

## A10/2 – I MOVIMENTI delle PIANTE e dei loro organi

La maggioranza delle piante viene considerata immobile per la buona ragione che è ancorata al suolo da un sistema di radici o da qualcosa di simile. Ciò generalmente è vero, almeno finché quest'affermazione è limitata alle piante pluricellulari, e finché si considerano i movimenti di **traslazione**, in cui è l'intero organismo a muoversi.

Ma vi sono movimenti di traslazione di tanti vegetali microscopici unicellulari; ed inoltre vi sono movimenti in cui si spostano solo parti od organi della pianta, e questi sono assai più frequenti di quanto non si pensi. Li esamineremo con qualche dettaglio, ma prima di iniziare dobbiamo approfondire alcuni fenomeni e concetti generali.

### Significato adattativo

I movimenti degli organismi viventi, come qualunque altro loro comportamento o qualunque fenomeno che si svolga in essi, non si sono affermati nel corso dell'evoluzione a caso, o per ragioni indipendenti, ma hanno più o meno sempre portato ad un miglioramento della capacità di sopravvivenza di ogni singola specie, ad un adattamento più efficace ad un certo ambiente. Un carattere che riducesse in un modo o nell'altro il tasso di sopravvivenza<sup>1</sup> ridurrebbe anche la consistenza numerica della specie, verrebbe “filtrato” dalla selezione e tenderebbe a scomparire, a favore di altri caratteri più “utili”. Un esempio per tutti: un movimento delle foglie in direzione della luce tende a favorire la fotosintesi clorofilliana<sup>2</sup> e quindi risulta normalmente “utile”; il carattere opposto sarebbe dannoso e verrebbe “castigato” dalla selezione; dunque, molte piante mostrano questo orientamento spontaneo verso la luce (vedremo che il suo nome esatto è “foto-tropismo positivo”) non per caso, ma perché è utile. Si tratta allora di un “adattamento” alla miglior sopravvivenza in un ambiente in cui la luce viene di solito da una regione ben definita (il sole). Per quasi tutti i caratteri ed i comportamenti degli organismi si può identificare questa utilità “adattativa”.

### Il meccanismo “S - R” (stimolo - risposta)

Vi sono movimenti nelle piante (e negli animali) che sono assolutamente spontanei o “autonomi”, e cioè sembrano essere provocati da un meccanismo interno dell'organismo, senza dipendere da un fattore esterno, da un elemento scatenante estraneo all'organismo stesso. Ne ripareremo.

Per contro, la maggioranza dei movimenti (e di moltissimi fenomeni viventi) è provocata da uno stimolo esterno, cioè da qualche fattore ambientale o da una sua variazione. Per es., una diminuzione dell'illuminazione provoca la chiusura di molti fiori, così come un rumore improvviso provoca la fuga di molti animali. In questi casi, vi è un rapporto stretto fra l'agente stimolante (variazione di luminosità, ad es.) e la “risposta”, cioè la reazione dell'organismo (chiusura dei fiori nel nostro esempio).

Il rapporto stimolo – risposta rientra nel fenomeno più generale della “eccitabilità” degli organismi viventi, cioè della capacità di essi di reagire, di modificare in qualche modo il loro stato interno od il loro comportamento esterno, in seguito a qualche modificazione dell'ambiente.

---

<sup>1</sup> In maggioranza, le piante visibili ad occhio nudo sono formate da un gran numero di cellule, ma vi sono piante microscopiche, generalmente acquatiche, formate da un'unica cellula, dette perciò “unicellulari”.

<sup>2</sup> espresso come rapporto fra individui fertili sopravvissuti ed individui morti in ogni generazione.

<sup>3</sup> quel processo per cui, sfruttando l'energia della luce, le piante verdi possono sintetizzare il glucosio da cui trarre tutta l'energia necessaria alle loro funzioni vitali. Questo processo richiede la presenza di quella sostanza verde chiamata “clorofilla”.

L'eccitabilità è una delle caratteristiche più essenziali della materia vivente in genere.

Vedremo che esistono nelle piante dei movimenti operati da tessuti od organi morti, essiccati (frutti secchi che si aprono spontaneamente quando sono maturi, ad es.), e qui non si può parlare di "risposta" consentita dalla "eccitabilità": si tratta di fenomeni puramente fisici; ma in molti altri casi si tratta di vere "risposte" di un organo od organismo vivente ad opportuni "stimoli". E qui s'impongono altre considerazioni.

In genere, uno stimolo trasmette all'organismo su cui agisce una qualche forma di energia, come nel caso della luce che stimola l'orientamento delle foglie, per tornare al primo esempio; ma l'energia che è necessaria alla reazione (il movimento delle foglie) non è fornita dallo stimolo, bensì da meccanismi interni all'organismo. Come paragone: quando si sfiora una trappola per topi o il grilletto di una pistola carica, l'energia trasmessa alla trappola o al grilletto è minima in confronto con l'energia contenuta nella risposta (scatto della trappola, movimento del proiettile). Lo stimolo è dunque solo un agente scatenante, che è in grado di liberare l'energia accumulata in qualche parte del sistema che reagisce; è l'energia contenuta nei tessuti della foglia a provocarne il movimento, non direttamente la luce.

E ancora: in pochi casi, specialmente con stimoli molto deboli, la risposta è proporzionale all'intensità dello stimolo; per es., se si tiene una pianta al buio per un certo tempo, e poi la si illumina per breve tempo, la pianta spesso si orienta verso la sorgente di luce, ed il movimento è proporzionale all'intensità della sorgente. In questi casi, anzi, vale la "legge della **quantità di stimolo**", secondo la quale l'ampiezza della reazione dipende dal prodotto di due fattori: l'intensità  $i$  dello stimolo (per es. della sorgente di luce) ed il tempo  $t$  durante il quale lo stimolo è stato applicato. Quello che conta è dunque questo prodotto, questa "quantità" di stimolo: intensità  $\times$  tempo di applicazione ( $i \times t$ ). In questi casi la risposta è proporzionale alla quantità:  $i \times t$ .

Ma spesso, soprattutto per stimoli forti, questa legge di proporzionalità viene soppiantata dalla "**legge del tutto o nulla**", secondo la quale, al disopra di un livello minimo o "di soglia", qualunque stimolo produce sempre lo stesso effetto: qualunque sia lo stimolo, o la pianta non risponde, oppure risponde a piena intensità ("tutto" o "nulla").

Naturalmente, quando si ha a che fare con esseri viventi, le cose non sono mai semplici, e così vi sono casi in cui uno stimolo eccessivo può provocare una diminuzione o addirittura un'inversione di risposta: per es., un'illuminazione moderata può provocare un orientamento di certe piante verso la sorgente, ma un'illuminazione eccessiva può provocare la reazione opposta.

Ma andiamo avanti.

Avviene in molti casi che in una pianta l'organo sensibile allo stimolo non sia lo stesso in cui ha sede la reazione. Per es.: in un germoglio di avena, si ha un incurvamento verso una sorgente di luce se il germoglio è illuminato da un lato; la parte sensibile alla luce è piccolissima, e cioè la punta del germoglio, per una lunghezza di pochi decimi di mm. Ma l'incurvamento non si verifica sulla punta, bensì molti millimetri più in basso, anche se questa parte viene tenuta al buio. Così certe piante (mimose esotiche, ad es.) ripiegano le foglie se vengono urtate, ma il ripiegamento si propaga lungo i piccioli delle foglie e lungo i rami, fino a qualche decimetro di distanza dal punto stimolato. Questi esempi ci fanno capire che il punto sensibile, o comunque il punto stimolato, TRASMETTE l'eccitazione ad organi lontani, che reagiscono indirettamente, anche quando l'organo stimolato di per sé non reagisce. Vi è dunque una trasmissione dello stimolo da un punto ad un altro della pianta. Questa trasmissione è quasi sicuramente dovuta alla diffusione di sostanze che si formano nel punto stimolato e si diffondono lentamente ai tessuti vicini. Non si può pensare ad una trasmissione di stimoli con un meccanismo elettrico, come avviene nella conduzione nervosa degli animali, poiché nelle piante non esiste alcuna struttura in grado di fornire una trasmissione di impulsi nervosi. Un sistema nervoso, per quanto rudimentale, è riscontrabile nella grande maggioranza degli animali, anche in quelli unicellulari, ma MAI nelle piante.

Ignoriamo per ora i movimenti delle piante legati a fenomeni puramente fisici. Come abbia-

mo appena accennato e come vedremo in altri casi, risulta chiaro allora che gli stimoli in un organismo vegetale si propagano per via chimica e la risposta generalmente lenta nasce proprio dalla modesta velocità di trasmissione, anzi di diffusione, dei messaggi chimici che si attivano nell'ambiente interno dei tessuti vegetali. Si tratta in genere di sostanze che agiscono in concentrazione minima, e si producono all'interno stesso dei tessuti in risposta allo stimolo, anche se spesso si tratta non di produzioni *ex novo*, ma di variazioni di concentrazione, oppure semplicemente di migrazioni della sostanza da un territorio all'altro. La piccola concentrazione, l'azione altamente specifica e la produzione in sede dei tessuti fanno rientrare queste sostanze nella categoria degli ormoni<sup>4</sup> o, genericamente, degli enzimi – sostanze ad azione catalitica capaci d'influenzare una o più funzioni biologiche.

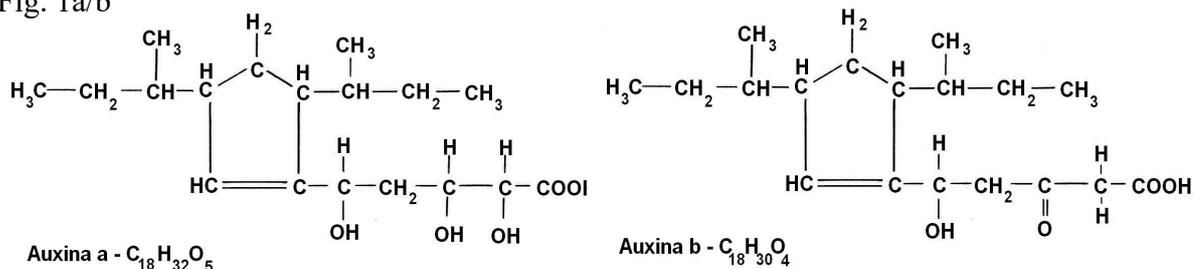
Prima di procedere, può essere utile elencare i principali ormoni vegetali riconosciuti, in particolare quelli implicati nei fenomeni di accrescimento differenziale, alla base della categoria dei "tropismi", di cui parleremo.

Molti nomi di tali ormoni indicano spesso sostanze a composizione indefinita che si suppone provochino effetti osservati, anche se poco chiari.

I principali, ed i più studiati, sono definiti "auxine" (dal greco "auksō" = accrescere), di cui vanno distinte almeno due formule differenti:

- Auxina **a**. È un triossiacido: ac. auxentriolico, cristallizzabile.
- Auxina **b**. Simile alla forma **a**. Ac. auxenolonico, un lattone della precedente.

Fig. 1a/b

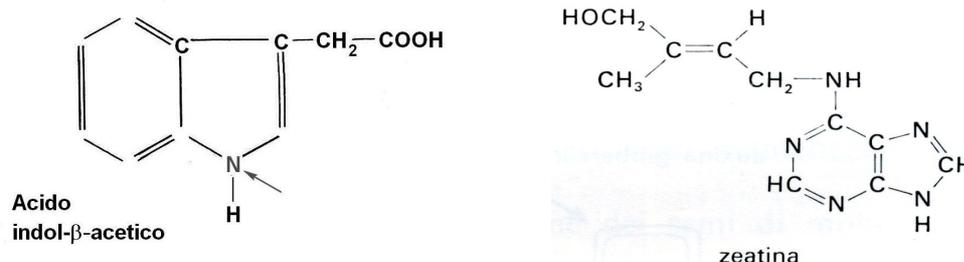


Le due auxine qui nominate sono sostanze ternarie, non contenenti azoto. Esse sono particolarmente concentrate nei tessuti giovani in fase di sviluppo, soprattutto a livello degli apici dei germogli.

Alle auxine si deve il fenomeno noto come **dominanza apicale**: il germoglio posto all'apice del fusto, in cui tali ormoni risultano particolarmente concentrati, impedisce lo sviluppo delle gemme laterali, che restano dormienti, e favorisce la crescita dei rami laterali in senso orizzontale. Come vedremo, lo stesso ormone, a seconda della concentrazione e di fattori ambientali, può avere azione assai diversa.

– Eteroauxina. Nome ormai superato (Kögl e Erleben) in quanto la sostanza, dal punto di vista chimico, non ha molto a che fare con le auxine (è una sostanza quaternaria, contenente un atomo di azoto), anche se l'azione è simile. Si tratta di acido indolacetico (IAA), assai diffuso, simile per azione all'ac. fenilacetico, all'indoletanolo, all'indolacetaldeide, ecc.

Fig. 2a/b



<sup>4</sup> Si distinguono le "sostanze attivanti", che agiscono solo negli esseri viventi, dagli enzimi, che agiscono anche su materiale inanimato. Le "sostanze attivanti" comprendono ormoni, prodotti dallo stesso organismo in cui operano, e vitamine, che gli animali devono assumere dall'ambiente o dai cibi. Le vitamine sono prodotte solo dalle piante, tranne la vitamina D<sub>2</sub> (calciferolo, liposolubile) che può venire sintetizzata dall'organismo animale.

Le citochinine, gruppo di composti proteici, tra cui la zeatina (figura precedente), la chinetina e l'isopentenil-adenina; sembra vengano sintetizzate e comunque sono presenti soprattutto all'apice delle radici; si trovano anche nei frutti immaturi, nei semi e nelle foglie giovani. Esse favoriscono la divisione cellulare.

Sarebbero correlate col pigmento blu fitocromo, una cromoproteina vegetale, del gruppo delle ficobiline (associate alla clorofilla), di cui dovremo ancora parlare.

L'acido abscissico, o ABA, è chimicamente un terpene formato da 15 atomi di carbonio; viene prodotto a livello dei cloroplasti. Questo ormone sembra agire quando si presentano stimoli ambientali sfavorevoli alla pianta, come la scarsità di acqua e di sali minerali nel terreno. L'acido abscissico ha, in generale, un effetto di inibizione della crescita, e induce la quiescenza delle gemme e dei semi, ossia uno stato di inattività metabolica che permette a questi organi vegetali di superare le condizioni svantaggiose.

Il gruppo delle gibberelline comprende circa 50 composti che vengono indicati come GA1, GA2, GA3 e così via. Il GA3, in particolare, corrisponde all'acido gibberellico ed è tra i più studiati. Il luogo di elaborazione di questi ormoni sembra risiedere nelle foglie più giovani. La loro azione è quella di promuovere la crescita dell'intera pianta.

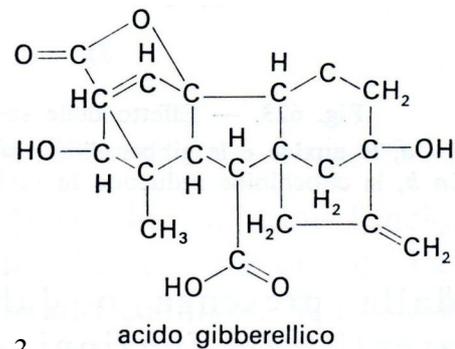


Fig. 3

L'etilene è un alchene a 2 atomi di carbonio e rappresenta l'unico composto con azione ormonale che sia volatile: l'etilene, infatti, è un gas, incolore, di odore dolciastro. Esso viene prodotto nelle piante soprattutto a livello dell'apice del germoglio, dalle foglie verso la fine della stagione vegetativa, dai fiori e dai frutti all'inizio della maturazione. L'etilene stimola in molte piante il processo di fioritura; inoltre, determina la maturazione dei frutti.

Fig. 4



Questo gas viene prodotto industrialmente ed ha molte applicazioni in agricoltura ed in chimica per via del suo doppio legame, che gli conferisce una notevole reattività.

#### I tempi della risposta

Torniamo ora ad esaminare come si sviluppa nel tempo un meccanismo di stimolo – risposta (S – R). Indipendentemente dalle leggi della “quantità di stimolo” o del “tutto o nulla”, si può immaginare che nessuno stimolo è efficace, per quanto duraturo, se non supera una “soglia” minima. Anche noi, per quanto a lungo spalanchiamo gli occhi, non riusciamo a percepire una sorgente di luce se è troppo debole. Ma, anche per la durata, esiste una soglia minima: una reazione presuppone che lo stimolo, comunque intenso, agisca per un tempo (“tempo di presentazione”) che non deve essere minore di un valore limite.

Ma non basta: fra l'inizio dello stimolo e l'inizio della risposta esiste un ritardo, una latenza o “tempo di reazione”; se non altro per la necessità di una trasmissione dell'eccitazione, un certo tempo deve trascorrere.

In genere, in un meccanismo di stimolo – risposta occorre considerare almeno tre fasi:

- percezione (lo stimolo deve provocare qualche modificazione nell'organo sensibile);
- trasmissione (la modificazione si deve trasmettere dall'organo sensibile all'organo in grado

di reagire);

- reazione (modificazione finale nell'organo predisposto a rispondere allo stimolo).

Anche fra gli animali superiori il meccanismo si svolge secondo questo schema. Per es., se io tocco un corpo troppo caldo, vi è prima una modificazione in qualche punto della mia pelle (percezione); poi lo stimolo viene trasmesso al sistema nervoso centrale, elaborato e ritrasmesso ai muscoli; infine i muscoli si contraggono (reazione) ed io ritiro il braccio prima di aver avuto il tempo di rendermi conto di ciò che è successo<sup>5</sup>.

Per concludere il nostro esame sullo sviluppo del meccanismo “stimolo – risposta” rispetto al tempo, ricordiamo che, al termine della risposta, l'organo o la pianta sensibile entra in una fase di stanchezza, di esaurimento, durante la quale non reagisce più, o diventa insensibile. Occorre che passi un certo tempo “di **refrattarietà**” perché venga ripristinata la sensibilità iniziale (**restituzione** o **restaurazione**). Non si dimentichi però che certi movimenti, specie del tipo passivo, possono venir effettuati una volta sola, non sono ripetibili (basti pensare all'apertura di un frutto maturo).

## I MECCANISMI FONDAMENTALI

Esaminiamo ora il meccanismo alla base di tutti i movimenti delle piante, e constateremo che esso è ben diverso da quello dei movimenti negli animali<sup>6</sup>. Cominciamo da questi ultimi.

In tutti gli animali, a quanto sembra, il movimento è dovuto ad elementi contrattili, che possiamo chiamare genericamente “fibre muscolari”; negli animali più evoluti, le fibre possono riunirsi in fascetti ed in organi (muscoli), ma la singola “fibra” è sempre costituita da fibrille assai fini, in grado di accorciarsi (contrarsi). Il meccanismo della contrazione è basato sull'esistenza, all'interno delle fibrille, di serie di molecole filiformi parallele fra loro; queste molecole sono di due tipi<sup>7</sup> e le molecole dei due tipi formano dei gruppi separati, come dei doppi pettini che si incastrano l'uno nell'altro in modo che le molecole dei due tipi risultino affiancate. Si guardi la fig. 5 in cui i tratti orizzontali sottili e spessi simboleggiano i due tipi di molecole:

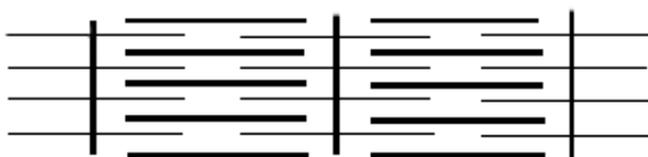


Fig. 5 - Schema elementare delle fibrille contrattili dei muscoli animali.

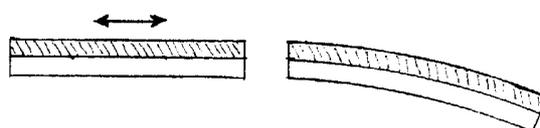


Fig. 6 - Schema del meccanismo di flessione di un organo vegetale.

Le linee orizzontali più grosse rappresentano molecole di **miosina**, una proteina a molecole filiformi; le linee più sottili, attraversate da linee verticali ingrossate, rappresentano molecole di **actina**, un'altra proteina a molecole allungate. Come si vede, i due tipi di molecole formano come dei pettini i cui denti si intercalano; ogni molecola di un tipo è circondata da due o più molecole dell'altro. La contrazione di questa struttura si verifica quando uno dei due tipi di “pettini” si incastra nell'altro e la struttura globale si accorcia. Il perché le molecole di un tipo scorrano sulle molecole dell'altro tipo, in modo da provocare l'“incastro”, è spiegato dalla formazione di “legami” chimici fra una molecola e l'altra, legami che rappresentano delle specie di ancoraggi, di ponti, capaci di attrarre una molecola rispetto all'altra. La formazione e lo scioglimento di questi legami chimici è frutto di complesse reazioni che richiedono energia (fornita in ultima analisi dal glucosio sciolto nei liquidi organici attraverso un mediatore chimico, l'ATP = adeno-

<sup>5</sup> Questo è un banale esempio dei meccanismi nervosi “riflessi”.

<sup>6</sup> Forse, questo è uno dei caratteri che meglio differenziano gli animali dalle piante.

<sup>7</sup> Tutto questo discorso è assai semplificato, ma rende l'idea del fenomeno fondamentale della contrazione.

sintrifosfato) e che vengono scatenate dagli impulsi elettrici trasmessi dalle fibre nervose che entrano in relazione con le fibre muscolari attraverso speciali strutture a bottone (“sinapsi”) dove avviene lo scambio di mediatori chimici. In ogni caso, l’energia viene liberata dall’ATP nella sua interazione con la miosina, che si comporta in questo modo come un enzima.

Ebbene, questo meccanismo a scorrimento di molecole filiformi della coppia actina - miosina è alla base di TUTTI gli organi contrattili e quindi di quasi tutti i movimenti osservati in TUTTO il mondo animale, dalle amebe all’elefante. Questa universalità del meccanismo della contrazione, come di altri processi fondamentali della vita, (la respirazione cellulare, la duplicazione del genoma, la sessualità, ecc.) aiuta per inciso a comprendere che la materia vivente si basa su pochi meccanismi fondamentali, in infinite combinazioni.

E nelle piante?

Nelle piante, è un’altra cosa: non vi sono strutture capaci di accorciarsi (né ossi a cui i muscoli si possano collegare); i movimenti sono sempre di incurvamento o allungamento/contrazione globale di un organo. Si veda la fig. 6 : vi è schematizzata una struttura (per es. il picciolo di una foglia) che possiamo immaginare divisa in due parti uguali da un piano orientato nel senso della lunghezza; possiamo ammettere che le due parti siano strettamente collegate fra loro, come avviene in un organo qualunque. Supponiamo ancora che la parte di sopra si allunghi o che la parte di sotto si accorci (vedremo come ciò può avvenire); l’organo nel suo complesso, finché le sue due parti restano collegate fra loro, non può che ripiegarsi verso il basso: la parte di sopra, allungandosi, non può scorrere su quella inferiore (abbiamo supposto che le due parti non possano staccarsi), ma la obbliga a curvarsi e viene trascinata in questo incurvamento poiché non può staccarsi. L’incurvamento è dovuto ad una variazione di lunghezza, ma la variazione deve essere diversa nelle due parti dell’organo.

Questo meccanismo viene sfruttato nei contatti “bimetallici” usati nei termostati dei ferri da stiro, dei frigoriferi, ecc.: due lamine di metalli diversi, con diverso coefficiente di dilatazione, vengono saldate fra loro nel senso della lunghezza; ad ogni variazione di temperatura, la lunghezza delle due lamine varia, ma in maniera diversa, e l’insieme delle due si incurva andando ad aprire o chiudere un contatto che consente alla resistenza del ferro da stiro, od al compressore del frigorifero, di ripristinare la temperatura voluta.

Una prova sperimentale del fenomeno si può avere tagliando una striscia di carta (1 cm di larghezza, circa, e 10 cm di lunghezza) e tenendola appesa verticalmente per un estremo; alitando delicatamente sulla striscia su una delle sue facce, si ottiene un suo incurvamento, che scompare dopo poche decine di secondi, supponendo di non alitare più. Il fenomeno è dovuto al fatto che la superficie inumidita dall’alito si gonfia e si allunga più dell’altra.

L’esperimento riesce con certi tipi di carta più che con altri, ed alitando su una faccia più che sull’altra. Può riuscire meglio ritagliando da un dato foglio due strisce uguali, ma con tagli perpendicolari fra loro; incollando fra loro le due strisce, originariamente orientate in direzione diversa, si riproduce una specie di “bimetallico” che sfrutta il fatto che ogni tipo di carta si dilata in una certa direzione più che in quella perpendicolare.

Ora vediamo come una parte di un organo vegetale, uno strato di tessuto, ecc. possano accorciarsi o allungarsi, senza bisogno delle fibre contrattili tipiche degli animali. I meccanismi principali sono quattro.

