

ADATTAMENTI DEI VEGETALI AI DIVERSI FATTORI AMBIENTALI:

V. Interazioni con altri organismi viventi

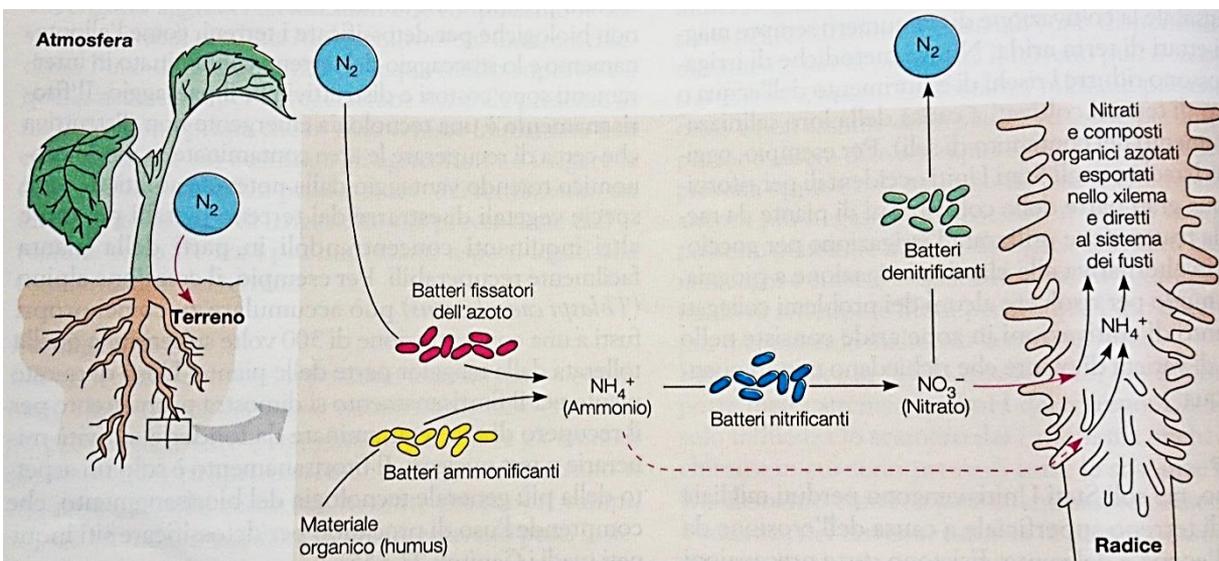
ADATTAMENTI DEI VEGETALI AI DIVERSI FATTORI AMBIENTALI:

V. Interazioni con altri organismi viventi
SIMBIOSI DELLE PIANTE E
MICROORGANISMI DEL TERRENO

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Simbiosi → stretta convivenza di due organismi appartenenti a due diverse specie che traggono benefici l'uno dall'altro. Nel mondo vegetale, le piante superiori instaurano relazioni simbiotiche con funghi e batteri, ai fini di migliorare gli aspetti nutrizionali di entrambi i partner. Le simbiosi più conosciute avvengono tra piante e microrganismi del terreno:

- Fissazione simbiotica dell'azoto → simbiosi tra apparato radicale e batteri
- Formazione di micorrize → simbiosi tra apparato radicale e funghi
- Simbiosi tra piante e cianobatteri fissatori di azoto atmosferico → il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae*



I batteri hanno un ruolo fondamentale nella fissazione dell'azoto atmosferico in nitrato, assimilabile dalla pianta. Tuttavia, le simbiosi permettono alla pianta di ottenere azoto in maniera ancor più efficace.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Fissazione simbiotica dell'azoto

Molte famiglie di piante comprendono specie che instaurano relazioni simbiotiche con batteri azotofissatori. Questi forniscono quindi una fonte endogena di azoto pronto per essere assimilato in composti organici, principalmente amminoacidi che vengono poi trasportati per via xilematica in tutto il cormo. Per svolgere la fissazione dell'azoto, questi batteri hanno necessità di associarsi intimamente con la pianta all'interno di strutture speciali chiamate **noduli**, che si sviluppano a livello radicale. La pianta fornisce invece ai batteri carboidrati e altri composti organici.

Tra le relazioni simbiotiche di questo tipo, quella tra **piante leguminose-batteri rizobi** (appartenenti ai generi *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*) è la più conosciuta.



