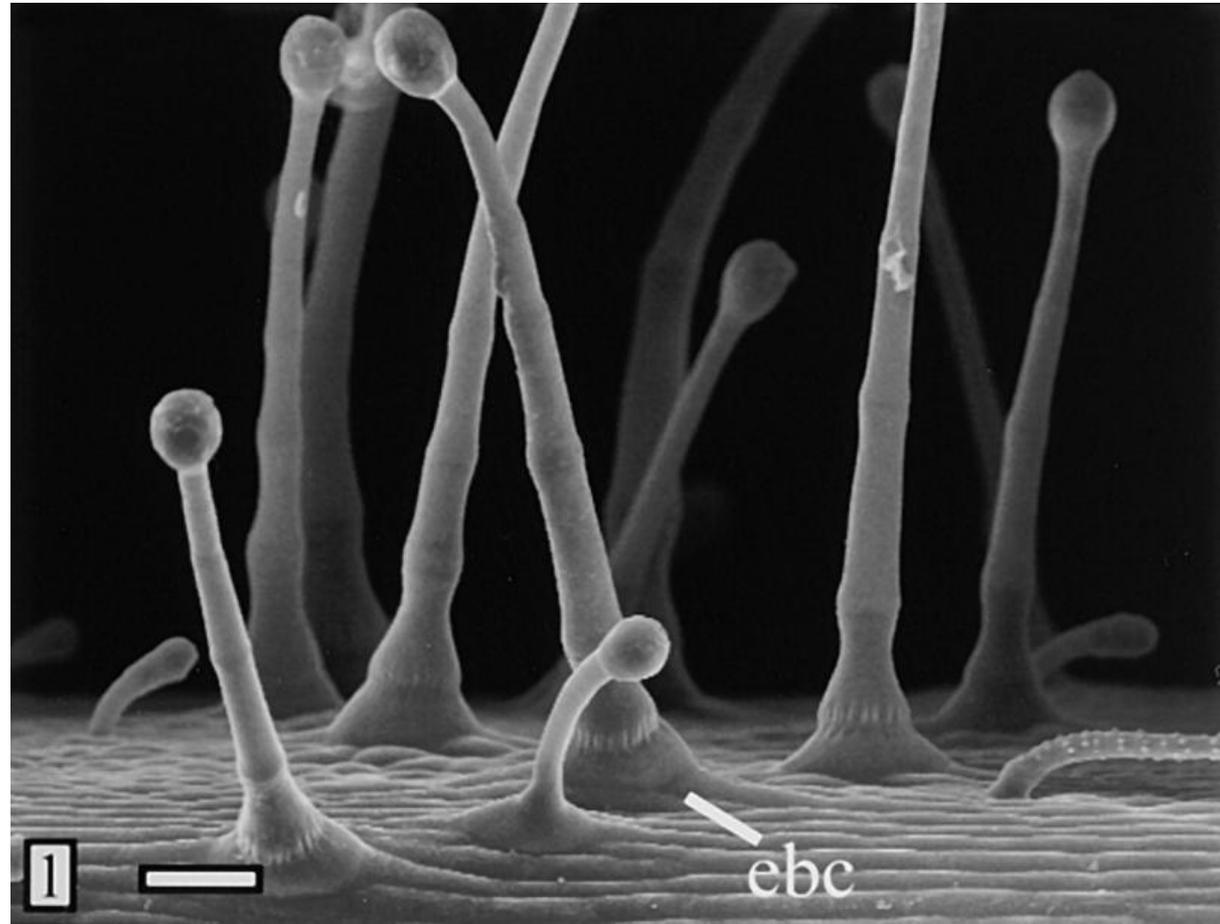


Peli (tricomi) ghiandolari

Sono presenti sulla superficie di foglie, fusti e fiori, coperti da epidermide.

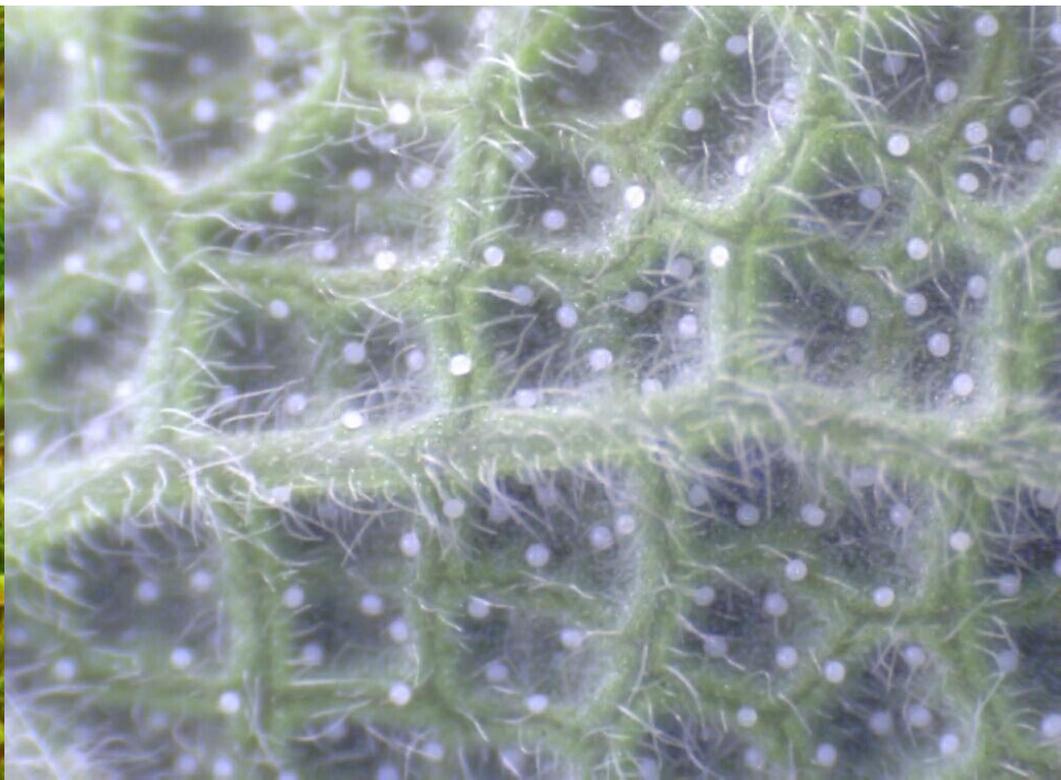
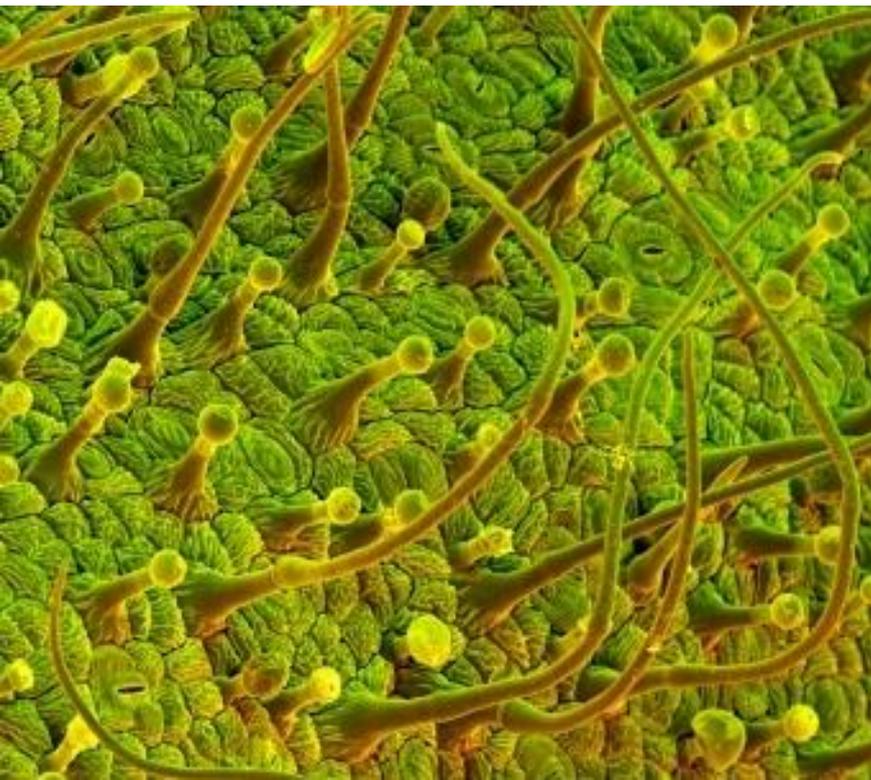
Producono sostanze importanti per l'interazione con gli animali erbivori e pronubi.

Nei **peli capitati** le cellule secernenti formano una testa, anche multicellulare, e diffondono il secreto nell'ambiente.



Peli peltati: una testa globulare è formata da una o più cellule secernenti, le cui pareti si differenziano in uno strato cuticolare, uno strato pectico e uno celluloso (il più interno).

Il materiale secreto viene riversato in uno spazio che si crea per allontanamento dello strato pectico da quello, più esterno, cuticolare; es. *Salvia*, *Thymus*, *Origanum*.



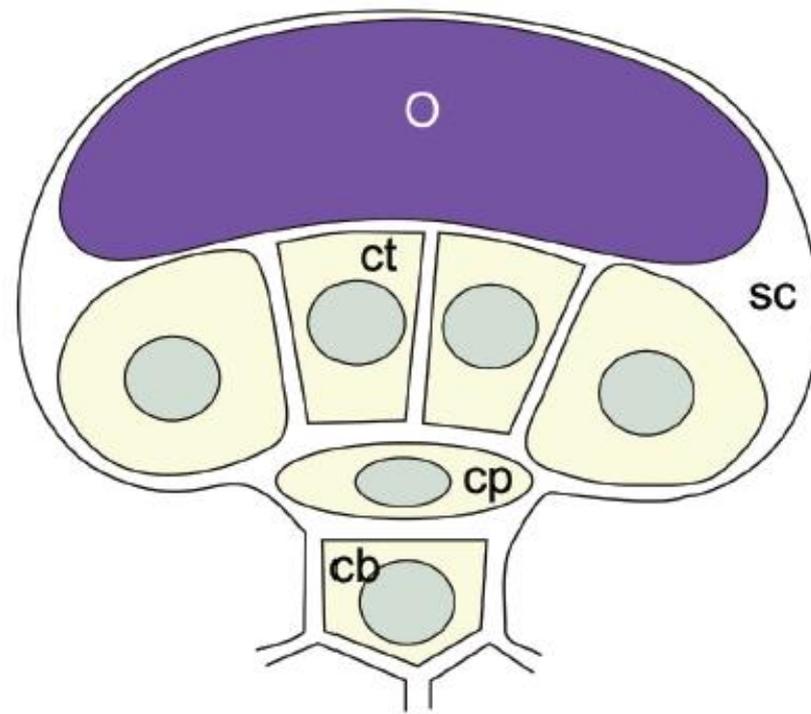
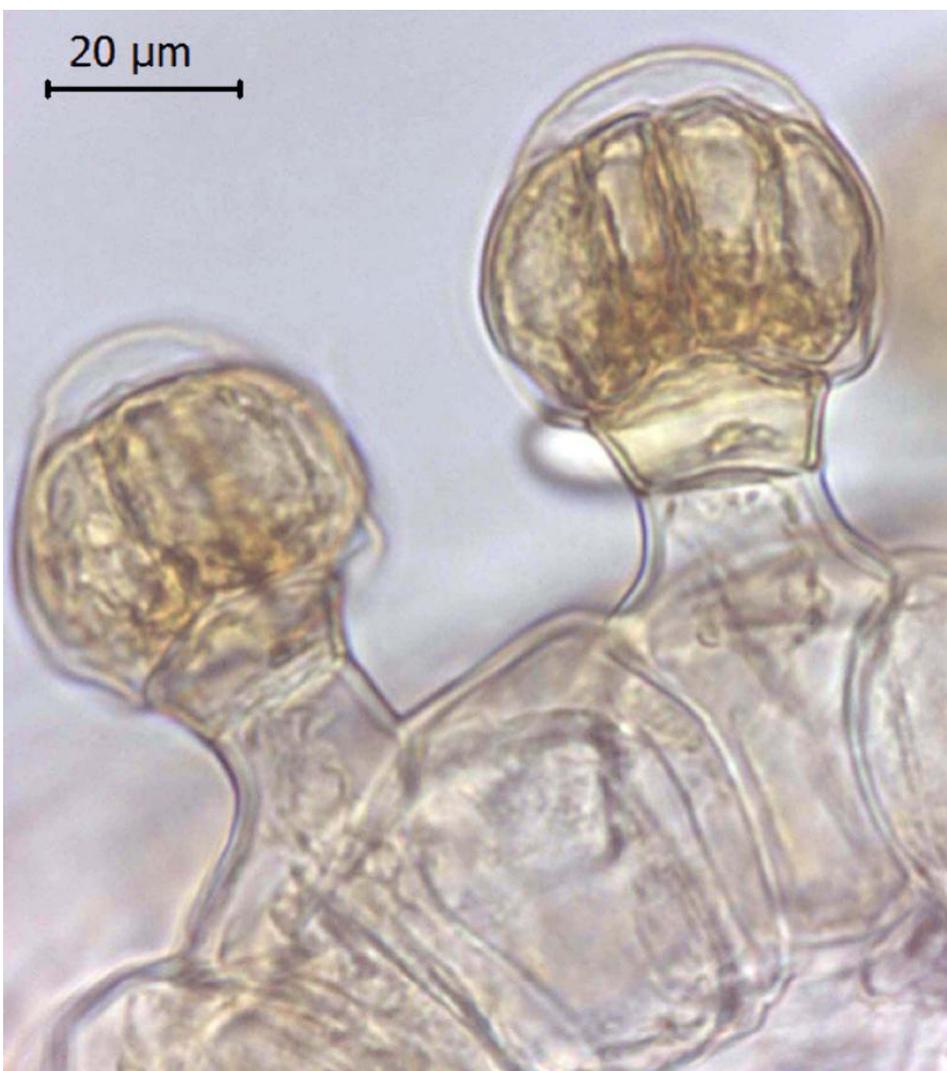


Figure 8.31
Tricomi ghiandolari nelle Lamiaceae. O: goccia d'olio, sc: cavità subcuticolare, ct: cellule della testa (sito di biosintesi dei terpeni), cp: cellula peduncolare, cb: cellula basale (disegno di A. Valletta).

