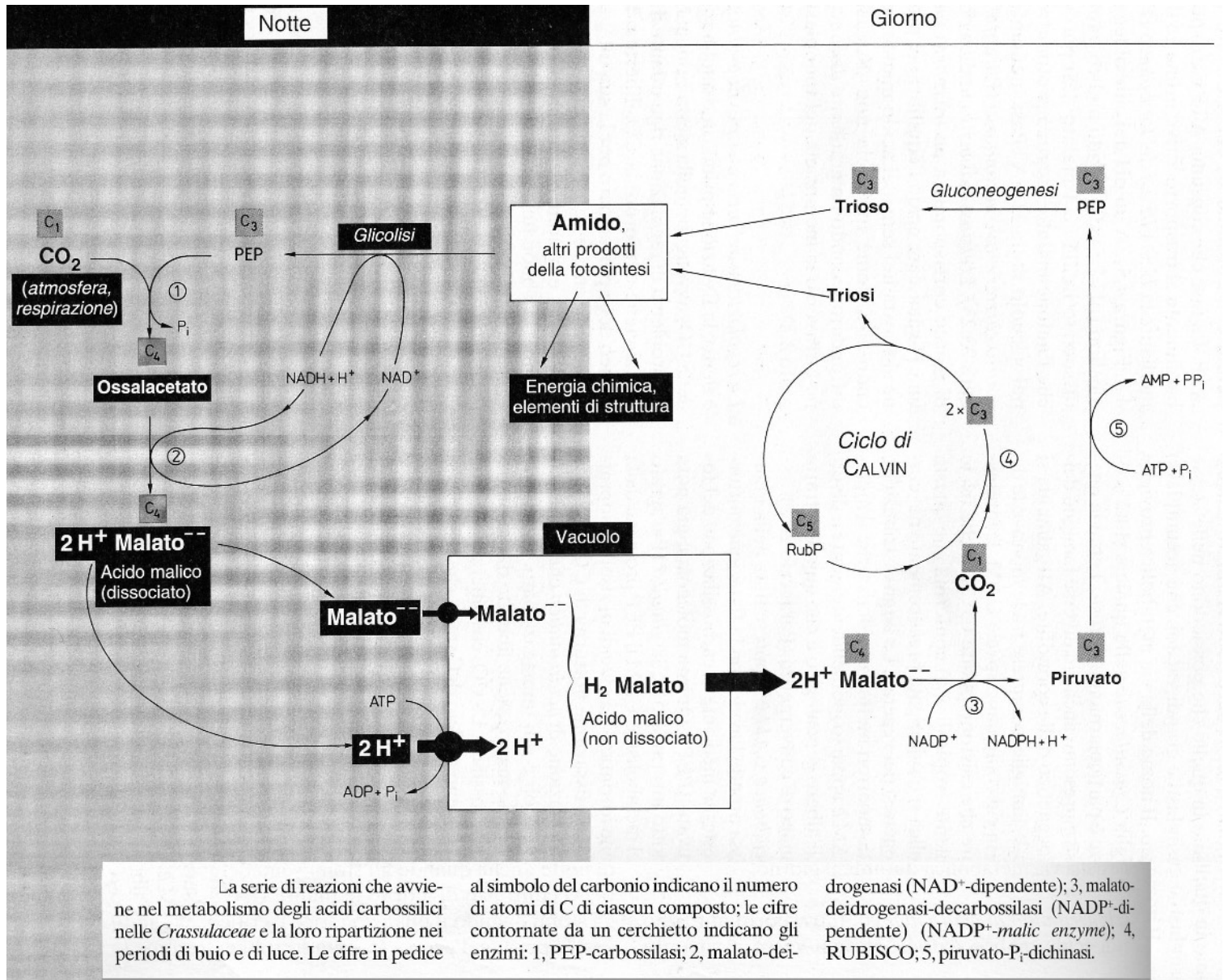
Nelle piante CAM la pre-fissazione e la fissazione vera e propria avvengono in un solo tipo cellulare, ma in due momenti diversi, la notte e il giorno.





Andamento di alcuni tipici fenomeni del metabolismo degli acidi carbossilici nelle *Crassulaceae* durante il ciclo notte-giorno. In alto: assorbimento netto di CO₂ nelle foglie e resistenza stomatica alla diffusione. In basso: contenuto in acido malico e in amido nelle foglie. I valori indicati corrispondono a valori medi che possono variare molto secondo le specie e le condizioni esterne.





La serie di reazioni che avviene nel metabolismo degli acidi carbossilici nelle *Crassulaceae* e la loro ripartizione nei periodi di buio e di luce. Le cifre in pedice al simbolo del carbonio indicano il numero di atomi di C di ciascun composto; le cifre contornate da un cerchietto indicano gli enzimi: 1, PEP-carbossilasi; 2, malato-deidrogenasi (NAD⁺-dipendente); 3, malato-deidrogenasi-decarbossilasi (NADP⁺-dipendente) (*NADP⁺-malic enzyme*); 4, RUBISCO; 5, piruvato-P_i-dichinasi.





Distretto fondamentale dell'accumulo è il **grande vacuolo vegetativo**. L'ingresso di malato avviene progressivamente contro un gradiente sempre più pronunciato, quindi richiede consumo di energia (ATP). L'efflusso durante il giorno è ad opera di acido malico indissociato (per le alte concentrazioni intravacuolari), dal vacuolo verso il citoplasma, dove l'acido malico viene decarbossilato.

Il funzionamento del metabolismo CAM si basa su una regolazione negativa della PEP-carbossilasi, enzima che viene inibito (*=non riesce a lavorare*) dall'acido malico, una molecola del quale si lega alla catena proteica, modificandone la struttura terziaria. Questo inibisce la fissazione della CO_2 da parte della PEP-carbossilasi, eliminando la possibilità che la PEP-carbossilasi citoplasmatica leghi la CO_2 al posto della RUBISCO plastidiale.

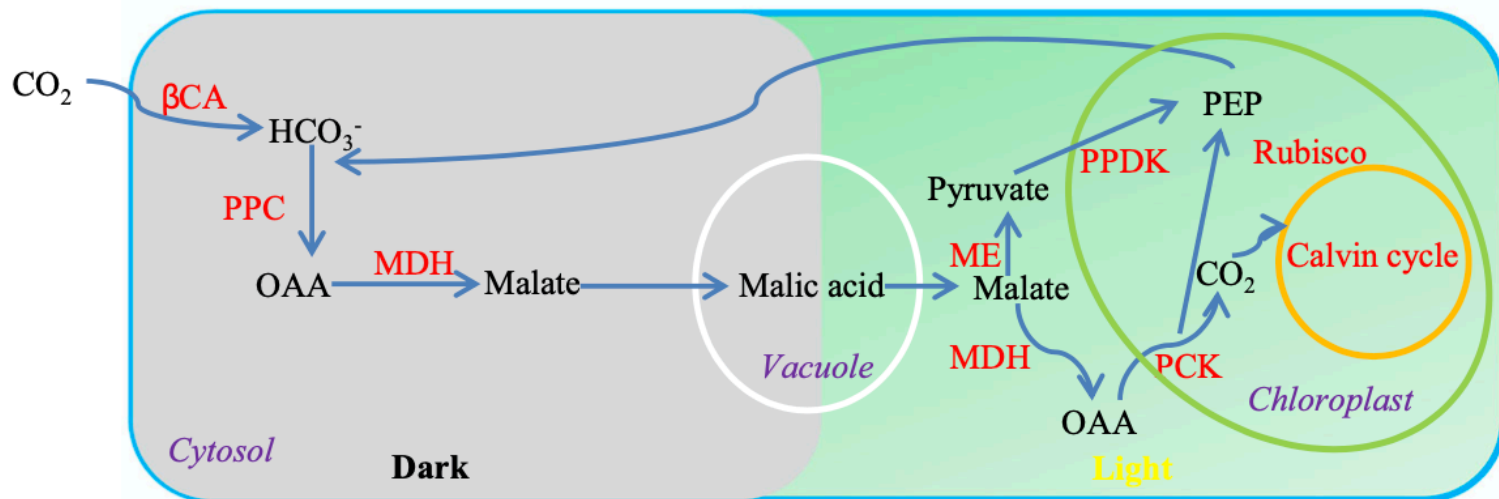




Il rilascio della CO₂ dal malato può avvenire o tramite la malato deidrogenasi (enzima NADP-malico), o tramite le fosfoenol-piruvato carbossichinasi (PEPCK).

Inoltre, a seconda dello stato di idratazione, sembra che la regolazione dell'azione del PEPCK vari durante il giorno.

Di certo, i due meccanismi di decarbossilazione possono lavorare contemporaneamente nelle piante CAM.





Due aspetti chiave del metabolismo CAM:

- (i) L'apertura degli stomi è regolata (anche) dalla concentrazione parziale interna della CO_2 , che dipende da questa attività enzimatica particolare. Di notte gli stomi stanno aperti per il forte consumo della CO_2 interna per opera della PEP-carbossilasi, di giorno stanno chiusi perché c'è CO_2 a sufficienza.
- (ii) L'elevata concentrazione di malato a livello vacuolare di notte determina un incremento della pressione osmotica, che si accompagna di conseguenza ad una aumentata efficienza di assorbimento radicale: la pianta riesce a recuperare più acqua, proprio quando l'ambiente offre eventuali fenomeni di condensa sulla superficie del terreno.



Metabolismo fotosintetico e consumo d'acqua.

Alcuni dati riguardanti l'economia dell'acqua e del carbonio nel corso della fotosintesi delle piante C₃, C₄ e CAM (da C. BLACK). Il quoziente di traspirazione indica quanti g d'acqua vengono perduti quando viene assorbito dall'atmosfera e assimilato mediante la fotosintesi 1 g di carbonio.

	C ₃	C ₄	CAM
Quoziente di traspirazione in g H ₂ O · g ⁻¹ di C	Da 450 a 950	Da 250 a 350	Da 18 a 100 (per la fissazione di CO ₂ durante la notte) Da 150 a 600 (per la fissazione di CO ₂ durante il giorno)
Velocità massima della fotosintesi netta in mg CO ₂ · m ⁻² di sup. fogliare · s ⁻¹	Da 0,41 a 1,10	Da 1,1 a 2,2	Da 0,027 a 0,360
Velocità massima dell'aumento di sostanza secca in g · m ⁻² di sup. fogliare · d ⁻¹	Da 50 a 200	Da 400 a 500	Da 1,5 a 1,8





Le specie con metabolismo CAM sono specie adattate a condizioni di forte stress idrico, sia esso permanente, come nei deserti, o periodi, come in tutti quegli ambienti ove a periodi di relativa abbondanza d'acqua si alternano periodi di aridità intensa.

Si pensi anche a molte specie epilitiche, dove l'acqua non permane nel substrato.

Queste specie sono contraddistinte anche da adattamenti morfologici per resistere alle condizioni spesso estreme in cui si trovano a crescere. In particolare, spesso esibiscono un basso rapporto superficie/volume, riducendo così la superficie attraverso la quale può avvenire l'evapotraspirazione. Spesso hanno anche stomi infossati, e spesse cuticole.





