Dipartimento di Agraria

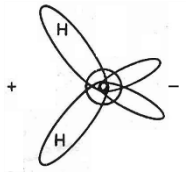
- Corso di Laurea Magistrale in *Scienze e Tecnologie Agraria* (LM 69) -
- Corso *Gestione agronomica delle risorse idriche*

Carmelo Santonoceto

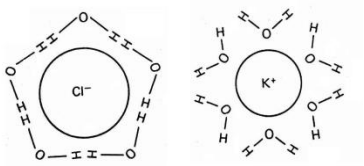
RAPPORTI ACQUA-PIANTA

PROPRIETÀ FISICHE E CHIMICHE DELL'ACQUA

L'acqua è il costituente essenziale di tutti gli esseri viventi. Nei tessuti di piante in piena crescita il suo contenuto può superare il 90%. Tutte le funzioni vitali della pianta come respirazione, fotosintesi, accrescimento e moltiplicazione cellulare, assorbimento radicale, traslocazione e trasformazione degli elementi nutritivi sono influenzate dalla disponibilità idrica. Di tutti i fattori della produzione, l'acqua è quella richiesta in quantità più elevata.
L'acqua è una sostanza con caratteristiche fisiche e chimiche del tutto peculiari che servono a spiegare perché essa è indispensabile per gli organismi viventi.
Tutto parte dal fatto che la molecola d'acqua ha una configurazione spaziale asimmetrica. La molecola d'acqua, infatti, è un dipolo. La natura bipolare dell'acqua spiega perché il lato positivo è attratto da cariche negative e quello negativo è attratto da cariche positive.



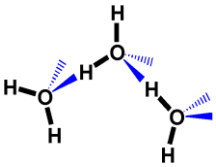
Questo fenomeno consente alle molecole d'acqua di interagire:



- sia con i cationi che con gli anioni, circondandoli con un velo liquido e mantenendoli in soluzione;

- con sostanze solide o aderendo alle loro superfici o insinuandosi per capillarità (es. in particelle di suolo o tra cellule vegetali);

- con altre molecole di acqua, legandosi fortemente le une alle altre mediante *forze di coesione*.



Quest'ultimo è l'aspetto che la differenzia da altri composti dell'idrogeno con peso molecolare simile, distinguendosi da essi per il punto di ebollizione, ma soprattutto per il punto di vaporizzazione nettamente più elevati (questo significa che per separare le molecole d'acqua occorre molta più energia rispetto agli altri composti).

- acqua H_2O p.m. 18

punto di ebollizione	100 °C
calore latente di vaporizzazione	586 cal g^{-1} di acqua (2,45 MJ kg^{-1})

- ammoniaca NH_3 p.m. 17

punto di ebollizione	-33 °C
calore latente di vaporizzazione	324 cal g^{-1} di acqua (1,36 MJ kg^{-1})

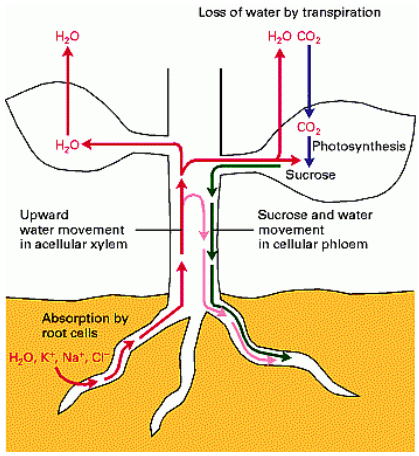
- idrogeno solforato H_2S p.m. 34

punto di ebollizione	-62 °C
calore latente di vaporizzazione	132 cal g^{-1} di acqua (0,55 MJ kg^{-1})

Il calore latente di vaporizzazione così elevato fa in modo che per passare dallo stato liquido a quello di vapore, l'acqua assorba una notevole quantità di energia, determinando un abbassamento della temperatura (ad esempio intorno alle foglie durante la traspirazione).
Un'altra caratteristica dell'acqua è quella di avere un elevato calore specifico (occorre 1 cal. per far passare 1 g di acqua da 14,5 a 15,5 °C): quindi una notevole capacità di assorbire calore facendo rilevare piccoli aumenti di temperatura. Questo fa si che, quando si verificano considerevoli aumenti di temperatura nell'atmosfera, all'interno della pianta gli incrementi di temperatura siano più ridotti.
La capacità delle molecole d'acqua di *coaderire* le une alle altre e di aderire ad altre sostanze spiega la sua elevata capillarità e la capacità di infiltrarsi nei minuscoli pori delle pareti cellulari o negli interstizi presenti tra le cellule muovendosi per differenza di potenziale.

