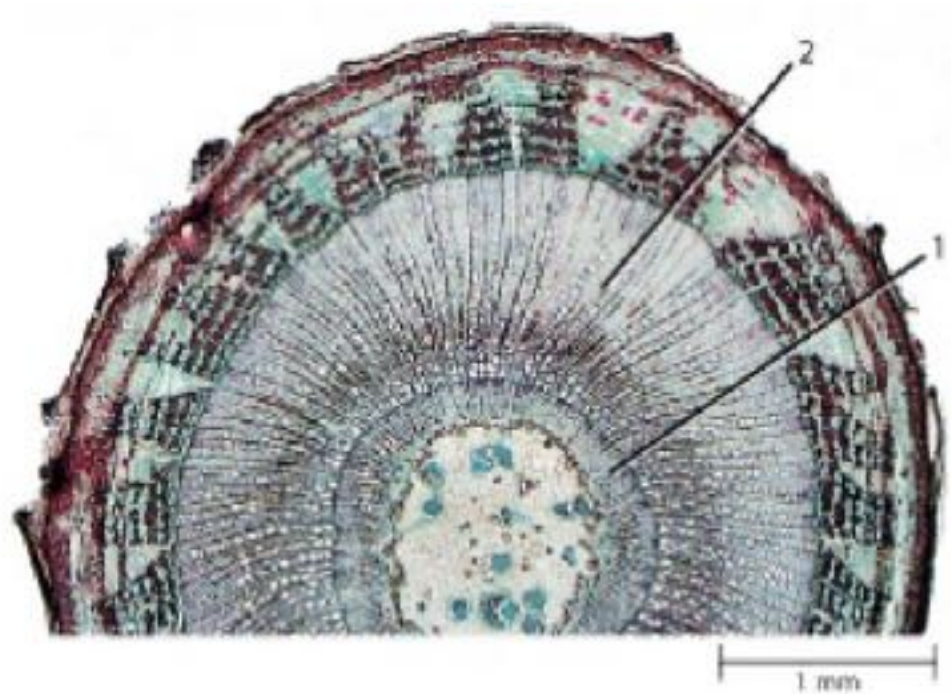
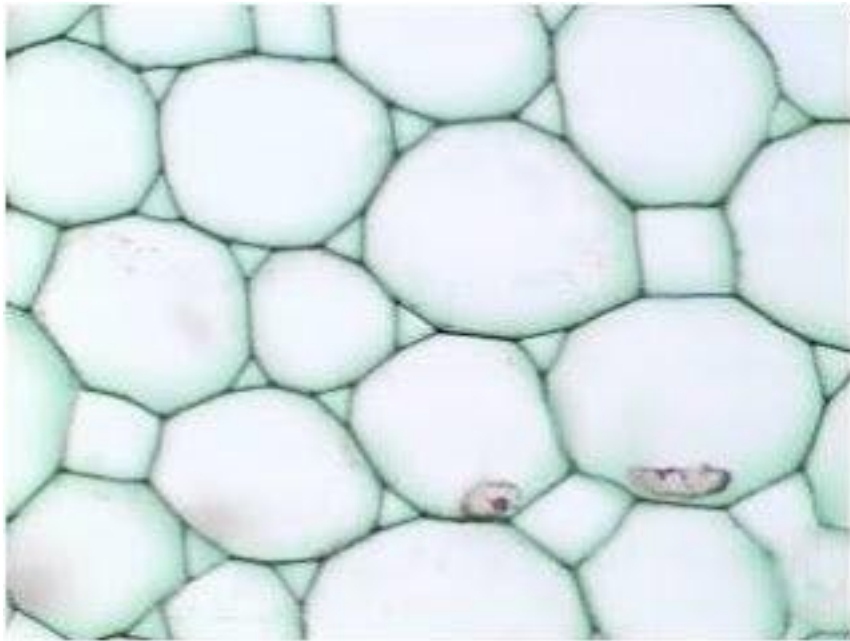


Istologia e anatomia vegetale



Tessuti TEGUMENTALI

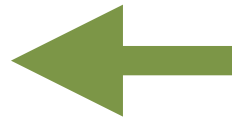
Assunzione di acqua e soluti dall'esterno: TESSUTO di ASSORBIMENTO:

- RIZODERMIDE



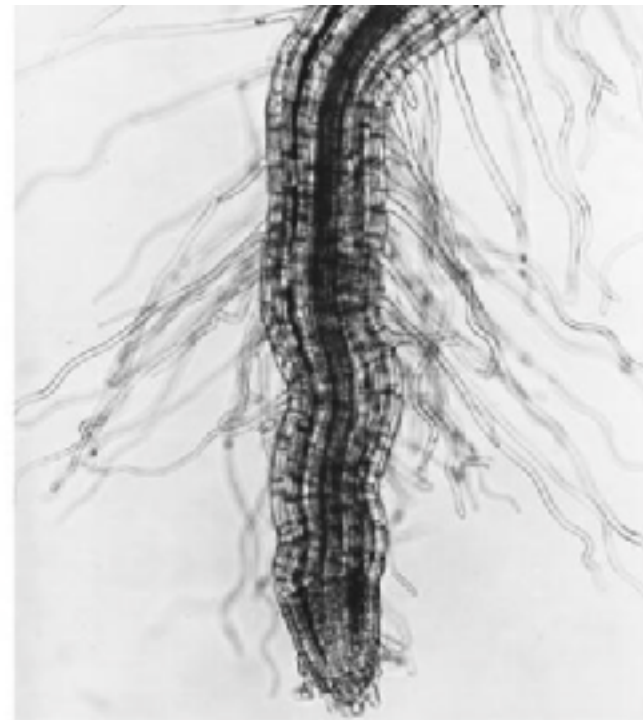
Protezione e limitazione della perdita di acqua verso l'esterno: TESSUTI di RIVESTIMENTO.

- EPIDERMIDE
- SUGHERO
- ESODERMA
- ENDODERMIDE





(a)

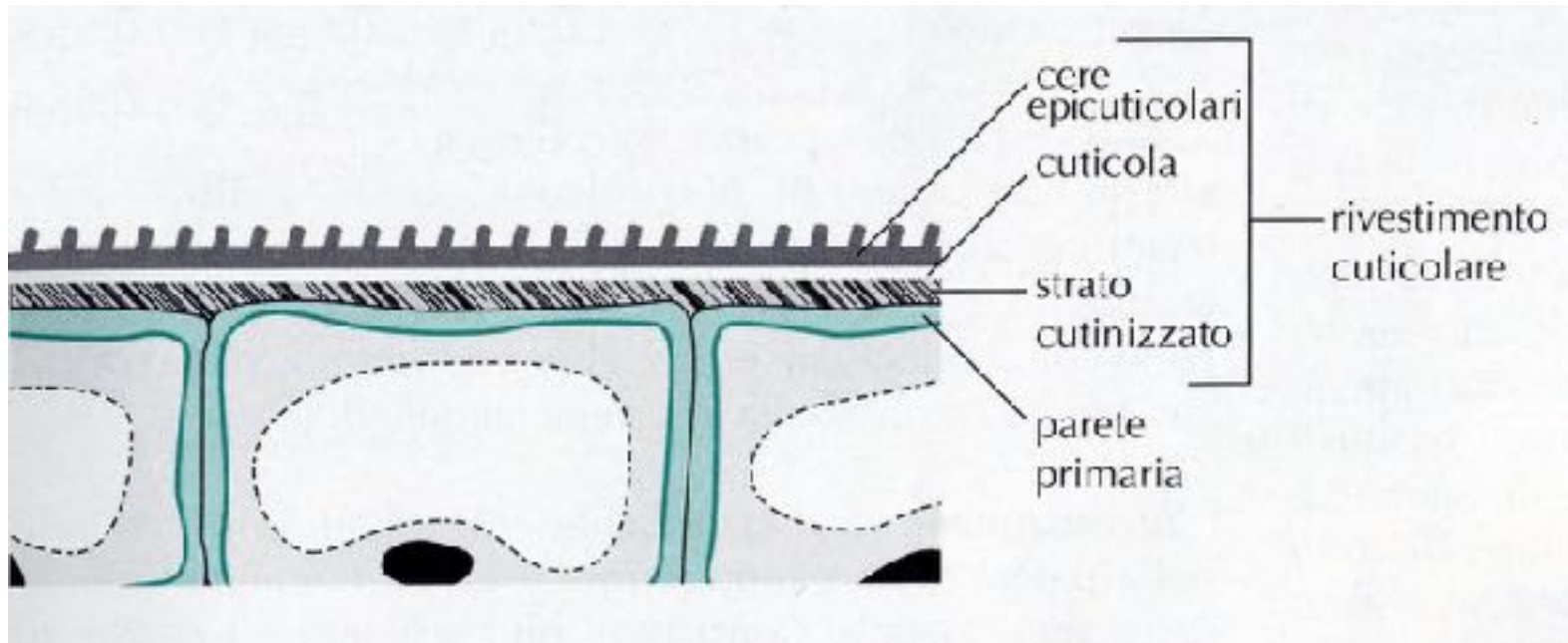


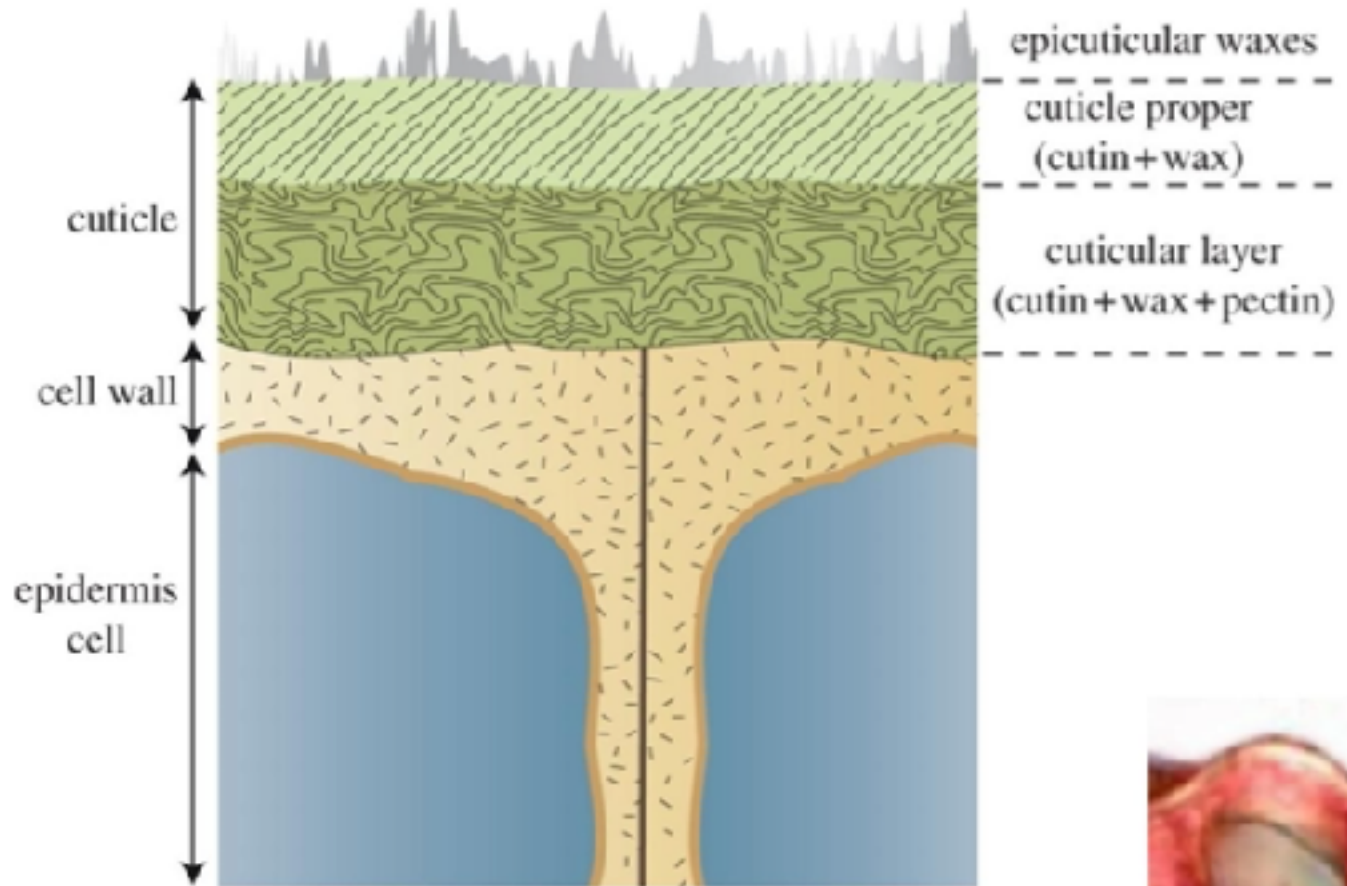
(b)

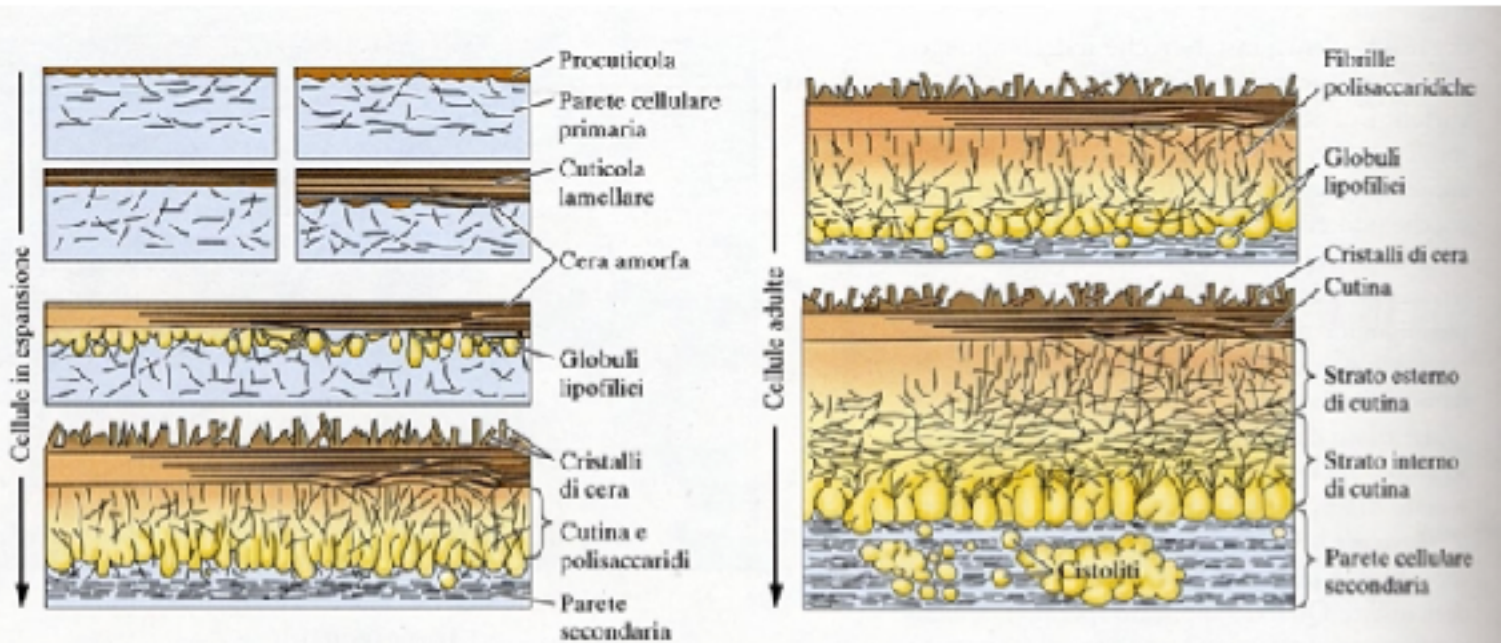
100 μm

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'emiceilulosa. 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 cristoliti sono osservati negli ultimi stadi dello sviluppo della cuticola e si pensa contengano precursori che sono stati secreti dalla cellula epidermica.



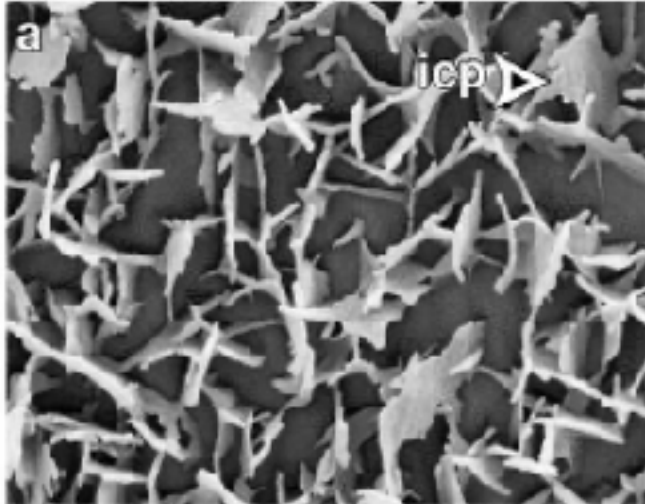


Le CERE
EPICUTICOLARI,
che rendono le
superfici
particolarmente
idrorepellenti,
conferiscono un
caratteristico colore
azzurrognolo alle
superfici.

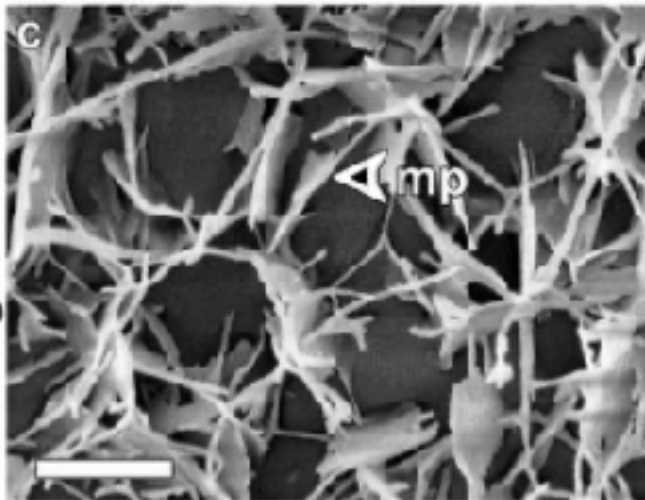




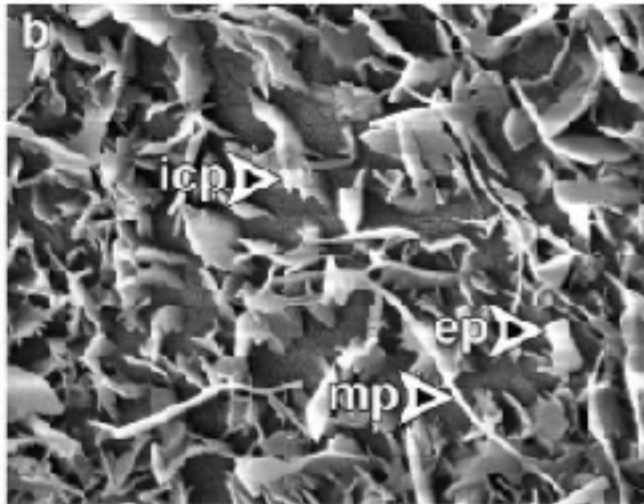
T. aestivum



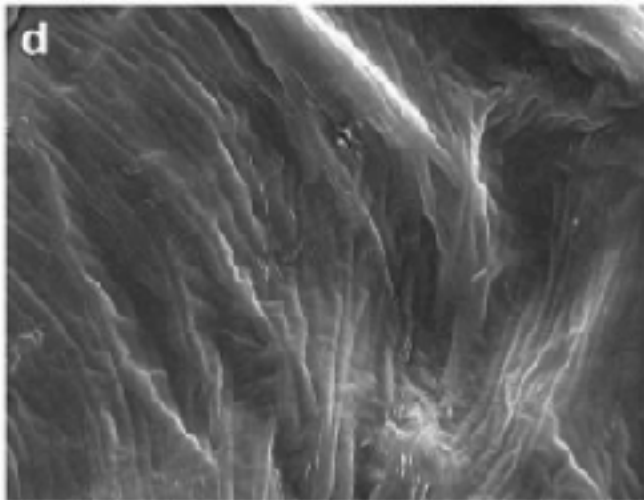
L. angustifolius



Z. mays



A. thaliana



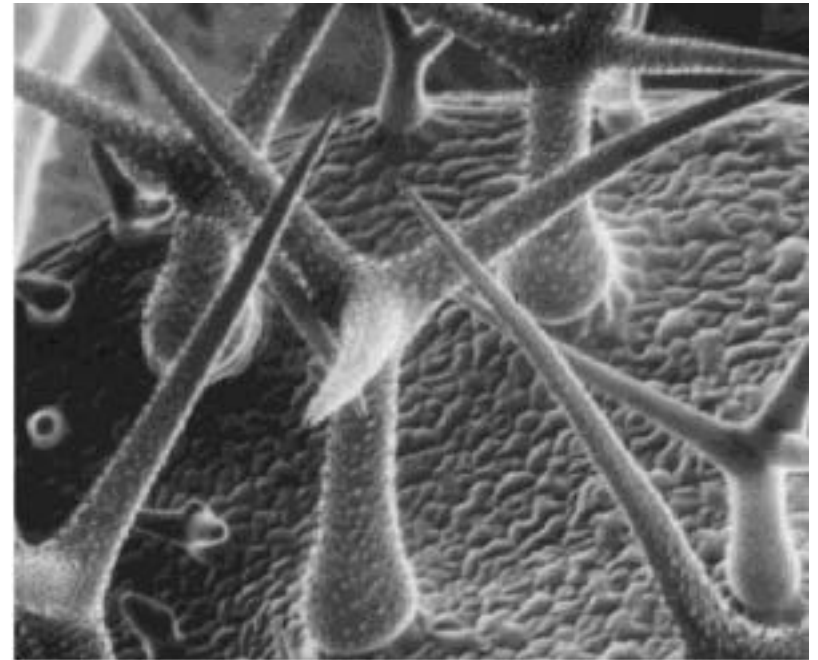




ALTRI TIPI DI STRUTTURE NELL'EPIDERMIDE

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

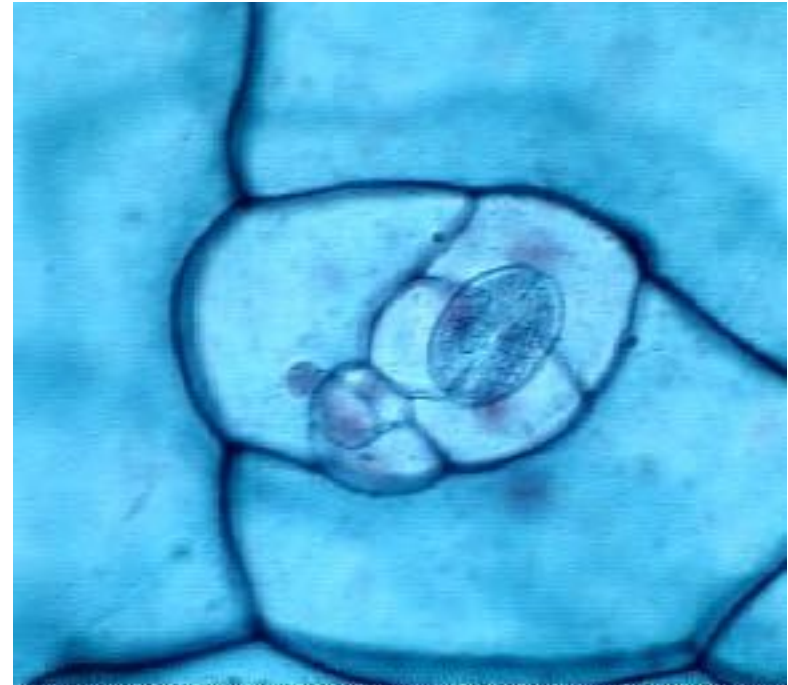
- **pelì** (detti anche TRICOMI)
- **ghiandole**
- **stomi**

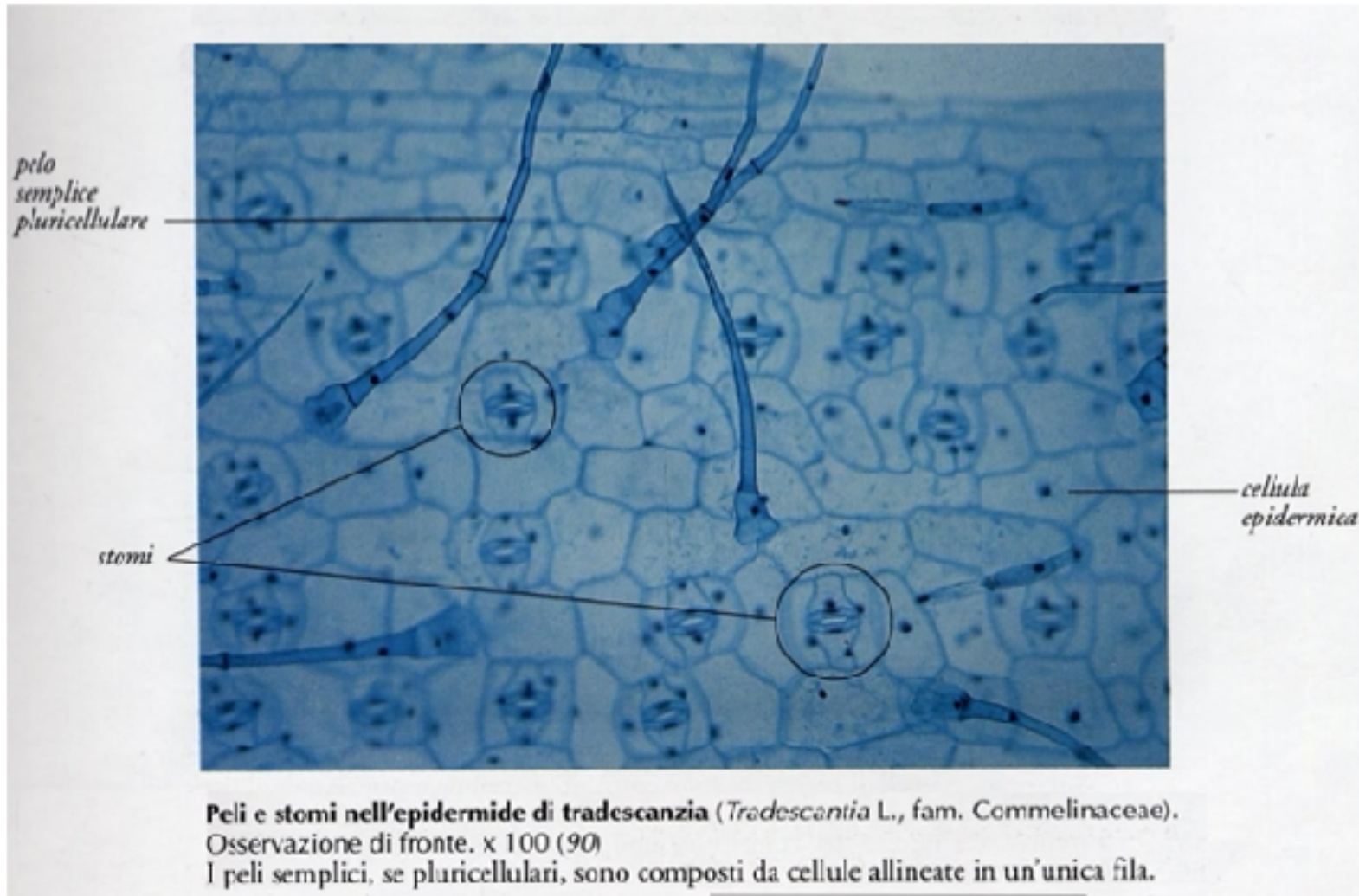




Queste strutture derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (non preservano la linea cellulare meristemica, e sono definite perciò **MERISTEMOIDI**).

