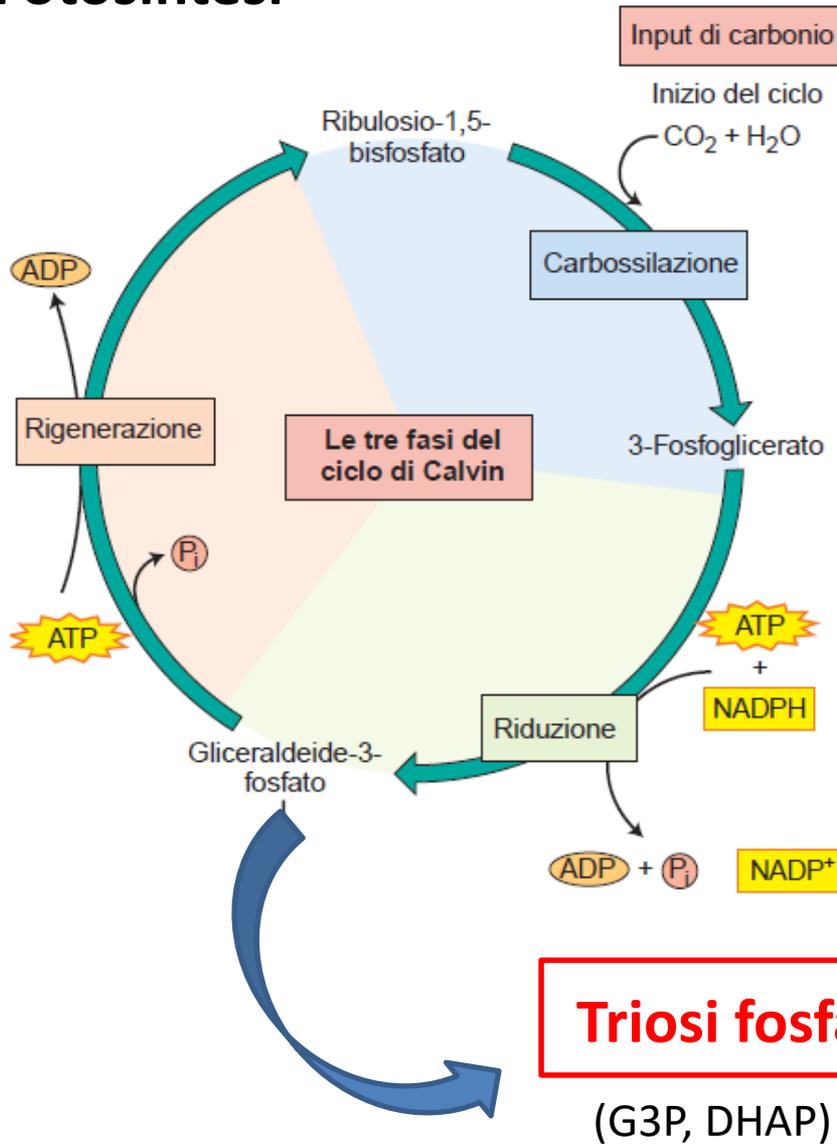


SINTESI DI AMIDO E SACCAROSIO

Fotosintesi



Amido

Carboidrato di riserva

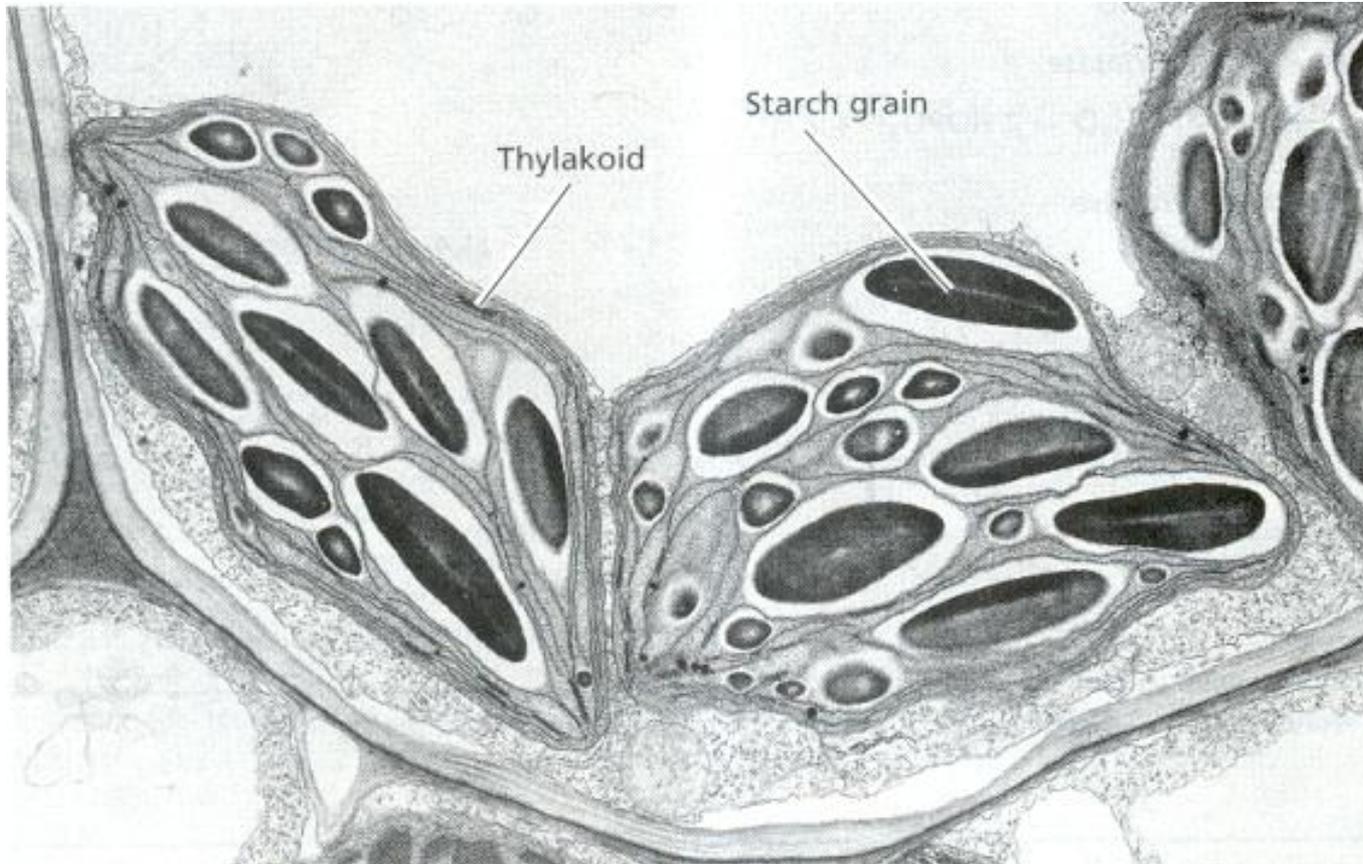
(fruttani in alcune specie, accumulati nei vacuoli)

Saccarosio

Principale zucchero traslocato nel floema

Zucchero di riserva in alcune specie (canna da zucchero)

La sintesi dell'amido avviene nei cloroplasti



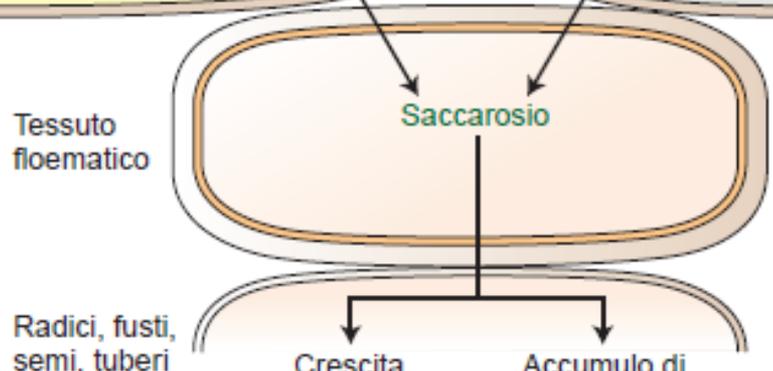
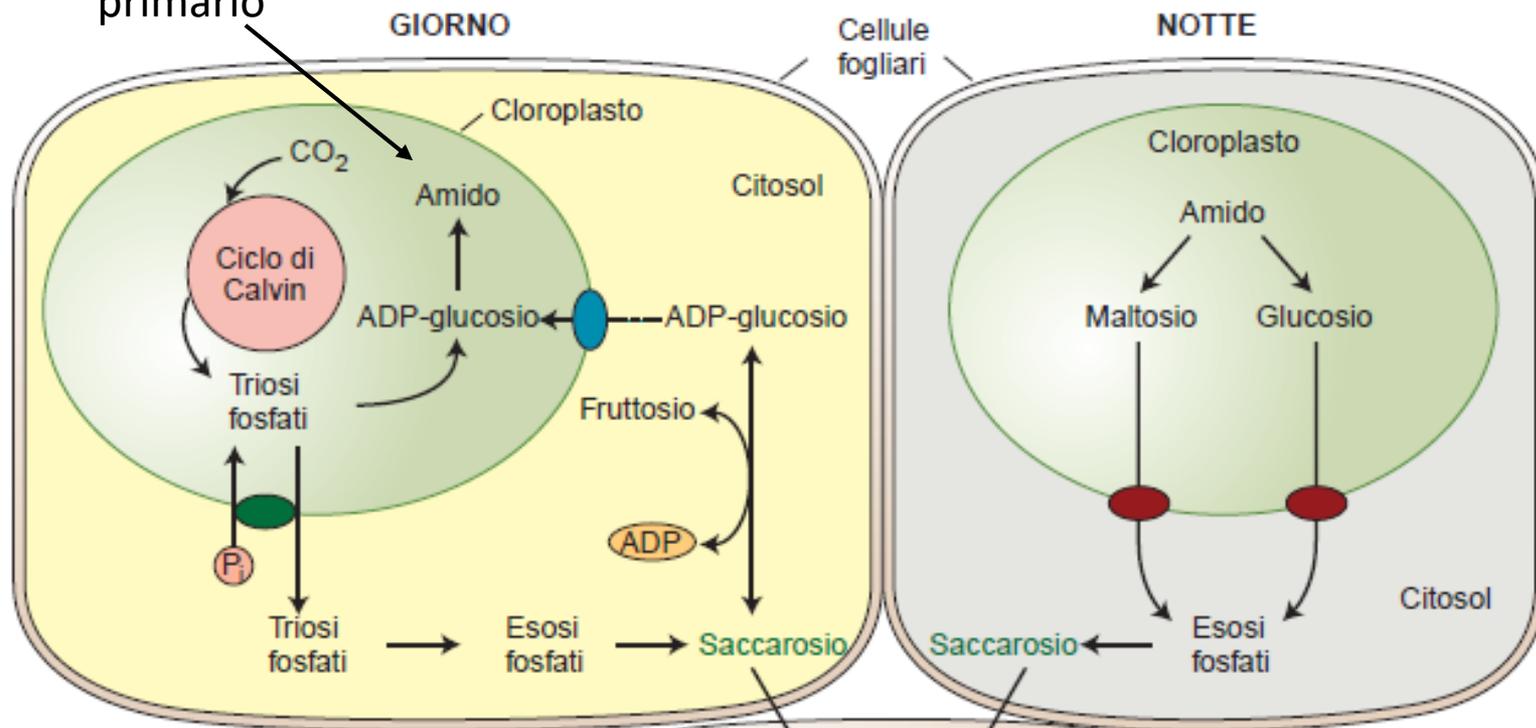
La sintesi del saccarosio avviene nel citosol

Alla luce: amido sintetizzato nei cloroplasti; saccarosio sintetizzato nel citosol ed esportato (floema)

Al buio: amido degradato per sostenere sintesi e trasporto di saccarosio*

*Eccezione: cellule di guardia (amido nei cloroplasti degradato durante il giorno)

Amido
primario



Amido secondario
(riserva a medio-lungo
termine)

La velocità fotosintetica determina la quantità totale di carbonio fissato

L' ALLOCAZIONE è la distribuzione del carbonio fissato tra le varie vie metaboliche (amido/saccarosio)

LA RIPARTIZIONE è la regolazione della distribuzione del carbonio fissato tra i vari pozzi

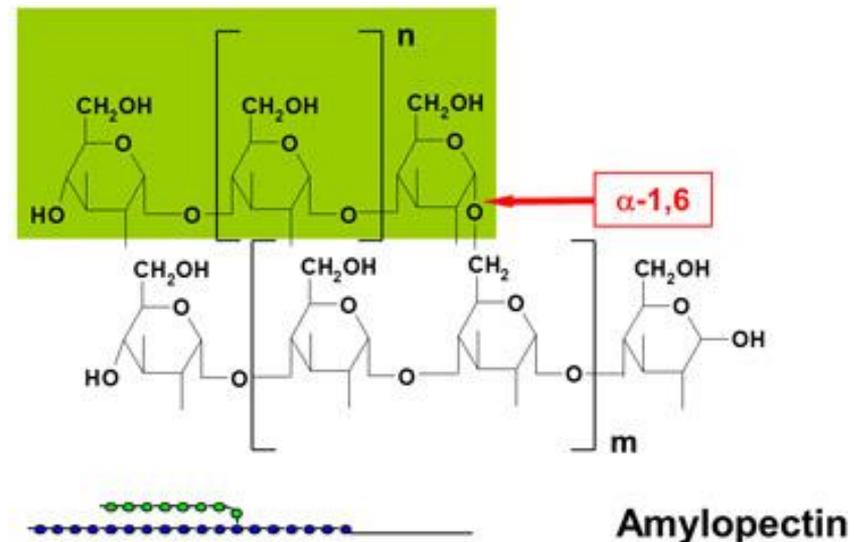
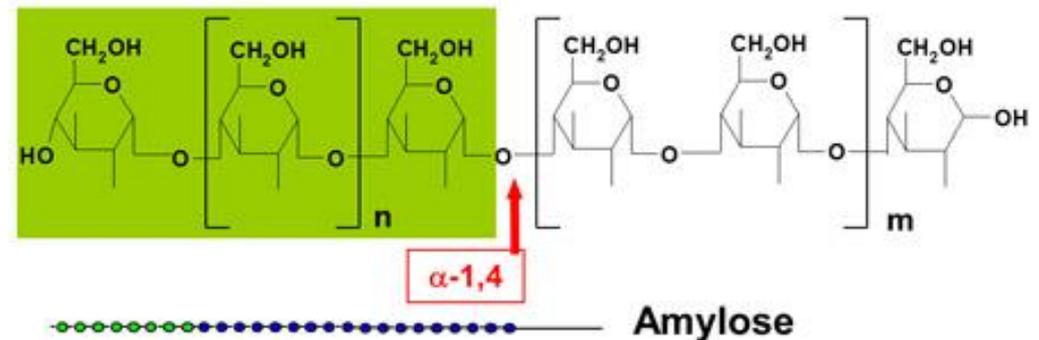
AMIDO: 2 tipi di polimeri

Amiloso (20%)

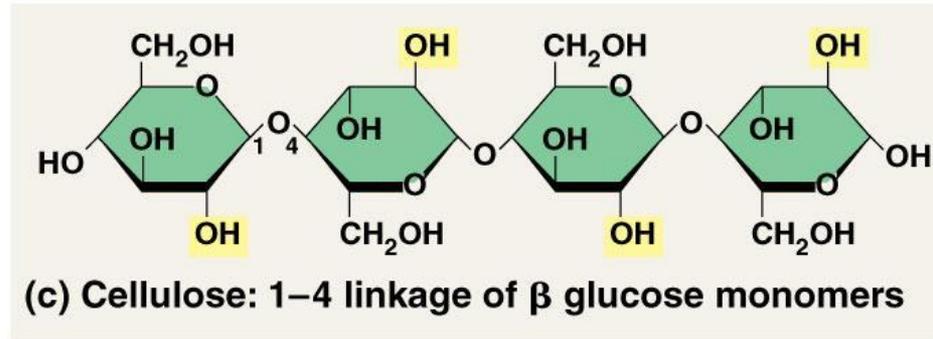
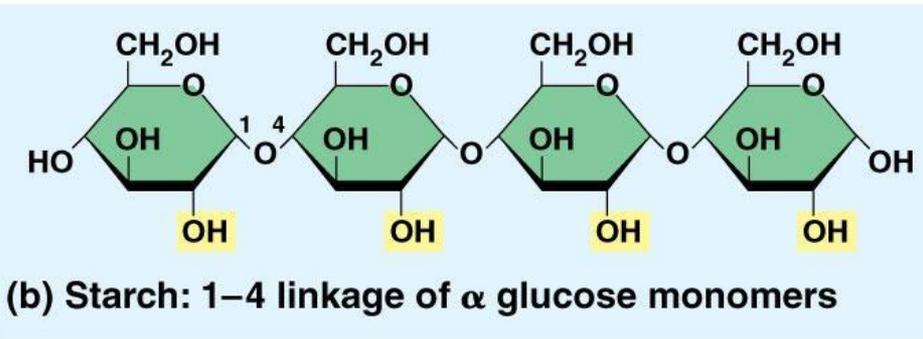
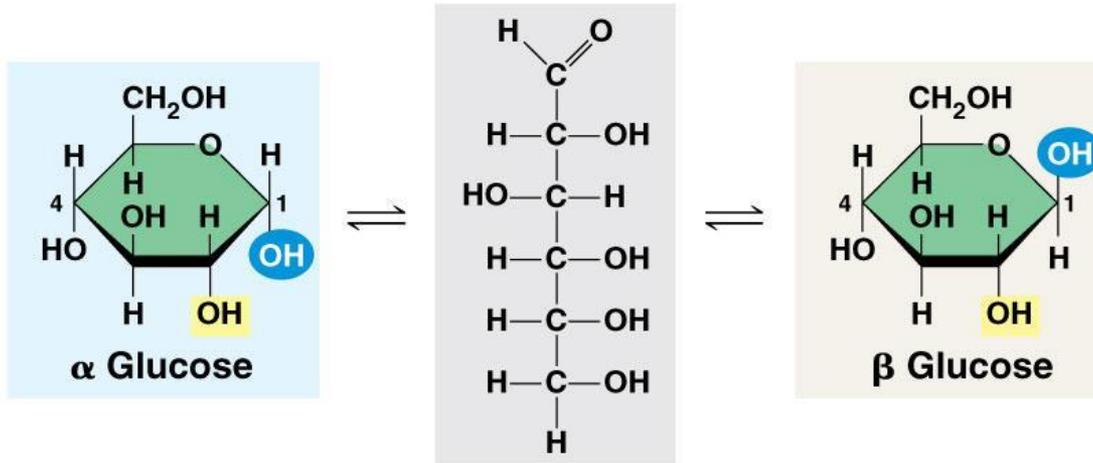
Catene lunghe e non ramificate di unità di glucosio legate da legami glucosidici α 1 \rightarrow 4
Da 500 a 20.000 unità di glucosio