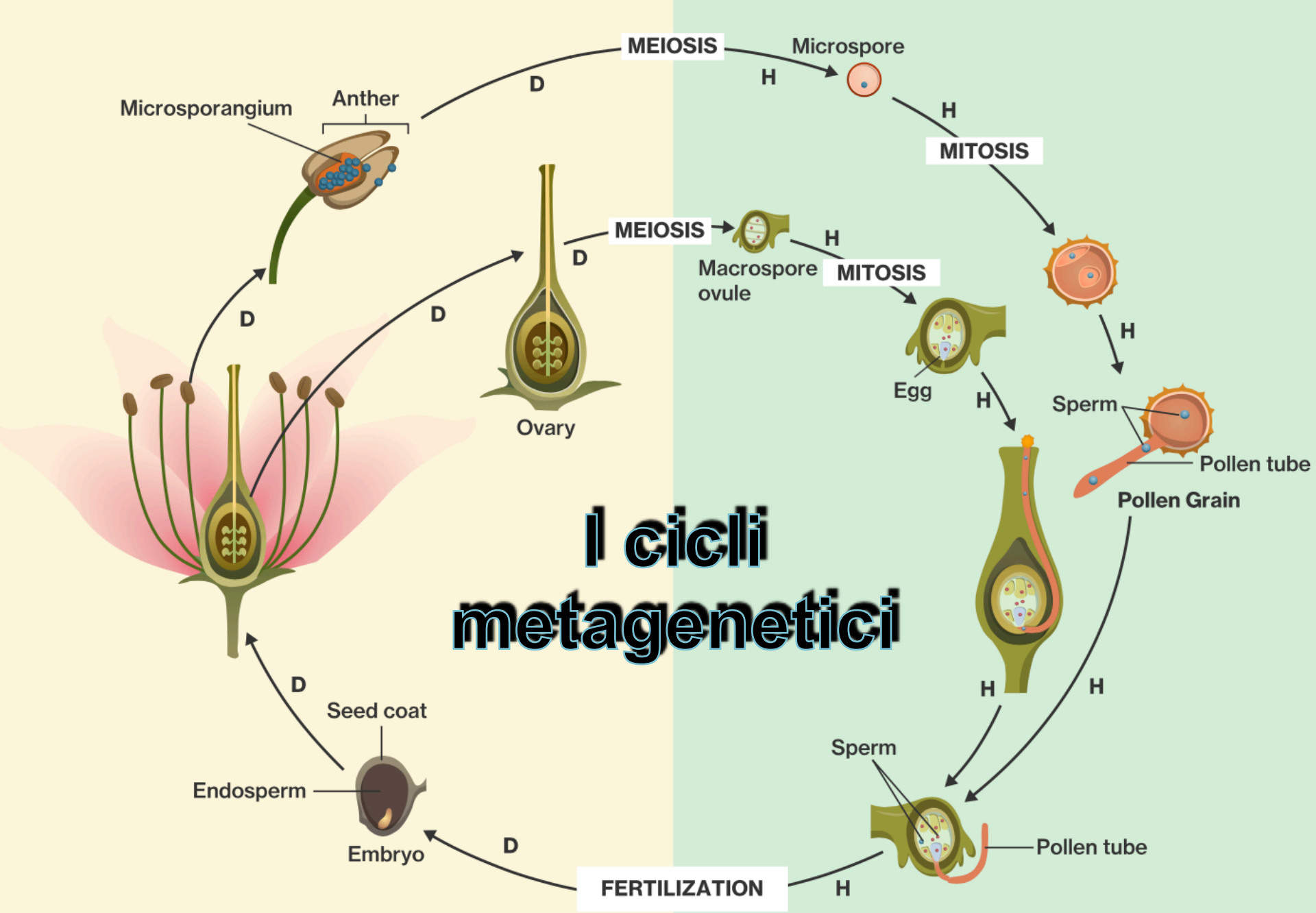
Esistono anche piante che non sono CAM obbligate, ma che usano questo metabolismo quando le condizioni lo rendono utile.

Si tratta di piante C3 o C4 in cui il metabolismo CAM può essere indotto da condizioni di elevato stress idrico prolungato. Queste sono in grado di cambiare completamente la strategia fotosintetica durante l'anno.

Un altro caso sono le specie che hanno un metabolismo CAM pur non aprendo, o aprendo molto poco gli stomi di notte. Queste accumulano (e usano) CO₂ durante il giorno, e al contempo riciclano la CO₂ prodotta dalla fotorespirazione.

Si tratta probabilmente di casi intermedi di passaggio da metabolismi C3 o C4 e CAM vere e proprie

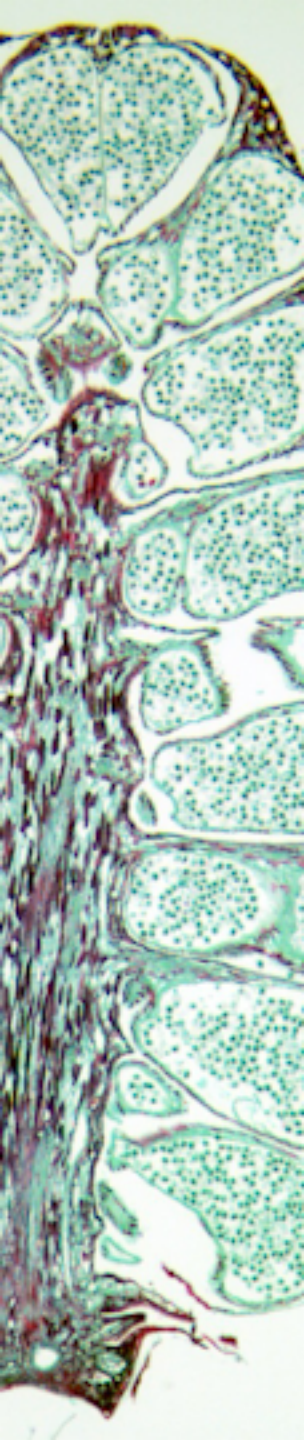




I cicli metagenetici

D = Diploid

H = Haploid



La riproduzione può avvenire sessualmente, con scambio di geni tra individui diversi (con diversi casi particolari...), o asessualmente, con la produzione di cloni dell'individuo originale. Nel primo caso il genoma dell'individuo prodotto è composto per metà da quello di ogni "genitore", mentre nel secondo è una copia di quello dell'unico "genitore".

La necessità di dover dimezzare il numero di cromosomi, passando da un numero $2n$ (diploide) a un numero n (aploide) comporta un metodo di divisione cellulare diverso dalla mitosi, ovvero la meiosi.

Negli organismi studiati dai botanici esistono diverse varianti di riproduzione sessuale, con cicli metagenetici molto vari, che vanno da quelli di organismi con meiosi zigotica (aplonti) a quelli con meiosi gametica (diplonti), passando per quelli con meiosi sporica (aplodiplonti).



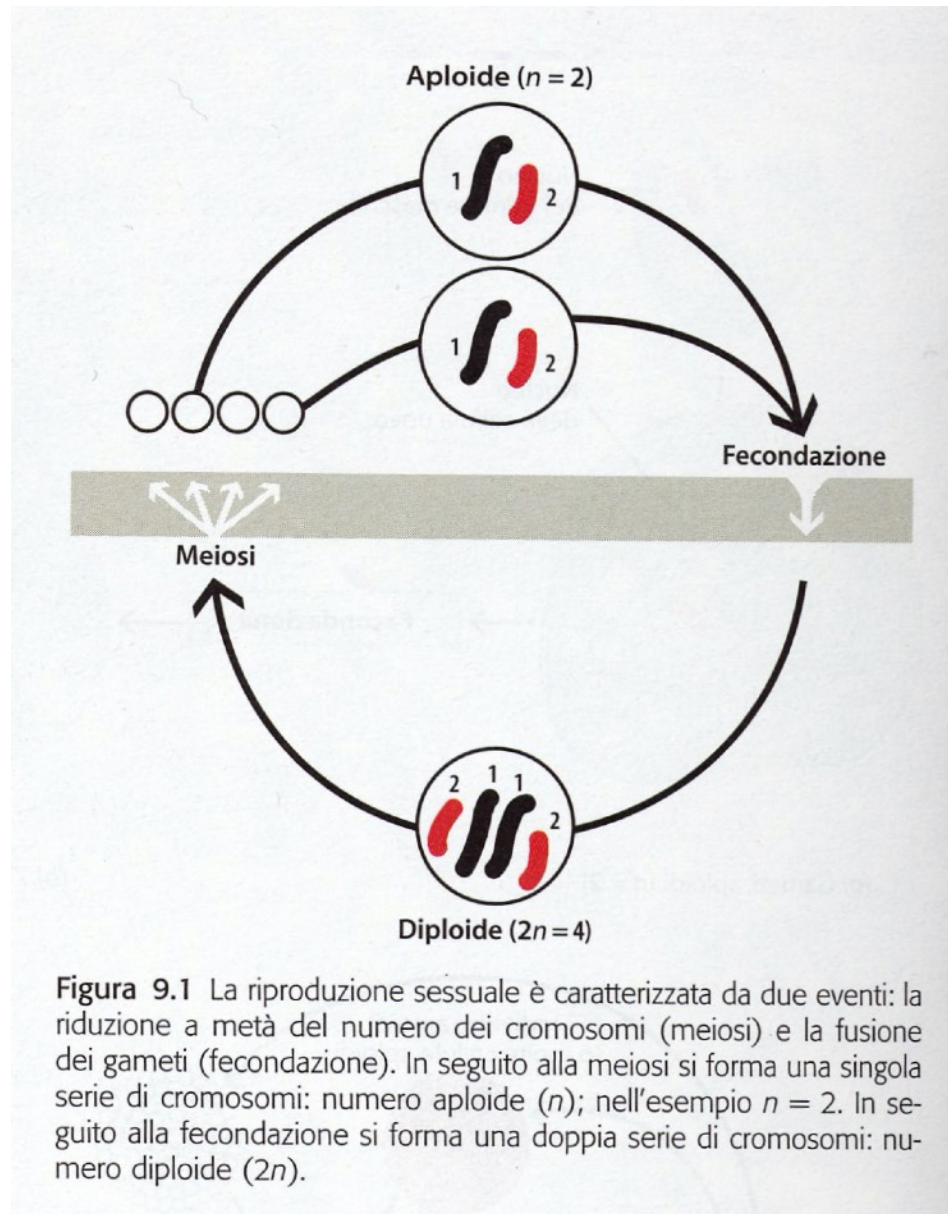
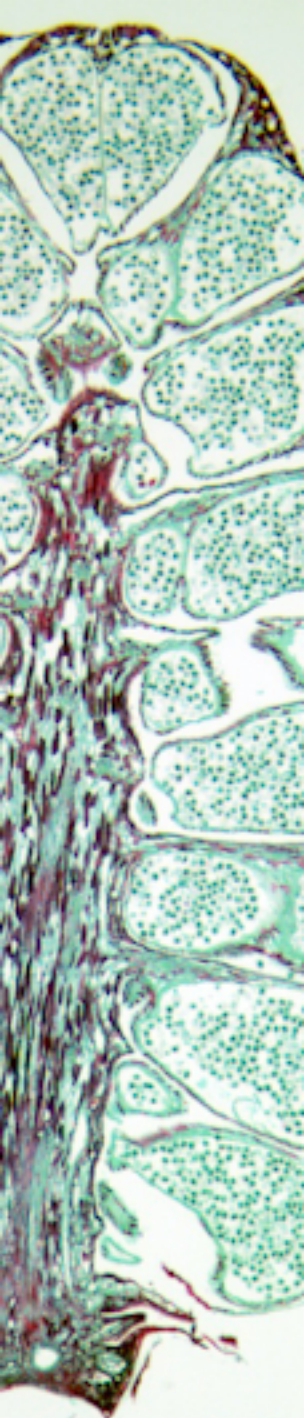
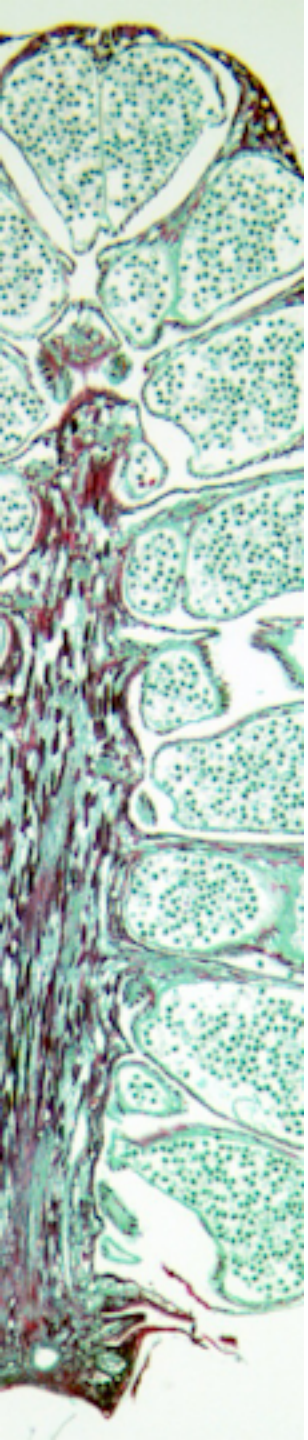


Figura 9.1 La riproduzione sessuale è caratterizzata da due eventi: la riduzione a metà del numero dei cromosomi (meiosi) e la fusione dei gameti (fecondazione). In seguito alla meiosi si forma una singola serie di cromosomi: numero aploide (n); nell'esempio $n = 2$. In seguito alla fecondazione si forma una doppia serie di cromosomi: numero diploide ($2n$).

