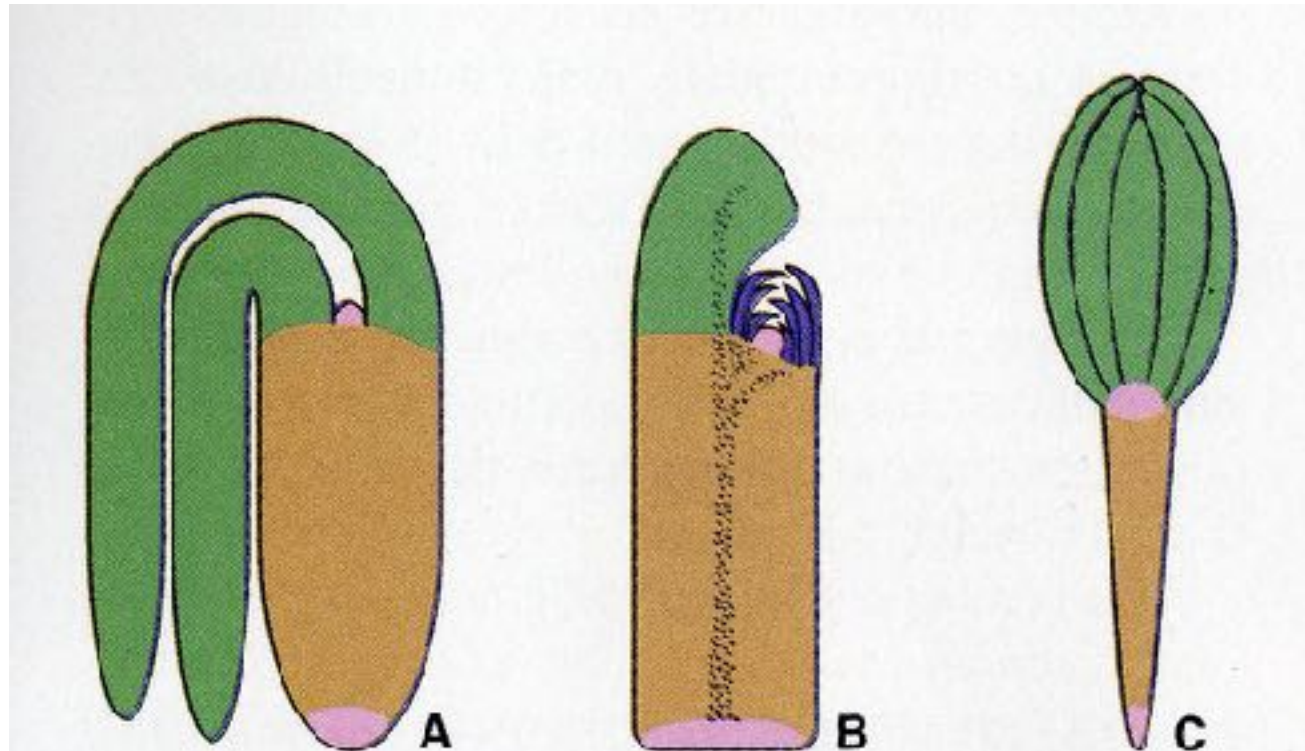


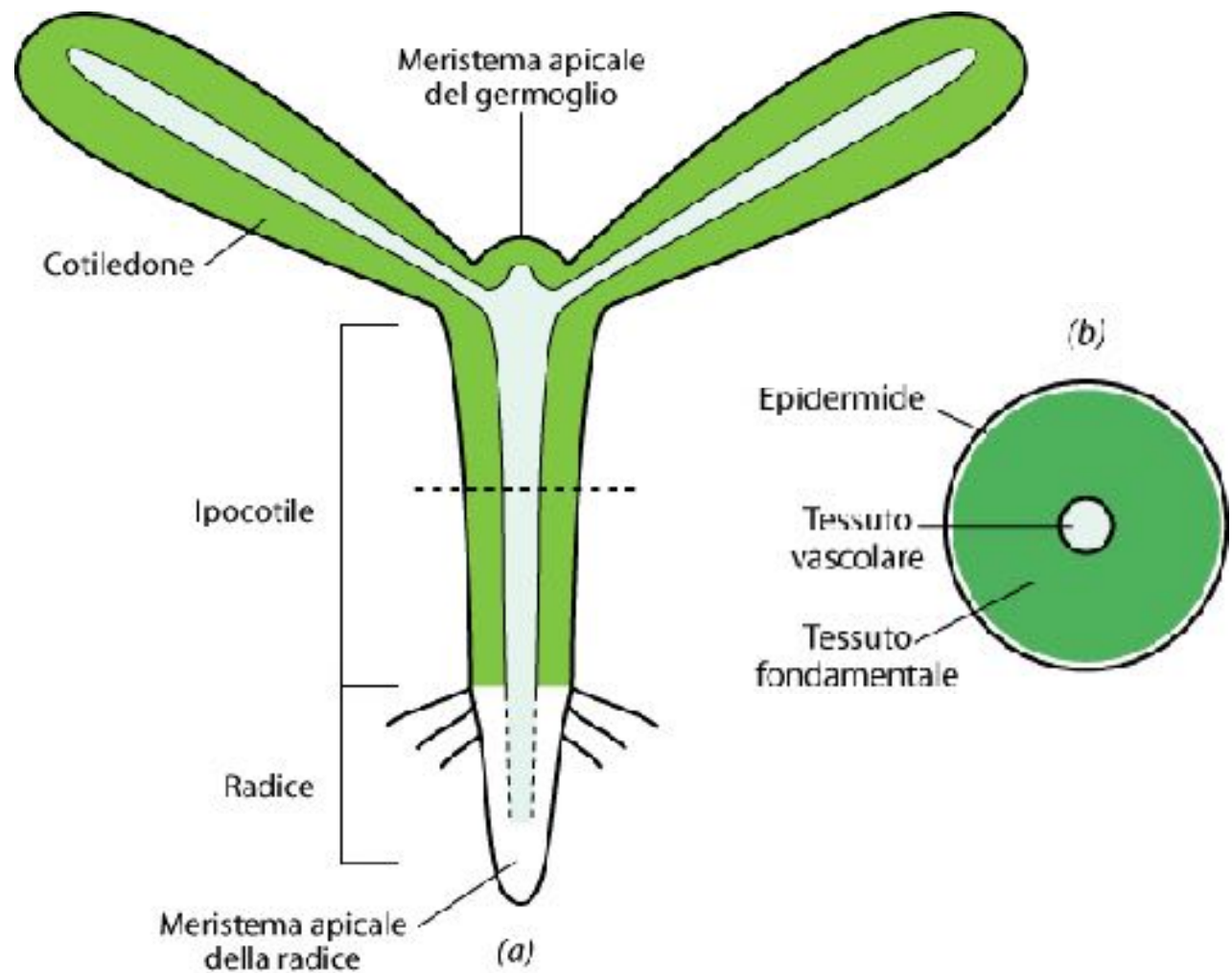
La germinazione





Embrioni maturi di: A) dicotiledoni; B) monocotiledoni; C) gimnosperme. In verde sono rappresentati i cotiledoni, in marrone l'ipocotile, in