

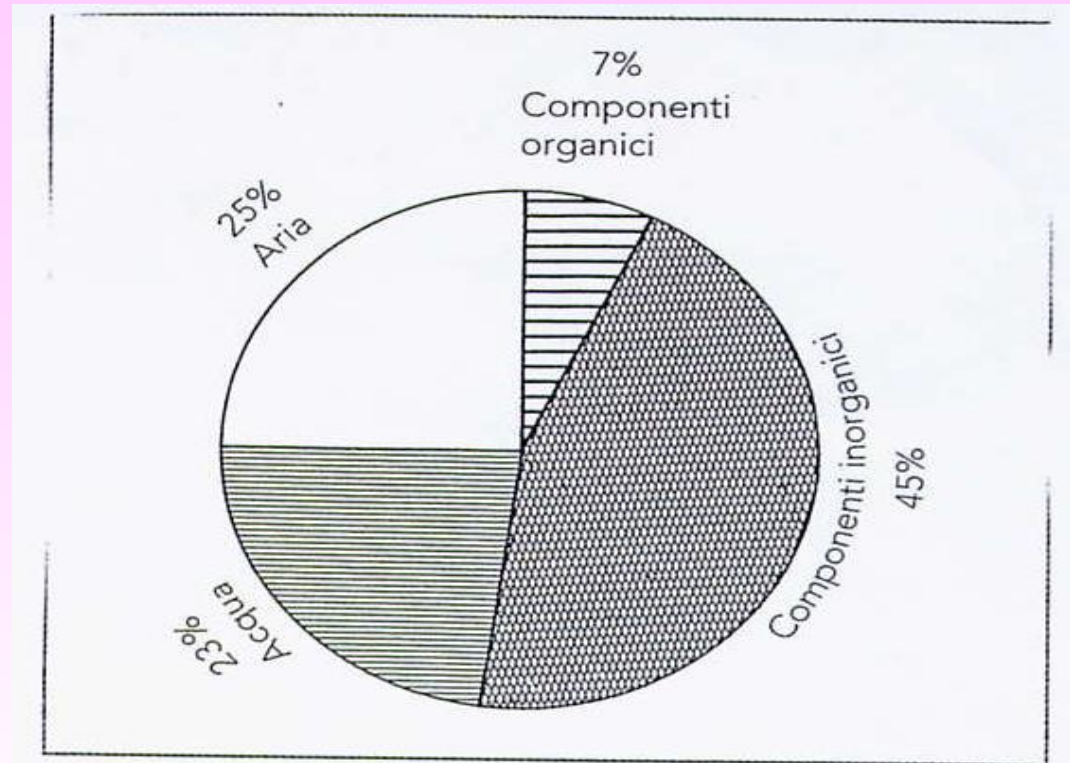
SUOLO

→ **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**.

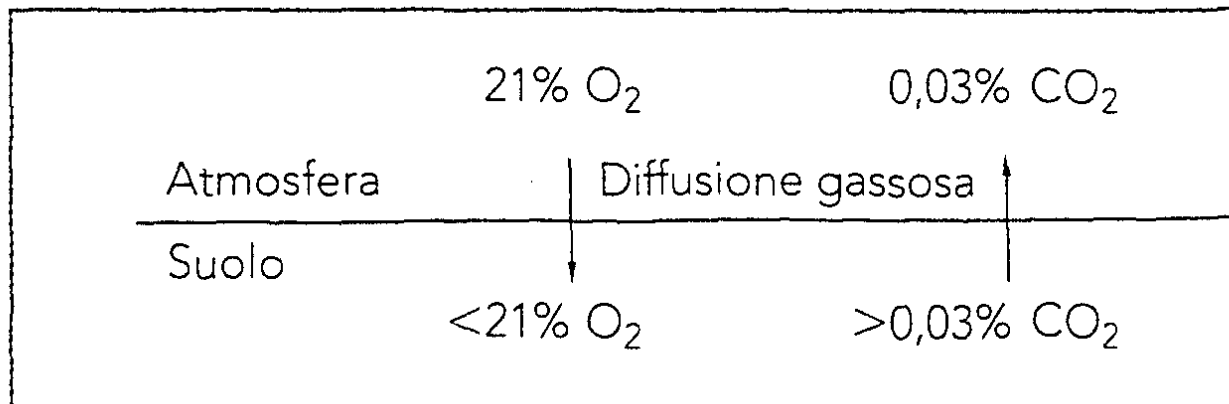
La soluzione del suolo non è omogenea

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.

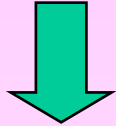
Direzione della diffusione gassosa tra suolo e atmosfera



**Fase solida =
principale riserva
nutritiva**

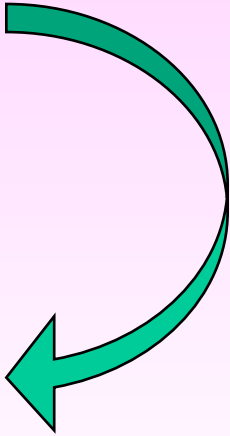
**Residui animali
Residui vegetali
Resti delle entità edafiche**

DECOMPOSIZIONE

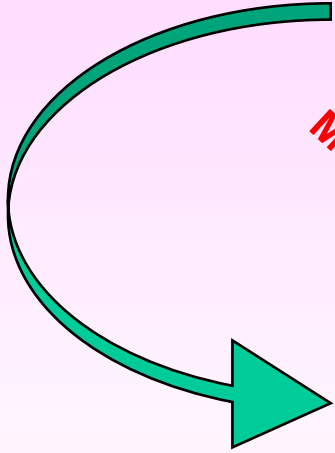


Composti Molecolari

UMIFICAZIONE:
•Risintesi
•Policondensazione



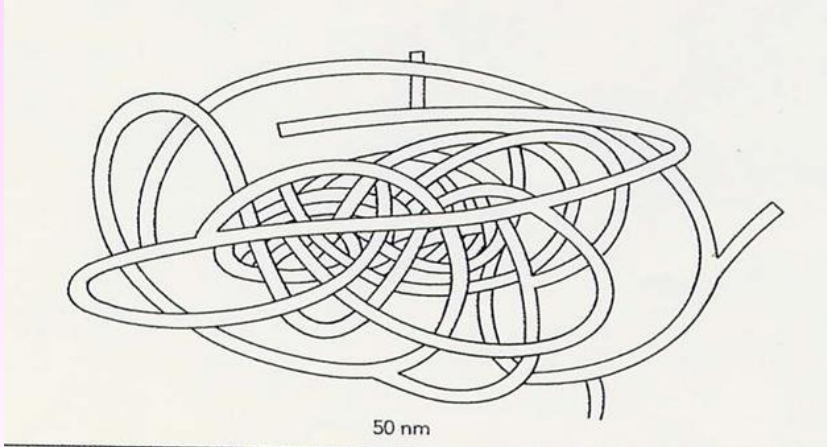
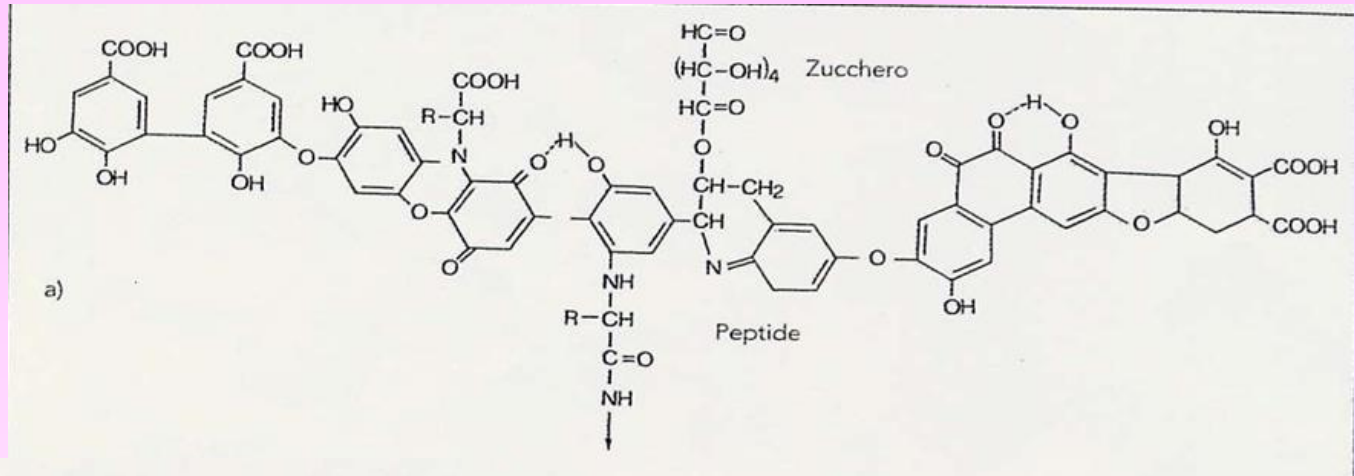
**Macromolecole di neogenesi:
Sostanze umiche**



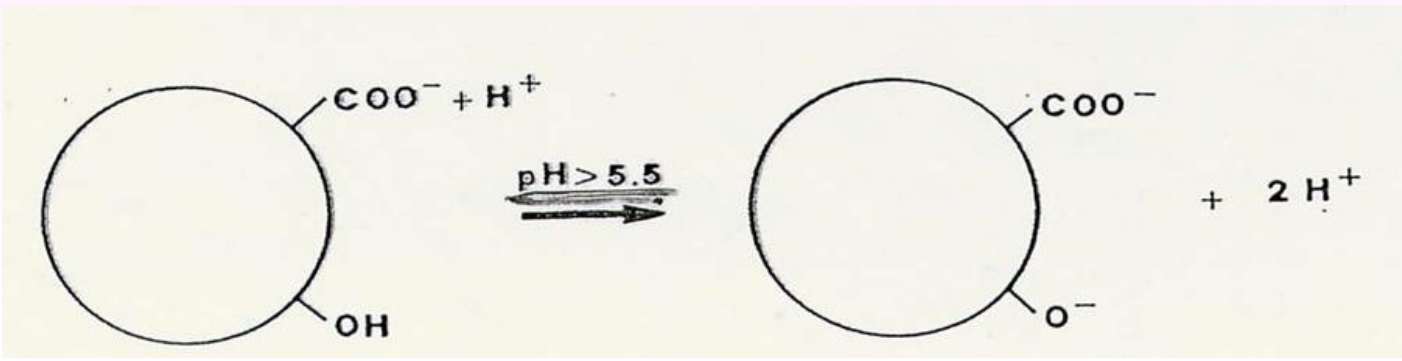
MINERALIZZAZIONE

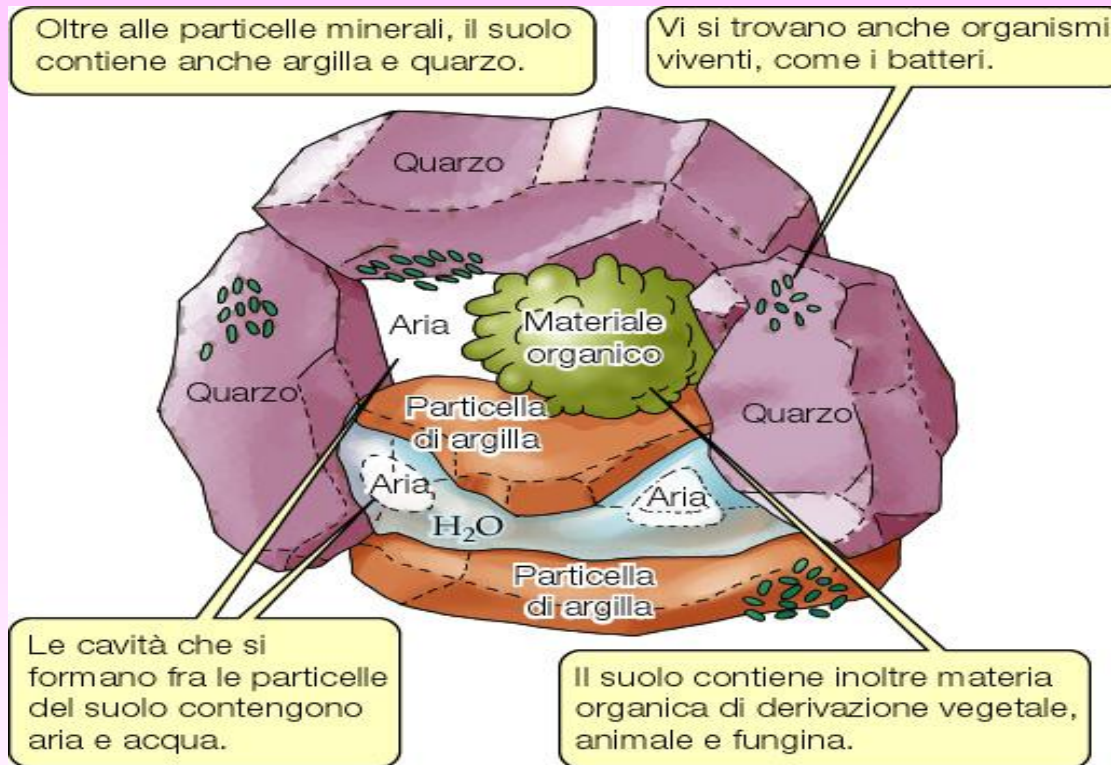
Composti Ionici

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)

