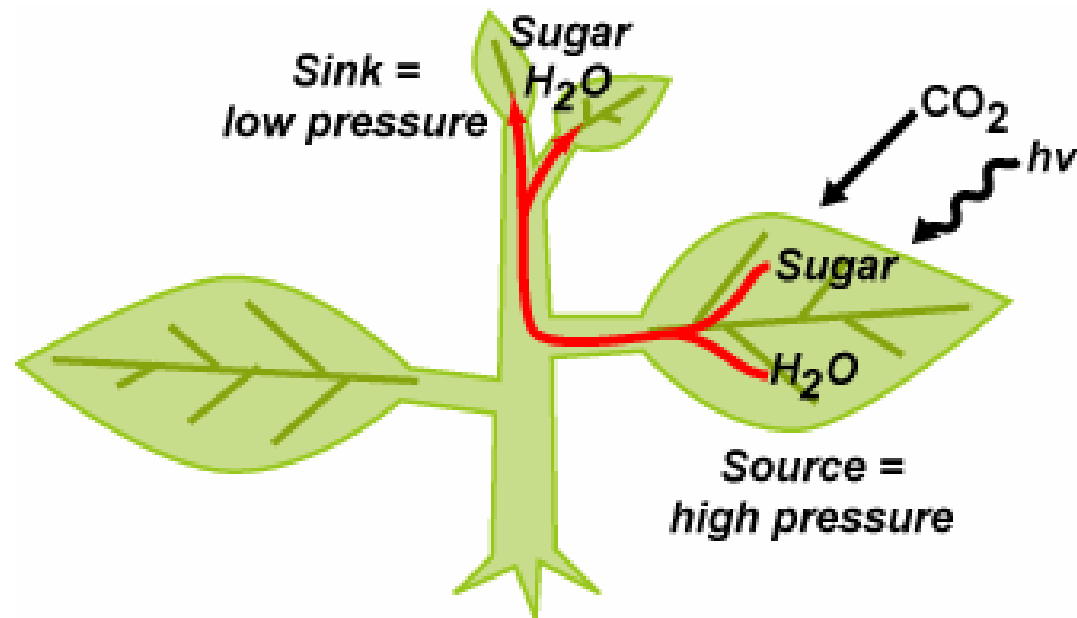
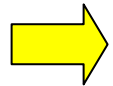


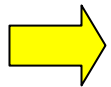
IL TRASPORTO FLOEMATICO



IL FLOEMA

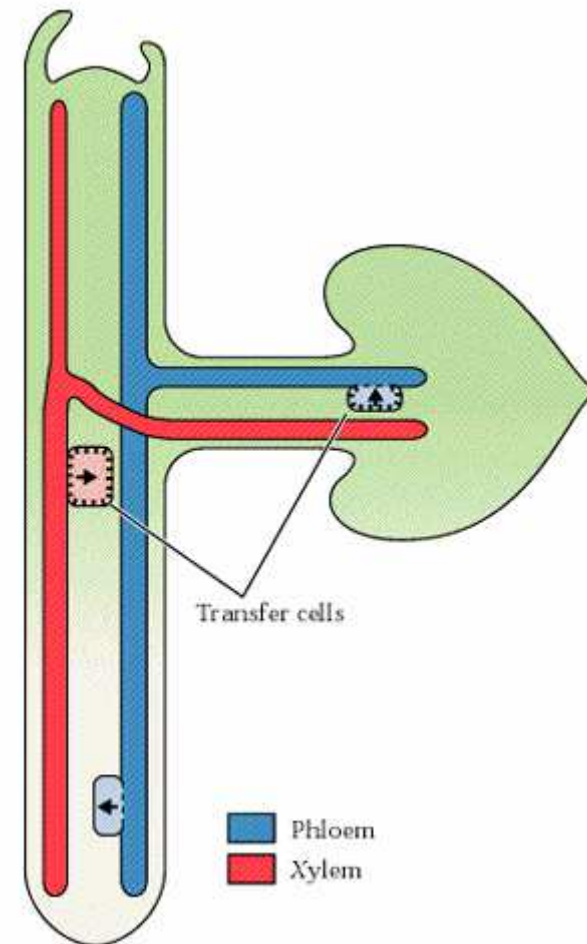
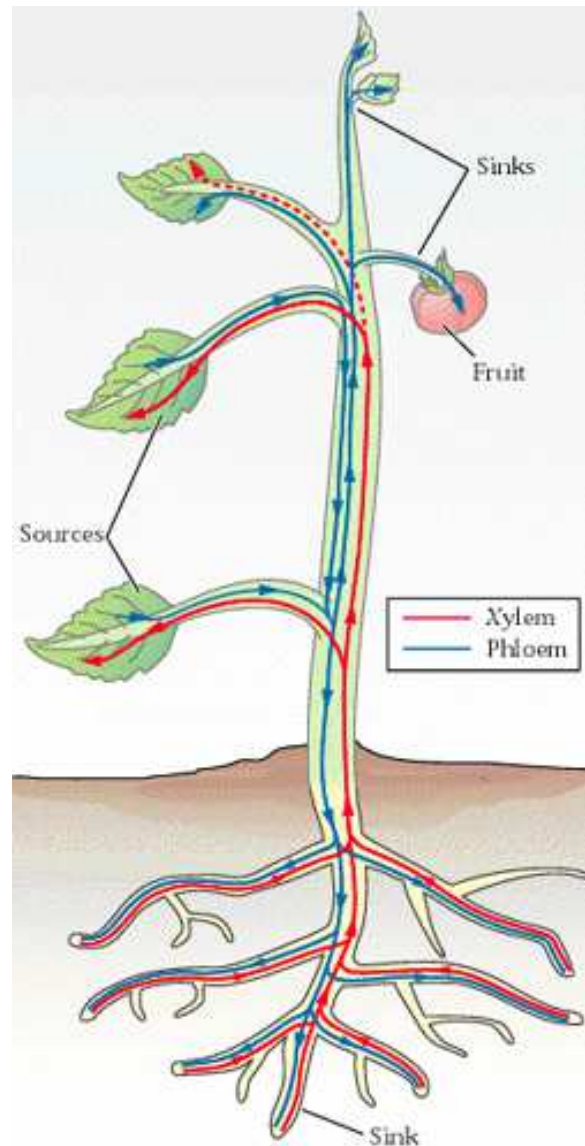


Il floema è il tessuto in grado di traslocare i prodotti della fotosintesi da foglie adulte ad aree di accrescimento ed accumulo comprese le radici



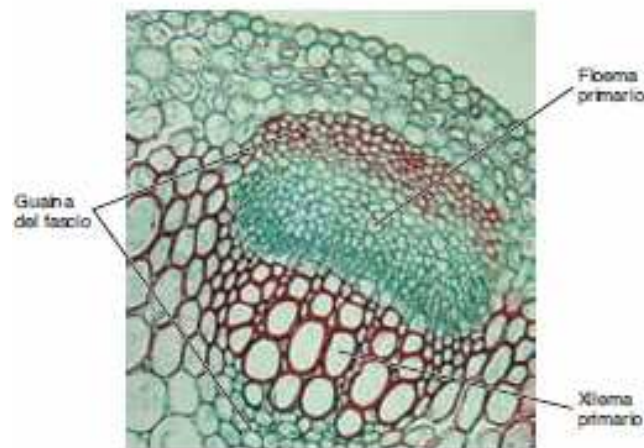
Ridistribuisce anche l'acqua ed altri composti attraverso tutta la pianta