Amilopectina (80%)

catene di glucosio legate da legami α 1 \rightarrow 4 con ramificazioni ogni 20-30 residui (legami α 1 \rightarrow 6)
Fino a 10^6 unità di glucosio

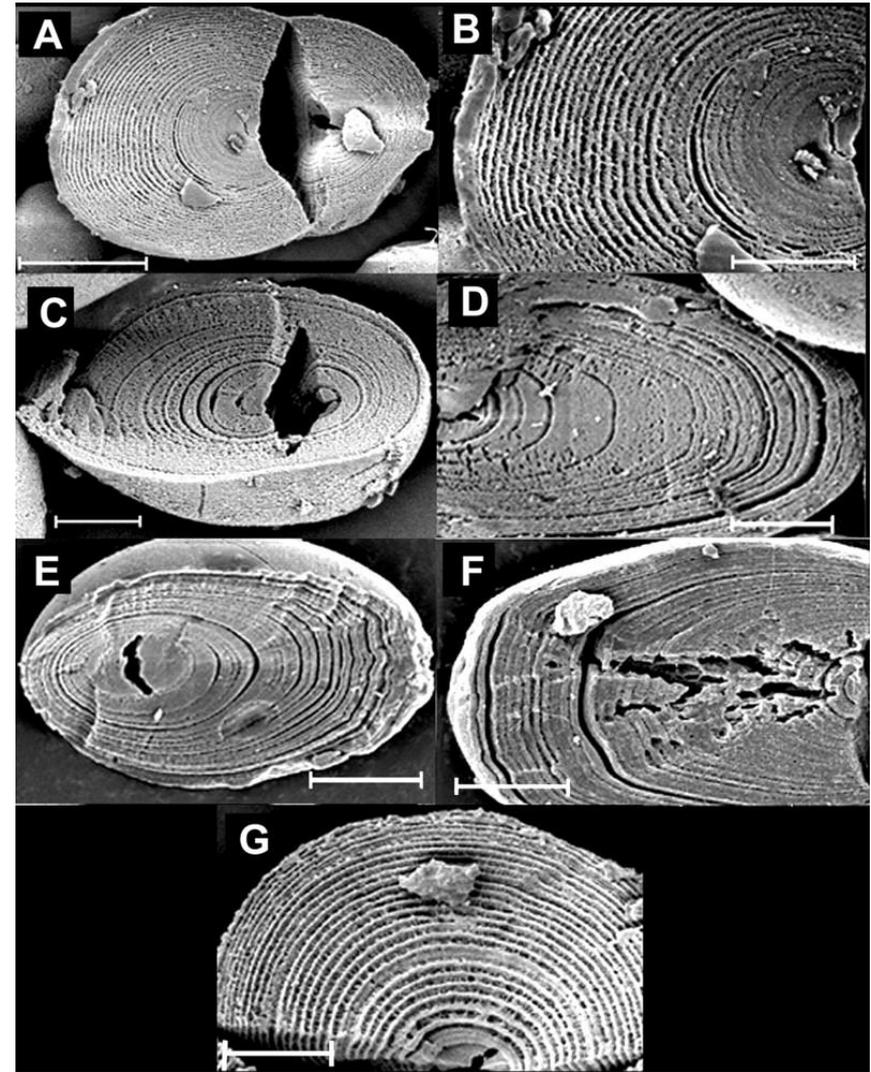
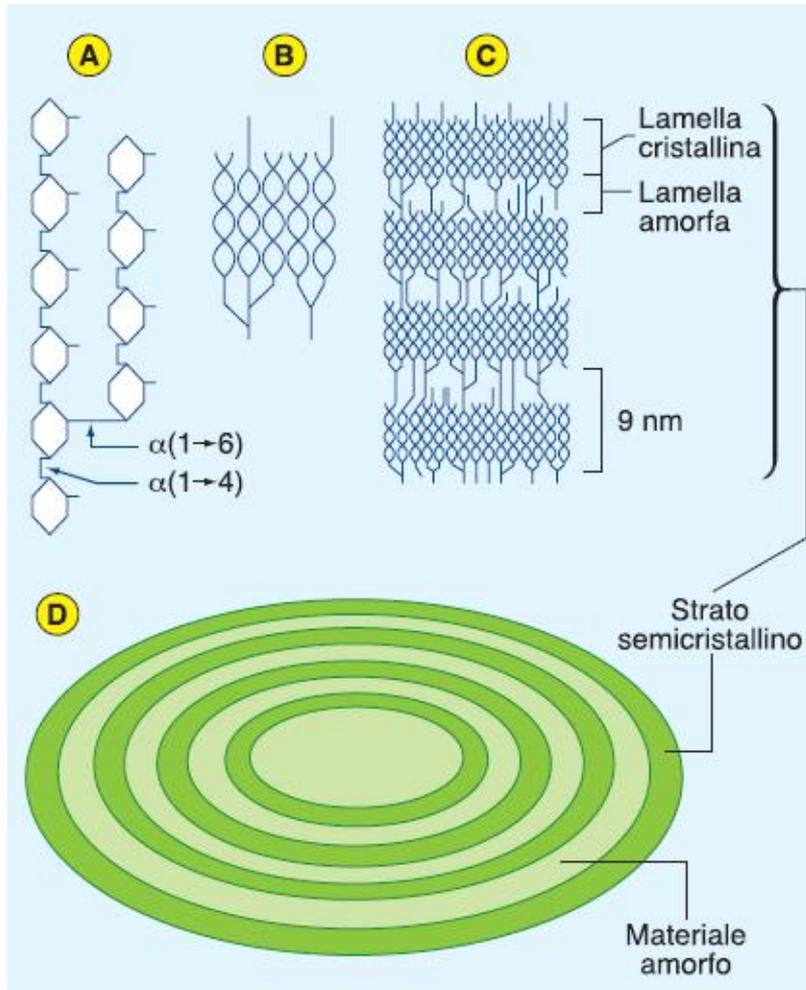


(a) α and β glucose ring structures



L'amido primario si accumula nei cloroplasti delle foglie

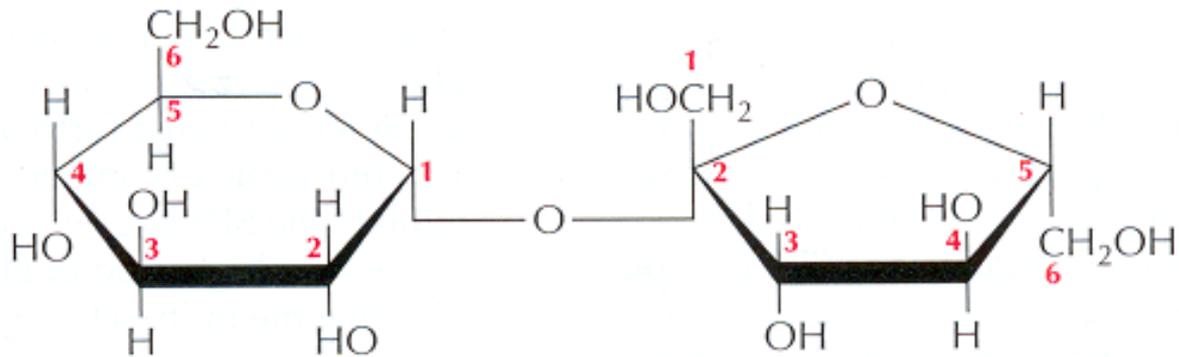
L'amido secondario si accumula nei plastidi (amiloplasti dell'endosperma di semi con carboidrati di riserva, amiloplasti della radice)



Si accumula sotto forma di **granuli** densi e con struttura lamellare amorfa e semicristallina (alternate)

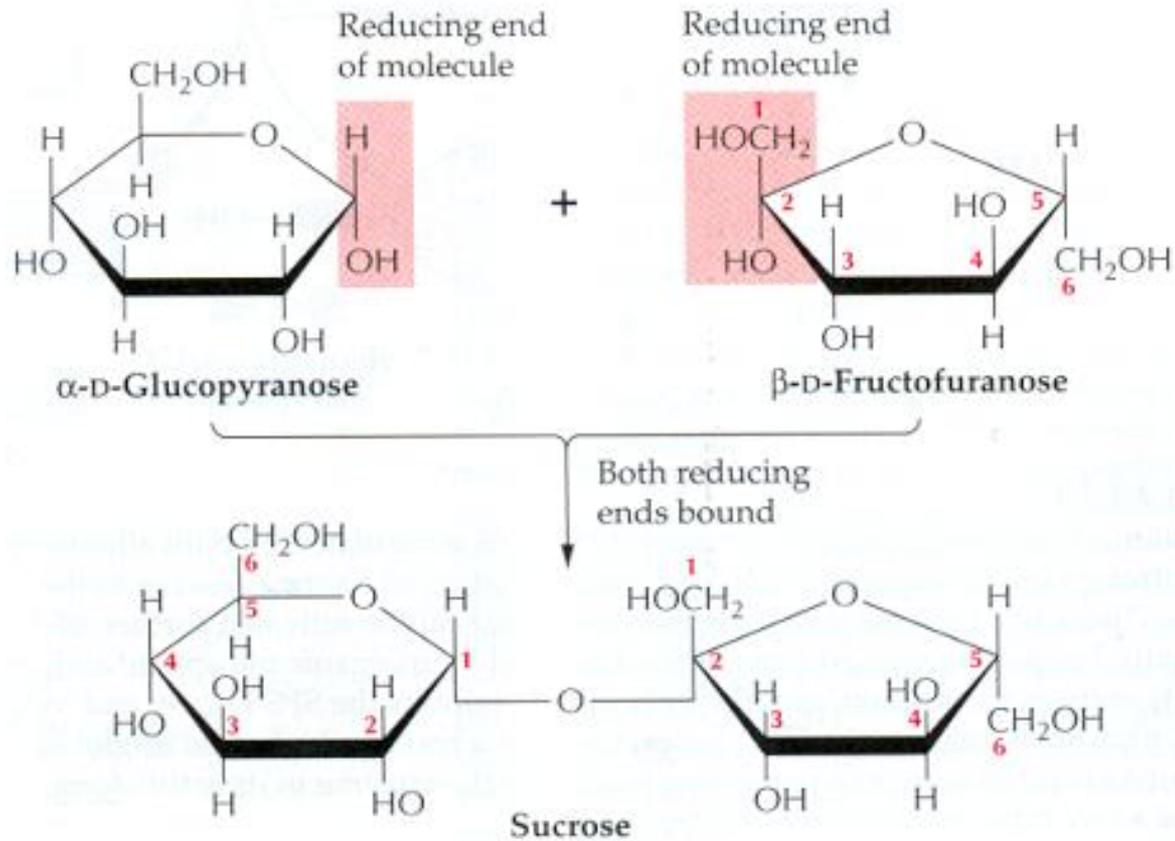
- > Richiesta di un set di geni *ad hoc*

Saccarosio



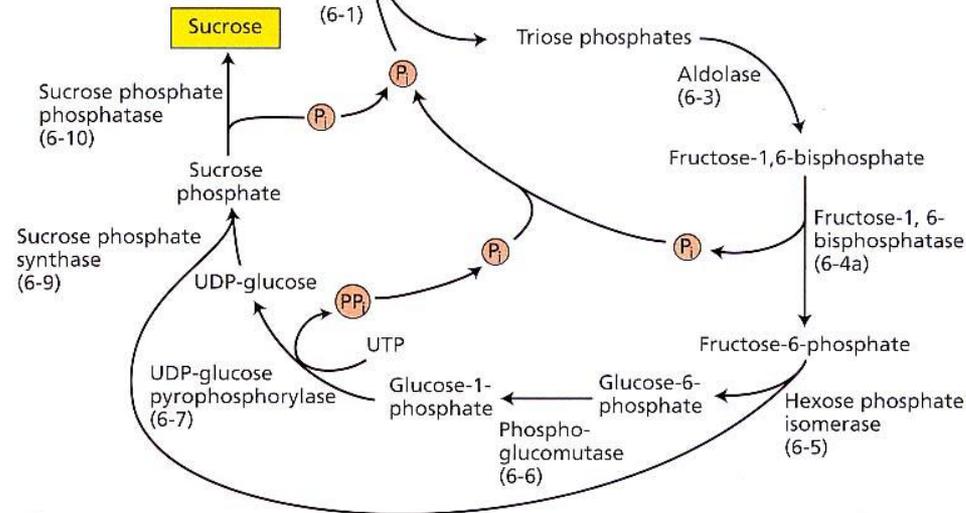
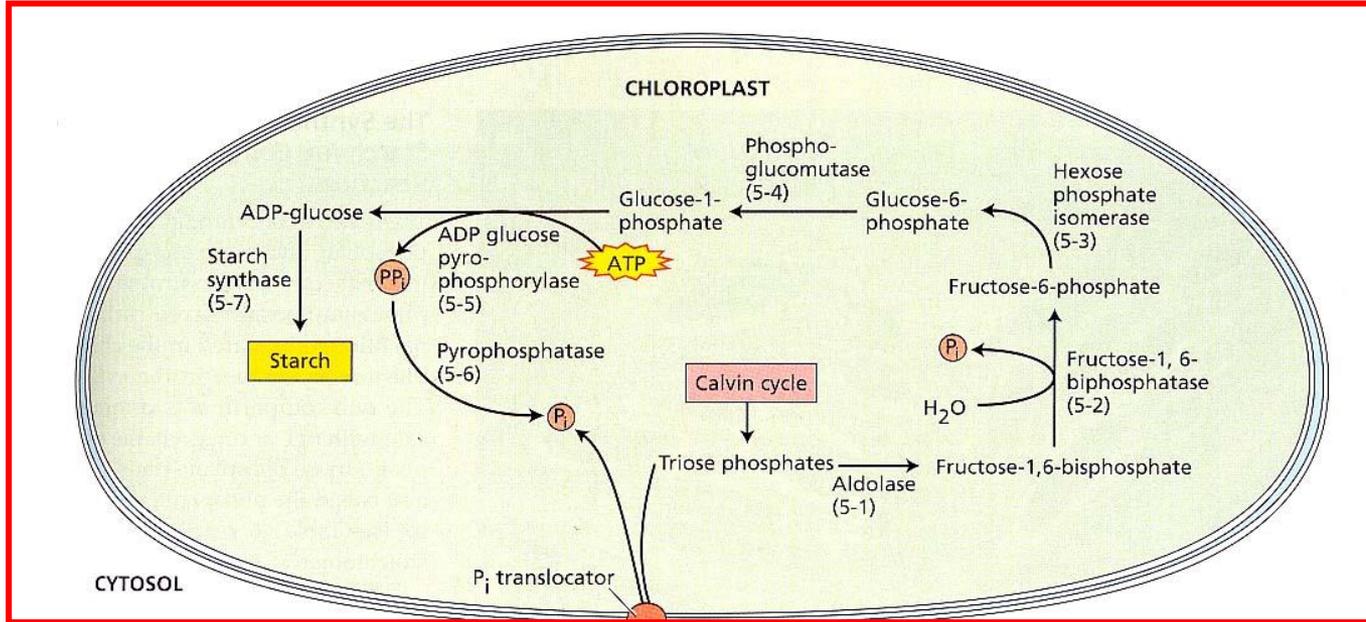
Disaccaride composto da glucosio e fruttosio

Legame α (1 \rightarrow 2)



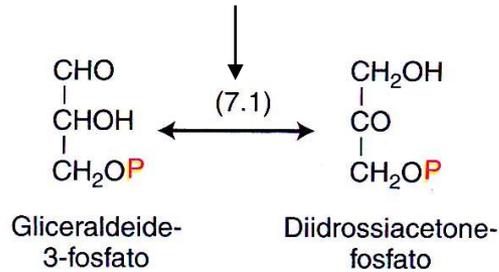
Il saccarosio è uno zucchero non riducente

