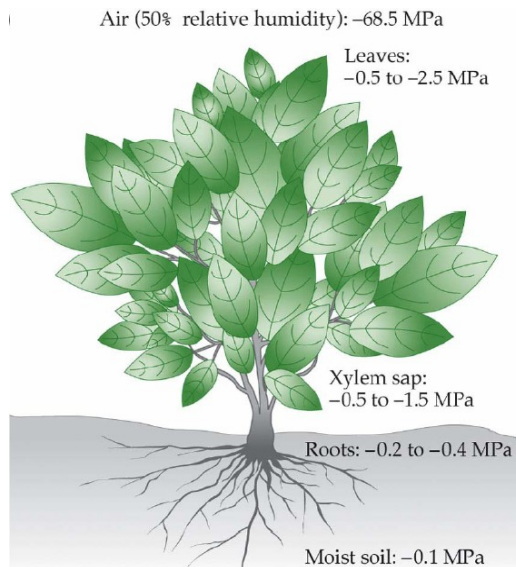


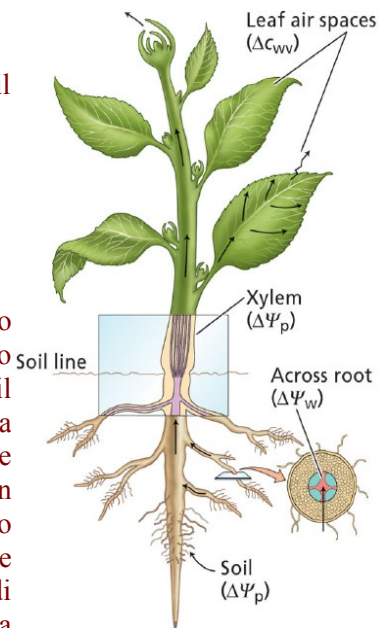
## TRASPORTO DELL'ACQUA NELLA PIANTA

All'interno della pianta i meccanismi e le forze motrici che consentono il trasporto dell'acqua dalle radici alle foglie sono:

- gradiente di pressione nel suolo
- gradiente di potenziale idrico nella radice
- gradiente di pressione nel trasporto a lunga distanza nello xilema
- gradiente di concentrazione del vapor d'acqua nella traspirazione



Il potenziale idrico diminuisce dalle radici verso le foglie, consentendo il movimento dell'acqua secondo gradiente; se le radici presentano un potenziale idrico troppo alto l'acqua non può essere assorbita (per i livelli di potenziale idrico guardare la figura a sinistra).



### POTENZIALE IDRICO NEL SUOLO

Il potenziale idrico del suolo dipende dalla concentrazione di soluti presente e in particolare dalla pressione idrostatica.

Il potenziale di soluto o pressione osmotica è bassa, circa 0.01 MPa, ma in suoli salini arriva anche a valori intorno ai

0.2 MPa. Al contrario la pressione idrostatica è sempre minore di 0, in suoli aridi raggiunge anche i -3 MPa. L'espressione che definisce il valore della pressione idrostatica è:

$$P = \frac{-2\tau}{r}$$

$\tau$  tensione superficiale  
 ( $7.28 \times 10^{-8}$  MPa m)

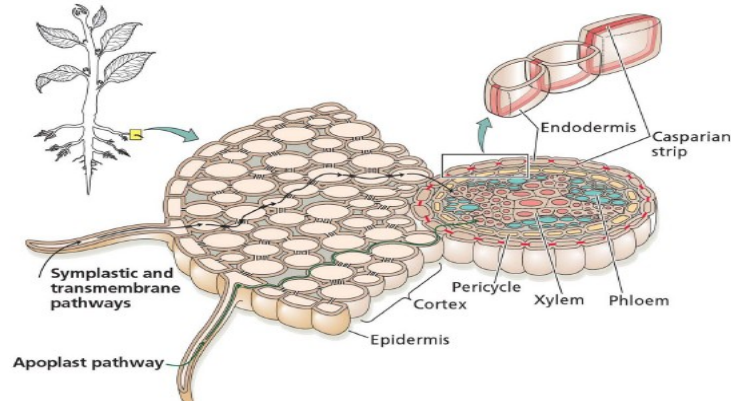
La pressione idrostatica è negativa perchè dipende dalla tensione superficiale, e dalla curvatura dei menischi che si creano nelle zone d'acqua a contatto con le particelle di terreno (proprietà di adesione). L'acqua mano a mano che è assorbita dalle radici lascia menischi con un raggio sempre più piccolo, che diminuiscono la pressione idrostatica nel suolo (si genera un gradiente di pressione).