rosa i meristemi, in blu le prime foglioline differenziate dal meristema apicale (disegno R. Braglia).



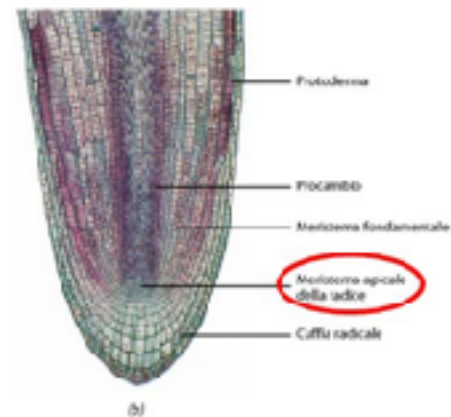
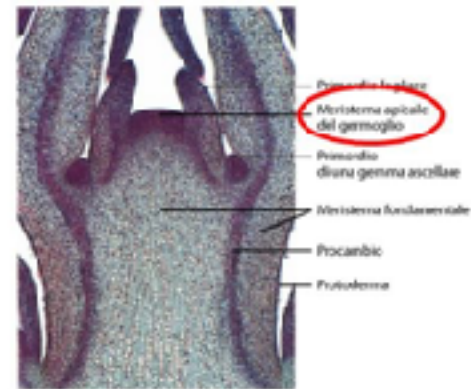
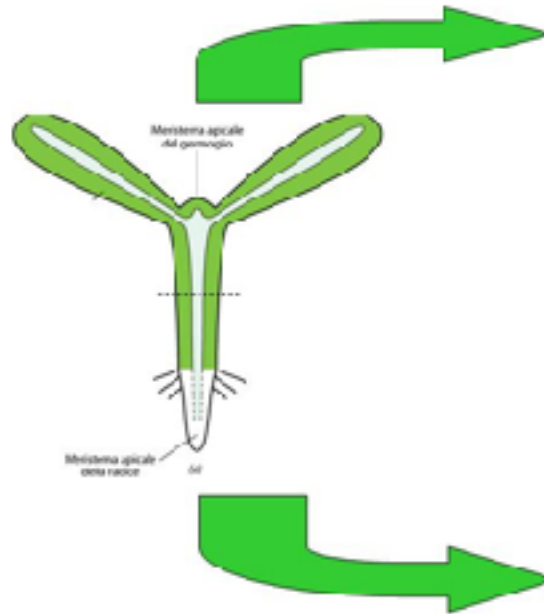


