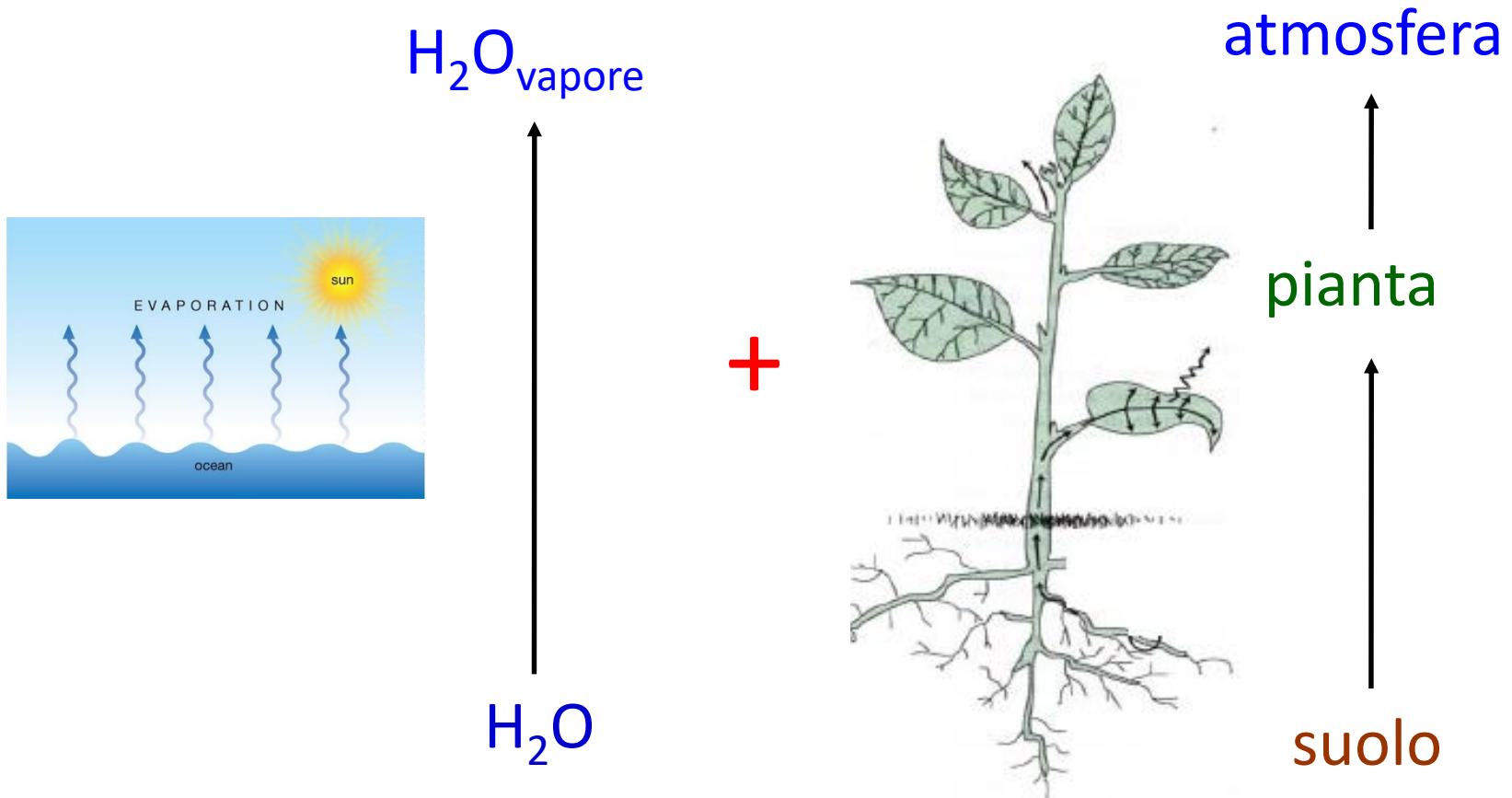


**La traspirazione: male inevitabile e motore
dell'ascesa dell'acqua**

Table 2.2.1. Water use and resources acquisition (CO_2 in plants and O_2 in animals) at 20°C and 50% relative humidity and taking into account the diffusability of gases which depends on their molecular weight. A human with a body temperature of 36.6°C acts as an example for the animal kingdom

	Plants		Human	
	CO_2	H_2O	O_2	H_2O
Concentration (ppm)				
– in the atmosphere	350	12000	210000	12000
– in the mesophyll or in breathed air	250	24000	160000	62000
Gradient	100	12000	50000	50000
Relationship between $\text{H}_2\text{O}/\text{CO}_2$ or $\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2$	192		1.3	

Evaporazione + Traspirazione → Evapotraspirazione

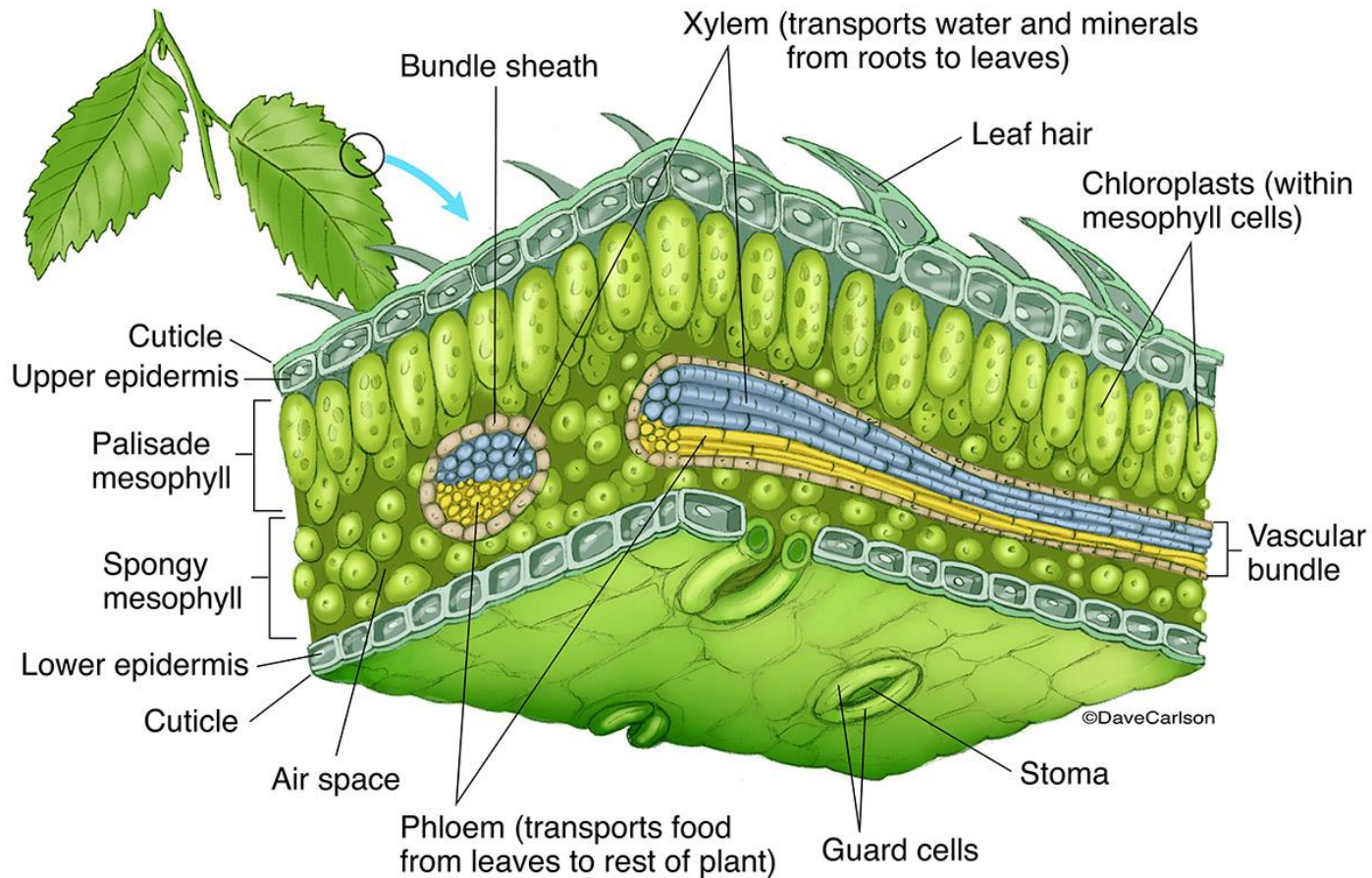


La traspirazione consiste:

- nell'evaporazione dell'acqua a livello delle superfici acqua-aria dei tessuti vegetali
- e nel successivo movimento delle molecole di vapore acqueo dagli spazi intercellulari all'esterno

Il 95% della traspirazione avviene a livello degli **STOMI**

Solo il restante 5% attraverso la cuticola



Qual è la forza motrice della traspirazione?

E' il gradiente di concentrazione del vapor d'acqua tra la foglia e l'aria

$$[C_{wv(\text{foglia})} - C_{wv(\text{aria})}]$$

L'acqua che evapora dalla superficie delle cellule negli spazi aeriferi esce dalla foglia per

diffusione

$$t_{c=1/2} = \frac{d^2}{D_w} \rightarrow \frac{(10^{-3} \text{ m})^2}{2.4 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 0.042 \text{ s}$$

D_w= coefficiente di diffusione del vapore d'acqua

Possiamo anche definire la forza motrice della traspirazione in termini di differenza di pressione parziale di vapore tra interno ed esterno della foglia

VPD: Vapour Pressure Deficit

$$VPD = (P_{v_i} - P_{v_o}) / P_{atm}$$

Nota: la pressione parziale del vapore acqueo in una massa d'aria a una certa temperatura è proporzionale alla sua concentrazione.

$$[C_{wv(\text{foglia})} - C_{wv(\text{aria})}]$$

$C_{wv(\text{foglia})}$ viene stimata assumendo che negli spazi aeriferi il potenziale idrico sia in equilibrio con quello delle superfici dalle quali l'acqua evapora

Potenziale idrico dell'aria

$$\Psi = \frac{RT}{V_w} \ln(RH)$$

RH umidità relativa dell'aria

$$RH = \frac{C_{wv}}{C_{wv(sat.)}}$$

$$0 < RH < 1$$

TABELLA S4.1.

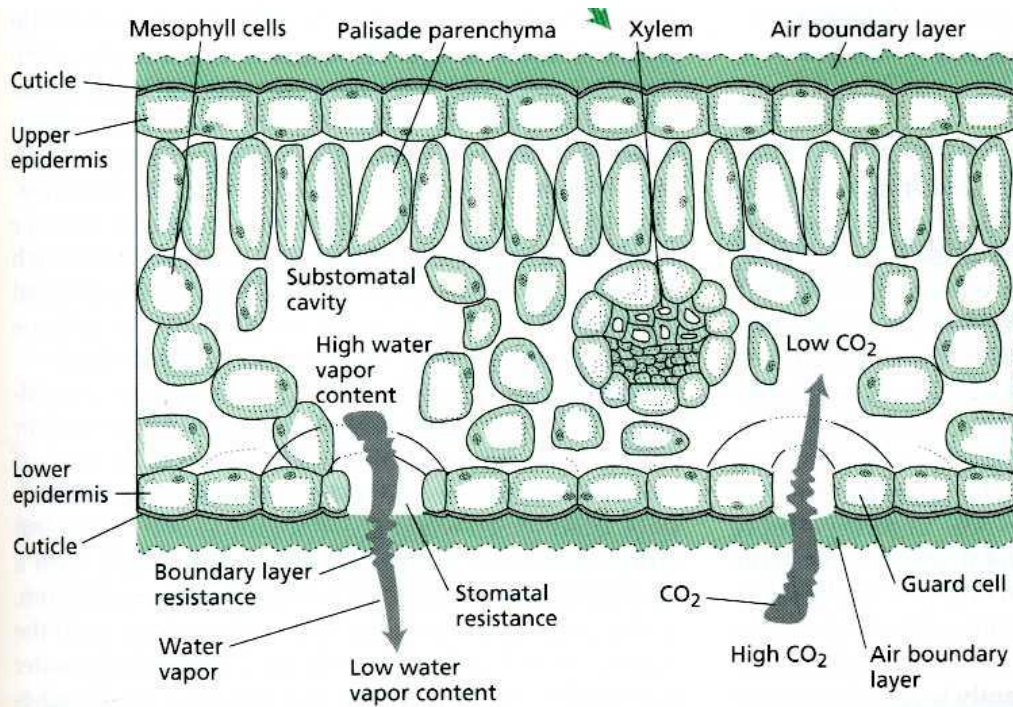
Relazione fra concentrazione di vapor acqueo (c_{wv}), pressione di vapor acqueo (p_{wv}), umidità relativa (RH) e potenziale idrico (Ψ_w)

c_{wv} (mol m ⁻³)	p_{wv} (kPa)	RH	Ψ_w (MPa) ^d
0,961	2,34	1,000	0,00
0,957	2,33	0,996	-0,54
0,951	2,32	0,990	-1,36
0,923	2,25	0,960	-5,51
0,865	2,11	0,900	-14,20
0,480	1,17	0,500	-93,60
0,000	0,000	0,000	-infinito

TABLE 4.2

Representative values for relative humidity, absolute water vapor concentration, and water potential for four points in the pathway of water loss from a leaf

Location	Relative humidity	Water vapor	
		Concentration (mol m ⁻³)	Potential (MPa) ^a
Inner air spaces (25°C)	0.99	1.27	-1.38
Just inside stomatal pore (25°C)	0.95	1.21	-7.04
Just outside stomatal pore (25°C)	0.47	0.60	-103.7
Bulk air (20°C)	0.50	0.50	-93.6



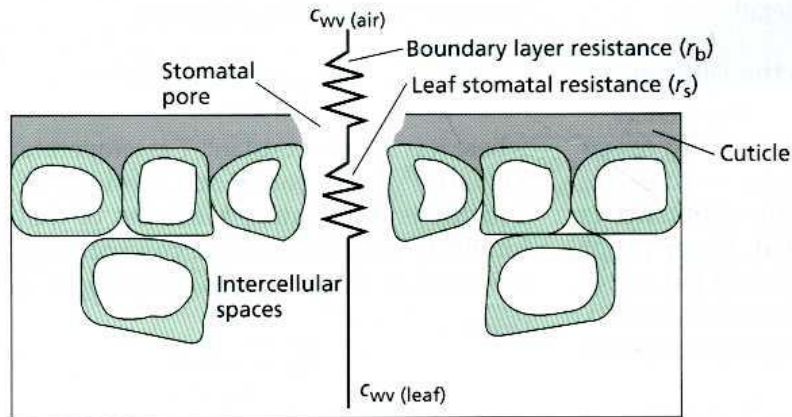
$$E = g_L \times VPD$$

E = Tasso di traspirazione ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

g_L = conduttanza fogliare al vapore acqueo ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

VPD = deficit di pressione di vapore d'acqua, $(P_{wvi} - P_{wvo})/P_{atm}$

(B)

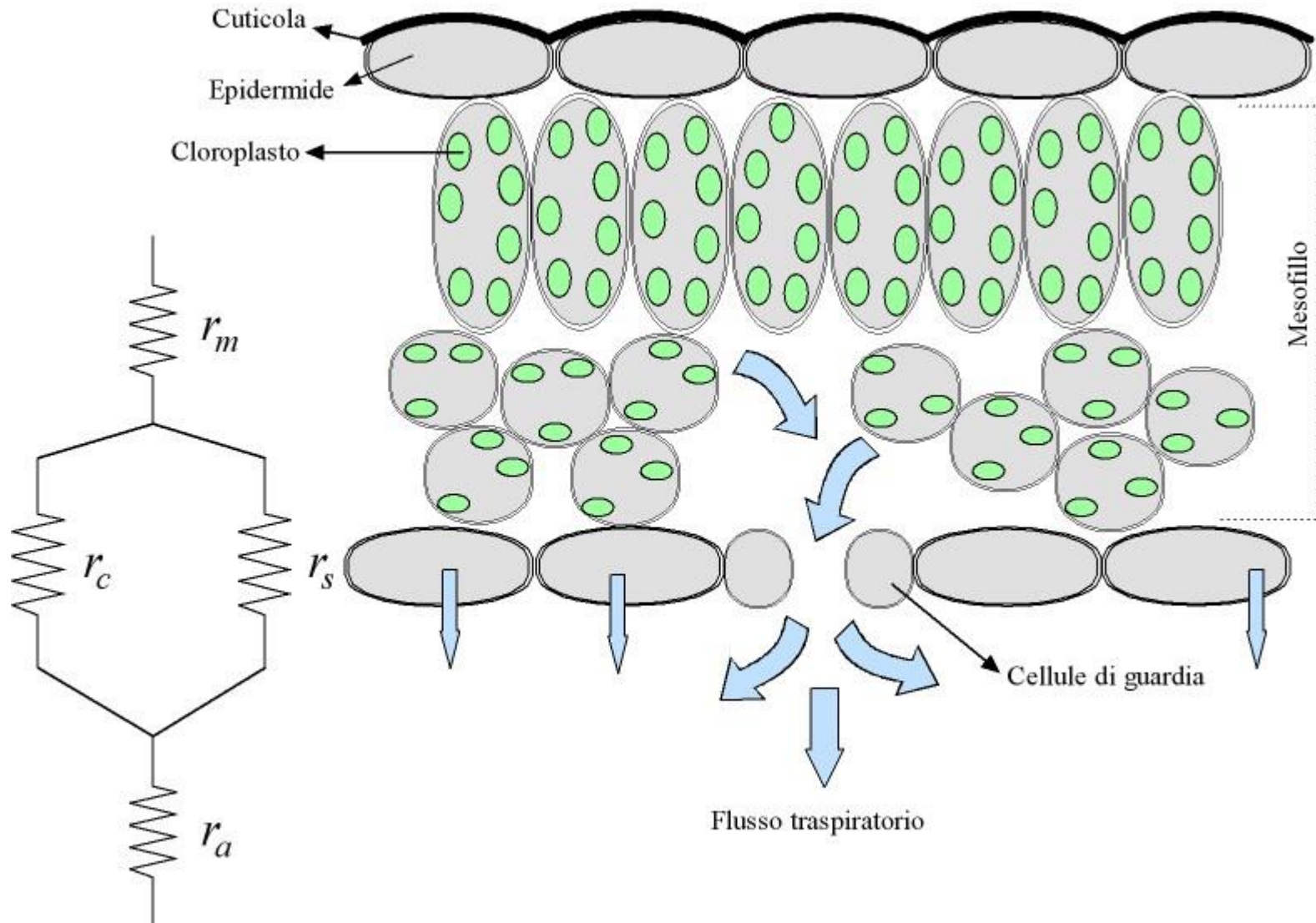


$$g_L = 1/r_L$$

Dove r_L = resistenza fogliare al vapore acqueo ($\text{s m}^2 \text{mmol}^{-1}$)

