

Nelle foglie, la somma delle aree dei pori stomatici (aperti) ammonta appena a 0.5-2% dell'area fogliare complessiva.

Tuttavia, la velocità di entrata di CO_2 e di uscita di H_2O è pari a circa il 70% di quella attesa per una superficie assorbente (o disperdente) di area pari a quella complessiva della foglia.

Come mai?

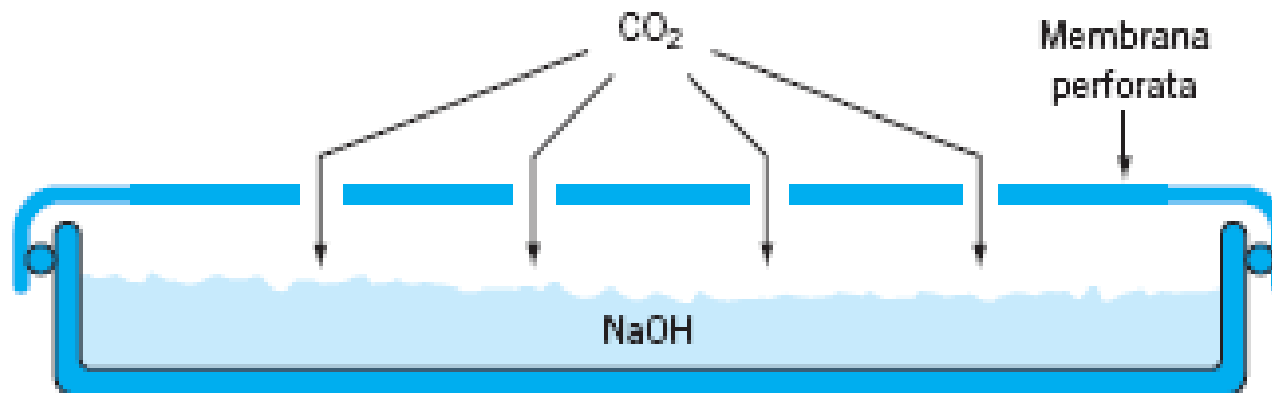
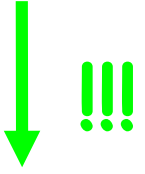


FIGURA 5.3 Un sistema sperimentale per lo studio della diffusione attraverso una membrana perforata. La quantità di CO_2 assorbita da NaOH può essere misurata dopo un intervallo di tempo.



TABELLA 5.2 Diffusione di CO₂ attraverso piccole aperture

| Diametro (mm) | Diffusione relativa* di CO ₂ | Diametro relativo | Area relativa | Efficienza relativa: diffusione per unità di area |
|---------------|---|-------------------|---------------|---|
| 22,7 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| 12,1 | 0,42 | 0,53 | 0,28 | 1,51 |
| 6,0 | 0,26 | 0,26 | 0,07 | 3,72 |
| 3,2 | 0,17 | 0,14 | 0,02 | 8,26 |



* μg di CO₂ ora⁻¹.

Dati da Bidwell, *Plant Physiology*, New York, Macmillan, 1979.

La velocità di diffusione della CO₂ varia in proporzione al diametro delle aperture!

Ma secondo la legge di Fick...

$$\text{Velocità di diffusione} = D \times A \left(\frac{dc}{dx}\right)$$

Come spiegare il paradosso?

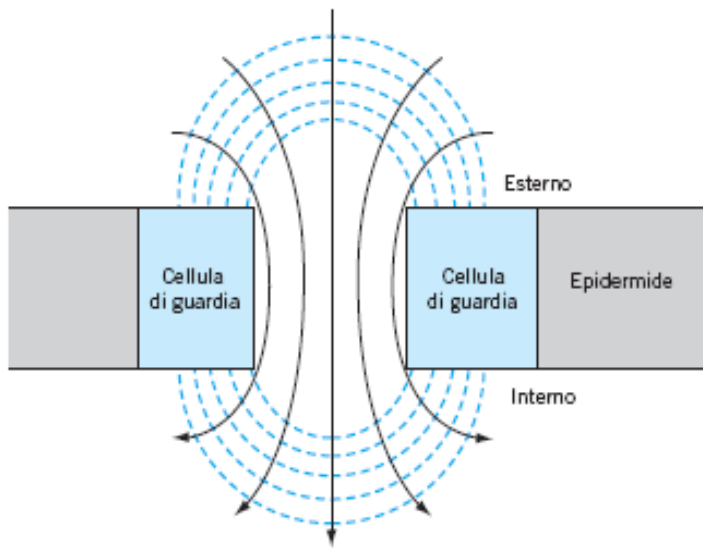


FIGURA 5.4 L'effetto del cambiamento d'angolo nella diffusione di CO_2 attraverso l'apertura stomatica. Le linee tratteggiate sono isobare, rappresentanti zone con equivalente pressione parziale di CO_2 .

Il contributo relativo dell'effetto del perimetro aumenta con l'aumento delle dimensioni della rima

Parte centrale della rima → le molecole possono diffondere perpendicolarmente, velocità di diffusione proporzionale all'area trasversale

Parti periferiche → le molecole devono superare gli angoli della rima: cambiamento progressivo dell'angolo di entrata che aumenta la velocità di diffusione in proporzione alle dimensioni del perimetro

Porro 'grande' (es. $r = 1 \text{ mm}$). Perimetro = $2\pi r = 6.28 \text{ mm}$, Area = $\pi r^2 = 3.14 \text{ mm}^2$
Perimetro/Area = 2 mm^{-1}

Porro 'piccolo' (es. $r = 0.1 \text{ mm}$). Perimetro = $2\pi r = 0.628 \text{ mm}$, Area = $\pi r^2 = 0.0314 \text{ mm}^2$
Perimetro/Area = 20 mm^{-1}

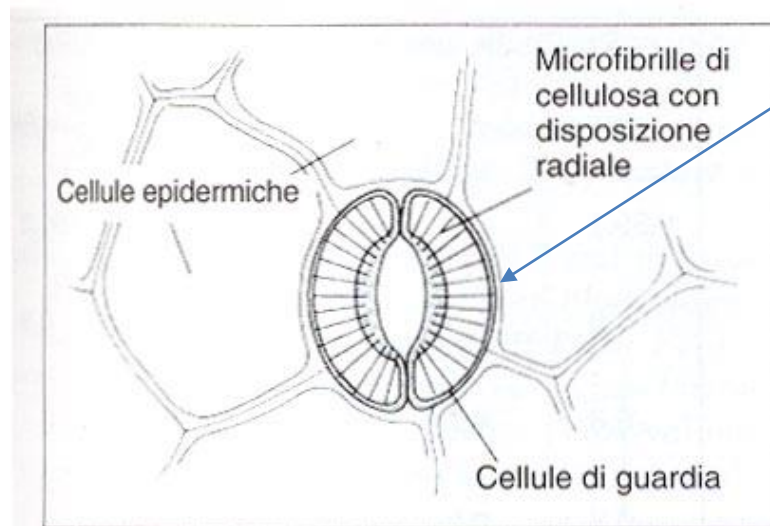
COME SI APRONO GLI STOMI?

L'apertura degli stomi è causata da un aumento del turgore delle cellule di guardia

Le pareti delle cellule di guardia sono ispessite rispetto a quelle delle altre cellule epidermiche.

Orientamento delle microfibrille di cellulosa

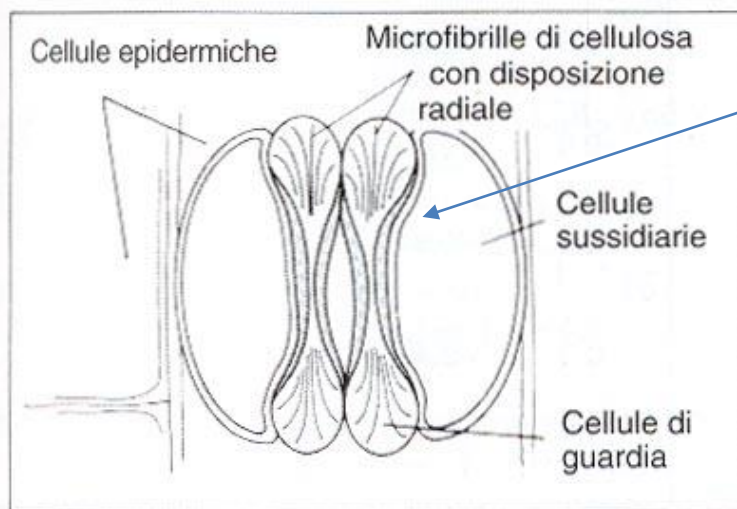
In cellule normali sono orientate trasversalmente rispetto all'asse principale della cellula



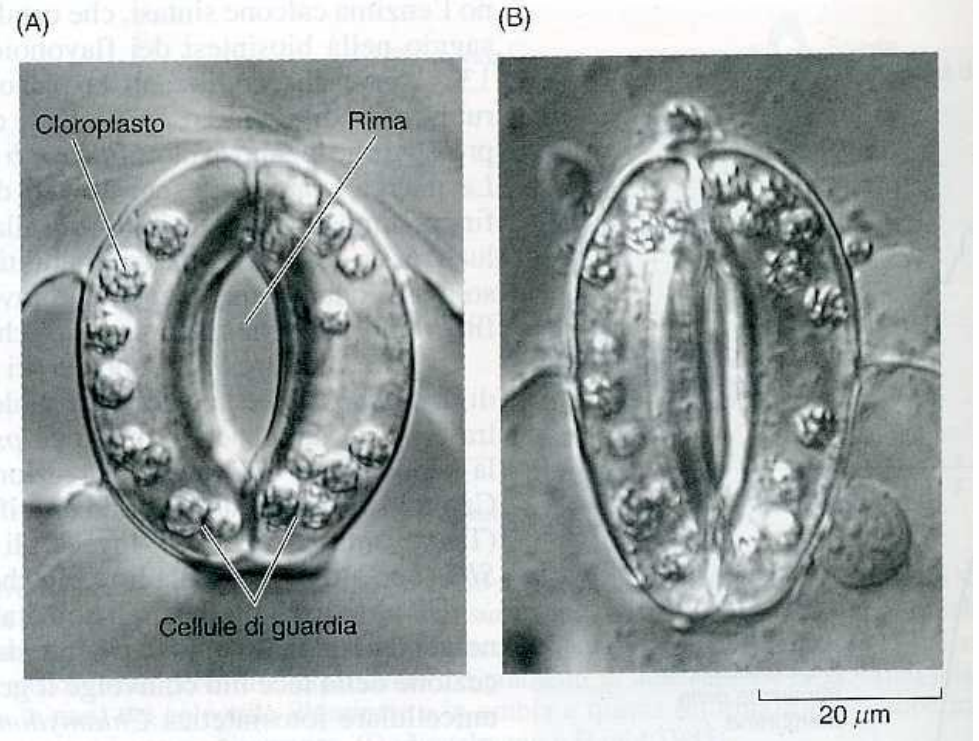
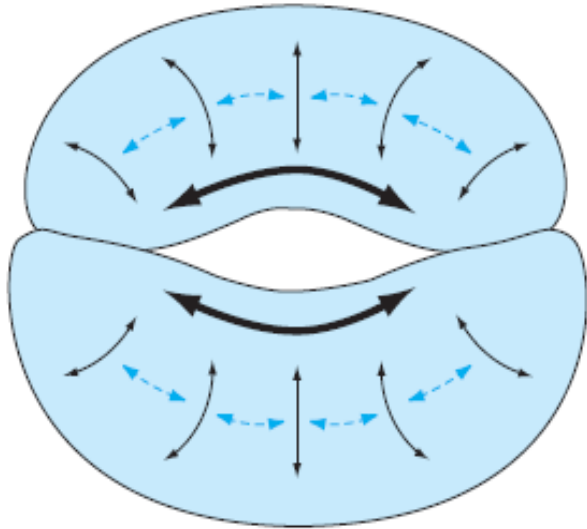
Nelle cellule reniformi le microfibrille si aprono a ventaglio

L'aumento di turgore causa una deformazione programmata.

