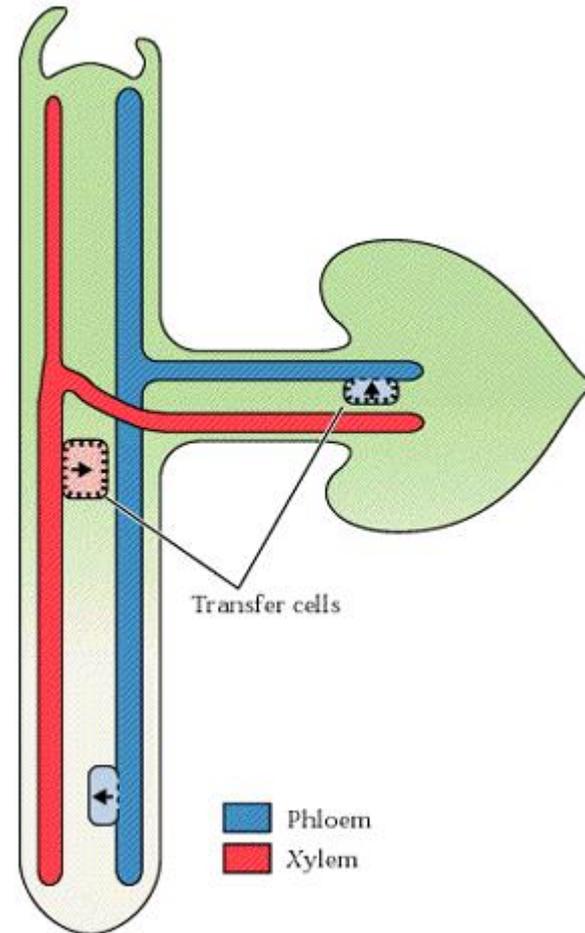
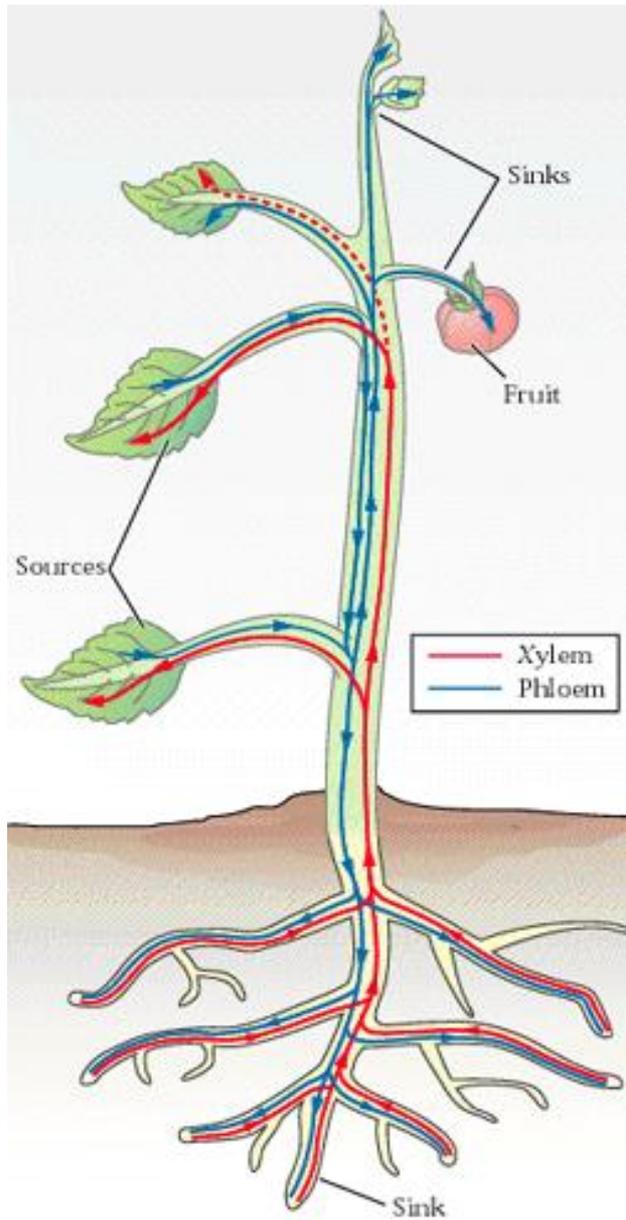


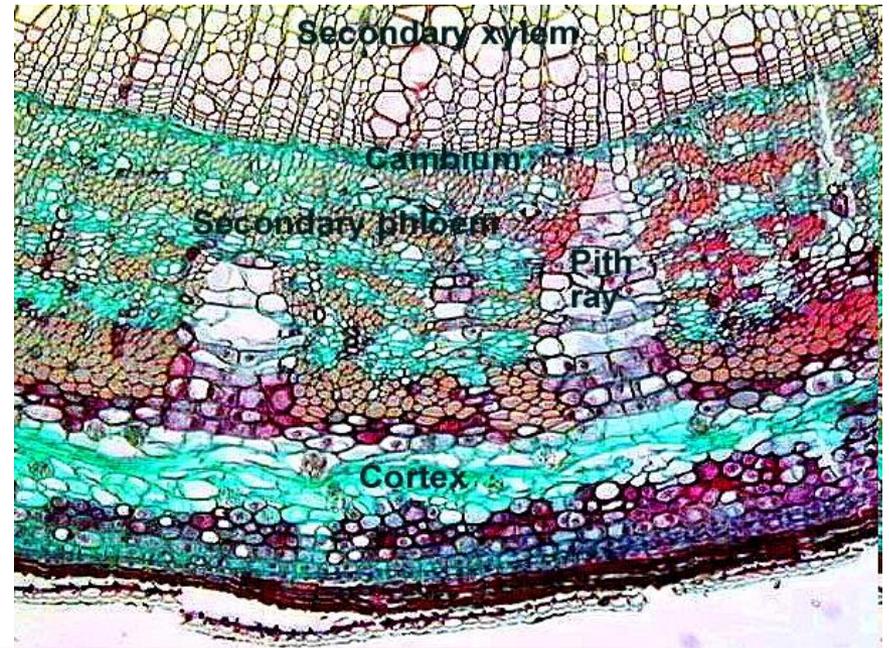
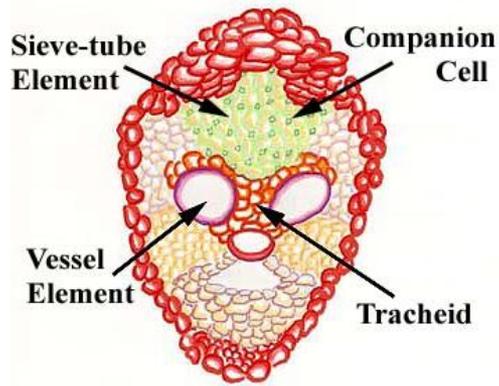
# Trasporto Floematico

Il floema è un sistema tissutale che trasloca i prodotti della fotosintesi da foglie adulte o organi di riserva ad aree di accrescimento (e/o di accumulo)

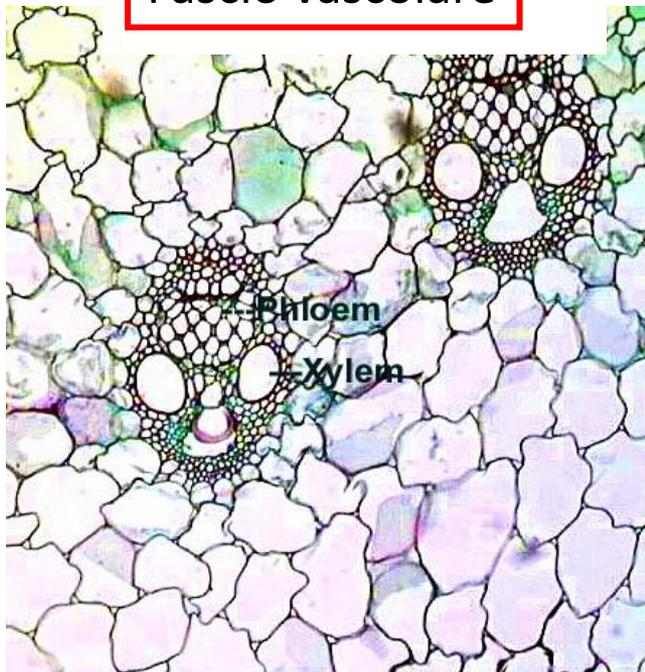
Ridistribuisce anche altri composti (soluti organici e inorganici, ormoni ecc..) attraverso tutta la pianta