... quindi $E = VPD / r_L$

Resistenza alla diffusione del vapore d'acqua

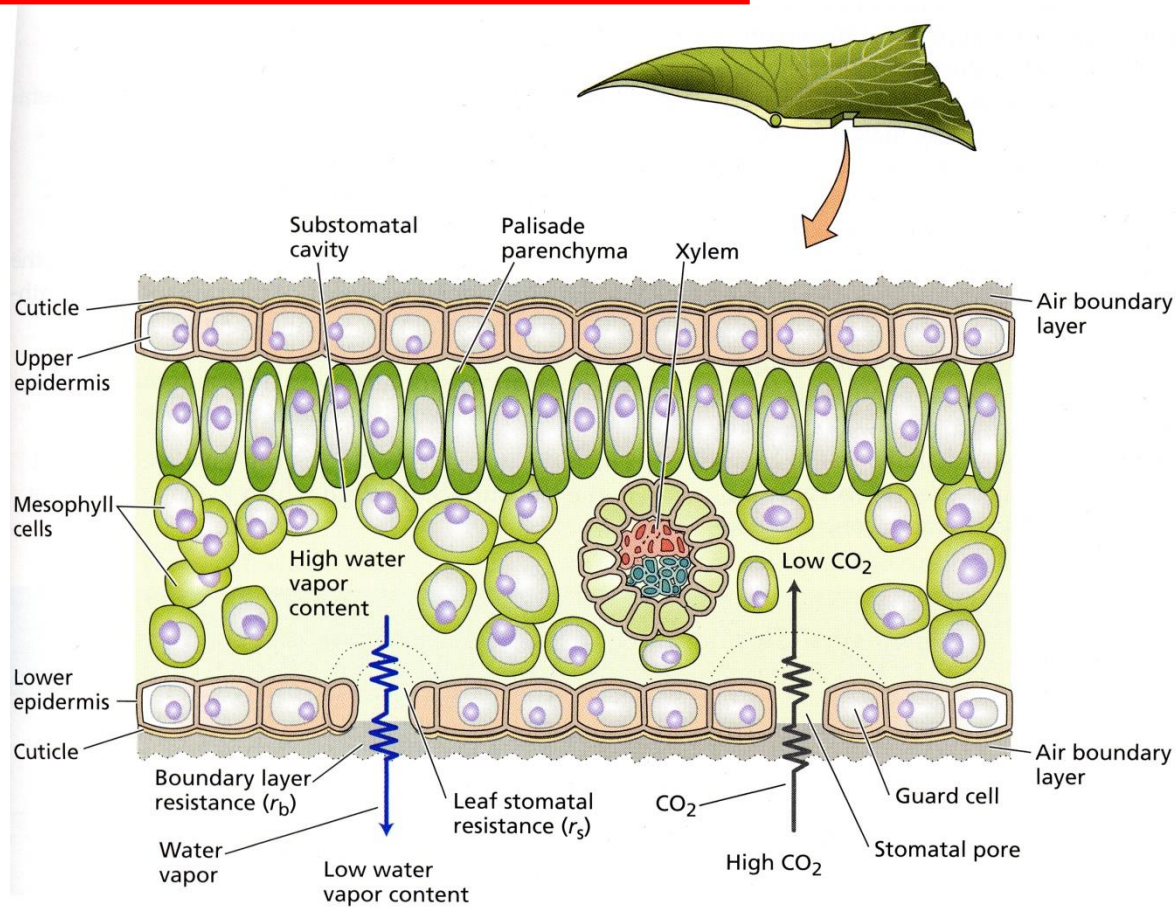


Resistenza alla diffusione del vapore d'acqua



Resistenza dello strato limite (r_b)

Resistenza stomatica (r_s)



Fattori **ambientali** che influenzano la traspirazione:

- Umidità relativa

- Temperatura

- Vento

1- Effetto dell'umidità relativa

$$RH = \frac{C_{wv}}{C_{wv(sat.)}}$$

TABELLA 11.2 Alcuni valori di potenziale idrico² in fase vapore (Ψ_{wv}) in funzione dell'umidità relativa percentuale (UR%) a 20 °C

UR (%)	Ψ_{wv} (MPa)
100	0
95	-6,9
90	-14,2
50	-93,5
20	-217,1

² Il potenziale idrico in fase vapore è calcolato in base alla relazione:

$$\Psi_{wv} = \frac{RT}{V_v} \cdot \ln \left(\frac{UR\%}{100} \right)$$

2- Effetto della temperatura

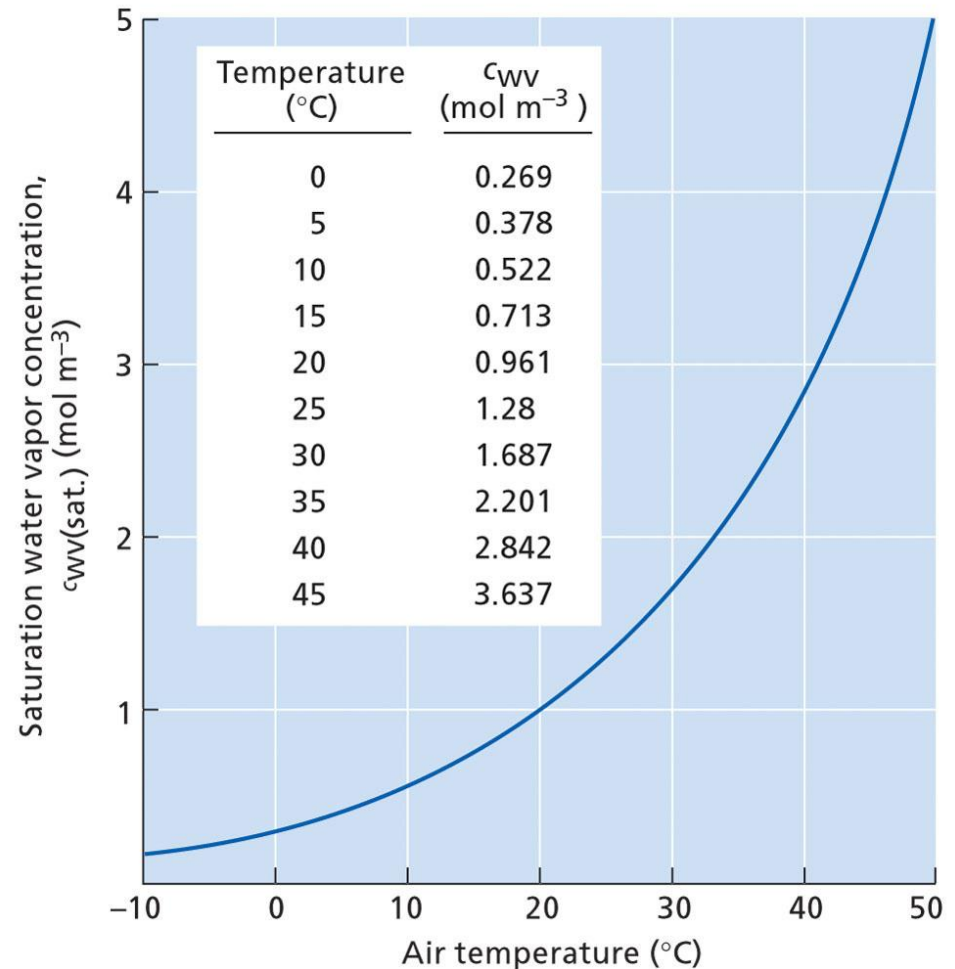
$$RH = \frac{C_{wv}}{C_{wv(\text{sat.})}}$$

$C_{wv(\text{sat.})}$ varia al variare della T

un aumento di T
determina la
diminuzione di RH




diminuisce Ψ e altra acqua
evaporerà dalla superficie
fogliare



2- Effetto della temperatura

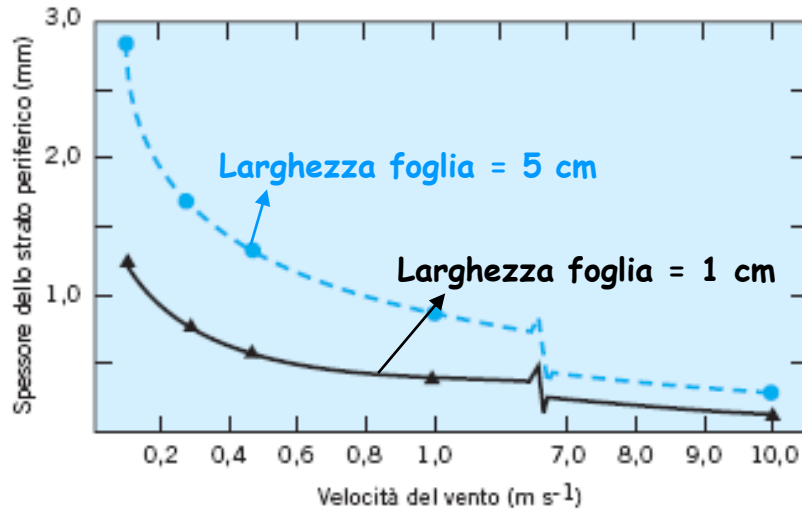
TABELLA 11.3 Effetto della temperatura e dell'umidità relativa sul gradiente di pressione di vapore tra foglia e aria. In questi esempi si assume che il contenuto d'acqua dell'atmosfera rimanga costante

Foglia	Atmosfera	$P_{w \text{ foglia}} - P_{w \text{ aria}}$
(A)		
$T = 10 \text{ }^\circ\text{C}$	$T = 10 \text{ }^\circ\text{C}$	
$P_w = 1,23 \text{ kPa}$	$e = 0,61 \text{ kPa}$	0,61 kPa
RH = 100%	RH = 50%	
(B)		
$T = 20 \text{ }^\circ\text{C}$	$T = 20 \text{ }^\circ\text{C}$	
$P_w = 2,34 \text{ kPa}$	$e = 0,61 \text{ kPa}$	1,73 kPa
RH = 100%	RH = 26%	
(C)		
$T = 30 \text{ }^\circ\text{C}$	$T = 20 \text{ }^\circ\text{C}$	
$P_w = 4,24 \text{ kPa}$	$e = 0,61 \text{ kPa}$	3,63 kPa
RH = 100%	RH = 26%	



La temperatura modula la velocità di traspirazione perché influenza il gradiente di pressione di vapore

3- Effetto del vento



Lo spessore dello strato limite aumenta la lunghezza del cammino di diffusione (Δx)



maggiore spessore -> minore velocità di diffusione (e quindi di traspirazione)

Descrizione quantitativa del processo di diffusione:
Prima legge di Fick

$$F = -D A \frac{\Delta C}{\Delta x}$$

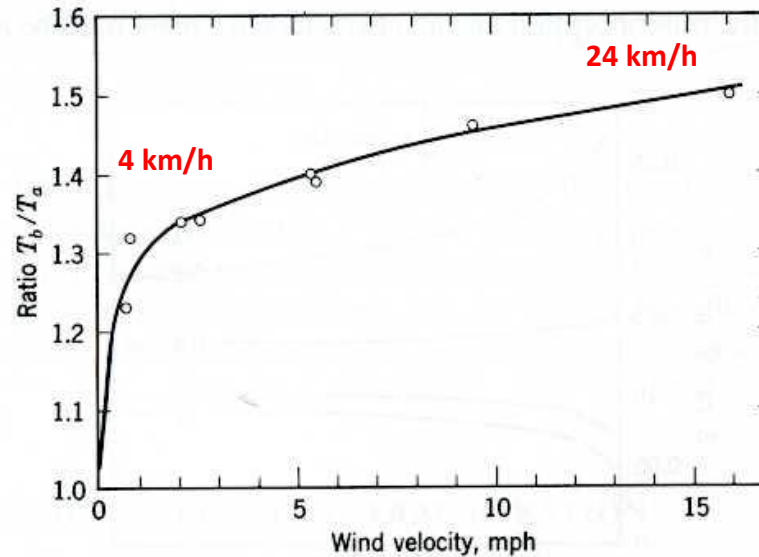
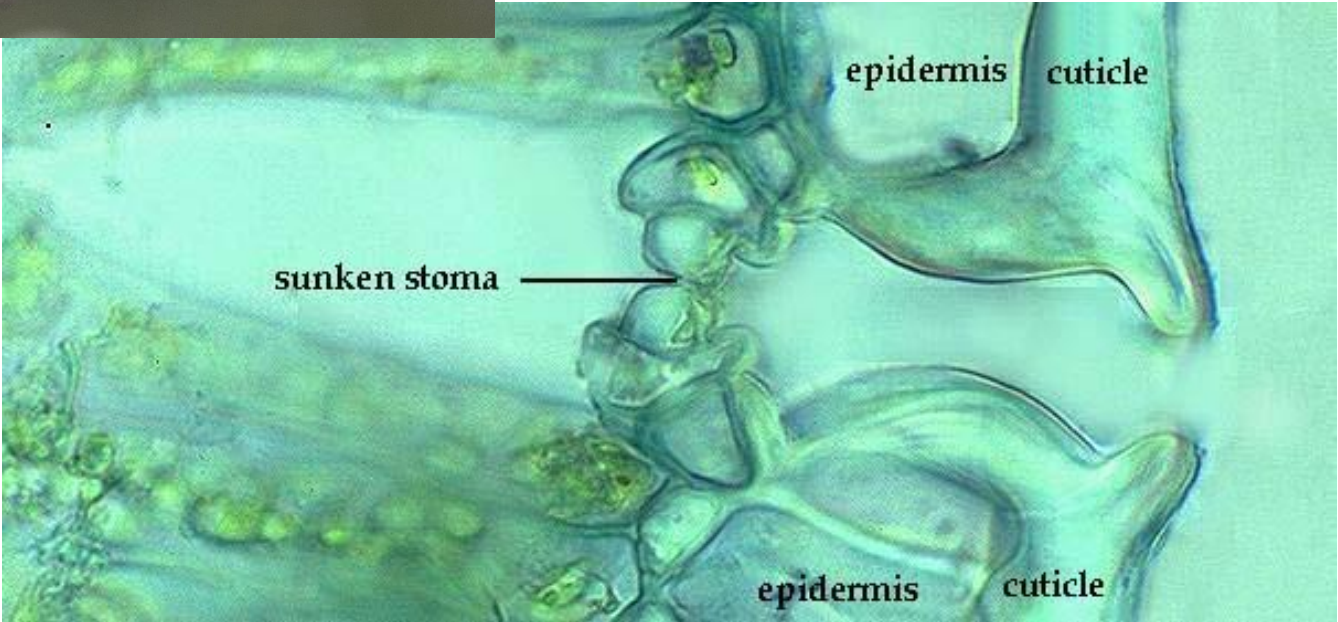


Fig. 11.4. Effect of increasing velocity of air movement on the transpiration rate of potted sunflowers growing in a sunny greenhouse. Ordinate is the ratio of rate of plants exposed to wind (T_b) to the rate of plants in quiet air (T_a). Most of the effect occurs at velocities of less than 2 mph. A velocity of 1 mph equals 44.69 cm/s. (After Martin and Clements, 1935; from Kramer and Kozlowski, 1979, by permission of Academic Press.)