Lo xilema ed il floema hanno numerosi punti di contatto

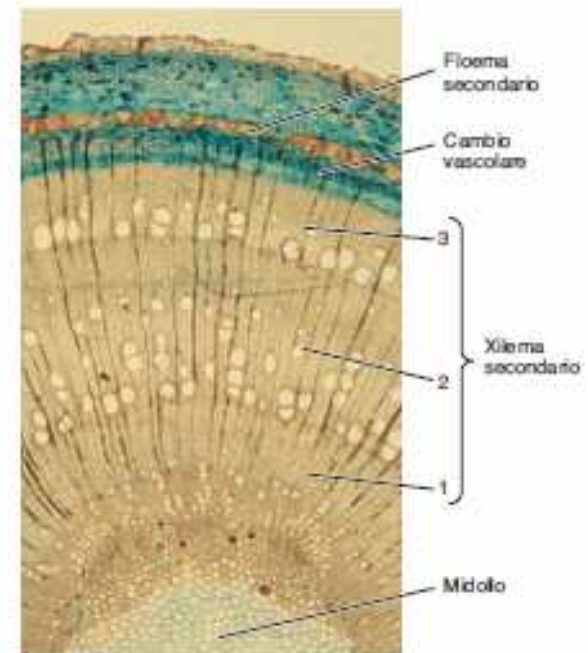


Il Floema si trova nella parte esterna dei fasci vascolari

Guaina del fascio



fascio vascolare di trifoglio:
sezione trasversale

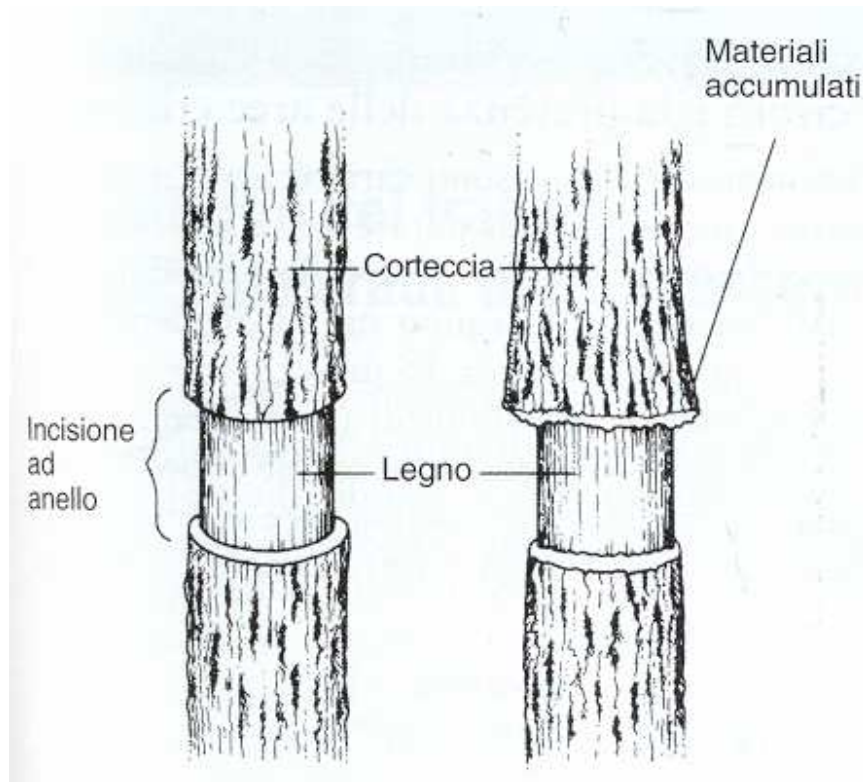


Sezione di tronco di Tiglio

Decorticazione anulare

Malpighi 1686

Mason e Maskell 1928

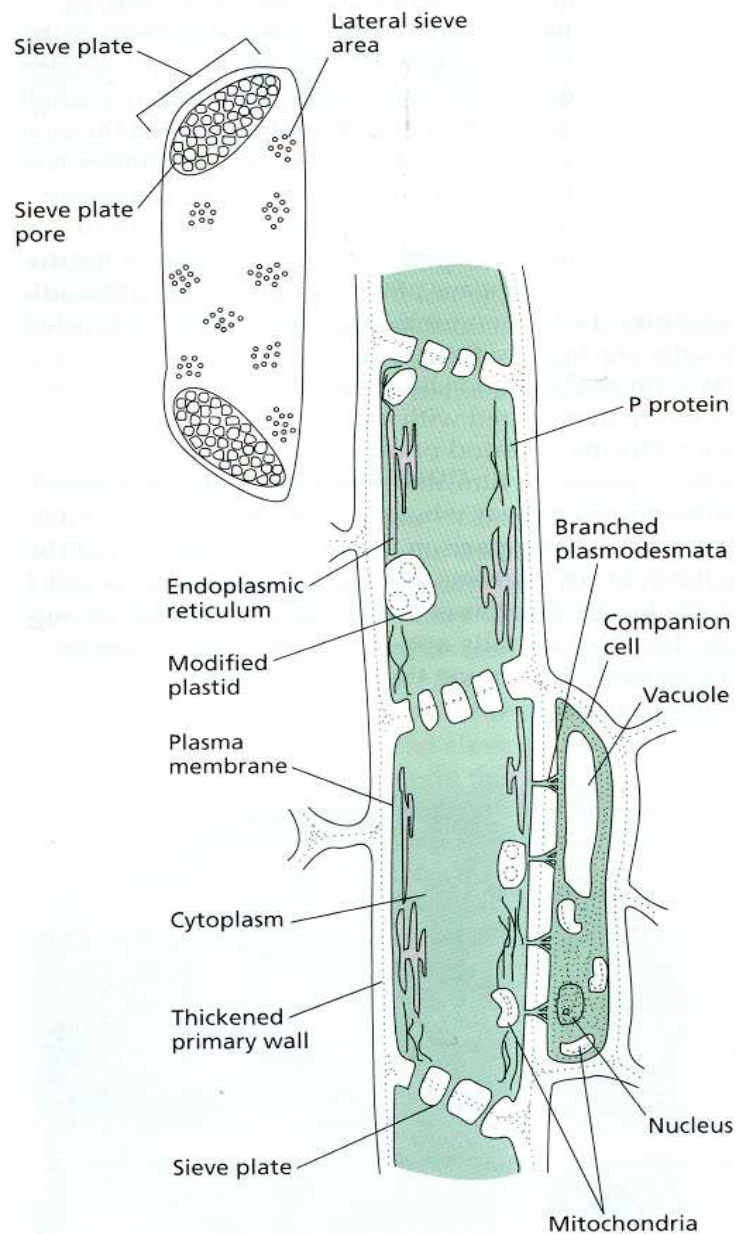


Studi con $^{14}\text{CO}_2$ o zuccheri radioattivi



Autoradiografia di sezioni di tessuto

Gli zuccheri si accumulano al di sopra della zona decorticata



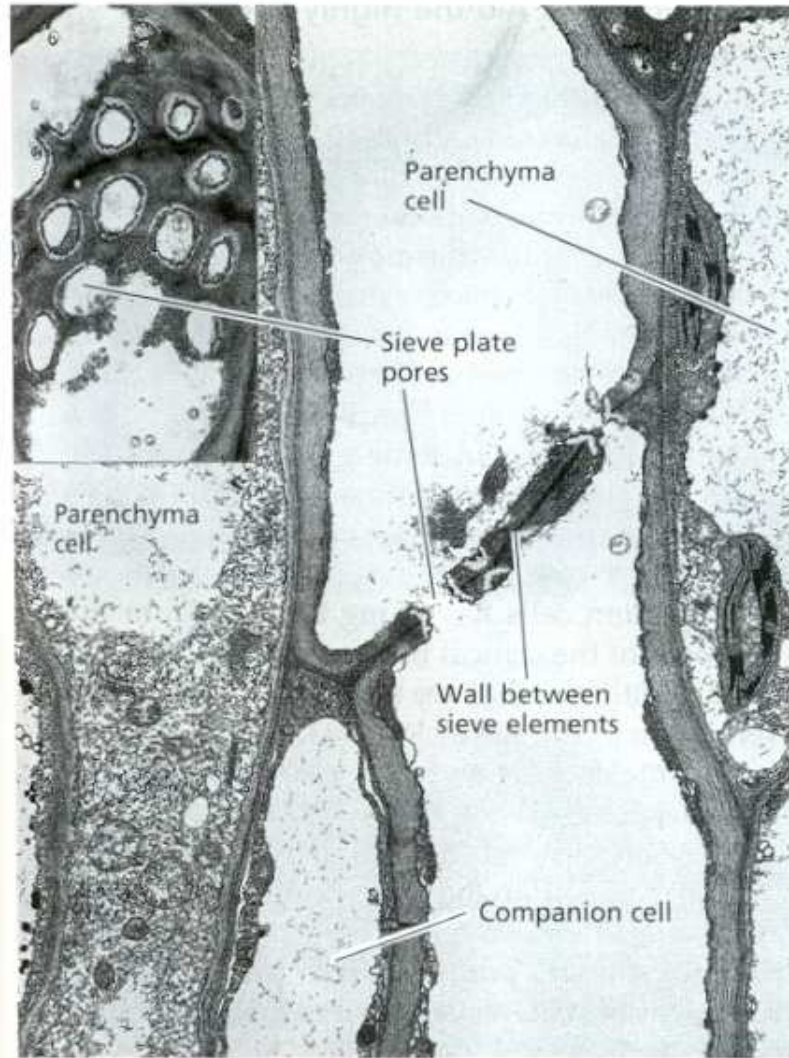
Elementi del Cribro



Cellule cribrose (gimnosperme)
Elementi dei tubi cribrosi
(angiosperme)

Aree cribrose: connessioni tra cellule
conduttrici, pori 1-15 μm

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

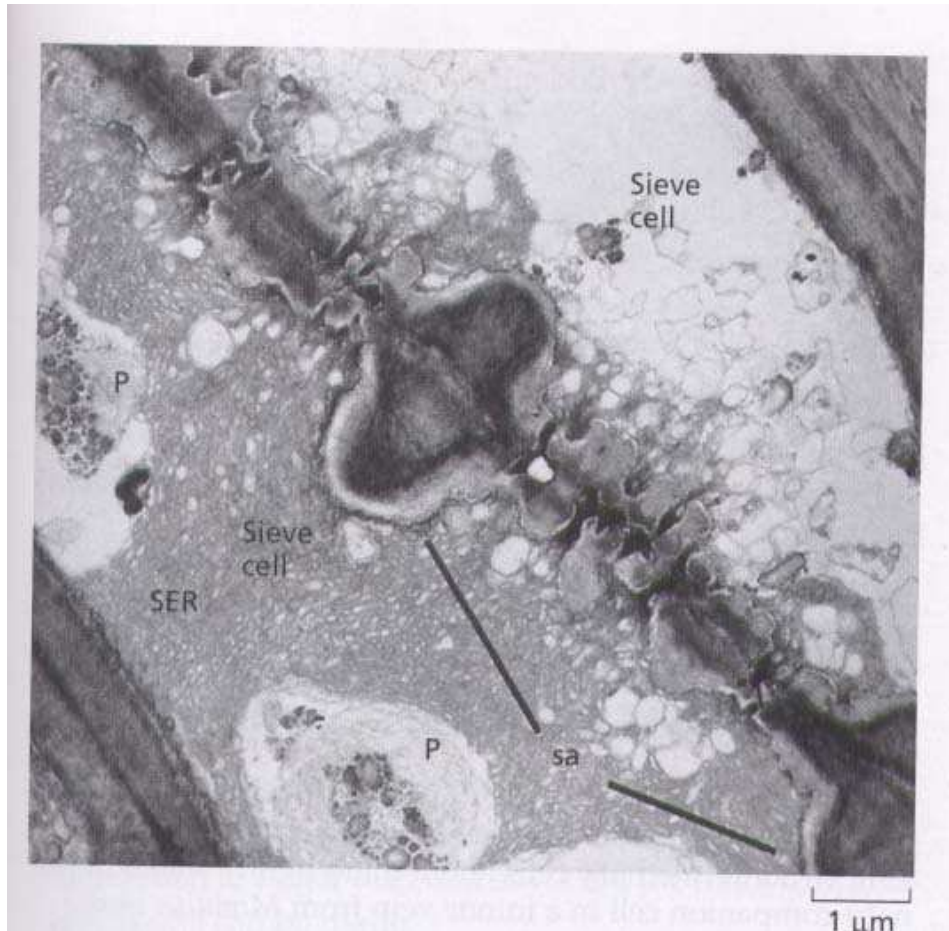


Sezione longitudinale di due elementi dei tubi cribrosi di *Cucurbita maxima* connessi da una placca cribrosa

Angiosperme

La placca cribrosa è aperta cioè non ostruita da membrane o P-proteine

Area cribrosa tra due cellule di una conifera



Gimnosperme

I pori e l'area sono occupati dal reticolo endoplasmatico liscio

Gli elementi dei tubi cribrosi mancano di nucleo, tonoplasto, microfilamenti, microtubuli, golgi e ribosomi

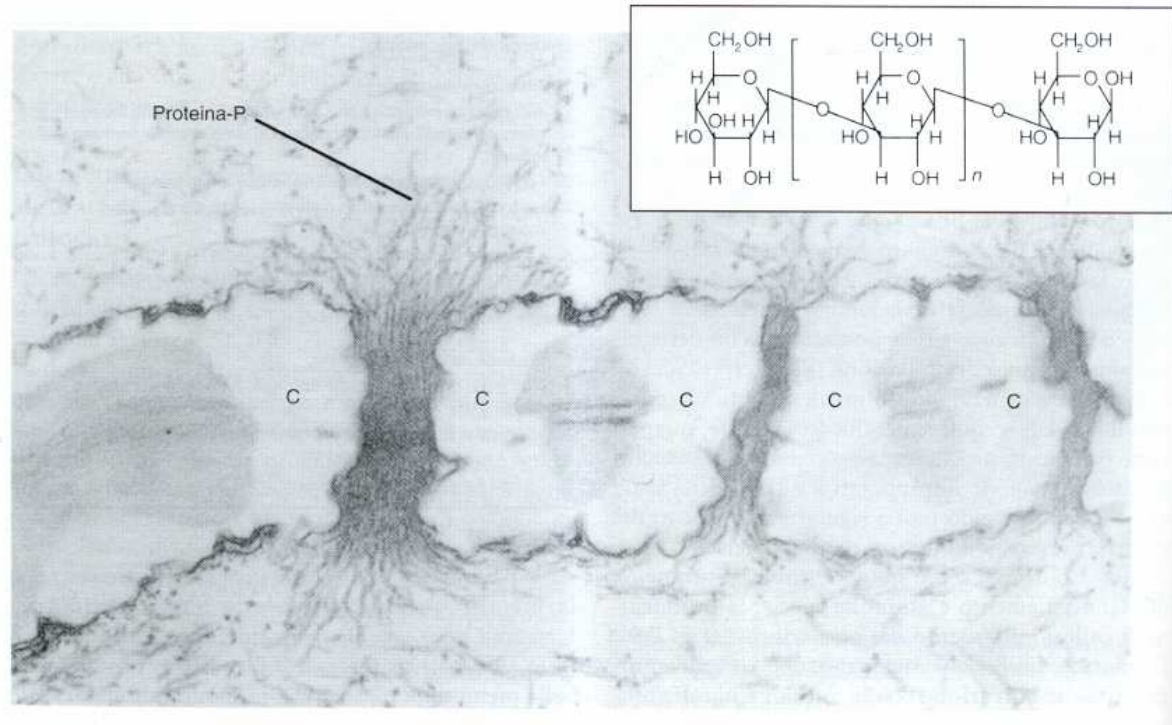
Contengono Proteina P: si trova in tutte le dicotiledoni e in molte monocotiledoni (PP1 e PP2)

nelle cellule immature la proteina P è presente come corpuscoli che durante la maturazione si disperdono in forme tubulari e fibrillari

Funzione: ostruisce i pori per evitare la perdita di succo floematico quando viene provocato un taglio o una ferita

Risposta al danneggiamento meccanico:

- P-proteine
- Sintesi di callosio



il callosio viene sintetizzato dalla callosio sintasi al livello della membrana plasmatica e viene depositato tra membrana e parete

CALLOSIO DA FERITA

Gli elementi dei tubi cribrosi sono connessi mediante plasmodesmi con una o più Cellule Compagne

Cellule Compagne:

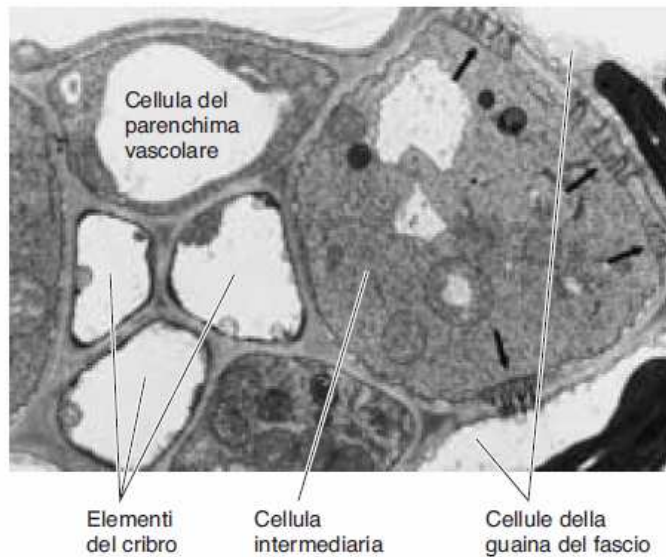
- Derivano dalla stessa cellula madre dell'elemento cribroso
- Sono la sorgente di ATP e di altri composti
- Sono ricche di mitocondri

Esistono tre tipi di Cellule Compagne:

- Cellule Compagne ordinarie
- Cellule Transfer
- Cellule Intermediarie
(Cellule Albuminose nelle Gimnosperme)



(C)

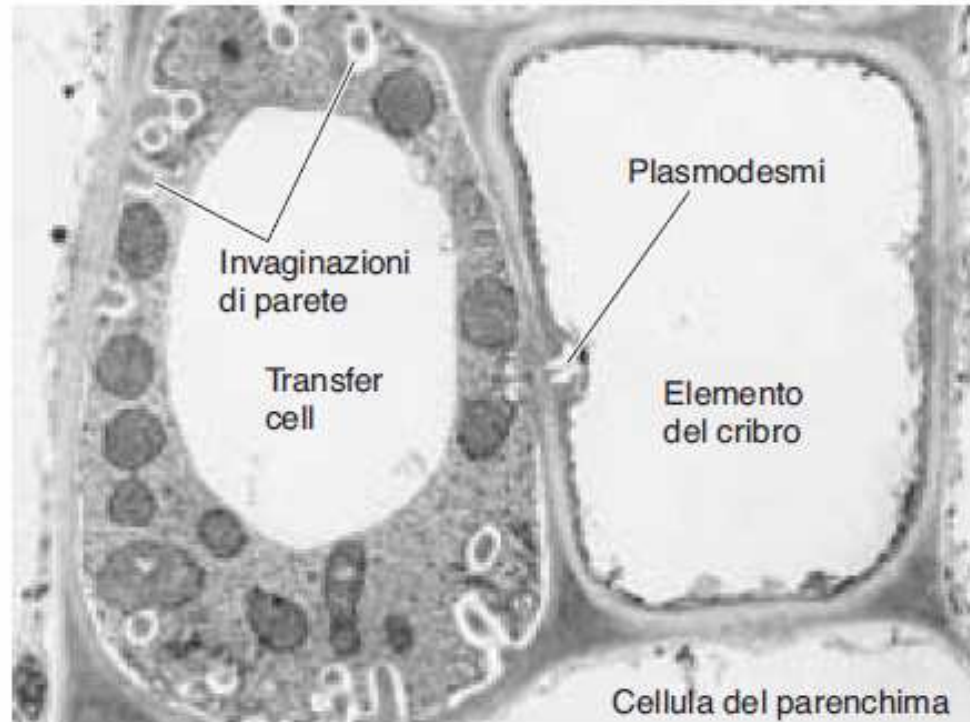


Cellule Compagne Ordinarie:

- Cloroplasti ben sviluppati.
- Parete cellulare con superficie interna liscia.
- Plasmodesmi prevalentemente con gli elementi del cribro

Cellule Intermediarie

- Numerosi plasmodesmi con le cellule circostanti
- Piccoli vacuoli
- Tilacoidi poco sviluppati



Cellule Transfer

- Simili alle Ordinarie.
- La parete cellulare presenta invaginazioni a forma di dito.
- Connessioni prevalentemente con gli elementi del cribro.

Le **Cellule Compagne Ordinarie** e Le **Cellule Transfer** a causa della scarsità di connessioni citoplasmatiche sembrano specializzate nella assunzione di soluti dall'**apoplasto**

TABELLA 10.1

Caratteristiche dei due tipi di elementi cribrosi

Elementi dei tubi cribrosi presenti nelle angiosperme

1. Alcune aree cribrose sono differenziate in placche cribrose; gli elementi singoli del tubo cribroso si uniscono per formare i tubi cribrosi.
2. I pori delle placche cribrose sono dei canali aperti.
3. La proteina P è presente in tutte le dicotiledoni e in alcune monocotiledoni.
4. Le cellule compagne sono la fonte dell'ATP e forse anche di altri composti e, in alcune specie, sono cellule intermedie o transfer cell.

Cellule cribrose presenti nelle gimnosperme

1. Non sono presenti placche cribrose; tutte le aree cribrose sono simili.
2. I pori delle aree cribrose risultano ostruiti da membrane.
3. Non è presente la proteina P.
4. Le cellule albuminose fungono talvolta da cellule compagne.

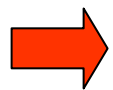
Direzione della traslocazione nel Floema

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

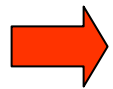


Avviene da zone di produzione dei fotoassimilati dette **SORGENTI** (Source)

a zone di consumo metabolico o di immagazzinamento dette **POZZI** (Sink)



SORGENTI: organi in grado di esportare fotoassimilati
tipicamente foglie mature ma anche organi di immagazzinamento
(radici , tuberi) durante la fase di esporto (piante biennali: Beta
maritima Beta vulgaris)



POZZI: organi non fotosintetizzanti o non autosufficienti
radici, immature, frutti in sviluppo, tuberi

Fattori che influenzano i movimenti Sorgente → Pozzo

Prossimità: Foglie mature superiori → Gemme e giovani foglie

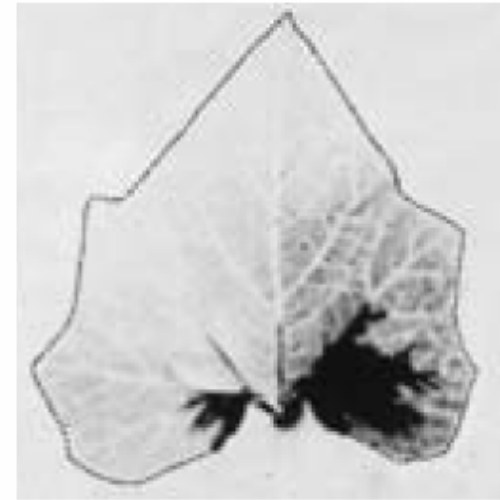
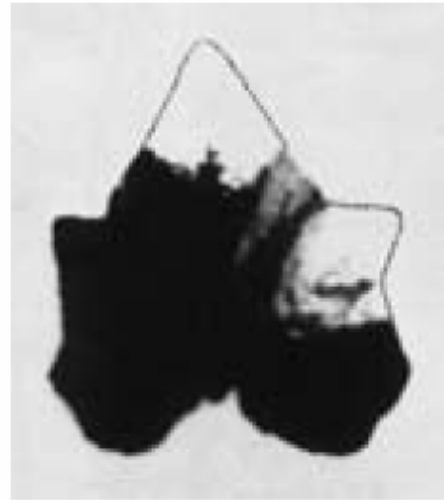
Sviluppo: fase vegetativa → apici del germoglio e della radice
fase riproduttiva → frutti in sviluppo

Connessioni

vascolari: connessioni tra le foglie. Linea verticale **ortostica**

L' Alterazione delle vie di traslocazione per effetto di ferite o potature può portare alla formazione di una via alternativa di connessioni vascolari (anastomosi)

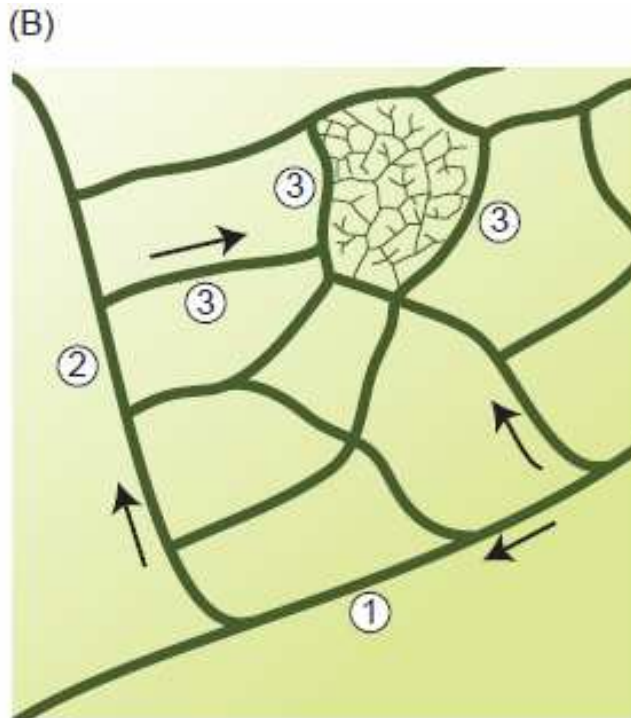
Nelle foglie la transizione da tessuti pozzo a sorgente è graduale



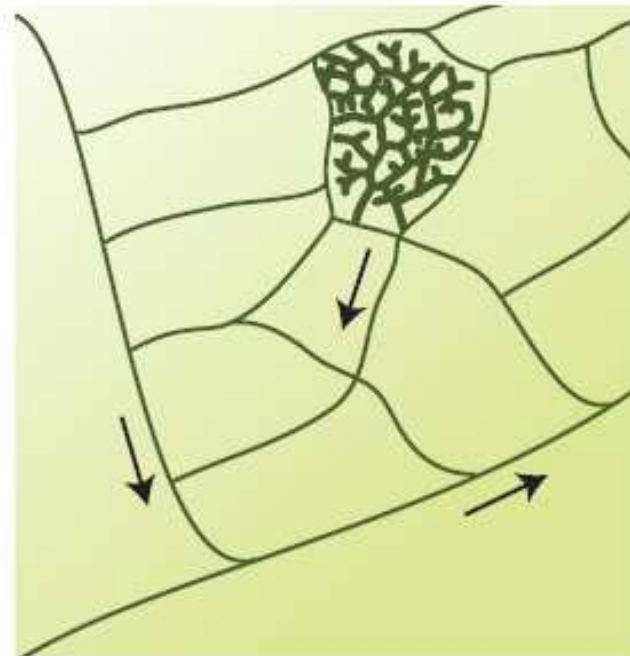


Transizione da pozzo a sorgente

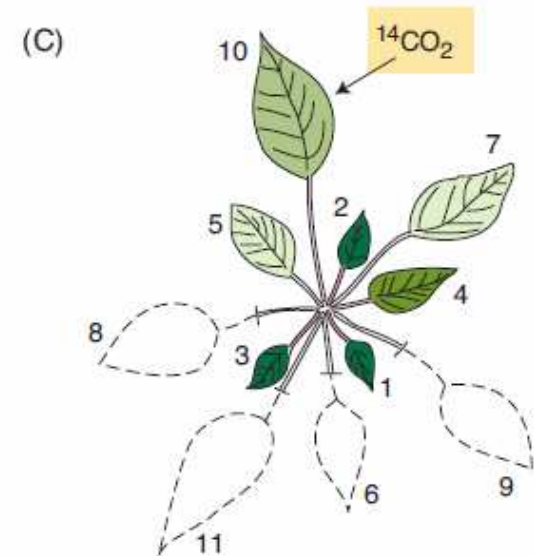
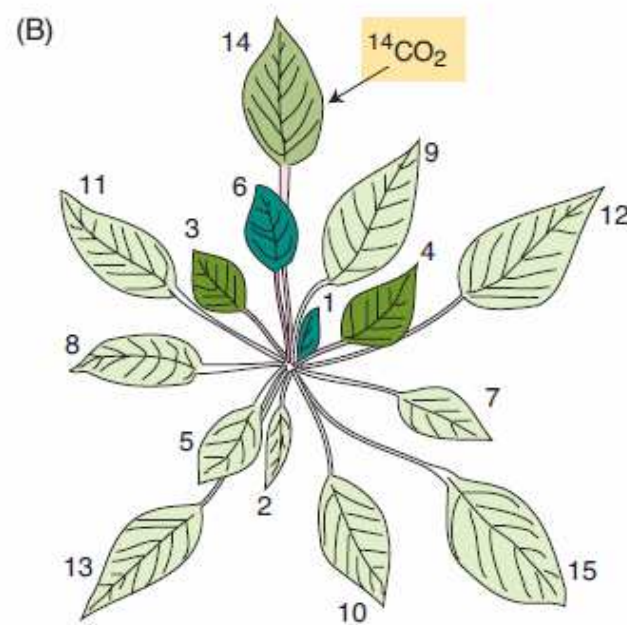
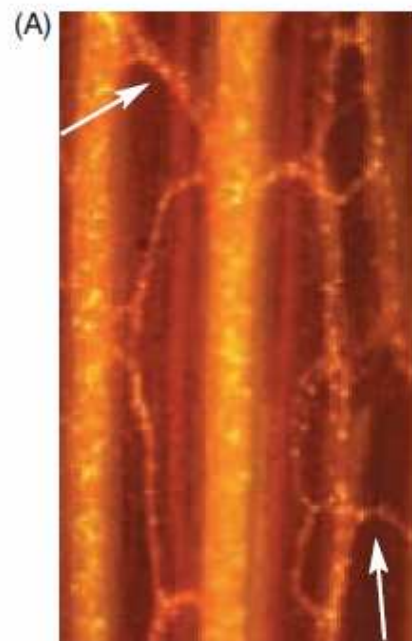
(B)



