Trasporto verticale di acqua: la teoria della Tensione-Coesione

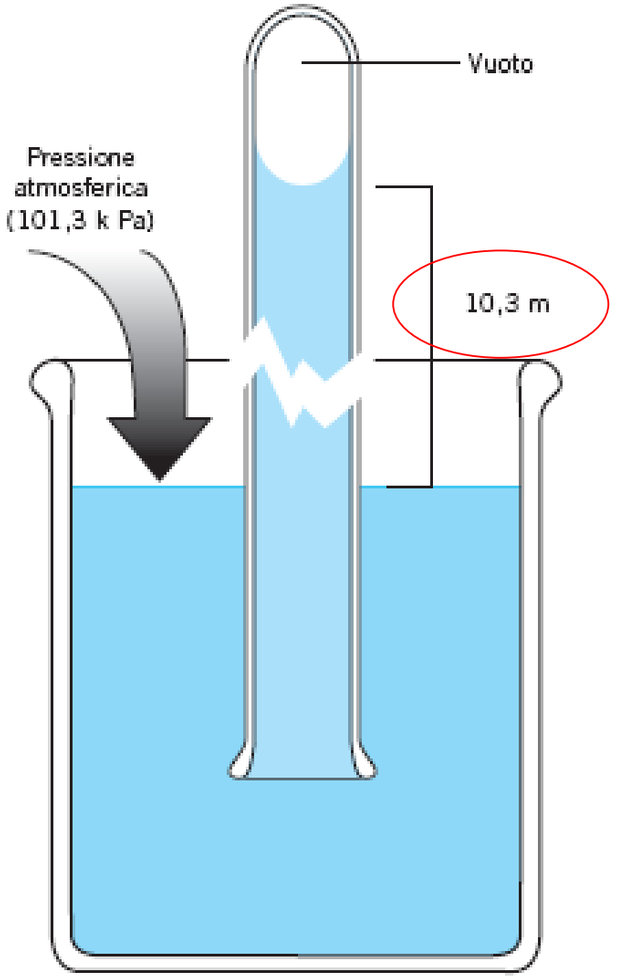
Dixon HH, Joly J. 1894. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B* **186,** 563-576.



Sequoia sempervirens, 113 m



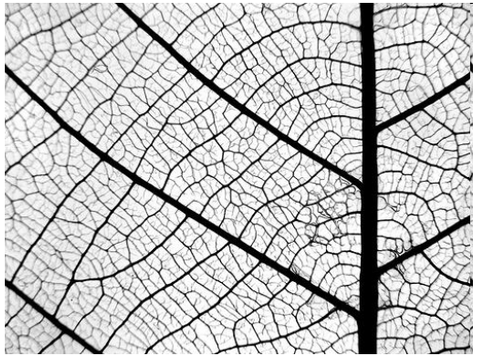
Eucalyptus regnans, 133-150 m?

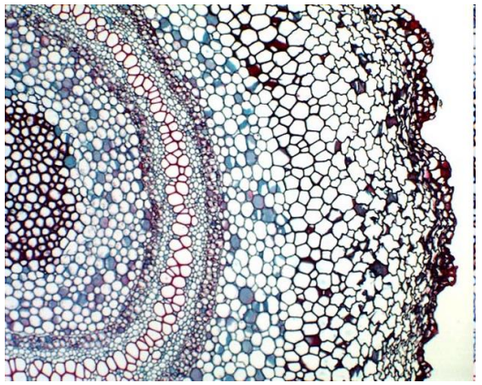


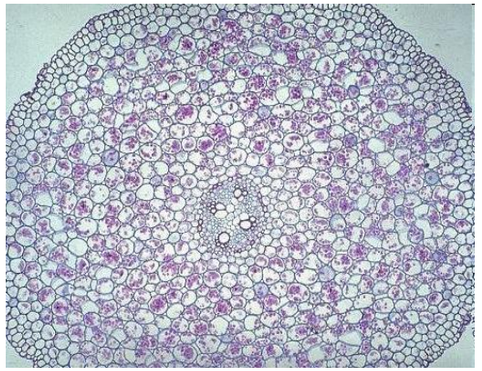
Come può salire l'acqua verso l'alto?
Albero di 80 m: $\Psi_g + \Psi_f = (0.8 + 2)$ MPa

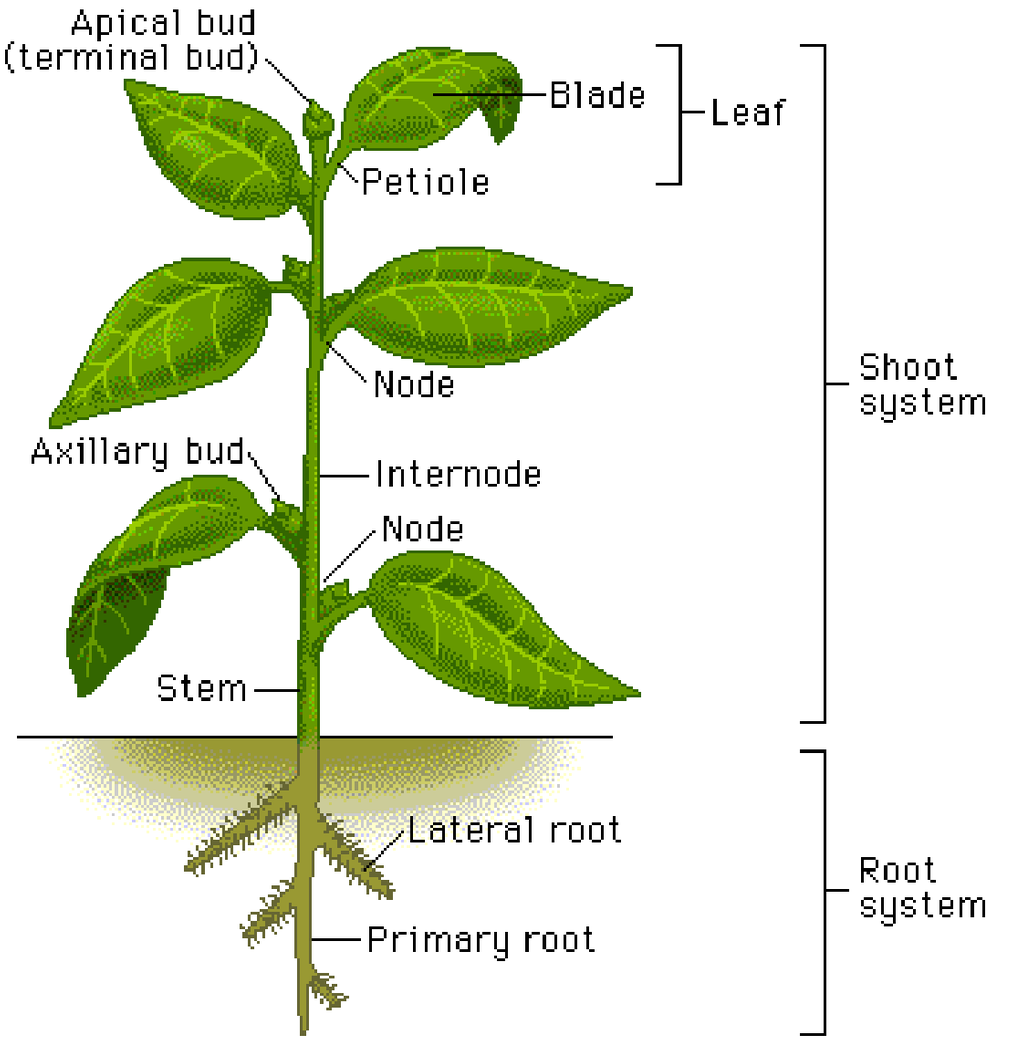
Per garantire la traspirazione il gradiente di pressione deve essere sufficientemente ampio da superare gli effetti della gravità (Ψ_g) e la resistenza al movimento dell'acqua attraverso lo xilema (Ψ_f)

