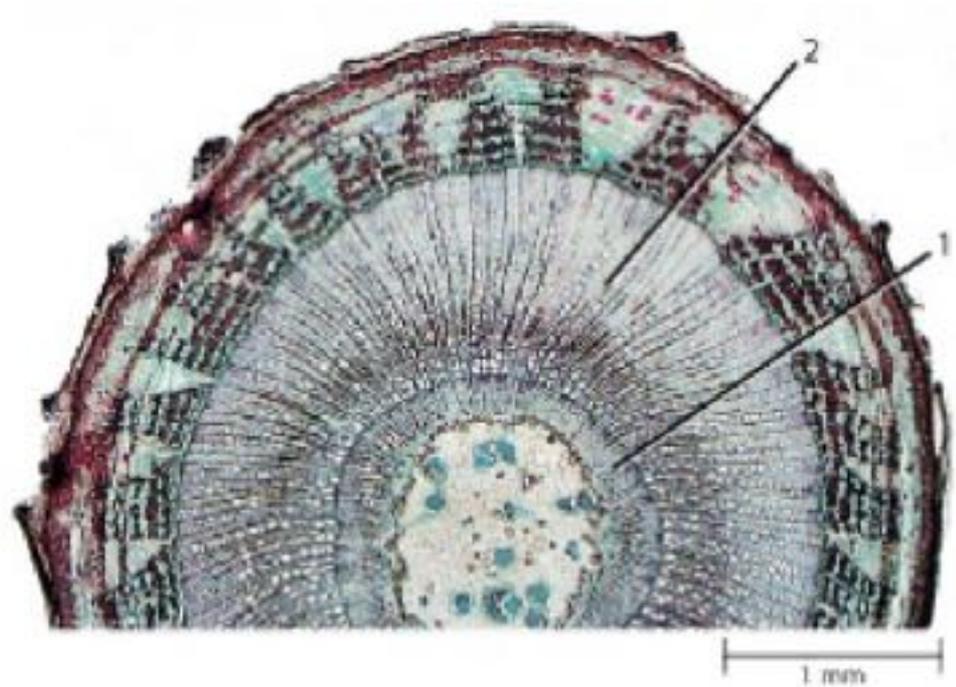
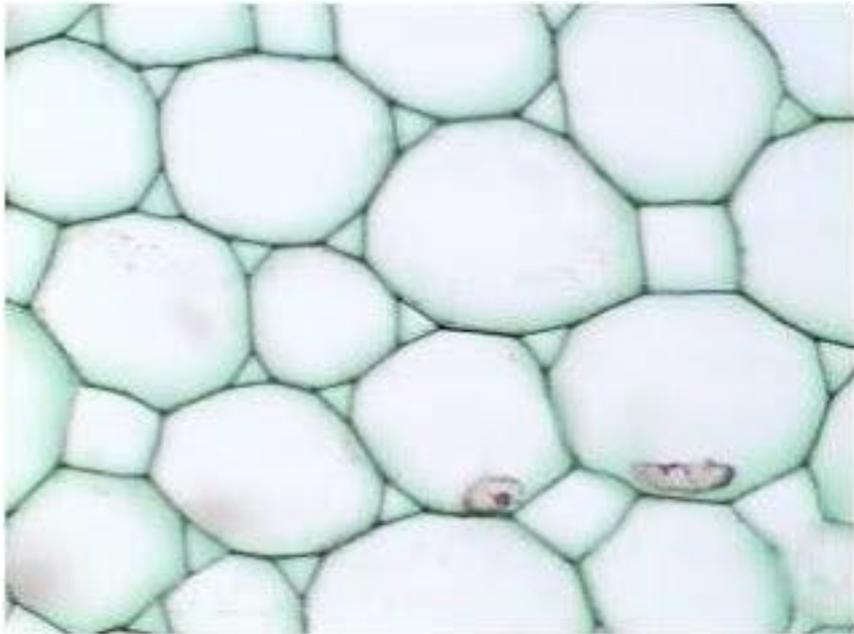


Istologia e anatomia vegetale



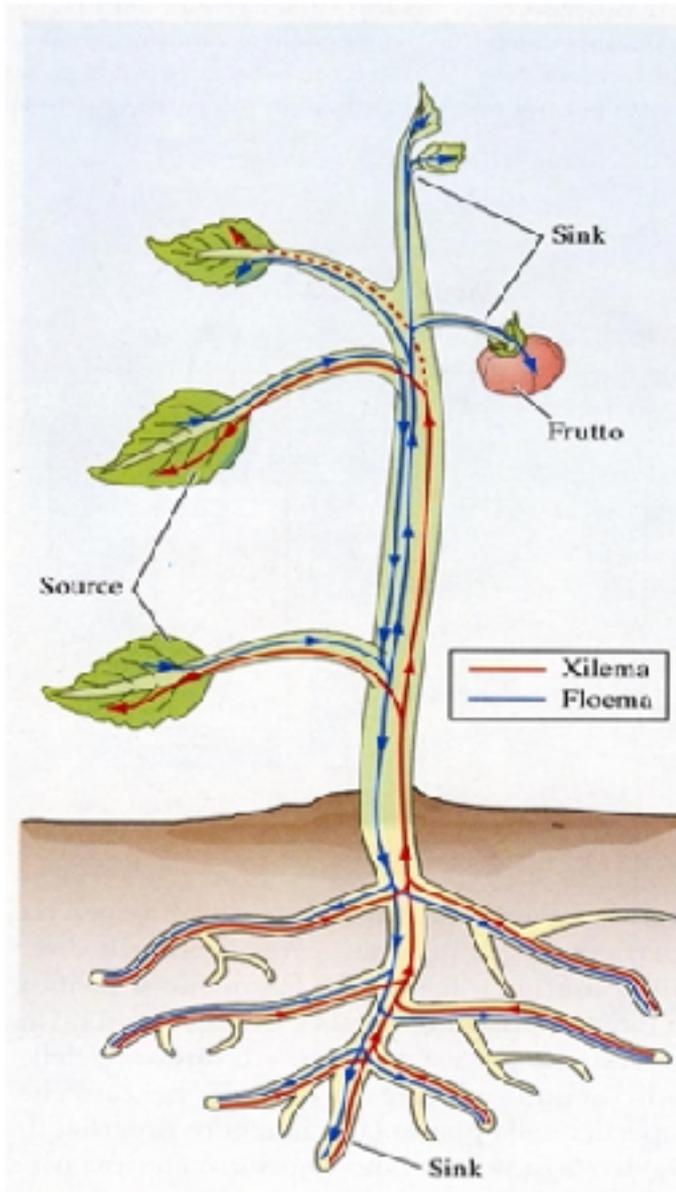


Tessuti di trasporto:

- **XILEMA**: trasporto della “LINFA GREZZA”, soprattutto acqua e ioni minerali assorbiti dall’apparato radicale verso le altre parti della pianta, e quindi soprattutto le foglie, dove la traspirazione è più intensa.
 - Xilema che si forma nella struttura secondaria: **LEGNO**
- **FLOEMA**: trasporto della “LINFA ELABORATA”, acqua e molecole organiche (mono- ed oligosaccaridi, fitormoni, aminoacidi, etc.) dai diversi organi di produzione agli organi che li devono accumulare o consumare, ad es. dalle foglie agli organi di riserva, ai frutti in formazione, ai tessuti in attiva crescita.
 - Floema che si forma nella struttura secondaria: **LIBRO**

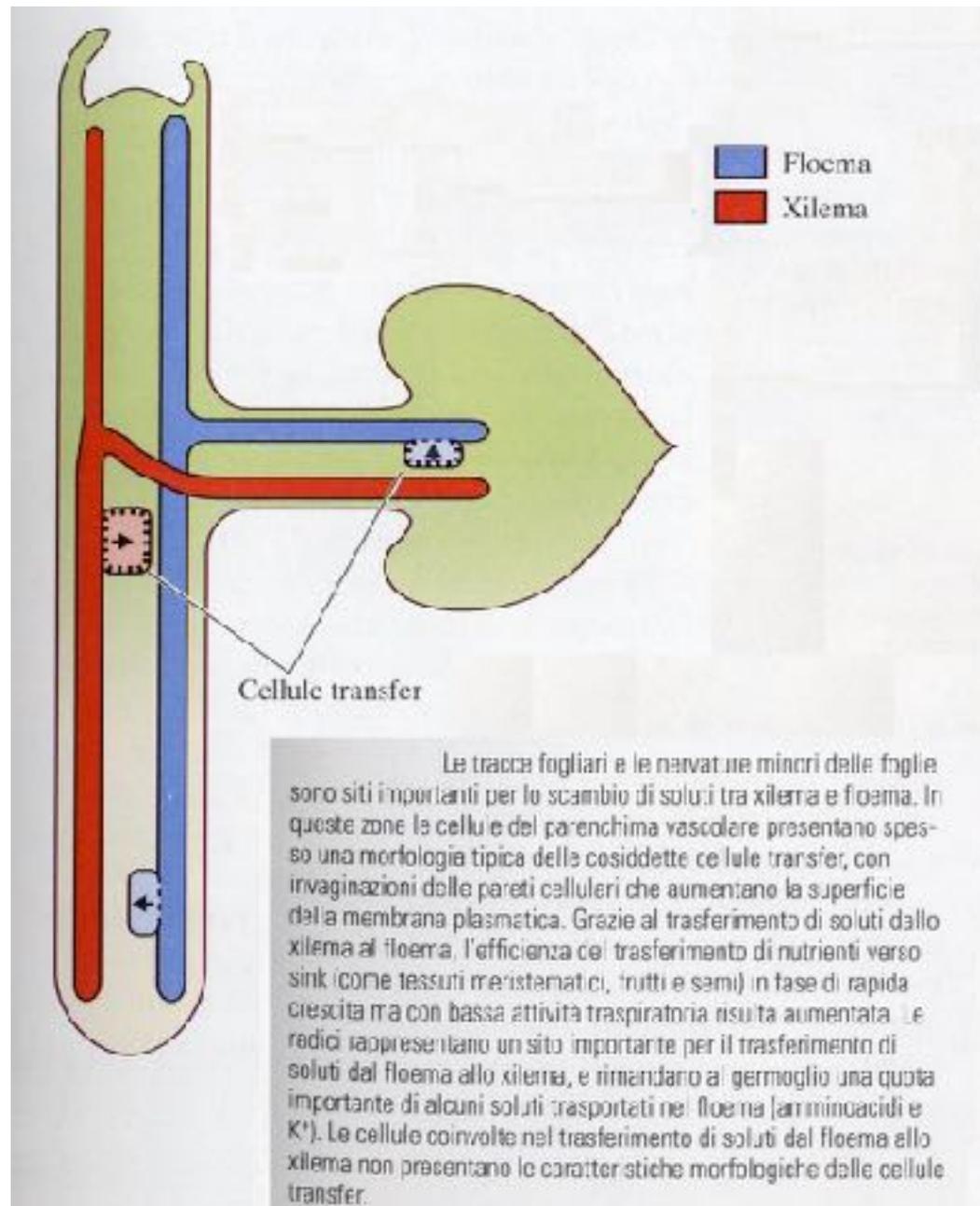
Entrambi sono tessuti complessi, formati da più tipi di cellule





Rappresentazione schematica delle direzioni seguite dal trasporto xilematico e da quello floematico. Nello xilema il movimento si verifica in direzione ascendente, dalle radici alle foglie mature, che sono i siti primari della traspirazione e della fotosintesi. Una frazione molto piccola del trasporto xilematico serve i tessuti in espansione, e una frazione ancora minore si dirige verso i sink riproduttivi; infatti, entrambi i tipi di struttura sono caratterizzati da velocità di traspirazione assai limitate. Nel floema il movimento si verifica dai siti di produzione degli assimilati, costituiti essenzialmente dalle foglie mature, ai siti di utilizzo (tessuti in espansione e sink rappresentati da organi riproduttivi o di riserva). Il movimento nel floema può essere bidirezionale all'interno di un singolo internodo, ma è unidirezionale all'interno di un singolo fascio conduttore. Nelle porzioni di fusto situate più in basso, il movimento è in direzione discendente, perché le radici (ad eccezione delle radici di riserva in fase di mobilitazione delle riserve nutritive) sono organi sink.





XILEMA

E' un **tessuto composto**, che può essere costituito da diversi elementi:

- **tracheidi**
 - **elementi tracheali**, a formare le **trachee**
 - **fibre sclerenchimatiche**
 - **cellule parenchimatiche**
- } elementi conduttori o vasi

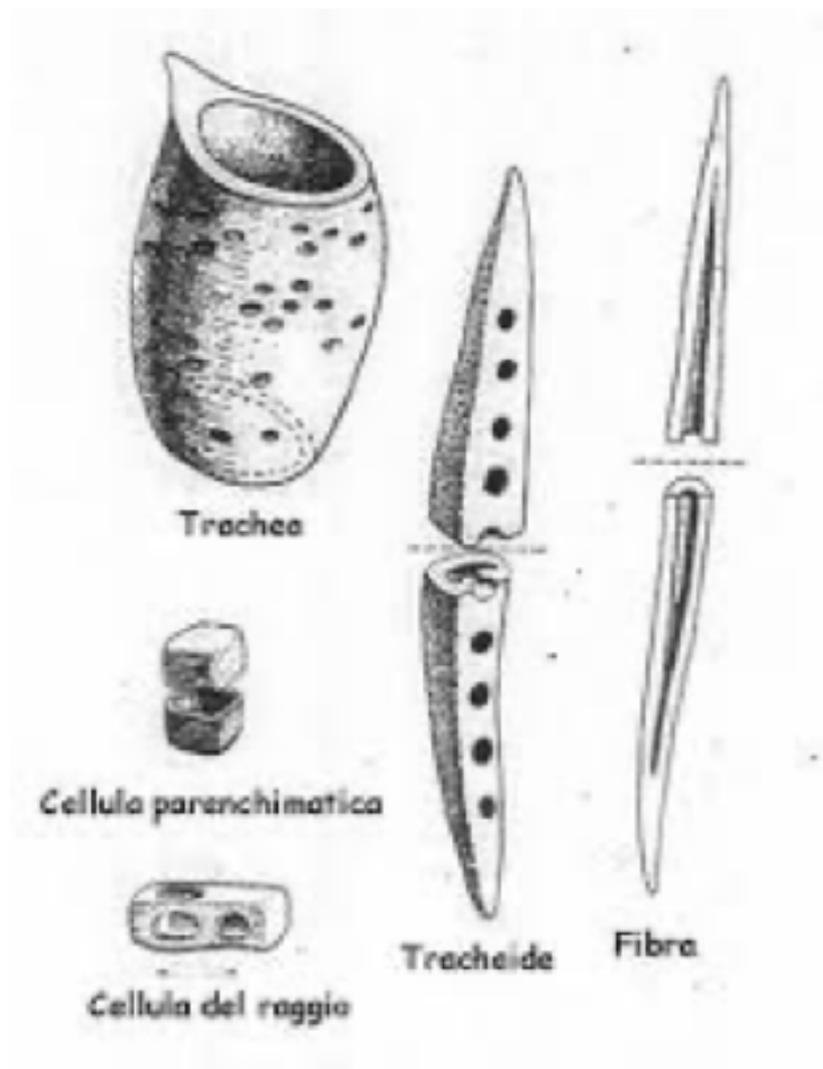
I primi due tipi di cellule servono per il trasporto dell'acqua, e sono **morte** quando svolgono la loro funzione.

I loro protoplasti sono degenerati, e la cellula si è svuotata: persiste in loco solo la **parete variamente ispessita e lignificata**, che può presentare punteggiature.

Anche le **fibre** sono cellule morte a maturità.

Solo le **cellule parenchimatiche** sono vive quando svolgono la loro funzione (comunque non essenziale per garantire il trasporto dell'acqua).







Gli elementi conduttori dello xilema sono chiamati vasi
In base ai tipi di ispessimento della parete si distinguono i seguenti tipi di vasi:

- anulati
- spiralati
- scalariformi
- reticolati
- punteggiati

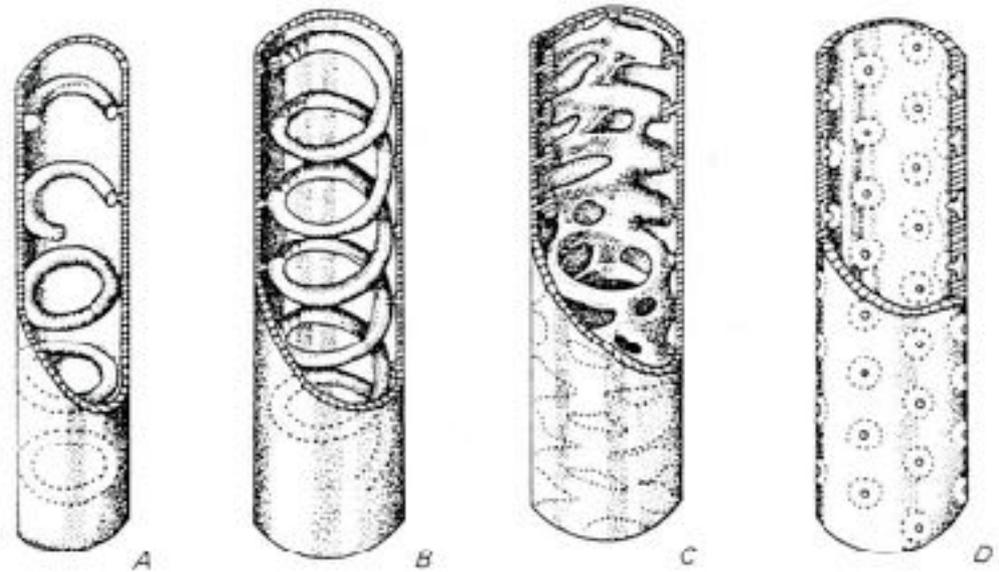


FIG. 29.31 • Tipi differenti di vasi: A, anulati; B, spiralati; C, reticolati; D, punteggiati. (Da Nutsch).





In base alle caratteristiche delle cellule che li compongono, si distinguono due tipi di vasi:

- **tracheidi**
- **trachee**

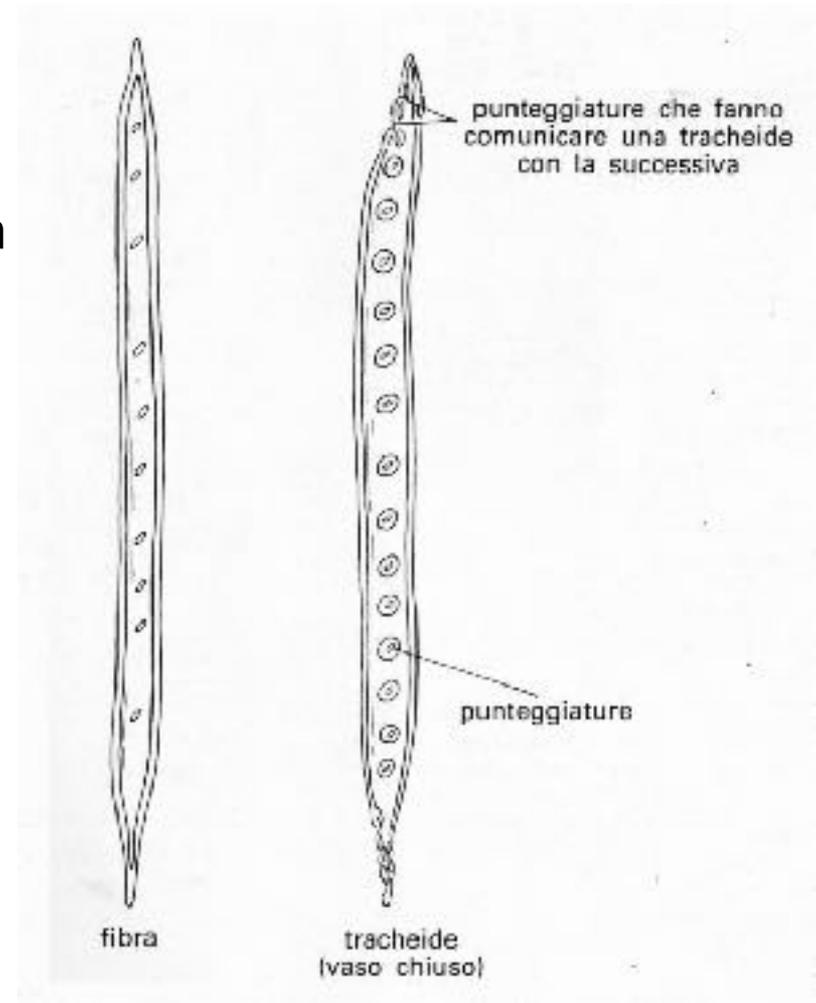




Le **TRACHEIDI** sono cellule allungate con estremità in genere appuntita, parete ampiamente lignificata (spesso molto lignificata: ad esempio nel caso delle fibrotracheidi delle conifere), con numerose punteggiature.

Lunghezza: ca. 0,3-10 mm
diametro: ca. 30 μm .

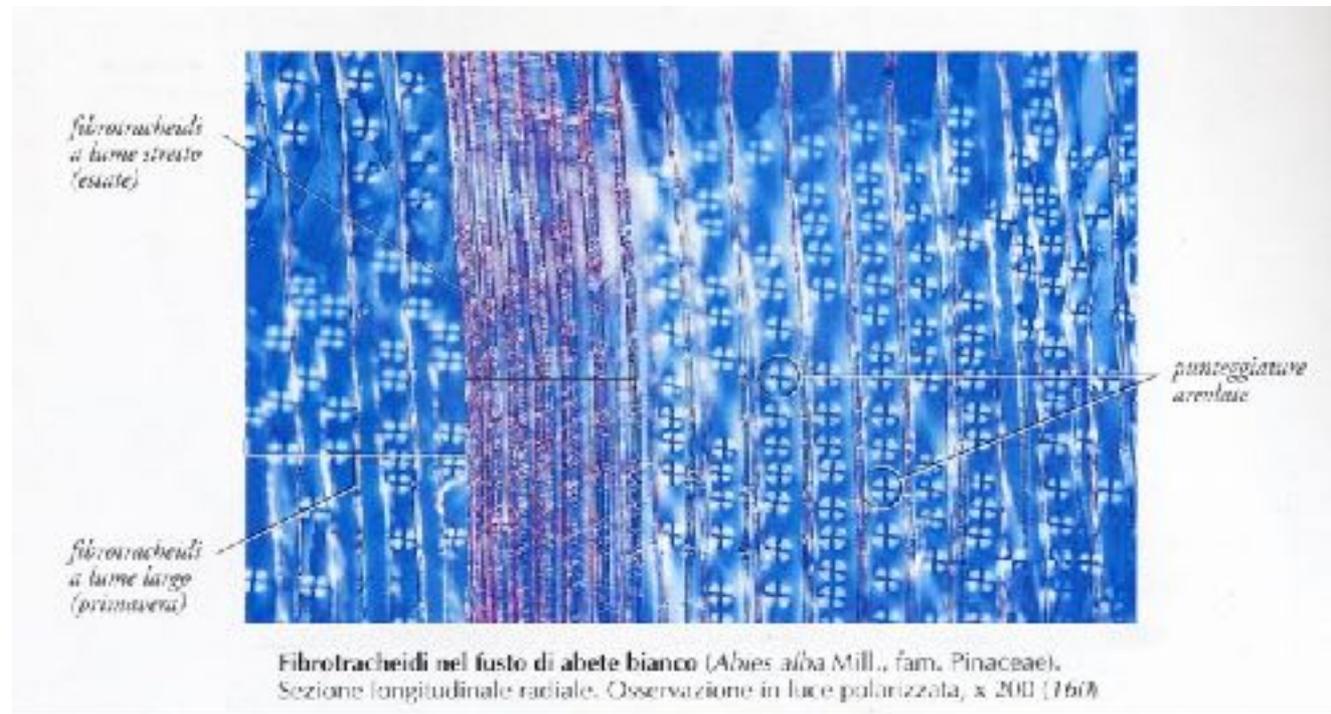
Le tracheidi sono presenti in quasi tutte le pteridofite, nelle gimnosperme, e nelle angiosperme.



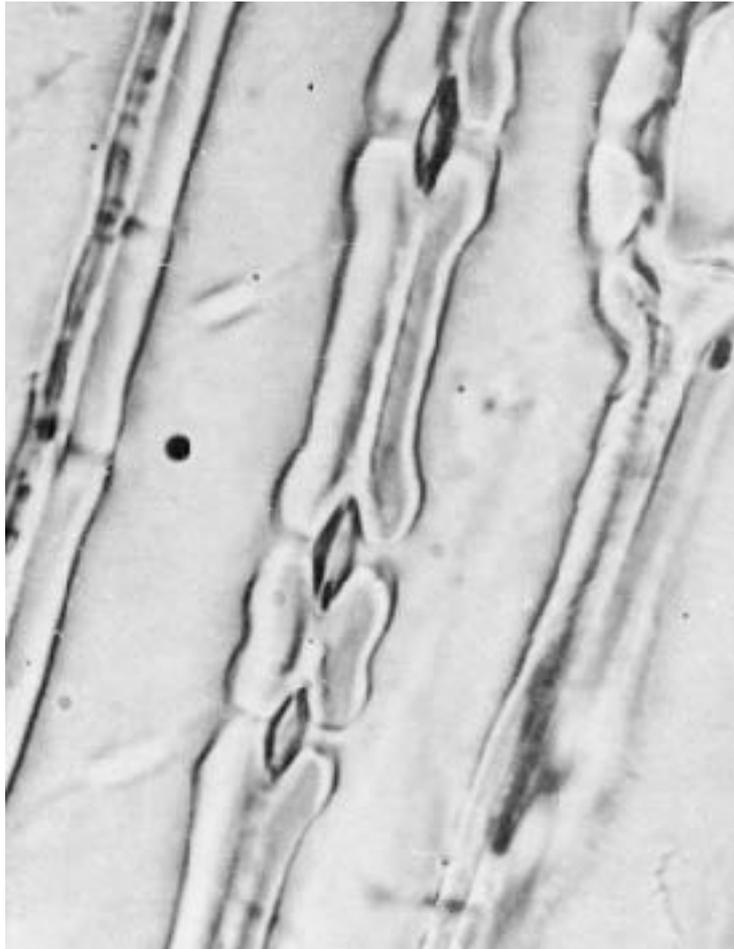


Nelle conifere, le **tracheidi** hanno **pareti fortemente ispessite**, e accanto alla funzione di trasporto della linfa grezza svolgono anche la **funzione di sostegno**, in assenza di vere e proprie fibre. Si parla perciò di **FIBROTRACHEIDI**.

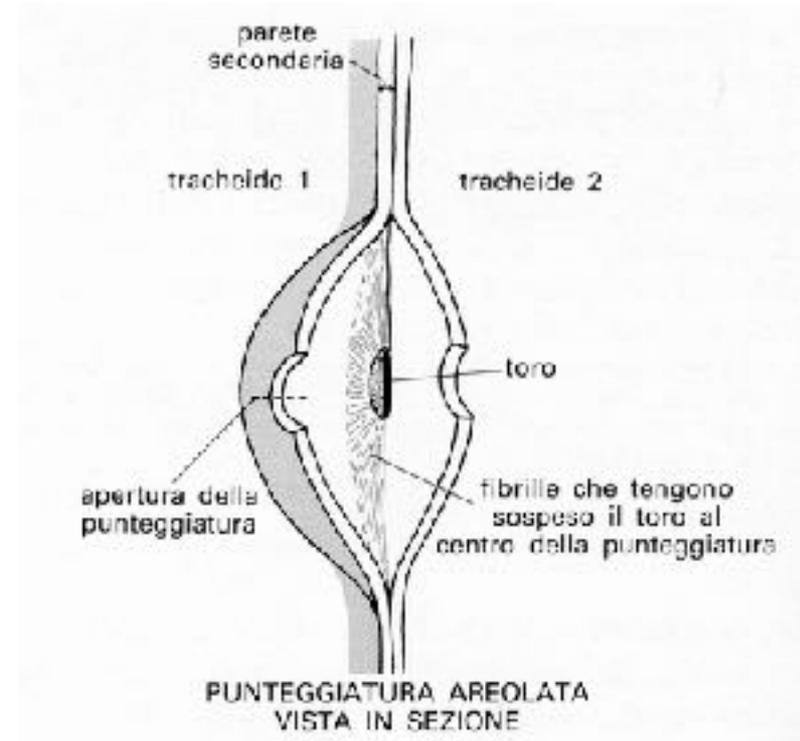
Queste presentano inoltre particolari specializzazioni, le **punteggiature areolate con toro**, per garantire in sicurezza il trasporto dell'acqua anche in direzione orizzontale, tra i diversi elementi.



Punteggiature areolate delle tracheidi di conifere



Punteggiature areolate in fibrotracheidi di una conifera viste in sezione al microscopio ottico.



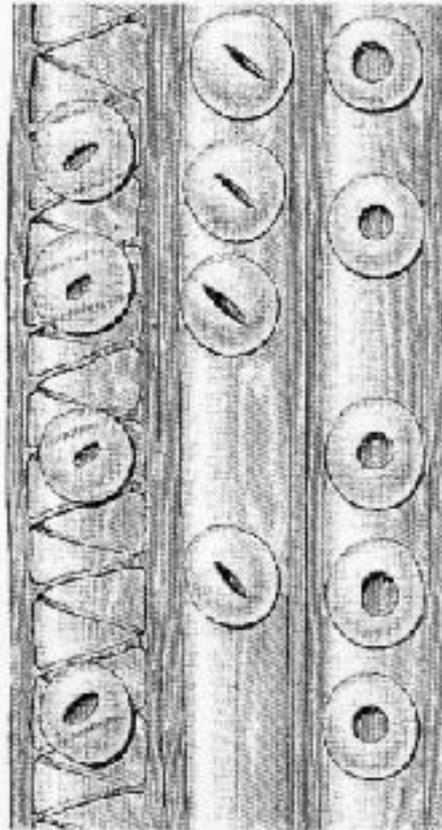


Fibrotracheidi con punteggiature areolate nel fusto di abete bianco (*Abies alba* Mill. fam. Pinaceae).