Sintesi dell'amido



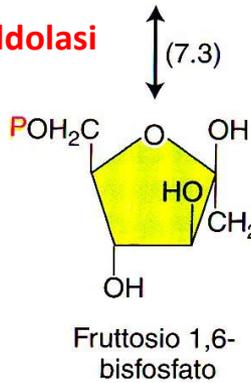
Sintesi dell'amido

Trioso fosfato isomerasi

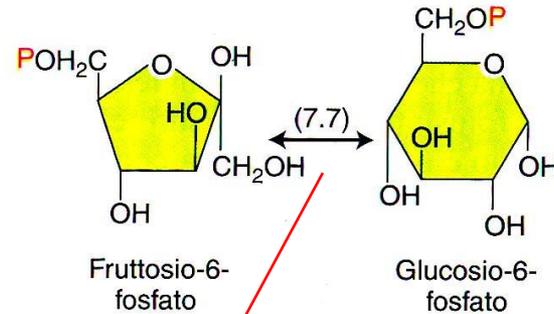
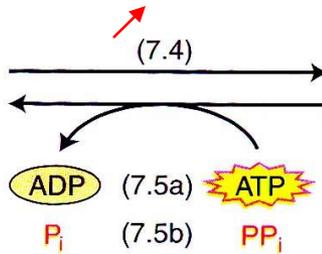


Triosi fosfati (7.2)

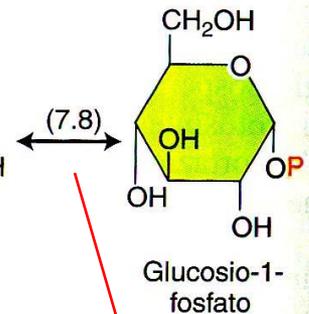
Aldolasi



Fruttosio 1,6 bisfosfatasi



Pool di esosi fosfati

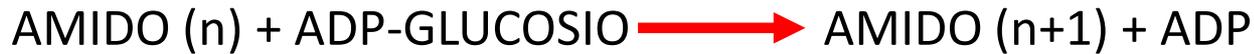
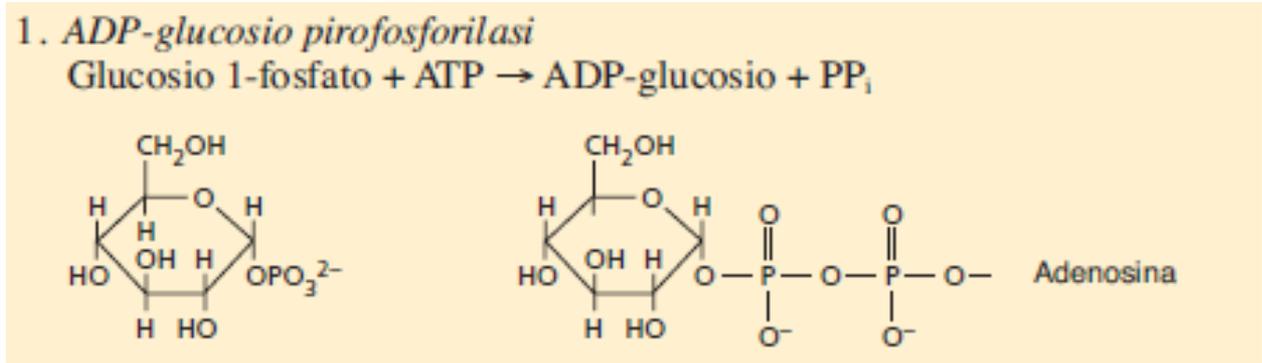


Esoso-fosfato isomerasi

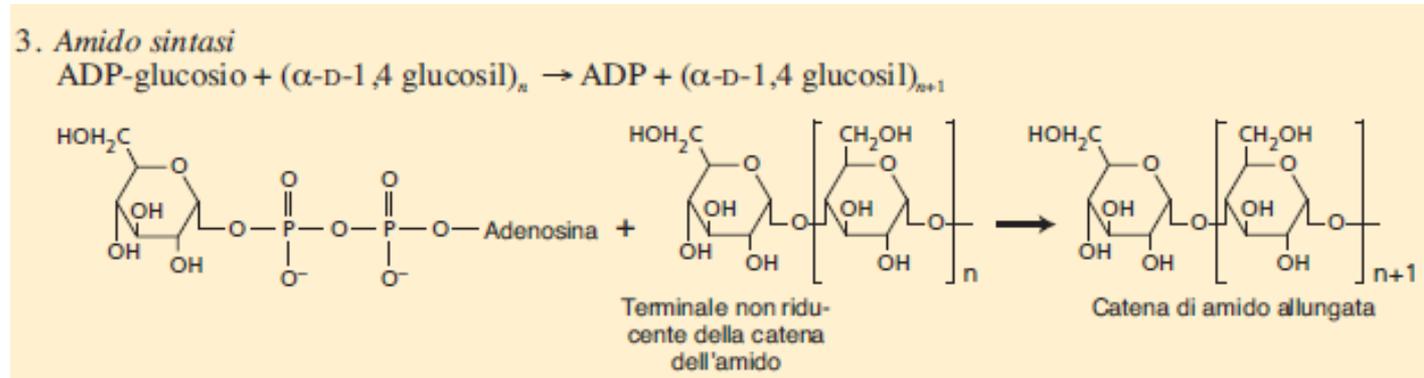
Fosfoglucomutasi



ADP Glucosio pirofosforilasi (AGP)

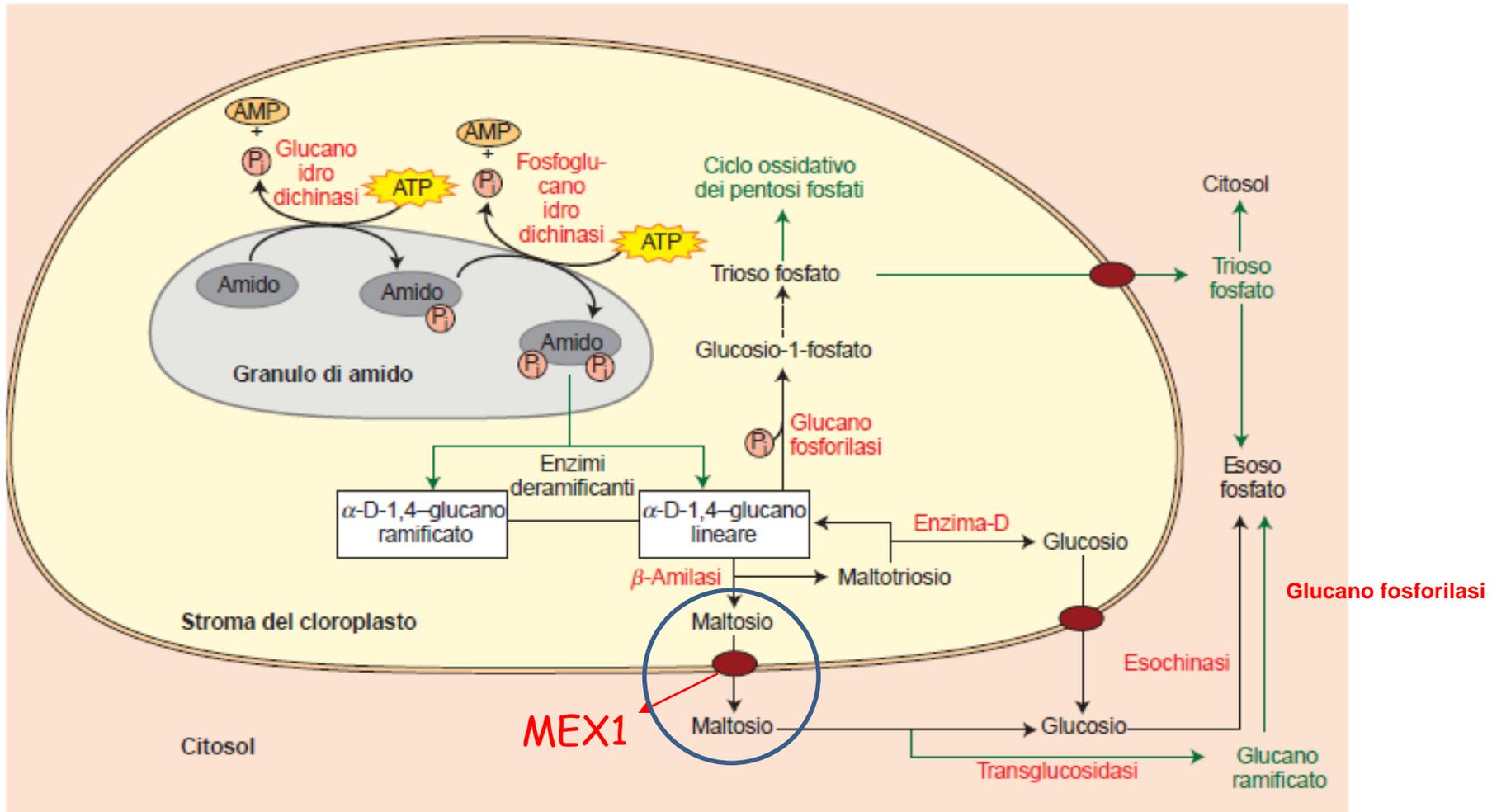


Amido sintasi



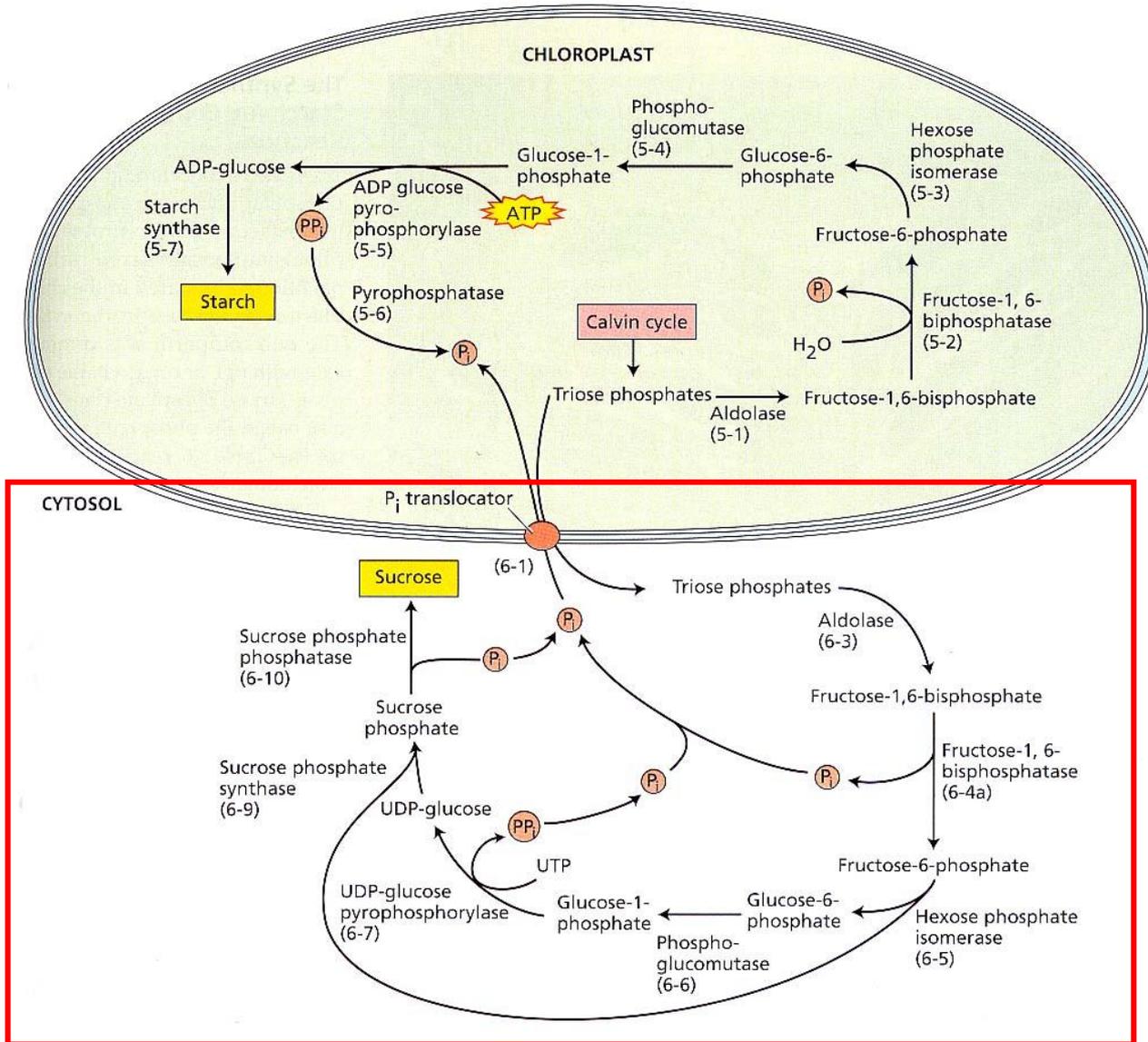
Enzima ramificante: catalizza l'inserzione di legami 1-6

DEGRADAZIONE DELL'AMIDO

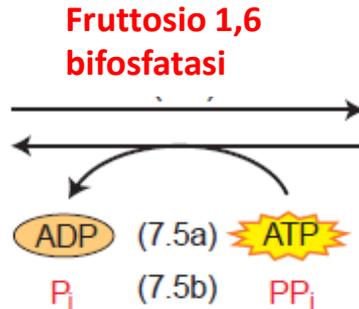
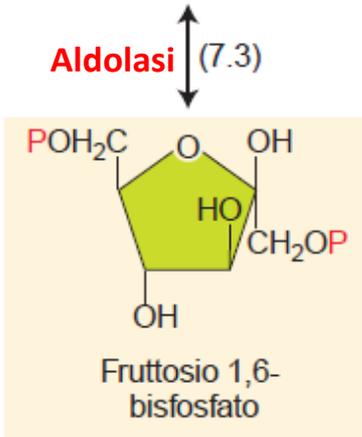
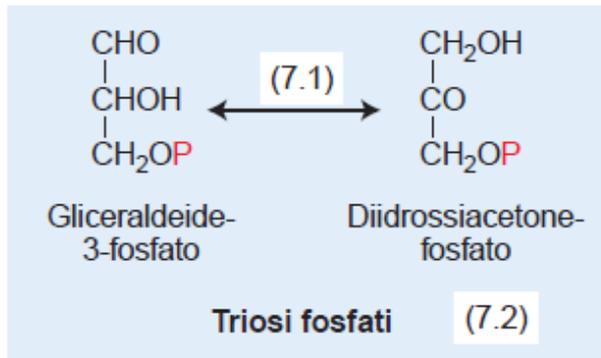


1. Glucano-idro-dichinasi, Fosfoglucono-idro-dichinasi
2. Enzimi deramificanti
3. β -amilasi (produce maltosio); glucano fosforilasi (glucosio 1-P)

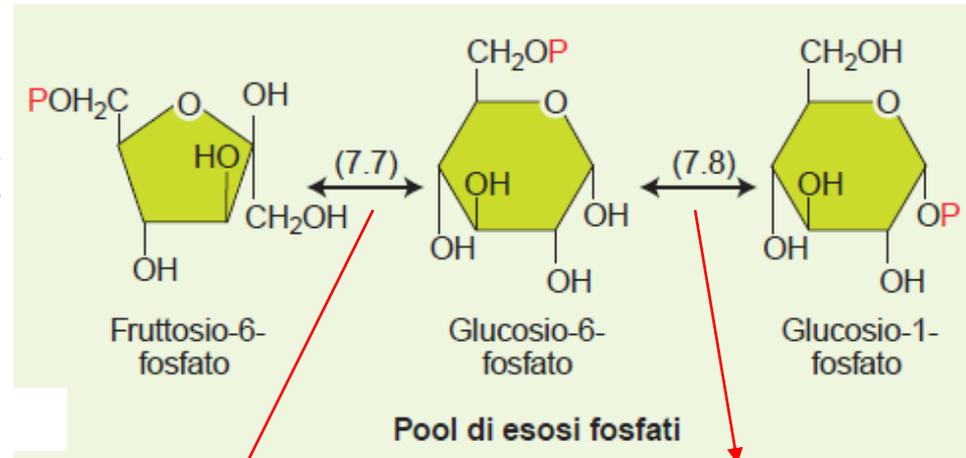
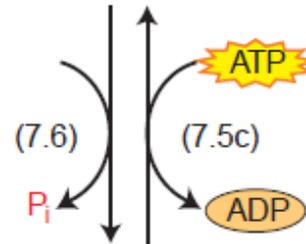
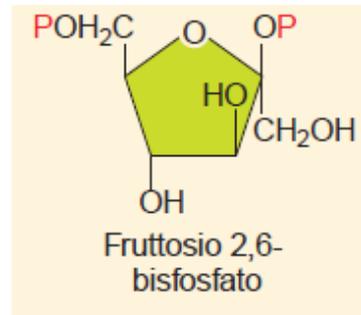
Sintesi del saccarosio



Nel citosol:



Fosfofruttochinasi



Esoso-fosfato isomerasi

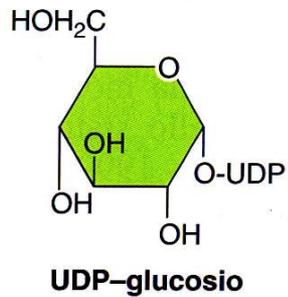
equilibrio

Fosfoglucomutasi

Nel citosol la **Fruttosio 1,6-bisfosfatasi** è regolata dall'inibitore Fruttosio 2,6-bisfosfato (livelli bassi di giorno), non dalle tioredossine (attivate solo di giorno, v. Ciclo di Calvin nel cloroplasto)

