

Nella **pianta** il **potenziale idrico** Ψ_t è rappresentato diversamente rispetto al suolo:

$$\Psi_t = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m$$

Ψ_p = **potenziale di pressione**, uguale alla *pressione idrostatica*

- può essere una componente positiva come Pressione di turgore esercitata dall'acqua nelle cellule
- può essere componente negativa come nello xilema delle piante che traspirano

Ψ_s = **potenziale osmotico** dovuto alla *presenza di soluti* che determinano una

- Diminuzione dell'attività dell'acqua e una
- Riduzione del potenziale chimico

Ψ_m = **potenziale di matrice**

dovuto alle forze di imbibizione o adsorbimento di acqua.

Ψ_m è *importante nel suolo ma nelle cellule è trascurabile.*



$$\Psi_t = \Psi_p + \Psi_s$$

3 TAPPE principali nella traslocazione dell' H₂O

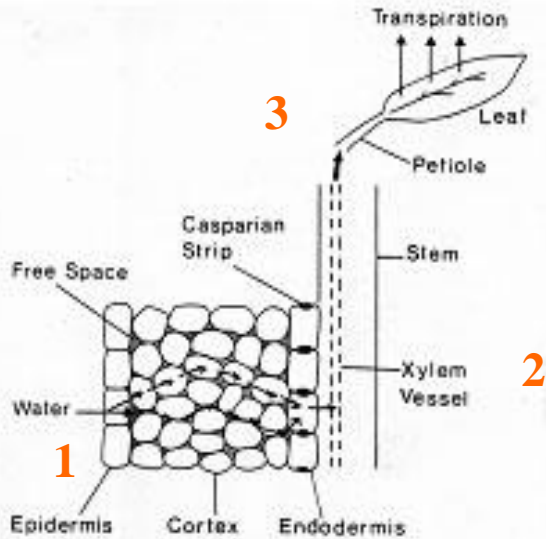


Fig. 4.4 Water pathways in the higher plant.

1. Trasporto centripeto, a breve distanza:

Tessuti corticali
radicali



vasi xilematici
cilindro centrale

2. Trasporto verticale, a lunga distanza:

Radici



Foglie

3. Rilascio dell' H₂O come gas:

Interfaccia pianta - atmosfera

$$\Psi_{\text{ATMOSFERA}} < \Psi_{\text{SUOLO}}$$

Questa differenza è la forza trainante dell' H₂O

da Suolo \longrightarrow alla pianta \longrightarrow all'atmosfera

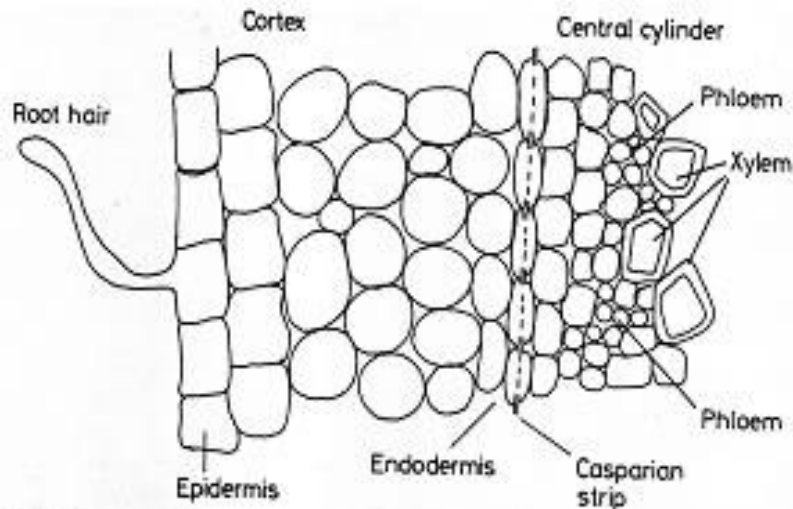
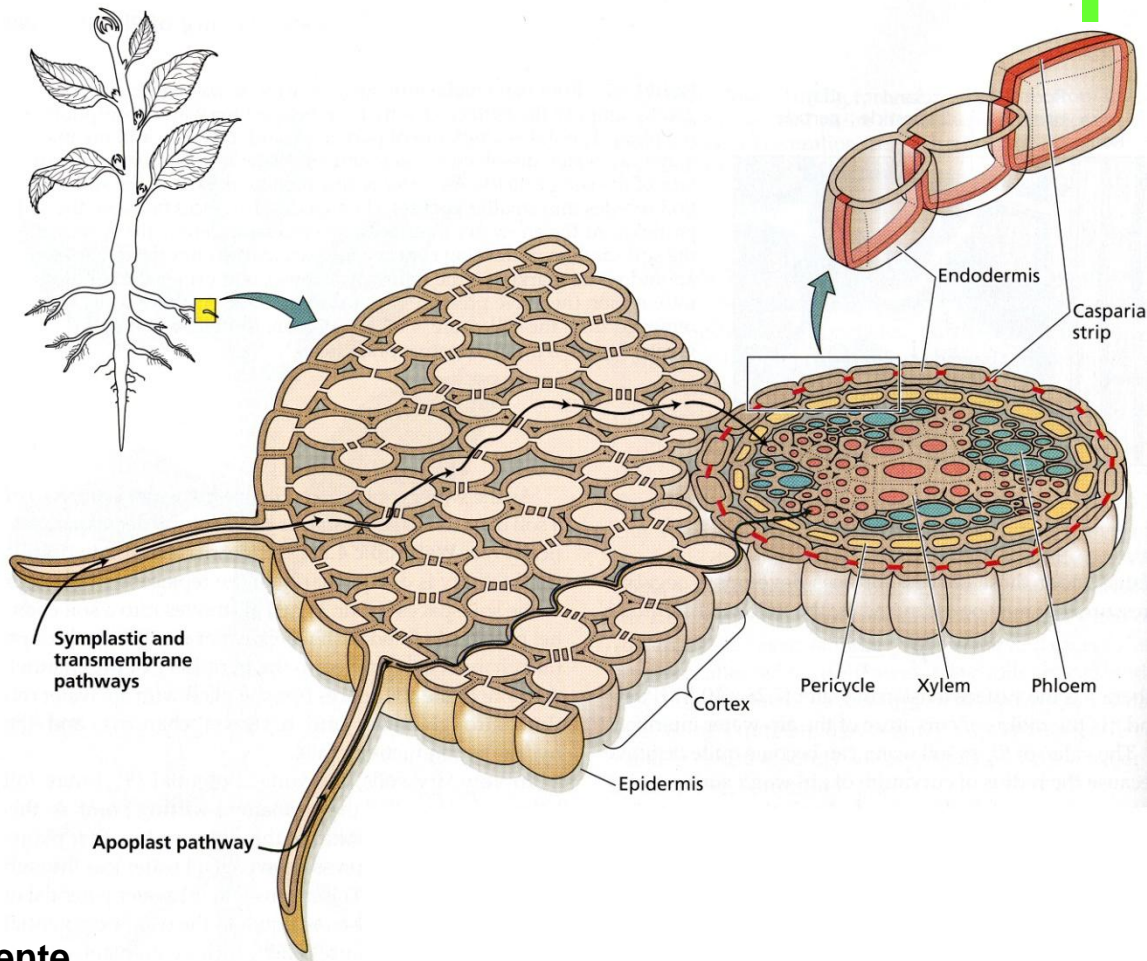


Fig. 4.5 Transverse section of a young root.

Assorbimento dell'H₂O dalle radici

I peli radicali aumentano enormemente la superficie disponibile per l'assorbimento.



Banda di Casparia
parete cellulare radiale nell'endoderme impregnata di **suberina**

Apoplastica

Transmembrana

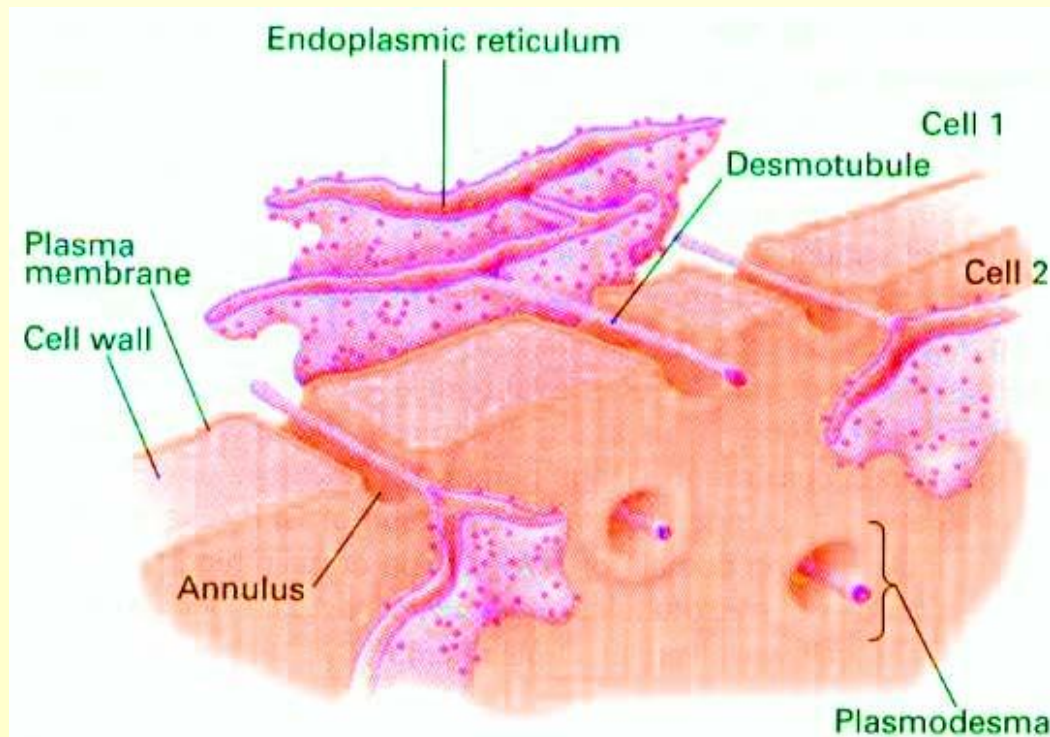
simplastica

L'H₂O entra prevalentemente nella zona apicale che non è suberinizzata

TRASPORTO RADIALE

- Il trasporto nel simplasto avviene tramite i **PLASMODESMI** = ponti citoplasmatici che attraversano le pareti cellulari collegando cellule vicine .

Presenza di **desmotubuli** = tubi di reticolo endoplasmatico (R.E.) intorno al poro .



