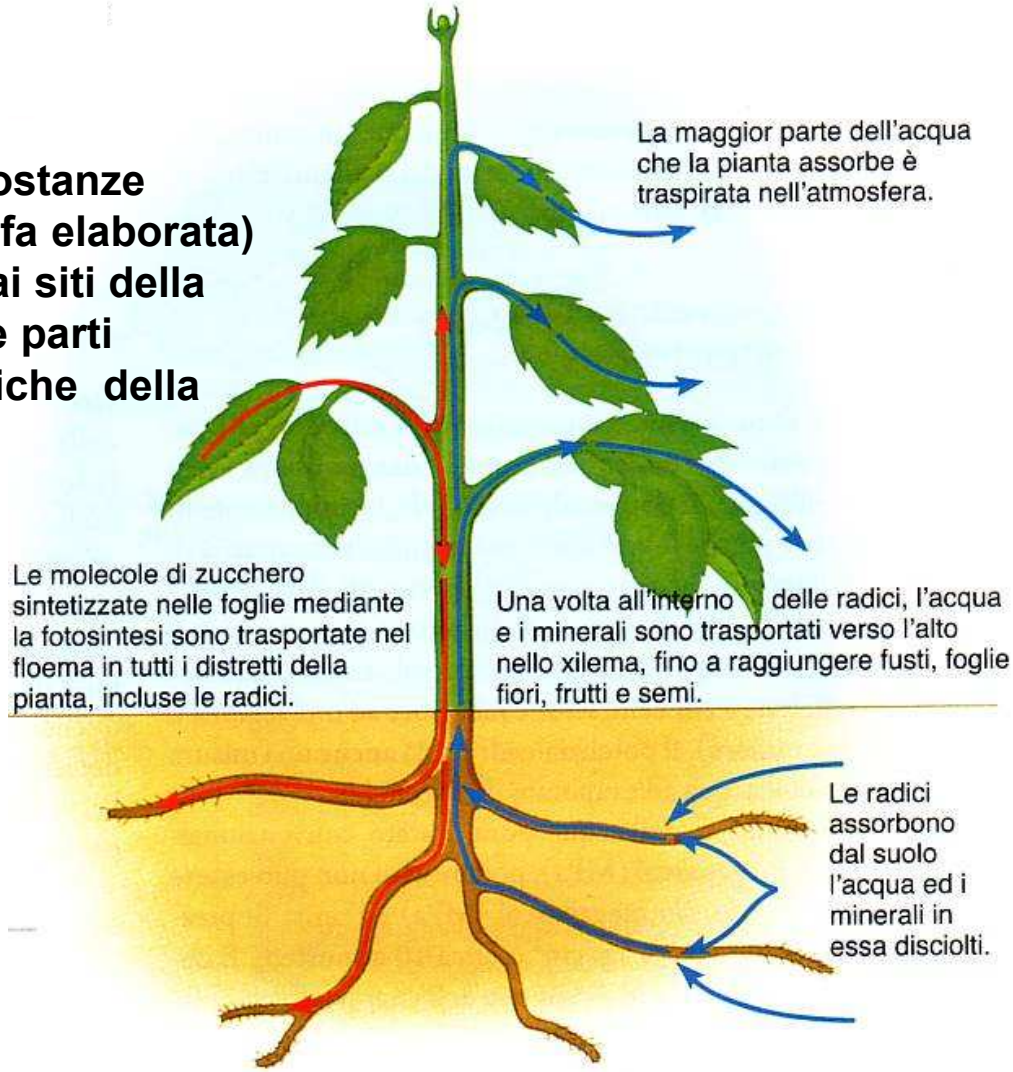
Assorbimento e trasporto nelle piante

Il corpo della pianta è percorso da due flussi contrapposti di acqua allo stato liquido che trascinano nel loro movimento elementi inorganici e molecole organiche

L'acqua e le sostanze organiche (linfa elaborata) si muovono dai siti della fotosintesi alle parti non fotosintetiche della pianta



Viene traspirata a livello fogliare

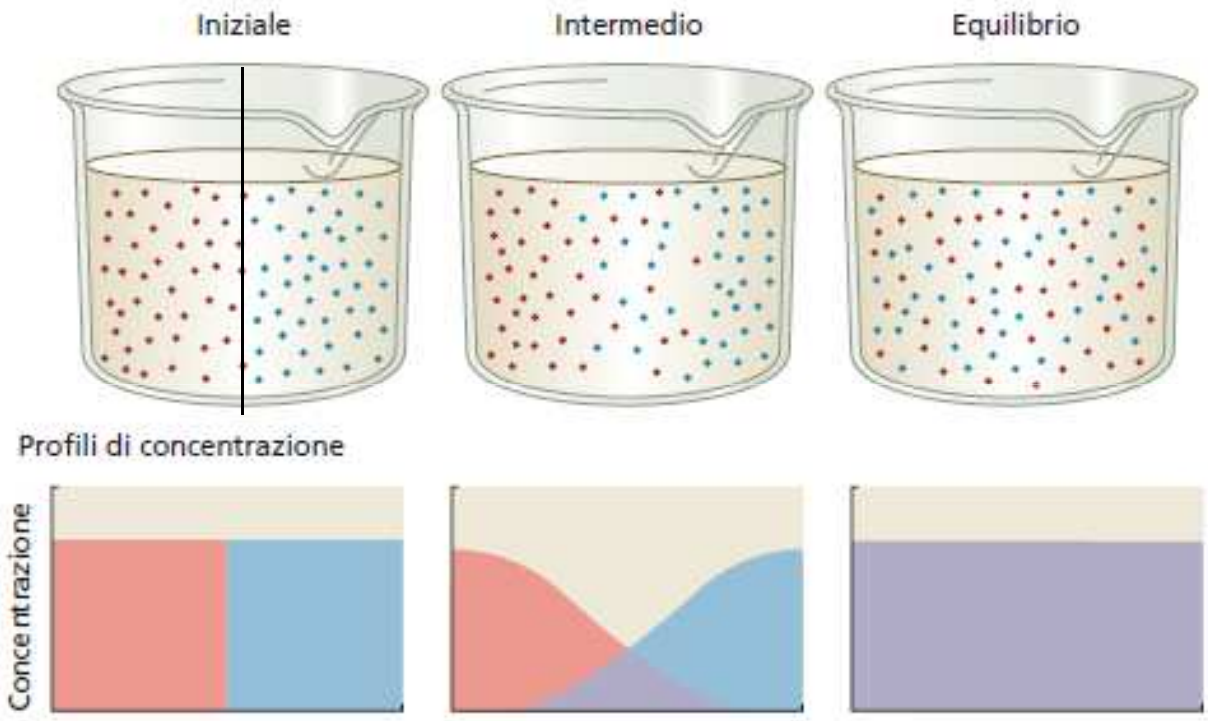
L'acqua ed i sali minerali in essa disciolti risalgono nella pianta sotto forma di linfa grezza

Le piante assorbono dal suolo, mediante la radice, l'acqua ed i sali minerali

Il movimento dell'acqua e dei soluti nelle cellule avviene mediante la

Diffusione

Deriva dal moto casuale delle molecole (agitazione termica)



Velocità di diffusione

$$v = DA \times \Delta c/l$$

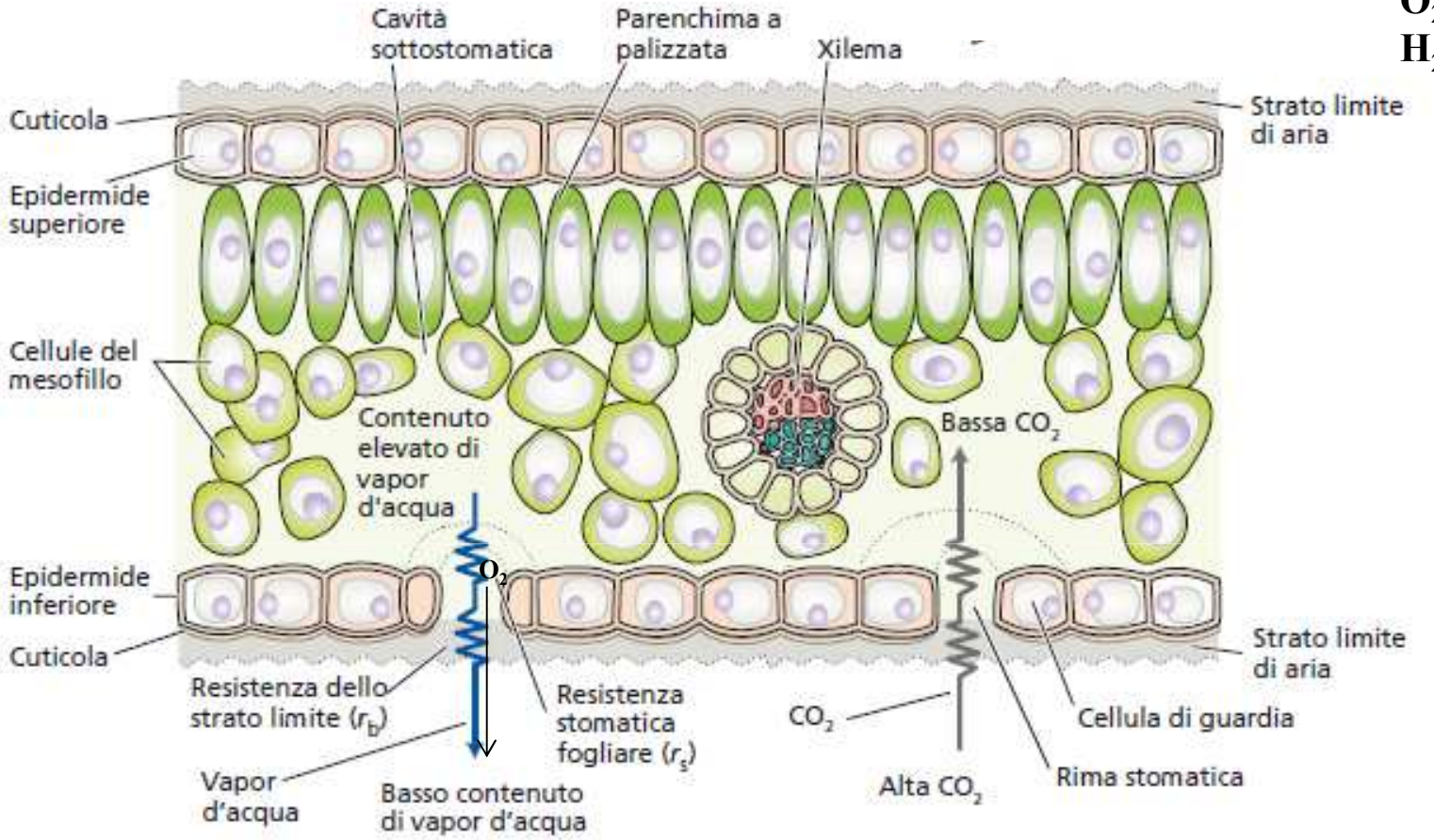
D = coefficiente di diffusione
è una costante dipendente da temperatura e natura delle molecole che diffondono
A = superficie attraverso cui diffondono le molecole
Δc = differenza di concentrazione
l = distanza tra le molecole che diffondono

$\Delta c/l$ = gradiente di concentrazione

La diffusione è veloce nei gas, intermedia nei liquidi, lenta nei solidi

Diffusione in fase gassosa

CO_2
O_2
H_2O



L'acqua che bagna le pareti cellulari del mesofillo evapora negli spazi intercellulari e sotto forma di vapore si muove verso l'esterno attraverso gli stomi

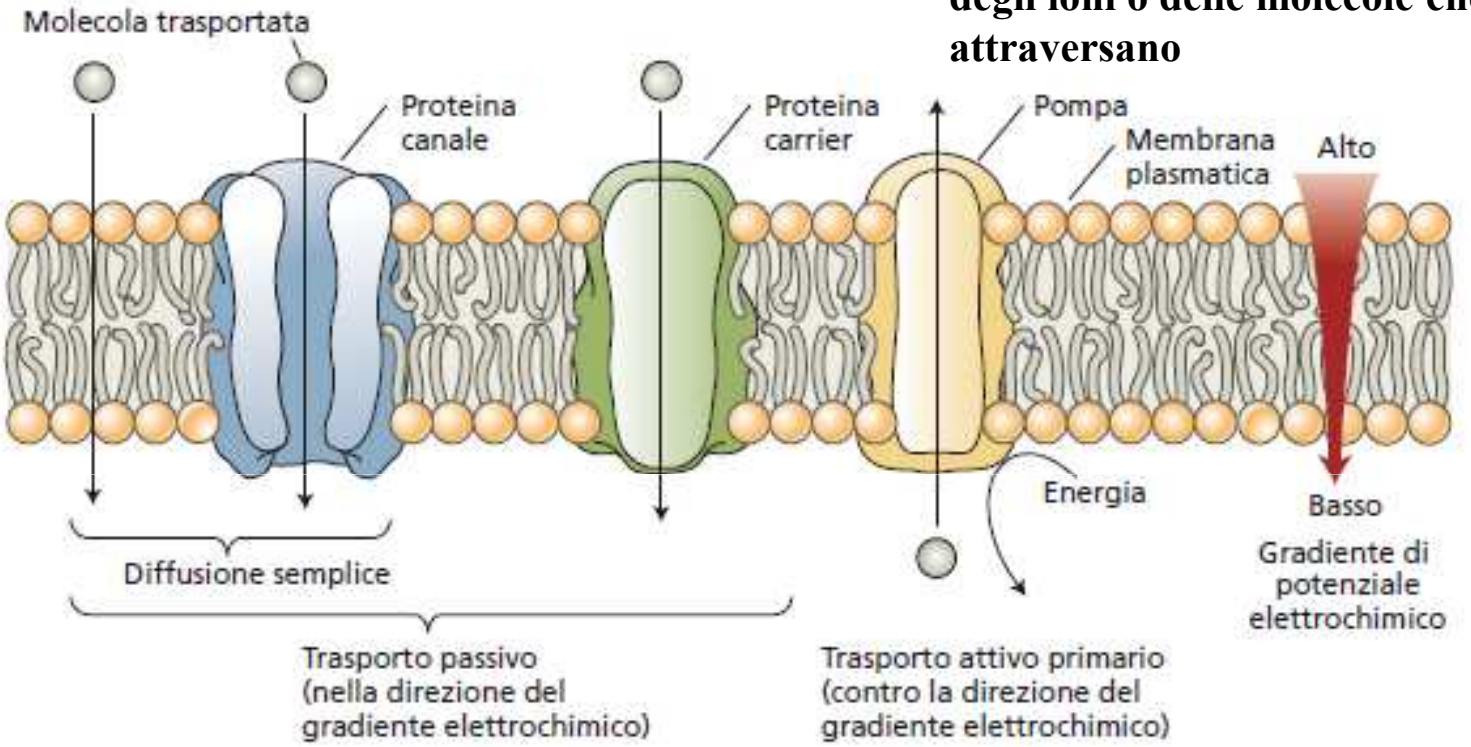
L'ossigeno segue lo stesso percorso dell'acqua

L'anidride carbonica diffonde dall'esterno verso l'interno del mesofillo

diffusione attraverso le membrane

le membrane sono selettivamente permeabili

Il controllo del movimento delle sostanze attraverso le membrane dipende dalle proprietà fisico-chimiche delle membrane stesse e dalla natura degli ioni o delle molecole che le attraversano



. Le proteine canale agiscono come dei pori nella membrana e la loro specificità è principalmente determinata dalle proprietà biofisiche del canale. Le proteine carrier legano la molecola trasportata da una parte della membrana e la liberano dalla parte opposta (i differenti tipi di proteine carrier sono descritti più dettagliatamente nella Figura 4.11). Il trasporto attivo primario è operato da pompe e utilizza direttamente energia, di solito ottenuta dall'idrolisi dell'ATP, per pompare soluti contro il loro gradiente di potenziale elettrochimico.

