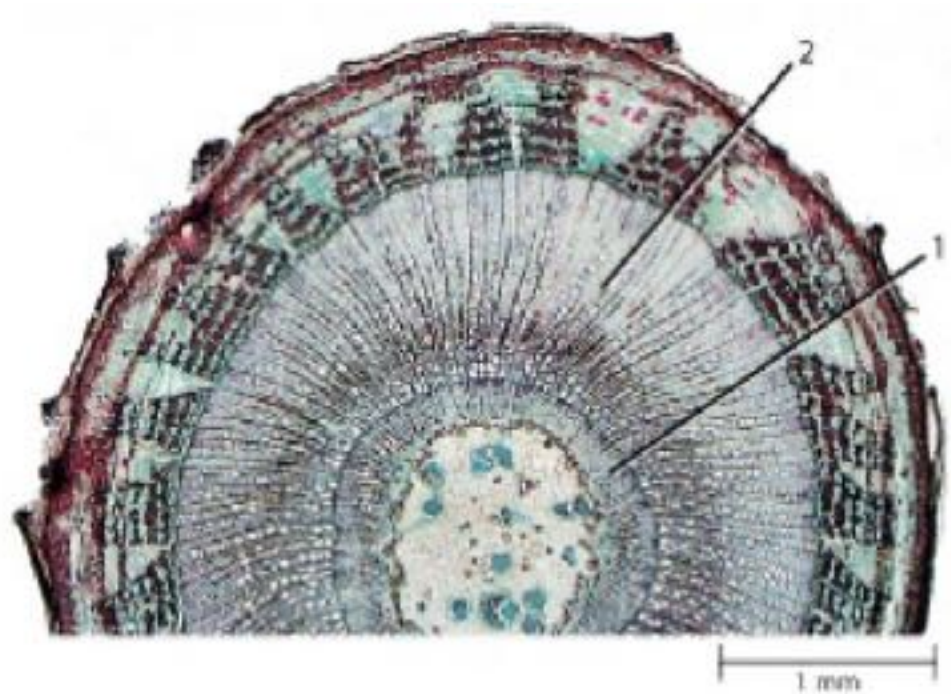
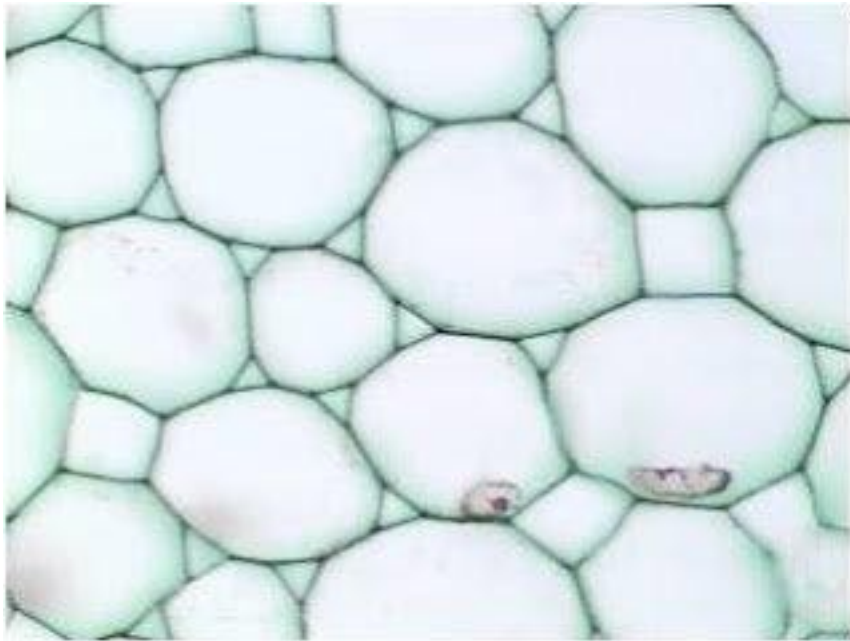
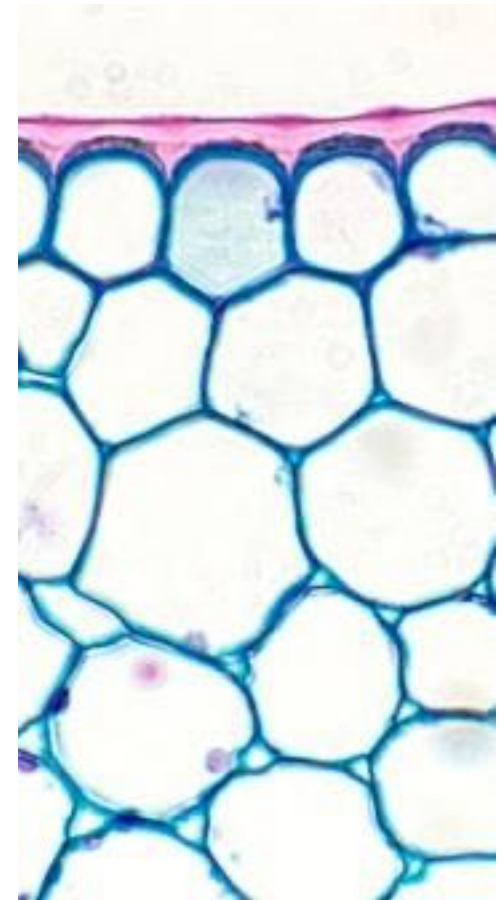
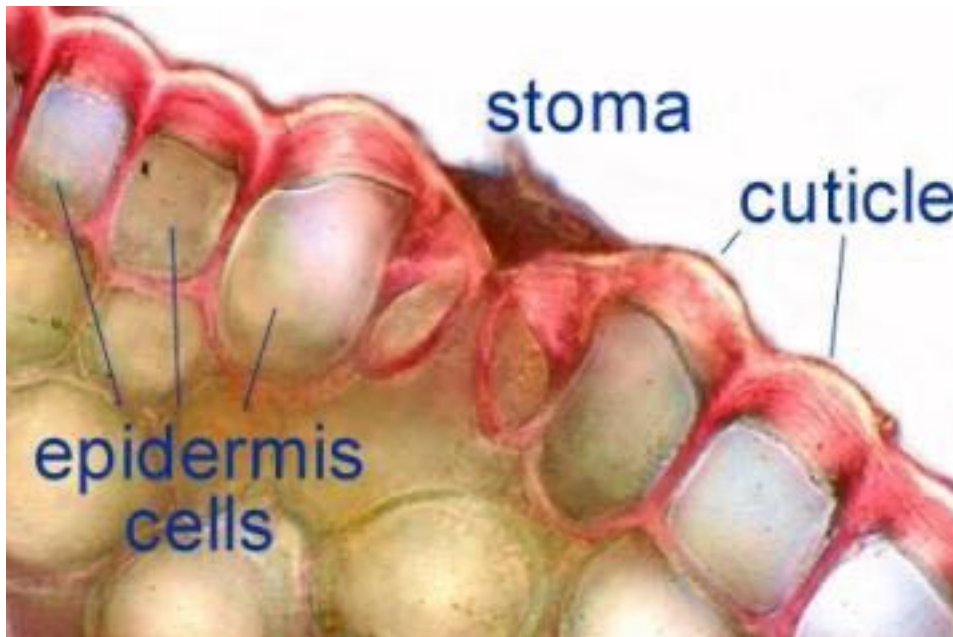


# Istologia e anatomia vegetale



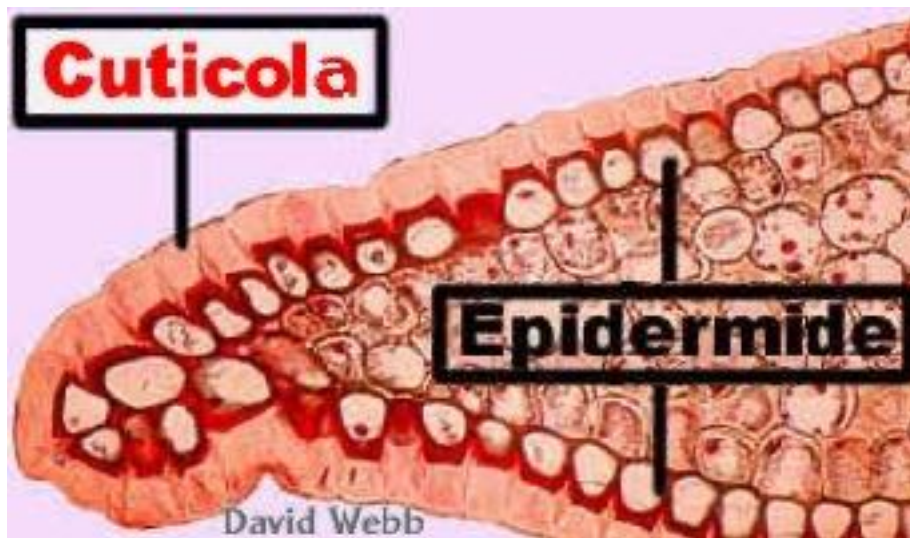
La CUTICOLA è particolarmente evidente in sezione trasversale, come l'insieme della parte più esterna delle pareti secondarie dell'epidermide che "guardano" verso lo spazio esterno.





Evidenziata dall'applicazione di coloranti lipofili, lo spessore della cuticola è diverso da specie e specie, e dipende entro certi limiti dal grado di aridità ambientale al quale la pianta è esposta.

Molto spesso lo strato più esterno ha forma irregolare, per la presenza di CERIE EPICUTICOLARI, che rendono la lamina fogliare particolarmente idrorepellente.






La presenza della cuticola riduce drasticamente la perdita di acqua dall'organo.

La traspirazione cuticolare delle sottili foglie delle specie di ambienti umidi (con cuticola sottile) non raggiunge neppure il **10%** della velocità di evaporazione di una superficie libera d'acqua di uguale superficie.

Nelle foglie di conifere (es. pini, abeti) e sclerofille mediterranee (es. leccio, *Quercus ilex*) la traspirazione ammonta solo allo **0,5%**.

Nelle piante grasse (es. in alcune Cactaceae), in cui la cuticola raggiunge spessori veramente ragguardevoli, appena allo **0,05%**.



A vertical strip on the left side of the slide shows a microscopic view of plant tissue. It features a prominent, multi-layered cuticle on the surface, followed by several layers of epidermal cells and a large, vascularized cortex with distinct xylem and phloem regions.

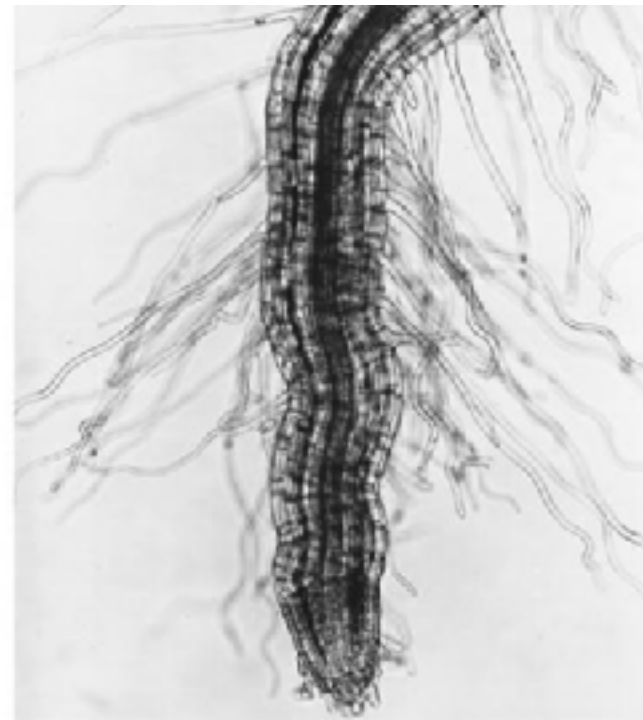
Da un punto di vista evolutivo la cuticola rappresenta una conquista fondamentale per assicurare la sopravvivenza della pianta negli ambienti delle terre emerse.

Essa è un “must” di tutte le piante **omoioide**, e la sua assenza è incompatibile con la vita di questi organismi, tranne in quelli che vivono sempre immersi (es. *Zostera*)





(a)

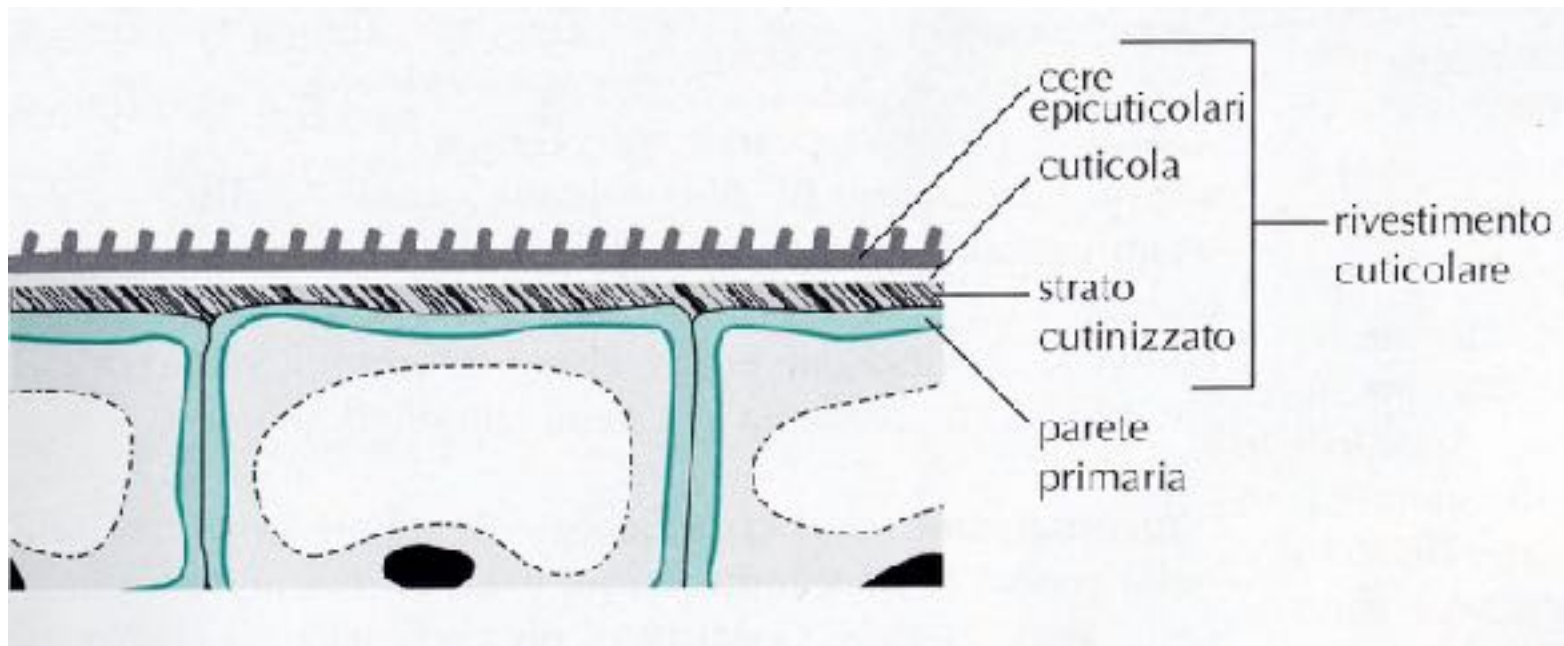


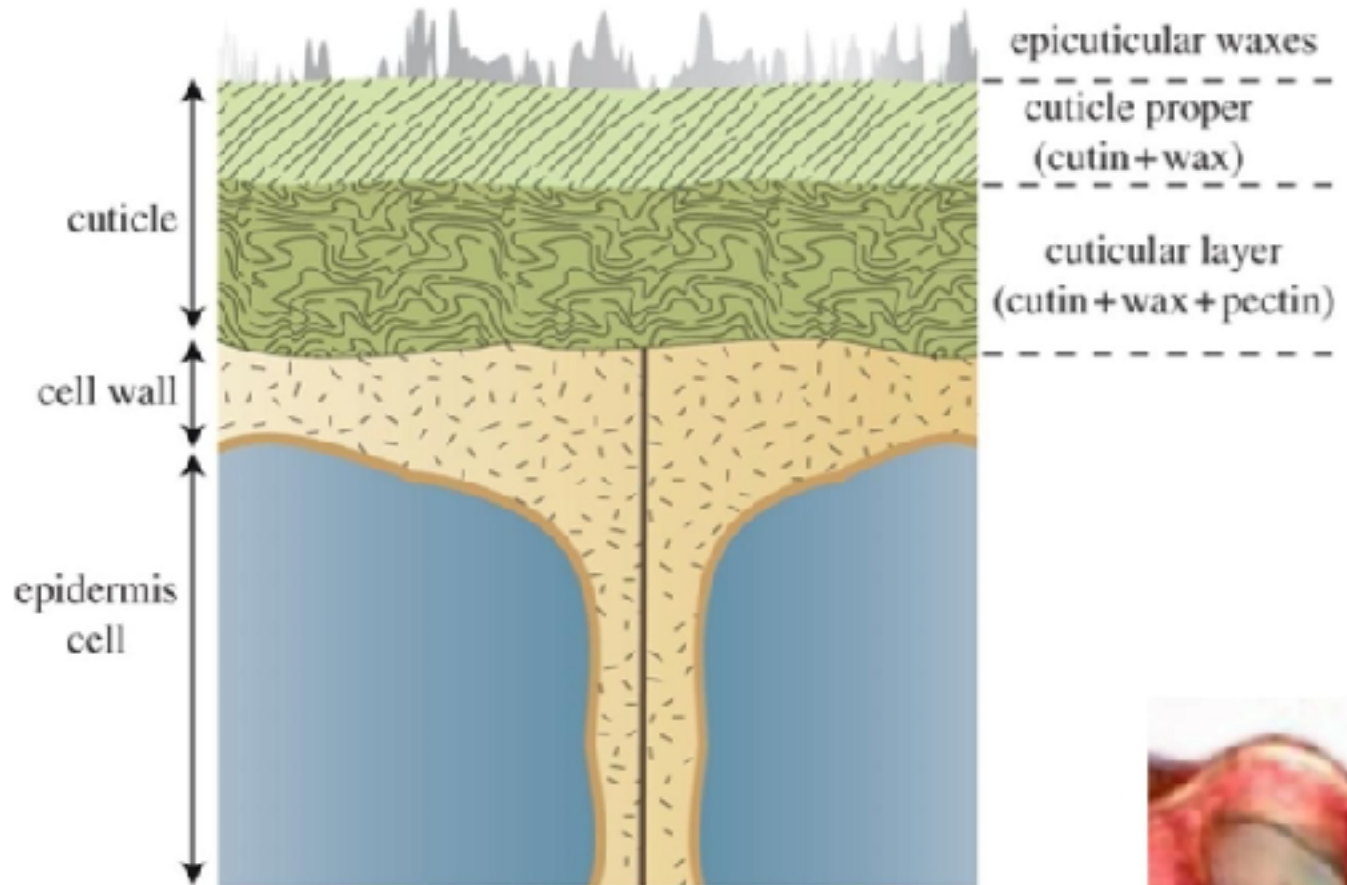
(b)

100 μm

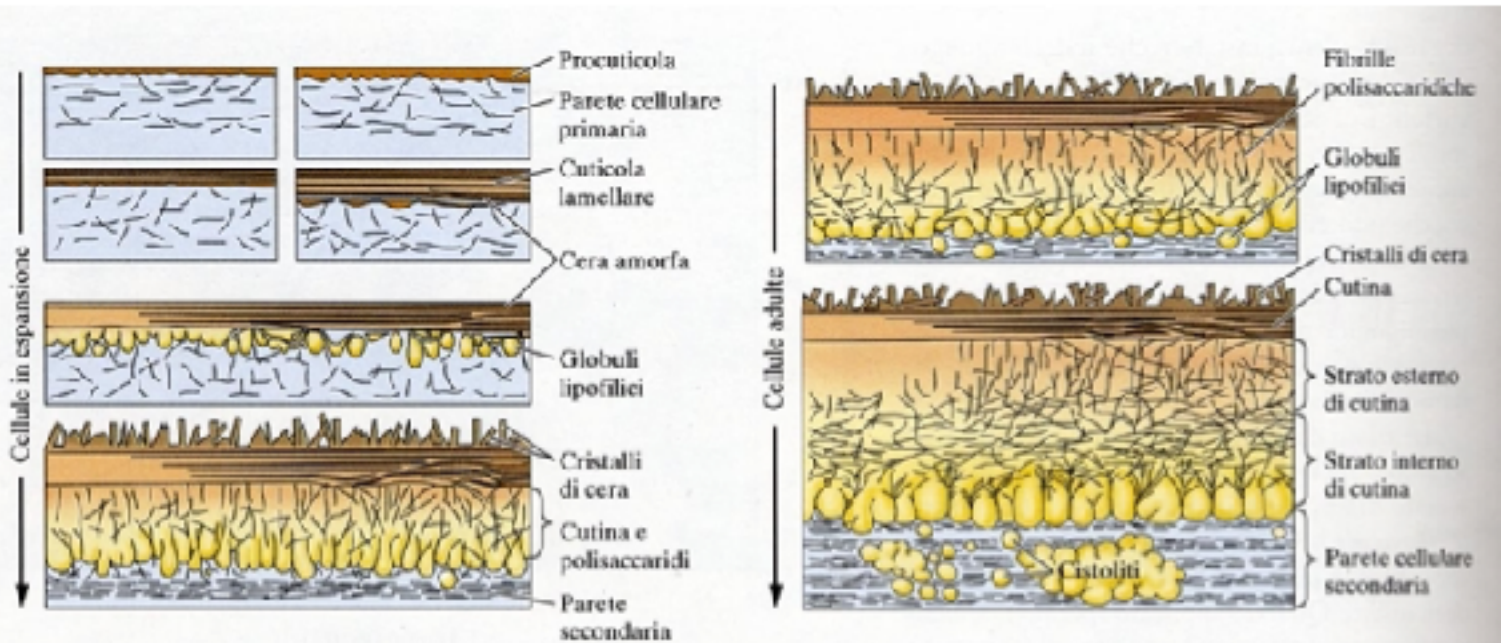
La cuticola non è presente nella rizoderamide delle radici.











Stadi di sviluppo di una cuticola vegetale. Negli stadi precoci la parete cellulare primaria è coperta con uno strato sottile di cera amorfa. Quando la foglia si espande, il quantitativo di cerosi aumenta per agglomerazione di globuli secreti. In prossimità della fine dell'espansione fogliare cominciano ad apparire cristalli di cera sulla superficie e comincia la deposizione della cutina. Lo strato di cutina può prendere un aspetto fibrillare, che si pensa rifletta la codeposizione di cutina e di materiali secondari della parete cellulare come l'emicellulosa. Nella foglia matura completamente espansa possono essere visibili zone distinte: lo strato esterno della cutina e lo strato interno della cutina. Alcuni studi indicano che questi strati si differenziano per la composizione chimica. In alcune specie i globuli lipofilici chiamati cistoliti sono osservati negli ultimi stadi dello sviluppo della cuticola e si pensa contengano precursori che sono stati secreti dalla cellula epidermica.



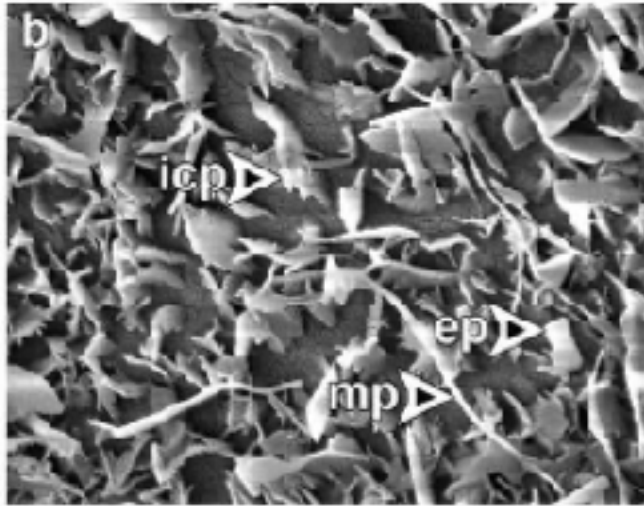
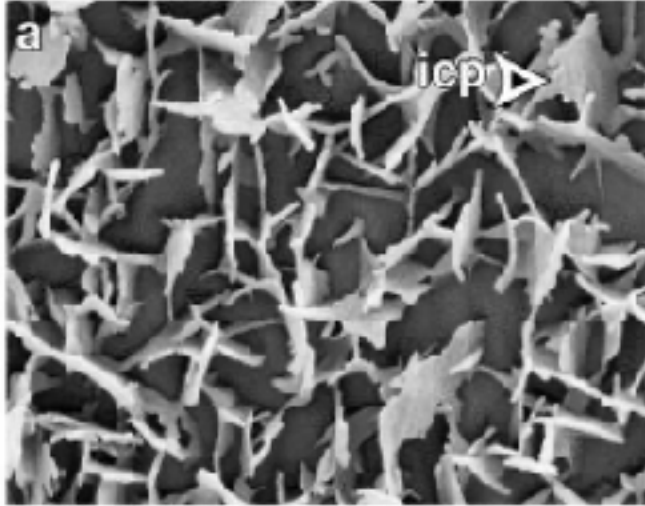


Le CERE  
EPICUTICOLARI,  
che rendono le  
superfici  
particolarmente  
idrorepellenti,  
conferiscono un  
caratteristico colore  
azzurrognolo alle  
superfici.



