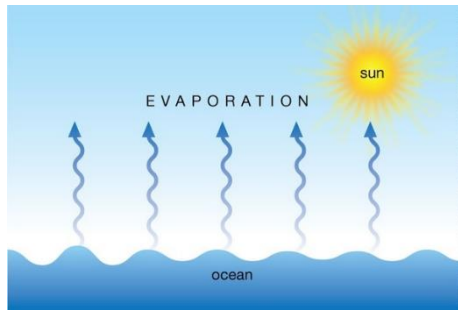


**La traspirazione: male inevitabile e motore  
dell'ascesa dell'acqua**

Evaporazione + Traspirazione → Evapotraspirazione

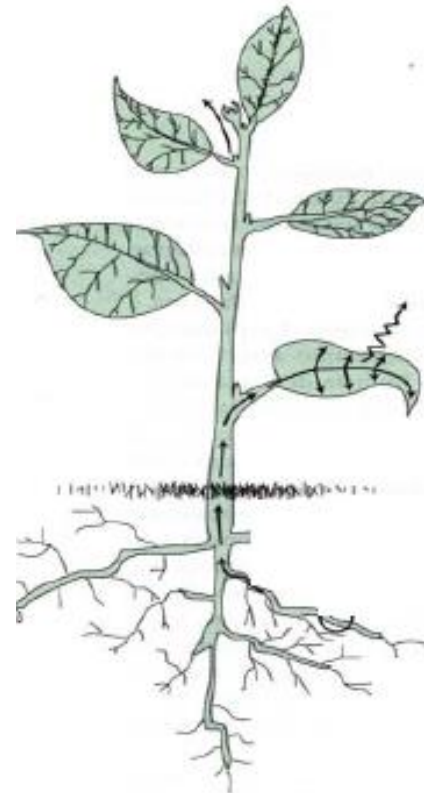


$H_2O$  vapore



$H_2O$

+



atmosfera



pianta



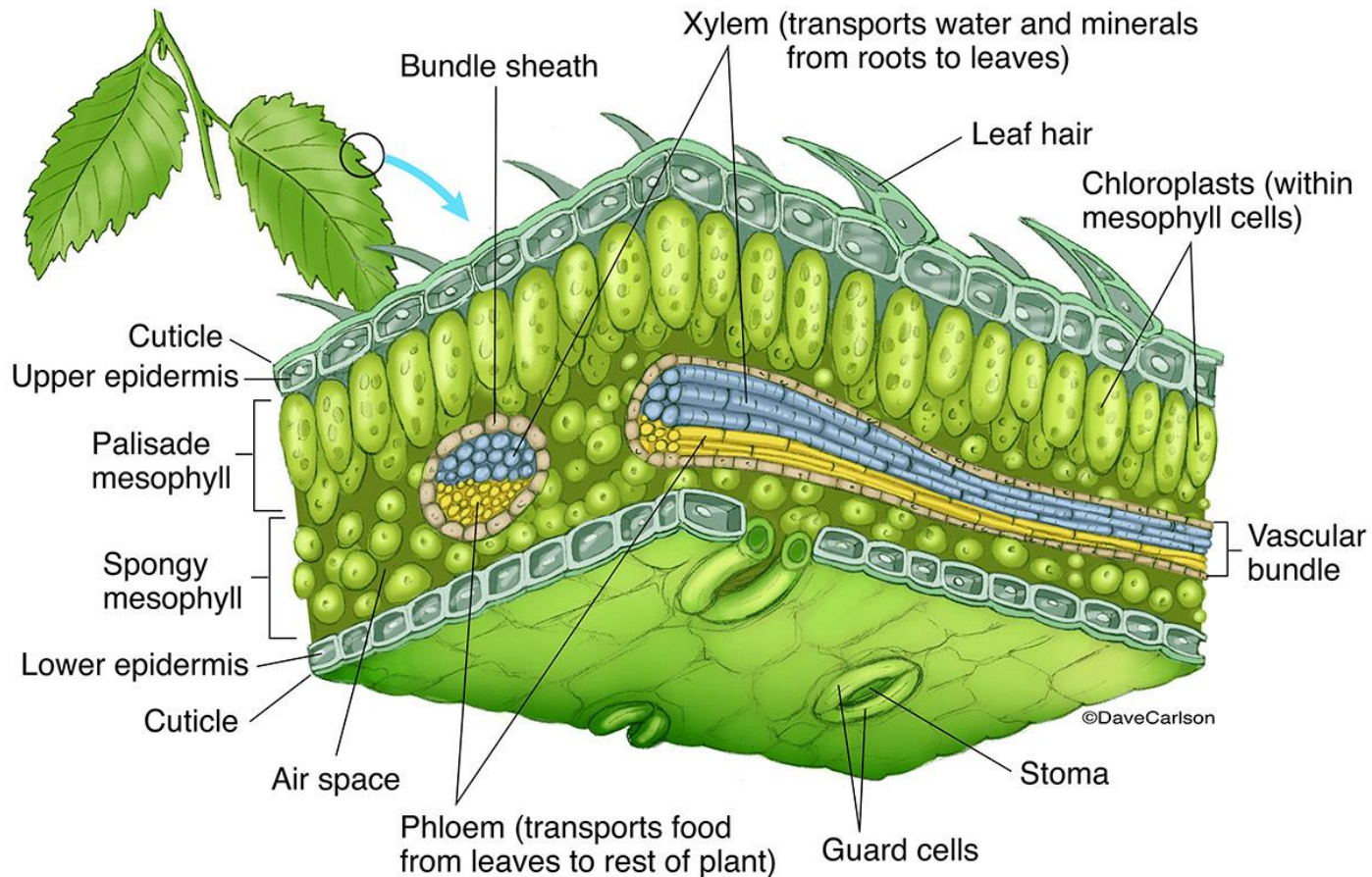
suolo

## 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<sub>w</sub>= 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  
 $0 < RH < 1$

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

**TABELLA S4.1.**

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

$c_{wv}$ (mol m <sup>-3</sup> )	$p_{wv}$ (kPa)	$RH$	$\Psi_w$ (MPa) <sup>d</sup>
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

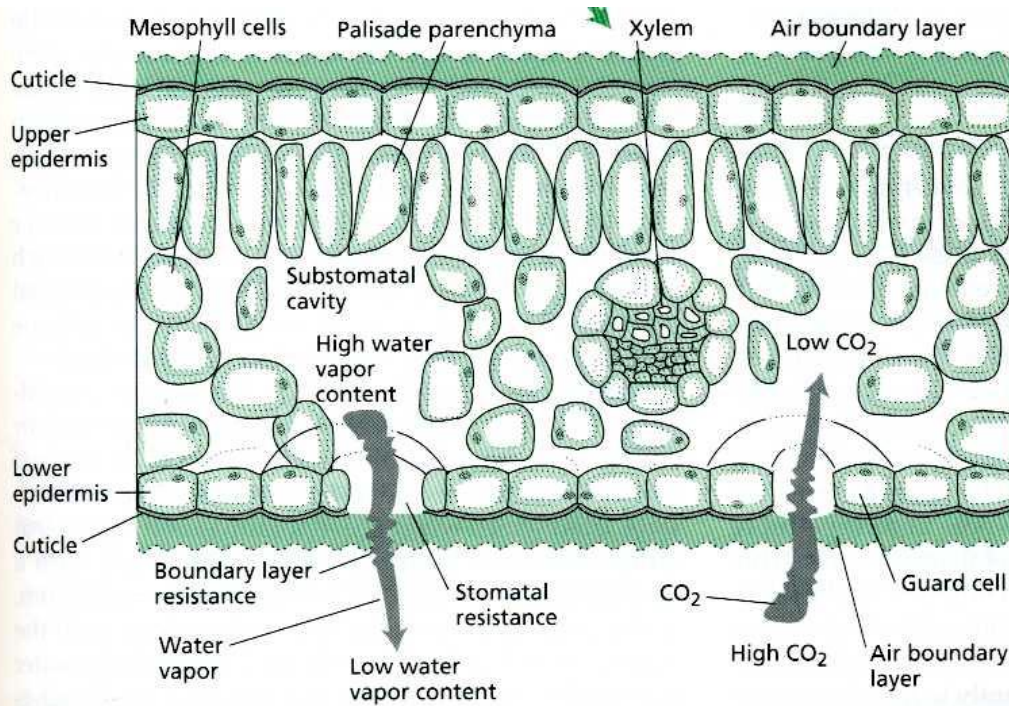
**TABLE 4.2**

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 <sup>-3</sup> )	Potential (MPa) <sup>a</sup>
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

# Tasso di traspirazione

Notare l'analogia con  
 $F = K \times \Delta\Psi$



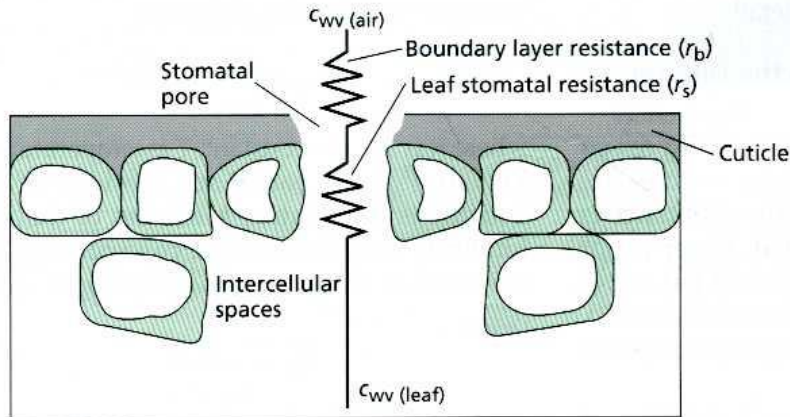
$$E = g_L \times VPD$$

$E$  = 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)