Movimento dell'acqua

elevata energia potenziale

Flusso di massa

le molecole di un liquido si muovono tutte insieme nella stessa direzione in risposta ad una

differenza di energia potenziale

bassa energia potenziale

la differenza di energia potenziale fra lo stato iniziale e quello finale può essere convertita in altre forme di energia (cinetica, termica , meccanica)

L'energia potenziale dell'acqua è definita come

Potenziale idrico

(è una misura dell'**energia libera** associata ad un sistema contenente acqua)

Componenti del potenziale idrico sono

$$\Psi_w = \psi_p + \psi_s + \psi_g + \psi_m$$

In cui:

ψ_p è il **potenziale di pressione**
dipende dalla pressione idrostatica esercitata sul sistema

Ψ_s è il potenziale del soluto o **potenziale osmotico**
dipende dalla concentrazione di soluti presenti

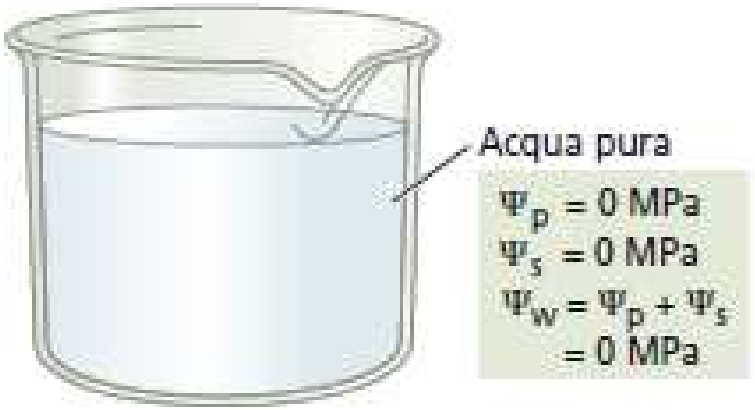
ψ_g è il **potenziale dovuto alla gravità**

ψ_m è il **potenziale di matrice**
dipende dalla capacità dei colloidi di adsorbire l'acqua

Si esprime in unità di pressione: MPa, bar o atmosfere

L'acqua si muove da una regione dove il potenziale idrico è più elevato ad una in cui è più basso

Per convenzione il potenziale idrico dell'acqua pura è uguale a zero



a pressione atmosferica

$\psi_p = 0$

La presenza di soluti fa diminuire il potenziale idrico **Ψ_s ha valore negativo**

I soluti diminuiscono l'energia libera dell'acqua

Quando ci si riferisce al movimento dell'acqua a livello cellulare le componenti dovute alla forza di gravità e, molto spesso, alla matrice sono trascurate

$$\Psi_w = \psi_p + \psi_s$$

ψ_p è il potenziale di pressione

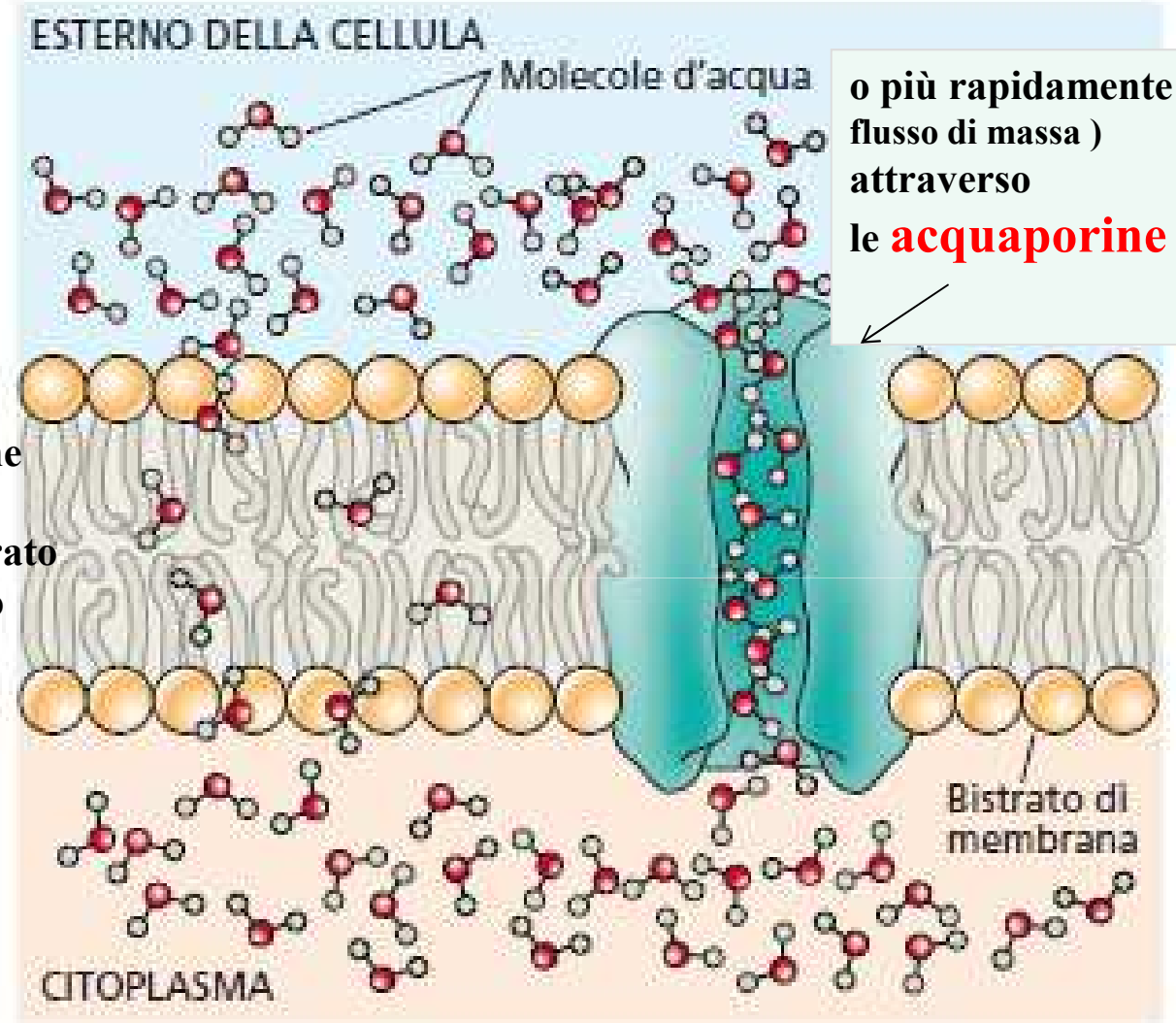
Ψ_s è il potenziale del soluto o potenziale osmotico

Conoscere il valore del potenziale idrico in punti diversi di un sistema ci permettere di conoscere in quale direzione si muoverà il flusso d'acqua

Per descrivere le forze che regolano i movimenti dell'acqua nella pianta ci si riferisce alle variazioni di potenziale idrico nel sistema suolo-pianta-atmosfera

questa singola misura prende in considerazione l'effetto combinato di pressione e numero di particelle in soluzione

Movimento dell'acqua attraverso le membrane



o più rapidamente (per flusso di massa) attraverso le acquaporine

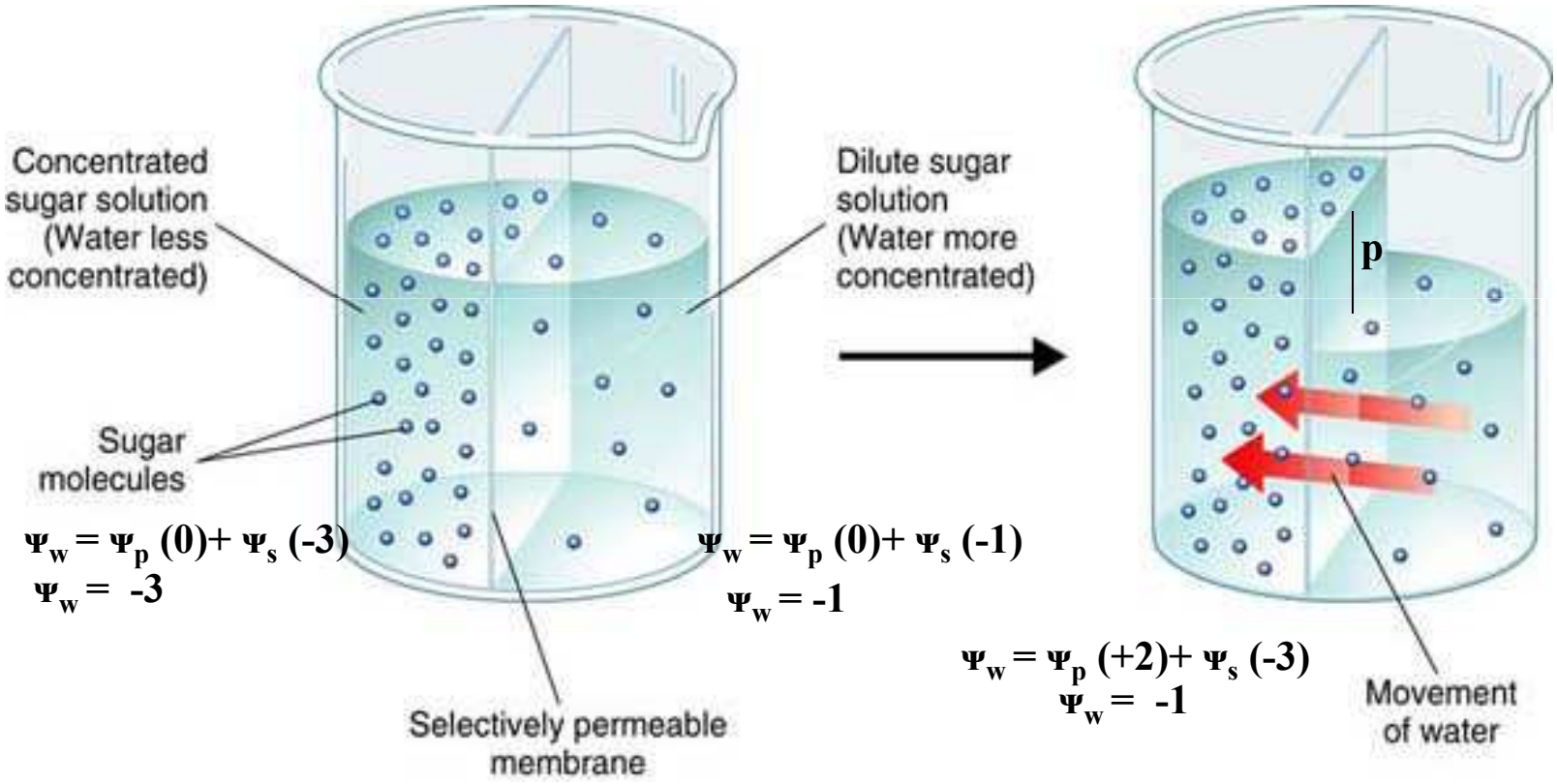
per diffusione attraverso il doppio strato fosfolipidico

Le acquaporine sono abbondanti sul plasmalemma e sul tonoplasto

Nel flusso di massa le molecole di un liquido si muovono tutte insieme nella stessa direzione in risposta ad una differenza di energia potenziale

OSMOSI

Trasporto passivo di acqua attraverso una membrana semipermeabile per effetto della presenza di soluti