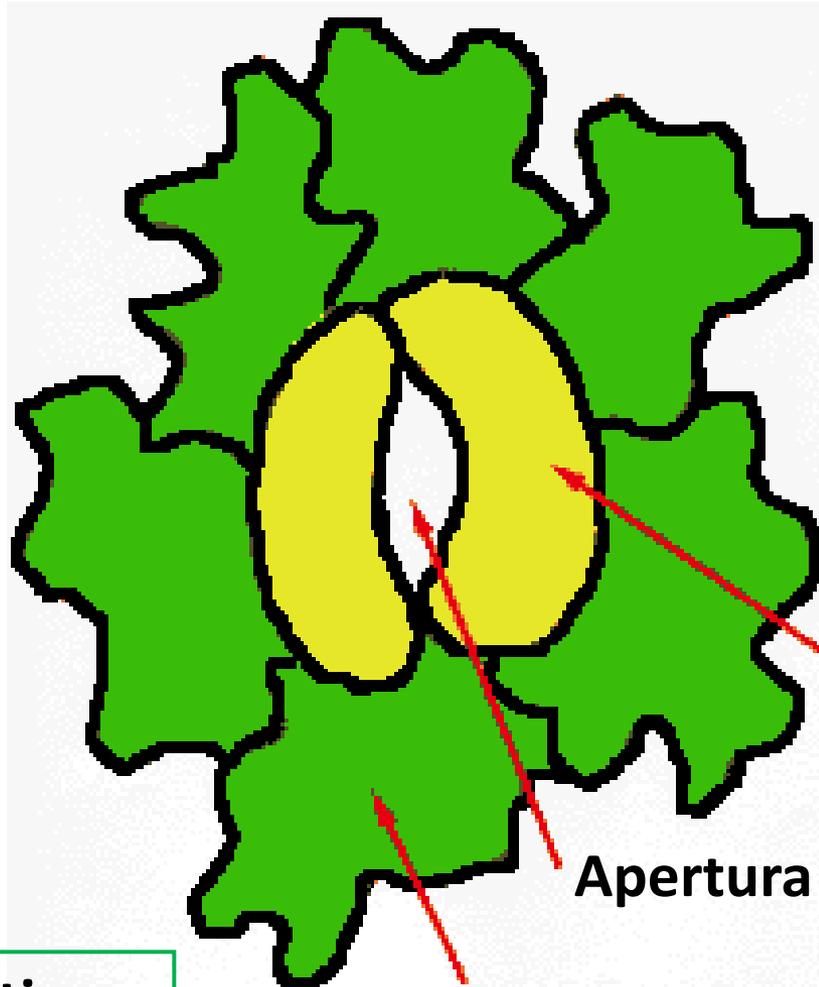
F(x) dell'epidermide:

1. limita la perdita dell'acqua degli organi aerei della pianta → formazione della CUTICOLA = strato impermeabilizzante di cutina e cere cuticolari che riveste la faccia tangenziale esterna delle cellule epidermiche
2. **permette lo scambio dei gas, soprattutto della CO₂, fondamentale per lo svolgimento della fotosintesi, tra esterno e tessuti interni (0, stomi tutti chiusi; X, soma di tutte le aperture stomatiche aperte)**
3. funge da tessuto assorbente nelle piante epifite.

STOMI, aperture regolabili



STOMA



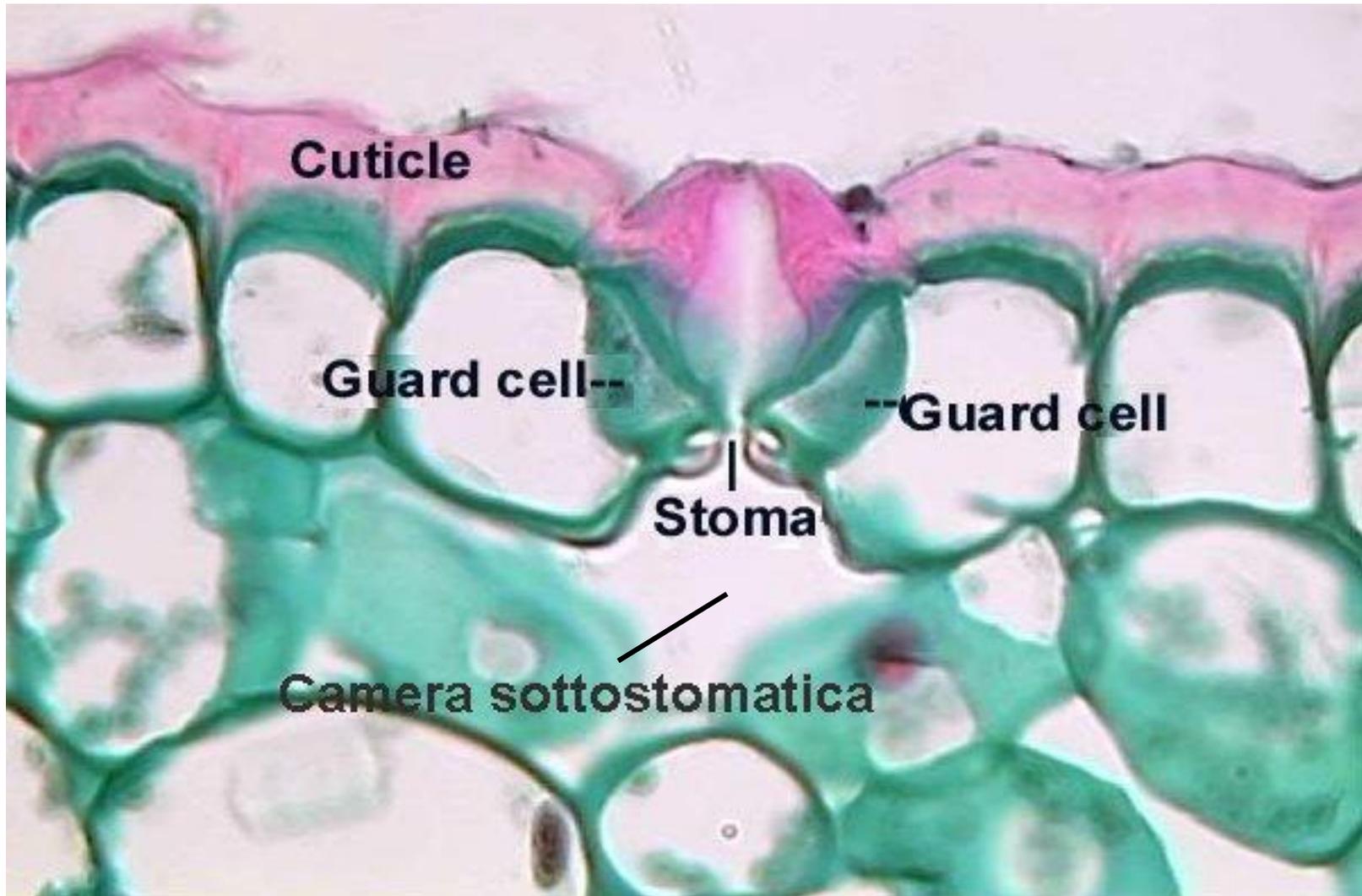
Cellula di guardia:
delimitano l'apertura
della rima, contengono
cloroplasti ricchi di
amido, vacuolo
sviluppato e pareti
irregolarmente
inspessite

Apertura stomatica o rima

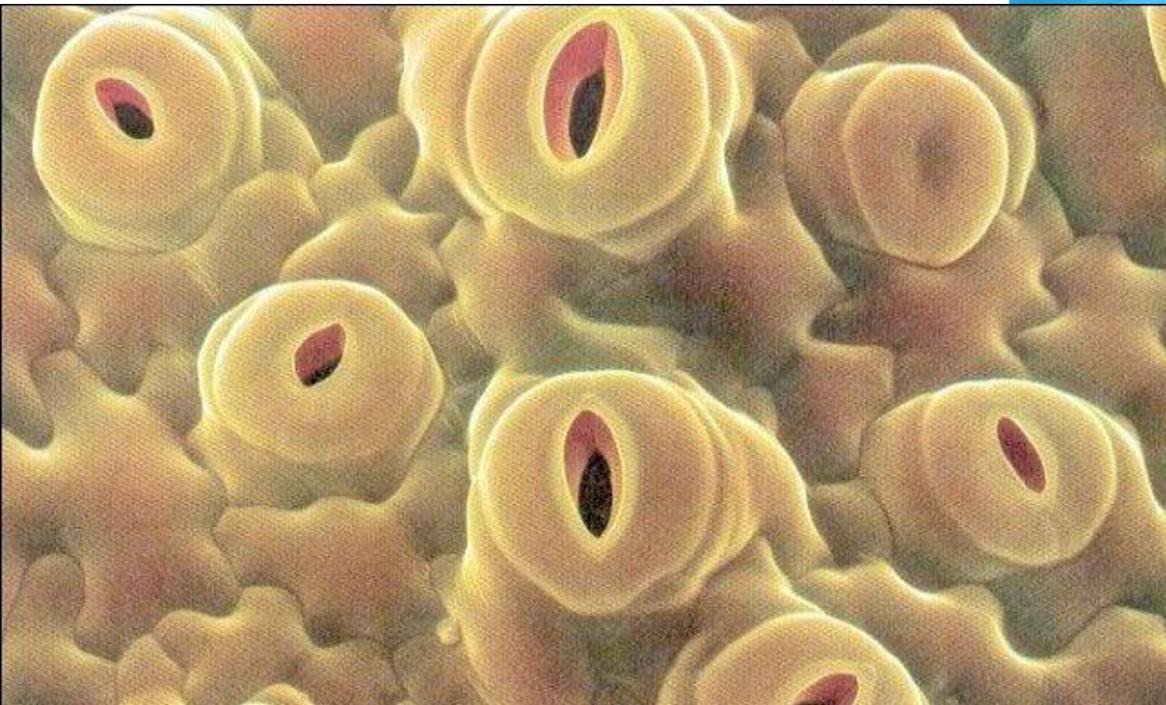
Densità stomatica:
numero di stomi per
unità di superficie.

Cellula sussidiaria (annessa) : cellule
circostanti coinvolte nel processo di
apertura

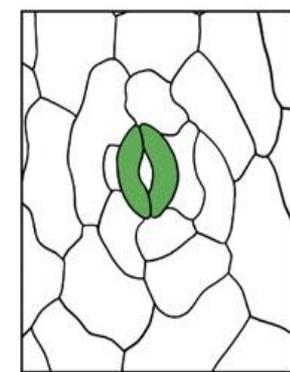
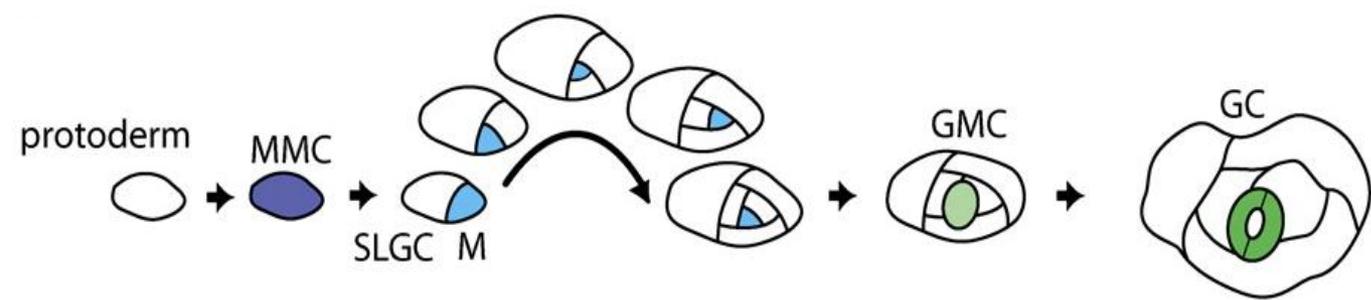
Camera sottostomatica: spazio sotto lo stoma in comunicazione con gli spazi intercellulari dei tessuti fotosintetici.



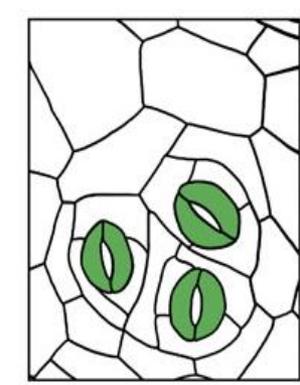
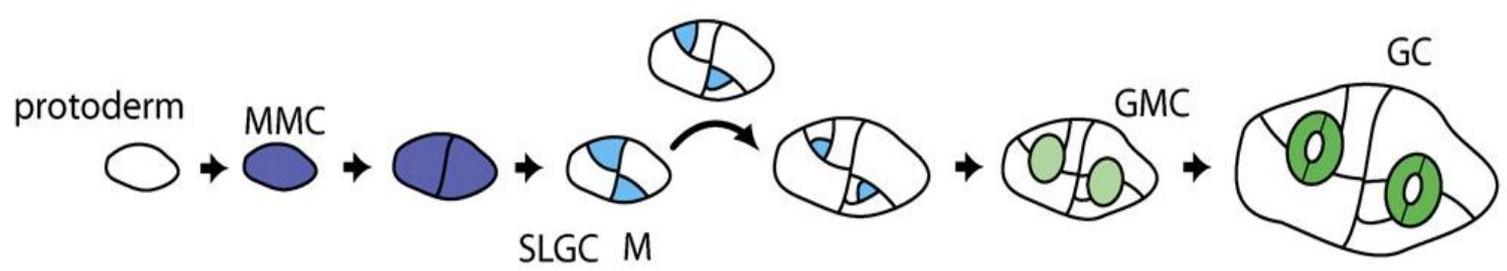
Come tricomi e ghiandole, gli stomi derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (sono cioè dei **MERISTEMOIDI**).



