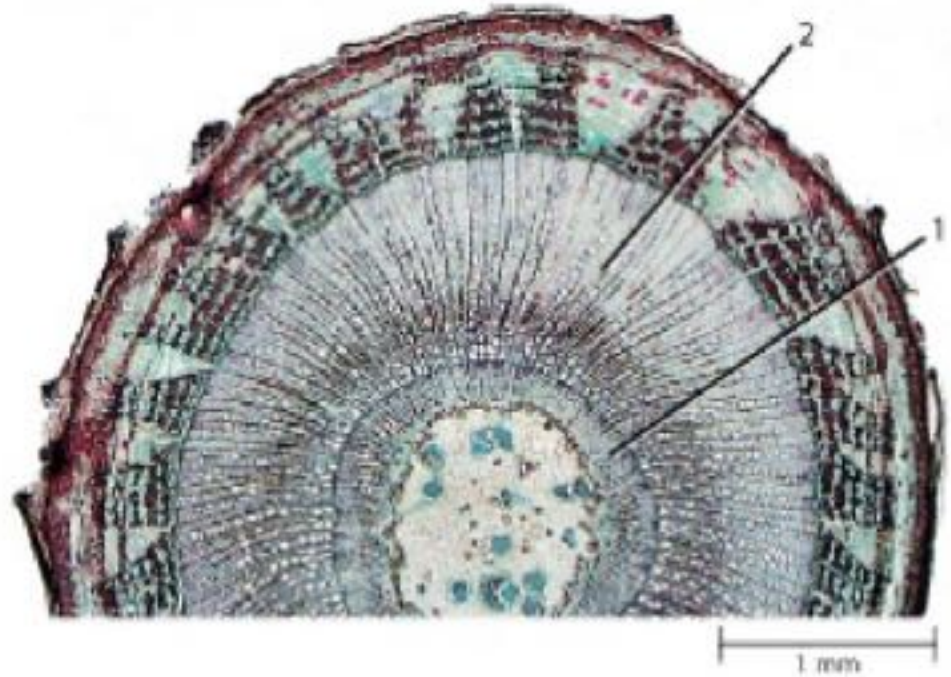
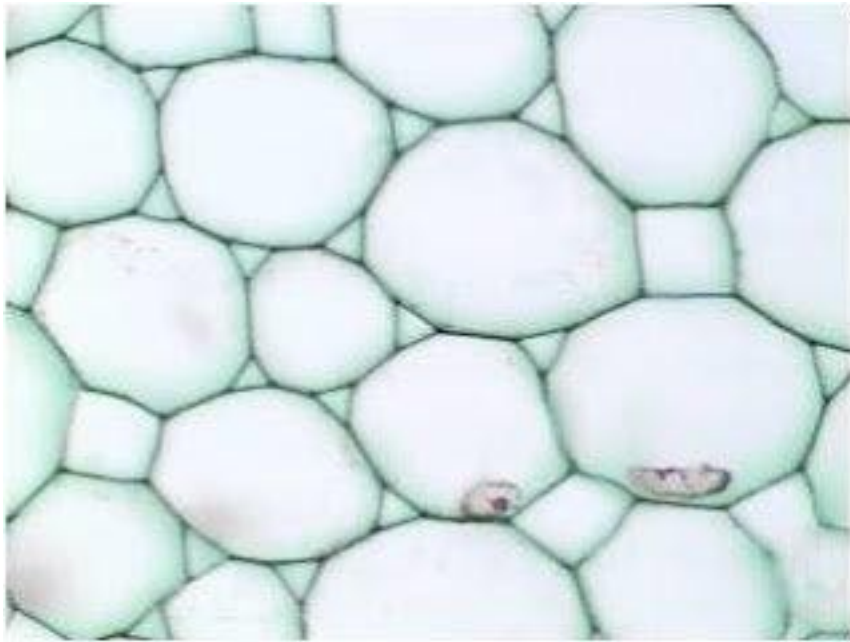


Istologia e anatomia vegetale

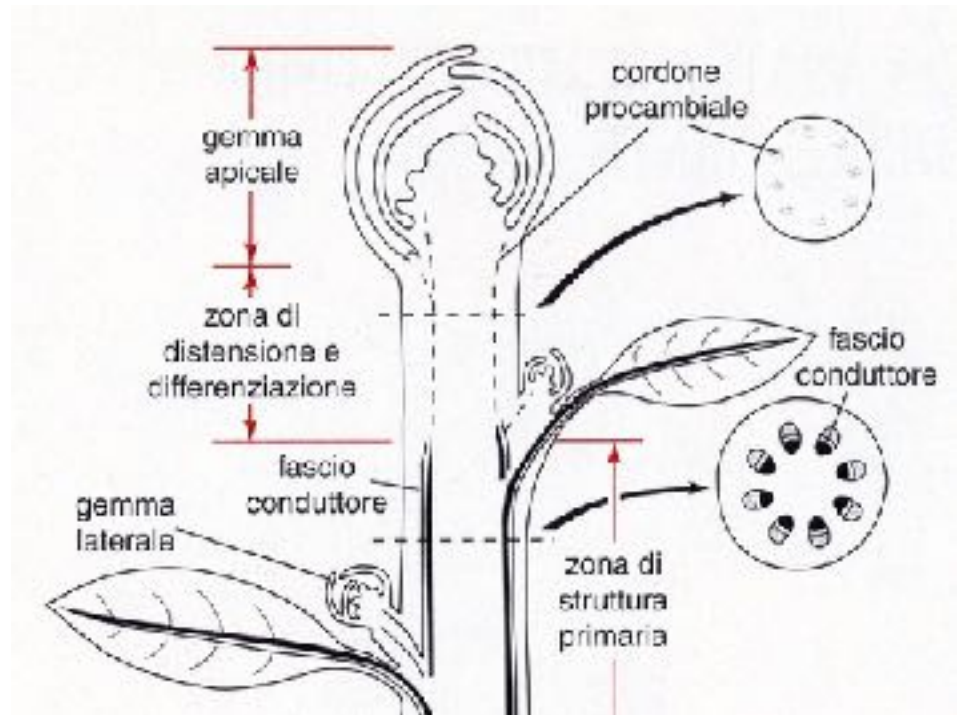




La crescita in dimensioni di una pianta avviene grazie a:

- Un aumento del numero di cellule a livello dei meristemi (divisioni mitotiche)
- Un successivo aumento (notevole) delle dimensioni cellulari, spesso in una direzione prevalente (distensione)
- La progressiva differenziazione delle singole cellule a formare tessuti (talvolta complessi) con specifiche funzioni in seguito ad un processo di determinazione.

I tessuti quindi daranno origine ai diversi organi.





I tessuti vegetali possono essere classificati in:

1. TESSUTI MERISTEMATICI

Costituiti da cellule che conservano la capacità di dividersi attivamente per mitosi.

Da esse traggono origine tutti gli altri tipi di tessuti

2. TESSUTI ADULTI (O DEFINITIVI)

Costituiti da cellule completamente differenziate, che (salvo rare eccezioni) non si dividono.



TESSUTI MERISTEMATICI

In base all'origine si distinguono in primari e secondari.

TESSUTI MERISTEMATICI PRIMARI: derivano direttamente dal tessuto embrionale.

Sono costituiti di cellule in attiva divisione, piccole, isodiametriche

La parete primaria è molto sottile. Il nucleo è grande, e il citoplasma contiene abbondanti ribosomi e mitocondri.

I plastidi non sono ancora differenziati ("pro-plastidi") e vi sono numerosi piccoli vacuoli dispersi.

Esempi sono i meristemi apicali e laterali dei germogli e della radice.

Danno origine ai tessuti della struttura primaria della pianta.



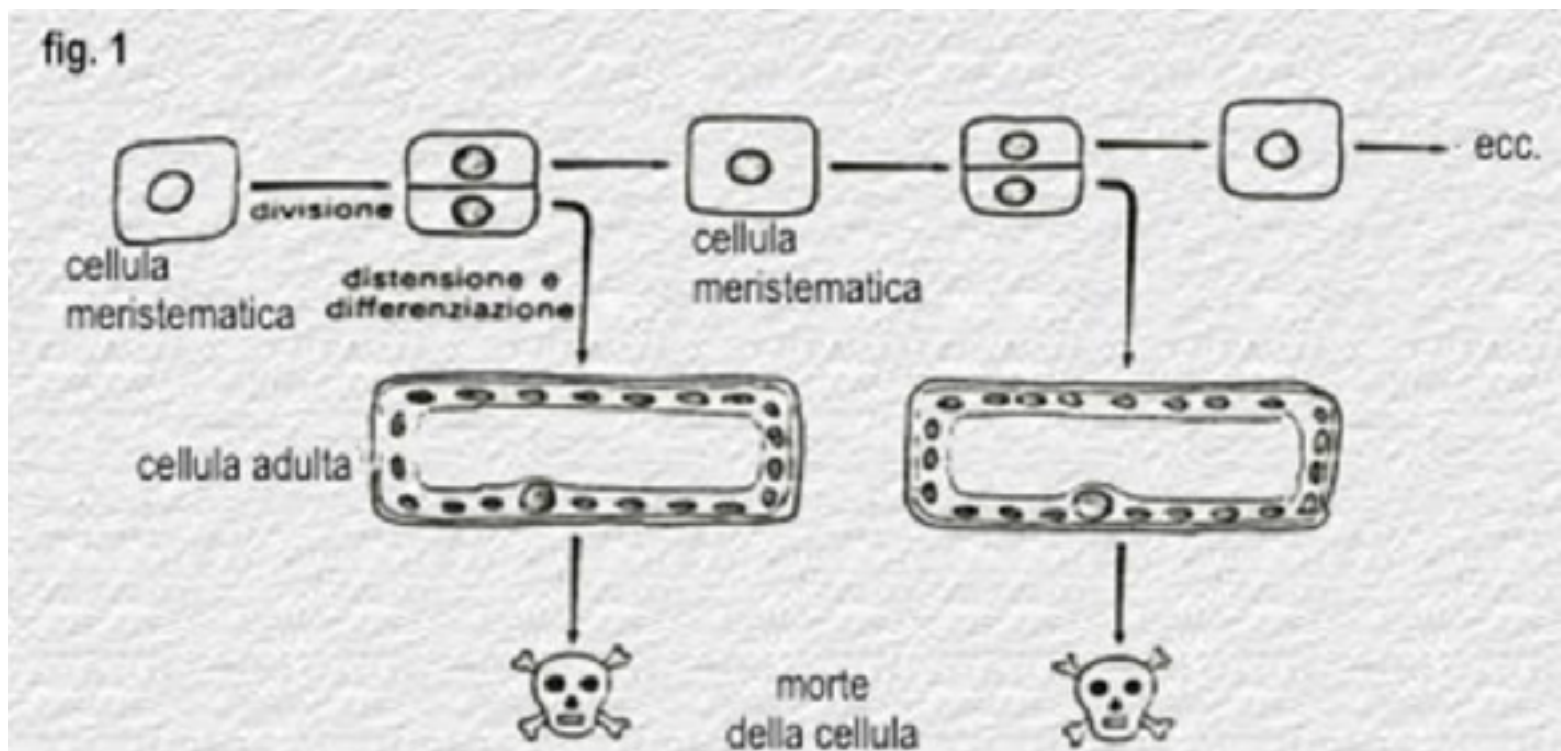
TESSUTI MERISTEMATICI SECONDARI non sono presenti nell'embrione, ma derivano da cellule già adulte, quindi completamente differenziate (generalmente parenchima), che in seguito a determinati stimoli riprendono la capacità di dividersi mitoticamente, formando nuovi tessuti.

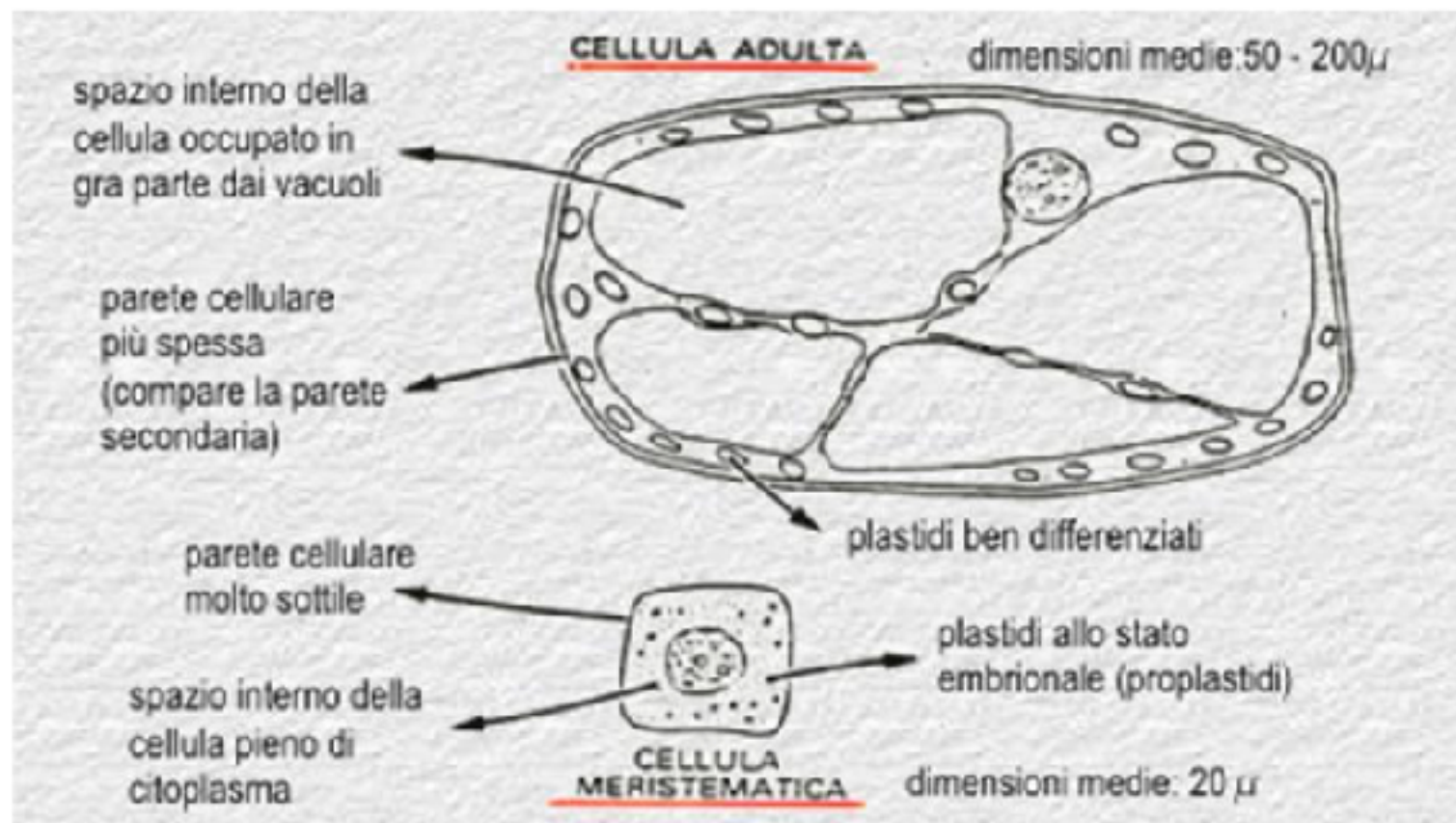
Questi meristemi sono importanti nella crescita secondaria in spessore del fusto e della radice.

I meristemi secondari sono il **cambio subero-fellodermico**, parte del **cambio cribro-vascolare**, e i **meristemi avventizi**.



Le cellule meristematiche non solo aggiungono nuove cellule per la crescita della pianta, ma anche si perpetuano: non tutte le cellule prodotte dalle divisione nei meristemi si sviluppano in cellule adulte, ma alcune rimangono meristematiche (cellule iniziali).

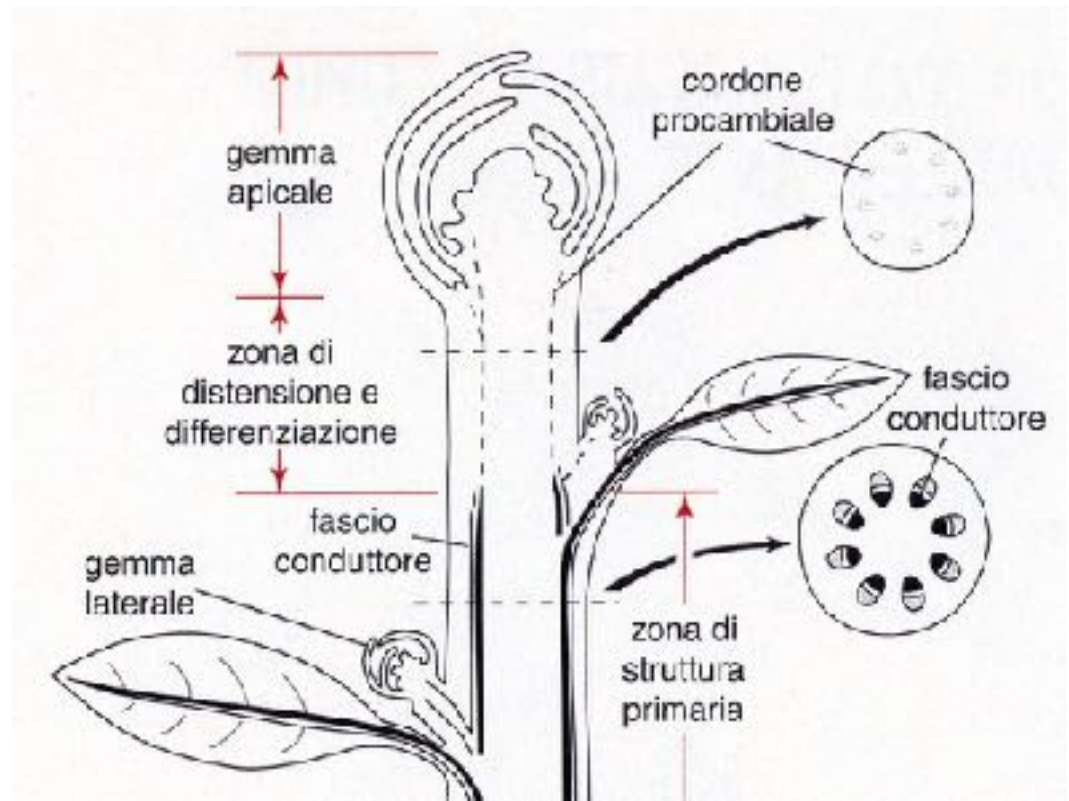






Le cellule derivate che si formano dalla divisione delle cellule meristematiche iniziano un processo di aumento delle dimensioni (**crescita per distensione**) e di **differenziazione** che dipende dalla posizione finale nell'organo in via di sviluppo e porta alla formazione di tipi diversi di cellule e di tessuti con specifiche funzioni.