••**Crescita differenziale:** una parte di un organo può accrescersi (in lunghezza) più velocemente dell’altra; un simile meccanismo di “crescita differenziale” dipende dall’ineguale distribuzione degli ormoni di crescita vegetali già citati, detti genericamente “auxine”; i movimenti dovuti ad una differenza di crescita sono in genere lenti, proprio perché la crescita in lunghezza di un tessuto presuppone apporto ed organizzazione di materiali. L’accrescimento in lunghezza di un organo vegetale si svolge generalmente a carico di un allungamento delle singole cellule; se un movimento deve essere relativamente veloce, non si possono attendere i tempi della moltiplicazione cellulare.

Per contro, in certi casi si è constatato che l’incurvamento di un organo vegetale è dovuto ad una riduzione dell’accrescimento da un lato dell’organo, mentre nell’altro lato tutto procede come di norma: esistono anche fenomeni d’inibizione.

••**Turgore**: le cellule vegetali, a differenza di quelle animali, possiedono in genere una “parete” impregnata di cellulosa, lignina, od altro, e quindi relativamente rigida; la concentrazione di zuccheri, sali ecc. all’interno della cellula è sempre superiore a quella dei liquidi circolanti fra una cellula e l’altra (la “linfa”) per cui fra interno ed esterno della cellula si crea una differenza di pressione “osmotica” che tende a far entrare acqua nella cellula. In questo modo, la cellula è sempre gonfia d’acqua, cioè “turgida”, e si irrigidisce come un palloncino ben gonfiato. Ebbene, una variazione del turgore interno di una cellula varia le sue dimensioni e la sua lunghezza. La variazione del turgore può dipendere da:

— una variazione della **concentrazione** dei liquidi interni o esterni della cellula con migrazione di acqua dentro o fuori la cellula (e sarà questo un fenomeno piuttosto lento);

— una variazione di **permeabilità** della membrana circondante la cellula, la quale può improvvisamente diventare permeabile all’acqua e far abbassare bruscamente la pressione interna della cellula per fuoriuscita di acqua. Tali fenomeni sono sempre mediati da processi chimici, da migrazione di ioni, ecc. È questa la causa dei movimenti vegetali più veloci.

••**Assorbimento** di acqua da parte di un tessuto secco; quando un oggetto è capace di assorbire anche il vapor d’acqua che è sempre sciolto nell’aria, in proporzione maggiore o minore, lo si chiama **igroscopico**; uno strato di tessuto igroscopico che aderisce ad uno meno o per niente igroscopico, al variare dell’umidità dell’aria si allungherà o si accorcerà più dell’altro strato e si ritorna al meccanismo descritto sopra<sup>8</sup>. Questo è un movimento passivo, non legato a fenomeni viventi.

Prima di proseguire, vale la pena di approfondire il fenomeno dell’igroscopicità.

Quasi tutti i componenti delle pareti delle cellule vegetali (varie forme di cellulosa e pectine) sono più o meno igroscopici; in certi casi una cellula morta proveniente da un’atmosfera secca aumenta il proprio volume fino a 5 volte in atmosfera umida. Se un organo o una cellula sono composti da strati di materiali che sono differenti per potere igroscopico o per orientamento delle fibrille (cellulosa), una variazione del contenuto di acqua può portare a differenti variazioni di volume in differenti parti dell’organo o della cellula e quindi a tensioni interne ed incurvamenti. Tutto dipende dalla distribuzione delle parti con diverso potere igroscopico.

Se il materiale igroscopico ha una struttura fibrillare, come la cellulosa, e le fibrille sono disposte nel senso della lunghezza, quell’organo tenderà ad incurvarsi o raddrizzarsi nel senso della sua lunghezza (brattee di carlina, fig. 39, pag. 20); se le fibrille hanno un andamento trasversale, l’organo si piegherà a doccia; se sono oblique, l’organo si attorciglierà ad elica (figg. 23, a destra, e 24). A volte, le tensioni interne possono portare alla rottura di un equilibrio e ad uno scatto, vale a dire ad un movimento irreversibile (fig. 23 e 26–29), mentre in genere i movimenti igroscopici sono reversibili.

I casi di piegamento–raddrizzamento igroscopico sono più comuni di quanto si creda: a pag. 21 accenneremo ai movimenti circadiani dei rami degli abeti; in piccolo, anche i denti esterni che circondano l’urna dei muschi si aprono per favorire l’uscita delle spore in aria secca, si chiudono in aria umida. La “rosa di Gerico” (*Anastatica hierochuntica*, Crucifera nordafricana), ripiega i rami a palla attorno al frutto in aria secca, li apre in aria umida.

••**Disseccamento**; è il fenomeno inverso: uno strato di tessuto, al variare dell’umidità dell’aria, può seccarsi ed accorciarsi più o meno rispetto agli strati contigui, ed abbiamo di nuovo una variazione differenziale di lunghezza.

Gli ultimi due meccanismi descritti (igroscopicità e disseccamento) si verificano in tessuti morti, a differenza degli altri due (crescita e turgore), ed in questo caso provocano movimenti “passivi”, cioè dovuti a cause fisiche, senza intervento di fenomeni vitali. Vedremo un primo esempio nelle figure seguenti, da 7 ad 11 (*Equisetum avense* o “coda di cavallo”, Equisetacee) ed altri nella sezione dedicata ai movimenti passivi (figg. da 25 a 29, pag. 15/16).

<sup>8</sup> Si verifica facilmente un caso del genere esaminando al microscopio (basta un obiettivo 4:1) le spore degli equiseti – un gruppo di Pteridofite affini alle Felci – detti “code di cavallo”. Ogni spora di forma sferica porta, aderenti in un punto di essa, due filamenti incrociati detti “aptèri” leggermente avvolti ad elica. Basta alitare sul vetrino ed i due aptèri, in una frazione di secondo, si avvolgono sulla spora formando un vero gomito. Si vedano le figure qui sotto. Qualcosa di analogo avviene con gli “elatèri” delle spore delle Epatiche (Crittogame simili ai muschi, fig. 10).

Tutti gli altri movimenti, legati all'attività vitale dei tessuti, si possono chiamare "attivi".

**Non è possibile descrivere qui tutti i dettagli della struttura dei tessuti vegetali capaci di provocare e di favorire un qualche tipo di movimento, ma il meccanismo fondamentale è sempre quello dell'allungamento o accorciamento differenziale fra i due lati di un organo flessibile.**

Ora dobbiamo descrivere i fenomeni più noti di movimento nelle piante, tentandone una classificazione. Escluderemo, ovviamente, i movimenti dovuti al semplice accrescimento dimensionale degli organi, fenomeno comune a tutti i tessuti e gli esseri viventi.

Fig. 7/8/9 A destra in alto, la generazione primaverile fertile, priva di clorofilla, che porta la spiga degli sporangi. A sinistra, la forma sterile estiva.

A destra in basso, la spiga (1) che porta le foglioline (2) (sporofilli) con gli sporangi (sp). In 3, la spora a secco, con gli apteri (a) distesi. In 4 la spora inumidita, con gli apteri avvolti su di essa.



(Fig. 9 da: G. GOLA, G. NEGRI, C. CAPPELLETTI; Trattato di Botanica; UTET; 1951; pag. 839, modif).

Fig. 9 (sotto)

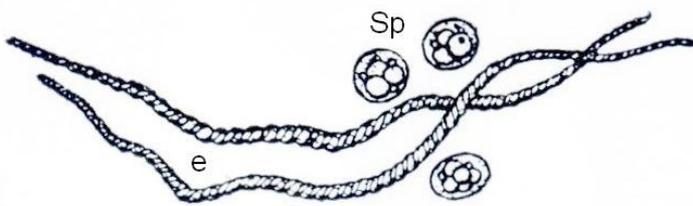
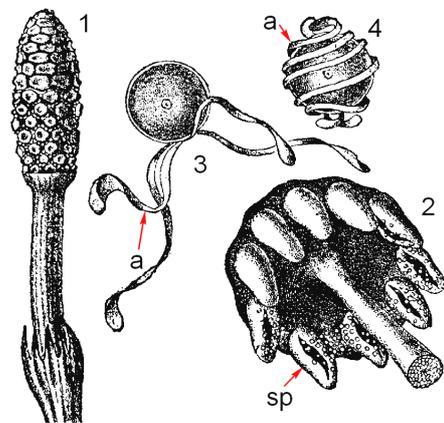
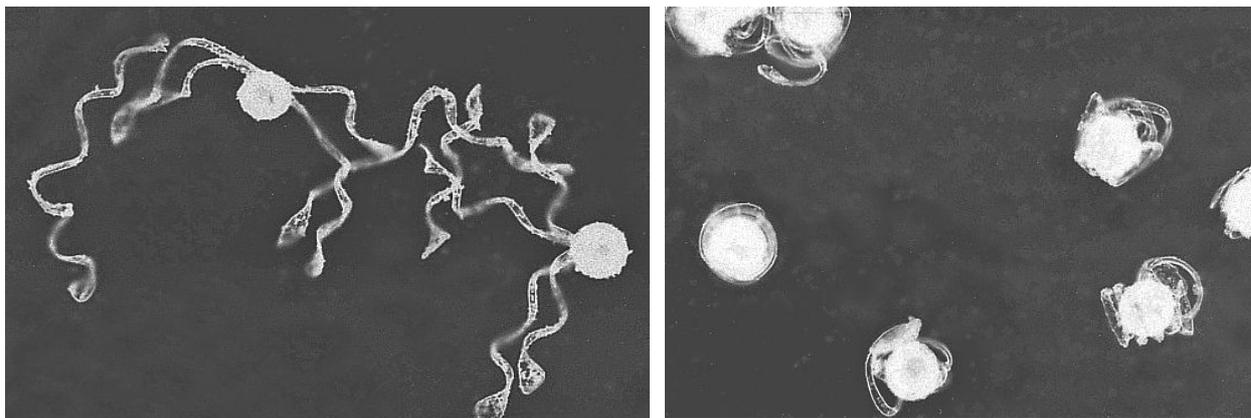


Fig. 10 (qui sopra a sinistra) – Spore (Sp) ed elateri (e) di *Marchantia polymorpha*, una Epatica dei luoghi umidi.

Gli equiseti ("code di cavallo") sono piante senza fiori, affini alle felci, che vivono ai margini dei fossi ed in genere in terreni incolti umidi. In alcune specie nostrane, all'inizio della primavera, spuntano dei fusti senza foglie che portano in cima una specie di piccola spiga (fig. 8 qui sopra, a destra, ed 1 in fig. 9); ogni spiga è formata da minuscole foglie ad ombrellino ("sporofilli", 2 in fig. 9) con l'orlo ornato di ampolline (sporangia, **sp** in fig. 9) che si aprono a maturità ed emettono una polverina verdastra costituita da spore. Ogni spora, microscopica, è formata da una pallina su cui sono fissati due filamenti ondulati, detti "apteri" ("a" in fig. 9). In aria asciutta, gli apteri sono distesi e quasi diritti (3 in fig. 9 e fig. 11a); in aria umida, essi si avvolgono a spirale su se stessi circondando la spora (4 in fig. 9 e fig. 11b). Questo movimento è rapidissimo (poiché gli apteri sono sottilissimi e l'assorbimento di umidità da parte loro è veloce) e si può ripetere infinite volte, anche quando le spore sono state conservate per anni in luogo asciutto.



Figg. 11 a/b – Spore di *Equisetum arvense* in aria asciutta (a sinistra) ed umida (a destra).

Non è difficile, in primavera, trovare le pannocchie di equisetio; raccogliendole e depositandole in luogo asciutto sopra un foglio di carta, anche se non sono mature, finiranno per seccarsi ed emettere le spore.

Si raccolgano le spore asciutte in un sacchetto di plastica, dove si possono conservare a tempo indeterminato.

Se ne prelevi un grumo con un paio di pinzette e lo si scuota su un vetrino qualunque; la pioggia di spore che ne deriva è sufficiente. Si osservi il vetrino con un ingrandimento non inferiore a  $40\times$ , anche con un microscopio stereoscopico. Si vedono meglio le spore appoggiandole su un pezzo di carta nera ed illuminandole di lato. Per osservare il movimento degli apteri (rapidissimo) si chiedi ad un'altra persona di alitare delicatamente sulle spore mettendo la bocca (ben aperta per non creare una corrente d'aria troppo veloce) a pochi centimetri dalle spore stesse.

## MOVIMENTI INTRACELLULARI

Si tratta in genere di movimenti attivi, in ambito microscopico, ignoti ai più, che danno un'idea pregnante di come si esprime la vita.

Nelle cellule animali il **protoplasma**<sup>9</sup> presenta piccole sacche ripiene di liquido, separate dal citoplasma da una sottile membrana (tonoplasto): i **vacuoli**. Queste strutture sono piccole e spesso transitorie, legate a funzioni particolari, come la fagocitosi<sup>10</sup> dei protozoi e dei leucociti.

Nei vegetali, i vacuoli sono quasi assenti nelle cellule giovani in fase di moltiplicazione, ma diventano numerosi durante la maturazione della cellula e confluiscono in un unico vacuolo, che occupa la maggior parte del suo spazio interno. Il citoplasma allora si può ridurre ad un sottile strato che aderisce internamente alla **parete** (la parete cellulosica che si forma durante la maturazione all'esterno della **membrana** plasmatica che è comune anche alle cellule animali). In questi casi, il nucleo si addossa anch'esso alla parete (fig. 13) oppure si trova al centro di "briglie", sottili strisce irregolari di citoplasma (fig. 12).

Il **tonoplasto** è sede di un intenso trasporto attivo di sali, il che determina, all'interno del vacuolo, il raggiungimento di concentrazioni più elevate di quelle citoplasmatiche. Assorbendo acqua per osmosi il vacuolo allora aumenta di volume e determina l'accrescimento per distensione delle giovani cellule vegetali che ancora non possiedono una parete molto rigida.

Esercitando una pressione contro la rigida parete esterna, il vacuolo assume così una funzione idrostatica – si potrebbe parlare di "idroscheletro" interno alla cellula – e permette alla cellula stessa di presentare una certa consistenza; inoltre, riassorbendo o espellendo acqua, mantiene costante il turgore cellulare al variare della concentrazione dei fluidi extracellulari.

Gli eventuali pigmenti del succo vacuolare sono soprattutto le antocianine, responsabili del colore rosso o blu di molti frutti e fiori, colori che virano facilmente al variare del pH del succo vacuolare.

<sup>9</sup> Si chiama "protoplasma" la materia vivente in genere, escludendo i contenuti non viventi dei tessuti (cristalli, amido, grassi, ecc.). Se si esclude il nucleo cellulare, si parla di "citoplasma".

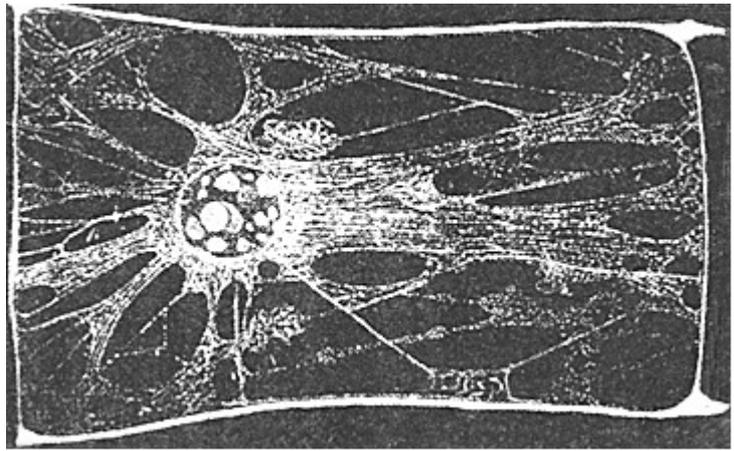
<sup>10</sup> La fagocitosi è un processo di ingestione cellulare di particelle o sostanze estranee (dal greco, phago, "mangiare" e kytos, "cellula"), tramite l'emissione di prolungamenti citoplasmatici che inglobano il corpo estraneo.

Fig. 12 – Cellula di un pelo di *Cucurbita pepo* (zucca). 120 ×.

Al centro della cellula il nucleo, circondato dal citoplasma ridotto a sottili briglie che lo collegano alla parete.

Il resto del volume interno è occupato da sacche (vacuoli) ripiene di liquido (succo vacuolare) che è poco denso nelle cellule giovani, ma può arricchirsi di prodotti di riserva o pigmenti (oli, proteine, zuccheri, ecc.) nelle cellule adulte.

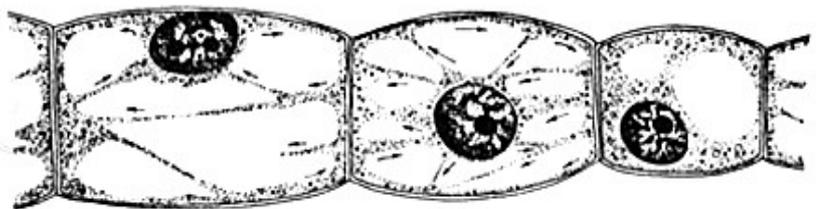
Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973.



Ora, proprio lungo le briglie citoplasmatiche della cellula vegetale matura, si osserva facilmente un movimento continuo, un fluire del citoplasma lungo le pareti o le briglie, reso visibile *in vivo* dallo spostamento delle numerose particelle solide in esso sospese (mitocondri, ribosomi, ecc.). Si dà il nome di “**ciclosi**” a questo fenomeno, che ha per lo meno la funzione di facilitare il trasporto di materiali all’interno della cellula e renderne omogenea la distribuzione. La velocità di questi spostamenti, è ovvio, può variare molto, ma può raggiungere valori di 50  $\mu$ /s, pari a 3 mm/min. Meno di un minuto per fare il giro di un’intera cellula.

Fig. 13 – Pelo staminale di *Tradescantia virginica*. Il nucleo è centrale, come nella figura precedente o addossato alla parete. I vacuoli sono in bianco. Le frecce indicano le correnti citoplasmatiche.

Da: C. CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, UTET, Torino, 1975



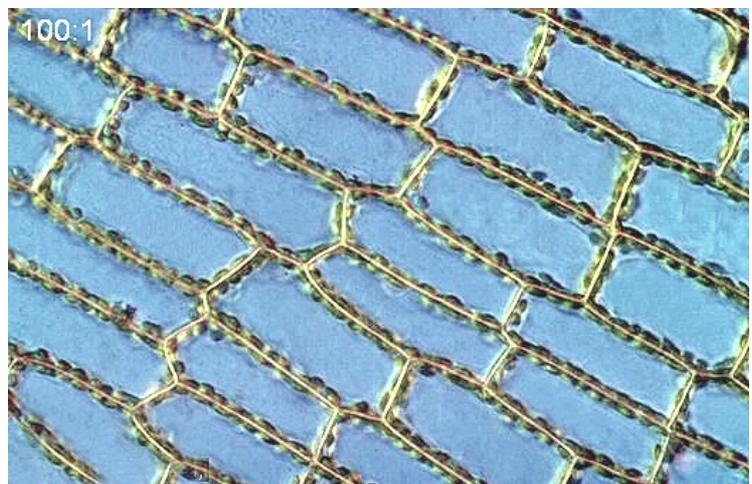
Tale fenomeno si osserva facilmente al microscopio in cellule isolate, come molti peli di piante, quando sono formati da singole cellule o catene di cellule.

Altri movimenti interni alla cellula sono visibili riguardo ad uno degli organuli più caratteristici dei vegetali: i **cloroplasti**. È noto che essi si spostano lungo le pareti della cellula esposte alla sorgente di luce in modo da cogliere al meglio una debole illuminazione (figura seguente) oppure si addossano alle pareti parallele al fascio illuminante nel caso di illuminazione troppo forte.

Fig. 14 – Epidermide vegetale monostratificata nella quale una sorgente debole illumina il tessuto da un’angolazione da destra in alto.

È chiara la disposizione “opportunistica” dei cloroplasti.

I movimenti dei cloroplasti sono sempre molto lenti e svolgono una funzione chiaramente adattativa.



Un caso singolare di movimento intracellulare riguarda i granuli di pigmento presenti in molti tessuti, che danno ai medesimi colori vari, anche rapidamente cangianti.

Se ci si consente un’escursione fuori del mondo vegetale, è noto che molti animali possono

mutare di colore, anche rapidamente: Anellidi (sanguisughe), Crostacei, ecc.

Fig. 15 – Esempio di cromatofori nell'epidermide di un anellide. I pigmenti sono pienamente distribuiti nelle ramificazioni non contrattili della cellula.

In altri animali (seppie, camaleonti, ecc.) i granuli di pigmento sono immobili, ma le ramificazioni sono accorciate o distese da piccoli muscoli esterni.

Negli animali citati, la variazione di colore è dovuta alla migrazione di granuli di pigmento, anche di colore diverso, lungo i prolungamenti ramificati della cellula (figura seguente).

Deve esistere quindi anche qui una specie di ciclosi capace di muovere i granuli all'interno della cellula, ma con la raffinatezza di muovere solo i granuli di un certo colore e non altri. Le cellule contenenti granuli di pigmento sono dette **cromatofori**.

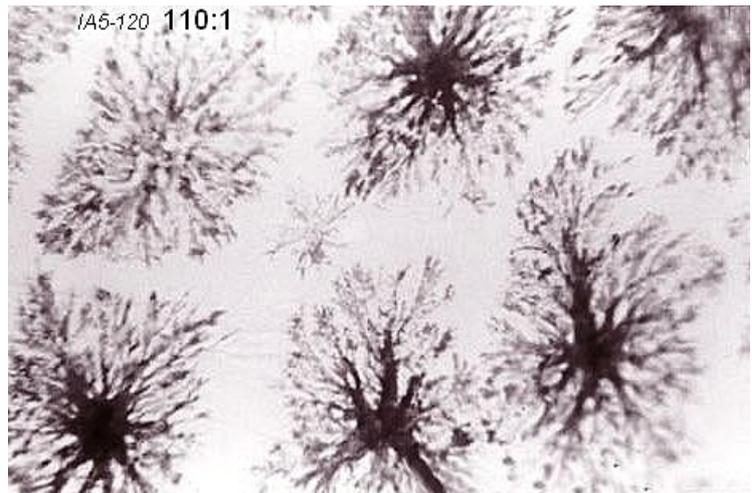
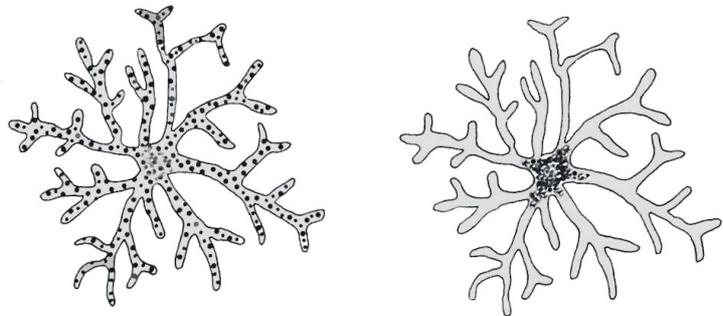


Fig. 16 – Schema di migrazione dei granuli di pigmento all'interno di un cromatoforo di un crostaceo.

Il meccanismo del cambiamento di colore in questi animali rientra in genere nel fenomeno del mimetismo e prende avvio da stimoli visivi (percezione del colore dell'ambiente) che scatenano una catena di reazioni per via umorale e/o nervosa.



Altro caso di motilità intracellulare è anche quello che si osserva nelle alghe unicellulari Diatomee, ben note per il loro rivestimento siliceo a due valve. Su un qualunque substrato<sup>11</sup>, esse si muovono lentamente strisciando, spesso in percorsi contorti. Benché assai difficile da verificare, la causa del movimento è ora interpretata come scorrimento a mo' di cingolo di uno strato di citoplasma che circonda l'intera cellula e che pare emergere da una fessura mediana delle valve (rafe). Probabilmente, è la stessa causa del movimento tremolante delle alghe Cianoficee *Oscillatoria*, così chiamate proprio per i movimenti alternati delle catene di cellule.

Fig. 17 – Due diverse diatomee d'acqua dolce *in vivo*. S'intravedono i cloroplasti.

Gli aloni che circondano i due individui sono dovuti alla tecnica d'osservazione: il contrasto di fase. In campo chiaro, le diatomee sarebbero poco visibili a causa della trasparenza del loro protoplasma e delle due valve silicee che le proteggono (frustoli). Le uniche parti di esse sempre visibili sono le eventuali gocce d'olio, che nelle diatomee hanno la funzione di materiale di riserva, in luogo dell'amido presente nella maggioranza delle piante.

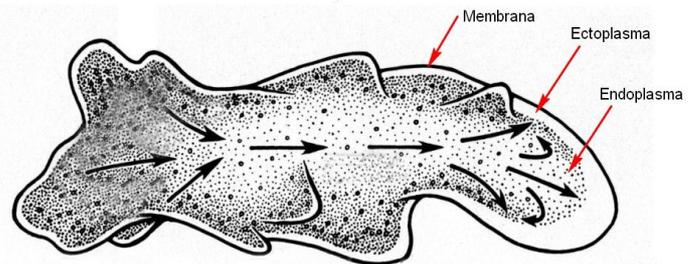


Il caso dello scorrimento del citoplasma nelle diatomee rientra forse nel più generale fenomeno dei **movimenti ameboidi**. Anche qui, in cellule isolate, è facile osservare uno scorrimento

<sup>11</sup> Si chiama "substrato" il piano su cui poggia un organismo (superficie del suolo, fondo marino o lacustre, fusti di piante o gusci di altri animali, ecc.).

interno di flussi (rivelati dal movimento degli organuli<sup>12</sup> in sospensione) in direzione generalmente ben definita. A differenza della ciclosi, tali movimenti possono consentire il movimento della cellula sul substrato o la fagocitosi, che definiamo subito sotto.

