

Nutrizione minerale ed il ciclo dell' azoto

Alla fine di questa lezione dovrete essere capaci di:

- Elencare macronutrienti e micronutrienti e fornire almeno un esempio del loro ruolo nella pianta;
- Evidenziare le caratteristiche che influenzano la disponibilità degli elementi nutritivi nel suolo;
- Descrivere il meccanismo di capacità di scambio cationico;
- Identificare i componenti del ciclo dell'azoto e in quali forme l'azoto viene assorbito e/o assimilato dalle piante;
- Descrivere come viene fissato l'azoto atmosferico (chi partecipa al processo e come si struttura il rapporto tra i batteri e la pianta);
- **Letture consigliate a Mauseh: Capitolo 13**

Nutrizione minerale: i nutrienti essenziali

- L'anidride carbonica e l'acqua non sono sufficienti per nutrire una pianta, ma costituiscono la maggior parte della massa della pianta
- In termini di massa totale e percentuali di nutrienti specifici:

Peso secco = Peso fresco - H₂O

% di peso secco:

45%: Carbonio

45%: Ossigeno

6%: Idrogeno

3.6%: Macronutrienti

0.4%: Micronutrienti

Tre elementi sono ottenuti da acqua o aria:

- Ossigeno (H₂O e O₂)
- Carbonio (CO₂)
- Idrogeno (H₂O)

• Cos'è un nutriente essenziale?

1. È necessario per la normale crescita e riproduzione delle piante
2. È necessario per una struttura o funzione metabolica specifica

- Per la maggior parte delle piante, ci sono **13 nutrienti essenziali**

Macronutrienti

- N - Azoto
- K - Potassio
- P - Fosforo
- Ca - Calcio
- Mg - Magnesio
- S - Zolfo

Micronutrienti

- Fe - Ferro
- Cl - Cloro
- Cu - Rame
- Mn - Manganese
- Zn - Zinco
- Mo - Molibdeno
- B - Boro

Come possono essere classificati i ruoli di questi nutrienti?

1) Nutrienti che fanno parte dei composti del carbonio

Azoto Assimilati dalle piante attraverso reazioni biochimiche di riduzione e
Zolfo ossidazione; formano legami covalenti con carbonio e idrogeno

2) Nutrienti importanti per l'accumulo di energia o l'integrità strutturale

Fosforo Partecipano a reazioni relative all'immagazzinamento di energia e
Boro al mantenimento dell'integrità strutturale

3) Nutrienti che rimangono in forma ionica

Potassio Presenti come ioni liberi disciolti in
Calcio acqua o legati ad acidi pectici nelle
Magnesio pareti cellulari; regolano i potenziali
Cloro osmotici e agiscono come cofattori
Manganese enzimatici

4) Nutrienti coinvolti nelle reazioni redox

Ferro Partecipare a reazioni che
Zinco coinvolgono il trasporto di elettroni
Rame
Molibdeno

La mobilità di ciascun nutriente è importante quando si valutano i sintomi

- Mobile
- Immobile

Azoto	Calcio
Potassio	Zolfo
Magnesio	Ferro
Fosforo	Boro
Cloro	Rame
Zinco	
Molibdeno	

Macronutrienti: Azoto (N)

Ruolo nella fisiologia vegetale

- ❖ Esiste in grandi quantità (il più abbondante)
- ❖ RUBISCO
- ❖ aminoacidi, proteine, acidi nucleici, nucleotidi, coenzimi

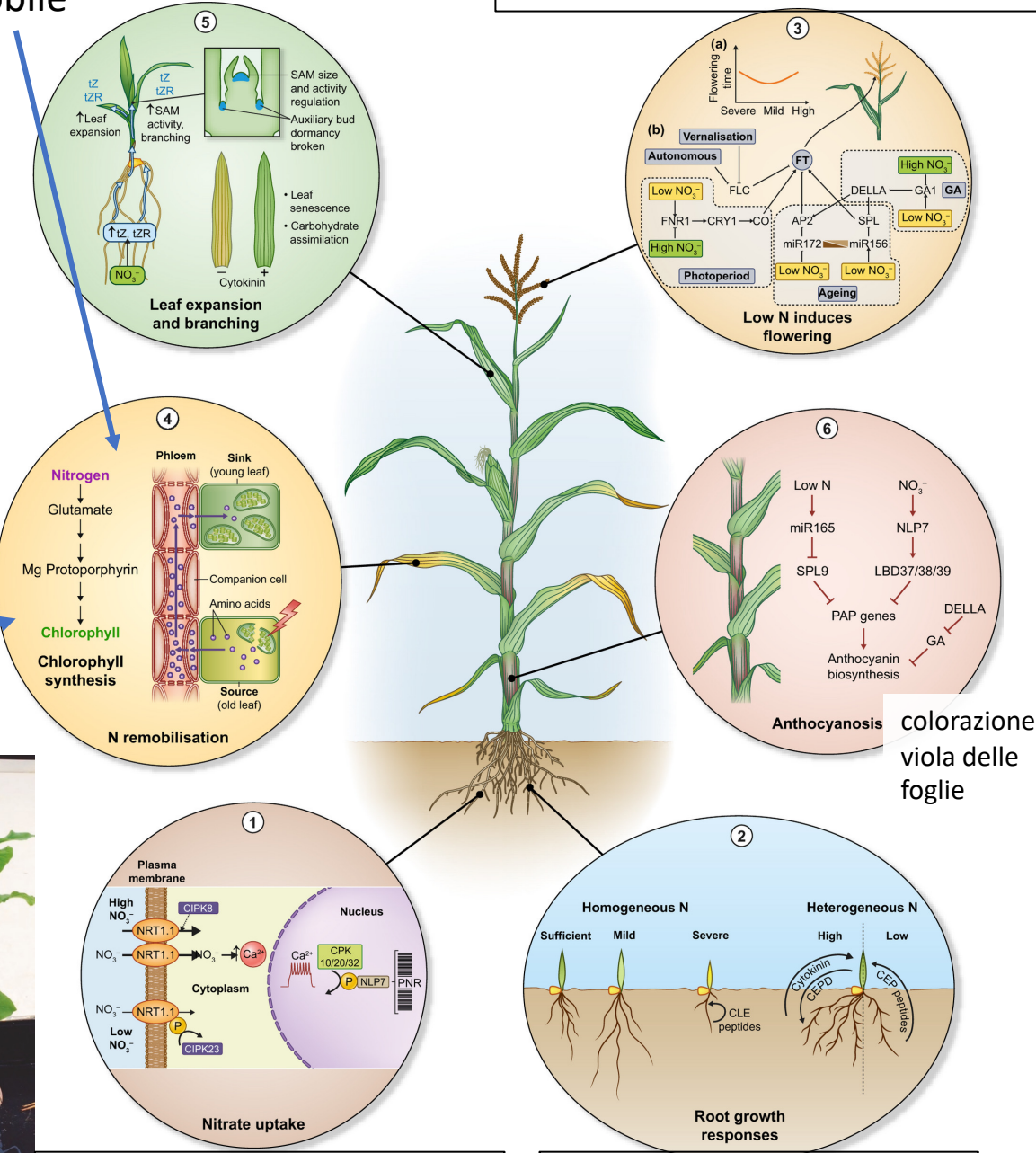
Sintomi di carenza da azoto

- Inibizione della crescita delle piante
- Clorosi delle foglie vecchie (alla base della pianta) a causa della mobilità di azoto ed il sintesi di clorofilla nelle foglie giovane
- Lignificazione dei tessuti verdi (eccesso di carboidrati)
- Antocianosi delle foglie (diventano viole); un sintomo comune sotto stesso abiotico



Mobile

La carenza di azoto induce la fioritura



trasportatore di duello-affinità che risponde alle concentrazioni di nitrati

risposta di foraggiamento delle radici a basso contenuto di azoto

Macronutrienti: Potassio (K)

Mobile

Ruolo nella fisiologia vegetale

- ❖ Cofattore per più di 40 enzimi; turgore cellulare ed elettro-neutralità cellulare
- ❖ Attivazione degli enzimi della fotosintesi e della respirazione

Sintomi di carenza da potassio

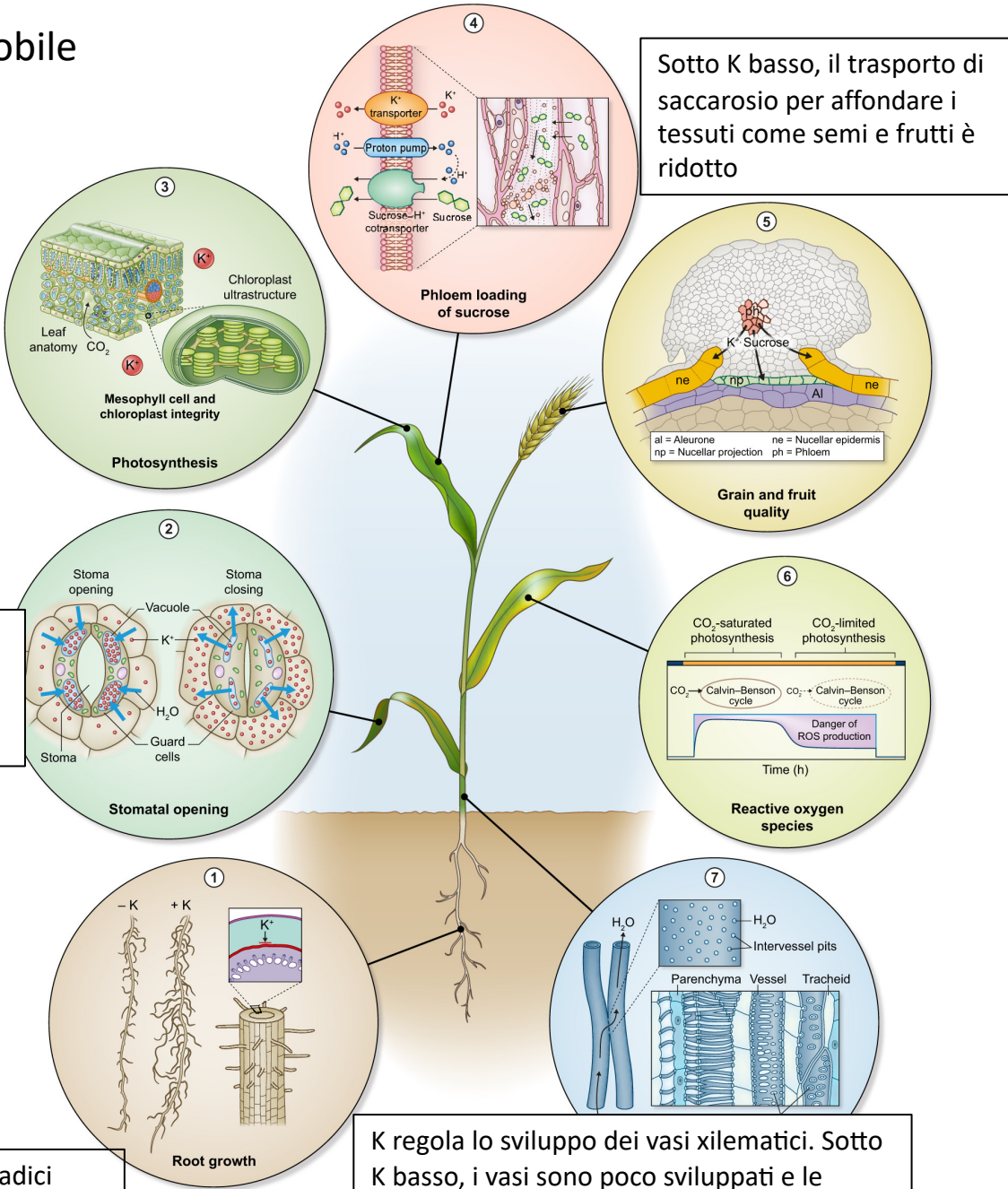
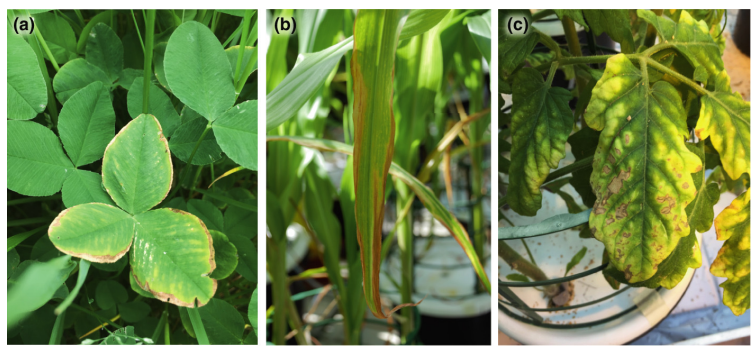
- ❖ Prima, clorosi sul margine delle foglie; poi necrosi all'apice, sul margine e tra le nervature
- ❖ I sintomi compaiono alla base della pianta
- ❖ Foglie arricciate
- ❖ Inibizione della crescita delle radici laterali

L'apertura stomatica dipende da K per creare cellule di guardia turgide

La crescita delle radici dipende da K per il carico di saccarosio nel floema

K regola lo sviluppo dei vasi xilematici. Sotto K basso, i vasi sono poco sviluppati e le piante sono più sensibili alla siccità e allo stress da salinità

Sotto K basso, il trasporto di saccarosio per affondare i tessuti come semi e frutti è ridotto



Macronutrienti: Fosforo (P)

