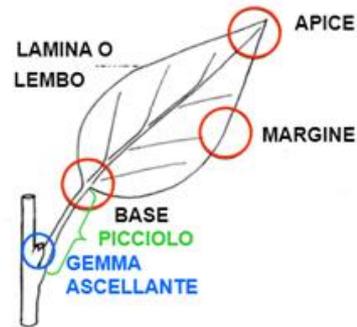


La foglia e la fotosintesi clorofilliana

La funzione principale delle foglie è quella di produrre nutrienti per le piante sotto forma di carboidrati



Elementi morfologici



Foglia dorsoventrale di dicotiledone

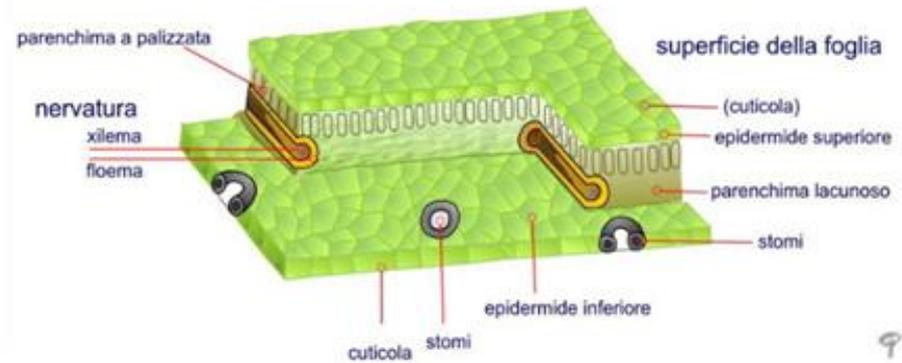


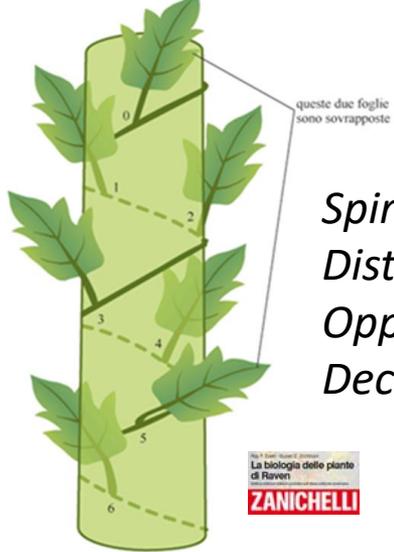
Foto dal Web

Sono il principale mezzo di scambio di gas tra la pianta e l'atmosfera: entra anidride carbonica ed esce vapore acqueo e O₂

Sono un organo di assorbimento della luce solare necessaria a produrre l'energia richiesta per la fissazione del carbonio

Fillotassi

disposizione delle foglie sul fusto



Spirale: una foglia ad ogni nodo e disposte a spirale (quercia)

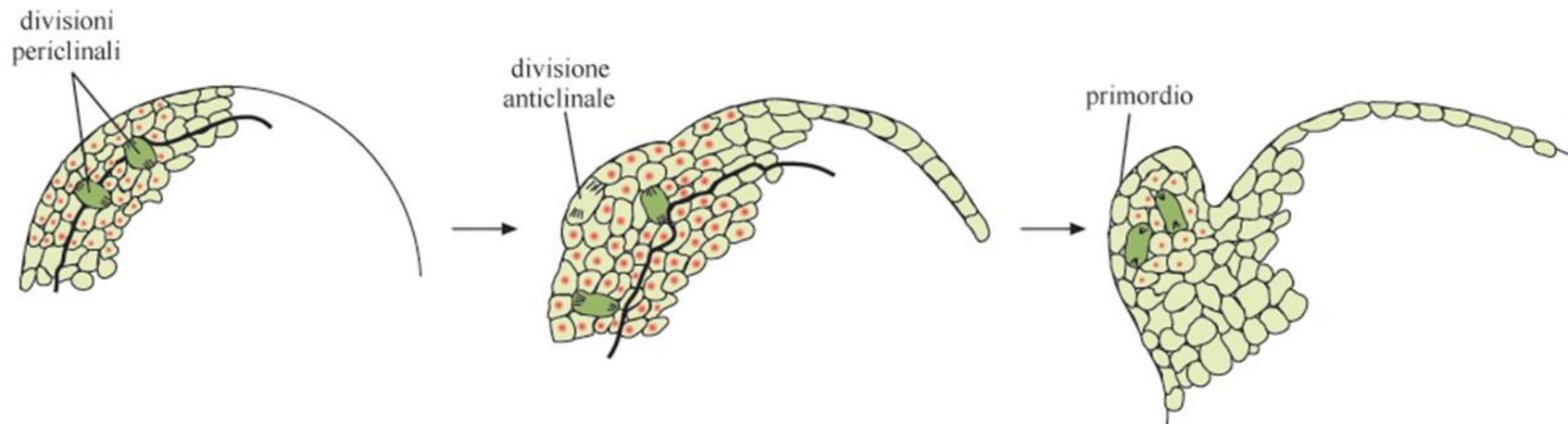
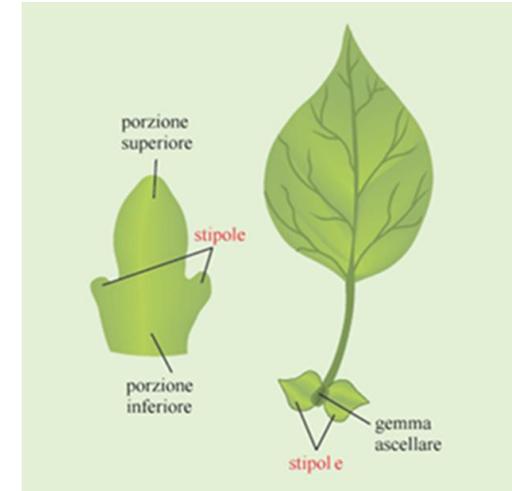
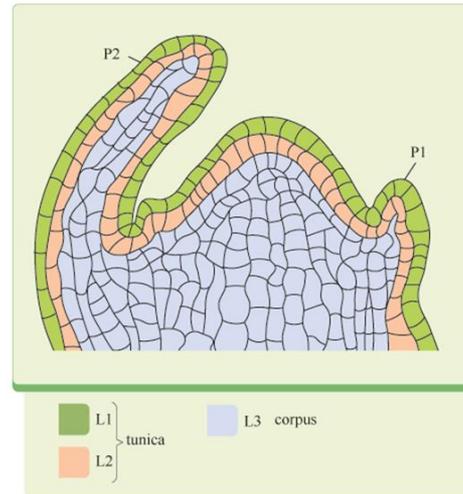
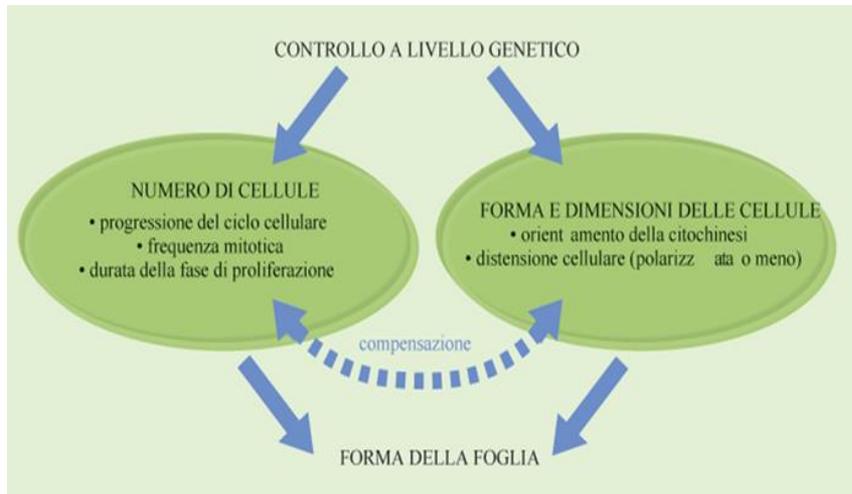
Distica: una foglia ad ogni nodo e disposte in file doppie (graminacee)

Opposta: coppia di due foglie ad ogni nodo (acero)

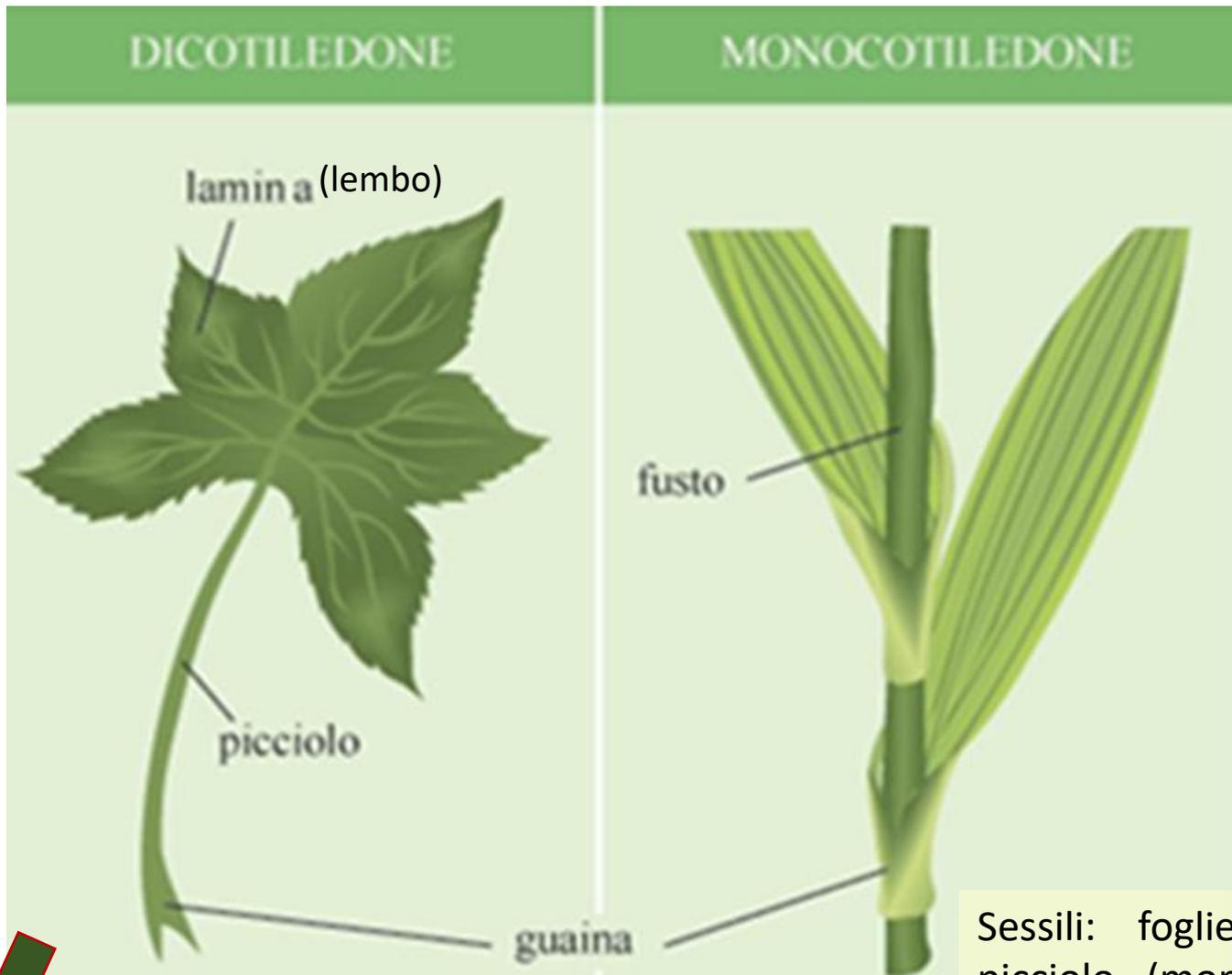
Decussata: coppie di due foglie ad ogni nodo disposte ad angolo retto (menta)



Dalla forma e dalla dimensione di ciascuna cellula dipendono la forma e la taglia della foglia intera



Le cellule coinvolte nella formazione del primordio sono indicate con nucleo in rosso



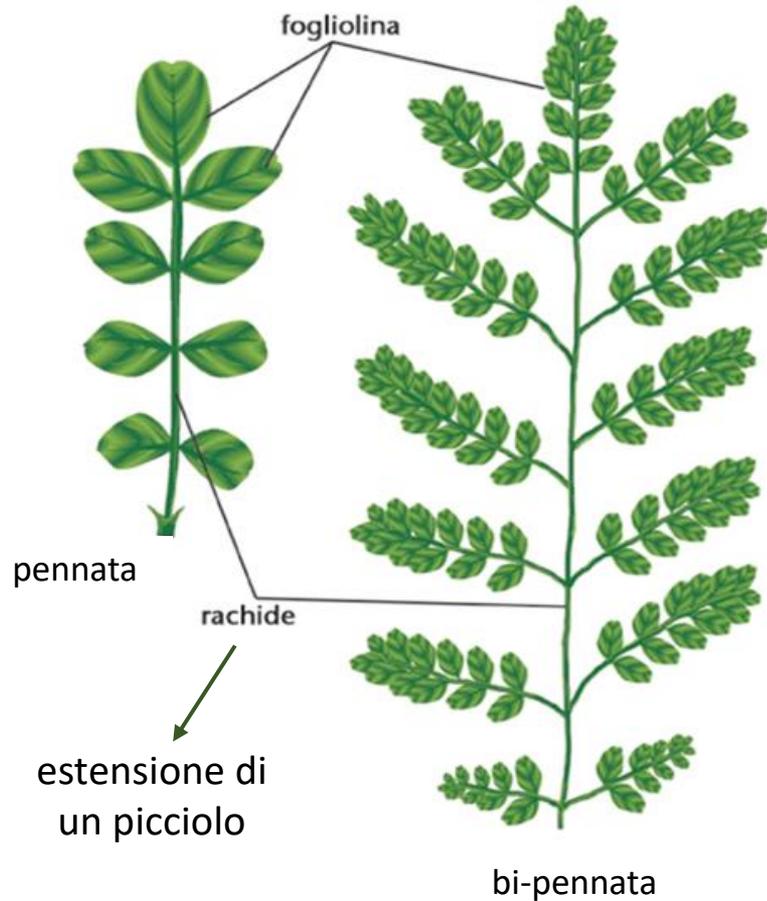
Sessili: foglie prive di picciolo (monocotiledoni e alcune dicotiledoni)



Semplici: lembo non diviso in parti distinte

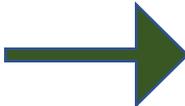
Composte: lembo suddiviso in foglioline ognuna con un proprio picciolo

- Foglie composte
- Pennate*: le foglioline si dipartono da ciascun lato del rachide (pinne di una piuma)
 - Palmate*: le foglioline divergono dalla sommità del picciolo (manca il rachide)

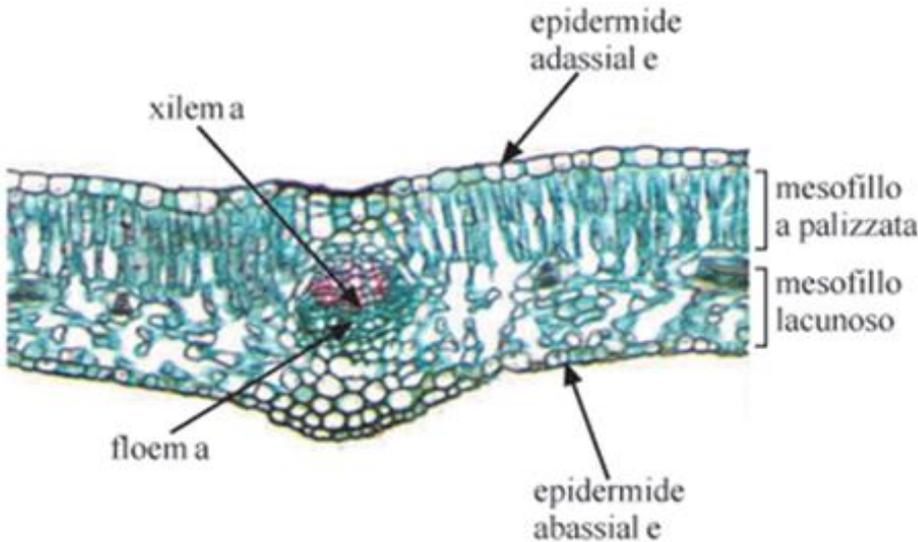
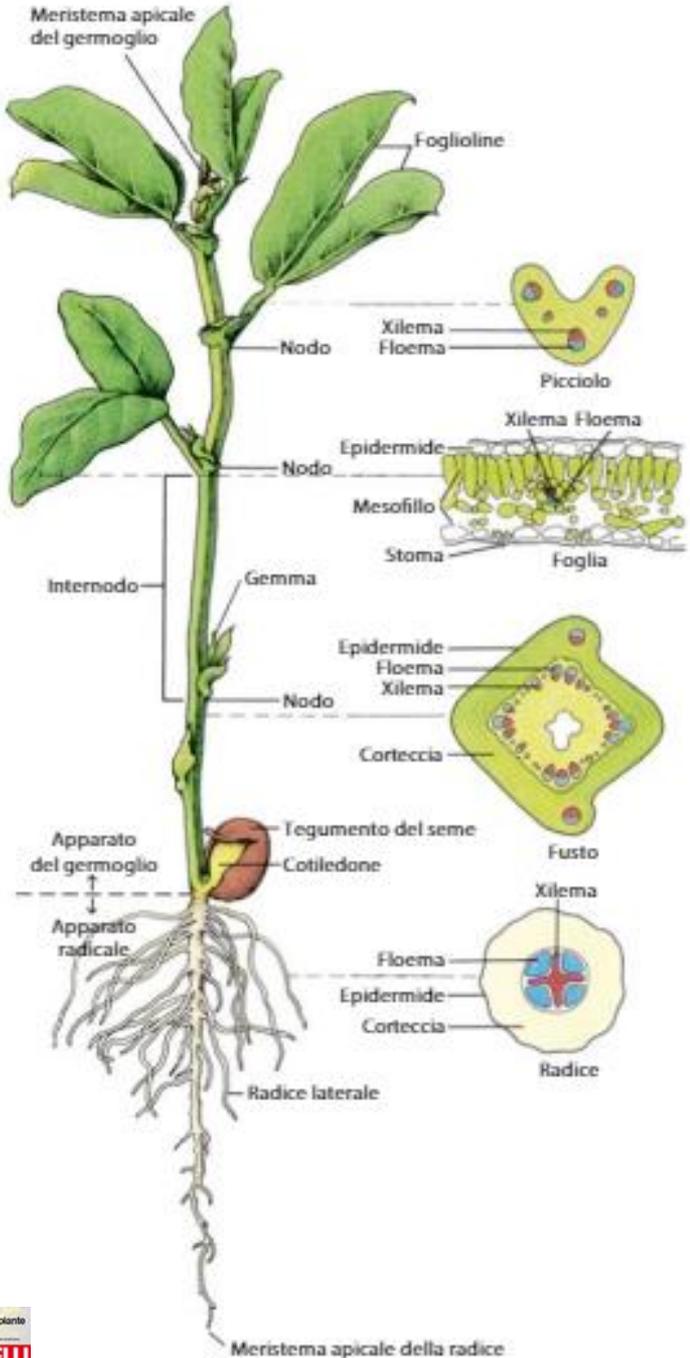


<https://it.vecteezy.com/arte-vettoriale/4231831-foglia-verde-palmata>

Funzione:



- Sistema Tegumentale (*Epidermide*)
- Sistema Fondamentale (*Mesofillo*)
- Sistema Vascolare (*Conduttore*)



apice - base

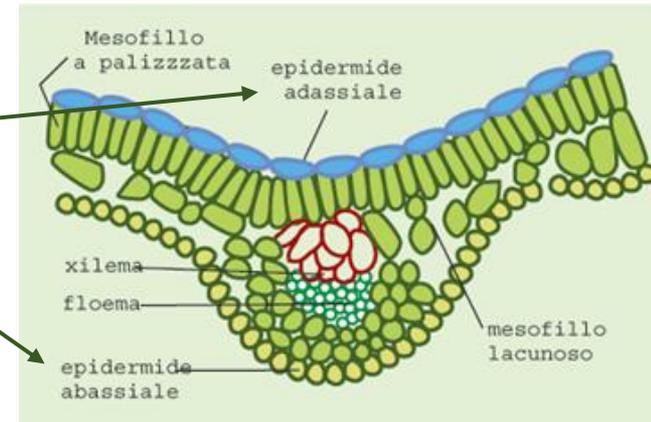
asse prossimo-distale

nervatura centrale

asse centro-laterale

dalla nervatura centrale al
margine della lamina

Dorso-ventrale:
epidermide superiore –
epidermide inferiore



La variazione di struttura delle foglie dipende dall'habitat
e in particolare dalla disponibilità di acqua



Mesofite: vivono in ambienti ne troppo umidi ne troppo secchi
Idrofite: vivono parzialmente o completamente sommerse dall'acqua
Xerofite: vivono in ambienti secchi o aridi