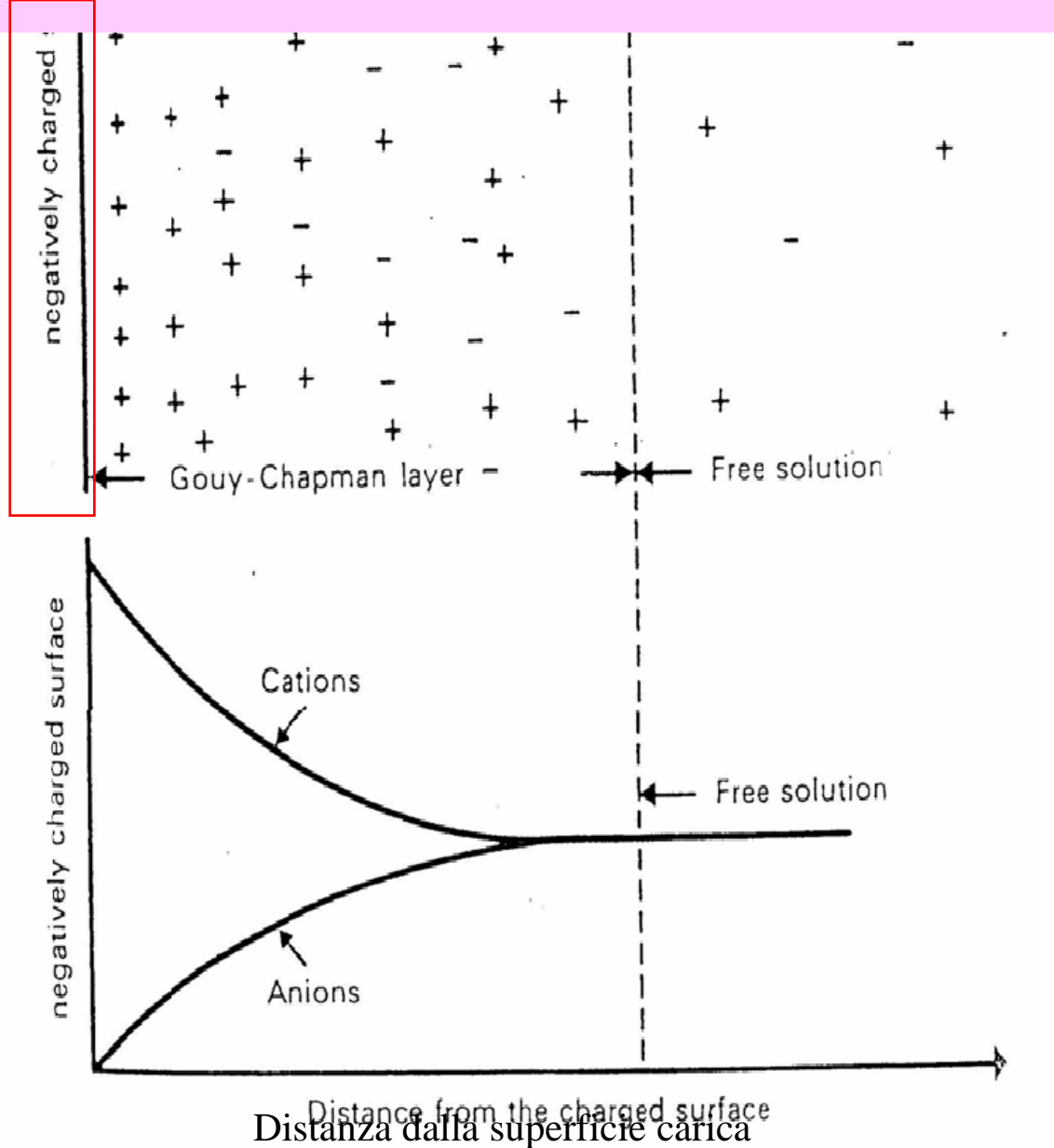
Il 2% adsorbito sulle particelle colloidali del terreno e sottoposto a processi di scambio ionico

I cationi adsorbiti sono soggetti a 2 forze opposte:

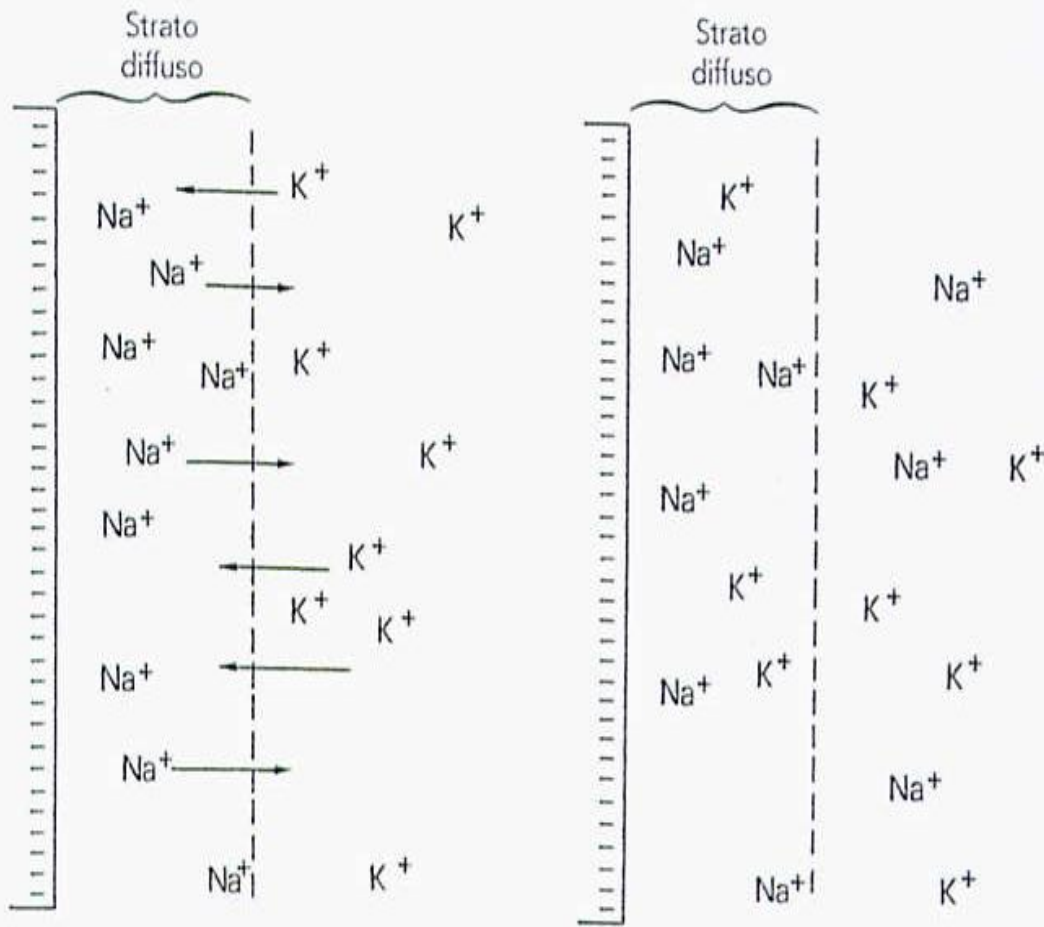
Forze interioniche:

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.

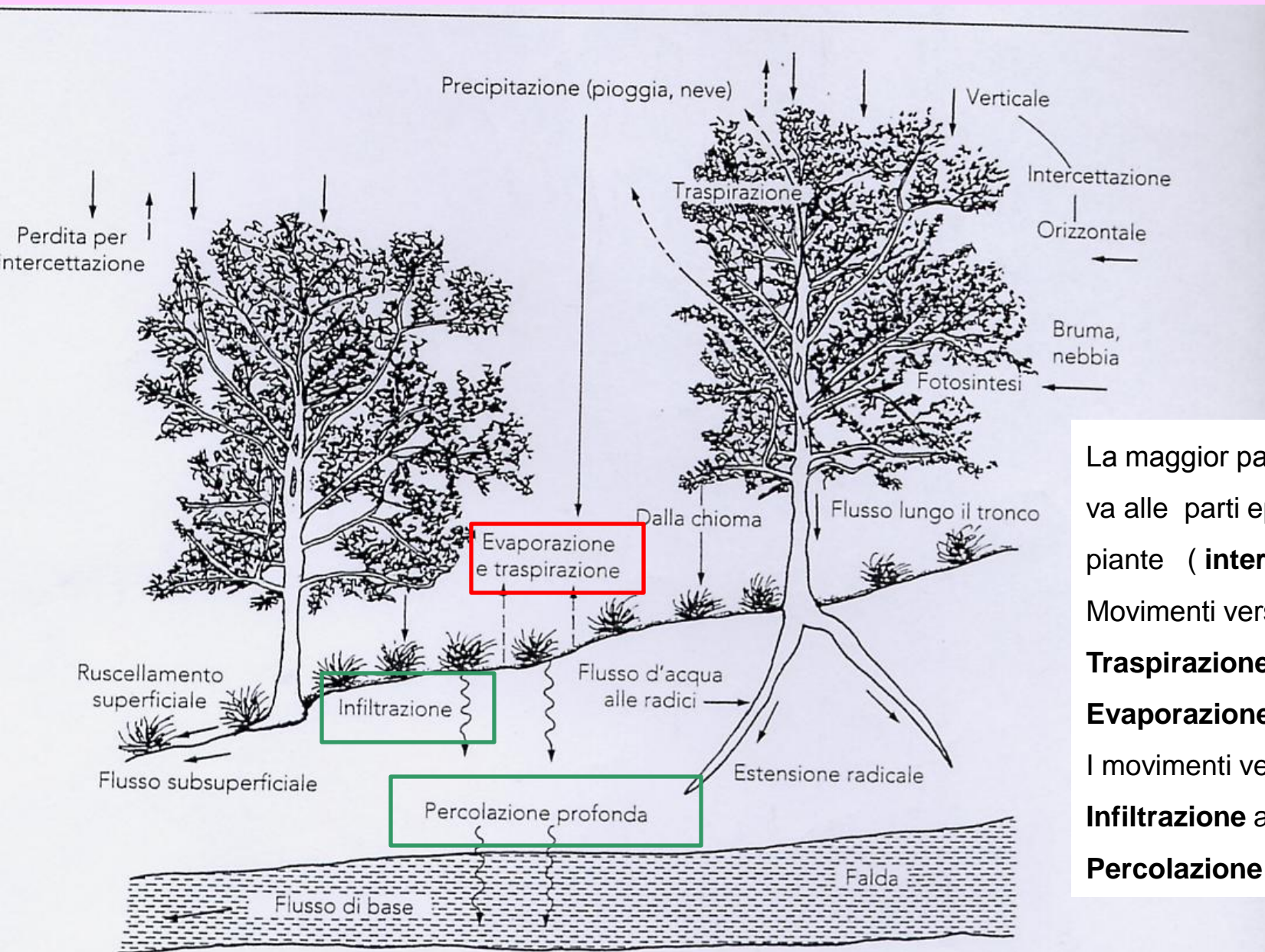
Il legame adsorbente con ioni nutritivi presenta una serie di vantaggi:

