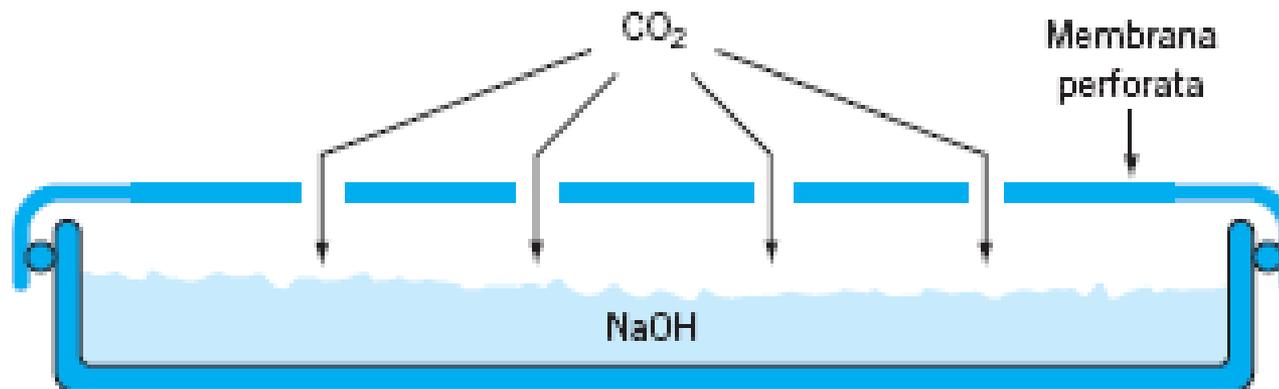


Nelle foglie, la somma delle aree dei pori stomatici (aperti) ammonta appena a 0.5-2% dell'area fogliare complessiva.

Tuttavia, la velocità di entrata di  $\text{CO}_2$  e di uscita di  $\text{H}_2\text{O}$  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  $\text{CO}_2$  assorbita da  $\text{NaOH}$  può essere misurata dopo un intervallo di tempo.



**TABELLA 5.2** Diffusione di CO<sub>2</sub> attraverso piccole aperture

Diametro (mm)	Diffusione relativa* di CO <sub>2</sub>	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 CO<sub>2</sub> ora<sup>-1</sup>.

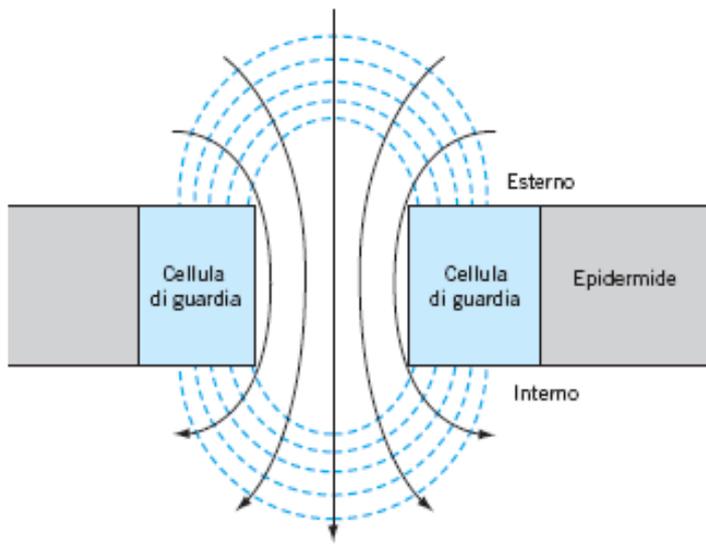
Dati da Bidwell, *Plant Physiology*, New York, Macmillan, 1979.

La velocità di diffusione della CO<sub>2</sub> varia in proporzione al diametro delle aperture!

Ma secondo la legge di Fick...

Velocità di diffusione = **D** x **A**(dc/dx)

Come spiegare il paradosso?



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

**FIGURA 5.4** L'effetto del cambiamento d'angolo nella diffusione di  $\text{CO}_2$  attraverso l'apertura stomatica. Le linee tratteggiate sono isobare, rappresentanti zone con equivalente pressione parziale di  $\text{CO}_2$ .

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 =  $2 \text{ mm}^{-1}$**

**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 =  $20 \text{ mm}^{-1}$**

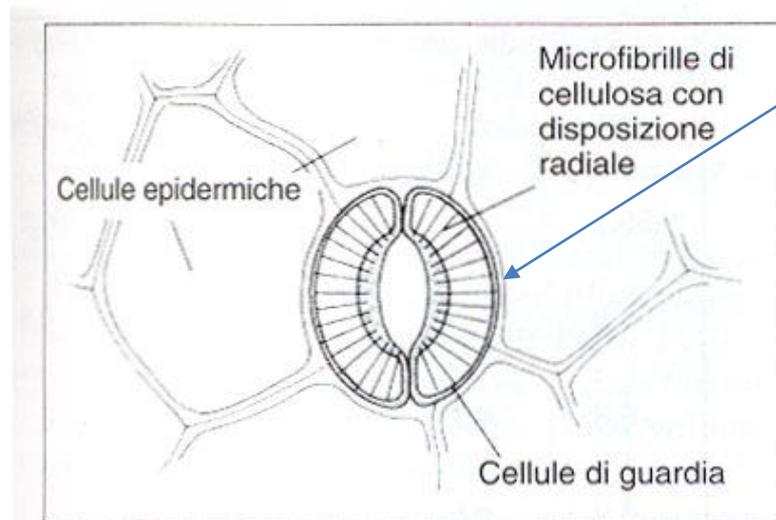
# COME SI APRONO GLI STOMI?

**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

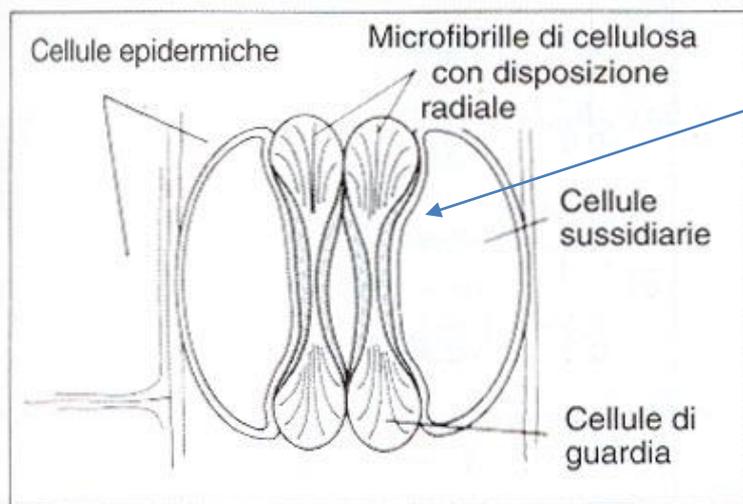
In cellule normali sono orientate trasversalmente rispetto all'asse principale della cellula



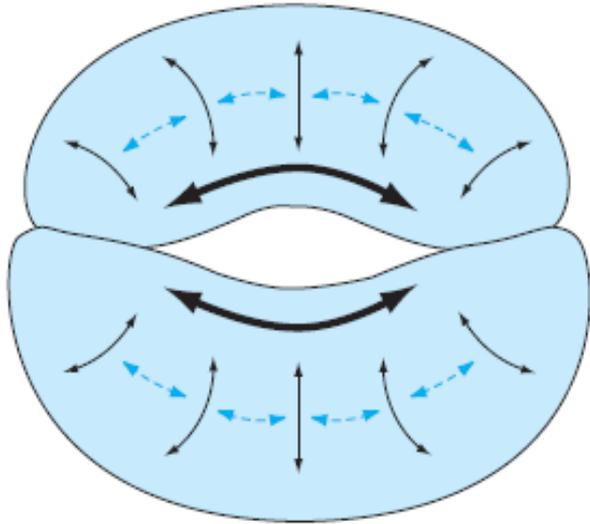
Nelle cellule reniformi le microfibrille si aprono a ventaglio

L'aumento di turgore causa una deformazione programmata.

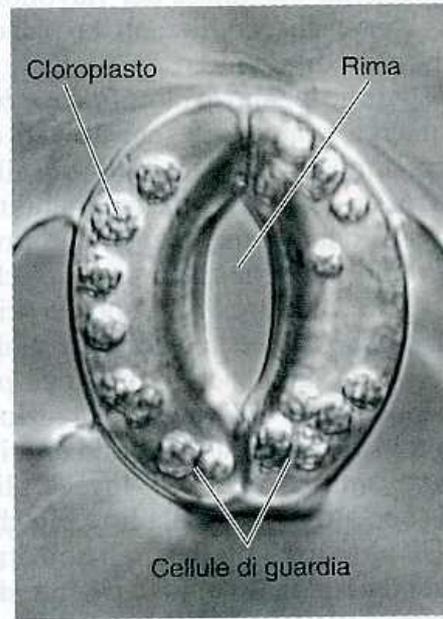
Le cellule di guardia si curvano verso l'esterno



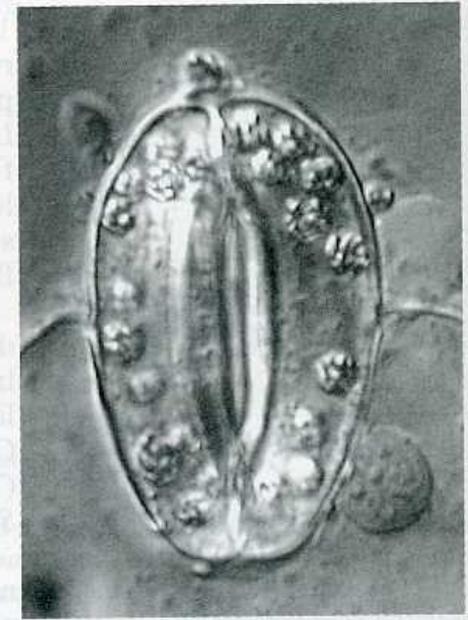
Nelle cellule a manubrio: disposizione e scarsa presenza di microfibrille alle estremità porta all'allontanamento delle due cellule di guardia



(A)

