Vie di traslocazione

Attraverso il corpo della pianta scorrono due vie di trasporto a lunga distanza:

- lo xilema (trachee, tracheidi ed elementi parenchimatici) che trasporta la linfa grezza (acqua + sali minerali) dal terreno alle altre parti della pianta
- il floema (tubi cribrosi, cellule compagne e cellule parenchimatici) che trasporta i fotosintati (quindi, la sostanza organica) dai luoghi di produzione a quelli di utilizzo e/o accumulo.

A. **Trasporto dell'acqua**. Il trasporto dell'acqua attraverso la pianta può essere così schematizzato:

   a. l'acqua viene assorbita dai peli radicali
   b. l'acqua assorbita attraversa le cellule del parenchima corticale (prevalentemente per via apoplatica), l'endoderma (entrando nella via simplastica), il periciclo ed arriva ai vasi della radice
   c. una volta entrata nei vasi della radice, l'acqua passa ai vasi del fusto e da qui viene trasportata alle foglie
   d. l'acqua esce dai vasi del legno a livello delle nervature delle foglie e passa da una cellula all'altra del mesofillo; va da sé che l'uscita dell'acqua dai vasi non avviene solo nelle foglie, ma anche nel fusto, nei fiori, nei frutti, cioè in ogni parte della pianta che necessita di essere rifornita da acqua
   e. sulle pareti cellulari del mesofillo l'acqua evapora
   f. il vapore acqueo giunge in corrispondenza degli stomi e fuoriesce all'esterno.

La direzione del movimento attraverso la pianta (cioè dalle radici alle foglie all'aria e non viceversa) è imposta dai valori del **potenziale idrico** nei vari organi. **RICORDA**: l'acqua si muove sempre da una zona a potenziale **meno negativo** verso una zona a potenziale **più negativo**.

La fuoriuscita del vapore acqueo dalla pianta prende il nome di **traspirazione**. La traspirazione è il motore che alimenta la circolazione dell'acqua nella pianta. L'energia necessaria per fare funzionare il sistema viene direttamente dal sole: infatti, la radiazione solare provoca l'evaporazione dalle foglie le quali a loro volta richiamano l'acqua sin dal terreno. Tutta la salita dell'acqua nella pianta non ha nulla a che vedere con la vita: essa non richiede né enzimi né ATP, né membrane (come si è già visto, le membrane attraversate a

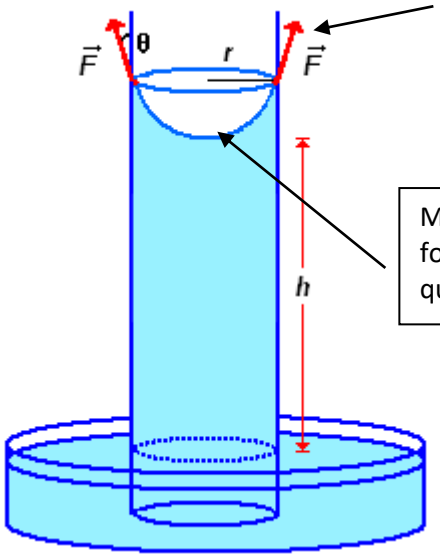
livello di endoderma servono solo a selezionare gli ioni e le grandi molecole). Un fenomeno simile potrebbe avvenire anche in una spugna di materiale sintetico.

Traspirazione. Di tutta l'acqua assorbita da una pianta solo una piccola parte, l'1-2% è impiegata nel metabolismo e nella crescita, tutto il rimanente è traspirato. La quantità di acqua che viene traspirata da una pianta nel corso della sua vita è molto elevata: una pianta di Mais, in una giornata calda dell'estate, può traspirare sino a 2 litri d'acqua ed una grossa pianta arborea può traspirarne 200-300. Per questo motivo l'aria è più umida in una zona ricca di foreste rispetto ad una zona con clima paragonabile, ma priva di boschi.
La traspirazione non rappresenta tanto un "vantaggio" per la pianta (sebbene l'evaporazione consumando calore latente faccia diminuire la temperatura delle superfici traspiranti) quanto piuttosto un **fatto fisico inevitabile** data l'enorme differenza di potenziale idrico esistente tra pianta e atmosfera e date le enormi superfici evaporanti protese verso l'esterno. Le grandi superfici sono state progettate per rendere più veloce possibile l'entrata di anidride carbonica ma, dato che le leggi sulla diffusione valgono allo stesso modo per tutti i gas, è inevitabile che aprendo un'ampia porta di entrata all'anidride carbonica si apra anche un'ampia porta di uscita per l'acqua. In definitiva, la traspirazione dell'acqua è un **male necessario** con cui le piante devono convivere.
Esistono due tipologie di traspirazione: **cuticolare** (relativamente piccola, non più del 10% del totale data l'impermeabilità all'acqua della cuticola) e **stomatica**. La traspirazione stomatica può essere tenuta sotto controllo continuo attraverso la regolazione dell'apertura degli stomi mentre quella cuticolare non può essere variata se non attraverso una serie di modificazione anatomiche di cui abbiamo in parte già parlato.