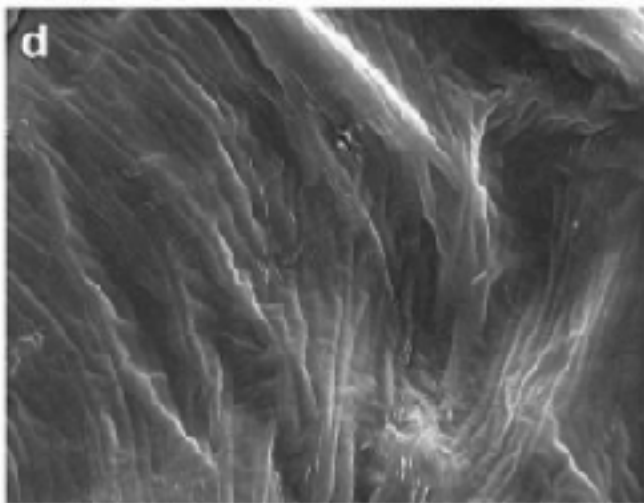
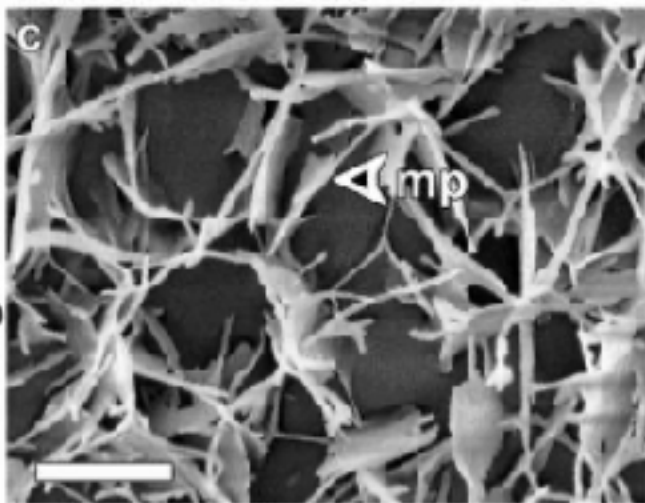


*T. aestivum*



*Z. mays*

*L. angustifolius*



*A. thaliana*







## ALTRI TIPI DI STRUTTURE NELL'EPIDERMIDE

Le epidermidi possono presentare delle strutture cellulari che si differenziano nettamente per forme e funzioni:

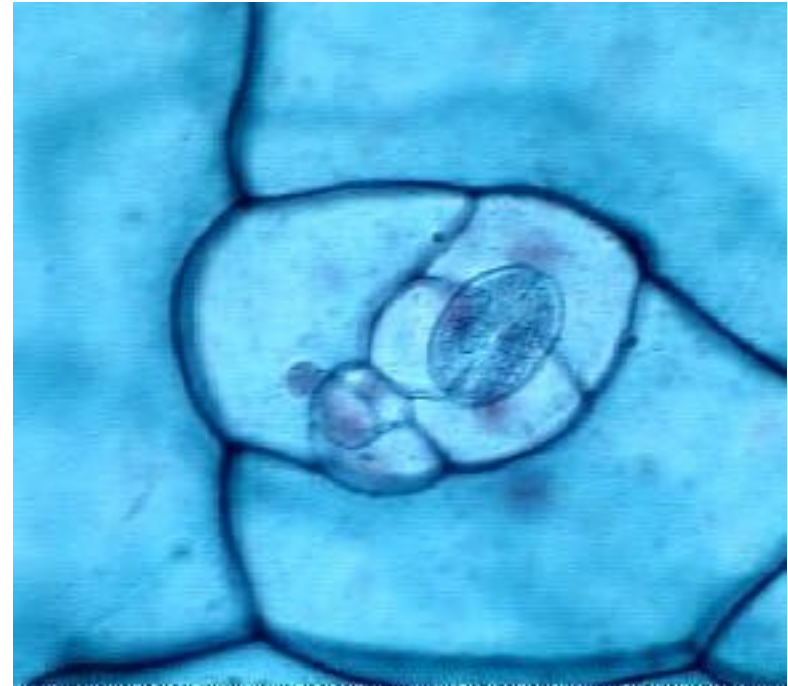
- **pelì** (detti anche TRICOMI)
- **ghiandole**
- **stomi**

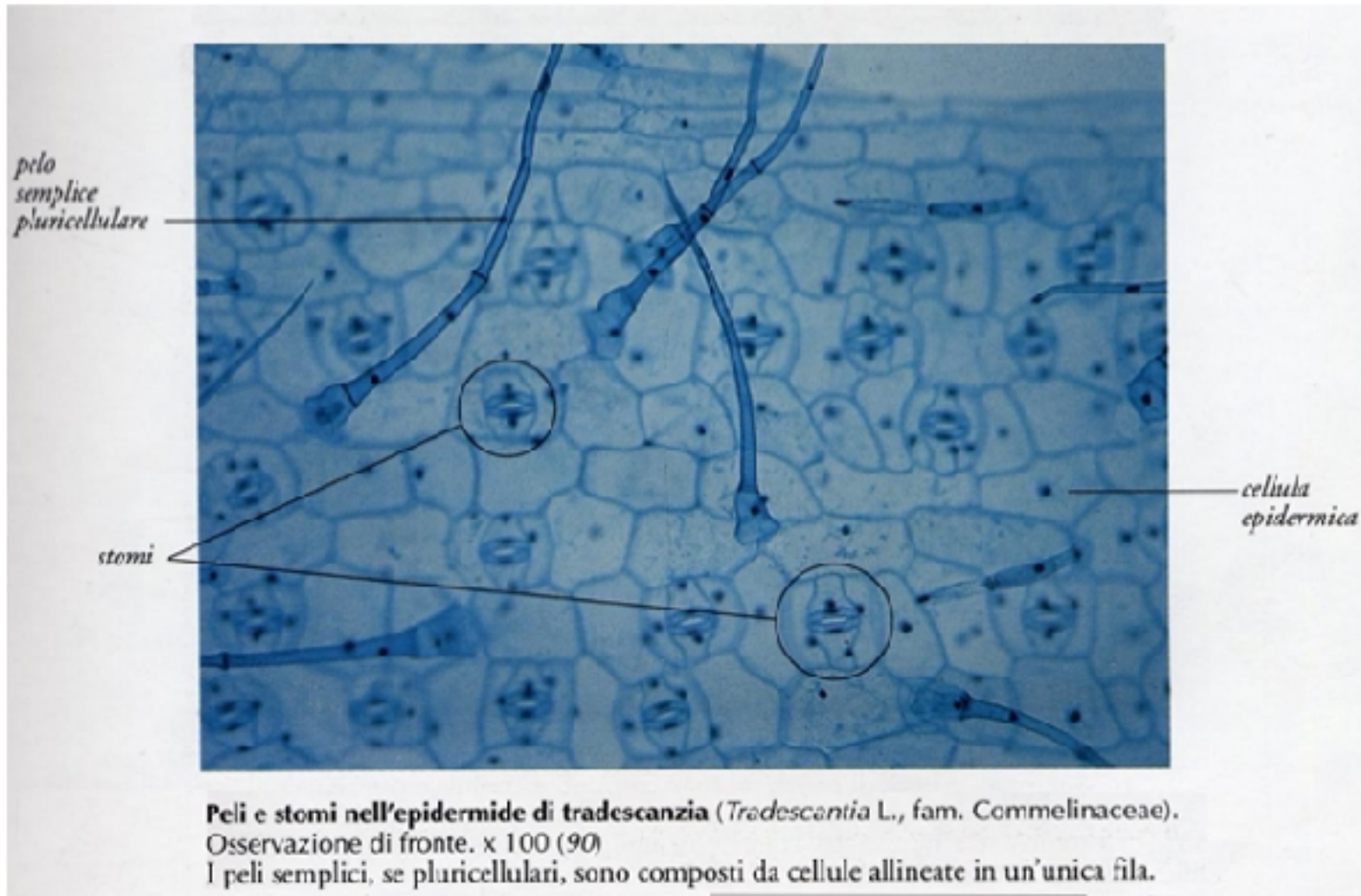




Queste strutture derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (sono definiti perciò **MERISTEMOIDI**).

Poiché si differenziano nettamente per forma e funzione dalle cellule del tessuto circostante, esse vengono definite **IDIOBLASTI**.





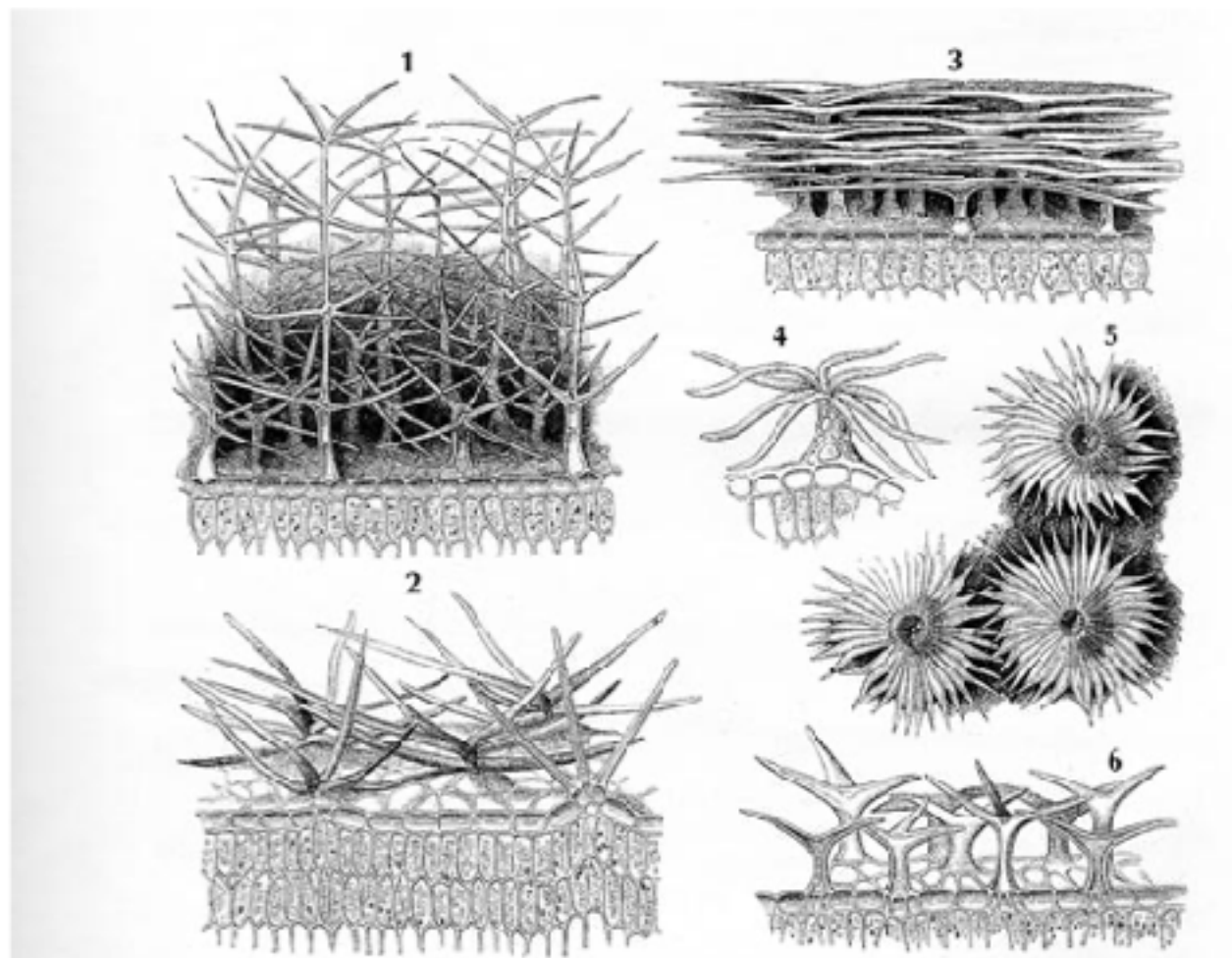


## TRICOMI (o peli)

- unicellulari vs. pluricellulari
- semplici vs. ramificati
- morti vs. vivi

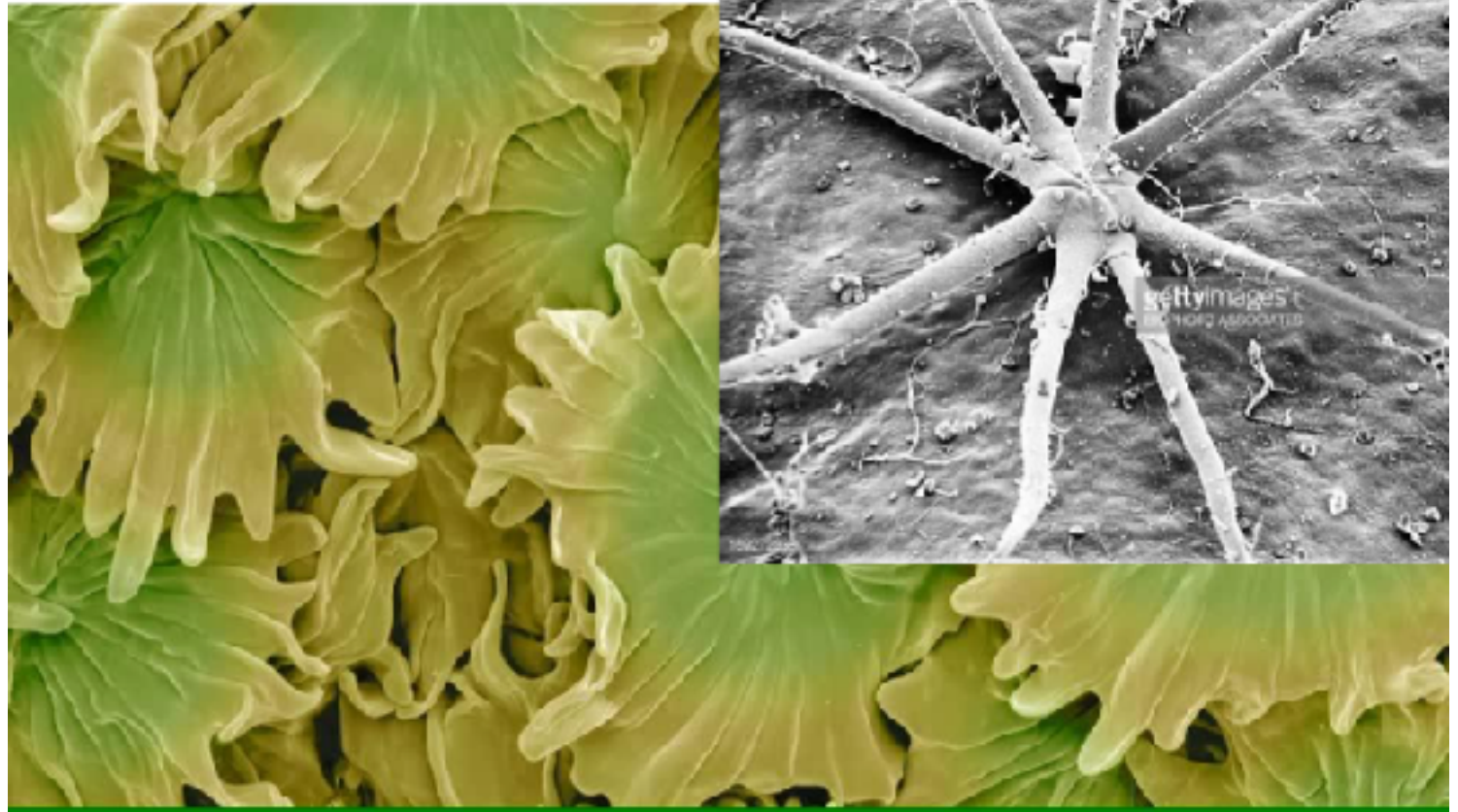






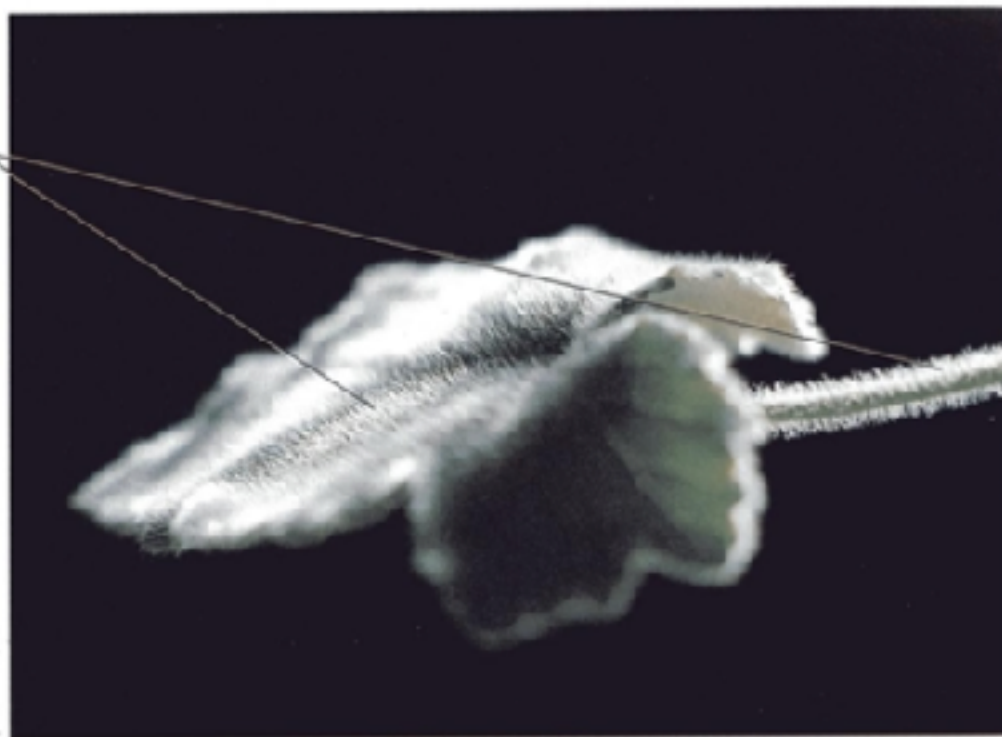
Peli di 1) **verbascio** (*Verbascum densiflorum* Bertol.), 2) **potentilla** (*Potentilla cinerea* Chaix), 3) **artemisia** (*Artemisia umbelliformis* Lam), 4) **correa** (*Correa speciosa* Ait.), 5) **olivagno** (*Elaeagnus angustifolia* L.), 6) **aubrezia** (*Aubrietia deltoidea* DC).





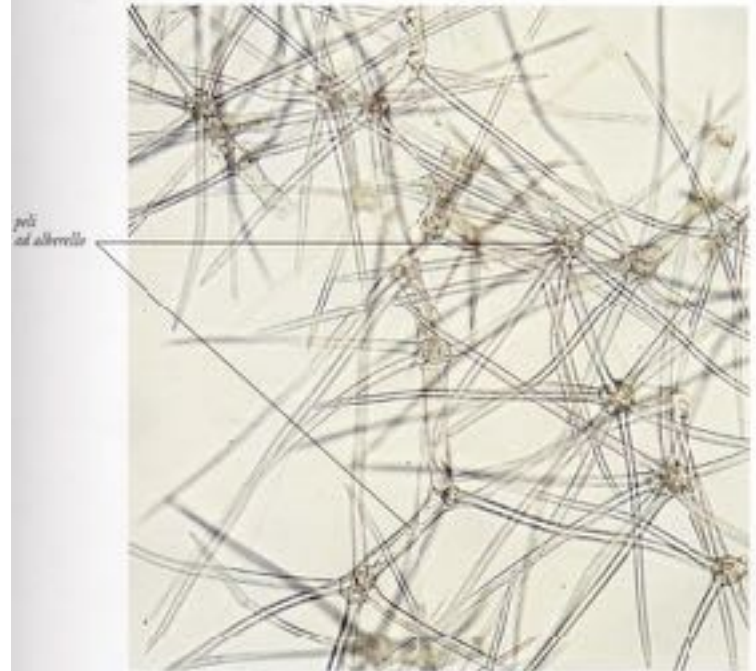


*pelì protettivi*



**Pelì di geranio a foglie profumate** (*Pelargonium tomentosum* Jacq., fam. Geraniaceae). Molto spesso i pelì di *protezione* sono costituiti da cellule morte, e quindi l'aria è il loro unico contenuto. La loro massa sericea riflette in gran parte le radiazioni solari, ed il loro fitto intreccio riesce a trattenere a ridosso dell'epidermide uno strato d'aria che si satura lentamente di umidità, invece di essere velocemente ricambiata.





Peli della foglia di tasso barbasso (*Verbascum thapsus* L., fam. Scrophulariaceae).  
x 25 (25); x 100 (120)  
I peli pluricellulari possono essere ramificati ad alberello, cioè con i "rami" in più piani.

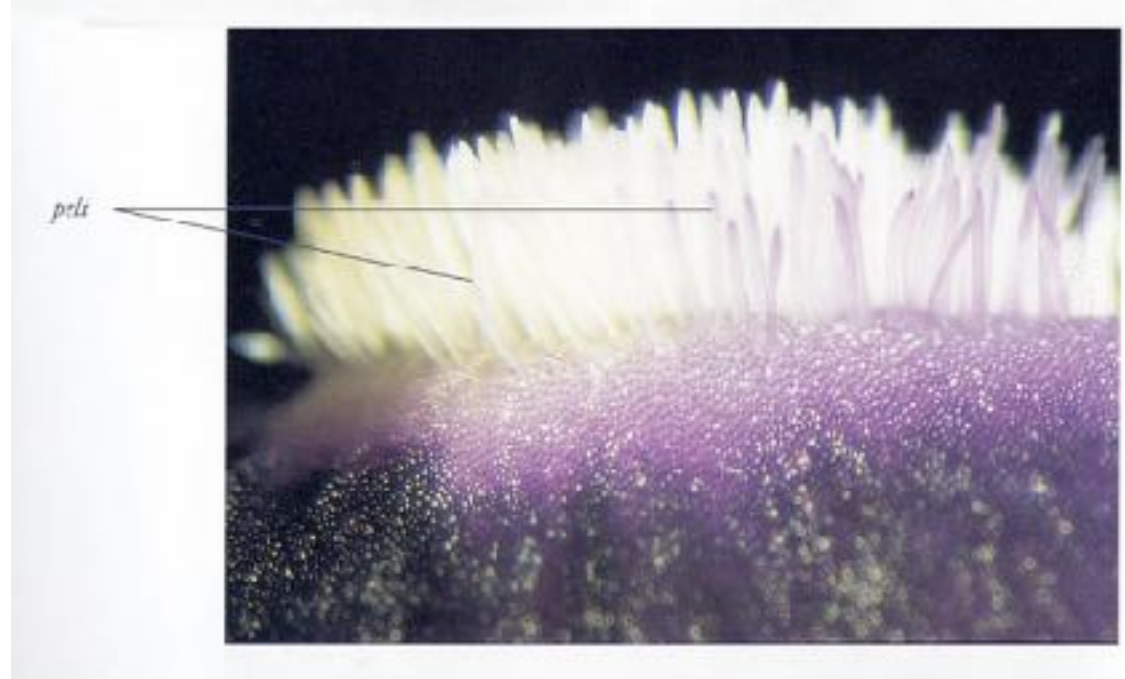




A livello di strutture che devono essere esplorate da visitatori “utili” (per es. insetti pronubi), altri peli specializzati servono per facilitare l’atterraggio, per impedire l’accesso a certe parti della struttura florale o per indirizzarli in una certa direzione invece che verso un’altra.

Altri peli specializzati, particolarmente carnosi e ricchi in sostanze lipidiche possono essere offerti come premio al visitatore, che se nutre, dopo essersi sporcato di polline.