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



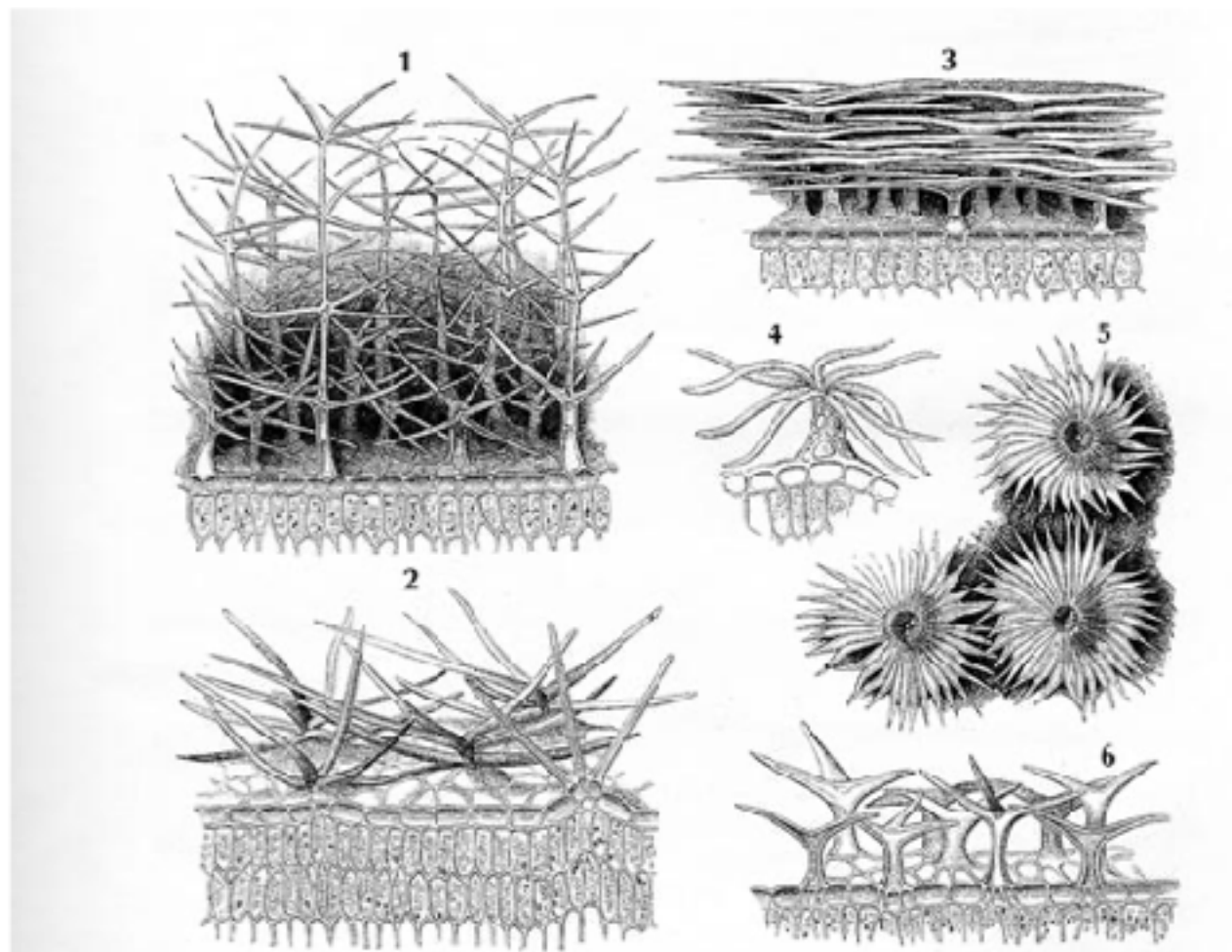




TRICOMI (o peli)

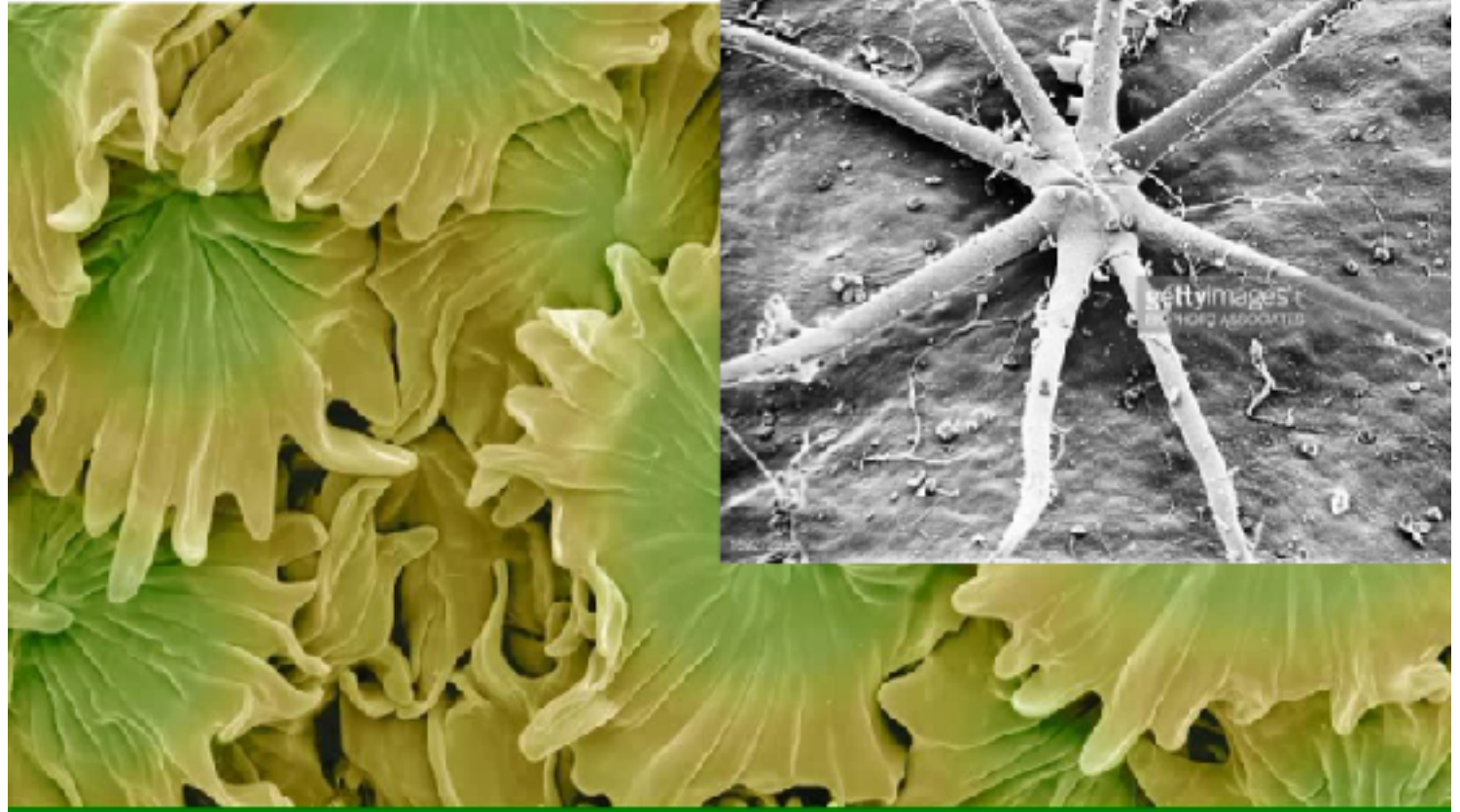
- unicellulari vs. pluricellulari
- semplici vs. ramificati
- morti vs. vivi





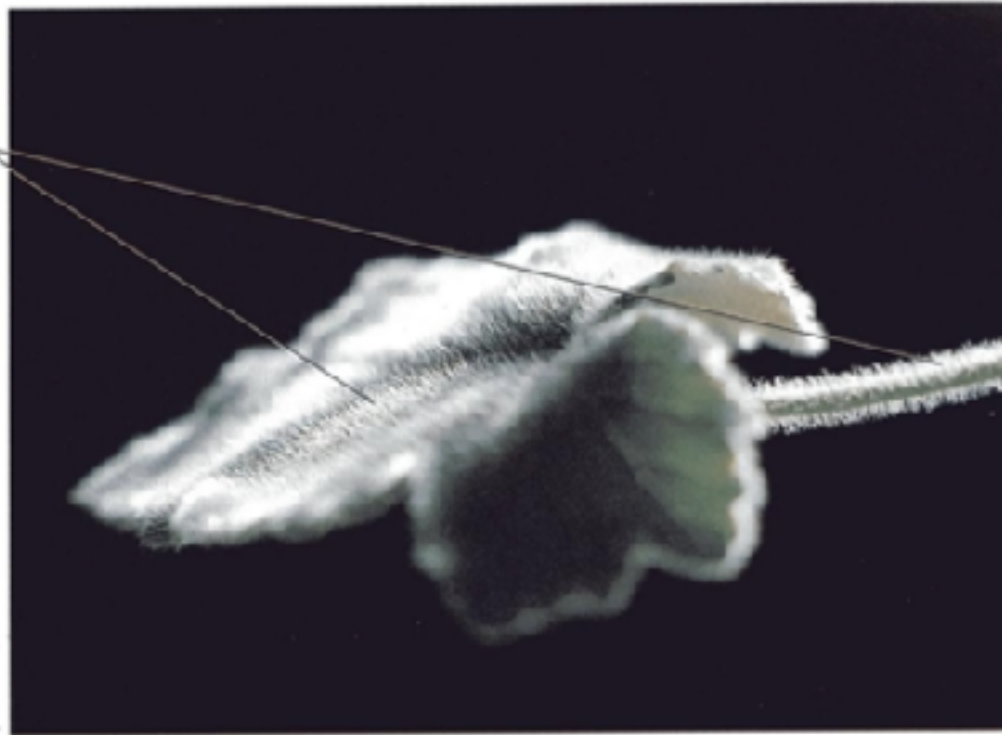
Peli di 1) **verbascio** (*Verbascum densiflorum* Bertol.), 2) **potentilla** (*Potentilla cinerea* Chaix), 3) **artemisia** (*Artemisia umbelliformis* Lam), 4) **correa** (*Correa speciosa* Ait.), 5) **olivagno** (*Elaeagnus angustifolia* L.), 6) **aubrezia** (*Aubrietia deltoidea* DC).





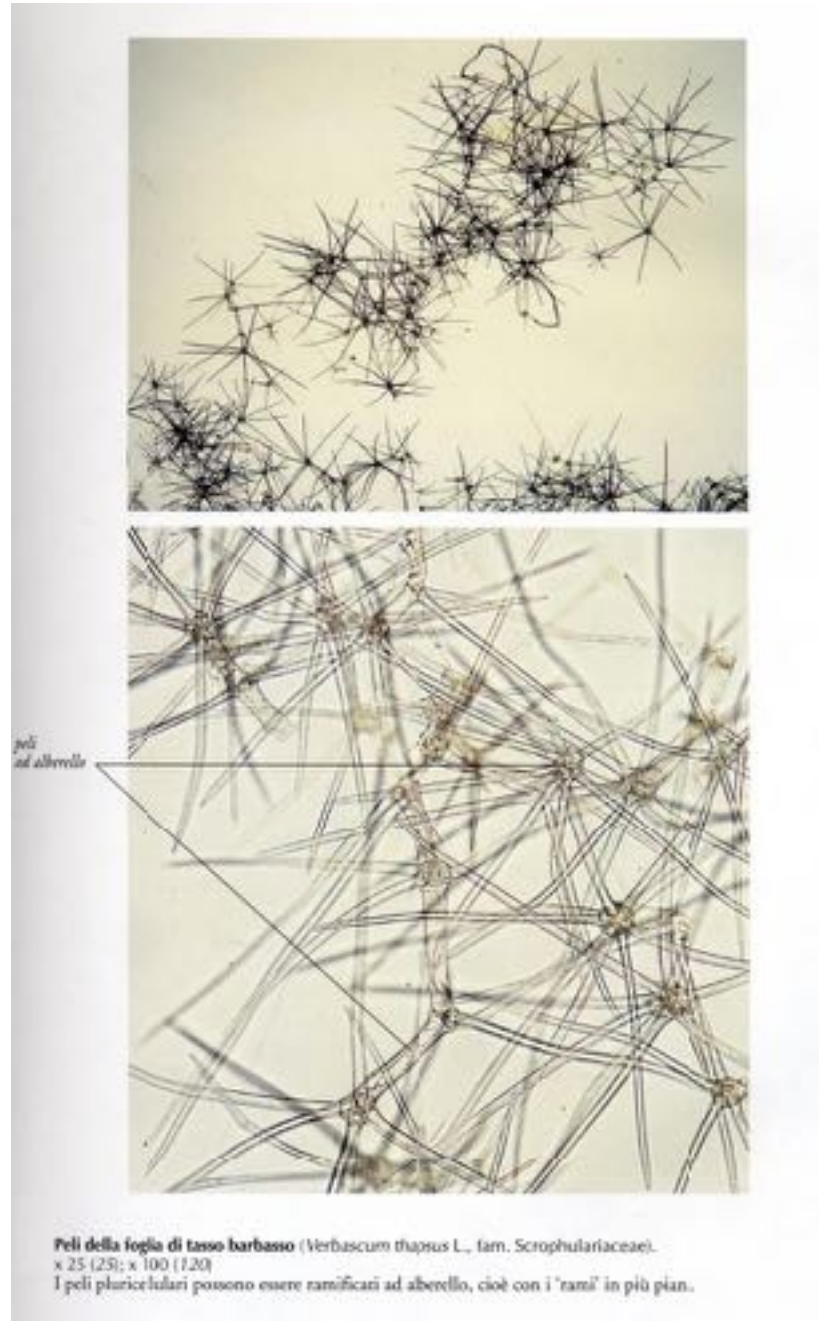


pelì protettivi



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.







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 carnososi 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 cuscinco di peli, alla base del petalo, funge da organo di ancoraggio per le api nel caso delle viole nettariifere.



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.



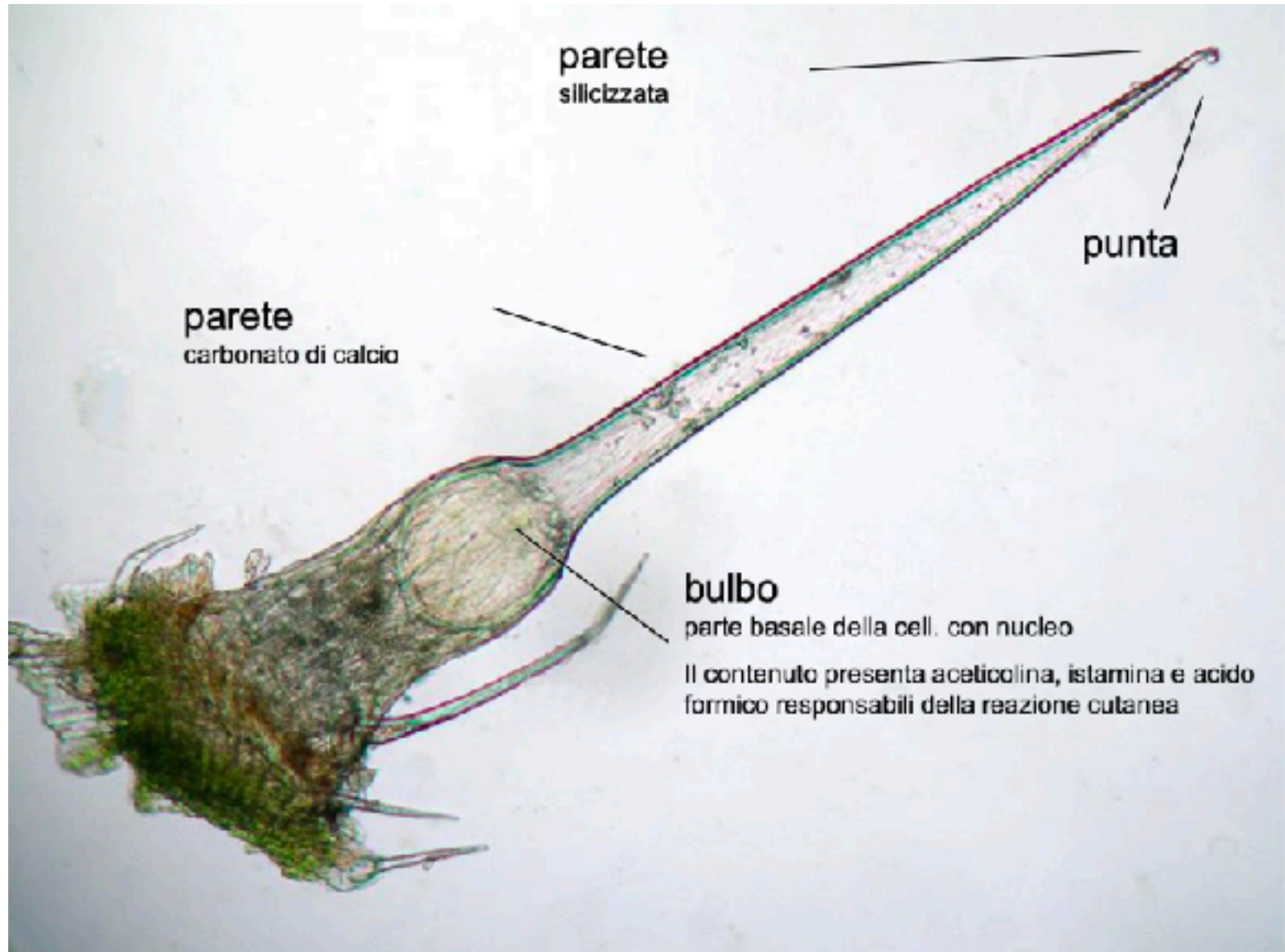






Peli urticanti in *Urtica dioica* L.





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

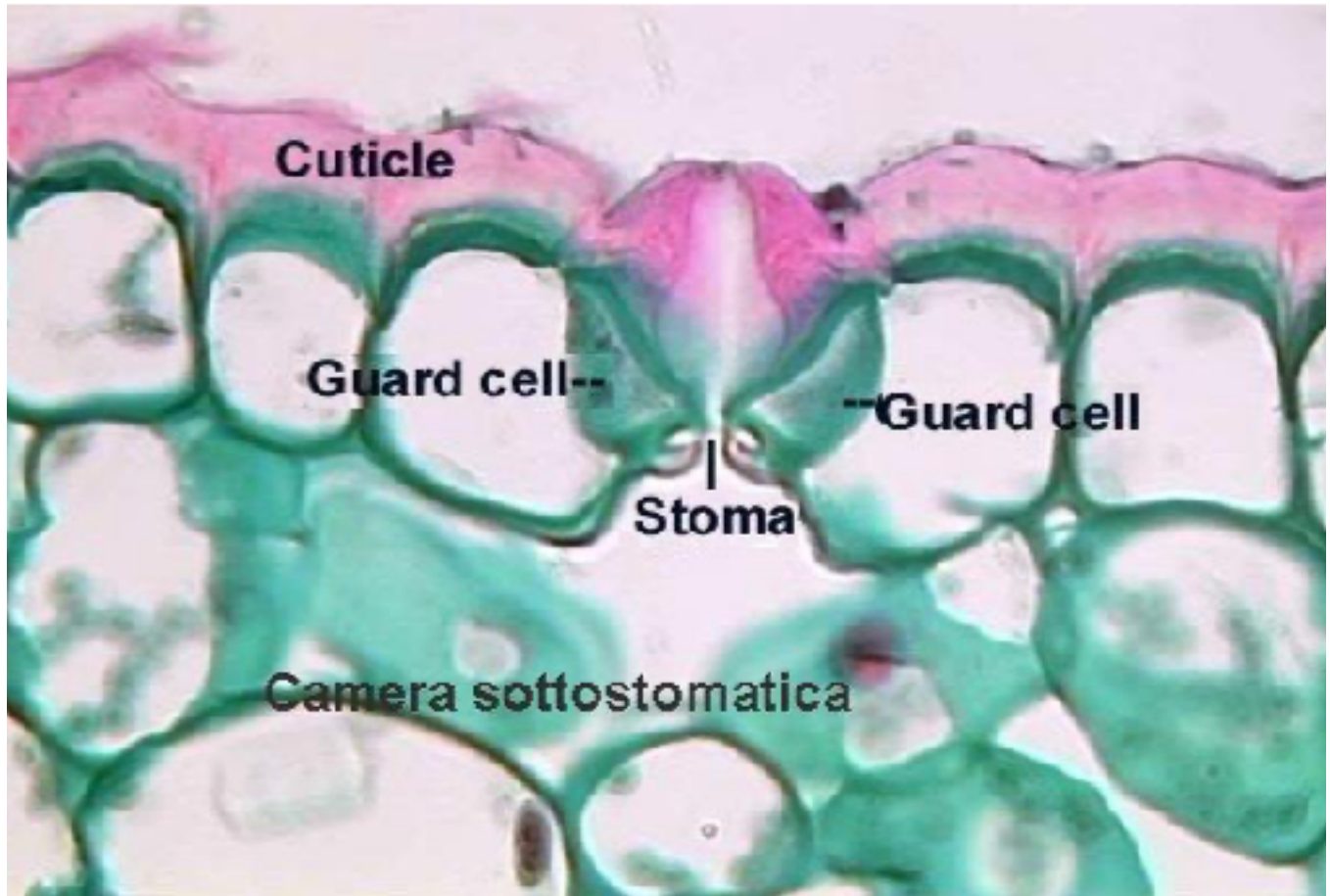
Apertura stomatica

Cellula epidermica

Cellula di guardia



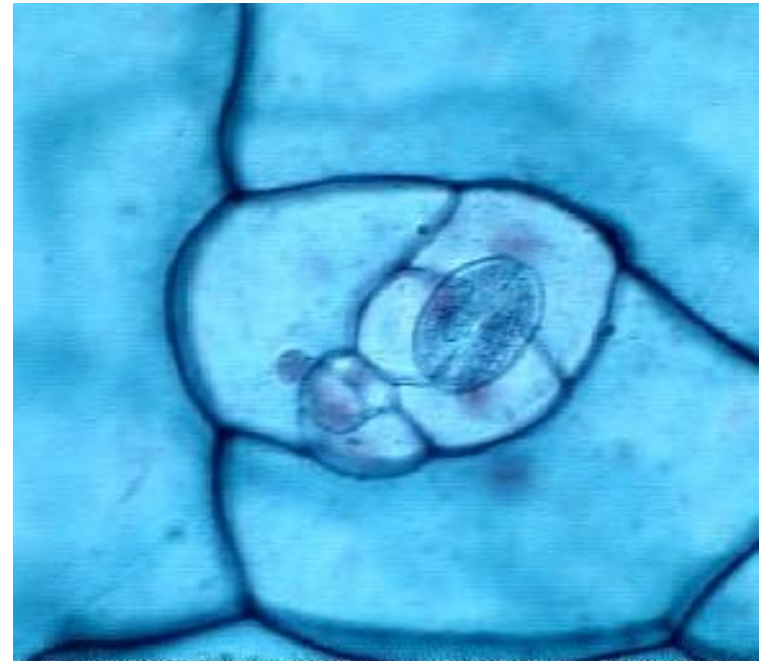
Sotto lo stoma si apre una camera sottostomatica, che è in comunicazione con gli spazi intercellulari dei tessuti fotosintetici.

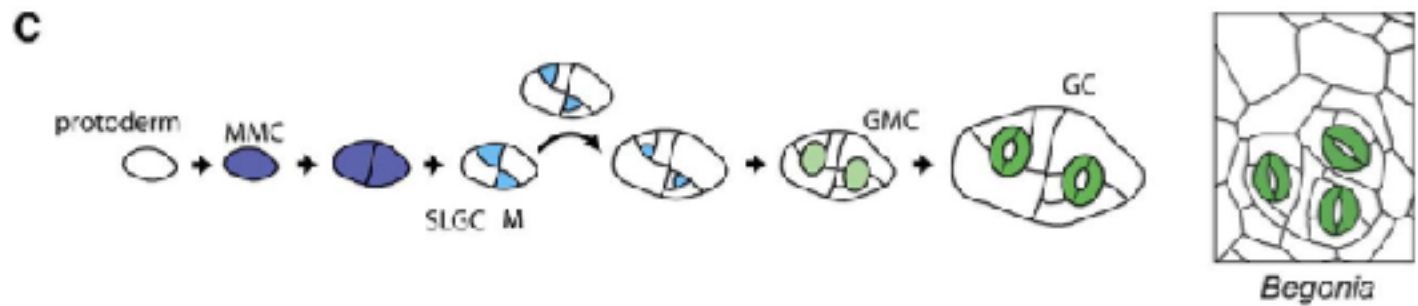
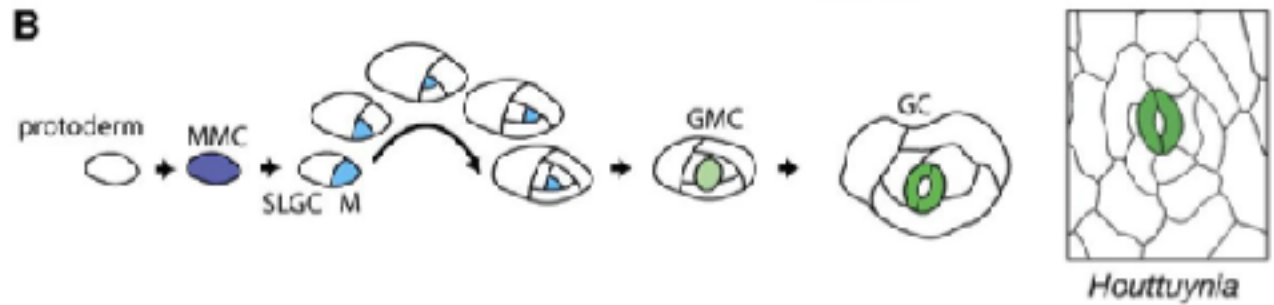




Come tricomi e ghiandole, gli stomi derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (sono cioè MERISTEMOIDI).

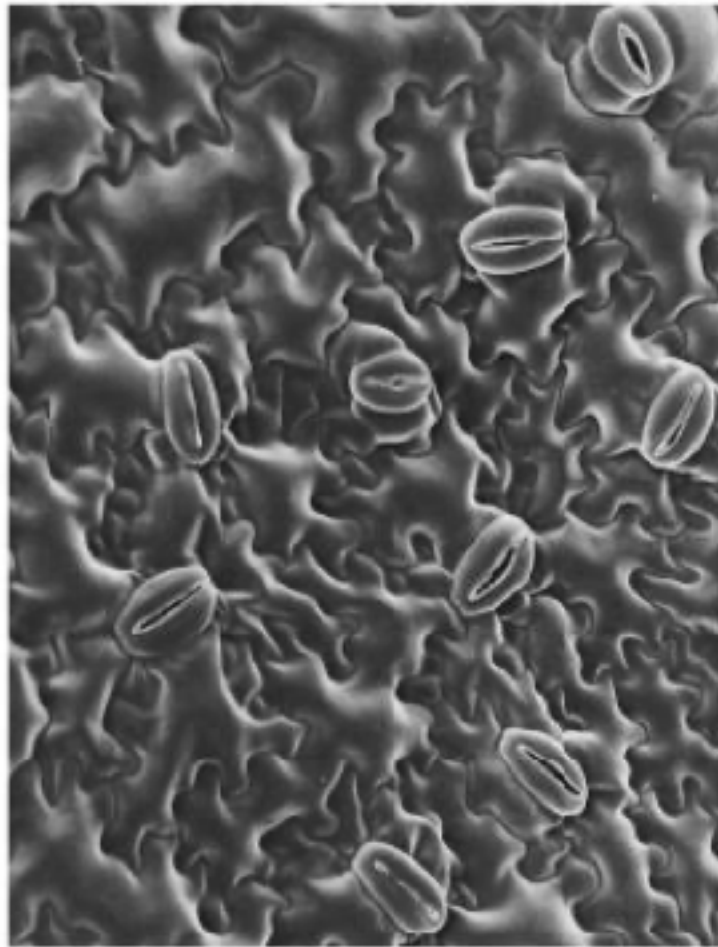
Poiché le strutture generate si differenziano nettamente per forma e funzione dalle cellule del tessuto circostante, vengono definite IDIOBLASTI.





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





(a)

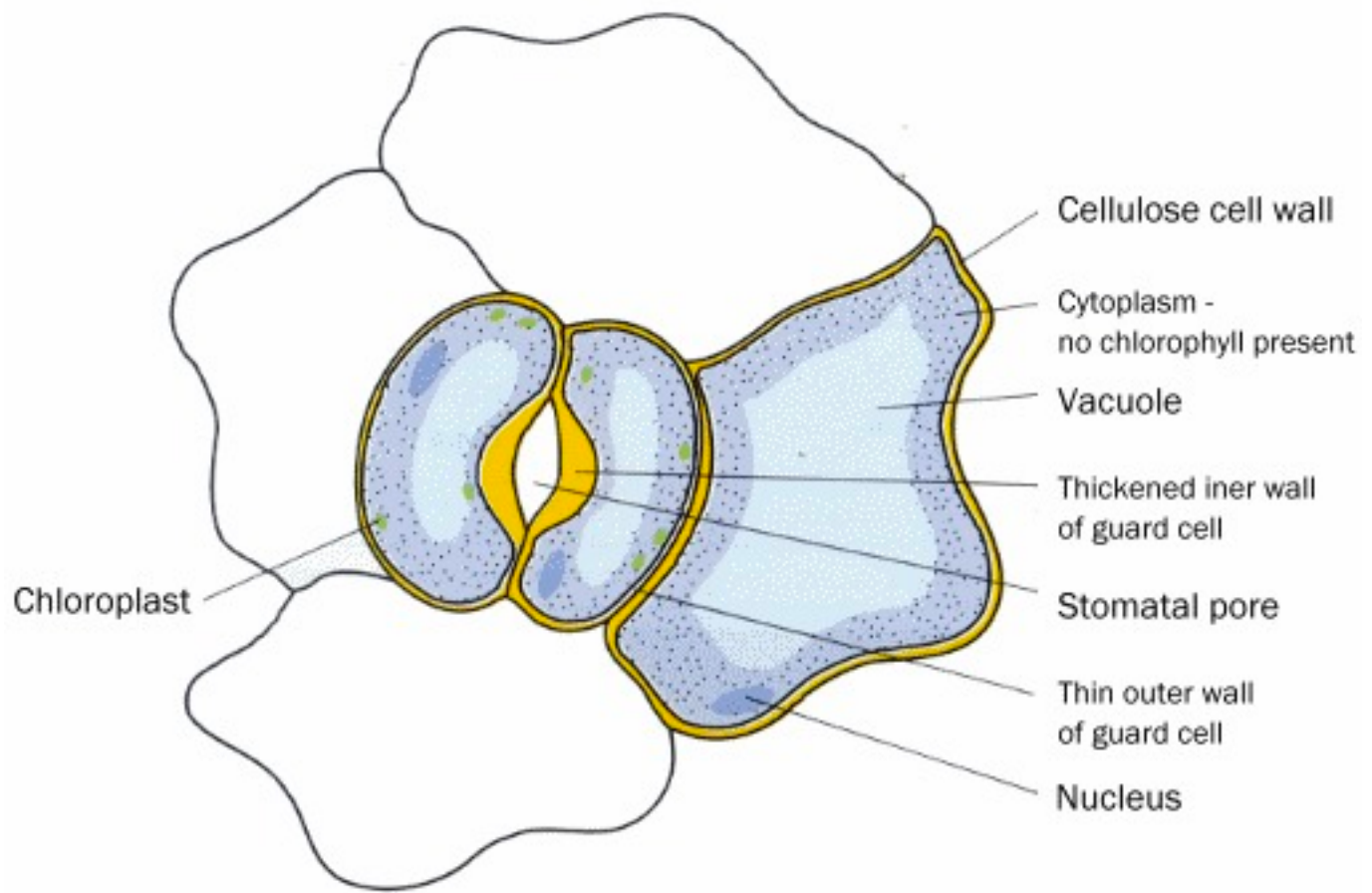
50 μm



(b)

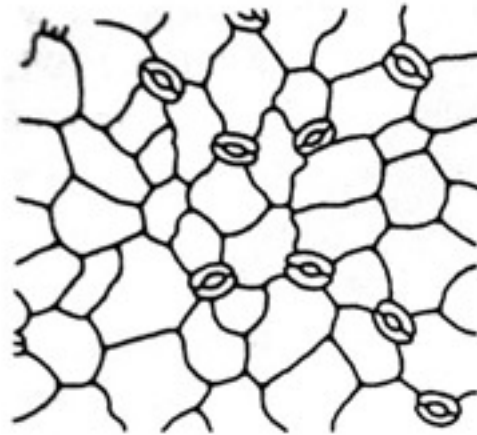
25 μm







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



Citrullus – anomocytic

A

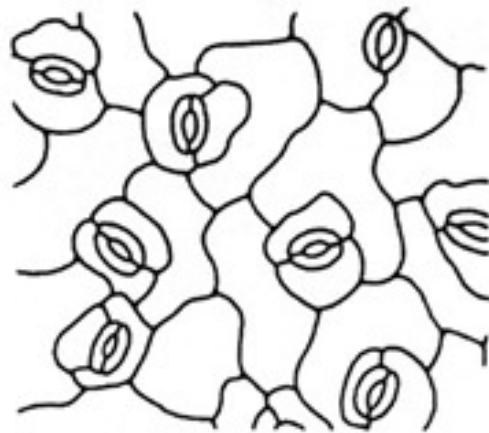
Anisocitici - le cellule di guardia sono circondate da tre cellule sussidiarie di dimensione diversa, disposte similmente ai petali di una rosa. Esempi di questo tipo di trovano nel genere *Solanum*.