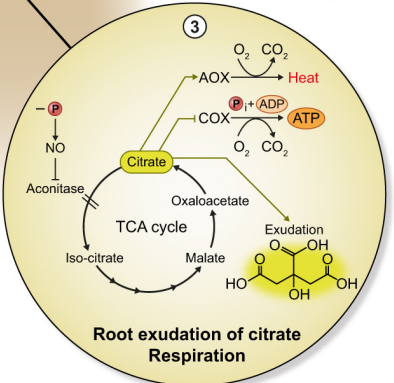
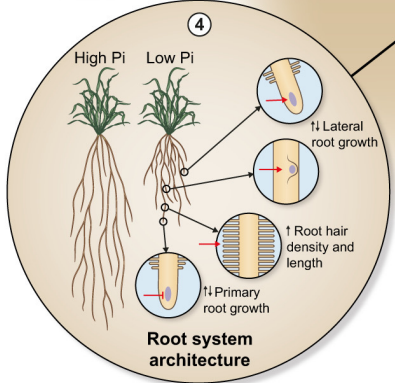
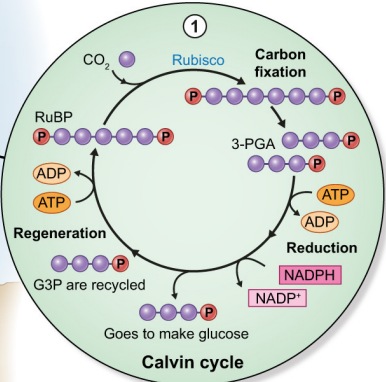
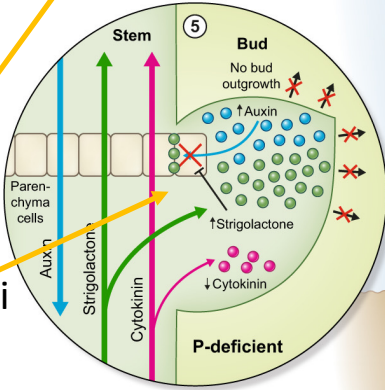
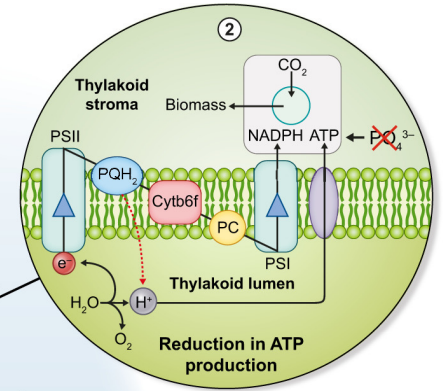
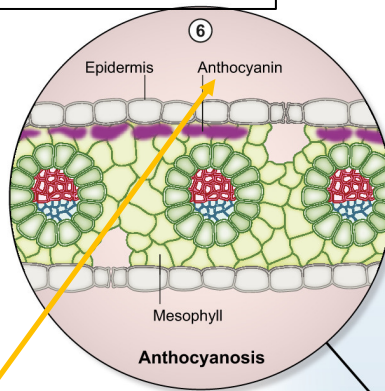
Gli antociani forniscono fotoprotezione

Ruolo nella fisiologia vegetale

- ❖ Componente di fosfati zuccherini coinvolti nella fotosintesi e nella respirazione, acidi nucleici, nucleotidi, fosfolipidi delle membrane
- ❖ **ATP**
- ❖ regola sia la carbossilazione della CO₂ che la rigenerazione di RuBP

Sintomi di carenza da fosforo

- ❖ Colorazione verde scuro delle foglie o verde-viola scuro
- ❖ Malformazione delle foglie con punti necrotici (cellule morte)
- ❖ L'inibizione della crescita nelle piante giovani



La densità dei peli radicali aumenta con P bassa

Una via di respirazione alternativa per la respirazione viene attivata in condizioni di P bassa; il citrato viene rilasciato dalle radici

Macronutrienti: Calcio (Ca)

Immobile

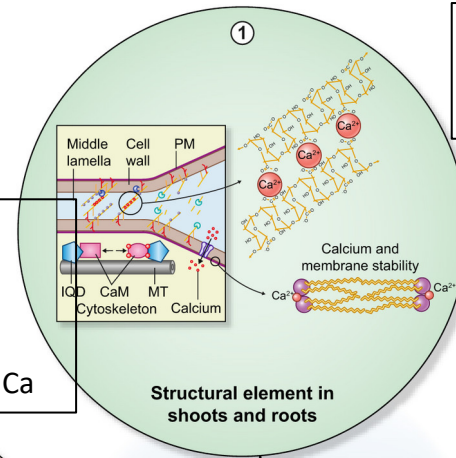
Ruolo nella fisiologia vegetale

- ❖ Lamella media della parete cellulare
- ❖ cofattore per l'idrolisi dell'ATP
- ❖ messaggero secondario sotto diverse stress biotici e abiotici

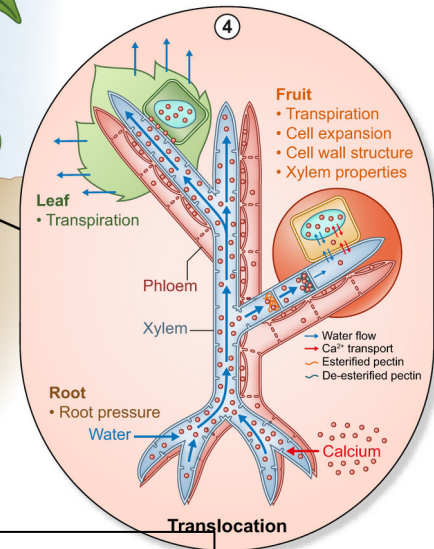
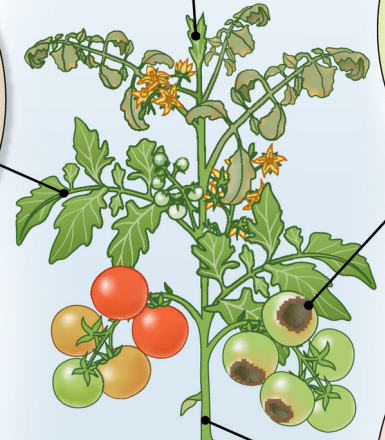
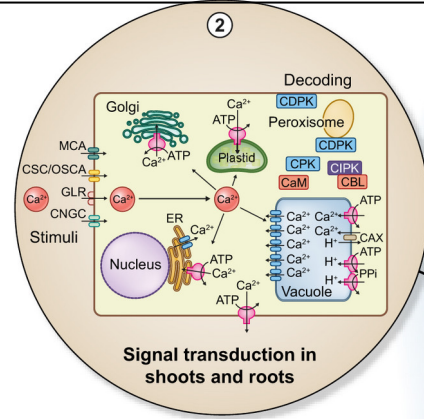
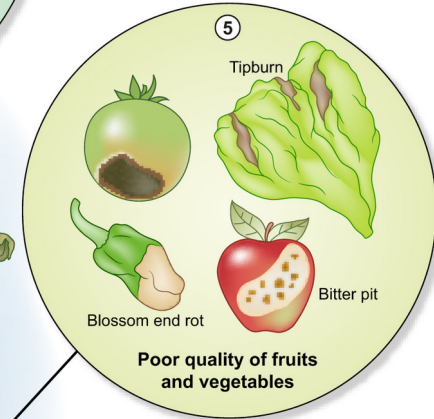
Sintomi di carenza da calcio

- ❖ necrosi delle regioni meristematiche (germogli e radici)
- ❖ foglie deformate
- ❖ radici marroni e rachitiche
- ❖ marciume del fiore dei frutti

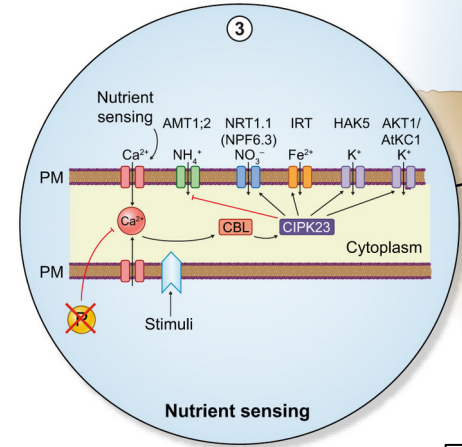
Ca è destinato alla pectica gruppi carbossilici nella parete cellulare



Ca è un componente significativo delle reti di segnalazione da piccoli cambiamenti nella concentrazione citosolica di Ca



La traslocazione del Ca da radice a germoglio avviene attraverso lo xilema



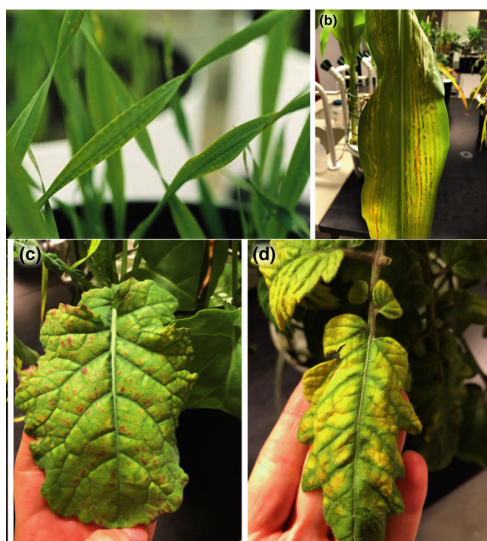
Macronutrienti: Magnesio (Mg)

Ruolo nella fisiologia vegetale

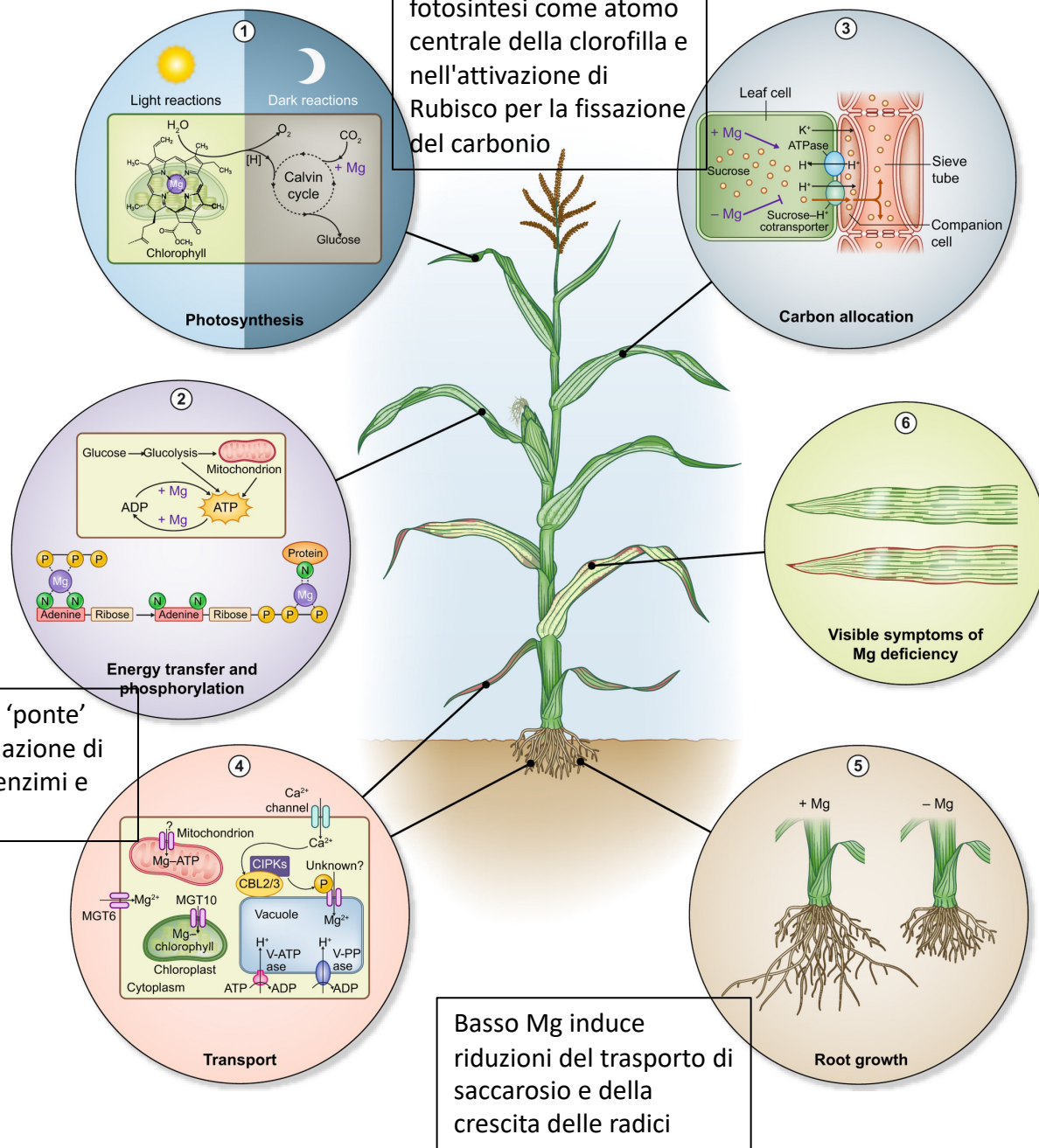
- ❖ Attivazione degli enzimi coinvolti nella fotosintesi, nell'attivazione e nella sintesi di DNA e RNA
- ❖ Atomo centrale dei pigmenti clorofilla a e b