FUNZIONI DELL'ACQUA NELLA PIANTA

Vediamo ora quali sono le funzioni svolte dall'acqua nei vegetali durante questo percorso.
- *È reagente nella sintesi fotosintetica e in tutti i processi fisiologici e biochimici.* L'acqua è il reagente in molte reazioni metaboliche che avvengono nella pianta di cui regola e presiede i più importanti fenomeni vitali. Nella fotosintesi l'atomo di idrogeno della molecola d'acqua è incorporato nei composti organici mentre gli atomi di ossigeno vengono liberati nell'atmosfera.
- *Regola la moltiplicazione e l'espansione cellulare.* L'acqua impartisce turgore alle cellule che crescono e quindi, oltre a far assumere loro una determinata, forma e dimensione ne permette la moltiplicazione. Inturgidendo le cellule, determina la consistenza, l'aspetto e le dimensioni proprie della pianta. In queste condizioni fornisce sostegno meccanico ai tessuti non lignificati.
- *È solvente delle sostanze nutritive del terreno permettendone l'assorbimento.* Come già detto in precedenza, l'acqua è dotata di un elevato potere solvente. Grazie alla sua natura bipolare, forma un velo liquido intorno a cationi e anioni mantenendoli in soluzione. Per questo motivo nel terreno è considerata un fondamentale agente di apprestamento in quanto la soluzione circolante veicola e mette a disposizione gli elementi minerali permettendone l'assorbimento da parte delle radici nella forma utilizzata dalle piante.



- *È veicolo degli elementi nutritivi e dei prodotti metabolici sintetizzati all'interno delle piante.* Una volta penetrata all'interno della pianta consente il trasporto degli elementi minerali attraverso i vasi xilematici fino alle foglie e, da queste ultime, veicola i prodotti elaborati dalla pianta fino agli organi di riserva.
- *Azione termoregolatrice.* Una volta avvenuti tutti i suddetti passaggi, la maggior parte dell'acqua assorbita dalla pianta viene traspirata nell'atmosfera, svolgendo un'ultima fondamentale funzione: quella termoregolatrice, in quanto il passaggio dell'acqua dallo stato liquido a quello di vapore assorbe energia determinando un abbassamento della temperatura dell'atmosfera intorno alle foglie. Se non fosse per l'effetto di raffreddamento determinato dalla traspirazione, le foglie fortemente riscaldate correrebbero il rischio di danneggiamento dei loro tessuti arrivando fino alla morte per eccesso di calore. Analizziamo questi aspetti più in dettaglio.
- L'acqua è il reagente in molte reazioni metaboliche che avvengono nella pianta di cui regola e presiede i più importanti fenomeni vitali.

Nei processi anabolici che comprendono l'insieme dei processi di sintesi o bioformazione delle molecole organiche più complesse da quelle più semplici o dalle sostanze nutritive come nel caso della fotosintesi.

Nella fotosintesi, infatti, l'atomo di idrogeno della molecola d'acqua è incorporato nei composti organici mentre gli atomi di ossigeno vengono liberati nell'atmosfera. Il processo fotosintetico, che avviene nei cloroplasti delle cellule vegetali, può essere riassunto dalla seguente equazione chimica: $6CO_2 + 6H_2O + Energia\ solare \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$.

Nei processi catabolici attraverso i quali le molecole organiche complesse vengono scisse in molecole più semplici, con conseguente liberazione di energia. Ad esempio il processo di amilolisi prevede la trasformazione dell'amido in zucchero per idrolisi o per azione enzimatica (amilasi). Nelle piante, attraverso l'amilolisi, l'amido di riserva, solido, viene trasformato in composti solubili in acqua e diffusibili.

- L'acqua impartisce turgore alle cellule che crescono e quindi fa assumere loro una determinata, forma e dimensione che, a sua volta permette alle cellule di moltiplicarsi. Inturgidendo le cellule, determina la consistenza, l'aspetto e le dimensioni proprie della pianta. In queste condizioni fornisce sostegno meccanico ai tessuti non lignificati.

Per poter comprendere il meccanismo con cui l'acqua conferisce turgidità alle cellule occorre richiamare il concetto di potenziale idrico.

Il potenziale idrico è l'energia che determina il movimento e la direzione del flusso idrico attraverso le membrane cellulari, tessuti e organi della pianta; esso è utilizzato per quantificare il lavoro che una pianta deve spendere per assorbire l'acqua dal terreno attraverso le radici. La sua conoscenza, dunque, ci permette di stabilire lo stato idrico delle piante. Per convenzione il potenziale idrico viene indicato con la lettera greca psi (**Ψ**).

Il movimento dell'acqua si verifica verso una caduta di potenziale idrico quindi quanto più il potenziale è basso tanto più sarà probabile che l'acqua si sposti verso la cellula o il tessuto con tale potenziale. In definitiva, le differenze di potenziale idrico danno luogo a dei flussi convettivi che determinano lo spostamento dell'acqua nelle piante.