**Fig. 18** – Schema di movimento ameboide. La membrana cellulare, per variazioni di tensione superficiale, tende a dilatarsi e gonfiarsi da un lato e venir subito riempita dal citoplasma che è spinto dalla parte opposta della cellula. Sono certamente complessi i fenomeni fisici e chimici che regolano questo gioco di forze interne, probabilmente legati a spostamenti attivi di ioni.



Il movimento ameboide porta così alla continua sporgenza di estroflessioni di citoplasma (**pseudopodi**) che, se diretti più o meno nello stesso senso, consentono all'animale di strisciare sul substrato.

I movimenti e la forma degli pseudopodi sono assai vari in diverse specie o, all'interno della stessa specie, variano a seconda delle condizioni ambientali e della fase del ciclo vitale in cui il microorganismo si trova (si parla di filopodi, lobopodi, ecc.). Si può meglio comprendere la loro dipendenza dalla tensione della membrana pensando ad un palloncino gonfiato riscaldato da un lato con un asciugacapelli: se la parete del palloncino si allenta in un dato punto rispetto al resto, lì si formerà un'estroflessione, uno pseudopodio artificiale.

Il movimento ameboide è caratteristico di un'intera classe di Protozoi (Sarcodici, Amebini), ma sono ben noti i movimenti ameboidi in una fase del ciclo vitale dei Mixomiceti (funghi mucilluginosi), nei globuli bianchi del sangue ed in alcune alghe.

**Fig. 19** – Esempio di Ameba d'acqua dolce in movimento.

Si può facilmente comprendere poi come l'emissione di pseudopodi possa aver funzione alimentare in quanto utile ad inglobare particelle organiche dal liquido ambiente (**fagocitosi**), il che avviene sia nelle Amebe che nella fase ameboide dei Mixomiceti.

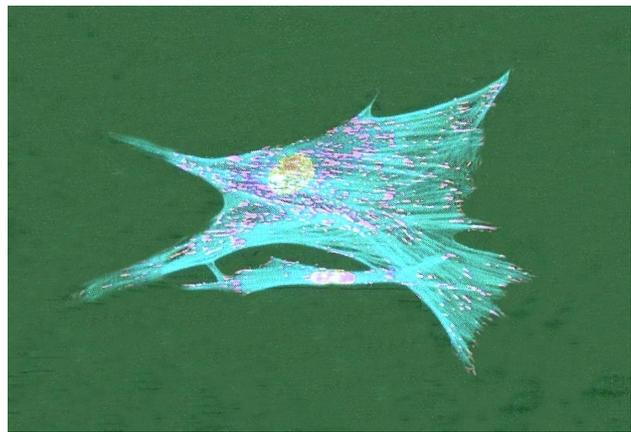
Nei nostri globuli bianchi la fagocitosi rientra nel meccanismo di difesa contro corpi estranei, microbi, ecc.



Ora, i movimenti interni alla cellula vegetale possono essere dovuti a cause semplicemente fisiche, come variazioni di pressione nel citoplasma o all'interno dei vacuoli, ma occorre fare qui un'eccezione al concetto espresso all'inizio: possono trovarsi anche nelle cellule vegetali elementi contrattili comuni agli animali e cioè le fibrille muscolari, già citate a pag. 5.

<sup>12</sup> Organulo o organello si chiama qualunque parte vivente del citoplasma che se ne differenzi per struttura e funzione.

Fig. 20 – In un fibroblasto del tessuto connettivo umano speciali tecniche di fluorescenza mettono in evidenza un fitto apparato di fibrille di actina le quali costituiscono una specie di scheletro interno della cellula (citoscheletro) che le conferisce una forma propria.

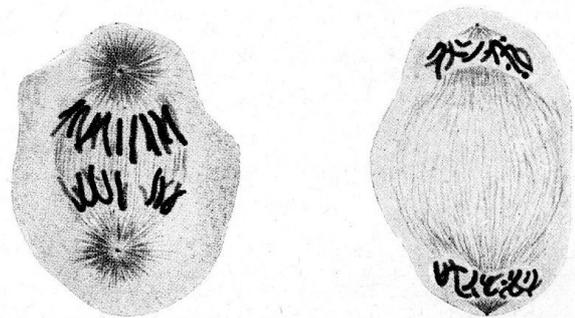


Poiché tali fibrille contrattili sono così diffuse in tutte le cellule viventi, nulla vieta che esse costituiscano la base anche per i movimenti interni del protoplasma.

Sembra assodato che esse contribuiscano ai movimenti di ciclosi, migrazione di cloroplasti o granuli di pigmento, come quelli illustrati sopra.

Accanto ai filamenti di actina si trovano in tutte le cellule viventi altre strutture filiformi contrattili di complessa struttura: i microtubuli, di natura proteica, di cui parleremo a pag. 25 a proposito dei flagelli. Tali filamenti intervengono sempre durante la divisione cellulare più comune, la **mitosi** o **cariocinesi**. Senza entrare nei dettagli, durante la mitosi all'interno della cellula “madre” si forma un fascio fusiforme di tali microtubuli (fuso mitotico) che convergono verso due corpiccioli diametralmente opposti (centrioli). Con la contrazione dei microtubuli, i cromosomi vengono separati nelle loro due metà che si portano rispettivamente verso il centriolo dello stesso lato. Un vero movimento intracellulare attivo, veramente universale, alla base della divisione di ogni cellula vegetale o animale.

Fig. 21 – La fase finale della mitosi vede i due gruppi di cromosomi omologhi che si spostano rapidamente verso i due poli opposti della cellula. Il movimento si svolge a spese della contrazione dei microtubuli.



## MOVIMENTI PASSIVI

Nei vegetali si tratta, come già accennato, di movimenti di tessuti od organi morti, dovuti a sole cause fisiche; si producono questi movimenti come risultato di tensioni interne, come frutto di energie accumulate durante la naturale maturazione o sviluppo di un organo.

A volte, questi movimenti sono unici ed **irreversibili**, e portano alla distruzione definitiva di quella carica di energia che li ha provocati: parliamo ad es. di quei frutti secchi deiscenti<sup>13</sup> in cui, per un fenomeno di disseccamento, certi strati di tessuti si accorciano più di altri e tendono a provocare un incurvamento. Nei frutti, in genere, la parete è formata da più di una valva (si parla di **carpelli**, cioè di foglie trasformate, portatrici degli ovuli) e le valve sono collegate fra loro per i margini, lungo linee dette “suture”. Se i carpelli tendono a curvarsi verso l'esterno, per un certo tempo rimangono saldati fra loro lungo le suture e dall'esterno non è visibile alcun movimento; ma i carpelli entrano in tensione, e quando la tensione supera la resistenza delle suture, i carpelli possono staccarsi fra loro ed aprirsi anche di scatto verso l'esterno liberando o proiettando i semi. In fig. 23 si vede, al centro, un frutto maturo di geranio selvatico (*Geranium palustre*); ad un certo momento, le sottili valve del frutto si incurvano bruscamente verso l'esterno e, rimanendo collegate fra loro per l'apice, sollevano la base e proiettano i semi lontano (a sinistra). Nella stessa figura, a destra, si vede il frutto (baccello) di una Papilionacea (*Lotus*) il quale, seccandosi,

<sup>13</sup> cioè che si aprono spontaneamente a maturità. “Secchi” nel senso di “non carnosì”.

mostra un distacco rapido dei due carpelli che si arrotolano e liberano i semi; ciò avviene in molte specie della stessa famiglia (fagiolo, ginestra, ecc.). In altri frutti (saponaria, papavero, ad es.), si apre solo l'apice del frutto per divaricazione dell'estremità dei carpelli.

Quelli citati sono movimenti passivi, eseguiti da organi e tessuti morti. Sia pure presenti in organi vivi, vi sono altri movimenti passivi dovuti ad una scarica di energia accumulata per l'aumento di pressione interna di un organo.

Così avviene nell'esplosione del frutto del cocomero asinino (figura seguente).

Fig. 22 – Nelle nostre colline è possibile osservare i frutti del “cocomero asinino” (*Ecballium elaterium*, Cucurbitacee). A maturità, la polpa del frutto si liquefa ed assorbe acqua aumentando la propria pressione interna; tanto basta affinché, al minimo urto, il picciolo si stacchi e, liberando un foro nella parete rigida, lasci uscire il succo assieme ad i semi.

Un astuto metodo di disseminazione, dovuto ad un fenomeno di turgore.

Inutile dire che questo movimento è irripetibile.

(Foto G. Pastorino, “Il seme”, Genova)



A volte, invece, i movimenti passivi sono **reversibili** e possono ripetersi un numero illimitato di volte; in questi casi l'incurvamento è dovuto ad un assorbimento o perdita di umidità da parte del tessuto, in relazione all'umidità dell'aria, e si parla di “movimenti **igroscopici**” (pag. 7). S'intende che la variazione di umidità provoca un allungamento od un accorciamento diseguale in due parti opposte dello stesso organo. Ne sono esempi i frutti di *Erodium* (altra Geraniacea) in cui il lungo stilo si avvolge ad elica quando è secco, mentre si raddrizza quando è inumidito <sup>14</sup> (fig. 24).



Fig. 23 - Frutti secchi di geranio selvatico e *Lotus* che si aprono spontaneamente a maturità con un brusco scatto.

Da: G. GOLA, G. NEGRI, C. CAPPELLETTI; Trattato di Botanica; UTET; 1951; pag. 524, modif.

<sup>14</sup> Per questa loro proprietà, questi frutti sono stati usati come semplici igrometri: fissando la base del frutto ad un'assicella, la punta si muove come una lancetta d'orologio al variare dell'umidità dell'aria.

Fig.24 - Frutti di *Erodium* (Geraniacee), secco ed inumidito  
 Da: G. GOLA , G. NEGRI, C. CAPPELLETTI; Trattato di Botanica; UTET; 1951; pag. 523.

Un altro caso di movimento igroscopico reversibile è quello degli **aptèri** ed **elatèri** delle spore di Equiseti e di Epatiche, illustrato più sopra (pagg. 7 – 9).

Anche negli sporangi di molte Felci si osserva qualcosa di simile, complicato da una forma d'instabilità.

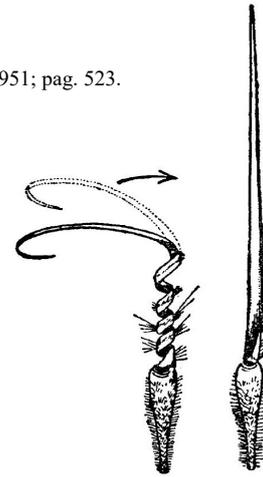


Fig. 25 – Sotto le fronde di molte felci (in questo caso, *Polypodium vulgare*, comune anche in Italia) si osservano piccole macchie brunastre (“sori”, dal greco soròs = mucchio) costituite da gruppi di sporangi, piccole vescichette piene di spore, ognuna dotata di un sottile peduncolo.



Fig. 26/27 – Alcuni sporangi di felce. La parete, monostratificata, è assai sottile, ma lungo un meridiano si osserva un “annulus”, una catena di grosse cellule con parete molto ispessita su tre lati.

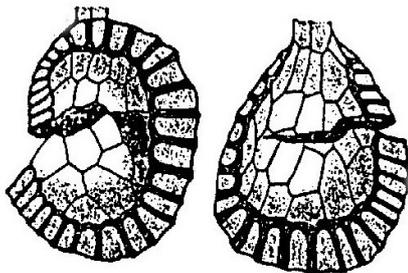
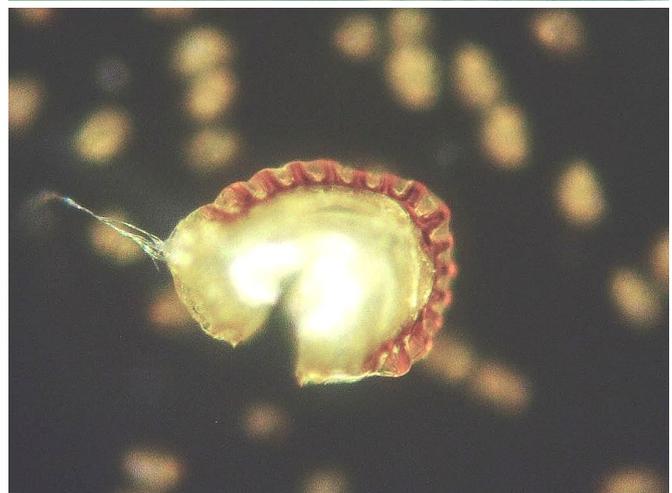


Fig. 28 (a destra) – Uno sporangio in fase di apertura. La parete sottile si sta lacerando poiché l’annulus è in via di raddrizzamento. Alcune spore si sono già liberate (sfocate, sullo sfondo).



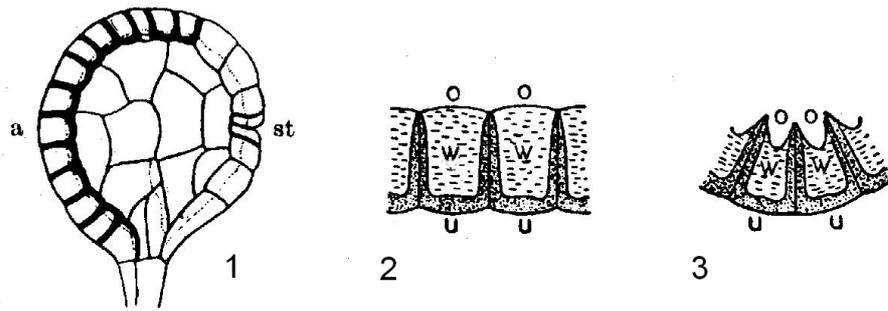


Fig. 29 - Sporangio di Polipodio (1) con annulus (a) e posizione di rottura preferenziale (st); porzione di annulus fresco (2) e disseccato, in fase di incurvamento verso l'esterno (3); **u** è la parete interna ingrossata dell'annulus, **o** è la parete sottile esterna.

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973, pag. 394.

Facilmente osservabile è il movimento degli sporangii di molte felci: sotto le fronde di molte felci nostrane si formano d'estate gruppi ("sori") di sporangii, minuscole vescichette con un sottile peduncolo (fig. 25/29); la parete della vescica, che è piena di spore, è formata da uno strato sottile di cellule, rinforzato però da una catena di grosse cellule disposta in senso meridiano; questa catena ("a" in fig. 29-1) è detta **annulus** ed è assai robusta poiché le pareti interne e laterali delle cellule (**u**) sono assai ispessite, come si vede in (2); la parete esterna ("**o**") invece è molto sottile. Le cellule sono rigonfie d'acqua ("**w**") e non sono sede di tensioni particolari. Durante la maturazione, le cellule dell'annulus perdono acqua, il loro contenuto si riduce e le pareti esterne sottili si incurvano verso l'interno, cioè consentono una diminuzione di volume della cellula (fig. 29-3). Ma in questo modo le pareti laterali tendono ad avvicinarsi, e la superficie interna dell'annulus tende a curvarsi all'infuori; per questa via, l'annulus si raddrizza, trascina con sé la parete sottile dello sporangio e la lacera; in pochi secondi, lo sporangio si apre. A questo punto il sistema diventa instabile; sopravviene un altro fenomeno: la tensione dell'annulus, così forzatamente curvato, diviene eccessiva, la membrana sottile delle cellule dell'annulus ("**o**", fig. 29) si stacca dalla masserella d'acqua rimasta nella cellula ("**w**")<sup>15</sup> e l'annulus si richiude di colpo proiettando lontano le spore.

Si tratta dunque di un movimento passivo non ripetibile, che si svolge in due fasi.

Durante la Primavera-Estate non è difficile procurarsi fronde di polipodio, felce maschia o femmina, ecc. Si osservino i sori (le macchioline brune sulla superficie inferiore) e di solito sono visibili con una buona lente gli sporangii. Se questi ultimi appaiono grigio-argentei, sono già scoppiati; se sono bruno-scuri, si pongano sotto un microscopio stereoscopico (almeno 30 ingrandimenti) e si accenda la lampada (episcopica); il calore della lampada può bastare a far seccare e scoppiare gli sporangii; si ricordi che l'apertura per disseccamento dell'annulus dura molti secondi e si osserva facilmente; invece lo scatto in chiusura è rapidissimo. Intorno agli sporangii scoppiati si vedrà la polverina giallo-bruna delle spore proiettate.

Qualcosa di simile avviene di solito quando si aprono le antere o le sacche polliniche degli stami dei fiori, in modo da lasciar uscire il polline maturo; questi però sono movimenti lenti.

Con questi ultimi esempi abbiamo descritto movimenti autonomi "una tantum", che non sono ripetibili poiché nascono dalla dissipazione irreversibile delle forze che li hanno provocati.

## MOVIMENTI ATTIVI

Si tratta di movimenti che si svolgono in tessuti vivi e ricavano la loro energia dalle normali attività vitali.

Alcuni di questi movimenti sono **indotti**, cioè provocati da uno stimolo, mentre altri sono

<sup>15</sup> Succede qualcosa di simile al distacco della lingua dal palato, quando facciamo schioccare la lingua.

**autonomi** (o “endògeni”) nel senso che si svolgono per motivi interni all’organismo, senza attendere un fattore scatenante esterno.

### MOVIMENTI ATTIVI AUTONOMI (o ENDOGENI)

Alcuni movimenti autonomi sono dovuti a meccanismi di rigonfiamento o di accorciamento che portano a tensioni interne fra differenti lati di un organo, simili a quelle provocate dal disseccamento nei frutti secchi, sopra descritti, ma qui si tratta di tessuti vivi; l’igroscopicità non c’entra; semmai è un effetto di turgore differenziale.

Un esempio tipico è quello dei frutti dell’erba “begli uomini” (*Impatiens noli – tangere*, Balsaminacee) che si strutturano come il frutto dell’*Erodium* di fig. 24 ; si vedano le figg. 30 e seguenti: il frutto maturo (1, fig. 32) è anche qui allungato, formato da carpelli saldati per i margini; in (3) si vede una sezione trasversale di tale frutto, che mostra diversi strati di tessuto; lo strato esterno è formato di cellule vive che assorbono molta acqua e presentano una pressione interna da turgore fino a 20 atmosfere; lo strato sottostante (linea più scura) contiene invece cellule fibrose longitudinali che lo rendono inestensibile. Quando la tendenza dello strato esterno ad incurvarsi provoca la separazione dei cinque carpelli, essi si arrotolano e si separano di scatto (fig. 32 – 2) proiettando lontano i semi.

Le piante di “begli uomini” hanno grandi fiori gialli vagamente simili ad una bocca di leone, che mostrano all’indietro una punta o “sperone” (figura seguente); esse si trovano in genere lungo i ruscelli. Se i frutti sono al punto giusto di maturazione, è sufficiente sfiorarli per trovarsi fra le dita il groviglio dei carpelli arrotolati ed alcuni semi sparsi.



Fig. 30 (sopra, a sinistra) – Fiore e frutti di *Impatiens noli – tangere*. I frutti, verdi e quasi invisibili, sono indicati da una freccia rossa.

Fig. 31 (sopra, a destra) – Due frutti maturi inesplosi (freccie rosse) e due frutti appena scoppiati, con i carpelli fortemente arrotolati.

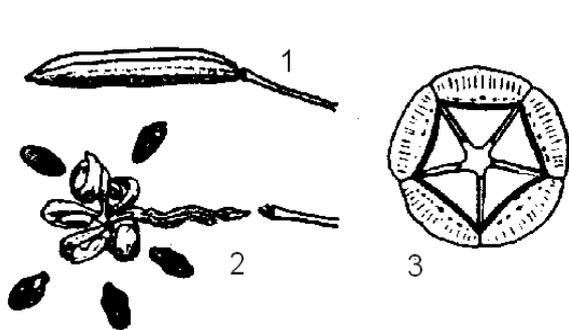


Fig. 32 - Frutti di "begli uomini", prima e dopo lo scoppio

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973, pag. 391.

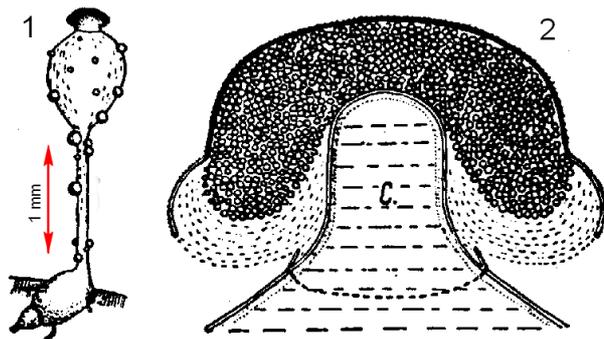


Fig. 33 - *Pilobolus*, pianta intera e sporangio ingrandito

Stessa fonte della figura 32; stessa pagina.

Altro esempio di movimento autonomo dovuto al turgore è quello del fungo *Pilobolus*, una piantina di un paio di millimetri che vive sullo sterco di cavallo. In cima al fungo, a maturità, si forma un'ampolla rigonfia con sopra un cappellino scuro che è lo sporangio, pieno di spore (ingrandito, parte più scura nel lato destro della figura 33). Quando la maturità è completa, la pressione interna dell'ampolla può superare le 5 atmosfere e basta a rompere l'ampolla e proiettare lo sporangio fino ad un metro di distanza.

Altro esempio: i fiori che si aprono spontaneamente quando sono maturi e si richiudono dopo esser stati impollinati per avvizzimento dei tessuti sulla superficie interna dei petali e sepalii.

Altri movimenti autonomi sono invece ripetitivi o di lunga durata e rientrano nelle normali attività vitali della pianta. Esempio: i movimenti periodici di apertura e chiusura diurna di certi fiori, che descriviamo fra poco.

Molti movimenti spontanei si possono riunire sotto il termine di **nutazioni**: si tratta di variazioni periodiche nell'orientamento di fusti, rami, ecc., che descrivono con la loro estremità un cerchio o un'ellisse durante l'accrescimento; il diametro del cerchio dipende ovviamente dalla lunghezza dell'organo che si muove, ma può superare un metro ed il tempo richiesto per un giro completo può impiegare da due a molte ore, per un fusto, meno di un'ora per un viticcio (fig. 35/36). Il movimento dell'apice può avvenire in senso sia destrorso che sinistrorso.

Per inciso, quel fine osservatore che era C. Darwin si era ben accorto di questo fenomeno e se ne era occupato in dettaglio.

La nutazione può interessare la cima di un fusto verticale, soprattutto in piante "volubili" o "rampicanti", oppure, più spesso, i **viticci** (o **cirri**), sottili rami o foglie trasformati, anche ramificati, che servono a molte piante rampicanti per aggrapparsi ad un sostegno e sollevarsi nonostante l'esilità del fusto<sup>16</sup>. Sia per i fusti che per i viticci, la nutazione ha la funzione di movimento "di ricerca", per mezzo del quale la pianta esplora lo spazio circostante in cerca di supporti adatti. Ne ripareremo.

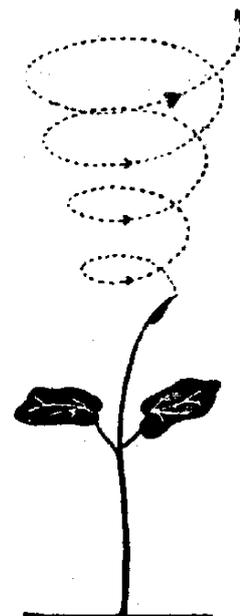


Fig. 34 (a destra) - Nutazione spontanea di un germoglio.

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973.

<sup>16</sup> Il nome di "viticcio" viene ovviamente dai corrispondenti organi della vite e di specie simili.

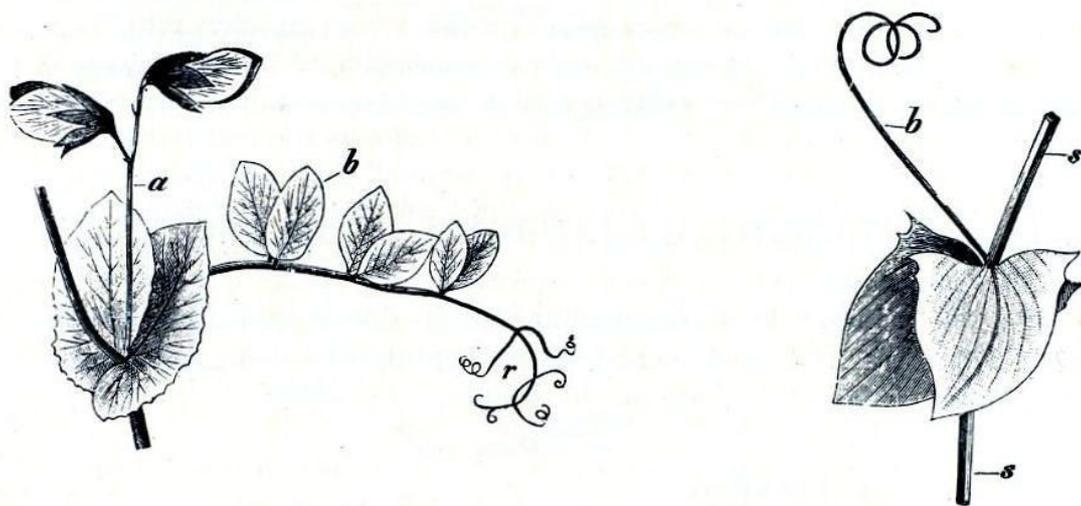


Fig. 35 – A sinistra, nel pisello (*Pisum*), le foglioline terminali della foglia composta (r) si stanno sviluppando come viticci, prima ancora di toccare un supporto, cioè prima che venga stimolato un tigmotropismo (vedi oltre).