La crescita per distensione avviene grazie all'espansione del vacuolo. Avviene spesso in una direzione prevalente.





TESSUTI ADULTI - Vengono classificati in base a:

ORIGINE

PRIMARI, derivati dal differenziamento di cellule prodotte dai meristemi apicali o laterali.

SECONDARI, derivati dall'attività di meristemi di origine secondaria o mista ("cambi") che sono responsabili dell'accrescimento secondario in spessore della pianta.

FUNZIONE

TEGUMENTALI, **PARENCHIMATICI**, **MECCANICI** o **DI SOSTEGNO**, **CONDUTTORI**, **SECRETORI**

COMPLESSITA'

SEMPLICI o **COMPOSTI**



TESSUTI TEGUMENTALI

Tutti gli organi della pianta sono rivestiti da uno o più strati di cellule periferiche che formano i tessuti tegumentali.

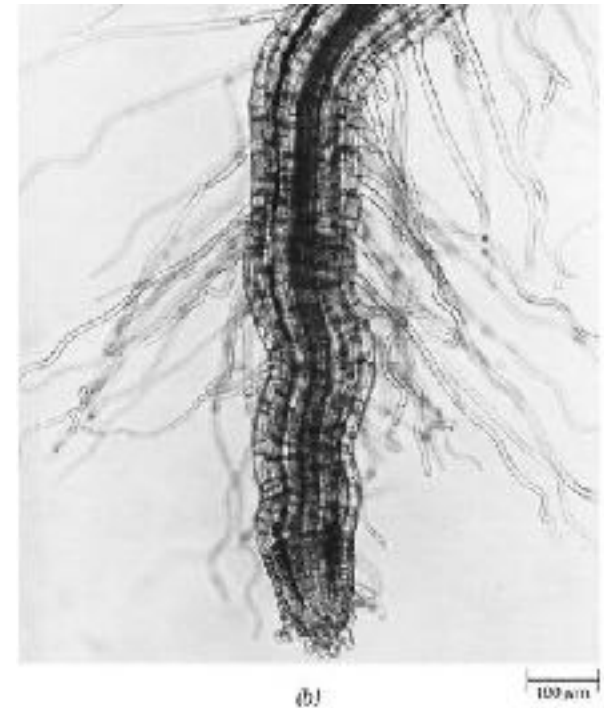
Le funzioni sono due, antitetiche:

- a) assunzione di acqua e soluti: TESSUTO di ASSORBIMENTO;
- b) protezione e limitazione e controllo dei flussi di acqua: TESSUTI di RIVESTIMENTO.

TESSUTO di assorbimento: RIZODERMIDE

La parte terminale (cioè più prossima all'apice radicale) di ogni radice è l'unica parte della pianta specificatamente deputata all'assorbimento dell'acqua e dei soluti, anche se in alcuni organismi dalla biologia particolare questa funzione è svolta da gruppi di cellule od organi particolari.

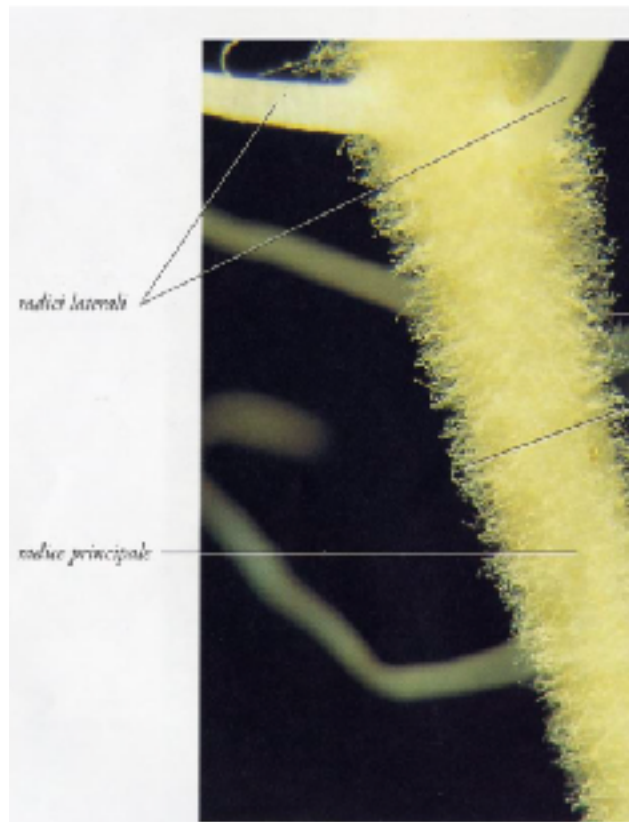
Lo strato più esterno di questa porzione della radice è coperto da uno strato di cellule addossate le une alle altre e dalla parete fortemente igroscopica, formanti l'EPIDERMIDE RADICALE o RIZODERMIDE (o rizoderma).



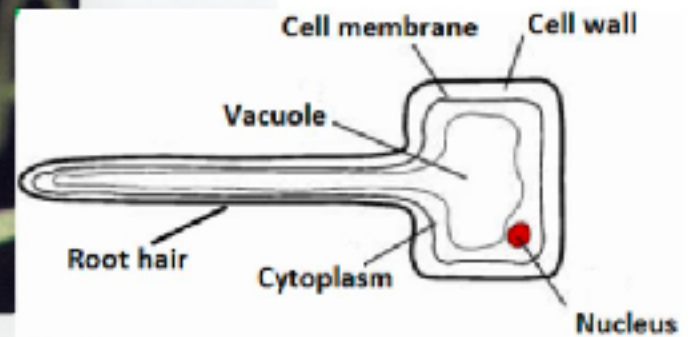
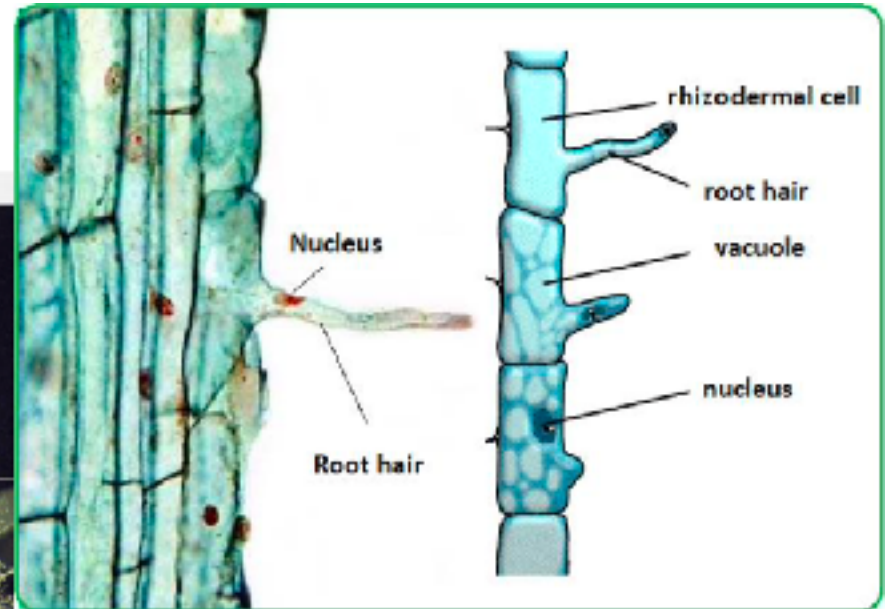


A breve distanza dall'apice radicale questo tessuto aumenta fortemente la propria superficie di assorbimento con la formazione di peli radicali unicellulari dalla vita molto breve, che sono particolarmente evidenti negli apparati radicali di giovani plantule.





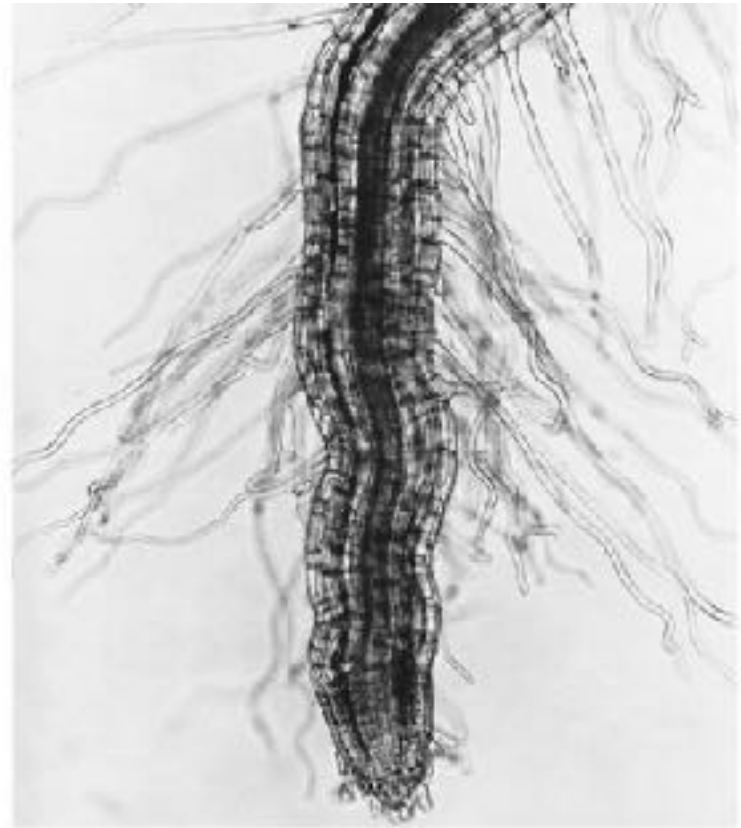
Zona pilifera della radice di fagiolo (*Phaseolus vulgaris* L., fam. Leguminosae).



La rizoderme è un tessuto effimero, in quanto le sue cellule presto muoiono: a questo punto l'organo verrà protetto dall'ambiente esterno da un altro tessuto, l'esoderma.



(a)



(b)

100 µm



In alcuni casi i peli radicali non vengono prodotti:

- perché non è necessario aumentare una superficie di assorbimento (es. piante acquatiche; piante micorrizate),
- non è opportuno (es. alcune piante epifite, che hanno altri meccanismi di assorbimento dell'acqua).



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



TESSUTI di RIVESTIMENTO

Si distinguono in ESTERNI (e) ed INTERNI (i) in base alla loro posizione nel corpo della pianta.

Tessuti esterni: costituiscono una barriera di protezione per l'intero organo rispetto all'ambiente esterno.

Sono primari (p) o secondari (s).

Tessuti interni: fungono da barriera selettiva più o meno completa tra i tessuti in cui essi sono situati.

Sono solo primari (p)

EPIDERMIDE (e) (p)

ESODERMA (e) (p)

SUGHERO (e) (s)

ENDODERMIDE (i) (p)

} cutina

} suberina

Epidermide





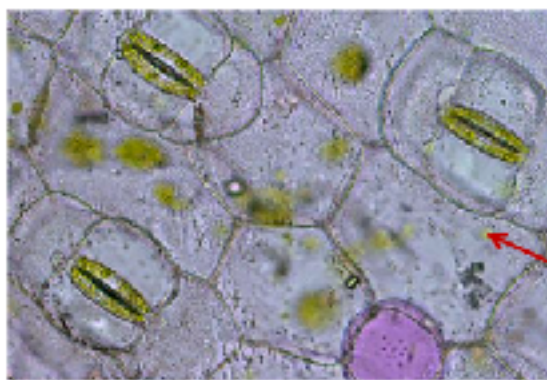
EPIDERMIDE

E' il tessuto di rivestimento del caule in struttura primaria e delle foglie, "dall'ipocotile in su".

E' il tessuto che costituisce il primo rivestimento di tutti gli organi aerei della pianta prendendo origine direttamente dal protoderma dell'apice vegetativo del caule.

L'epidermide è costituita in genere da un unico strato di cellule vive, vacuolate, a volte colorate per la presenza di pigmenti (antociani) accumulati a livello del vacuolo, per cui il tessuto risulta colorato di rosso, rosa o violetto.

Tranne che nelle felci e in alcune piante di ambienti ombrosi e umidi, l'epidermide è priva di cloroplasti, gli organuli deputati allo svolgimento della fotosintesi. Solo gli stomi ne sono provvisti.





L'epidermide ha varie funzioni:

- protezione
- limitazione della perdita di acqua
- regolazione scambi gassosi
- protezione meccanica (moderata)
- difesa da patogeni

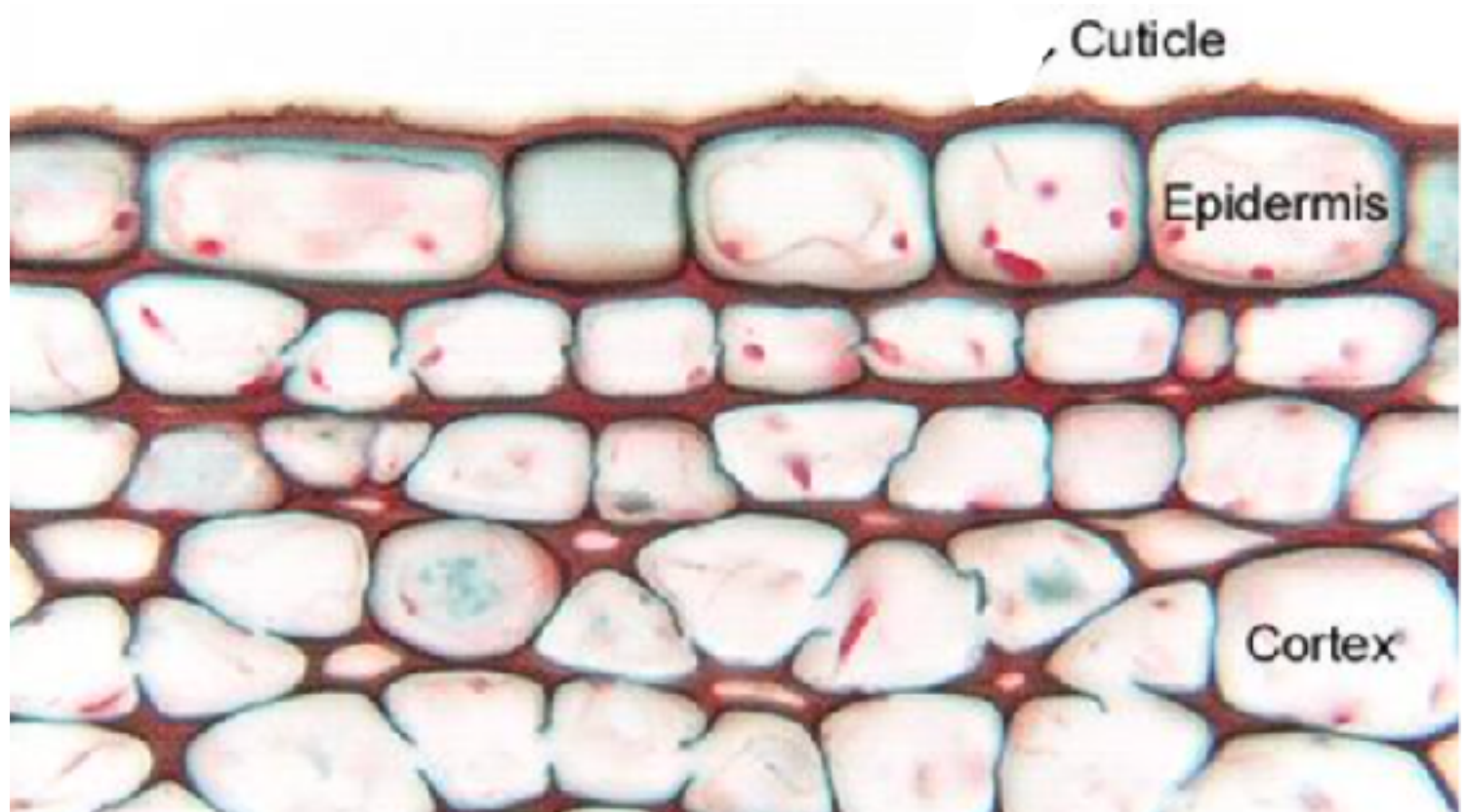
Per svolgere queste molteplici funzioni, l'epidermide è molto variabile: può differire da specie e specie, così come da organo ad organo di una stessa pianta.

L'epidermide è formata da diversi tipi di cellule:

- cellule epidermiche
- cellule di guardia degli stomi
- tricomi (peli), cellule che secernono sostanze, emergenze, ...

CELLULE EPIDERMICHE

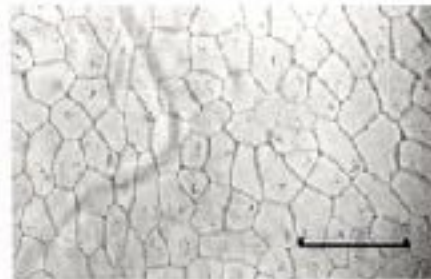
In sezione trasversale le cellule epidermiche hanno forma regolare, in genere rettangolare, e sono appressate l'una all'altra, senza spazi intercellulari



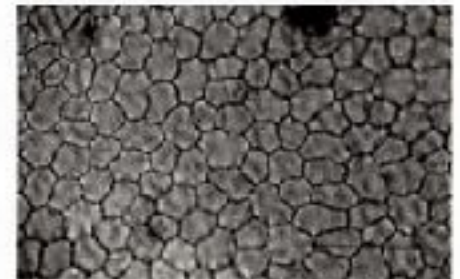


Viste dal lato della faccia tangenziale esterna, le cellule epidermiche presentano forma molto variabile, da poliedrica ad allungata, con contorno liscio, minutamente dentellato o ampiamente sinuoso.

