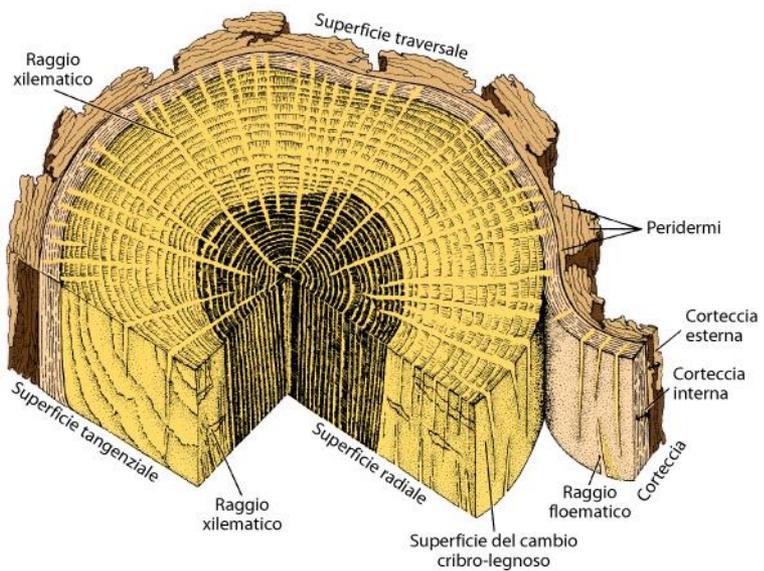
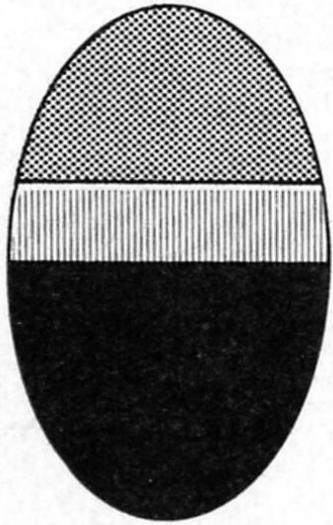


ACCRESIMENTO SECONDARIO IN SPESSORE



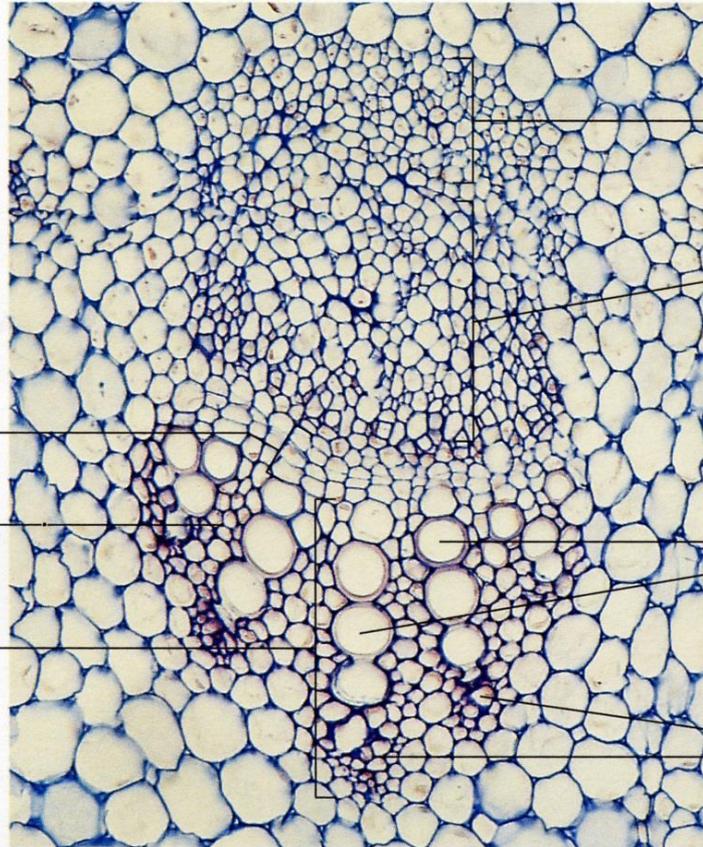
Fascio collaterale aperto



residuo procambiale

parenchima del legno

xilema o legno



guaina incompleta

floema o libro

vasi del metaxilema

vasi del protoxilema

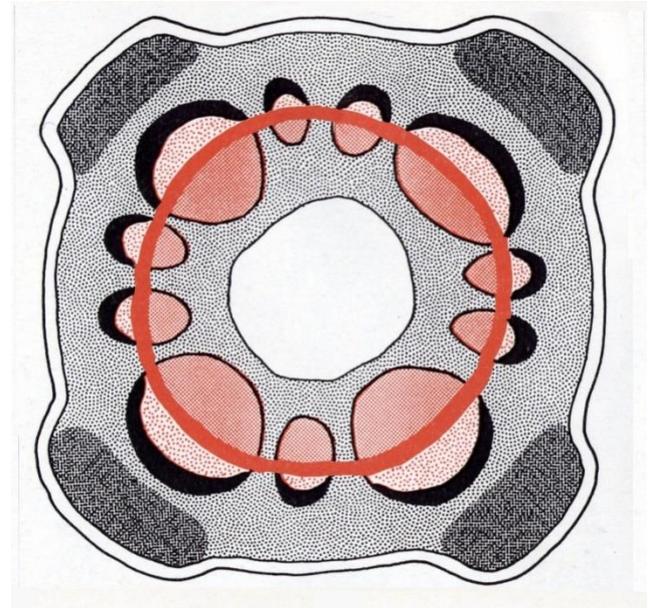
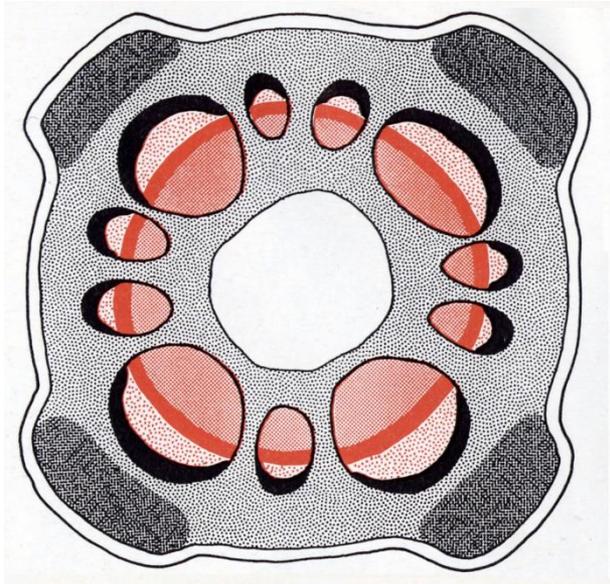
Nei fasci aperti una parte delle cellule del cordone procambiale non si sono differenziate, mantenendo proprietà meristematiche.

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

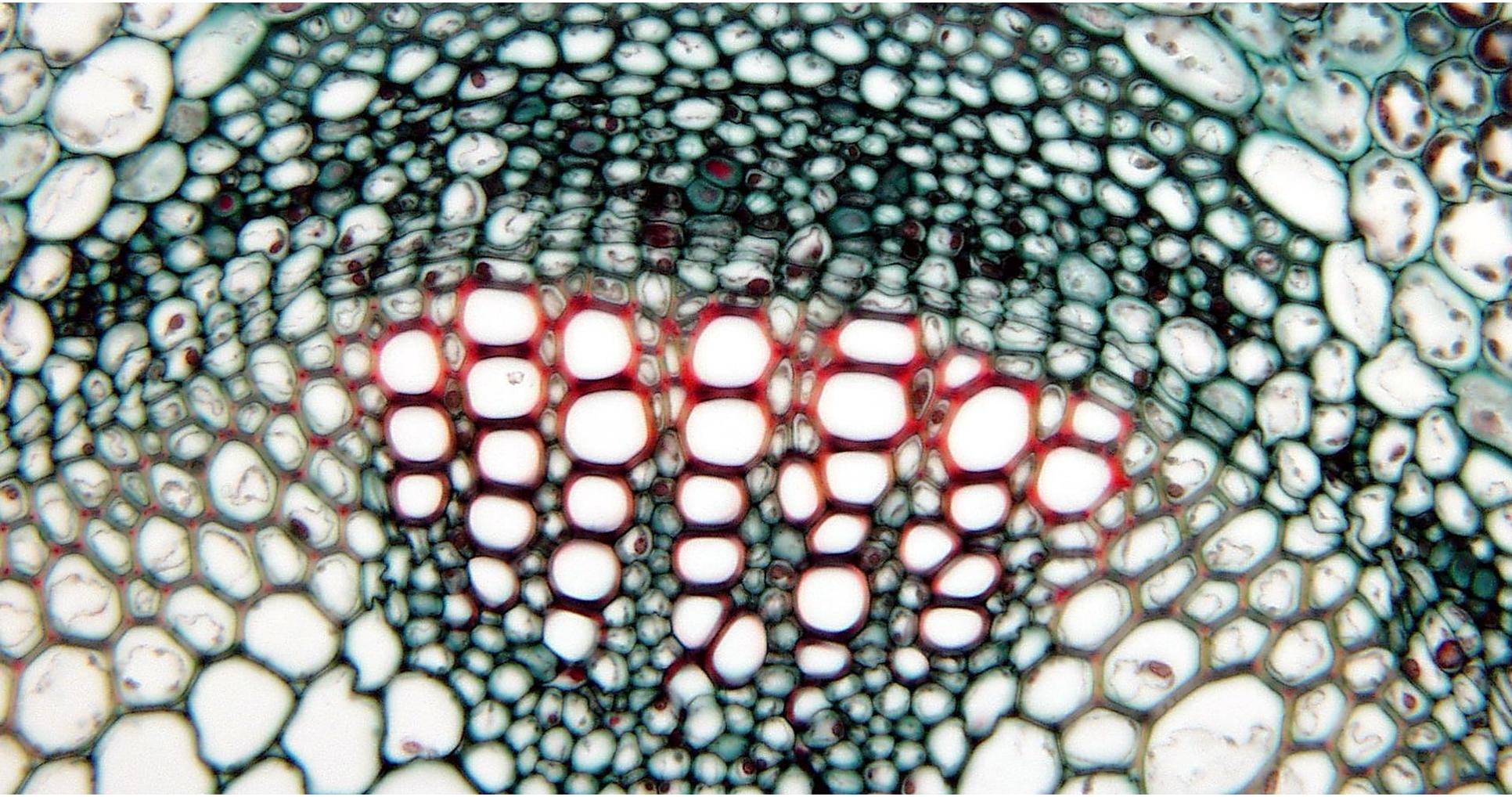
Sezione trasversale. x 200 (145)

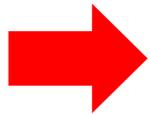
Il fascio collaterale aperto è tipico del fusto primario delle dicotiledoni erbacee. Il libro e il legno si fronteggiano sullo stesso raggio, il primo verso l'esterno e il secondo verso l'interno del fusto. I vasi del protoxilema, in genere tracheidi, sono scarsi e di lume ristretto, con pareti poco robuste (vasi spiralati, anulati, 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.

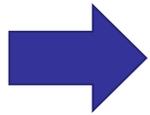


**Cambio
cribrovascolare**

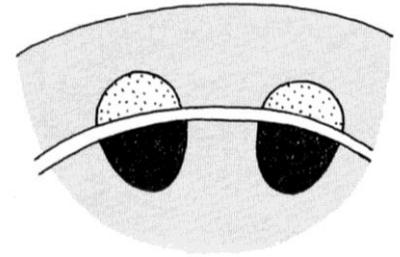




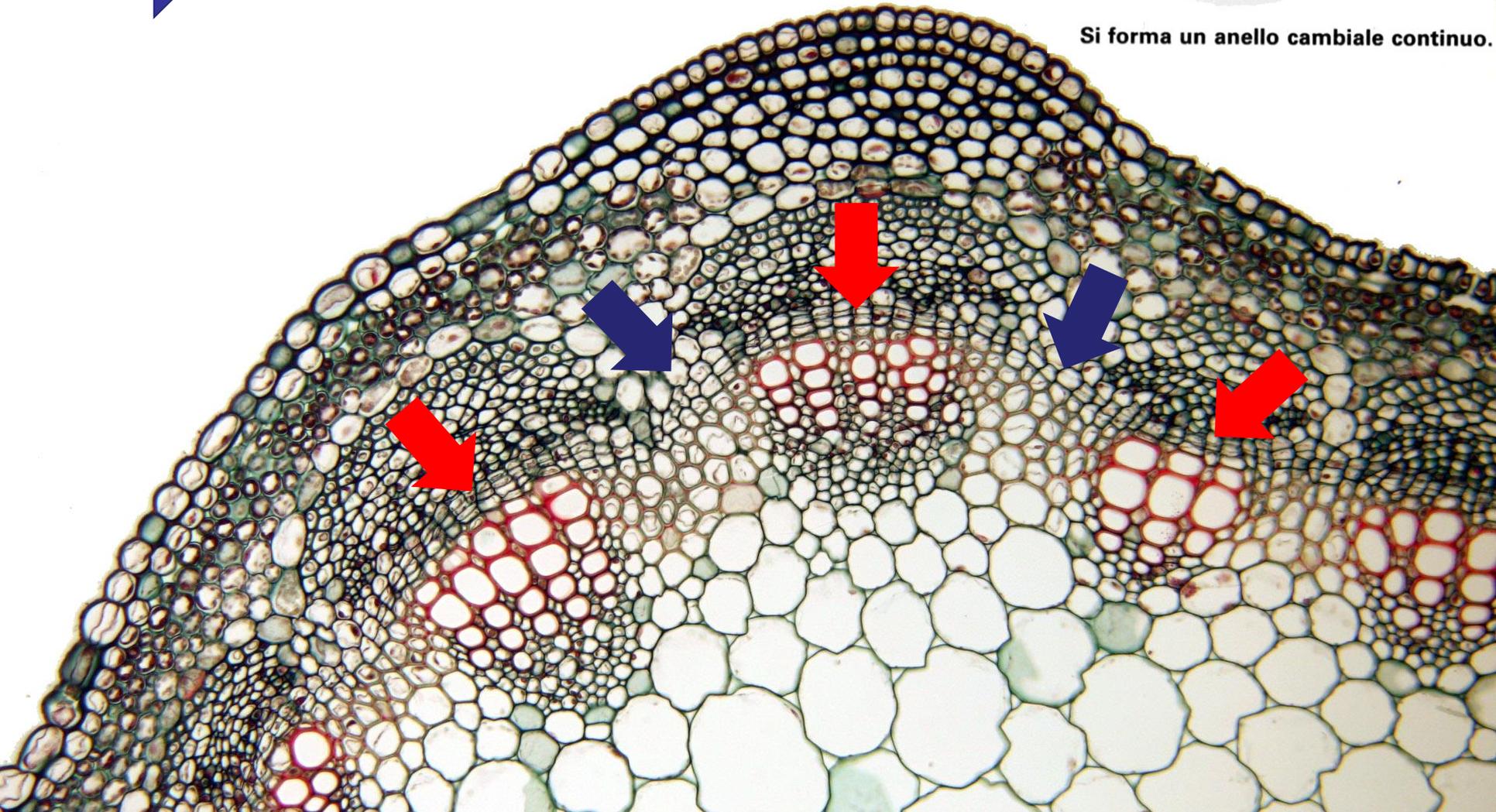
Cambio intrafascicolare



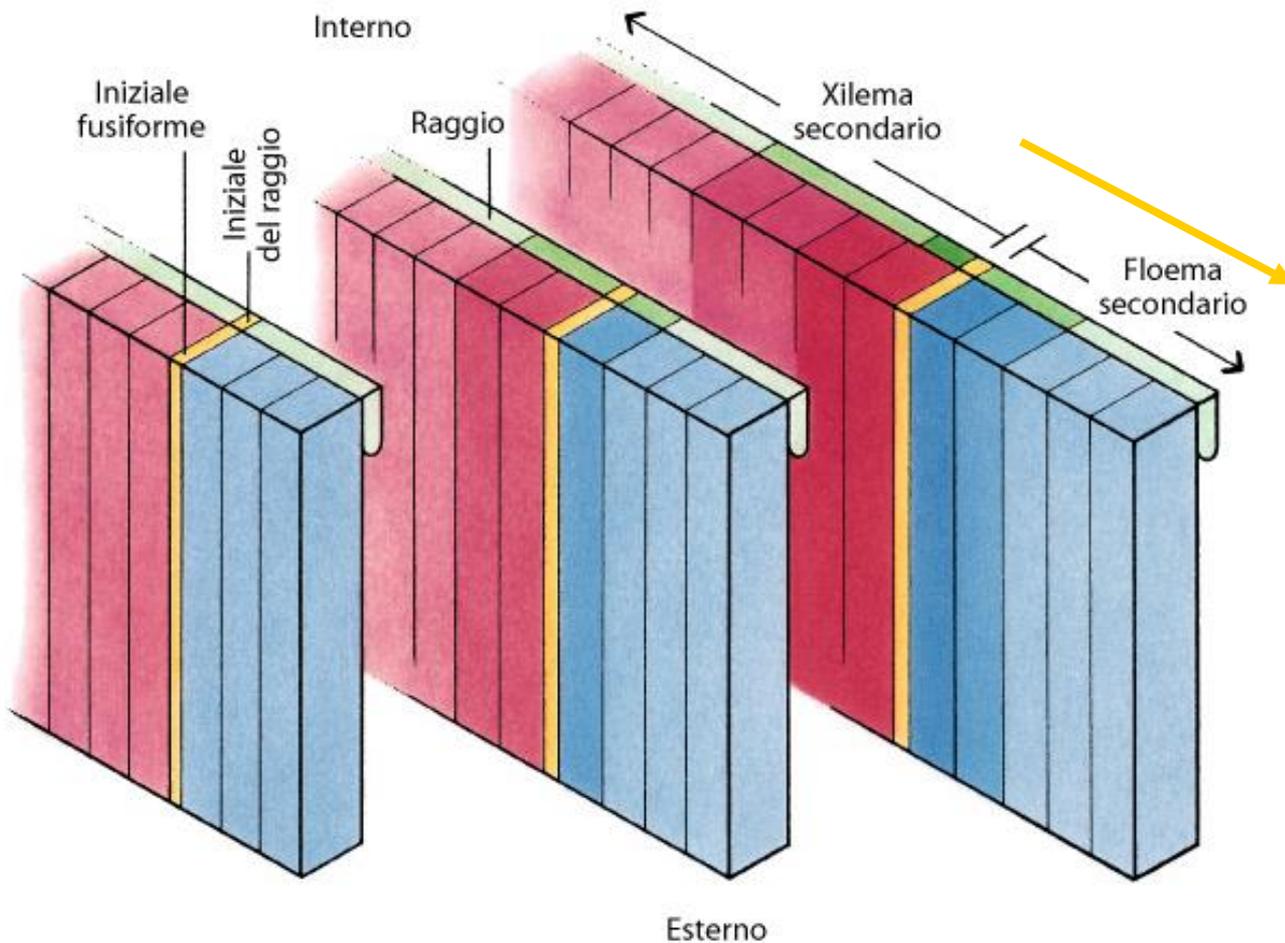
Cambio interfascicolare



Si forma un anello cambiale continuo.



Divisioni longitudinali tangenziali (**periclinali**) → formazione di due cellule di dimensioni uguali, di cui una si differenzierà, mentre l'altra manterrà la capacità di dividersi.



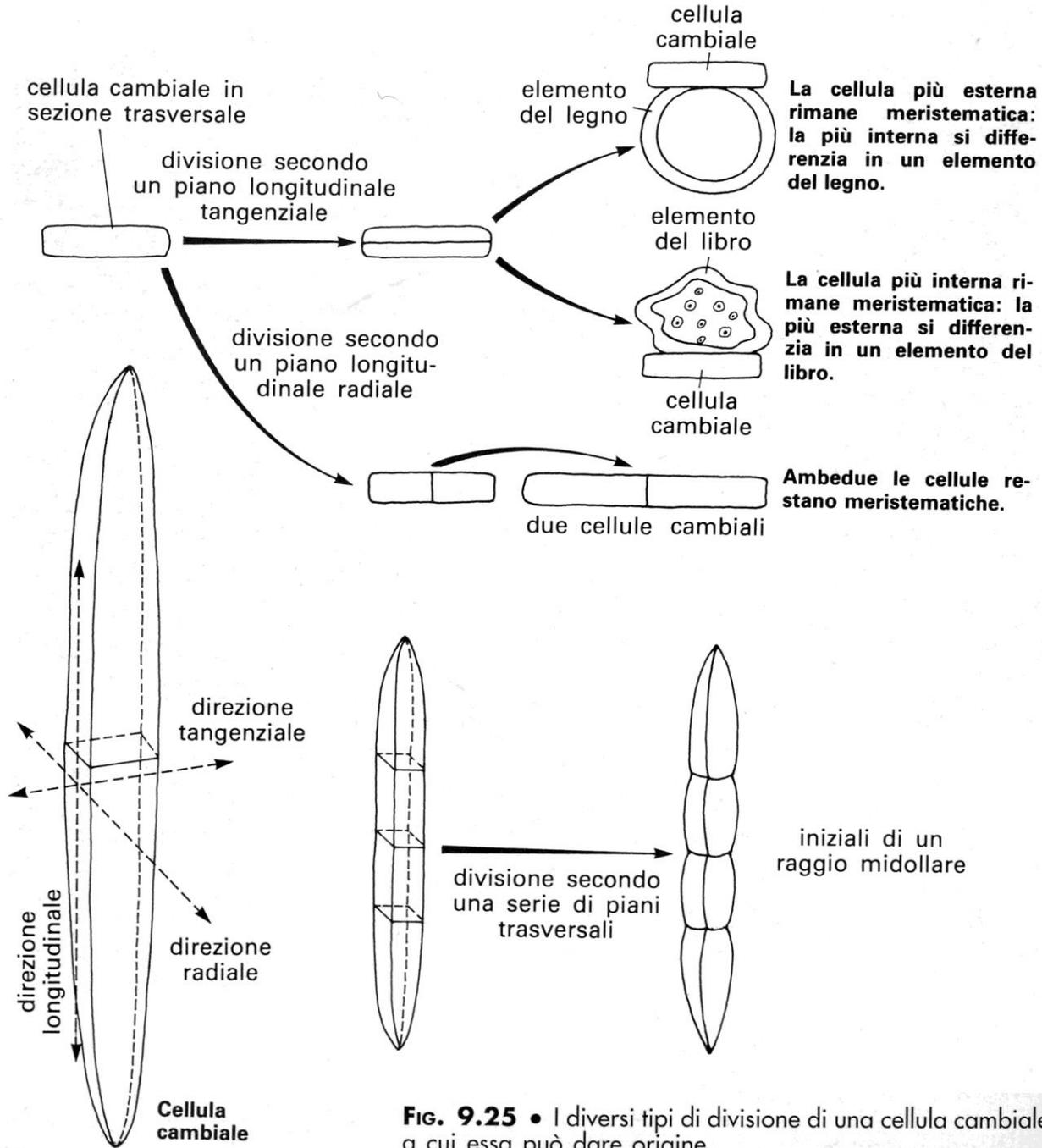
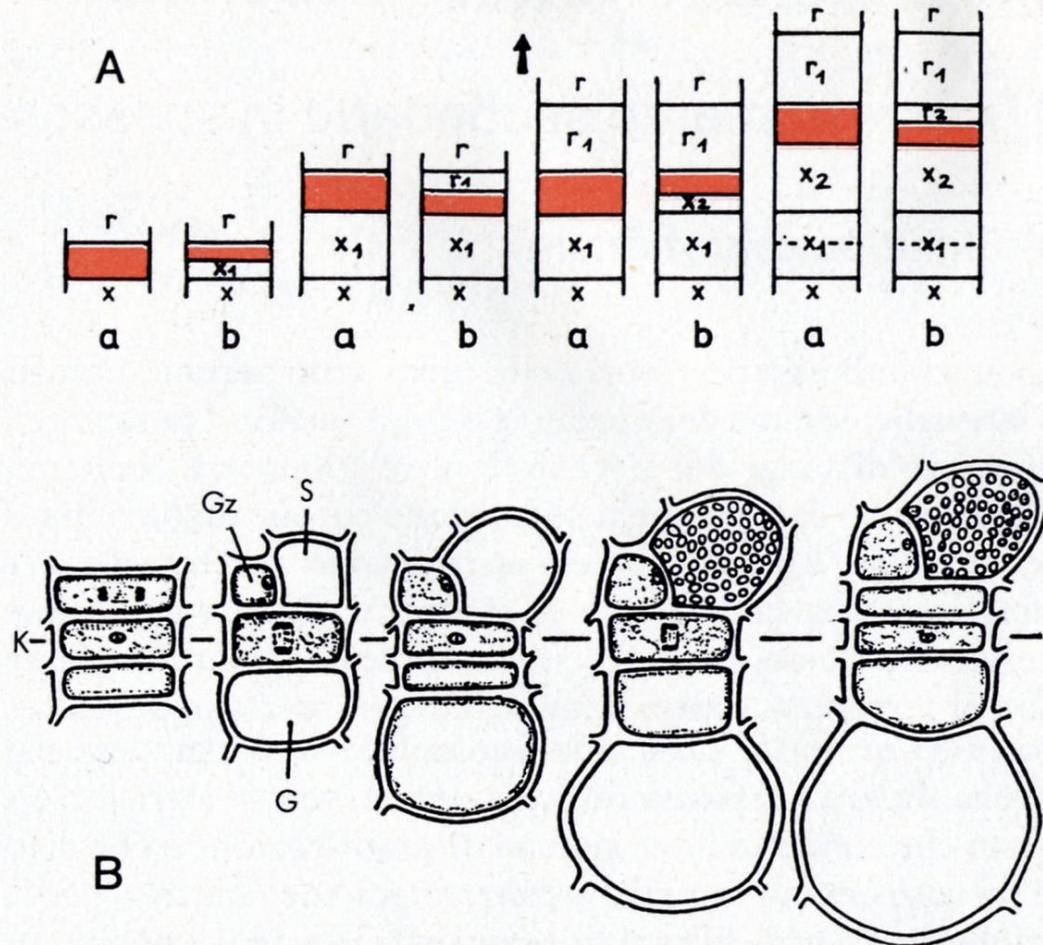
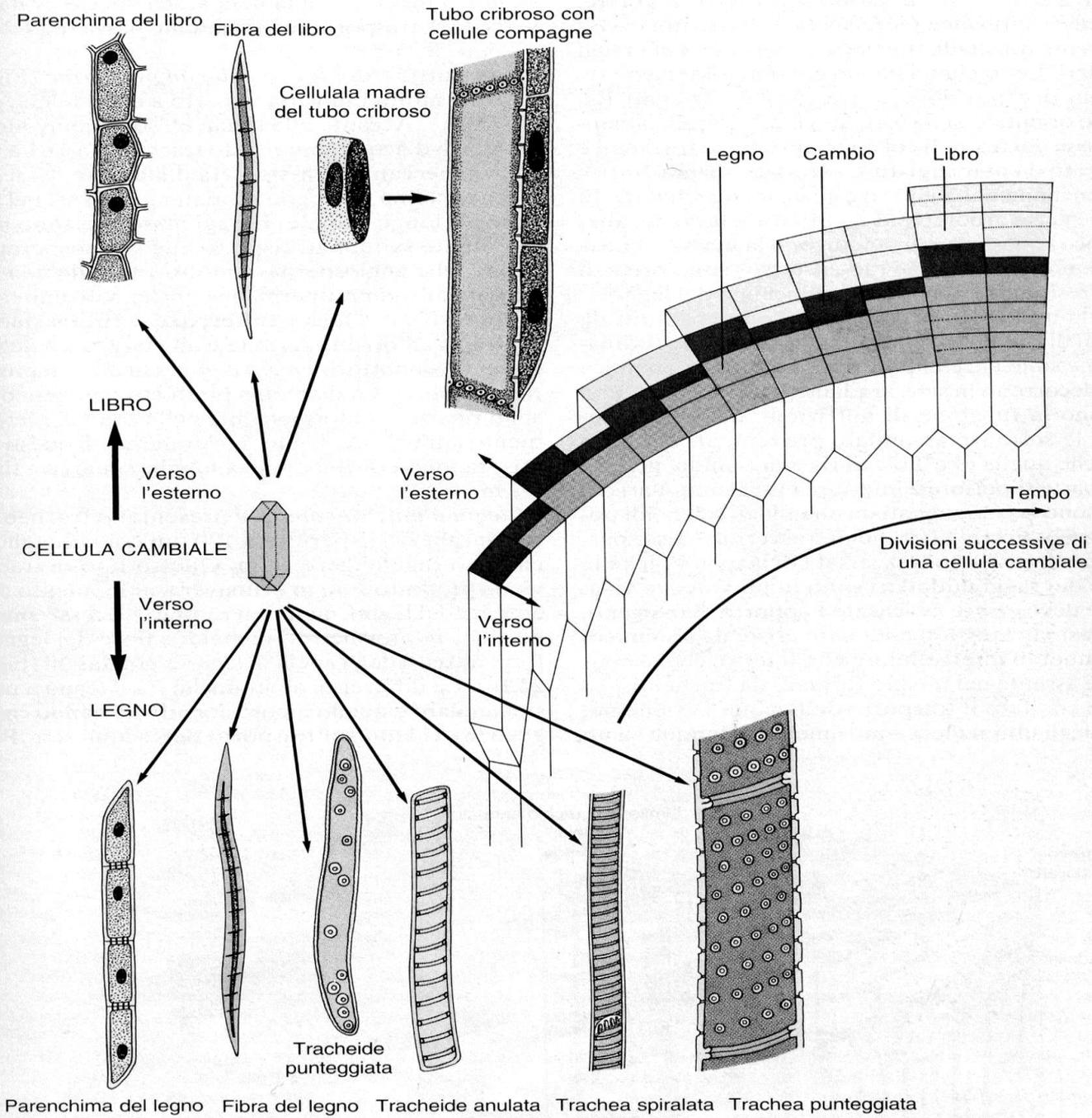


FIG. 9.25 • I diversi tipi di divisione di una cellula cambiale e le cellule a cui essa può dare origine.



