Acquisizione e assimilazione del fosforo

Dopo l'azoto, il fosforo è l'elemento più importante per la crescita delle piante

Mentre l'azoto (nitrato) è mobile nel suolo, il fosforo (fosfato) è relativamente immobile:

forte legame del fosfato sulle superfici colloidali con cariche positive

-> spesso elemento limitante per nutrizione minerale, crescita delle piante, produttività

Il suolo presenta due pools principali di fosforo, in equilibrio tra loro tramite una piccola quantità di P in soluzione

P organico ⟺ P solubile ⟺ P inorganico

spesso < 1 μM

(non disponibile)

Organofosfati:
fosfolipidi, acidi nucleici ecc…

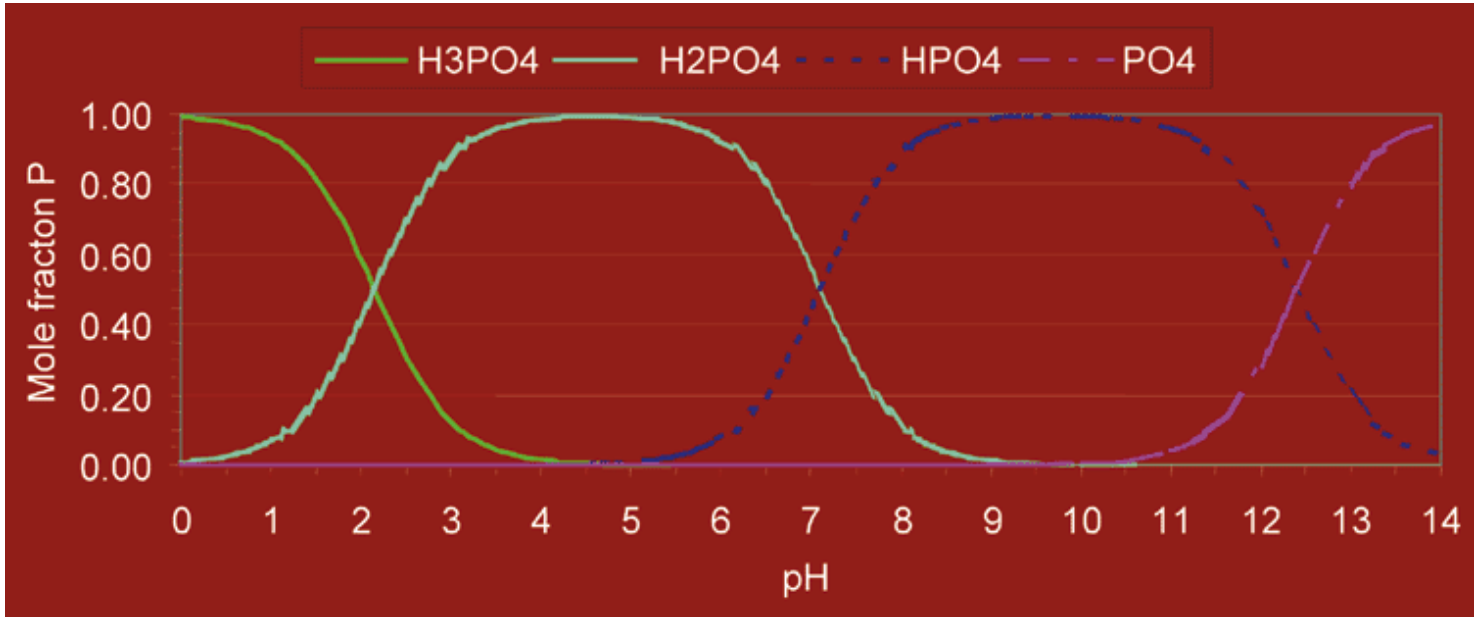
- In fosfati di Ca, Fe, Al, insolubili!
- Sostituto di gruppi OH^- adsorbito al suolo su superfici cariche positivamente

Unica forma che le piante possono utilizzare

L'assorbimento di P solubile da parte delle piante favorisce la conversione di P organico e inorganico nella forma solubile

Il fosforo è assorbito dalle piante in forma $H_2PO_4^-$ (soprattutto) o HPO_4^{2-}

La presenza/abbondanza di questi due ioni nel suolo è funzione del pH del suolo



Ione fosfato: PO_4^{3-}

Forma predominante in ambiente..

- fortemente acido: acido fosforico (H_3PO_4)
- debolmente acido: ione diidrogenofosfato ($H_2PO_4^-$)
- debolmente basico: ione idrogenofosfato (HPO_4^{2-})
- fortemente basico: ione fosfato (PO_4^{3-})

ASSORBIMENTO E ASSIMILAZIONE DEL FOSFATO, P_i

- Assorbito dalle radici tramite simporto con H^+

Gradiente di potenziale elettrochimico fortemente a sfavore

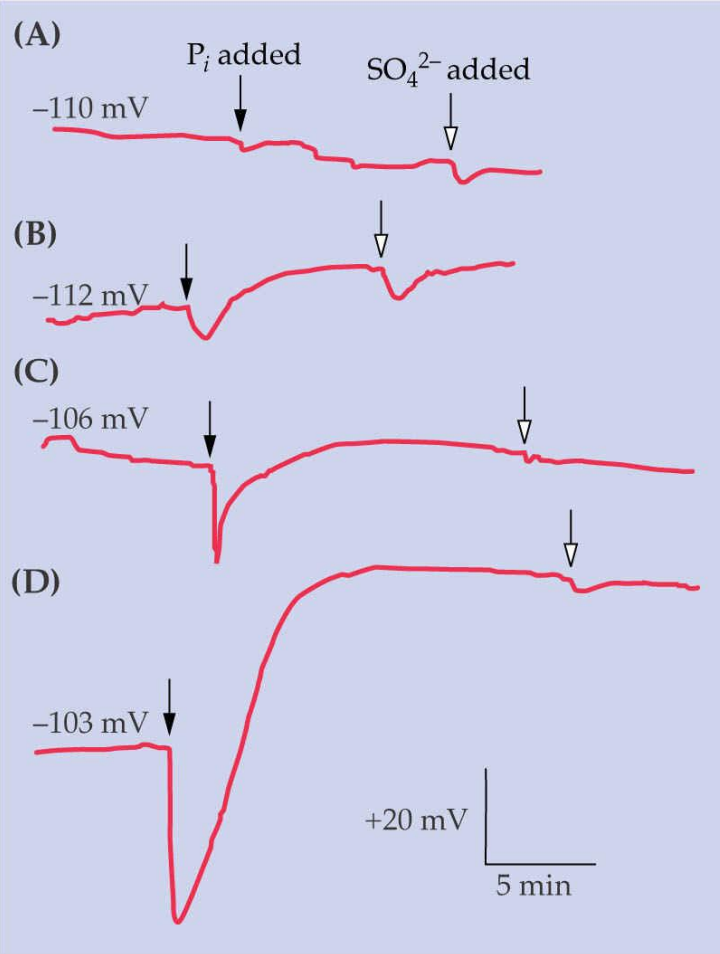
- Incorporato in zuccheri fosfati, fosfolipidi, nucleotidi