Le cellule di guardia si curvano verso l'esterno

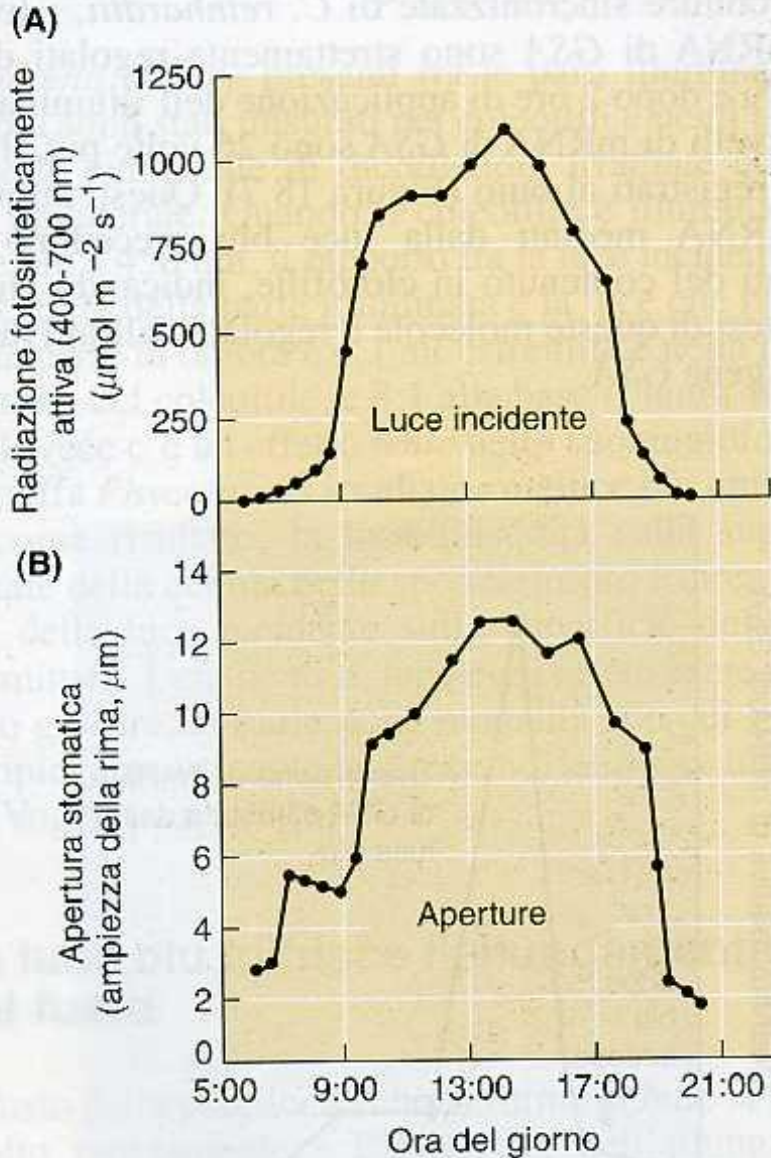


Nelle cellule a manubrio: disposizione e scarsa presenza di microfibrille alle estremità porta all'allontanamento delle due cellule di guardia



Architettura della parete cellulare + turgore cellulare \rightarrow apertura rima stomatica

Come viene controllato l'ingresso (e l'uscita) di acqua dalle cellule di guardia?



L'apertura degli stomi segue l'andamento della radiazione PAR (photosynthetically active radiation) incidente

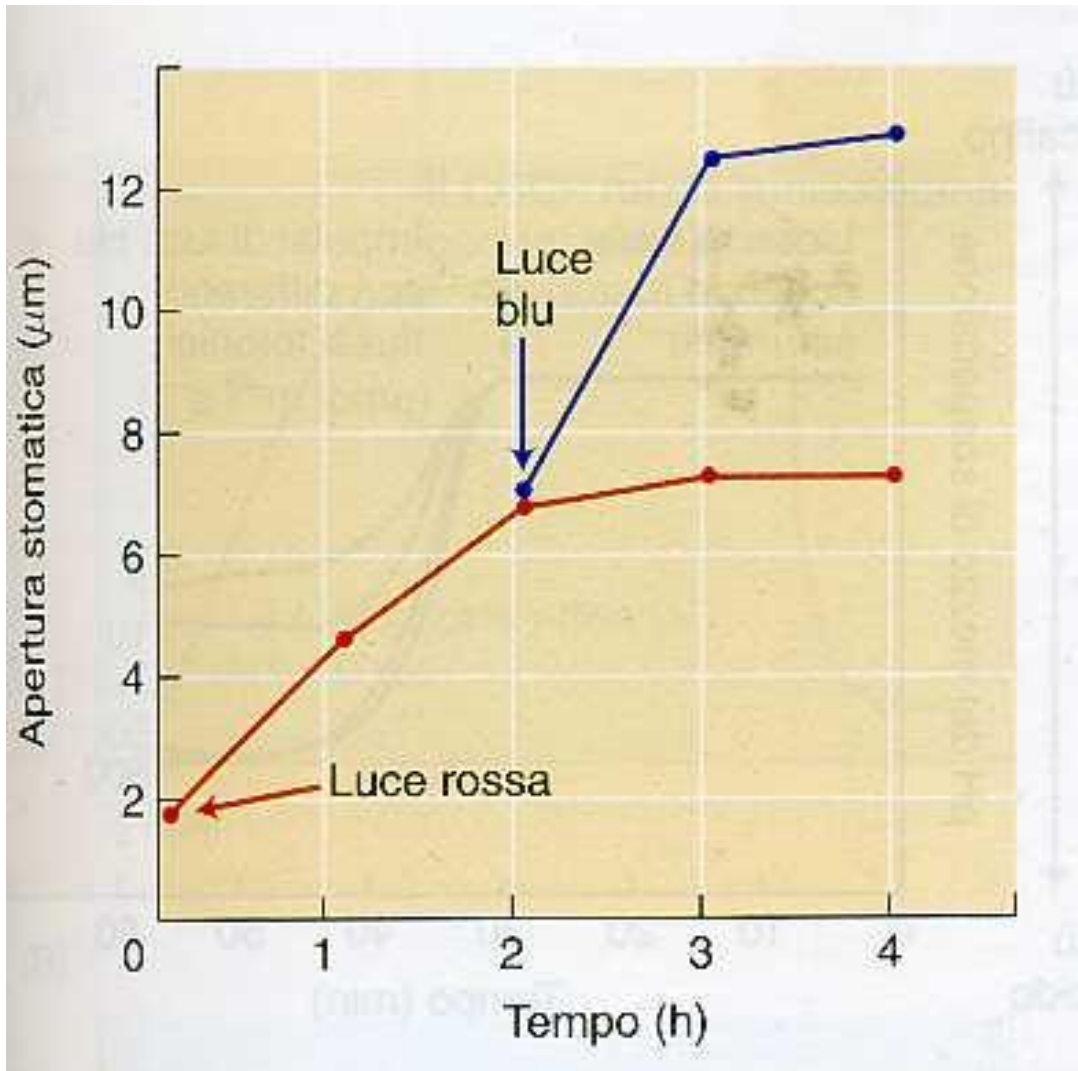
Gli stomi contengono cloroplasti

Ipotesi: l'accumulo dei prodotti della fotosintesi determina riduzione di π , e quindi di Ψ

Acqua richiamata dalle cellule circostanti

Aumento turgore

Apertura stomi



1 step: solo luce rossa per saturare la risposta fotosintetica (eliminare l'effetto dei prodotti della fotosintesi sul turgore cellulare delle cellule di guardia)

2 step: aggiunta di luce blu

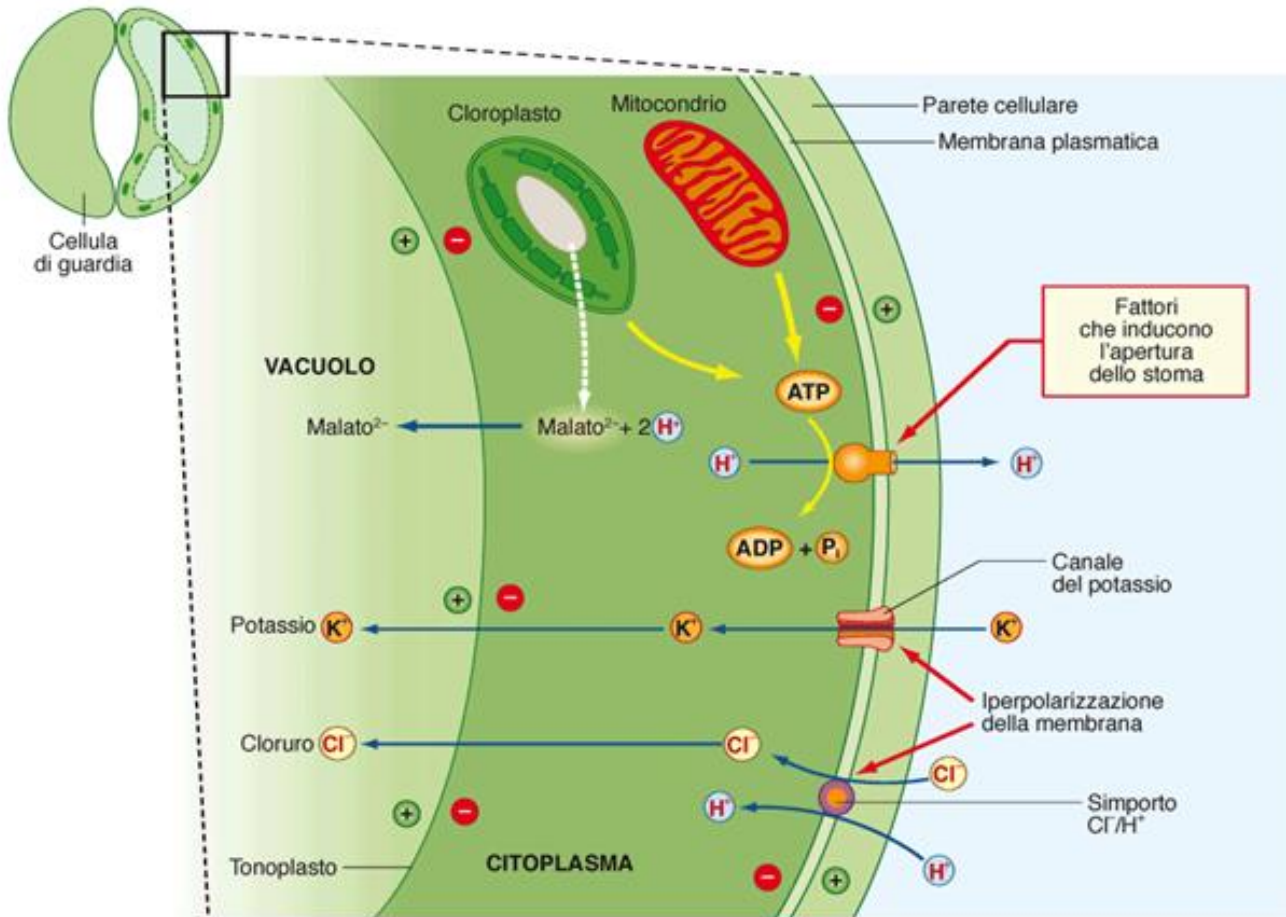
I prodotti della fotosintesi nelle cellule di guardia non sono i soli responsabili dell'apertura stomatica

1960: $[K^+]$ molto più alta nelle cellule di guardia di stomi aperti rispetto a stomi chiusi e/o a cellule epidermiche circostanti

TABELLA 5.3 Concentrazioni di potassio in cellule di guardia di stomi aperti e chiusi

| Specie | Concentrazione di K^+ | | | |
|---------------------------|-------------------------|--------|--------|--------|
| | pmol/cellula di guardia | | mM | |
| | Aperto | Chiuso | Aperto | Chiuso |
| <i>Vicia faba</i> | 2,72 | 0,55 | 552 | 112 |
| <i>Commelina communis</i> | 3,1 | 0,4 | 448 | 95 |

Dati da MacRobbie, 1987.