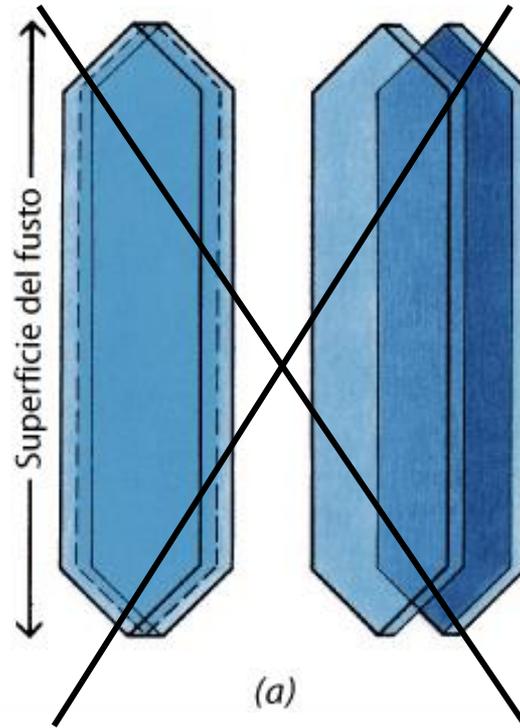
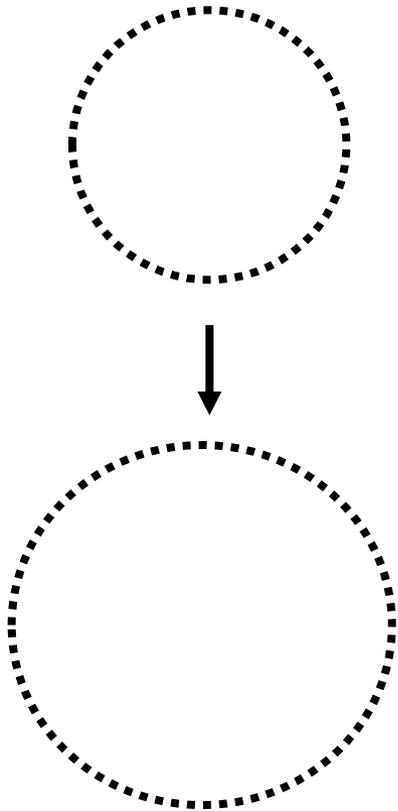
Iniziali del cambio come cellule generatrici. **A**, schema della sequenza delle divisioni (sezione trasversale); cellula iniziale colorata, a prima di una divisione, b dopo; x cellula del legno, r cellula del libro (la freccia indica la periferia del fusto). **B**, diversa differenziazione degli elementi cellulari derivanti dalla iniziale k (trasversale) in un elemento vasale G, un tubo cribroso S e una cellula compagna Gz (A da L. Jost; B da Holman e Robbins).



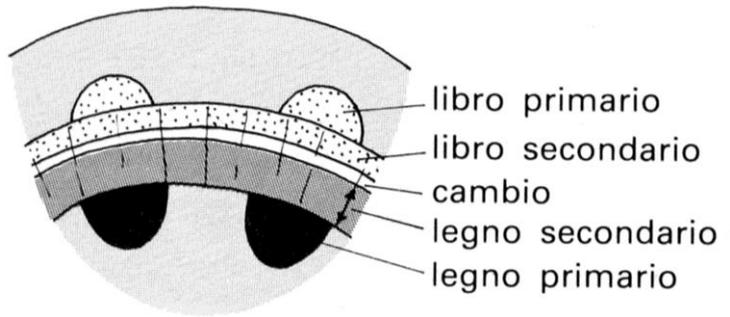
Con la formazione di nuovi elementi xilematici, il cambio si sposta sempre più lontano dal centro dell'organo, aumentando la propria circonferenza.

Parenchima del legno Fibra del legno Tracheide anulata Trachea spiralata Trachea punteggiata

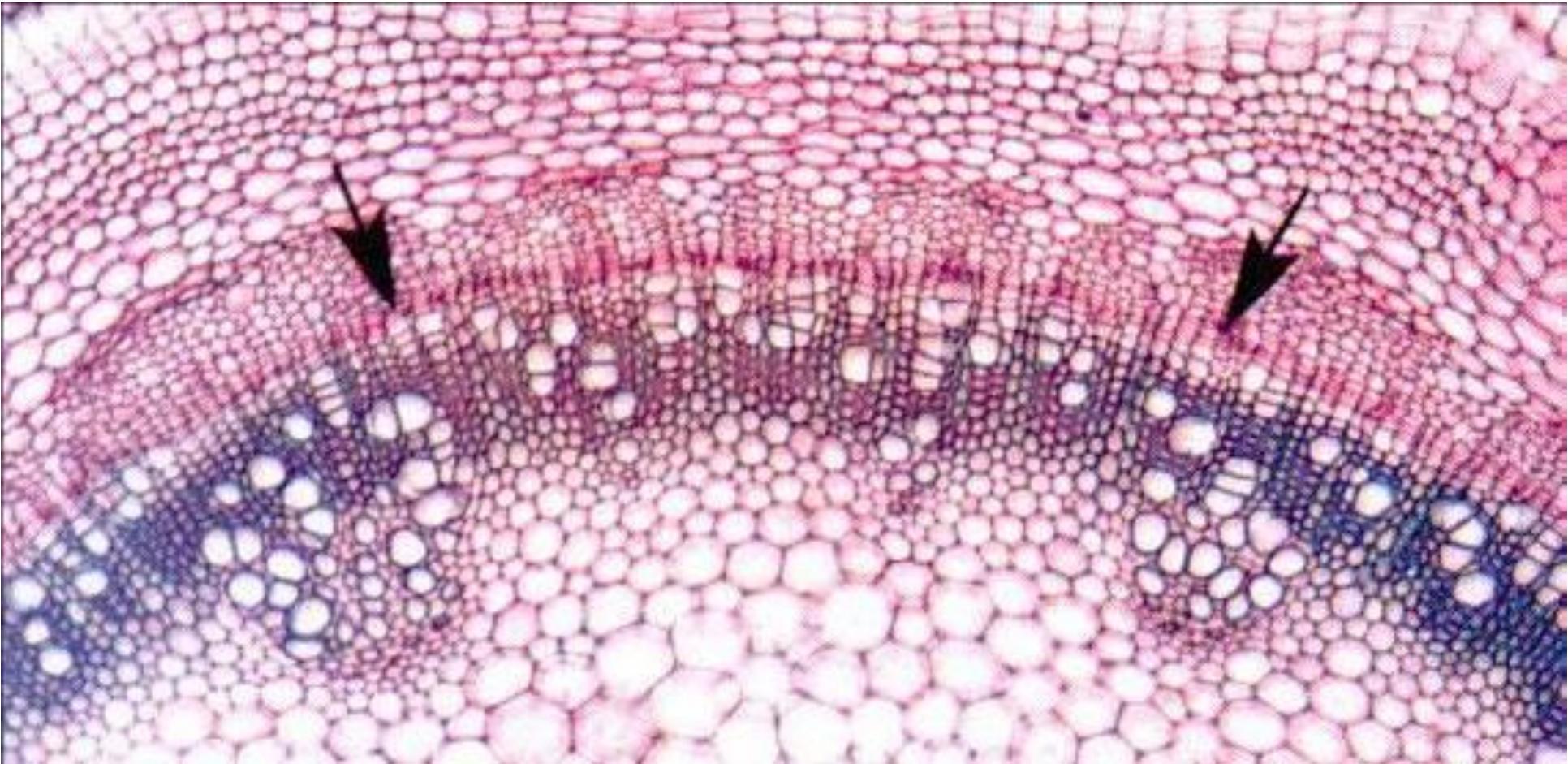
Aumento progressivo della circonferenza dell'anello cambiale → aumento del numero di cellule cambiali stesse → **NON** divisioni tangenziali (**periclinali**) (a) MA occasionali **divisioni longitudinali radiali (anticlinali)** (b).



(a)

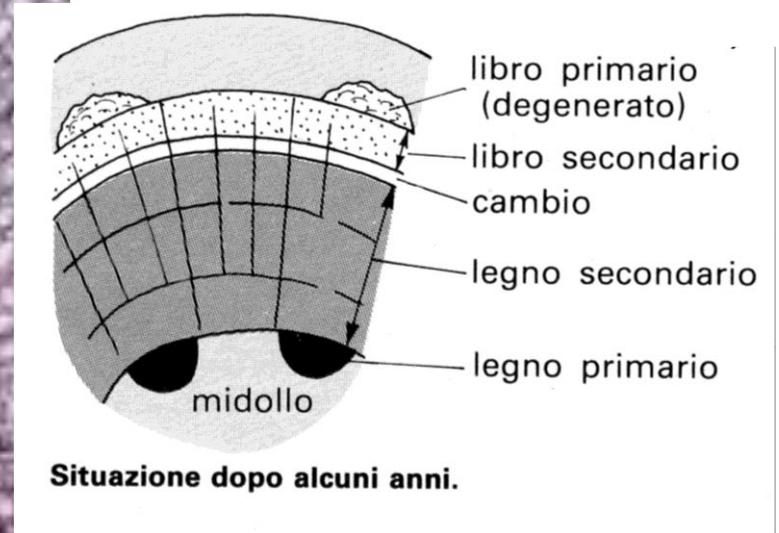


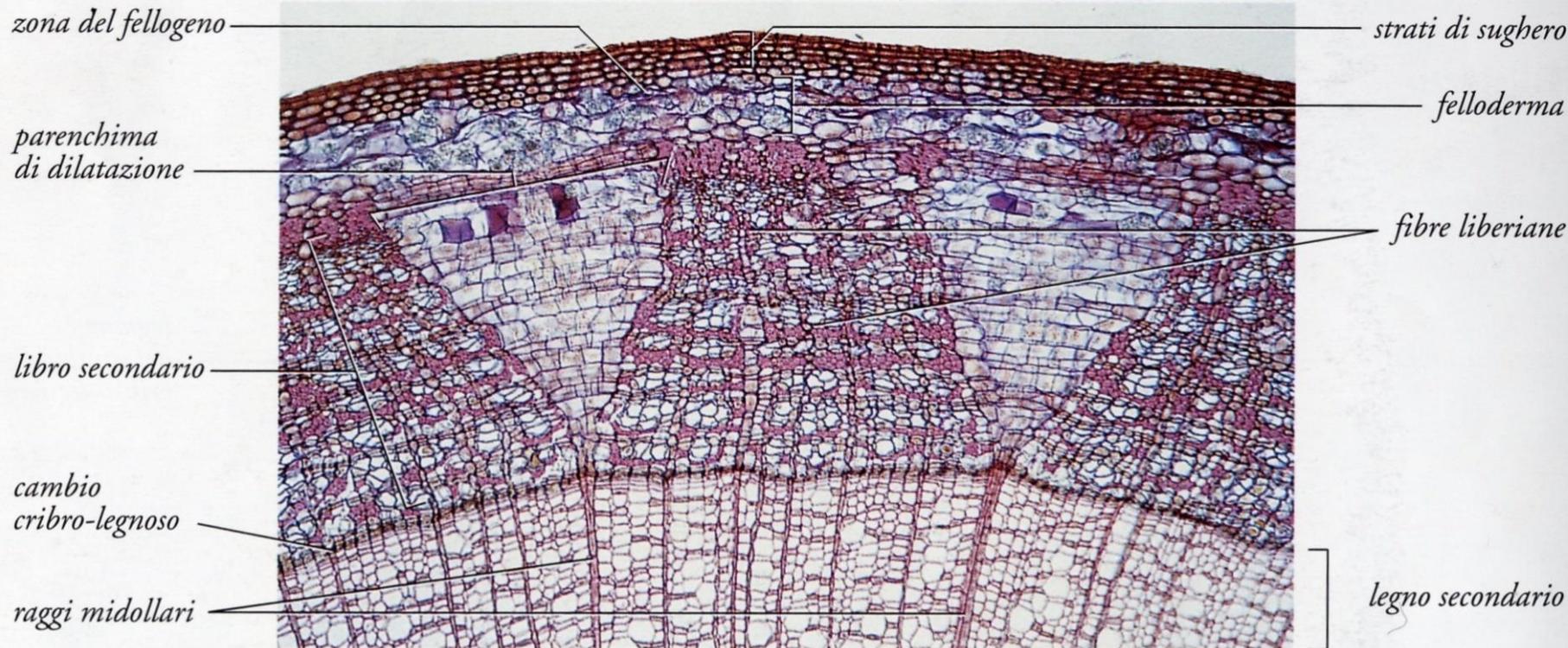
Il cambio comincia a produrre libro e legno secondario





Nei primi anni gli spazi vuoti dovuti alla dilatazione discontinua del libro più esterno si vengono a creare in corrispondenza dei raggi midollari (le cui cellule proliferano) → **PARENCHIMA DI DILATAZIONE.**

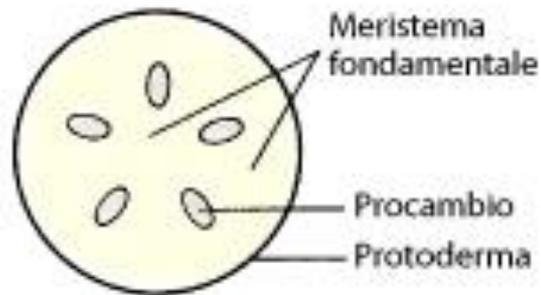




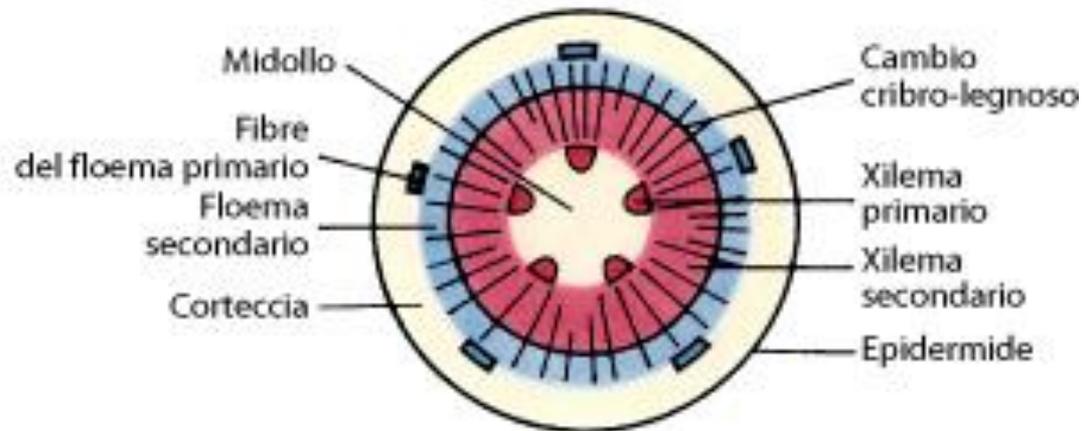
Fusto di tiglio (*Tilia* L., fam. Tiliaceae).

Sezione trasversale. x 100 (80)

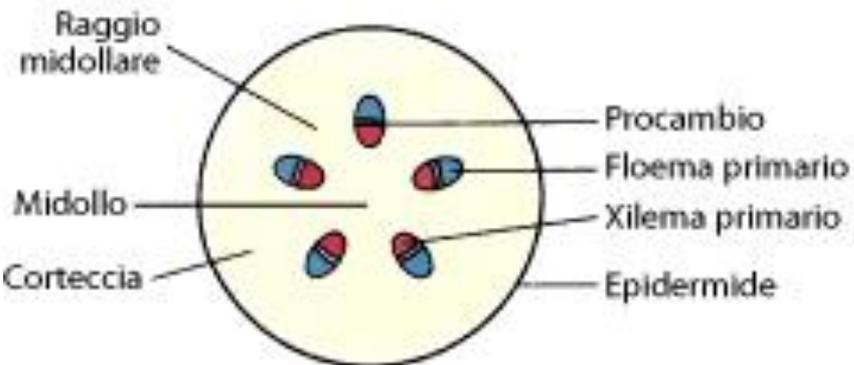
Con la crescita secondaria, il tessuto epidermico della zona tegumentale viene sostituito dal sughero, mentre la corteccia si arricchisce di un nuovo tessuto, per lo più di tipo parenchimatico, il **felloderma**: ciò avviene ad opera di un secondo meristema, il cambio subero-fellodermico o fellogeno. Nell'immagine è possibile notare la struttura stratificata del libro secondario, in cui fibre sclerenchimatiche si alternano regolarmente agli altri tessuti. Inoltre, è anche evidenziato il fatto che la produzione complessiva di libro secondario non è sufficientemente adeguata per l'aumento di dimensioni raggiunte dal fusto. Gli spazi, altrimenti vuoti, fra una porzione di libro e l'altra, vengono riempiti dalle estremità dei raggi midollari, alquanto dilatate per ripetute divisioni cellulari fino a produrre delle regioni parenchimatiche cuneiformi (*parenchima di dilatazione*).



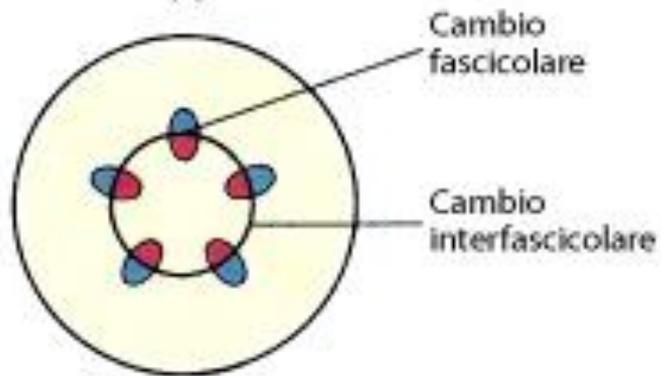
(a)



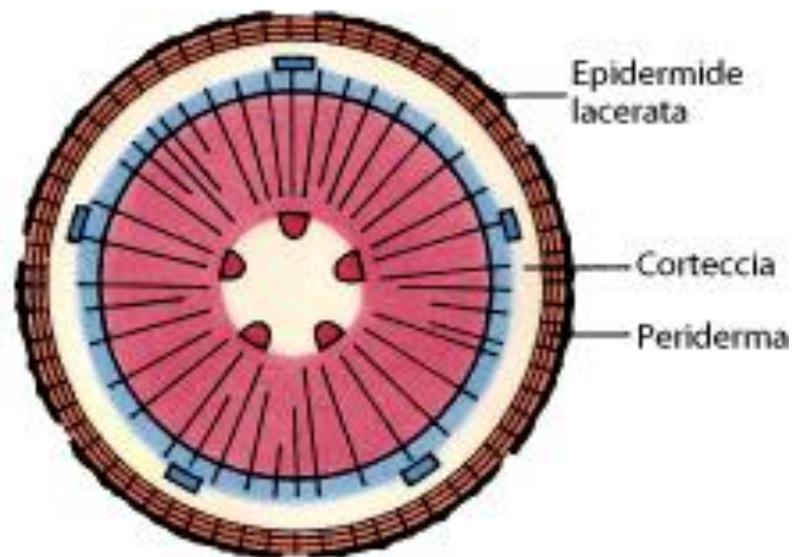
(d)



(b)



(c)

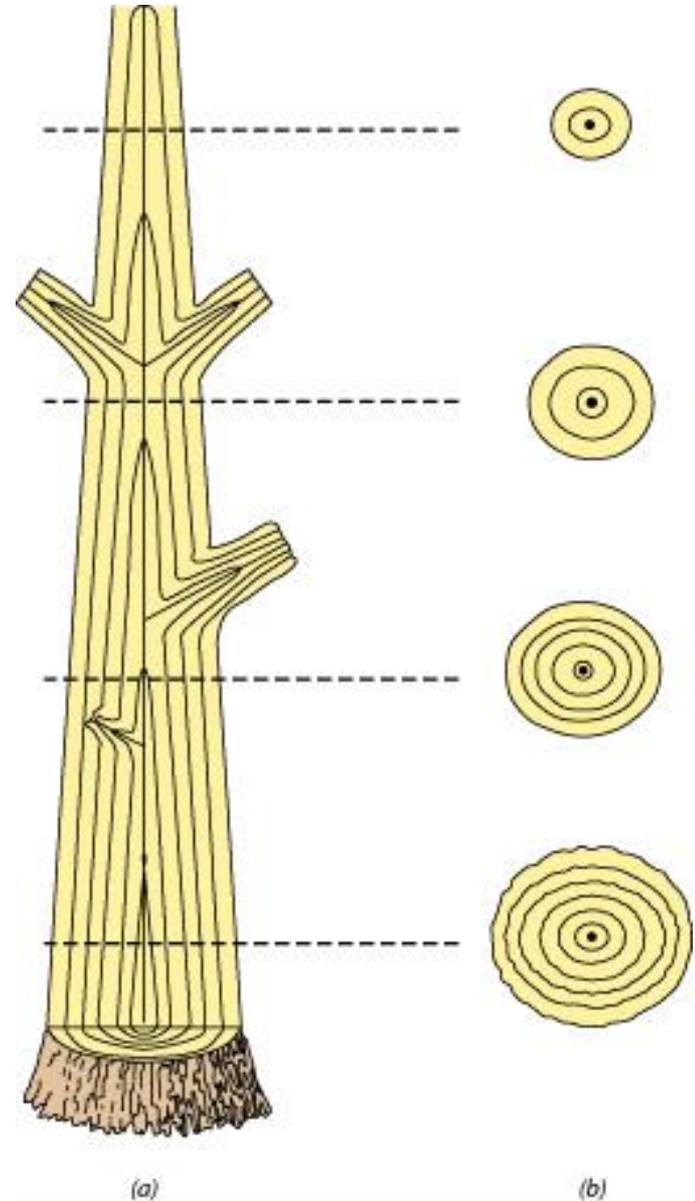


(e)

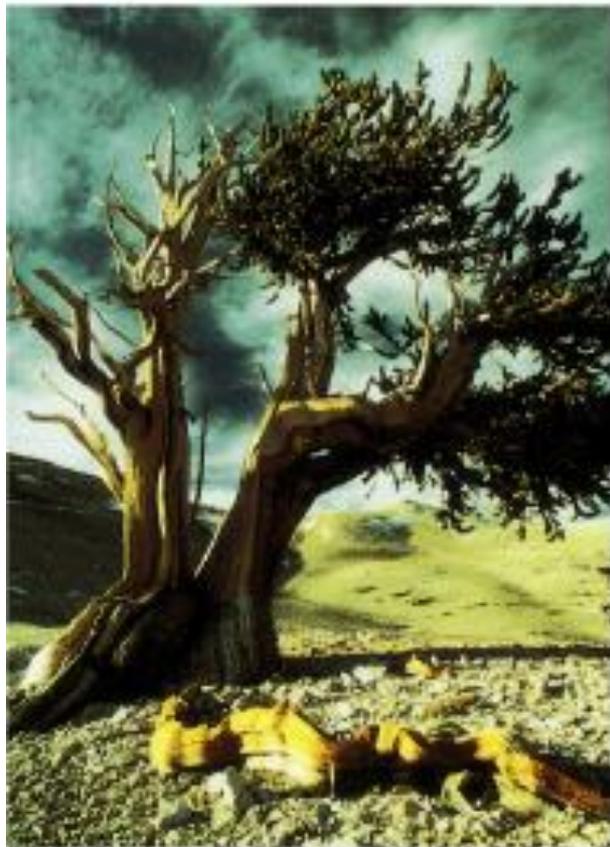
(XILEMA SECONDARIO o) LEGNO



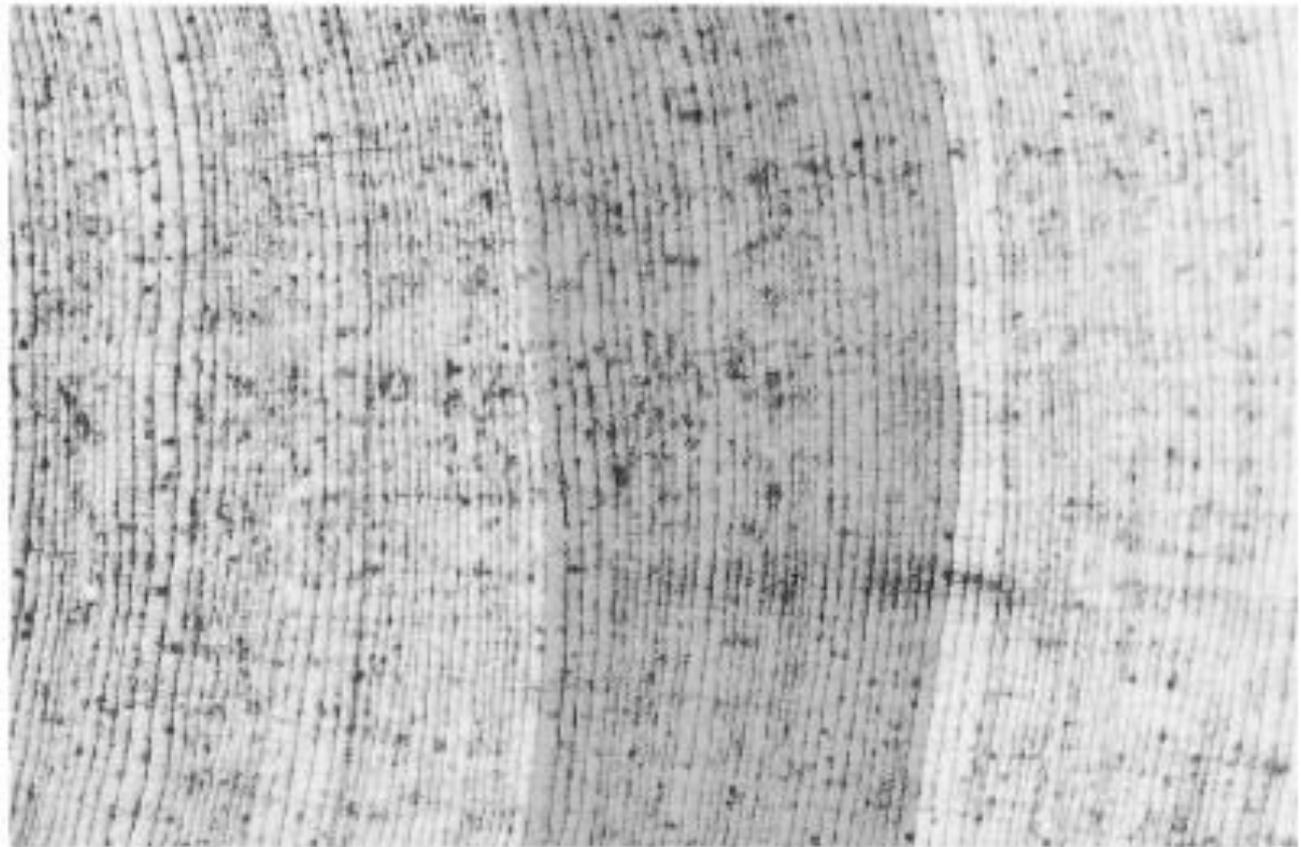
Alle nostre latitudini i cambi hanno attività stagionale....