Caratteristiche del sistema di trasporto xilematico



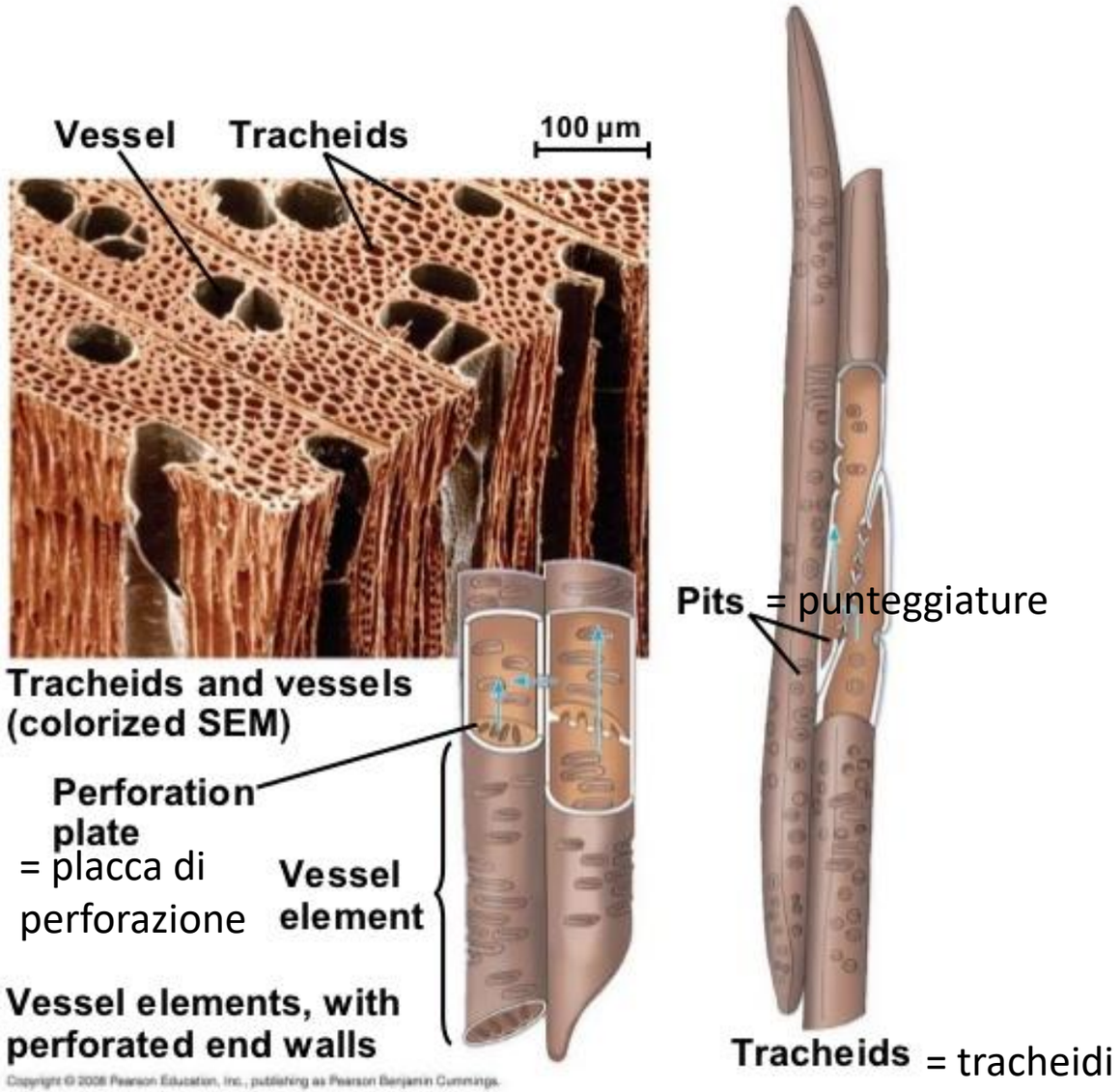






Elementi tracheali: tracheidi ed elementi dei vasi

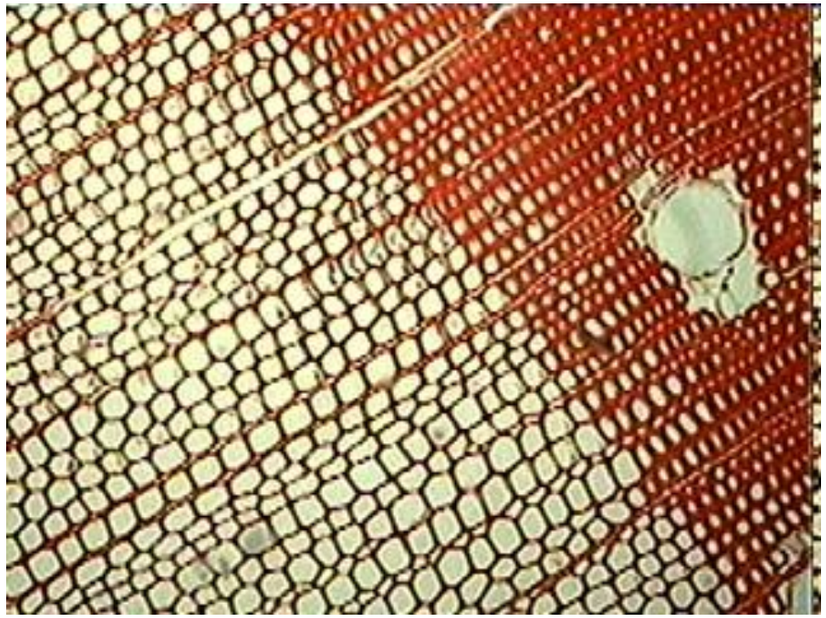
Fig. 35-10d



Gimnosperme:

Fibrotracheidi

Singole cellule
Diametro da 5 a 80 μm
Lunghezza < 3 cm
Legno omoxilo



Angiosperme:

Trachee dette anche ‘vasi’
(+ Tracheidi)

Costituite da più cellule sovrapposte
(elementi del vaso)
Diametro da 10 a 500 μm
Lunghezza sino a 10-20 m
(ma più comunemente 2-20 cm)
Legno eteroxilo



