

4 Modellazione dei sistemi biologici in relazione all'ambiente: relazioni con l'acqua

Per gli organismi terrestri mantenere un stato idrico interno favorevole è un problema costante. Molti elementi della struttura e dell'organizzazione degli organismi sono tali in rapporto allo scopo di mantenere uno stato idrico favorevole in presenza di condizioni esterne sfavorevoli. Alcuni valori del potenziale idrico dal suolo all'atmosfera, includendo la pianta, possono dare un'idea di queste differenze: Da un suolo umido, -50 J/kg passiamo alle cellule delle radici, -1000 J/kg , ai vasi xilematici nella foglia, -1100 J/kg , alla camera stomatica, -1500 J/kg , infine all'atmosfera di una giornata con l'umidità dell'aria al 50%, -100000 J/kg .

La produzione delle colture è limitata nel mondo dalla disponibilità idrica. Il controllo dell'umidità dei prodotti immagazzinati è indispensabile per prevenire il deterioramento dei prodotti da parte di insetti e microrganismi. Essendo l'acqua così importante per la sopravvivenza, crescita e riproduzione degli organismi viventi, dobbiamo essere capaci di modellare correttamente lo stato e il movimento dell'acqua di questi organismi.

Così come accaduto per gli argomenti precedenti, di quanto attiene i rapporti dell'acqua sarà trattata solo una parte della materia. Considereremo prima il concetto di bilancio idrico, e quindi considereremo i fattori che determinano i tassi di perdita di acqua dagli organismi. Vedremo infine un modello sul flusso dell'acqua nel sistema suolo-pianta-atmosfera.

Il bilancio idrico nei sistemi viventi

Un bilancio idrico è la somma algebrica delle entrate e delle uscite dal sistema, e della variazione della riserva nel sistema stesso. Per la legge della conservazione della materia, questa somma deve essere uguale a 0.

Gli apporti al sistema sono generalmente sotto forma di acqua allo stato liquido. Le piante assorbono acqua dalle radici, gli animali la bevono, gli insetti l'assorbono per contatto. Una certa quantità d'acqua può risultare da processi metabolici, ma questo processo non è significativo nel bilancio della pianta. Un elemento chiave nel considerare il bilancio idrico di una pianta è che gli apporti non sono continui, e per di più sono disponibili con un certo margine d'incertezza. Questo richiede all'organismo di immagazzinare acqua sufficiente sino al successivo apporto, oppure di mettere a punto meccanismi di disseccazione che non siano letali.

Le perdite dal sistema sono generalmente in fase di vapore. Il tasso di perdita è controllato dalla differenza nella pressione di vapore tra l'organismo e l'ambiente, e dalla resistenza o conduttanza dei tegumenti dell'organismo e l'aria immediatamente intorno all'organismo (strato limite; ing. boundary layer). A differenza degli apporti, le perdite sono piuttosto costanti e prevedibili. La quantità di acqua che può essere immagazzinata dall'organismo è molto più piccola del contenuto totale dell'organismo. Esiste un intervallo piuttosto limitato nel contenuto di acqua al quale l'organismo può sopravvivere; chiaramente, l'organismo deve poter controllare il suo assorbimento o perdita di acqua in funzione del suo stato idrico per poter sopravvivere.

Modellazione della perdita di acqua: legge di Fick

E' conveniente modellare la densità del flusso del vapore acqueo tra una foglia (o un insetto) e l'ambiente circostante usando una forma integrata della legge di Fick. Possiamo quindi calcolare il tasso di evaporazione come:

$$E = g_v * (\chi_{vs} - \chi_{va}) \quad [4.1]$$

oppure

$$E = \frac{\chi_{vs} - \chi_{va}}{r_v} \quad [4.2]$$

dove χ_{vs} è la concentrazione (densità di vapore, g m^{-3}) alla superficie evaporante, χ_{va} è la concentrazione nell'ambiente, g_v è la conduttanza dei tegumenti e dello strato vicino alla superficie evaporante, ed r_v è la resistenza al flusso di vapore. La resistenza al flusso è il reciproco della conduttanza. Le unità generalmente usate per esprimere la resistenza sono s m^{-1} , sicché le unità con le quali si esprime la conduttanza sono m s^{-1} , o, più convenientemente, mm s^{-1} . La conduttanza, molto più frequentemente della resistenza, viene sempre più espressa in numero di moli per unità di superficie e tempo $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; si ottengono moltiplicando il valore della resistenza in s m^{-1} per il volume molare dell'aria. I valori di conduttanza in m s^{-1} vanno invece divisi per 41.5 mol m^{-3} (a 20° e al livello del mare).