Peli nel petalo di viola del pensiero (*Viola x hortensis* Wittrock, fam. Violaceae).  
x 32 (30): x 50 (57)  
Un fitto cuscino di peli, alla base del petalo, funge da organo di ancoraggio per le api nel caso delle viole nettariere.



Talvolta è la pianta stessa che funge da predatore, e ciò è reso possibile dalla presenza di tricomi ghiandolari specializzati...



**Tentacoli delle foglie di drosera (*Drosera capensis* L., fam. Droseraceae).**

I tentacoli delle foglie di questa pianta carnivora rappresentano, come gli aculei delle rose, un esempio di *emergenze*, cioè di prodotti dell'attività meristemica dell'epidermide in collaborazione con l'attività di altri tessuti. Nell'immagine è evidente il secreto vischioso, ricco di enzimi proteolitici, prodotto dalle cellule ghiandolari poste alla sommità dei tentacoli.





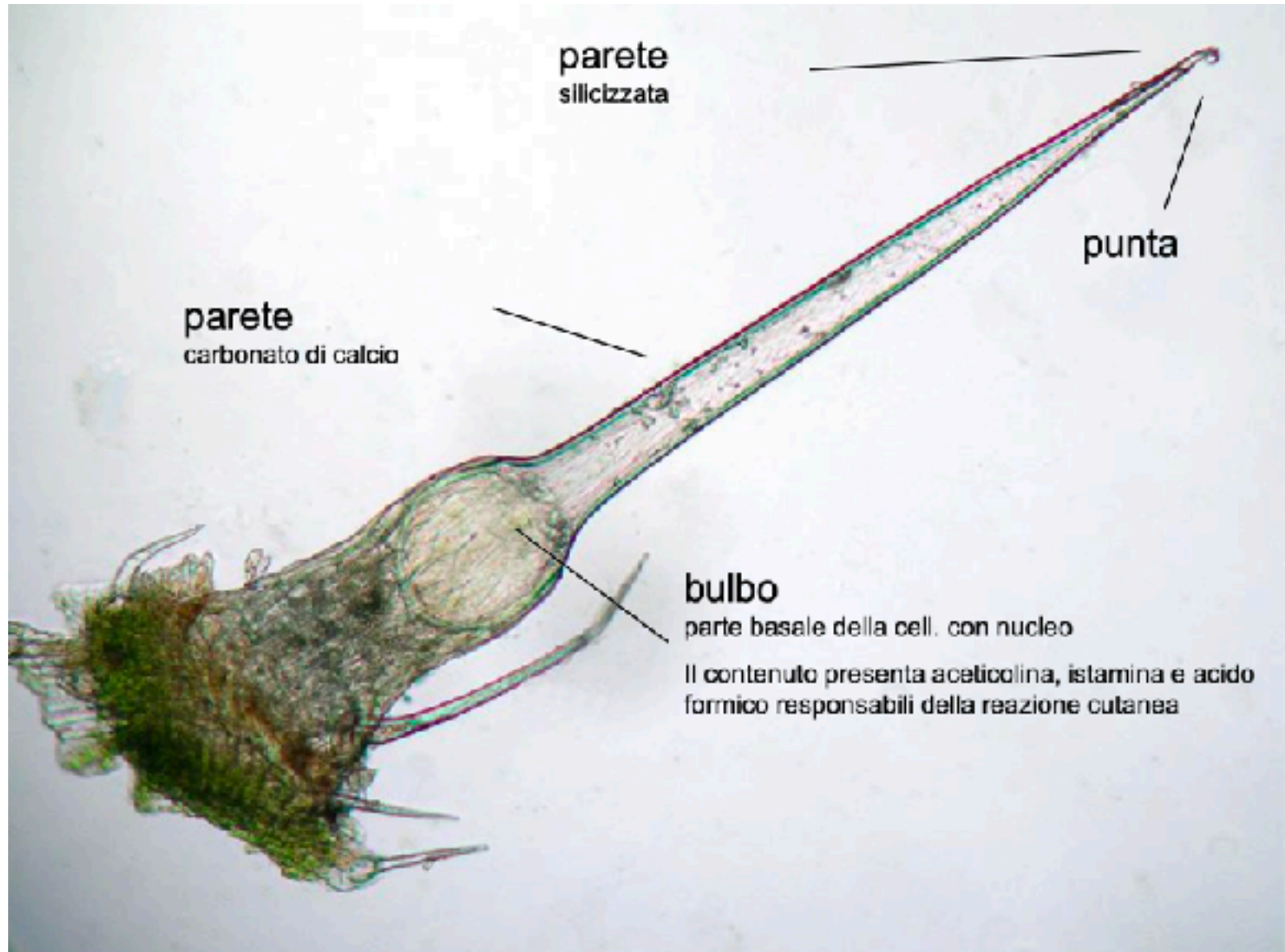






Peli urticanti in *Urtica dioica* L.





## GLI STOMI

Due cellule, dette **cellule di guardia**, delimitano un'apertura di superficie variabile, la **rima**. Il sistema è completato dalle cellule circostanti, spesso, ma non sempre, di forma diversa, che saranno coinvolte nel processo di apertura ("**cellule sussidiarie**" o anche "annesse"). Le cellule di guardia si caratterizzano per la presenza di **cloroplasti** ricchi in amido (in genere assenti nell'epidermide), pareti irregolarmente ispessite, e vacuolo sviluppato.





Cellula sussidiaria

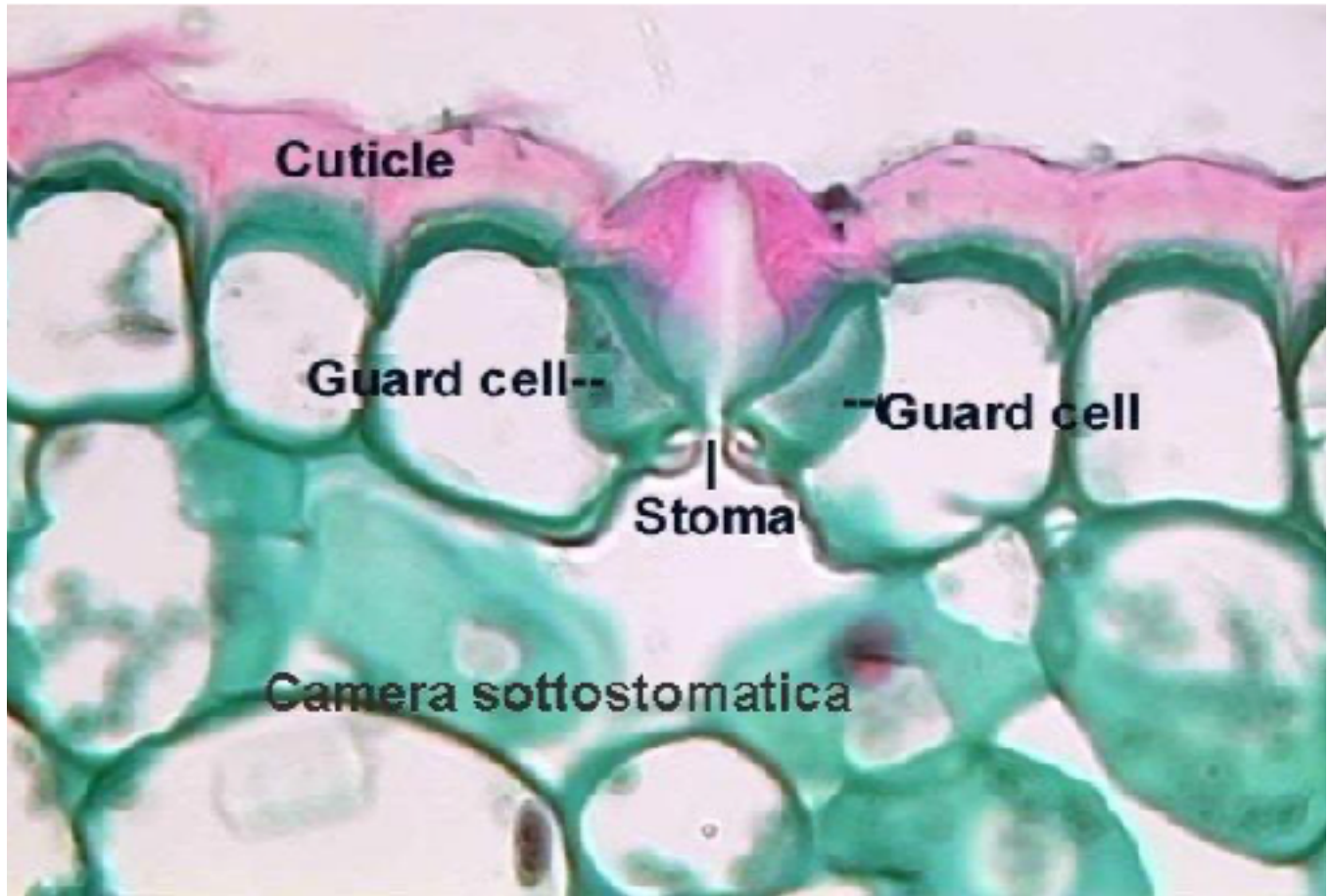
Apertura stomatica

Cellula epidermica

Cellula di guardia



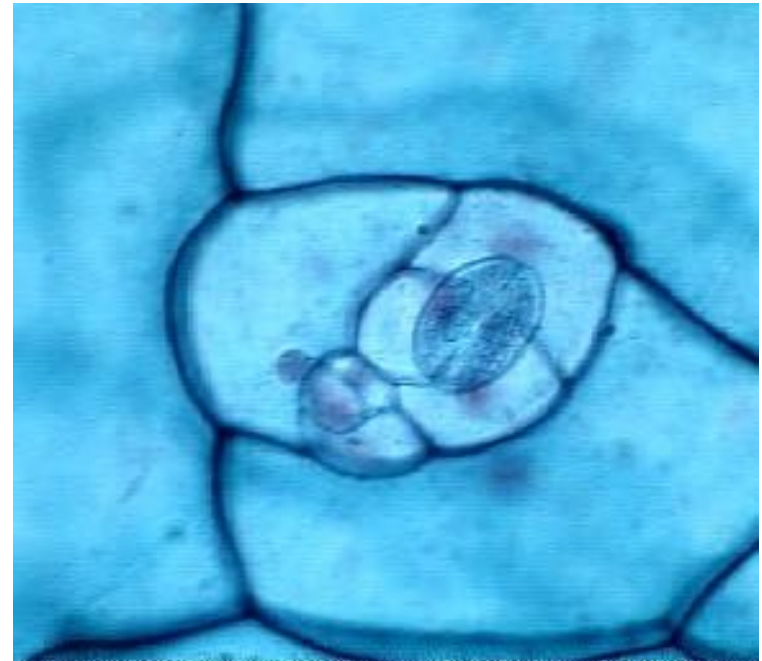
Sotto lo stoma si apre una camera sottostomatica, che è in comunicazione con gli spazi intercellulari dei tessuti fotosintetici.

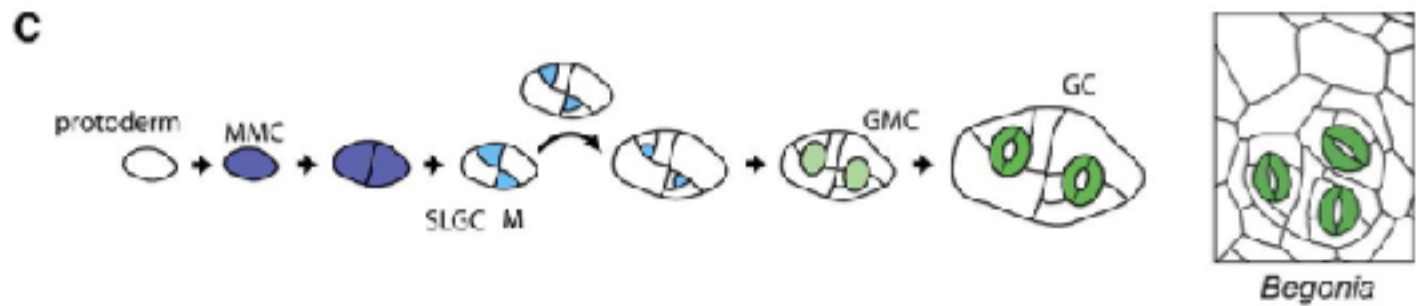
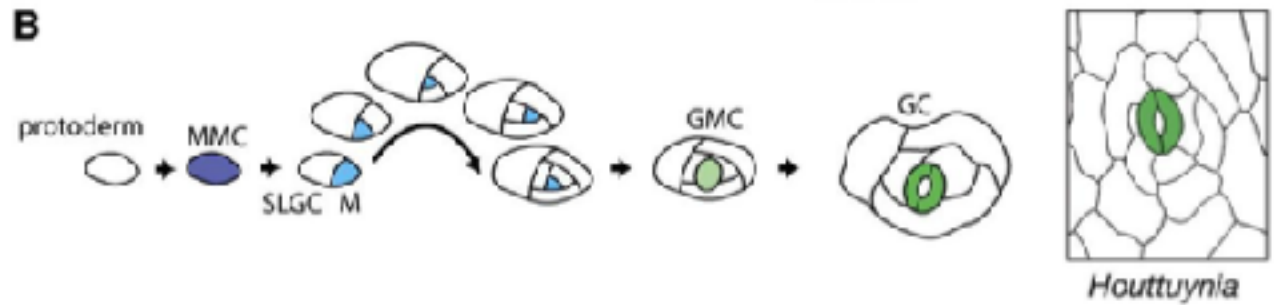




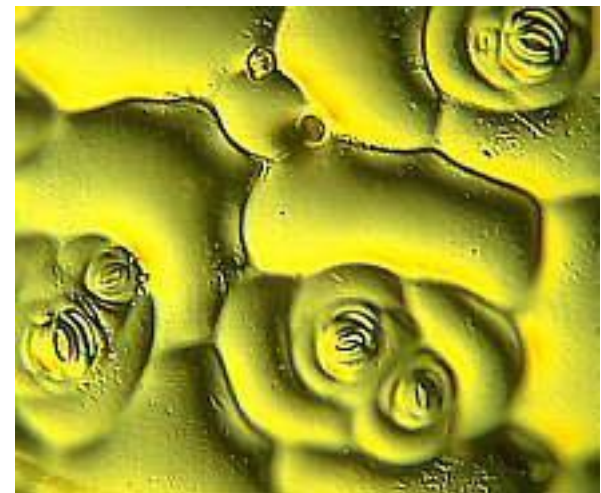
Come tricomi e ghiandole, gli stomi derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (sono cioè dei MERISTEMOIDI).

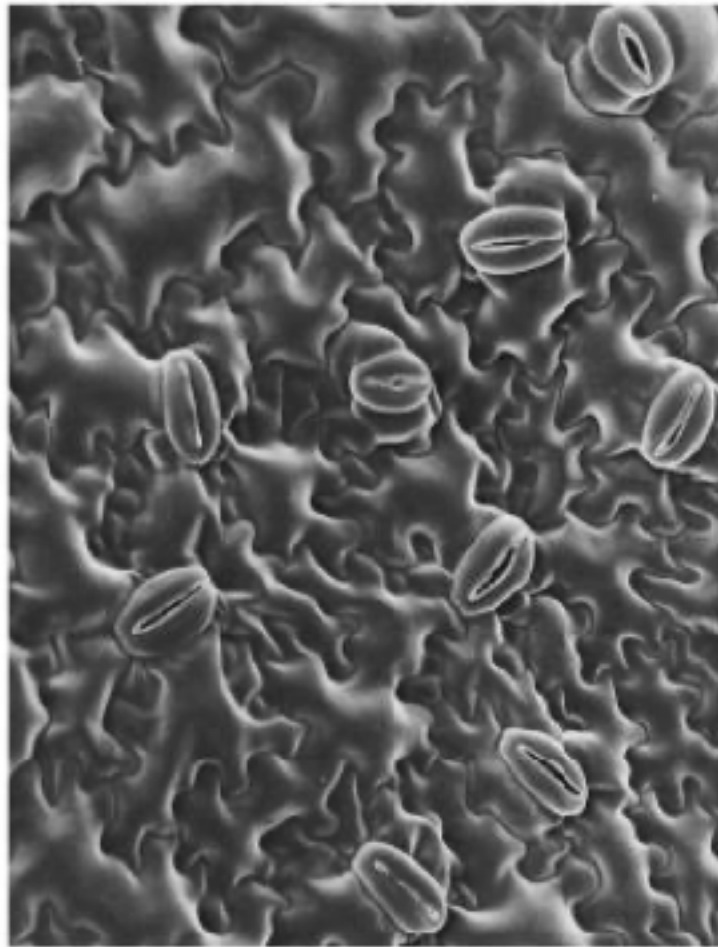
Poiché le strutture generate si differenziano nettamente per forma e funzione dalle cellule del tessuto circostante, vengono definite IDIOBLASTI.





MMC: Cellula meristemoide  
 GMC: Cellula madre delle cellule di guardia  
 GC: Cellula di guardia





(a)

50  $\mu\text{m}$

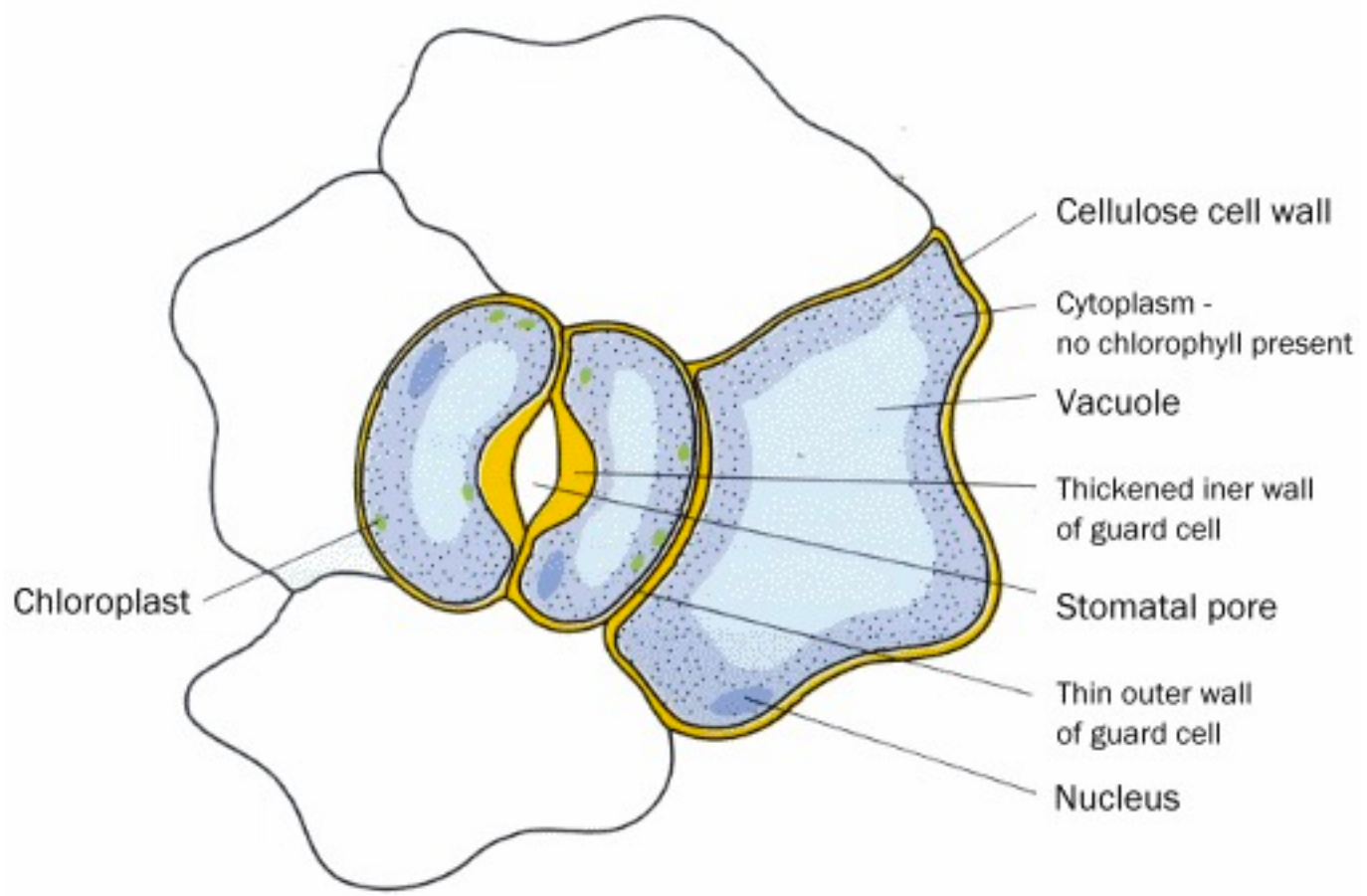


(b)

25  $\mu\text{m}$

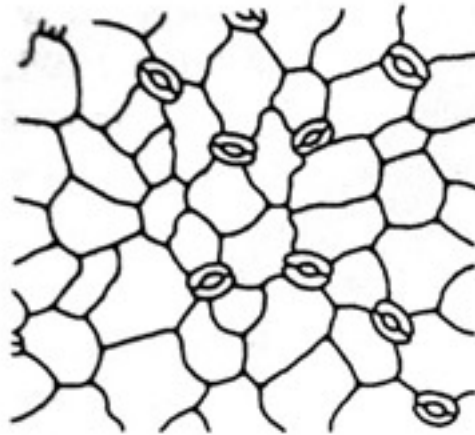








Metcalfe e Chalk nel 1950 hanno classificato gli stomi sulla base del numero e la disposizione delle cellule sussidiarie.



*Citrullus* – anomocytic

A

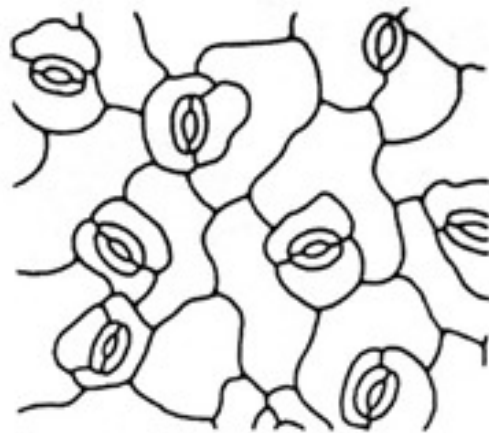
**Anisocitici** - le cellule di guardia sono circondate da tre cellule sussidiarie di dimensione diversa, disposte similmente ai petali di una rosa. Esempi di questo tipo di trovano nel genere *Solanum*.



*Sedum* – anisocytic

B



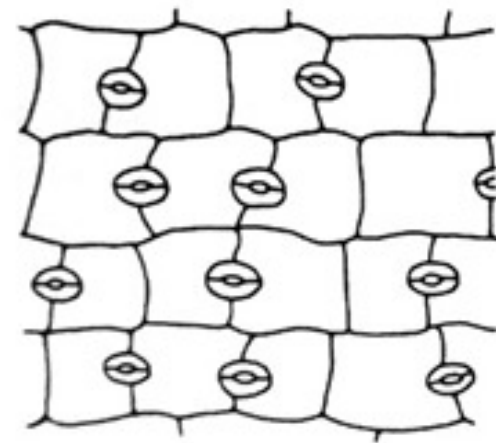


*Vigna* – paracytic

**C**

**Paracitici** - le cellule di guardia sono circondate da due cellule sussidiarie disposte parallelamente all'asse longitudinale dello stoma. Esempi di questo tipo di trovanoo nella famiglia delle Rubiaceae.

**Diacitici** - le cellule di guardia sono circondate da due cellule sussidiarie disposte perpendicolarmente all'asse longitudinale dello stoma. Esempi di questo tipo di trovanoo nella fam famiglia delle Caryophyllaceae.



*Dianthus* – diacytic

**D**



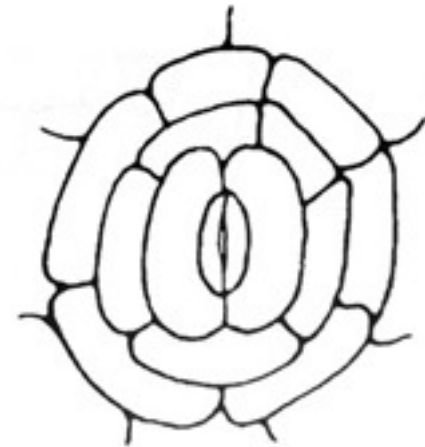


*Lansea* – actinocytic

*E*

**Actinocitici** - le cellule di guardia sono circondate da quattro o più cellule sussidiarie disposte radialmente rispetto allo stoma. Esempi di questo tipo di trovano nella famiglia delle Commelinaceae.