Sintomi di carenza da magnesio

- ❖ clorosi tra nervature fogliari, prima sulle foglie vecchie
- ❖ Le foglie diventano gialle o bianche con prematura abscissione
- ❖ Ridotta crescita delle radici



Mobile



Il Mg ha un ruolo importante nella fotosintesi come atomo centrale della clorofilla e nell'attivazione di Rubisco per la fissazione del carbonio

Un atomo 'ponte' nella formazione di ATP e tra enzimi e substrati

Basso Mg induce riduzioni del trasporto di saccarosio e della crescita delle radici

Macronutrienti: Zolfo (S)

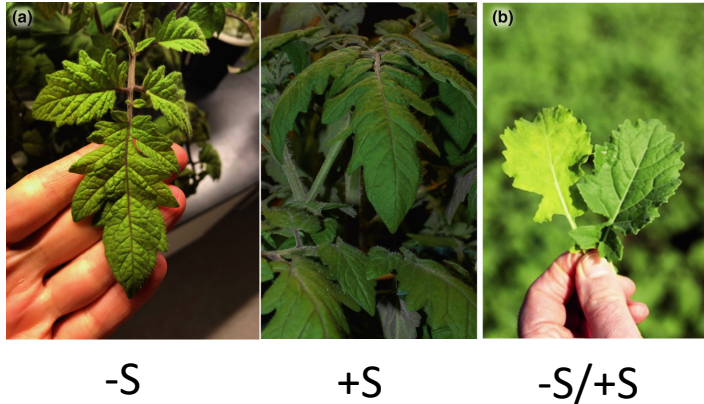
Ruolo nella fisiologia vegetale

- ❖ Essenziale per il metabolismo cellulare
- ❖ Componente degli amminoacidi come cisteina, cistina, metionina; coenzima A
- ❖ S viene assorbito come SO_4^{2-} attraverso trasportatori nelle radici

Sintomi di carenza da zolfo

- ❖ Come per l'azoto, clorosi delle foglie mature e giovani (diventano gialle) e inibizione della crescita
- ❖ antocianosi (diventano viola)
- ❖ inibizione della crescita

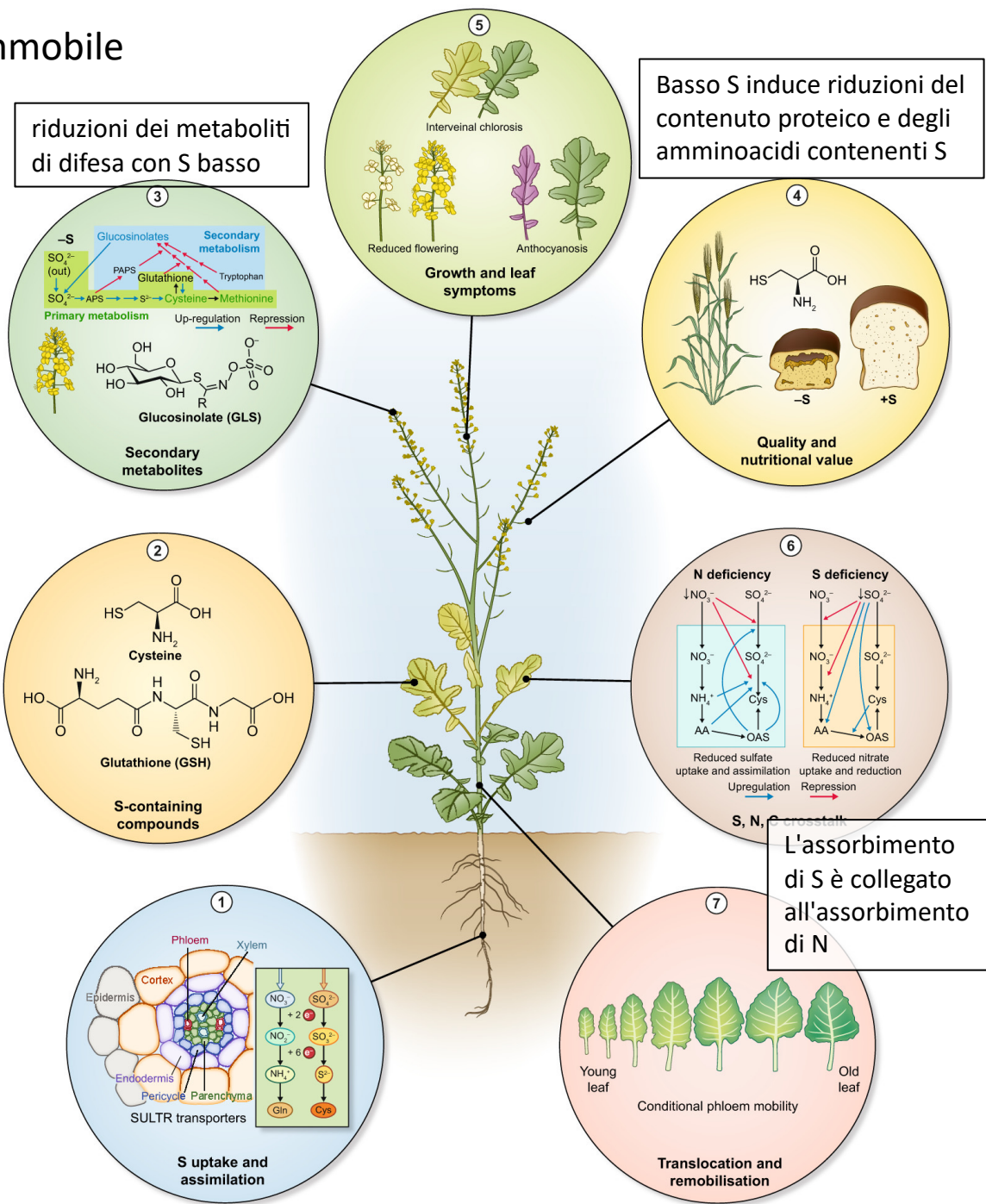
Immibile



-S

+S

-S/+S



Micronutrienti: Ferro (Fe)

Immobile

- **Ruolo nella fisiologia vegetale**

- ❖ Componente di enzimi coinvolti nel trasferimento di elettroni
- ❖ Ridotto da Fe^{2+} a Fe^{3+}
- ❖ Sintesi dei complessi clorofilla-proteine nel cloroplasto

- **Sintomi di carenza da ferro**

- ❖ Clorosi tra le nervature delle foglie giovani
- ❖ Carenza prolungata: le foglie diventano bianche (clorotiche)
- ❖ Se si lega con ossidi e fosfati, ha bassa mobilità (poco assimilabili)

Micronutrienti: Cloro

- **Ruolo nella fisiologia vegetale**

- ❖ La scissione dell'acqua nella fotosintesi (PSII)
- ❖ Divisioni cellulari sia nelle foglie che nelle radici

- **Sintomi di carenza da cloro (raro in natura)**

- ❖ avvizzimento delle punte delle foglie e bronzatura delle foglie
- ❖ clorosi e necrosi
- ❖ le radici appaiono rachitiche e ispessite vicino agli apici

Micronutrienti: Rame (Cu)

- Ruolo nella fisiologia vegetale
 - ❖ Coinvolto in reazioni redox con la riduzione reversibile di Cu^+ a Cu^{2+} , soprattutto plastochinina (PC)
- Sintomi di carenza da rame
 - ❖ Inizialmente le foglie diventano verde scuro
 - ❖ formazione di macchie necrotiche bianche sulle punte delle foglie che si diffondono alla base
 - ❖ con carenza continua si verifica l'abscissione fogliare

Micronutrienti: Manganese (Mn)

- **Ruolo nella fisiologia vegetale**
 - ❖ Attivazione di enzimi, in particolare decarbossilasi e deidrogenasi del ciclo di Krebs
 - ❖ Coinvolto nella reazione che produce ossigeno nella fotosintesi
- **Sintomi di carenza da manganese**
 - ❖ Clorosi tra le nervature delle foglie
 - ❖ Necrosi (puntiformi)

Micronutrienti: Zinco (Zn)

- **Ruolo nella fisiologia vegetale**

- ❖ necessario per la sintesi della clorofilla
- ❖ richiesto per l'allungamento degli internodi
- ❖ necessario per produzione di auxina

- **Sintomi di carenza da zinco**

- ❖ crescita stentata con portamento a rosetta
- ❖ piccole foglie rattrappite o deformate
- ❖ le foglie più vecchie diventano clorotiche con macchie necrotiche

Micronutrienti: Molibdeno (Mo)

- **Ruolo nella fisiologia vegetale**

- ❖ componenti di enzimi tra cui nitrato riduttasi e nitrogenasi
- ❖ in questo senso è fondamentale per la fissazione e l'assimilazione dell'azoto nelle piante

- **Sintomi di carenza da molibdeno**

- ❖ le foglie più vecchie diventano clorotiche e necrotiche tra le nervature
- ❖ le foglie più giovane si deformano
- ❖ La formazione dei fiori è inibita

Micronutrienti: Boro (Bo)

- **Ruolo nella fisiologia vegetale**

- ❖ parte del complesso della parete cellulare con mannitolo e mannosio;
- ❖ allungamento della parete cellulare
- ❖ metabolismo degli acidi nucleici

- **Sintomi di carenza da boro**

- ❖ Necrosi nera di foglie giovani e gemme terminali
- ❖ Perdita della dominanza apicale (diventano più ramificate)
- ❖ Fusti fragili

Pausa
10 minuti

Il suolo e lo scambio cationico

- Il suolo è un substrato importante perché fornisce alle piante:

Elementi nutritivi

Acqua

Ossigeno

Stabilità

I microorganismi possono aiutare le piante liberando o rendendo più disponibili i nutrienti dalle particelle di suolo

- Le proprietà del suolo determinano la disponibilità di nutrienti per le piante:

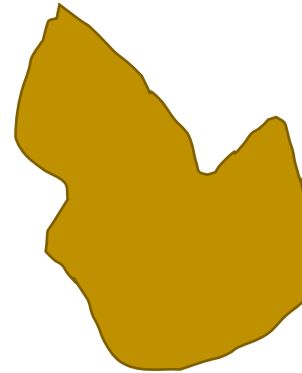
- ❖ dimensione delle particelle: determinano la tessitura e la porosità del suolo

- ❖ pH

- ❖ quantità di sostanza organica

TUTTE queste proprietà sono legate insieme dal fatto che le particelle del suolo sono caricate negativamente e si legano ai cationi, con un legame preferenziale H^+

Sostanza organica



Sabbia



0.05 mm a 2 mm

Argilla



< 0.002 mm

Limo



0.002 mm a 0.05 mm

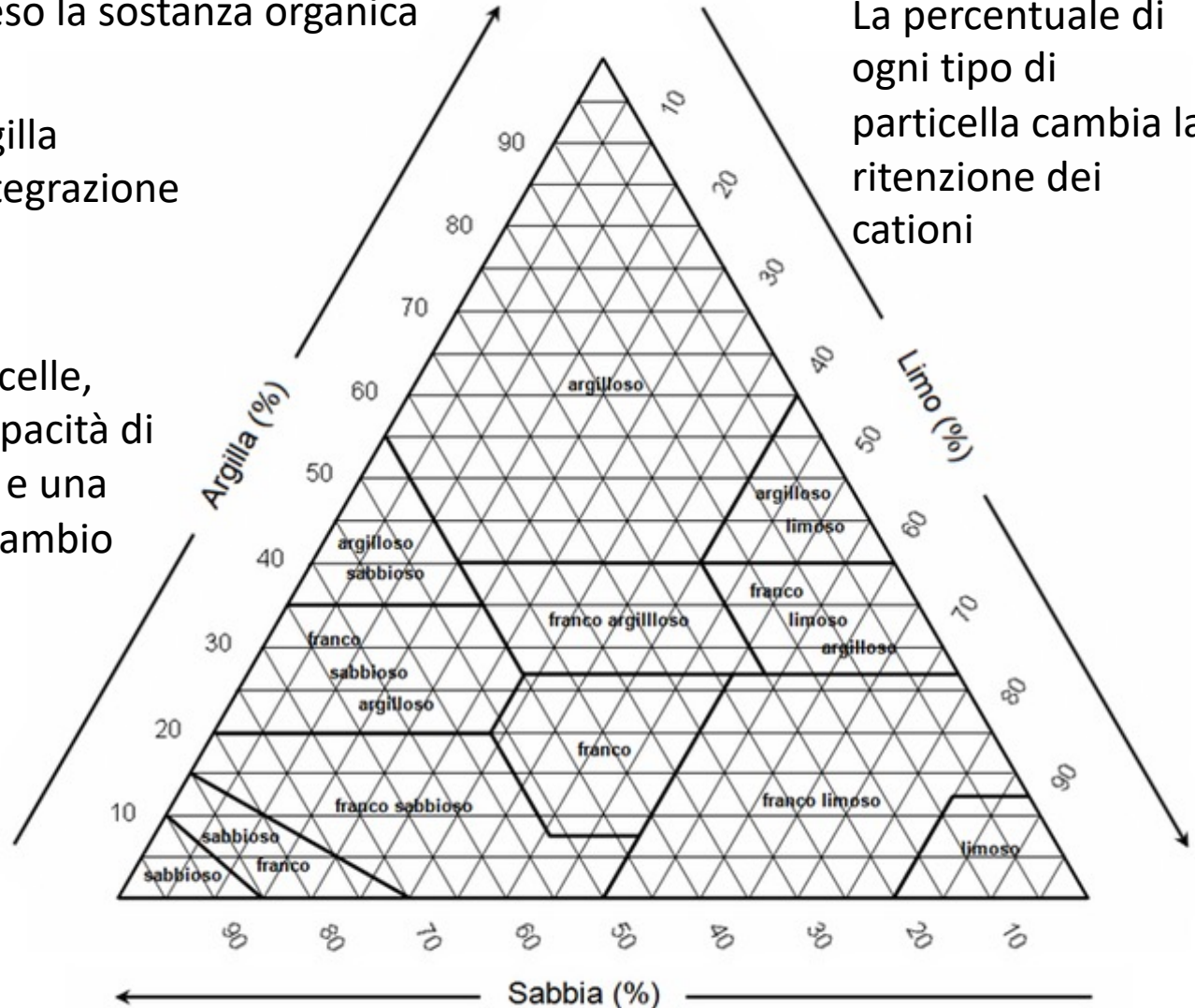
Il triangolo per la determinazione della tessitura del suolo (USDA)