Il vapor acqueo nell'aria e nelle superfici evaporanti

L'umidità atmosferica è in genere riportata come pressione di vapore, umidità relativa o temperatura di rugiada, invece di densità di vapore, come riportato nelle equazioni 4.1 e 4.2. La densità di vapore è legata alla pressione di vapore dalla legge dei gas:

$$p_v = \frac{\chi_v R \Theta}{M_w} \quad [4.3]$$

dove χ_v è la densità di vapore, R è la costante dei gas ($8.31 * 10^{-3} \text{ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) e M_w è la massa molecolare dell'acqua ($0.018 \text{ kg mol}^{-1}$). Le unità della pressione di vapore in equazione 4.3 sono kilopascals (kPa). Nel fare l'analisi dimensionale, è utile aver presente che $1 \text{ Pa} = 1 \text{ N m}^{-2} = 1 \text{ J m}^{-3}$. Per molte applicazioni, la dipendenza dalla temperatura dell'equazione 4.3 può essere ignorata, il che è molto utile in quanto cancella di conseguenza la dipendenza dalla temperatura della conduttanza. L'equazione 4.2 diventa quindi:

$$E = 7.4 \frac{p_{vs} - p_{va}}{r_v} \quad [4.4]$$

L'umidità relativa è il rapporto tra la pressione di vapore dell'aria al tempo t e pressione di vapore alla saturazione:

$$h = \frac{p}{p^\circ(T_a)} \quad [4.5]$$

La pressione di vapore alla saturazione è la pressione di vapore più alta dell'aria quando la sua temperatura è T_a ; ulteriore aggiunta di acqua provoca condensazione. Se la temperatura dell'aria aumenta, anche la pressione di vapor saturo aumenta. La condensazione può quindi occorrere sia provocando evaporazione a temperatura costante sino ad arrivare alla saturazione, sia raffreddando l'aria a pressione di vapore costante, arrivando anche in questo caso alla saturazione.

Il primo caso è chiamato pressione di vapor saturo alla temperatura dell'aria, il secondo pressione di vapor saturo al punto rugiada, e definisce la temperatura dell'aria alla quale comincia a

condensare il vapor acqueo. Dal momento che la pressione di vapor saturo dipende solo dalla temperatura, indichiamo questa dipendenza aggiungendo il termine (T_a) dopo la p° .

La pressione di vapor saturo cresce approssimativamente in modo esponenziale con la temperatura. Un'equazione utile per calcolare la pressione di vapor saturo a differenti temperature e quella di Magnus o Tetens, che Buck (1981) riporta fornendo costanti per i diversi intervalli di temperatura e gli errori che derivano dal loro uso. Per calcolare la pressione di vapor saturo come funzione della temperatura, si può usare la formula:

$$p^\circ(T) = ae^{\left(\frac{bT}{T+c}\right)} \quad [4.6]$$

dove $a = 0.611$ KPa, $b = 17.502$, e $c = 240.97$ C. La formula inversa per calcolare la temperatura di rugiada dalla pressione di vapore saturo è:

$$T_d = \frac{c \ln(p^\circ(T_d)/a)}{b - \ln(p^\circ(T_d)/a)} \quad [4.7]$$

La pendenza della funzione della pressione di vapor saturo è spesso utilizzata; si può calcolare con un'equazione che deriva dalla 4.6, vale a dire:

$$s = bc \frac{p^\circ(T)}{(T+c)^2} \quad [4.8]$$

Alla fine del capitolo sono riportati, in tabella 4.2, i valori di pressione di vapor saturo e della pendenza della funzione di pressione di vapore per temperature da 0 a 34 gradi C. L'equazione 4.5 è spesso usata per il calcolo della pressione di vapor saturo dell'aria quando sono note temperatura ed umidità relativa dell'aria (si noti che h è una frazione, non un valore percentuale). L'equazione 4.6 è utilizzata per determinare la pressione di vapor saturo dalla temperatura dell'aria, ne consegue che $p_a = h p^\circ(T_a)$. La pressione di vapore alla superficie si determina in modo simile, ma utilizzando la pressione di vapor saturo alla temperatura della superficie e utilizzando l'umidità della superficie evaporante. L'umidità della superficie evaporante può essere calcolata dal potenziale dell'acqua alla superficie, a mezzo della relazione della termodinamica:

$$h_s = e^{\left(\frac{M_w \Psi}{R\Theta}\right)} \quad [4.9]$$

dove Ψ è il potenziale dell'acqua. Il potenziale idrico sarà considerato nei prossimi capitoli in quanto variabile guida per i processi di flusso dell'acqua nel suolo e nelle piante. Il potenziale idrico si definisce come misura dell'energia per unità di massa di acqua nella fase liquida. Il potenziale di acqua pura e libera è 0; qualunque cosa che diluisce l'acqua o la attrae riduce il potenziale. Il valore totale del potenziale è quindi la somma di diverse componenti:

$$\Psi = \Psi_m + \Psi_o + \Psi_p + \Psi_g \quad [4.10]$$

dove i pedici m , o , p , g indicano le componenti matriciale, osmotica, di pressione e gravitazionale; peraltro, altri componenti del potenziale possono essere definiti. La componente gravitazionale deriva dalla variazione in energia potenziale dell'acqua conseguente il cambio di posizione della stessa in un campo gravitazionale. La componente di pressione è il risultato di variazioni in energia dell'acqua dovuti ad una pressione pneumatica o idrostatica applicata

sull'acqua, come per esempio la pressione idrostatica sotto una falda. La componente matriciale deriva dall'attrazione delle molecole di acqua verso materiali quali il suolo, le cellulose, le proteine ecc. La componente osmotica deriva dalla riduzione di energia dovuta alla presenza di soluti nell'acqua. La componente osmotica è determinante quando esiste una costante differenza in soluti, come ad esempio nel caso di barriera rappresentata dall'interfaccia aria/acqua, o da una membrana cellulare.