**Ciclocitici** - le cellule di guardia sono circondate da quattro o più cellule sussidiarie disposte a formare un anello attorno allo stoma. Esempi di questo tipo di trovano nella famiglia delle Cyclanthaceae.

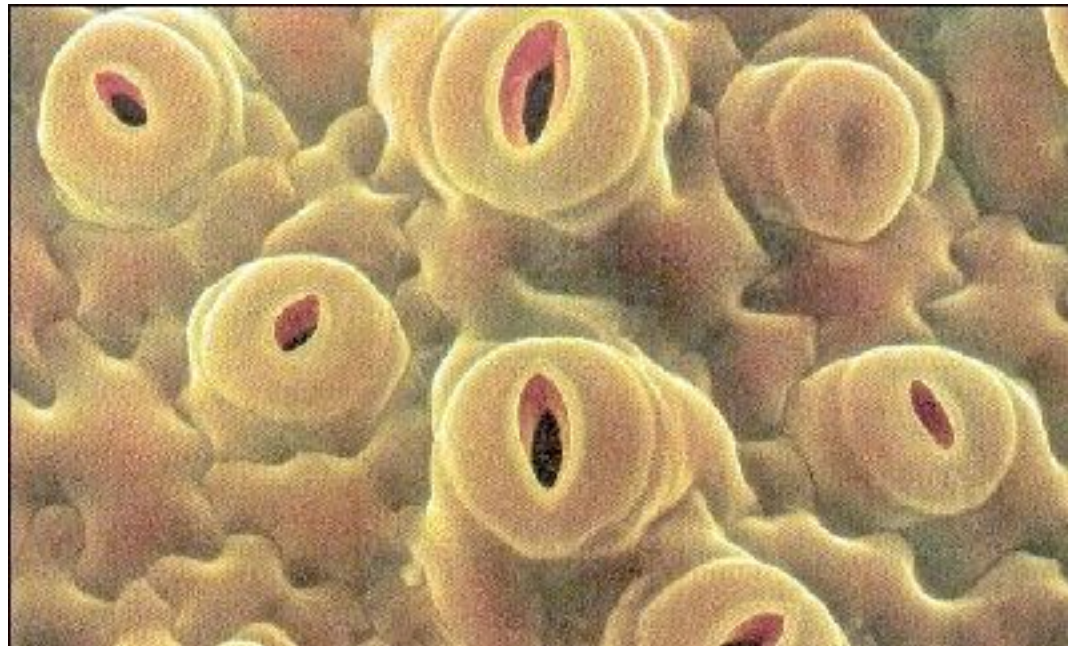


*Schinopsis* – cyclocytic

*F*



Gli **STOMI** modulano l'intensità degli scambi gassosi tra l'organo e l'ambiente esterno, variando la superficie aperta attraverso cui avvengono gli scambi tra i tessuti sottostanti e l'atmosfera, tra 0 (stomi tutti chiusi) fino a una certa superficie pari alla somma di tutte le rime stomatiche aperte. Il numero di stomi per unità di superficie (densità stomatica) e la stessa dimensione degli stomi dipendono da molti fattori, genetici e microambientali.





Perché la pianta deve regolare in qualche modo gli scambi gassosi?

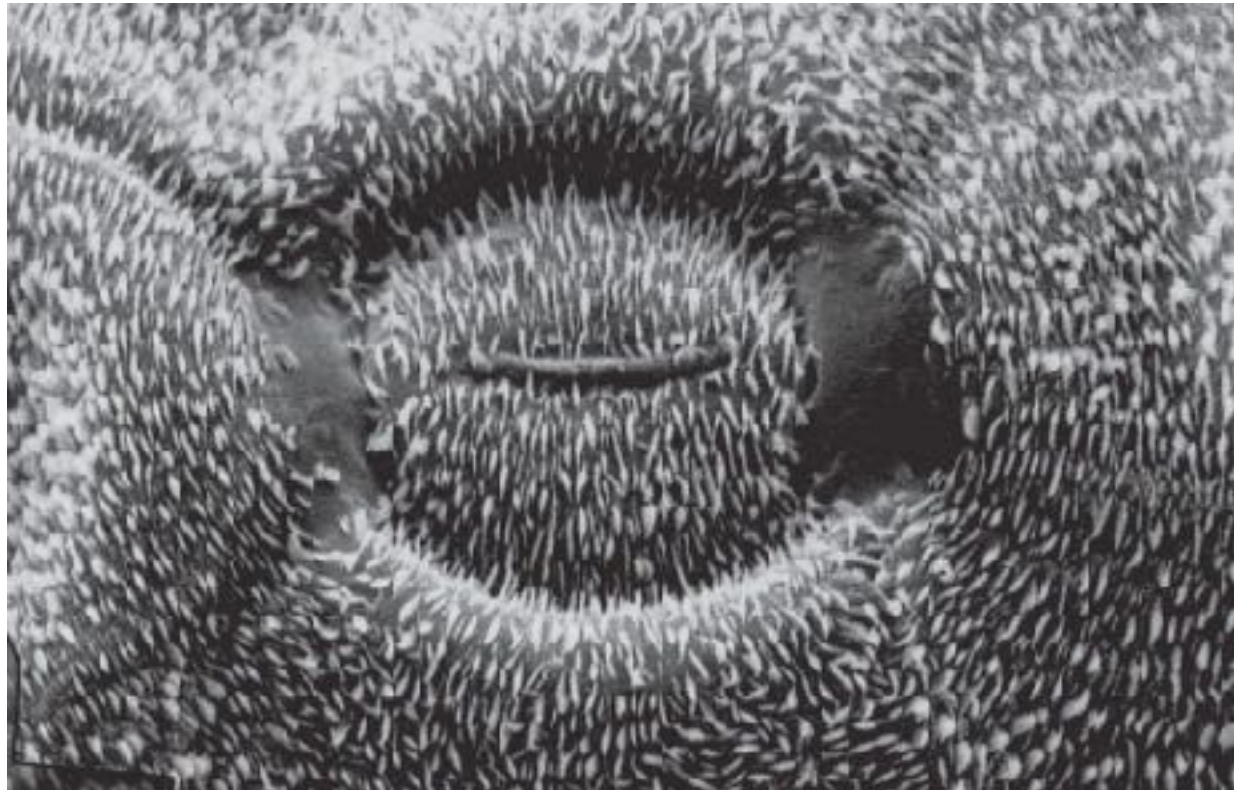
Perché non sempre le è possibile far fronte alla notevole perdita d'acqua che è determinata dal forte gradiente tra il suo corpo (ricco d'acqua) e l'atmosfera, che registra valori di potenziale idrico talvolta molto bassi, e in genere lontano dalla saturazione (quando cioè  $RH = 100\%$ ).

Risparmiare acqua, avendo comunque a disposizione la  $CO_2$  necessaria per portare avanti il processo fotosintetico è per la pianta una necessità su cui si basa in ultima analisi la sua capacità di essere competitiva nei confronti di altre piante, o semplicemente di sopravvivere.

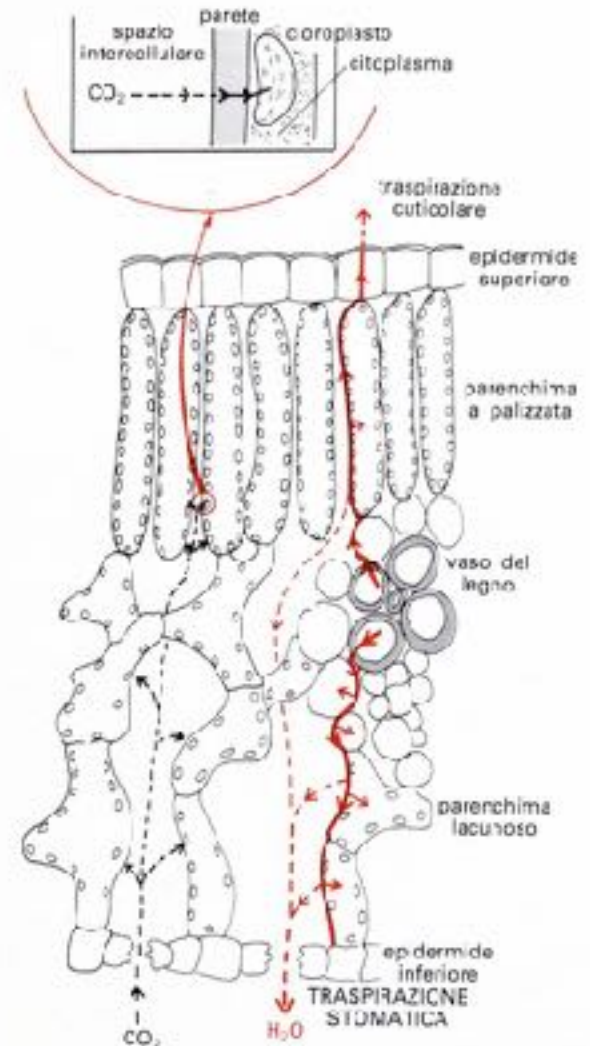
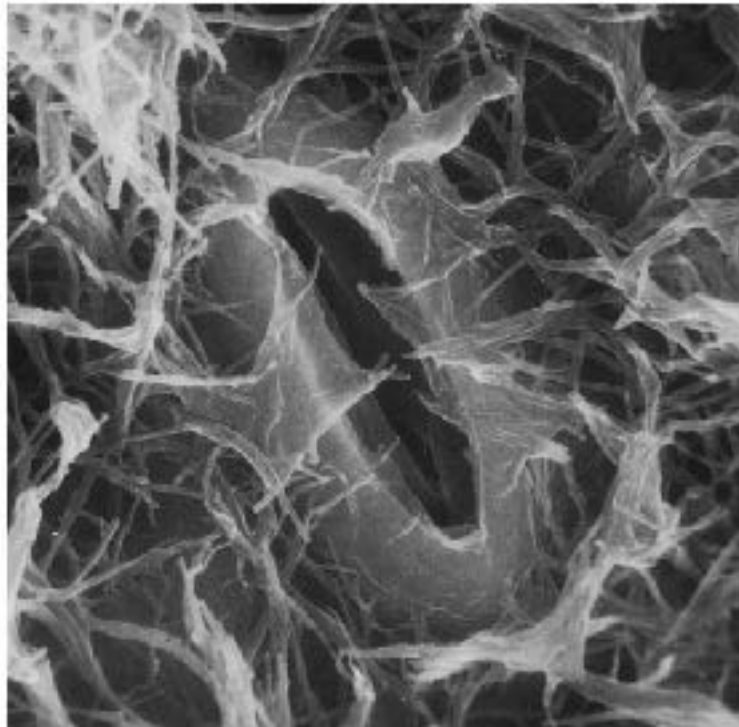


Attraverso gli stomi, la pianta scambia con l'ambiente circostante:

- $\text{CO}_2$
- $\text{O}_2$
- $\text{H}_2\text{O}$ , sotto forma di vapor acqueo



Gli scambi gassosi avvengono sempre e soltanto in base al fenomeno della diffusione, secondo gradienti di concentrazione, attraverso le aperture stomatiche che hanno ampiezza variabile.



Il cammino dell'acqua (in rosso) e della  $CO_2$  (in nero) in una foglia di dicotiledone. Le frecce intere indicano il cammino in fase liquida, quelle tratteggiate il cammino in fase gassosa. La freccia rossa in alto a sinistra indica un particolare di una cellula per far vedere più in dettaglio il cammino dell'anidride carbonica dallo spazio intercellulare al coroplasto.







0,04% in  
atmosfera

**CO<sub>2</sub>**: rispetto all'atmosfera, è più concentrata all'interno della struttura di notte (perché i tessuti respirano, liberando CO<sub>2</sub>) mentre di giorno è molto meno concentrata (i tessuti fotosintetizzano, consumando CO<sub>2</sub>).

21% in  
atmosfera

**O<sub>2</sub>** : rispetto all'atmosfera, è meno concentrato all'interno della struttura di notte (i tessuti respirano, consumando O<sub>2</sub>) piuttosto che di giorno (i tessuti fotosintetizzano, liberando O<sub>2</sub>).

**H<sub>2</sub>O**, sotto forma di vapor acqueo: è quasi sempre più concentrato all'interno della struttura che non all'esterno: il deficit di saturazione dell'aria può essere anche estremamente elevato.



# Il paradosso dei pori

- Superficie del liquido =  $400 \text{ mm}^2$
- superficie evaporante =  $400 \text{ mm}^2$
- acqua evaporata = 2,46 g
- acqua evaporata per  $\text{mm}^2$  di superficie evaporante = 6,1 mg.



**Bacinella piena d'acqua.**  
La superficie del liquido è scoperta.

- Superficie del liquido =  $400 \text{ mm}^2$
- superficie evaporante (superficie totale delle perforazioni) =  $18,2 \text{ mm}^2$
- acqua evaporata = 0,92 g
- acqua evaporata per  $\text{mm}^2$  di superficie evaporante = 50,6 mg.

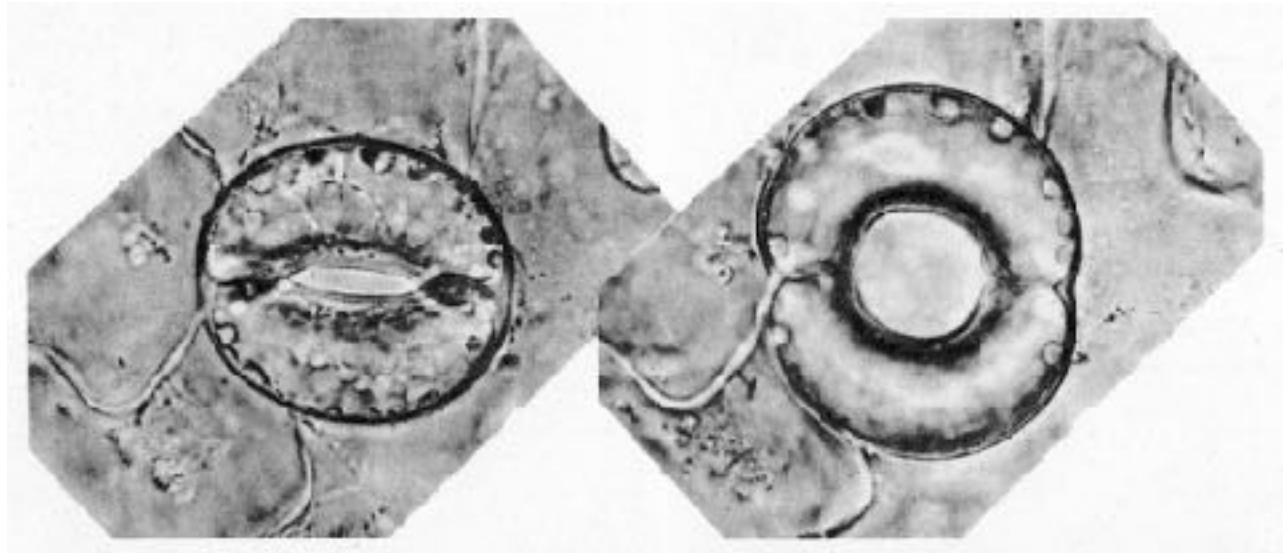


**Bacinella piena d'acqua**  
coperta da un foglio di stagnola con perforazioni.

**Fig. 12.5 • Il paradosso dei pori.** Una superficie d'acqua coperta da uno strato di stagnola con perforazioni evapora proporzionalmente di più della stessa superficie libera. L'evaporazione totale è minore rispetto alla superficie libera, ma diventa assai maggiore se calcolata per unità di superficie trasparente. Questo paradosso si applica anche alle piante. Una foglia a stomi aperti traspira una quantità d'acqua pari al 50% di quella che si avrebbe se l'epidermide non esistesse nonostante che le aperture stomatiche occupino solo l'1% della sua superficie. Questo fenomeno è dovuto alla diversa direzione della diffusione delle molecole d'acqua in fase gassosa. Se la superficie del liquido è libera le molecole d'acqua tendono a diffondere perpendicolarmente alla superficie, in file parallele, mentre uscendo da un poro tendono a espandersi a ventaglio. In quest'ultimo caso il gradiente di concentrazione tra superficie evaporante e aria esterna è più ripido e quindi l'evaporazione è accelerata (Dati da Salisbury & Ross, «Plant Physiology», 1ª edizione, 1969).



Il meccanismo di apertura/chiusura è legato a variazioni del turgore cellulare, alla particolare disposizione degli ispessimenti di parete e ai flussi di ioni ed acqua con le cellule più vicine.



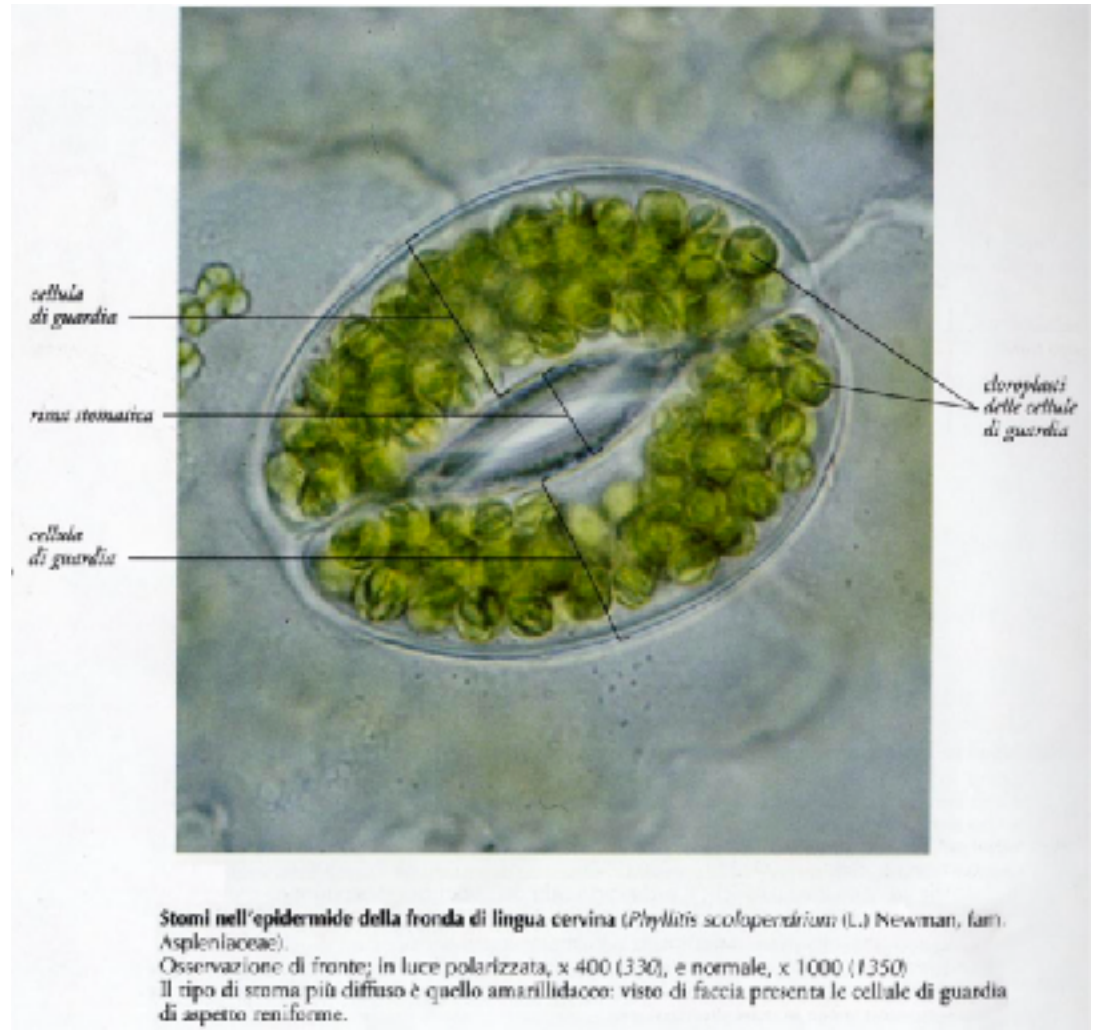
Stoma di *Vicia faba*, a sinistra quasi chiuso dopo immersione dell'epidermide in soluzione di saccarosio 200 nM, a destra aperto al massimo dopo immersione in acqua distillata.

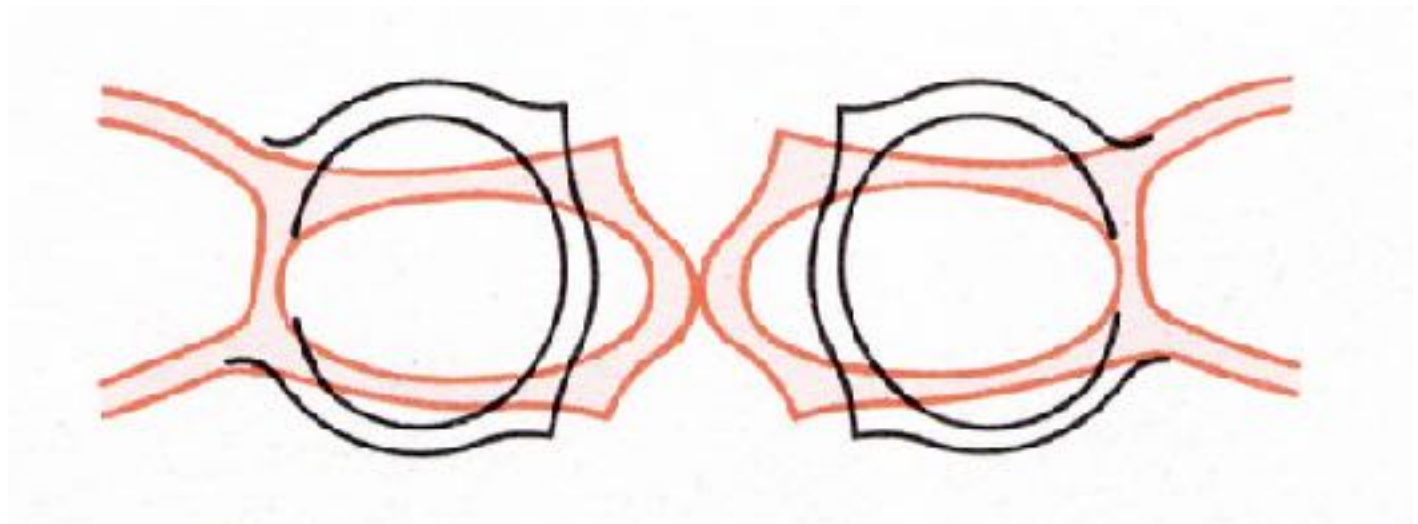
In materiale intatto l'acqua viene sottratta dalle cellule di guardia alle cellule sussidiarie contigue.



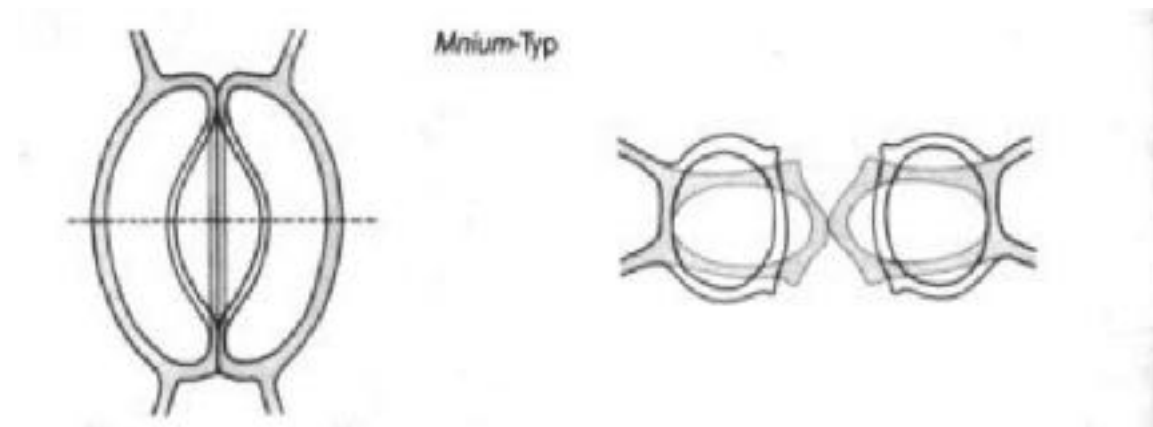


Negli stomi del tipo Mmium (dal nome di un muschio sulle cui capsule sono particolarmente frequenti), le cellule di guardia sono reniformi, e gli ispessimenti, piuttosto limitati, sono presenti solo sulla parete esterna alla rima (quella dorsale). Questo tipo di stoma è presente anche nelle felci, che hanno in genere stomi di cospicue dimensioni.