Sezione longitudinale radiale, x 400 (480)

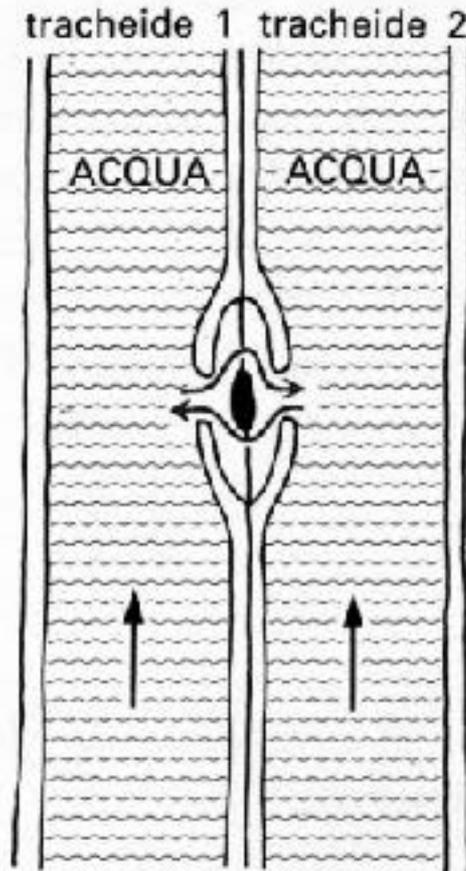
Le fibrotracheidi delle conifere hanno punteggiature areolate provviste di un ispessimento della lamella mediana detto *toro*. In questo tipo di punteggiatura, la parete secondaria si interrompe e si solleva su quella primaria determinando la formazione di una *camera* della punteggiatura. Viste di fronte, come in questo caso, le punteggiature areolate presentano l'apertura maggiore e minore della camera suddetta come due circonferenze concentriche, giustificando così il loro nome.



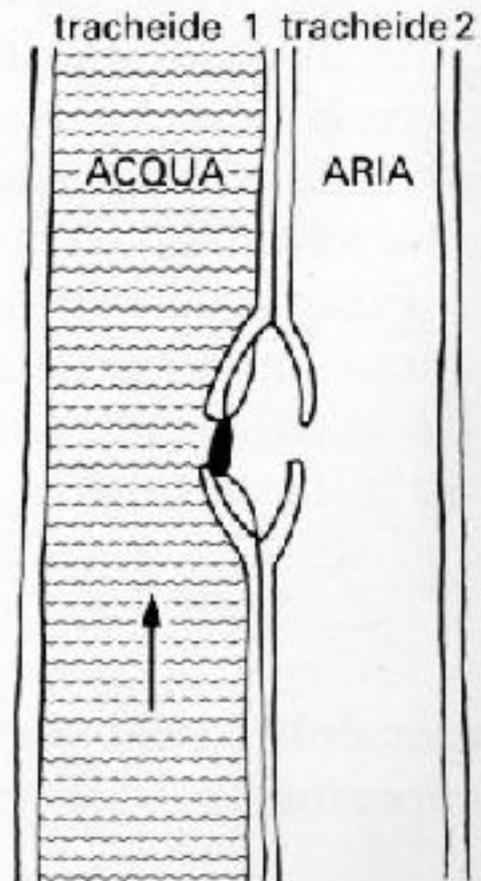


**Fibrotracheidi con punteggiature
areolate nel fusto di tasso (*Taxus baccata* L.).**



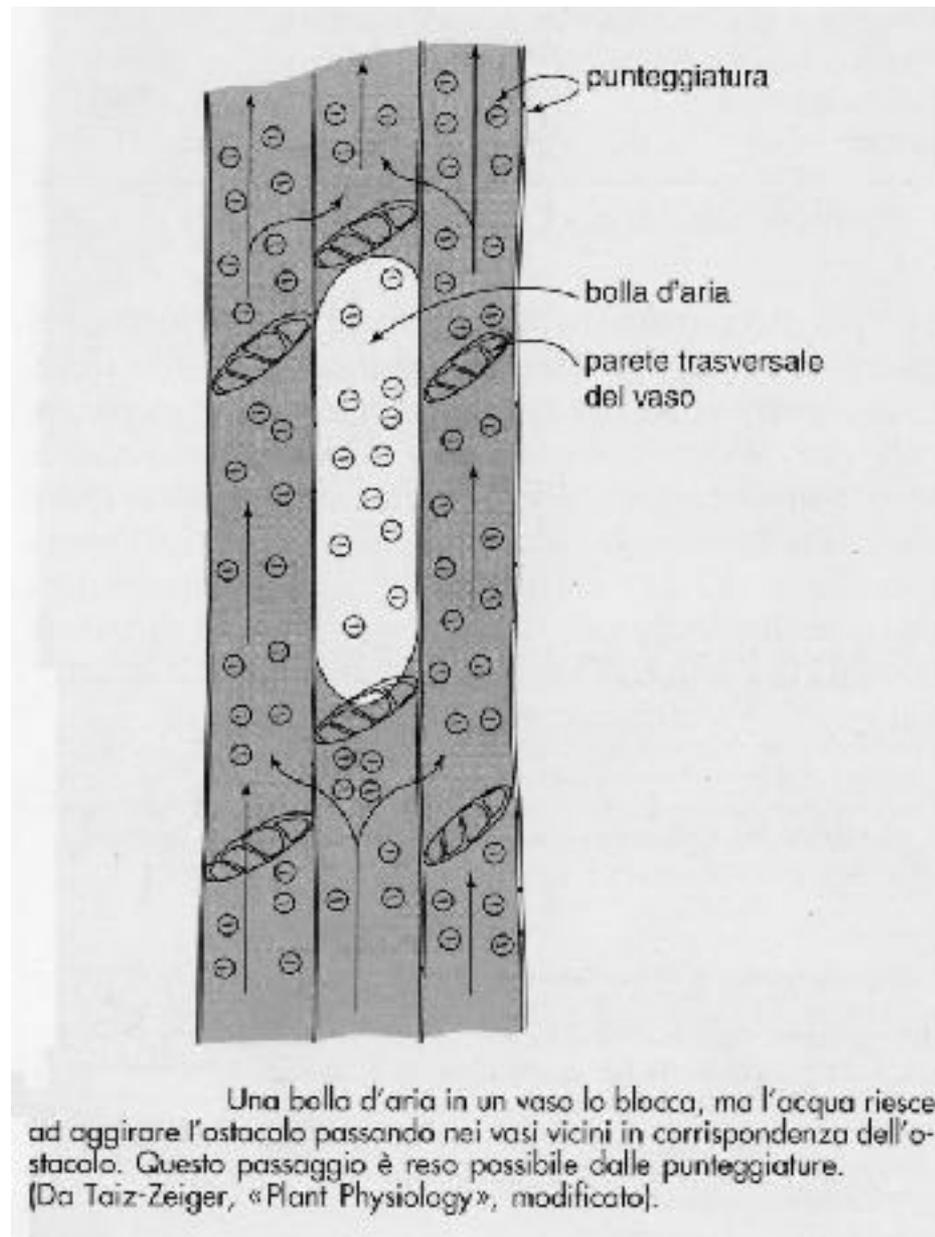


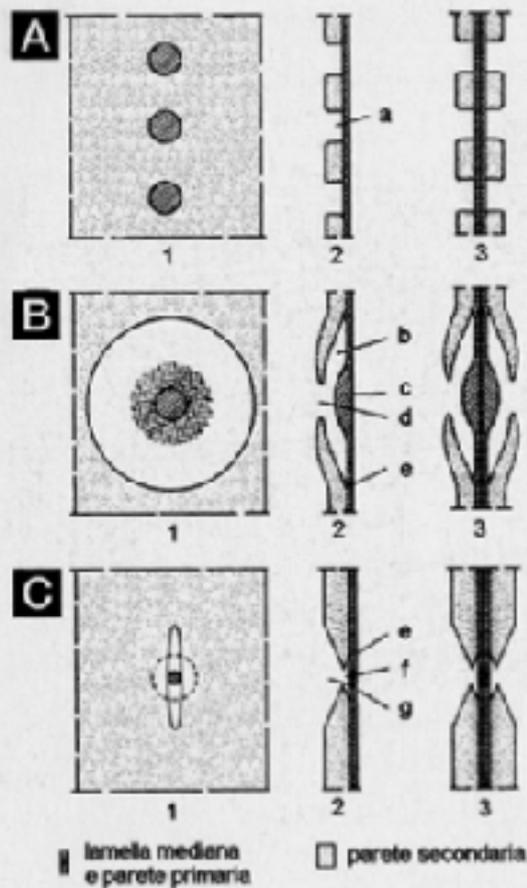
Se ambedue le tracheidi sono piene d'acqua la valvola è aperta. L'acqua può passare liberamente da una tracheide all'altra.



Se una delle due tracheidi si riempie d'aria la depressione causata dal flusso d'acqua nell'altra tracheide risucchia il toro che va ad applicarsi contro l'apertura della punteggiatura. La valvola si chiude.

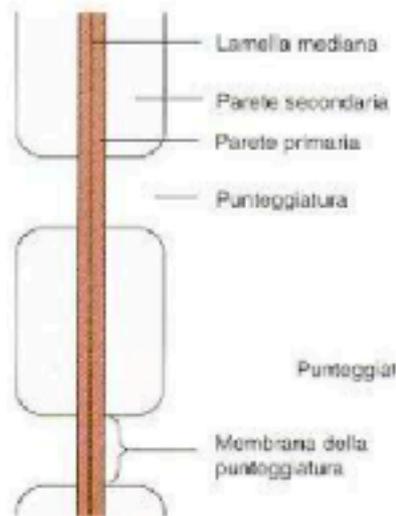






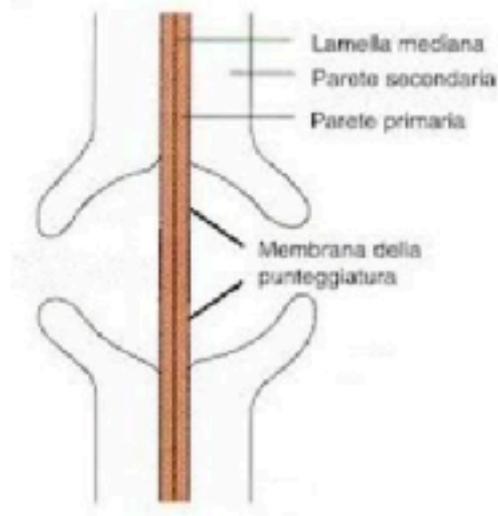
Tipi di punteggiature delle cellule del legno: A) punteggiature semplici di cellule parenchimatiche; B) punteggiature areolate di elementi conduttori del legno omoxilo; C) punteggiature areolate di elementi conduttori del legno eteroxilo; 1) punteggiature di fronte; 2) punteggiature di profilo; 3) punteggiature di due cellule adiacenti; a) apertura della punteggiatura; b) camera della punteggiatura; c) toro; d) apertura verso il lume cellulare; e) limite della camera della punteggiatura; f) camera esterna della punteggiatura; g) camera interna con apertura verso il lume cellulare (da GIORDANO, 1981, ridisegnato).





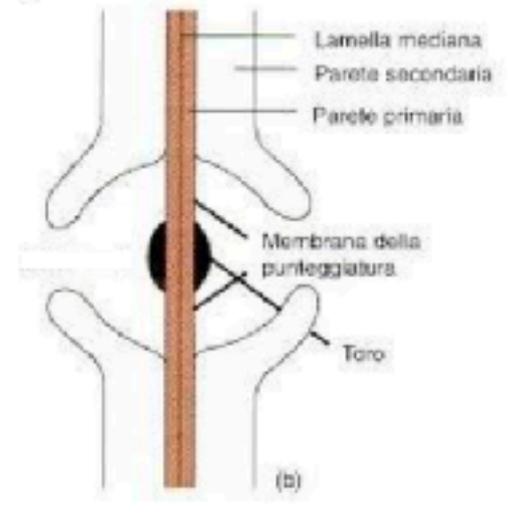
**Punteggiatura
semplice**

parenchima
sclerenchima



**Punteggiatura
areolata**

vasi
Angiosperme

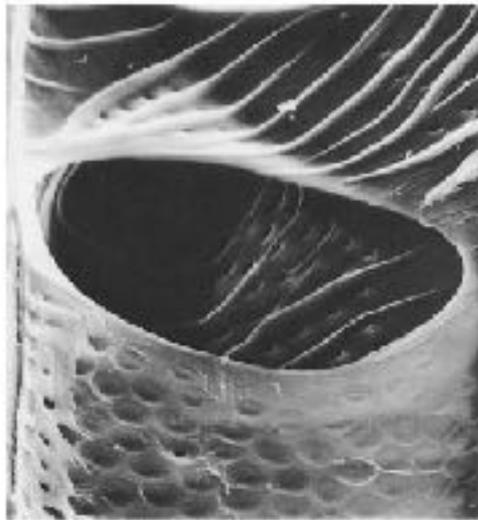


**Punteggiatura
areolata con toro**

vasi (fibrotracheidi)
delle Conifere

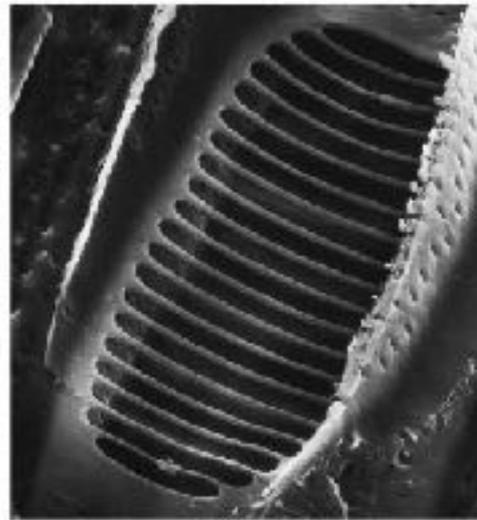


Le **TRACHEE** sono elementi composti, formati da più cellule ("elementi della trachea") impilate le une sulle altre, a formare delle colonne lunghe eccezionalmente anche alcuni metri, in cui sono andate perse del tutto o quasi del tutto le pareti trasversali, per cui si forma una sorta di tubo pluricellulare.



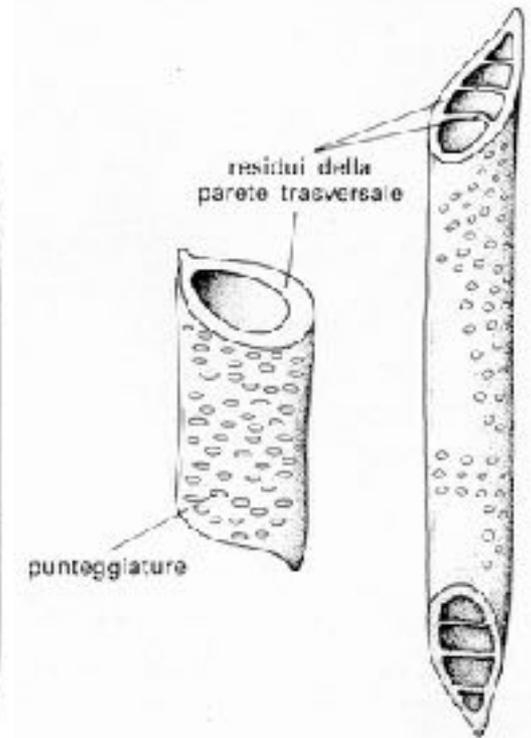
(a)

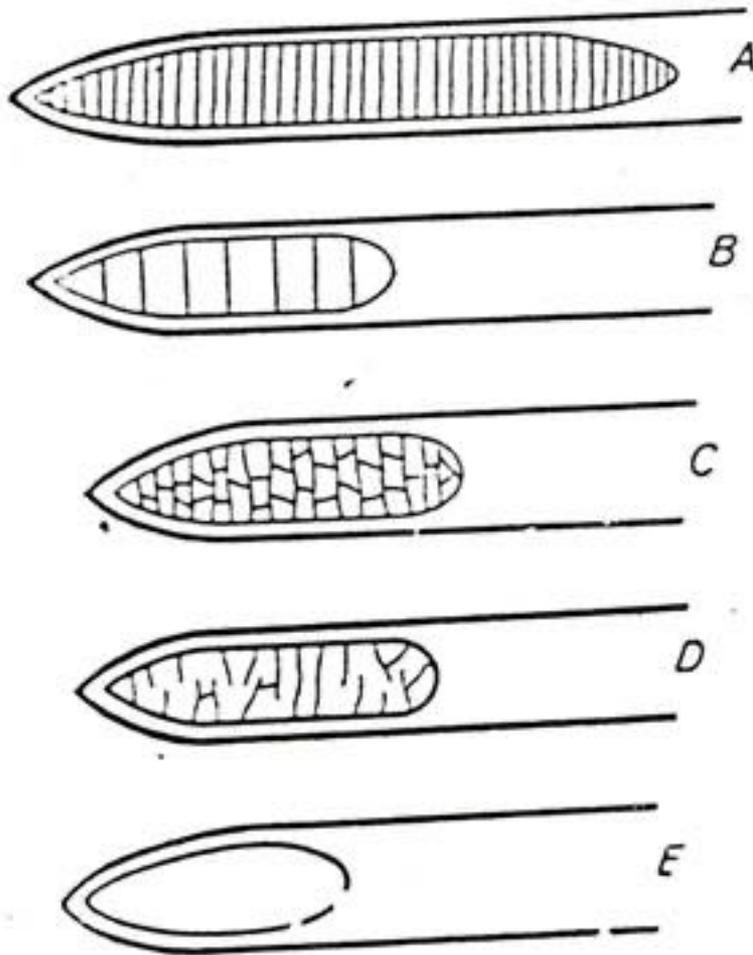
20 μm



(b)

2 μm





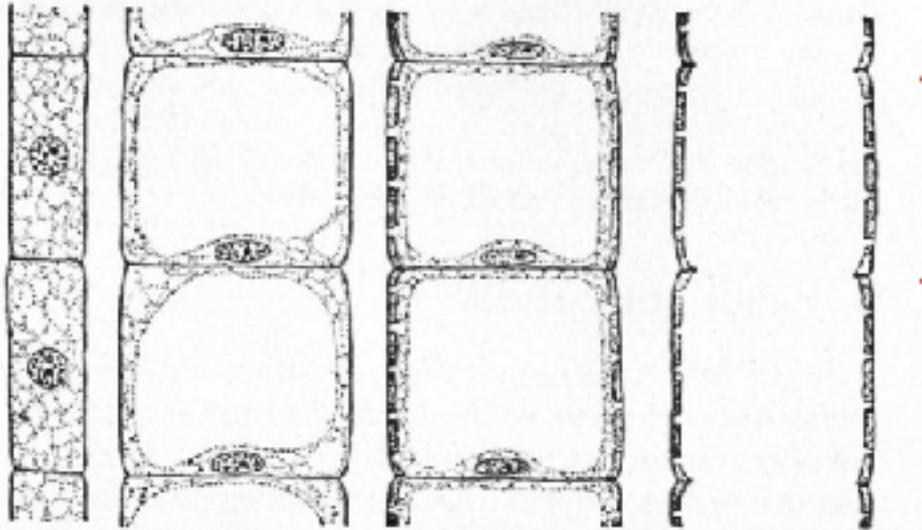
Tipi di perforazioni della parete trasversale:

A, B: scalariformi

C, D: reticolate

E: complete

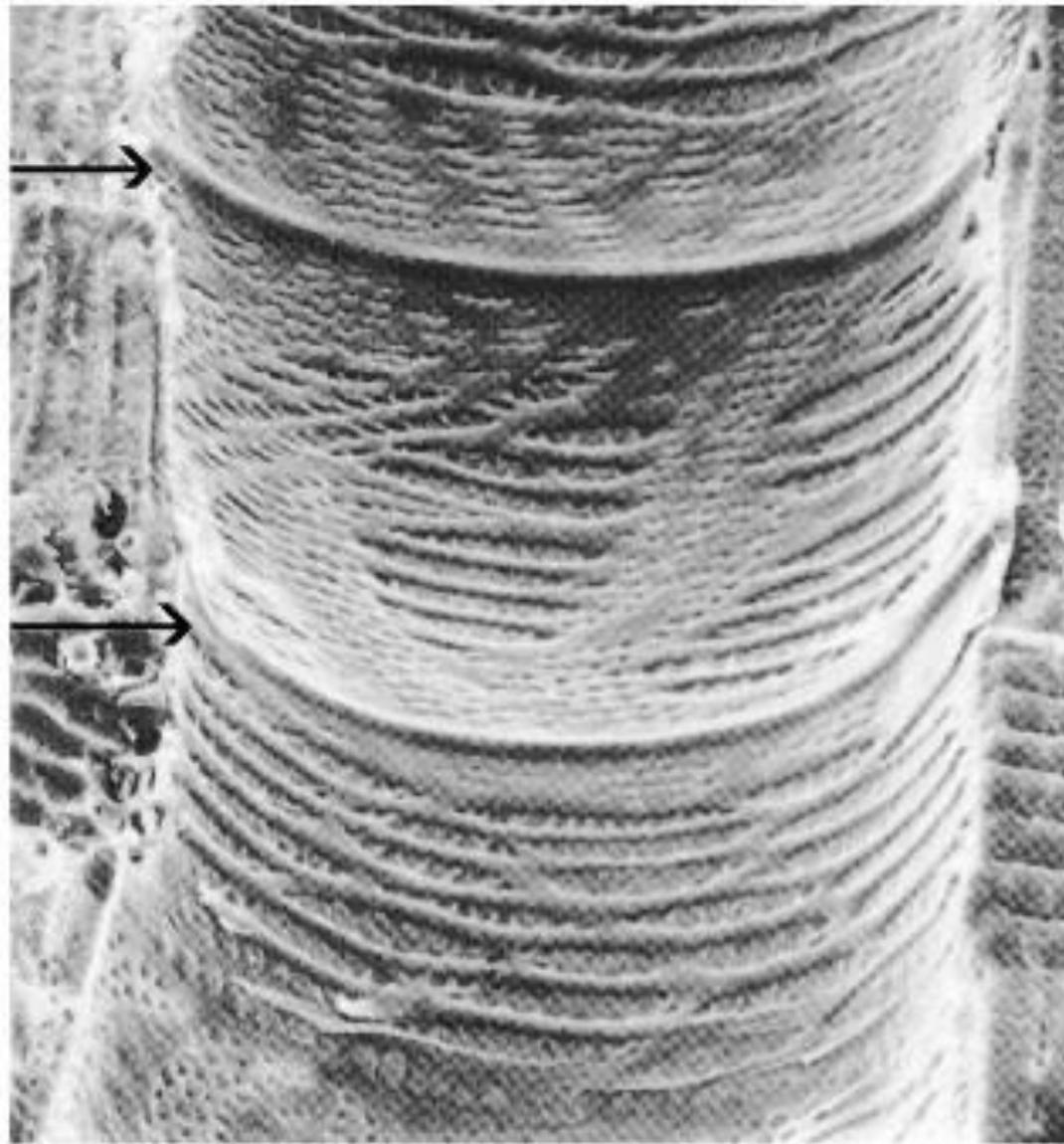




**elemento
tracheale**

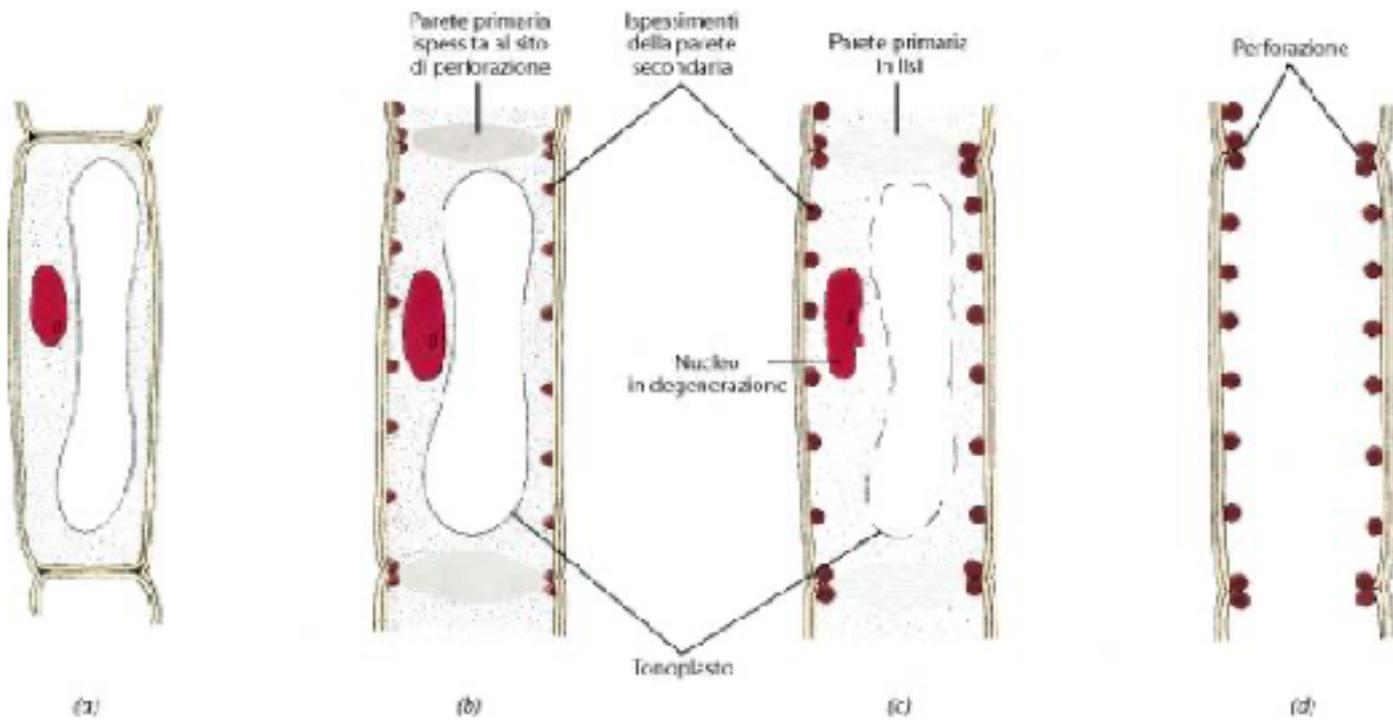
**T
R
A
C
H
E
A**





100 μm





Schema dello sviluppo di un elemento tracheale.

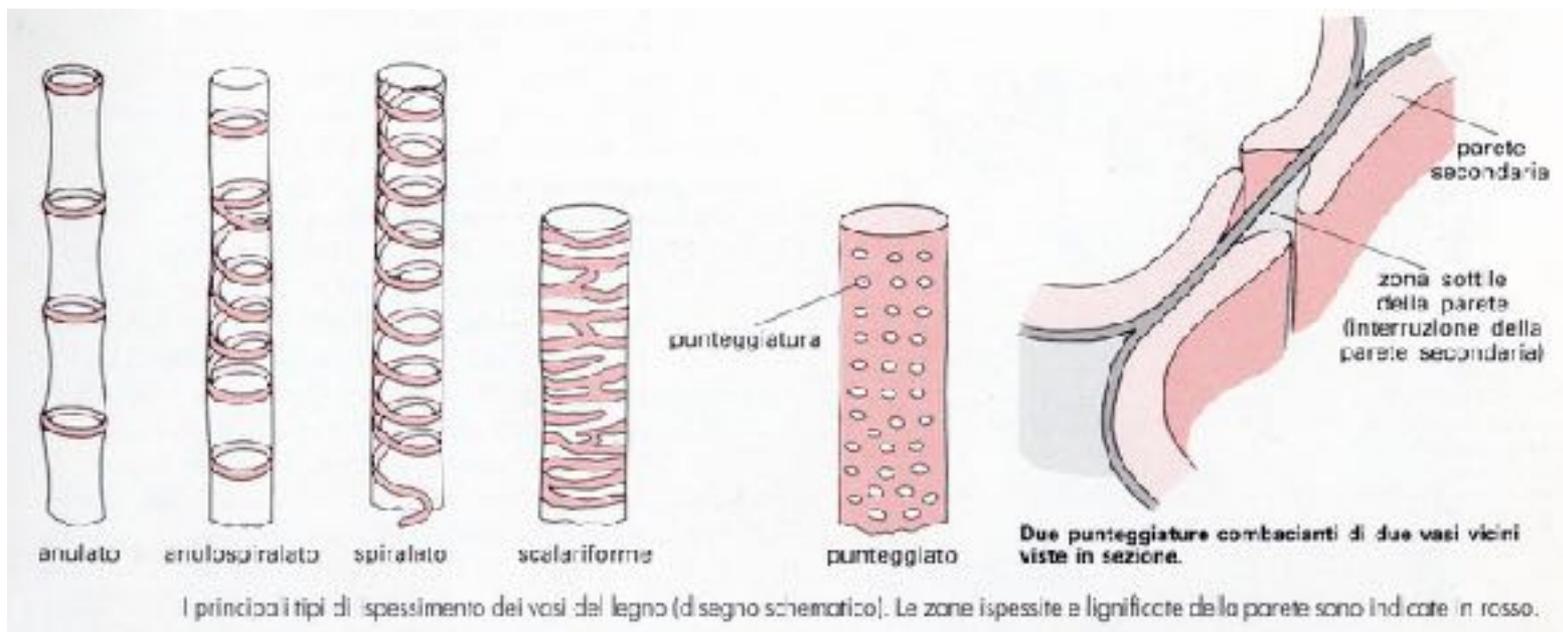


Le TRACHEE sono elementi costitutivi dei fasci conduttori delle angiosperme, ma compaiono già in alcune pteridofite (es. attualmente possono osservarsi nella felce aquilina, *Pteridium aquilinum*) e in alcune gimnosperme (es. *Taxus baccata*, *Welwitschia mirabilis*).