*a livello del
manicotto
citoplasmatico
avviene il
passaggio di
H₂O e soluti.*

Lo xilema è costituito da 4 tipi di cellule:

1. Fibre
2. cellule parenchimatiche
3. tracheidi
4. articoli dei vasi (trachee)

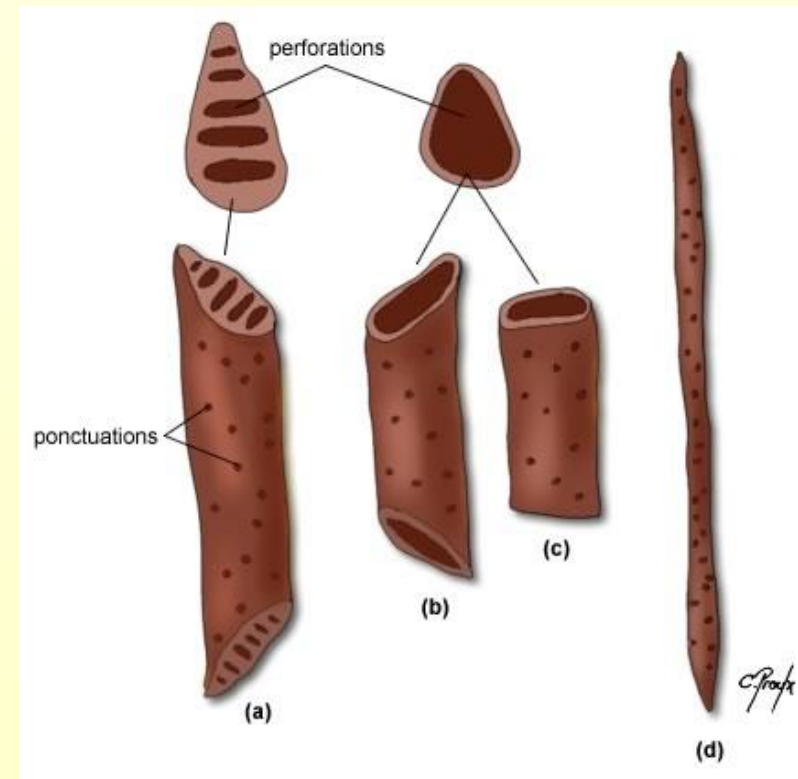
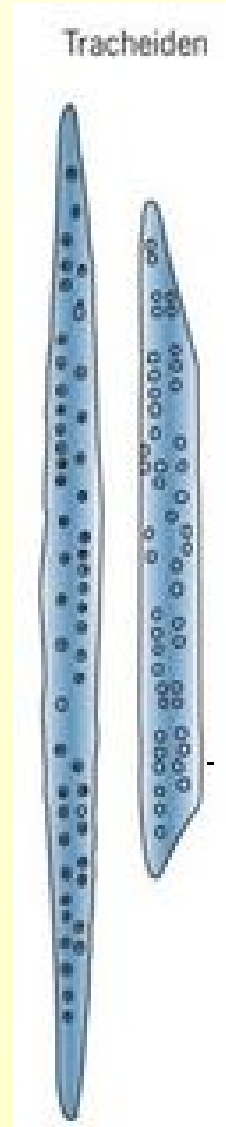
Le **cellule parenchimatiche** formano dei raggi che decorrono radialmente

Tracheidi e articoli dei vasi decorrono longitudinalmente

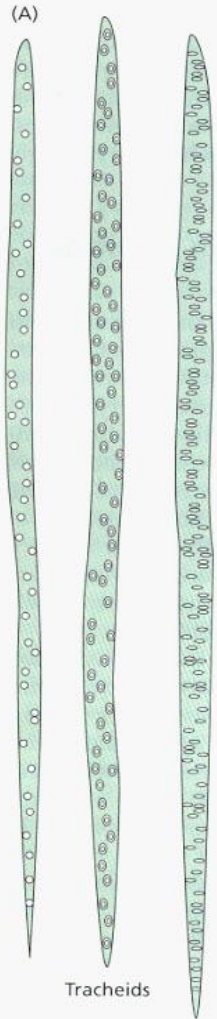
*Le gimnosperme (conifere)
hanno solo tracheidi*

*Nelle angiosperme (piante a fiore) si
trovano tracheidi e trachee*

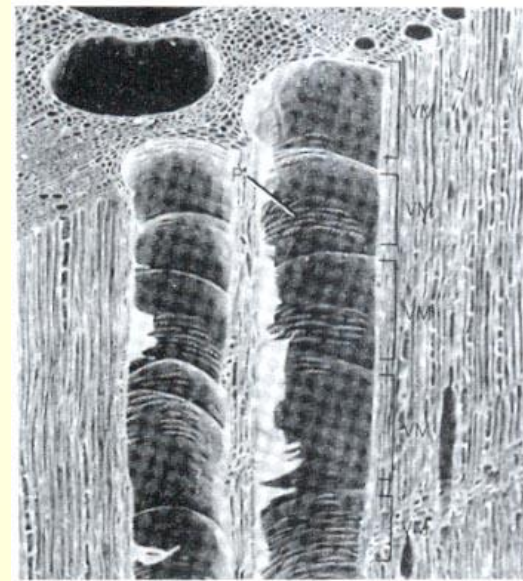
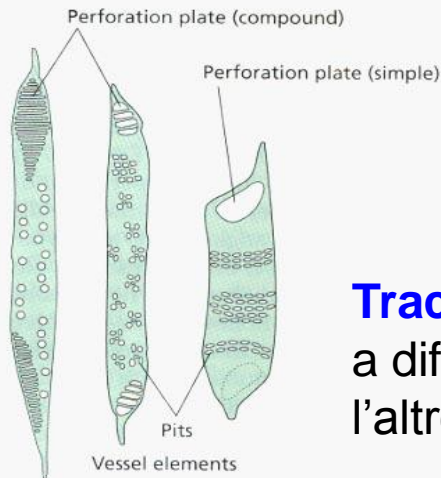
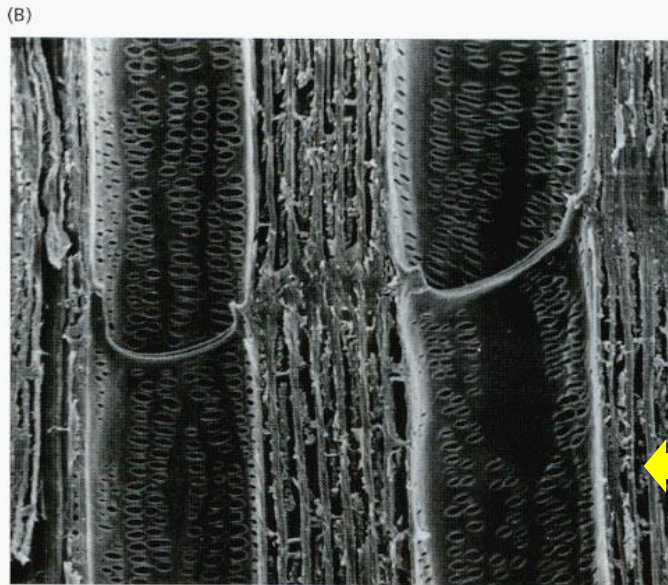
anche
nel floema



XILEMA struttura specializzata per il trasporto dell'H₂O con la massima efficienza



tracheidi



sovrapposizione di elementi vasali a formare un vaso

le tracheidi e gli elementi vasali sono cellule morte. Tubi cavi rinforzati da pareti secondarie lignificate

Trachee o elementi vasali

a differenza delle Tracheidi sono impaccati uno su l'altro

Nelle *tracheidi e articoli dei vasi*

i protoplasti muoiono e sono assorbiti da altre cellule

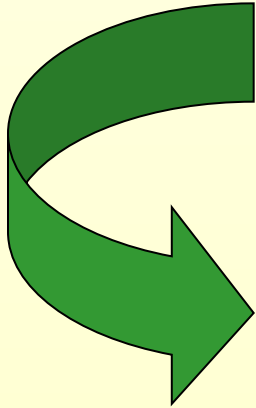
prima della morte : modificazioni importanti ai fini del flusso dell'acqua

- Formazione di una ***parete secondaria fortemente lignificata*** :

notevole robustezza per impedire lo schiacciamento per effetto delle tensioni;

Le pareti lignificate non sono permeabili all'acqua

- Presenza di ***punteggiature***: sottili fori rotondi in cui è presente solo la parete primaria



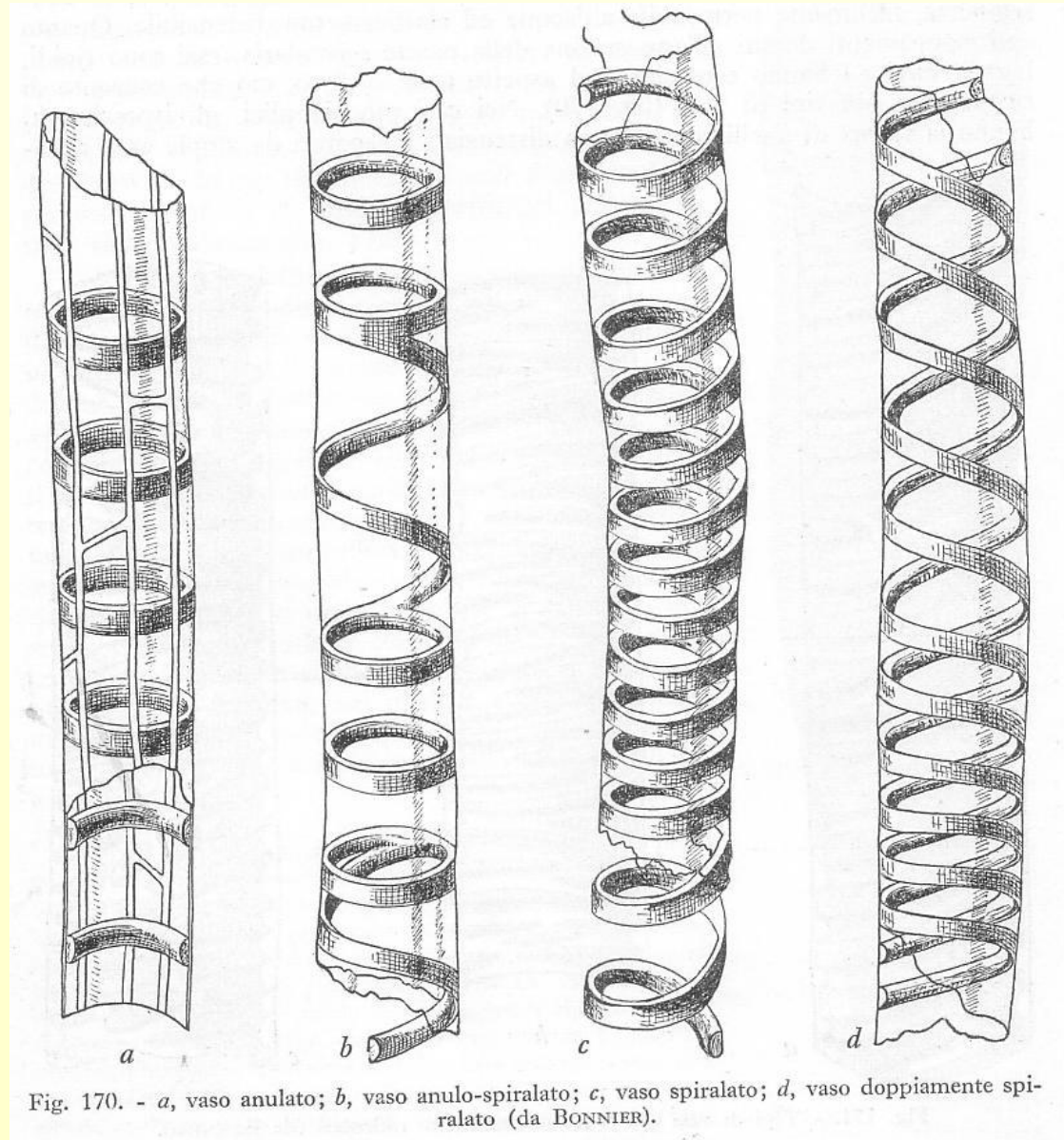
Le tracheidi hanno estremità affusolate e la presenza di punteggiature consente la salita verticale dell'acqua.