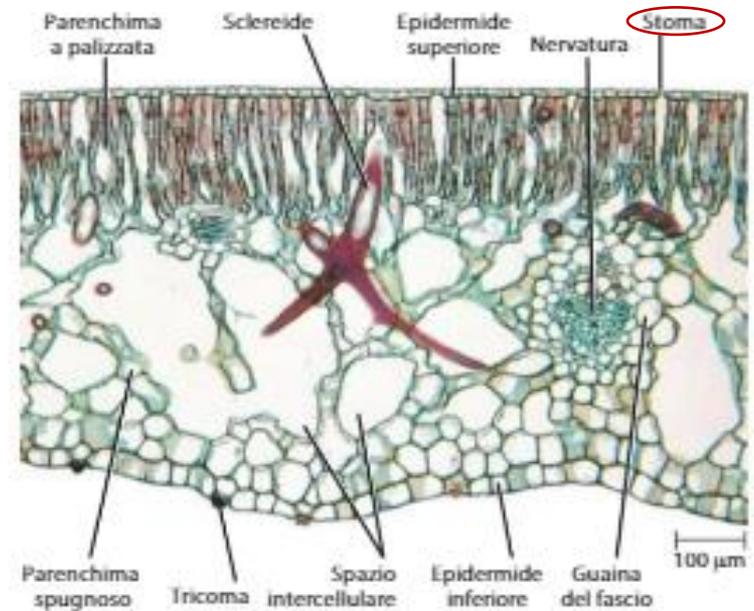
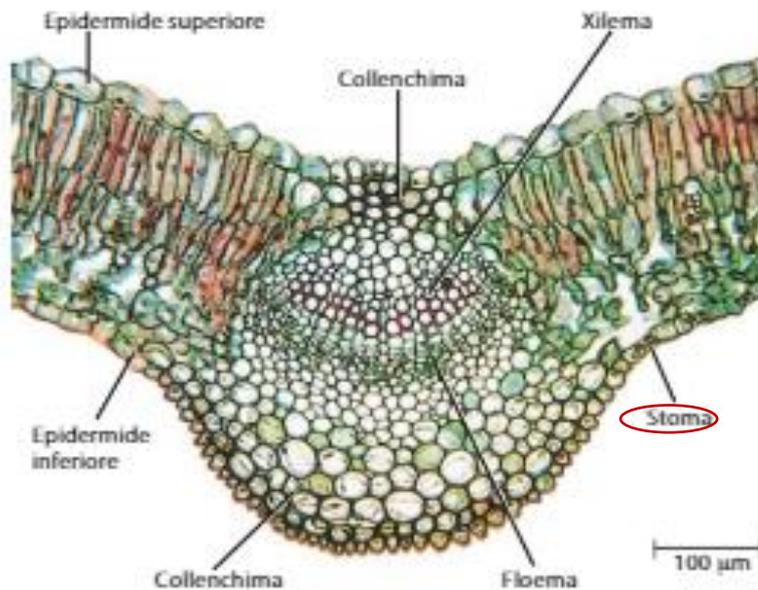
Dimensione e spessore della foglia dipendono dalla luce:

Eliofite: si sviluppano con alta intensità di luce; sono piccole e spesse

Sciafile: si sviluppano con bassa intensità luminosa

EPIDERMIDE

- Cellule compatte e rivestite da cuticola
- Presenza degli stomi su entrambi i lati (monocotiledoni) ma più abbondanti nella pagina inferiore (dicotiledoni); sono frequenti nelle xerofite e assenti o presenti solo sulla pagina superiore nelle idrofite
- Presenza di peli su tutta la superficie di uno o entrambi i lati della foglia (secrezione e riduzione della perdita di acqua)



MESOFILLO

- Spazi intercellulari comunicanti con l'esterno mediante gli stomi: SCAMBI GASSOSI
- Presenza di numerosi cloroplasti: FOTOSINTESI

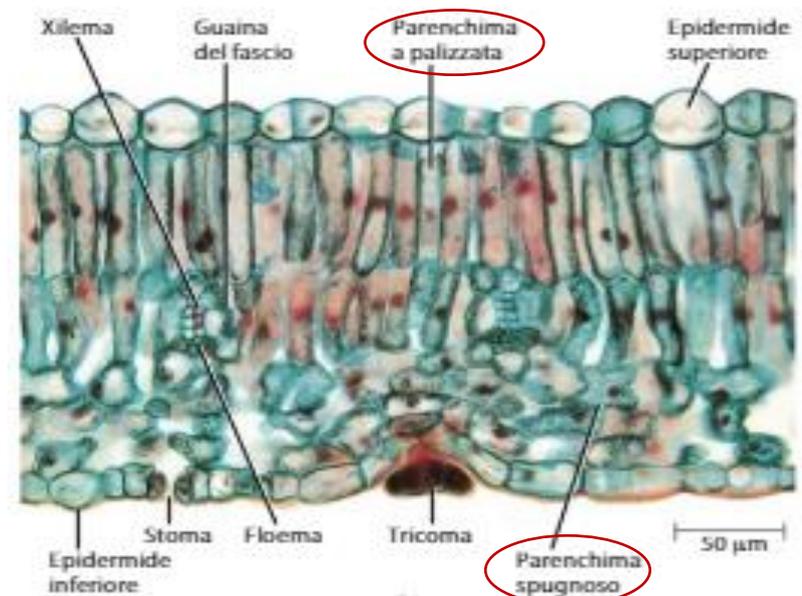
Mesofite

Parenchima a palizzata: cellule colonnari perpendicolari all'epidermide superiore, con molti cloroplasti, vi avviene gran parte della fotosintesi, il numero degli strati varia a seconda della specie e dell'ambiente (luce)

Parenchima spugnoso: cellule irregolari al di sotto dell'epidermide inferiore, con ampi spazi intercellulari per facilitare il passaggio della CO₂

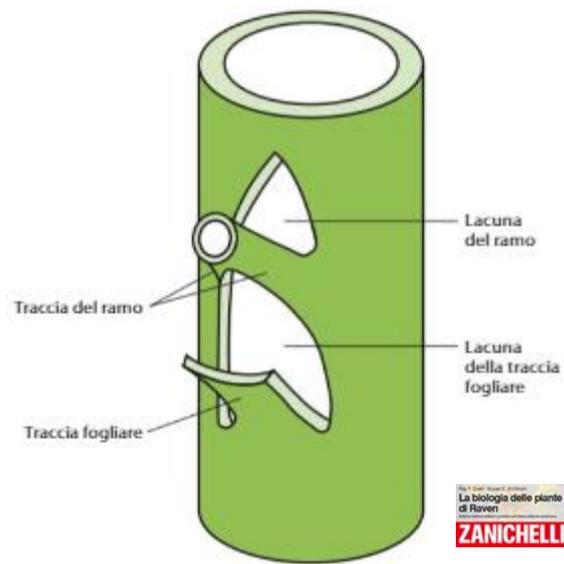
Xerofite: il parenchima a palizzata si trova al di sotto delle due epidermidi e quello spugnoso al centro

In alcune piante il mesofillo non è distinto in parenchima a palizzata e spugnoso (mais e altre graminacee)



SISTEMA VASCOLARE (FASCI CONDUTTORI)

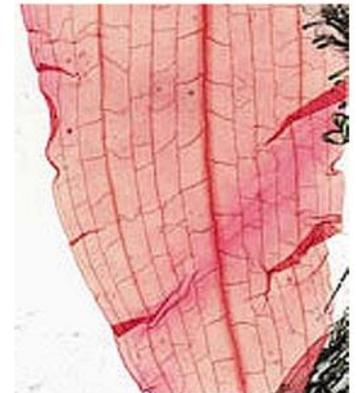
- I fasci conduttori sono connessi ai fasci conduttori del fusto
- Il sistema dei fasci forma le NERVATURE FOGLIARI



Nervatura reticolata: ogni nervatura si diparte da una nervatura principale che si ramifica in nervature più piccole (dicotiledoni). La nervatura principale si estende nella porzione slargata della lamina (nervatura centrale).



Nervatura parallela (o striata): numerose nervature parallele si estendono lungo l'asse maggiore (monocotiledoni) e convergono e si uniscono all'apice della foglia



XILEMA e FLOEMA

costituiscono le nervature e sono di origine primaria (generalmente)

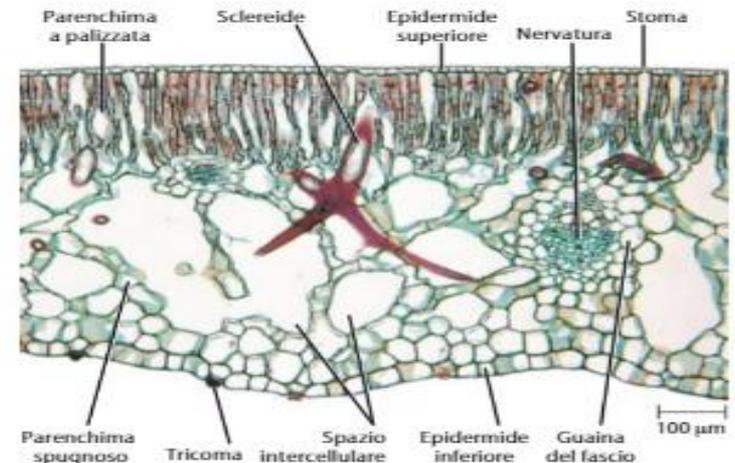
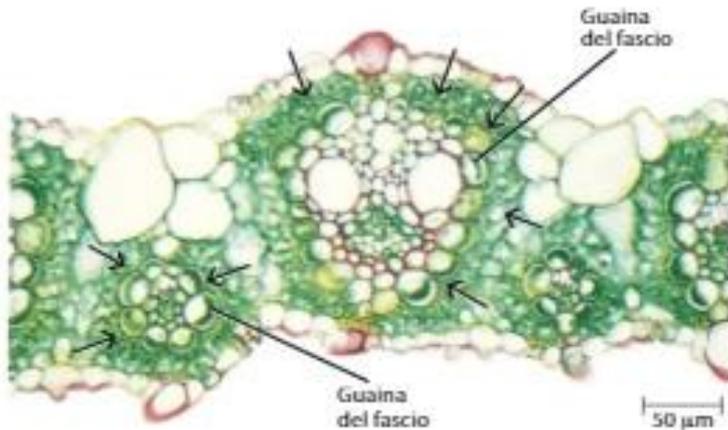
I fasci della foglia sono generalmente di tipo COLLATERALE CHIUSO:

Xilema: rivolto verso la pagina superiore della nervatura

Floema: rivolto verso la pagina INFERIORE della nervatura

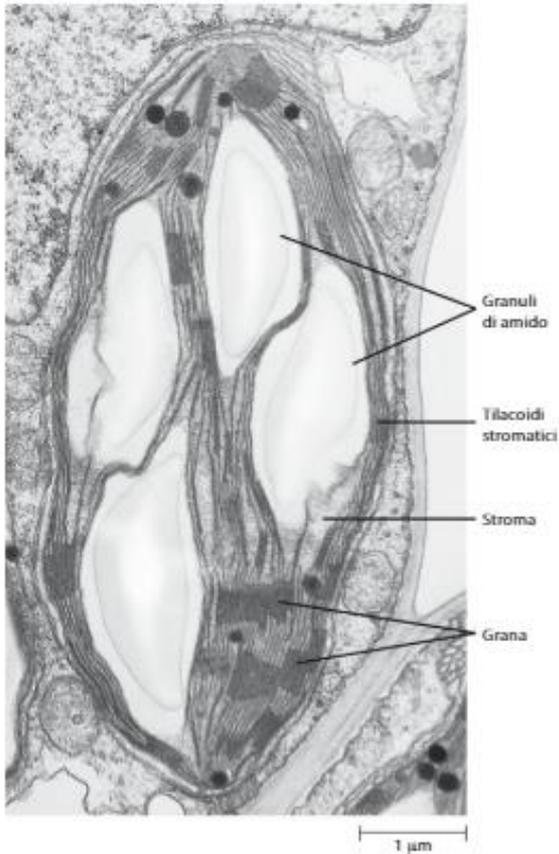
Nervature maggiori: funzione di trasporto, sono circondati da cellule parenchimatiche

Nervature minori: funzione di raccolta dei fotosintati, sono compresi tra uno o più strati di cellule della GUAINA DEL FASCIO che presentano la banda del Caspary e che controlla il movimento delle sostanze da e verso i tessuti conduttori

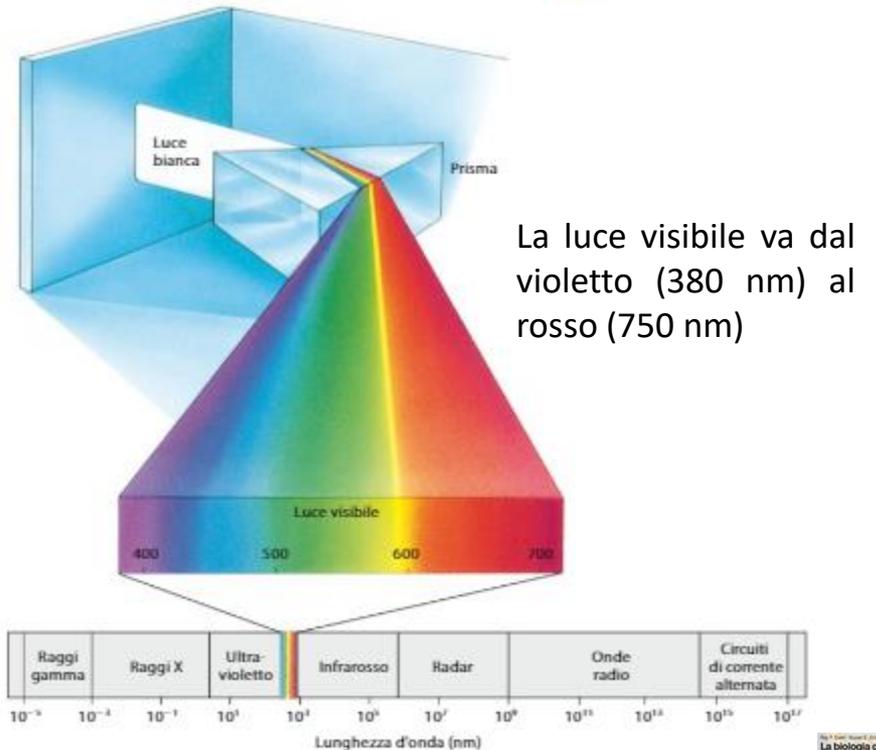


Il tessuto sclerenchimatico associato ai fasci conduttori conferisce un sostegno meccanico alle foglie

Fotosintesi Clorofilliana



biossido di carbonio + acqua \longrightarrow glucosio + ossigeno
o anidride carbonica



Teoria corpuscolare della luce: la luce è costituita da particelle di energia, i FOTONI

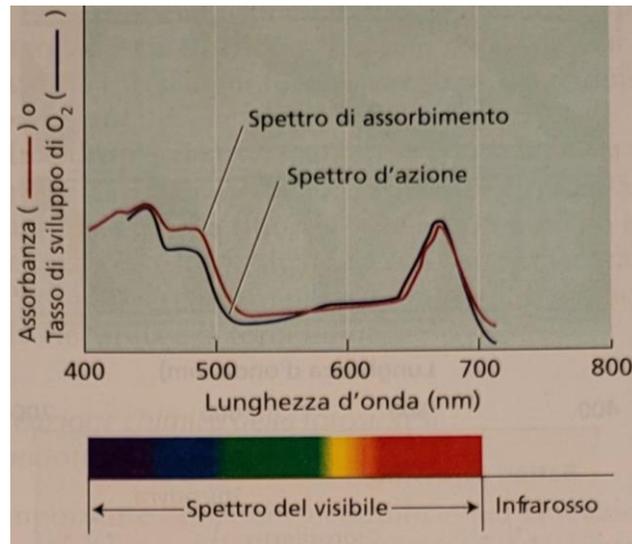
Modello ondulatorio: la luce viaggia sotto forma di onde

I pigmenti clorofilliani assorbono la luce

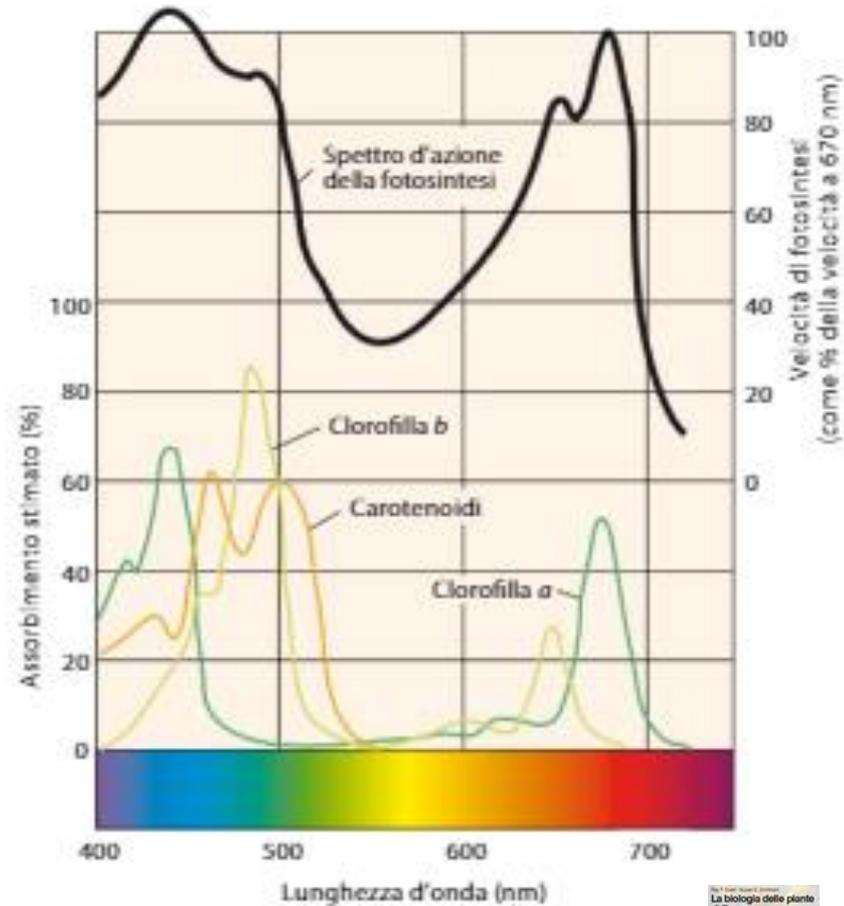
La maggior parte dei pigmenti assorbe solo determinate lunghezze d'onda e trasmette e riflette quelle che non assorbe

Spettro d'azione: l'influenza delle diverse lunghezze d'onda della luce sui processi cellulari (fioritura, germinazione dei semi, fotosintesi)

Pigmento responsabile di quel particolare processo cellulare

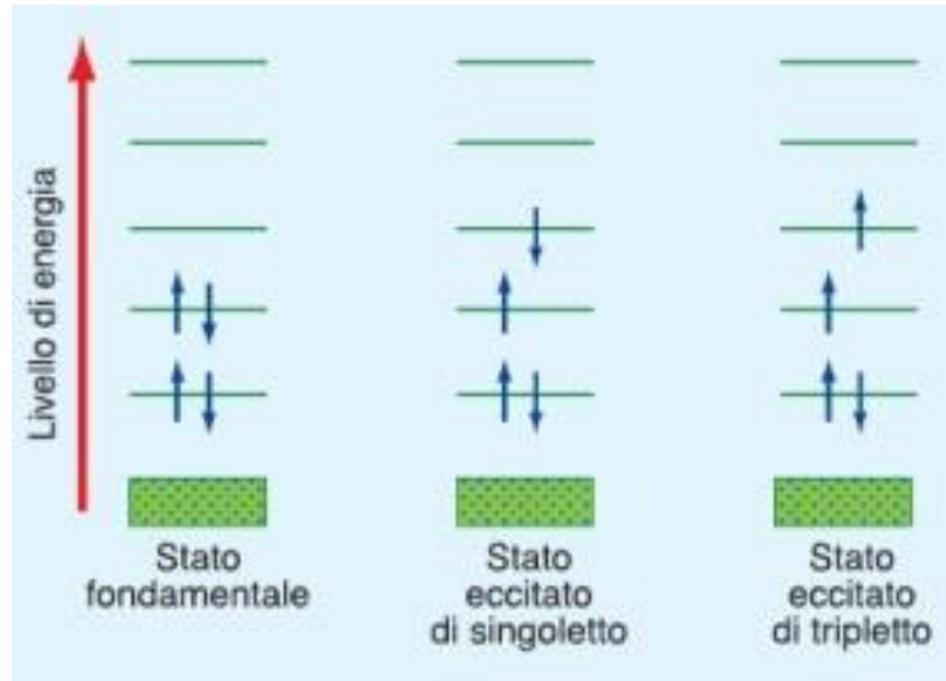


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.