Le particelle del suolo sono caricate negativamente, compreso la sostanza organica

La sabbia, il limo, e l'argilla provengono dalla disintegrazione della roccia madre

Fra questi 3 tipi di particelle, l'argilla ha la più alta capacità di ritenzione dei nutrienti e una maggiore capacità di scambio cationico (CEC)

La percentuale di ogni tipo di particella cambia la ritenzione dei cationi



lo scambio cationico

Le particelle organiche ed inorganiche del suolo sono caricate negativamente

I cationi con carica positiva come Ca^{2+} e NH_4^+ sono attratti dalle particelle del suolo con carica negativa

I cationi legati alle particelle del terreno non sono disponibili per l'assorbimento da parte delle radici - devono essere disciolti nella soluzione del terreno

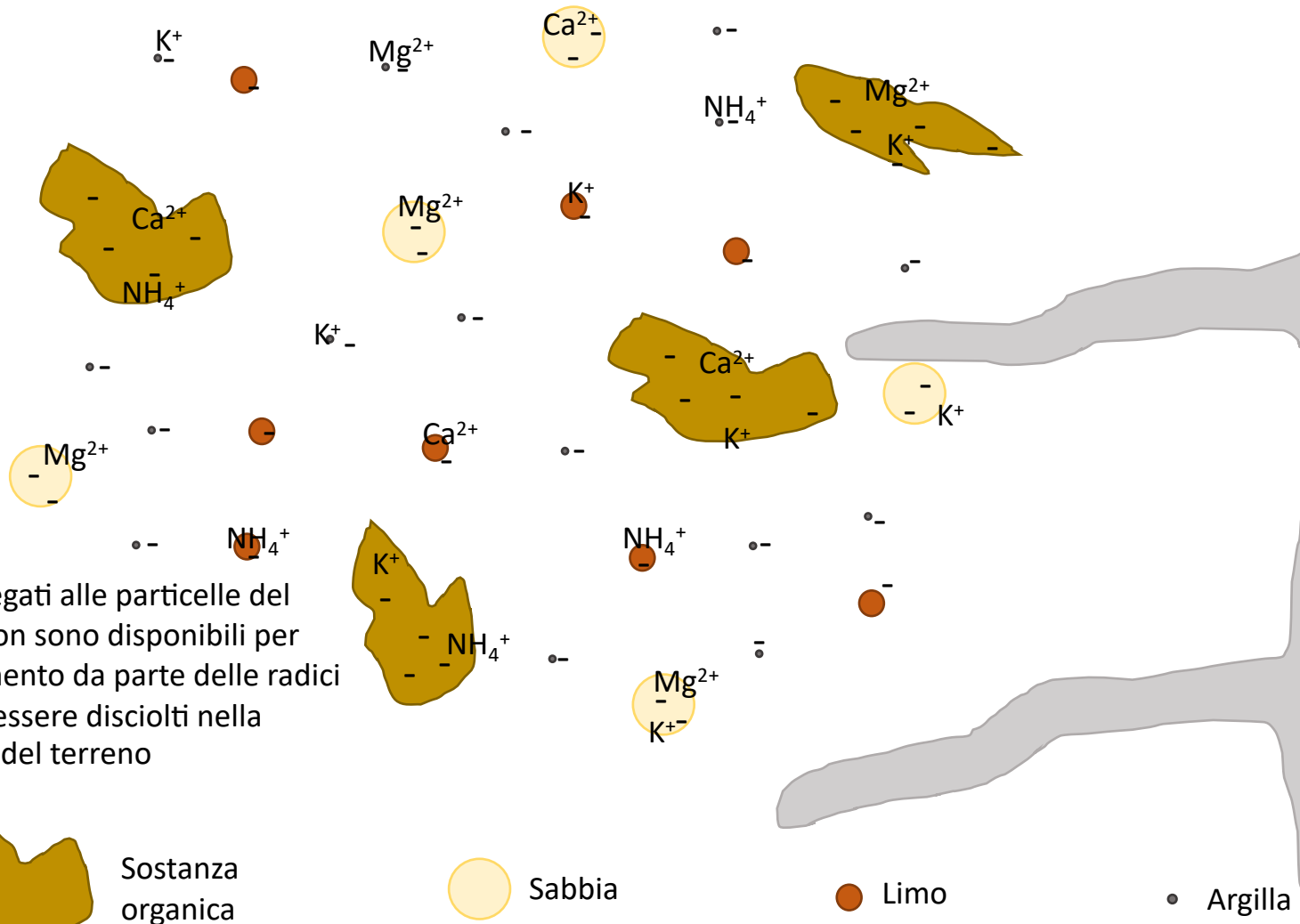


Sostanza organica

Sabbia

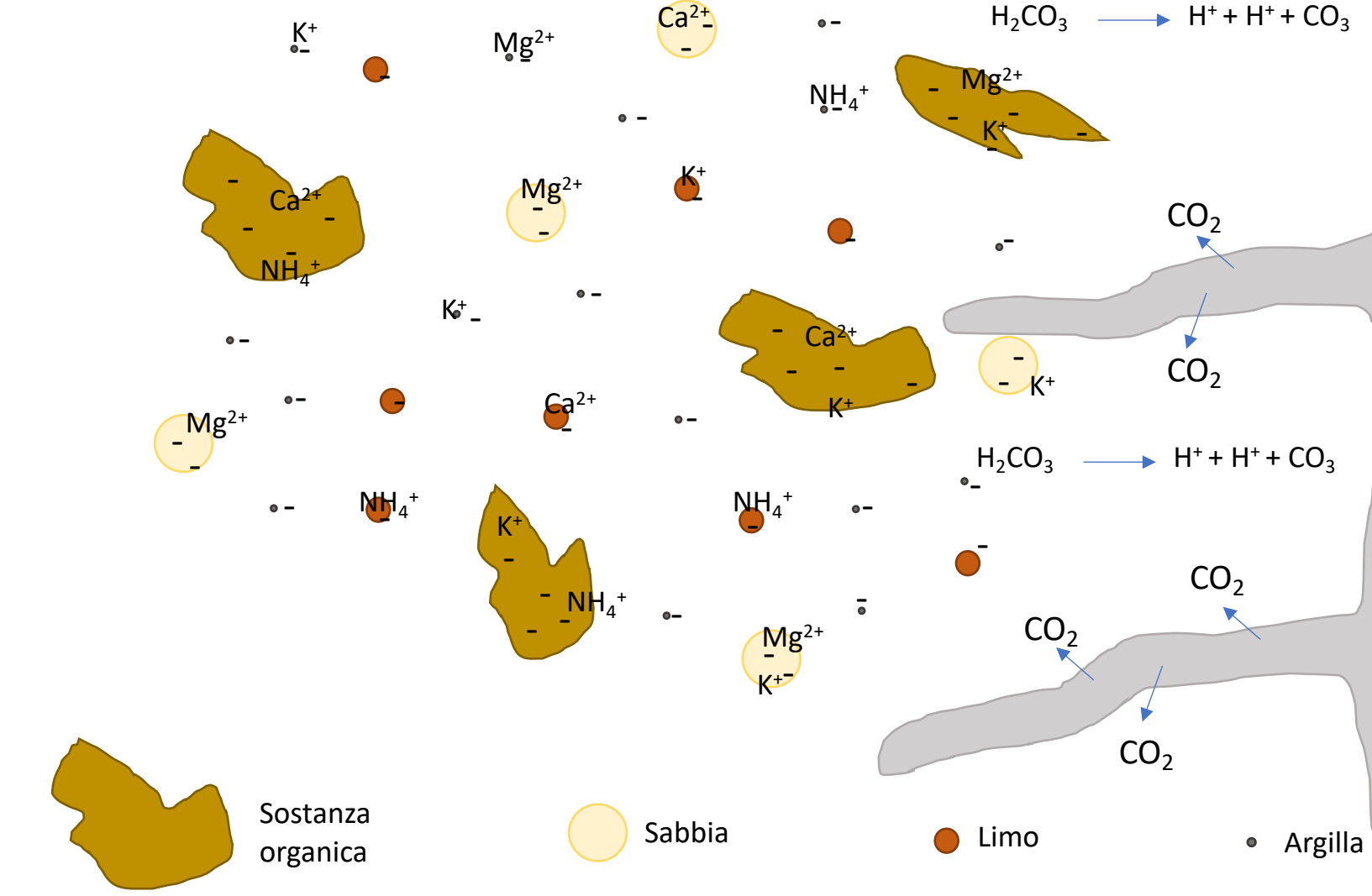
Limo

Argilla



Lo scambio cationico: rendendo i minerali disponibili per l'assorbimento

La CO₂ rilasciata durante la respirazione delle radici si dissolve nell'acqua della soluzione del terreno e rilascia protoni, modificando il pH:



CO₂ (from root)

CO₂ (in soil)



CO₂ (from root)

CO₂ (in soil)



CO₂ (from root)

CO₂ (in soil)

CO₂ (from root)

CO₂ (in soil)

CO₂ (from root)

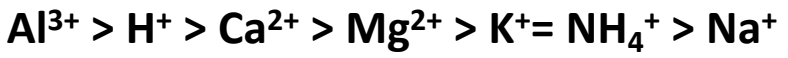
CO₂ (in soil)

Lo scambio cationico: rendendo i minerali disponibili per l'assorbimento

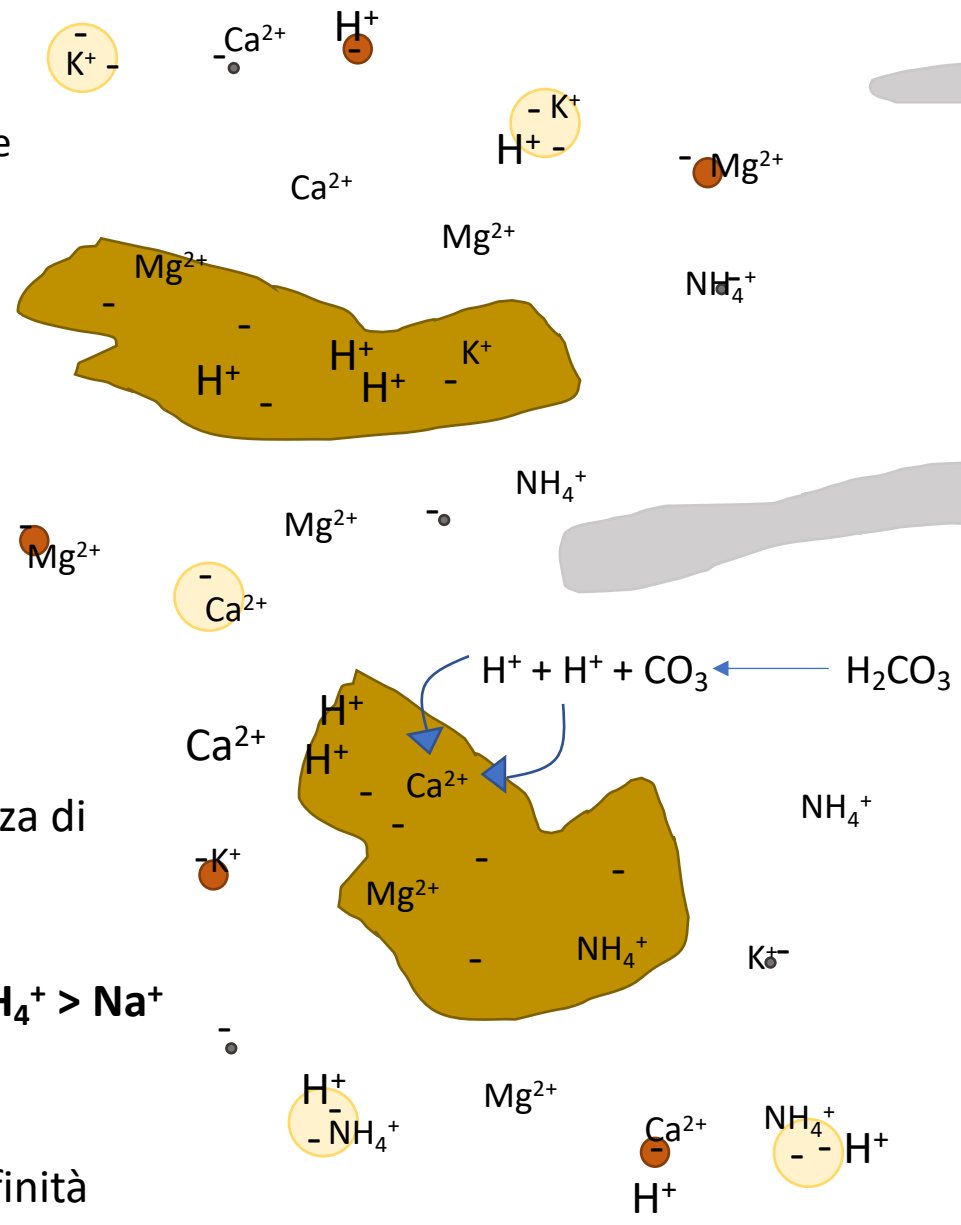
I protoni (H^+) sostituiscono i cationi legati alle particelle del suolo, rilasciandoli nella soluzione circolante del suolo