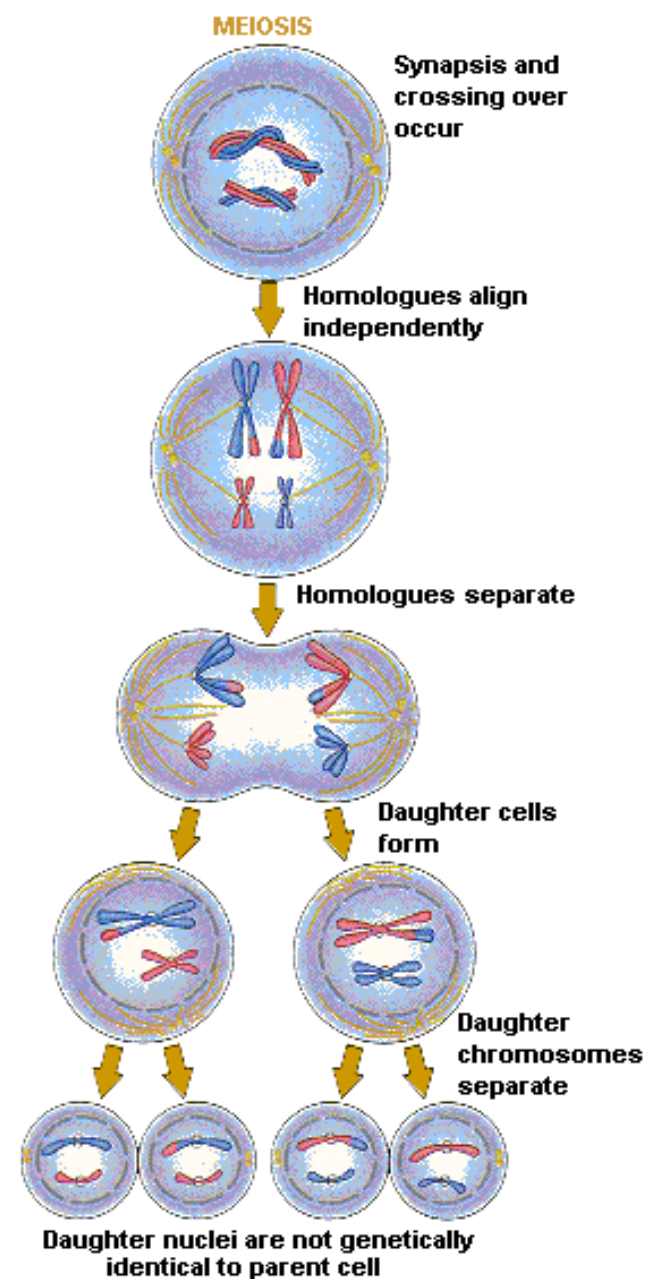
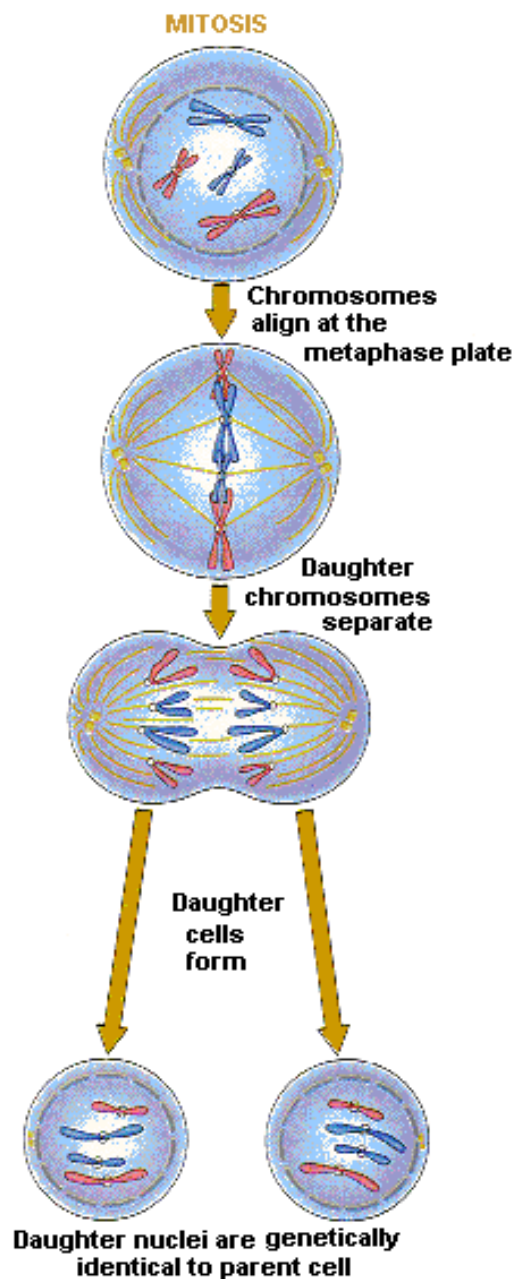
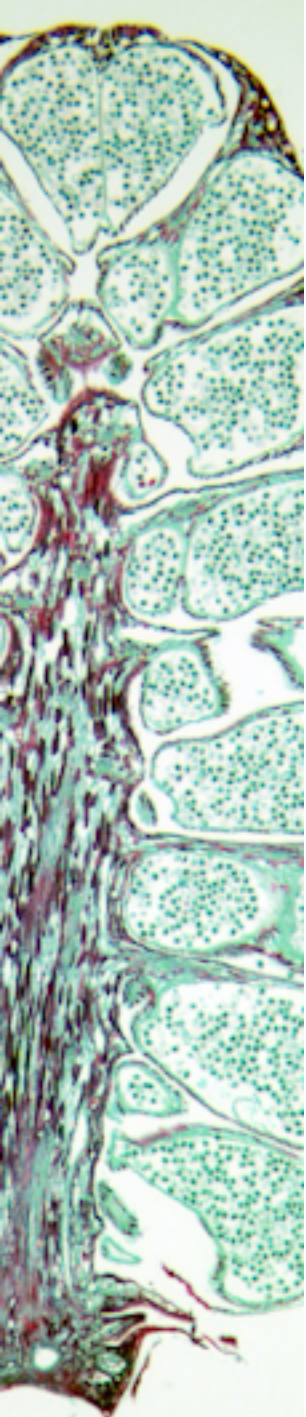


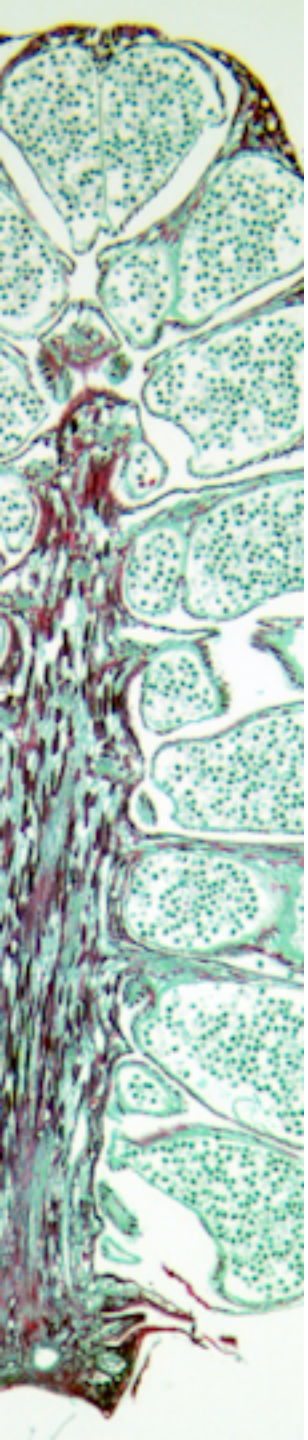


La **MEIOSI** differisce dalla **MITOSI** in tre punti fondamentali:

- 1) Il materiale genetico viene replicato una sola volta, ma vi sono due divisioni nucleari successive, che portano alla formazione di quattro nuclei.
- 2) Ognuno dei quattro nuclei è aploide, poiché contiene solo la metà dei cromosomi presenti nel nucleo diploide originario (sono state separate le coppie di cromosomi «omologhi»).
- 3) I nuclei prodotti per meiosi contengono combinazioni di alleli completamente nuove (ricombinazione genetica), in quanto la separazione dei cromatidi nelle cellule è casuale, e a ciò si aggiunge lo scambio di porzioni dei cromatidi stessi («crossing over»).



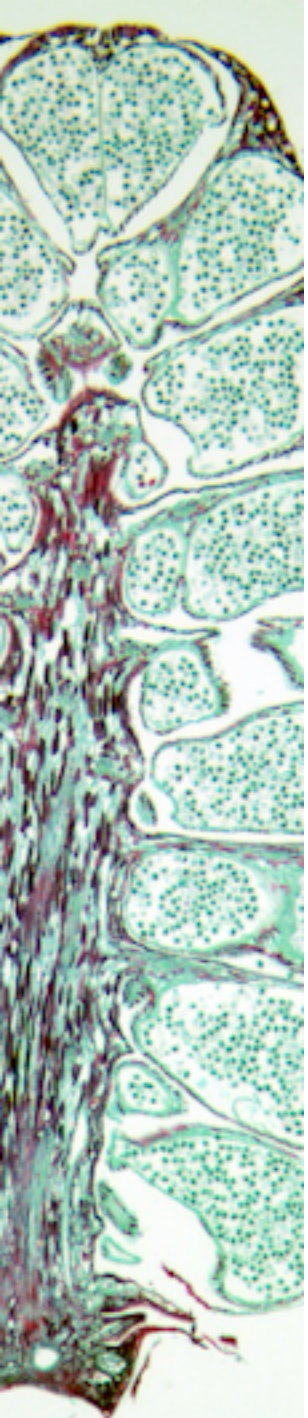




Con la meiosi vengono prodotti **NUCLEI DIFFERENTI** dal nucleo originario, a differenza della mitosi che porta alla formazione di NUCLEI con cromosomi IDENTICI a quelli del nucleo originario.

A causa della **MEIOSI** e della eventuale successiva **SINGAMIA** (fenomeni spesso associati tra loro, ma non necessariamente nello stesso individuo, vedi cicli metagenetici degli organismi vegetali diploidi), le popolazioni di organismi diploidi sono eterogenee al loro interno, essendo formate da individui che differiscono per combinazioni diverse di caratteri: è su questo materiale che lavorerà la selezione naturale...





GAMETI

Devono fondersi due a due per sopravvivere, dando luogo alla formazione dello zigote (2n).

ISOGAMIA

ANISOGAMIA FUNZIONALE (+, -)

ANISOGAMIA FUNZ. E MORFOLOGICA

OOGAMIA Cellula uovo ♀
 spermatozoidi (flagell.) } ♂
 spermazi (non flagell.) }

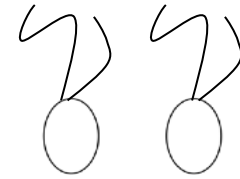
I gameti vengono prodotti nei
GAMETANGI

♀ OOGONI ♂ SPERMATOGONI

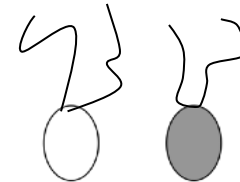
Se sono circondati da uno strato di cellule

♀ ARCHEGONI ♂ ANTERIDI

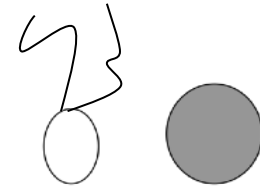
ISOGAMIA



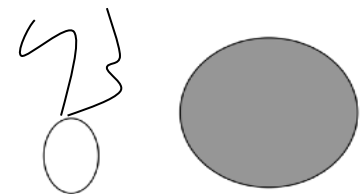
ANISOGAMIA FUNZIONALE



ANISOGAMIA FUNZIONALE E MORFOLOGICA



OOGAMIA





Cellule germinali

GAMETI

Devono fondersi due a due per sopravvivere, dando luogo alla formazione dello zigote (2n).