XILEMA SECONDARIO o LEGNO: La DENDROCRONOLOGIA



(a)



(b)

500 μm

(XILEMA SECONDARIO o) LEGNO



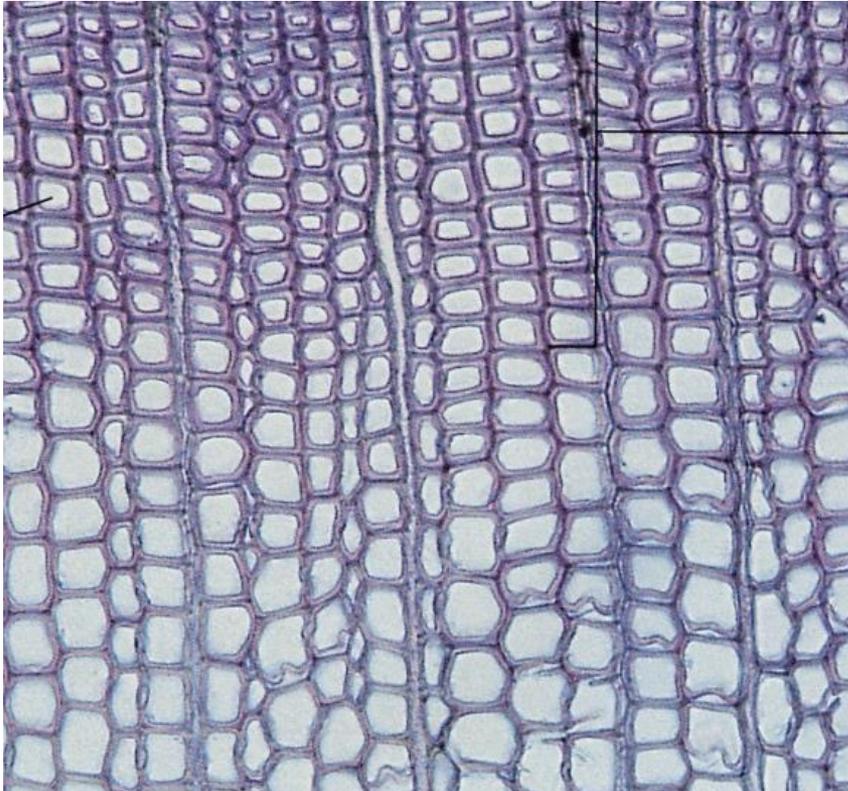
Gimnosperme: legno OMOXILO

Angiosperme: legno ETEROXILO

XILEMA SECONDARIO = LEGNO

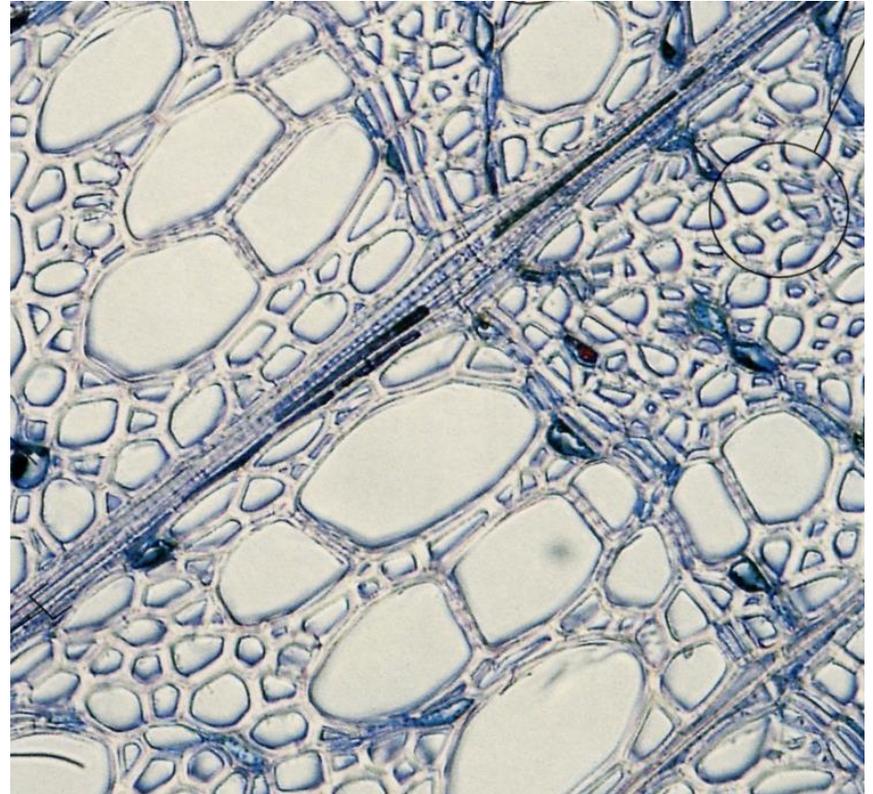
Legno OMOXILO:

formato da sole fibrotracheidi;
raggi midollari uniseriati

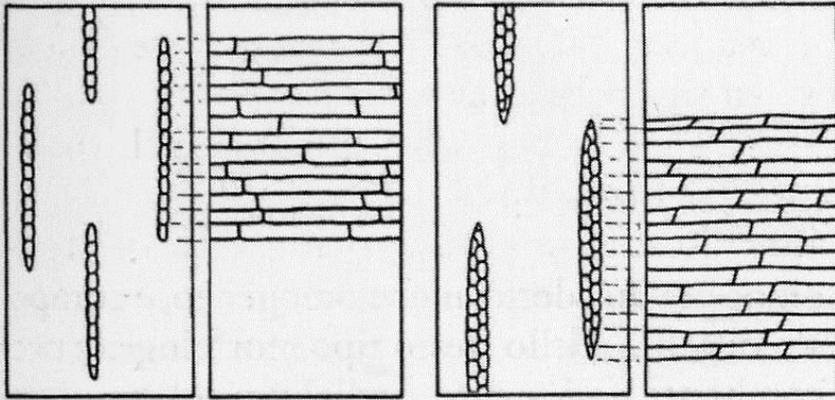


Legno ETEROXILO:

formato da trachee, fibre,
tracheidi;
raggi midollari uni- e pluriseriati



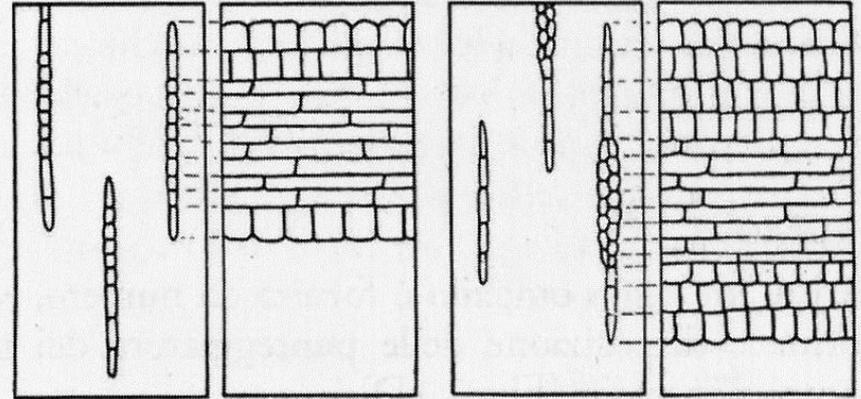
raggi omogenei



uniseriati

pluriseriati

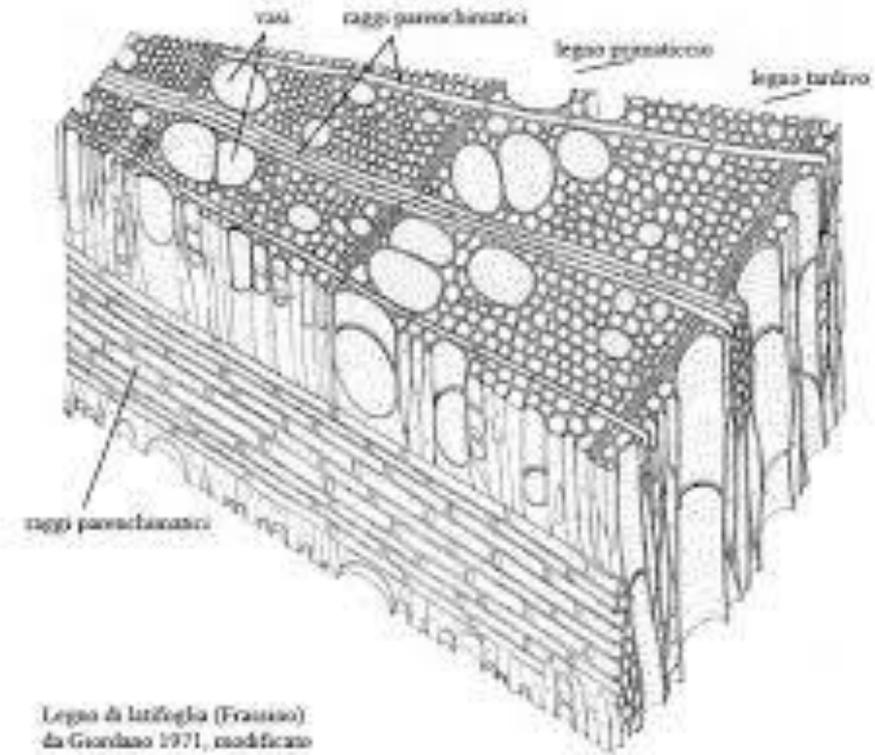
raggi eterogenei

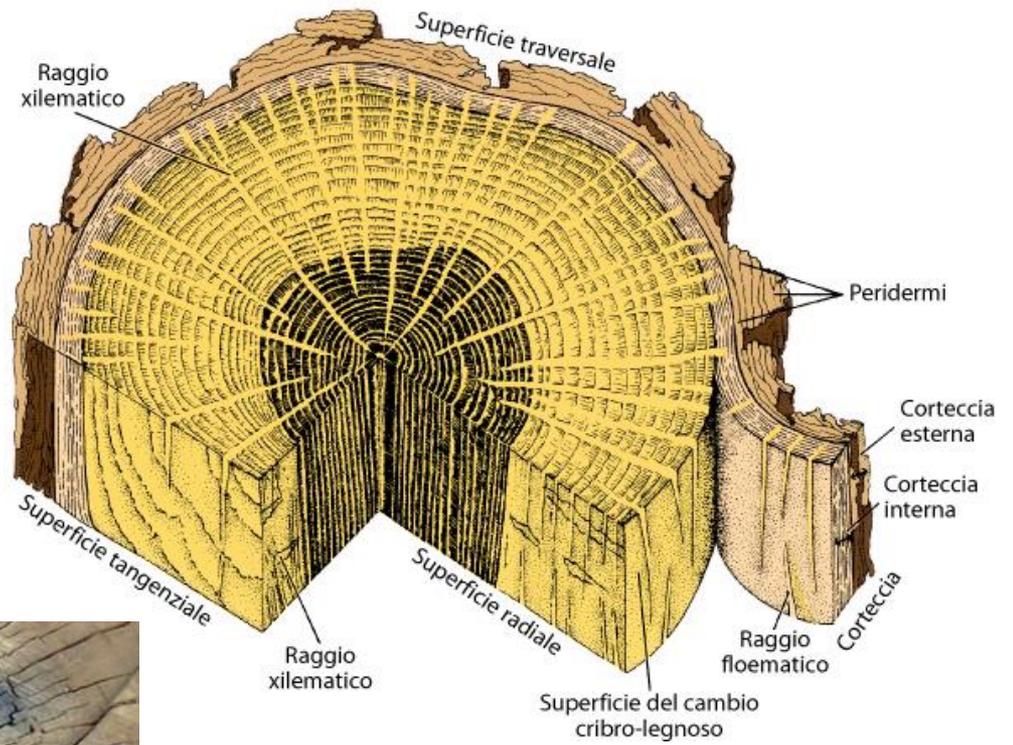


uniseriati

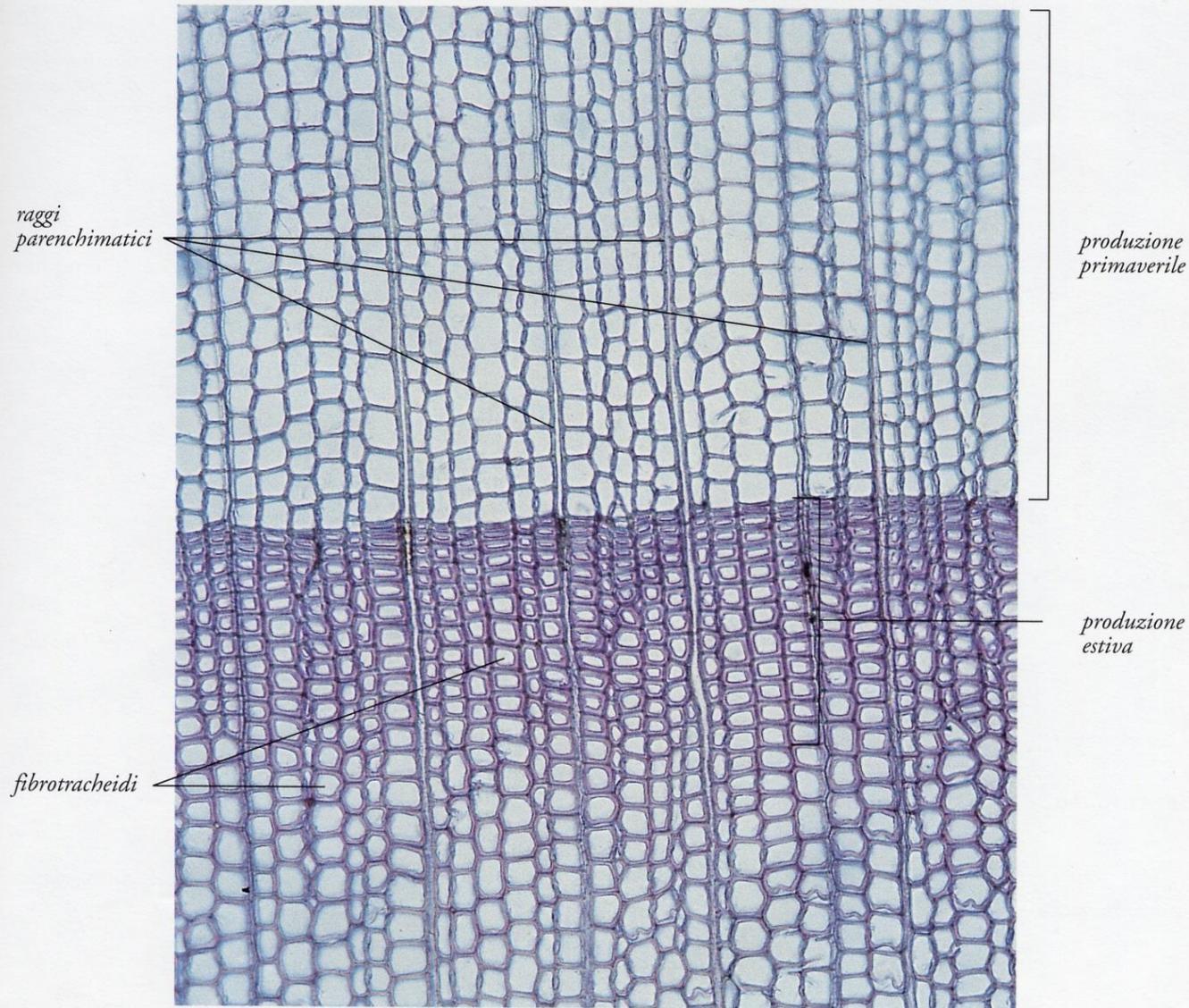
uniseriati e pluriseriati

Raggi midollari del LEGNO





(XILEMA SECONDARIO) LEGNO OMOXILO



Legno di abete bianco (*Abies alba* Mill., fam. Pinaceae).

Sezione trasversale. x 100 (120)

Il taglio trasversale consente di osservare la dimensione minore (il lume) delle fibrotracheidi, e il decorso dei raggi, che mostrano la loro lunghezza e spessore. I vasi della produzione primaverile hanno lume più ampio e parete meno ispessita; quelli della produzione estiva hanno

(XILEMA SECONDARIO) LEGNO OMOXILO



Legno di abete bianco (*Abies alba* Mill., fam. Pinaceae).

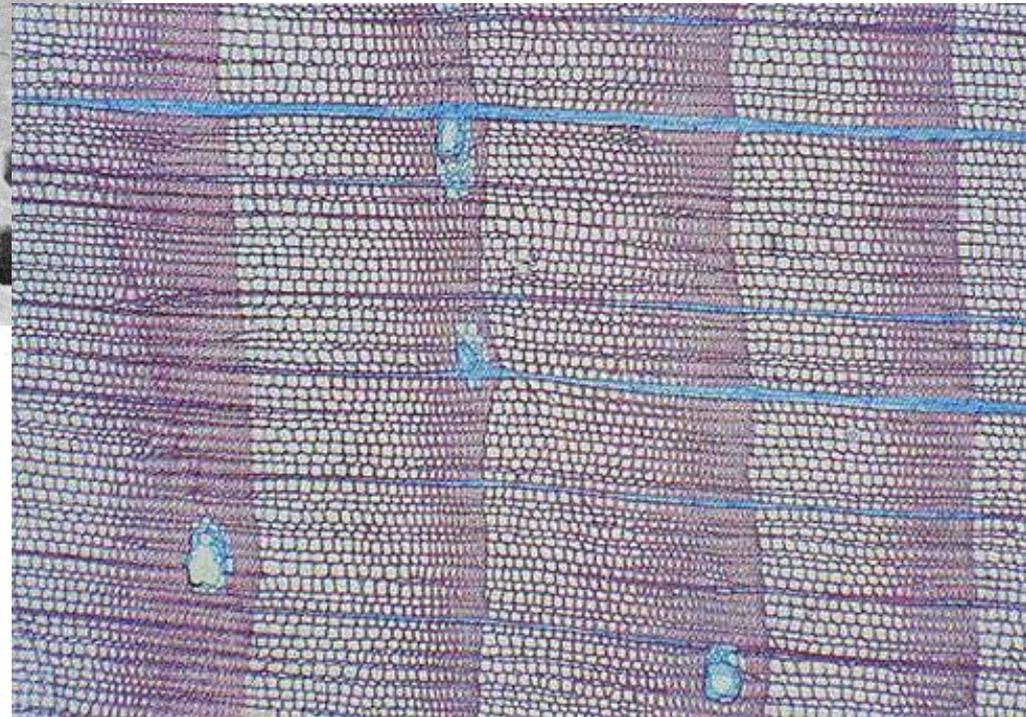
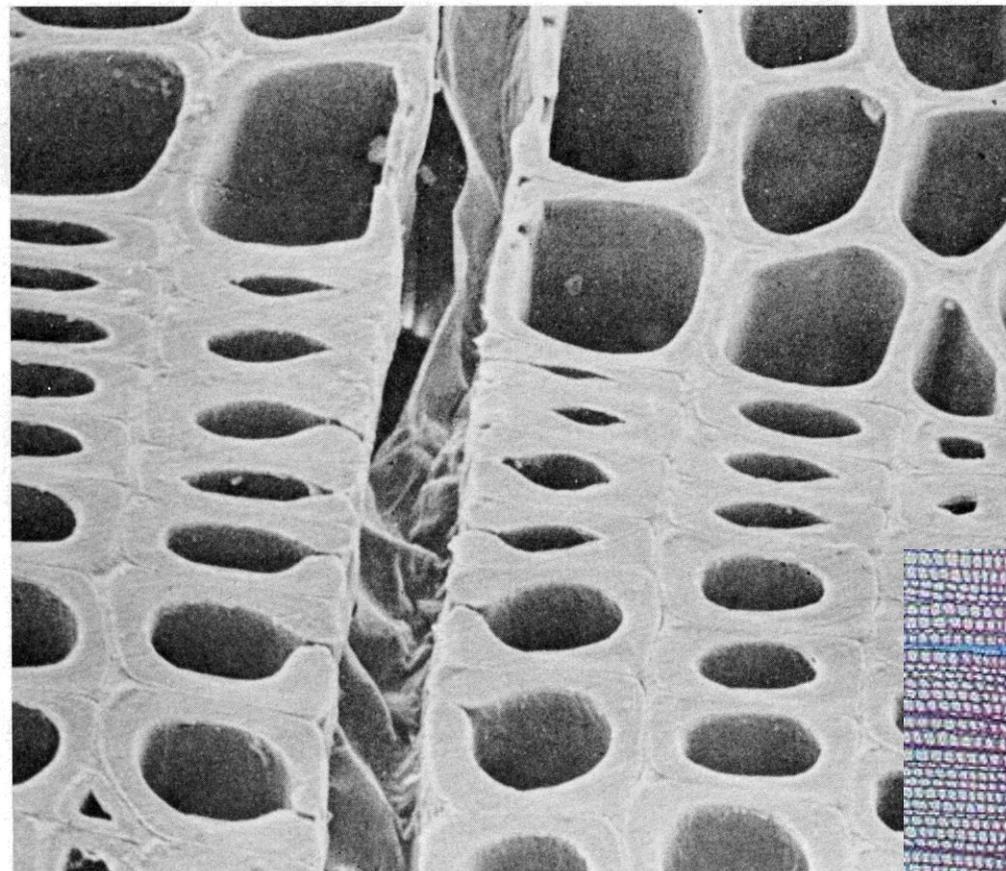
Sezione longitudinale tangenziale. x 200 (200)

Il taglio longitudinale tangenziale mostra l'altezza e lo spessore dei raggi.

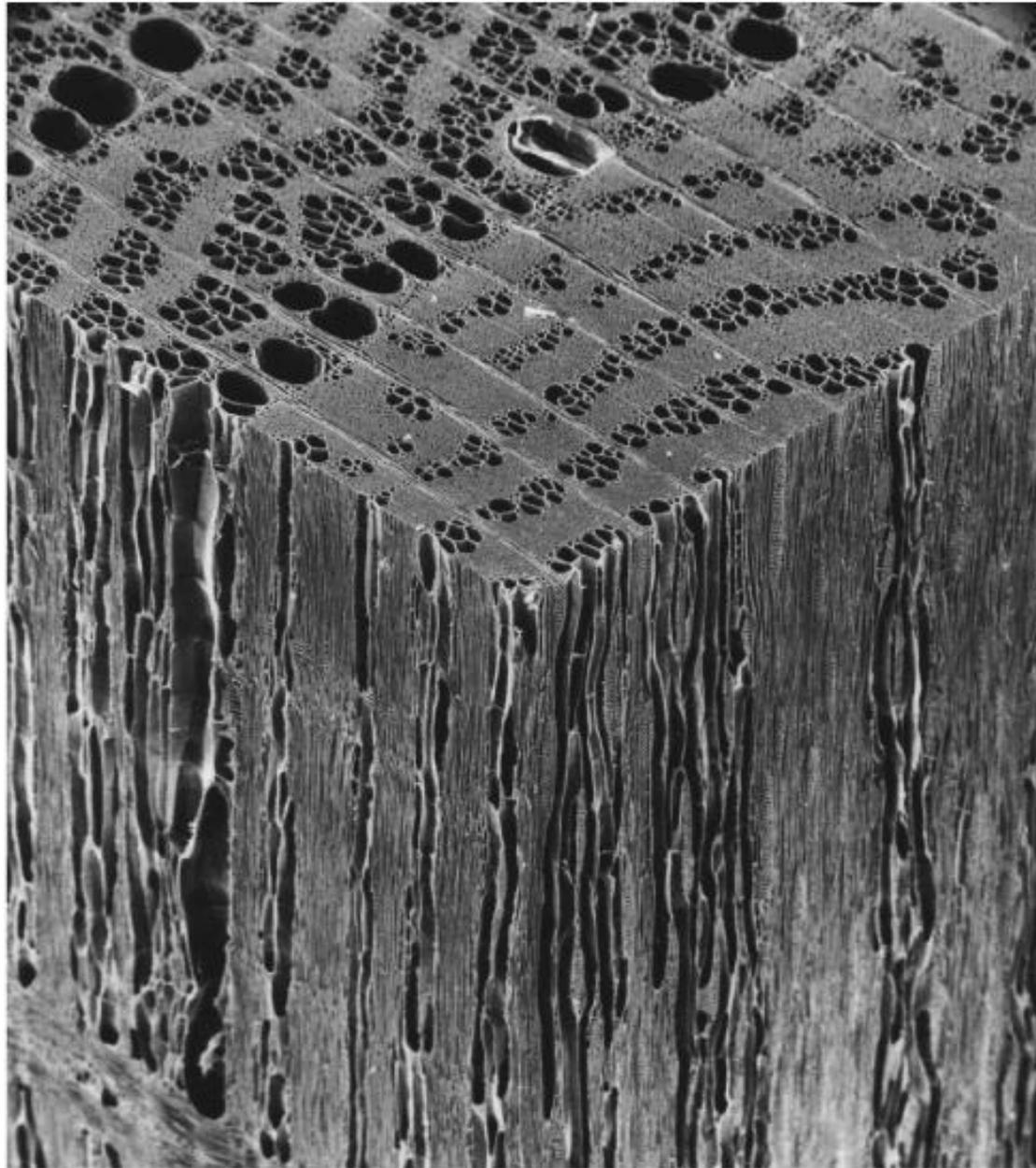
(XILEMA SECONDARIO) LEGNO OMOXILO

Limite tra due anelli di crescita nel legno di una gimnosperma (pino) visto a forte ingrandimento al microscopio a scansione. In alto, legno primaverile formato da fibrotracheidi a lume largo con funzione prevalentemente di conduzione; in basso, legno estivo dell'anello di crescita precedente formato da fibrotracheidi a lume più stretto e parete più grossa con funzione prevalentemente di sostegno. Si vedono le lamelle mediane che cementano insieme le cellule. Il canale al centro è un raggio midollare.