Il potenziale idrico rappresenta una pressione che dipende da vari fattori che possono avere, a seconda dei casi, un'incidenza più o meno rilevante su esso. Pertanto, possiamo definirlo come una sommatoria delle seguenti componenti:

ψm + ψg + ψπ + ψp = Ψw

Ψm *potenziale matriciale* dovuto all'affinità di adsorbimento dell'acqua alle sostanze colloidali presenti nel protoplasma cellulare e alle pareti cellulari.

Ψm è importante nel suolo in cui ne influenza la ritenzione idrica, ma nelle cellule della maggior parte delle specie coltivate è trascurabile. Wiebe (1966), misurò il potenziale di matrice in diversi tessuti e trovò che era di circa 0,01 MPa. In questi casi esso è molto spesso trascurato perché non partecipa o partecipa molto poco al potenziale totale dell'acqua.

Ψg *potenziale gravitazionale* anche questa componente del potenziale idrico, dovuta alla forza di gravità, viene spesso trascurata a causa della sua scarsa influenza nei tessuti vegetali. Essa assume una qualche rilevanza nella fase discendete dell'acqua nei vasi floematici.

Ψπ *potenziale del soluto* All'interno delle cellule esistono delle vescicole contenenti soluzioni acquose: i vacuoli. La parola significa "vuoto" infatti per molto tempo i vacuoli erano sfuggiti all'osservazione perché sono pieni di acqua e quindi trasparenti. In realtà nei vacuoli sono presenti varie sostanze in soluzione che conferiscono al liquido una tensione osmotica più elevata del citoplasma circostante. Questa tensione determina il passaggio dell'acqua all'interno del vacuolo.

Ψp ***potenziale di turgescenza (o di turgore o di pressione)*** a seguito del suddetto passaggio dell'acqua al suo interno, il vacuolo, rigonfiandosi, esercita dentro la cellula una pressione idrostatica chiamata pressione di turgore a cui si oppone la parete cellulare con una pressione di pari intensità ma di direzione opposta. Pertanto, la pressione di turgore è uguale come grandezza e opposta come direzione alla pressione della parete cellulare.

Il potenziale di turgescenza è l'unica componente del potenziale idrico delle piante che non ritroviamo anche nel terreno.

Il potenziale di pressione (***Ψp***) è generalmente positivo, la pressione di turgore può variare da +0,3 a +0,5 MPa nel pomeriggio di una calda giornata estiva a circa +1,5 - +2,0 MPa durante le ore notturne. Questa tipica fluttuazione giornaliera della pressione di turgore corrisponde alla fluttuazione giornaliera che si registra nel contenuto in acqua delle foglie. Considerati i valori elevati che assume il potenziale di turgore (strettamente correlato col potenziale del soluto), i valori del potenziale matriciale (circa 0,01 MPa) e quello gravitazionale (0,1 MPa) sono considerati trascurabili.

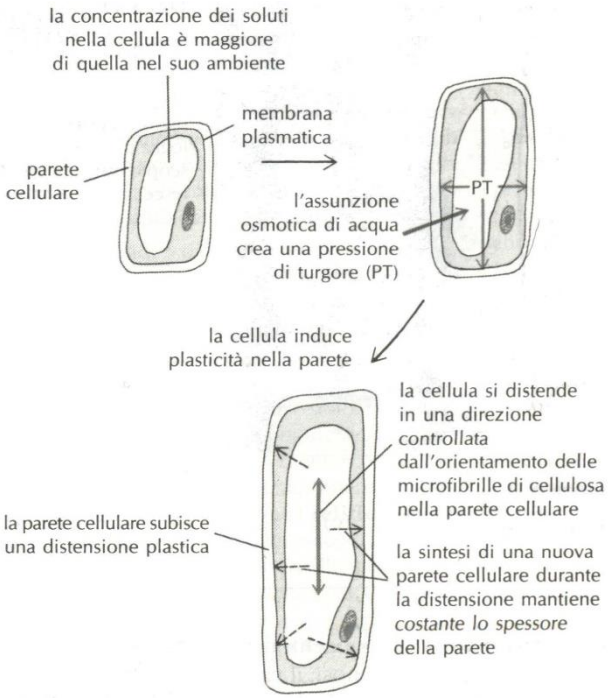
Una cellula vegetale è generalmente rigonfia e distesa per gran parte della sua vita.

In realtà la normale posizione eretta dello stelo di una giovane plantula con le pareti cellulari non ancora lignificate dipende in gran parte dalle pressioni positive di turgore presenti in ogni cellula dei suoi tessuti.

Un secondo ruolo della pressione di turgore è svolto nella distensione della parete cellulare primaria.