Simbiosi come adattamento nutrizionale

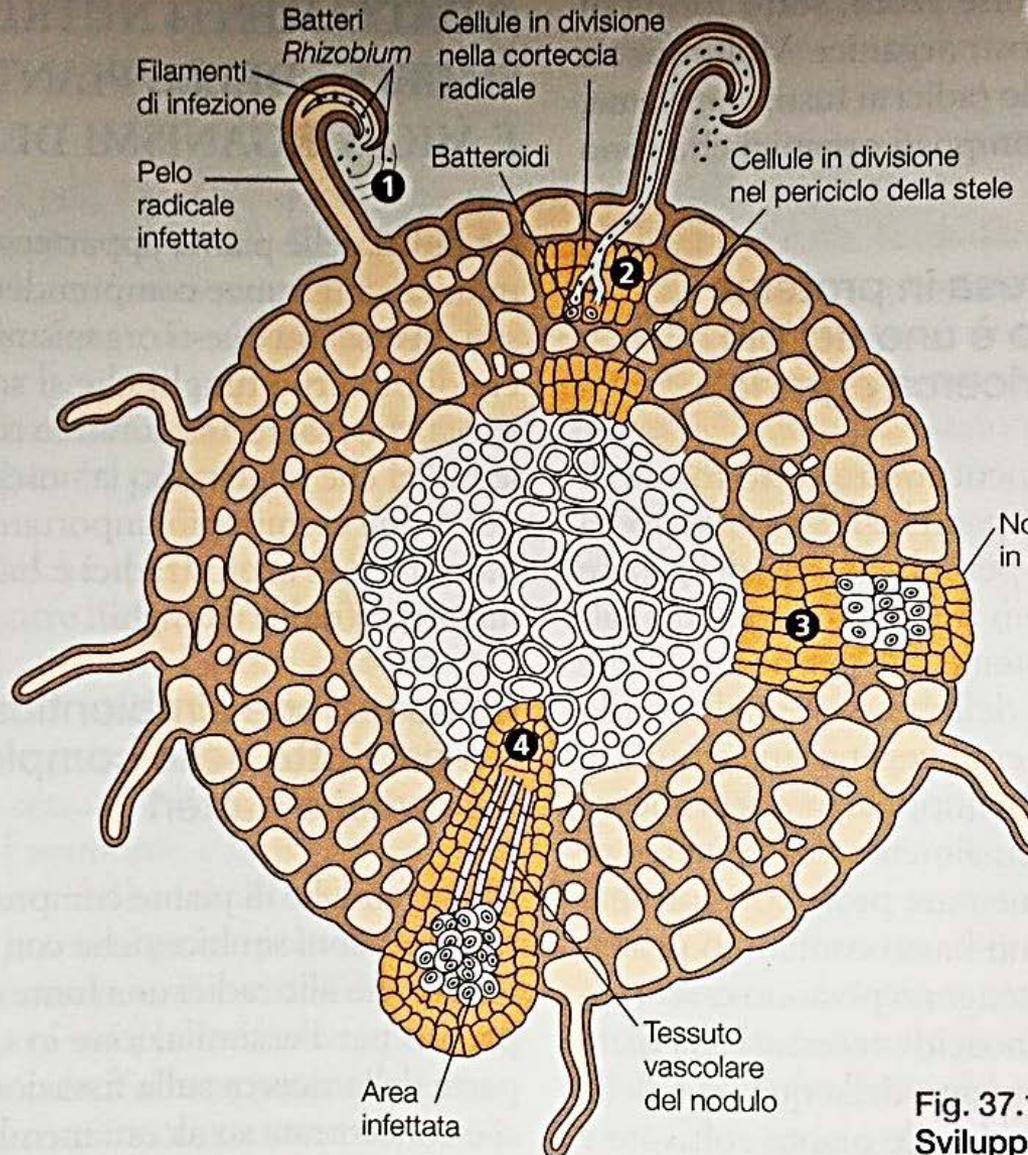
Fissazione simbiotica dell'azoto

Le interazioni tra rizobi e piante leguminose è specie-specifica:

- ❶ Le radici della pianta secernono **flavonoidi** come molecole segnale
- ❷ I rizobi presenti nella rizosfera percepiscono queste molecole e in risposta producono nuove molecole segnale, i **fattori Nod**, ovvero i fattori di nodulazione, che agiscono sui peli radicali della pianta ospite, causando il loro arricciamento in zona apicale e la formazione di un **tubulo di infezione**, contenente materiale di parete cellulare
- ❸ I batteri penetrano all'interno dei peli radicali, a livello del sito di arricciamento e un **tubulo di infezione** contenente i batteri cresce da cellula a cellula a livello della corteccia radicale
- ❹ Durante l'infezione, i batteri producono nuovi fattori Nod che inducono la divisione cellulare delle cellule meristematiche iniziali del cambio, fino a formare il nodulo radicale
- ❺ I tubuli di infezione entrano all'interno del nodulo e i rizobi vengono rilasciati all'interno delle cellule del nodulo, circondati sia da una matrice di polisaccaridi che da una membrana derivante dalla membrana plasmatica delle cellule vegetali. A questo punto i batteri si trasformano in batteroidi o simbiosomi, i siti della fissazione dell'azoto.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

1 Le radici secernono sostanze che attraggono i batteri *Rhizobium*. I batteri, a loro volta, emettono segnali chimici che stimolano i peli radicali ad allungarsi formando un filamento di infezione grazie all'invaginazione della membrana citoplasmatica.



2 I batteri penetrano nella corteccia radicale all'interno di un filamento di infezione. Le cellule della corteccia radicale e del periciclo della stele iniziano a dividersi e le vescicole contenenti batteri gemmano nelle cellule corticali a partire dal filamento di infezione che si sta ramificando. Le membrane delle vescicole derivano dall'invaginazione della membrana citoplasmatica delle cellule radicali.

3 La crescita continua nelle regioni infettate della corteccia e del periciclo; le due masse di cellule in divisione si fondono formando un nodulo.

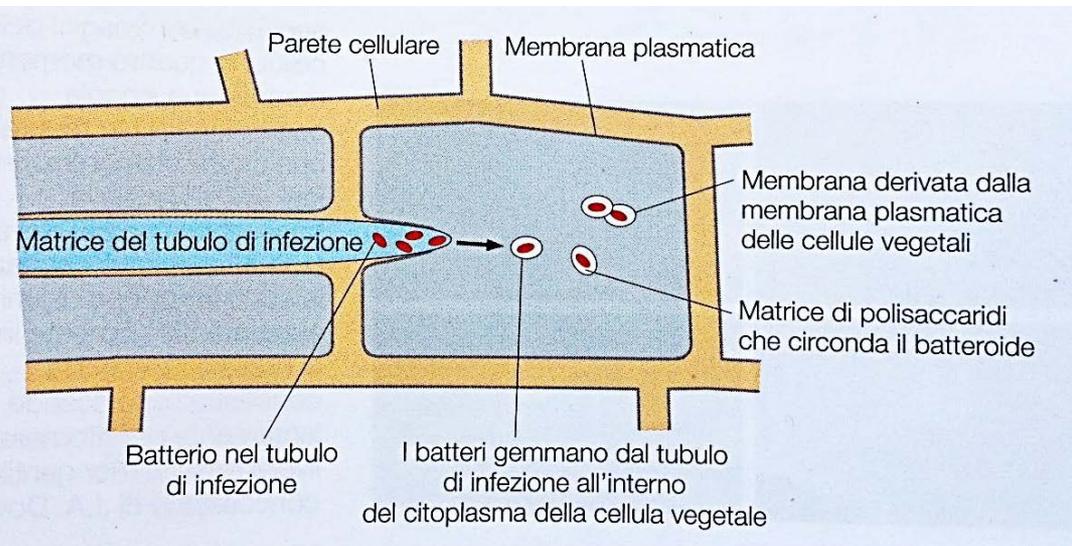
4 Il nodulo continua a crescere mentre si sviluppa il tessuto conduttore che lo collega allo xilema e al floema della stele. Questo tessuto conduttore fornisce al nodulo sostanze nutritive, traendone composti azotati che avvia nella stele per la distribuzione al resto della pianta.