I cationi nella soluzione circolante sono disponibili per l'assorbimento da parte delle radici

C'è un ordine di preferenza o forza di affinità per i cationi:



L'unico catione con maggiore affinità di un protone è l'alluminio

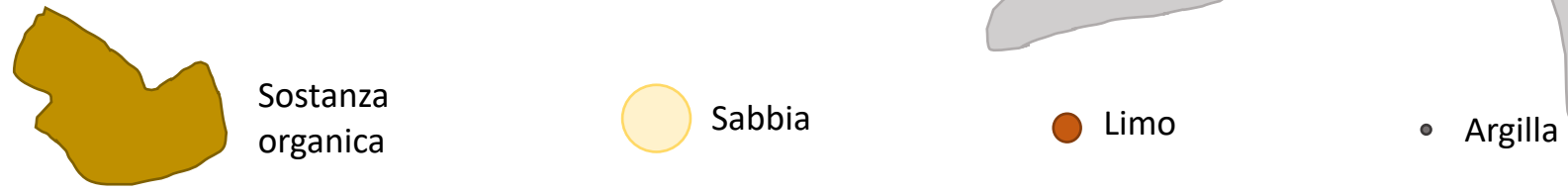


Lo scambio cationico: rendendo i minerali disponibili per l'assorbimento

Le particelle organiche ed inorganiche del suolo sono caricate negativamente

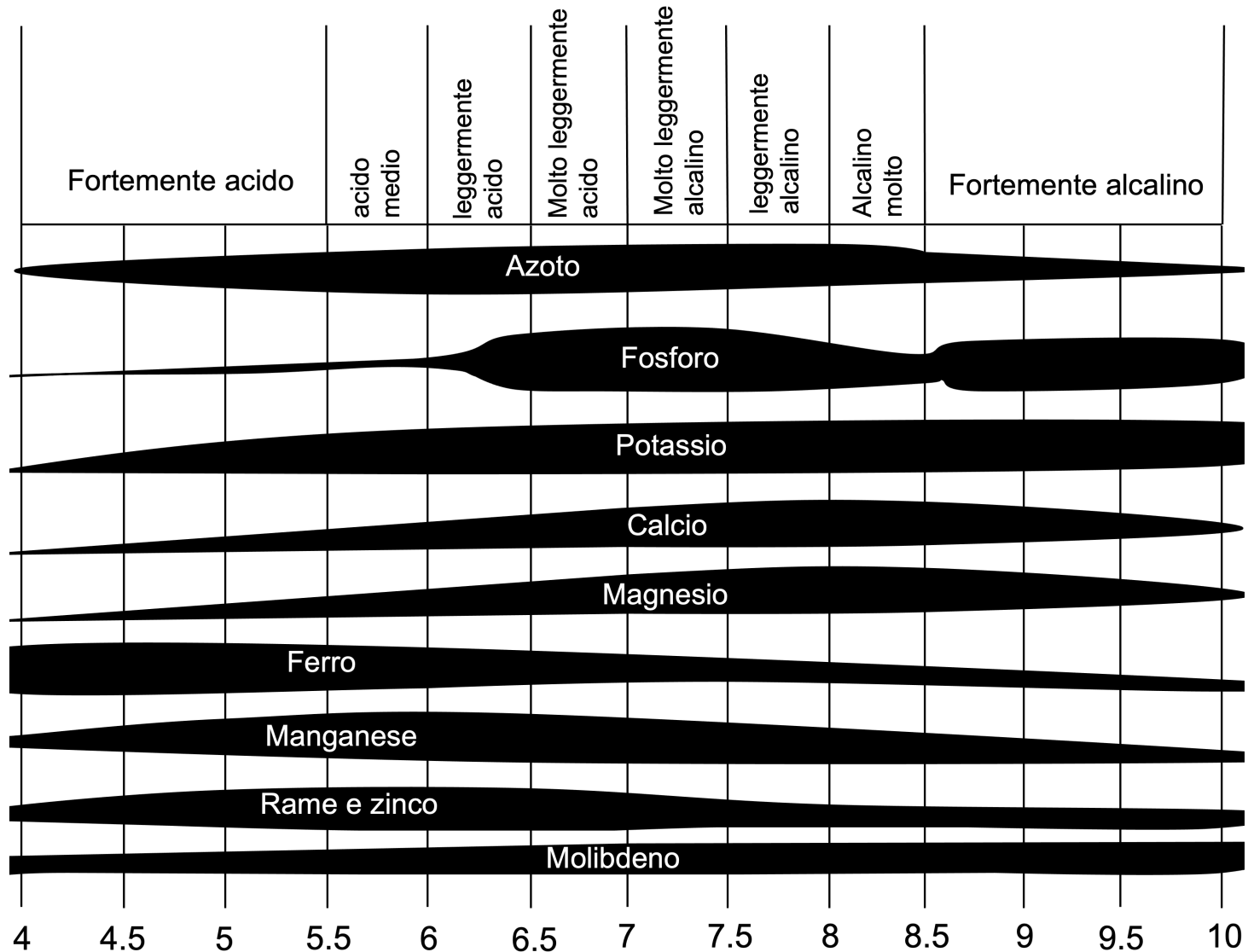
Anioni minerali come fosfato, cloruro e nitrato vengono respinti dalla carica negativa delle particelle del suolo e rimangono in soluzione

Per questo gli ioni in soluzione rischiano di essere dilavati!



Il pH del suolo è un fattore importante che determina la disponibilità di nutrienti minerali

Il pH naturale del suolo è determinato dal materiale parentale, dal clima, dalla struttura del suolo e dai microrganismi

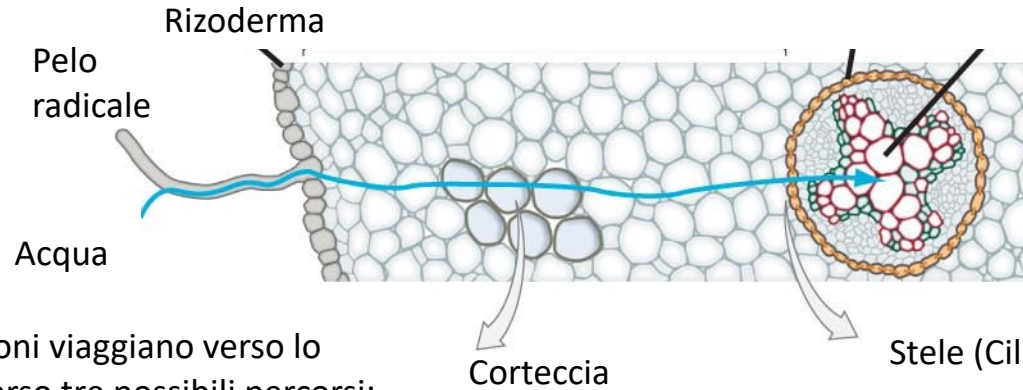


Le bande di Caspary

uno strato ceroso nell'endoderma che impedisce la perdita d'acqua nel terreno asciutto

E

regola l'assorbimento di ioni nel sistema vascolare, prevenendo l'assorbimento incontrollato di minerali



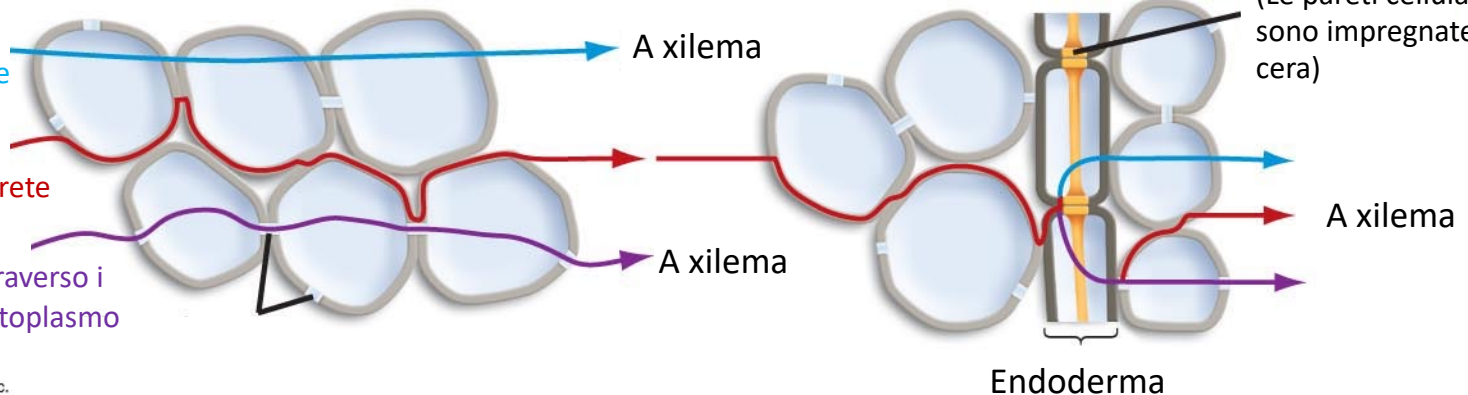
Gli ioni minerali nella soluzione del suolo possono spostarsi nelle radici tramite flusso di massa, guidati dal flusso di traspirazione

L'acqua e gli ioni viaggiano verso lo xilema attraverso tre possibili percorsi:

Transmembrana
tramite acquaporine
(Solo H₂O)

Via apoplastica,
attraverso le parete
cellulare

Via simplastica, attraverso i
plasmodesmi e il citoplasma



© 2011 Pearson Education, Inc.

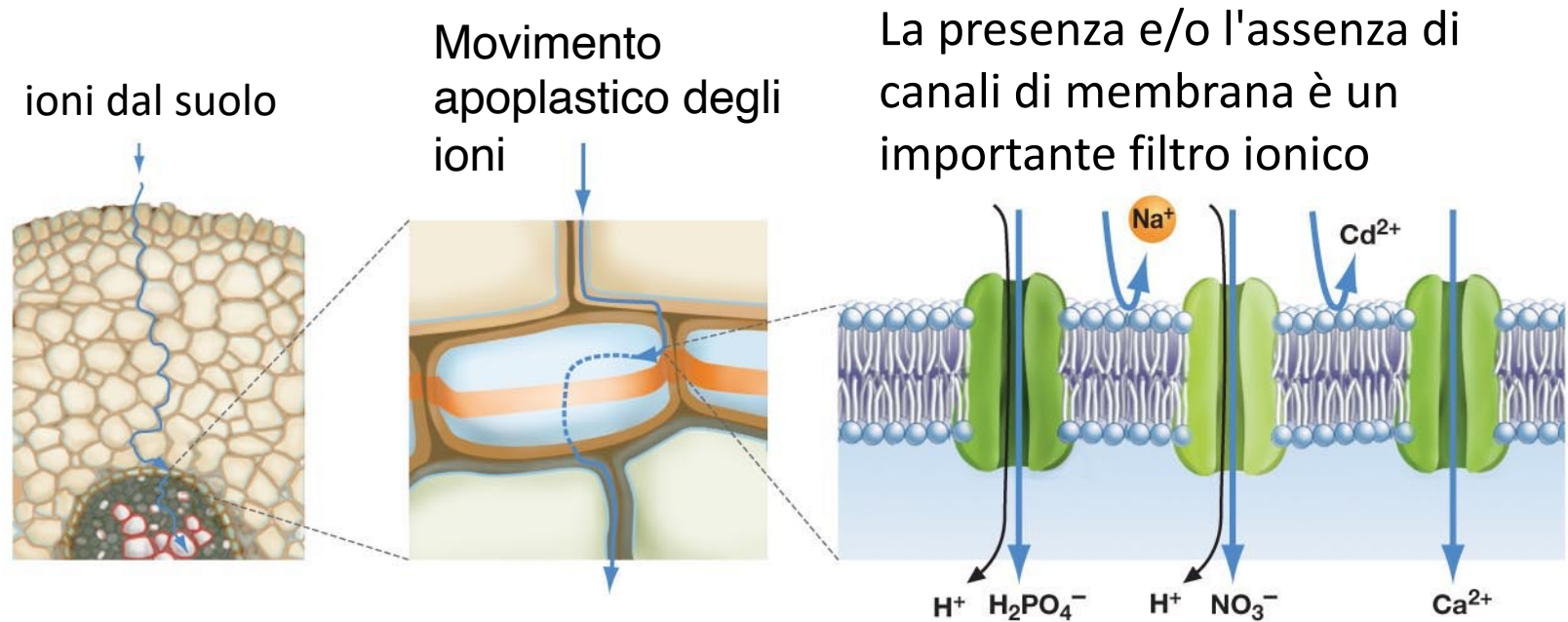
Servono trasportatori, pompe e canali per entrare nella via simplastica e nel sistema vascolare

Gli ioni si spostano dal suolo allo xilema radicale per:

- 1) **Via apoplastica**, negli spazi intercellulari e lungo le pareti delle cellule
- 2) **Via simplastica**, attraverso la membrana plasmatica e il citoplasma