Le punteggiature sulle pareti trasversali consentono anche il trasporto fra cellule adiacenti

Gli **articoli dei vasi o trachee** sono rinforzati da anelli, spirali o altri tipi di ispessimenti.

Le pareti trasversali presentano delle **perforazioni** semplici o multiple → rapido passaggio dell'acqua

La velocità del flusso è maggiore rispetto alle tracheidi



E' stato calcolato che per la maggior parte degli alberi sono richiesti gradienti di potenziale idrico nell'intervallo:

$$0,05 < \Psi_t < 0,2 \text{ atm/m}$$

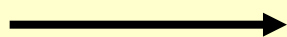
- Il trasporto di acqua dalle radici alle foglie deve bilanciare le perdite per traspirazione
- Le strutture xilematiche consentono velocità di flusso molto elevate, ma notevolmente variabili da pianta a pianta

Tab. 17.1 – Velocità di trasporto dell'acqua in diversi tipi di piante

	Velocità (m.h⁻¹)
Conifere	1,2
Essenze mediterranee sempreverdi	0,4-1,5
Latifoglie a trachee strette (acero, pioppo)	1-6
Latifoglie a trachee larghe (olmo, frassino)	4-44
Piante erbacee	10-60
Liane	150

- Le specie con resistenza al flusso più bassa:

latifoglie a trachee larghe



velocità di trasporto più elevate

Relazione che intercorre fra: Gradiente di potenziale idrico e velocità di trasporto

assimilando i vasi conduttori a dei capillari

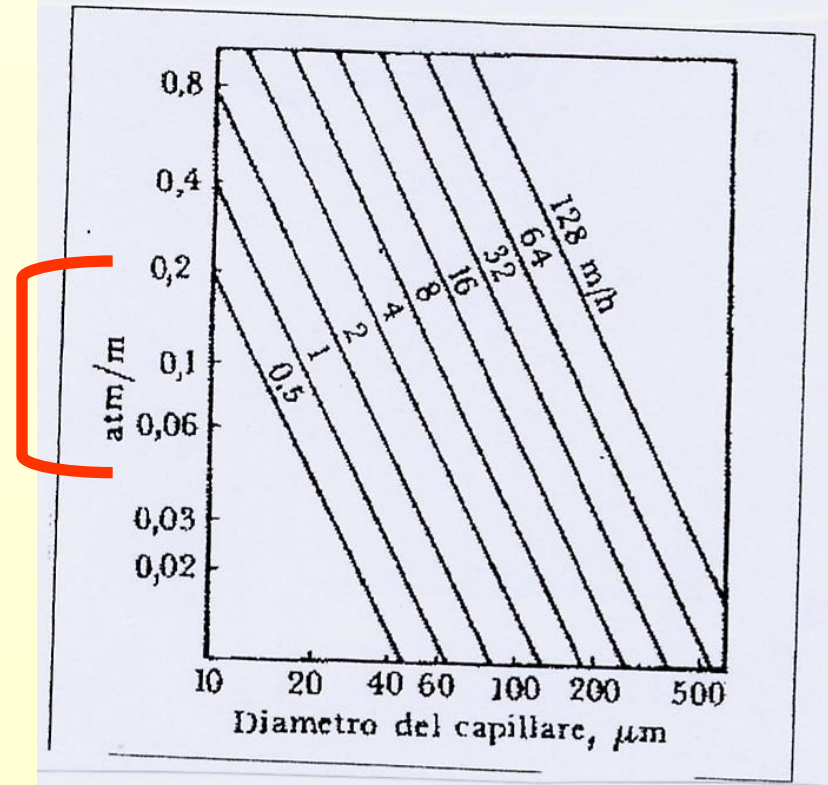
Il diametro delle **tracheidi**
= 10 – 25 μm

Il diametro degli articoli
dei **vasi** = 40-80 μm anche
500 μm

I valori teorici non sono reali

Le trachee non si comportano
come capillari ideali


presentano una resistenza
5 volte maggiore



	% dei valori teorici
Liane	100
Quercia (radici)	53-84
Abete	26-43
Betulla (radici)	34,8
Pioppo (fusto)	21,7
Piante erbacee e arbustive	12-22

CARICAMENTO DELLO XILEMA

I vasi xilematici sono spazio apoplastico per mancanza di citoplasma:

Passaggio simplasto  **apoplasto (xilema)**

- *È un trasporto mediato da carrier*
- *E' un trasporto attivo :*

Esistenza di una **pompa protonica** sulla membrana delle cellule parenchimatiche:



ioni H^+ vengono pompati nello xilema

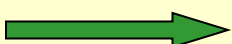
acidificazione del pH xilematico (5.2-6.0)



Gli H^+ agiscono da controioni nel trasporto di **cationi**

rilascio di ioni K^+ e Ca^{2+}

dalle cellule del parenchima al vaso xilematico

Gli **anioni** entrano per gradiente elettrico:  **Lo xilema è carico +**

Il rilascio di ioni nello xilema è condizionato da:

*Disponibilità di O_2 e di Carboidrati nelle radici
per rifornire di energia il trasporto attivo*

Il sistema di caricamento dello xilema è regolato indipendentemente dall'assorbimento radicale.

Il rilascio di ioni nello xilema provoca:

Diminuzione Ψ_{osmotico}



Diminuzione Ψ della pianta

Richiamo di H_2O dall'esterno



Aumento della pressione idrostatica

pressione radicale



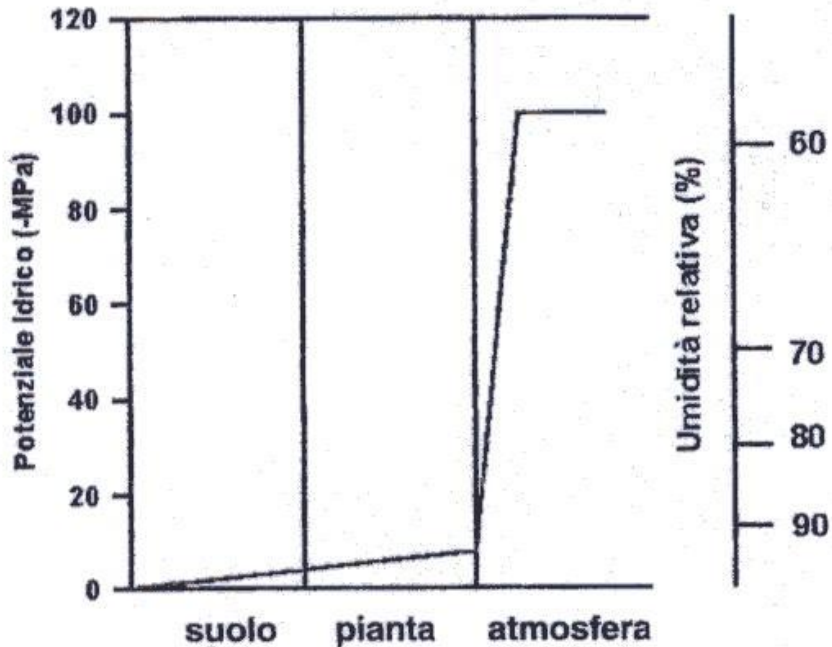
Spinta di H_2O e soluti verso l'alto

La pressione radicale diminuisce salendo verso l'alto

Il processo determinante e prevalente

per assicurare la risalita dell' H_2O è la

*Suzione = Tensione = pressione negativa esercitata dalle foglie
in seguito alla traspirazione.*



Il potenziale idrico dell'acqua nell'atmosfera si calcola sulla base della relazione che considera

T= temperatura e

UR= umidità relativa

$$\Psi = -10,7 \times T \times \log 100/UR$$

$$0,1 \text{ MPa} = 1 \text{ Bar}$$

Le forze di coesione legano le molecole di H₂O



Sistema continuo di acqua

dalle radici

(superfici assorbenti)

alle foglie

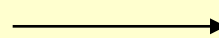
(superfici evaporanti)

TEORIA DELLA COESIONE

*La forza motrice è il gradiente decrescente di Ψ
dal suolo all'atmosfera*

- La **coesione** è dovuta ai legami fra le molecole di H_2O lungo la via di scorrimento \longrightarrow **tensione** che si trasmette verso il basso, fino alle radici e al terreno.
- Esistenza di **forze di adesione** :
attrazione fra molecole di H_2O e pareti cellulari
- Una **interruzione della catena di molecole di H_2O**