(C)



Relazioni di ortosticità



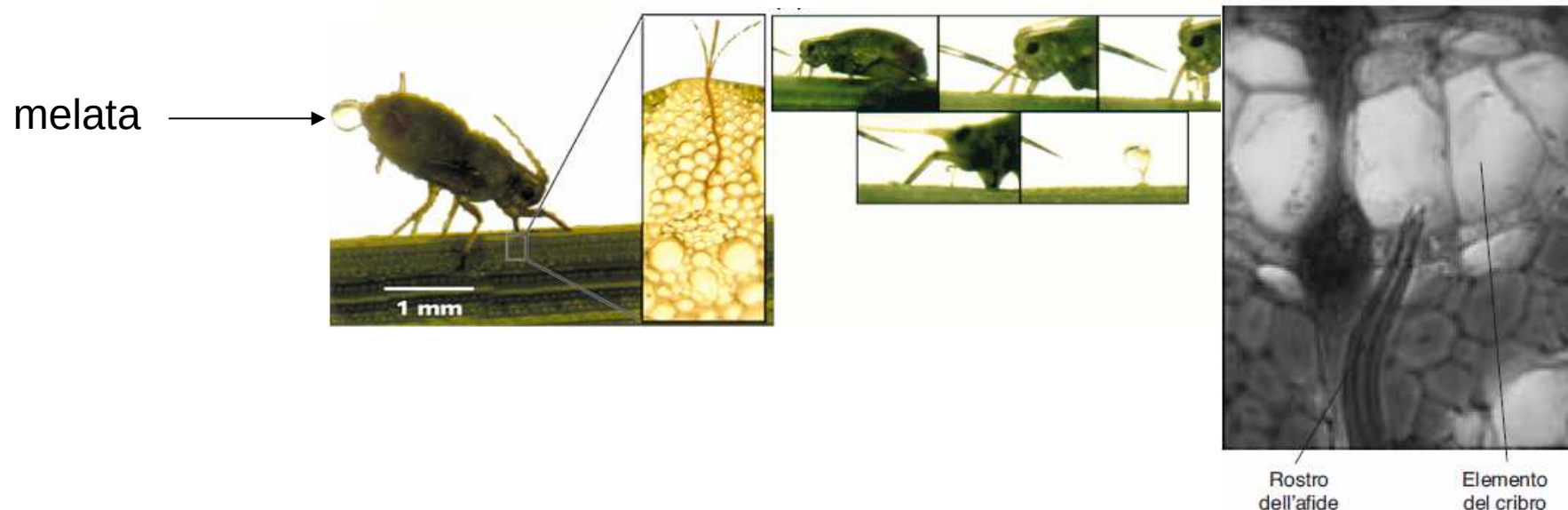
Struttura del floema (*Dhalia pinnata*)
visto al microscopio a epifluorescenza

Sostanze trasportate nel floema

determinazione della composizione del succo floematico

➤ Analisi dell'essudato da ferita: inquinamento da contaminanti
diluizione succo floematico per diminuzione
di P quindi del potenziale idrico del floema

➤ Uso degli afidi



Composizione del succo floematico

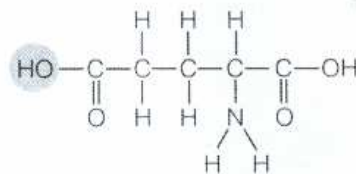
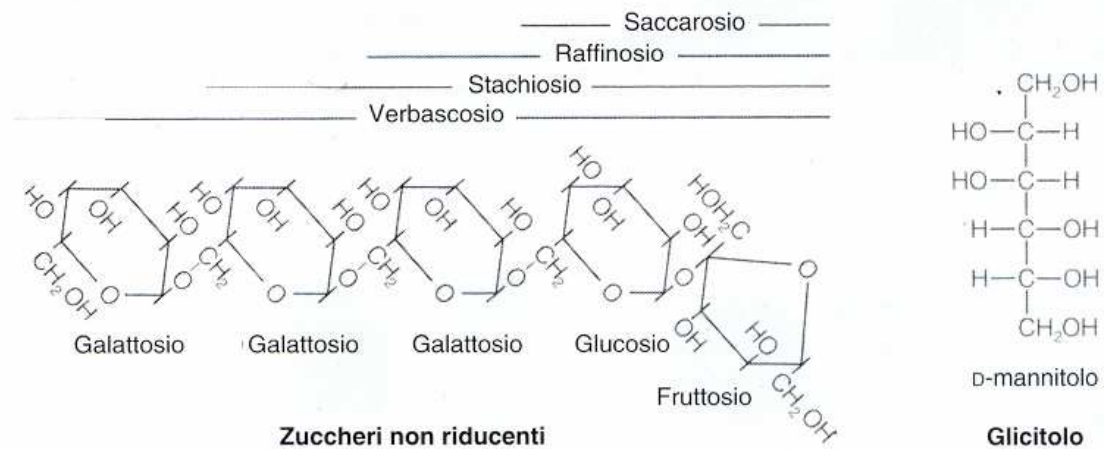
TABELLA 10.2

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

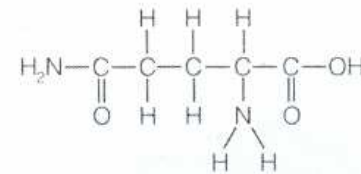
Composto	Concentrazione (mg ml ⁻¹)
Zuccheri	80,0-106,0
Aminoacidi	5,2
Acidi organici	2,0-3,2
Proteine	1,45-2,20
Potassio	2,3-4,4
Cloro	0,355-0,675
Fosfati	0,350-0,550
Magnesio	0,109-0,122

Fonte: Hall e Baker 1972

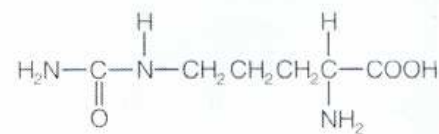
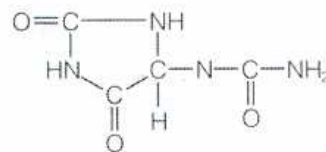
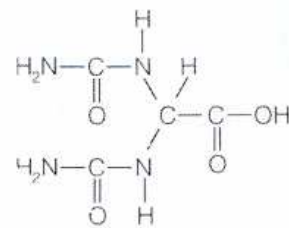
Sostanze traslocate nel floema



Aminoacido



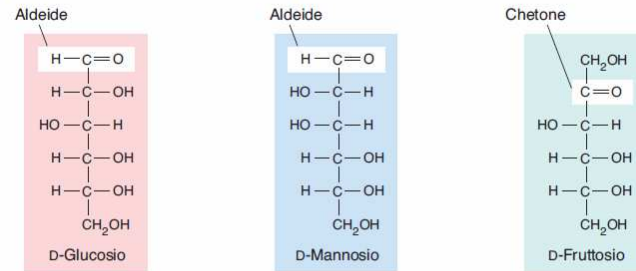
Ammide



ureidi

(A) Zuccheri riducenti che non sono generalmente traslocati nel floema

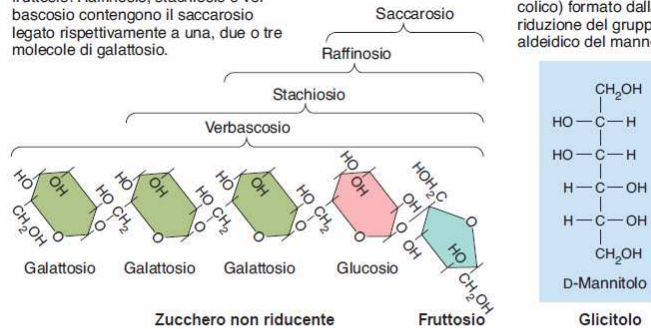
I gruppi riducenti sono aldeidici (glucosio e mannosio) e chetonici (fruttosio).



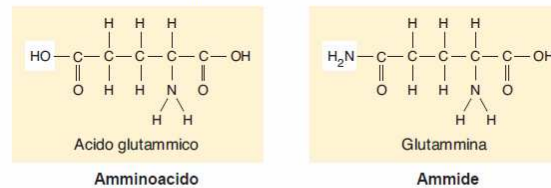
(B) Composti comunemente traslocati nel floema

Il saccarosio è un disaccaride formato da una molecola di glucosio e una di fruttosio: Raffinosio, stachiosio e verbascosio contengono il saccarosio legato rispettivamente a una, due o tre molecole di galattosio.

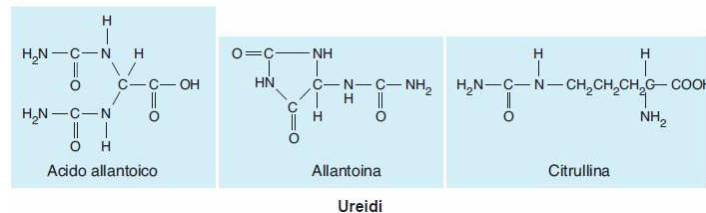
Il mannitolo è un glicite (zucchero alcolico) formato dalla riduzione del gruppo aldeidico del mannosio.



L'acido glutammico, un amminoacido e la glutammina, la sua amide, sono composti azotati importanti presenti nel floema, oltre all'acido aspartico e all'asparagina.

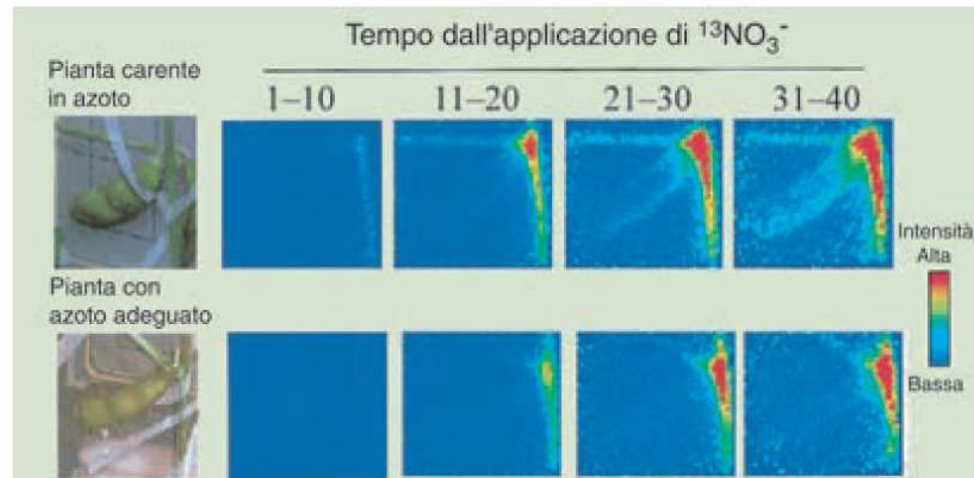


Le specie con noduli azoto-fissatori utilizzano anche le ureidi come forme di trasporto di azoto.