ISOGAMIA

ANISOGAMIA FUNZIONALE (+, -)

ANISOGAMIA FUNZ. E MORFOLOGICA

OOGAMIA Cellula uovo ♀
 spermatozoidi (flagell.) ♂
 spermazi (non flagell.) ♂

I gameti vengono prodotti nei
GAMETANGI

♀ OOGONI ♂ SPERMATOGONI

Se sono circondati da uno strato di cellule

♀ ARCHEGONI ♂ ANTERIDI

AGAMETI o SPORE

Ciascuna spora è autonoma

Flagellate: zoo- o planospore

Immobili: aplanospore

Possono derivare da

MITOSI

MITOSPORE

MEIOSI

MEIOSPORE

Le spore vengono prodotte negli
SPORANGI



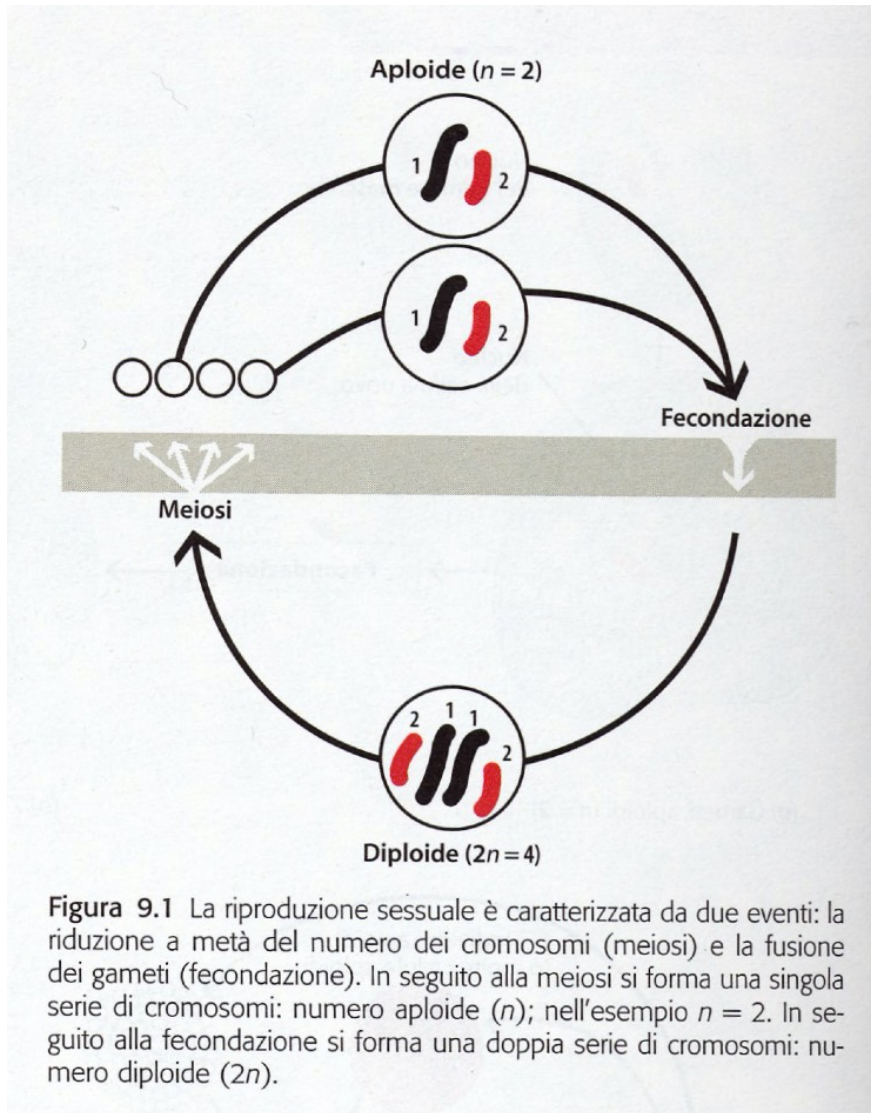
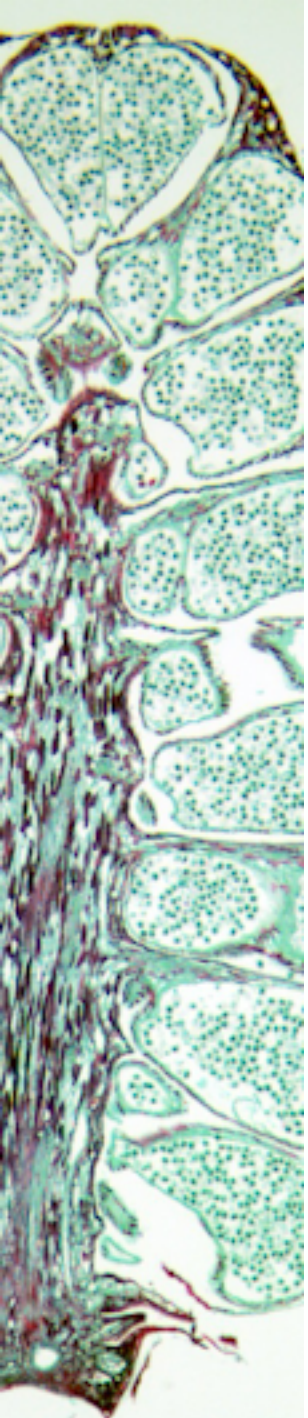


Figura 9.1 La riproduzione sessuale è caratterizzata da due eventi: la riduzione a metà del numero dei cromosomi (meiosi) e la fusione dei gameti (fecondazione). In seguito alla meiosi si forma una singola serie di cromosomi: numero aploide (n); nell'esempio $n = 2$. In seguito alla fecondazione si forma una doppia serie di cromosomi: numero diploide ($2n$).

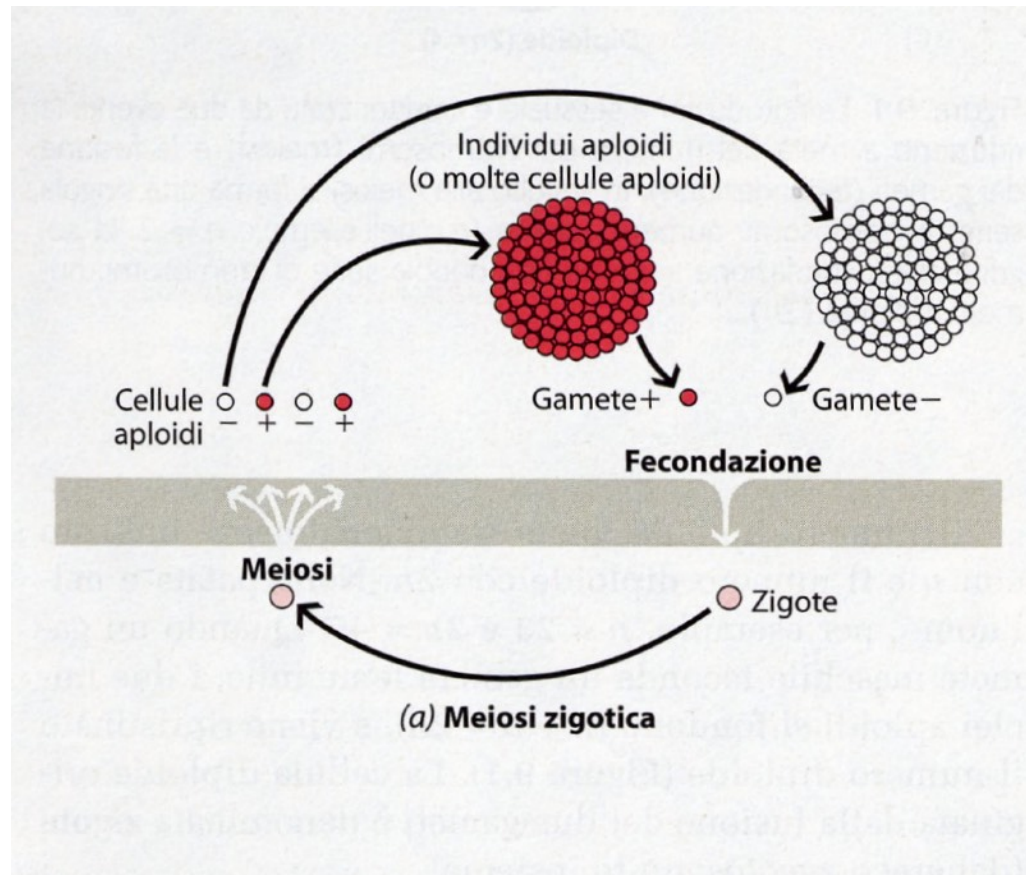
APLONTI

APLODIPLONTI

DIPLONTI



Organismi aplonti, con meiosi zigotica

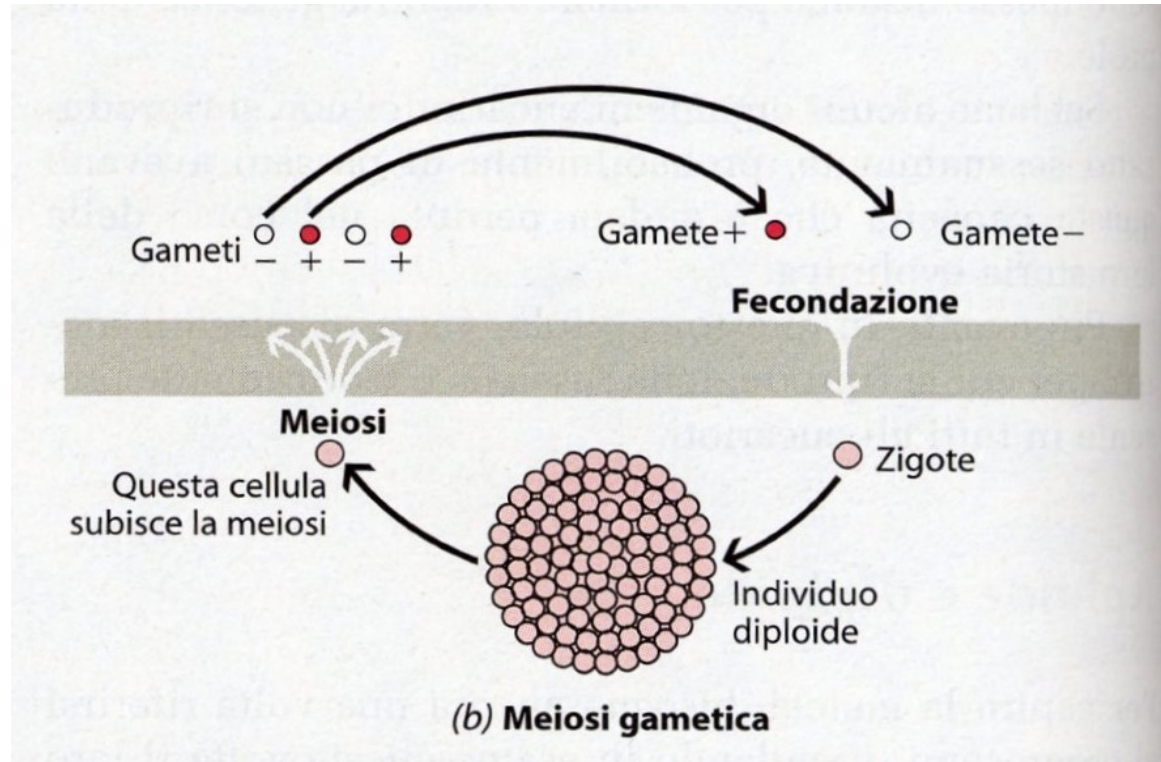
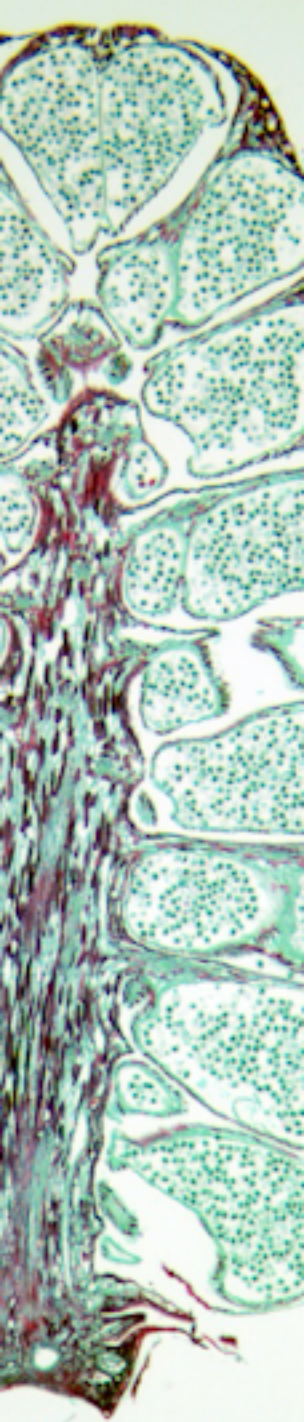


