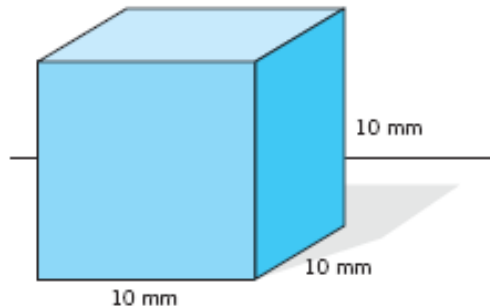


Colloidi:

- Argille: particelle inorganiche del suolo, contengono alluminati e silicati (Al^{3+} o Si^{4+} legati ad atomi di O). Cationi di valenza inferiore possono sostituire Al o Si e le particelle diventano cariche negativamente.
- Particelle organiche del suolo (humus), cariche negative dovute ai gruppi carbossilici ed idrossilici esposti alla superficie

Area specifica superficiale = $600 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$



Area specifica superficiale = $6000000 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$

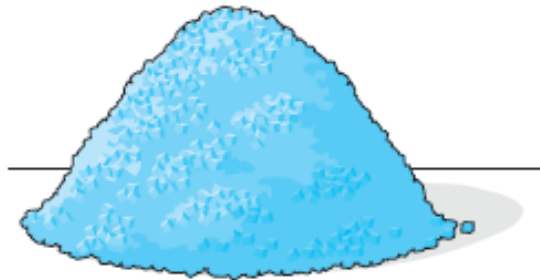


FIGURA 13.1 Le particelle di dimensioni colloidali hanno una grande superficie per unità di massa, o area specifica superficiale.

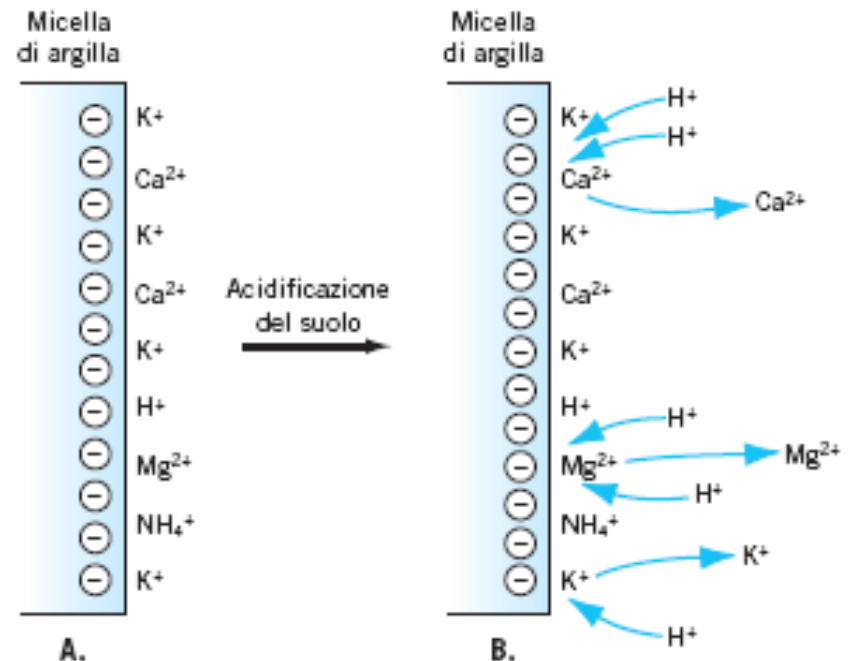


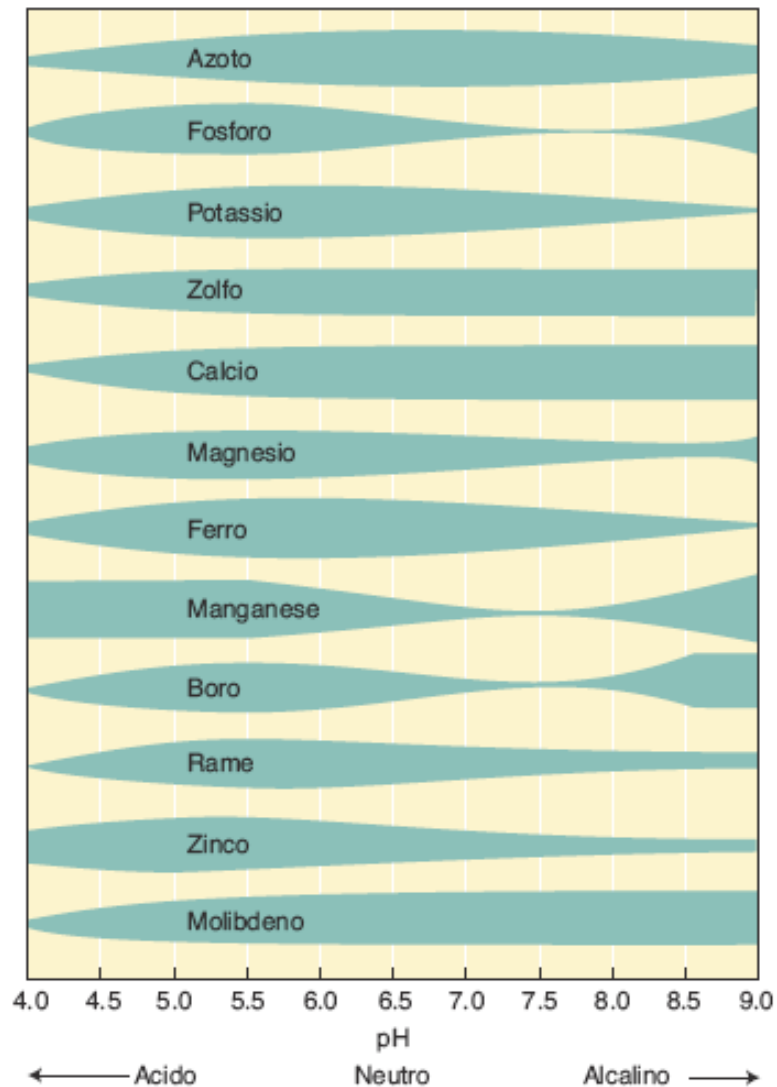
FIGURA 13.2 Scambio ionico nel suolo. (A) I cationi sono adsorbiti, per attrazione elettrostatica, dalle particelle cariche negativamente. (B) L'acidificazione del suolo aumenta la concentrazione di ioni idrogeno che, avendo una forte attrazione per le cariche colloidali superficiali, spostano gli altri cationi liberandoli nella soluzione del terreno.

TABELLA 5.5

Confronto fra le proprietà di tre principali tipi di argille di silicato presenti nel suolo

Proprietà	Tipo di argilla		
	Montmorillonite	Illite	Caolinite
Grandezza (μm)	0,01-1,0	0,1-2,0	0,1-5,0
Forma	Fiocchi irregolari	Fiocchi irregolari	Cristalli esagonali
Coesione	Alta	Media	Bassa
Capacità di rigonfiamento nell'acqua	Alta	Media	Bassa
Capacità di scambio di cationi (milliequivalenti 100 g^{-1})	80-100	15-40	3-15

Nota: un milliequivalente è la millesima parte del peso atomico di uno ione (espresso in g) diviso il numero di cariche elettriche presenti nello ione stesso. Quindi, 1 meq/l contiene sempre lo stesso numero di ioni.



Disponibilità di un nutriente per le radici dipende da:

- Concentrazione
- Solubilità e mobilità del nutriente (dipendono soprattutto dal pH del suolo)

Le interazioni con le componenti del suolo (v. adsorbimento su particelle colloidali) influenzano la mobilità

Figura 5.4 Effetto del pH del suolo sulla disponibilità degli elementi nutritivi nei suoli organici. L'ampiezza delle aree ombreggiate indica il grado di disponibilità per la radice della pianta dell'elemento nutritivo. Tutti questi nutrienti sono disponibili nella gamma di pH da 5,5 a 6,5. (Da Lucas e Davis 1961).

Assorbimento radicale

TABELLA 13.2 Assorbimento e traslocazione di potassio e calcio in funzione della posizione lungo una radice di mais

Zona di applicazione ¹	Ione	Totale assorbito ²	Percentuale trattenuta	Percentuale traslocata a:	
				Apice radice	Germoglio
0-3	K ⁺	15,3	75	–	25
	Ca ²⁺	6,3	63	–	37
6-9	K ⁺	22,7	17	19	64
	Ca ²⁺	3,8	42	–	58
12-15	K ⁺	19,5	10	10	80
	Ca ²⁺	2,8	14	–	86

¹ Distanza dall'apice della radice in cm.

² Assorbimento espresso come microequivalenti per 24 ore. (Basato su dati di H. Marschner e C. Richter, 1973, Z. Pflanzenernaeh, Bodenkd, 135:1-15.)

I soluti assorbiti a livello dell'apice vengono trattenuti nell'apice

I soluti assorbiti a 5-15 cm di distanza dall'apice vengono traslocati sia verso l'apice radicale che verso il germoglio