La cellula vegetale cresce per il cedimento della parete cellulare alla pressione di turgore. Soltanto quando quest'ultima è elevata si verifica la crescita.

La parete cellulare cede alla pressione di turgore ed ha luogo la distensione plastica (la parete mantiene il proprio spessore grazie alla formazione di nuovo tessuto). Contemporaneamente molecole di altro soluto vengono secrete all'interno del vacuolo, in modo da indurre l'assorbimento osmotico di acqua dalle cellule e dai tessuti vicini. In tal modo il potenziale del soluto e quindi il potenziale di pressione della cellula è mantenuto al valore originale.



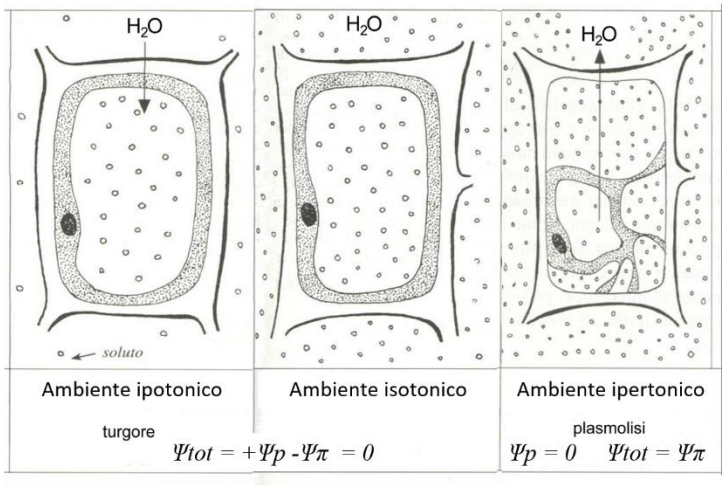
Se la soluzione esterna alla cellula ha una tensione osmotica più bassa di quella interna (soluzione esterna ipotonica, soluzione interna ipertonica), la cellula è in grado di assorbire acqua dall'ambiente circostante. Questo è ciò che avviene durante la notte, quando la pianta assorbe acqua e la concentrazione dei soluti nei tessuti si riduce, per cui si ha il passaggio di liquido all'interno del vacuolo che, in condizioni di buon rifornimento idrico della pianta, può esercitare all'interno della cellula una pressione idrostatica di + 1,5 - +2,0 MPa. A questa pressione la parete primaria della cellula reagisce con una pressione di pari intensità ma di verso opposto, per cui una cellula in pieno turgore ha un potenziale idrico totale pari a 0 MPa; i suoi potenziali di soluto e di pressione sono uguali, ma di segno opposto $\Psi w = +\Psi p - \Psi \pi = 0$ le due pressioni si annullano.

Durante il giorno, invece, la pianta traspira e nei suoi tessuti l'acqua diminuisce e aumenta la concentrazione del soluto e, quindi, la tensione osmotica. In questo caso è la cellula ad avere una tensione osmotica più bassa rispetto a quella circostante (soluzione esterna ipertonica,

soluzione interna ipotonica), per cui si verifica il passaggio di liquido dal vacuolo, riempitosi durante la notte, ai tessuti esterni, nei quali la soluzione andrà diluendosi per l'acqua sottratta alla cellula, fino a quando non si raggiunge uno stato di isotonia cioè di equilibrio tra tensione del vacuolo e tensione esterna. A questo punto non vi sarà più passaggio di liquido dalla soluzione interna alla cellula verso l'esterno e viceversa. In condizioni di isotonia, Ψp oscilla, generalmente, tra +0,3 e +0,5 MPa. Anche in questo caso, all'interno della cellula, i potenziali di soluto e di pressione sono uguali, ma di segno opposto, per cui il potenziale idrico totale sarà pari a 0 MPa

Se, però, la tensione esterna alla cellula si mantiene per lungo tempo su livelli superiori a quella interna, ad esempio quando, in condizioni di carenza idrica del terreno, la pianta non riesce più a rifornirsi di acqua, continuando la perdita dell'acqua per sottrazione determinata dall'osmosi, si arriva allo stato detto di plasmolisi, fenomeno in cui si assiste al distaccamento del citoplasma dalla parete cellulare.