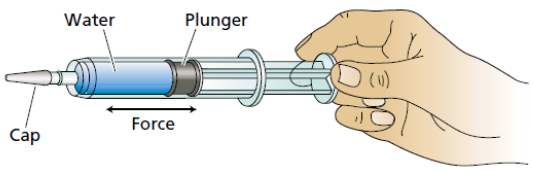
La cellula agisce come un capillare immerso nell'acqua. Nei capitoli precedenti abbiamo visto come il movimento dell'acqua nella cellula e di cellula in cellula avvenga in risposta ad alcune forze: diffusione, osmosi e pressione idrostatica. Per capire come l'acqua si muova nello xilema occorre prima richiamare un'altra legge fisica: la **capillarità**.

La capillarità è un fenomeno che permette all'acqua di salire in tubicini molto sottili. L'acqua viene tirata verso l'alto lungo il tubo (si genera cioè una tensione come quella di un elastico tirato) finché quella risalita non sia abbastanza da riequilibrare con il proprio peso l'effetto della tensione. La depressione che si genera viene detta menisco ed è tanto più profonda (cioè aumenta la curvatura) quanto più il tubicino si fa stretto.

Questo fenomeno è spiegato dall'esistenza di forze di attrazione tra le molecole dell'acqua e le pareti del tubicino: tali forze sono dette forze di adesione. Anche tra una molecola d'acqua e l'altra esistono forze di attrazione dette forze di coesione. Quando l'acqua è contenuta in un tubo dal diametro grande, il numero delle molecole d'acqua a contatto con il vetro è relativamente piccolo. Quando invece si tratta di un tubo capillare, il numero di molecole dell'acqua a contatto con il vetro è molto più grande, quindi prevalgono le forze di adesione sulle forze di coesione. Nel caso di una cellula, il numero di molecole di acqua a contatto con le componenti idrofile della parete è molto grande, tanto che le forze di adesione prevalgono nettamente sulle forze di coesione. L'insieme di queste forze può generare una grande **tensione** che attira l'acqua nei piccoli spazi.



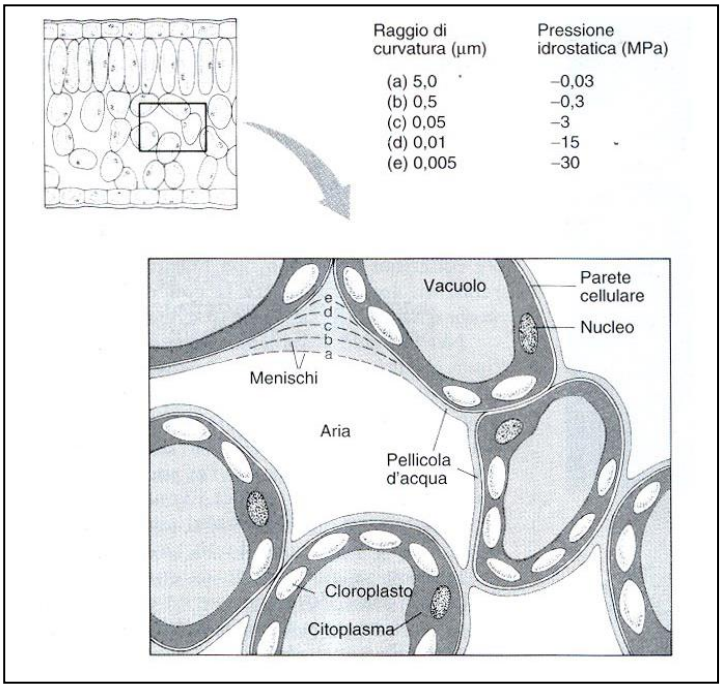
Menisco. E' concavo quando le forze di adesione prevalgono su quelle di coesione



La coesione impartisce all'acqua una grande forza di tensione definita come la capacità di resistere a forze di trazione. Si può utilizzare una siringa incapucciata per generare pressioni positive e negative su un fluido come l'acqua. Premendo il pistone il fluido si comprime e si genera una pressione idrostatica positiva.
.

La capacità delle molecole d'acqua di essere coese le une alle altre e di aderire alla cellulosa spiega la sua capacità di infiltrarsi nei minuscoli pori delle pareti cellulari o negli interstizi presenti tra le cellule muovendosi per differenza di potenziale. Le cellule del mesofillo

fogliare sono in contatto diretto con l'atmosfera tramite un esteso sistema di spazi aeriferi. Man mano che l'acqua viene persa nell'aria la superficie dell'acqua che rimane viene trascinata verso gli interstizi della parete cellulare cioè le incrinature e le fenditure tra le cellule e fra le fibrille della parete. La curvatura di queste interfacce, causata dall'elevata tensione superficiale dell'acqua, induce una pressione negativa sull'acqua. Infatti, quando l'acqua scarseggia, nel capillare si instaura una pressione negativa che trattiene l'acqua: $\Psi p = -2T/r$, dove T è la tensione superficiale dell'acqua ($7{,}28 \times 10^{-8}$ MPa m) ed r è il raggio di curvatura dell'interfaccia aria-acqua.