Fig. 37.11 Sviluppo di un nodulo radicale di soia.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

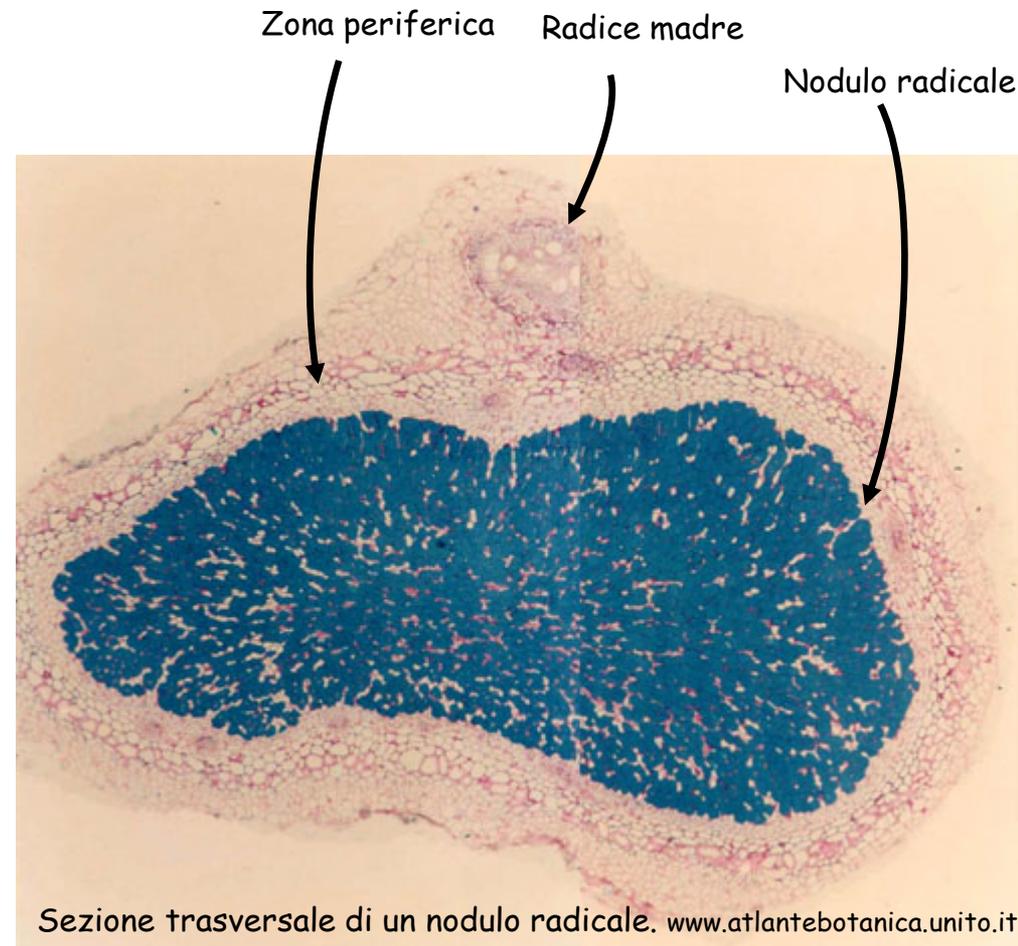
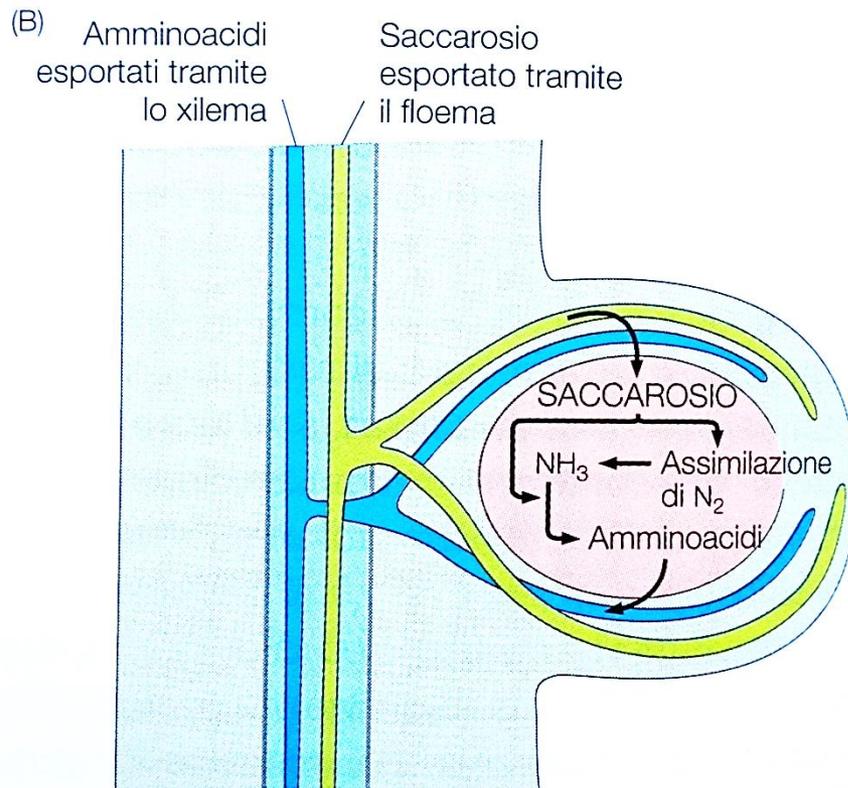
I batteri crescono all'interno del tubulo di infezione mentre questo si estende attraverso il cilindro corticale, fino ad arrivare alle cellule del nodulo. I batteri sono da considerare come organismi esterni alla cellula vegetale, fino a quando non vengono rilasciati dal tubulo di infezione all'interno delle cellule parenchimatiche del nodulo.

All'interno delle cellule che costituiscono il nodulo, i batteri sono avvolti da una membrana derivante dalla membrana plasmatica della cellula che li ospita, e con questa nuova conformazione sono trasformati in **batteroidi**. La capacità di effettuare la simbiosi con i vegetali deriva dal fatto che la pianta non mette in atto meccanismi di difesa contro i batteroidi, dal momento che non li riconosce come patogeni. Ciò è dovuto alla presenza di una matrice di polisaccaridi che circonda il batteroide. Rizobi mutanti che presentano alterazioni per la matrice polisaccaridica non sono in grado di associarsi alla pianta perché riconosciuti dalla pianta come potenziali agenti patogeni.