Calcio

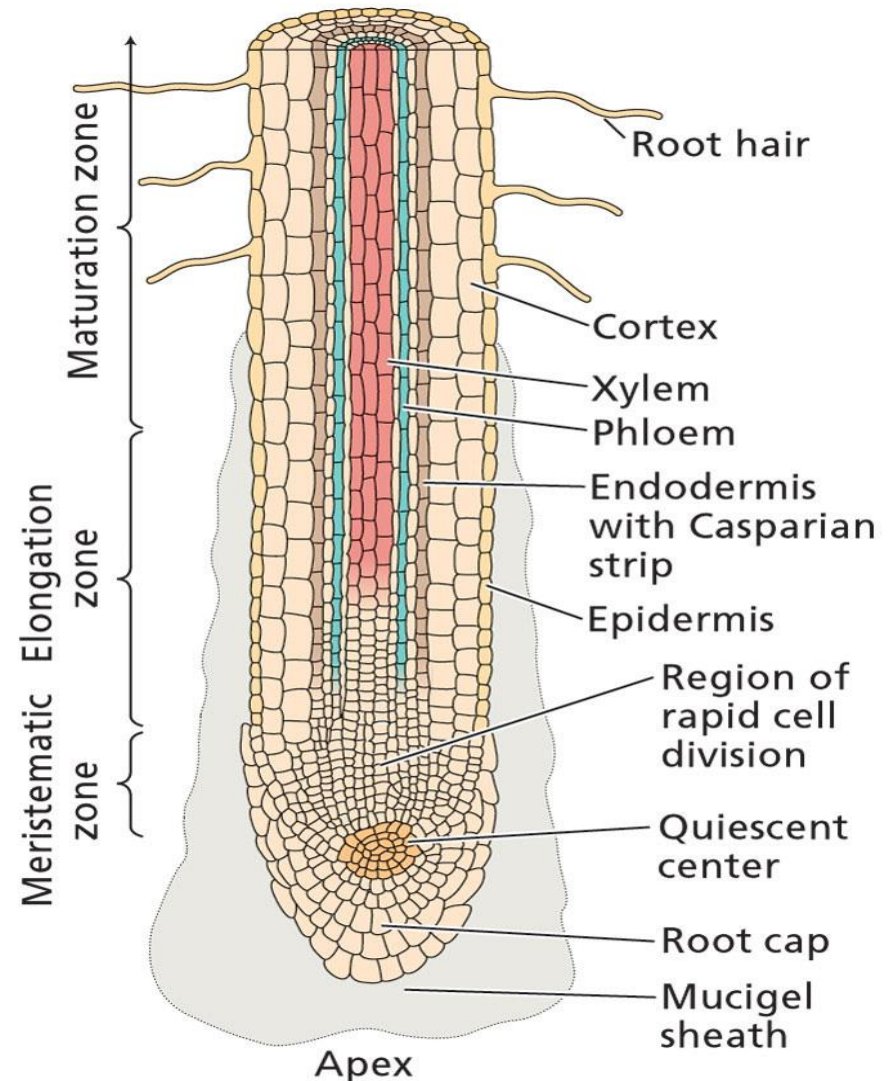
- Regione apicale

Ferro

- Regione apicale (orzo)
- Tutta la radice (mais)

Potassio, nitrato, ammonio, fosfato

- Tutta la radice
- Nel mais, la zona di allungamento ha il massimo assorbimento di potassio e nitrato
- In mais e riso, l'apice radicale assorbe ammonio più velocemente della zona di allungamento
- In molte specie, i peli radicali sono più attivi nell'assorbimento di fosfato



Fattori che influiscono sulla capacità di assorbimento dei nutrienti da parte della pianta

Fattori intrinseci al nutriente:

- Dimensioni
- Valenza
- Concentrazione

Fattori ambientali/fisiologici:

- pH
- Temperatura
- Acqua
- O₂

Zona di esaurimento:

Varia da un nutriente all'altro (solubilità e mobilità)

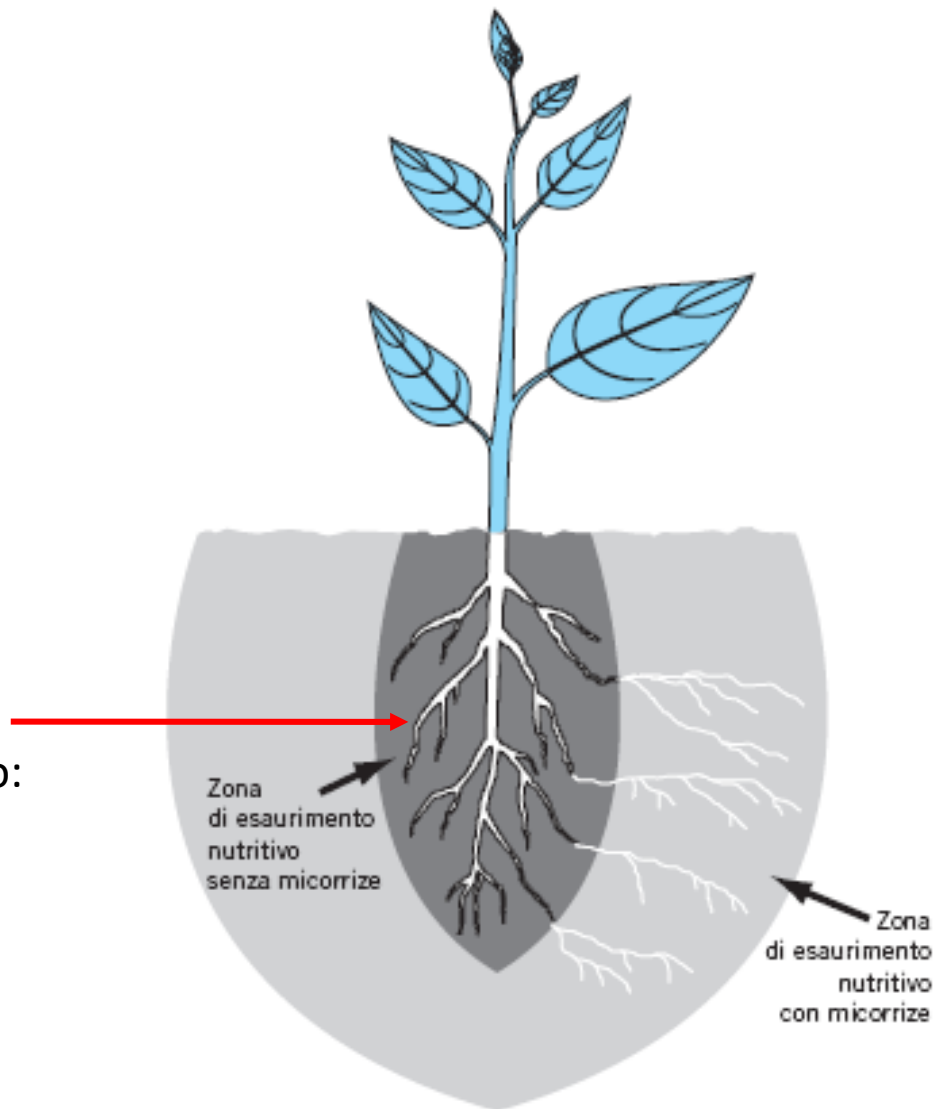


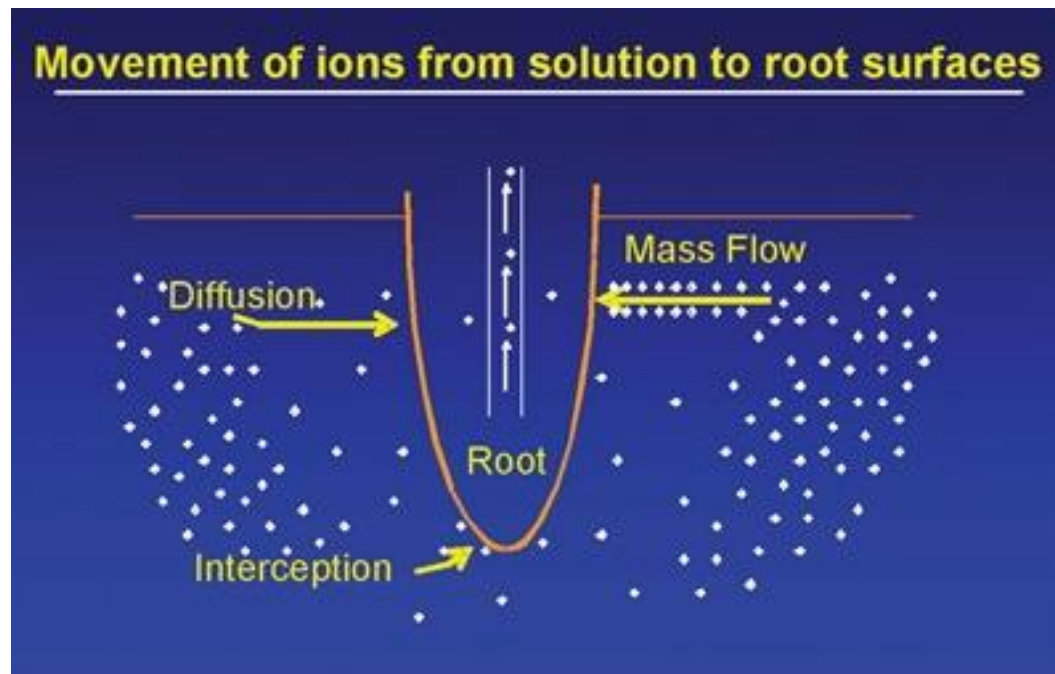
FIGURA 13.16 Una infezione di radici con funghi micorrizici estende la zona di esaurimento nutritivo per una pianta. Questa zona rappresenta il volume di terreno da cui il sistema radicale trae i nutrienti.

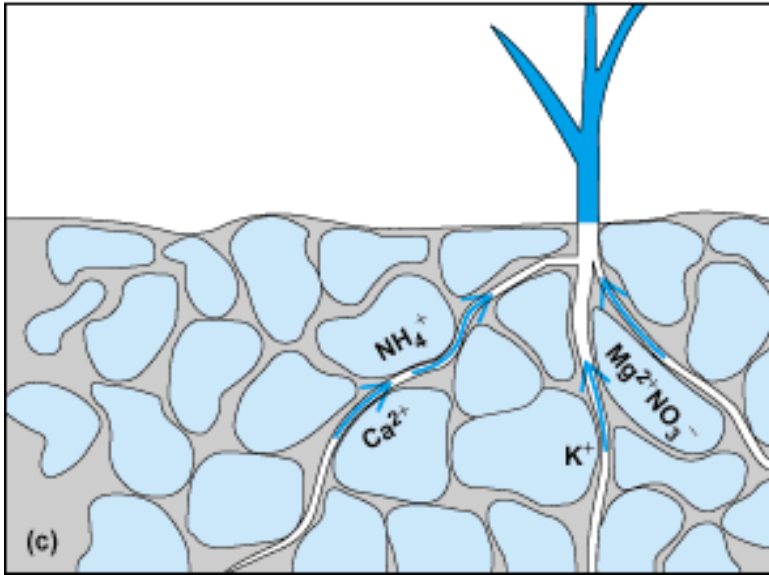
Come arrivano i nutrienti in prossimità della radice?