La clorofilla assorbe la luce alle lunghezze d'onda del VIOLETTO, BLU e ROSSO
La clorofilla riflette soprattutto la luce VERDE

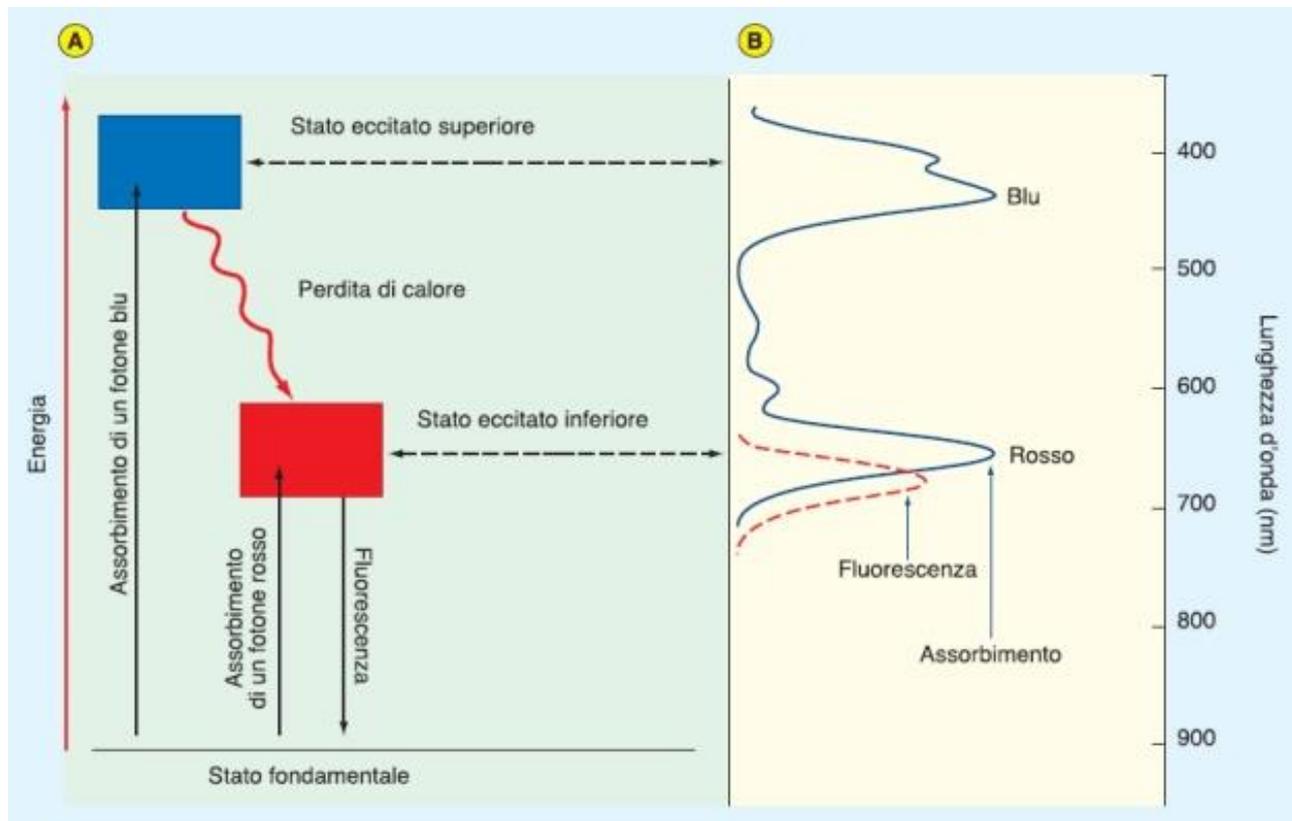
Quando le molecole di clorofilla (o di un pigmento) assorbono luce gli elettroni sono temporaneamente spinti ad un livello energetico superiore chiamato *STATO ECCITATO*



La direzione delle frecce indica il momento di spin dei due elettroni omologhi

Quando gli elettroni tornano allo stato energetico inferiore o **STATO FONDAMENTALE** viene rilasciata energia

Assorbimento ed emissione della luce da parte della clorofilla



Utili per la
fotosintesi

1. Convertita in calore e in un fotone meno energetico (*Fluorescenza*)
2. Trasferimento dell'energia da una molecola di clorofilla eccitata che torna allo stato fondamentale ad un'altra adiacente che si eccita (*Risonanza*)
3. Trasferimento dell'elettrone eccitato ad una molecola adiacente (accettore di elettroni) che si riduce mentre la molecola di clorofilla si ossida

Pigmenti fotosintetici

Clorofille, Carotenoidi, Ficobiline

Clorofilla a: si trova in tutti gli eucarioti fotosintetici e nei cianobatteri

Clorofilla b: diverso spettro di assorbimento, piante e alghe verdi

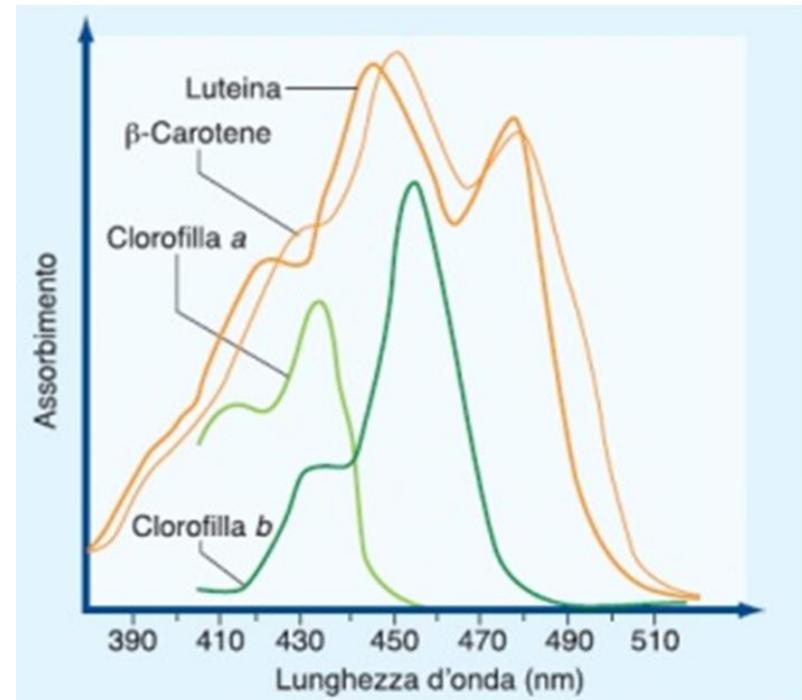
Clorofilla c: sostituisce la *b* in alcuni gruppi di alghe (brune e diatomee)

ESSENZIALE per la fotosintesi che produce ossigeno

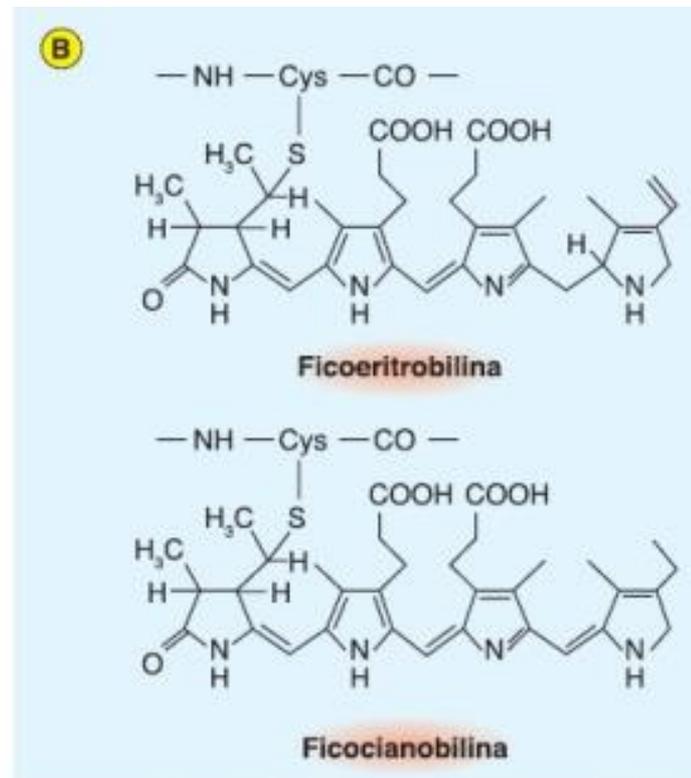
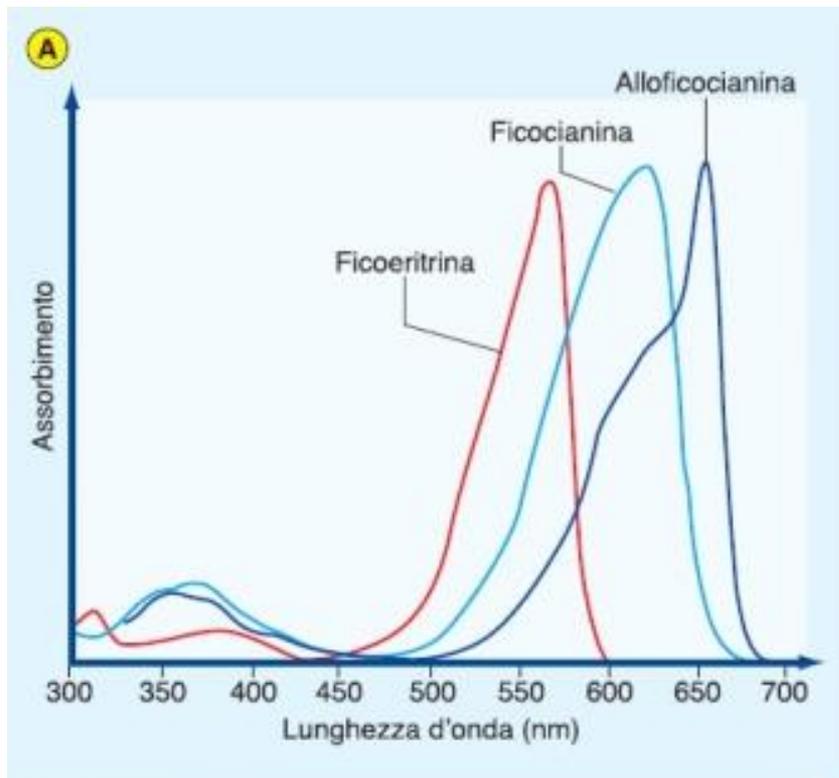
PIGMENTI ACCESSORIO: non direttamente coinvolto nella fotosintesi; ampliano l'intervallo di luce utilizzato per la fotosintesi

Carotenoidi: pigmenti liposolubili di colore rosso, arancione e giallo presenti in tutti i cloroplasti e nei cianobatteri, proteggono la clorofilla dai danni foto-ossidativi (caroteni e xantofille)

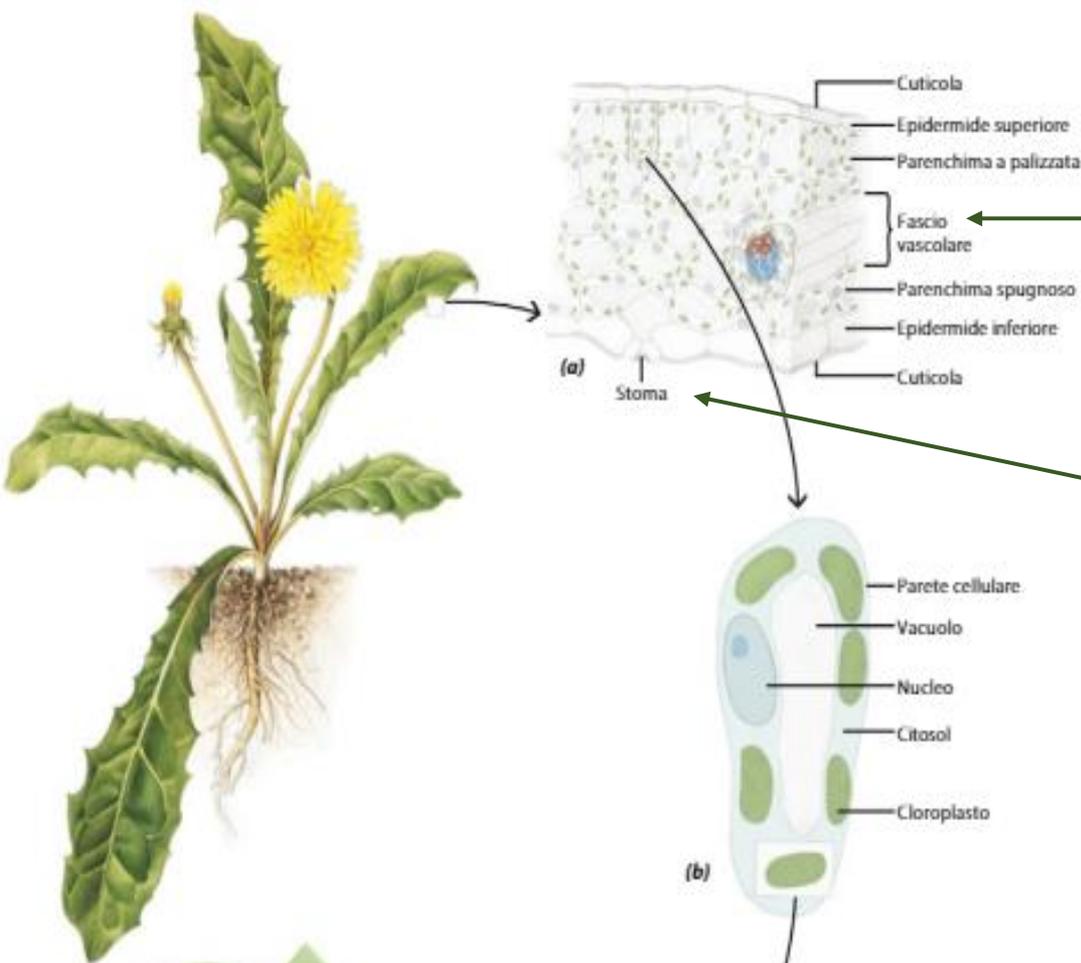
Pigmenti accessori: raccolgono diverse lunghezze d'onda



Ficobiline: pigmenti accessori idrosolubili presenti nei cianobatteri e nei cloroplasti delle alghe rosse

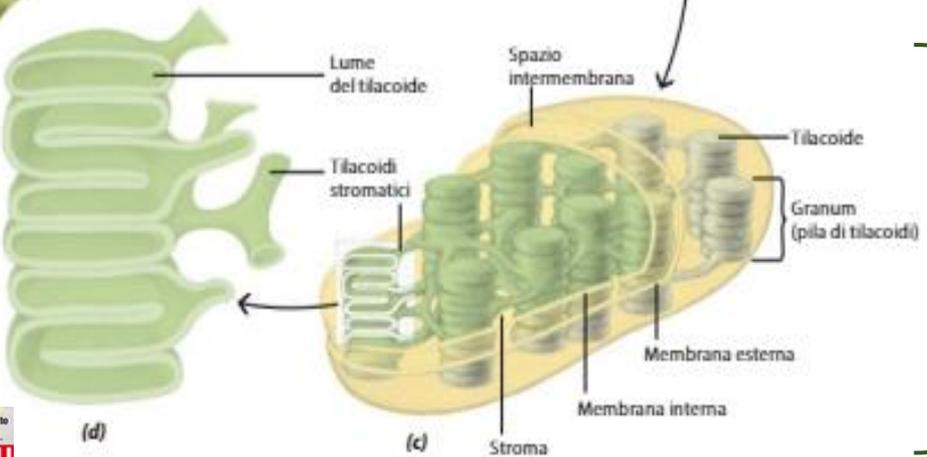
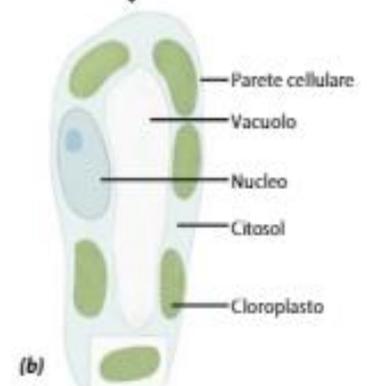


Bacterioclrofilla (batteri purpurei) e *clorobium-clorofilla* (solfobatteri verdi): nei batteri fotosintetici che non usano l'acqua come donatore di elettroni e non liberano ossigeno



H₂O e sali minerali assorbiti dalla radice arrivano alla foglia (*via xilematica*); gli zuccheri prodotti arrivano a tutta la pianta (*via floematica*)

O₂, CO₂, e altri gas entrano nella foglia e riempiono gli spazi intercellulari (entrano nelle cellule per diffusione)



Sede della fotosintesi

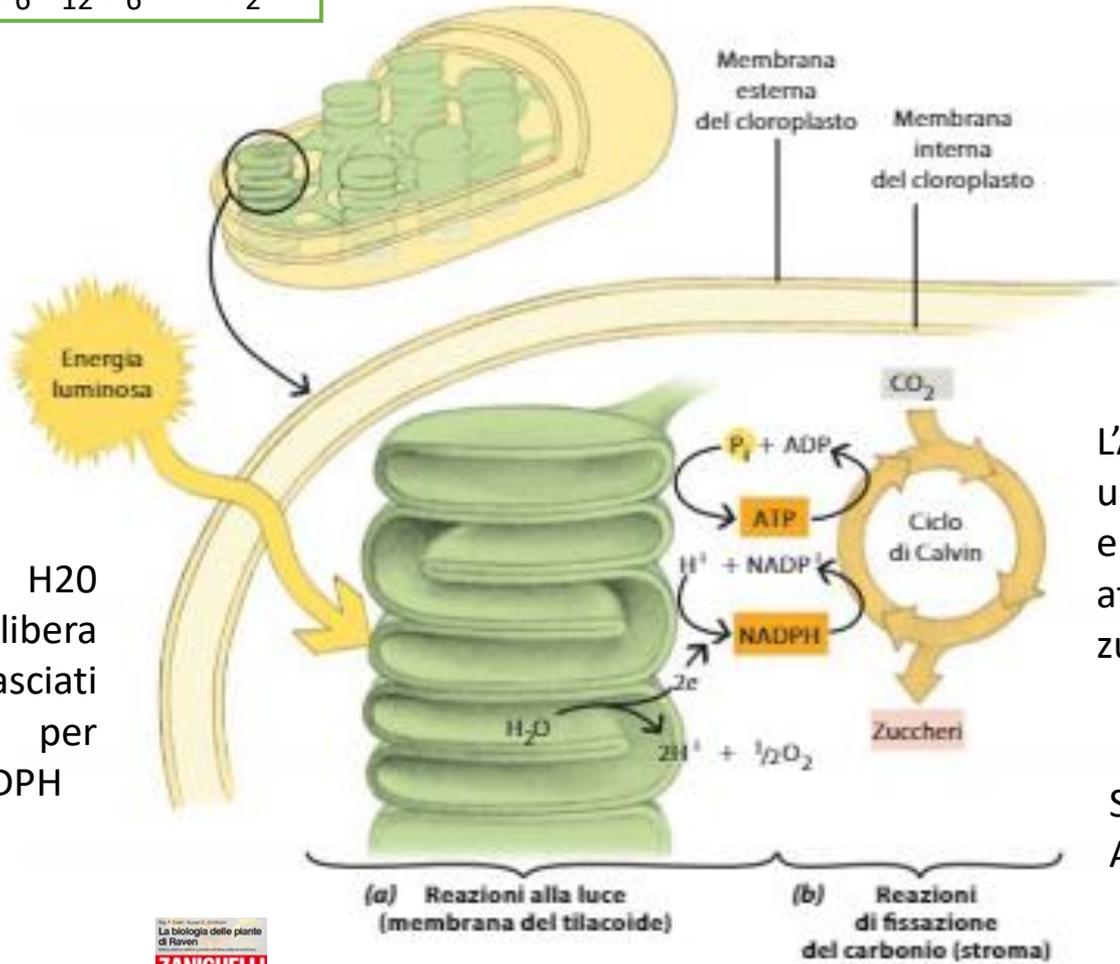
Reazioni della fotosintesi

Reazioni alla luce (trasduzione di energia): catturano l'energia luminosa e avvengono nei cloroplasti (tilacoidi) del mesofillo fogliare

Reazioni di fissazione del Carbonio: utilizzano l'energia luminosa catturata e avvengono nello stroma dove sono immersi i tilacoidi



Le molecole di H₂O vengono scisse e si libera O₂. Gli elettroni rilasciati vengono utilizzati per ridurre NADP⁺ a NADPH