Simbiosi come adattamento nutrizionale

La fissazione dell'azoto in forma ammoniacale e la produzione di amminoacidi nel nodulo richiede una gran quantità di energia, che i batteroidi si procurano in forma di ATP prodotta dalla respirazione. Per questo motivo, la pianta importa saccarosio dalle foglie ai noduli radicali, come fonte di carbonio idrolizzabile per la produzione di energia



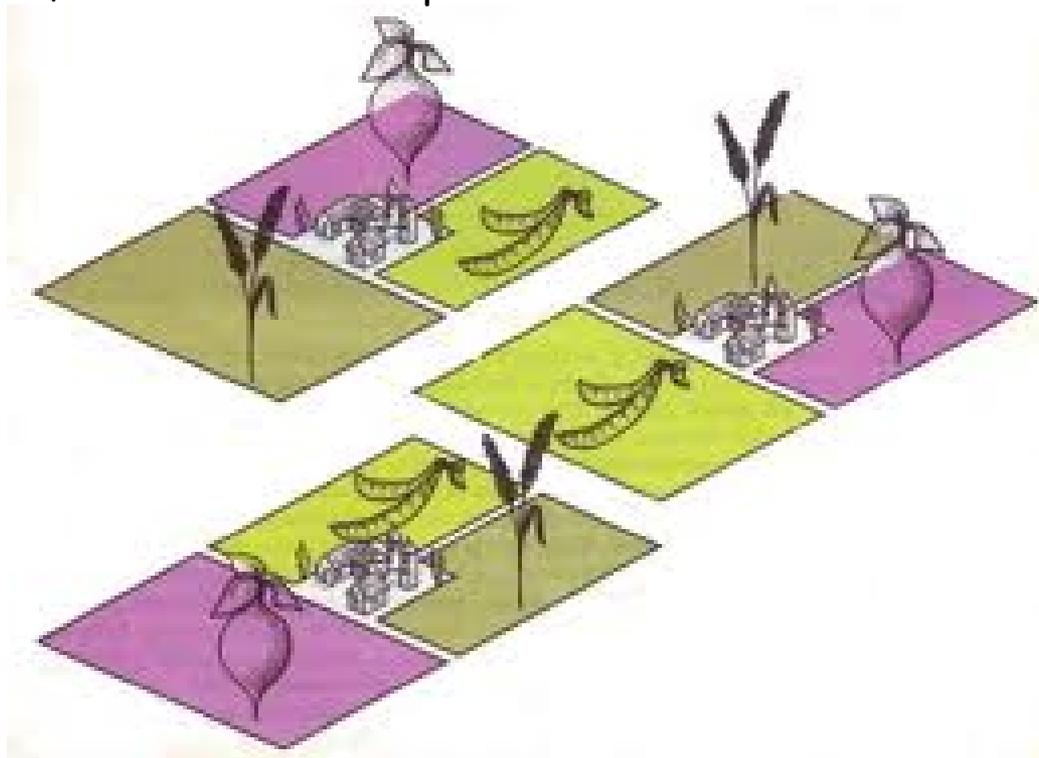
Simbiosi come adattamento nutrizionale

Fissazione simbiotica dell'azoto e agricoltura

La fissazione simbiotica dell'azoto nelle leguminose è un processo utilizzato nelle tecniche colturali ai fini di migliorare la concimazione del terreno.

Rotazione delle coltivazioni:

Piante diverse dai legumi, cereali e leguminose vengono alternate in un ciclo triennale. Il campo coltivato a leguminose, grazie alla formazione dei noduli radicali, viene ripristinato del contenuto di azoto. Anziché essere raccolta, la coltivazione di leguminose viene rimescolata al terreno, in modo da decomporre come «concime verde».



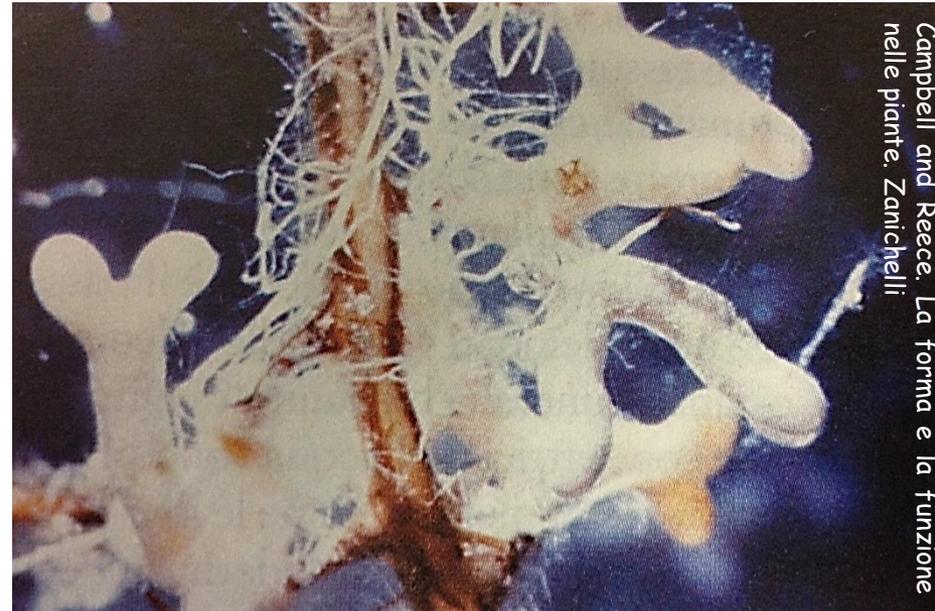
Simbiosi come adattamento nutrizionale

Formazione di micorrize

Radici modificate costituite dall'associazione simbiotica tra apparato radicale e organismi fungini:

- Il fungo trae vantaggio dall'ambiente ottimale e dal continuo rifornimento di zuccheri fornito dalla pianta ospite
- In cambio, il fungo:
 - aumenta l'area superficiale di assorbimento per l'acqua e capta selettivamente fosfato e altre sostanze minerali dal terreno, fornendole alla pianta
 - Secerne sostanze che stimolano la crescita e la ramificazione delle radici
 - Produce antibiotici che proteggono la pianta da funghi e batteri patogeni presenti nel terreno

Le micorrize vengono prodotte in quasi tutte le piante. Probabilmente rappresentano uno dei principali adattamenti evolutivi che hanno permesso la colonizzazione delle terre emerse, dando alla pianta la possibilità di reperire in maniera efficiente i nutrienti limitati presenti nei terreni allora inospitali.