Accrescimento e intercettazione da parte delle radici

Diffusione

Flusso di massa





Intercettazione

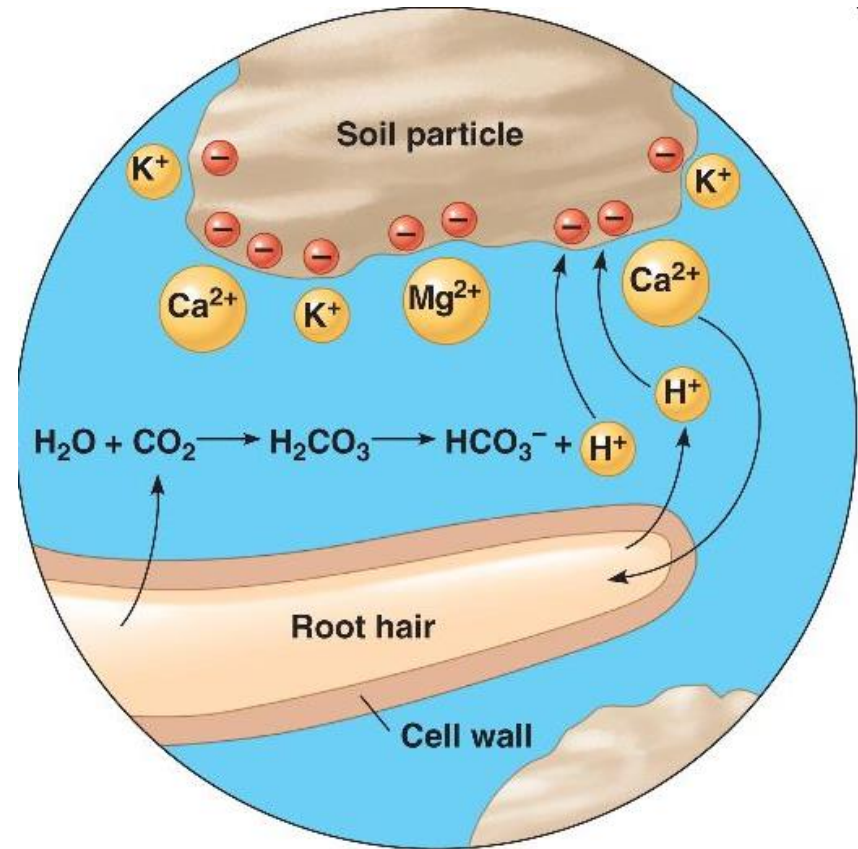


Table 3. Percent of nutrients taken up by a corn crop normally supplied by root interception, mass flow and diffusion

Nutrient	Root interception	Mass flow	Diffusion
	% of uptake possible		
Nitrogen	<1	80	19
Phosphorous	2	5	93
Potassium	2	18	80

Diffusione

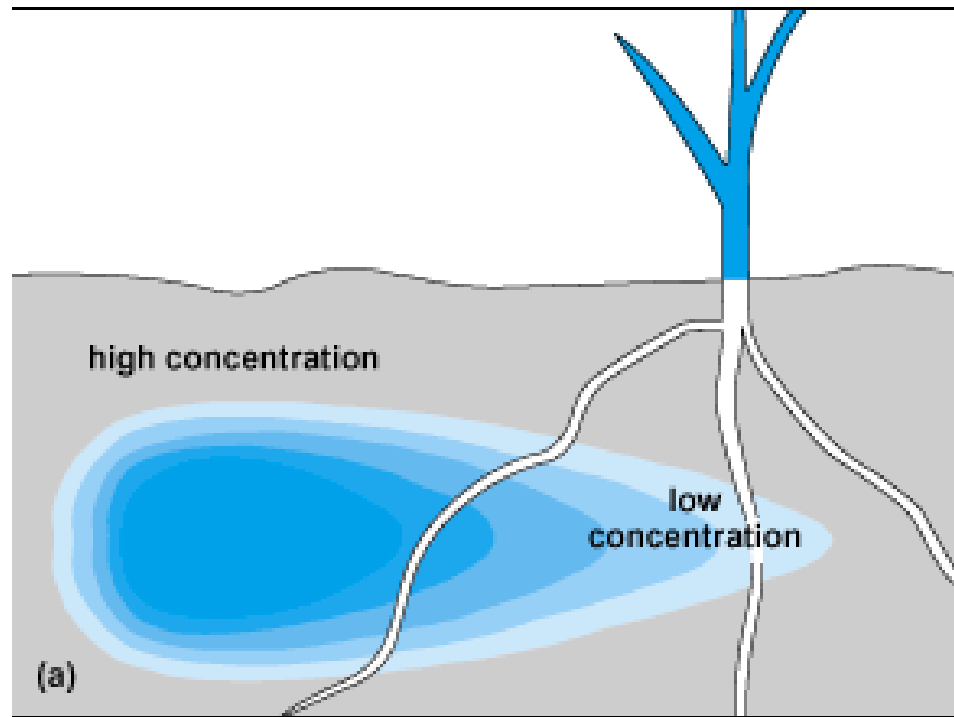


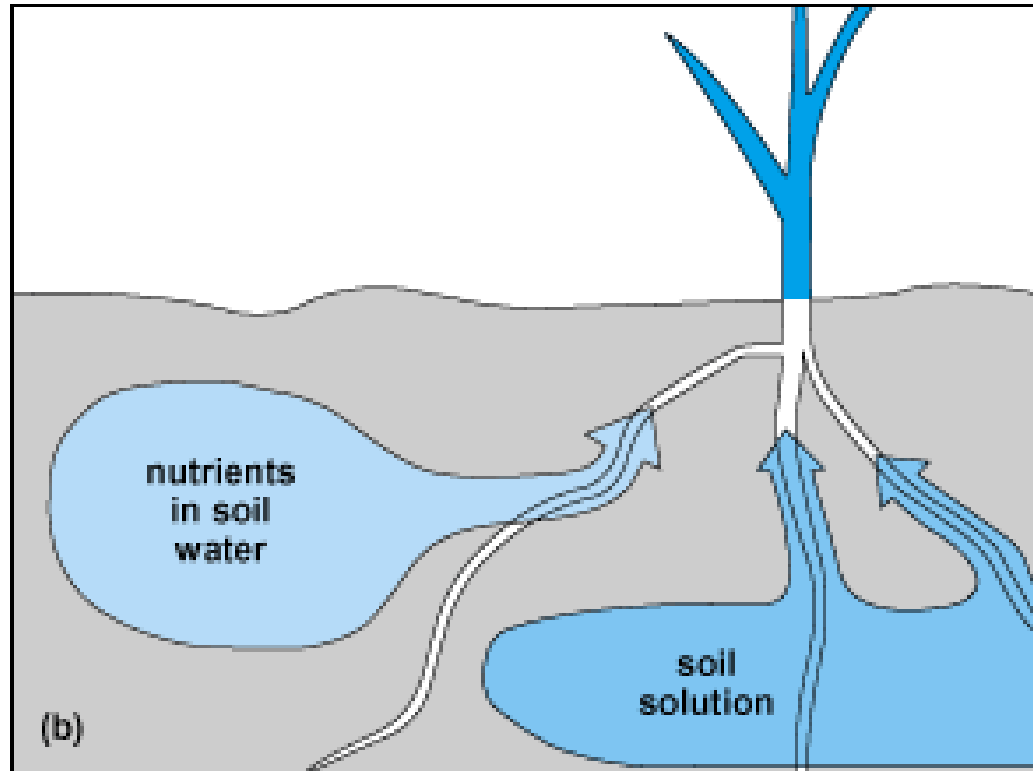
TABLE 3. Typical values for diffusion coefficients for ions in moist soil.*

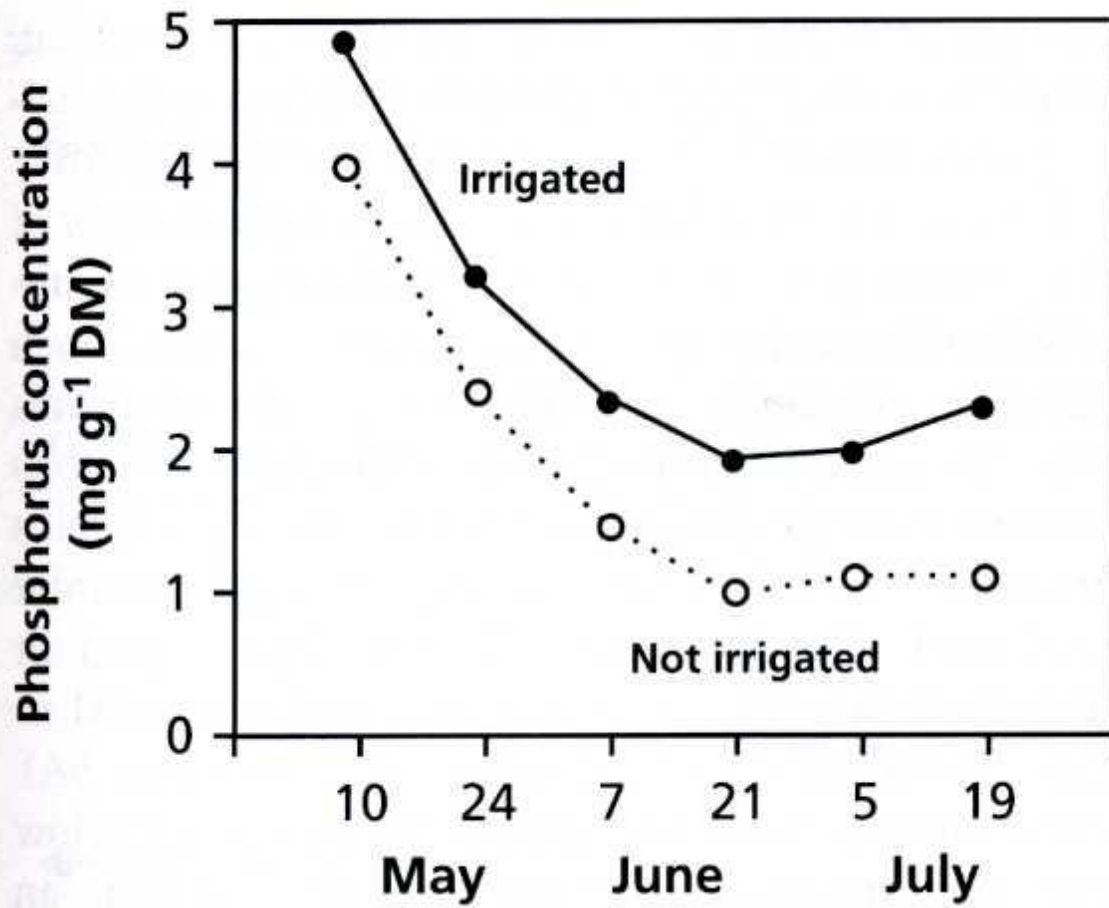
Ion	Diffusion coefficient ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)
Cl^-	$2-9 \cdot 10^{-10}$
NO_3^-	$1 \cdot 10^{-10}$
SO_4^{2-}	$1-2 \cdot 10^{-10}$
H_2PO_4^-	$0.3-3.3 \cdot 10^{-13}$
K^+	$1-28 \cdot 10^{-12}$

Source: Clarkson 1981.