In seguito all'evaporazione dell'H_2O si sviluppa sulla superficie delle pareti cellulari una pressione negativa che permette al succo xilematico di raggiungere la foglia

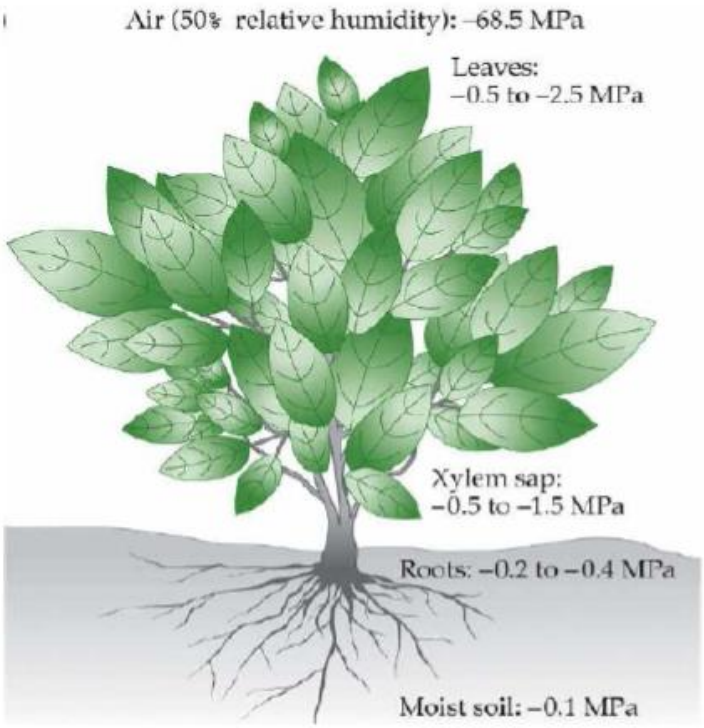
La teoria di coesione-tensione: l'evaporazione dell'acqua esercita una forza succhiante che si trasmette di cellula in cellula.

In base a quanto detto nel paragrafo precedente, è facile immaginare che man mano che l'acqua viene rimossa dalla parete, la pellicola si distribuisce a rivestire le singole fibrille di cellulosa e descrive dei menischi il cui raggio di curvatura diviene sempre più piccolo (cioè tanto più grandi diventano le forze che legano fra loro le molecole d'acqua), conferendo all'acqua valori di pressione sempre più negativi ($\Psi p = -2T/r$). Quindi, la pressione negativa (tensione) che spinge l'acqua dal suolo verso l'alto è generata proprio sulle parti superficiali delle cellule della foglia. Infatti, le cellule si rifanno della perdita richiamando acqua dalle cellule turgide circostanti nelle quali, a loro volta, in conseguenza della perdita di acqua, si genera un potenziale più negativo che richiama altra acqua dalle cellule confinanti. Il fenomeno si propaga di cellula in

cellula fino ad arrivare alle cellule che si trovano a contatto con i vasi, specialmente con le piccole nervature terminali della foglia. La continua rimozione d'acqua dai vasi per opera delle cellule del mesofillo fogliare determina a sua volta, nell'interno di questi, uno stato di pressione negativa. A causa della straordinaria **coesione** esistente tra le molecole d'acqua (dovuta ai ponti idrogeno), questa tensione verrà trasmessa lungo tutto il percorso verso il fusto e da qui verso le radici così che attraverso tutta la pianta si crea un gradiente di pressione che, partendo dalle tracheidi terminali della foglia, dove la tensione è massima, giunge ai vasi della radice dove la tensione è più bassa, per essere infine trasmesso alla soluzione del suolo che bagna le radici stesse. Questa teoria del movimento dell'acqua è detta teoria della **coesione-tensione** in quanto è basata sulla coesione dell'acqua, quella proprietà, cioè, che le permette di essere sottoposta alla tensione. La teoria di **coesione-tensione** spiega come può avvenire il movimento netto dell'acqua attraverso la pianta senza dover spendere direttamente energia metabolica. La teoria potrebbe essere anche chiamata dell'**adesione-coesione-tensione** in quanto l'adesione delle molecole d'acqua alle pareti delle tracheidi e dei vasi dello xilema e alle pareti cellulari delle cellule delle foglie e della radice è altrettanto importante della coesione e della tensione ai fini dell'ascesa dell'acqua. Queste superfici hanno una grande capacità di attrarre acqua e di trattenerla con una forza sufficientemente grande da sostenere contro gravità una colonna d'acqua alta parecchie decine di metri. La teoria della **tensione-coesione** richiede tassativamente che la colonna d'acqua sia continua affinché lo sforzo di trazione, imposto dalla traspirazione, possa trasmettersi in tutta la sua lunghezza. Immaginate di star tirando un secchio d'acqua da un pozzo. Se la corda si spezza il secchio ripiomba giù e a niente vale se continuate a tirare perché trasmettere una trazione attraverso una corda interrotta è impossibile. Ne consegue che basta una sola bolla d'aria per mettere fuori uso un vaso, proprio come basta un taglio per mettere fuori uso la corda. Le bolle di gas si originano dall'aria disciolta nella soluzione che viene trasportata nei vasi. La tensione applicata alla colonnina provoca la loro uscita dalla soluzione sotto forma di bollicina (fenomeno noto con il nome di **cavitazione**) con conseguente rottura della colonna. Fenomeni di cavitazione si verificano in caso di stress idrico oppure per un danno fisico (per esempio la puntura di un insetto o la rottura di un ramo). Anche il congelamento può indurre cavitazione in quanto l'aria non è solubile nel ghiaccio, e la linfa xilematica contiene sempre aria disciolta che si libera quando la linfa gela. La salita dell'acqua e la costruzione del "tubo" vanno di pari passo: l'acqua sale mentre il vaso cresce. Durante tutto il suo differenziamento un vaso è sempre pieno d'acqua, mai d'aria. L'aria arriva solo quando il vaso non funziona più. In sostanza è la crescita che fa