Iperpolarizzazione della membrana



apertura canali del K⁺



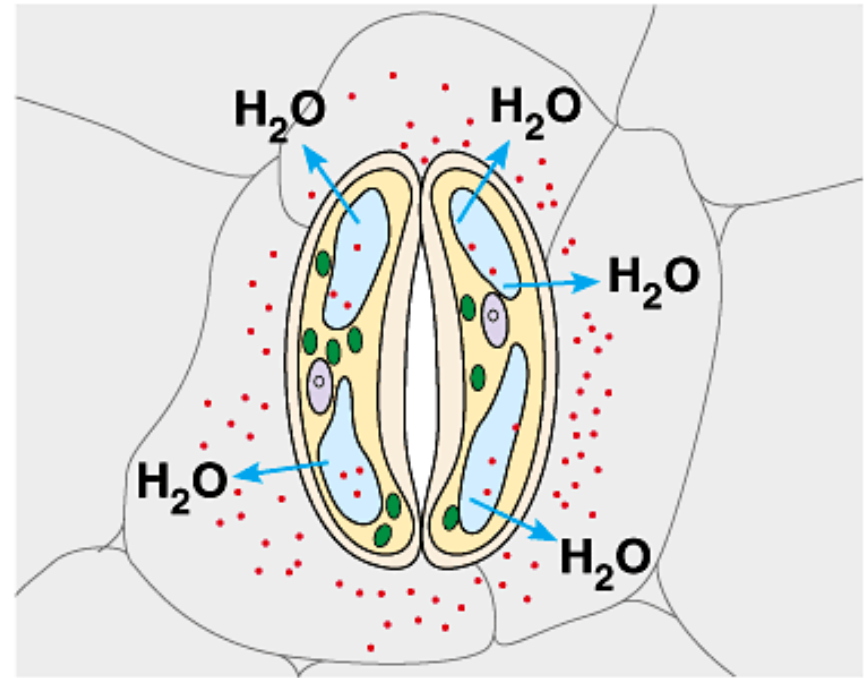
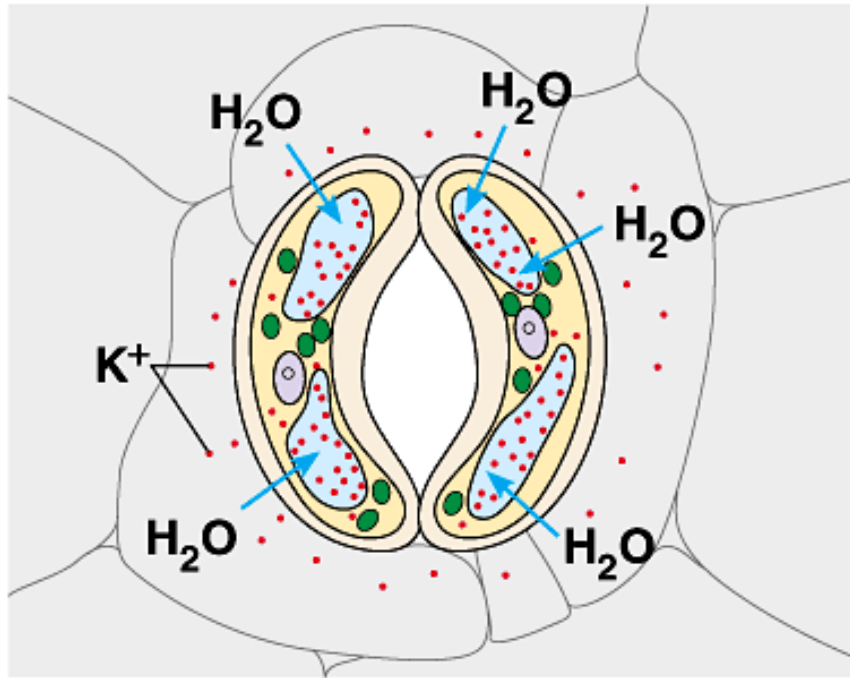
ingresso di K⁺, Cl⁻, NO₃⁻



diminuzione di π



diminuzione di Ψ

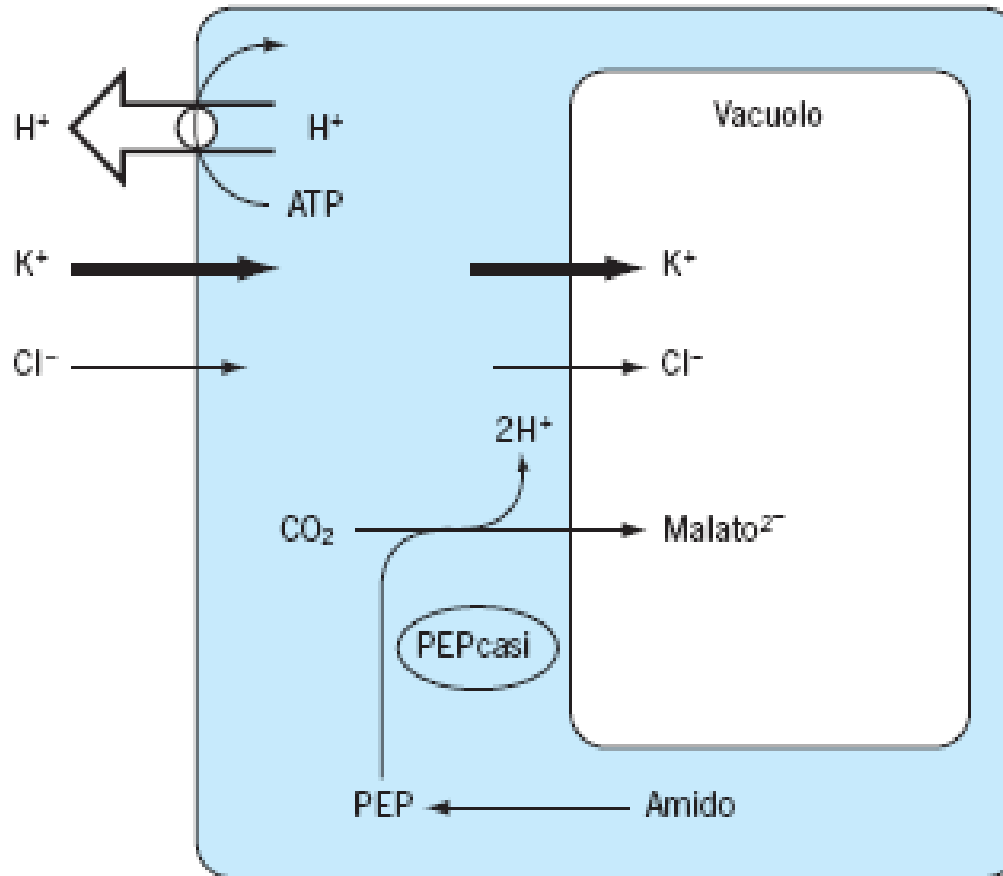


(b) Role of potassium in stomatal opening and closing

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

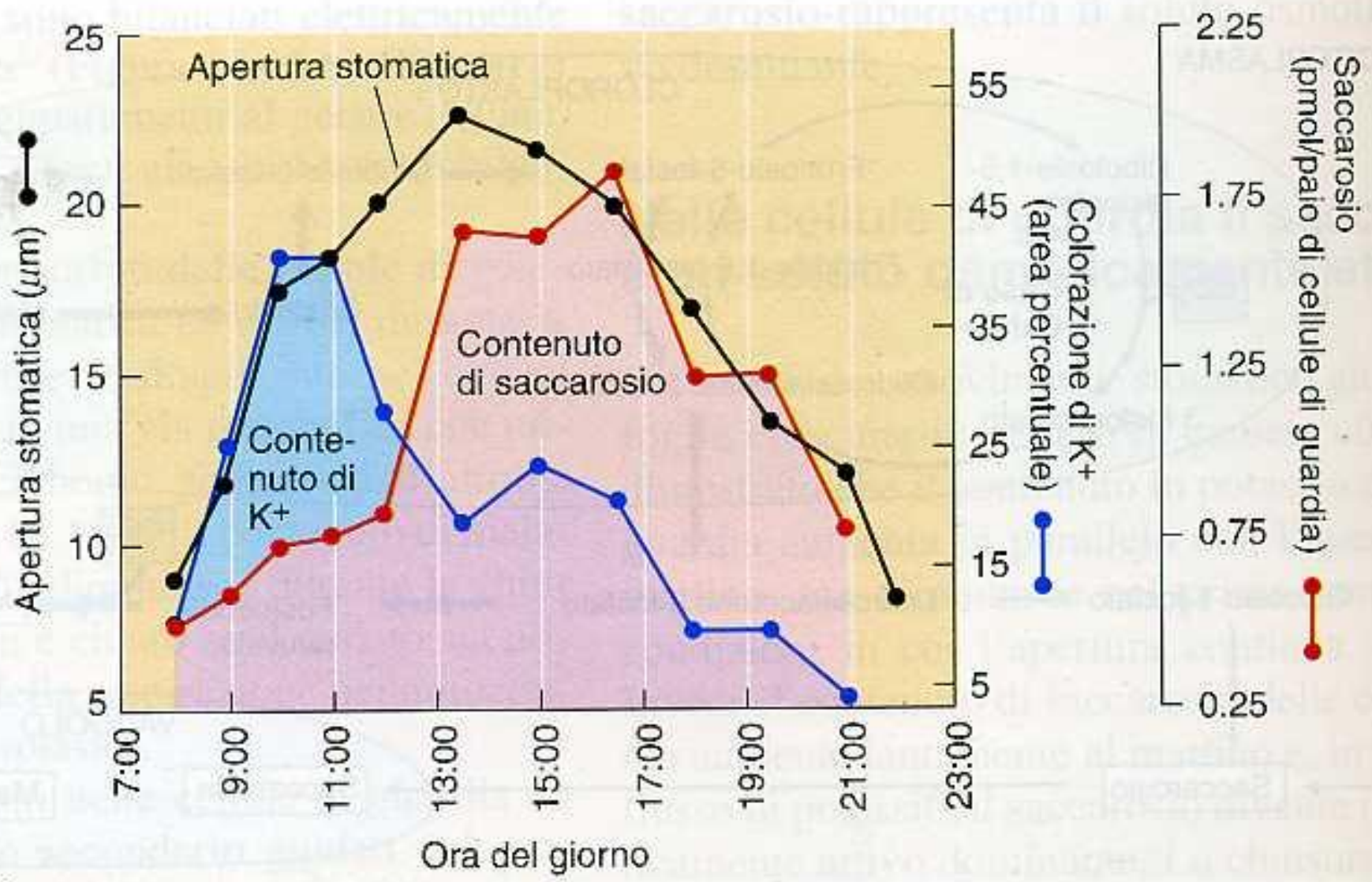
Evidenze sperimentali a favore del coinvolgimento della pompa protonica:

- La luce blu stimola l'attività della pompa protonica → apertura degli stomi
- La fusicoccina determina l'attivazione irreversibile della pompa protonica → apertura incontrollata degli stomi
- Il vanadato (VO_3^-) inibisce la pompa protonica → inibizione dell'apertura stomatica



Evidenze sperimentali:

- Nelle cellule di guardia, [Malato²⁻] sei volte più elevata in stomi aperti che in stomi chiusi
- Elevata attività di PEPcarbossilasi
- Negli stomi aperti la concentrazione di amido diminuisce in relazione all'aumento di [Malato²⁻]
- I fattori ambientali che regolano l'apertura stomatica modulano anche l'attività della PEPcarbossilasi