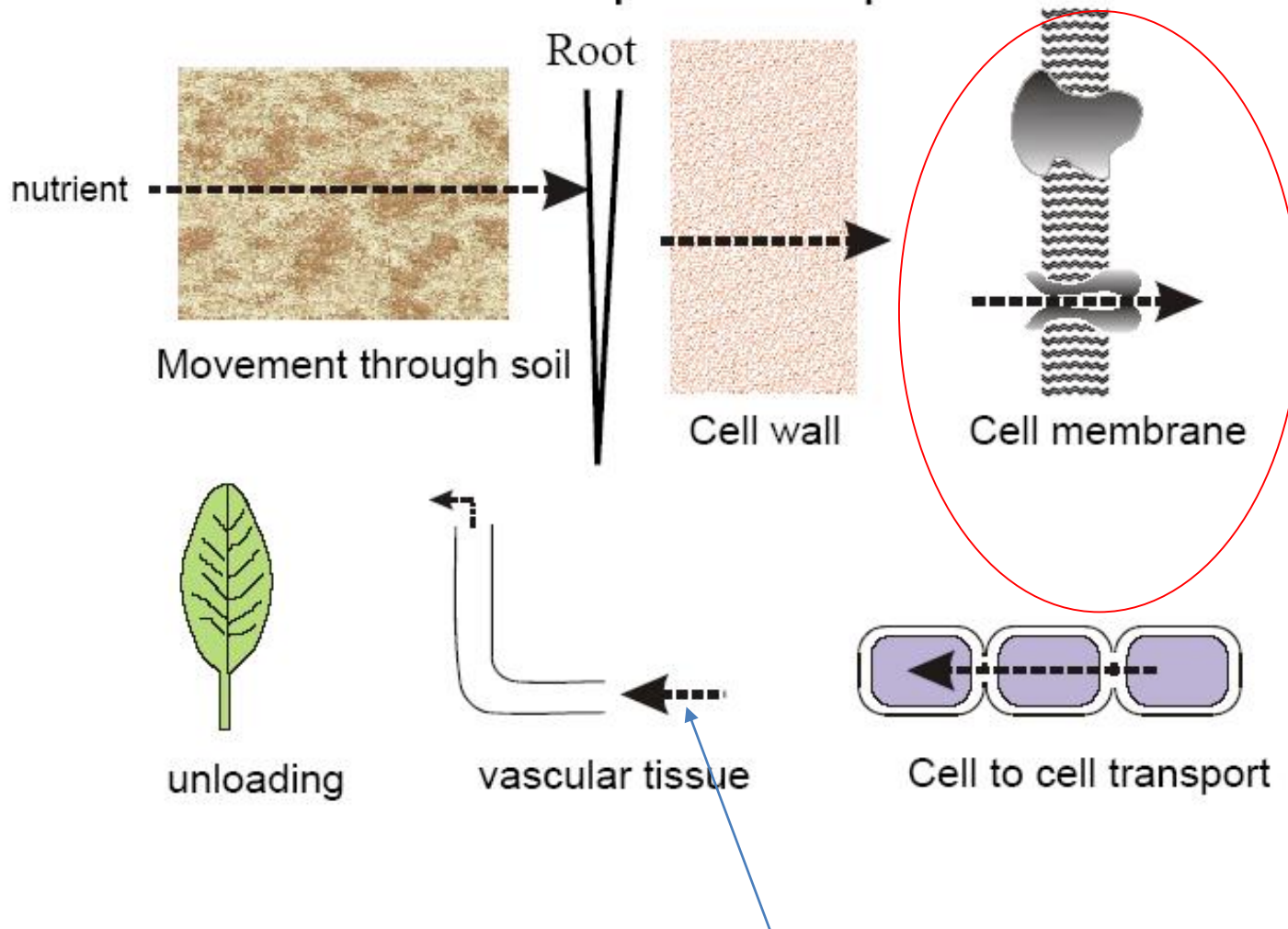
*The range of values represents values for different soil types.

Flusso di massa



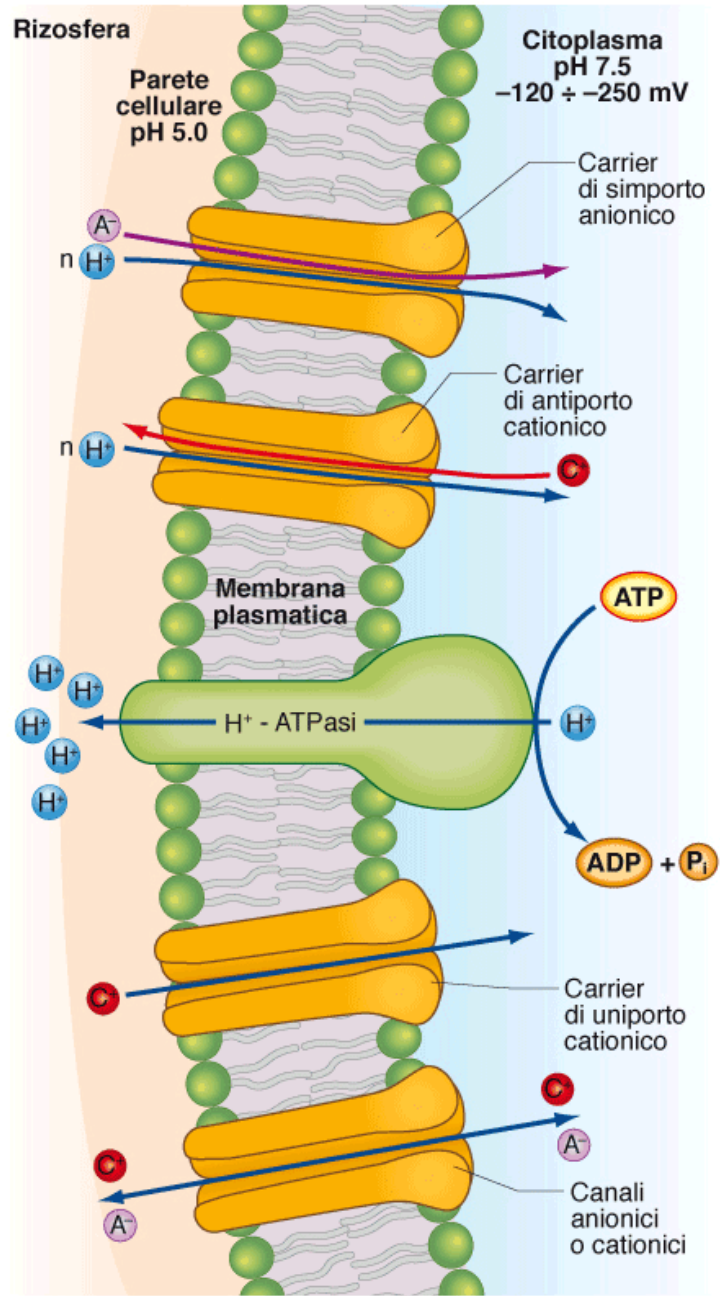


Nutrient uptake steps



Caricamento xilematico:

es SKOR (stelar outwardly rectifying K^+ channel),
canali anionici, carrier (es. antiportatore $SOS1 Na^+-H^+$),
etc..



Acquisizione e assimilazione dell'azoto

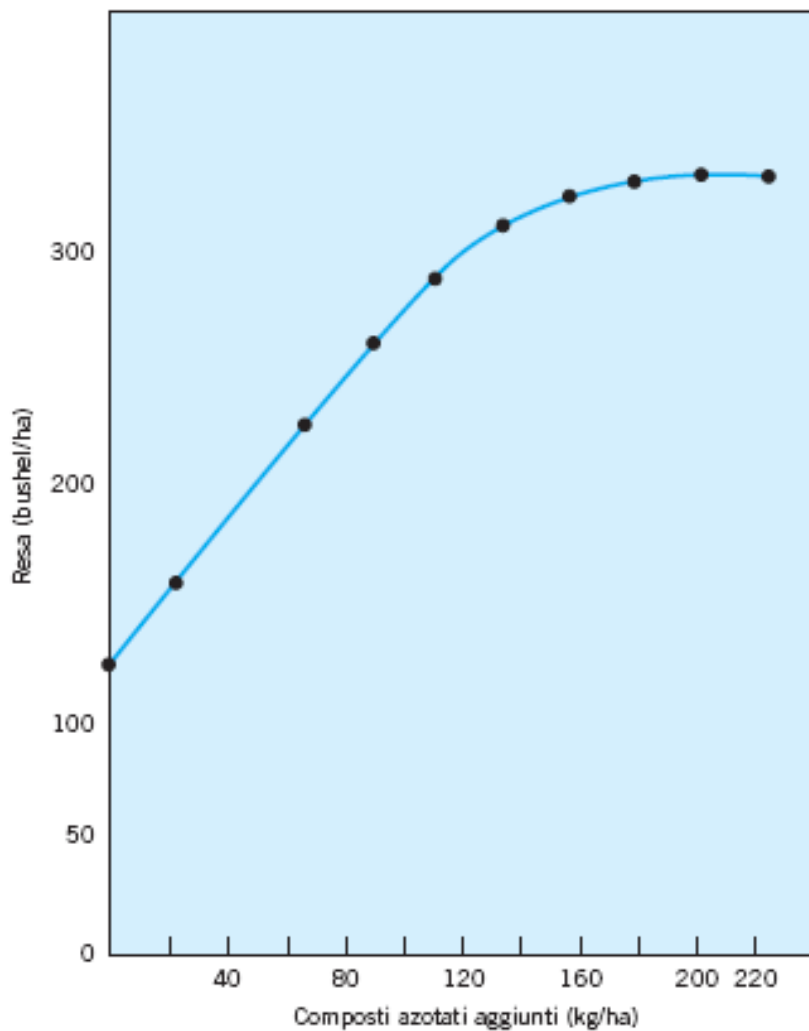
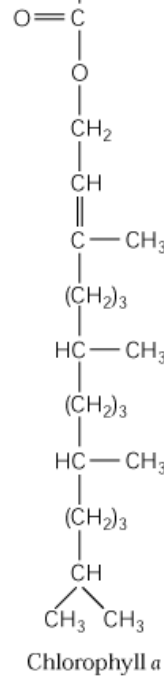
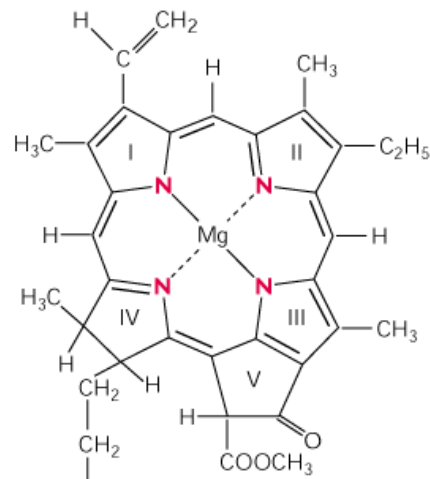
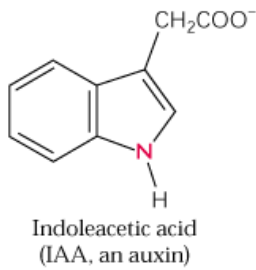
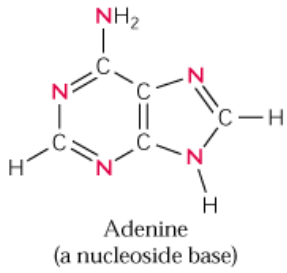
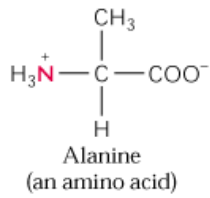


