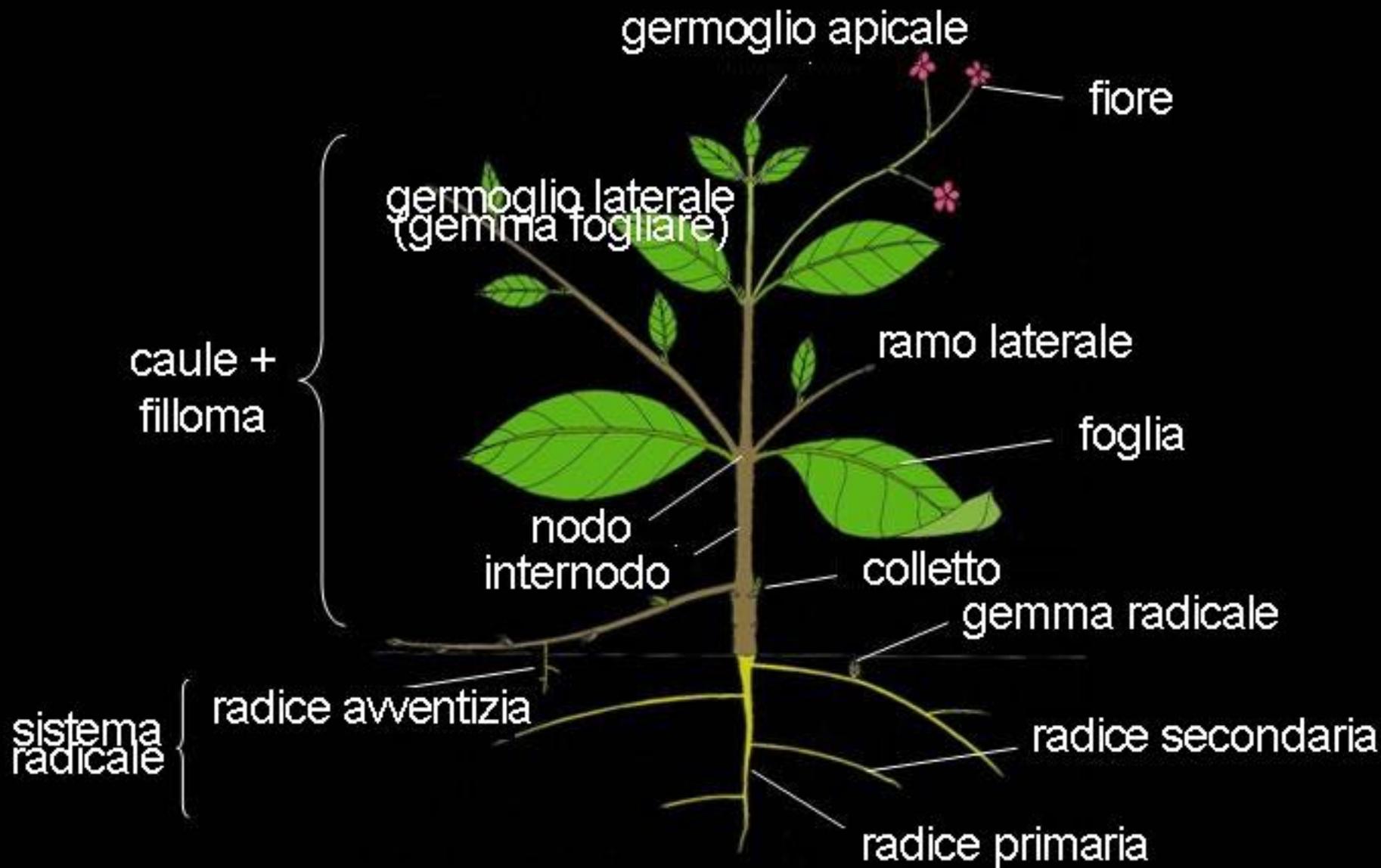
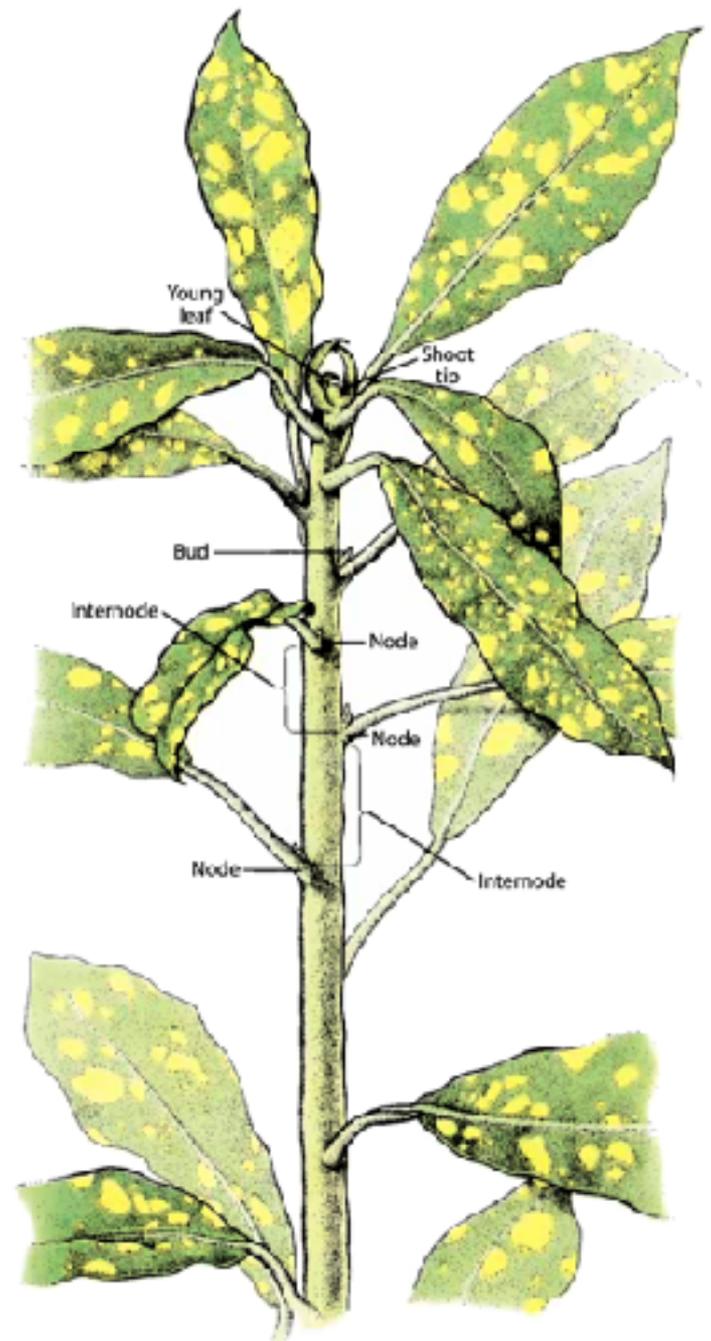
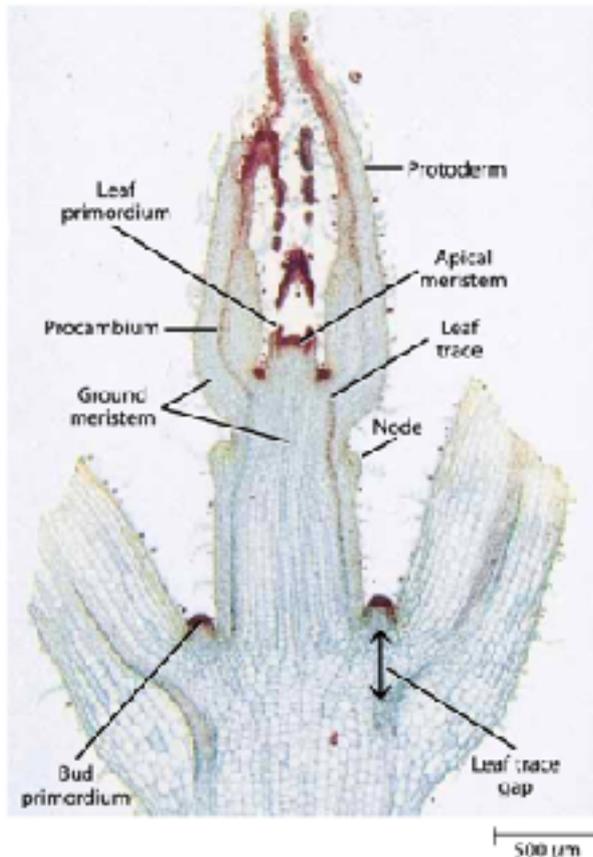


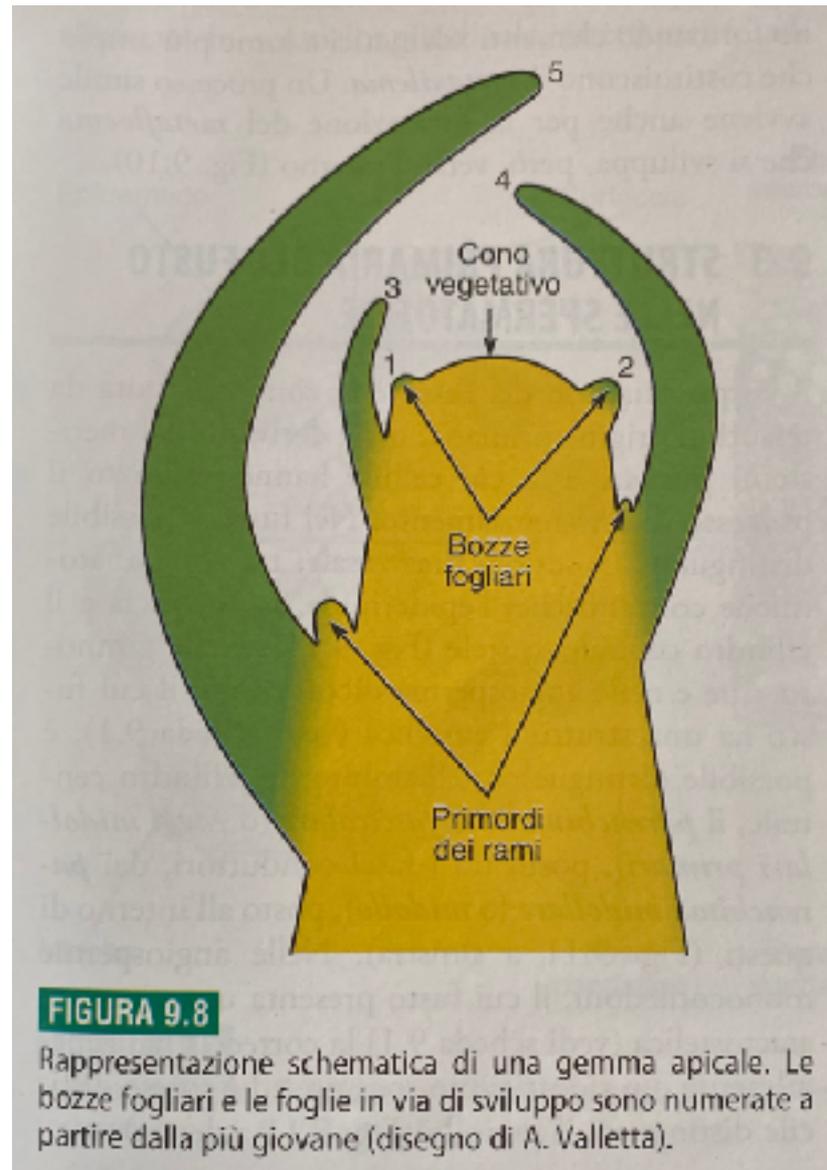


CORMO



Un **germoglio** consiste di un fusto con la sua gemma apicale, le foglie, i rami, e le gemme ascellari. Di fatto rappresenta la porzione aerea della pianta.







Il **caule**, o **fusto**, collega foglie e radici.

Ha funzione di:

- Sostegno
- Conduzione
- Accumulo (in molti casi, fusti sotterranei per superare le stagioni sfavorevoli)
- Fotosintesi (in fase giovanile, o in alcuni altri casi specifici).