# Xilema e Floema hanno numerosi punti di contatto

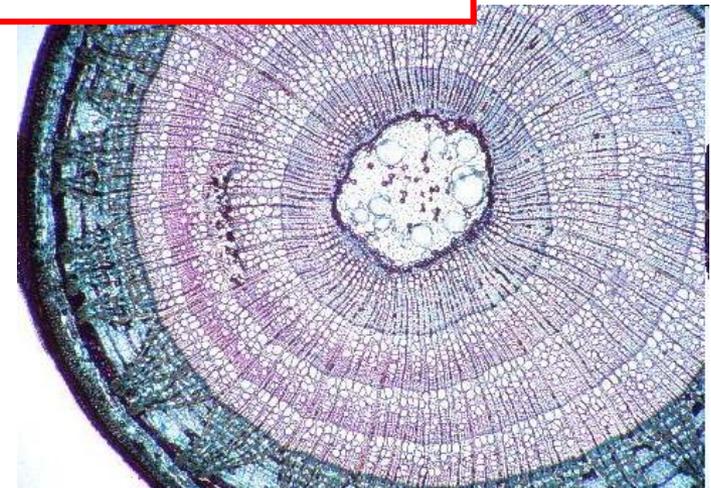




Fascio vascolare



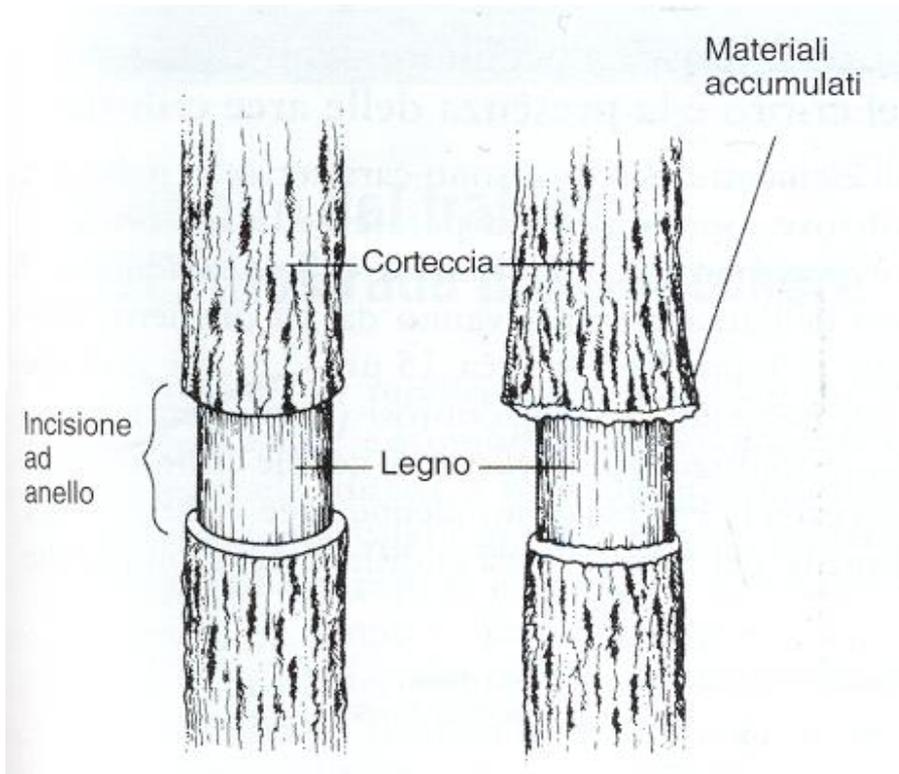
Fusto, struttura secondaria



# Decorticazione anulare

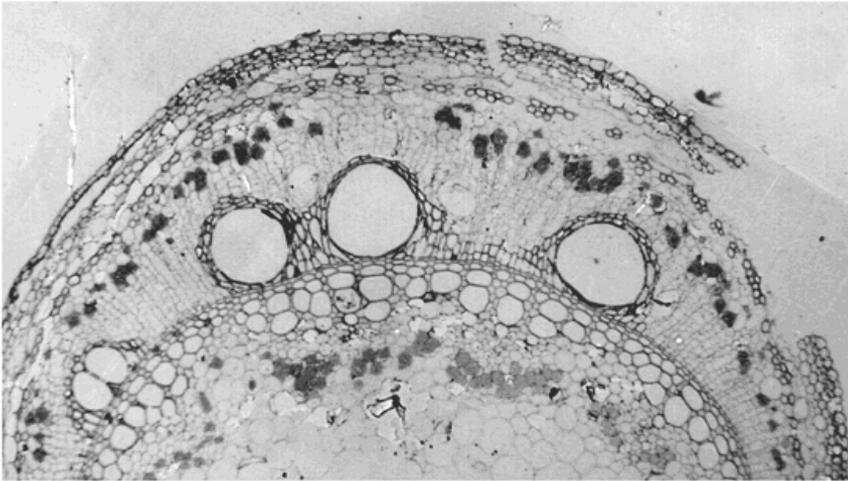
Malpighi 1686

Mason e Maskell 1928



Gli zuccheri si accumulano al di sopra della zona decorticata

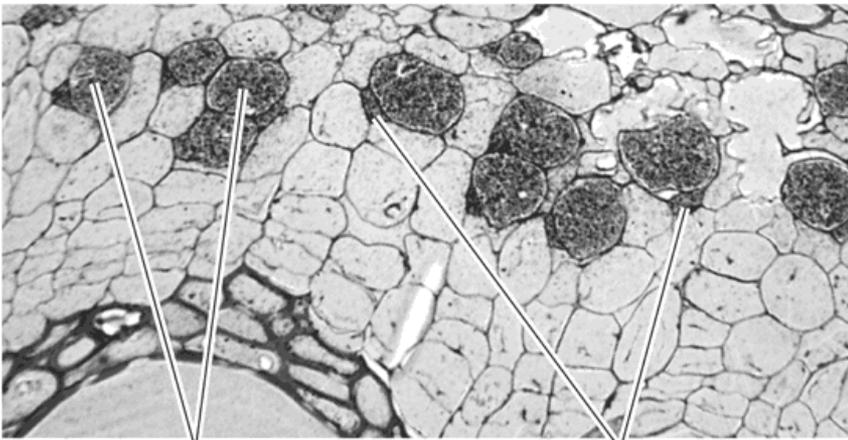
(A)



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



(B)

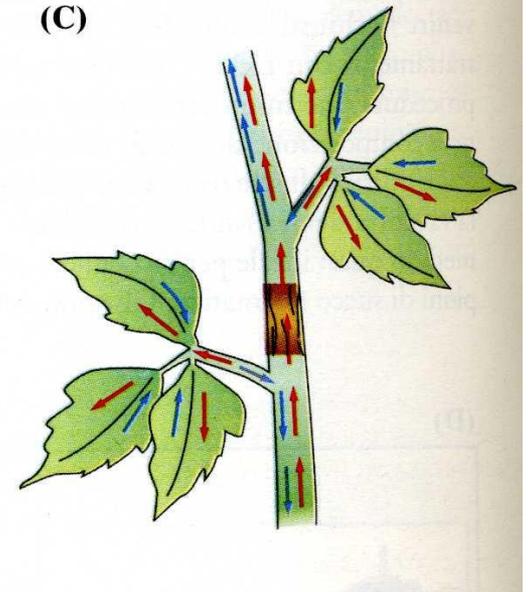
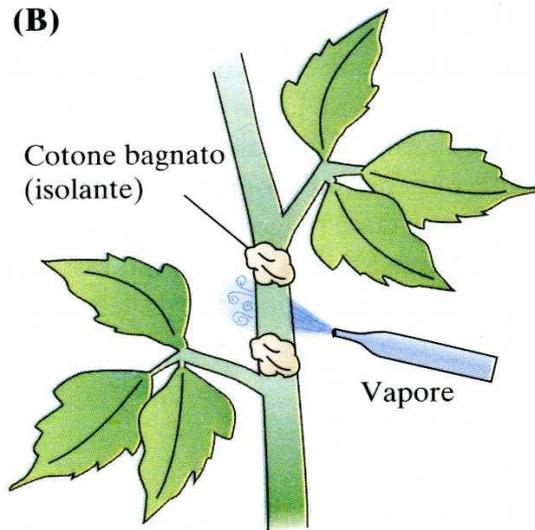
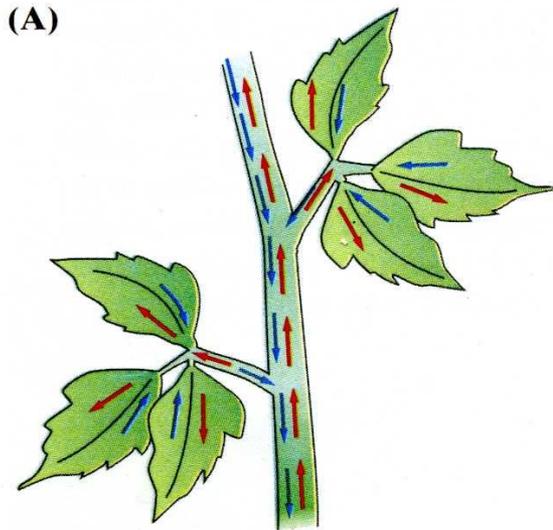


Sieve elements

Companion cells

Autoradiografia di sezioni di tessuto

## Il trasporto floematico richiede la presenza di cellule vive



## Elementi Cribrosi (o Sieve Element, SE)

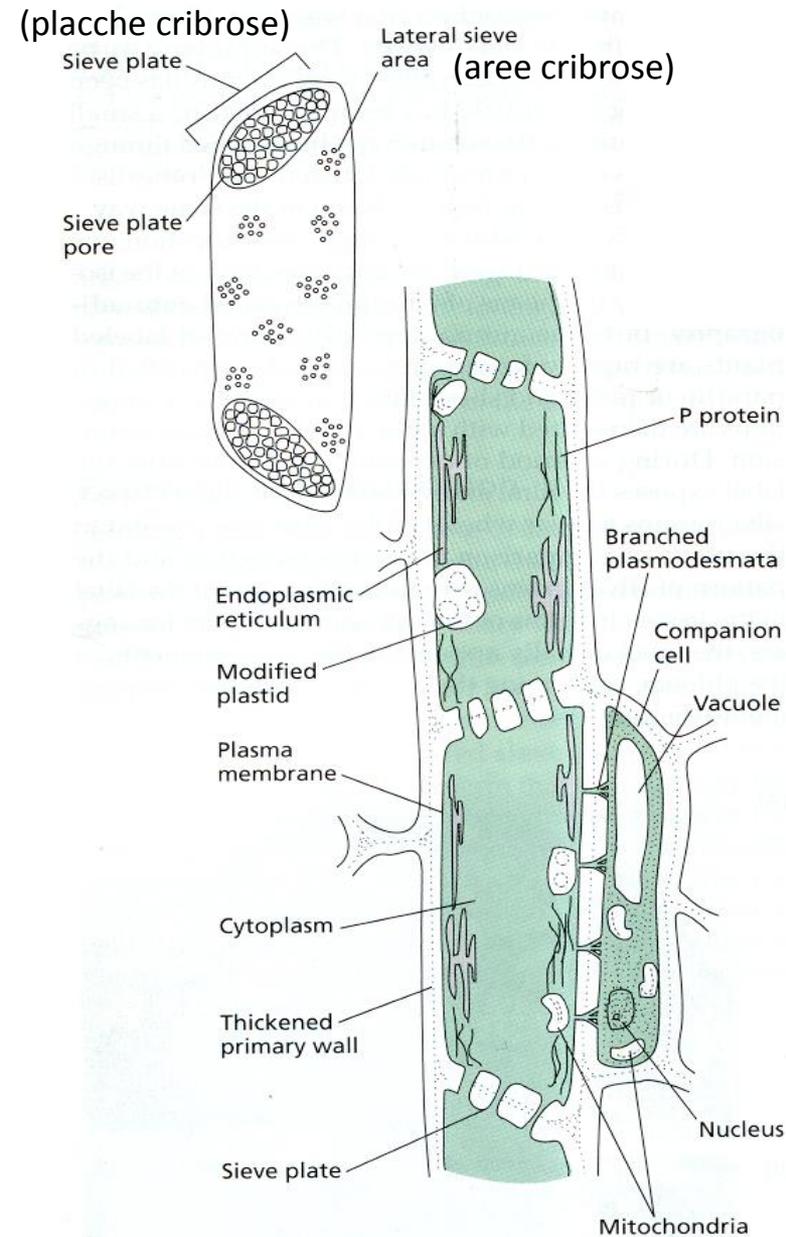
- Cellule cribrose  
(gimnosperme)