3- Effetto del vento



Adattamenti



I movimenti stomatici

STOMI

cellule di guardia a manubrio

cellule di guardia reniformi

complesso dello stoma

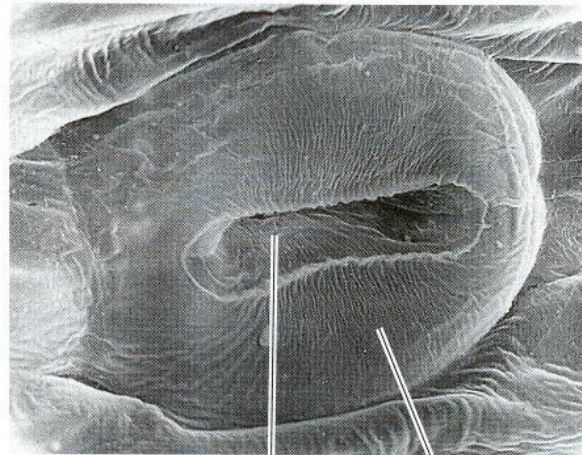
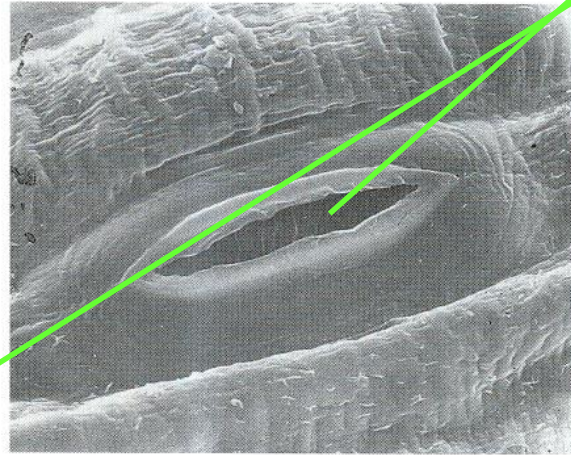
rima stomatica

Cytosol and vacuole

cellule
sussidiarie

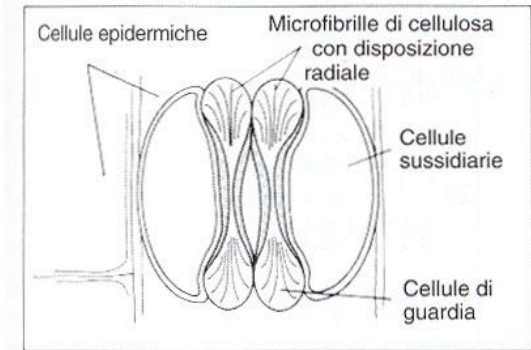
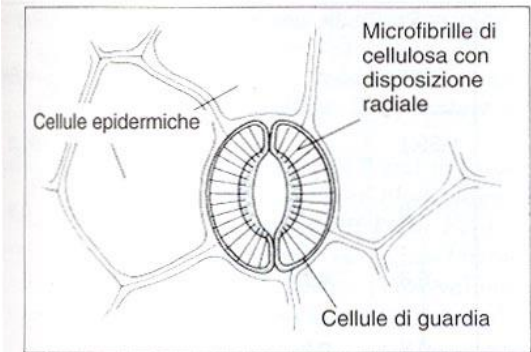
Pore

Heavily thickened
guard cell wall



Stomatal pore Guard cell

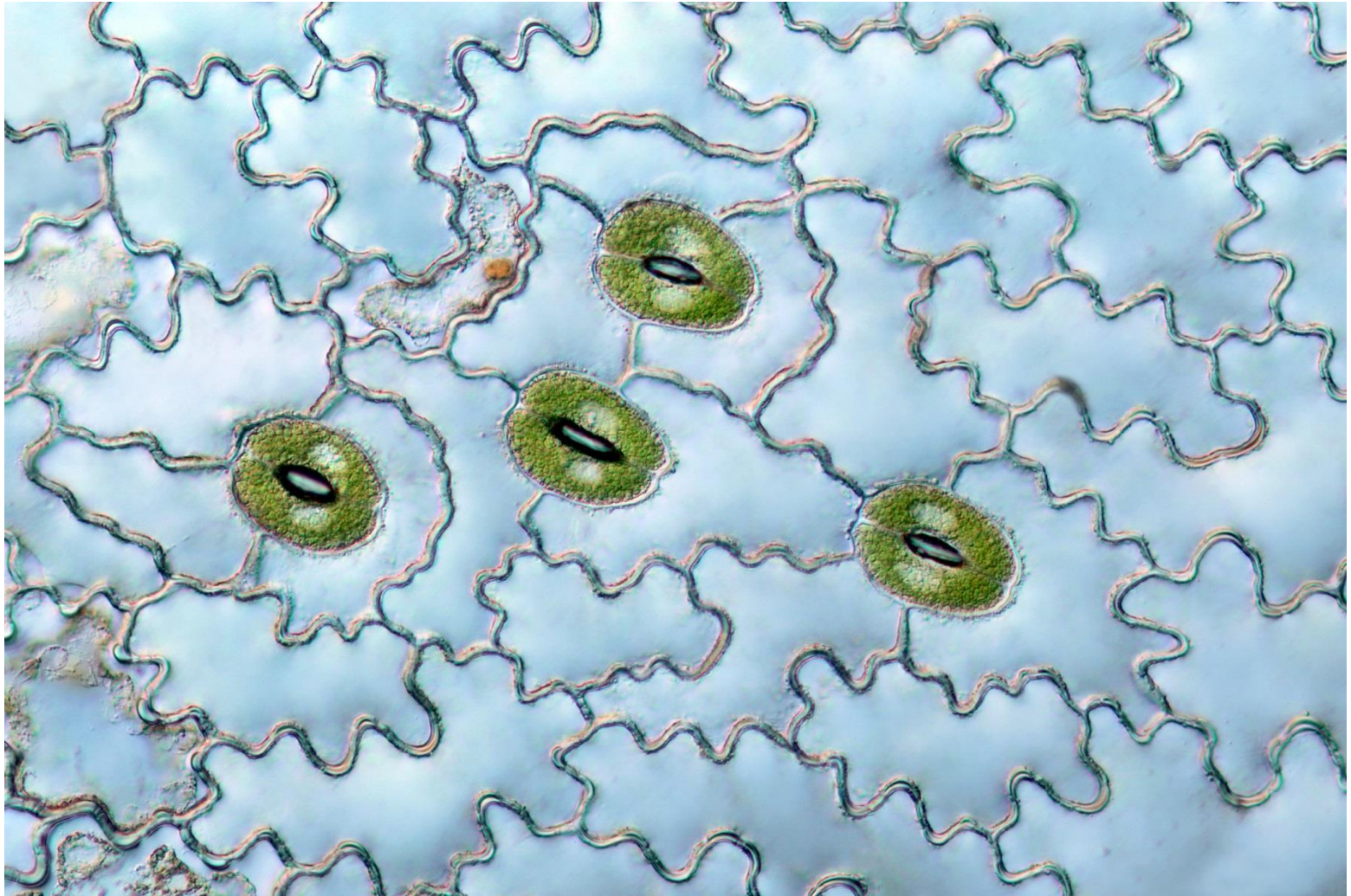
cellule di guardia
reniformi



cellule di guardia a
manubrio

presenti nelle graminacee e
in poche altre monocotiledoni

presenti nelle dicotiledoni e
nelle altre monocotiledoni



Peculiarità citologiche delle cellule di guardia:

- Assenza di plasmodesmi con cellule epidermiche circostanti
- Presenza di cloroplasti differenziati
- Pareti irregolarmente ispessite (porzioni più rigide e porzioni più elastiche)
- Peculiare disposizione delle microfibrille di cellulosa della parete (micellazione)

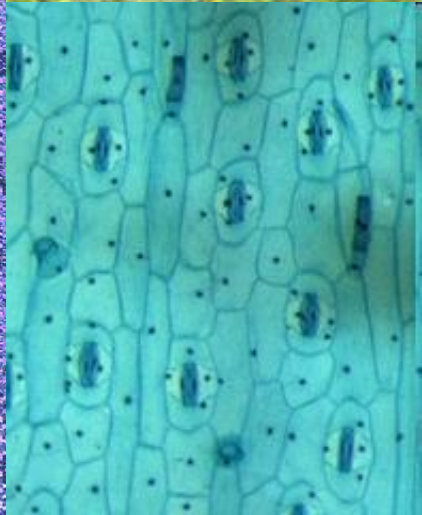
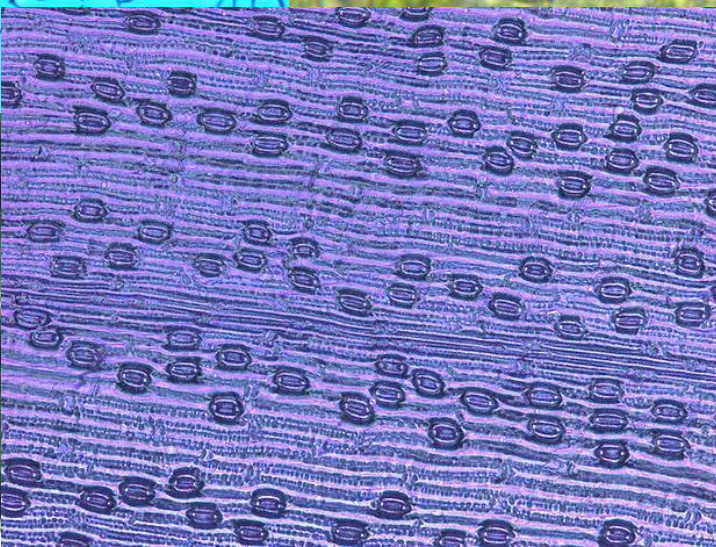
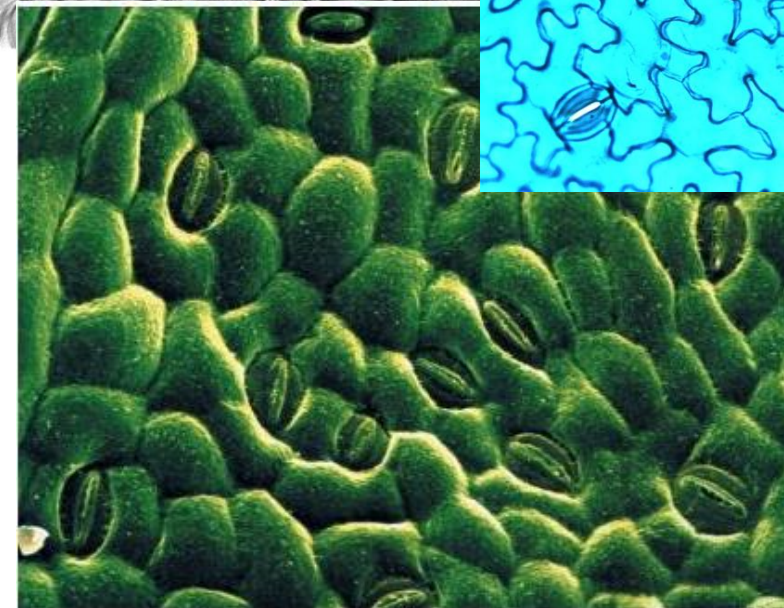
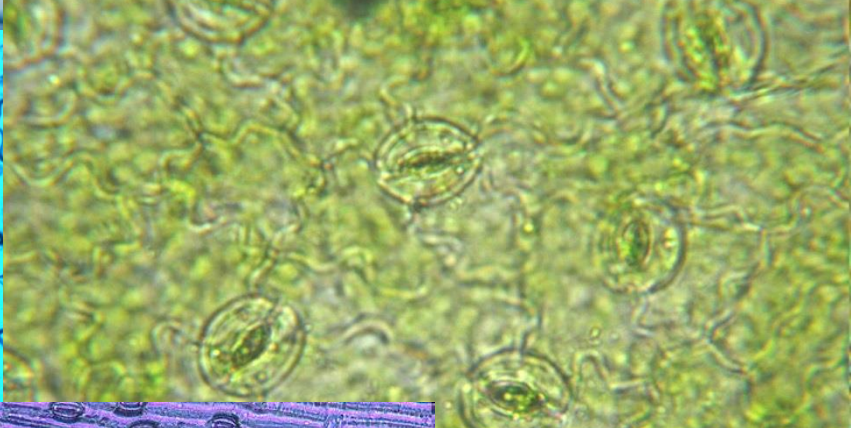
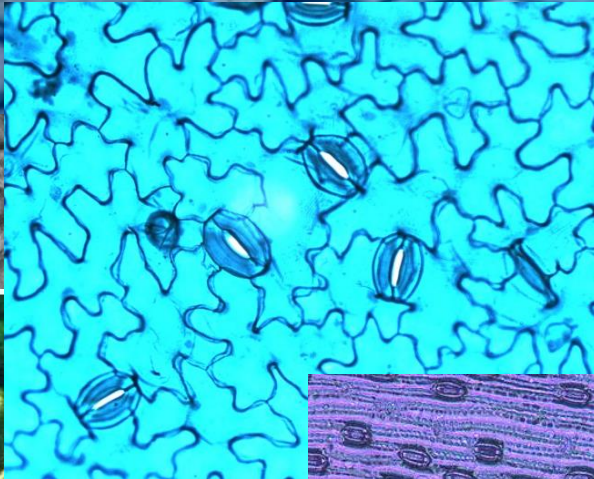
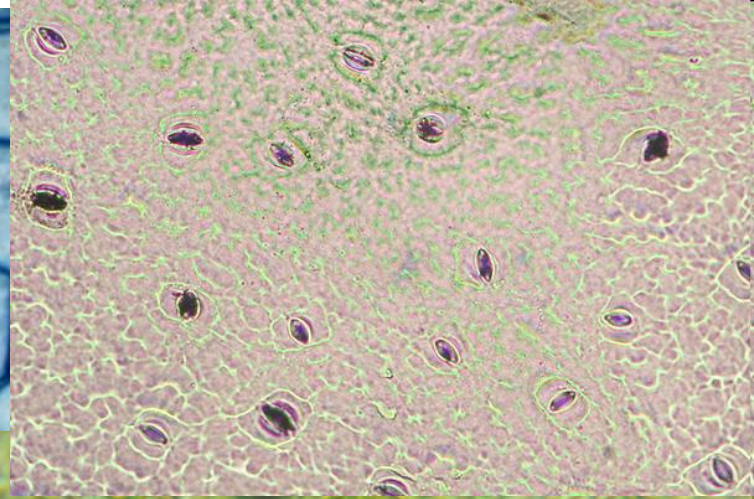
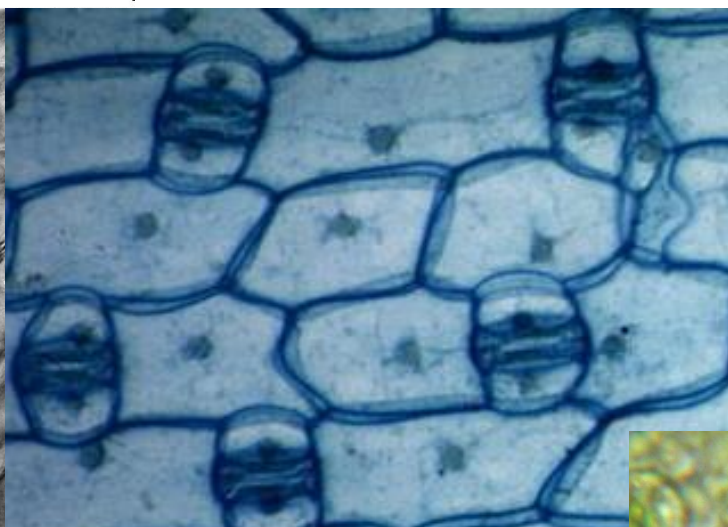
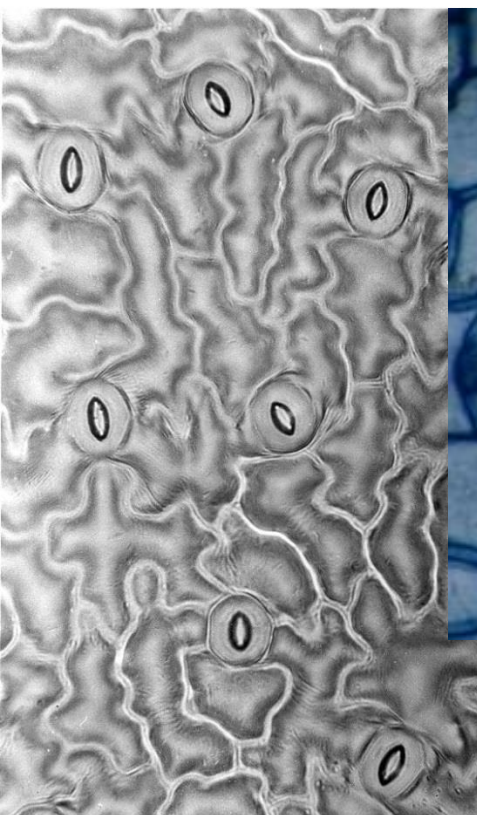
TABELLA 5.1 Frequenze stomatiche sulla superficie superiore e su quella inferiore di foglie

Genere	Numero di stomi mm ⁻²		
	Superficie superiore	Superficie inferiore	
<i>Monocotyledonae</i>			
<i>Allium</i> (cipolla)	175	175	
<i>Hordeum</i> (orzo)	70	85	
<i>Triticum</i> (grano)	50	40	Foglie anfistomatiche
<i>Dicotyledonae</i>			
<i>Specie erbacee</i>			
<i>Helianthus</i> (girasole)	120	175	
<i>Medicago</i> (erba medica)	169	188	
<i>Pelargonium</i> (geranio)	29	179	
<i>Specie legnose</i>			
<i>Aesculus</i> (ippocastano)	–	210	
<i>Quercus</i> (quercia)	–	340	
<i>Tilia</i> (tiglio)	–	370	Foglie ipostomatiche

Dati da Meidner e Mansfield, 1968.

Densità stomatiche tipicamente comprese tra 20 e 400 stomi mm⁻²

Valori massimi di 1000 stomi mm⁻²



Elevata efficienza di diffusione attraverso gli stomi

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?

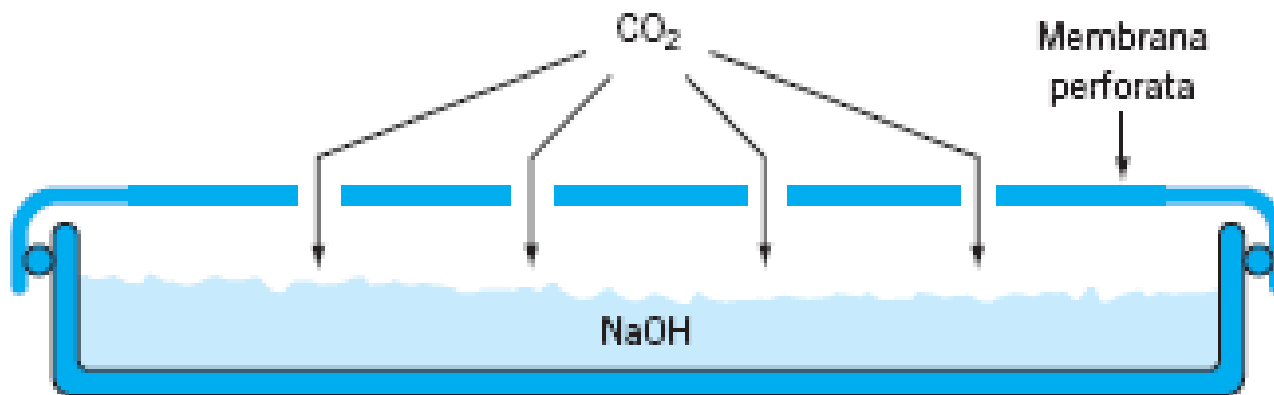
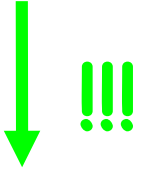


FIGURA 5.3 Un sistema sperimentale per lo studio della diffusione attraverso una membrana perforata. La quantità di CO_2 assorbita da NaOH può essere misurata dopo un intervallo di tempo.