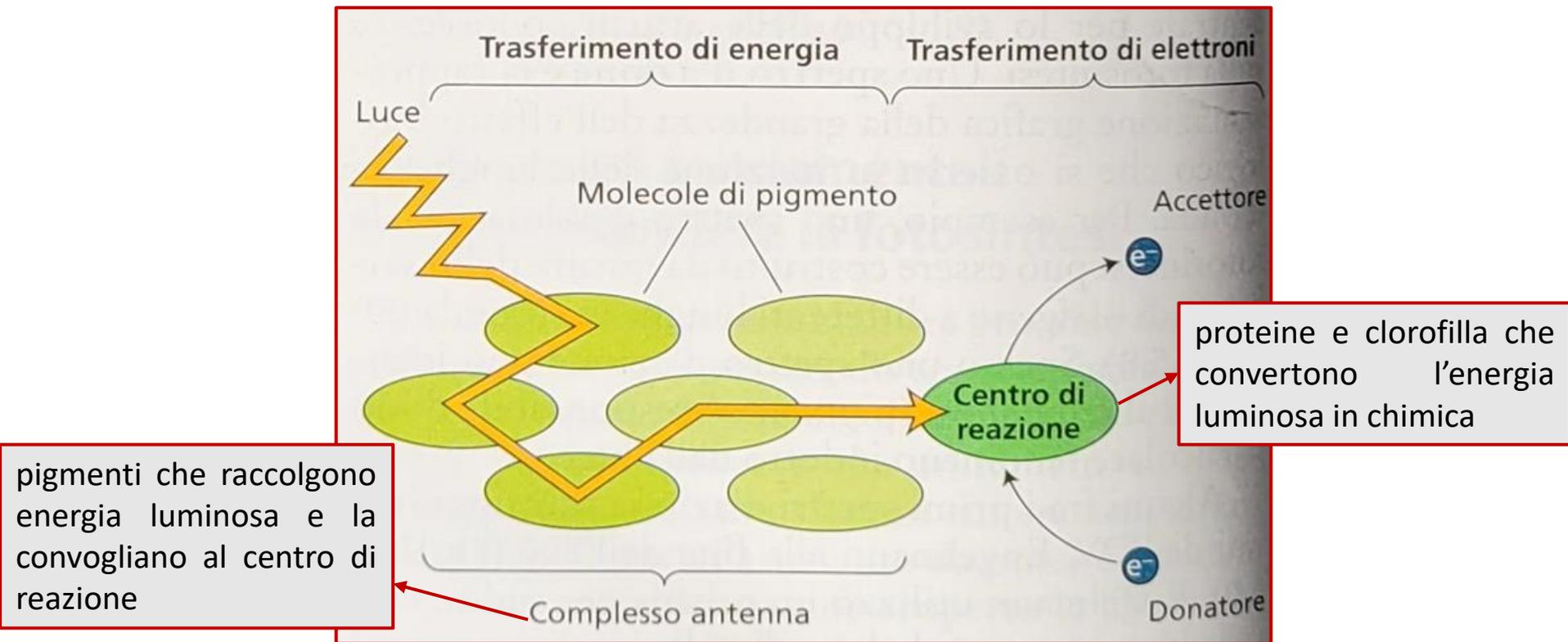
L'ATP fissa la CO₂ in una molecola organica e l'NADPH riduce gli atomi di C fissati a zucchero semplice

Saccarosio (trasporto)
Amido (riserva)

Reazioni luminose

FOTOSISTEMI: unità distinte di organizzazione dei pigmenti (*clorofilla a e b* e *carotenoidi*) nei tilacoidi dei cloroplasti. Ogni fotosistema contiene da 250 a 400 molecole di pigmenti

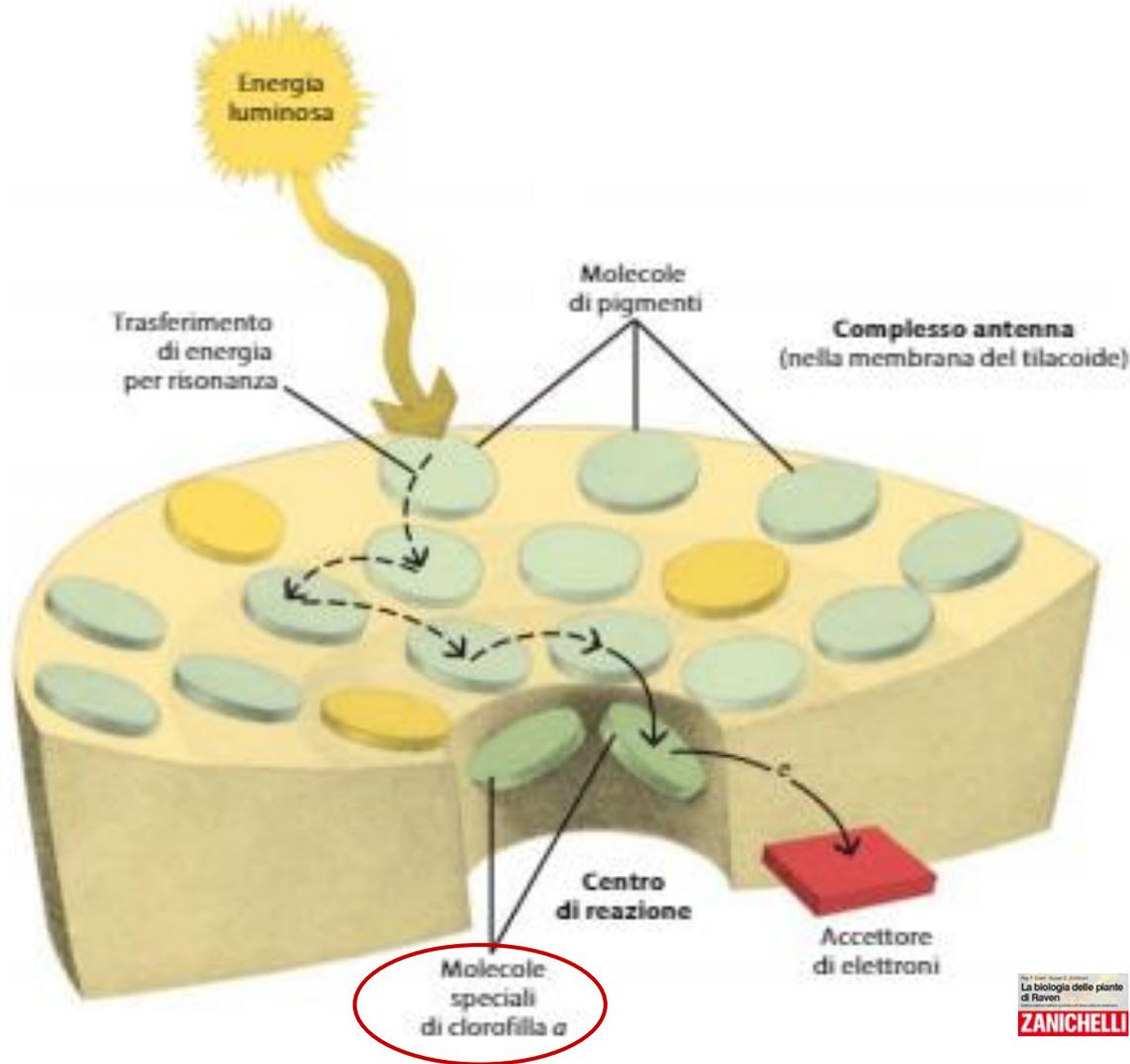
Complesso di raccolta della luce (*light harvesting complex*): associato ad ogni fotosistema e costituito da molecole di clorofilla *a*, *b* + carotenoidi + proteine che legano i pigmenti



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

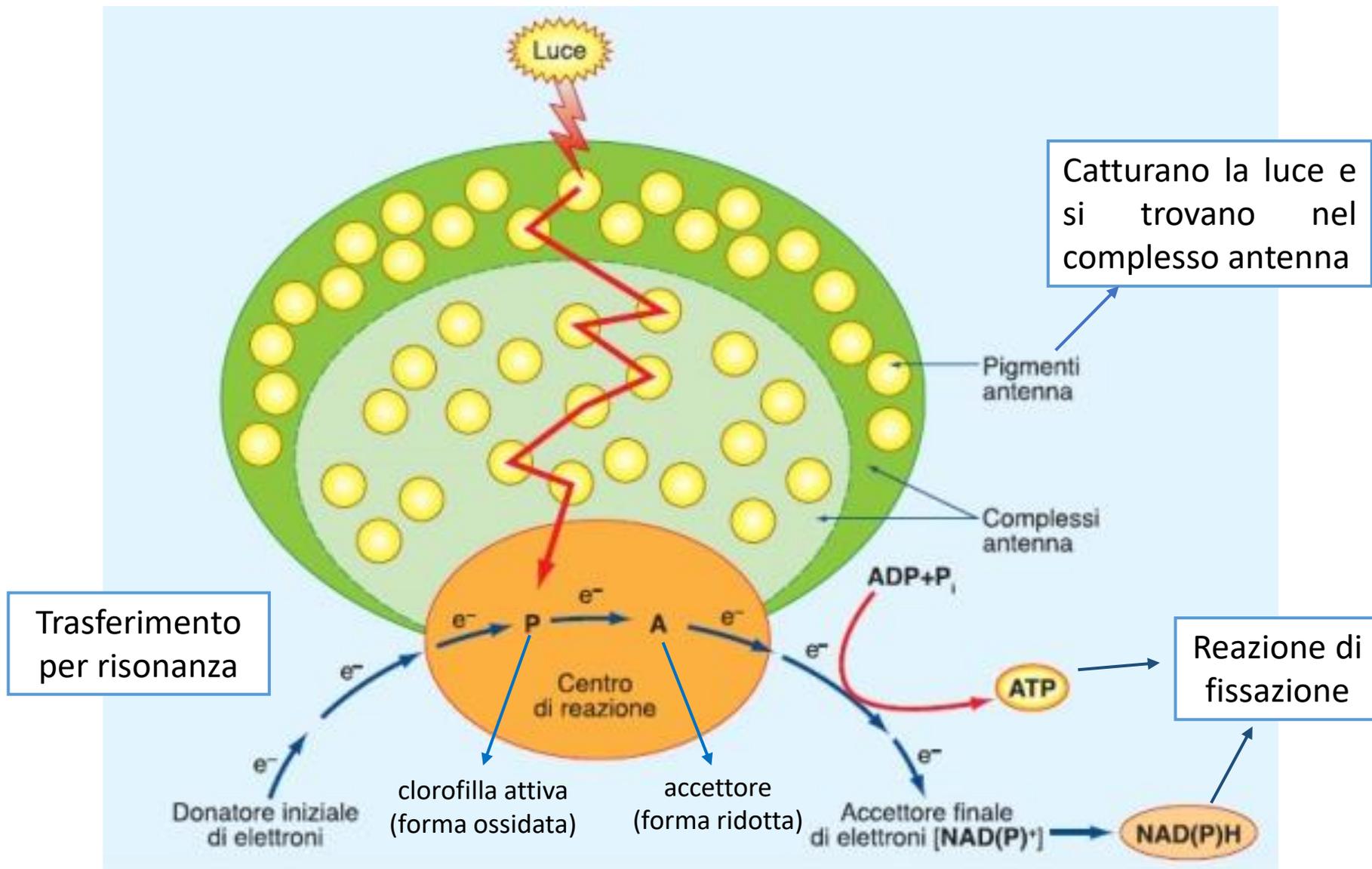
Complesso del fotosistema: fotosistema + i suoi complessi di raccolta della luce associati

L'energia luminosa assorbita dai pigmenti antenna viene trasferita per risonanza alle molecole di pigmento vicine fino a raggiungere il centro di reazione

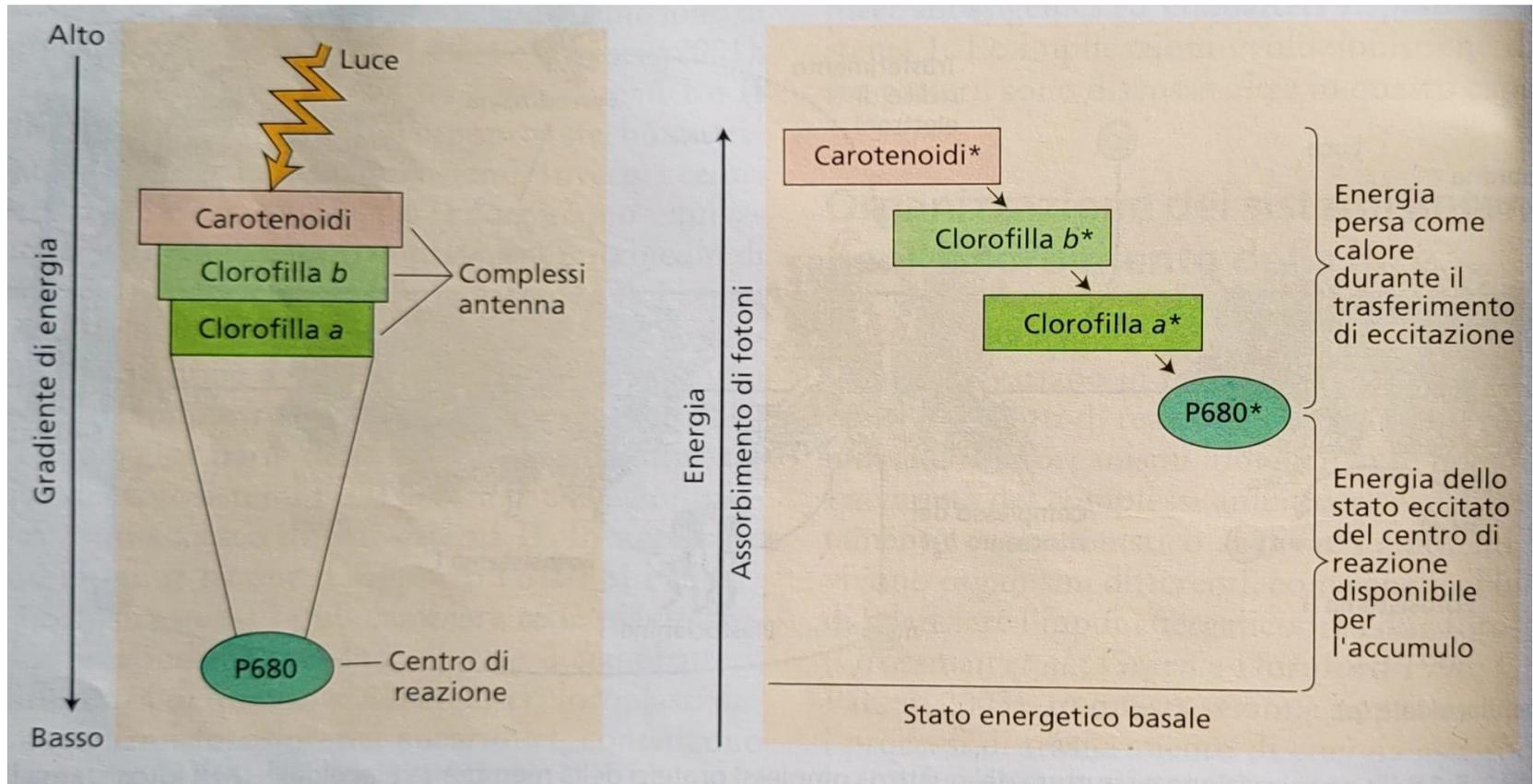


Solo una **coppia speciale** di molecole di clorofilla a per centro di reazione può "effettivamente" utilizzare l'energia durante la reazione fotochimica

La luce assorbita da una delle due molecole di clorofilla *a* del centro di reazione, spinge uno dei suoi elettroni ad un livello energetico superiore trasferendolo ad un accettore di elettroni e dando inizio al flusso di elettroni fotosintetico



Incanalamento dell'eccitazione dal sistema antenna verso il centro di reazione



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

I pigmenti antenna più vicini al centro di reazione possiedono minore energia di quelli più lontani (stato energetico eccitato); questo gradiente energetico assicura che il trasferimento di eccitazione verso il centro di reazione sia energeticamente favorevole. Tutta l'eccitazione assorbita dal complesso antenna viene donata al centro di reazione, solo una piccola parte è persa sotto forma di calore

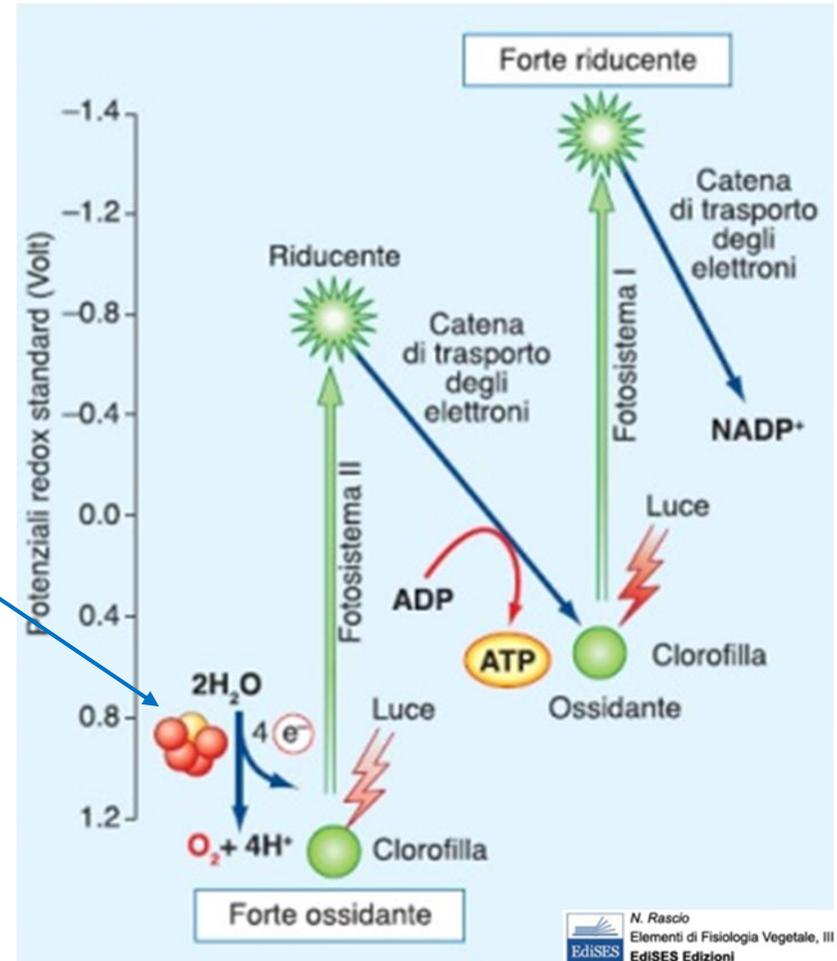
Fotosistema II (P₆₈₀): il picco massimo di assorbimento delle molecole di *clorofilla a* è 680 nm, genera un forte potere ossidante in grado di ossidare l'acqua. Si trova prevalentemente nei tilacoidi granali

Fotosistema I (P₇₀₀): il picco massimo di assorbimento delle molecole di *clorofilla a* è 700 nm, genera un forte potere riducente capace di ridurre il NADP⁺. Si trova esclusivamente nei tilacoidi stromatici e nelle parti terminali dei tilacoidi granali

Fotolisi dell'acqua: il complesso evolvente ossigeno (Mn4Ca) catalizza la scissione e l'ossidazione dell'acqua:

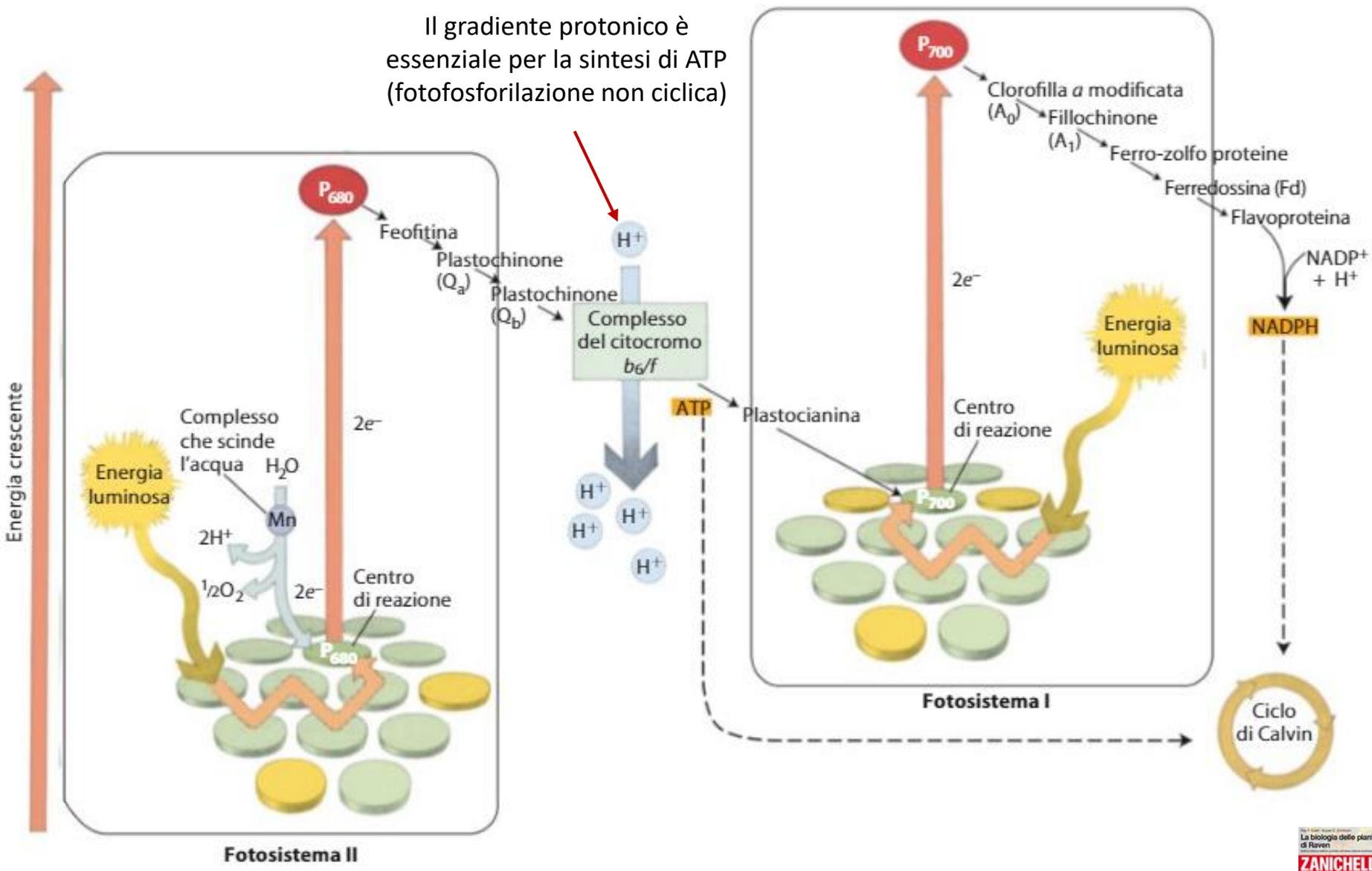


I protoni liberati nel lume tilacoidale partecipano alla formazione del gradiente protonico attraverso la membrana dei tilacoidi