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

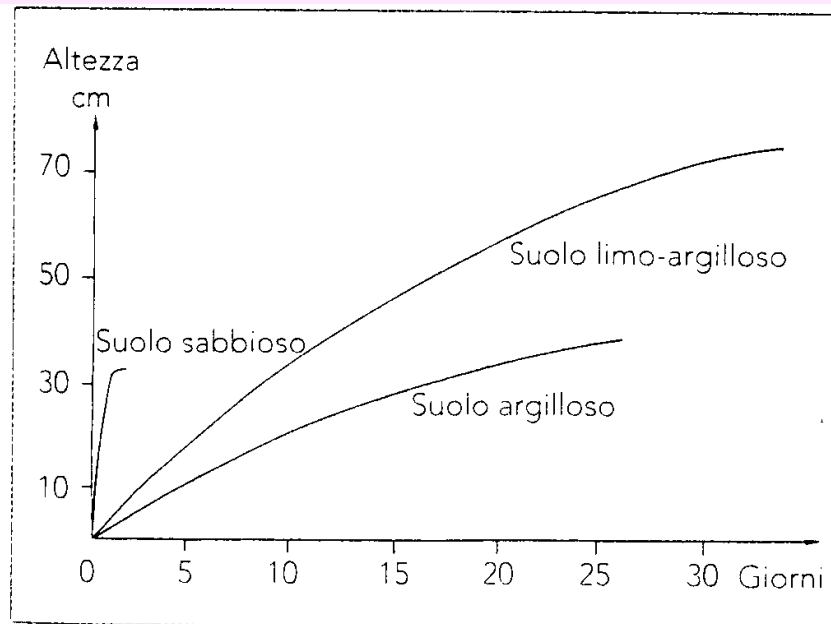
Forze di adesione

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

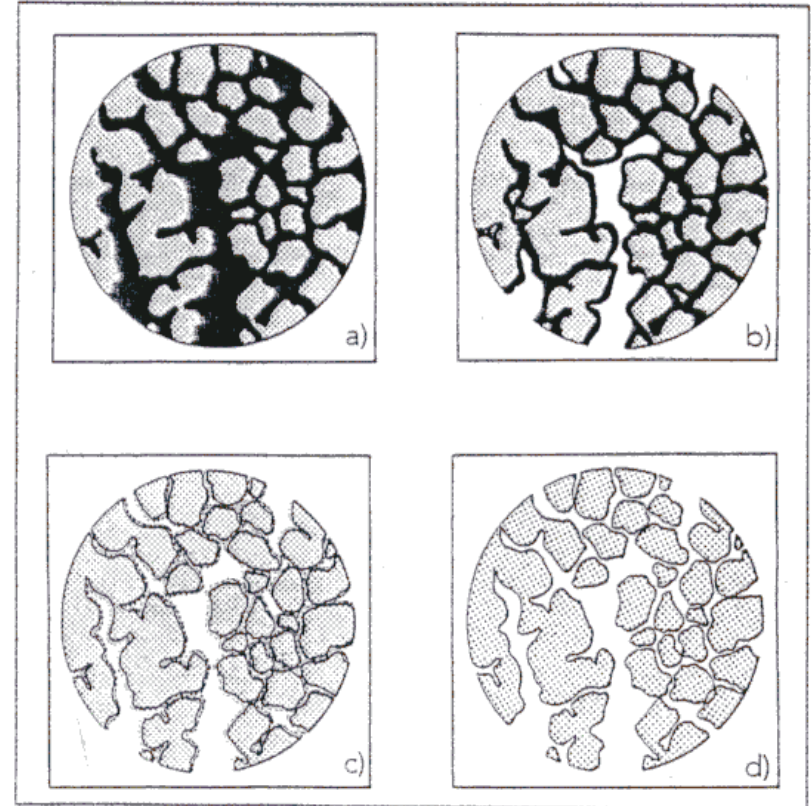
- L'altezza della risalita è inversamente proporzionale al diametro dei pori
- La risalita presuppone esistenza di acqua libera, cioè in presenza di falda.

PUNTI CARATTERISTICI NEL RAPPORTO

ACQUA – SUOLO dopo un apporto idrico

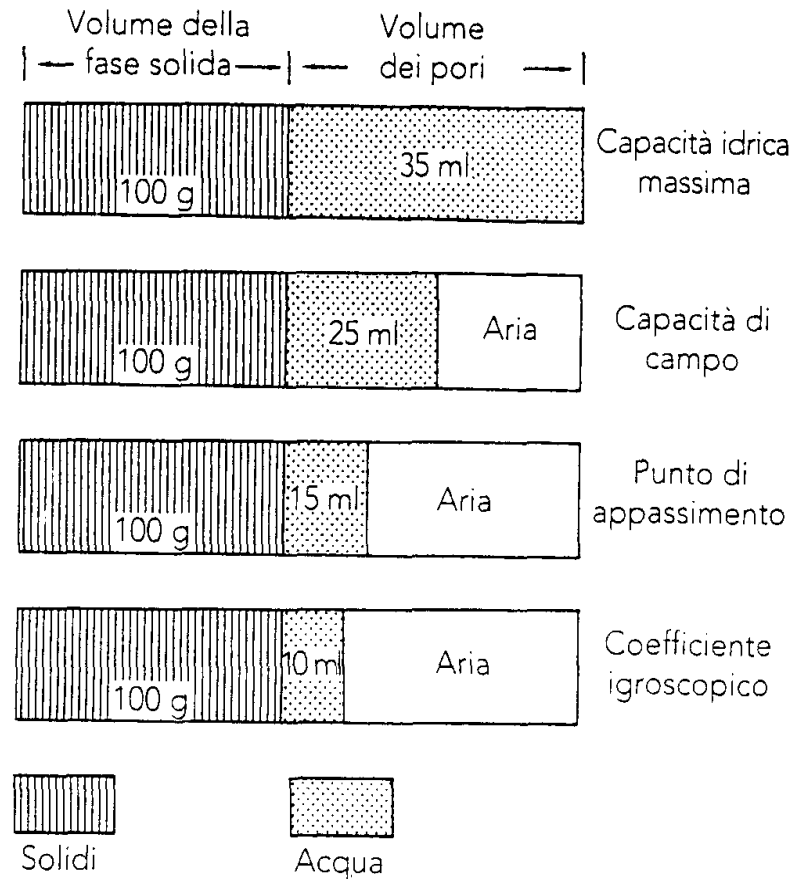
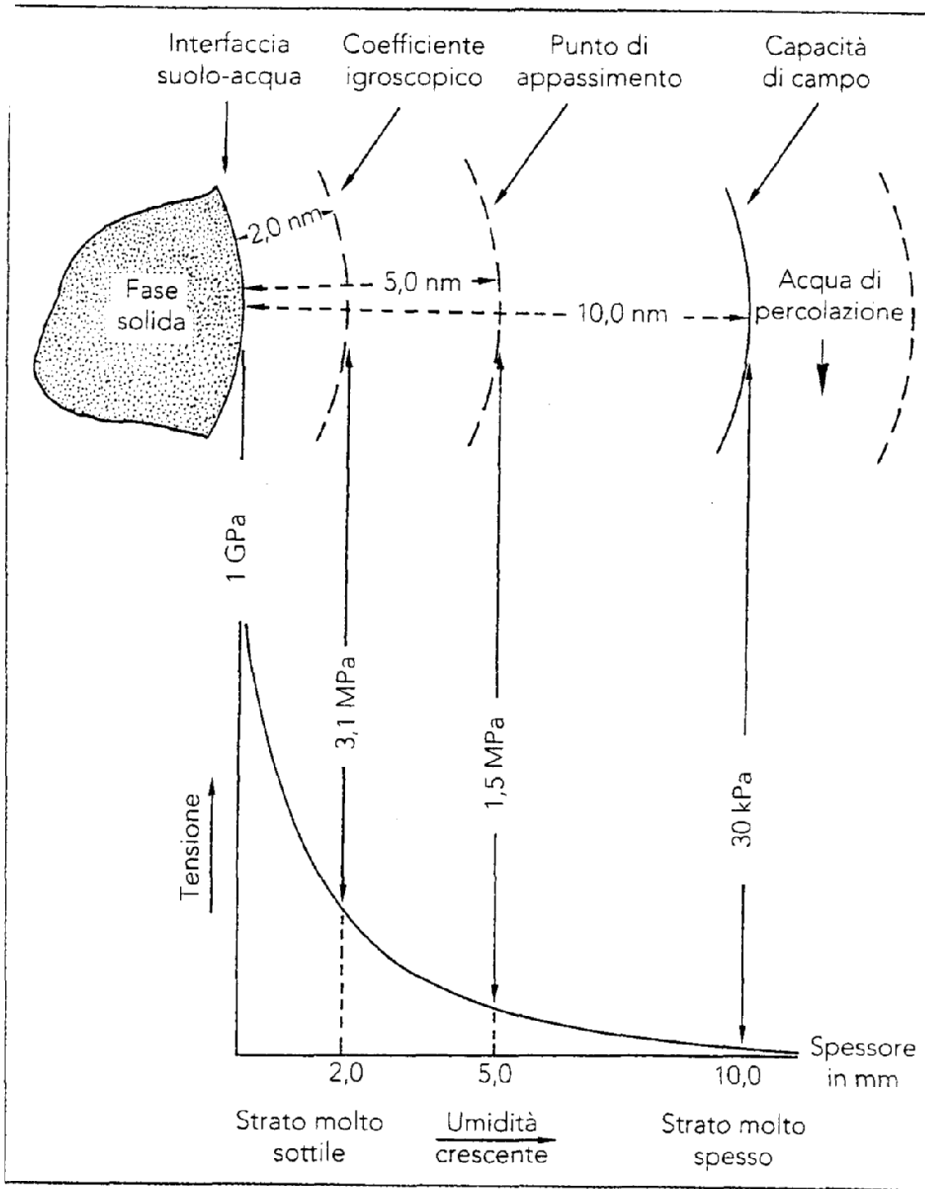
- 1. Capacità idrica massima U_{max}**
quantità massima di acqua che un suolo può contenere ma non trattenere
- 2. Capacità di campo U_{cc}**
quantità di acqua trattenuta quando viene meno acqua gravitazionale e movimenti verso il basso
- 3. Punto di Appassimento U_{pa}**
Umidità percentuale immobilizzata nei micropori più piccoli
- 4. Coefficiente Igroscopico $C.I.$**
residuo di acqua allontanabile solo con riscaldamento in stufa a $105^{\circ}C$

Schematizzazione di un suolo



- Suolo completamente saturo
- Alla capacità di campo
- Al punto di appassimento
- 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,