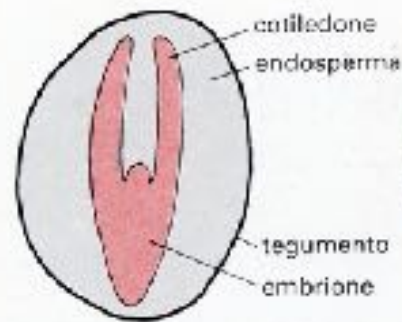


PS: **MERISTEMA** è un tessuto le cui cellule indifferenziate sono capaci di dividersi dando origine a nuove cellule.

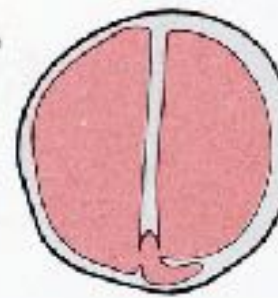
- *Meristema apicale*, zona di accrescimento all'apice della radice o del fusto.
- *Meristema laterale* (o *meristema secondario*), cambio che origina il tessuto secondario.

I meristemi apicali di una pianta si trovano all'apice della radice e del germoglio





Seme di pisello



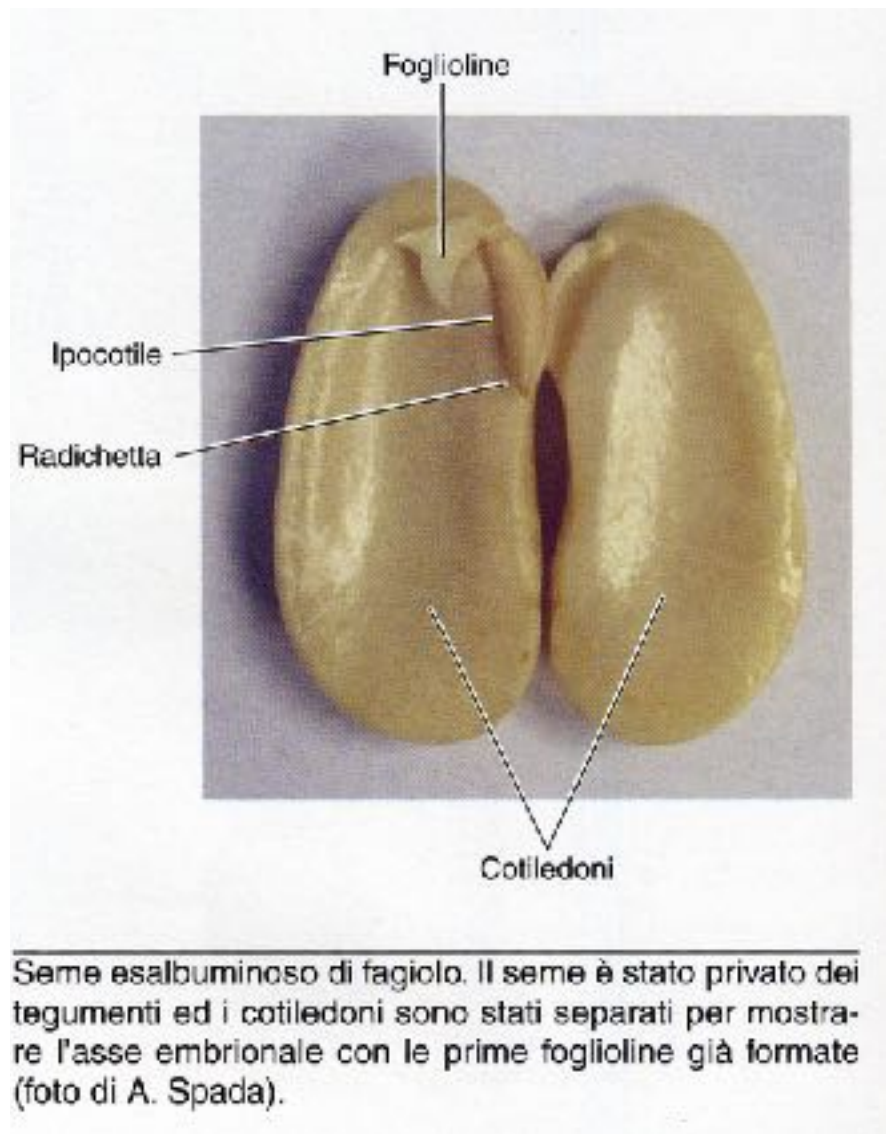
Seme di frumento



Seme di ricino

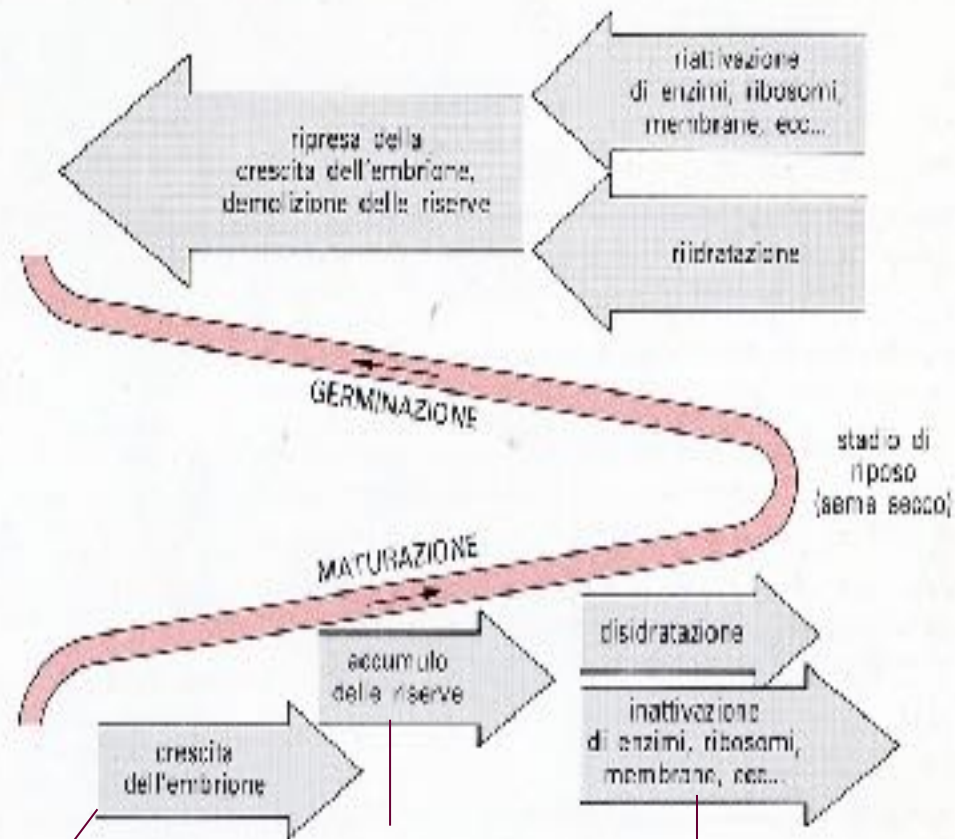
In alto a sinistra: schema di un seme tipico in cui si distinguono le parti principali: tegumento, endosperma, embrione. Questo schema fondamentale ha numerose varianti. In molte specie (per esempio il pisello) l'endosperma è praticamente scomparso e le riserve sono contenute nei cotiledoni ingrossati. Nei cereali e in altre monocotiledoni l'embrione è addossato lateralmente all'endosperma che occupa gran parte del seme. In altre specie (ricino) i cotiledoni larghi e sottili non contengono riserve, ma hanno funzione di assorbire i prodotti che derivano dalla demolizione delle riserve durante la germinazione.