Punto d'ingresso = ATP

$ADP + P_i \longrightarrow ATP$ (mitocondri e cloroplasti)

Nella glicolisi (nel citosol), P_i incorporato nell'1,3 bisfosfoglicerato

Assorbimento del fosfato

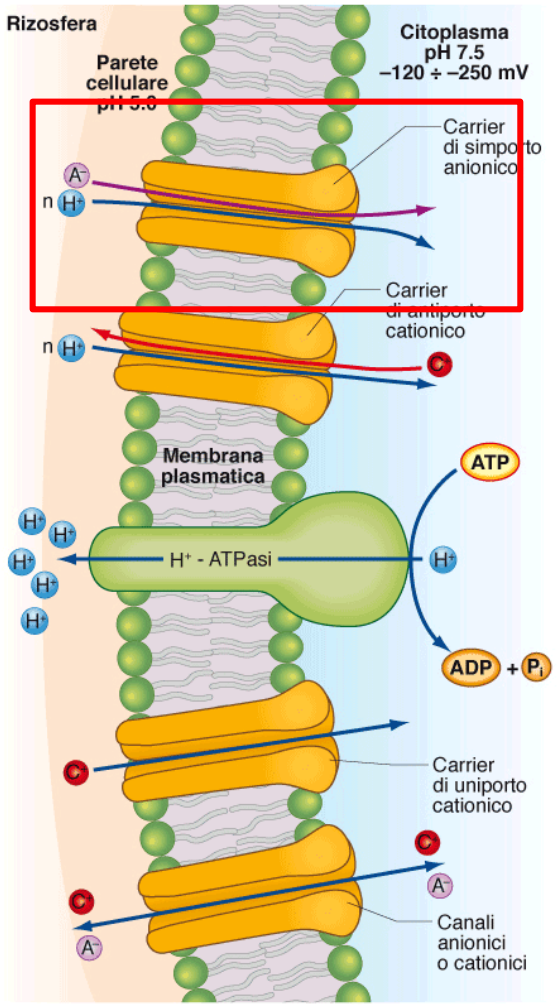


Assorbimento di P_i da cotrasportatori accompagnato da:

- Aumento pH della rizosfera
- Depolarizzazione transiente
- Acidificazione del citoplasma (che stimola l'H^+-ATPasi, che ripolarizza la membrana)

Co-trasporto con 2-3 H^+
Trasportatori ad alta affinità
K_m = 1-5 µM

-> **attività regolata dal livello di sufficienza/carenza di P_i**



A: piante allevate con alta disponibilità di P
B-D: piante private di P nel suolo per periodi di tempo progressivamente crescenti

Identificati tre cotrasportatori per P_i in *Arabidopsis:* PHT1 (9 geni), PHT2, PHT3

Strategie per aumentare disponibilità e acquisizione di P:

- Aumento biomassa radicale e peli radicali
(es. radici a grappolo in alcune specie): aumento efficienza di assorbimento



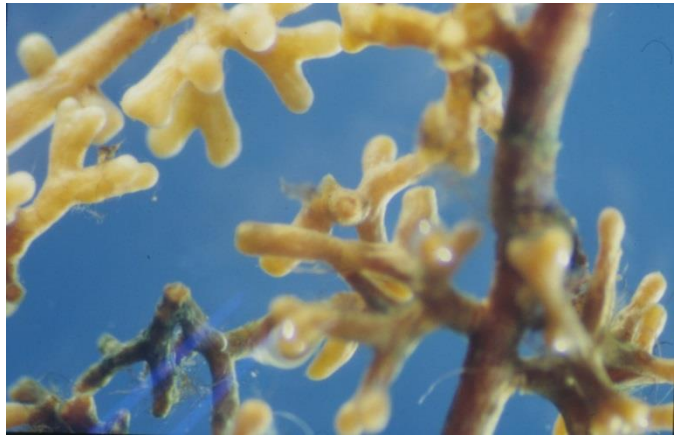
-Secrezione di fosfatasi (rilascio di fosfato inorganico da composti organici)

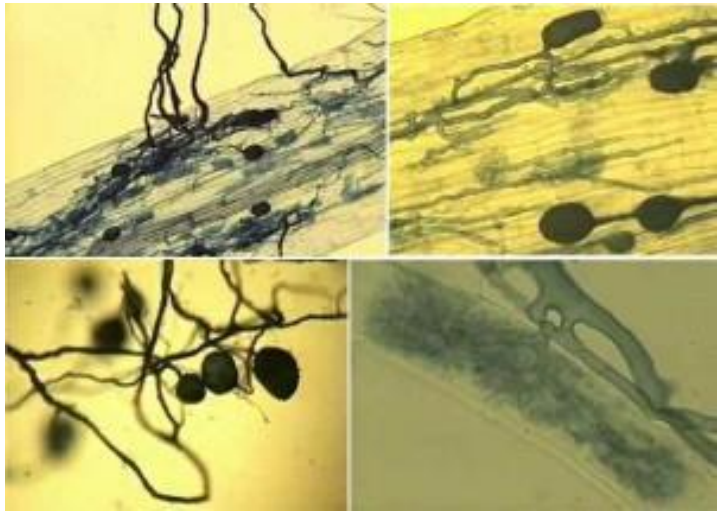
- Essudazione di composti organici quali substrati per la crescita di micro-organismi che producono fosfatasi

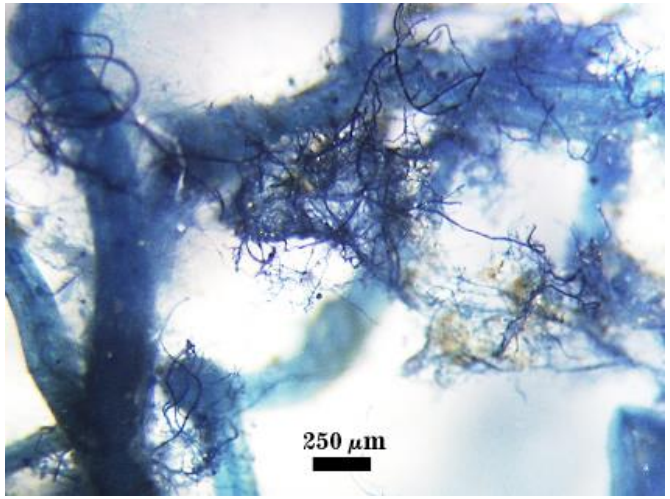
- Secrezione di composti acidificanti (aumentano solubilità diidrogenofosfato)