Fig. 36 A destra, porzione di fusto (s) di pisello selvatico (*Lathyrus aphaca*) il cui viticcio (b) è costituito da una trasformazione di un'intera foglia; anche qui lo sviluppo spontaneo (endogeno) segue un tragitto ad elica. Stessa fonte della figura 34.

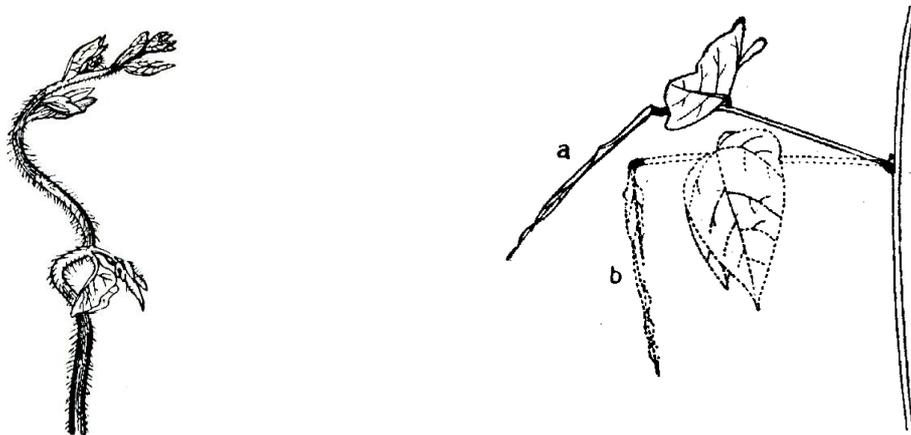


Fig. 37 – A sinistra, estremità del ramo di una pianta volubile, in assenza di sostegni: appare un tentativo di crescita ad andamento elicoidale.

Fig. 38 – A destra: movimento nictinastico (vedi la pagina seguente) in una foglia di *Rhynchosia* (Leguminose). Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973.

Come si vede dalla fig. 34, la nutazione si svolge durante il normale accrescimento dell'organo in movimento, per cui la cima dell'organo stesso non descrive in realtà un cerchio, ma un'elica di diametro crescente. Da quanto detto, si spiega facilmente la nutazione come il risultato di un accrescimento diseguale del fusto o del viticcio: se un lato del fusto si allunga più rapidamente dell'altro, il fusto si deve piegare dalla parte dove l'accrescimento è più lento; quello che è meno facile da spiegare è il fatto che il fusto descrive più o meno un cerchio, per cui la zona di accrescimento accelerato deve spostarsi continuamente da un lato all'altro del fusto, ruotandogli attorno regolarmente.

In sostanza, qualunque sia la causa dell'accrescimento accelerato, essa deve agire in una direzione precisa e farla ruotare di continuo; se si tratta, come avviene in genere, di un ormone d'accrescimento, resta da spiegare come mai esso si dedichi con tale precisione a questa specie di girotondo.

La causa della nutazione è stata spiegata come una reazione al geotropismo, di cui parleremo presto: se l'apice di un fusto, per un evento anche casuale, tende ad inclinarsi da un lato, la reazione geotropica di raddrizzamento lo porterebbe automaticamente in direzione opposta per una

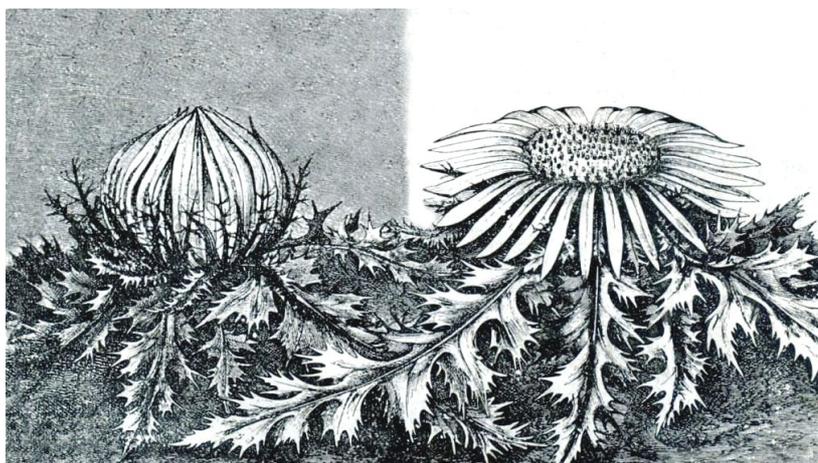
sorta di “ipercorrezione”. Proseguendo il processo nel tempo, l’apice finirebbe per avvitarci in tondo. Ma questa spiegazione non è generalmente riconosciuta come valida: il fenomeno è troppo regolare per essere giustificato in base ad influssi casuali. La nutazione va attribuita ad un processo endogeno; lo dimostra il fatto che esso si è dimostrato attivo anche quando, in esperimenti recenti, le piante sono state poste in condizioni di “assenza di gravità”: la nutazione prosegue indisturbata.

Se la nutazione è un movimento spontaneo, diventa facile distinguerla dai movimenti legati all’azione della gravità (geotropismi) o della luce (fototropismi) e dai movimenti stimolati dal contatto col supporto (aptotropismi, vedi oltre); lo stesso organo può dunque muoversi sia spontaneamente che per effetto di vari stimoli, ed il movimento finale sarà la risultante di fenomeni distinti che possono svolgersi contemporaneamente.

Accanto alle nutazioni, un altro gruppo di movimenti autonomi è quello dei movimenti **nictinastici**, cosiddetti poiché si svolgono in relazione col regolare alternarsi del giorno e della notte<sup>17</sup>. Citiamo solo qualche esempio: le foglie della robinia (comunemente chiamata “acacia”, ma è un’altra cosa), dell’acetosella, del trifoglio ed altre leguminose (fig. 38, posizione diurna (a) e notturna (b)), ecc. mostrano dei movimenti regolari fra il giorno e la notte, generalmente abbassandosi di notte<sup>18</sup>. Ben nota è l’apertura e la chiusura di molti fiori in relazione al ciclo giorno/notte; basti pensare alle nostre Carline (Compositae, figura seguente) ed ai rami degli abeti, per quanto questi movimenti sembrano legati più alle variazioni diurne dell’umidità e della temperatura che al ciclo solare.

Fig. 39 – A destra: ciclo nictinastico delle infiorescenze della *Carlina acaulis*, una Composita comune sull’Appennino. Ovviamente, a sinistra al buio, di notte; a destra, di giorno.

Quelle che s’incurvano sono le brattee che circondano l’infiorescenza. La causa sta nella differente igroscopicità di lati contrapposti dei tessuti delle brattee.



Si discute da tempo per stabilire se tutti questi movimenti siano veramente spontanei (si tratterebbe di “ritmi endògeni”) o se dipendano dall’influenza delle variazioni diurne di temperatura, illuminazione, ecc., cioè da uno stimolo esterno. Effettivamente, illuminando artificialmente certe piante con un ritmo diverso da quello diurno, è stato possibile alterare artificialmente il ritmo dei movimenti nictinastici; ma, alla fine, la pianta tende sempre ad ignorare l’illuminazione artificiale ed a riprendere il normale ritmo di 24 ore, sia pure con fase alterata, cioè in ritardo o anticipo rispetto al ciclo diurno, da cui non riceve più lo stimolo normale. La causa è dunque endogena, ma non è estranea ad influssi ambientali.

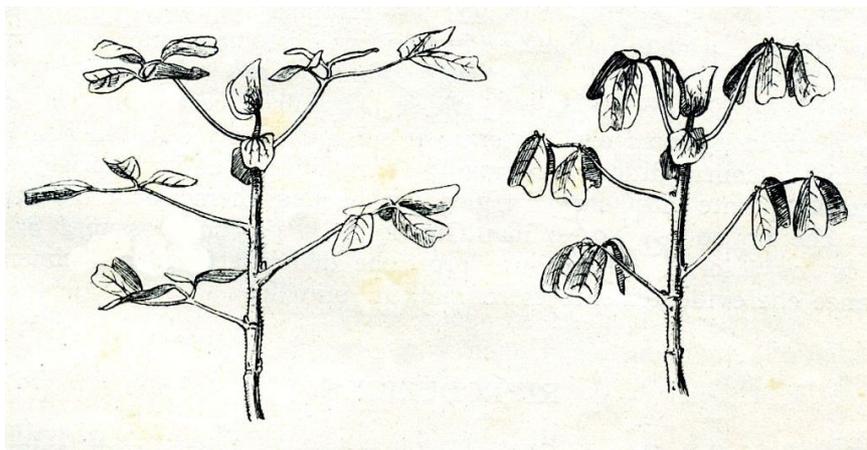
Accanto ai movimenti nictinastici, certe piante, come il trifoglio (Leguminose), mostrano delle oscillazioni regolari delle foglie durante la notte, con periodo di 2 - 4 ore, di incerto significato. Ben evidenti anche i movimenti oscillanti delle foglie di acetosella (Ossalidacee, figura seguente), con un ritmo di poche ore, e stupefacenti le nutazioni ad ellisse delle foglie di *Desmodium* o *Hedisarum gyrans* (Leguminose, India) che le hanno meritato il nome di “Desmodio oscillante”: le sue foglie sono tripartite e le due foglioline laterali descrivono un giro intero in

<sup>17</sup> La radice “...nastici” fa riferimento ai movimenti nastici, di cui parleremo a pag. 37: movimenti indipendenti dalla direzione di un eventuale stimolo. Si può in genere parlare di “ritmi circadiani” perché legati all’alternanza giorno/notte.

<sup>18</sup> Si è parlato di “sonno delle piante”, anche se nelle piante non vi è nulla che giustifichi l’accostamento.

tempi brevissimi, anche mezzo minuto se la temperatura è ottimale (intorno a 32°C).

Fig.. 40 – Posizioni opposte delle foglie nel ciclo non nictinastico dell'acetosella.



Quando si tratta di movimenti periodici, la causa non sta in genere in una variazione differenziale di accrescimento, ma piuttosto di turgore (vedi pag. 7); si tratta comunque di un allungamento / accorciamento, diverso sui due lati opposti di un dato organo, con conseguente incurvamento.

Un movimento attivo endogeno è certamente quello dei **pollinii** (o “pollinî” o “pollinîdi” o “pollinòdi”) di molte Orchidacee ed Asclepiadacee. Nei loro fiori, il polline non è spesso prodotto come polvere incoerente, in cui i granuli sono isolati, a gruppi o, talvolta, a tetradi. Si tratta di una massa unica a forma di minuscola clava, con un peduncolo (codetta o caudicula). Due pollinii per fiore (figura seguente). L'estremità inferiore della codetta è immersa in una sacca membranosa molto fragile (rostello), contenente un liquido appiccicoso.

La corolla delle orchidee mostra in genere un labbro inferiore (labello) variamente colorato (se è incolore o verdognolo significa che gli insetti impollinatori sono attirati per via olfattiva). Quando un insetto si posa sul labello ed infila il capo per esplorare l'interno, sfiora la base del rostello ed il pollinio gli si attacca tenacemente; l'avverbio “tenacemente” non sembra enfatico: se si afferra il pollinio con le pinzette e si cerca di staccarlo, la codetta si allunga di due o tre volte prima di spezzarsi. La base rimane attaccata dove ha fatto presa.

Questa osservazione può essere facilmente ripetuta: basta infilare la punta di una matita in un fiore di *Orchis* (che non sia già stato svuotato dei pollinii) e ritrarla; vi si vedranno attaccati, appaiati, i due pollinii in posizione eretta (fig. 42).

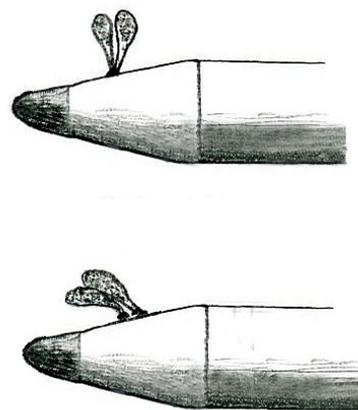
Fig. 41 – In ogni fiore di *Orchis maculata*, comune sulle nostre Alpi in Giugno, è ben visibile la coppia di pollinii (freccie) protetti da un tepalo che fa da cappuccio.



Ma non è finita qui: nel giro di 10-20 secondi, le codette si piegano in avanti in modo che l'insetto, visitando un altro fiore, porti più facilmente le masse di polline a contatto con lo stamma (figura seguente).

Movimento assolutamente spontaneo, con chiara funzione adattativa, che si verifica solo dopo che il pollinio è stato separato dal fiore: variazione unilaterale del turgore?

Fig. 42 – I pollinii appena attaccati alla punta della matita e gli stessi, dopo meno di mezzo minuto. Nessun osservatore può sottrarsi a questo spettacolo, anche se i meccanismi intimi, così accuratamente temporizzati, restano oscuri.



## MOVIMENTI ATTIVI INDOTTI

È venuto il momento di descrivere i movimenti attivi indotti o scatenati da una causa esterna o “stimolo”. Si possono subito distinguere tre gruppi: – movimenti di locomozione o “**tattismi**”<sup>19</sup>, in cui tutto l’organismo si sposta; – movimenti “tropici”<sup>20</sup> o “**tropismi**”, in cui si muove un certo organo in relazione alla direzione dello stimolo; – movimenti “nastici”<sup>21</sup> o “**nastie**”, in cui la direzione dello stimolo non influisce sulla direzione del movimento.

### MOVIMENTI di LOCOMOZIONE o TATTISMI (o TASSIE)

Come si è detto fin dall’inizio, uno spostamento di tutto l’organismo vegetale è possibile solo quando manca un apparato radicale e l’organismo striscia su un substrato o nuota nell’acqua. Ciò avviene in piante microscopiche, generalmente unicellulari: alghe flagellate, alghe coloniali come i *Volvox*, funghi inferiori allo stato di plasmodio, cioè masse di protoplasma con molti nuclei sparsi (Mixomiceti), ecc. Questi movimenti sono dovuti o a “flagelli” (sottili frustini che oscillano come la coda di un’anguilla, figg. 43 –53, pagg. 23 – 25), o a scivolamenti del protoplasma, come nei “movimenti ameboidi” dei microrganismi con membrana molto flessibile, come visto sopra (amebe, Mixomiceti, ecc.).

I movimenti dovuti a flagelli possono essere assai veloci: la frequenza “di battuta” di un flagello può arrivare a 60 oscillazioni al secondo, e la velocità dell’organismo pari a molte volte la sua lunghezza al secondo. Nel caso dei flagelli però si ritrovano i movimenti di contrazione basati sulla coppia di proteine actina-miosina, caratteristica degli animali: è come dire che gli organismi unicellulari non consentono una distinzione netta fra animali e vegetali.

La presenza di flagelli è nota in molte alghe unicellulari (Flagellate), nelle cellule sessuali maschili (anterozoi e spermatozoi) di piante (alghe, muschi e felci) ed animali, in certe spore vegetali (zoospore<sup>22</sup>, figg. 47 e 50), in molti batteri, e così via.

In genere, questi movimenti sono diretti verso un punto preciso (il gamete femminile immobile, ad es.) e lo stimolo che dirige il movimento è dato da sostanze prodotte espressamente dai gameti femminili. Si tratta di **chemiotattismo**, questa volta diretto da feromoni.

Gli stessi stimoli che attivano i tattismi (chimici, termici, gravitativi, ottici) sono in genere efficaci nell’avvio di altri gruppi di movimenti che vedremo subito dopo (tropismi, nastie).

<sup>19</sup> Dal greco: “taktos” = ordinato, fissato.

<sup>20</sup> Dal greco: “trepo” = mi muovo, mi volgo.

<sup>21</sup> Dal greco: “nastos” = compresso.

<sup>22</sup> Si chiamano in botanica “zoospore” le spore, di qualunque origine, che siano mobili per movimenti ameboidi o flagelli. Sono diffuse fra alcuni funghi e molte alghe, anche di grandi dimensioni, come la “lattuga di mare” (*Ulva lactuca*, Cloroficee), comune nelle acque costiere rocciose di tutto il mondo, che viene usata anche come alimento.

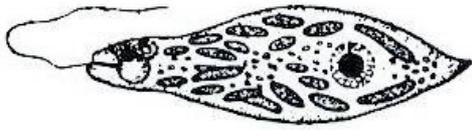


Fig. 43 – A sinistra; schema di alga unicellulare flagellata (del genere *Euglena*). I flagelli sono spesso uno solo o due; raramente in numero maggiore. Se sono due, uno si estende nella direzione del movimento, l'altro viene spesso trascinato all'indietro.

Fig. 44 – A destra, una delle tante specie diffuse in tutte le acque dolci non inquinate.

Fig. 45 – Altri esempi di alghe unicellulari flagellate della famiglia Eugleninee. La varietà delle forme è stupefacente. I cloroplasti sono presenti di regola; la macchia oculare molto frequente (vedi la figura seguente).

Da: G. GOLA, G. NEGRI, C. CAPPELLETTI; Trattato di Botanica; UTET; 1951.

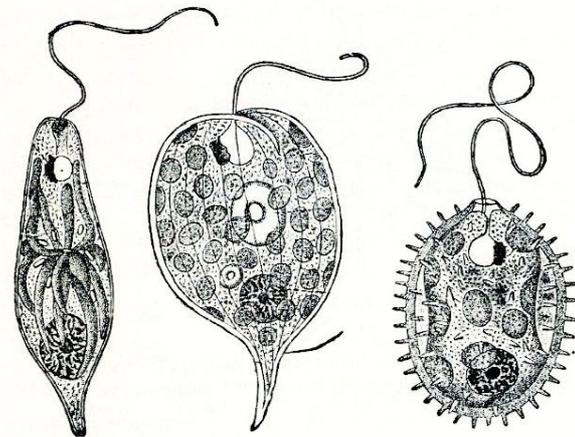


Fig. 46 (a sinistra) – Il *Phacus*, una comune alga unicellulare flagellata delle acque dolci. Si notino i cloroplasti tondeggianti, un grosso vacuolo e la macchia pigmentata rossa dietro la quale si trova un organulo fotosensibile.

(Foto G. Carboni)

Fig. 47 (a destra) – Sporangii di *Endocarpus siliculosus*, un'alga bruna (Feoficee). A sinistra, lo sporangio pluriloculare è ancora chiuso; a destra, la rottura della parete all'apice lascia uscire le numerose zoospore flagellate.

Cellule biflagellate sono comuni in alghe coloniali come le Volvocacee (Cloroficee, alghe verdi), capaci di formare cenobi da quattro a centinaia di cellule, tutte con i flagelli rivolti all'esterno. La colonia ne acquista mobilità per coordinamento dei movimenti dei singoli flagelli. Come avvenga questo coordinamento è per lo meno stupefacente.

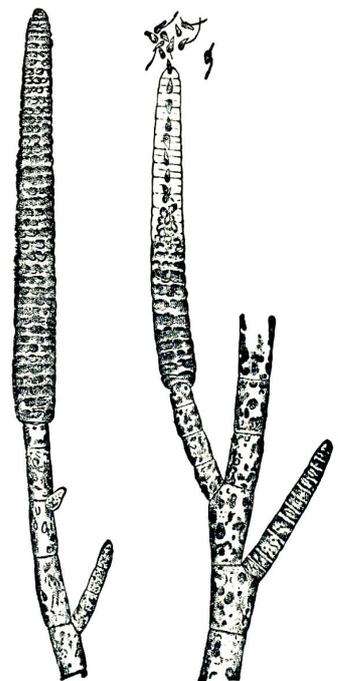


Fig. 48 – Una colonia di *Volvox* formata da centinaia o migliaia di cellule, con cinque colonie figlie all'interno, pronte a lasciare la casa materna appena questa si decomponga.

Tali colonie, che nuotano pigramente nelle acque dolci non inquinate, sono composte da un solo strato di cellule collegate fra loro da briglie citoplasmatiche.

Il diametro della colonia può arrivare ad 1 mm.

Tutte le figure di questa pagina Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973.

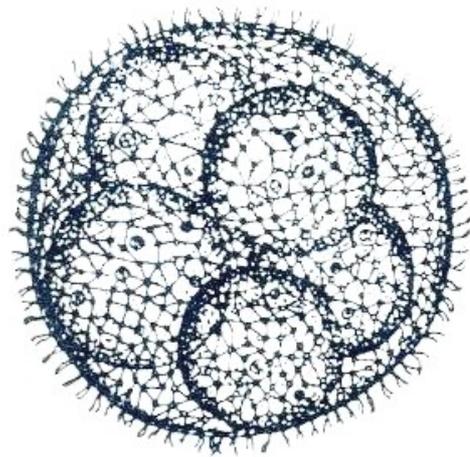


Fig. 49 - Altra Volvocacea: *Pandorina morum*, in colonia di 16 cellule, ognuna biflagellata (350  $\mu$ ). La colonia è circondata da una guaina gelatinosa.

Le colonie formate da poche cellule non sono sferoidali ma piatte.

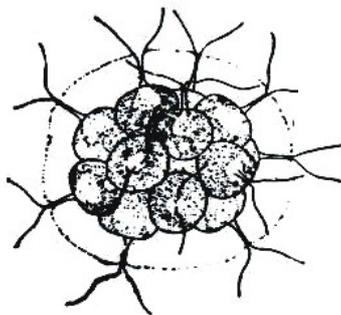


Fig. 50 – Un curioso esempio di zoospore flagellate viene da un fungo unicellulare parassita dei granuli di polline delle conifere, notoriamente forniti di due borse vuote per facilitare il trasporto da parte del vento.

Si tratta di un microscopico e primitivo Ficomicete (*Rhizophyidium halophilum*, Chitridiali) che, a maturità, produce all'esterno del granulo di polline uno sporangio pieno di zoospore. Nella parete dello sporangio si osservano numerose "papille di svuotamento", vere e proprie porte d'uscita.

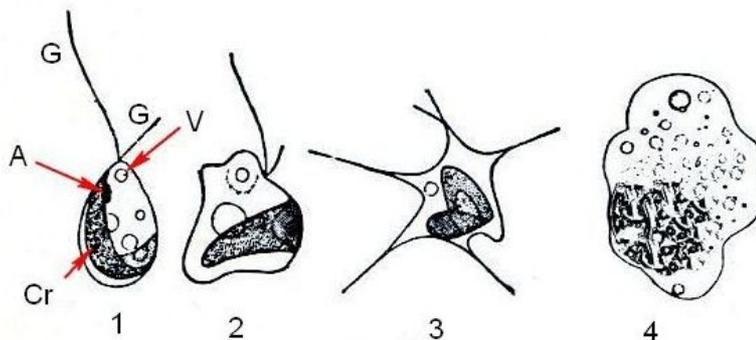
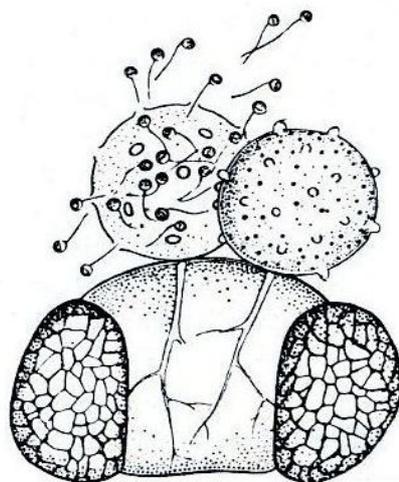


Fig. 51 – In altri casi, il movimento da flagelli può coesistere con quello ameboide in diverse fasi del ciclo vitale del microrganismo, come in quest'alga unicellulare (*Ochromonas*, Crisomonadine) che passa dalla forma biflagellata (1 e 2) a quella ameboide, con tanto di pseudopodi (3 e 4).

In A è indicata la macchia oculare; in V un vacuolo; in Cr un cromatoforo giallo-bruno.

Ma, forse, è bene guardare più da vicino la composizione di questa complessa struttura che abbiamo chiamato "flagello".

Come abbiamo detto, esso è presente in varie fasi del ciclo biologico di batteri, piante ed animali, anche fra i più evoluti (gli spermatozoi di quasi tutti gli animali, compreso l'uomo). In altri casi (microrganismi come i batteri ed i Protozoi Ciliati, tessuti animali come l'epitelio del nostro apparato respiratorio, piccoli metazoi come le planarie ed i Gastrotrichi), invece dei flagelli si trovano – numerosissimi fino a rivestire l'intera superficie del tessuto o del microrganismo – altri filamenti mobili: le **ciglia** o "cilia".