salire l'acqua nei vasi allungando simultaneamente la colonna di liquido e le pareti che la delimitano.

Ψsuolo > Ψradice > Ψfusto > Ψfoglia > Ψaria



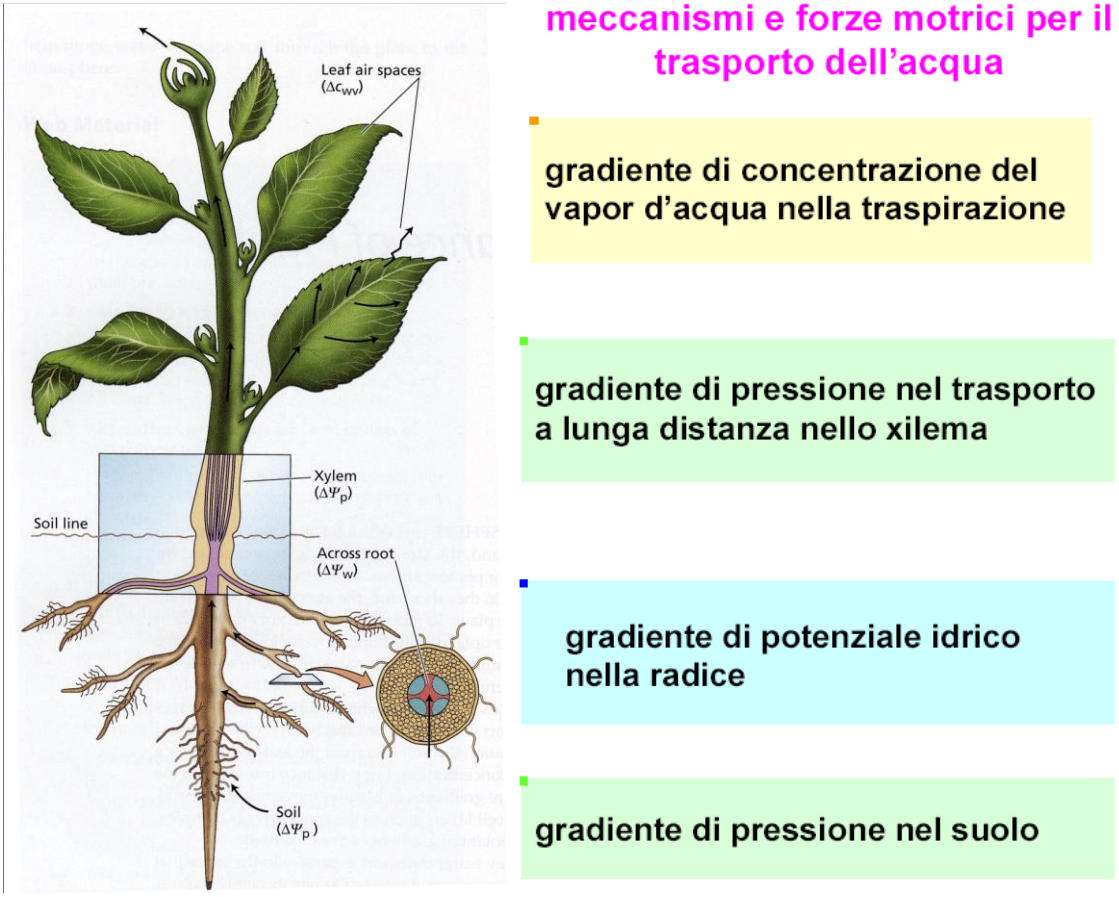
La figura mostra il gradiente di potenziale idrico esistente tra l'atmosfera (potenziale più negativo) al suolo (potenziale meno negativo)