n ,
aploidia

$2n$,
diploidia



Organismi diplonti, con meiosi gametica

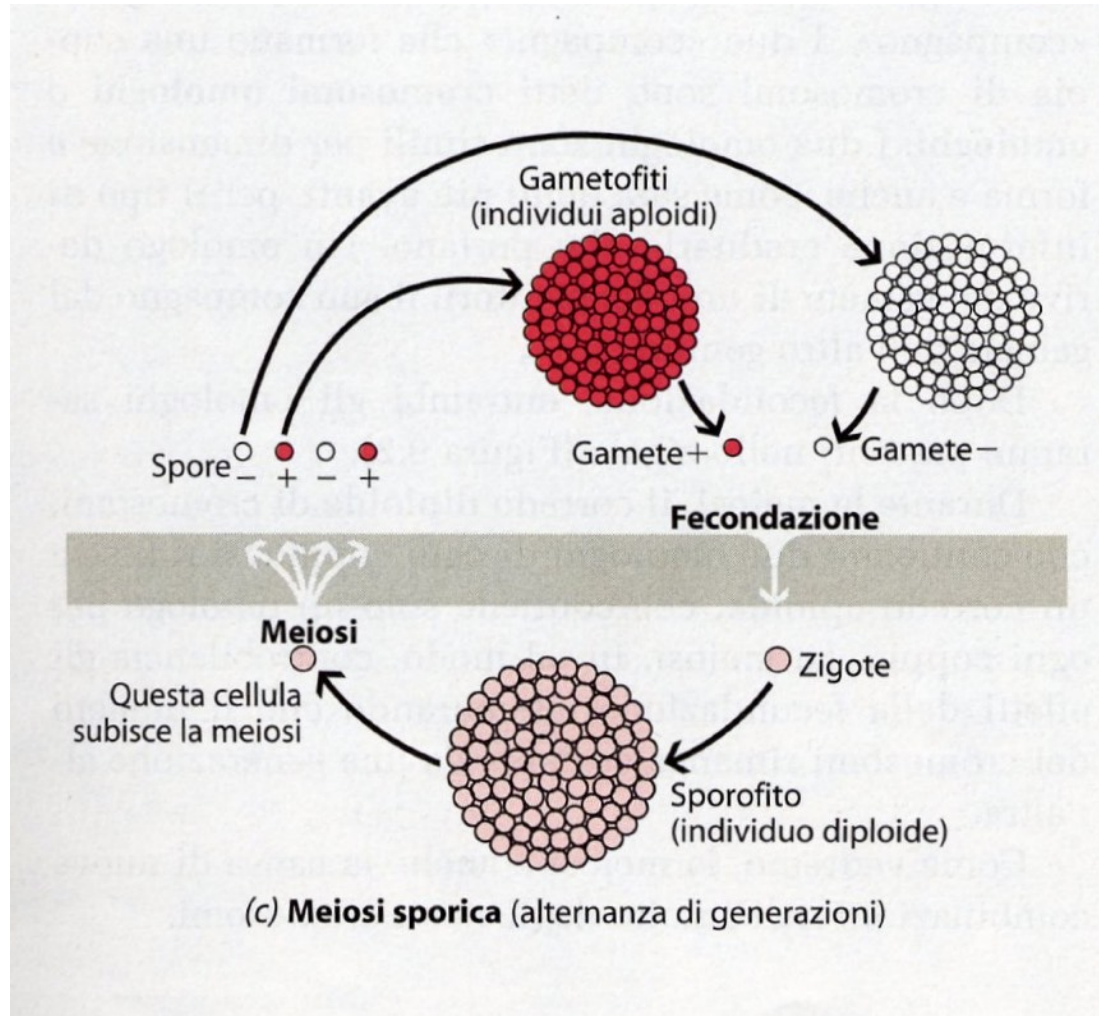
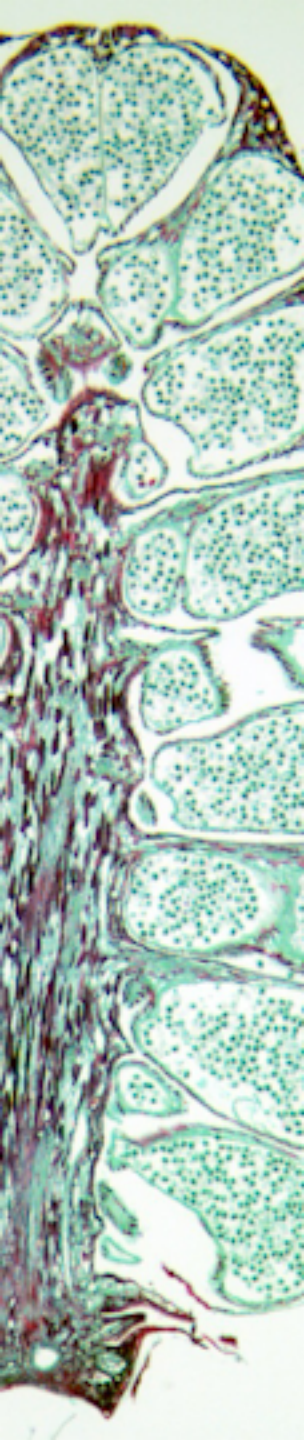


n,
aploidia

2 n,
diploidia



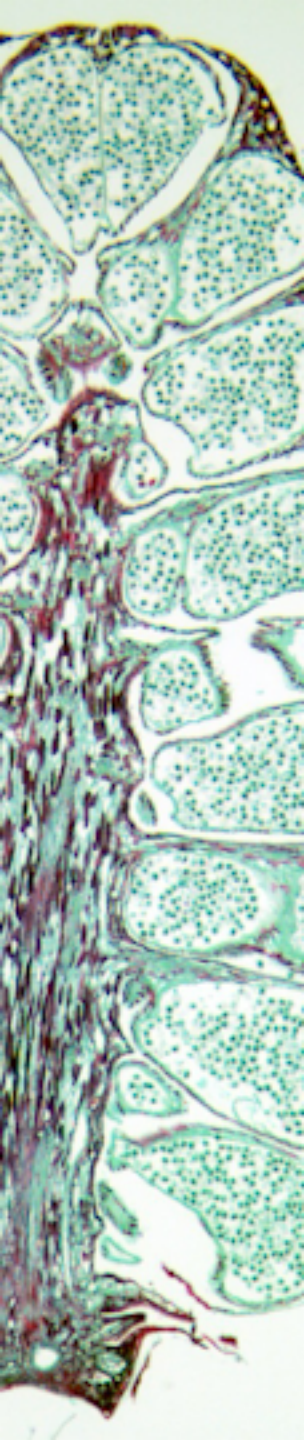
Organismi aplodiplonti, con meiosi sporica



n,
aploidia

2 n,
diploidia



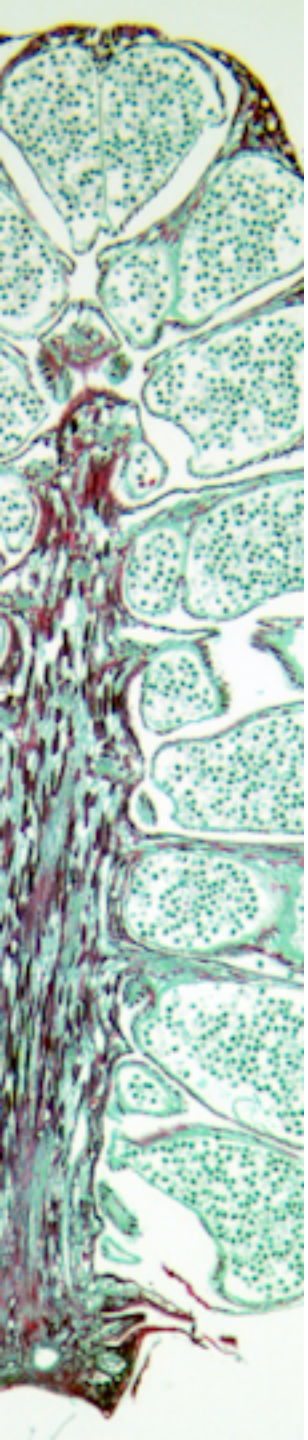


Ciclo aplontico: meiosi zigotica (ad entrare in meiosi è lo zigote, unica cellula del ciclo che si trova in condizione di diploidia)

Ciclo diplontico: meiosi gametica (= si formano gameti)

Ciclo aplodiplontico: meiosi sporica (= si formano meiospore)





Il concetto di **GENERAZIONE**

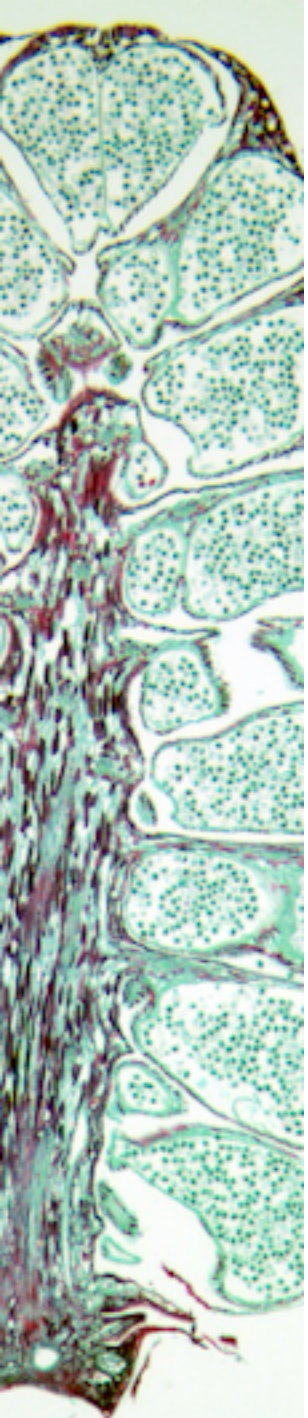
Si indica con il termine "**generazione**" una fase riproduttiva che inizia con un determinato tipo di cellule germinali e che si conclude, dopo varie mitosi, con la formazione di un altro tipo di cellule germinali.

La denominazione delle generazioni segue quella delle cellule germinali da loro prodotte:

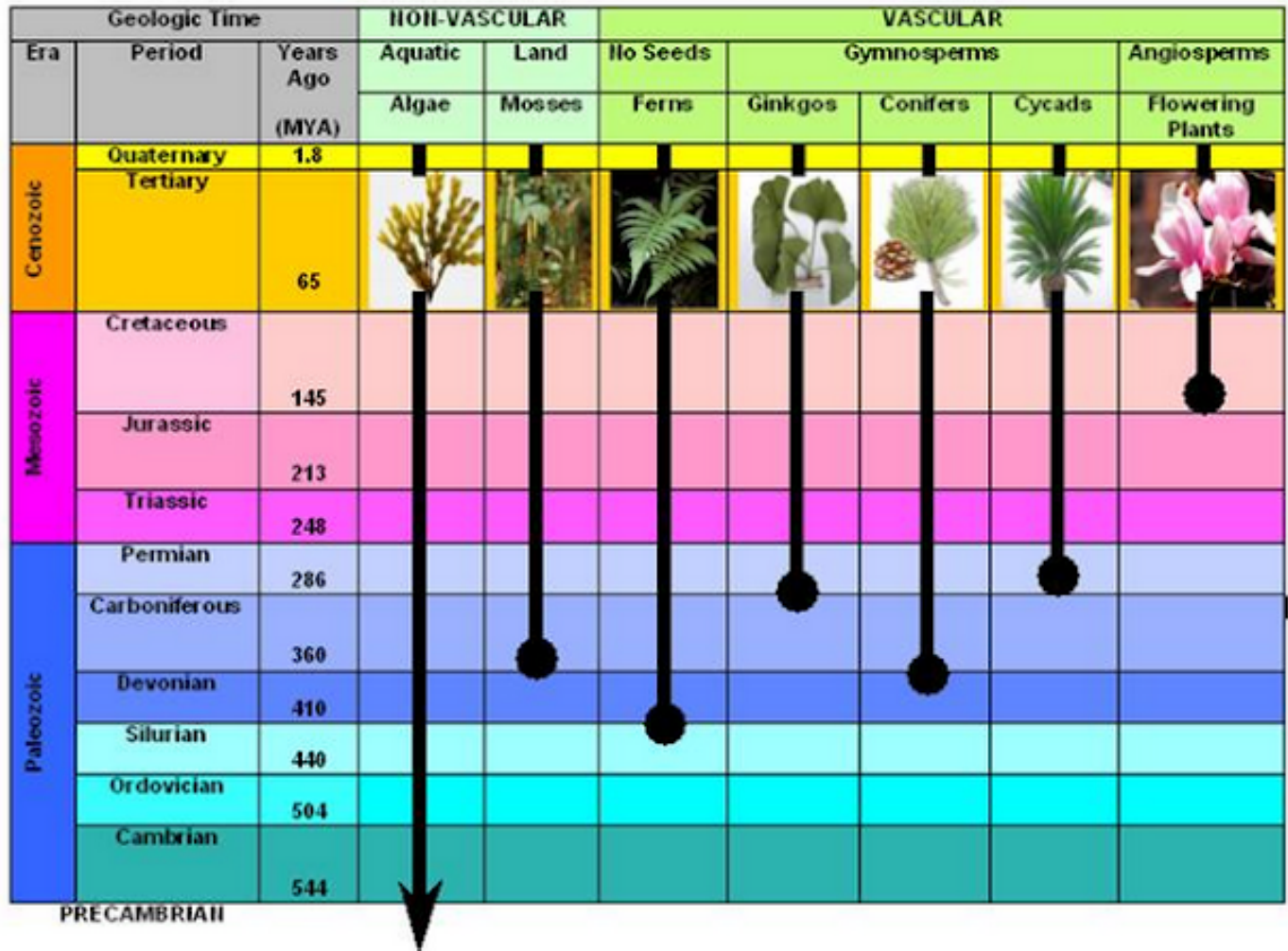
generazione formante gameti = **GAMETOFITO**