Campbell and Reece. La forma e la funzione nelle piante. Zanichelli

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Formazione di micorrize

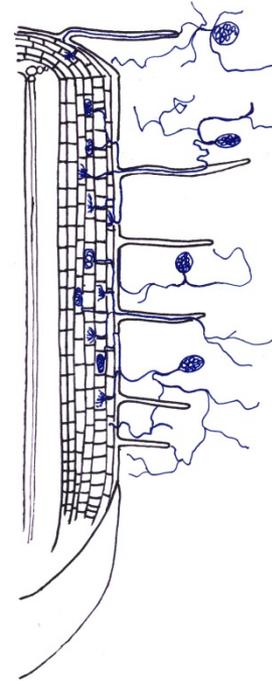
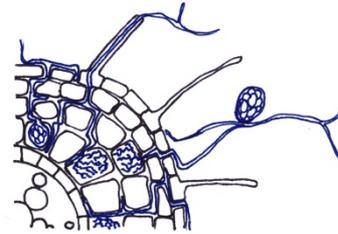
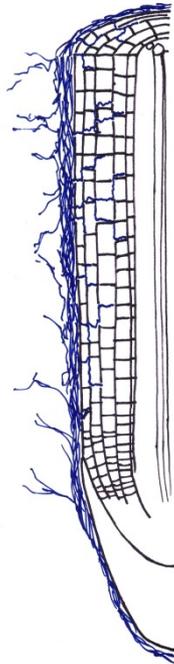
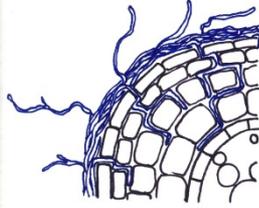
Tipi principali di micorrize

Ectomicorrize → il micelio forma un fitto rivestimento sulla superficie della radice.

Le ife crescono anche all'interno della corteccia, senza mai penetrare all'interno della pianta e formando una rete negli spazi extracellulari che facilita lo scambio di nutrienti tra fungo e pianta.

Assenza di peli radicali, sostituiti dalle ife fungine che si estendono nel terreno.

Molto comuni nelle piante legnose (quercia, salice, betulla, eucalipto ecc)



Endomicorrize → le ife fungine si estendono in particolare all'interno delle cellule, digerendo piccole porzioni delle pareti delle cellule del cilindro corticale. Tuttavia, le ife non attraversano effettivamente la membrana citoplasmatica e non penetrano mai all'interno delle cellule ospiti, ma crescono all'interno di una struttura tubiforme prodotta dall'invaginazione delle membrane delle cellule radicali.

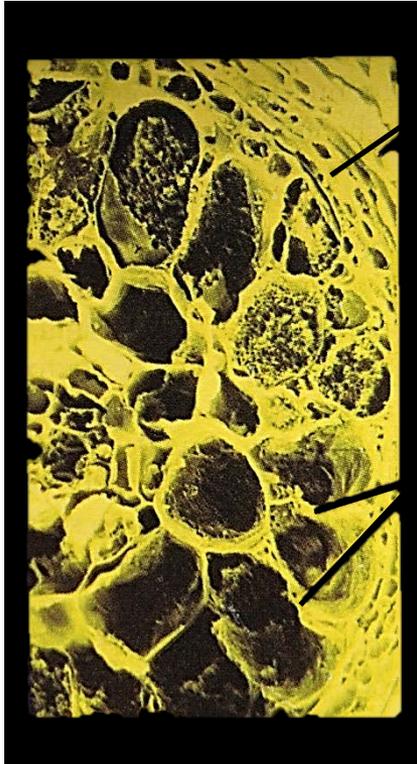
Si trovano nel 90% delle specie vegetali, comprese piante di interesse agronomico

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Formazione di micorrize

Tipi principali di micorrize

Ectomicorrize

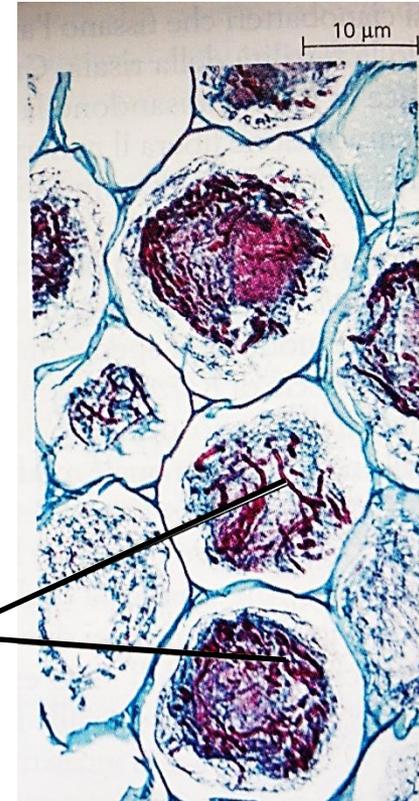


Mantello
(guaina fungina)

Ife fungine tra le
cellule vegetali

Arbuscoli
(ife ramificate ed
invaginazioni delle
membrane delle
cellule corticali)

Endomicorrize



Arbuscoli: struttura ramificata simile agli austeri che crea un'estesa superficie di contatto tra ife fungine e cellule ospiti

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Formazione di micorrize

Tipi principali di micorrize



Radici di *Pinus sylvestris* circondate da un manicotto di ife del fungo ectomicorrizico *Paxillus involutus*.