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 e non all'area!

Ma secondo la legge di Fick...

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

Come spiegare il paradosso?

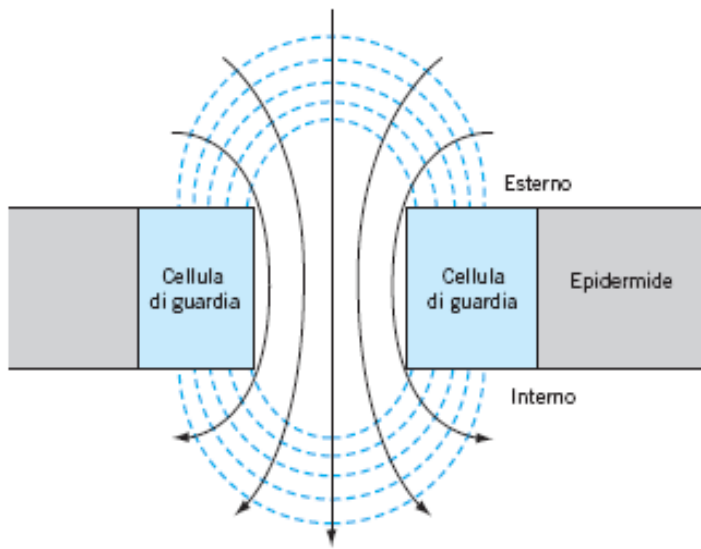


FIGURA 5.4 L'effetto del cambiamento d'angolo nella diffusione di CO_2 attraverso l'apertura stomatica. Le linee tratteggiate sono isobare, rappresentanti zone con equivalente pressione parziale di CO_2 .

Il contributo relativo dell'**effetto del perimetro** aumenta con la diminuzione 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}

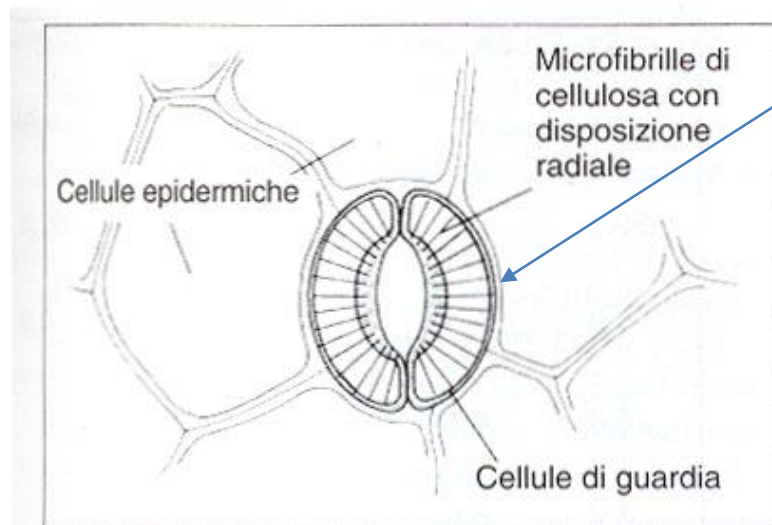
COME SI APRONO GLI STOMI?

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

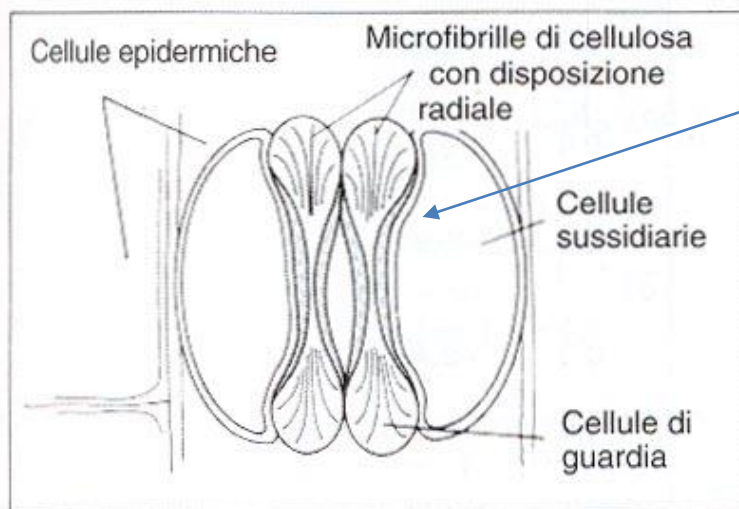
In cellule normali sono orientate trasversalmente rispetto all'asse principale della cellula



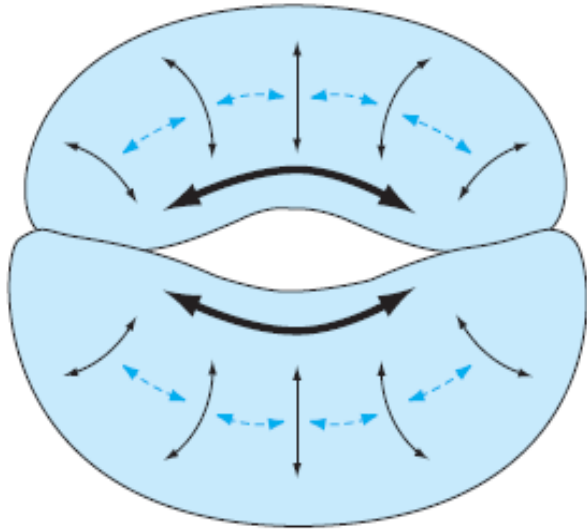
Nelle cellule reniformi le microfibrille si aprono a ventaglio

L'aumento di turgore causa una deformazione programmata.

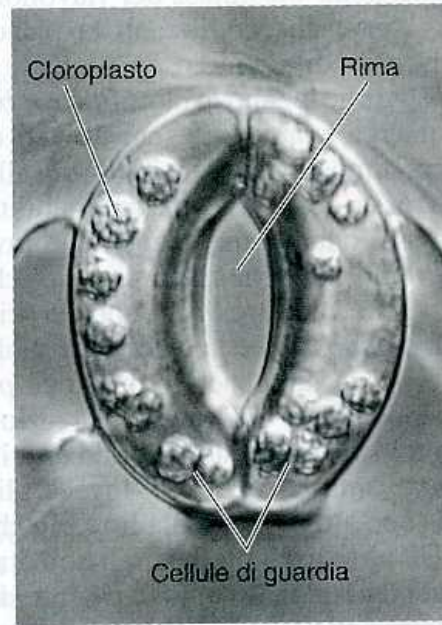
Le cellule di guardia si curvano verso l'esterno



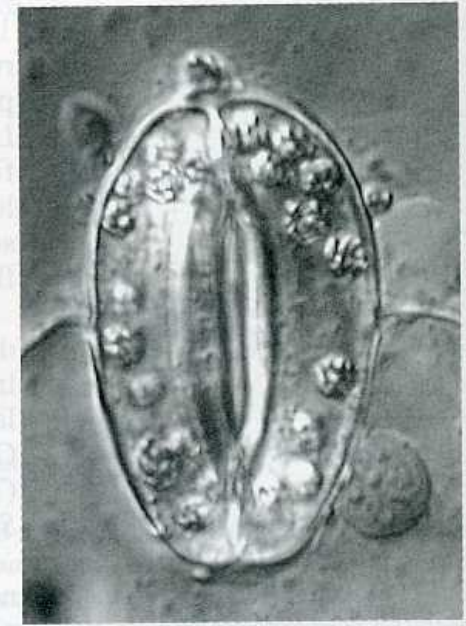
Nelle cellule a manubrio: disposizione e scarsa presenza di microfibrille alle estremità porta all'allontanamento delle due cellule di guardia



(A)



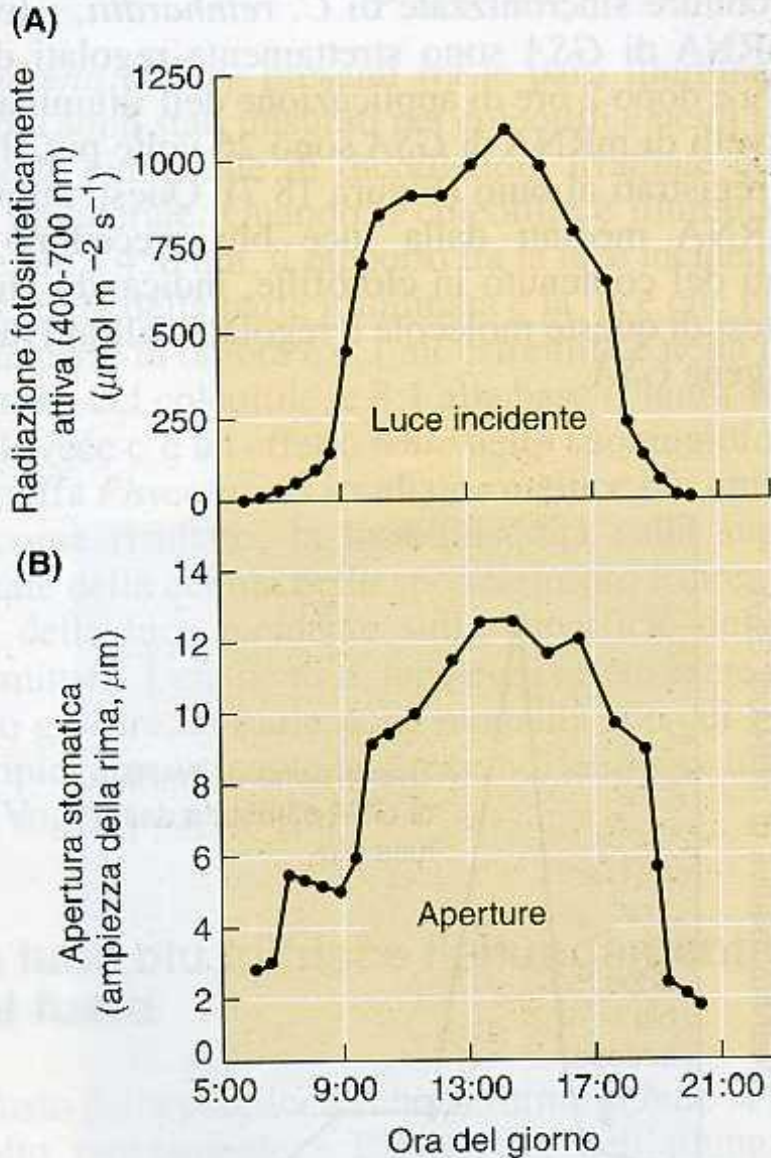
(B)



20 μm

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

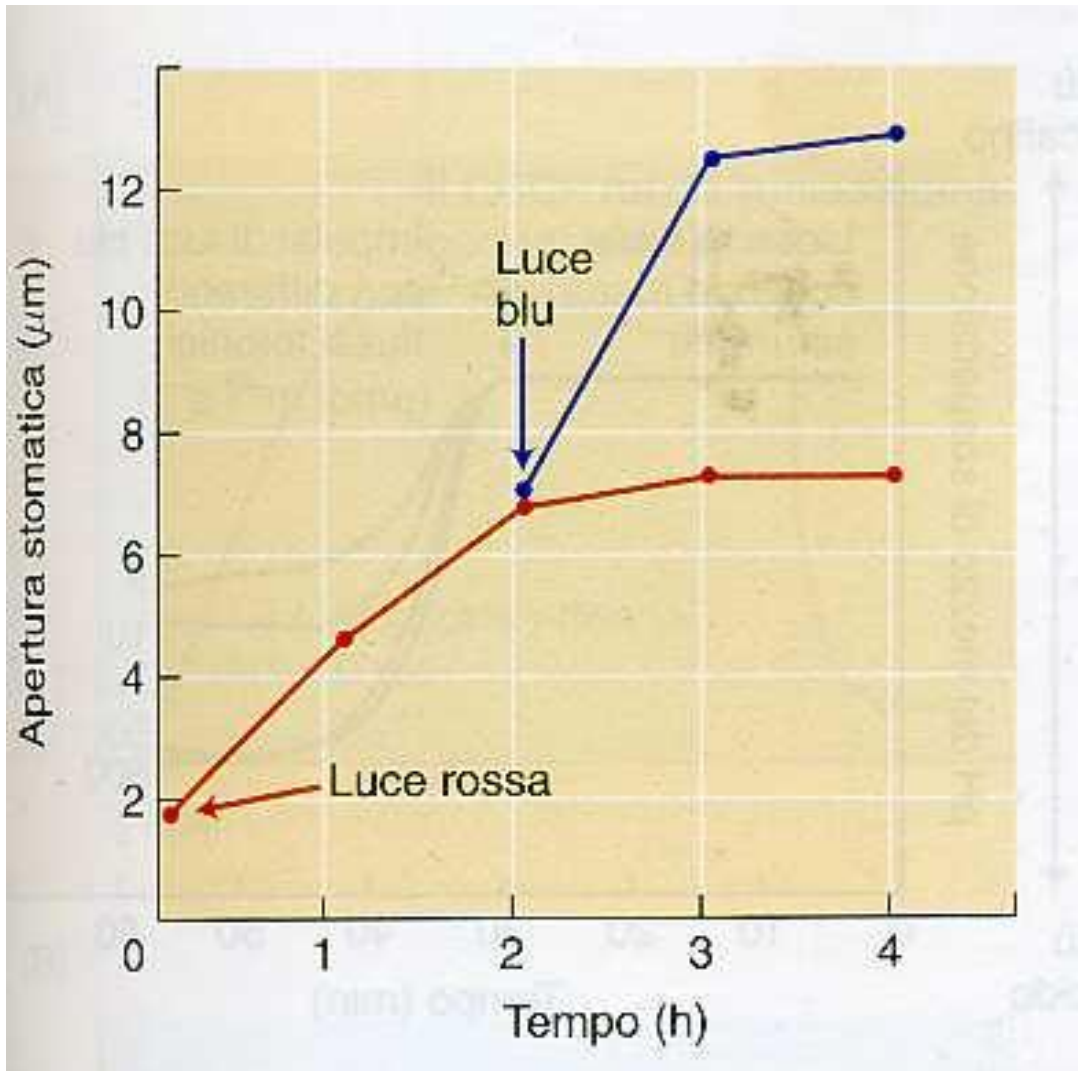
Gli stomi contengono cloroplasti

Ipotesi: l'accumulo dei prodotti della fotosintesi determina riduzione di Ψ_s , 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

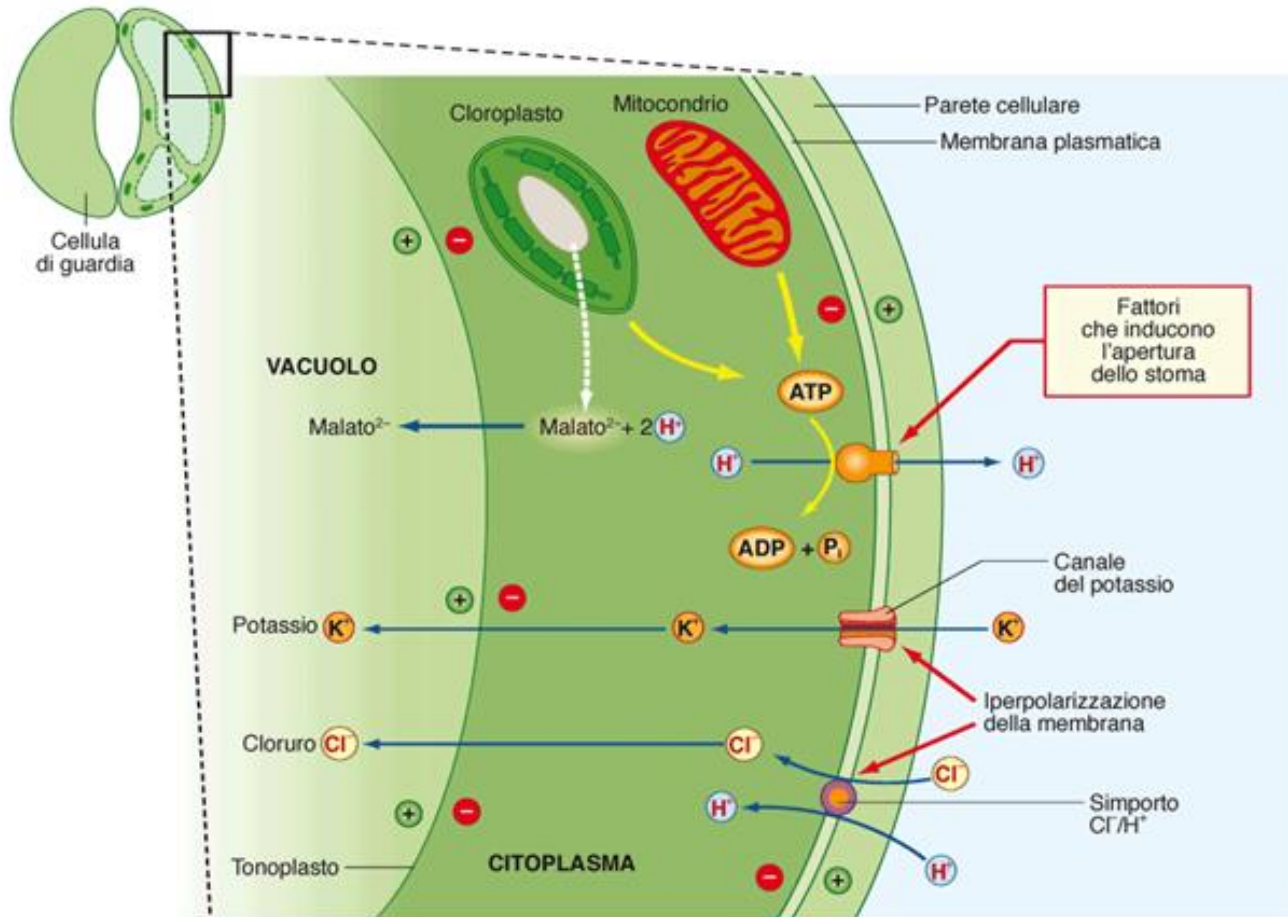
I prodotti della fotosintesi nelle cellule di guardia non sono i soli responsabili dell'apertura stomatica