Il livello di idratazione del suolo è fondamentale per generare il gradiente di pressione che consente l'assorbimento dell'acqua da parte delle radici, alcune piante presentano un potenziale idrico molto negativo, e questo consente loro di competere efficacemente con le altre piante quando entrambe vivono in un ambiente arido: la pianta con un potenziale idrico minore riesce ad assorbire l'acqua dal suolo anche se questo si inaridisce (naturalmente c'è un limite a tutto). Alcune piante sono in grado di effettuare questo aggiustamento osmotico quando ve ne è bisogno, aumentando la quantità di soluto presente nel citoplasma, il quale abbassa il potenziale idrico delle cellule radicali e permette un maggior assorbimento: queste sostanze sono chiamate *osmoliti compatibili*, possono essere accumulati in gran quantità poiché non interferiscono con l'attività enzimatica cellulare dato che a pH citoplasmatico (7.2) sono in forma zwitterionica, ossia priva di carica netta. Gli osmoliti compatibili non possono essere sostituiti con ioni provenienti dall'ambiente extracellulare, dato che la loro carica interferirebbe troppo con l'attività cellulare e alla fine provocherebbe seri danni osmotici, anche se gli ioni fossero internati nel vacuolo (infatti richiamerebbero troppa acqua dal citoplasma). Tra questi osmoliti compatibili abbiamo la prolina (pI 7) e la *betaina glicina*, sintetizzata dall'enzima *betainaaldeidodeidrogenasi*, enzima che possiedono soltanto le piante che effettuano l'aggiustamento osmotico ed espresso solo quando ve ne è bisogno.

## LIVELLO RADICALE

A livello radicale esistono tre meccanismi che consentono all'acqua di essere assorbita:

- via apoplastica, attraverso lo spazio extracellulare
- via transmembrana, attraverso le cellule
- via simplastica, attraverso i plasmodesmi



$$\text{Conduttanza idraulica radicale } L_{\text{root}} = \frac{J_v}{\Delta\Psi}$$

$\Delta\Psi$  è la differenza di potenziale idrico attraverso la radice

La legge di Fick descrive il movimento secondo un gradiente di concentrazione; la legge di Poiseuille descrive il movimento secondo un gradiente di pressione, l'osmosi è proporzionale al gradiente di potenziale idrico, diviso l'area della sezione attraversata. Il prodotto della conduttanza per Area prende il nome di Conduttanza totale, questo termine semplifica la descrizione del movimento dell'acqua nella radici (i peli radicali aumentano enormemente la superficie di assorbimento), che tiene conto di tutta la resistenza offerta dalla radice.

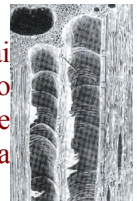
A livello radicale si osserva l'instaurarsi di una pressione sempre positiva, che arriva fino a valori di 0.5 MPa, questa si forma nello xilema alla base della radice e prende il nome di *pressione radicale*. Questa è la conseguenza dell'assorbimento dei soluti da parte delle radici, che abbassano il potenziale di soluto e quindi anche il potenziale idrico, aumentando l'assorbimento di acqua da parte delle radici. A causa di un aumento della *pressione idrostatica* o *pressione di turgore*. Questa pressione positiva si osserva anche nelle foglie quando è presente il fenomeno detto *gluttazione*, ossia la fuoriuscita di flusso xilematico dalle foglie, in particolare da strutture dette *idatodi*; questo fenomeno si osserva principalmente la mattina quando non è presente la traspirazione nelle foglie (vedi dopo).