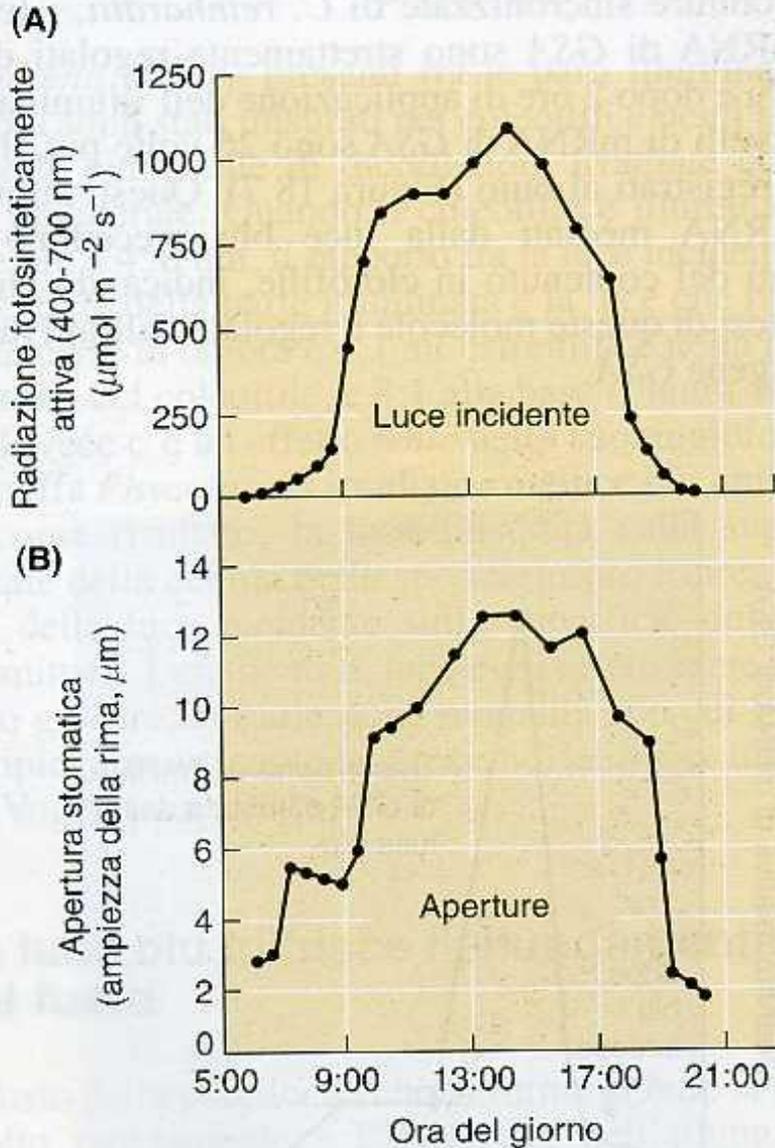


(B)



Architettura della parete cellulare + turgore cellulare → 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

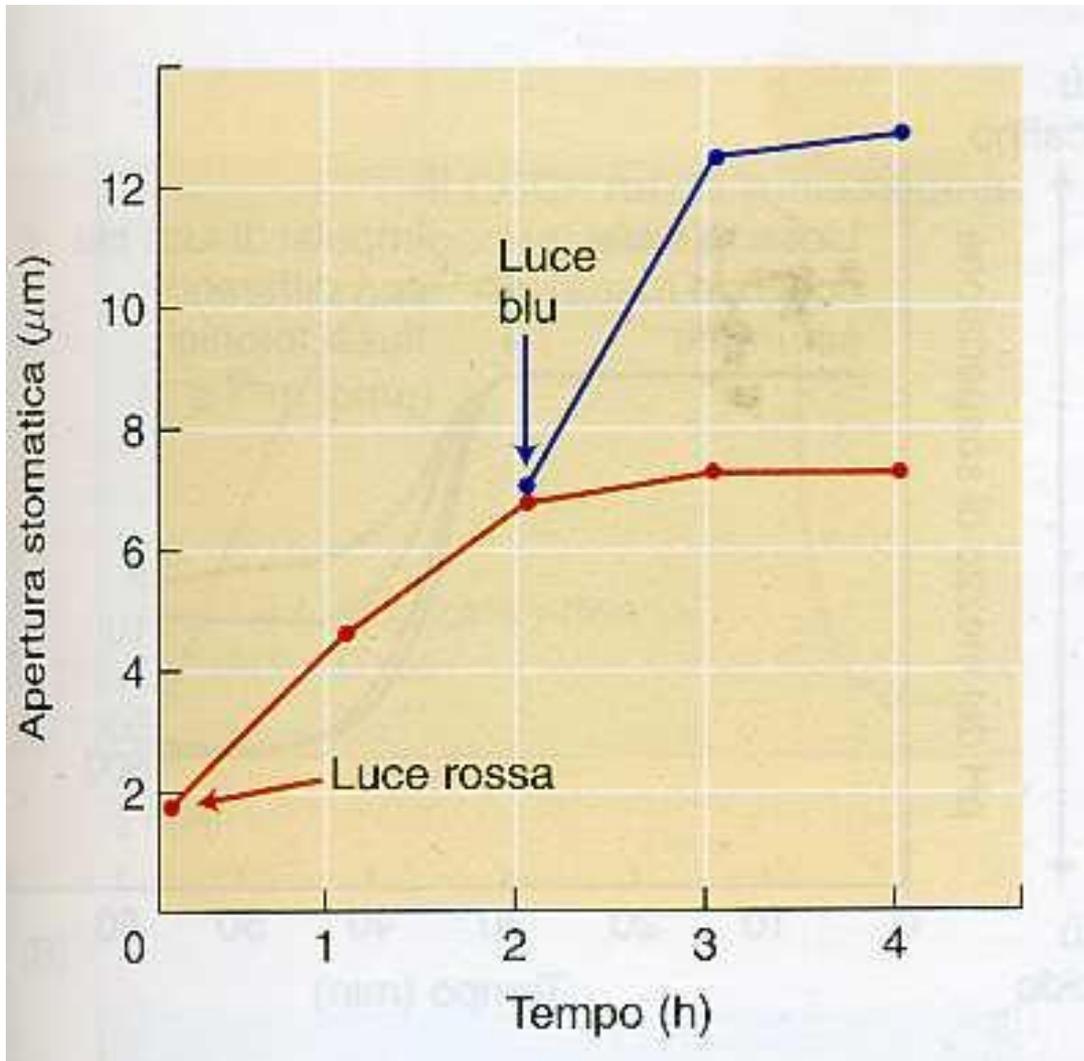
Gli stomi contengono cloroplasti

**Ipotesi:** l'accumulo dei prodotti della fotosintesi determina riduzione di  $\pi$ , e quindi di  $\Psi$

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

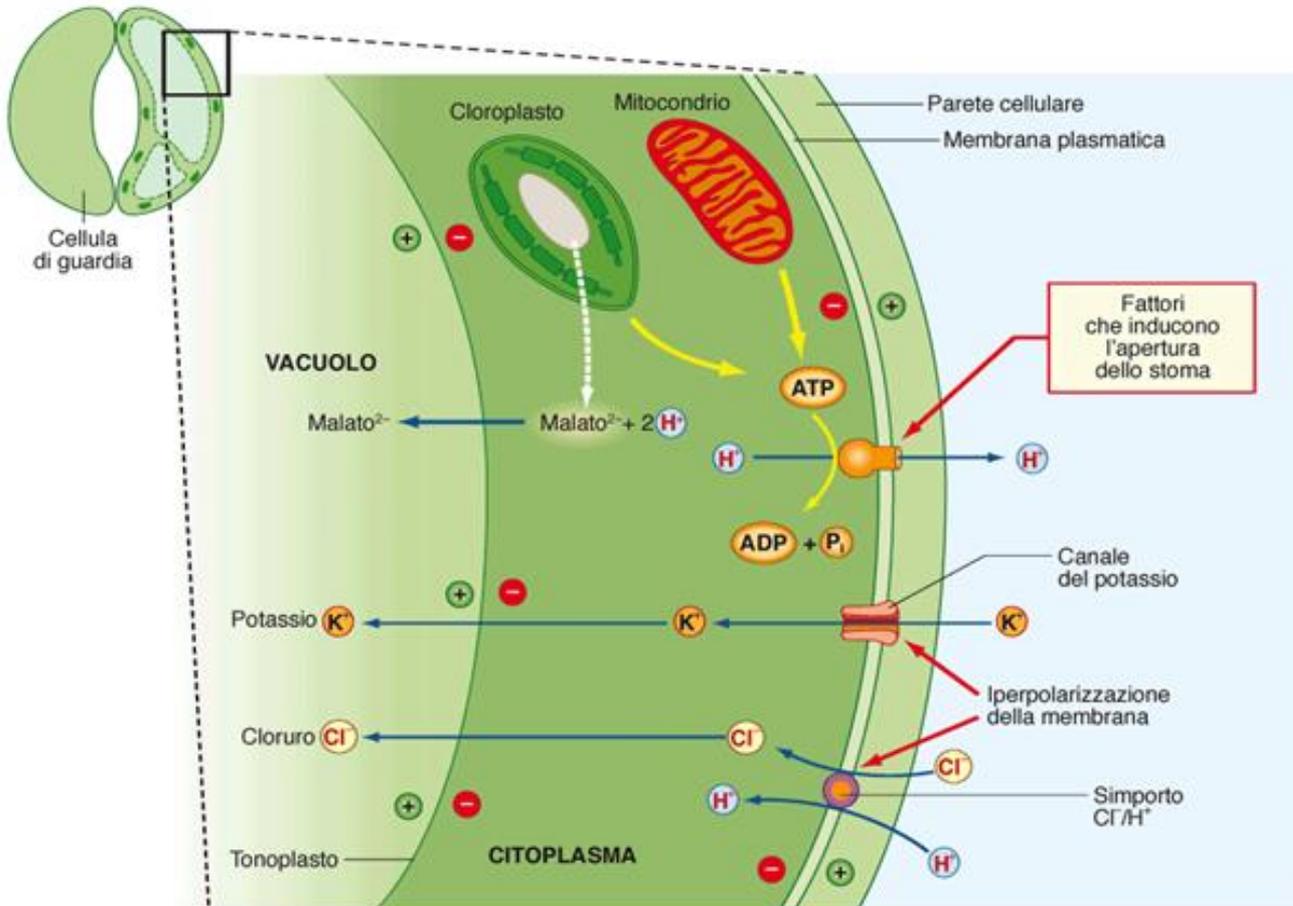
**I prodotti della fotosintesi nelle cellule di guardia non sono i soli responsabili dell'apertura stomatica**