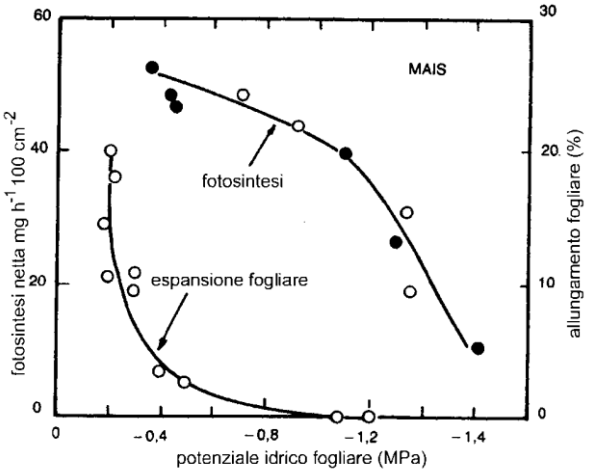
Se la plasmolisi è di lieve entità, cioè se solo una piccola porzione del citoplasma si è staccata dalla parete, il danno subìto dalla cellula non è grave, ed essa può anche riprendere a funzionare in presenza di una soluzione ipotonica esterna dalla quale possa riassorbire acqua. Se, invece, la contrazione è stata forte, e gran parte del citoplasma si è staccato dalla parete, allora subentrano nella cellula alterazioni tali da compromettere la sua vitalità e determinare spesso la morte.



Il potenziale di turgore Oscilla da +0,5 a +2 MPa — *Il potenziale di turgore oscilla da +0,3 a +0,5 MPa* — *Il potenziale di turgore è nullo*

Nelle cellule plasmolizzate Ψp = 0. In una cellula a turgore zero (cioè una cellula flaccida) Ψw = Ψπ.

La figura mette in evidenza come al diminuire del potenziale idrico fogliare si riduce sia l'espansione delle foglie, sia l'attività fotosintetica (espressa in mg di CO_2 assorbita ogni ora da 100 cm^2 di superficie fogliare).



Relazione tra potenziale idrico, espansione fogliare e fotosintesi in piante di mais

- Come già detto in precedenza, l'acqua è dotata di un elevato potere solvente che le conferisce la capacità di sciogliere un maggior numero e una maggiore quantità di sostanze rispetto a qualsiasi altro liquido. Grazie alla sua natura bipolare, forma un velo liquido intorno a cationi e anioni mantenendoli in soluzione. Per questo motivo nel terreno è considerata un

fondamentale agente di apprestamento in quanto la soluzione circolante veicola e mette a disposizione gli elementi minerali permettendone l'assorbimento da parte delle radici. Una volta penetrata all'interno della pianta consente il trasporto degli elementi minerali attraverso i vasi xilematici fino alle foglie e, da queste ultime, veicola gli elaborati prodotti dalla pianta fino agli organi di riserva.

- Il contenuto idrico all'interno dei tessuti varia moltissimo: esso può superare il 90% negli organi in piena attività vegetativa e scendere sotto il 10% nei semi o nelle gemme dormienti. L'acqua che entra nella costituzione della pianta e che viene fissata nella sostanza organica è solo una piccolissima parte dell'acqua assorbita dall'apparato radicale (circa 1 – 1,5%): il 99% di questa viene eliminata nell'atmosfera sotto forma di vapore nel processo di traspirazione, mediante il quale l'acqua svolge un ultima importantissima funzione nei confronti della pianta: di termoregolazione. Il passaggio dell'acqua dallo stato liquido a quello di vapore, infatti, assorbe energia determinando un abbassamento della temperatura dell'atmosfera intorno al manto vegetale.

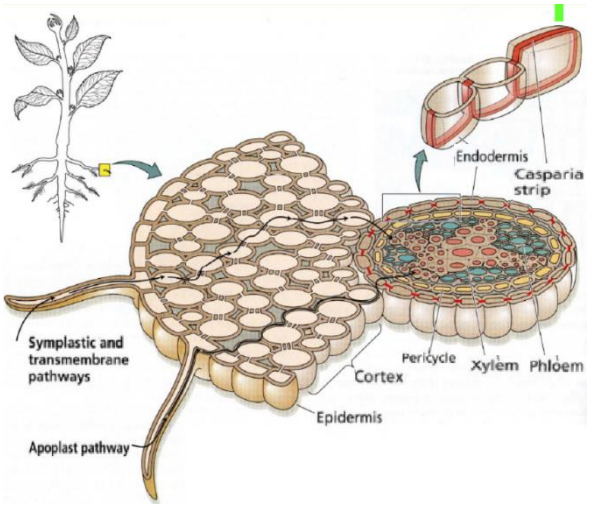
Se non fosse per l'effetto di raffreddamento della traspirazione, le foglie illuminate dal sole non sarebbero capaci di evitare danni per surriscaldamento. Si correrebbe il rischio di danneggiamento dei tessuti fogliari arrivando fino alla morte della foglia per eccesso di calore.

Vi è, dunque, un continuo passaggio di acqua dalla soluzione del terreno ai peli radicali ed attraverso i tessuti vascolari alle cellule delle foglie e da queste all'atmosfera esterna.

Per limitare la perdita continua di acqua che va nell'atmosfera, vi è uno strato cuticolare di materiale impermeabile all'acqua sulla superficie più esterna della foglia. La perdita di acqua nell'atmosfera è pure regolata dagli stomi nei tessuti dell'epidermide della foglia.