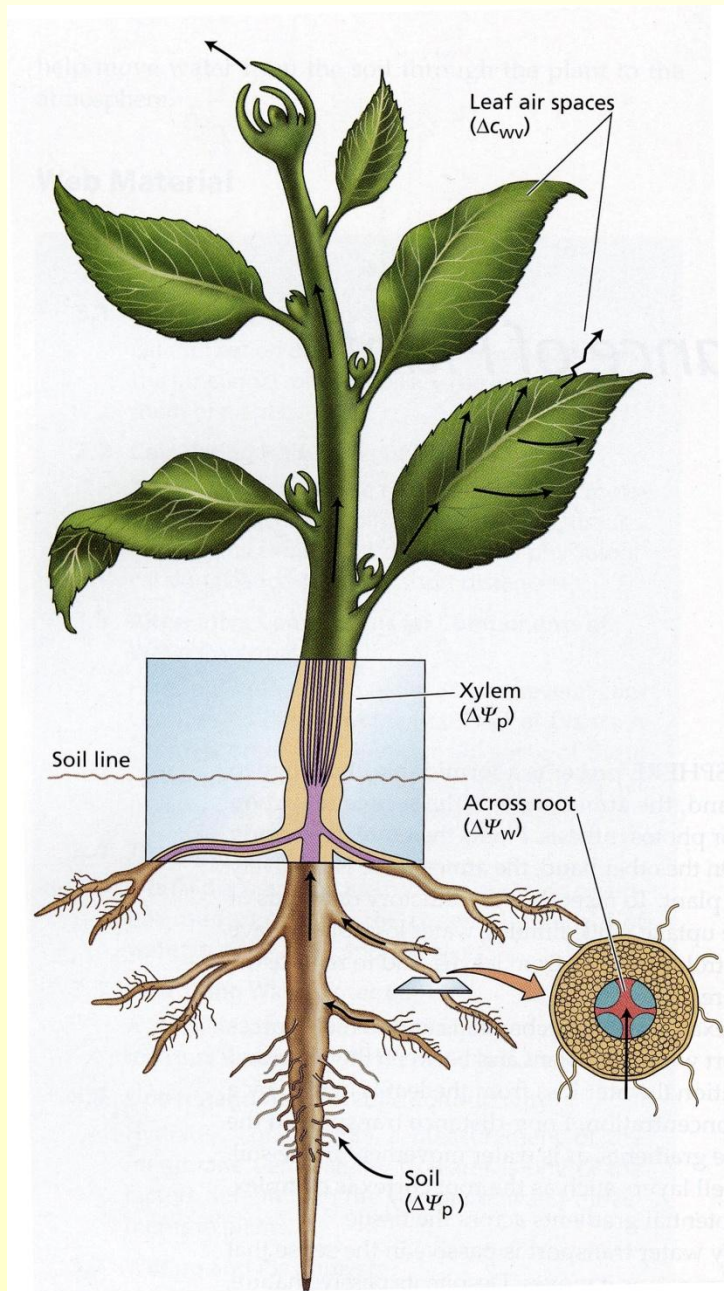
Formazione di bolle di aria



Cavitazione



Blocco della Traspirazione



meccanismi e forze motrici per il trasporto dell'acqua

gradiente di concentrazione del vapor d'acqua nella traspirazione

gradiente di pressione nel trasporto a lunga distanza nello xilema

gradiente di potenziale idrico nella radice

gradiente di pressione nel suolo

FATTORI che influenzano velocità e composizione del succo xilematico

1. Aumento della concentrazione ionica nel mezzo esterno

Incremento del contenuto ionico nel succo xilematico

Diminuzione del flusso per abbassamento del gradiente di concentrazione fra mezzo esterno e succo xilematico

Riduzione della concentrazione relativa del singolo ione

Tab. 15.7 - Relazione tra concentrazione ionica nel mezzo nutritivo, composizione e flusso dell'essudato in piante di girasole decapitate (modificata da Marschner, 1986).

Concentrazione (mM) di KNO_3 e $CaCl_2$ nel mezzo nutritivo	Composizione dell'essudato (mM)			Fattore di concentrazione			Flusso dell'essudato (ml · 4 ore)
	K^+	Ca^{2+}	NO_3^-	K^+	Ca^{2+}	NO_3^-	
0.1	7.3	2.8	7.4	73	28	74	4.0
1.0	10.0	3.2	10.7	10	3.2	10.1	4.5
10.0	16.6	4.2	10.3	1.7	0.4	1.0	1.6

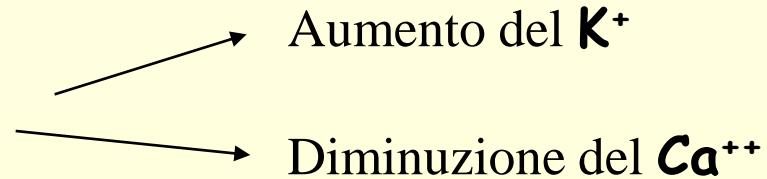
2. Aumento di Temperatura:



Aumento del volume del flusso

Alterazione del rapporto

K^+ / Ca^{++}



Alterazione della selettività di membrana ??

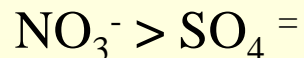
Tab. 15.8 - Effetto della temperatura sul flusso e sulla composizione ionica dell'essudato di piante di mais decapitate (*) (modificata da Marschner, 1986).

Temperatura (°C)	Flusso dell'essudato (ml - 4 ore)	Composizione ionica (mM)		Rapporto K^+ / Ca^{2+}
		K^+	Ca^{2+}	
8	5.3	13.4	1.5	8.9
18	21.9	15.2	1.0	15.2
28	31.7	19.6	0.8	24.5

(*) La concentrazione di KNO_3 e $CaCl_2$ nel mezzo nutritivo era 1.0 M.

3. Rapporto anioni/cationi

- La velocità del flusso è doppia con il trattamento con KNO_3
- La quantità di K^+ assorbita è invariata nei 2 trattamenti
- La concentrazione degli anioni è diversa:



- Il deficit di cariche negative viene bilanciato da un accumulo maggiore di anioni organici.

Tab. 15.9 - Flusso e composizione ionica dell'essudato di piantine di frumento (*) (modificata da Triplett et al., 1980).

Parametri	Trattamento	
	KNO_3	K_2SO_4
Flusso dell'essudato ($\mu\text{l}/\text{h} \cdot 50$ piante)	372	180
Composizione ionica ($\mu\text{eq}/\text{ml}$)		
Potassio	23.3	24.5
Calcio	9.1	9.5
Nitrati	18.1	0.0
Solfati	0.2	0.8
Acidi organici	9.6	25.8

(*) Alle piantine veniva somministrato KNO_3 (1.0 mM) o K_2SO_4 (0.5 mM) in presenza di $CaSO_4$ (0.2 mM).

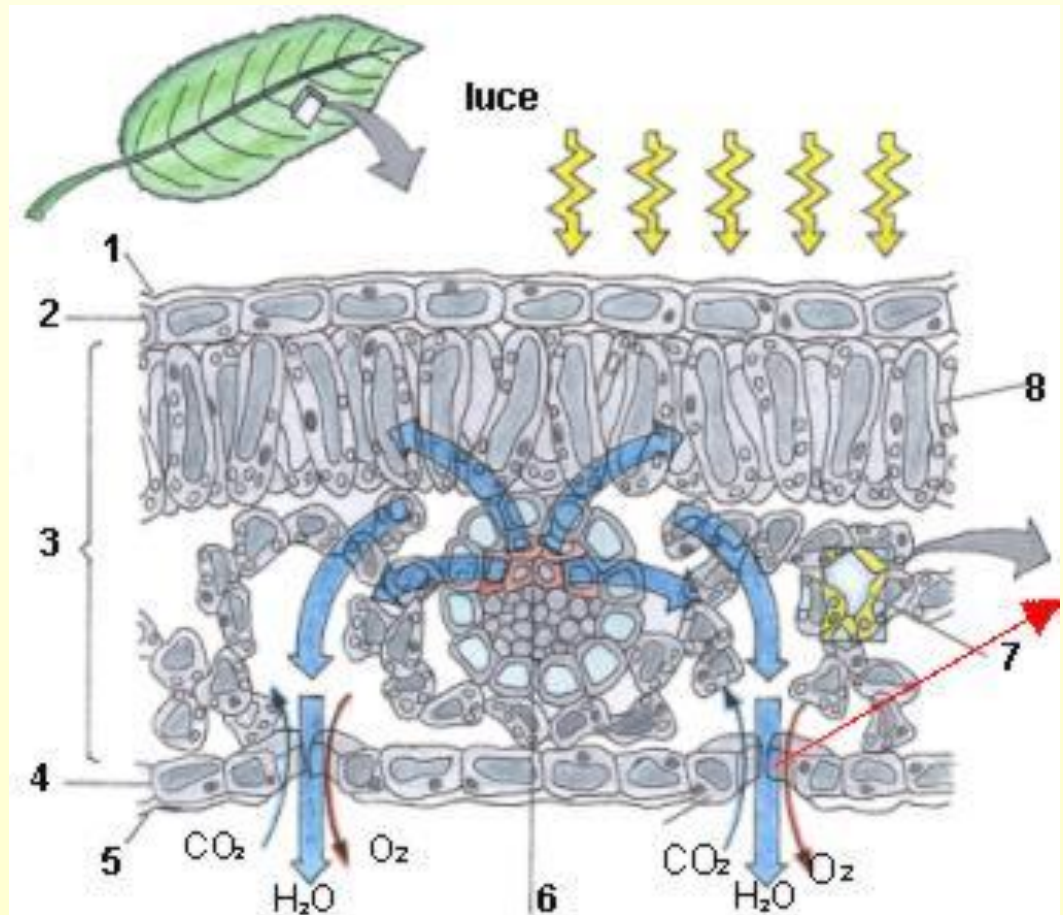
Nelle **foglie**

- l'acqua evapora dalle pareti cellulari del **parenchima a palizzata** e del **Parenchima lacunoso** che insieme formano il

Mesofillo

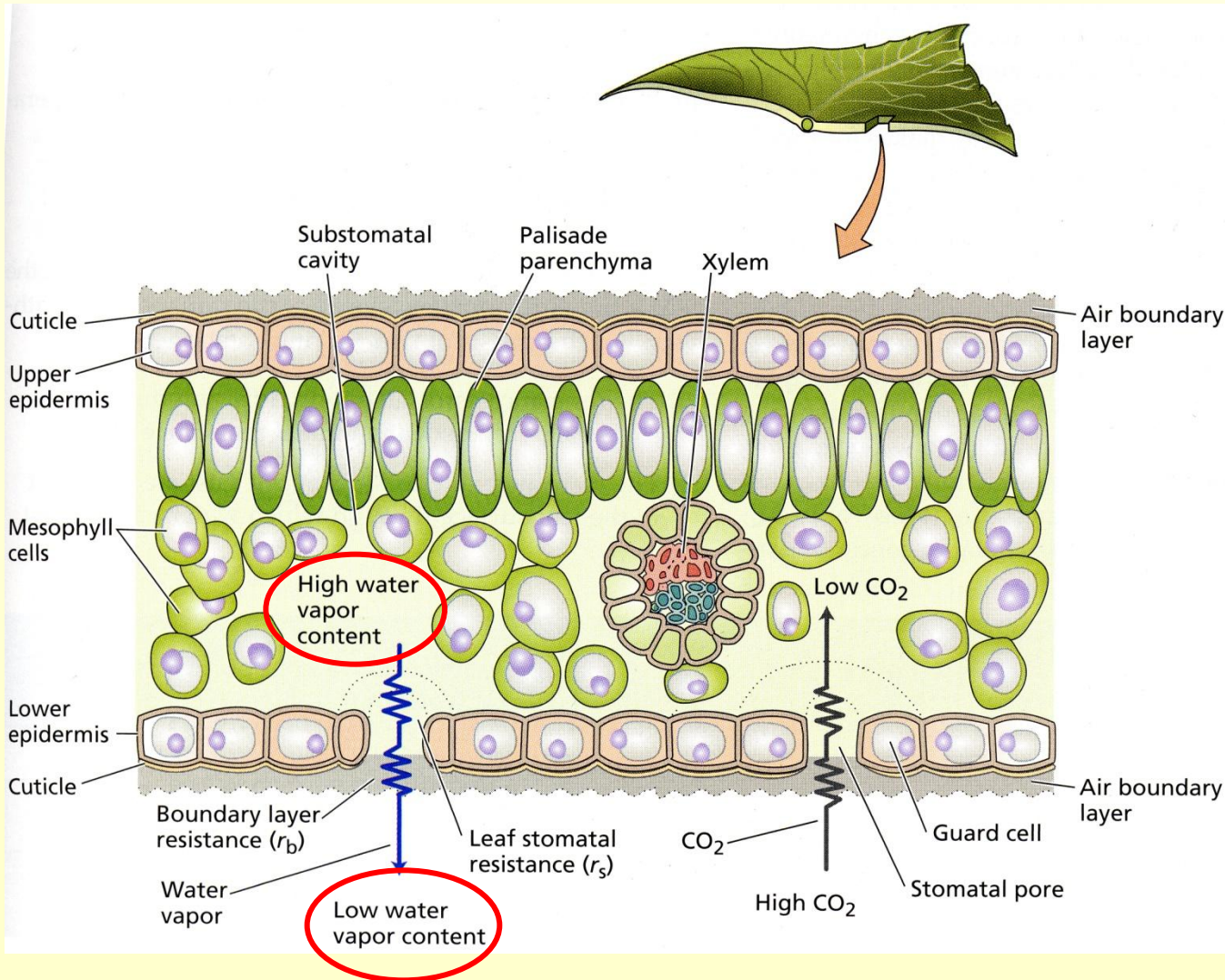
- passaggio negli **spazi intercellulari**
- in comunicazione con l'esterno attraverso gli