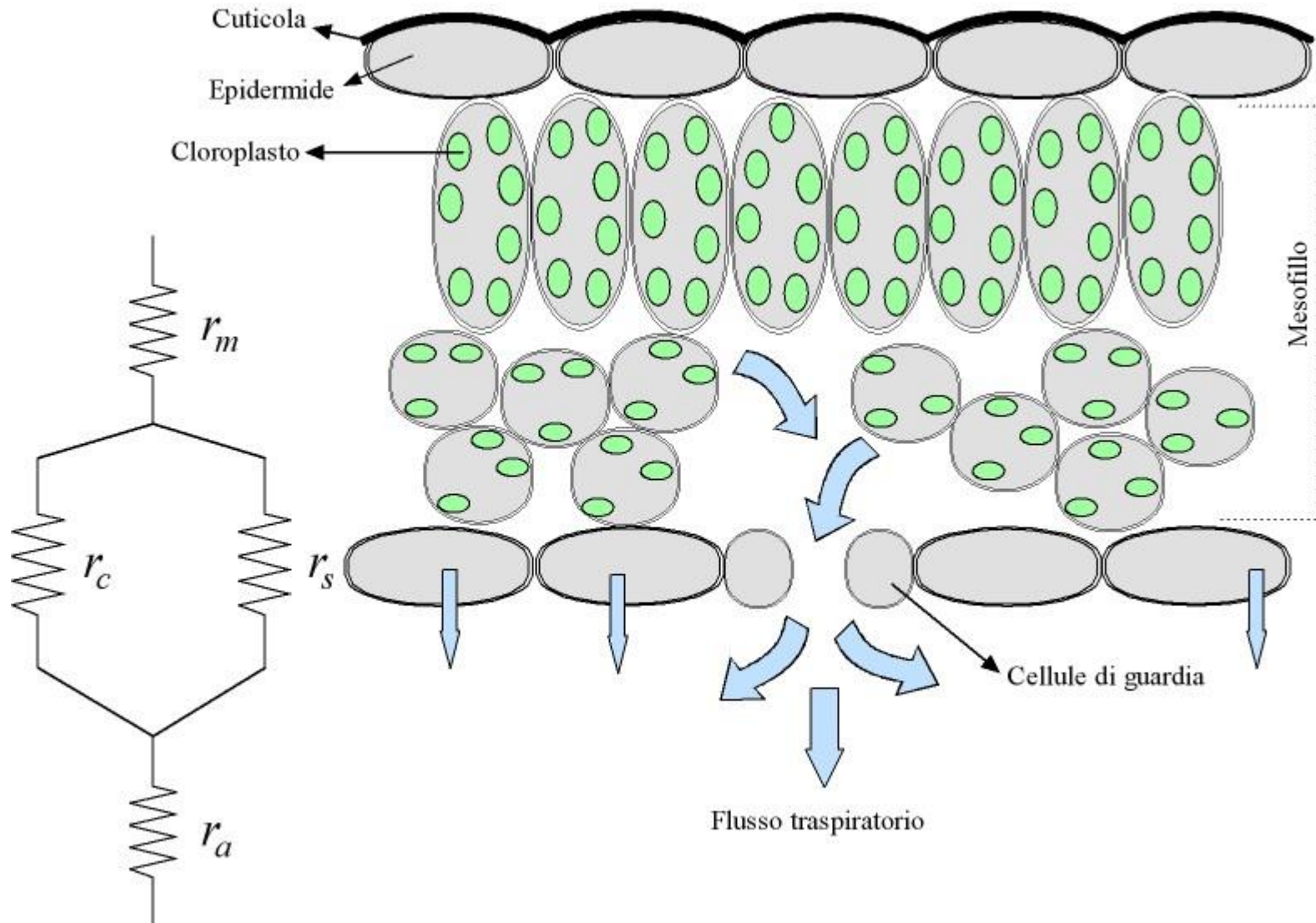


$$g_L = 1/r_L$$

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



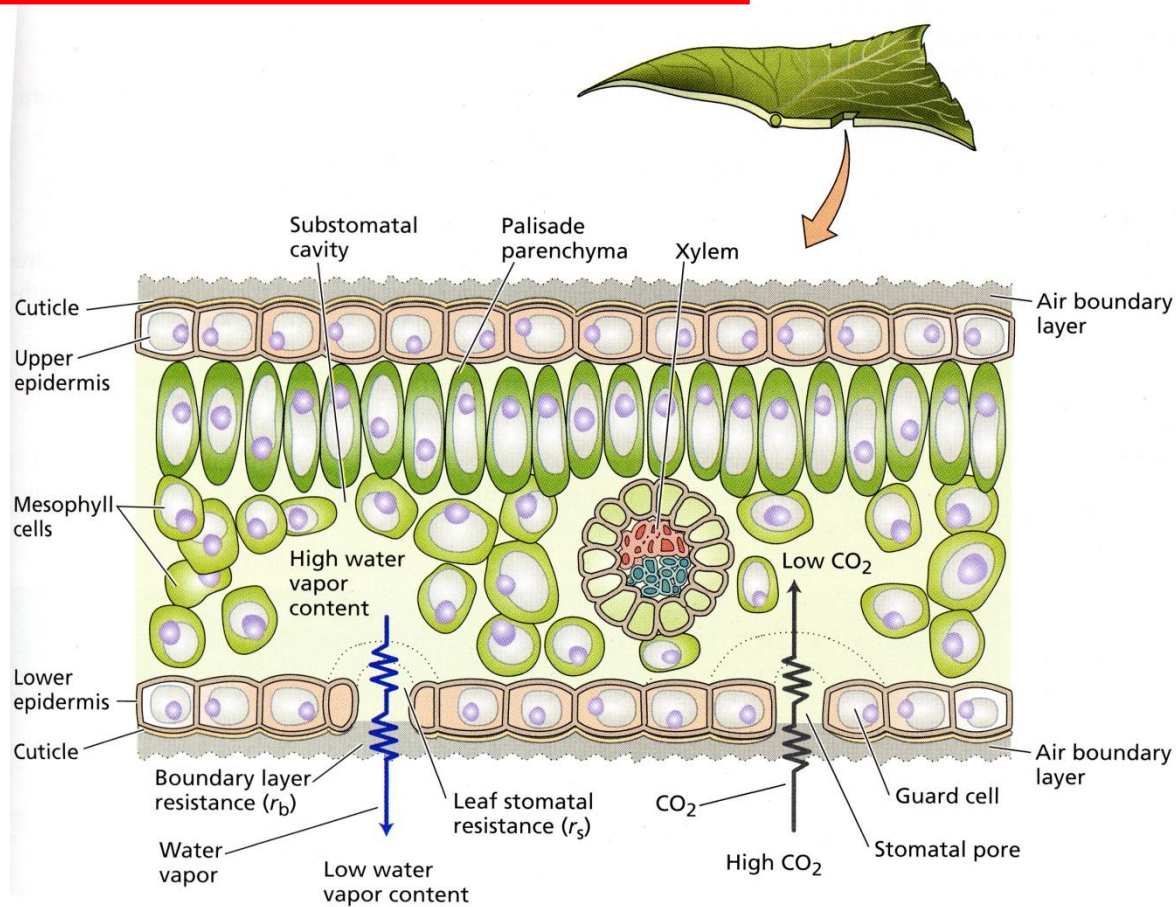


# Resistenza alla diffusione del vapore d'acqua



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 idrico<sup>2</sup> in fase vapore ( $\Psi_{wv}$ ) in funzione dell'umidità relativa percentuale (UR%) a 20 °C

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

<sup>2</sup> 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

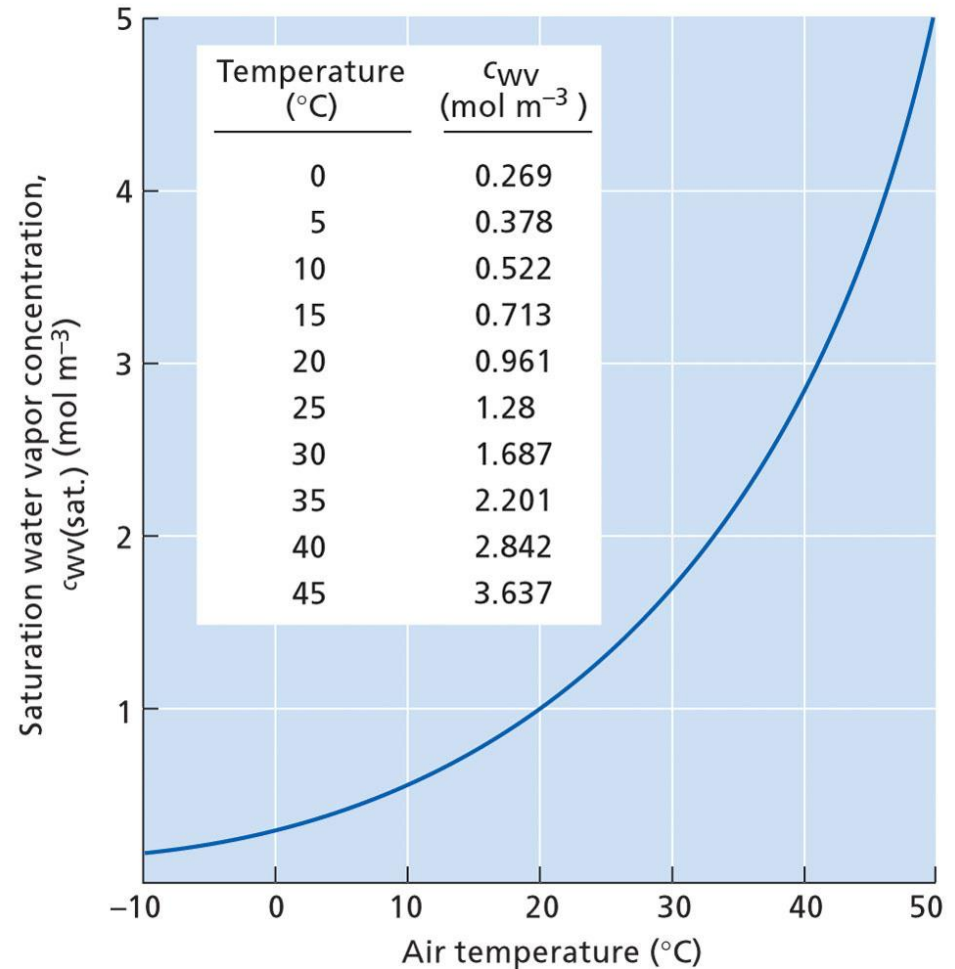
$$RH = \frac{C_{wv}}{C_{wv(sat.)}}$$

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

un aumento di T  
determina la  
diminuzione di RH




diminuisce  $\Psi$  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

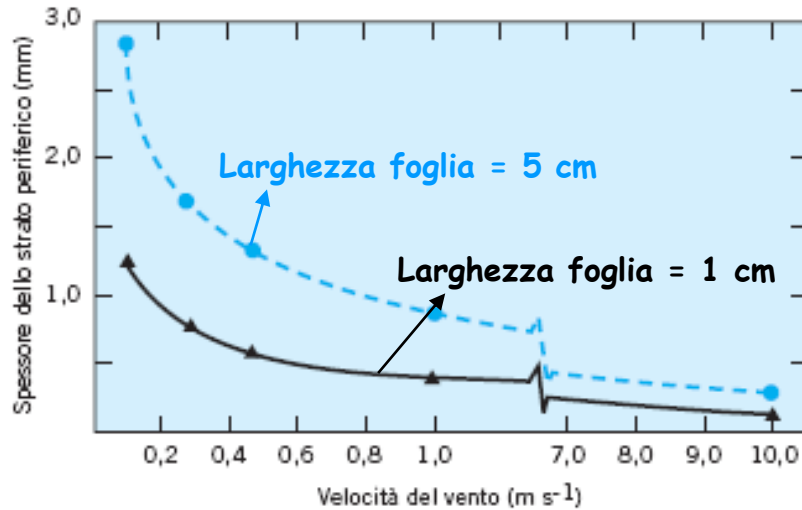
Foglia	Atmosfera	$P_{w \text{ foglia}} - P_{w \text{ aria}}$
(A)		
$T = 10 \text{ }^\circ\text{C}$	$T = 10 \text{ }^\circ\text{C}$	
$P_w = 1,23 \text{ kPa}$	$e = 0,61 \text{ kPa}$	0,61 kPa
RH = 100%	RH = 50%	
(B)		
$T = 20 \text{ }^\circ\text{C}$	$T = 20 \text{ }^\circ\text{C}$	
$P_w = 2,34 \text{ kPa}$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