generazione formante spore = **SPOROFITO**



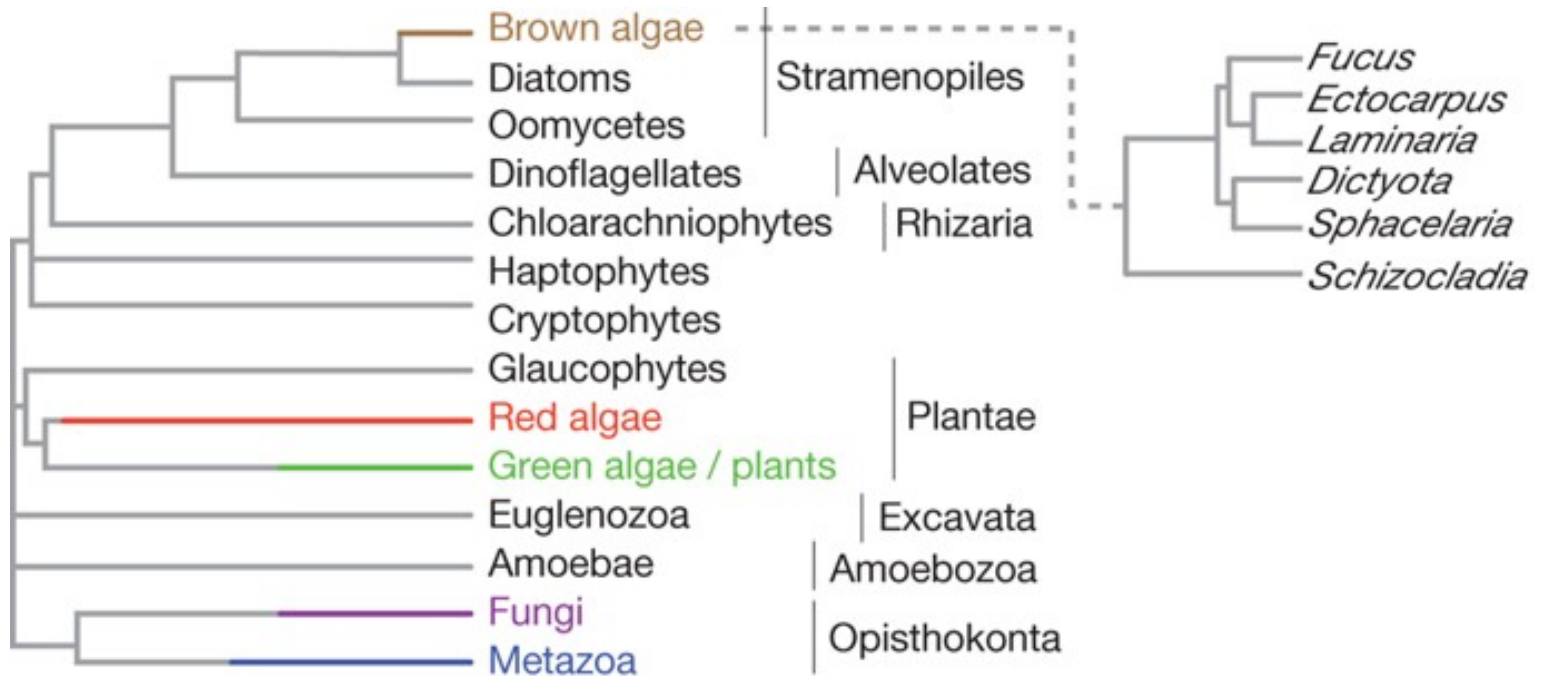


PLANT EVOLUTION TIMELINE



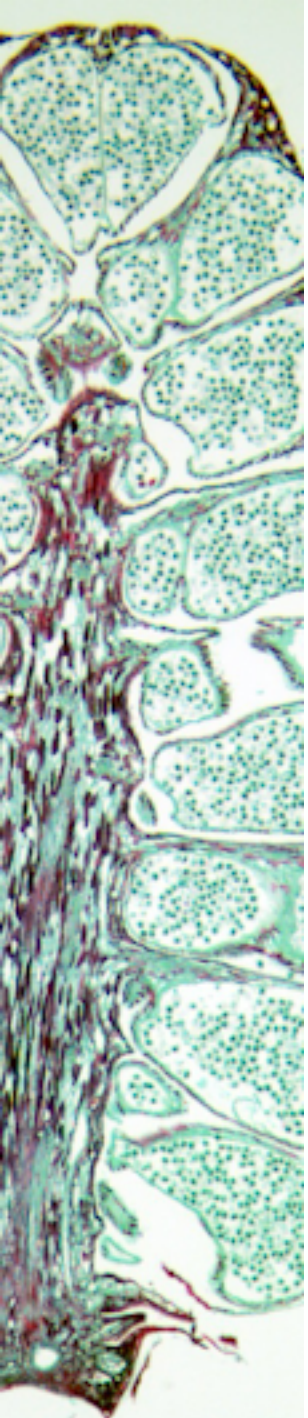


Quelle che noi chiamiamo alghe sono un gruppo polifiletico che comprende le alghe verdi, rosse, brune, e altri gruppi fotosintetizzanti.



Le alghe verdi sono invece un gruppo parafiletico.



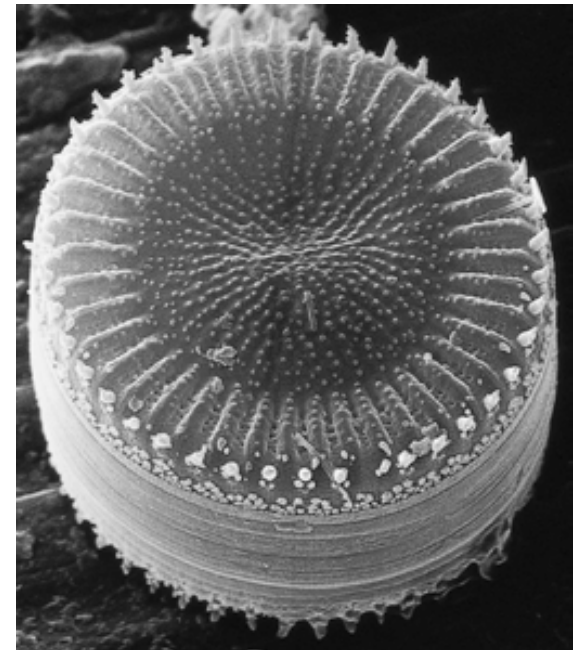


Le diatomee (classe Bacillariophyceae)

Le diatomee sono responsabili della fissazione di circa il 25% del carbonio totale del pianeta. Sono presenti nelle acque salate e dolci, e si stima che siano la componente principale della biodiversità delle acque polari.

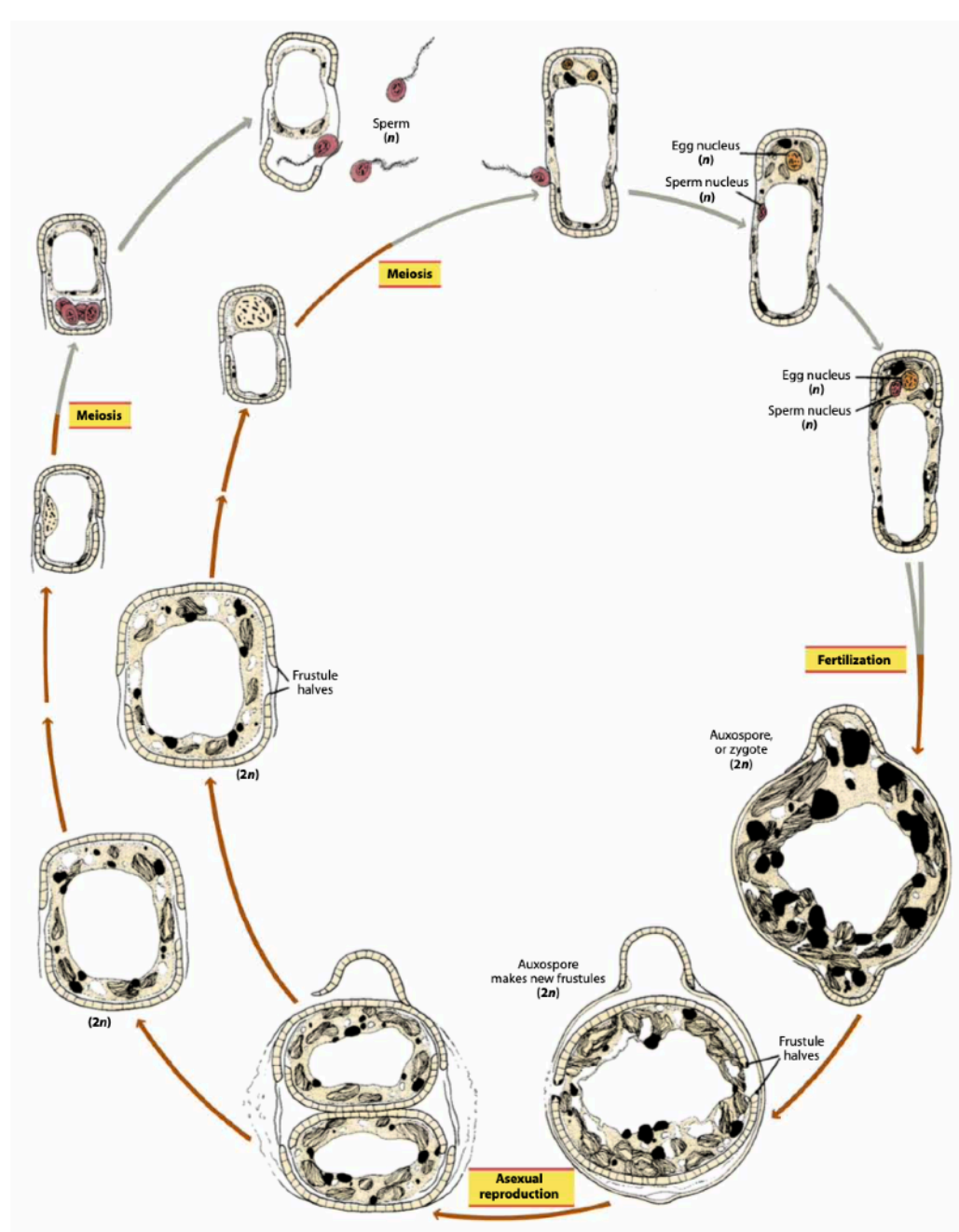
Si distinguono in pennate o centriche, a seconda della simmetria (bilaterale o raggiata) della teca o frustolo.

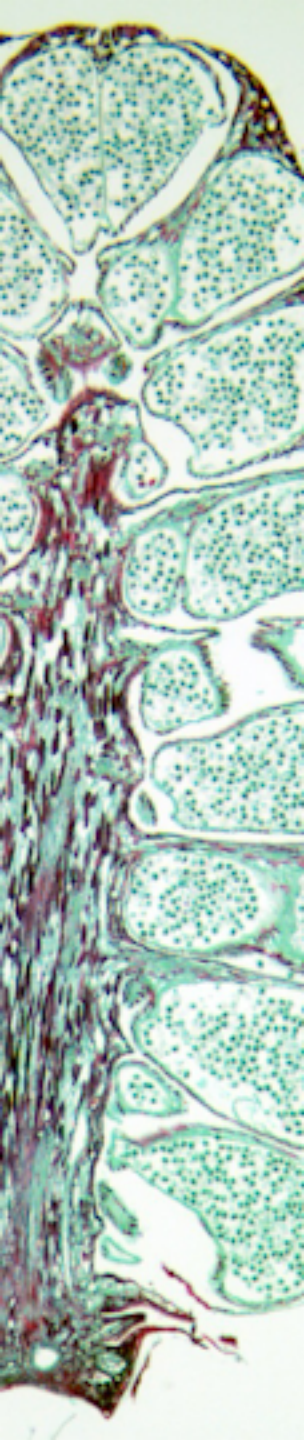
Questa è composta da polimeri di ossido di silicio, ed è divisa in due metà che si sovrappongono come le parti di una capsula petri





Le diatomee si riproducono per lo più asessualmente. Tuttavia, mentre in alcune specie i frustoli sono relativamente elastici, e si espandono, permettendo la crescita delle cellule, in altre questi sono rigidi, e man mano che continuano le divisioni le cellule diventano sempre più piccole, visto che la porzione del frustolo che si rigenera dalla divisione è sempre quella inferiore, che si incastra dentro la superiore. Quando la dimensione arriva al 30% in meno, si innesca la riproduzione sessuale. La meiosi è gametica, con un ciclo vitale in cui prevale la fase diploide.