Ma

Gli ioni devono muoversi nella via simplastica per passare la banda di Caspary

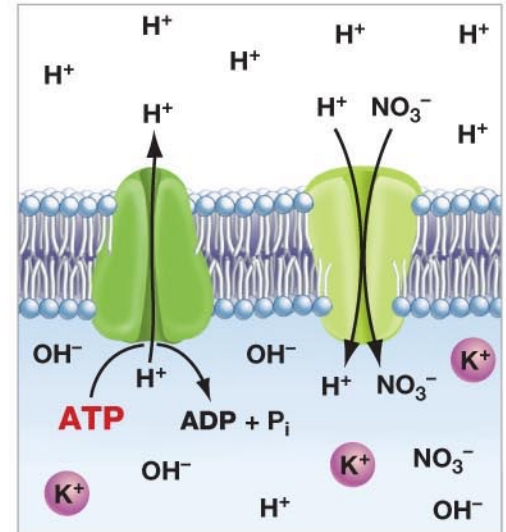
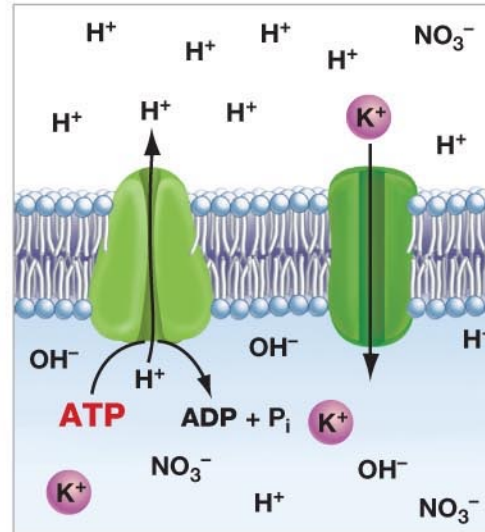
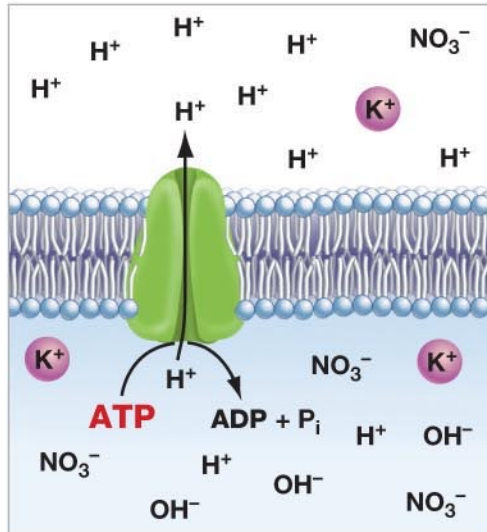
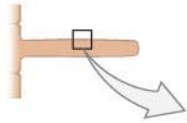


© 2011 Pearson Education, Inc.

TUTTI i nutrienti possono essere tossici a concentrazioni sufficientemente elevate!!

L'assorbimento dei nutrienti nei peli radicali attraverso la via simplastica può essere ottenuto mediante la creazione di un gradiente elettrochimico

Soluzione del suolo



Stabilire un gradiente elettrochimico con pompe protoniche

I cationi entrano nei peli radicali attraverso i **canali cationici**

Gli anioni si spostano nei peli radicali attraverso i **co-trasportatori insieme ai protoni**

Citoplasma

© 2011 Pearson Education, Inc.

Pausa
10 minuti

Azoto: Disponibilità, assorbimento e assimilazione

Nonostante l'importante ruolo che l'azoto svolge nella crescita e nel metabolismo delle piante, la sua disponibilità e assimilazione è particolarmente complessa

Forme di azoto:

NO_3^- : nitrato

NH_4^+ : ammonio

NH_3 : ammoniacca

NO_2^- : nitrito

N_2 : atmosferico

generato dalla fissazione o rilasciato per decomposizione della sostanza organica;

formato dalla riduzione del nitrato (NO_3^-)

richiede fissazione, si verifica in alcune specie

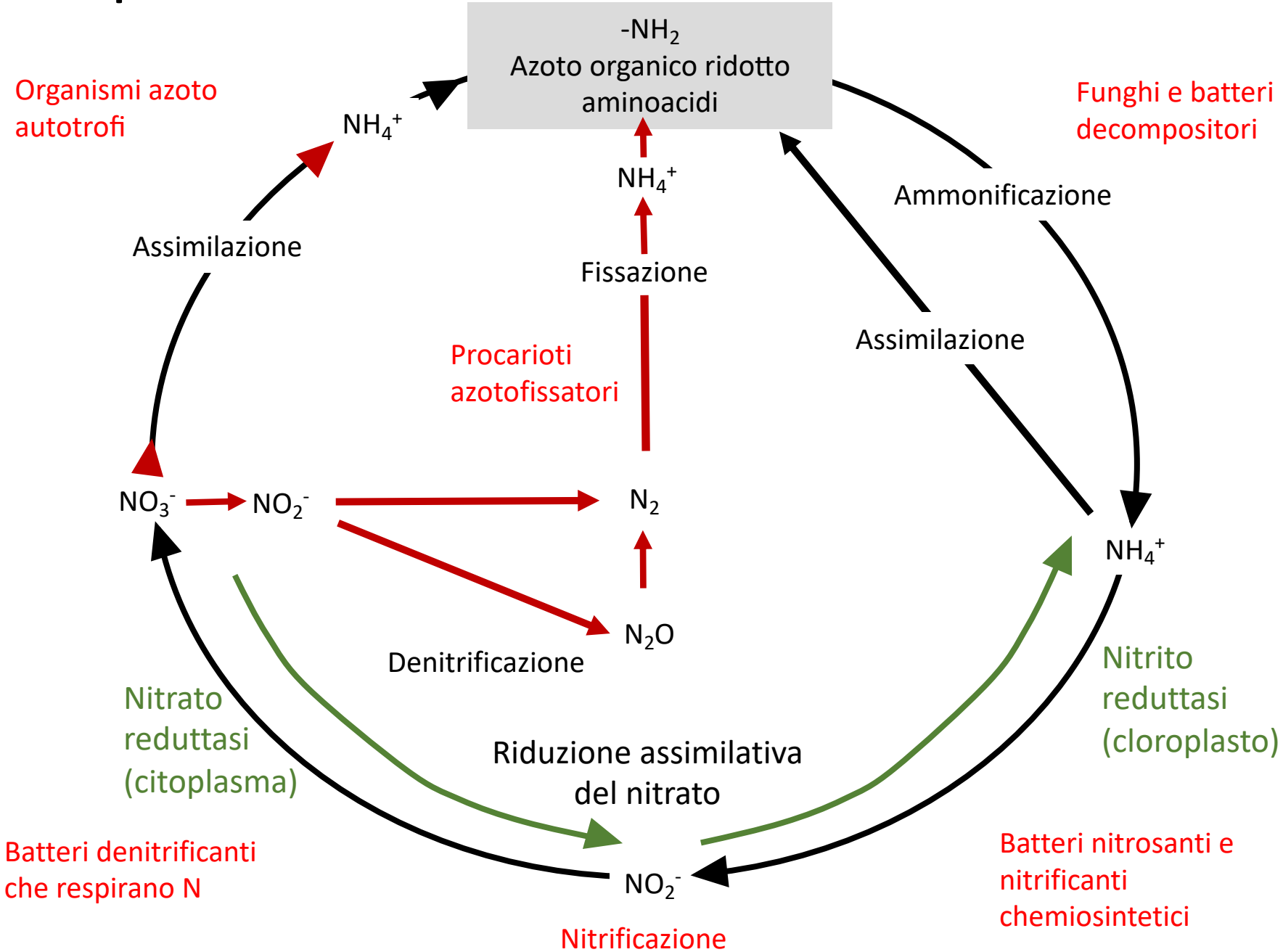
NO_3^- e NH_4^+ esistono nel suolo in abbondanza, ma c'è tanta competizione fra piante per il loro assorbimento!

NO_3^- , un anione, viene facilmente lisciviato dal suolo, entra nei peli radicali attraverso i co-trasportatori con H^+

NH_4^+ , un catione, entra nei peli radicali attraverso i canali cationici

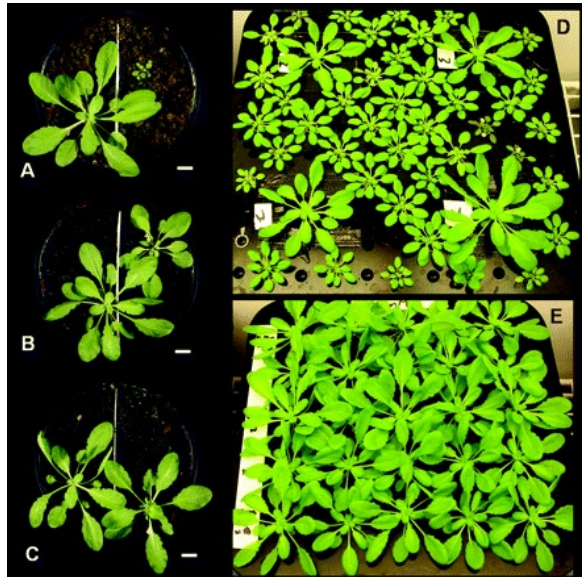
In generale, le piante hanno una preferenza per NH_4^+ rispetto all' NO_3^-

La complessità del Ciclo dell'azoto



La riduzione e l'assimilazione dell'azoto: da nitrato a nitrito a ammonio

L'assorbimento di nitrato si verifica attraverso i trasportatori (high affinity e low affinity) nei peli radicali



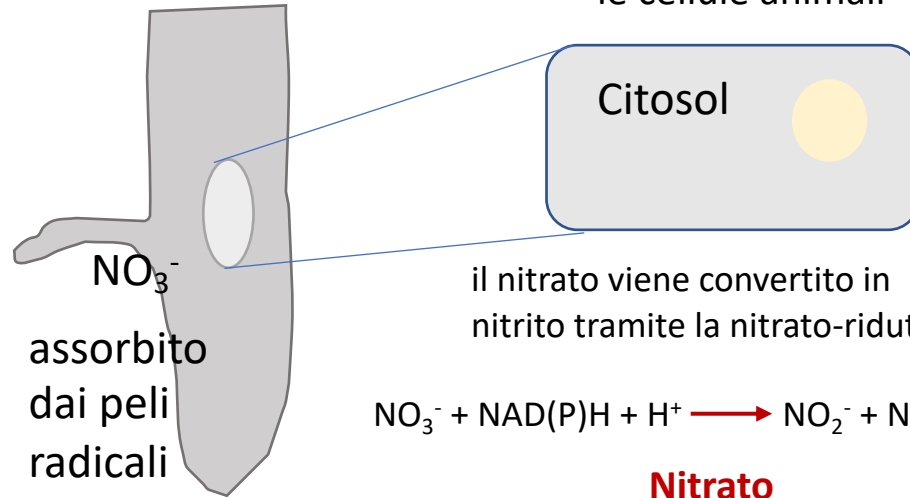
Miller et al., 2007; JEXBot 58

I mutanti per i trasportatori ad alta affinità sono più piccoli del WT in condizioni di fertilizzante scarso

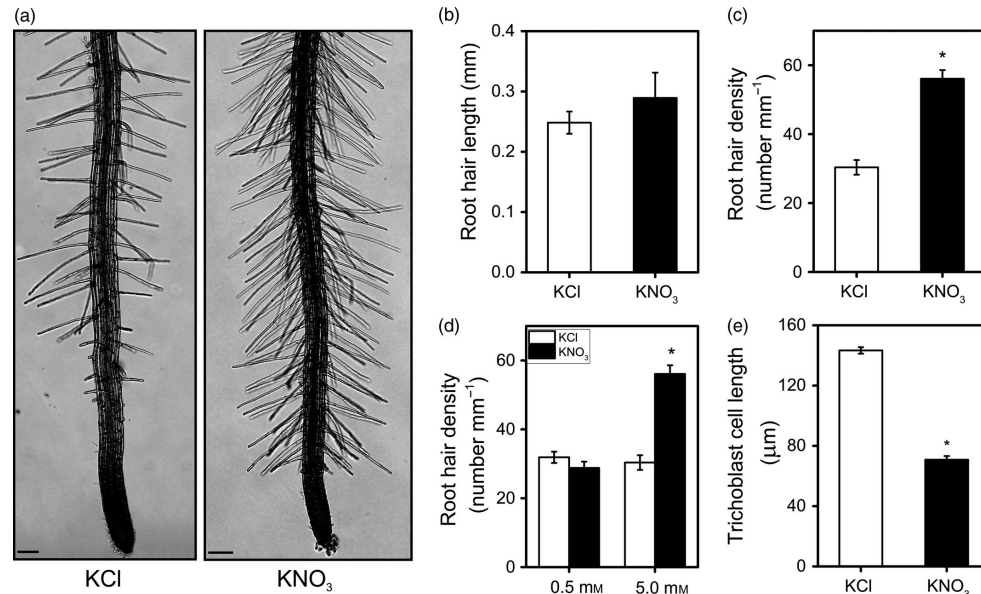
Concentrazioni elevate di nitrati inducono la formazione di peli radicali

Canales et al., The Plant Journal (2017) 92, 305–316

Il nitrato concentrato e non assimilato può essere tossico per le cellule animali