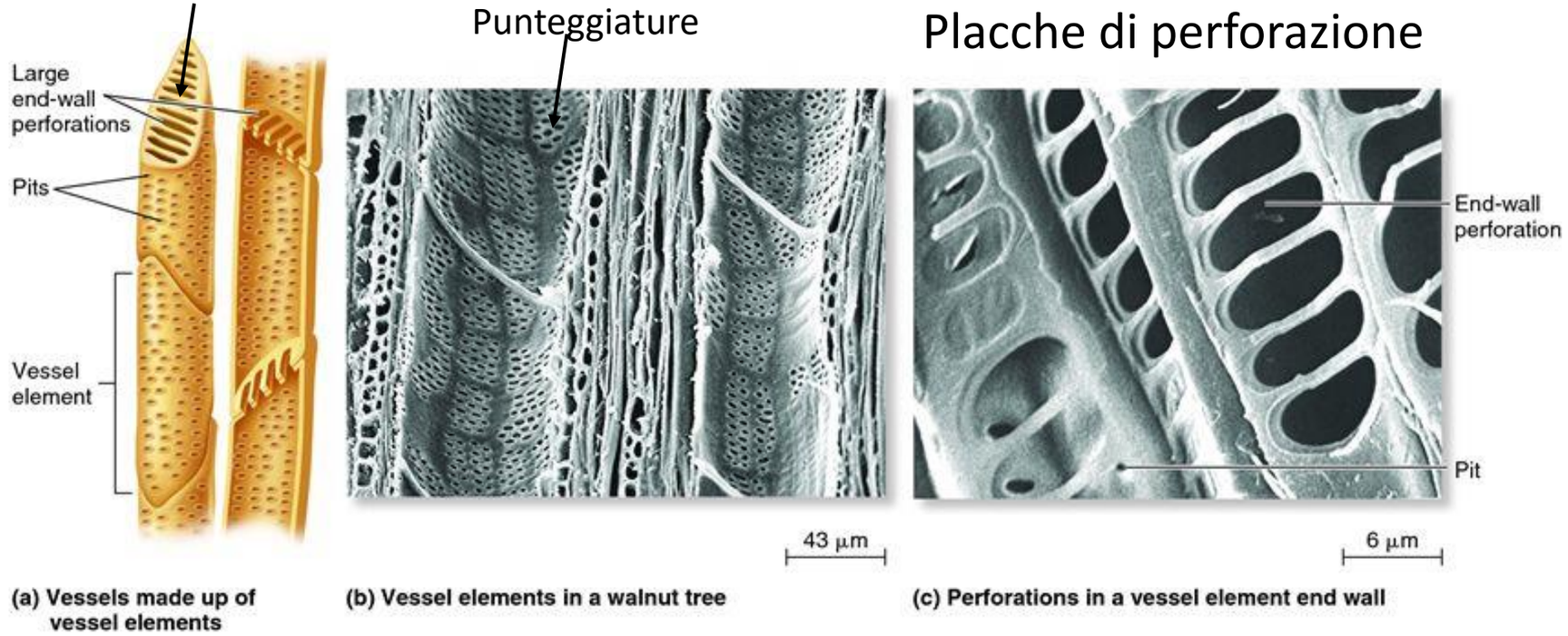
Legno a porosità diffusa

Legno a porosità anulare

Placca di perforazione

Punteggiature

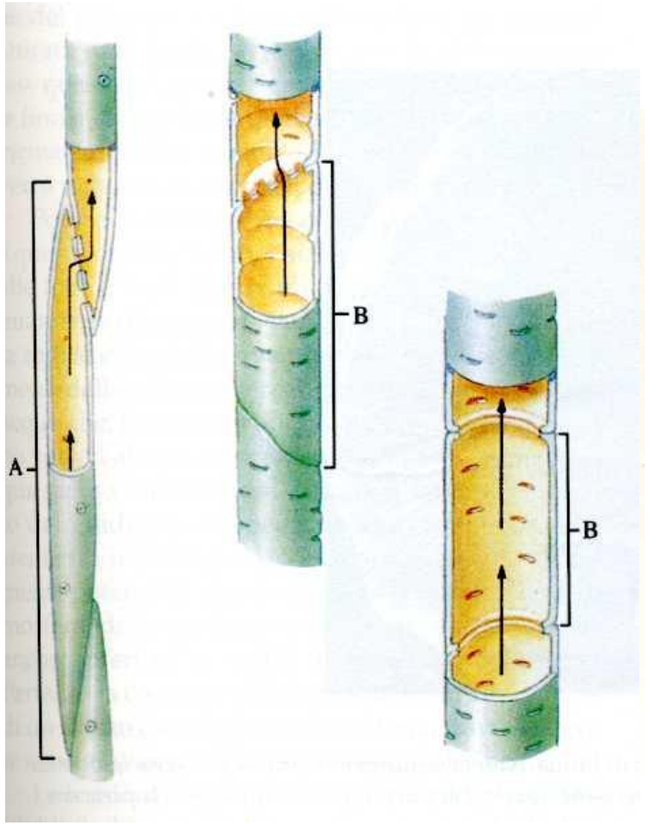
Placche di perforazione



(a) Vessels made up of vessel elements

(b) Vessel elements in a walnut tree

(c) Perforations in a vessel element end wall



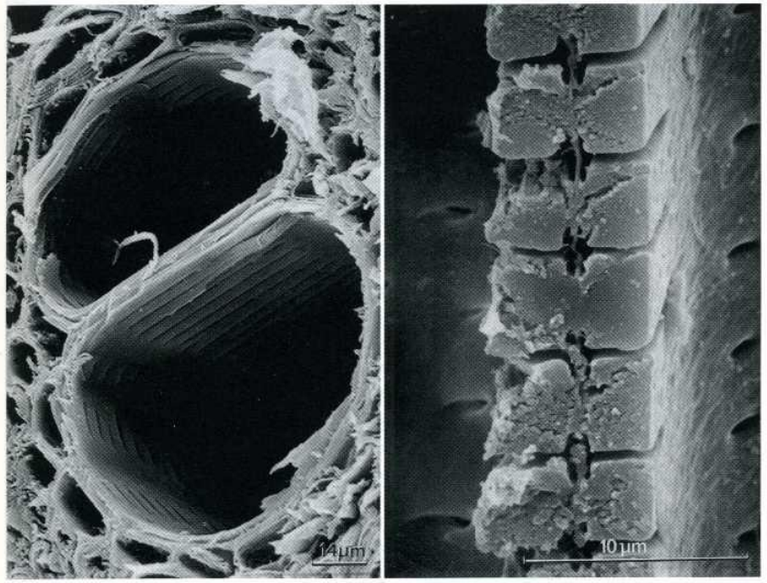
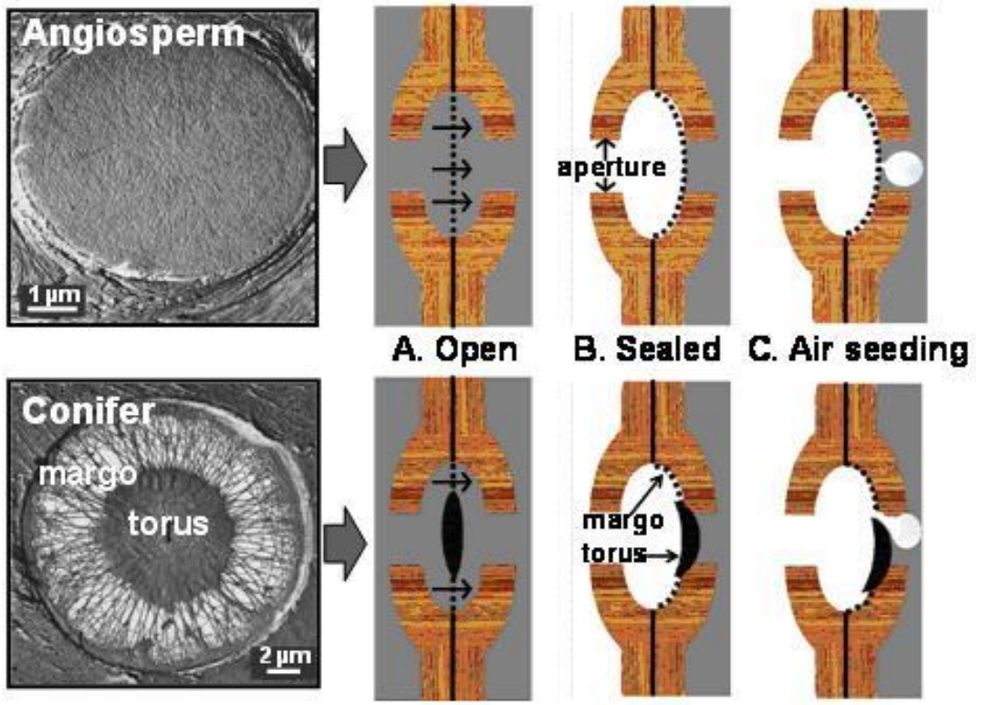


Fig. 2.9. Scanning electron micrographs of metaxylem vessels in the stem of *Rhapis excelsa*. *Left* Transversely cut stem showing intervessel pit area. *Right* Intervessel pits in longitudinal section (cutting across the wall). (Zimmermann et al. 1982)



Equazioni che descrivono la capacità di trasporto di acqua attraverso la pianta

$F = V/t$ dove F = flusso, V = volume, t = tempo

$F = K \times \Delta\Psi$ dove K = conduttanza idraulica, $\Delta\Psi = \Psi_{suolo} - \Psi_{foglia}$

$K = 1/R$ dove R = resistenza idraulica

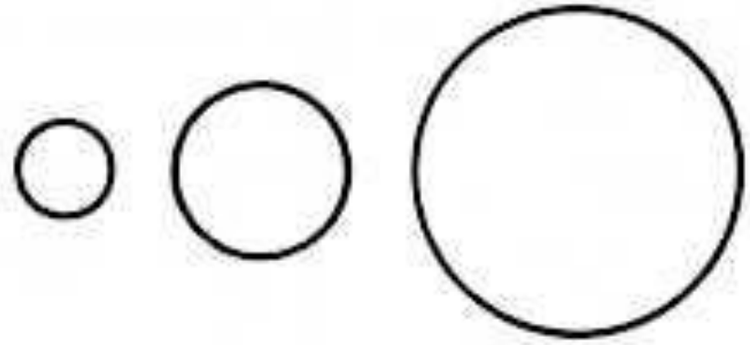
$F = \Delta\Psi/R$

$k = K \times l$ dove k = conduttività idraulica,
l = lunghezza del conduttore

K, mmol s^{-1} MPa^{-1}
R, MPa s $mmol^{-1}$
k, mmol s^{-1} m MPa^{-1}

Legge di Hagen-Poiseuille

$$\text{Flusso} = \frac{\pi r^4}{8\eta L} \times \Delta\Psi$$



REL. DIAMETER	1	2	4
REL. T. S. AREA	1	4	16
REL. FLOW RATE	1	16	256
% FLOW RATE	0.4	5.9	93.7

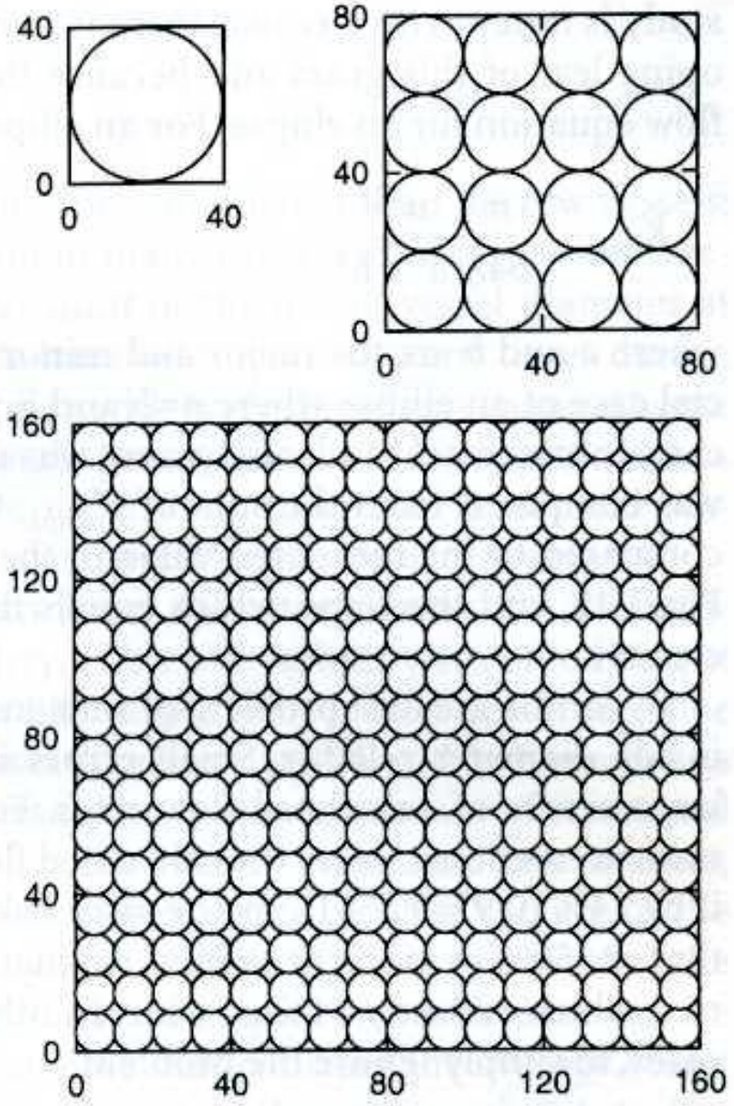
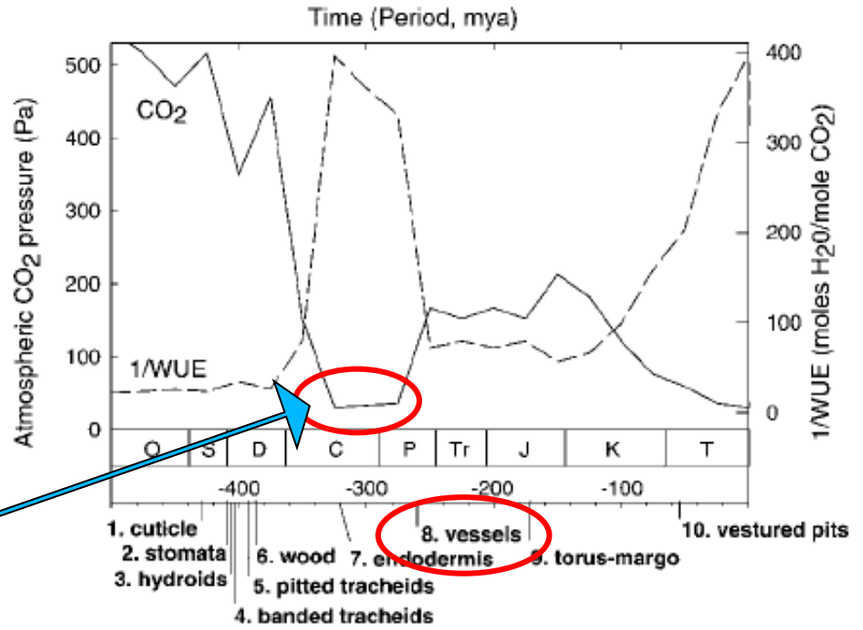


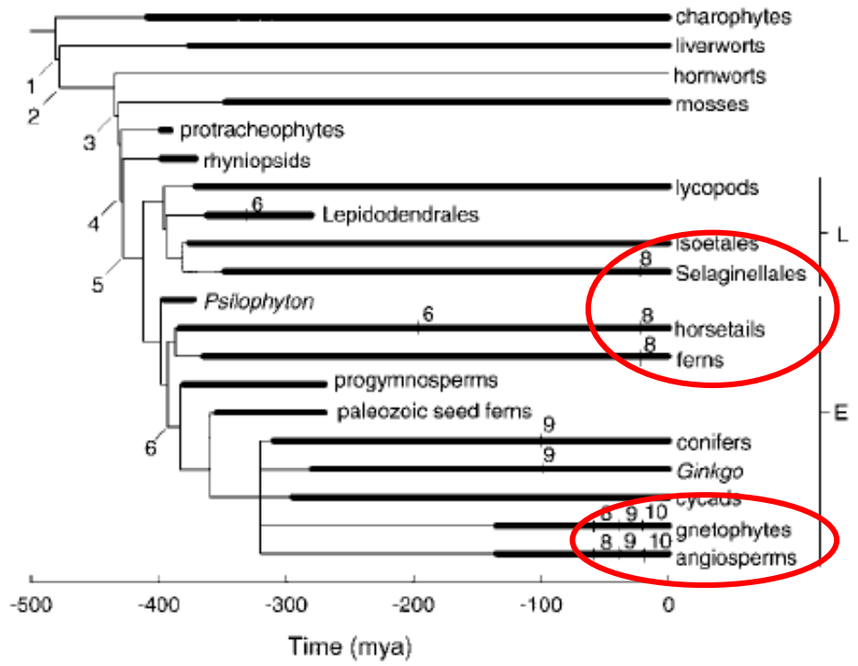
Fig. 1.11. Hagen-Poiseuille law prediction of relationship between conduit diameter and conductance. The vessel blocks in **A**, **B**, and **C** have equal conductance, i.e., one vessel 40 μm diameter (**A**) is as conductive as 16 vessels 20 μm diameter (**B**), or as conductive as 256 vessels 10 μm diameter (**C**). Note that more wood cross section is needed to contain many small vessels having a combined conductance of a few large vessels