## LIVELLO XILEMATICO

Lo xilema è responsabile del trasporto di acqua e soluti dalle radici alle foglie (movimento unidirezionale); il floema è responsabile del trasporto di acqua e vari composti in tutta la pianta (bidirezionale).

Lo xilema è il più efficiente sistema di trasporto che una pianta può possedere; è composto da:

- Tracheidi: presenti nelle Gimnosperme e Angiosperme. Sono di forma allungata e presentano una parete secondaria molto resistente e lignificata; si affiancano nel tessuto xilematico sovrapponendo le piccole aperture non lignificate presenti nella loro parete, consentendo il passaggio dell'acqua da una tracheide all'altra.
- Elementi vasali: presenti nelle Angiosperme. Hanno una forma più schiacciata rispetto ai tracheidi, e le aperture sono presenti solo nelle zone di contatto fra elementi vasali, ma sono aperture completamente allargate che quindi permettono la creazione di un unico grande vaso derivante da più elementi vasali uniti in serie. Sono presenti anche vie per l'acqua a bassa resistenza (prive di parete secondaria) lungo le pareti laterali.



Entrambi i tipi di vasi sono formati da cellule morte con parete lignificata.

L'acqua si sposta nel floema in base al flusso di massa, ma il gradiente di pressione non basta per spiegare il movimento dei liquidi nello xilema (è di solo 0.1 MPa e si annulla se la traspirazione è elevata). Il flusso di massa è descritto dalla legge di Poiseuille:

## Equazione di Poiseuille

$$\text{Velocità di flusso} = \frac{\pi r^4}{8 \eta} \frac{dP}{dx} \quad [\text{m}^3 \text{s}^{-1}]$$

$r$  raggio della tubatura

$\eta$  viscosità del liquido (per  $\text{H}_2\text{O}$   $\eta = 10^{-9} \text{ MPa s}^{-1}$ )

$\frac{dP}{dx}$  gradiente di pressione

Il gradiente necessario per trasportare l'acqua è (secondo vari calcoli) pari a 0.02 MPa/ metro, un valore enorme.

Immaginiamo di avere un tubo composto da cellule vive piuttosto che morte e cave: nel caso della diffusione dell'acqua attraverso questo tessuto, l'equazione è: conduttanza idraulica/ gradiente di potenziale idrico.

Dopo innumerevoli calcoli si scopre che il gradiente di potenziale idrico necessario per attraversare una singola membrana plasmatica è pari a  $10^4$  MPa, un valore enorme, che se poi è moltiplicato per le più di 1000 cellule presenti in ogni vaso xilematico, raggiungerebbe valori stratosferici. Quindi gli elementi xilematici cavi sono l'unica soluzione per un efficiente trasporto su lunga distanza.

Il gradiente di pressione che si presenta nello xilema è di circa 3 MPa, molto superiore al valore massimo di 0.5 MPa dato dalla pressione radicale. Da dove deriva il resto del gradiente di pressione?

La soluzione è stata sviluppata sotto il nome di *Teoria della coesione-tensione*: la forza motrice che permette all'acqua di risalire dipende dalle proprietà collegata alla molecola d'acqua.

Le forze di coesione/adesione delle molecole di acqua consentono sia la trasmissione della tensione sviluppata in seguito alla traspirazione che avviene nelle foglie, sia la formazione di colonne di acqua intatte che determinano la risalita dell'acqua nello xilema; si sviluppa un gradiente di pressione negativo (quindi lo xilema è sotto tensione) che si propaga a tutta la colonna d'acqua grazie alle forze di adesione e coesione. La forte tensione negativa è contrastata dalla lignificazione delle pareti secondarie delle cellule xilematiche, che altrimenti collasrebbero come una busta di plastica collassa in cui si inspira al suo interno. La forza di coesione consente alla colonna d'acqua di non rompersi: essa sale grazie alla pressione negativa che si trasmette dalle foglie, dove è generata per traspirazione, fino alle piccole venature dello xilema.