Ciascuna di queste caratteristiche è un potenziale obiettivo di selezione di genotipi (con tecniche tradizionali o approcci molecolari) con aumentata capacità di assorbimento del fosfato

Micorrize









Associazioni micorriziche nell’80% delle angiosperme

Micorrize

Micorrize ectotrofiche

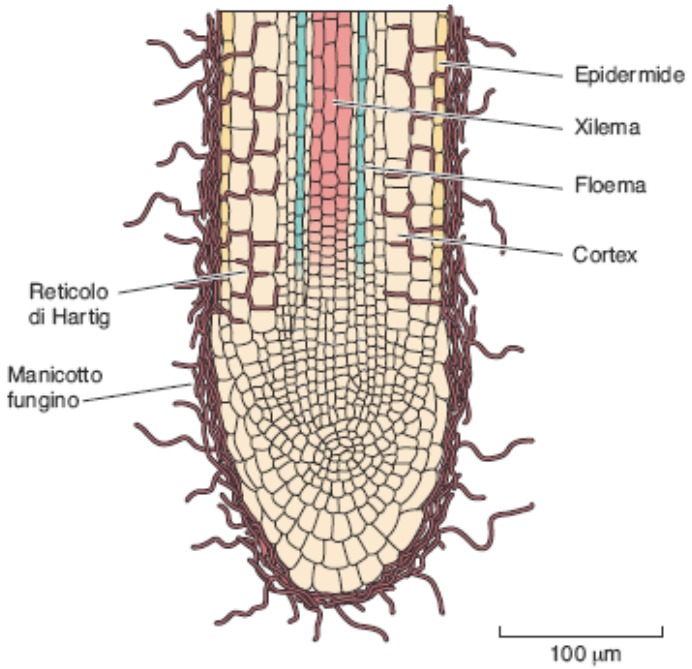


Figura 5.10 Radice infettata da funghi micorrizici ectotrofici. Nelle radici infettate le ife fungine circondano la radice per produrre una densa guaina fungina e penetrano negli spazi intercellulari del parenchima corticale per formare il reticolo di Hartig. Risulta evidente come la massa totale delle ife fungine sia paragonabile alla massa della radice stessa. (Da Rovira et al., 1983).

Micorrize endotrofiche (endomicorrize): m. arbuscolari

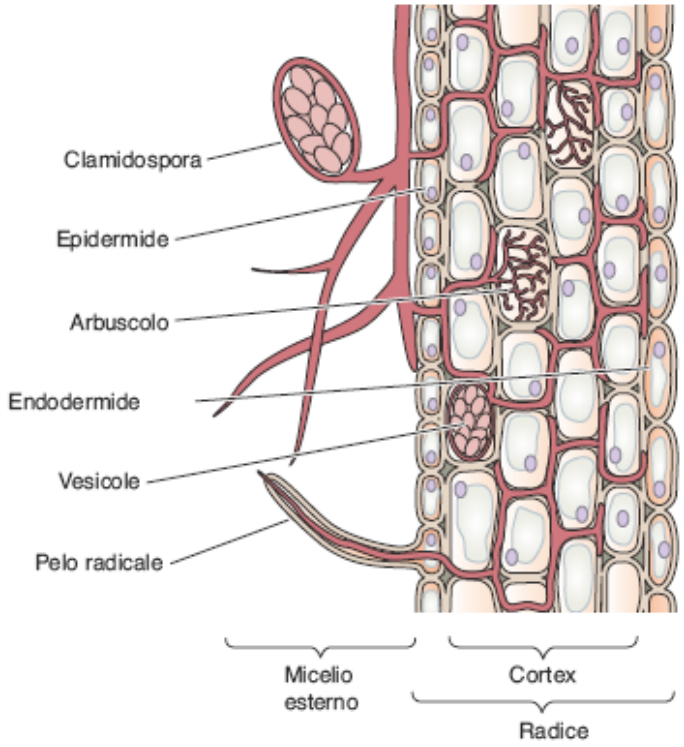


Figura 5.11 Associazione di funghi micorrizici vescicolo-arbuscolari con un segmento di radice di pianta. Le ife fungine crescono fra gli spazi intercellulari di parete del parenchima corticale e penetrano all'interno delle singole cellule. Estendendosi all'interno delle cellule, esse non rompono la membrana plasmatica o il tonoplasto della cellula ospite; al contrario l'ifa, man mano che occupa lo spazio intracellulare, è circondata da queste membrane. In questo processo l'ifa fungina può formare strutture ovoidali dette vescicole o strutture ramificate conosciute come arbuscoli. Gli arbuscoli prendono parte allo scambio ionico di elementi nutritivi fra la pianta ospite e il fungo. (Da Mauseth, 1988).