Maggiore conduttività idraulica per unità di area

Minore conduttività idraulica per unità di area

Diminuzione concentrazione CO_2 atmosferico
e successiva comparsa dei vasi
(aumento efficienza del trasporto dell'acqua)





C = Carbonifero
K= Cretaceo

P. vascolari

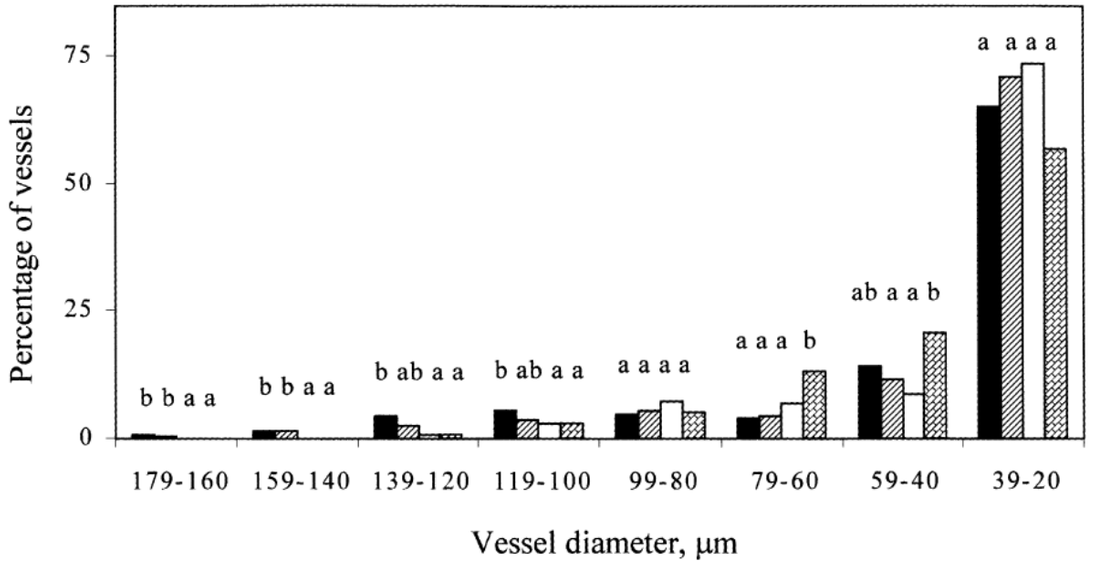
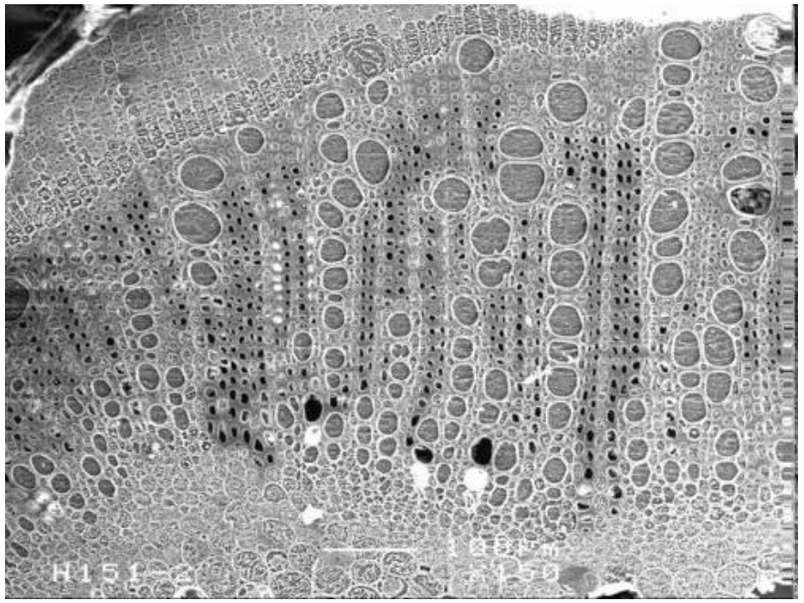


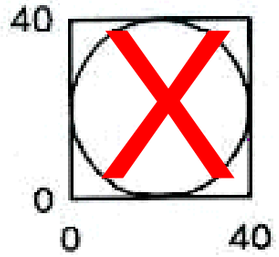
Fig. 1. Distribution of third year ring vessels (in diametric classes of 20 µm) from *U. minor* trees with high (■; n = 3), medium (▨; n = 2) and low (□; n = 2) susceptibility to DED, and from low susceptibility *U. minor* × *U. pumila* trees (▩; n = 2). Groups with a different letter differed significantly ($p \leq 0.05$, LSD)

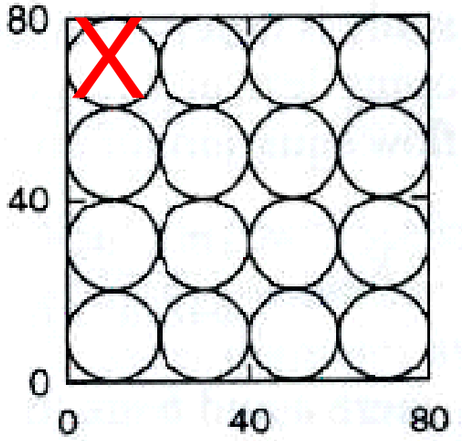






100%



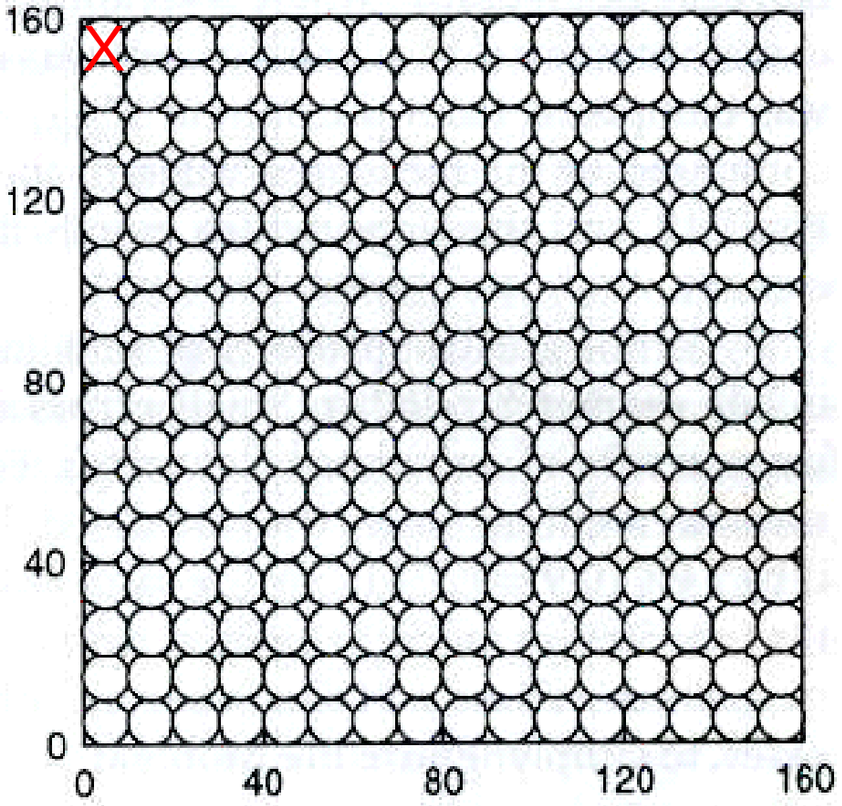


6.25%

Condotti più grandi = aumento della conduttività idraulica specifica (= conduttività per unità di area xilematica)

↓

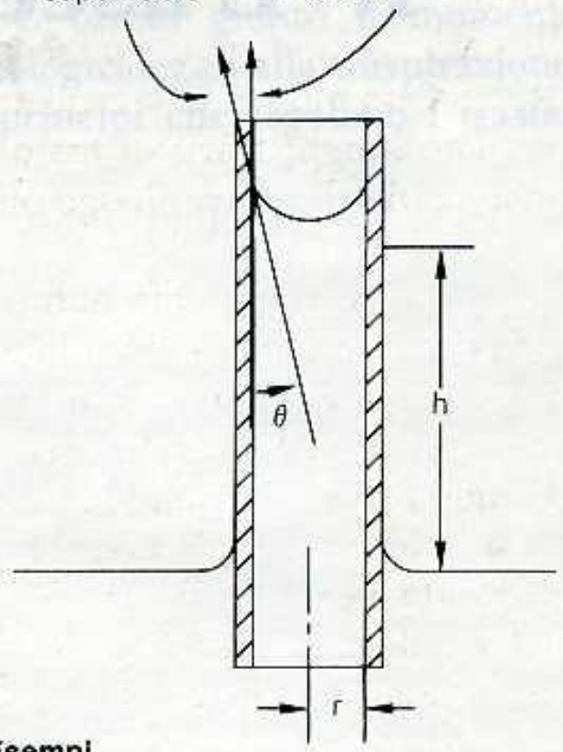
Minori costi di costruzione



0.39%

Come si genera la forza traente necessaria per il trasporto a lunga distanza dell’acqua nelle piante?