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⁺



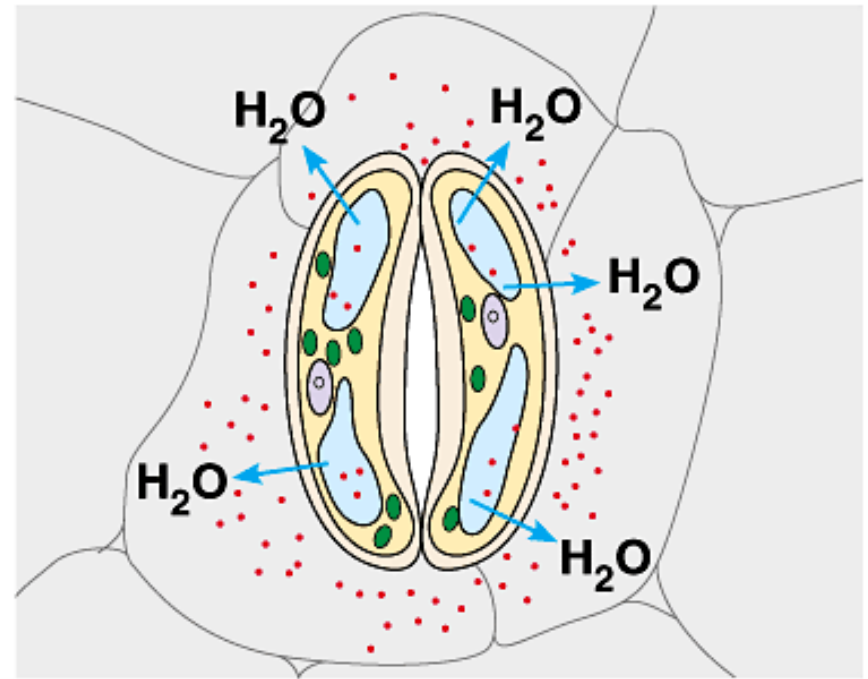
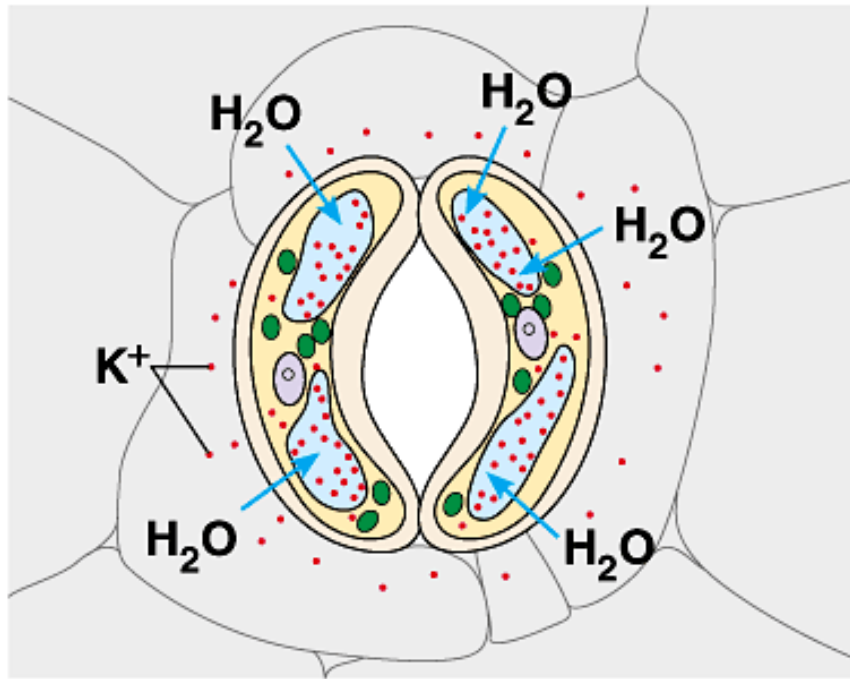
ingresso di K⁺, Cl⁻, NO₃⁻



diminuzione di Ψ_s



diminuzione di Ψ



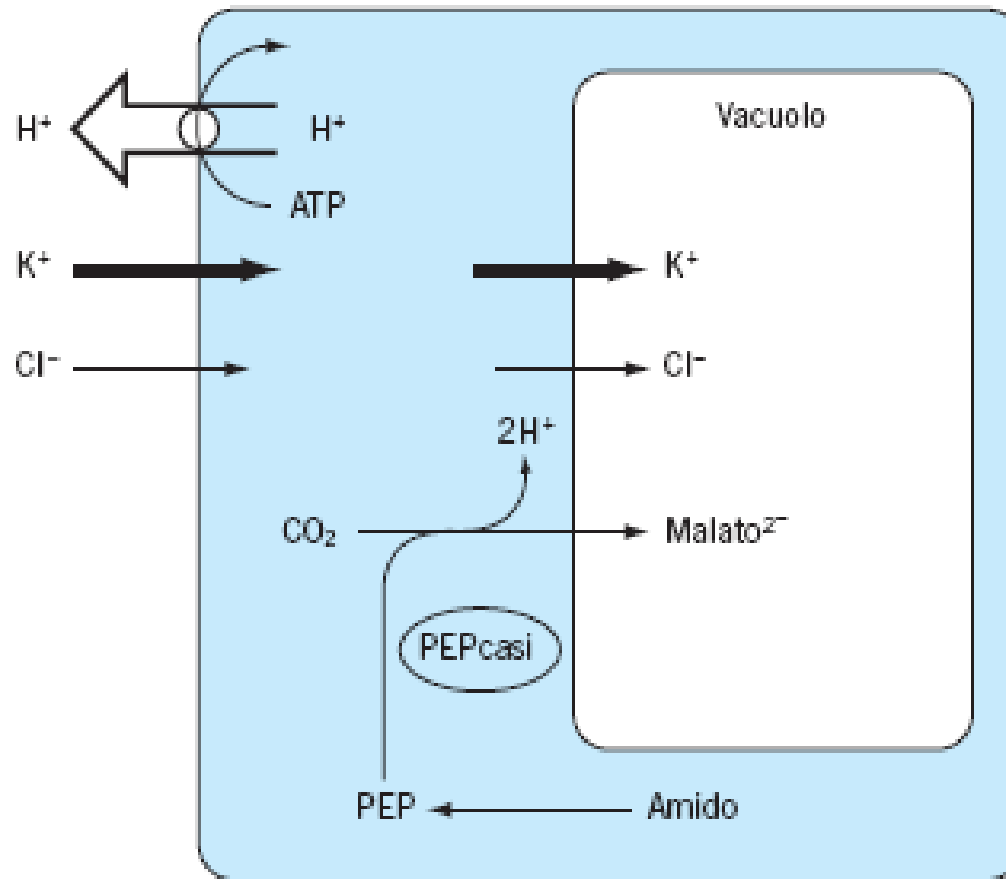
(b) Role of potassium in stomatal opening and closing

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

Evidenze sperimentali a favore del coinvolgimento della pompa protonica:

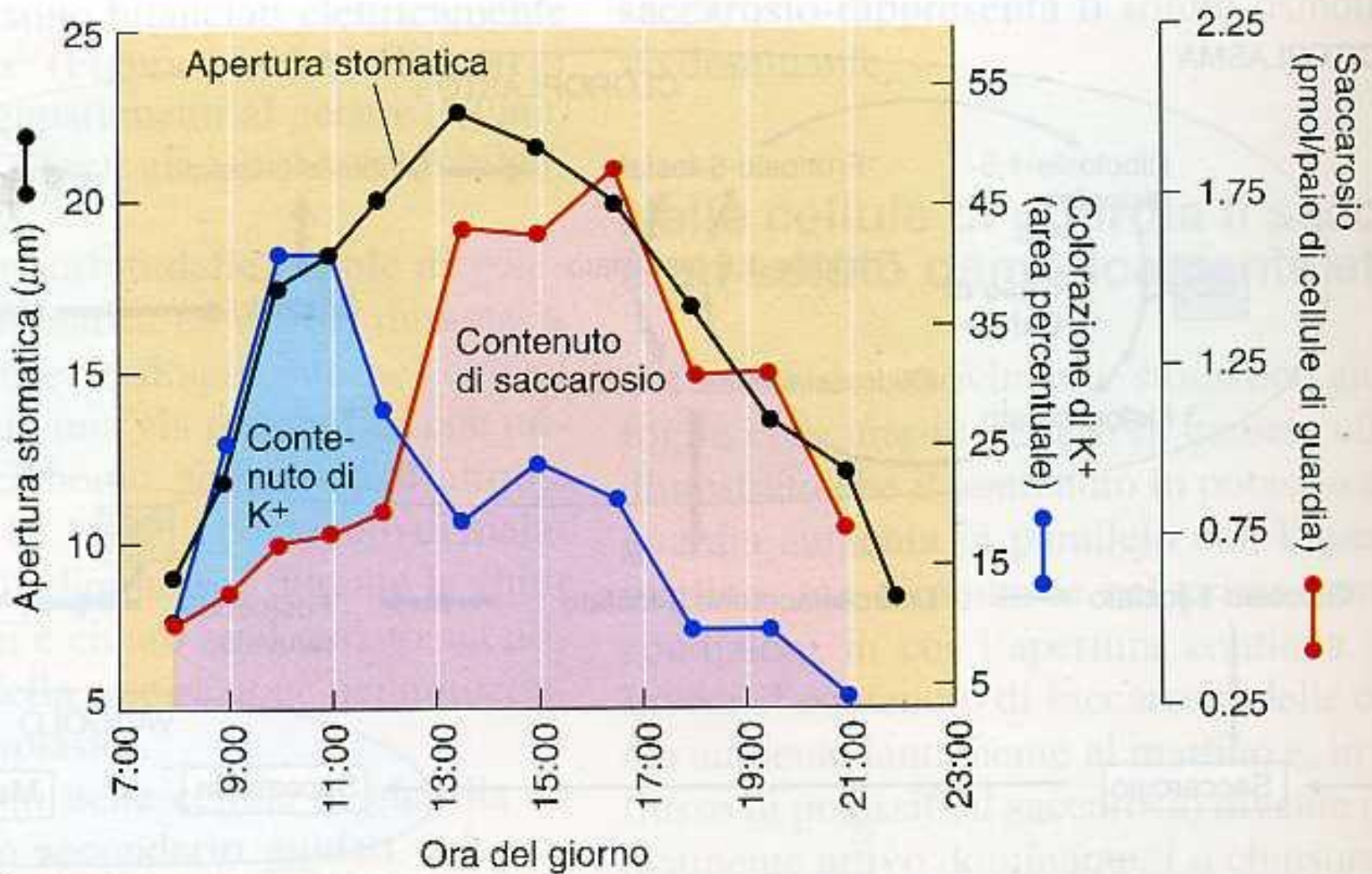
- La luce blu stimola l'attività della pompa protonica → apertura degli stomi
- La fusicoccina determina l'attivazione irreversibile della pompa protonica → apertura incontrollata degli stomi
- Il vanadato (VO_3^-) inibisce la pompa protonica → inibizione dell'apertura stomatica

Coinvolgimento del Malato²⁻



Evidenze sperimentali:

- Nelle cellule di guardia, $[Malato^{2-}]$ 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 $[Malato^{2-}]$
- I fattori ambientali che regolano l'apertura stomatica modulano anche l'attività della PEPcarbossilasi



Due vie di osmoregolazione:

- Via attivata dalla luce blu: accumulo di K⁺, Cl⁻, Malato²⁻, NO₃⁻
- Via attivata dalla diminuzione di CO₂ nella cavità sottostomatica: accumulo di saccarosio

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

Gli stomi rispondono alla luce

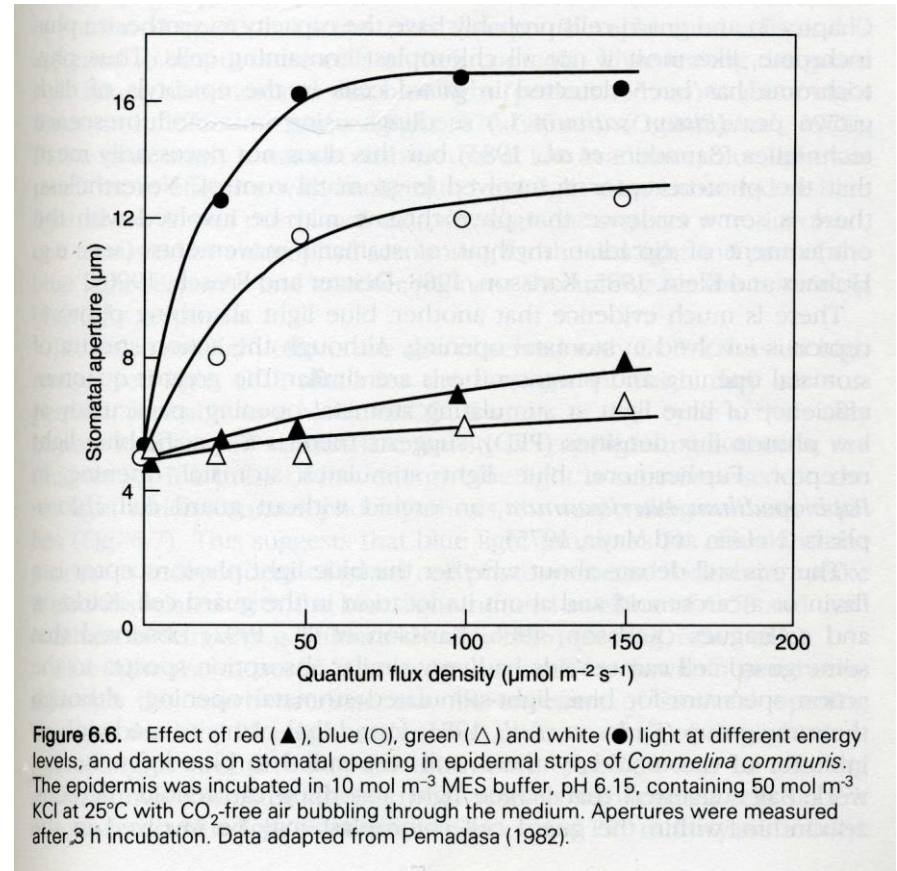
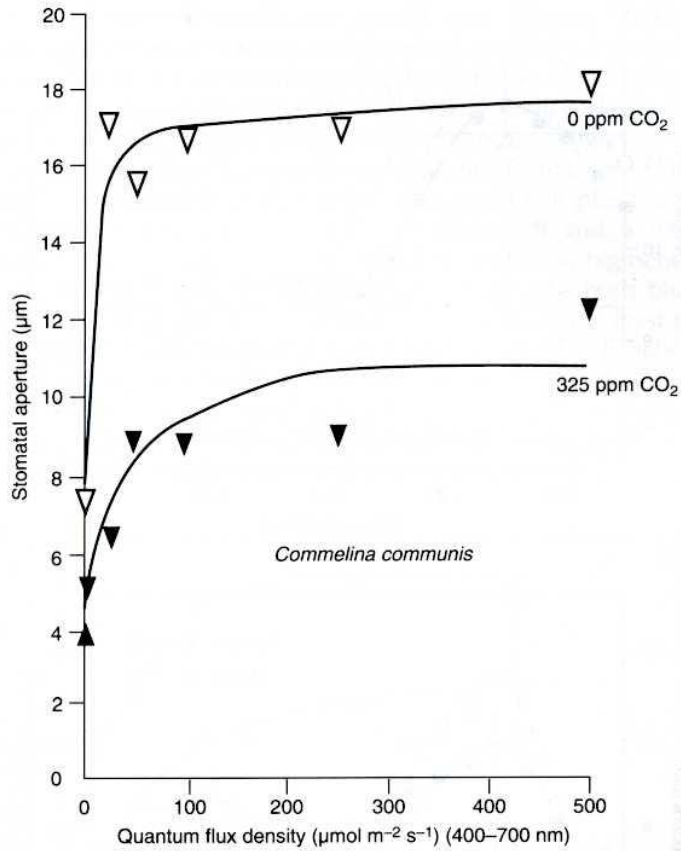


Figure 6.6. Effect of red (▲), blue (○), green (△) and white (●) light at different energy levels, and darkness on stomatal opening in epidermal strips of *Commelina communis*. The epidermis was incubated in 10 mol m⁻³ MES buffer, pH 6.15, containing 50 mol m⁻³ KCl at 25°C with CO₂-free air bubbling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