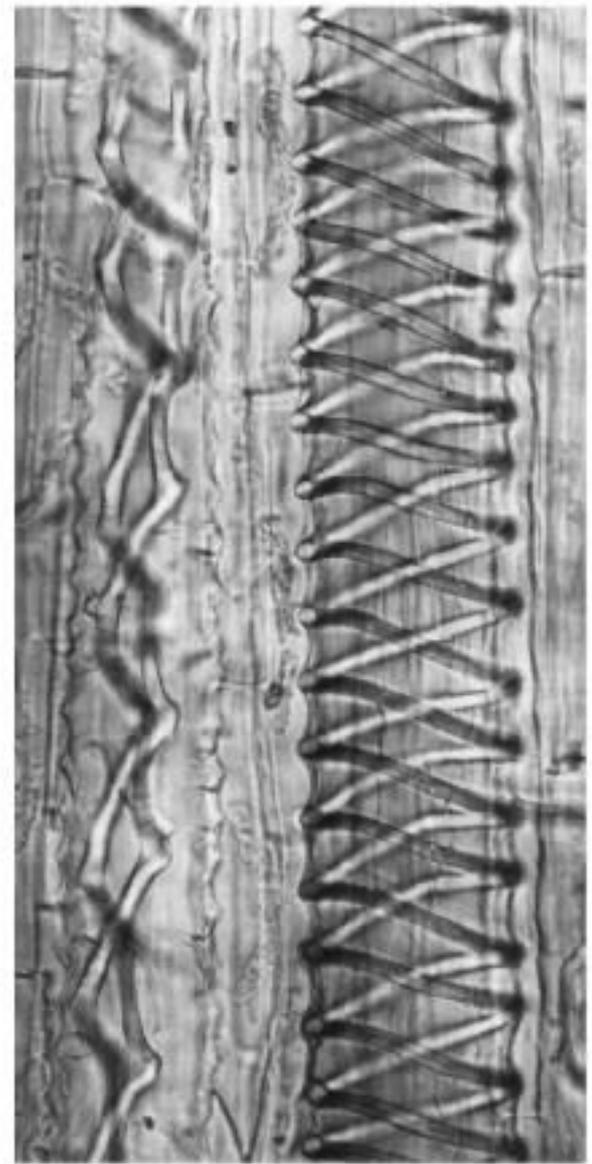


Gli elementi tracheali hanno una parete secondaria formata da ispessimenti irregolari: anulati, spiralati, reticolati o punteggiati.



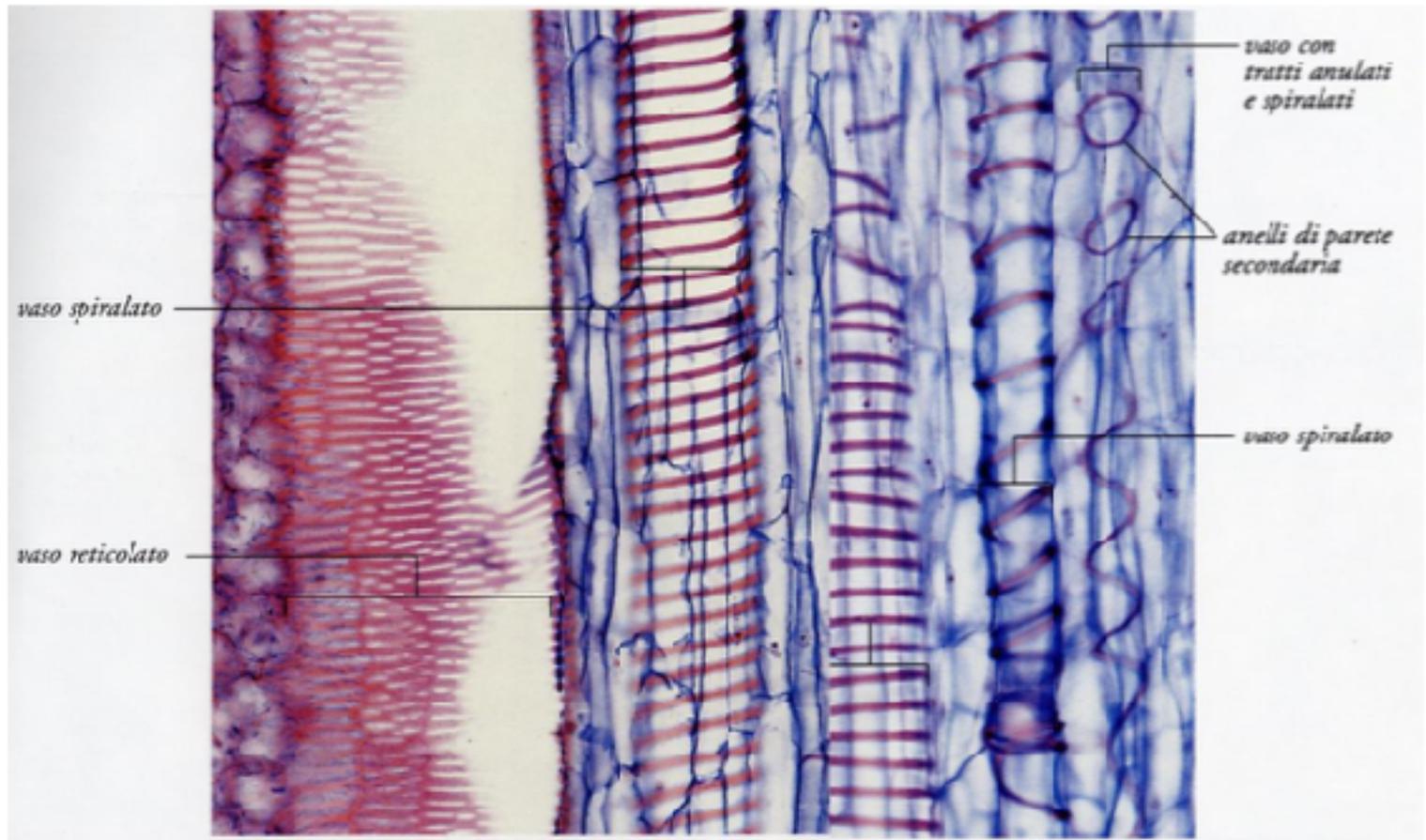


(a) 50 μm



(b) 50 μm

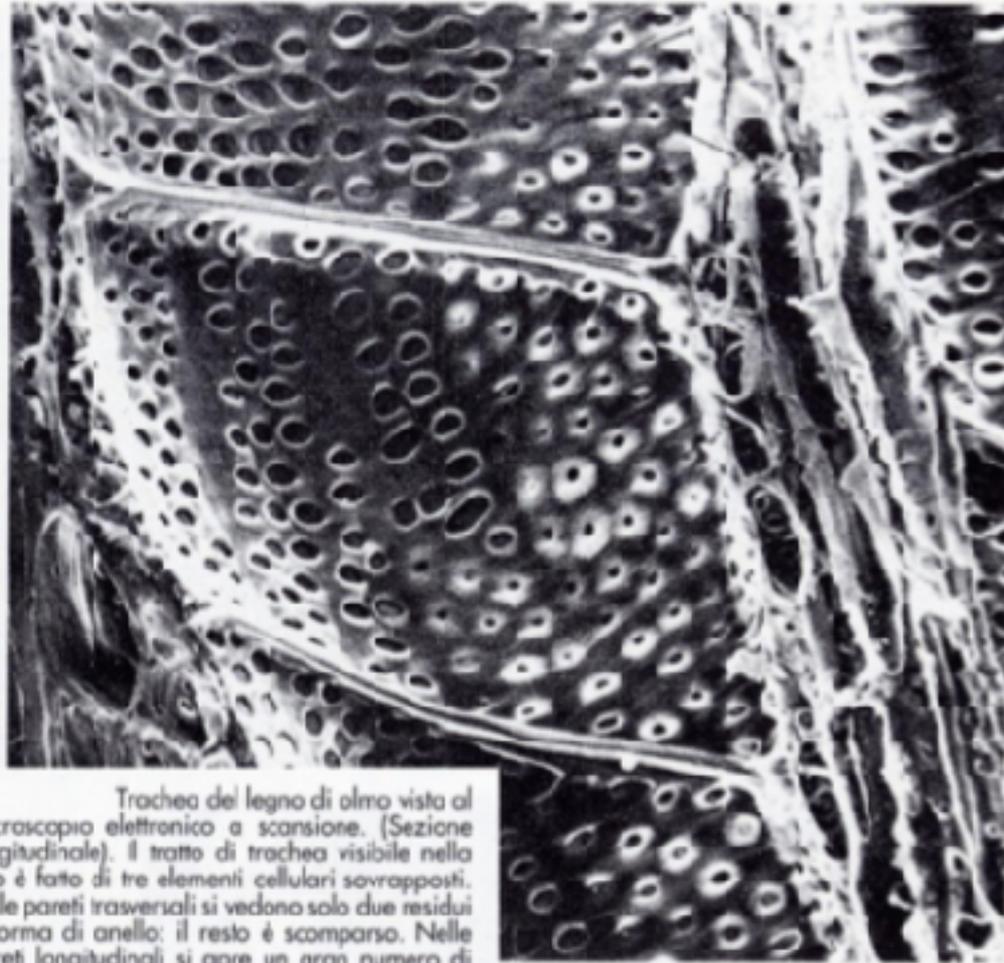




I primi due tipi (anulato e spiralato) permettono ancora l'allungamento della cellula prima che questa muoia, e quindi sono tipici dello xilema che si forma per primo [**protoxilema**].



Gli elementi tracheali dotati lateralmente di punteggiature permettono il trasporto anche in direzione laterale dell'acqua tra “tubi” diversi.



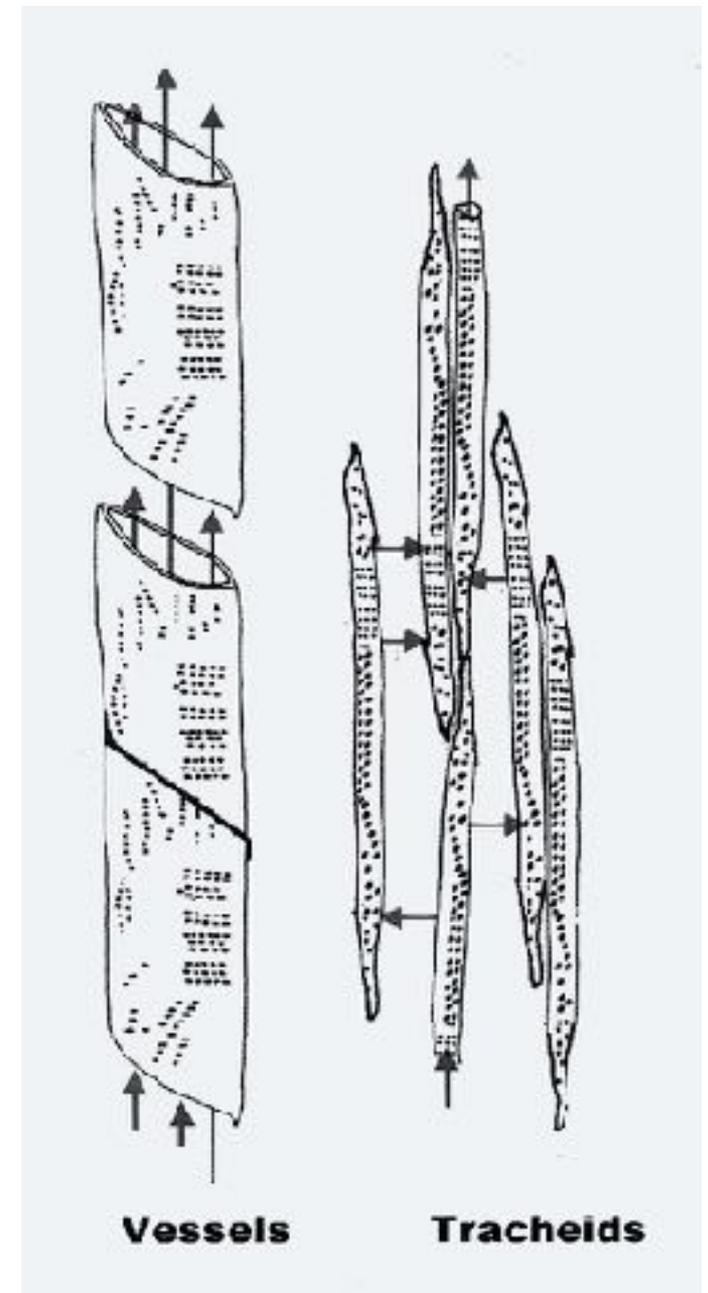
Trachea del legno di olmo vista al microscopio elettronico a scansione. (Sezione longitudinale). Il tratto di trachea visibile nella foto è fatto di tre elementi cellulari sovrapposti. Delle pareti trasversali si vedono solo due residui a forma di anello: il resto è scomparso. Nelle pareti longitudinali si apre un gran numero di punteggiature.

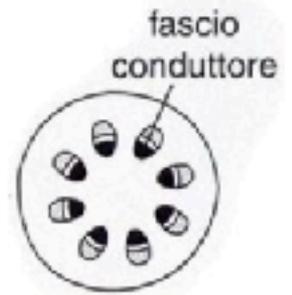
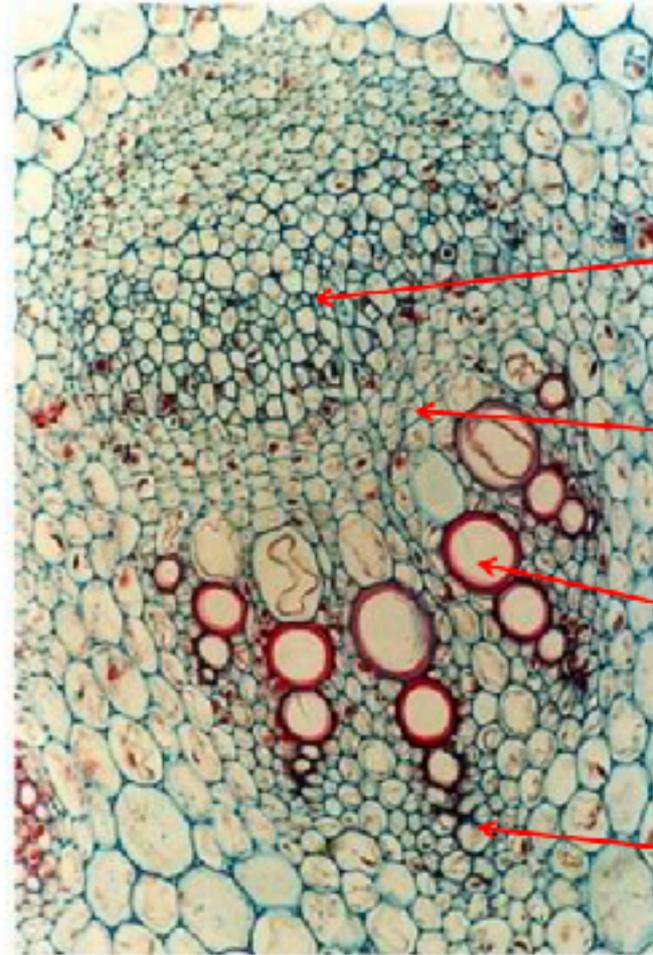




Rispetto alle tracheidi, le trachee (“**vessels**” in inglese) trasportano con maggior efficienza l'acqua perché hanno un lume più ampio, e non ci sono setti apicali a limitare il flusso tra un elemento e l'altro.

Esse sono però maggiormente esposte al pericolo dell'embolia, cioè alla formazione di bolle di gas che occludono il vaso, bloccando il passaggio della linfa grezza. In molte piante le trachee rimangono funzionali per tempi molto brevi (in alcuni alberi addirittura per una sola stagione).





protofloema
floema
metafloema

cambio

metaxilema: vasi grandi
(trachee reticolate, scalariformi, ...)

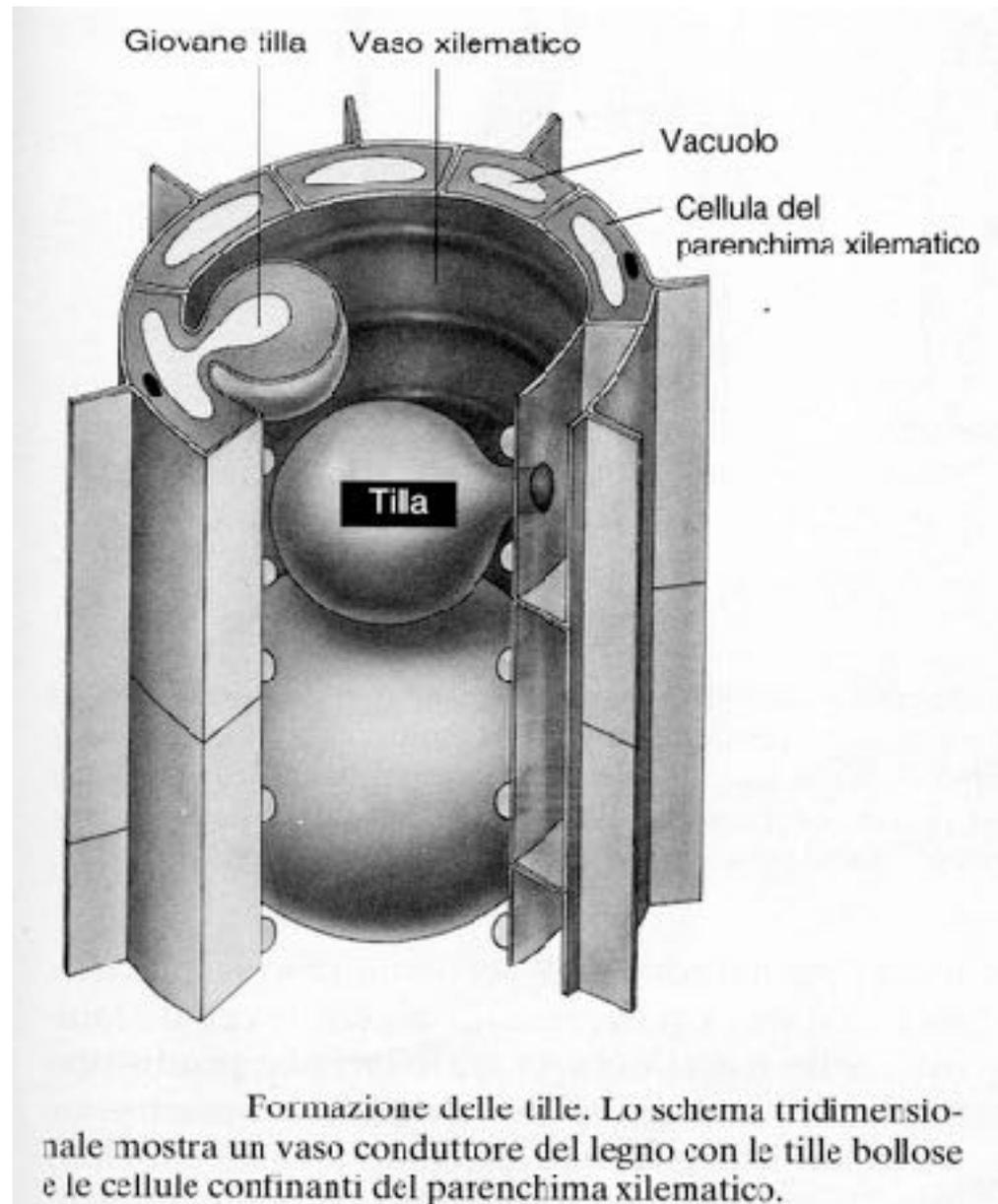
protoxilema: vasi piccoli
(tracheidi anulate o spiralate)

Fascio cribrovascolare collaterale aperto
(sezione trasversale), nel fusto in struttura
primaria di una Dicotiledone





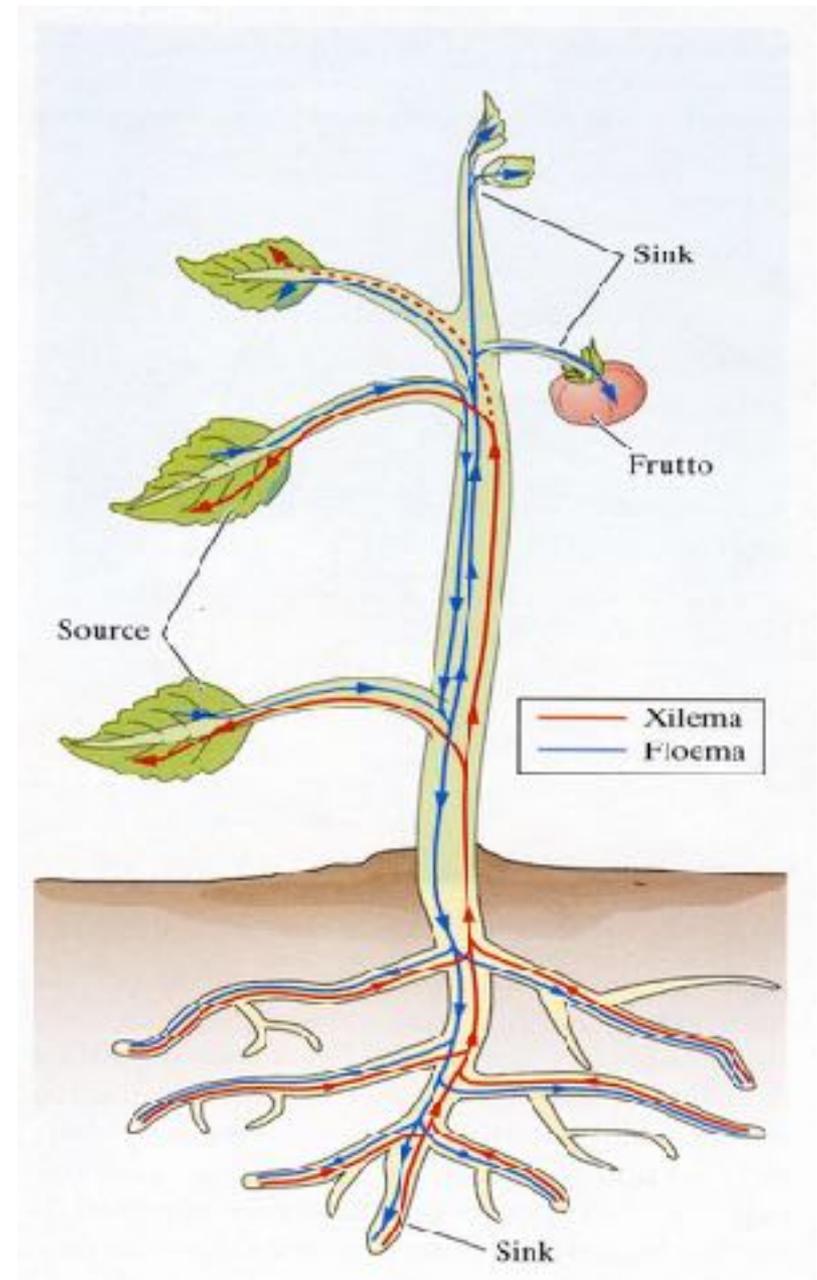
In molti casi alla fine della stagione di crescita le cellule parenchimatiche invadono il lume tracheale attraverso le punteggiature, formando strutture vescicolari, le **TILLE**, che occludono i vasi.





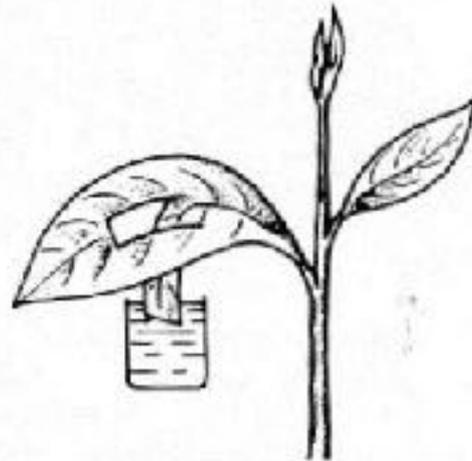
FLOEMA

Trasporto della “LINFA ELABORATA”, acqua e molecole organiche (mono- ed oligosaccaridi, fitormoni, aa, etc.) dai diversi organi di produzione agli organi che li devono accumulare o consumare, ad es. dalle foglie agli organi di riserva, ai frutti in formazione, ai tessuti in attiva crescita.



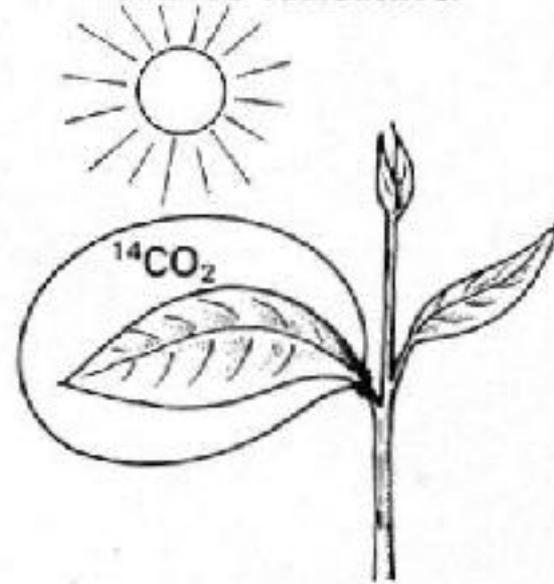


Il composto organico radioattivo è somministrato dall'esterno.



Un lembo ritagliato da una foglia pesca nella soluzione del composto radioattivo.

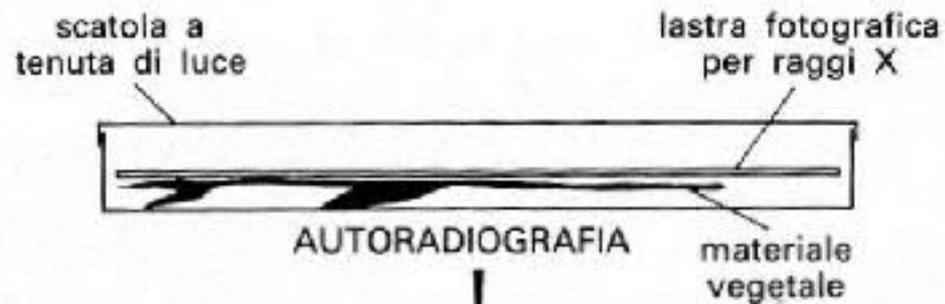
Alternativamente è la foglia stessa che sintetizza sostanze radioattive.



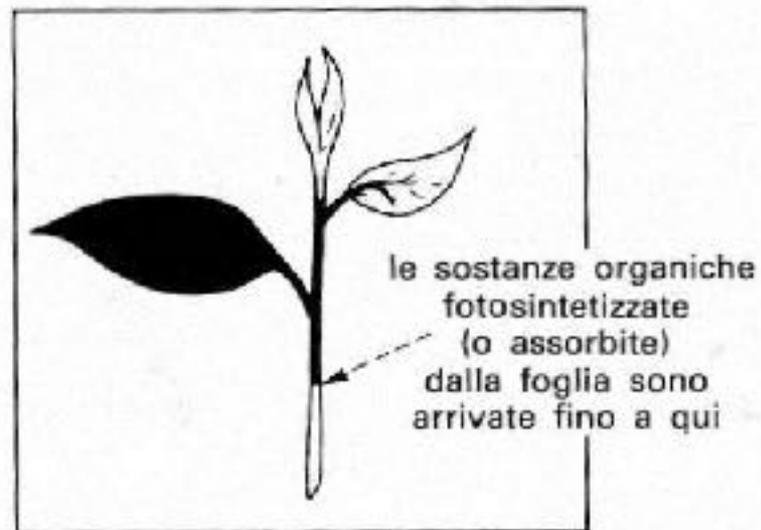
Una foglia è racchiusa in un sacchetto di plastica che contiene un'atmosfera con $^{14}\text{CO}_2$ radioattiva. La foglia sintetizza sostanze organiche radioattive.

Il materiale vegetale viene congelato ed essiccato per impedire un ulteriore trasporto delle sostanze radioattive.