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



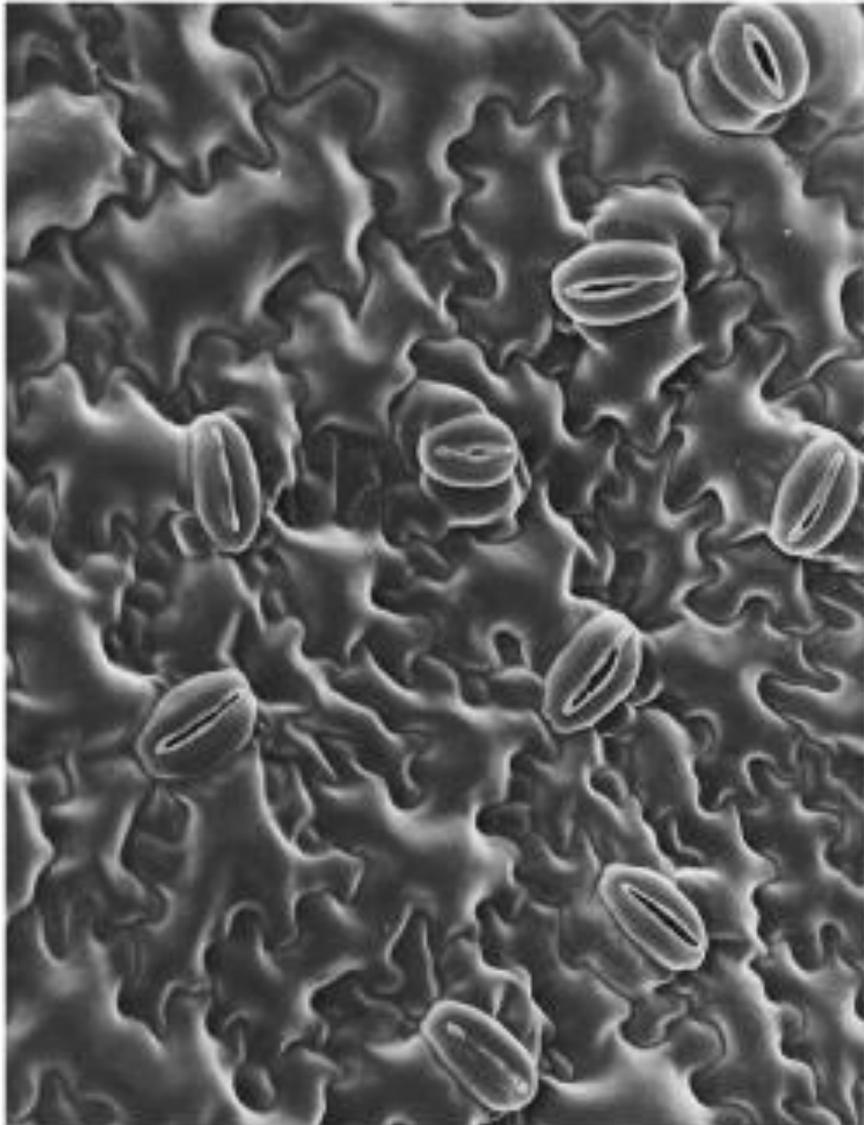
Houttuynia



Begonia



Dicotyledoni



(a)

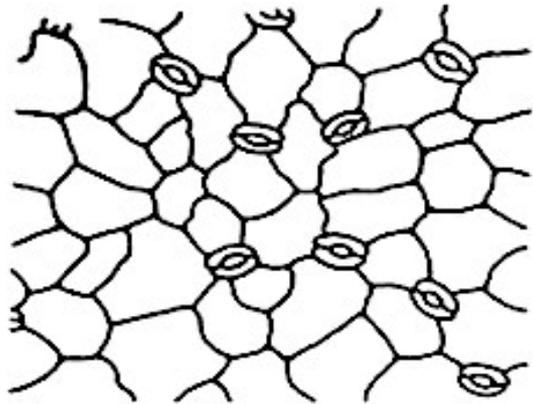
50 μm

Monocotyledoni



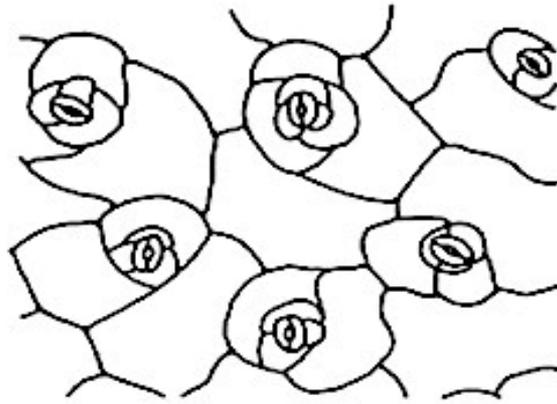
(b)

25 μm



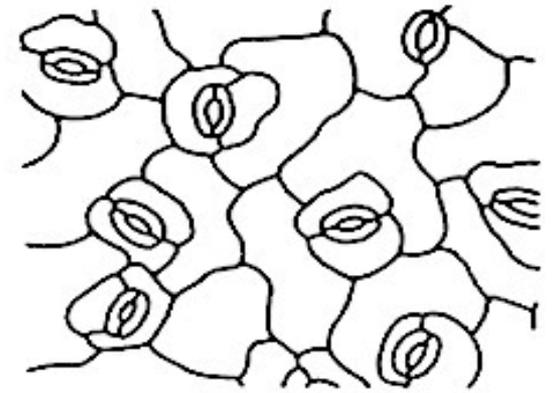
Citrullus – anomocytic

A



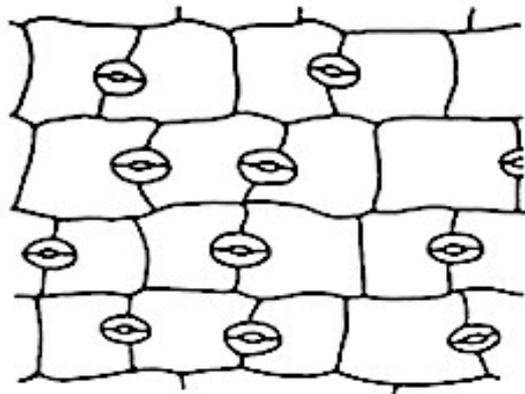
Sedum – anisocytic

B



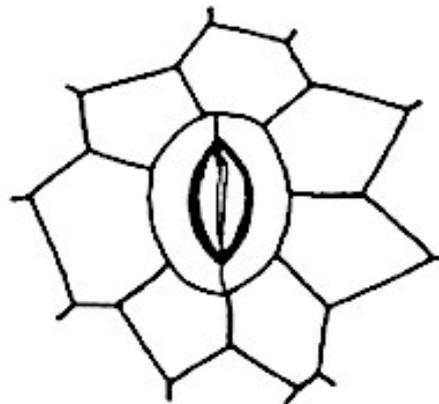
Vigna – paracytic

C



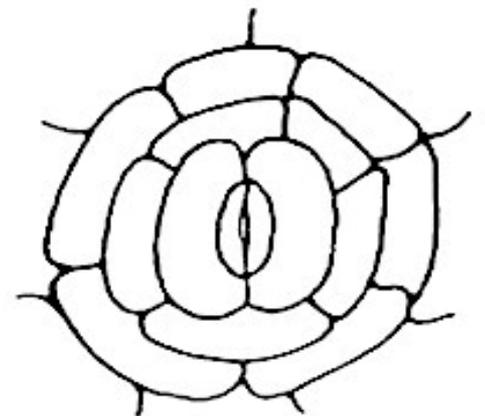
Dianthus – diacytic

D



Lannea – actinocytic

E



Schinopsis – cyclocytic

F

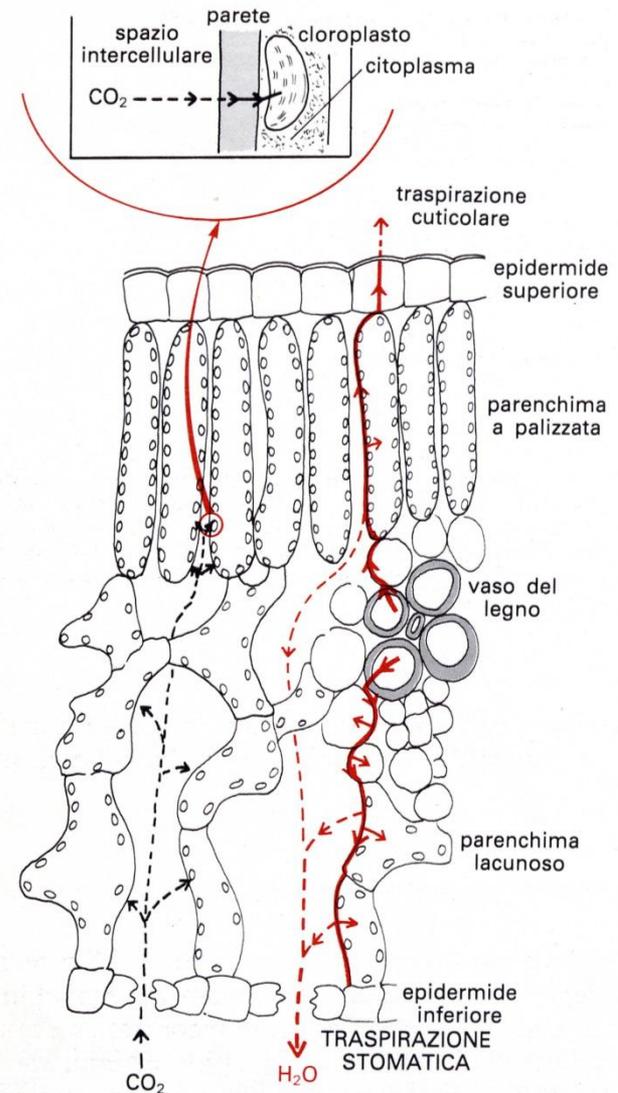
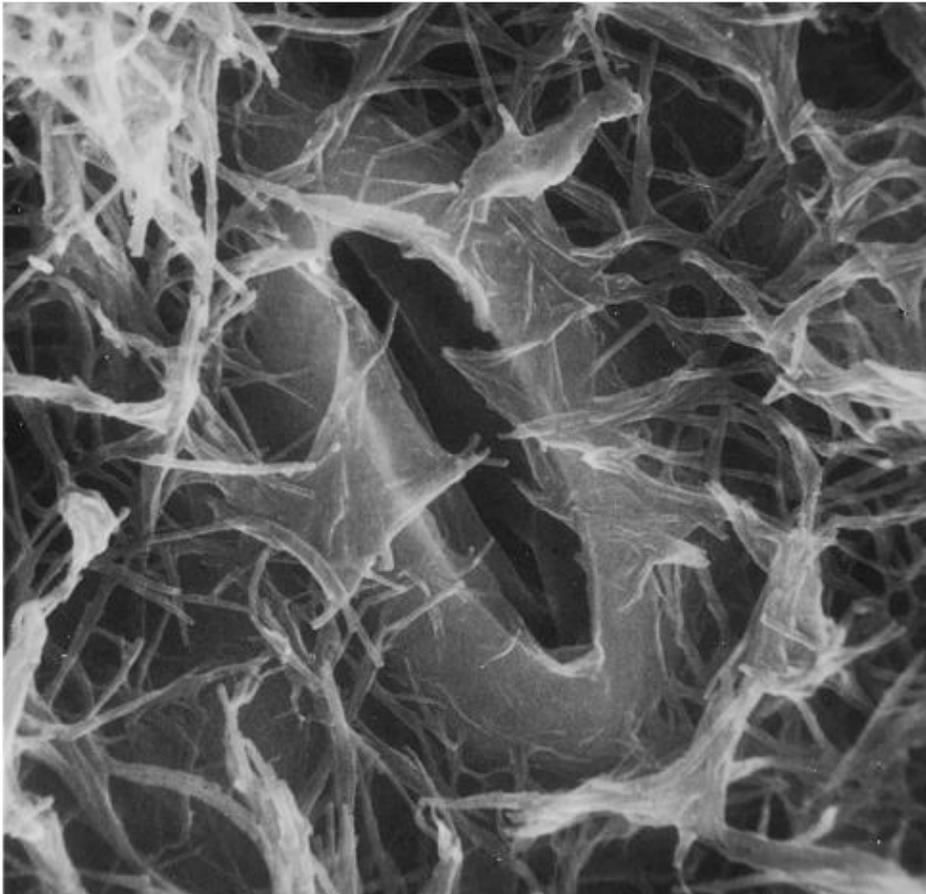
Perché la pianta deve regolare in qualche modo gli scambi gassosi?

- Non sempre le è possibile far fronte alla notevole perdita d'acqua ← 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 il processo fotosintetico → necessità → competitività nei confronti di altre piante → sopravvivenza!

La pianta scambia con l'ambiente circostante:

- CO_2
- O_2
- H_2O , sotto forma di vapor acqueo; l'acqua liquida comunque non entra, né esce dagli stomi.

Gli scambi gassosi avvengono sempre e soltanto in base al fenomeno della diffusione, secondo gradienti di concentrazione, attraverso le aperture stomatiche (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 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 cloroplasto.