Le alghe brune (classe Phaeophyceae)

Le alghe brune sono un gruppo di specie marine, presenti poraticamente a tutte le latitudini.

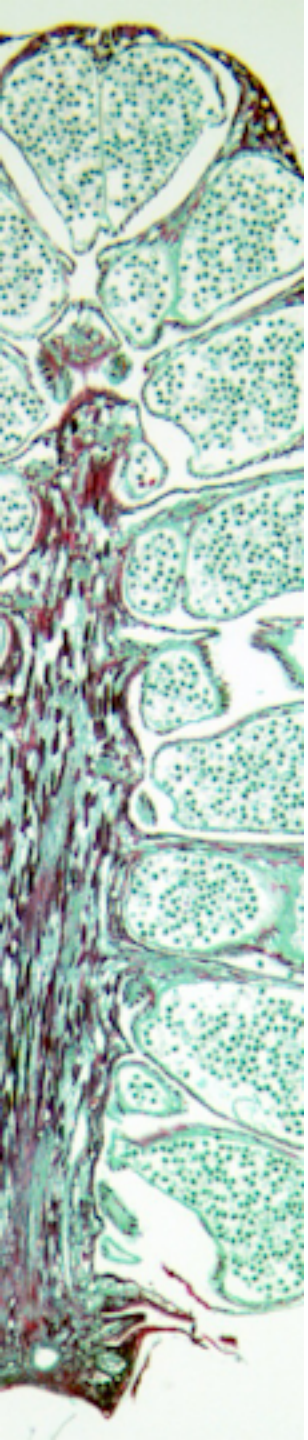
Esistono circa 1500 specie, ma nonostante il numero relativamente limitato, sono dominanti in diversi ecosistemi. Basti ricordare il genere *Sargassum*, nell'omonima area di mare tropicale.

Alcune specie sono capaci di fotosintesi fino a circa 60 metri di profondità, nelle acque più limpide.

Contengono clorofille a e c, e carotenoidi, tra i quali la fucoxantina, una xantofilla che da loro il caratteristico colore bruno. Come materiale di riserva hanno il carboidrato laminarina, che viene conservato nei vacuoli.

Nelle specie pluricellulari, il tallo ha una organizzazione che va dai semplici filamenti ramificati, a una vera differenziazione in tessuti. Alcune specie, in particolare nel genere *Laminaria*, hanno un talamo organizzato in un piede che si ancora al substrato, uno stipite, e una lamina.





In questi casi si può anche avere la presenza di tessuti di trasporto, sia in senso verticale, che in senso laterale, qualora le lamine siano particolarmente ampie.

Alcuni generi formano ammassi galleggianti, mentre altri, quelli con un piede, si ancorano ai substrati litici.

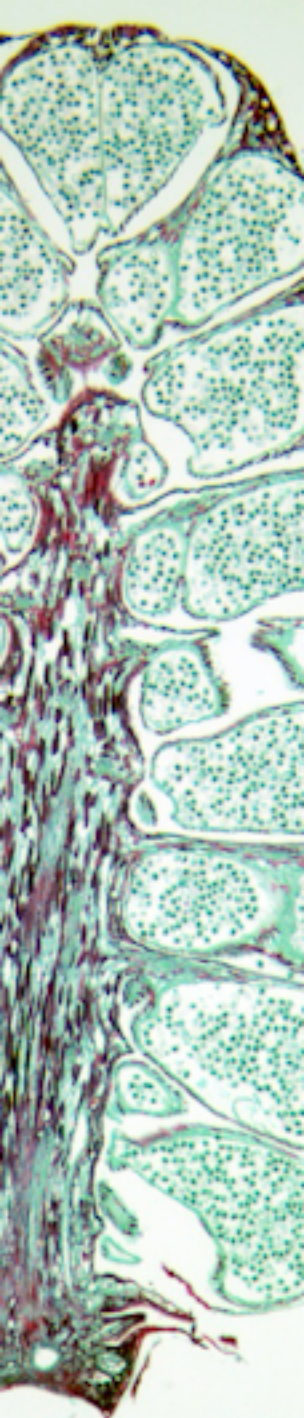
In questo gruppo si trovano sia casi di meiosi sporica, con alternanza di generazione eteromorfa (*Laminaria*), che casi di meiosi gametica, quindi con ciclo vitale diploide (*Fucus*).

Laminaria produce gametofiti maschili e femminili di piccole dimensioni. Vi è oogamia, e lo sporofito cresce sul gametofito femminile prima di diventare indipendente. La meiosi è sporica, e il ciclo è aplodiplonte.

Anche in *Fucus* vi è anche oogamia, ma il ciclo è diplonte. Lo zigote viene immediatamente liberato, e dà origine a uno sporofito.



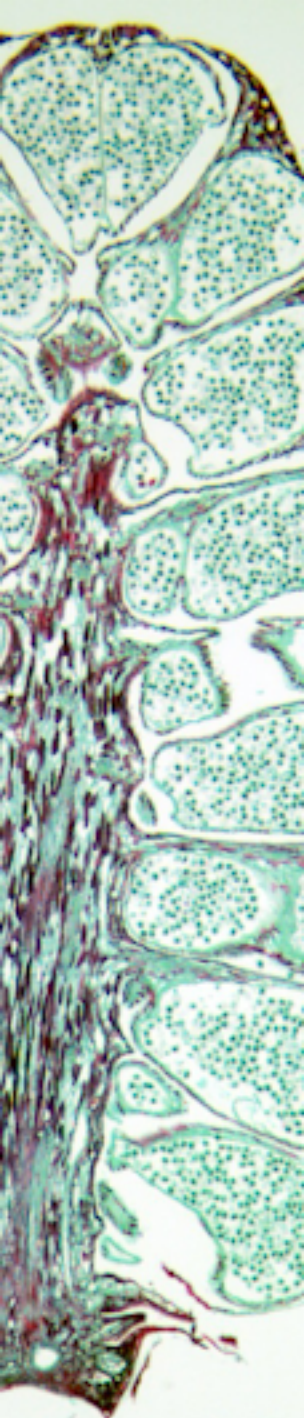
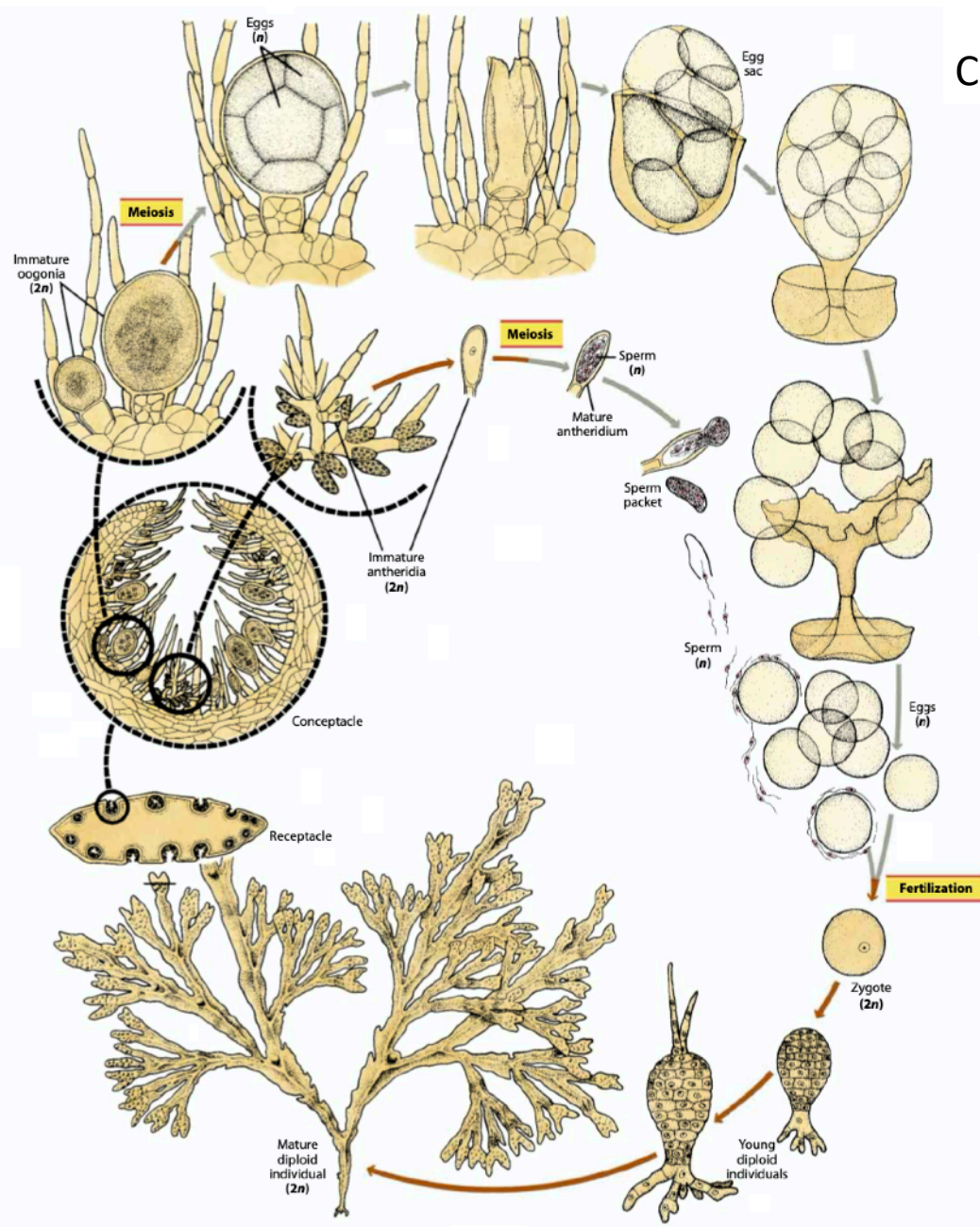
Fucus vesiculosus

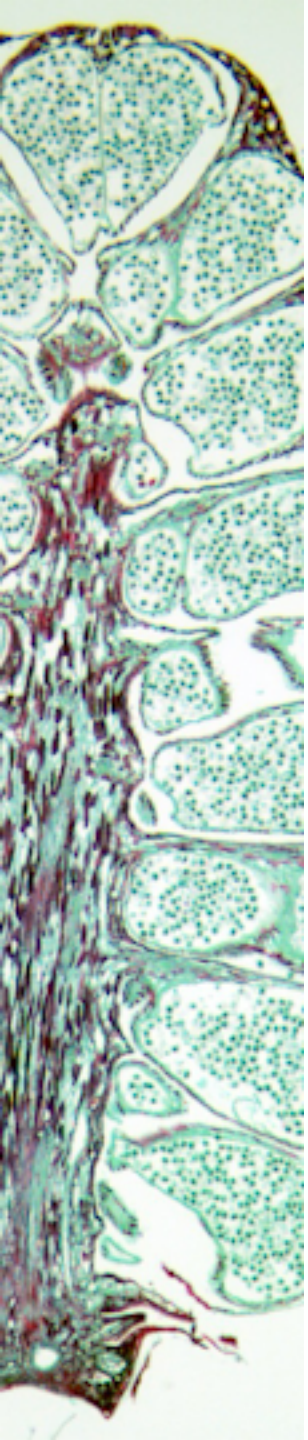


102. FUCUS VESICULOSUS (L. Sp. 44. p. 4626.)
Turn. Hist. — Ag. Spec. et Syst. — Grv. Alg. Brit.
Duby Bot. — Desmaz. Pl. Crypt. n° 438. — J. Ag.
Spec. — Harr. Physiol. t. 204.
Sur les rochers de tout le littoral.