Per concludere la discussione sulla pressione di vapore su superfici evaporanti, dobbiamo considerare alcune delle stime dell'equazione 4.9. Per acqua pura, $\Psi = 0$, quindi $h_s = 1$ e $p_{vs} = p^\circ(T_s)$. Molti sistemi biologici operano a potenziali idrici al di sopra di -2000 J/kg , cui corrisponde un'umidità al di sopra di 0.985. L'errore introdotto nell'attribuire ad h_s il valore 1 è quindi trascurabile.

Resistenza alla diffusione del vapore

La resistenza al vapore dell'equazione 4.4 è generalmente la somma della resistenza superficiale e di quella del strato limite. La resistenza della superficie è determinata dalle caratteristiche del sistema biologico o fisico ed è generalmente misurata e caratterizzata empiricamente (in termini di risposta alla temperatura, alla luce, all'acqua, ecc.). La resistenza del strato limite è principalmente collegata all'atmosfera, ed è sempre fortemente dipendente dal vento.

Nella tabella 4.1 sono riportati valori di resistenza superficiale alla diffusione del vapore per foglie ed insetti. È interessante notare sia le similitudini tra gli intervalli entro i quali variano le resistenze alla diffusione del vapore per piante ed insetti, sia i valori estremamente alti raggiunti da alcune specie. Nel considerare i numeri della tabella 4.1 deve essere tenuto presente che i numeri rappresentano valori medi per le superfici considerate; alcune aree, nell'ambito delle superfici considerate, possono presentare scostamenti anche notevoli dalla media.

Artropodi	s/m	Foglie	stomi aperti	stomi chiusi
			s/m	s/m
<i>Lithobius</i> sp.	1280	<i>Beta vulgaris</i>	160	4000
<i>Porcellio scaber</i>	3130	<i>Gossypium hirsutum</i>	110	3100
<i>Hemilepistus reaumuri</i>	15000	<i>Betula verrucosa</i>	115	7000
<i>Glossinia palpalis</i>	28700	<i>Pinus monticola</i>	125	2500
<i>Ornitodoros maubata</i>	86200	<i>Quercus robur</i>	1000	20000
<i>Androctonus australis</i>	431000			

Tabella 4.1 Resistenza alla diffusione del vapore di tegumenti di organismi viventi (Monteith e Campbell, 1980)

La conduttanza alla diffusione del vapore di un'intero manto vegetale è data dalla media pesata della conduttanza delle singole foglie che compongono il manto vegetale stesso (la conduttanza è il reciproco della resistenza). Quindi,

$$g_{vc} = \frac{\sum A_i g_{vsi}}{A} \quad [4.11]$$

dove A è l'area totale delle foglie ed A_i è l'area di foglie con conduttanza g_{vsi} . Le resistenze alla diffusione del vapore che spesso devono essere calcolate possono essere raccolte in due gruppi:

quello delle singole foglie o insetti, e quello di manti vegetali estese. La resistenza del strato limite di foglie o insetti può essere calcolato come:

$$r_{va} = 283 \sqrt{\frac{d}{u}} \quad [4.12]$$

dove d (m) è la larghezza media della foglia o il diametro dell'insetto e u è la velocità media del vento (m/s); le unità di misura della resistenza sono s/m. La resistenza di strato limite di un manto vegetale è calcolato da (Campbell, 1985):

$$r_{va} = 6.3 \frac{\ln(7.7z^* - 5)^2}{u} \quad [4.13]$$

dove z^* è un rapporto adimensionale tra l'altezza di misurazione della velocità del vento e l'altezza della coltura, e u è la velocità media del vento.

esempio di calcolo

Utilizziamo queste equazioni per calcolare il tasso di traspirazione da una coltura. Sono noti:

temperatura del manto vegetale:	30° C
pressione di vapore dell'aria:	1 kPa
resistenza del manto vegetale:	70 s/m
altezza della coltura:	1 m
altezza dell'anemometro:	3 m
velocità media del vento:	5 m/s

L'umidità delle superfici evaporanti dentro la foglia è circa 1 (eq. 4.5, quindi $p_{vs} \cong p^{\circ}(T_{30}) = 4.24$ kPa). Utilizziamo l'equazione 4.13, dove $z^*=3/1=3$, $r_{va} = 10.5$ m/s. La resistenza totale allo scambio di vapore è $r_{vc} + r_{va} = 70 + 10.5 = 80.5$ s/m.

La perdita totale è (eq. 4.4): $7.4(4.24-1)/80.5 = 0.3$ g m⁻² s⁻¹.