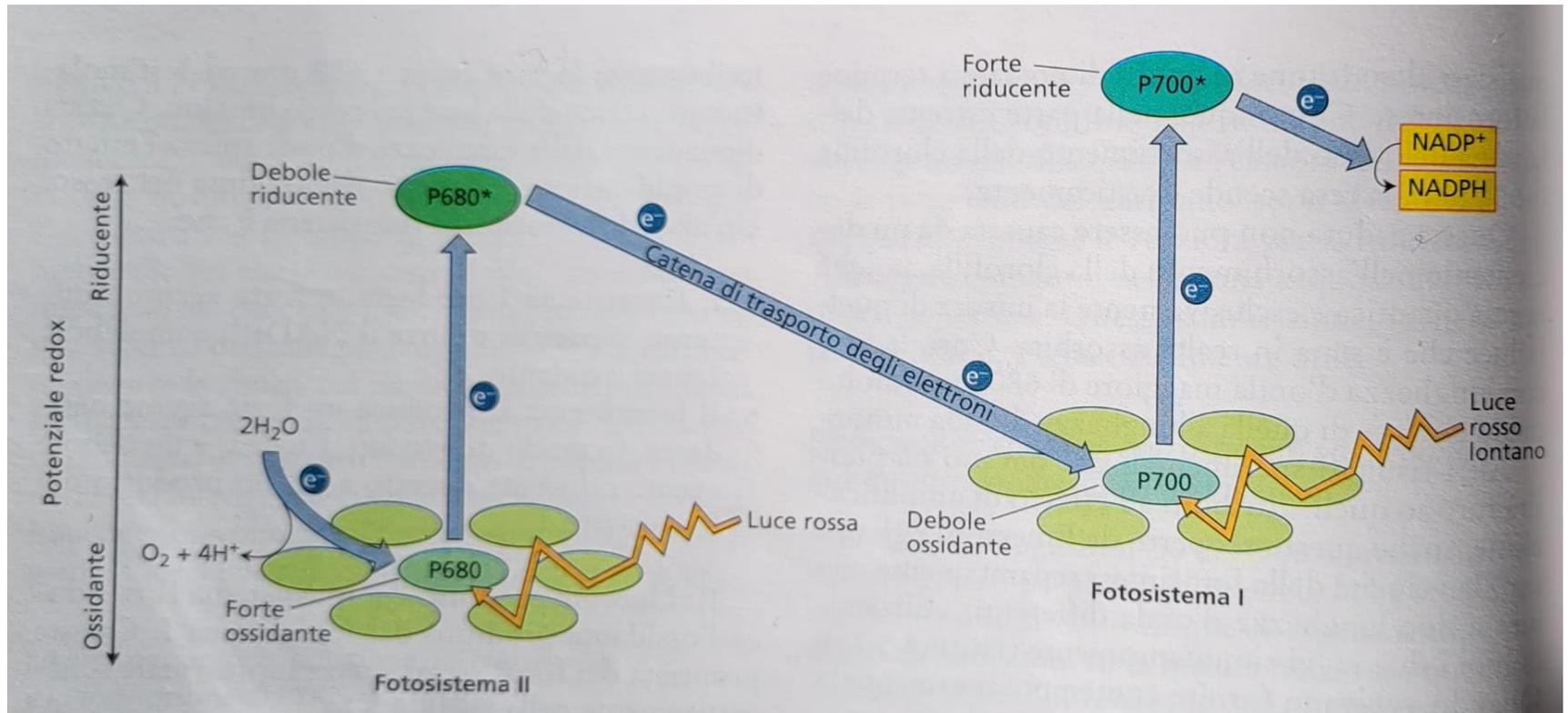
Schema Z: flusso unidirezionale non ciclico degli elettroni dall'acqua al NADP⁺ provoca l'ossidazione dell'H₂O a O₂ e la riduzione del NADP⁺ a NADPH

Il gradiente protonico è essenziale per la sintesi di ATP (fotofosforilazione non ciclica)



Schema Z della fotosintesi

schema di base per comprendere il trasporto fotosintetico degli elettroni



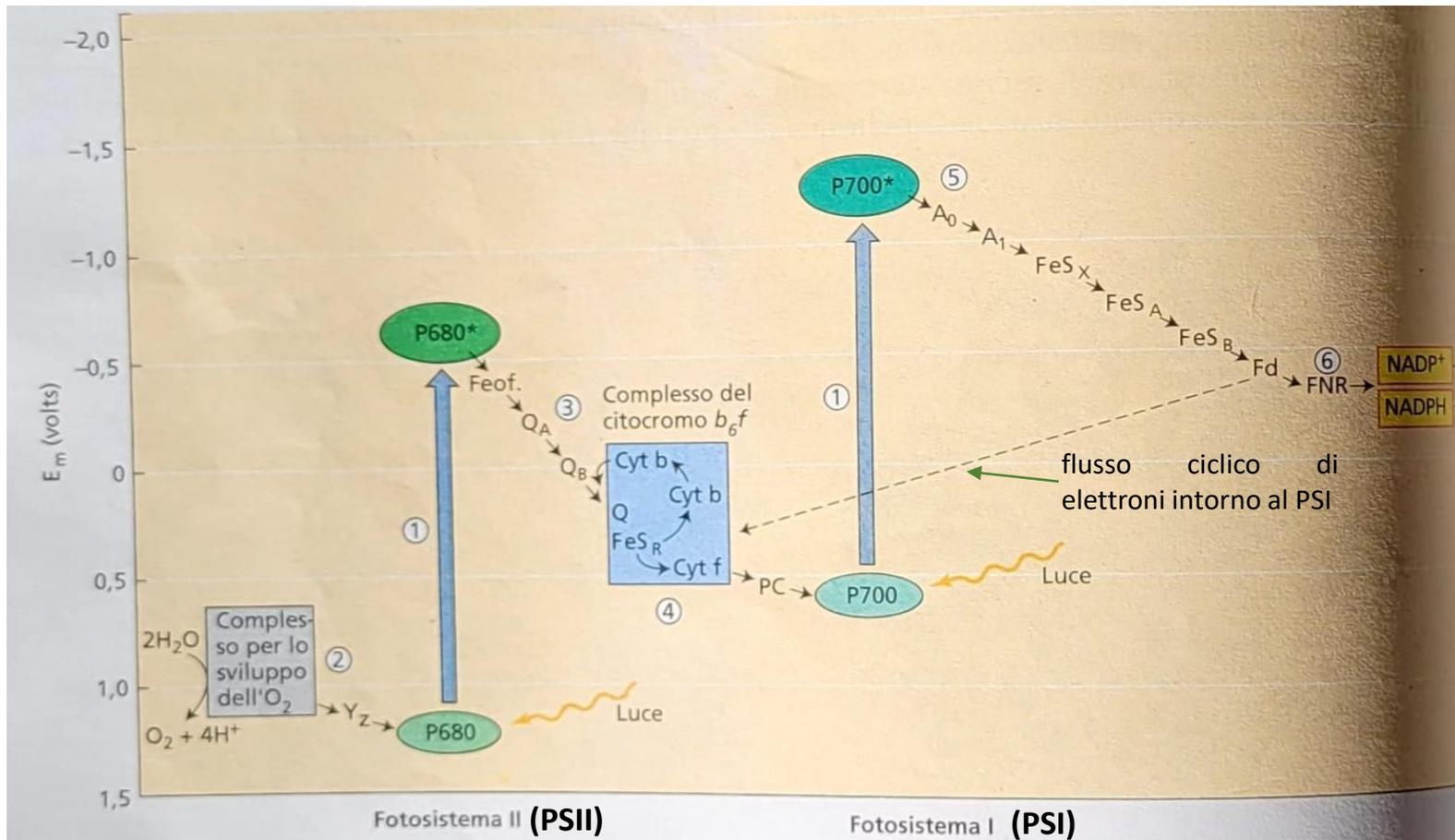
Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

La luce rossa assorbita dal **P680** produce un *forte ossidante* che ossida l'acqua (*fotolisi dell'acqua*)
La luce nel rosso lontano assorbita dal **P700** produce un *forte riducente* che riduce il NADP^+

*nicotinammide adenina
dinucleotide fosfato*

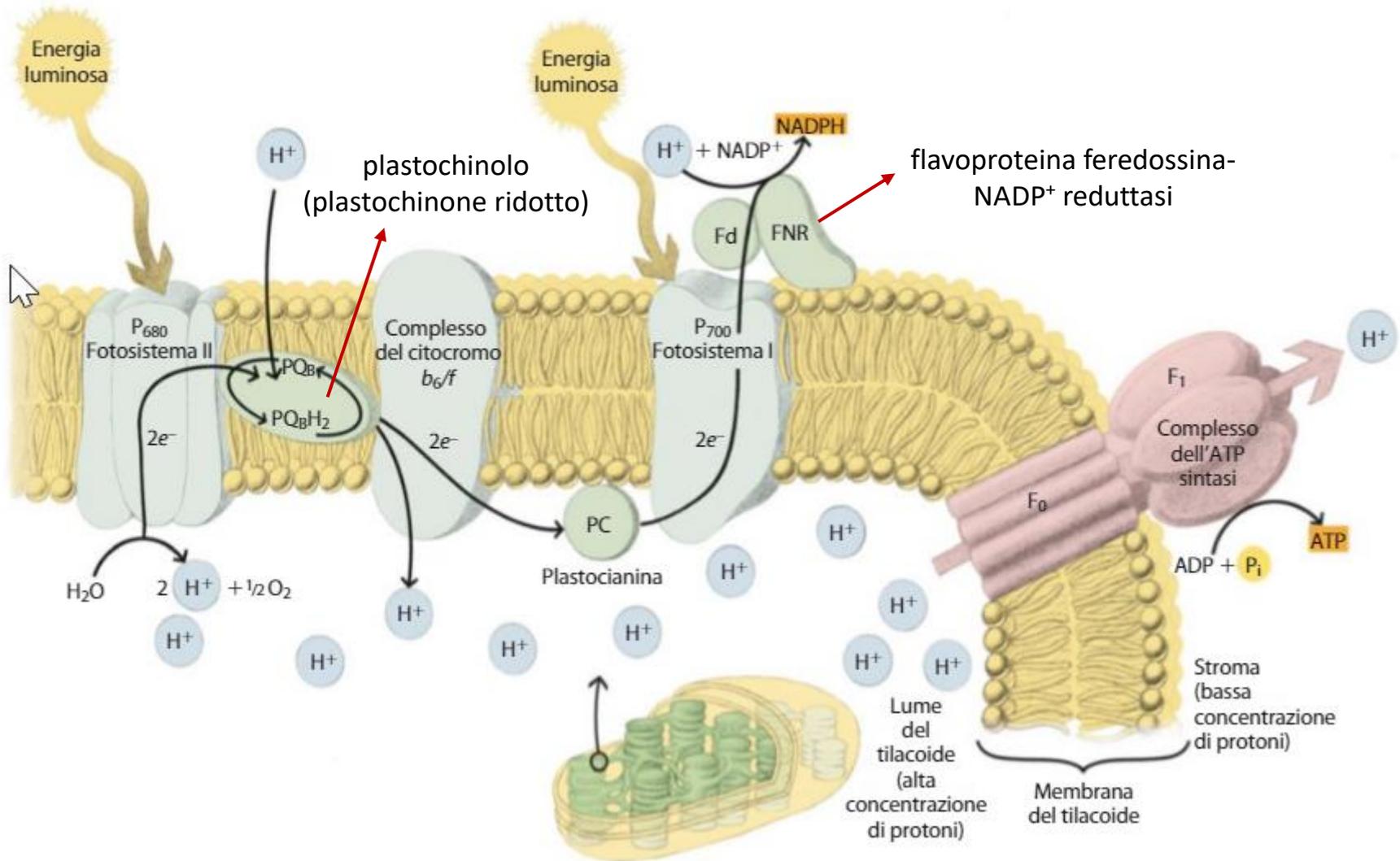
$\left\{ \begin{array}{l} \text{NADP}^+ = \text{forma ossidata} \\ \text{NADPH} = \text{forma ridotta} \end{array} \right.$

Rappresentazione dettagliata dello schema Z



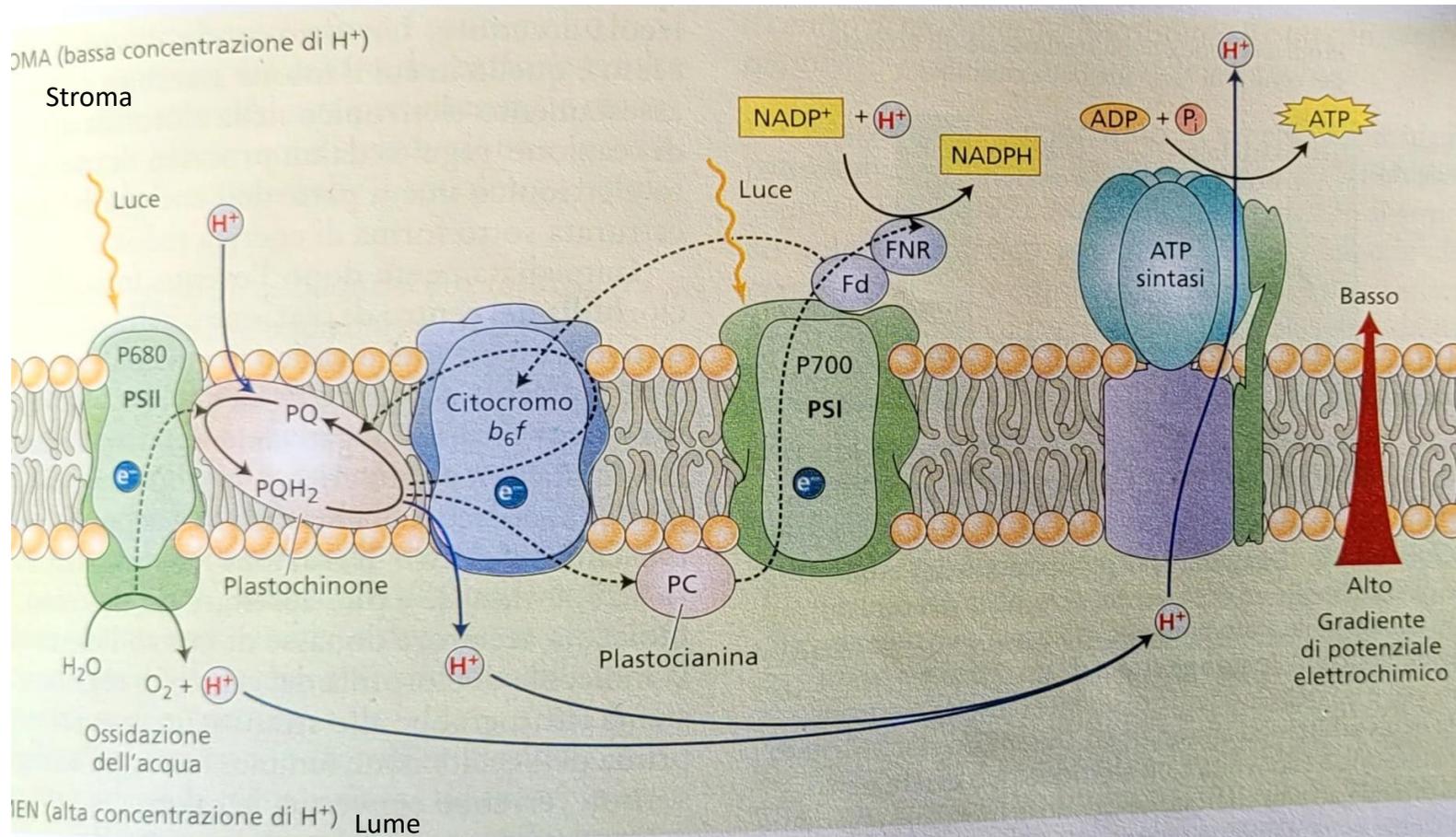
Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

La clorofilla eccitata ($P680^*$) del *PSII*, trasferisce un elettrone alla feofitina (Feof.) e la forma ossidata ($P680$) lo riceve dalla fotolisi dell'acqua. La Feof. trasferisce gli elettroni alle molecole della "catena di trasporto degli elettroni" fino alla plastocianina (PC) che trasferisce un elettrone alla clorofilla ossidata ($P700$) del *PSI*, la cui forma eccitata ($P700^*$) trasferisce un elettrone alla clorofilla A_0 (A_0) fino alla flavoproteina ferredossina-NADP reduttasi (FNR) che riduce il $NADP^+$ a $NADPH$.



secondo gradiente
elettrochimico

Il trasferimento di elettroni (e^-) e protoni (H^+) nella membrana tilacoidale



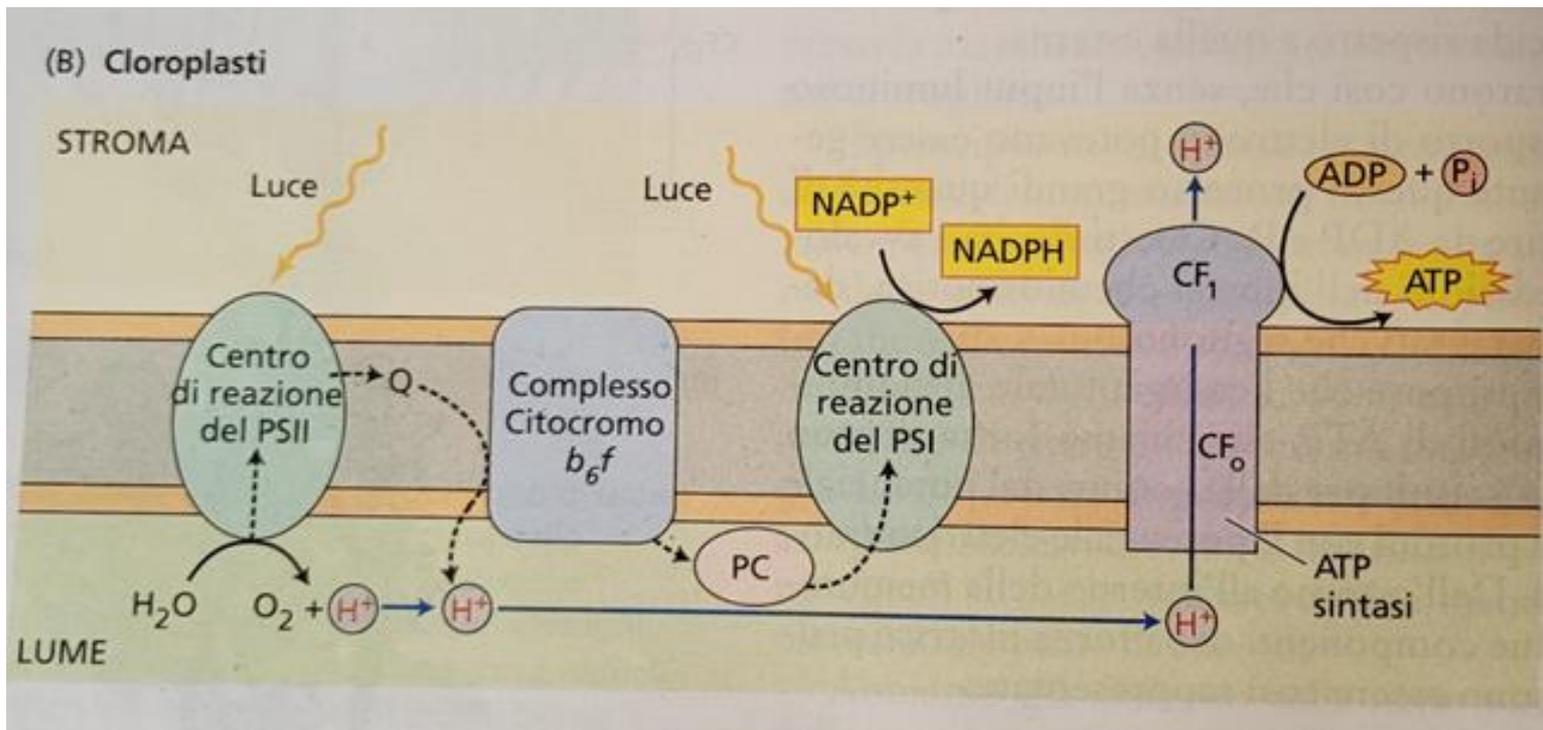
Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

H^+ prodotti nel lume dal PSII (fotolisi dell'acqua) sono trasportati dal citocromo b_6f verso l'enzima ATP sintasi dove diffondono secondo il gradiente elettrochimico producendo ATP nello stroma

Gli e^- vengono trasferiti dal plastochinone e dalla plastocianina rispettivamente al citocromo b_6f e al PSI che riduce il $NADP^+$ a $NADPH$ nello stroma del cloroplasto per azione della FNR

Il flusso elettronico necessario alla *fosforilazione* è accoppiato alla traslocazione di H^+