Da Smith et al., Biologia delle piante, Zanichelli



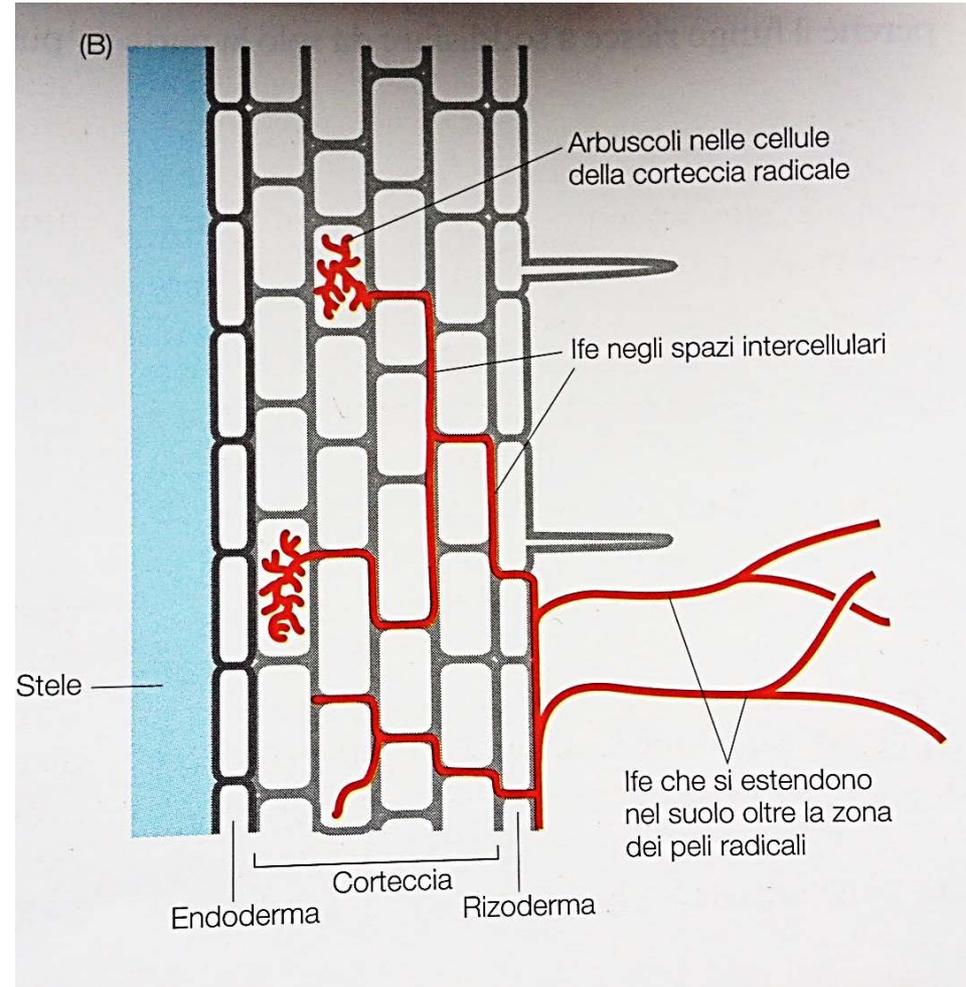
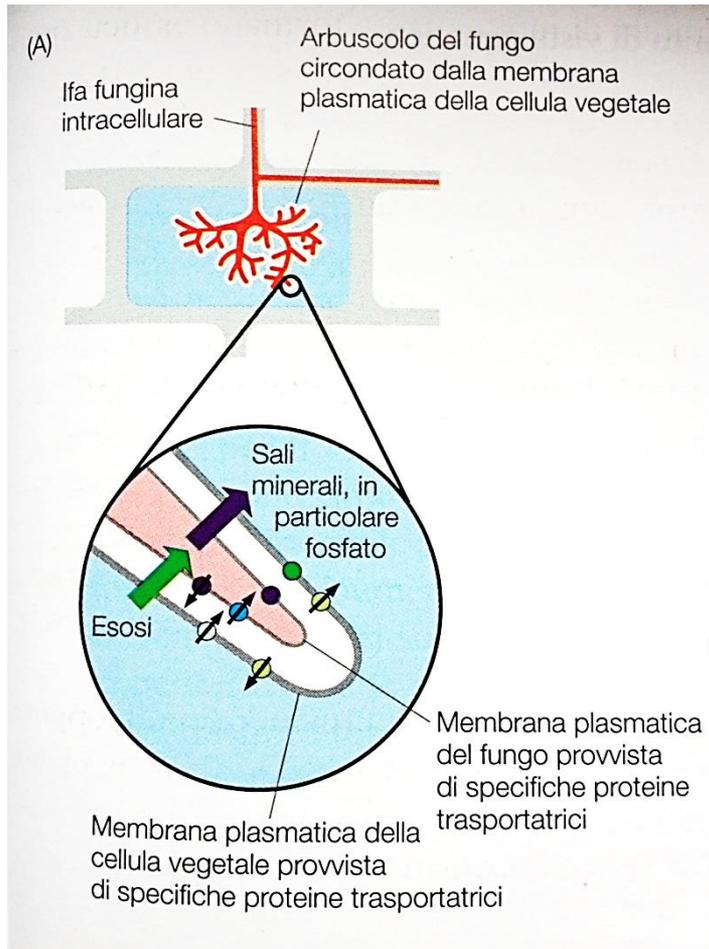
L'amanita forma un'associazione ectomicorrizica con specie arboree come *Betula* sp.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Formazione di micorrize

Tipi principali di micorrize

Endomicorrize (micorrize vescicolo-arbuscolari)



Simbiosi come adattamento nutrizionale

Simbiosi tra piante e cianobatteri fissatori di azoto atmosferico

Il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae*

Azolla sp. è una felce acquatica flottante di piccole dimensioni in grado di colonizzare estese superfici acquatiche e paludose, diffondendosi velocemente.