Panoramica generale: il continuum suolo-pianta-atmosfera

Il movimento dell'acqua che dal terreno giunge all'atmosfera, attraverso la pianta, coinvolge meccanismi diversi di trasporto (figura successiva):

- nel suolo e nello xilema l'acqua si muove tramite un **flusso di massa** come risposta al gradiente di pressione;
- nella fase di vapore il movimento dell'acqua è per **diffusione**;
- quando il trasporto idrico avviene attraverso le membrane, la forza motrice è il **gradiente osmotico** (gradiente di potenziale idrico: potenziale osmotico + potenziale di pressione). L'acqua si muove per osmosi dal terreno alle cellule della radice e in

generale ogni volta che c'è il passaggio dall'apoplasto al simplasto (si deve attraversare la membrana cellulare)



Gradienti coinvolti nel trasporto dell'acqua lungo il continuum suolo-pianta-atmosfera

Esiste una pressione positiva in grado di spingere l'acqua dalle radici verso le parti alte della pianta? Una **pressione positiva** può formarsi nei vasi di conduzione xilematici della radice quando la traspirazione è minima e l'acqua è liberamente disponibile nel suolo. Ciò avviene perché l'acqua nello xilema è sotto una tensione minima così i nutrienti minerali secreti nei vasi di conduzione dello xilema non sono portati via rapidamente dal flusso della traspirazione. In questi casi si può sviluppare localmente una concentrazione elevata di soluti, che richiama l'acqua nello xilema delle cellule circostanti. Questo fenomeno, conosciuto come **pressione radicale**, avviene nelle piante che hanno una grande disponibilità di acqua durante la notte ed in condizioni di umidità dell'aria veramente elevata. La pressione positiva nei vasi di conduzione dello xilema della radice produce un flusso di massa nello xilema che può portare all'essudazione di liquido xilematico da strutture specializzate presenti sul margine della foglia, chiamate **idatodi**. Le gocce d'acqua

che si notano sulle punte delle foglie al termine della notte si formano in questo modo e il processo della loro formazione è denominato **guttazione**. Un'altra prova della pressione radicale è rappresentata dal **pianto**, un fenomeno che si manifesta in primavera ed è osservabile nel caso in cui il fusto di una pianta venga reciso. Se si applica al moncone un manometro si può osservare che da questo fuoriescono liquidi (ricchi di sostanze organiche) con una certa pressione. In primavera le sostanze di riserva della radice vengono demolite e grossi quantitativi di sostanze **osmoticamente attive** (in particolare zuccheri) vengono immessi all'interno dei vasi. Ciò determina un notevole aumento del potenziale osmotico, quindi un forte ingresso di acqua e di conseguenza una elevata pressione radicale. Per effetto di tale pressione le soluzioni zuccherine vengono spinte, attraverso i vasi, fino alle gemme che stanno per schiudersi e che le utilizzano per la costruzione della nuova chioma. E' evidente che, essendo in questo momento la pianta incapace di effettuare una consistente traspirazione, la pressione radicale ha il compito di far salire la linfa grezza nella pianta. Mano a mano che le foglie si sviluppano, la pressione radicale decresce lentamente; nel corso dell'estate, quando più intensa è la traspirazione, la pressione radicale si stabilizza intorno a valori più modesti e la forza prevalente per l'ascesa della linfa è quella che si genera per traspirazione.

Con l'acqua vengono assorbiti dal terreno anche i sali minerali. La maggior parte degli ioni è molto più concentrata all'interno della radice che nel terreno. Il loro movimento dal terreno alla pianta deve quindi avvenire contro gradiente di concentrazione che può essere vinto solo con qualche forma di trasporto attivo. Una discreta parte dell'energia prodotta dalle radici con la respirazione viene utilizzata proprio per il trasporto attivo di ioni. Un altro fattore importante è costituito dall'enorme superficie assorbente formata dalla fittissima rete di radici e peli radicali. I peli radicali danno un contributo attivo alla disponibilità dei nutrienti: essi secernono infatti ioni H^+ che si legano alle particelle del terreno scambiandosi con cationi che vengono solubilizzati e che possono essere facilmente assorbiti dalle radici. Gli ioni minerali assorbiti dalla radice vengono traslocati da una parte all'altra della pianta attraverso i vasi del legno. Questa però non è una legge tassativa: molti ioni viaggiano anche attraverso il floema.