**0,04% in
atmosfera**

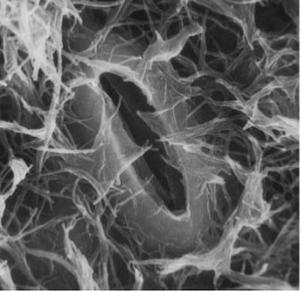
CO₂: è più concentrata all'interno della struttura rispetto all'atmosfera di notte (perché i tessuti respirano → liberando CO₂) mentre di giorno è molto meno concentrata (i tessuti fotosintetizzano → consumando CO₂).

**21% in
atmosfera**

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

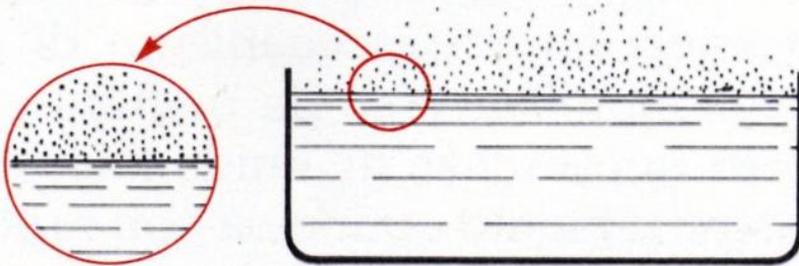
H₂O, sotto forma di vapor acqueo: è quasi sempre più concentrata all'interno della struttura che non all'esterno: il deficit di saturazione dell'aria può essere anche estremamente elevato.

Il paradosso dei pori

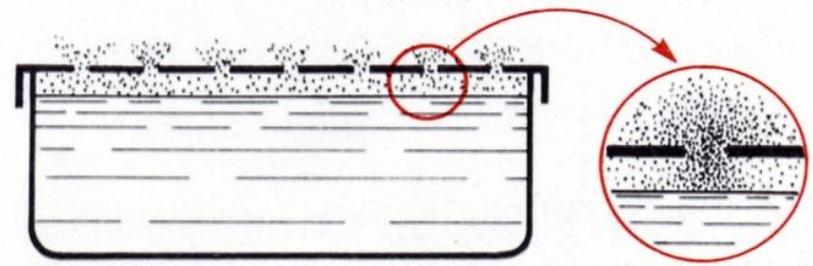


- Superficie del liquido = 400 mm^2
- superficie evaporante = 400 mm^2
- acqua evaporata = 2,46 g
- acqua evaporata per mm^2 di superficie evaporante = 6,1 mg.

- 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.



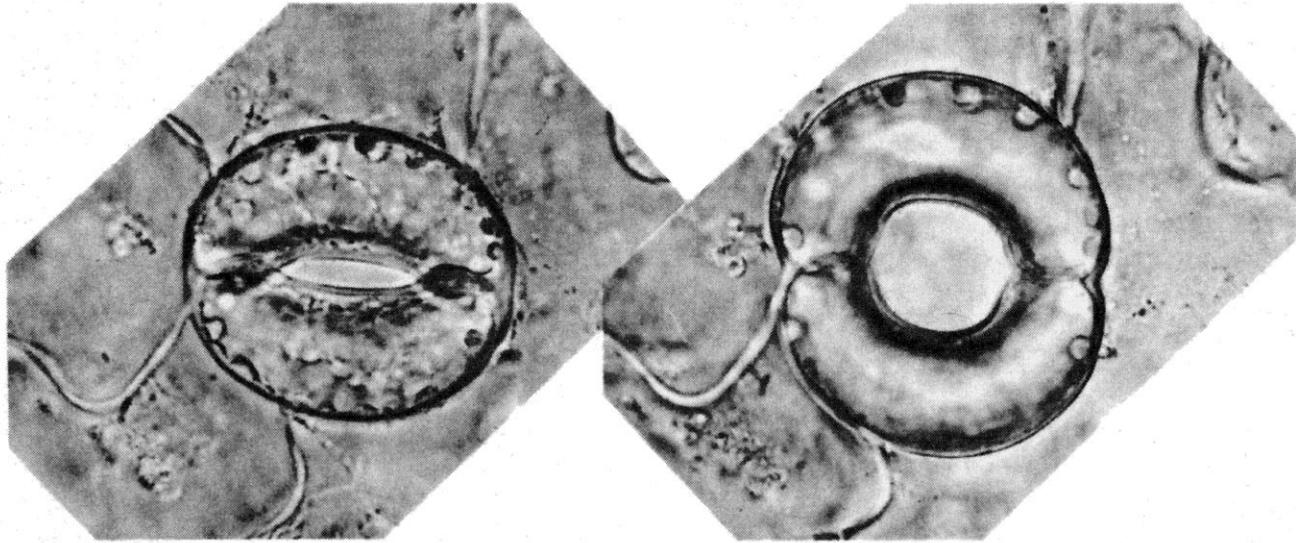
**Bacinella piena d'acqua.
La superficie del liquido è scoperta.**



**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. 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).

Meccanismo di apertura/chiusura della rima \leftrightarrow 1) variazioni del turgore cellulare, 2) particolare disposizione degli ispessimenti di parete, 3) ai contatti 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.

Stomi del tipo Mnium

(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 (dorsale)**. Questo tipo di stoma è presente anche nelle felci, che hanno in genere stomi di cospicue dimensioni.

cellula di guardia

rima stomatica

cellula di guardia

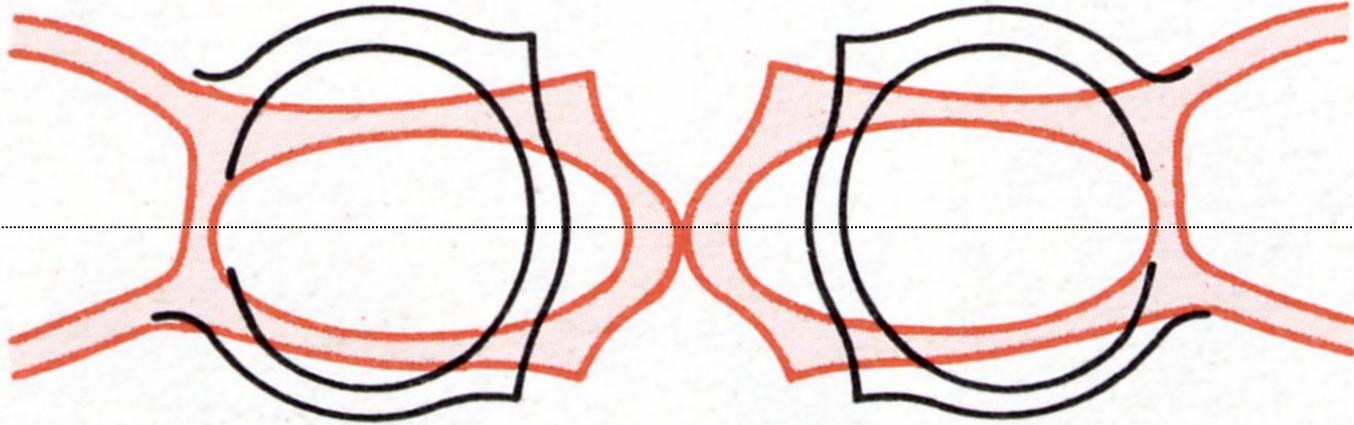
cloroplasti delle cellule di guardia



Stomi nell'epidermide della fronda di lingua cervina (*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, fam. Aspleniaceae).

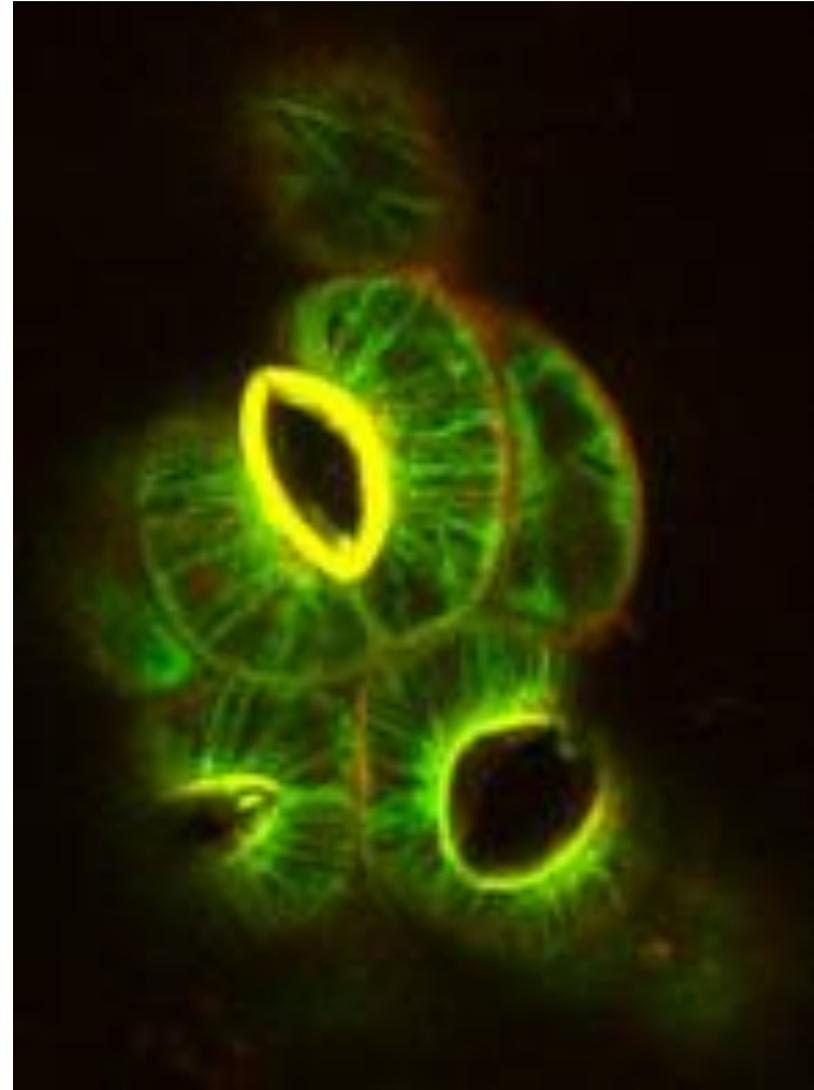
Osservazione di fronte; in luce polarizzata, x 400 (330), e normale, x 1000 (1350)

Il tipo di stoma più diffuso è quello amarillidaceo: visto di faccia presenta le cellule di guardia di aspetto reniforme.