Sedum – anisocytic

B

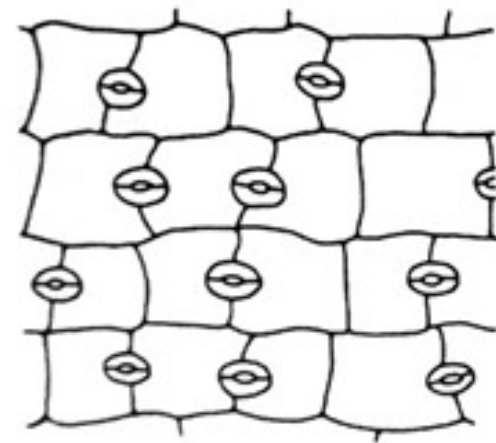




Vigna – paracytic

C

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



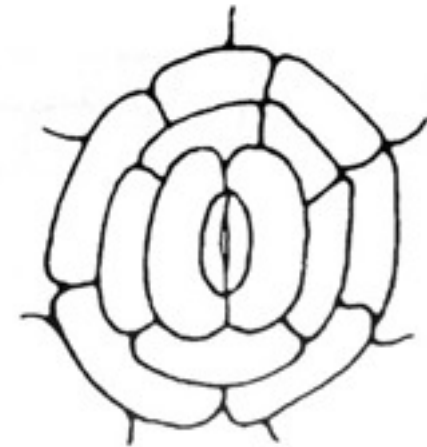


Lansea – actinocytic

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.

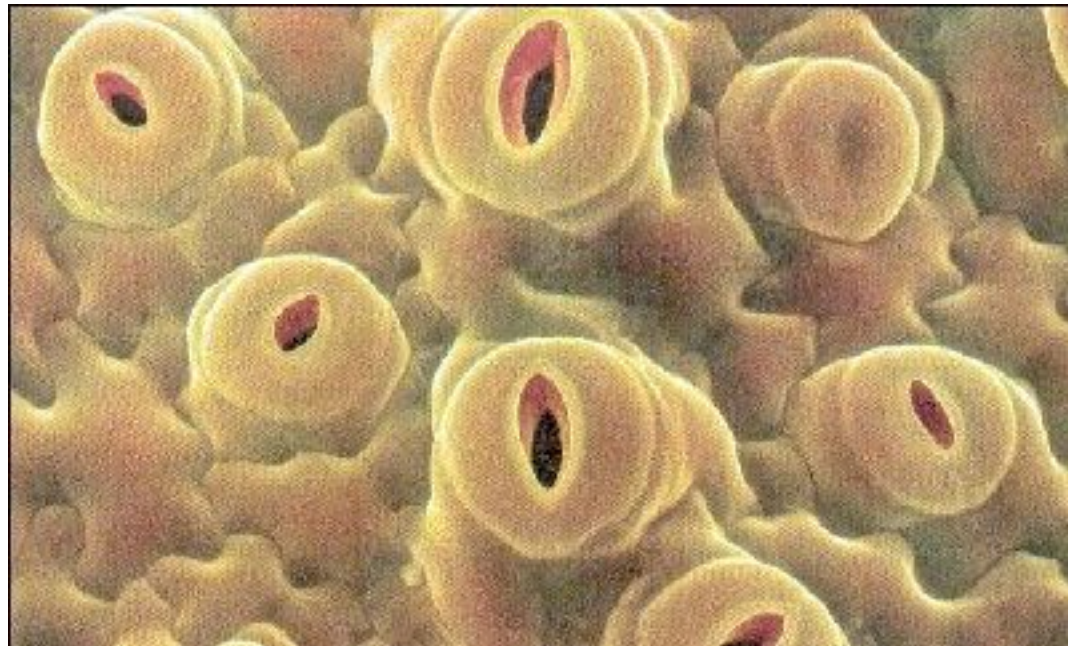


Schinopsis – cyclocytic

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?

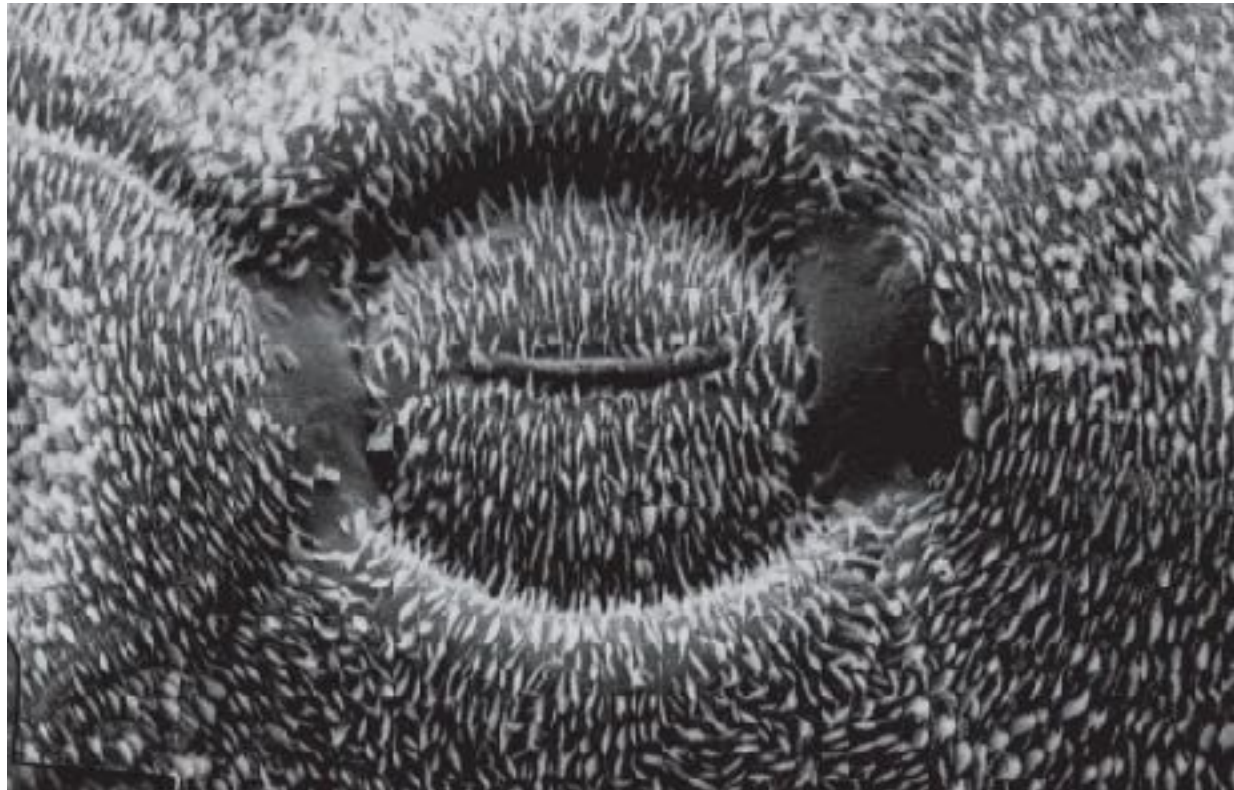
Perché non sempre le è possibile far fronte alla notevole perdita d'acqua che è determinata dal forte gradiente tra il suo corpo (ricco d'acqua) e l'atmosfera, che registra valori di potenziale idrico talvolta molto bassi, e in genere lontano dalla saturazione (quando cioè $RH = 100\%$).

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.

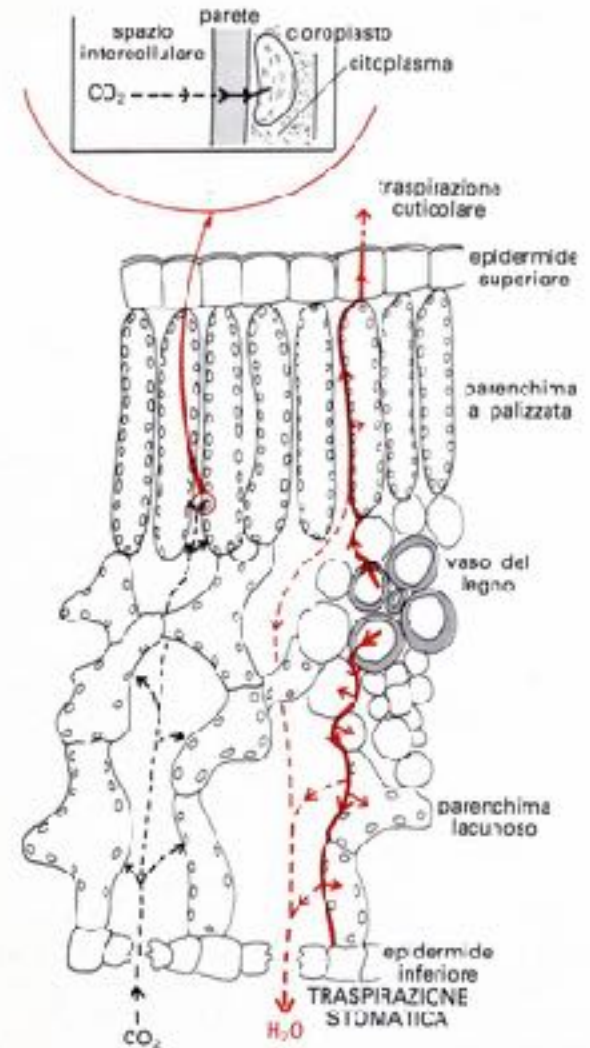
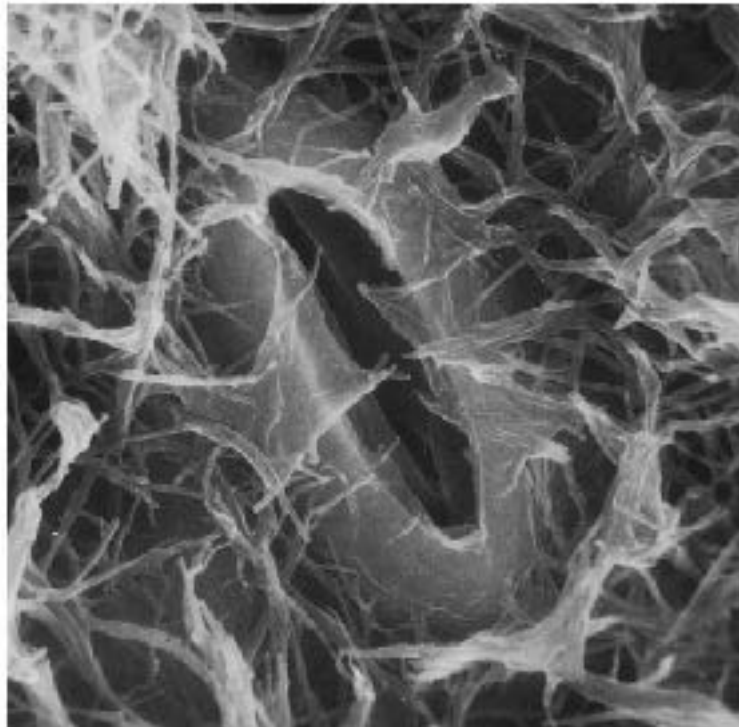


Attraverso gli stomi, la pianta scambia con l'ambiente circostante:

- CO_2
- O_2
- H_2O , 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 CO₂ (in nero) in una foglia di dicotiledone. Le frecce intere indicano il cammino in fase acquosa, 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

CO₂: rispetto all'atmosfera, è più concentrata all'interno della struttura di notte (perché i tessuti respirano, liberando CO₂) mentre di giorno è molto meno concentrata (i tessuti fotosintetizzano, consumando CO₂).

21% in
atmosfera

O₂: rispetto all'atmosfera, è meno concentrato all'interno della struttura di notte (i tessuti respirano, consumando O₂) piuttosto che di giorno (i tessuti fotosintetizzano, liberando O₂).

H₂O, 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 mm^2
- superficie evaporante = 400 mm^2
- acqua evaporata = 2,46 g
- acqua evaporata per mm^2 di superficie evaporante = 6,1 mg.



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

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

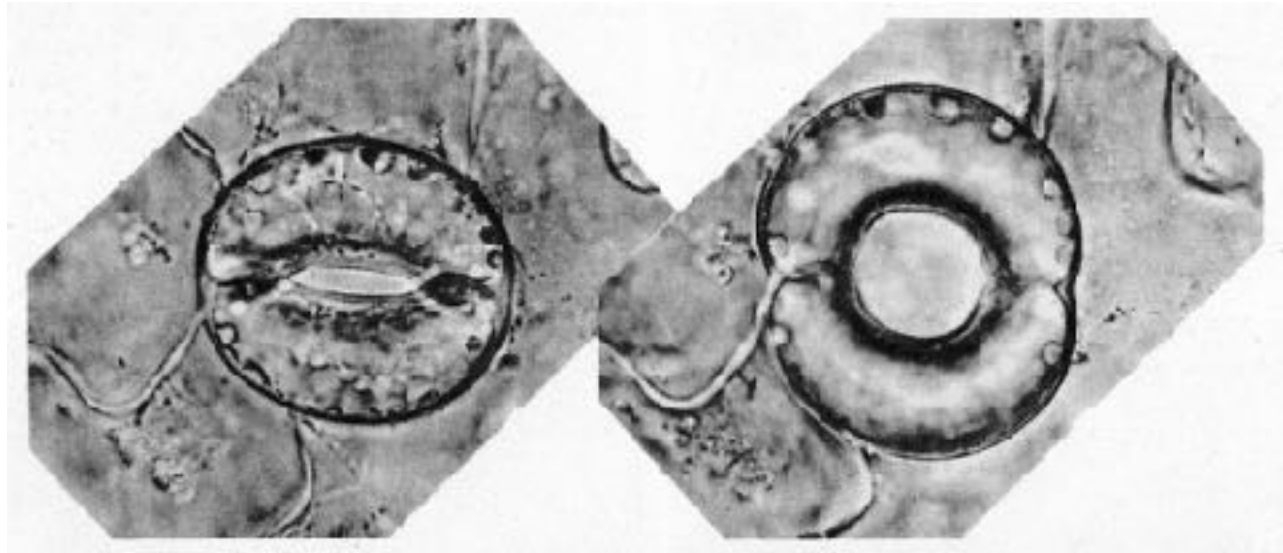


Bacinella piena d'acqua
coperta da un foglio di stagnola con perforazioni.

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. Questa 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.



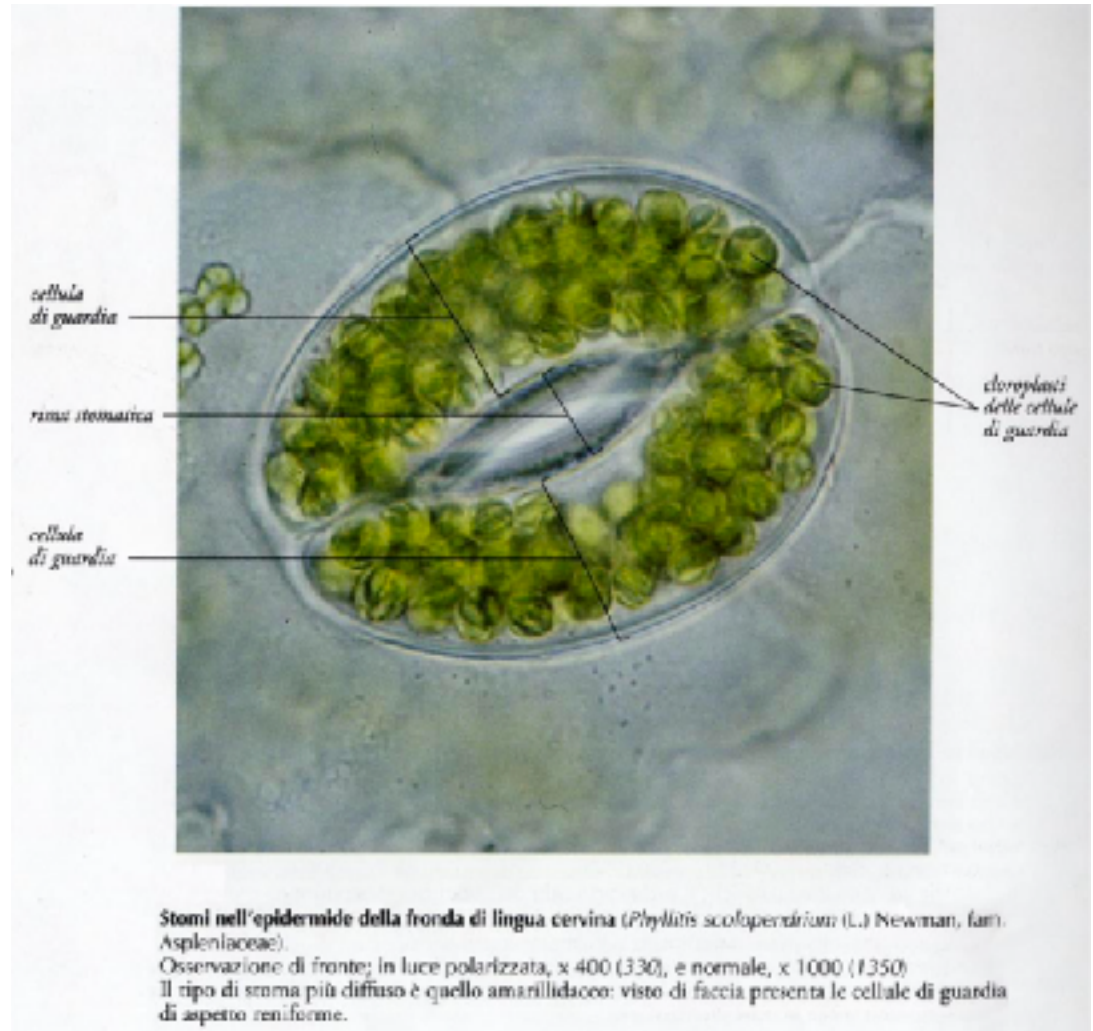
Stoma di *Vicia faba*, a sinistra quasi chiuso dopo immersione dell'epidermide in soluzione di saccarosio 200 nM, a destra aperto al massimo dopo immersione in acqua distillata.

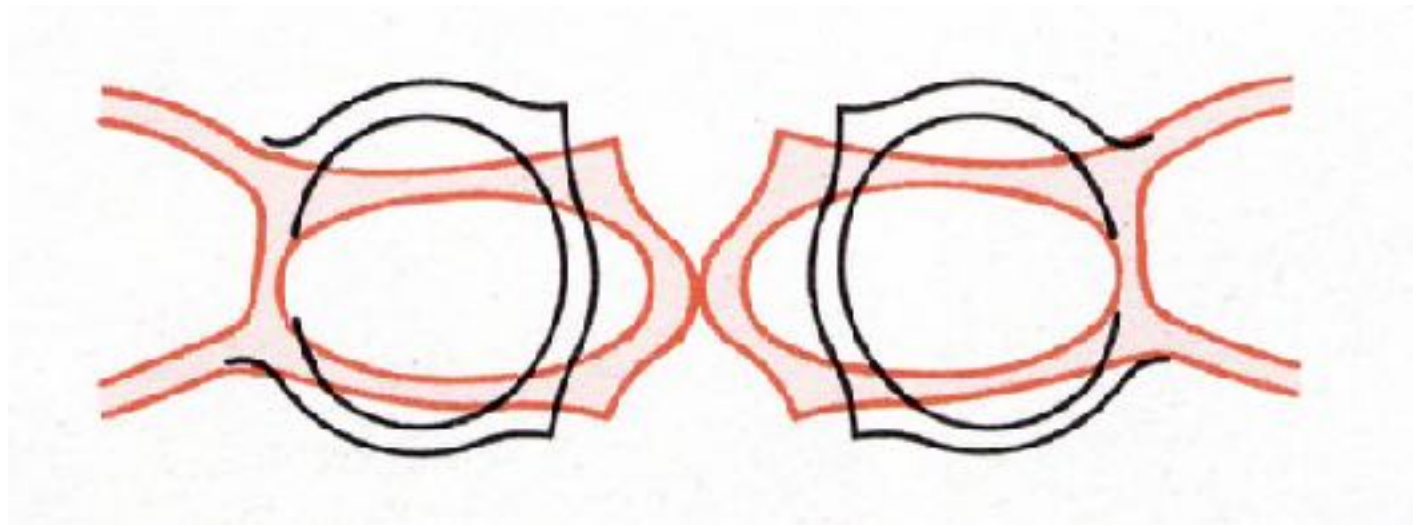
In materiale intatto l'acqua viene sottratta dalle cellule di guardia alle cellule sussidiarie contigue.



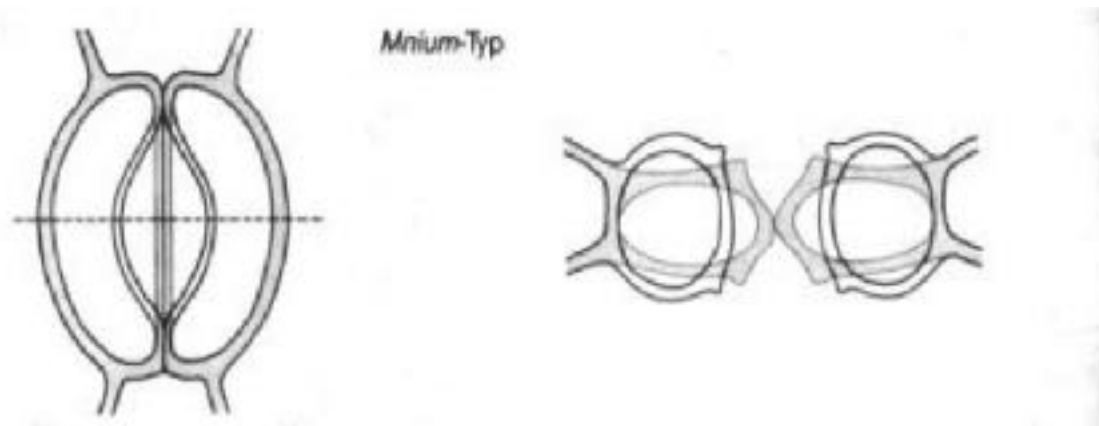


Negli stomi del tipo *Mnium* (dal nome di un genere di muschio sulle cui capsule sono particolarmente frequenti), le cellule di guardia sono reniformi, e gli ispessimenti, piuttosto limitati, sono presenti solo sulla parete esterna alla rima (quella dorsale). Questo tipo di stoma è presente anche nelle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



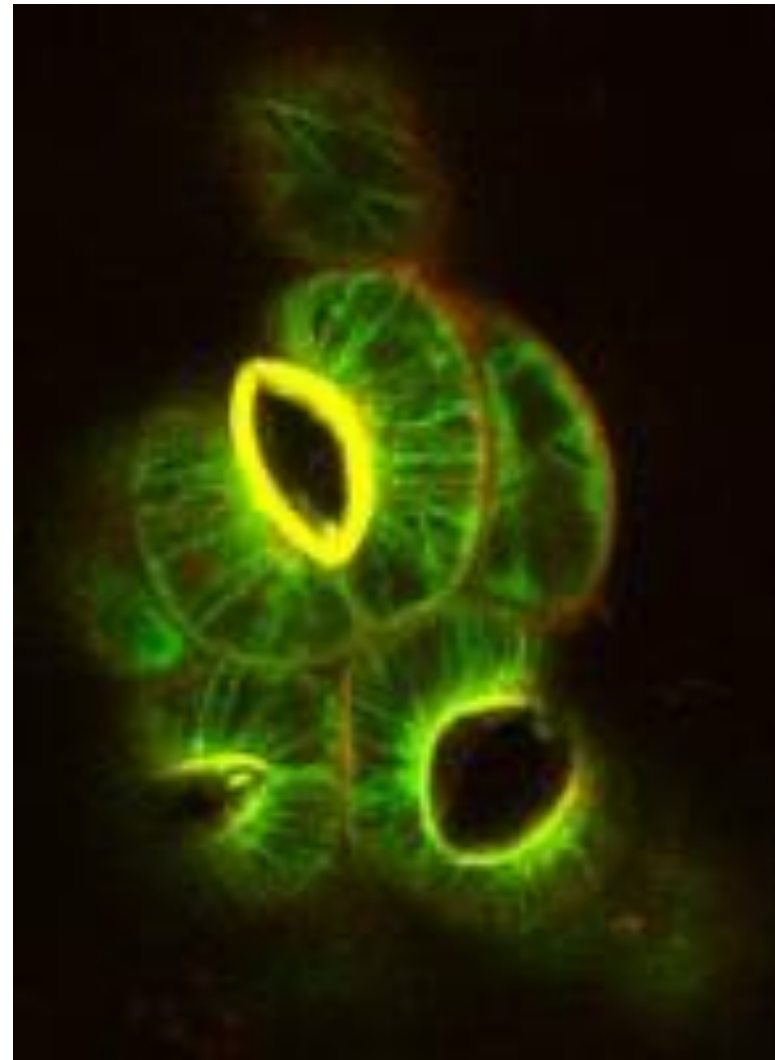


In questi stomi l'aumento del turgore cellulare determina l'allontanamento delle due cellule di guardia, che rimangono però sullo stesso piano (linea tratteggiata).



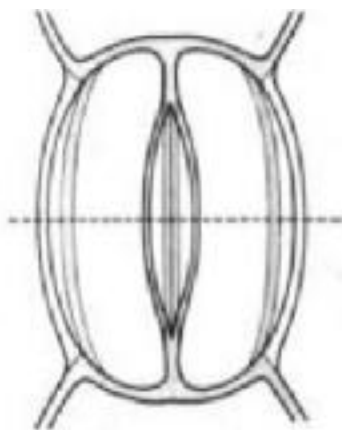
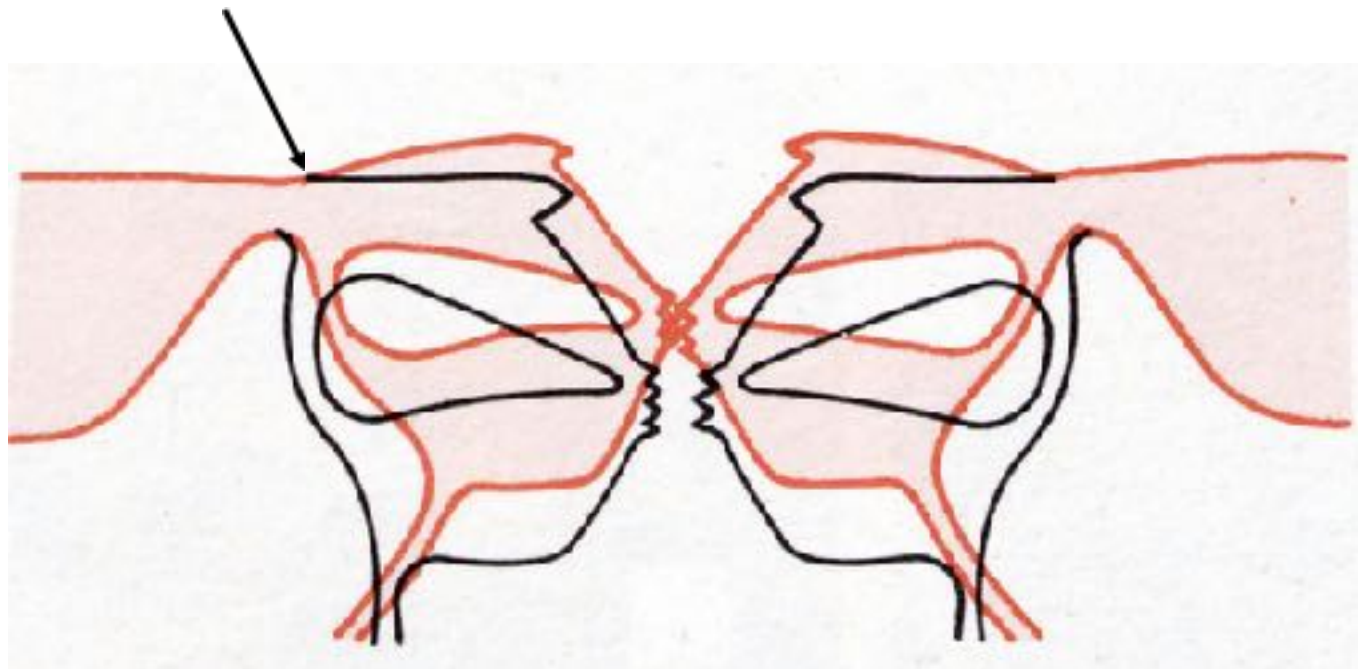


Nello stoma tipo *Amaryllis* o *Helleborus* (dal nome delle due piante in cui è stato descritto per la prima volta), che è anche il più diffuso tra le angiosperme, le due cellule di guardia hanno sempre una forma a fagiolo o a rene, ma la parete è **ispessita nella parte ventrale** (cioè quella che delimita 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.