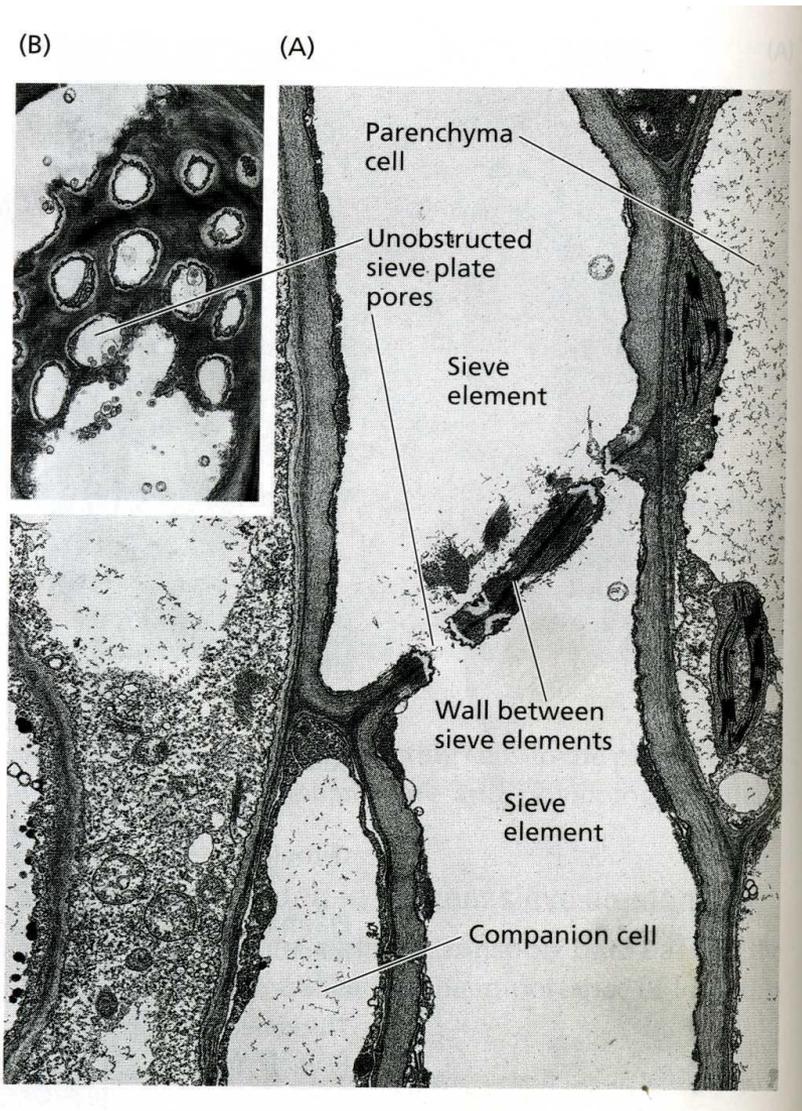
- Elementi dei tubi cribrosi  
(angiosperme)

Aree cribrose: connessioni (solitamente laterali) tra elementi cribrosi, pori 1-15  $\mu\text{m}$

Placche cribrose: aree estese di connessione tra elementi dei tubi cribrosi (solitamente sulle pareti terminali). Pori >

I tubi cribrosi sono lunghe condutture formate dalla sovrapposizione degli elementi dei tubi cribrosi



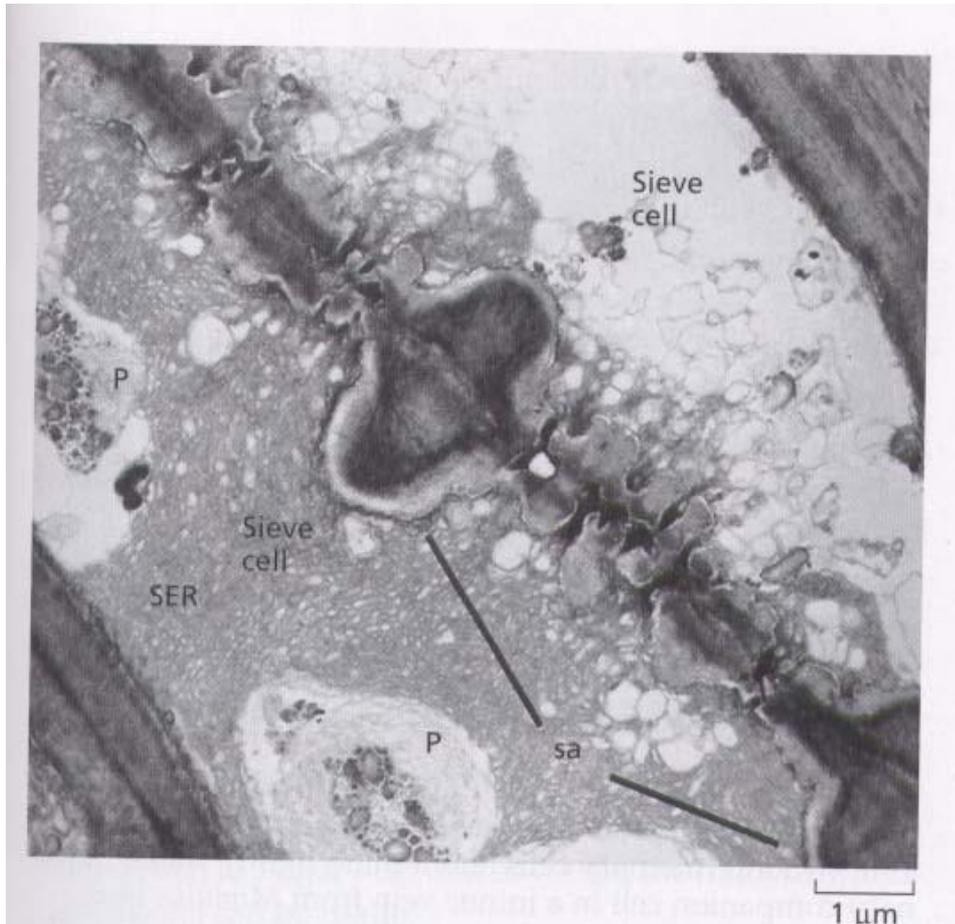


Sezione longitudinale di due elementi dei tubi cribrosi di *Cucurbita maxima* connessi da una placca cribrosa

Angiosperme

La placca cribrosa è aperta cioè non ostruita da membrane o sostanze proteiche, polisaccaridiche, lipidiche ecc...

## Area cribrosa tra due cellule di una conifera



Gimnosperme

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

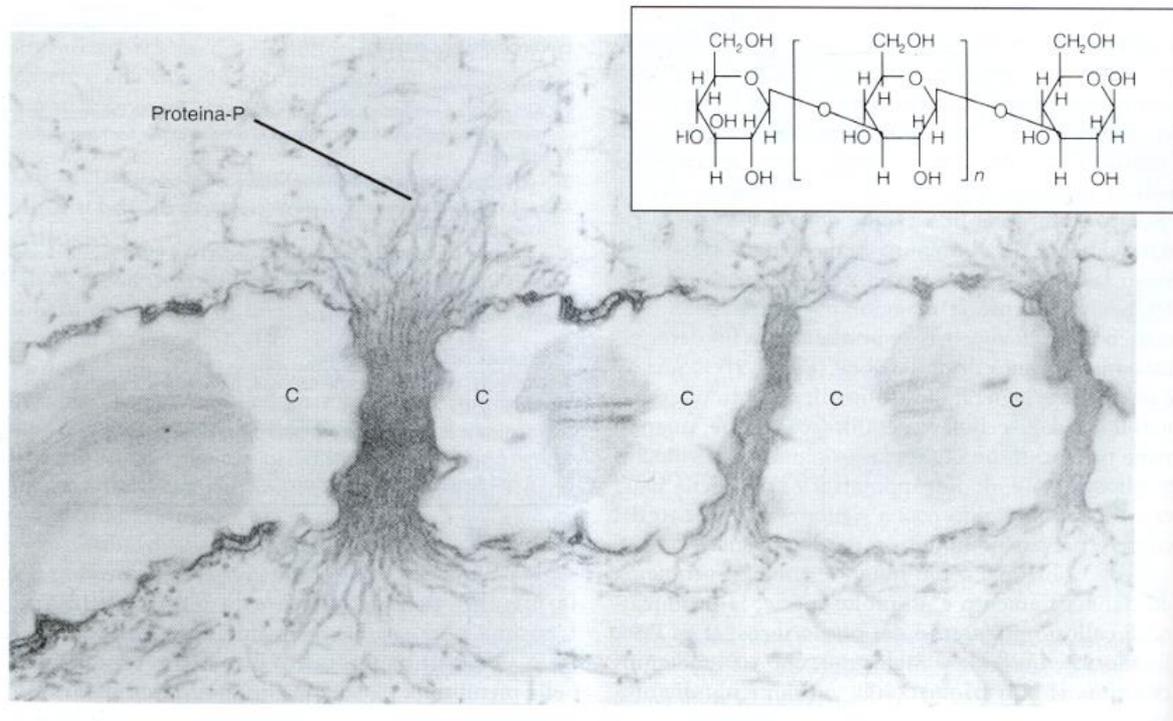
Gli elementi dei tubi cribrosi mancano di nucleo, tonoplasto, microfilamenti, microtubuli, golgi e ribosomi

Contengono Proteina P: si trova in tutte le dicotiledoni e in molte monocotiledoni (assente nelle Gimnosperme)

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 in caso di ferita

# Risposta al danneggiamento meccanico: P-proteine Sintesi di callosio



Il callosio ( $\beta$  1,3 glucano) viene sintetizzato dalla **callosio sintasi** al livello della membrana plasmatica e viene depositato tra membrana e parete

CALLOSIO DA FERITA

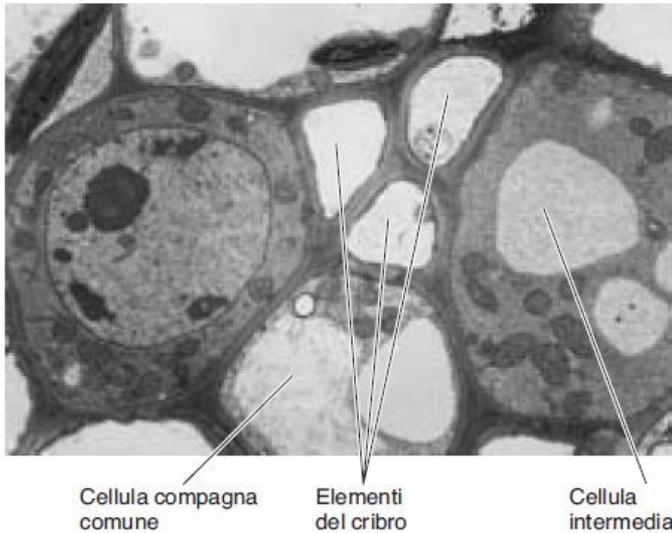
Gli elementi dei tubi cribrosi sono connessi mediante plasmodesmi con una o più Cellule Compagne (CC)