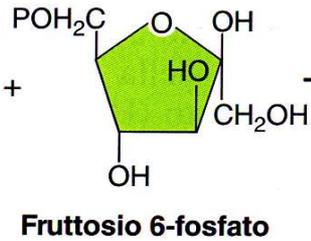
Sintesi del saccarosio

Uridin difosfato-glucosio

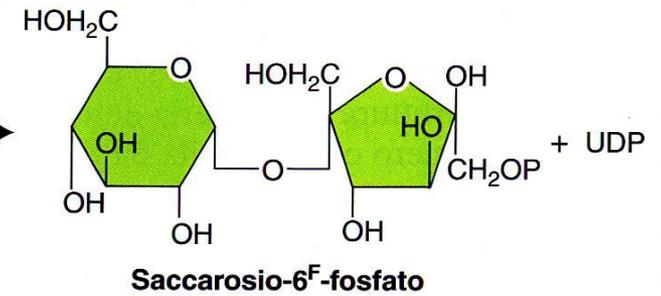


UTP + Glucosio 1-fosfato

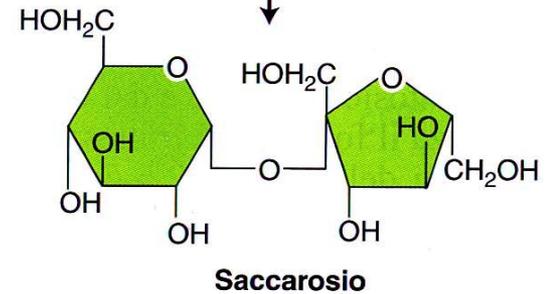
UDP-Glucosio pirofosforilasi



Saccarosio fosfato sintetasi

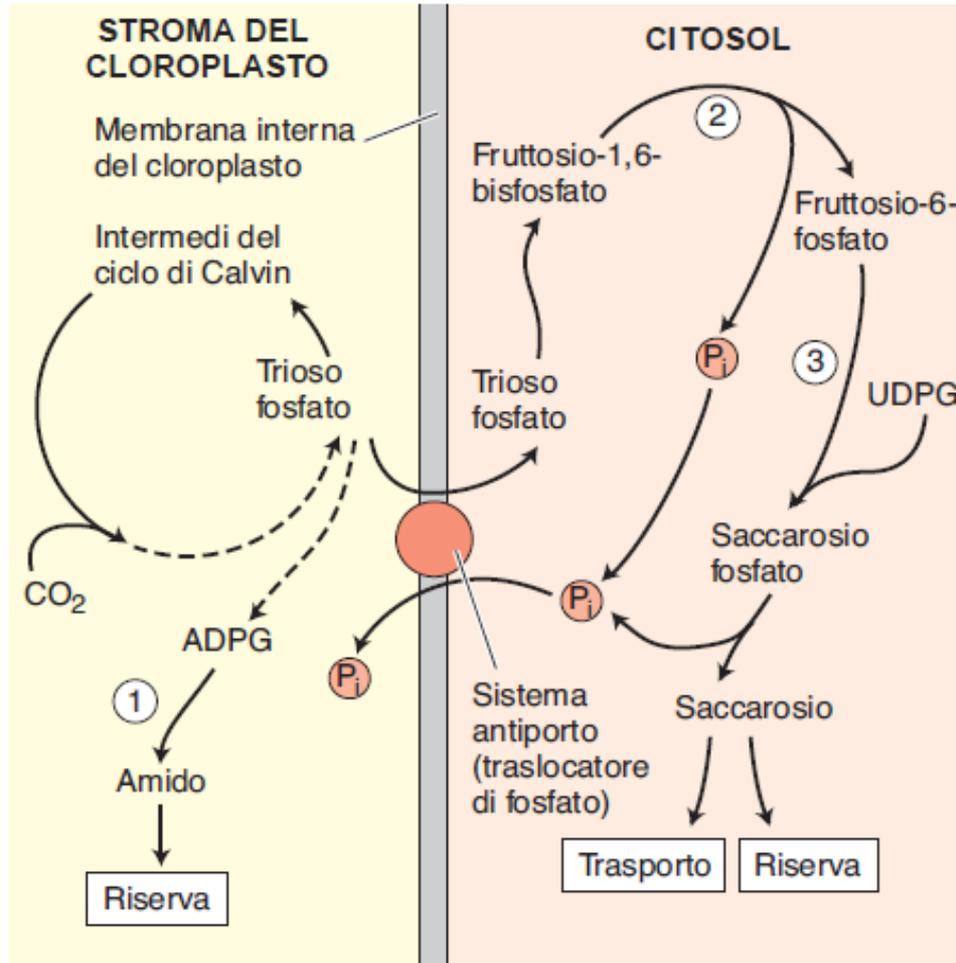


Saccarosio fosfato fosfatasi



Regolazione della allocazione del C tra amido e saccarosio (durante il giorno)

regolazione tra accumulo, metabolismo e trasporto



Elevata sintesi di saccarosio



Rilascio P_i nel citosol



Scambio P_i con trioso fosfati

Bassa sintesi di saccarosio



Poco P_i nel citosol



Trioso fosfati restano nel cloroplasto



Sintesi di amido

Perché sintetizzare e degradare amido (dispendio energetico) invece di accumulare saccarosio?

Perché sintetizzare e degradare amido (dispendio energetico) invece di accumulare saccarosio?

Mantenimento equilibrio osmotico!

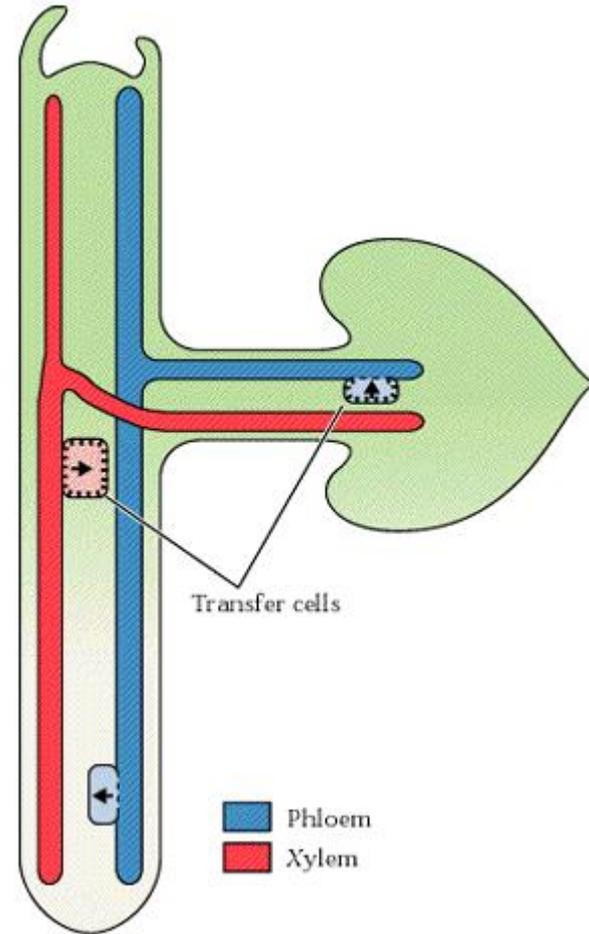
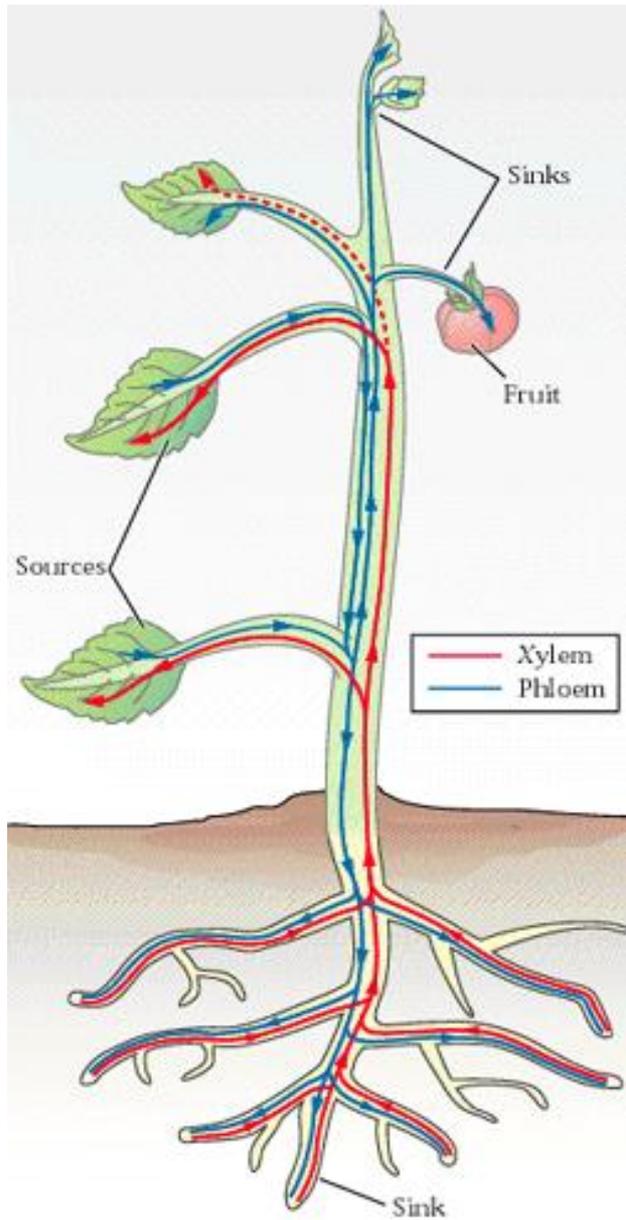
(Nota: ciascuna catena di amido contiene alcune centinaia di residui di glucosio)

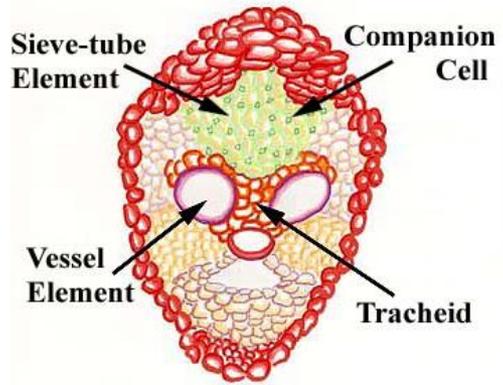
Trasporto Floematico

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)

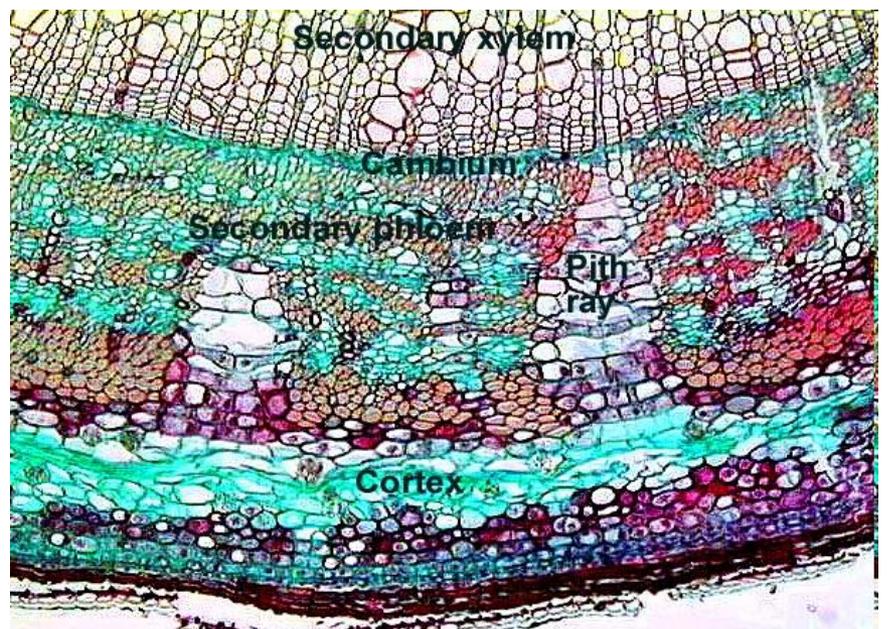
Ridistribuisce anche altri composti (soluti organici e inorganici, ormoni ecc..) attraverso tutta la pianta

Xilema e Floema hanno numerosi punti di contatto

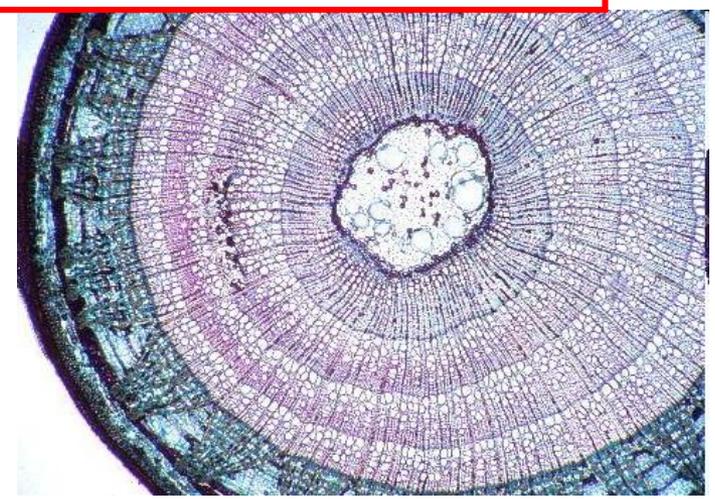
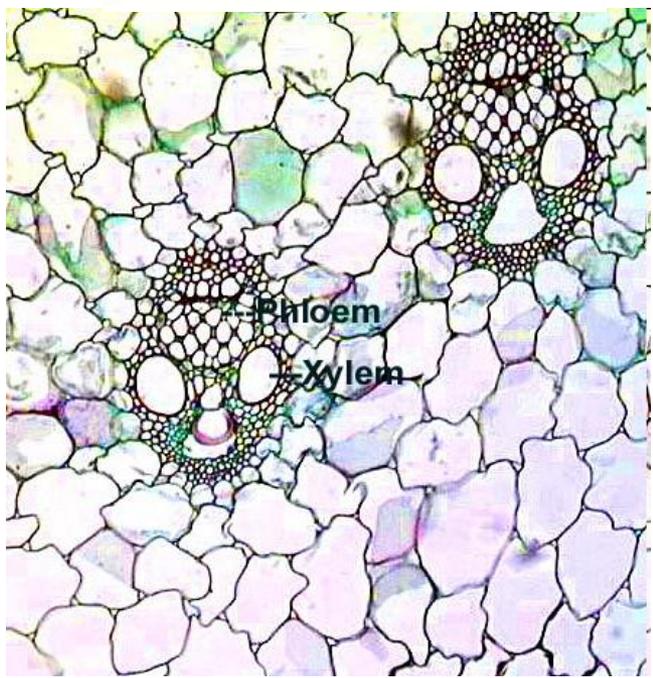




Fascio vascolare



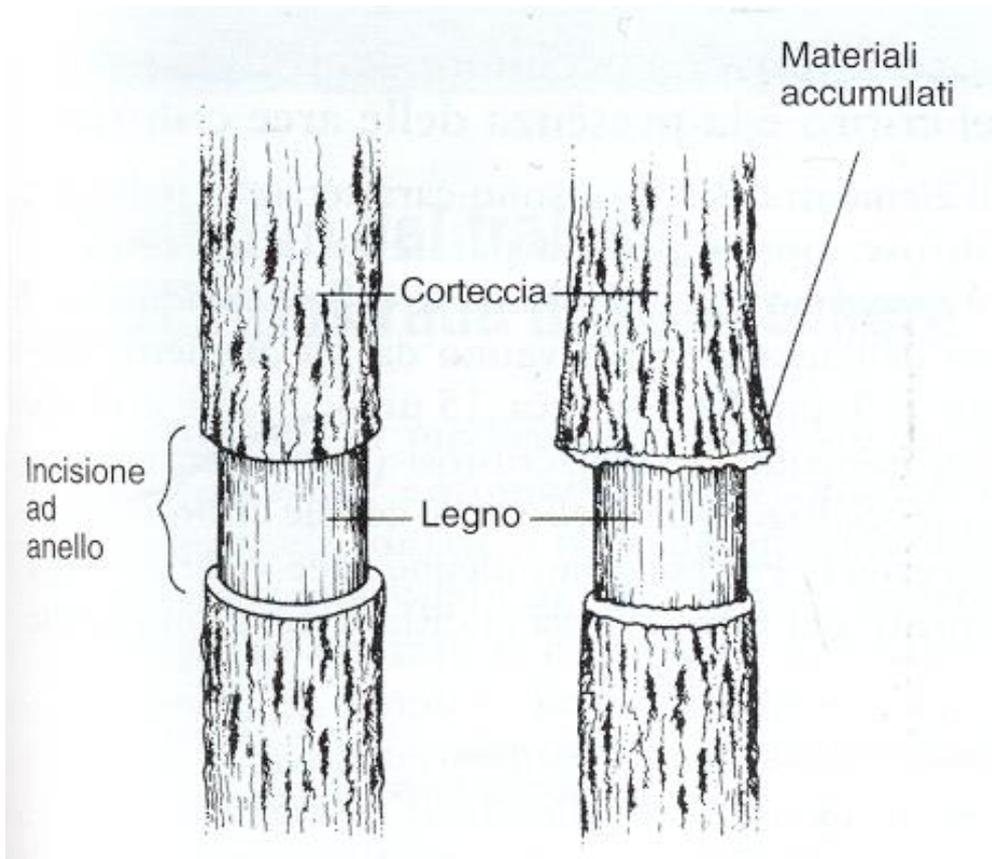
Fusto, struttura secondaria



Decorticazione anulare

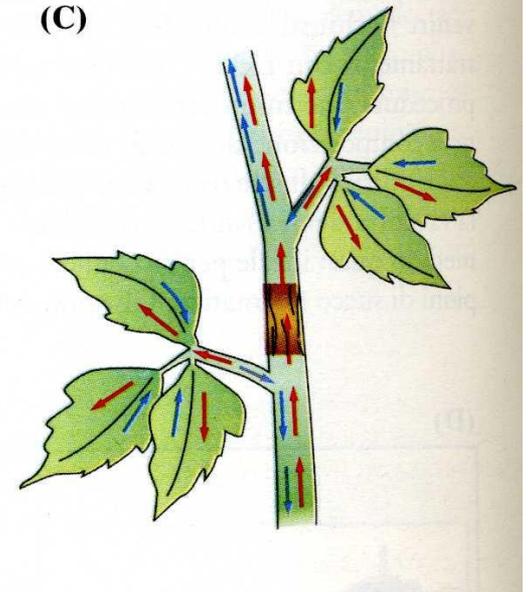
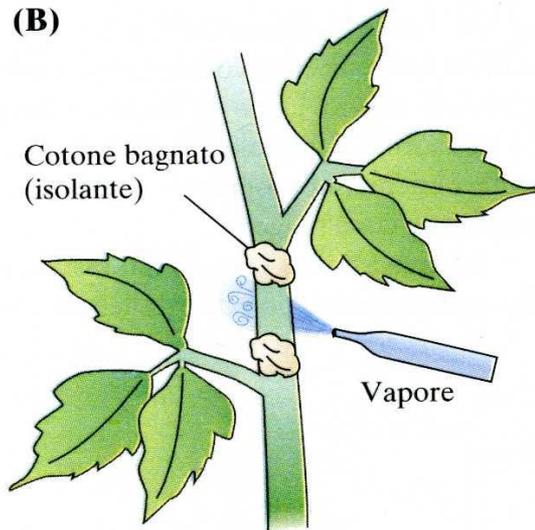
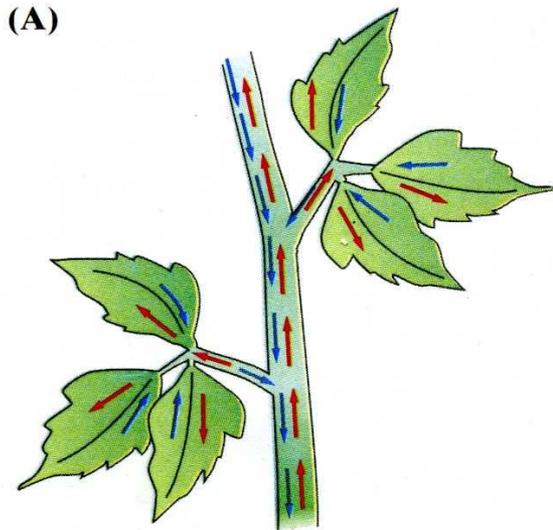
Malpighi 1686