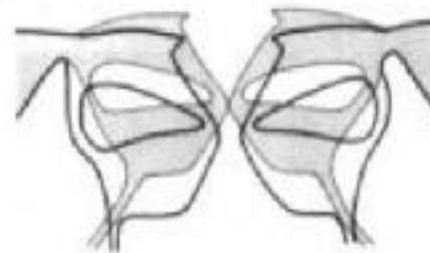


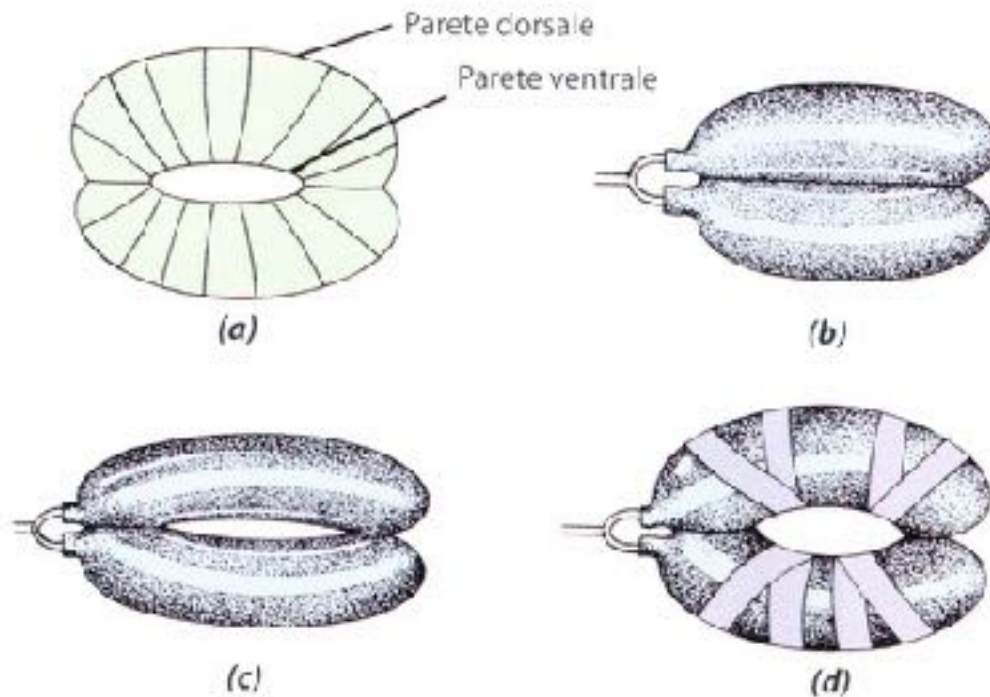


Punto di flessione



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.

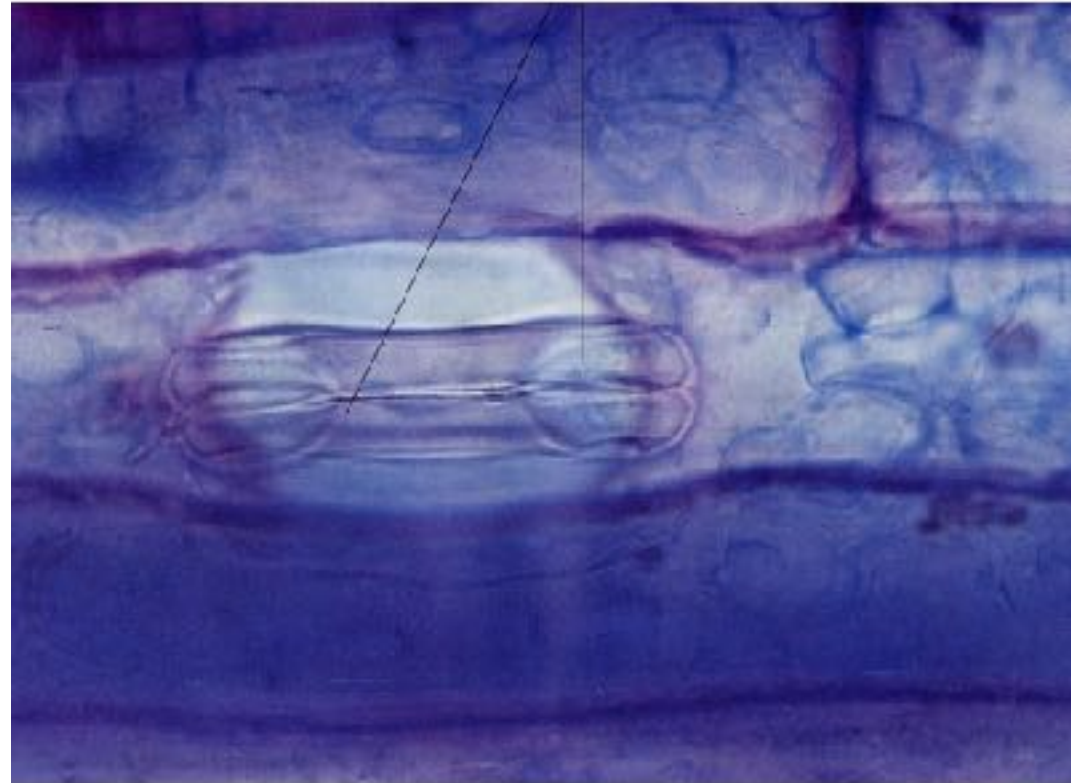




Negli stomi delle Poaceae (Graminaceae) e Cyperaceae (piante erbacee che comprendono piante importanti come il mais, il grano, l'orzo, ecc.), le due cellule di guardia hanno forma completamente diversa (a manubrio).

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

Cellule di guardia

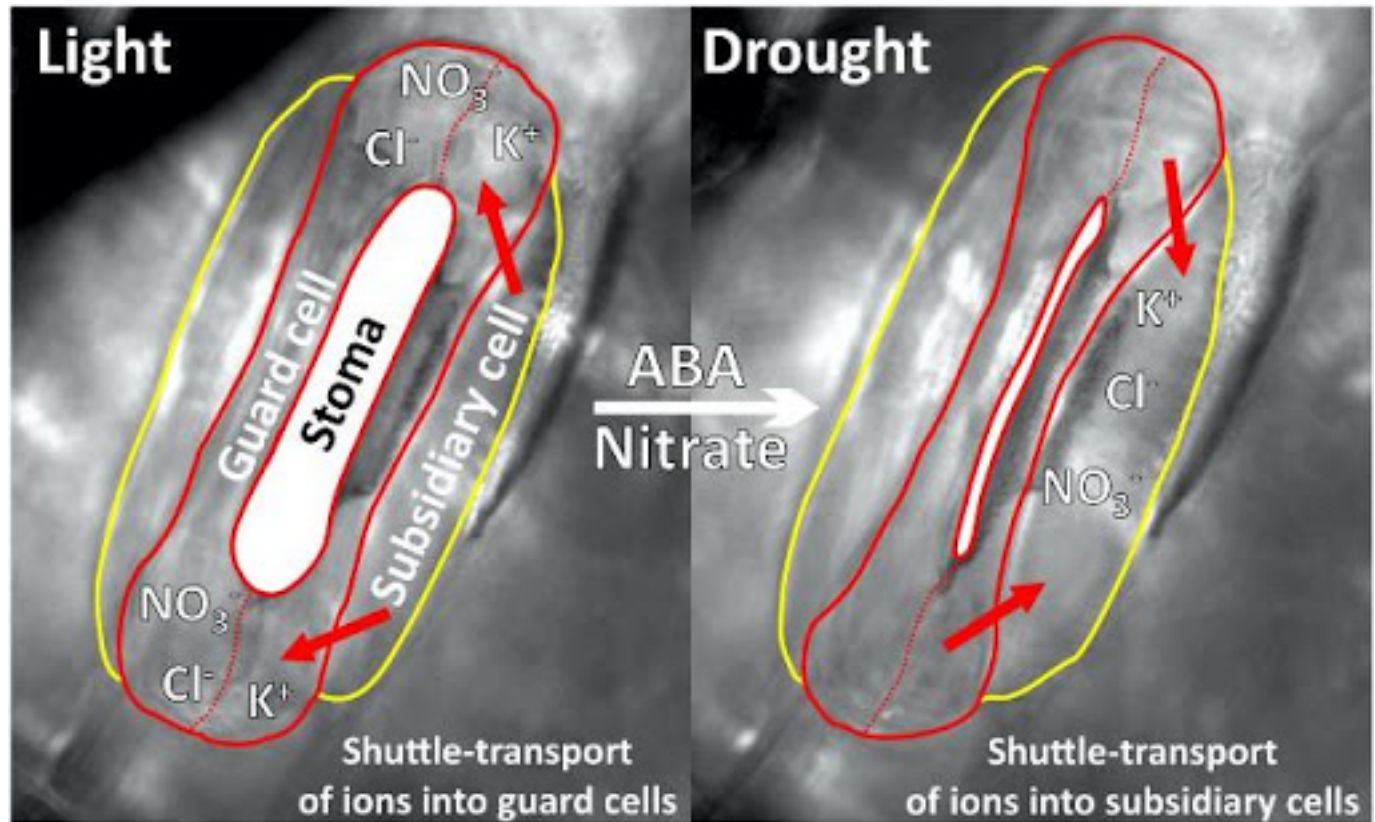


Stoma nell'epidermide fogliare di graminacea

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 ananillidaceo. Ciascuna cellula infatti ha le due estremità del protoplasto 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.





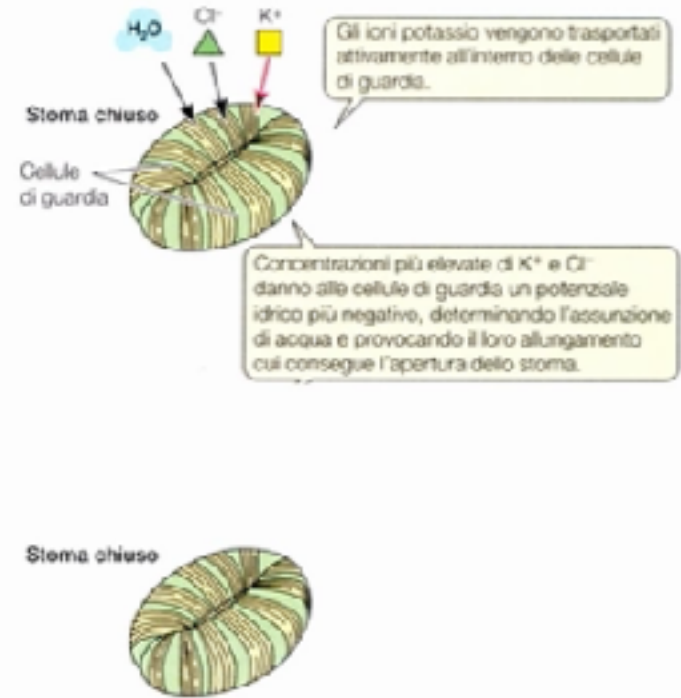


Gli stomi si aprono e si chiudono in modo adattativo in risposta a precisi **stimoli interni ed esterni**: i più importanti sono la **luce**, la **pressione parziale di CO₂ all'interno dei tessuti fotosintetici** (che varia a seconda che ci sia o meno attività fotosintetica e quindi che ci sia la luce 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.



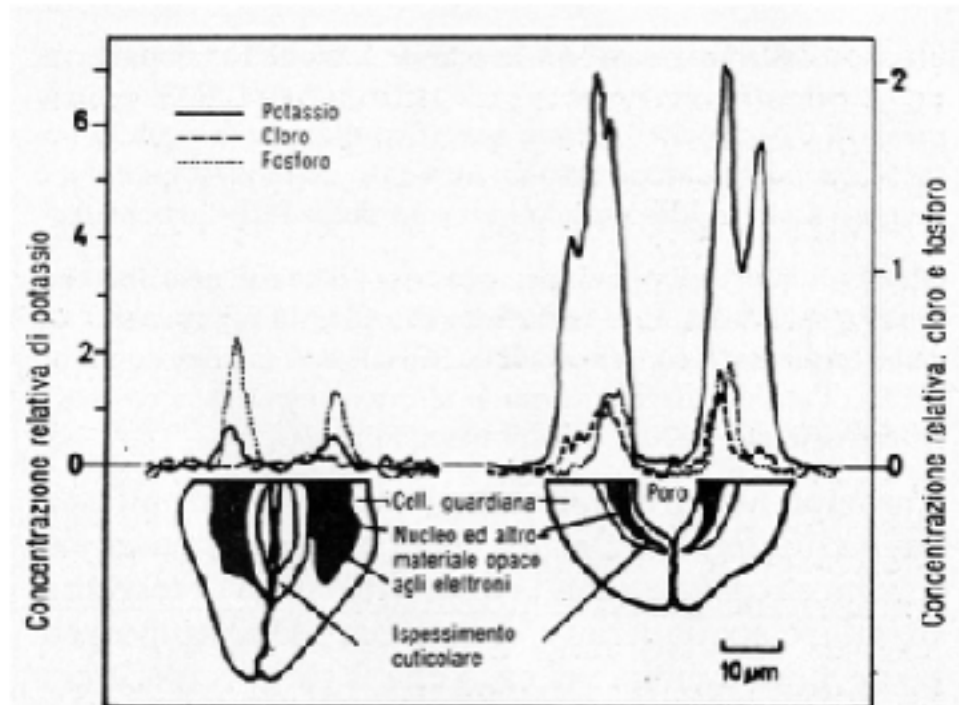


Il meccanismo di apertura/chiusura è legato a variazioni del turgore delle cell. di guardia. Il turgore viene acquisto o perduto grazie a movimenti passivi di acqua secondo un gradiente di potenziale idrico creato da un trasporto attivo di soluti.



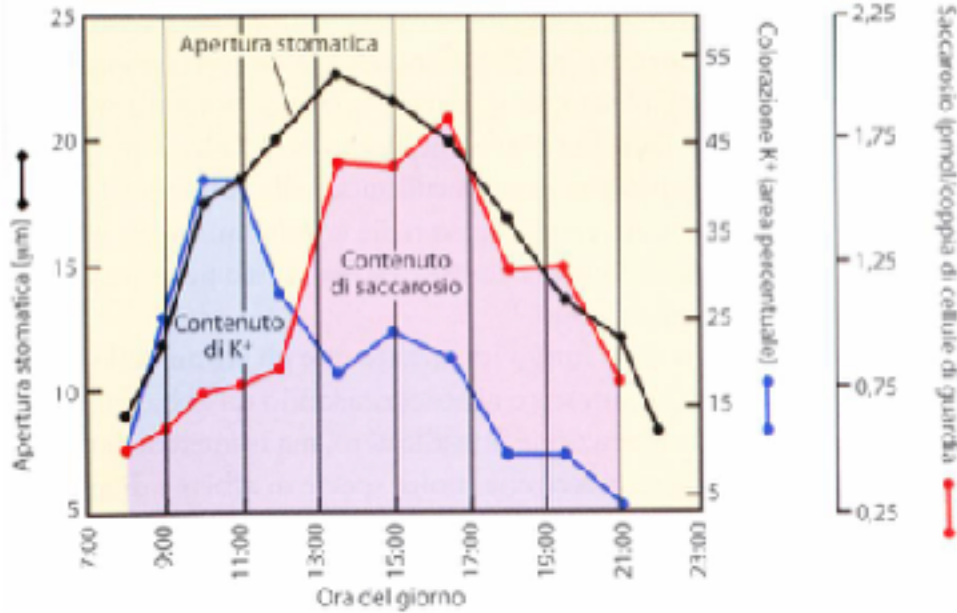
Il principale responsabile è lo ione potassio.

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⁺) 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 = 10⁻¹² moli.)

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

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





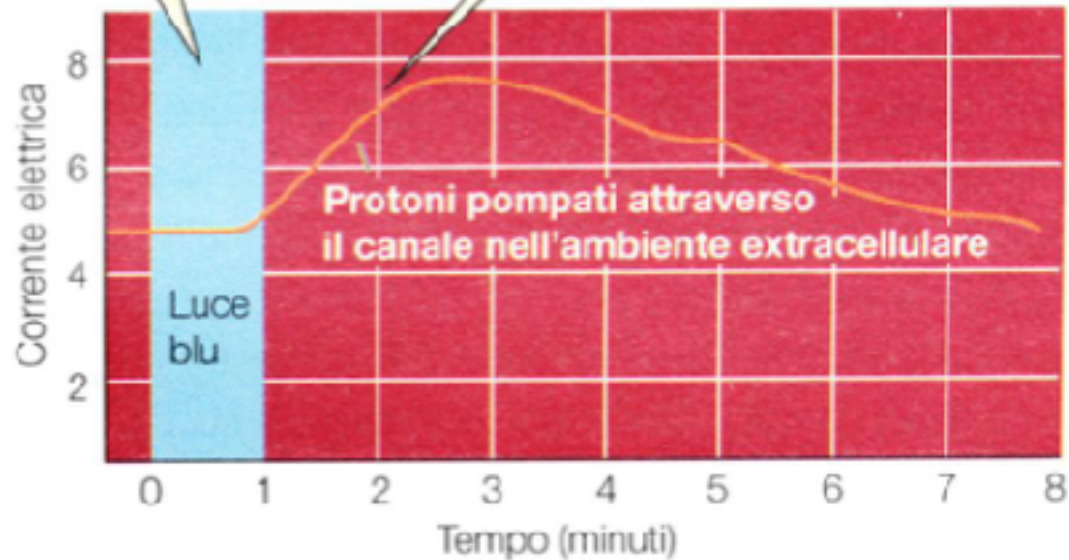
Stomi e luce

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 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

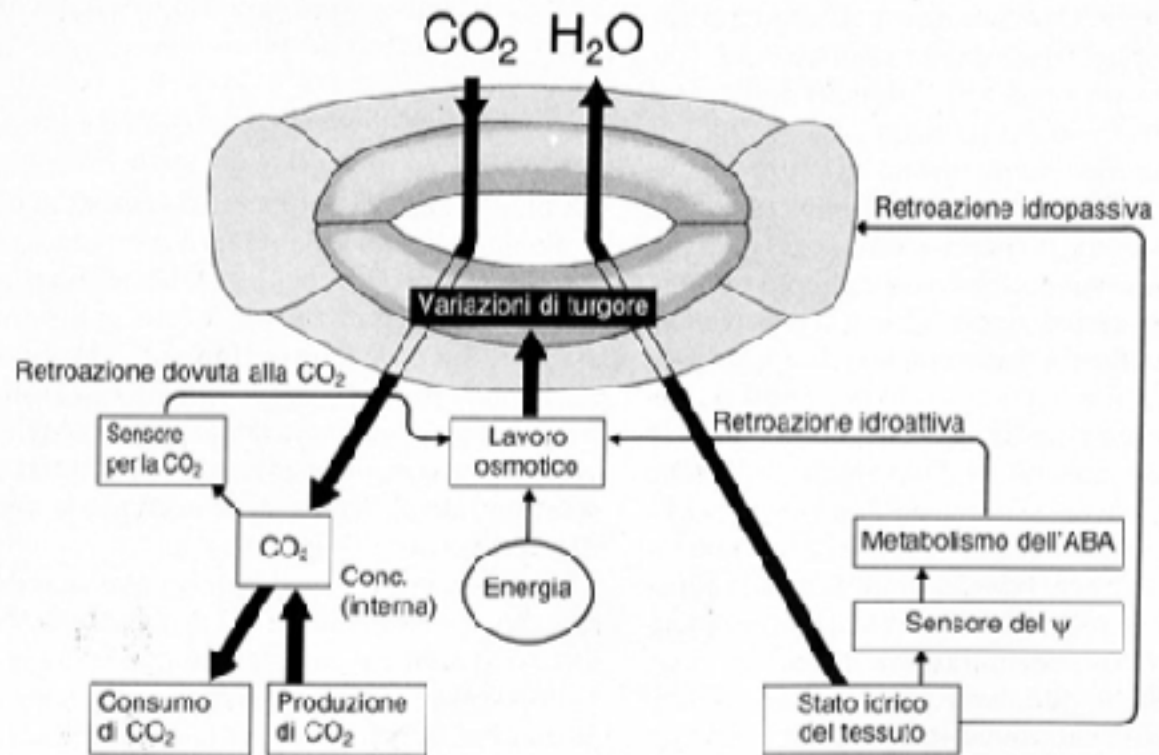
In alcuni casi si assisterà alla chiusura completa degli stomi, con conseguente blocco dei processi di assimilazione della CO_2 .

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 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 CO_2 e per il potenziale idrico fogliare (ψ) sono situati nelle cellule stomatiche. ABA: acido abscissico (da RASCHKE).

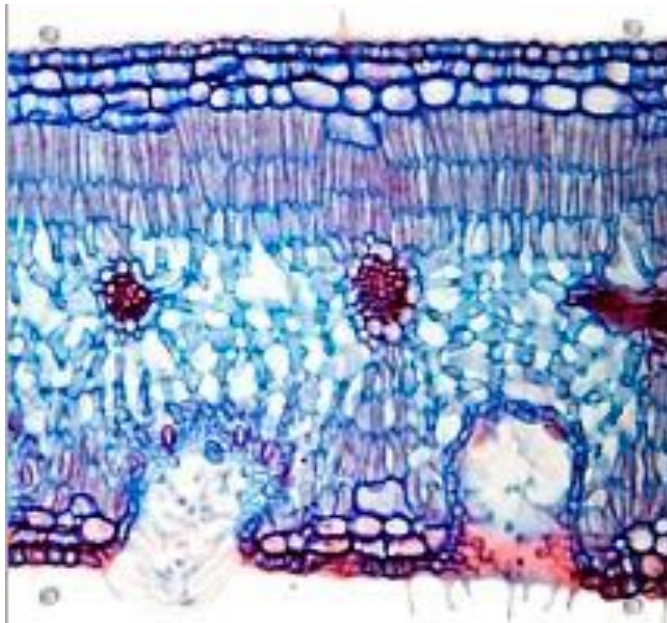


Stomi e ambiente

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 CO₂.

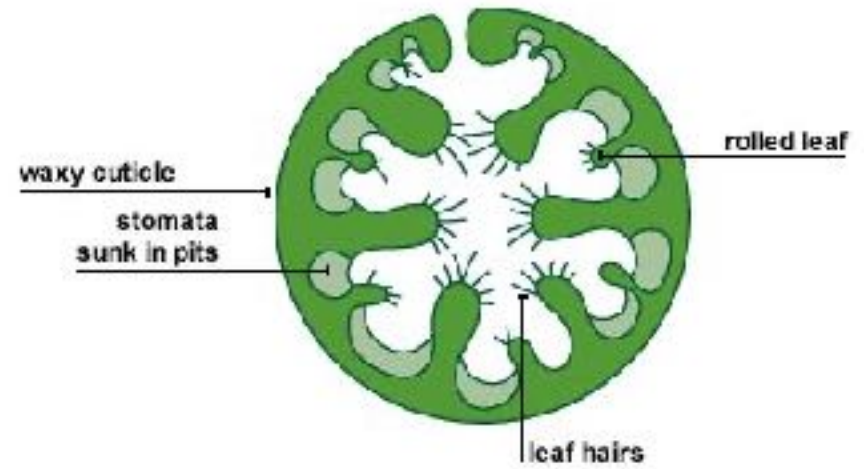
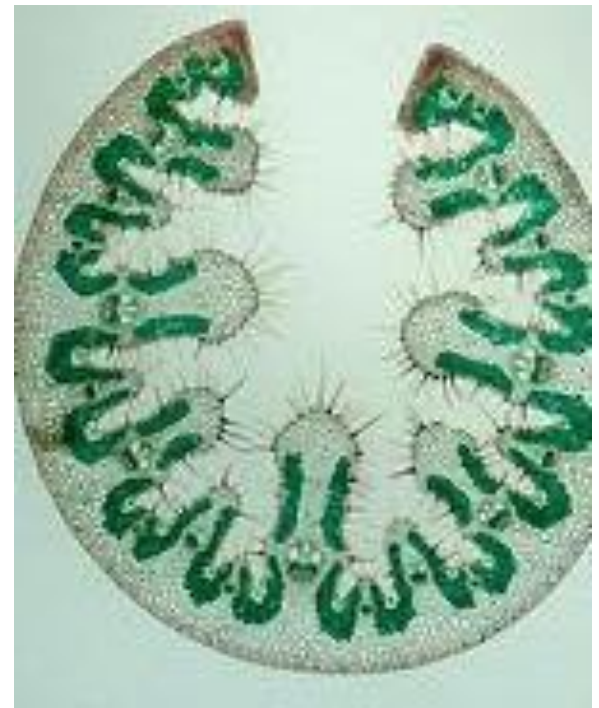


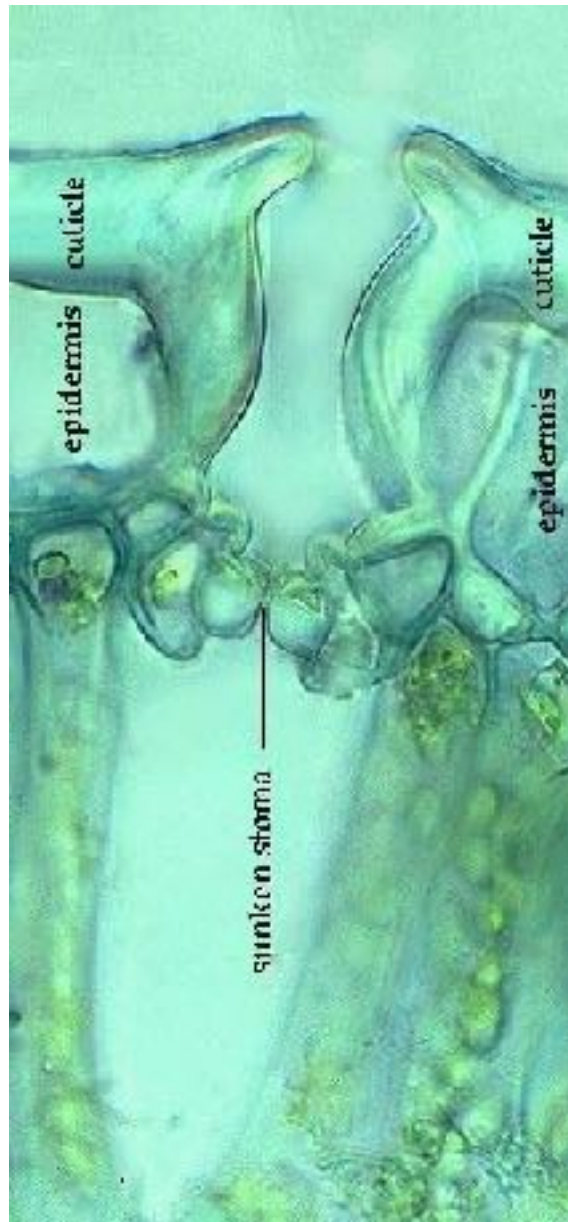
Nerium oleander L.



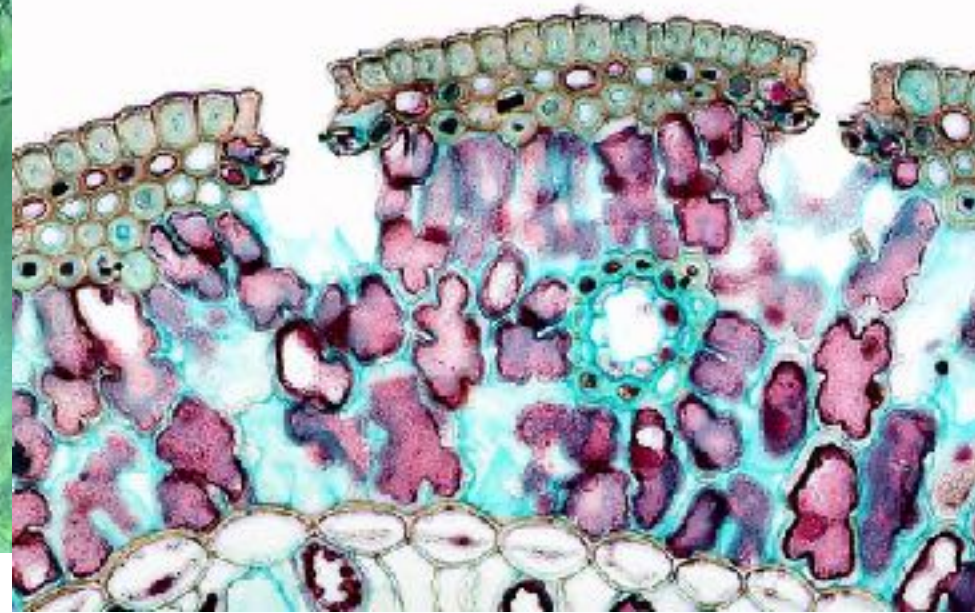


Ammophila arenaria (L.) Link



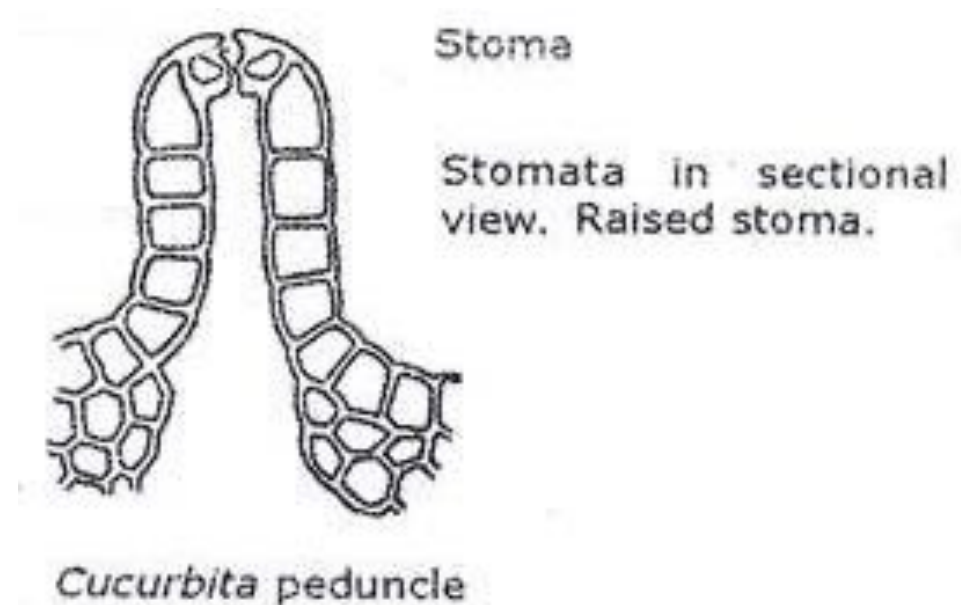


Pinus nigra L.