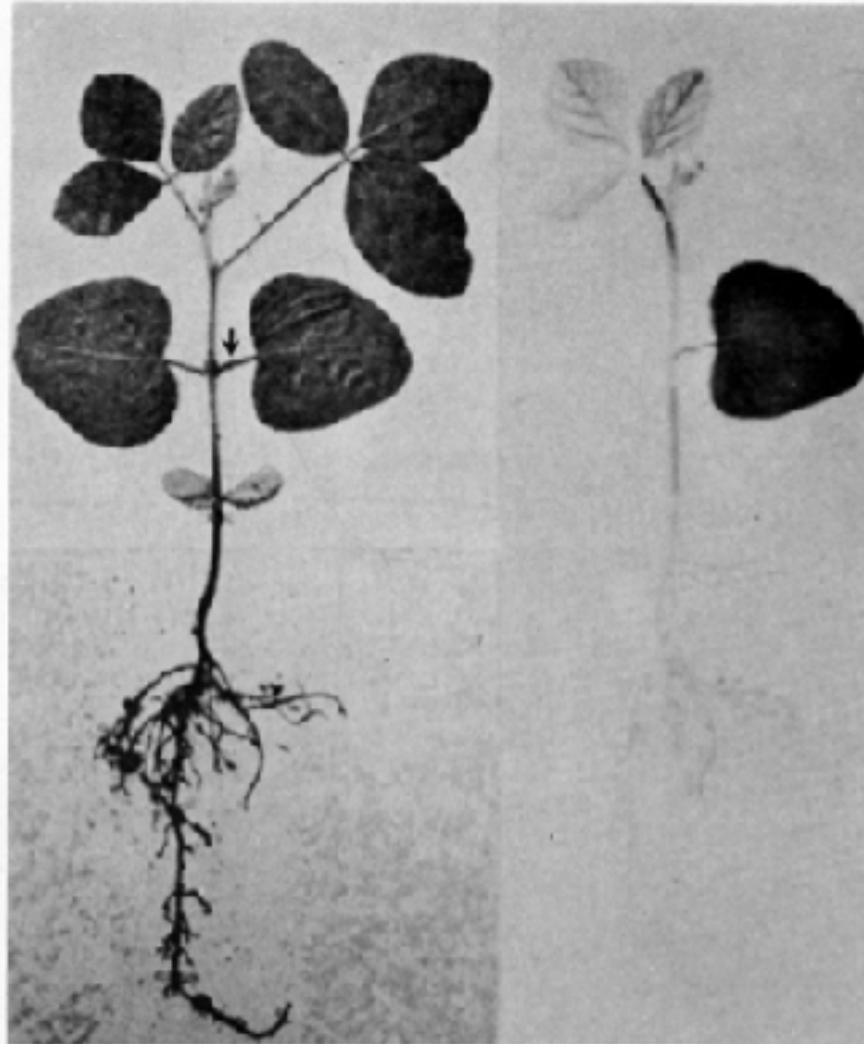


Dopo 2 settimane la lastra fotografica viene sviluppata.



Le zone annerite indicano la presenza di sostanze organiche radioattive.





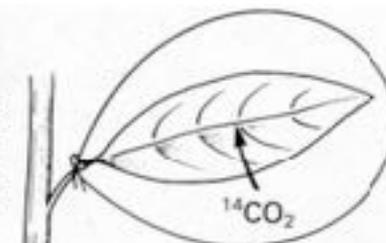
Risultati di un'esperienza sul trasporto di sostanze organiche fatta con la tecnica dell' autoradiografia. La foglia di una pianta di soia indicata con la freccia è stata racchiusa per 1 ora in un recipiente illuminato contenente CO_2 radioattiva. Dopo 6 ore la pianta è stata asciugata, pressata (foto a sinistra) e messa a contatto con una lastra fotografica per raggi X. La lastra è stata sviluppata dopo 2 settimane (foto a destra). È evidente che le sostanze organiche prodotte con la fotosintesi sono state trasportate solo sino alla foglia alta di sinistra la quale era incompletamente sviluppata e quindi funzionava come consumatore di sostanze organiche anziché come produttore. (Da Salisbury & Ross, «Plant Physiology», 2^a edizione).





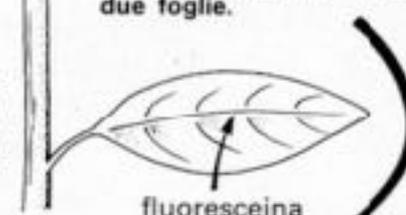
Con questo esperimento si dimostra come il trasporto possa avvenire contemporaneamente nei due sensi all'interno dello stesso internodo.

1 - Una singola foglia viene esposta a un'atmosfera contenente $^{14}\text{CO}_2$ radioattiva. La foglia sintetizza sostanze organiche radioattive.

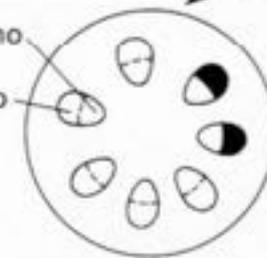


3 - Dopo alcune ore il fusto viene sezionato a un livello intermedio tra le due foglie.

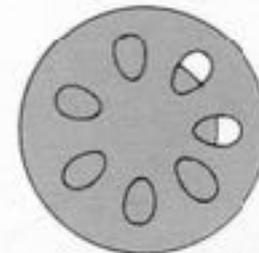
2 - Un'altra foglia viene trattata contemporaneamente con un composto organico fluorescente (fluoresceina).



legno
libro



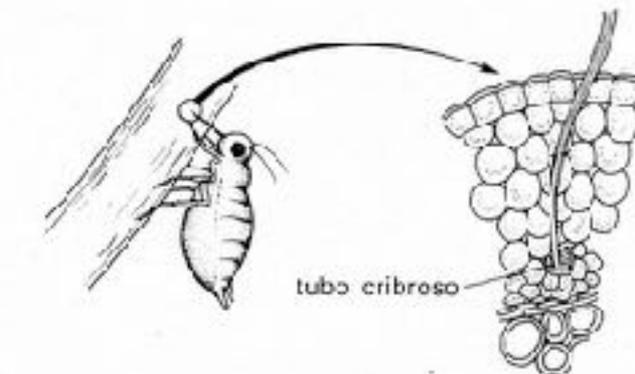
autoradiografia



osservazione in campo oscuro (risaltano solo le zone fluorescenti)

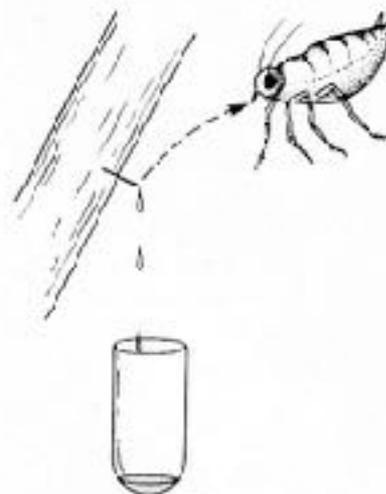
Radioattività e fluorescenza compaiono nella zona di libro degli stessi fasci conduttori.





Afide che sta parassitando una pianta.

La punta dello stiletto cavo dell'afide è inserita esattamente all'interno di un tubo cribroso.



Si elimina l'afide con un taglio alla base dello stiletto.

Lo stiletto rimane inserito nel tubo cribroso il cui contenuto continua a gocciolare dalla sua estremità tagliata.

Le gocce di liquido proveniente dal tubo cribroso possono essere raccolte e analizzate.

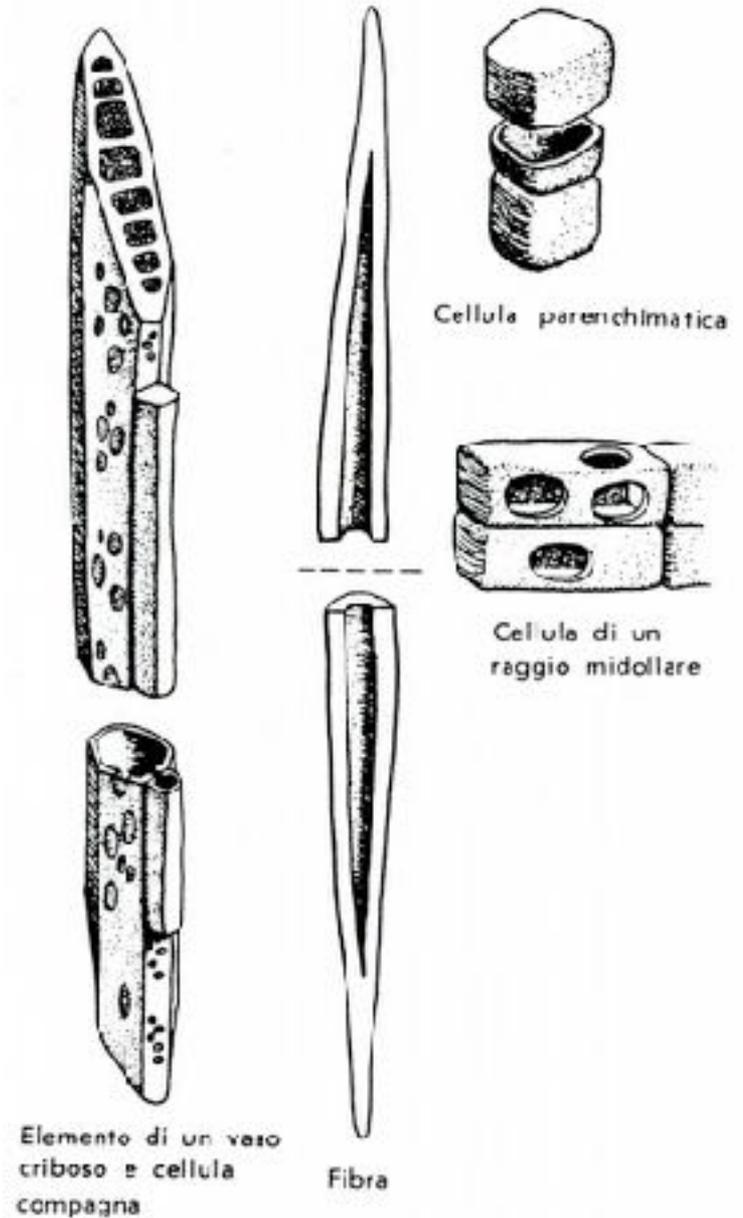
Un metodo per raccogliere campioni del liquido che scorre nel floema, basato sulla portentosa abilità degli afidi di centrare esattamente un tubo cribroso con loro stiletto.

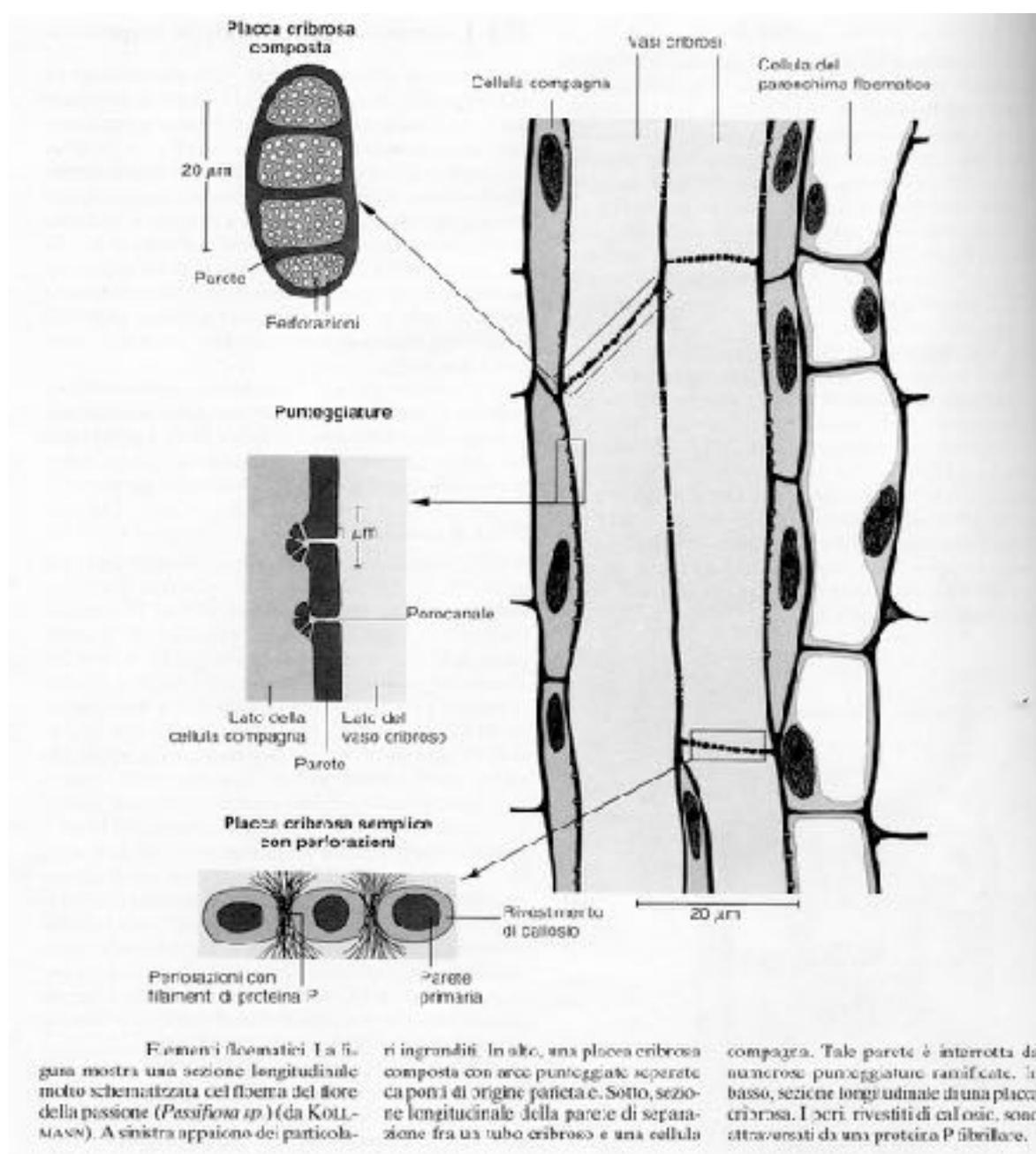




Tessuto composto:

- elementi dei tubi cribrosi (Angiosperme)
- fibre
- parenchima







Elementi dei tubi cribrosi:

Composti da cellule allungate, **a maturità vive**, ma con il nucleo che degenera, e con vacuolo che scompare.

Le pareti trasversali e laterali hanno grossi pori (**pori cribrosi**) in cui passano i plasmodesmi.

I pori cribrosi sono raggruppati in zone dette **aree cribrose** nelle pareti laterali.

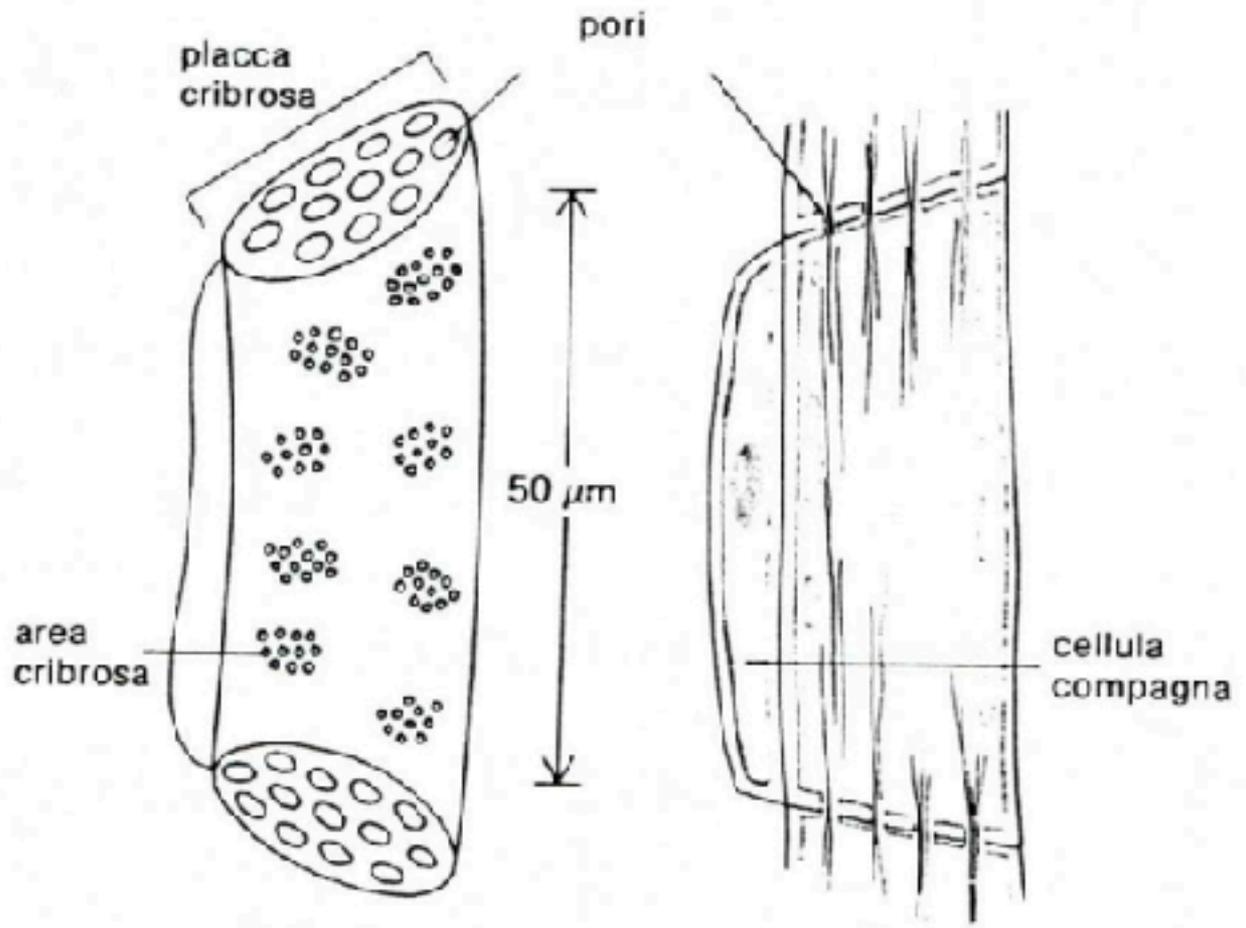
I pori cribrosi maggiori sono invece concentrati in aree chiamate **placche cribrose** nelle pareti trasversali.

I pori delle placche cribrose sono tappezzati da **callosio**.





FLOEMA

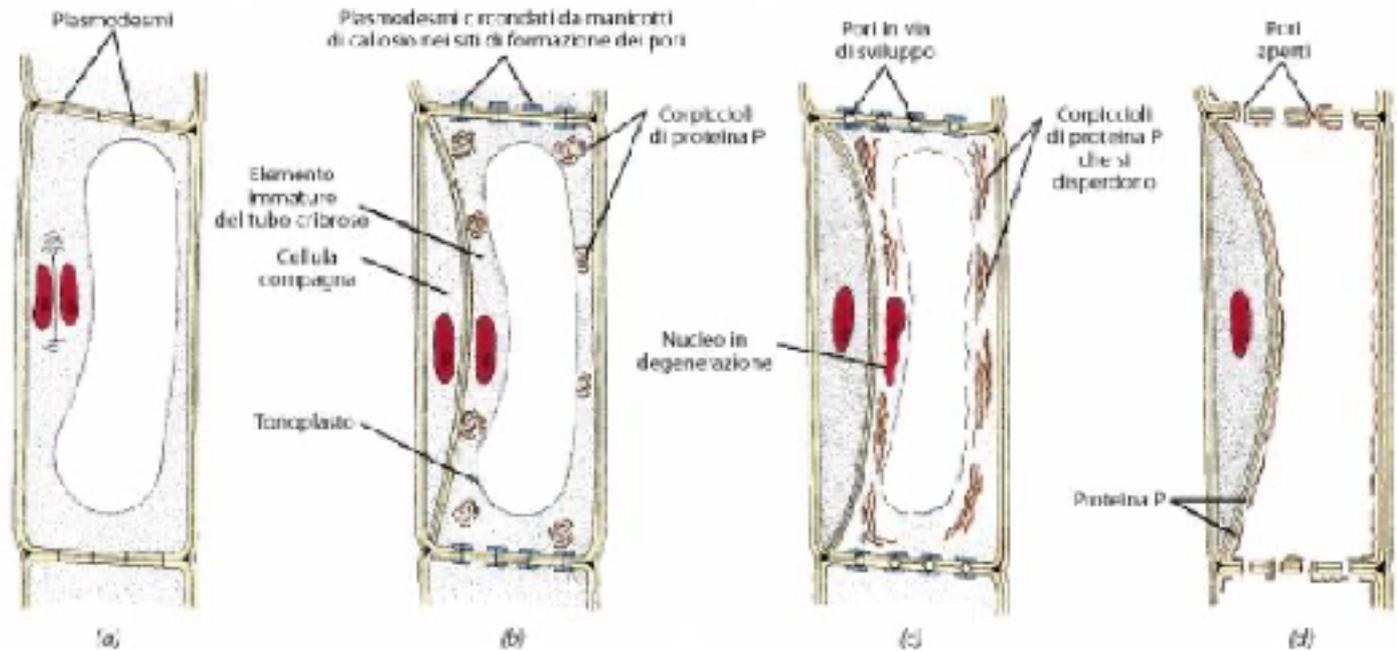


vista esterna di un elemento di tubo cribroso

elemento di tubo cribroso in sezione trasversale



DIFFERENZIAMENTO DEGLI ELEMENTI DEI TUBI CRIBROSI O LIBERIANI



Schema dello sviluppo di un elemento di un tubo cribroso (TC).



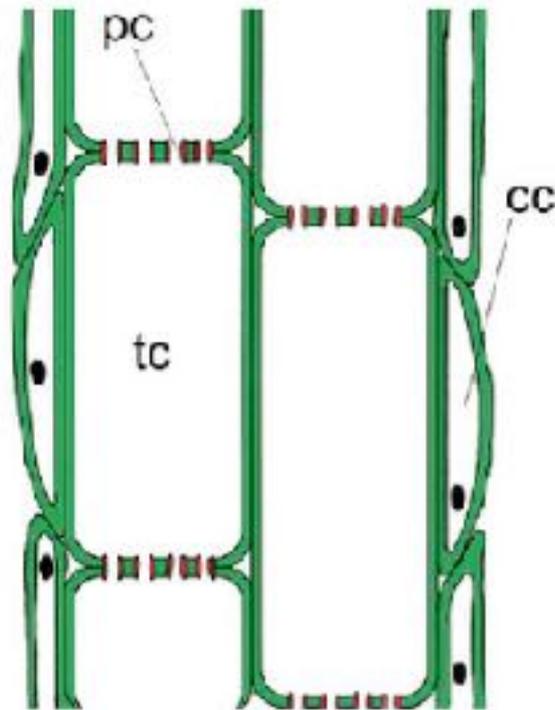


Figura 8.25
Sezione longitudinale di tubi cribrosi (tc), cellule compagne (cc) e placche cribrose (pc) (disegno di R. Braglia).

I tubi cribrosi sono formati da cellule allungate sovrapposte.

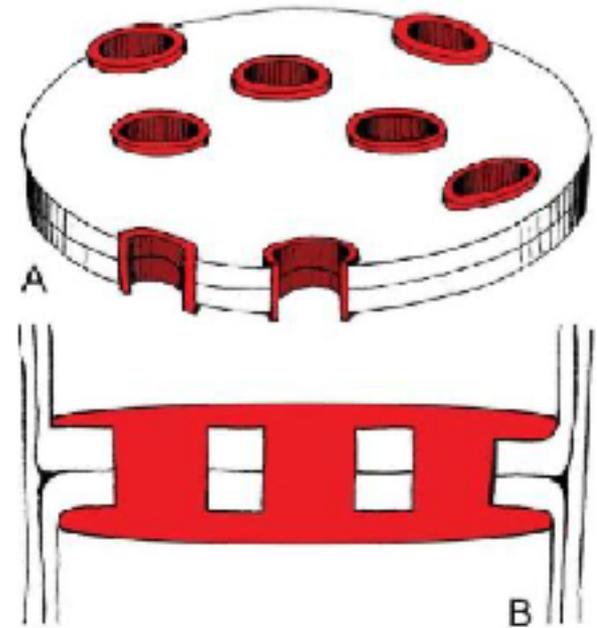
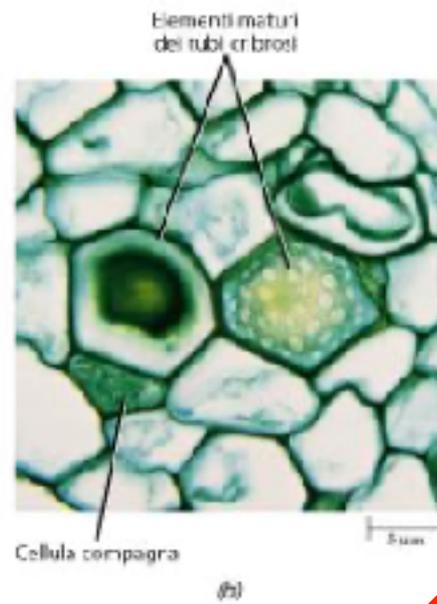
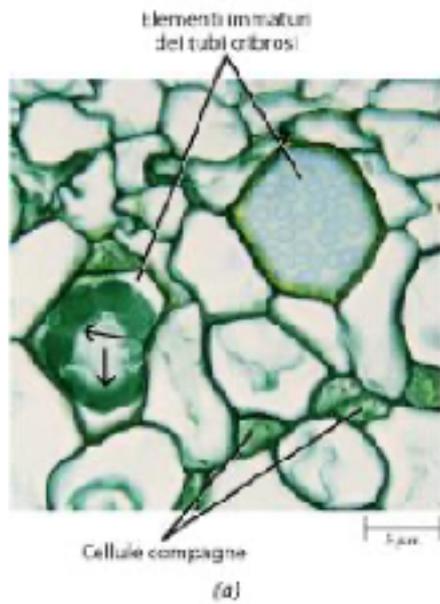


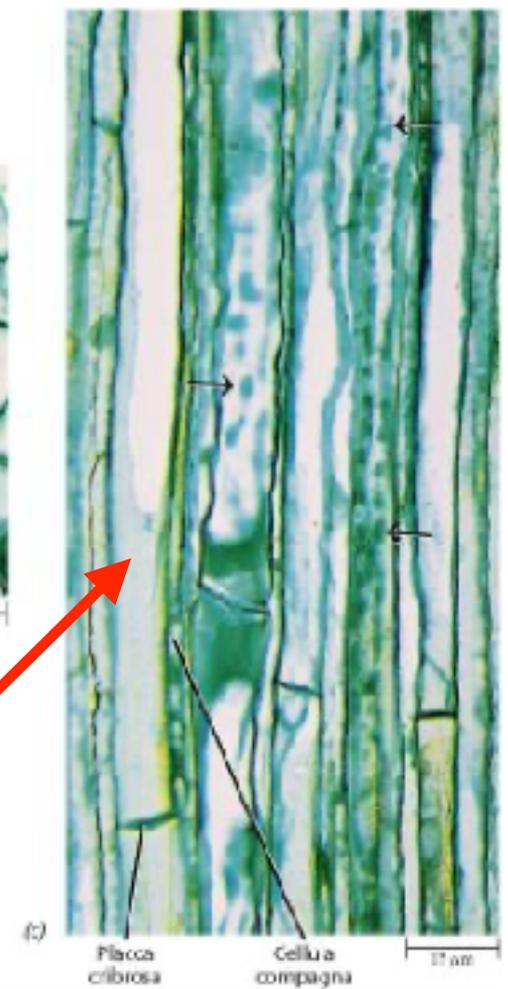
Figura 8.27
Particolare di placche cribrose con rivestimenti di callosio (A, in rosso) e con callo (B, in rosso) (disegno di R. Braglia).