Fosforilazione = sintesi di ATP

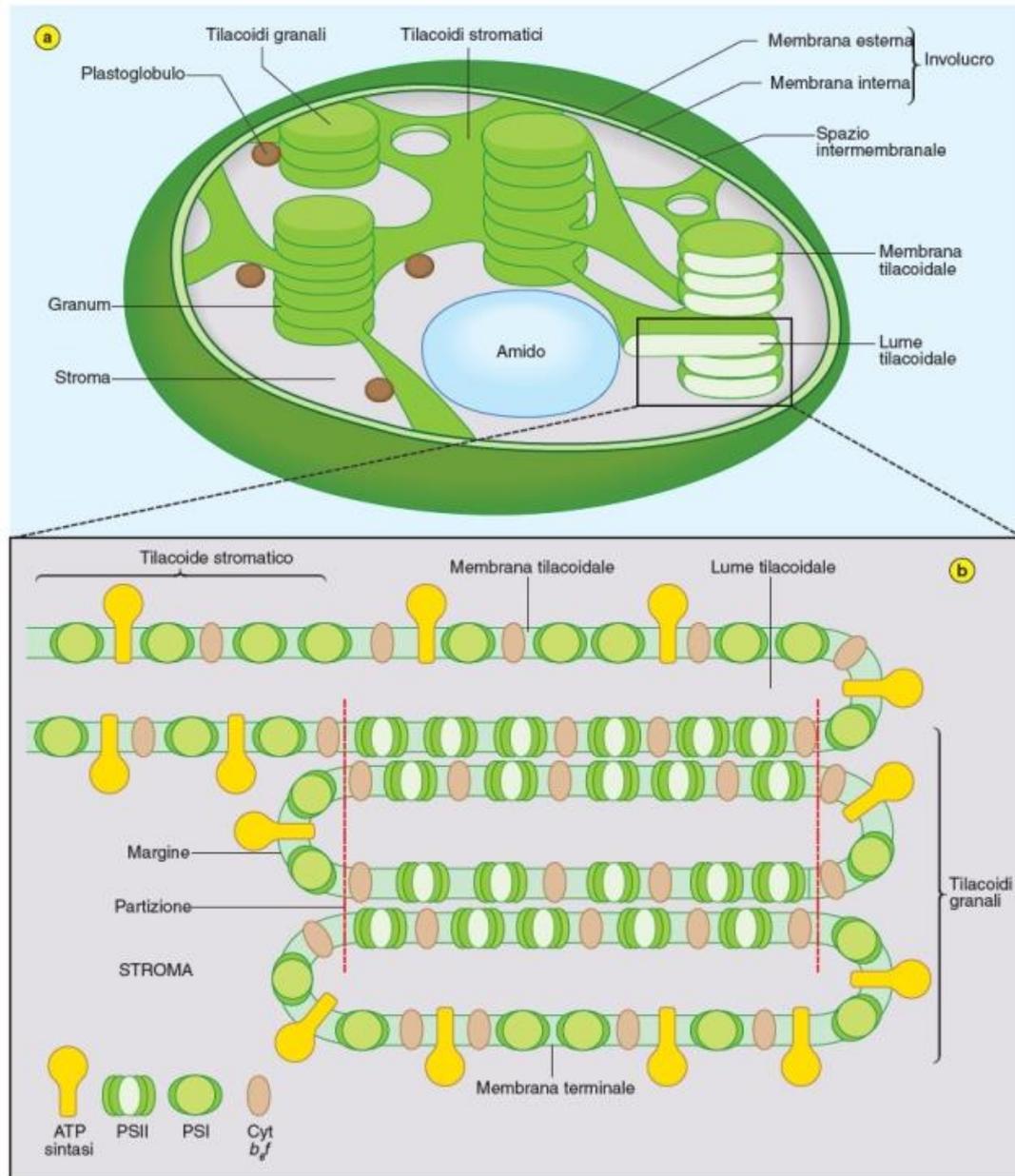


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

La fosforilazione è possibile per un meccanismo chemiosmotico: differenza di concentrazione degli ioni e del potenziale elettrico (gradiente elettrochimico)

L'ATP sintasi è formata da una porzione idrofoba (CF₀) che funge da canale di transmembrana e una porzione che protrude verso lo stroma (CF₁) e che sintetizza ATP

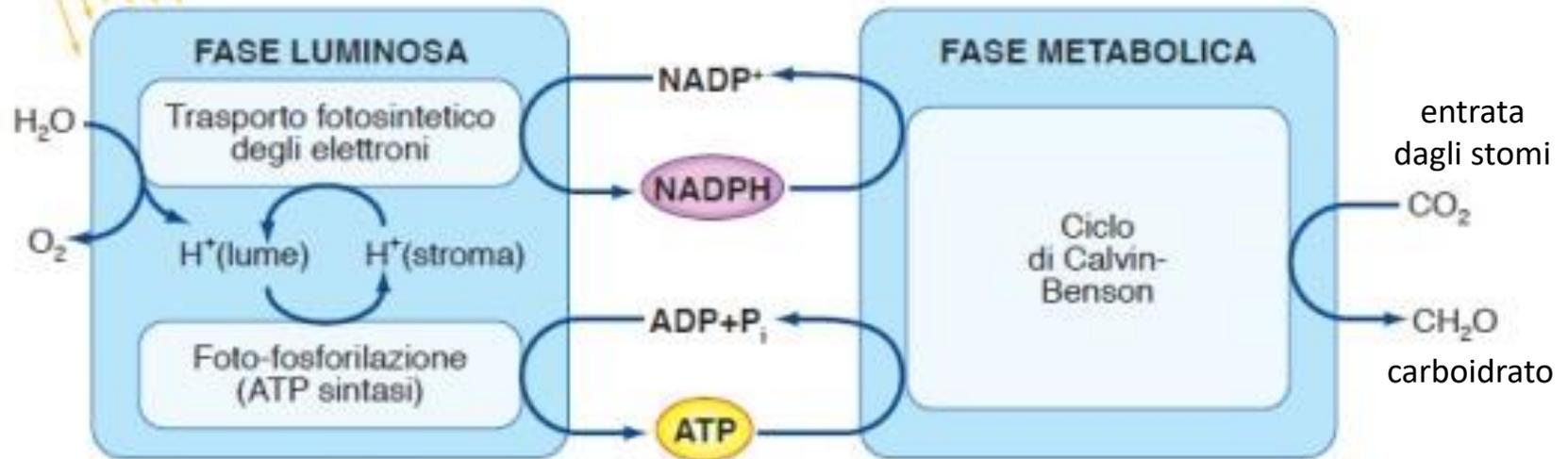
Distribuzione dei complessi multiproteici coinvolti nella reazione luminosa nei tilacoidi



Le linee rosse definiscono le partizioni del granum (membrane tilacoidali sovrapposte)

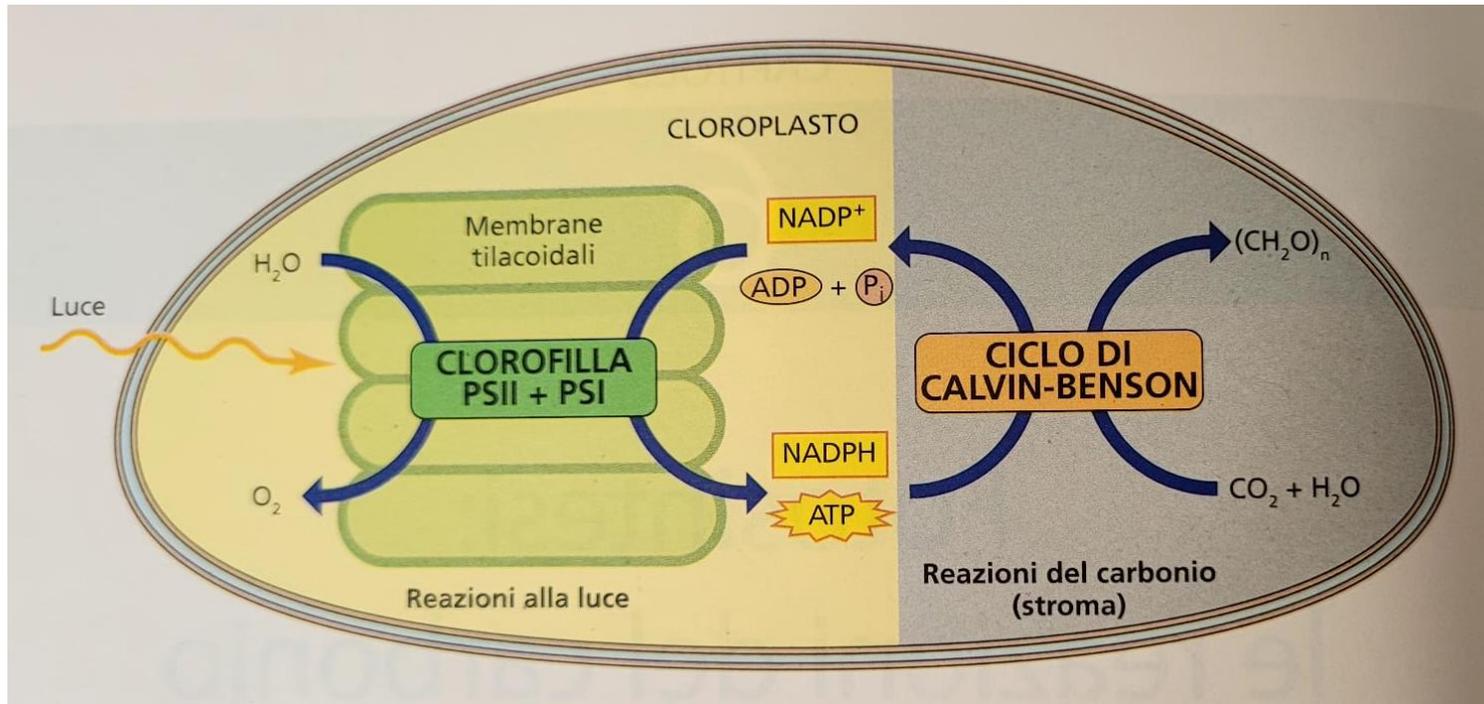
Le reazioni di fissazione del carbonio

Il NADPH e l'ATP prodotti nei cloroplasti durante la reazione luminosa della fotosintesi sono consumati dal ciclo di Calvin per fissare e ridurre il Carbonio e per sintetizzare zuccheri semplici



Il rapporto tra fase luminosa e fase metabolica della fotosintesi è di 1 a 1 tra l'O₂ prodotto dalla fotolisi dell'acqua e la CO₂ consumata dal ciclo di Calvin

Fotosintesi: reazione alla luce e reazione del carbonio nei cloroplasti



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

Nelle membrane tilacoidali l'eccitazione della clorofilla causata dalla luce stimola la formazione di ATP e NADPH

Nello stroma l'ATP e il NADPH sono consumati dal ciclo di Calvin (C3) in una serie di reazioni catalizzate da enzimi che riducono la CO₂ atmosferica a carboidrati (triosio fosfati)

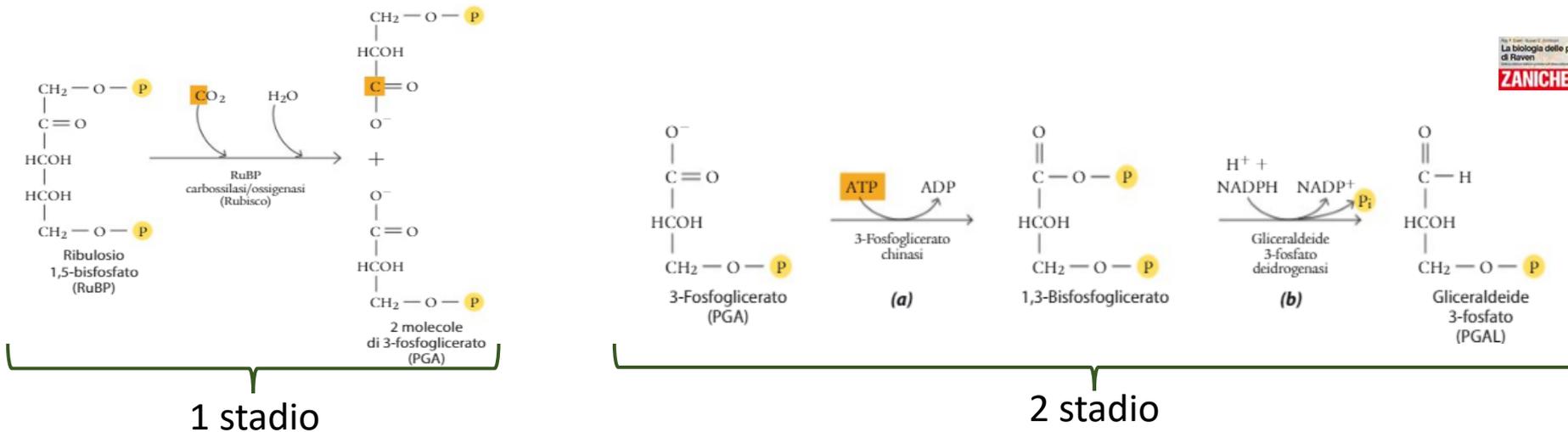
CICLO DI CALVIN

fissazione della CO₂ mediante la via metabolica C₃

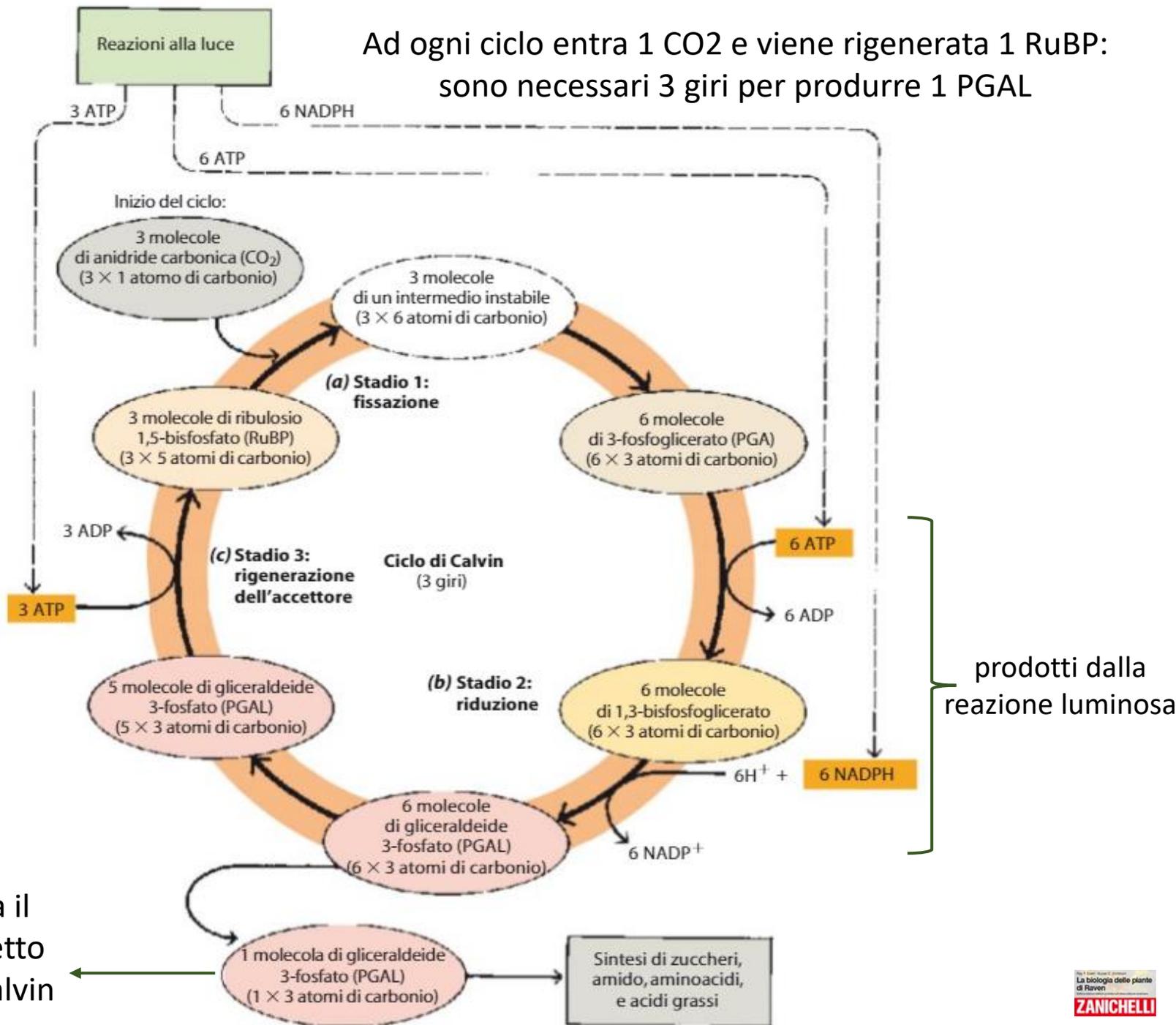
Avviene nello stroma del cloroplasto, si svolge in 3 stadi e alla fine di ogni giro del ciclo si ha la rigenerazione del composto di partenza il RIBULOSIO 1,5-BISFOSFATO (RuBP)

1. *Fissazione*: la CO₂ entra nel ciclo e viene fissata (combinata) al RuBP con produzione di 3 molecole di *acido 3-fosfo-glicerico* (PGA) (attività della Rubisco)
2. *Riduzione*: la PGA viene ridotto a *gliceraldeide 3-fosfato* (PGAL): 3 molecole di CO₂ sono fissate su 3 molecole di RuBP per avere 6 molecole di PGAL
3. *Rigenerazione dell'accettore*: 5 molecole di PGAL si combinano per rigenerare 3 molecole di RuBP (a 5 atomi di Carbonio)

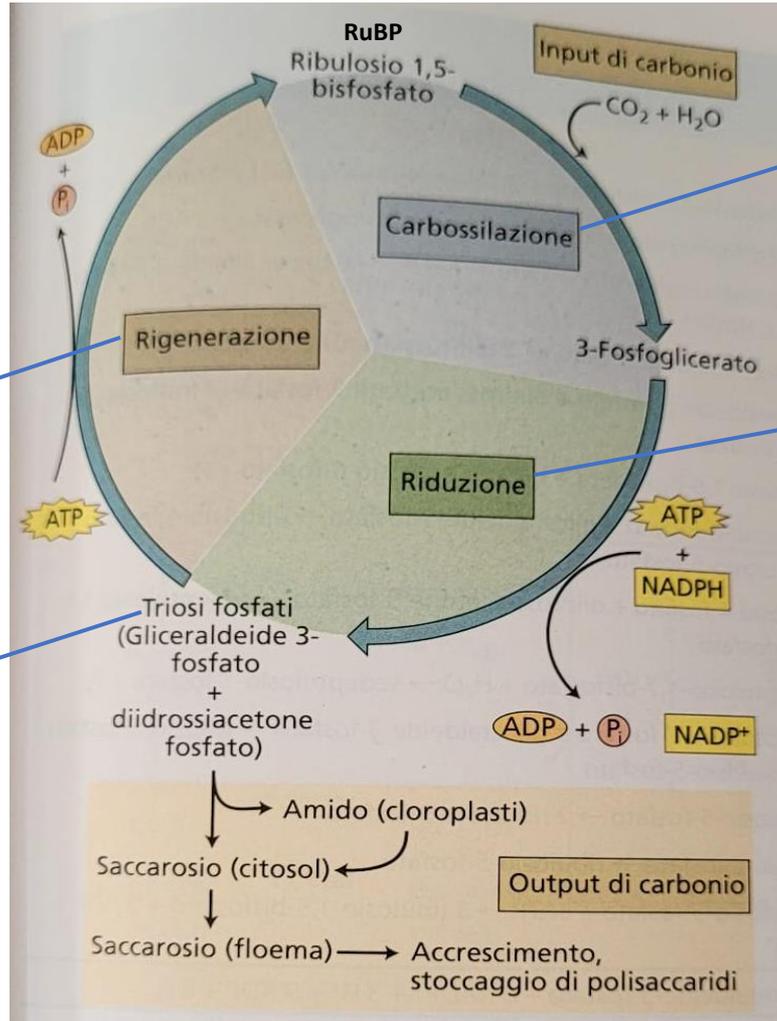
Ogni reazione è catalizzata da uno specifico enzima



Ad ogni ciclo entra 1 CO₂ e viene rigenerata 1 RuBP:
sono necessari 3 giri per produrre 1 PGAL



Tappe del ciclo di Calvin



Il carbonio inorganico della CO_2 viene legato ad uno scheletro carbonioso (*Fissazione*)

Si forma un carboidrato a spese dell'ATP e NADPH (dalla reazione luminosa)

Si rigenera la molecola accettore della CO_2 (RuBP)