stomi = aperture regolabili



- La + parte del vapore acqueo e dei gas passa attraverso l'apertura (rima stomatica) compresa fra le **cellule di guardia**
- La cuticola cerosa presente sull'epidermide delle foglie limita la diffusione

l' H_2O , evaporata dalla superficie delle cellule negli spazi aeriferi, esce dalla foglia per **diffusione**



la forza motrice per la perdita di H_2O è il **GRADIENTE DI CONCENTRAZIONE** del vapor d'acqua tra gli spazi aeriferi e l'aria

La velocità di traspirazione dipende, oltre che dal gradiente di concentrazione, dalla resistenza alla diffusione

Gli stomi si aprono perché le cellule di guardia assorbono acqua e si rigonfiano

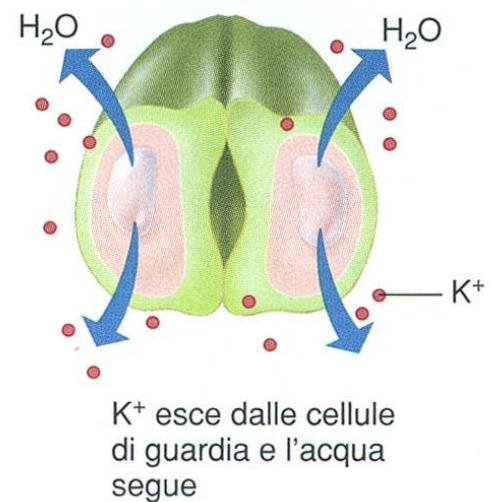
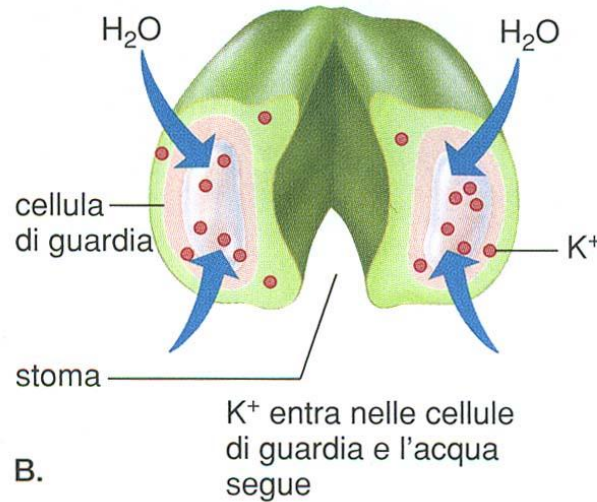
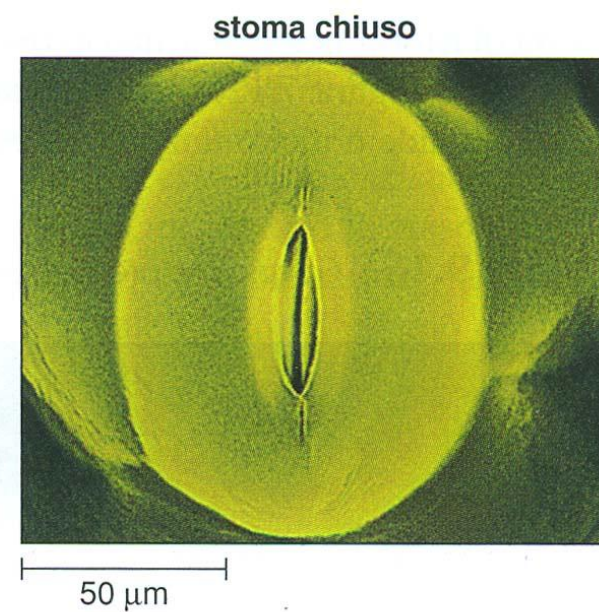
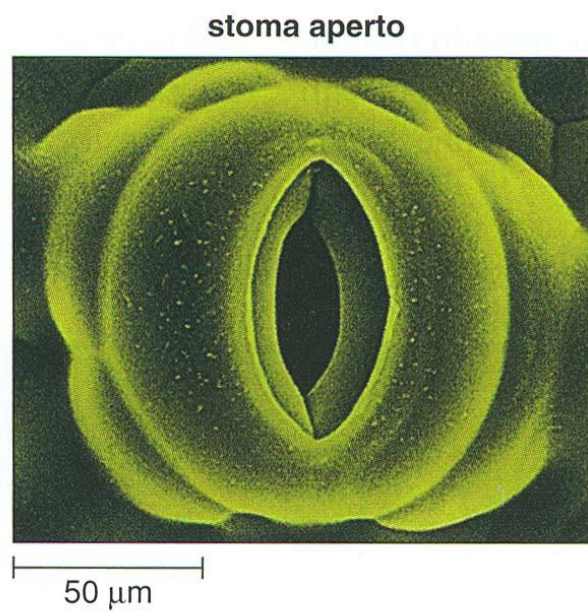
- Le microfibrille di cellulosa impediscono aumento in diametro
- Allungamento lungo le pareti esterne
- Le cellule di guardia si rigonfiano verso l'esterno

Apertura dello stoma

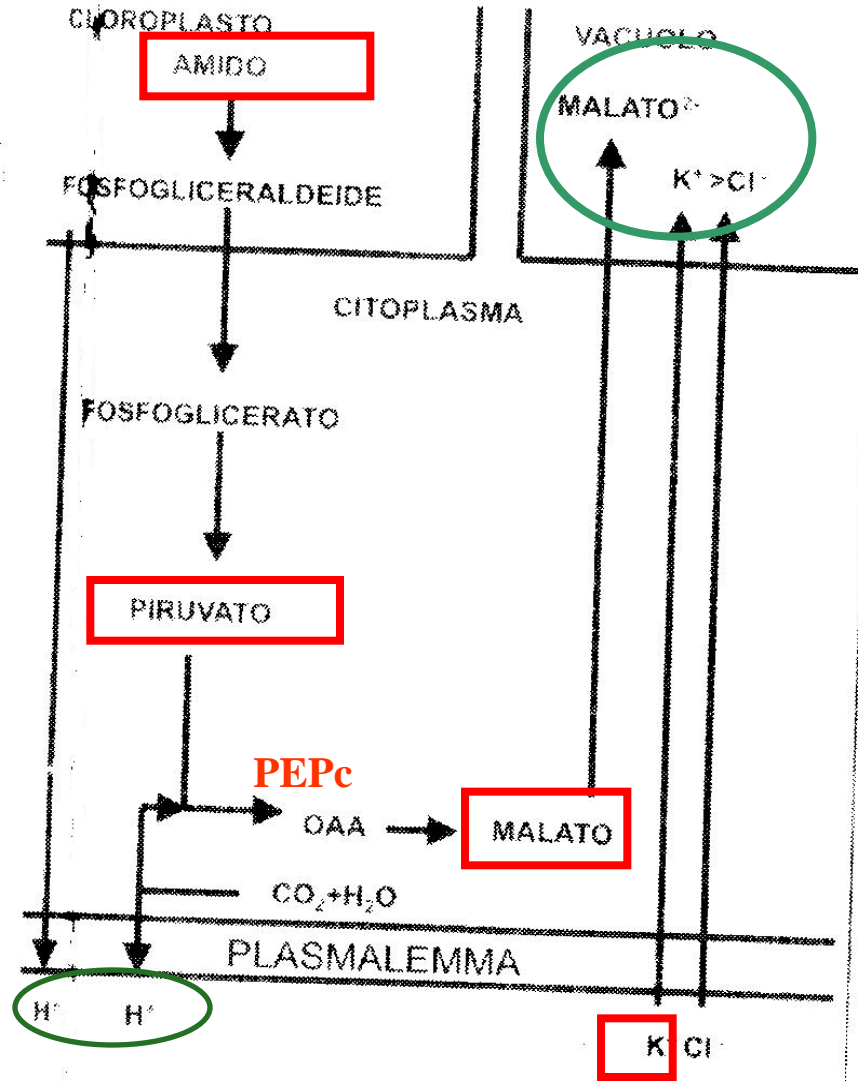
Un flusso di ioni K^+

dalle cellule ausiliare alle cellule di guardia determina:

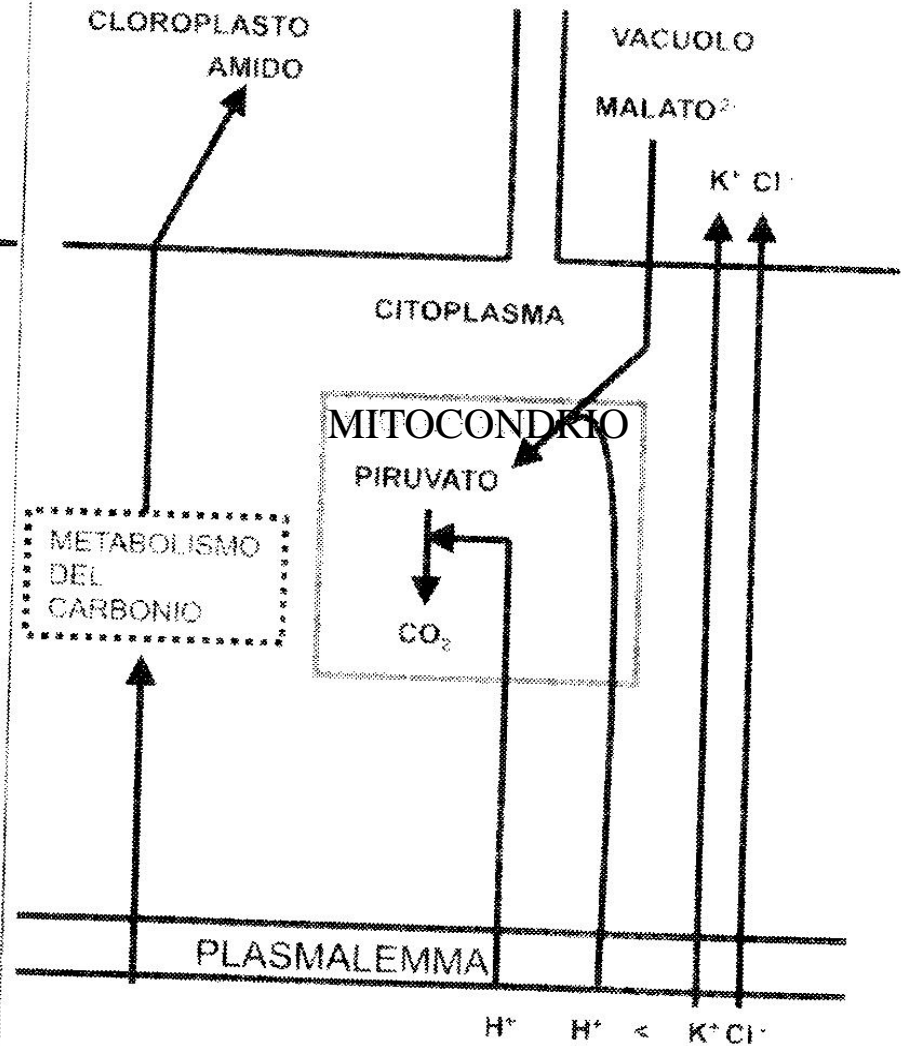
- Aumento del potenziale osmotico e abbassamento del potenziale idrico
- Richiamo di acqua dalle cellule ausiliarie



APERTURA



CHIUSURA



- Fissazione di CO₂ su PEP ad opera di PEPcarbossilasi → Malato
che funziona da osmotico e da contro-ione nel trasporto del K

Evaporazione dell'H₂O nel mesofillo fogliare

Nelle cellule vicine agli elementi conduttori della foglia

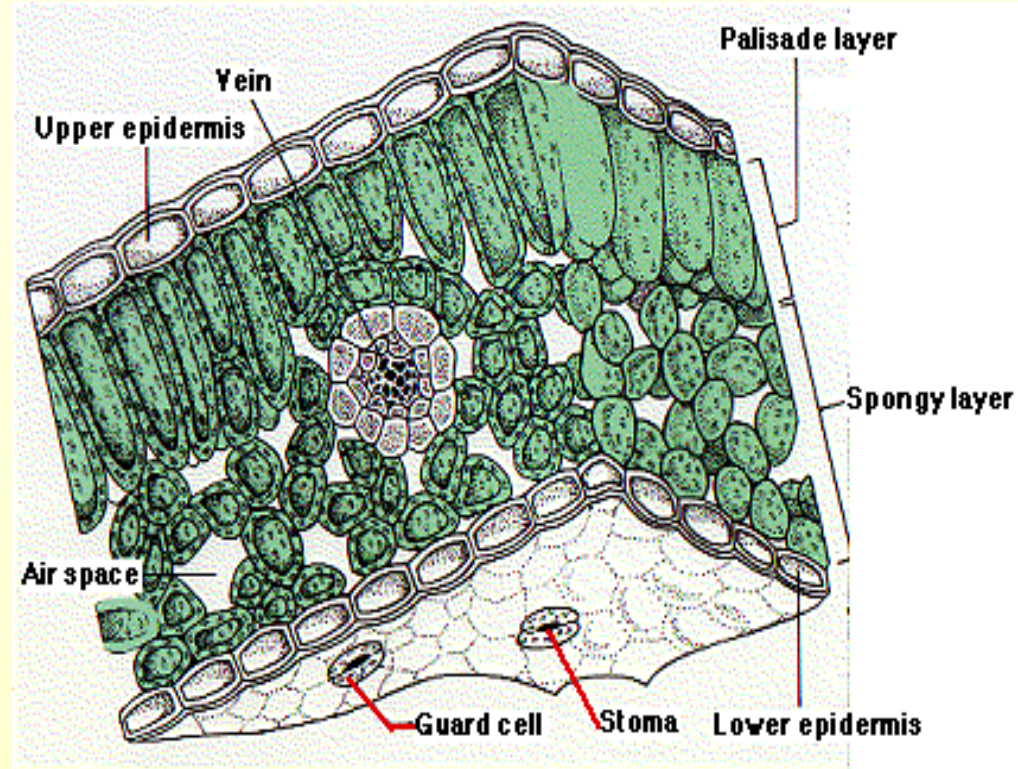
L'evaporazione dell' H₂O



Deficit idrico nei vacuoli

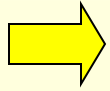


Richiamo di H₂O dai vasi conduttori

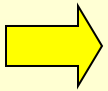


Trasporto Floematico

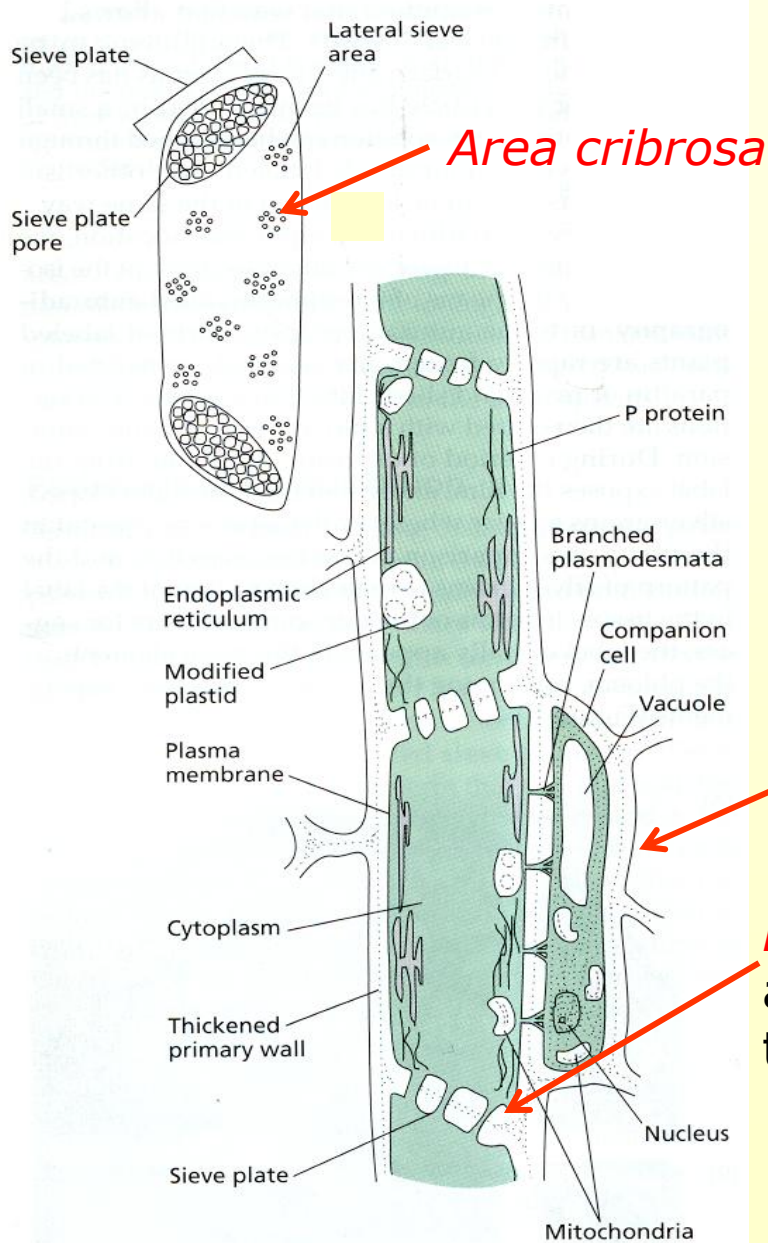
Il floema è il tessuto in grado di traslocare i prodotti della fotosintesi da foglie adulte ad aree di accrescimento ed accumulo comprese le radici



Ridistribuisce anche l'acqua ed altri composti (pervenuti per via xilematica) agli organi non soggetti a traspirazione (frutti, semi, tessuti meristemati)



Cellula Cribrosa



Elementi del Cribro



Cellule cribrose (gimnosperme)

Elementi dei tubi cribrosi (angiosperme)

Cellule compagne

Placche cribrose:
aree estese di connessione
tra elementi dei tubi cribrosi

Gli elementi del cribro sono caratterizzati da

- **aree cribrose:**

Porzioni della parete cellulare dove pori (diametro 1-15 μm) mettono in comunicazione le cellule conduttrici.

- **Placche cribrose** posseggono dei pori più grandi e sono situate sulle pareti terminali degli elementi cribrosi

Le cellule si uniscono a formare una serie longitudinale



Tubi cribrosi

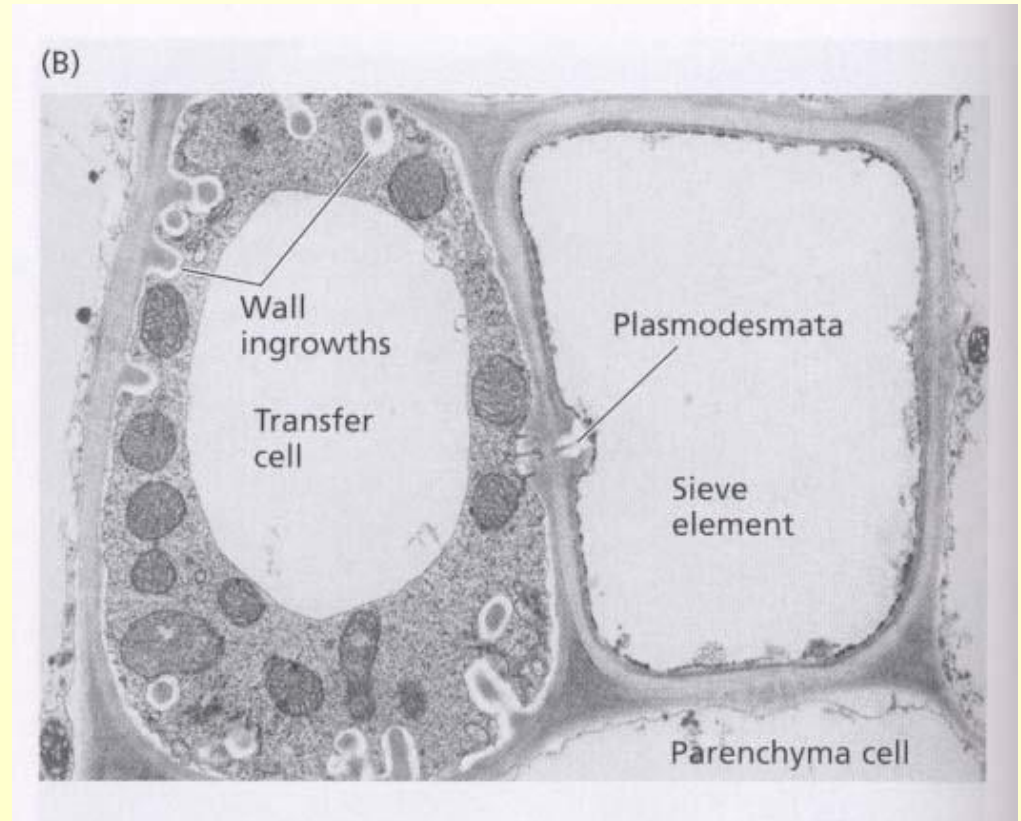
I pori delle placche cribrose sono canali aperti e permettono il trasporto fra le cellule