$\Psi_w = \Psi_p\ (0) + \Psi_s\ (-3)$

$\Psi_w = -3$

$\Psi_w = \Psi_p\ (0) + \Psi_s\ (-1)$

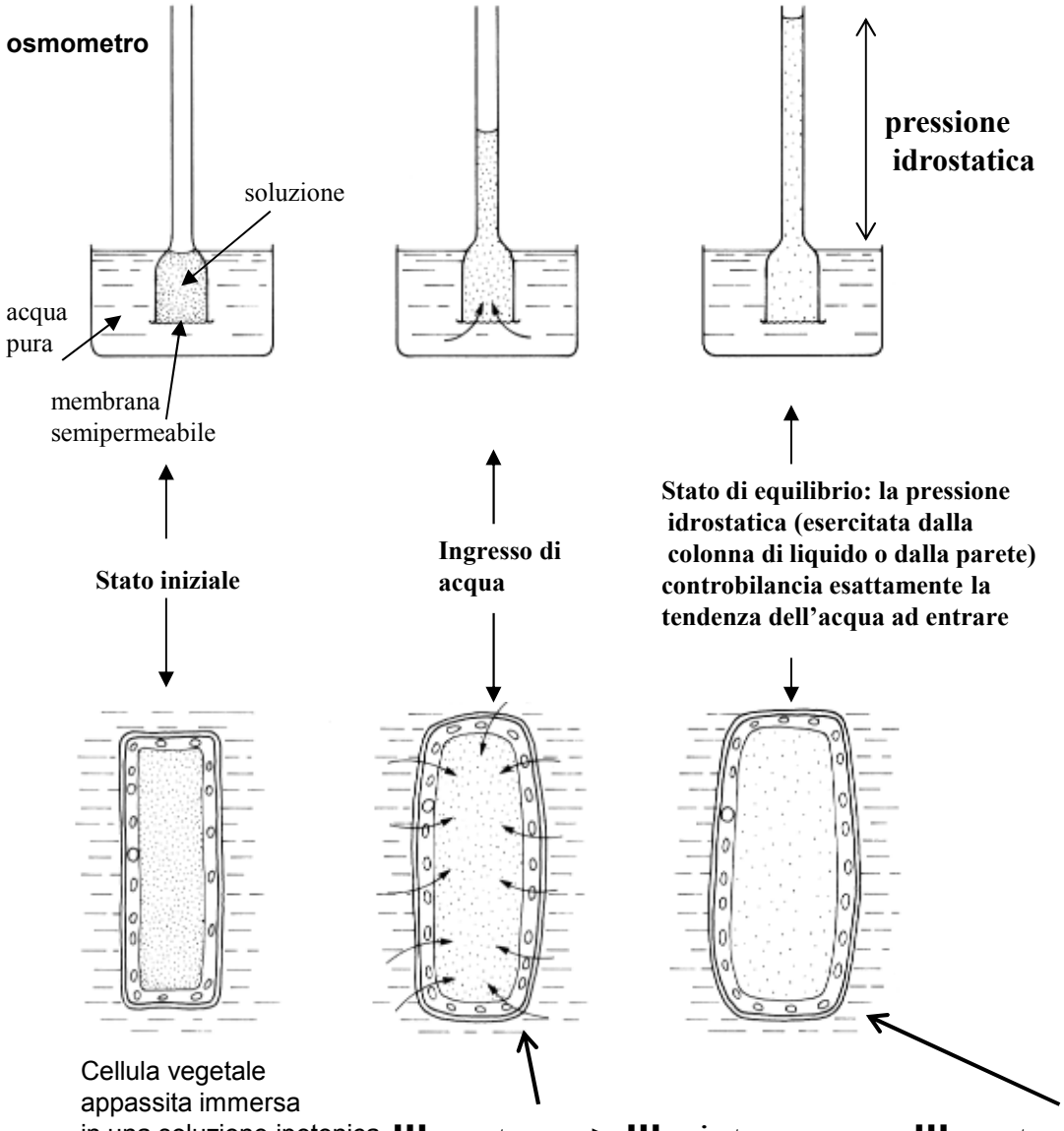
$\Psi_w = -1$

$\Psi_w = \Psi_p\ (+2) + \Psi_s\ (-3)$

$\Psi_w = -1$

L'acqua si muove sempre secondo gradiente di potenziale idrico

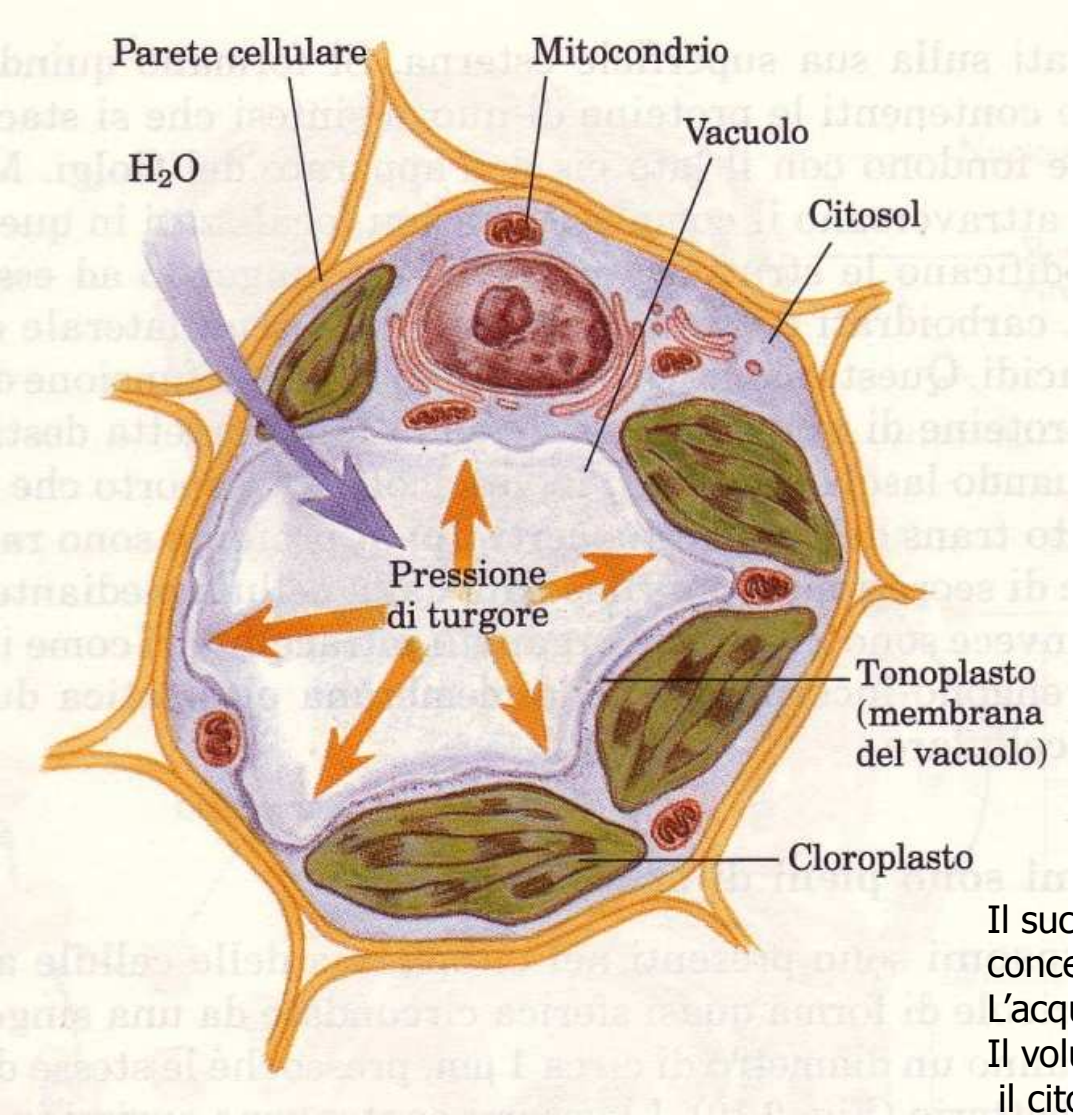
OSMOSI



Il comportamento osmotico di una cellula vegetale immersa in una soluzione ipotonica è paragonabile a quello di un osmometro

il **potenziale osmotico**
sia nell'osmometro che
nella cellula dipende dal numero
di particelle disciolte
(nella soluzione o nella cellula)

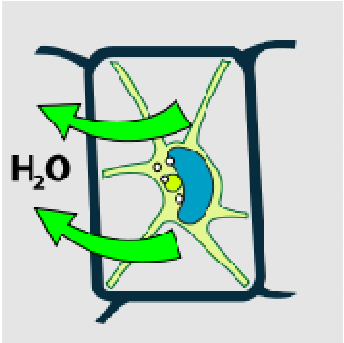
è uguale al valore della pressione esercitata dalla colonna di liquido o dalla parete ma è di segno opposto (negativo)



Osmosi nella cellula vegetale

Il succo vacuolare è una soluzione piuttosto concentrata di vari composti
L'acqua entra nel vacuolo per osmosi
Il volume del vacuolo aumenta e schiaccia il citoplasma contro la parete
Entrerà acqua finché il potenziale idrico della cellula (**Ψp + Ψs)** uguaglierà il potenziale idrico esterno

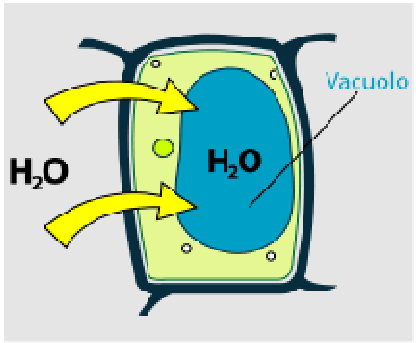
Ipertonica



Plasmolizzata

Pianta appassita
il Ψ_w della soluzione esterna è inferiore a quello del succo vacuolare

Ipotonica



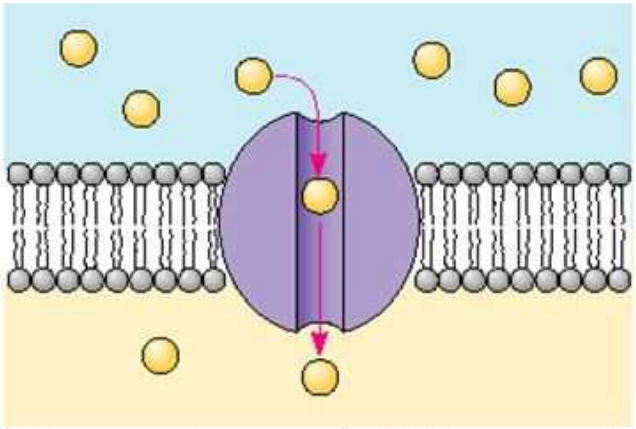
Turgida

Pianta turgida
il Ψ_w della soluzione esterna è maggiore di quello del succo vacuolare
L'acqua entra nelle cellule

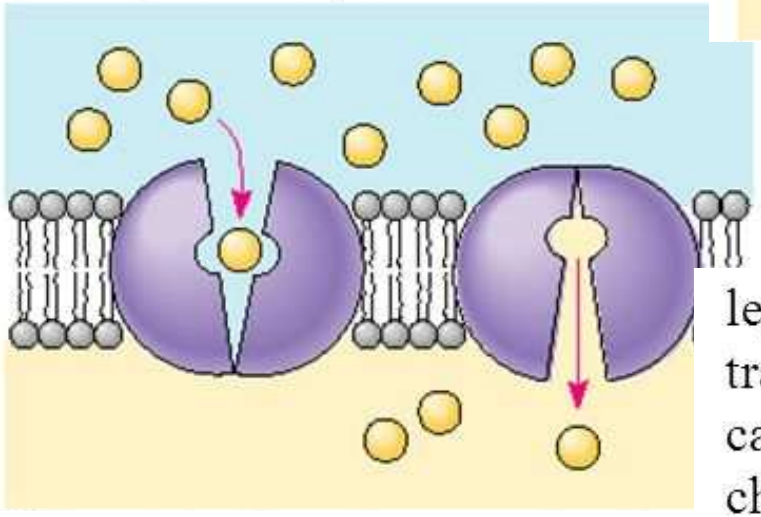
Trasporto dei soluti attraverso le membrane

Diffusione facilitata

Proteine canale
possono essere aperte o chiuse
permettono il passaggio di
determinati soluti



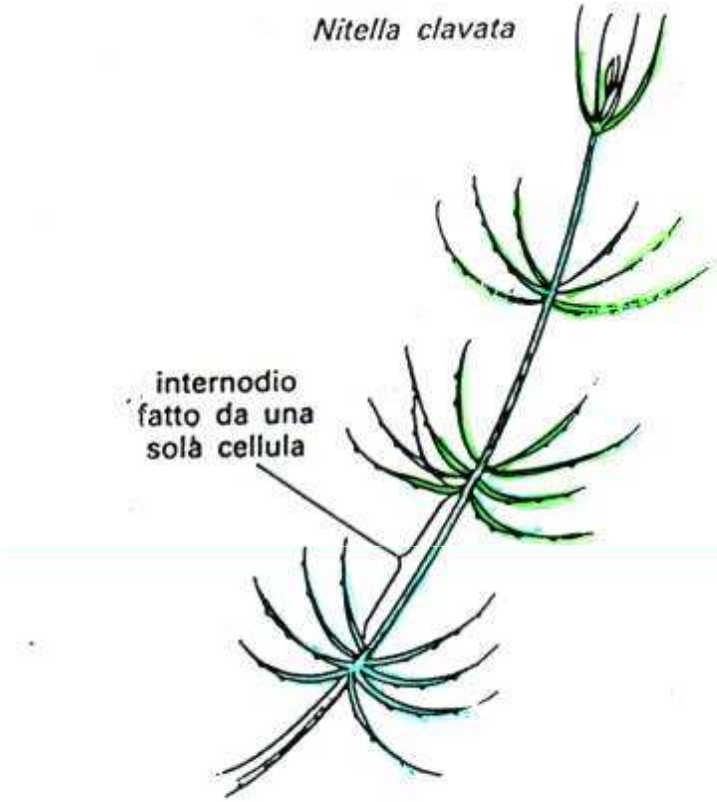
Proteine carrier



legano la molecola che devono trasportare e subiscono un cambiamento conformazionale che permette il trasferimento della molecola dall'altro lato della membrana (più lento)

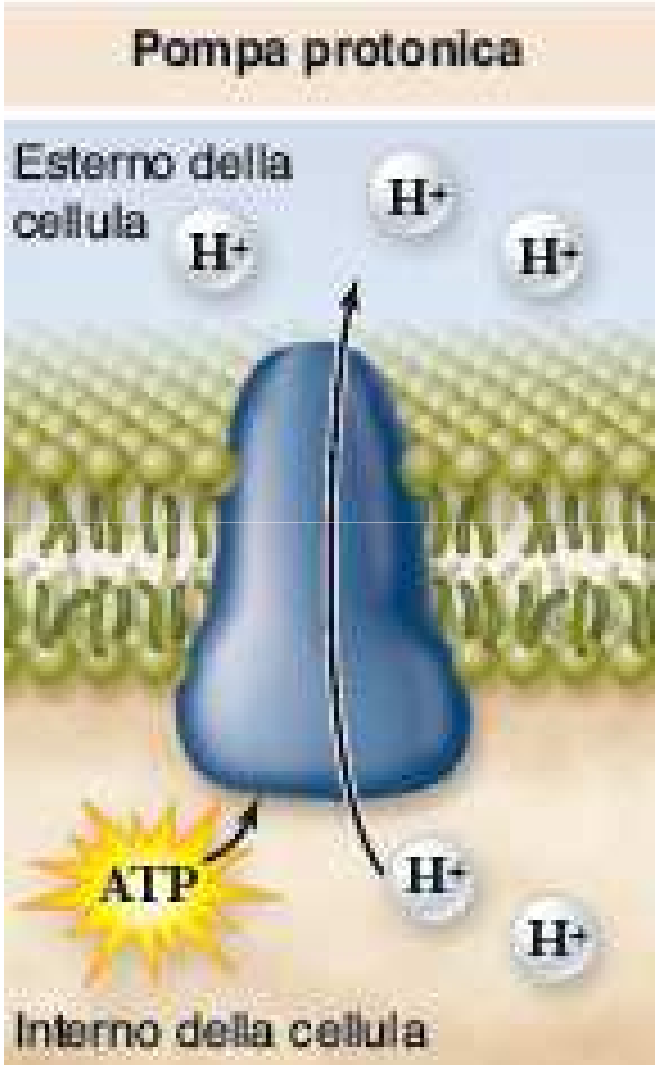
In ambedue i casi il trasporto è secondo gradiente di concentrazione

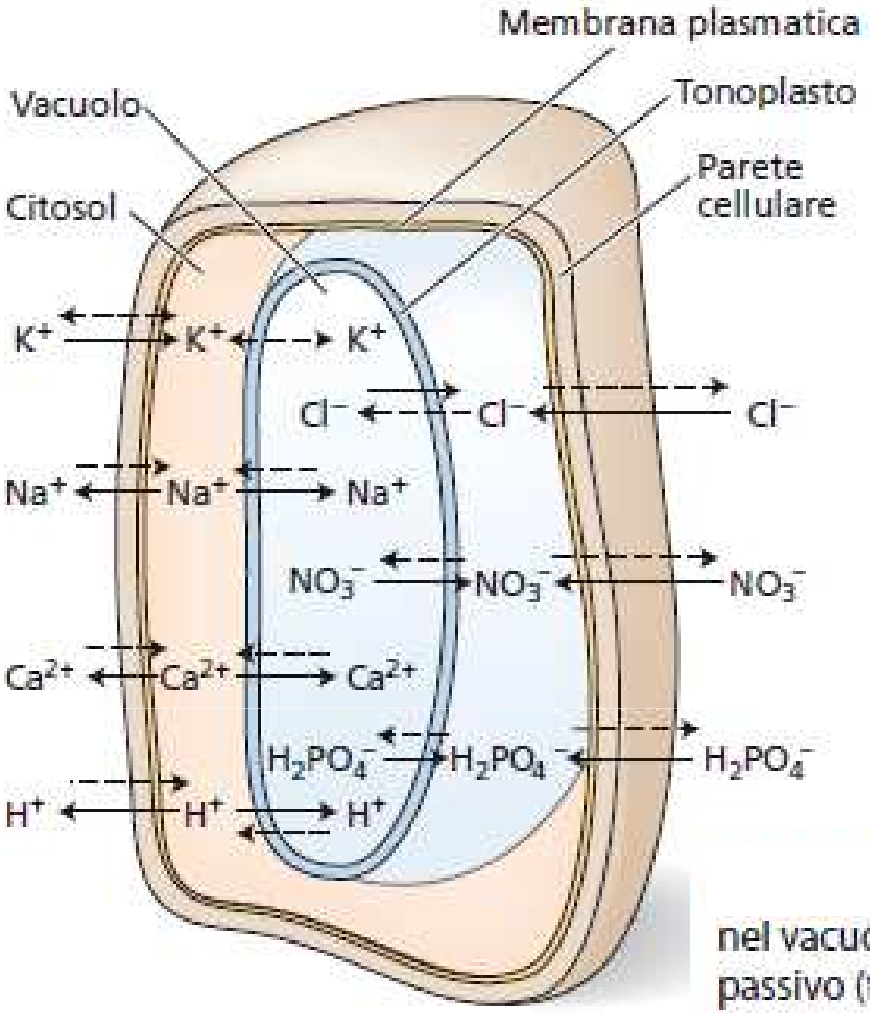
Il trasporto attivo consiste nel trasferimento di soluti contro gradiente di concentrazione



concentrazione (mg/litro)

	Na^+	K^+	Mg^{++}	Ca^{++}	Cl^-
succo cellulare	1978	2307	535	761	3794
ambiente esterno	28	2	73	52	35





Trasporto dei soluti nella cellula

Le concentrazioni ioniche nel citosol e nel vacuolo sono controllate da processi di trasporto passivo (frecce tratteggiate) e attivo (frecce intere). Nella maggior parte delle cellule vegetali il vacuolo occupa fino al 90% del volume cellulare e contiene il grosso dei soluti cellulari.