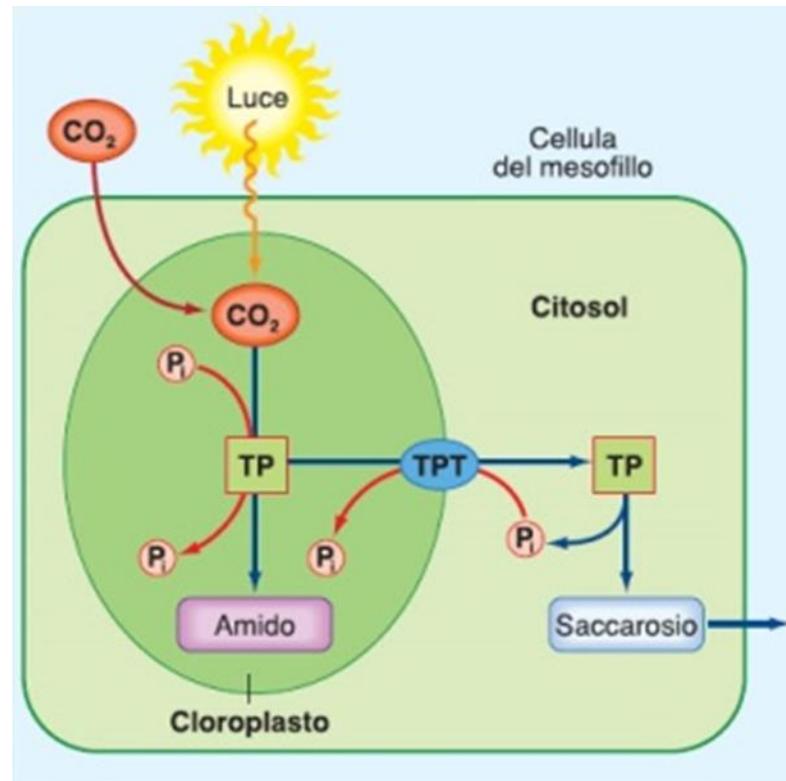
Precursori della biosintesi di amido nei cloroplasti o di saccarosio nel citoplasma

Viene caricato nel floema e trasportato negli organi sink per la crescita o la biosintesi dei polisaccaridi

La maggior parte del carbonio fissato viene convertita in saccarosio e amido

Gliceraleide 3-fosfato (PGA) esportata nel citosol viene trasformata in *saccarosio* principale forma di zucchero trasportata nella pianta

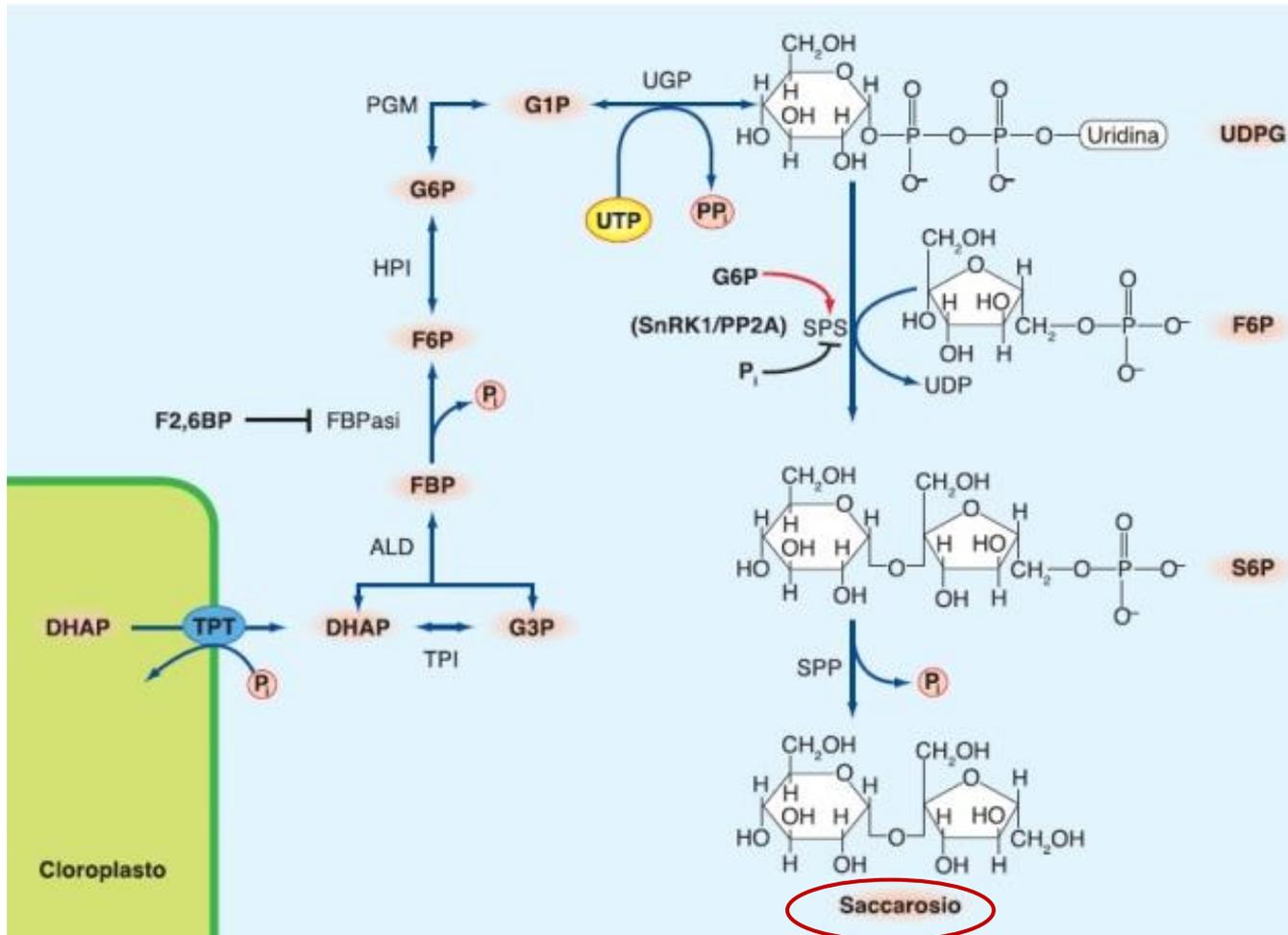
Gliceraleide 3-fosfato (PGA) che resta nel cloroplasto viene convertita in *amido* principale forma di zucchero di riserva nelle piante che al buio viene convertito in saccarosio trasportato a tutta la pianta



TP = triosi fosfati sintetizzati nel ciclo C3

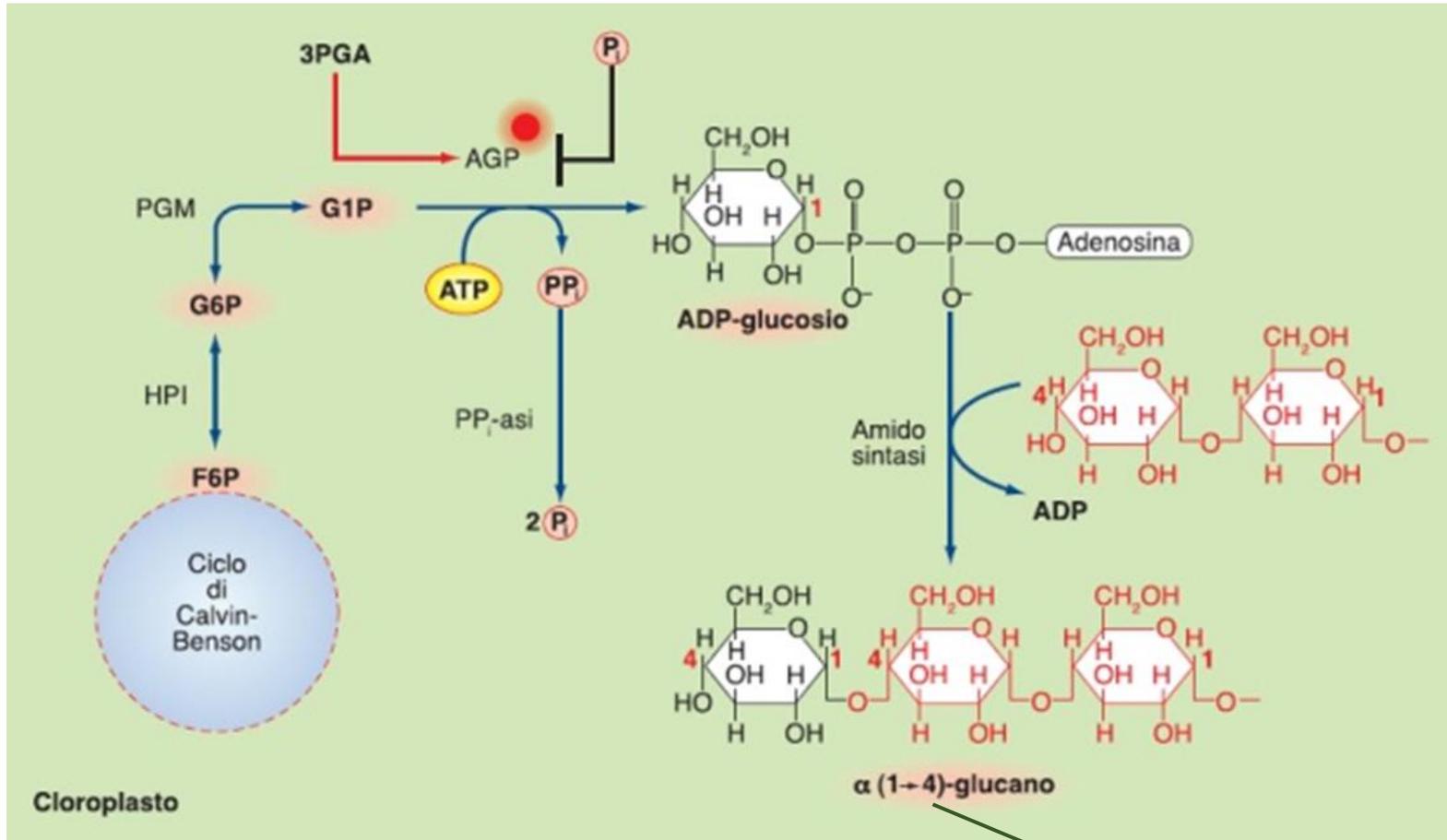
TPT= trasportatori dei triosi fosfati

Biosintesi del saccarosio nel citosol



TPT= trasportatori dei triosi fosfati

Biosintesi dell'amido alla luce



sintesi dell'amilopectina per attività dell'enzima ramificante (transferasi)

FOTORESPIRAZIONE

l'O₂ compete con la CO₂

La Rubisco (RuBP carbossilasi/ossigenasi) non è specifica per la CO₂, il suo sito attivo non discrimina tra CO₂ e O₂:

- in presenza di abbondante CO₂ catalizza la carbossilazione del RuBP (stadio di fissazione del ciclo di Calvin)
- In presenza di O₂ catalizza la condensazione di O₂ con RuBP per formare 1 PGA e 1 di *fosfoglicolato* che è tossico (*attività ossigenasica dell'enzima*). Non viene fissato il C e occorre energia per recuperare il C dal fosfoglicolato



La via di recupero avviene in 3 organelli:
cloroplasto, perossisoma e mitocondrio

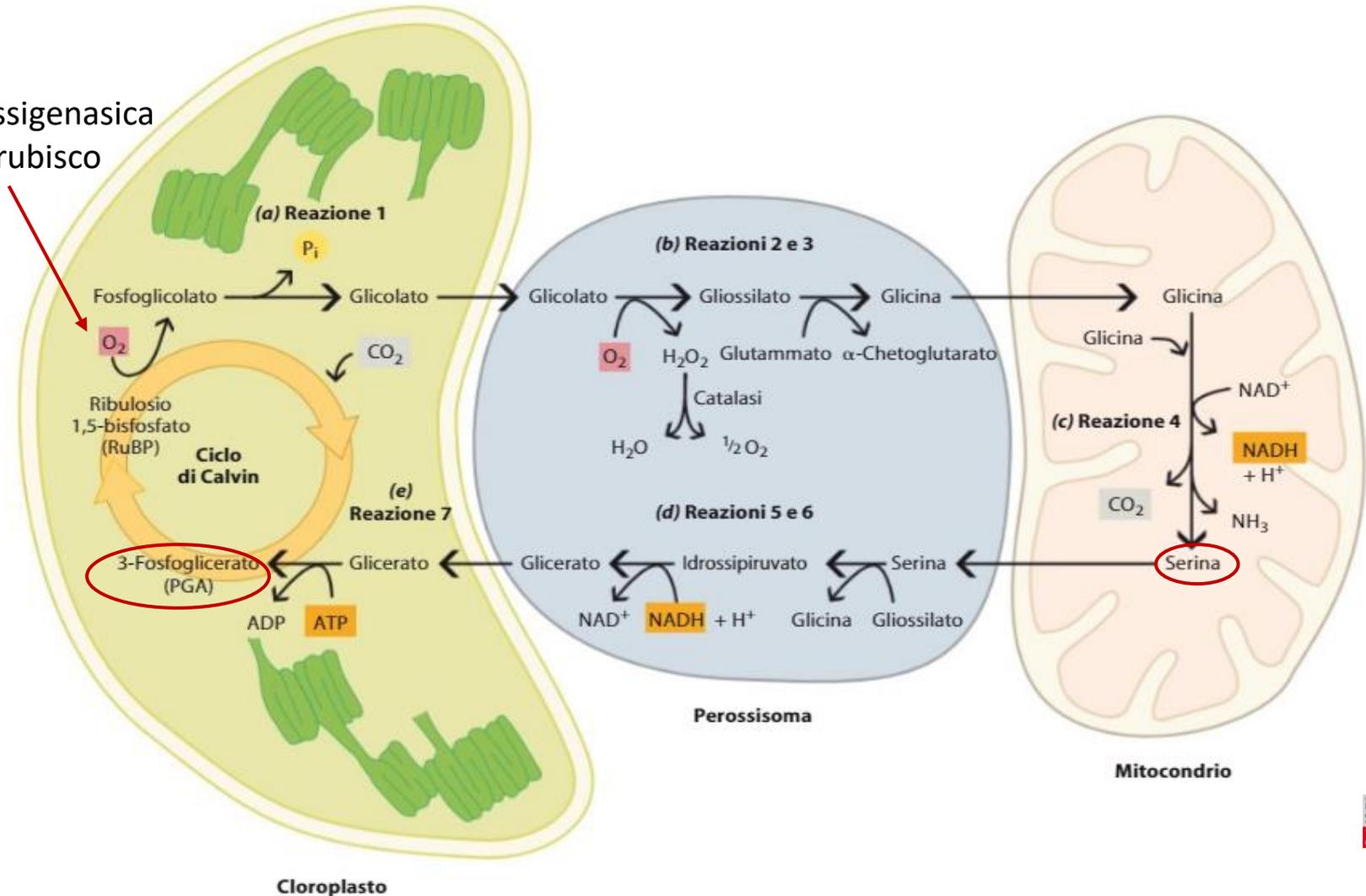
L'attività ossigenasica associata alla via di recupero del Carbonio
consuma O₂ e rilascia CO₂ e avviene solo alla luce

FOTORESPIRAZIONE

Ad alte temperature e aridità si ha la chiusura degli stomi e quindi meno CO₂
Piante molto vicine meno scambi gassosi e meno CO₂

La via di recupero è lunga e dispendiosa dal punto di vista energetico

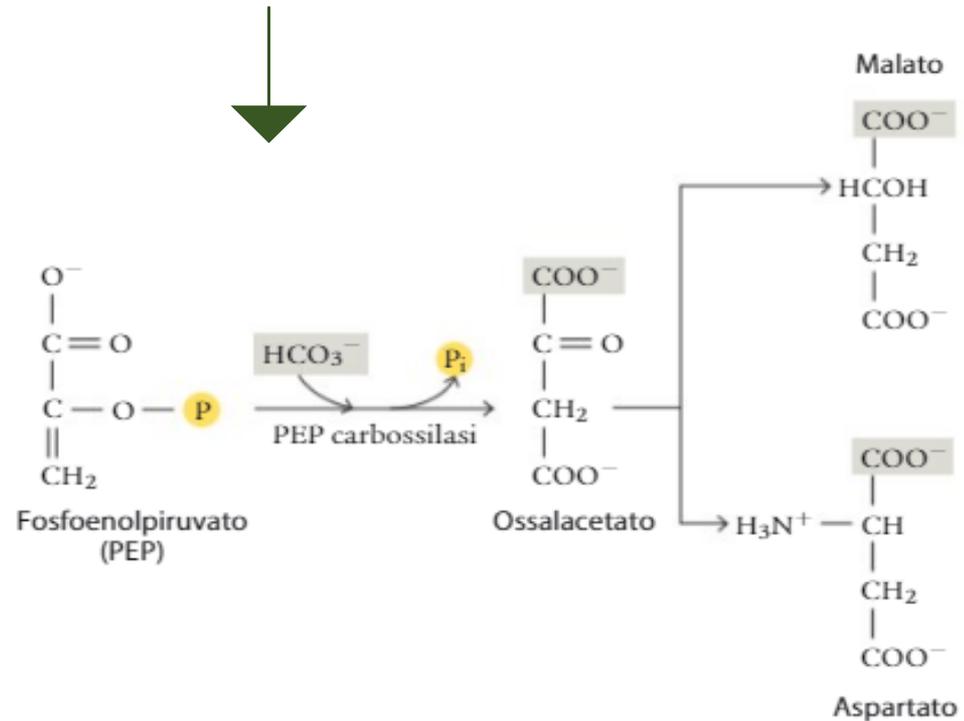
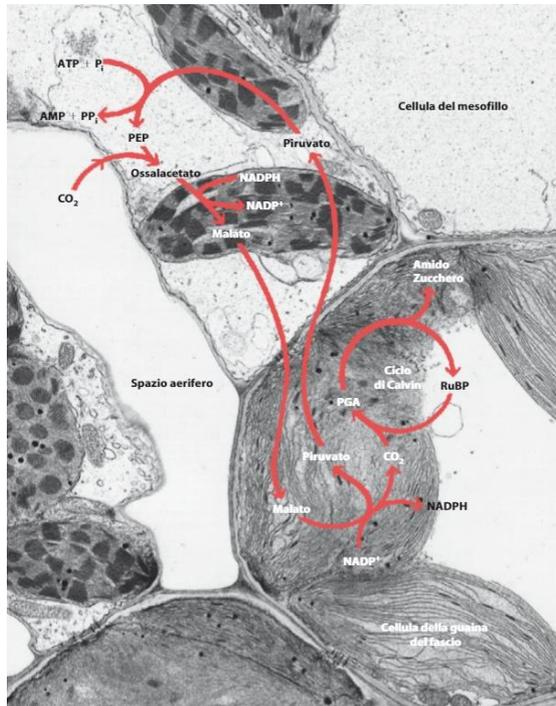
attività ossigenasica della rubisco



La fotorespirazione fa recuperare il 75 % del Carbonio, protegge l'apparato fotosintetico dalla fotoinibizione e permette la rimozione del fosfoglicolato

Il ciclo C4 (o di Hatch-Slack)

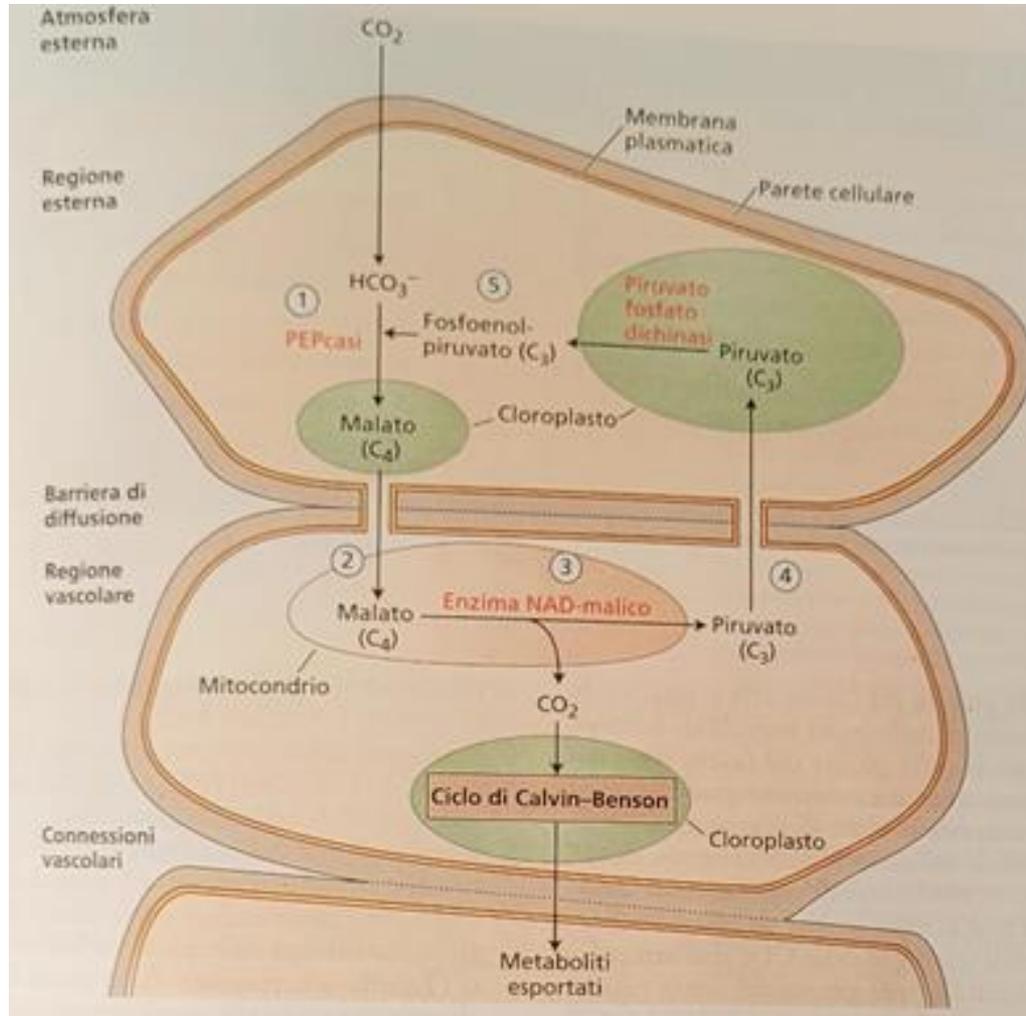
Le **piante C4** (mais, canna da zucchero, sorgo) utilizzano il ciclo C4 e C3 per la fissazione del Carbonio; avvengono in cellule diverse (separazione spaziale) e la fotosintesi è più efficiente (angiosperme: 3 monocotiledoni e 16 dicotiledoni)