Mason e Maskell 1928

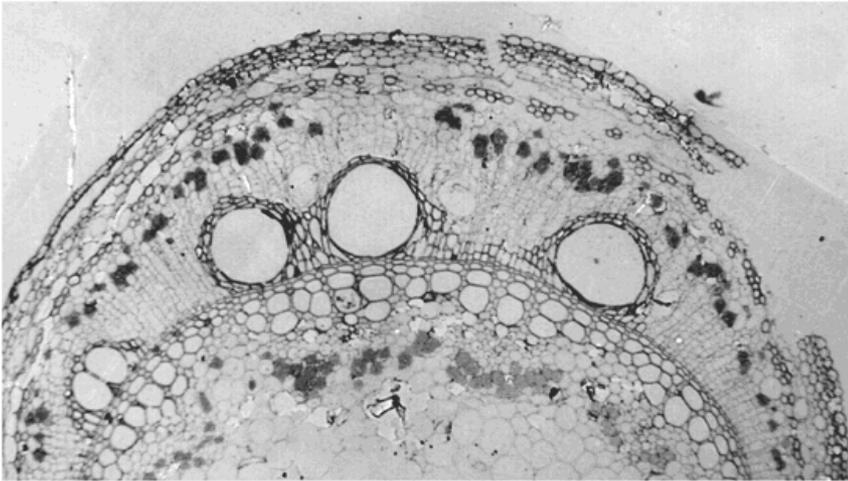


Gli zuccheri si accumulano al di sopra della zona decorticata

Il trasporto floematico richiede la presenza di cellule vive



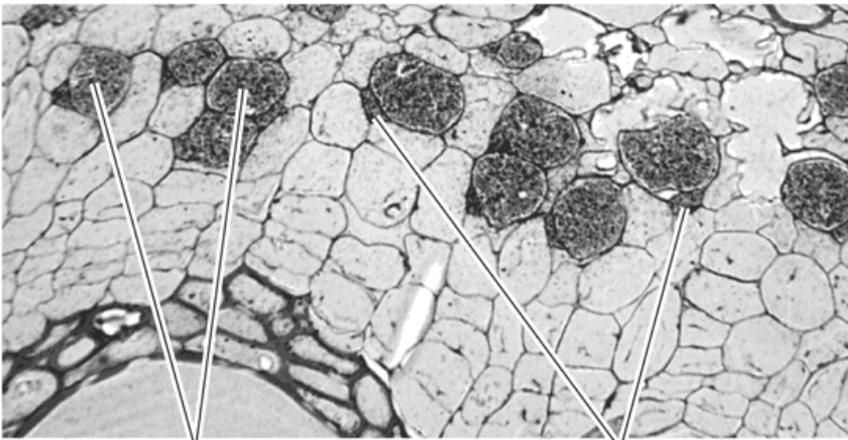
(A)



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



(B)



Sieve elements

Companion cells

Autoradiografia di sezioni di tessuto

Elementi Cribrosi (o Sieve Elements, SE)

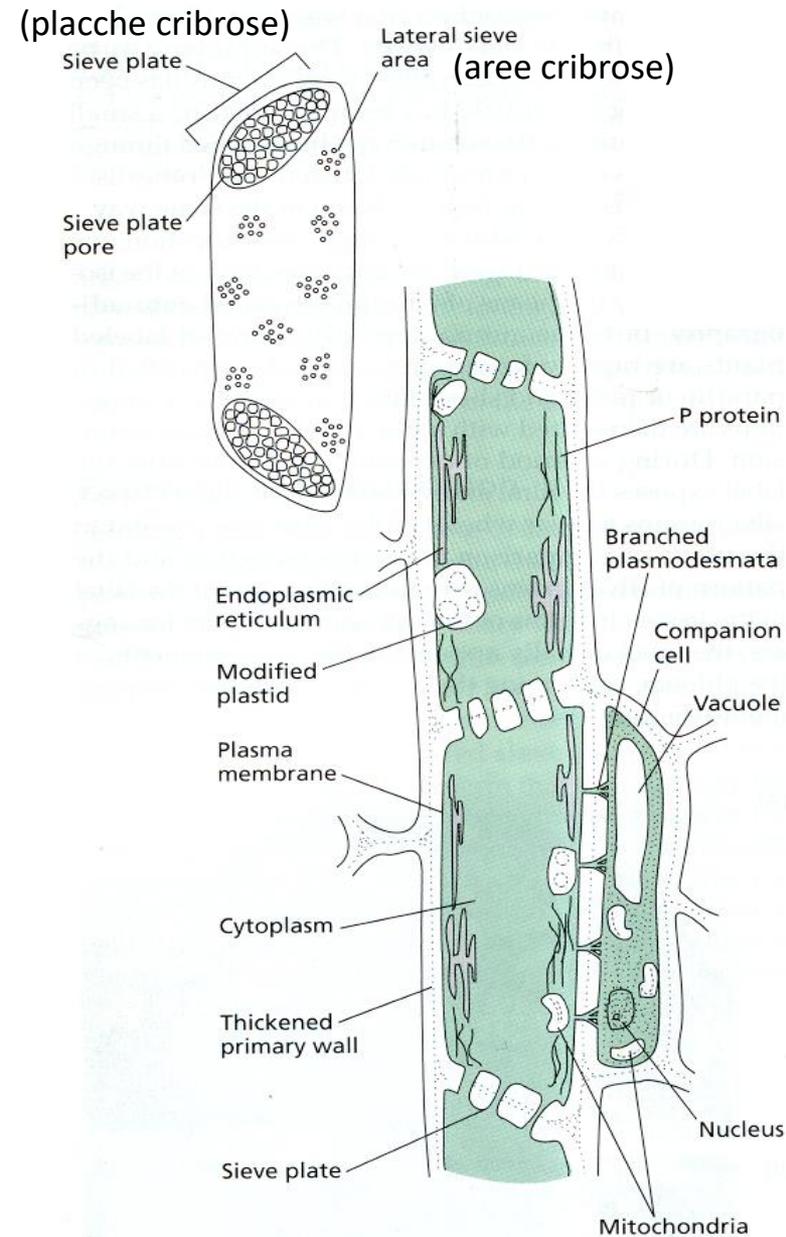
- Cellule cribrose
(gimnosperme)

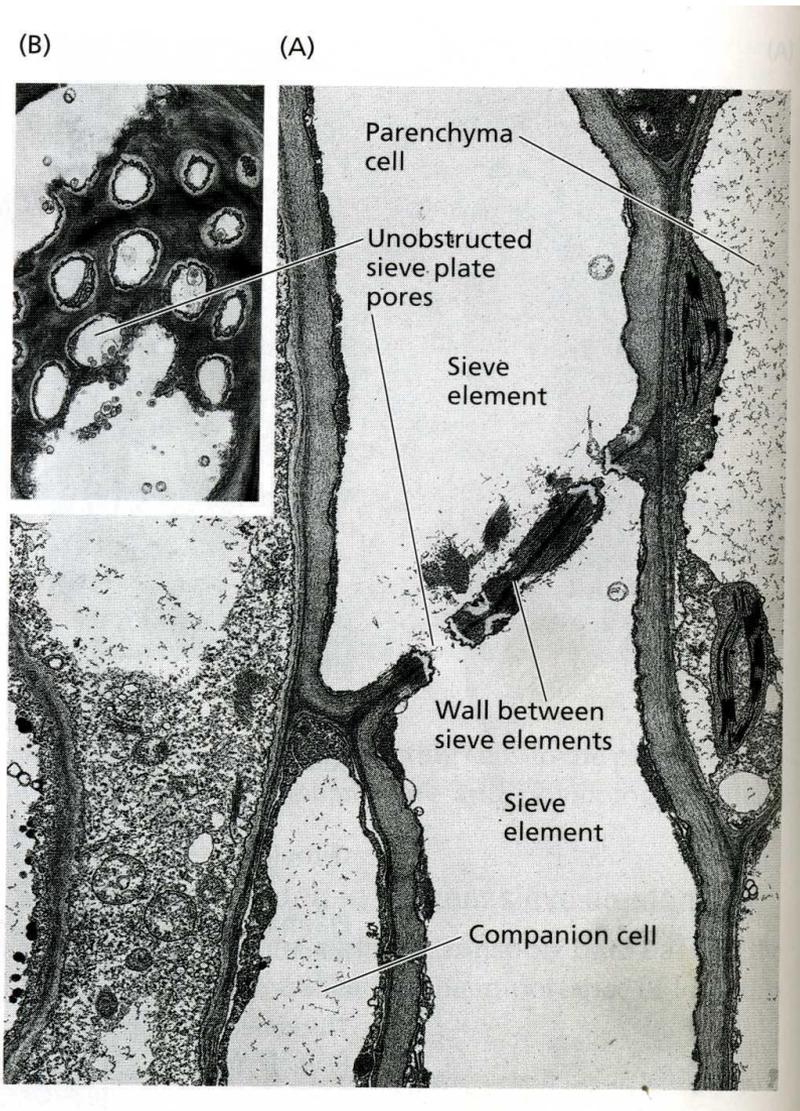
- Elementi dei tubi cribrosi
(angiosperme)

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

Aree cribrose: connessioni (solitamente laterali) tra elementi cribrosi, pori 1-15 μm

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



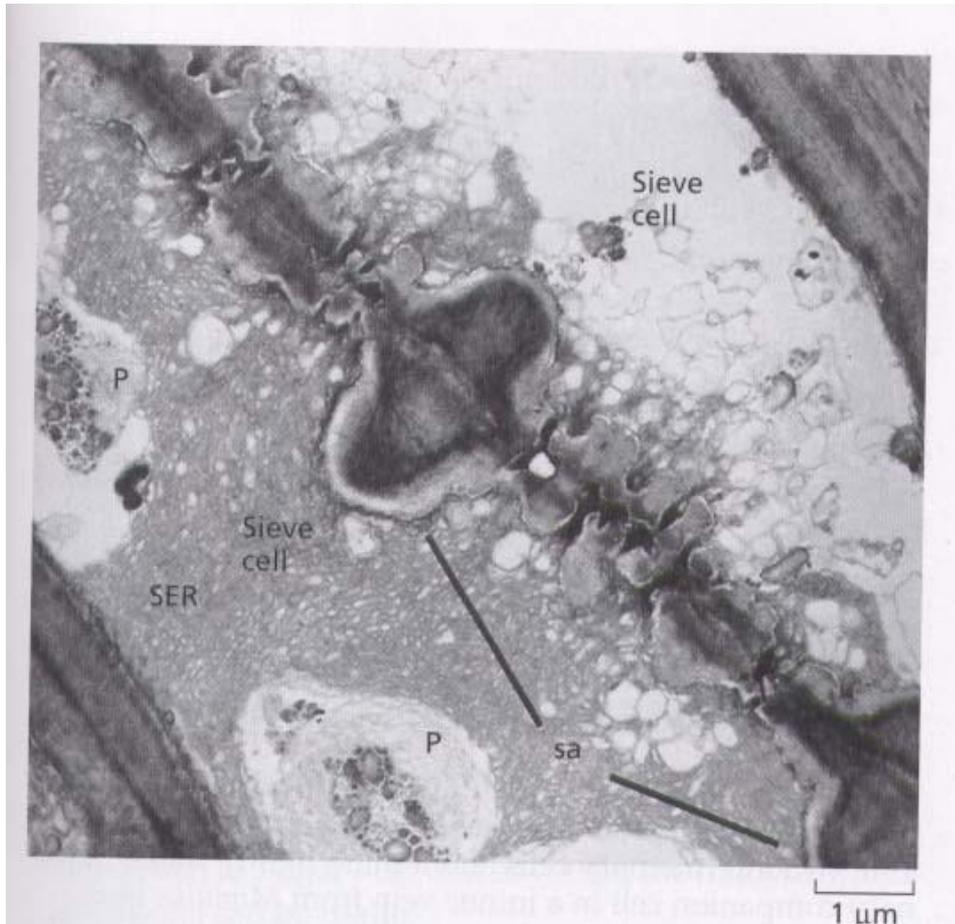


Sezione longitudinale di due elementi dei tubi cribrosi di *Cucurbita maxima* connessi da una placca cribrosa

Angiosperme

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

Area cribrosa tra due cellule cribrose di una conifera



Gimnosperme

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

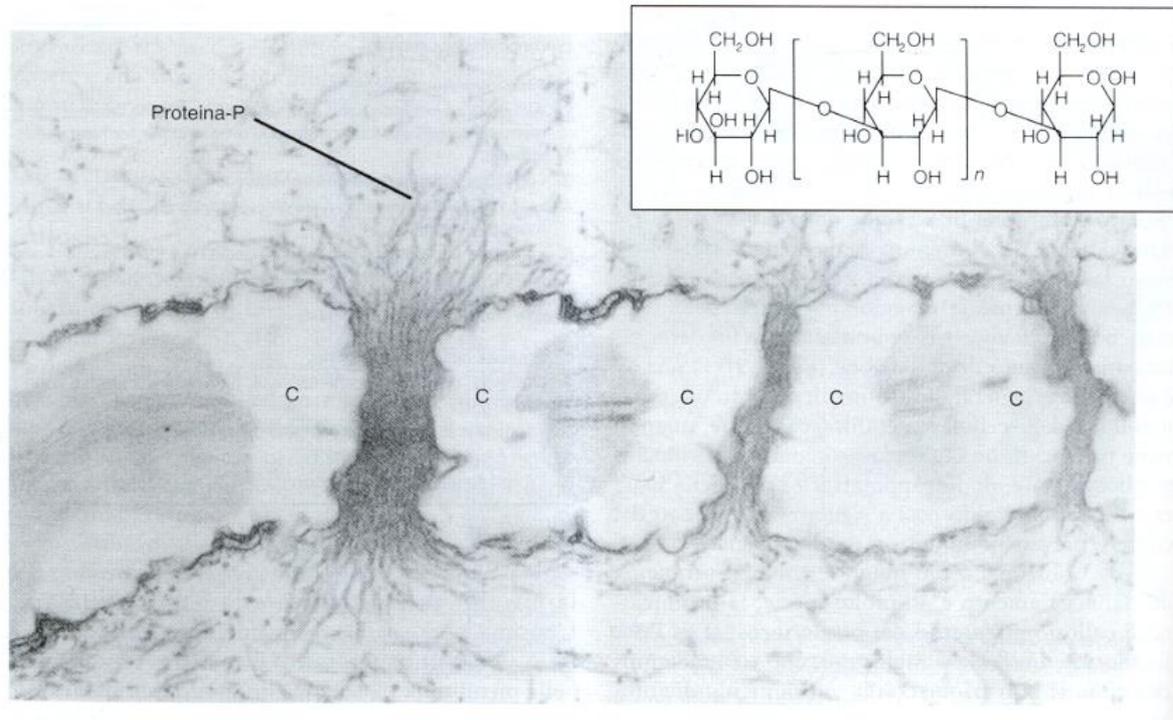
Gli elementi dei tubi cribrosi mancano di nucleo, tonoplasto, microfilamenti, microtubuli, golgi e ribosomi

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 (β 1,3 glucano) viene sintetizzato dalla **callosio sintasi** al livello della membrana plasmatica e viene deposto 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)