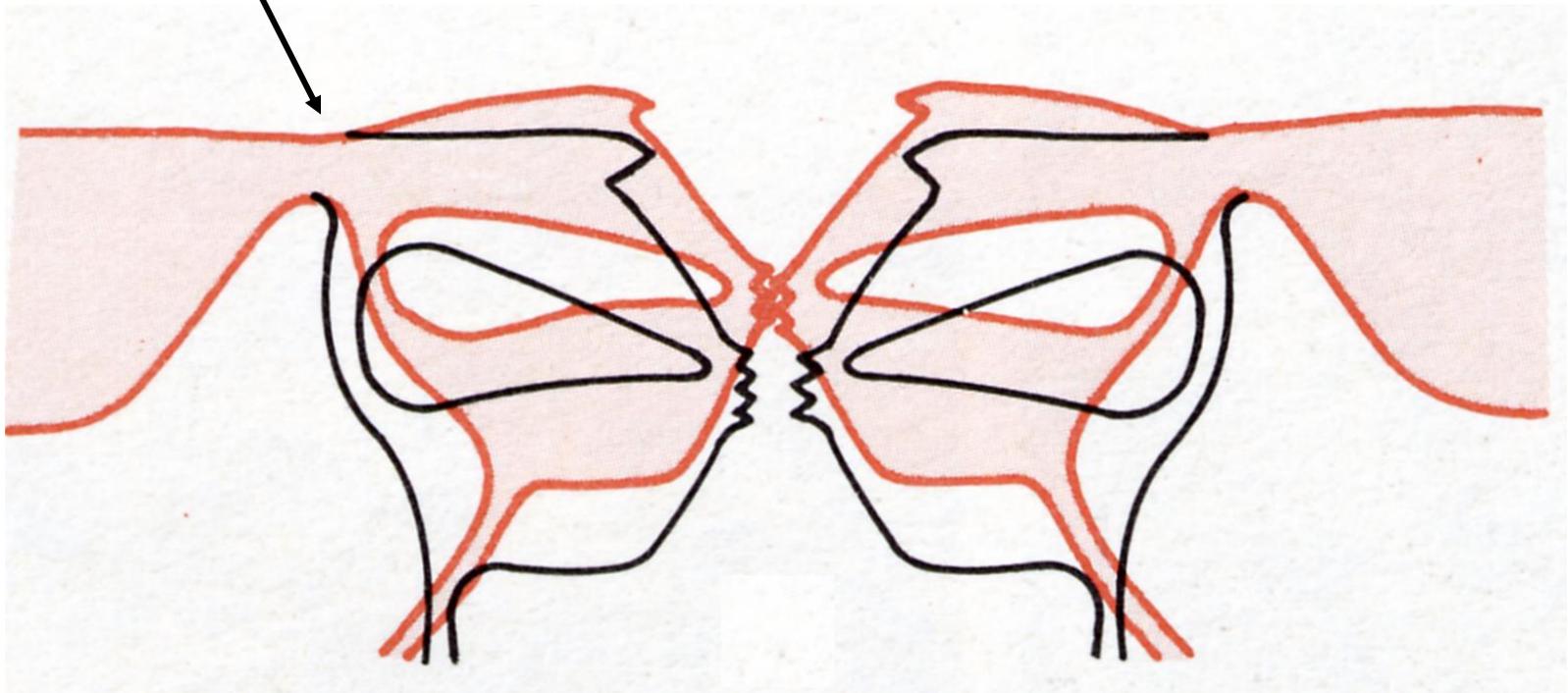


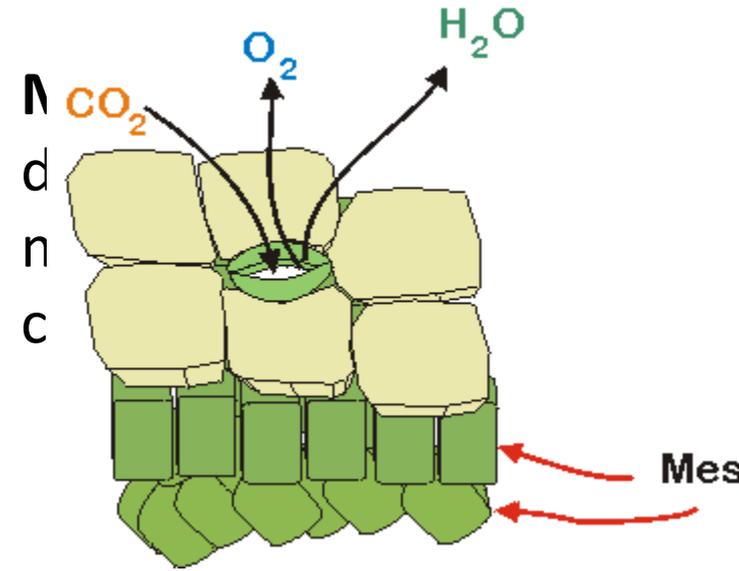
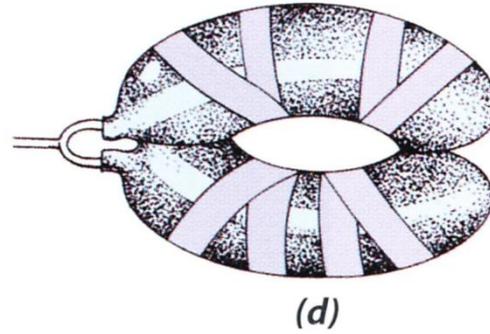
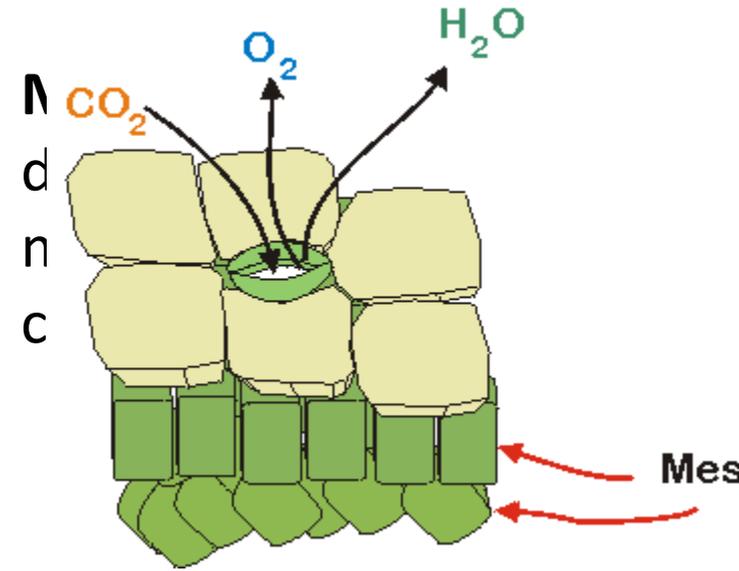
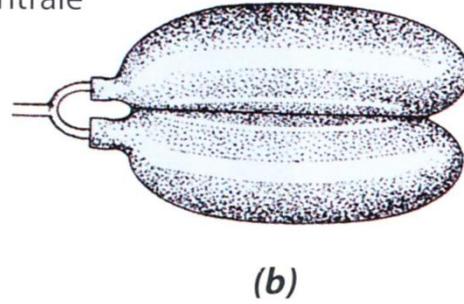
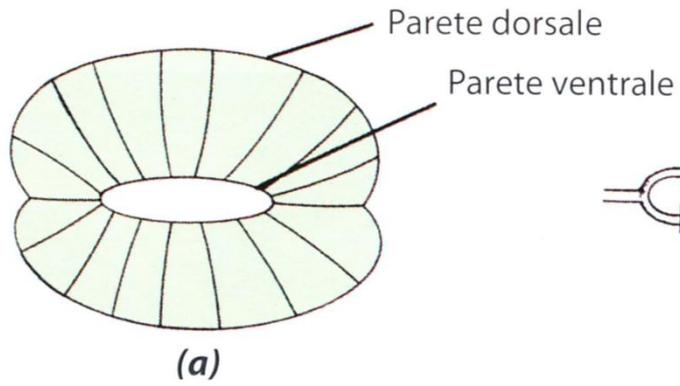
Aumento del turgore cellulare → allontanamento delle due cellule di guardia, che rimangono però sullo stesso piano (linea tratteggiata).

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



Punto di flessione



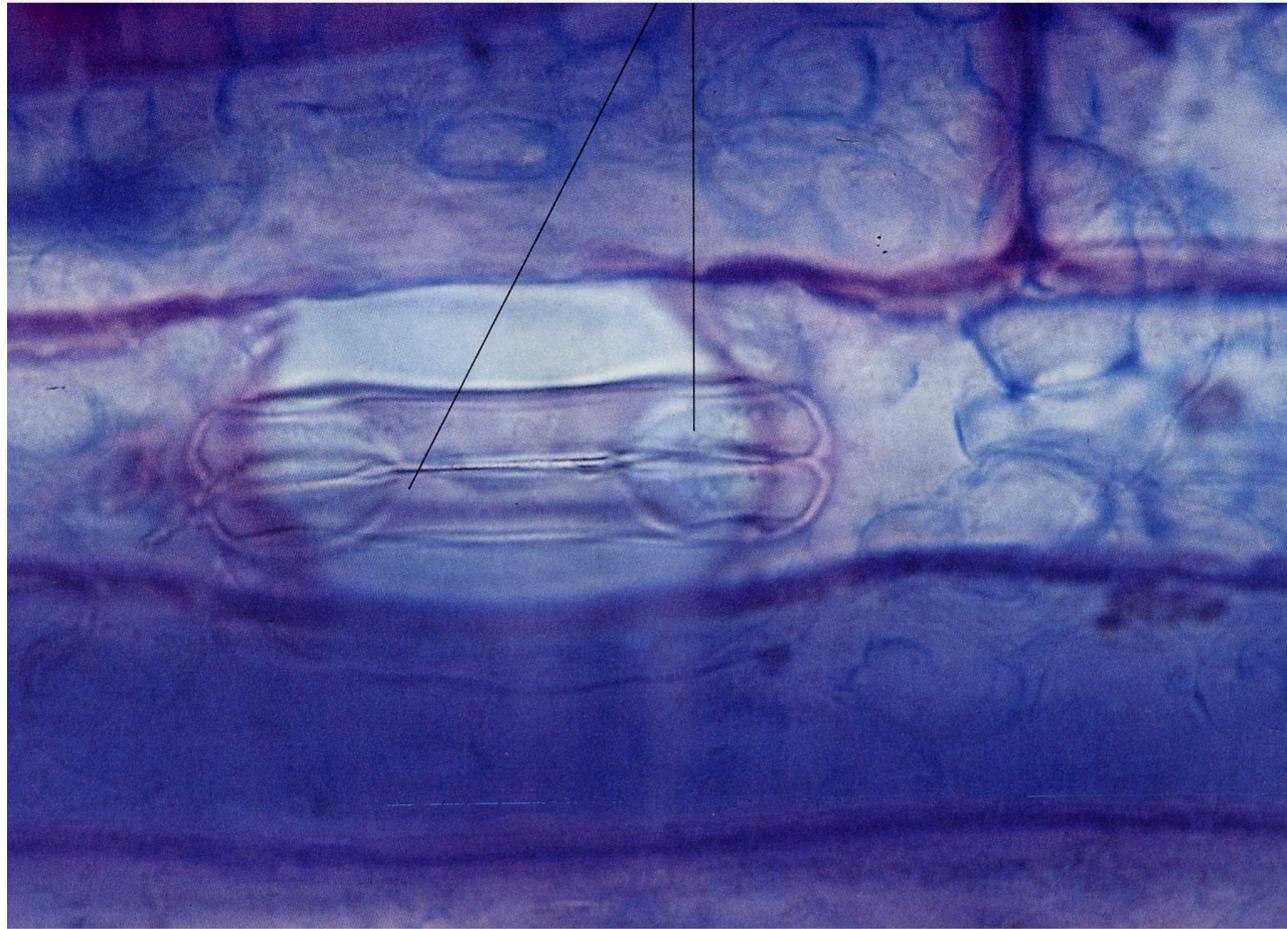


Simulazione con due palloncini gonfi a cui vengono applicate strisce di nastro.

Stomi delle 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.

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

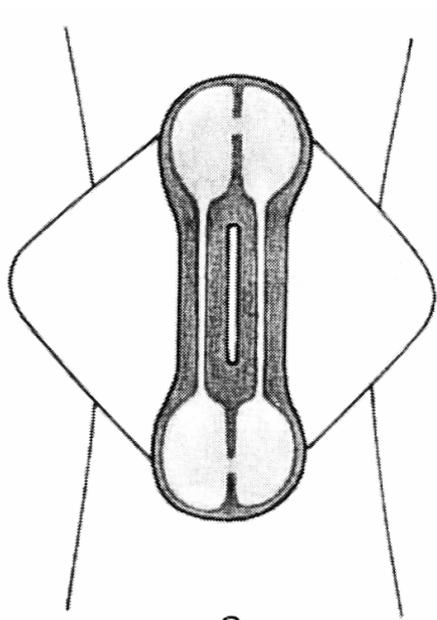
Cellule di guardia



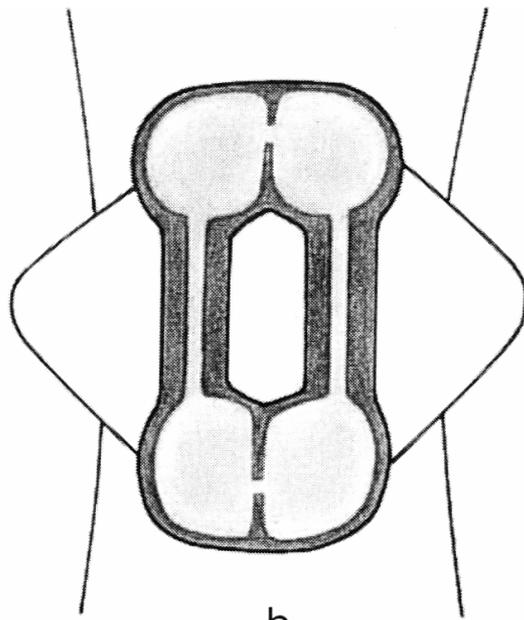
Stoma nell'epidermide fogliare di graminacea.

Osservazione di fronte. x 1000 (1410)

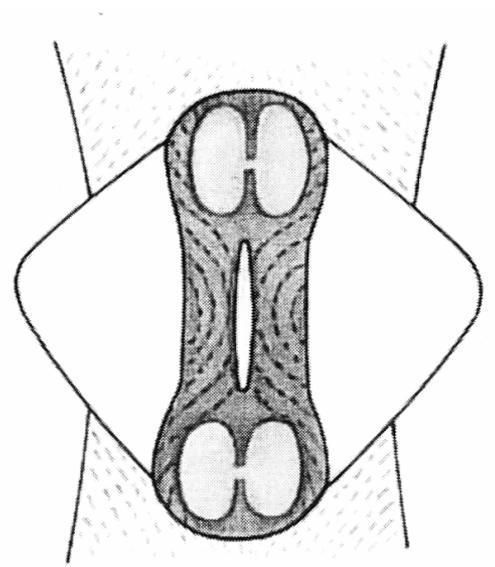
Nell'apparato stomatico caratteristico delle graminacee e delle ciperacee, le cellule di guardia hanno un aspetto molto diverso da quello di tipo amarillidaceo. Ciascuna cellula, infatti, ha le due estremità del protoplasto dilatate a bulbo, circondate da una parete assottigliata; nella ristretta porzione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



