

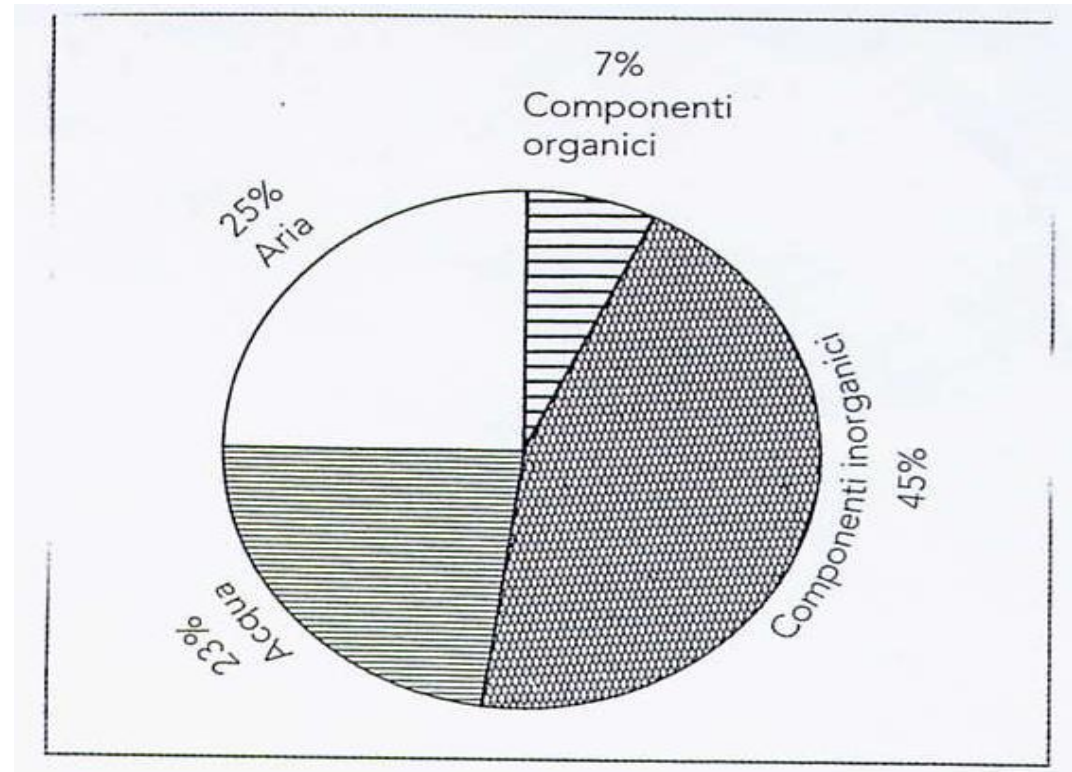
SUOLO

→ **Mezzo nutritivo per la pianta**

→ **Materiale eterogeneo** costituito da tre fasi:

1. Fase solida = principale riserva nutritiva

- sostanze organiche da spoglie animali e vegetali
- sostanze inorganiche derivanti dai minerali



2. Fase liquida è la **soluzione del suolo** = l'acqua circolante nel suolo in cui sono disciolti i gas (O_2 e CO_2) e solidi presenti nel suolo. I nutrienti trasportati sono presenti soprattutto in forma **ionica**.

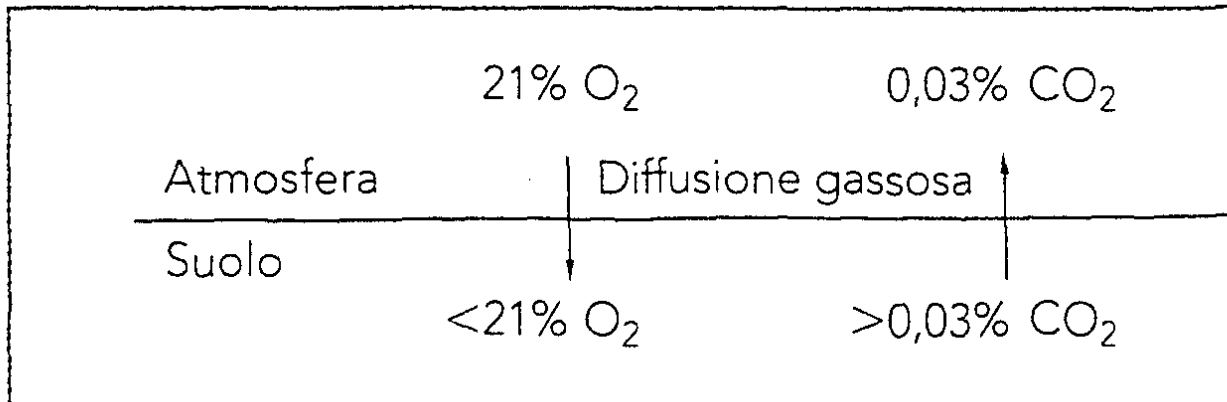
La soluzione del suolo non è omogenea

la sua concentrazione e composizione varia facilmente

3. Fase gassosa del suolo = aria tellurica

È responsabile dello scambio gassoso fra gli organismi viventi del suolo (batteri, funghi, animali) e l'atmosfera.

Direzione della diffusione gassosa tra suolo e atmosfera



**Fase solida =
principale riserva
nutritiva**

Residui animali
Residui vegetali
Resti delle entità edafiche

DECOMPOSIZIONE

Composti Molecolari

UMIFICAZIONE:

- Risintesi
- Policondensazione

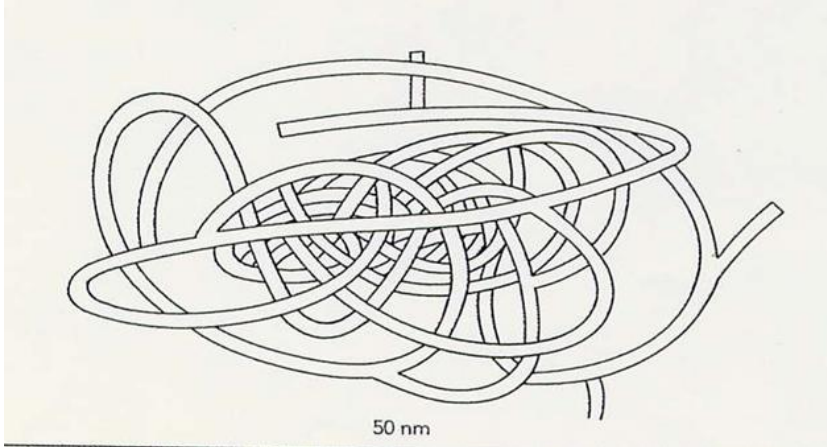
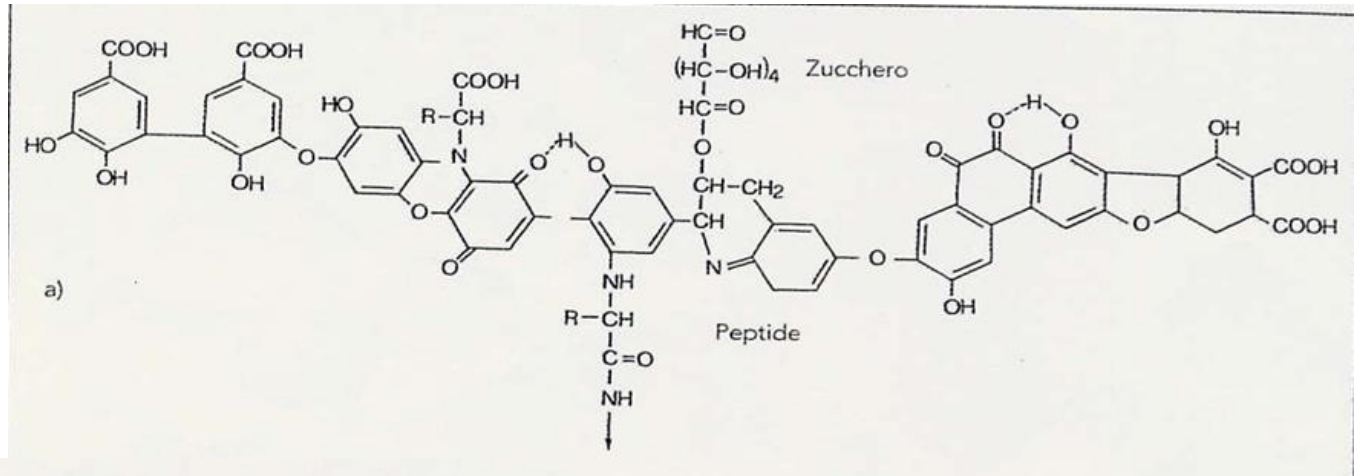
Macromolecole di neogenesi:

Sostanze umiche

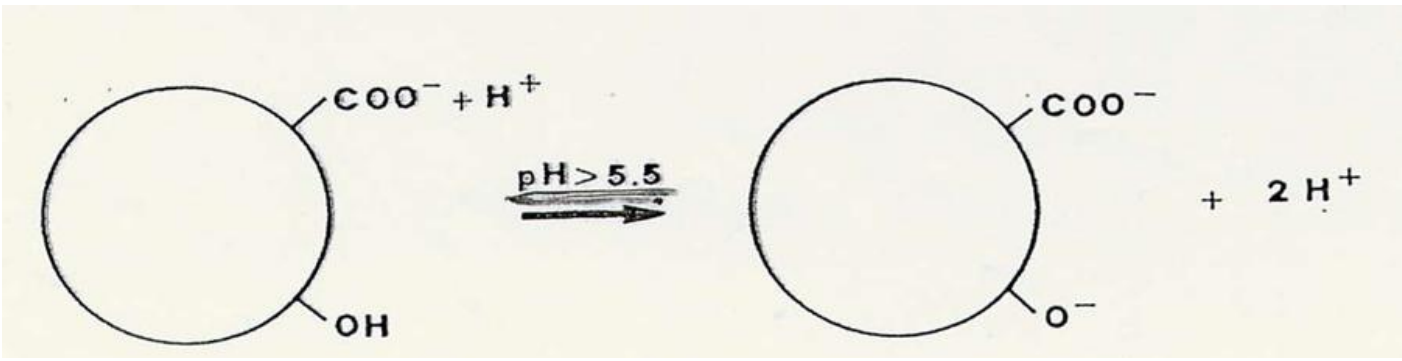
MINERALIZZAZIONE

Composti Ionici

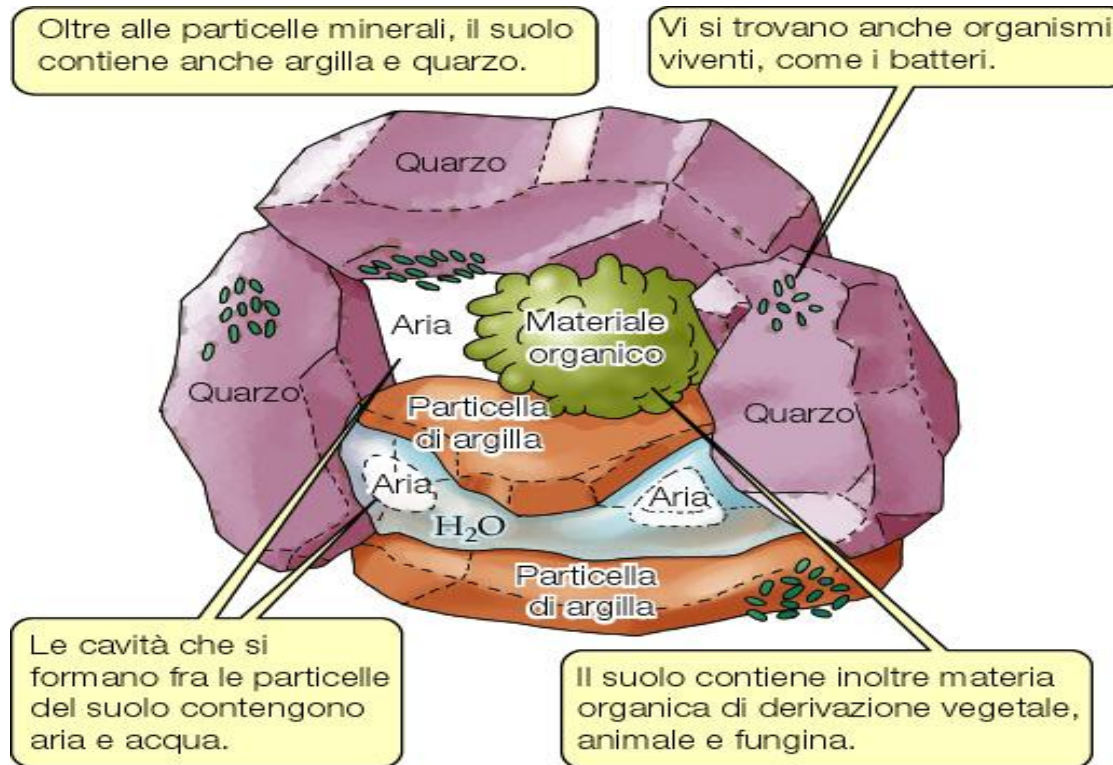
MOLECOLE UMICHE



Origine della carica negativa sulle molecole umiche



TERRENO



Il 98% degli ioni sono contenuti nelle fase solida; lo 0.2% sono in soluzione nell'acqua del terreno; circa l'1,8% sono legati alle particelle colloidali del terreno (argilla e humus)