(Da B.A. Meylan and B.G. Butterfield, «Three-dimensional structure of wood», Chapman & Hall, fig. 38 a pag. 50).

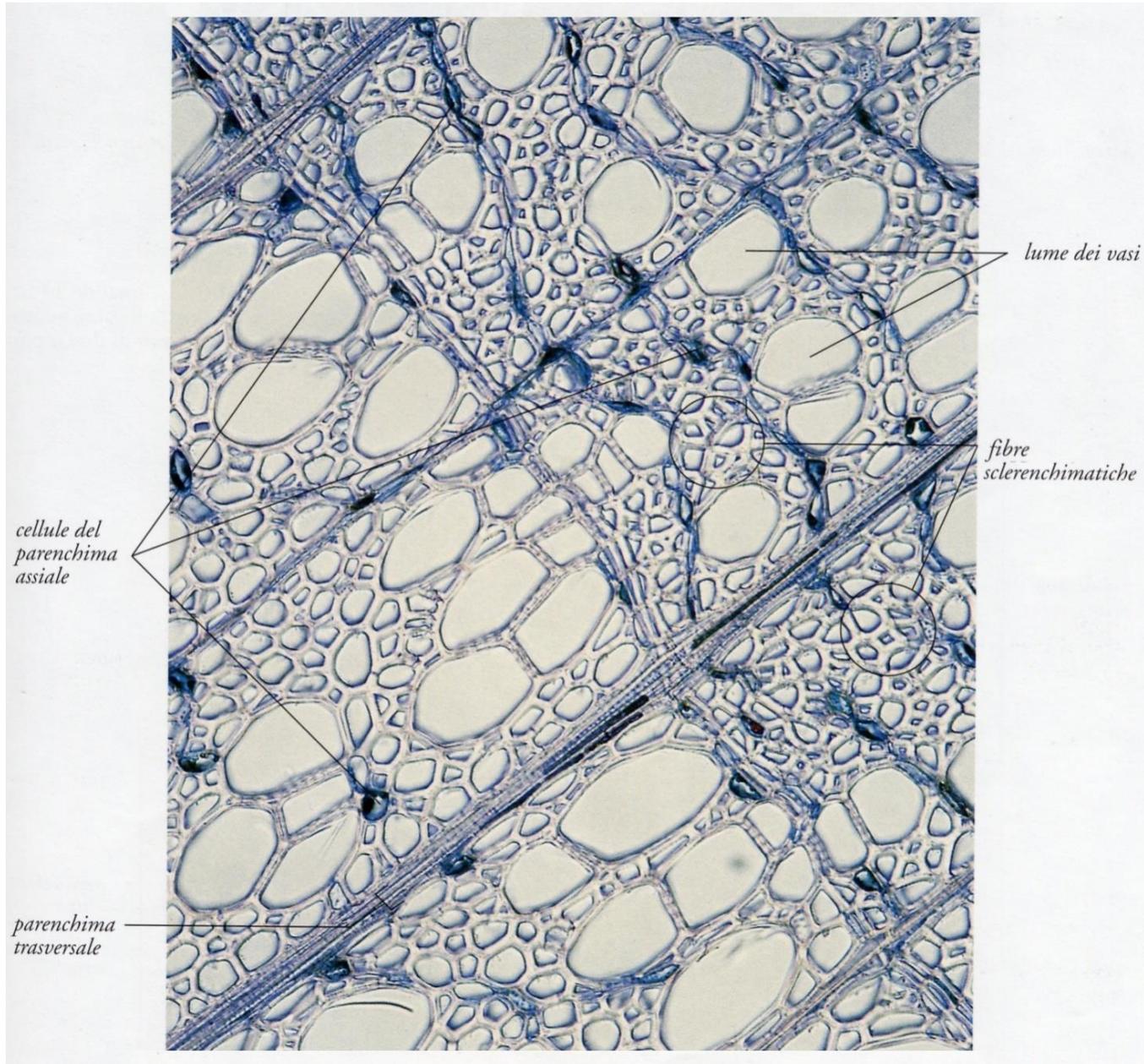


(XILEMA SECONDARIO) LEGNO ETEROXILO



25 mm

(XILEMA SECONDARIO) LEGNO ETEROXILO



(XILEMA SECONDARIO) LEGNO ETEROXILO



*vaso
con articolazioni
punteggiate*

Vaso punteggiato nel legno di noce (*Juglans* L., fam. Juglandaceae).

Sezione longitudinale. x 100 (120)

Vasi ancora più rigidi sono quelli *punteggiati*, in cui la parete secondaria è uniformemente distribuita su quella primaria tranne che a livello delle punteggiature: queste sono per lo più areolate.

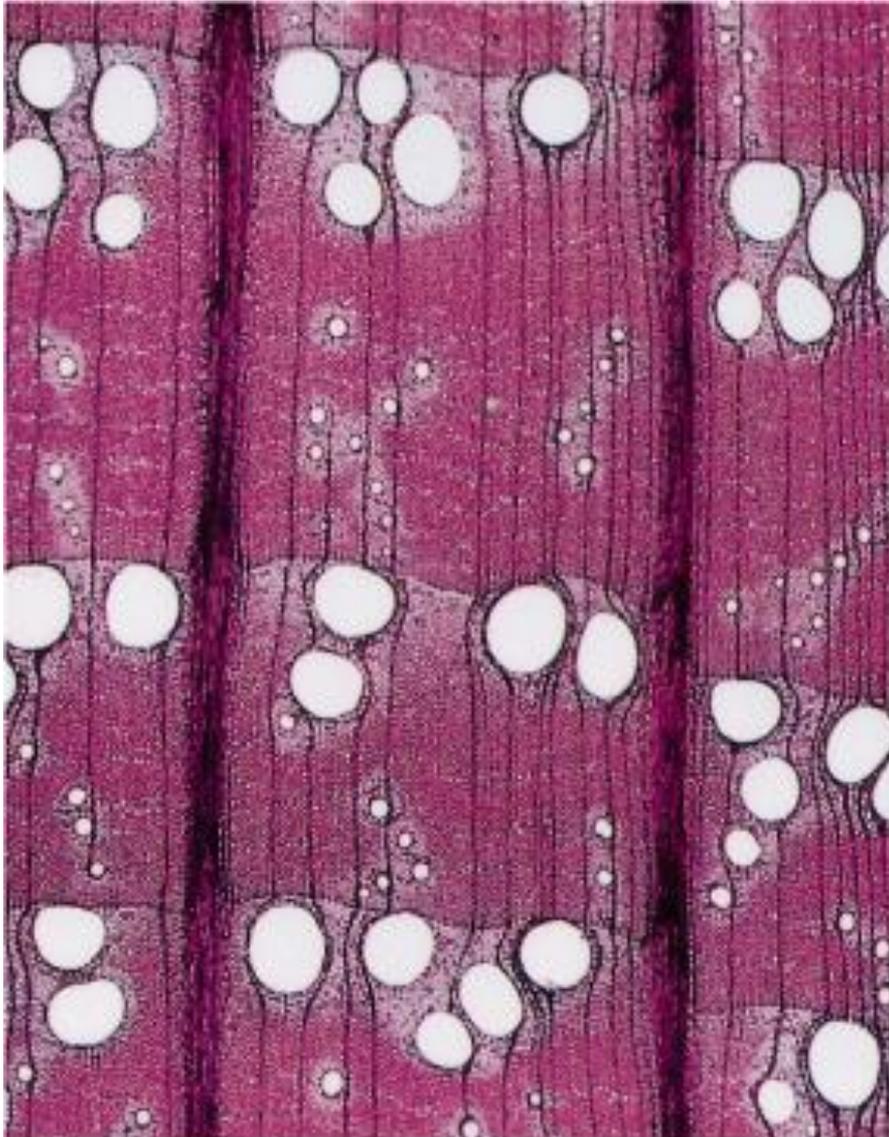
I vasi punteggiati sono del tipo aperto (trachee).

(XILEMA SECONDARIO) LEGNO ETEROXILO



Legno di frassino (*Fraxinus excelsior* L., fam. Oleaceae).
Sezione longitudinale tangenziale. x 200 (240 x)

(XILEMA SECONDARIO) LEGNO ETEROXILO



(a)

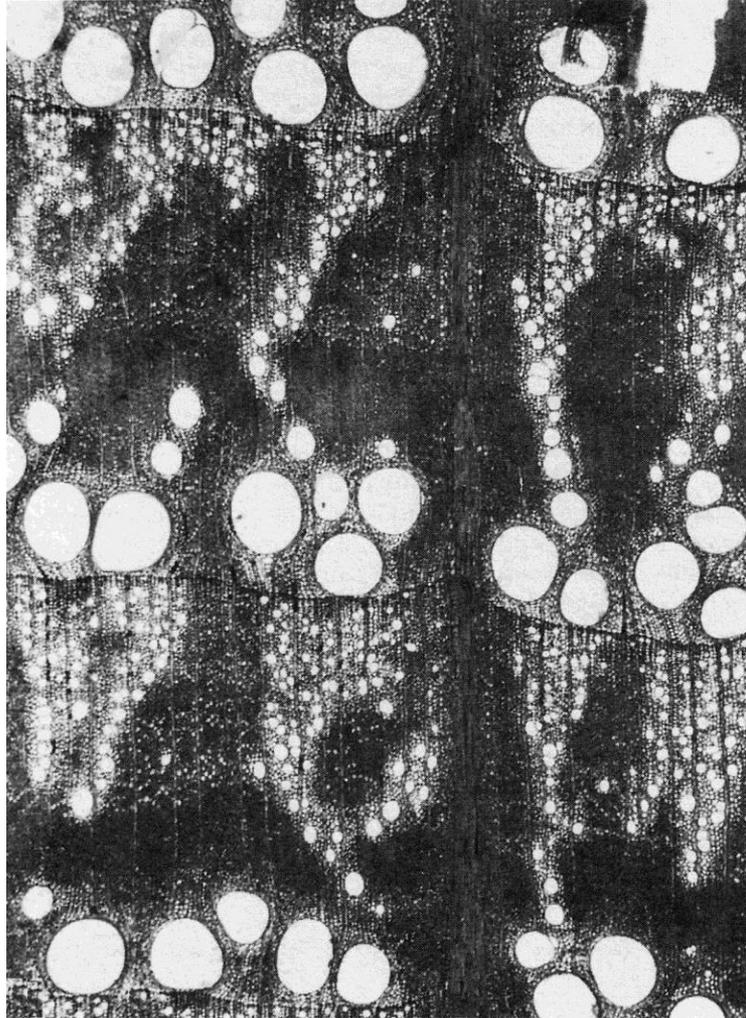
500 μ m



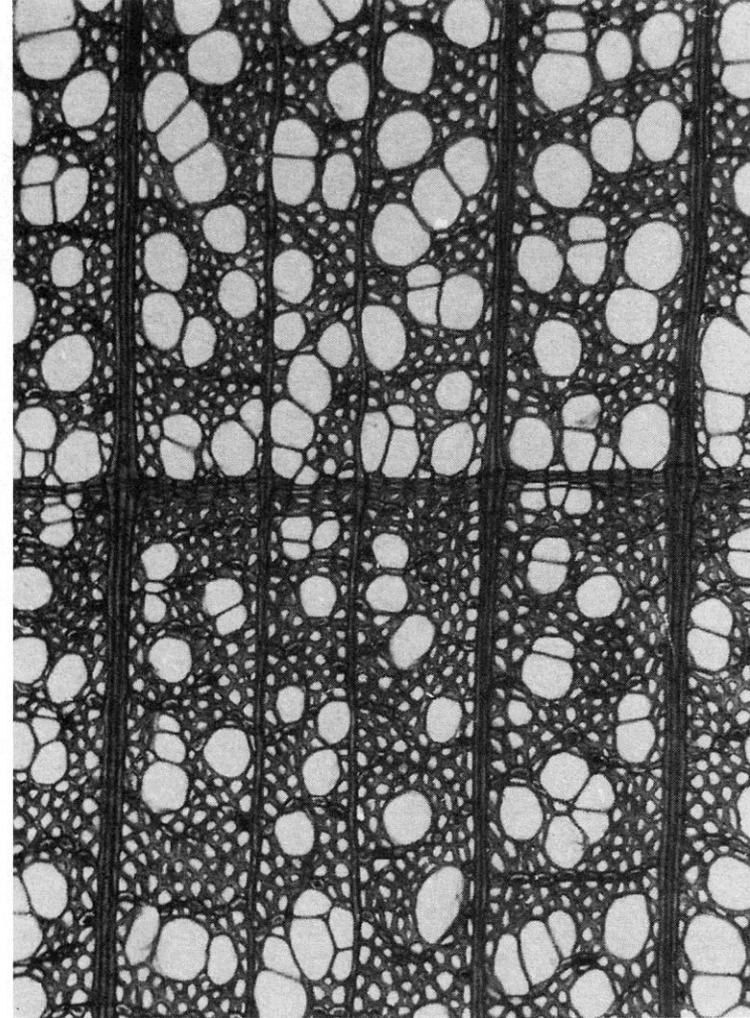
(b)

500 μ m

(XILEMA SECONDARIO) LEGNO ETEROXILO



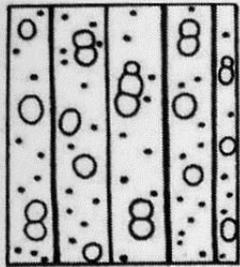
porosità anulare → funzionalità dei vasi per 1 anno solo (*Fraxinus, Castanea*)



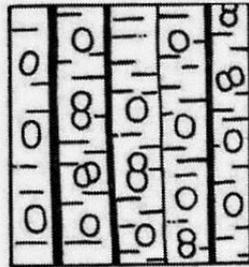
porosità diffusa → funzionalità dei vasi in più anni.

Il parenchima del LEGNO eteroxilo

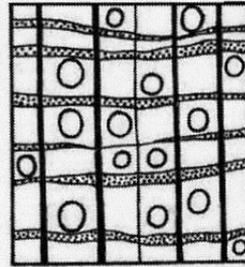
parenchima apotracheale



diffuso

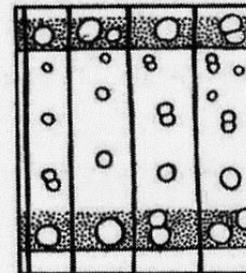


diffuso zonato

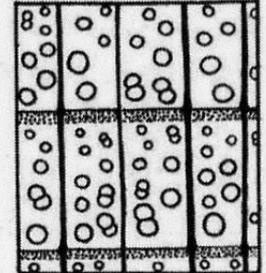


concentrico
o a bande

parenchima del limite dell'anello

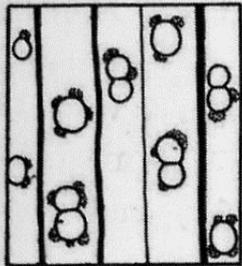


iniziale

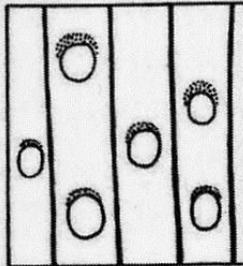


terminale

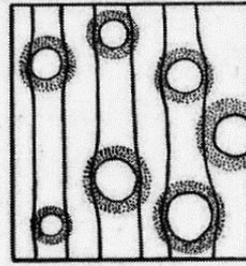
parenchima paratracheale



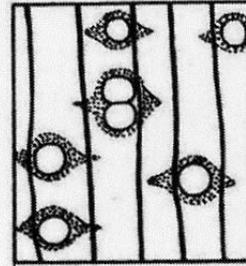
discontinuo



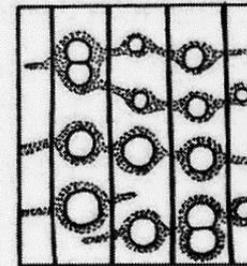
unilaterale



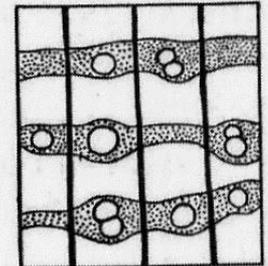
vasicentrico



aliforme



confluente
aliforme

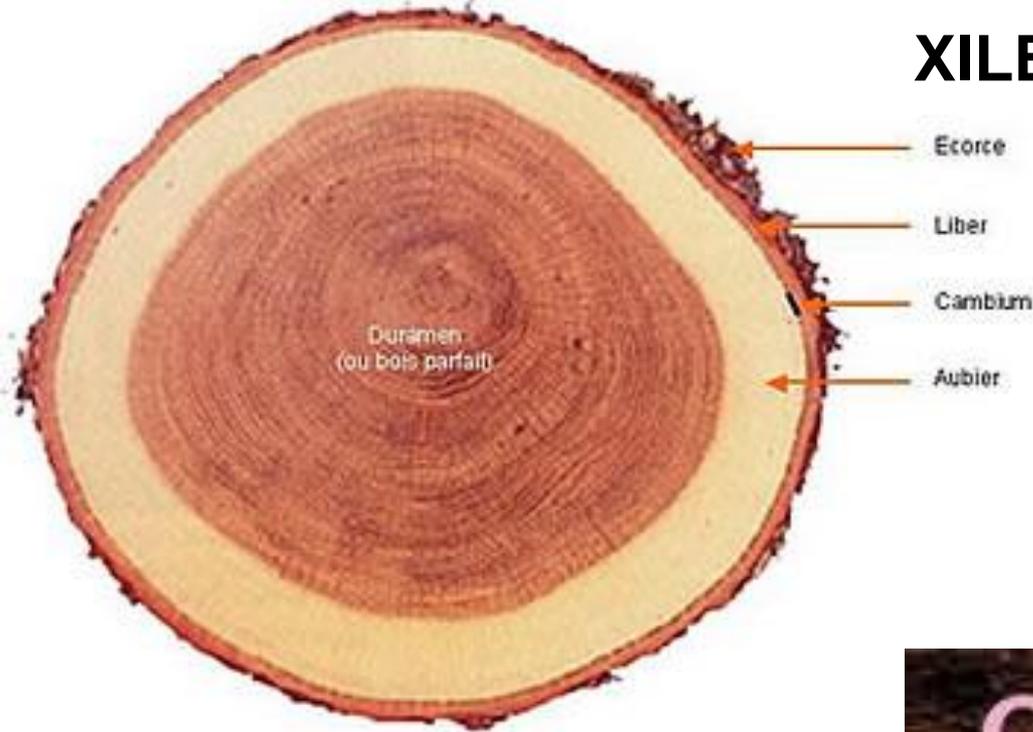


confluente
a bande

Rapporti tra proprietà meccaniche e struttura microscopica del legno

Le principali proprietà meccaniche di un legno (durezza, elasticità, resistenza a sforzi di trazione e compressione) dipendono largamente dalla sua struttura microscopica. Queste proprietà possono variare entro una gamma enorme. Si va da legni durissimi come quello dell'olivo, del bosso, del mogano sino a legni molto teneri come quello di balsa usato dagli aeromodellisti. La durezza di un legno è determinata dalle proporzioni fra i tre elementi (fibre, vasi, cellule parenchimatiche) e dal grado di ispessimento e lignificazione delle pareti. Nei legni duri prevalgono decisamente le fibre con parete spessa; i vasi sono piccoli e le cellule parenchimatiche scarse.

XILEMA SECONDARIO o LEGNO



Legno vivo

Morte = processo attivo → tulle! e silicizzazione (teak); ossidazione dei tannini → colorazione intensa e resistenza (ebano, mogano, palissandro)





Legno del violino → sonorità dello strumento. Il tipo di legno utilizzato oggi dai liutai per la costruzione del violino è rimasto identico a quello usato ai tempi di Amati.

Abete rosso delle Dolomiti – per la tavola armonica, la catena interna e l’anima (legno elastico);

Acero di monte dei Balcani – per il fondo, il manico, il cavigliere con riccio e il ponticello;

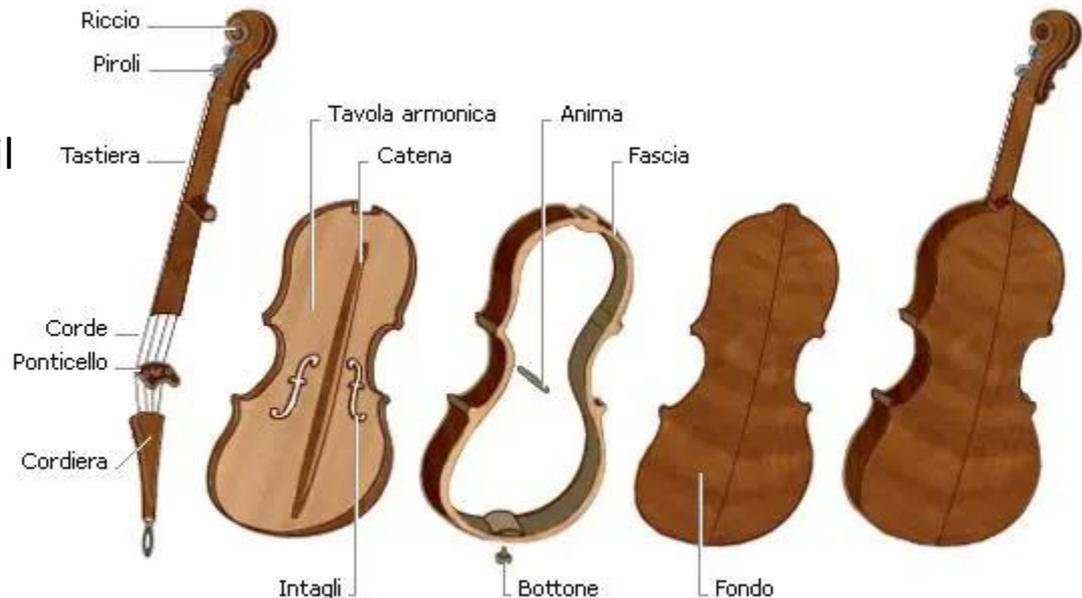
Ebano – per la tastiera, la montatura e il filetto;

Ciliegio – per il filetto

Palissandro – per la montatura;

Platano – a volte per il ponticello;

Bosso, Pero – per i pirolì o bischeri.



I violini di Stradivari.....

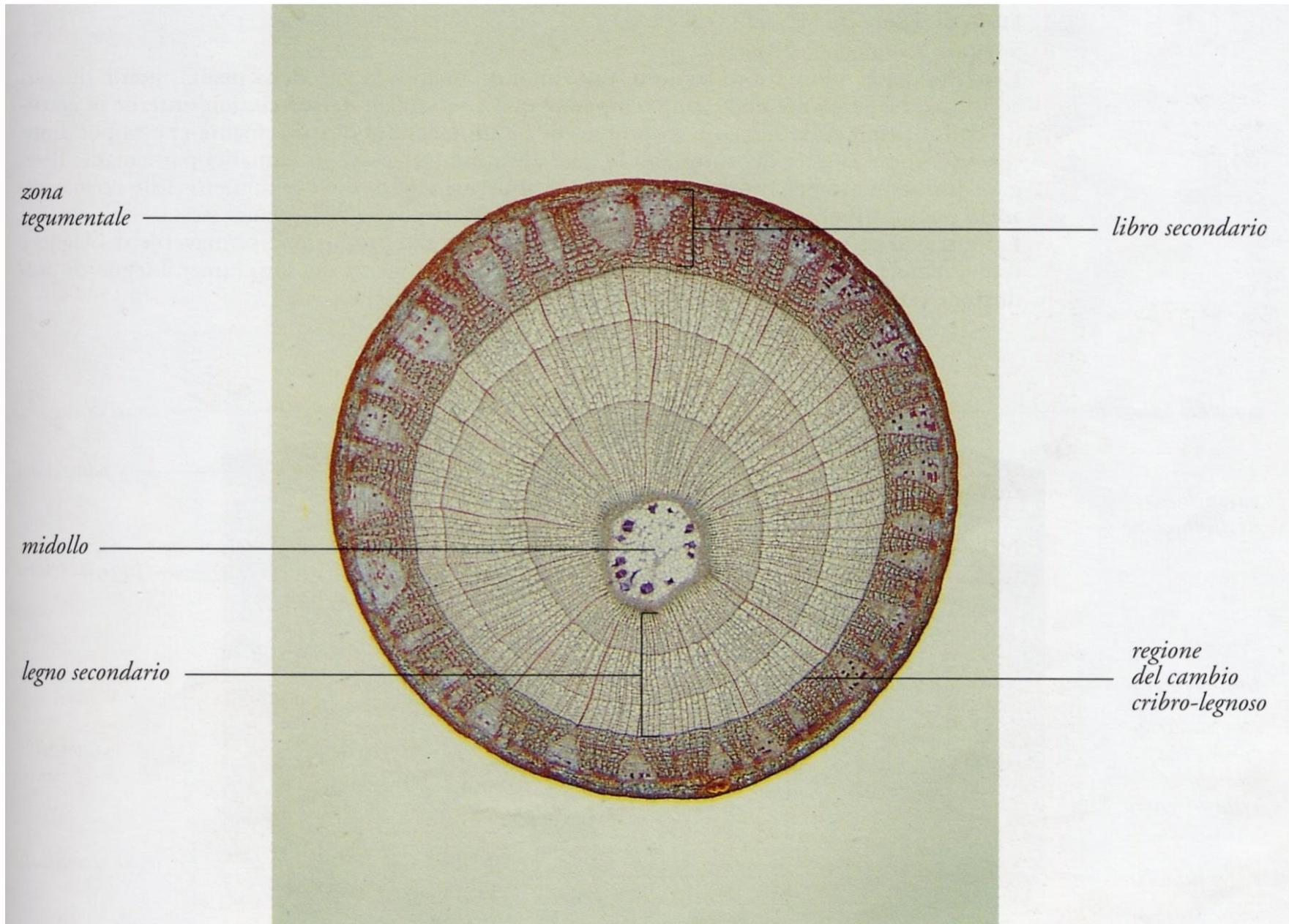
- Abete rosso della Val di Fiemme, foresta di Paneveggio (Trentino Alto Adige), “gli abeti di risonanza”
- Legno compatto, regolare, con dotti linfatici stretti e lunghi
- Piante cresciute durante la Piccola Glaciazione (1450-1550)