## Cellule Compagne:

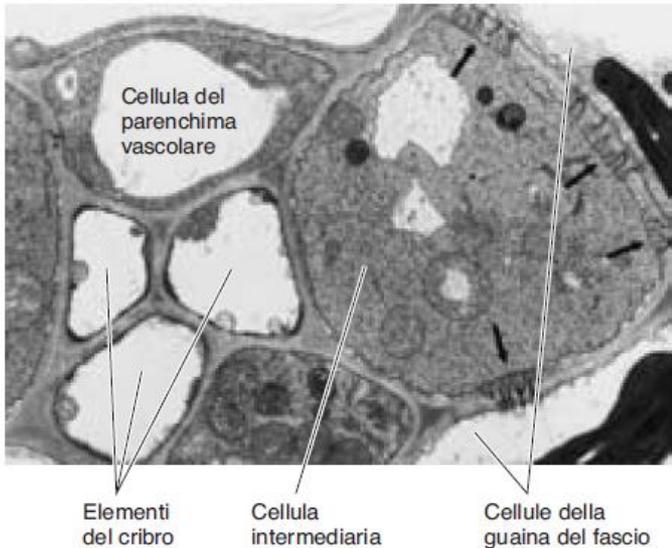
- Derivano dalla stessa cellula madre dell'elemento del cribro
- Sono la sorgente di ATP, proteine ecc...
- Sono ricche di mitocondri

## Esistono tre tipi di Cellule Compagne:

- CC Ordinarie
- CC Transfer
- CC Intermediarie (o intermedie)



(C)

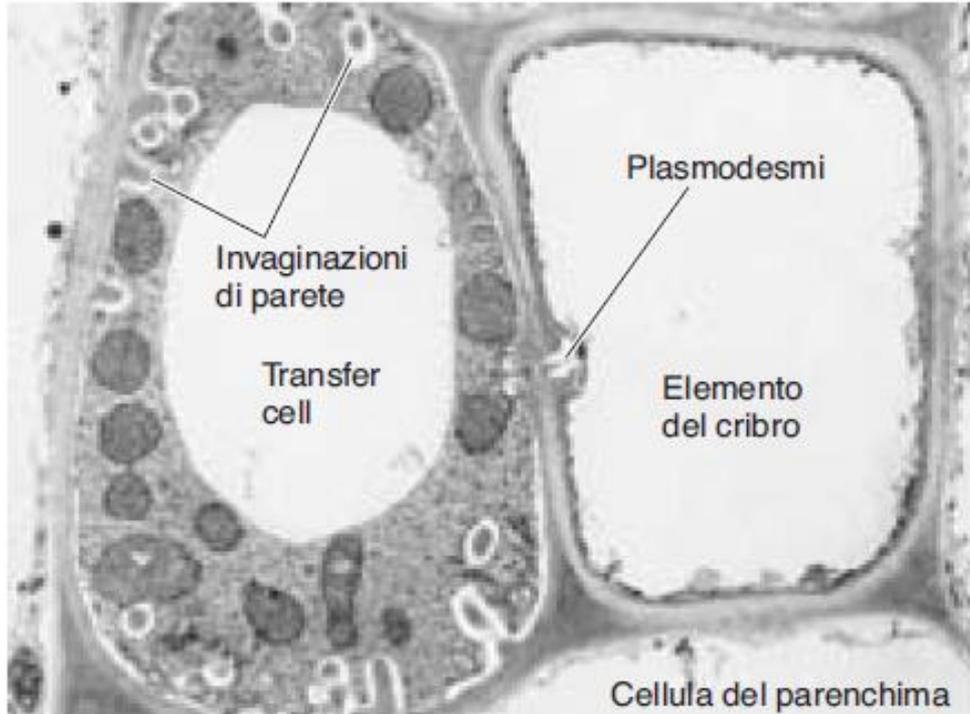


## Cellule Compagne Ordinarie:

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

## Cellule Intermediarie

- Numerosi plasmodesmi con le cellule circostanti
- Numerosi piccoli vacuoli
- Coloroplasti con tilacoidi poco sviluppati e poco amido



## Cellule Transfer

- Simili alle Ordinarie
- La parete cellulare presenta invaginazioni a forma di dito
- Plasmodesmi solo o 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**

# Direzione della traslocazione nel Floema

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

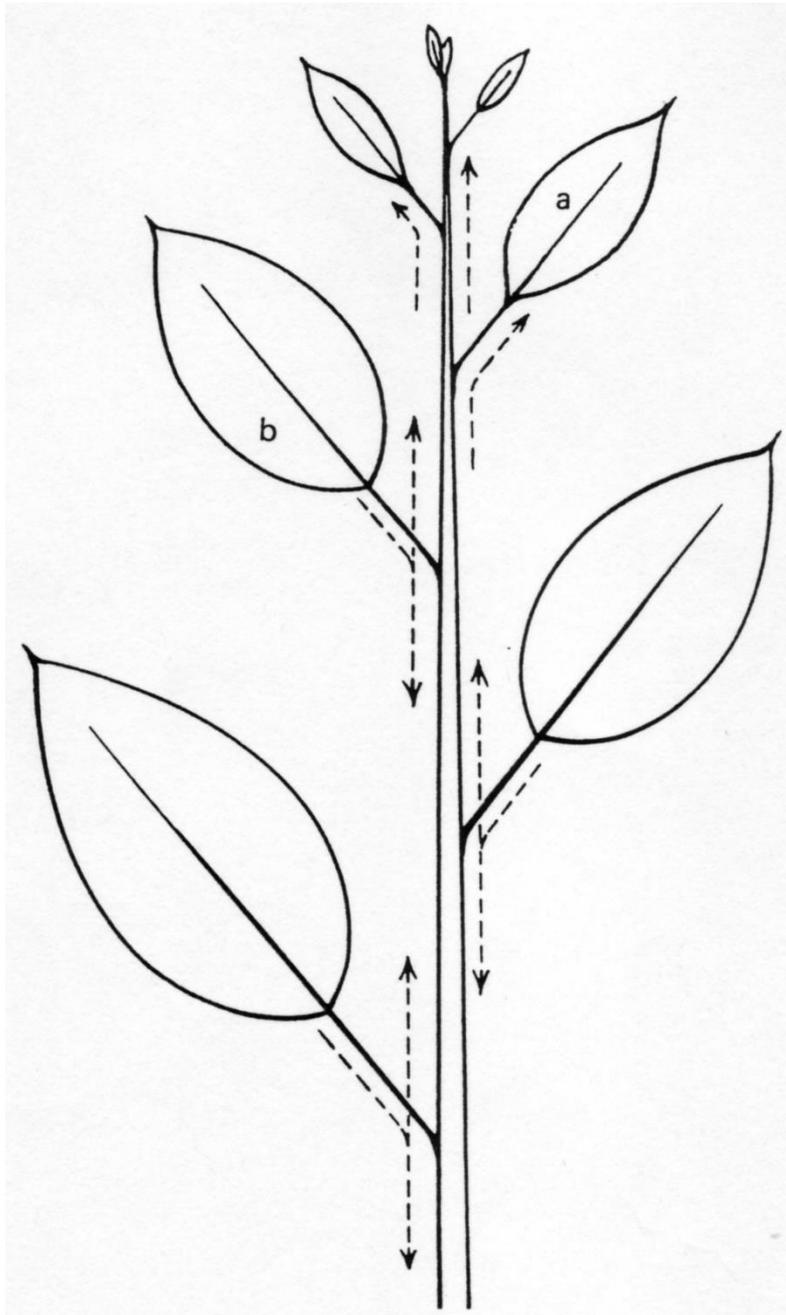


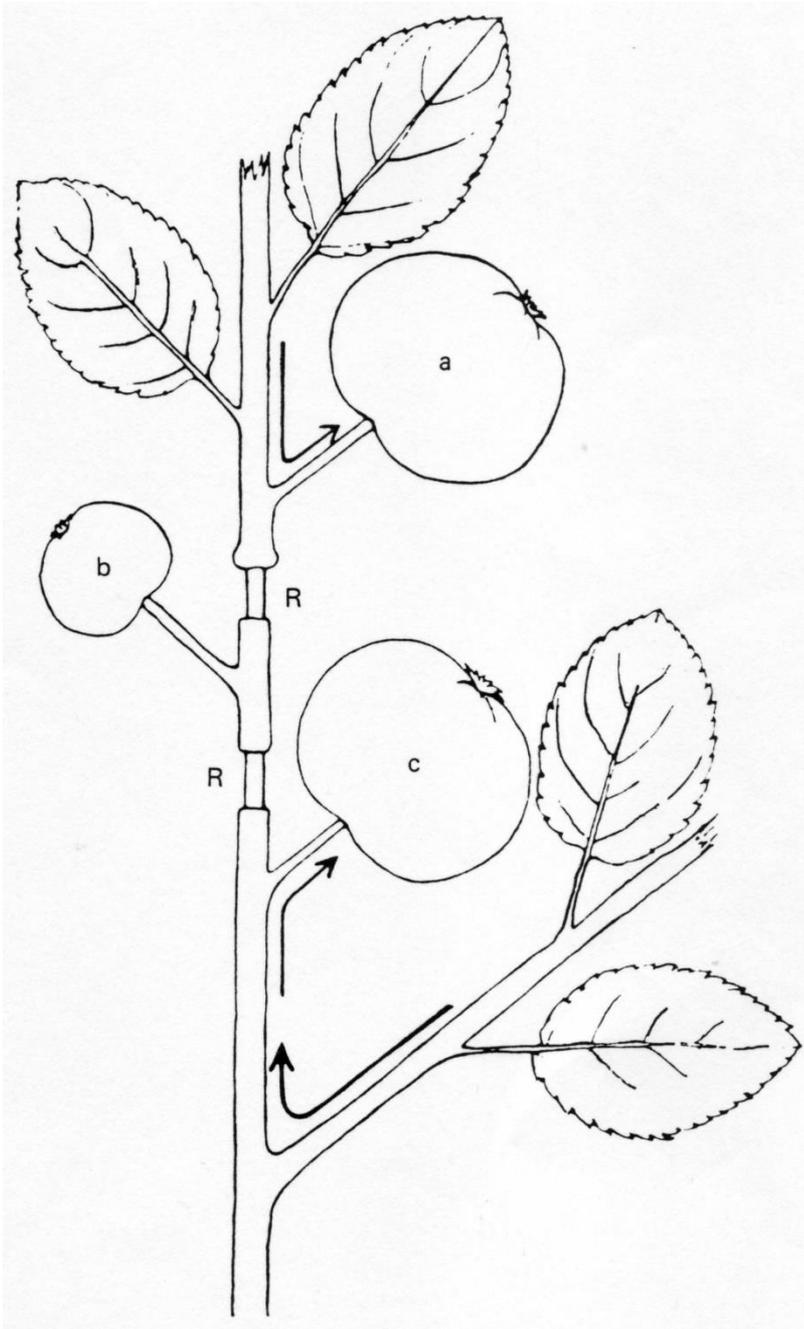
Avviene da zone di produzione dei fotoassimilati dette **SORGENTI** (Source)

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

**SORGENTI:** organi in grado di esportare foto-assimilati;  
tipicamente foglie mature ma anche organi di immagazzinamento (radici, tuberi)  
durante la fase di esporto (es. piante biennali o perenni)

**POZZI:** organi non fotosintetizzanti o non autosufficienti:  
apici vegetativi, radici, foglie immature, frutti in via sviluppo, tuberi, ecc...