La parete cellulare che circonda la membrana plasmatica non rappresenta una barriera di permeabilità e quindi non entra in gioco nel trasporto dei soluti.

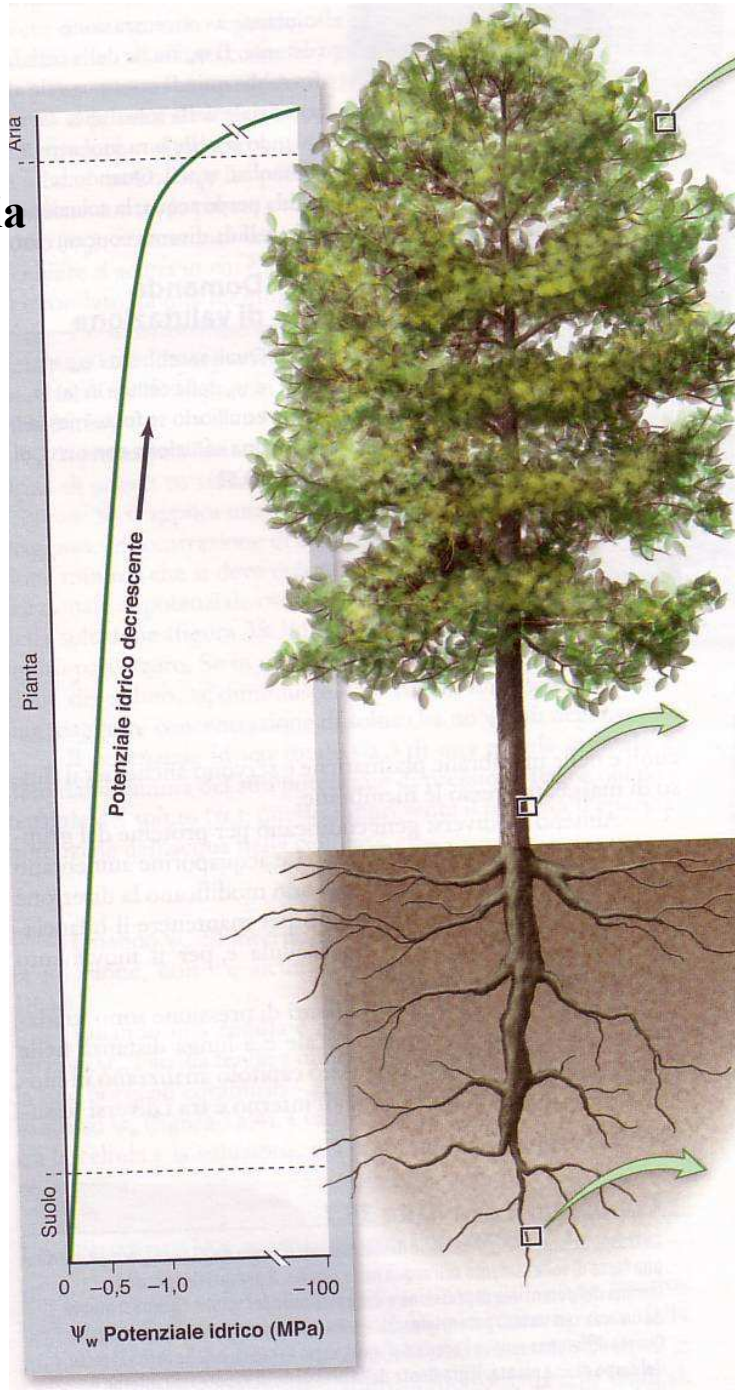
Movimento dell'acqua nella pianta

terreno → radice → fusto → foglie → aria

La direzione del movimento è imposta dai valori del potenziale idrico nel terreno e nei vari organi

$$\Psi_w = \psi_p + \psi_s + \psi_m$$

Solo l'1- 5 % dell'acqua assorbita viene trattenuta dalla pianta il resto viene emesso sotto forma di vapore



Traspirazione **un male necessario**

La maggior parte dell'acqua assorbita dalle radici viene persa per traspirazione

– Intensità della traspirazione in alcune specie vegetali.

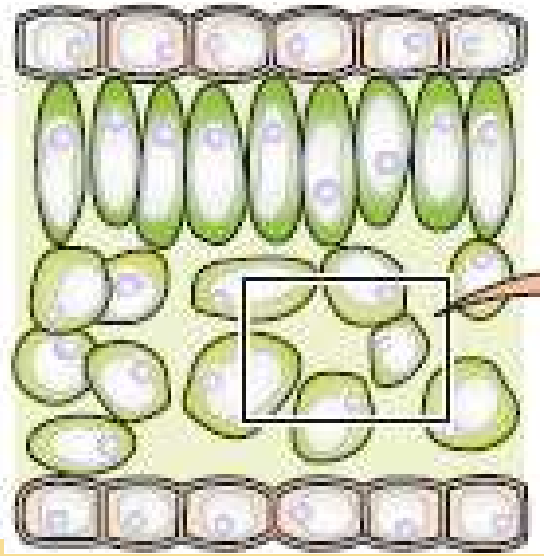
Specie o comunità vegetale	Litri d'acqua traspirati	
	al giorno	in una stagione di crescita
Pianta di mais	3-4	200
Melo adulto	35	6.800
Palma da cocco	70-80	16.000
Palma da datteri in un'oasi*	400-500	132.000
Cactus gigante	0,02	—
1 ettaro di bosco di faggi (foresta temperata)	20.000	3.000.000

(da Muller, modificato)

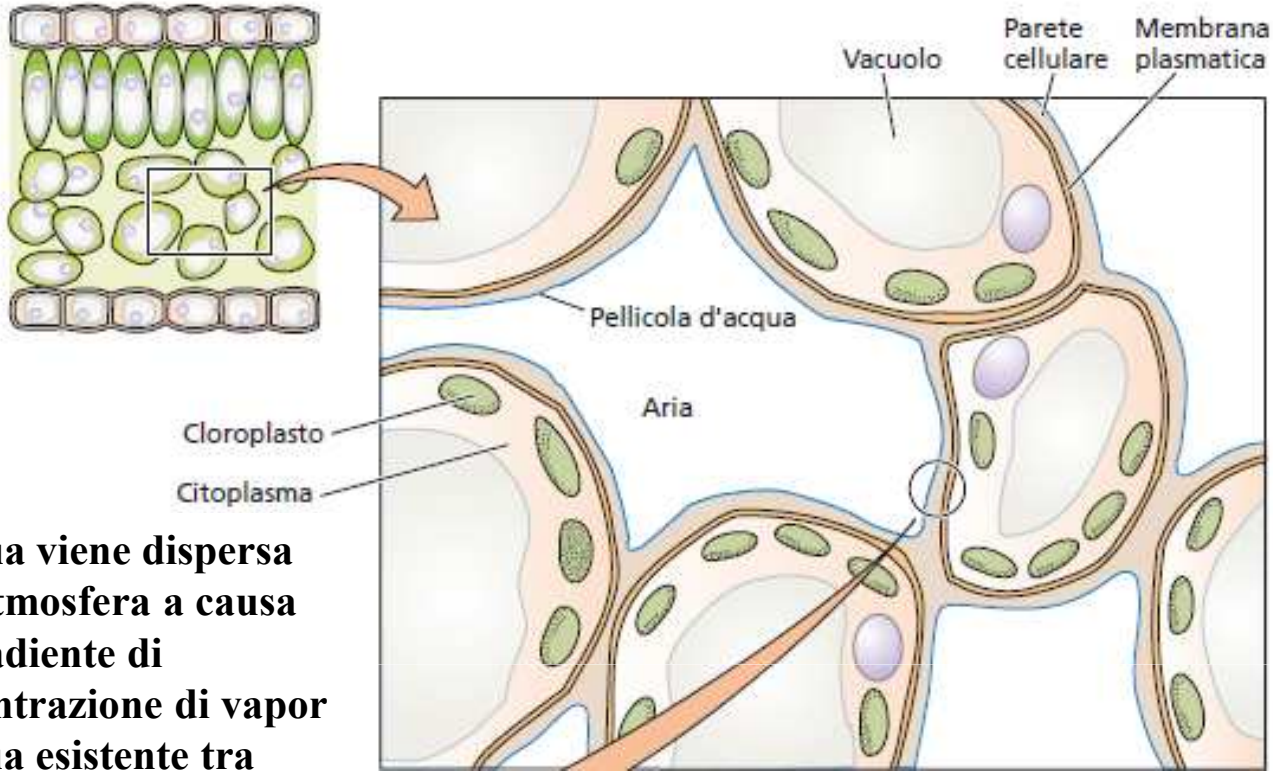
Con la traspirazione le piante restituiscono all'atmosfera il 60-70 % dell'acqua ricevuta con le precipitazioni!

La maggior parte dell'acqua è perduta dalle foglie

Il potenziale idrico nella foglia è molto più elevato rispetto all'atmosfera



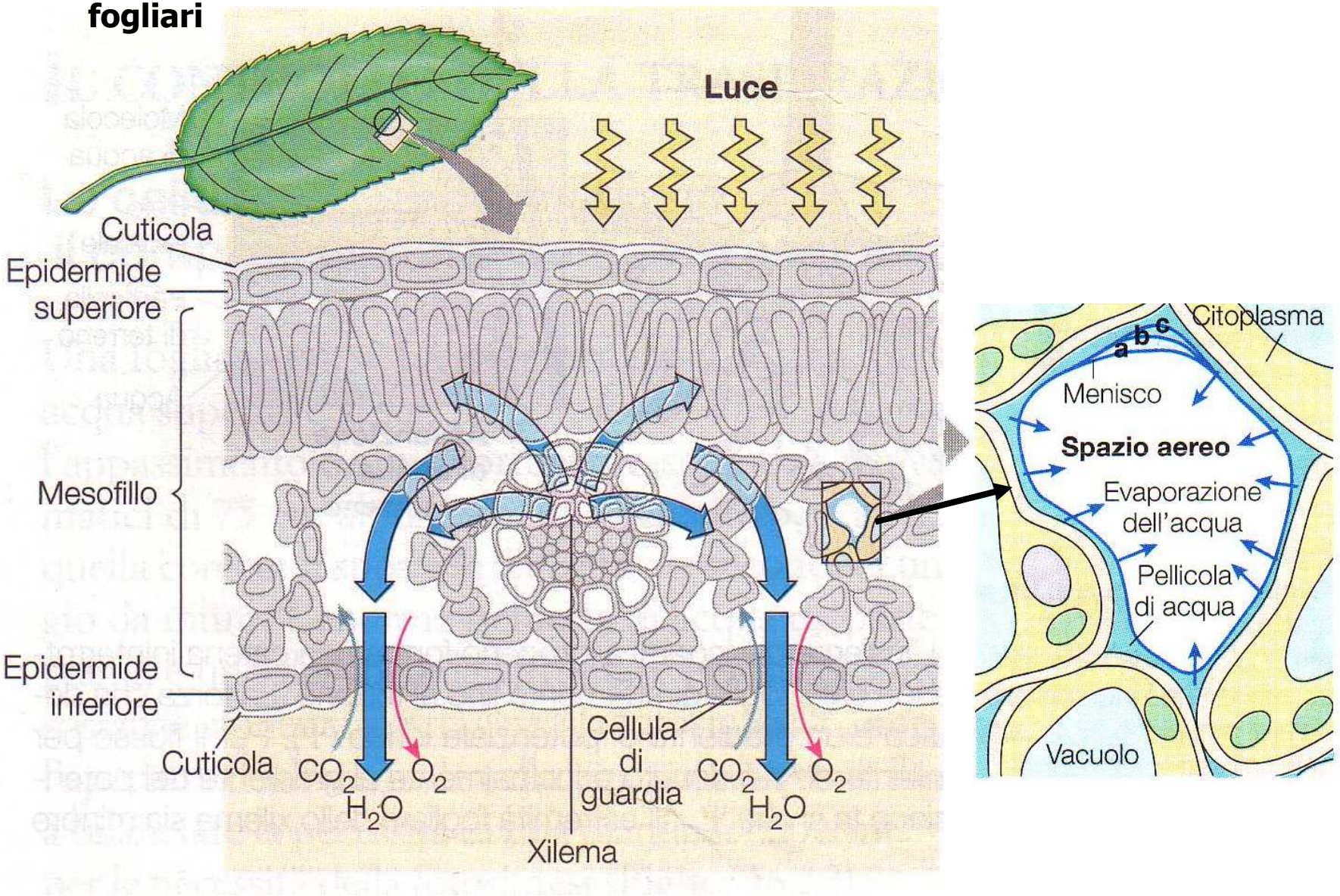
Posizione	Umidità relativa	Potenziale (MPa)
Spazi aeriferi interni (25°C)	0,99	–1,38
Prossimità interne della rima stomatica (25°C)	0,97	–7,04
Aria piena (20°C)	0,50	–93,6



L'acqua viene dispersa nell'atmosfera a causa del gradiente di concentrazione di vapor d'acqua esistente tra le superfici traspiranti (pareti delle cellule del mesofillo) **e l'aria esterna**

L'evaporazione abbassa il Ψ_w nelle cellule del mesofillo

Viene richiamata acqua dagli elementi xilematici delle nervature fogliari



Lo xilema cede continuamente acqua man mano che questa viene perduta per evaporazione

Si forma un flusso continuo di acqua attraverso la pianta che prende il nome di

corrente traspiratoria

Valori medi del potenziale d'acqua nella pianta e nell'ambiente

Parti della pianta e ambiente vicino (MPa)	Potenziali dell'acqua in megapascal (MPa)
Atmosfera vicino alle foglie	−80,0
Interno della foglia	−1,5
Xilema del fusto	−0,7
Interno della radice	−0,4
Acqua del terreno	−0,1

La pianta sfrutta il gradiente di potenziale idrico tra terreno e atmosfera per innalzare l'acqua dal suolo alla sommità degli alberi