La maturazione e la germinazione di un seme sono paragonabili a un tornante in una strada di montagna. Durante la germinazione vengono ripercorse in senso inverso le tappe che hanno portato alla maturazione. Contrariamente a quanto indicato nello schema lo stadio di riposo dura normalmente molto più della fase di maturazione e germinazione. Il periodo di maturazione si misura a settimane, e quella di germinazione a giorni, ma lo stadio di riposo si misura di mesi, anni, decenni...



embriogenesi, caratterizzata dalle divisioni cellulari dello zigote e che si conclude con la formazione dell'embrione. In questa fase si verifica un aumento di acqua e di sostanze organiche

sostanze di riserva, che vengono depositate nell'embrione, nei cotiledoni o nell'endosperma, il contenuto d'acqua si mantiene elevato e stabile e l'embrione acquisisce la tolleranza alla successiva fase

importante perdita di acqua (dal 70%-80% a 10%-15%) con rallentamento del metabolismo ed aumento della resistenza alle situazioni ambientali sfavorevoli, come basse ed alte temperature, che altrimenti sarebbero dannose





Cosa sta succedendo intanto a ciò che resta del fiore? Molte parti sono andate subito perse (il fiore «sfiorisce»), ma se c'è stata fecondazione (e in certi casi, anche in assenza di ciò), l'insieme dei carpelli o il ricettacolo si accrescono a formare il **FRUTTO**.



A cosa servono i frutti?

Svolgono molteplici funzioni, ma tre sono prevalenti:

- 1) proteggere i semi nella fase di formazione;
- 2) facilitarne la conservazione nelle stagioni avverse;
- 3) incrementare o assicurare la capacità di dispersione.