Come conseguenza del fatto che l'acqua è sotto pressione, si osserva nelle piante il fenomeno della *cavitazione*: i gas disciolti nell'acqua sotto tensione tendono a passare nella fase di vapore formando bolle che si espandono nei vasi xilematici, bloccando il vaso se si formano bolle troppo grandi; la formazione delle bolle è superata grazie alle punteggiature appaiate che caratterizzano gli elementi vasali e le tracheidi, che offrono così una via alternativa al passaggio dell'acqua. La notte, quando la traspirazione è bassa, diminuisce la tensione nello xilema e i gas si ridisciolgono nell'acqua eliminando le bolle. Anche la presenza di una pressione radicale limita la cavitazione in quanto pressione positiva.

In seguito all'evaporazione dell' $H_2O$ , si sviluppa sulla superficie delle pareti cellulari una pressione negativa (tensione) che permette al succo xilematico di raggiungere la foglia: questo corrisponde alla diminuzione del raggio dei menischi; mano a mano che il raggio del menisco diminuisce, diminuisce anche la pressione idrostatica. Ad esempio con un raggio di 5 nm si ottiene una pressione di circa -30 MPa. Sulla base di questo discorso è chiaro che l'acqua si muove nelle cellule morte per un processo passivo, ed è stato sperimentalmente dimostrato che l'acqua può muoversi in un albero anche se le cellule sono morte.

Il raggio più piccolo che un menisco può contenere è di 0.12 nm, conferendo la capacità di sopportare una colonna d'acqua di 120 metri!

Riassumendo:

- L'acqua all'interno della pianta forma una colonna di liquido continua dalle radici alle foglie. Tale continuità idraulica permette il trasferimento istantaneo delle variazioni di P.
- La forza motrice per il movimento dell'acqua è la tensione superficiale che si sviluppa a livello della superficie di evaporazione.
- Il raggio dei menischi ricurvi è sufficientemente piccolo da supportare colonne di acqua molto alte ( $r = 0.12 \mu\text{m}$  supporta una colonna di 120 m).
- L'evaporazione determina un gradiente di pressione o tensione lungo la via di traspirazione. Ciò causa un influsso di acqua dal suolo alla superficie di traspirazione.
- L'acqua nello xilema è in uno stato metastabile e può dar luogo al fenomeno della cavitazione.

#### LIVELLO FOGLIARE: TRASPIRAZIONE

La traspirazione consiste nell'evaporazione dell'acqua a livello delle superfici acqua-aria dei tessuti vegetali e nel movimento delle molecole di vapore acqueo dagli spazi intercellulari all'esterno. Il 95% della traspirazione avviene a livello degli stomi, solo il restante 5% è perso tramite la cuticola.

$$\text{VELOCITA' DI FLUSSO} = \frac{\text{FORZA MOTRICE}}{\text{RESISTENZA}}$$

**Forza motrice:** è il gradiente di pressione nello xilema; nella traspirazione è il gradiente di vapor d'acqua tra la foglia e l'aria: l'acqua, evaporata dalla superficie delle cellule negli spazi aeriferi, esce dalla foglia per diffusione. Ma come può avvenire su lunga distanza negli spazi aeriferi, se la diffusione è analizzabile solo su breve distanza?

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

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

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

Normalmente le sostanze hanno un coefficiente di diffusione (D) molto basso, ma per i gas è invece elevato quindi impiegano pochissimo tempo per muoversi tramite diffusione. Il vapore ha un coefficiente di diffusione pari a  $10^{-5}$  m/s.

Nello spazio aerifero è possibile supporre che il potenziale idrico dell'aria sia in equilibrio con il potenziale idrico presente nello spazio aerifero, questo perchè il volume dello spazio aerifero, rispetto al volume della superficie dalla quale avviene la traspirazione, è molto piccolo, l'equilibrio quindi è raggiunto rapidamente.