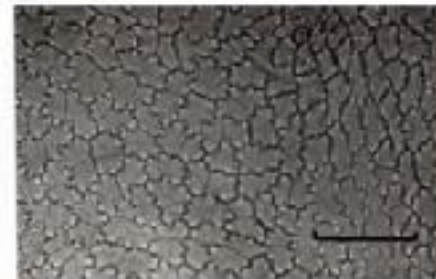
Anche le dimensioni sono molto variabili, anche nella stessa pianta, e ciò dipende almeno in parte all'intensità luminosa e alla disponibilità idrica al momento della loro formazione, e quindi alle condizioni ambientali tipiche dell'ambiente di crescita della pianta.



1) *Erica arborea*, specie xero- ed eliofitica.



2) *Hypericum reflexum*, specie xero- ed eliofitica.



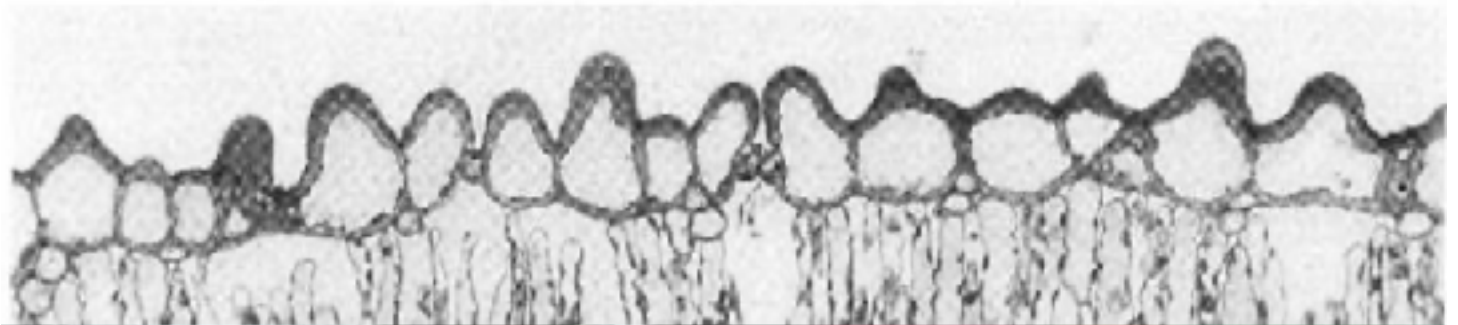
4) *Hedera canariensis*, specie igrofitica.



6) *Pinus aquilinus*, specie xero- ed igrofitica.

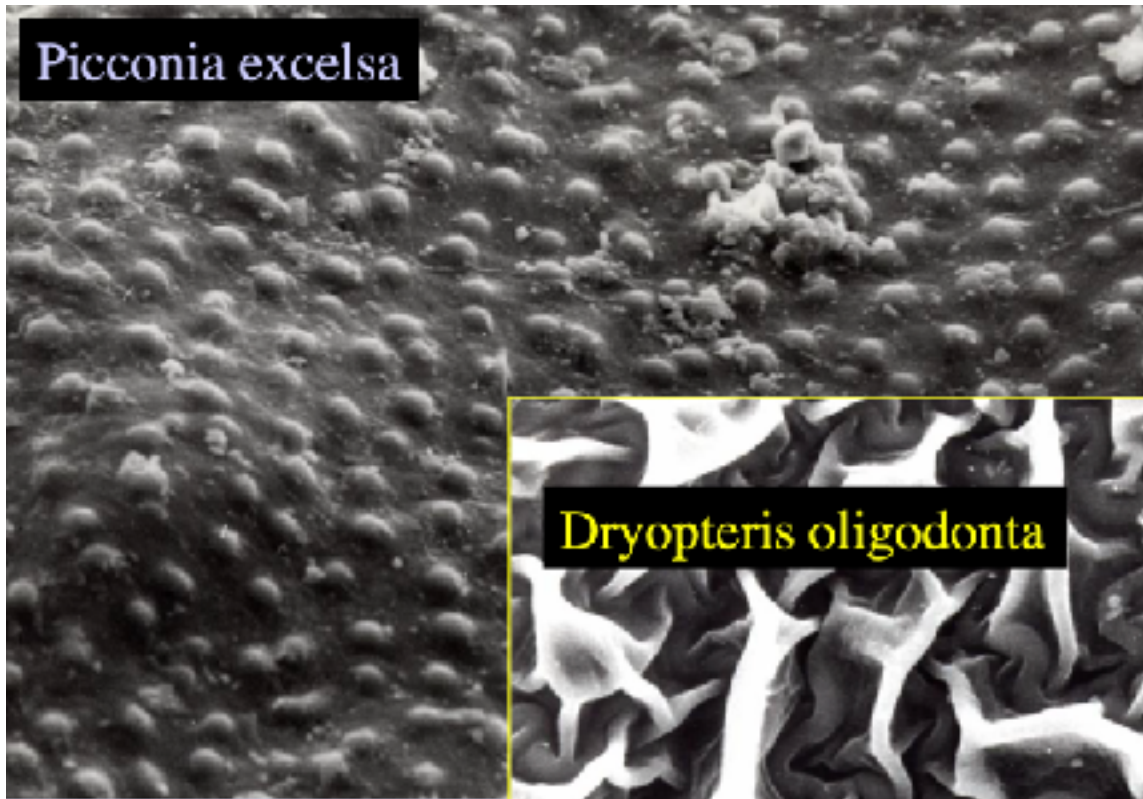
Tav. I Variazioni morfologiche delle cellule epidermiche - da isodiametriche ad anebroidi - sulla pagina abassiale di foglie di alcune specie tipiche del Paysal-Brezal. La serie riflette un gradiente crescente di igrofitismo delle specie in esame. Un tratto = 100 µm.

Sempre in sezione trasversale, talvolta le cellule epidermiche presentano una caratteristica estroflessione, la papilla epidermica. La luce incidente si rifrange sulla superficie scabra che ne deriva, facendo assumere alla struttura un aspetto particolare, “vellutato”.

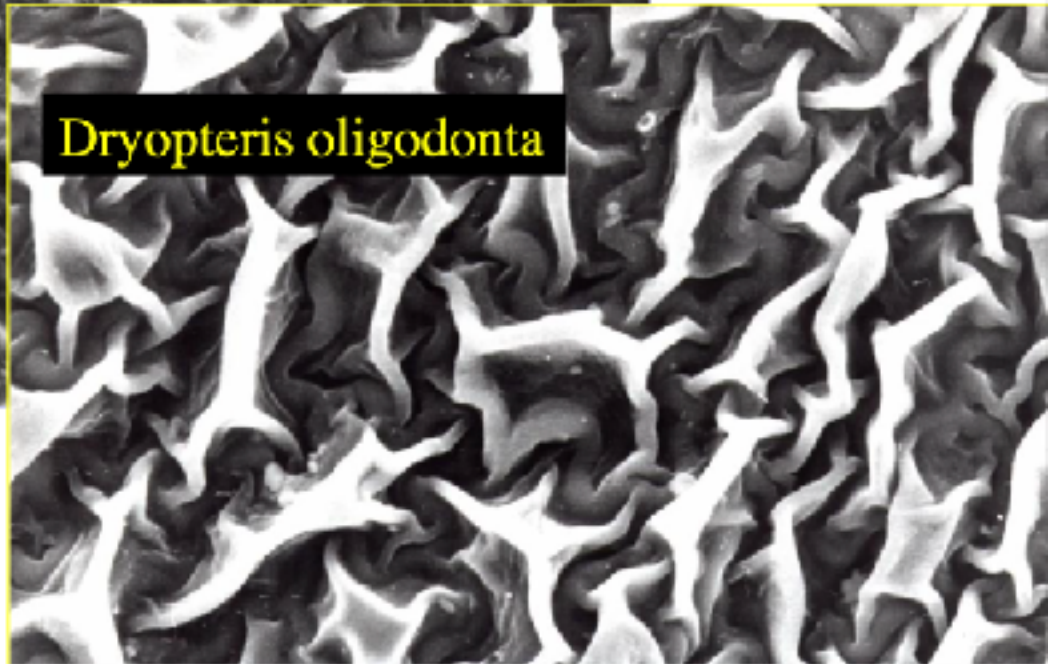




Picconia excelsa



Dryopteris oligodonta



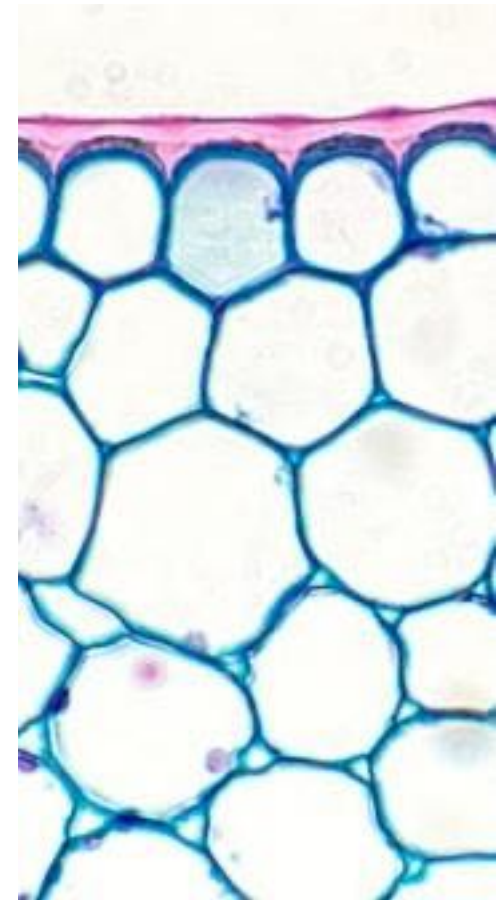
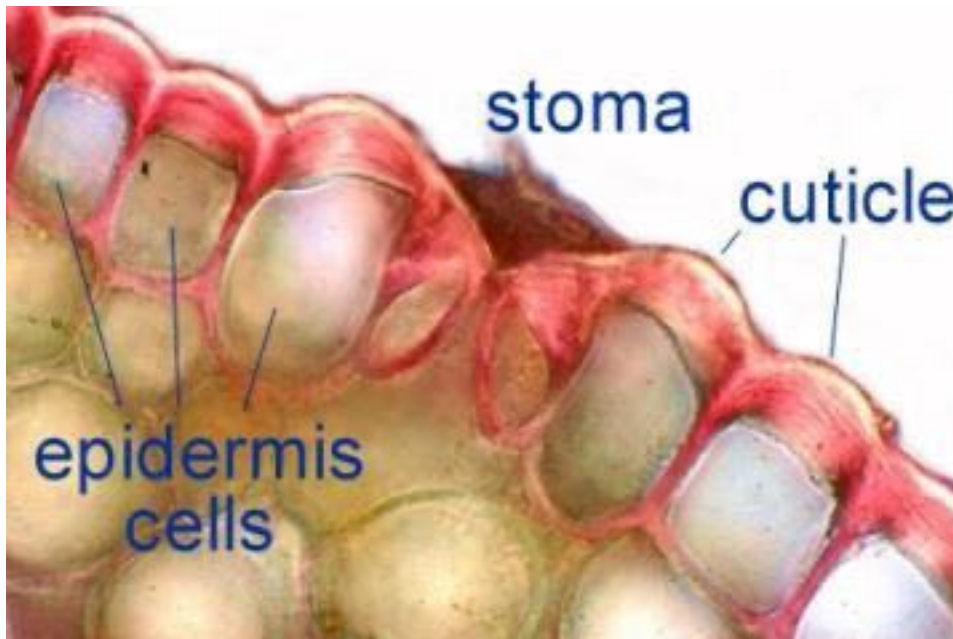


L'epidermide svolge due compiti antitetici apparentemente inconciliabili: da un lato deve limitare la perdita dell'acqua degli organi aerei della pianta, dall'altra deve permettere comunque lo scambio dei gas, soprattutto della CO_2 , che è fondamentale per lo svolgimento della fotosintesi.

Il primo obiettivo viene svolto grazie alla formazione di uno strato impermeabilizzante prodotto dalle cellule epidermiche sulla loro faccia tangenziale esterna (solo in parte anche in quelle radiali), costituito da strati sovrapposti di cutina e cristalli di cera, la CUTICOLA.

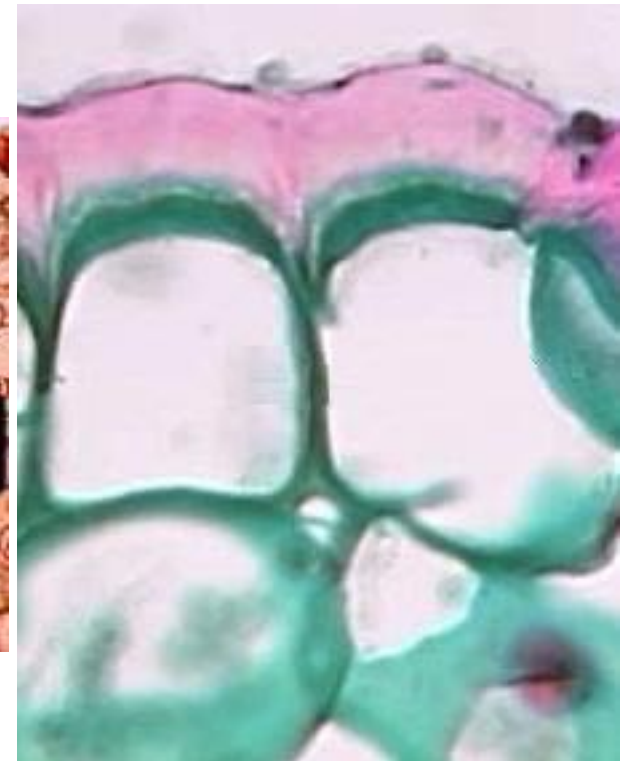
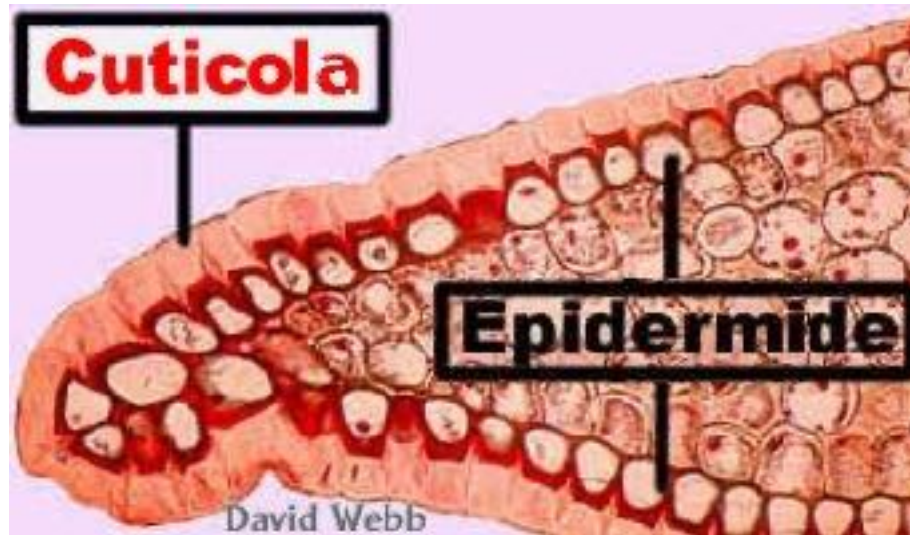
Il secondo sarà ottenuto grazie alla formazione di aperture regolabili formate da due cellule, gli STOMI.

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%.

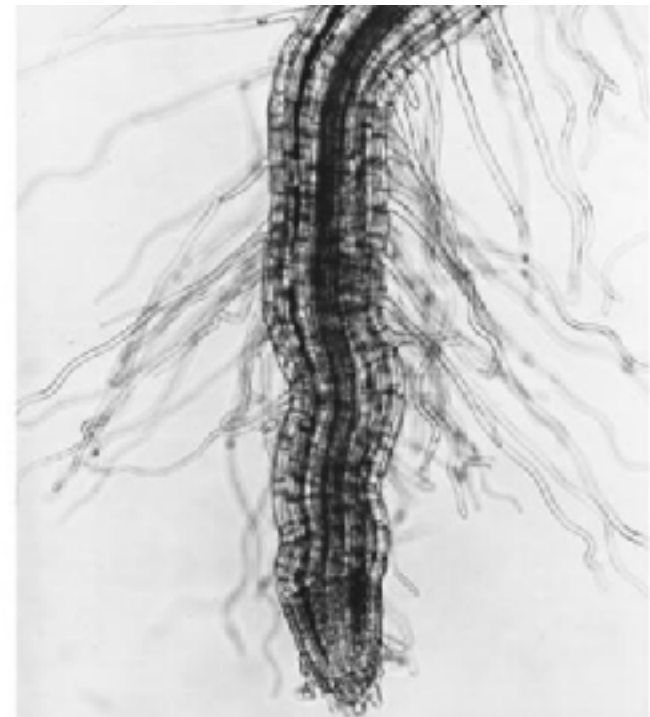
Da un punto di vista evolutivo la cuticola rappresenta una conquista fondamentale per assicurare la sopravvivenza della pianta negli ambienti delle terre emerse.