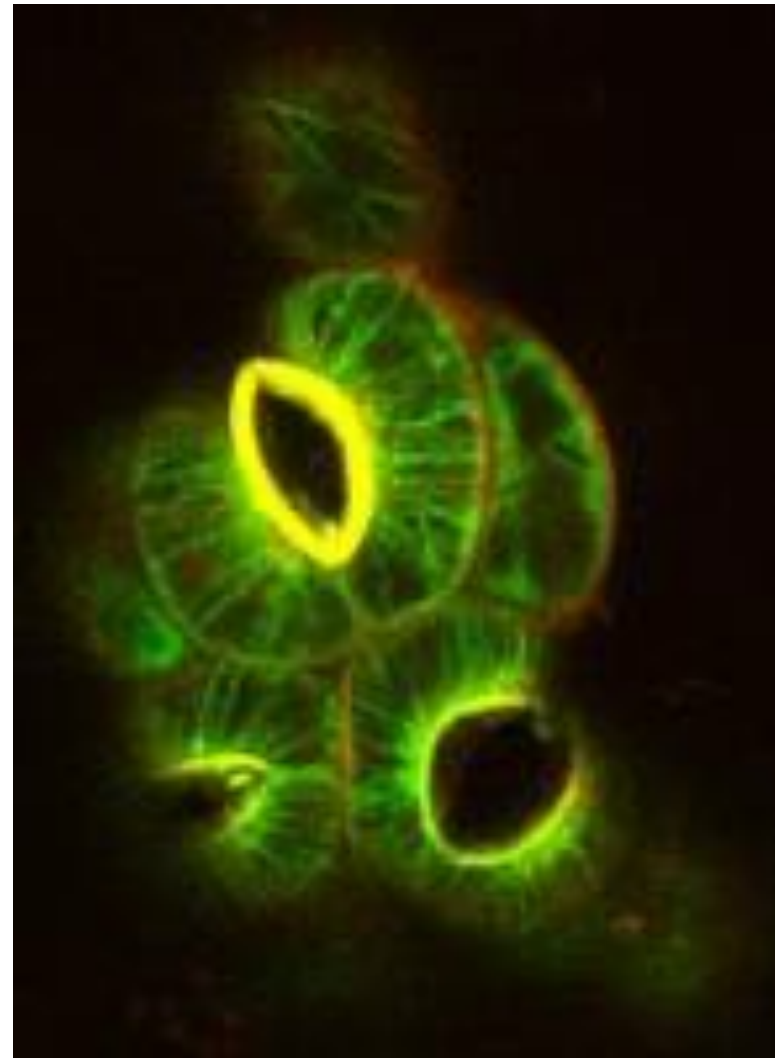


In questi stomi l'aumento del turgore cellulare determina l'allontanamento delle due cellule di guardia, che rimangono però sullo stesso piano (linea tratteggiata).



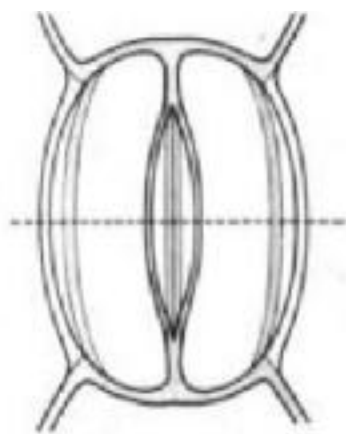
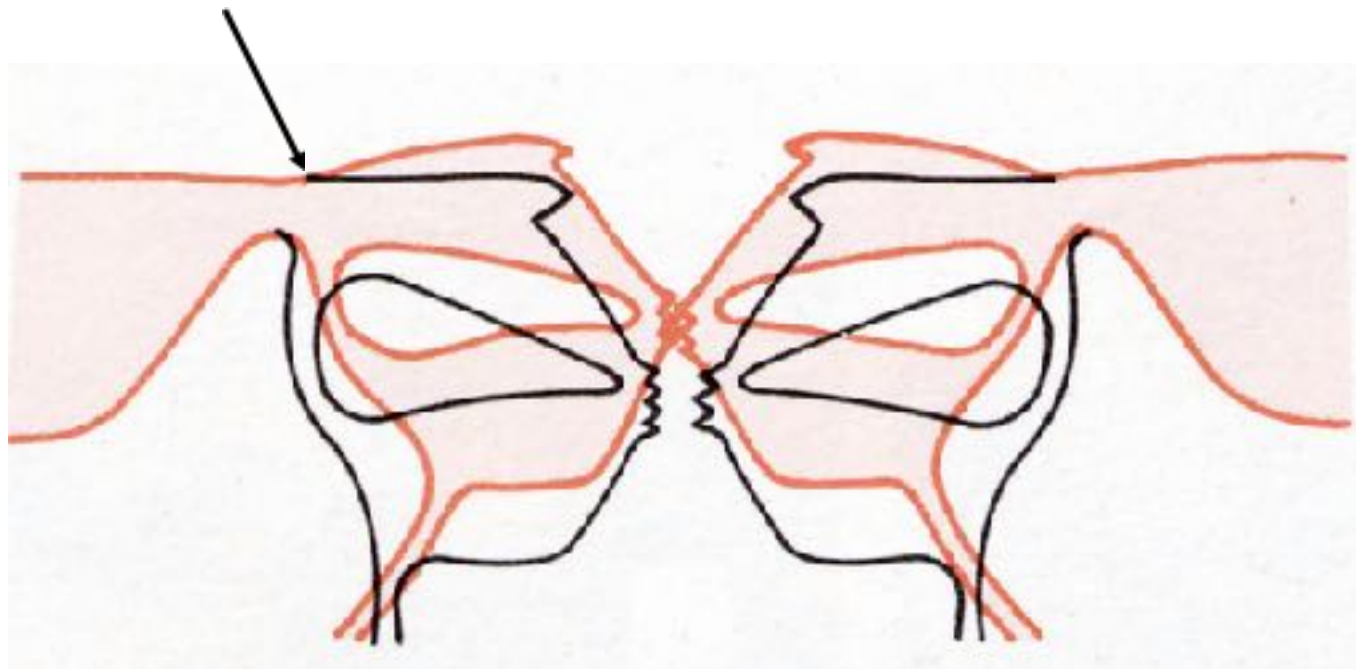


Nello stoma tipo Amaryllis o Helleborus (dal nome delle due piante in cui è stato descritto per la prima volta), che è anche il più diffuso tra le angiosperme, le due cellule di guardia hanno sempre una forma a fagiolo o a rene, ma la parete è **ispessita nella parte ventrale** (cioè quella che delimita la rima), e le **fibrille di cellulosa** hanno una caratteristica **disposizione radiale**, per cui la variazione di turgore determina una **leggera rotazione nello spazio**, con allontanamento delle due facce ventrali, e conseguente apertura della rima stomatica.

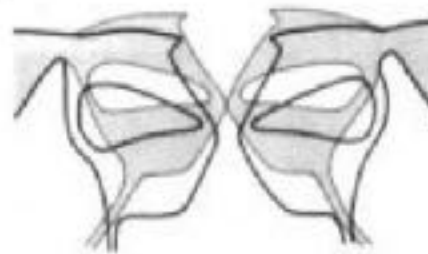


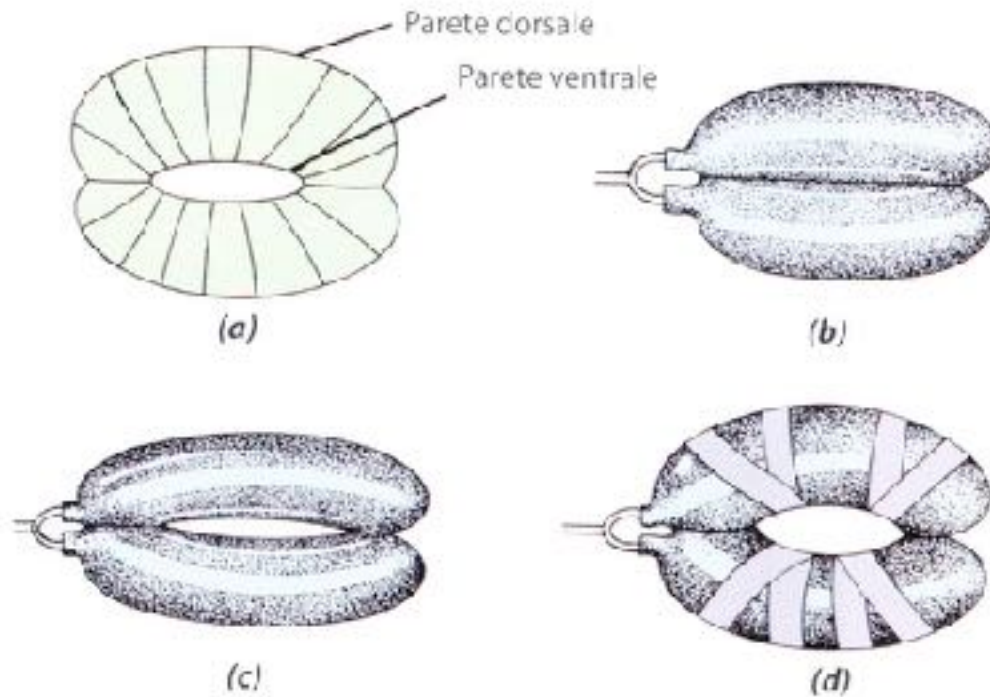


Punto di flessione



Heleborus-Typ





### Micellazione radiale delle cellule di guardia

- (a) Una coppia di cellule di guardia, con linee che indicano la disposizione radiale delle microfibrille nelle pareti.
- (b) Due palloncini poco gonfi sono stati uniti per le loro estremità in modo da costruire un modello per spiegare l'effetto della micellazione radiale sull'apertura degli stomi. (c) Gli stessi palloncini a pressione maggiore, cioè maggiormente gonfiati: è visibile una piccola fessura. (d) Una coppia di palloncini completamente gonfiati dopo l'applicazione di strisce di nastro per simulare la micellazione radiale. Possiamo osservare che l'apertura è molto più grande.



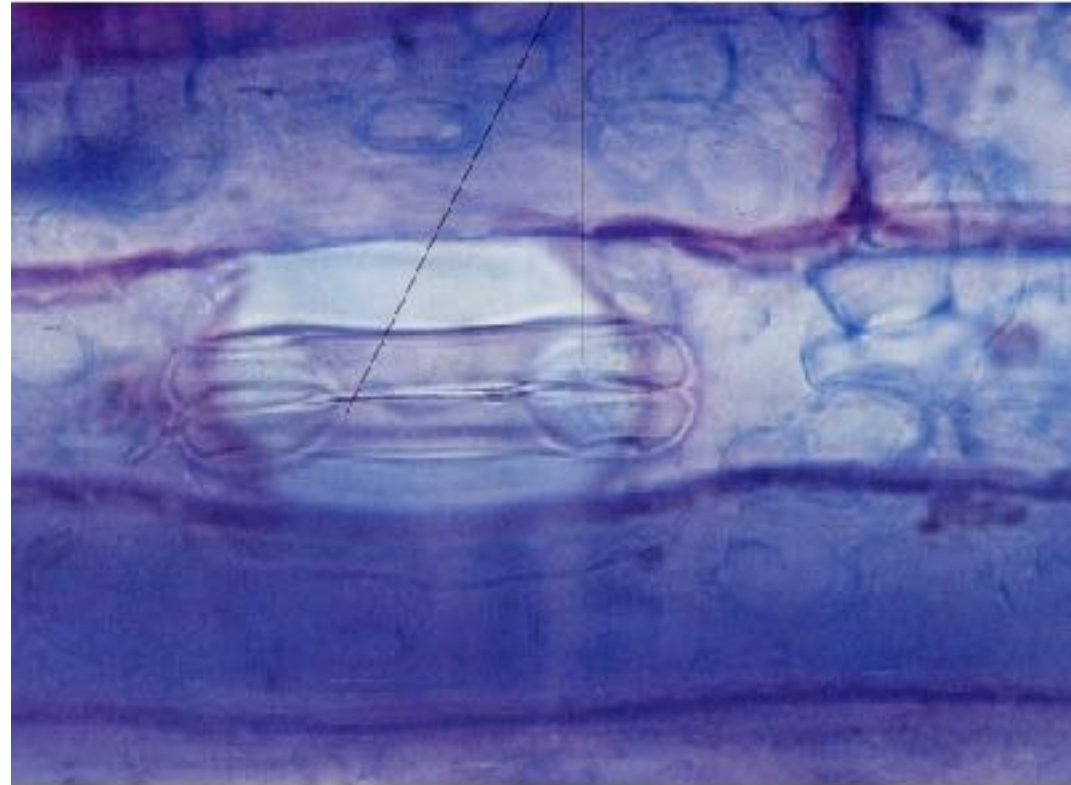




Negli stomi delle Poaceae (Graminaceae) e Cyperaceae (piante erbacee che comprendono piante importanti come il mais, il grano, l'orzo, ecc.), le due cellule di guardia hanno forma completamente diversa (a manubrio).

Il rigonfiamento da turgore interessa solo le due estremità di ciascuna cellula (bulbi).

Cellule di guardia

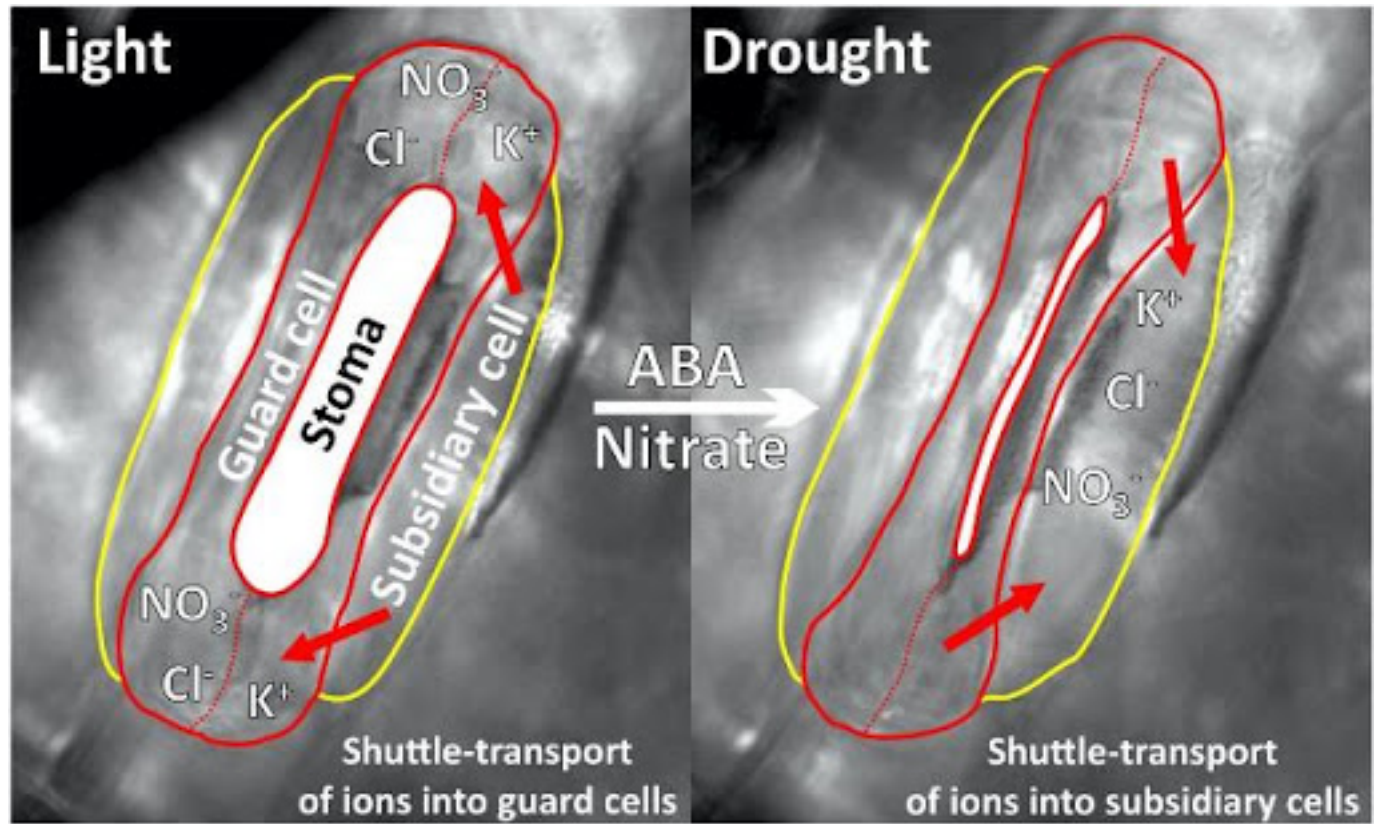


Stoma nell'epidermide fogliare di graminacea

Osservazione di fronte, x 1000 (1770)

Nell'apparato stomatico caratteristico delle graminacee e delle ciperacee, le cellule di guardia hanno un aspetto molto diverso da quello di tipo ananilladaceo. Ciascuna cellula infatti ha le due estremità del periclasto dilatate a bulbo, circondate da una parete assottigliata; nella ristretta porzione di collegamento, invece, la parete è notevolmente spessa, specialmente sul lato dorsale. Anche in questo tipo di stoma, comunque, è il particolare arrangemento della cellulosa nella parete a determinare variazioni di forma delle cellule di guardia al variare dello stato di turgore.







Gli stomi si aprono e si chiudono in modo adattativo in risposta a precisi **stimoli interni ed esterni**: i più importanti sono la **luce**, la **pressione parziale di CO<sub>2</sub> all'interno dei tessuti fotosintetici** (che varia a seconda che ci sia o meno attività fotosintetica e quindi che ci sia la luce per permetterne il proseguimento), e lo **stress idrico**.

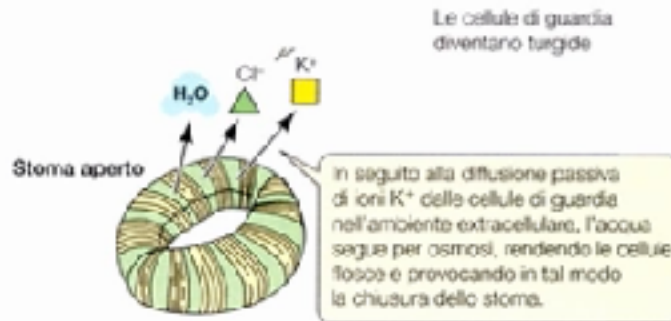
L'**apertura** si determina in base ad un **assorbimento massiccio di ioni e quindi di acqua** provenienti dalle cellule sussidiarie per via **apoplastica**, con conseguente inturgidimento delle cellule di guardia, ed allargamento della rima.

La **chiusura** è indotta da una **fuoriuscita di soluti** verso le cellule sussidiarie, a cui segue un conseguente **movimento di acqua** nella stessa direzione, dalle cellule stomatiche a quelle sussidiarie.





**Gli stomi** (a) La microfotografia eseguita al microscopio elettronico a scansione mostra uno stoma aperto fra due cellule di guardia che hanno forma semilunare. (b) L'apertura e la chiusura degli stomi sono controllate sia dalle concentrazioni degli ioni potassio che dal potenziale idrico. Ioni carichi negativamente vengono trasportati insieme agli ioni potassio per mantenere l'equilibrio elettrico e contribuiscono ai cambiamenti del potenziale osmotico che influisce sulle cellule di guardia.



Le cellule di guardia perdono turgidità



Concentrazioni più elevate di  $K^+$  e  $Cl^-$  danno alle cellule di guardia un potenziale idrico più negativo, determinando l'assunzione di acqua e provocando il loro allungamento cui consegue l'apertura dello stoma.

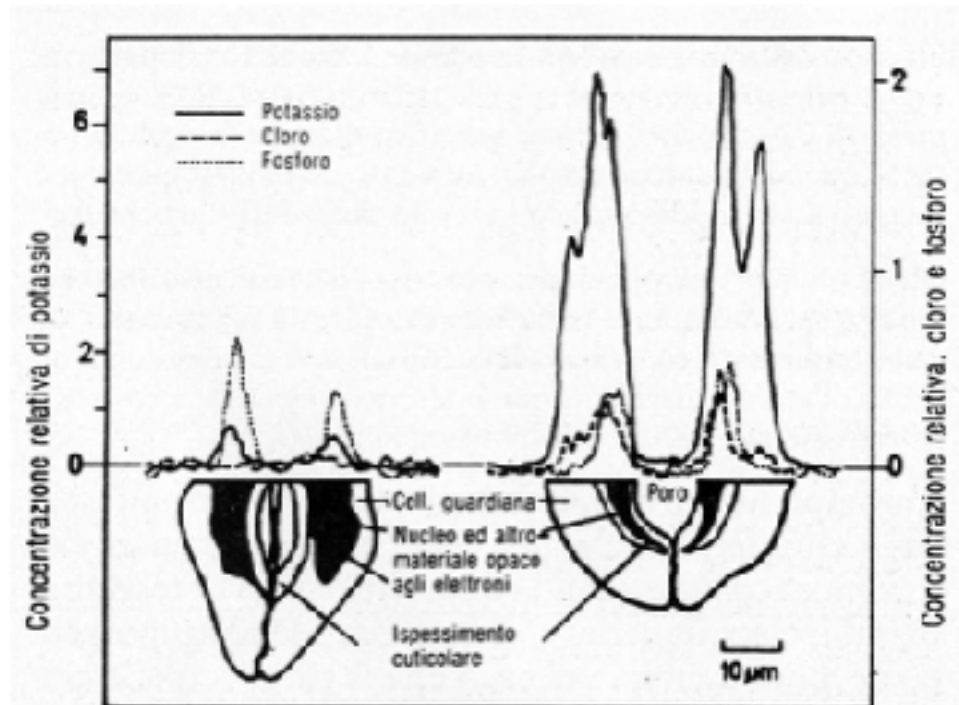


Il meccanismo di apertura/chiusura è legato a variazioni del turgore delle cell. di guardia. Il turgore viene acquisto o perduto grazie a movimenti passivi di acqua secondo un gradiente di potenziale idrico creato da un trasporto attivo di soluti.



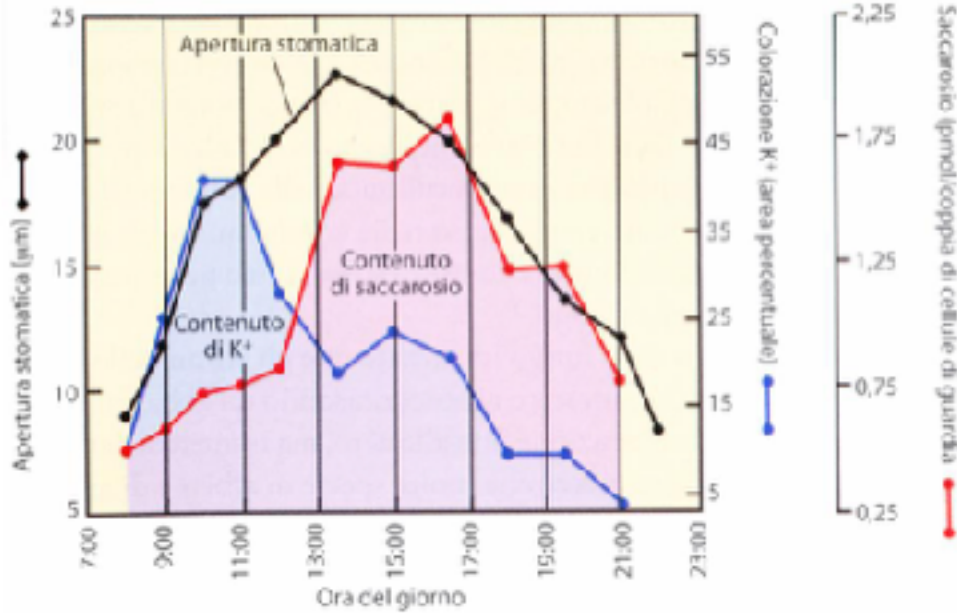
Il principale responsabile è lo ione potassio.

L'ingresso di  $K^+$  durante l'apertura è accompagnato dal flusso di ioni malato, oppure di  $Cl^-$



Distribuzione delle concentrazioni relative di potassio, cloro e fosforo lungo il profilo di uno stoma chiuso (a sin.) o aperto (a destra) dell'epidermide inferiore di *Vicia faba*. Misure con la microsonda a raggi X. In *Vicia* soltanto il  $K^+$ , fra gli elementi illustrati, mostra un aumento considerevole nelle cellule guardiane a stomi aperti. (Sec. Humble e Raschke, da Mohr e Schopfer).