Le differenze fondamentali fra ciglia e flagelli sono due: – le ciglia sono assai più corte; – le ciglia eseguono un movimento ciclico in una sola direzione ("ciglia vibratili"), oscillando come remi, mentre i flagelli generalmente ruotano attorno ad un asse avvolgendosi ad elica, come una vite, oppure ondeggiano in un piano.

Gruppi di ciglia vicine, in certi Protozoi Ciliati (*Stylonychia*, ecc.) si possono fondere a formare organi più robusti, detti **cirri**.

L'efficienza delle ciglia per muovere la cellula che le porta o per muovere il liquido che l'attornia sta nel fatto che il ciglio si muove lentamente in un senso e assai più velocemente nell'altro sfruttando la differente resistenza del liquido ambiente.

La struttura fine di ciglia e flagelli è molto simile, ennesima dimostrazione che la natura, quando trova un meccanismo efficiente, lo sfrutta in tutte le occasioni. Il pensiero che, tra Protisti e noi, fino alla nostra trachea, si trovano meccanismi assai simili fa riflettere.

All'esterno del filamento, del flagello, si trova una pellicola che è semplicemente la continuazione della membrana cellulare. All'interno, uno schema assai costante: il cosiddetto 9 + 1. Si tratta di una corona di 9 coppie di microtubuli (a volte triplette) centrate su un asse dove si trova una decima coppia.

Il microtubulo è costituito da un avvolgimento ad elica di catene di molecole di natura proteica chiamata, chissà perché, **tubulina**. La tubulina si presenta in due forme leggermente diverse ("alfa" e "beta") che si alternano regolarmente lungo il tubulo; si può parlare di un polimero. La flessione del flagello/ciglio in un senso o nell'altro è dovuta a variazione differenziale di lunghezza dei microtubuli fra un lato e l'altro del filamento. Tale variazione dipende ovviamente dal continuo formarsi e sciogliersi di legami chimici fra i monomeri contigui, cioè fra le molecole globulari di tubulina, che si staccano o s'inseriscono nella catena.

Il microtubulo ha un diametro dell'ordine di 25 nm<sup>23</sup>.

NB: la struttura dei centrioli, corpuscoli fondamentali nello svolgimento della divisione mitotica della cellula (vedi a pag. 13), è quasi identica a quella dei flagelli.

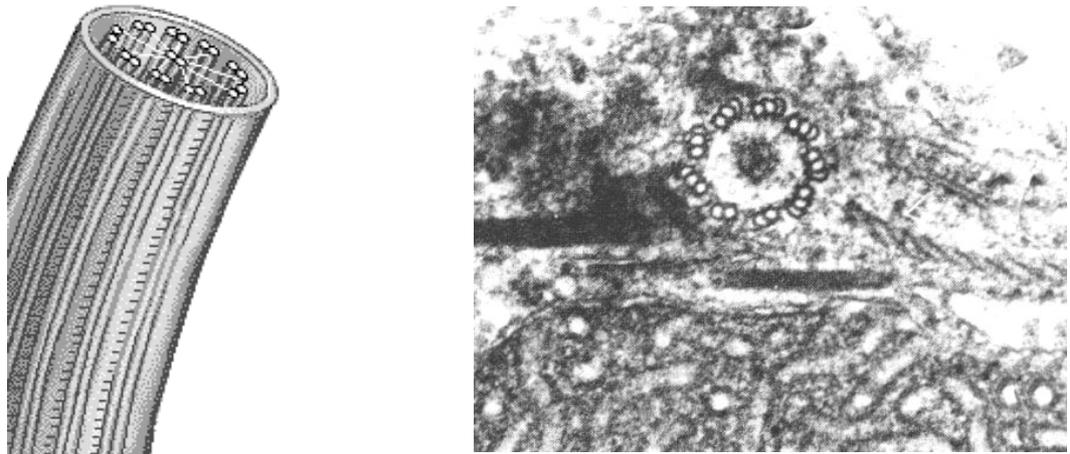


Fig. 52/53 – Schema della sezione trasversale di un flagello con la sua corona di microtubuli e sezione trasversale della base di un ciglio al microscopio elettronico. Lo schema è identico.

Per concludere il paragrafo sui tattismi, lo stimolo per questi movimenti in cui tutto l'organismo si muove può essere rappresentato dalla luce (fototattismo), ed in questo caso il microorganismo può trovare le migliori condizioni per svolgere la fotosintesi, oppure dalla presenza di certe sostanze (chemiotattismo), che indicano all'organismo la possibilità di aggredire opportune prede, o dalla presenza di sostanze nocive (chemiotattismo negativo).

### MOVIMENTI di organi, DIRETTI dalla direzione dello STIMOLO: **TROPISMI**

Carattere comune è il fatto che il movimento (di un singolo organo) avviene secondo la direzione dello stimolo, o verso lo stimolo (tropismi "positivi") o in direzione opposta (tropismi "negativi") o in direzione perpendicolare (tropismi "trasversali"). Le piante risultano sensibili a mol-

<sup>23</sup> L'unità **nm** (nanometro) è il millesimo di micron, o miliardesimo di metro.

ti tipi di stimoli e manifestano i corrispondenti tropismi. Elenchiamo i principali.

### Fototropismo

Lo stimolo è costituito dalla “luce”, dalla radiazione ottica, e la reazione è legata alla direzione della luce (solare diretta o di sorgenti di estensione limitata). Nella fig. 54 è illustrato un fenomeno ben noto: un apice di un fusto in crescita esposto ad una sorgente laterale si piega dalla parte della sorgente (fototropismo positivo). Il movimento è assai comune, può essere molto lento, ma la sensibilità è elevata: certe piante riescono a percepire sorgenti al limite della sensibilità dell’occhio umano. Più raro è il fototropismo negativo delle radici che si allontanano dalla sorgente, come in fig. 54 (una Crucifera). Questa figura illustra il movimento orientato di un germoglio coltivato in una soluzione acquosa (in modo da poter essere illuminato anche sulla radice); si noti che le foglie tendono a disporsi perpendicolarmente alla direzione della luce, in modo da sfruttare meglio la luce e facilitare la fotosintesi (fototropismo trasversale).

Anche nel caso della fig. 55, in cui una pianta (una Convolvulacea) è illuminata dall’alto e da destra, si nota il fototropismo positivo dei bocci, diretti verso la sorgente, e quello trasversale delle foglie, disposte perpendicolarmente alla direzione della luce.

In particolari casi di piante delle regioni a clima caldo, come l’eucalipto, le foglie si dispongono parallelamente alla direzione dei raggi in modo da evitare un’illuminazione eccessiva: si parla di “foreste senz’ombra”.

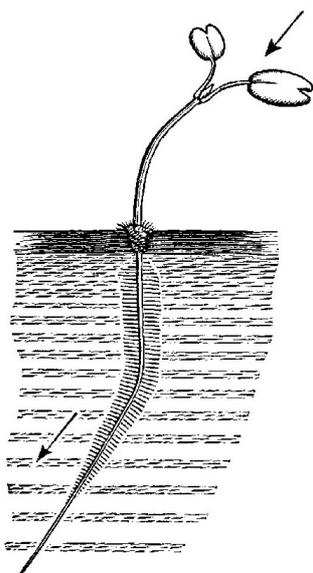


Fig. 54 - Germoglio di cavolo illuminato lateralmente.  
Da: C. CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, UTET, Torino, 1975; pag. 1064.

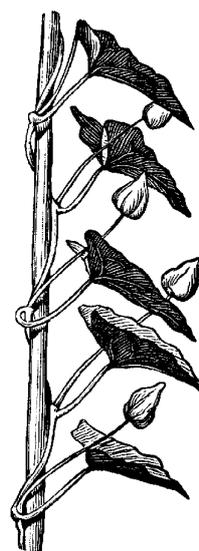
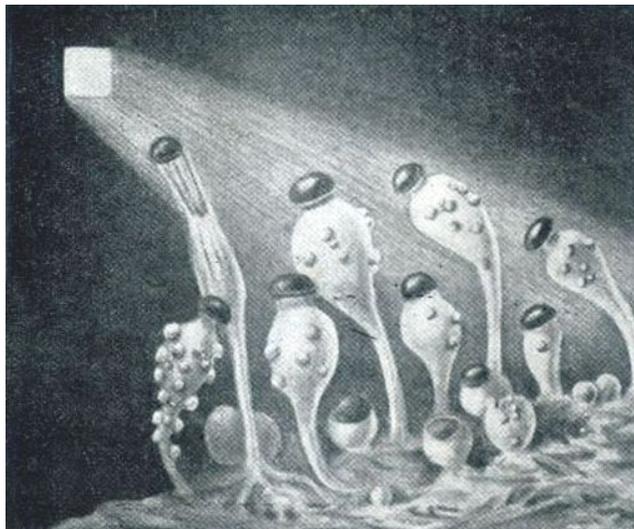


Fig. 55 - Fusto di *Calystegia* illuminato obliquamente.  
Da: G. GOLA, G. NEGRI, C. CAPPELLETTI; Trattato di Botanica; UTET; 1951; pag. 534.

Altro caso di spiccato fototropismo positivo è dato dal fungo *Pilobolus*, citato sopra (fig. 33, pag. 18, e figura seguente) come sede di movimenti di proiezione da turgore: se illuminato di lato, si rivolge verso la sorgente in modo da proiettare lo sporangio verso di essa.

Fig. 56 – Colonia di funghi del genere *Pilobolus* ben orientati verso una sorgente di luce al momento della disseminazione degli sporangi.

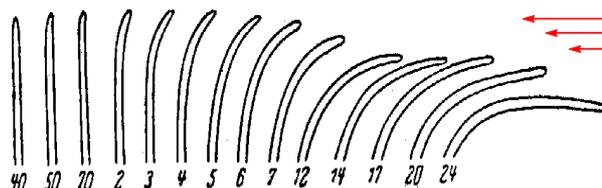
Questi funghi, che vivono sullo sterco di cavallo, presentano anche uno spiccato geotropismo negativo (vedi oltre) e fenomeni di guttazione (espulsione di gocce d'acqua).



Molto sensibili risultano i germogli di Graminacee come l'avena<sup>24</sup>: se tenuti al buio e poi illuminati di lato, si incurvano dopo un'illuminazione di soli 10 lux<sup>25</sup> per un secondo; se illuminati con intensità anche minori, ma ripetutamente, reagiscono allo stesso modo, per una specie di "sommazione" di effetti. Va notato che in questi germogli la parte sensibile è l'apice, per pochi decimi di mm, ma la risposta, cioè l'incurvamento del germoglio, avviene verso la base, qualche millimetro più sotto; come si è detto all'inizio, si verifica qui una trasmissione dello stimolo dalla zona di percezione a quella di reazione. L'incurvamento inizia circa un'ora dopo l'illuminazione, e si completa dopo almeno 30 ore. Nella fig. 57 è schematizzato l'incurvamento di un germoglio, con l'indicazione del tempo trascorso dallo stimolo (da sinistra, i primi tre numeri indicano minuti; gli altri, indicano ore).

Fig. 57 - Schema di reazione fototropica in un germoglio di avena (le frecce indicano la provenienza della luce).

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973, pag. 361.



Gli studi sul fototropismo sono iniziati alla fine dell'800 (C. Darwin, 1881) ma sono stati approfonditi nei decenni successivi; i nomi principali: Boysen-Jensen (1907), Fitting (1905), Pàal (1914-18), Stark (1917), Went (1928), Kögl ed Erleben, Cholodny, ecc.

Stark studiò la trasmissione degli ormoni d'accrescimento attraverso strati di gelatina; Kögl ed Erleben definirono la formula di struttura delle auxine; Went e Cholodny formularono la prima teoria fondata sull'azione di quegli ormoni.

Molti studi iniziali sul fototropismo si sono concentrati sui germogli delle Graminacee, in particolare dell'avena, data la loro straordinaria sensibilità. Il punto più sensibile è il **coleòtile**, una piccola fogliolina o guaina che circonda l'apice del germoglio in accrescimento.

Le prime conclusioni di Went e Cholodny erano in linea coi movimenti dei coleottili d'avena: gl'incurvamenti fototropici possono dipendere sia da differenze di accrescimento che di turgore; lo stimolo "luce" viene assorbito da sostanze colorate o pigmenti, forse carotenoidi, forse riboflavina, e provoca un'ineguale distribuzione degli ormoni di accrescimento già citati, le auxine. Altrimenti detto: la luce provoca la formazione (o l'attivazione, si direbbe oggi) di qualche ormone d'accrescimento che si propaga verso il basso dalla parte opposta al lato illuminato, stimolandone un più veloce accrescimento. Lo stimolo che si diffonde è di natura chimica e si può propagare anche attraverso straterelli di gelatina ma non attraverso lamine isolanti (mica) o conduttrici (platino), escludendo la presenza di stimoli elettrici. Tale stimolo è attivo anche su germogli di altre specie vegetali, anche in dosi minime: possono bastare  $10^{-12}$  g.

<sup>24</sup> Anche C. Darwin si era occupato di questo fenomeno, studiando un'altra Graminacea: *Phalaris canadiensis*.

<sup>25</sup> Tanto per avere un confronto, si ricordi che, per leggere, occorrono almeno 25 lux.

In seguito, si sono allargati gli orizzonti.

Tanto per cominciare, invece che parlare di “ormoni”, si è spesso proposto il concetto generico di “sostanze attivanti”. Si è anche tenuto conto che il concetto di ormone, anche in campo animale, si riferisce ad una sostanza endogena, prodotta all’interno dello stesso organismo che ne subisce l’azione. Sempre in campo animale, si definisce invece “vitamina” un ormone non prodotto, ma acquisito con gli alimenti. Si aggiunga che tutte le vitamine note sono di origine vegetale; nelle piante, il concetto di vitamina perde allora di senso. Si potrebbe parlare in genere di enzimi, capaci di facilitare o inibire qualche reazione biochimica; quelli vegetali sarebbero tutti da considerare ormoni, in quanto endogeni.

Poi si è verificato in molti casi che lo stesso ormone, a seconda della concentrazione, può avere azione stimolante o inibitrice: per ognuno esiste una concentrazione *optimum*. Si è anche verificato in molti casi che l’ormone nasce in un certo distretto, per es. l’apice di un coleotile, in forma inattiva (“precursore”) per poi venir attivato quando giunge nella sede d’azione. Sono stati identificati anche certi “attivatori” capaci di trasformare il precursore nella forma attiva.

Per es., nell’albume o nei cotiledoni dei semi esisterebbe un precursore (“auxinogeno”) che viene attivato quando migra nel coleotile. Per l’ac. indolacetico il precursore sarebbe il triptofano che diviene attivo per deaminazione ossidativa in presenza di zinco. (Tsui, 1948).

Col tempo, sono state accertate azioni ormonali sui processi di accrescimento (ormoni di crescita) in altre sostanze, oltre al gruppo delle auxine e le poche che abbiamo esaminato all’inizio:

- la biotina o vitamina H, idrosolubile, composto eterociclico (un anello imidazolico ed uno tiofenico);
- varie vitamine del gruppo B, tutte idrosolubili:
  - B1 (tiamina, o i suoi radicali – pirimidina e tiazolo);
  - B2 (ac. lattoflavinfosforico o riboflavina);
  - B3 (o niacina o vitamina PP – ac. nicotinico)
  - B5 (ac. pantotenico, idrosolubile; è un’ammide dell’amminoacido  $\beta$ -alanina)
  - B6 (piridossina)
- la mesoinosite o mesoinositolo (fitina)
- l’ac. paraminobenzoico;

Sembra che alcuni di questi ormoni vengano sintetizzati solo per l’azione della luce. Industrialmente, possono essere sintetizzati l’eteroauxina = acido  $\beta$  indolacetico, ed altri composti ad azione ormonale, non presenti in natura, di tipo naftalinico, fenolico e benzoico.

Le auxine, oltre che nelle piante, sono presenti anche in prodotti animali, come l’urina e la saliva.

Comunque, si tratta di una complessa rete di azioni attivatrici ed inibitrici che influiscono su varie fasi dei processi metabolici, o con stimolazione della divisione cellulare, o con allungamento della cellula per diminuzione della stabilità della parete, o con variazioni della permeabilità della membrana e quindi variazioni di turgore.

L’azione degli ormoni di crescita, inoltre, non riguarda solo gli apici vegetativi ma anche i meristemi (tessuti generativi, come il cambio ed il fellogeno), i tessuti dei nodi delle Graminacee, i “pulvini motori” (vedi oltre), i piccioli delle foglie, ecc.

A proposito delle foglie, è interessante il fatto che, durante l’accrescimento, una foglia assume in genere un orientamento definito rispetto alla sorgente di luce, e qui non si parla di movimento se tale orientamento può rimanere fisso senza limiti di tempo. Se però l’orientamento può variare durante il giorno con ritmo costante, si può parlare di tropismo e sarà generalmente dovuto a variazioni del turgore di un tessuto particolare alla base del picciolo, il pulvino, come accennato.

Oggi si è diffusa una visione più complessa dei fototropismi, in cui è esaltata la funzione degli agenti inibitori. La classica teoria secondo cui le auxine prodotte all’apice del coleotile mi-

grano verso il basso portandosi dal lato in ombra per promuoverne l'accrescimento e farlo incurvare verso la luce, viene vista come insufficiente, sia per gli effetti contraddittori delle auxine in altre situazioni, sia per l'accertamento della presenza di agenti inibitori, derivanti da un precursore attivato dalla luce. Si parla della zantoxina, derivata da carotenoidi, della rafanusanina, di morfantine, tutte sostanze capaci d'inibire il trasporto dell'auxina.

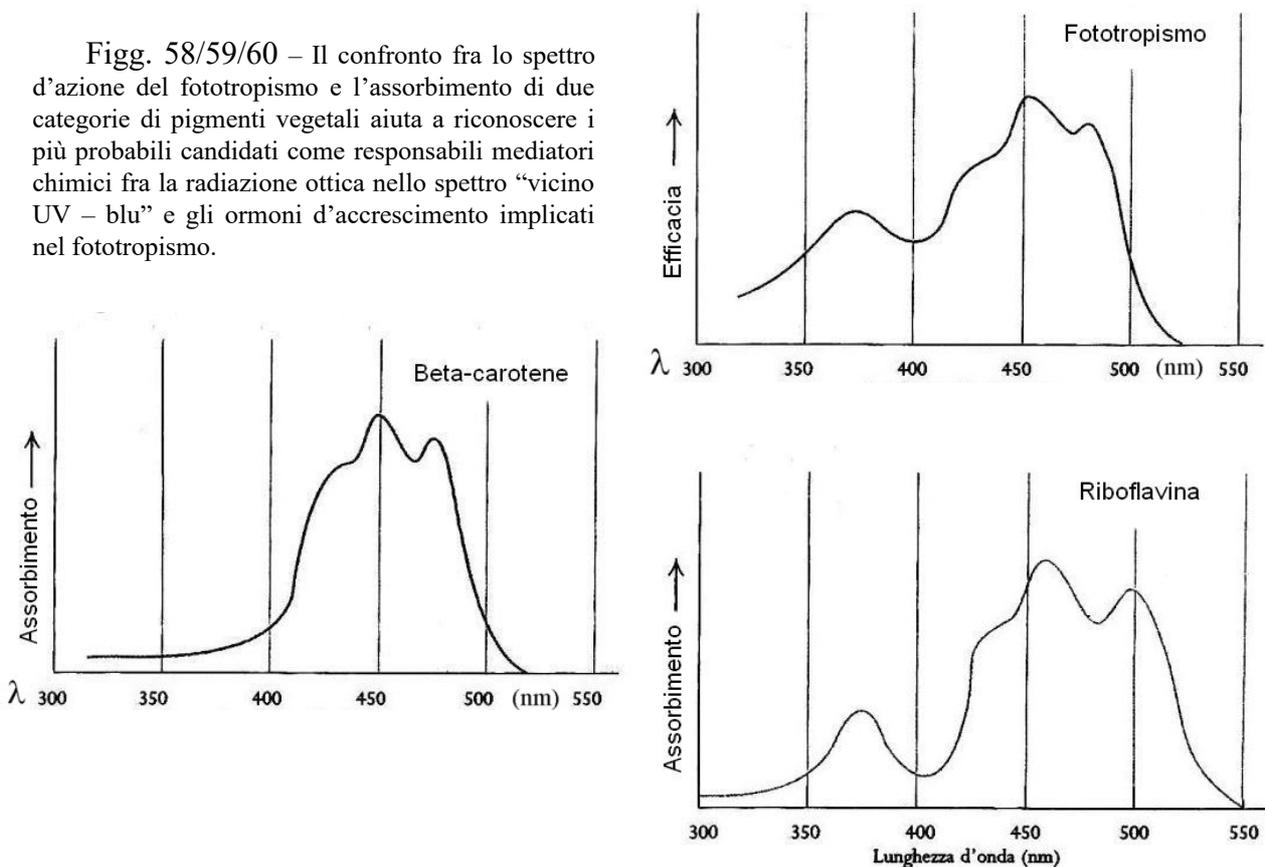
È stato anche ipotizzato un semplice effetto di distruzione delle auxine da parte della luce, per cui il lato illuminato del germoglio cresce meno dalla parte illuminata.

Si è poi cercato il pigmento capace di assorbire la luce e scatenare l'azione attivatrice o inibitrice delle auxine. Si è così studiato lo spettro d'assorbimento di varie sostanze e si è appurato che la regione blu dello spettro ottico (attorno a 450 nm) è la più attiva nello scatenare i fototropismi positivi. Poiché questo "spettro d'azione" collima abbastanza bene con lo spettro d'assorbimento di composti carotenoidi, l'indiziato principale è stato identificato (vedi le figure seguenti).

In seguito, si è rivelata un buon candidato la riboflavina (vitamina B2) o una flavoproteina simile; infatti, questa sostanza presenta un picco di assorbimento nell'ultravioletto, che è presente nello spettro d'azione del fototropismo ma non nello spettro d'assorbimento dei carotenoidi.

Anche se la questione è ancora in sospeso, si può dire che lo schema d'azione dei fototropismi è abbastanza chiarito.

Figg. 58/59/60 – Il confronto fra lo spettro d'azione del fototropismo e l'assorbimento di due categorie di pigmenti vegetali aiuta a riconoscere i più probabili candidati come responsabili mediatori chimici fra la radiazione ottica nello spettro "vicino UV - blu" e gli ormoni d'accrescimento implicati nel fototropismo.

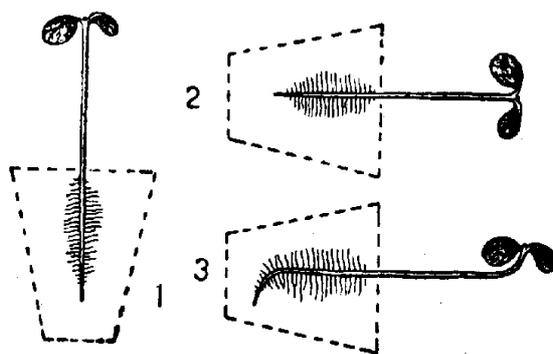


Questo susseguirsi di ricerche e di ipotesi sull'azione degli ormoni vegetali non deve stupire: vi sono casi difficili da spiegare nei dettagli. Basti citare il caso della *Linaria cymbalaria* (Scrofulariacee), una piccola pianta rupestre che vive spesso sui nostri muri, appena un seme trova una fessura dove infilare una radichetta. I suoi piccoli fiori speronati sono fototropicamente positivi e si dirigono verso la luce, come quasi tutti i fiori ad impollinazione entomofila. Ma, appena i fiori sono fecondati e comincia la maturazione dei piccoli frutti, il fototropismo diventa negativo ed i fusticini si ripiegano in modo da favorire la penetrazione dei semi nell'eventuale terriccio o fessura presenti nei paraggi. C'è qualcosa che cambia parere al momento giusto.

## Geotropismo

Fig. 61 - Dimostrazione di comportamento geotropico. Si noti l'andamento negativo del fusto e quello positivo della radice. L'incurvamento si verifica nella parte estrema in via di sviluppo, non alla base, formata da tessuti adulti. Forse anche per insufficiente distribuzione degli ormoni di crescita formati all'apice.

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973



Questo termine indica i movimenti orientati secondo la direzione della gravità. Tutti vedono che in maggioranza le piante dirigono il fusto verticalmente verso l'alto (geotropismo negativo) mentre la radice principale si dirige in basso (geotropismo positivo). L'utilità di questi movimenti è ovvia: le foglie hanno bisogno della luce come le radici dell'acqua presente nel terreno. Ma la cosa è più sottile: in genere, i rami e le radici secondarie mostrano un geotropismo trasversale e tendono a crescere più o meno orizzontalmente; ed anche questo è ovvio: se tutti i rami crescessero verso l'alto, e tutte le radici verso il basso, in fascio compatto, non si potrebbe sfruttare appieno lo spazio e quindi la luce per i rami, ed il terreno per le radici.

In fig. 61 è schematizzato il comportamento di una pianta in germinazione quando viene posta in posizione anormale (2) e viene quindi sottoposta ad una forza di gravità perpendicolare all'asse fusto-radice; l'apice del fusto si ripiega in alto, la radice principale in basso (3).