Flusso dell'acqua nel *continuum* suolo-pianta-atmosfera

La variabile guida del flusso di acqua nel *continuum* suolo-pianta-atmosfera è il gradiente nel potenziale idrico. Componenti diverse del potenziale idrico sono predominanti in punti diversi del flusso dell'acqua. L'acqua si muove dal suolo alle radici in assorbimento di una pianta principalmente da punti ad alto potenziale idrico verso punti a basso potenziale. Nel momento in cui l'acqua penetra nelle radici, membrane viventi, probabilmente l'endoderme, controllano il flusso di soluti mantenendo il potenziale osmotico necessario per avere un gradiente tra suolo e lo xilema. I potenziali matriciale e osmotico sono quindi importanti componenti del potenziale idrico quando l'acqua è fuori dalle radici, mentre il potenziale idrico all'interno dello xilema è perlopiù dovuto a una bassa pressione o tensione nell'acqua; queste differenze di pressione o tensione producono il flusso dell'acqua dallo xilema alla foglia. Nel mesofillo della foglia, il flusso passa attraverso le cellule e le pareti cellulari verso le superfici evaporanti nelle cavità stomatiche, dove l'acqua evapora. La componente matriciale del potenziale è responsabile per il flusso attraverso le pareti cellulari; all'interno della cellula il potenziale idrico è dato in gran parte dalle componenti osmotiche e di turgore della cellula.

All'interno dei tessuti della pianta, l'acqua nelle pareti cellulari è quindi in equilibrio con l'acqua nelle cellule, ma si ritiene ci siano resistenze piuttosto marcate nel flusso tra cellula e cellula, così che le differenze in potenziale idrico tra xilema e i siti ove avviene l'evaporazione possono essere notevoli (Boyer, 1985). Non si conosce con esattezza la via attraverso la quale fluisce l'acqua nell'epidermide delle radici e nel mesofillo fogliare, ma si ritiene accada sia attraverso le pareti cellulari sia attraverso le cellule, con una predominanza del flusso attraverso le cellule.

Nello sviluppo della teoria per descrivere l'assorbimento di acqua della pianta e la traspirazione, risulta utile rappresentare il processo descrivendolo nei termini di un circuito elettrico (Cowan, 1965). La figura 4.1 mostra una rappresentazione schematica di una pianta che assorbe acqua da un suolo nel quale l'apparato radicale è uniforme in analogia ad un circuito elettrico (sono mostrate le resistenze solo della fase liquida dell'acqua).

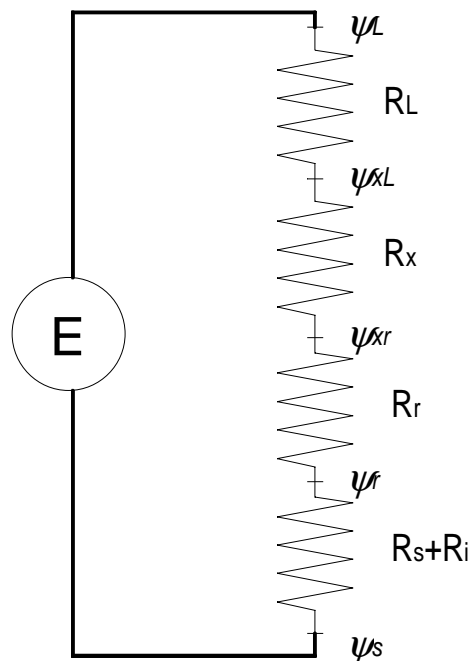


Figura 4.1 Rappresentazione del flusso di acqua dal suolo al tessuto fogliare in analogia ad un circuito elettrico. Sono indicati i potenziali idrici e le resistenze al flusso dal suolo sino agli spazi inter cellulari nelle foglie.

Il flusso di acqua si assume sia costante nel suolo e nella pianta. Il tasso di traspirazione, T , è regolato principalmente dalle variabili guida e dalle resistenze che agiscono sulla fase di vapore, quindi i potenziali idrici nella pianta mostrati in figura 4.1 sono principalmente la risultante di un valore imposto di T e quindi non ne determinano l'entità. Tuttavia, il potenziale idrico della foglia ha un effetto indiretto su T dato che la resistenza stomatica al flusso del vapore aumenta al diminuire del potenziale idrico della foglia. Il tipo di relazione tra resistenza stomatica e potenziale idrico della foglia sarà discusso più avanti.

Le resistenze più grandi nel flusso dell'acqua in fase liquida sono la resistenza del suolo (R_s), la resistenza dell'interfaccia suolo-radice (R_i), la resistenza dell'endodermide delle radici (R_r), la resistenza dello xilema radicale e dello stelo (R_x) e infine la resistenza idraulica della foglia (R_L). Per molte specie in situazioni di buona disponibilità idrica e in terreni di media tessitura, le resistenze importanti sono R_r e R_L . Come valori generali, un tasso rappresentativo di traspirazione a metà della giornata (T) di $2.3 \times 10^4 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ produce, in una pianta che abbia superato la fase giovanile, potenziali idrici fogliari intorno ai -1500 J/kg in foglie esposte alla

radiazione diretta, e di circa -1000 J/kg in foglie all'ombra. Quindi, quando $\psi_s \cong 0$, $\psi_L \cong -1500$ J/kg e ψ_{xL} (misurata su foglie ombreggiate, assumendo $T=0$) $\cong -1000$ J/kg. Se si assumono trascurabili le resistenze dovute a suolo e xilema, utilizzando la legge di Ohm e il circuito di fig. 4.1, possiamo calcolare $R_r = (\psi_s - \psi_{xL})/T = 500/2.3 * 10^4 = 2.2 * 10^6 \text{ m}^4 \text{ s}^{-1} \text{ kg}^{-1}$. Le resistenze del suolo e dell'interfaccia suolo-radice sono ininfluenti in suoli umidi, ma diventano importanti quando il suolo comincia ad asciugarsi (Bristow *et al.*, 1984).