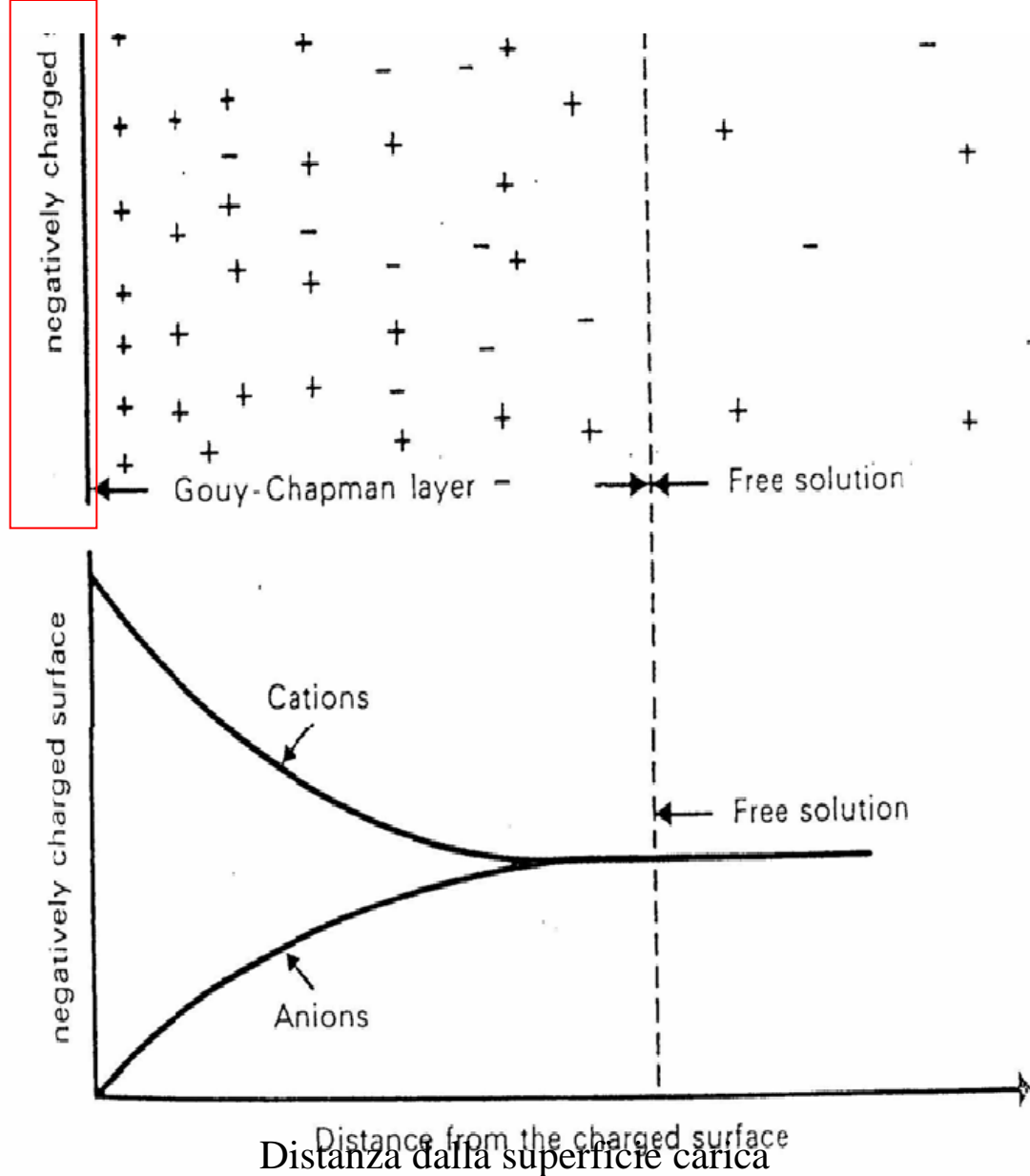
Il 2% adsorbito sulle particelle colloidali del terreno e sottoposto a processi di scambio ionico

I cationi adsorbiti sono soggetti a 2 forze opposte:

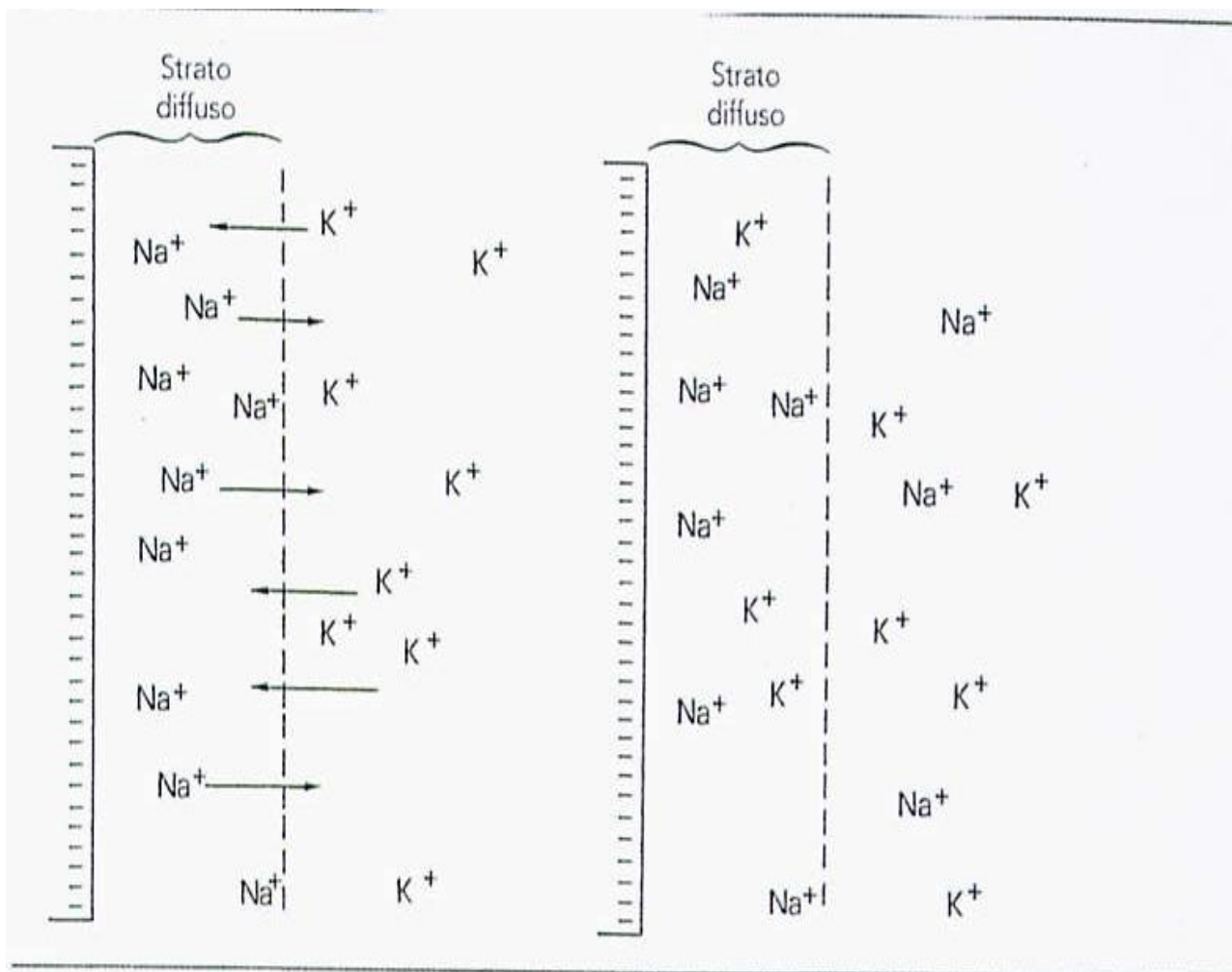
Forze interioniche:

tendono a tenerli uniti alla superficie

Forze cinetiche: tendono a staccarli dalla superficie



la risultante è una distribuzione caratteristica



Fra sostanze in soluzione, colloidi e principi minerali si realizza nel terreno un **equilibrio fluido complesso** :
 controlla il ricambio minerale e provvede a una distribuzione degli elementi nutritivi.
 Il pH del terreno è un fattore che ha una notevole influenza sull'equilibrio ionico.

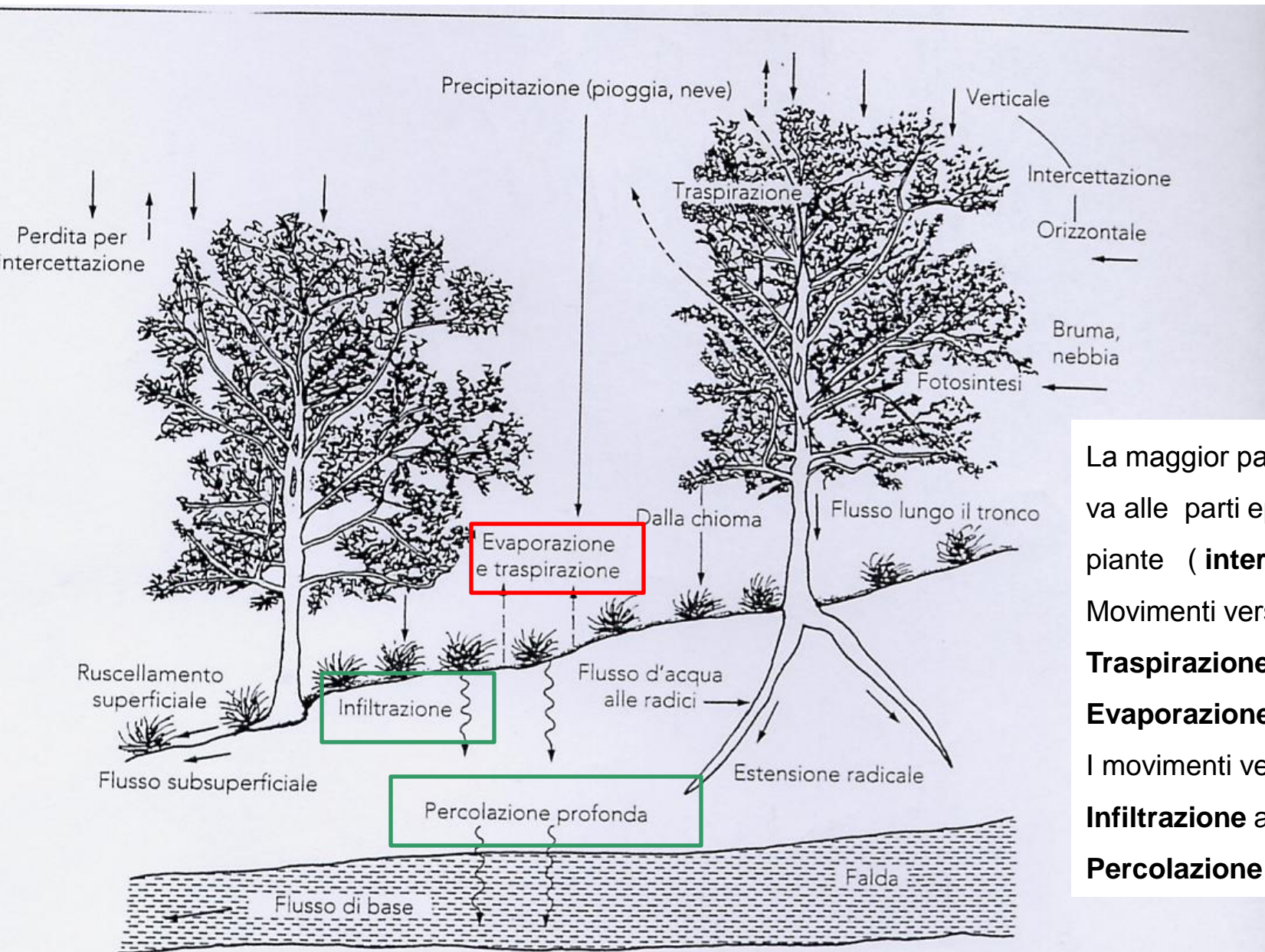
Il legame adsorbente con ioni nutritivi presenta una serie di vantaggi:

Le sostanze nutritive sono protette dal dilavamento

La concentrazione della soluzione del suolo resta equilibrata

Gli ioni risultano facilmente disponibili per l'assorbimento della pianta in caso di bisogno

CICLO IDROLOGICO = Movimenti dell'acqua



La maggior parte dell'acqua va alle parti epigee delle piante (**intercettazione**)

Movimenti verso l'alto:

Traspirazione

Evaporazione

I movimenti verso il basso

Infiltrazione a cui segue

Percolazione

La **disponibilità** di acqua nel suolo dipende da :

- Quantità di acqua presente (concentrazione)
- Forza con cui le molecole di acqua sono trattenute dalle particelle del suolo



RITENZIONE

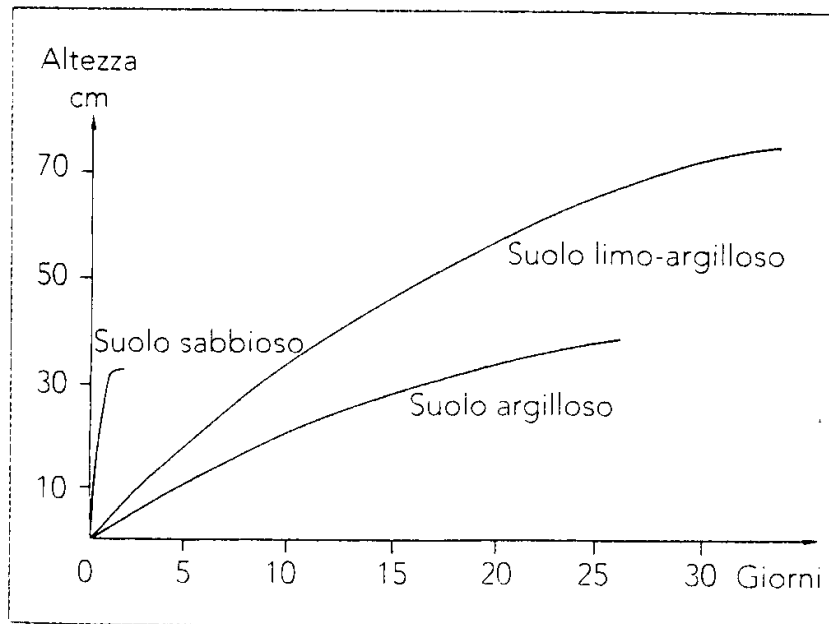
Forze di adesione

Con cui le superfici solide attraggono le molecole di acqua

Forze di coesione

Con cui i dipoli di acqua si legano reciprocamente

L'acqua fissata per adesione è in grado di legare per coesione dipoli H_2O a distanza crescente dalla superficie solida



Acqua CAPILLARE è presente nei pori capillari e può risalire

- L'altezza della risalita è inversamente proporzionale al diametro dei pori
- La risalita presuppone esistenza di acqua libera, cioè in presenza di falda.