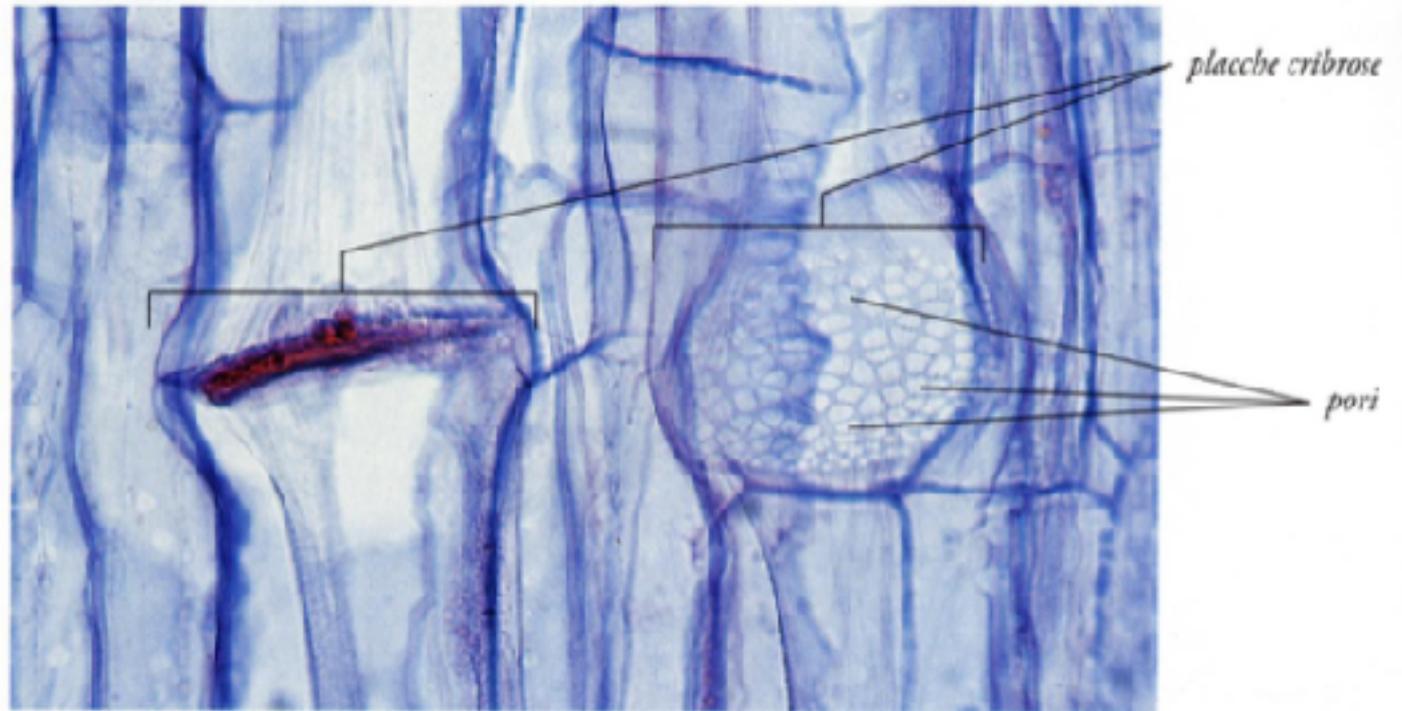
I tubi cribrosi restano funzionali per una stagione vegetativa, poi il rivestimento di callosio si amplia e la placca cribrosa viene coperta sulle due facce da callosio





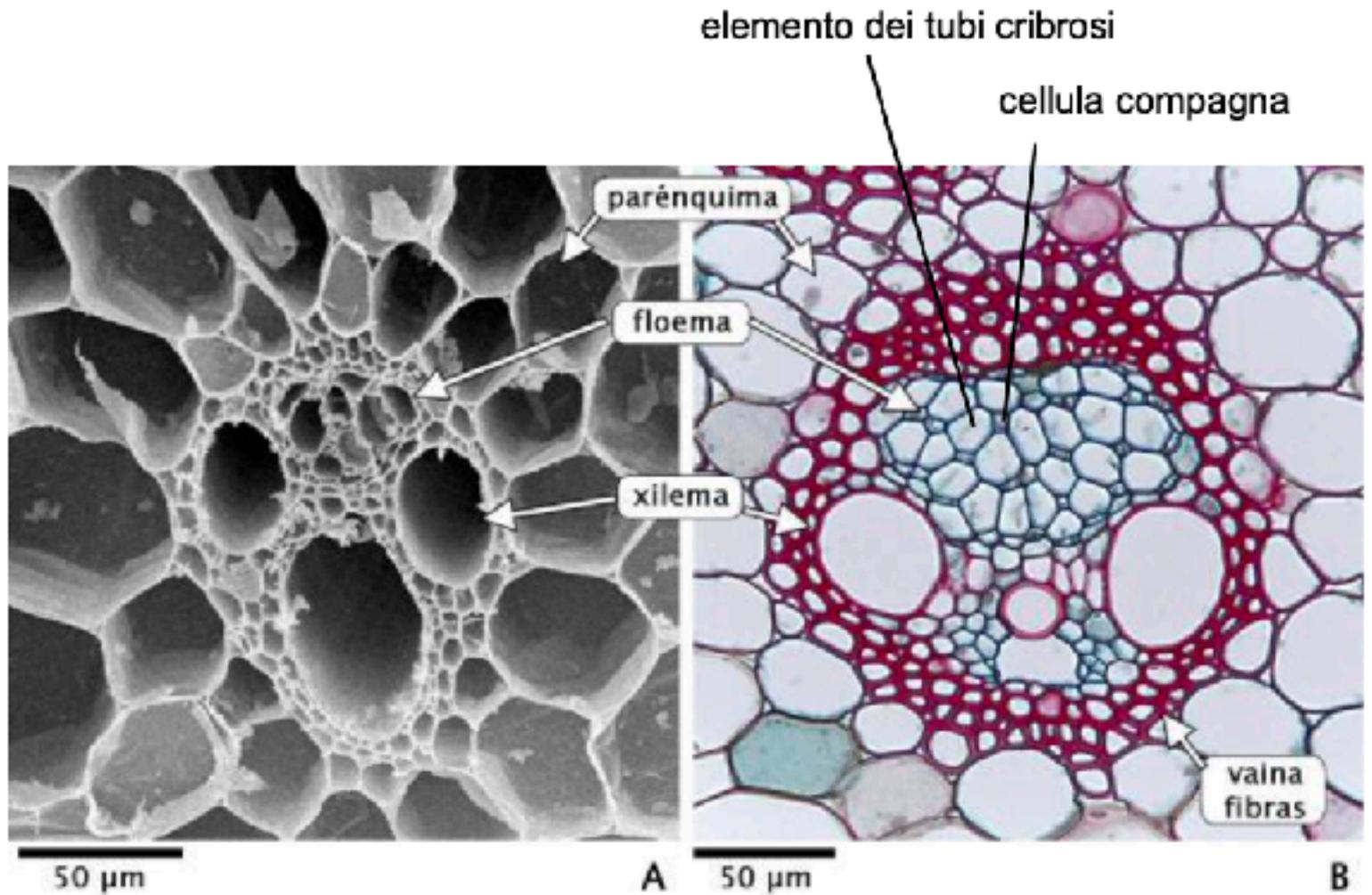
elemento del
tubo cribroso





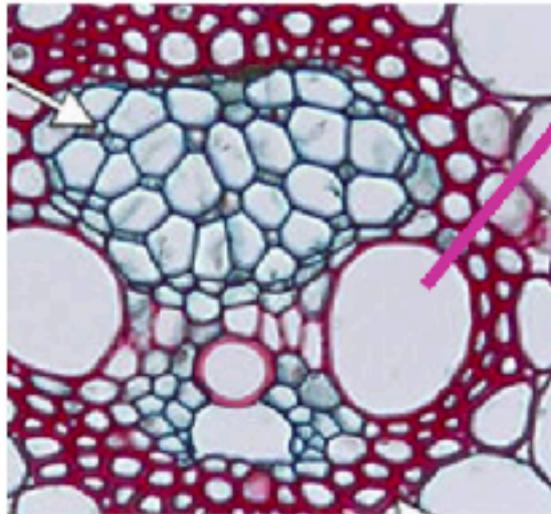
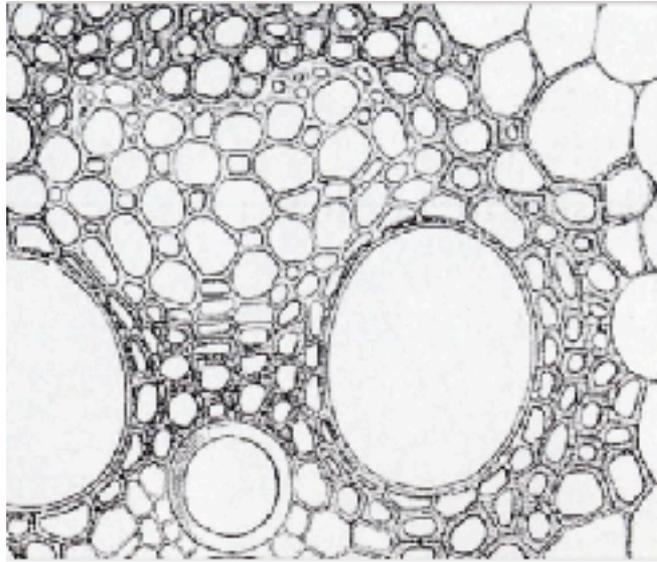
Placche cribrose nel floema del picciolo di zucca (*Cucurbita pepo* L., fam. Cucurbitaceae).
Sezione longitudinale. x 400 (330)



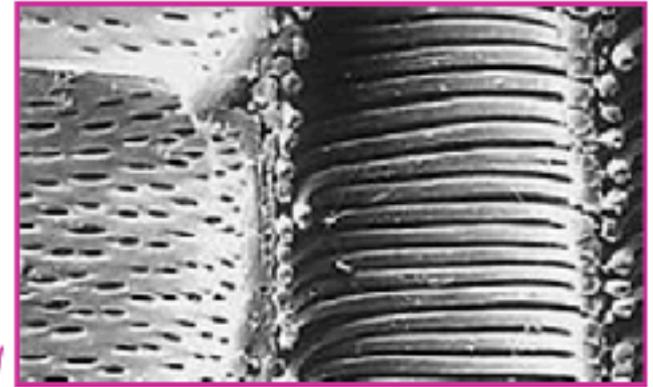


Fascio conduttore nel fusto del mais (*Zea mays*)



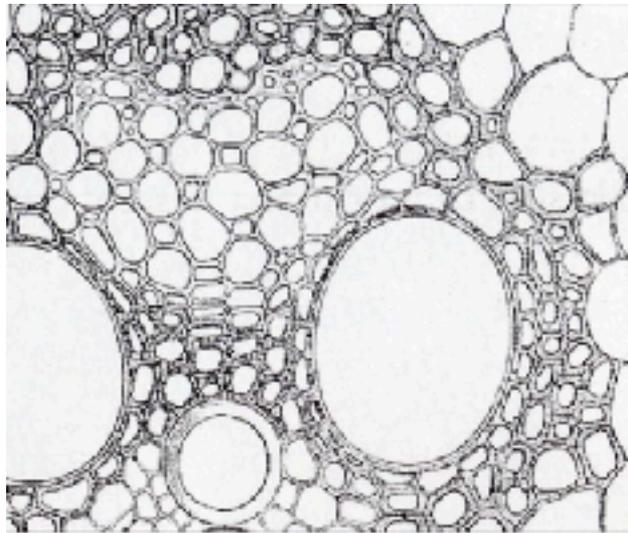


Come riconoscere gli elementi xilematici



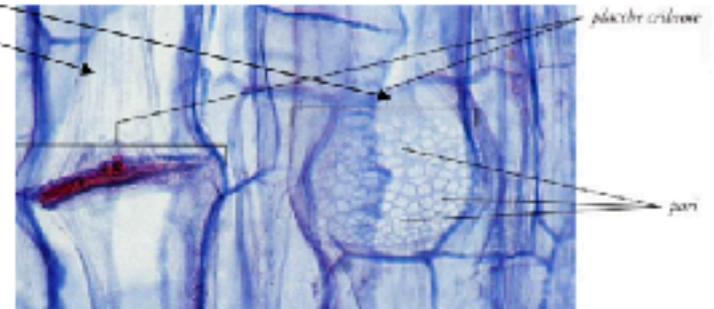
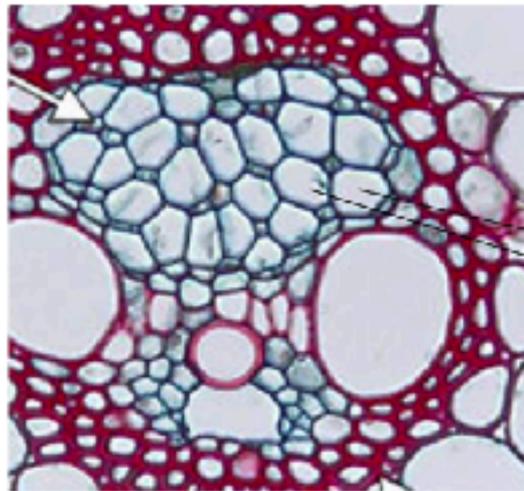
Presentano pareti lignificate irregolarmente ispessite, il lume cellulare può raggiungere dimensioni cospicue; sono spesso affiancate da cellule parenchimatiche e fibre.



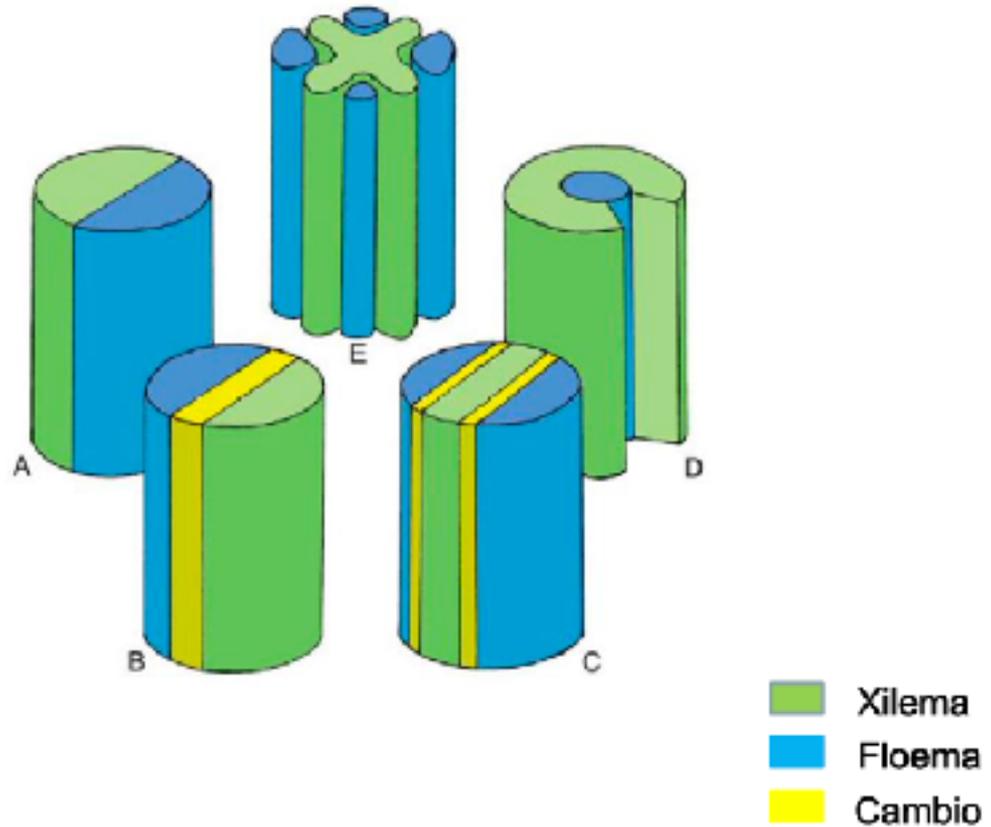


Come riconoscere gli elementi floematici

Le pareti sono sottili, e spesso un po' irregolari (si schiacciano facilmente in seguito alla manipolazione del materiale); ci sono **cellule più grandi (elementi cribrosi)** alternati a **cellule più piccole (cell. compagne o, nelle conifere, cell. albuminose)**. Non sono lignificate. Ogni tanto si possono osservare le placche cribrose.



FASCI CONDUTTORI O CRIBRO-VASCOLARI



FASCI CONDUTTORI O CRIBRO-VASCOLARI

Gli elementi del floema e xilema sono riuniti in fasci (o cordoni) distinti: **fascio vascolare** e **fascio cribroso**.

I fasci vascolari (xilema) e cribrosi (floema) sono più o meno vicini tra loro, e formano così un unico fascio, chiamato **fascio cribro-vascolare**.

In ogni fascio vascolare o cribroso, oltre agli elementi conduttori ci sono anche fibre di sostegno e cellule parenchimatiche.

Sia il **floema** e che **xilema** si differenziano progressivamente per cui si distinguono:

- un **protoxilema** e **protofloema** che si differenziano per primi nella zona in cui l'organo non ha ancora completato il suo allungamento, e
- un **metaxilema** e **metafloema** che si differenziano successivamente, dopo che è terminato l'allungamento.





A seconda della disposizione di xilema (X) e floema (F) si distinguono diversi tipi di fasci cribro-vascolari:

- **collaterale**

- *chiuso* (A): X e F a contatto, senza cambio

- *aperto* (B): con cambio

- **bicollaterale** (C): fascio aperto con F sia interno ed esterno

- **concentrico** (D): un fascio circonda l'altro, senza tessuti meristematici

- **radiale**: X e F in cordoni disposti a raggio

- *chiuso* (E)

- *aperto*

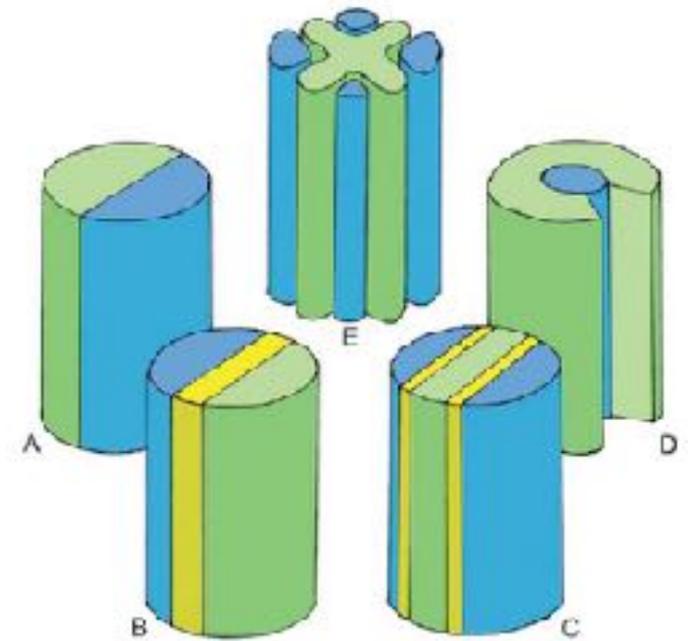
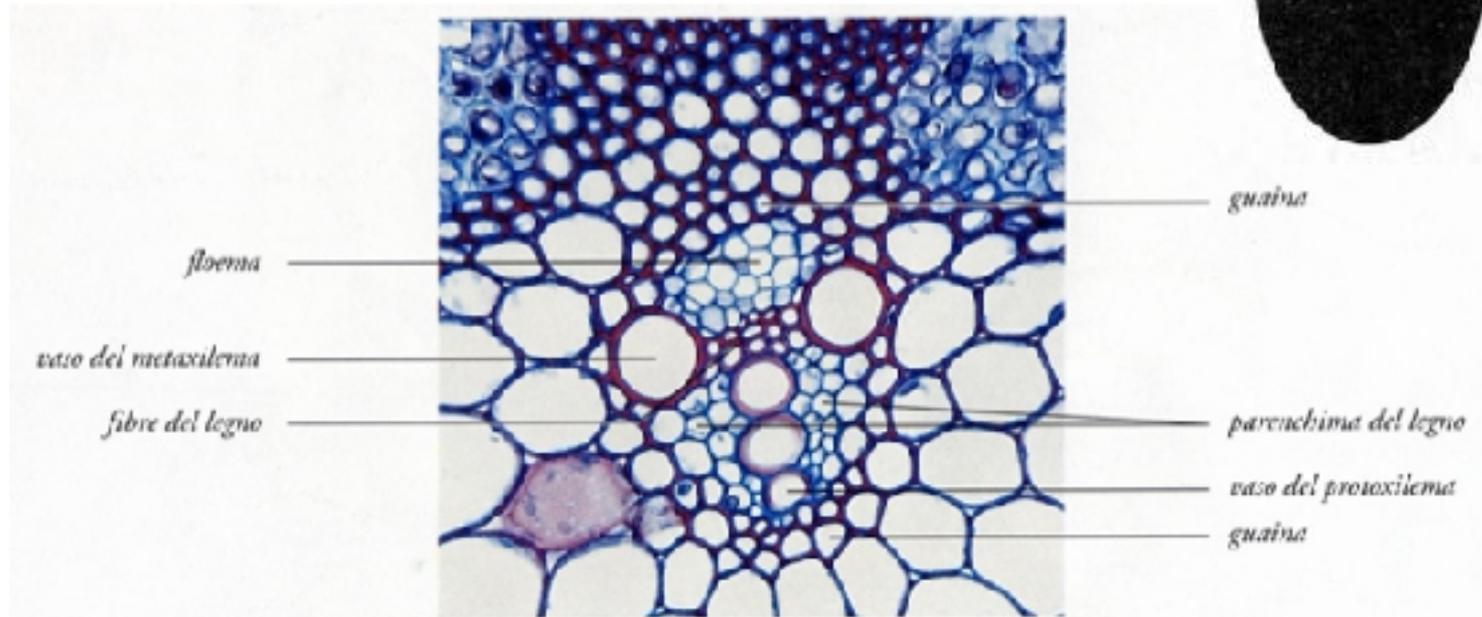


Figura 8.29

Fasci cribro-vascolari: Fascio collaterale chiuso (A), fascio collaterale aperto (B), fascio bicollaterale (C), fascio concentrico (D) e fascio radiale (E) (disegno di R. Braglia).



Fascio collaterale chiuso



Fascio collaterale chiuso nel culmo di frumento (*Triticum aestivum* L., fam. Graminaceae).

Sezione trasversale. x 400 (300)

Il fascio collaterale chiuso è tipico del fusto delle monocotiledoni. Libro e legno hanno il medesimo orientamento che nel collaterale aperto: sono però a diretto contatto fra loro. Il legno, tipicamente, tende a risalire ai lati del libro.

I fasci, in genere, sono accompagnati da elementi di rinforzo meccanico; in questo caso, caratteristico del fascio chiuso, una *guaina* completa costituita da fibre sclerenchimatice avvolge l'intero fascio.



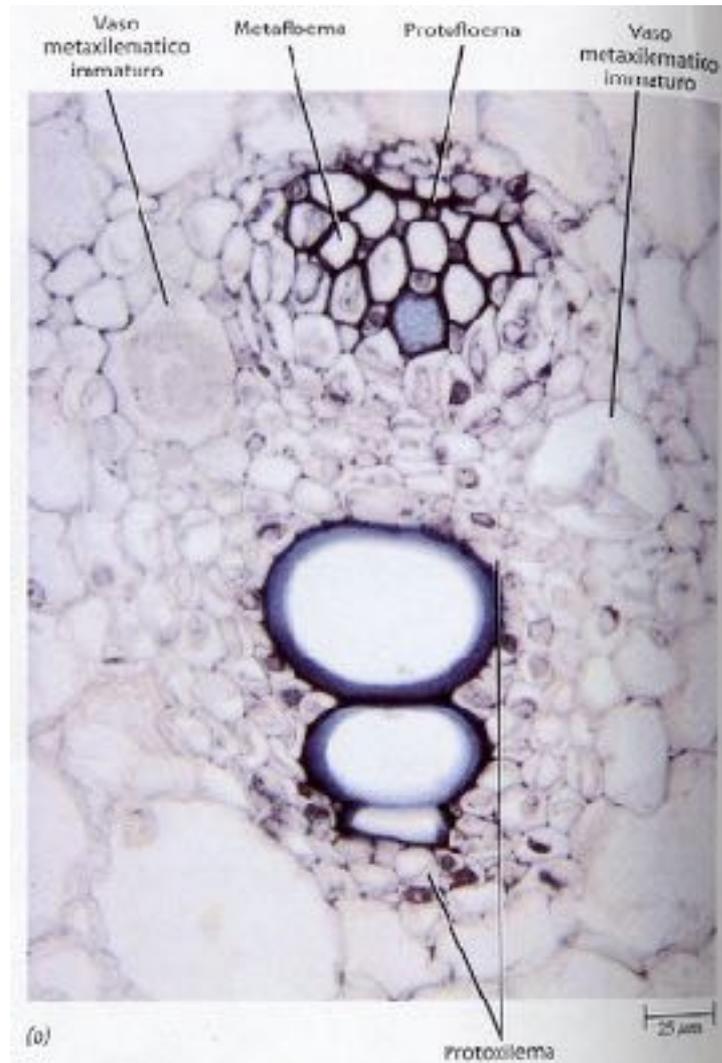
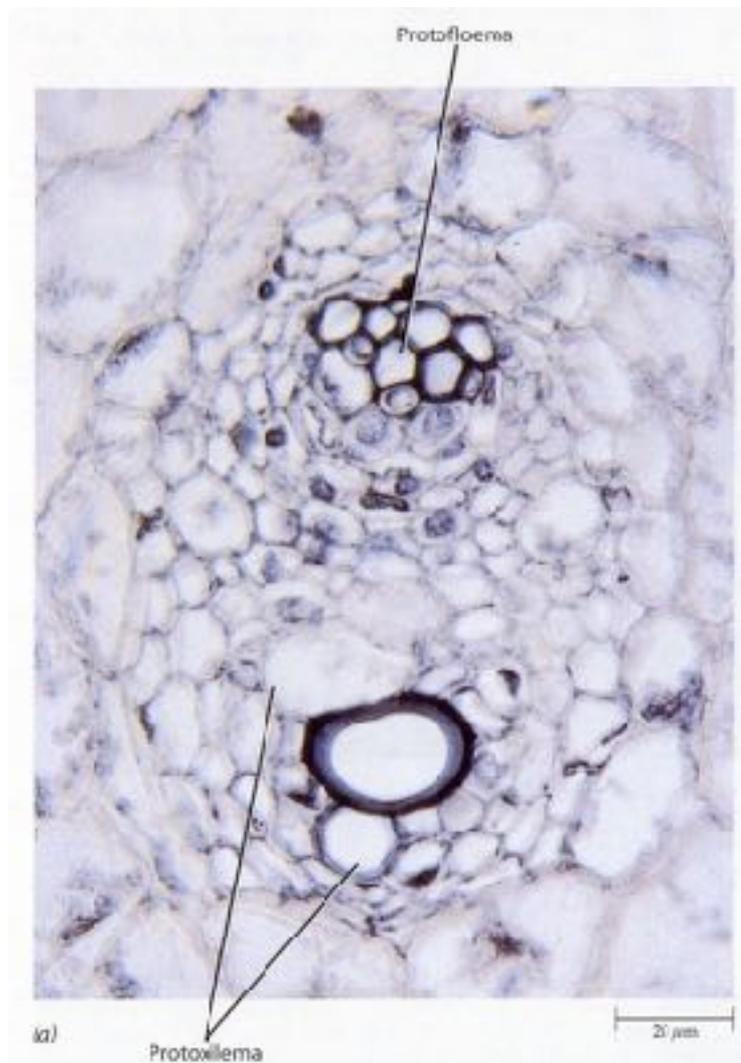


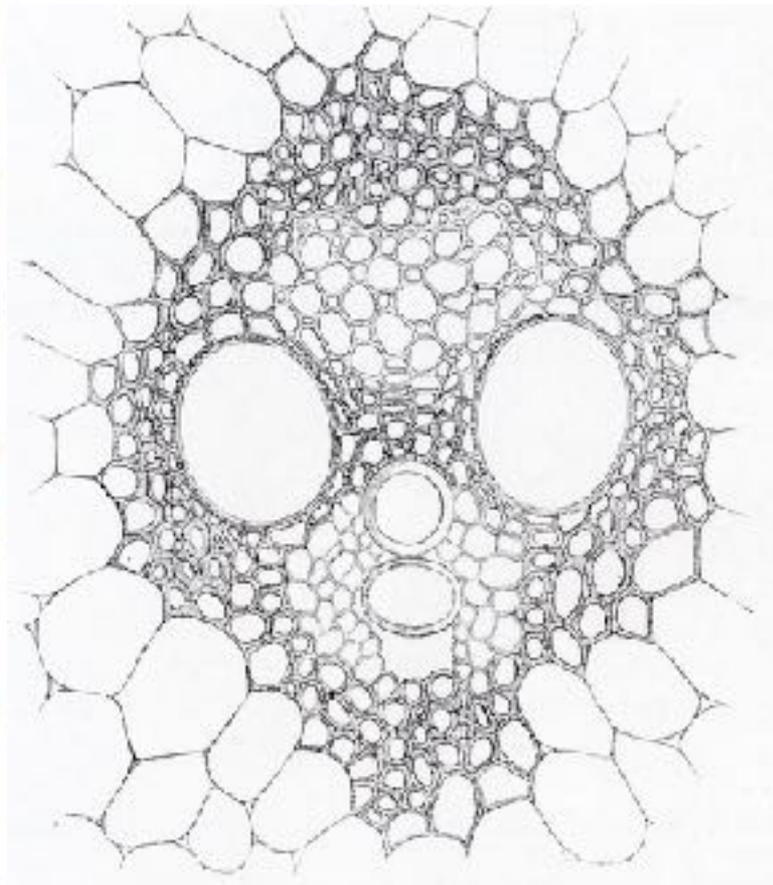
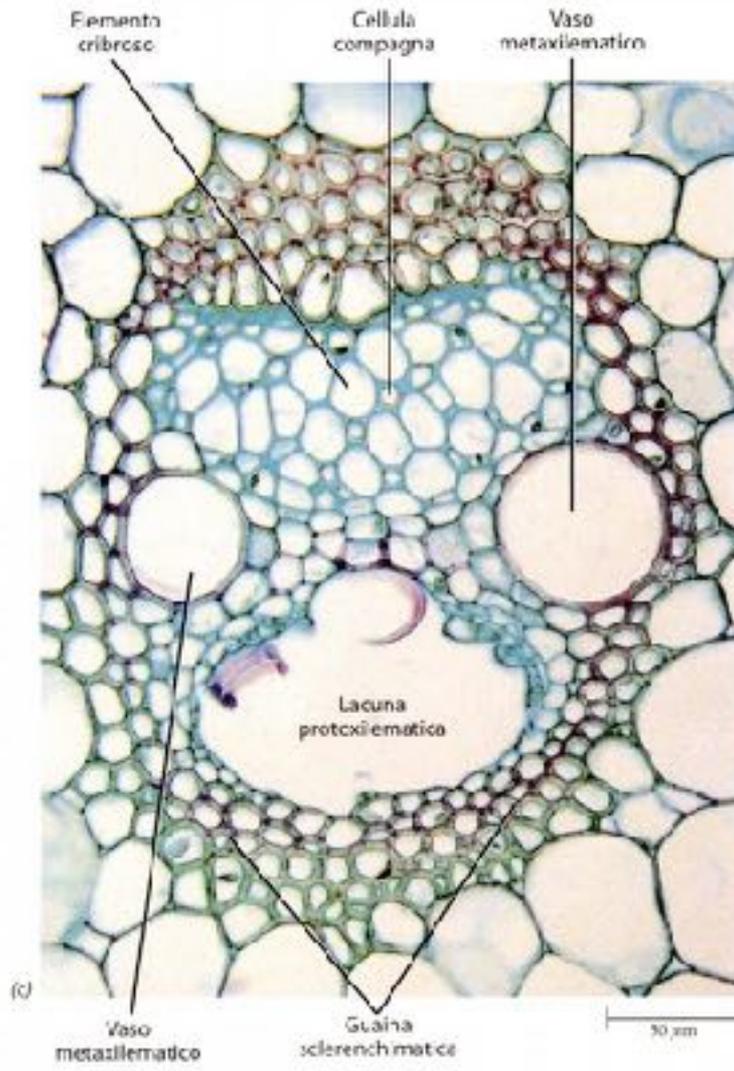
Questo tipo di fasci è caratteristico delle Monocotiledoni e delle **piante erbacee** Dicotiledoni nelle parti del caule che sono prive di accrescimento secondario in spessore.