Lo stimolo della gravità viene percepito solo dopo 2 - 3 minuti, ma la reazione (il raddrizzamento) è visibile dopo un tempo di latenza minore di quello legato al fototropismo: anche solo 15 minuti nei casi più favorevoli.

Come per ogni stimolo, esiste una soglia al di sotto della quale esso non viene percepito. Nel caso della gravità si è visto che stimoli inferiori a tale soglia, se ripetuti, possono produrre ugualmente una reazione, purché il tempo morto interposto fra i vari stimoli non sia troppo corto; si può dire che l'effetto di ogni stimolo si disperde col tempo. Si ha allora un effetto di sommazione degli stimoli, che vengono percepiti anche se troppo deboli, purché ripetuti per tempi relativamente lunghi (legge della **sommazione** di Talbot). Il significato adattativo di questo limite temporale è ovviamente utile ad evitare che la pianta reagisca inutilmente alle spinte occasionali del vento, della grandine, ecc. Rientra qui il concetto di "quantità di stimolo", esaminato all'inizio, a pag. 2.

Per questi studi su stimoli gravitativi deboli si adopera il "clinostato" di Pfeffer, un dispositivo rotante ad asse orizzontale cui viene fissata una pianta con il fusto sullo stesso asse. Una lenta rotazione dell'asse sottopone la pianta ad uno stimolo non direzionale che annulla gli effetti della gravità. Fermando la rotazione per qualunque periodo di tempo, la pianta è sottoposta ad uno stimolo gravitativo a direzione definita per un tempo definito.

Il movimento geotropico sta forse alla base anche delle nutazioni: dalla fig. 34, pag. 18, si può affermare che l'asse dell'elica percorsa dal germoglio in accrescimento è generalmente ben verticale.

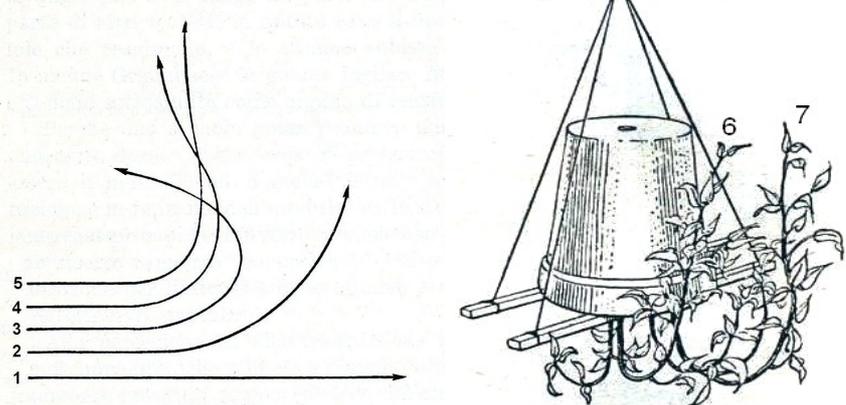
Se si ritorna alla fig. 54 (pag. 26), che schematizza l'incurvamento fototropico, si osserva che la pianta, in base al solo geotropismo, dovrebbe rimanere verticale: segno che il fototropismo prevale e vince sullo stimolo della gravità. Anche il *Pilobolus* della fig. 56 (pag. 27), che si dice fortemente geotropico (negativo), se ne dimentica appena vede un barlume di luce.

I corpi sporigeni ("cappelli") dei funghi in genere sono geotropicamente negativi: qualunque sia l'inclinazione del substrato da cui sporgono, si raddrizzano sempre, e le lamelle o i tubuli dell'imenio sono sempre geotropicamente positivi, rigorosamente verticali; se non lo fossero, le spore non potrebbero cadere liberamente e diffondersi. Il valore adattativo di ogni tratto di ogni essere vivente ben raramente non si palesa con chiarezza.

Un aspetto particolare della reazione geotropica è la possibilità di un eccesso di reazione e di una successiva correzione (figura seguente).

Fig. 62/63 – Questo schema illustra il fenomeno dell'iper-raddrizzamento in seguito alla disposizione orizzontale di un fusto.

L'incurvamento parte dall'apice (curve 1 – 2) e solo dopo si propaga alla parte sottostante; allora, il fusto si raddrizza “troppo” (curva 3) e solo in seguito si corregge fino a riprendere la disposizione verticale (4 – 5). Possono verificarsi anche alcune oscillazioni successive (6 – 7, a destra).



Questa correzione secondaria non è da attribuire ad una seconda reazione geotropica che opererebbe sul fusto inclinato dalla parte sbagliata: il raddrizzamento si verifica, anche se la pianta è posta nel clinostato di Pfeffer. Sembra quindi che la pianta sia dotata di un “**autotropismo**”, per cui “si raddrizza su sé stessa”.

Anche in alcune piante legnose, come nel caso del pino mugo, il geotropismo è plagiotropico in montagna (fusti striscianti per resistere allo scorrimento della neve), mentre diviene negativo, ed i fusti si raddrizzano, se vengono trasportati in pianura. Come fanno a capirlo?

Il comportamento **plagiotropico** indica l'orientamento di un organo vegetale quando lo vediamo inclinato leggermente verso il basso rispetto all'orizzontale. Tale forma di geotropismo è altrettanto energica di quella positiva o negativa: si prenda una radice a fittone (ad asse verticale) con le sue radici secondarie più o meno plagiotropiche; se s'inclina leggermente il vaso in cui cresce, le radici portate verso il basso rispetto a prima s'incurveranno in alto e quelle che si troveranno orientate verso l'alto si abbasseranno, in ogni caso riprendendo l'inclinazione iniziale.

Il raddrizzamento da geotropismo dipende ancora una volta da ineguale accrescimento o turgore nei due lati opposti della pianta, e quindi è più evidente nelle piante in via di accrescimento; ma anche piante adulte rispondono; tutti avranno notato alberi, specialmente conifere, allontanati dalla posizione verticale da una frana del terreno o da altre cause, che lentamente incurvano la parte bassa del fusto fino a ritornare verticali; anche i culmi delle graminacee, i “fili d'erba”, appiattiti dal vento o dalla pioggia, riprendono la posizione verticale per mezzo di un accrescimento ineguale dei nodi (le graminacee crescono solo in corrispondenza dei nodi).

Se il geotropismo è molto attivo negli apici in accrescimento, opera dunque anche in fusti legnosi adulti. Nei primi agisce sui tessuti in via di differenziamento; nei secondi, sui meristemi (cambio e fellogeno), il che appare più evidente nelle piante a fusto diritto, come abbiamo visto per le Conifere.

A proposito di queste ultime, è facile osservare un curioso fenomeno: se la cima è staccata (fulmini, colpi di vento, ecc.), uno dei rami superiori, ed uno solo, si dispone verticalmente e sostituisce la cima mancante; gli altri rami, anche se tentano un raddrizzamento, ritornano poi alla posizione normale. Questo fatto dimostra che dalla cima si origina un flusso di ormoni di crescita che inibiscono il geotropismo negativo nei rami, mentre la cima è libera di alzarsi verso l'alto.

Nelle conifere in particolare, i rami sembrano obbedire ad un geotropismo “orizzontale”, ovvero sembrano indifferenti alla direzione della gravità<sup>26</sup>, ma il fenomeno della sostituzione della cima da parte di un ramo, il più vicino, fa pensare che anche i rami seguirebbero un geotropismo negativo disponendosi verticalmente, se non venissero frenati da un agente inibente che viene dalla cima. Infatti, se si taglia il ramo sottostante che si sta raddrizzando dopo la decapitazione del fusto, un altro ramo lo imiterà, raramente due. Gli altri rimangono inibiti.

Lo stesso fenomeno di “dominanza” dell'asse principale nei fusti si verifica spesso nelle radici a fittone delle Dicotiledoni: se si taglia la radice principale, sempre a geotropismo positivo,

<sup>26</sup> Anche qui, si dice che i rami sono “plagiotropi”.

una delle secondarie, più o meno plagiotropica, si rivolta verso il basso e ne riprende le veci.

Del resto, abbiamo già notato come, sia nei rami di un fusto verticale, sia nelle radici secondarie di una radice primaria, questo andamento plagiotropico consenta alla pianta di crescere non solo verticalmente, ma di occupare il massimo spazio possibile, sia in aria (per sfruttare la luce solare), sia nel terreno (per sfruttare l'acqua ed altri nutrienti). Sempre un valore adattativo.

Secondo i lavori di Sachs e Ferman (1938) l'inibizione dei rami sottostanti da parte della cima sarebbe dovuta ad una diffusione verso il basso di ormoni auxinici. Come nel caso del fototropismo, la propagazione dello stimolo dalla parte sensibile alla parte che reagisce è assodato. Nelle Graminacee, il trasporto avviene dalla guaina fogliare al nodo immediatamente successivo.

Per quanto riguarda le radici, l'effetto delle auxine sarebbe invertito in quanto in esse il geotropismo è positivo. La cosa è stata spiegata con il comportamento ambivalente di quegli ormoni, già citato: esiste una soglia al di sotto della quale le auxine promuovono l'accrescimento dei tessuti, al di sopra lo inibiscono. Poiché l'apice della radice è assai più sensibile dei germogli aerei a quegli ormoni, in esse l'effetto è appunto invertito. Sembra che le auxine, forse per effetto della gravità, migrino verso il basso, quindi nella parte inferiore di una radice non verticale; qui verrebbe rallentato l'accrescimento e la radice si curva verso il basso.

Anche in questo caso si è ipotizzato un inibitore delle auxine, identificato con l'acido abscisico (o ABA, vedi a pag 4), oppure si è pensato ad una migrazione di ioni (calcio, ma non solo) che hanno una distribuzione diversa nei germogli e nelle radici; la distribuzione non omogenea degli ioni porta naturalmente a creare campi elettrici interni ai tessuti. Gli ioni calcio, in particolare, inibiscono la distensione cellulare e quindi l'accrescimento. Una prova di quest'ipotesi viene dal fatto che, con opportuni campi elettrostatici, si ottengono effetti sull'accrescimento di alcuni organi vegetali.

L'effetto delle auxine è comunque molto chiaro: se si stacca l'apice di una radice, essa diviene insensibile allo stimolo della gravità poiché è privata del tessuto che produce quegli ormoni. Se però vi si applica un coleotile di avena, il geotropismo ritorna operante.

In certi casi, come nei boccioli di papavero, il geotropismo è positivo prima della schiusa, ed i bocci sono rivolti in basso; poi diventa negativo, ed il fiore si rivolge in alto.

Si è osservato anche che, se una pianta viene posta su un disco ruotante<sup>27</sup>, e quindi viene soggetta ad una forza centrifuga, la pianta si incurva obliquamente, in modo da seguire la risultante delle due forze: centrifuga e gravitativa, secondo la legge del parallelogramma.

Resta ancora da stabilire in molti casi quale è la via attraverso la quale la forza di gravità stimola la crescita dei tessuti. È stata notata l'inequale distribuzione delle auxine, è vero, ma ciò avviene per effetto diretto della gravità sulle singole molecole?

In molti casi, si sono osservati in talune cellule dei granuli d'**amido** (materiale molto diffuso nel mondo vegetale, figg. 64/65) i quali, essendo più pesanti dell'acqua, si portano sempre verso il lato inferiore della cellula. Questa disposizione dei granuli d'amido potrebbe stimolare il protoplasma e regolare la diffusione degli ormoni d'accrescimento. Ma non è tutto chiaro sull'argomento.

I granuli d'amido sono a volte assenti in certe piante geotropicamente sensibili, come i funghi; in questi casi sono però stati osservati granuli di ossalato di calcio (sostanza di rifiuto diffusissima nel mondo vegetale) o di solfato di bario, sostanza ad alto peso specifico, che svolgerebbero la stessa funzione. Per somiglianza con analoghi granuli nell'organo dell'equilibrio degli animali, questi corpuscoli sono stati genericamente chiamati **statoliti**.

Oltre che negli apici vegetativi, germogli dei fusti o cuffie radicali, gli statoliti si trovano anche nella guaina amilifera (derivato dell'endoderma) dei fusti.

---

<sup>27</sup> L'esperimento fu eseguito già nel 1806 da Knight. Con la sua ruota ad asse verticale, ovviamente, non si elimina la forza di gravità, ma s'introduce una forza centrifuga; con ciò si osserva se la pianta reagisce alla componente dei due vettori.

Nel caso degli apici radicali, gli statoliti si trovano solo nella “cuffia” o “caliptra”, il tessuto che ricopre l’apice della radice, ma l’incurvamento geotropico si osserva, come al solito, due o tre millimetri sopra la cuffia stessa.

Finora si è spiegato il geotropismo come risultato del diverso accrescimento o turgore dei tessuti sui due lati di un germoglio o di una radice.

Ma qualcosa di simile avviene anche in singole cellule, che dimostrano di sapersi incurvare anche da sole. Nella fig. 66, qui sotto, si vedono i rizoidi unicellulari di *Chara*, un’alga d’acqua dolce, che si piegano sotto l’influenza della gravità se vengono inclinati forzatamente.

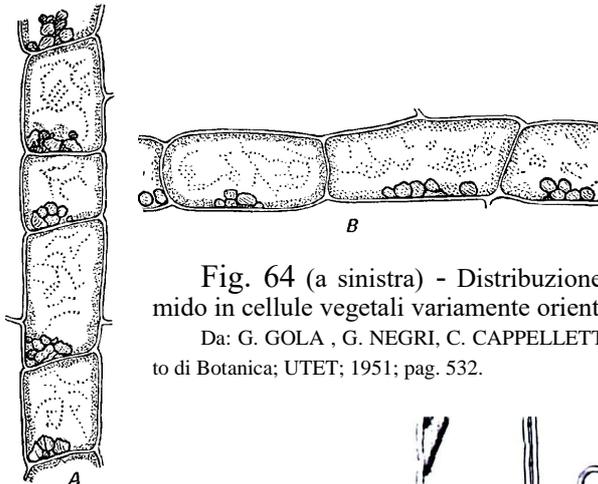


Fig. 64 (a sinistra) - Distribuzione dell’amido in cellule vegetali variamente orientate.

Da: G. GOLA , G. NEGRI, C. CAPPELLETTI; Trattato di Botanica; UTET; 1951; pag. 532.

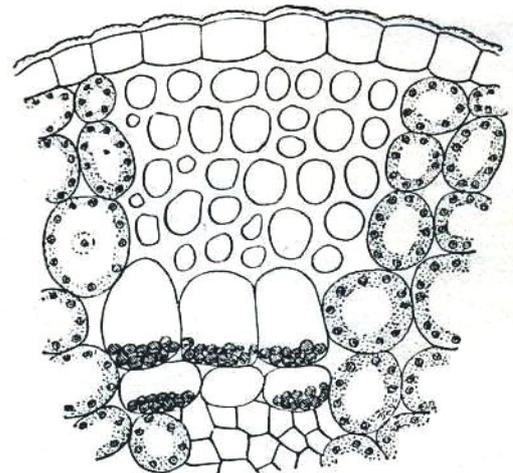
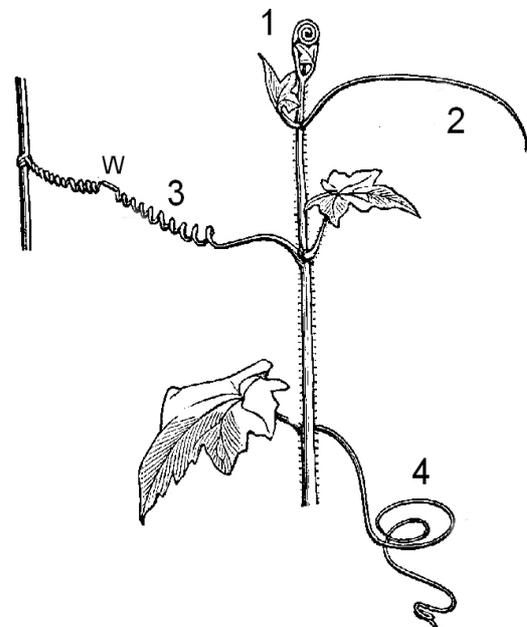
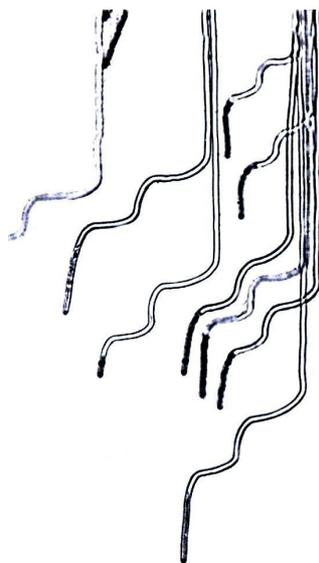


Fig. 65 - Amido statolitico in cellule di *Arum* (“pan delle vipere” o gigaro, Aracee).

Fig. 66 - Anche singole cellule sembrano sensibili alla direzione della gravità.

Basta inclinare il terreno in cui si accrescono.



### Tigmotropismo (o Aptotropismo)

Si tratta ora di un tipo di movimento provocato dal contatto o dallo sfregamento di qualche organo vegetale con un altro corpo. Questo movimento in genere porta l’organo stimolato, spesso un viticcio, a curvarsi in modo da arrotolarsi e fissarsi al corpo esterno: è questa la funzione dei viticci, ed il **tigmotropismo** consente loro di approfittare di ogni possibile sostegno.

Fig. 67 - Viticci di *Bryonia* (Cucurbitacee). Da: C. CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, UTET, Torino, 1975; pag: 1068.

Osserviamo bene la figura precedente che illustra il generico comportamento di un viticcio. Il viticcio 1 si sta appena sviluppando ed è strettamente avvolto su sé stesso a spirale.

Il viticcio 2 si sta allungando, più o meno orizzontalmente, ed esegue spesso dei movimenti spontanei di **nutazione** di andamento circolare od ellittico, il che aumenta la sua probabilità di

toccare un supporto.

Il 3 è nel pieno esercizio delle sue funzioni: l'apice ha trovato un supporto e vi si avvolge strettamente; nel frattempo il viticcio si arrotola ad elica nella parte iniziale in modo da avvicinare il fusto al supporto e dare elasticità a questo collegamento; ma a metà strada (W) l'avvolgimento deve cambiare di senso per evitare che il viticcio stesso debba torcersi su sé stesso.

In 4 si vede un viticcio vecchio che non ha toccato alcun supporto, si avvolge debolmente e poi secca e si stacca. Da notare che avvolgimenti spontanei non stimolati da alcun contatto sono possibili anche in viticci giovani.

In un viticcio<sup>28</sup> in accrescimento, il maggiore allungamento si verifica alla base, in modo da allargare l'area esplorata dall'apice; appena avvenuto un contatto, l'accrescimento è maggiore sulla cima in modo da accelerare l'arrotolamento sul supporto.

Se, ad un viticcio in avvolgimento, si toglie il supporto, esso si raddrizza lentamente, forse per una specie di **autotropismo**, di cui abbiamo già visto esempi (pag. 31). Il fenomeno dell'auto-tropismo si può forse invocare anche alla base delle nutazioni di cui sopra.

Uno stimolo breve ed irregolare (pioggia, grandine) non provoca avvolgimento – ciò ha una funzione evidente, evitare che i viticci impazziscano in caso di pioggia violenta. Parimenti inefficace è il contatto con oggetti lisci (vetro, gelatina, liquidi anche pesanti, come il mercurio); viceversa, diventa efficace il contatto con un liquido che porti in sospensione particelle solide. Quello che conta è il contatto con una superficie irregolare, ruvida, o il contatto su piccole superfici o comunque diverso fra punti vicini.

Un contatto breve può dare una reazione rapida, ma seguita poi da un raddrizzamento. Se contatti brevi, anche debolissimi, si susseguono sullo stesso punto, si può avere quell'effetto di **sommazione** già descritto a proposito del geotropismo (pag. 30).

Se più contatti vengono percepiti dallo stesso viticcio nello stesso tempo, la reazione finale seguirà la risultante dei differenti stimoli; due stimoli simili da parti opposte dello stesso viticcio non saranno seguiti da alcuna reazione.

Un avvolgimento tigmotropico è stato osservato anche in qualche radice, quando viene a contatto con un corpo solido cilindrico.

Il vero tigmotropismo presuppone che la direzione dell'avvolgimento dipenda dalla direzione del contatto col supporto, ma spesso non è così: l'avvolgimento può avvenire sempre dallo stesso lato, indipendentemente dalla posizione del punto di contatto. In questi casi, i più frequenti, non si può più parlare di tropismo, ma di nastia (tigmonastia – vedi sotto).

Il viticcio può derivare, per il generale fenomeno dell'**analogia**<sup>29</sup>, da organi assai disparati, modificati allo stesso modo in vista di una funzione comune: rami, foglie, estremità fogliari, foglioline terminali di una foglia composta (le ultime tre in certe Leguminose), piccioli, radici aeree, a volte anche parti del fiore.

Il meccanismo di avvolgimento dei viticci è ancora dovuto ad un accrescimento differenziale; essi di solito, finché non toccano un sostegno, sono più o meno dritti ed eseguono un movimento di ricerca (la "nutazione", già elencata fra i movimenti autonomi) descrivendo un cono; il contatto con un corpo solido accelera l'accrescimento dal lato opposto al contatto per cui il viticcio si incurva dalla parte del sostegno e vi si arrotola.

Si noti: il maggiore accrescimento, cioè la reazione, si verifica dal lato opposto dello stimolo (punto di contatto), per cui vi è trasmissione del medesimo, con una velocità di qualche millimetro al minuto<sup>30</sup>. La reazione si estende lungo il viticcio per qualche millimetro da una parte o dall'altra del punto stimolato, ma non oltre. È stata invocata ancora una volta la migrazione di qual-

<sup>28</sup> Il termine "viticcio" è sinonimo di "cirro". Il termine tecnico "vite" (cilindro filettato, bullone, ecc.) viene proprio dalla somiglianza con i viticci della vite.

<sup>29</sup> Si chiama **analogia** la presenza di adattamenti morfologici simili, in vista di funzioni comuni, in organi di struttura e derivazione embrionale assai diversa. Esempio: le ali degli Insetti (formazioni dell'esoscheletro) e degli Uccelli (con scheletro interno articolato).

<sup>30</sup> Tale velocità di trasmissione è circa dieci volte superiore a quella che si osserva in altre forme di tropismi.

che ormone auxinico ed effettivamente i viticci reagiscono sotto l'azione delle auxine e delle gibberelline.

Quale che sia la catena ormonale, la prima reazione, che deve essere rapida, consiste in variazioni di turgore; solo dopo si hanno variazioni differenziali di accrescimento, un meccanismo ovviamente più lento. Fra l'altro, facendo assorbire acqua contenente trizio al viticcio, si è potuto dimostrare che, durante l'incurvamento, l'acqua si riduce e migra verso la base dal lato interno e diviene più abbondante spostandosi verso l'apice dal lato esterno, proprio quanto è richiesto dall'ineguale distensione dei tessuti sui due lati del viticcio.

Tutte queste variazioni, soprattutto del turgore, avverrebbero per fenomeni osmotici legati a migrazioni di ioni, migrazioni la cui energia verrebbe dalla scissione dell'ATP<sup>31</sup>.

Il fatto strano è che questa scissione viene esaltata dall'irraggiamento in radiazione blu e rossa, nelle stesse bande che più sostengono la fotosintesi.

La scissione dell'ATP viene inibita dalla presenza di flavonoidi<sup>32</sup>, la cui concentrazione viene, infatti, a ridursi nella zona di contatto del viticcio.

Non è escluso che, nell'incurvamento dei viticci, entrino anche quelle fibrille contrattili a base di actina e miosina, di cui si è parlato fin dall'inizio.

La sensibilità del tigmotropismo è elevatissima: si può avere una reazione per lo sfregamento di una fibra di cotone, cosa che neppure l'epidermide umana riesce a percepire. Il tempo di latenza è breve: possono bastare pochi secondi in casi particolari.

Un viticcio ben avvolto può reggere un peso fino ad 1 kg: nella zona di avvolgimento vi sono rafforzamenti nei tessuti con aumento della superficie di contatto. In certi casi si formano dei bottoni adesivi con secrezione di resine; in altri casi, si formano piccole radici avventizie con veri e propri dischi adesivi (ben evidenti quelli della vite americana o vite del Canada: *Parthenocissus quinquefolia*, Vitaceae).

I fusti della cuscuta (Convolvulacee, parassita di altre piante) sono notoriamente volubili e, solo dopo l'avvolgimento, producono delle papille (austori) che penetrano nel fusto della pianta ospite, ma non solo per aderenza: piuttosto per trarne nutrimento. Via via che i fusti di cuscuta si allungano verso l'alto, si atrofizzano verso il basso e vengono riassorbiti per autofagia. Le radici non servono più.

In sostanza, i viticci ed i cirri, organi filiformi derivati da trasformazione di vari organi, si trovano in molte piante volubili e rampicanti che non possiedono un fusto abbastanza rigido da sostenersi da solo: Zucca, Passiflora, Tropèolo, Cuscuta (parassita priva di clorofilla), vite.

Qualche autore ha voluto distinguere l'aptotropismo, dovuto ad una generica sensibilità dei tessuti vegetali, dal tigmotropismo, legato ad organi specializzati, come i cirri ed i viticci. Forse una distinzione inutile.