Ogni elemento del cribro è associato a 1 o più **cellule compagne**

numerosi **plasmodesmi** collegano i tubi cribrosi e le loro cellule compagne

Cellule Compagne

- Derivano dalla stessa cellula madre dell'elemento cribroso
- Sono ricche di mitocondri
- Sono sorgente di ATP e di altri composti
- Trasporto di prodotti fotosintetici da cellule produttrici agli elementi del floema delle venature minori della foglia



TRASPORTO FLOEMATICO

La direzione di traslocazione nel floema non è definita rispetto alla gravità

Il **flusso è bidirezionale**:

Da zone di rifornimento chiamate

Source = sorgente : (tessuti fotosintetizzanti o di riserva)



a zone di metabolismo o di accumulo dette

Sink = pozzo : dove i prodotti vengono utilizzati o accumulati

Una foglia adulta è **source** : fotosintetizza più del suo
fabbisogno

Una foglia giovane è **sink** : il suo fabbisogno metabolico
supera la capacità produttiva

la distinzione
non è netta

*I Sink non sono equamente riforniti da tutte le foglie (source) di una pianta
ci sono regole anatomiche e di sviluppo:*

- VICINANZA

Le **foglie mature superiori** di una pianta riforniscono

—————> Foglie giovani e gli apici vegetativi

Le **foglie inferiori** riforniscono —————> il sistema radicale

Le foglie in **posizione intermedia** —————> esportano in entrambe le direzioni

- SVILUPPO

L'importanza dei Sink può variare durante lo sviluppo:

- Durante l'accrescimento vegetativo:

gli apici delle radici e dei germogli sono i pozzi principali (sink)

- Durante lo sviluppo riproduttivo

i frutti sono i sink dominanti soprattutto per le foglie + vicine (source)

Tabella 8.1

Confronto tra la composizione della linfa xilematica e quella della linfa floematica del lupino bianco (*Lupinus albus*)

	Linfa xilematica mg L ⁻¹	Linfa floematica mg L ⁻¹
Saccarosio	ND ^a	154 000
Amminoacidi	700	13 000
Potassio	90	1 540
Sodio	60	120
Magnesio	27	85
Calcio	17	21
Ferro	1,8	9,8
Manganese	0,6	1,4
Zinco	0,4	5,8
Rame	Tr ^b	0,4
Nitrato	10	ND ^a
pH	6,3	7,9

^a ND = non presente in quantità misurabile.

^b Tr = presente in tracce.

Riportato da Pate (1975).

La concentrazione dei soluti

La concentrazione di soluti

del floema

>

dello xilema

IL TRASPORTO NEL FLOEMA

Il caricamento del floema:

movimento dei prodotti fotosintetici

dai cloroplasti del mesofillo agli elementi del cribro

modello del flusso di pressione

Il prodotto iniziale della fotosintesi (triosio) viene trasportato dal cloroplasto al citosol e convertito in **saccarosio** .

1. Caricamento degli elementi del cribro:

gli zuccheri sono trasportati nelle cellule compagne e negli elementi del cribro
meccanismo di **Trasporto Attivo**:
nel cribro gli zuccheri sono più concentrati che nelle cellule del mesofillo

2. Esportazione: il saccarosio e gli altri soluti vengono traslocati lontano dalla sorgente (Source) fino al Sink (pozzo)

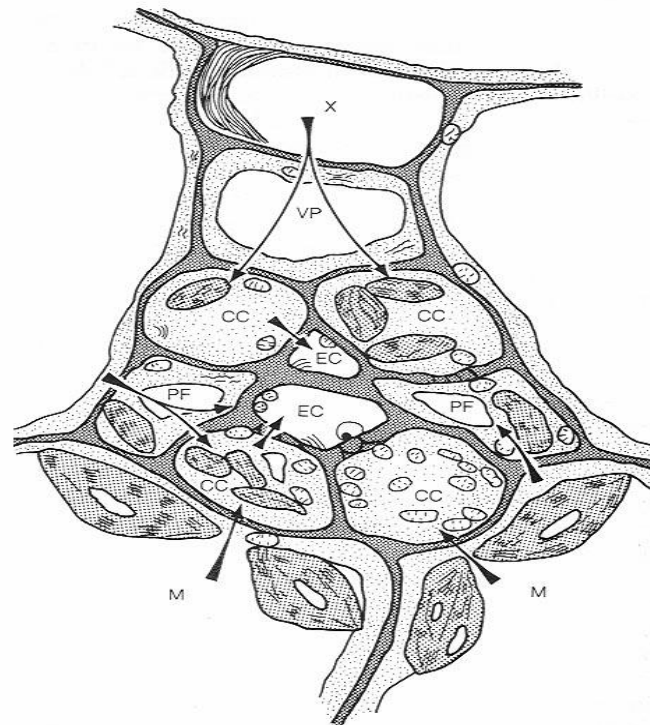
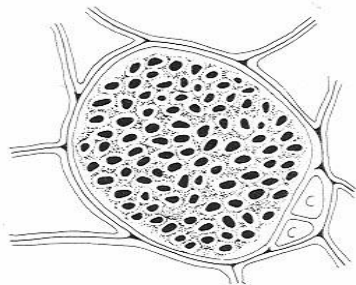
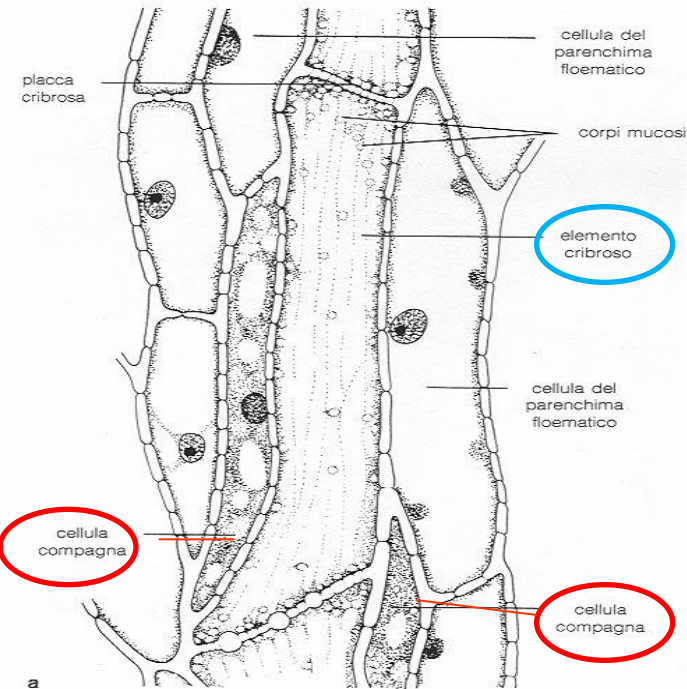


trasporto a lunga distanza

Il trasporto nel floema è attivo.

Caricamento del floema:

Cellule del mesofillo → Cellule compagne → Vasi floematici



gli zuccheri
fotosintetizzati
nelle cellule del
mesofillo fogliare
entrano nel floema
a livello del complesso
cellula compagna
/elemento del cribro,
considerati
come un'unica unità
funzionale.

i fotosintati per entrare nei vasi cribrosi seguono meccanismi differenti a seconda dei composti:

- Gli acidi organici non richiedono un sistema attivo di caricamento, ma diffondono passivamente attraverso la membrana;

- Il saccarosio richiede un trasporto attivo : è una molecola neutra

si trova nel complesso costituito dagli elementi del cribro e dalle cellule compagne a una concentrazione maggiore

Trasporto contro gradiente di concentrazione



Trasporto attivo

L'idrolisi dell' ATP fornisce energia per una **pompa protonica**

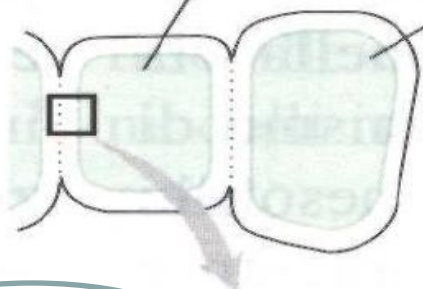
H^+ fuori dalla membrana nell'apoplasto

i Protoni H^+ rientrano



come **cotrasporto saccarosio/ H^+**

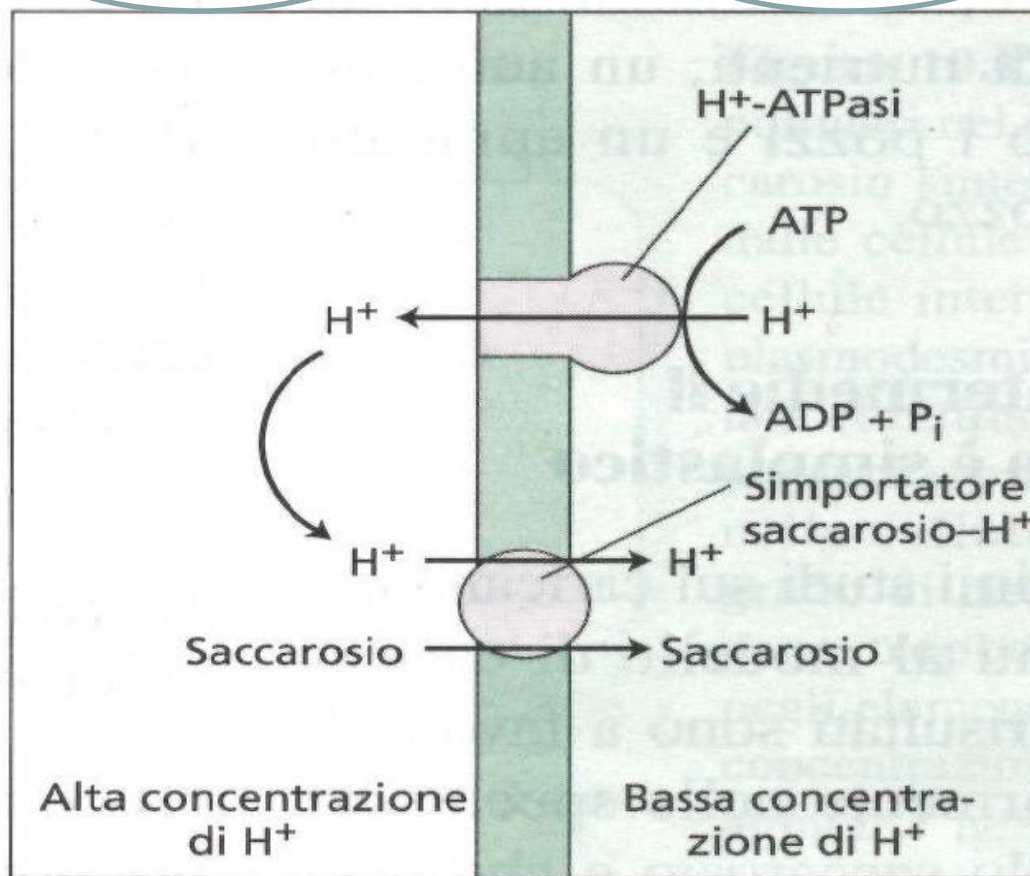
(A) Cellula compagna Elemento del cribro (