Le resistenze relativamente alte al flusso dell'acqua nella pianta, unitamente all'estrema variabilità nella domanda evaporativa durante il giorno e tra giorni, portano a grande variabilità nel potenziale idrico della foglia. La figura 4.2 mostra una simulazione di questa variazione. Tipicamente, i potenziali idrici della foglia sono circa uguali a zero durante la notte, mentre durante il giorno essi variano spesso nell'intervallo da -1000 a -2000 J/kg.

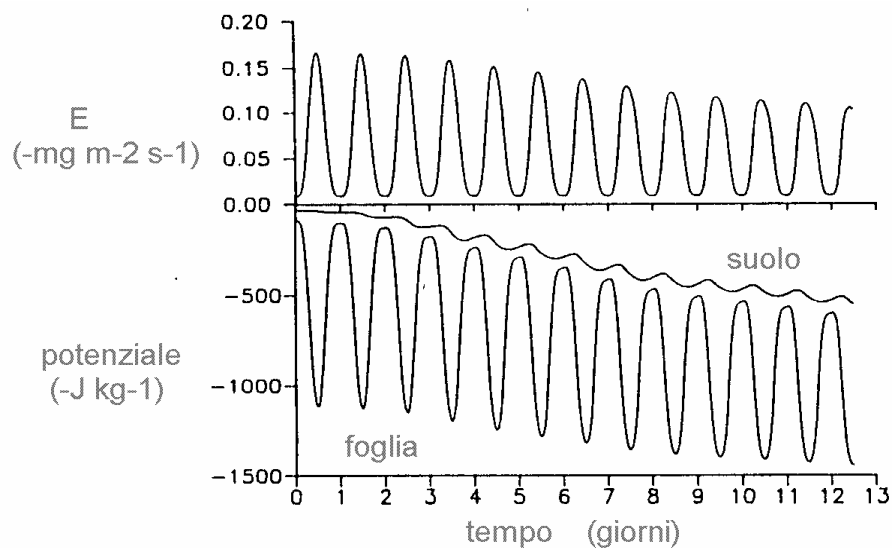


Figura 4.2 Traspirazione simulata e corrispondenti potenziali idrici della foglia e del suolo (media pesata) durante un ciclo di disseccamento del suolo di 12 giorni.

Il potenziale minimo raggiunto in condizioni di traspirazione elevata (determinato dal tasso di traspirazione e dalle resistenze di radici e foglie) appare determinato geneticamente, dal momento che specie differenti, in crescita nelle stesse condizioni, possono essere nello stesso istante a potenziali estremamente diversi. Inoltre, il potenziale idrico nelle foglie può variare, a parità di condizioni, anche a seconda dello stadio fenologico. Le differenze nel potenziale idrico sono fortemente correlate con l'elasticità delle cellule fogliari, ma le ragioni di queste differenze tra specie non sono chiare. E' invece certo che la misura del potenziale idrico delle foglie, da solo, non è una misura dello stress idrico in una pianta.

Assorbimento di acqua delle radici

Svilupperemo un modello che descrive l'assorbimento di acqua da parte delle radici, con un'analisi che è simile a quella presentata da Campbell (1985). Assumiamo che il volume delle radici sia orizzontalmente omogeneo e costituito da zone che hanno una densità costante. L'assorbimento di acqua da ogni zona è descritto come visto nel paragrafo precedente, facendo riferimento all'analogia con un circuito elettrico e utilizzando la legge di Ohm. La rappresentazione schematica è riportata in fig. 4.3:

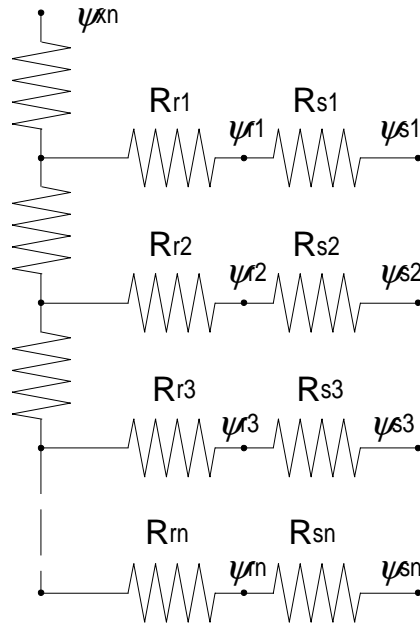


Figura 4.3 Rappresentazione del sistema suolo-radici in analogia con un sistema elettrico che mostra il potenziale idrico e le resistenze dovute a suolo e radici all'aumentare della profondità.