**Apertura e chiusura stomatica** Questo grafico mostra l'andamento giornaliero in dimensioni del poro stomatico in foglie intatte di fava (*Vicia faba*) in relazione al contenuto di potassio (K<sup>+</sup>) e saccarosio. Mentre il potassio è il dominante osmotico o il soluto osmoticamente attivo coinvolto nell'apertura stomatica al mattino, il saccarosio è il dominante osmotico coinvolto nei cambiamenti stomatici nel pomeriggio e alla sera (1 picomole, o pmol = 10<sup>-12</sup> moli)

Alcuni studi indicano che i fattori principali per i movimenti delle cellule di guardia sono sia K<sup>+</sup> che saccarosio .

Il K<sup>+</sup> è dominante nella prima parte del giorno, il saccarosio diventa dominante nel primo pomeriggio.





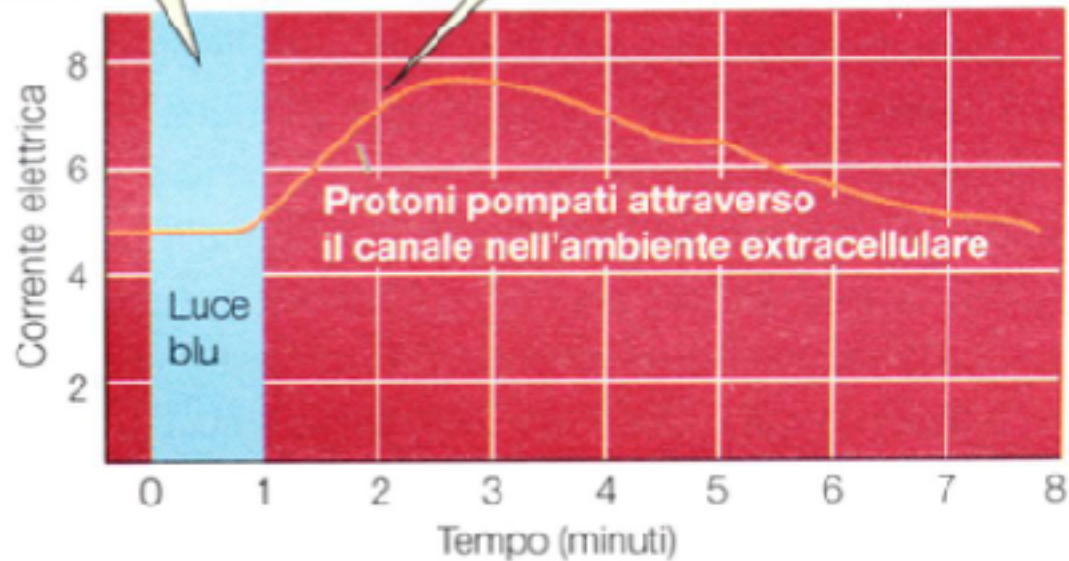
## Stomi e luce

In molte specie gli stomi si aprono alla luce e si chiudono al buio. La luce ha un effetto diretto sugli stomi: la luce nel blu può stimolare l'apertura degli stomi.

Con la tecnica del *patch clamp* si può rivelare l'esistenza di una pompa protonica indotta dalla luce. In figura è riportato il tracciato della debole corrente elettrica che risulta dal flusso di protoni attraverso il plasmalemma di una cellula di guardia.

Una breve esposizione alla luce blu su sfondo costante di luce rossa...

...provoca per alcuni minuti un flusso dei protoni nell'ambiente extracellulare.





A meno che non ci siano problemi di approvvigionamento idrico, l'apertura stomatica è favorita dalla luce intensa. Dei recettori a questo punto intervengono per determinare l'accumulo di ioni potassio all'interno dei vacuoli delle cellule di guardia.

Se la luce viene a mancare (notte!), il processo fotosintetico si interrompe, la respirazione dei tessuti prende il sopravvento (inevitabilmente la concentrazione interna di  $\text{CO}_2$  aumenta), le pompe non funzionano più cosicché gli ioni diffondono spontaneamente cancellando il gradiente di concentrazione, con conseguente chiusura stomatica (...ma attenti alle piante CAM!).







In presenza di luce, **se l'acqua comincia a scarseggiare**, l'apertura degli stomi sarà progressivamente ridotta, per cercare di ridurre la perdita di acqua dai tessuti.

Questo avviene grazie ad un processo di evaporazione diretta dalle **cellule di guardia** (**chiusura idropassiva**), **che perdono acqua più rapidamente delle restanti cellule epidermiche**, che quindi esercitano una spinta laterale sulle cellule stomatiche, chiudendo la rima.





## Acido abscissico

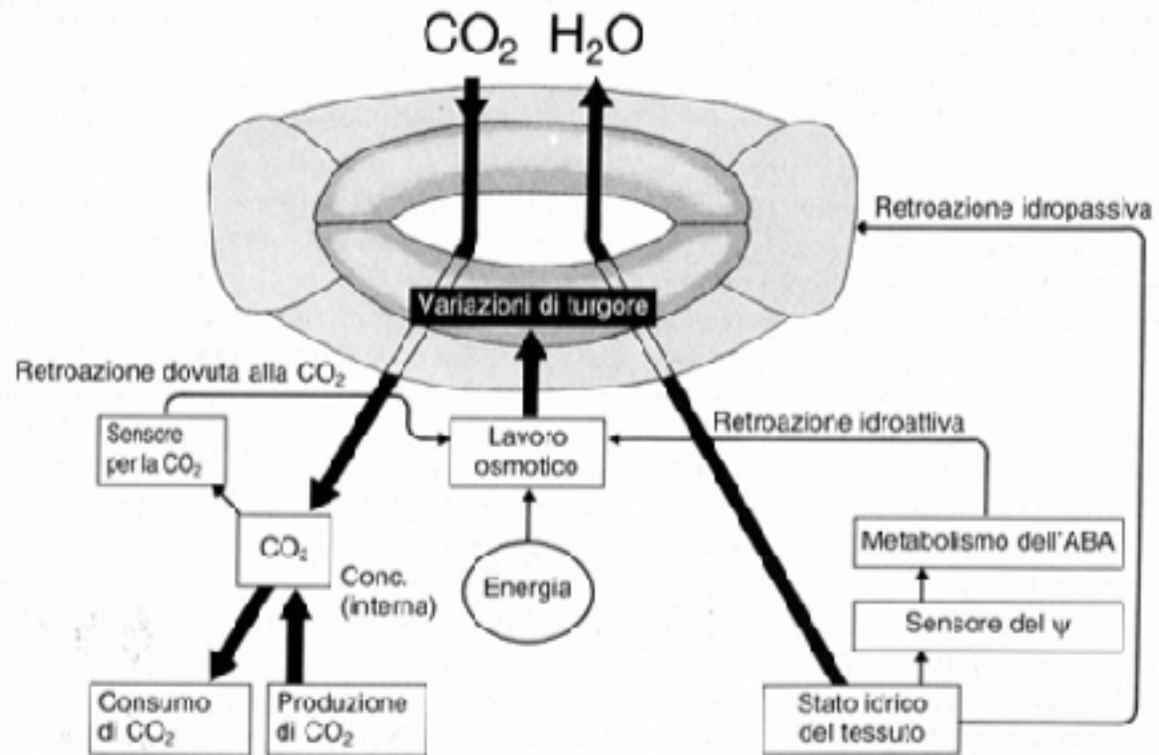
In alcuni casi si assisterà alla chiusura completa degli stomi, con conseguente blocco dei processi di assimilazione della  $\text{CO}_2$ .

Quest'ultimo fenomeno è in genere dovuto all'azione di un fitormone, l'acido ABSCISSICO (ABA), che viene prodotto dai tessuti fotosintetici e dall'apparato radicale, quando il loro potenziale idrico diventa fortemente negativo: segnale di condizione di stress idrico.

Diffondendo, l'ABA arriva agli stomi, inducendo la chiusura dei canali di ingresso del  $\text{K}^+$  e determinando l'apertura di canali di uscita per il rilascio dello stesso (**chiusura idroattiva**).

Non tutte le piante sono dotate di questa regolazione ormonale, e quindi continuano a perdere acqua: il loro destino può essere segnato...





Modello di sistema di retroazione che interviene nel controllo dei movimenti di apertura degli stomi. I sensori per la concentrazione di  $\text{CO}_2$  e per il potenziale idrico fogliare ( $\psi$ ) sono situati nelle cellule stomatiche. ABA: acido abscissico (da RASCHKE).

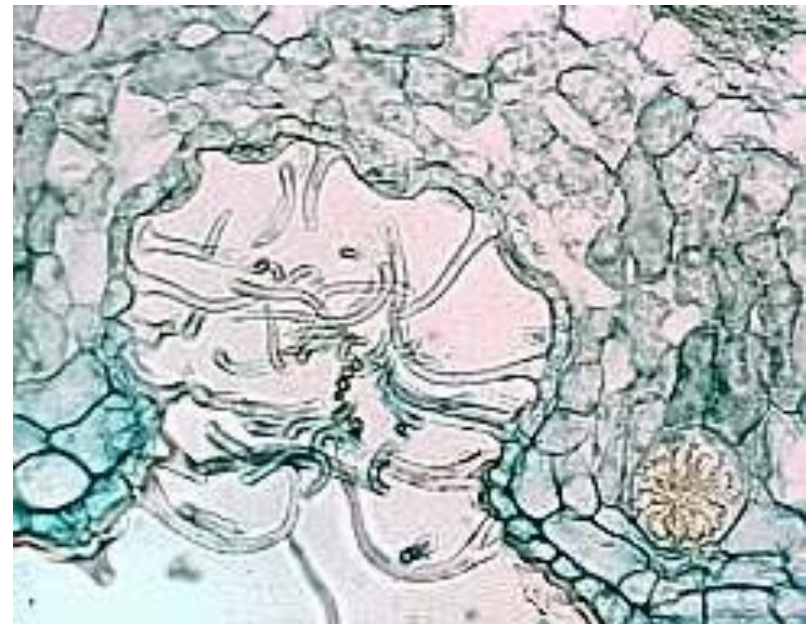
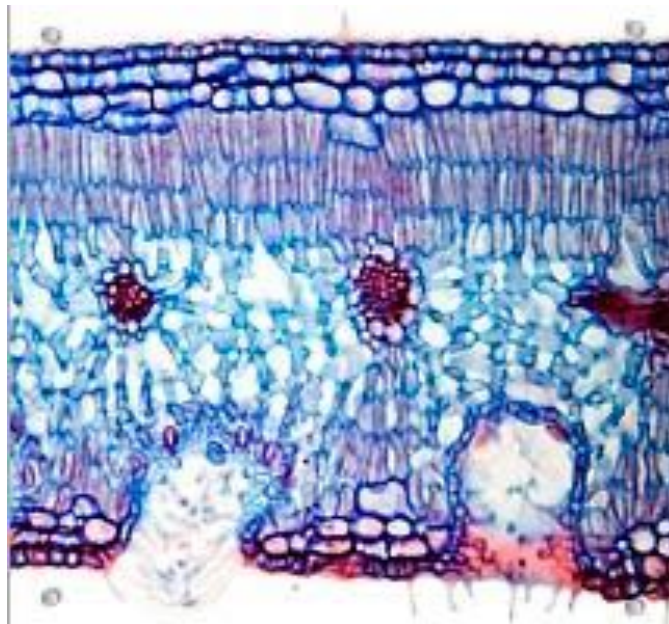


## Stomi e ambiente

In molte piante che vivono in ambienti aridi, gli stomi sono parzialmente immersi, oppure sono disposti in speciali invaginazioni (cripte stomatiche) spesso coperte da peli: sono queste delle “xeromorfosi” per ridurre ancora di più la traspirazione, senza compromettere eccessivamente gli scambi di CO<sub>2</sub>.

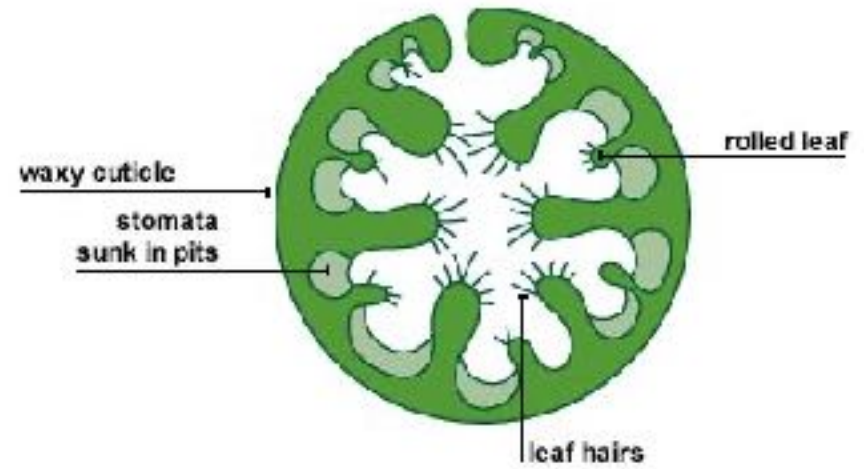
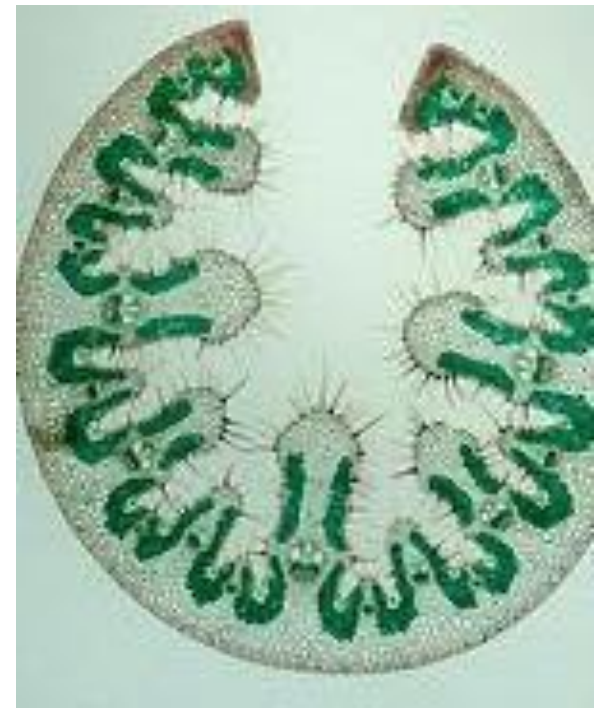


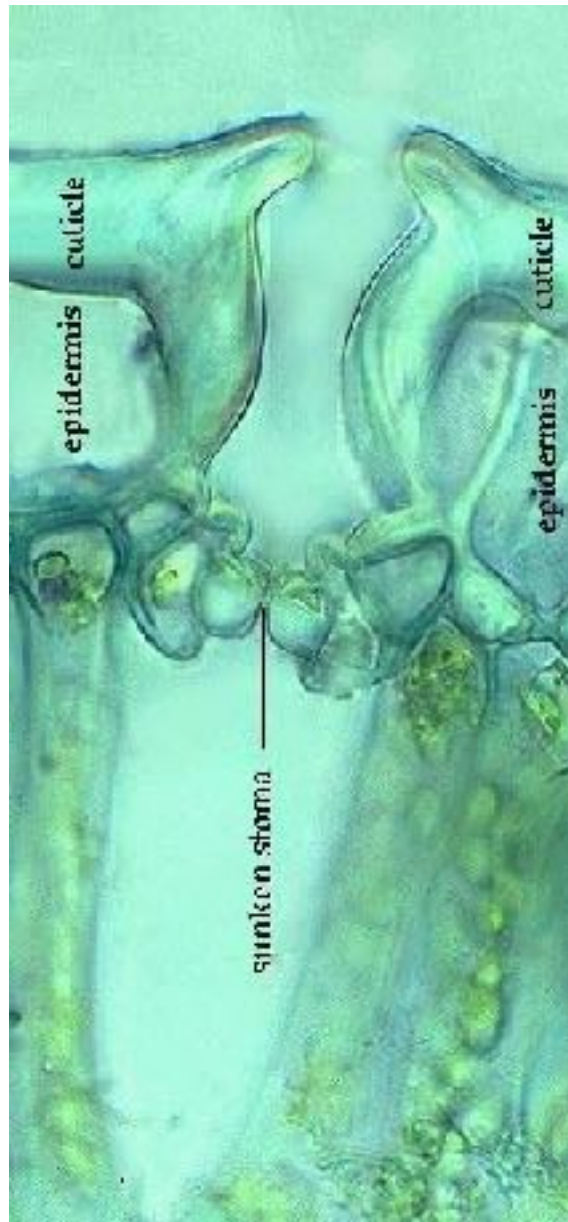
*Nerium oleander L.*



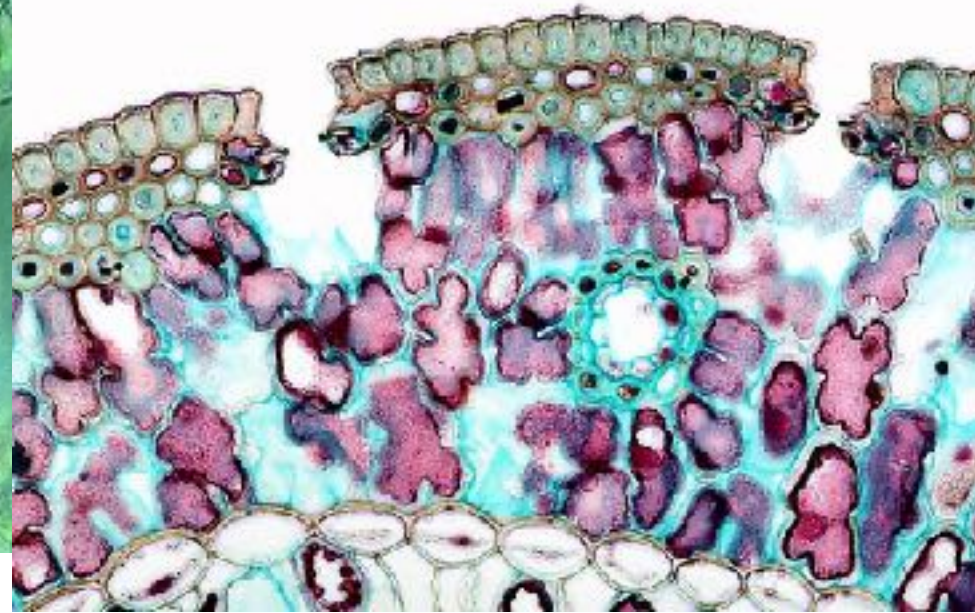


*Ammophila arenaria* (L.) Link



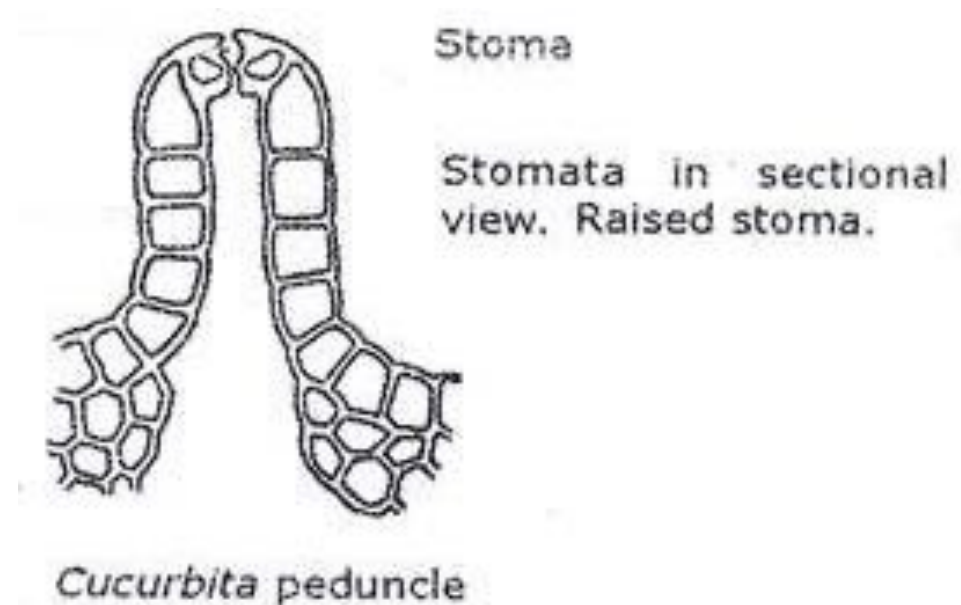


*Pinus nigra* L.





In piante di ambienti molto umidi (es. piante del sottobosco di foreste pluviali) si osservano stomi estroflessi, cioè collocati lungo creste o estroflessioni della lamina fogliare, per cercare di incrementare la traspirazione, quando l'aria è solitamente molto prossima alla saturazione.

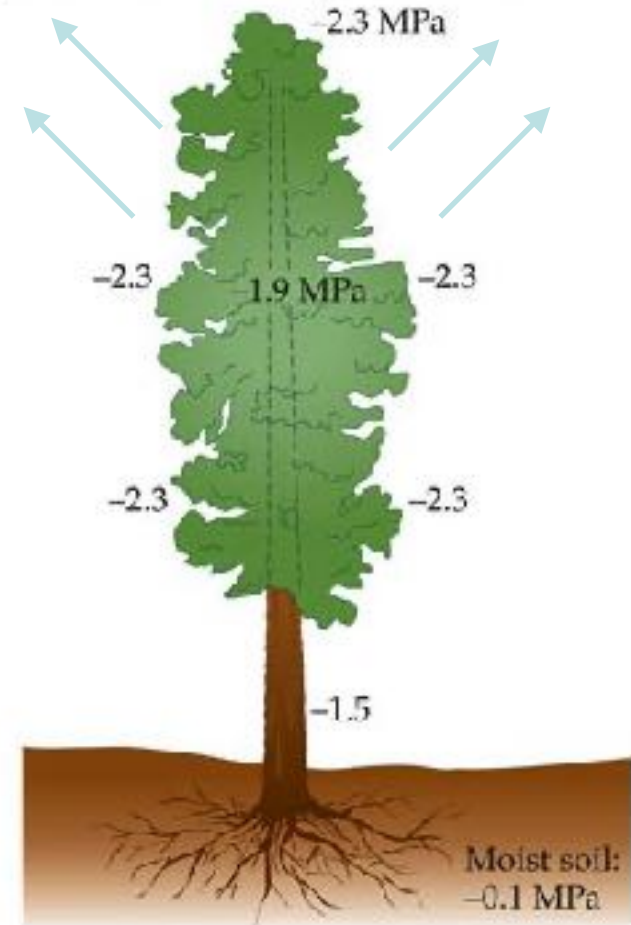




L'obiettivo è di garantire la traspirazione fogliare, e di conseguenza il flusso di acqua in risalita lungo il sistema vascolare di trasporto, garantendo un approvvigionamento di ioni assorbiti dal sistema radicale.

Grazie alla traspirazione, il flusso di acqua e nutrienti inorganici all'interno della pianta dalle radici alle foglie avviene in modo passivo senza dispendio di energia.

(B) Air (90% relative humidity):  $-13.7$  MPa



ZOOLOGY OF PLANTS, Second Edition, Figure 22 (Part 2) © 2000 Sinauer Associates, Inc.





Esistono anche strutture come gli **idatodi**, apparati ghiandolari detti anche "stomi acquiferi" deputati all'eliminazione di acqua allo stato liquido tramite il processo di **guttazione**. Si possono trovare in talune foglie di mono e dicotiledoni, in corrispondenza della parte terminale delle nervature.





La **guttazione** è l'essudazione di liquido xilematico dovuta al potenziale idrico delle radici. Di notte, quando non avviene perdita d'acqua per traspirazione, se l'umidità nel suolo è elevata, l'acqua entra nelle radici perché il loro potenziale idrico è inferiore a quello del suolo circostante. L'acqua si accumula quindi nelle radici, creando una elevata pressione radicale, che a sua volta causa l'essudazione tramite gli idatodi.

Gli **idatodi** possono essere:

- A) passivi, quando le venature fogliari terminano in aree con parenchima a pareti sottili
- B) Attivi, quando delle cellule epidermiche perdono acqua in modo attivo.