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*)





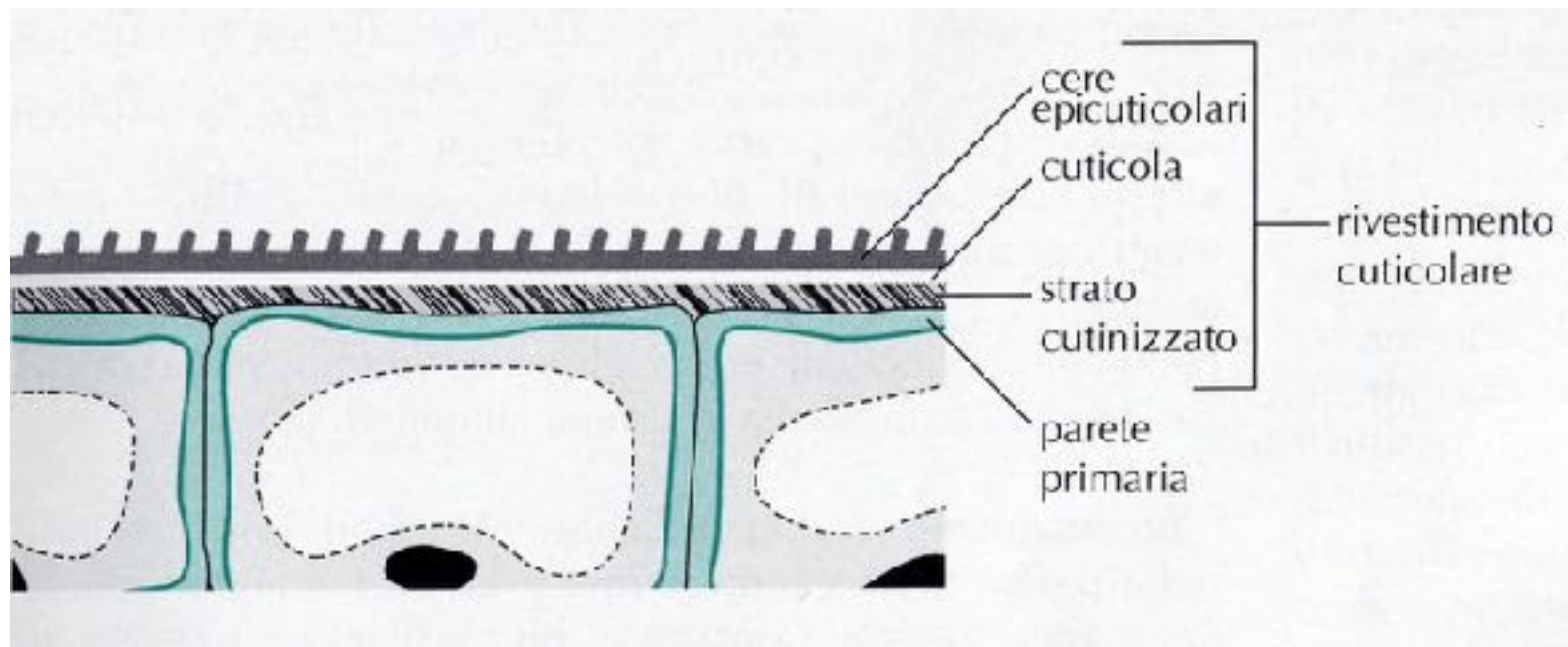
(a)

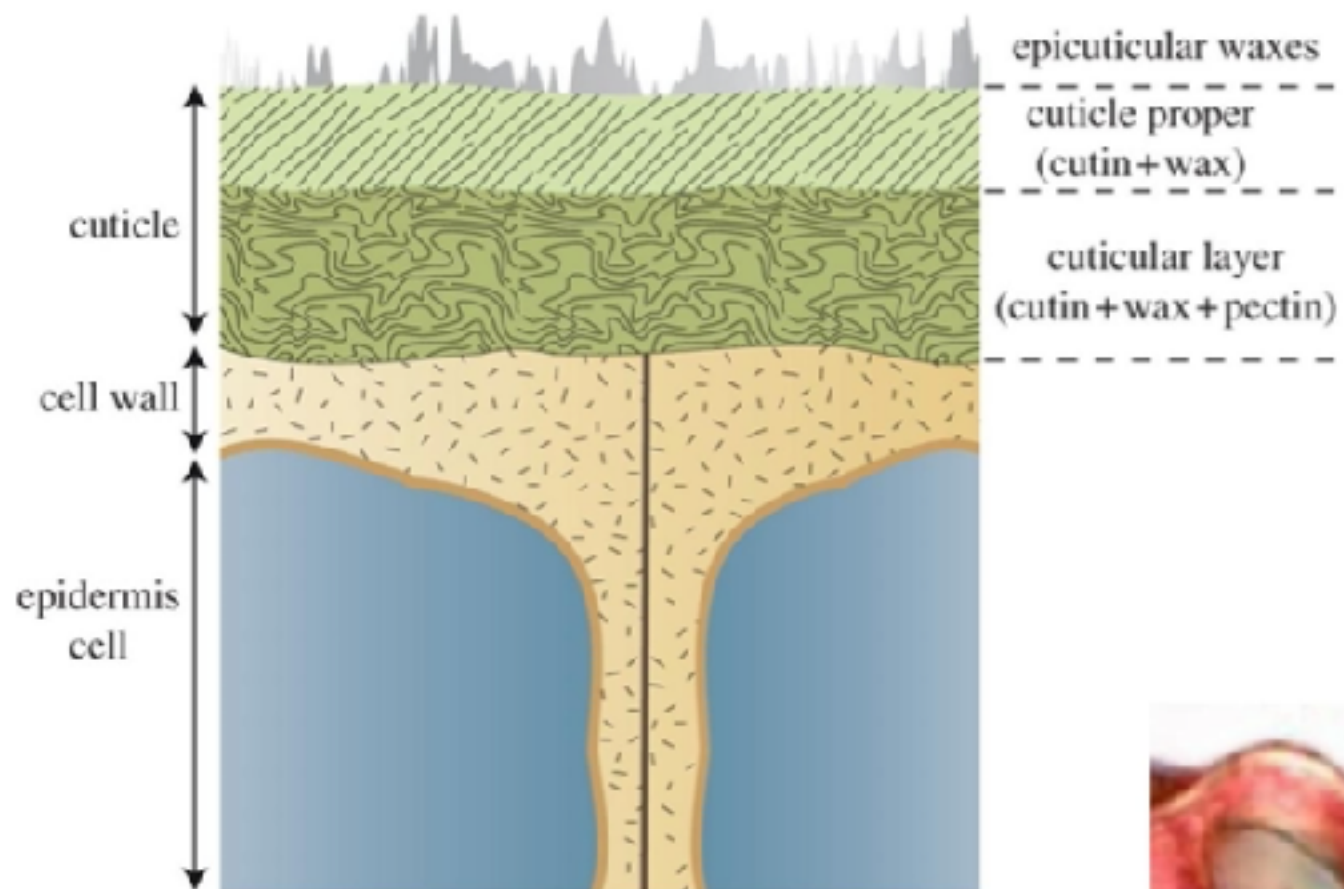


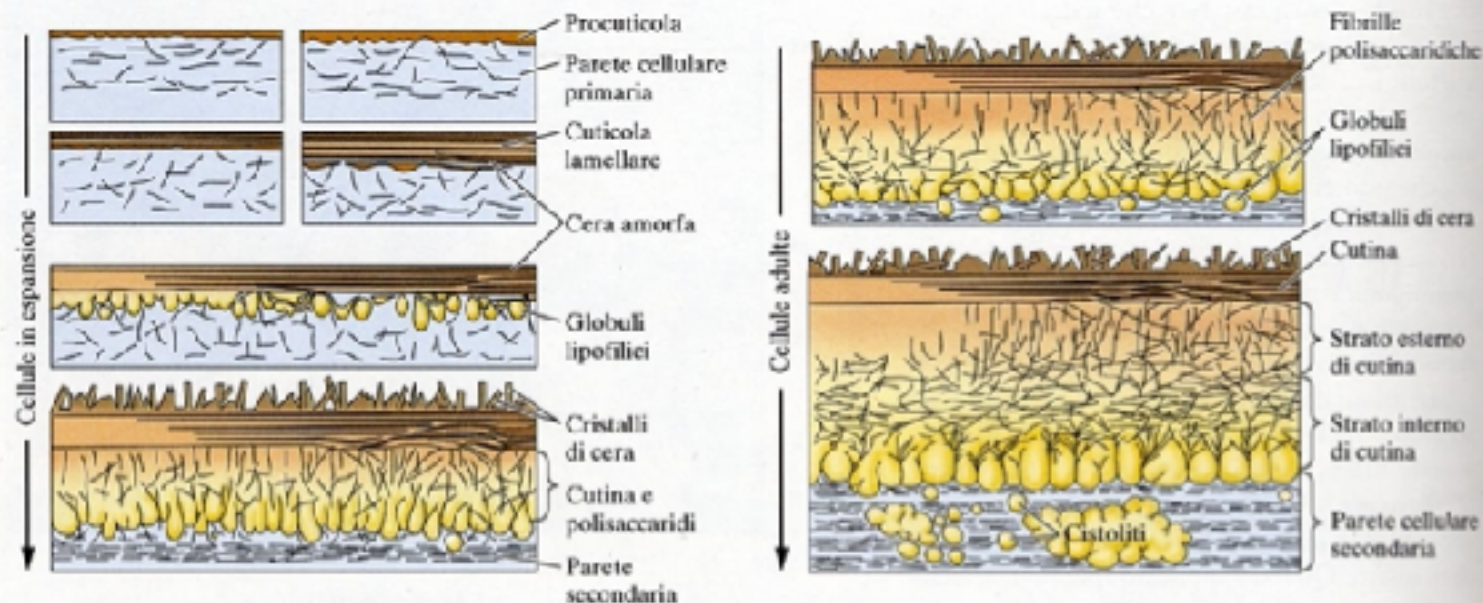
(b)

100 μm

La cuticola non è presente nella rizoderme delle radici.





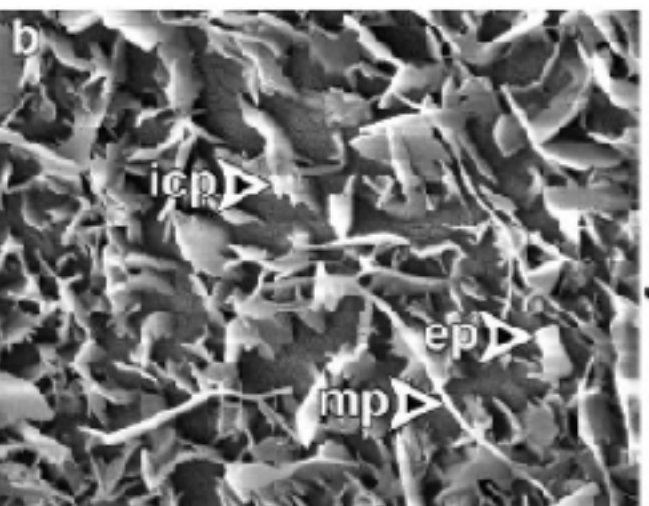


Stadi di sviluppo di una cuticola vegetale. Negli stadi precoci la parete cellulare primaria è coperta con uno strato sottile di cera amorfa. Quando la foglia si espande, il quantitativo di cera aumenta per agglomerazione di globuli secreti. In prossimità della fine dell'espansione fogliare cominciano 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.

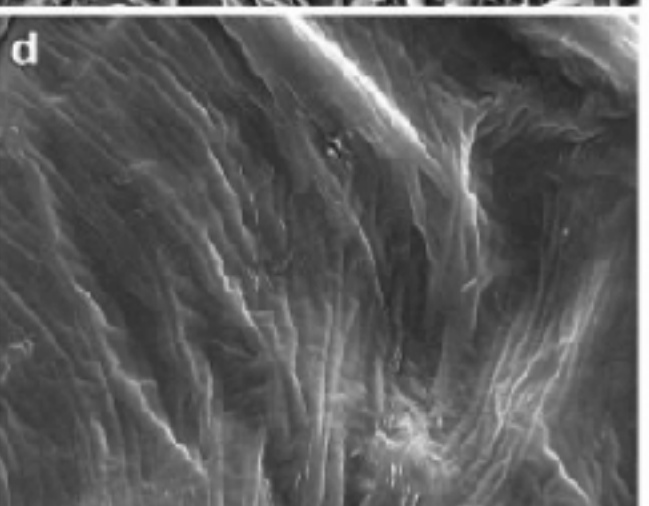
Le CERE
EPICUTICOLARI,
che rendono le
superfici
particolarmente
idrorepellenti,
conferiscono un
caratteristico colore
azzurrognolo alle
superfici.



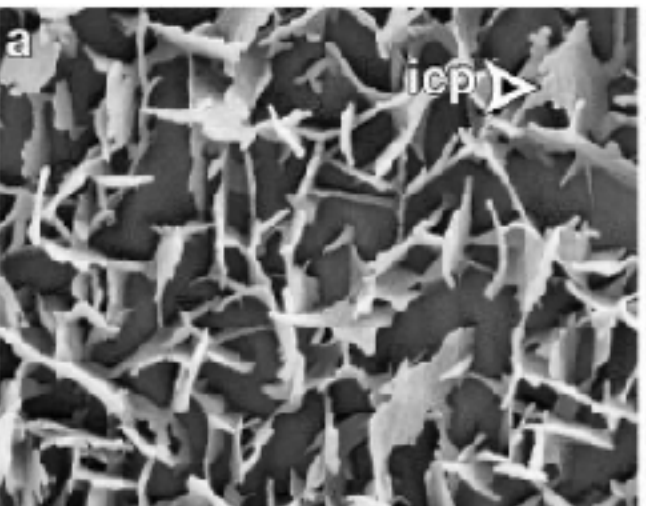
Z. mays



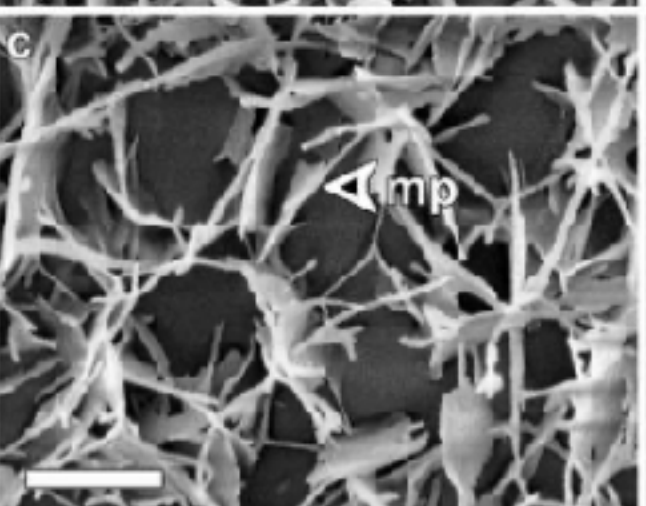
A. thaliana



T. aestivum



L. angustifolius

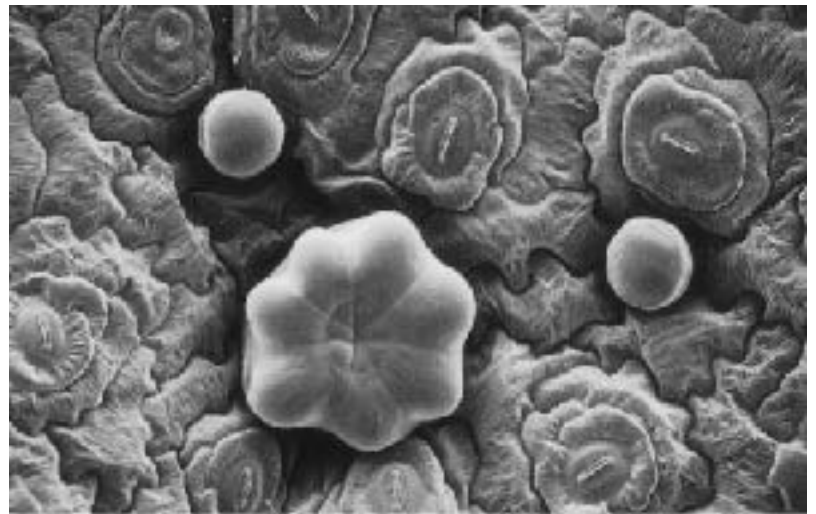




ALTRI TIPI DI STRUTTURE NELL'EPIDERMIDE

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

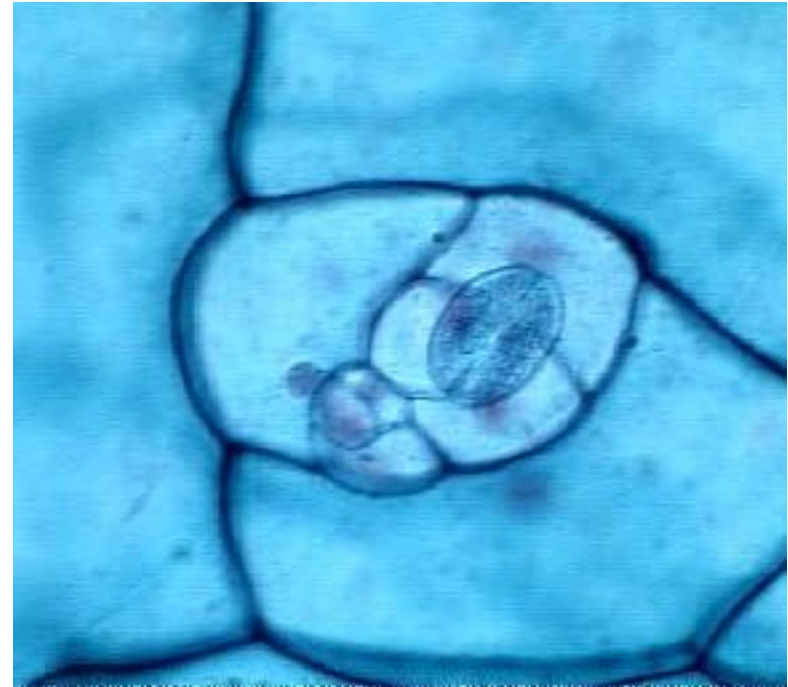
- **pelì** (detti anche TRICOMI)
- **ghiandole**
- **stomi**