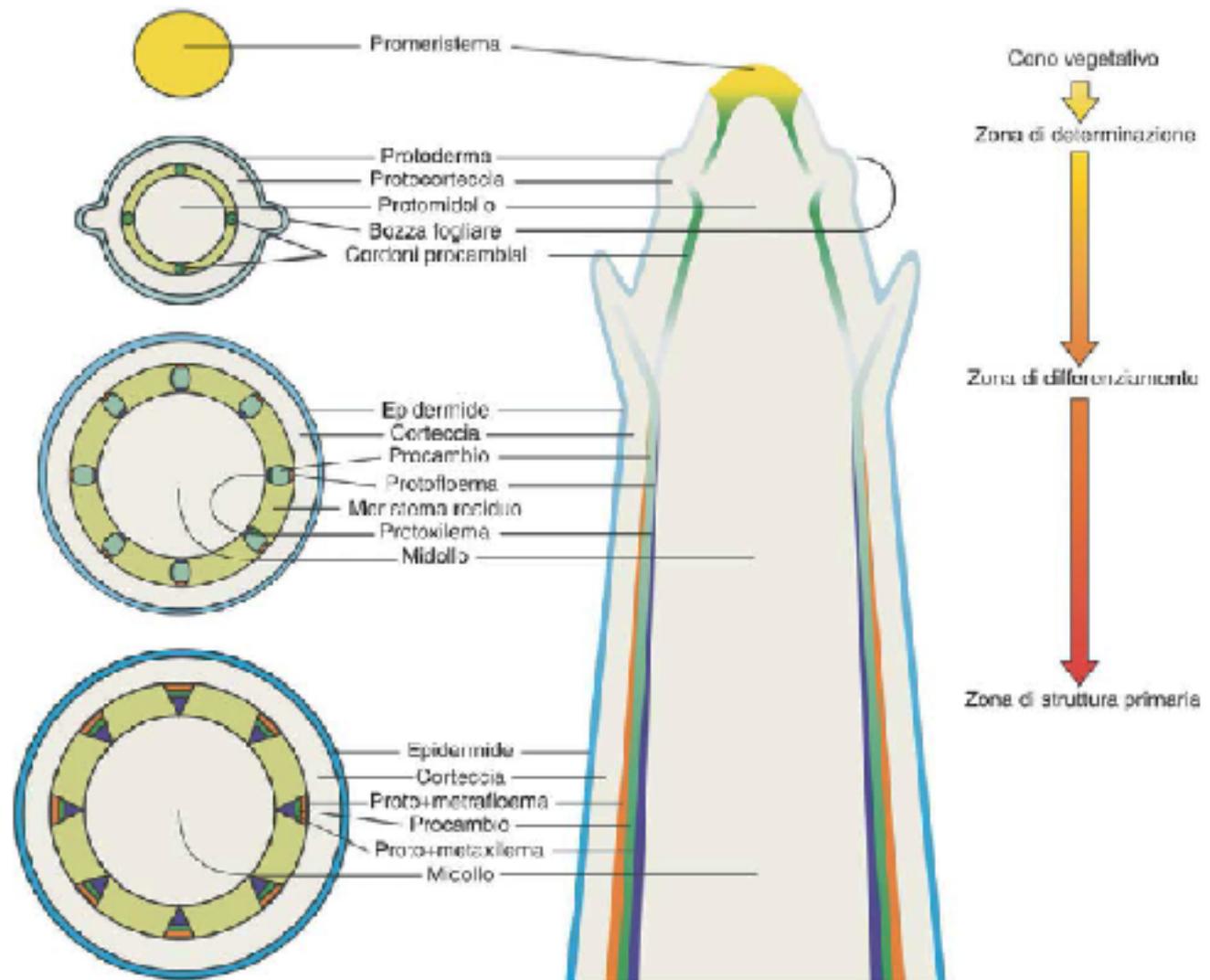


Figura 9.3

Schema del corpo primario del fusto in sezione longitudinale (a destra) o sezioni trasversali a livello del cono vegetativo, della zona di determinazione, della zona di differenziamento e della zona di struttura primaria (a sinistra) (disegno di A. Valletta).





Il **cono vegetativo** da origine al corpo primario del fusto.
Questa sua azione si esplica per l'attività meristemica di:

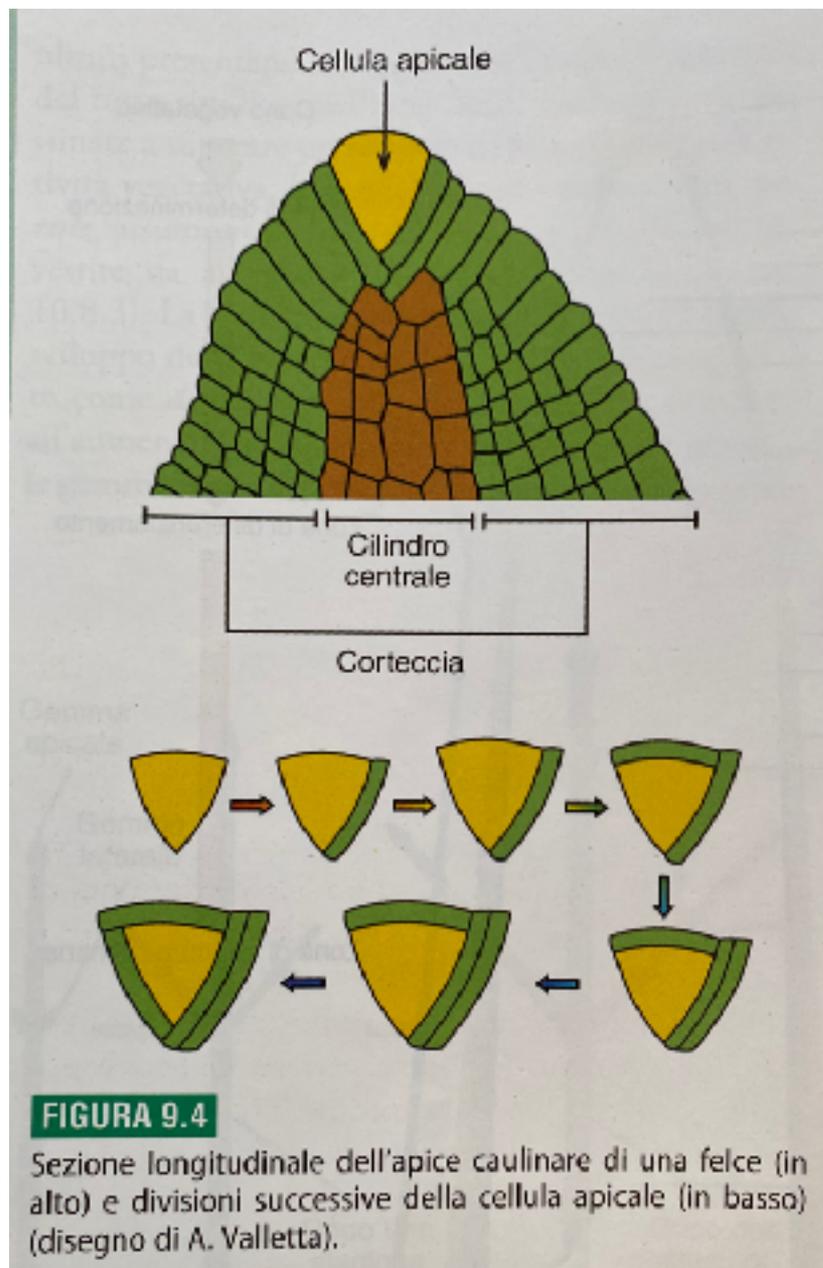
- a) una (piante vascolari senza seme),
- b) più (spermatofite)

cellule iniziali, che derivano dai meristemi embrionali, localizzati al di sopra del punto di inserzione del o dei cotiledoni.

Le cellule del meristema apicale del caule, così come quelle del meristema apicale della radice, sono dette **meristemi primari**.

Questi sono gli unici meristemi di tutte le piante vascolari senza seme, di tutte le angiosperme monocotiledoni, e di alcune angiosperme eudicotiledoni. Tuttavia, la gran parte delle angiosperme eudicotiledoni e tutte le gimnosperme hanno dei meristemi secondari (il **cambio cribro-legnoso** e il **cambio subero-fellodermico**) che sono responsabili di quella che viene definita crescita secondaria.







Nel cono vegetativo delle spermatofite si possono riconoscere un **corpus** e una **tunica**.

Nella maggior parte delle angiosperme, la tunica, lo strato più esterno, è costituito da tre strati di cellule: **L1** e **L2**, dette **iniziali della tunica**, e **L3**, **iniziali del corpus**.

Le cellule degli strati L1 e L2 si dividono in senso **anticlinale**, aumentando quindi la superficie, senza aumentare il numero di strati. Al contrario, le cellule iniziali del corpus si dividono in senso **periclinale**, andando a aggiungere cellule al corpus. Le cellule del corpus invece si dividono in tutte le direzioni, dando origine a un aumento di volume.

Qualora una cellula degli strati L1 o L2 si dividesse periclinamente, andrebbe a diventare parte dello strato inferiore, assumendone le caratteristiche. Questo dimostra che è la posizione della cellula, più che la sua origine, a determinare il suo successivo differenziamento.



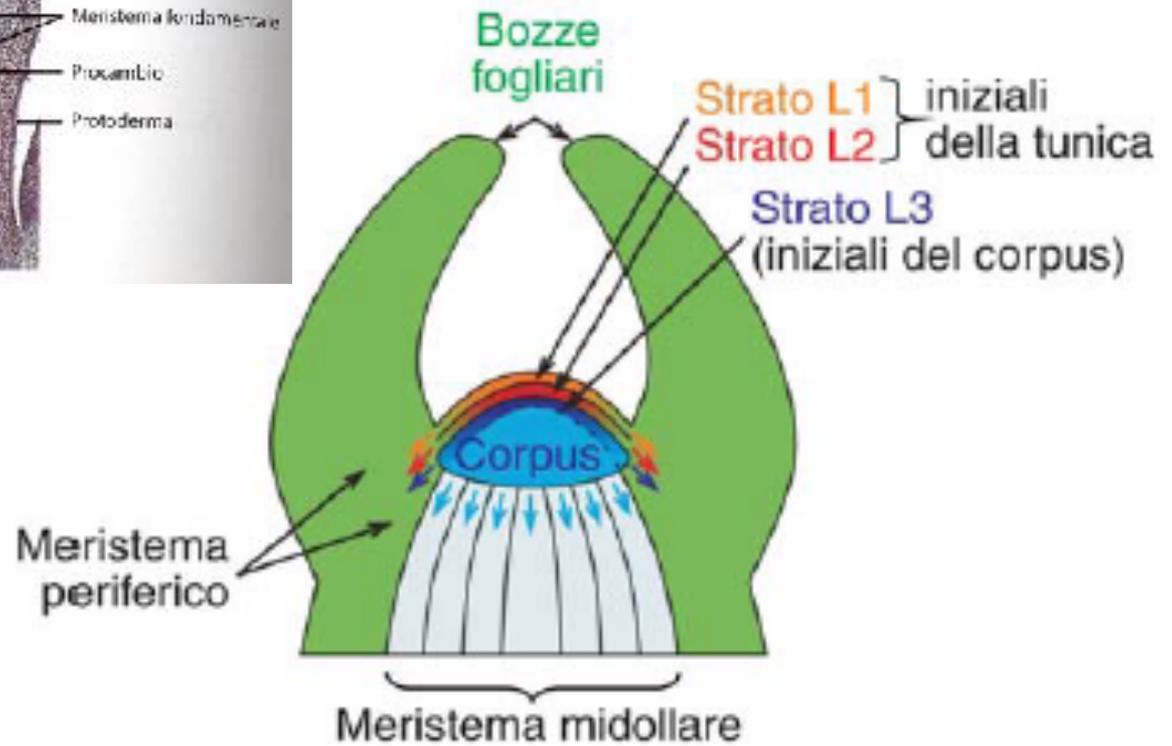
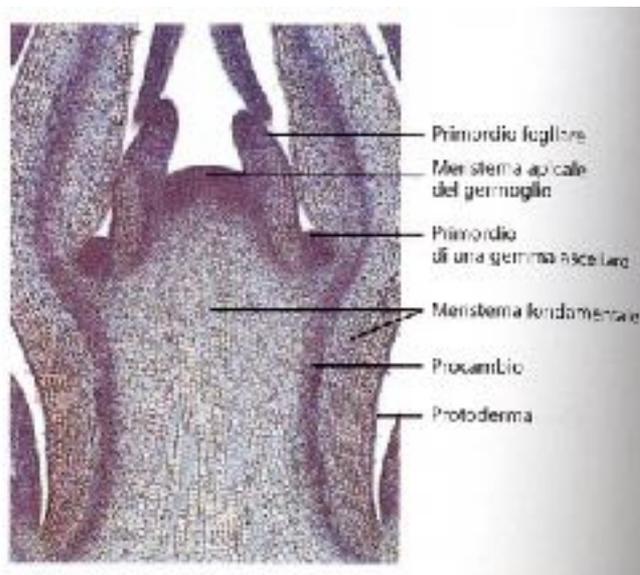


Figura 9.5

Schema di un apice caulinare di dicotiledone in sezione longitudinale (disegno di A. Valletta).