Micorrize

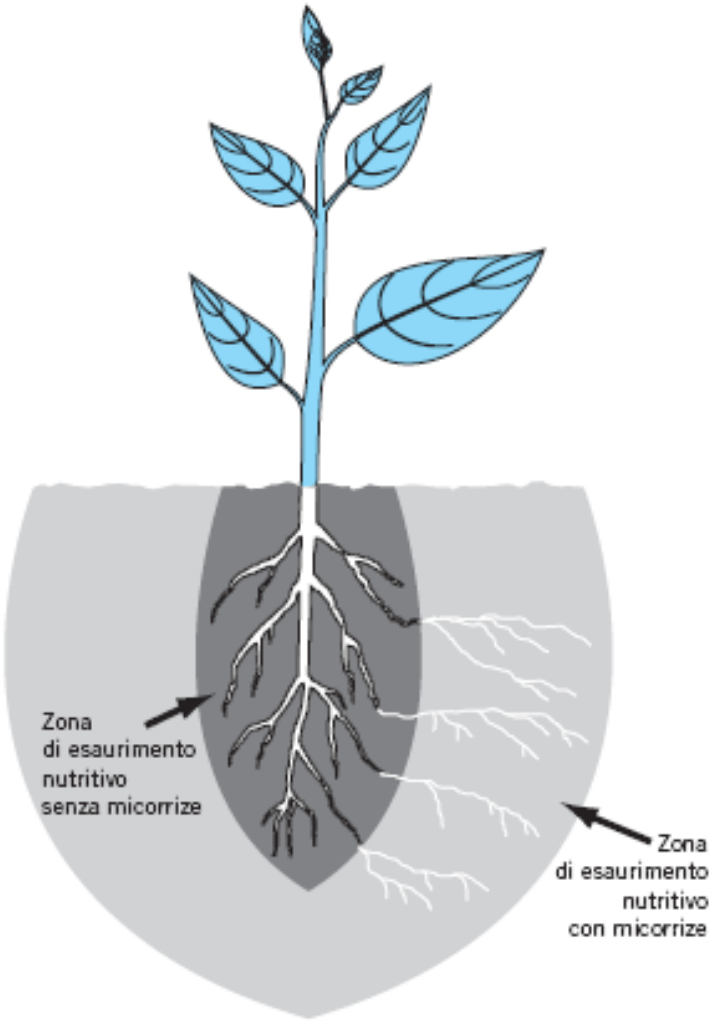
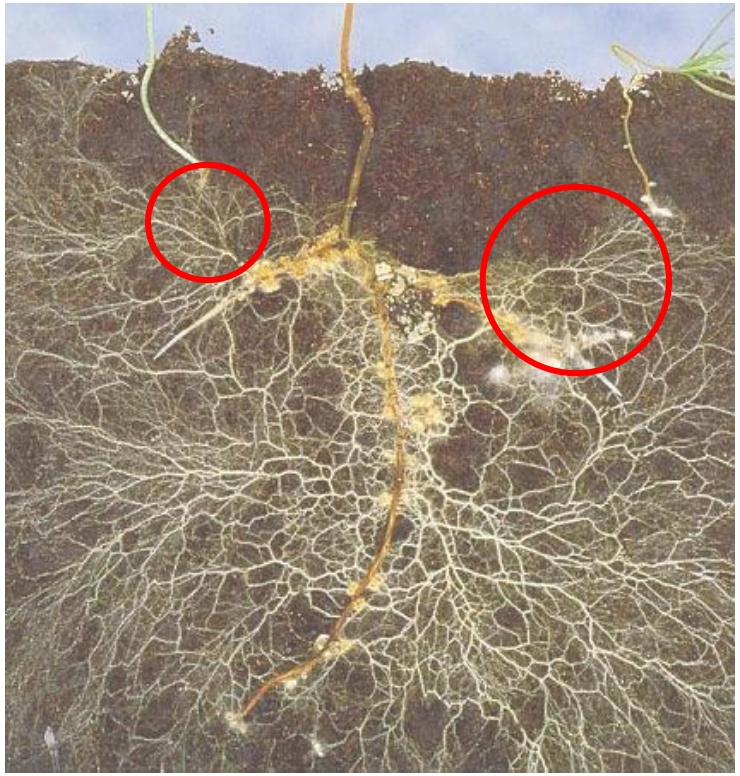


FIGURA 13.16 Una infezione di radici con funghi micorrizici estende la zona di esaurimento nutritivo per una pianta. Questa zona rappresenta il volume di terreno da cui il sistema radicale trae i nutrienti.



Common Mycorrhyzal Network

Micorrize

Riconoscimento: segnali molecolari

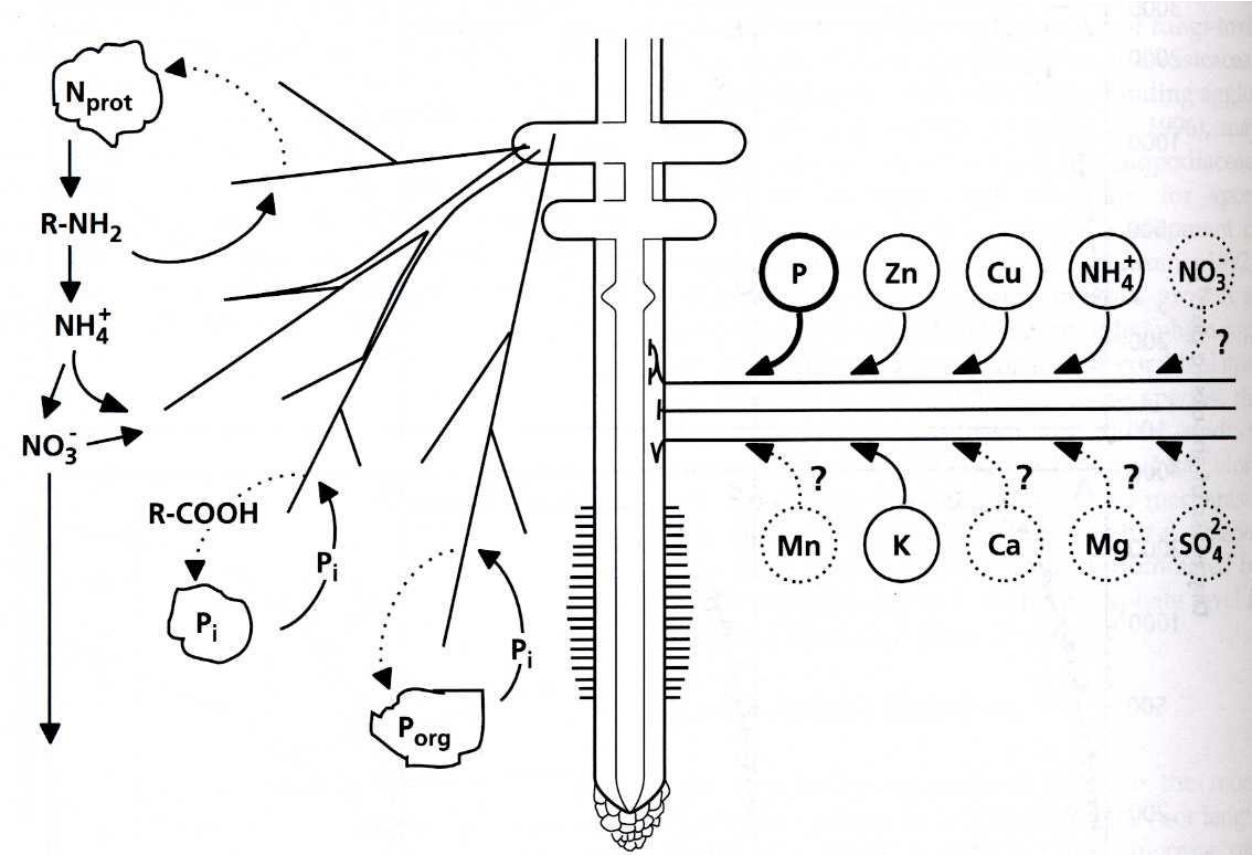
Nelle m. arbuscolari:

Pianta: secrezione di lattoni terpenoidi (classe strigolattoni) ->
-> fungo: germinazione spore, ramificazione delle ife

Fungo: rilascio dei Fattori *Myc* (chito-oligosaccaridi, lipo-chito-oligosaccaridi)->
-> pianta: formazione radici laterali

Meccanismi di azione dei funghi micorrizici

- Pompe protoniche molto attive
- Secrezione di fosfatasi
- In carenza di azoto inorganico, sintesi e rilascio di esoenzimi idrolitici (rilascio di NH_4^+/ aa)



Le micorrize aumentano l'assorbimento di P da parte delle radici da 3-4 a 50-60 volte rispetto a quelle non micorrizate