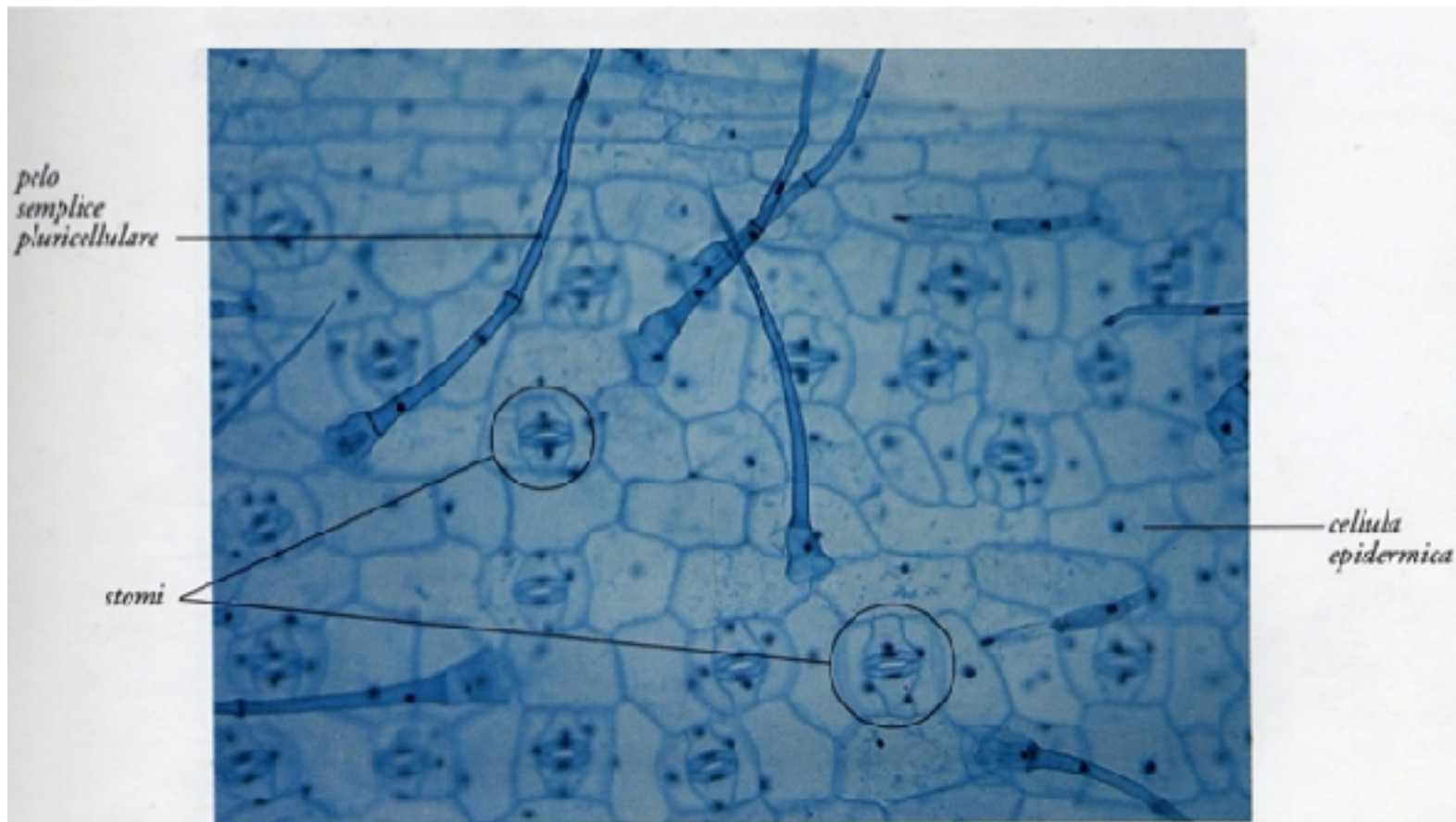




Queste strutture derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (non preservano la linea cellulare meristemica, e sono definite perciò **MERISTEMOIDI**).

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



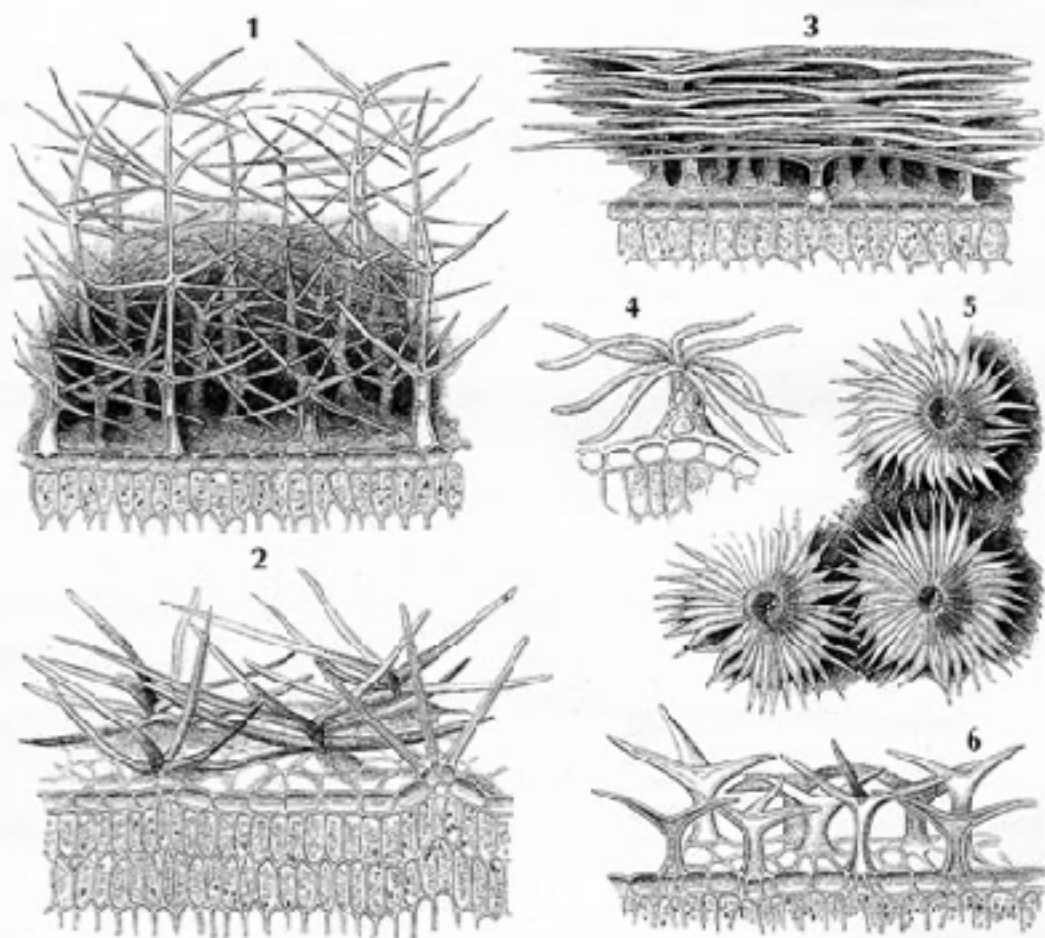


Peli e stomi nell'epidermide di tradescanzia (*Tradescantia* L., fam. Commelinaceae).
Osservazione di fronte. x 100 (90)
I peli semplici, se pluricellulari, sono composti da cellule allineate in un'unica fila.

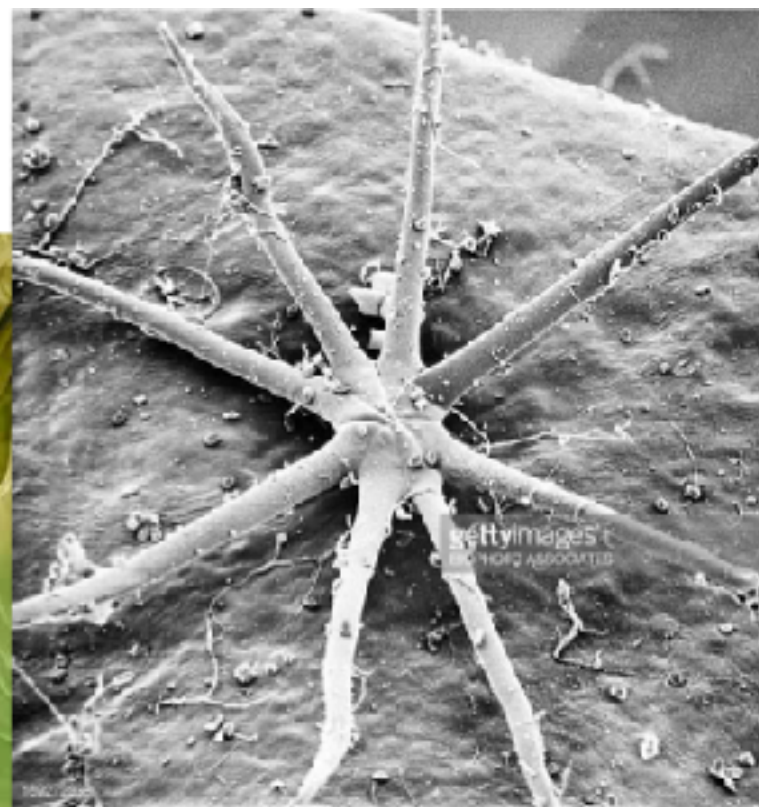
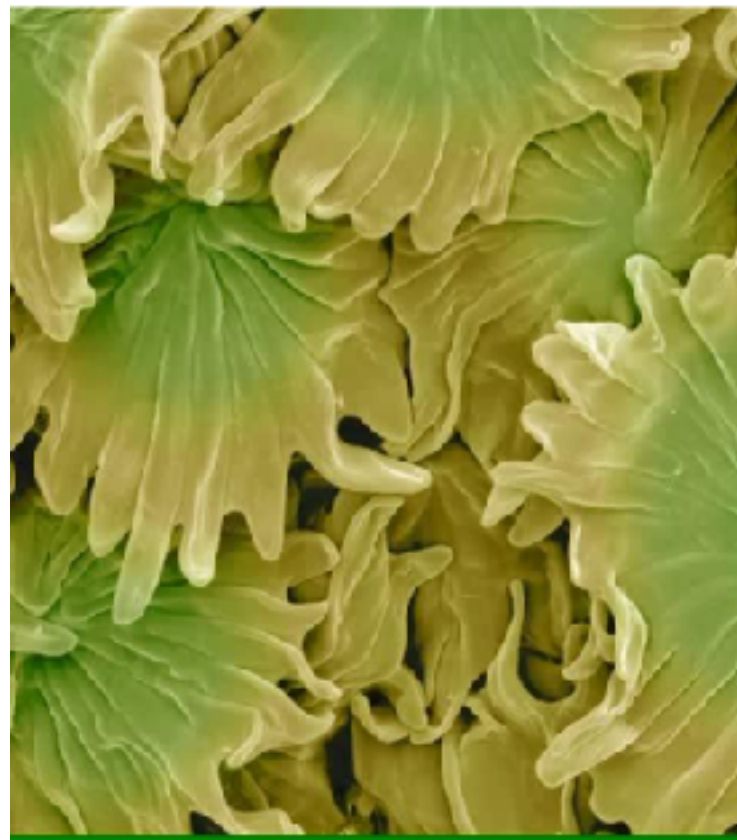


TRICOMI (o peli)

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

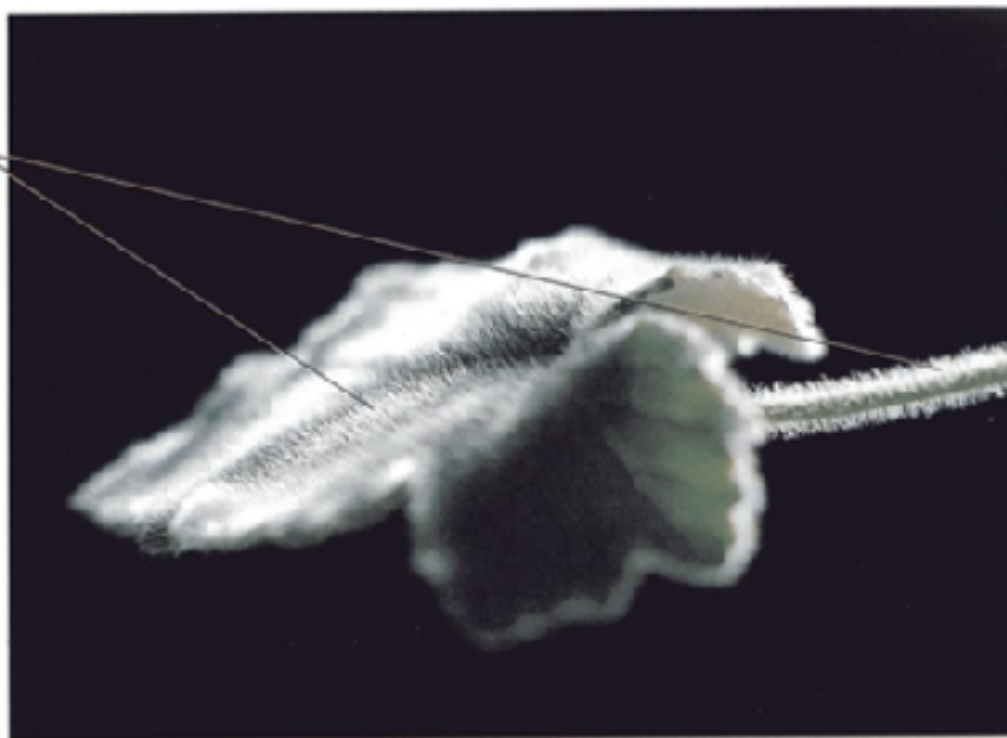


Peli di 1) **verbascum** (*Verbascum densiflorum* Bertol.), 2) **potentilla** (*Potentilla cinerea* Chaix), 3) **artemisia** (*Artemisia umbelliformis* Lam), 4) **correa** (*Correa speciosa* Ait.), 5) **olivagno** (*Elaeagnus angustifolia* L.), 6) **aubrezia** (*Aubrietia deltoidea* DC).





peli protettivi



Peli di geranio a foglie profumate (*Pelargonium tomentosum* Jacq., fam. Geraniaceae). Molto spesso i peli 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
ad albero



Peli della foglia di tasso barbasso (*Verbascum thapsus* L., fam. Scrophulariaceae).
x 25 (25); x 100 (120)
I peli pluricellulari possono essere ramificati ad albero, 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 fiorale o per indirizzarli in una certa direzione invece che verso un’altra.

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



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.

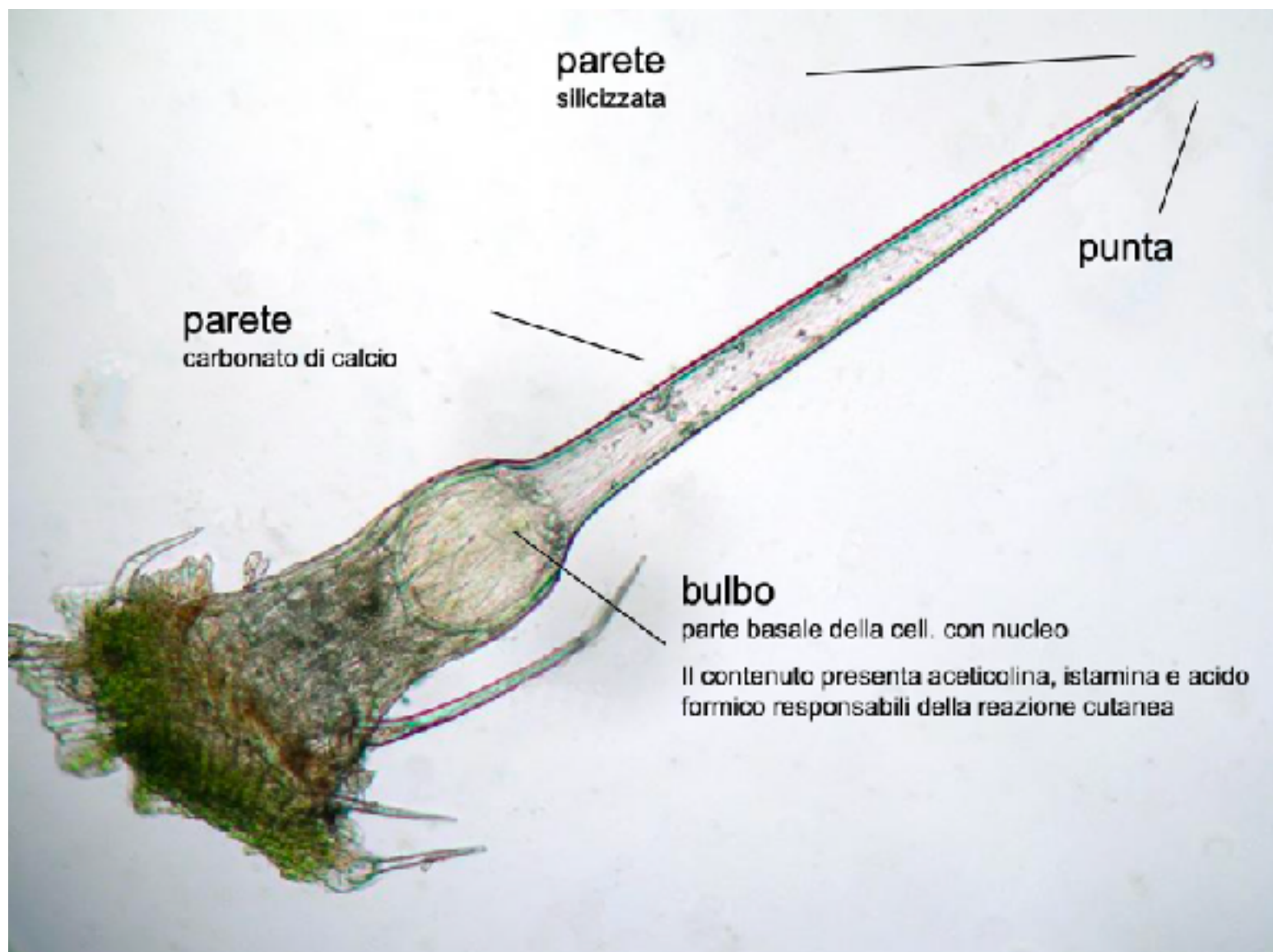






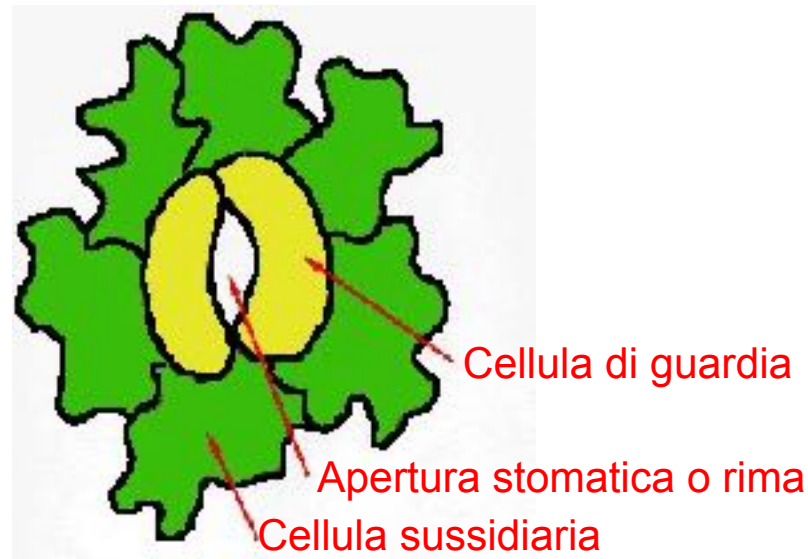
Peli urticanti in *Urtica dioica* L.