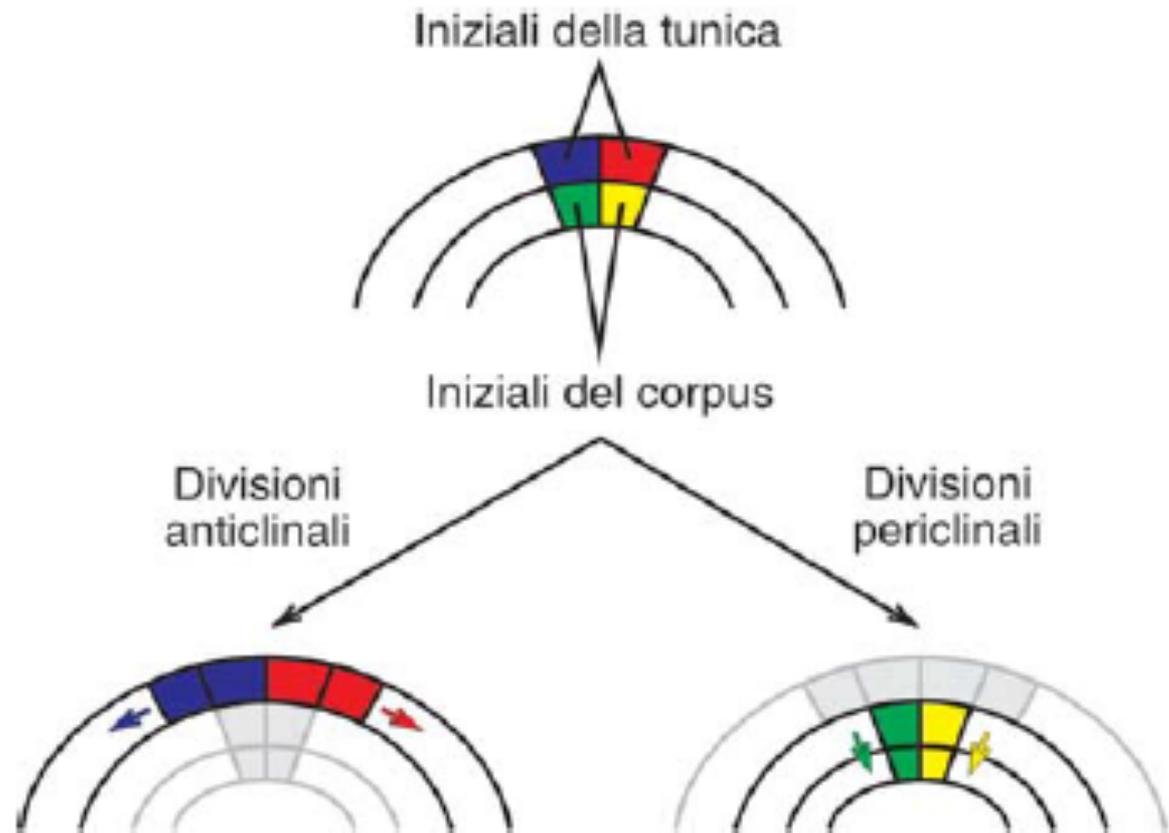


Figura 9.6

Schema delle divisioni anticlinali delle cellule iniziali della tunica (in basso a sinistra) e delle divisioni periclinali delle cellule iniziali del corpus (in basso a destra) (disegno di A. Valletta).





Nelle gimnosperme sia la tunica che il corpus hanno origine da un unico gruppo di cellule iniziali.

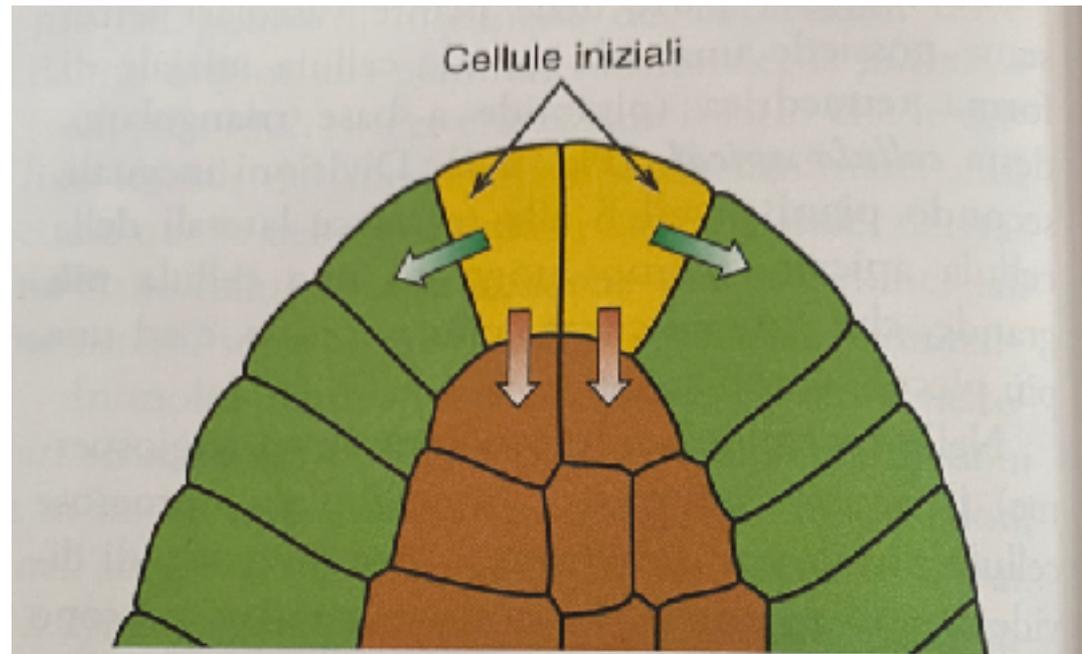


FIGURA 9.7

Apice caulinare di una gimnosperma in sezione longitudinale (disegno di A. Valletta).





Tunica e corpus daranno origine a tutti i tessuti del fusto.

In particolare, lo strato L1 darà origine all'**epidermide**.

I tessuti sottoepidermici (la **corteccia**) traggono origine invece dagli strati più interni della tunica, dal corpus, o da entrambi.

I tessuti del **cilindro centrale** del fusto invece hanno origine dal solo corpus.

Durante lo sviluppo della pianta, l'apice del germoglio avanza, lasciando indietro tessuti in via di differenziamento.



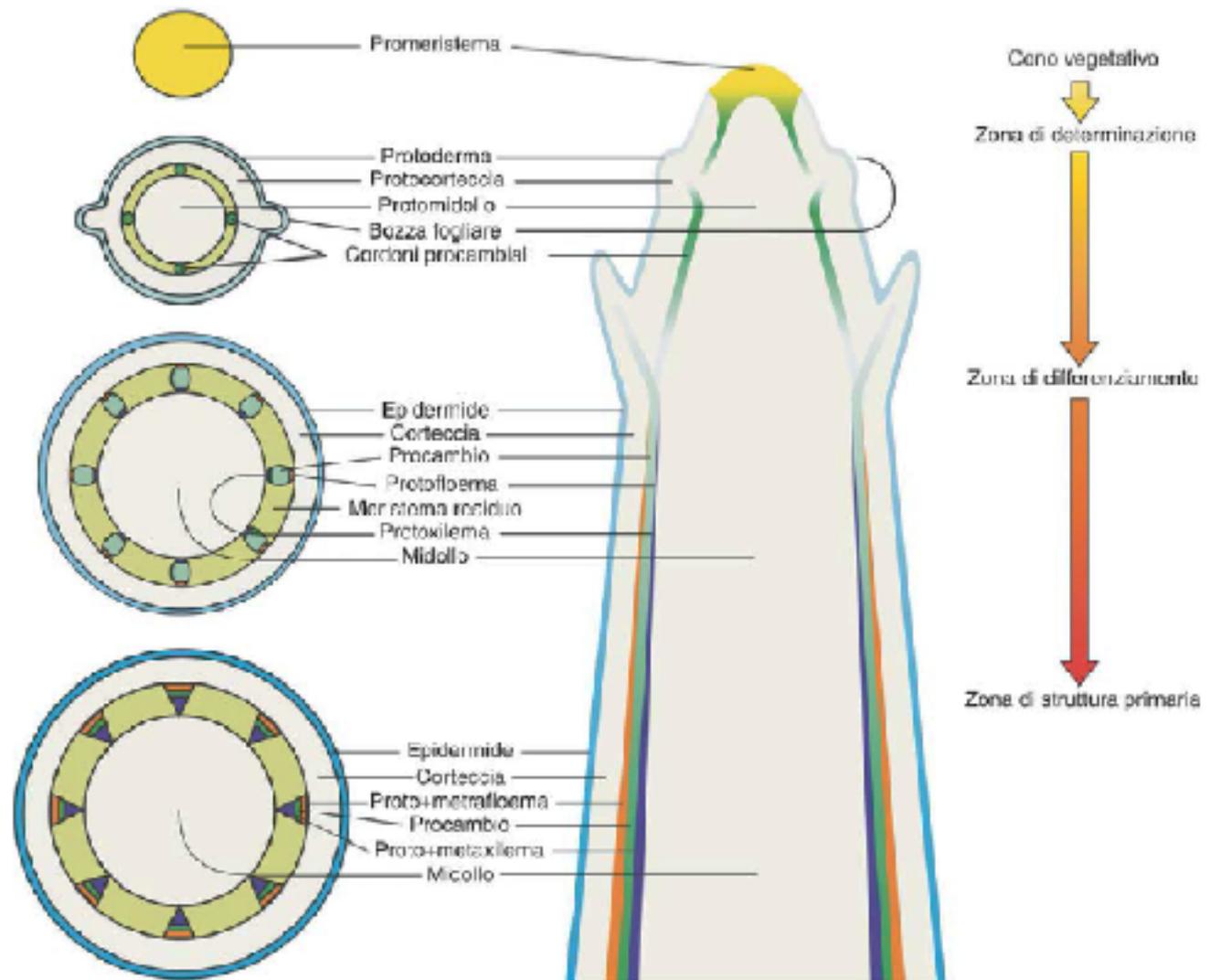


Figura 9.3

Schema del corpo primario del fusto in sezione longitudinale (a destra) o sezioni trasversali a livello del cono vegetativo, della zona di determinazione, della zona di differenziamento e della zona di struttura primaria (a sinistra) (disegno di A. Valletta).





La zona di **DETERMINAZIONE** è costituita da tre sistemi meristematici:

- 1) il **protoderma**, dal quale si differenzierà il tessuto protettivo esterno (epidermide);
- 2) il **procambio**, costituito da cellule allungate, densamente citoplasmatiche ed organizzate in **cordoni procambiali**, che si differenzieranno i fasci vascolari di conduzione formati dai tessuti di trasporto dell'acqua e degli assimilati;
- 3) il **meristema fondamentale** che avvolge il procambio e che darà origine ai tessuti parenchimatici e di sostegno. Esso è in genere suddiviso in uno strato esterno (**protocorteccia** o **meristema periferico**) ed una parte interna (**protomidollo** o **meristema midollare**).

E' nella zona di determinazione che si vengono a formare le bozze fogliari e i primordi dei rami.





Nella sottostante zona di **DIFFERENZIAMENTO** le cellule vengono a perdere le loro caratteristiche giovanili, e iniziano a differenziarsi nei tessuti maturi della pianta.

I limiti superiore e inferiore di questa zona del caule sono sfumati. Il differenziamento inizia già nella zona di determinazione, e procede a differente velocità in diversi tessuti. Le cellule dell'epidermide sono le prime a differenziarsi, e sono pienamente differenziate già in prossimità dell'apice vegetativo.

In pratica, l'inizio della zona di differenziazione può essere fatto coincidere con il punto in cui è conclusa l'attività mitotica del meristema apicale. La sua fine coincide con il punto del caule ove i tessuti primari hanno completato il processo di differenziamento.

Mentre nella zona di determinazione il fusto incrementa in dimensione sia longitudinalmente che lateralmente, a causa delle divisioni mitotiche meristematiche, nella zona di differenziamento la crescita avviene principalmente per allungamento delle cellule, per cui solamente in lunghezza.