## Tessuti TEGUMENTALI

Assunzione di acqua e soluti dall'esterno: TESSUTO di ASSORBIMENTO:

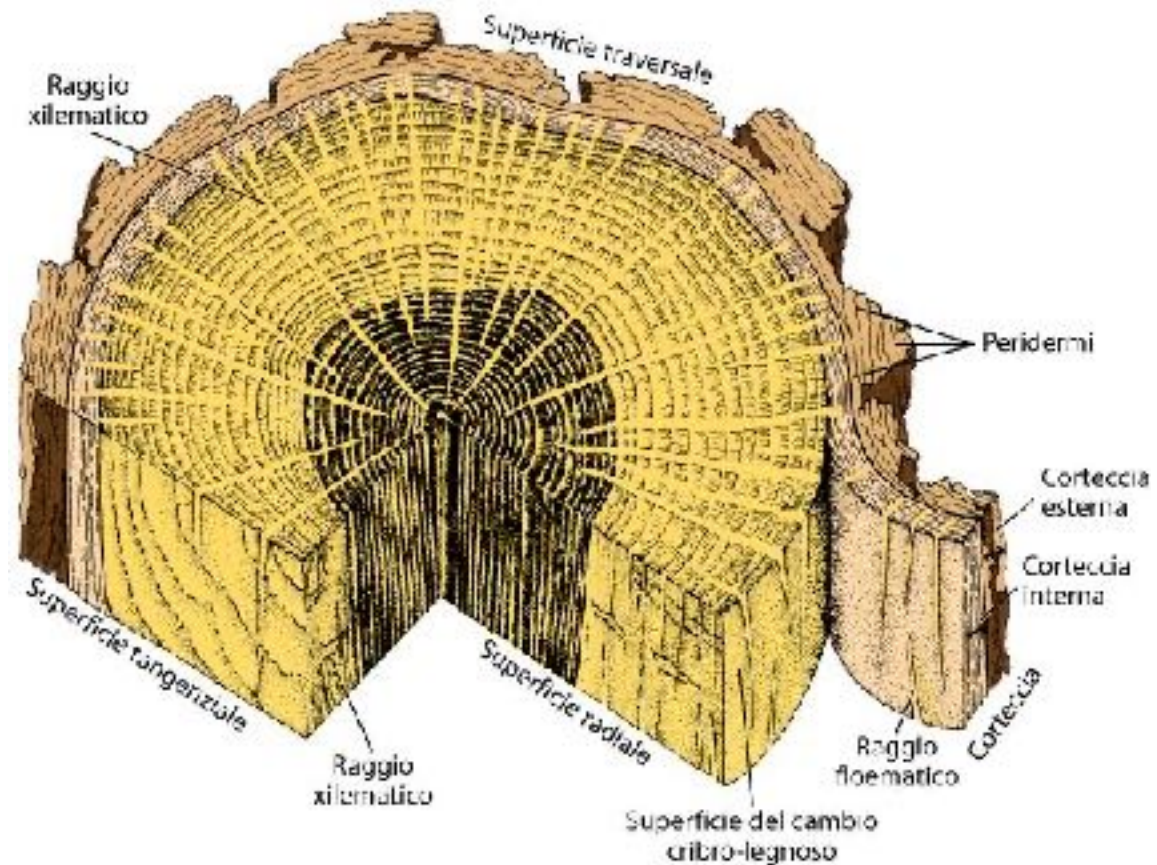
- RIZODERMIDE 

Protezione e limitazione della perdita di acqua verso l'esterno: TESSUTI di RIVESTIMENTO.

- EPIDERMIDE 
- SUGHERO
- ESODERMA
- ENDODERMIDE



**SUGHERO (o fellema)** - di origine secondaria, riveste fusti e radici che si sono accresciuti in spessore. Viene prodotto da cambi subero-fellodermici che si formano più volte nella porzione più esterna della corteccia, in maniera discontinua.





ESTERNO DELLA PIANTA ↑

(SUGHERO)

— · · · — · · · — **FELLOGENO** — · · · — · · · —

(FELLODERMA)

-----

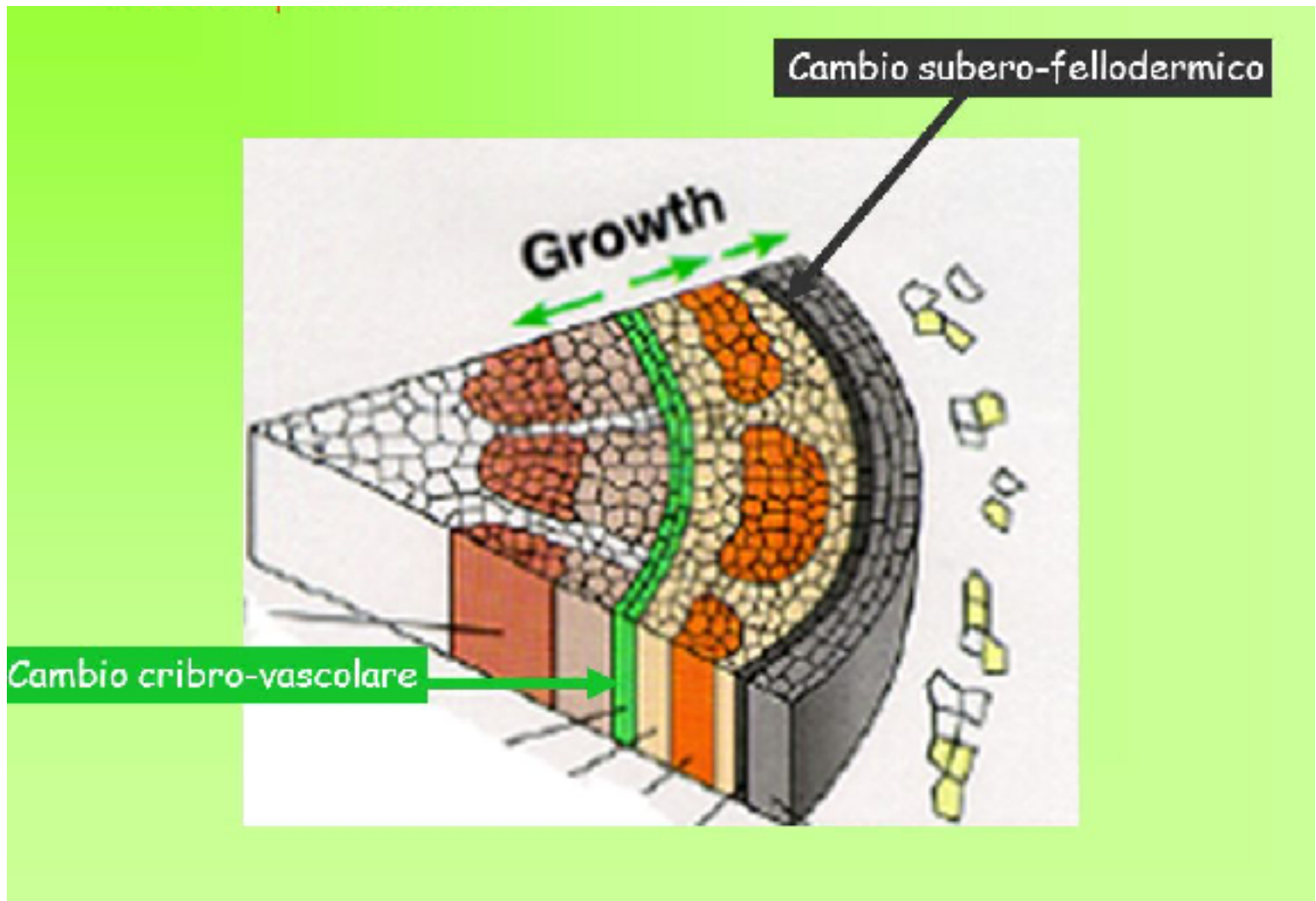
(FLOEMA)

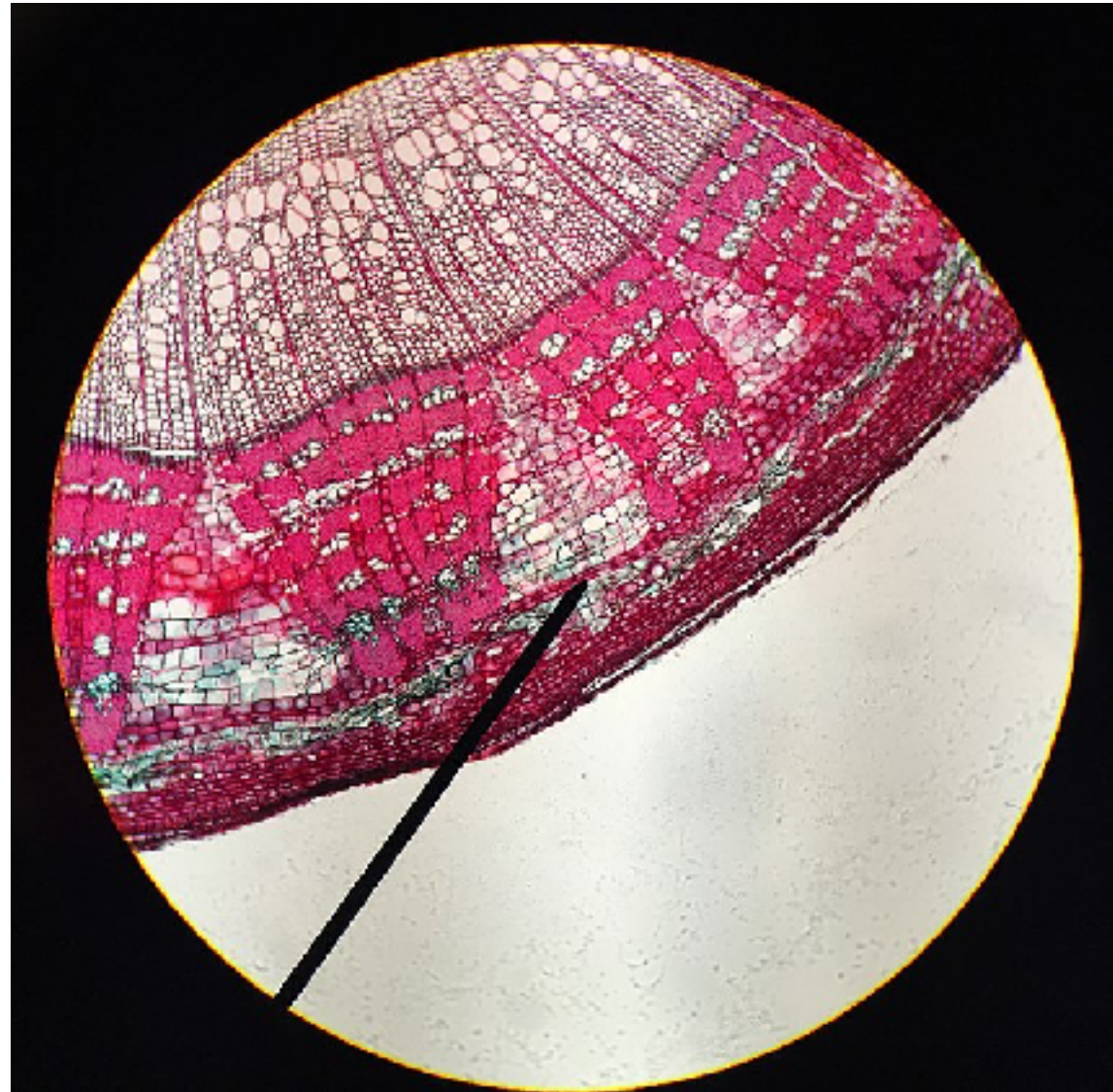
— · · · — · · · — **CAMBIO** — · · · — · · · —

(XILEMA - FIBRE - PARENCHIMA)

↑ ESTERNO DELLA PIANTA









Il cambio subero-fellodermico, o fellogeno, è uno dei due tessuti meristematici secondari delle piante vascolari capaci di crescita secondaria (gimnosperme e angiosperme eudicotiledoni).

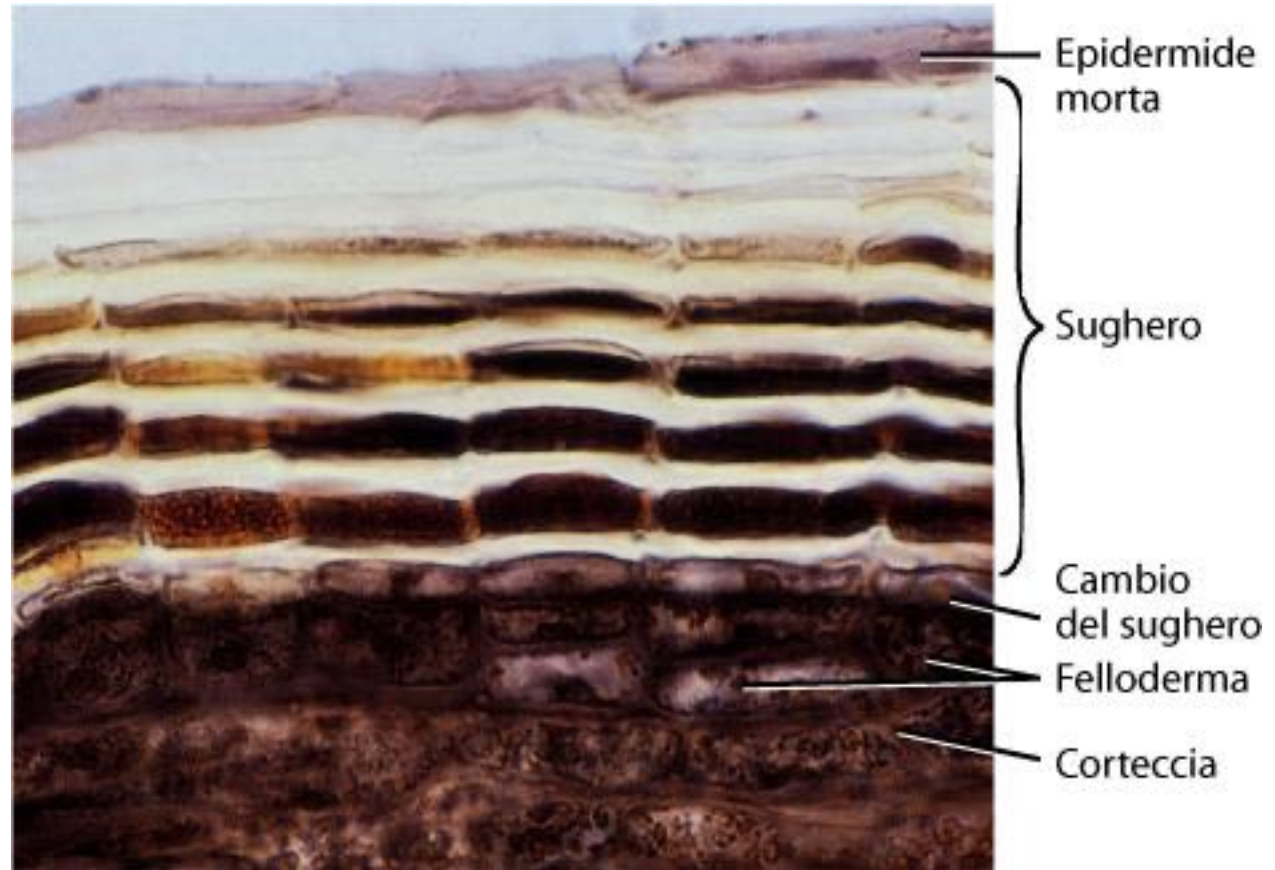
A differenza del cambio cribro-vascolare, questo spesso viene sostituito ogni anno. Infatti, nelle zone con clima stagionale, la sua attività termina nel periodo autunnale, e muore, per poi ridifferenziarsi nella successiva fase vegetativa.

Si origina dal parenchima corticale o, in alcuni casi, dal floema.

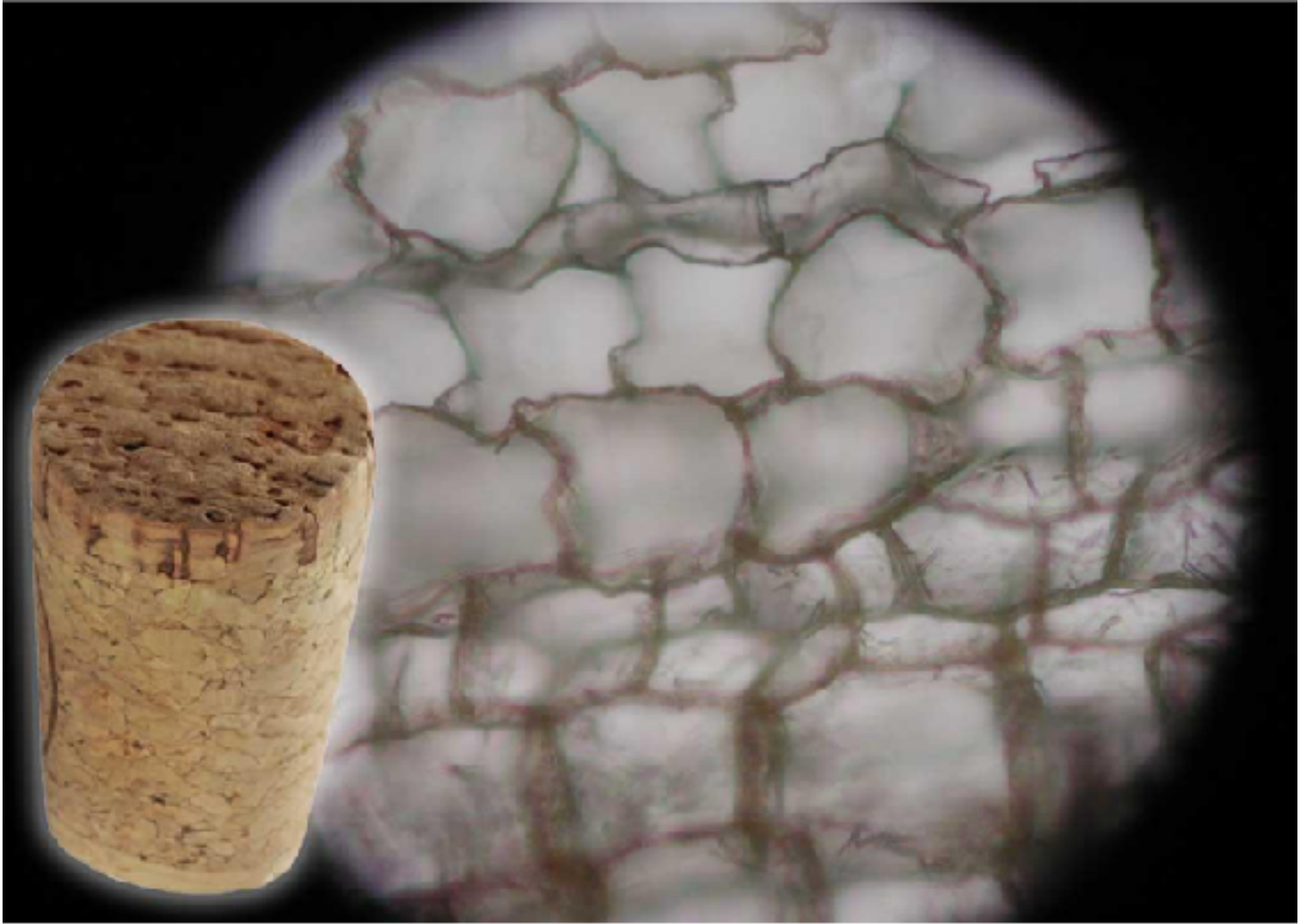


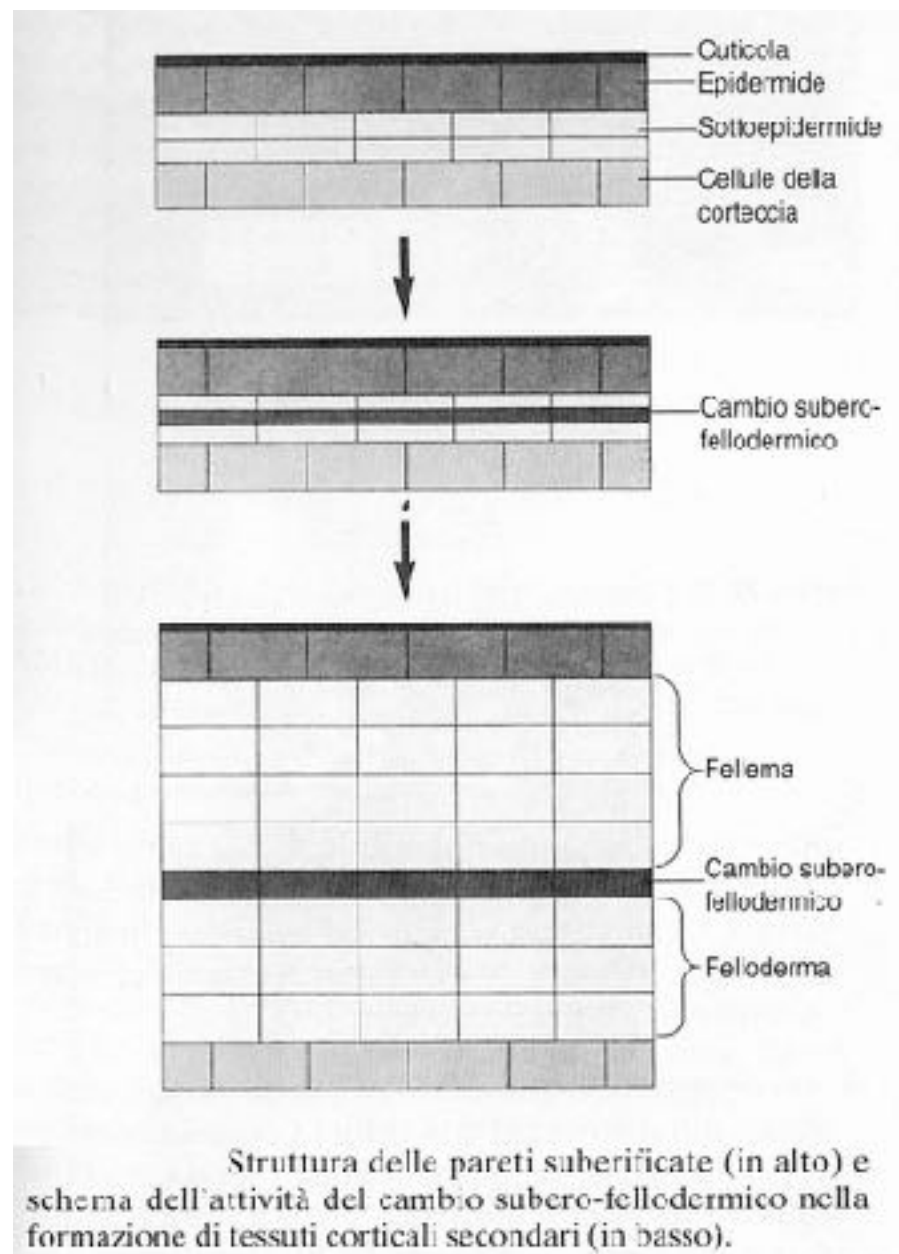


Il sughero è costituito da cellule morte, ed è pluristratificato. Ha pareti ispessite e suberificate, e un colore scuro per la presenza di tannini e resine.