Viceversa, è più fondata la distinzione fra tigmotropismo, legato a stimoli di contatto meccanico, dal movimento delle **piante volubili**, che invece è legato ad un ritmo endogeno, quasi una nutazione spontanea, un fenomeno di accrescimento non rettilineo, un autotropismo. I fusti volubili si attorcigliano passivamente attorno ad un qualunque sostegno verticale, mentre i viticci reagiscono al contatto con un corpo solido, comunque orientato.

Per sostenere la specificità del tigmotropismo, sono stati osservati a volte, nelle zone di contatto, degli "ectodesmi", sottili canalicoli ("punteggiature", simili ai canali presenti nelle pareti delle cellule del legno), imbutiformi, che attraversano la parete esterna delle cellule epidermiche e contengono un filo di citoplasma e spesso un cristallino di ossalato di calcio.

Tali strutture non sono però rinvenibili nella maggioranza dei viticci.

Si avvicina al tigmotropismo il **reotropismo**, la tendenza delle radici di certe piante a moltiplicarsi quando si trovano immerse in acqua corrente. Questo fatto provoca a volte l'ostruzione

<sup>31</sup> ATP = adenosintrifosfato, il comune trasportatore di energia in tutti i tessuti viventi, come detto a pag. 5.

<sup>32</sup> Ossiderivati del flavone, pigmenti a molecola tricyclica, molto diffusi nel mondo vegetale.

delle condotte sotterranee degli acquedotti quando, per una fessura anche sottile, vi sia penetrato un apice radicale. Ma non si tratta di movimento, solo di accrescimento abnorme, una blastomania (produzione anomala di gemme vegetative).

Così si parla anche di **traumatotropismo**: movimenti, sempre di tipo negativo, col quale un organo vegetale s'incurva allontanandosi da una sorgente di nocività (alta temperatura, agenti chimici, danni meccanici, ecc.). Se ne era occupato anche C. Darwin. Nel 1950 il Bonner aveva individuato specifici ormoni capaci di inattivare le auxine.

### Chemiotropismo

Lo stimolo è legato alla presenza (chemiotropismo in senso stretto) o al gradiente di concentrazione (osmotropismo) di opportune sostanze chimiche, che abbiano un interesse per la sopravvivenza della pianta. Si possono citare alcuni esempi; piante parassite come la *Cuscuta*, che dirigono sempre verso il centro della pianta parassitizzata i loro organi succhiatori ("austori"); radici di molte piante che s'incurvano verso le zone del terreno dove è maggiore l'umidità (idrotropismo) o la concentrazione di ossigeno (aerotropismo), e così via.

La reazione può essere data da un movimento di avvicinamento (positivo) o di allontanamento (negativo). Anche in questo caso, se lo stimolo (la concentrazione) si trova al di sotto di una certa soglia, la reazione può essere positiva, mentre diventa negativa al di sopra della stessa soglia.

L'incurvamento chemiotropico è generalmente dovuto ad una differenza di velocità d'accrescimento fra lati opposti dello stesso organo.

Movimenti chemiotropici si osservano in talune Fanerogame in germinazione, ma i fenomeni più evidenti si osservano nelle radici e nei funghi.

Nelle radici risulta che la porzione sensibile è l'estremo apice (Porodko, 1925), mentre la reazione avviene molto più indietro; anche in questo caso, vi è trasmissione di qualche fattore chimico dalla regione dello stimolo a quella della reazione.

Le radici risultano molto sensibili ai gradienti di umidità, con reazione positiva, utilissima alla sopravvivenza in caso di siccità, all'ossigeno, all'anidride carbonica, ai fosfati ed ai sali di metalli leggeri, sempre positivamente. La reazione è negativa per i sali di metalli pesanti. Ma è interessante l'esistenza di un'intera batteria di agenti inibitori rivolti alle radici di piante vicine di altre specie: una continua guerra chimica per allontanare i concorrenti ed assicurarsi il miglior sfruttamento del terreno circostante.

Verso le radici di altre specie esiste per contro un forte chemiotropismo positivo fra le radici di una pianta parassita e quelle della pianta ospite (come le Orobancacee, la *Monotropa hypopitys*, Ericacee). Frequenti esempi si osservano fra le piante emi-parassite come la *Euphrasia rostkoviana*, *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Pedicularis* (tutte Scrofulariacee), ecc.

Nei funghi – parliamo delle ife del micelio – la reazione è positiva per gli zuccheri, peptoni ed aminoacidi, vari sali, asparagina (altro amminoacido); è negativa per gli acidi organici ed inorganici.

La reazione positiva per gli zuccheri spiega forse il comportamento delle ife di *Plasmopara viticola* (peronospora o falso oidio, Ficomietici) che, nate da spore portate dal vento sulle foglie, si dirigono verso il parenchima interno della foglia dove la fotosintesi, è noto, produce glucosio.

Altri funghi parassiti dei fusti, per lo stesso fine, si dirigono verso i flussi del libro dove passa la linfa elaborata, ricca di zuccheri. Un chemiotropismo positivo per molte sostanze organiche è comunque prezioso per tutte le specie saprofiti che debbono individuare in un terreno eterogeneo le sorgenti di nutrimento.

Molto appariscente è il chemiotropismo positivo del budello pollinico, cioè di quel sottile filamento che i granuli di polline dirigono verso gli ovuli, dopo che sono caduti nel punto giusto di un fiore, lo stigma, l'apice del pistillo.

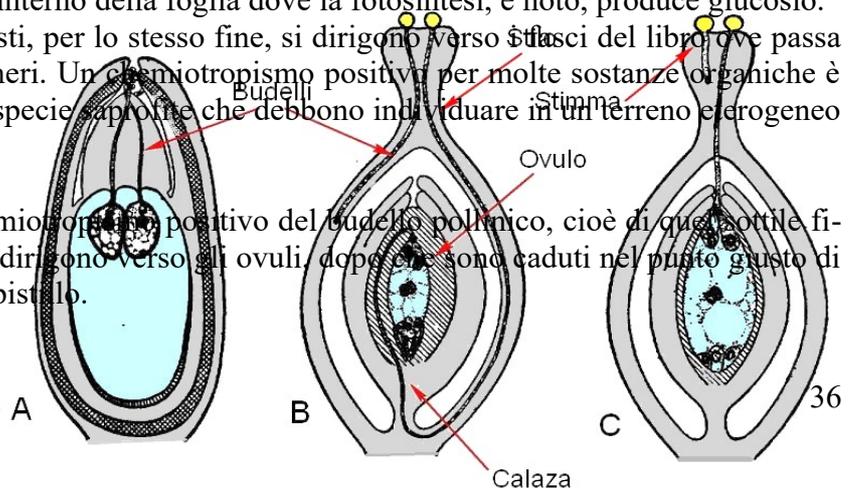


Fig. 68 – Nella maggioranza delle Gimnosperme, in particolare nelle Conifere (A), il granulo di polline germina direttamente sull'ovulo. In tutte le Angiosperme esso germina su un organo apposito, lo stimma, spesso portato da un peduncolo (stilo)(B e C).

A contatto collo stimma, il granulo si apre ed il suo contenuto si riversa in un tubetto molle, il "budello" o "tubulo".

Da: C. CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, UTET, Torino, 1975; modif.

Il percorso del tubulo pollinico, contenente due nuclei, di cui uno rappresenta il gamete maschile, fino a raggiungere l'oosfera, segue un percorso assai vario. Nei casi più primitivi (B nella figura precedente), tale percorso attraversa la placenta (lo strato di tessuto interno dell'ovario, su cui s'impiantano gli ovuli), il peduncolo (funicolo) e la base dell'ovulo (calaza) fino a raggiungere il sacco embrionale ed il gamete femminile, l'oosfera, a volte attraversando i due tegumenti dell'ovulo. Nelle forme più evolute (C), il percorso del tubulo è diretto (porogamia), attraverso l'apice dell'ovulo, ove si trova un'apposita apertura (micropilo).

In questo lungo percorso il budello si sposta con velocità assai varia, da poche ore a molte settimane e si comporta come un'ifa fungina in accrescimento<sup>33</sup>. Il suo movimento non può essere interpretato che come effetto di un chemiotropismo positivo; sembra che l'agente chimico coinvolto sia lo zucchero, presente nei tessuti dell'ovario e dell'ovulo; qualche autore (Nitsch, 1950) ha parlato di auxina. L'ossigeno, e quindi l'aria, avrebbero un effetto negativo.

Il problema è però assai complesso; infatti, il movimento del budello può essere interrotto quando il granulo pollinico cade sullo stimma dello stesso fiore (con l'ovvia funzione di impedire l'autofecondazione) o sullo stimma di specie diverse, in modo da portare alla sterilità ed evitare l'ibridazione. Deve quindi entrare in azione una fitta rete di enzimi, legati all'attività di vari geni.

**MOVIMENTI NON DIRETTI DALLO STIMOLO : NASTIE** (dal greco: *nastos* = compresso)

Parliamo ora di quei movimenti che sono provocati da uno stimolo, ma che si svolgono in una direzione indipendente da quella dello stimolo, vale a dire determinata dalla sola struttura dell'organo stimolato. Si evidenziano in foglie, piccioli, viticci, fiori, ecc.

Si tratta a volte di movimenti assai veloci in quanto dovuti spesso a variazioni di turgore, nelle quali cambia la permeabilità della parete cellulare e l'acqua si riversa rapidamente all'esterno della cellula. La trasmissione degli stimoli è ugualmente veloce e può arrivare a 10 cm / sec; essa consiste presumibilmente nella diffusione di ormoni, ma andremo meglio a fondo su questo punto.

Le nastie si mostrano in organi adulti, ed il loro andamento dipende solo dalla struttura dell'organo coinvolto.

---

<sup>33</sup> In tutte le Crittogame, come nelle Gimnosperme più primitive (Ginkgoacee, ad es.) i gameti maschili (anterozoi) sono flagellati.

## Movimenti stomatici

È ben noto che gli scambi gassosi fra la pianta e l'atmosfera avvengono in piccola parte attraverso le epidermidi, ma soprattutto attraverso gli stomi. Lo stoma rappresenta un'interruzione nello strato epidermico, generalmente poco permeabile, e permette la massima parte di quegli scambi, anche se la sua larghezza è di pochi micron e la superficie globale delle aperture stomatiche di una foglia rappresenta solo l'1 o il 2 % della superficie totale della foglia. Questa apparente sproporzione si spiega pensando che ciò che conta è la superficie interna delle aperture stomatiche. È stato calcolato che le foglie, nelle migliori condizioni, possono procurare alla pianta una perdita di vapor d'acqua pari al 50 – 70% della perdita di un'eguale superficie di acqua a pelo libero.

Fig. 69 – Schema di superficie fogliare con numerosi stomi intercalati alle cellule epidermiche normali.

Gli stomi, in genere, sono assai più numerosi sulla pagina inferiore che su quella superiore della foglia.

Sotto, uno stoma chiuso ed uno aperto.

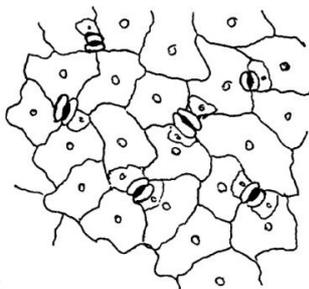
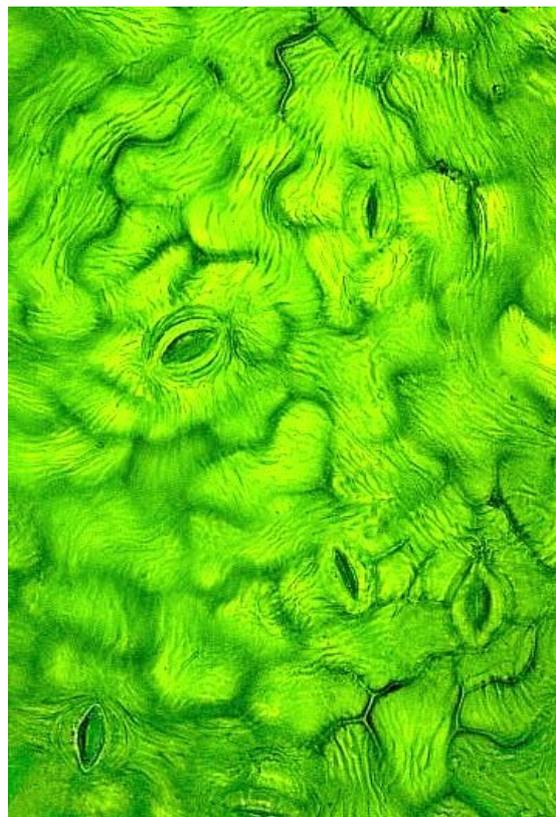
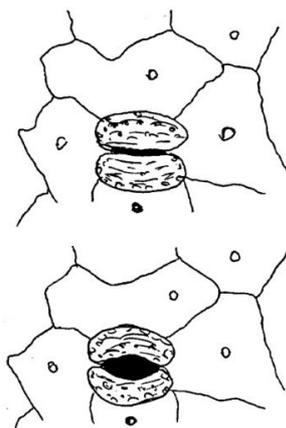


Fig. 70 (a destra) Superficie fogliare con stomi aperti. Si noti l'andamento sinuoso dei contorni delle cellule epidermiche: ciò rafforza la coesione fra di esse.

(Pagina inferiore di foglia di vite americana (Vitacee); 400:1)



L'apertura stomatica consente la regolazione del contenuto d'acqua dei tessuti della foglia e degli scambi di ossigeno ed anidride carbonica, alla base della fotosintesi clorofilliana. Data la forte variabilità nelle caratteristiche dell'aria ambiente in relazione al clima, alle ore del giorno ed alle condizioni meteorologiche, la regolazione delle aperture stomatiche è di vitale importanza per ottimizzare molte funzioni negli organismi vegetali.

Questa regolazione viene effettuata con una variazione della larghezza dell'apertura o "rima" dello stoma.

Dalle figure precedenti appare chiaro che lo stoma, a parte qualche carattere speciale nelle cellule più vicine ("cellule laterali"), è formato da due cellule a forma di fagiolo, accostate per il lato concavo. Un inarcamento o un raddrizzamento di quelle due cellule può variare molto la superficie dell'apertura, fino alla chiusura totale. Tali movimenti possono accelerare o sopprimere la perdita d'acqua da parte della pianta e l'andamento della fotosintesi. In genere, vi sono forti differenze nei periodi d'apertura degli stomi in specie vegetali diverse, ma è ovvio che l'apertura si riduca quando la pianta soffre di carenza d'acqua: la pianta evita di morire di sete. In quel modo vengono però annullati gli scambi di ossigeno ed anidride carbonica e quindi l'efficacia della fotosintesi. Così la pianta muore di fame. Un bel conflitto d'interessi.

I movimenti delle cellule stomatiche consistono in una variazione di turgore che ne incurva la superficie concava o l'appiattisce fino alla chiusura della rima. Questi incurvamenti nascono dal fatto che la pressione di turgore (è stata calcolata fino a 50 atm) agisce su pareti opposte della

cellula, che hanno diverso spessore e struttura. Un aumento del turgore (abbondanza d'acqua nella pianta) provoca l'incurvamento delle cellule e l'apertura della rima.

Concretamente, queste variazioni sono legate allo stato di idratazione della pianta, all'umidità dell'aria, al suo contenuto in anidride carbonica, alla temperatura, al vento, all'insolazione ed alla specie vegetale, ma sono importanti le condizioni interne della cellula. Il suo stato di turgore, il motore del movimento, è legato a molti fattori, in primo luogo alla concentrazione di zuccheri, fattore fondamentale per determinare la pressione osmotica della cellula. La concentrazione degli zuccheri, a sua volta, è legata alla trasformazione bidirezionale fra zuccheri ed amido – quest'ultimo poco influente sulla pressione osmotica – legata a sua volta al pH, all'azione di vari ormoni, ecc. La presenza di cloroplasti nelle cellule stomatiche sta alla base di questi meccanismi enzimatici, poco chiari del resto.

Fig. 71 – Sezione trasversale della rima stomatica in condizioni di massima (in bianco) e minima (in rosso) apertura.



### Nictinastia (greco: niks, niktos = notte)

Abbiamo già parlato di questo tipo di movimenti a pag. 20 e segg. comprendendoli sotto il generico concetto di movimenti endogeni, ma occorre entrare in qualche dettaglio in più.

Le nictinastie dovrebbero rappresentare movimenti “circadiani” autonomi, legati solo al ciclo diurno, e se ne conoscono numerosi esempi: chi non ha osservato lo schiudersi delle margherite (*Bellis perennis*, Composite) al mattino? In questo caso non meriterebbero il nome di nastiche, dipendenti da qualche stimolo.

Ma non è così semplice. Questi fenomeni sono largamente influenzati da fattori ambientali: luce, temperatura, umidità. I viticci mostrano a volte movimenti legati alle variazioni di temperatura. Molti fiori si aprono e si chiudono con ritmo circadiano, ma il fattore scatenante è spesso la temperatura: i fiori di croco (*Crocus* sp., Iridacee) passano dalla posizione “chiuso” a quella di “aperto” e viceversa per uno sbalzo di  $\pm 0,5$  °C.

Molti altri fiori si aprono e si chiudono con cicli circadiani, molto influenzati però dalla temperatura; in pochi minuti un fiore può aprirsi e chiudersi per uno sbalzo di pochi gradi, sia pure con sensibilità minore di quella del croco. Se la temperatura scende sotto un valore di soglia, diverso per ogni specie vegetale, la nictinastia s'interrompe.

Anche l'illuminazione è importante: per far chiudere certi fiori (specialmente nelle Composite) può bastare il passaggio di una nuvola. Nelle carote (Ombrellifere), la chiusura dell'infiorescenza (ombrella composta) può dipendere solo dall'umidità, e così avviene in molti fiori. In questi casi il meccanismo di base è un accrescimento differenziale alla parte basale dei petali.

Nei climi temperati, la nictinastia dei fiori li fa aprire di giorno; nei climi caldi può avvenire l'inverso.

Nelle foglie, tranne casi particolari, i movimenti nictinastici sono meno evidenti e diffusi. Più evidenti nelle foglie in fase d'accrescimento e soprattutto nelle piante dotate di “pulvini motori” (vedi oltre).

Anche la forza di gravità ha il suo peso: in certe Leguminose, capovolgendo la pianta, in pieno giorno, i piccioli e le foglie assumono la posizione di “sonno” notturno (Fischer, 1890).

Parleremo fra poco delle piante “sensitive” come la *Mimosa pudica*, che mostrano spiccata nictinastia. Fra esse, l'*Albizzia*, altra Leguminosa, è fortemente nictinastica ma non sensitiva. Vedremo che i movimenti delle sue foglioline sono legati ai pulvini motori, ma vogliamo subito far notare che lo stimolo non è tanto la presenza di luce o di buio, ma la lunghezza d'onda delle radiazioni in arrivo: la luce nella regione del rosso fa aprire le foglie mentre il rosso estremo le fa chiudere. Questa differenza ha fatto pensare che nel processo sia coinvolto un fitocromo, di cui abbiamo già parlato a pag 4: un pigmento blu, una cromoproteina vegetale, del gruppo delle ficobiline, ben presente nei pulvini. Il **fitocromo** esiste in due forme,  $P_r$  e  $P_{fr}$ , la prima si forma per

irraggiamento nel rosso estremo, la seconda nel rosso visibile. Al mattino, nella luce solare prevale il rosso medio ed il fitocromo  $P_{fr}$ , alla sera il rosso estremo ed il fitocromo  $P_r$ . Questa transizione porterebbe ad un flusso di ioni potassio e cloruro e ad una modifica delle proprietà delle membrane cellulari interne al pulvino.

Nel caso dell'*Albizzia*, la nictinastia sarebbe una fotonastia ma, come avviene in altri casi, lo stimolo per questa pianta non è solo ottico: se la si mette al buio, continua a muovere le foglioline col ritmo di prima anche per molti giorni. D'altra parte, per adeguarsi al ritmo stagionale, un ritmo circadiano deve sempre consentire un buon margine di adattamento o addirittura di reset.

La nictinastia delle foglie, l'abbassamento notturno di esse, era stata interpretata da C. Darwin come una difesa contro il raffreddamento notturno, ma qualcuno (E. Bünning) ha ipotizzato che, specialmente nei climi tropicali, l'abbassamento delle foglie serva ad evitare che la luce lunare possa interrompere il ciclo nictinastico. Il mediatore chimico sarebbe ancora un fitocromo.

A pag. 20, fig. 39, si è citato il caso della *Carlina acaulis* (Composita nostrana) che sembra mostrare un ciclo nictinastico autonomo, in realtà legato più che altro alle variazioni diurne di luce ed umidità. Si è pensato a lungo che il movimento delle brattee di carlina fosse in prevalenza legato all'umidità, che aumenta di notte, facendole piegare. Ma si è poi dimostrato che il fattore prevalente non è quello, anzi, la *Carlina* si apre anche al buio in atmosfera satura d'umidità, se illuminata con infrarosso (IR); ciò dipende dal fatto che, di giorno, la luce solare è ricca d'infrarosso ed è questo che fa raddrizzare le brattee. Non si tratterebbe dunque di un movimento fotonastico né igrinastico.

I movimenti degli stomi, sopra descritti, sarebbero in buona misura igrinastie.

#### Tigmonastia (greco: thigma = contatto)

Il termine indica genericamente i movimenti nati da un contatto meccanico con un organo vegetale. Alcuni autori distinguono la seismonastia<sup>34</sup>, come risposta ad uno stimolo diffuso, come quello della pioggia, dall'aptonastia<sup>35</sup>, dovuta ad uno stimolo unidirezionale, nel qual caso una pioggia od altro liquido non hanno effetto. La seismonastia segue la legge del tutto o nulla (vedi pag. 2).

I meccanismi motori della tigmonastia, come al solito, sono differenze di accrescimento fra lati opposti di un organo oppure variazioni di turgore. Queste ultime non sono semplicemente dovute a semplici variazioni della pressione osmotica nei vacuoli o nei citoplasmi, ma a variazioni della permeabilità delle membrane che delimitano quei sistemi; poiché queste variazioni dipendono da fenomeni chimici, i loro effetti possono essere assai più rapidi delle variazioni d'accrescimento, che presuppongono il trasporto di materia. Una variazione di permeabilità delle membrane richiede però un certo lavoro di recupero, con trasporto attivo di ioni e dispendio di energia. Ciò spiega la necessità di un certo tempo di ripristino per il ritorno alle condizioni iniziali ed il recupero della sensibilità ("periodo di refrattarietà").

Un primo esempio di tigmonastia è dato dal movimento di organi fiorali, stami e stigmi, che si verifica, anche in tempi molto brevi, per facilitare il contatto fra il corpo di insetti pronubi e masse di polline. Gli stami di *Opuntia* ("fico d'India", Cactacee) e di *Berberis* ("crespino", Berberidacee) si curvano verso l'ovario in pochi centesimi di secondo, appena toccati. Qualcosa di simile avviene negli stami di ortica. In *Centaurea* ("centauro", Composite) il tubo delle antere saldate fra loro si abbassa in pochi secondi.

Conviene ora esaminare in dettaglio alcuni casi particolari.

*Mimosa pudica*, *M. spegazzinii* e poche altre Leguminose tropicali.

Le foglie composte prevedono un rachide con numerose foglioline in numero pari. Quattro di queste foglie composte (A nella figura seguente) emergono da un picciolo secondario (B), che nasce da uno primario (C).

<sup>34</sup> Dal greco: seismos = scossa.

<sup>35</sup> Dal greco: apto = toccare.

Fig. 72 (a sinistra) – Foglia composta di *Mimosa pudica*, in posizione di riposo (a sinistra) e dopo stimolazione tattile (a destra).

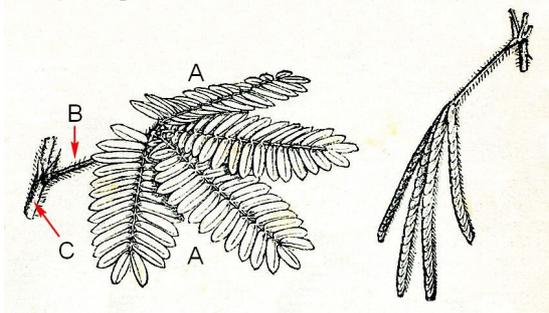


Fig. 73 (a destra) – La stessa, dopo l'intrusione di un Ortottero. Le foglioline si sollevano, mentre i piccioli si abbassano.



La reazione delle foglie di mimosa non dipende solo dal contatto con un corpo solido: essa si verifica anche ad un contatto con liquidi (pioggia, ad es.) ed altre nocività, di tipo chimico, termico, ecc. Il tempo di latenza in questo caso può ridursi a decimi di secondo. La reazione si propaga alle foglie vicine, ai piccioli secondari, a quelli primari ed al fusto, con una velocità da 2 a 40 millimetri al secondo, fino ad una distanza dell'ordine di mezzo metro. Il tempo di refrattarietà è di 15 – 20 minuti.

La trasmissione dello stimolo sembra dovuta alla diffusione di un agente chimico: un infuso di foglie irritate può scatenare la risposta in foglie a riposo; una foglia irritata, collegata via gelatina o liquido acquoso ad una foglia a riposo, è ugualmente efficace.