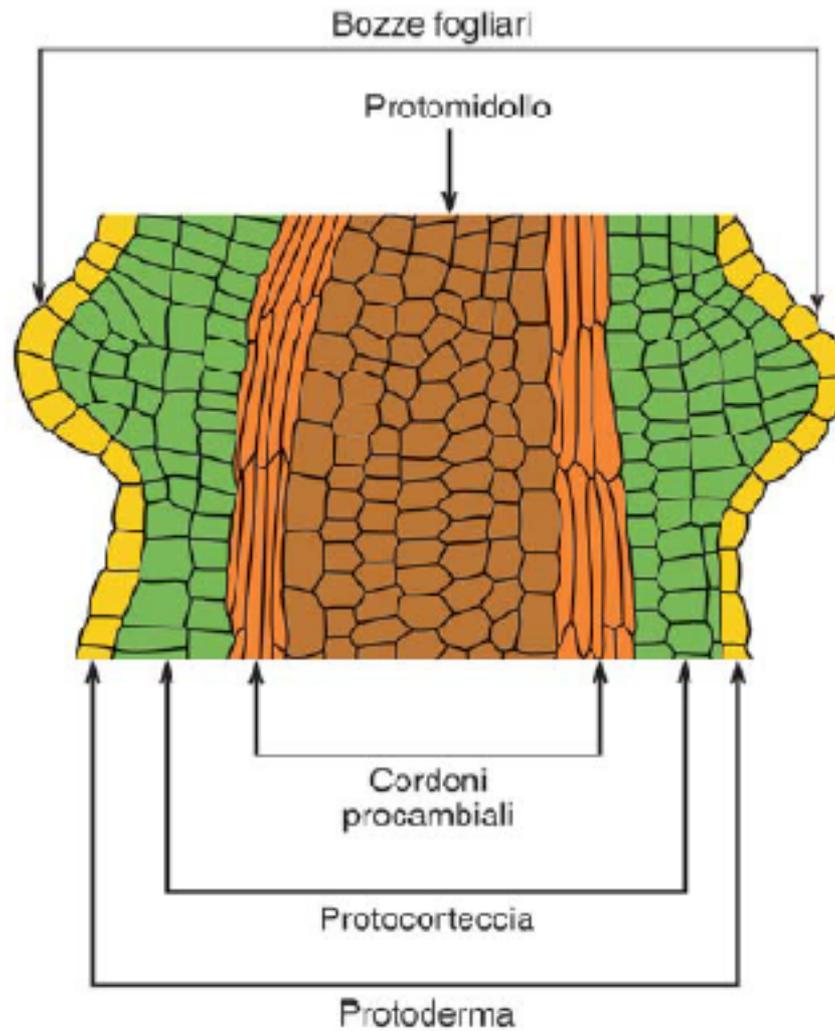


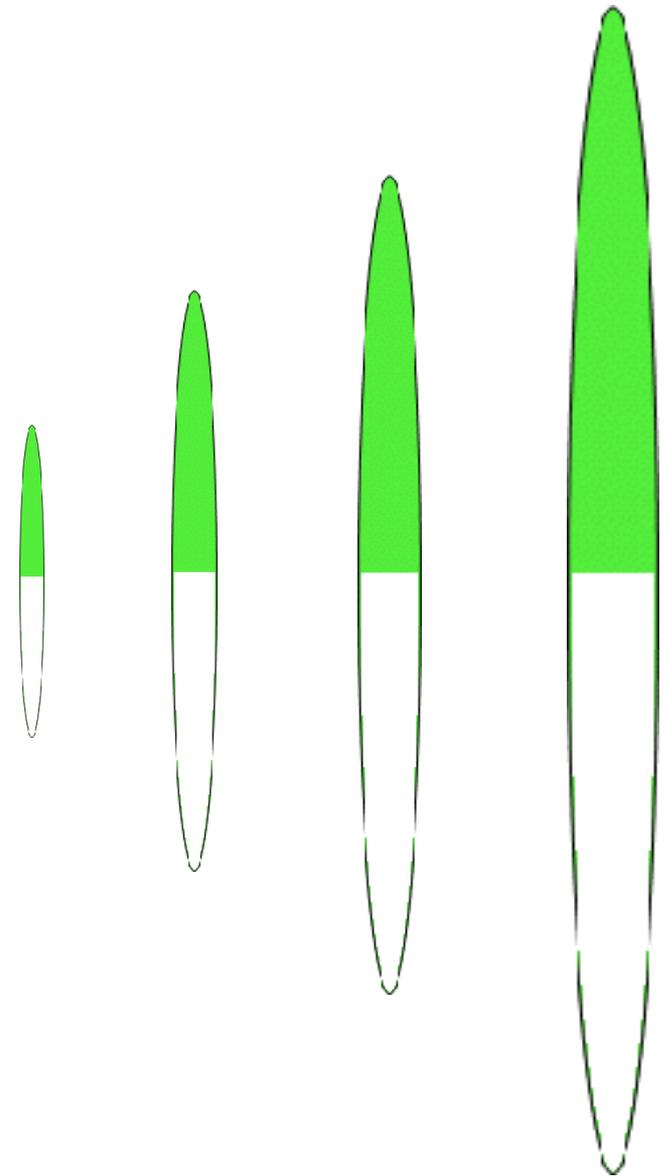
Figura 9.9

Zona di differenziamento di un fusto in sezione longitudinale (disegno di A Valetta).





La forma di una pianta adulta non è però direttamente assimilabile a quella di un ovoide in allungamento illimitato, con eventuale aumento in spessore nella parte centrale, più vecchia, del corpo della pianta (ne deriverebbe una struttura a fuso)*.



() ma attenzione a una importante eccezione su cui sarà necessario ritornare: alcune monocotiledoni pseudo-arboree!*



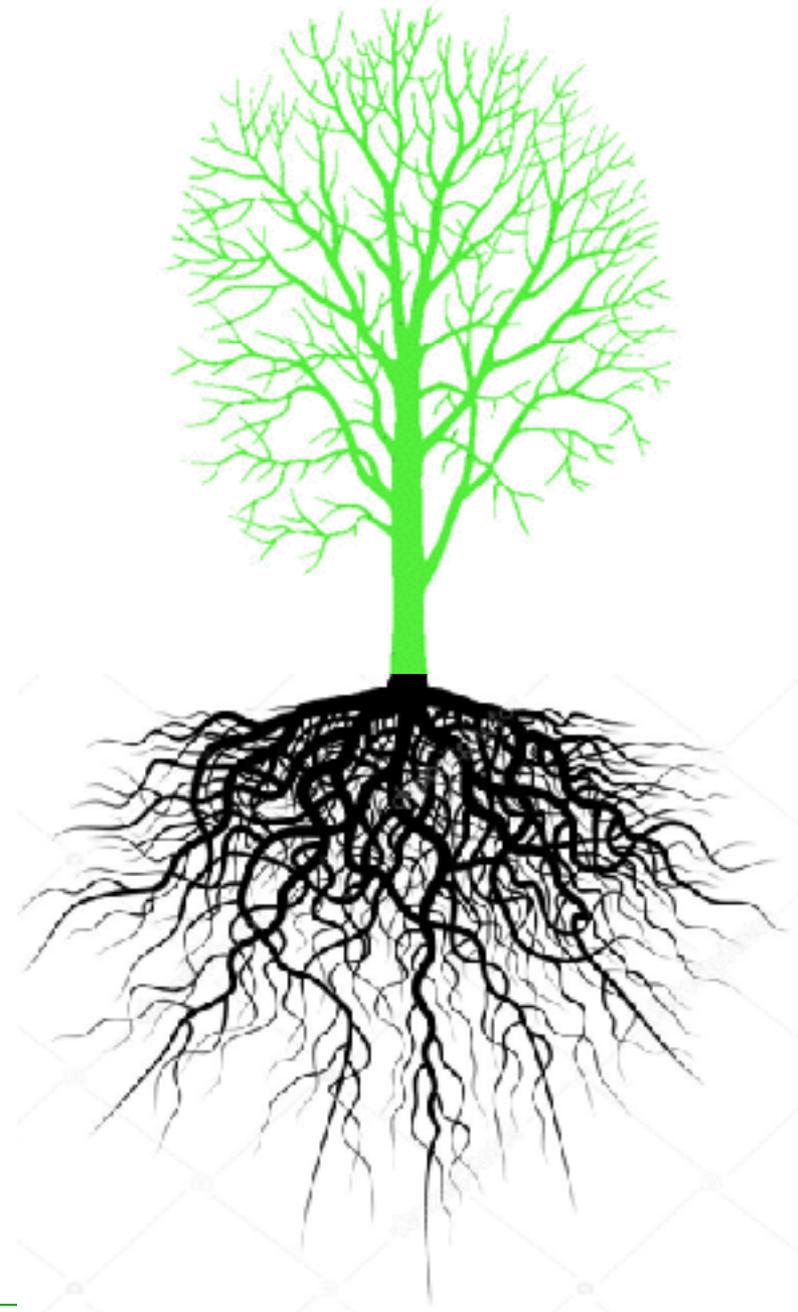
Asparagus acutifolius L.





L'aumento in complessità del corpo della pianta avviene infatti anche grazie a un processo di moltiplicazione del numero di apici vegetativi, tanto a livello caulinare che radicale.

La forma derivante si dice “**DENDRITICA**”, cioè “a forma di albero” («*ma chi l'avrebbe mai detto?*»), e sarà “aperta”, con ogni parte che potrà – se necessario – crescere in maniera indipendente alle altre parti.

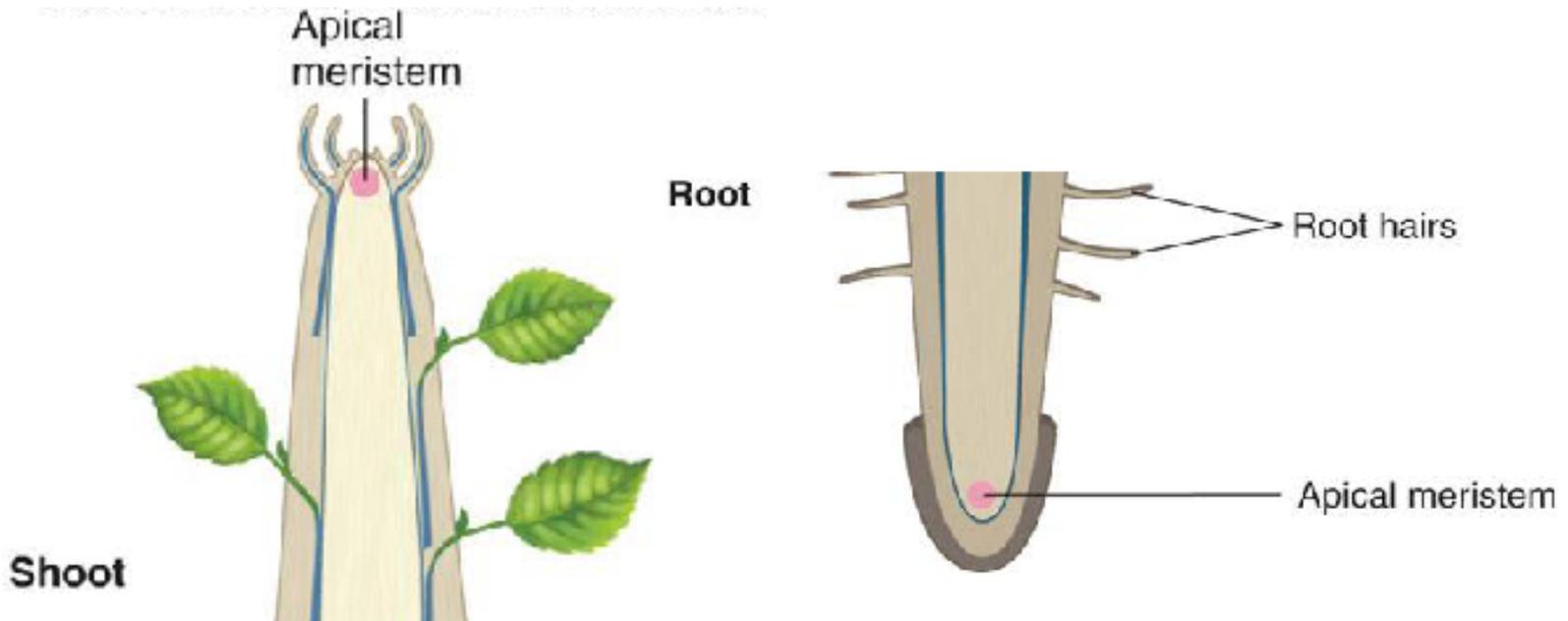






La moltiplicazione dei meristemi è la diretta conseguenza della formazione di **meristemi laterali** rispetto all'asse di polarità originale. Daranno potenzialmente origine a ramificazioni di secondo ordine, sia caulinarie che radicali.

I meccanismi di formazione sono molto diversi nei due organi assili fondamentali della pianta, il caule e la radice, a causa della diversa organizzazione di questi due organi.





Tutti i **meristemi laterali** sono di fatto **MERISTEMI PRIMARI**, così definiti perché derivano direttamente dal tessuto embrionale, contrapponendosi ai cosiddetti **MERISTEMI SECONDARI** (tra cui anche i cosiddetti **MERISTEMI AVVENTIZI**) che derivano invece da cellule già adulte, quindi completamente differenziate che in seguito a determinati stimoli riprendono la capacità di dividersi mitoticamente, formando nuovi tessuti.

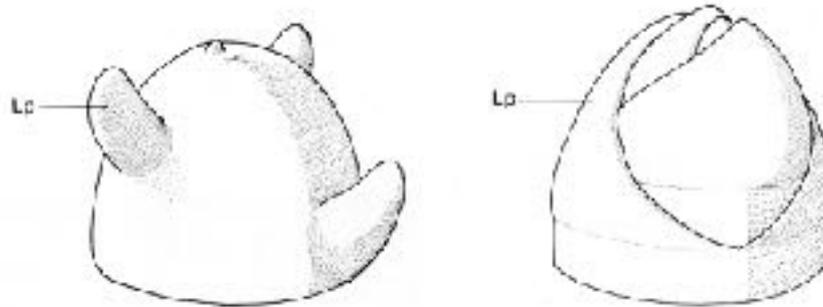
I meristemi secondari sono particolarmente importanti per la crescita secondaria in spessore negli organi assili della pianta.





Il caule normalmente porta le foglie, che sono distribuite secondo schemi precisi descritti dalla **FILLOTASSI**. Le foglie si formano per un processo di moltiplicazione di cellule collocate nella porzione più esterna del meristema apicale (“**iniziali fogliari**”), subito sotto lo strato di cellule (“**protoderma**”) che dà origine al tessuto tegumentario che copre tutte le strutture primarie del caule e del filloma.

L'attività mitotica porta alla formazione di masse cellulari che alterano la forma a cupola dell'apice caulinare, producendo rigonfiamenti laterali (“**primordi fogliari**”), che col proseguire dell'accrescimento, diventeranno foglie, che sono organi ad accrescimento **DEFINITO**.