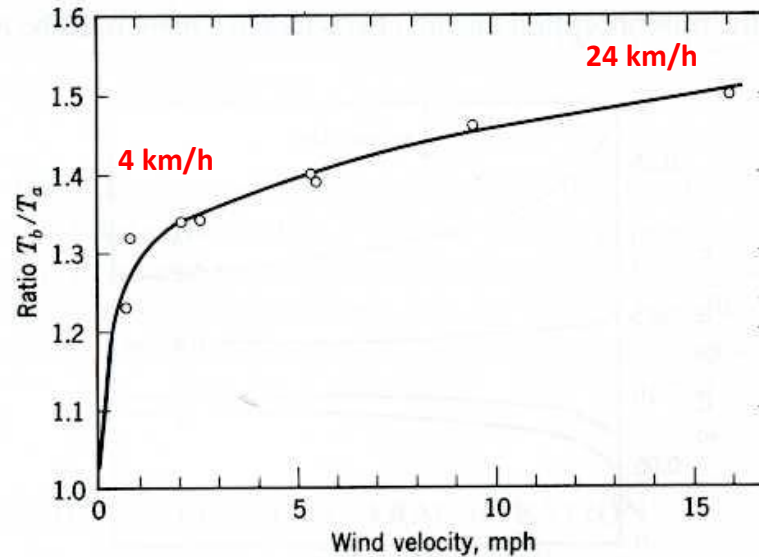
Lo spessore dello strato limite  
aumenta la lunghezza del  
cammino di diffusione ( $\Delta x$ )



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

Descrizione quantitativa del  
processo di diffusione:  
**Prima legge di Fick**

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

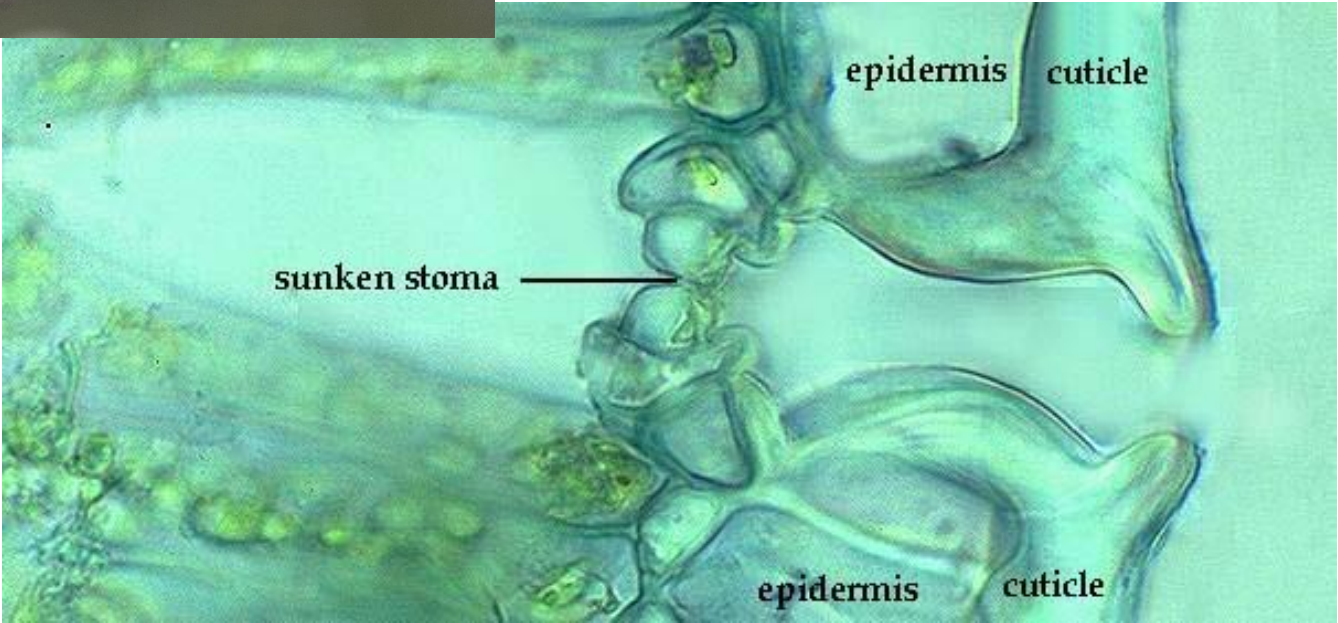


**Fig. 11.4.** Effect of increasing velocity of air movement on the transpiration rate of potted sunflowers growing in a sunny greenhouse. Ordinate is the ratio of rate of plants exposed to wind ( $T_b$ ) to the rate of plants in quiet air ( $T_a$ ). Most of the effect occurs at velocities of less than 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

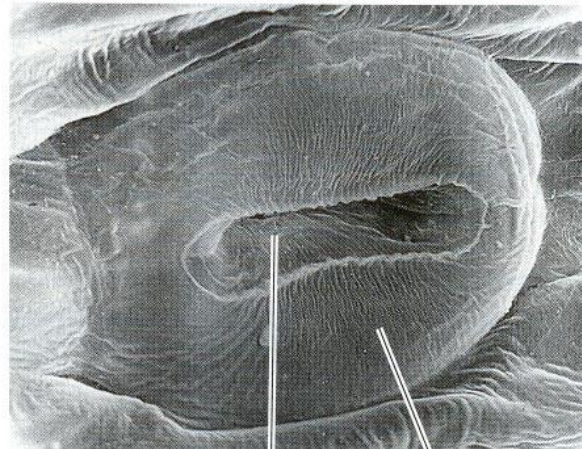
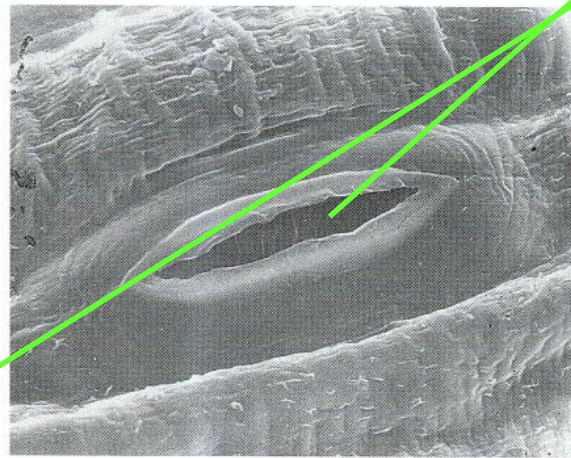
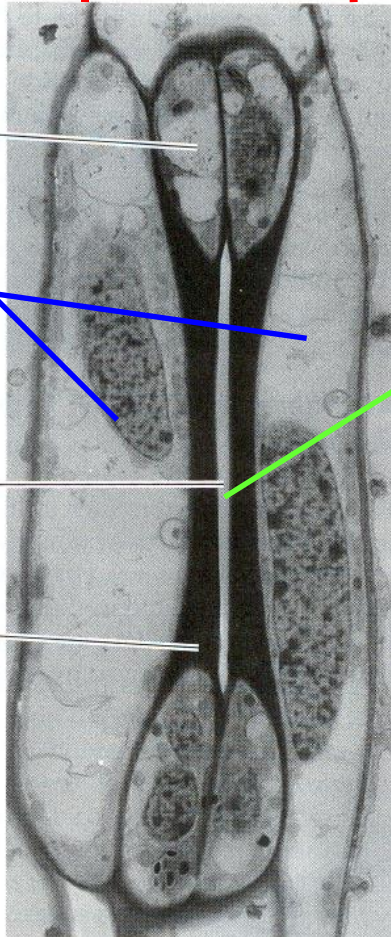
rima stomatica

Cytosol and vacuole

cellule  
sussidiarie

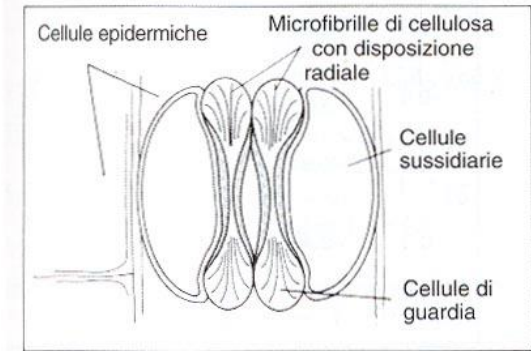
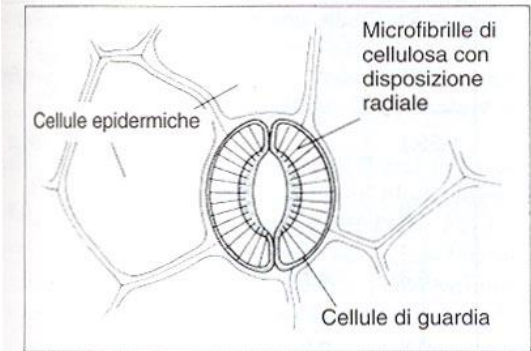
Pore