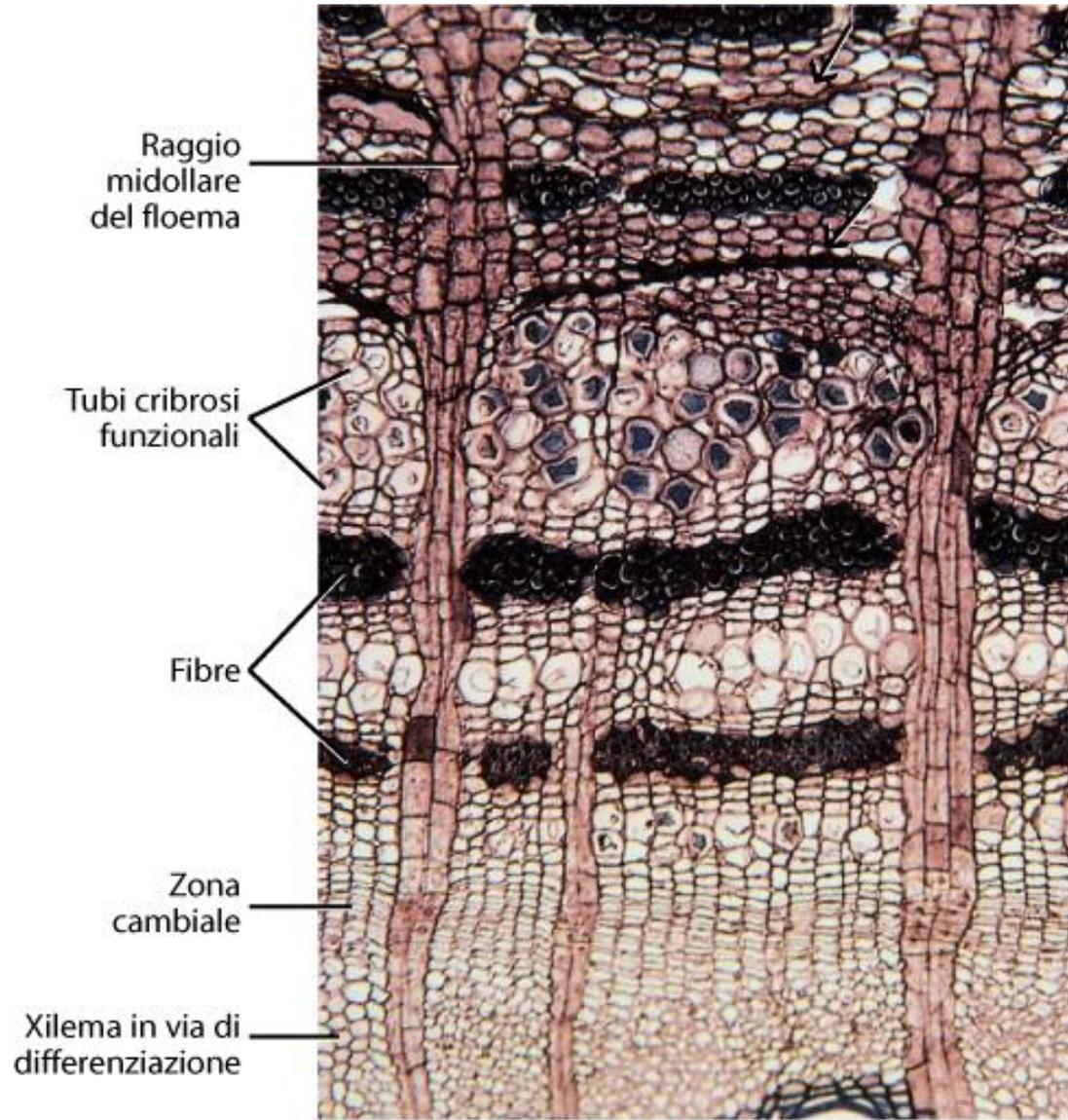
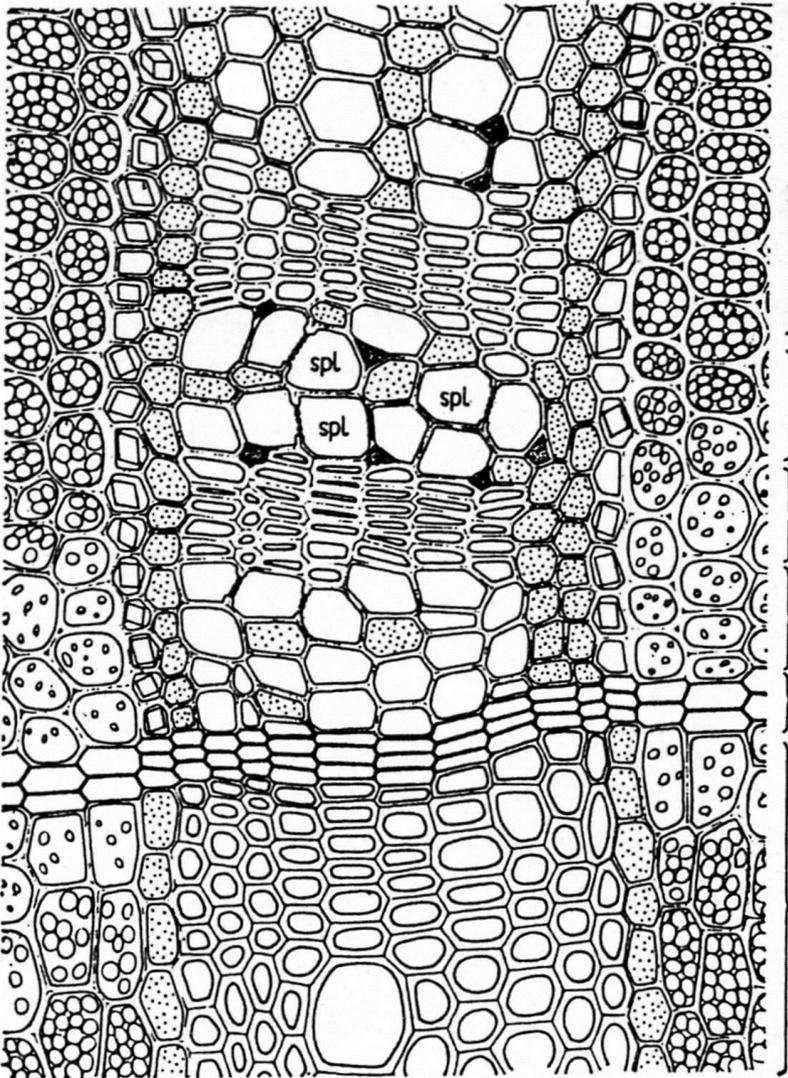




FLOEMA SECONDARIO o LIBRO



FLOEMA SECONDARIO o LIBRO



Raggio
midollare
del floema

Tubi cribrosi
funzionali

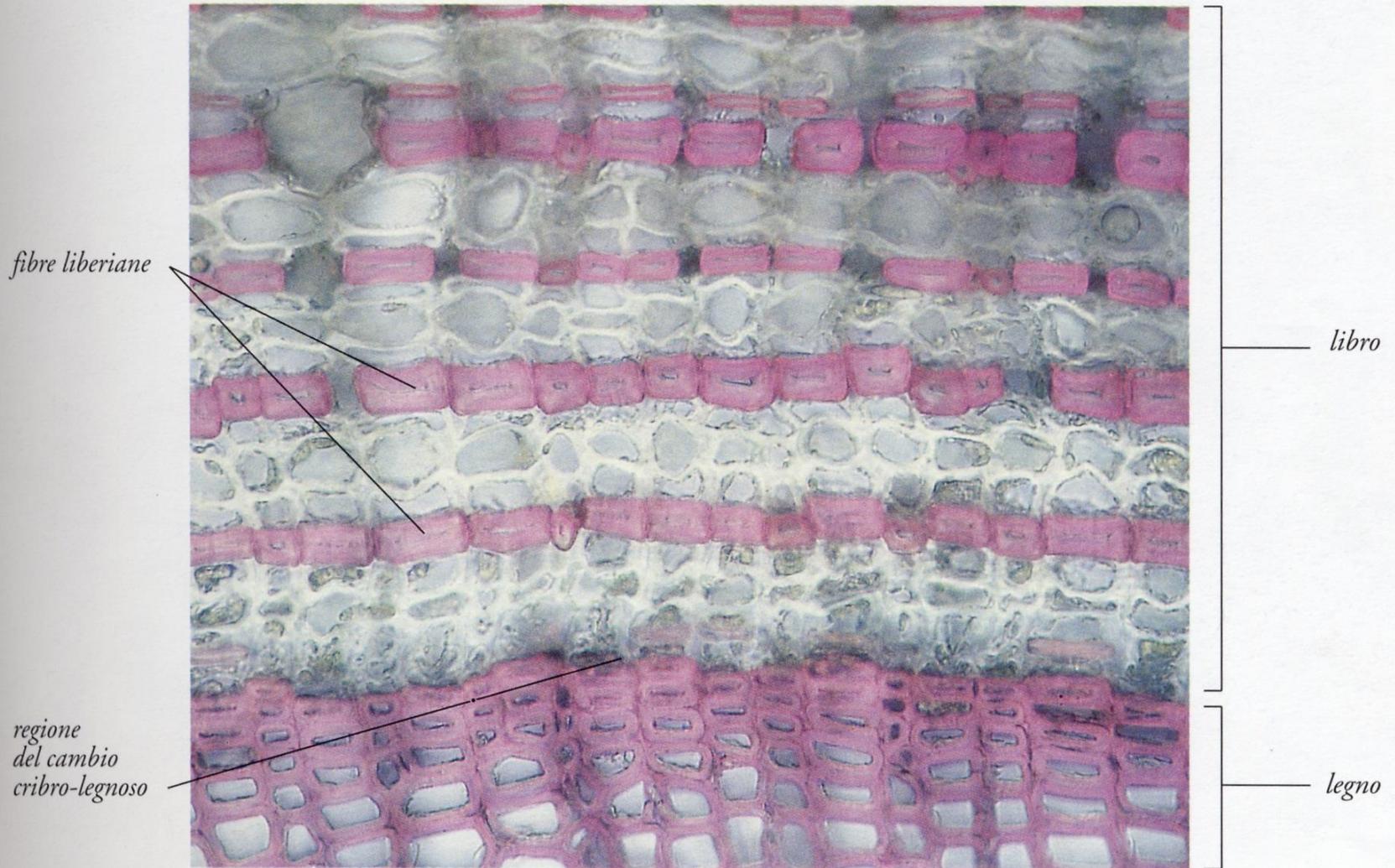
Fibre

Zona
cambiale

Xilema in via di
differenziazione

100 μ m

FLOEMA SECONDARIO o LIBRO

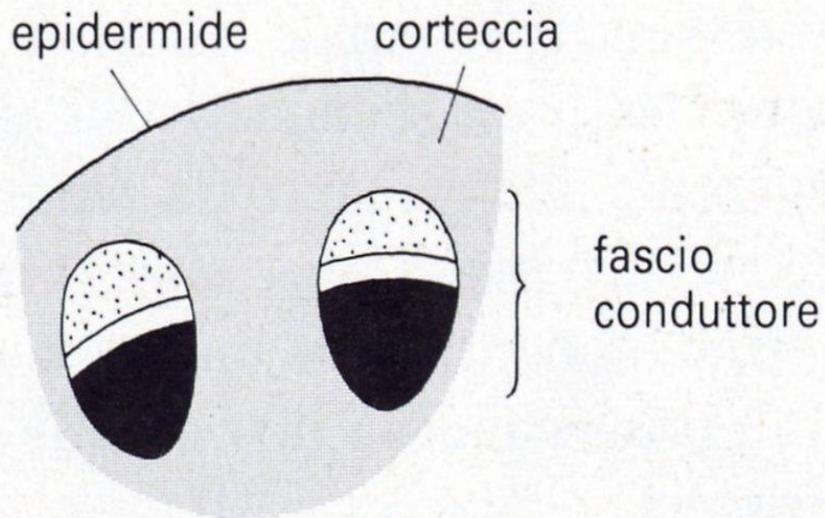


Fibre extraxilari nel libro del fusto di tuia (*Thuja plicata* D. Don., fam. Cupressaceae).

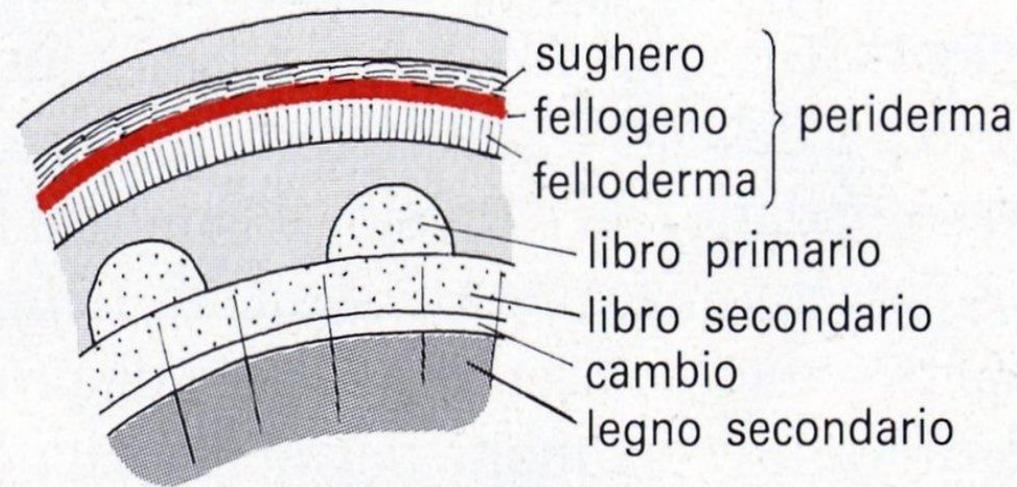
Sezione trasversale. x 400 (430)

Le fibre del libro si presentano qui in sottili bande regolarmente alternate agli altri elementi floematici: nella sezione appaiono di forma rettangolare, con lume cellulare molto ridotto. In questo tipo di piante il legno è privo di elementi ad esclusiva funzione meccanica.

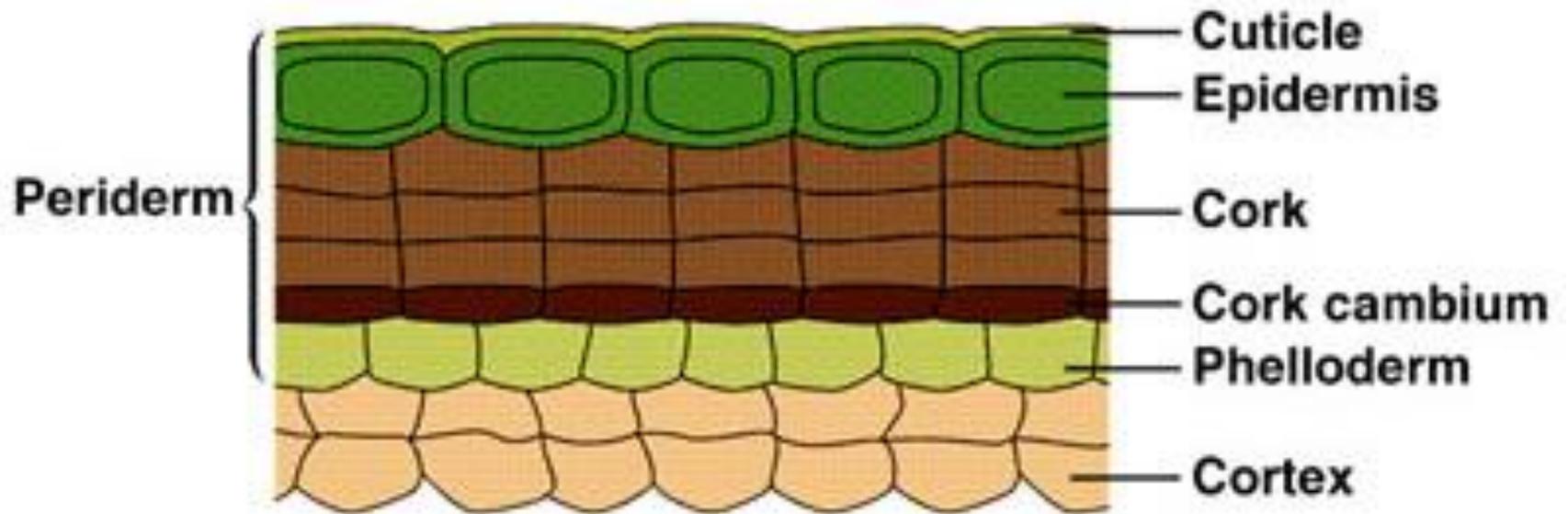
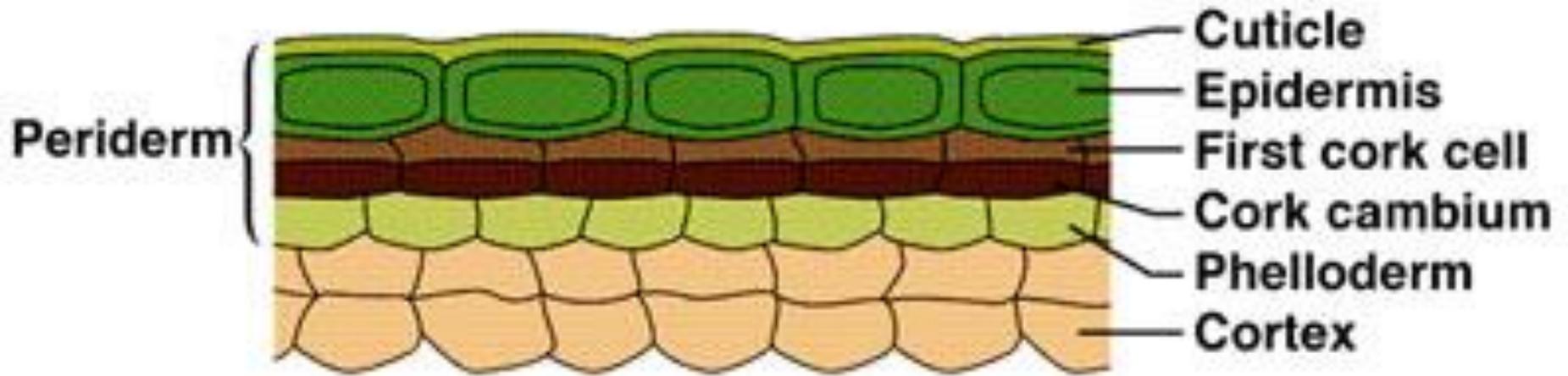
Nella parte più esterna del fusto, intanto...

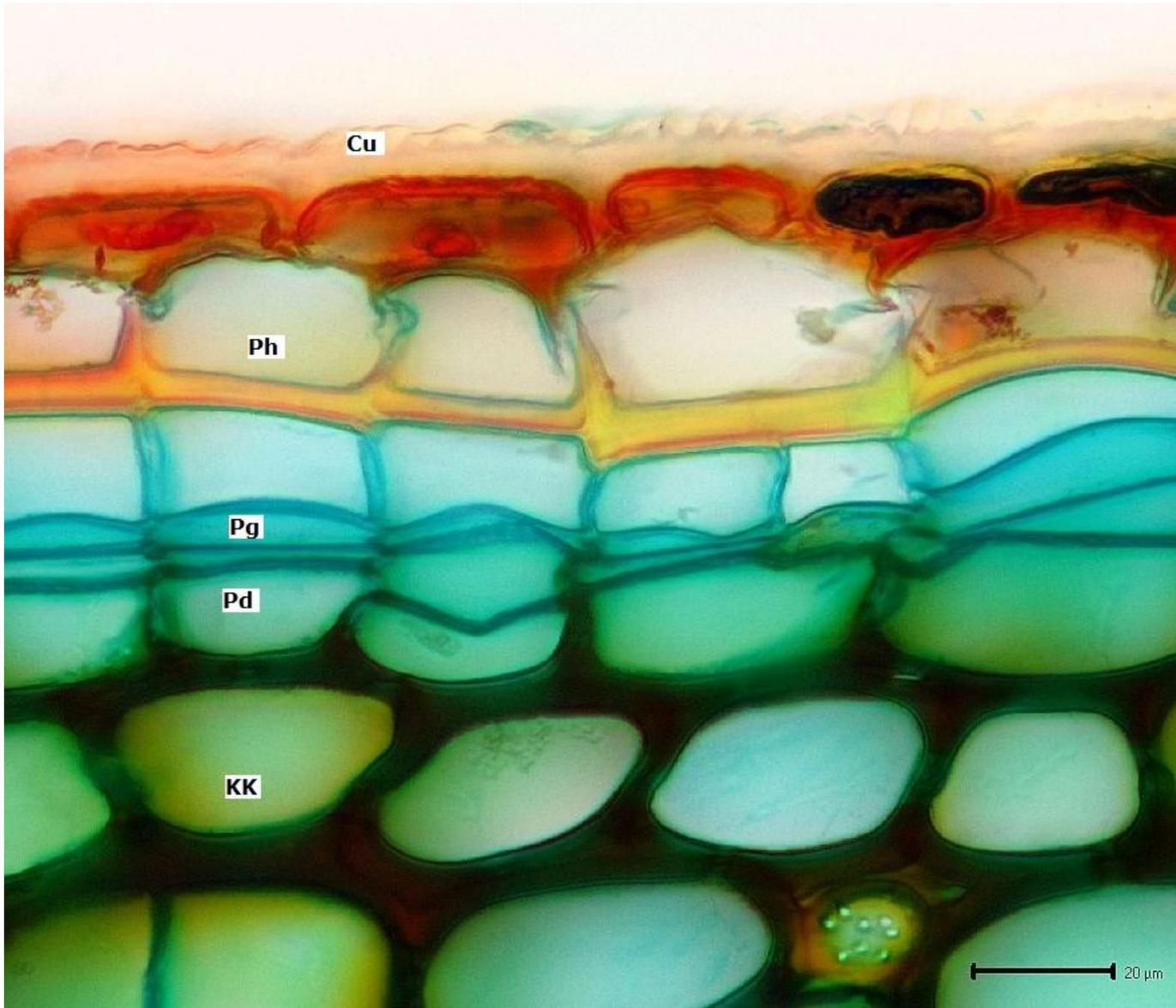


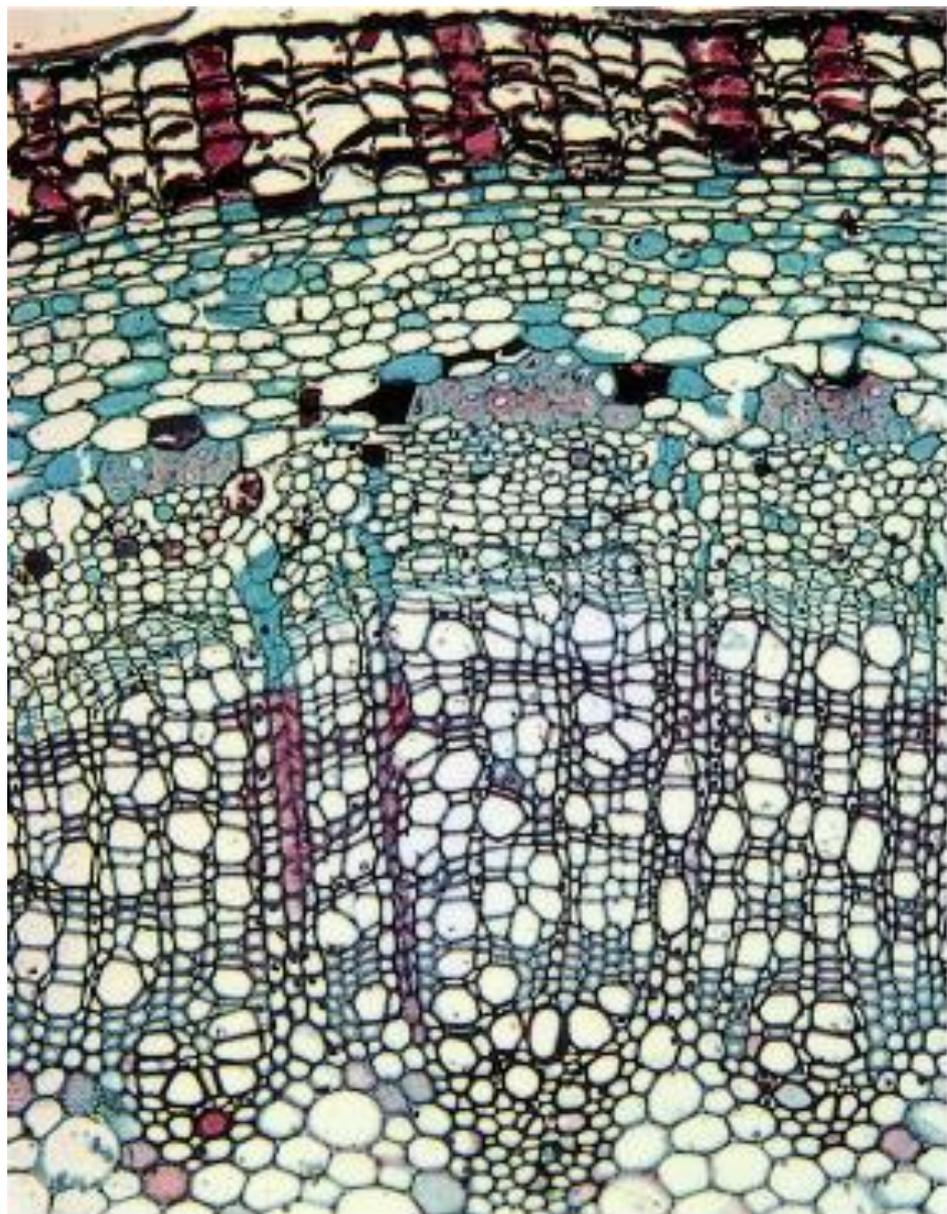
Struttura primaria.



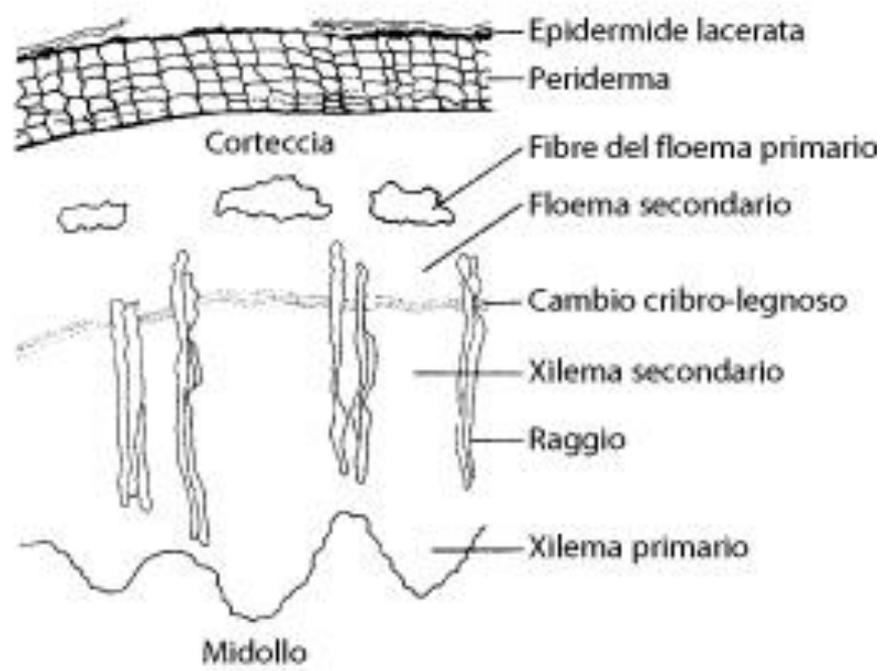
Nella corteccia primaria si forma il periderma.