Cellula compagna comune

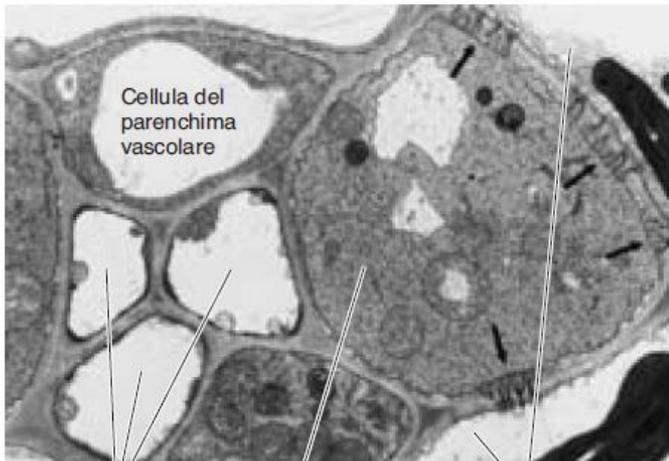
Elementi del cribro

Cellula intermedia

Cellule Compagne Ordinarie:

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

(C)



Cellula del parenchima vascolare

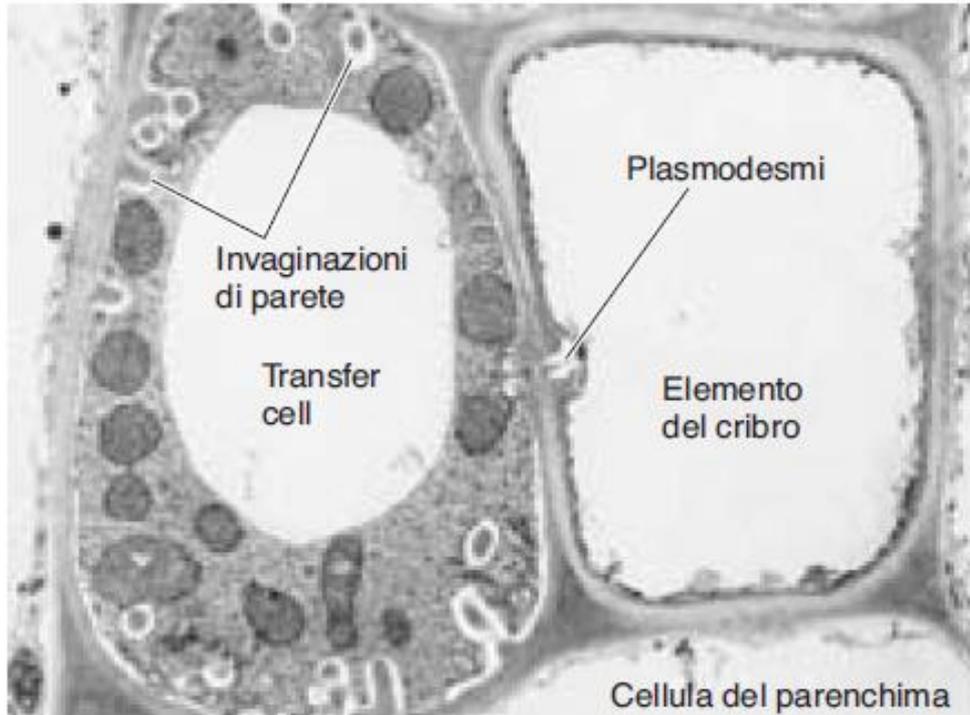
Elementi del cribro

Cellula intermedia

Cellule della guaina del fascio

Cellule Intermediarie

- Numerosi plasmodesmi con le cellule circostanti
- Numerosi piccoli vacuoli
- Cloroplasti 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

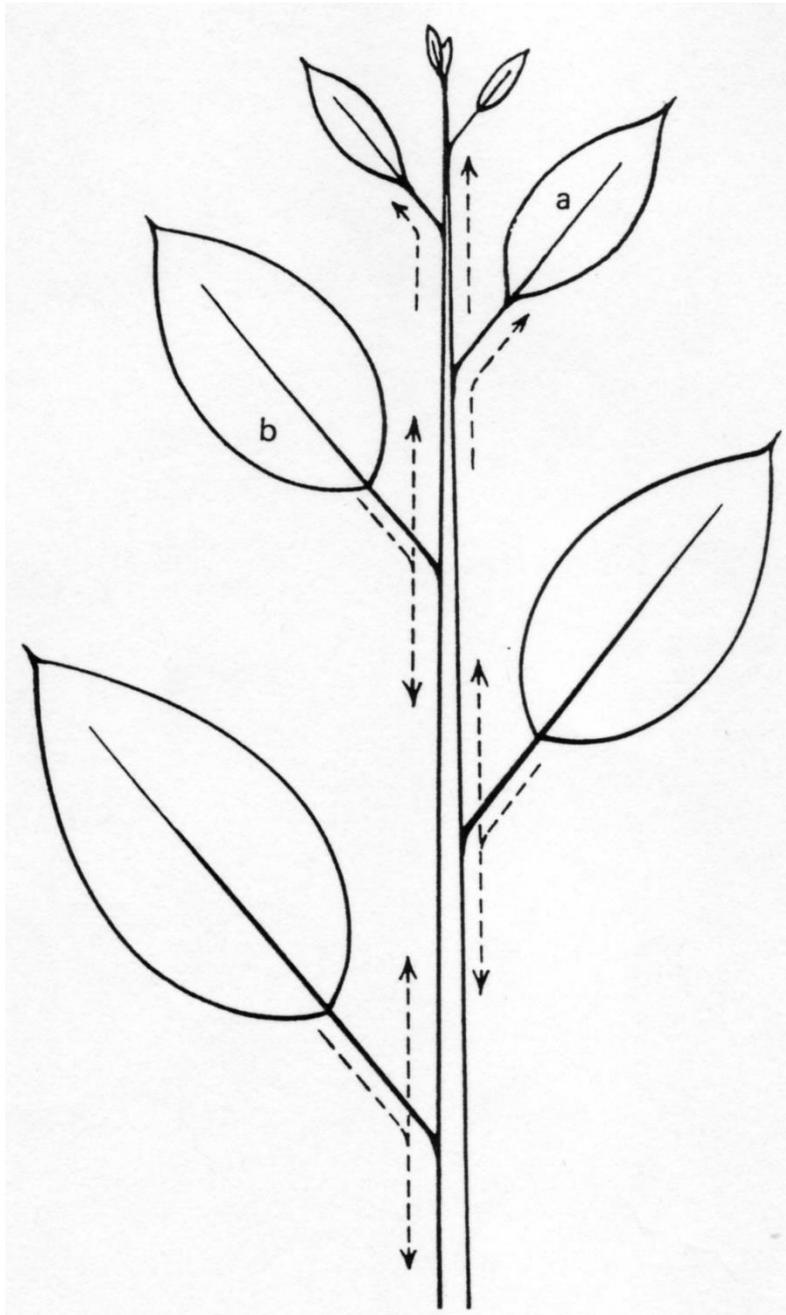


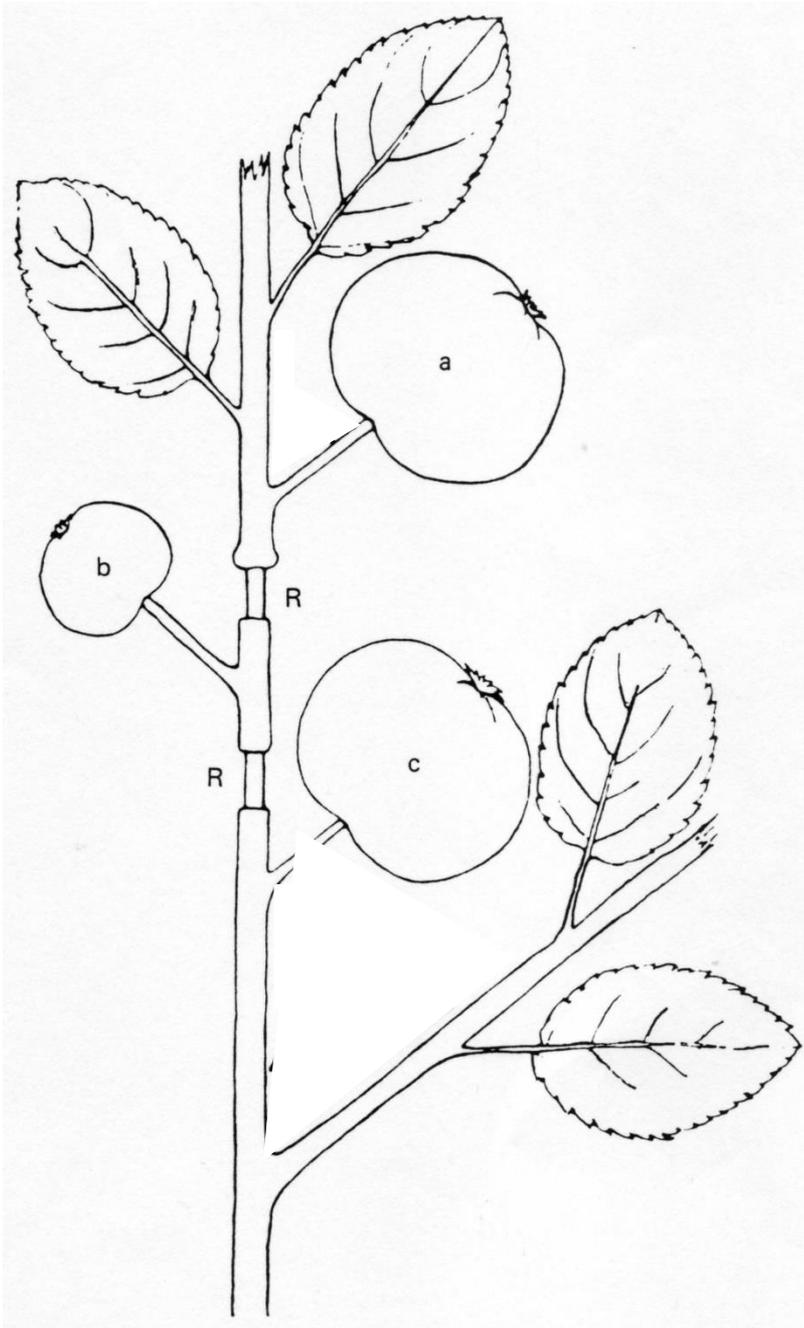
Avviene da zone di produzione dei fotoassimilati dette **SORGENTI** (Source)

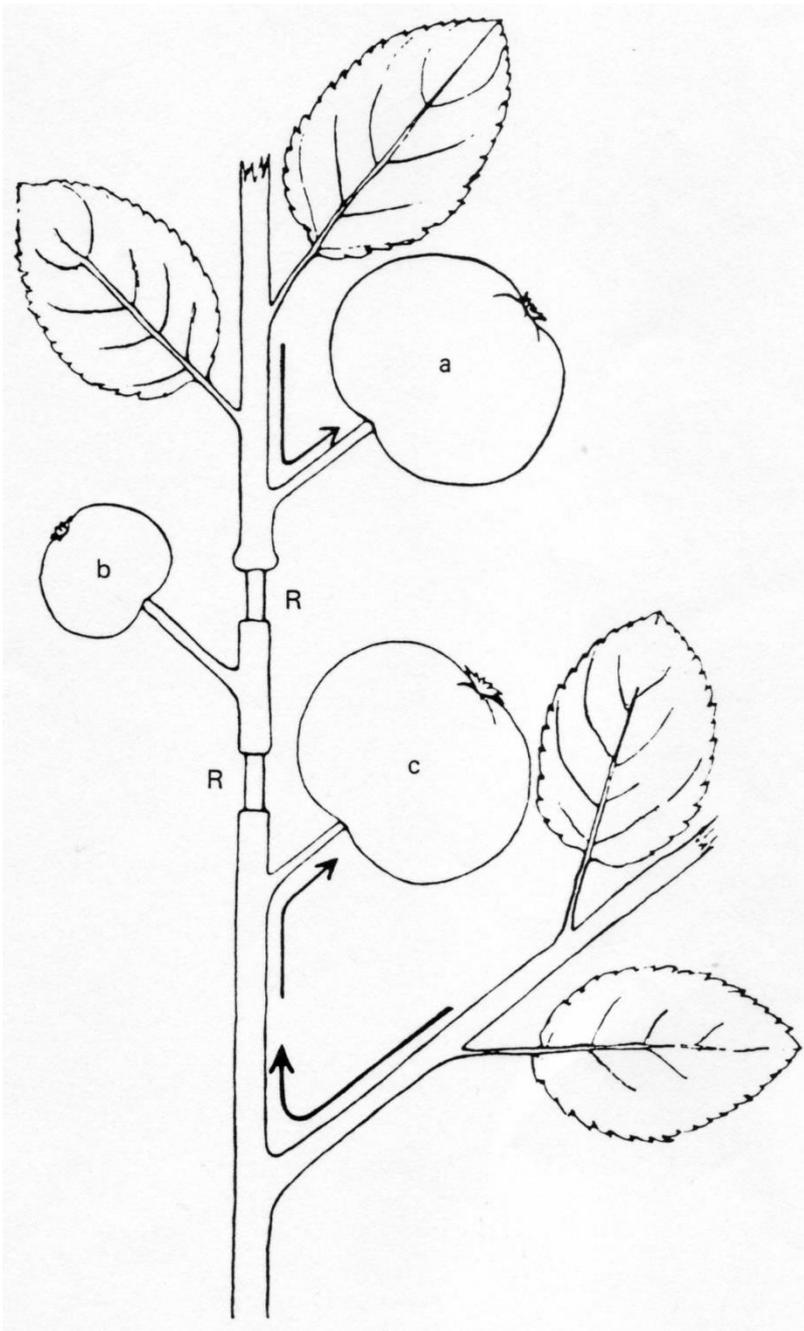
a zone di consumo metabolico o di immagazzinamento dette **POZZI** (Sink)

SORGENTI: organi in grado di esportare foto-assimilati (in eccesso); 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 (in carenza di fotoassimilati):
apici vegetativi, radici, foglie immature, frutti in via sviluppo, tuberi, ecc...









(a)

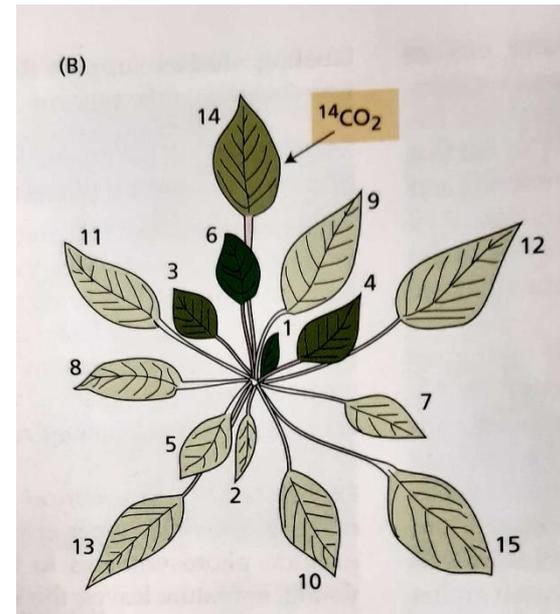
(b)

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

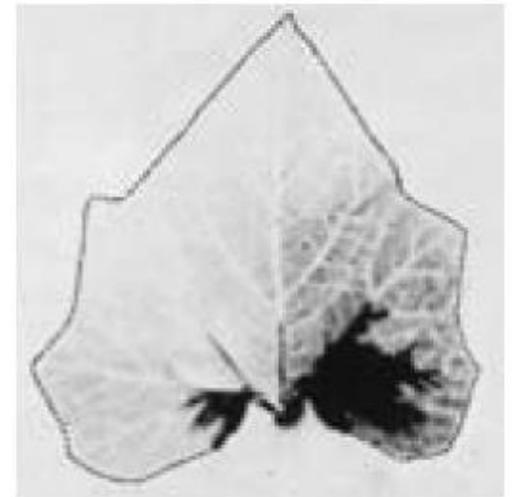
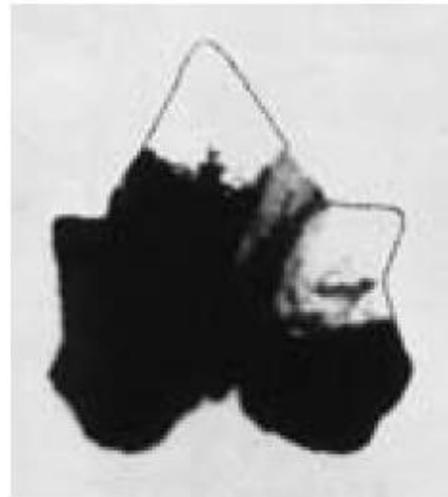
Connessioni vascolari dirette tra le foglie