L'apertura stomatica è regolata e modulata da fattori ambientali e da fattori endogeni

Gli stomi rispondono alla luce

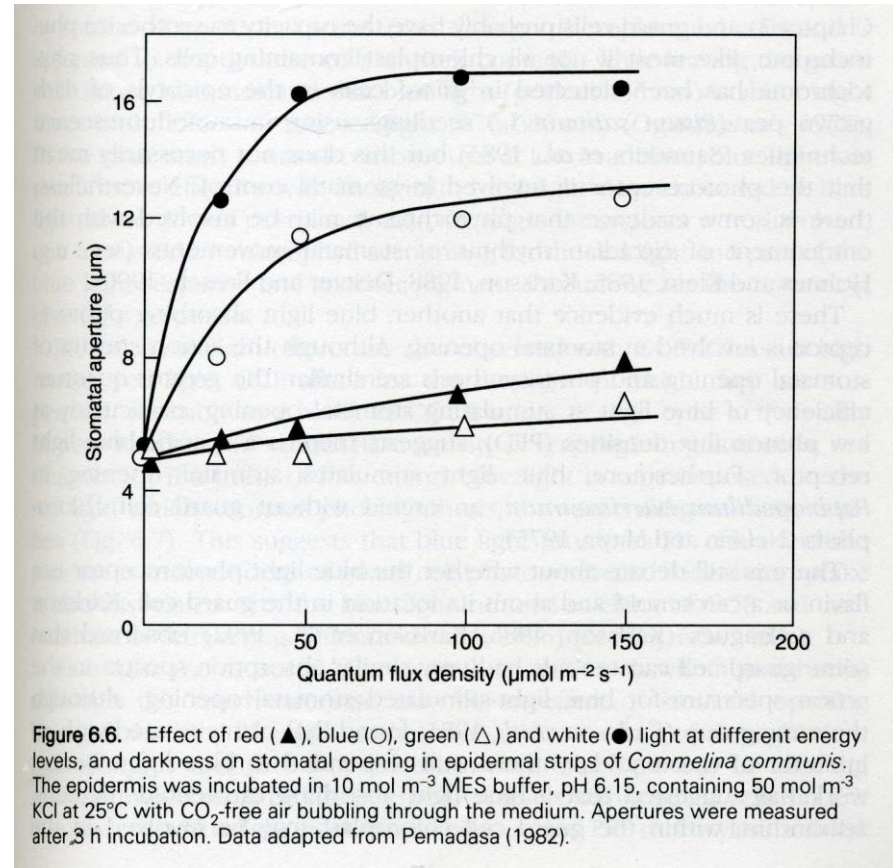
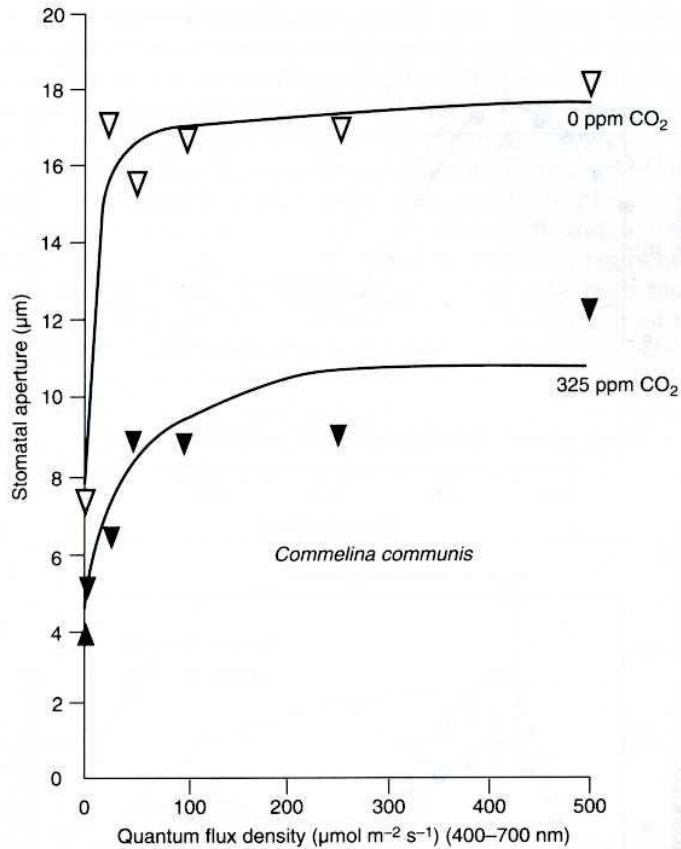


Figure 6.6. Effect of red (▲), blue (○), green (△) and white (●) light at different energy levels, and darkness on stomatal opening in epidermal strips of *Commelina communis*. The epidermis was incubated in 10 mol m⁻³ MES buffer, pH 6.15, containing 50 mol m⁻³ KCl at 25°C with CO₂-free air bubbling through the medium. Apertures were measured after 3 h incubation. Data adapted from Pemadasa (1982).

Eccezione: stomi delle piante CAM

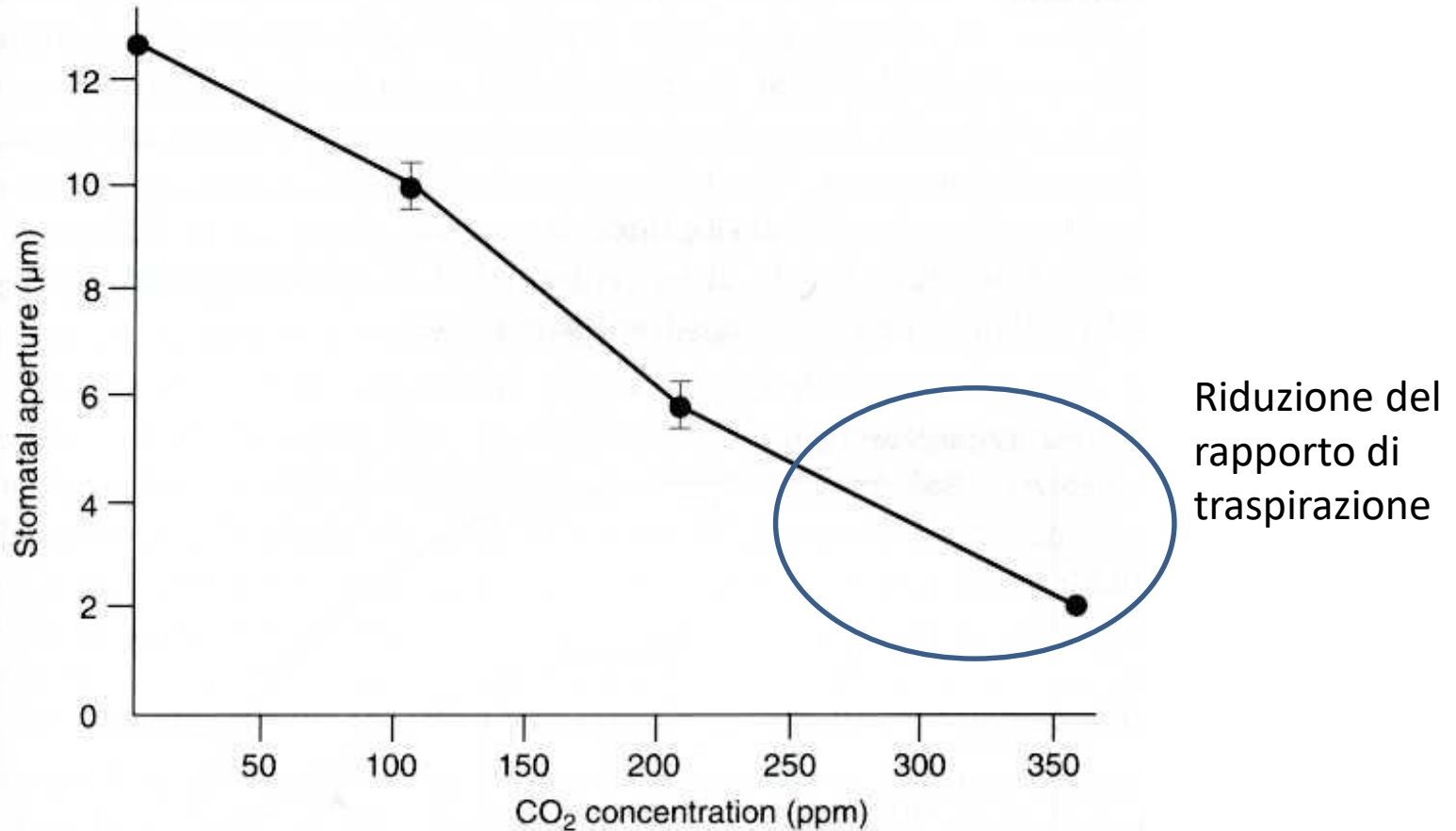
L'apertura stomatica può venire saturata da irradianze più basse di quelle necessarie per saturare la fotosintesi

A parità di energia, l'efficacia della luce nell'indurre apertura stomatica è funzione delle lunghezze d'onda

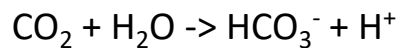
Luce Blu > Luce rossa

La luce ha anche effetti indiretti, poiché influenza la fotosintesi e quindi [CO₂]

Gli stomi rispondono alla [CO₂] nella cavità sottostomatica



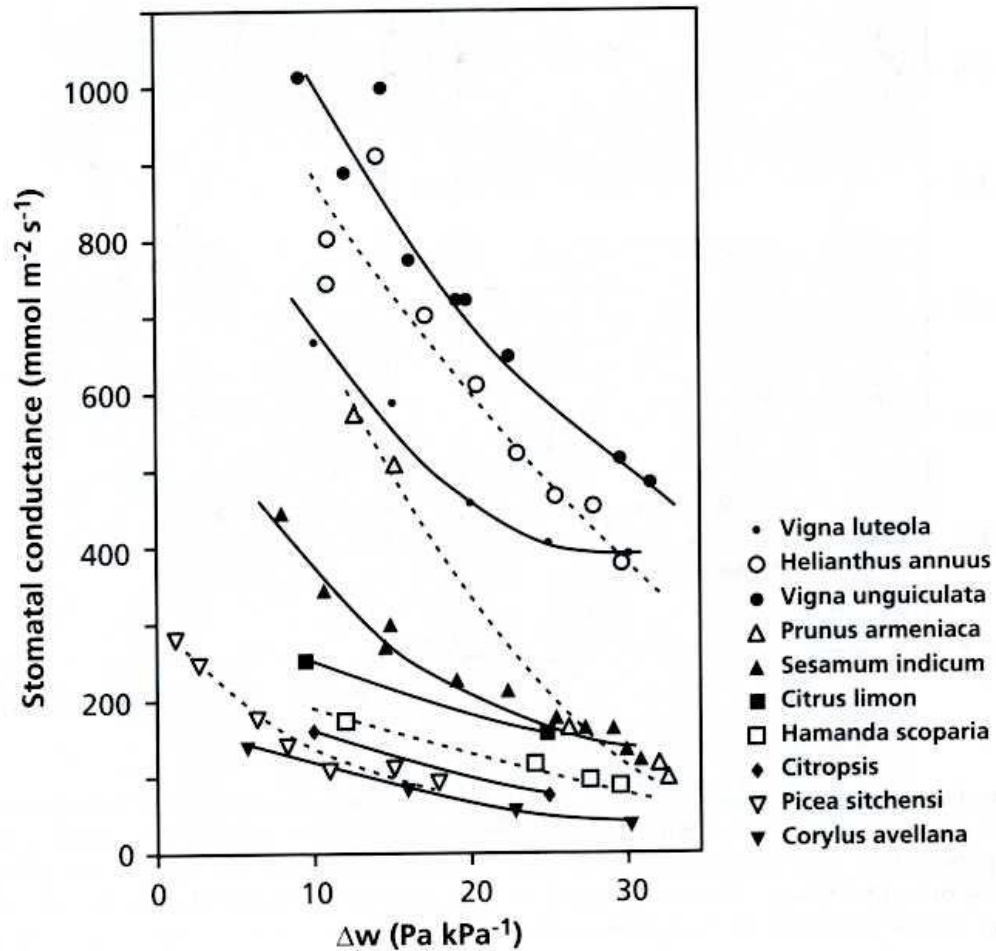
Anidrasi carbonica: enzima che catalizza la reazione:



Coinvolto come segnale nella regolazione stomatica

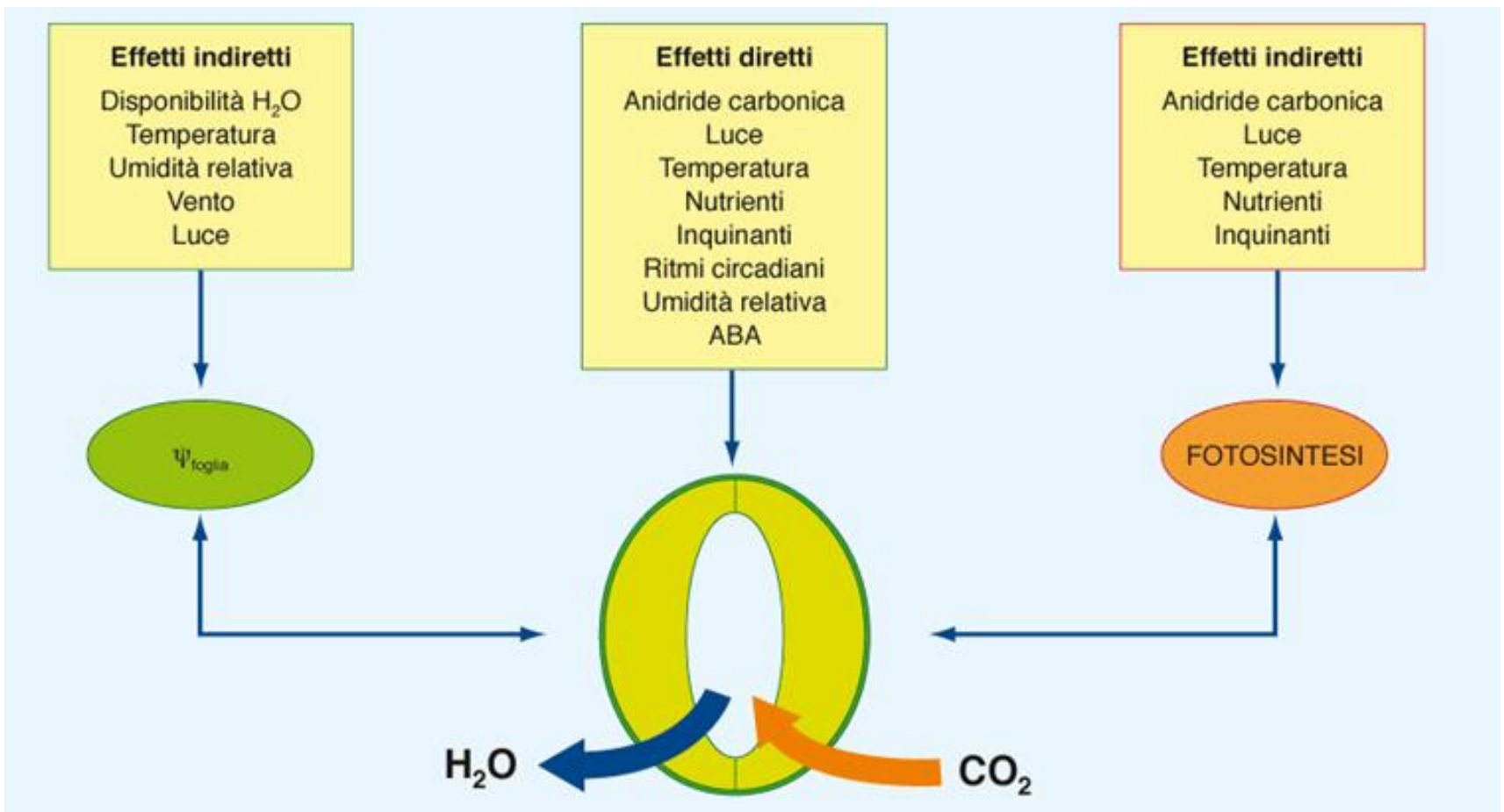
Mutanti di *Arabidopsis* privi di anidrasi carbonica perdono la risposta stomatica a [CO₂]

Risposta ripristinata da trasformazione delle piante con anidrasi carbonica umana



Gli stomi **rispondono alle variazioni di potenziale dell'acqua della foglia** → variazioni di turgore cellulare + segnali ormonali (ABA)

Inoltre, **rispondono direttamente a variazioni di VPD**

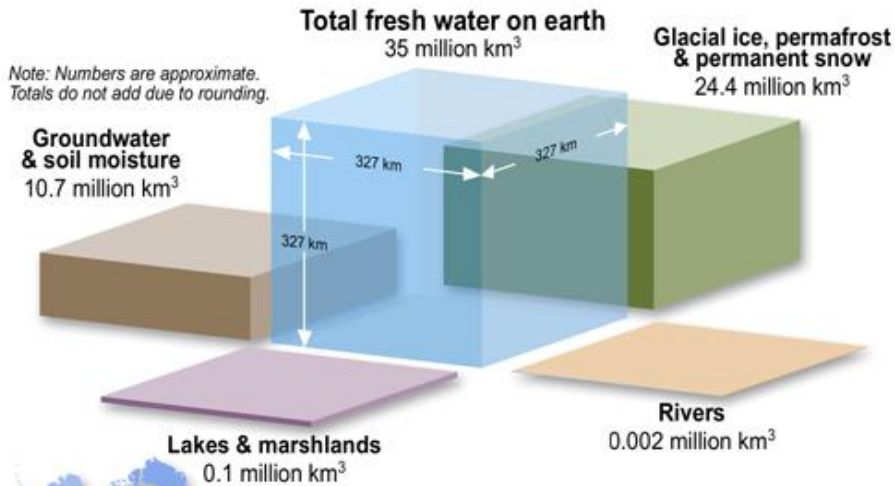


L'acqua nel suolo



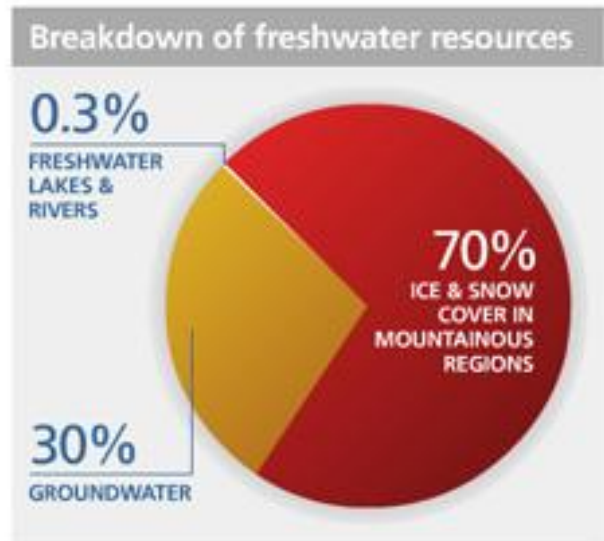
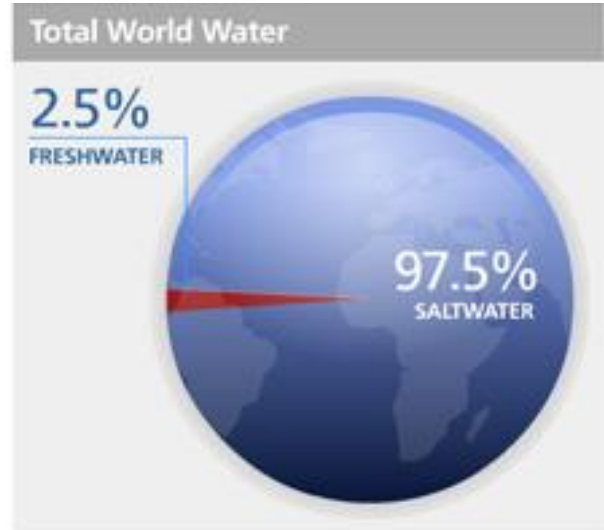
Where on earth is all that fresh water?

There are about 35 million km³ of fresh water on the earth. Here's where that water is found.



How much water is that?

There is enough fresh water on the earth to cover Canada and the United States to a depth of about 1.8 kilometres.



Suolo: sistema complesso di sostanze organiche e minerali

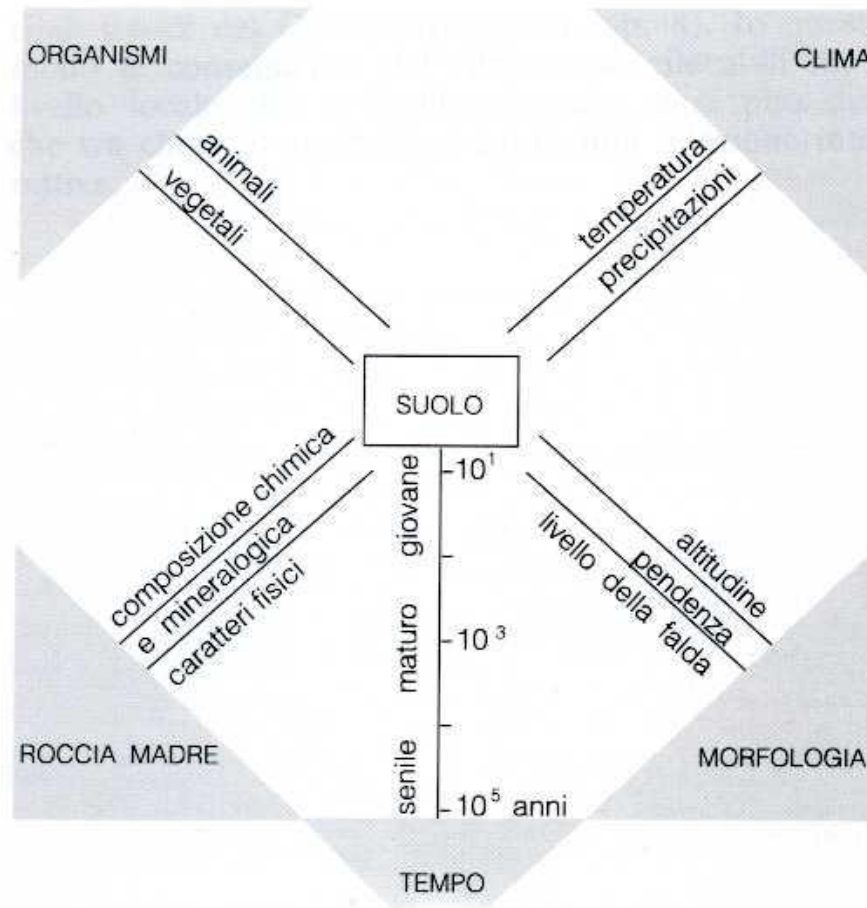


Fig. 3.1. I principali fattori pedogenetici (da Buol et al., 1973).