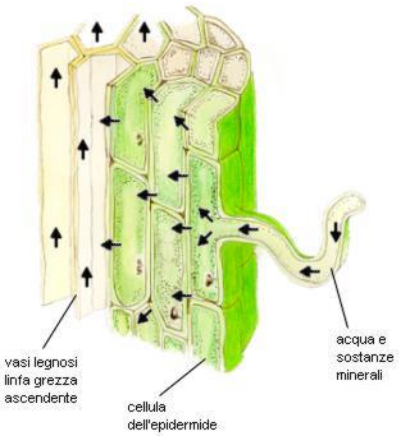
Pertanto per tutta la durata della sua crescita la pianta deve affrontare la necessità di mantenere nel suo interno una quantità di acqua adeguata alle sue normali funzioni. Non soltanto la pianta deve contrastare la continua richiesta di acqua dell'atmosfera, ma deve anche sottrarre l'acqua al terreno, in cui le riserve di acqua sono spesso limitate.

Si stabilisce un rapporto fra il fabbisogno d'acqua dell'atmosfera e la capacità delle foglie di ritardare la perdita d'acqua per evaporazione da un lato e dall'altro la capacità delle radici di assorbire acqua. Questo equilibrio, chiaramente indicato col termine "bilancio idrico", rappresenta la differenza tra le "entrate" e le "uscite" di acqua nella pianta. Le giovani radici nella zona di differenziamento cellulare sono ricoperte di numerosi microscopici peli radicali. Si tratta di sottili estroflessioni delle cellule dell'epidermide dotate di grossi vacuoli specializzate nell'assorbimento di acqua e sostanze minerali dal terreno. L'assorbimento di questa soluzione attraverso i peli radicali può seguire due vie. La via *apoplastica* è quella che utilizza gli spazi intercellulari e le pareti cellulari che sono altamente porose e idrofile. Quella *simplastica*, che è sinonimo di transcellulare, prevede il passaggio dell'acqua all'interno

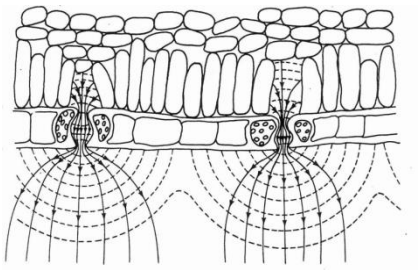


del protoplasto. L'acqua si muove indifferentemente con entrambe le modalità fin quando raggiunge l'endodermide dove, per la presenza della banda del Caspary costituita da suberina (e quindi impermeabile all'acqua) viene interrotto il movimento apoplastico e l'acqua deve seguire per forza la via simplastica.

Superate le cellule dell'epidermide e quelle della corteccia, l'acqua raggiunge i vasi legnosi. Nel floema e nello xilema si sfrutta il fatto che questi sono dei vasi in cui l'acqua scorre liberamente. Nel floema sotto l'azione della forza di gravità, nello xilema in seguito alla forza di aspirazione della chioma causata dalla traspirazione fogliare. Attraverso lo xilema, la linfa sale in alto lungo il fusto fino alle foglie. Questo flusso di acqua verso l'alto è chiamato *corrente di traspirazione*. Condizione essenziale è che la colonna d'acqua all'interno dei vasi non si interrompa. Questa capacità è conferita all'acqua dalla sua forza di coesione, nonostante le tensioni e la forza di gravità cui è sottoposta all'interno dei vasi.

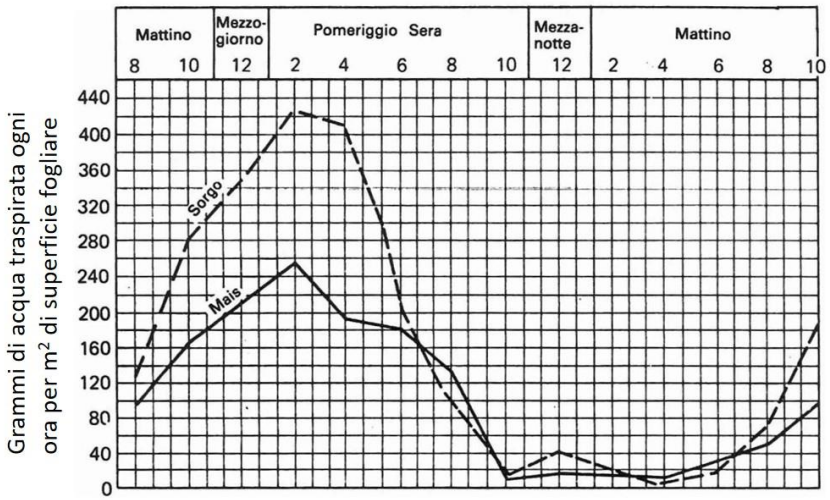


L'acqua, attraverso una fitta rete di fasci vascolari collegati ai vasi legnosi, si insinua tra le cellule del mesofillo delle foglie e da qui, grazie alle sue proprietà di adesione e capillarità, giunge alle camere sottostomatiche e da queste evapora, attraverso le aperture stomatiche, nell'atmosfera.