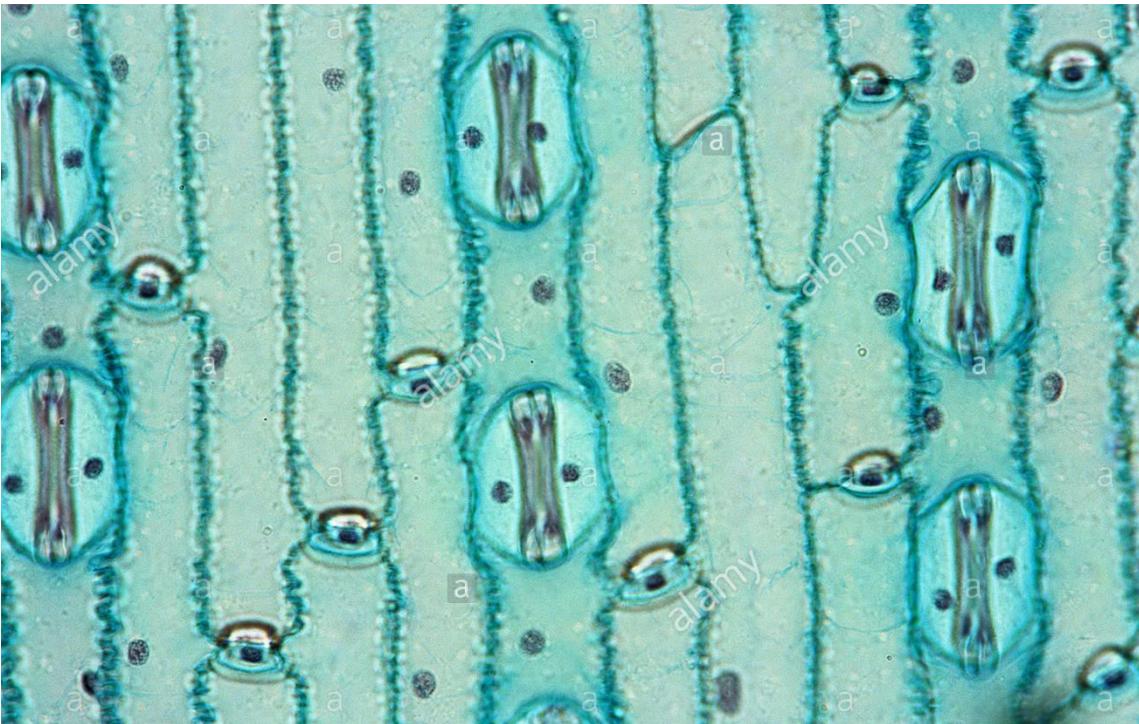
a



b



c

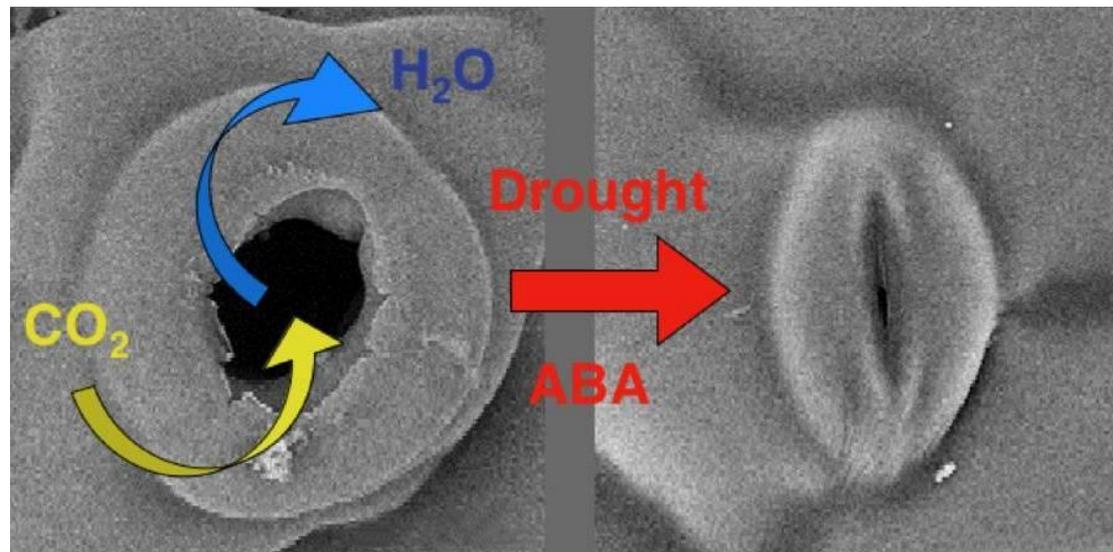


Stimoli interni ed esterni → apertura e chiusura degli stomi in modo adattativo:

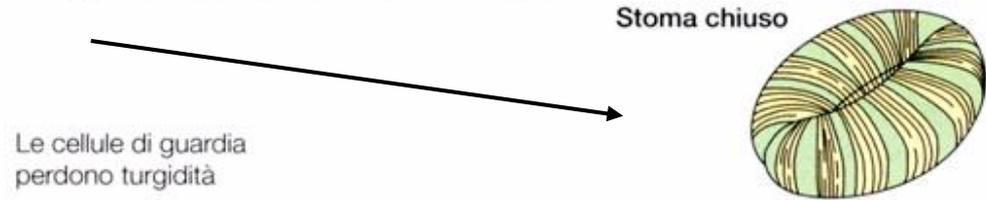
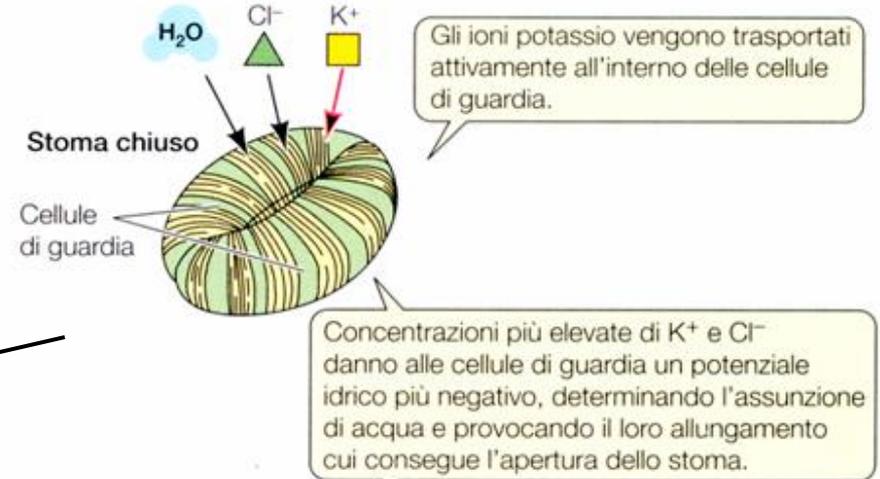
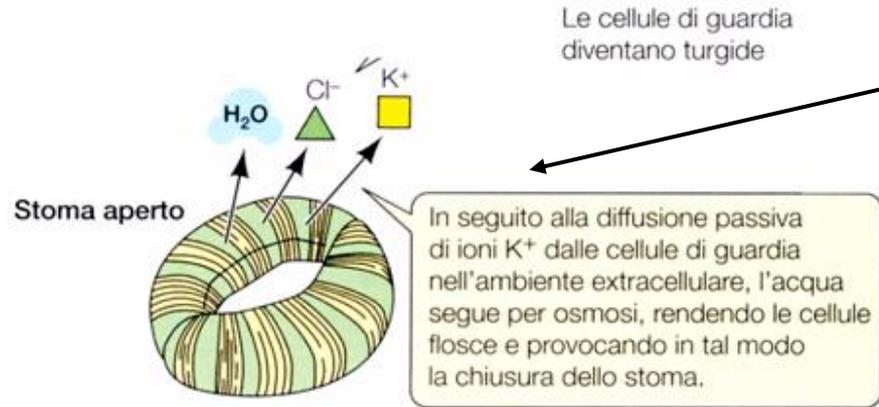
- la pressione parziale di CO_2 all'interno dei tessuti fotosintetici (varia con l'attività fotosintetica e quindi la luce),
- lo stress idrico.

APERTURA ↔ assorbimento massiccio di ioni e quindi di acqua provenienti dalle cellule subsidiarie per via apoplastica → conseguente inturgidimento delle cellule di guardia → allargamento della rima.

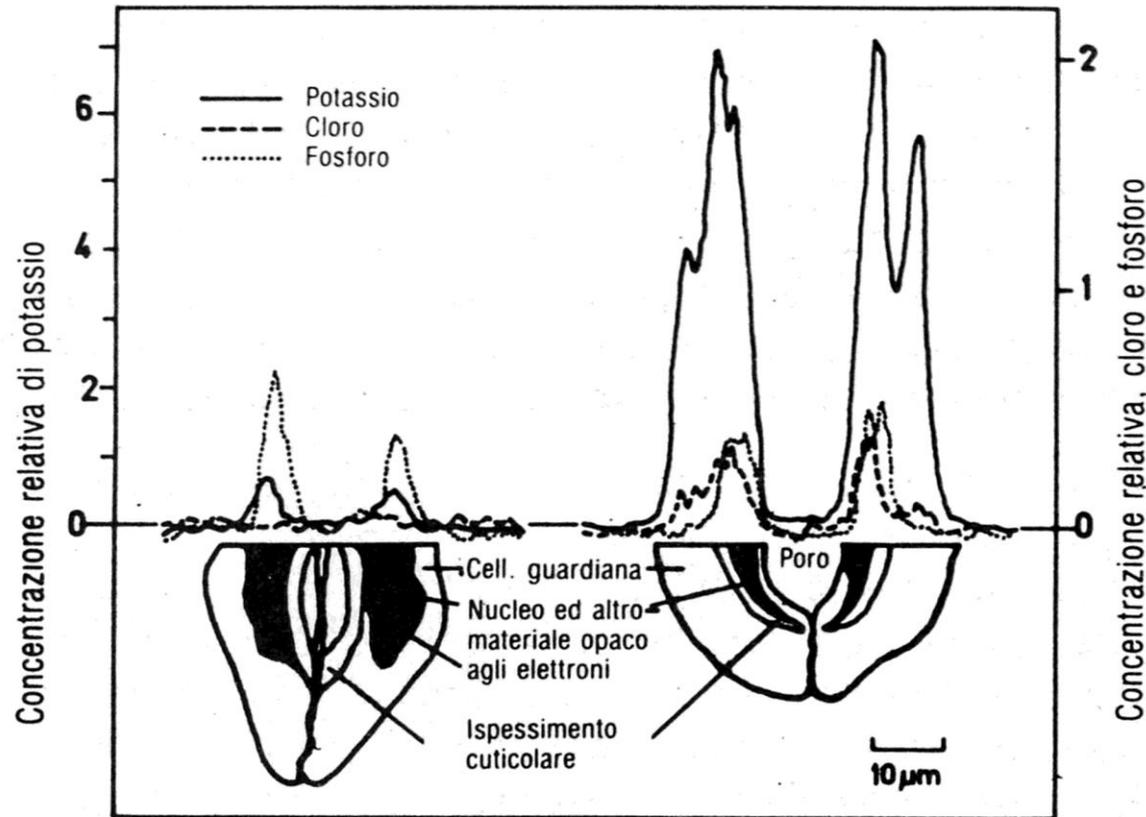
CHIUSURA ↔ fuoriuscita di soluti verso le cellule subsidiarie → conseguente movimento di acqua dalle cellule stomatiche a quelle subsidiarie.



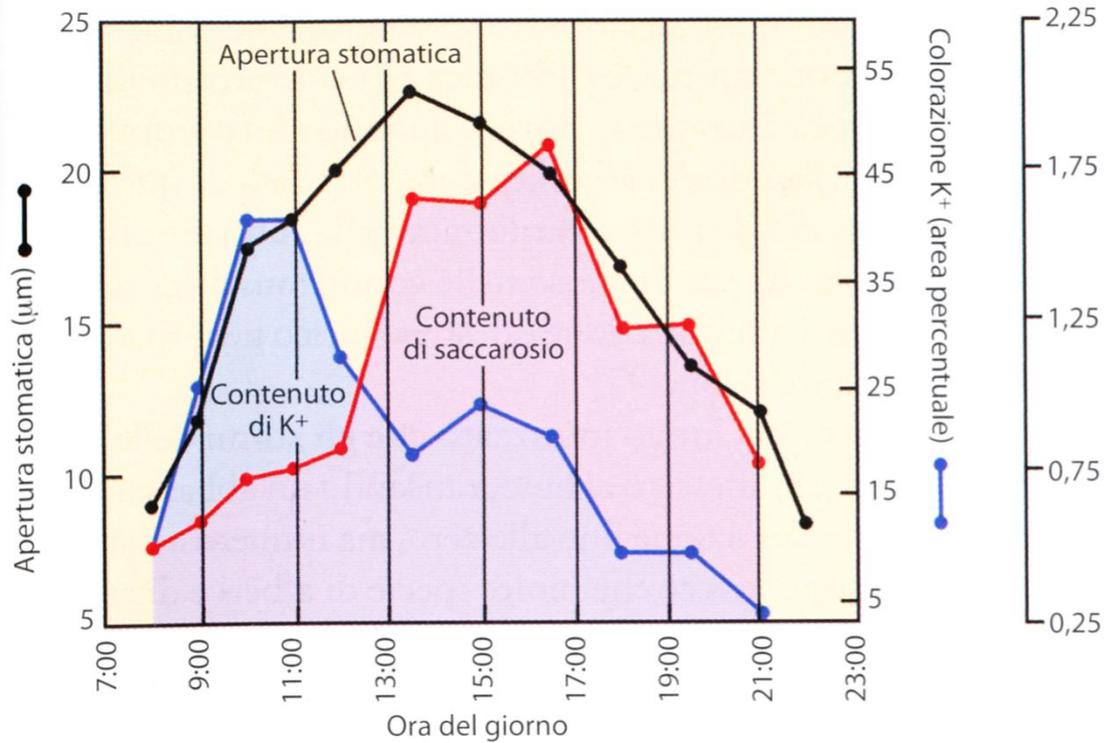
Gli stomi (a) La microfotografia eseguita al microscopio elettronico a scansione mostra uno stoma aperto fra due cellule di guardia che hanno forma semilunare. (b) L'apertura e la chiusura degli stomi sono controllate sia dalle concentrazioni degli ioni potassio che dal potenziale idrico. Ioni carichi 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.