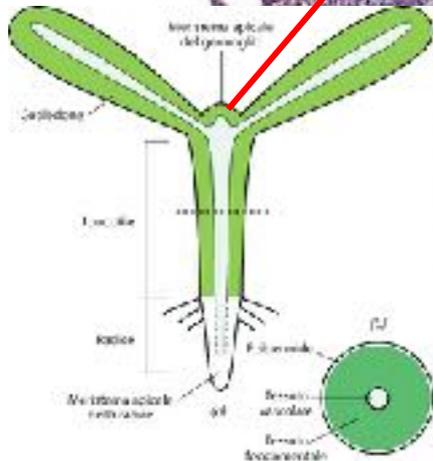
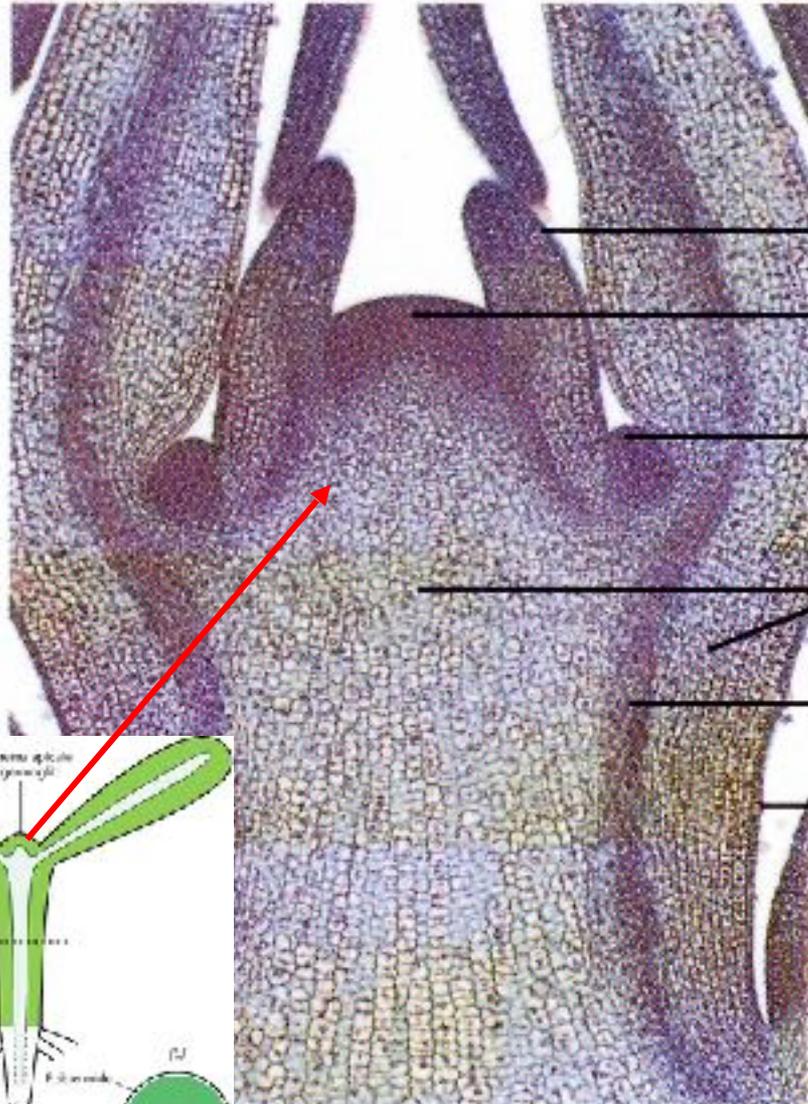


La **fillotassi** (*phyllon*=foglia + *taxis*=ordine) è la branca della botanica che studia l'ordine con cui le varie parti delle piante sono distribuite nello spazio.

La fillotassi si è avvalsa sei avvale di studi interdisciplinari che coinvolgono matematici e botanici. Tali studi hanno rivelato un sistema assai semplice adottato dalle piante per generare non solo strutture semplici ma anche morfologie complesse a spirale, quali quelle delle pigne.

Nella morfogenesi, le piante manifestano leggi riconducibili alla **successione di Fibonacci** e alla **sezione aurea**.

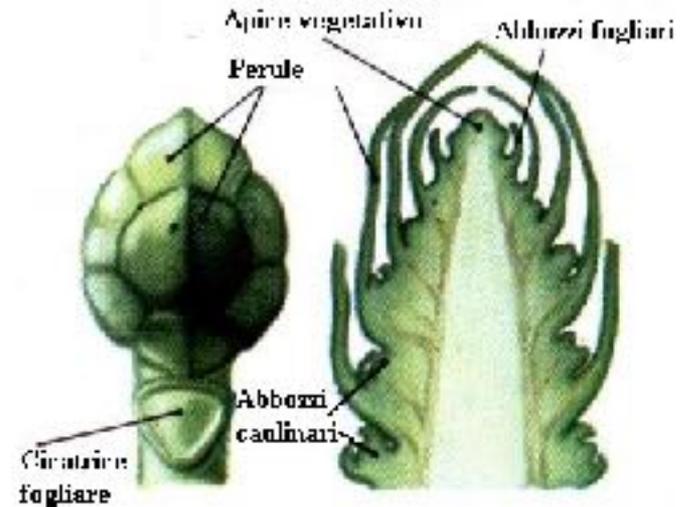






La rapida crescita dei primordi fogliari, più pronunciata sulla faccia esterna, determina la sovrapposizione degli elementi più vecchi su quelli più giovani, che vengono così protetti da traumi ed infezioni.

Se la crescita si deve arrestare, alcuni di questi elementi possono opportunamente modificarsi in strutture di protezione vere e proprie, le PERULE, a protezione del meristema formando la **gemma svernante**.







(a)



(b)



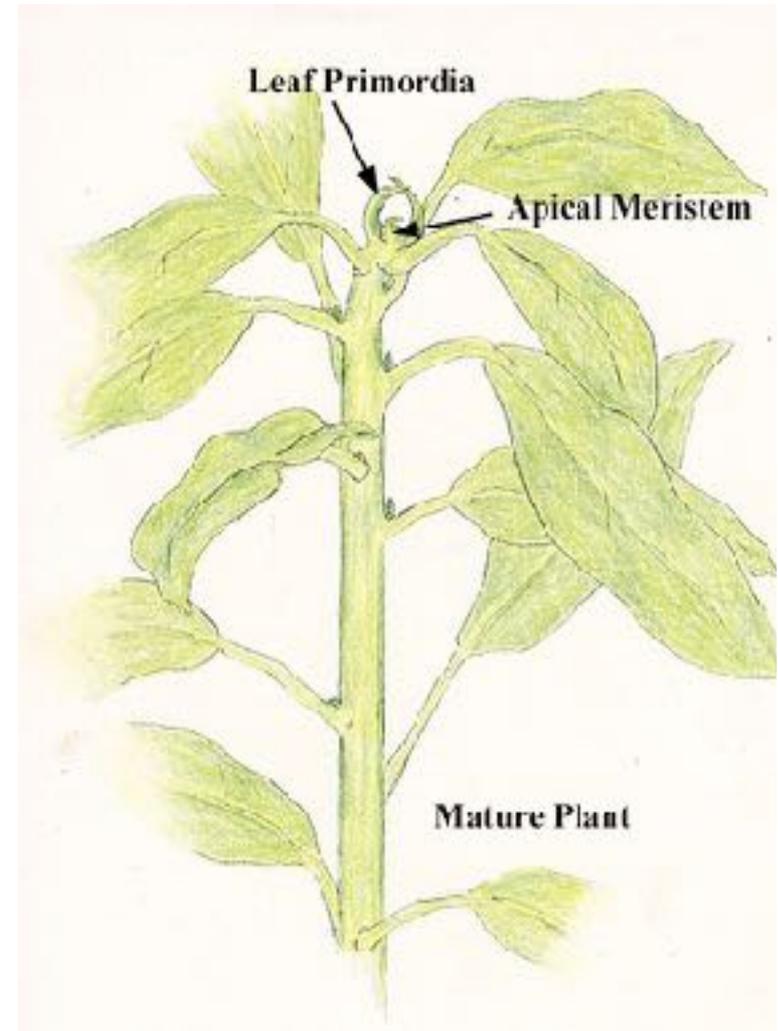
(c)

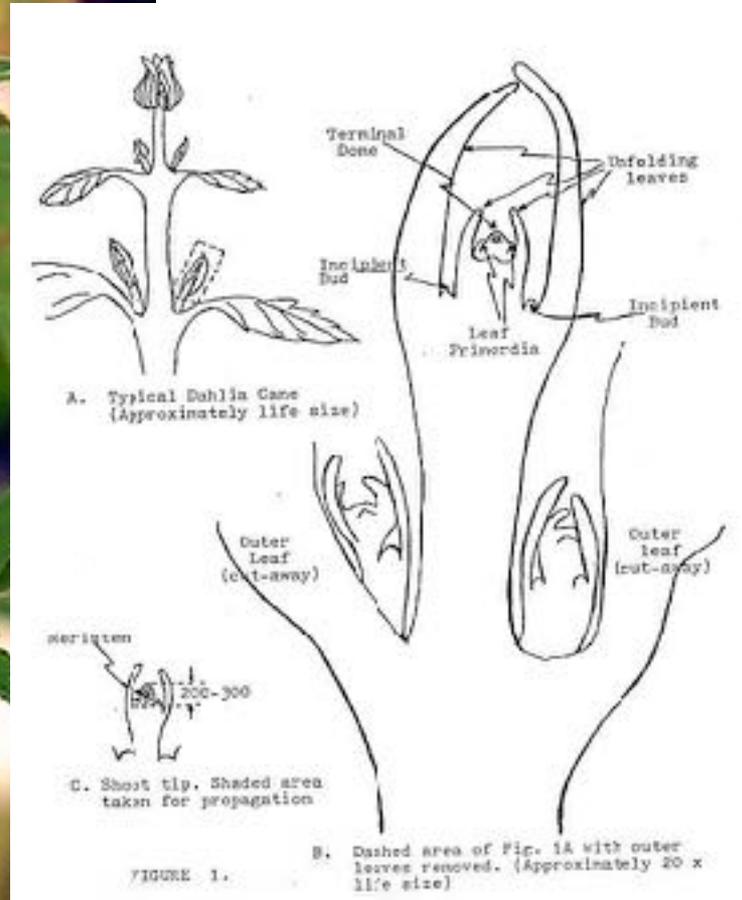
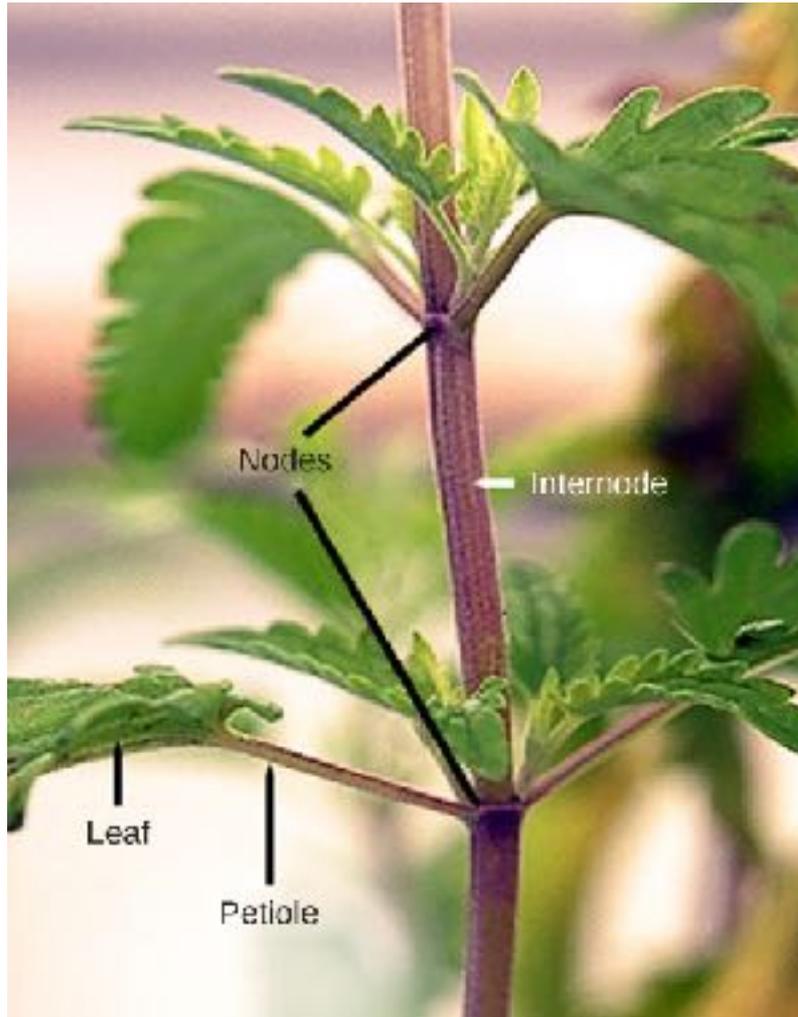
25-6 Growth of horse chestnut buds Stages in growth of the terminal bud and two lateral buds of the horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*). (a) The young shoots are tightly packed in the buds and are protected by bud scales, which are highly modified leaves initiated late in the previous growing season. (b) The buds open to reveal the oldest rudimentary leaves. (c) Internodal elongation has separated the nodes from one another. The terminal bud of the horse chestnut is a mixed bud, containing both leaves and flowers, although the flowers are not visible here. The lateral buds produce only leaves.