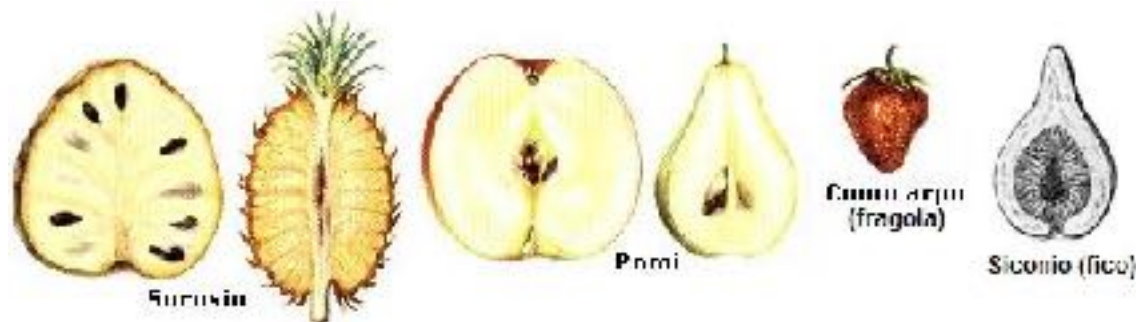
FRUTTI

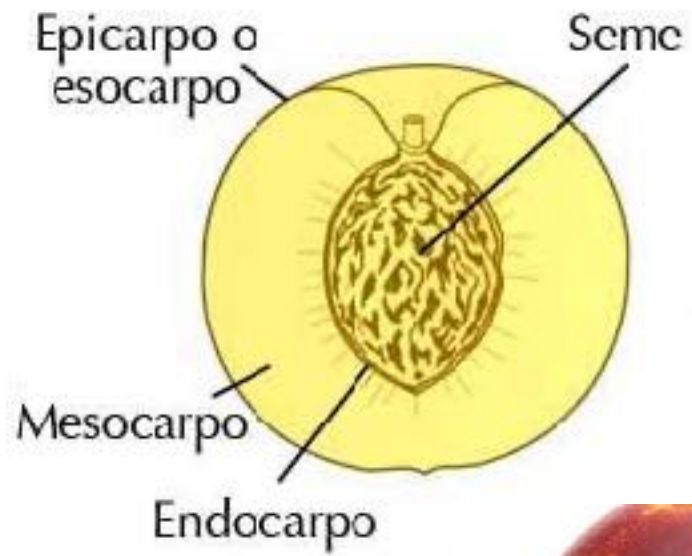
VERI

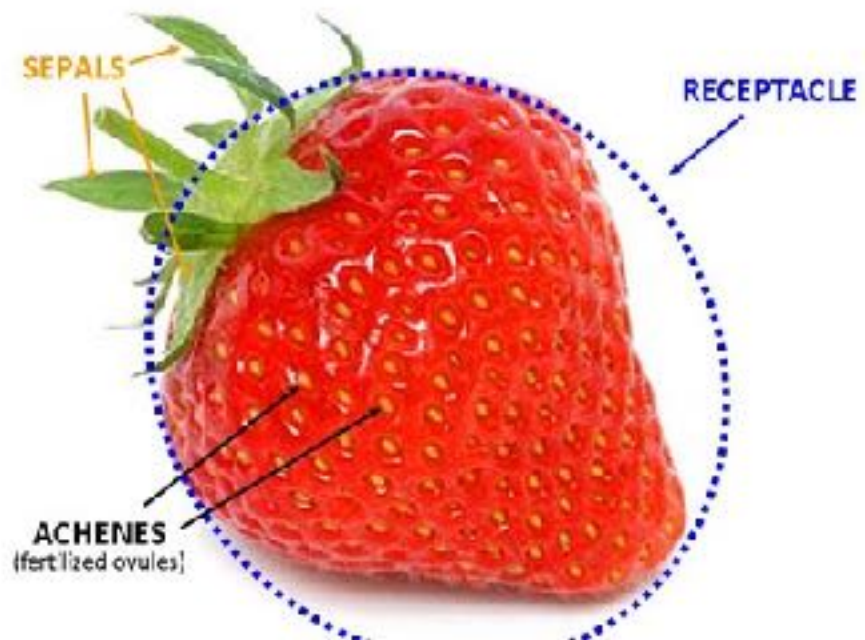
derivano da trasformazioni del carpello o sue parti
Dopo la fecondazione, i carpelli sviluppano tre strati distinti (pericarpo): 1) epicarpo o **esocarpo**: è l'epidermide esterna, determinante x i caratteri organolettici