(a)

(b)

**Fattori che influenzano i movimenti** Sorgente → Pozzo

**Prossimità:** foglie mature superiori → gemme e giovani foglie

**Sviluppo:** fase vegetativa → apici del germoglio e della radice

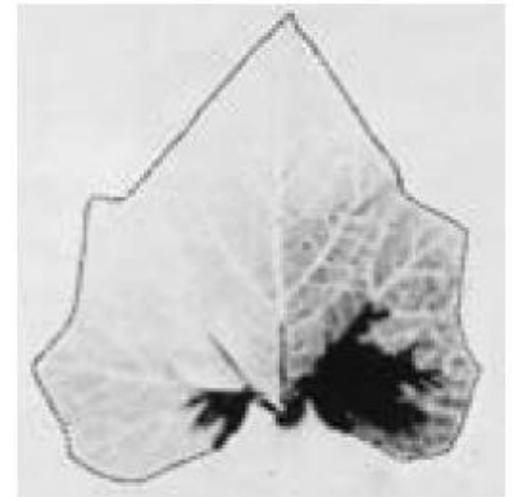
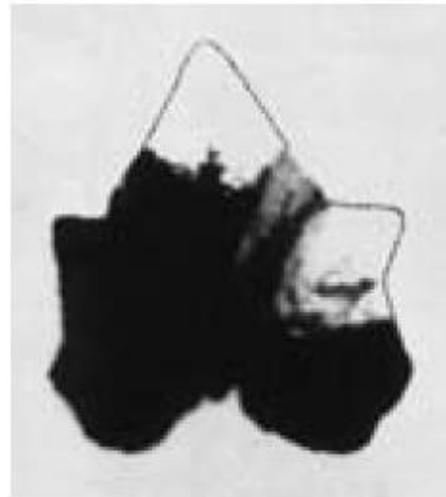
fase riproduttiva → frutti in sviluppo

**Connessioni vascolari:** connessioni tra le foglie.

Nelle foglie la transizione da tessuti pozzo a sorgente è graduale



25% espansione

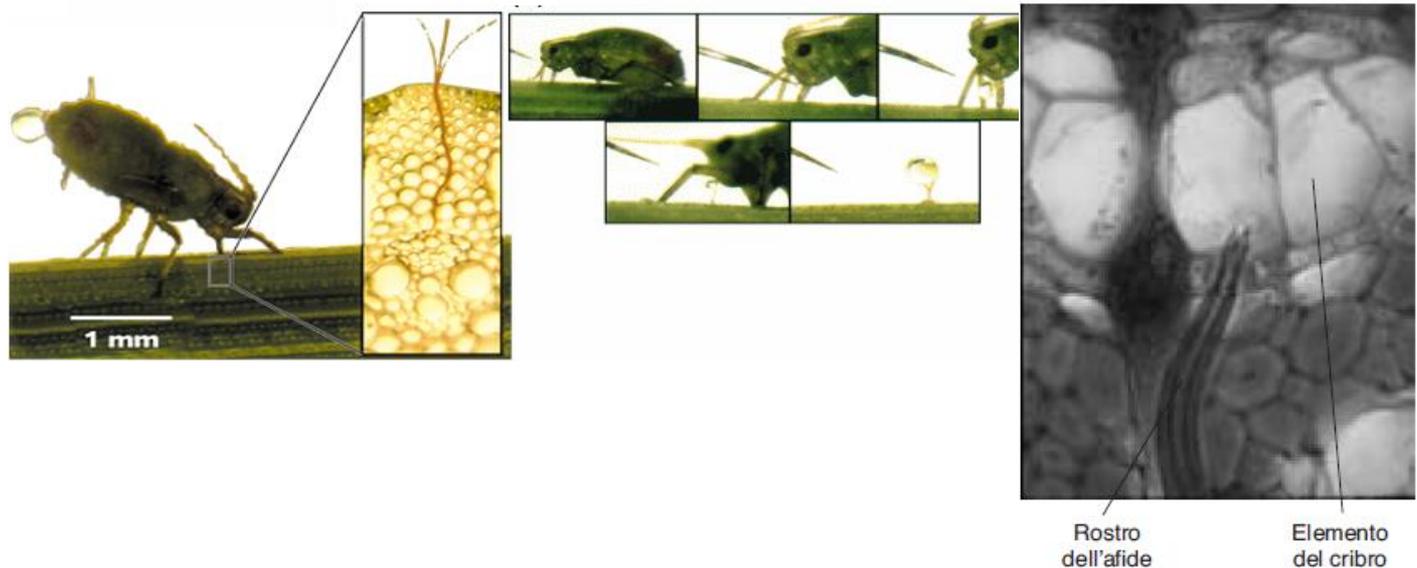


50% espansione

# Sostanze trasportate nel floema

Analisi dell'essudato da ferita: inquinamento da contaminanti diluizione succo floematico

## Uso degli afidi



# Composizione del succo floematico

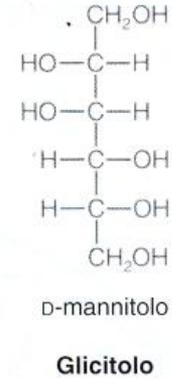
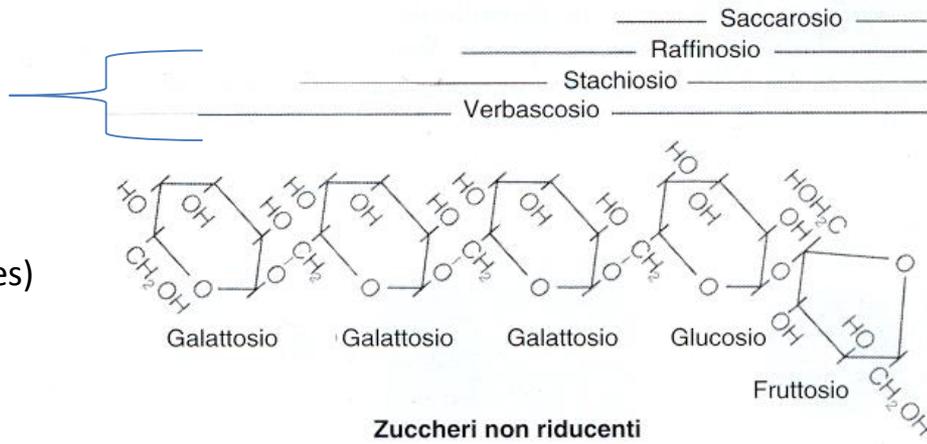
**Tabella 15.2** Confronto tra gli essudati xilematici e quelli floematici del lupino e del tabacco glauco

	<i>Lupinus angustifolius</i>		<i>Nicotiana glauca</i>	
	<i>Xilema (mM)</i>	<i>Floema (mM)</i>	<i>Xilema (mM)</i>	<i>Floema (mM)</i>
Saccarosio	NR	490,0	NR	460,0
Amminoacidi	20,0	115,0	2,2	83,0
Potassio	4,6	47,0	5,2	94,0
Sodio	2,2	4,4	2,0	5,0
Fosforo	ND	ND	2,2	14,0
Magnesio	0,33	5,8	1,4	4,3
Calcio	1,8	1,6	4,7	2,1
Ferro	0,02	0,13	0,01	0,17
Zinco	0,01	0,08	0,02	0,24
Nitrato	0,50	Tr	ND	NR
pH	5,9	8,0	5,7	7,9

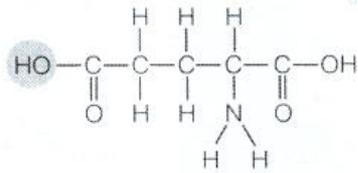
NR, non rilevabile; ND, non disponibile; Tr, tracce.

# Sostanze traslocate nel floema

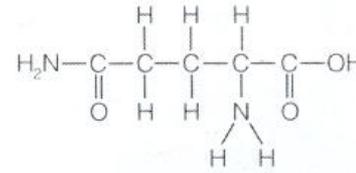
Composti della famiglia del raffinoso (RSO=raffinose series oligosaccharides)



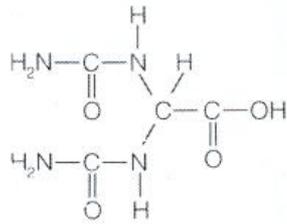
polialcoli



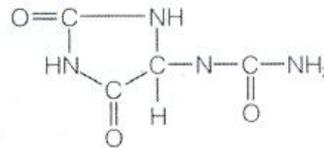
Acido glutammico  
Aminoacido



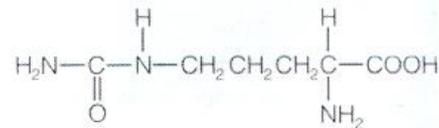
Glutammina  
Ammide



Acido allantoico



Allantoina



Citrullina

ureidi

**Tabella 15.3** Configurazione delle nervature minori e specie di zuccheri trasportate in alcune dicotiledoni

<i>Famiglia<sup>a</sup></i>	<i>Specie<sup>a</sup></i>	<i>Nome comune</i>	<i>Frequenza dei plasmodesmi<sup>b</sup></i>	<i>Tipo di zucchero<sup>c</sup></i>
<b>Tipo 1 (configurazione aperta)<sup>d</sup></b>				
Oleacee	<i>Fraxinus ornus</i>	Orniello	61	RSO + mannitolo
	<i>Syringa vulgaris</i>	Lillà	55	RSO + mannitolo
Cucurbitacee	<i>Cucurbita pepo</i>	Zucca	48	RSO
Lamiacee	<i>Coleus blumei</i>	Coleus	45	RSO
Vitacee	<i>Vitis vinifera</i>	Vite	31	Saccarosio
Magnoliacee	<i>Liriodendron tulipifera</i>	Liriodendro	24	Saccarosio
Salicacee	<i>Salix babylonica</i>	Salice piangente	14	Saccarosio
<b>Tipo 1-2a (configurazione intermedia)</b>				
Ericacee	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Rododendro	8,1	RSO
Malvacee	<i>Gossypium hirsutum</i>	Cotone	6,2	Saccarosio
Euforbiacee	<i>Ricinus communis</i>	Ricino	4,1	Saccarosio
<b>Tipo 2 (configurazione chiusa)<sup>e</sup></b>				
<b>Tipo 2a (configurazione chiusa primitiva)<sup>f</sup></b>				
Solanacee	<i>Solanum tuberosum</i>	Patata	0,12	Saccarosio
	<i>Nicotiana tabacum</i>	Tabacco	0,08	Saccarosio
Chenopodiacee	<i>Beta vulgaris</i>	Barbabietola	0,06	Saccarosio
<b>Tipo 2b (configurazione chiusa avanzata)<sup>g</sup></b>				
Fabacee	<i>Pisum sativum</i>	Pisello	0,08	Saccarosio
Asteracee	<i>Xanthium strumarium</i>	Nappola minore	0,06	Saccarosio
	<i>Helianthus annuus</i>	Girasole	0,06	Saccarosio
	<i>Lactuca sativa</i>	Lattuga	0,03	Saccarosio

<sup>a</sup> Salvo rare eccezioni, tutte le specie di una stessa famiglia presentano lo stesso tipo di configurazione.