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.

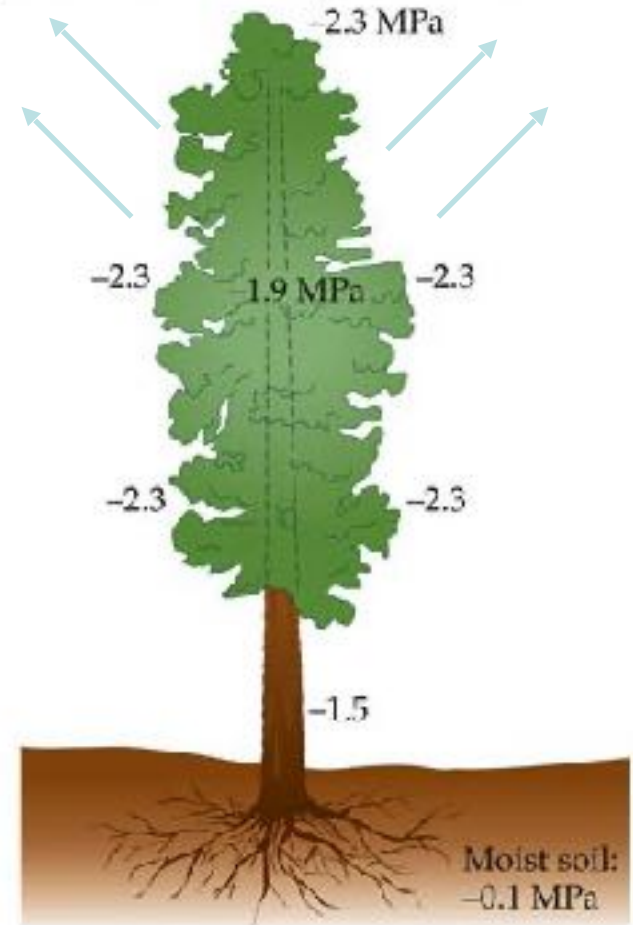




L'obiettivo è di garantire la traspirazione fogliare, e di conseguenza il flusso di acqua in risalita lungo il sistema vascolare di trasporto, garantendo un approvvigionamento di ioni assorbiti dal sistema radicale.

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



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:

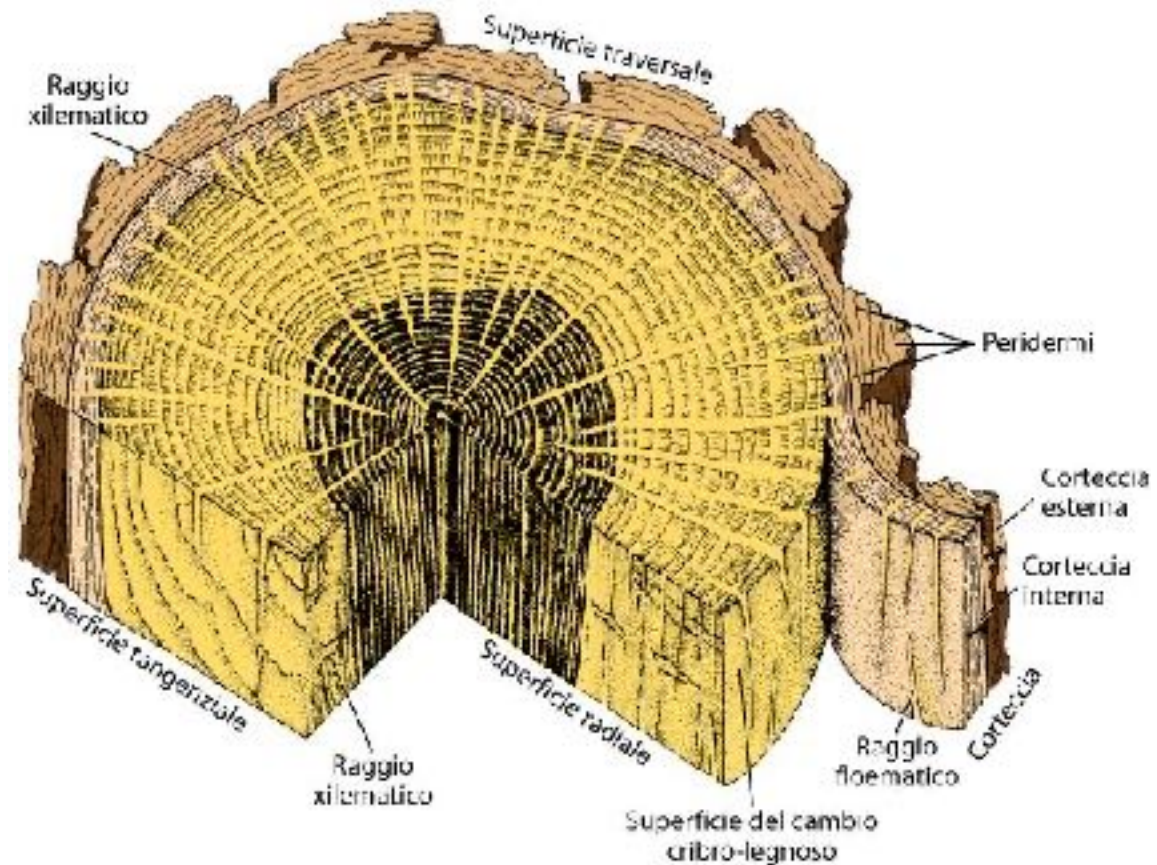
- RIZODERMIDE 

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)

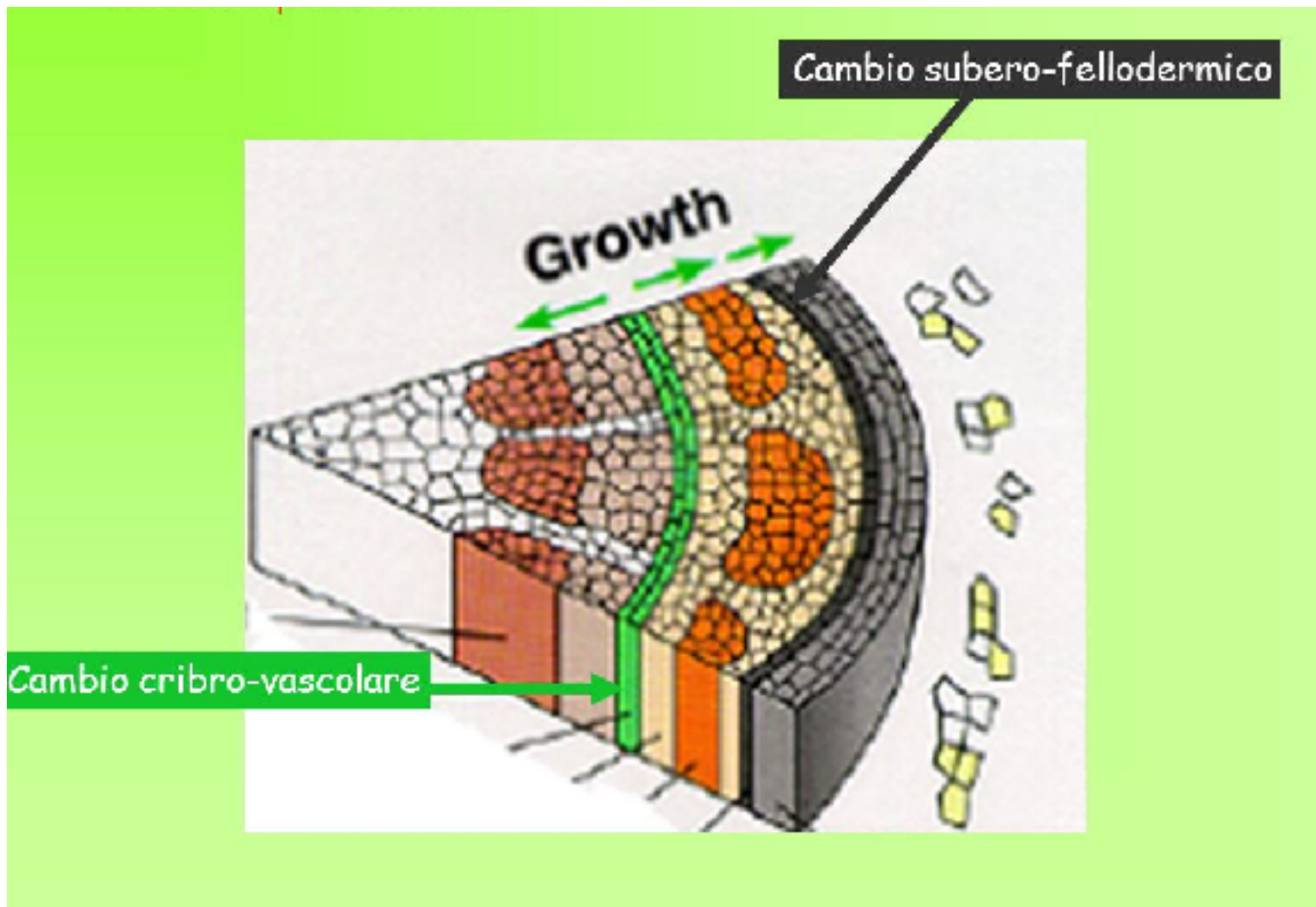
(FLOEMA)

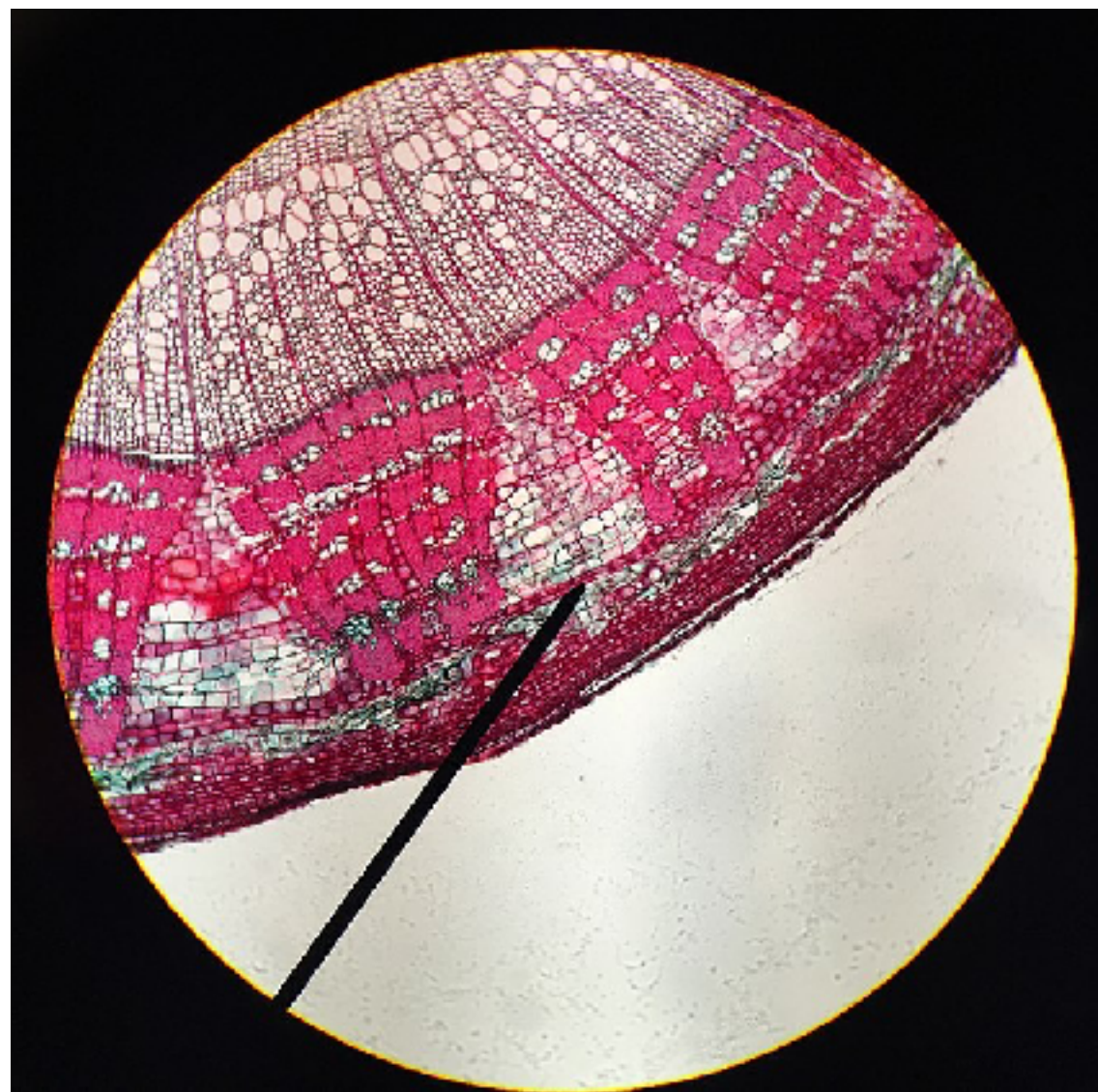
— · · · — **CAMBIO** — · · · —

(XILEMA - FIBRE - PARENCHIMA)

↑ ESTERNO DELLA PIANTA









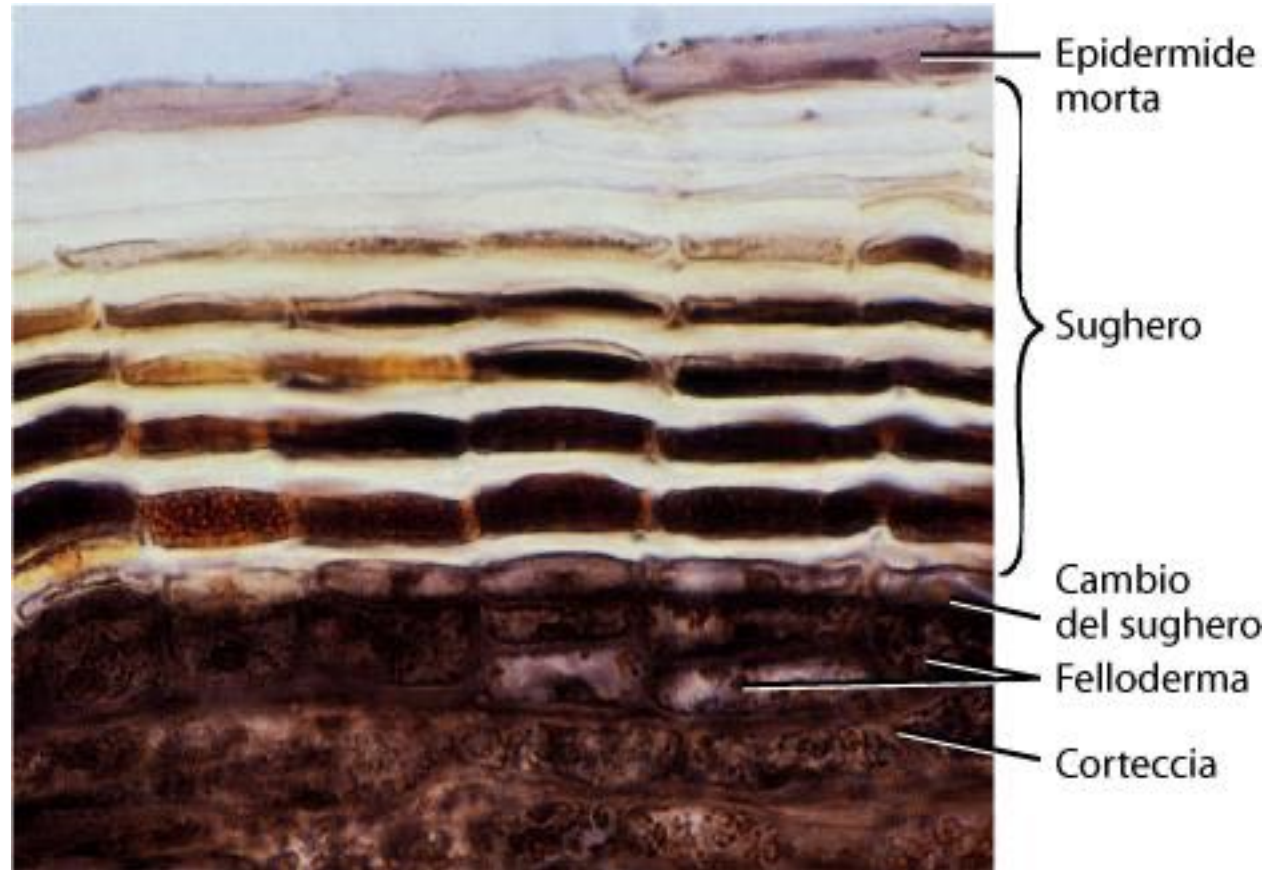
Il cambio subero-fellodermico, o fellogeno, è uno dei due tessuti meristematici secondari delle piante vascolari capaci di crescita secondaria (gimnosperme e angiosperme eudicotiledoni).

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.

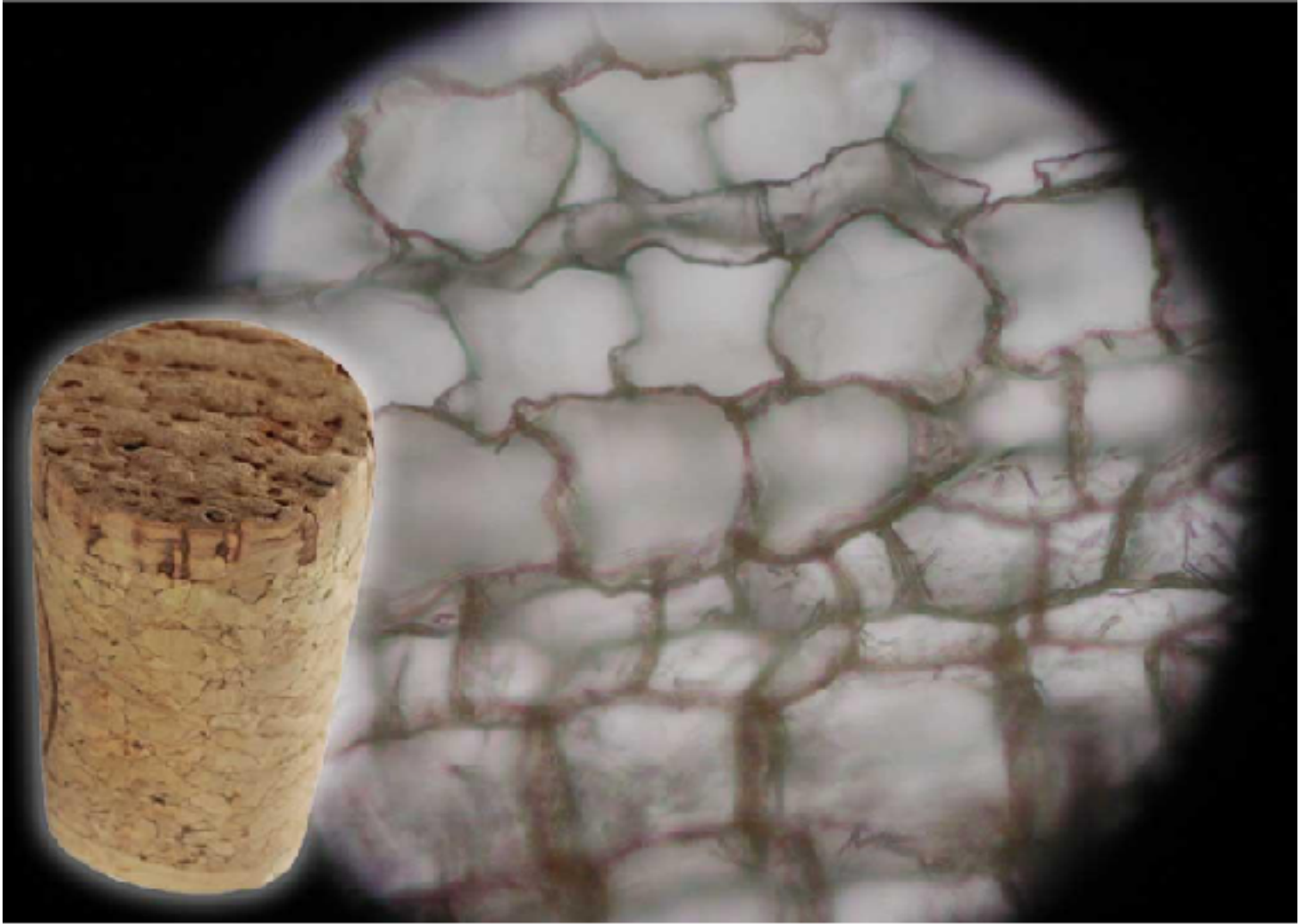
Si origina dal parenchima corticale o, in alcuni casi, dal floema.

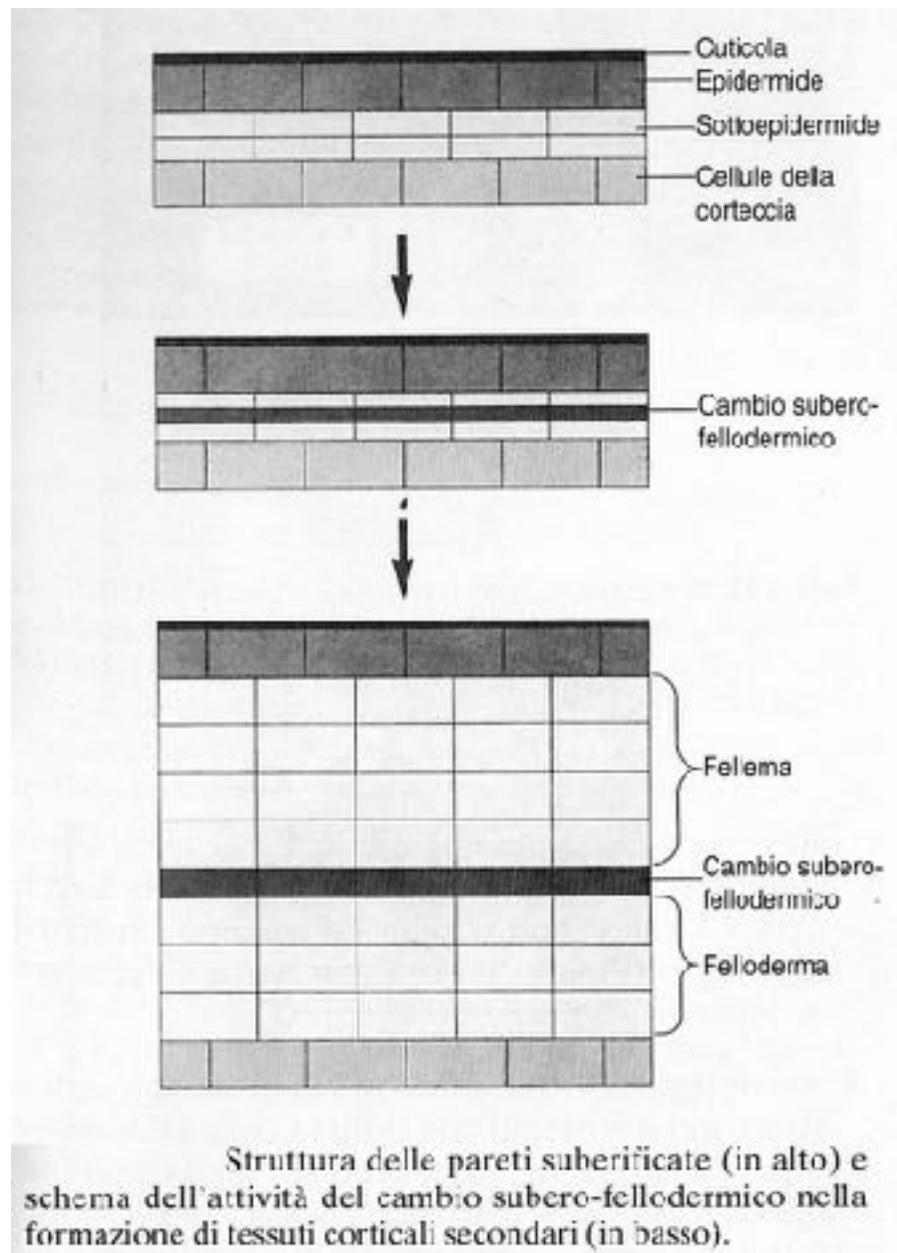


Il sughero è costituito da cellule morte, ed è pluristratificato. Ha pareti ispessite e suberificate, e un colore scuro per la presenza di tannini e resine.

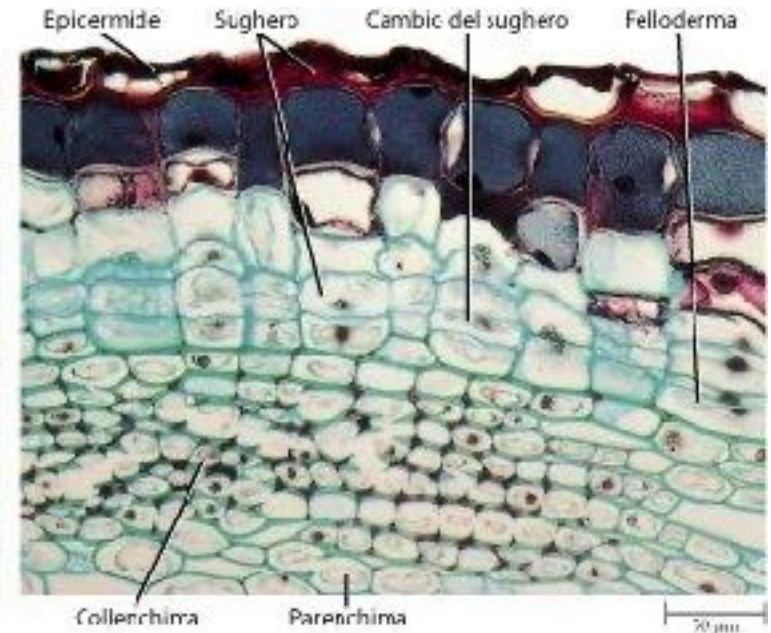
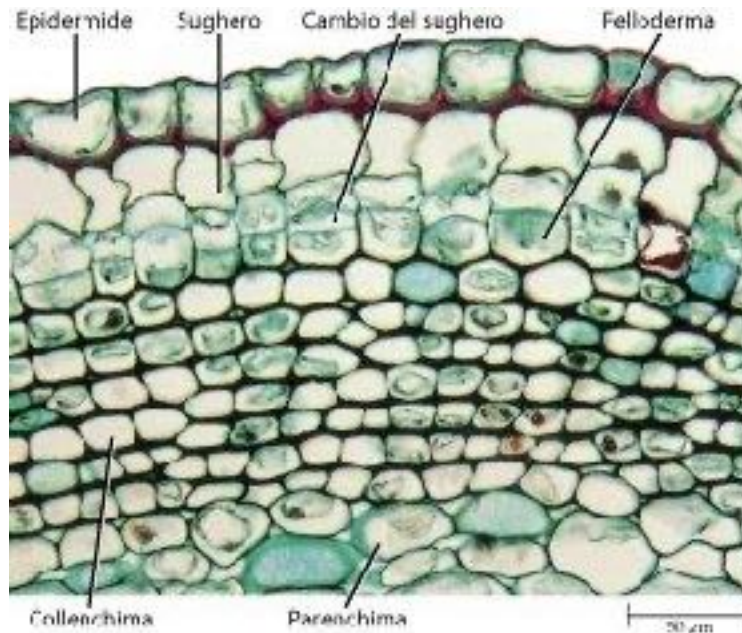




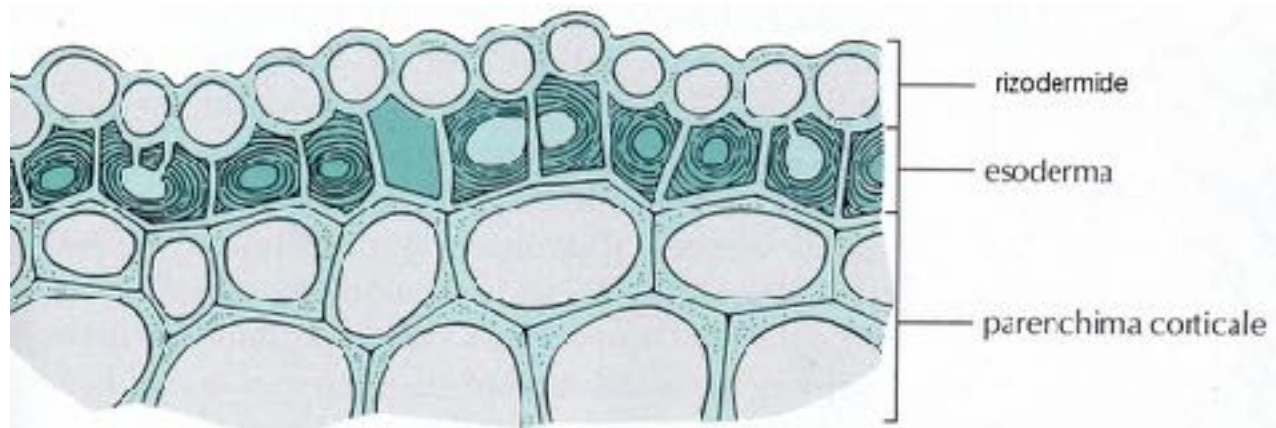




Il sughero sostituisce l'epidermide negli organi che hanno accrescimento secondario.



ESODERMA - di origine primaria, è formato da uno o più strati di cellule situate subito sotto la rizodermide 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.