Nelle radici micorrizate i trasportatori per P_i diventano quasi del tutto inattivi. Il fungo trasferisce direttamente P_i alla pianta.
La pianta rifornisce il fungo di carboidrati (fino al 30% del C fissato durante la fotosintesi)

Acquisizione del potassio (K^+)

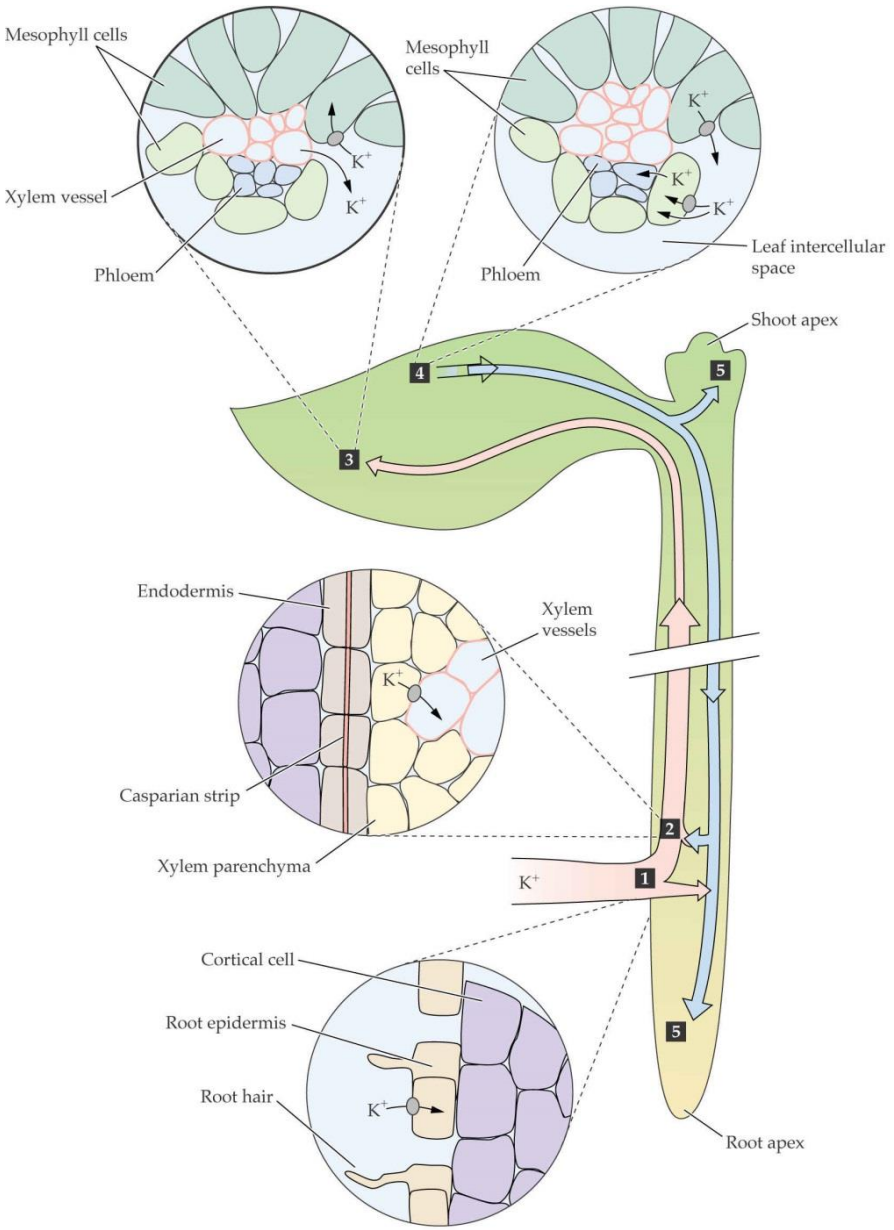
1) Assorbito attraverso il plasmalemma delle cellule radicali

2) Trasportato all'interno dei condotti xilematici

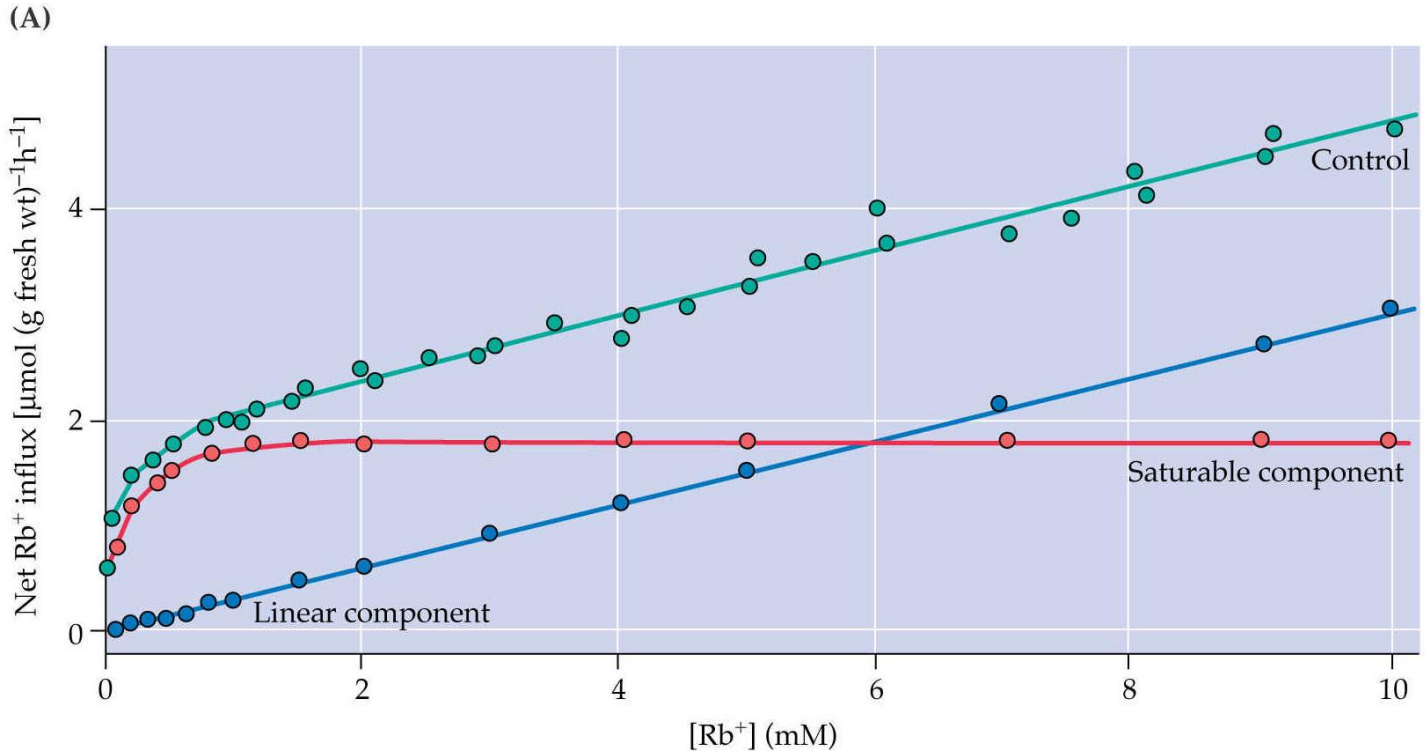
3) Traslocato al germoglio attraverso lo xilema