Velocità del Trasporto Floematico

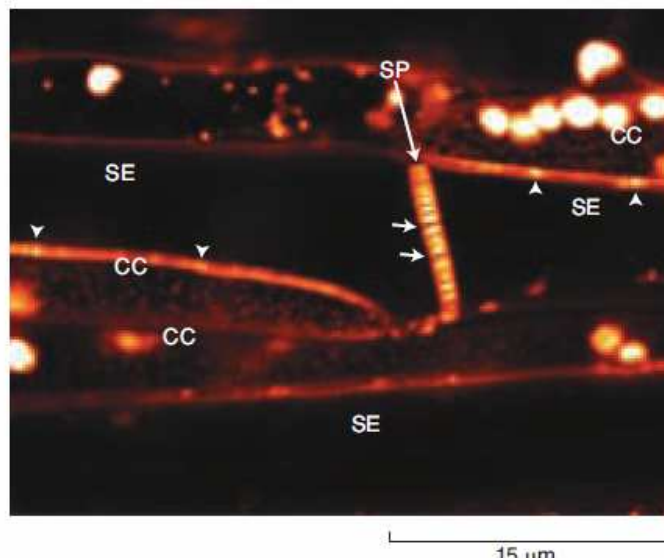
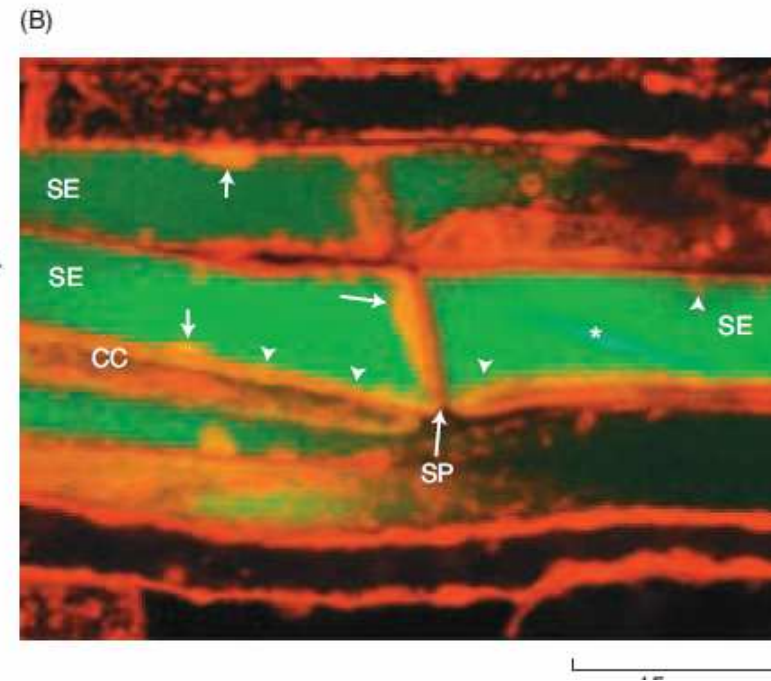
Velocità e trasferimento di massa misurabili
mediante l'uso di traccianti radioattivi



Velocità misurate in media 1 m h^{-1} ; da 30 cm a 150 cm h^{-1}

Velocità elevate, incompatibili con movimento
delle sostanze per **diffusione**

Traslocazione in elementi cribrosi vivi



Caricamento del floema

Meccanismo mediante il quale gli zuccheri fotosintetizzati nelle cellule del mesofillo fogliare entrano nel floema

L'ingresso avviene a livello del complesso **cellula compagna /elemento del cribro**, considerati come un'unica unità funzionale



Complesso SE/CC

Nel cribro gli zuccheri sono più concentrati che nelle cellule del mesofillo ($\Pi_m = 1,3 \text{ Mpa}$; $\Pi_{se/cc} = 3 \text{ MPa}$)



meccanismo di

Trasporto Attivo

Caricamento del floema

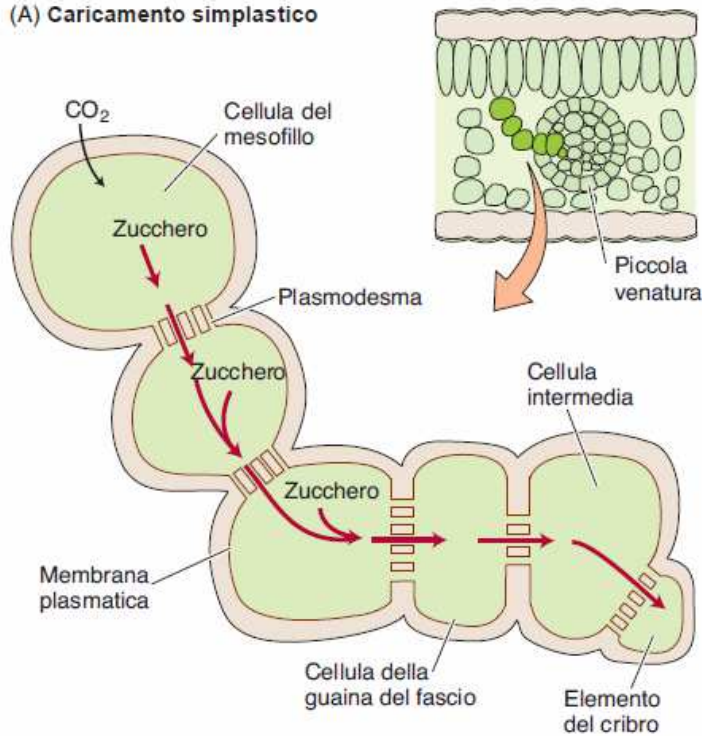


via apoplastica

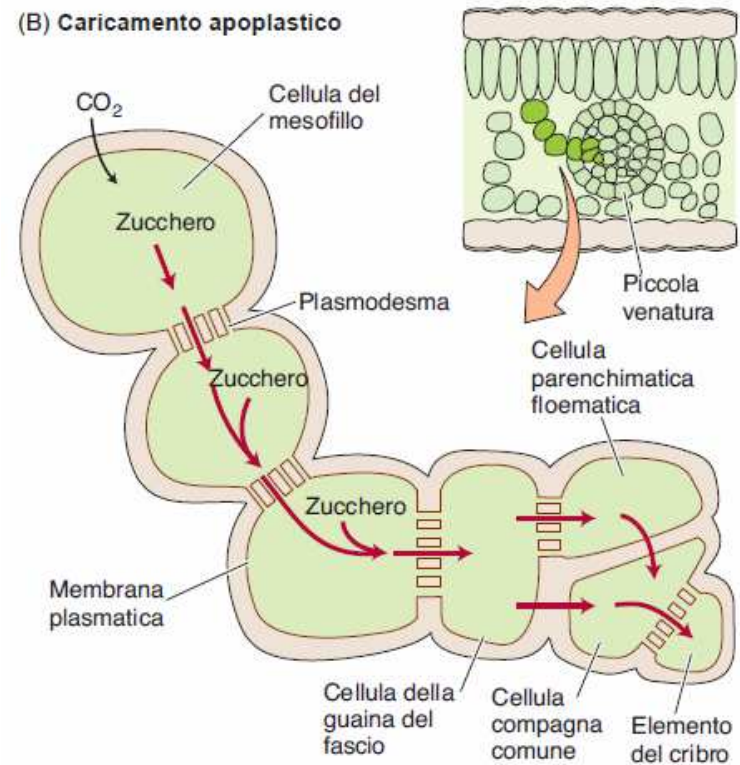


via simplastica

(A) Caricamento simplastico



(B) Caricamento apoplastico

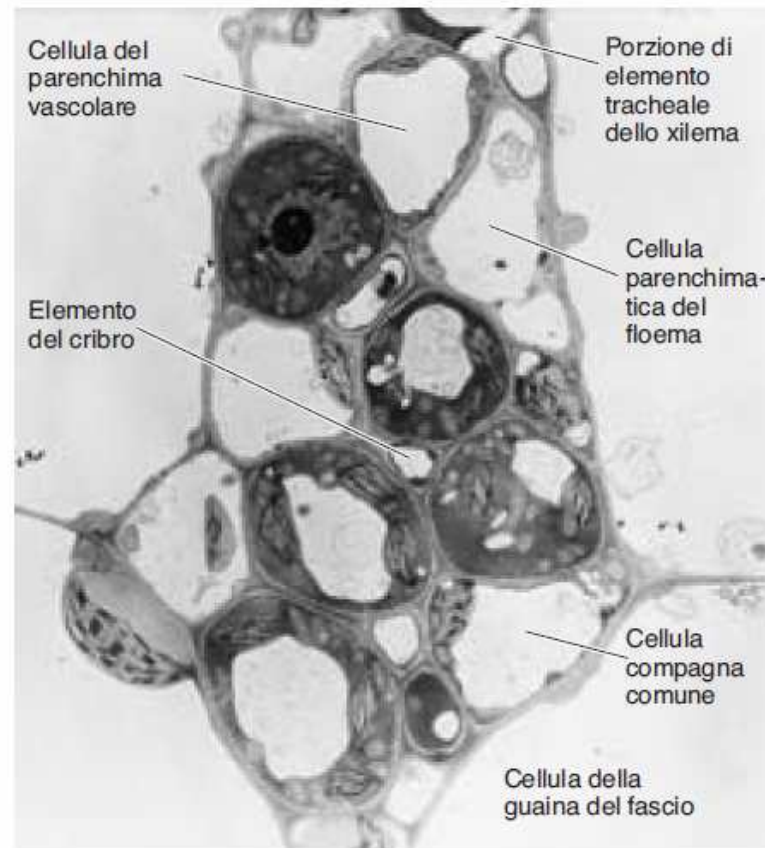


I trioso fosfati passano dai cloroplasti al citosol → Sintesi di saccarosio

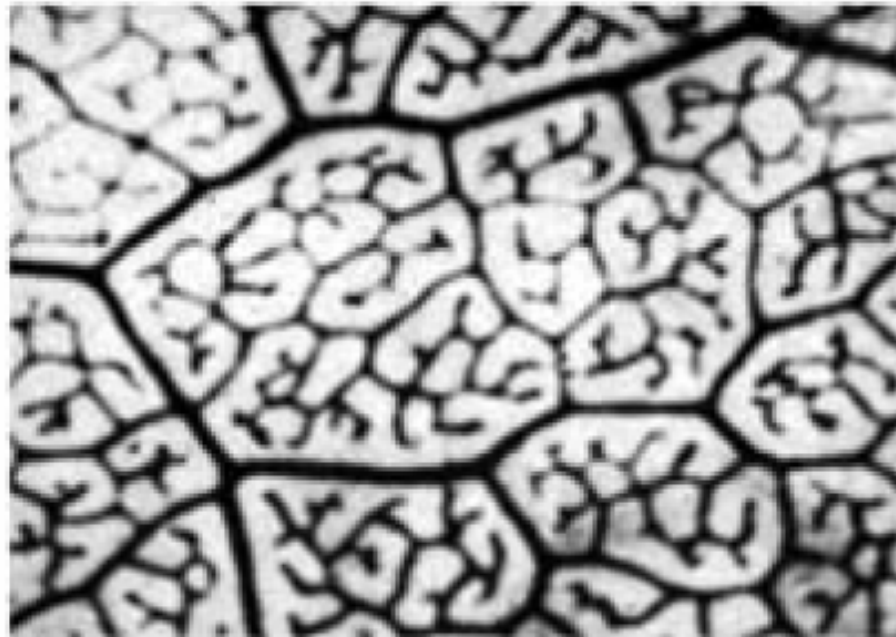
Il saccarosio si muove dalle cellule del mesofillo agli elementi cribrosi delle nervature minori → Trasporto a breve distanza

Il saccarosio entra negli elementi cribrosi → Caricamento del Floema

Nervatura minore di una foglia
sorgente di barbabietola
da zucchero



Autoradiografia di una foglia sorgente di barbabietola da zucchero trattata con saccarosio radioattivo