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<sup>+</sup>



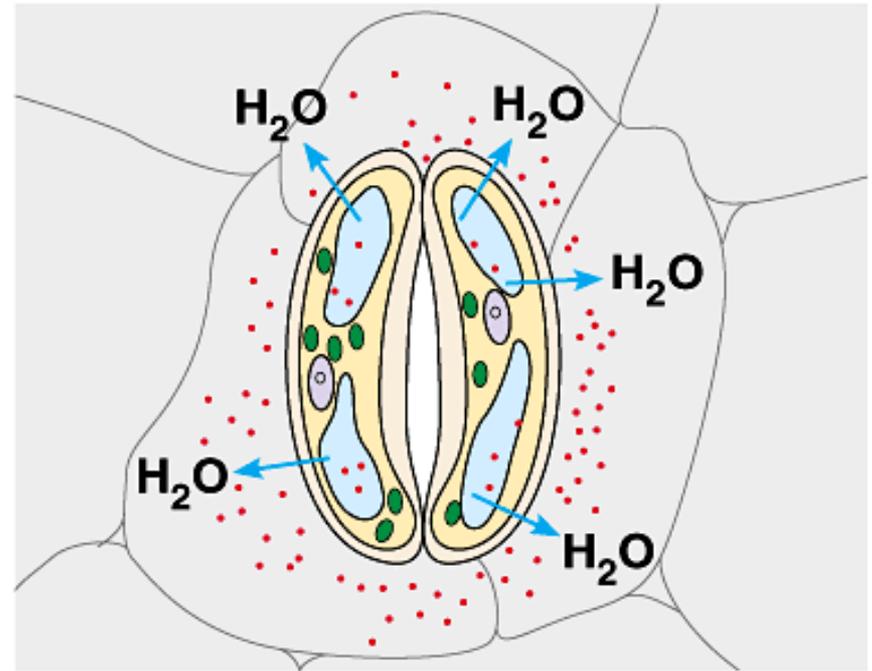
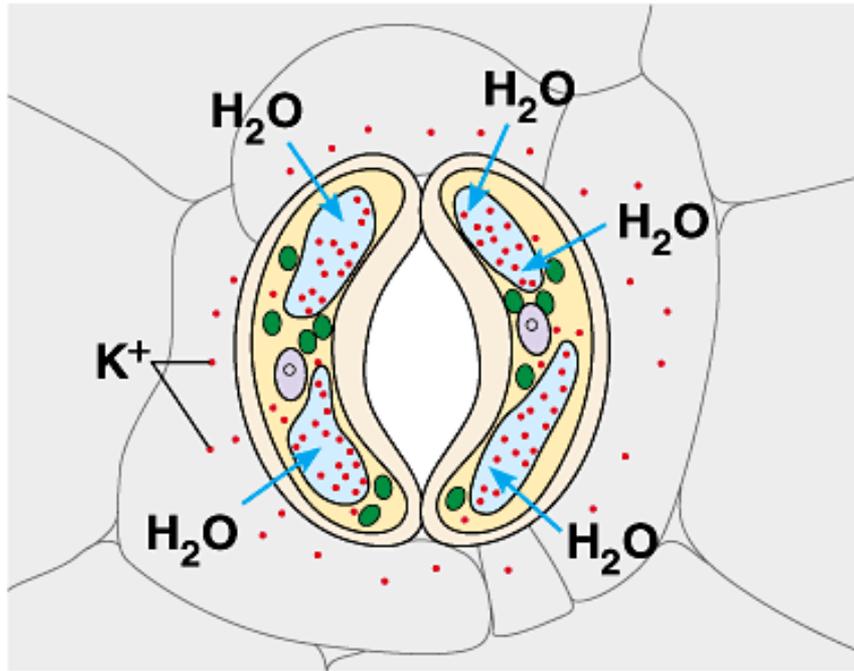
ingresso di K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>



diminuzione di  $\pi$



diminuzione di  $\Psi$

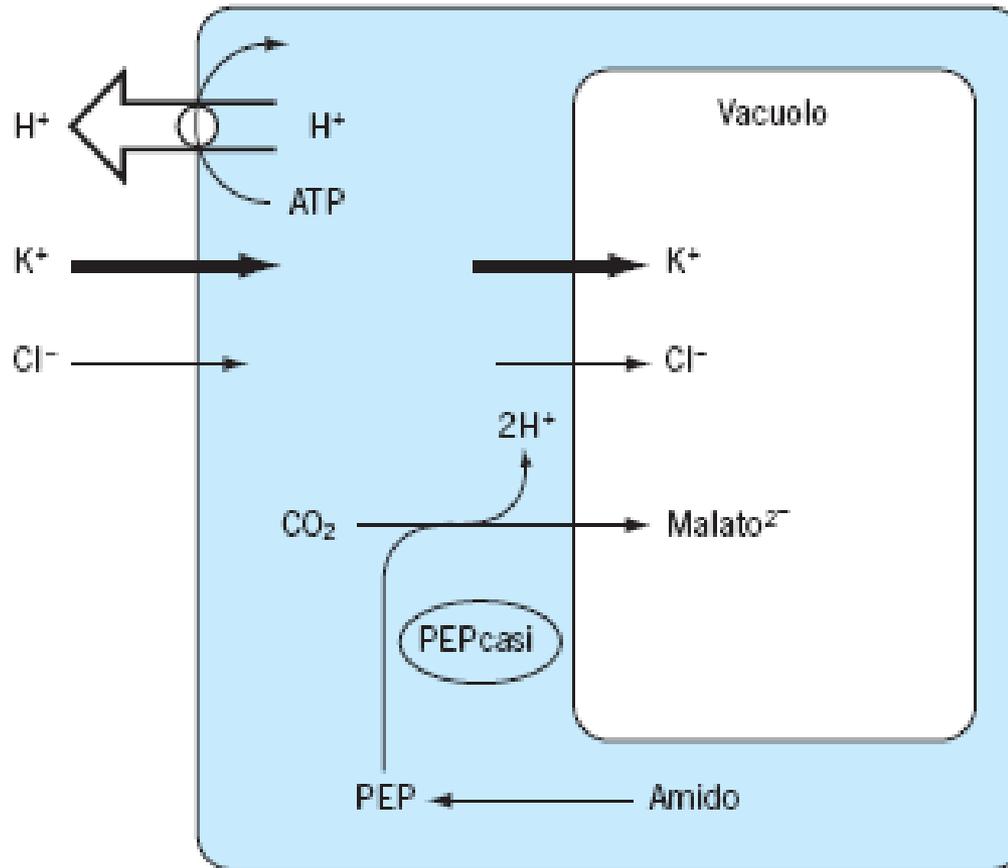


## (b) Role of potassium in stomatal opening and closing

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

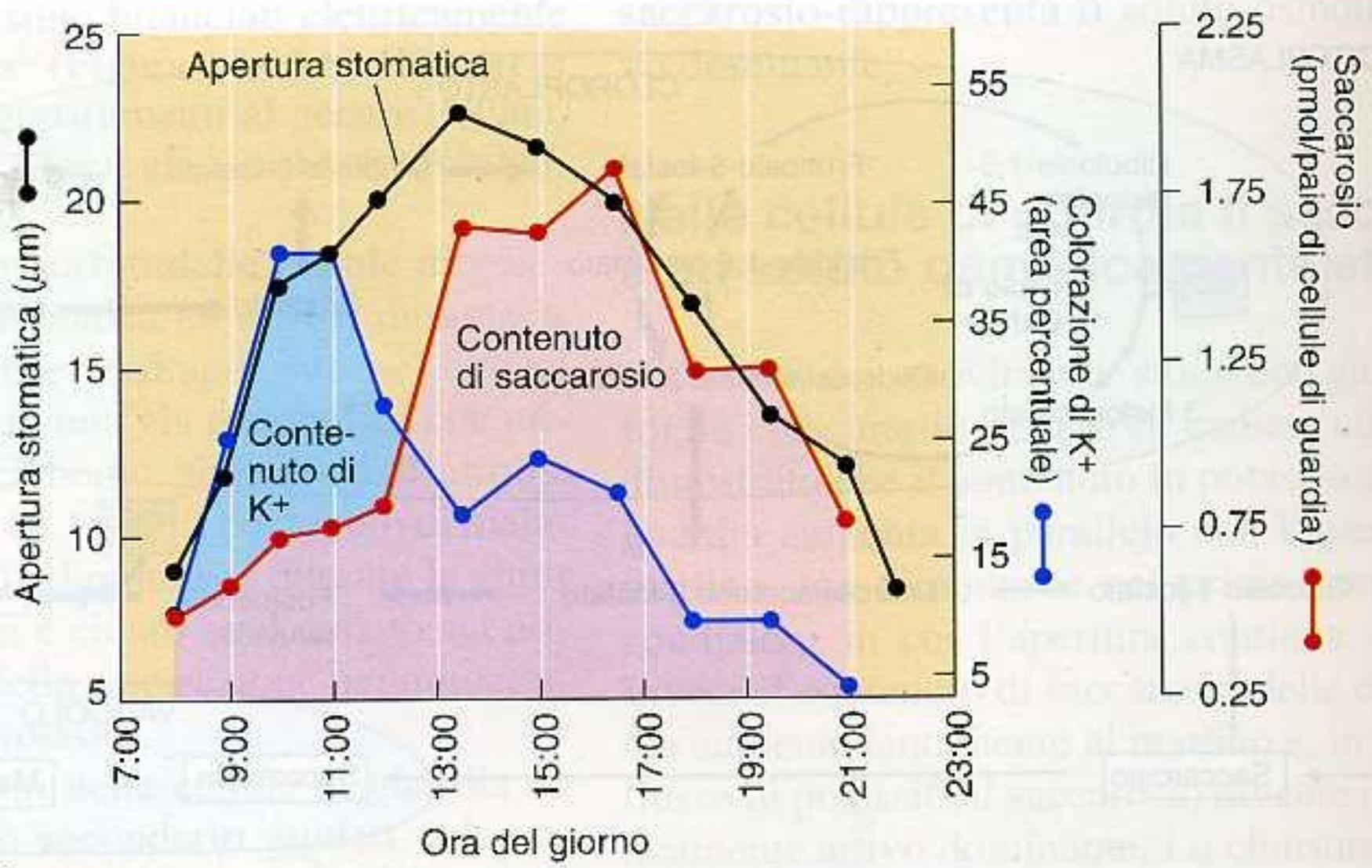
Evidenze sperimentali a favore del coinvolgimento della pompa protonica:

- 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 ( $\text{VO}_3^-$ ) inibisce la pompa protonica → inibizione dell'apertura stomatica