Contengono inoltre fasci collaterali chiusi quasi tutte le nervature delle **foglie**, che sono generalmente organi a crescita definita.



Il differenziamento procede a partire dai due poli più esterni verso la zona centrale, iniziando dal polo floematico.





Sezione trasversale fascio collaterale chiuso nel fusto di Zea mays



Fascio collaterale aperto

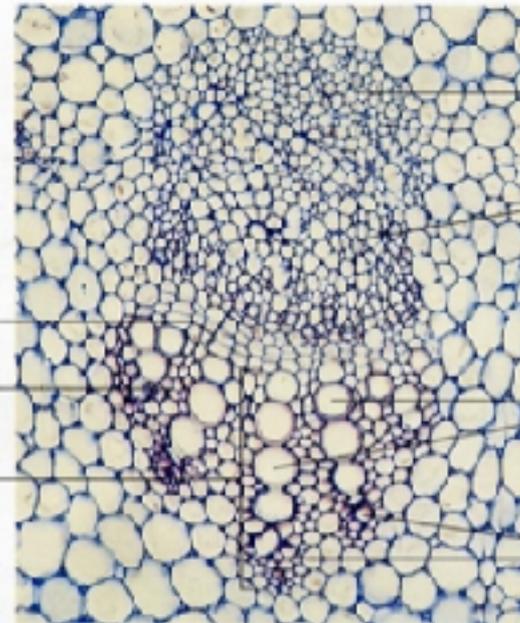


Nei fasci aperti una parte delle cellule del cordone procambiale non si sono differenziate, mantenendo proprietà meristematiche

residuo procambiale

parenchima del legno

xilema o legno



guaina incompleta

floema o libro

vasi del metaxilema

vasi del protoxilema

Fascio collaterale aperto nel fusto di girasole (*Helianthus annuus* L., fam. Compositae).

Sezione trasversale, x 200 (145)

Il fascio collaterale aperto è tipico del fusto primario delle dicotiledoni erbacee. Il libro e il legno si fronteggiano sullo stesso raggio, il primo verso l'esterno e il secondo verso l'interno del fusto. I vasi del protoxilema, in genere tracheidi, sono scarsi e di lume ristretto, con pareti poco robuste (vasi spiralati, anulari, anulo-spiralati). I vasi del metaxilema, in genere trachee, sono invece più numerosi e con lume più ampio, e hanno pareti secondarie più estese (vasi reticolati, punteggiati, scalariformi).

Fra libro e legno è situato il residuo indifferenziato del cordone procambiale.





Il **tessuto meristematico** residuo dei fasci collaterali aperti (*che ha caratteristiche citologiche diverse dai meristemi primari, perché le cellule sono vacuolarizzate*) potrà dividersi, e una parte delle cellule potrà differenziarsi in nuovi elementi **xilematici** e **floematici**, che andranno ad aggiungersi a quelli preesistenti, che progressivamente non saranno più funzionanti. Ciò comporterà un **aumento in spessore** dell'organo, con imponenti cambiamenti (“**accrescimento secondario in spessore**”).

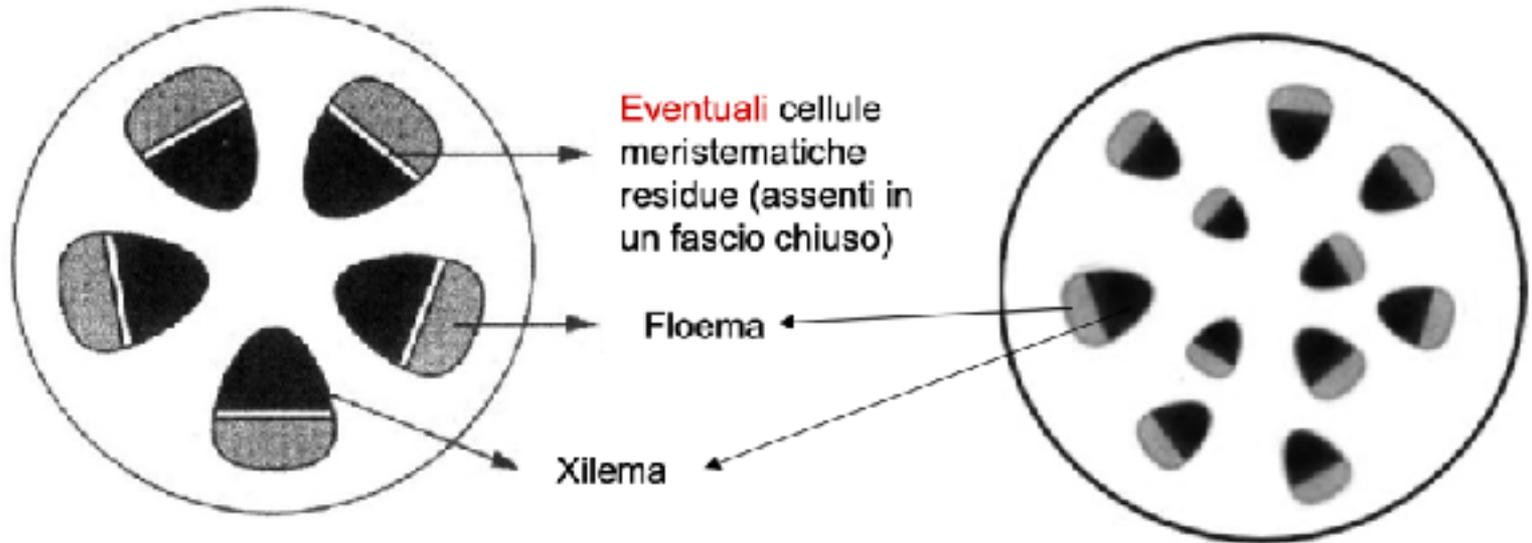
Fasci collaterali aperti sono assenti nelle Monocotiledoni e in tutte le parti di una pianta erbacea dicotiledone che NON ha accrescimento in spessore.

Essi caratterizzano invece tutte le piante “legnose”, perché l'accrescimento in spessore, che porta alla formazione di quel tessuto eterogeneo che chiamiamo “legno”, dipende dalla presenza di fasci aperti.





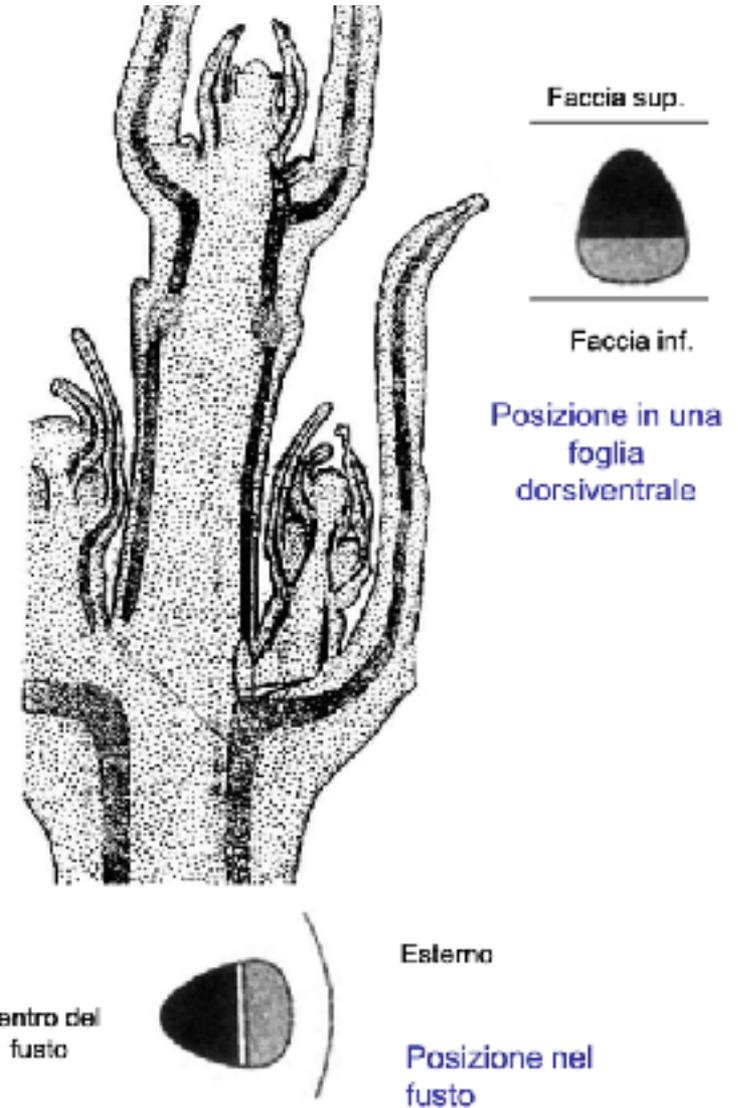
Nel caule, la porzione xilematica del fascio conduttore è collocata verso il centro dell'organo, quella floematica verso l'esterno, qualsiasi sia la disposizione dei fasci, **regolare** (anulata, a sinistra) o **irregolare** (a destra).

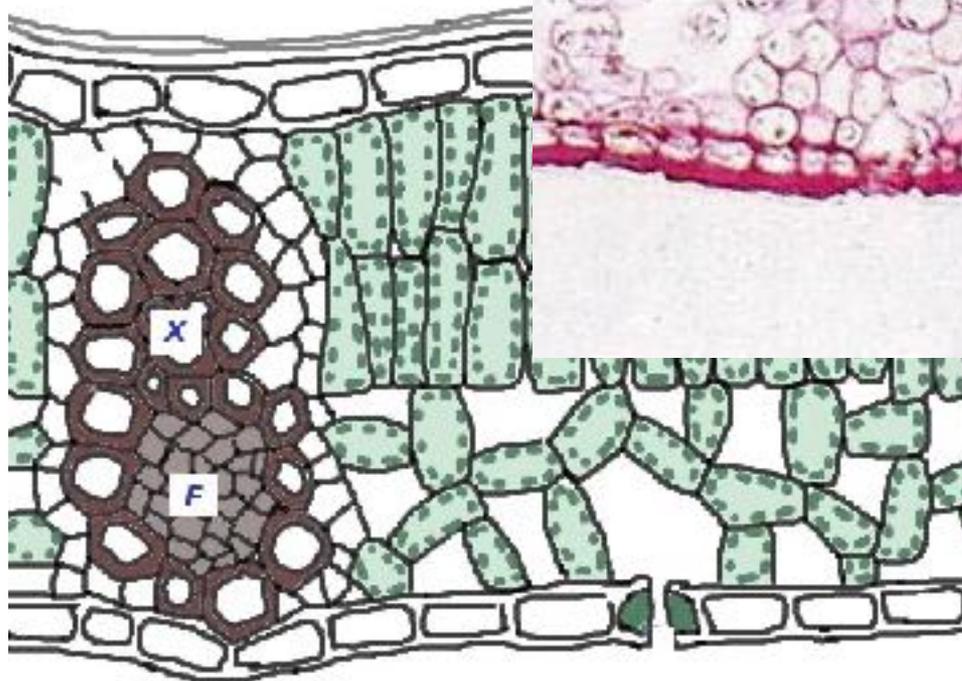
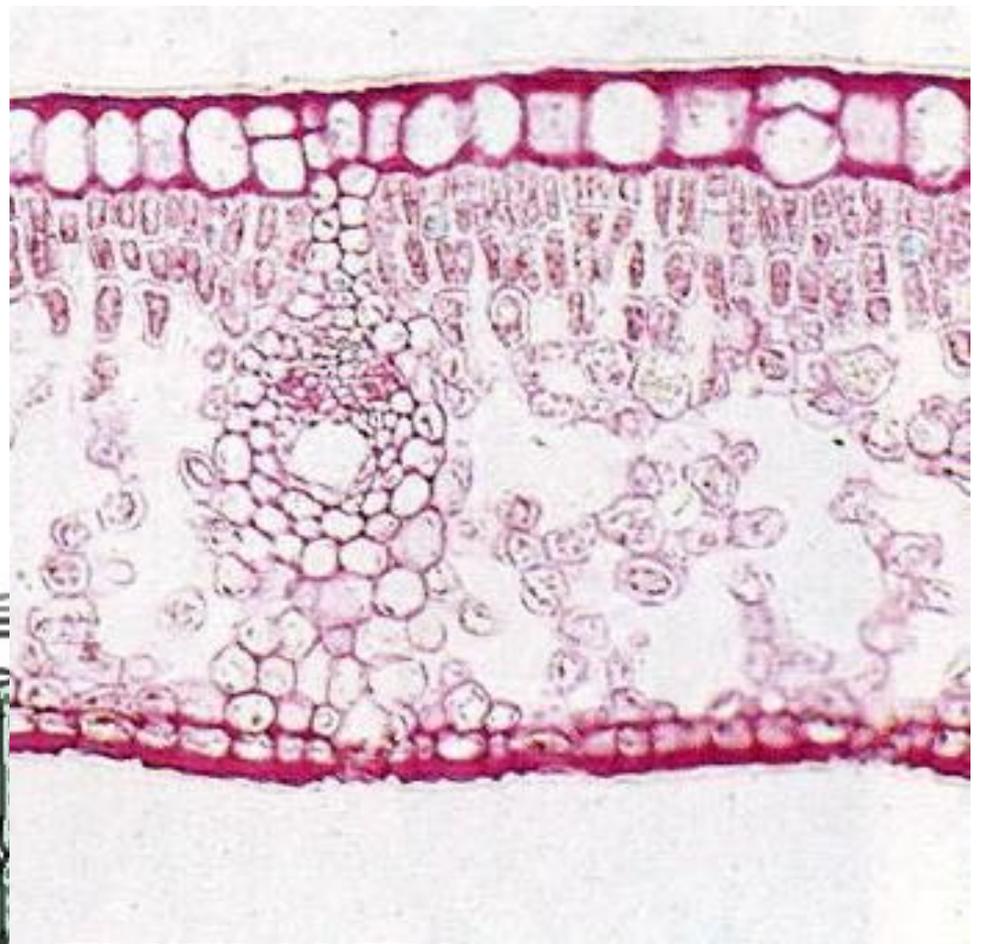




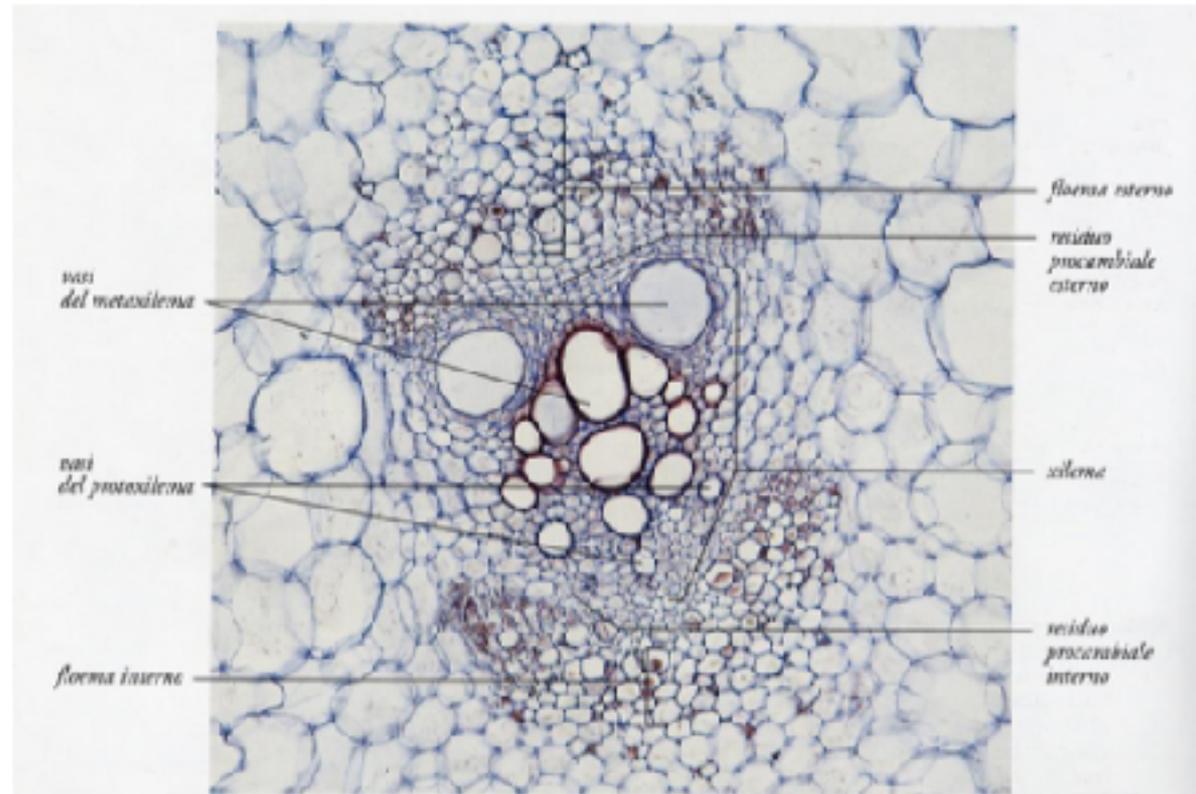
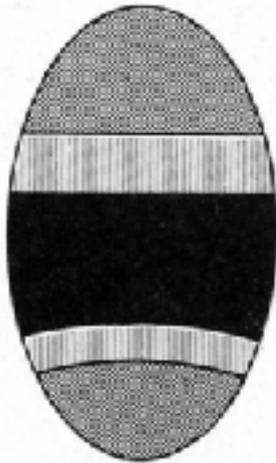
Nella foglia, sono presenti fasci conduttori collaterali chiusi. La loro disposizione dipenderà sempre dalla collocazione della lamina nello spazio.

In una foglia dorsiventrata (suborizzontale), il floema si troverà esposto verso la faccia inferiore della foglia (“**abassiale**”, che sta sotto [ab] l’asse), lo xilema verso la faccia superiore (“**adassiale**”, che sta sopra [ad] Centro del l’asse).





Fascio bicollaterale aperto

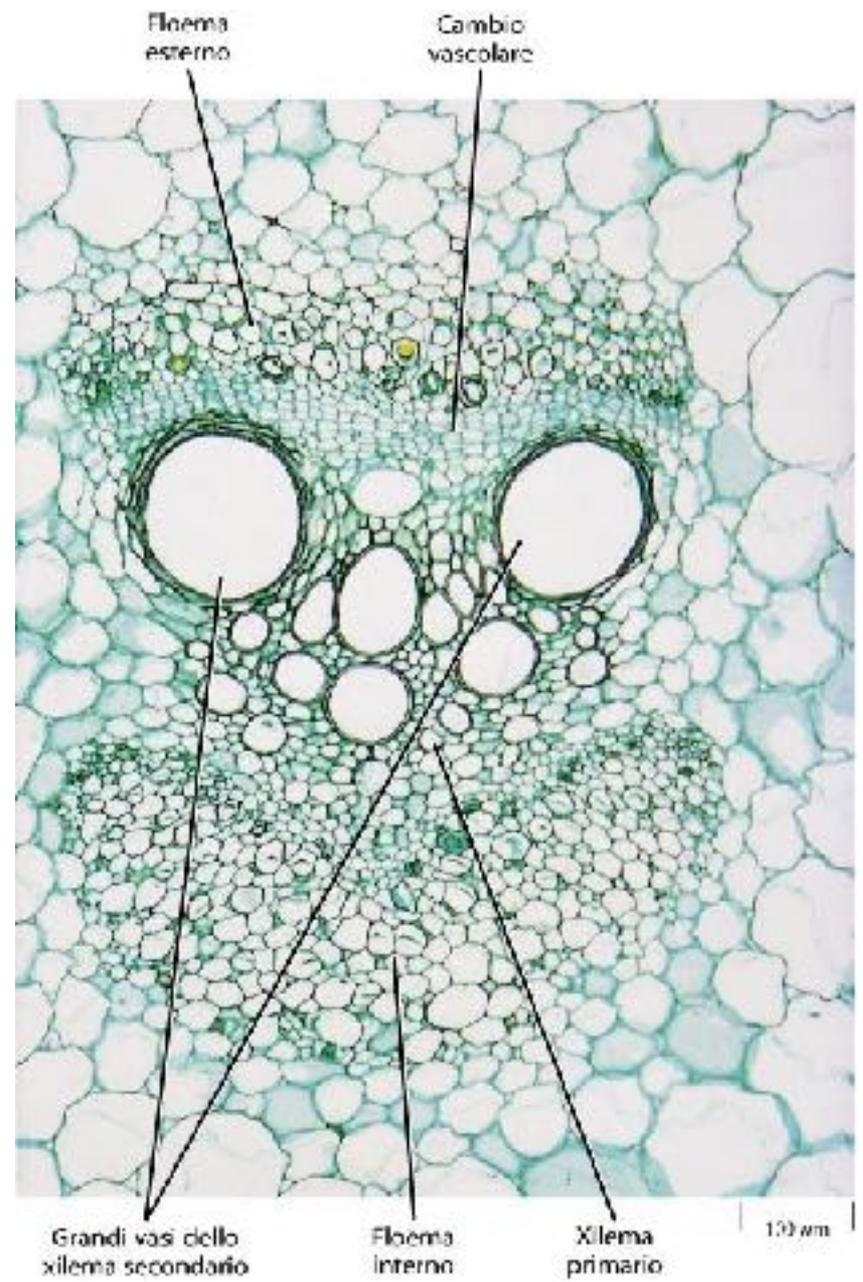
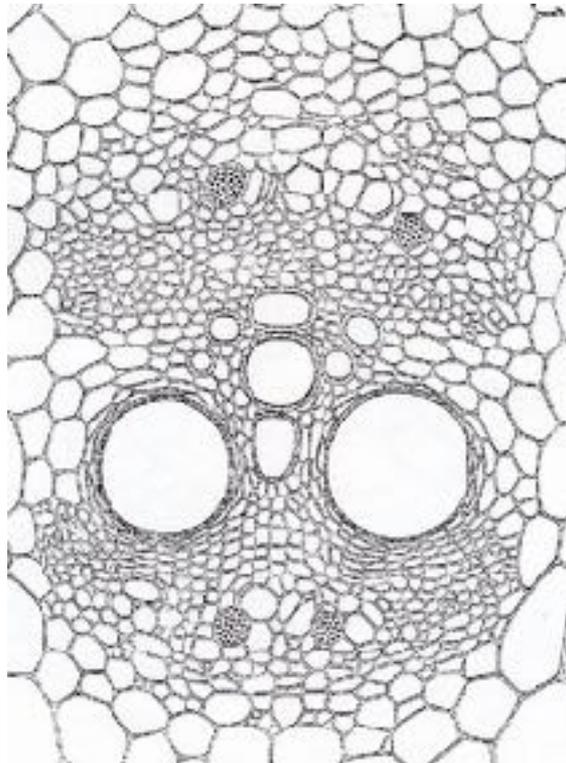


Fascio bicollaterale nel fusto di zucca (*Cucurbita pepo* L., fam. Cucurbitaceae).

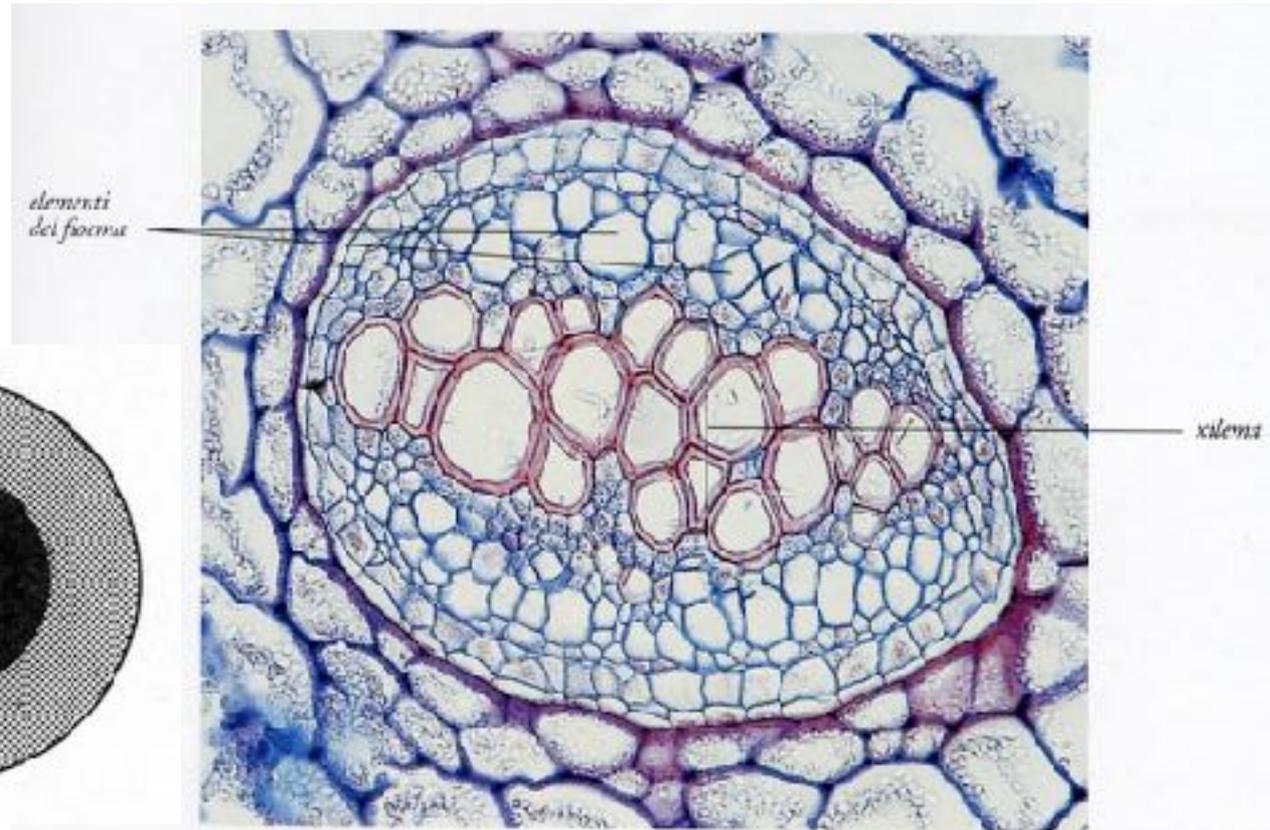
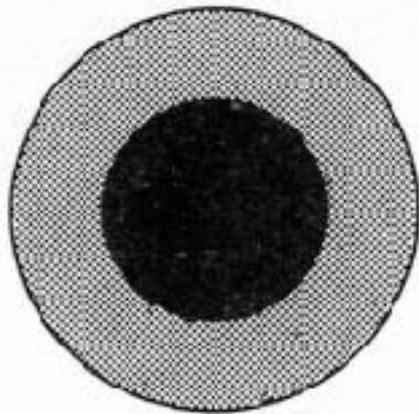
Sezione trasversale. x 100 (120)

Il fascio bicollaterale è un fascio aperto caratteristico del fusto in alcune famiglie di dicotiledoni (Apocynaceae, Corvulaceae, Cucurbitaceae, Solanaceae). Lo silema si trova intervalato fra due porzioni, una esterna ed una interna, di floema. Il residuo procambiale esterno è quello più attivo nello sviluppo secondario.





Fascio concentrico perifloematico



Fasci concentrici perifloematici nel rizoma di polipodio (*Polypodium vulgare* L., fam. Polypodiaceae).

Sezione trasversale. x 25 (30); x 200 (240)

Il fascio concentrico perifloematico si trova tipicamente nelle felci (classe *Filicinae*): il cordone centrale di legno è completamente circondato dal libru.



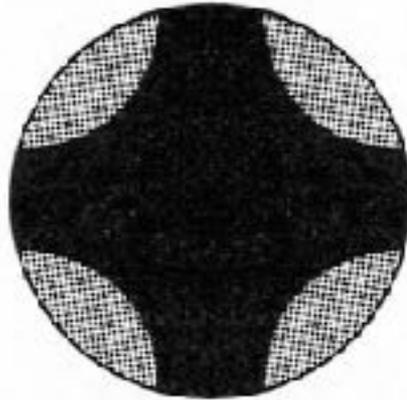
Fasci radiali chiusi e aperti

Nelle radici in struttura primaria i tessuti di trasporto sono organizzati in maniera molto diversa rispetto al fusto.