Ma è all'**ascella superiore di ciascun abbozzo fogliare** che succede qualcosa di più interessante ancora. Nelle spermatofite infatti delle cellule meristematiche residue danno origine a un nuovo apice meristemato laterale, che si può in genere riconoscere quando la fogliolina è già abbastanza sviluppata. Questo meristema rimane di solito inattivo, formando una **gemma ascellare**. Se si svilupperà, darà origine a una ramificazione laterale a crescita indefinita (ramo) o definita (infiorescenza o singolo fiore).





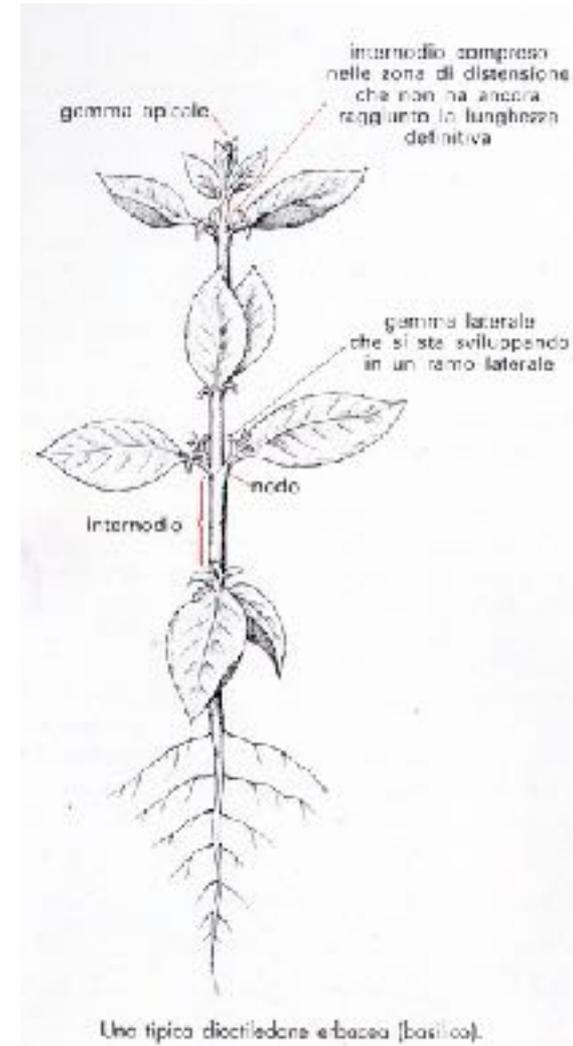


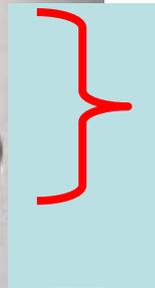
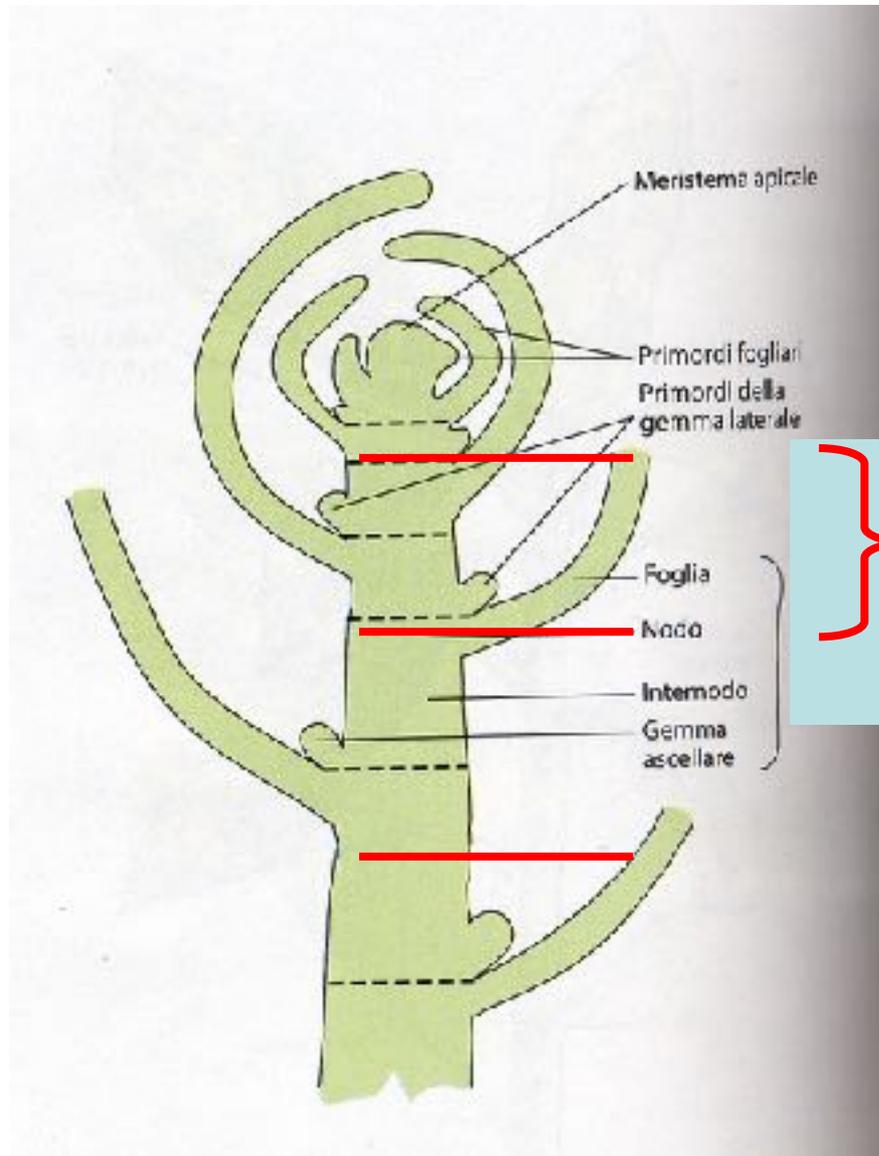


I fitomeri, metameri vegetali

Questo termine, molto usato negli ultimi anni, vuol mettere in evidenza la struttura modulare, ripetitiva del fusto. Ognuno di questi «moduli» del fusto viene chiamato fitomero, in analogia con i metameri, i segmenti che formano il corpo di molti animali (anellidi, artropodi, ecc.) L'invenzione di questo termine rispecchia la ricerca di analogie nel piano costruttivo di piante e animali – una tendenza diffusa nella biologia di oggi. Il nome fitomero deriva dal greco *phytón* = pianta e *méros* = parte.

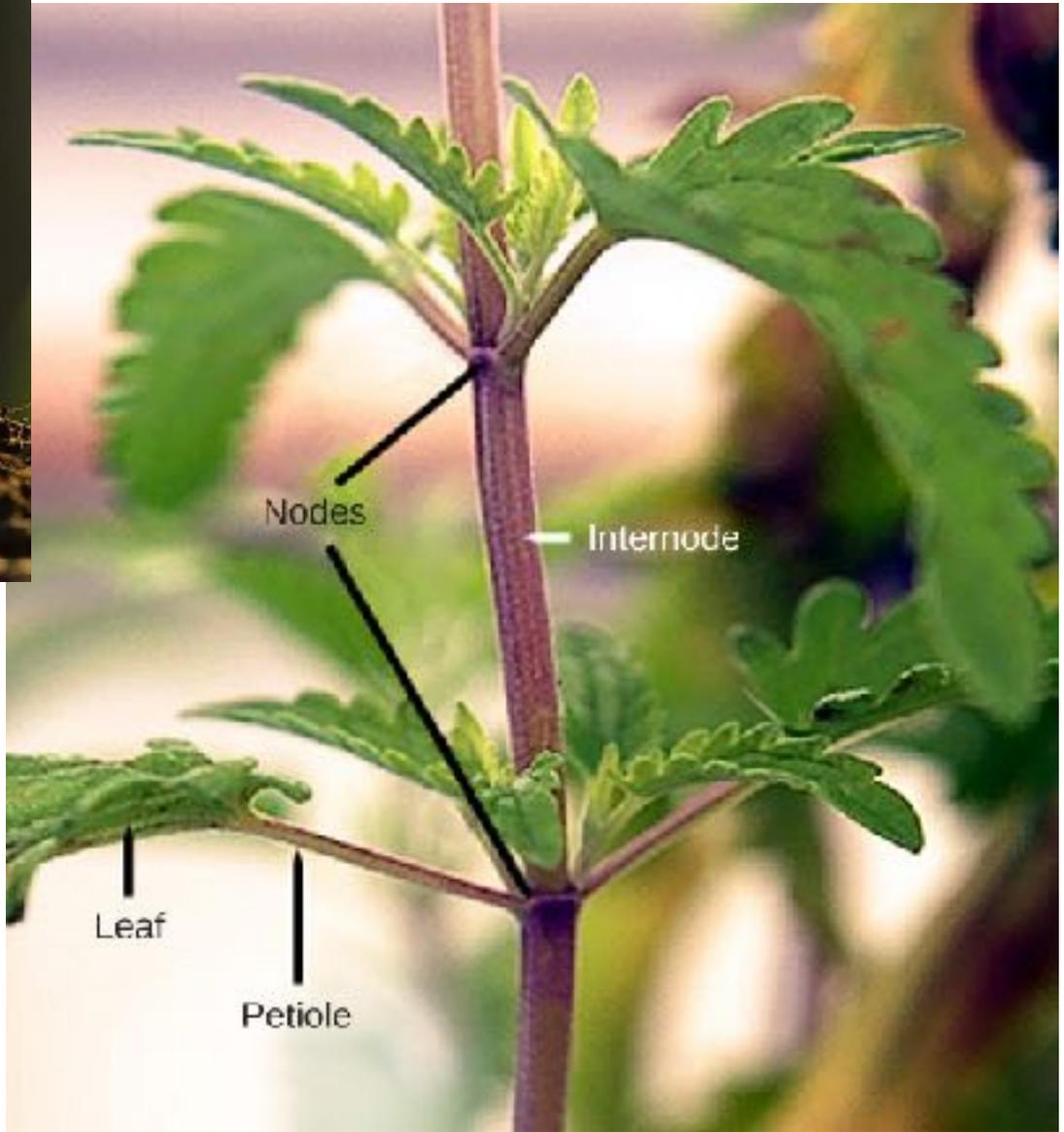
Un fitomero è formato da un internodio e da un nodo a una delle sue estremità su cui si inserisce almeno una foglia e la relativa gemma ascellare. (I botanici dicono che la foglia *sottende* la gemma ascellare). Tutta la parte aerea di una pianta si può considerare costituita da un insieme più o meno grande di queste unità ,





FITOMERO







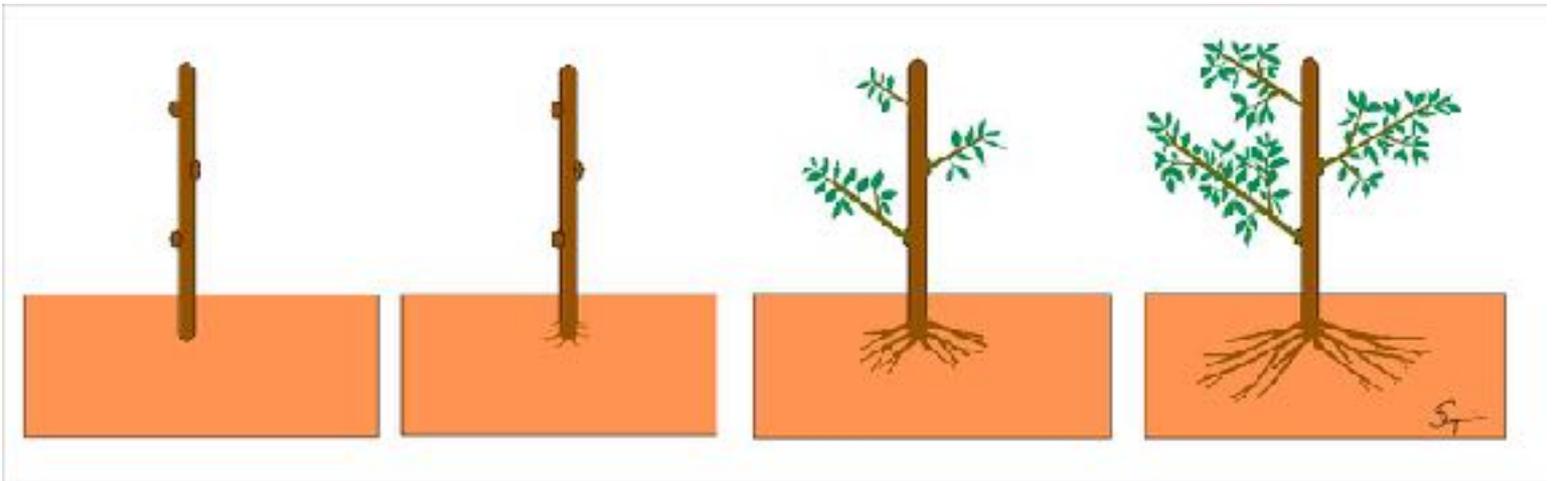
Castanea sativa





Buxus balearica







Accrescimento esplosivo Somministrando una soluzione contenente gibberelline alle foglie di cavolo o di alcune altre piante, si osserva il tipico allungamento esplosivo del fusto.

Gli internodi di piante trattate con gibberellina mostrano una crescita esplosiva in lunghezza.