Heavily thickened  
guard cell wall

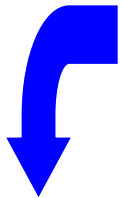


Stomatal pore Guard cell

cellule di guardia  
reniformi



cellule di guardia a  
manubrio



presenti nelle graminacee e  
in poche altre monocotiledoni



presenti nelle dicotiledoni e  
nelle altre monocotiledoni

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

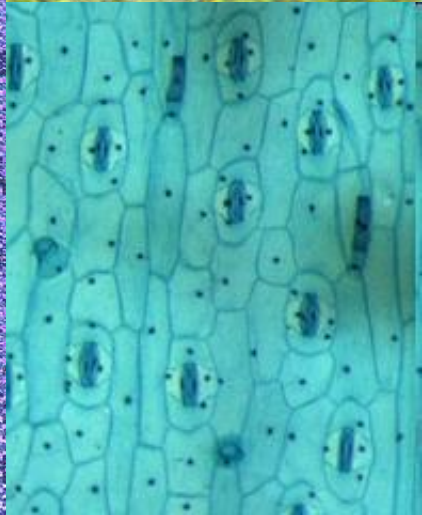
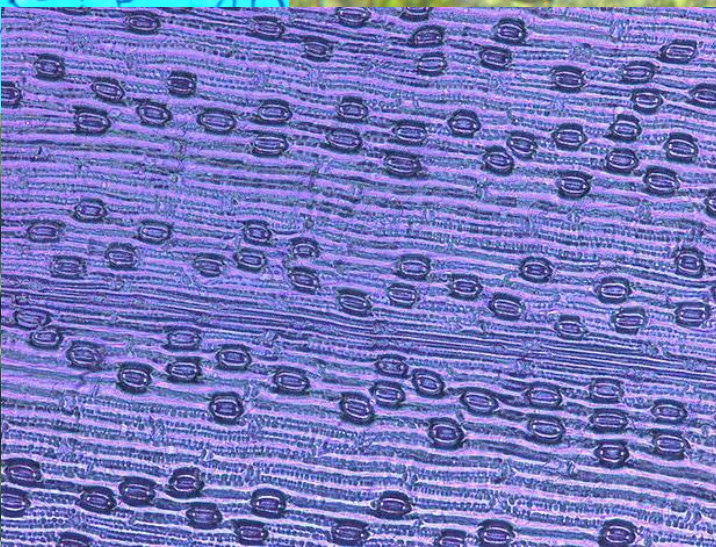
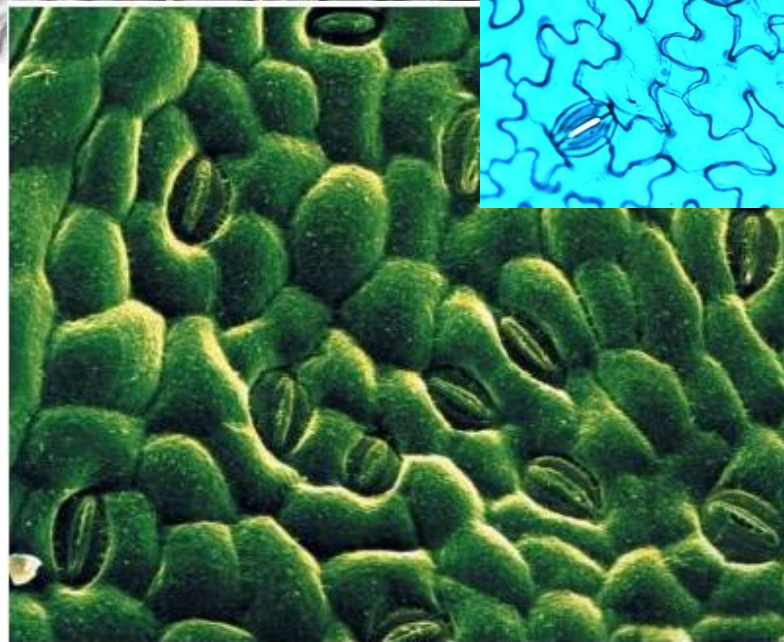
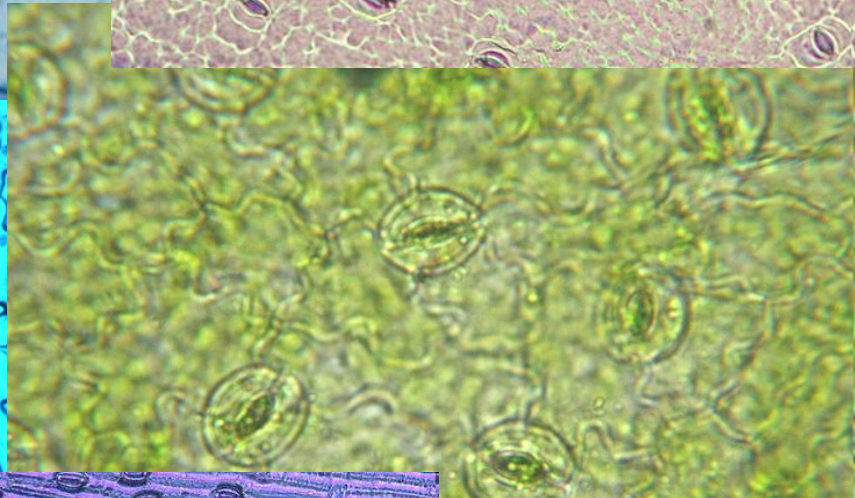
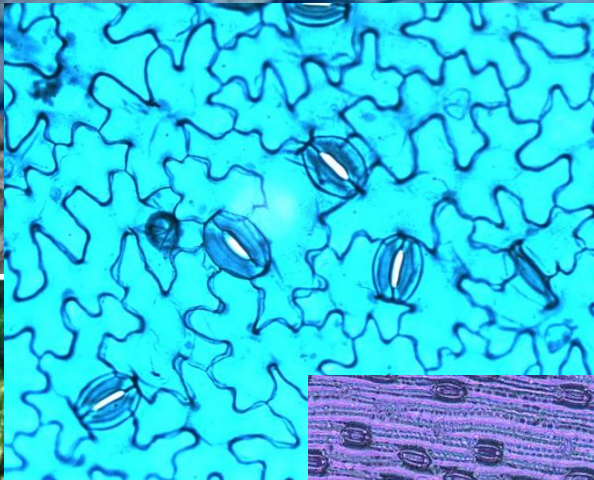
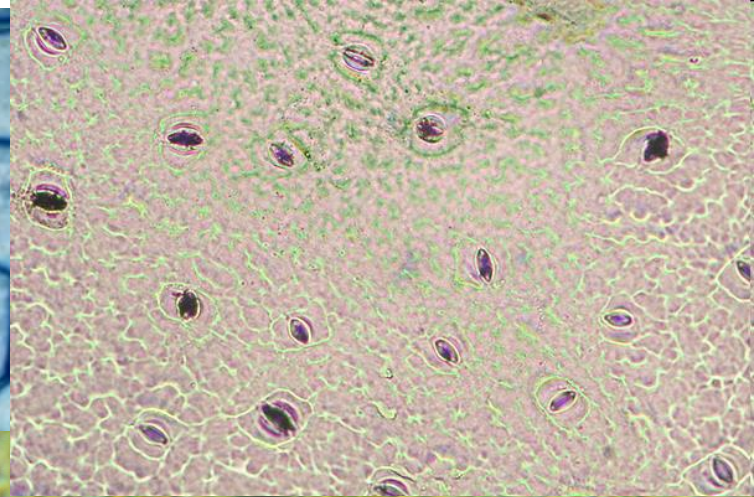
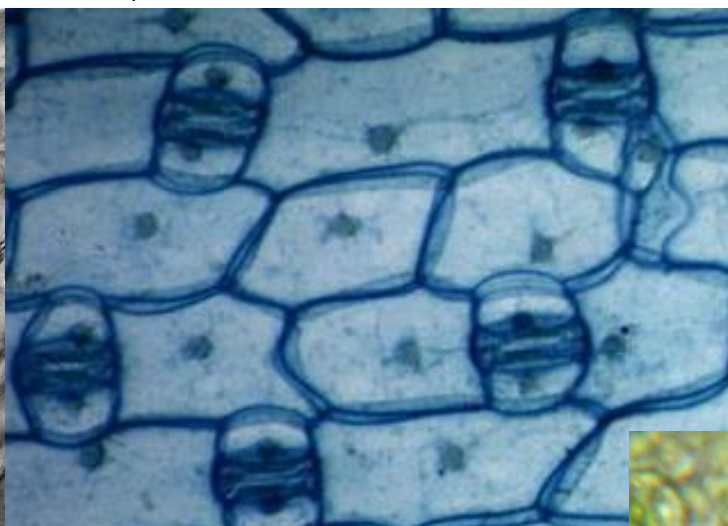
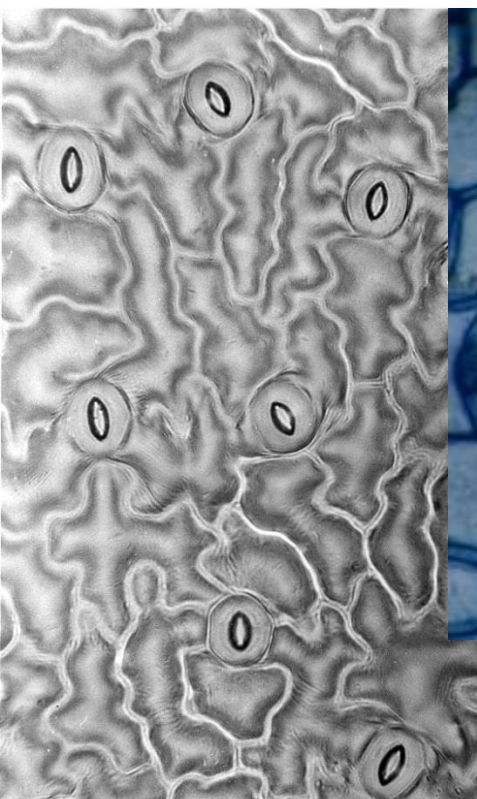
Genere	Numero di stomi mm <sup>-2</sup>		
	Superficie superiore	Superficie inferiore	
<i>Monocoryledonae</i>			
<i>Allium</i> (cipolla)	175	175	}
<i>Hordeum</i> (orzo)	70	85	
<i>Triticum</i> (grano)	50	40	
<i>Dicoryledonae</i>			
<i>Specie erbacee</i>			
<i>Helianthus</i> (girasole)	120	175	}
<i>Medicago</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	

Dati da Meidner e Mansfield, 1968.