dei frutti; 2) **mesocarpo**: è il tessuto della zona centrale del frutto, la polpa dei frutti carnosì. 3) **endocarpo**: è la parte più interna che può anche lignificare, formando il nocciolo al cui interno alloggiano i semi.

FALSI

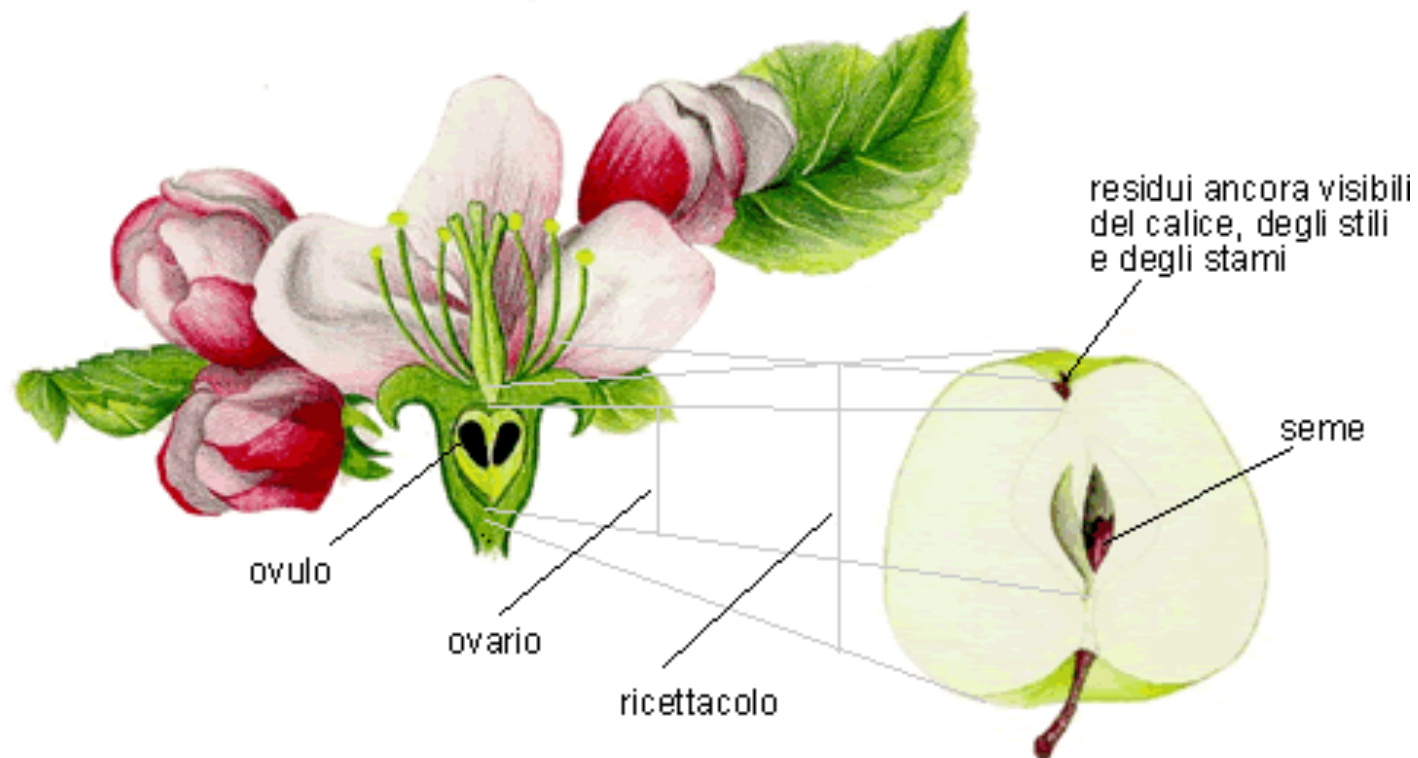
derivano da trasformazioni di altre parti del fiore, ad es. del ricettacolo