Eccezione: stomi delle piante CAM

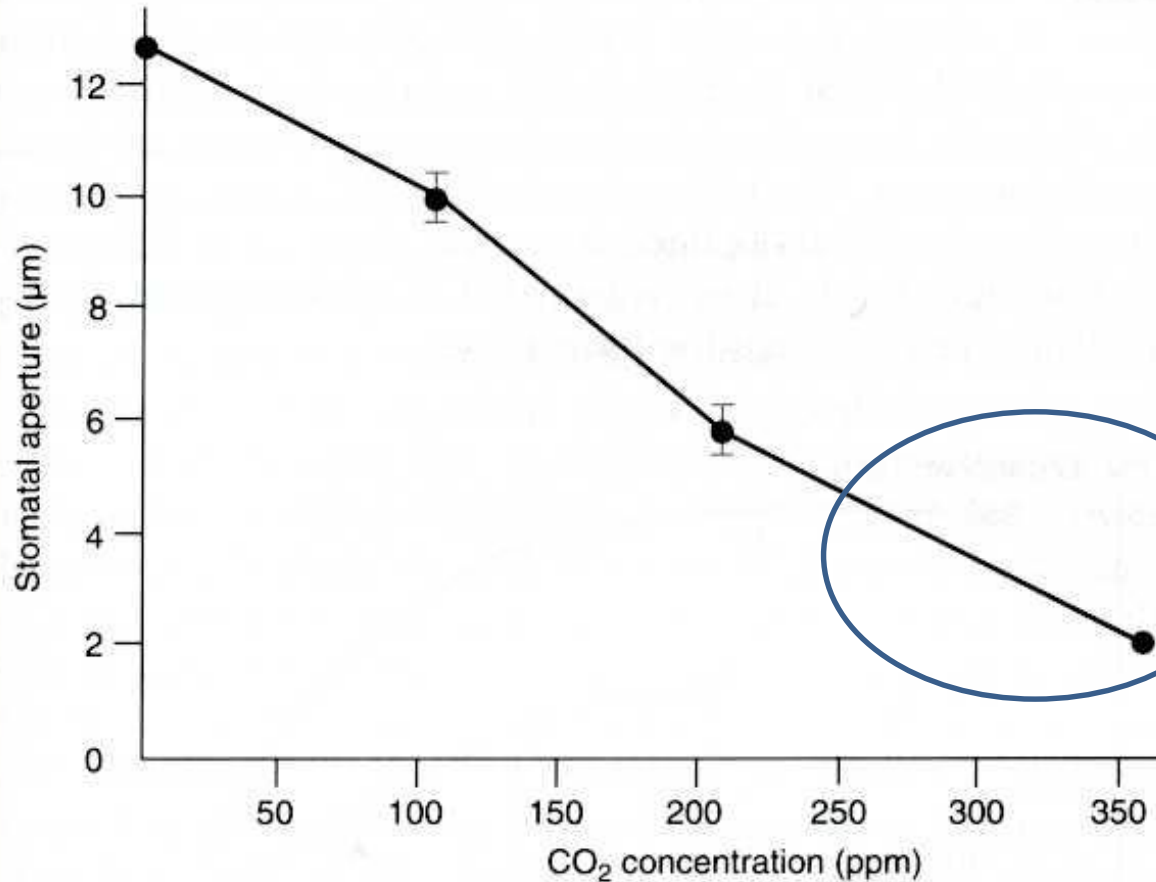
L'apertura stomatica può venire saturata da irradianze più basse di quelle necessarie per saturare la fotosintesi

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



Riduzione del rapporto di traspirazione (H₂O trasp / CO₂ ass)

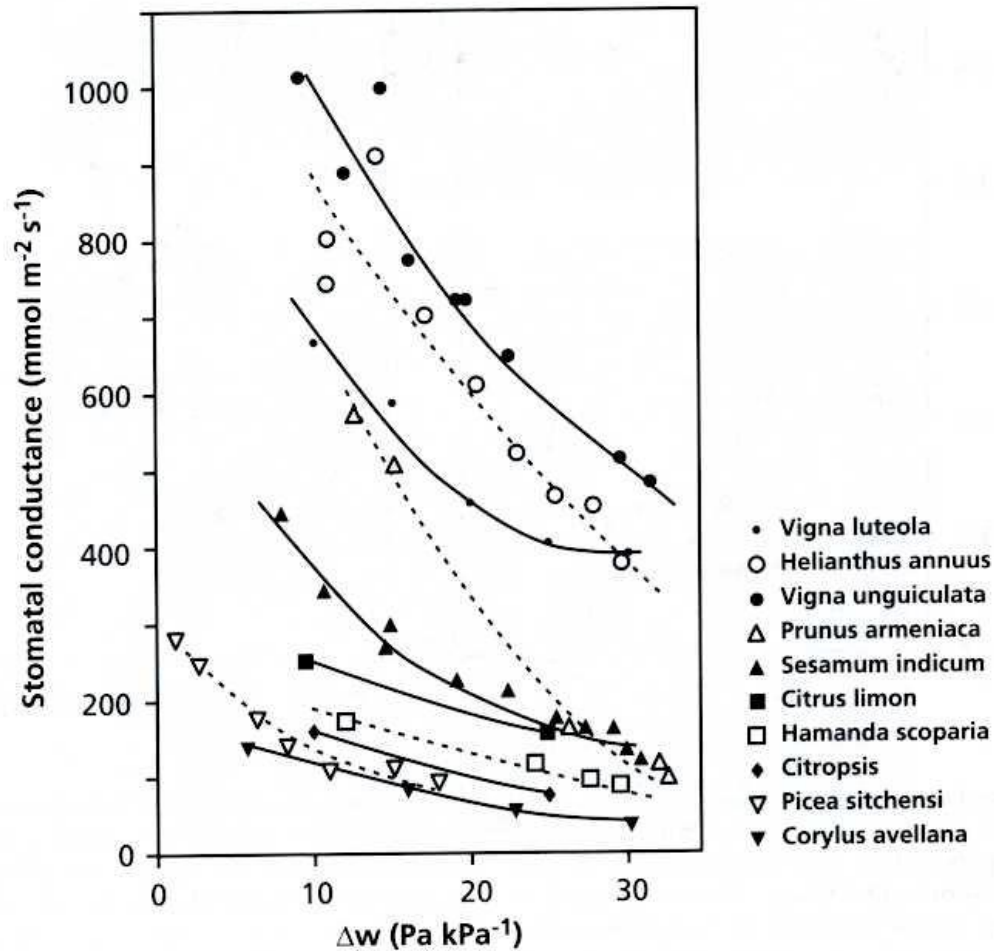
Anidresi carbonica:

enzima che catalizza la reazione: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$

Coinvolto come segnale nella regolazione stomatica

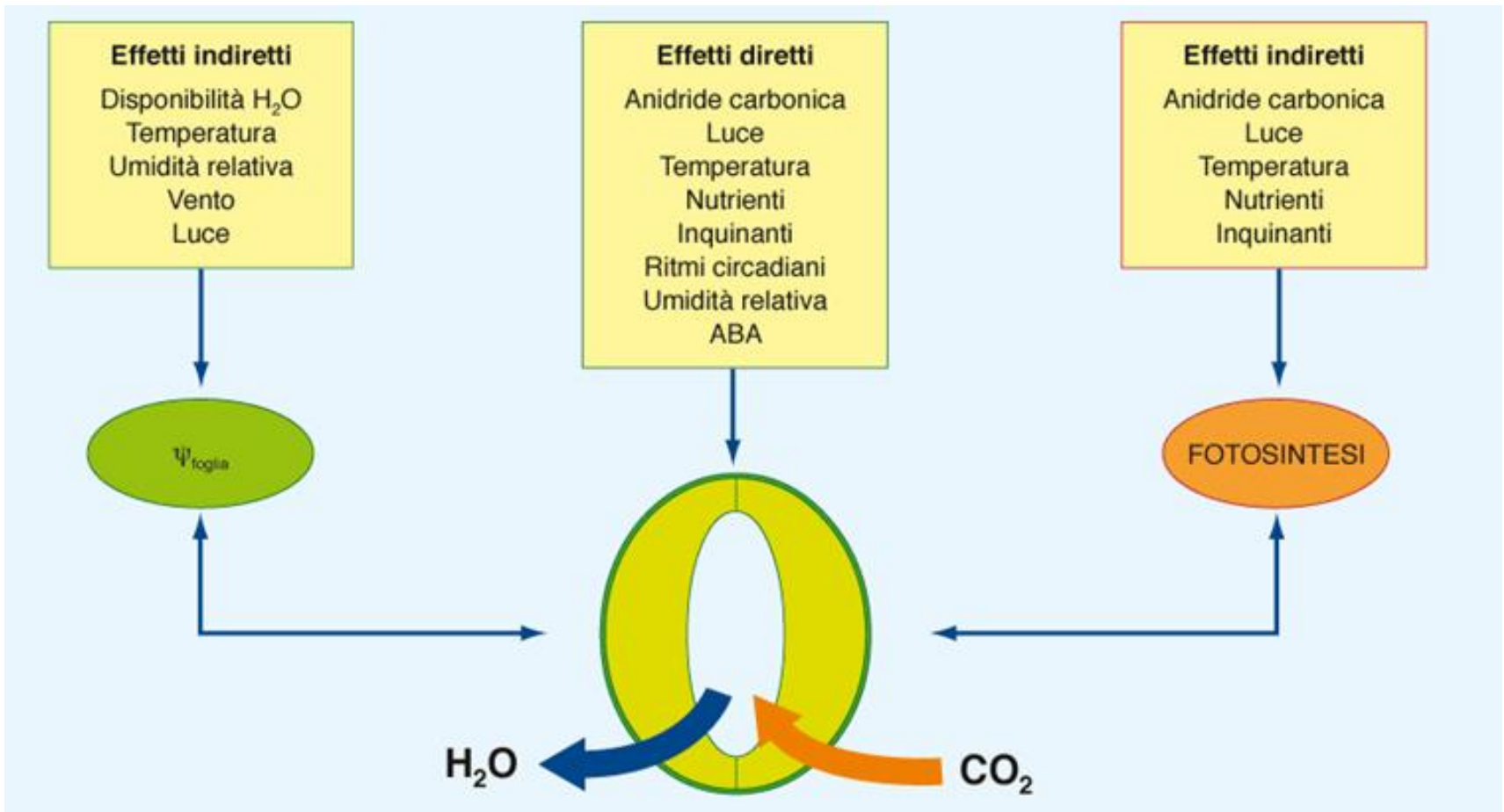
Mutanti di Arabidopsis privi di anidresi carbonica perdono la risposta stomatica a [CO₂]

Risposta ripristinata da trasformazione delle piante con anidresi carbonica umana



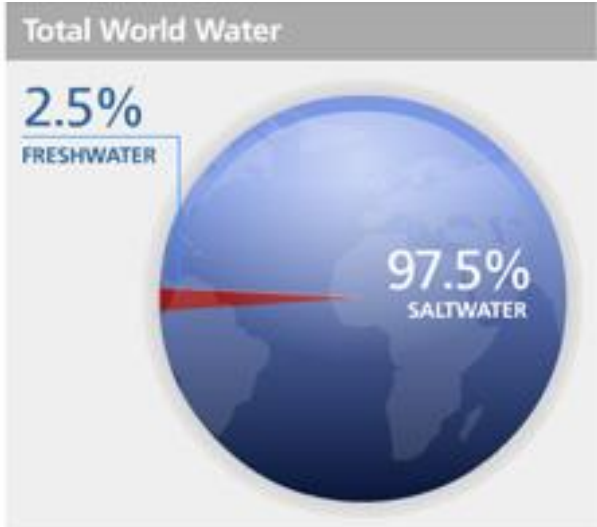
Gli stomi **rispondono alle variazioni di potenziale dell'acqua della foglia** → variazioni di turgore cellulare + segnali ormonali (ABA)

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

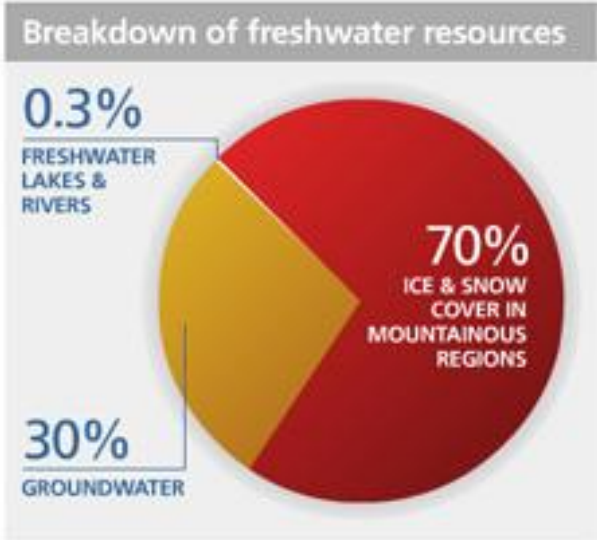
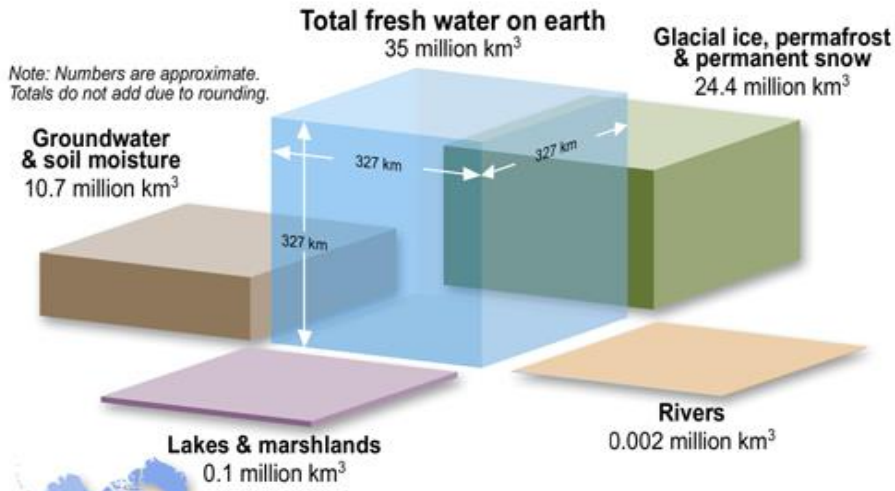


L'acqua nel suolo

Acqua dolce



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

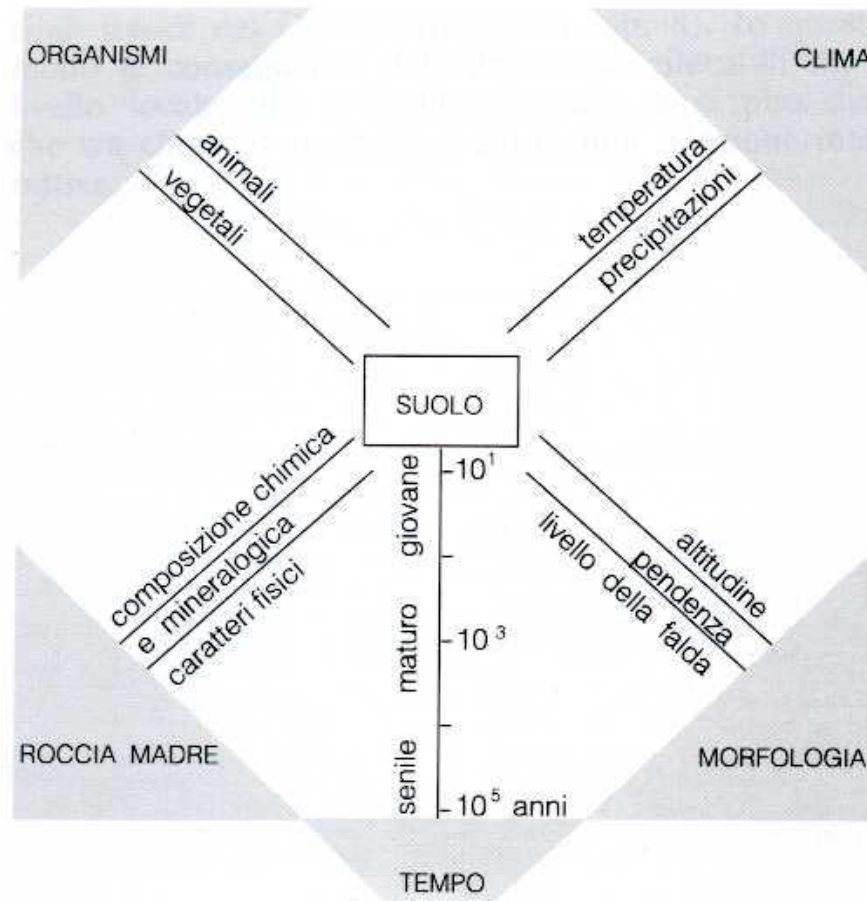


Fig. 3.1. I principali fattori pedogenetici (da Buol et al., 1973).