Sono attivi anche stimoli chimici artificiali: alcuni aminoacidi, derivati dell'antrachinone, saliva umana, ecc., nonché agenti nocivi (termici, ad es.). Si è potuto dimostrare, scorticando il fusto, che questi stimoli si propagano attraverso il sistema vasale della pianta, non attraverso la corteccia. Nelle foglie, il tessuto conduttore è formato da cellule speciali con grossi vacuoli e forti plasmodesmi<sup>36</sup>.

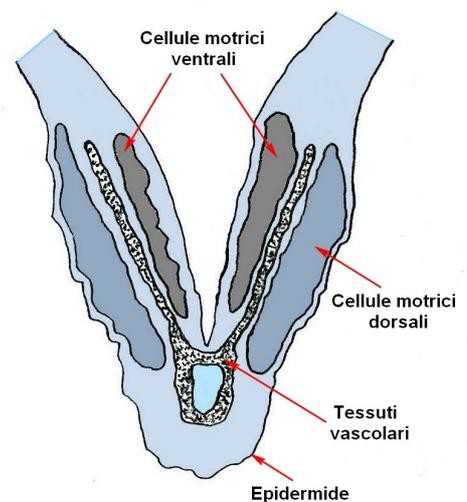
Il significato adattivo di queste reazioni può essere di “far scomparire” il fogliame agli occhi di un erbivoro.

L'organo motore nella mimosa, come anche in molte piante insettivore che stiamo per descrivere, è quello già più volte citato: il **pulvino motore**.

Si tratta della base di un picciolo (di foglia o di altri piccioli) ingrossata e di struttura particolare (figura a lato).

Fig. 74 – Coppia di pulvini nei piccioli di due foglioline affacciate delle piante “sensitive”. I fasci vascolari (conduttori), meno estensibili, si trovano al centro della struttura, in modo da non essere sollecitati dai movimenti a cerniera dei pulvini. All'esterno ed all'interno, masse di tessuti “motori”, formati da cellule rotondeggianti a turgore variabile.

La differenza di turgore fra i cuscinetti esterni ed interni provoca un gonfiore da un lato ed un afflosciamento dall'altro. La struttura s'incurva in un senso o nell'altro.



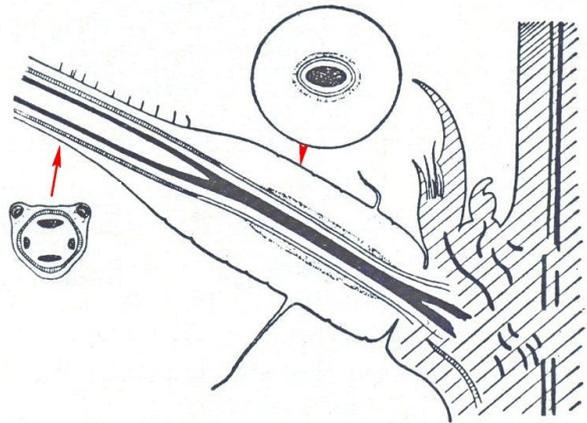
<sup>36</sup> I plasmodesmi sono sottili cordoni di citoplasma che, attraverso canalicoli che si corrispondono nelle pareti delle cellule contigue, consentono la continuità fra i due protoplasm.

Fig. 75 – Il picciolo primario in una foglia sensitiva. La porzione inferiore ingrossata (il pulvino) mostra tessuti a turgore variabile alla periferia, mentre i fasci conduttori, poco estensibili, stanno al centro (sezione trasversale nel dettaglio in alto).

Nella parte superiore del picciolo, come è di norma, i fasci conduttori stanno invece alla periferia per aumentare la rigidità della struttura (sezione nel dettaglio in basso a sinistra).

Notare le grosse setole che emergono dal pulvino e rappresentano la parte sensibile, comune del resto alla superficie inferiore del pulvino stesso.

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973; modif.



Secondo gli studi di Royer (1869) ed altri, il tessuto dei pulvini è un parenchima lasso con grossi vacuoli; in queste cellule, la pressione osmotica ed il turgore variano con ritmo circadiano.

L'elevata velocità di trasmissione dello stimolo, sopra citata, rende difficile pensare ad una semplice diffusione di ormoni. Alcuni autori hanno quindi esaminato i fenomeni della variazione di turgore dal punto di vista elettrico. Buona parte del turgore è dovuto ai vacuoli; la loro membrana (tonoplasto) è semipermeabile e, per meccanismi attivi, consente una diversa concentrazione di molecole e ioni fra l'interno e l'esterno. Ciò crea una differenza di potenziale fra i due lati della membrana, una "polarizzazione", un "potenziale d'azione", che è stato misurato ed arriva ad un decimo di Volt. Questo potenziale può migrare velocemente accompagnando (causando od essendo l'effetto?) le migrazioni di ioni, quindi le variazioni di permeabilità delle membrane e di turgore.

#### *Dròsera rotundifolia* (Droseracee)

Lo stimolo è anche qui un contatto con un corpo solido. È fra gli esempi più noti delle piante insettivore che reagiscono alla presenza di insetti. La *Drosera*<sup>37</sup>, piccola pianta di palude a foglie rotonde o nastriformi (figure seguenti), porta numerosi tentacoli terminati da una gocciolina vischiosa; un insetto che rimanga incollato ai tentacoli si agita e crea uno stimolo; non basta però lo stimolo tattile: infatti, un sassolino o un granulo d'amido (o altre sostanze ternarie) non provocano reazione, occorre la presenza di sostanze proteiche, fosfati, ammonio, ecc. Si ha quindi, simultaneamente, una "chemionastia".

Uno alla volta, tutti i tentacoli si curvano verso l'insetto (fig. 76/77C), lo imprigionano e, un poco alla volta, lo digeriscono per mezzo di opportuni enzimi proteolitici. Si ha quindi la trasmissione dello stimolo da un tentacolo all'altro, in particolare dalla cima di un tentacolo centrale alla sua base, poi ai tentacoli vicini fino all'orlo della foglia. La parte veramente sensibile è l'estremità del tentacolo.

Per inciso, sembra che l'attrazione dal punto di vista dell'insetto-vittima non sia la presenza di sostanze zuccherine e comunque appetibili, ma la brillantezza della goccia terminale del tentacolo, formata da mucillagine ad alto indice di rifrazione.

La reazione dei tentacoli della *Drosera* ha una latenza di una decina di secondi; la velocità della trasmissione dello stimolo è di circa 8 mm/sec. La reazione dei tentacoli si può ripetere per due o tre volte, dopo di che si esaurisce.

L'incurvamento dei tentacoli è dovuto sia a differenze di turgore, sia a differenze d'accrescimento nella base del tentacolo stesso. Anche in questa sede sono state rivelate differenze di potenziale ed onde di depolarizzazione delle membrane.

Il nome della *Drosera* viene dal greco *droseròs* = rugiadoso, per la goccia di liquido all'estremità dei tentacoli.

<sup>37</sup> Pronuncia Dròsera. La pianta si rinviene anche in Italia.

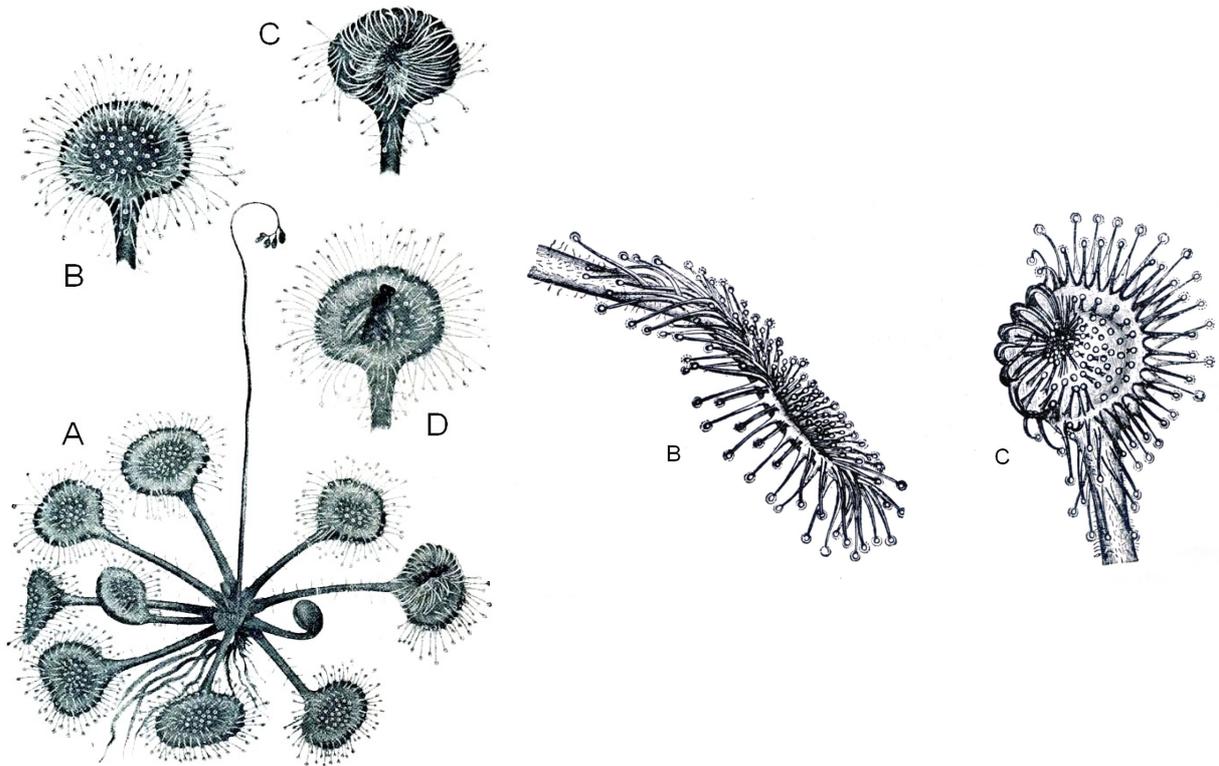


Fig. 76 (a sinistra) – Piantina intera di *Drosera rotundifolia* (A); foglia non stimolata (B), stimolata da una mosca (C) ed aperta al termine della digestione (D).

Fig. 77 (a destra) – Foglia della medesima, non stimolata ed all'inizio della reazione tigonastica.  
Da: C. CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, UTET, Torino, 1975; modif.



Fig. 78 – *Dionaea muscipula*, della California, in fiore.

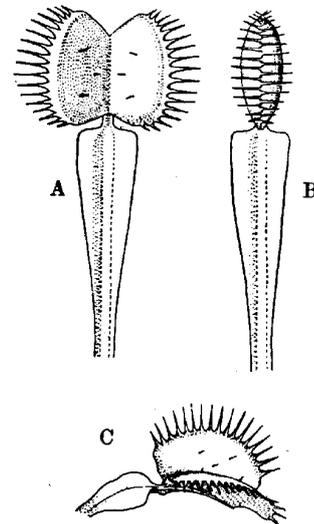


Fig. 79 - Foglia di *Dionaea muscipula*

Da: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK e A.F.W. SCHIMPER, Trattato di Botanica, Vallardi, Milano, 1973. Pag. 197.

La *Dionaea muscipula* (sempre una Droseracea, figure precedenti), forma una rosetta basale di foglie con un lungo picciolo dilatato, terminante in due lobi contrapposti. Al centro di ogni lobo, tre peli sensibili disposti a triangolo. I lobi a riposo sono divaricati come un libro aperto

(fig. 79, A e C) ma il contatto con un insetto provoca una chiusura rapidissima dei due lobi (fig. 79 B); l'insetto non può sfuggire poiché i grossi peli sui margini dei lobi s'incrociano a costituire una vera e propria gabbia. Piccole ghiandole all'interno della foglia provvedono a digerire il malcapitato. Sotto il margine invece esistono ghiandole nettariifere, utili come esca per le vittime.

Anche in questo caso, oltre allo stimolo tattile, sono attivi stimoli chimici. Va però notato un certo periodo di latenza: un singolo stimolo su una sola delle tre setole centrali non provoca alcuna reazione; entro una ventina di secondi occorre una ripetizione dello stimolo, oppure occorre lo stimolo simultaneo su almeno due setole; un sistema per evitare falsi allarmi.

Dopo il periodo di latenza, il piegamento avviene in meno di un decimo di secondo.

Se lo stimolo viene da un corpo inorganico, la reazione avviene ugualmente, ma la foglia si riapre entro 24 ore. Non accetta perditempo.

La foglia stimolata da un insetto rimane chiusa per una o due settimane, il tempo necessario per digerire la preda.

Le tre setole sensibili al centro di ognuno dei due lobi terminali della foglia sono lunghe circa 1,5 mm ed hanno un diametro di 0,15 mm. Anche qui sono stati riscontrati potenziali d'azione (circa 70 mV), con perdita di sali e di turgore.

Il meccanismo motore delle foglie di Dionea è assai simile a quello descritto per i pulvini motori delle mimose ma, oltre a variazioni di turgore, vi sarebbe anche una crescita differenziale dei tessuti sulle due facce dei lobi mobili.

Nota: il nome della Dionea viene dal greco *Dionaia*, che era uno dei nomi della dea Afrodite.

Qualche specie del genere *Pinguicula*<sup>38</sup>, altra pianta insettivora (Lentibulariacee), comune in montagna, specie nei terreni umidi, possiede una rosetta di foglie basali a forma di lingua, coperte da ghiandole appiccicose; la sua reazione tigmonastica è assai meno vistosa poiché consiste in un lento arrotolamento parziale dei margini delle foglie, che tende ad imprigionare (e digerire) gli insetti rimasti appiccicati.

Fig. 80 – La *Pinguicula alpina* è presente in molti terreni umidi o paludosi. Sulle sue foglie si vedono spesso dei puntini neri: le carcasse di moscerini rimasti invischiati.

I movimenti di arrotolamento di queste foglie sono lentissimi.



*Utricularia vulgaris* (Lentibulariacee), una pianta acquatica natante, priva di radici, che vive negli stagni, anche in Europa, porta, in mezzo alle foglie lineari, delle vescichette con funzione di trappola per piccoli organismi acquatici (figure seguenti). L'imbocco delle vesciche o ascidi possiede un opercolo che si apre (solo verso l'interno) quando qualcosa urta i lunghi peli che circondano l'apertura (P in fig. 81). L'apertura avviene in 10 – 15 millisecondi e termina dopo circa 30 ms.

In condizioni di riposo, la pressione interna dell'urna è inferiore a quella esterna e l'apertura dell'opercolo crea un risucchio verso l'interno che trascina la vittima. La vescicola a riposo appare infatti appiattita lateralmente.

<sup>38</sup> Dal latino *pinguis* = grasso, per l'aspetto appiccicoso delle foglie.

Il mantenimento della bassa pressione interna sarebbe dovuto ad una migrazione attiva degli ioni cloro verso i vacuoli delle cellule della parete dell'urna, e ciò trascina dalla stessa parte gli ioni sodio e potassio, con perdita della pressione osmotica interna dell'urna.

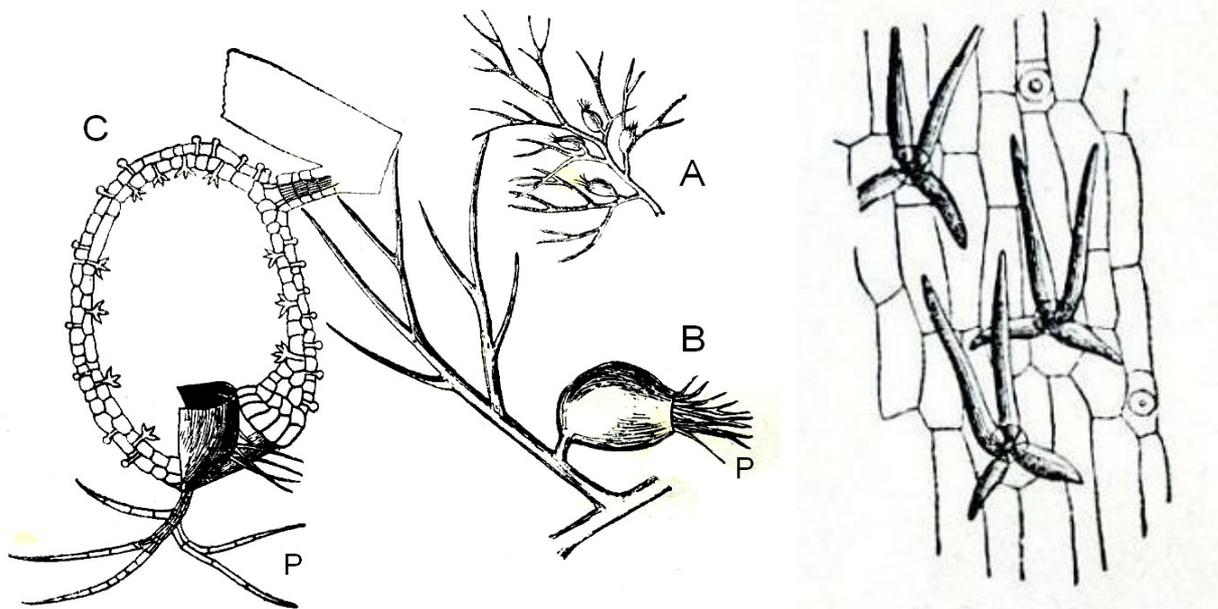


Fig. 81 (a sinistra) – La pianta di utricularia (A) mostra numerose vescicole (B) che, per somiglianza con le urne delle nepente (Nepentacee, Indonesia ed Australia), vengono chiamate ascidi<sup>39</sup>. Notare i peli sensibili (P).

Fig. 82 (a destra) – Le pareti interne della vescicola sono ricche di cellule ghiandolari stellate (visibili nella figura precedente in C), capaci di secernere enzimi per la digestione della preda.

Un'altra pianta acquatica insettivora nostrana è la *Aldrovanda vesiculosa* (Droseracee), che possiede trappole a scatto simili a quelle dei lobi terminali della Dionea, ma più piccole.

Va notato che queste piante insettivore sono dotate di clorofilla e pertanto, potendo svolgere la fotosintesi, sarebbero autotrofe, in grado di provvedere da sole ai loro bisogni alimentari. L'apporto delle proteine animali delle loro vittime rappresenta quindi "un di più", un dessert.

### Fotonastie

Si tratta di movimenti provocati dalle variazioni diurne dell'illuminazione, i quali quindi sconfinano colle nictinastie già citate: apertura e chiusura di fiori, innalzamento o abbassamento di foglie, e simili. Spesso, non è facile dimostrare che lo stimolo non provenga ANCHE dalle variazioni diurne di temperatura. A volte però lo stimolo è indipendente dal ciclo diurno: è sufficiente il passaggio di una nuvola per far chiudere un fiore (Acetosella, già citata).

L'incurvamento di petali, piccioli di foglie, ecc. è dovuto in genere a variazioni di turgore, ma non si possono mai escludere piccole differenze d'accrescimento fra lati opposti dello stesso organo.

### Seismonastie in senso limitato

Ora lo stimolo è meccanico, ma non legato ad un semplice contatto (come nelle tigmonastie), ma ad un urto od altro evento traumatico: lesione, bruciatura, attacco chimico, ecc.

La reazione può essere anche rapidissima e dipende da una variazione di turgore che deriva da un'improvvisa espulsione di acqua da parte di certe cellule, acqua che va a riempire gli spazi

<sup>39</sup> Dal greco: *ascos* = otre, sacco.

intercellulari. La perdita di turgore riguarda il “cuscinetto motore” che è proprio delle piante tigmonastiche, nelle quali è spesso presente anche la nictinastia.

Molte piante, come l’acetosella, reagiscono lentamente ad un urto abbassando le foglioline; più vistosa è la reazione di molte specie del genere tropicale *Mimosa* (che non ha molto a che fare con la mimosa dell’8 Maggio), che è già stata descritta.

Una reazione ad urti si osserva anche nella pianta insettivora americana *Dionaea* (figg. 78/79), sopra descritta. Qualcosa di simile si osserva nella nostrana *Aldrovanda*, altra Droseracea, anch’essa già citata per la tigmonastia.

Seismonastie si osservano anche nei fiori, ove si possono trovare organi che reagiscono ad un urto (presenza di un insetto).

In definitiva, le seismonastie rappresentano solo un aspetto particolare delle tigmonastie.

Quando il trauma è forte, sono stati identificati ormoni specifici, come l’acido traumatico ( $C_{12}H_{20}O_4$ ) che si dimostra attivo in diluizioni estreme ( $10^{-8}$ ) (Ricca, 1916). Esso agirebbe sulla permeabilità delle membrane cellulari e quindi sul loro turgore.

### Chemionastie

Quando si tratta di aggressivi chimici, si rientra nelle seismonastie appena nominate. Quando un movimento è stimolato dalla presenza di sostanze con valore alimentare, si rientra nel caso delle tigmonastie in cui uno stimolo non meccanico fa le veci del contatto all’approssimarsi di una potenziale preda. I meccanismi del movimento rimangono gli stessi.

## CONCLUSIONI

Si discute ancora se i meccanismi del tipo stimolo – risposta, alla base dei movimenti delle piante, siano gli stessi che presiedono ai movimenti ed a tutte le reazioni degli animali; si tratterebbe in questo caso di meccanismi “deterministici”, in un certo senso meccanici ed inevitabili, per cui ad un dato stimolo segue necessariamente una data risposta in base al tipo di stimolo, alla specie dell’organismo, al suo stato, ecc. Applicato agli animali superiori ed all’uomo, tale visione ridurrebbe ogni fenomeno vitale all’effetto diretto ed automatico di certe cause.

Certamente, una tale interpretazione può spiegare molti fatti ma, specie per gli animali superiori, appare riduttiva e non può dare ragione di tutti i comportamenti individuali. Occorreranno ancora molti studi e riflessioni: i fenomeni della vita difficilmente si prestano ad un’interpretazione unica e semplice.

Si può comunque essere certi che, come per ogni altro carattere di ogni essere vivente, i movimenti delle piante rispondono ad una funzione utile alla sopravvivenza della specie, anche se tale utilità può essere indiretta e non sempre facilmente identificabile.

L’evoluzione consente spesso la sopravvivenza di caratteri “neutri” ed indifferenti, purché non siano palesemente nocivi, ed in questi casi il loro significato adattativo va ricercato nella filogenesi, negli antenati più o meno remoti.

(Si veda su questo punto l’art. n° A5 – “L’evoluzione biologica”, nello stesso sito, stessa sezione).

## BIBLIOGRAFIA

- BOEDIJN K. B. Il mondo delle piante, vol. III (Piante inferiori) – A. Mondadori, Milano, 1966 – p = 376 – f = 512 +3
- CAPPELLETTI C. Trattato di botanica – 3<sup>a</sup> ediz. – I – UTET, Torino, 1975 – p = 1142 – f = 678
- CHIARUGI A. e VERGNANO O. Lezioni di fisiologia vegetale – p = 568 – f = 24 – Editrice Universitaria, Firenze, senza data
- COLOSI G. Corso di biologia per le scuole medie superiori – Le Monnier, Firenze, 1940 – p = 486 – f = nq
- DEFLANDRE G. Microscopie pratique (2a ediz.) - p = 426; Tavole 154 - Lechevalier, Paris, 1947
- ENCICLOPEDIA digitale ENCARTA, 2002 e 2006 – in CD e DVD
- GALSTON A. W. I processi vitali delle piante (cap. 4 – I movimenti delle piante – p = 115–143) – f = nq – Zanichelli, Bologna, 1997
- GAZZANIGA M. L'acquario segreto – Ponzio, Pavia, 2009 – p = 157 – f = 109
- GIACOMELLI C. Botanica generale e descrittiva – Giusti, Livorno, 1918 – p = 112
- GOLA G., NEGRI G. e CAPPELLETTI C. Trattato di botanica – UTET, Torino, 1940 – p = 999 – f = 735
- ISTITUTO ENCICLOPEDIA ITALIANA – TRECCANI – Roma, 1968/1981  
LESSICO UNIVERSALE ITALIANO – **24 voll. + 3**
- JAHNS H. M. Ferns, mosses and lichens of Britain – Collins, London, 1983 – p = 268 – f = 655
- PIERSANTI C. Lezioni di Scienze Naturali per le scuole medie superiori, 2° vol. – Zanichelli, Bologna, 1942 – p = 394 – f = 281
- SÉGUY E. Le microscope – Employ et applications – p = 1062 (2 voll.) – tavv. 201 – P. Lechevalier, Paris, 1949
- SLACK J. M. W. Fondamenti di biologia dello sviluppo – Zanichelli, Bologna, 2007 – p = 396 – f = nq
- STRASBURGER E. et al. Trattato di botanica, 3<sup>a</sup> ediz. Vol, II (Tallofite, Briofite, Pteridofite, Spermatofite) – p = 509 – f = 541
- STRASBURGER E. et al. Trattato di botanica, 6<sup>a</sup> ediz. – Vallardi, Milano, 1973 – p = 801 – f = 982
- STREBLE H. e KRAUTER D. Atlante dei microrganismi acquatici – Muzzio, Padova, 1984 – p = 328 – f = 1700 – tavv. a colori 52