Tutto il processo avviene senza consumo di energia

Un meccanismo idraulico fa muovere l'acqua dalle radici alle foglie

le molecole di acqua sono legate tra loro

↓

coesione

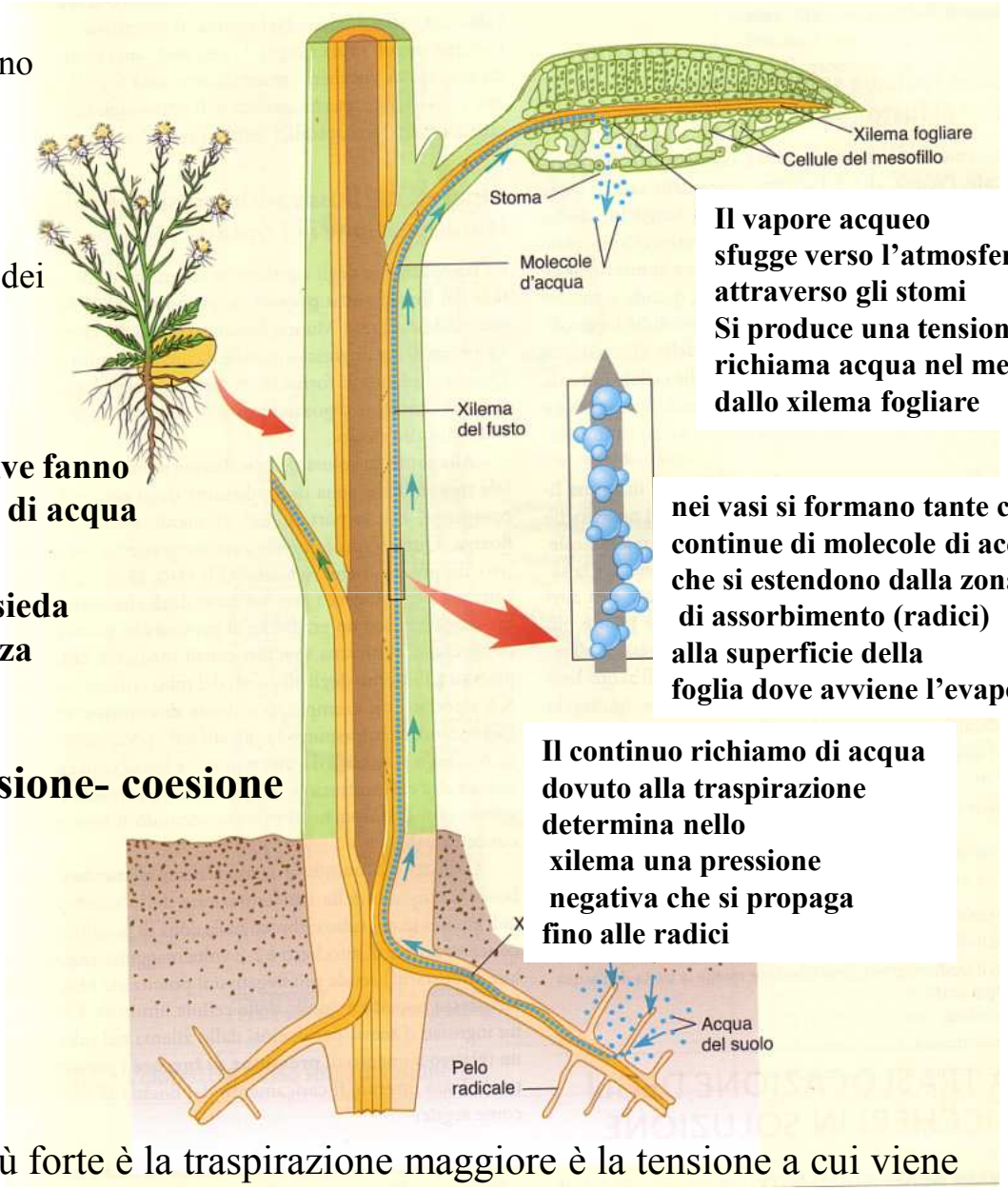
e aderiscono alle pareti dei vasi

↓

adesione

Queste forze attrattive fanno sì che una colonnina di acqua dal diametro microscopico possieda una grande resistenza alla trazione

teoria della tensione- coesione



Il vapore acqueo sfugge verso l'atmosfera attraverso gli stomi
Si produce una tensione che richiama acqua nel mesofillo dallo xilema fogliare

nei vasi si formano tante colonnine continue di molecole di acqua che si estendono dalla zona di assorbimento (radici) alla superficie della foglia dove avviene l'evaporazione

Il continuo richiamo di acqua dovuto alla traspirazione determina nello xilema una pressione negativa che si propaga fino alle radici

Quanto più forte è la traspirazione maggiore è la tensione a cui viene sottoposta la colonna di liquido (**pressione idrostatica negativa**)

La **corrente traspiratoria** serve anche per

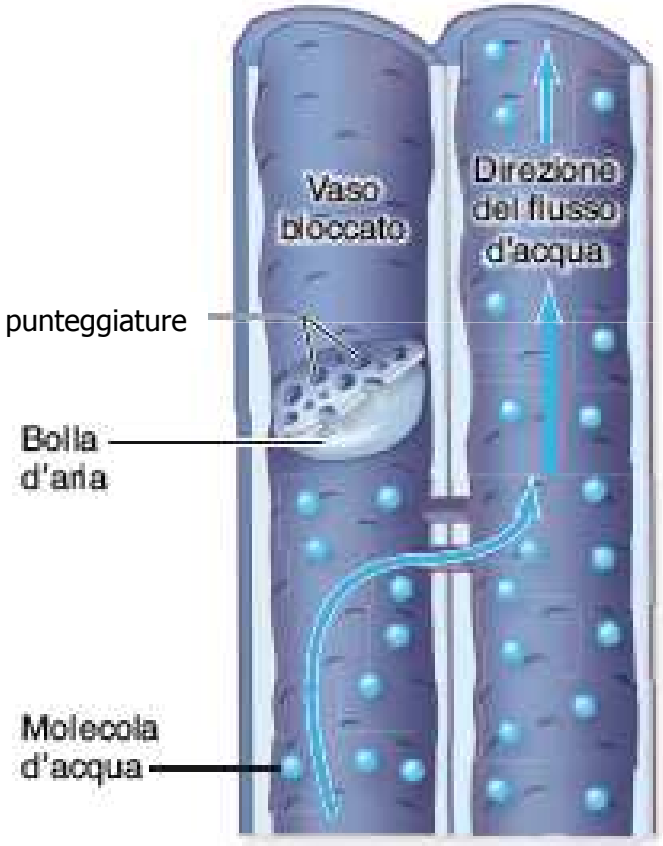
-Trasportare verso la parte aerea i nutrienti assorbiti dalle radici, i fitormoni e i metaboliti sintetizzati dalle radici

-Impedire l'eccessivo riscaldamento delle superfici fogliari

-Mantenere il turgore cellulare

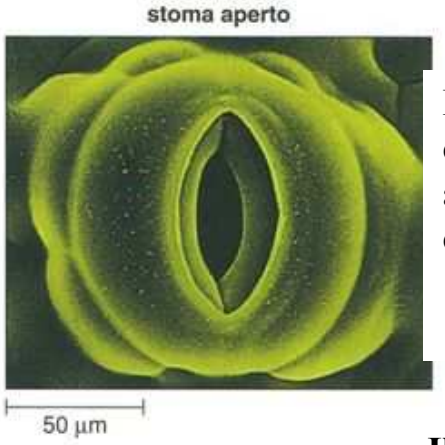
Velocità di trasporto del succo xilematico

	Velocità massima (cm/ora)
Conifere sempreverdi	120
Piante sclerofite	150
Alberi a porosità diffusa	600
Alberi a porosità anulare	4400
Piante erbacee	6000
Liane	15000



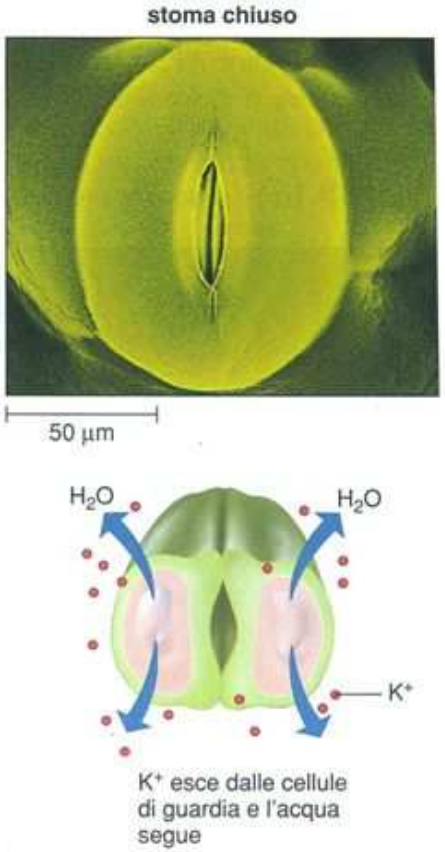
La cavitazione può interrompere il flusso

La traspirazione è controllata dagli stomi



In presenza di luce le cellule di guardia assorbono attivamente ioni K dalle cellule adiacenti

Il K assorbito abbassa il potenziale idrico nelle cellule di guardia viene richiamata acqua dalle cellule adiacenti Le cellule diventano turgide e lo stoma si apre



In assenza di luce il K^+ diffonde passivamente all'esterno delle cellule di guardia, l'acqua segue per osmosi: lo stoma si chiude

La carica positiva dello ione K viene controbilanciata dalla formazione di un acido organico derivante dalla idrolisi dell'amido presente nei cloroplasti . In alcune specie il bilanciamento deriva dalla introduzione , insieme al K^+ di ioni Cl^-

Fotosintesi e traspirazione sono collegate

CO_2 deve entrare nella foglia: necessità di mantenere gli stomi aperti

Stomi aperti: forte traspirazione

coefficiente di traspirazione (g di acqua traspirata/g si sostanza secca prodotta) **elevato**

Fattori che influiscono su apertura/chiusura degli stomi

-Concentrazione di CO_2 nella camera sottostomatica

bassa: stoma aperto **alta: stoma chiuso**

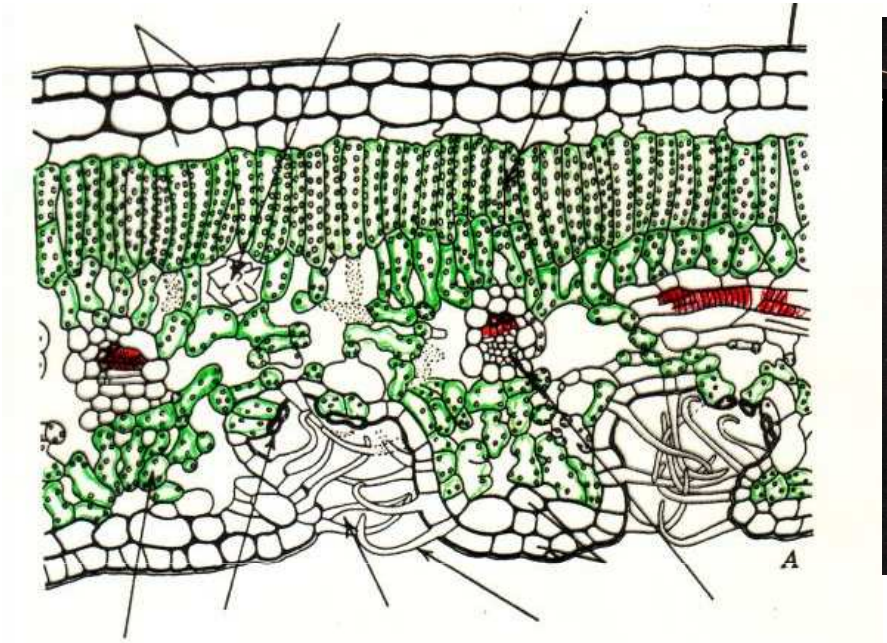
-Luce: stomi aperti **-Buio: stomi chiusi**

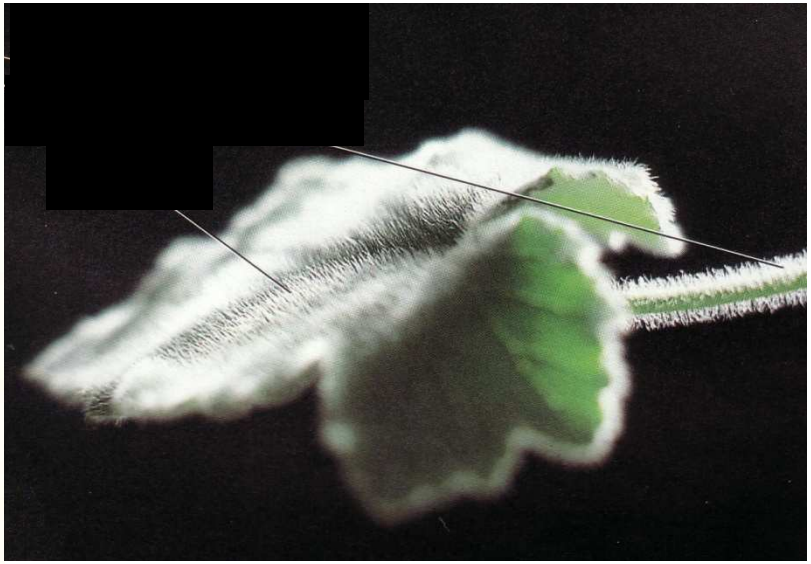
-Stress idrico: produzione di ABA che favorisce la fuoriuscita di ioni K e la chiusura degli stomi