PUNTI CARATTERISTICI NEL RAPPORTO

ACQUA – SUOLO dopo un apporto idrico

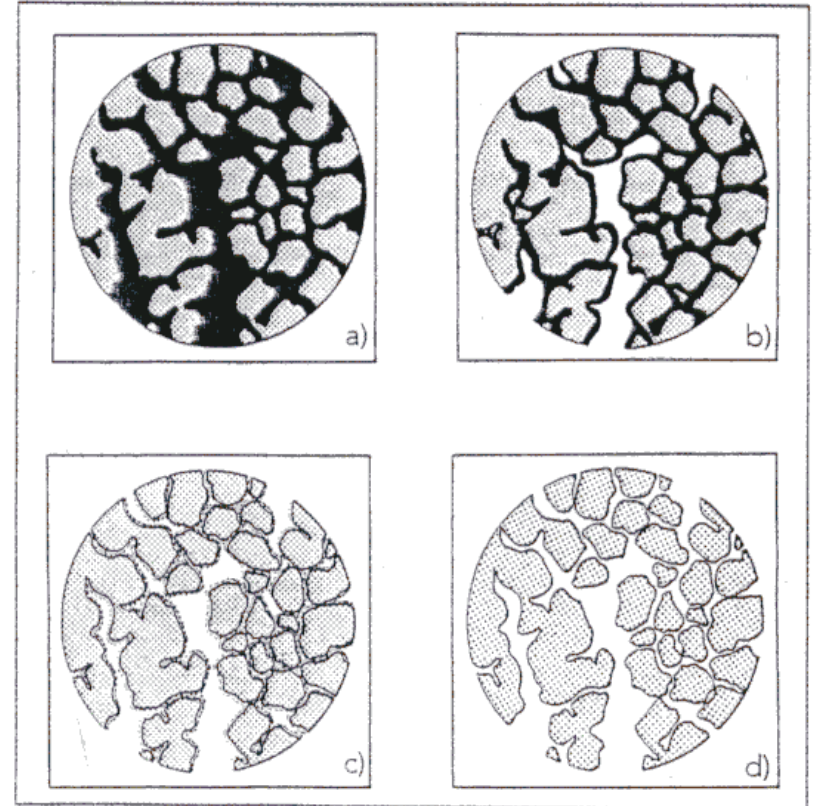
Schematizzazione di un suolo

1. **Capacità idrica massima** U_{max}
quantità massima di acqua che un suolo
può contenere ma non trattenere

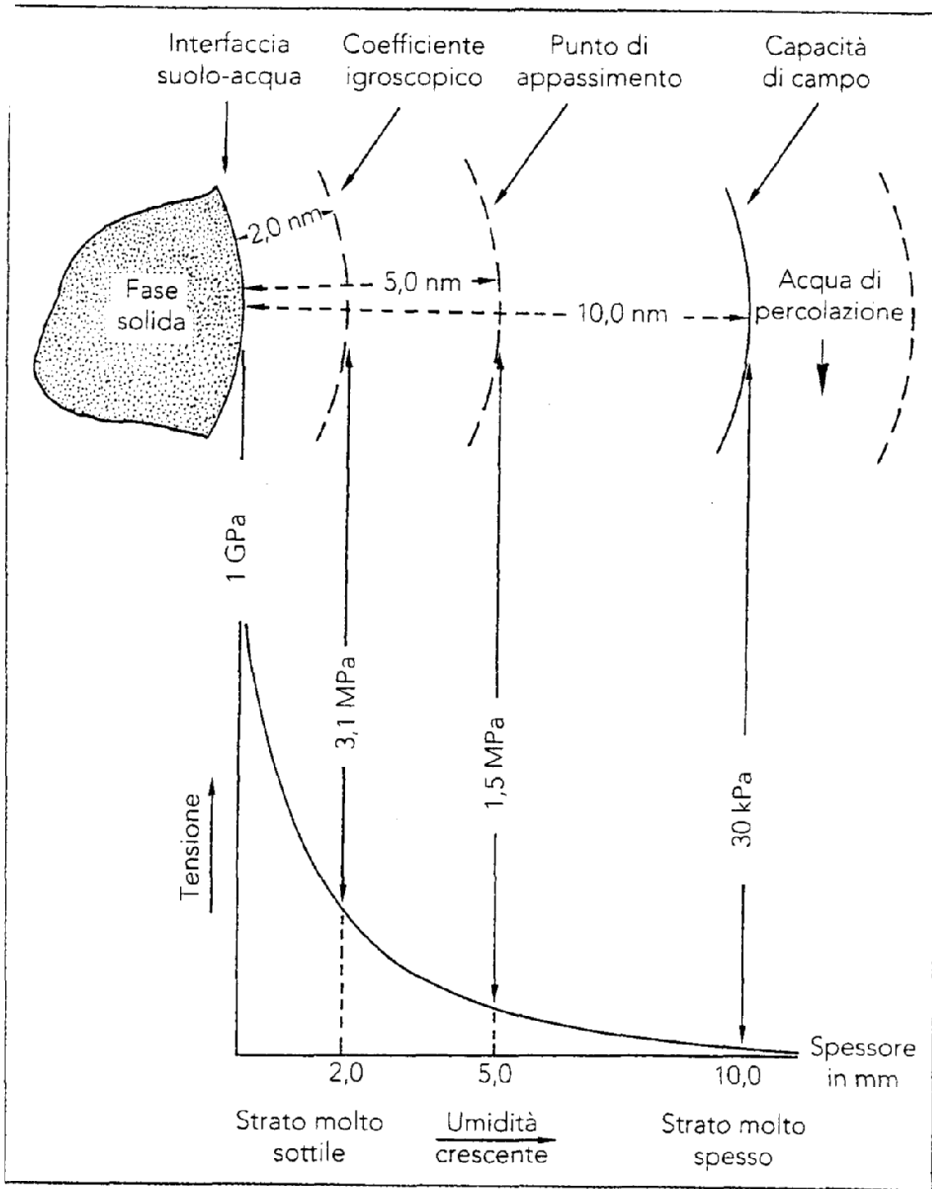
2. **Capacità di campo** U_{cc}
quantità di acqua trattenuta quando viene
meno acqua gravitazionale e movimenti
verso il basso

3. **Punto di Appassimento** U_{pa}
Umidità percentuale immobilizzata nei
micropori più piccoli

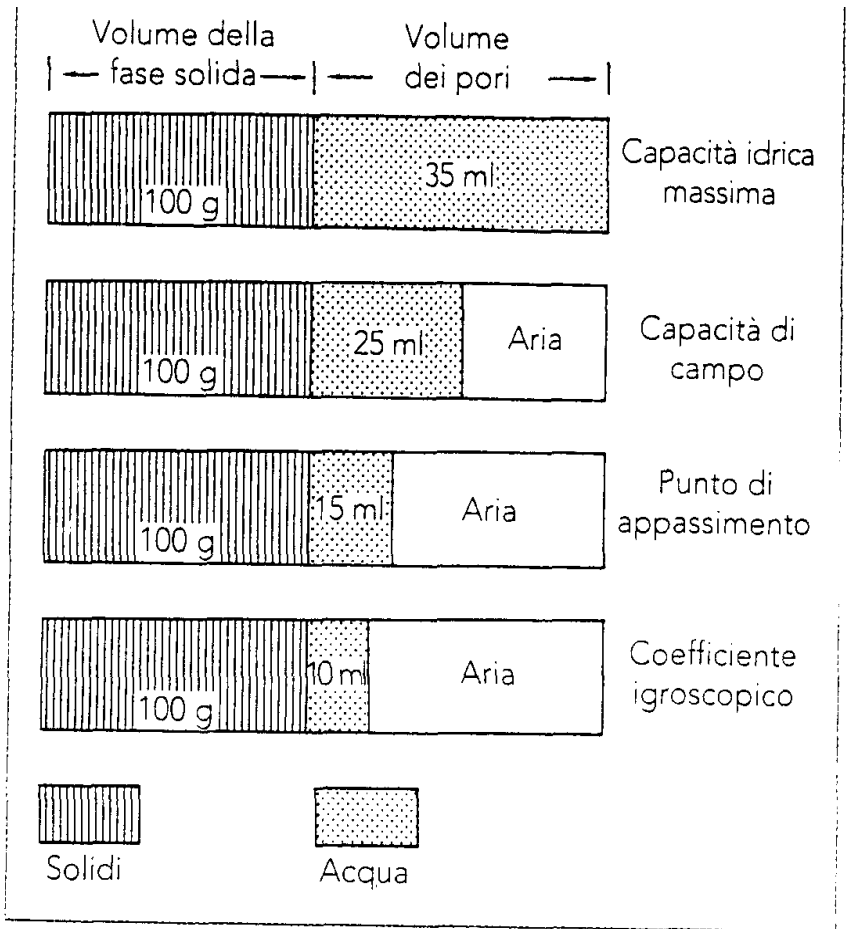
4. **Coefficiente Igroscopico** $C.I.$
residuo di acqua allontanabile solo con
riscaldamento in stufa a $105^{\circ}C$



- a) Suolo completamente saturo
- b) Alla capacità di campo
- c) Al punto di appassimento
- d) Secco in stufa a $105^{\circ}C$



Volumi occupati dalle fasi solida, liquida e gassosa ai punti caratteristici del rapporto acqua - suolo



Rapporto tra **spessore** degli strati e **tensione** con cui questi sono trattenuti sulle superfici dei costituenti solidi

La quantità di acqua compresa fra quella alla capacità di campo e quella al punto di appassimento, costituisce la **RISERVA UTILE (RU)** del suolo,

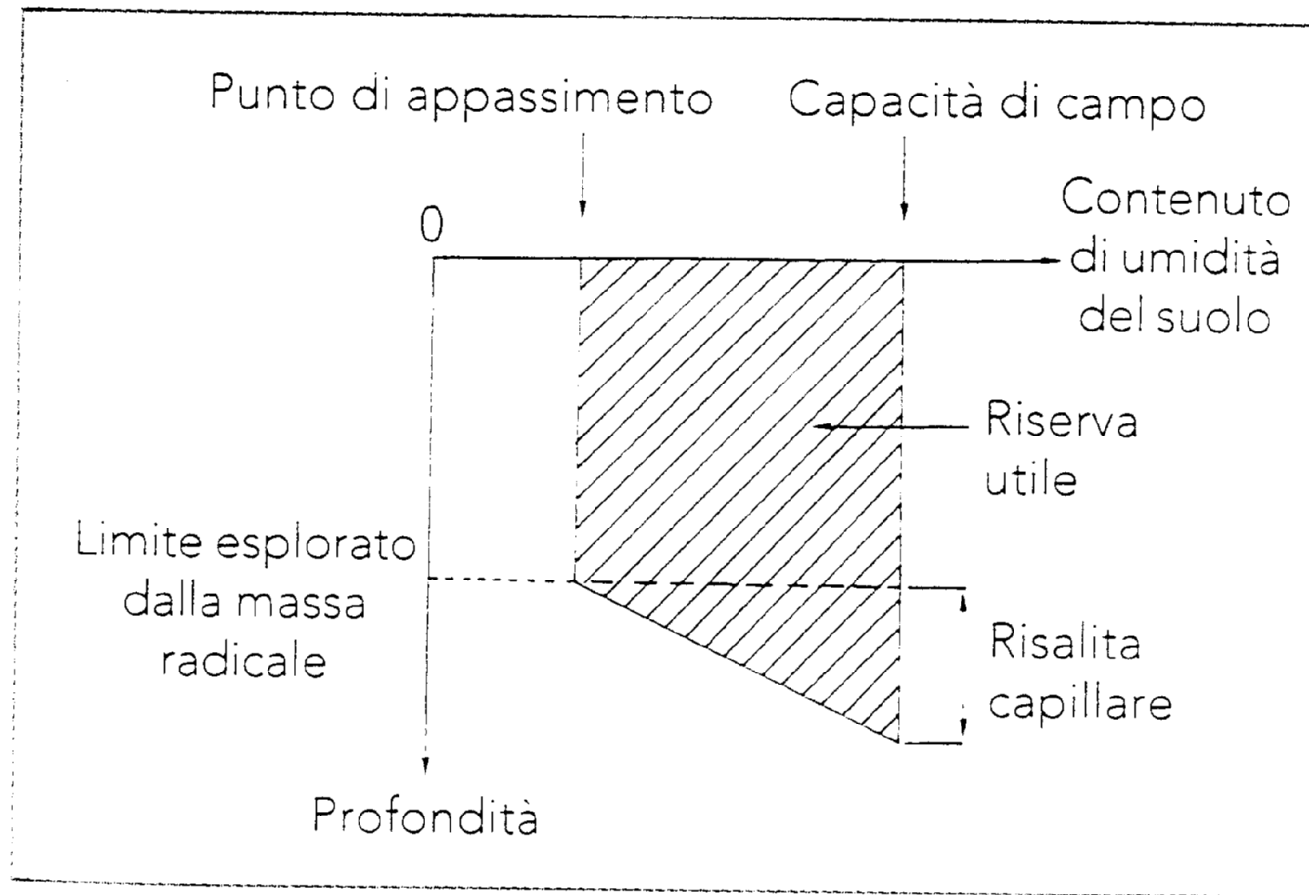
espressa in mm di acqua

$$RU = (U_{cc} - U_{pa}) P$$

è l'acqua disponibile per la pianta. **P** rappresenta la profondità raggiunta dall'apparato radicale delle piante (mm)

La riserva utile :

- Consente alle colture di soddisfare più o meno il loro fabbisogno idrico anche in periodi di difficoltà climatiche
- **varia con la tessitura del suolo**



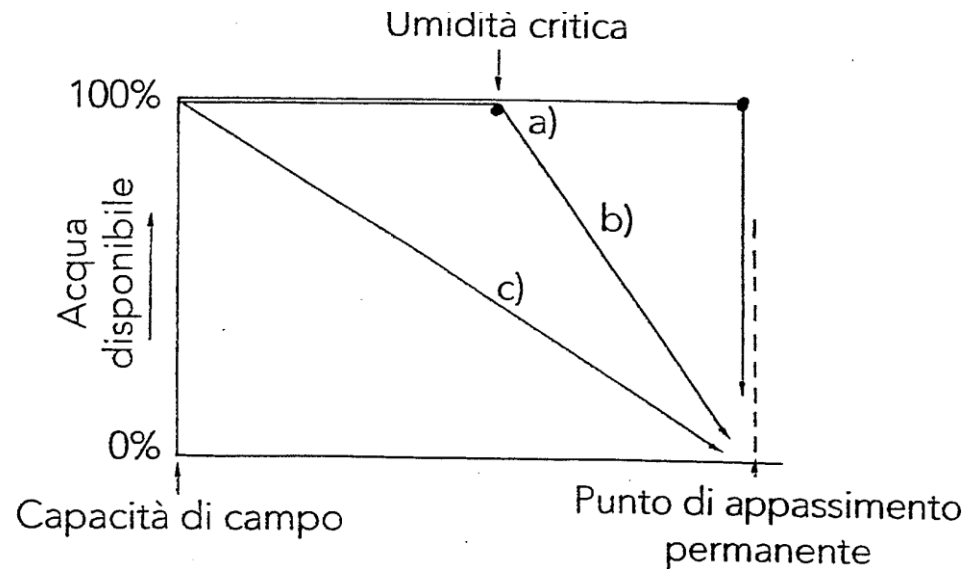
Le piante non riescono a utilizzare con uguale facilità la riserva utile.