4) Caricato nel floema a livello della foglia

5) Esportato verso l'apice vegetativo (del germoglio e della radice)

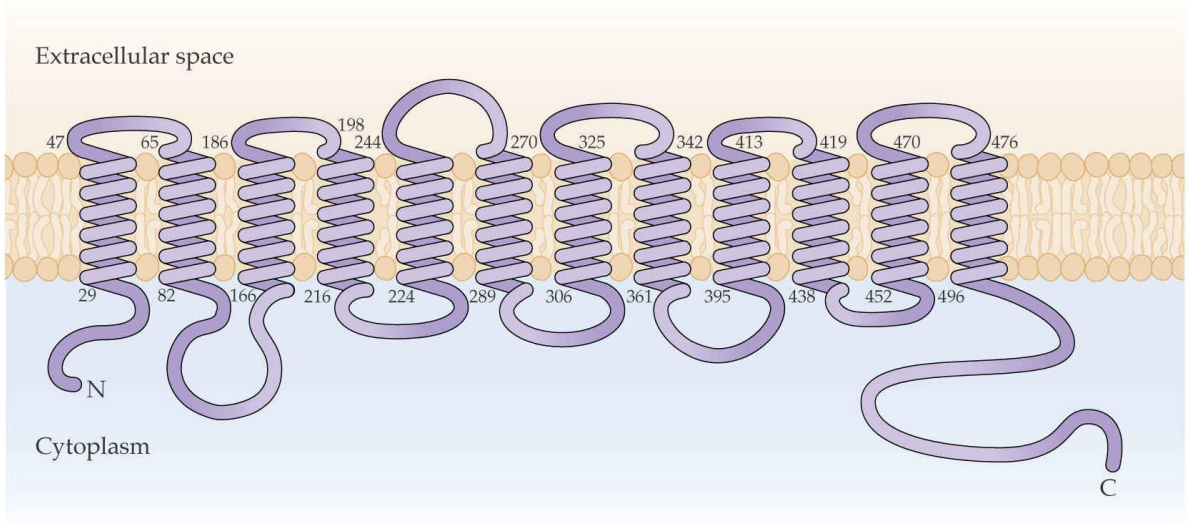


Influsso di K^+ : due sistemi di trasporto

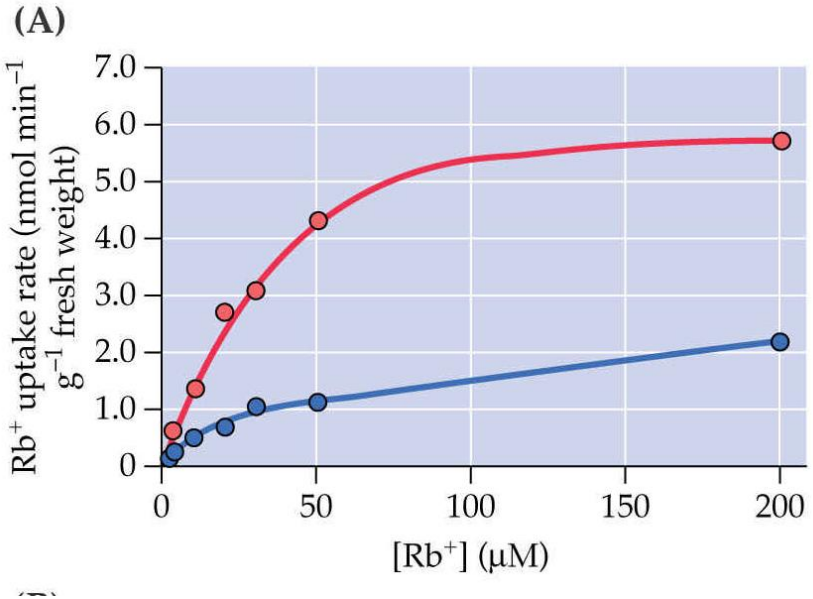


Meccanismo I - alta affinità (HATs) – simporto K^+/H^+

Meccanismo II - bassa affinità (LATs) – canale per K^+



<- AtKUP1, traslocatore di simporto H^+/K^+
79 kDa, espresso sia nella radice che nelle foglie e nei fiori. Possiede affinità duale (alta e bassa)



In rosso: cinetica di assorbimento di un analogo dello ione potassio in cellule di *Arabidopsis* transgeniche che sovraesprimono AtKUP1, confrontate con cellule wild type (blu)

Acquisizione del ferro

Fe abbondante nella crosta terrestre, ma bassa disponibilità per le piante

Solo lo ione ferroso (Fe^{2+}) può essere assorbito dalle radici, ma a pH del suolo tra 6.0 e 8.0 predomina la forma Fe^{3+} (ione ferrico). La maggior parte di questo ferro, però, forma ossidi insolubili a pH neutro.

A pH acido la solubilità di Fe^{3+} aumenta.

(Fe^{2+} maggiormente disponibile in condizioni anaerobiche)

Le piante utilizzano **3 strategie** per solubilizzare e assorbire il ferro:

- Acidificazione della rizosfera: estrusione H^+, acidi organici

- **Strategia I:** riduzione di Fe^{3+} (eventualmente legato a chelanti, anche prodotti da batteri e funghi) a Fe^{2+}
  È pH dipendente
- **Strategia II**: sintesi di chelanti (fitosiderofori, solo nelle graminacee): legano e solubilizzano Fe^{3+}.
  Non è pH dipendente.