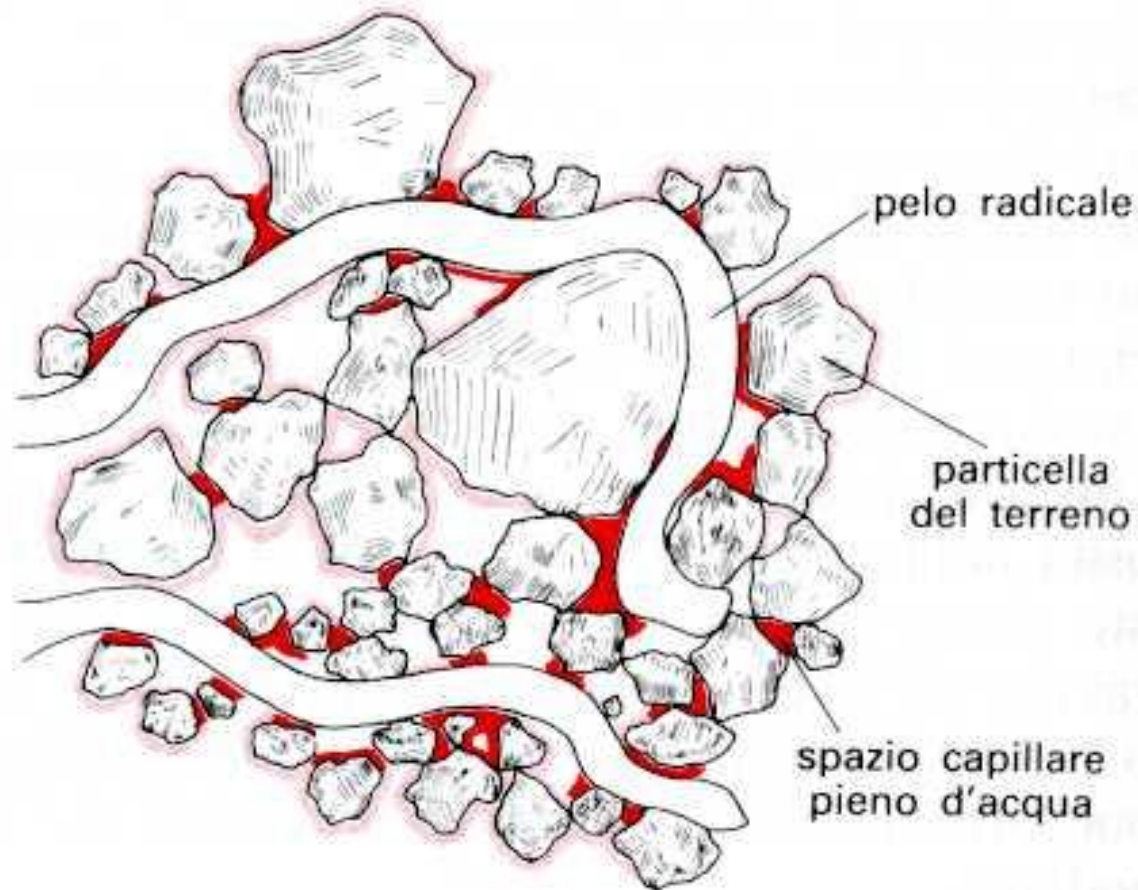
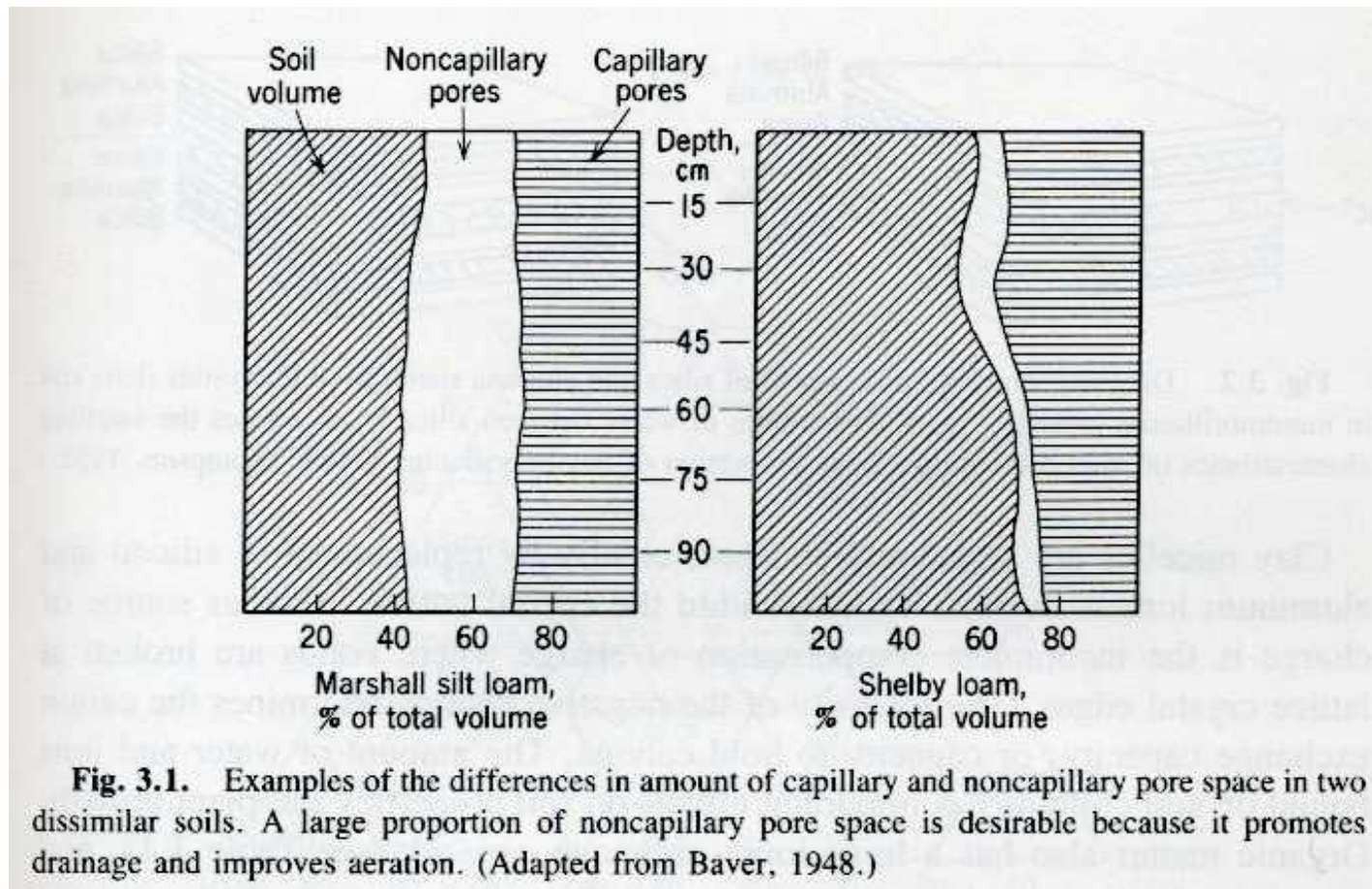
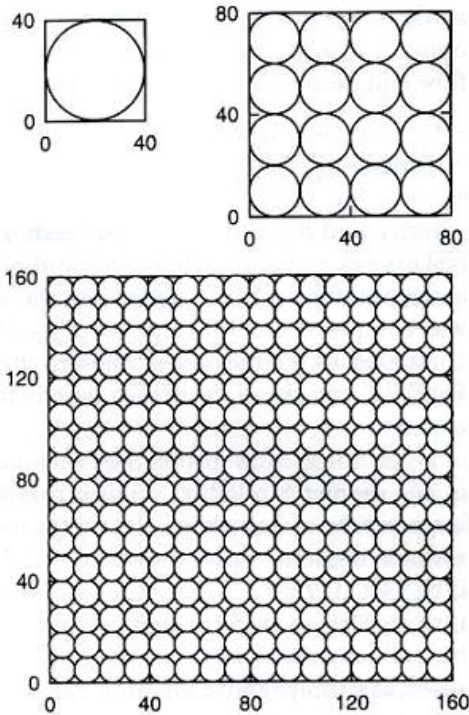


FIG. 12.26 • Peli radicali nel terreno. L'acqua che si trova tra le particelle di roccia è indicata in rosso. È evidente che gli spazi capillari pieni d'acqua non sono continui.

Porosità del suolo: generalmente 30-60% del volume totale

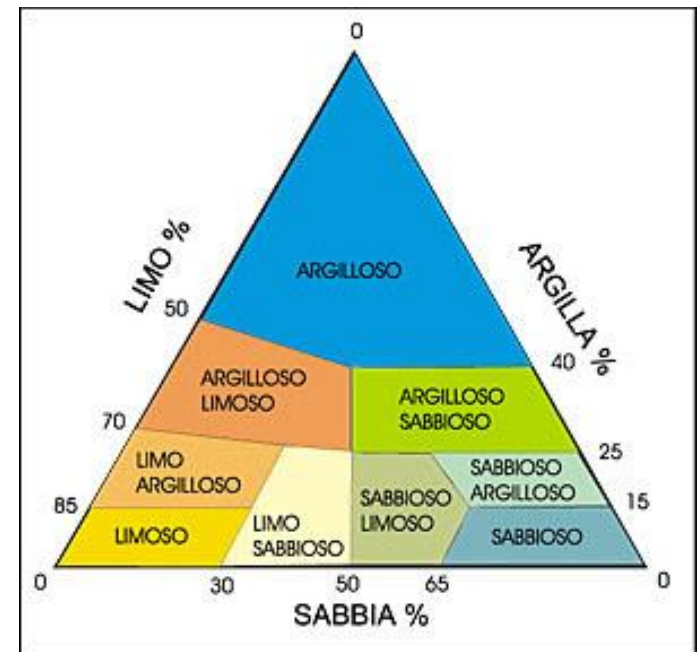




| | | ISSS | USDA |
|------------|--------|-----------------|---|
| SCHELETRO | | > 2mm | > 2mm |
| TERRA FINE | SABBIA | GROSSA | 2 - 0,2 mm |
| | | FINE | 0,2 - 0,02 mm |
| | LIMO | 0,02 - 0,002 mm | GROSSOLANO 0,05 - 0,02 mm FINE 0,02 - 0,002 mm |
| ARGILLA | | < 0,002 mm | < 0,002 mm |

Struttura del suolo: dipende dalla dimensione prevalente delle particelle minerali e dalla quantità di sostanza organica

Struttura e porosità determinano la capacità di trattenere l'acqua



Componenti del potenziale dell'acqua nel suolo

$$\Psi_{\text{suolo}} = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_m = P - \pi - \tau$$

Ψ_π quasi sempre trascurabile

$$\Psi_p = -2T/r$$

$T = 7.28 \times 10^{-8} \text{ MPa m}$
(tensione superficiale dell'acqua)