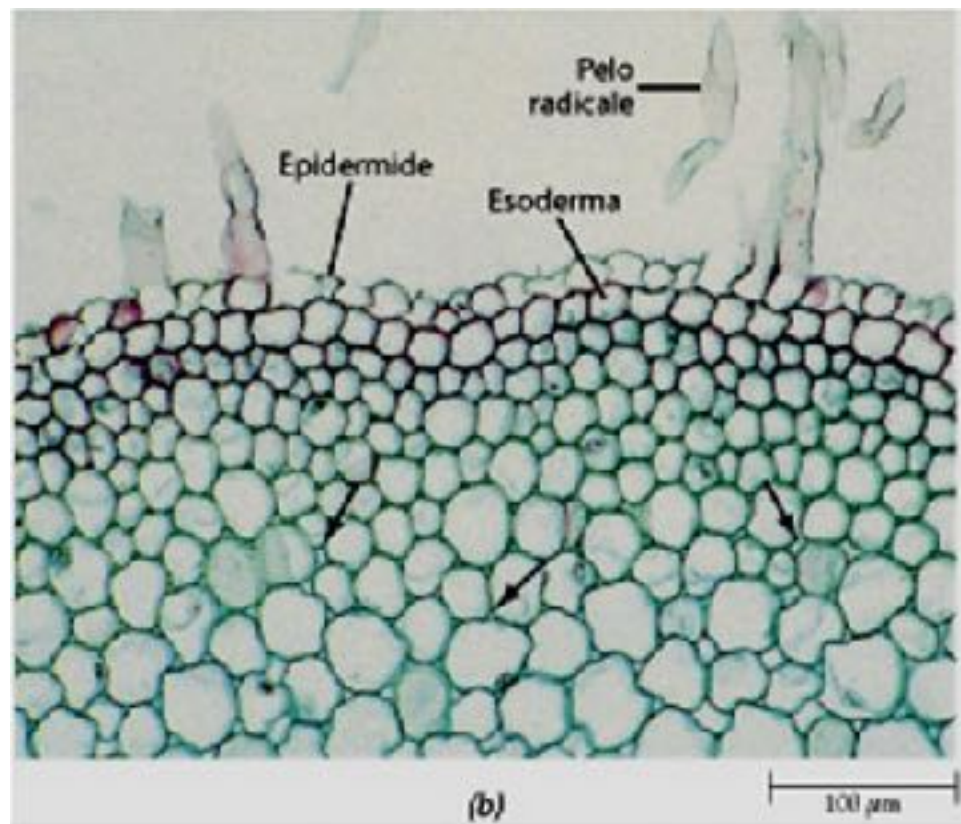
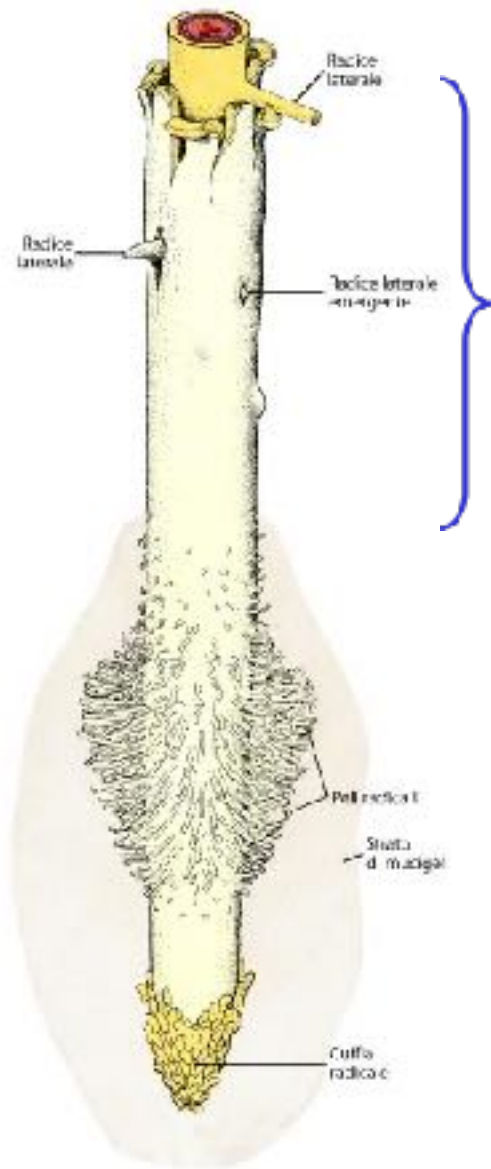
L'**esoderma** sostituisce il rizoderma nella zona appena sopra la zona pilifera delle radici. Di origine primaria, riveste la porzione tra la struttura primaria e quella secondaria della radice.

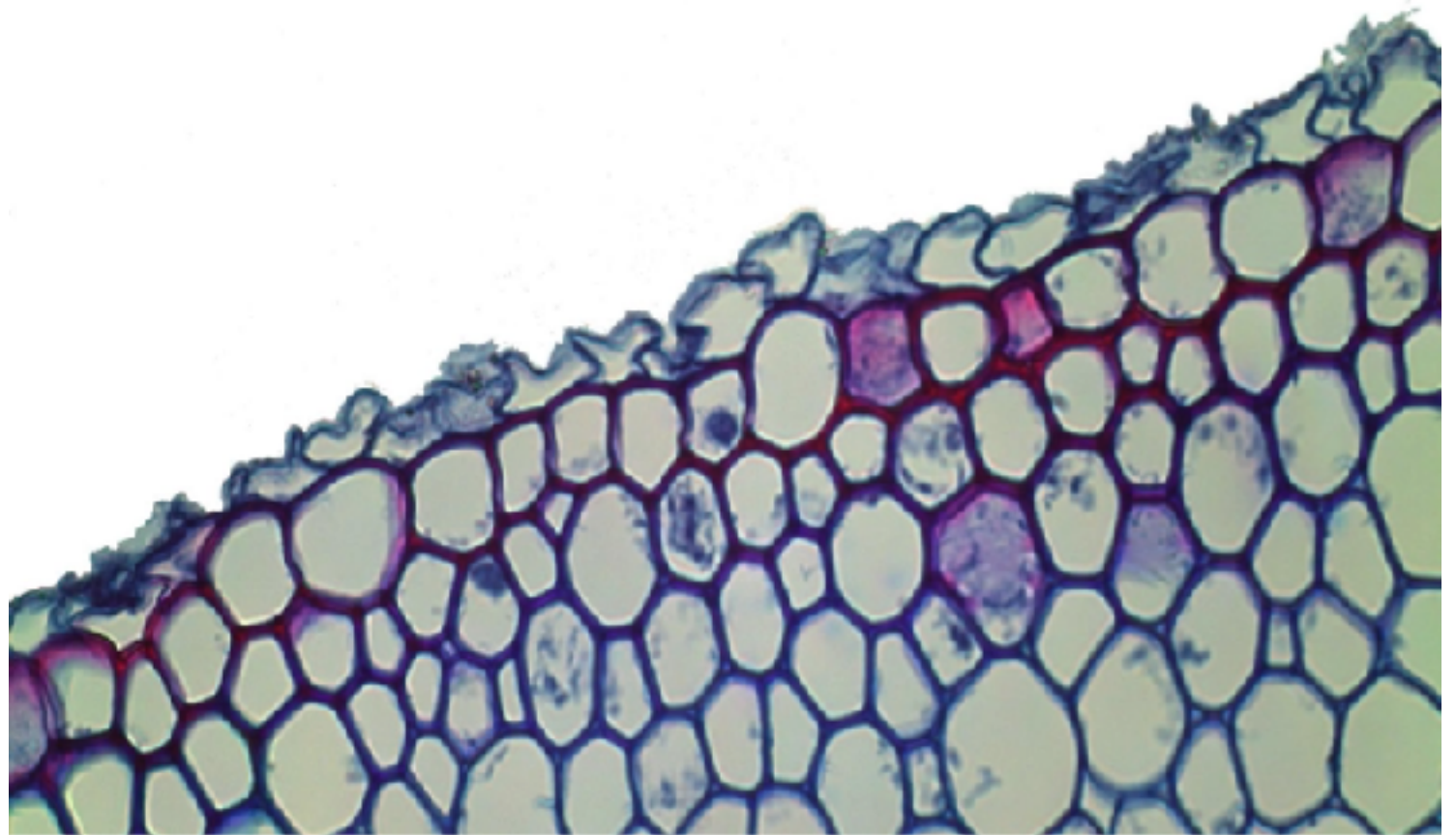
Si forma dopo la morte del rizoderma, quando lo strato parenchimatico corticale immediatamente sottostante si trasforma per suberificazione della parete (ma le cellule restano vive).

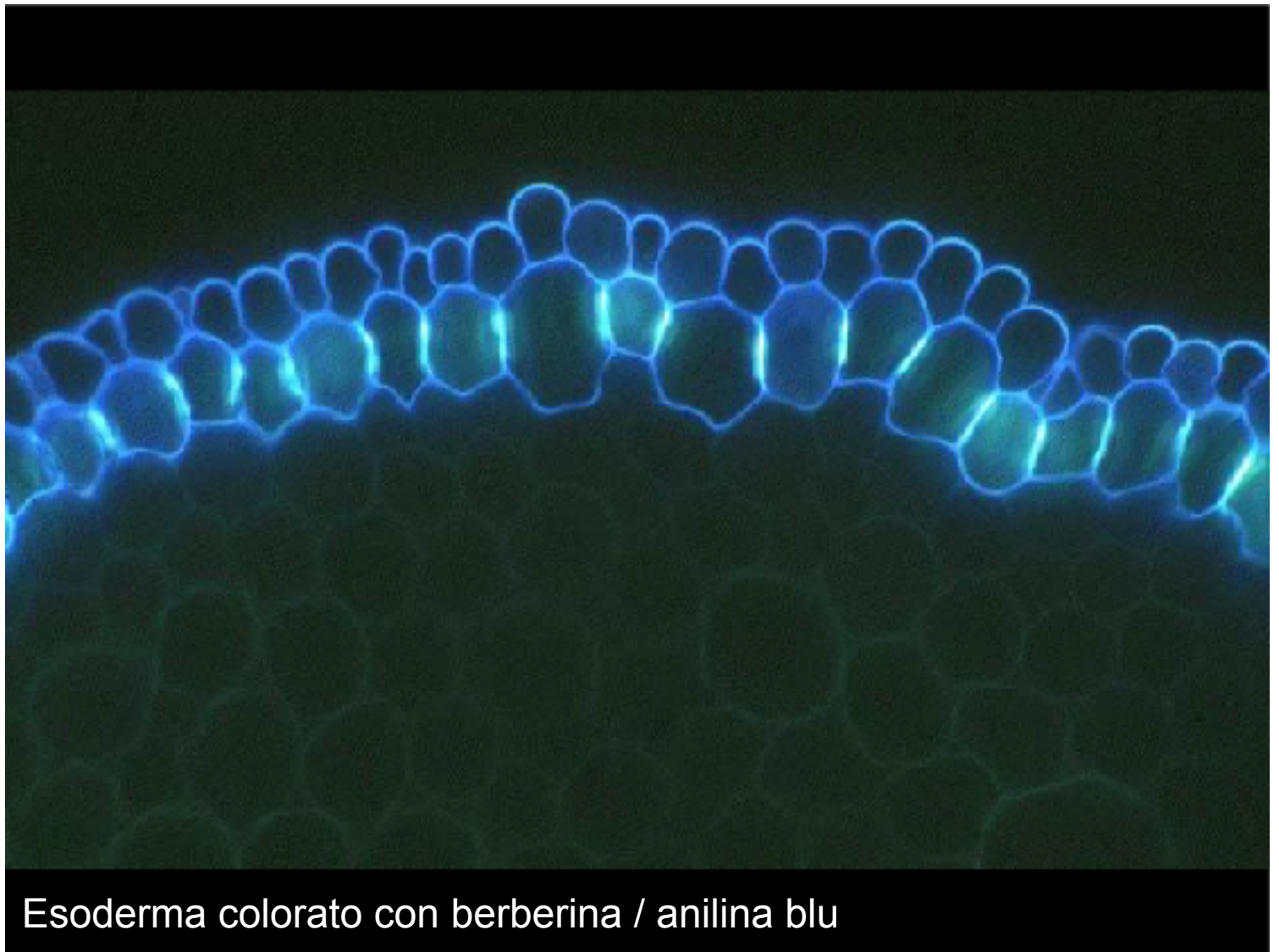
L'esoderma è per lo più unistratificato e poco permeabile, ed ha funzione di rivestimento e protezione.

In struttura secondaria viene sostituito dal sughero.



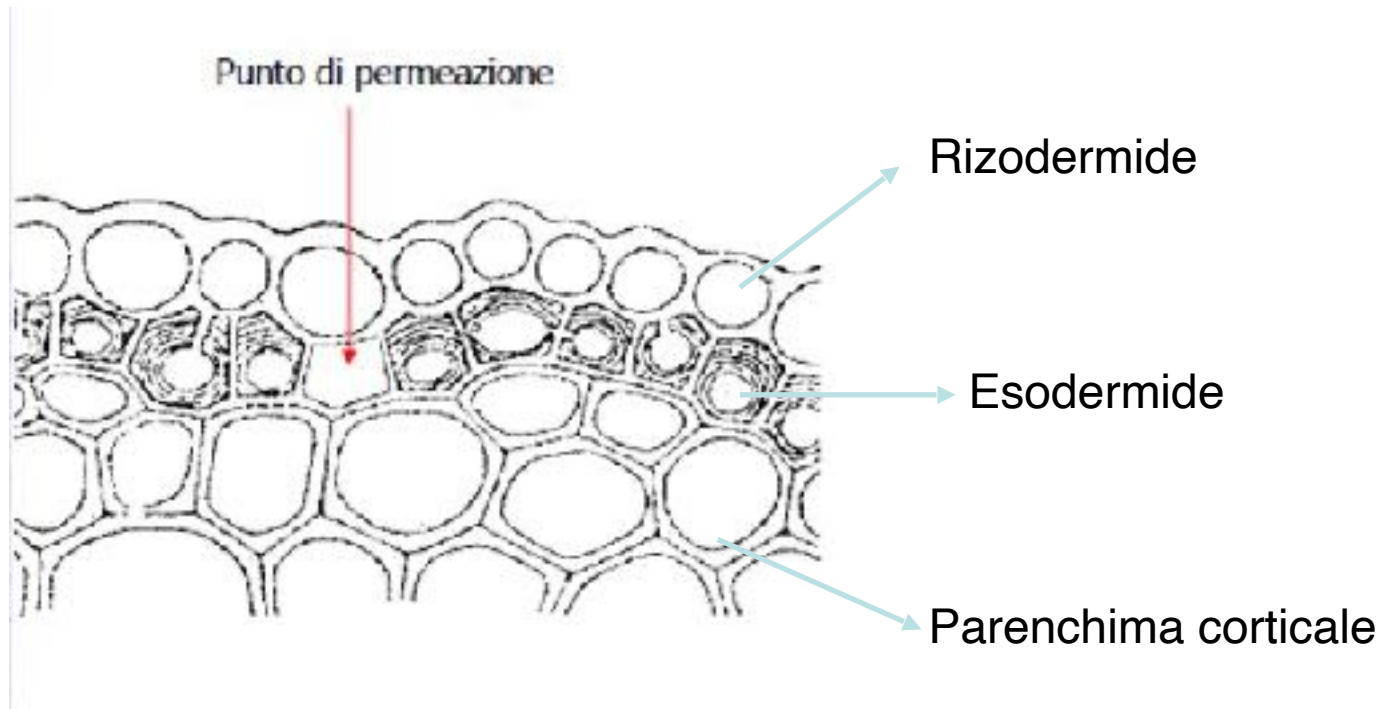
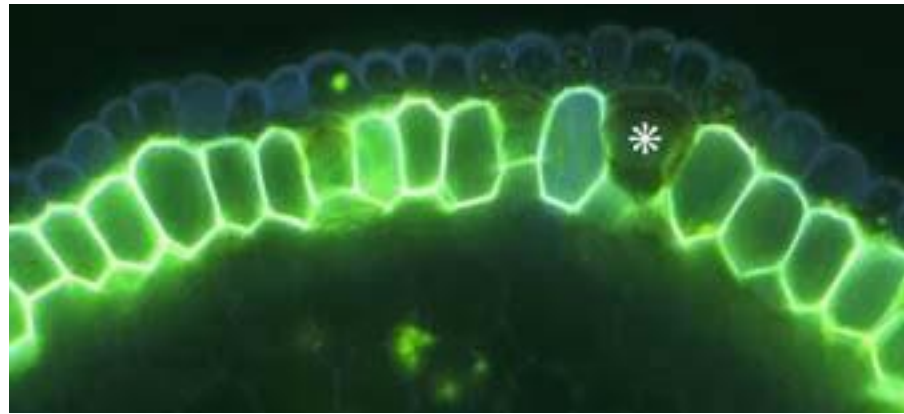


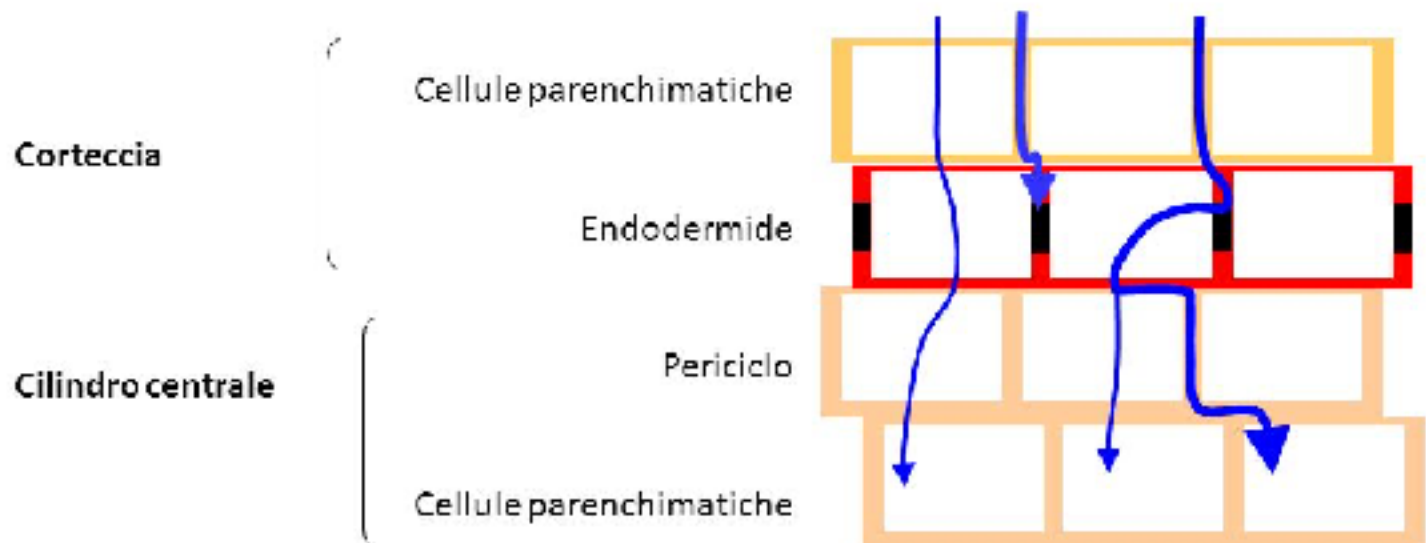
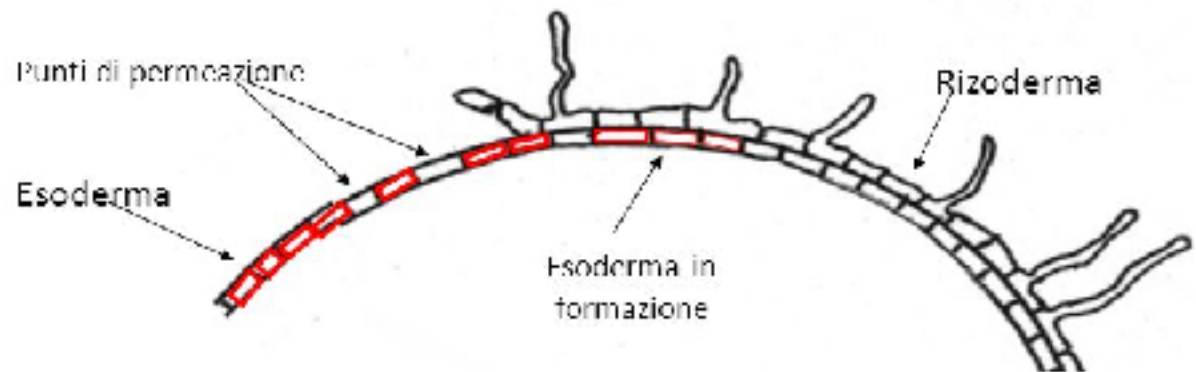




Esoderma colorato con berberina / anilina blu













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 
 - ENDODERMIDE 
 - ESODERMA 
 - SUGHERO 
- Tessuti primari
- Tessuto secondario, derivante da accrescimento in spessore





ENDODERMIDE - di origine primaria.

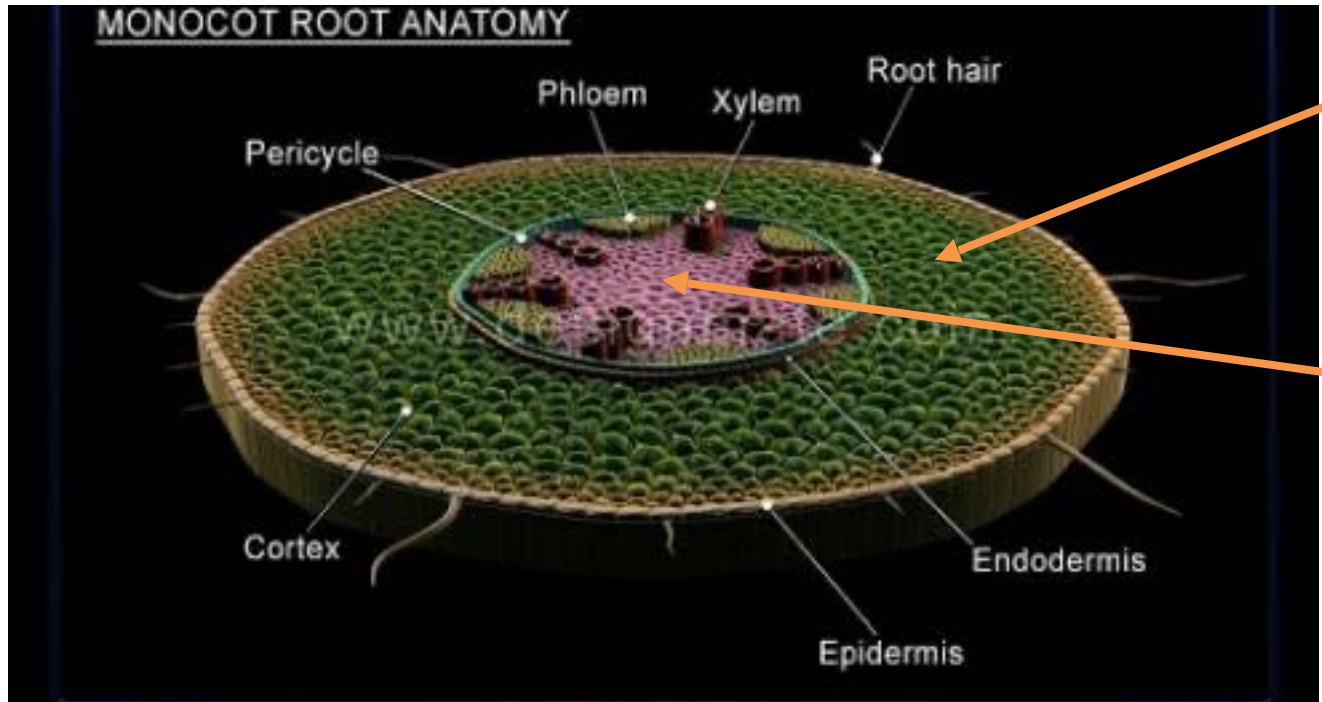
Tessuto tegumentale interno: separa la zona corticale (più esterna) da quella centrale (più interna) della **radice** e in alcuni casi anche del caule (fusti sotterranei, o nel caso di piante acquatiche), frapponendosi tra zona corticale e zona dei tessuti di conduzione (floema e xilema).

E' un tessuto tipico degli organi che hanno funzione di assorbimento. Il suo scopo è quello di fornire una barriera selettiva alle sostanze assorbite, barriera che esoderna e corteccia non sono in grado di fornire.

Le sue cellule sono vive, e prive di spazi intercellulari. Inoltre, presentano ispessimenti parietali ricchi di suberina e lignina, le bande del Caspary, che inibiscono la via apoplastica.

E' più agevole riconoscere l'endoermide nella radice in struttura primaria.



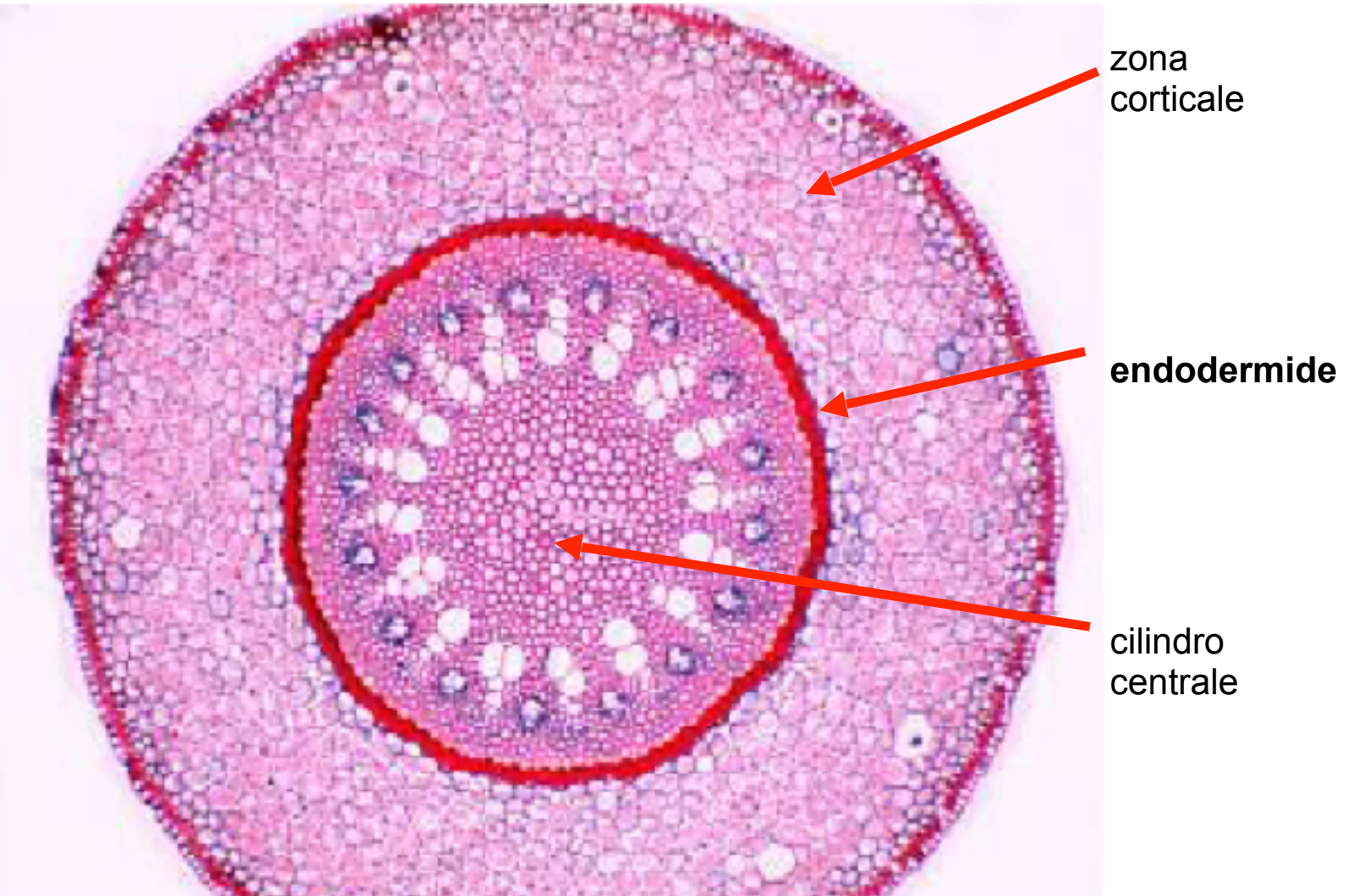


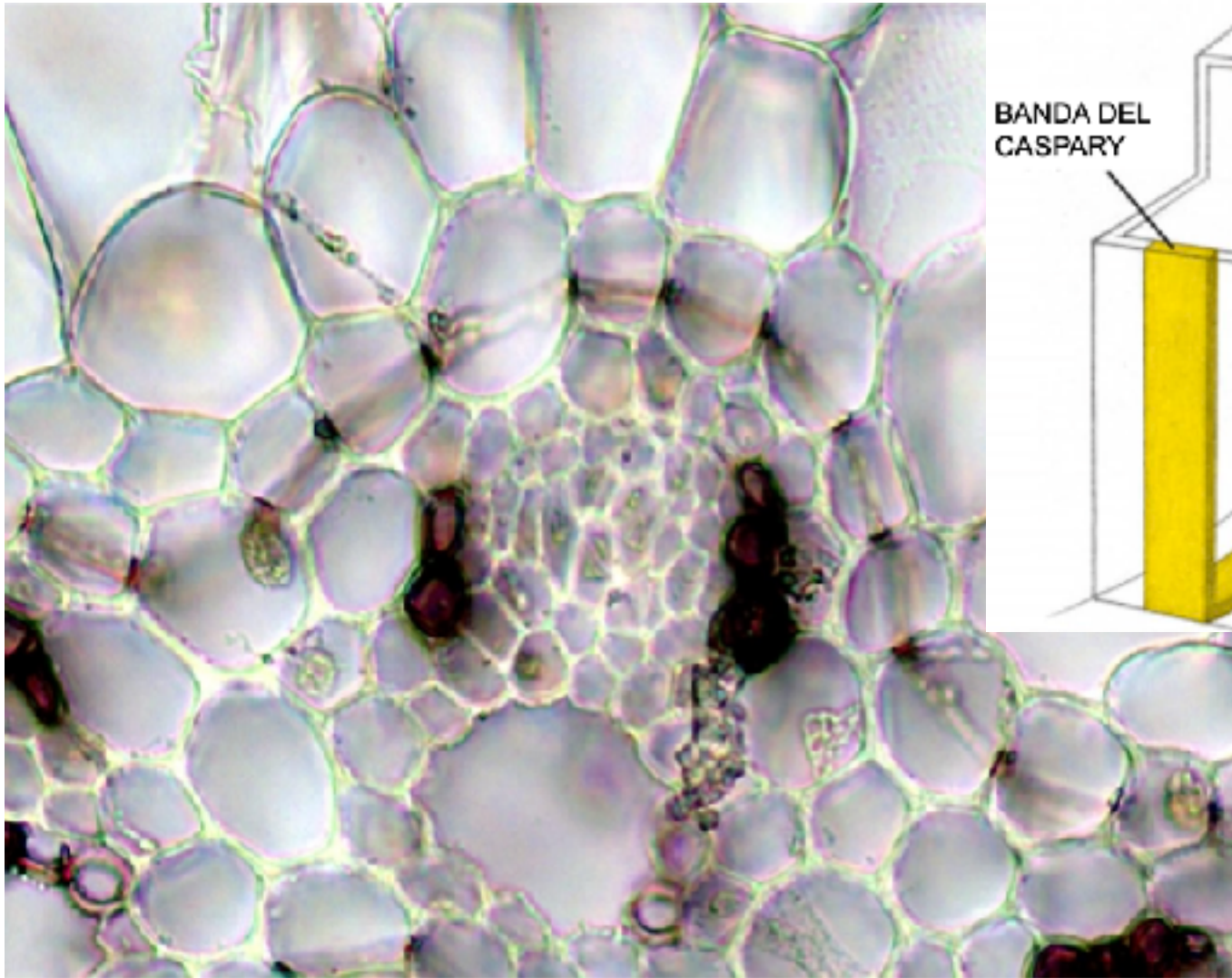
zona corticale

cilindro centrale

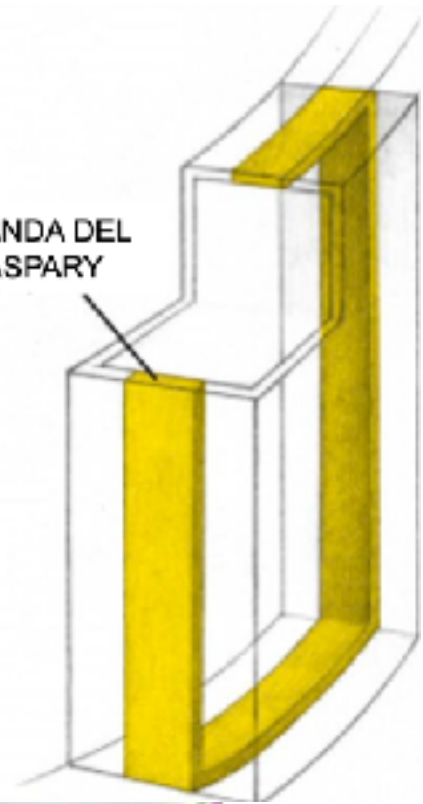


Sez. trasversale di radice in struttura primaria





BANDA DEL
CASPARY





L'**endoderma** è caratterizzato dalla presenza della **banda del Caspary** nelle sue pareti anticlinali (le pareti cellulari radiali e trasversali, che sono perpendicolari alla superficie della radice).