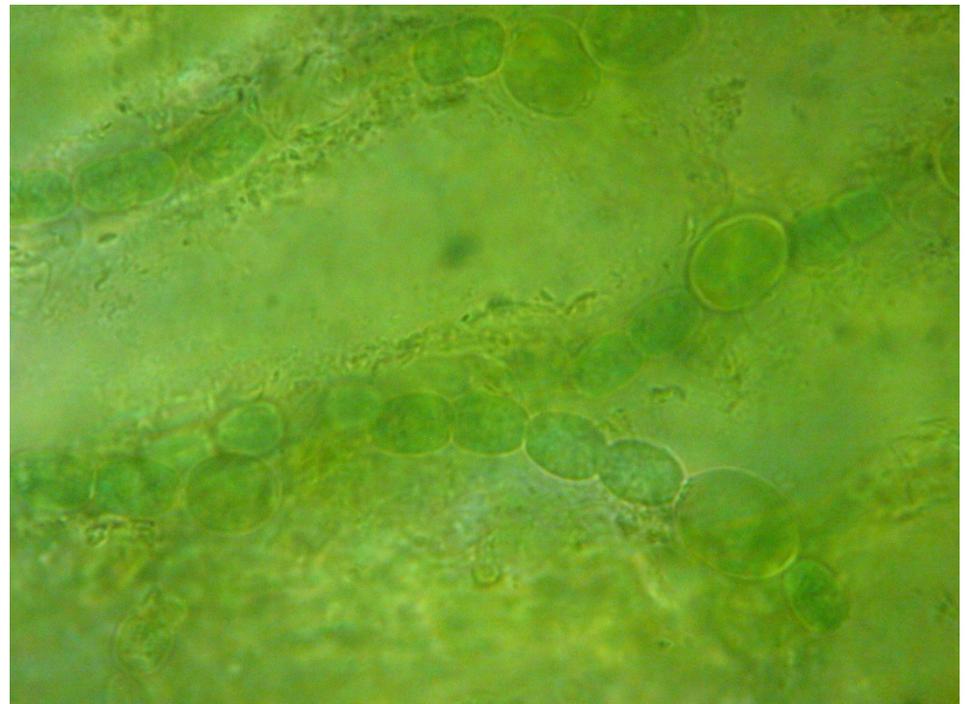
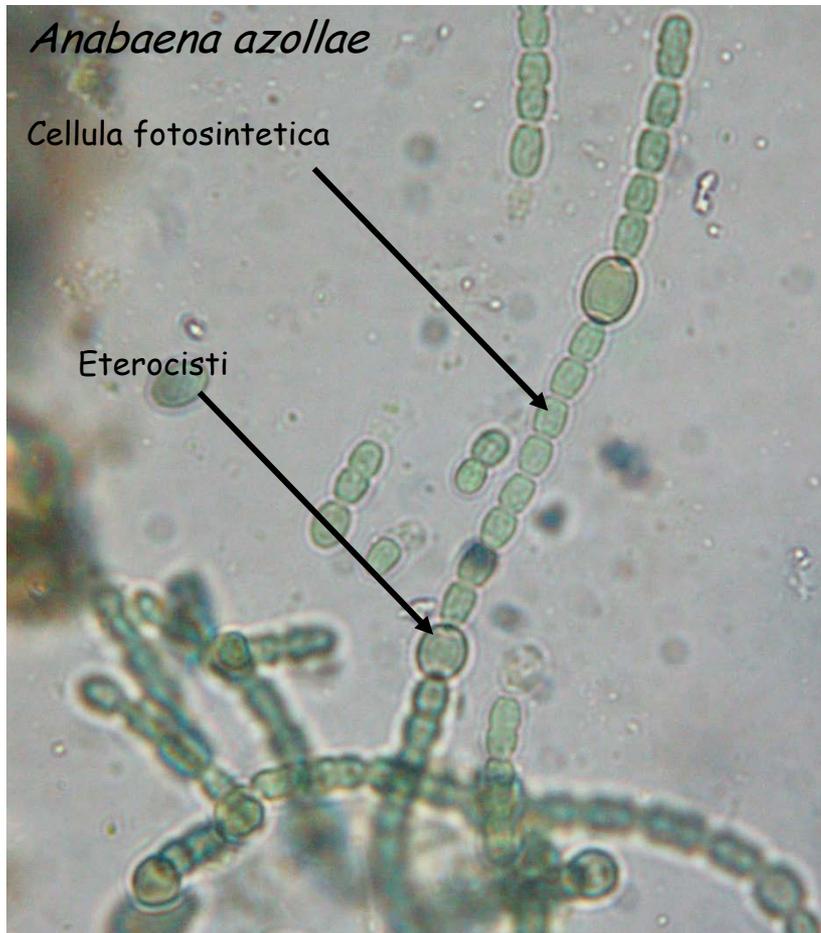
Per migliorare l'efficienza di assorbimento dell'azoto, stringe una forte relazione simbiotica con il cianobatterio *Anabaena azollae*, in grado di fissare l'azoto atmosferico nella forma ammoniacale, assimilabile dalla felce.



Simbiosi come adattamento nutrizionale

Anabaena è un cianobatterio filamentoso. Quando cresce in mezzi poveri di azoto, differenzia delle eterocisti, all'interno delle quali l'azoto atmosferico viene fissato in azoto ammoniacale, assorbito dalla pianta

Durante l'associazione con *Azolla* sp., il cianobatterio si addensa a livello delle concavità che caratterizzano la foglia, sulla superficie dell'epidermide. La cavità è rivestita da materiale mucillaginoso ed è ricca di peli cellulari. L'ambiente quindi, assicura protezione al cianobatterio, che cresce isolato dall'ambiente circostante.



Simbiosi come adattamento nutrizionale

La simbiosi tra *Azolla* sp. e *Anabaena azollae* permette alla felce di colonizzare velocemente qualsiasi ambiente di acqua dolce. Avendo sempre a disposizione una fonte di azoto, l'unico fattore limitante per la crescita è il fosforo. L'abbondanza di fosforo in un ambiente in cui la felce è presente può portare a gravi fenomeni di eutrofizzazione e fioritura algale.

La capacità di *Azolla* sp. di reperire azoto dalla simbiosi con il cianobatterio rende la felce una buona candidata per il suo utilizzo come fertilizzante naturale. Viene infatti spesso inoculata nelle risaie durante la coltivazione del riso. Le radici rilasciano azoto ammoniacale che permane in ambiente acquatico e può essere assimilato dalle piante di riso.



Fioritura di *Azolla* nel fiume Canning (Australia)
www.wikipedia.org



Coltivazione di riso in risaia in cui è stata inoculata *Azolla* sp.
www.ecoport.org

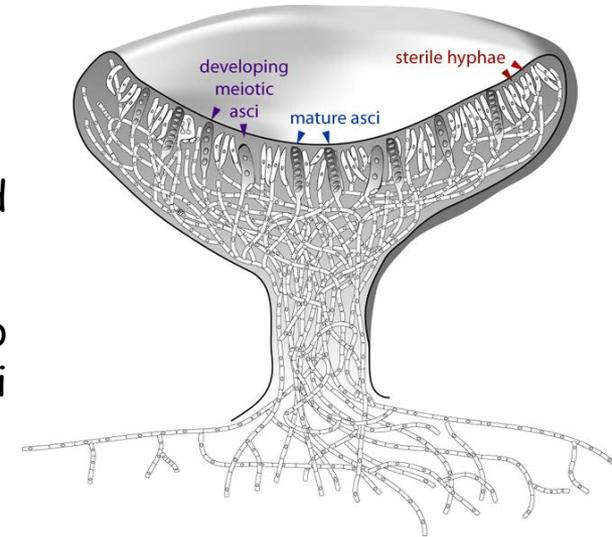
Simbiosi come adattamento nutrizionale

I LICHENI

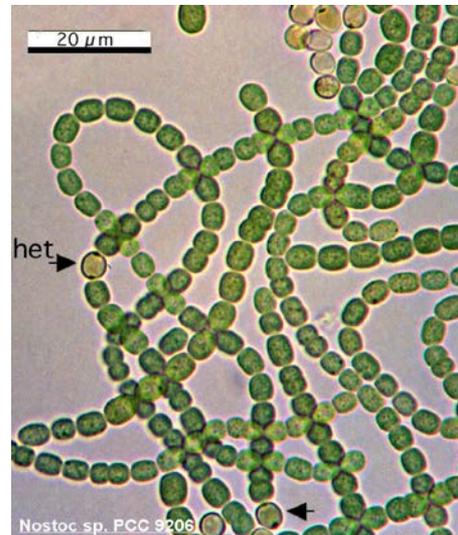
Sono organismi originati dalla simbiosi tra:

- **funghi (micobionte)** → generalmente appartenenti ad Ascomiceti.
- **Alge o cianobatteri (fotobionte)** → le alge sono generalmente appartenenti al genere *Trebouxia*, i cianobatteri a genere *Nostoc*

La simbiosi tra i due organismi è talmente stretta che generalmente micobionte e fotobionte separati non riescono a sopravvivere.