Si distinguono 3 casi determinati da :

a) Identica disponibilità per le piante per la quantità di acqua compresa fra capacità di campo e punto di appassimento

b) Identica disponibilità fino all'umidità critica (contenuto di acqua al di sotto del quale si verifica una diminuzione di produzione)

c) Disponibilità gradualmente decrescente con il diminuire della quantità di acqua del suolo



Distinzione fra una **Riserva Facilmente Utilizzabile (RFU)** e una frazione delle RU più difficilmente accessibile (curva b)

$$RFU = \alpha RU$$

α = coefficiente numerico compreso fra 1/3 e 2/3 in funzione della coltura e del valore di evapotraspirazione del suolo considerato

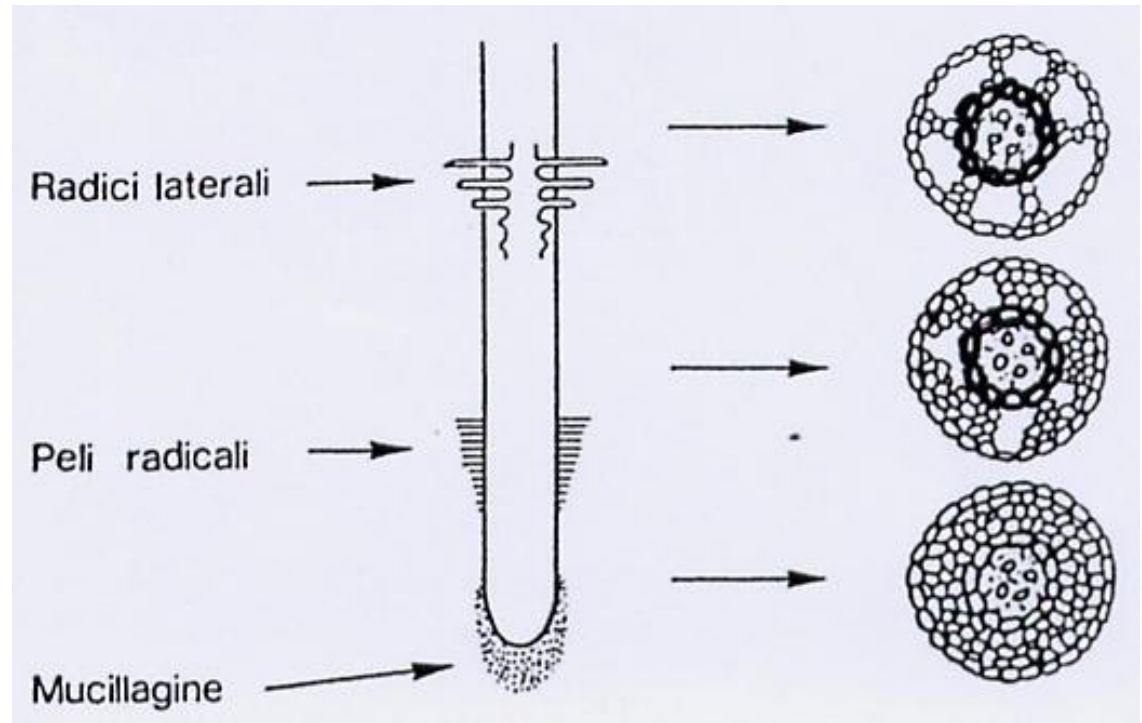
ASSORBIMENTO IONICO NELLE RADICI

Le radici allungandosi variano sia anatomicamente che fisiologicamente lungo gli assi longitudinali:

Le zone apicali sono le più attive metabolicamente

- Elevata respirazione
- Elevata selettività K^+ / Na^+
- Elevata attività enzimatica

La velocità di assorbimento ionico tende a diminuire allontanandosi dall'apice parte basale



- Aumento della deposizione di suberina nel rizoderma
—————> ostacolo al movimento nell'apoplasto
- Formazione di Endoderme II ario e III ario
—————> Inibizione del trasporto radiale nella stele
- Parziale degenerazione cellulare : Formazione di cavità
—————> aerenchima = spazi aeriferi, lacunari

Gradiente nell'assorbimento di H_2O lungo l'asse radicale:

*Declino dell'assorbimento procedendo
dall'apice verso la parte basale*

La diminuzione dell'assorbimento di H_2O influenza

- Rifornimento di ioni alla superficie radicale
 - Trasporto radiale nella corteccia

La **velocità** di assorbimento ionico dipende:

1. Tipo di ione

K^+ è poco assorbito nelle zone apicali

Ca^{2+} e Mg^{2+} sono assorbiti nelle zone apicali

2. Stato nutrizionale

Il gradiente nell'assorbimento di fosfato (P)
può capovolgersi in carenza di P

Table 2.33

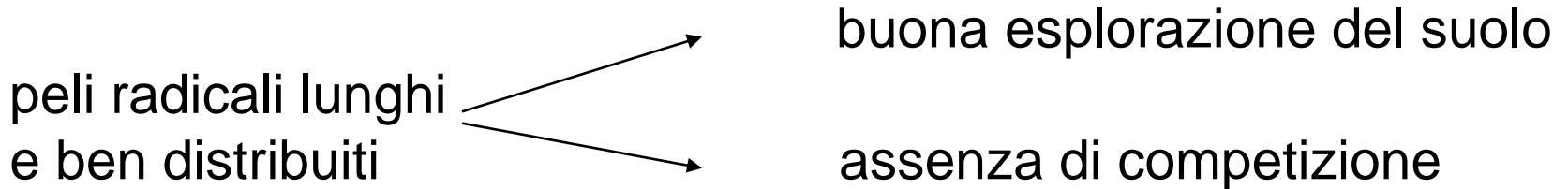
Effect of Phosphorus Nutritional Status on the Rate of Phosphorus Uptake by Various Root Zones of Barley Plants^a

ASSORBIMENTO

	Root zone		
	Distanza dall'apice (cm)		
Pretreatment for 9 days	1	2	3
+ P With phosphorus	2019	1558	970
- P Without phosphorus	3150	4500	4613

^aUptake rate expressed as pmol mm^{-3} of root segment in 24 h. Based on Clarkson *et al.* (1978).

La presenza e quantità di **pelì radicali** può avere effetto sull'assorbimento radicale:

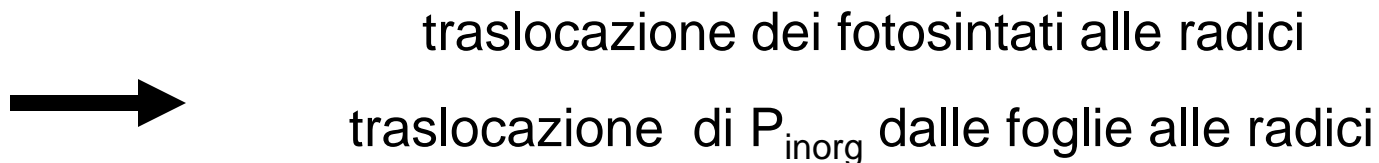


la distribuzione di nutrienti influisce sulla crescita, morfologia e distribuzione delle radici nel profilo del suolo

Le piante P-carenti :

- pelì radicali lunghi e abbondanti
 - radici più sottili e ramificate
-
- aumento area superficiale

La parte aerea declina mentre le radici continuano a crescere :



Lupinus alba

P-carezza

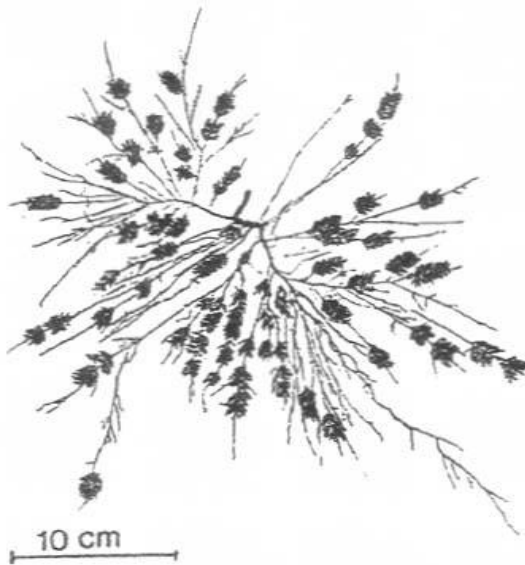
P-nutrizione

Formazione di

radici proteoidi
(clusters di
radici laterali)

- sono indotte anche da N e Fe carenza
- caratterizzate da:

- ✓ Alte entità di respirazione →
- ✓ Capacità di mobilizzare P →



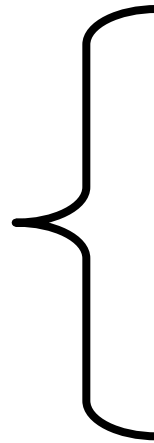
elevata domanda di O_2
estrusione di acidi organici e/o fenoli

Nei suoli poco fertili + dell'80% del peso secco delle radici
è costituito dalle radici proteoidi

*Il volume di suolo nelle vicinanze delle radici proteoidi
è soggetto a un'intensa estrazione chimica*

RIZOSFERA

volume di suolo che subisce l'influenza delle radici



Esterna

Interna

**Rizopiano = interfaccia
suolo-radice**

Nella rizosfera troviamo :

1. *Microrganismi* → **associazione radici- microrganismi**

- possono svilupparsi sia all'esterno che all'interno delle radici
- possono ricoprire fino al 10% della superficie radicale
- Influenza reciproca sullo sviluppo delle specie microbiche

• **Inibizione** della crescita radicale → Fitotossine

• **Stimolazione** della crescita radicale → Micorrize

2. Materiali organici liberati dalle radici:

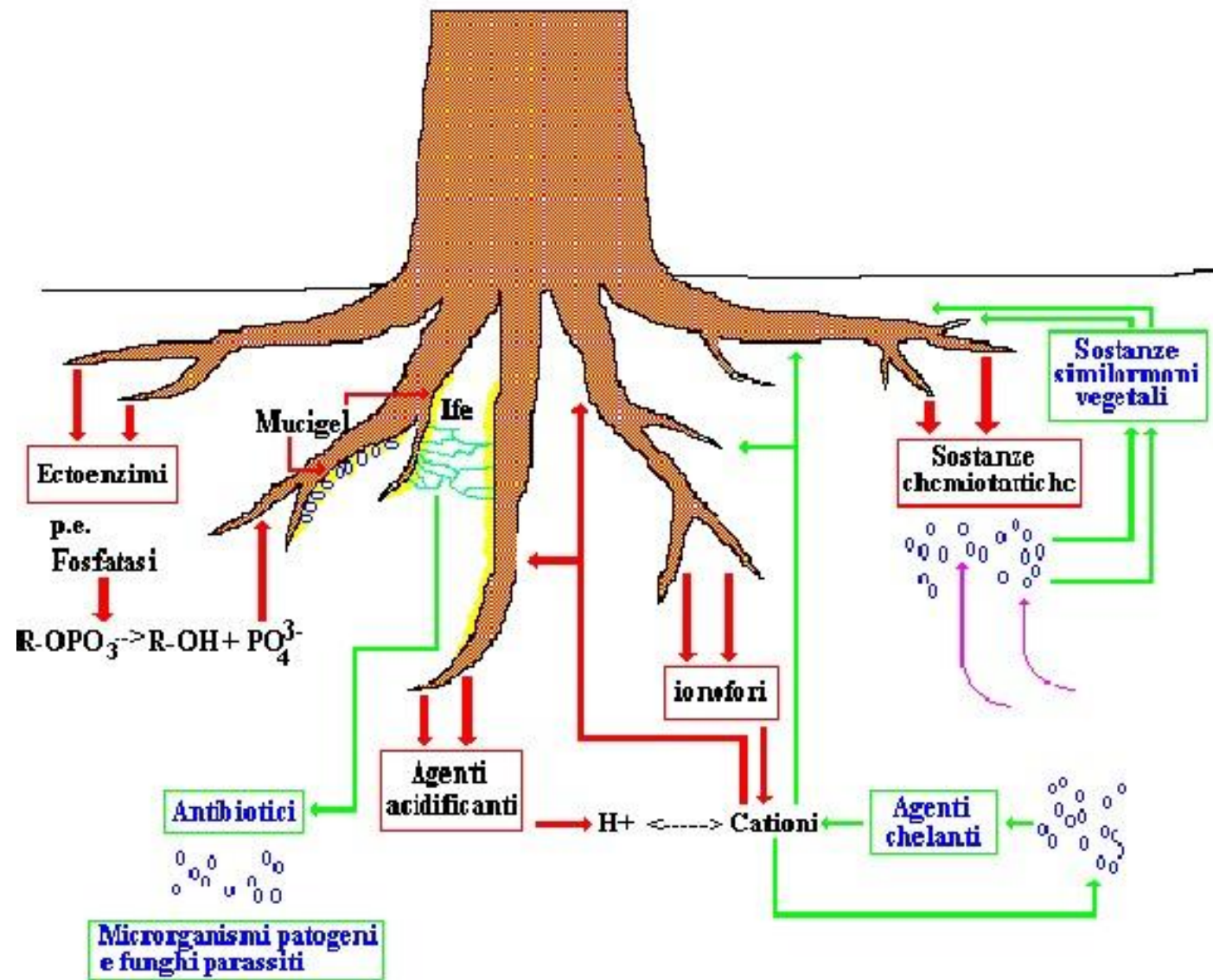
- **Essudati** composti a basso peso molecolare
- **Ectoenzimi** (fosfatasi)
- **Lisati** prodotti di autolisi delle cell epidermiche più vecchie e dall'attività batterica
- **Mucillagini** composti ad elevato p.m. di natura polisaccaridica

La rizosfera è un ambiente altamente reattivo:

- Notevole attività biologica
- Reazioni di complessazione e redox
- Elevata concentrazione di H⁺



**Aumento della
disponibilità di
nutrienti per le
piante**

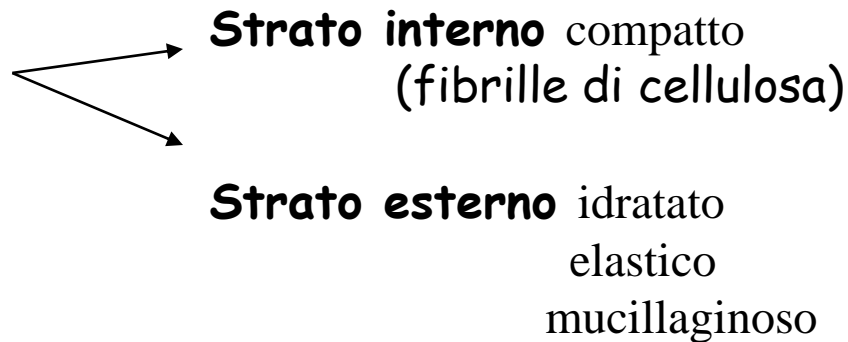


Interfaccia suolo-radice

Le parti più giovani della radice sono le più attive metabolicamente:

- Elevato assorbimento
- Produzione di essudati

Le **pareti cellulari**
Complesso strutturale
multilamellare

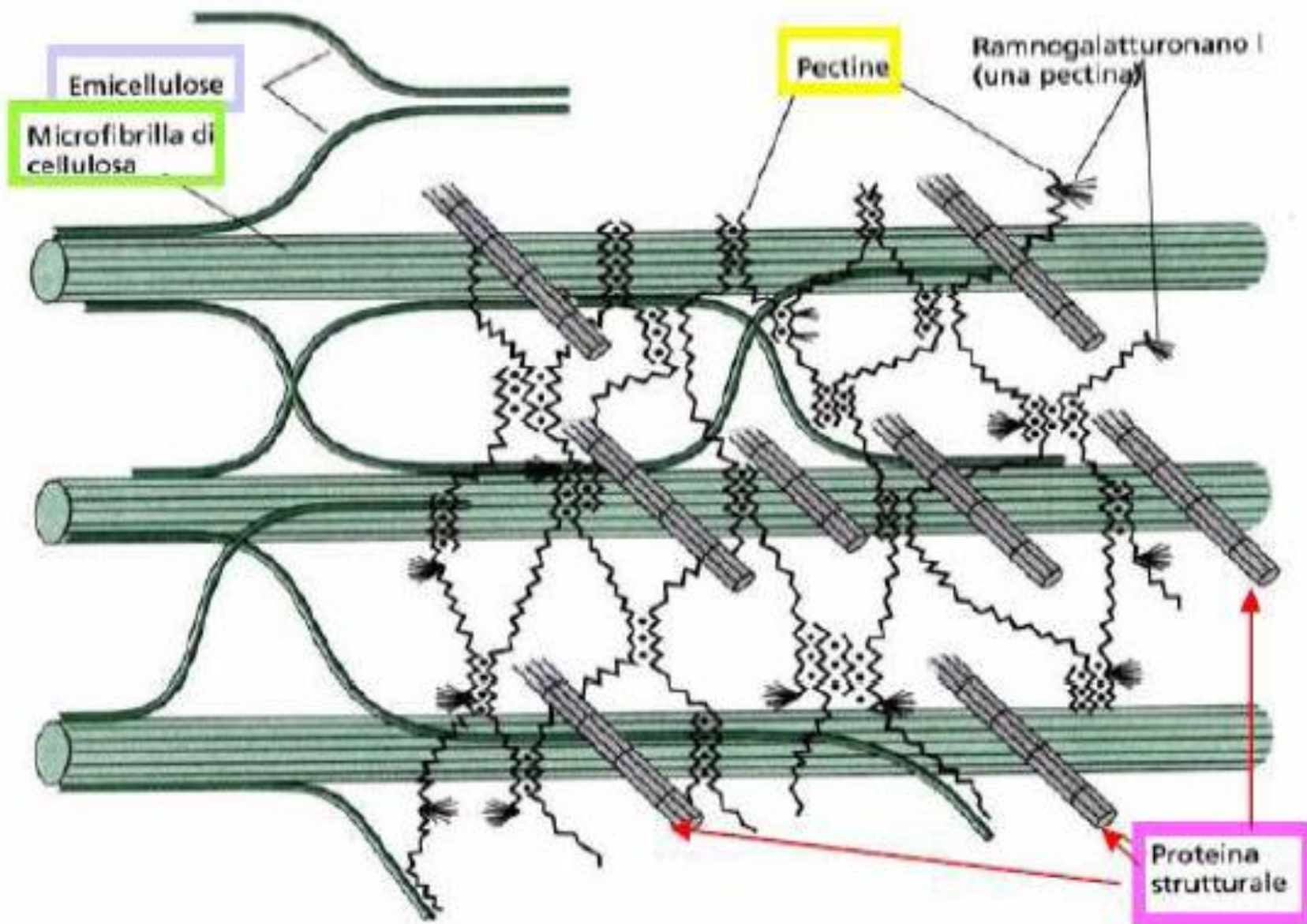


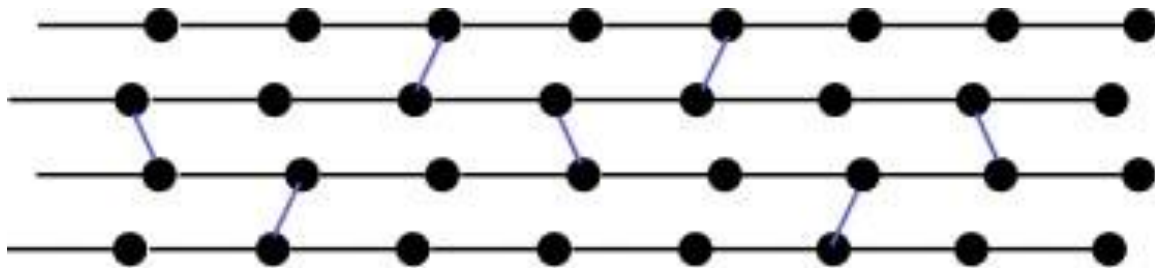
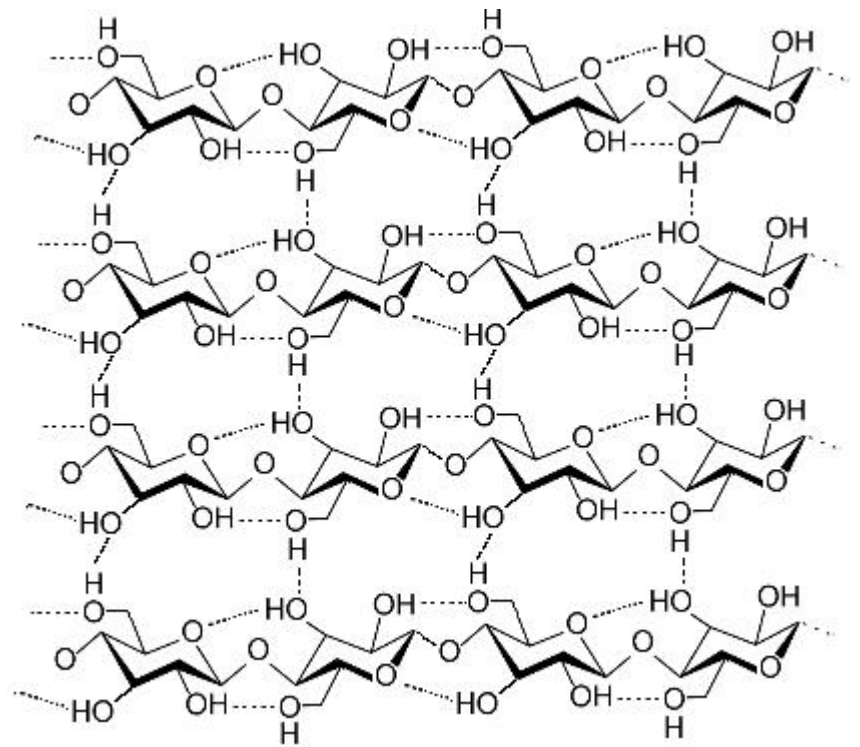
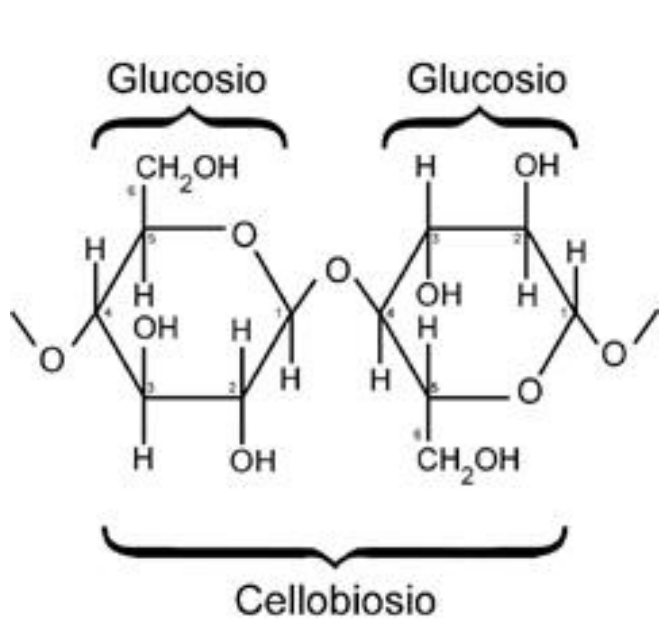
Film mucillaginoso all'interfaccia suolo-parete
cellulare continuamente liberato dallo strato esterno
dell'epidermide

Le mucillagini

favoriscono

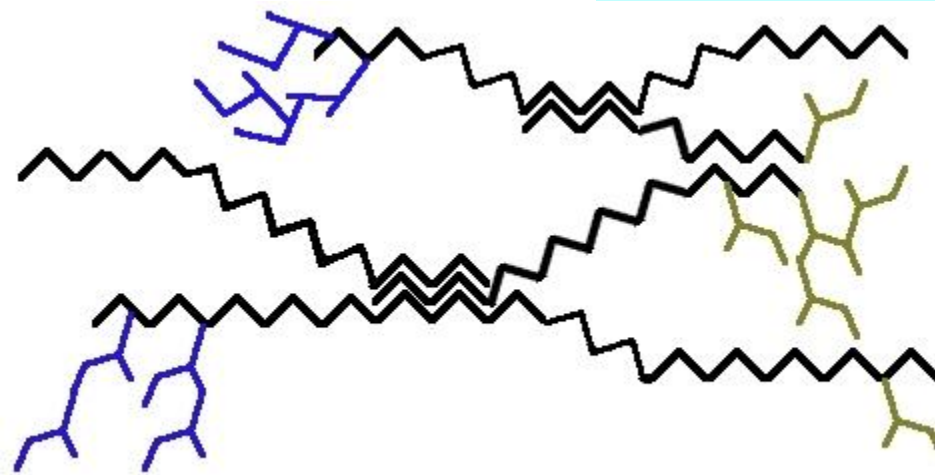
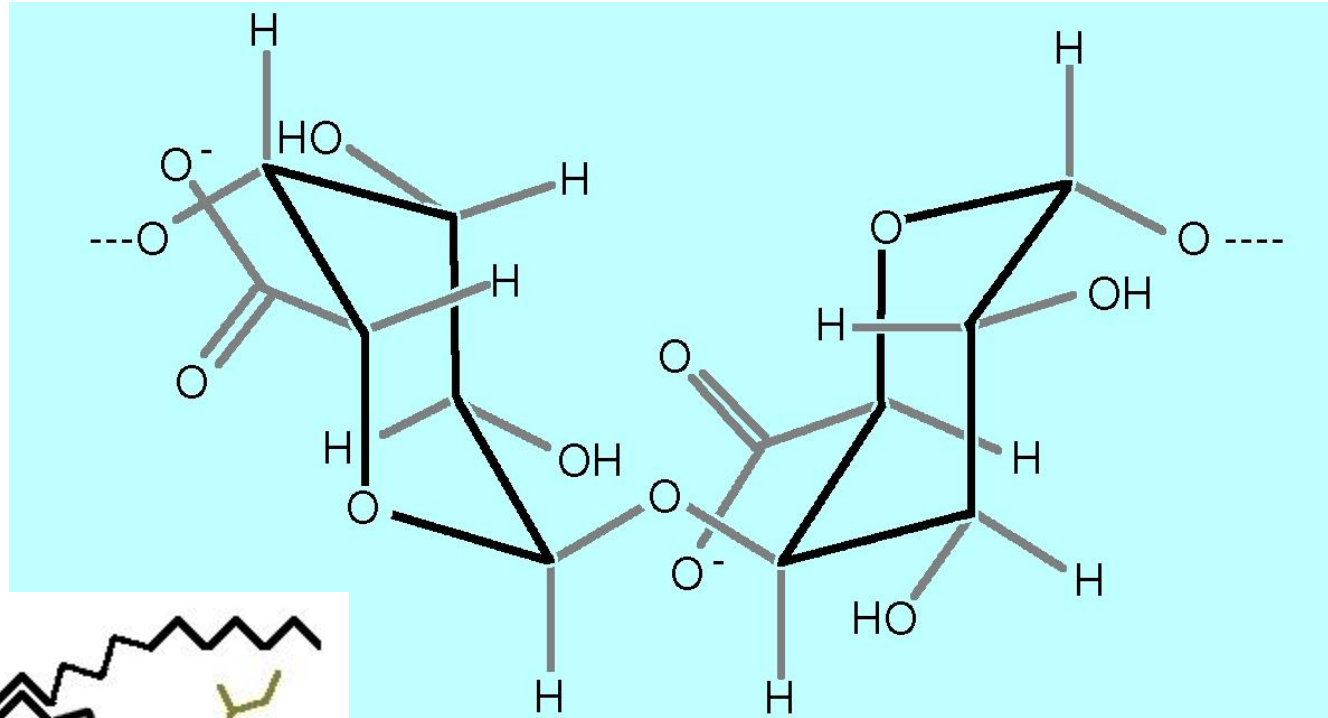
-
- Penetrazione delle radici
 - Processi di scambio
 - Accumulo di nutrienti
 - Colonizzazione microbica





PECTINA

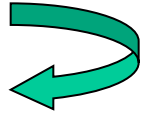
Due molecole di Acido- α -D-Galatturonico



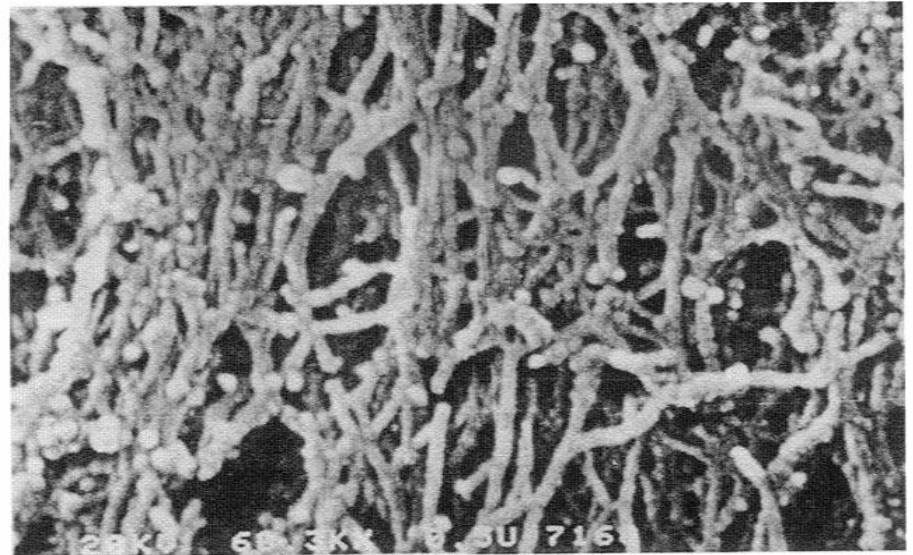
Sono polimeri lineari, costituiti in prevalenza da acido glucuronico e acido galatturonico legati da legami α -(1 \rightarrow 4), con interposte molecole di xilosio, ramnosio e galattosio.