Strategia I

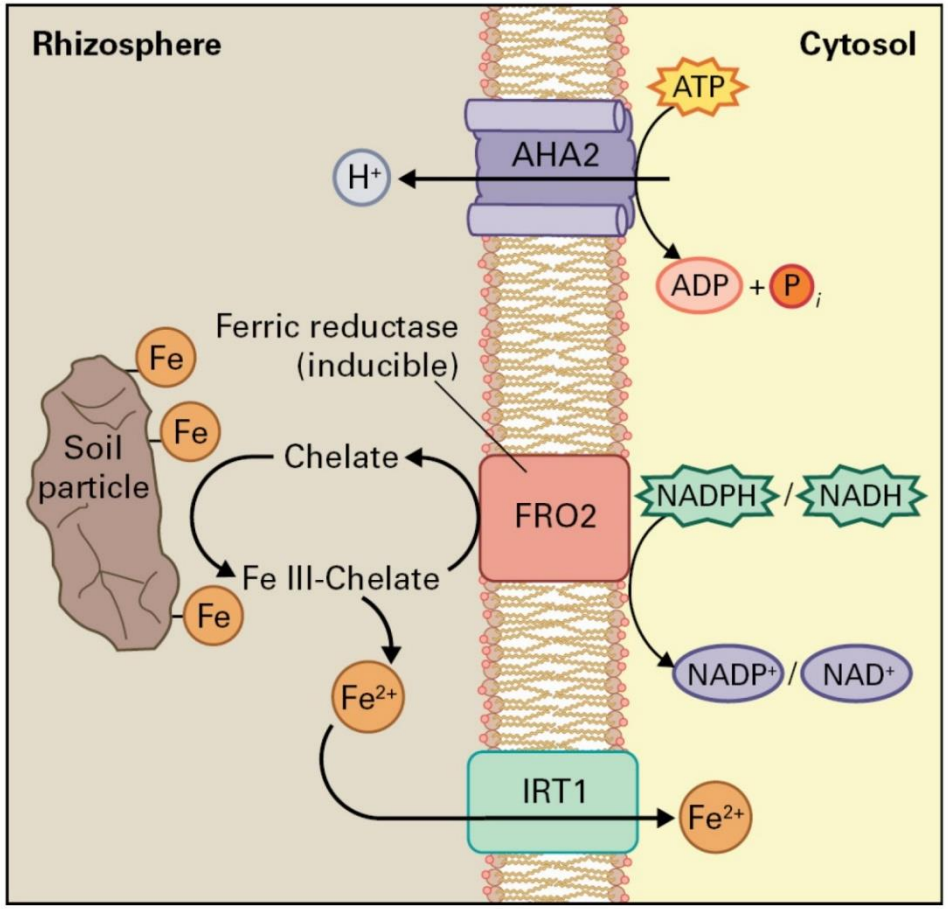
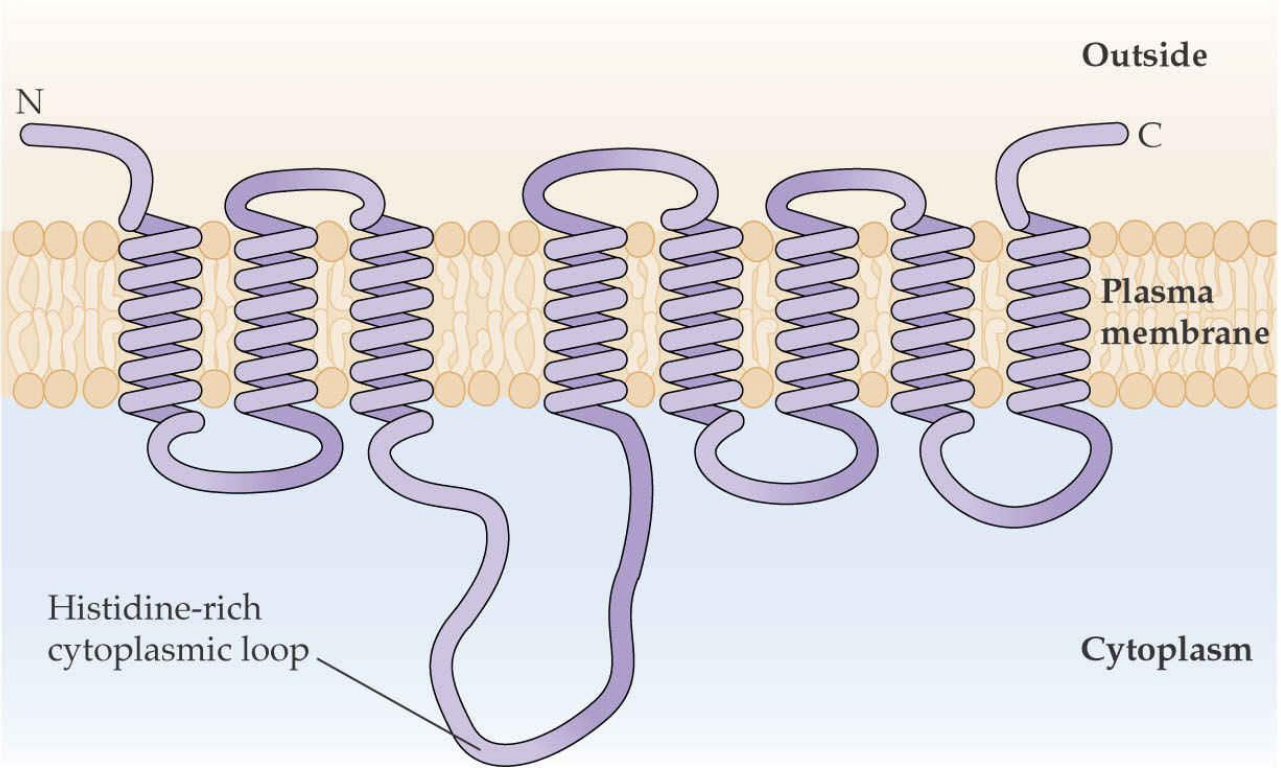


FIGURE 23.14 *Model of Fe uptake by eudicots and nongrass monocots. The model depicts the key plasma membrane-localized components that are induced in roots by Fe deficiency in* Arabidopsis. *These include a plasma membrane H⁺-ATPase (AHA2) which acidifies the rhizosphere and increases Fe solubility, the ferric reductase FRO2 that reduces Fe(III) chelates in the rhizosphere releasing Fe(II), and the high-affinity transporter IRT1 which transports Fe(II) across the plasma membrane.*

Chelanti rilasciati dalle radici: acido malico, acido citrico, fenoli

Biochemistry & Molecular Biology of Plants, Second Edition. Edited by Bob B. Buchanan, Wilhelm Gruissem, and Russell L. Jones.
© 2015 John Wiley & Sons, Ltd. Published 2015 by John Wiley & Sons, Ltd.
Companion website: www.wiley.com/go/buchanan/biochem

WILEY Blackwell



IRT1 (Iron Regulated Transporter):
trasportatore per Fe^{2+}

Famiglia ZIP (*Zinc-regulated, Iron-regulated Proteins*): codifica per trasportatori di micronutrienti; presente in piante, funghi, animali e batteri