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

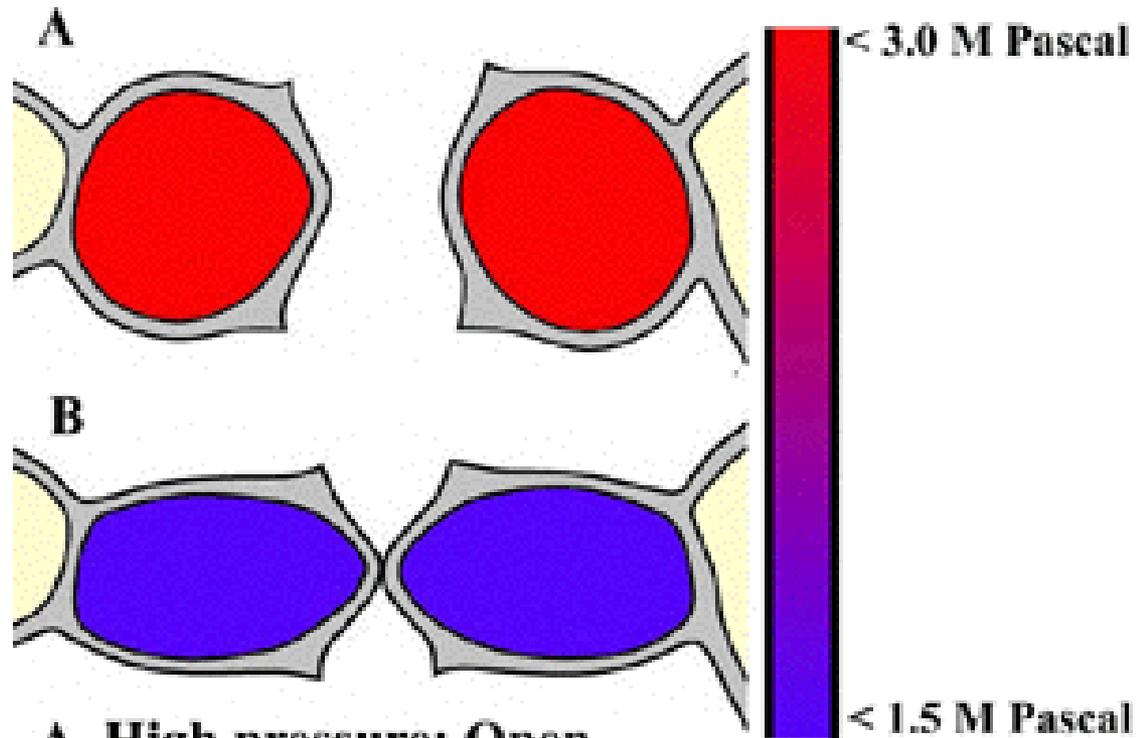


Distribuzione delle concentrazioni relative di potassio, cloro e fosforo lungo il profilo di uno stoma chiuso (a sin.) o aperto (a destra) dell'epidermide inferiore di *Vicia faba*. Misure con la microsonda a raggi X. In *Vicia* soltanto il K^+ , fra gli elementi illustrati, mostra un aumento considerevole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

OPENING AND CLOSING MECHANISM OF STOMATA



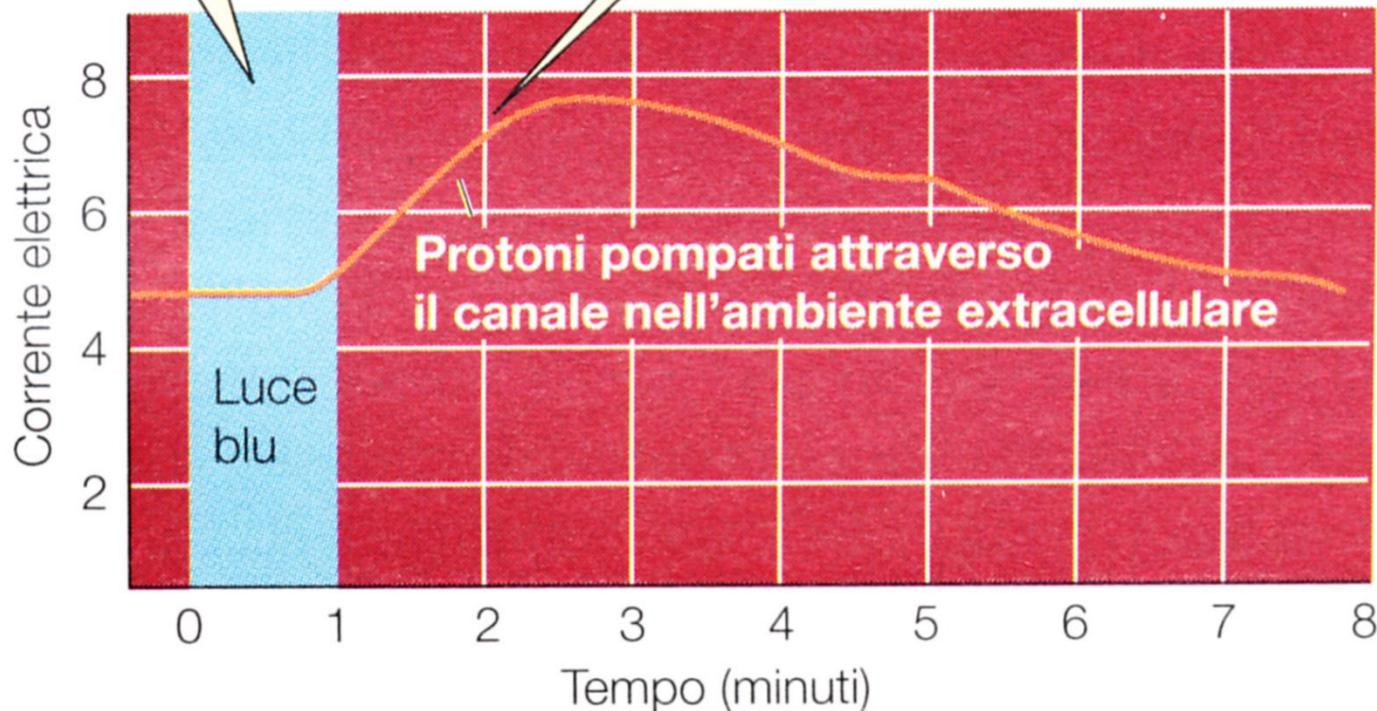
A. High pressure: Open

B. Low pressure: Closed

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.



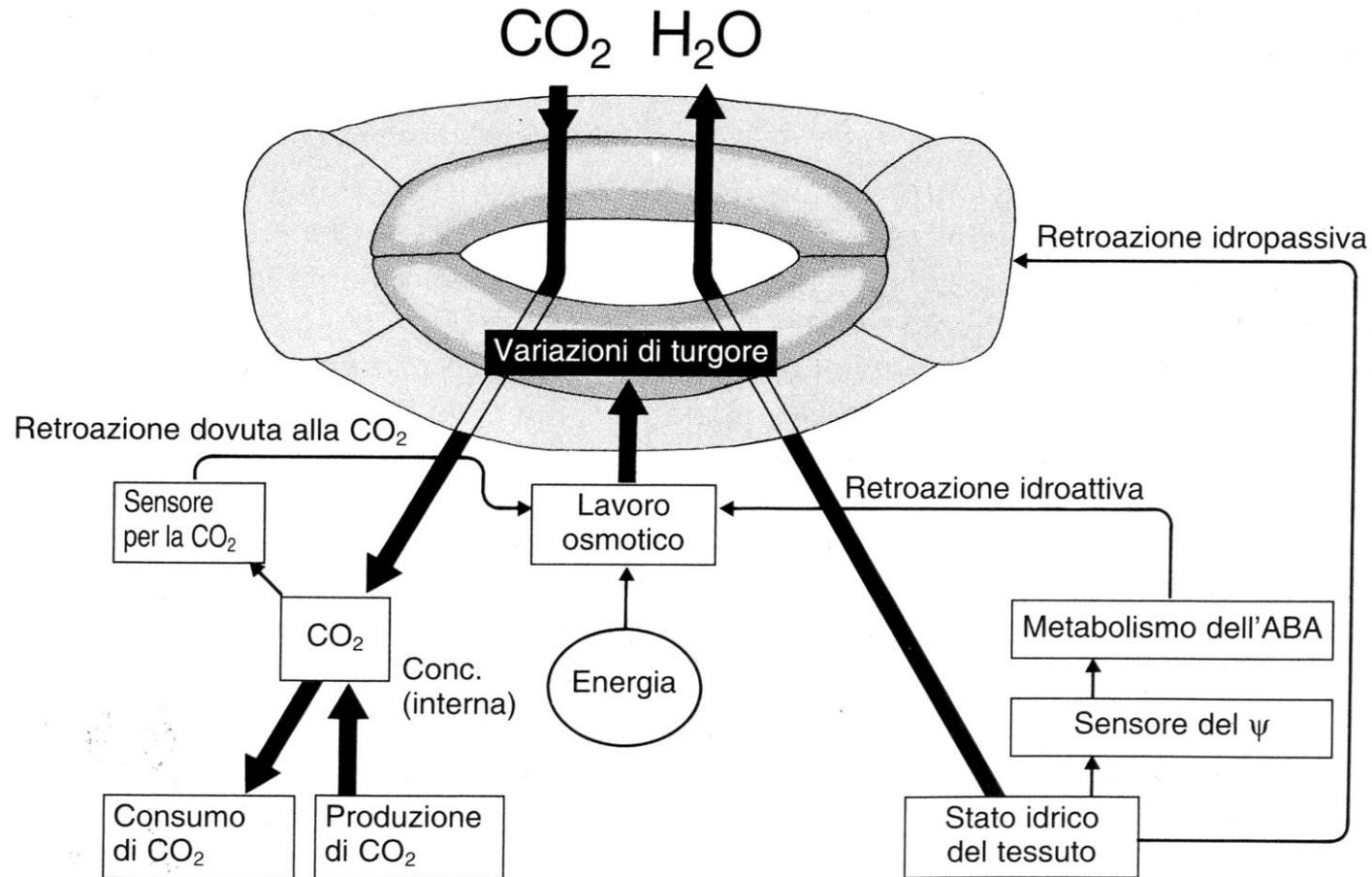
➤ In presenza di luce e H_2O :

l'apertura stomatica è favorita dalla luce intensa → la luce accelera la fotosintesi → si abbassa la concentrazione della CO_2 all'interno dei tessuti fotosintetici → i recettori di pressione parziale di CO_2 intervengono per determinare l'accumulo di K^+ all'interno dei vacuoli delle cellule di guardia.

➤ In assenza di luce (notte!) → il processo fotosintetico si interrompe → la respirazione dei tessuti prende il sopravvento → la concentrazione interna di CO_2 aumenta → si innesca il processo inverso e conseguente chiusura stomatica (*...piante CAM!!!*).

➤ In presenza di luce e poca H_2O : l'apertura degli stomi si riduce progressivamente ↔ riduzione di perdita di acqua dai tessuti, (evaporazione diretta dalle cellule di guardia) = **chiusura idropassiva**: le cellule di guardia perdono acqua più rapidamente delle restanti cellule epidermiche, che quindi esercitano una spinta laterale sulle cellule stomatiche → chiusura della rima.

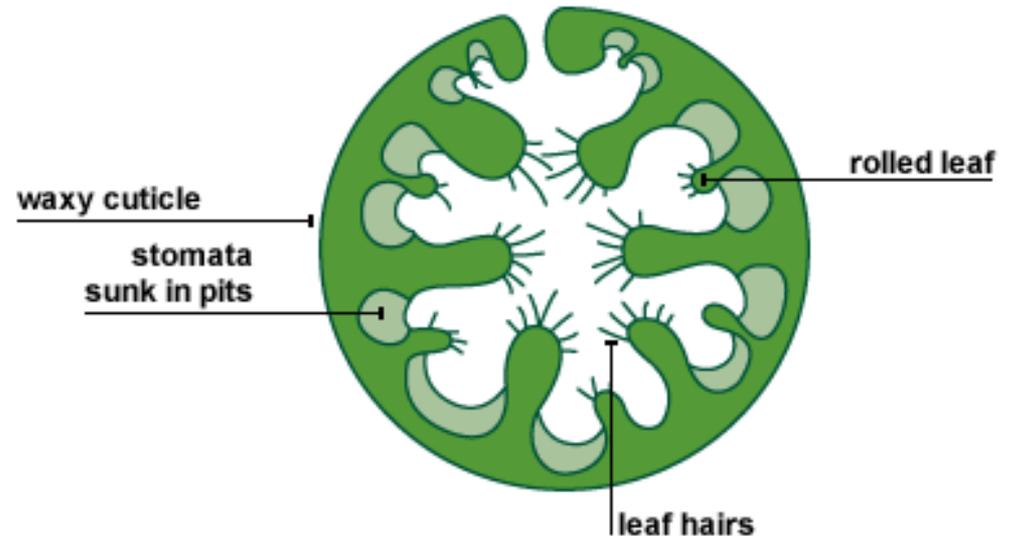
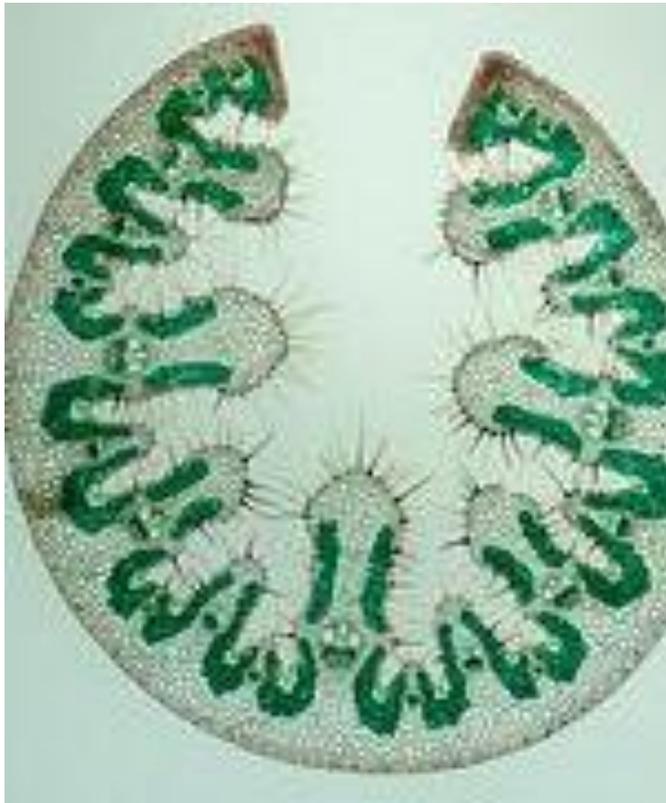
Chiusura completa degli stomi, blocco dei processi di assimilazione della $\text{CO}_2 \leftarrow \rightarrow$
AIDO ABSCISSICO (ABA, fitormone), prodotto dai tessuti fotosintetici e dall'apparato radicale, quando il loro potenziale idrico diventa fortemente negativo: diffondendo, esso arriva agli stomi, inducendo la chiusura dei canali di ingresso del K^+ e determinando l'apertura di canali di uscita per il rilascio dello stesso (**chiusura idroattiva**). - Le piante non dotate di questo regolamento ormonale continuano a perdere acqua.... il loro destino può essere segnato...