L'interfaccia mucillaginosa ha struttura fibrillare

Le fibrille intrecciandosi



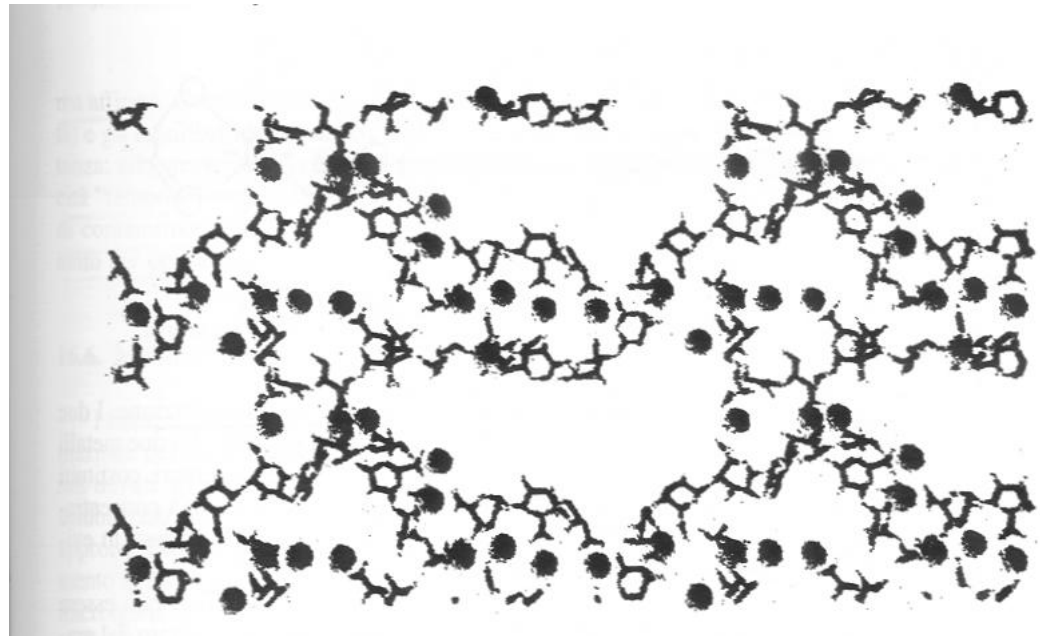
Corpo poroso
con spazi liberi e
comunicanti



- **Reticolazione dei biopolimeri**

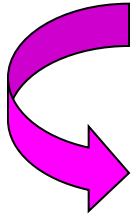


Strato spugnoso

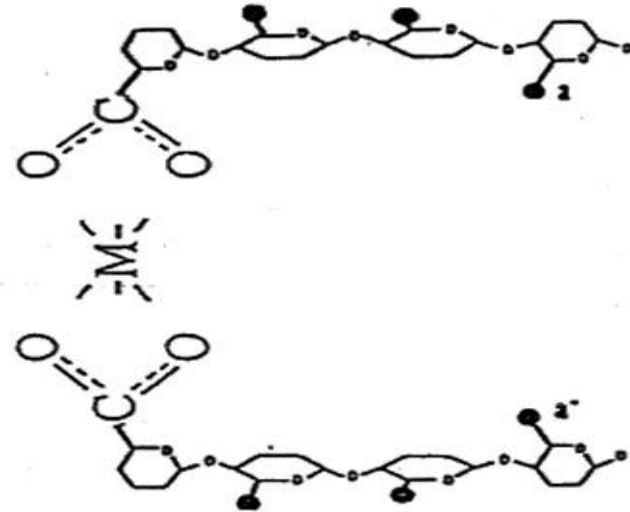
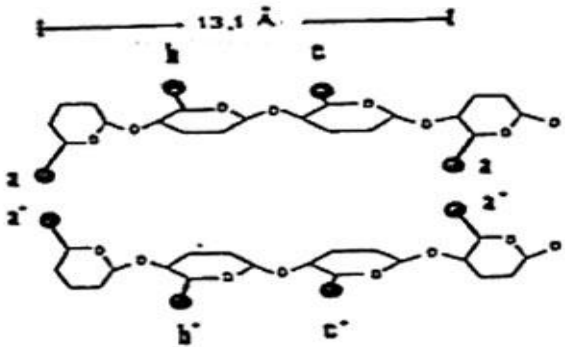


Reticolazione dei biopolimeri fra

gr. COO^- delle pectine e ioni Ca^{2+} in soluzione



Formazione di Ponti ionici
stabilizzati da legami H



L'interazione ione-reticolo dipende :

- caratteristiche dello ione
- $\text{pH} \longrightarrow$ modificazione carica superficiale

Il volume dello Spazio libero dipende dalle interazioni dei metalli con i biopolimeri della componente pectica:

Complesso a sfera aperta: $\text{Ca}^{2+} + \text{H}_2\text{O}$ di idratazione

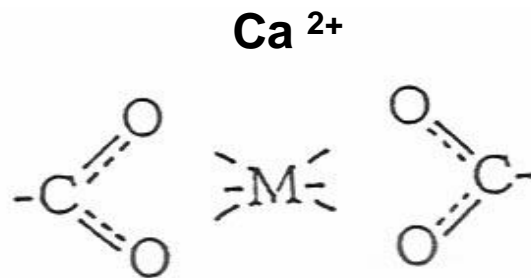
ampio grado di idratazione del reticolo

notevole elasticità e ampio volume dello spazio libero

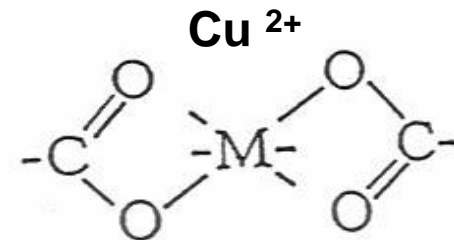
Complesso a sfera interna: è stabile, il ponte metallico tende a far collassare le biomolecole una sull'altra con:

•Distruzione del sistema poroso

•-Riduzione del grado di idratazione \longrightarrow volume ridotto dello spazio libero



M = Ca^{2+}
Complesso a sfera esterna



M = Cu^{2+}
Complesso a sfera interna

E' importante l'affinità degli ioni per i biopolimeri:

Divisione in 3 gruppi:

1. Specie chimiche con **scarsa affinità** { Molecole neutre di opportune dimensioni
 2. Specie ad alta affinità **Complessi a sfera aperta** { Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+}
 3. Specie legate come **Complessi a sfera interna** { Cu^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+}
- ↓
- Fissazione nell'**apoplasto** → movimento molto lento

*Il sistema poroso, degli spazi liberi oltre all' Interfaccia suolo-radice ,
si ritrova anche all'interno della radice :*

Pareti cellulari + Spazi intercellulari



- Superfici radicali delle cellule del rizoderma
- Pareti e spazi intercellulari della corteccia

Sistema apoplastico di trasporto



*Il volume
dello spazio
libero ~ 10%
del volume
totale
delle giovani
radici*

Il volume dell'apoplasto: Intreccio di canali con numerosi siti di reticolazione contenenti ioni che ne regolano l'ampiezza e la stabilità

SPAZIO LIBERO APPARENTE :

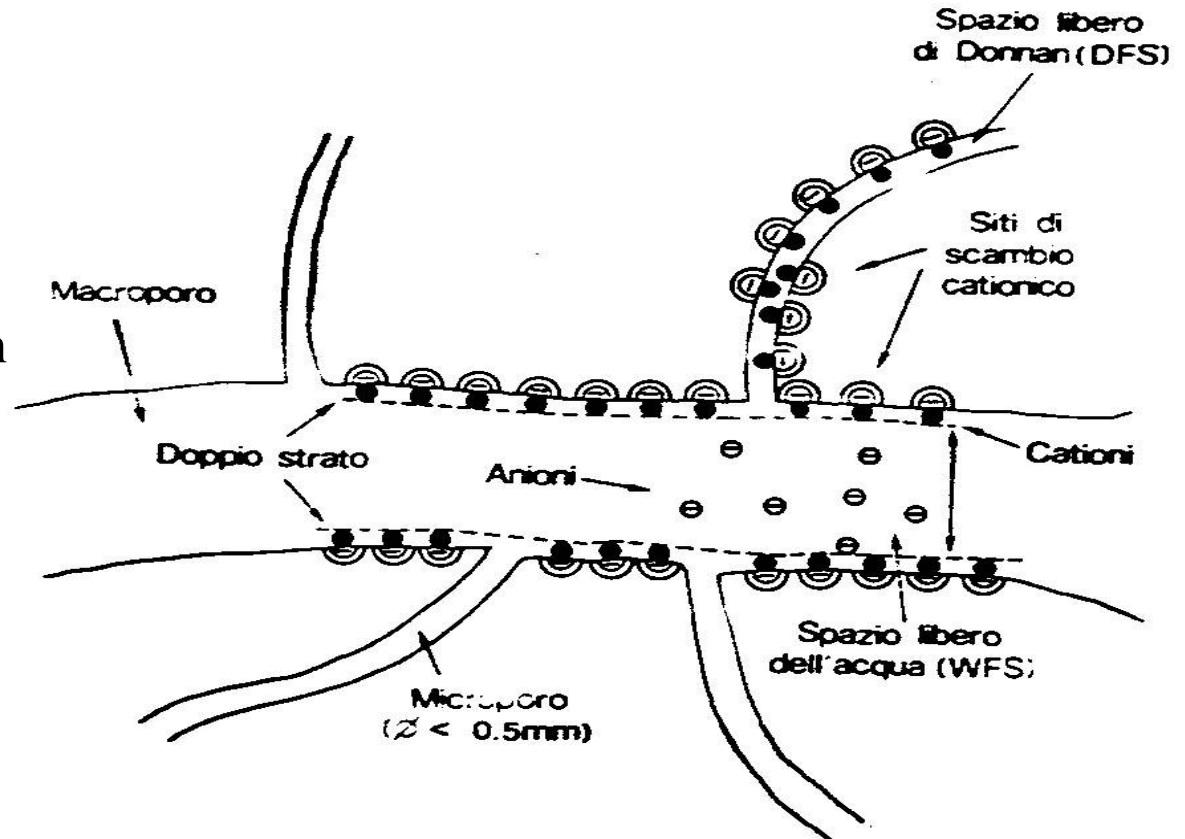
le pareti cellulari con i gr $R-COO^-$ interagiscono con i soluti facilitando o limitando il movimento

1. Spazio libero dell'acqua

liberamente accessibile per molecole cariche e non

2. Spazio libero di Donnan

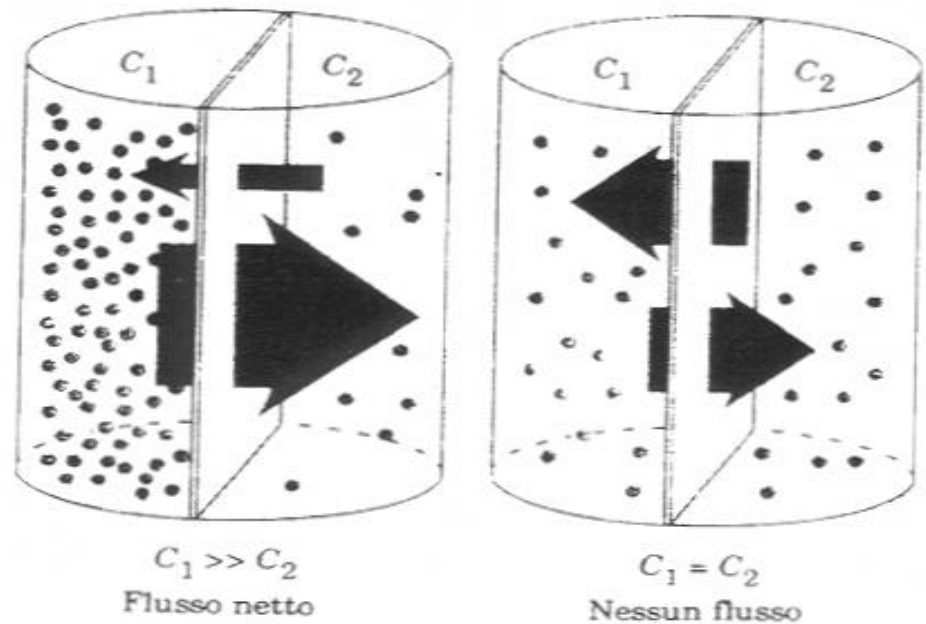
avviene scambio fra cationi (+) e repulsione degli anioni (-)



Attraverso una semplice membrana semipermeabile il flusso avviene come **processo spontaneo** che tende a stabilire l'**equilibrio** nei 2 comparti.



DIFFUSIONE



Nel caso di **molecole neutre** il flusso avviene secondo gradiente chimico o di concentrazione da C_1 a C_2 dove $C_1 > C_2$.

Nel caso di **ioni**, oltre la concentrazione si considera la carica elettrica .

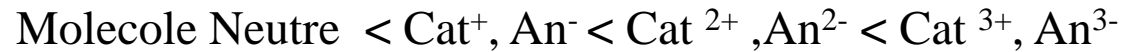
Il flusso avviene secondo gradiente elettrochimico

Caratteristiche chimico-fisiche delle specie ioniche

che influenzano l'assorbimento:

1. VALENZA dello ione

Diminuzione dell'assorbimento:



2. DIMENSIONE dello ione :

Correlazione negativa fra *raggio ionico* e *velocità di assorbimento*

- Relazione tra valore del raggio ionico e velocità di assorbimento di alcuni cationi monovalenti.