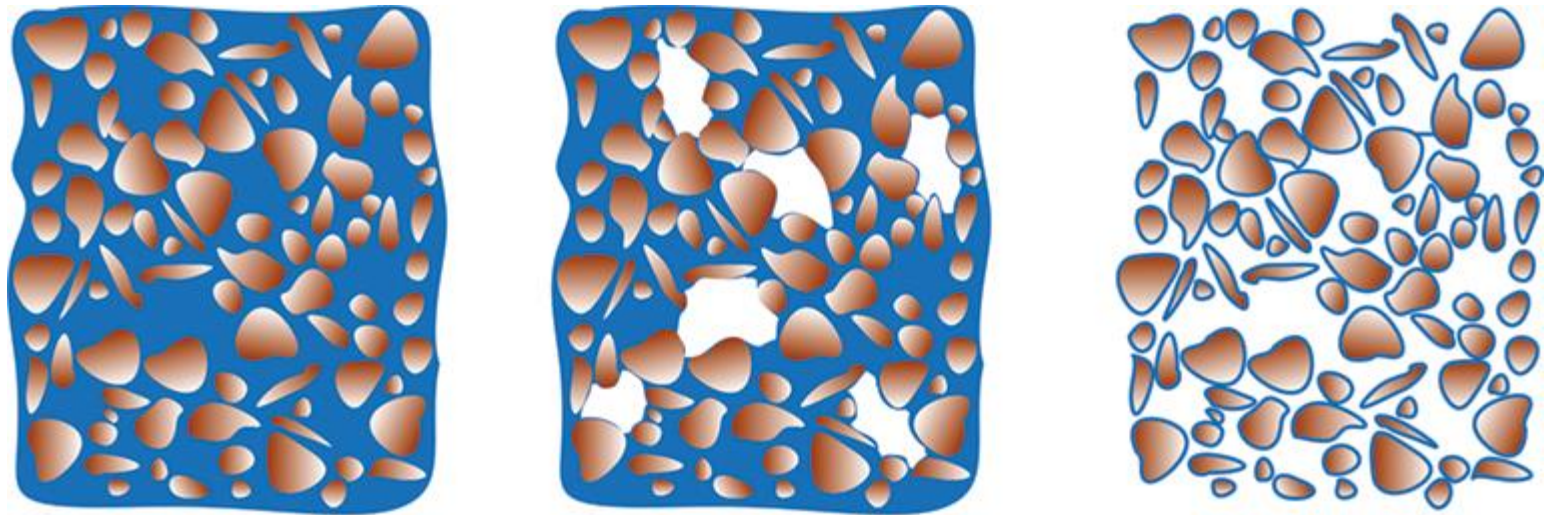
r = raggio di curvatura
all'interfaccia aria-suolo

Es:

$$r = 0.5 \mu\text{m} \rightarrow \Psi_p = -0.3 \text{ MPa}$$

$$r = 0.05 \mu\text{m} \rightarrow \Psi_p = -3.0 \text{ MPa}$$

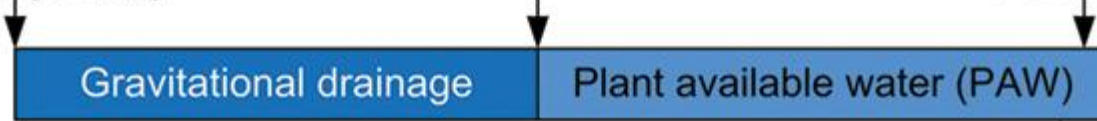




Maximal water capacity (SW_{max})

Field Capacity (FC)

Permanent Wilting Point (PWP)



0 bar

-0.33 bar
(pF 2.0)

-15 bar
(pF 4.2)

$-0.3 \text{ MPa} < \Psi < 0$

$-3.5 \text{ MPa} < \Psi < -1.5 \text{ MPa}$

Acqua gravitazionale
o di percolazione

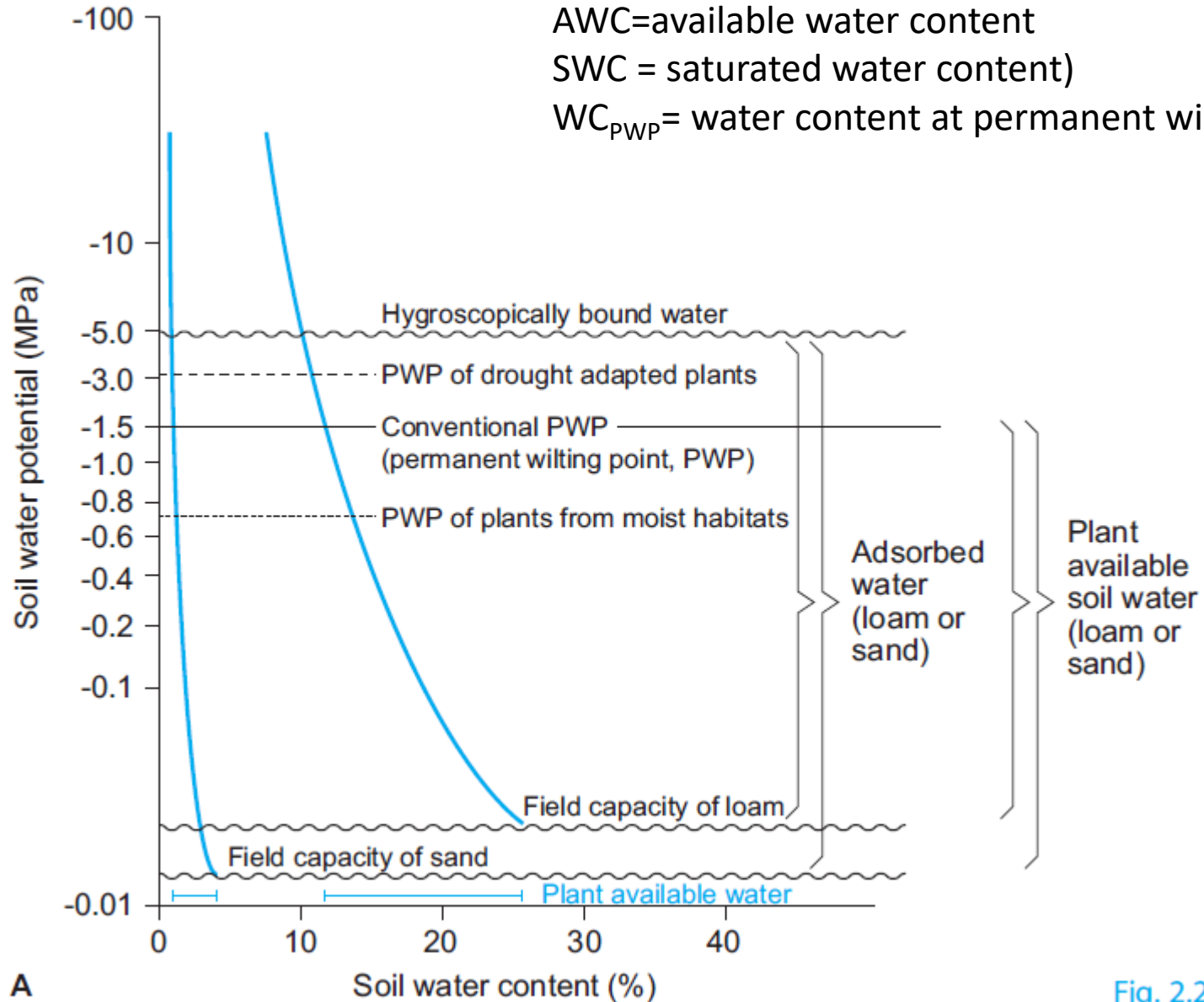
Acqua disponibile per le piante

$$AWC = SWC - WC_{PWP}$$

AWC=available water content

SWC = saturated water content)

WC_{PWP} = water content at permanent wilting point

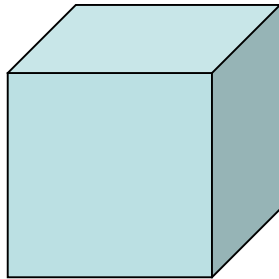


A

Fig. 2.2.4. A

Assorbimento di acqua a livello radicale

L'esperimento di Dittmer (1937)



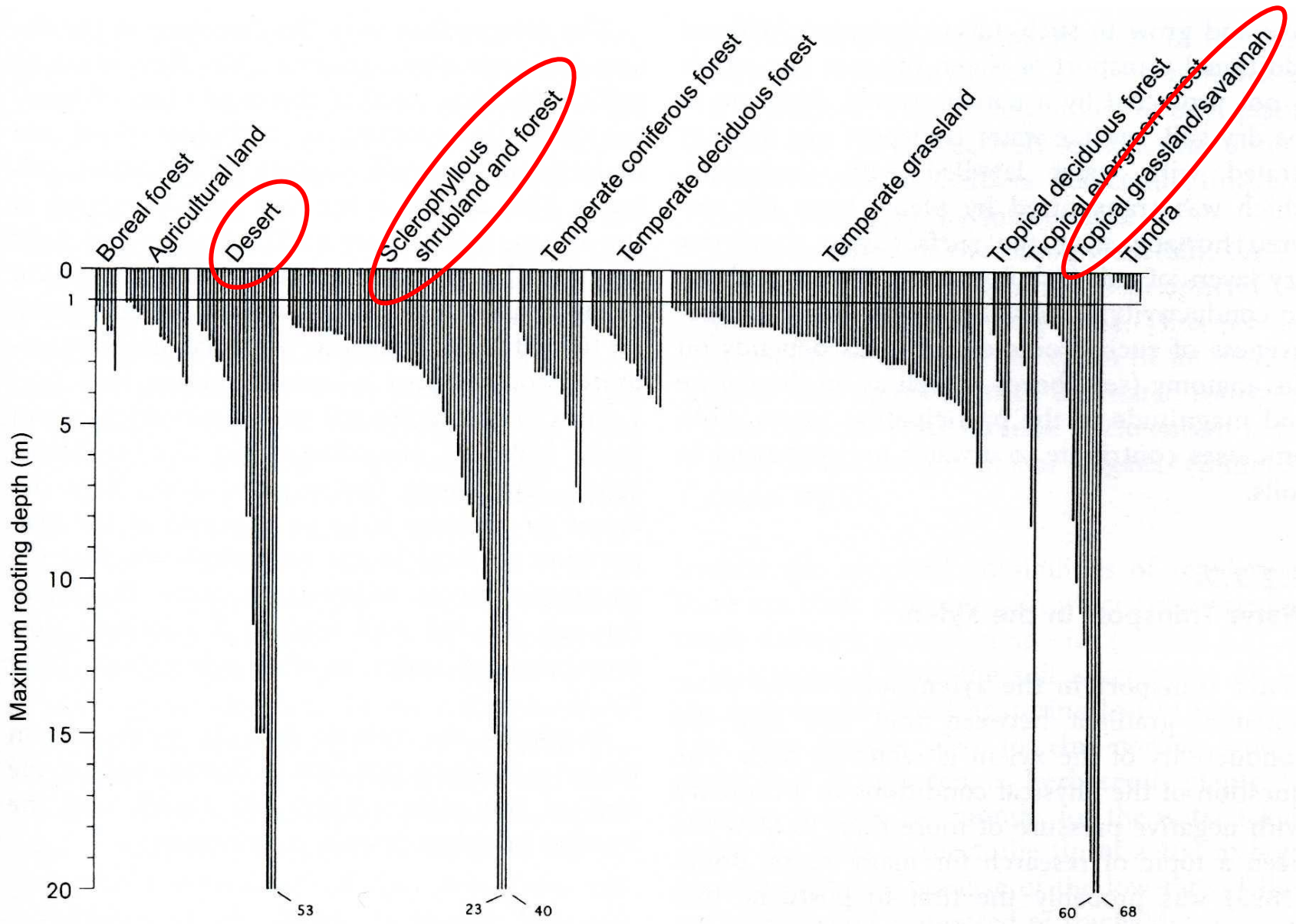
Piantina di segale fatta crescere in una scatola di 30x30x56 cm