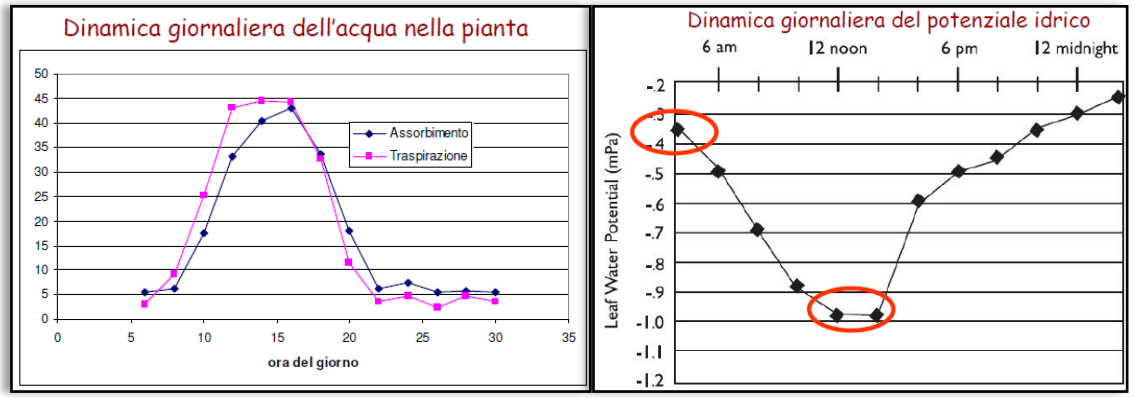


La differenza di potenziale nel continuum suolo-pianta-atmosfera è, quindi, la forza che guida il trasporto dell'acqua attraverso la pianta: il flusso seguirà la direzione dal suolo (ψ_{suolo} = -0,01 ÷ -0,15 MPa) verso l'atmosfera (ψ_{atm} = -50 ÷ -100 MPa,) passando attraverso la pianta.

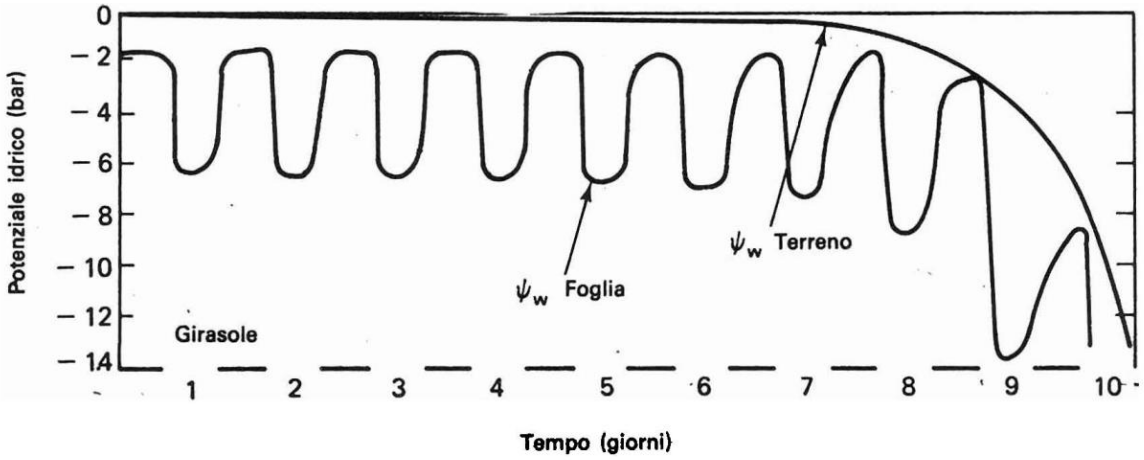
La velocità di traspirazione da una foglia presenta in genere un ciclo giornaliero. In una tipica giornata estiva, vi è un rapido aumento di traspirazione durante le ore del mattino ed un massimo è raggiunto nel primo pomeriggio. Successivamente segue una progressiva diminuzione fino a ridursi a valori molto bassi o nulli durante la notte.