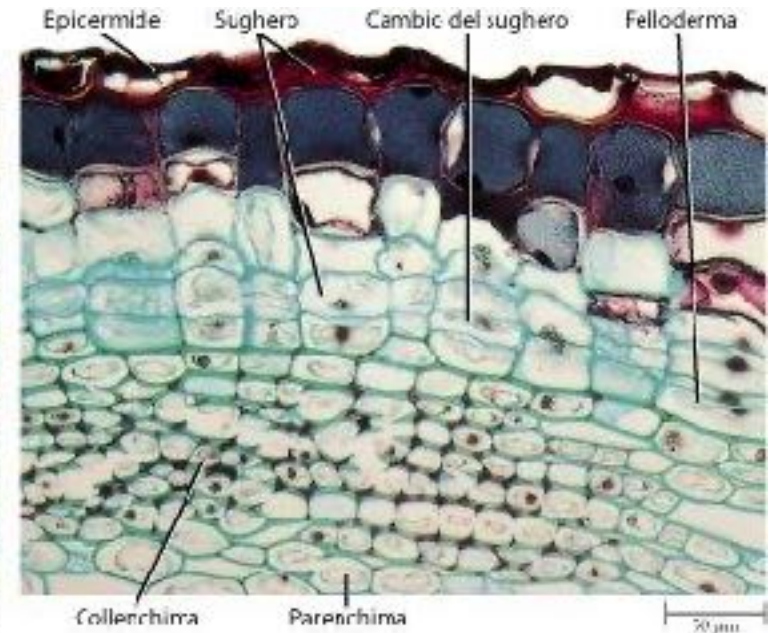
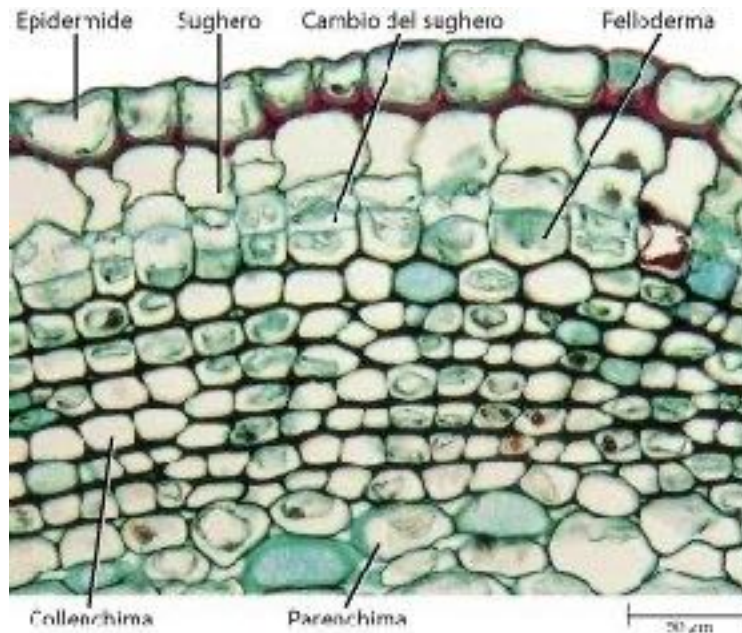




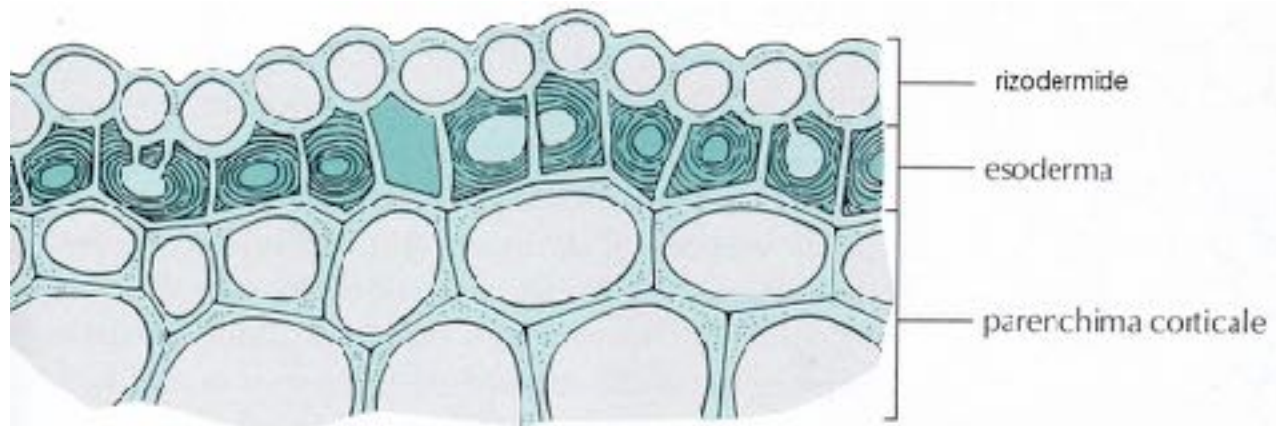




Il sughero sostituisce l'epidermide negli organi che hanno accrescimento secondario.

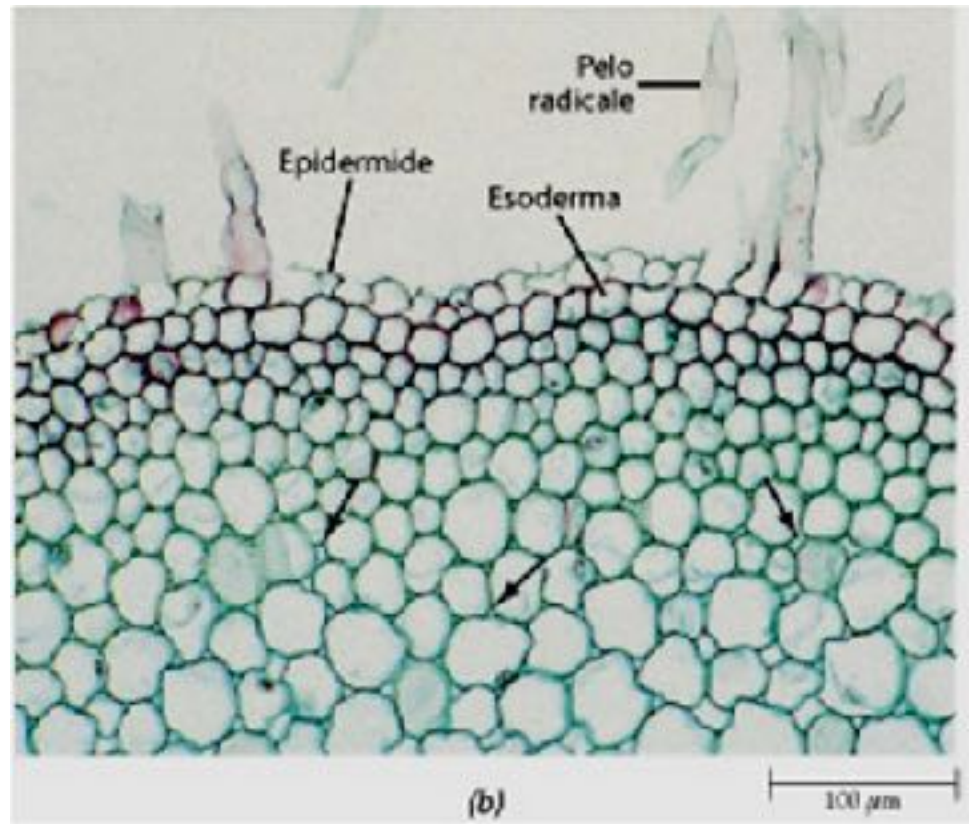
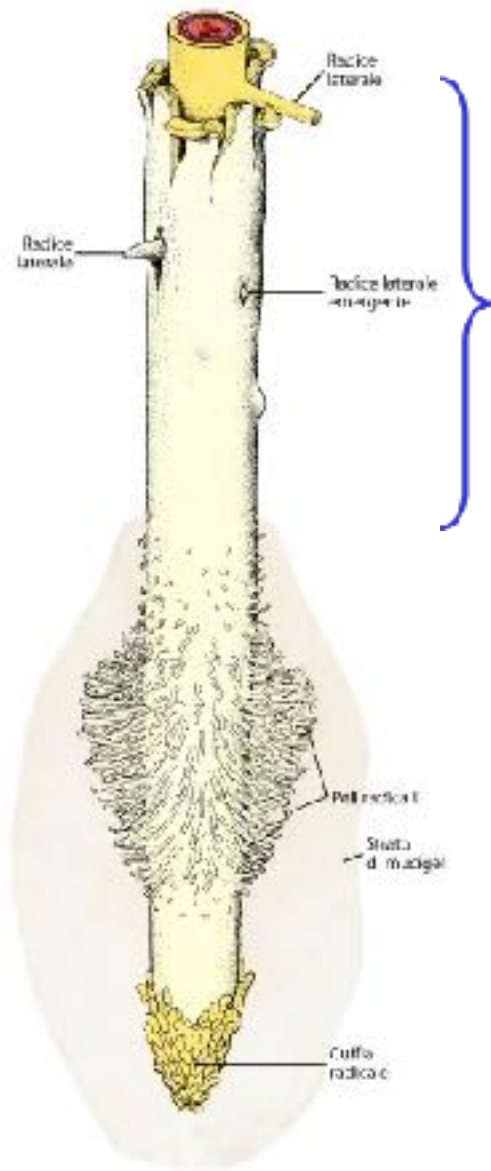


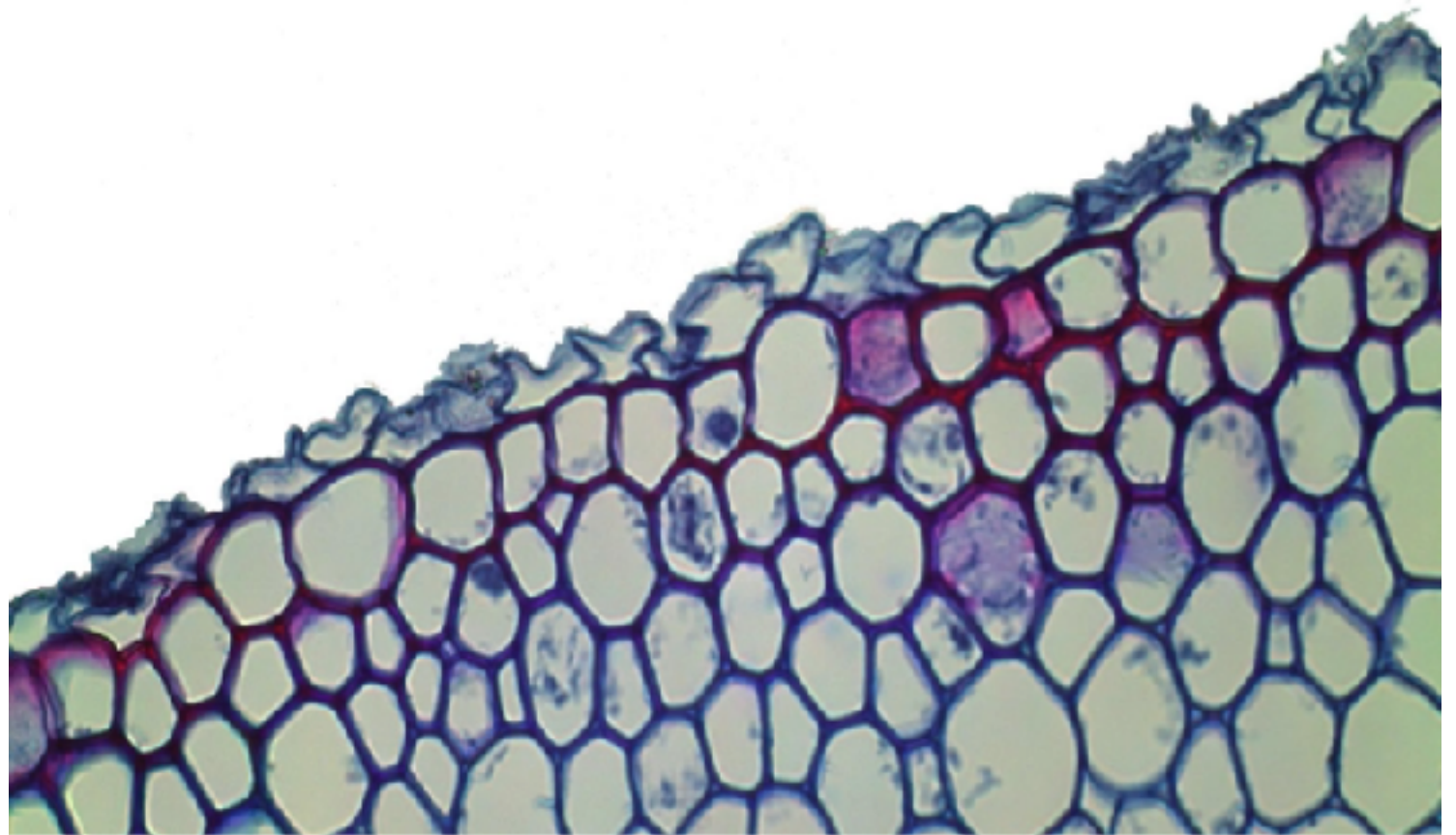
**ESODERMA** - di origine primaria, è formato da uno o più strati di cellule situate subito sotto la rizoderme della radice, con funzione di protezione. La parete secondaria delle cellule è leggermente suberificata, quindi con la progressiva maturazione dell'esoderma cessa anche l'assorbimento dell'acqua da parte del corrispondente tratto della radice.



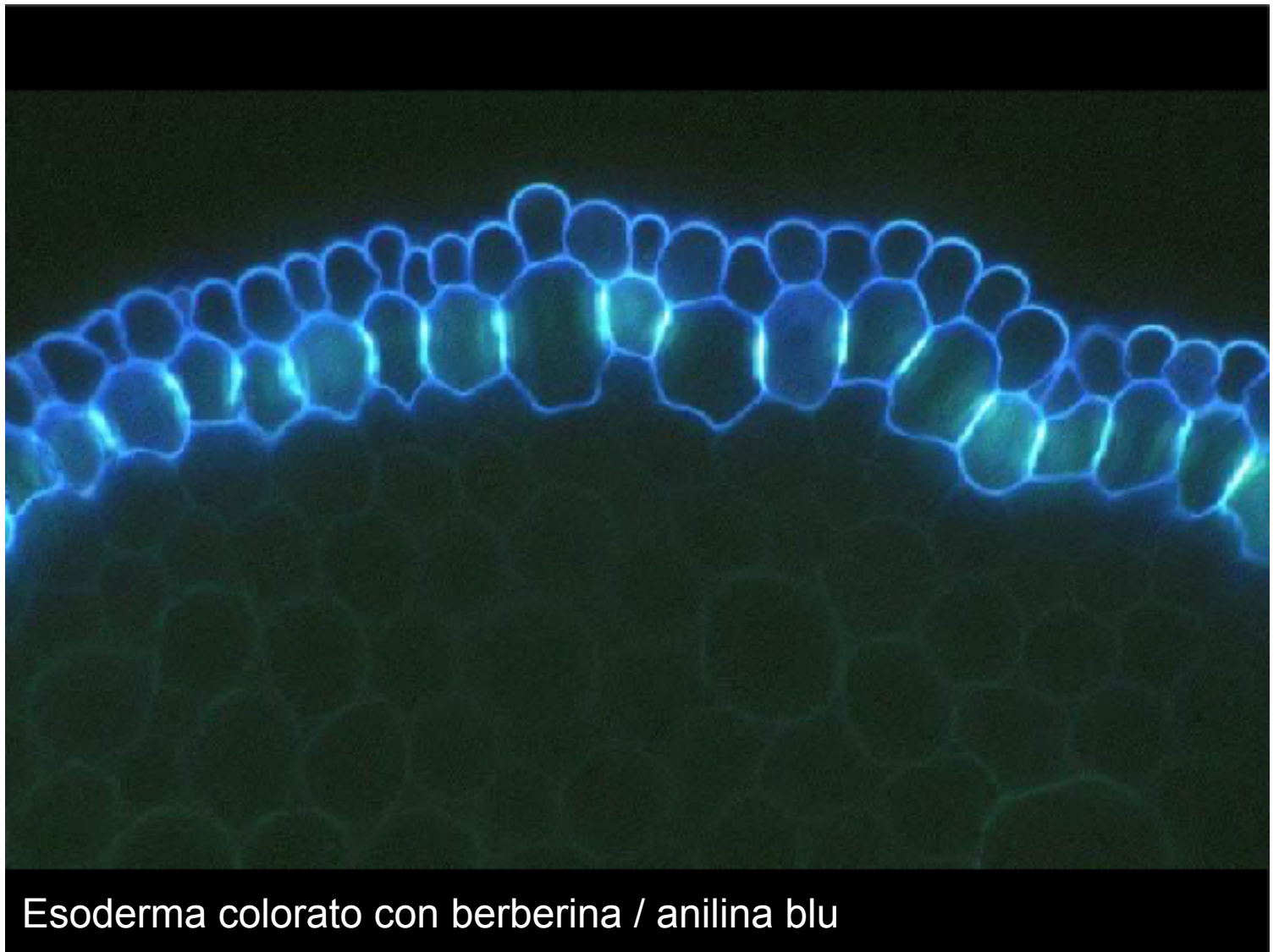
Barriera di permeazione subepidermica: parte esterna della radice di *Smilax* con esoderma a pareti ispessite (sez. trasversale schematica). Una cellula ha conservato pareti sottili, funzionando da punto di permeazione.





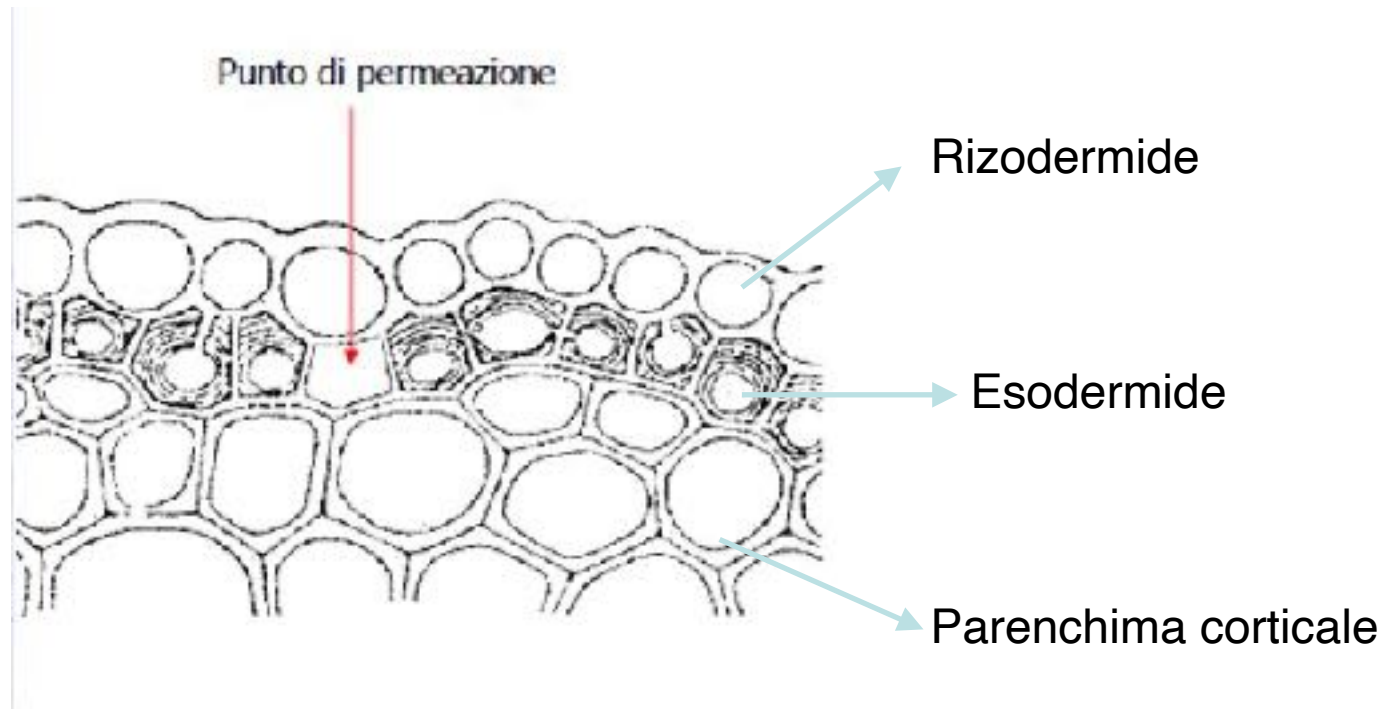
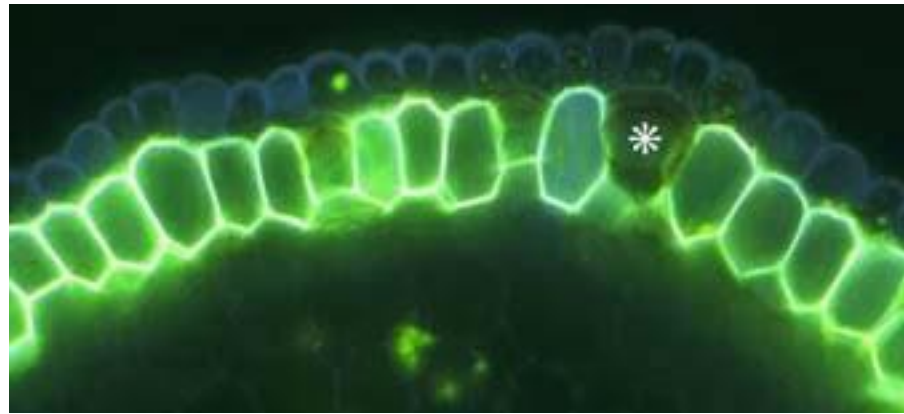


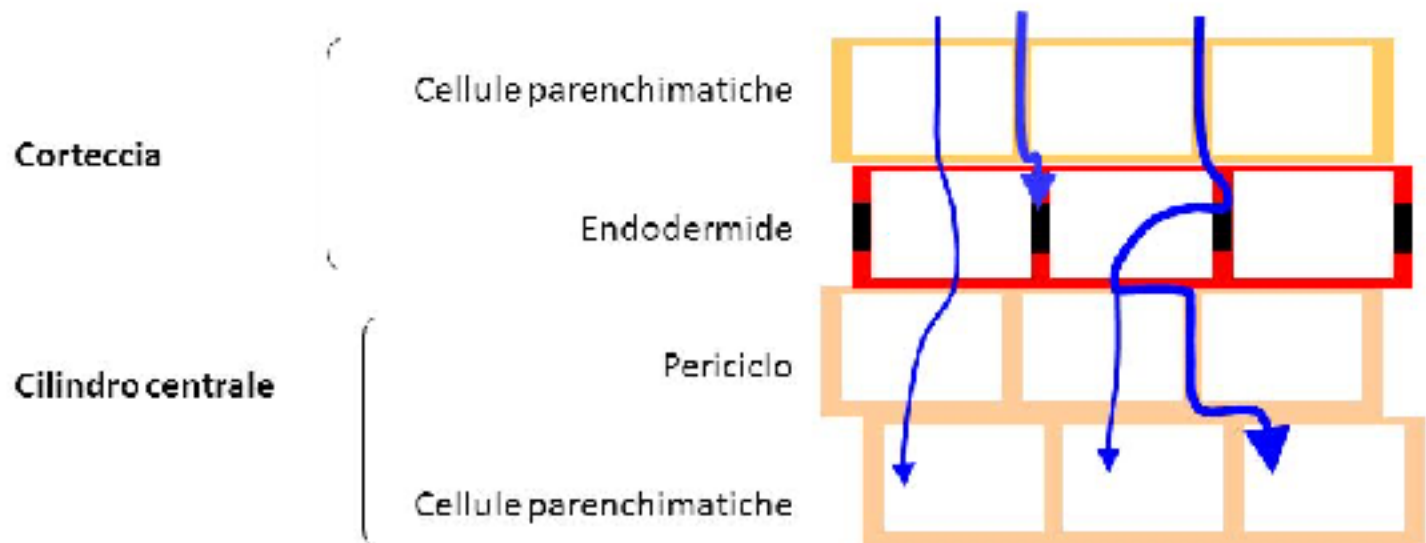
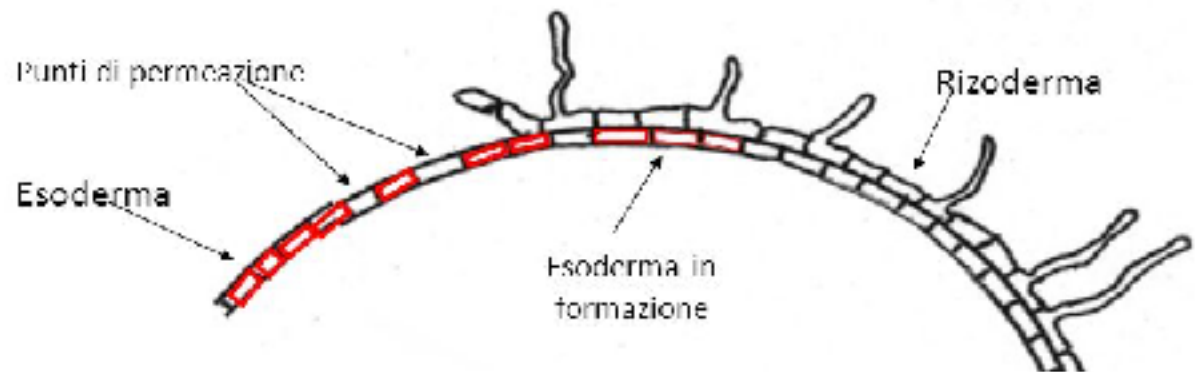




Esoderma colorato con berberina / anilina blu









L'**esoderma** sostituisce il rizoderma nella zona appena sopra la zona pilifera delle radici. Di origine primaria, riveste la porzione tra la struttura primaria e quella secondaria della radice.

Si forma dopo la morte del rizoderma, quando lo strato parenchimatico corticale immediatamente sottostante si trasforma per suberificazione della parete (ma le cellule restano vive).

L'esoderma è per lo più unistratificato e poco permeabile, ed ha funzione di rivestimento e protezione.

In struttura secondaria viene sostituito dal sughero.