Catione	Raggio ionico (*) (nm),	Velocità di assorbimento $\mu\text{mol/g}$ di sostanza fresca \cdot 3 ore)
Litio	0.380	2
Sodio	0.360	15
→ Potassio	0.330	26
Cesio	0.310	12

* Il raggio ionico idratato

Meccanismi di interazione ionica

1. COMPETIZIONE: inibizione dell'assorbimento di uno ione in seguito alla presenza di un altro ione

fra **CATIONI:**

- Rb^+ e K^+ **competizione specifica** per il sistema di trasporto :
Il raggio del Rb^+ idratato e del K^+ sono simili
- NH_4^+ e K^+
- Mg^{2+} , K^+ , Ca^{2+} **competizione aspecifica** per le cariche negative all'interno

fra **ANIONI**

- $SO_4^{=}$ e $MoO_4^{=}$
- $SO_4^{=}$ e $SeO_4^{=}$ **stesso sistema di trasporto**
- $PO_4^{=}$ e $AsO_4^{=}$
- Cl^- e NO_3^-

La selettività dei siti di legame della membrana è funzione solo di caratteristiche chimico-fisiche degli ioni

- Competizione $PO_4^{=}$ e $AsO_4^{=}$

Piante As tolleranti hanno sviluppato un sistema di uptake del P ad alta affinità e indotto dalla carenza di P:

→ **Soppressione dell'uptake di As per competizione con P**

- Competizione fra Cl^- e NO_3^-

Nei terreni salini un aumento di NO_3^-

→ Miglioramento dello stato nutrizionale della pianta
Previene la tossicità da Cl^- in piante sensibili

- Competizione fra NH_4^+ e NO_3^-

2. SINERGISMO :

stimolazione dell'assorbimento di uno ione in seguito alla presenza di un altro ione

Il *Calcio* è un esempio di sinergismo

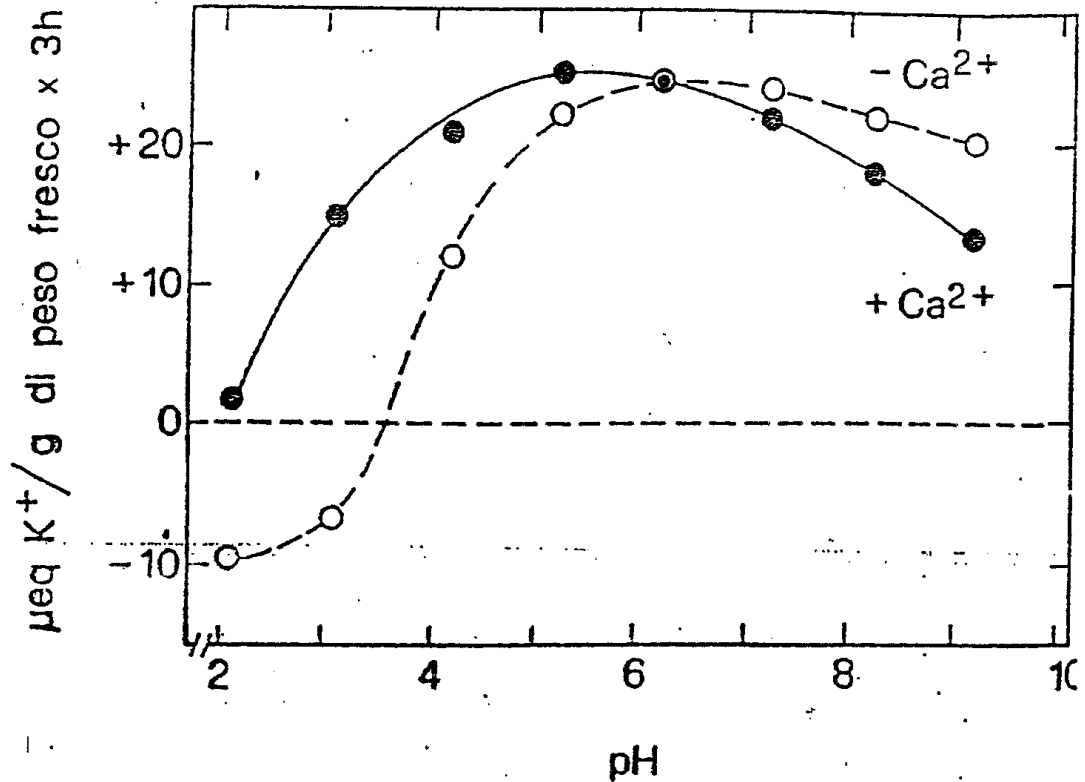
3. RELAZIONI CATIONI-ANIONI

Il Ca^{2+} è un esempio di sinergismo: stimola l'assorbimento di cationi e anioni

• a basso pH

Favorisce l'uptake di K^+

Contrasta l'effetto negativo degli H^+ sull'integrità di membrana e sul funzionamento della pompa protonica



• a pH elevati

competizione fra K^+ e Ca^{++}

• Il valore di pH che segna la transizione da effetto sinergico a effetto competitivo sull'assorbimento del K^+ non è un valore fisso ma dipende dalla specie vegetale

Nel rapporto K^+ / Na^+ \longrightarrow

il Ca^{++} favorisce il K^+

È importante nei suoli salini

Viene favorito l'antiporto K^+ / Na^+ \longrightarrow

efflusso di Na^+

Tab. 15.3 - Effetto di Ca^{2+} sulla selettività radicale K^+/Na^+ in piante di mais e di barbabietola da zucchero (modificata da Marschner, 1986).

Soluzione esterna (10 meq/l di NaCl e KCl)	Velocità di assorbimento ($\mu\text{eq/g}$ di sostanza fresca \cdot 4 ore)					
	Mais			Barbabietola da zucchero		
	Na^+	K^+	$Na^+ + K^+$	Na^+	K^+	$Na^+ + K^+$
- Calcio	9.0	11.0	20.0	18.8	8.3	27.1
+ Calcio (1 meq/l di $CaCl_2$)	5.9	15.0	20.9	15.4	10.7	26.1

COMPETIZIONE IONICA

Effetto di K^+ e Ca^{2+} sull'assorbimento di Mg^{2+} marcato (^{28}Mg) in piantine di orzo (*) (modificata da Marschner, 1986).

	Assorbimento di Mg^{2+} ($\mu eq Mg^{2+} / 10g$ di sostanza fresca \cdot 8 ore)		
	$MgCl_2$	$MgCl_2 + CaSO_4$	$MgCl_2 + CaSO_4 + KCl$
Radici	165	115	15
Germogli	88	25	6.5

Il Mg^{2+} ha un legame debole sui siti di scambio della membrana
a causa di un elevato mantello di idratazione



La velocità di assorbimento dipende:

- ❖ Dalla concentrazione delle specie cationiche
- ❖ Dalla concentrazione **individuale** di ogni catione
- ❖ Dall'efficienza del meccanismo di uptake

Competizione efficace di K^+ e Ca^{2+} con il Mg^{2+}

The effect of an increasing Mg application on the content of various species in sunflower plants (SCHARRER and JUNG [1955])

	K	Na	Ca	Mg	Sum
	me/100 g DM				
Mg ₁	49	4	42	49	144
Mg ₂	57	3	31	61	152
Mg ₃	57	2	23	68	150

Aumentando la concentrazione di Mg^{2+} :

Aumento del Mg^{2+} interno

Diminuzione di Ca^{2+} e Na^+

Il K^+ resta invariato

La somma totale dei cationi resta costante

Competizione NH_4^+ - NO_3^- :

L'ammonio reprime velocemente l'assorbimento di nitrato

Il nitrato non ha effetto sull'assorbimento di ammonio

L' NH_4^+ è assorbito di preferenza ritardando e inibendo

l'uptake del NO_3^-



Il rapido influsso di NH_4^+ nel citoplasma:

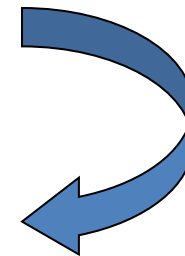
Soddisfa l'esigenza di N della pianta



Depolarizzazione della membrana

Soppressione uptake di NO_3^-

tramite **simporto $\text{NO}_3^- / \text{H}^+$**



RELAZIONI CATIONI-ANIONI

Effect of the Accompanying Ion on the Rate of K^+ and Cl^- Uptake by Maize Plants"

Concentration ($meq\ l^{-1}$)	Uptake rate ($\mu eq\ g^{-1}\ fresh\ wt\ h^{-1}$)			
	K^+ from		Cl^- from	
	KCl	<u>K_2SO_4</u>	KCl	<u>$CaCl_2$</u>
0.2	1.6	1.6	0.8	0.7
2.0	2.7	1.9	2.0	1.0
20.0	5.7	2.2	4.3	2.1

"Recalculated from Lüttge and Laties (1966).

Le Piante tramite l'assorbimento radicale rimuovono cationi e anioni in modo disuguale *necessità di* *- Compensazione di cariche elettriche*



- Regolazione del pH cellulare

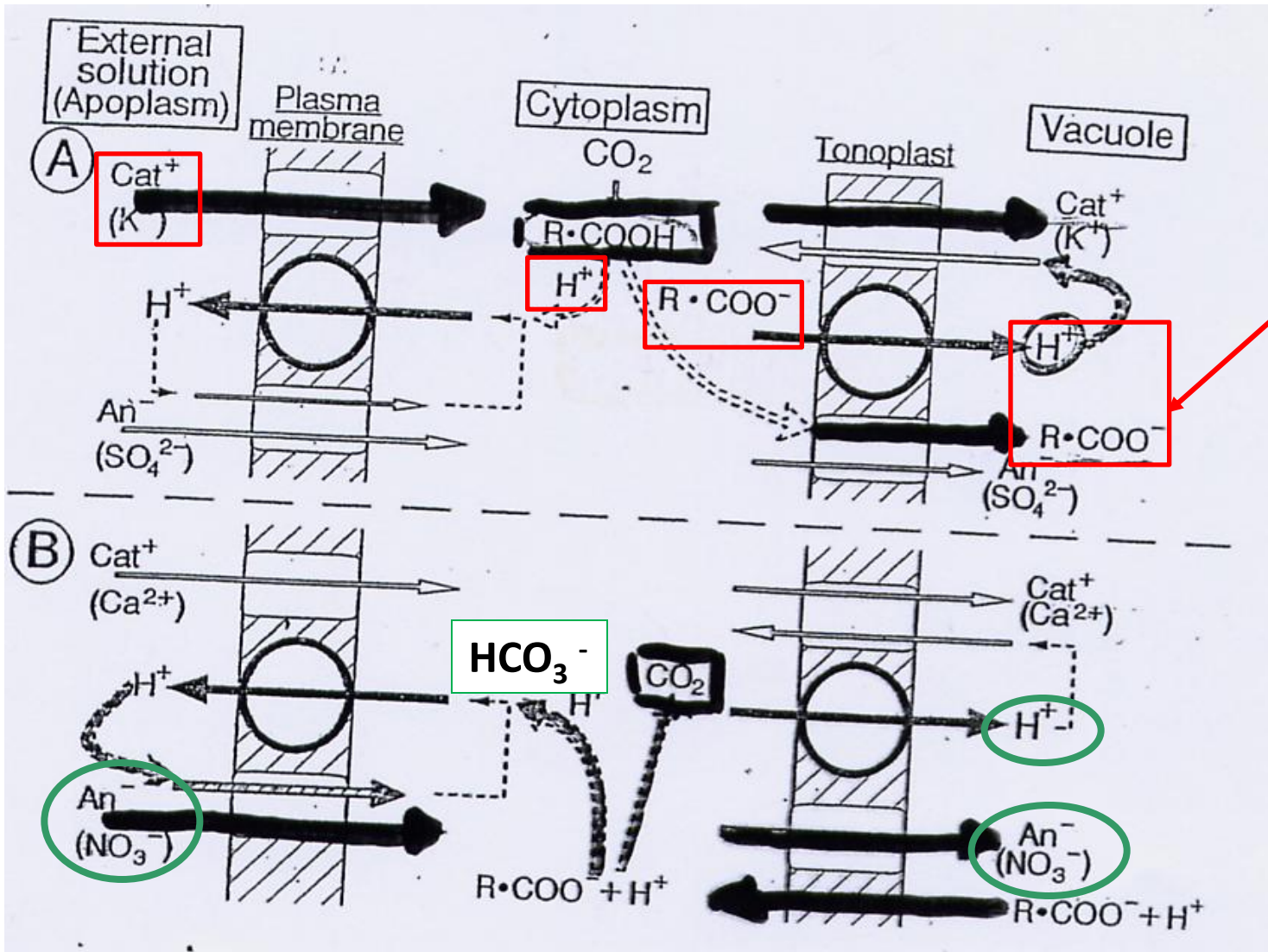
Bilanciamento ionico e regolazione del pH cellulare si realizzano con

1. **Accumulo o degradazione all'interno di anioni di acidi organici**
2. **Invio all'esterno di H⁺ o OH⁻ (HCO₃⁻)**

Relationship between Cation–Anion Uptake and Organic Acid Content in Isolated Barley Roots^a

External solution (meq l ⁻¹)	Uptake (μeq g ⁻¹ fresh wt)		Change in organic acid (μeq g ⁻¹ fresh wt)	¹⁴ CO ₂ Fixation (relative)
	Cations	Anions		
2 <u>K</u> ₂ SO ₄	17 ↑	1	+15.1 ↑	145 ↑
1 <u>K</u> Cl	28	29	-0.2	100
1 <u>Ca</u> Cl ₂	1	15 ↑	-9.7	60 ↓

^aBased on Hiatt (1967a, b) and Hiatt and Hendricks (1967).