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.





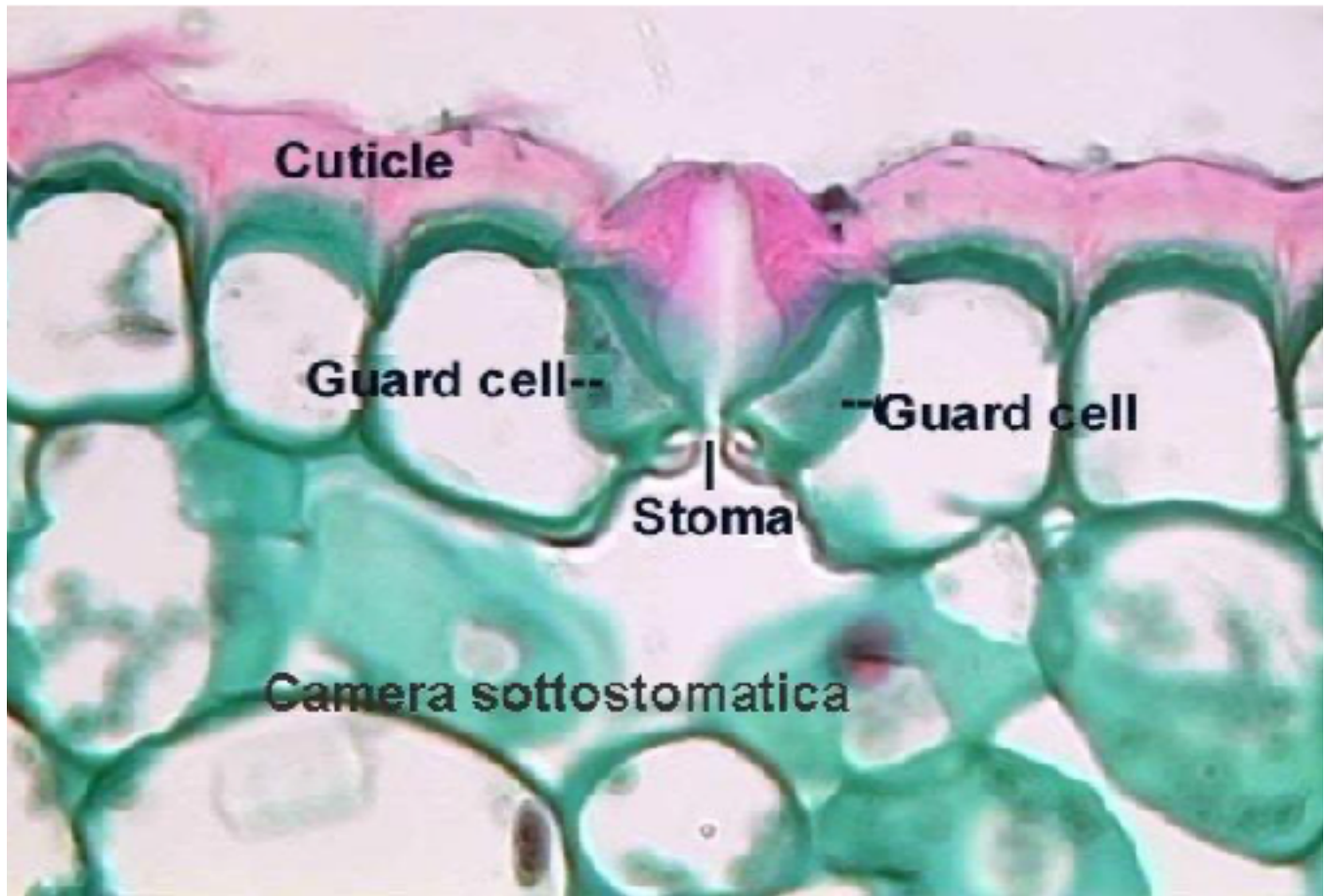
Cellula sussidiaria

Apertura stomatica

Cellula epidermica

Cellula di guardia

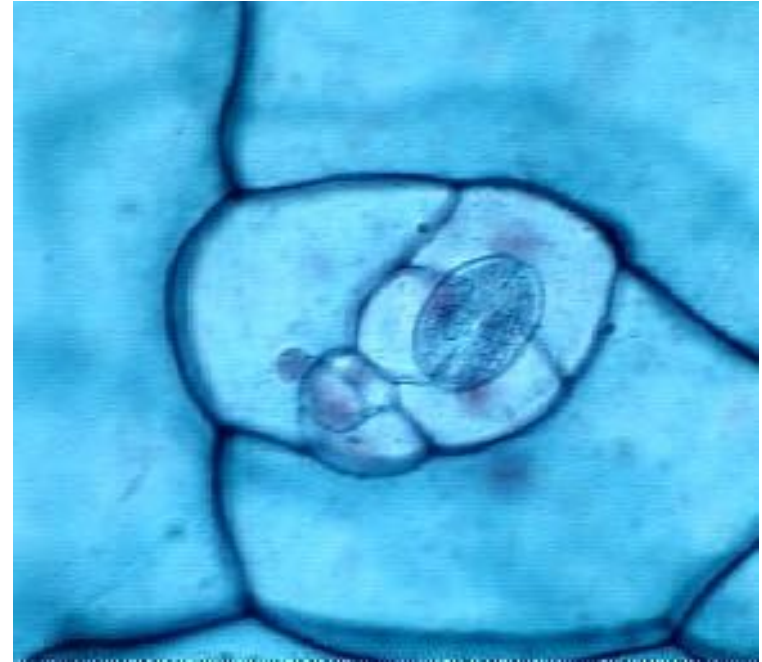
Sotto lo stoma si apre una camera sottostomatica, che è in comunicazione con gli spazi intercellulari dei tessuti fotosintetici.

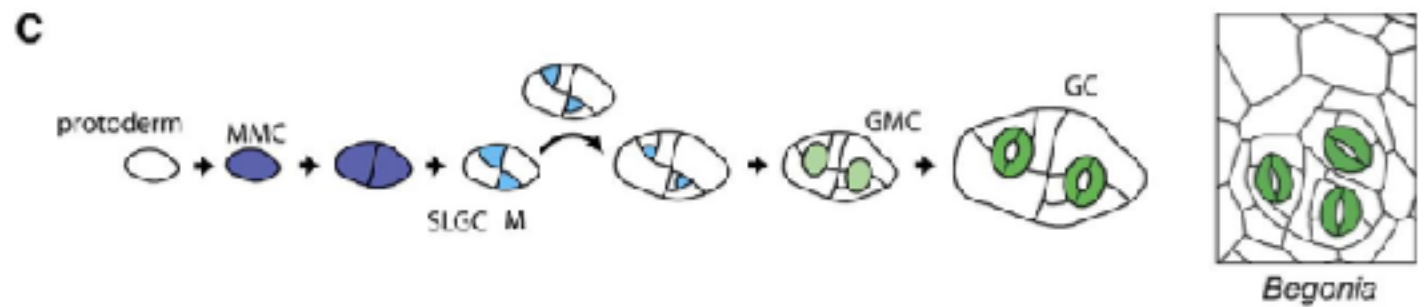
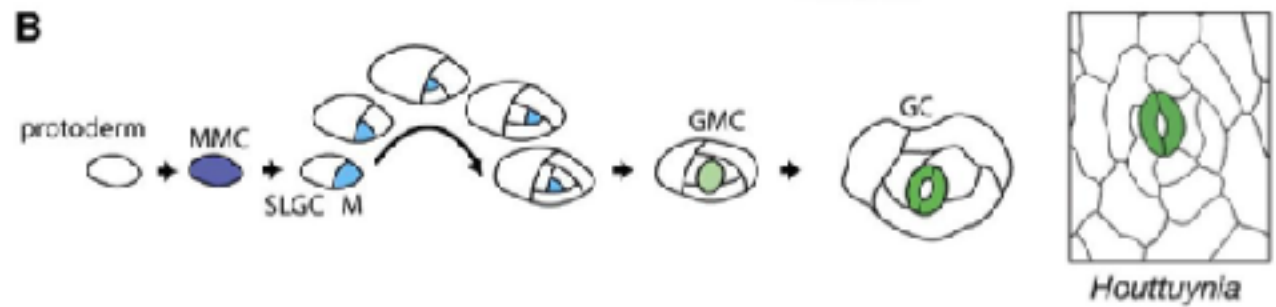




Come tricoli e ghiandole, gli stomi derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (sono cioè MERISTEMOIDI).

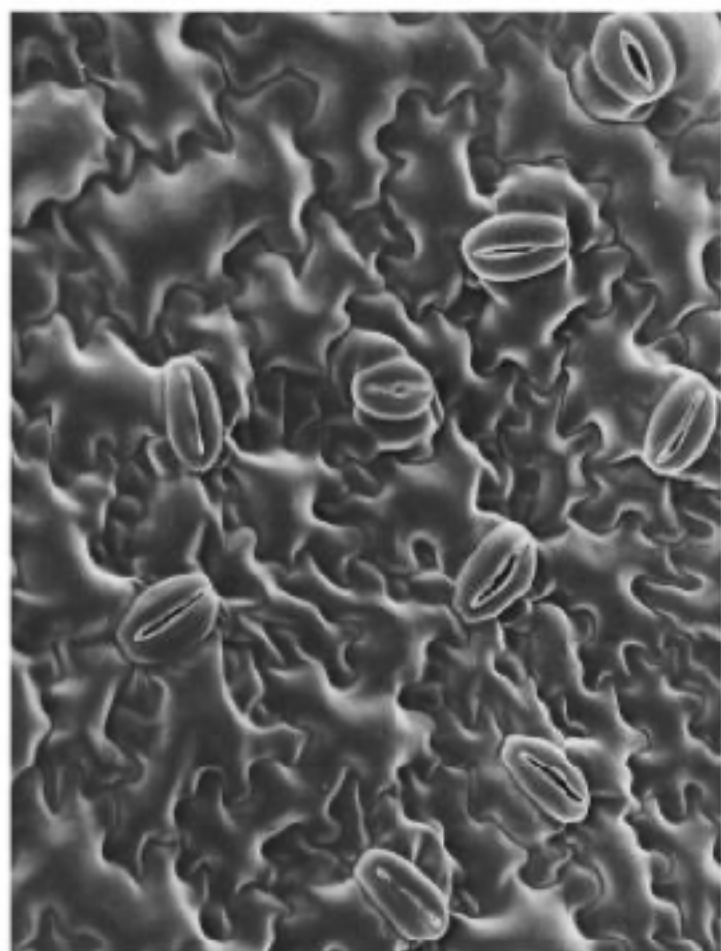
Poiché le strutture generate si differenziano nettamente per forma e funzione dalle cellule del tessuto circostante, vengono definite IDIOBLASTI.





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





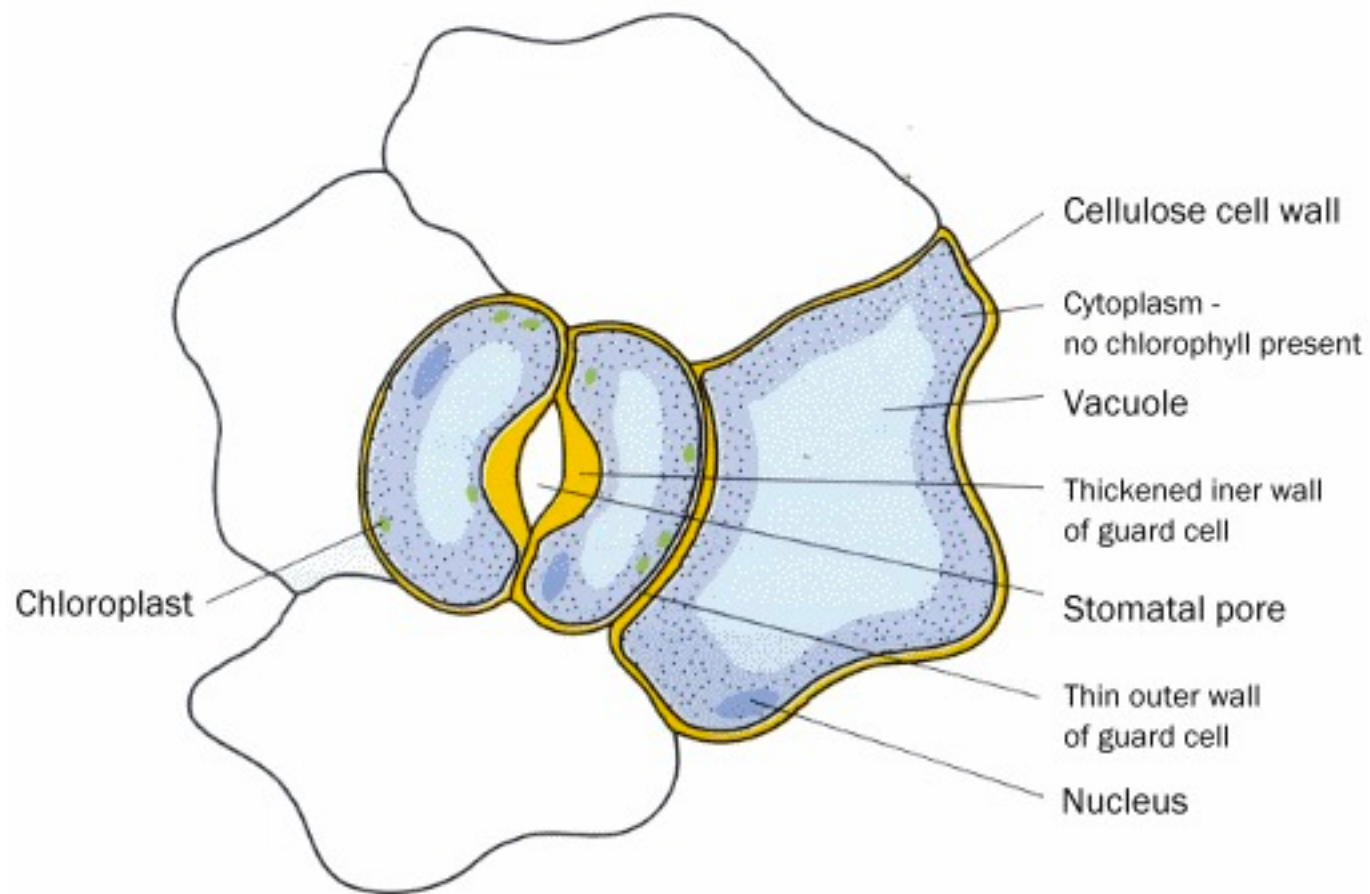
(a)

50 μm

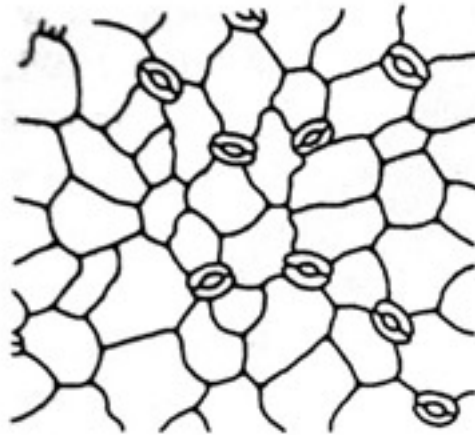


(b)

25 μm



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



Citrullus – anomocytic

A

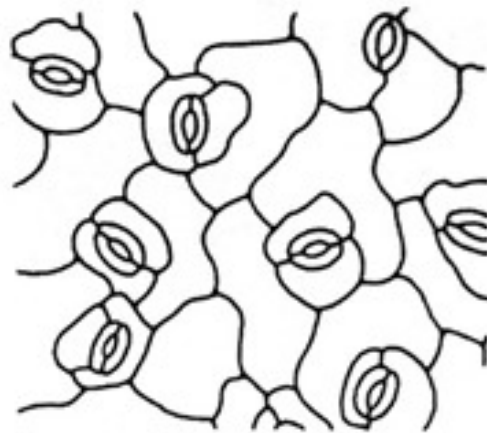
Anisocitici - le cellule di guardia sono circondate da tre cellule sussidiarie di dimensione diversa, disposte similmente ai petali di una rosa.

Esempi di questo tipo di trovano nel genere *Solanum*.



Sedum – anisocytic

B

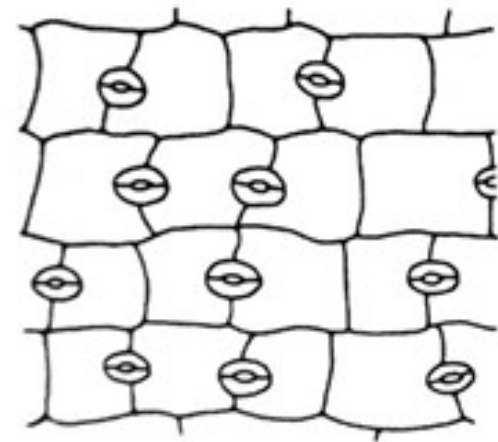


Vigna – paracytic

C

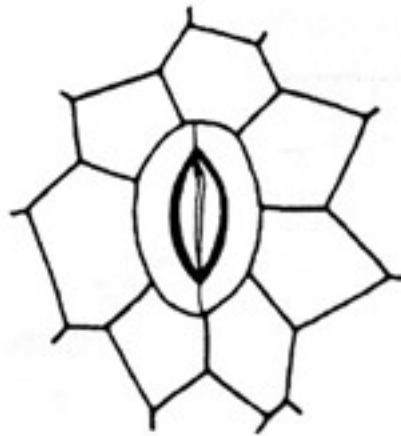
Paracytici - le cellule di guardia sono circondate da due cellule sussidiarie disposte parallelamente all'asse longitudinale dello stoma. Esempi di questo tipo di trovano nella famiglia delle Rubiaceae.