FIGURA 8.13 Effetto dell'applicazione di fertilizzanti azotati sulla produttività del mais (in *bushels/ha*)⁴.





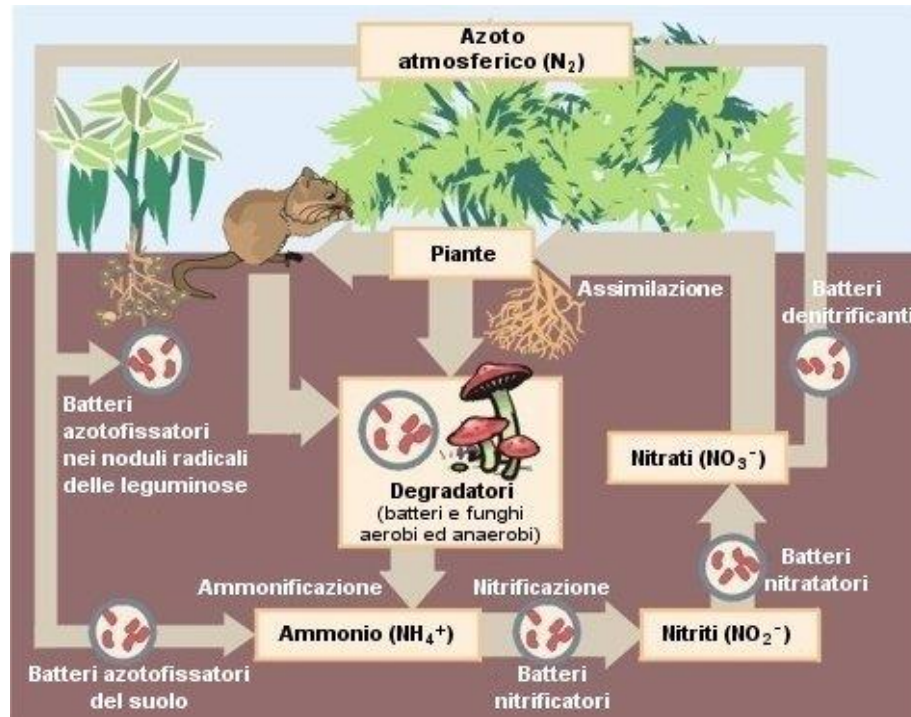
L'azoto è incorporato in composti organici essenziali

I DIVERSI STATI DI OSSIDAZIONE DELL'AZOTO

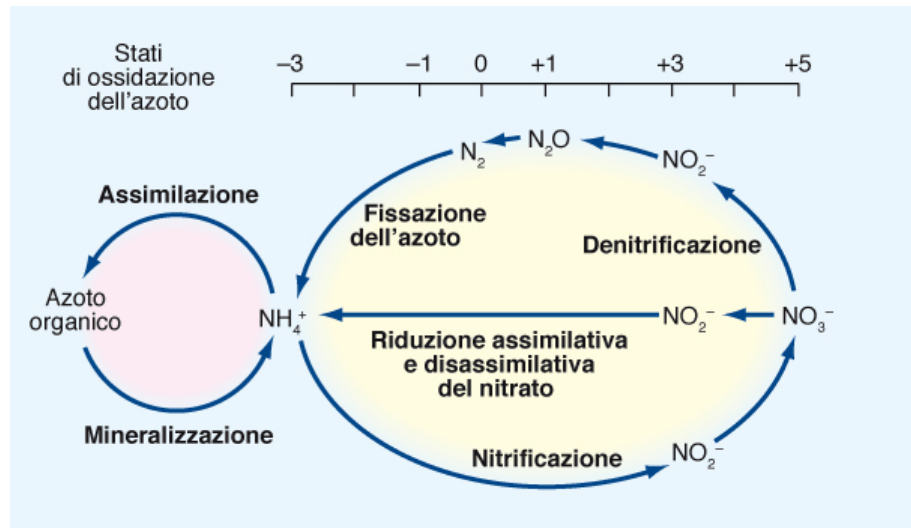
TABELLA 5.1.
Stati di ossidazione dell'atomo di azoto

Numero di ossidazione	Composto	Ossiacidi
+5	Pentossido di diazoto o anidride nitrica (N_2O_5)	Acido nitrico (HNO_3)
+4	Biossido d'azoto (NO_2)	
+3	Triossido di azoto o anidride nitrosa (N_2O_3)	Acido nitroso (HNO_2)
+2	Ossido di azoto (NO)	
+1	Ossido di diazoto o Protossido d'azoto (N_2O)	
0	Azoto molecolare (N_2)	
-1	Idrossilammina (NH_2OH)	
-2	Idrazina (NH_2NH_2)	
-3	Ammoniaca (NH_3)	

L'azoto è presente nella biosfera in diverse forme: il ciclo dell'azoto



+ fissazione industriale di N₂



INTERCONVERSIONE TRA LE VARIE FORME

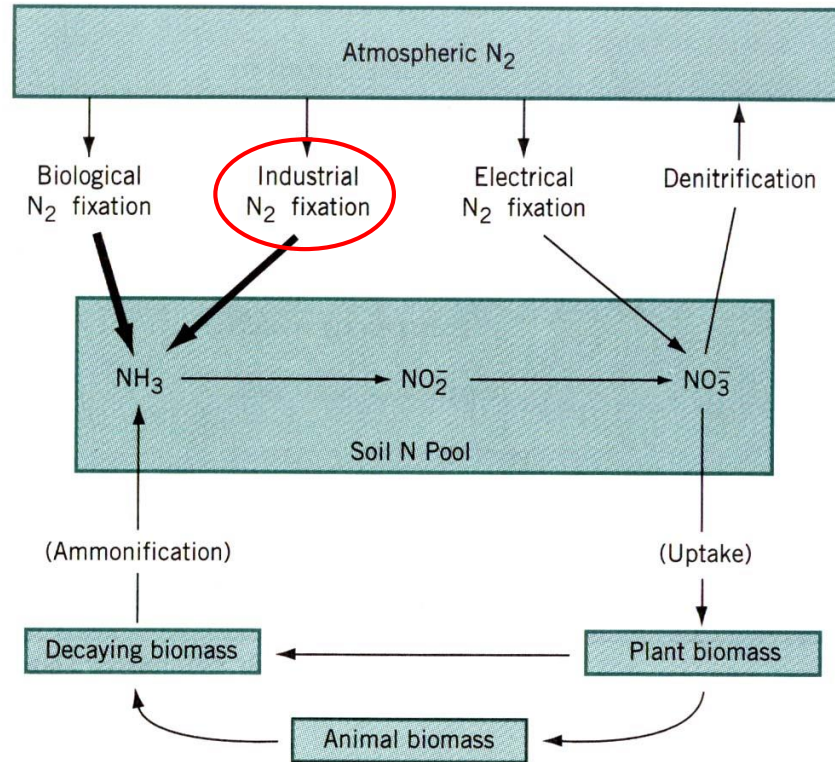
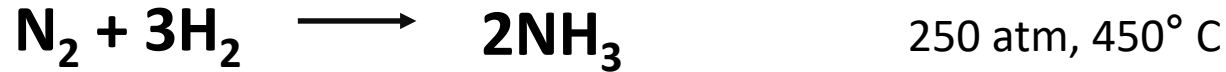


FIGURE 6.1 The nitrogen cycle, illustrating relationships between the three principal nitrogen pools: atmospheric, soil, and biomass.

L'atmosfera contiene grandi quantità di azoto molecolare non direttamente disponibile agli organismi viventi



Fissazione industriale (Haber-Bosch)

Batteri e Cianobatteri 

Fissazione biologica dell'azoto
T ambiente e P atmosferica

PRINCIPALI PROCESSI NEL CICLO DELL'AZOTO

TABELLA 12.1
Principali processi nel ciclo biogeochimico dell'azoto

Processo	Definizione	Tasso (10^{12} g anno ⁻¹) ^a
Fissazione industriale	Conversione industriale di azoto molecolare in ammoniaca	80
Fissazione atmosferica	Fulmini e conversione fotochimica di azoto molecolare in nitrati	19
Fissazione biologica	Conversione procariotica di azoto molecolare in ammoniaca	170
Assorbimento dalle piante	Assorbimento dalle piante e assimilazione di ammonio o nitrato	1200
Immobilizzazione	Assorbimento microbico e assimilazione di ammonio o nitrati	N/C
Ammonificazione	Catabolismo di sostanza organica in ammonio per opera di funghi e batteri	N/C
Anammox	Ossidazione anaerobica dell'ammonio: conversione batterica dell'ammonio e del nitrato in azoto molecolare	N/C
Nitrificazione	Ossidazione dell'ammonio in nitrito per opera dei batteri (<i>Nitrosomonas</i> sp.) e successiva ossidazione batterica (<i>Nitrobacter</i> sp.) del nitrito in nitrato	N/C
Mineralizzazione	Catabolismo di sostanza organica per opera di funghi e batteri in azoto minerale tramite processi di ammonificazione o nitrificazione	N/C
Volatilizzazione	Perdita fisica di ammoniaca gassosa nell'atmosfera	100
Fissazione dell'ammonio	Incorporazione fisica dell'ammonio nelle particelle del suolo	10
Denitrificazione	Conversione batterica del nitrato in ossido d'azoto e azoto molecolare	210
Percolamento di nitrato	Flusso di nitrato disciolto nelle acque profonde, lontano dal suolo di superficie e trasporto finale negli oceani	36

Nota: Gli organismi terrestri, il suolo e gli oceani contengono rispettivamente $5,2 \times 10^{15}$ g; 95×10^{15} g e $6,5 \times 10^{15}$ g di azoto organico attivo nel ciclo. Assumendo costante la quantità di N_2 atmosferico (input = output) il *tempo medio di persistenza*, la quantità media di tempo che una molecola di azoto rimane in forma organica, è di circa 370 anni [(quantità totale)/(input di fissazione) = $(5,2 \times 10^{15} \text{ g} + 95 \times 10^{15} \text{ g}) / (80 \times 10^{12} \text{ anni}^{-1} + 19 \times 10^{12} \text{ anni}^{-1} + 170 \times 10^{12} \text{ anni}^{-1})$] (Schleisinger 1991).