<sup>b</sup> Numero di plasmodesmi per micrometro quadrato tra le cellule compagne e le cellule della guaina del fascio.

<sup>c</sup> Tutte le specie traslocano quantitativi significativi di saccarosio.

<sup>d</sup> Presenza di numerosi plasmodesmi tra le cellule compagne e le cellule della guaina del fascio delle nervature minori. Circa l'80% delle specie appartenenti al Tipo 1 sono legnose.

<sup>e</sup> Pochissimi plasmodesmi tra le cellule compagne e le cellule della guaina del fascio delle nervature minori. Circa l'80% delle specie sono erbacee.

<sup>f</sup> Le pareti delle cellule compagne non presentano invaginazioni.

<sup>g</sup> Le pareti delle cellule compagne presentano invaginazioni.

RSO= raffinose series oligosaccharides

# Velocità del Trasporto Floematico

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

Da 30 a 150 cm h<sup>-1</sup>

Da 1 a 15 g h<sup>-1</sup> cm<sup>-2</sup>

Velocità elevate, **incompatibili** con movimento delle sostanze per **diffusione**  
(si impiegherebbero 32 anni per muovere di 1 m la linfa floematica)

N.B. nel caso di alberi con vasi xilematici di diametro compreso tra 100 e 200 μm, sono state misurate velocità di flusso della linfa xilematica da 16 a 45 m h<sup>-1</sup>

Traslocazione nel foema → Trasporto a lunga distanza

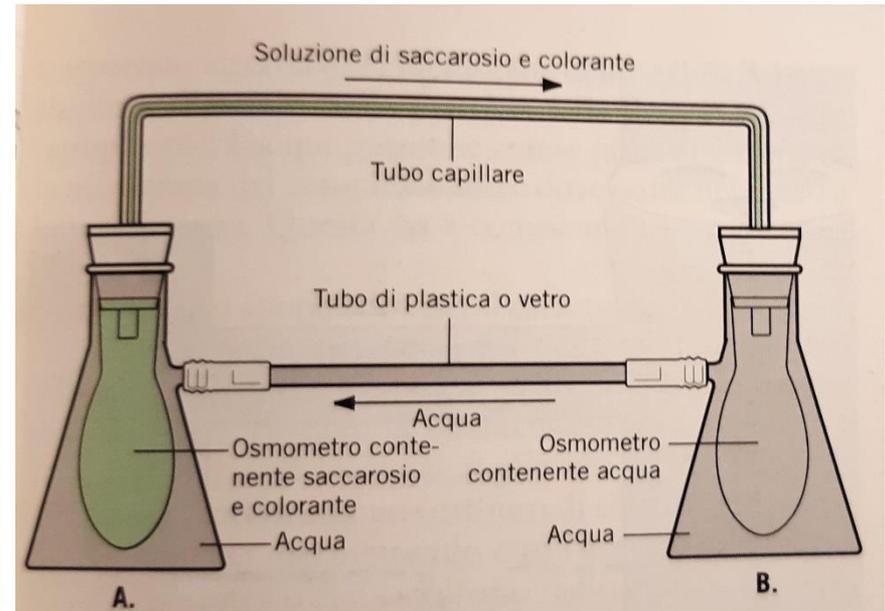
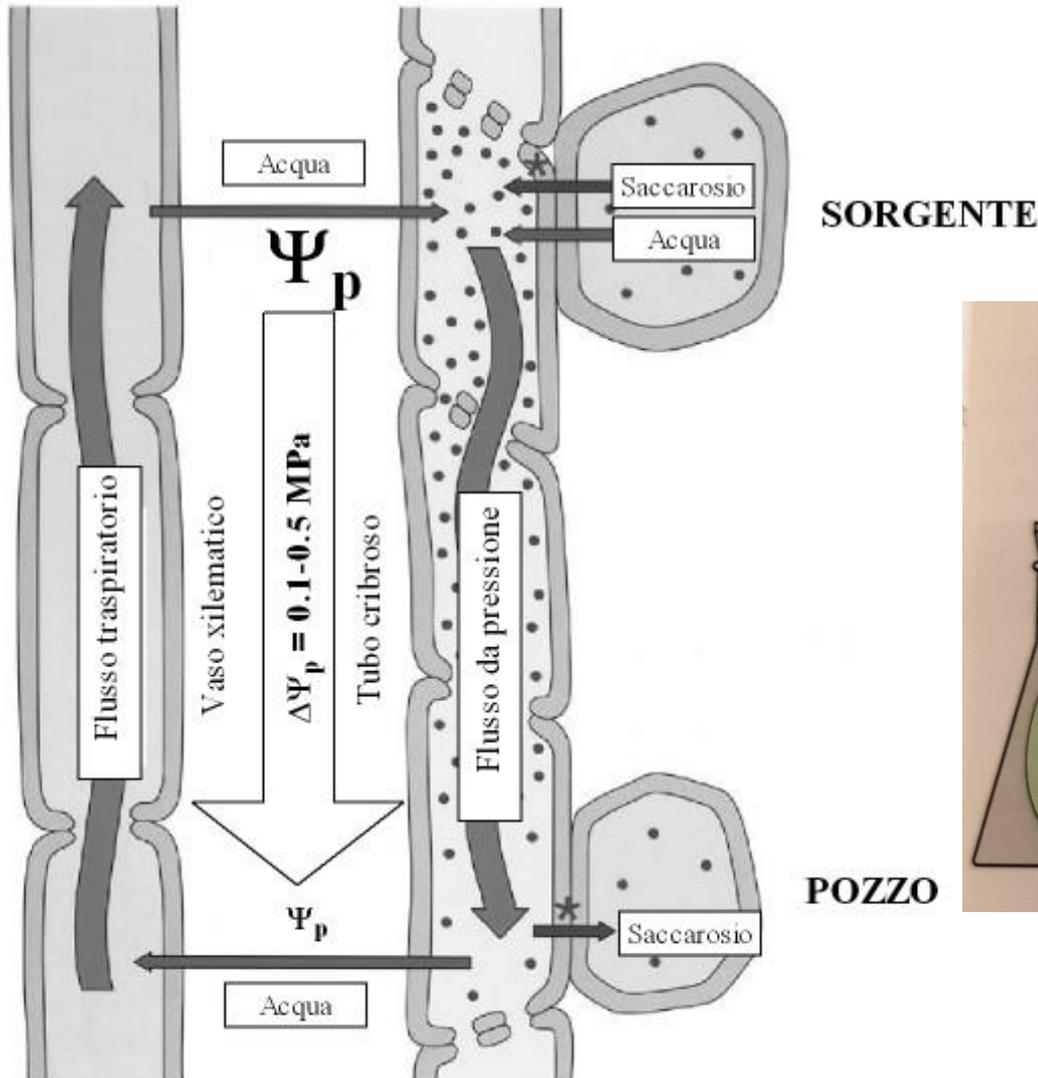
**Teorie attive:** Richiesta diretta di energia per la traslocazione degli zuccheri e delle altre sostanze dalle sorgenti ai pozzi

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

**Modello del flusso da pressione  
detto anche "Modello di Münch"**

Nota: entrambe le teorie prevedono la necessità di un dispendio energetico per i processi di immissione dei soluti alla sorgente (caricamento) e di rilascio degli stessi al pozzo (scaricamento)

**Modello di Münch:** il flusso di linfa floematica è determinato da un gradiente di pressione di turgore ( $\Delta\Psi_p$ ) generato osmoticamente da processi di caricamento dei soluti alla sorgente e scaricamento nei pozzi  $\rightarrow$  **flusso di massa!**



## Previsioni del modello di Münch la cui conferma ne dimostra la validità:

- I pori delle placche cribrose 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

- Placche aperte
- Trasporto bidirezionale non è stato osservato
- Bassa temperatura non influenza la traslocazione
- Il  $\Delta P$  (0.3-0.5 MPa) misurato è sufficiente a permettere il flusso di massa

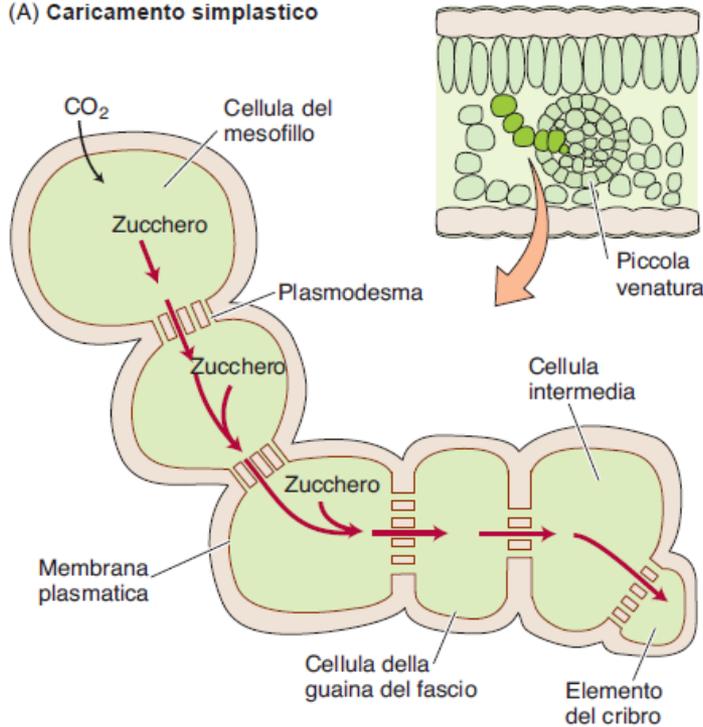
# Caricamento floematico

1. I trioso-fosfati formati durante la fotosintesi vengono trasportati dal cloroplasto al citosol, dove vengono convertiti in saccarosio (altri zuccheri di trasporto vengono sintetizzati in una fase successiva)
2. Il saccarosio **diffonde** dalle cellule fotosintetiche sino in prossimità del complesso SE/CC nelle venature minori. Via di **trasporto simplastica** a breve distanza, che coinvolge solo poche cellule
3. Gli zuccheri vengono trasportati nel complesso SE/CC, dove raggiungono concentrazioni superiori a quelle rilevabili nel mesofillo circostante (quindi è necessario dispendio di energia)