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



Dianthus – diacytic

D

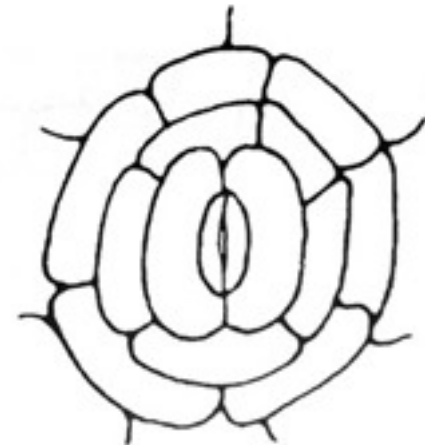


Lannea – actinocytic

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.

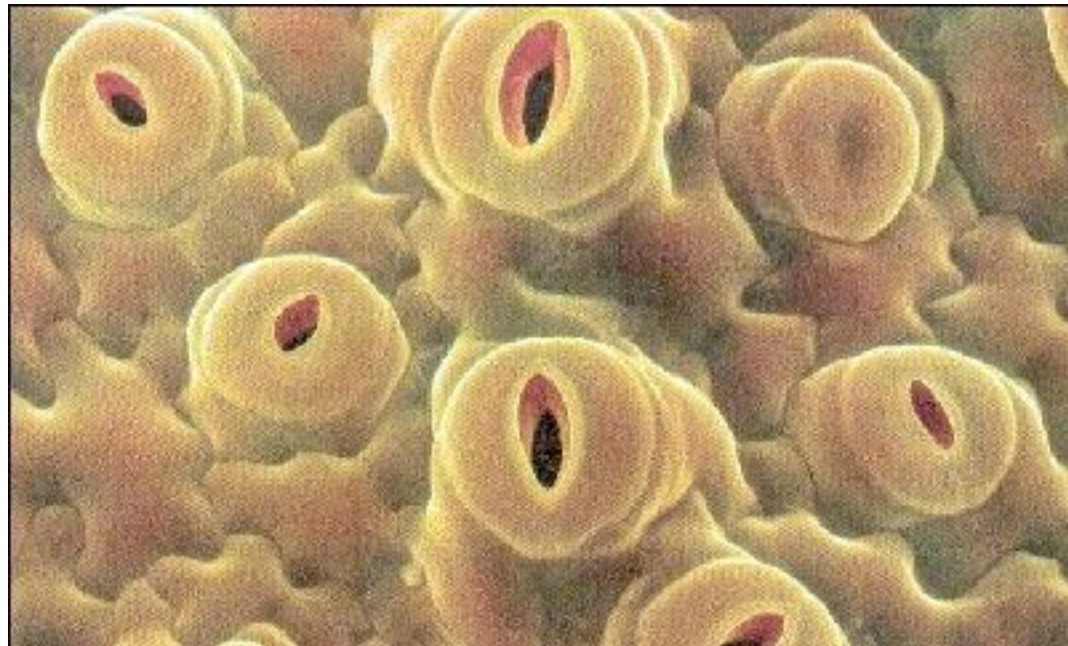
Ciclocitici - le cellule di guardia sono circondate da quattro o più cellule sussidiarie disposte a formare un anello attorno allo stoma. Esempi di questo tipo di trovano nella fam famiglia delle Cyclanthaceae.



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.





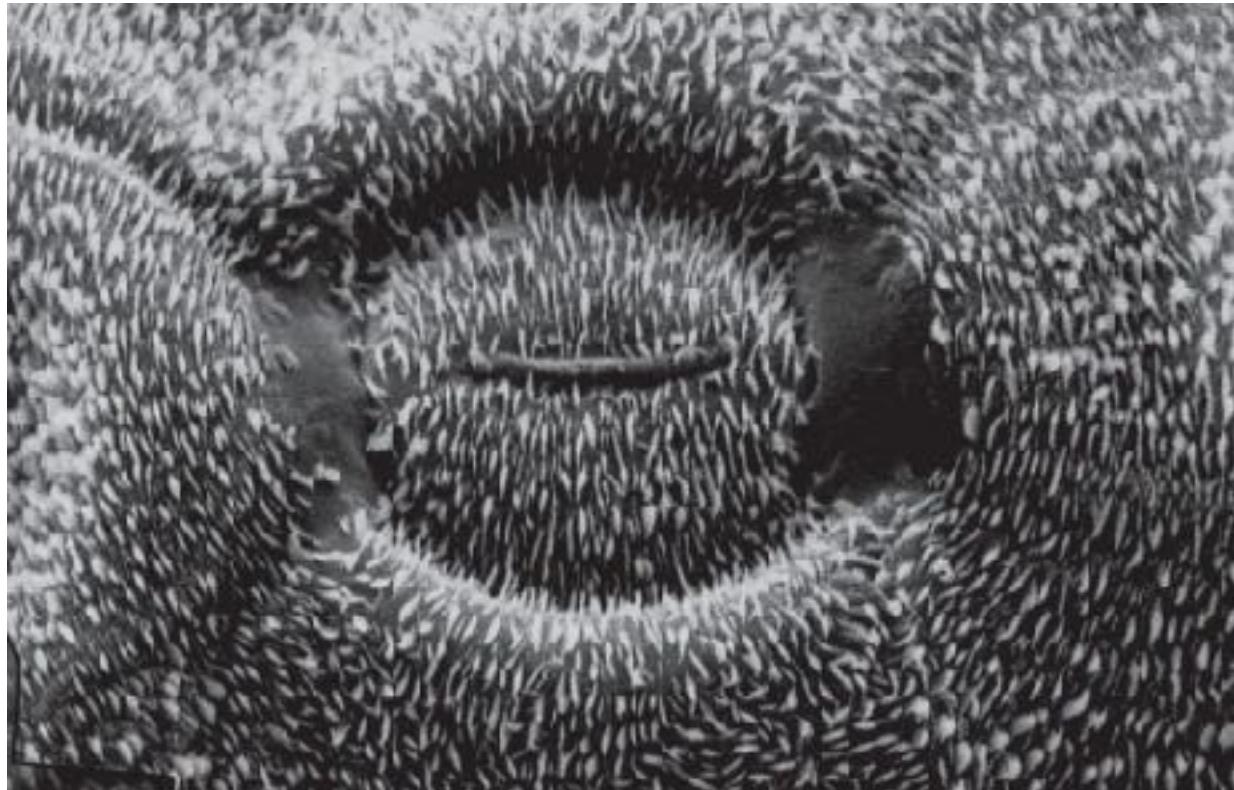
Perché la pianta deve regolare in qualche modo gli scambi gassosi?

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 $RH = 100\%$).

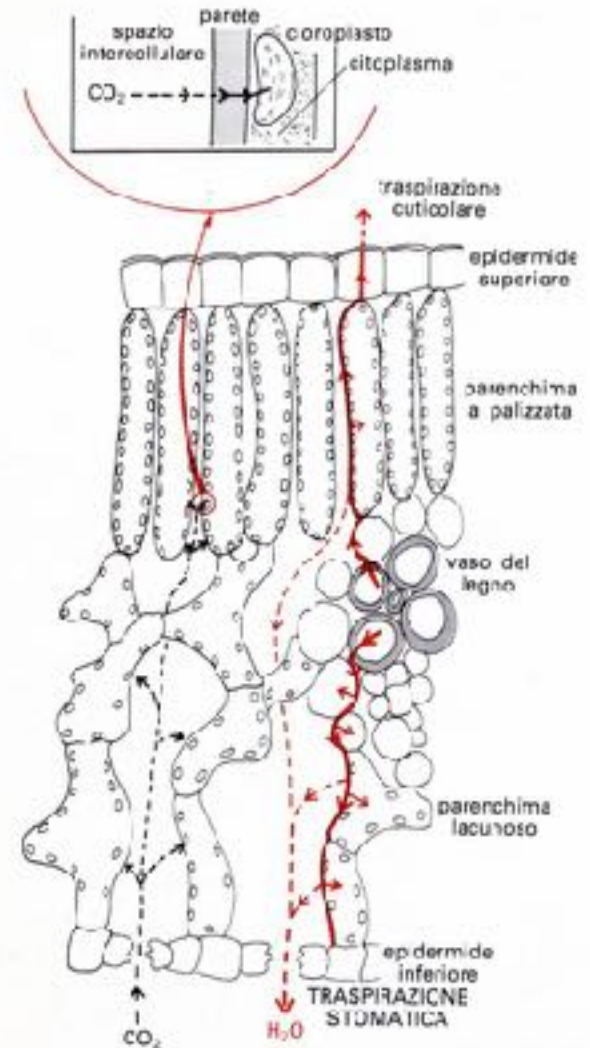
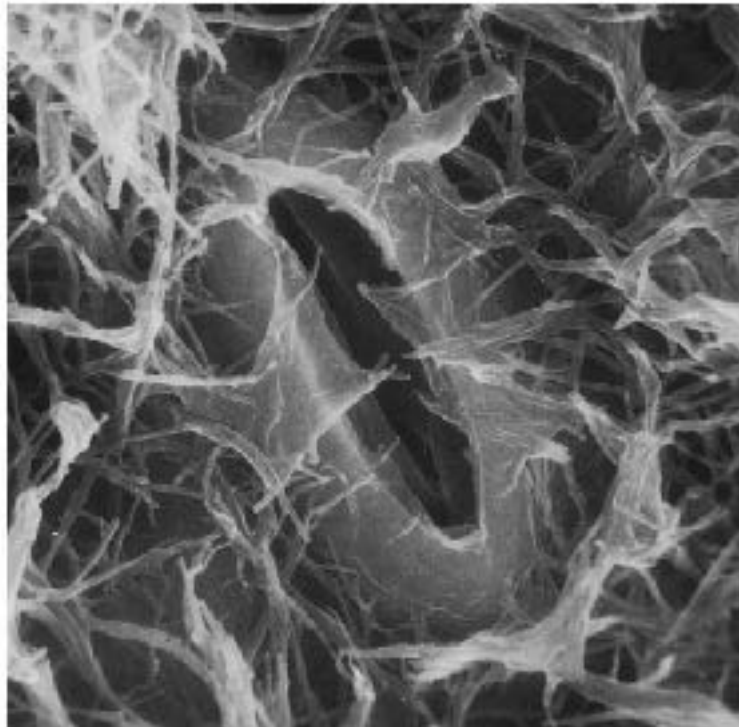
Risparmiare acqua, avendo comunque a disposizione la CO_2 necessaria per portare avanti il processo fotosintetico è per la pianta una necessità su cui si basa in ultima analisi la sua capacità di essere competitiva nei confronti di altre piante, o semplicemente di sopravvivere.

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 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

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.**

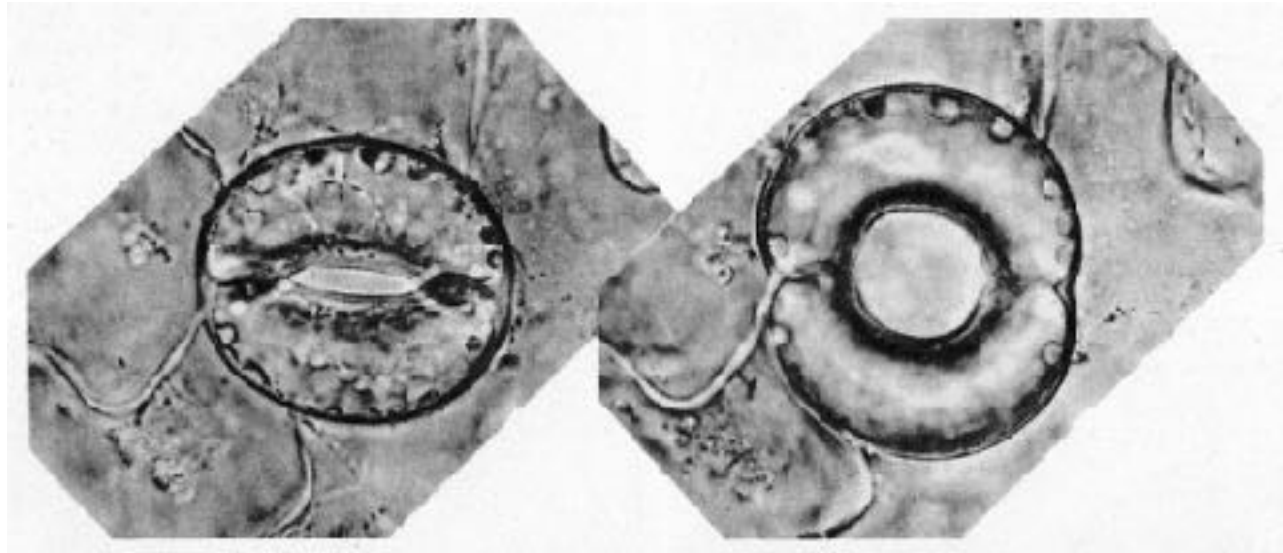
- Superficie del liquido = 400 mm^2
- superficie evaporante
(superficie totale delle
perforazioni) = $18,2 \text{ mm}^2$
- acqua evaporata = 0,92 g
- acqua evaporata per
 mm^2 di superficie
evaporante = 50,6 mg.



**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 traspirante. 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.

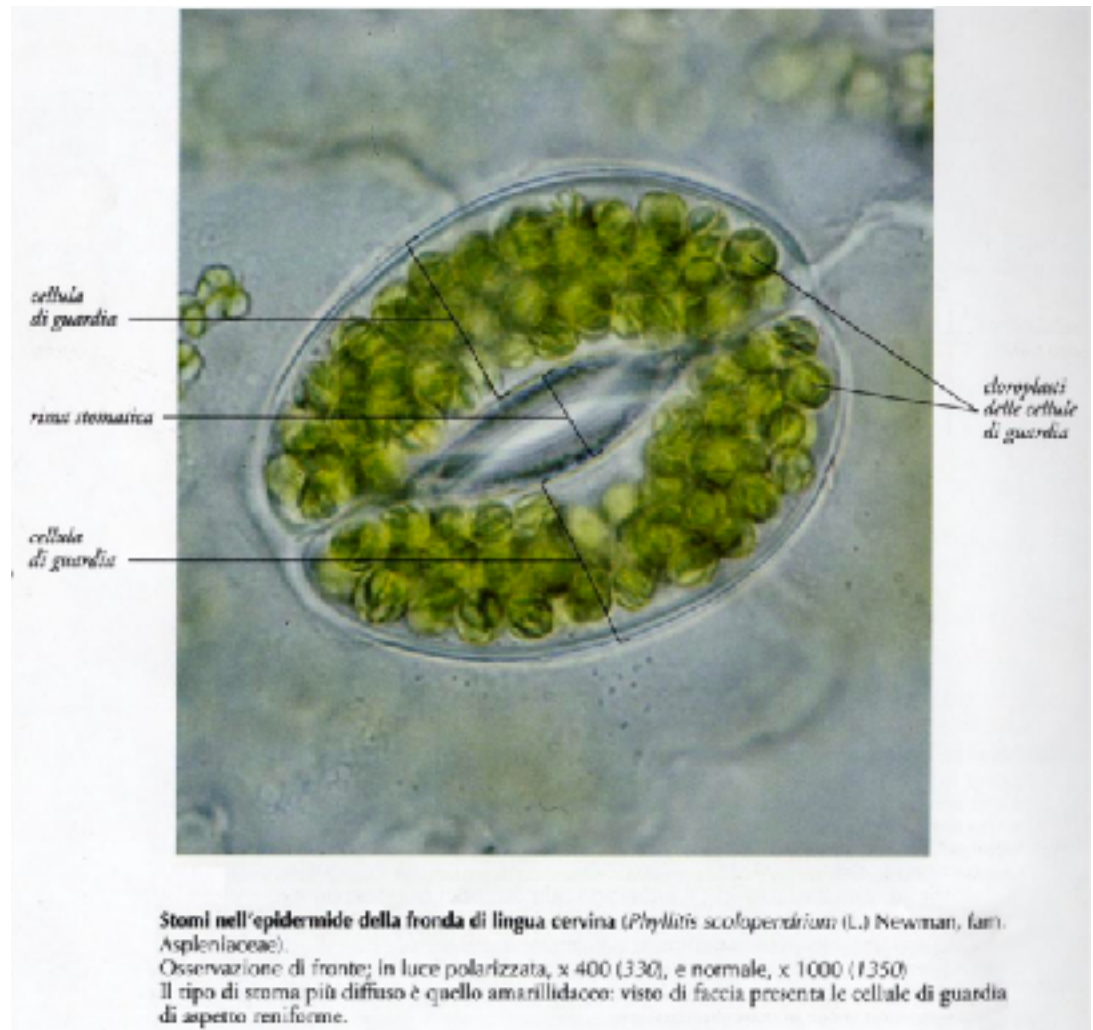


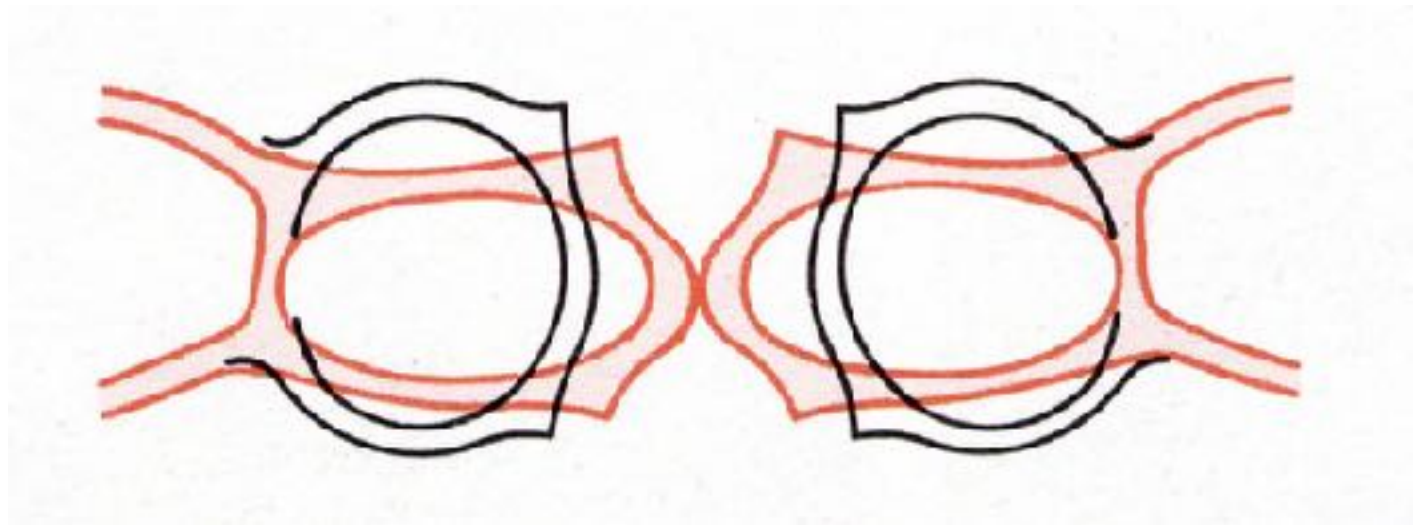
Stoma di *Vicia faba*, a sinistra quasi chiuso dopo immersione dell'epidermide in soluzione di saccarosio 200 nM, a destra aperto al massimo dopo immersione in acqua distillata.