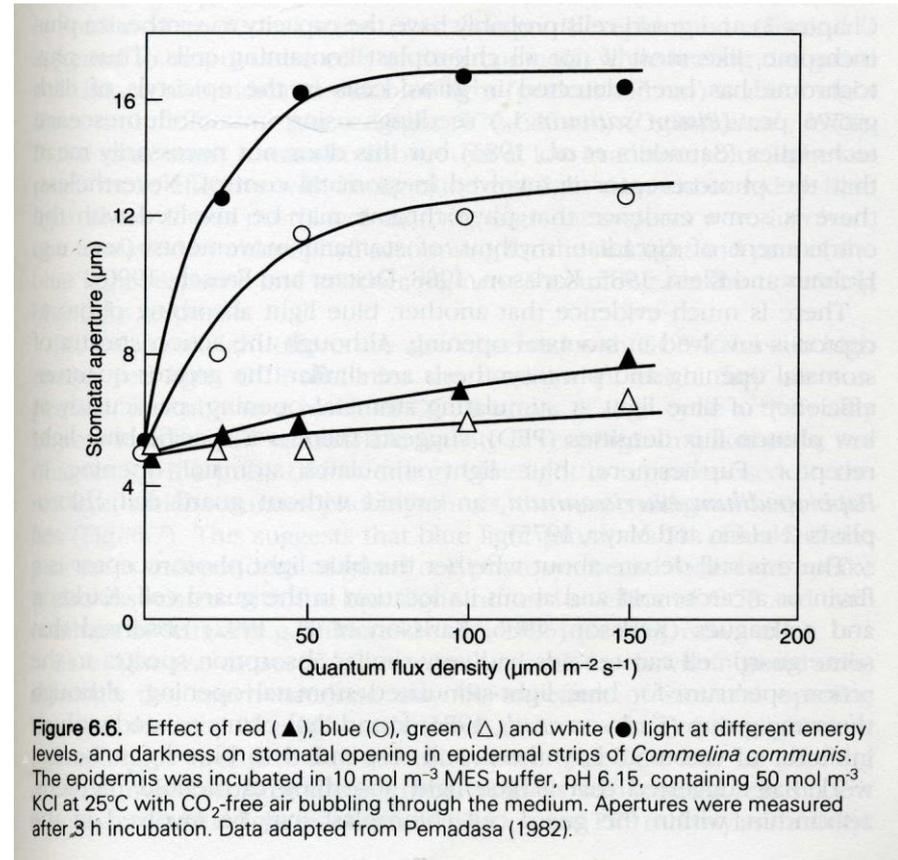
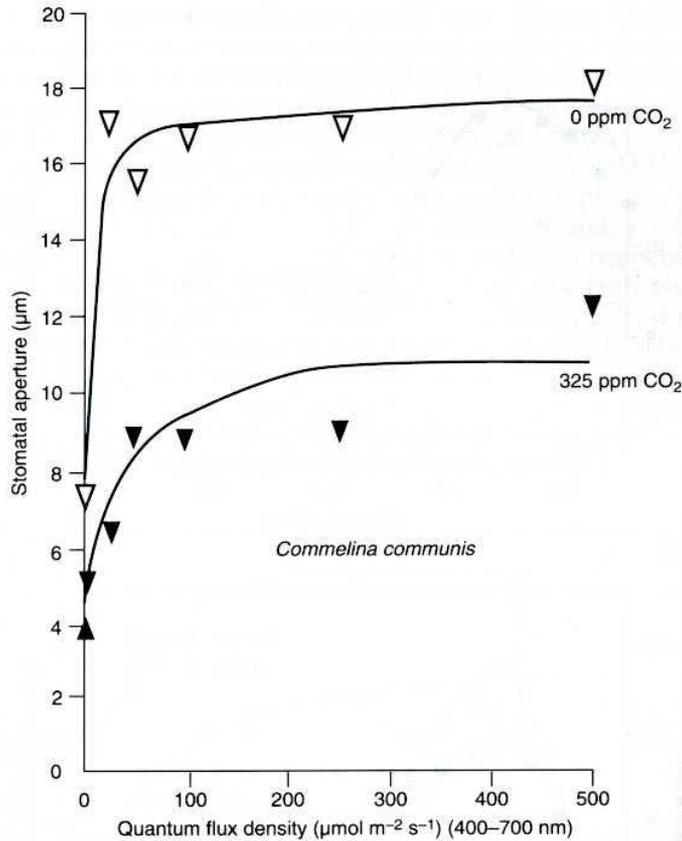
### Evidenze sperimentali:

- Nelle cellule di guardia, [Malato<sup>2-</sup>] 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 [Malato<sup>2-</sup>]
- 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<sup>-3</sup> MES buffer, pH 6.15, containing 50 mol m<sup>-3</sup> KCl at 25°C with CO<sub>2</sub>-free air bubbling through the medium. Apertures were measured after 3 h incubation. Data adapted from Pemadasa (1982).

Eccezione: stomi delle piante CAM

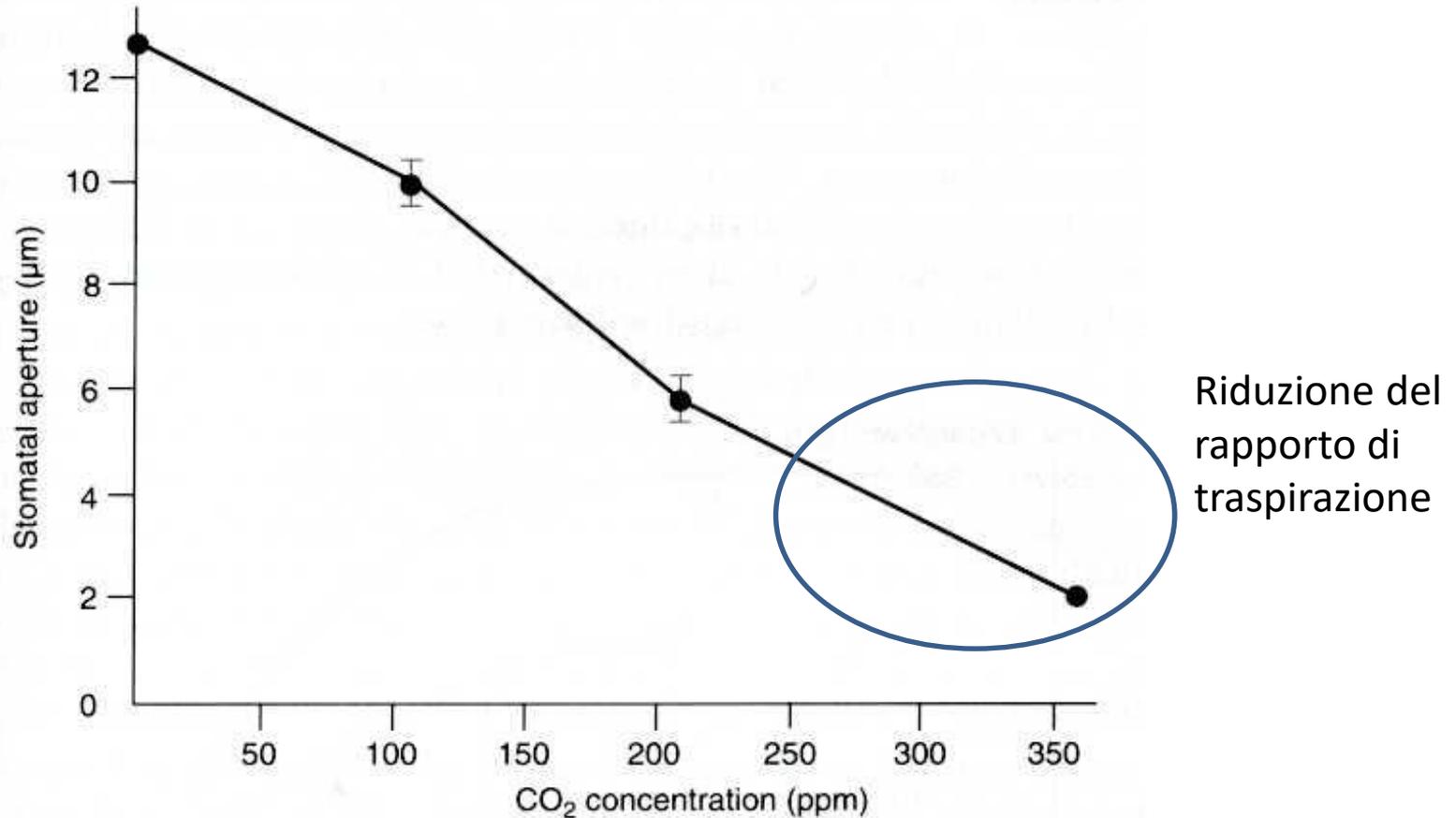
L'apertura stomatica può venire saturata da irradianze più basse di quelle necessarie per saturare la fotosintesi

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

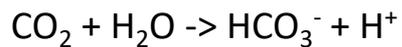
Luce Blu > Luce rossa

La luce ha anche effetti indiretti, poiché influenza la fotosintesi e quindi [CO<sub>2</sub>]

## Gli stomi rispondono alla [CO<sub>2</sub>] nella cavità sottostomatica



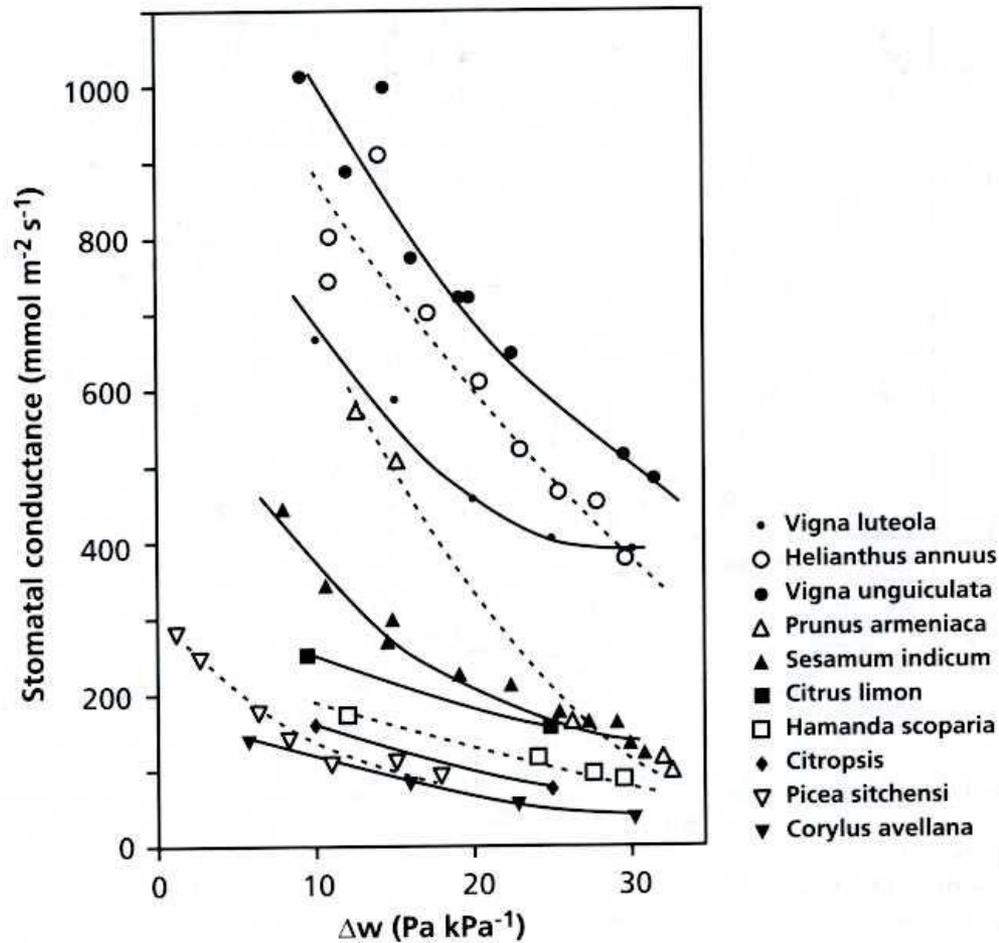
**Anidrasi carbonica:** enzima che catalizza la reazione:



Coinvolto come segnale nella regolazione stomatica

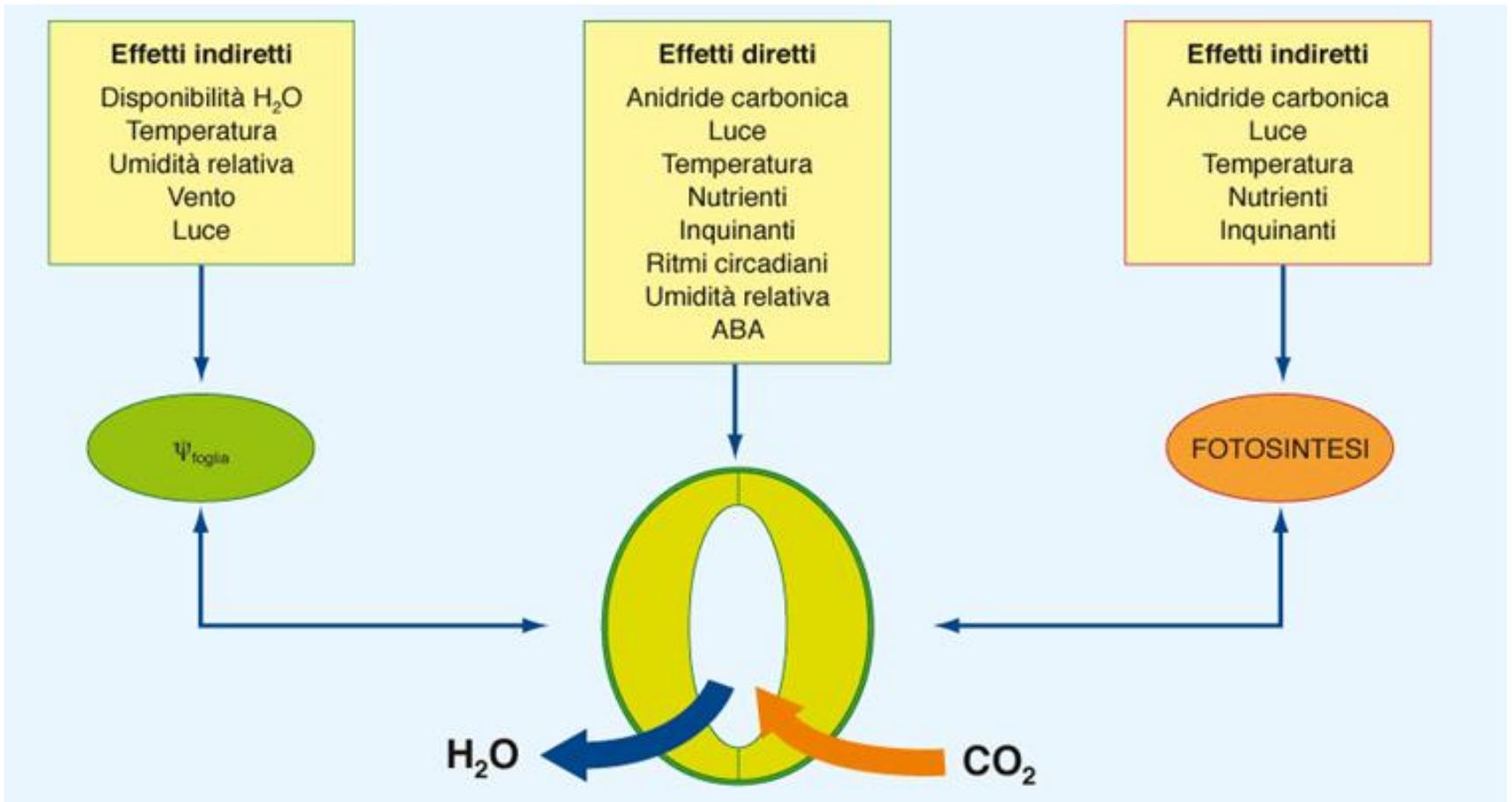
Mutanti di *Arabidopsis* privi di anidrasi carbonica perdono la risposta stomatica a [CO<sub>2</sub>]

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**

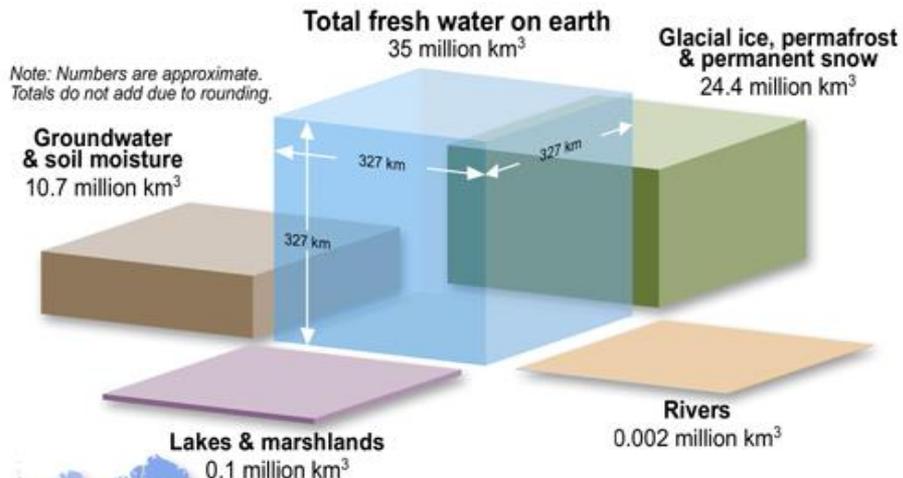


# L'acqua nel suolo



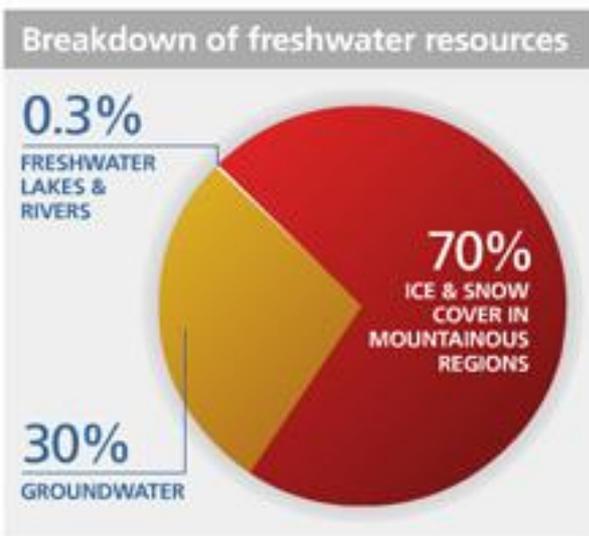
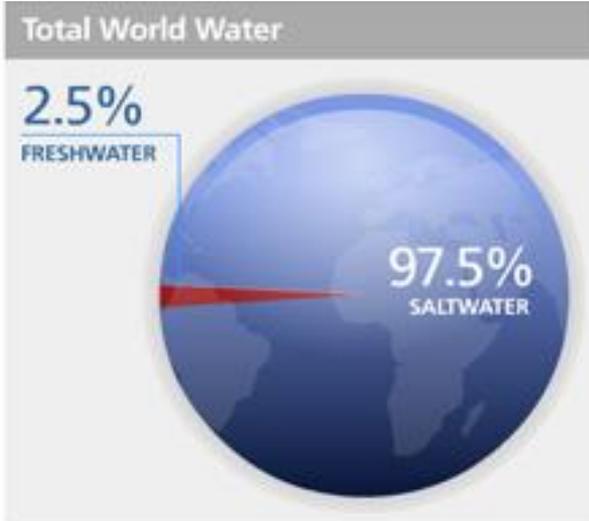
### Where on earth is all that fresh water?

There are about 35 million km<sup>3</sup> of fresh water on the earth. Here's where that water is found.