Quando l'acqua traspirata dalle foglie supera quella assorbita dalle radici (bilancio idrico negativo) si verificano fenomeni di *deficit idrico*.
Deficit idrici moderati sono inevitabili durante il giorno: da una parte perché il contenuto idrico del suolo può essere moderato o per l'eccessiva secchezza dell'aria; dall'altra perché, nelle ore più calde della giornata, la pianta non riesce a soddisfare la richiesta evapotraspirativa dell'atmosfera anche se il terreno è ben rifornito di acqua.
In queste condizioni non estreme, la pianta ristabilisce l'equilibrio idrico durante la notte rimettendo il suo potenziale idrico in equilibrio con quello del terreno.



Le variazioni prima descritte hanno, quindi, un andamento del potenziale idrico della pianta fluttuante giornalmente con un minimo a fine giornata e un massimo all'alba.
Quando, però, impoverendosi di acqua, giorno dopo giorno, il potenziale idrico del terreno scende sotto una certa soglia, il vegetale ha sempre più difficoltà ad estrarre acqua dal suolo. Nel momento in cui iniziano a verificarsi alterazioni metaboliche determinate dalla deficienza d'acqua, si parla di *stress idrico*.
Oltre un certo limite, la pianta non è più in grado di abbassare il proprio potenziale idrico al di sotto di quello del suolo. Questo punto critico (in cui la pianta cessa ogni assorbimento) corrisponde al *punto di appassimento permanente* (ψ = -15 bar).



Rappresentazione schematica dei cambiamenti di potenziale idrico della foglia ($\psi_{w\ foglia}$) e del terreno ($\psi_{w\ terreno}$) in una pianta di girasole cresciuta inizialmente in un terreno umido ($\psi_{w\ terreno}$ = 0). Il ψ_w della foglia durante il giorno si riduce a seguito della traspirazione, di notte ristabilisce l'equilibrio col ψ_w del terreno. Quando quest'ultimo diminuisce, al ridursi del contenuto idrico del terreno, la pianta è costretta ad abbassare ulteriormente il proprio ψ_w per poter sottrarre acqua al terreno, fino ad arrivare alla linea tratteggiata (ψ_w =-14 bar) punto in cui è prossima ad appassire in quanto non riesce più ad estrarre acqua.

Pesanti deficit idrici (o stress idrico) hanno importanti conseguenze su molti processi vitali, quasi sempre negative: già gravi quando l'appassimento si manifesta visivamente.
In rapporto a quanto detto in precedenza sull'effetto delle deficienze idriche sulla crescita, sullo sviluppo e sull'assimilazione netta della pianta, il danno può essere variabile in relazione alla specie e alla fase in cui la deficienza si manifesta. In particolare si possono distinguere due situazioni.
- *Specie a sviluppo indeterminato*, ossia a ritmo di crescita continuo, coltivate per la biomassa totale: ad esempio, alberi da legno, foraggere, barbabietola da foraggio, ecc. Queste piante possono tollerare ripetuti stress e riprendere ogni volta la crescita con una diminuzione di resa (rispetto alla resa che si avrebbe in assenza di qualsiasi stress) proporzionale al deficit idrico misurato dal rapporto tra ETR ed ETP: infatti gli effetti dello stress durante uno specifico stadio di sviluppo sono indipendenti dagli altri; ciò può essere espresso dalla seguente formula:

$$\frac{Y}{Y_{max}} = \frac{\sum_{i=1}^{n} (ETR)_i}{\sum_{i=1}^{n} (ETP)_i}.$$

Il seguente esempio è fatto supponendo in una coltura tre stadi aventi uguale sensibilità relativa allo stress idrico

Stadio 1 2 3

$$\frac{ETR}{ETP} = \frac{80 + 50 + 90}{80 + 100 + 120} = \frac{220}{300} = 0{,}73 :$$

La resa ottenuta è il 73% di quella potenzialmente massima.

- *Specie a sviluppo determinato*: il loro ciclo comprende una serie di fasi di sviluppo, dipendenti l'una dall'altra, che portano alla formazione di certi organi utili ai fini produttivi (semi, frutti, ecc.).
Gli effetti degli stress che possono colpire le varie fasi non sono ininfluenti sulle fasi successive, per cui non vale la regola additiva riportata nel caso precedente, ma quella moltiplicativa espressa dalla formula:

$$\frac{Y}{Y_{max}} = \prod_{i=1}^{n} \left(\frac{ETR_i}{ETP_i} \right)$$

Esempio:

Stadio 1 2 3

$$\frac{ETR}{ETP} = \frac{80 \cdot 50 \cdot 90}{80 \cdot 100 \cdot 120} = \frac{360.000}{960.000} = 0{,}37$$

La resa è appena il 37% di quella teorica.
È evidente che in questo caso un grave stress che colpisca anche una sola fase compromette molto severamente la resa finale.
Con colture di questo secondo tipo è importante che l'irrigazione possa garantire il soddisfacimento del fabbisogno idrico in ogni momento del ciclo.