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

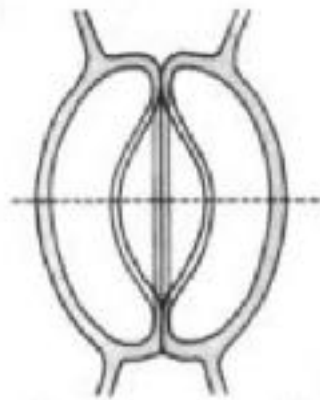


Negli stomi del tipo *Mnium* (dal nome di un genere di muschio sulle cui capsule sono particolarmente frequenti), le cellule di guardia sono reniformi, e gli ispessimenti, piuttosto limitati, sono presenti solo sulla parete esterna alla rima (quella dorsale). Questo tipo di stoma è presente anche nelle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

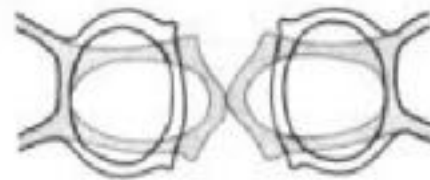




In questi stomi l'aumento del turgore cellulare determina l'allontanamento delle due cellule di guardia, che rimangono però sullo stesso piano (linea tratteggiata).

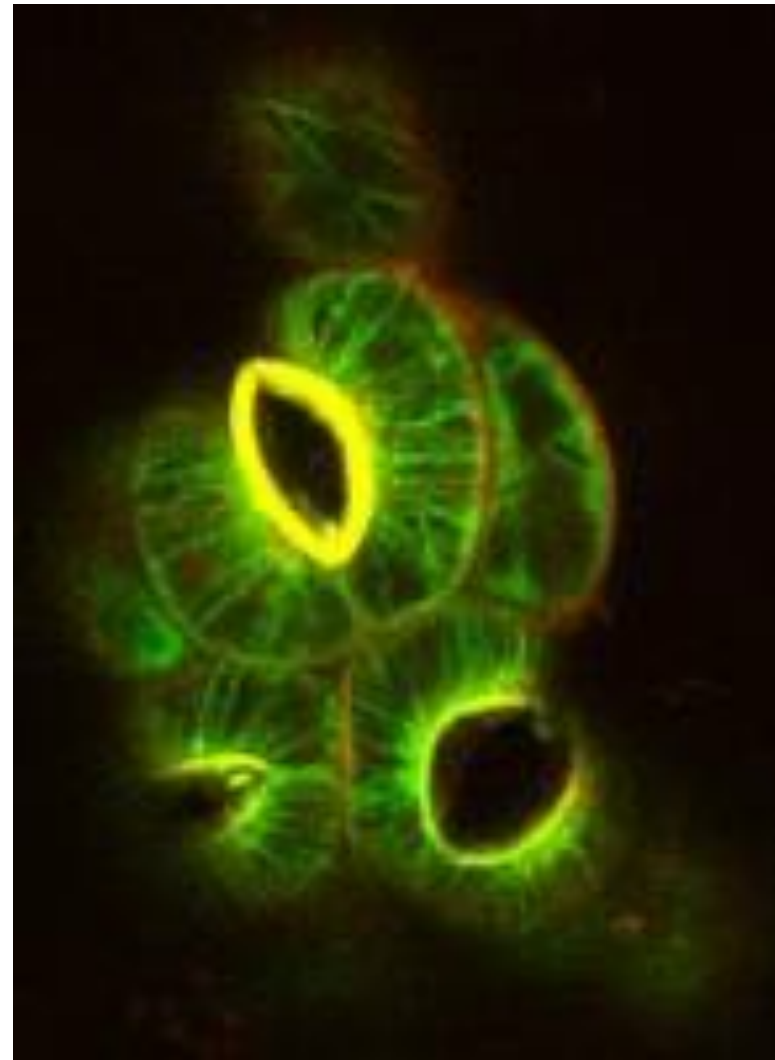


Mnium-Typ

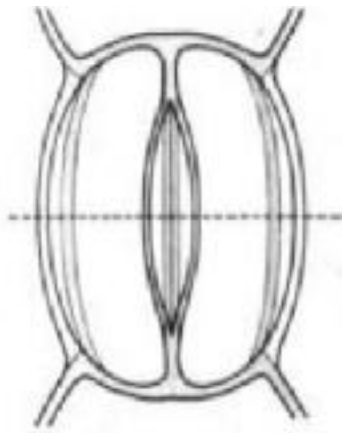
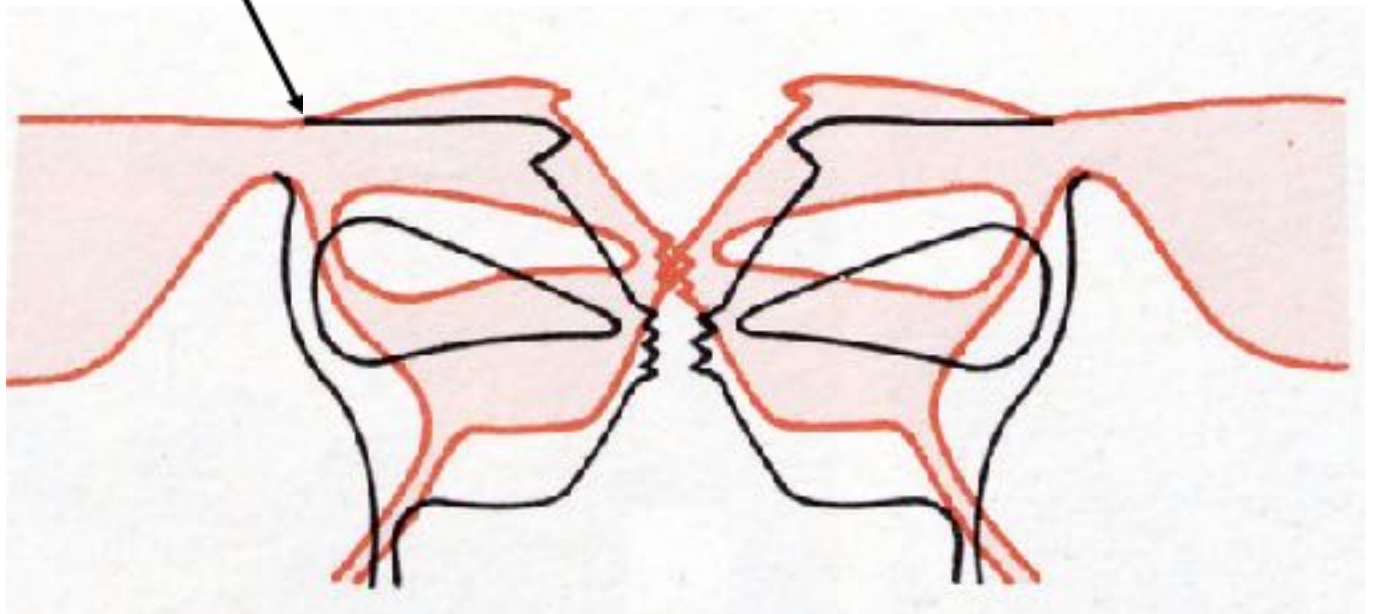




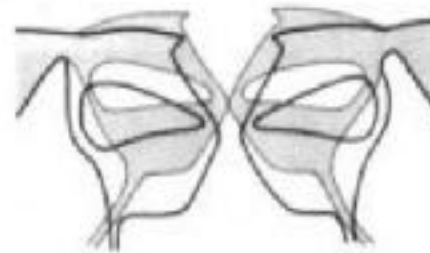
Nello stoma tipo *Amaryllis* o *Helleborus* (dal nome delle due piante in cui è stato descritto per la prima volta), che è anche il più diffuso tra le angiosperme, le due cellule di guardia hanno sempre una forma a fagiolo o a rene, ma la parete è **ispessita nella parte ventrale** (cioè quella che delimita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

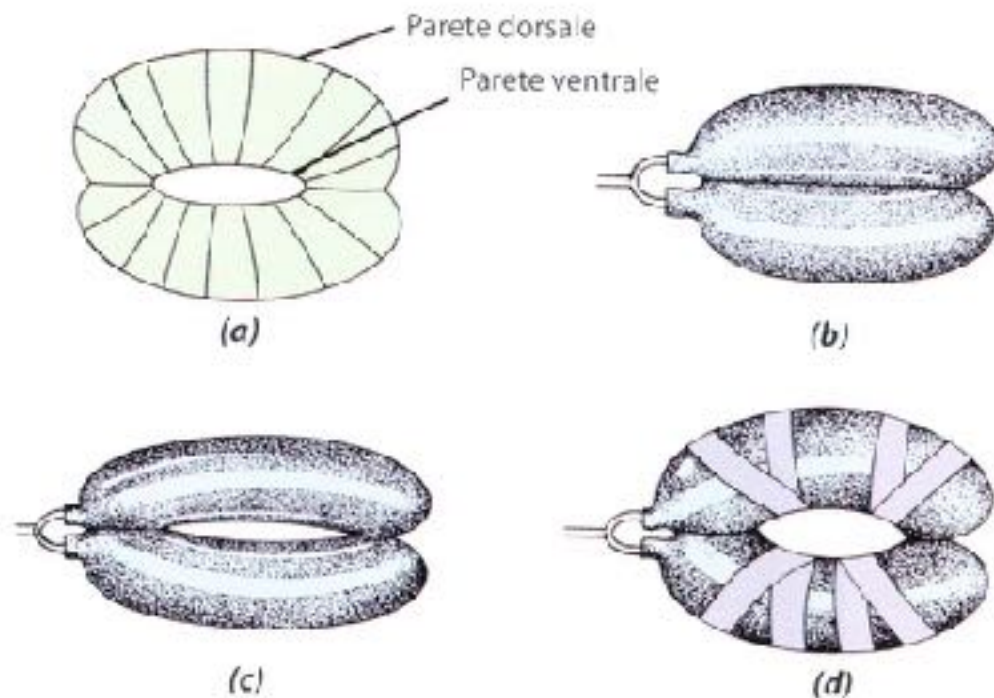


Punto di flessione



Heleborus-Typ





Micellazione radiale delle cellule di guardia

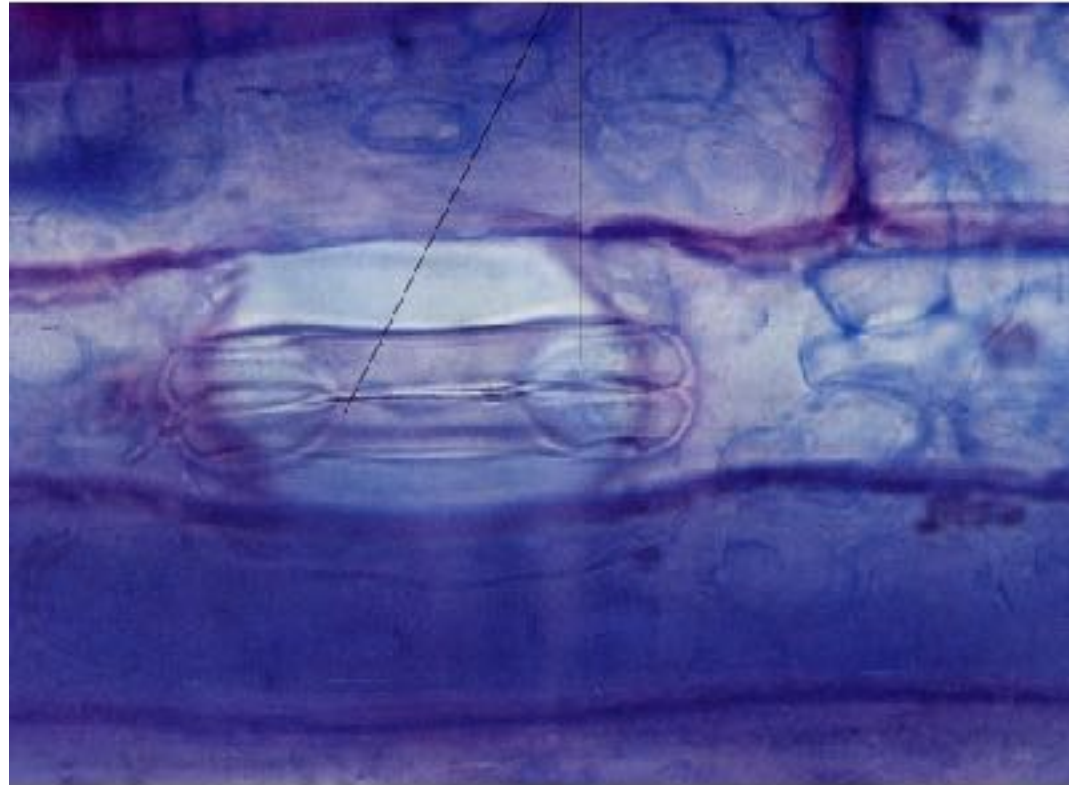
(a) Una coppia di cellule di guardia, con linee che indicano la disposizione radiale delle microfibrille nelle pareti. (b) Due palloncini poco gonfi sono stati uniti per le loro estremità in modo da costruire un modello per spiegare l'effetto della micellazione radiale sull'apertura degli stomi. (c) 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).

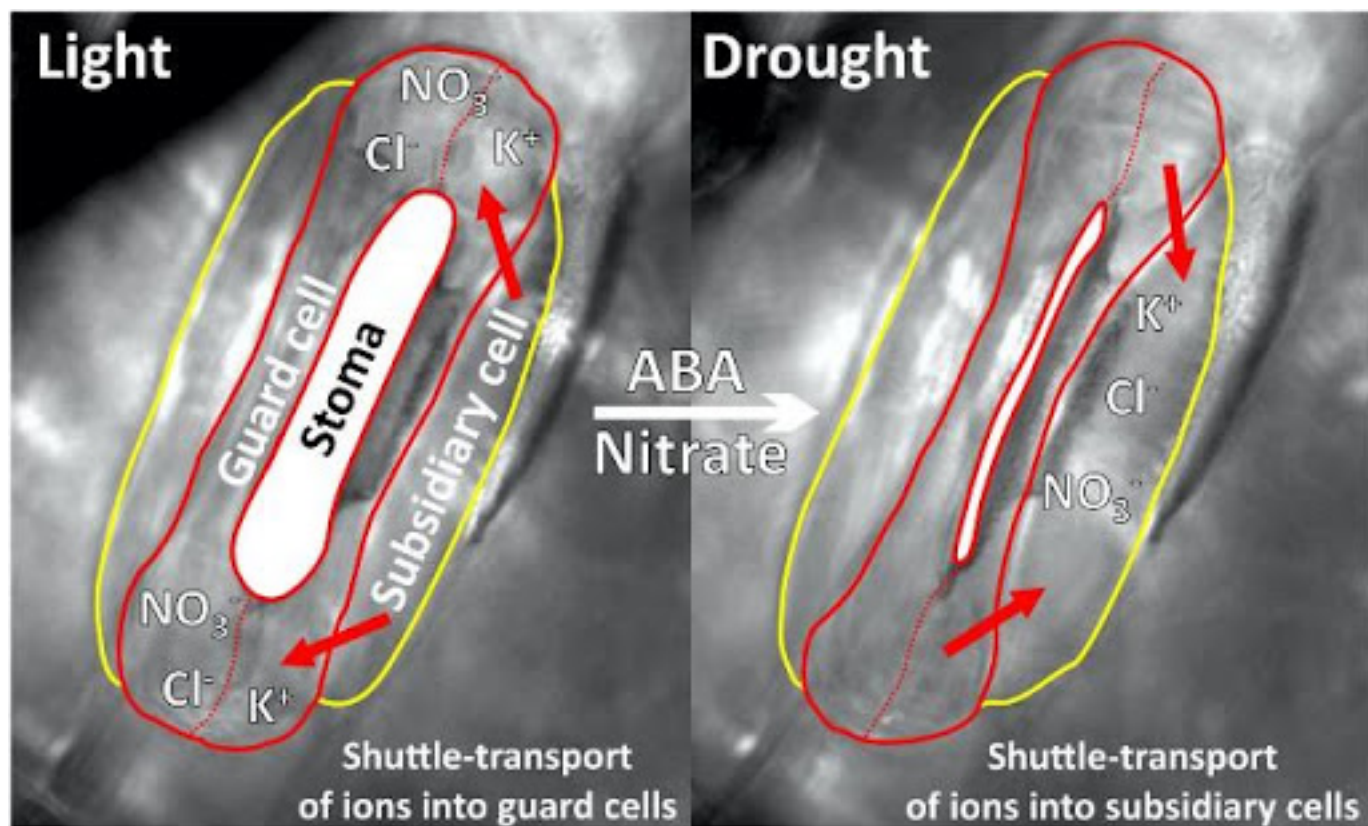
Cellule di guardia



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 protoplasma 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_2** **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.