Le piante di controllo non trattate con gibberelline mantengono la tipica forma a cesto.



Senza gibberellina



Con gibberellina

Le proporzioni tra le parti di cui è fatto un fitomero possono variare molto da specie a specie – talvolta addirittura nella stessa pianta a seconda del momento di sviluppo. In una pianta a rosetta, per esempio, l'internodio è cortissimo mentre la foglia è ben sviluppata; quando, però, la pianta passa alla fase riproduttiva e si prepara a fiorire le proporzioni si invertono: l'internodio diventa molto lungo mentre la foglia si riduce a una squametta o poco più.





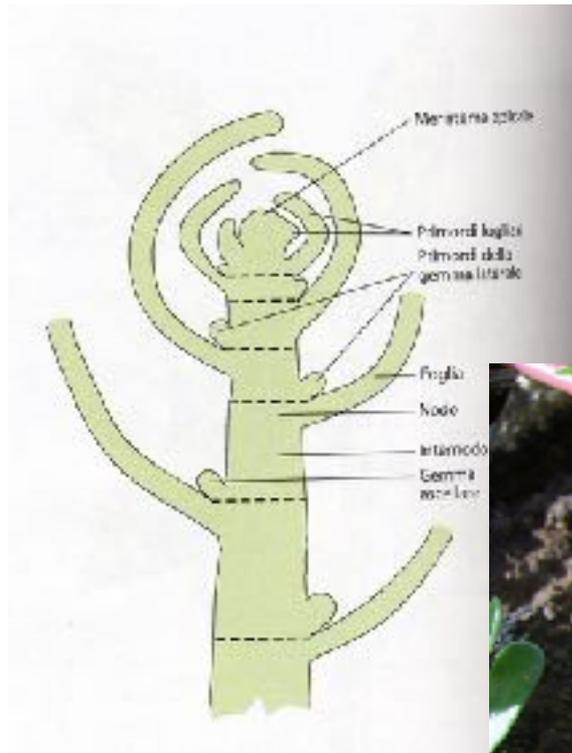


Le gemme ascellari risentono del fenomeno noto come “dominanza apicale”: l’apice caulinare primario esercita infatti un vero e proprio controllo sugli altri, che gli sono subalterni.

Il controllo è legato alla liberazione di fitormoni che inibiscono la crescita degli apici laterali. Solo quando questi ultimi sono a una certa distanza dall’apice caulinare primario (a causa della crescita e quindi del progressivo allontanamento di questo), essi possono cominciare a riprendere ad accrescersi.

L’alternativa è legata all’eliminazione (cruenta) dell’apice (ad es. perché mangiato da un animale, o perché danneggiato dal vento o perché meccanicamente rimosso dall’orticoltore, per determinare l’«accestimento» della pianta ecc.).





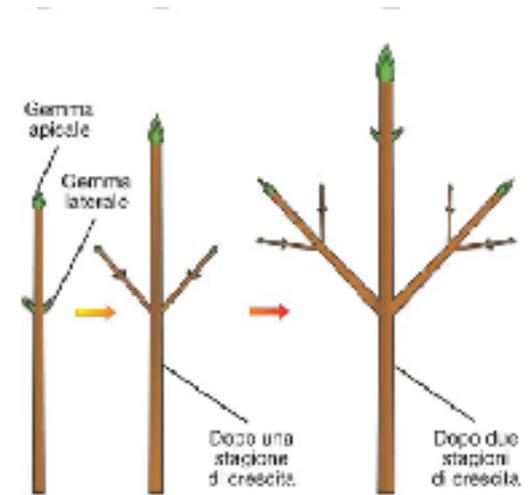
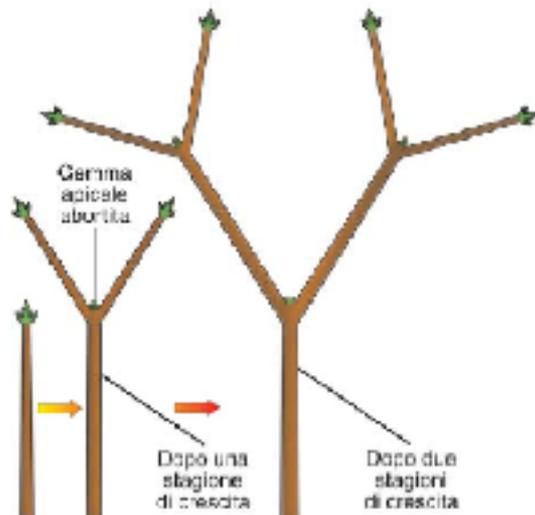


Figura 9.2
Rappresentazione schematica della ramificazione mono-
podiale

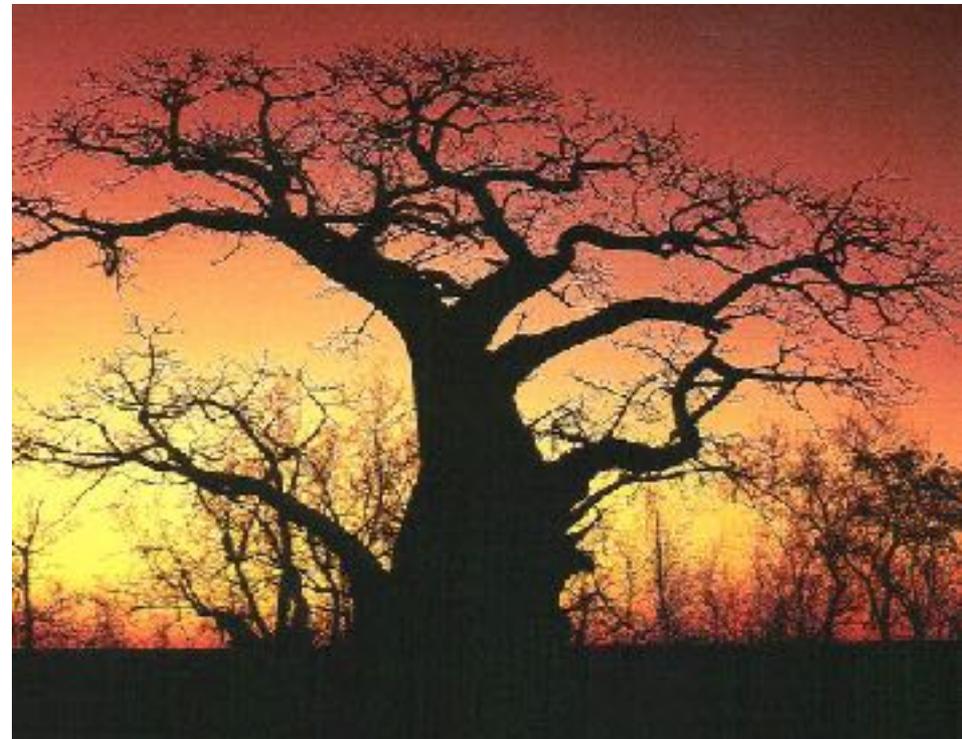
In alcune piante la dominanza dell'apice caulinare dura tutta la vita: è il caso di molte conifere, che hanno accrescimento **MONOPODIALE** (es. molte conifere).

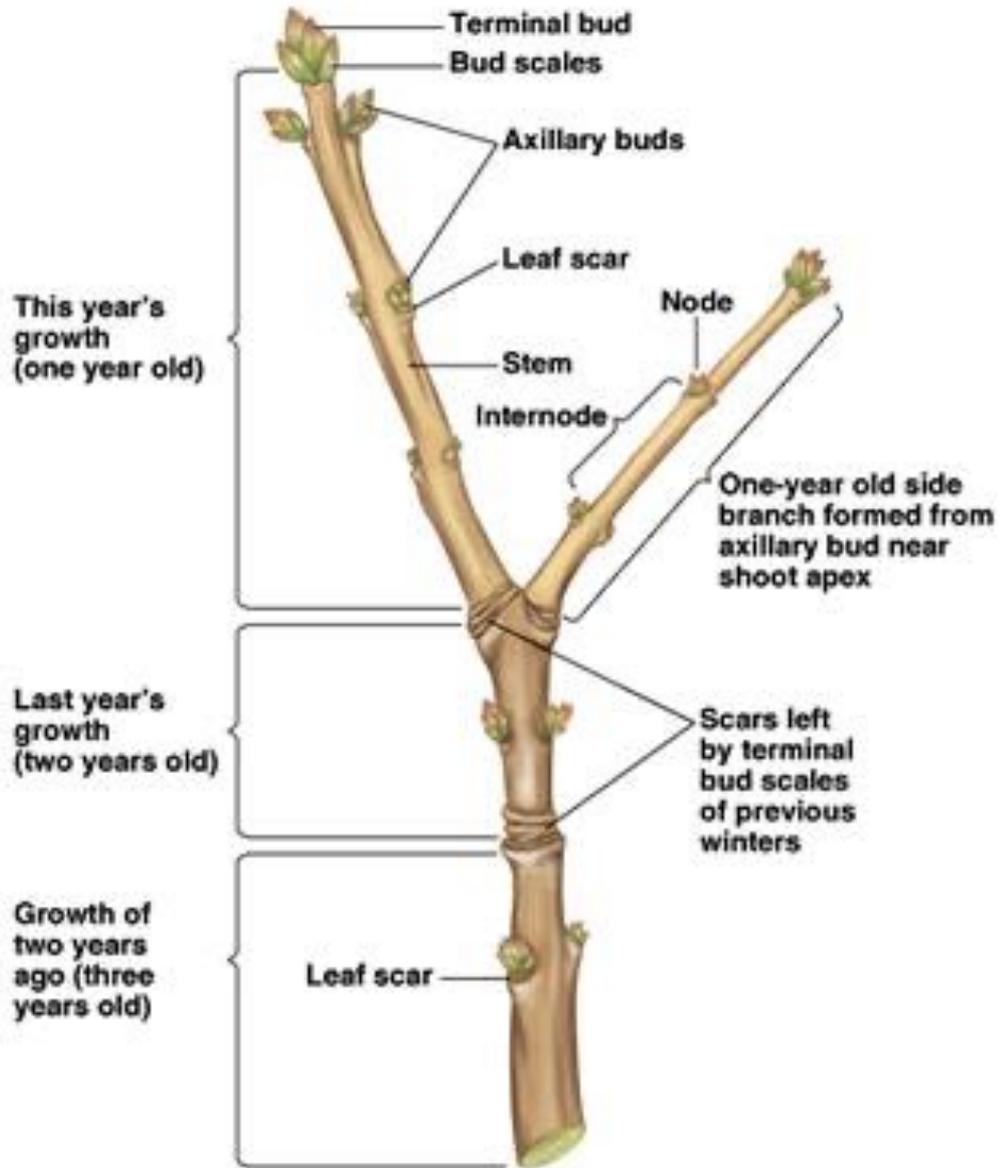


Se l'apice caulinare primario viene danneggiato o rimosso, oppure da crescita indefinita è passato a crescita definita (ad es. ha prodotto un fiore), le gemme ascellari possono immediatamente cominciare ad accrescersi, formando molti rami laterali, nessuno dei quali in genere diventa dominante sugli altri (accrescimento SIMPODIALE).