^aN/C, non calcolato.

Ciclo stabile da almeno 2,7 miliardi di anni

Fortemente perturbato dalle attività umane negli ultimi cento anni:

- utilizzo di metodi industriali per la riduzione dell'azoto molecolare
- nuove pratiche agricole per la produzione intensiva di cereali
- uso dei combustibili fossili

La fissazione dell'azoto è aumentata rispetto al ciclo naturale.

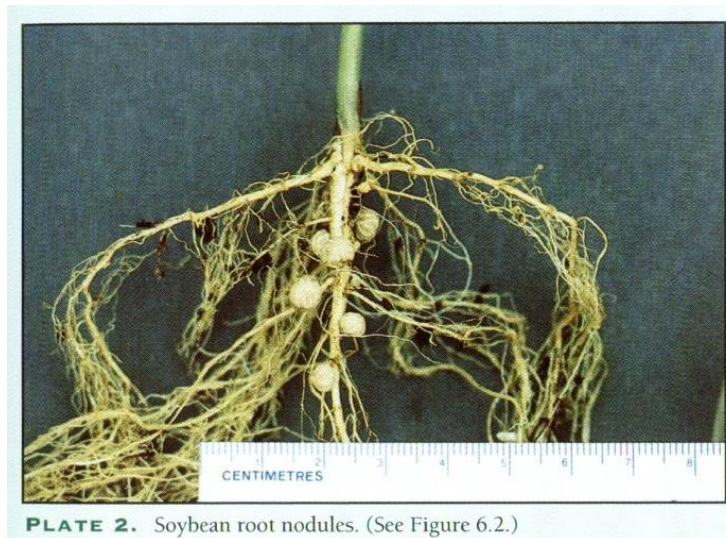
Effetti ecologici:

- eutrofizzazione
- aumento della concentrazione di ossido nitroso (N_2O) in atmosfera (gas serra)

È possibile ridurre l'impatto umano sul ciclo dell'azoto?

Diminuendo l'uso dei fertilizzanti, aumentando la rotazione delle colture, usando piante che abbiano meno bisogno di fertilizzanti

Le piante possono organizzare l'azoto atmosferico solo in simbiosi con micro-organismi



Le piante possono utilizzare autonomamente come fonte di azoto:
Nitrato (NO_3^-) o **Ammonio (NH_4^+)** presenti nei suoli

Quando disponibile, NH_4^+ assorbito maggiormente di NO_3^- (anche se questo è presente).
Ingresso passivo attraverso trasportatori AMT1 (uniporto) del plasmalemma oppure attraverso canali per K^+ poco selettivi

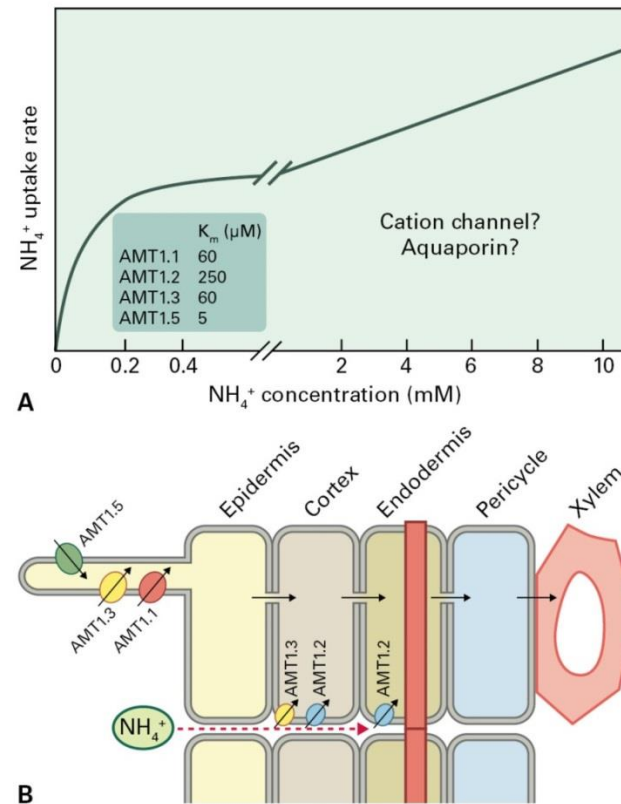
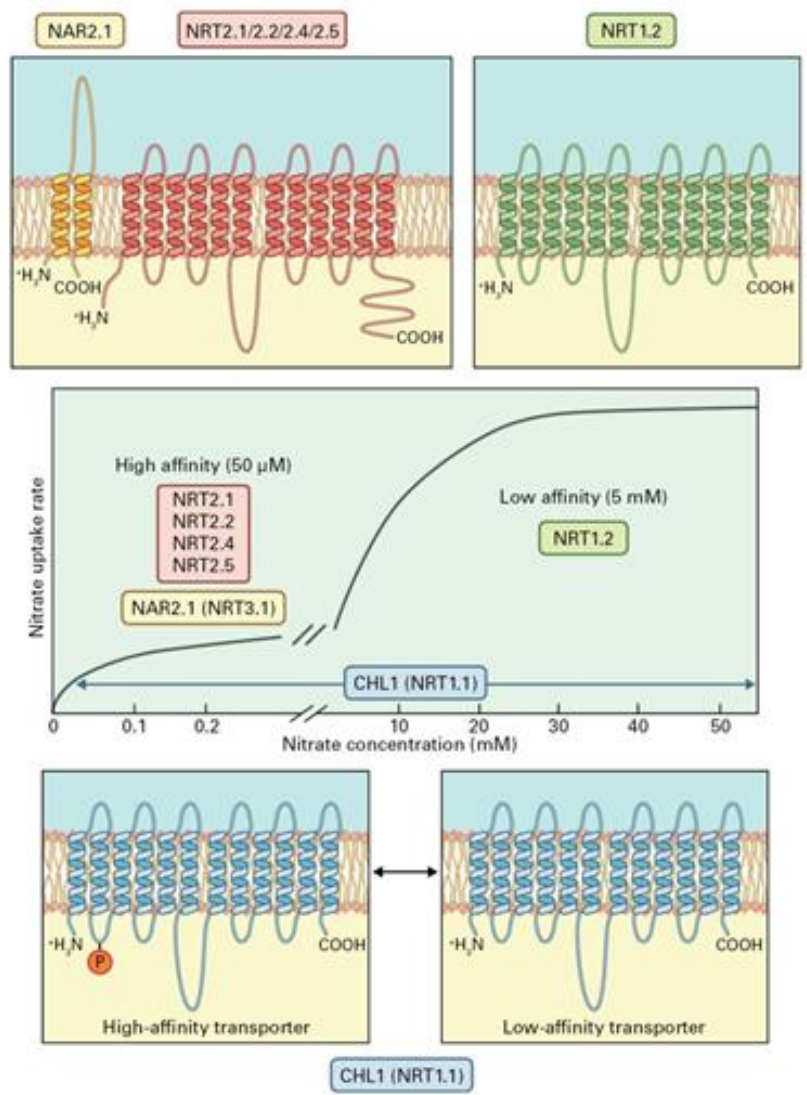


FIGURE 16.27 Ammonium uptake. (A) Uptake by the high-affinity system demonstrates Michaelis-Menten kinetics, and uptake by the low-affinity systems demonstrates nonsaturating kinetics. In Arabidopsis, four ammonium transporters (AMT1.1, AMT1.2, AMT1.3, and AMT1.5) are involved in high-affinity uptake. The proteins required for low-affinity uptake have not been identified. (B) Schematic illustration of spatial expression pattern of Arabidopsis ammonium transporters in roots.

Il **nitrate** viene trasportato **attivamente** nelle cellule della radice

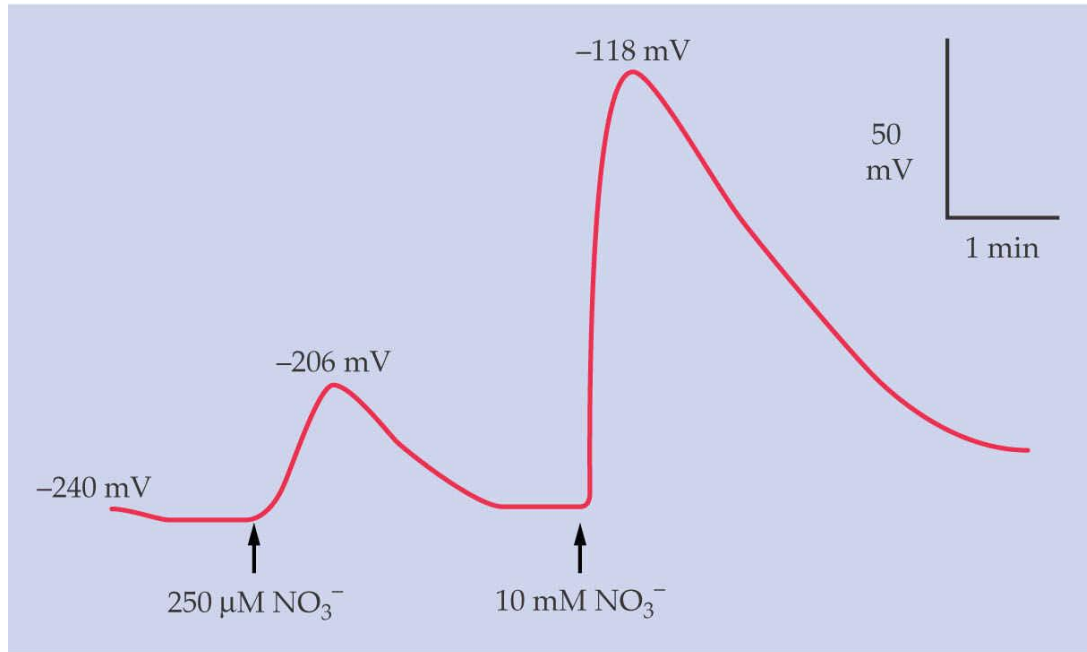


Simporto

FIGURE 16.31 Kinetics of nitrate uptake. Nitrate uptake displays two saturated phases, with K_m in the micromolar range for the high-affinity system and in the mM range for the low-affinity system. In Arabidopsis, CHL1 (AtNRT1.1; shown in blue) is a dual-affinity nitrate transporter involved in both high- and low-affinity uptake, with the two action modes switched by phosphorylation/dephosphorylation of T101. AtNRT2.1 and AtNRT2.2 (shown in red) associated with AtNAR2.1 (shown in yellow) are involved in high-affinity uptake, while AtNRT1.2 (shown in green) participates in low-affinity uptake.