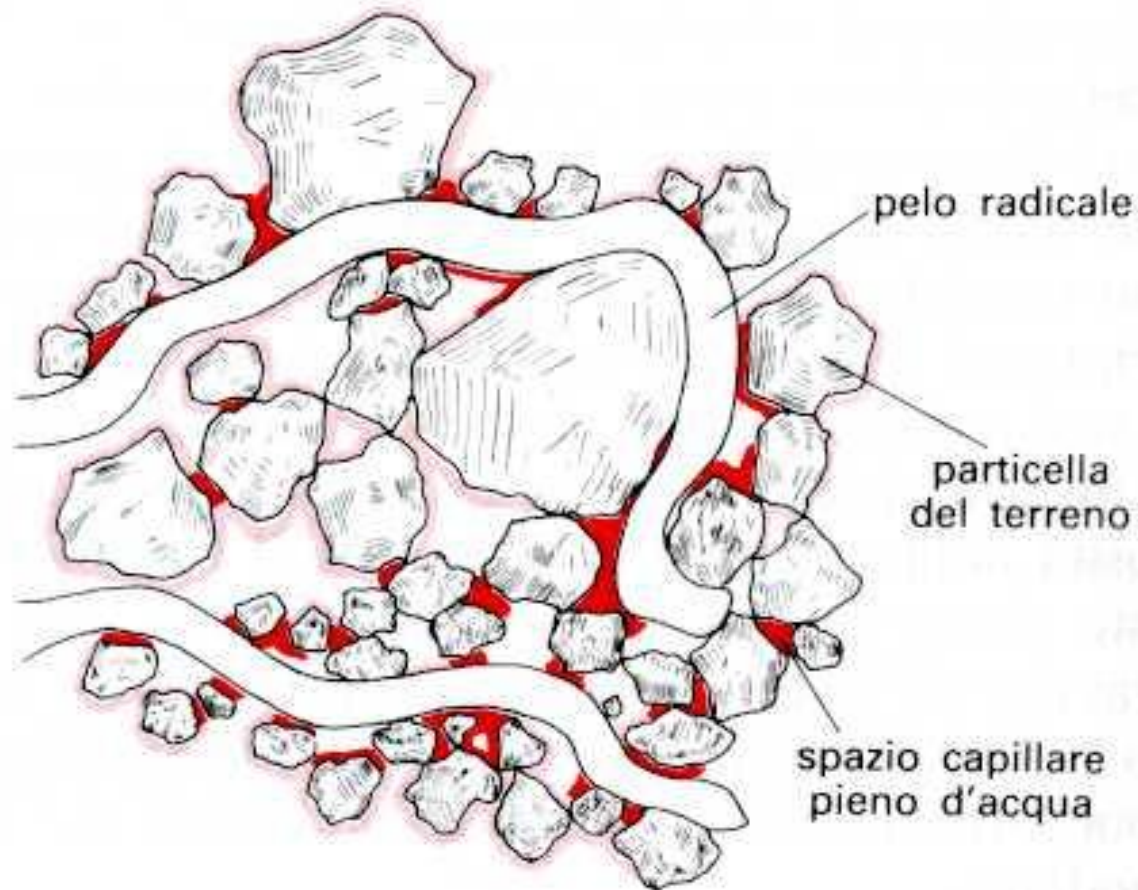
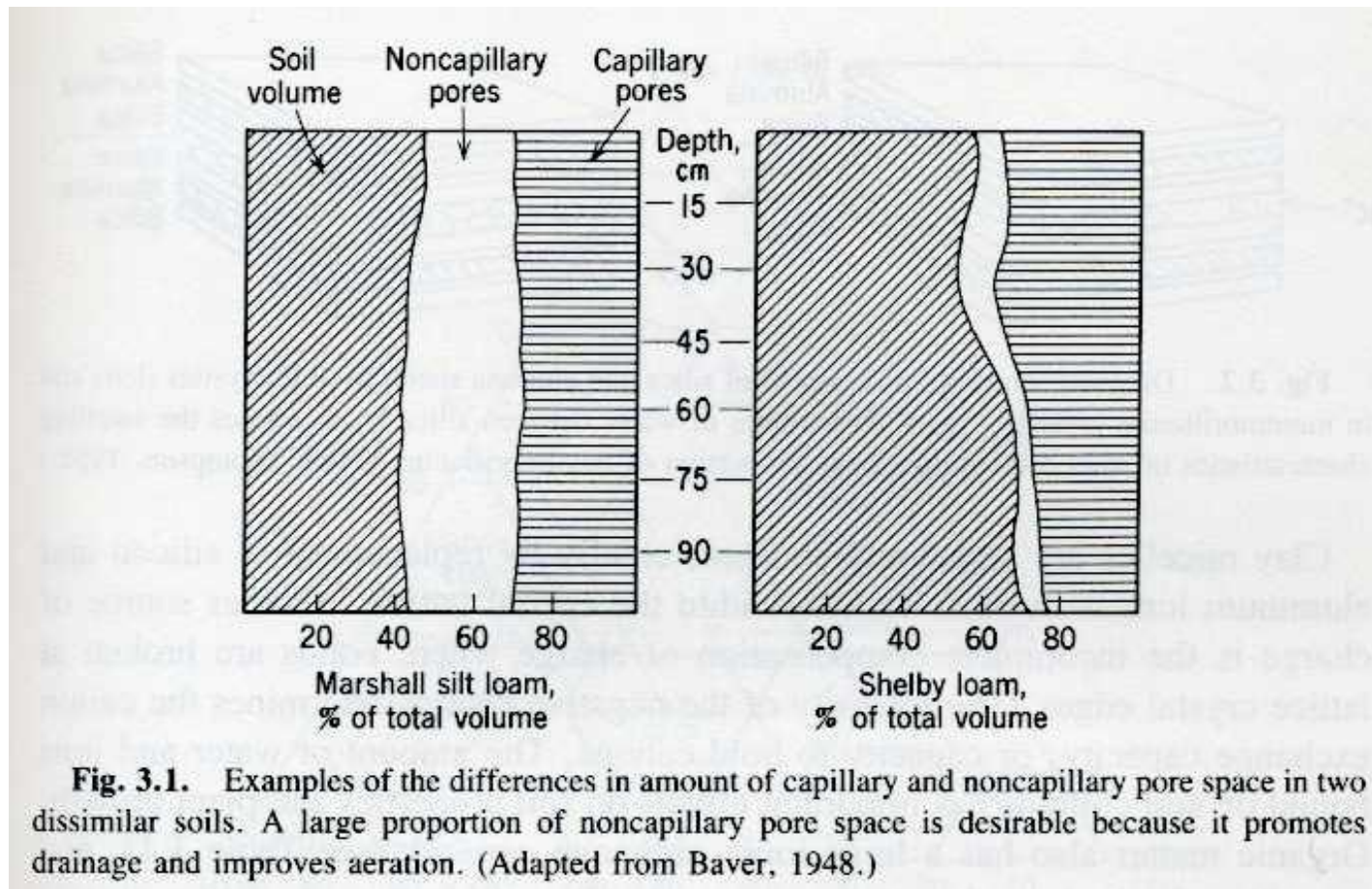
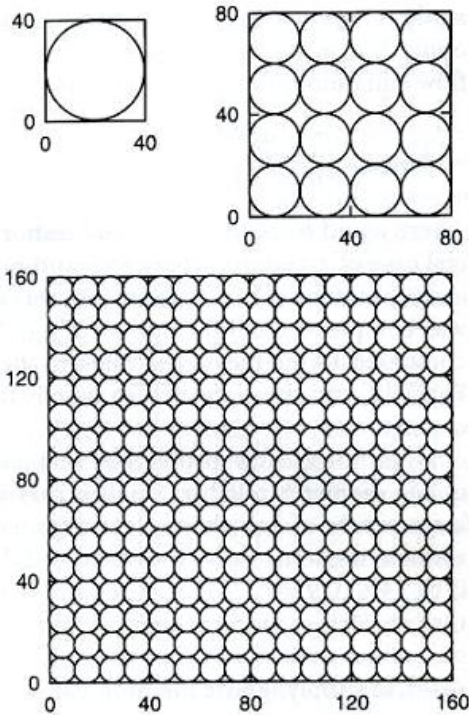


FIG. 12.26 • Peli radicali nel terreno. L'acqua che si trova tra le particelle di roccia è indicata in rosso. È evidente che gli spazi capillari pieni d'acqua non sono continui.

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

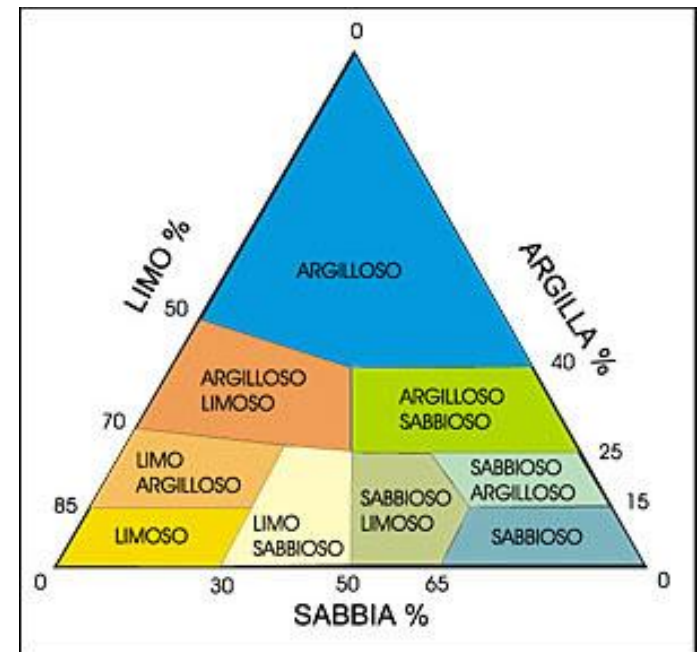




		ISSS	USDA
SCHELETRO		> 2mm	> 2mm
TERRA FINE	SABBIA	GROSSA	2 - 0,2 mm
		FINE	0,2 - 0,02 mm
	LIMO	0,02 - 0,002 mm	GROSSOLANO 0,05 - 0,02 mm FINE 0,02 - 0,002 mm
ARGILLA		< 0,002 mm	< 0,002 mm

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

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

Ψ_m (potenziale di matrice)

Ψ_s quasi sempre trascurabile

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

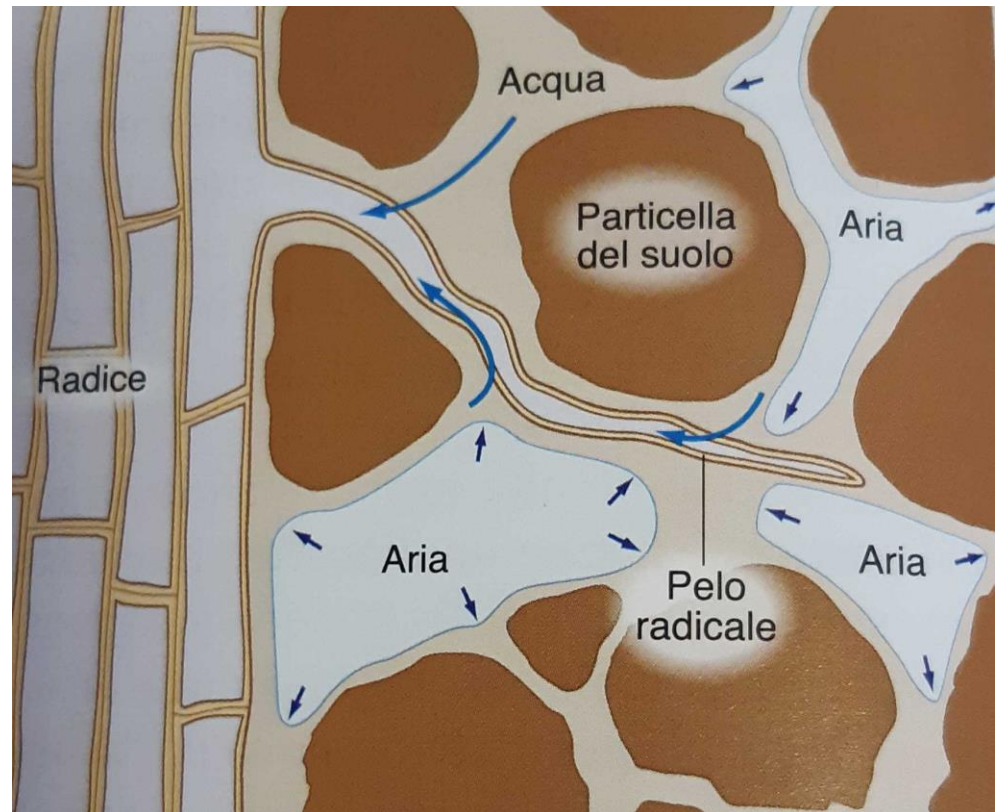
$T = 7.28 \times 10^{-8} \text{ MPa m}$
(tensione superficiale dell'acqua)

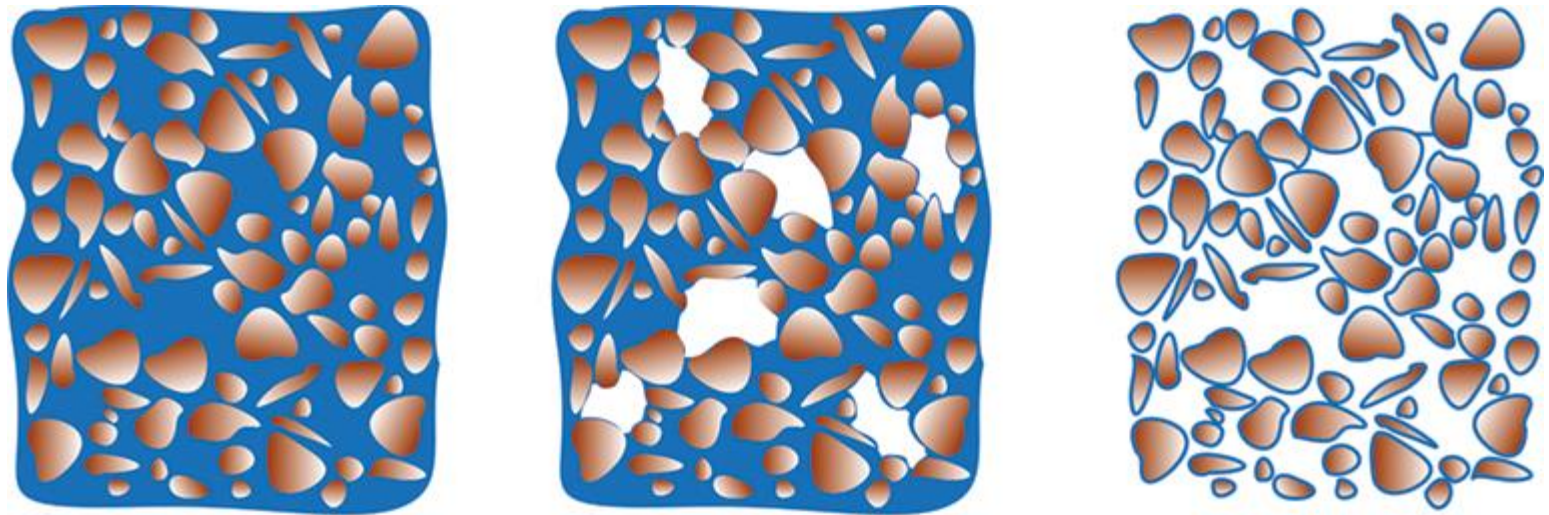
r = raggio di curvatura
all'interfaccia aria-acqua

Es:

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

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

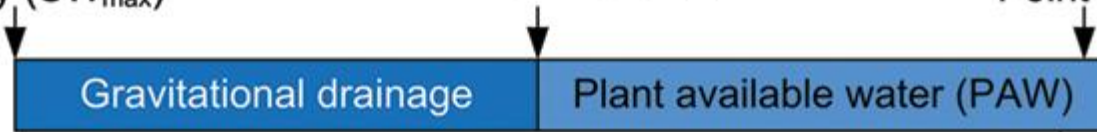




Maximal water capacity (SW_{max})

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

Curve pressione-volume del suolo

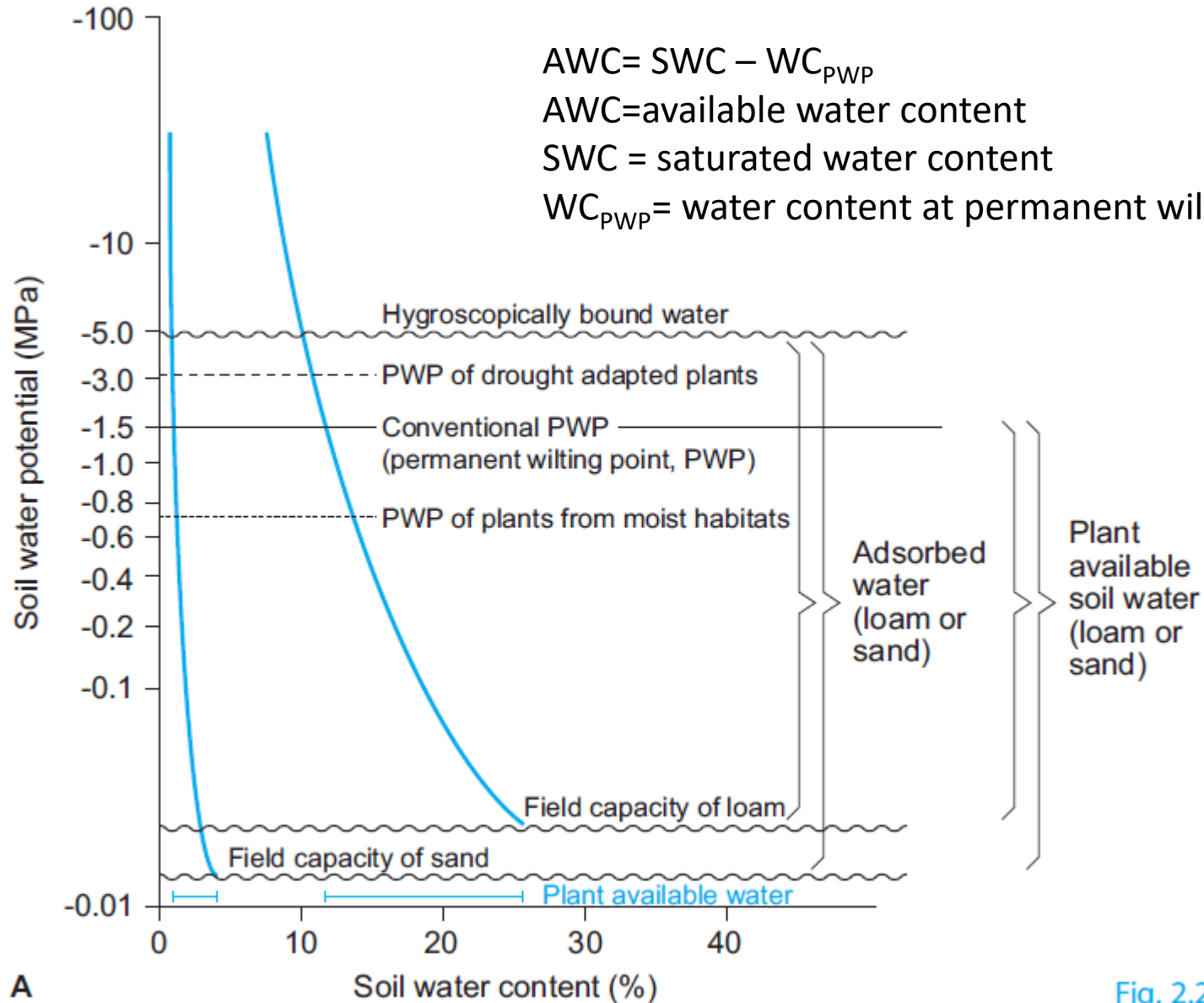
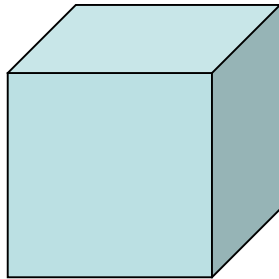