Lo ione bicarbonato (HCO_3^-) è la forma di CO_2 fissata nel *fosfoenolpiruvato*

La produzione di malato o aspartato dipende dalla specie: migra nelle cellule della guaina del fascio dove viene decarbossilato per produrre CO_2 (che entrerà nel ciclo C3) e piruvato (che tornerà nel mesofillo per produrre PEP)

Passaggi del ciclo C4

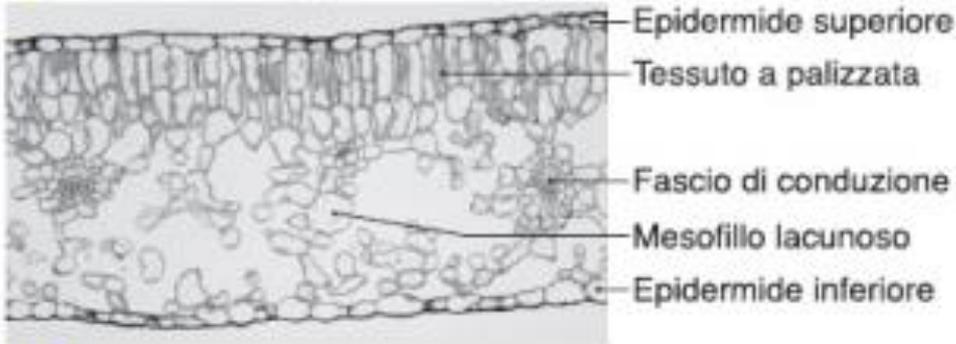


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

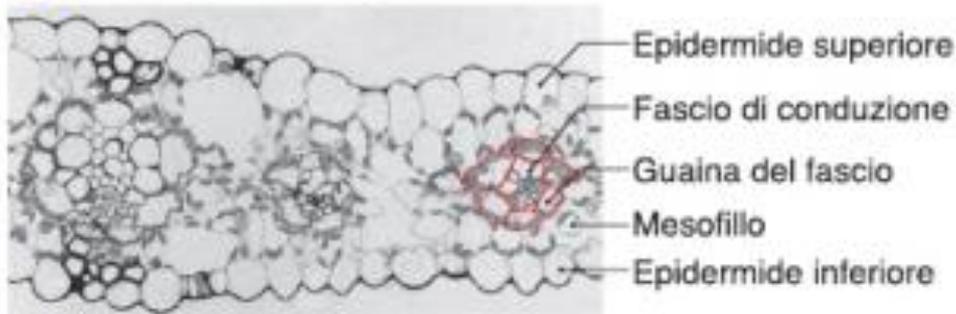
La PEP carbossilasi (PEPcasi) catalizza la reazione dello ione bicarbonato con il fosfoenolpiruvato producendo ossalacetato che viene convertito in malato o aspartato, a seconda della specie

Confronto dell'anatomia fogliare

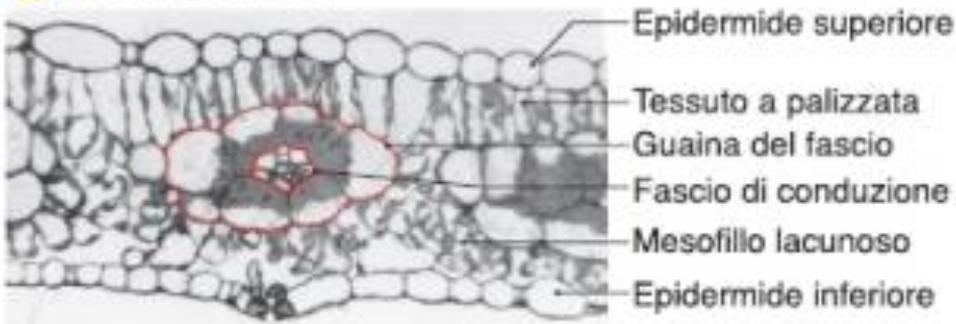
A Dicotiledone C₃



B Monocotiledone C₄



C Dicotiledone C₄



Le foglie delle piante C₃ possono avere delle cellule del mesofillo con funzioni fotosintetiche appressate attorno ai fasci vascolari

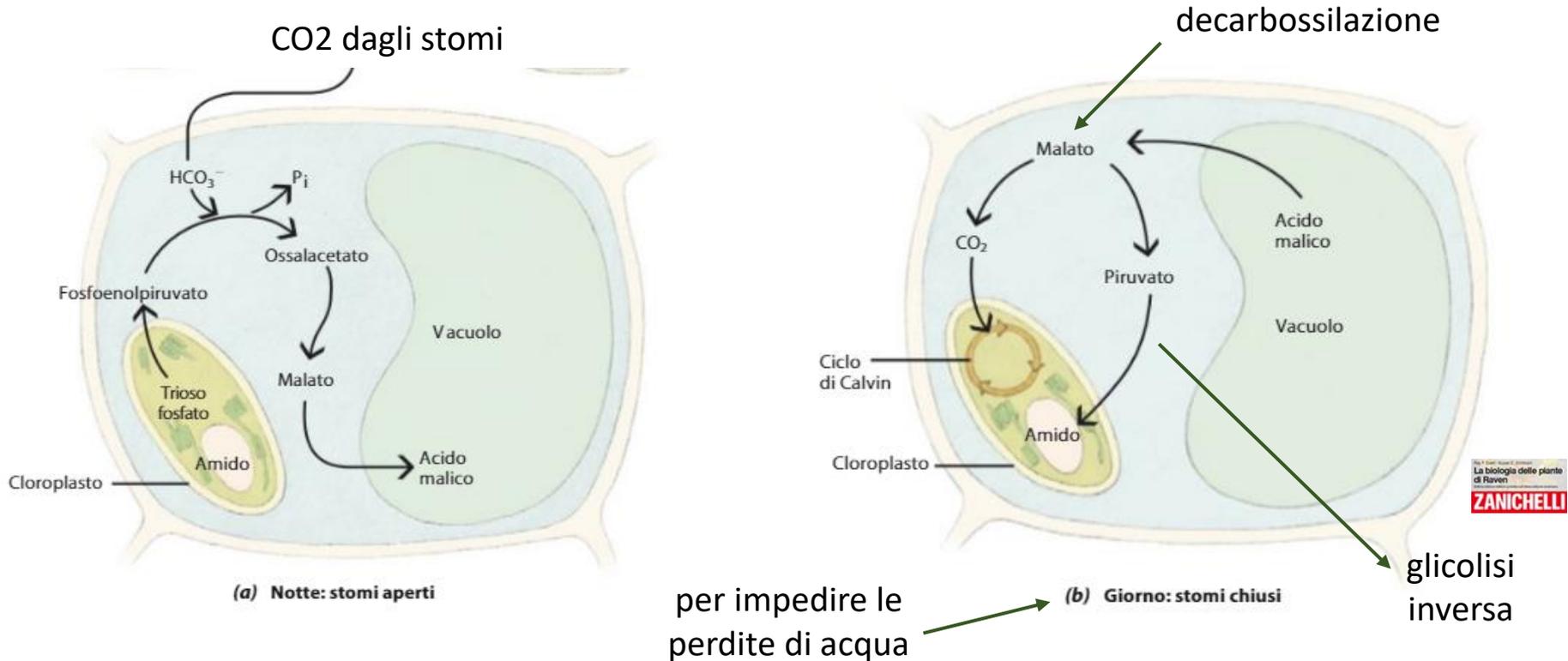
Le foglie delle piante C₄ presentano una disposizione ordinata delle cellule del mesofillo intorno a grandi cellule della guaina del fascio a formare due strati concentrici (*anatomia di Kranz*)

Altra via metabolica per la fissazione del carbonio:
metabolismo acido delle crassulacee (CAM)

Le **piante CAM** utilizzano il ciclo C₄ e C₃ ma in modo temporalmente separato (angiosperme; piante succulente, ananas, piante d'appartamento)

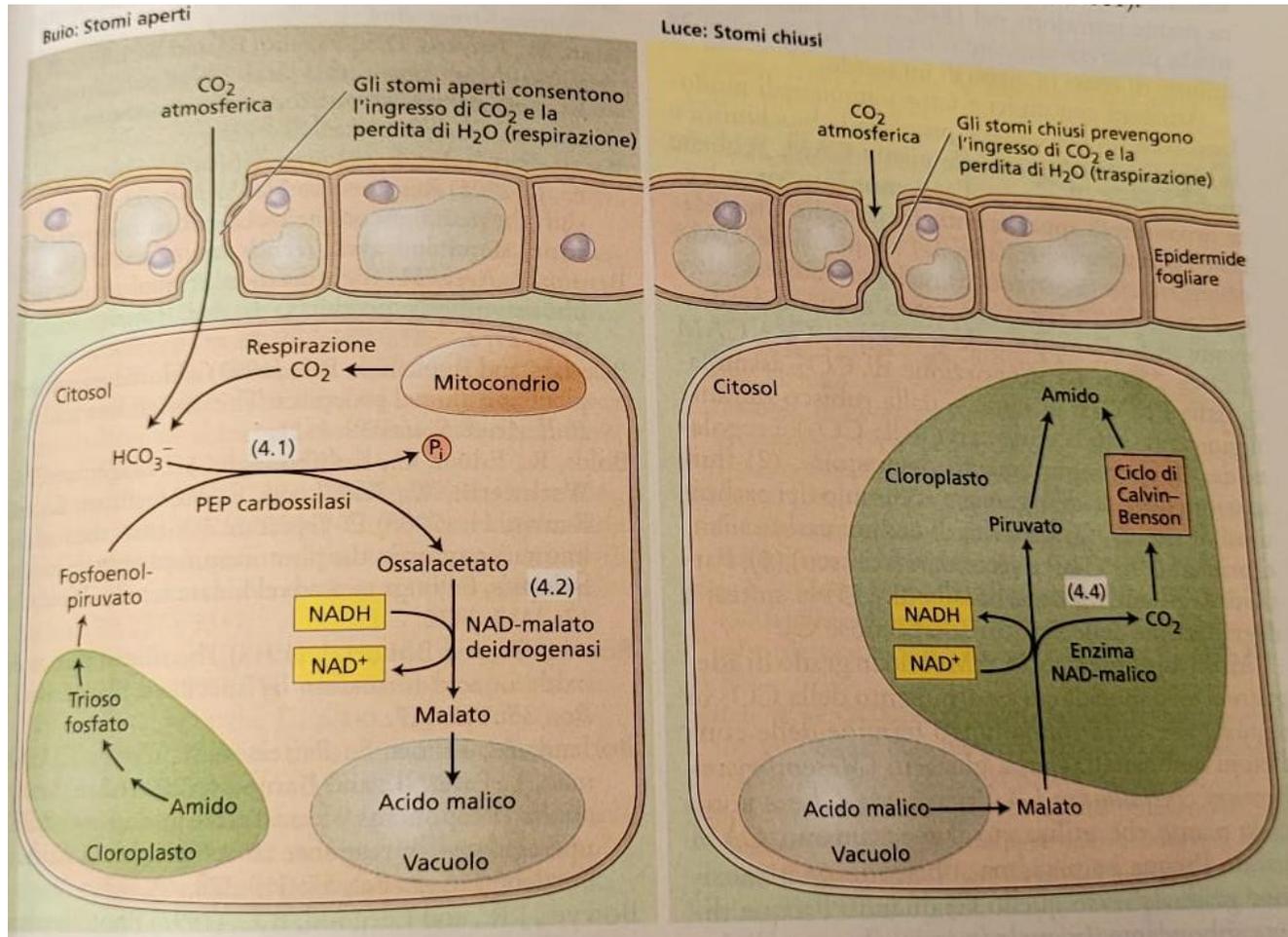


Fissano la CO₂ al buio, nel citosol per azione della PEP carbossilasi con produzione di acido malico



Metabolismo CAM

produzione di malato di notte e produzione di CO₂ dal malato di giorno



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

Vantaggio adattativo della chiusura degli stomi è quello di impedire le perdite d'acqua per traspirazione e lo scambio di CO₂ interna con l'ambiente esterno

Caratteristica anatomica comune delle piante CAM è il parenchima acquifero che conferisce il tipico carattere succulento

Parenchima acquifero presente nelle foglie

Bryophyllum calycinum



Welwitschia mirabilis



Agave picta



Astrophytum myriostigma



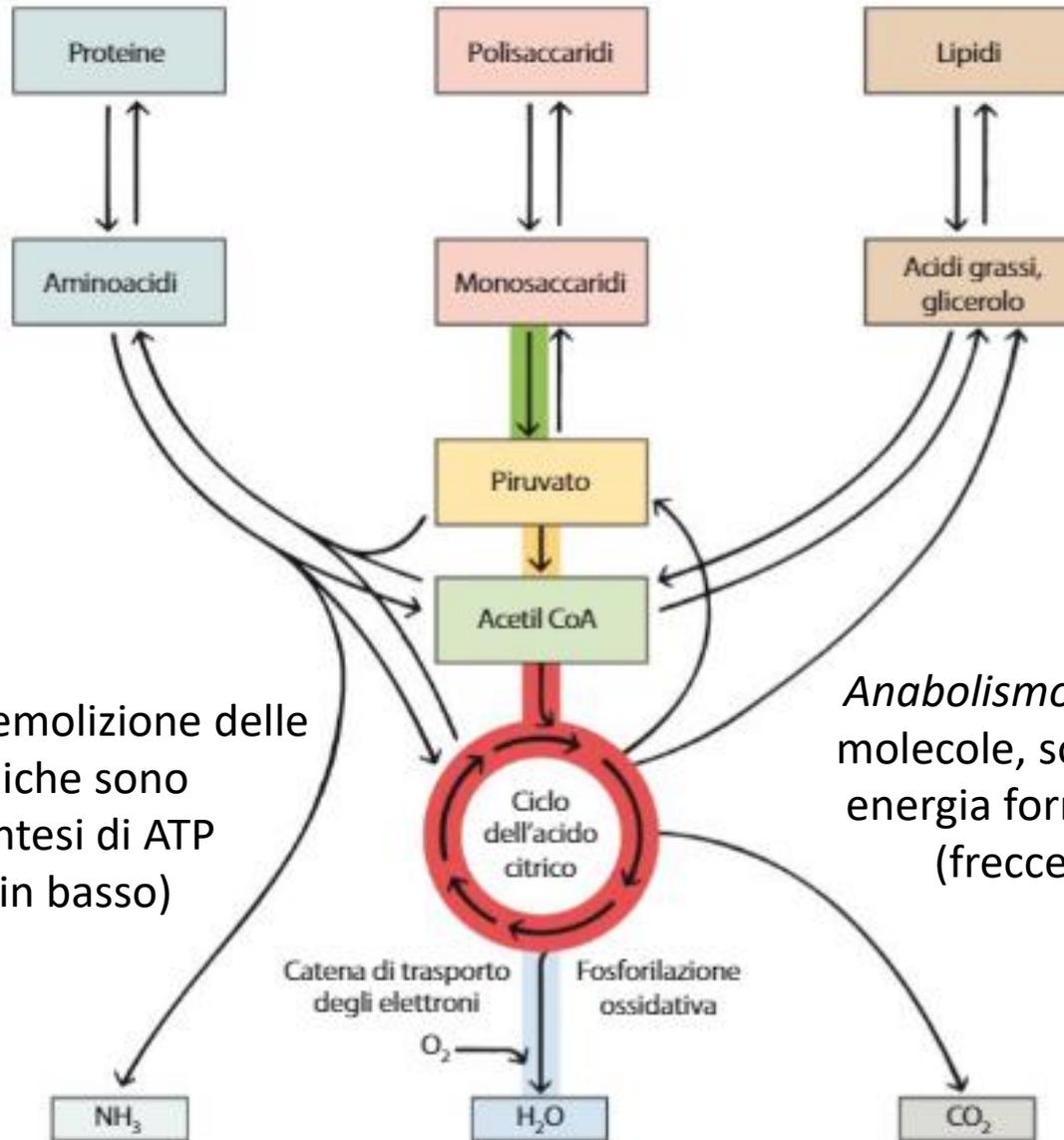
Echinocactus grusonii



Euphorbia obesa

Parenchima acquifero presente nei fusti

Principali vie metaboliche di una cellula



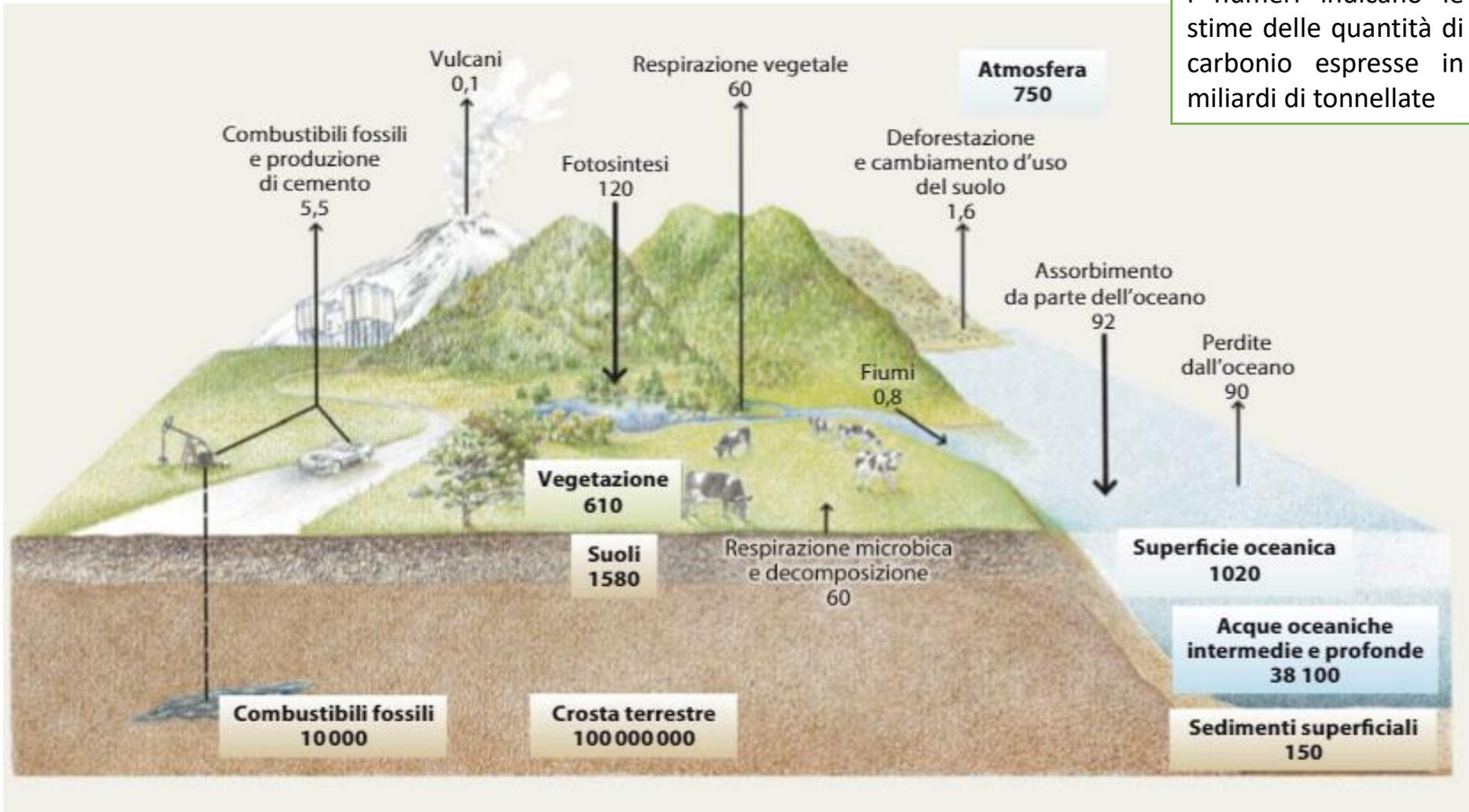
Catabolismo: vie di demolizione delle molecole organiche sono esoergoniche: sintesi di ATP (frecce rivolte in basso)

Anabolismo: vie di sintesi delle molecole, sono endoergoniche: energia fornita da ATP e NADH (frecce rivolte in alto)

Ciclo globale del carbonio sulla Terra

La quantità di Carbonio presente nell'atmosfera aumenta di 4 miliardi di tonnellate ogni anno

I numeri indicano le stime delle quantità di carbonio espresse in miliardi di tonnellate



Nel ciclo del carbonio i principali organismi fotosintetizzanti sono le piante, il fitoplancton, le alghe e i cianobatteri