B. **Trasporto dei fotosintati**.

I primi esperimenti sul trasporto floematico risalgono al XIX° secolo. Marcello Malpighi (1686) dimostrò che la rimozione di un anello di corteccia da un tronco di un albero, contenente il floema, bloccava il trasporto degli zuccheri dalle foglie alle radici senza alterare il trasporto nello xilema. Dopo qualche tempo, infatti, la corteccia nella regione al di sopra dell'incisione si gonfiava segnalando, in questo modo, che il trasporto dello zucchero nel tronco era bloccato nel punto in cui era stata rimossa la corteccia. Malpighi concluse giustamente che la soluzione proveniente dalle foglie sopra la regione asportata fosse rimasta "intrappolata"nella corteccia. In seguito, non ricevendo più il nutrimento proveniente dalle foglie, la corteccia sottostante l'incisione morì, e alla fine morirono anche le radici e quindi l'intero albero. Questo esperimento, oltre a provare che il trasporto degli zuccheri avviene nella corteccia dell'albero e che gli elementi del cribro sono i canali cellulari per il trasporto dello zucchero, dimostra anche che il trasporto floematico si attua a pressioni sovra-atmosferiche. Perciò, se il tessuto cribroso viene leso i fluidi floematici fuoriescono all'esterno; la stessa operazione effettuata sui vasi xilematici a pressioni subatmosferiche conduce invece all'introduzione di aria. I due sistemi di trasporto sono sempre contigui, e anche comunicanti, ma i relativi flussi sono alquanto indipendenti, essendo guidati da forze traenti diverse.

Composizione della linfa elaborata

In generale, la sostanza più abbondante trasportata nel floema è l'acqua. Disciolti nell'acqua vi sono i soluti traslocati che consistono in carboidrati, amminoacidi e proteine, ormoni e alcuni ioni inorganici. I carboidrati sono i soluti più importanti e più concentrati nel succo floematico e il saccarosio è lo zucchero più comunemente trasportato negli elementi del cribro, dove può raggiungere concentrazioni da 0,3 a 0,9 M. Le componenti del succo floematico (detto anche **linfa elaborata**) sono state individuate grazie all'utilizzo di afidi, dei piccoli insetti che sono in grado di perforare un singolo elemento del cribro. Questi insetti si nutrono della linfa affondando il proprio stiletto nei tessuti del fusto o della foglia finché non incontra un tubo cribroso. La "perforazione" fa sgorgare il liquido nel corpo passando attraverso lo stiletto cavo senza nemmeno bisogno di succhiare visto che il contenuto del tubo, come vedremo, si trova sotto pressione. Se si taglia lo stiletto nel punto in cui questo si attacca all'apparato boccale dell'insetto il liquido continua a fuorisuscire e può essere raccolto per le analisi chimiche.

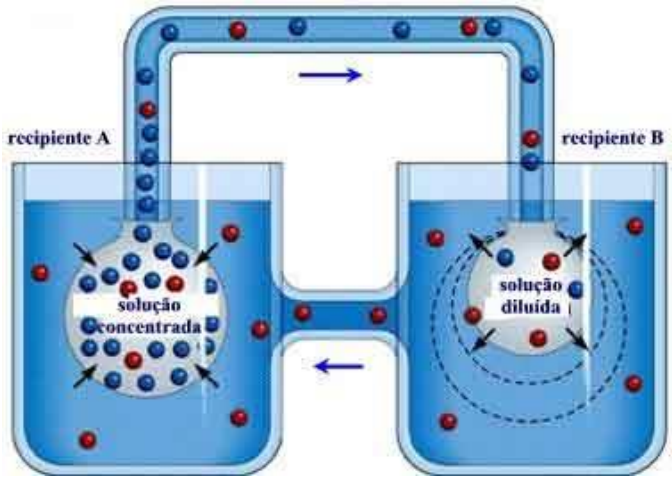
Modelli di traslocazione: dalle sorgenti ai pozzi

Come prima approssimazione si potrebbe dire che il flusso delle sostanze organiche avvenga in senso opposto a quella delle linfa grezza, cioè dall'alto verso il basso, o meglio dalle foglie verso le radici. Questo è spesso vero, ma non sempre. Una regola più generale è che la traslocazione avviene da aree di rifornimento definite sorgenti (*sources*) verso aree di metabolismo o di accumulo definite pozzi (*sinks*). Le sorgenti comprendono qualsiasi organo in grado di esportare, e capace di produrre prodotti della fotosintesi in eccesso rispetto al proprio fabbisogno (ad esempio le foglie in piena attività fotosintetica),. I pozzi, invece, comprendono tutti gli organi non fotosintetici della piante e quegli organi che non producono prodotti fotosintetici tali da sostenere il loro fabbisogno di accrescimento e di accumulo. Esempi sono le radici, i tuberi, i frutti in via di sviluppo e le foglie non mature che devono importare carboidrati per lo sviluppo normale. Ma si tratta di una classificazione arbitraria in quanto, a secondo della fase ontogenetica della pianta, le sorgenti possono diventare pozzi e viceversa. Un caso evidente di organi "importatori" che diventano "esportatori" è quello degli organi di riserva: nel caso della barbabietola (come abbiamo già visto si tratta di una specie biennale) la radice tuberizzata accumula fotosintati durante il primo anno (cioè si comporta da pozzo) e li utilizza per rigenerare la parte epigea durante il secondo anno (si comporta da sorgente). L'importanza dei diversi pozzi può variare durante lo sviluppo vegetale: ad esempio, mentre gli apici delle radici e del germoglio sono di solito i pozzi principali durante l'accrescimento vegetativo, i semi e i frutti diventano in genere i pozzi dominanti durante lo sviluppo riproduttivo. Bisogna, infine dire, che in generale le foglie delle dicotiledoni come il pomodoro o il fagiolo iniziano il loro sviluppo come organi pozzo. La transizione dallo stato di pozzo a quello di sorgente si verifica più tardi nello sviluppo, generalmente quando la foglia è al 25% circa dell'espansione e viene di solito completato quando raggiunge il 40-50% dell'espansione. L'esportazione va dall'apice alla base ma nel periodo di transizione dalla prima vengono esportati zuccheri e la seconda li importa da altre foglie sorgente. La maturazione porta una inversione di direzione di trasporto da importazione a esportazione