Teoria della capillarità



T = tensione superficiale

forza di innalzamento = T cos θ

forza di innalzamento totale = T cos θ 2rπ

peso del liquido = πr^2 hdg

(d = densità del liquido
g = accelerazione di gravità)
π = 3,1416

da ciò deriva:
T cos θ 2r π = πr^2 hdg

oppure

$$h = \frac{2T \cos \theta}{dgr}$$

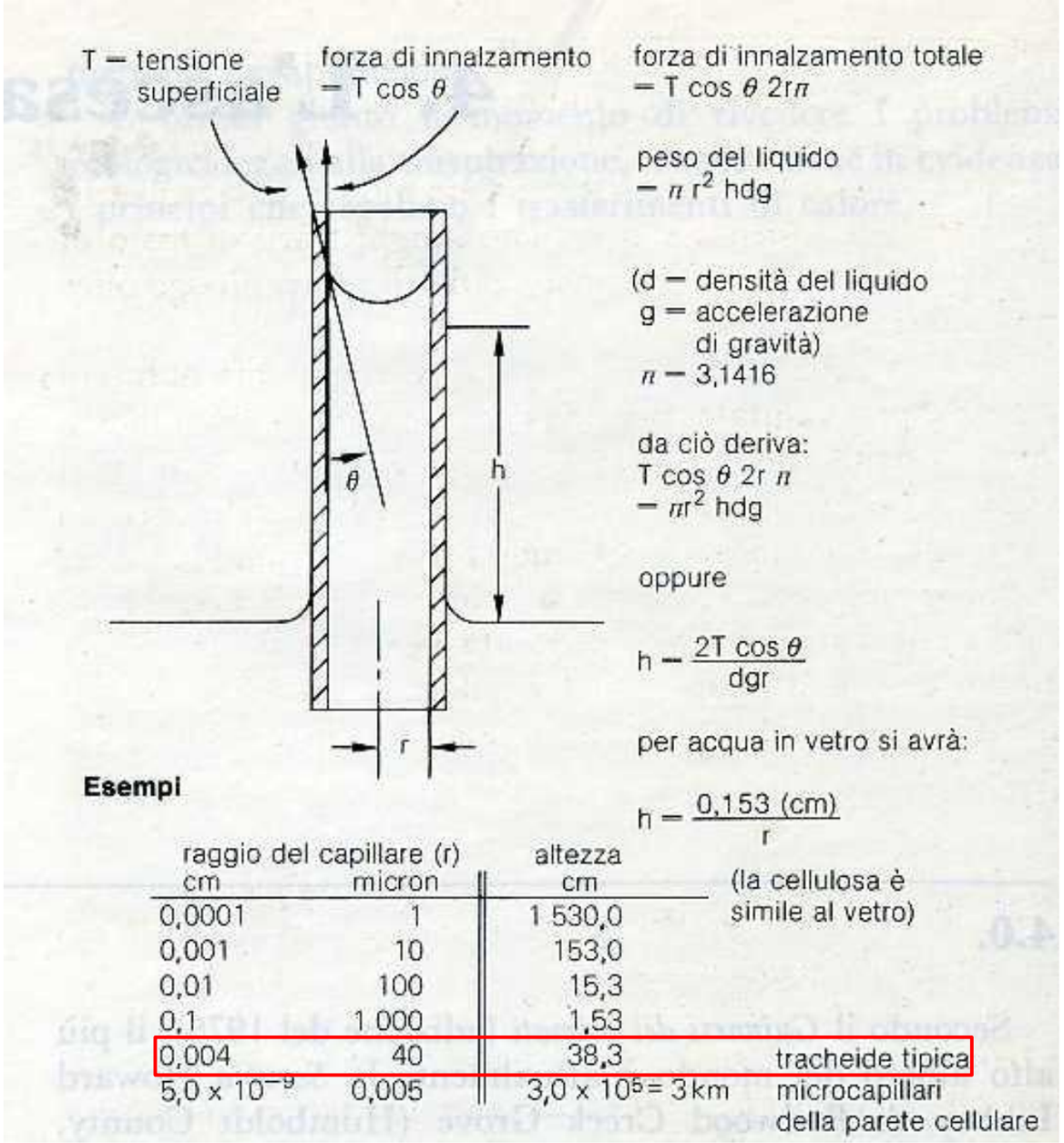
per acqua in vetro si avrà:

$$h = \frac{0{,}153\ (cm)}{r}$$

Esempi

raggio del capillare (r) cm	micron	altezza cm	
0,0001	1	1 530,0	(la cellulosa è simile al vetro)
0,001	10	153,0	
0,01	100	15,3	
0,1	1 000	1,53	
0,004	40	38,3	tracheide tipica
$5{,}0 \times 10^{-9}$	0,005	$3{,}0 \times 10^{5}$ = 3 km	microcapillari della parete cellulare

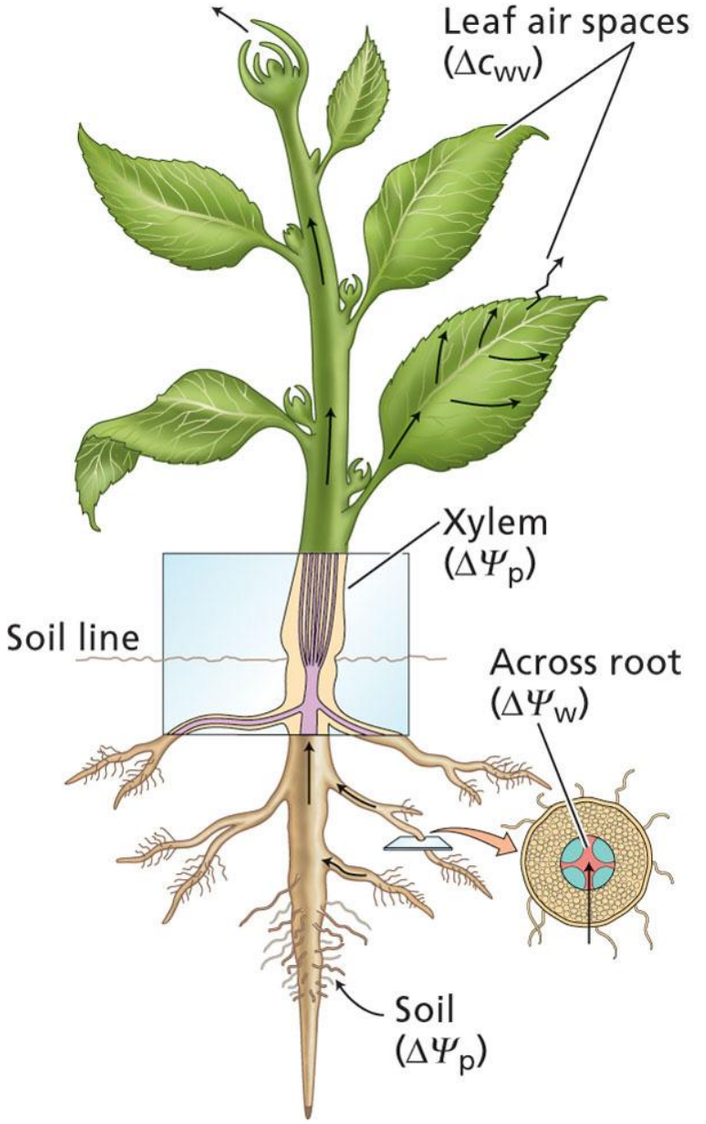
Teoria della capillarità



raggio del capillare (r) cm	micron	altezza cm
0,0001	1	1 530,0
0,001	10	153,0
0,01	100	15,3
0,1	1 000	1,53
0,004	40	38,3
$5,0 \times 10^{-9}$	0,005	$3,0 \times 10^{5}$ = 3 km

Il fenomeno della capillarità **non** può spiegare l'ascesa dell'acqua xilematica ad altezze superiori a 50 cm !!!

Meccanismi e forze motrici per il trasporto dell'acqua



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 4.1 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

gradiente di concentrazione del vapor d'acqua nella traspirazione

gradiente di pressione idrostatica nel trasporto a lunga distanza nello xilema

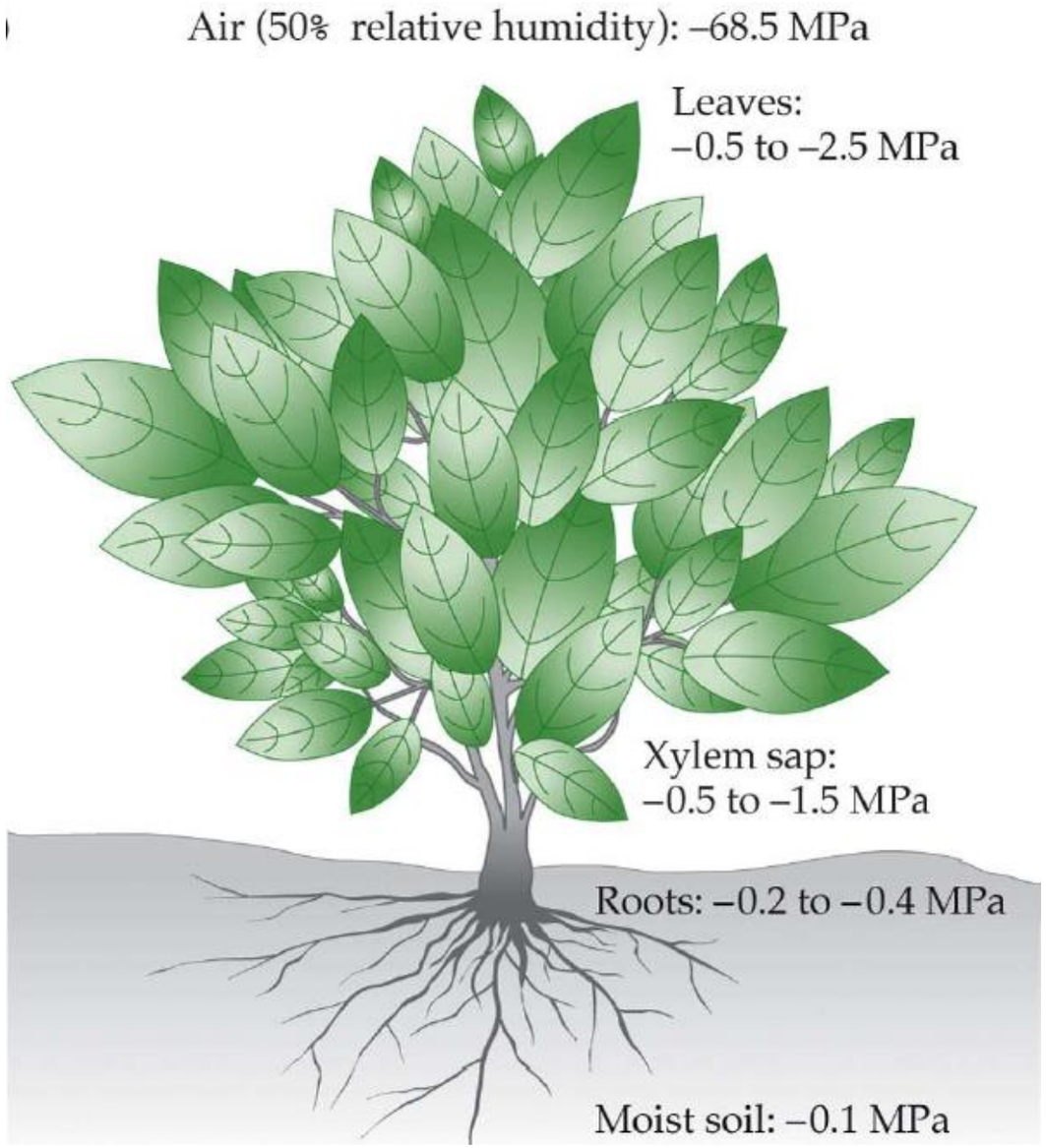
gradiente di potenziale dell'acqua nella radice