Essi sono riuniti in un **unico fascio conduttore** a struttura compatta che si sviluppa nella **parte centrale** dell'organo.

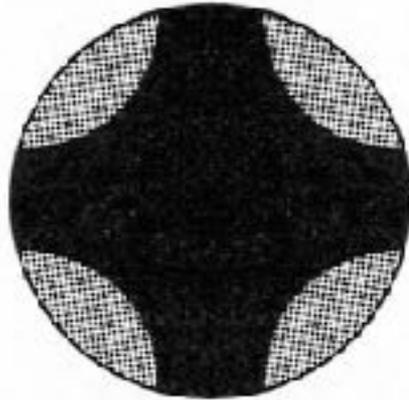
I cordoni di **xilema** e **floema** (**arche**) appaiono disposti in modo alterno come i raggi di una ruota, formano così un **fascio radiale**.

Lo xilema è presente nella parte più centrale e da qui si spinge con un numero variabile di **arche xilematiche** (ad es. 4 nel disegno). Nello spazio delimitato da due arche xilematiche si trova un'**arca floematica**.



Cambio





Cambio

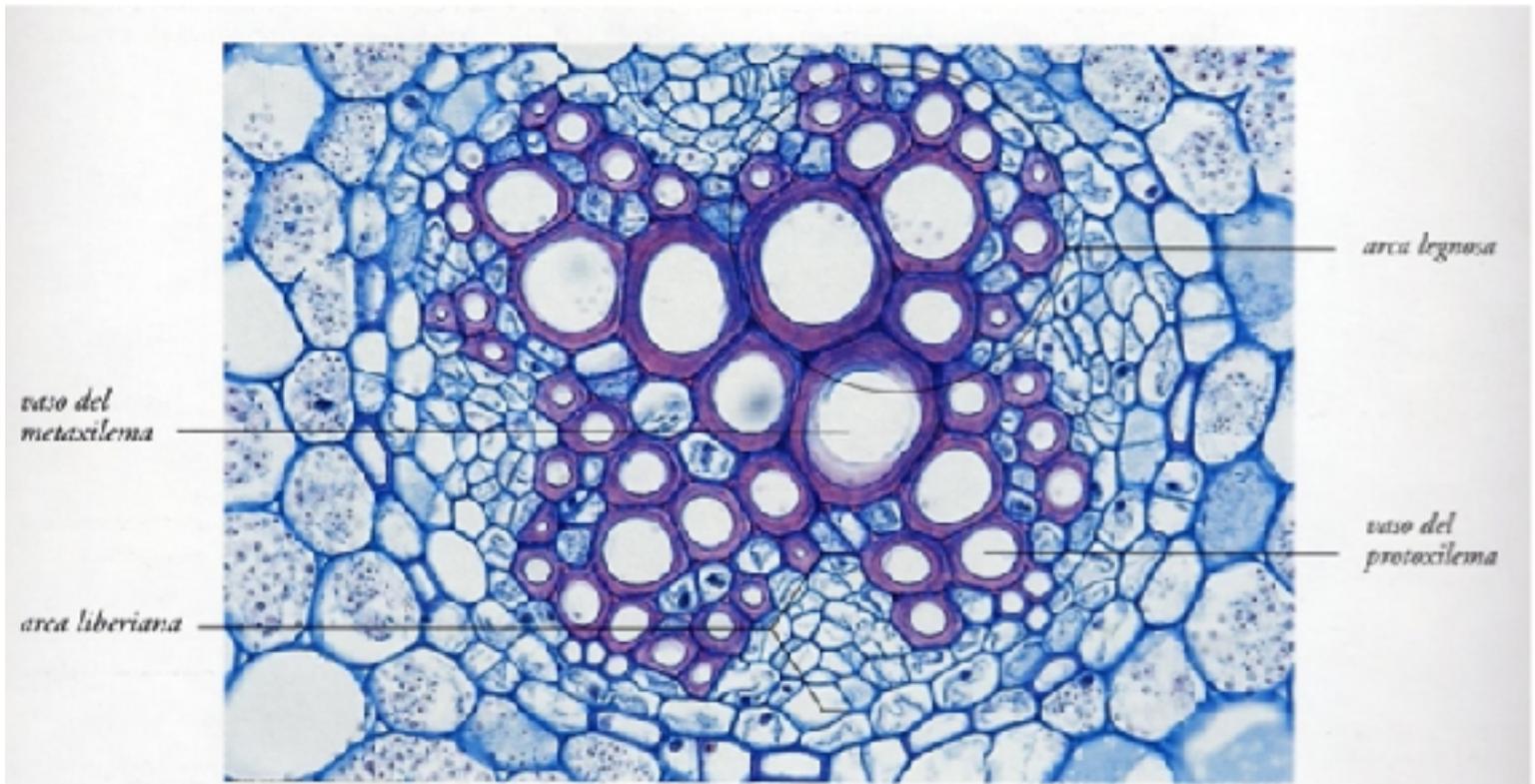
A seconda che rimanga o meno un sottile strato di cellule indifferenziate, con capacità **meristemica (cambio)**, a dividere tessuto floematico da tessuto xilematico, si avrà un **fascio radiale aperto o chiuso**.

Il fascio radiale aperto è caratteristico delle dicotiledoni legnose, le cui radici sono perciò capaci di un accrescimento secondario in spessore.

Il fascio radiale chiuso è caratteristico delle monocotiledoni, le cui radici NON sono in grado di crescere in spessore (ma possono però formare normalmente radici secondarie).

Si ricorda che questi fasci radiali hanno un'altra peculiarità: il loro **differenziamento avviene in senso centripeto**, cioè dall'esterno verso l'interno, per cui ad esempio i vasi metaxilematici si trovano più all'interno rispetto ai vasi protoxilematici.





vaso del metaxilema

arca liberiana

arca legnosa

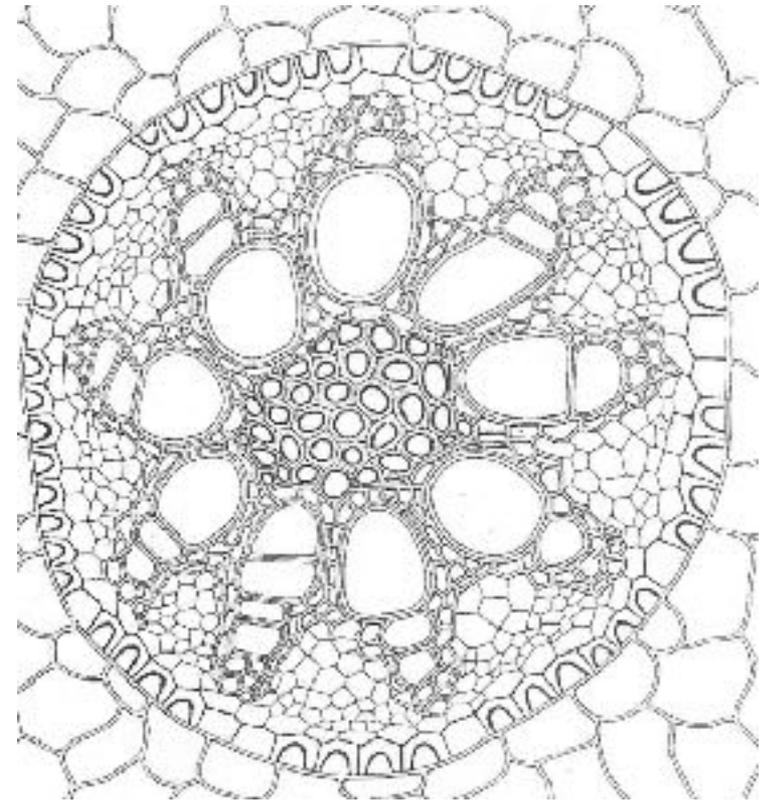
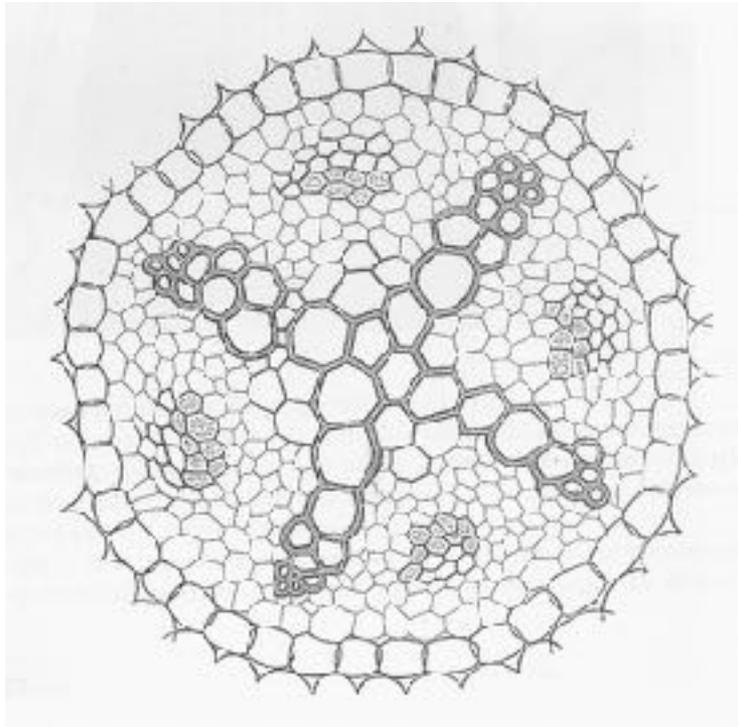
vaso del protoxilema

Fascio radiato (o alterno) nella radice di una dicotiledone.

Sezione trasversale. x 400 (350)

Il numero delle arche liberiane è sempre uguale a quello delle arche legnose; questo numero, però, può variare nella stessa specie o a livelli diversi della stessa radice, aumentando all'ingrossarsi dell'organo.

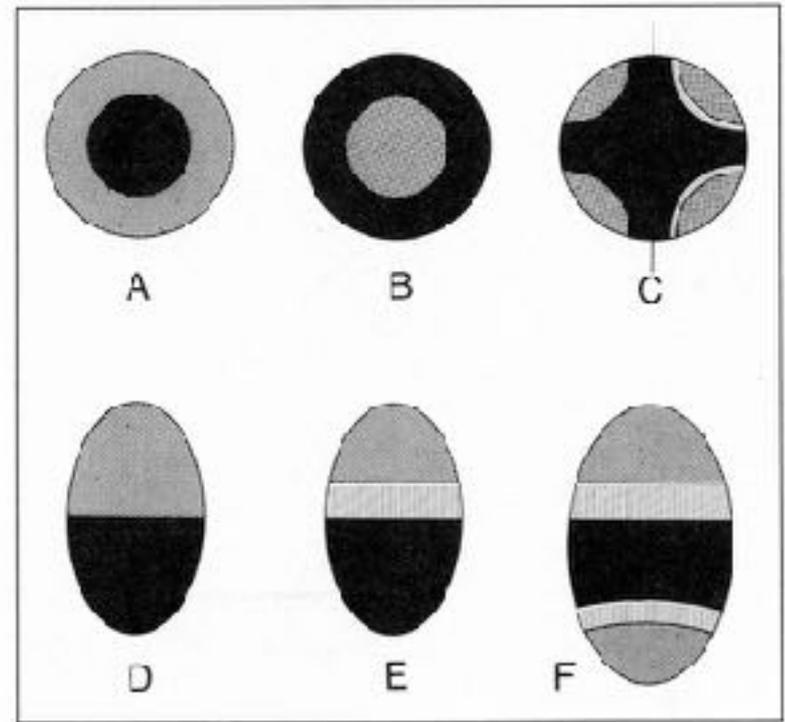
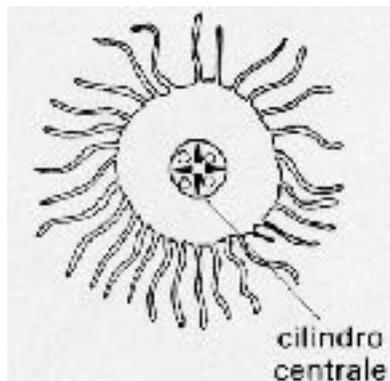
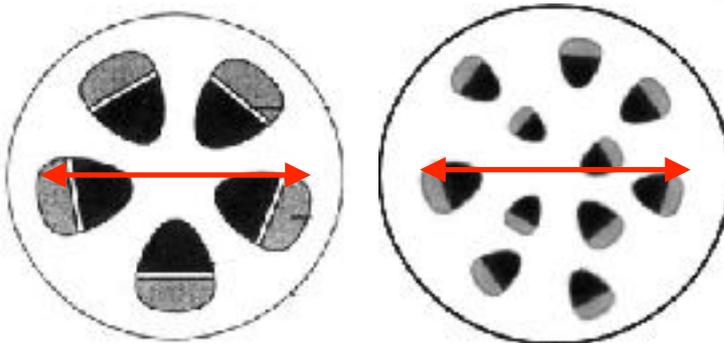




Talvolta nella zona centrale del fascio radiale della radice sono presenti fibre sclerenchimatiche che servono a rendere più resistente la struttura a sforzi di trazione (disegno a destra). Ciò è particolarmente frequente nelle monocotiledoni.



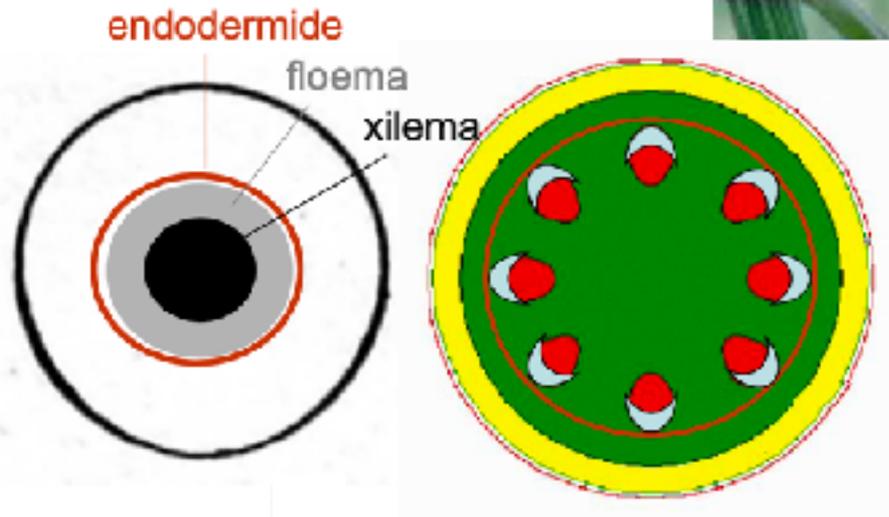
La zona centrale del fusto o della radice in cui si trovano i fasci conduttori è chiamata **cilindro centrale** o **stele**, in cui si possono trovare anche altri tessuti (delimitata da endodermide e periciclo).



Tipi di fasci conduttori: disposizione dello xilema (nero), del floema (punteggiato) e del cambio (colorato) in sezione trasversale. **A**, fascio concentrico con xilema all'interno (fascio «adrocetrico» o perifloematico); **B**, lo stesso con xilema all'esterno (fascio «leptocentrico» o perixilematico); **C**, fascio radiale con xilema all'interno e, nel caso disegnato, con 4 poli xilematici (fascio «tetraarco»); si forma nel cilindro centrale della radice; nella metà di sinistra il fascio è «chiuso» (come per es. nelle Monocotiledoni), a destra è «aperto» (Dicotiledoni). **D-F**, fasci collaterali: **D**, chiuso (Monocotiledoni); **E**, aperto (la maggior parte delle Dicotiledoni); **F**, fascio bicollaterale e aperto (per esempio nella zucca). (Originale).

LA TEORIA DELLA STELE

Esistono relazioni evolutive tra i diversi tipi di fascio che abbiamo descritto? E' possibile far derivare da quell'unico fascio perifloematico, presente in molte piante primitive, i diversi altri tipi di fascio, spiegando anche la loro disposizione all'interno dell'organo caulinare o radicale?





La teoria della stele

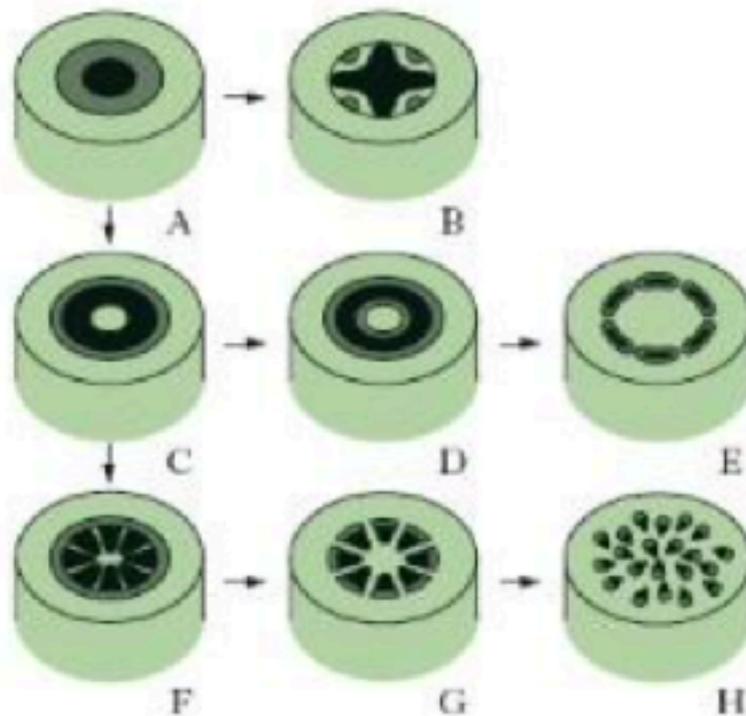
Con il termine di «**stele**» (= colonna in greco antico) viene indicato l'**insieme dei fasci degli organi assiali uniti a endoderma, periciclo e midollo** – se presenti.

La stele è formata in maniera molto diversa nei vari gruppi di Cormofite. Tuttavia l'origine filogenetica è probabilmente comune («**teoria della stele**»).

Le varie tipologie di stele derivano dalla soluzione a un unico problema: “*come aumentare le dimensioni dell'organo, senza che la distanza tra gli elementi dei due tessuti di trasporto fondamentali – floema e xilema – diventi eccessiva?*”.

I numerosi tipi di stele possono essere disposti in una sequenza evolutiva *abbastanza soddisfacente*.





Ci sono 3 tipi fondamentali di stele in base alla distribuzione dei tessuti di conduzione:

1. protosteles
2. sifonosteles
3. eusteles

ciascuno con varianti

A: **protosteles** → B: **actinosteles**

↳ **sifonosteles**

C: **sifonosteles** ectofloica → D **sifonosteles** anfibloica → E: **dictiosteles**

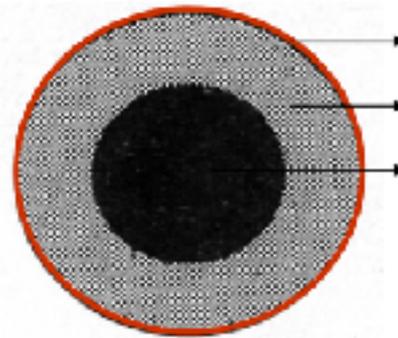
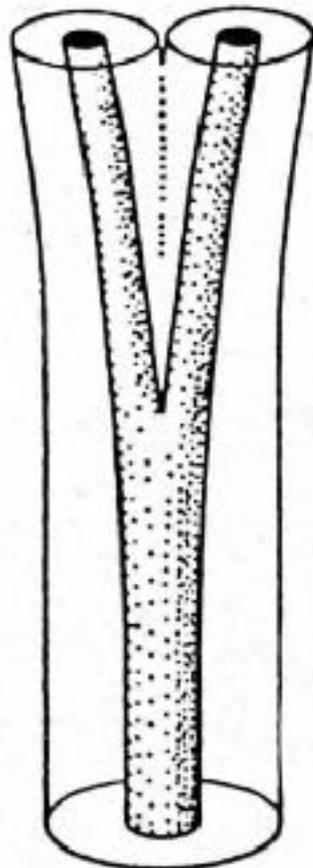
F: **sifonoeusteles** → G: **eusteles** → ; H : **atactosteles**





PROTOSTELE – un unico fascio conduttore centrale, concentrico, spesso con xilema all'interno.

La protosteles è ritenuta particolarmente antica, essendo presente nelle piante terrestri più primitive. Oggi si trova ancora negli stadi giovanili di molte felci. Corrisponde ad un singolo fascio «peri-» (per es. perifloematico).



endodermide
floema
xilema



Rhynea

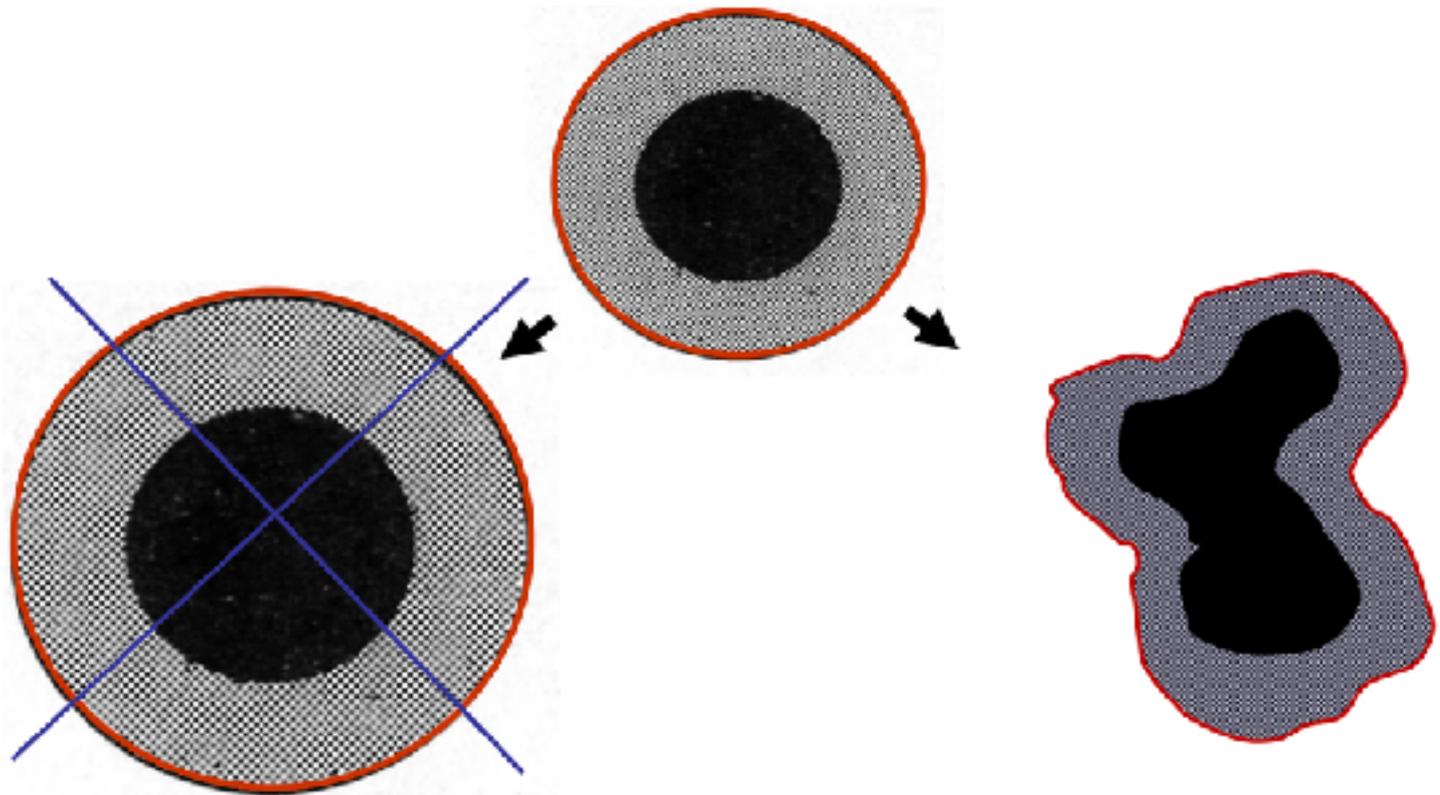


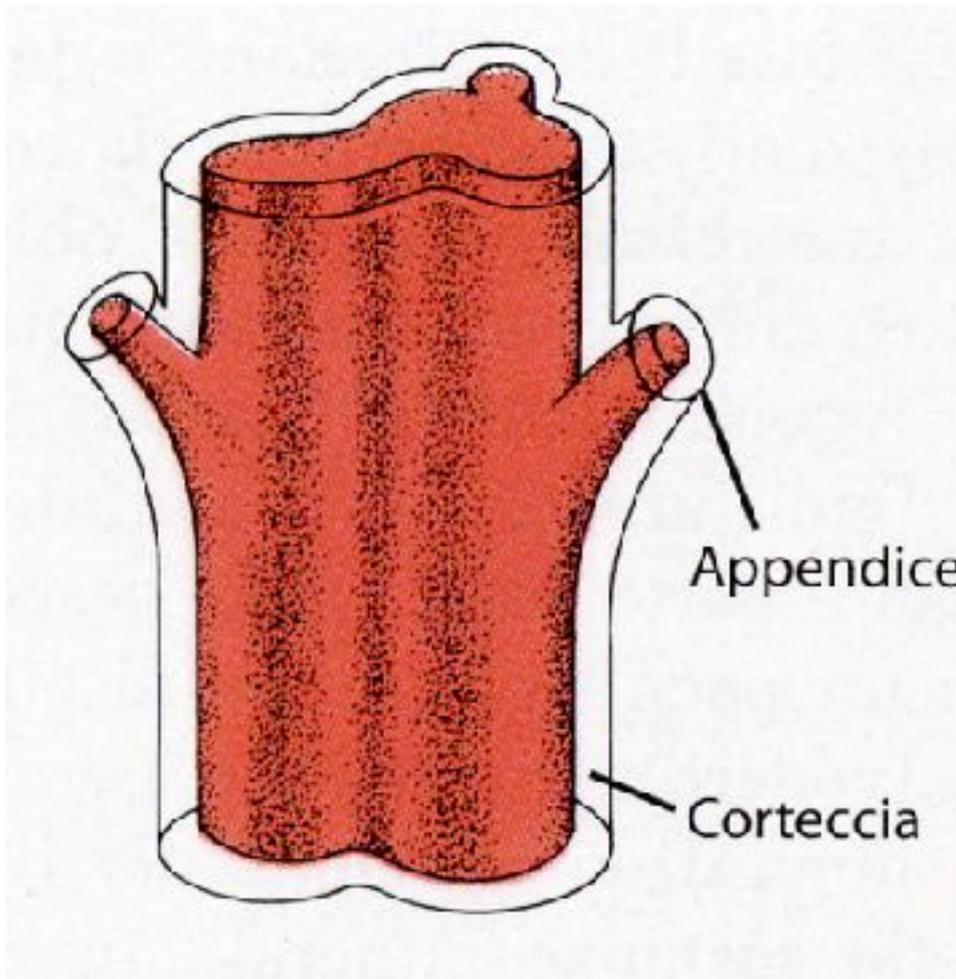


Ricostruzione di una foresta paludosa del Carbonifero superiore dominata da pteridofite arboree (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Calamites*)



L'aumento delle dimensioni della struttura si accompagna a un problema di non poco conto: l'aumento delle distanze tra gli elementi più distali dei due tessuti di trasporto. La soluzione è perciò la deviazione dalla forma circolare, che comporta un aumento della zona di contatto tra floema e xilema.

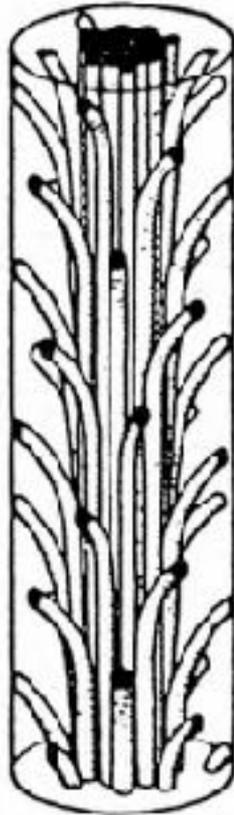
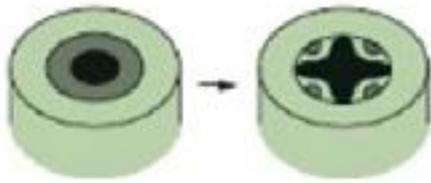




La prima “soluzione” è quindi la deviazione dalla regolarità della forma circolare: in sezione trasversale il fascio perifloematico diventa chiaramente lobato: parliamo di

PROTOSTELE IRREGOLARMENTE LOBATA





Actinostele (fusto)
con fasci delle
tracce fogliari che si
ramificano
lateralmente,



ACTINOSTELE – deriva dalla protostele. Un unico fascio molto sviluppato, disposto centralmente in cui xilema (nella parte più interna) appare a forma di stella in sezione trasversale tra i cui raggi si trova il floema (dal greco antico «*actinotos*», circondato da raggi), che viene suddiviso in vari cordoni.