Ma come avviene il trasporto floematico? Nel 1929 Münch lanciò l'idea che il trasporto floematico avvenisse secondo un gradiente di pressione prodotto per via osmotica fra due organi della pianta. Va ricordato che il flusso pressorio floematico è un flusso di massa (cioè solvente e soluto si muovono assieme nella stessa direzione e con la stessa velocità) e

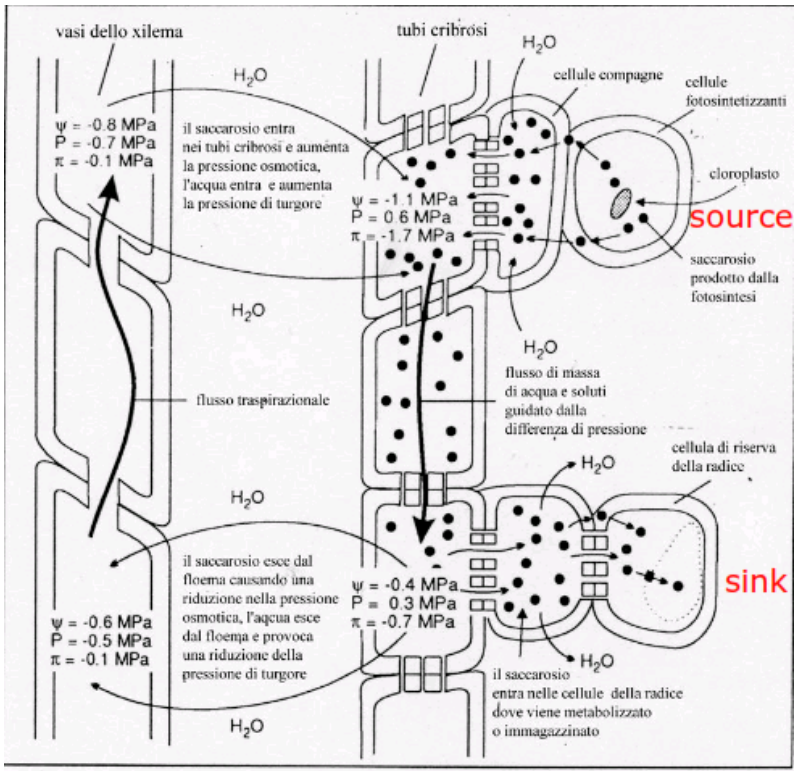
riguarda una soluzione ad elevata viscosità, trasportata in un sistema ad alta resistenza qual è il sistema cribroso. Per questo motivo è assai sorprendente che le velocità di spostamento delle sostanze negli elementi del cribro siano di circa 0,3 a 1,5 m per ora. Quest'ordine di grandezza esclude immediatamente la diffusione come forza motrice del processo: in questo caso ci aspetteremmo una velocità dell'ordine di centimetri al giorno anziché all'ora. Inoltre, nella diffusione ogni tipo di molecola si muove per conto suo seguendo il proprio gradiente di concentrazione:sono perciò possibili flussi contemporanei di molecole in direzione opposta. E se è vero che si può avere trasporto in due direzioni opposte in due tubi cribrosi vicini, localizzati nello stesso fascio conduttore, è tuttavia certo che nello stesso tubo cribroso tutte le molecole si muovono rigorosamente in una sola direzione.

Il modello su cui Münch ha formulato la sua teoria è basato su un sistema formato da due osmometri artificiali collegati tramite un tubo ed immersi in acqua. Il primo osmometro (A) contiene una soluzione molto più concentrata (sfere azzurre) rispetto al mezzo circostante, mentre il secondo osmometro (B) contiene una soluzione molto più diluita rispetto a quelle del primo osmometro, ma sempre più concentrata rispetto al mezzo circostante. Poiché il $\Delta\psi$ tra il mezzo e la soluzione in A è molto grande, acqua (sfere rosse) entra nel primo osmometro molto più velocemente che nel secondo (osmometro B), dove il $\Delta\psi$ tra il mezzo esterno e la soluzione è minore. In conseguenza dell'entrata di acqua si origina nel primo osmometro una pressione molto più rapidamente che nel secondo. Poiché i due osmometri sono collegati fra di loro, pressione sarà trasferita, mediante passaggio di soluzione, dal primo al secondo osmometro.