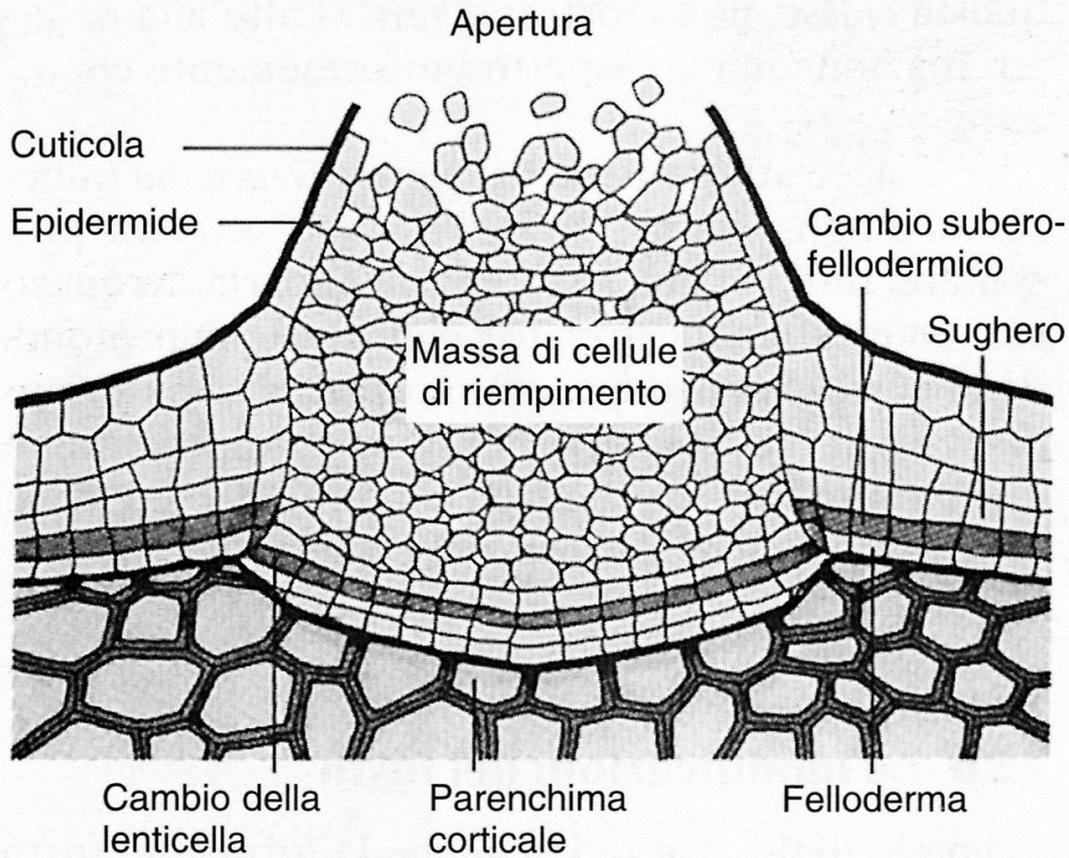
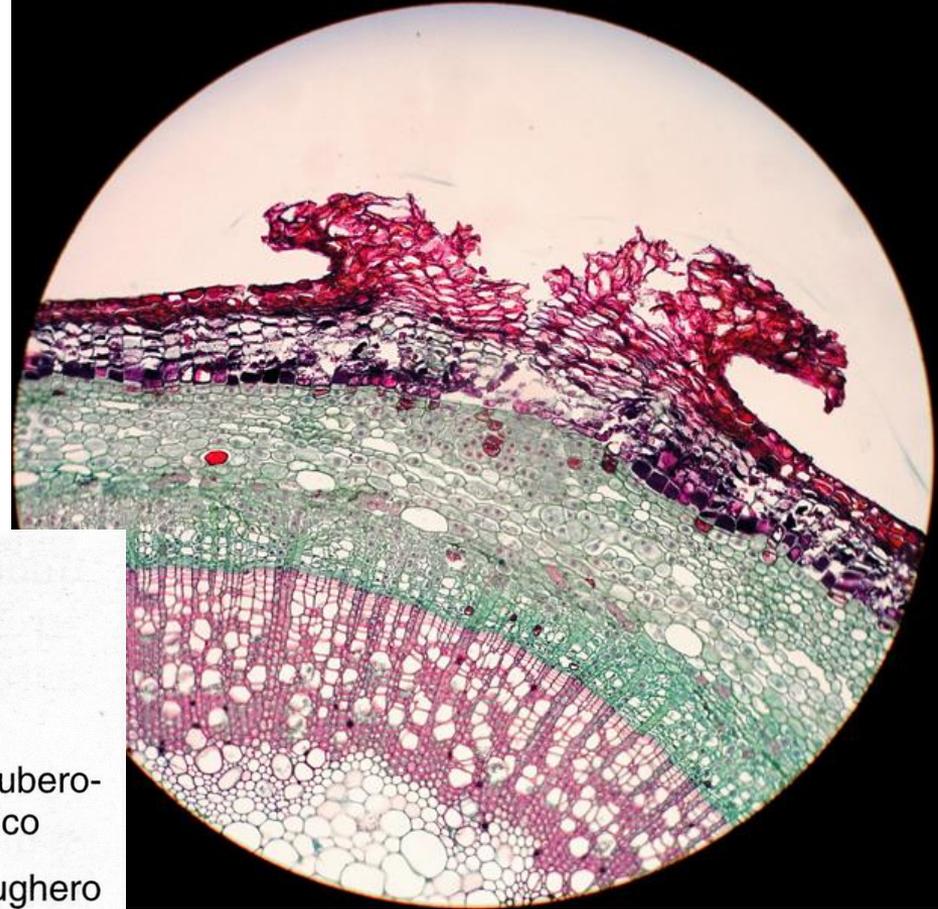




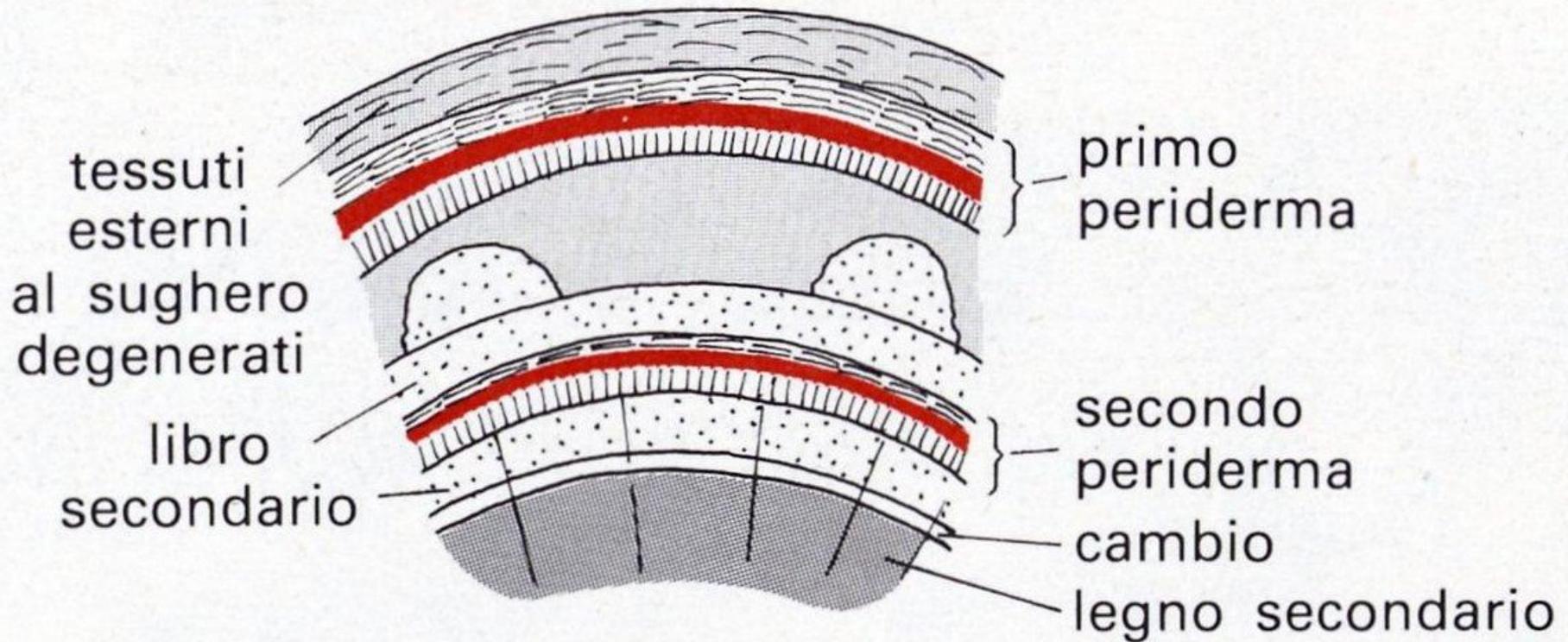
200 μ m



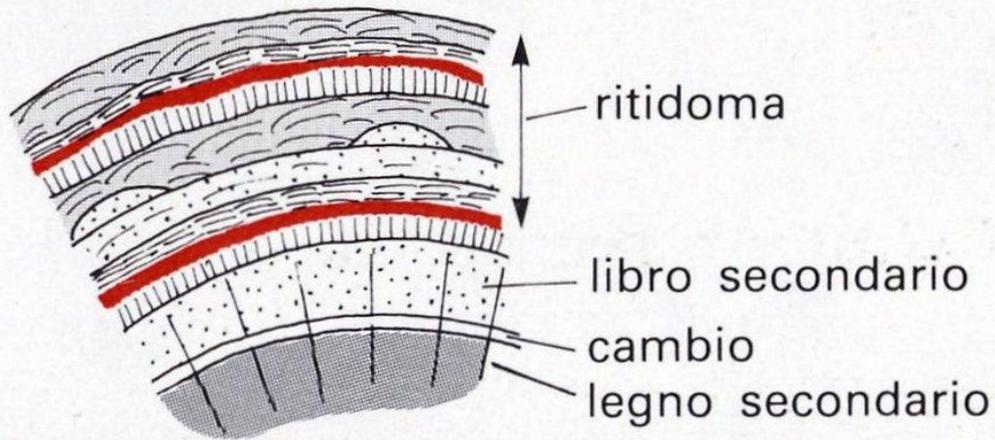
Lenticelle



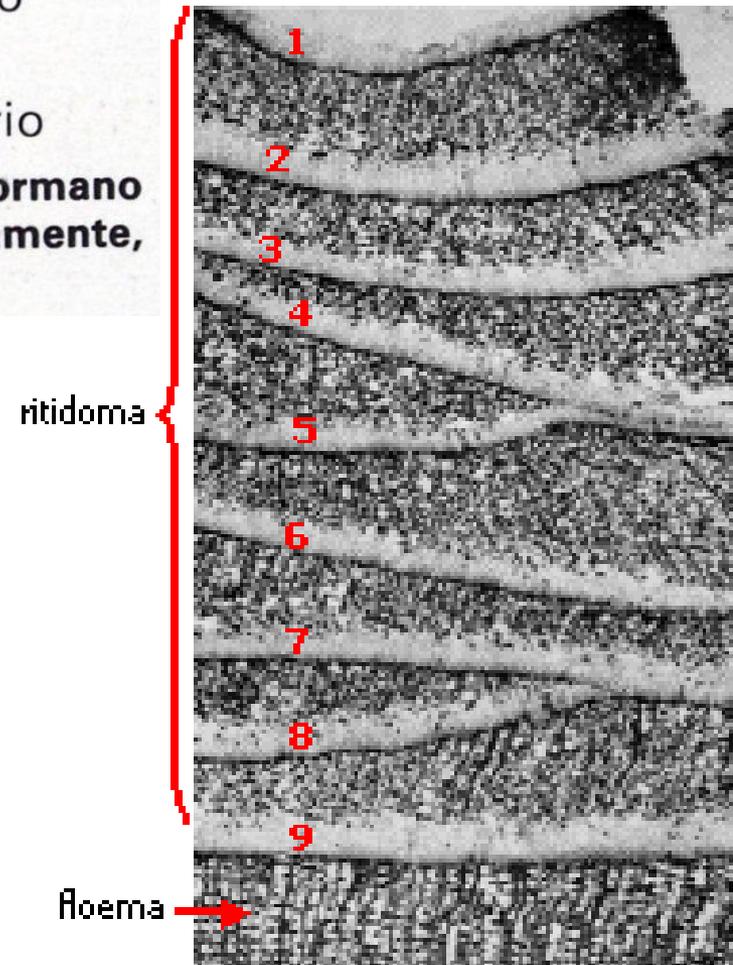
Ulteriore accrescimento in spessore del legno → il primo periderma viene lacerato → formazione di uno nuovo nello spessore del libro secondario. Tutto ciò che sarà esterno a questo nuovo periderma morirà. Il ciclo quindi si ripeterà più volte, formando il “**ritidoma**” degli alberi annosi...



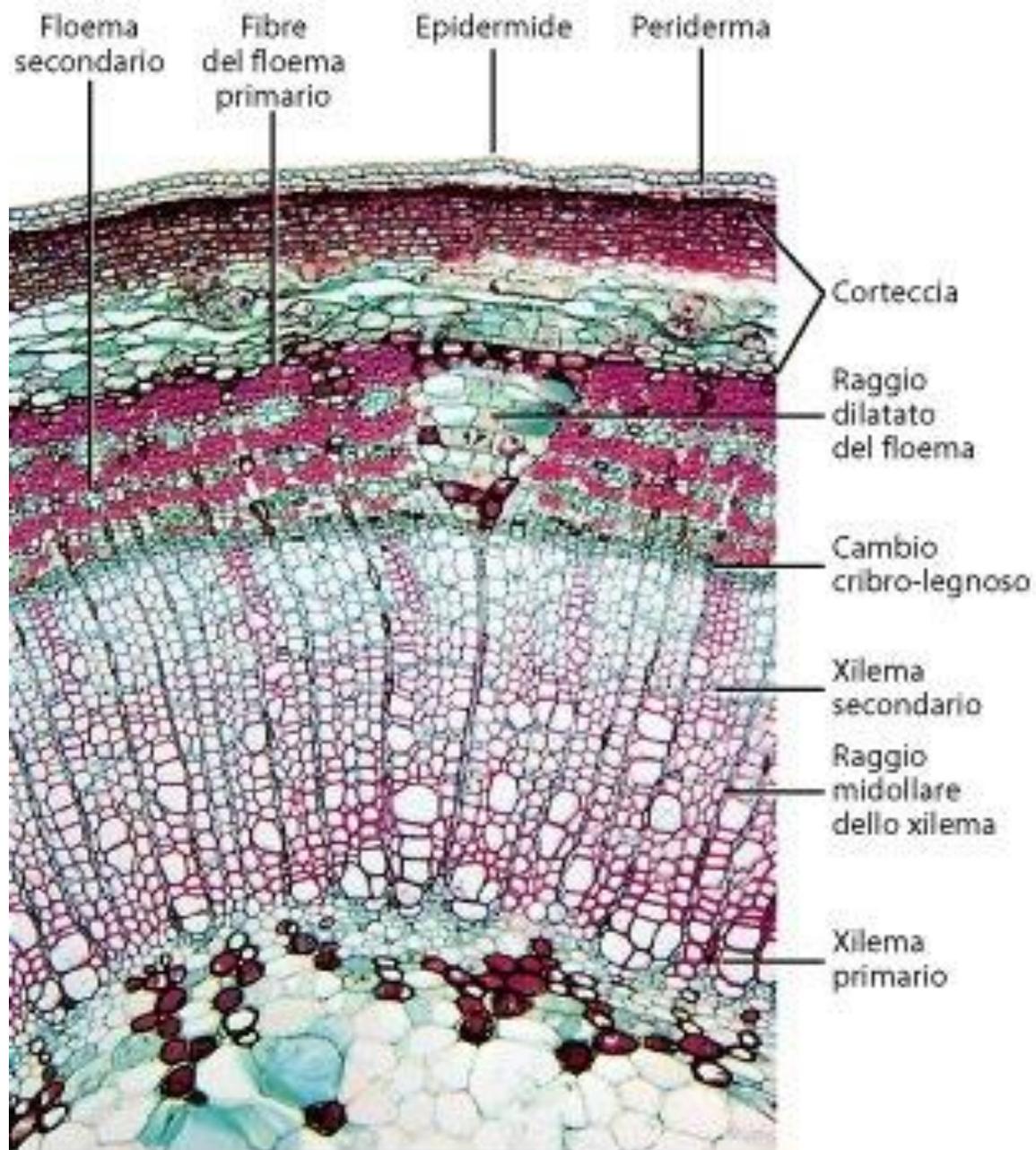
I tessuti esterni al periderma degenerano. Un secondo periderma si forma nello spessore del libro secondario.



I tessuti esterni al secondo periderma degenerano e formano il ritidoma. Un nuovo periderma si formerà più internamente, nel libro secondario.







(a)



COSA C'È DI VIVO IN UN FUSTO SECONDARIO?

Non molto, per la verità. Nell'ultimo periderma formato sono vive le cellule del fellogeno e del fello-derma, ma si tratta di uno strato dello spessore di poche cellule. Il floema funzionante arriva sino allo spessore di 1 mm; anche la zona cambiale è estremamente sottile. Nel legno sono vivi soltanto gli anelli di crescita più periferici, ma anche in questi le cellule vive spesso non superano il 10%. Sono vive infatti solo le cellule parenchimatiche e quelle dei raggi midollari: vasi e fibre che formano la gran massa del legno sono morti.

A proposito del legno non bisogna confondere «morto» con «funzionante». I vasi sono sempre fatti da cellule morte quando funzionano come tubazioni per il trasporto dell'acqua. La perdita della capacità di trasporto (di solito dovuta all'intrusione di bolle d'aria) non ha niente a che vedere con la morte delle cellule che era già avvenuta prima che il vaso cominciasse a funzionare.

MONOCOTILEDONI

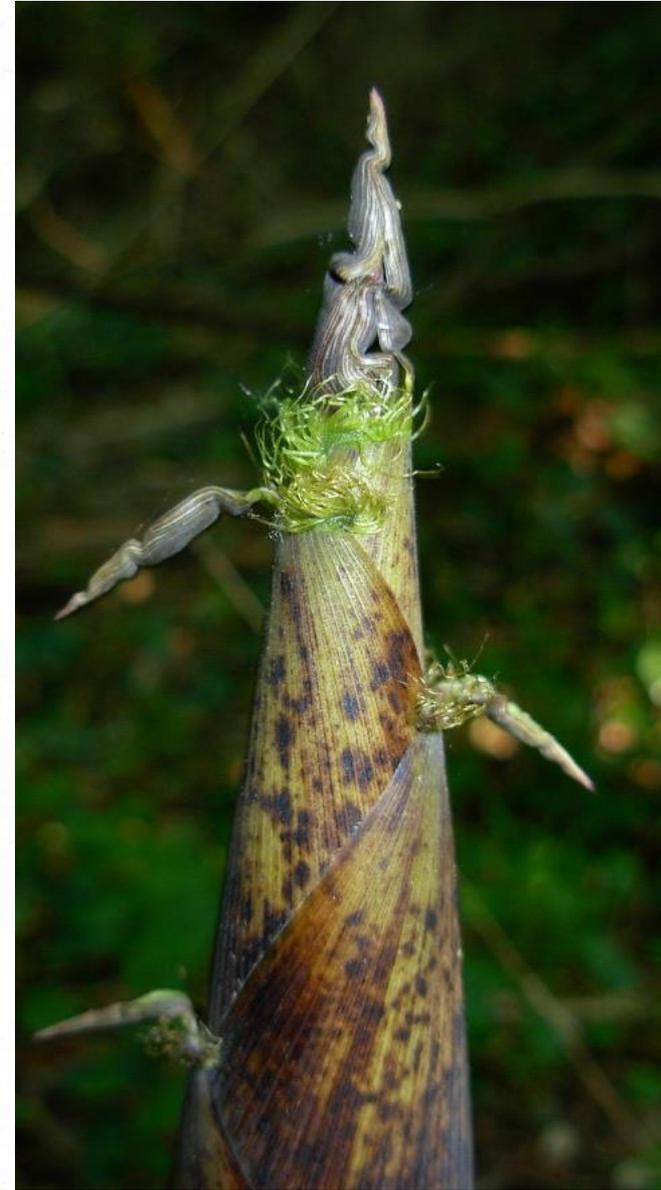
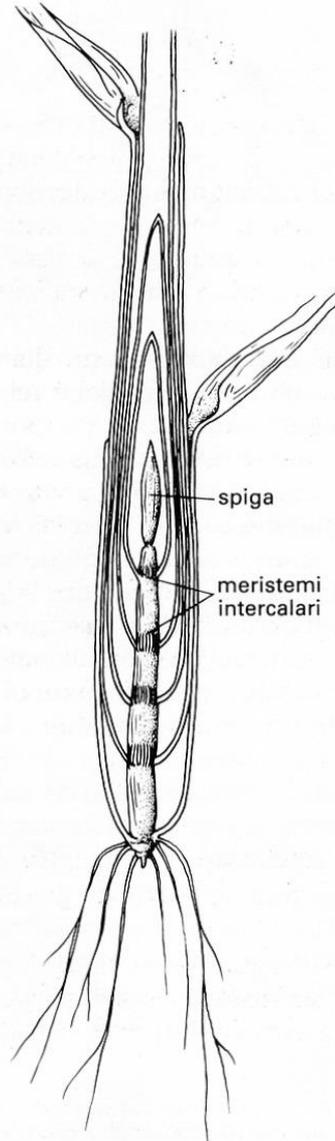
- il **CULMO** delle Graminaceae (Poaceae) et al.
- lo **STIPITE** delle Palme
- il **TRONCO** delle Dracene



MONOCOTILEDONI – il CULMO delle Graminaceae

Bambù:

- piante sempreverdi,
- Origine: regioni tropicali e sub-tropicali, Estremo Oriente (Cina e Giappone), spontanee anche in Africa, Oceania e America;
- Famiglia Graminaceae (Poaceae), >75 generi e >1200 specie
- Molte specie monocarpiche; altre maturità dopo 5 anni
- Ritmo di crescita più rapido al mondo



• Schema di una giovane pianta di frumento. La spiga è già formata, ma il fusto è ancora molto corto e interamente racchiuso dalle guaine delle foglie che sono inserite l'una nell'altra a cannocchiale.



Campanula alpina



Agave sp.



Tillandsia spp.



**Monocarpico =
hapaxant vs
policarpico**





***Yucca* sp.
(Joshua tree)**



***Aloe* sp.**



***Wilkesia* sp.**



Cordyline australis

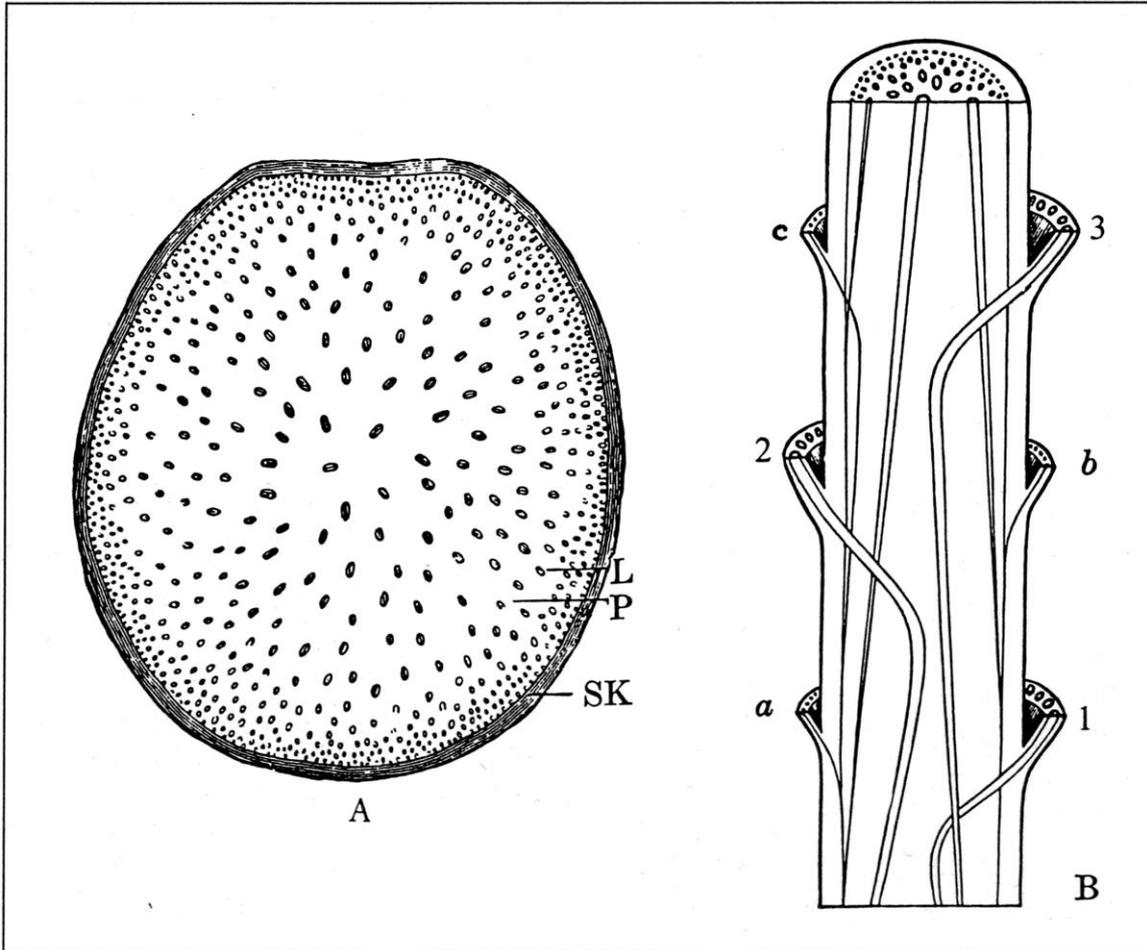
Alcune specie giganti possono arrivare sino a 15-20 metri; la più alta di tutte, *Dendrocalamus giganteus*, può raggiungere i 40 metri in altezza, con un diametro medio di 30 cm alla base del culmo (il fusto cavo).