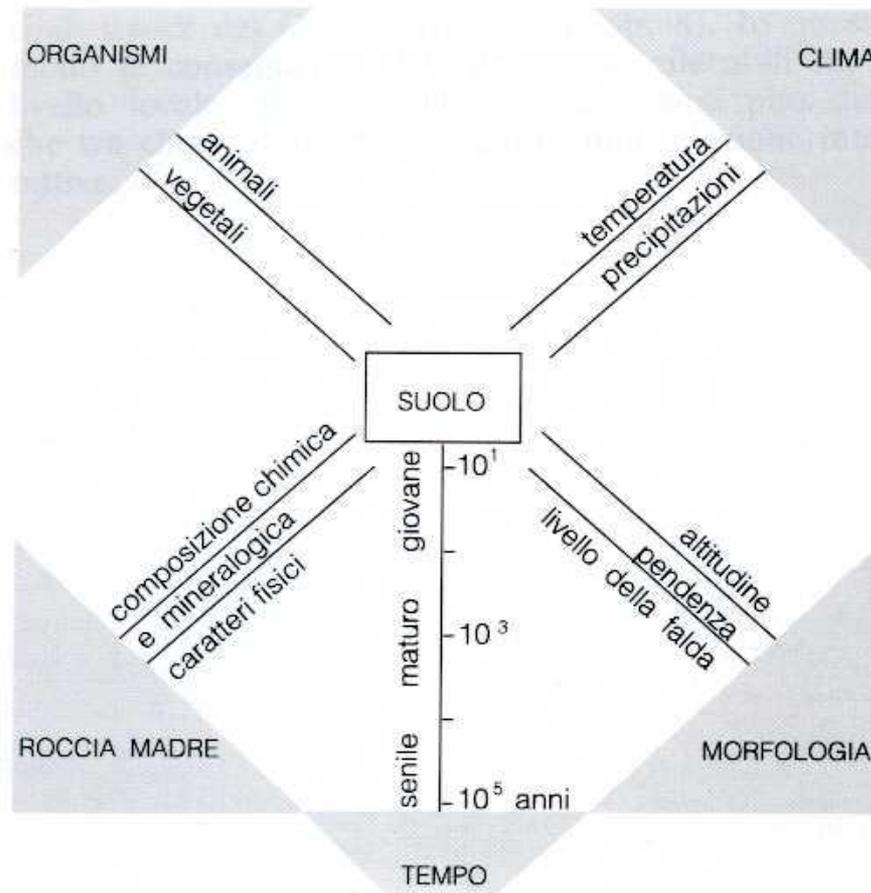


### How much water is that?

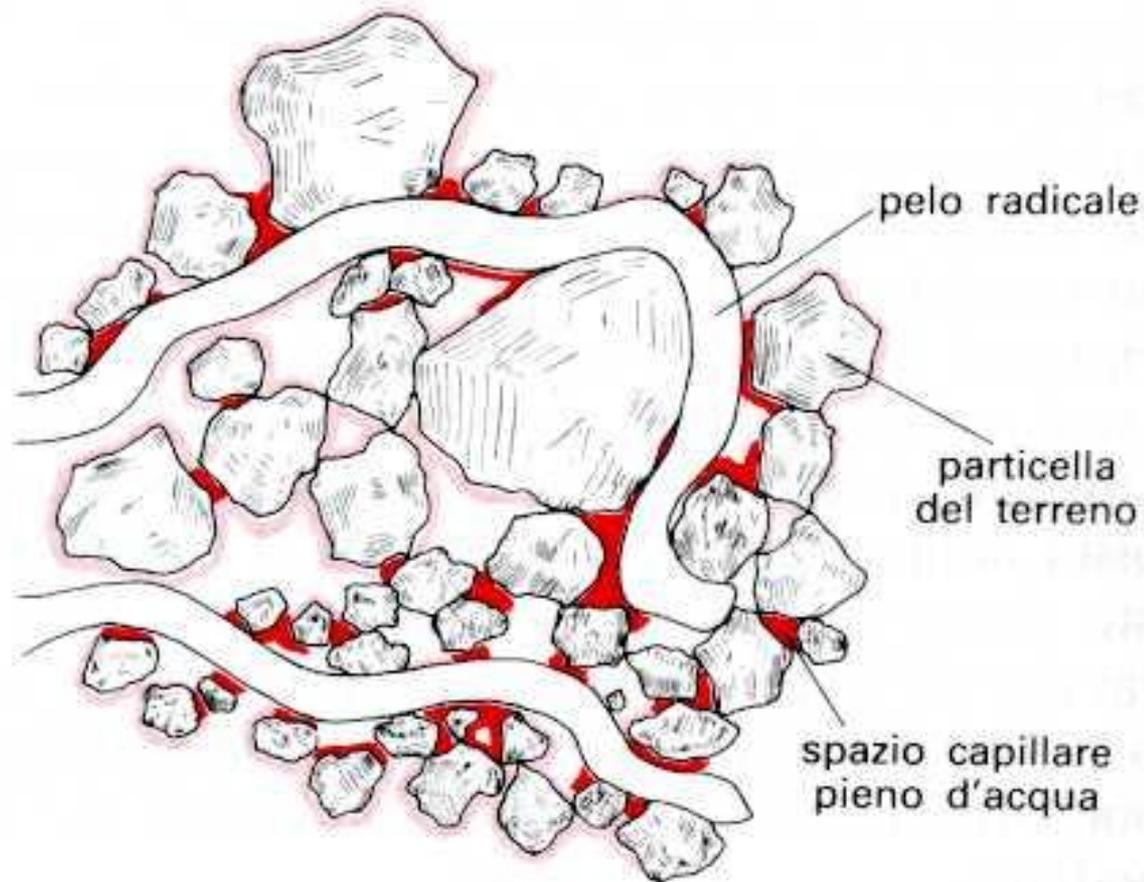
There is enough fresh water on the earth to cover Canada and the United States to a depth of about 1.8 kilometres.



## Suolo: sistema complesso di sostanze organiche e minerali

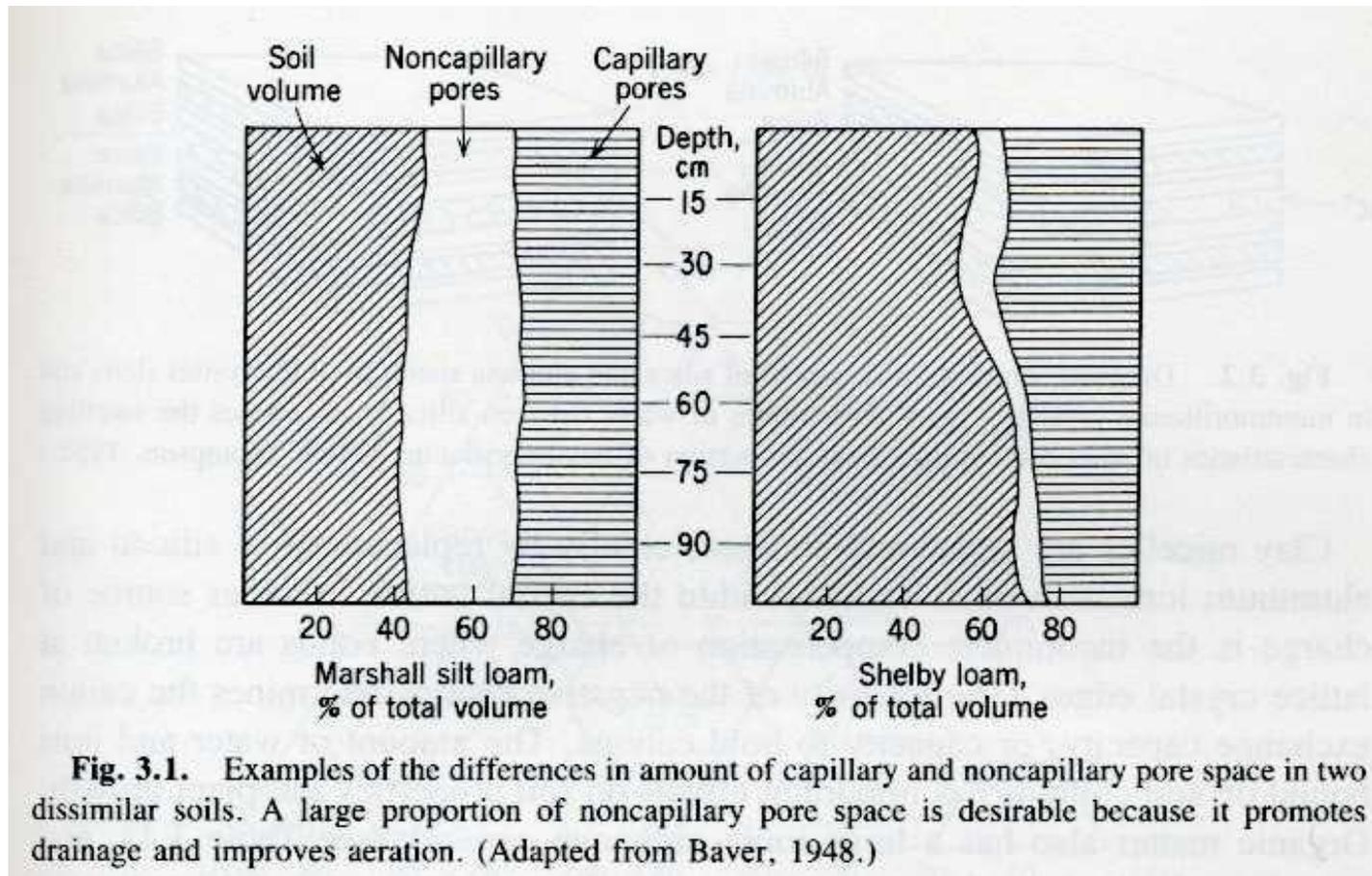


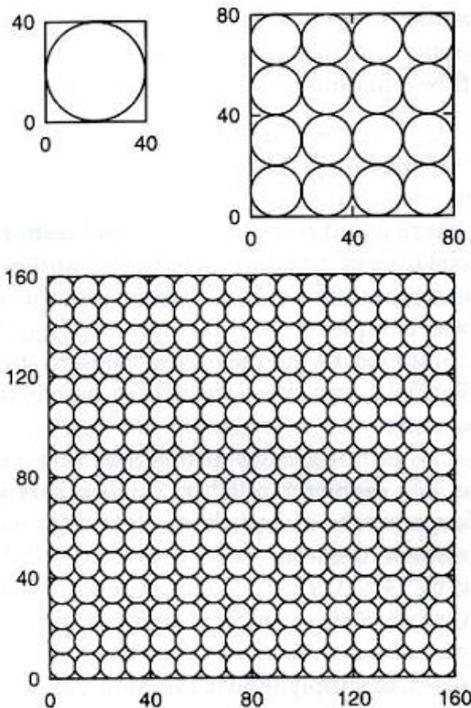
**Fig. 3.1.** I principali fattori pedogenetici (da Buol et al., 1973).



**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

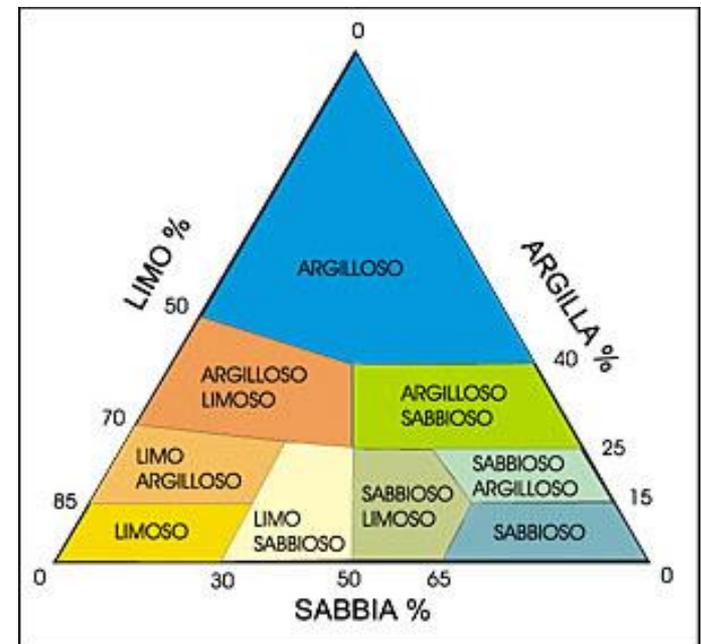




		ISSS	USDA
SCHELETRO		> 2mm	> 2mm
TERRA FINE	SABBIA	GROSSA	2 - 0,2 mm
		FINE	0,2 - 0,02 mm
	LIMO	0,02 - 0,002 mm	GROSSOLANO 0,05 - 0,02 mm FINE 0,02 - 0,002 mm
ARGILLA		< 0,002 mm	< 0,002 mm

**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

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

$\Psi_\pi$  quasi sempre trascurabile

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

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

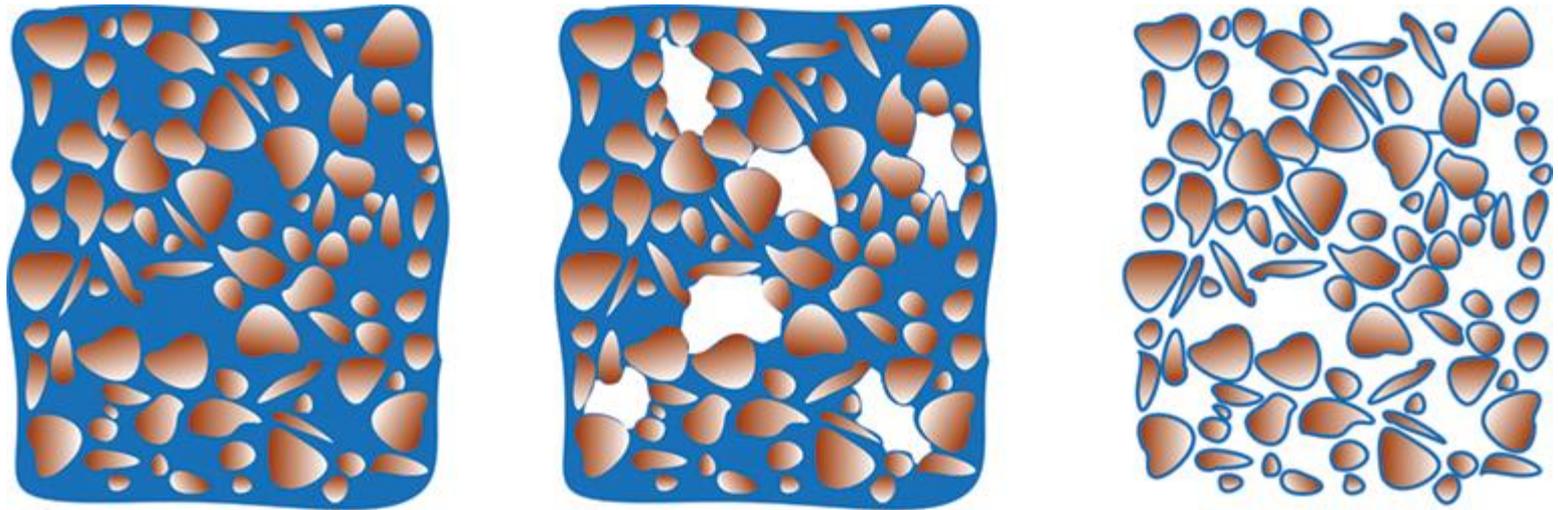
$r$  = raggio di curvatura  
all'interfaccia aria-suolo