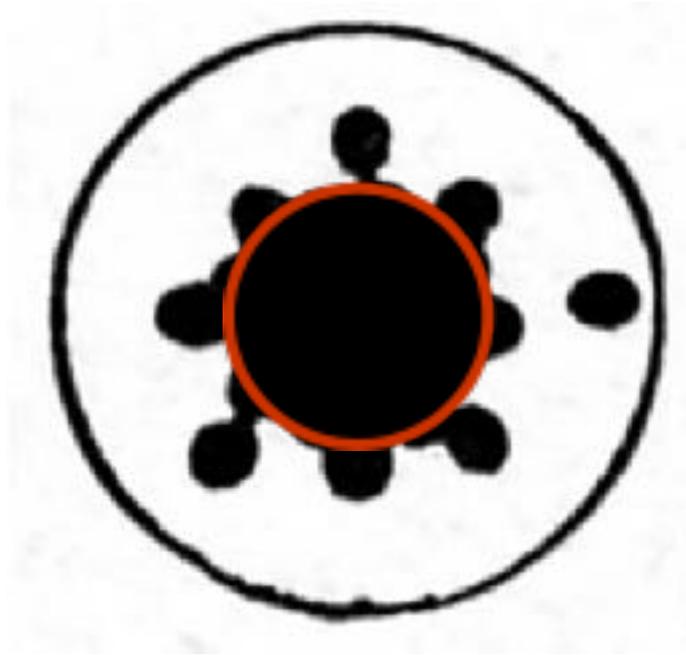
Anche l'actinostele è già presente in felci primitive ed è oggi particolarmente diffusa nei lycopodi.

Il cilindro centrale delle radici corrisponde a questo modello di stele, soltanto che ovviamente in esso non si inseriscono i fasci delle tracce fogliari.

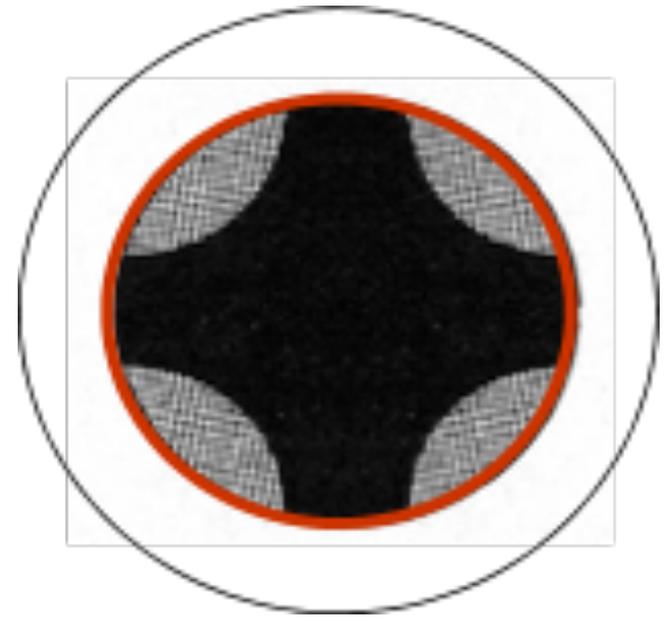
In entrambi i casi la porzione centrale non viene mai occupata da midollo.



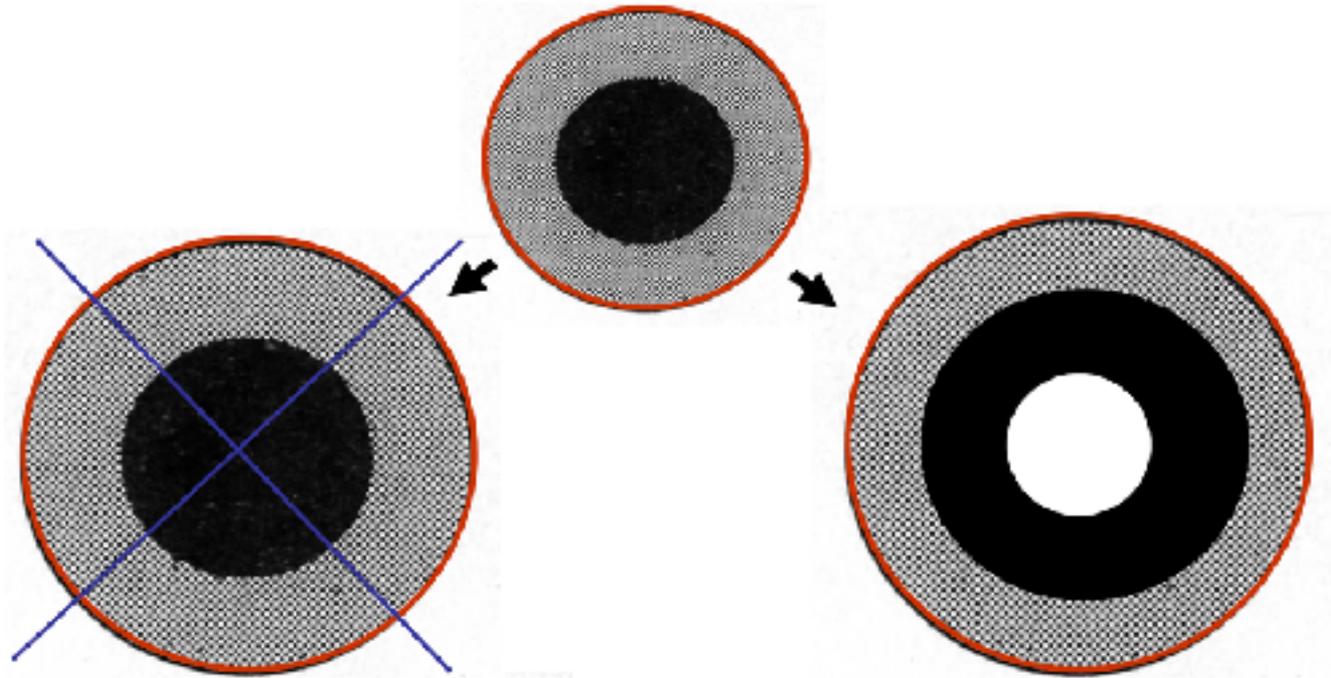
nel caule



nella radice



Al contrario di quanto visto finora, in tutte le altre forme **derivate dalla protosteles** il centro degli organi assili non è più occupato da tessuti conduttori, ma compare una zona midollare: vari tipi di sifonosteles, presenti nei fusti della maggior parte delle crittogame vascolari.

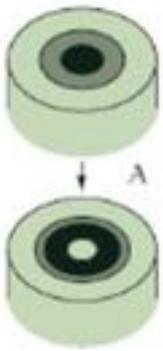




La **cavitazione** della parte centrale permette infatti di mantenere una distanza ottimale tra gli elementi più distali dei due tessuti di trasporto.

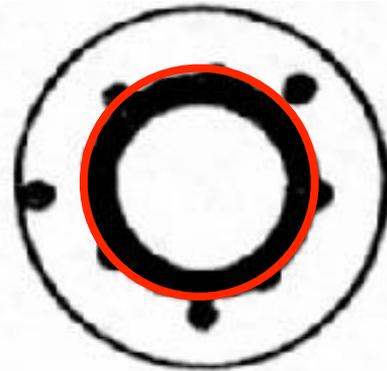
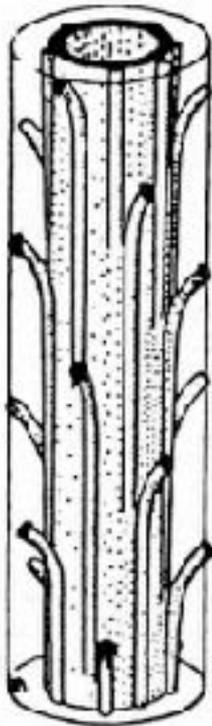
Questa volta il risultato si accompagna anche a un miglioramento delle prestazioni meccaniche, perché nel fusto gli **elementi meccanici** (fibre sclerenchimatiche, fibrotracheidi) presenti nei tessuti di trasporto vengono a trovarsi più perifericamente, aumentando la resistenza dell'organo agli sforzi laterali.





SIFONOSTELE – fascio conduttore unico, di forma tubulare, con al centro midollo; si presenta in alcune famiglie di Felci (Schizeaceae, Gleicheniaceae). Dal greco antico «siphon», tubo.

Questa stele è molto simile alla successiva ...



Gleichenia dicarpa

Sifonostele (fusto) con fasci delle tracce fogliari che si ramificano lateralmente.

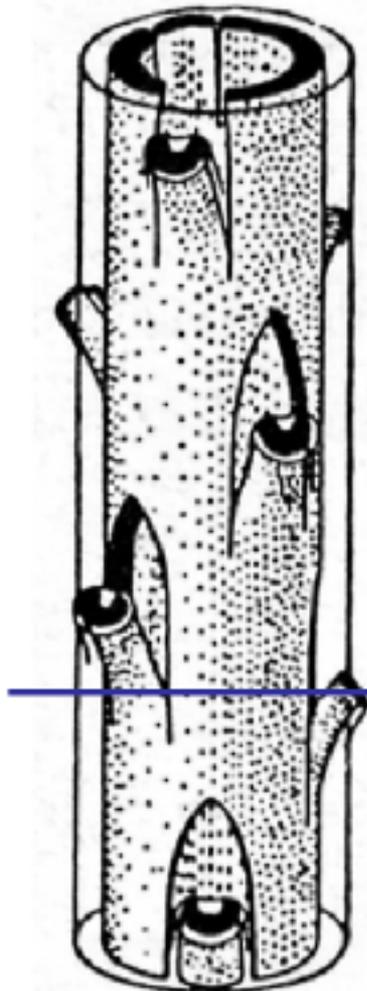
Se si introduce una lacuna ad ogni emersione fogliare si crea una...





DICTIOSTELE – è il tipico «tubo vascolare bucato» della maggioranza delle Felci, formato da un fascio conduttore che appare reticolato (dal greco antico «diktion», rete) per la presenza delle tracce fogliari.

Al di sopra delle tracce fogliari piegate lateralmente all'infuori vi sono ampie lacune fogliari riempite da parenchima, che in sezione formano i raggi midollari. Il midollo centrale visto in sezione non è completamente racchiuso.

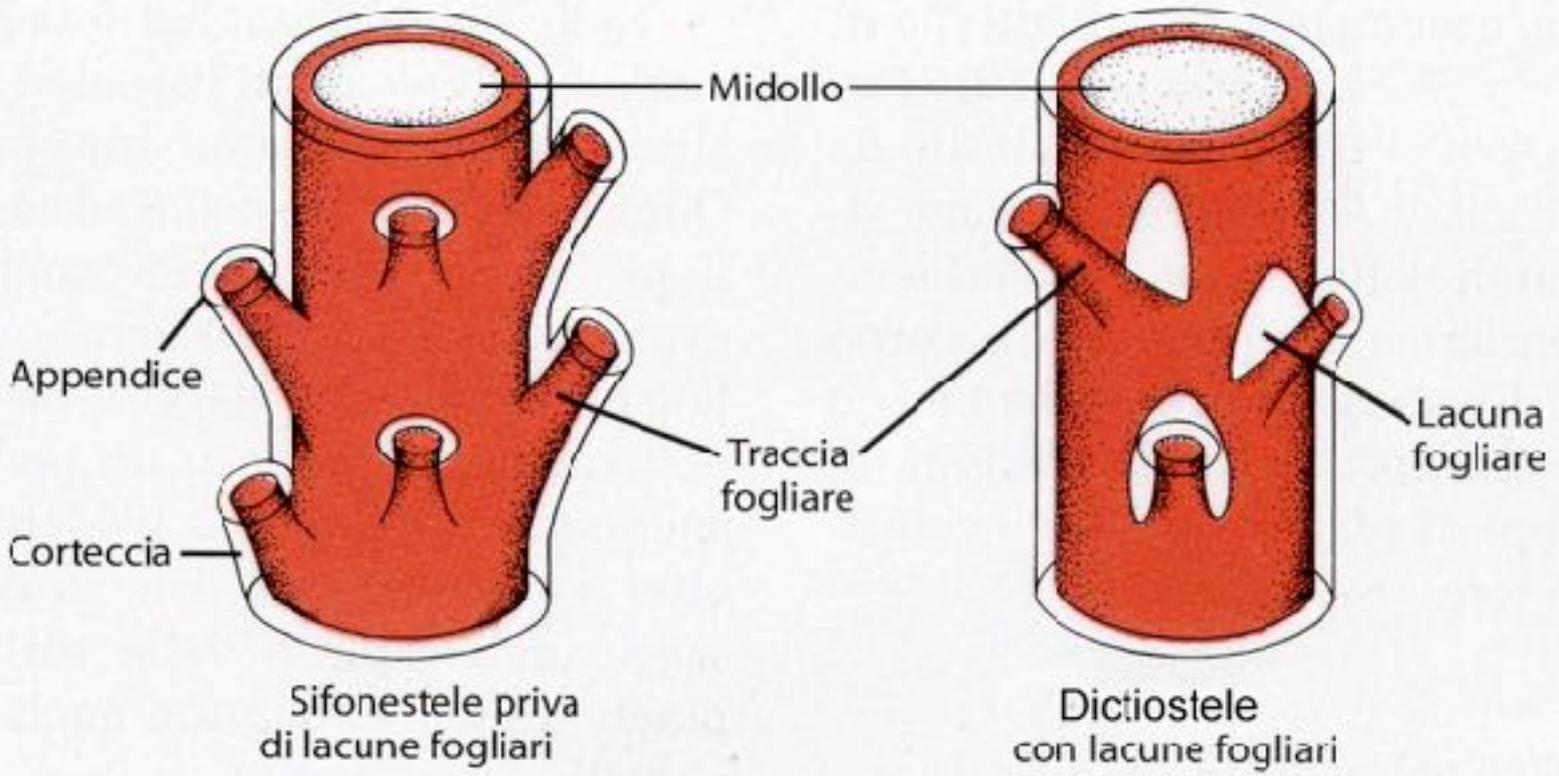


Sezione di taglio →



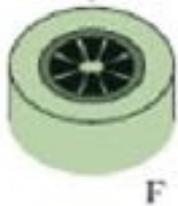
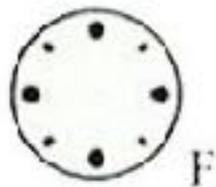
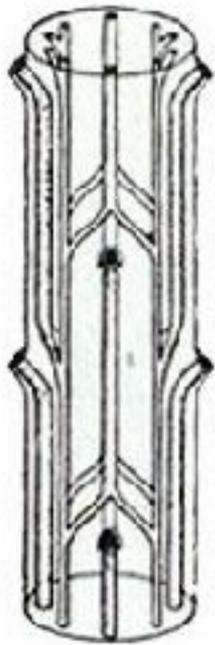
Traccia fogliare: prosecuzione dei fasci conduttori del fusto nella foglia





Sifonostele e **dictiostele** sono molto simili, in quanto si differenziano soltanto per la presenza della lacuna fogliare in corrispondenza dell'emergenza della nervatura della fronda fogliare. Il progressivo aumento dell'ampiezza delle lacune, con conseguente riduzione dei tessuti di conduzione (che si arricchiscono però in elementi tracheali, molto efficienti nel trasporto dell'acqua), porta all'**EUSTELE**.





F

F

EUSTELE – è il tipo di stele di tutte le Gimnosperme e Dicotiledoni.

Floema e xilema sono frammentati in cordoni distinti, disposti lungo un anello e divisi chiaramente dal midollo.

L'eustele deriva dalla sifonostele: corrisponde ad originario un fascio conduttore concentrico con midollo al centro, che è stato frammentato in più fasci distinti dai raggi midollari. Ogni fascio conduttore non è più concentrico ma collaterale. Il midollo è presente nella parte centrale ed è ben sviluppato.

L'intera stele continua ad essere circondata da una sola endoderme comune (spesso difficilmente osservabile).

C

F

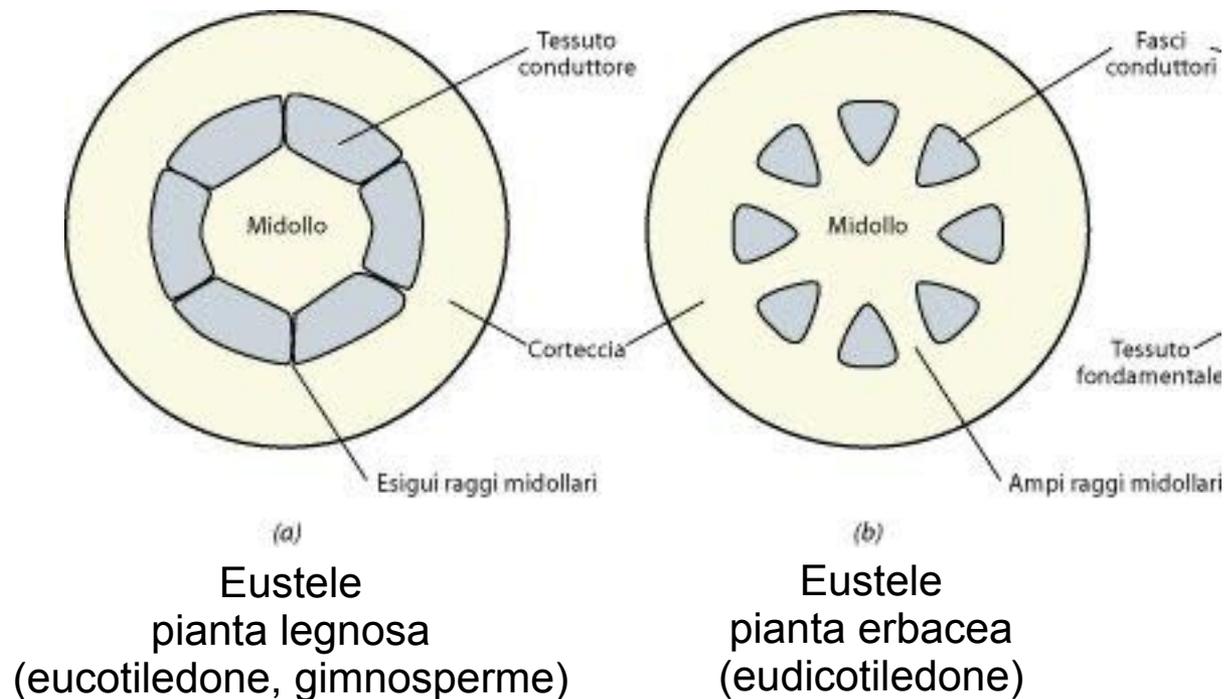
G





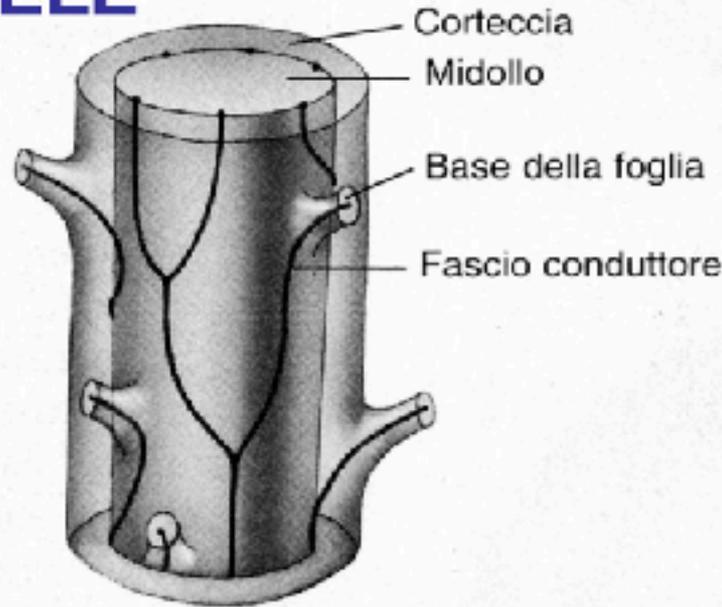
Nelle dicotiledoni arboree (che sono più primitive delle piante erbacee) il processo di smembramento dell'originale fascio conduttore in porzioni più o meno numerose che formano i singoli fasci collaterali non è molto pronunciato.

Questo conferisce alla struttura un aspetto molto più massiccio di quanto si osserva nelle dicotiledoni erbacee, dovendo svolgere una più importante funzione di sostegno.

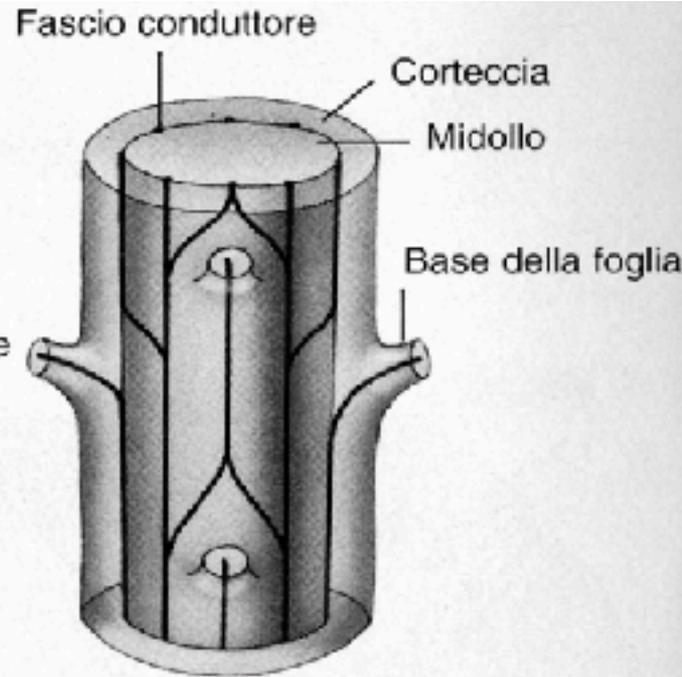




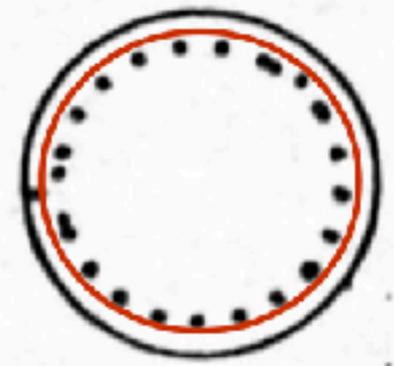
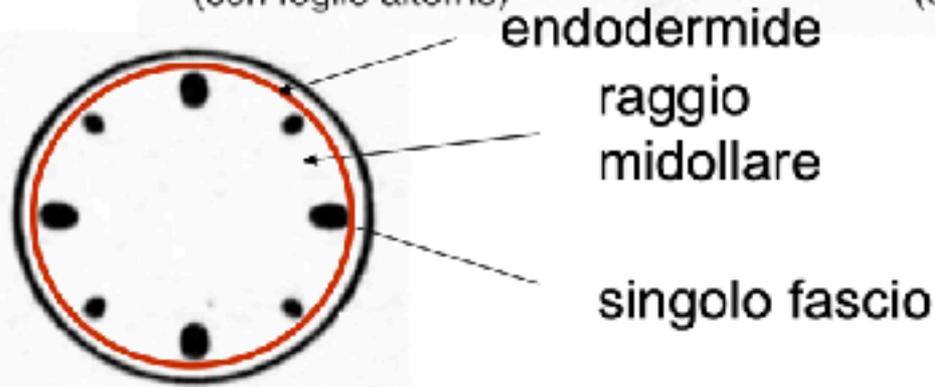
EUSTELE

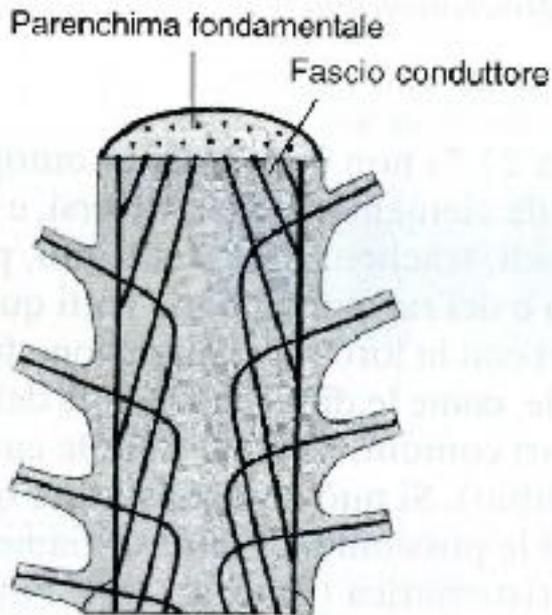


Fusto di **dicotiledone**
(con foglie alterne)

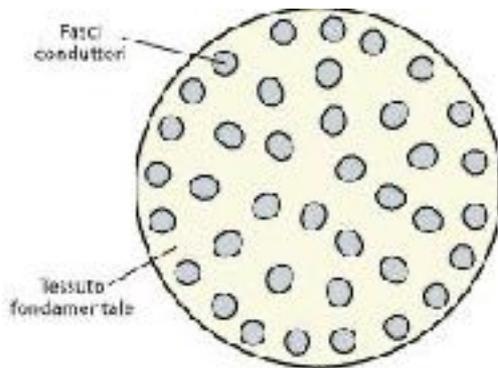


Fusto di **dicotiledone**
(con foglie opposte)





Fusto di **monocotiledone**
(sezione longitudinale
eseguita al centro del fusto)



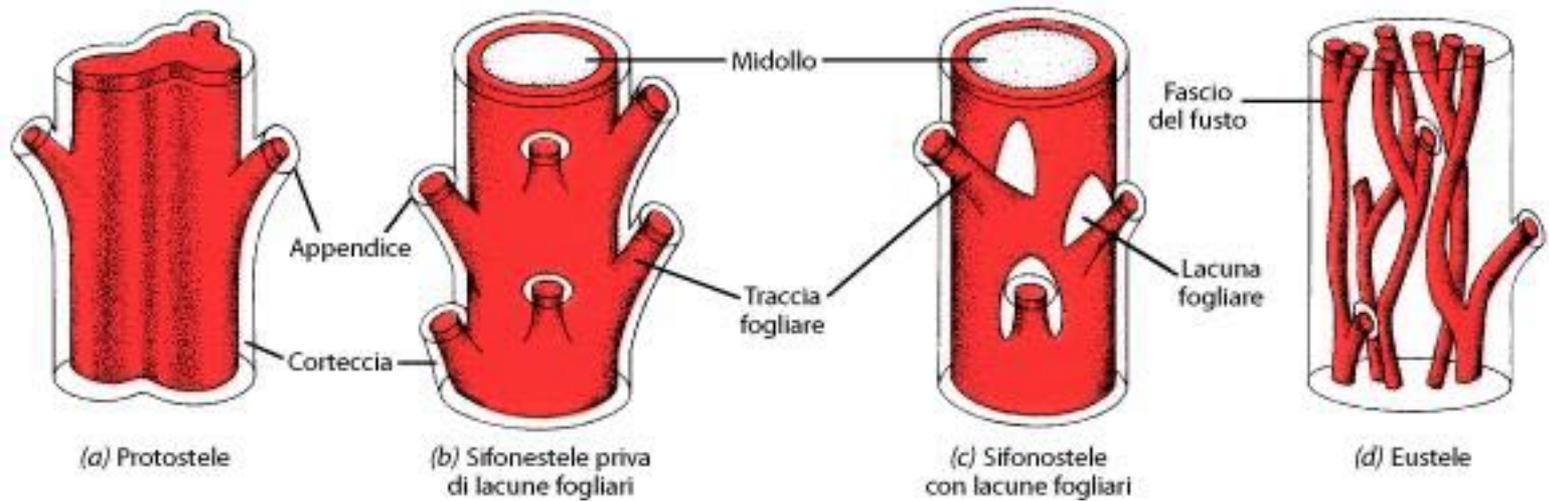
ATACTOSTELE – è la stele presente nelle Angiosperme Monocotiledoni. Dal greco atakos = disordinato

Nell'atactostele i fasci sono collaterali; non sono distribuiti lungo un anello ma in tutta la sezione del fusto; il procambio viene interamente utilizzato nella formazione di floema e xilema per cui i **singoli fasci conduttori sono chiusi**.

L'atactostele delle monocotiledoni è una struttura che sembra essere derivata dalla eustele.

Anche l'atactostele può comunque essere alla fine ricondotta ad un fascio conduttore concentrico che si è in seguito frammentato.





I vari tipi di stele.

a) **Protosteles** con tracce divergenti delle appendici che rappresentano i precursori delle foglie.

b) **Sifonostele** priva di lacune fogliari; le tracce fogliari, che si dirigono alle foglie, divergono semplicemente dal cilindro che rimane compatto. Questo tipo di sifonostele, tra le altre piante, si ritrova in Selaginella (Pteridofite).

c) **Dictiosteles:** tipo di sifonostele con lacune fogliari, comunemente presente nelle Felci (Pteridofite).

d) **Eustele**, presente nelle piante a seme (Dicotiledoni). Le sifonosteli e le eusteli si sono evolute, probabilmente, a partire da protosteli





Da ricordare:

1) nelle piante **con accrescimento secondario** in spessore, **i fasci sono APERTI**, cioè ci sono cellule meristematiche residue derivanti dal cordone procambiale (“CAMBIO INTRAFASCICOLARE”). Nelle piante **senza accrescimento secondario** in spessore **i fasci sono CHIUSI**.

2) nel primo caso è molto frequente osservare che i fasci sono “impacchettati” molto strettamente uno accanto all’altro: i raggi midollari sono in genere ridotti a poche file di cellule (addirittura una sola nelle gimnosperme legnose). Del resto le piante legnose sono considerate più primitive di quelle erbacee (le seconde sarebbero derivate dalle prime), per cui viene conservata come carattere primitivo una stele quasi completa.