Un esempio di **FALSO FRUTTO**: il pomo del melo





I FRUTTI SI DIVIDONO IN DUE CATEGORIE:

FRUTTI CARNOSI sono ricchi d'acqua e con la maturazione acquistano colori, profumi e sapori che li rendono attrattivi



Prunus persica



Citrullus lanatus



Prunus domestica



Vitis vinifera

FRUTTI SECCHI a maturità hanno un contenuto di acqua molto ridotto; il pericarpo può quindi essere duro, papiraceo o legnoso



Arachis hypogaea



Castanea sativa



Zea mays



Cercis siliquastrum



Frutti carnosi



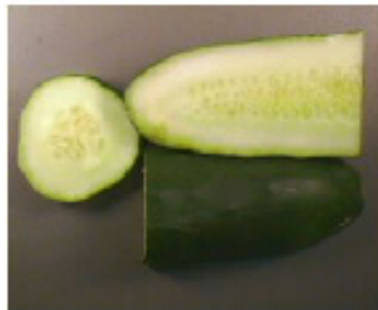
Drupa



Bacca



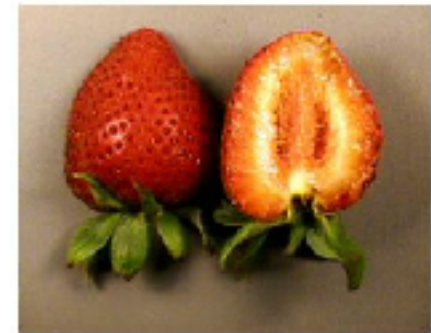
Esperidio



Peponide
(cetriolo, anguria, zucca)



Pomo: falso frutto



Frutto aggregato, falso frutto



Drupa: Frutto carnoso, formato da un epicarpo sottile e membranoso ("buccia"), mesocarpo carnoso o secco ("polpa") e endocarpo legnoso ("nocciolo") contenente il seme; esempi: pesca, ciliegia, albicocca, prugna ecc.



Prunus persica (L.) Batsch
ROSACEAE



Bacca: Frutto semplice, carnoso, indeiscente, con epicarpo sottile e membranoso, mesocarpo carnoso o succoso ed endocarpo indifferenziato rispetto al mesocarpo oppure membranoso, con i semi immersi nella polpa. Esempio: uva, pomodoro, ecc.



Vitis vinifera L.
VITACEAE



Esperidio: Frutto semplice, indeiscente, una sorta di bacca con epicarpo spesso, colorato e ricco di ghiandole oleifere (flavedo), mesocarpo bianco e spugnoso (albedo), endocarpo membranoso diviso in setti(spicchi)all'interno dei quali prendono inserzione parecchi peli succulenti che avvolgono i semi. Deriva da ovario supero sincarpico. E' il frutto delle specie genere Citrus (limone, arancio, mandarino, pompelmo, ecc).