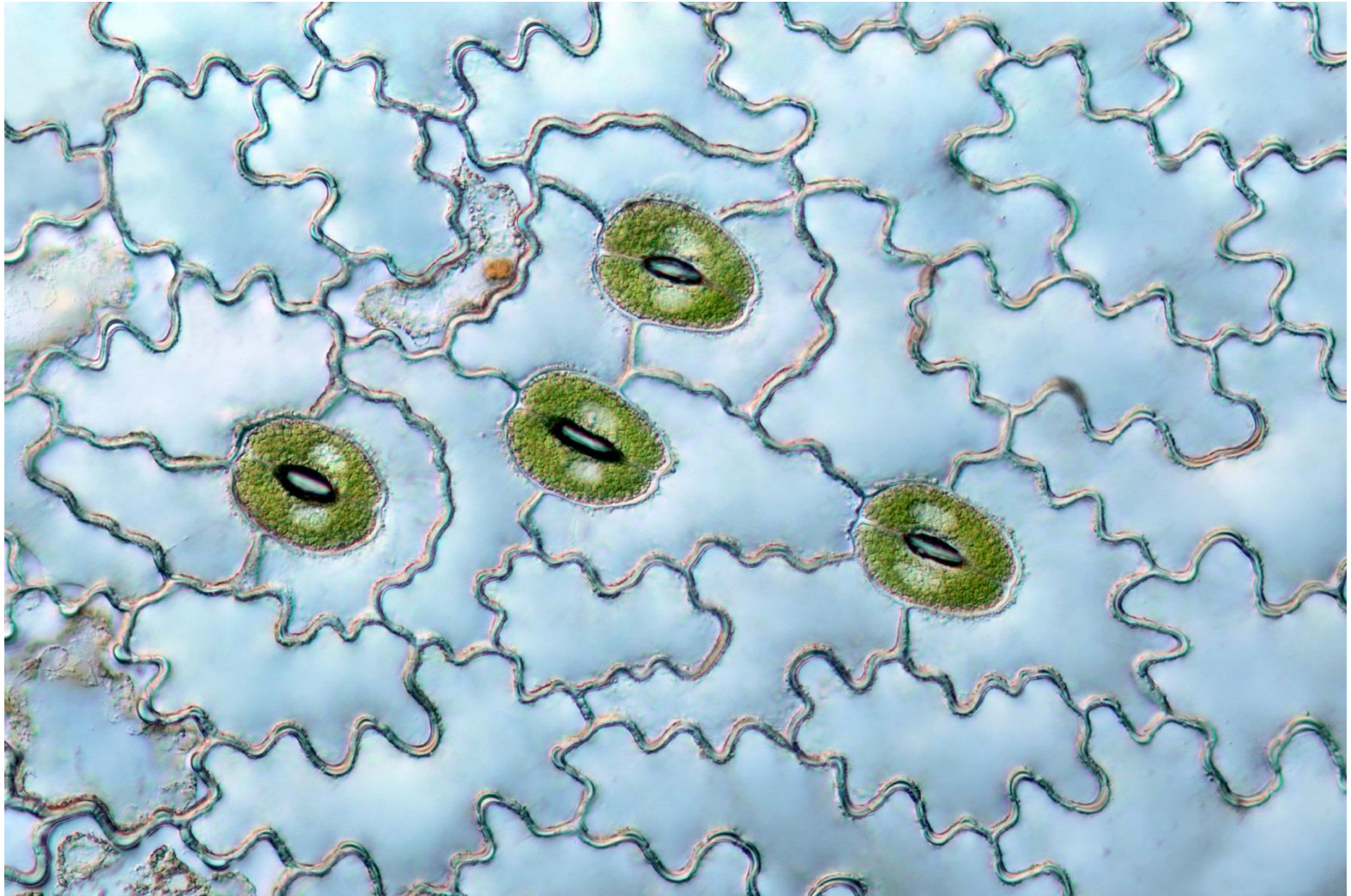
Densità stomatiche tipicamente comprese tra 20 e 400 stomi mm<sup>-2</sup>

Valori massimi di 1000 stomi mm<sup>-2</sup>









## **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)



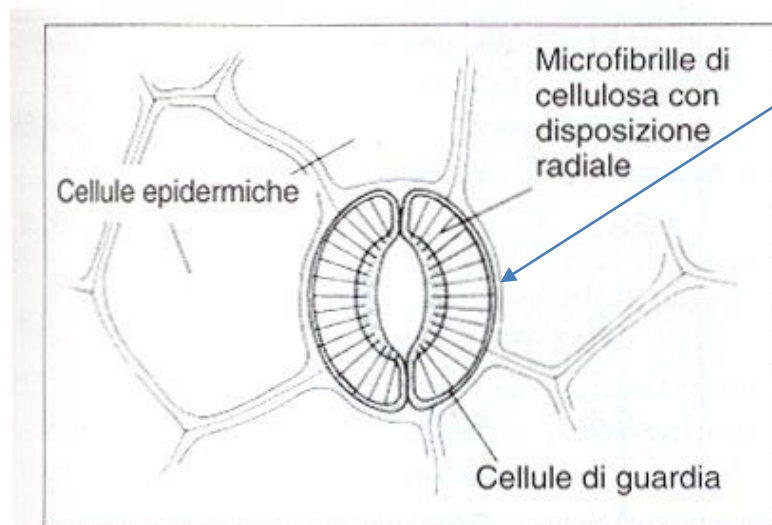
# COME SI APRONO GLI STOMI?

**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

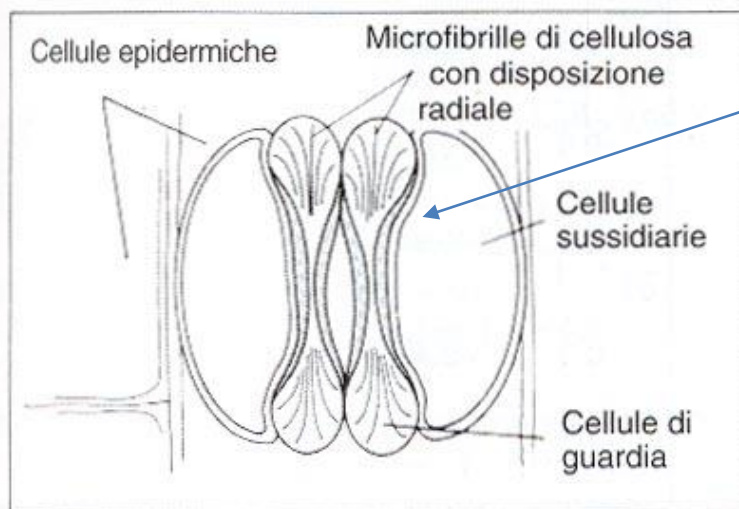
In cellule normali sono orientate trasversalmente rispetto all'asse principale della cellula



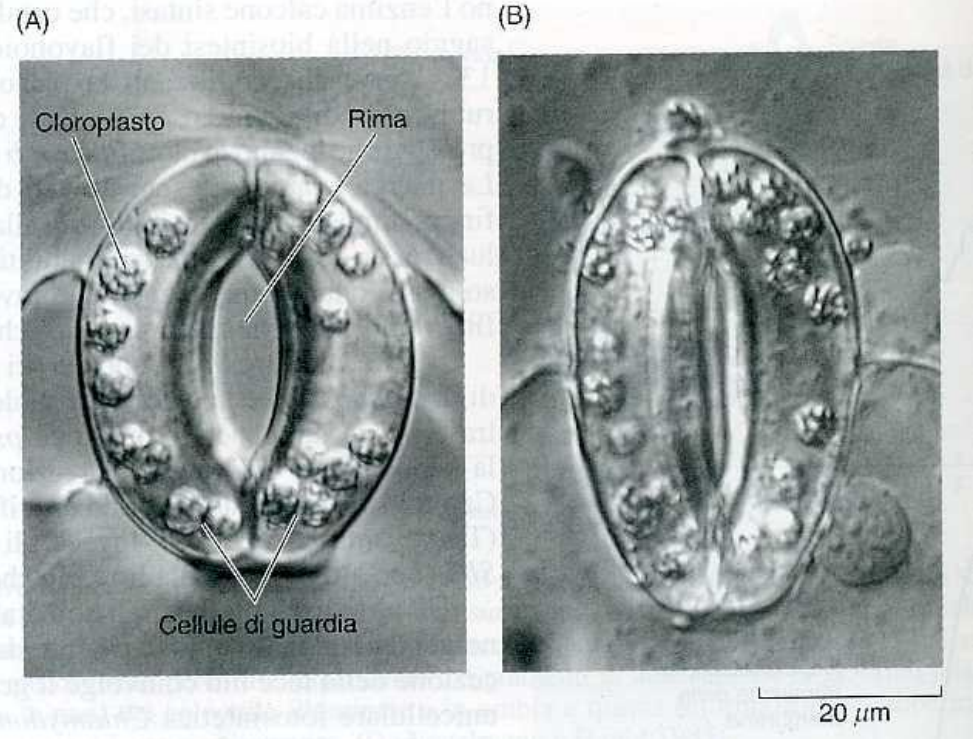
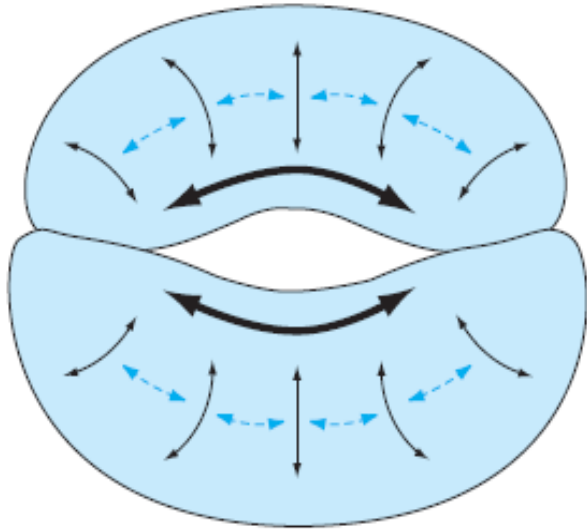
Nelle cellule reniformi le microfibrille si aprono a ventaglio

L'aumento di turgore causa una deformazione programmata.