gradiente di potenziale dell'acqua nel suolo

$\Psi_{suolo} > \Psi_{radice} > \Psi_{fusto} > \Psi_{foglia} > \Psi_{aria}$



Direzione del flusso di H_2O



$$\Psi_{w_aria} = (RT/V_w) \times \ln (RH/100)$$

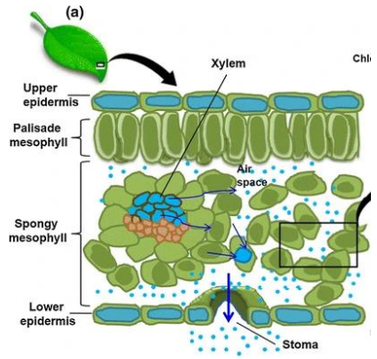
(In fase vapore, $a_w = P_{wv}/P_{wv}^* = RH/100$)

Tables 4.1. Relative air humidity (RH) and osmotic potential of a solution (MPa) as the two phases equilibrate in a closed system at 20 °C. (Recomputed from Walter 1931)

% RH	- MPa	% RH	- MPa
100	0	93.0	9.8
99.5	0.67	92.0	11.2
99.0	1.35	91.0	12.6
98.5	2.03	90.0	14.1
98.0	2.72	80.0	30.1
97.5	3.41	70.0	48.1
97.0	4.10	60.0	68.7
96.0	5.50	50.0	93.3
95.0	6.91	0	∞
94.0	8.32		

Ascesa dell’acqua: Teoria della Tensione-Coesione

1. L’acqua ha un’elevata forza di coesione
2. L’acqua nella pianta forma un sistema continuo attraverso le pareti cellulari e gli elementi xilematici
3. L’evaporazione dell’acqua dalle cellule del mesofillo fogliare determina una diminuzione del potenziale dell’acqua, che a sua volta causa una riduzione del potenziale dell’acqua dello xilema e produce una tensione (= pressione idrostatica negativa) nel sistema idraulico della pianta

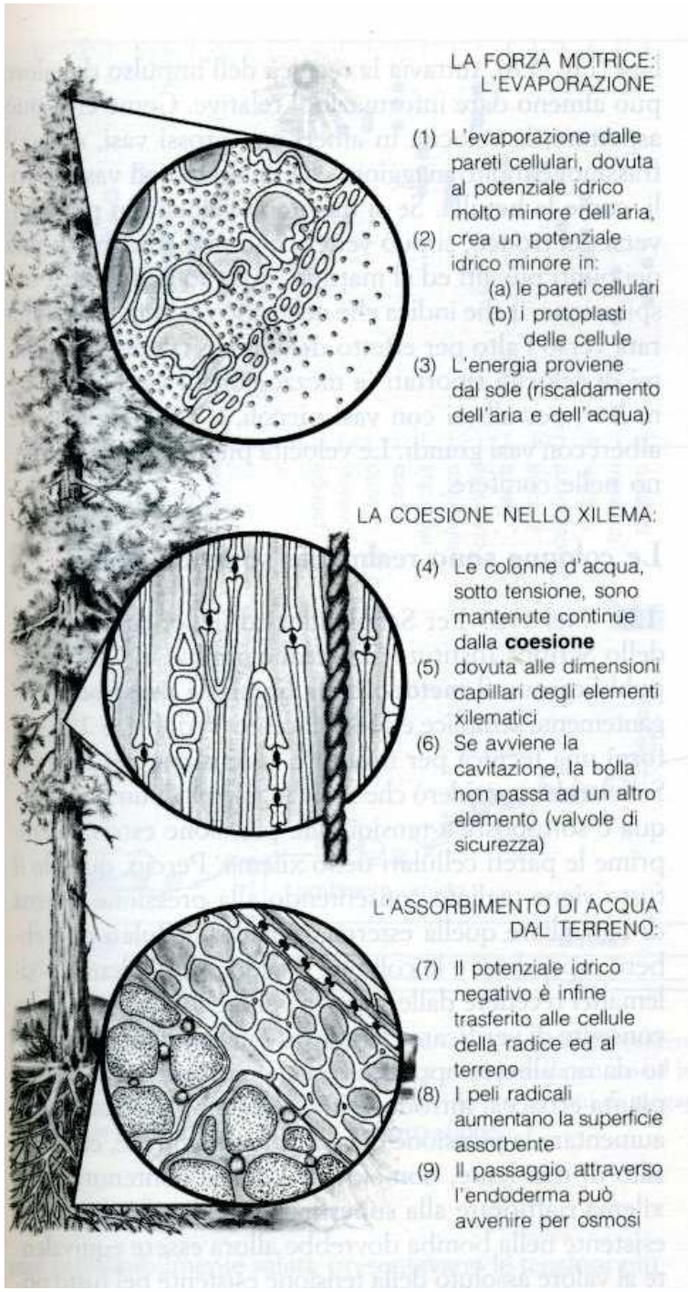


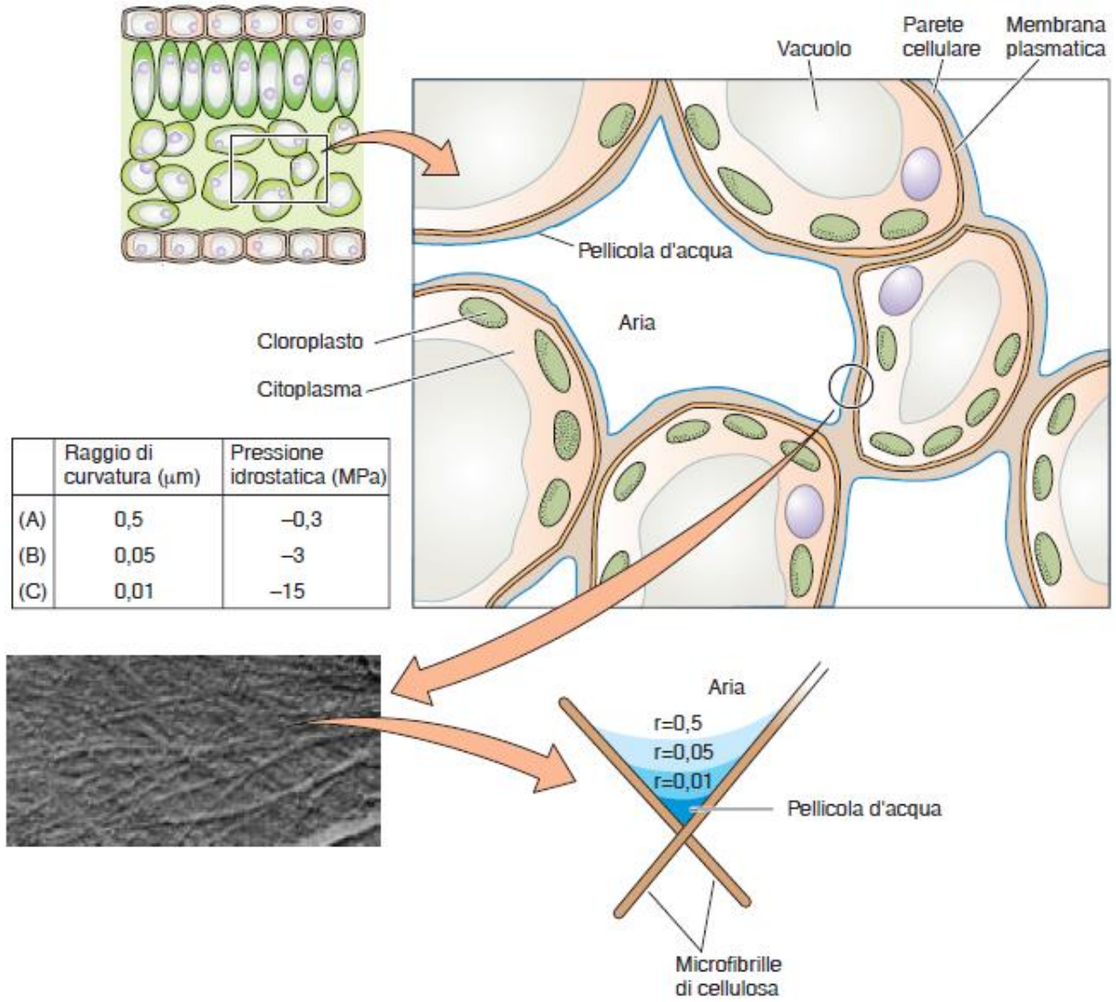
Lee et al. 2014

4. La riduzione di potenziale dell’acqua a livello della foglia viene così trasmessa alle radici, dove determina l’ingresso di acqua dal suolo alla radice

Non c’è dispendio energetico diretto da parte della pianta

L’energia per il trasporto dell’acqua viene in definitiva fornita dal sole, che riscaldando l’aria determina una diminuzione di RH, e riscaldando la foglia contribuisce alla perdita di acqua per evaporazione





	Raggio di curvatura (μm)	Pressione idrostatica (MPa)
(A)	0,5	–0,3
(B)	0,05	–3
(C)	0,01	–15

Figura 4.9 La forza motrice per il movimento dell'acqua attraverso la pianta ha origine nelle foglie. Man mano che l'acqua evapora dalla pellicola superficiale che copre le pareti cellulari del mesofillo, essa si ritira negli interstizi della parete cellulare. Poiché la cellulosa è idrofila (angolo di contatto = 0°) le forze che risultano dalla tensione superficiale portano alla pressione negativa della fase liquida. Come il raggio di curvatura di questa interfaccia aria:acqua diminuisce la pressione idrostatica diventa più negativa, come si può calcolare dall'Equazione 4.1. (Micrografia di Gunning e Steer 1966).