NO_3^- viene assorbito contro un gradiente di potenziale elettrochimico
Potenziale di membrana delle cellule della radice: da -100 a -250 mV
[NO_3^-] nel suolo = 0.1-1 mM, [NO_3^-] nelle cellule della radice = 2-5 mM

In caso di trasporto passivo, [NO_3^-] nel suolo dovrebbe essere pari ad almeno 50 mM per superare un $\Delta E = -60$ mV e mantenere [NO_3^-] nella cellula pari a 5 mM. Con $\Delta E = -120$ mV, [NO_3^-] nel suolo dovrebbe essere pari a 500 mM



Co-trasporto elettrogenico. Il nitrato entra nella cellula in simporto con due protoni

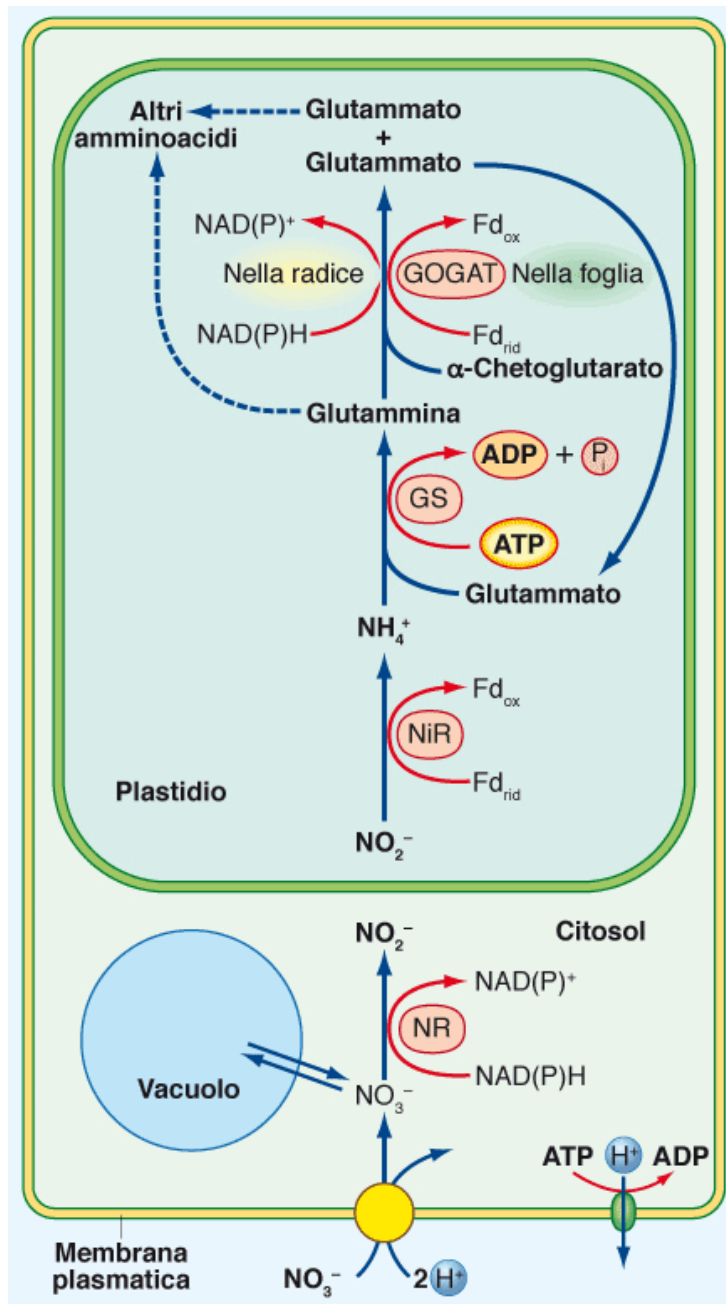
Sul tonoplasto: antiportatore AtCLC, accumulo nitrato nel vacuolo

Destino del NITRATO nel citosol di cellule radicali:

- Vacuoli (riserva)
- riduzione assimilativa nelle cellule radicali (aa di trasporto)
- Caricamento xilematico e riduzione assimilativa nelle foglie

ASSIMILAZIONE DEL NITRATO

- Riduzione del Nitrato a Nitrito (citosol)
- Riduzione del Nitrito ad Ammonio (plastidi)
- Organizzazione dell'Ammonio in Amminoacidi



Glutammato sintasi (GOGAT)

Glutammina sintetasi (GS)

Nitrito reduttasi (NiR)

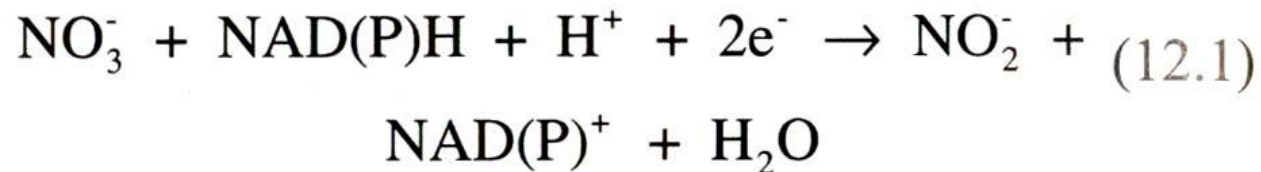
Nitrato reduttasi (NR)

Riduzione del nitrato a nitrito (citosol)

NITRATO REDUTTASI

Omodimero costituito da 2 subunità proteiche di ca. 100 kDa

L'enzima **nitrato reduttasi** catalizza questa reazione:



Presente sia nelle radici che nelle foglie

Regolazione della nitrato reduttasi

Sintesi e attività della NR:

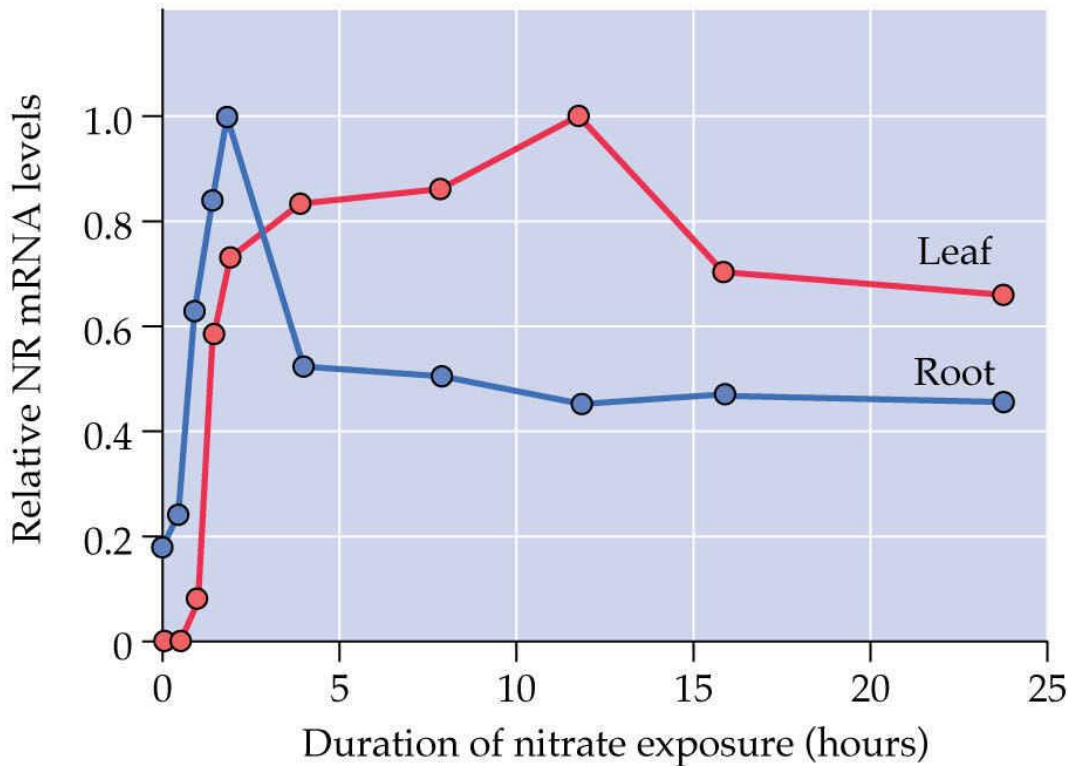
Aumentano se bassi livelli di glutammina e elevata quantità di nitrato,