Questa non è semplicemente un ispessimento della parete, ma una porzione integrale a forma di banda della parete primaria e della lamella mediana (lo strato di materiale intercellulare che unisce le cellule adiacenti) che è impregnata di suberina e talvolta di lignina. La suberina e la lignina si infiltrano negli spazi della parete solitamente occupati dall'acqua, conferendo così una proprietà idrofoba a queste specifiche regioni della parete cellulare.





Siccome l'endoderma è compatto e la banda del Caspary è impermeabile all'acqua e agli ioni, il **movimento apoplastico** dell'acqua e dei soluti attraverso l'endoderma è bloccato.

Tutte le sostanze che entrano ed escono dal cilindro vascolare devono passare attraverso i protoplasti delle cellule endodermiche. Ciò avviene con il passaggio attraverso le membrane plasmatiche delle cellule dell'endodermide, o simplasticamente attraverso i numerosi plasmodesmi che collegano le cellule endodermiche con i protoplasti delle cellule della corteccia e del cilindro centrale.



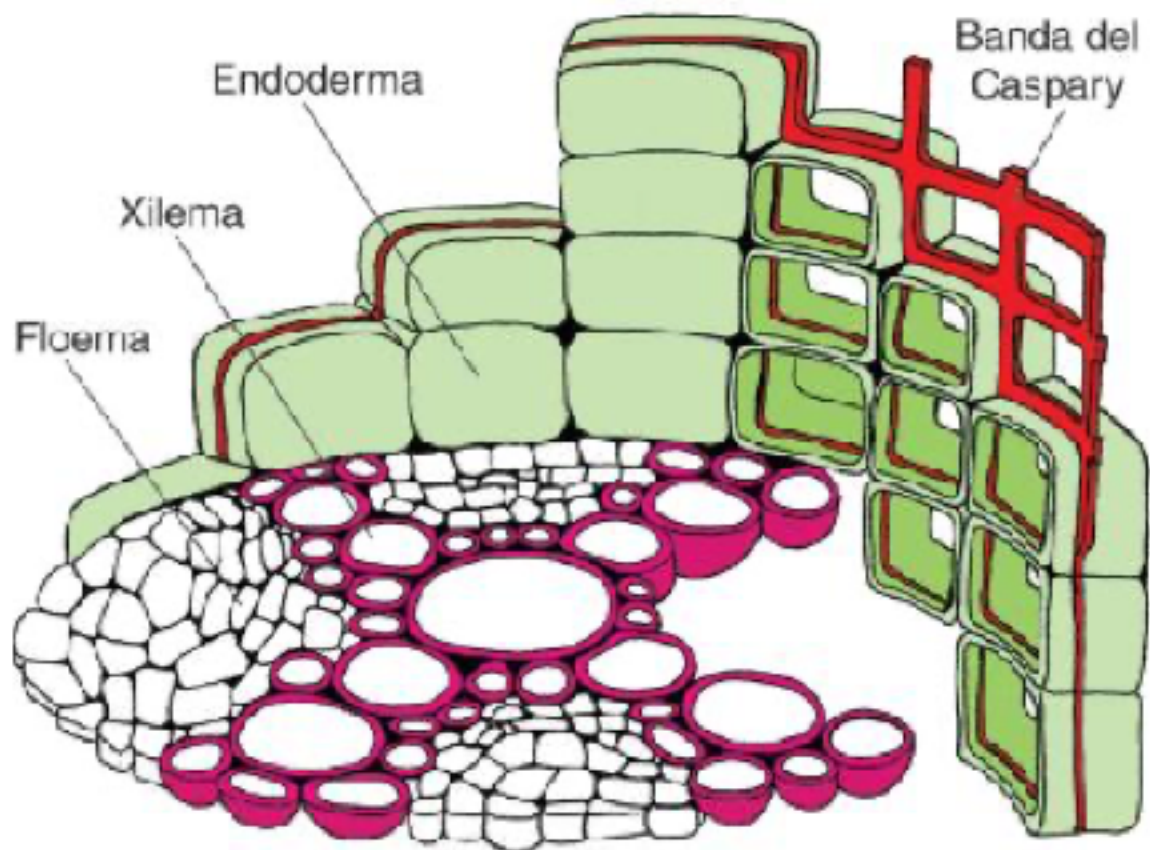
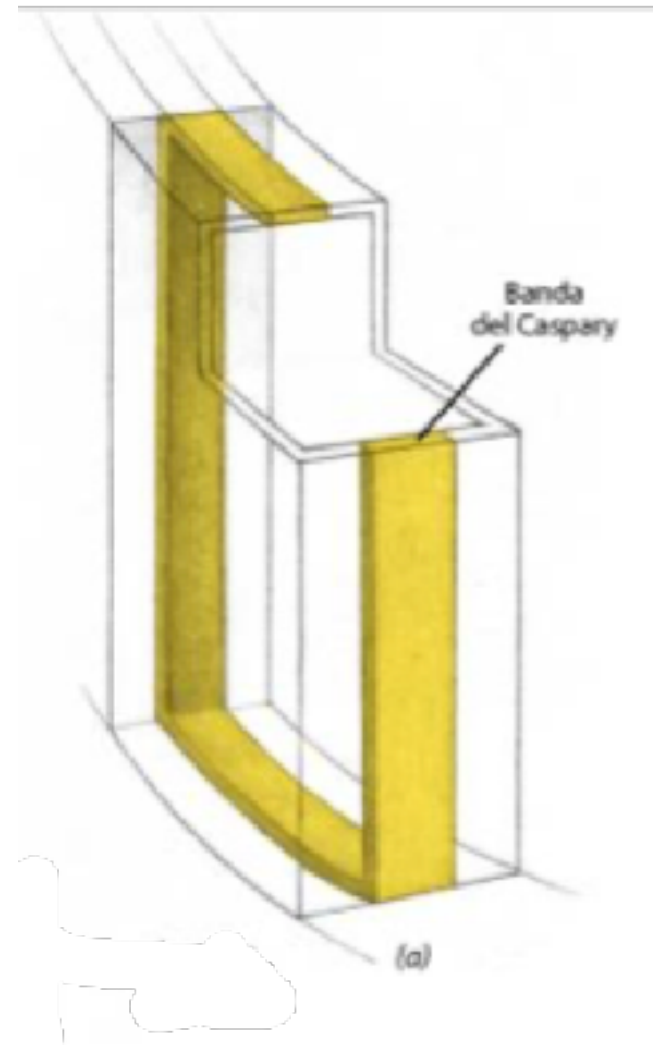


Figura 8.13
Banda del Caspary nelle pareti delle cellule dell'endoderma (disegno di R. Braglia).



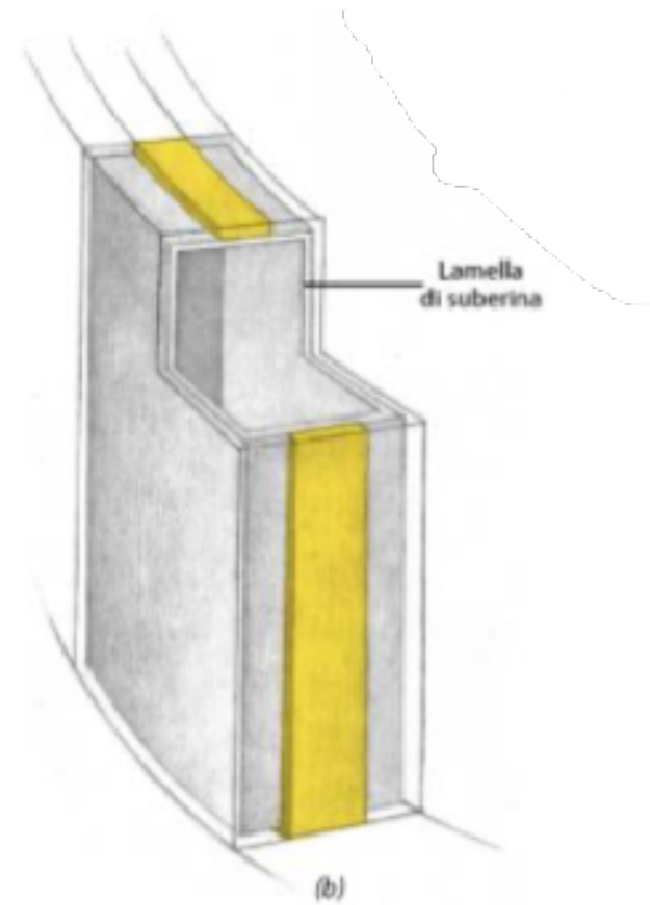


ENDODERMIDE PRIMARIA:
solo banda del Caspary:
suberina, a volte lignina



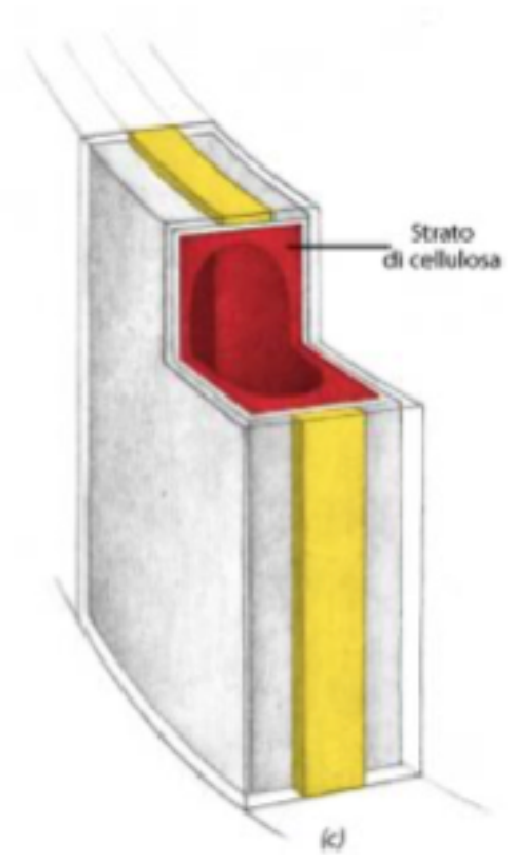


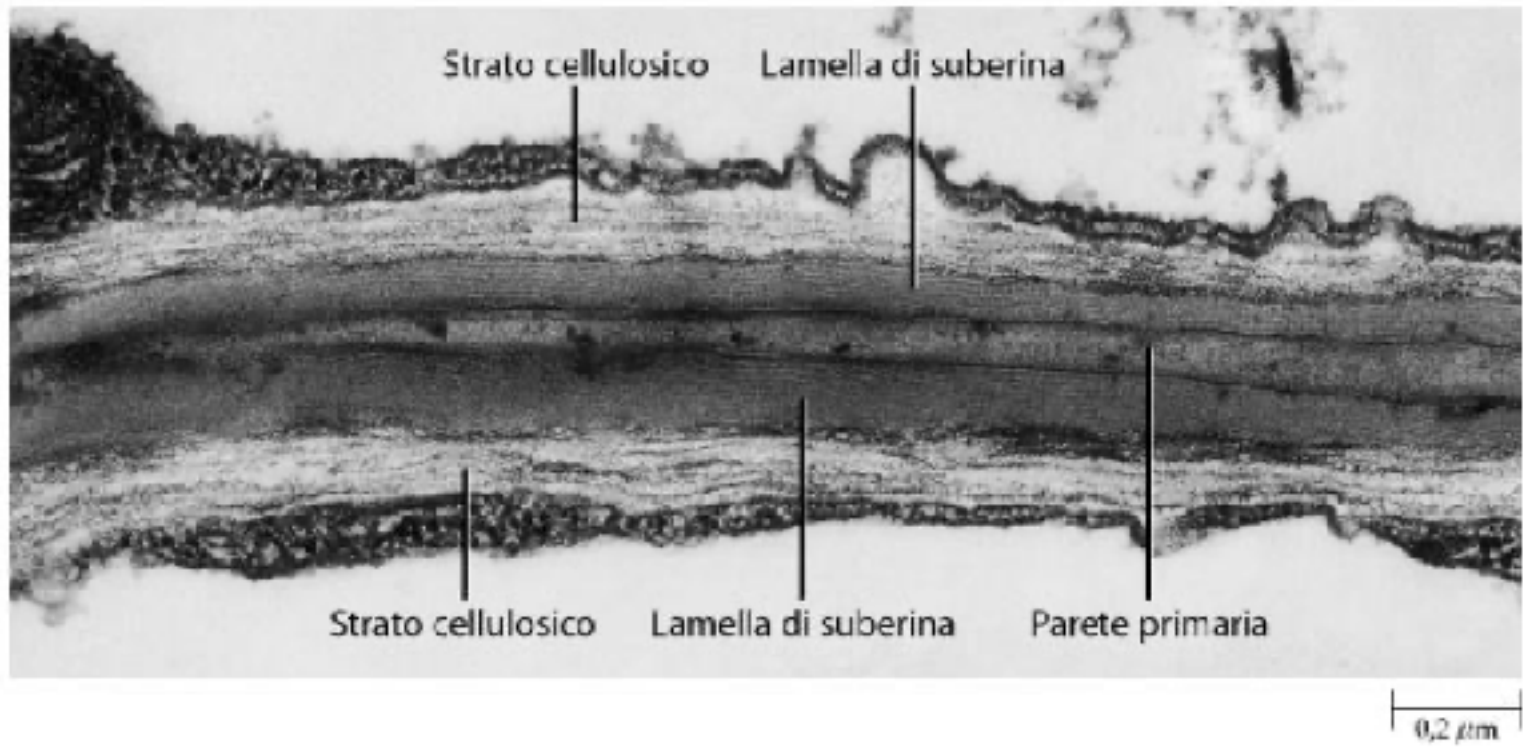
ENDODERMIDE SECONDARIA:
suberificazione diffusa di tutta la
parete

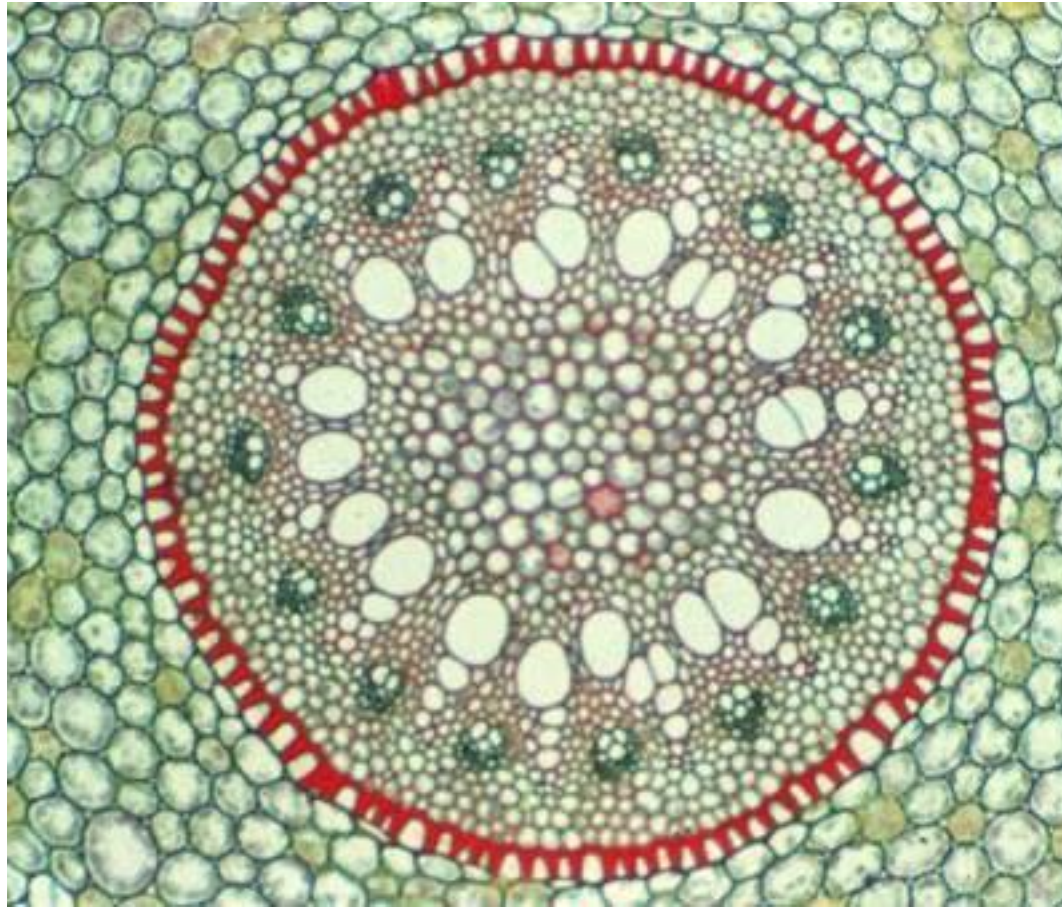




ENDODERMIDE TERZIARIA:
rinforzo di cellulosa su alcune
facce

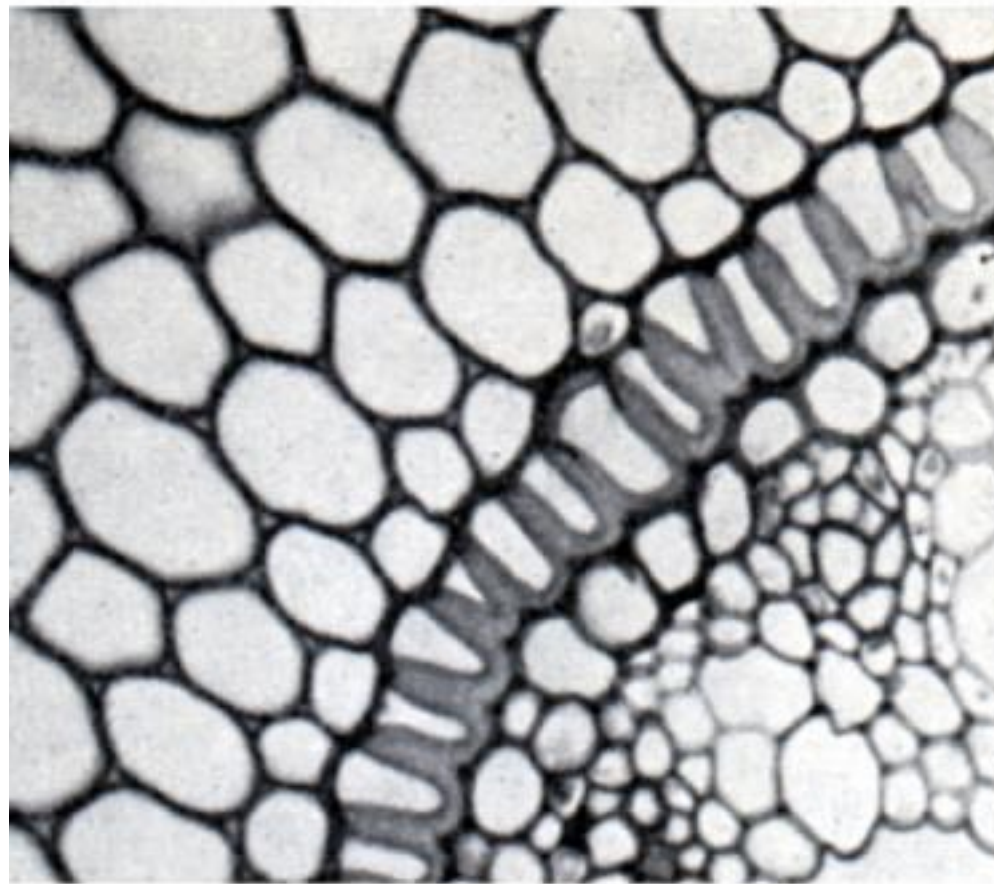






Sezione trasversale radice
di Monocotiledone (in
struttura primaria)





- corteccia primaria
- endodermide
- periciclo
- protoxilema
- metaxilema
- floema

Sezione trasversale radice di Monocotiledone (in struttura primaria)





Una radice in struttura primaria ha una grande capacità di assorbimento.

Il **rizoderma** presenta uno strato di **cutina** molto sottile (o assente) e peli radicali che ne aumentano la superficie per l'assorbimento di acqua e soluti. L'acqua si sposta dal rizoderma al cilindro centrale attraverso tre possibili vie:

- **apoplastica** (movimento attraverso gli spazi tra le cellule, in particolare le pareti cellulari)
- **simplastica** (movimento attraverso i protoplasti delle cellule, tramite i plasmodesmi)
- **transcellulare** (movimento di cellula in cellula, attraversandone anche i vacuoli)

Sostanze potenzialmente dannose o inutili disciolte nell'acqua potrebbero quindi raggiungere il cilindro centrale per via apoplastica.



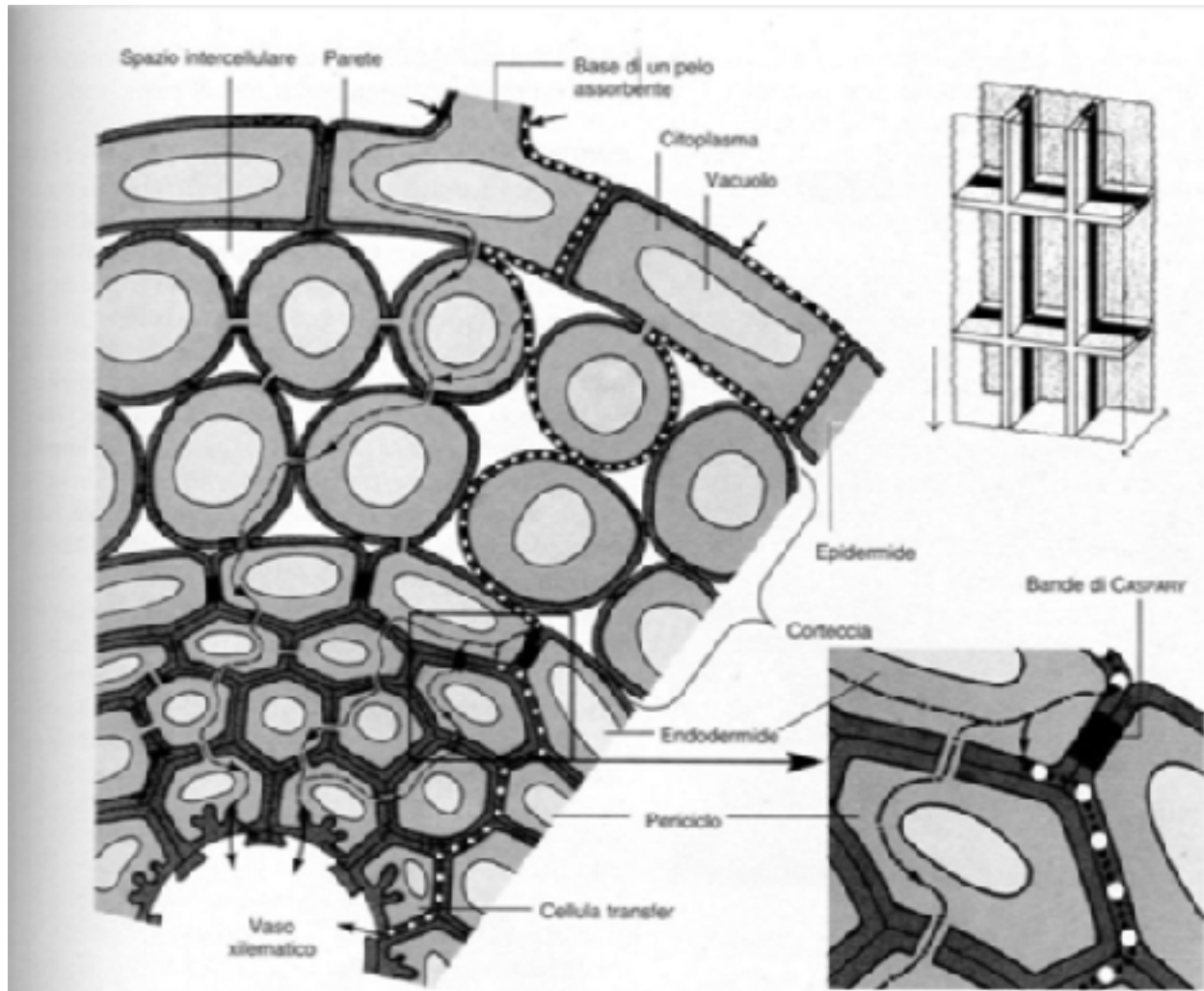


La banda di Caspary, spesso strato di materiale idrofobo, blocca il passaggio dei fluidi attraverso la via apoplastica a livello endodermico. Qualsiasi sostanza deve quindi attraversare la membrana delle cellule endodermiche. Queste, grazie alla permeabilità selettiva, bloccano possibili sostanze indesiderate.

In altre parole, i soluti vengono forzati a muoversi attraverso la via simplastica attraverso l'edodermide, per poi riprendere anche la via apoplastica nel cilindro centrale.

Quella endodermica non è però una barriera assoluta. Diverse sostanze tossiche possono raggiungere il germoglio col flusso xilematico. Esempi sono erbicidi o metalli pesanti che vengono trattenuti solo in parte nei tessuti radicali.





Vie di trasporto radiale dell'acqua e dei sali nutritivi nella radice primaria a livello dei peli radicali. Linee punteggiate: trasporto apoplasmatico; linee tratteggiate: trasporto simplasmatico.

Il particolare in basso a destra mostra l'interruzione del trasporto apoplasmatico a livello delle bande di CASPARY. Lo schema tridimensionale in alto a destra mostra la posizione spaziale delle bande

di CASPARY (bande nere) rispetto alle quali si deve pensare che la corteccia sia davanti e il cilindro centrale dietro (da LÜTTGE e HIGINBOTHAM, *Transport in Plants*, Springer, New York 1979).