Fattori ambientali che influiscono sul tasso di traspirazione

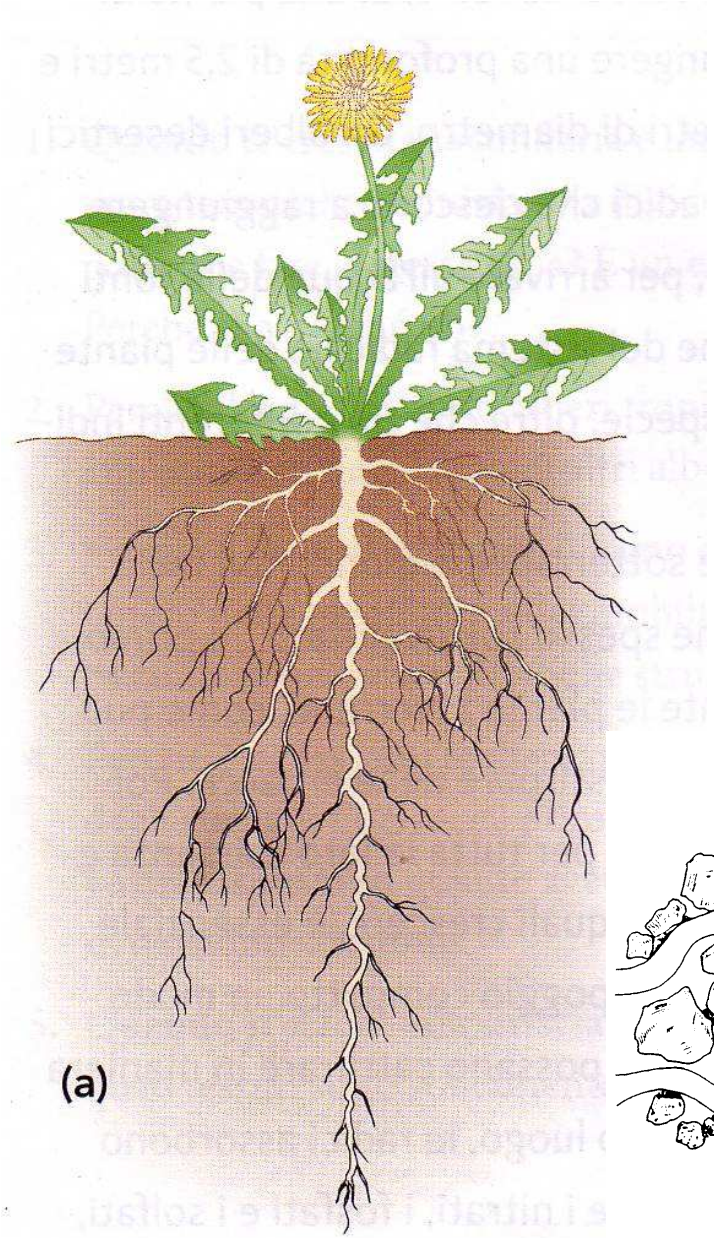
Temperatura – Umidità - Vento

Adattamenti anatomici per il controllo della traspirazione

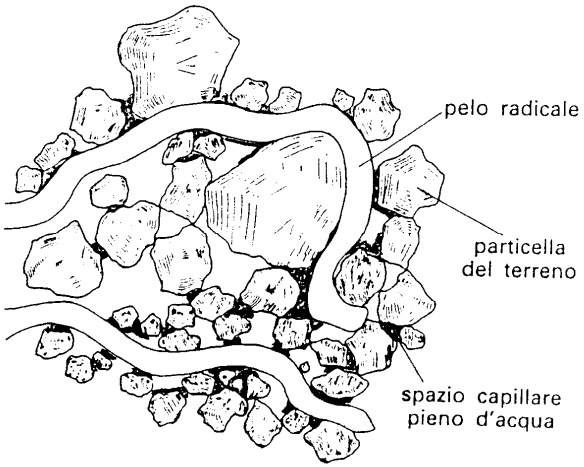




Le piante assorbono dal suolo, mediante la radice, acqua e sali minerali



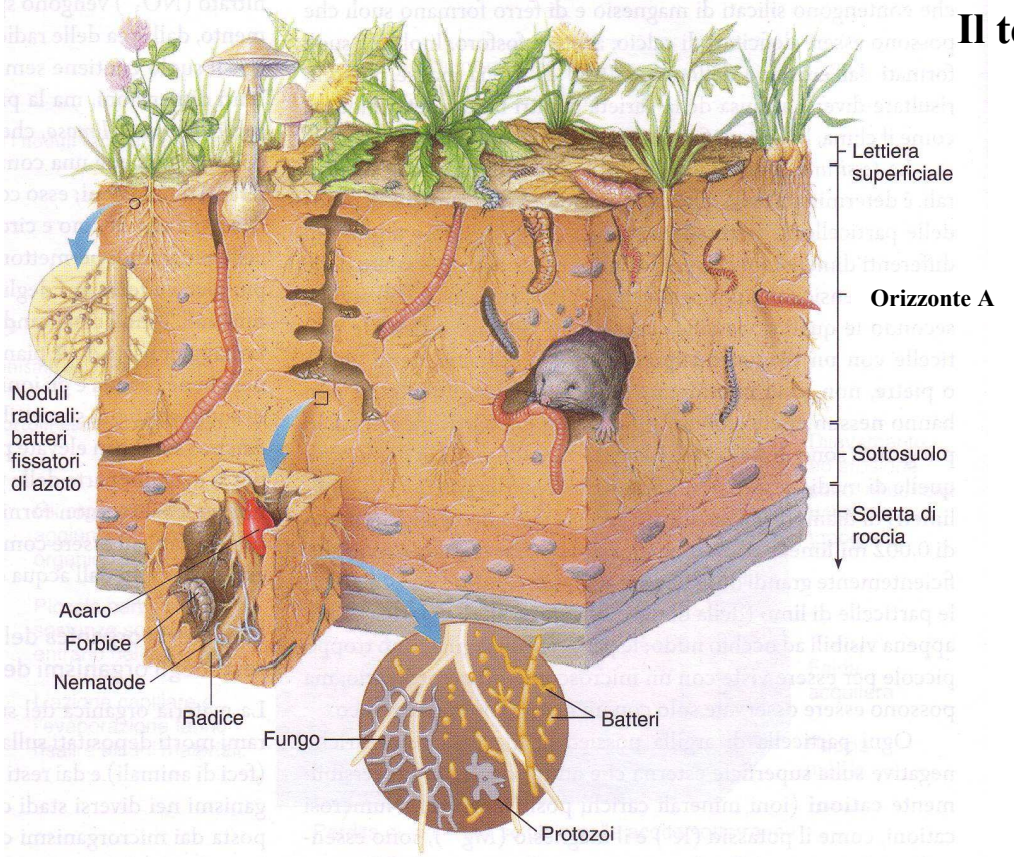
I peli radicali si insinuano tra le particelle di terra



I peli radicali aumentano enormemente la superficie assorbente

La natura della parete facilita l'assorbimento

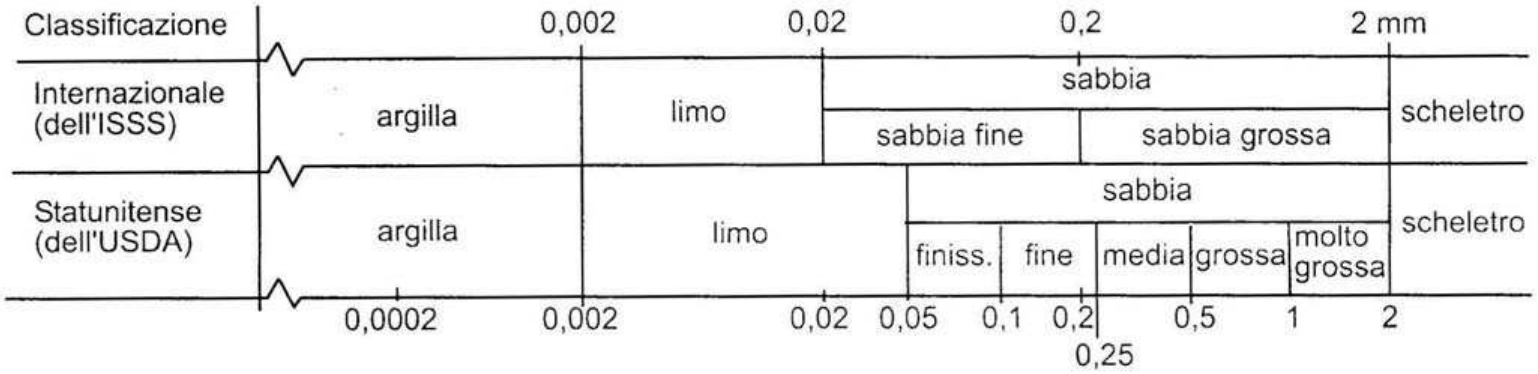
Il terreno



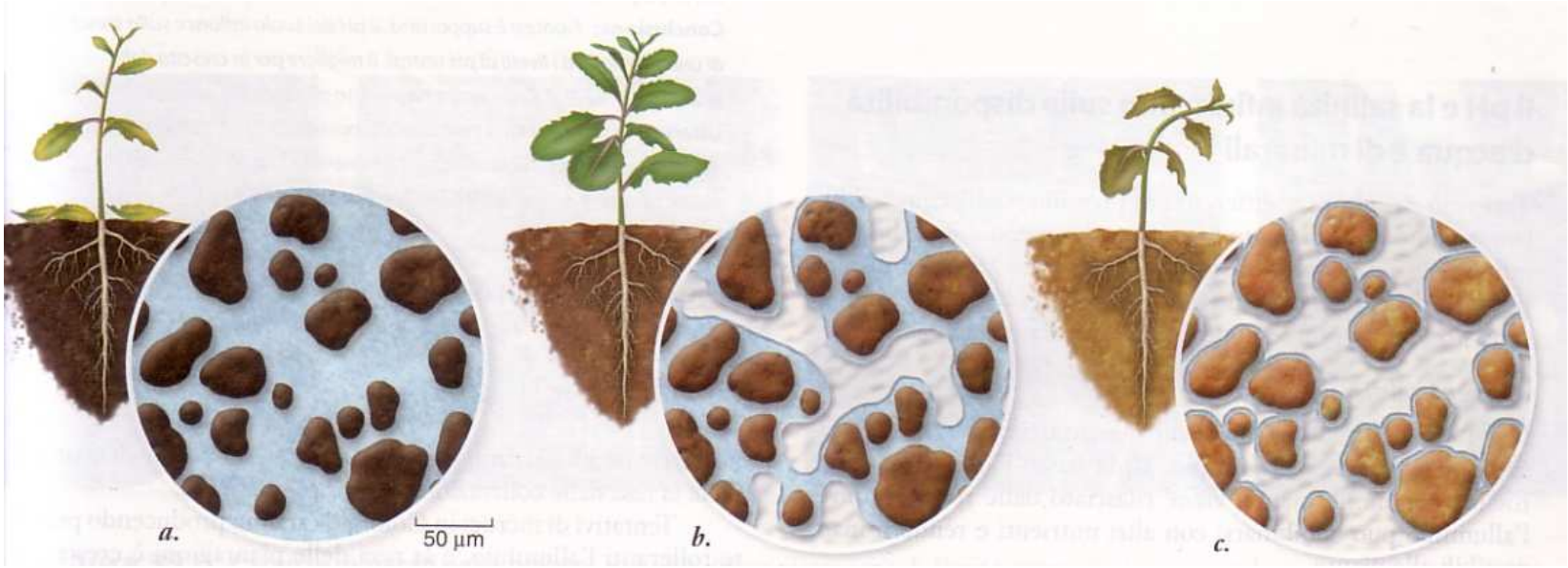
Il suolo è una miscela di particelle (sabbia, limo, argilla, materiale organico) gli spazi liberi tra le particelle contengono acqua, soluti disciolti, aria

L'orizzonte A contiene la maggior parte della sostanza organica sia vivente che morta
In esso si accumula l'**humus (** materiale scuro , colloidale derivante dalla decomposizione della materia organica

La natura dei suoli varia in base alla quantità delle differenti particelle



L’acqua intride il suolo e viene trattenuta dalla capillarità



potenziale idrico nei diversi suoli

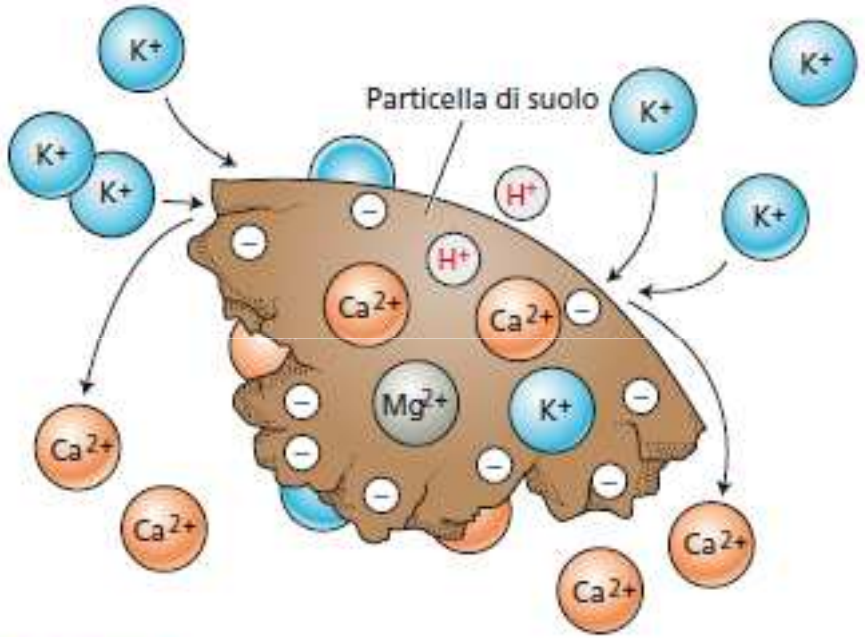
Tipo di suolo	Potenziale idrico (bar)	
	10% Umidità	30% Umidità
Sabbia	–0,5	–0,01
Limo	–5	–0,05
Argilla	–100	–1

Il movimento sarà dal terreno verso l’interno della radice se il Ψw del terreno sarà maggiore di quello presente all’interno dei vasi

Elementi nutritivi necessari per la pianta **C, H, O**

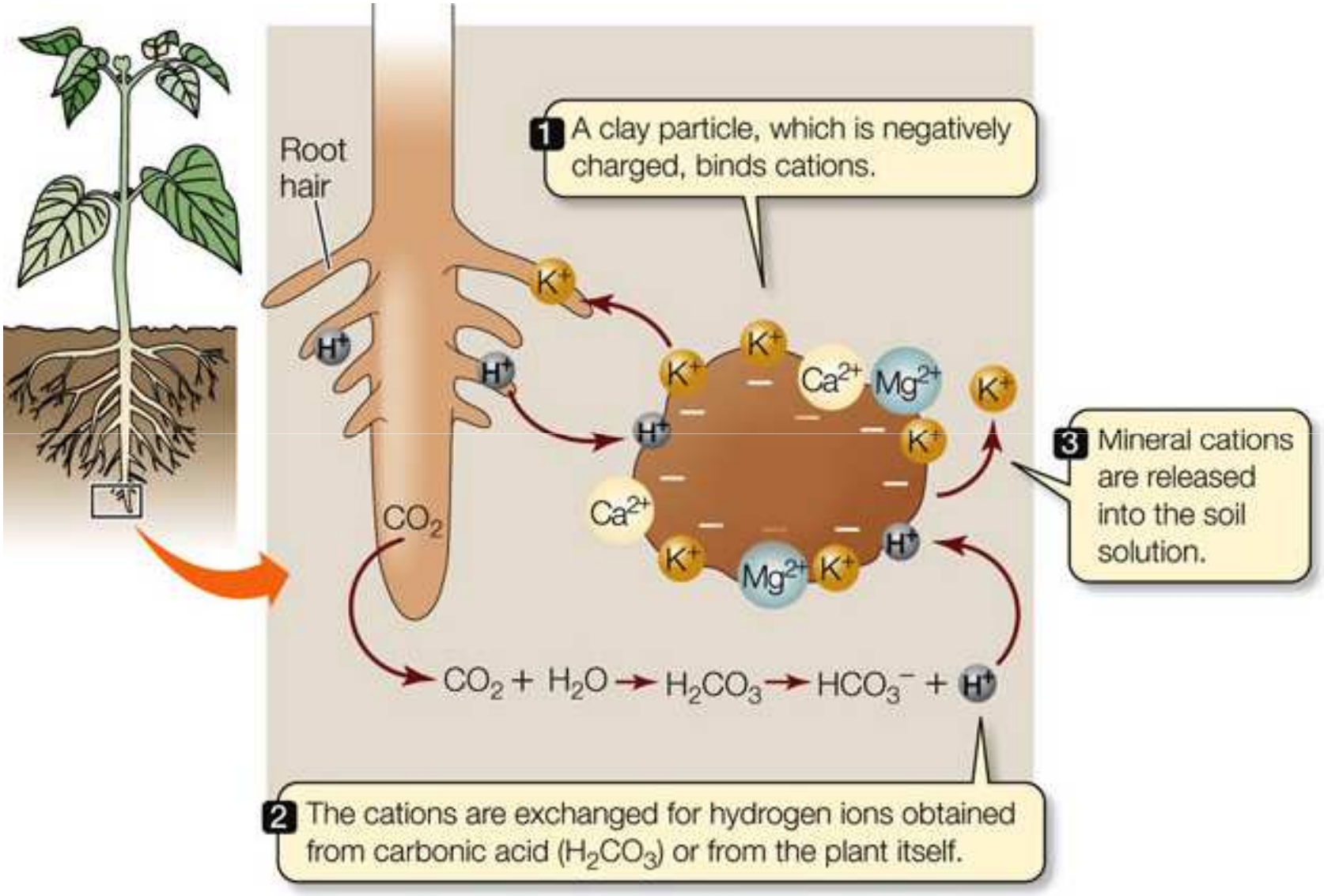
Macronutrienti	
Azoto	N
Potassio	K
Calcio	Ca
Magnesio	Mg
Fosforo	P
Zolfo	S
Silicio	Si
Micronutrienti	
Cloro	Cl
Ferro	Fe
Boro	B
Manganese	Mn
Sodio	Na
Zinco	Zn
Rame	Cu
Nickel	Ni
Molibdeno	Mo

I macro e i micronutrienti sono presenti nella soluzione circolante del terreno sotto forma di **ioni**



Il principio dello scambio cationico sulla superficie di una particella del suolo. I cationi si legano alla superficie delle particelle del suolo a causa della presenza di cariche negative. L'aggiunta di un catione, come il potassio (K^+), può spostare un altro catione, come il calcio (Ca^{2+}), dal suo sito di legame sulla superficie della particella del suolo e renderlo disponibile per l'assorbimento da parte della radice.