# Caricamento del floema

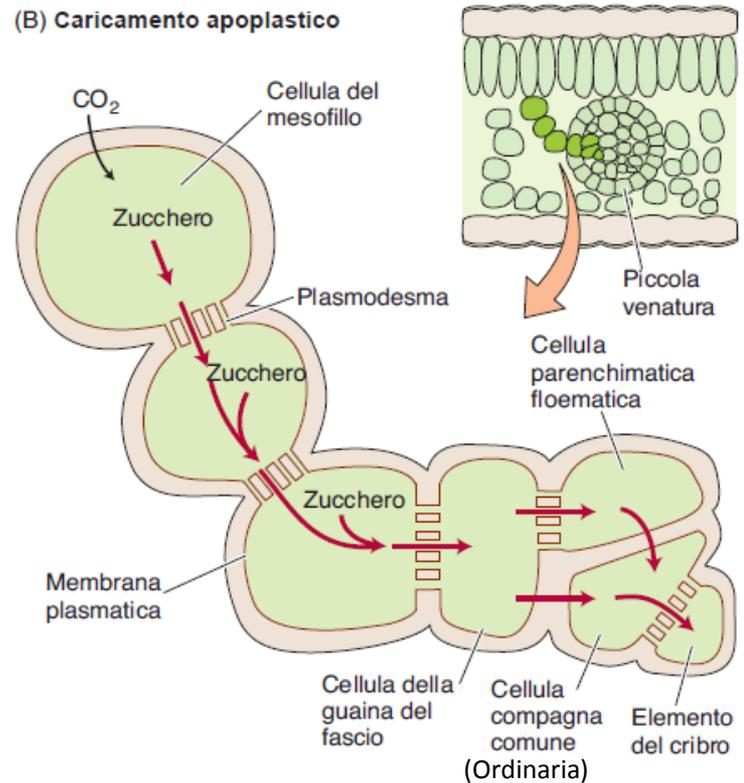
## Via simplastica

(A) Caricamento simplastico



## Via apoplastica

(B) Caricamento apoplastico

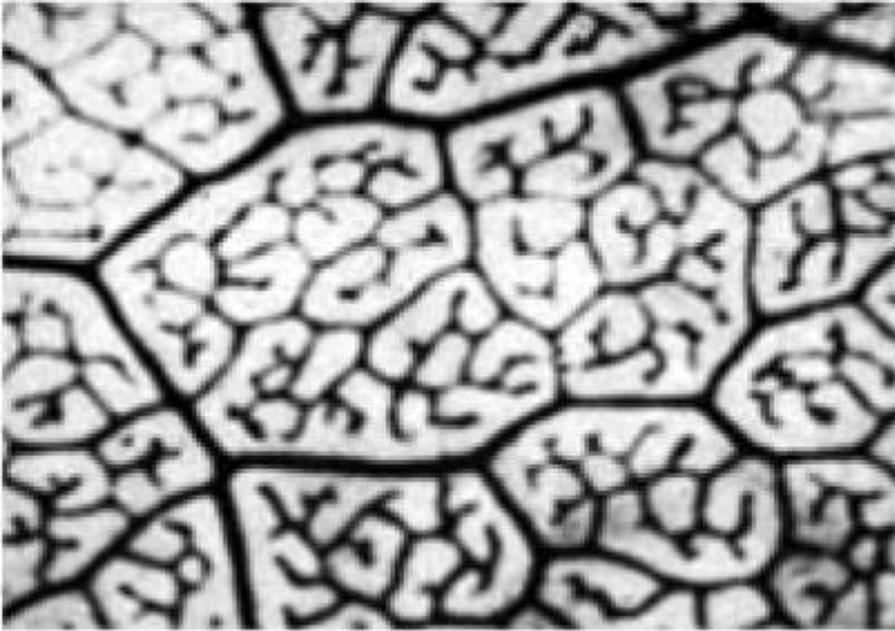


## Evidenze sperimentali a favore del caricamento apoplastico

- Gli zuccheri di trasporto devono essere rinvenuti nell'apoplasto
- Un'eventuale somministrazione esogena di zuccheri deve risultare nell'accumulo degli stessi nel floema
- L'inibizione del prelievo di zuccheri dall'apoplasto deve determinare l'inibizione dell'esportazione dalla foglia

Evidenza: un'eventuale somministrazione esogena di zuccheri deve risultare nell'accumulo degli stessi nel floema

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



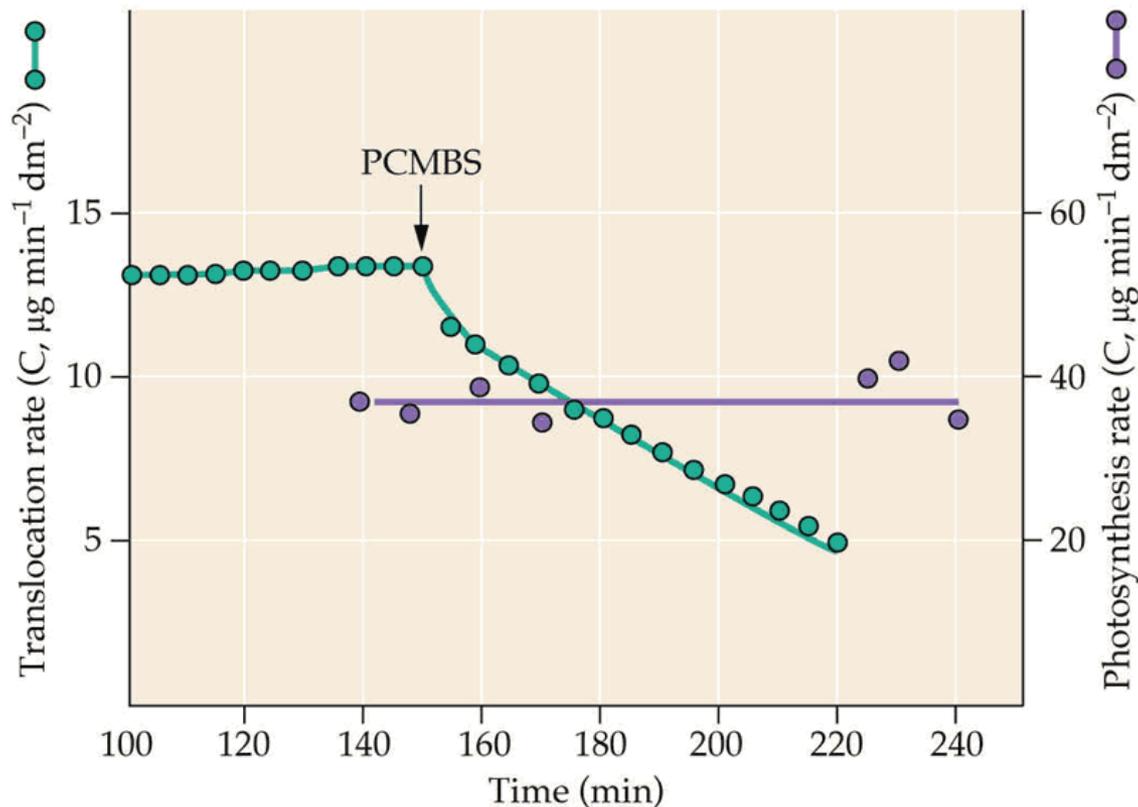
Il saccarosio si accumula nelle piccole venature negli elementi del cribro e nelle cellule compagne → Trasporto attivo

Evidenza:

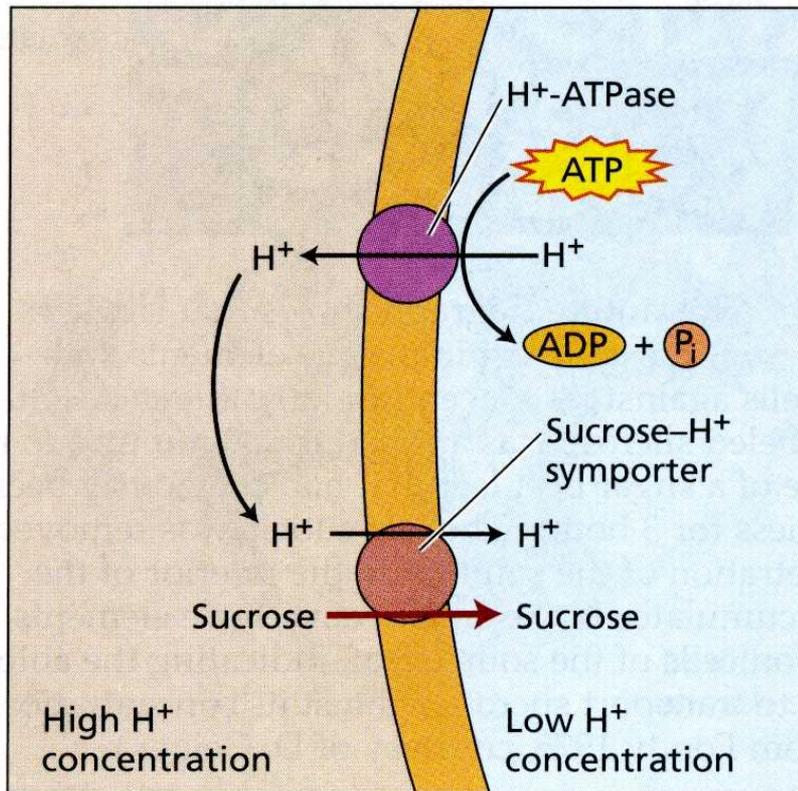
l'inibizione del prelievo di zuccheri dall'apoplasto deve determinare l'inibizione dell'esportazione dalla foglia:

PCMBS (*p*-chloromercuribenzenesulfonic acid) in barbabietola:

reagente che inibisce il trasporto del saccarosio attraverso le membrane, ma non entra nel simplasto.



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



**TABELLA 10.4****Alcuni trasportatori di saccarosio di dicotiledoni e loro funzioni**

<b>Famiglia genica del trasportatore</b>	<b>Esempi di pianta</b>	<b>Nome</b>	<b>Localizzazione/ Funzione</b>
<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

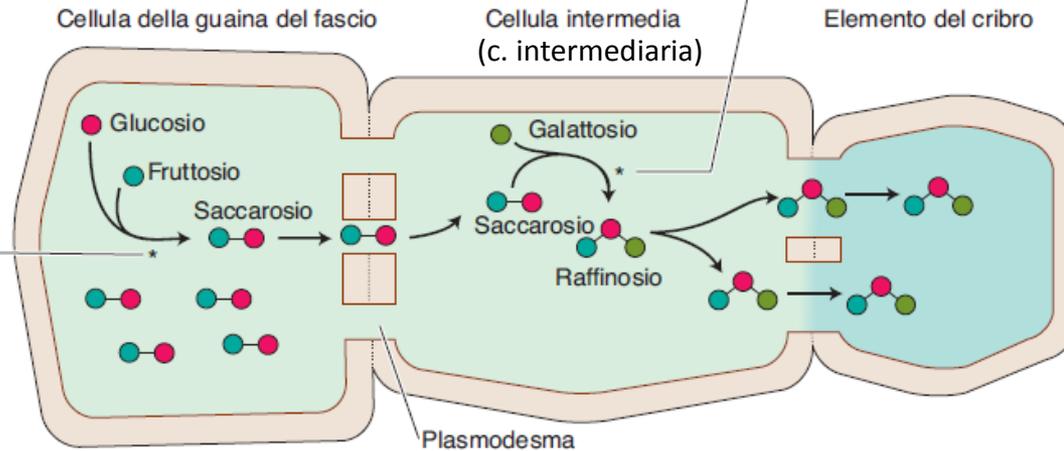
# Caricamento simplastico

nelle piante che hanno cellule intermedie

Consumo di energia!