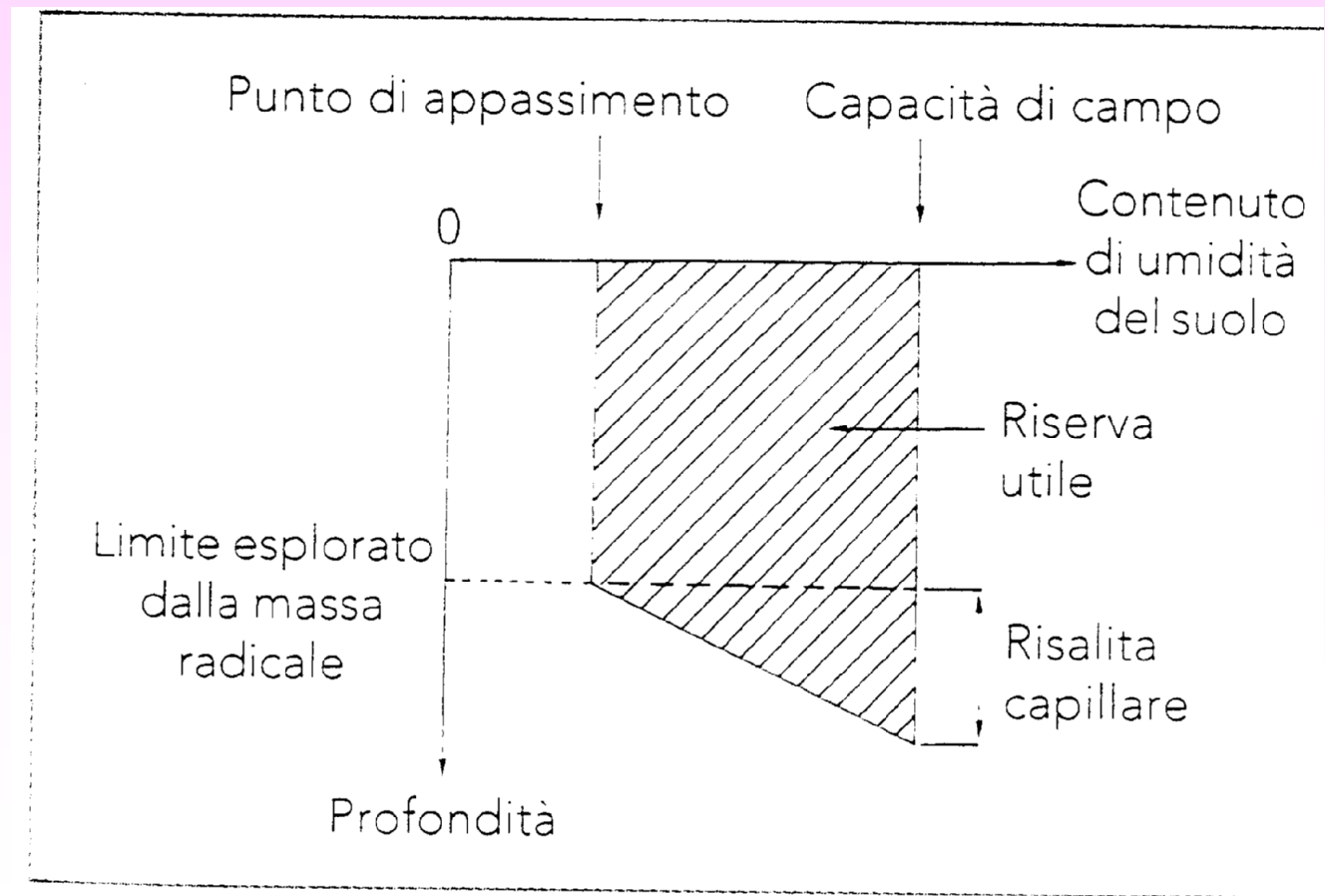
espressa in mm di acqua

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

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

La riserva utile :

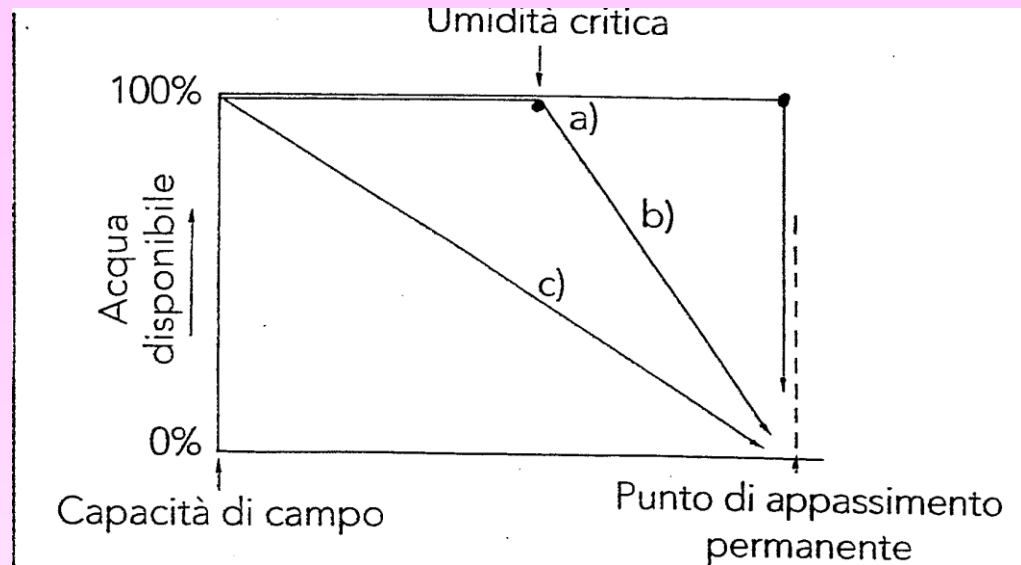
- Consente alle colture di soddisfare più o meno il loro fabbisogno idrico anche in periodi di difficoltà climatiche
- **varia con la tessitura del suolo**



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

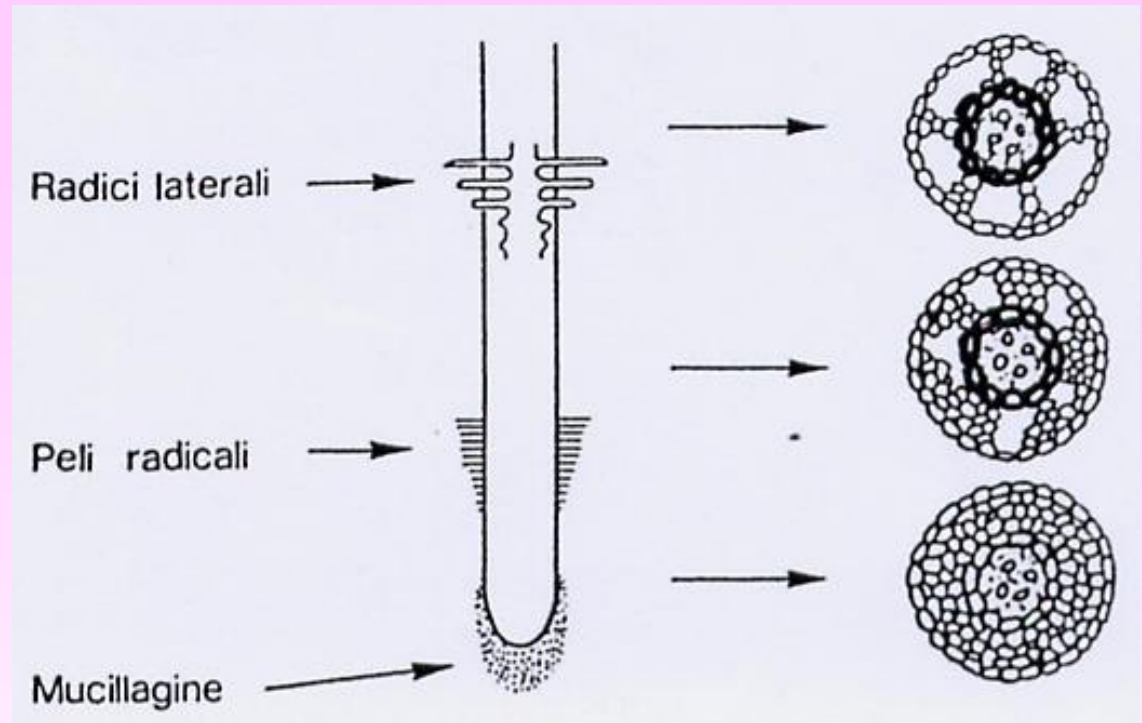
ASSORBIMENTO IONICO NELLE RADICI

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 verso parte basale



- Aumento della deposizione di suberina nel rizoderma
 → ostacolo al movimento nell'apoplasto
- Formazione di Endodermide 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

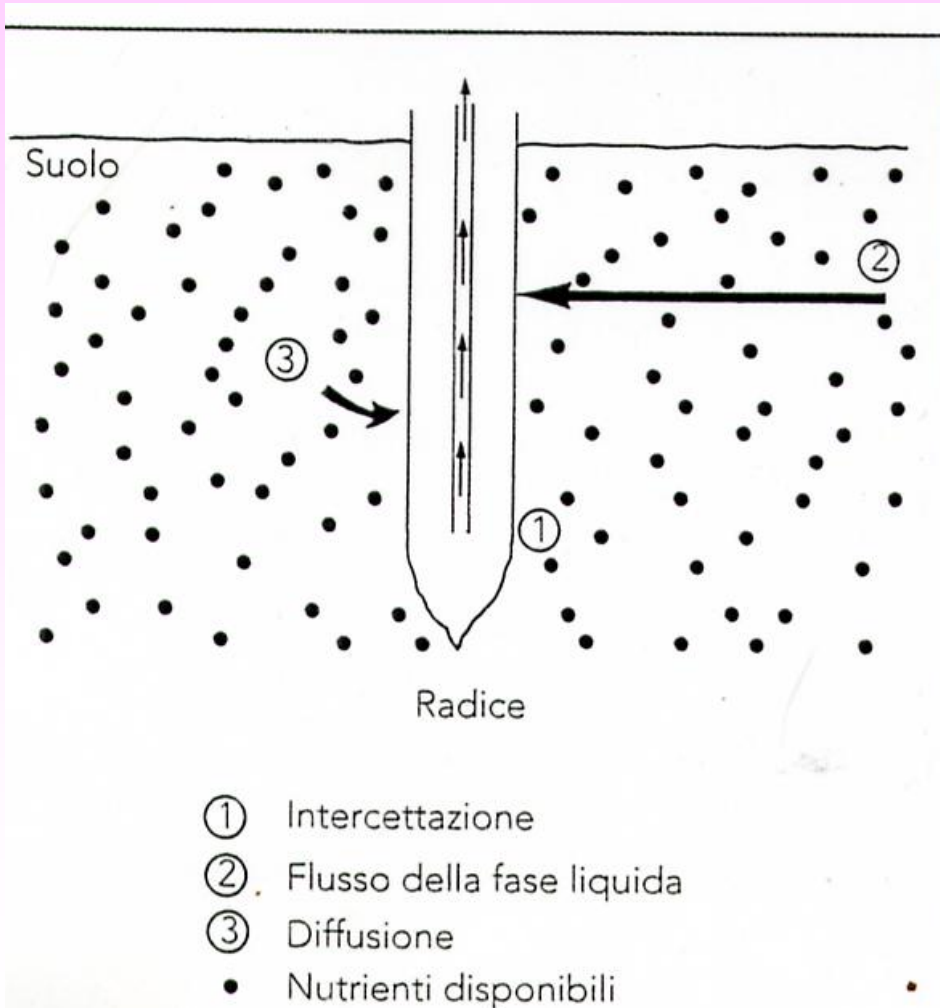
ASSORBIMENTO

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

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

MOBILIZZAZIONE DEI NUTRIENTI verso le superfici radicali

Gli elementi effettivamente disponibili si muovono fino alle radici
tramite 3 meccanismi :

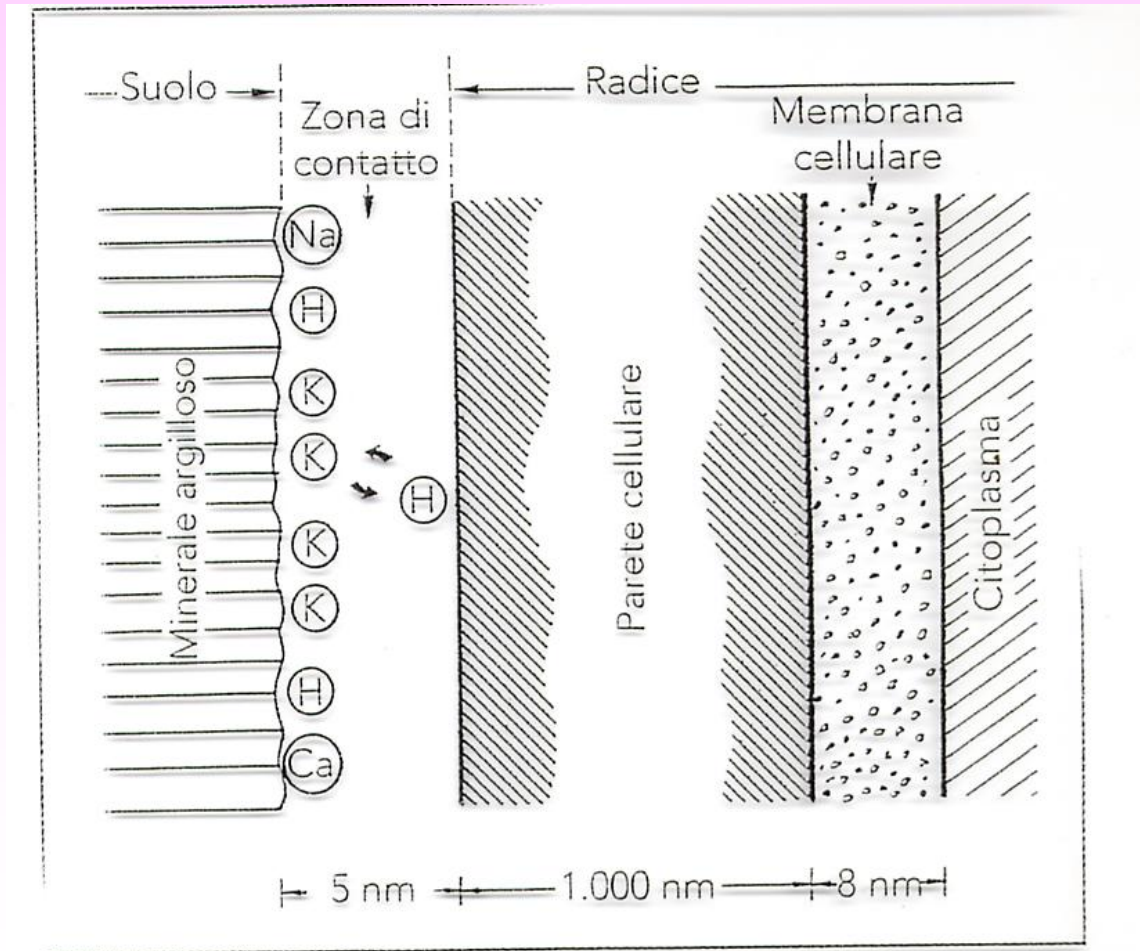


- 1) INTERCETTAZIONE RADICALE
- 2) DIFFUSIONE
- 3) FLUSSO DI MASSA

Intercettazione radicale = scambio per contatto fra 2 superfici solide

Dipende da:

- Quantità di nutrienti disponibili nel volume di suolo esplorato dalle radici
- Densità della massa radicale rispetto al volume del suolo



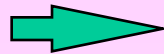
La **mobilità** dei nutrienti si esprime meglio con gli altri 2 meccanismi

DIFFUSIONE = movimento molecolare in un mezzo statico

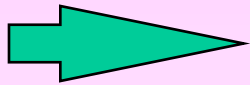


Tendenza ad annullare ogni differenza nella concentrazione degli elementi presenti nel mezzo

Le radici assorbendo



abbassamento della concentrazione ionica in prossimità della superficie radicale

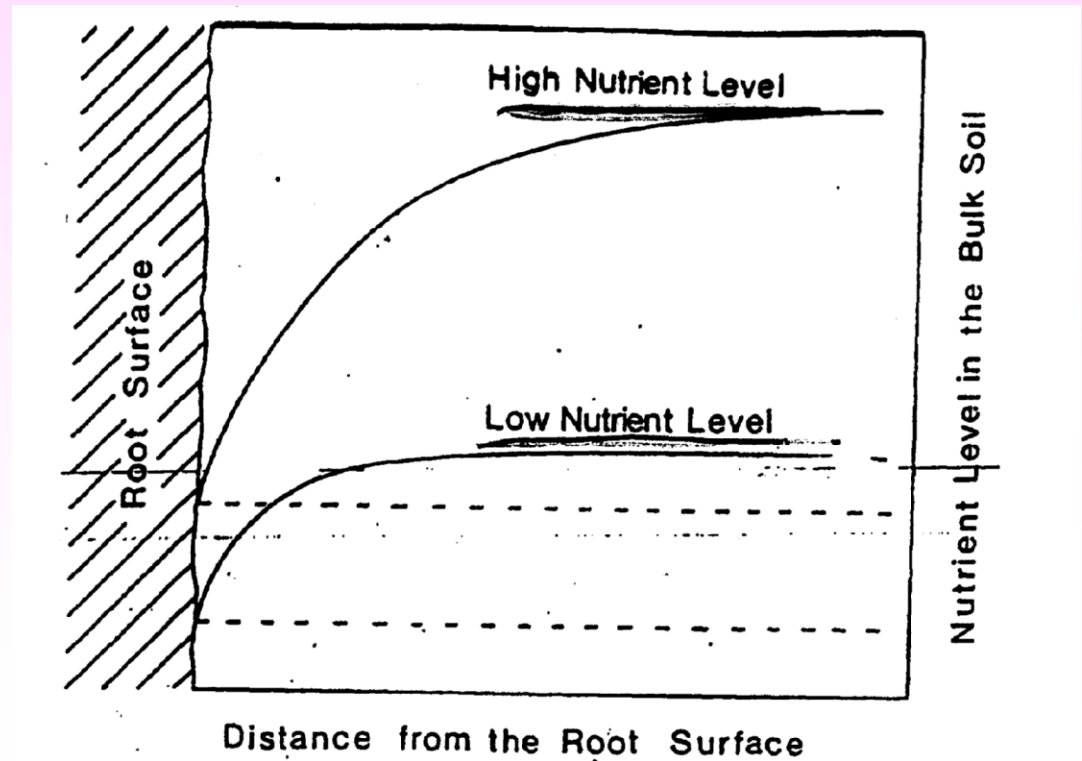


Creazione della ZONA DI CARENZA = zona di gradiente ionico

L'**esistenza** della zona di carenza garantisce il flusso ionico verso la radice

L'**estensione** della zona di carenza (4 – 10 nm) dipende dal livello dei nutrienti presenti nel suolo

La **velocità del movimento di diffusione** è direttamente proporzionale al gradiente ionico e inversamente proporzionale alla distanza



ASPETTO QUANTITATIVO

La diffusione segue la I^a legge di Fick

$$J = -D \frac{dC}{dx}$$

J è la **quantità di soluto** diffusa x unità di sezione x unità di tempo

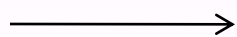
La costante di proporzionalità **D** si chiama **coefficiente di diffusione** dipende da :

- Natura della specie chimica diffusibile
- Contenuto di acqua nel suolo
- Tortuosità del cammino di diffusione

dC/ dx = gradiente di concentrazione nella direzione x

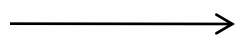
Il segno negativo in questa espressione indica che la direzione della diffusione è opposta a quella del gradiente di concentrazione

- Tanto maggiore è la concentrazione ionica iniziale



Maggiore è il gradiente di concentrazione

- Se la velocità di assorbimento radicale >> Velocità di rifornimento dal suolo



Elevato gradiente di concentrazione

L'estensione della zona di carenza corrisponde al massimo sviluppo radicale

Non c'è linearità fra densità delle radici e assorbimento dei nutrienti:

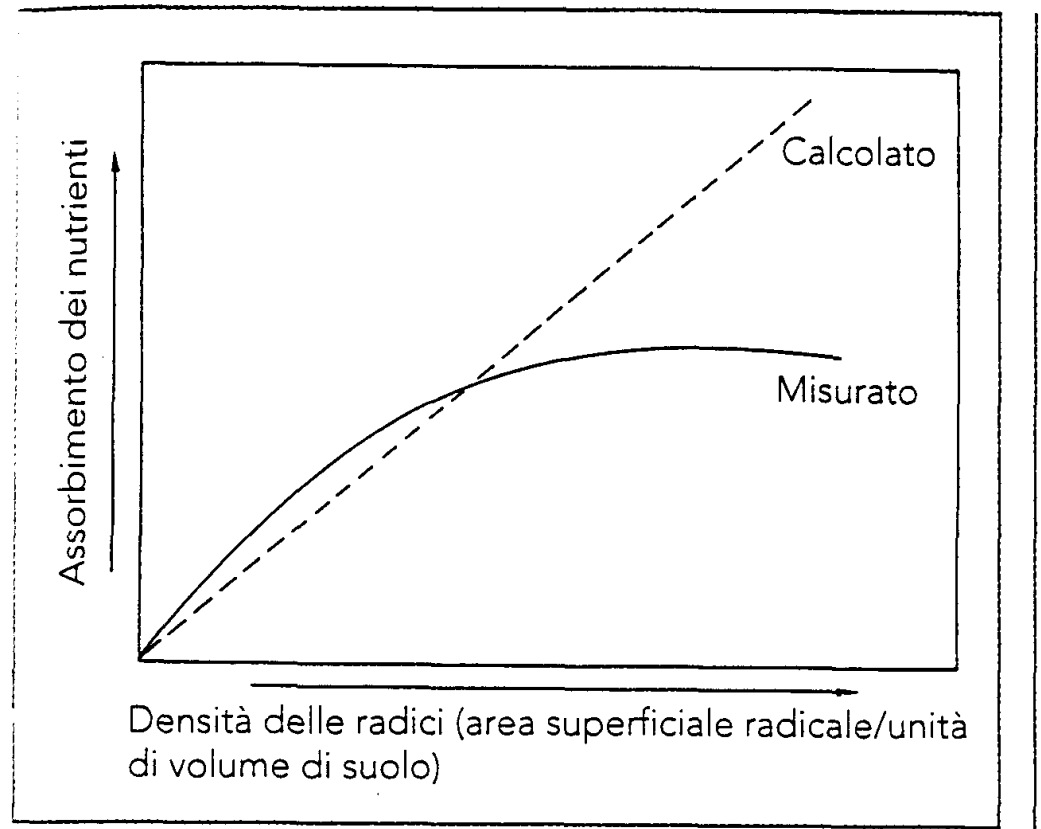
Elevata densità radicale



Sovrapposizione delle zone di carenza competizione per i nutrienti



Diminuzione dell'assorbimento



FLUSSO DI MASSA = movimento della fase liquida con le sostanze in essa disciolte

Dipende:

- **Concentrazione di ogni specie ionica in soluzione**
- **Coefficiente di traspirazione =**
quantità di H₂O utilizzata dalla pianta per la produzione di 1 Kg di sostanza secca

In un suolo alla **capacità di campo** :



elevato valore di ψ

Flusso di H₂O continuo

approvvigionamento idrico uniforme

Una **diminuzione di ψ** comporta:

La quantità di H₂O assorbita $>$ Quantità di H₂O apportata per flusso di massa

Essiccamento della superficie del suolo



Impedimento del flusso

Le condizioni di umidità influenzano i rapporti fra **diffusione e flusso di massa**

In generale:

*Il flusso dei nutrienti verso le radici avviene **contemporaneamente**
per flusso di massa e per diffusione*

Il **flusso di massa** fornisce elevate quantità di elementi mobili e con elevata concentrazione in soluzione

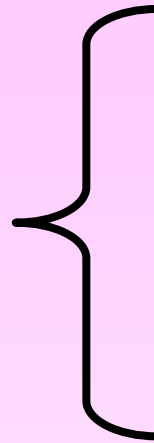
La **diffusione** è il processo dominante quando:

- La traspirazione è bassa
- La richiesta di un elemento è elevata e la sua concentrazione in soluzione è bassa

Nutriente	Quantità necessaria per realizzare una produzione di 9.500 kg/ha di granella	Quantità mediamente disponibile per		
		Intercettazione	Flusso della fase liquida	Diffusione
Azoto	190	2	150	38
Fosforo	40	1	2	37
Potassio	195	4	35	156
Calcio	40	60	150	0
Magnesio	45	15	100	0
Zolfo	22	1	65	0

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:

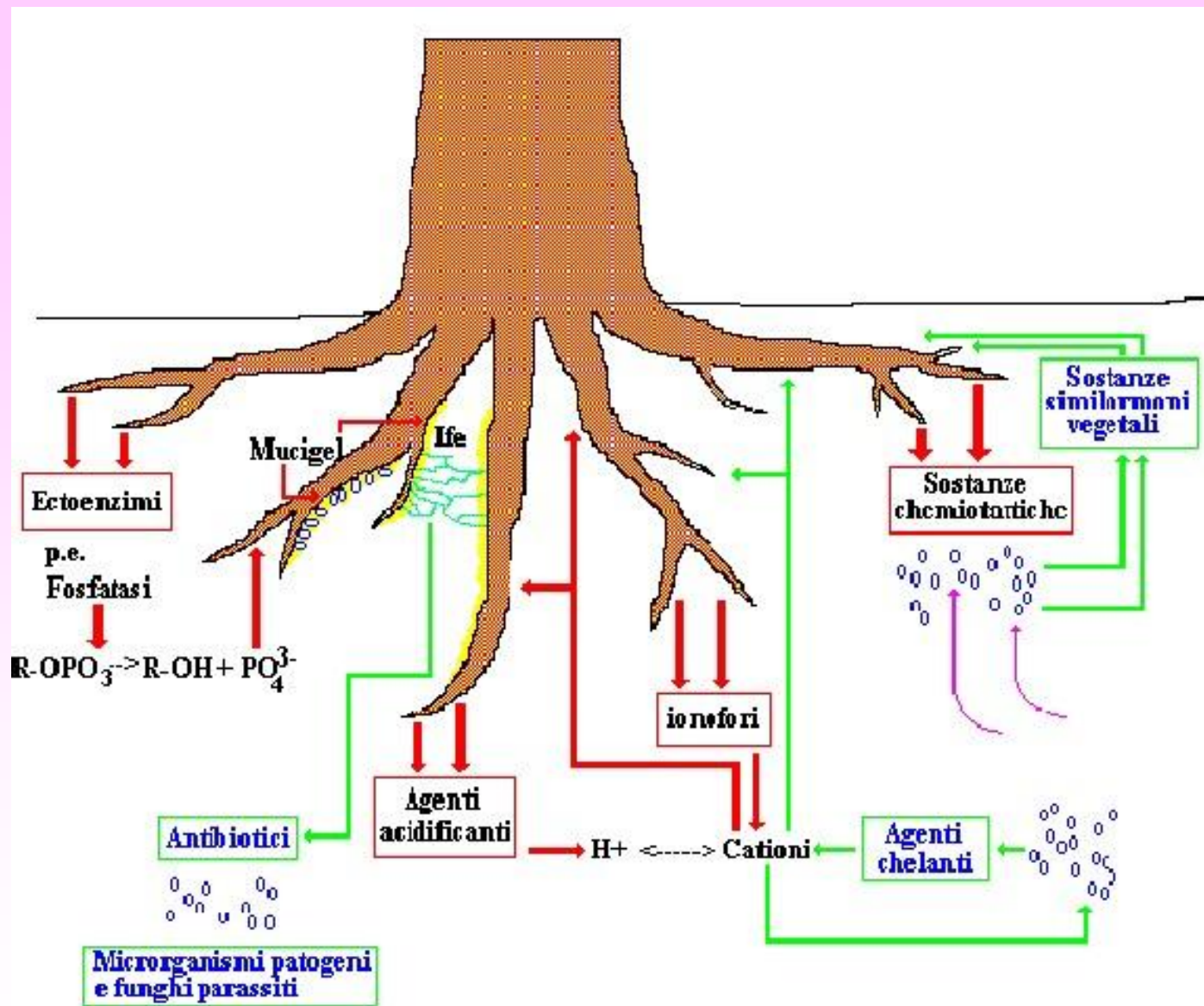
- **Essudati** composti a basso peso molecolare
- **Ectoenzimi** (fosfatasi)
- **Lisati** prodotti di autolisi delle cell epidermiche più vecchie e dall'attività batterica
- **Mucillagini** composti ad elevato p.m. di natura polisaccaridica

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**

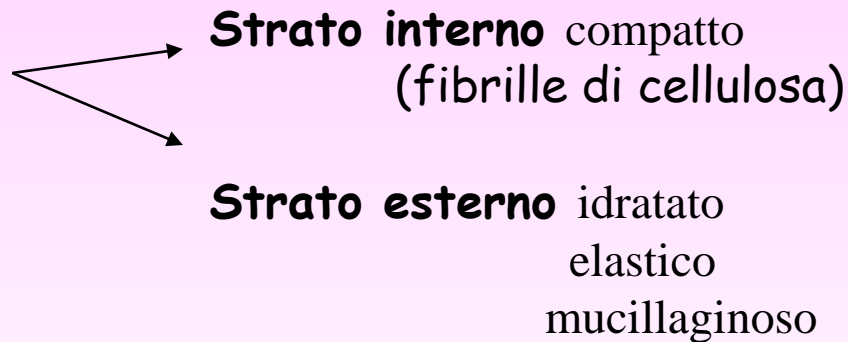


Interfaccia suolo-radice

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

- Elevato assorbimento
- Produzione di essudati

Le **pareti cellulari**
Complesso strutturale
multilamellare

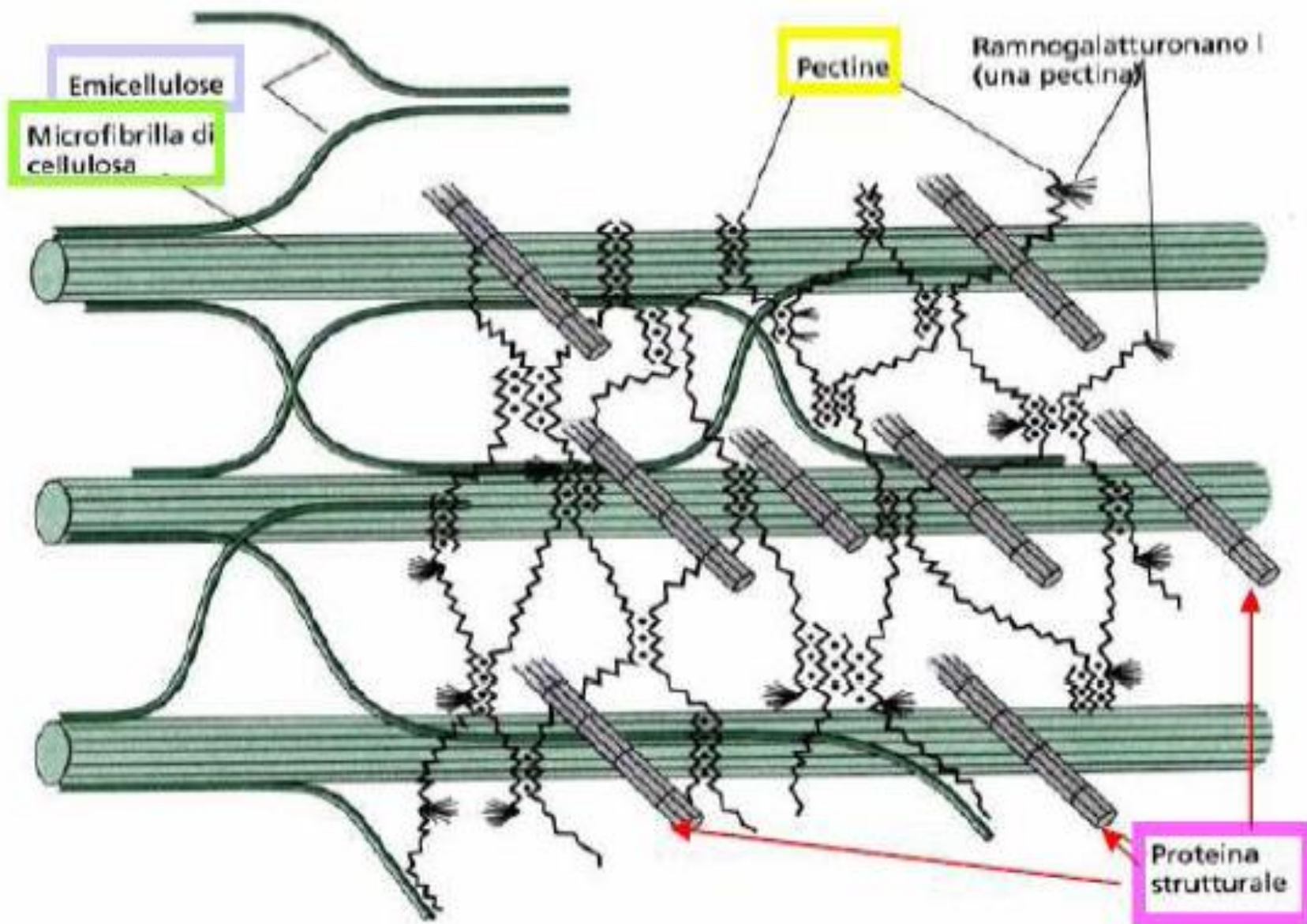


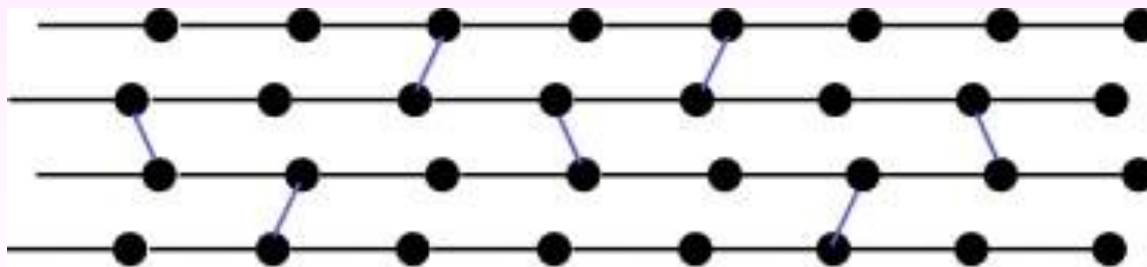
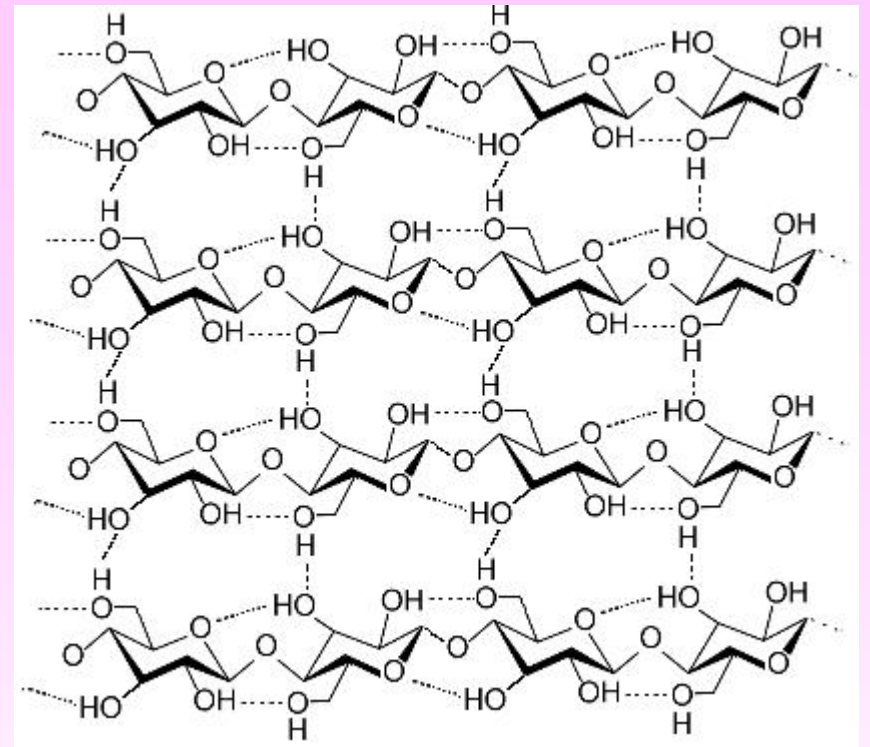
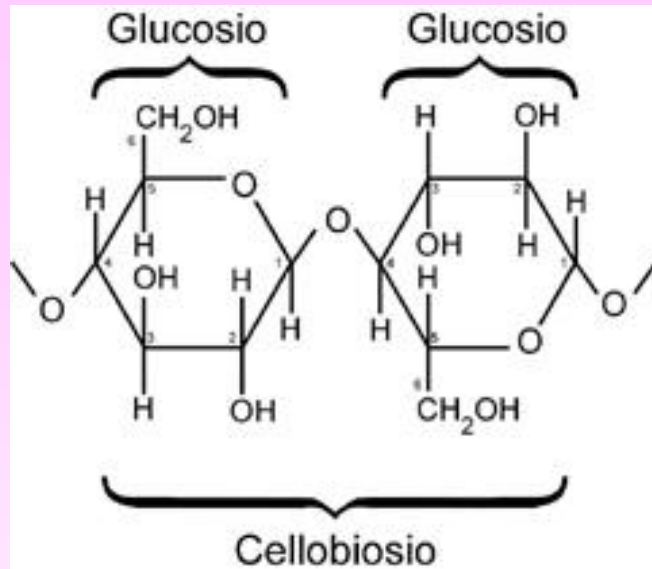
Film mucillaginoso all'interfaccia suolo-parete
cellulare continuamente liberato dallo strato esterno
dell'epidermide