L'assorbimento totale, U , è la somma dell'assorbimento da ogni zona (strato); ne consegue che:

$$U = \sum \frac{\psi_{si} - gz_i - \psi_x}{R_{si} + R_{ri}} \quad [4.13]$$

dove ψ_{si} è il potenziale matriciale della zona i (questo termine potrebbe includere la componente osmotica), g è la costante gravitazionale (9.8 m s^{-2}), z_i è la profondità dello strato i , ψ_x è il potenziale xilematico, R_{si} è la resistenza del suolo nello strato i e infine R_{ri} è la resistenza delle radici, che può essere calcolata da:

$$R_{ri} = \frac{R_r}{L_i} \sum \quad [4.14]$$

dove L_i è la densità delle radici nello strato i . L'equazione 4.4 implica l'assunzione che la resistenza di ogni strato, R_{ri} , sia direttamente proporzionale alla resistenza totale delle radici, R_r , e inversamente proporzionale alla frazione di apparato radicale presente nello strato. La resistenza totale delle radici è calcolata a partire dal potenziale idrico e da misurazioni della traspirazione, come dimostrato nei paragrafi precedenti.

La resistenza al flusso dell'acqua del suolo è stata molto studiata ed è l'unica considerata in molti modelli che riguardano il *continuum* suolo-pianta atmosfera. Ciò non di meno, per tipiche condizioni di campo, R_{si} è praticamente trascurabile in comparazione a R_{ri} ; quindi, se una delle due resistenze non deve essere considerata per semplificare il modello, questa non dovrebbe essere quella dovuta alle radici. Infatti, è il valore della resistenza delle radici e la sua distribuzione nello spazio che determinano alle funzioni di assorbimento dell'acqua il loro andamento tipico (l'acqua è estratta più rapidamente dagli strati più superficiali), prevenendo il trasporto di notevoli quantità d'acqua da zone umide ad asciutte attraverso le radici. Alcuni modelli restringono artificialmente il movimento dell'acqua dalle radici al suolo, ma esiste un'evidenza sperimentale che mostra come la resistenza al flusso dell'acqua è circa la stessa prescindendo dal verso del flusso.

Possiamo risolvere l'eq. 4.13 rispetto a ψ_x , che rappresenta il potenziale della pianta, ottenendo:

$$\psi_x = \frac{\sum [(\psi_{si} - gz_i)/(R_{si} + R_{ri})] - U}{\sum [1/(R_{si} + R_{ri})]} \quad [4.15]$$

Il potenziale idrico della foglia è dato da:

$$\psi_L = \psi_x - UR_L \quad [4.16]$$

Combinando le equazioni 4.15 e 4.16, otteniamo:

$$\psi_L = \bar{\psi}_L - U(R_L + R_{sr}) \quad [4.17]$$

dove $\bar{\psi}_s$ è:

$$\bar{\psi}_s = \frac{\sum [(\psi_{si} - gz_i)/(R_{si} + R_{ri})]}{\sum [1/(R_{si} + R_{ri})]} \quad [4.18]$$

che può essere considerata una media pesata del potenziale idrico del suolo.

L'esistenza di un singolo valore per il potenziale idrico del suolo che è equivalente, dal punto di vista della pianta, ad un volume di suolo uniformemente occupato da radici e a potenziale idrico uniforme, permette utili applicazioni. La media pesata del potenziale idrico del suolo può essere determinata sia attraverso misurazioni del potenziale idrico e della densità delle radici nel profilo esplorato dalle radici (eq. 4.18), oppure può essere misurata direttamente (eq. 4.17) come potenziale idrico fogliare quando $U=0$ (in genere la mattina presto, immediatamente prima dell'alba).

Modelli semplificati di assorbimento di acqua

Molti modelli di assorbimento utilizzati in modelli di sistemi colturali sono versioni semplificate del modello dettagliato appena descritto. Abbiamo affermato che la resistenza del suolo al flusso dell'acqua è raramente fattore limitante il flusso stesso; se la consideriamo trascurabile, possiamo riscrivere l'eq. 4.13 come:

$$U = \sum U_i = \sum [(\psi_{si} - \psi_x)/R_{ri}] \quad [4.19]$$

possiamo inoltre riscrive eq. 4.14 come:

$$R_{ri} = \frac{R_r}{F_i} \quad [4.20]$$

dove R_r è la resistenza totale della pianta, e F_i è la frazione di radici nello strato i . Se assumiamo che la densità delle radici decresca linearmente con la profondità, possiamo dimostrare che F_i dipende solo da profondità e dallo spessore dello strato, oltre che dalla profondità massima dell'apparato radicale. Non è quindi richiesta alcuna informazione sull'effettiva densità delle radici. Combinando le equazioni 4.19 e 4.20, otteniamo:

$$U = \frac{\sum F_i \psi_i - \psi_x}{R_r} \quad [4.21]$$

Questo permette una definizione più semplice della media pesata del potenziale idrico del suolo rispetto a quella definita in eq. 4.18:

$$\bar{\psi}_s = \sum F_i \psi_i \quad [4.22]$$

dove il potenziale idrico di ogni strato è semplicemente moltiplicato per la frazione di radici in quello strato. Ne consegue che il potenziale idrico dello xilema può essere definito come:

$$\psi_x = \bar{\psi} - U R_r \quad [4.23]$$

Traspirazione delle piante

Il tasso di traspirazione è determinato dalla resistenza al flusso di vapore dalla coltura all'atmosfera e dalla differenza della pressione di vapore tra coltura e atmosfera. Dal momento che, nella media, la traspirazione non può essere maggiore dell'assorbimento, le piante devono esercitare un controllo sulla resistenza alla perdita di acqua così che assorbimento e traspirazione possano essere bilanciate. Un modo semplice e corretto nella sua approssimazione per bilanciare questo è quello di assumere che il tasso massimo di traspirazione, E_m , si ha con la massima apertura degli stomi; la chiusura degli stomi riduce la traspirazione secondo la seguente equazione:

$$E = \frac{E_m}{1 + (\psi_L / \psi_{Lc})^a} \quad [4.24]$$

dove ψ_{Lc} è il potenziale idrico al quale $E = E_m / 2$ e a è una costante per una specie, con un valore intorno a 10. Una interpretazione più rigorosa che prende in considerazione cambiamenti nella suddivisione dell'energia in gioco quando gli stomi chiudono è stata presentata da Campbell (1985), ma l'eq. 4.24 si può ritenere adeguata per molte applicazioni. A regime, $U = E$; le eq. 4.17 e 4.24 possono essere risolte simultaneamente per trovare il valore di ψ_L che bilancerà disponibilità e richiesta di acqua.

Combinazione di disponibilità e richiesta di acqua

Per combinare i modelli che regolano la disponibilità e la richiesta di acqua, è utile definire tassi adimensionali di assorbimento e di traspirazione:

$$U^* = U / E_m \quad ; \quad E^* = E / E_m$$

Definiamo anche un potenziale idrico fogliare adimensionale come:

$$\psi_L^* = \psi_L / \psi_{Lm}$$

dove ψ_{Lm} è il potenziale idrico fogliare quando si è alla massima traspirazione, E_m . Definiamo inoltre un potenziale idrico del suolo adimensionale:

$$\psi_s^* = \bar{\psi}_s / \psi_{Lm}$$

La resistenza totale della pianta $R_p = R_l + R_r$, è (eq. 4.17, con $\psi_s = 0$):

$$R_p = \frac{-\psi_{Lm}}{U_m} \quad [4.25]$$

Sostituendo questo nell'eq. 4.17, otteniamo:

$$U^* = \psi_L^* - \psi_s^* \quad [4.26]$$

Nella successiva figura l'eq. 4.26 è tracciata per due valori di ψ_s^* .

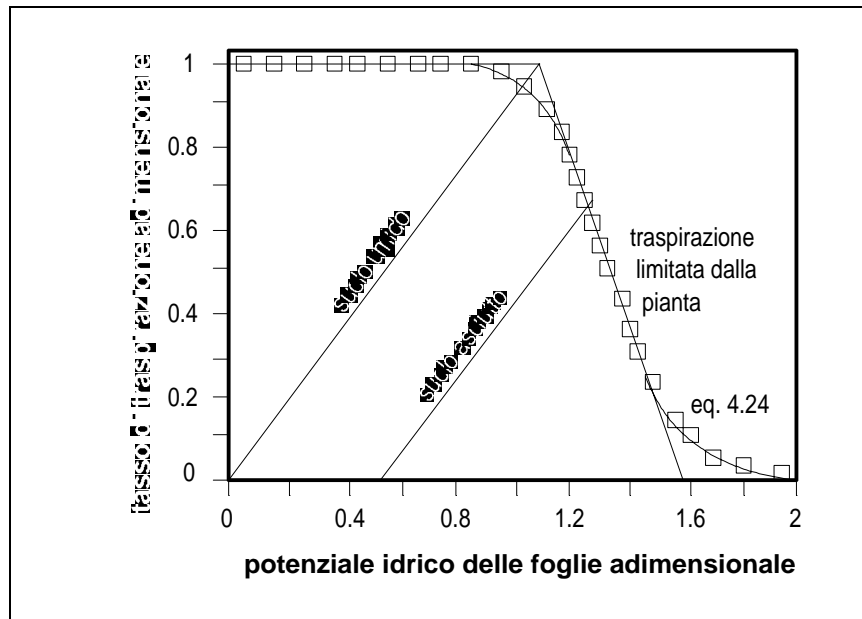


Figura 4.4 Grafico di assorbimento e traspirazione adimensionali, che mostra una approssimazione lineare all'equazione della perdita di acqua per traspirazione e la soluzione simultanea delle equazioni di assorbimento e perdita.