Questa aggiunta di pressione determina nel secondo osmometro un rovesciamento del $\Delta\psi$, in quanto ora il potenziale dell'acqua nella soluzione B è più elevato rispetto a quello del mezzo esterno. In risposta alla creazione di questo nuovo gradiente, acqua tende ad uscire dal secondo osmometro ed entrare nel primo. Nel sistema, quindi, si stabilisce un movimento di soluzione dal primo al secondo osmometro (flusso di massa) ed un ritorno dell'acqua dal secondo al primo osmometro attraverso il mezzo esterno. Questo trasferimento di liquidi cessa quando non vi è più differenza di concentrazione delle soluzioni dei due osmometri.

Una cellula fotosintetizzante (sorgente) in cui vi è una elevata concentrazione di zuccheri è l'osmometro A; una cellula di una gema, di un frutto in accrescimento, di una radice (pozzo) rappresenta l'osmometro B. Le due cellule sono direttamente collegate dai tubi cribrosi e sono entrambe a contatto con un mezzo esterno costituito dall'acqua che circola nei vasi, nelle pareti cellulari imbibite ed eventualmente negli spazi intercellulari (se questi non sono ripieni di aria). Attraverso i tubi cribrosi (il tubo che nella figura collega i due osmometri) viene trasferita la soluzione (cioè soluto e solvente: nella figura, le sfere azzurre e le sfere rosse) dalla cellula produttrice a quella consumatrice/accumulatrice; di conseguenza, da quest'ultima (al pari dell'osmometro B) acqua fuoriesce e viene immessa nell'apoplasto che rappresenta il sistema attraverso il quale l'acqua ritorna alla stazione di partenza. La continuità del movimento nella pianta viene assicurata dal fatto che nelle cellule delle foglie, per la fotosintesi, vengono sintetizzati sempre nuovi soluti per cui si mantiene un elevato potenziale osmotico, mentre nelle cellule di arrivo, per l'utilizzazione respiratoria delle sostanze o per la loro conversione in glucidi insolubili, o per altri motivi ancora, il potenziale osmotico è mantenuto a livelli molto bassi.



Nelle stazioni di partenza (analogamente a quanto accade nell'osmometro A) si ha un concentrazione di soluti tale da generare un potenziale idrico (ψ = -1,1) più negativo che nelle stazioni di arrivo (ψ = -0,4). Per questo motivo viene richiamata acqua dall'apoplasto (ψ = -0,8) generando una pressione idrostatica (P = 0,6) che consente di trasportare solvente e soluti (flusso di massa) alle stazioni di arrivo. In queste, il potenziale idrico pur essendo più basso di quello delle stazioni di partenza e sempre più alto di quello riscontrabile nell'apoplasto (ψ = -0,6). Per questo motivo, l'acqua fuoriesce dal floema, entra nello xilema e viene fatta fluire nuovamente verso le parti alte della pianta secondo gradiente di potenziale idrico.

Come vengono caricate le sostanze organiche contro gradiente?

Il trasporto dei fotosintati dalle cellule sorgente al floema può avvenire sia per via apoplastica (cioè lungo le pareti) che per via simplastica (attraverso i plasmodesmi). Nella via apoplastica, gli zuccheri all'inizio si spostano nel simplasto ma entrano nell'apoplasto appena prima del caricamento delle cellule compagne e negli elementi del cribro. Gli zuccheri vengono caricati attivamente dall'apoplasto negli elementi del cribro e nelle cellule compagne mediante trasportatori selettivi che richiedono energia, come il simporto saccarosio-H^+. Si ritiene che gli zuccheri caricati nelle cellule compagne si muovano poi verso gli elementi del cribro attraverso i plasmodesmi. Per la via simplastica e quindi attraverso i plasmodesmi, è stato definito il modello trappola per polimeri, anch'esso un processo attivo ma che non prevede modalità di simporto. Secondo questo modello, il saccarosio, sintetizzato nel mesofillo, diffonde nelle cellule attraverso i plasmodesmi fino alle cellule della guaina del fascio e da qui, attraverso numerosi plasmodesmi, all'interno di cellule compagne specializzate, dette cellule intermediarie. In queste cellule il saccarosio viene utilizzato per produrre raffinosio o stachioso. A causa dell'anatomia del tessuto e della relativa dimensione di raffinosio e stachiosio, i polimeri non possono diffondere nuovamente in direzione opposta nella guaina del fascio, ma possono diffondere negli elementi del cribro attraverso numerose connessioni poro-plasmodesmiche che si trovano nelle pareti delle cellule intermediarie-tubi cribrosi. Anche lo scaricamento del floema può avvenire per via

apoplatica o simplastica. Il saccarosio destinato alle giovani foglie, ai meristemi apicali e ai fiori è trasportato dai tubi cribrosi alle cellule riceventi (con concentrazione di zuccheri bassa) via simplasto (grazie alla presenza di numerosi plasmodesmi). Il saccarosio destinato ai tessuti di riserva o ai semi in via di sviluppo è scaricato via apoplasto (assenza di plasmodesmi).