Nelle foglie la transizione da tessuti pozzo a sorgente è graduale



25% espansione

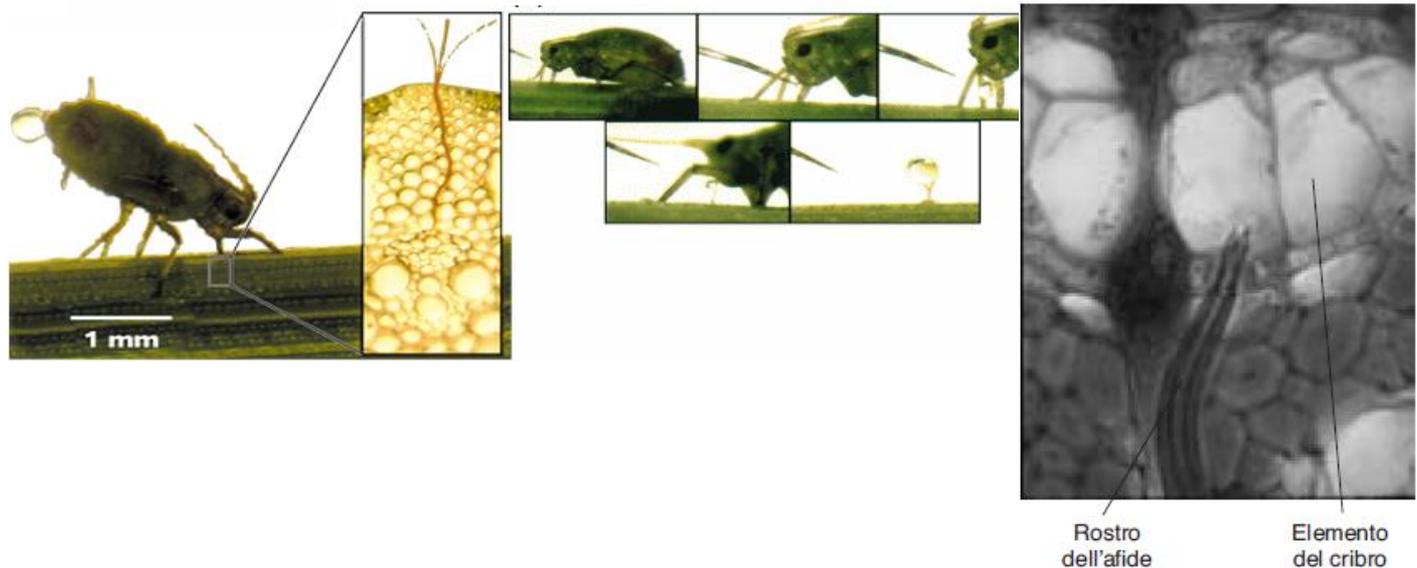


50% espansione

Sostanze trasportate nel floema

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

Uso degli afidi



Composizione del succo floematico

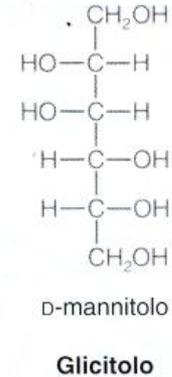
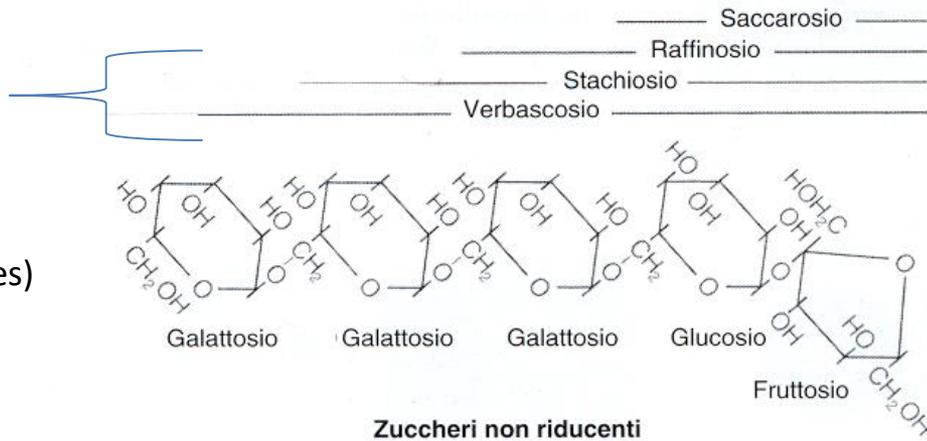
Tabella 15.2 Confronto tra gli essudati xilematici e quelli floematici del lupino e del tabacco glauco

	<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

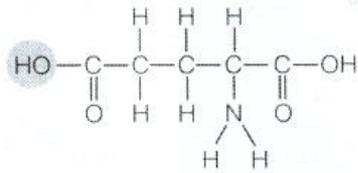
NR, non rilevabile; ND, non disponibile; Tr, tracce.

Sostanze traslocate nel floema

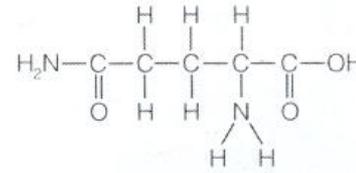
Composti della famiglia del raffinoso (RSO=raffinose series oligosaccharides)



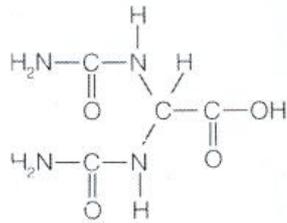
polialcoli



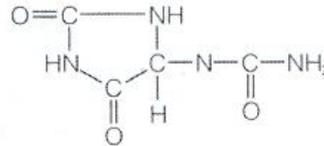
Acido glutammico
Amminoacido



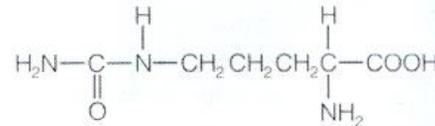
Glutammina
Ammide



Acido allantoico



Allantoina



Citrullina

ureidi

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

<i>Famiglia</i> ^a	<i>Specie</i> ^a	<i>Nome comune</i>	<i>Frequenza dei plasmodesmi</i> ^b	<i>Tipo di zucchero</i> ^c
Tipo 1 (configurazione aperta)^d				
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
Tipo 1-2a (configurazione intermedia)				
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
Tipo 2 (configurazione chiusa)^e				
Tipo 2a (configurazione chiusa primitiva)^f				
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
Tipo 2b (configurazione chiusa avanzata)^g				
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

^a Salvo rare eccezioni, tutte le specie di una stessa famiglia presentano lo stesso tipo di configurazione.

^b Numero di plasmodesmi per micrometro quadrato tra le cellule compagne e le cellule della guaina del fascio.

^c Tutte le specie traslocano quantitativi significativi di saccarosio.

^d 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.

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

^f Le pareti delle cellule compagne non presentano invaginazioni.

^g 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:

V-> Da 30 a 150 cm h⁻¹

F-> Da 1 a 15 g h⁻¹ cm⁻²

(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⁻¹)

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

Traslocazione nel foema → Trasporto a lunga distanza

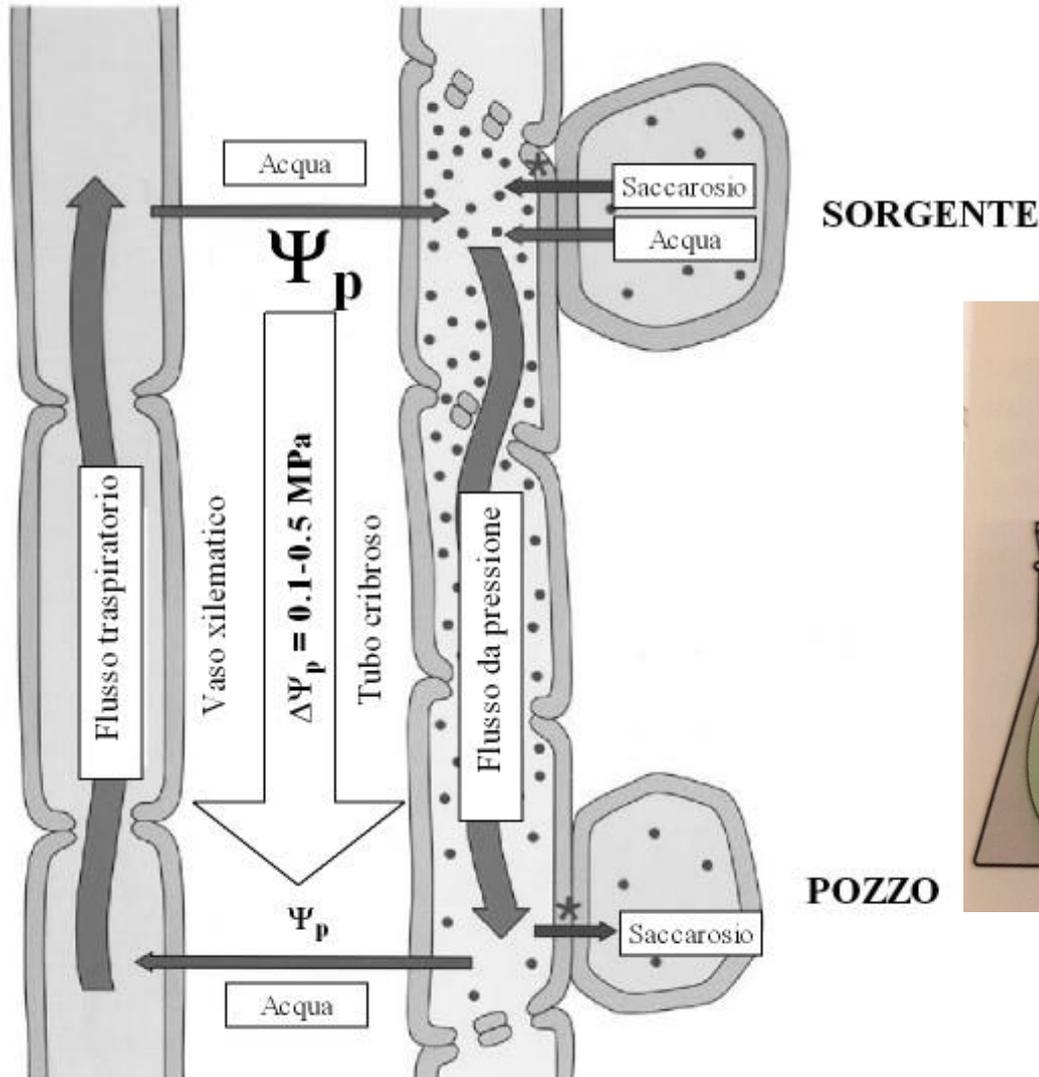
Teorie attive: Richiesta diretta di energia per la traslocazione degli zuccheri e delle altre sostanze dalle sorgenti ai pozzi

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

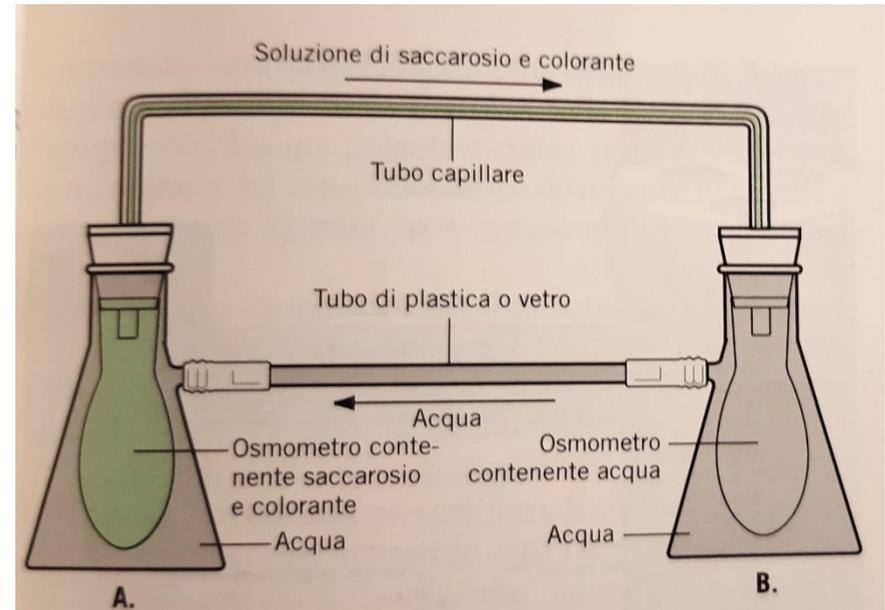
**Modello del flusso da pressione
detto anche "Modello di Münch"**

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 → **flusso di massa!**



Modello fisico semplificato:



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

- Se flusso di massa, 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

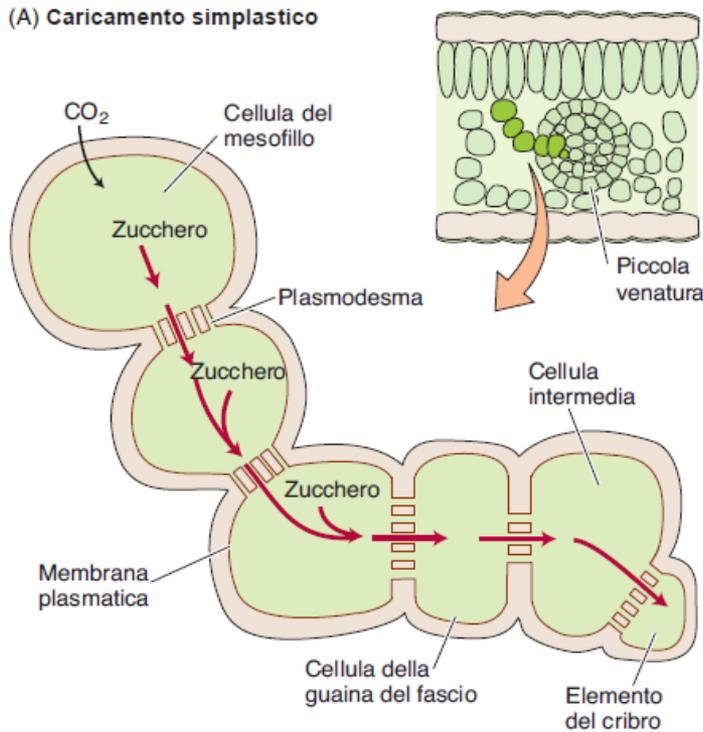
- Placche aperte
- Trasporto bidirezionale non è stato osservato
- Bassa temperatura non influenza la traslocazione
- Il ΔP (0.3-0.5 MPa) misurato è sufficiente a permettere il flusso di massa

Caricamento floematico

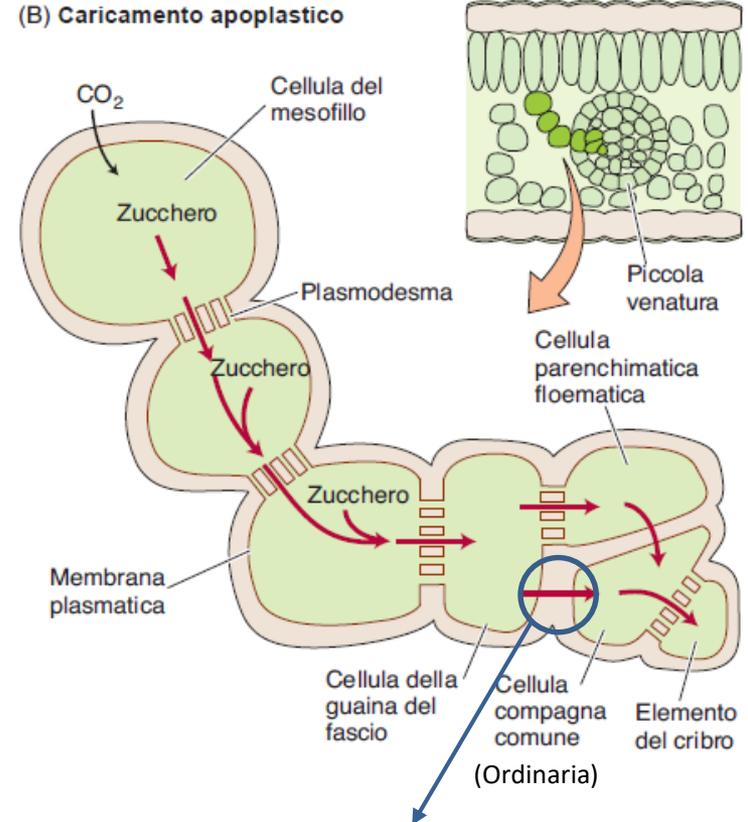
1. I trioso-fosfati formati durante la fotosintesi vengono trasportati (di giorno) dal cloroplasto al citosol, dove vengono convertiti in saccarosio (altri zuccheri di trasporto vengono sintetizzati in una fase successiva)
2. Il saccarosio **diffonde** dalle cellule fotosintetiche sino in prossimità 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). **Due vie di trasporto (simplastico, apoplastico)**

Caricamento del floema

Via simplastica



Via apoplastica



Trasportatori SWEET + Simportatori SUT

Evidenze sperimentali a favore del caricamento apoplastico

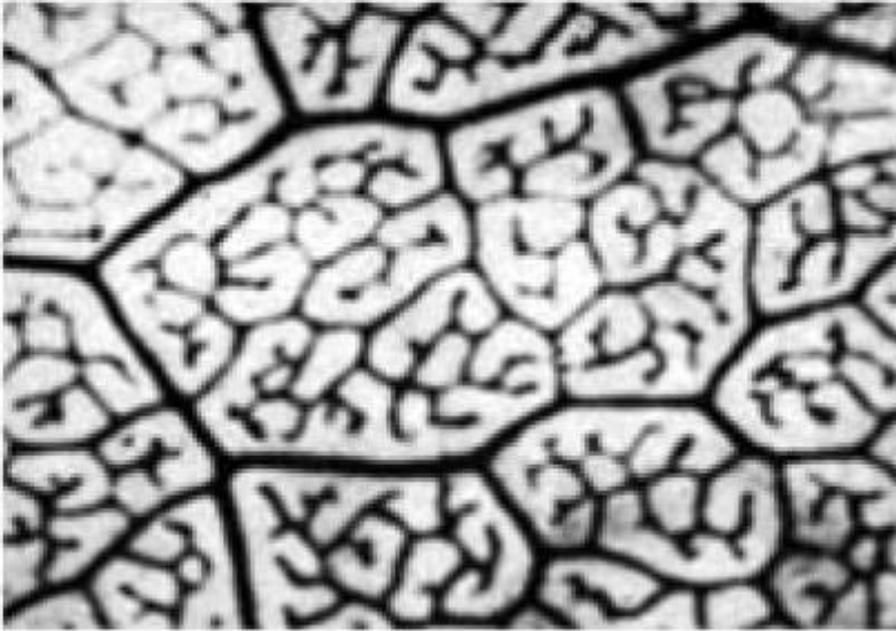
Ipotesi da verificare:

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

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

Evidenza:

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, contro gradiente di concentrazione → Trasporto attivo

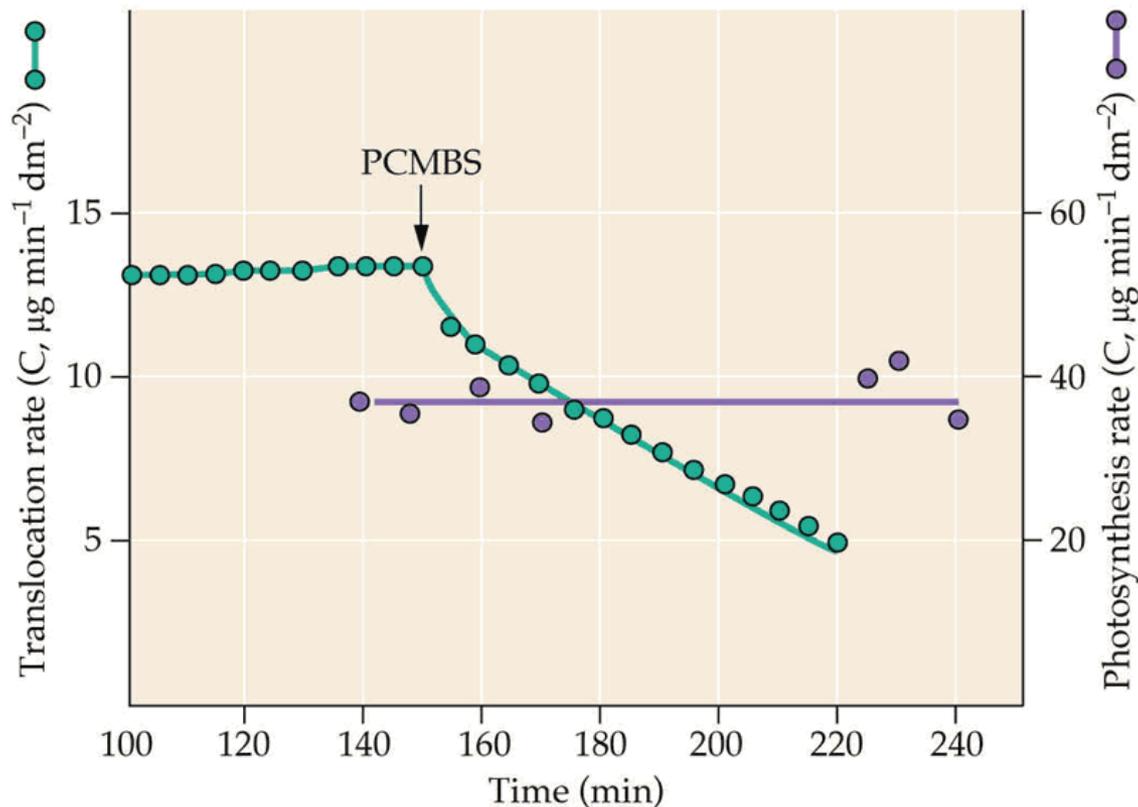
Ipotesi:

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

Evidenza:

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**. Consumo di ATP!

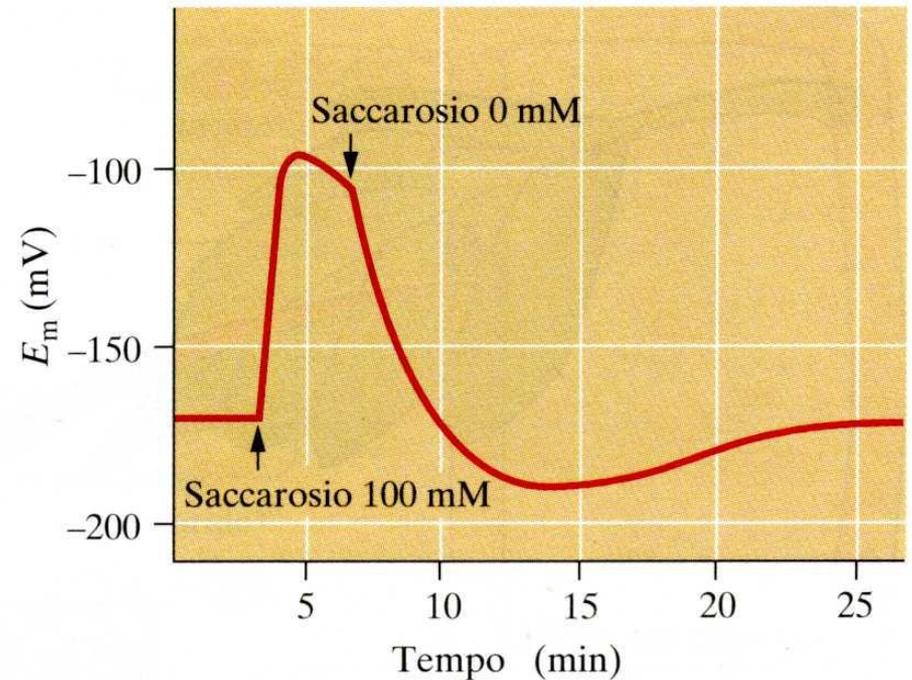
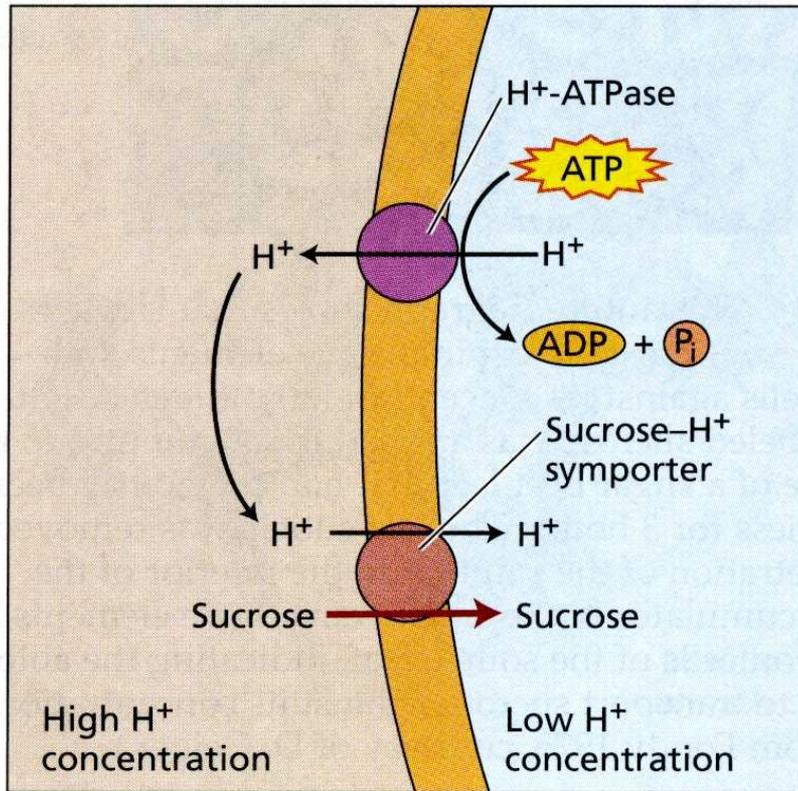


TABELLA 10.4**Alcuni trasportatori di saccarosio di dicotiledoni e loro funzioni**

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

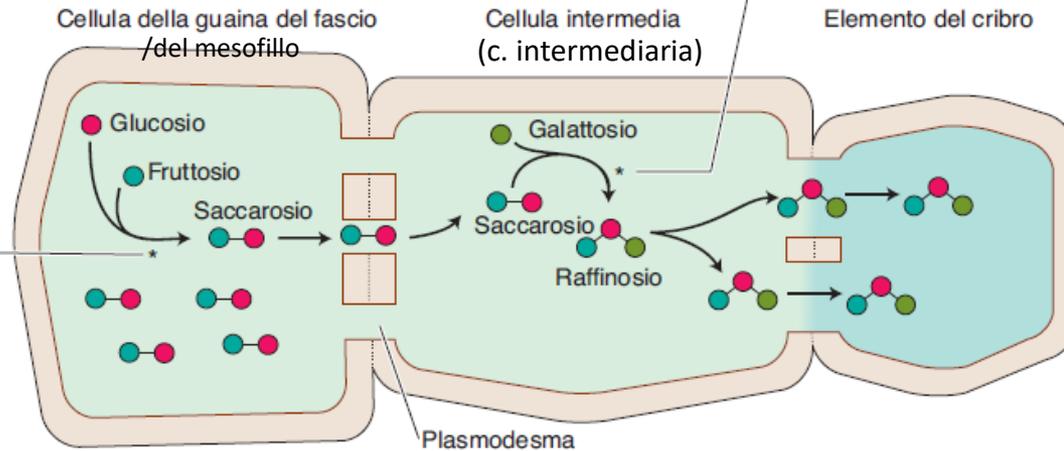
Caricamento simplastico

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 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.

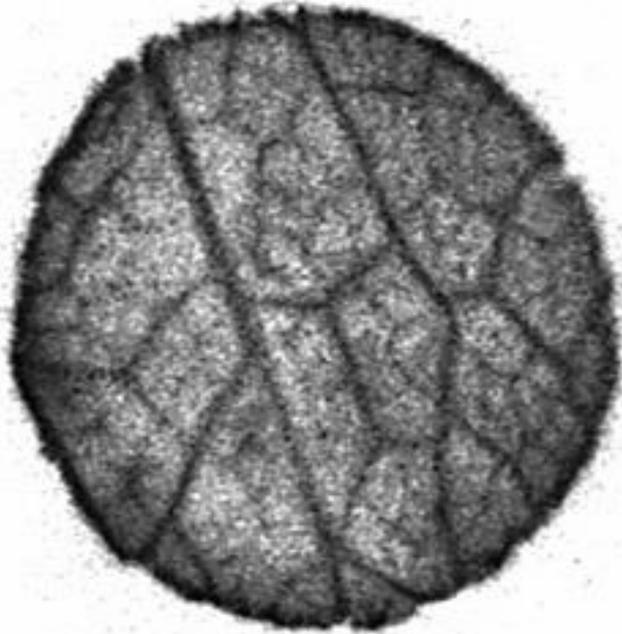
Figura 10.17 Modello della trappola per polimeri nel caricamento del floema. Per semplicità è stata omessa la presenza del trisaccaride stachiosio. (Da van Bel 1992)

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 raffinoso e stachioso 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 raffinoso e stachioso

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?

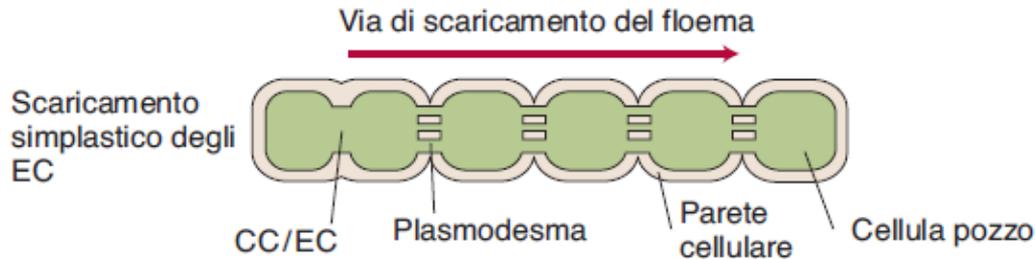
Scaricamento del floema:

simplastico o apoplastico, a seconda della specie, del tessuto e dello stadio di sviluppo dell'organo (natura dei pozzi)

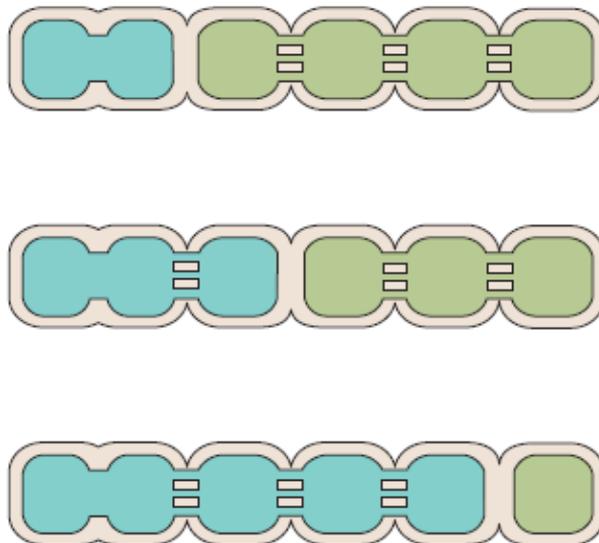
- Completamente simplastico: foglie giovani (tabacco)
- Da apoplastico a simplastico: con lo sviluppo dei tuberi (patata)
- Apoplastico: foglie monocotiledoni
- Simplastico: apici radicali
- Simplastico + trasporti attivi in cellule non floematiche: pozzi che accumulano grandi quantità di zuccheri (fusti di canna da zucchero: accumulo attivo nei vacuoli con antiportatori)

Modelli di scaricamento floematico

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



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

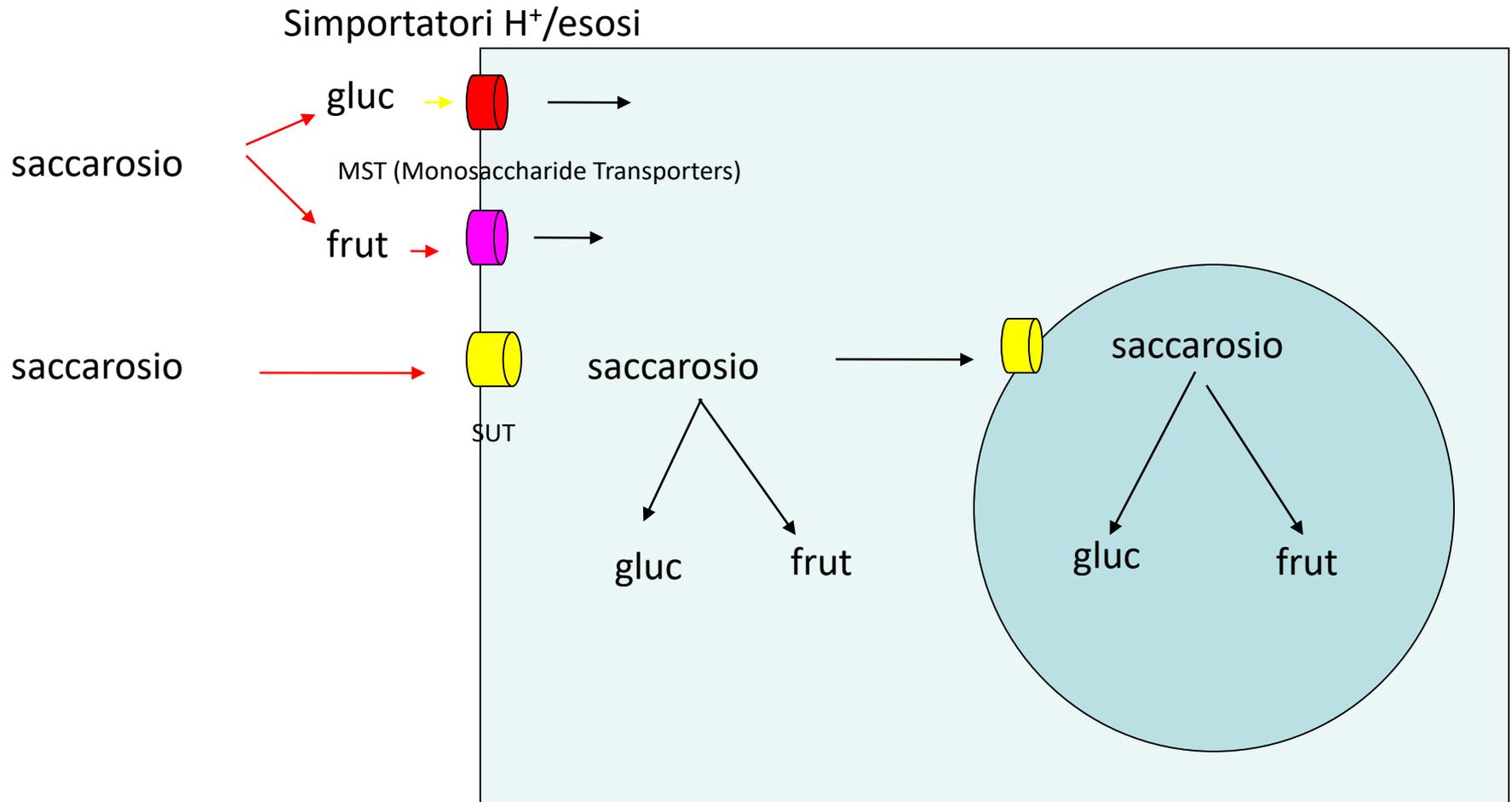


Tipo 1: Questa via a breve distanza è definita apoplastica poiché un passaggio, lo scaricamento del floema dal complesso elemento del cribro-cellula compagna, avviene nell'apoplasto. Il trasporto diventa simplastico quando gli zuccheri sono riassorbiti nel simplasto delle cellule contigue.

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.

Es. in organi sink come i semi (no connessioni simplastiche tra tessuti materni e tessuti dell'embrione)

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