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)

Gravitational drainage

Plant available water (PAW)

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

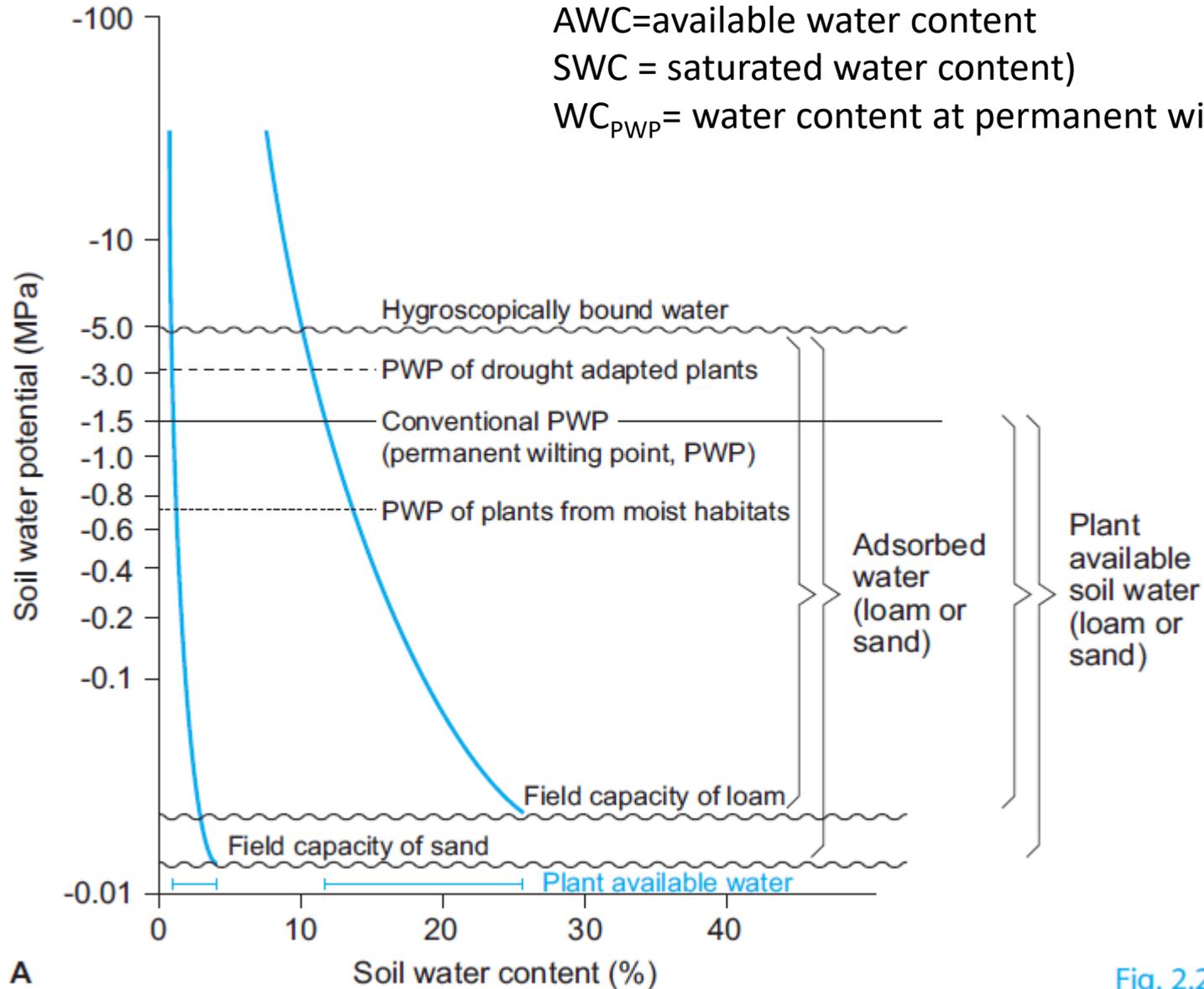
Acqua disponibile per le piante

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

AWC=available water content

SWC = saturated water content)

$WC_{PWP}$  = water content at permanent wilting point

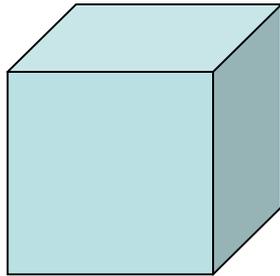


A

Fig. 2.2.4. A

**Assorbimento di acqua a livello radicale**

## L'esperimento di Dittmer (1937)



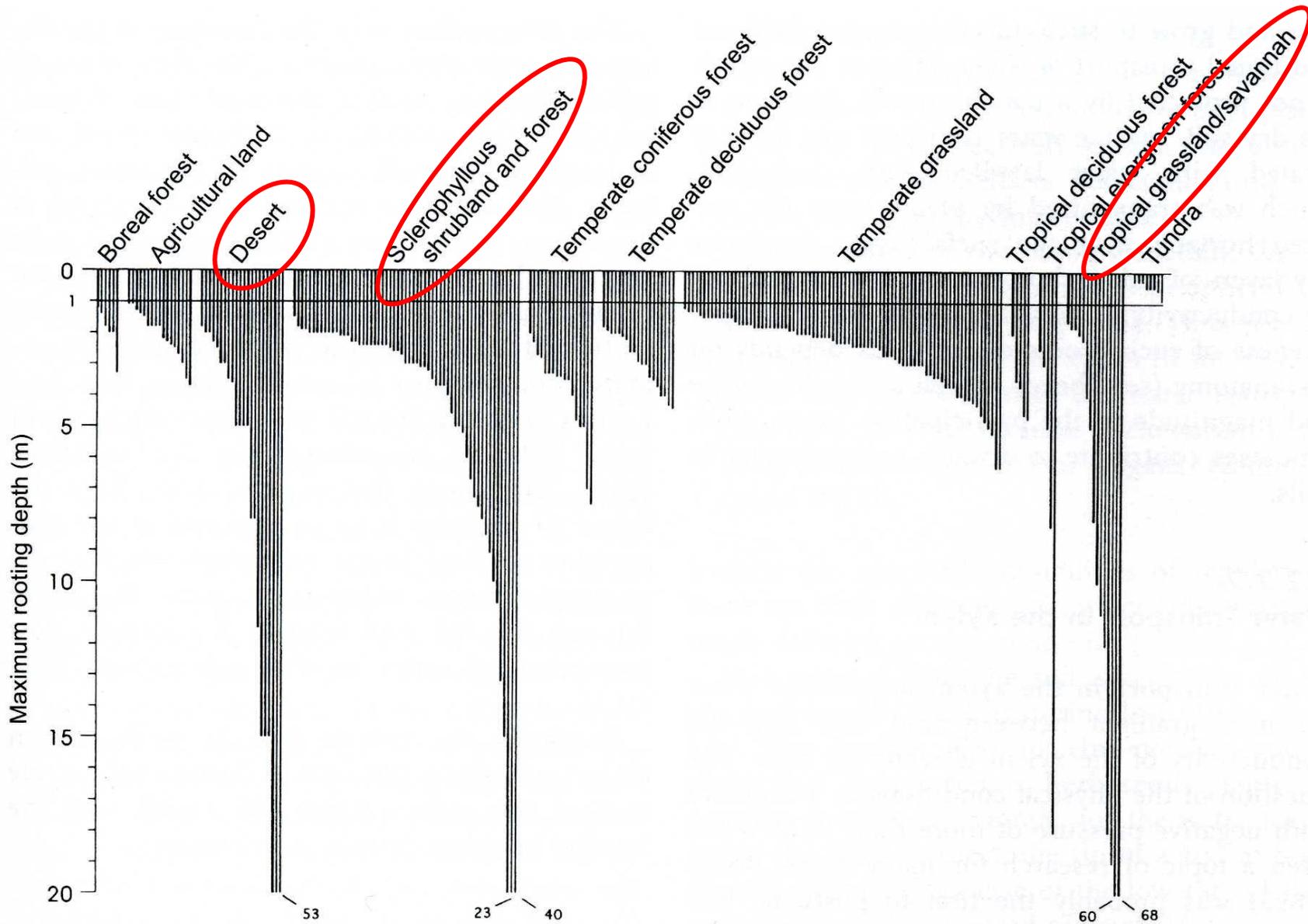
Piantina di segale fatta crescere in una scatola di 30x30x56 cm