L'equazione per la perdita di acqua per traspirazione (eq. 4.24) può essere soddisfacentemente approssimata con una retta, come mostrato nella fig. 4.4. L'equazione della retta è:

$$E^* = \frac{\psi_{Lx}^* - \psi_L^*}{\psi_{Lx}^* - 1} \quad [4.27]$$

dove ψ_{Lx}^* è il potenziale idrico fogliare adimensionale raggiunto quando E^* è ridotto a 0. Nella figura 4.4, ψ_{Lx}^* è fissato a 1.5, che è un valore tipico per il comportamento stomatico di molte specie.

A regime, l'assorbimento deve essere uguale alla traspirazione, quindi $U^* = E^*$. Risolvendo le eq. 4.26 e 4.27 rispetto a U_p^* , il tasso potenziale di assorbimento adimensionale (con il valore assunto per il potenziale idrico fogliare adimensionale massimo) diventa:

$$U_p^* = 1 - \frac{2}{3}\psi_s^* \quad [4.28]$$

Il tasso potenziale adimensionale di traspirazione, $E_p^* = E_p / E_m$, è determinato dal tasso potenziale di traspirazione, E_p , che tratteremo con maggior dettaglio nel prossimo capitolo. Il

tasso effettivo di traspirazione, $E^* = U^*$, è il minimo tra U_p^* e E_p^* . Questo valore è sostituito nell'eq. 4.26 per determinare ψ_L^* .

Infine, per calcolare l'assorbimento da ogni strato, scriviamo:

$$U_i = \frac{F_i(\psi_{si} - \psi_L - ER_L)}{R_r} \quad [4.29]$$

Adesso fissiamo $\alpha = R_r / R_p$, quindi $1 - \alpha = R_L / R_p$, dove R_p è la resistenza totale della pianta ($R_r + R_L$). Un valore tipico per α è 2/3. Usando queste definizioni e l'eq. 4.25, l'eq. 4.29 diventa:

$$U_i = \frac{U_m F_i [\psi_L^* - \psi_{si}^* - (1 - \alpha)E^*]}{\alpha} \quad [4.30]$$

Conosciamo a questo punto il modo per calcolare tutti i termini dell'eq. 4.30, così che possiamo calcolare l'assorbimento di acqua da ogni strato e quindi l'assorbimento totale.

Crescita in relazione all'acqua

I processi descritti nei paragrafi precedenti sono in maggioranza risposte passive del potenziale idrico fogliare all'ambiente. Le piante sono strutturate in modo che sia mantenuto un potenziale osmotico nelle cellule relativamente stabile, a fronte di notevoli variazioni nel potenziale idrico fogliare. Tuttavia, il potenziale idrico fogliare influenza decisamente due processi importanti che determinano il tasso di accrescimento delle piante: la resistenza stomatica alla perdita di vapore, e la pressione di turgore per l'espansione delle cellule in crescita.

Gli stomi rispondono a diversi stimoli, ma una osservazione comune è quella che gli stomi si chiudono quando il turgore del tessuto fogliare è vicino a zero; questo è uno dei meccanismi di controllo che la pianta mette in atto per evitare il disseccamento. La chiusura degli stomi ha un effetto diretto sia sulla traspirazione sia sulla fotosintesi. L'effetto sulla fotosintesi sarà preso in esame nei prossimi capitoli.

La crescita e l'espansione delle cellule è influenzato anche da molti fattori, uno dei quali la pressione di turgore nelle cellule. Boyer (1985) ha proposto un modello semplice per simulare l'espansione cellulare, mettendo in evidenza i rapporti tra pressione di turgore e espansione cellulare e l'importanza della disponibilità di acqua per i tessuti in crescita. Altri fattori che influenzano la crescita sono la temperatura e la disponibilità di assimilati e nutrienti. La limitazione della crescita fogliare in risposta al deficit idrico produce una risposta a lungo termine nel bilanciare disponibilità e richiesta. La riduzione della superficie fogliare potenziale (o piuttosto la riduzione del tasso di incremento dell'area fogliare) è un metodo molto più efficace per controllare il consumo di acqua della coltura rispetto alla chiusura stomatica. L'effetto dello stress idrico per un periodo di tempo prolungato diventa apparente per la riduzione della crescita del manto vegetale; questo effetto è una parte importante nei modelli di crescita delle colture.

Tabella 4.2 Valori della pressione di vapor saturo e della pendenza della funzione di vapor saturo dell'aria per temperature da 0 a 34 gradi C.

temperatura C	pressione di vapor saturo kPa	pendenza della funzione Pa/C
0	0.612	44
1	0.658	47
2	0.706	50
3	0.759	54
4	0.814	57
5	0.873	61
6	0.936	65
7	1.003	69
8	1.074	73
9	1.149	78
10	1.229	82
11	1.314	87
12	1.403	92
13	1.499	98
14	1.600	104
15	1.706	110
16	1.819	116
17	1.939	123
18	2.065	130
19	2.199	137
20	2.340	145
21	2.489	153
22	2.646	161
23	2.812	170
24	2.986	179
25	3.171	189
26	3.365	199
27	3.569	210
28	3.784	221
29	4.010	232
30	4.248	244
31	4.498	256
32	4.760	269
33	5.036	283
34	5.326	297