Il saccarosio si accumula nelle piccole venature negli elementi del cribro e nelle cellule compagne → Trasporto attivo

Configurazione delle venature minori

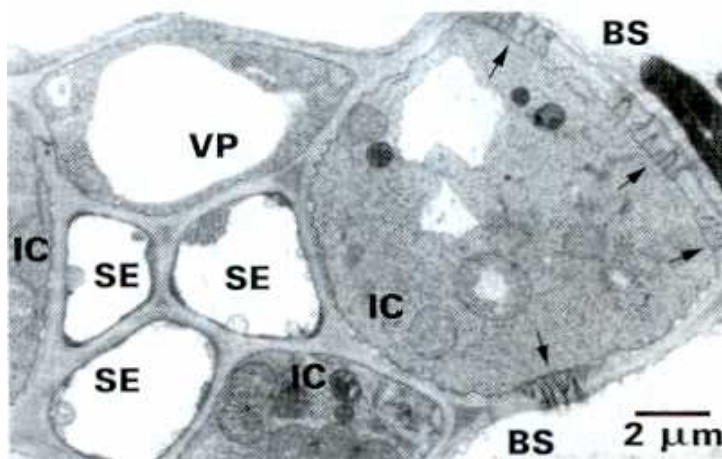
tipo 1 (caricamento simplastico)

- configurazione aperta
- numerosi plasmodesmi tra cellule compagne e
- cellule della guaina del fascio

tipo 2 (caricamento apoplastico)

- configurazione chiusa
- SE/CC appare simplasticamente isolato

tipo 1



tipo2

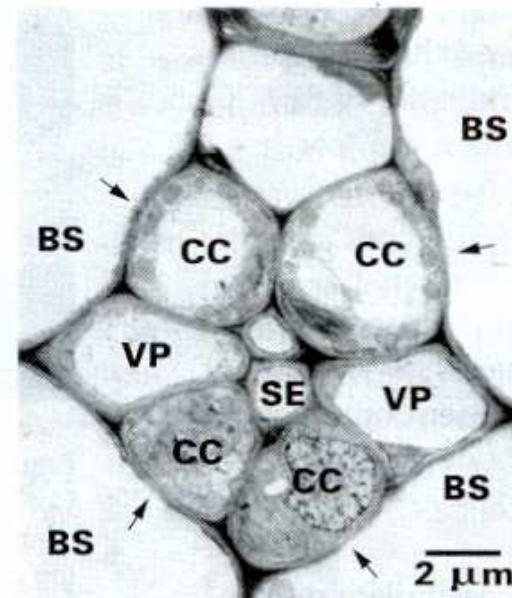


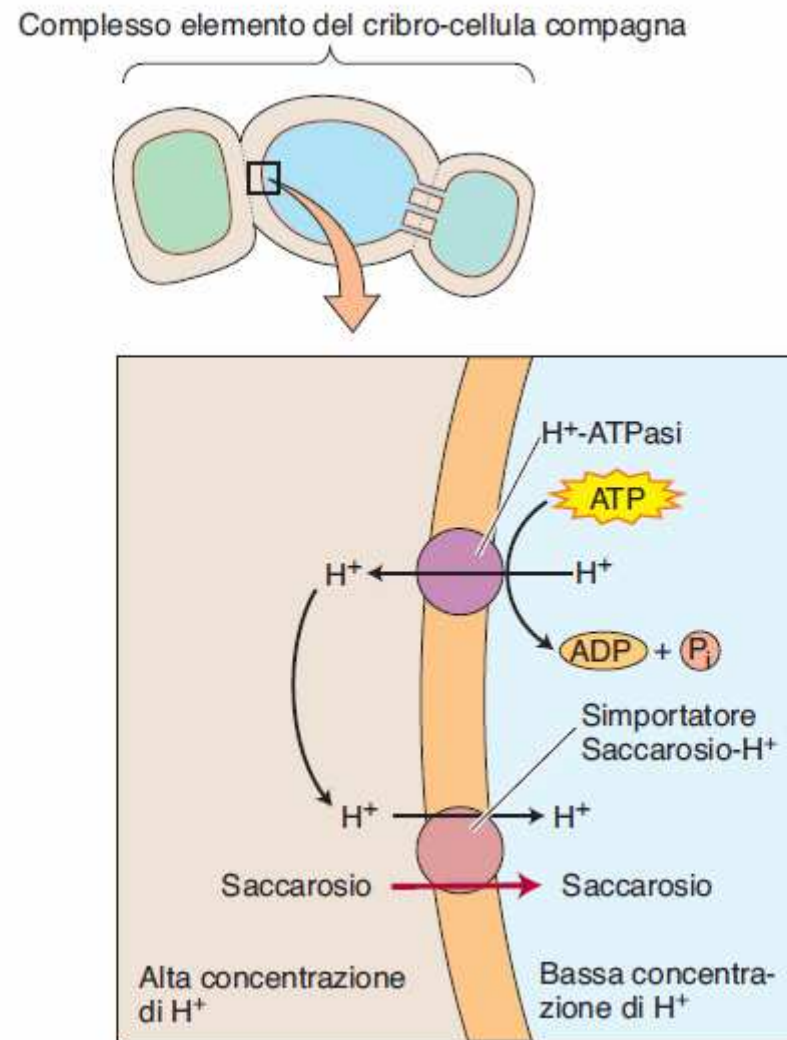
TABELLA 10.5
Pattern di caricamento apoplastico e simplastico

	Caricamento apoplastico	Caricamento simplastico
Zucchero trasportato	Saccarosio	Oligosaccaridi in aggiunta al saccarosio
Tipo di cellula compagna nelle venature minori	Cellula compagna comune o transfer cell	Cellule intermedie
Numero di plasmodesmi che collegano gli elementi del cribro e le cellule compagne con le cellule che le circondano	Pochi	Molti
	Vaso xilematico Cellula compagna Parenchima floematico Elemento del cribro	Plasmodesma Cellula intermedia

Fonte: Disegni da van Bel *et al.* 1992

Family ^a	Species	Common name	Plasmodesmal frequency ^b	Sugar ^c
Type 1 (open)^d				
Oleaceae	<i>Fraxinus ornus</i>	Ash	61	RSOs + mannitol
	<i>Syringa vulgaris</i>	Lilac	55	RSOs + mannitol
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita pepo</i>	Pumpkin	48	RSOs
Lamiaceae	<i>Coleus blumei</i>	Coleus	45	RSOs
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i>	Grape	31	Sucrose
Magnoliaceae	<i>Liriodendron tulipifera</i>	Tulip tree	24	Sucrose
Salicaceae	<i>Salix babylonica</i>	Weeping willow	14	Sucrose
Type 1–2a (intermediate)				
Ericaceae	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Rhododendron	8.1	RSOs
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	Cotton	6.2	Sucrose
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i>	Castor bean	4.1	Sucrose
Type 2 (closed)^e				
Type 2a (closed primitive)^f				
Solanaceae	<i>Solanum tuberosum</i>	Potato	0.12	Sucrose
	<i>Nicotiana tabacum</i>	Tobacco	0.08	Sucrose
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i>	Beet	0.06	Sucrose
Type 2b (closed advanced)^g				
Fabaceae	<i>Pisum sativum</i>	Pea	0.08	Sucrose
Asteraceae	<i>Xanthium strumarium</i>	Cocklebur	0.06	Sucrose
	<i>Helianthus annuus</i>	Sunflower	0.06	Sucrose
	<i>Lactuca sativa</i>	Lettuce	0.03	Sucrose

Nella via apoplastica il caricamento degli elementi del cribro avviene mediante un **simporto saccarosio/protone**



- H^+ -ATPasi localizzata nella membrana plasmatica di cellule compagne (Arabidopsis) e nelle cellule transfer (fagiolo)
- Nelle cellule transfer H^+ -ATPasi è più concentrata nelle invaginazioni
- In Arabidopsis la distribuzione della H^+ -ATPasi è correlata a quella di SUC2

SUC2

(Arabidopsis, Plantago major)
Cellule compagne



Trasportatori saccarosio/protone
clonati

SUT1

(patata, pomodoro, tabacco)
Elementi del cribro

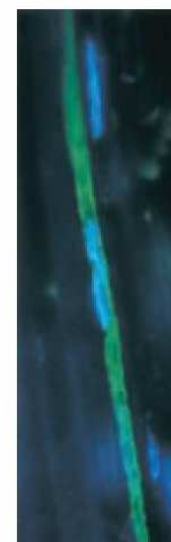
TABELLA 10.4
Alcuni trasportatori di saccarosio di dicotiledoni e loro funzioni

Famiglia genica del trasportatore	Esempi di pianta	Nome	Localizzazione/ Funzione
<i>SUT1</i>	Patata, pomodoro, tabacco, <i>Arabidopsis</i> , banana Banana	SUT1 SUC2 SUC1	EC/caricamento CC/caricamento EC di piccioli/ricupero
<i>SUT2</i>	Patata, pomodoro, banana <i>Arabidopsis</i>	SUT2	EC/funzione ignota Guaina del fascio in <i>Arabidopsis</i> /funzione ignota
<i>SUT4</i>	<i>Arabidopsis</i> Patata, pomodoro	SUT4	Sconosciuta EC

Fonte: Kuhn 2003.

Nota: CC, cellula compagna; EC, elemento del cribro

Pm SUC2



Caricamento simplastico

nelle piante che hanno cellule intermedie

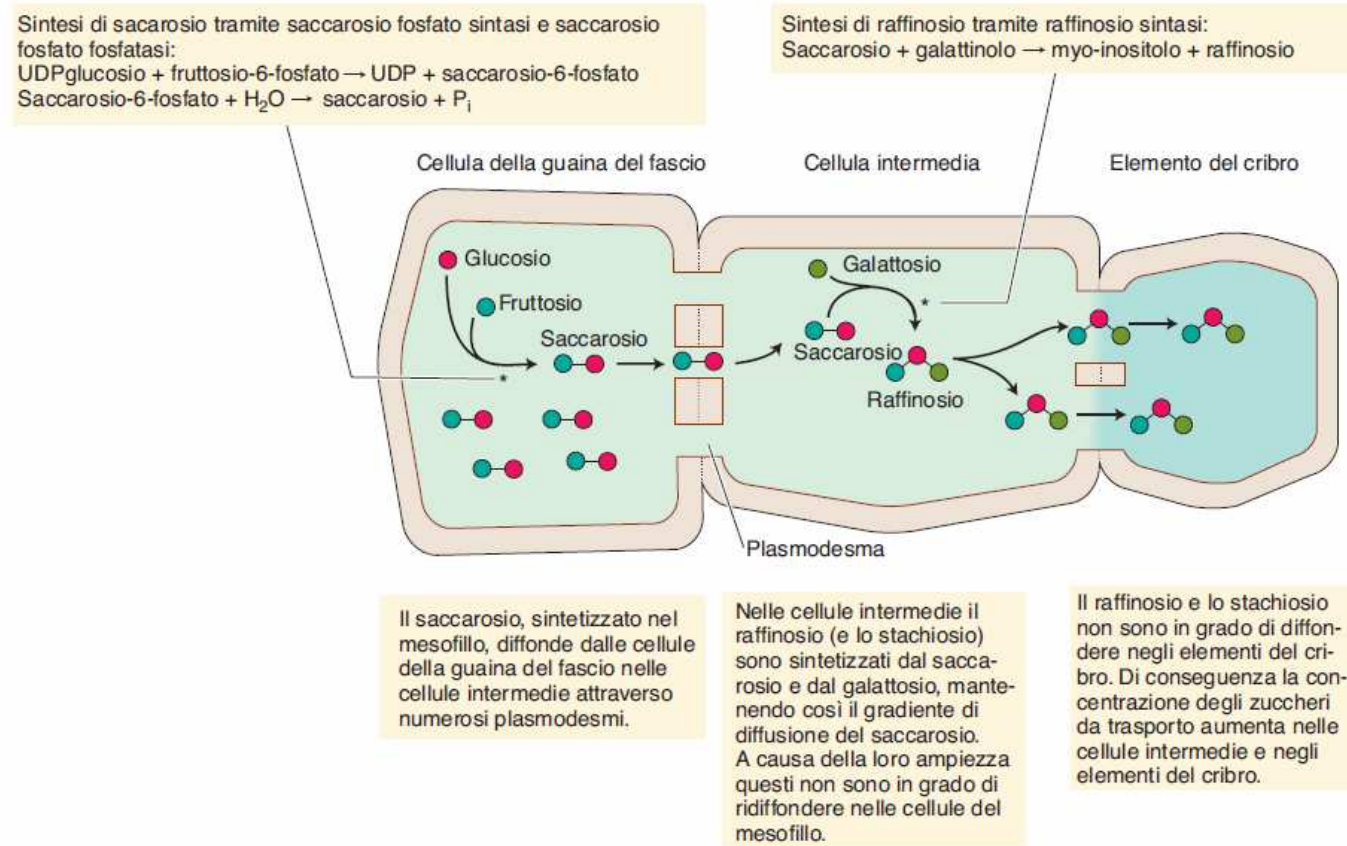


Figura 10.17 Modello della trappola per polimeri nel caricamento del floema. Per semplicità è stata omessa la presenza del trisaccaride stachiosio. (Da van Bel 1992)

modello a trappola per polimeri

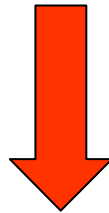
Scaricamento del floema

- è simplastico o apoplastico?
- il saccarosio viene idrolizzato?
- lo scaricamento richiede energia?