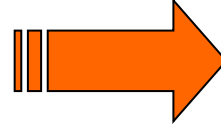
Parete cellulare (apoplasto)

Membrana plasmatica

Citoplasma (simplasto)



I processi di caricamento del floema (nel source) e di scaricamento (nel sink) producono la forza motrice per la traslocazione dei soluti nel floema



La traslocazione dei fotosintati nel floema avviene per **flusso di massa o flusso di pressione** secondo **la teoria di Munch**

2 osmometri collegati fra loro da un tubo:

1. Osmometro Source: (A)

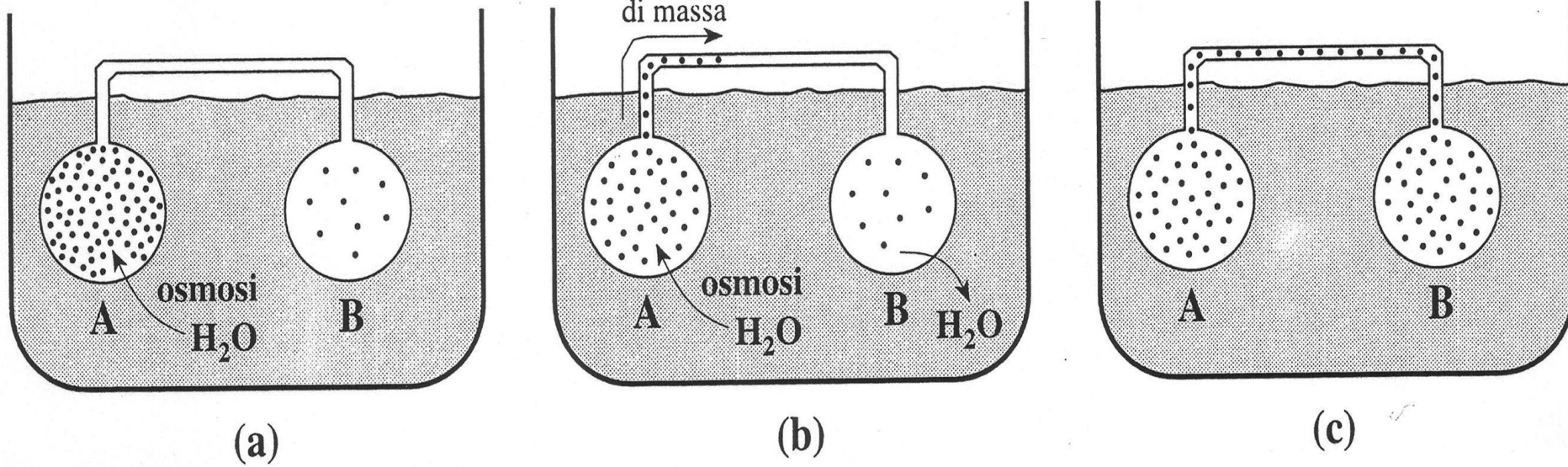
elevata concentrazione di soluti \longrightarrow **basso ψ**
richiamo di H_2O \longrightarrow aumento p idrostatica (**Ψ_p**)

La soluzione viene spinta verso la concentrazione minore

2. Osmometro Sink : (B)

l'apporto di soluti + H_2O \longrightarrow **Aumento p idrostatica (Ψ_p)**
 \longrightarrow fuoriuscita di H_2O all'esterno

Teoria di Munch



Per osmosi → ingresso di acqua e aumento di pressione I° osmometro.
la pressione si trasmette dal I° al II°

l'aumento di pressione idrostatica nel II° → potenziale + positivo del mezzo esterno → l'acqua esce attraverso la membrana.

→ diminuzione della pressione nel sistema
richiamo di altra acqua nel I° osmometro

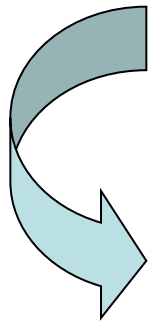
risultato :

un flusso di massa (acqua e soluti) attraverso dal I° verso il II° osmometro.

I tubi cribrosi non possono espandersi analogamente agli osmometri

Secondo Munch nella pianta :

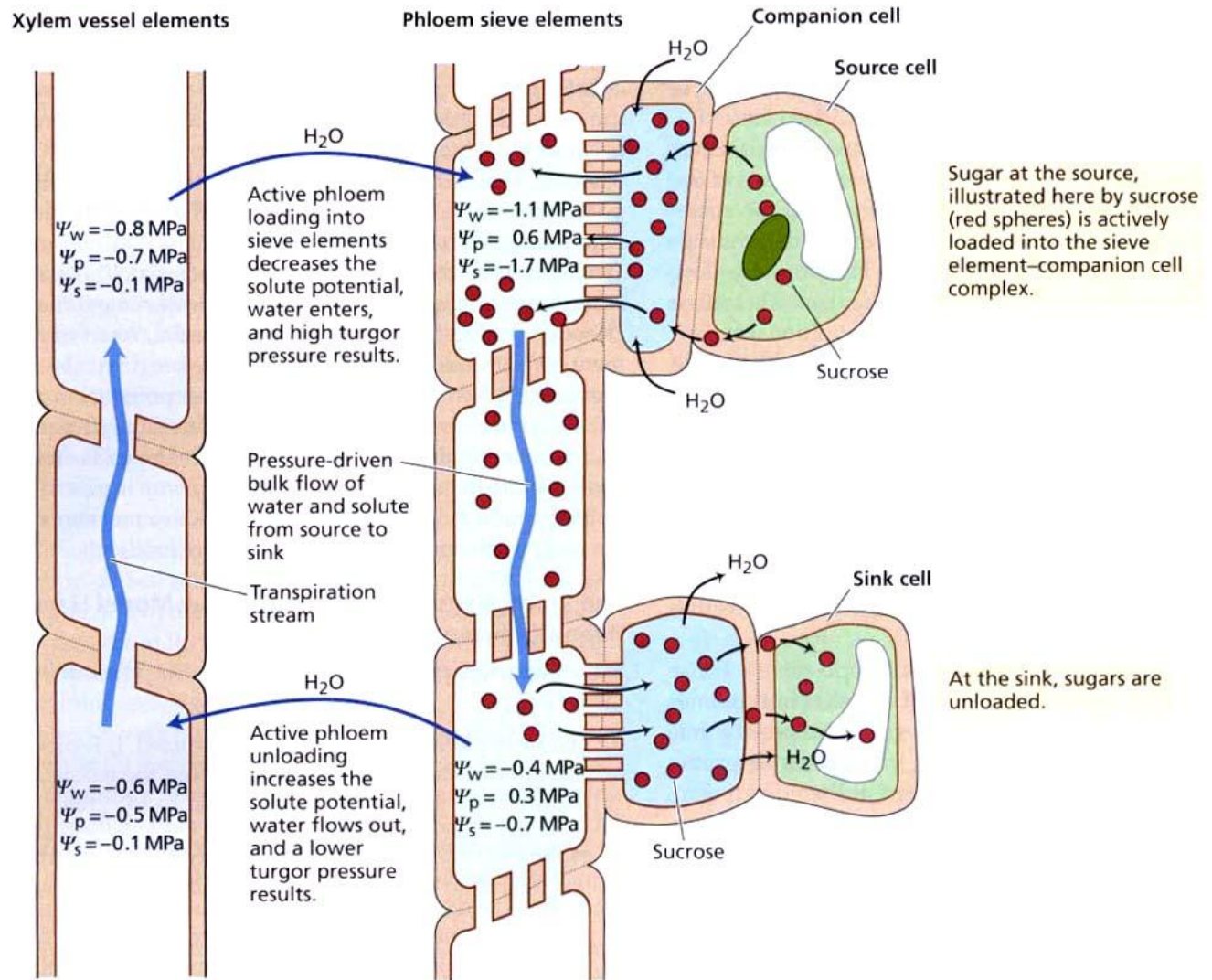
- **Gli elementi del cribro (floema)** vicino alle cellule fotosintetizzanti costituiscono il **I° osmometro**: la concentrazione dei prodotti della fotosintesi è mantenuta elevata dalle cellule adiacenti del mesofillo.
- **All'estremità opposta** del sistema floematico, " **sink**", la concentrazione degli assimilati è mantenuta bassa (**II° osmometro**) in quanto essi vengono trasferiti ad altre cellule dove vengono utilizzati o accumulati sottoforma di amido.
- Il **canale di collegamento** fra source e sink è **il sistema floematico** con i suoi tubi cribrosi



***Il flusso nei tubi cribrosi è di tipo passivo**
secondo gradiente di pressione determinato
dall'ingresso di acqua per osmosi nei tubi cribrosi
all'estremità source del sistema e dalla
fuoriuscita all'estremità sink*

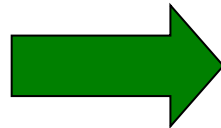
Flusso da pressione

Il flusso avviene in risposta ad un gradiente di P che si crea in seguito al caricamento e allo scaricamento del floema



Lo *scaricamento del saccarosio* avviene tramite un *Processo diffusivo* secondo gradiente di concentrazione:

Da un comparto
più concentrato



verso un comparto
a concentrazione minore

Il gradiente è garantito da una rapida rimozione
del saccarosio che può essere:

- Accumulato
- Idrolizzato e consumato
- Inviato per via simplastica o apoplastica ai tessuti riceventi