Sintesi di saccarosio tramite saccarosio fosfato sintasi e saccarosio fosfato fosfatasi:  
 $\text{UDPglucosio} + \text{fruttosio-6-fosfato} \rightarrow \text{UDP} + \text{saccarosio-6-fosfato}$   
 $\text{Saccarosio-6-fosfato} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{saccarosio} + \text{P}_i$

Sintesi di raffinoso tramite raffinoso sintasi:  
 $\text{Saccarosio} + \text{galattinolo} \rightarrow \text{myo-inositolo} + \text{raffinoso}$



Il saccarosio, sintetizzato nel mesofillo, diffonde dalle cellule della guaina del fascio nelle cellule intermedie attraverso numerosi plasmodesmi.

Nelle cellule intermedie il raffinoso (e lo stachiosio) sono sintetizzati dal saccarosio e dal galattosio, mantenendo così il gradiente di diffusione del saccarosio. A causa della loro ampiezza questi non sono in grado di ridiffondere nelle cellule del mesofillo.

Il raffinoso e lo stachiosio non sono in grado di diffondere negli elementi del cribro. Di conseguenza la concentrazione degli zuccheri da trasporto aumenta nelle cellule intermedie e negli elementi del cribro.

**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 della “trappola per polimeri”

Previsioni del modello della “trappola per polimeri” che hanno trovato conferme sperimentali:

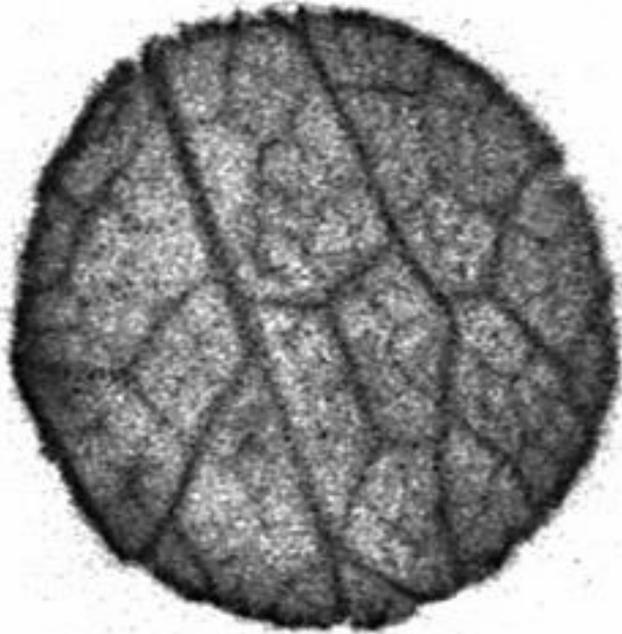
Il saccarosio deve essere più concentrato nelle cellule del mesofillo che nelle cellule intermediarie

Gli enzimi per la sintesi di raffinosa e stachiosa devono essere localizzati preferenzialmente nelle cellule intermediarie

I plasmodesmi che collegano le cellule del mesofillo e le cellule intermediarie devono escludere molecole più grandi del saccarosio

I plasmodesmi tra cellule intermediarie e tubo cribroso devono essere abbastanza larghi da consentire il passaggio di raffinosa e stachiosa

## Somministrazione di saccarosio radioattivo nell'apoplasto



Caricamento apoplastico



Caricamento simplastico

**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
	<p>Vaso xilematico            Cellula compagna            Parenchima floematico            Elemento del cribro</p>	<p>Plasmodesma            Cellula intermedia</p>

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

# Scaricamento del floema

Simplastico o apoplastico?

Il saccarosio viene idrolizzato?

Lo scaricamento richiede energia?

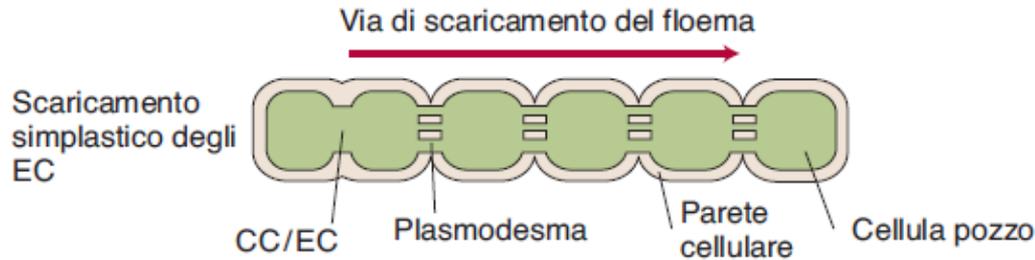
## Scaricamento del floema:

simplastico o apoplastico: a seconda della natura dei pozzi

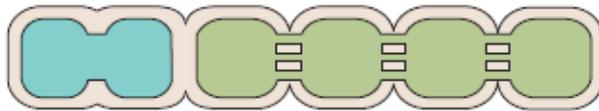
- Completamente simplastico: foglie giovani (tabacco)
- Apoplastico: foglie monocotiledoni
- Simplastico: apici radicali
- Simplastico + trasporti attivi in cellule non floematiche: pozzi che accumulano grandi quantità di zuccheri (fusti di canna da zucchero: accumulo attivo nei vacuoli)

# Modelli di scaricamento floematico

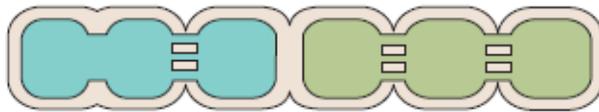
## (A) Scaricamento simplastico del floema e trasporto a breve distanza



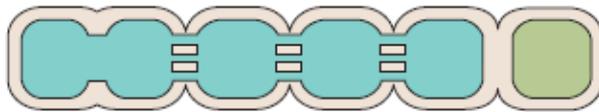
## (B) Scaricamento apoplastico del floema e trasporto a breve distanza



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.

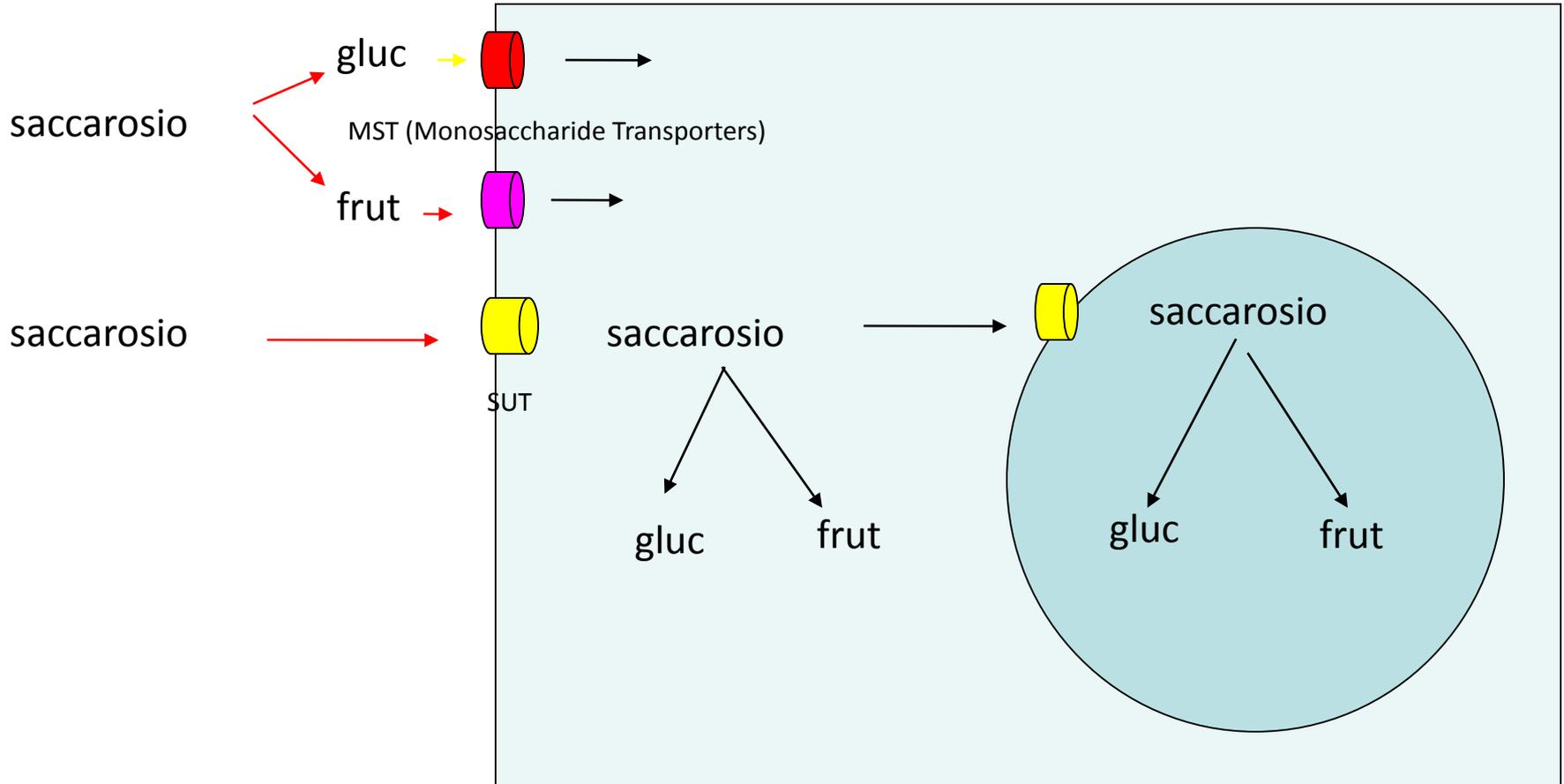


Tipo 2: Anche queste vie hanno un passaggio apoplastico. Comunque lo scaricamento del floema dal complesso elemento del cribro-cellula compagna è simplastico. Il passaggio apoplastico avviene più tardi nella via. La figura superiore (tipo 2A) mostra un passaggio apoplastico vicino al complesso elemento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

## Invertasi



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



richiesta energetica indiretta (energia metabolica)

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

Es: Trasporto di saccarosio nei vacuoli della barbabietola da zucchero



**antiporto saccarosio/protone**

**Es: trasportatori di monosaccaridi (quando idrolisi di saccarosio nell'apoplasto)**



I DIVERSI POZZI COMPETONO PER I FOTOSINTATI TRASPORTATI NEL FLOEMA

“Forza” di un pozzo = Dimensioni x Attività

**Dimensioni:** biomassa complessiva del pozzo

**Attività:** velocità di prelievo e/o utilizzo dei fotosintati per unità di biomassa