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

RH umidità relativa dell'aria

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

$0 < RH < 1$

**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

L'umidità relativa negli spazi aeriferi fogliari arriva fino a valori del 100%. Il potenziale idrico dell'aria arriva a -93.6 MPa, quindi è presente un gradiente molto ripido di potenziale idrico che favorisce di molto la fuoriuscita dell'acqua dallo spazio aerifero verso l'esterno. L'umidità relativa dipende dalla temperatura esterna, poiché la saturabilità dello spazio aerifero è esponenzialmente proporzionale alla temperatura esterna. Quindi se la pianta subisce un repentino aumento di temperatura, l'umidità relativa diminuisce perchè aumenta la concentrazione di acqua che determina la saturazione massima all'interno dello spazio aerifero. Se diminuisce l'umidità relativa diminuisce anche il potenziale idrico, quindi altra acqua evapora dalla superficie della foglia per ripristinare l'equilibrio.

**Resistenza alla diffusione del vapore d'acqua:** si compone di due tipi di resistenze:

- **resistenza stomatica:** gli stomi sono aperture presenti sul margine inferiore delle foglie, che quando sono chiuse impediscono il passaggio della maggior parte del vapore acqueo intrappolato negli spazi aeriferi. Quando l'aria è ferma, l'apertura degli stomi non determina una grande variazione del flusso di traspirazione; quando l'aria è in movimento (vento), l'apertura degli stomi comporta un forte incremento della traspirazione
- **resistenza dello strato limite:** lo strato limite è uno strato di aria immobile presente sulla superficie fogliare, che quindi impedisce fisicamente il passaggio del vapore acqueo che vi rimane intrappolato.

$$\text{VELOCITA' DI FLUSSO} = \frac{\text{FORZA MOTRICE}}{\text{RESISTENZA}}$$

$$E = \frac{C_{wv(foglia)} - C_{wv(aria)}}{r_s + r_b}$$

E [mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>]  
r [m<sup>-1</sup> s]  
C<sub>w</sub> [mol m<sup>-3</sup>]

## STOMI

Lo stoma consiste in un'apertura chiamata *rima stomatica* circondata da due *cellule di guardia*; l'apertura dello stoma è causata da un aumento di turgore in queste cellule. Le pareti delle cellule di guardia sono ispessite ( $\approx 5 \mu\text{m}$ ) rispetto a quelle delle altre cellule epidermiche ( $\approx 1-2 \mu\text{m}$ ); nelle cellule normali le microfibrille di cellulosa sono orientate trasversalmente rispetto all'asse principale della cellula, mentre nelle cellule di guardia le microfibrille si aprono a ventaglio e l'ingrandimento cellulare è rinforzato: le cellule si curvano verso l'esterno. L'aumento della pressione di turgore è causato da alcune  $\text{H}^+$ -ATPasi presenti sulla membrana plasmatica delle cellule di guardia.

I fitocromi permettono ai recettori di captare la luce blu o rossa; alcuni recettori che captano la luce blu attivano le  $\text{H}^+$ -ATPasi del plasmalemma, le quali iperpolarizzano la cellula innescando l'apertura dei canali del potassio, permettendo l'entrata di ioni potassio nel citoplasma ed abbassando il potenziale di soluto e quindi il potenziale idrico (ossia aumenta la pressione osmotica). All'entrata degli ioni potassio segue l'entrata degli ioni cloro. L'abbassamento del potenziale idrico permette l'entrata di acqua e la conseguente apertura dello stoma.

Questa è una teoria nuova: prima si riteneva che l'amido fosse degradato a malato, aumentando così la pressione osmotica, ma la verità è che l'acido malico, essendo bicarbossilico, presenta due cariche negative a pH citoplasmatico: la sua funzione consiste nell'annullare l'afflusso delle cariche positive del potassio che entrano nel citoplasma, non serve ad aumentare la pressione osmotica!