Ciclo di *Fucus*





La meiosi porta alla formazione (dopo un certo numero di ulteriori divisioni mitotiche delle cellule aploidi) di gameti che sono morfologicamente e funzionalmente distinti e formati all'interno di organi diversi, i concettacoli.

I **concettacoli maschili** sono caratterizzati al loro interno da brevi filamenti che all'apice portano **anteridi** uniloculari oblungi.

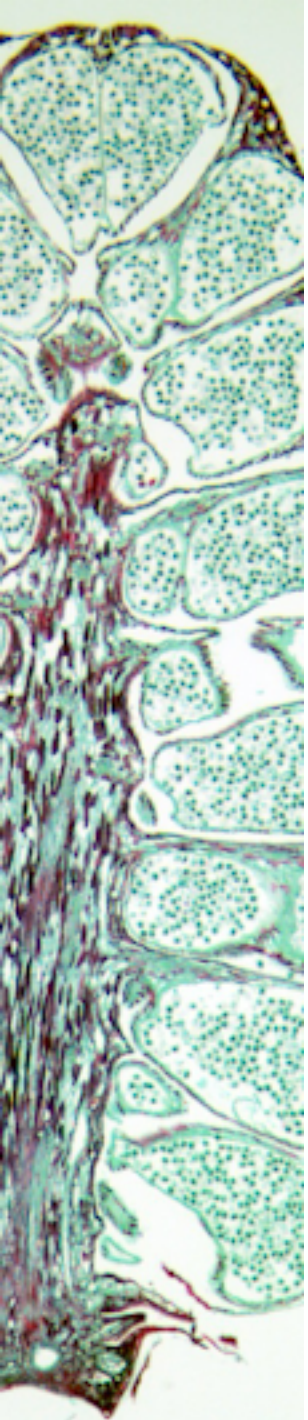
In ogni anteridio si trova una singola cellula madre che subisce meiosi, formando 4 cellule aploidi (tetrade) che subiscono 4 successive mitosi. Si formano così 64 spermatozoidi flagellati.

I **concettacoli femminili** presentano **oogoni** sferici portati da brevi peduncoli.

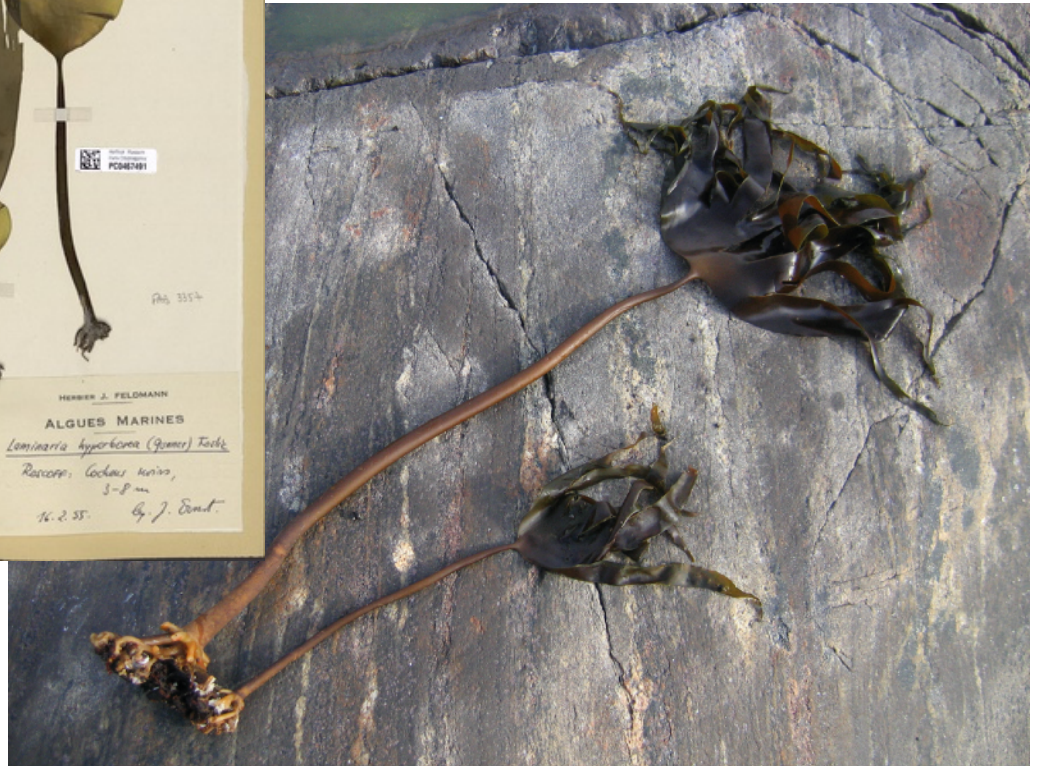
In ogni oogonio si trova una cellula madre, che si divide mitoticamente in una cellula basale sterile e in una fertile; quest'ultima subisce meiosi per dare 4 cellule aploidi che infine subiscono 1 mitosi producendo in tutto 8 oocellule.

L'involucro lacerandosi mette in libertà le cellule uovo. Dalla fecondazione trae origine lo zigote che in seguito allo sviluppo porta alla formazione di un nuovo sporofito subito indipendente.

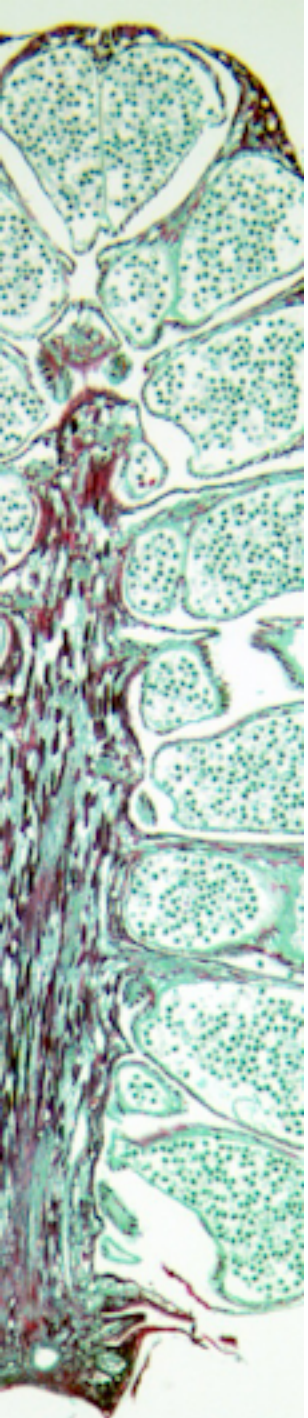
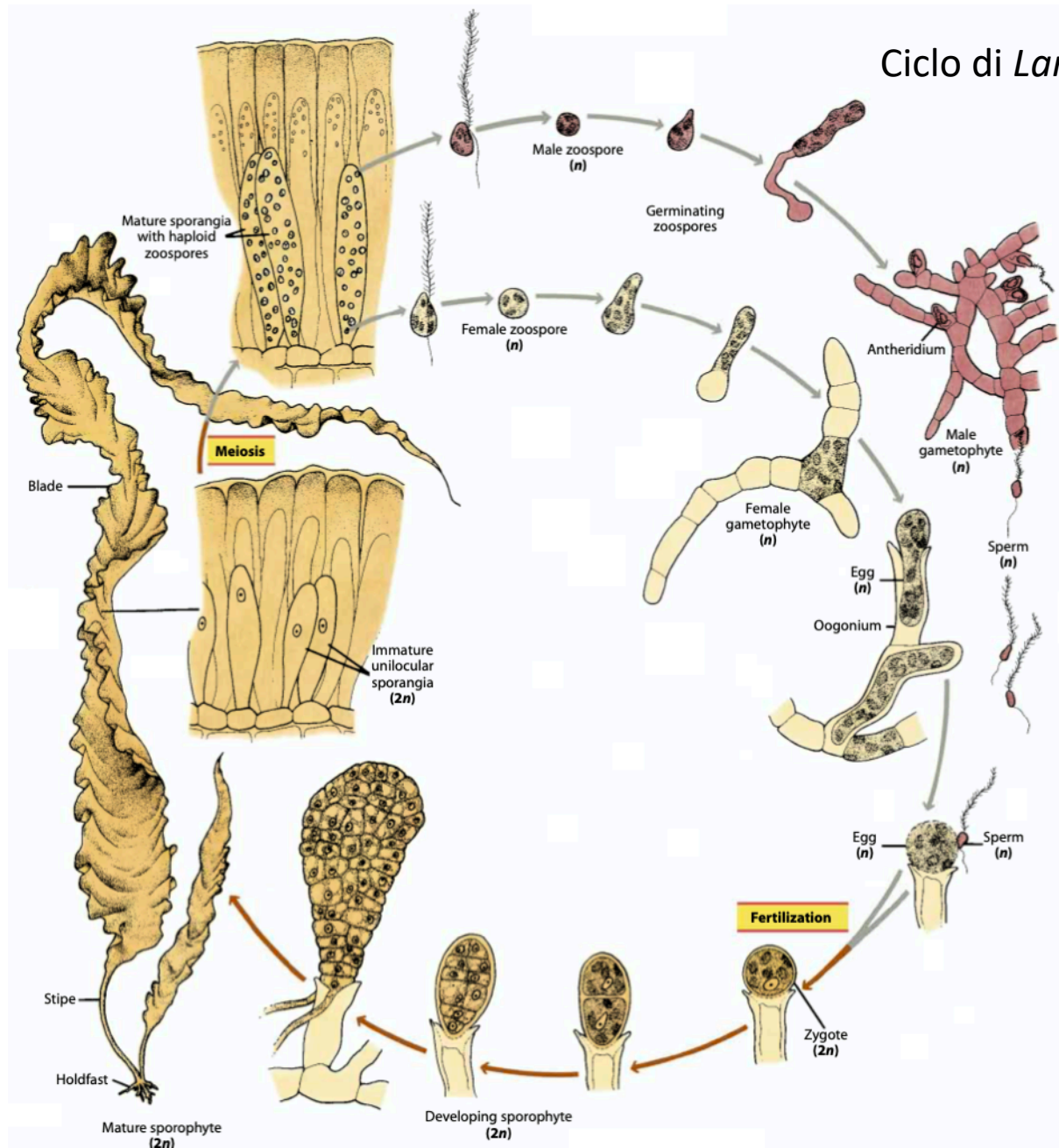


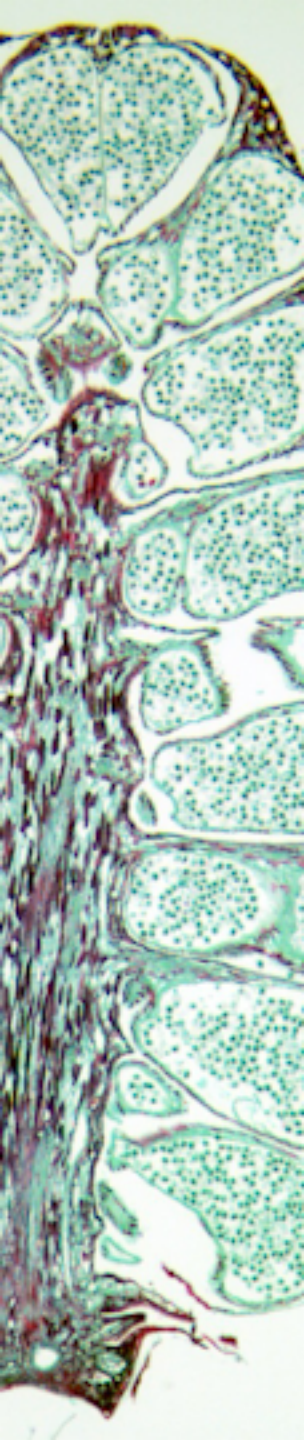


Laminaria hyperborea



Ciclo di *Laminaria*





La meiosi avviene in **sporangii uniloculari**, e porta alla formazione di un elevato numero di zoospore aploidi flagellate, ognuna delle quali ha il 50% di possibilità di svilupparsi in un gametofito maschile o femminile. I gametofiti sono ridotti rispetto allo sporofito, e quindi vi è alternanza di generazione eteromorfa.

I **gametofiti maschili** portano degli **anteridi unicellulari**, ognuno dei quali da origine a un solo spermio.

I **gametofiti femminili** presentano **oogoni unicellulari**, ognuno dei quali da origine a una sola cellula uovo.

Dopo la fecondazione, la cellula uovo resta ancorata al gametofito femminile, fino a svilupparsi in un nuovo sporofito.