Le mucillagini

favoriscono

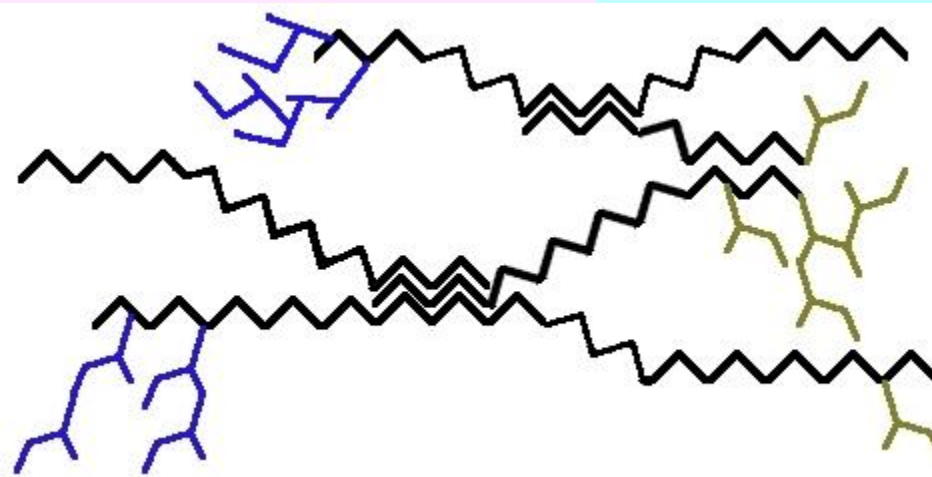
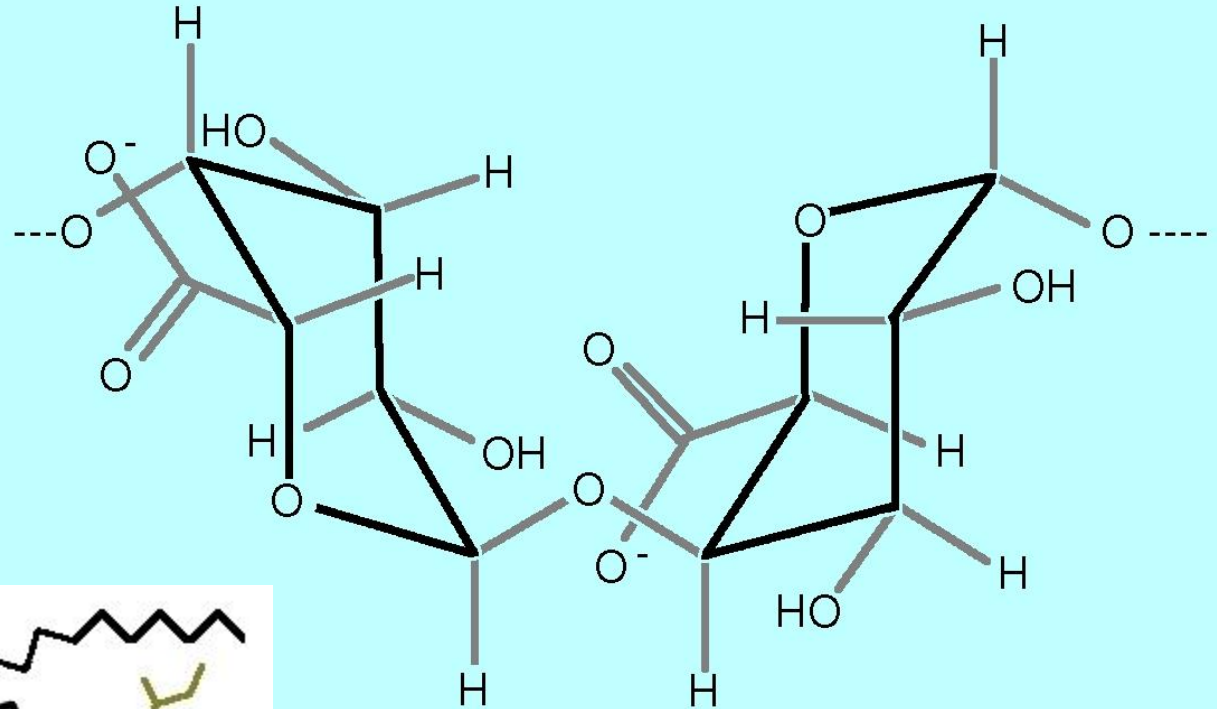
-
- Penetrazione delle radici
 - Processi di scambio
 - Accumulo di nutrienti
 - Colonizzazione microbica





PECTINA

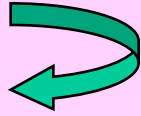
Due molecole di Acido- α -D-Galatturonico



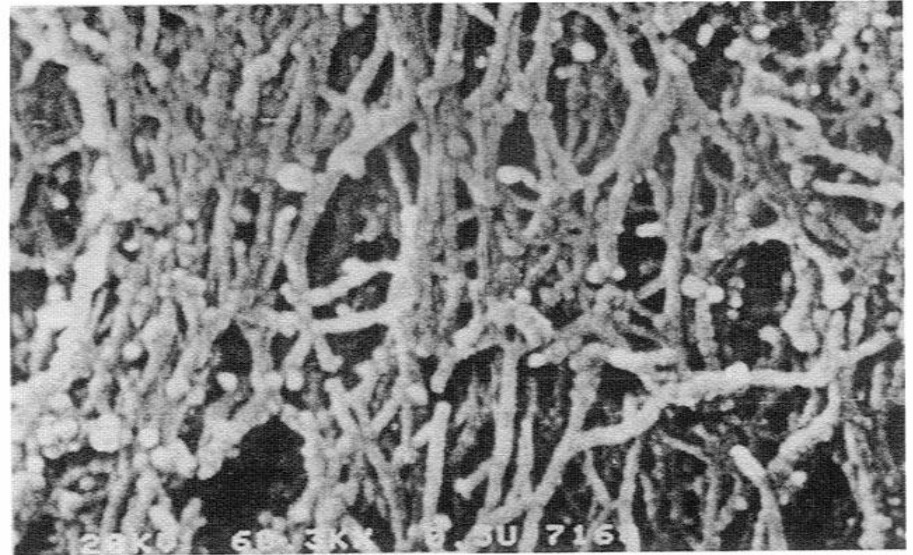
Sono polimeri lineari, costituiti in prevalenza da acido glucuronico e acido galatturonico legati da legami α -(1 \rightarrow 4), con interposte molecole di xilosio, ramnosio e galattosio.

L'interfaccia mucillaginosa ha struttura fibrillare

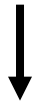
Le fibrille intrecciandosi



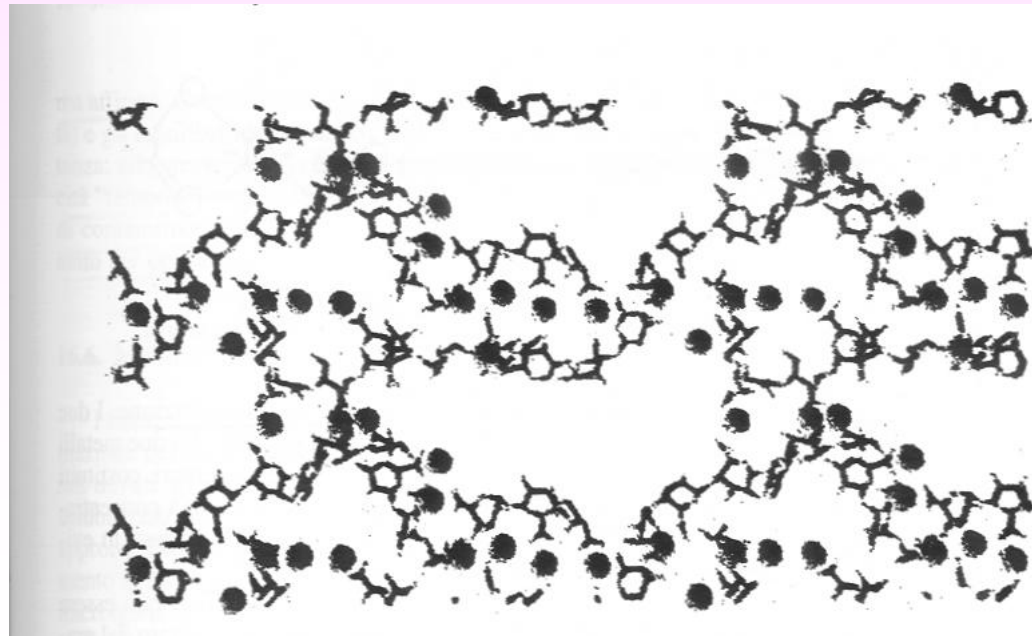
Corpo poroso
con spazi liberi e
comunicanti



- **Reticolazione dei biopolimeri**

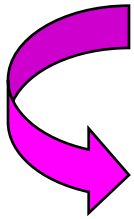


Strato spugnoso

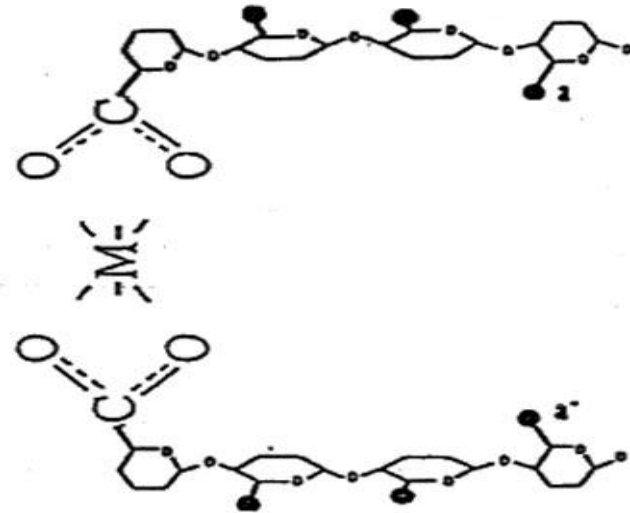
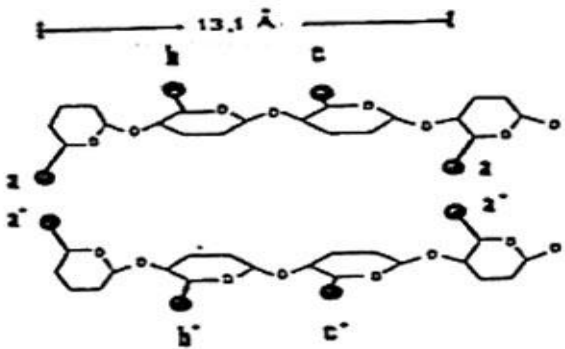


Reticolazione dei biopolimeri fra

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

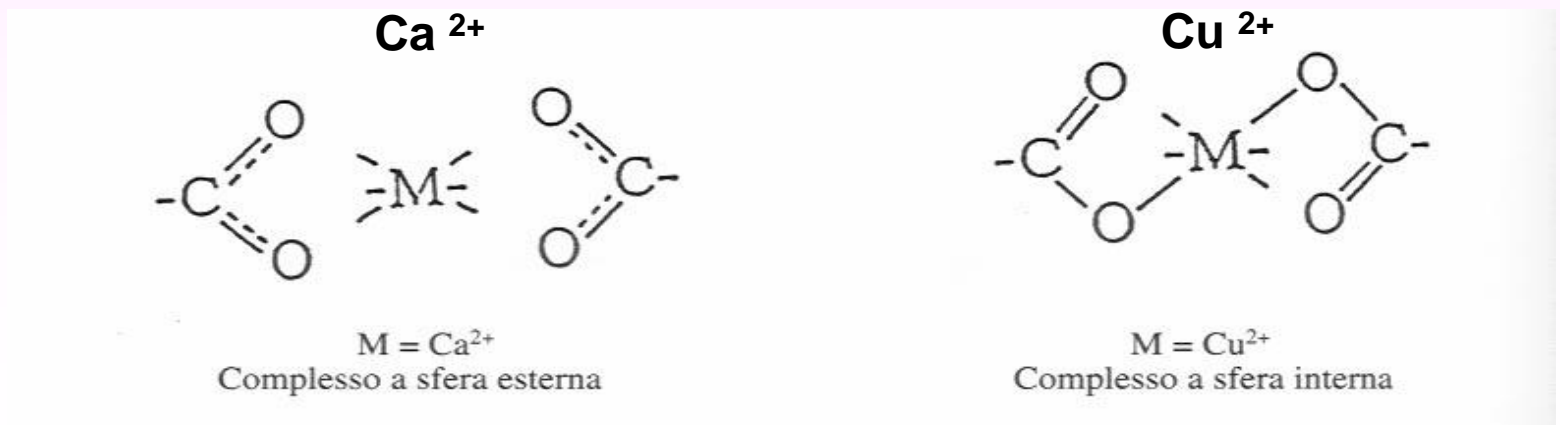
ampio grado di idratazione del reticolo

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



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 :