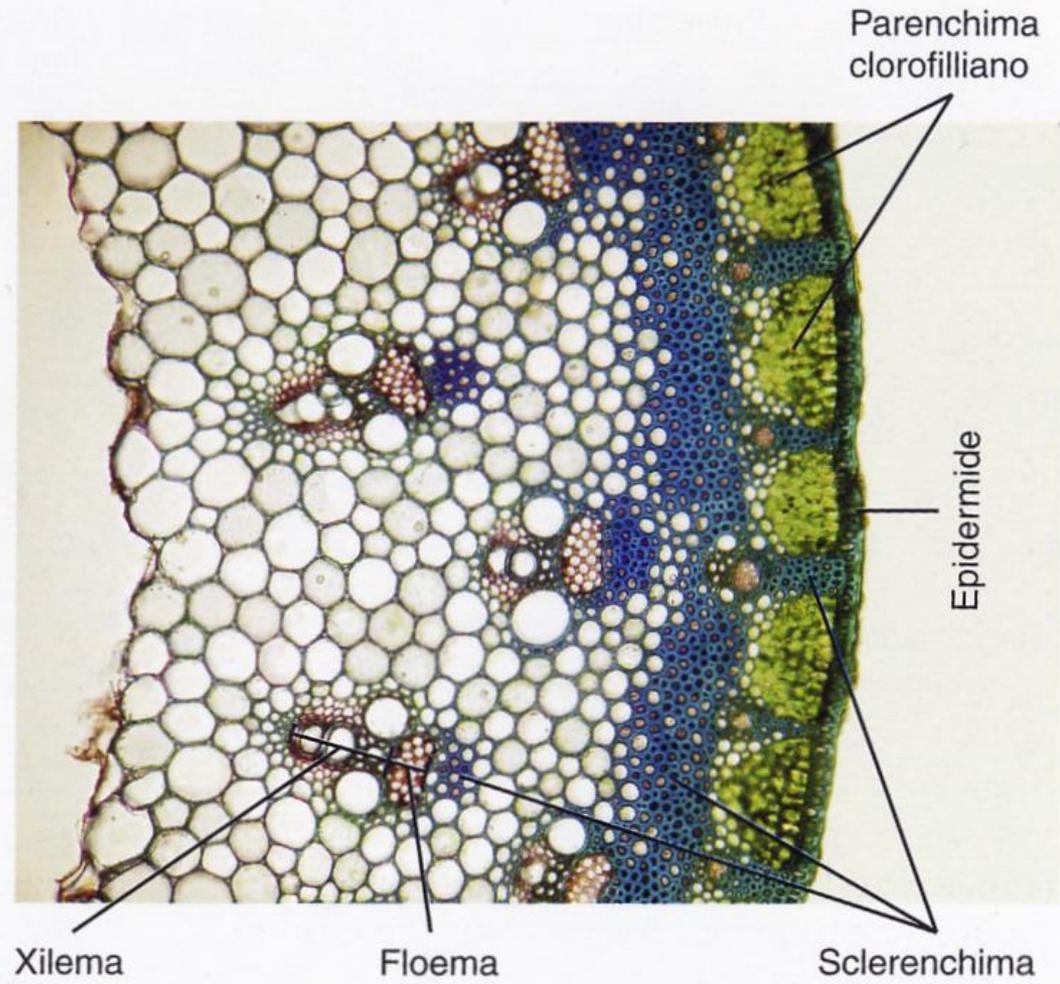
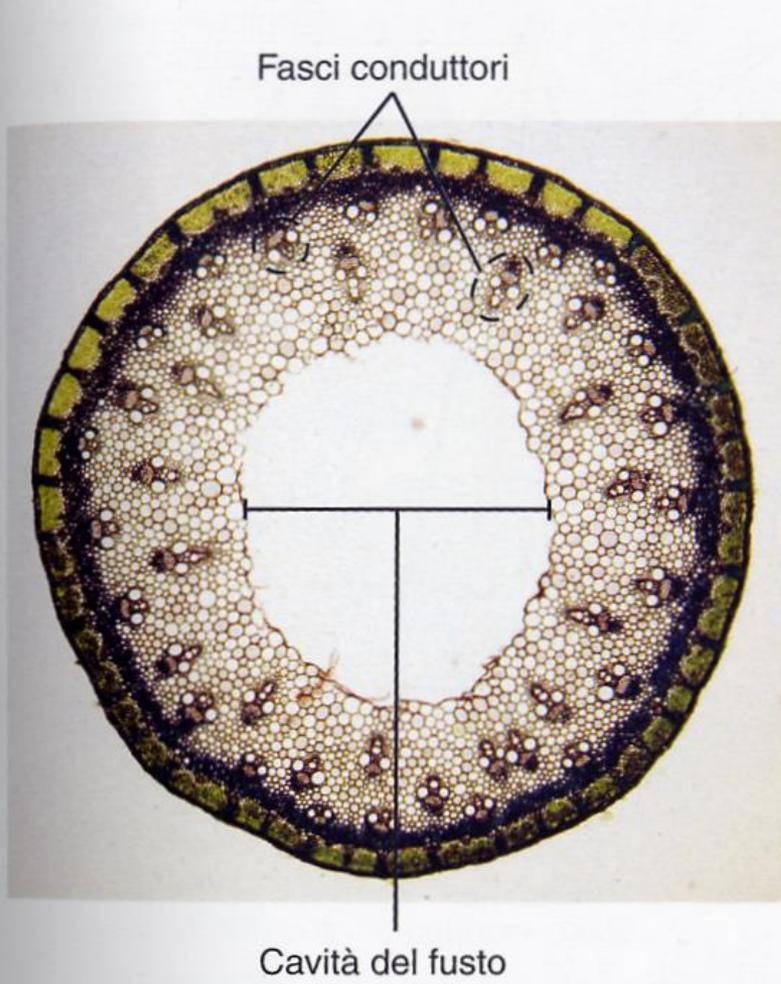


Nelle Monocotiledoni.....

ATACTOSTELE



Disposizione dei fasci conduttori nelle Monocotiledoni. **A**, sezione all'altezza di un internodo nel mais; fasci conduttori L distribuiti in tutta la sezione, i più grossi verso il centro, i più piccoli perifericamente, polo xilematico orientato sempre verso l'interno; P parenchima fondamentale, SK sclerenchima ipodermico. **B**, sezione longitudinale del caule; a-c basi fogliari successive; la sezione è fatta in maniera da attraversare le parti mediane delle foglie 1-3 (fillotassi distica!) (A da Rothert e Rostafinski; B, da H. Schenck).



Fusto cavo di una graminacea in sezione trasversale

MONOCOTILEDONI PSEUDO-ARBOREE

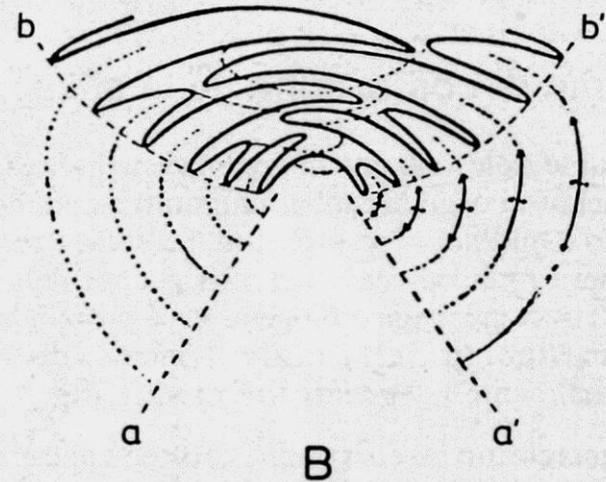
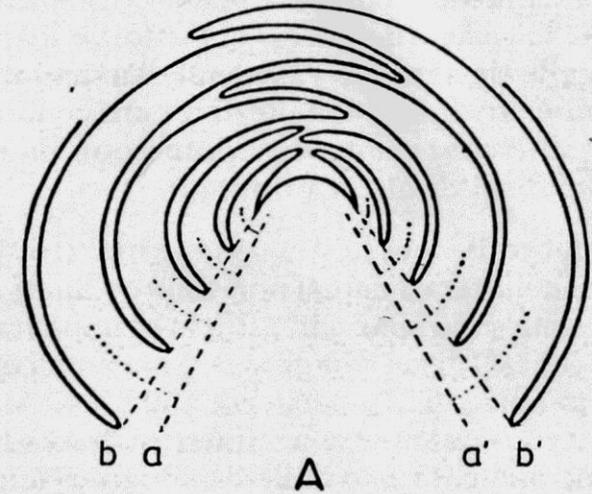
Stipite delle palme





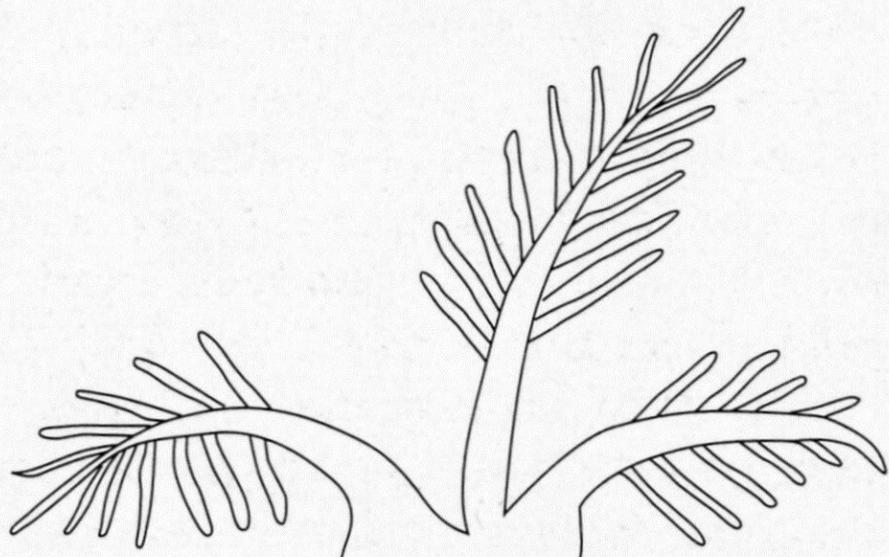
Palme:

- ca. 3000 specie
- possono raggiungere altezze considerevoli, stipiti fino a 50 m.
- accrescimento diametrico di tipo primario!!!
- Dilatazione della zona posta immediatamente sotto il meristema apicale (→ formazione di un apice depresso di forma discoidale, del diametro di diversi decimetri, pari cioè al diametro dello «**stipite**» che si manterrà tale negli anni)
- Non c'è accrescimento secondario in spessore
- non ci sono ramificazioni laterali!!

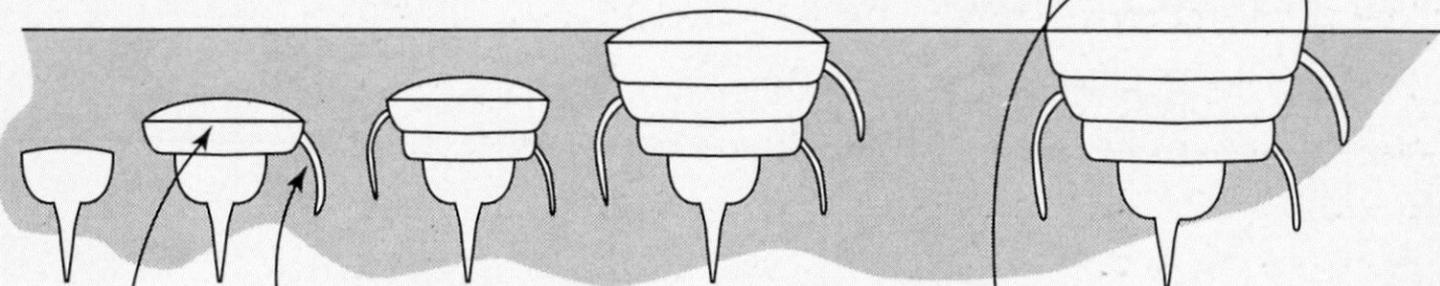


Crescita trasversale primaria dell'apice del fusto di una palma. **A**, condizione iniziale; a-b ed a'-b' mantello meristemico. **B**, formazione di un apice depresso per l'attività cambiale del mantello meristemico.

I primi stadi dello sviluppo di una palma. Inizialmente il fusto cresce fortemente in spessore, ma pochissimo in lunghezza. L'aumento di spessore si verifica dal basso verso l'alto: l'opposto di quello che accade nelle altre piante. A un certo punto il fusto comincia a crescere fortemente in lunghezza, ma non aumenta più di spessore.



superficie del terreno



internodio raccorciato radice avventizia

internodio lungo

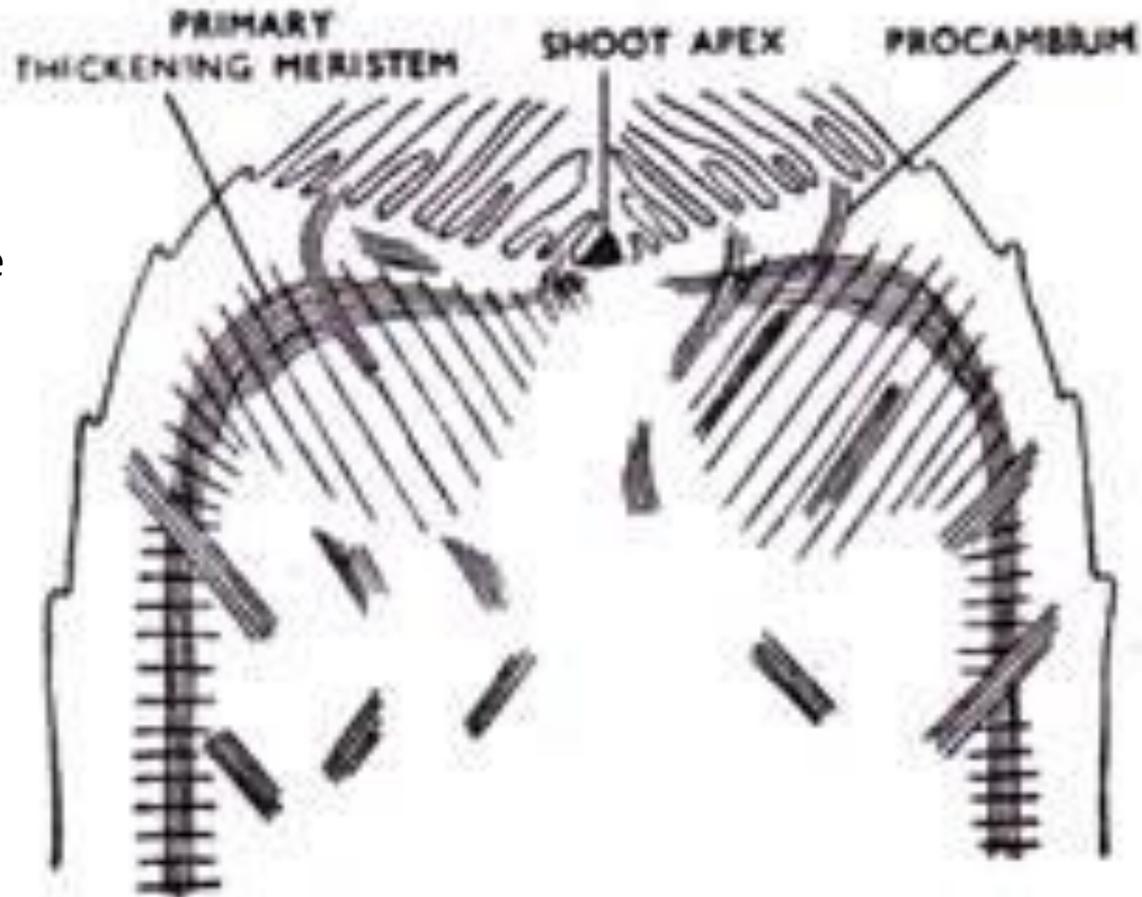
Accrescimento primario prolungato!

Meristema

primario/secondario (???)

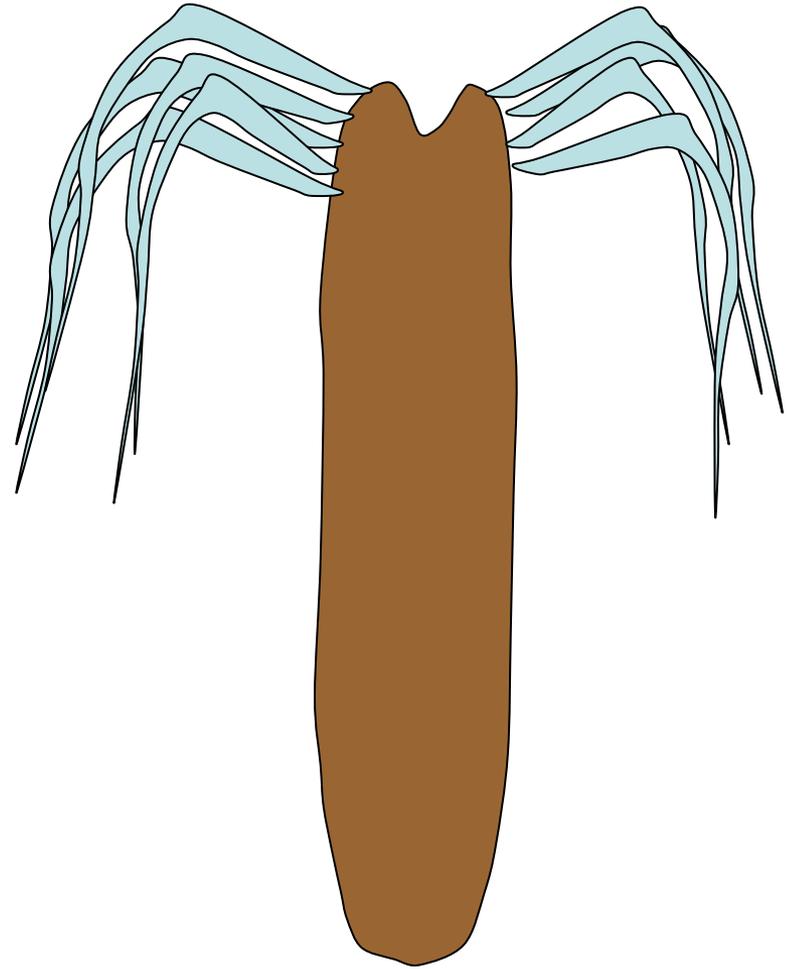
di inspessimento (STM,
secondary thickening
meristem) = monocot

cambium: appena sotto i
primordi fogliari, formante
una specie di mantello.



Divisioni periclinali della cellule del meristema di inspessimento →
formazione di file di cellule che si differenziano in parenchima e che
vengono intercalate da cellule del procambio cribro-vascolare.







***Pandanus* spp.**



- Dioica (fiori maschili e femminili portati su individui diversi)
- Drupe in frutti composti
- Radici avventizie
- Importanza economica, culturale, alimentare

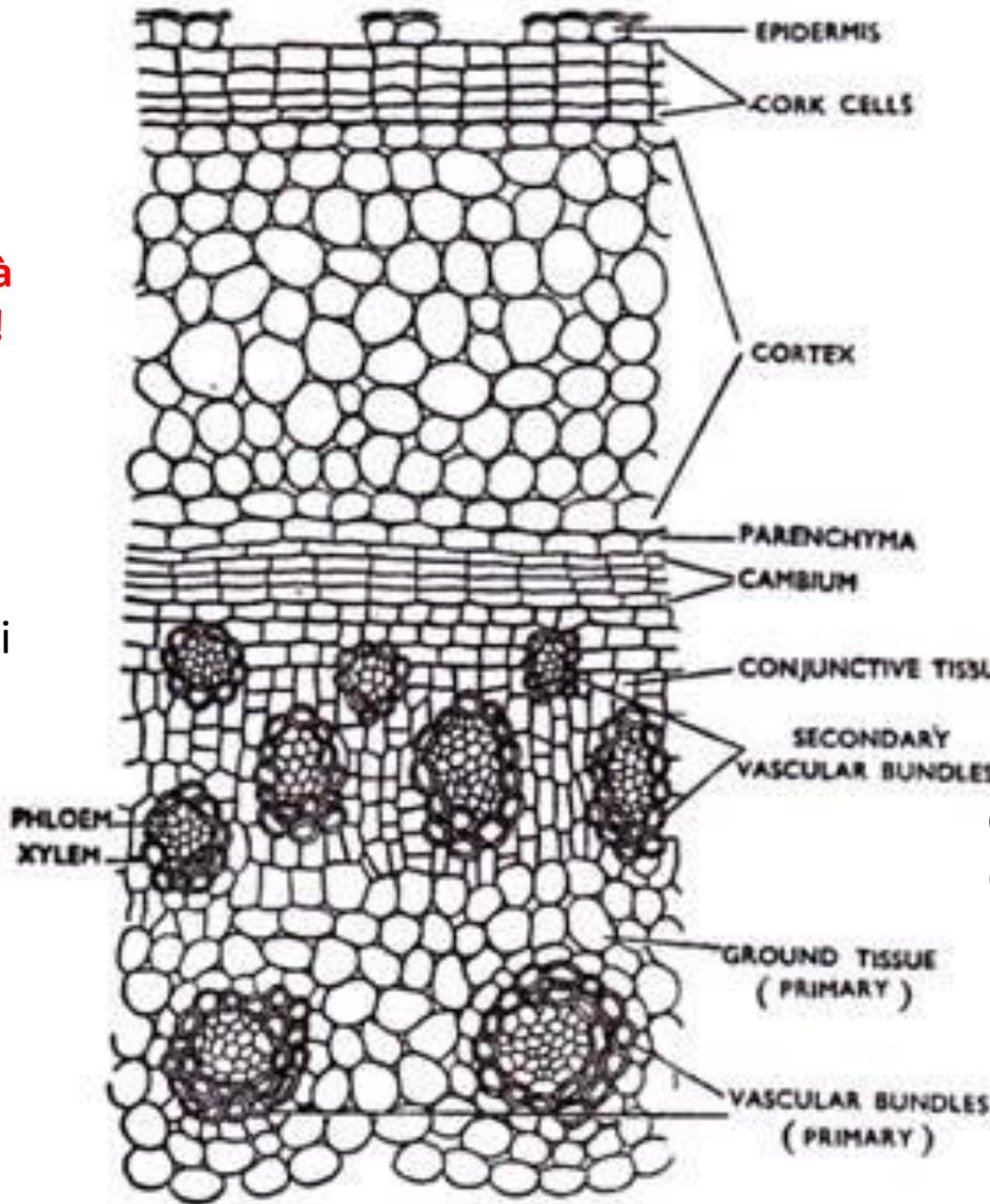
Un ulteriore modello alternativo è presente in un gruppo di piante (sub-)tropicali, le **Dracene (Tronco)**.

Dracaena draco, Tenerife



**Unidirezionalità
del cambio !!!!!**

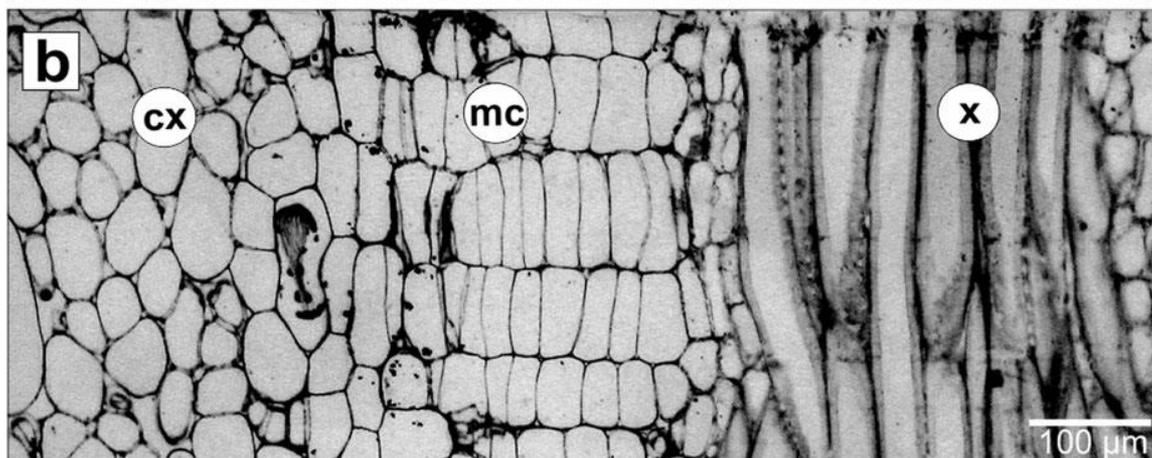
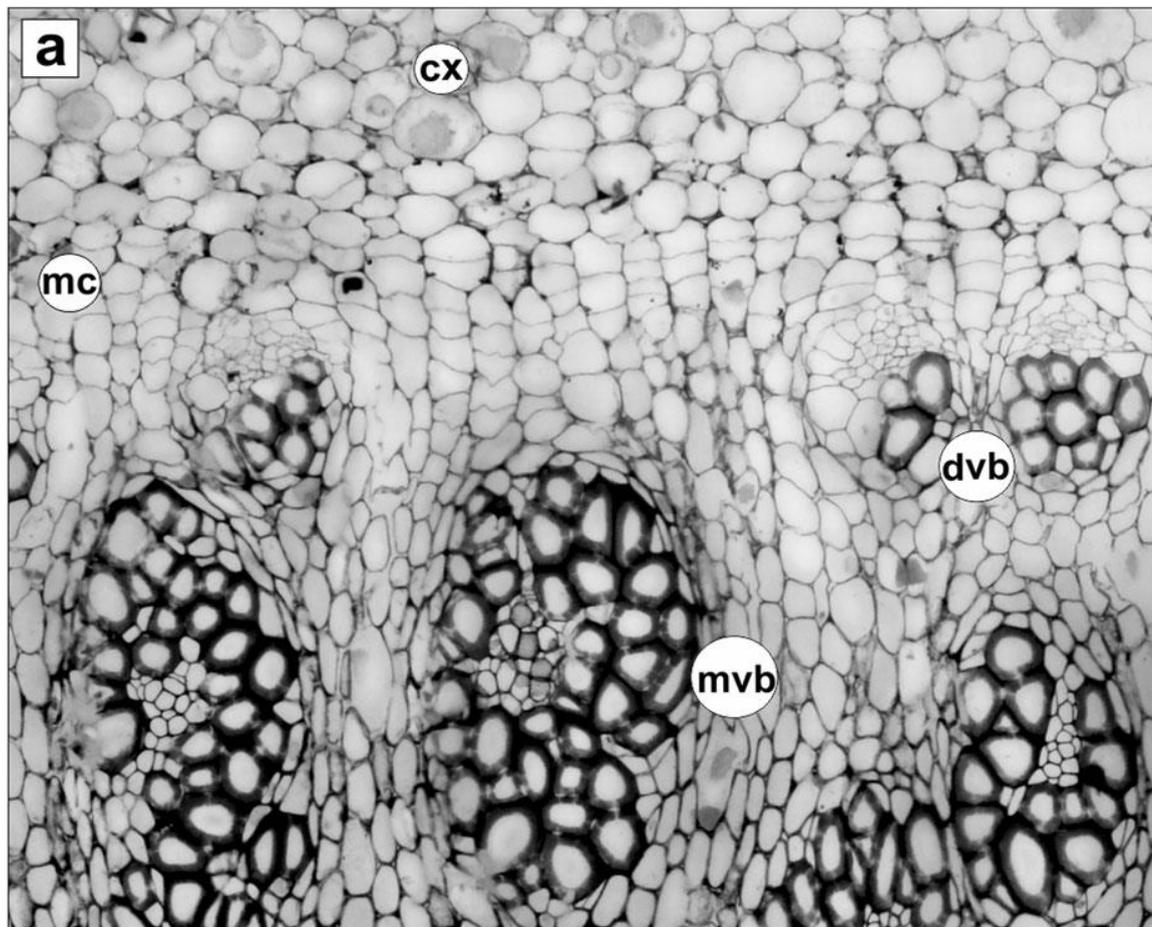
- Anfivasale
- collaterali i primari, perixilematici i secondari;
- poco floema;
- xilema con tracheidi