Le cellule di guardia si curvano verso l'esterno

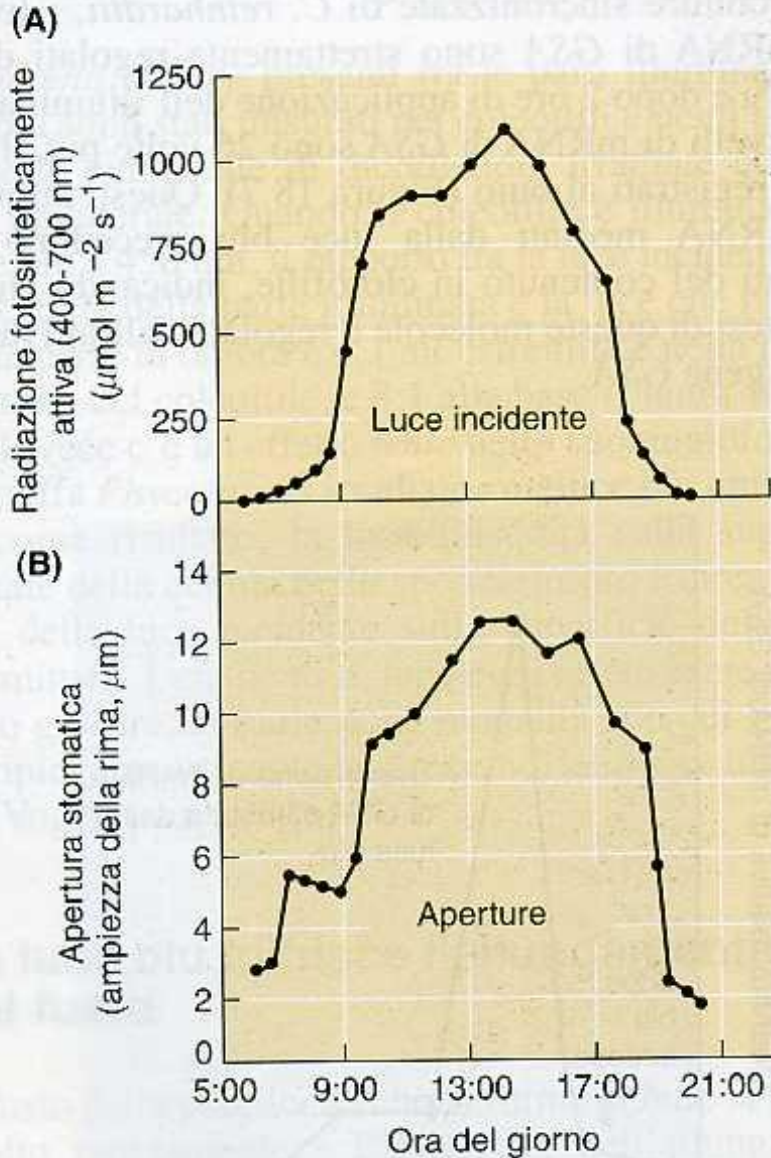


Nelle cellule a manubrio: disposizione e scarsa presenza di microfibrille alle estremità porta all'allontanamento delle due cellule di guardia



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

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



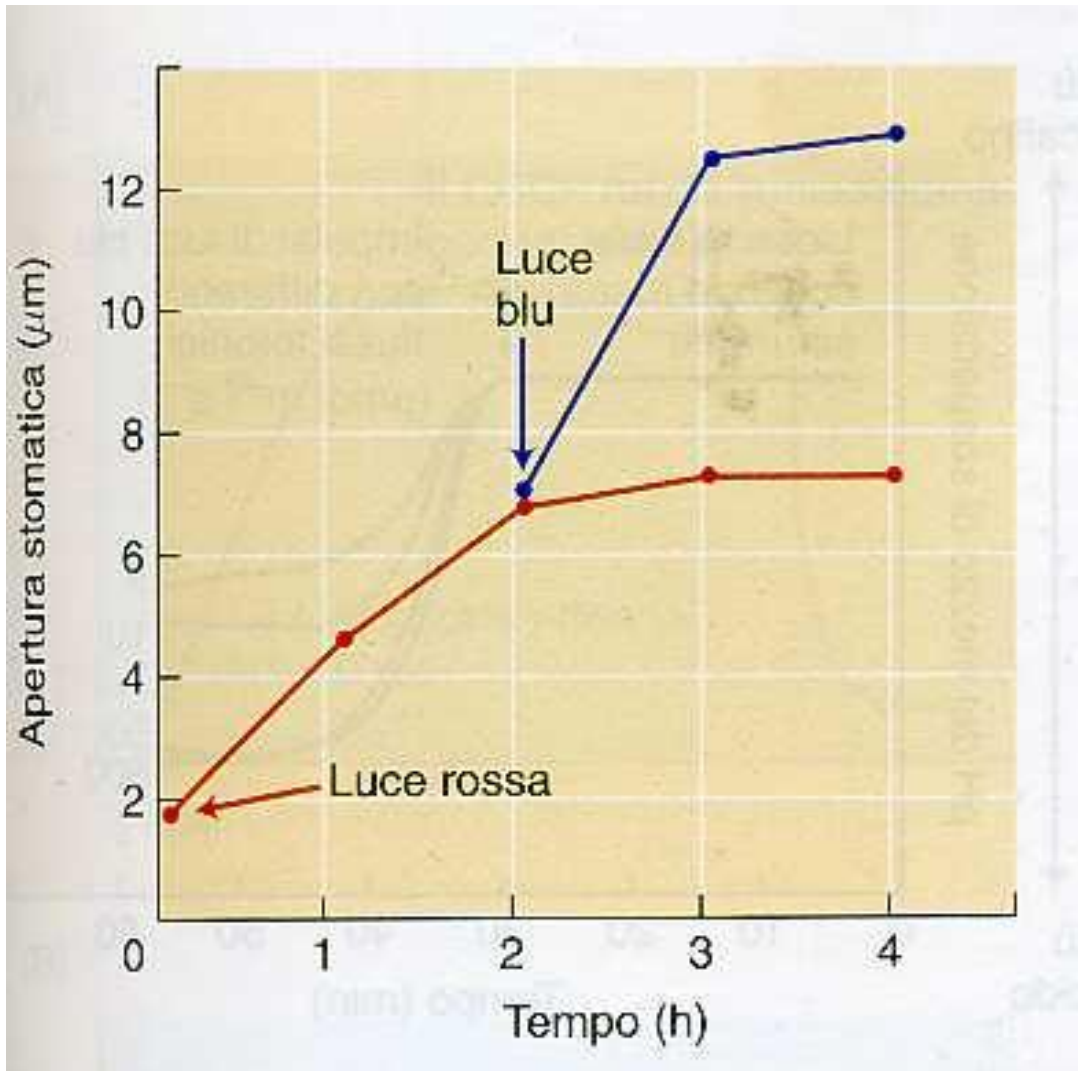
- L'apertura degli stomi segue l'andamento della radiazione fotosinteticamente attiva (PAR = photosynthetically active radiation) incidente
- Gli stomi contengono cloroplasti

**Ipotesi:** l'accumulo dei prodotti della fotosintesi determina riduzione di  $\Psi_s$ , 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**

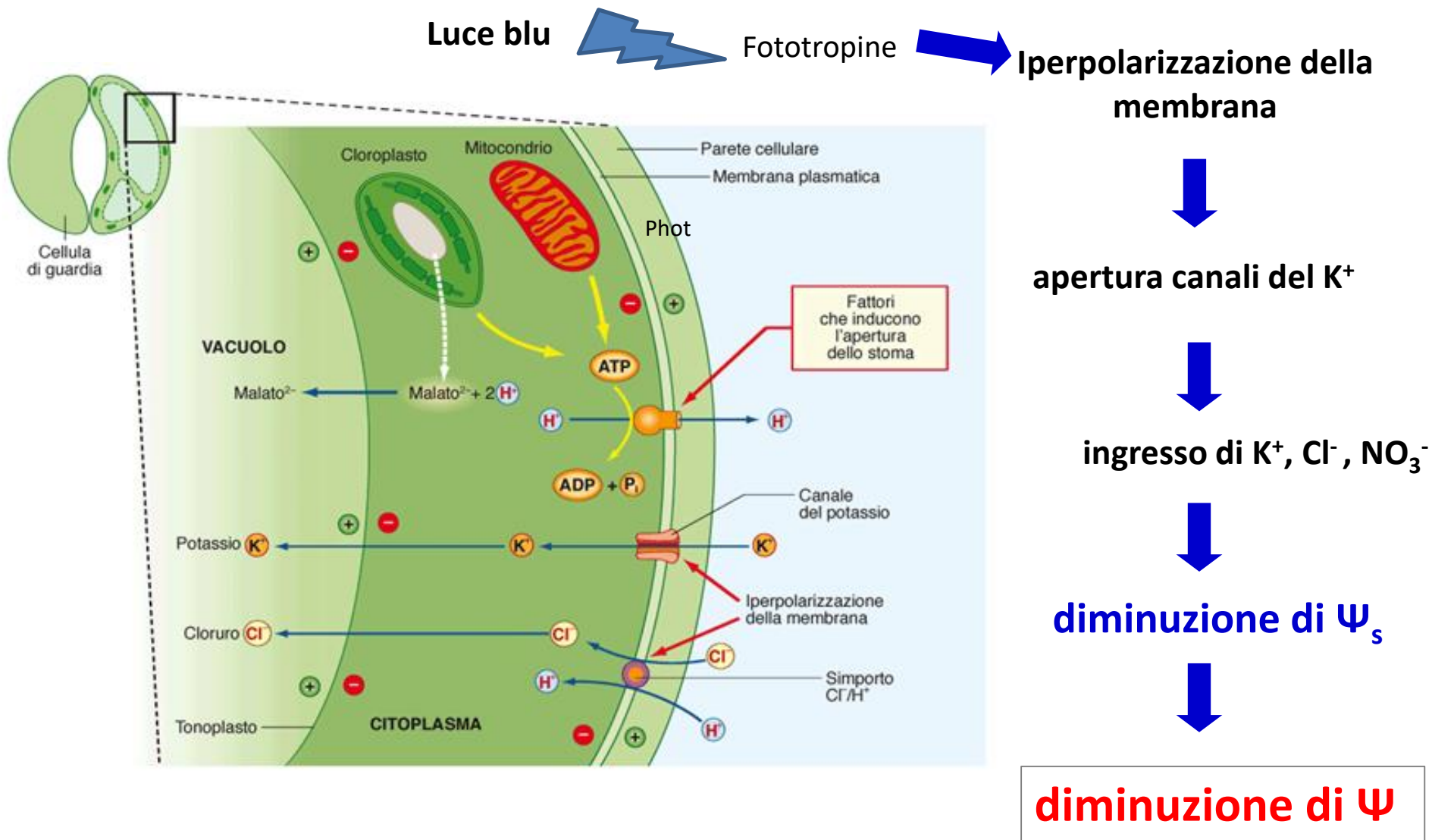
1960:  $[K^+]$  molto più alta nelle cellule di guardia di stomi aperti rispetto a stomi chiusi e/o a cellule epidermiche circostanti