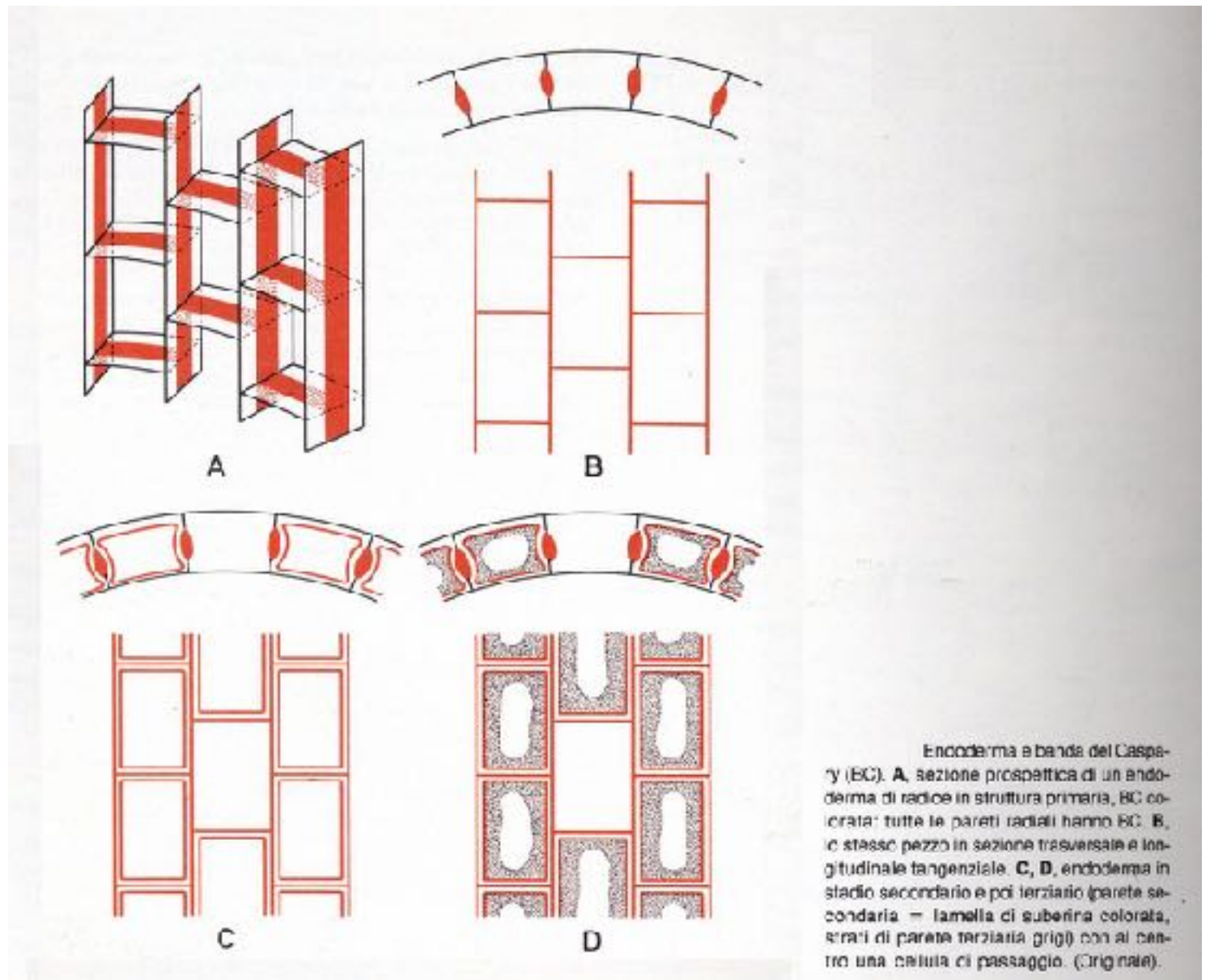


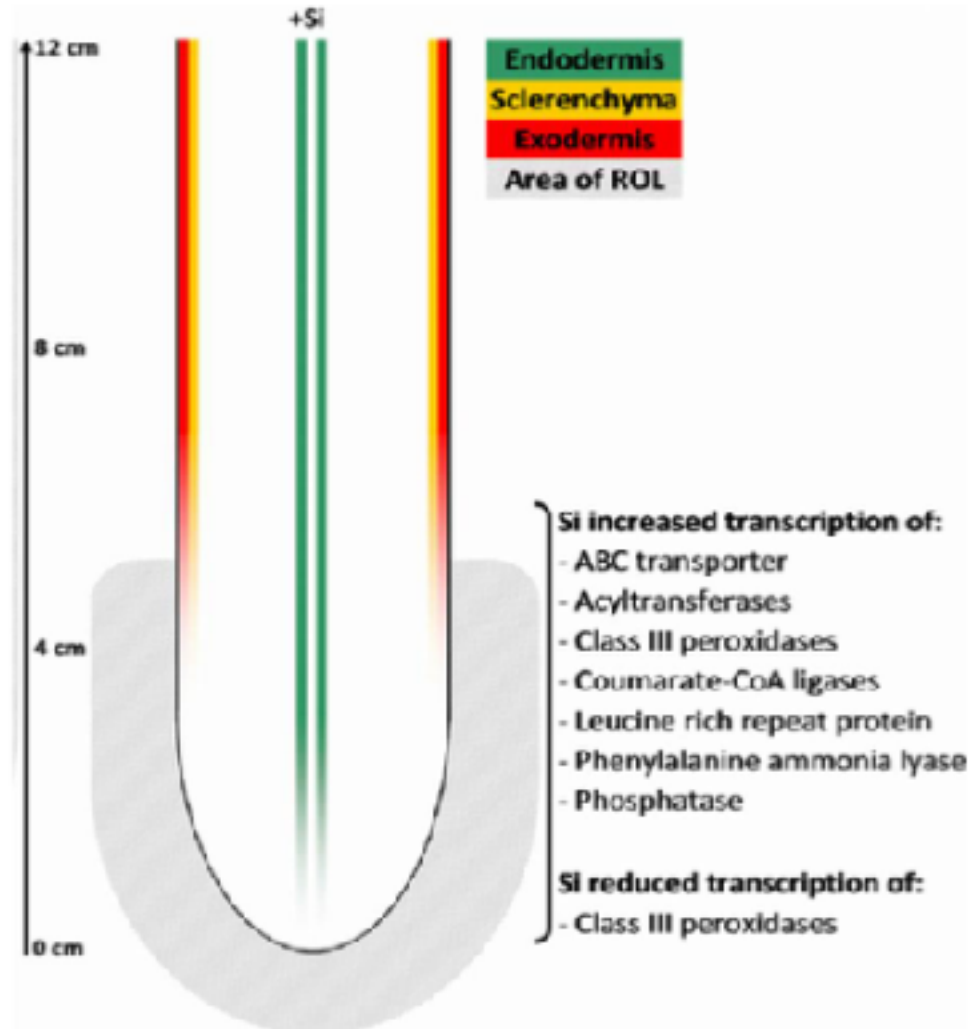


In struttura secondaria alcune cellule dell'endoderma mantengono una parte sottile e la banda di Caspary. Queste cellule vengono definite cellule di passaggio, e hanno una maggiore permeabilità all'acqua e ai soluti rispetto alle altre cellule con le pareti suberificate e con depositi di cellulosa.

In ogni caso, le cellule dell'endodermide, sino a che restano vive, mantengono la capacità di veicolare acqua e soluti per via sinplastica tramite i loro plasmodesmi. Infatti, anche se la parte delle radici più attiva nell'assorbimento di acqua e soluti sono quelle vicine agli apici in attivo accrescimento, anche le porzioni più vecchie sono capaci di assorbire almeno in parte. Da qui la necessità di mantenere la possibilità di passaggio dalla corteccia al cilindro centrale tramite l'endodermide.





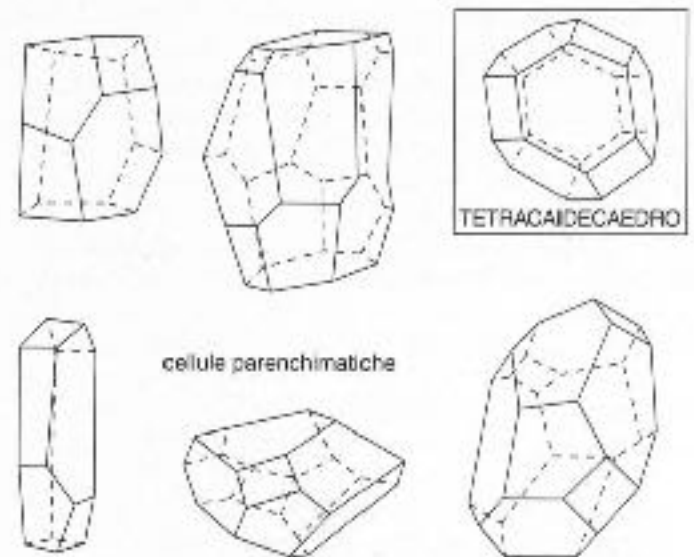


PARÈNCIMI

(pará énychima, (massa) versata in mezzo = tessuto di riempimento) è il tessuto vegetale apparentemente meno specializzato, di derivazione primaria, con molteplicità di funzioni, formato da cellule grosse, con pareti sottili, in genere isodiametriche, e spazi intercellulari bene sviluppati.

La parete è in genere di tipo primario.

Le cellule sono in grado di riprendere a dividersi, per cui sono molto importanti nella rigenerazione e nella cicatrizzazione di ferite



Molte cellule parenchimatice (per esempio quelle del midollo di un fusto) appaiono circolari se viste in sezione. Questo farebbe pensare a una forma sferica. Invece la forma più comune è quella poliedrica. Il poliedro a cui si avvicinano di più le cellule parenchimatice è il tetraicaidecaedro, un poliedro semi-irregolare con 8 facce esagonali e 6 quadrilateri. Questo poliedro si avvicina abbastanza alla sfera consentendo quindi un risparmio di materiale della parete (tra tutti i solidi la sfera ha infatti la più piccola superficie relativa). Rispetto alla sfera esso ha però il vantaggio di consentire un maggior contatto fra cellule. (Due sfere adiacenti si toccano solo con un punto, due poliedri con una faccia). Il modello «tetraicaidecaedro» viene interpretato con grandissima libertà.



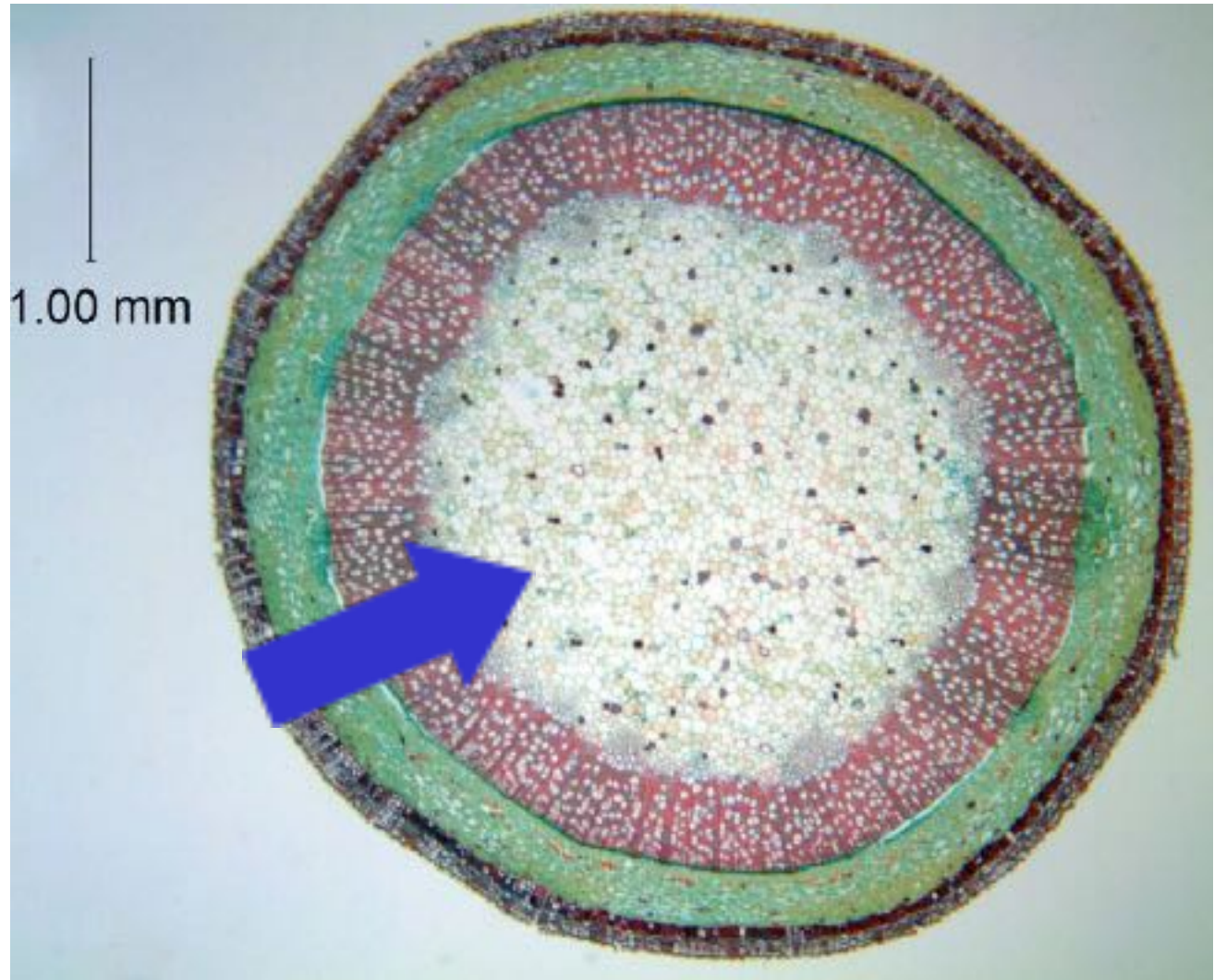


Le cellule parenchimatiche sono coinvolte nella fotosintesi, nell'accumulo di riserve e nella secrezione, attività che sono possibili solo con un **protoplasto vivente**. In base alla loro funzione, possiamo riconoscere diversi tipi di parenchimi. Essenziale è osservare la presenza di plastidi (**cloro-**, **cromo-** o **leucoplasti**, rispettivamente verdi, colorati di giallo, arancio o rosso, o biancastri), lo sviluppo del vacuolo e degli spazi intercellulari, e la loro collocazione spaziale.

- midollare
- di assimilazione (clorenchima)
- di riserva di sostanze quali proteine o amido
- di riserva d'acqua (idrenchima)
- aerifero (aerrenchima)
- di trasfusione (o di trasferimento)
- conduttore (o legnoso)

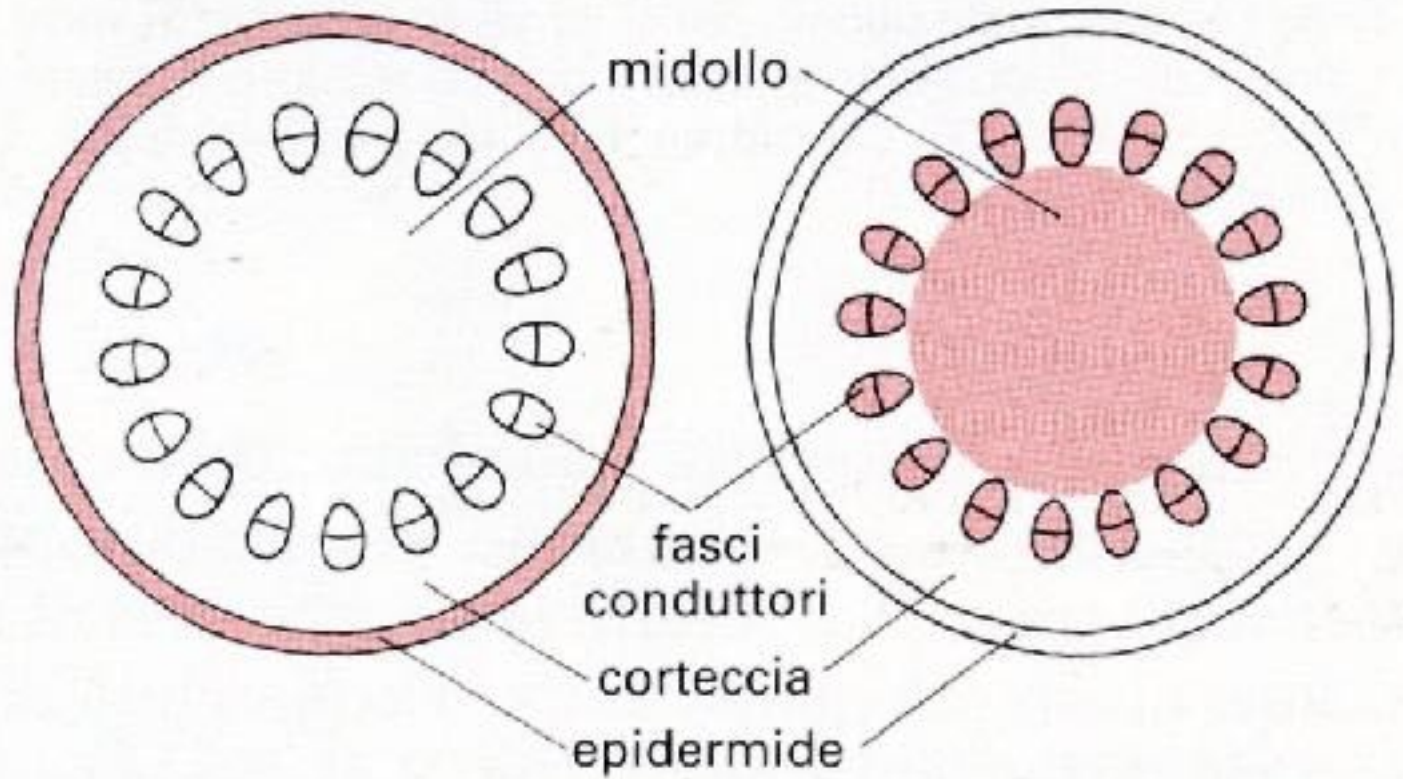


PARENCHIMA MIDOLLARE



Sezione trasversale del fusto di sambuco (*Sambucus nigra*)

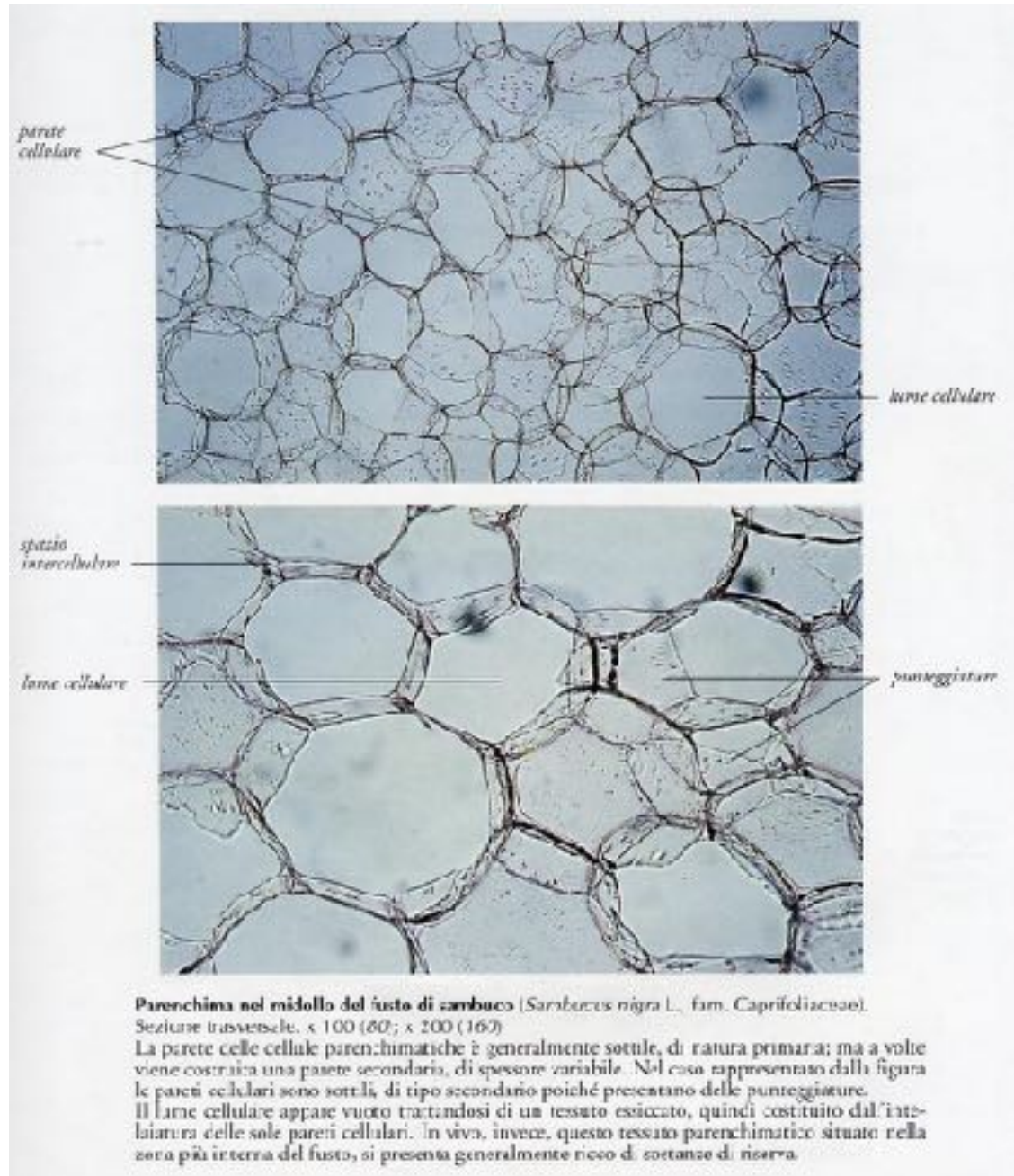


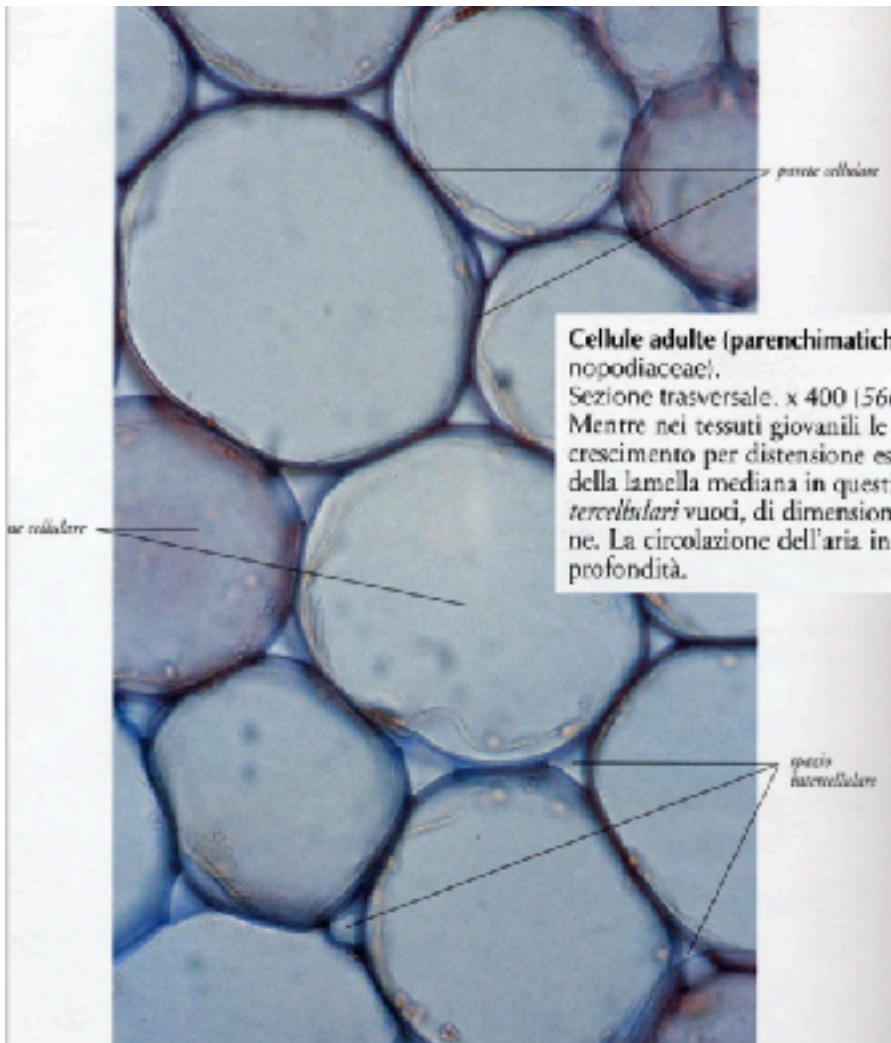




Sambucus nigra L.







Cellule adulte (parenchimatice) nel midollo del fusto di romice (*Rumex crispus* L., fam. Chenopodiaceae).

Sezione trasversale. x 400 (560)

Mentre nei tessuti giovanili le cellule sono strettamente ravvicinate le une alle altre, con l'accrescimento per distensione esse tendono a separarsi negli angoli di contatto: lo scollamento della lamella mediana in questi punti di 'arrotondamento' degli spigoli delimita degli *spazi intercellulari* vuoti, di dimensioni variabili, di forma per lo più triangolare sul piano della sezione. La circolazione dell'aria in questi spazi è garanzia per la respirazione dei tessuti situati in profondità.





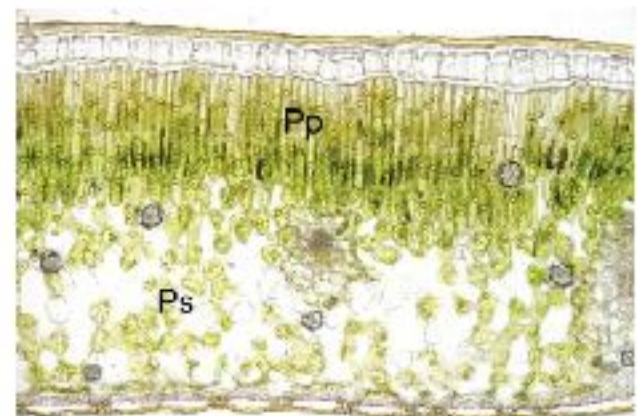
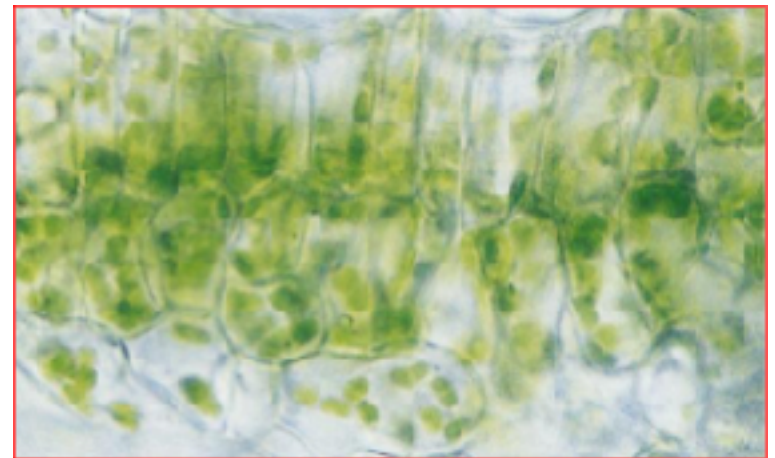
CLORENCHIMI (parenchimi di assimilazione)

Tessuto tipico della foglia, ma presente anche nella parte più periferica del caule in struttura primaria (che infatti è verde). E' specializzato nella **funzione fotosintetica** (di assimilazione). Si caratterizza per l'elevato numero di piccoli cloroplasti verde brillante, di forma moniliforme.

Nella foglia, che è l'organo a crescita definitiva deputato all'assimilazione fotosintetica, è spesso distinto in due tipi:

- a) tessuto a palizzata;
- b) tessuto lacunoso.

Forma il **MESOFILLO** fogliare, racchiuso dalle epidermidi.



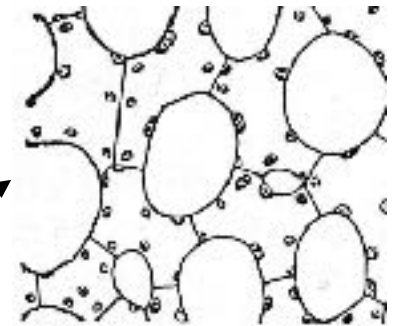
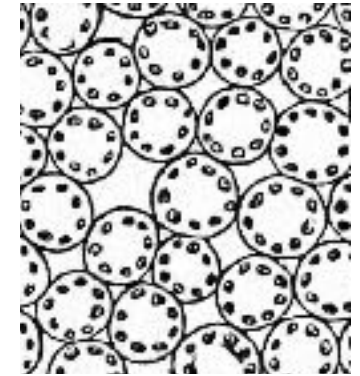
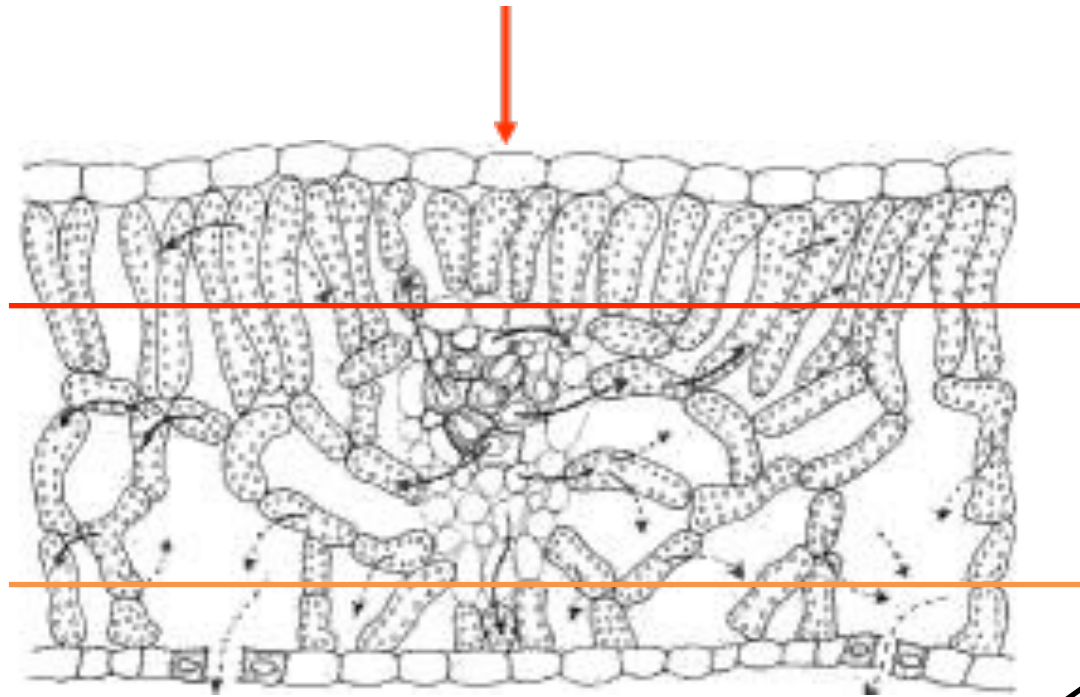


Il "tessuto a palizzata" ha cellule fortemente appressate, molto ricche in cloroplasti, di forma allungata in direzione perpendicolare alla superficie esterna della foglia.

Il "tessuto lacunoso" (o "spugnoso") ha cellule molto più lasse e disposte in varie direzioni, con spazi aeriferi molto sviluppati, che sono in diretto contatto con le camere sottostomatiche.



Sezione trasversale di una foglia dorsiventratale



sezioni tangenziali (parallele alla superficie esterna) attraverso il parenchima a palizzata nella parte superiore e il parenchima spugnoso nella parte inferiore della foglia di *Helleborus foetidus*.