8 regioni transmembrana, loop ricco di istidina che lega Fe

Può trasportare anche Cd, con minore affinità

Strategia II

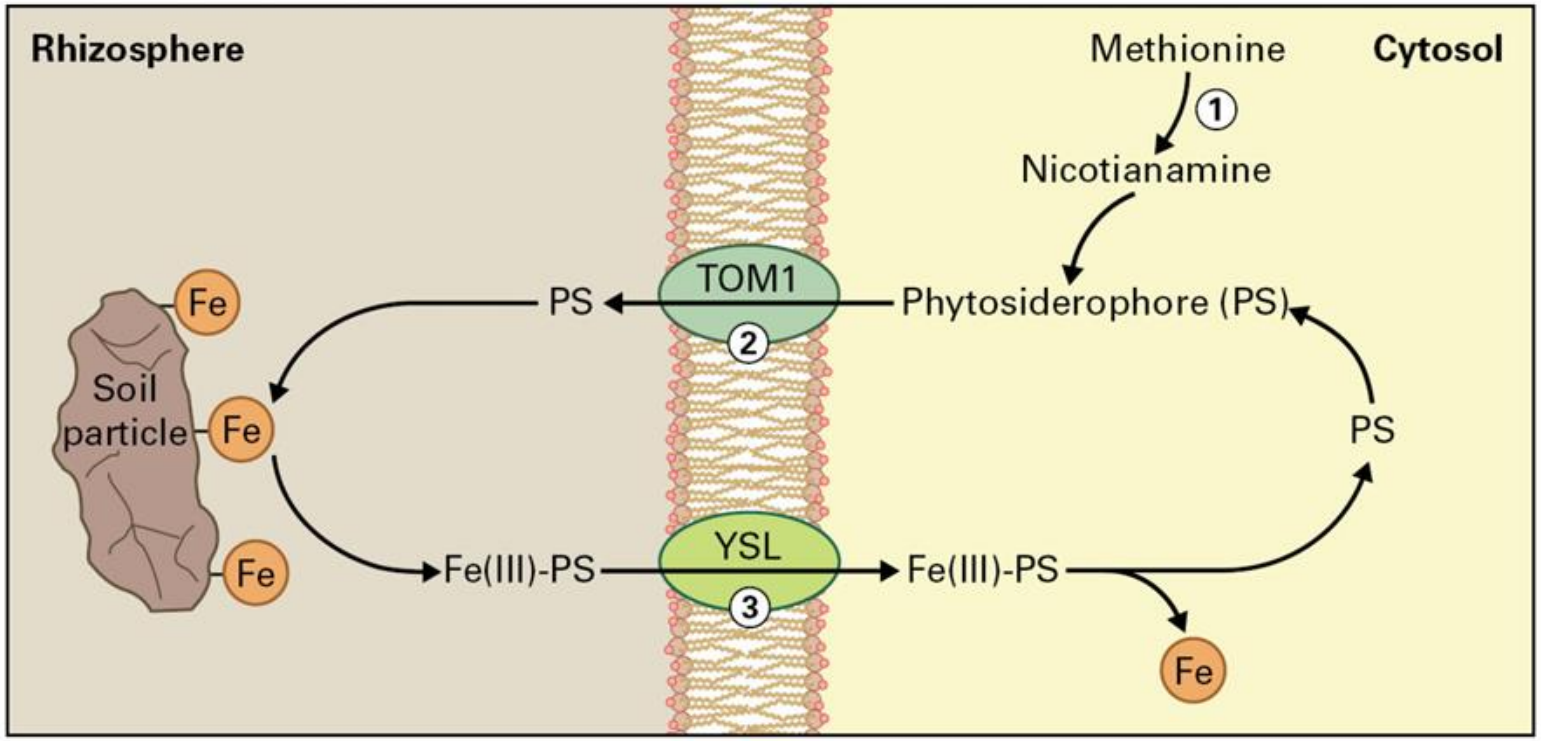


FIGURE 23.18 *Model of Fe uptake by graminaceous plants. Phytosiderophores (PS) are synthesized in the cytoplasm from methionine by way of nicotianamine (1); a transporter on the plasma membrane induced by Fe deficiency (called TOM1 in rice) releases the PS into the rhizosphere (2); and a transporter belonging to the YSL family is also induced by Fe deficiency and transports the Fe(III)-PS complex into the cytoplasm (3).*

Fitosiderofori:

Prodotti dalle Graminacee

Amminoacidi non proteici (acido mugineico, acido avenico)

TOM 1: uniporto, indotto da carenza di Fe

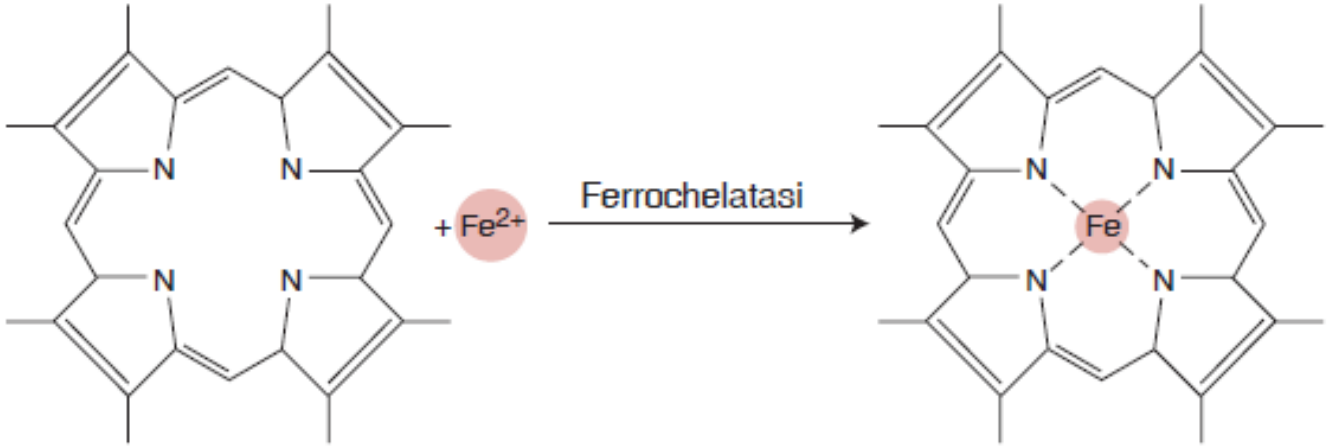
YSL (Yellow stripe-like): simportatore H^+/Fe^{3+}-PS, elevate specificità per il substrato

Fe^{2+} che entra nella cellula è ossidato a Fe^{3+}. Fe trasportato nella pianta nella forma ossidata (Fe^{3+}), soprattutto in un complesso chelato (es. con citrato).

Assimilazione

Nelle foglie, Fe viene assimilato in un precursore porfirinico dei gruppi eme (presenti nei citocromi)

Reazione catalizzata dall'enzima ferrochelatasi



Anello porfirinico Protoeme

Figura 12.19 La reazione della ferrochelatasi. L'enzima ferrochelatasi catalizza l'inserimento di un atomo di ferro nell'anello porfirinico per formare un complesso di coordinazione. Vedi la Figura 7.36 per la via biosintetica dell'anello porfirinico.