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

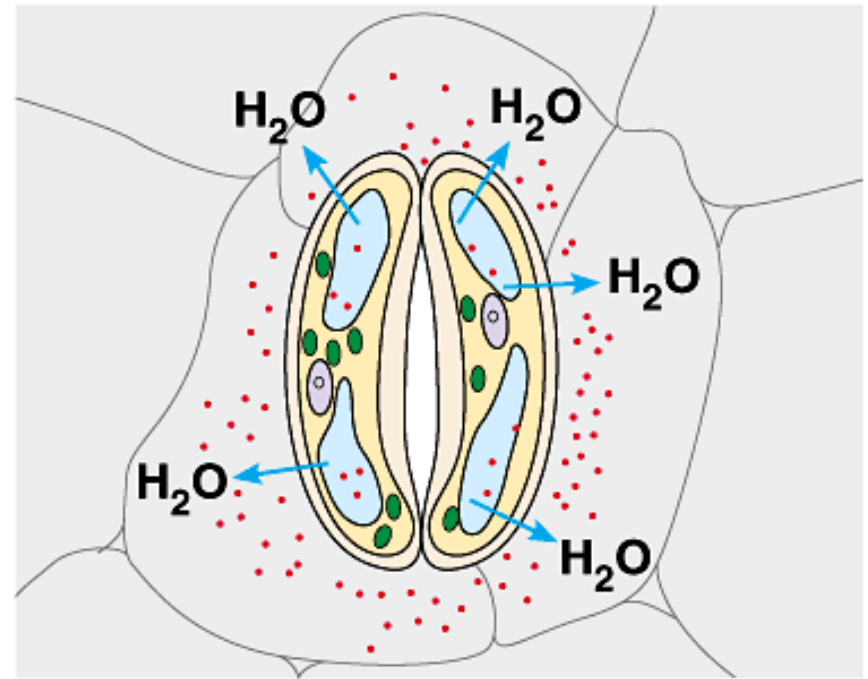
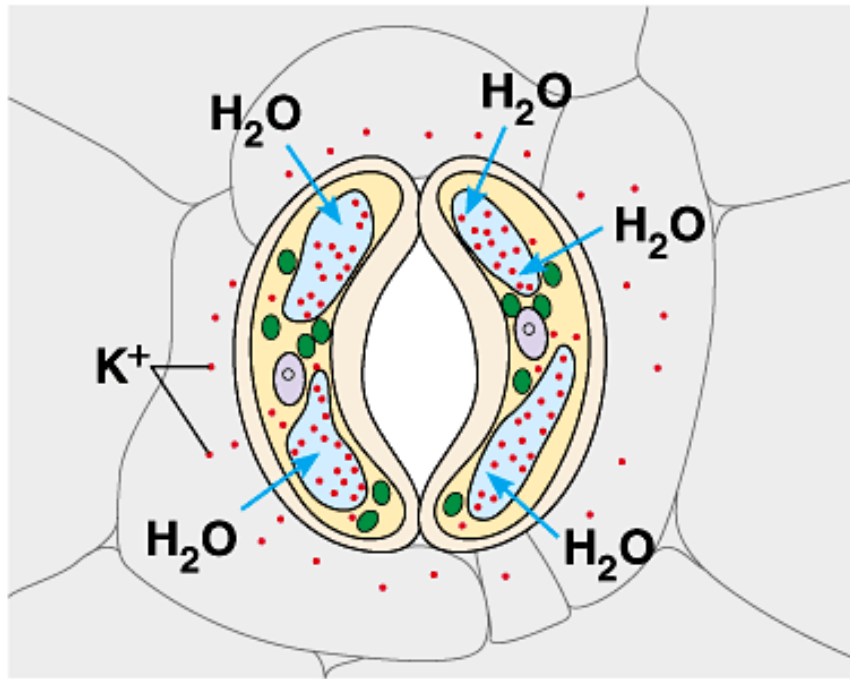
Specie	Concentrazione di $K^+$			
	pmol/cellula di guardia		mM	
	Aperto	Chiuso	Aperto	Chiuso
<i>Vicia faba</i>	2,72	0,55	552	112
<i>Commelina communis</i>	3,1	0,4	448	95

Dati da MacRobbie, 1987.





Viene accumulato anche malato<sup>2-</sup>: controanione + omeostasi del pH citosolico



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

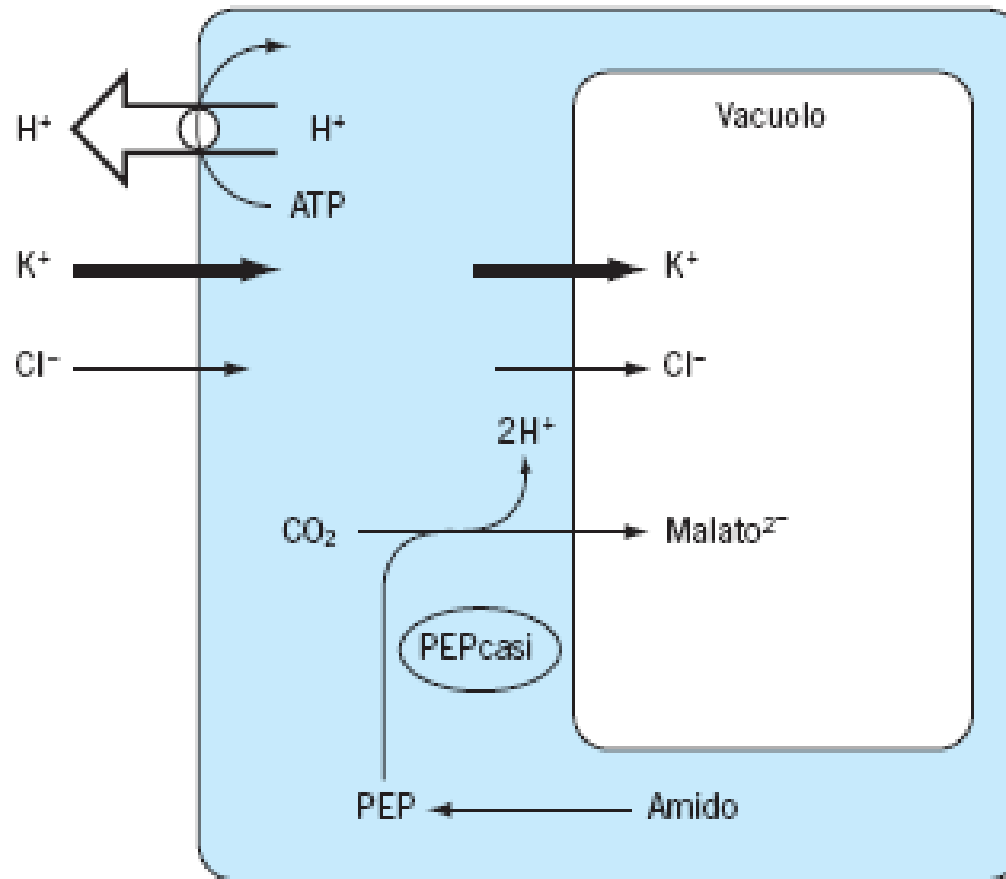
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



## Evidenze sperimentali a favore del coinvolgimento della pompa protonica:

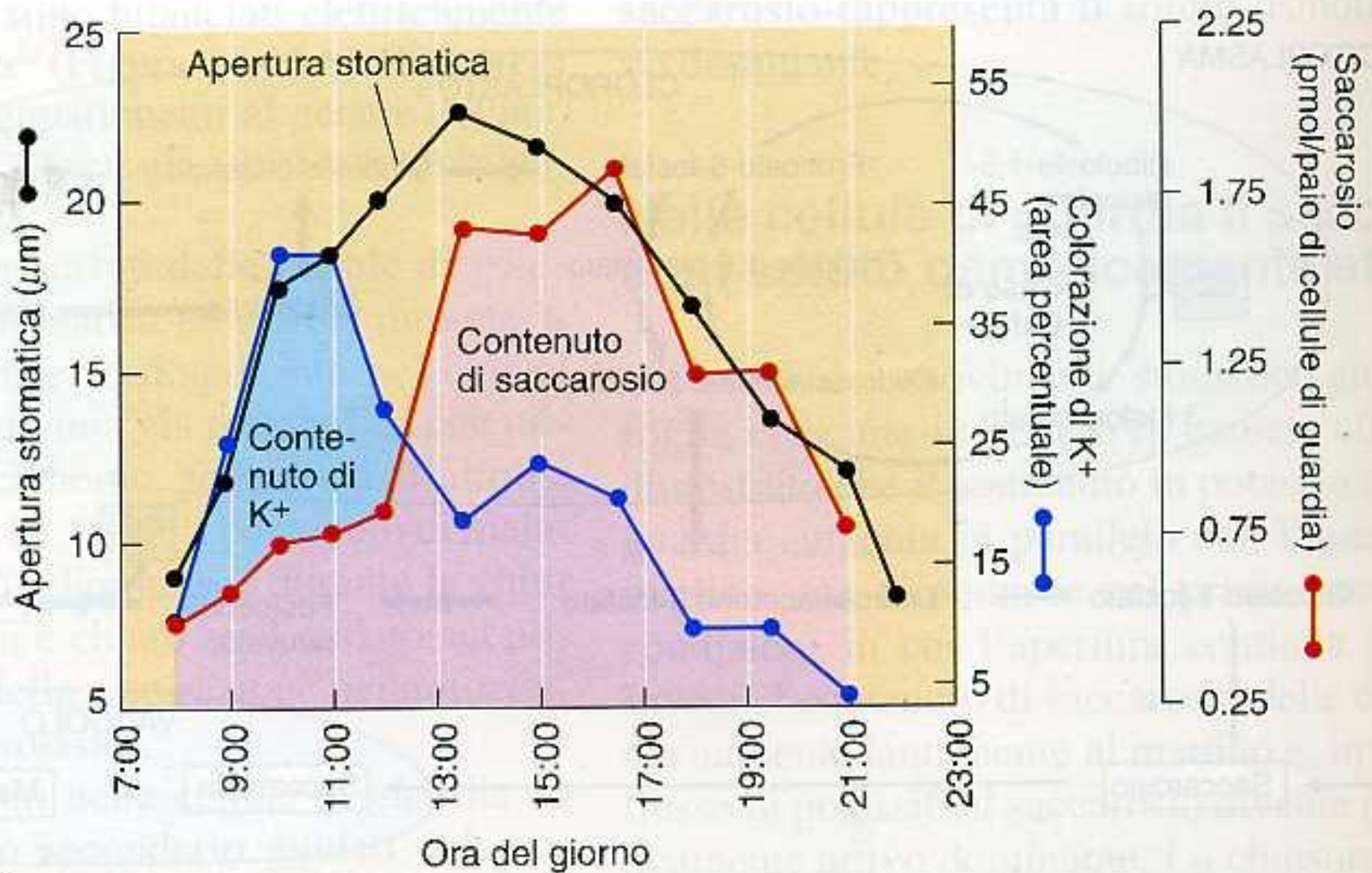
- La luce blu stimola l'attività della pompa protonica → apertura degli stomi
- La fusicoccina determina l'attivazione irreversibile della pompa protonica → apertura incontrollata degli stomi
- Il vanadato ( $\text{VO}_3^-$ ) inibisce la pompa protonica → inibizione dell'apertura stomatica

## Coinvolgimento del Malato<sup>2-</sup>



### Evidenze sperimentali:

- Nelle cellule di guardia,  $[\text{Malato}^{2-}]$  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  $[\text{Malato}^{2-}]$
- 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<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, Malato<sup>2-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>
- Via attivata dalla diminuzione di CO<sub>2</sub> 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