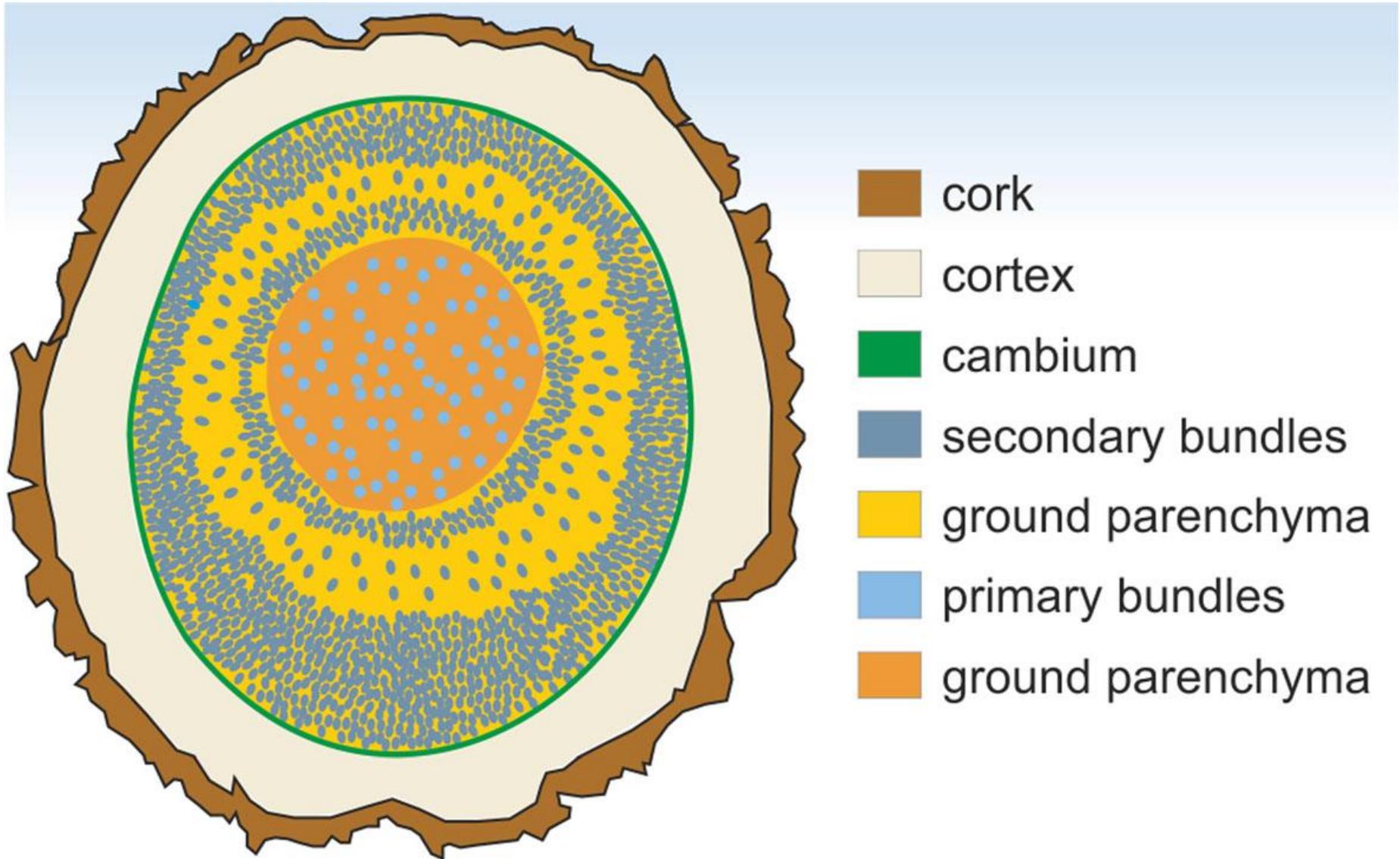
**Storied cork /
Etagenkorch:**
fusiformi o
rettangolari

**Cellule del cambio
(cambio
periciclico):**
fusiformi o
rettangolari

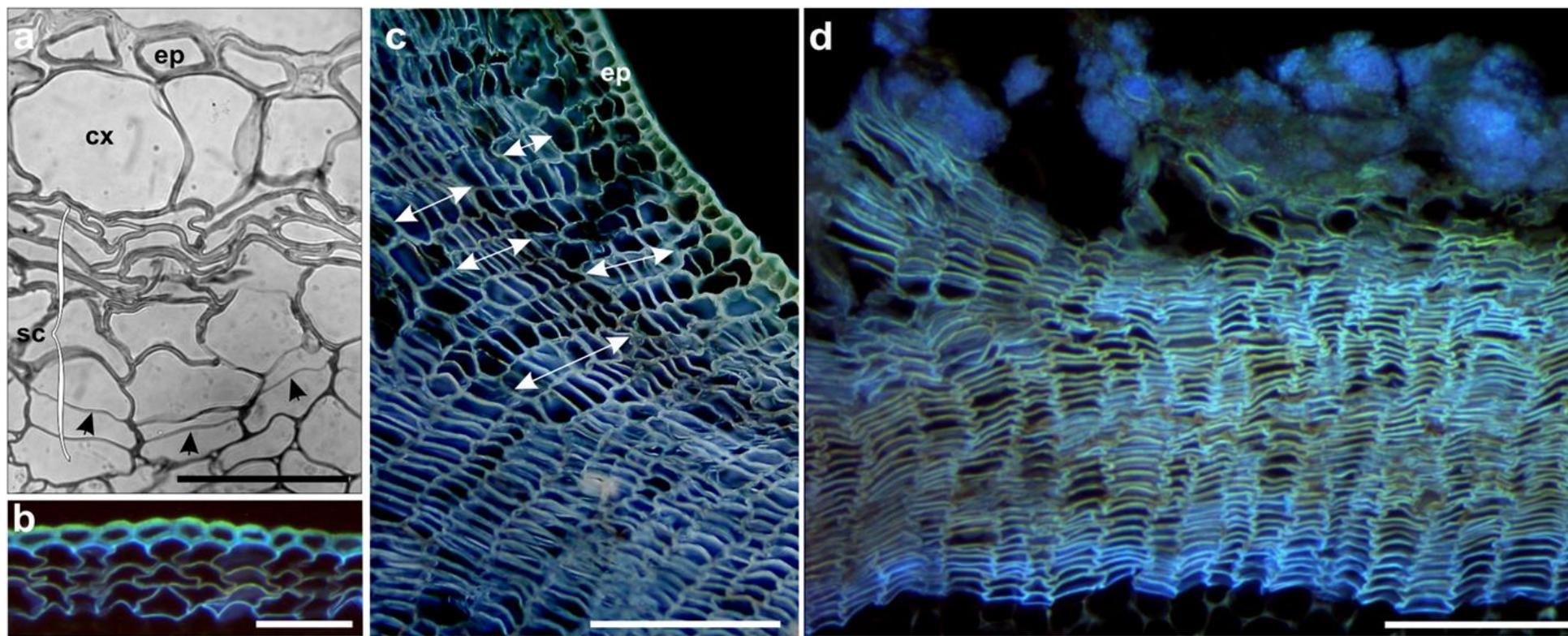
**Cellule parenchimatiche
disposte radialmente**



Scheme of the eccentric secondary growth with 'growth rings' in stem of *Cordyline terminalis*.



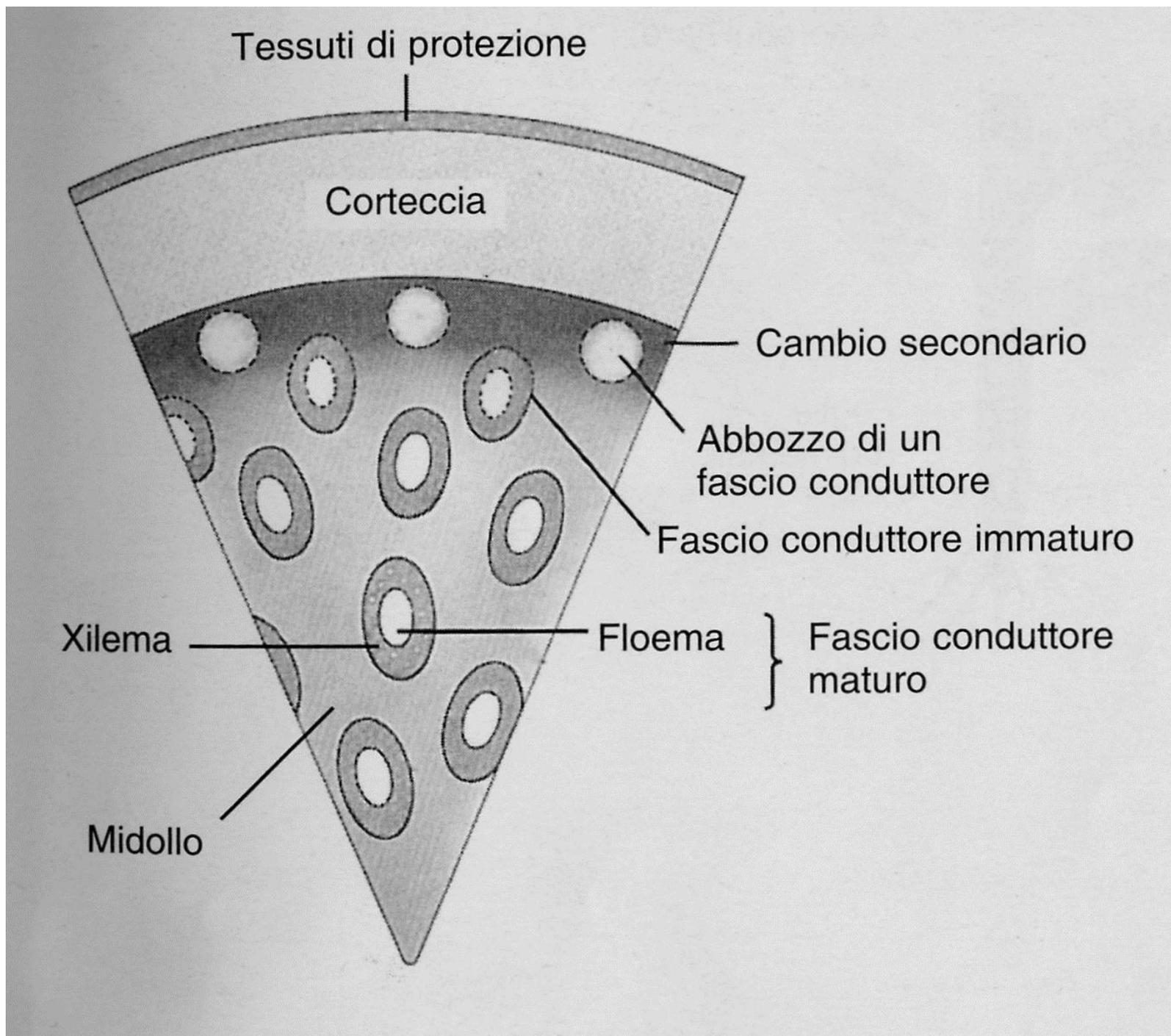
Storied cork / Etagenkorch: fusiformi o rettangolari (in *Dracena*)

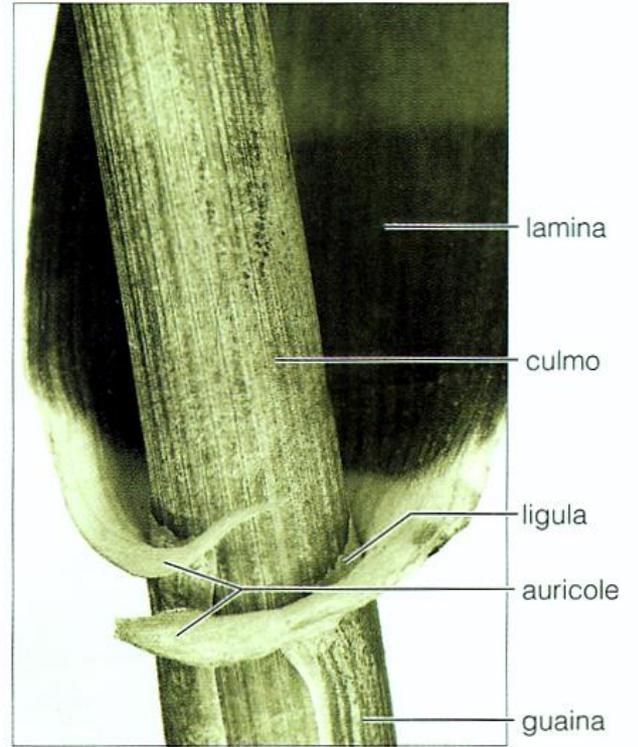
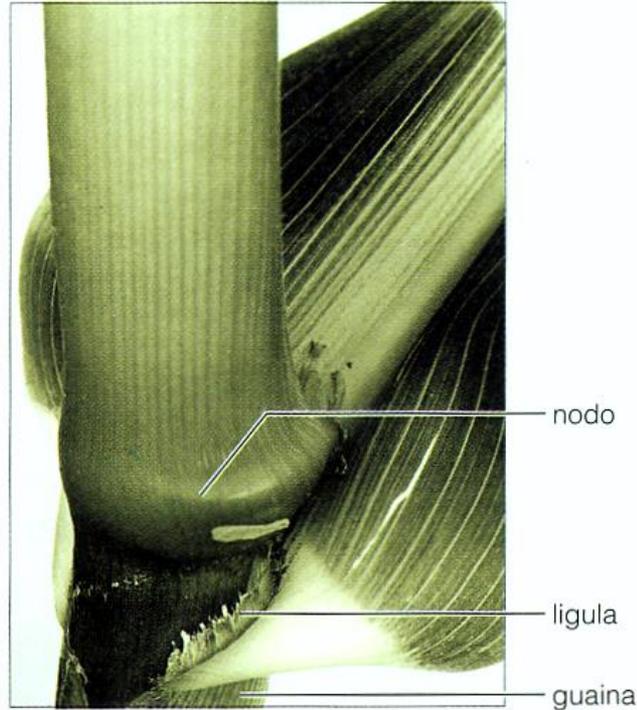
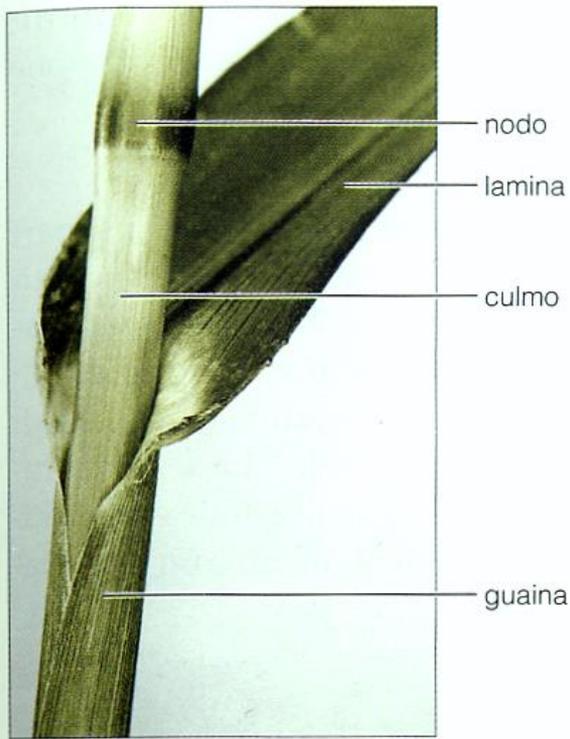


- Solo fellema, no felloderma
- Arrangiamento regolare delle cellule
- Ritidoma inesistente

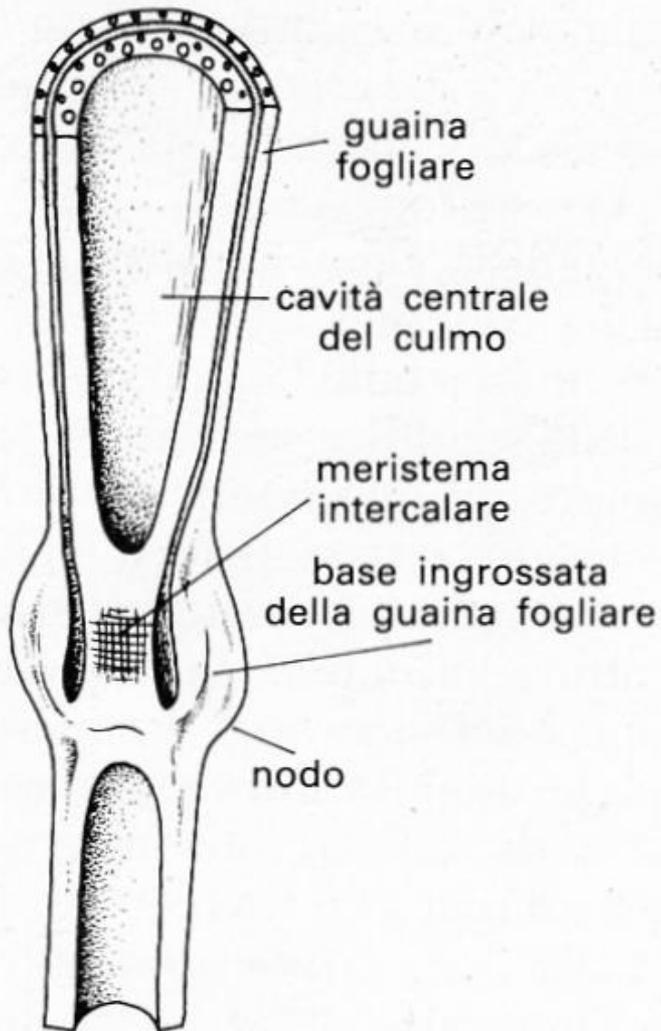
Dracaena cinnabari,
Socotra







Foglie di monocotiledoni. (a) Sanguinella (*Digitaria sanguinalis*). (b) Mais (*Zea mays*), con ligula evidente. (c) Orzo (*Hordeum vulgare*).



- Schema di una giovane pianta di frumento. La spiga è già formata, ma il fusto è ancora molto corto e interamente racchiuso dalle guaine delle foglie che sono inserite l'una nell'altra a cannocchiale.

METAMORFOSI DEL FUSTO

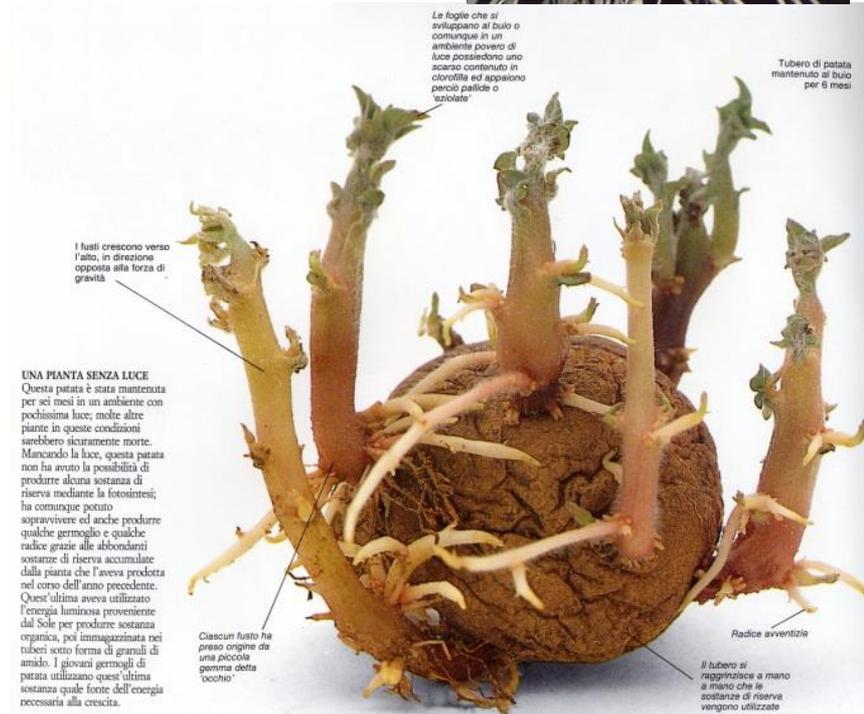
Funzioni prevalenti di:

- RISERVA
- RISERVA IDRICA (Pachicaulia)
- FOTOSINTETICA
- DI SOSTEGNO ATTIVO
- DI DIFESA



Le foglie che si sviluppano al buio o comunque in un ambiente povero di luce possiedono uno scarto contenuto in clorofilla ed appaiono perciò pallide o "vozzolate".

Tubero di patata mantenuto al buio per 6 mesi



I fusti crescono verso l'alto, in direzione opposta alla forza di gravità.

UNA PIANTA SENZA LUCE
Questa patata è stata mantenuta per sei mesi in un ambiente con pochissima luce; molte altre piante in queste condizioni sarebbero sicuramente morte. Mancando la luce, questa patata non ha avuto la possibilità di produrre alcuna sostanza di riserva mediante la fotosintesi; ha comunque potuto sopravvivere ed anche produrre qualche germoglio e qualche radice grazie alle abbondanti sostanze di riserva accumulate dalla pianta che l'aveva prodotta nel corso dell'anno precedente. Quest'ultima aveva utilizzato l'energia luminosa proveniente dal Sole per produrre sostanza organica, poi immagazzinata nei tuberi sotto forma di granuli di amido. I giovani germogli di patata utilizzano quest'ultima sostanza quale fonte dell'energia necessaria alla crescita.

Ciascun fusto ha presso origine da una piccola gemma detta "occhio".

Radice avventizie

Il tubero si raggrinzisce a mano a mano che le sostanze di riserva vengono utilizzate

RISERVA IDRICA

PIANTE
SUCCULENTE



RISERVA IDRICA & ATTIVITA' FOTOSINTETICA



ATTIVITA' FOTOSINTETICA



chanar verde -
Geoffrea decorticans



Ocimum basilicum



turione



Asparagus acutifolius

cladofilli

ATTIVITA' FOTOSINTETICA

Fillocladi di *Ruscus
aculeatus*



DI SOSTEGNO ATTIVO

Viticci (dal fusto!)



Vitis vinifera

Cirri (dalla foglia!)



Pisum sativum

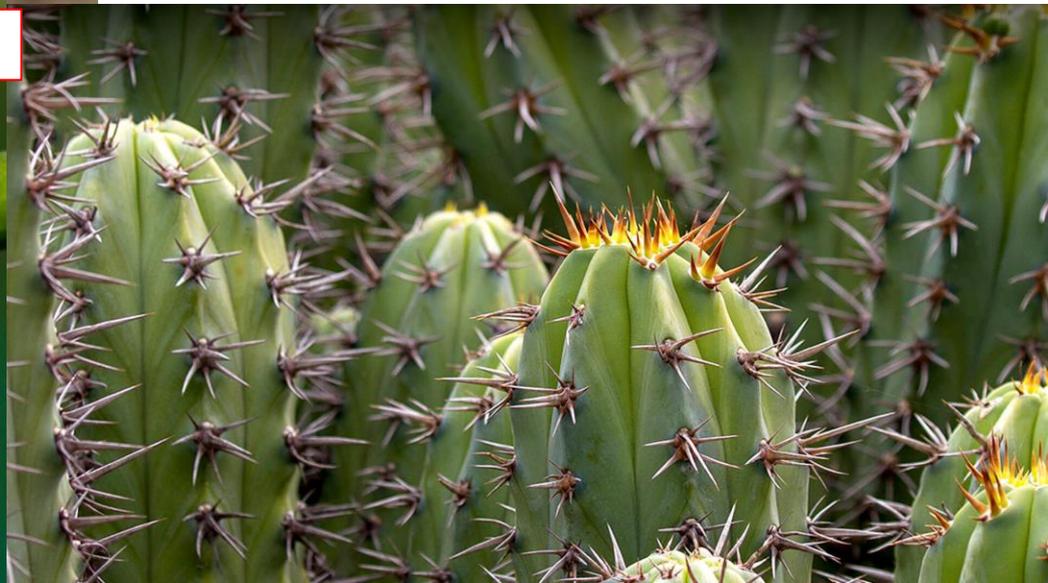
Funzione di DIFESA

Spine rameali (fusto modificato!)



spine fogliari (da foglia modificata!)

Aculei (non spine!!!) = emergenze epidermiche!!!



Spine rameali (fusto modificato!)



Walter Oberma



Metamorfosi del fusto

RIZOMI: fusti ipogei, ingrossati, orizzontali, spesso con brattee (resti delle foglie)



(Anemone nemorosa)

Metamorfosi del fusto

CIPOLLE: generalmente ipogei, germoglio compresso, foglie carnose avvolgenti il germoglio



Allium cepa



Leucojum vernum)

TUBERO: carnosi, rignfi presso gli apici vegetativi



ipogeo *Solanum tuberosum*

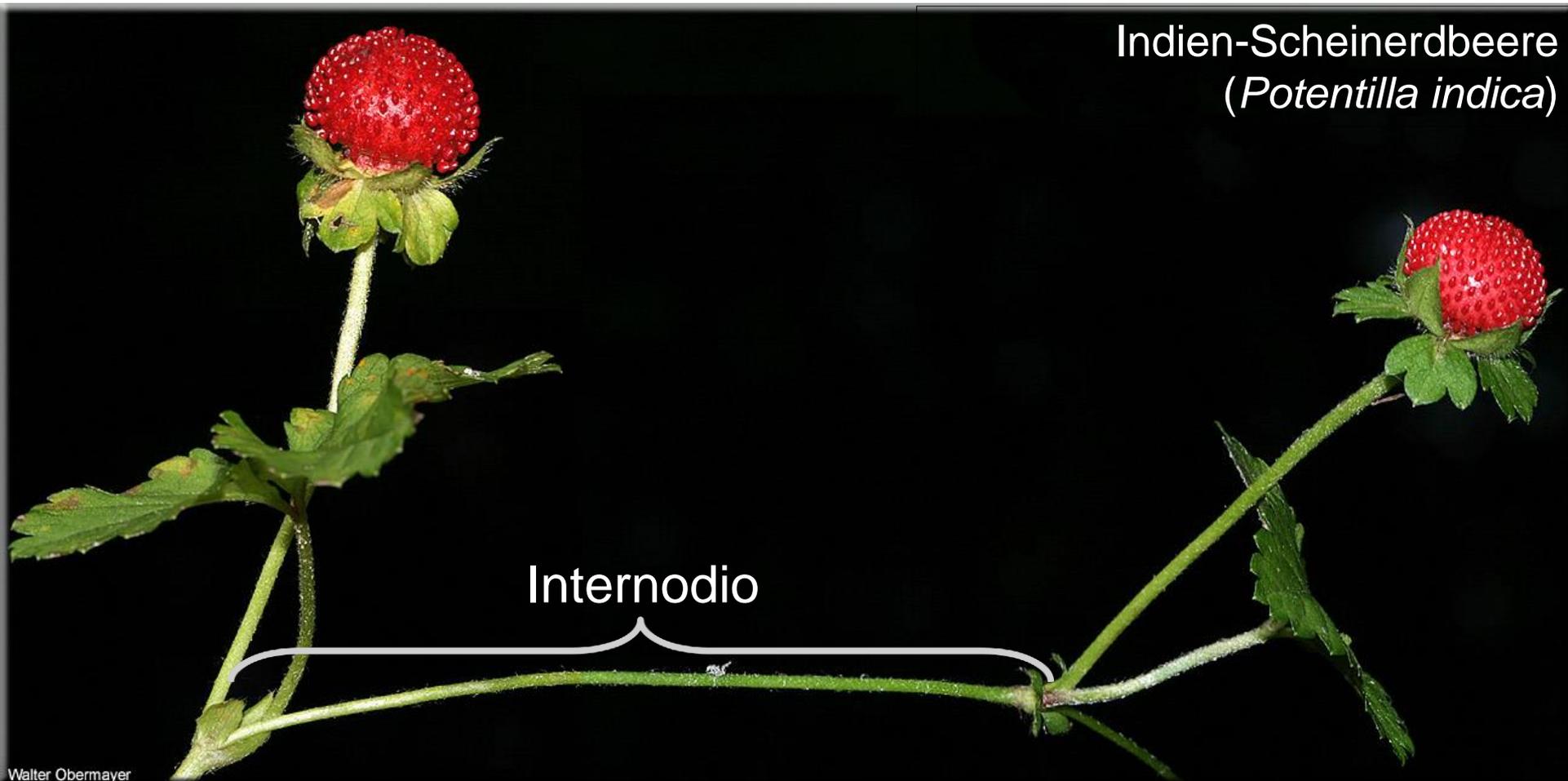


epigeo *Brassica oleracea* var.
gongylodes



STOLONI: allungamenti internodali del fusto, spesso radicanti e con foglie ridotte (e.g. *Fragaria*)

Indien-Scheinerdbeere
(*Potentilla indica*)



Internodio

Metamorfosi del fusto

RAPA: alla base del germoglio = *ipocotile* ingrossato+ radice ingrossata



ipocotile

radice

Raphanus sativus