Fig. 2.2.4. A

Assorbimento di acqua a livello radicale

L'esperimento di Dittmer (1937)



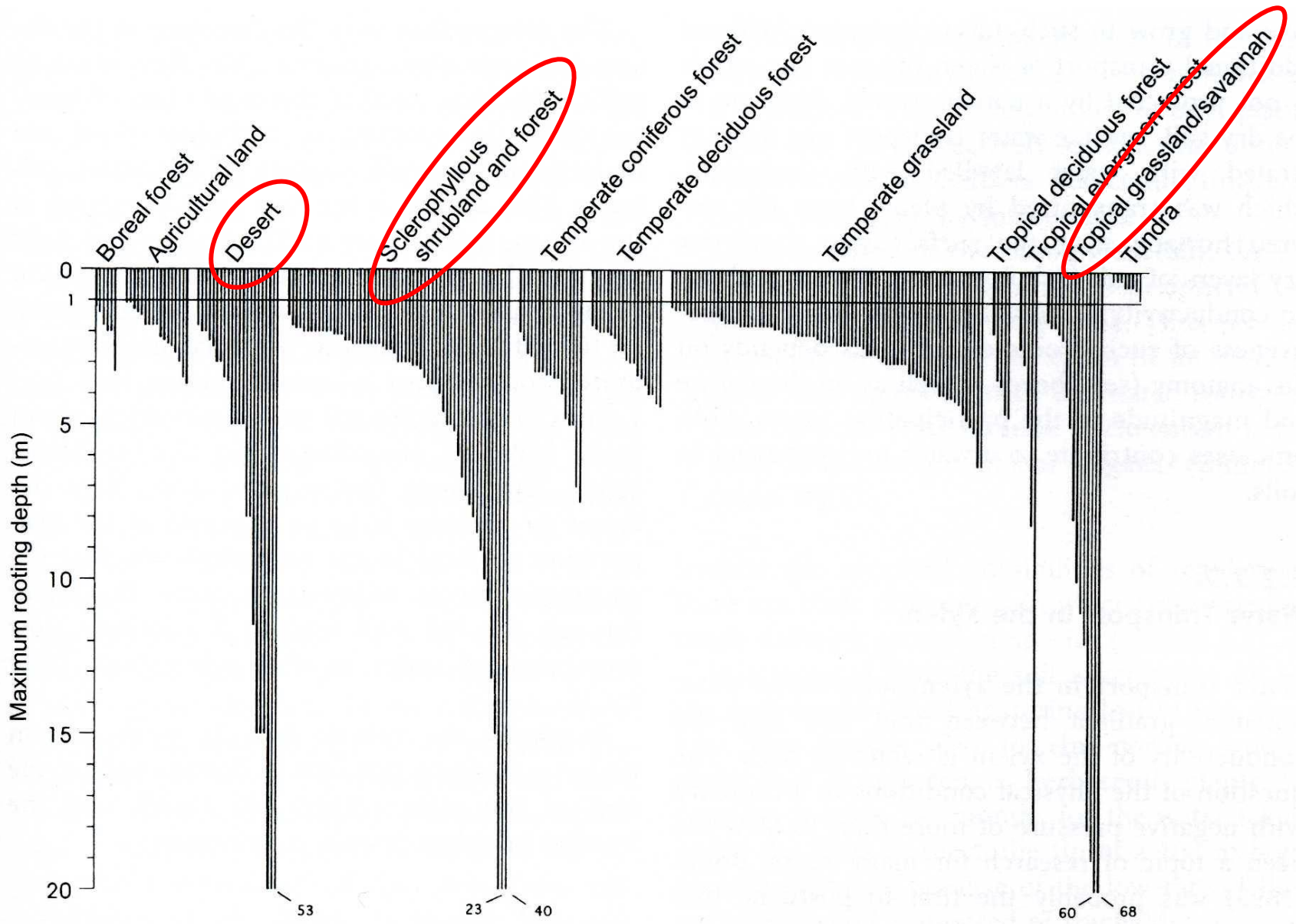
Piantina di segale fatta crescere in una scatola di 30x30x56 cm

Lunghezza totale apparato radicale: 623 km

Area totale dell'apparato radicale: 639 m²

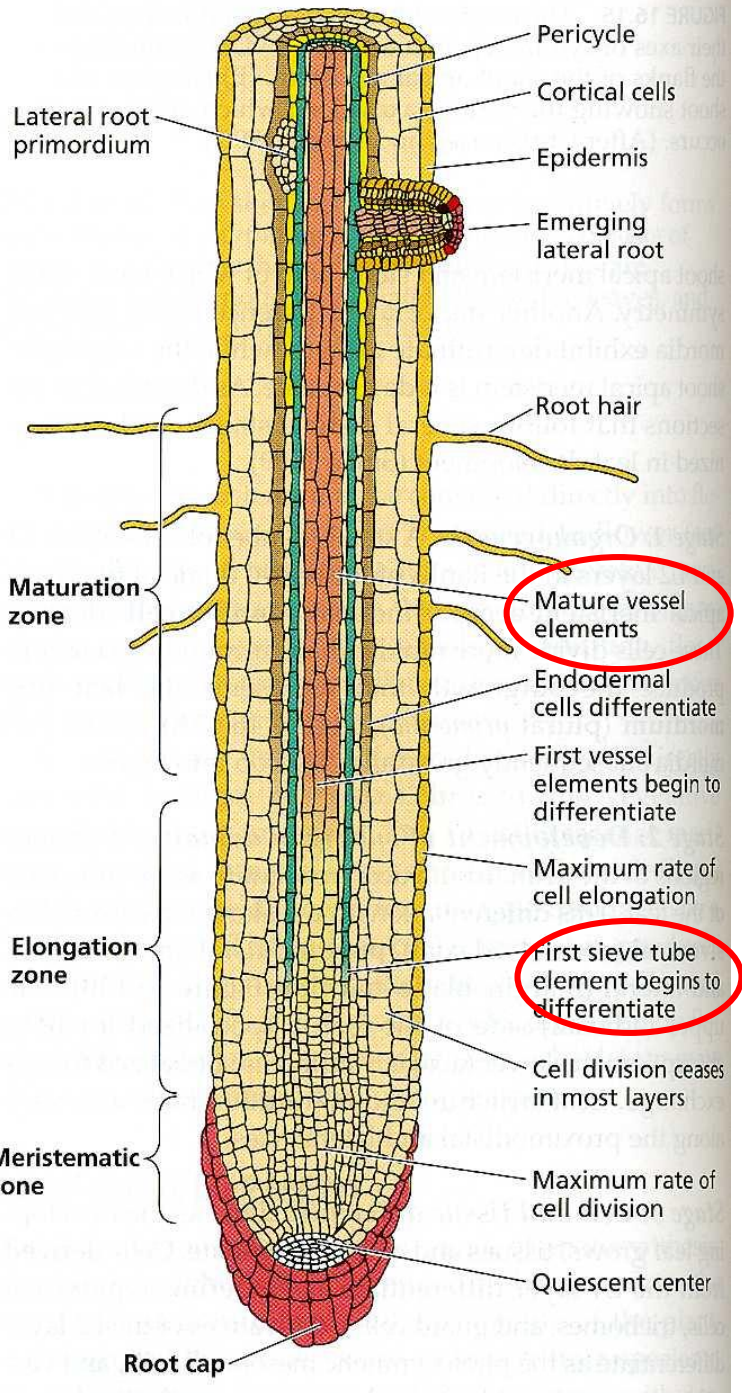
4 funzioni:

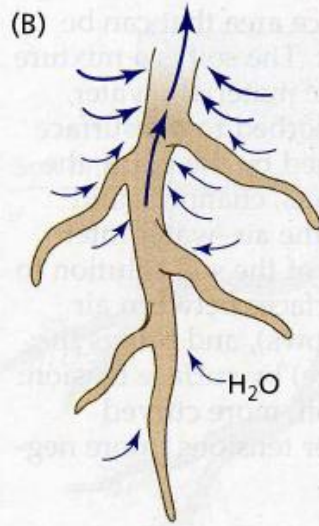
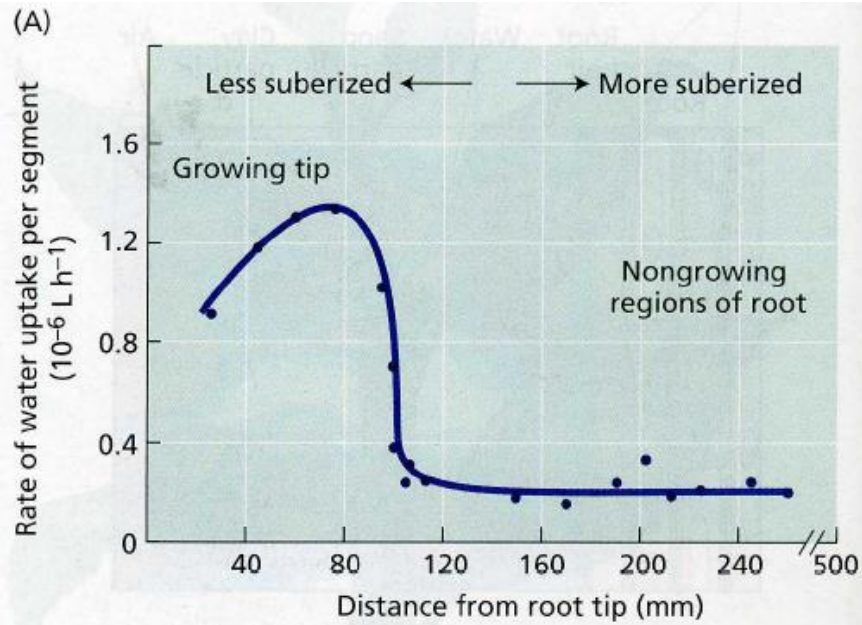
- Ancoraggio al substrato
- Sito di accumulo di sostanze di riserva
- Sito di biosintesi di molecole importanti (es: ormoni)
- Assorbimento e trasporto di acqua



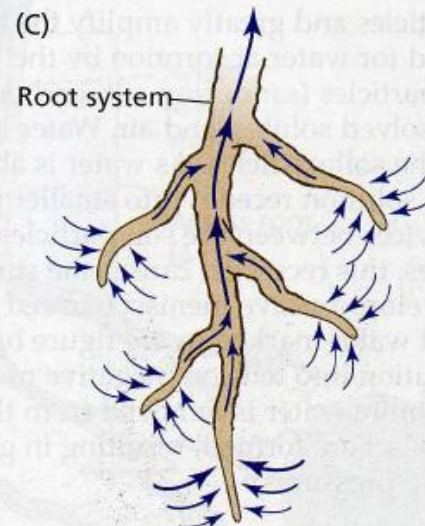
A

Zona pilifera





Entire surface
equally permeable



Only zone near root
tip is permeable

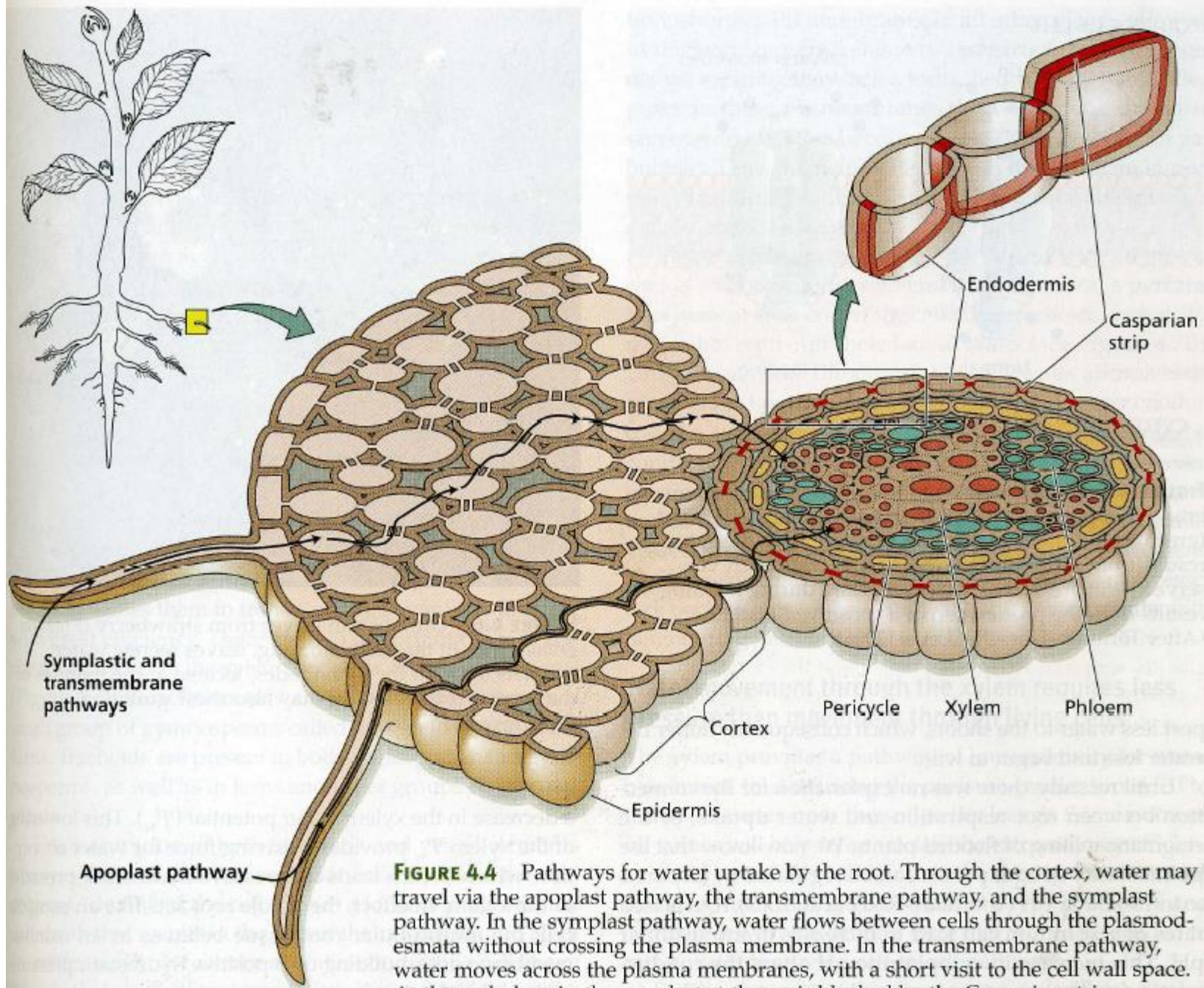
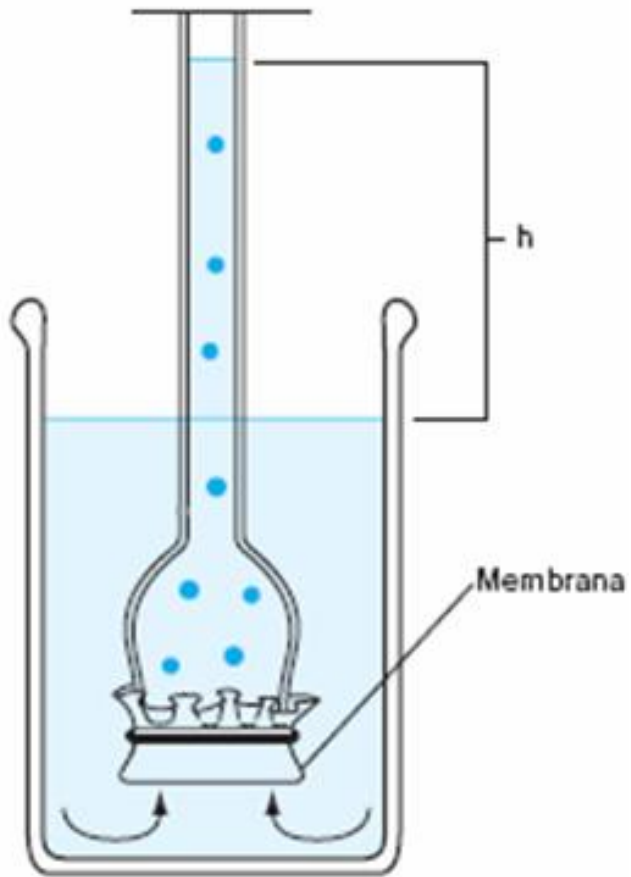


FIGURE 4.4 Pathways for water uptake by the root. Through the cortex, water may travel via the apoplast pathway, the transmembrane pathway, and the symplast pathway. In the symplast pathway, water flows between cells through the plasmodesmata without crossing the plasma membrane. In the transmembrane 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