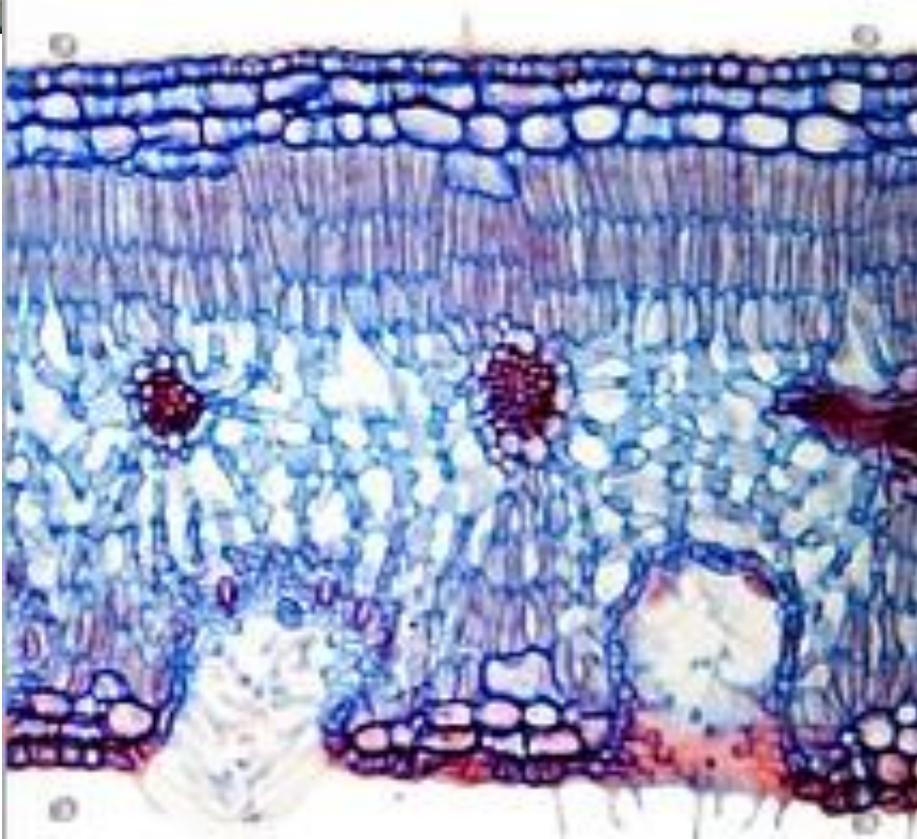
In piante di ambienti aridi: stomi parzialmente immersi, oppure sono disposti in speciali invaginazioni = **cripte stomatiche**, spesso coperte da peli = “**xeromorfosi**” → ulteriore riduzione della traspirazione, senza compromettere eccessivamente gli scambi di CO₂.



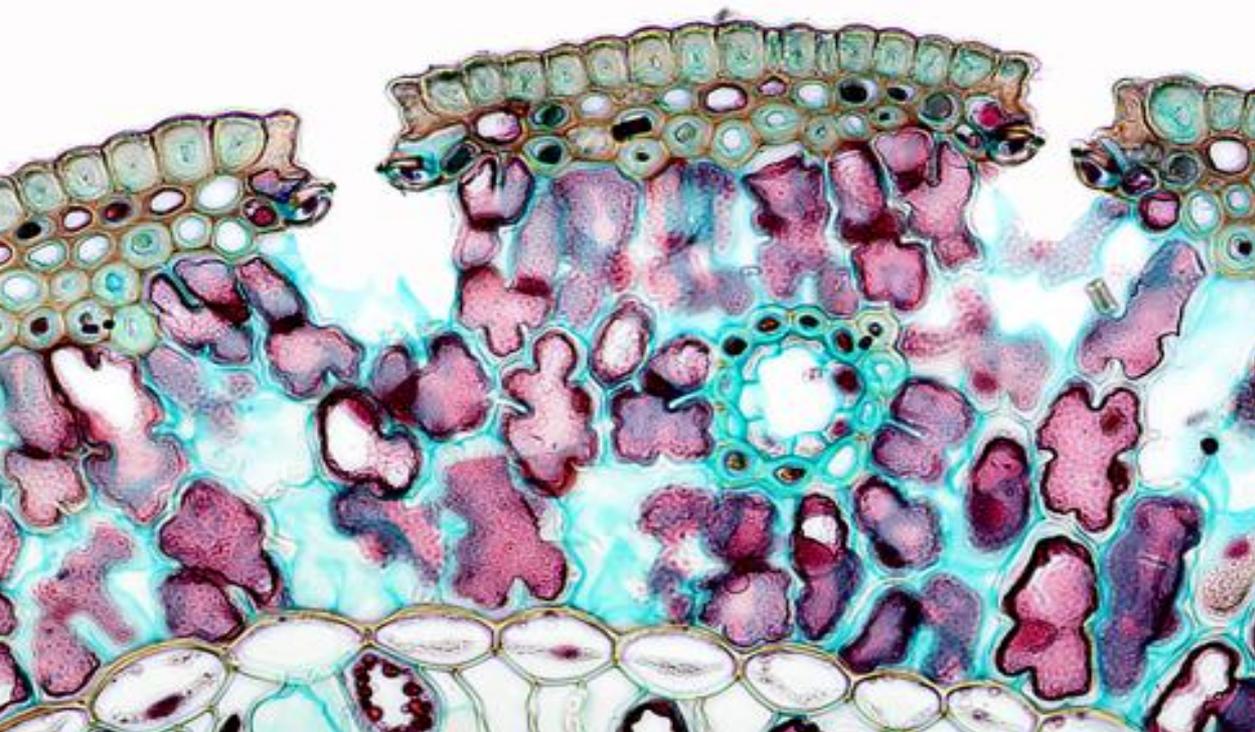
Ammophila arenaria



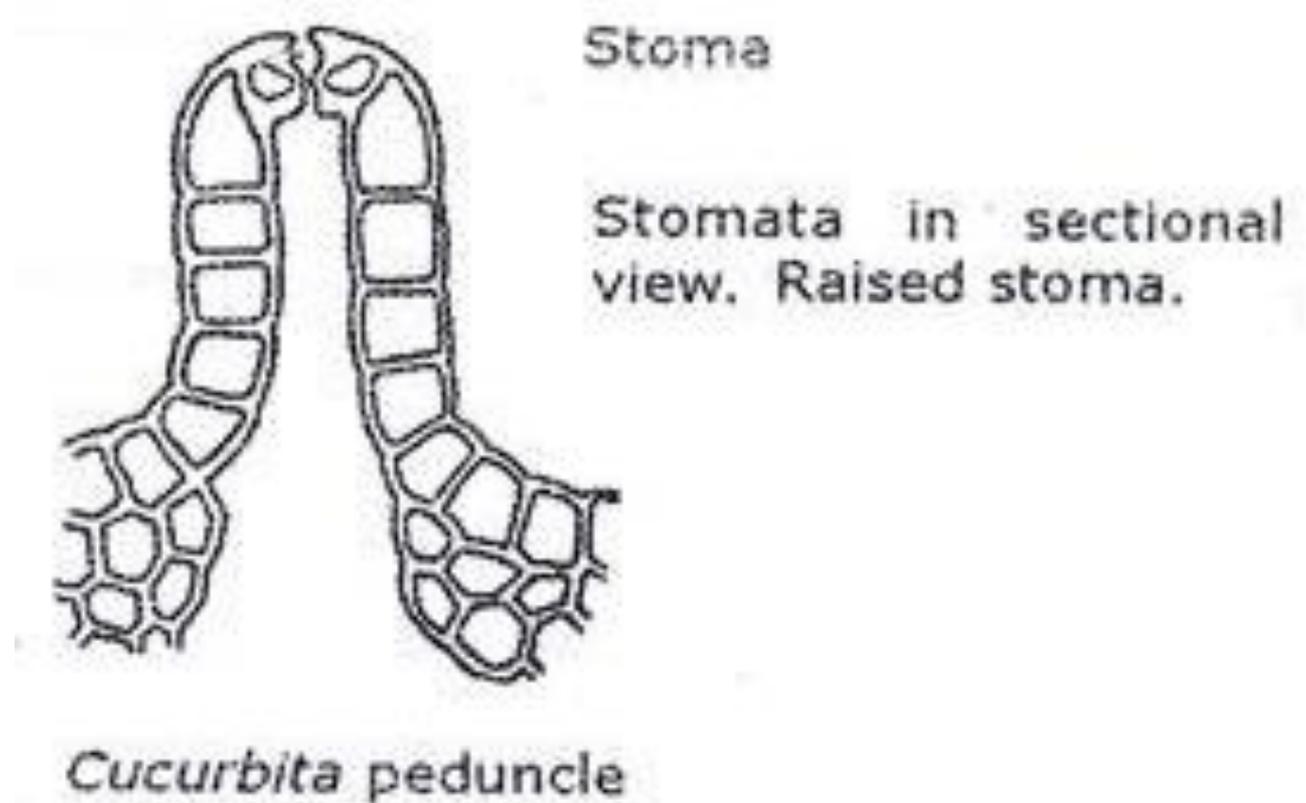
Nerium oleander



Pinus nigra



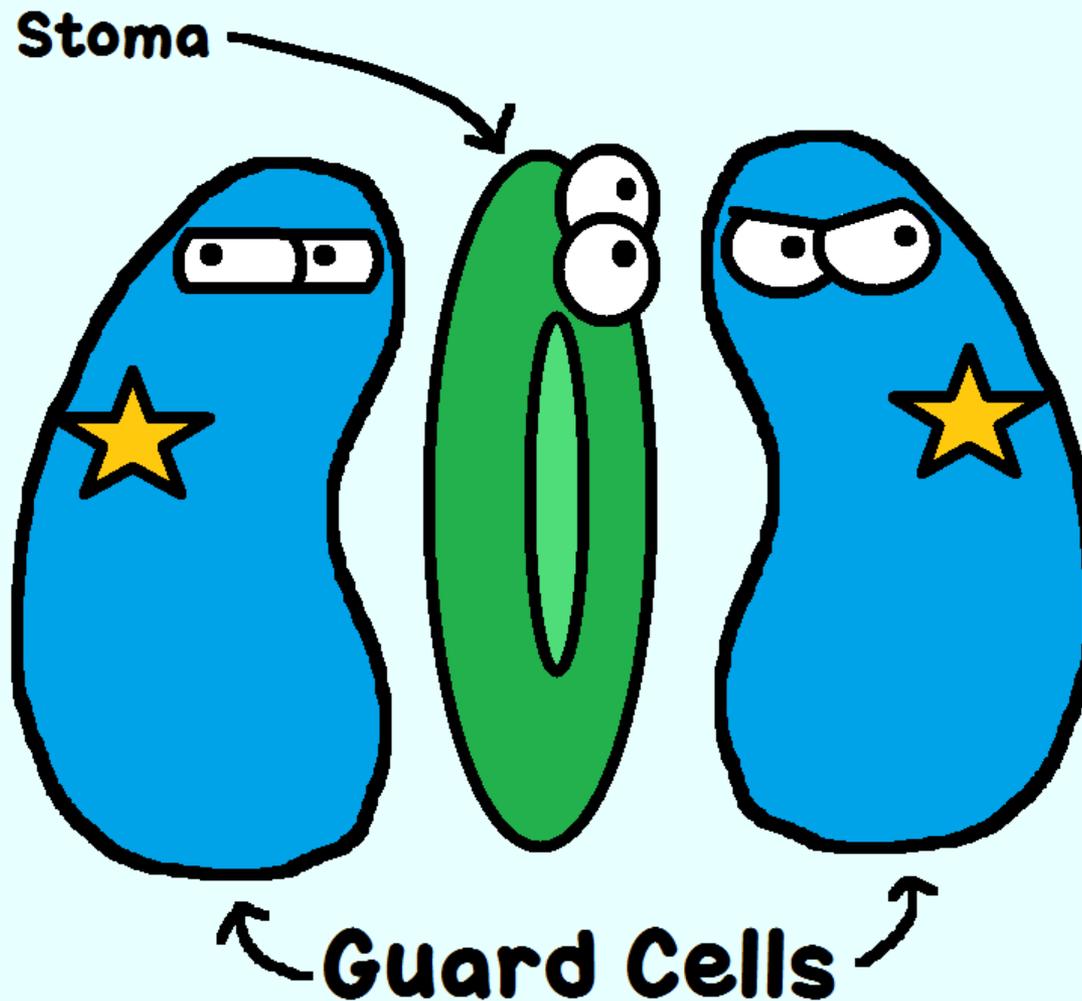
In piante di ambienti molto umidi (es. piante del sottobosco di foreste pluviali) si osservano **stomi estroflessi**, cioè collocati lungo creste o estroflessioni della lamina fogliare, per cercare di incrementare la traspirazione, quando l'aria è solitamente molto prossima alla saturazione.



Idatodi: complessi di **stomi acquiferi**, permettono la fuoriuscita di H_2O in eccesso dalla pianta → **guttazione**, la traspirazione non è sufficiente da equilibrare l'assorbimento radicale.

Alchemilla vulgaris





OBIETTIVI: 1) garantire la traspirazione fogliare, 2) → flusso di acqua in risalita lungo il sistema vascolare di trasporto → approvvigionamento di ioni assorbiti dal sistema radicale.