Diminuiscono se alti livelli di glutammina e bassa q. di nitrato

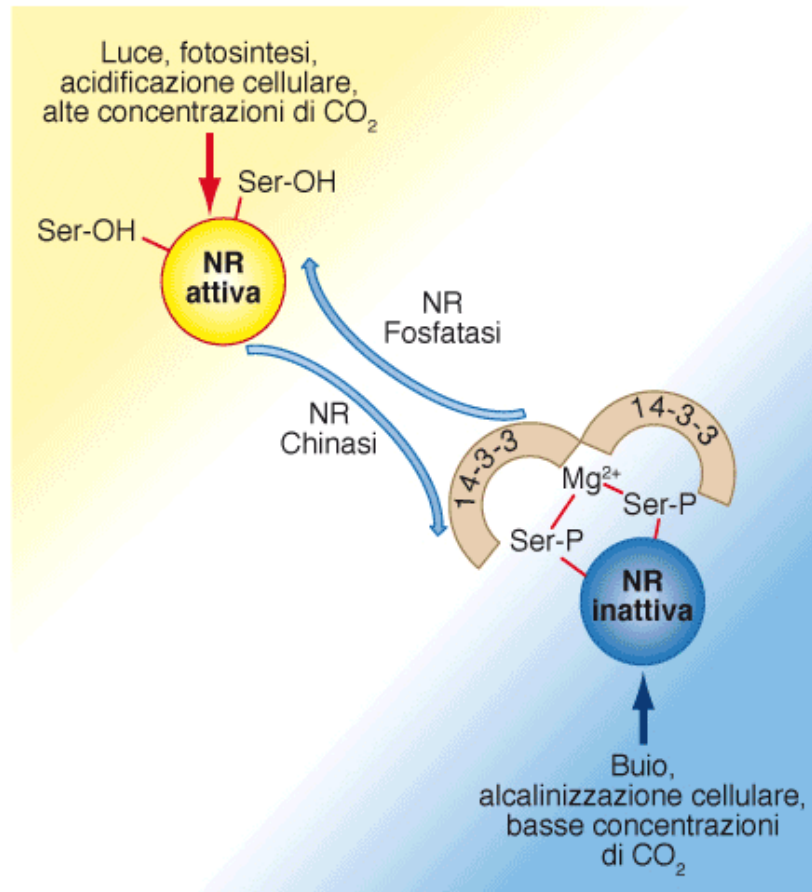
Inibite dall' NH_4^+ (inibisce sintesi di ATP)

controllo trascrizionale

(A)



Regolazione post-traduzionale della nitrato reduttasi



Regolazione:
Cicli diurni
Luce

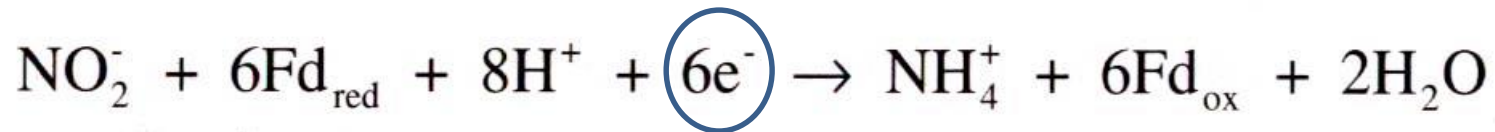
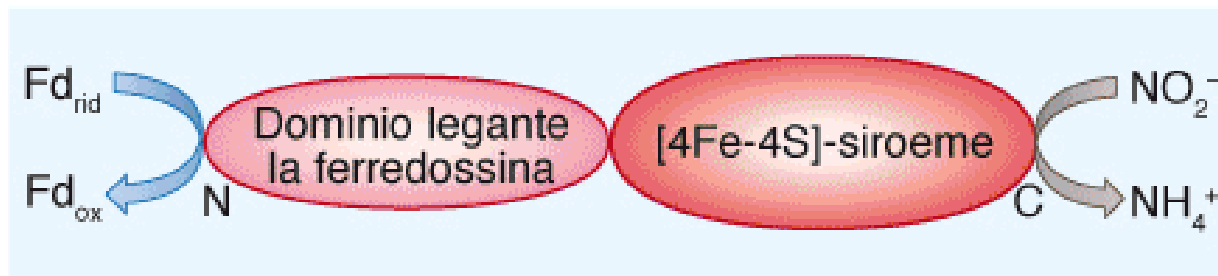
L'attività della NR diminuisce in carenza di azoto, al buio o a bassa $[\text{CO}_2]$:
NR chinasi è favorita da alti livelli citosolici di Ca^{2+}

Riduzione del nitrito ad ammonio (plastidi)

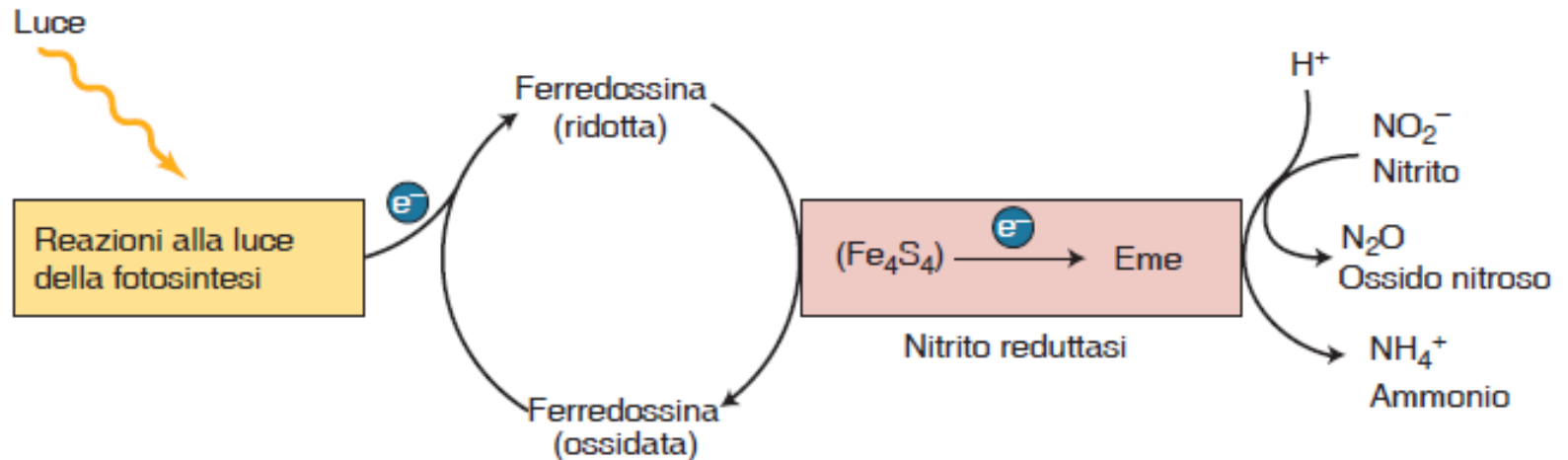
Nitrito reductasi:

Monomero di 60-70 kDa, con 2 domini funzionali (N e C terminali) e cofattori coinvolti nel trasferimento di elettroni da Fd a nitrito.

Regolazione trascrizionale per mantenere un eccesso di NiR rispetto a NR. Luce ed elevate concentrazioni di NO_3^- inducono espressione del gene per NiR. Accumulo di glutammina e asparagina reprimono l'espressione.



Nelle foglie la fonte di ferredossina ridotta è la **fotosintesi**



Nelle radici la ferredossina è ridotta dal **NADPH** generato dalla via dei pentoso fosfati

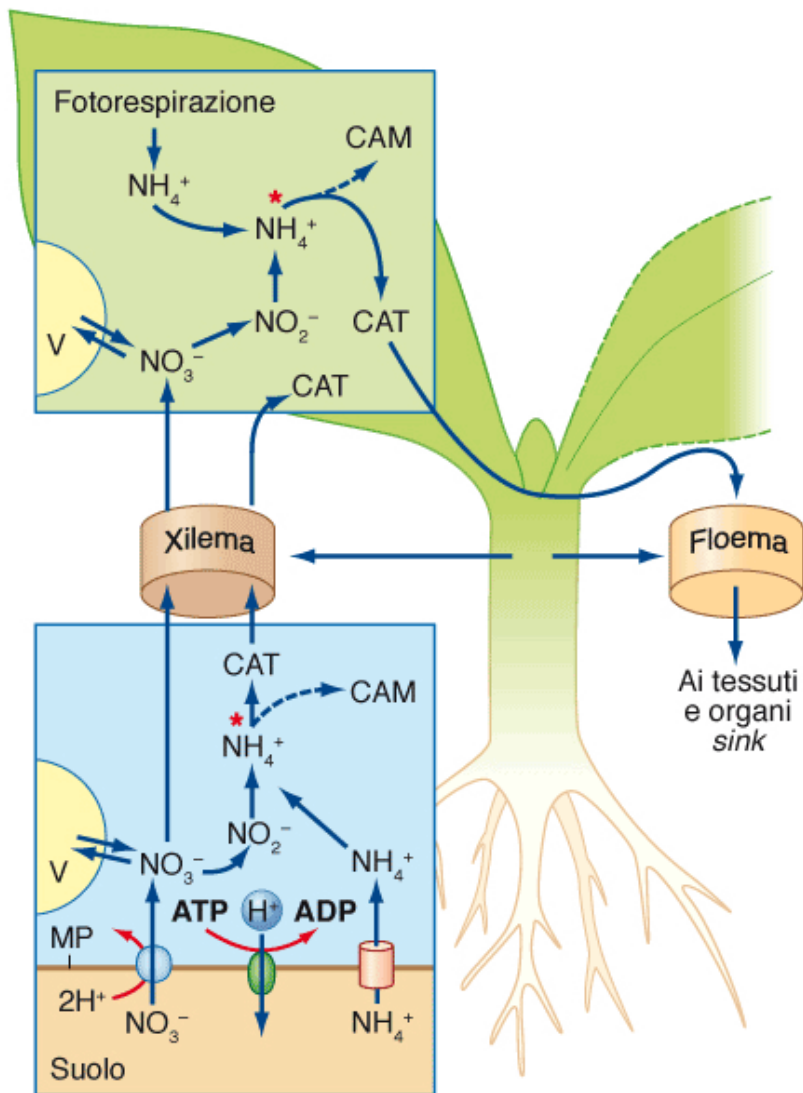


Figura 7.2 ● Schema semplificato delle forme di azoto assorbite dal suolo, dei siti di riduzione e assimilazione e dei flussi di composti azotati nella pianta. È indicata anche la fotorespirazione come fonte di ammonio nelle cellule fotosintetiche. Nella figura non vengono rappresentati i compartimenti cellulari in cui avvengono le diverse tappe dei percorsi metabolici. (CAM = composti organici azotati richiesti per il metabolismo cellulare; CAT = composti organici azotati di trasporto; MP = membrana plasmatica; V = vacuolo. Gli asterischi indicano gli eventi di assimilazione dell'ammonio che portano alla produzione di composti organici dell'azoto).

Quantità relative di nitrato ed altri composti organici in essudati xilematici di varie specie