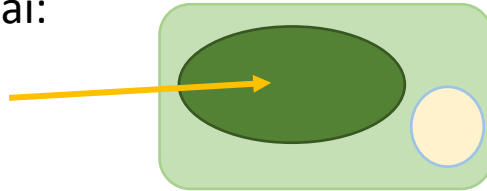
Nitrato riduttasi



La riduzione e l'assimilazione dell'azoto: da nitrato a nitrito a ammonio

Dal citosol delle radice, il nitrito viene trasportato ai:

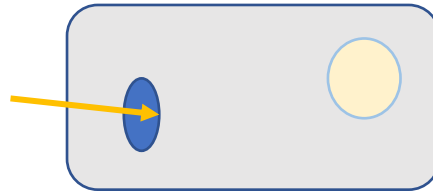
1) cloroplasti o



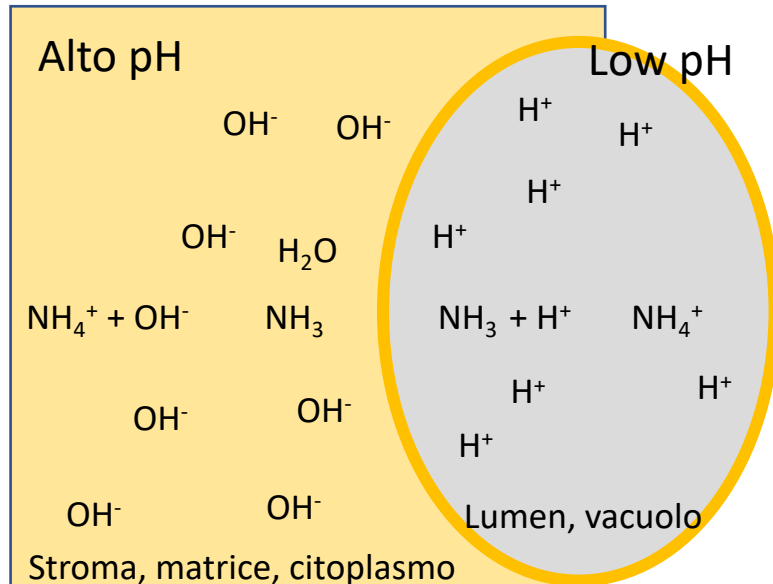
Nitrito viene convertito in ammonio tramite la nitrito riduttasi



2) plastidi dei radici



NH_4^+ (ammonio) può essere convertito in aminoacidi



Ammonio non assimilato può essere tossico sia per le cellule vegetali che animali perché dissipa i gradienti di protoni necessari per il trasporto di elettroni nella fotosintesi e nella respirazione:

- NH_3 può diffondersi attraverso la membrana e reagisce con i protoni per formare NH_4^+
- **Per evitare la tossicità**, l'ammonio deve essere rapidamente sequestrato nei vacuoli o convertito in aminoacidi

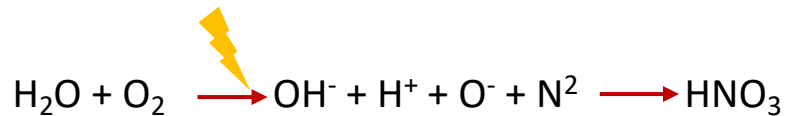
Fissazione di azoto: una fonte cruciale di azoto per le piante

Nitrato e ammonio dalla degradazione della materia organica non sono sufficienti per supportare tutte le piante

**Nemmeno l'azoto nei fertilizzanti industriali

Una fonte cruciale è l'azoto fissato: N_2 atmosferica!

Dai fulmini:



Questo acido nitrico è trasportato dalla pioggia

Dagli azotofissatori – batteri e cianobatteri:



Questo processo biologico richiede energia, ma molto meno dei processi industriali!

L'ammoniaca si scioglie in acqua per formare ammonio, una forma disponibile per assorbimento dalle piante



Azotofissazione: Richiede anaerobiosi

Nitrogenasi, l'enzima responsabile per la fissazione d'azoto atmosferico, è sensibile a ossigeno – può essere danneggiato se l'ossigeno accetta elettroni

Nelle relazioni simbiotiche con le piante, i batteri che fissano l'azoto vivono all'interno di noduli sulle radici



I noduli contengono **legemoglobina**, che si lega con l'ossigeno

I noduli in *Phaseolus vulgaris* (fagiolo)

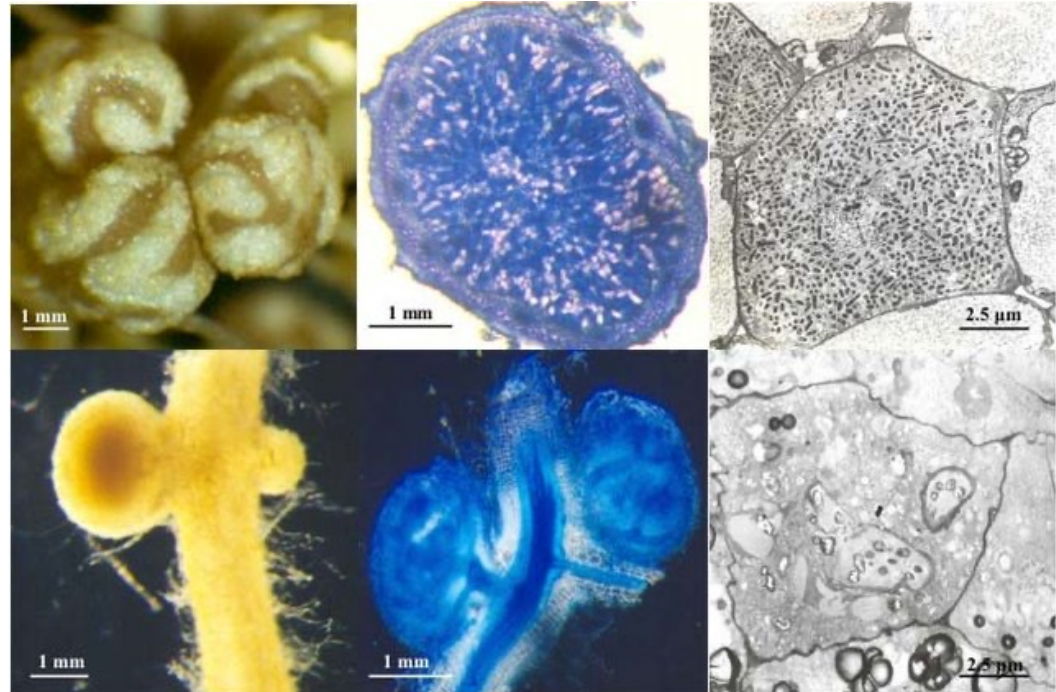
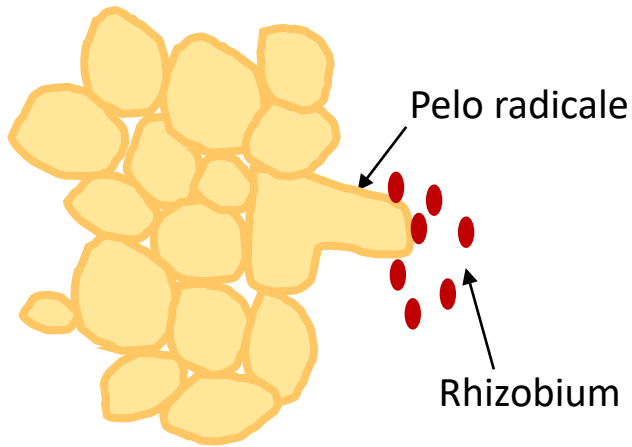


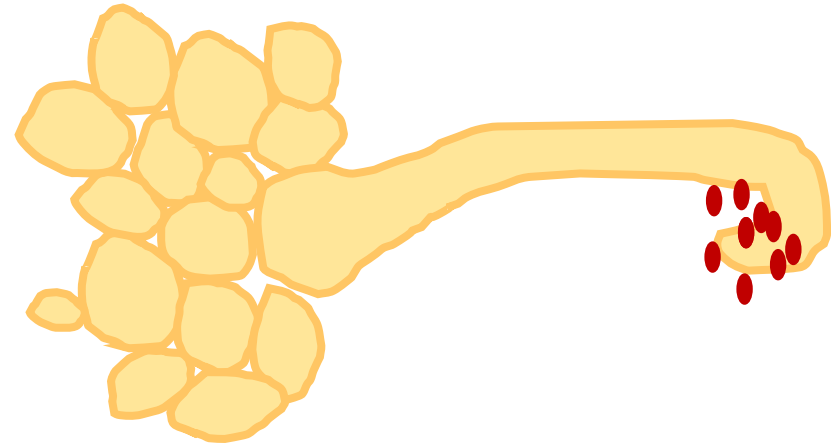
Photo: Keilor Rojas Jiménez

Fissazione di azoto: Formazione della relazione simbiotica



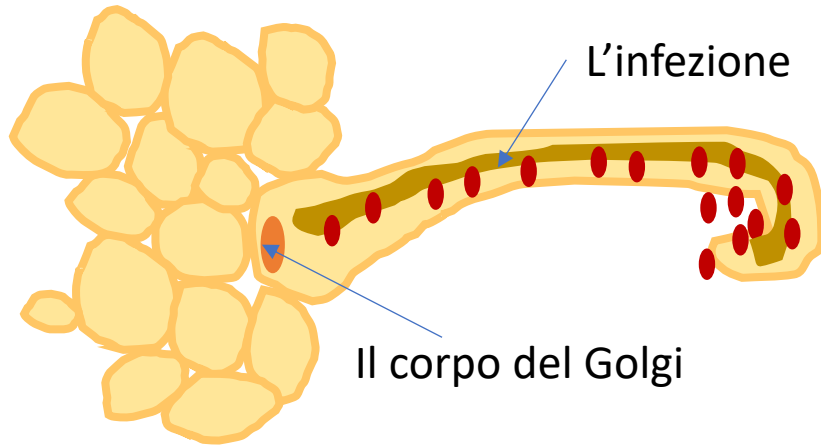
1) In carenza di azoto, le radici e i batteri inviano segnali chimici reciproci per identificarsi e riconoscersi

2) I *Rhizobium*, un gruppo di batteri che fissano l'azoto, si legano alla superficie di un pelo radicale emergente



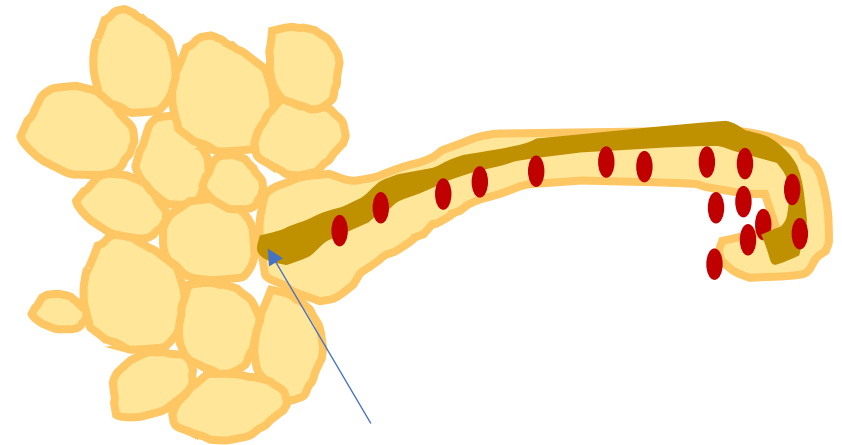
3) Una volta legati, i batteri producono il fattore Nod che si comporta da ormone, stimolando la risposta dell'apparato radicale della pianta

Fissazione di azoto: Formazione della relazione simbiotica



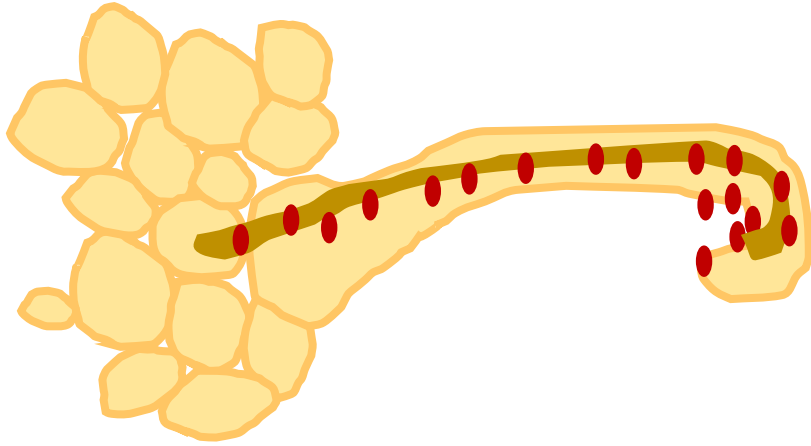
4) I fattori di Nod provocano la degradazione della parete cellulare e i *Rhizobium* possono accedere direttamente alla membrana cellulare della pianta

5) L'infezione si propaga da vescicole derivate dal corpo del Golgi della cellula vegetale



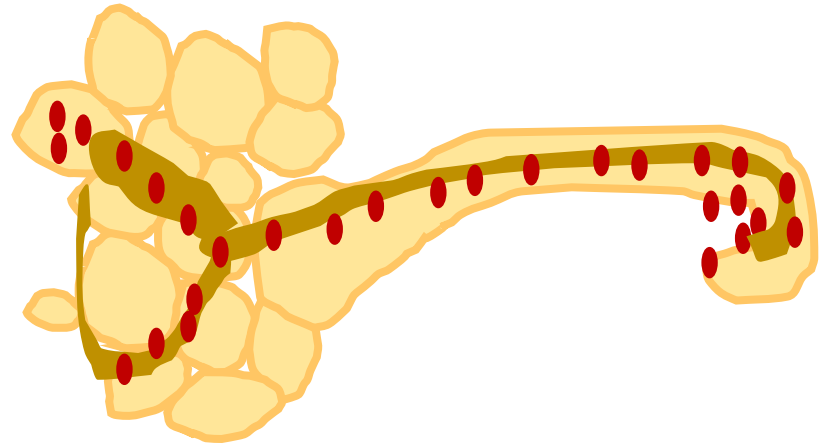
6) L'infezione si fonde con la membrana plasmatica