I cationi adsorbiti sulle particelle di argilla sono rilasciati nella soluzione circolante



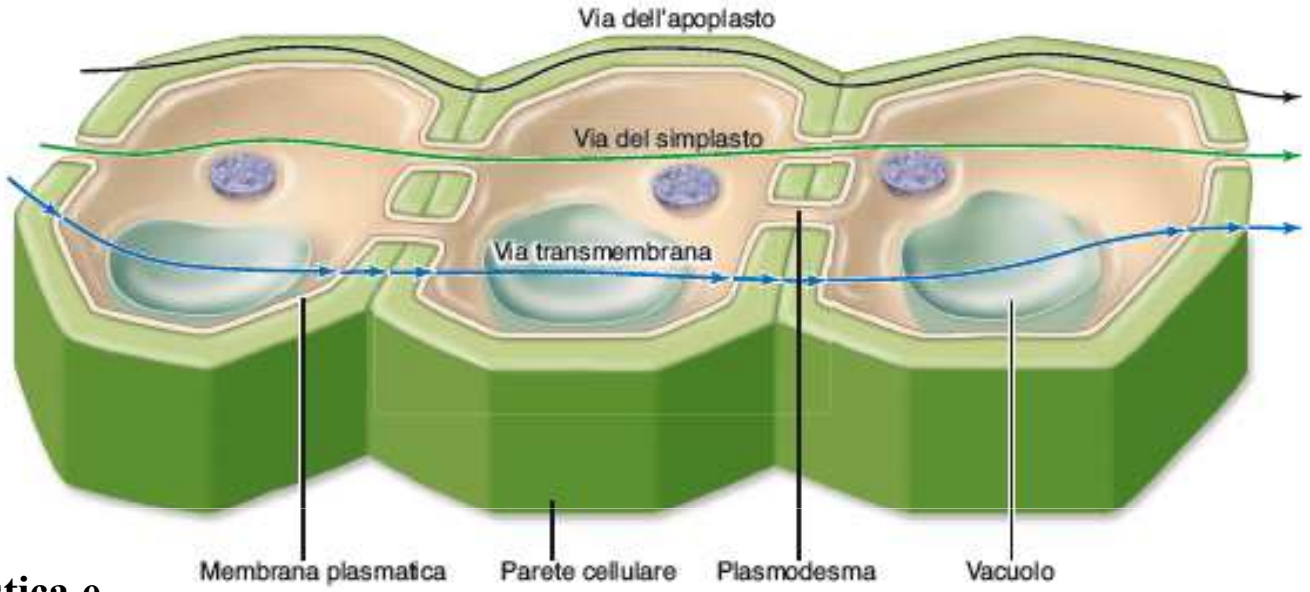
La concentrazione di macro e micronutrienti nelle cellule radicali è superiore a quella della soluzione circolante

Confronto fra le concentrazioni osservate e quelle previste in tessuti radicali di pisello

Ione	Concentrazione del mezzo esterno (mmol L^{-1})	Concentrazione interna*	
		Prevista (mmol L^{-1})	Osservata (mmol L^{-1})
K^+	1	74	75
Na^+	1	74	8
Mg^{2+}	0,25	1340	3
Ca^{2+}	1	5360	2
NO_3^-	2	0,0272	28
Cl^-	1	0,0136	7
$H_2PO_4^-$	1	0,0136	21
SO_4^{2-}	0,25	0,00005	19

gli ioni sono assorbiti mediante **trasporto attivo**

Assorbimento e trasporto laterale dell'acqua e delle sostanze minerali nelle radici



Via simplastica e transmembrana

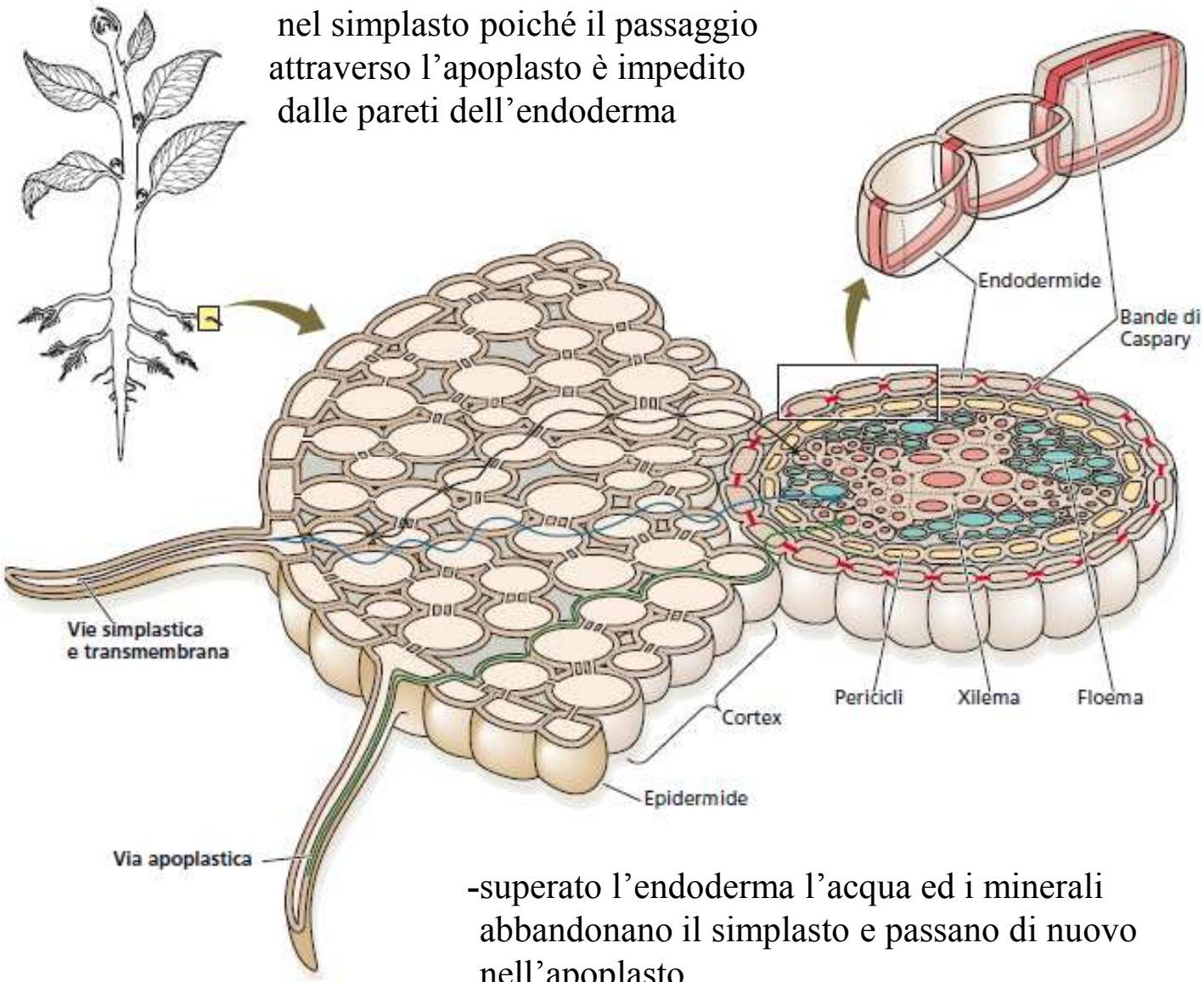
L'acqua ed i sali attraversano le membrane citoplasmatiche dei peli radicali e penetrano nel simplasto

Gli ioni sono assorbiti attivamente (con consumo di energia)
L'acqua segue per osmosi (differenza di Ψ_w)

Via apoplastica

L'acqua ed i sali passano attraverso l'apoplasto senza attraversare mai una membrana plasmatica.
I sali si muovono per diffusione, l'acqua per differenza di Ψ_w

-per poter entrare nella stele, l'acqua ed i minerali devono passare nel simplasto poiché il passaggio attraverso l'apoplasto è impedito dalle pareti dell'endoderma



L'endoderma fa sì che nessuna sostanza possa raggiungere il tessuto conduttore senza aver attraversato una membrana e impedisce il reflusso dell'acqua e dei sali dalla stele

-superato l'endoderma l'acqua ed i minerali abbandonano il simplasto e passano di nuovo nell'apoplasto

In definitiva

L'**acqua** si muoverà dal terreno verso la stele
-per via **apoplastica** (attraverso le pareti cellulari)
fino all'endoderma dove dovrà necessariamente attraversare la membrana plasmatica,
-per via **simplastica** dopo aver attraversato una volta il plasmalemma
- per via **trasmembrana** da cellula a cellula (attraversando due volte la membrana plasmatica di ogni singola cellula, in entrata e in uscita)

Gli **ioni** assorbiti attivamente dalle cellule del rizoderma seguono la via **simplastica**
diffondono da cellula a cellula attraverso i plasmodesmi superando la banda di Caspary
A livello del parenchima xilematico sono secreti attivamente nelle trachee o tracheidi.

Gli ioni trasportati insieme all'acqua per via apoplastica, giunti all'endoderma vengono fermati e selezionati dalla membrana plasmatica delle cellule dell'endoderma.

L'acqua viene assorbita soprattutto per via **apoplastica**
quando la traspirazione è elevata e l'acqua nello xilema è sotto tensione

Si muoverà in prevalenza per via **simplastica**
quando la traspirazione è minima (notte, sotto stress)

L'accumulo di soluti nello xilema può generare una **Pressione radicale**

Di notte e in condizioni di umidità molto elevata

guttazione

In ***assenza di traspirazione*** e con
disponibilità di acqua nel suolo

- i soluti secreti attivamente
  nei vasi della stele non vengono trascinati
  verso l'alto dalla corrente traspiratoria

- ioni si accumulano all'interno dei vasi xilematici
  della radice
  la soluzione presente in essi ha un **ψs** molto basso

- forte richiamo di acqua dalle cellule circostanti

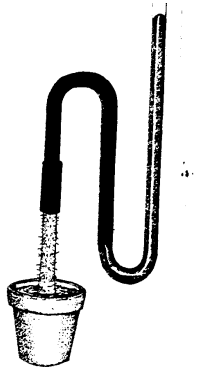
Quando la **pressione radicale** è molto forte, l'acqua può essere dispersa sotto forma di goccioline attraverso gli

Idatodi

- l'acqua risale nello xilema anche in assenza di traspirazione

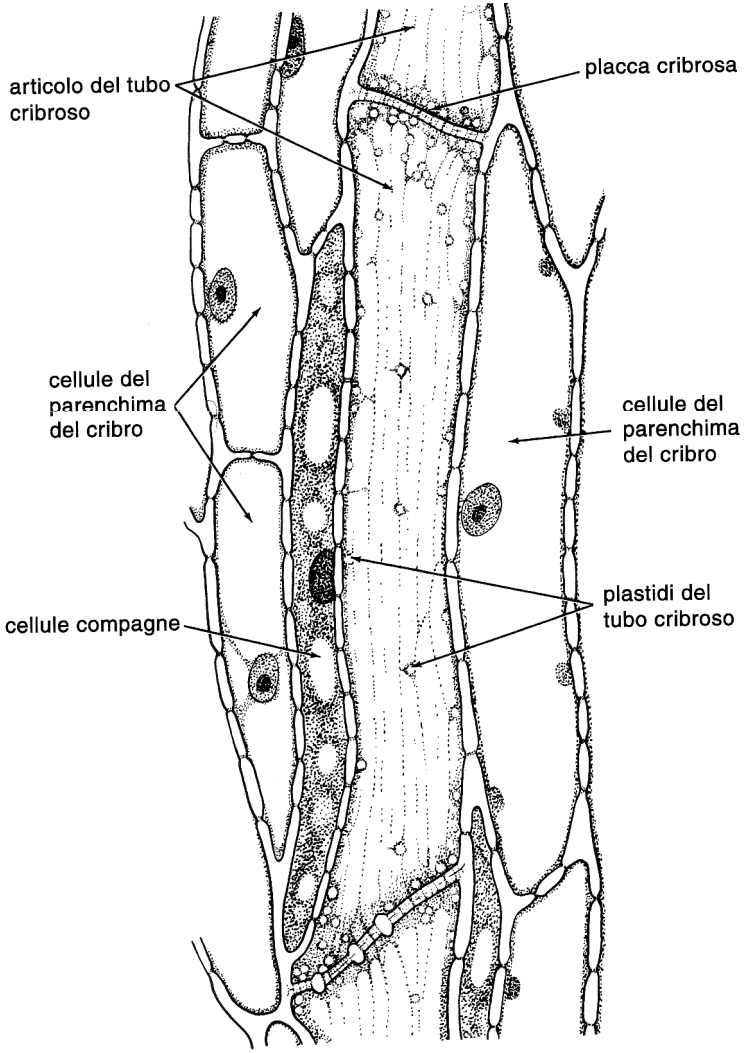
↓

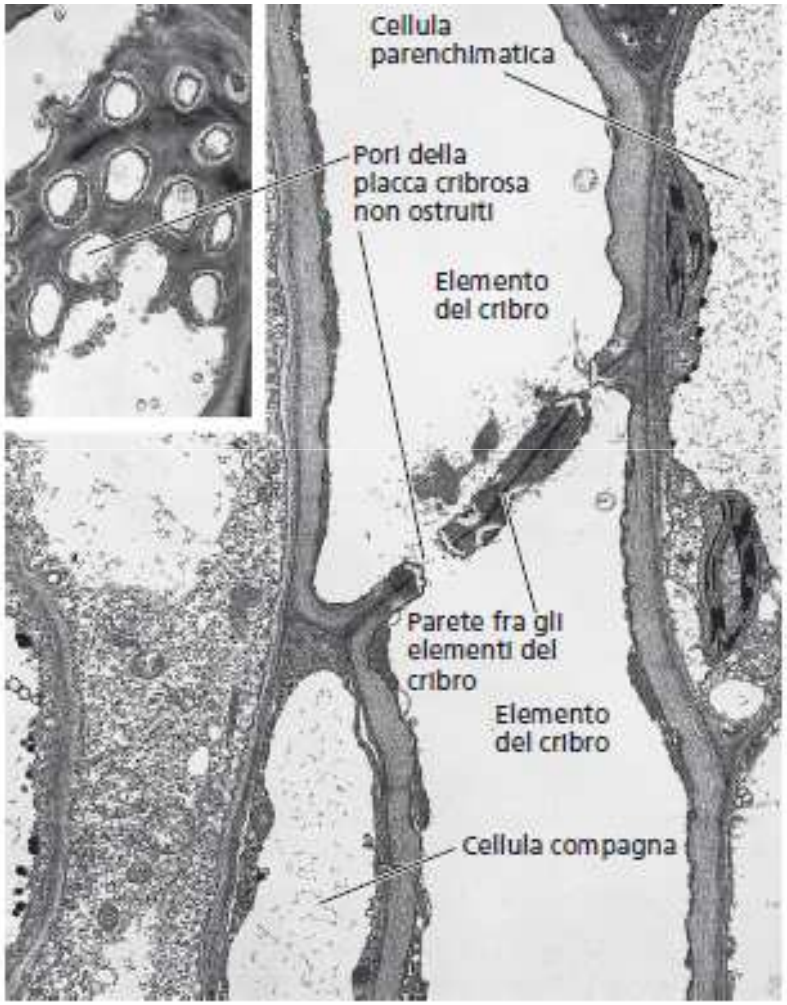
pressione radicale



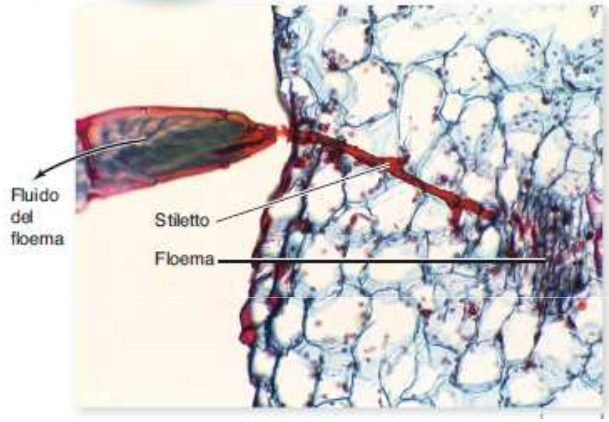
Il trasporto della linfa floematica

I carboidrati sintetizzati nelle foglie e nelle parti verdi sono distribuiti alle altre parti della pianta attraverso il floema