Equazione di Young-Laplace

$\Psi_p = -2T/r$

T = 7.28 x 10^{-8} MPa m (tensione superficiale dell'acqua)

r= raggio di curvatura dell'acqua negli interstizi della parete cellulare all'interfaccia aria-acqua

r = 0.5 μm → Ψ_p = -0.3 MPa

r = 0.05 μm → Ψ_p = -3.0 MPa

La traspirazione genera pressioni idrostatiche negative che si trasmettono dalle foglie alle radici lungo lo xilema

Prove a supporto della teoria della tensione-coesione:

1- L’acqua possiede una sufficiente forza di coesione per resistere alle tensioni necessarie per il trasporto a lunga distanza?

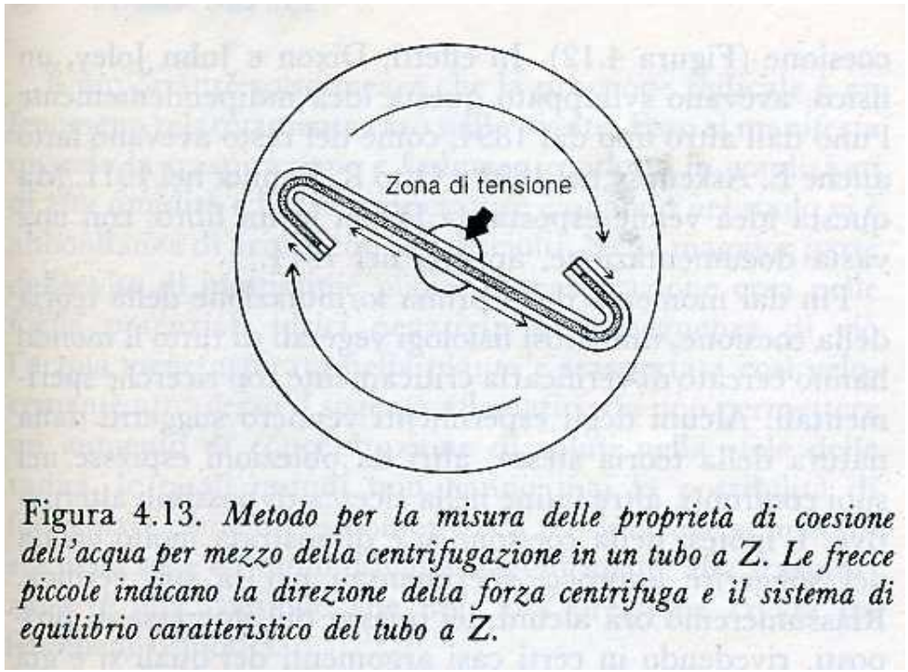


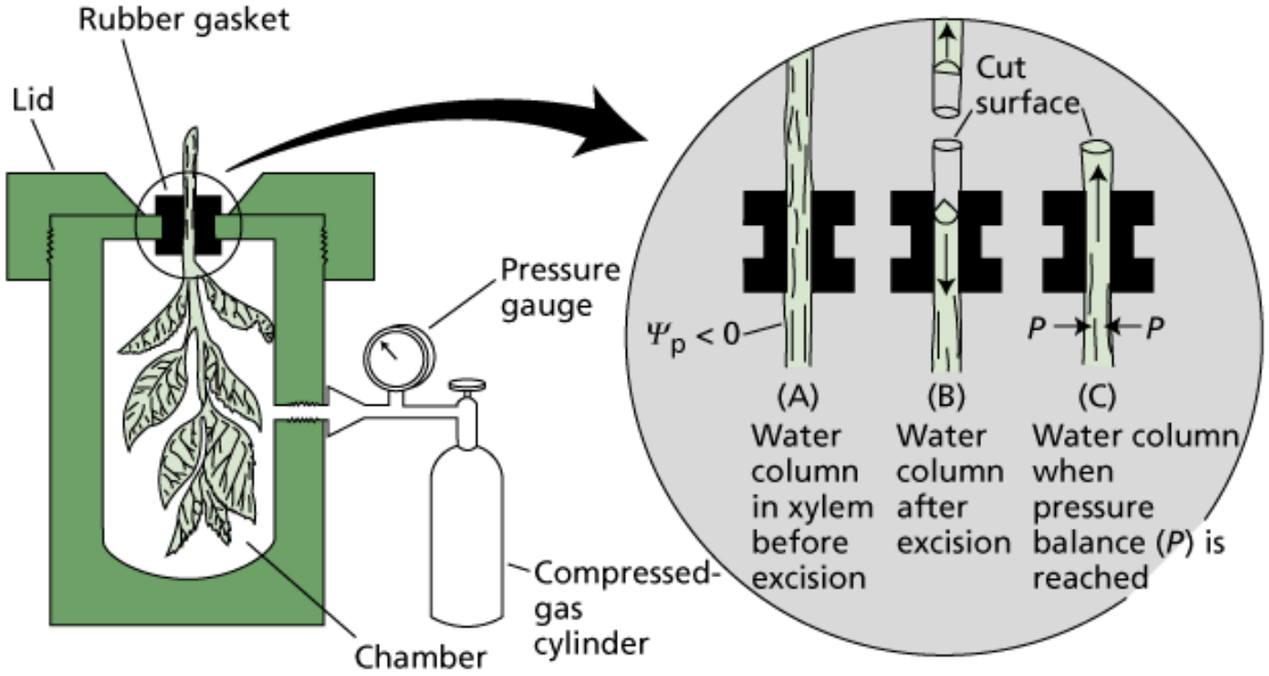
Figura 4.13. *Metodo per la misura delle proprietà di coesione dell’acqua per mezzo della centrifugazione in un tubo a Z. Le frecce piccole indicano la direzione della forza centrifuga e il sistema di equilibrio caratteristico del tubo a Z.*

Capillari sottili (5 μm) : forza di tensione pari a -26.5 MPa
Tubi con diametro di 0.5 mm (= 500 μm): forza di tensione pari a -2.0 MPa

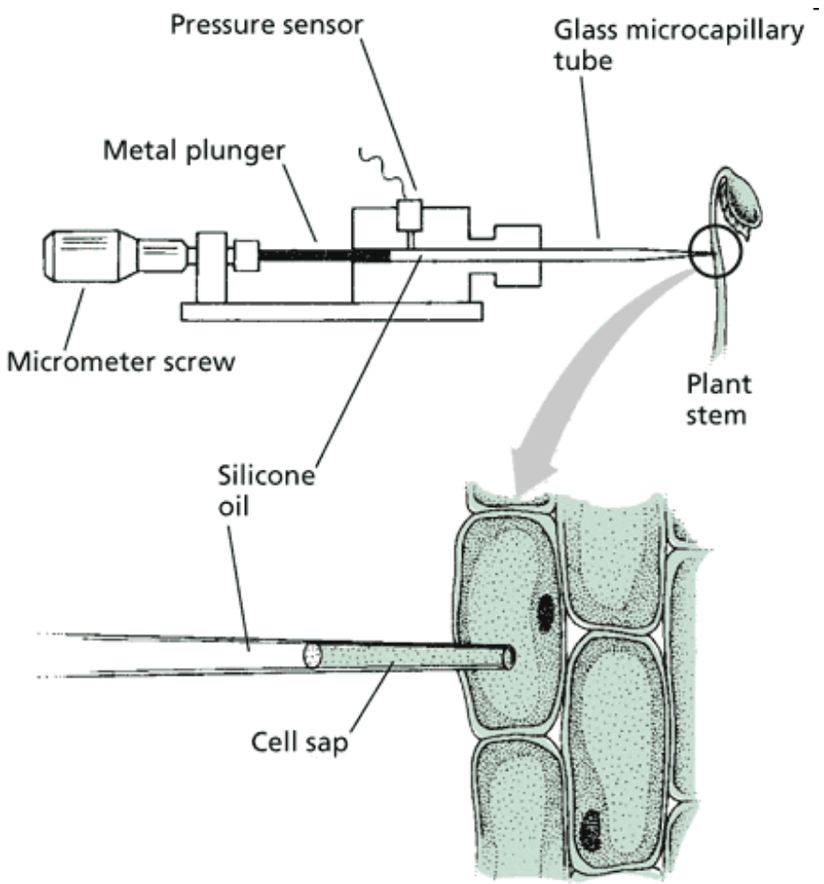
Prove a supporto della teoria della tensione-coesione:

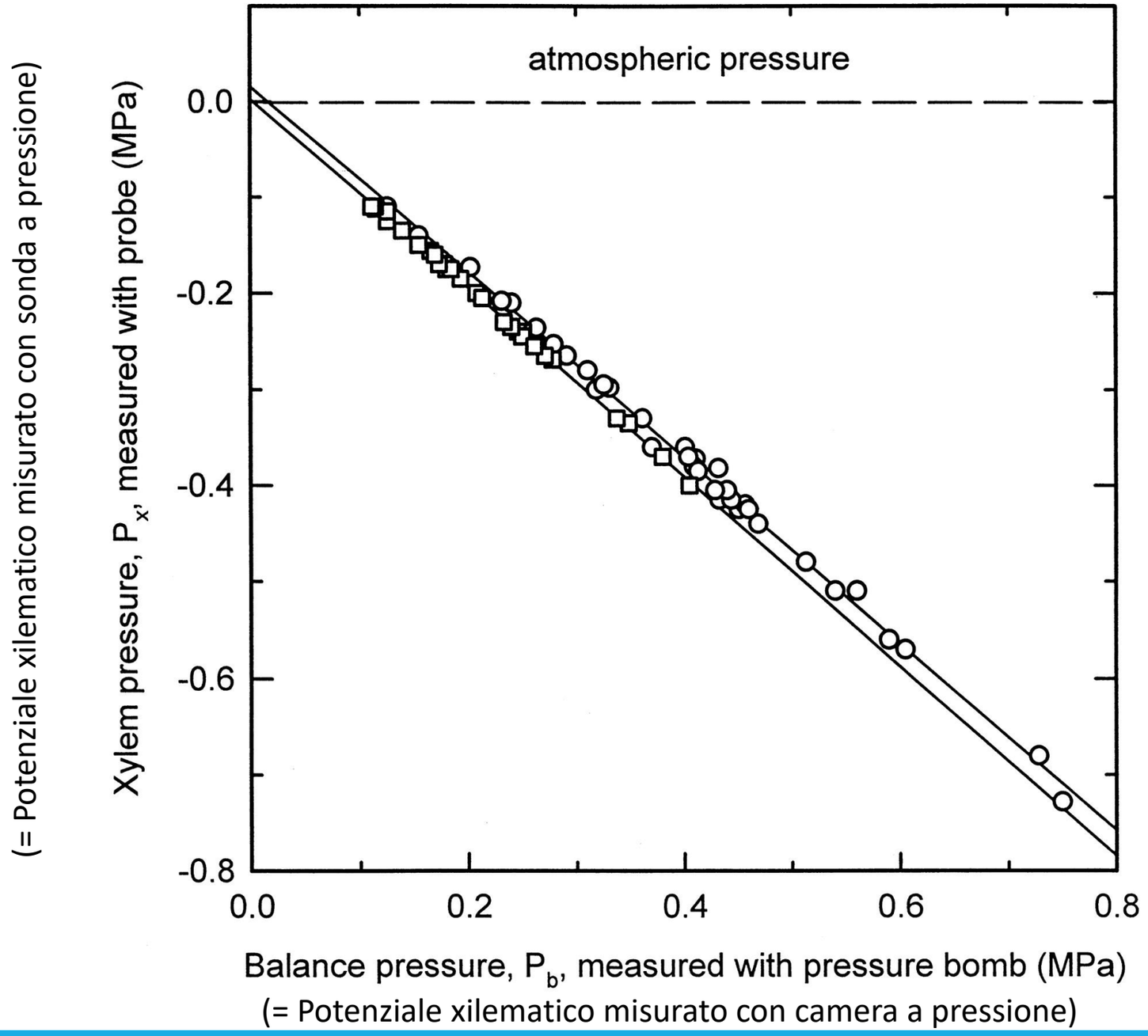
2- L'acqua nei vasi xilematici delle piante si trova effettivamente in uno stato di tensione?

Camera di Scholander (camera/bomba a pressione)



Sonda a pressione



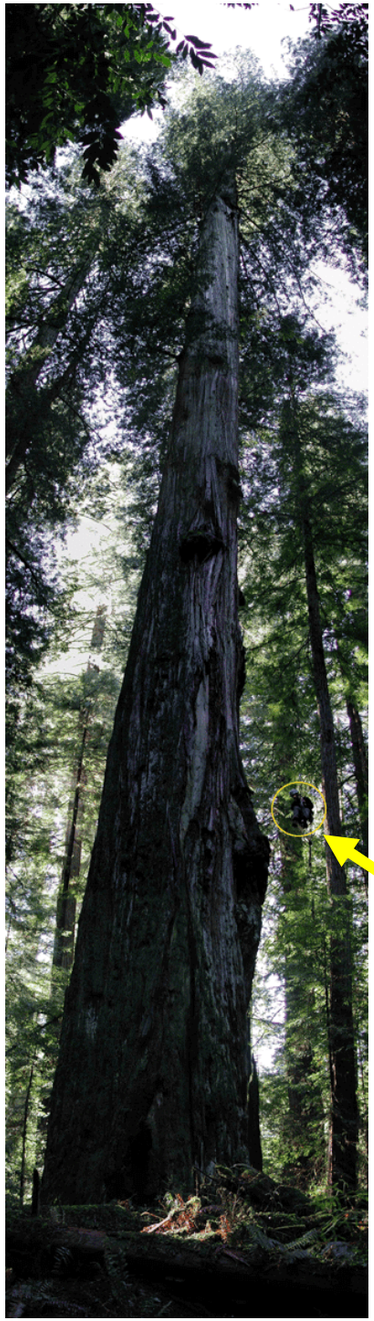

atmospheric pressure
0.0
-0.2
-0.4
-0.6
-0.8
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
Xylem pressure, P_x, measured with probe (MPa)
(= Potenziale xilematico misurato con sonda a pressione)
Balance pressure, P_b, measured with pressure bomb (MPa)
(= Potenziale xilematico misurato con camera a pressione)

Prove a supporto della teoria della tensione-coesione:

3- Se la teoria della tensione-coesione è vera, allora possiamo ipotizzare che il potenziale dell'acqua sia progressivamente più negativo mano a mano che aumenta l'altezza del punto di misura in un grande albero (compensazione dell'effetto gravitazionale).



Ci si attende un gradiente di almeno 0.01 MPa m^{-1} (cioè variazioni di 0.1 MPa ogni 10 m di altezza)



(a)

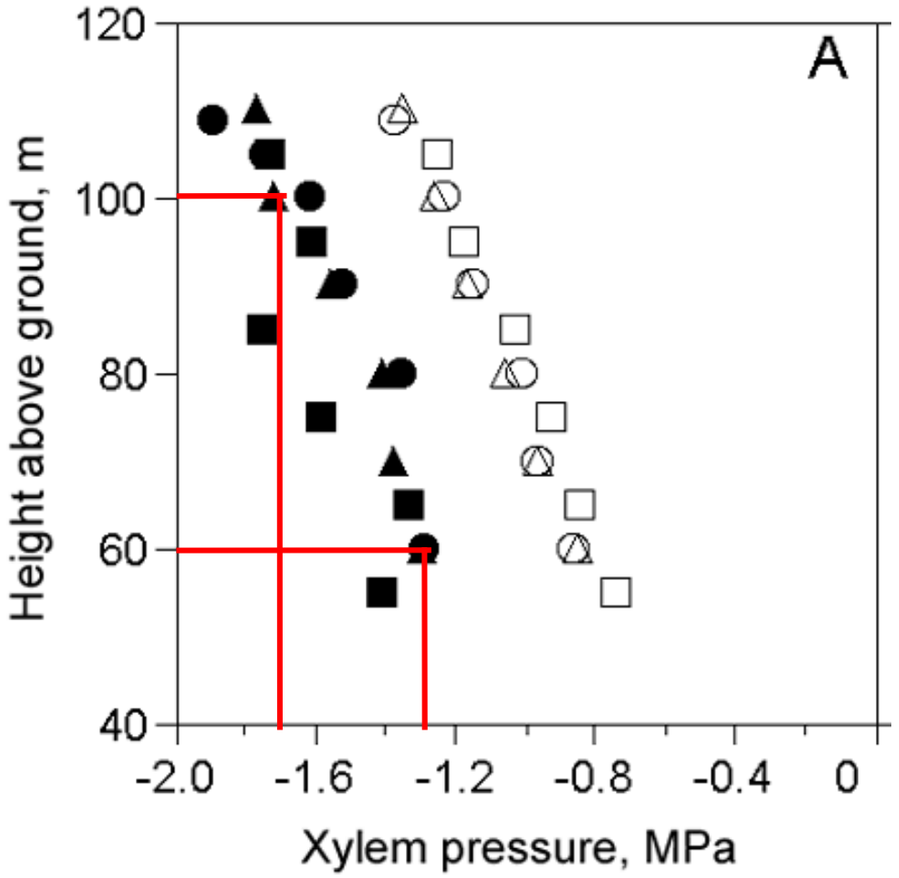


(b)



(c)





Da 60 a 100 m (Δh = 40 m), Ψ varia di 0.4 MPa (cioè 0.1 MPa ogni 10 m, come previsto dalla teoria)

L’albero sintetico

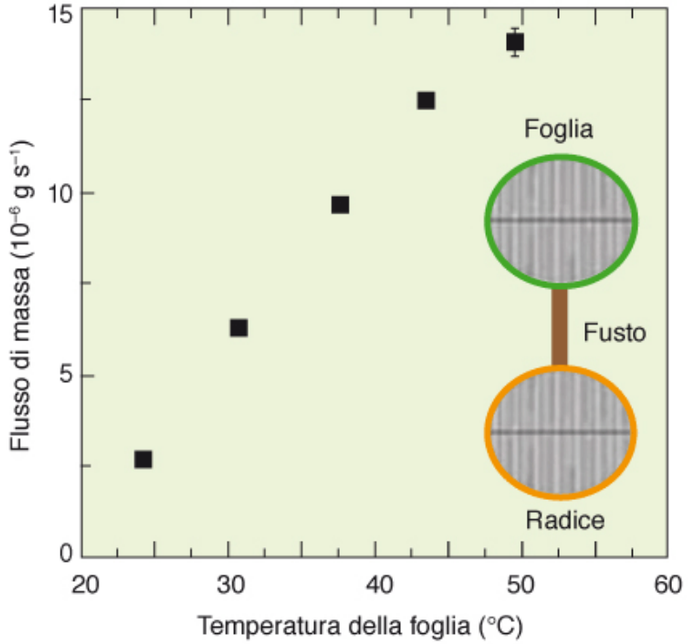


Figura S2.2C Un esempio di “albero sintetico”, realizzato con due fogli di materiale polimerico microporoso collegati da un microcapillare. Riscaldando la “foglia”, l’evaporazione dell’acqua genera pressioni negative (tensione) che si propagano al “fusto” e alla “radice”, permettendo quindi l’assorbimento di acqua e il suo trasporto attraverso l’albero sintetico.

N. Rascio
Elementi di Fisiologia Vegetale
EdiSES