Lunghezza totale apparato radicale: 623 km

Area totale dell'apparato radicale: 639 m<sup>2</sup>

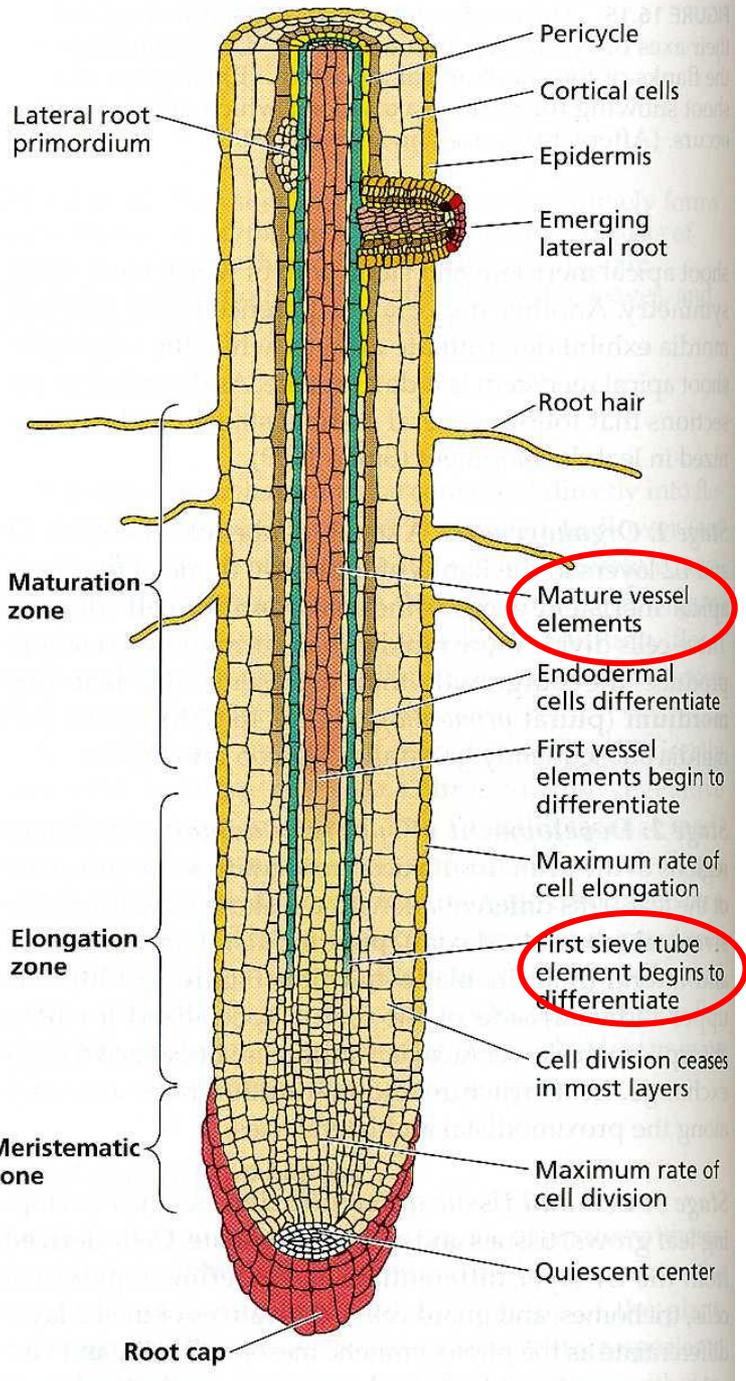
4 funzioni:

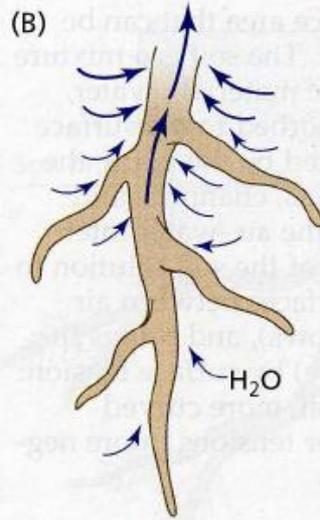
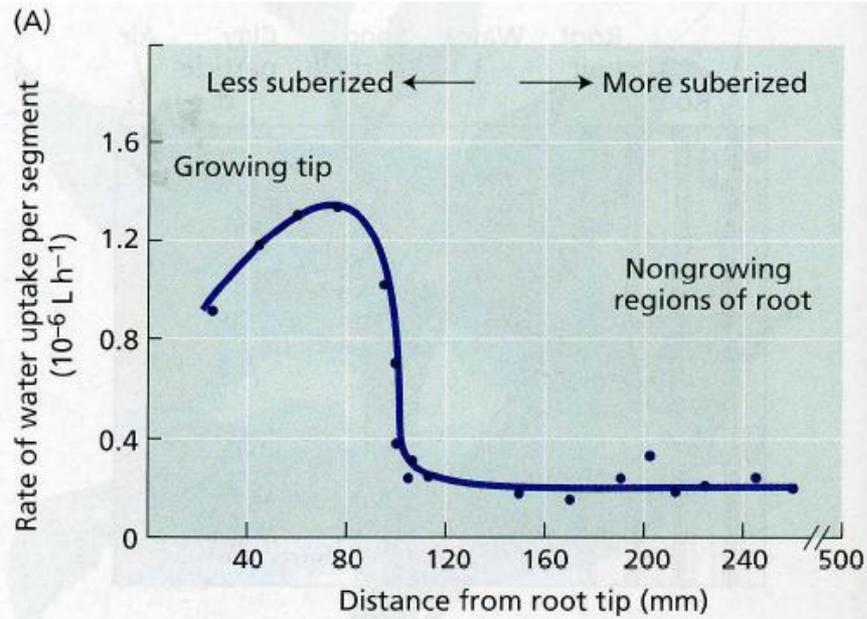
- Ancoraggio al substrato
- Sito di accumulo di sostanze di riserva
- Sito di biosintesi di molecole importanti (es: ormoni)
- Assorbimento e trasporto di acqua



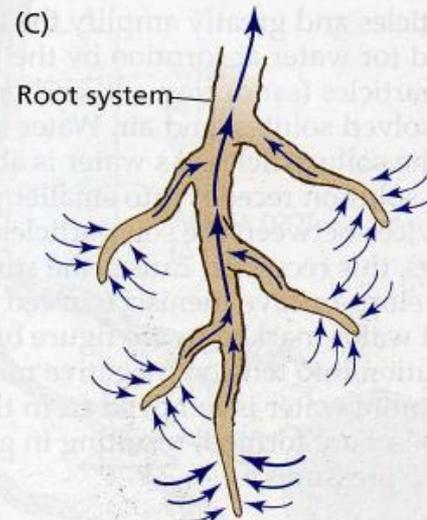
**A**

Zona pilifera

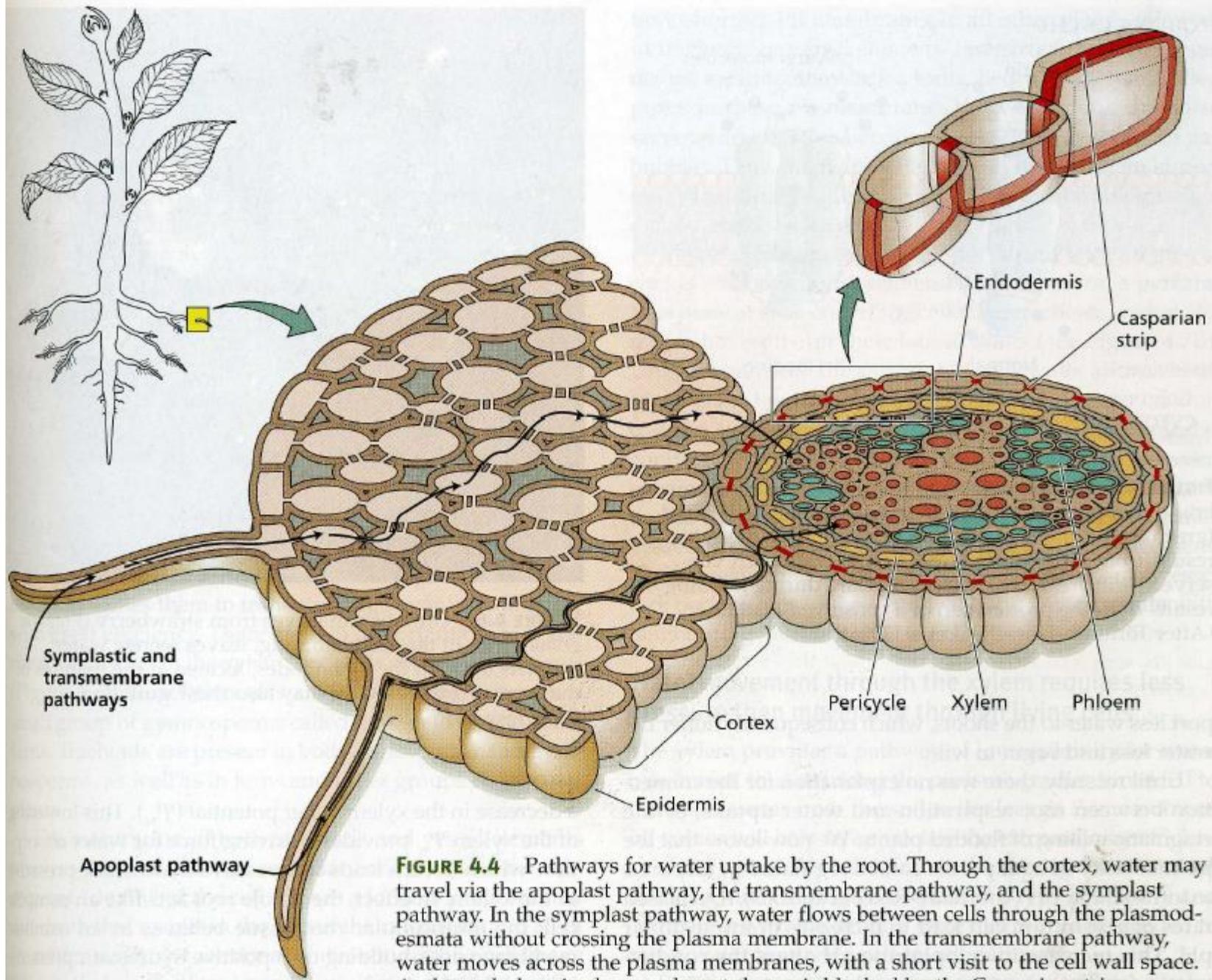




Entire surface  
equally permeable



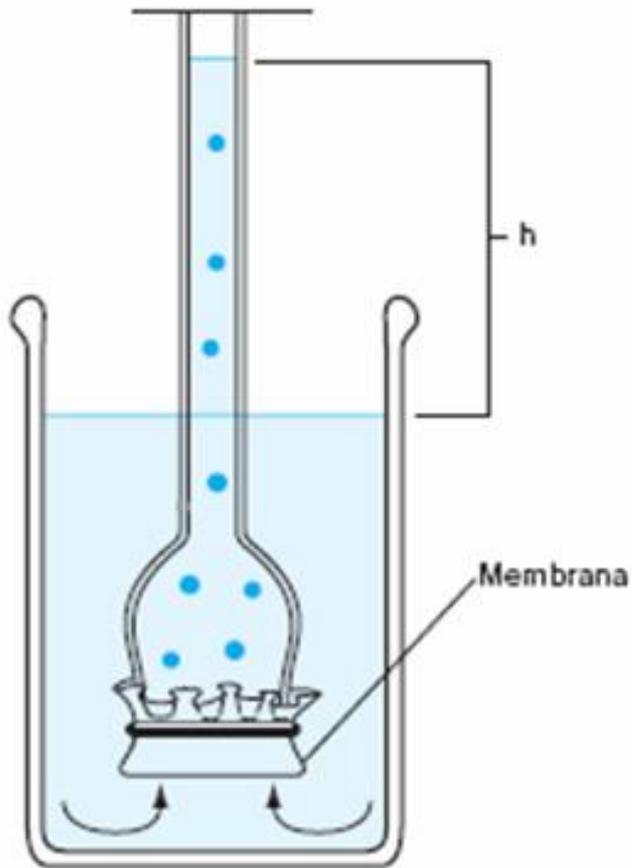
Only zone near root  
tip is permeable



**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