Il succo floematico può essere prelevato e analizzato



Velocità del flusso floematico
50-100 cm/h

Composizione del succo floematico raccolto come essudato da tagli nel floema in piante di ricino (*Ricinus communis*)

Composto	Concentrazione (mg ml^{-1})
Zuccheri	80,0-106,0
Amminoacidi	5,2
Acidi organici	2,0-3,2
Proteine	1,45-2,20
Potassio	2,3-4,4
Cloro	0,355-0,675
Fosfati	0,350-0,550
Magnesio	0,109-0,122

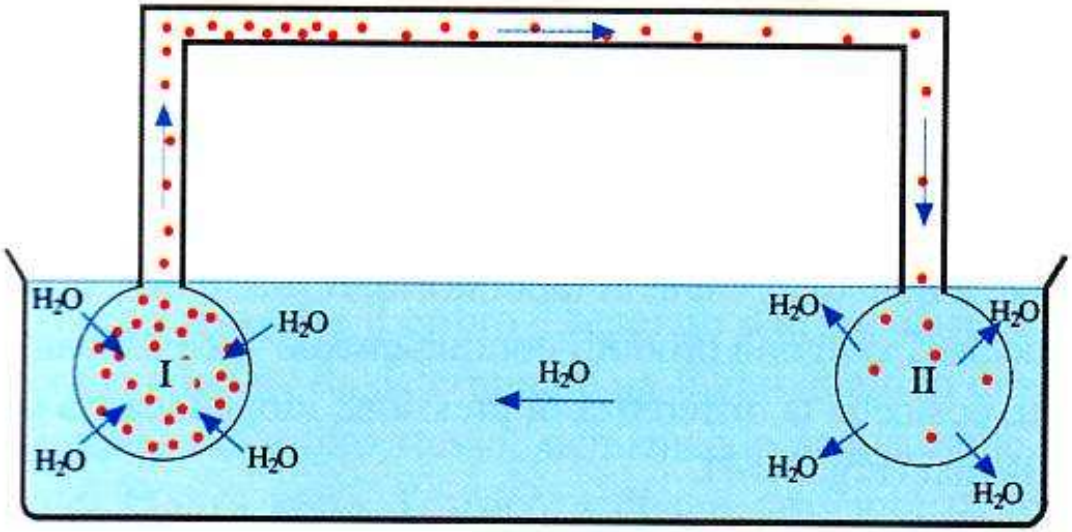
Queste sostanze sono disciolte in acqua!

Il trasporto non avviene esclusivamente dall'alto verso i basso ma dalle aree di produzione (sorgenti) alle aree di utilizzo o di accumulo (pozzi)

Il trasporto floematico è guidato da un flusso sotto pressione generato osmoticamente

Ipotesi di Münch

L'insieme del simplasto di una pianta (tutte le cellule viventi) **si comporta come una gigantesca cella osmotica; in tale sistema si può verificare un flusso di massa lungo un gradiente di potenziale idrico**



Osmometro I
sorgente

OsmometroII
pozzo

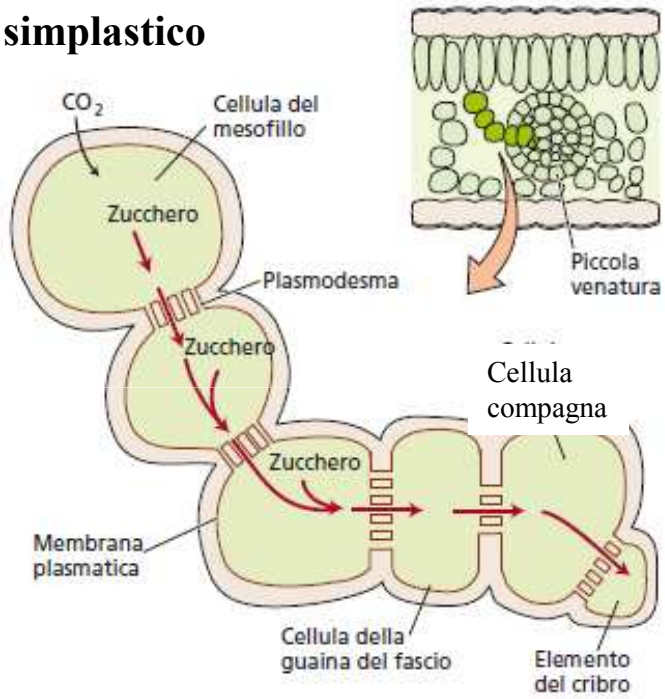
l'acqua entra con maggiore velocità nel primo osmometro ad alta concentrazione di soluti

Si genera una pressione idrostatica che forza l'acqua fuori dal secondo osmometro e nello stesso tempo trascina le molecole di soluto dall' osmometro I al II

Caricamento del floema

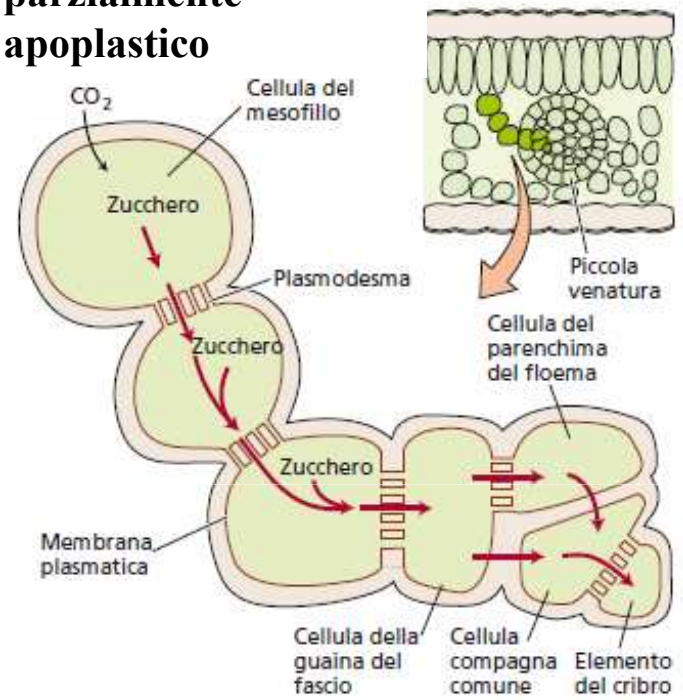
Lo zucchero dalle cellule del mesofillo si sposta nelle cellule compagne e negli elementi del cribro

simplastico



Gli zuccheri si muovono da una cellula all'altra attraverso i plasmodesmi

parzialmente apoplastico



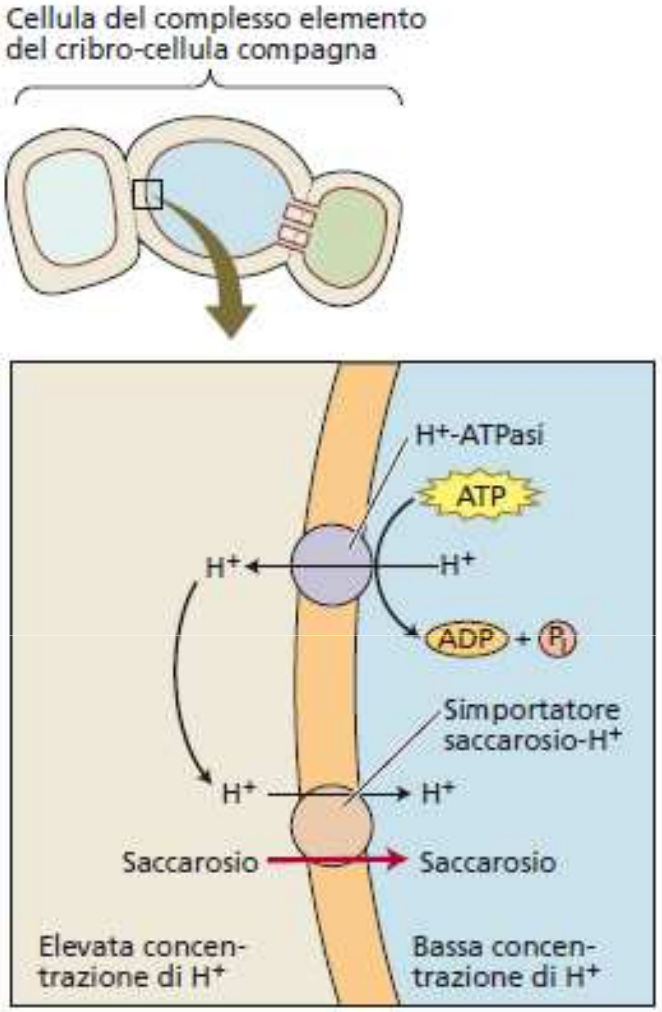
Gli zuccheri si muovono nel simplasto, ma entrano nell'apoplasto prima di essere caricati nelle cellule compagne e negli elementi del floema

Mancano i plasmodesmi tra il complesso cellula compagna – elemento cribroso e le altre cellule del mesofillo

Il caricamento apoplastico richiede energia

Una ATPasi di membrana pompa fuori della cellula ioni H^+ , nella parete (apoplasto) si determina un'alta concentrazione di protoni

Il gradiente protonico così generato viene utilizzato per trasportare saccarosio all'interno del complesso cellula compagna-tubo cribroso



simporto saccarosio-protoni

il flusso di massa determinato dalla differenza di pressione rappresenta il meccanismo principale per spiegare il trasporto della linfa elaborata

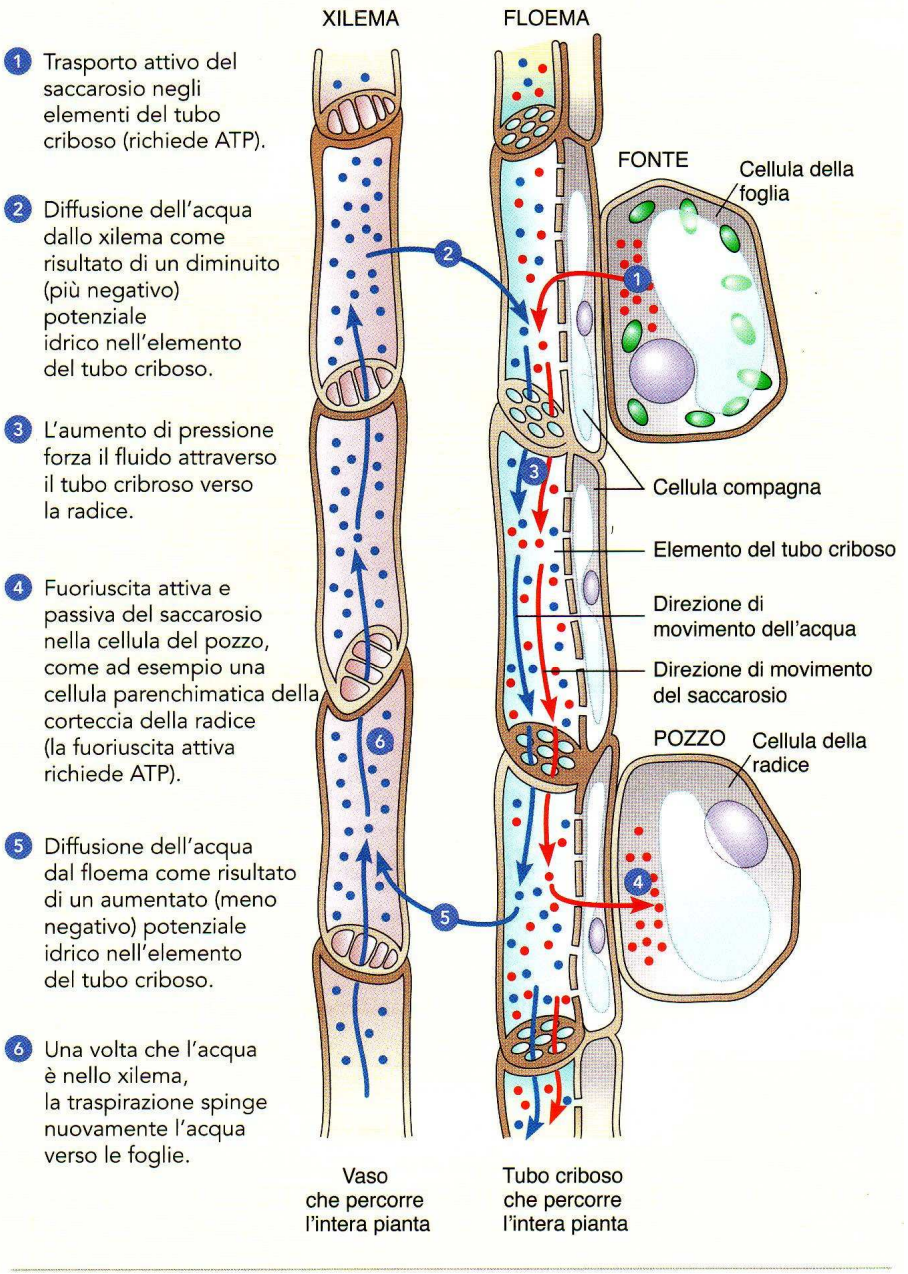
Corrispondenza tra il modello di Münch e la situazione reale nelle piante

Le cellule sorgente (ad es. il parenchima clorofilliano) possono essere assimilate all'osmometro I

I tubi cribrosi possono essere assimilati al tubo che collega i due osmometri

Le cellule pozzo (ad es. un parenchima di riserva) possono essere assimilate all'osmometro II

L'apoplasto (vasi xilematici e pareti) può essere assimilato alla vaschetta che contiene i due osmometri

Cellule sorgente e cellule pozzo variano al variare dello stadio di sviluppo della pianta

Anche la direzione del trasporto può variare