Non esiste un unico modello

I pozzi possono essere molto diversi

- organi vegetativi: apici radicali, foglie giovani
- Tessuti di riserva: radici, fusti
- Organi riproduttivi: frutti, semi



Lo scaricamento può essere simplastico o apoplastico

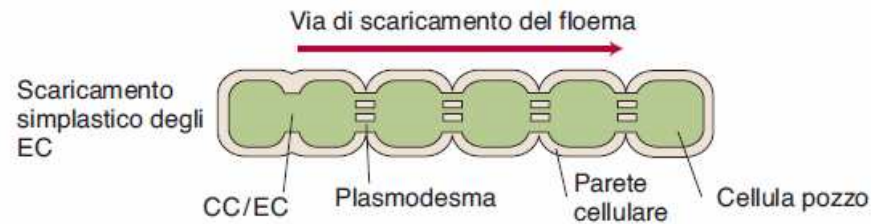
Scaricamento del floema

simplastico o apoplastico: a seconda della natura dei pozzi

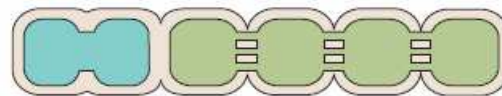
- completamente simplastico foglie giovani (tabacco)
- apoplastico foglie monocotiledoni
- simplastico apici radicali
- apoplastico pozzi che accumulano grandi quantità di zuccheri (tuberi di barbabietola e fusti di canna da zucchero)

Modelli di scaricamento floematico

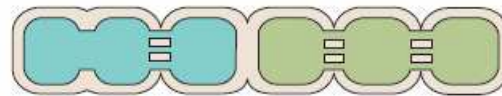
(A) Scaricamento simplastico del floema e trasporto a breve distanza



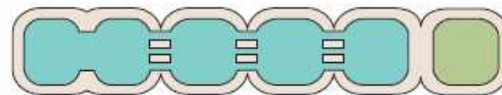
(B) Scaricamento apoplastico del floema e trasporto a breve distanza



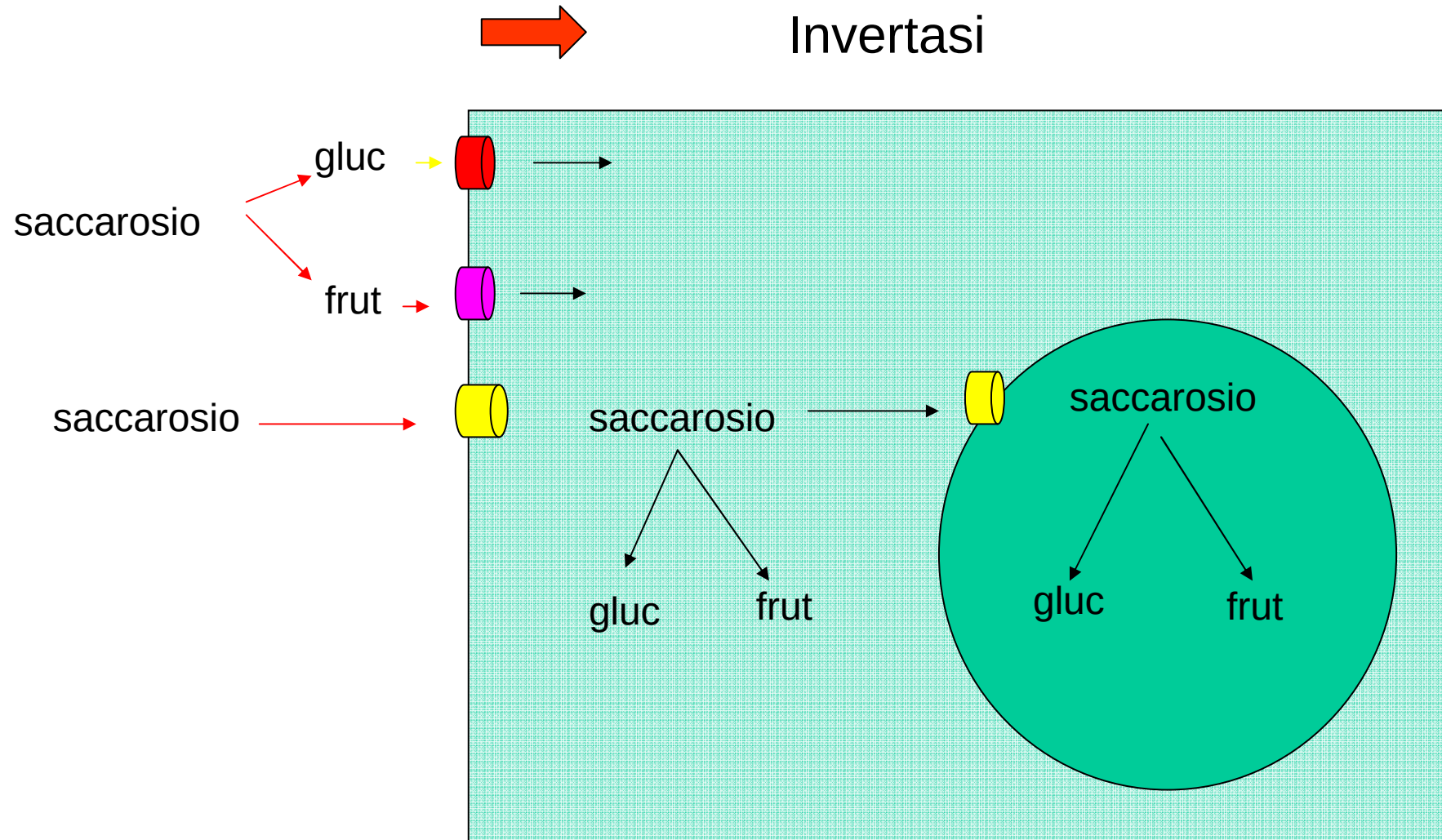
Tipo 1: Questa via a breve distanza è definita apoplastica poiché un passaggio, lo scaricamento del floema dal complesso elemento del cribro-cellula compagna, avviene nell'apoplasto. Il trasporto diventa simplastico quando gli zuccheri sono riassorbiti nel simplasto delle cellule contigue.



Tipo 2: Anche queste vie hanno un passaggio apoplastico. Comunque lo scaricamento del floema dal complesso elemento del cribro-cellula compagna è simplastico. Il passaggio apoplastico avviene più tardi nella via. La figura superiore (tipo 2A) mostra un passaggio apoplastico vicino al complesso elemento del cribro-cellula compagna; la figura inferiore (tipo 2B) mostra un passaggio apoplastico che viene successivamente rimosso.



Nello stadio apoplastico il saccarosio può essere idrolizzato



- **nello scaricamento simplastico** la concentrazione di saccarosio viene mantenuta bassa mediante la respirazione, la polimerizzazione o reazioni di biosintesi



richiesta energetica indiretta

- nello scaricamento apoplastico si ha almeno uno stadio di **trasporto attivo**

trasporto di saccarosio nei vacuoli della barbabietola da zucchero

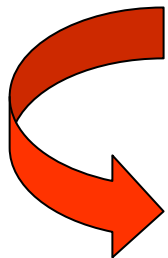


antiporto saccarosio/protone

Traslocazione nel foema —→ Trasporto a lunga distanza

Teorie attive: : Richiesta diretta di energia
per la traslocazione degli zuccheri
e delle altre sostanze dalle sorgenti ai pozzi

Teorie passive: La richiesta energetica è indiretta
cioè soltanto per il mantenimento dell'integrità
funzionale delle cellule coinvolte nel trasporto

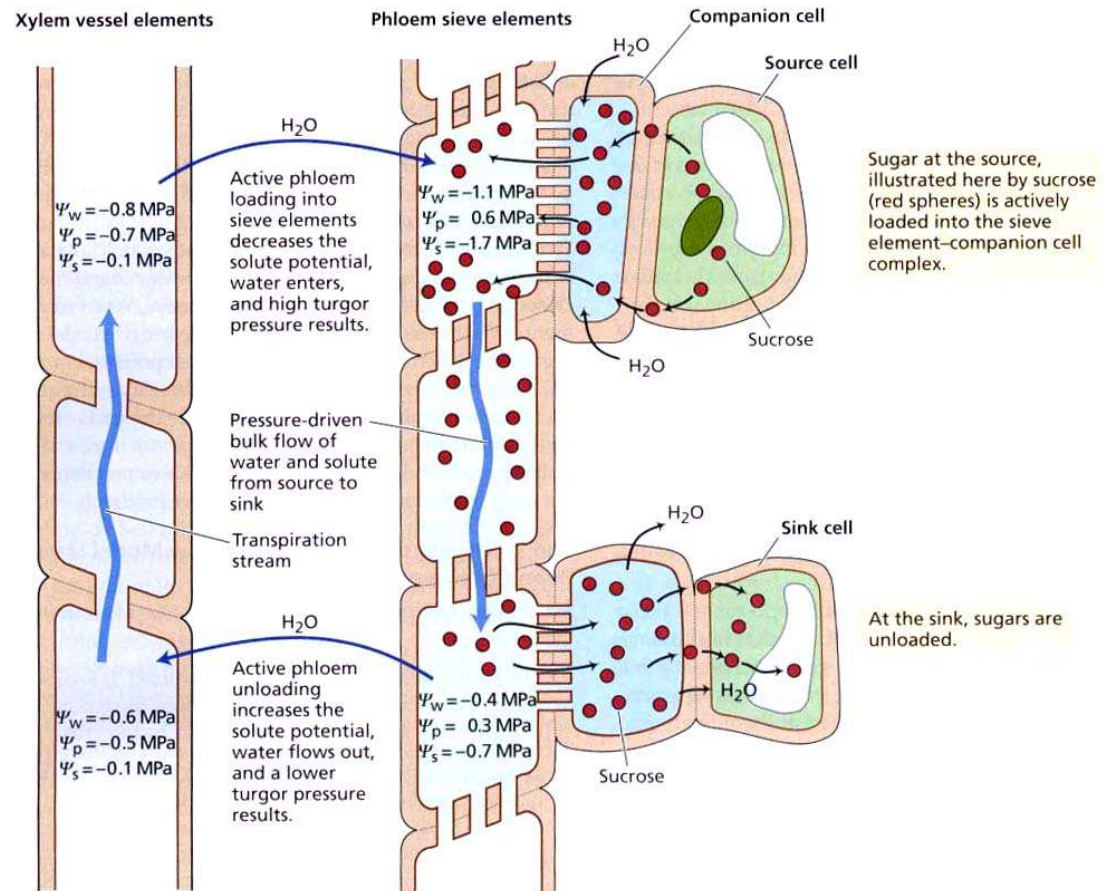


Modello del flusso di pressione

Flusso da pressione

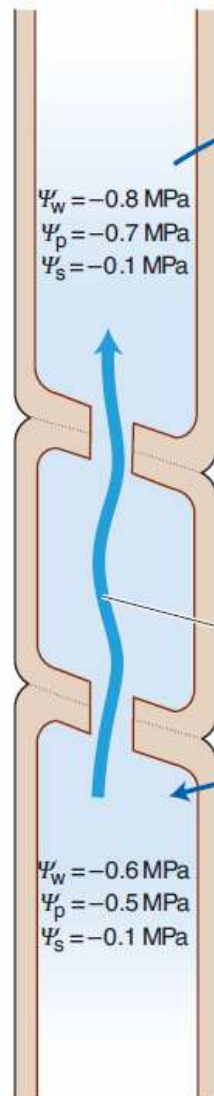
Il flusso avviene in risposta ad un gradiente di P che si crea in seguito al caricamento e allo scaricamento del floema

l' H_2O si muove contro gradiente di potenziale idrico, ma il movimento è per flusso di massa e non per osmosi (π non contribuisce alla driving force)