Fissazione di azoto: Formazione della relazione simbiotica



7) L'infezione si diffonde entrando nell'apoplasto e nella lamella mediana tra le pareti cellulari

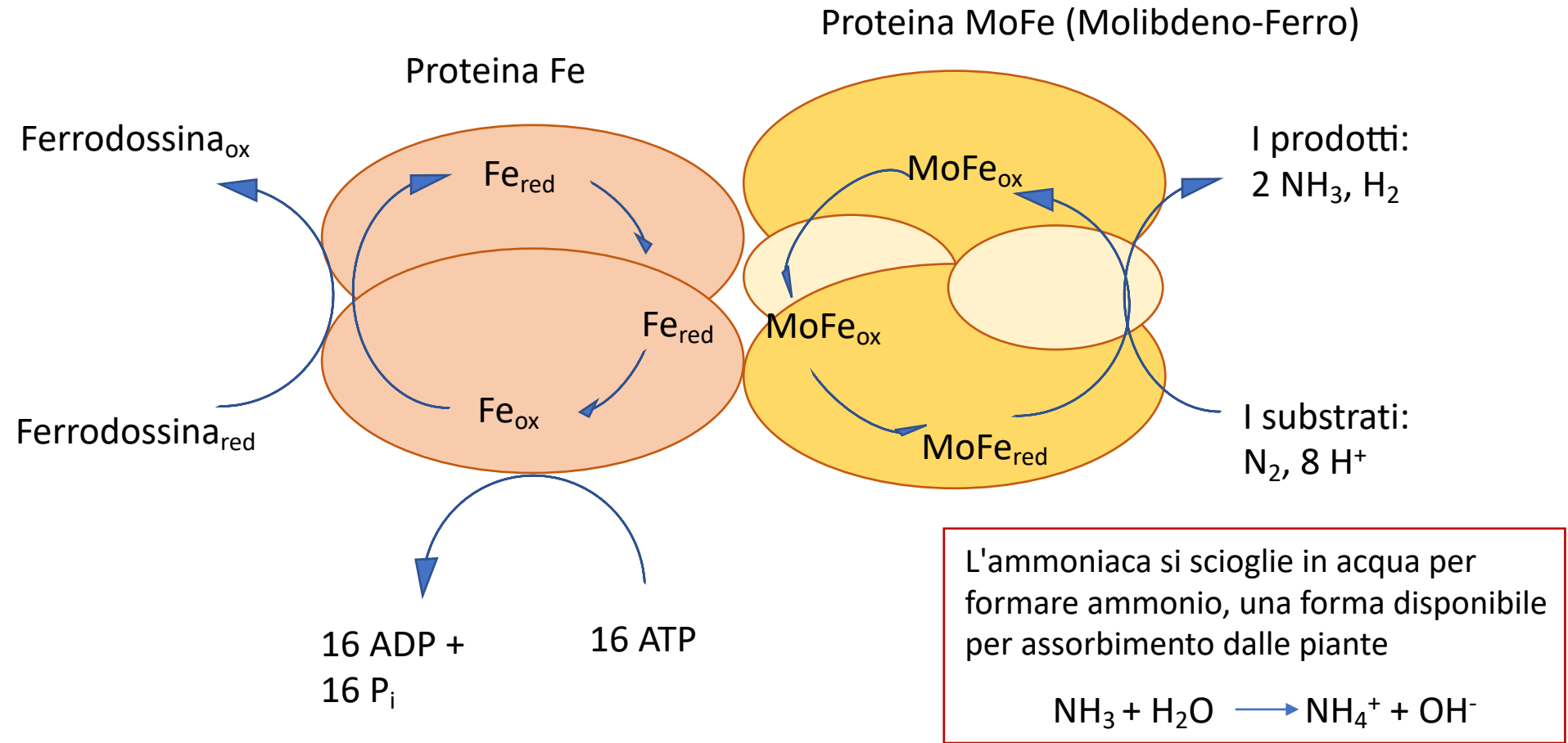
8) L'infezione si dirama mentre cerca le cellule ospiti



9) Il rizobio è racchiuso in vescicole costituite dalla membrana plasmatica della cellula vegetale e viene rilasciato nel citosol

Azotofissazione: Complesso dell'enzima nitrogenasi

Le proteine sono inattivate dalla presenza di ossigeno

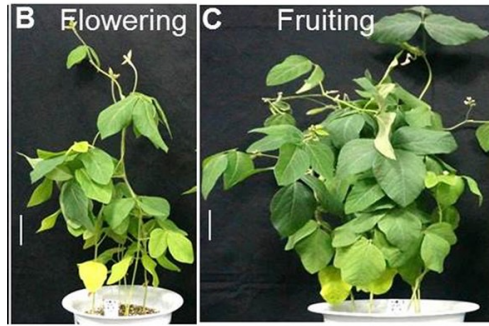


La proteina Fe viene ridotta dalla ferrodossina, causando un cambiamento di conformazione

Il cambiamento di proteina Fe riduce proteina MoFe, e il riduzione di N_2

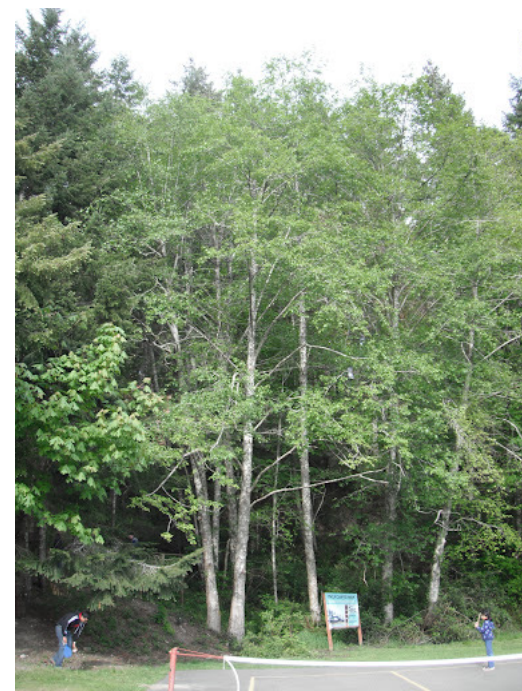
Esempi di azotofissatori

Soya con *Bradyrhizobium japonicum*



Lupino

Ontano, albero e radici

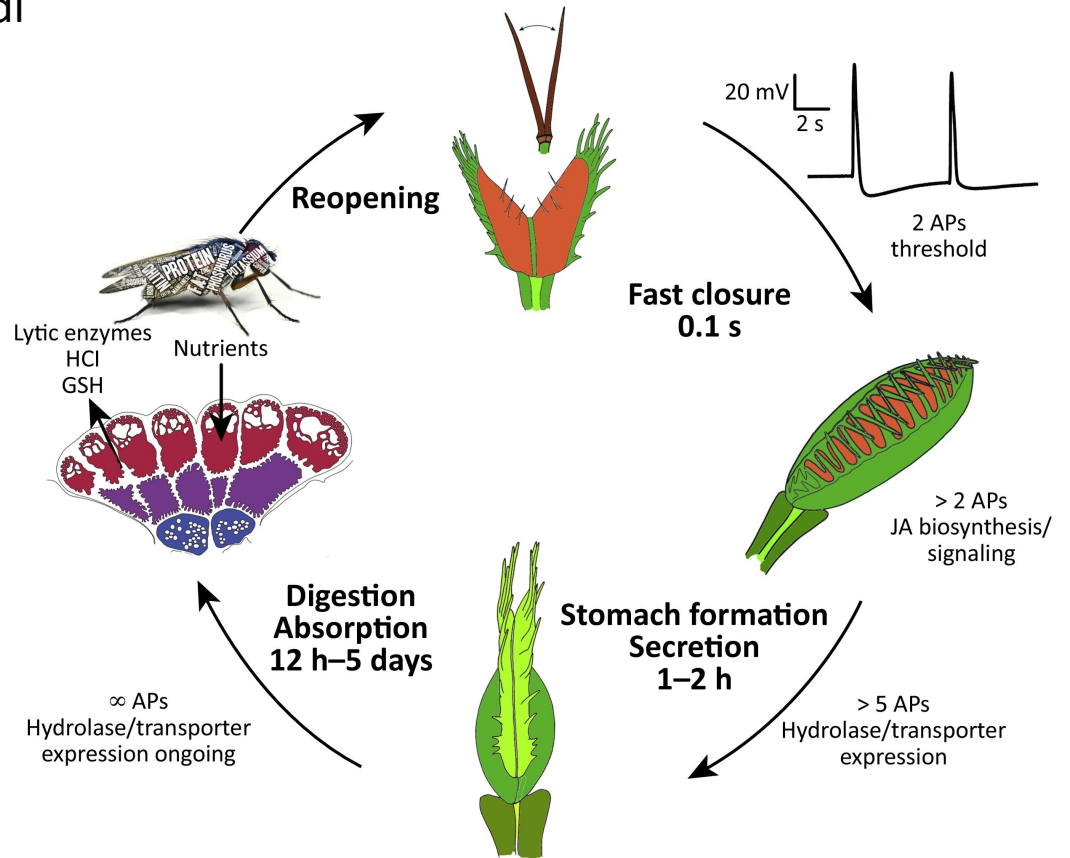


Fava



Altri modi per ottenere azoto

Una trappola con meccanismo attivo di chiusura



Trends in Plant Science

REVIEW | [VOLUME 23, ISSUE 3](#), P220-234, MARCH 01, 2018

Venus Flytrap: How an Excitable, Carnivorous Plant Works

[Rainer Hedrich](#)

[Erwin Neher](#)

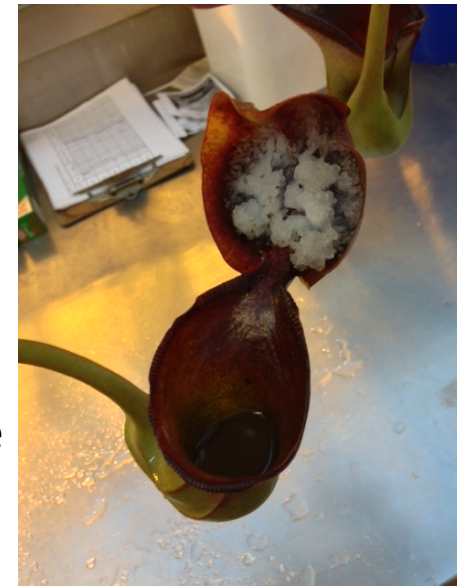
Nepenthes spp.

Una foglia modificata con una forma a vaso; contengono enzimi che possono digerire gli insetti per rilasciare azoto e altri nutrienti



Nepenthes lowii

Le piante producono una sostanza dolce che attrae i piccoli mammiferi



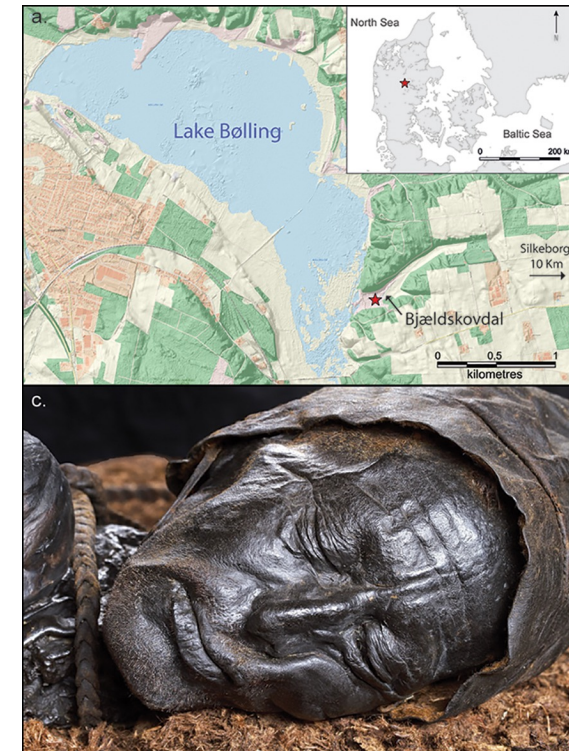
Dove vivono le piante carnivore?

Le piante carnivore vivono nelle zone con bassi livelli di decomposizione della sostanza organica del suolo (torbiere) e pochi nutrienti, come azoto, a causa dalla carenza di ossigeno



Le torbiere sono molto diffuse nel Nord Europa e sono state una fonte di energia per riscaldamento nella forma di torba (sfagno)

- Con la raccolta della torba, sono state spesso trovate ossa di corpi umani, tra cui l'uomo Tollund in Danimarca
- L'uomo Tollund è vissuto 2200 anni fa
- Spesso, i corpi rimangono quasi completamente intatti – ed è possibile di capire cosa hanno mangiato prima di morire



Nielsen et al., (2021). The last meal of Tollund Man: New analyses of his gut content. *Antiquity*, 95(383), 1195-1212. doi:10.15184/aqy.2021.98

the well-preserved head of Tollund Man (photograph by A. Mikkelsen)