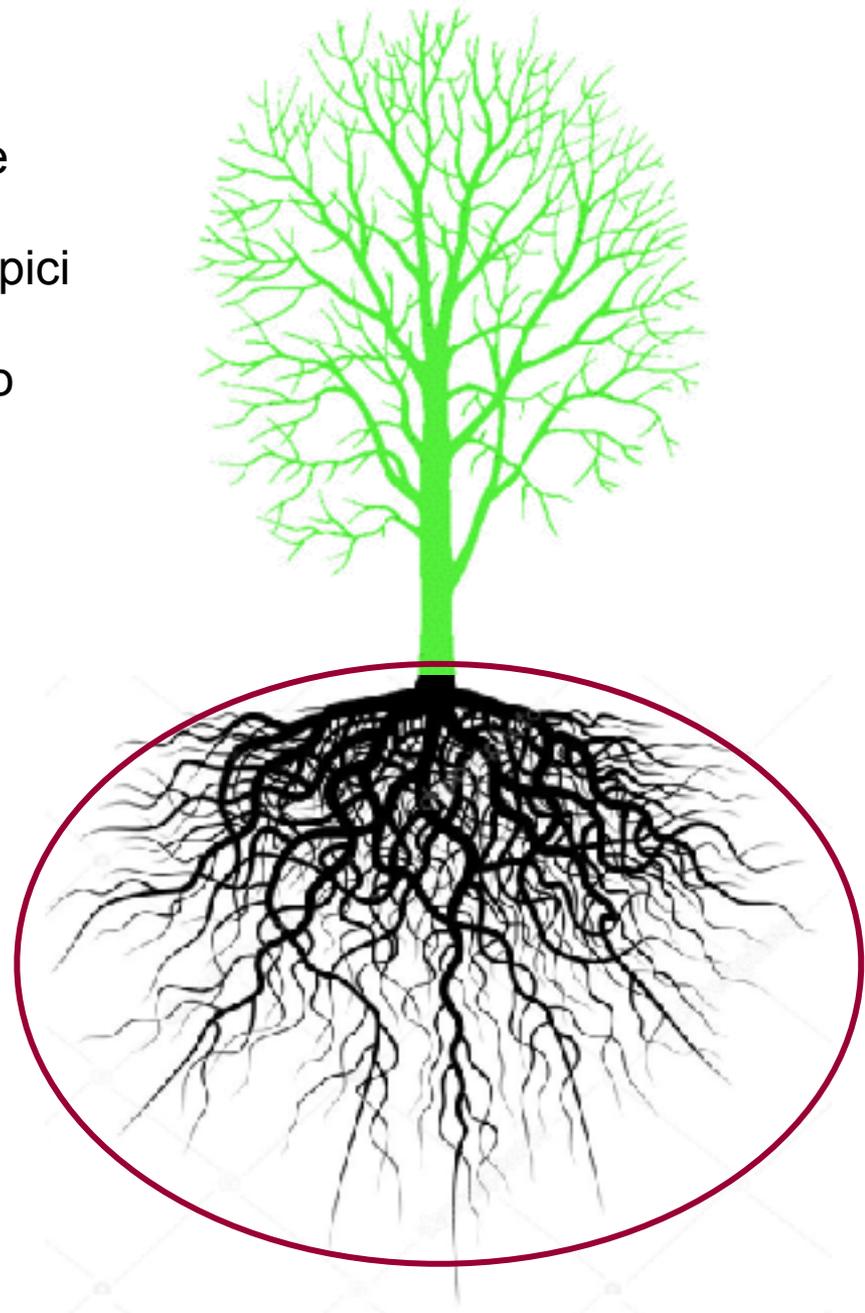
Rappresentazione schematica della



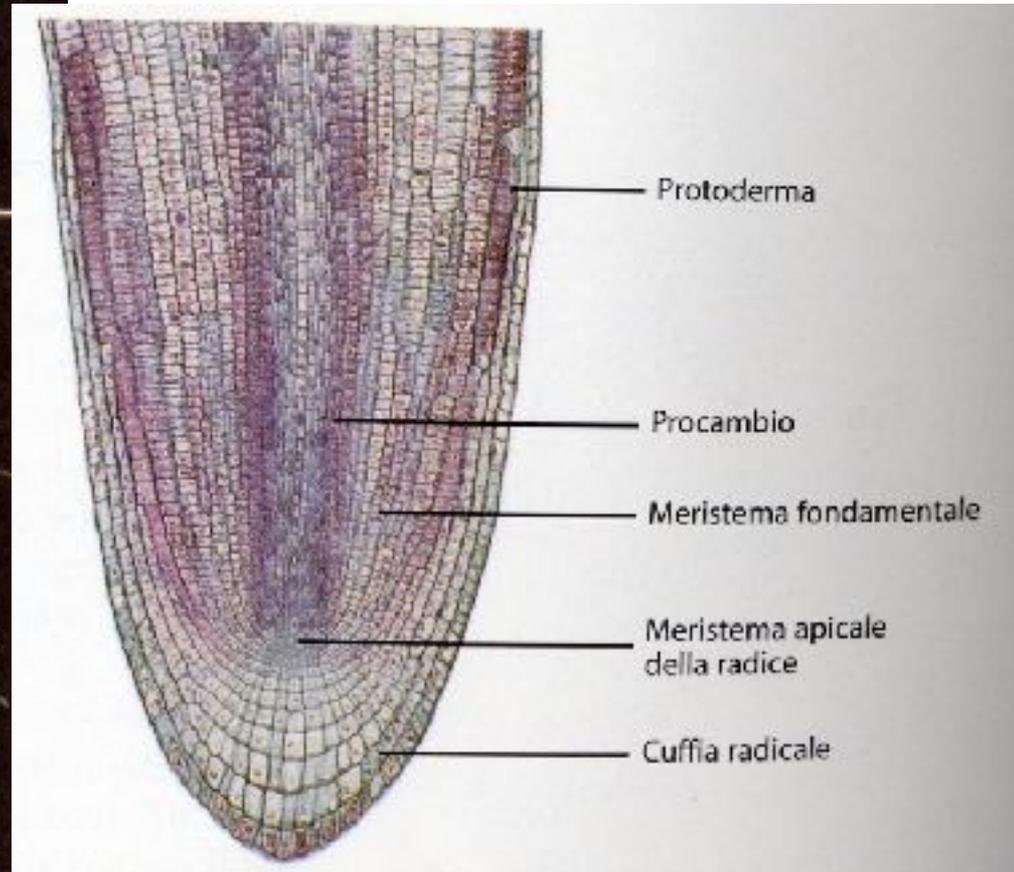


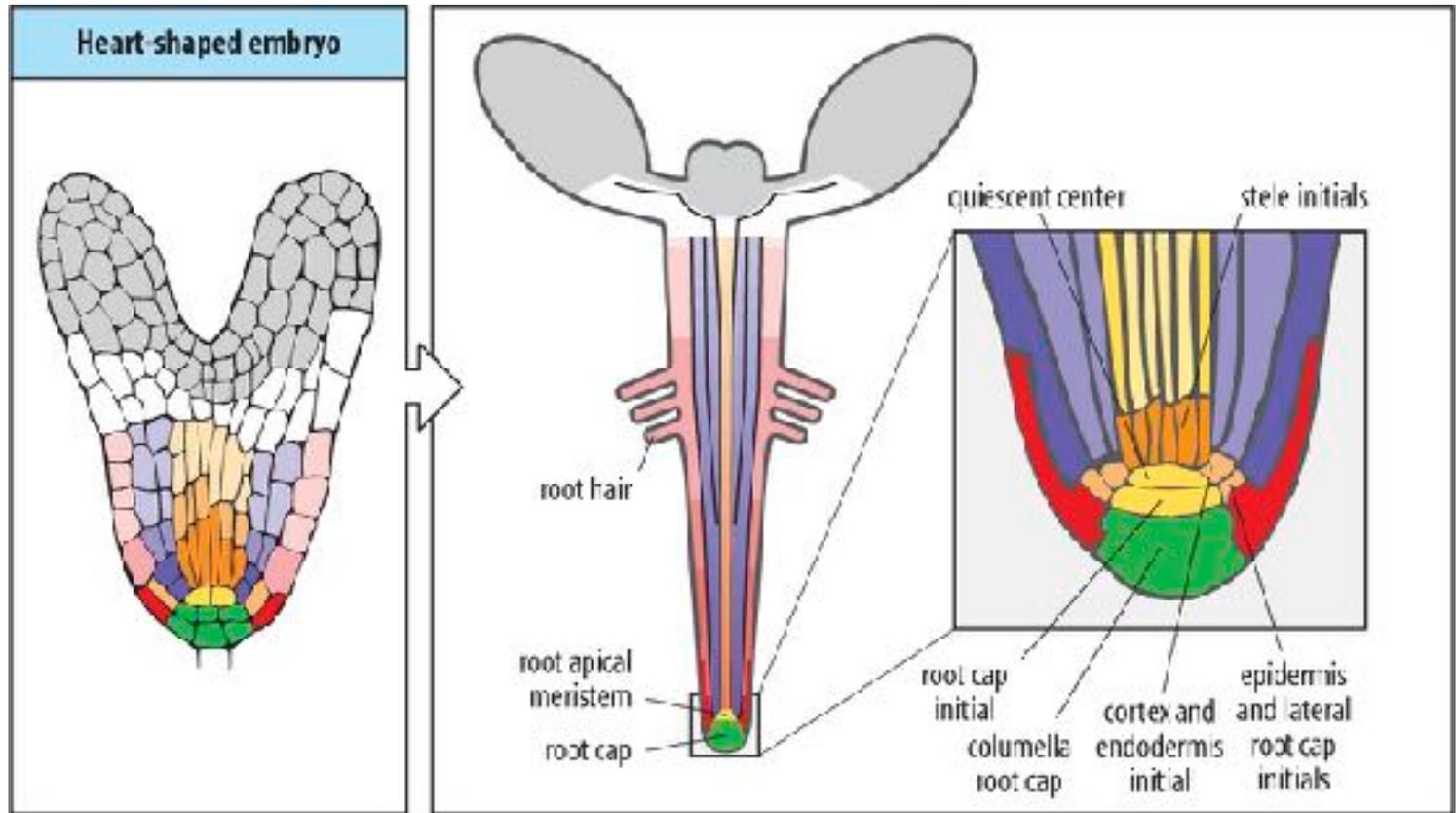


L'aumento in complessità del sistema radicale avviene anche grazie a un processo di moltiplicazione del numero di apici vegetativi, ma secondo uno schema molto diverso da quello descritto per la parte aerea.



APPARATO RADICALE







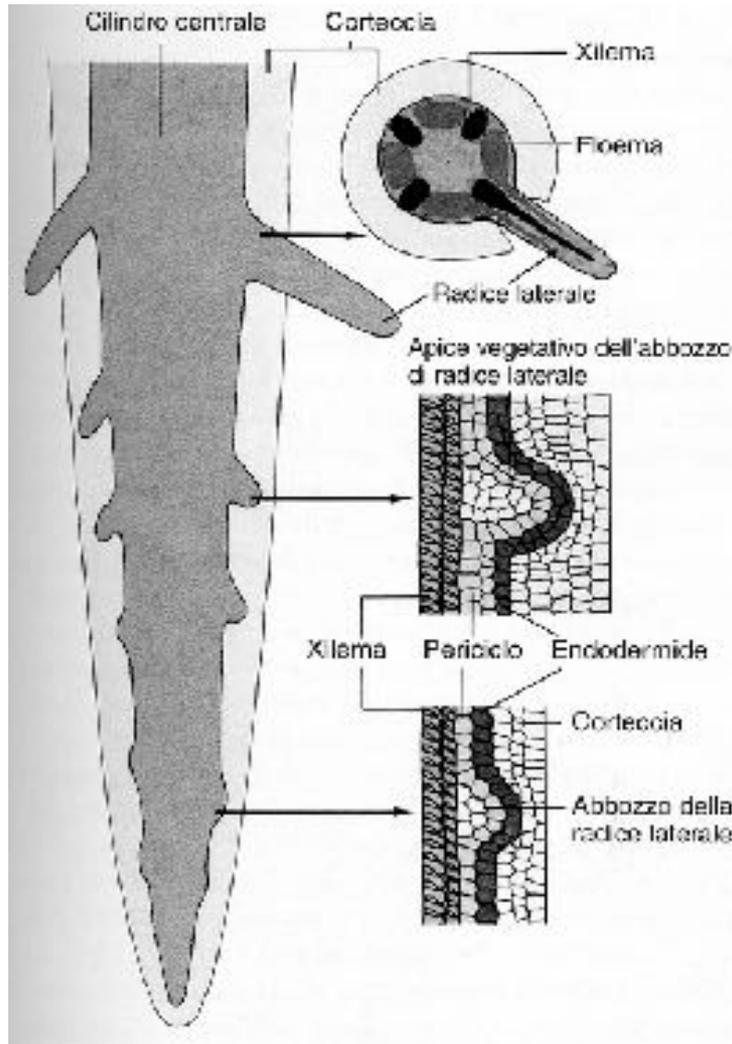
Le radici laterali dell'apparato radicale si formano in maniera completamente diversa da quanto visto nel caule.

Le radici non portano come il caule delle strutture a crescita definita, cioè le foglie (l'eventuale presenza di squame in un organo ipogeo permette di identificarlo come un FUSTO ipogeo!) e non sono presenti cellule meristematiche residue nella parte corticale.

Al contrario di quanto osservato nel caule, le radici laterali si originano da una porzione interna della radice, con un processo di lacerazione dei tessuti preesistenti, che permette la fuoriuscita della nuova struttura radicale.



FORMAZIONE DELLE RADICI LATERALI



Formazione delle radici laterali. Il disegno mostra a sinistra una sezione longitudinale schematica di una radice con il cilindro centrale (grigio scuro) e la corteccia (grigio chiaro). Le protuberanze del cilindro centrale rappresentano abbozzi radicali laterali a diversi stadi di sviluppo. A destra, particolari dei tessuti che partecipano alla formazione delle radici laterali: al centro e in basso, sezioni longitudinali con abbozzi; in alto, sezione trasversale di una radice laterale matura.



Spesso porzioni ipogee del fusto sono confuse con l'apparato radicale.

Tuberi, bulbi e rizomi non sono porzioni dell'apparato radicale, ma porzioni del fusto che svolgono specifiche funzioni.

I **tuberi** (come nella patata, *Solanum tuberosum*) hanno parenchimi amiliferi molto sviluppati, e servono a fornire nutrimento alle gemme (**occhi**) per il periodo di ripresa vegetative.



Parenchima: tessuto costituito da cellule vive, con parete sottile, presente nel corpo primario dei fusti e delle radici, nelle foglie e nella polpa dei frutti; svolge diverse funzioni (fotosintesi, secrezione, immagazzinamento, ecc.).

I **bulbi** sono germogli modificati, con fusto molto accorciato. La funzione di riserva è svolta dalle foglie avvolte intorno alla gemma apicale, dette **catafilli** (ad esempio, la cipolla, *Allium cepa*).



Nei **bulbo-tuberi** la funzione di riserva non è svolta da catafilli, ma dal fusto carnoso. Un esempio della nostra flora è il genere *Crocus*.





I **rizomi** sono anch'essi fusti ingrossati con funzione di riserva, che si sviluppano sotto fusti ipogei o striscianti lungo la superficie del terreno. Le specie del genere *Iris* sono un buon esempio.