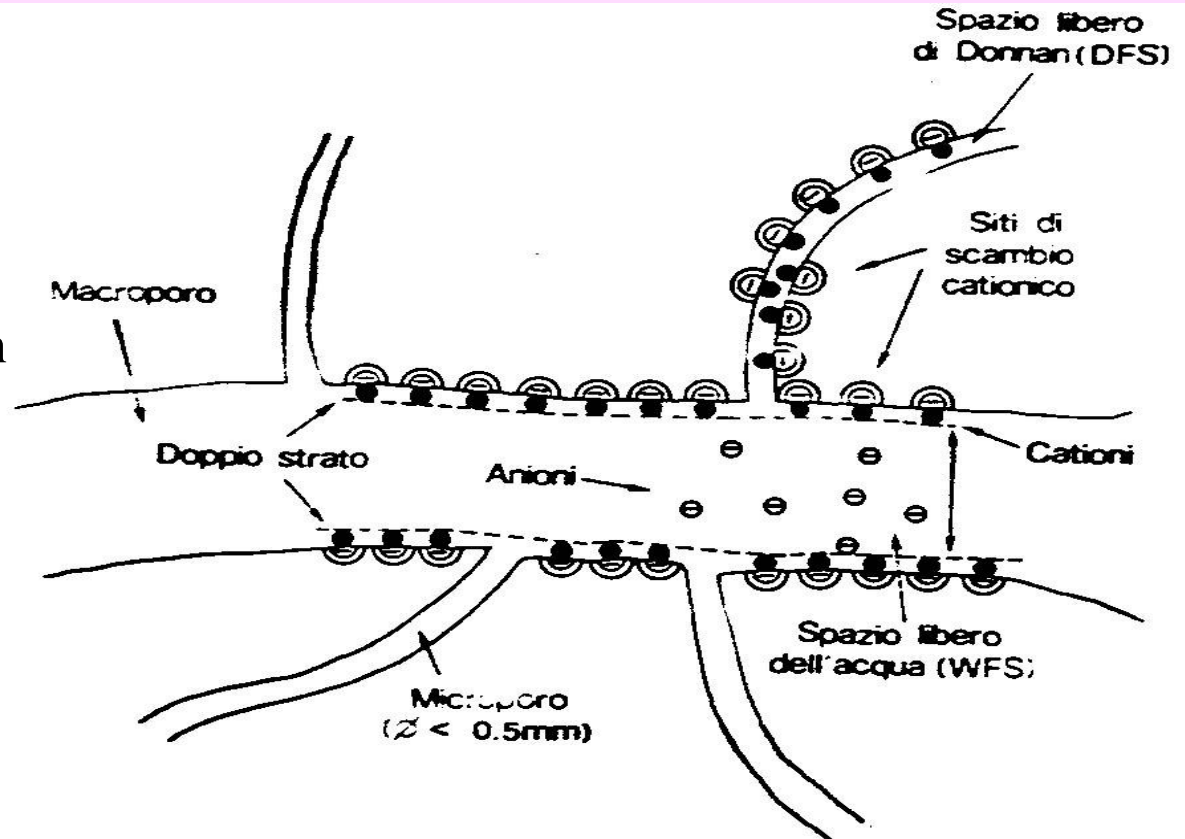
le pareti cellulari con i gr $R-COO^-$ interagiscono con i soluti facilitando o limitando il movimento

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 (-)

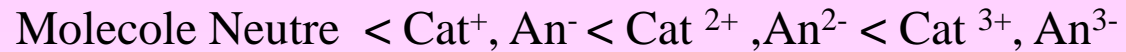


Caratteristiche chimico-fisiche delle specie ioniche

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

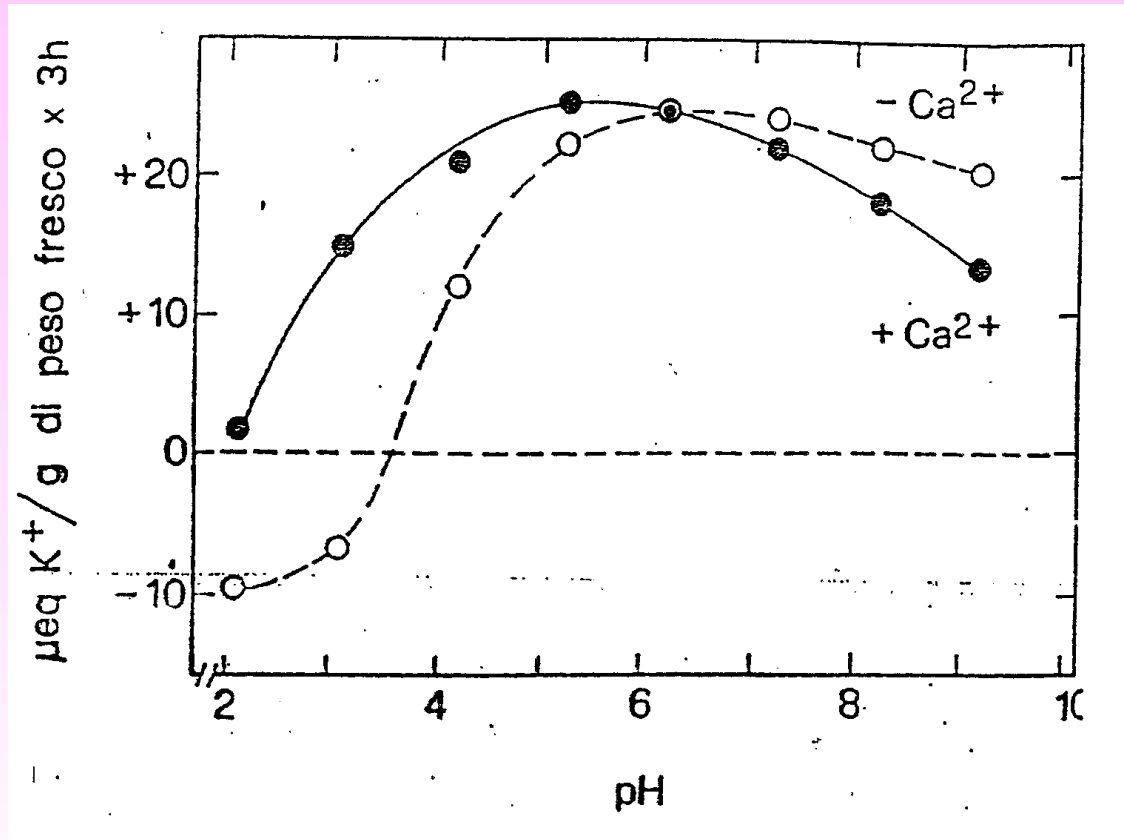
3. RELAZIONI CATIONI-ANIONI

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:

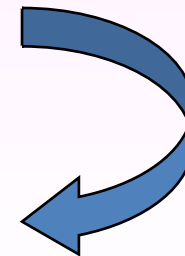
Soddisfa l'esigenza di N della pianta



Depolarizzazione del citoplasma

Soppressione uptake di NO_3^-

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



RELAZIONI CATIONI-ANIONI

Effetto dello ione che accompagna sulla velocità di assorbimento di K^+ e Cl^-

Uptake by Maize Plants"

Concentration (meq l^{-1})	Uptake rate ($\mu\text{eq g}^{-1}$ 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*

OSMOREGOLAZIONE



- Compensazione di cariche elettriche
- Regolazione del pH cellulare

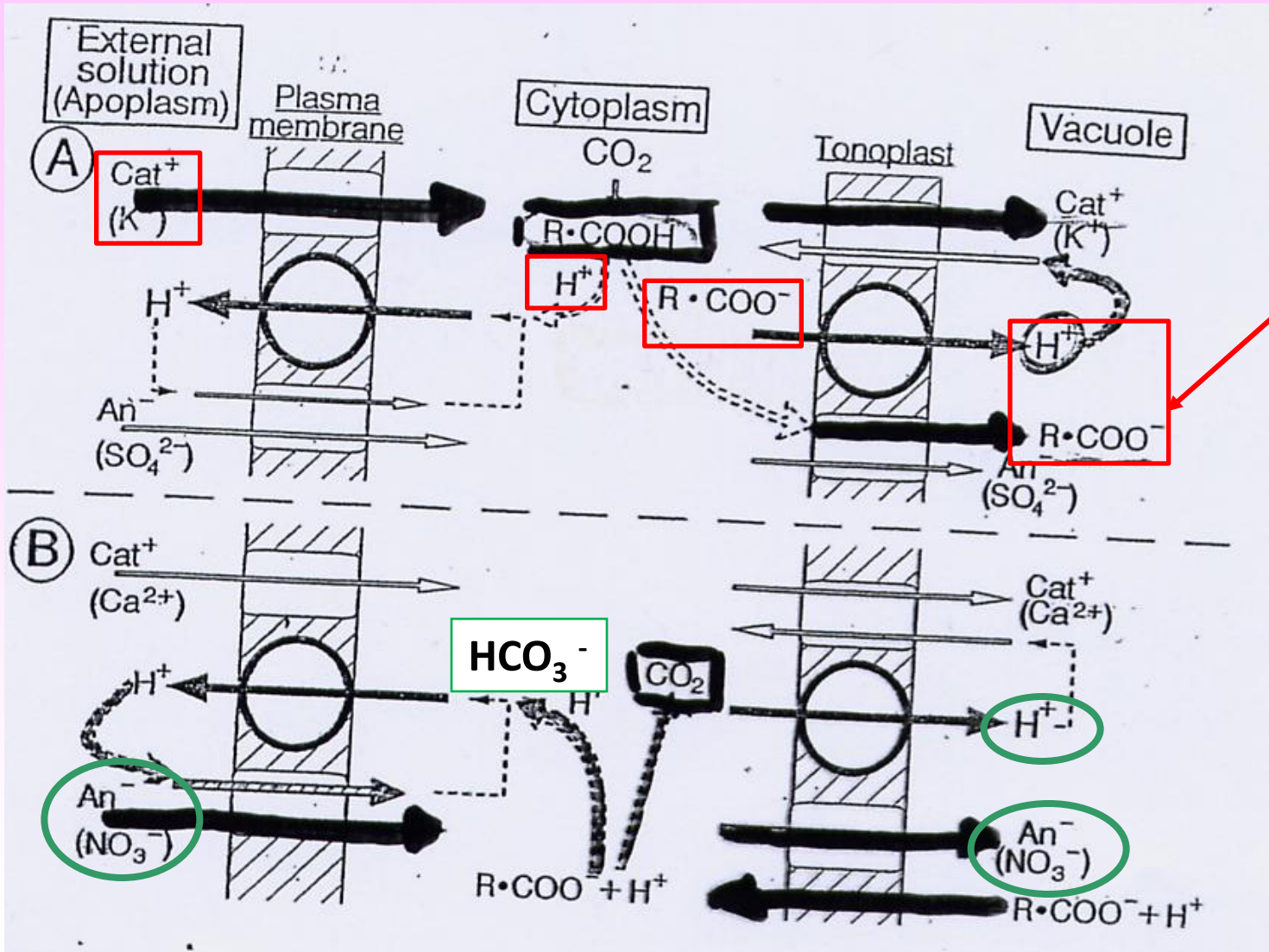
si realizza

1. Accumulo o degradazione all'interno di anioni di acidi organici
2. Invio all'esterno di H^+ o OH^- (HCO_3^-)

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

External solution (meq l ⁻¹)	Uptake ($\mu\text{eq g}^{-1}$ fresh wt)		Change in organic acid ($\mu\text{eq g}^{-1}$ fresh wt)	¹⁴ CO ₂ Fixation (relative)
	Cations	Anions		
2 $\underline{K}_2\text{SO}_4$	17 ↑	1	+15.1 ↑	145 ↑
1 \underline{KCl}	28	29	-0.2	100
1 \underline{CaCl}_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 +

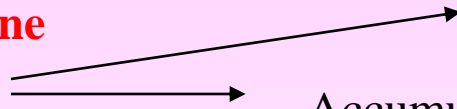
Viene decarbossilato nel trasporto di Anioni (-)

Assorbimento di Cationi > Anioni



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

**Sintesi e traslocazione
di Acidi Organici
(RCOO⁻) (*malato*)**



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