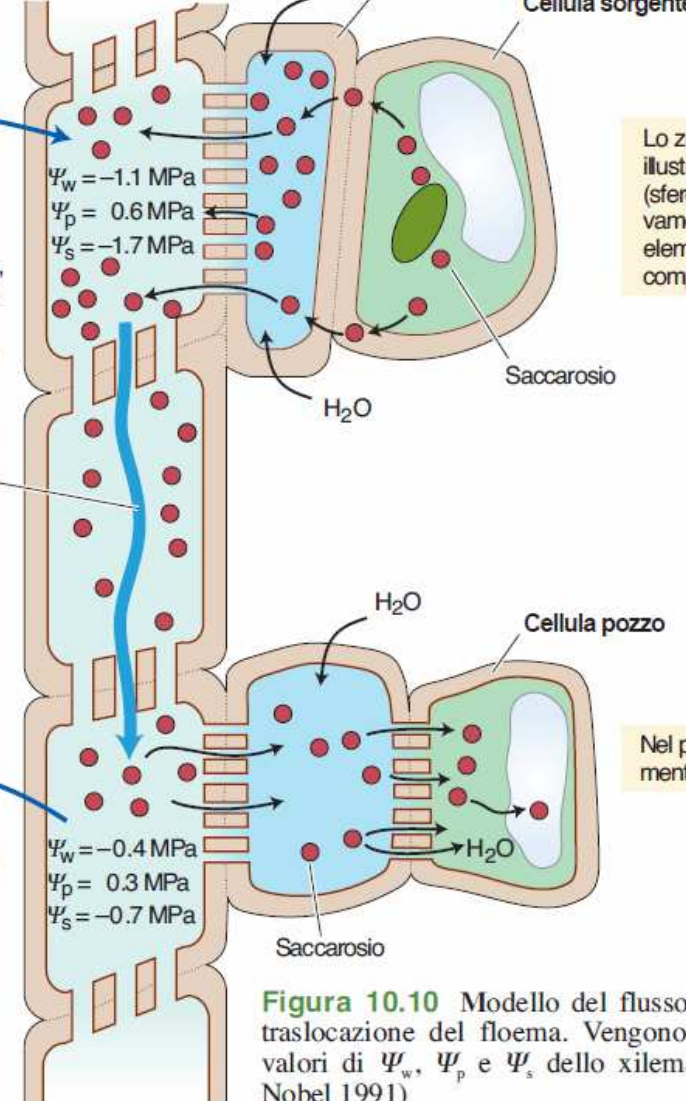


la presenza delle placche cribrose impedisce che si raggiunga immediatamente l'equilibrio di pressione tra sorgente e pozzo

Elementi dei vasi xilematici



Elementi dei tubi cribrosi



Lo zucchero nella sorgente illustrato come saccarosio (sfere rosse) è caricato attivamente nel complesso elemento del cribro-cellula compagna.

Nel pozzo vi è lo scaricamento degli zuccheri.

Figura 10.10 Modello del flusso da pressione per la traslocazione del floema. Vengono indicati i probabili valori di Ψ_w , Ψ_p e Ψ_s dello xilema e del floema. (Da Nobel 1991)

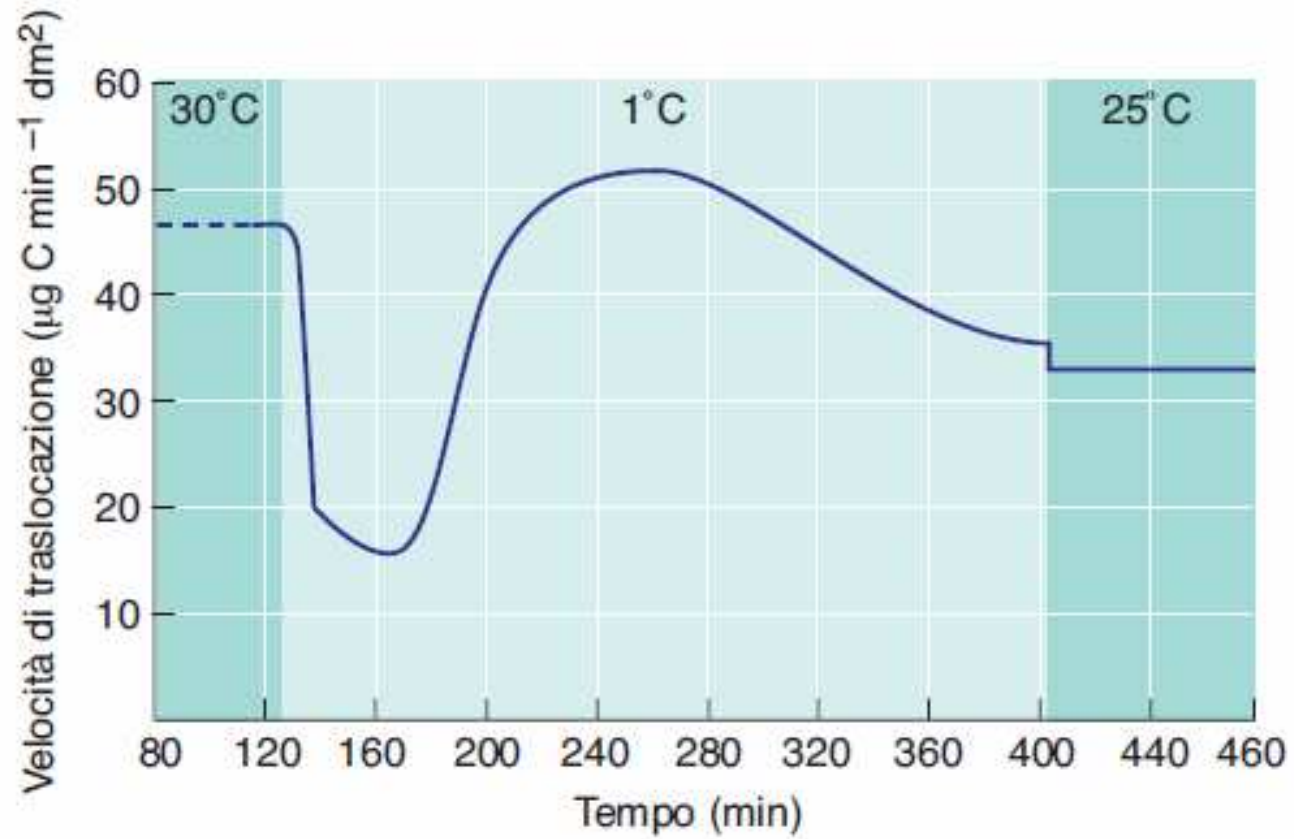
Caratteristiche del modello a flusso da pressione:

- I pori delle placche non devono essere ostruiti
- Non può avvenire trasporto bidirezionale in uno stesso elemento del cribro
- Non è richiesto grande dispendio di energia
- Effettiva presenza di un gradiente di pressione

Osservazioni sperimentali

- Con nuove tecniche di raffreddamento e fissazione:
 - placche aperte
 - Trasporto bidirezionale non è stato osservato
 - Bassa temperatura non influenza la traslocazione
 - Il ΔP (0.41 MPa) misurato è sufficiente a permettere il flusso di massa

Effetto della temperatura sulla velocità di traslocazione floematica



La velocità fotosintetica determina la quantità totale di carbonio fissato

Il carbonio fissato ha diversi utilizzi:

- Accumulo (amido)
- Utilizzo metabolico (saccarosio)
- Traslocazione ai pozzi (saccarosio)

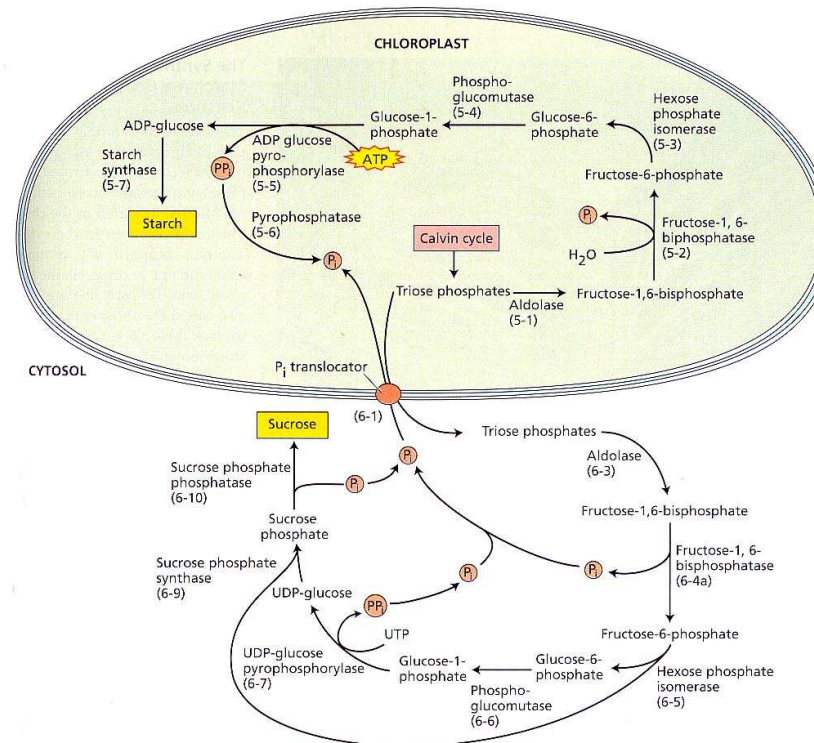
la distribuzione tra le diverse vie viene definita

ALLOCAZIONE

Le foglie sorgente regolano l'ALLOCAZIONE

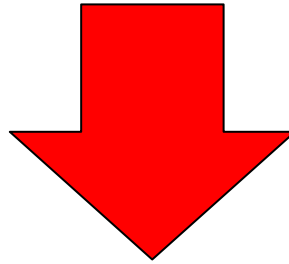
Regolando la sintesi di amido rispetto a quella di saccarosio

Regolando la distribuzione del saccarosio tra accumulo e trasporto



RIPARTIZIONE

LA DISTRIBUZIONE DIFFERENZIALE
DEI FOTOASSIMILATI TRASLOCATI
(SACCAROSIO) TRA I VARI POZZI



I DIVERSI POZZI COMPETONO PER I FOTOASSIMILATI
TRASLOCATI NEL FLOEMA

Forza di un pozzo dipende da:

➤ Dimensioni

➤ Attività

Forza = dimensioni x attività

dimensioni= peso del tessuto

attività = uptake fotosintati x unità di peso del tessuto

La forza di un pozzo può essere manipolata

enzimi del metabolismo del saccarosio
(saccarosio sintasi invertasi acida)

Invertasi acida: piante di carota con soppressione antisenso della invertasi delle radici mostrano una riduzione del sistema radicale e un maggior numero di foglie con un maggior contenuto di saccarosio e amido

ATTIVITA' SORGENTE-POZZO E' REGOLATA
DA SEGNALI A LUNGA DISTANZA

SEGNALI FISICI: pressione di turgore

SEGNALI CHIMICI: ormoni, saccarosio, microRNA