L'anione **malato** svolge un ruolo importante negli squilibri ionici:

- si accumula nel *vacuolo* dove entra come contro-ione nel trasporto di +

Viene decarbossilato nel trasporto di Anioni (-)

Assorbimento di Cationi > Anioni



- Aumento del pH citoplasmatico (fuoriuscita di H⁺)
- Aumento delle cariche ⊕

Sintesi e traslocazione di Acidi Organici (RCOO⁻)



Bilanciamento di cariche ⊕

Accumulo nel vacuolo delle cariche ⊕ in eccesso:

Cotrasporto RCOO⁻/ CAT⁺



Liberazione di H⁺

regolazione pH citoplasmatico

Assorbimento di Anioni > Cationi

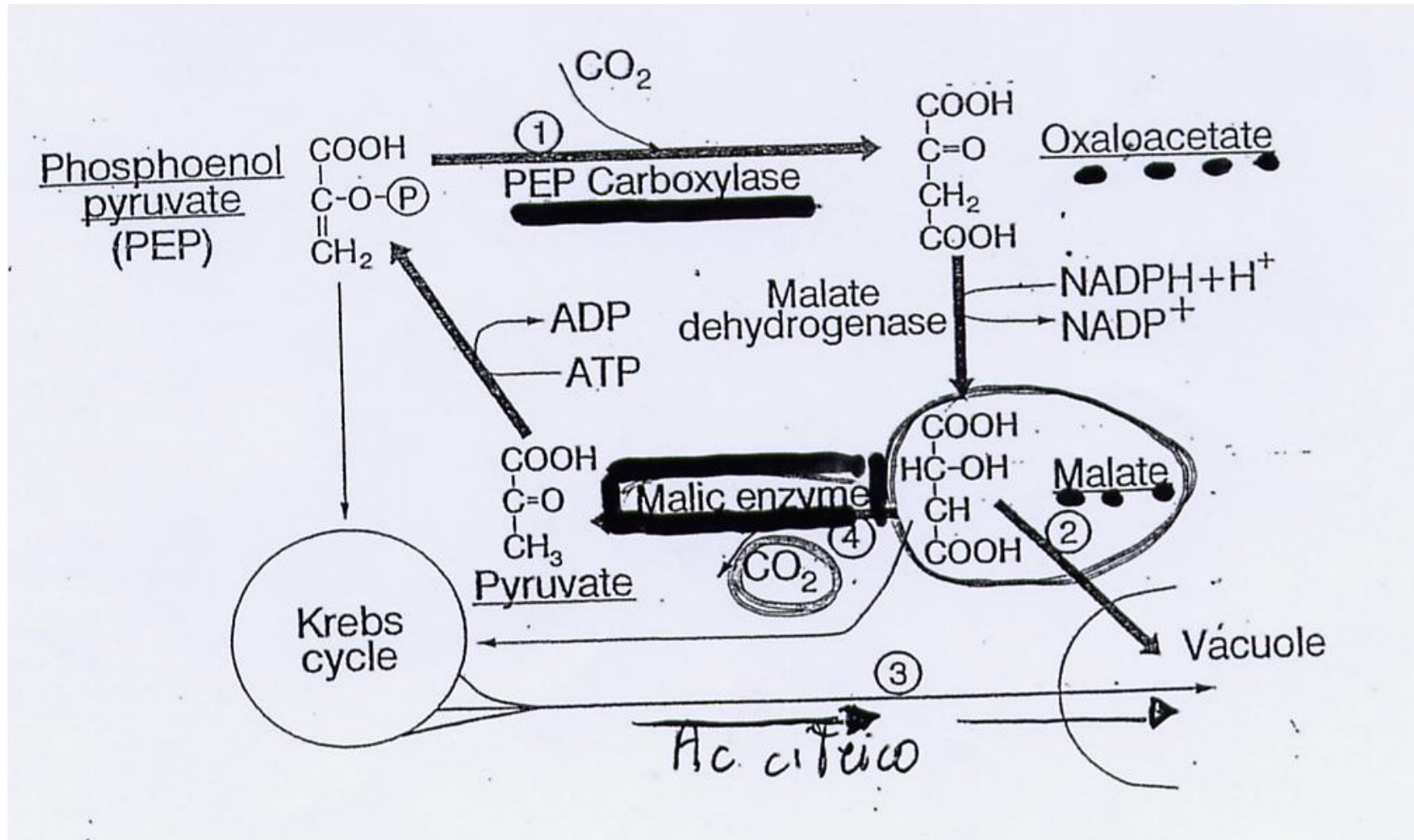


- Diminuzione pH citoplasmatico
- Aumento cariche ⊖ all'interno

Decarbossilazione degli acidi organici



La sintesi e degradazione del malato avviene nel *citoplasma* ed è regolata da variazioni di pH

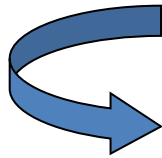


Assorbimento di



Elevato pH

Attivazione PEPC



Aumento della fissazione di CO_2

Sintesi di Ossalacetato e malato

Assorbimento

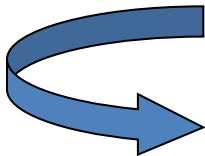


Diminuzione del pH

Inattivazione PEPC

Attivazione dell'enzima Malico

Decarbossilazione del malato



Liberazione di CO_2 e HCO_3^- all'esterno

CATIONI DIVALENTI:

Zn⁺⁺, Mn⁺⁺ Cu⁺⁺, in particolare Fe⁺⁺

sono relativamente insolubili a pH > 5, cioè in quasi tutti i suoli agrari.

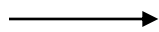
Le carenze di Fe sono molto diffuse:

il Fe³⁺ è molto più abbondante ma meno solubile e meno assorbito dalle radici delle piante.

Nei terreni aerati $\text{Fe}^{2+} \longrightarrow$ **ossidazione** \longrightarrow Fe^{3+}

- $\text{Fe}^{3+} + 3 \text{OH}^- \longrightarrow \text{Fe}(\text{OH})_3$ formazione di ossidi idrati insolubili
- Forma ferrica ossidata Fe_2O_3 (ruggine dà colorazione bruna)

agenti leganti o chelanti cedono un e⁻ al catione



formazione di un prodotto solubile

Nei suoli calcarei, ricchi di Ca⁺⁺ e con pH \geq 7,

più del 90% dei cationi metallici sono chelati con

leganti di origine microbica.



2 principali tipi di leganti formano chelati con il Fe:

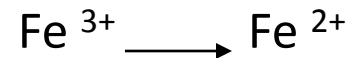
1. chelanti sintetizzati dai microrganismi del suolo
2. chelanti sintetizzati dalle radici e secreti nella rizosfera.

Nelle piante vengono
attuato **due differenti**
strategie per
l'acquisizione del Fe:

strategia I:

secrezione di potenti leganti organici (ac. caffeico) specifici per il Fe^{3+}

Sulla superficie della radice :



Fe^{2+} si stacca dal legante e viene subito assorbito

strategia II: produzione e secrezione di siderofori:

leganti e *trasportatori del Fe^{3+}* attraverso la membrana plasmatica.

STRATEGIA I *attuata da dicotiledoni e monocotiledoni non graminacee*

3 diverse risposte:

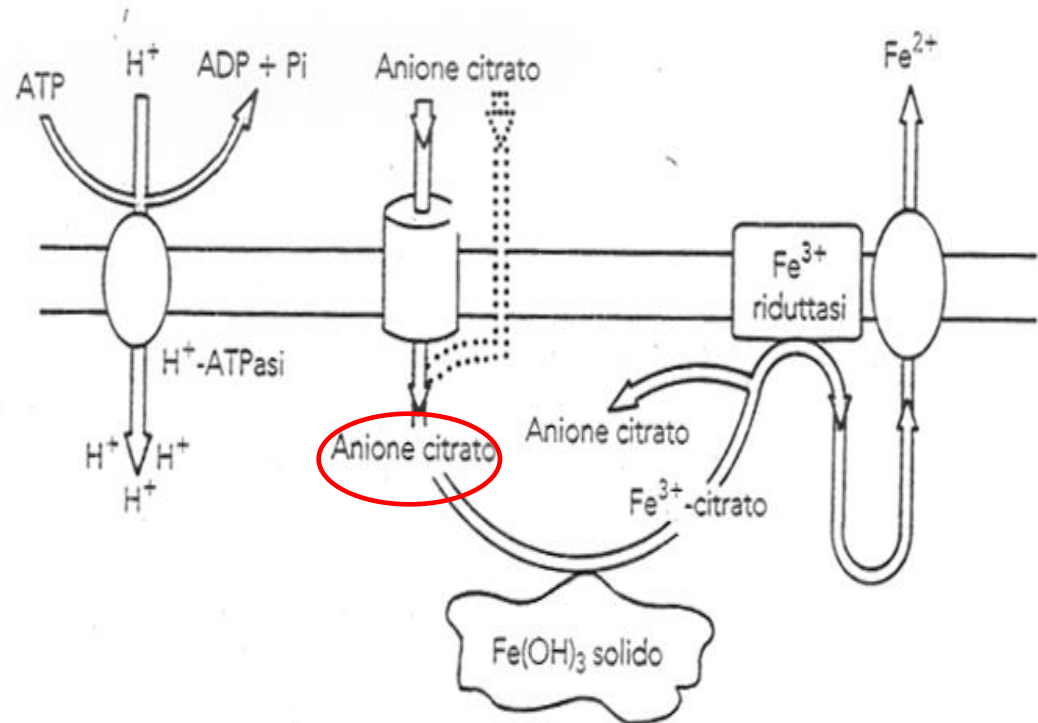
1) *Aumento della capacità reduttasica dell'E. Riduttasi*, legato alla membrana della cellula radicale.

2 distinte Reduttasi (Rd): 1 costitutiva a bassa capacità e un'altra Rd, indotta dalla Fe-carenza e con elevata capacità di riduzione $\text{Fe}^{3+} \longrightarrow \text{Fe}^{2+}$

2) *Aumento dell'efflusso netto di H^+* . \longrightarrow In Fe-carenza, la pompa redox transmembrana aumenta l'escrezione di protoni H^+ \longrightarrow diminuzione del pH \longrightarrow stimolazione dell'attività della Rd

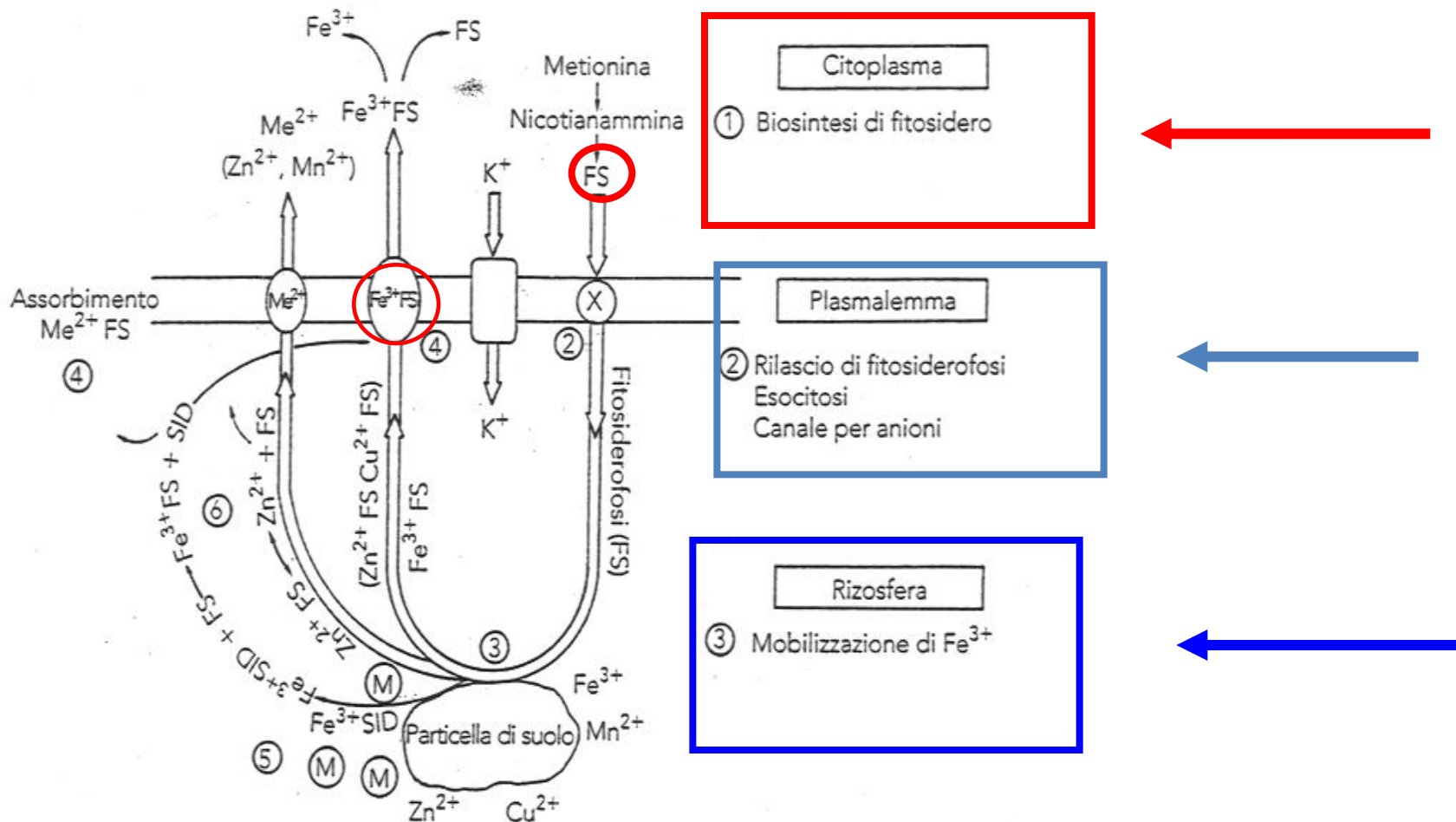
3) *Rilascio di composti chelanti* (anione citrato)

- Formazione del complesso Fe^{3+} -citrato e successiva *riduzione del complesso Fe^{3+} -citrato* sulla superficie del plasmalemma ad opera dell'enzima Rd
- Assorbimento del Fe^{2+} ridotto attraverso uno specifico canale
- Restituzione alla soluzione del suolo dell'anione citrato



STRATEGIA II

attuata solo dalle graminacee e in particolare dai cereali



- La **Fe-carencia** induce il **rilascio di fitosiderofori (FS)** leganti specifici per il Fe, tramite esocitosi o mediante canali anionici
- Contemporaneo bilanciamento delle cariche per **liberazione di ioni K⁺**
- Mobilizzazione nella rizosfera di Fe³⁺ (Zn²⁺, Mn²⁺, Cu²⁺): Formazione **complesso Fe³⁺Sideroforo**

- Un sistema costitutivo di trasporto, altamente specifico, presente sulla membrana plasmatica, trasporta all'interno il complesso Fe^{3+} -FS
- Assorbimento di micronutrienti mobilizzati dai FS dopo liberazione dai chelati (6)
- Scambio di leganti nella rizosfera fra FS e siderofori (SID) microbici (M)



i cationi bivalenti sono mantenuti in soluzione nel succo citoplasmatico mediante formazione di **chelati con leganti cellulari**:

anioni di Ac organici (ac. Citrico, malico)

- *Il FS viene poi degradato o riemesso all'esterno per catturare altro Fe^{3+}*

I siderofori: *ac. mugineico, ac. avenico*

legano il Fe^{3+} mediante gli atomi di O e di N