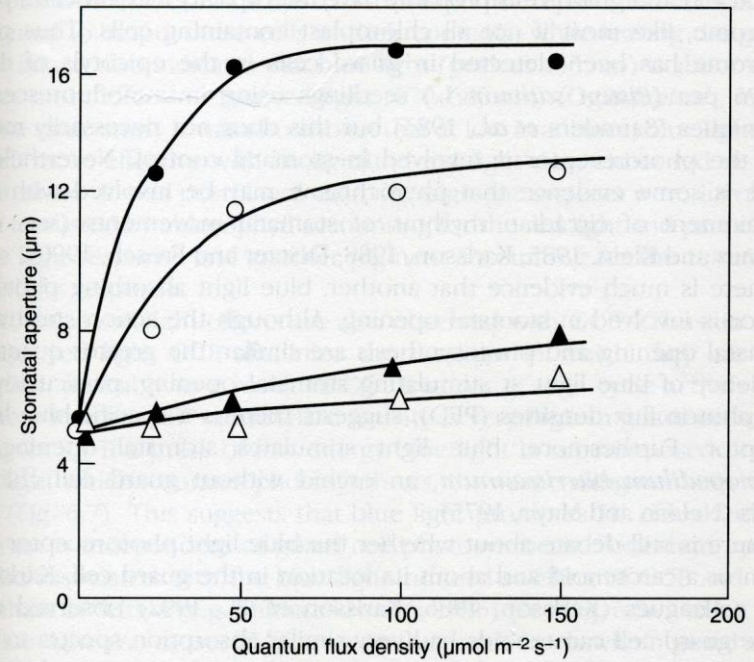
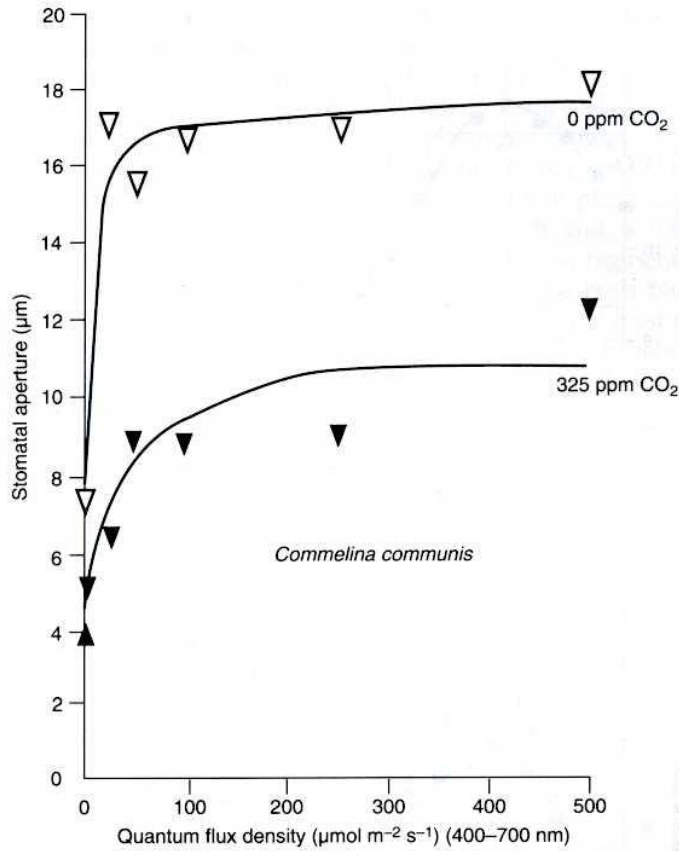


Figure 6.6. Effect of red (▲), blue (○), green (△) and white (●) light at different energy levels, and darkness on stomatal opening in epidermal strips of *Commelina communis*. The epidermis was incubated in  $10 \text{ mol m}^{-3}$  MES buffer, pH 6.15, containing  $50 \text{ mol m}^{-3}$  KCl at  $25^\circ\text{C}$  with  $\text{CO}_2$ -free air bubbling through the medium. Apertures were measured after 3 h incubation. Data adapted from Pemadasa (1982).

Eccezione: stomi delle piante CAM

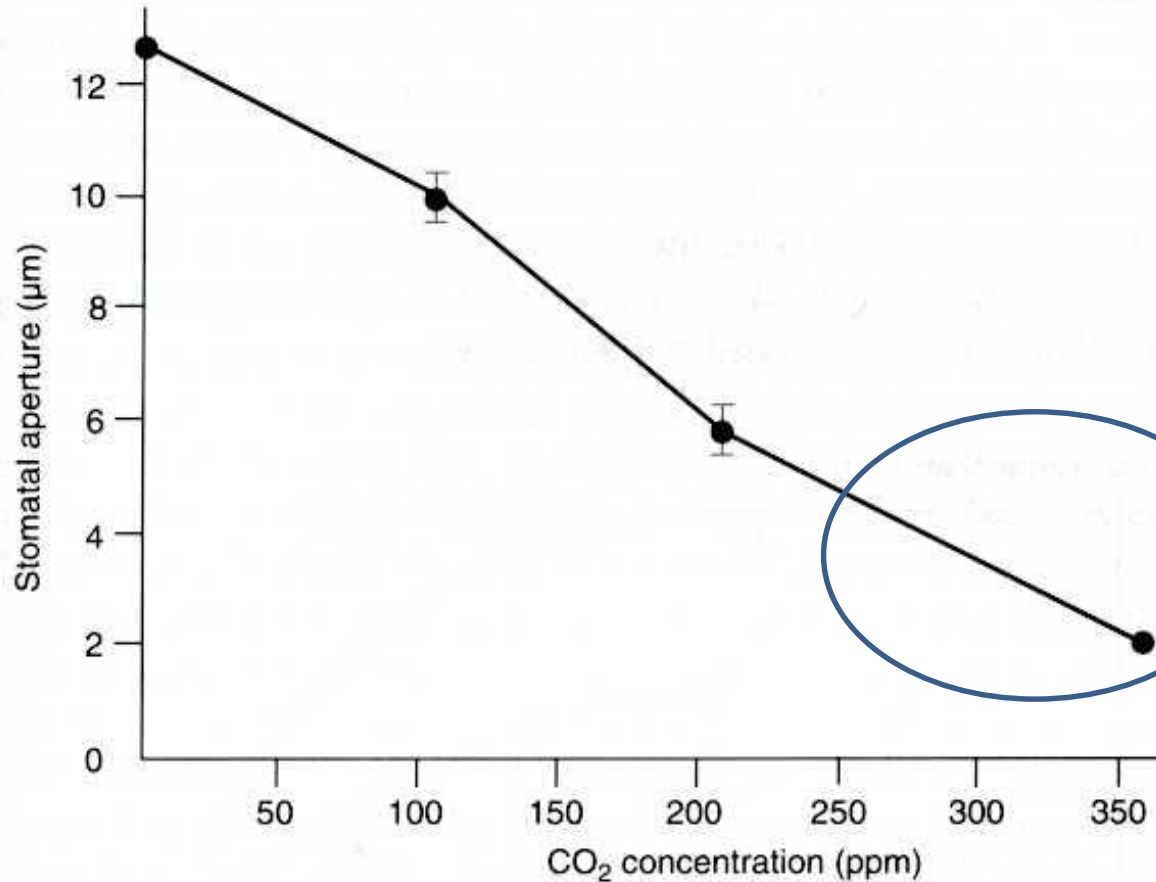
L'apertura stomatica può venire saturata da irradianze più basse di quelle necessarie per saturare la fotosintesi

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  $[\text{CO}_2]$

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



Riduzione del rapporto di traspirazione (H<sub>2</sub>O trasp / CO<sub>2</sub> ass)

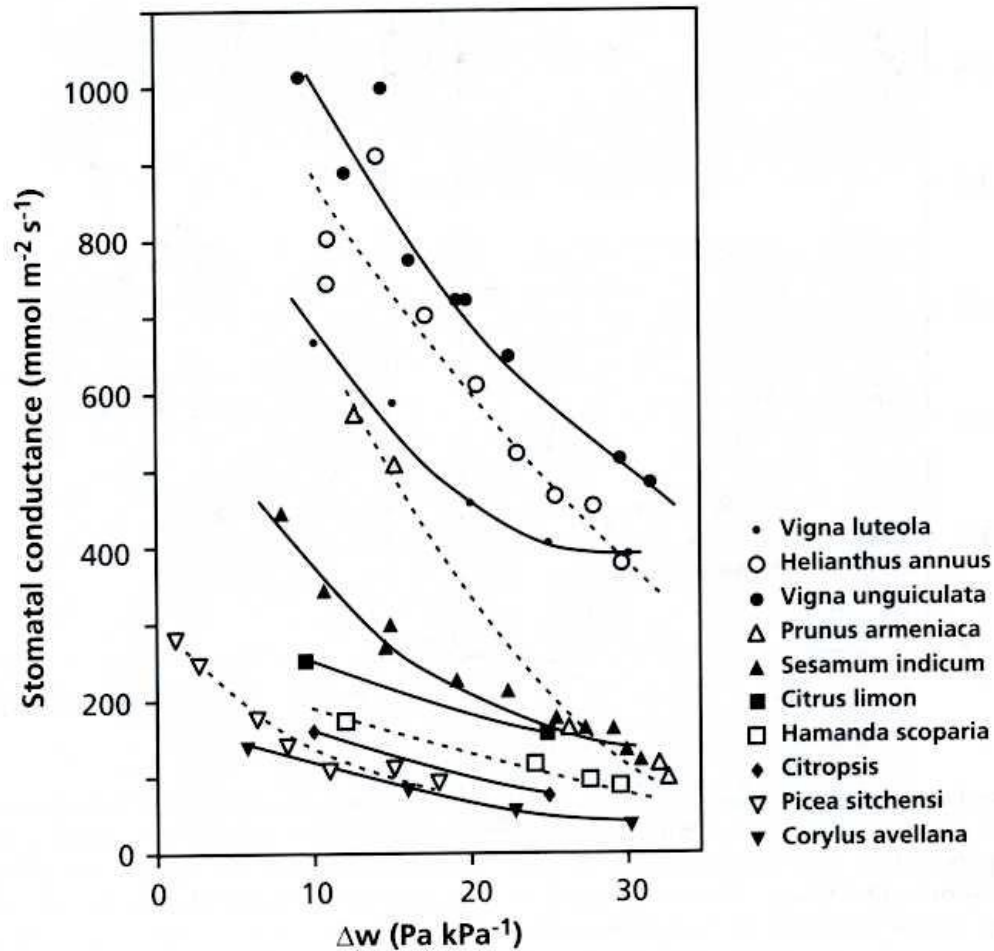
### Anidrase carbonica:

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 anidrase carbonica perdono la risposta stomatica a [CO<sub>2</sub>]

Risposta ripristinata da trasformazione delle piante con anidrase 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**