Trebouxia sp.
bioref.lastdragon.org



Nostoc sp.
galeri.uludagsozluk.com



Esempio di Ascomicete
www.actafungorum.org

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Caratteristiche della simbiosi:

Il fotobionte fornisce al fungo fotosintati (nel caso in cui il fotobionte sia un cianobatterio viene fornito anche azoto ammoniacale ottenuto dalla fissazione atmosferica dell'azoto). In cambio, il fungo fornisce al fotobionte acqua e sali minerali presenti nel substrato.

Oltre il 50% dei licheni produce un tallo scarsamente differenziato. Può essere omeomero o eteromero.

Tallo omeomero → ife fungine e alghe formano un intreccio indifferenziato

Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale, McGraw-Hill

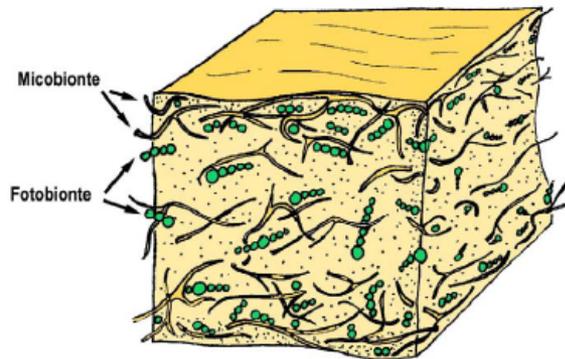


Figura 4. Schema di un tallo omeomero di lichene.



Le cellule del fotobionte sono disperse in maniera omogenea tra le ife del micobionte. Gli spazi sono occupati da sostanze mucillaginose che si gonfiano in presenza di acqua, conferendo ai talli un aspetto gelatinoso. Il partner dominante è generalmente il fotobionte, che può in certi casi determinare la forma del tallo.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Tallo eteromero → caratterizzato da una vera e propria stratificazione:

- **Cortex superiore** → intreccio di ife del micobionte. Le ife sono immerse in una matrice di mucillagini idrofile che rappresenta una barriera meccanica contro i microrganismi, gioca un ruolo importante nella trasmissione della luce, negli scambi gassosi e nell'assorbimento dell'acqua
- **Strato del fotobionte** → posizione favorevole per avere scambi gassosi efficaci e ricevere una buona quantità di luce
- **Medulla** → strato di ife più lasse, più o meno idrorepellenti, in cui abbondano gli spazi intercellulari
- **Cortex inferiore** → non sempre presente

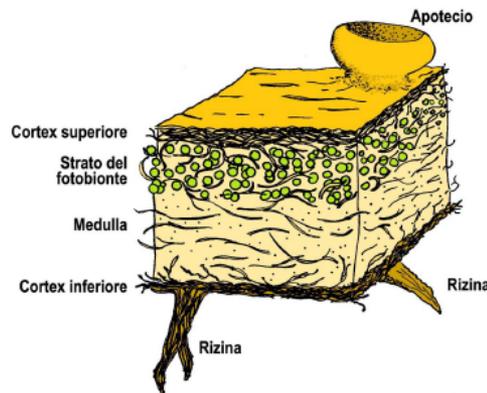


Figura 5. Schema di un tallo eteromero di lichene.



Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. McGraw-Hill

In questo caso il micobionte è il partner simbiotico dominante. Le cellule del fotobionte sono invece ospitate, mantenute e controllate all'interno di un involucro formato dalle ife fungine.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Oltre il 50% dei licheni produce un tallo scarsamente differenziato. In questo caso i licheni sono costituiti da un tallo crostoso: le ife del micobionte si accrescono sul fotobionte penetrando anche fortemente nel substrato. Sono infatti intimamente aderenti ad esso e hanno l'aspetto di una crosta. Il cortex inferiore è assente e le ife della medulla penetrano direttamente nel substrato.

Quando il lichene con tallo crostoso aderisce alla superficie di rocce carbonatiche, la penetrazione all'interno del substrato può essere particolarmente invasiva. In questo caso, infatti, sia il micobionte che il fotobionte sono in grado di dissolvere la matrice carbonatica, che viene colonizzata per qualche mm di spessore.



Figura 1. Esempi di licheni crostosi epilitici (a sinistra e al centro) ed epifiti (a destra).

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Il 45% dei licheni presenta invece un tallo più complesso e dà origine a talli fogliosi e talli fruticosi.

Talli fogliosi: forma bidimensionale, orientamento di crescita plagiotropo, adesione al substrato tramite le rizine, ife fasci di ife che si originano dal cortex inferiore.



Figura 2. Esempi di licheni fogliosi epifiti. A destra, *Parmelia* sp.

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Talli fruticosi: caratterizzato da ramificazioni che possono donare al lichene l'aspetto di «cespuglietto». Il tallo aderisce generalmente al substrato mediante un bottone di attacco basale.



Figura 3. Esempi di licheni fruticosi: *Pseudevernia* sp. (a sinistra), *Cetraria* sp. (al centro) e *Cladonia stellaris* (a destra).

Simbiosi come adattamento nutrizionale

Caratteristiche ecologiche

- I licheni sono organismi *poichiloidrici* → capacità di sostenere, in dipendenza della disponibilità di acqua, ripetuti cicli di disidratazione e reidratazione senza subire danni. In carenza di acqua, infatti, entrano in una fase quiescente.
- Grazie alla loro capacità di disidratazione, i licheni mostrano una notevole tolleranza agli stress ambientali, in particolare alle alte temperature e alle elevate irradianze. Questa caratteristica permette la loro massima diffusione latitudinale ed altitudinale e la colonizzazione di ambienti ospitali ad altre forme di vita.
- La capacità di sopravvivenza in condizioni estreme è generalmente associata a velocità di crescita molto limitate. La longevità degli individui sembra essere maggiore nelle forme crostose, dove si ritrovano frequentemente individui pluricentenari.
- I licheni che derivano dall'associazione tra un micobionte e un cianobatterio sono frequentemente chiamati licheni gelatinosi. Al termine della quiescenza, necessitano di acqua liquida per la ripresa delle attività metaboliche. Al contrario, i clorolicheni (simbiosi tra fungo e alga verde) necessitano di una quantità di acqua più limitata per la ripresa vegetativa, e per questo si ritrovano più frequentemente in ambienti umidi come coste o creste montuose, dove si verificano facilmente fenomeni di condensa sulle superfici esposte.