Lunghezza totale apparato radicale: 623 km

Area totale dell'apparato radicale: 639 m²

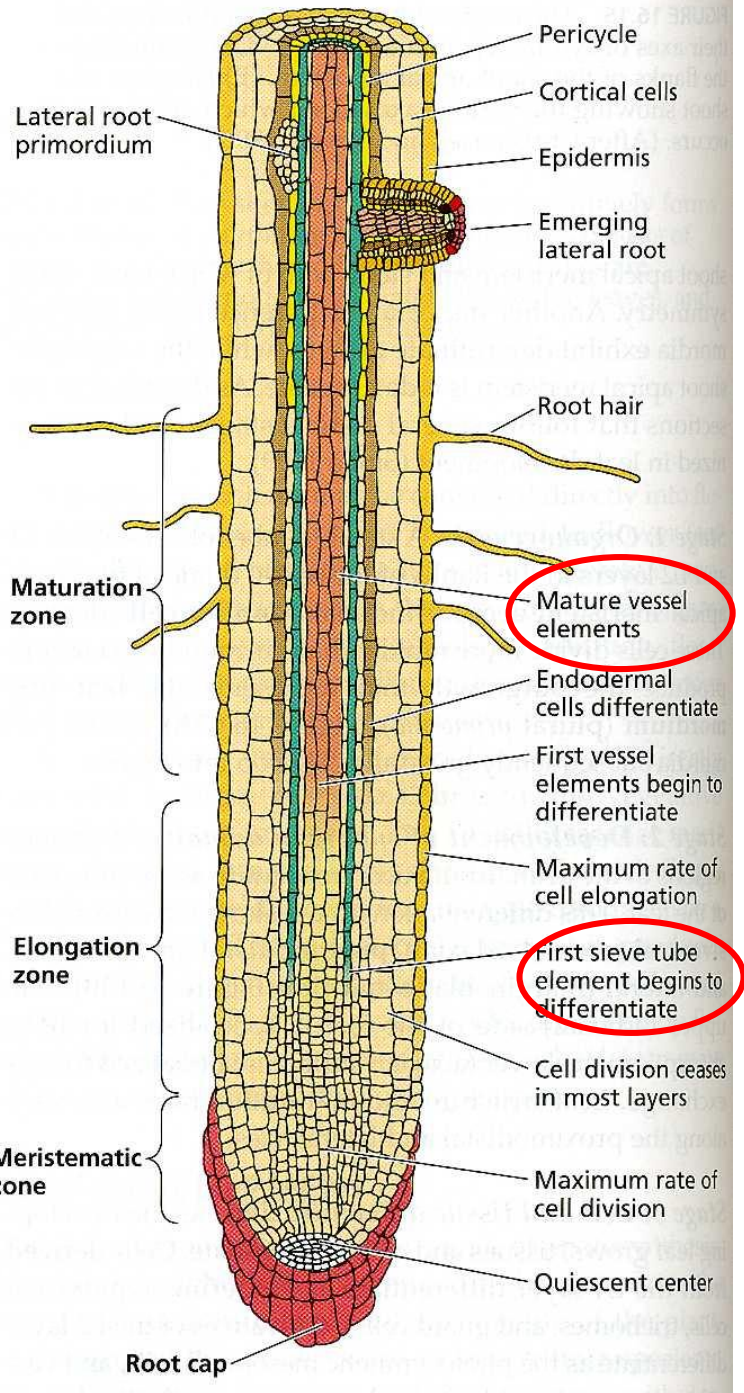
4 funzioni:

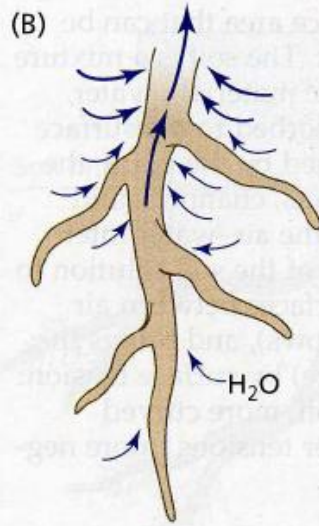
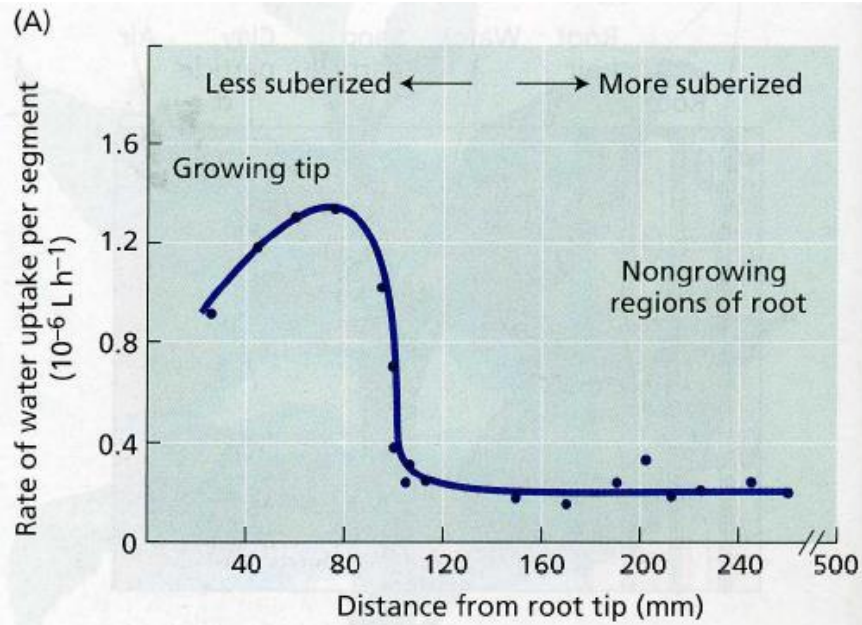
- Ancoraggio al substrato
- Sito di accumulo di sostanze di riserva
- Sito di biosintesi di molecole importanti (es: ormoni)
- Assorbimento e trasporto di acqua



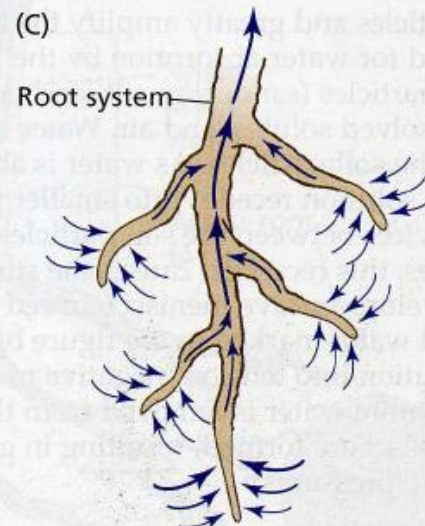
A

Zona pilifera





Entire surface
equally permeable



Only zone near root
tip is permeable

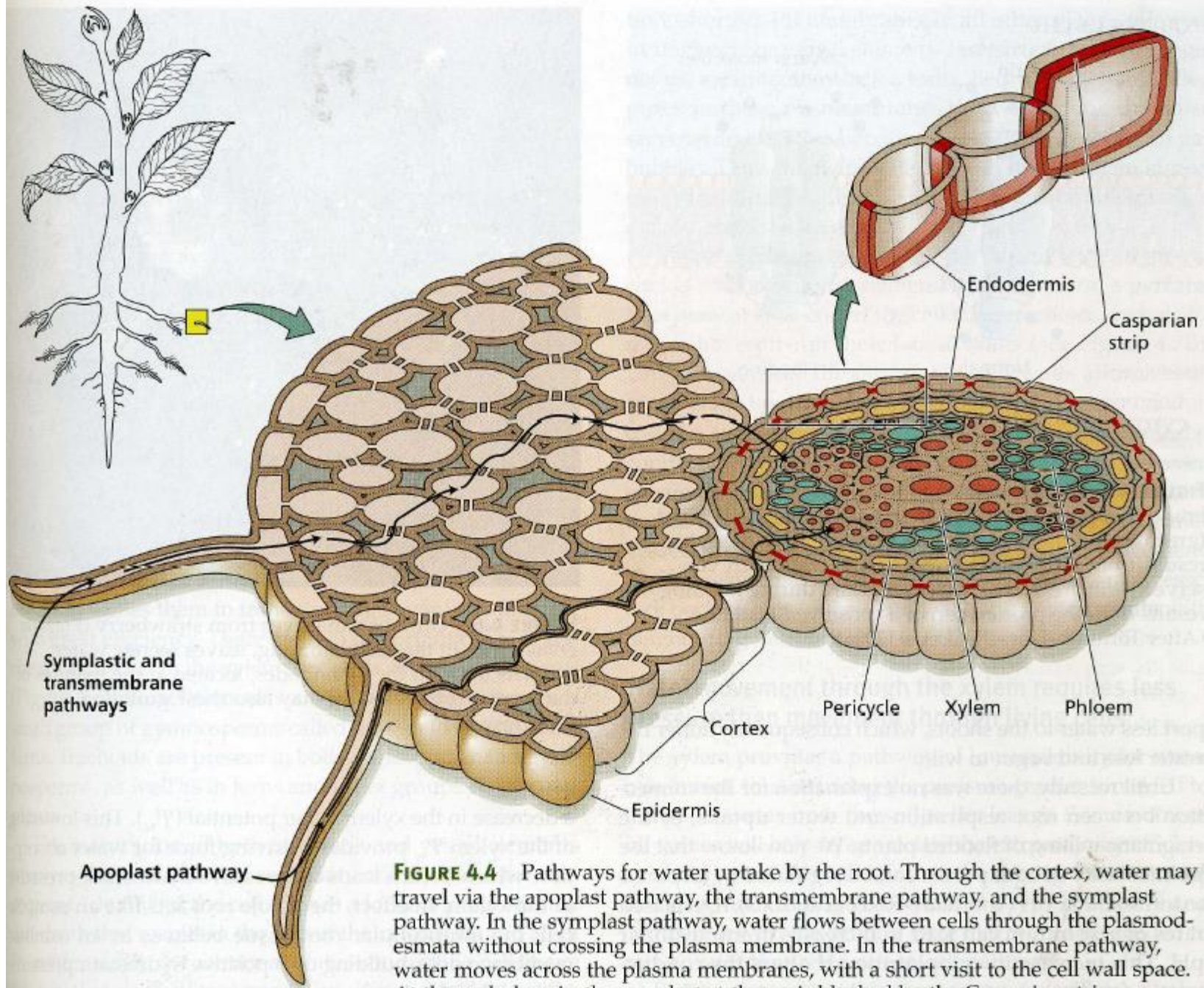
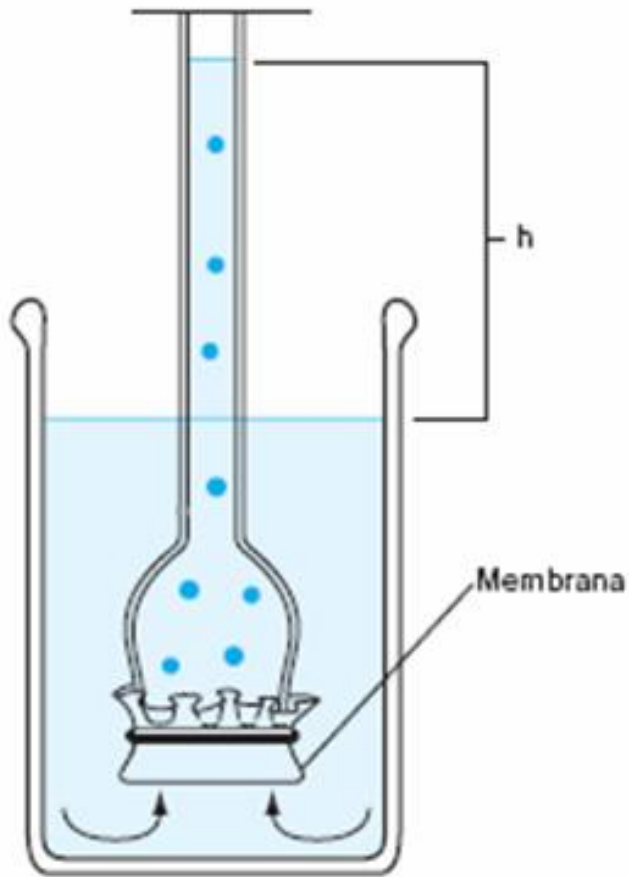


FIGURE 4.4 Pathways for water uptake by the root. Through the cortex, water may travel via the apoplast pathway, the transmembrane pathway, and the symplast pathway. In the symplast pathway, water flows between cells through the plasmodesmata without crossing the plasma membrane. In the transmembrane pathway, water moves across the plasma membranes, with a short visit to the cell wall space. At the endodermis, the apoplast pathway is blocked by the Casparian strip.

Guttazione, la manifestazione della **pressione radicale**





Pressioni positive,
da 0.05 a 0.2 MPa