Citrus x limon (L.) Osbeck
RUTACEAE



Peponide: Frutto semplice, indeiscente, una sorta di bacca con epicarpo coriaceo o talvolta legnoso, mesocarpo carnoso o succoso ed endocarpo a maturità deliquescente (organo vegetale che dopo la maturazione passa ad uno stato semi-liquido), che deriva da ovario infero. Es: il frutto della zucca, passiflora, banano, ecc.



Cucurbita pepo L. subsp. *pepo*
CUCURBITACEAE

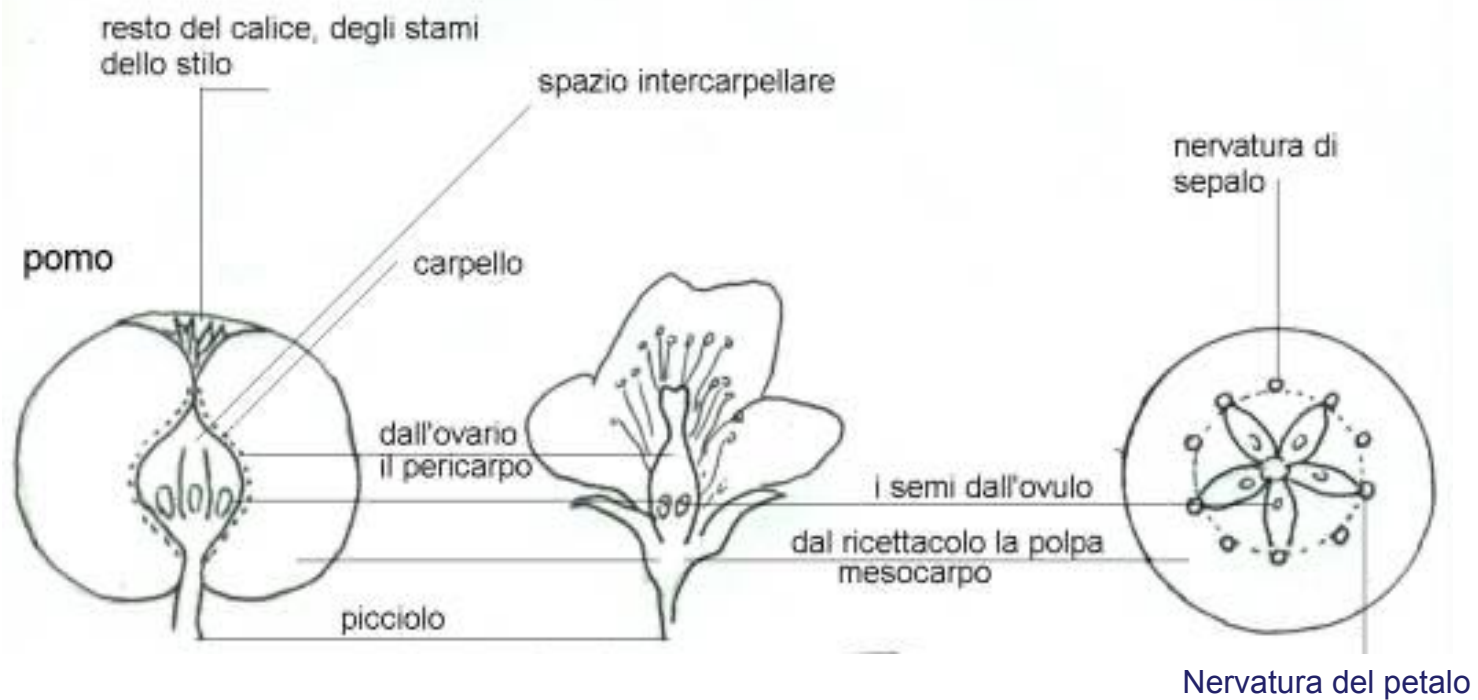


Pomo: Frutto semplice, carnoso, indeiscente, che deriva da ovario infero pluricarpellare, sincarpico, composto da un pericarpo coriaceo che racchiude i semi, rivestito di una parte carnosa e più esternamente da una membrana. La parte carnosa che circonda il pericarpo è formata dal ricettacolo, ipanzio o perianzio concresciuto con il calice persistente. Poiché il vero frutto (il pericarpo) è nascosto e avvolto dalla parte edule di origine extracarpellare viene anche definito **falso frutto**. È il frutto di alcune Rosaceae (mela, pera, ecc.)



Malus floribunda Siebold ex Van Houtte
ROSACEAE

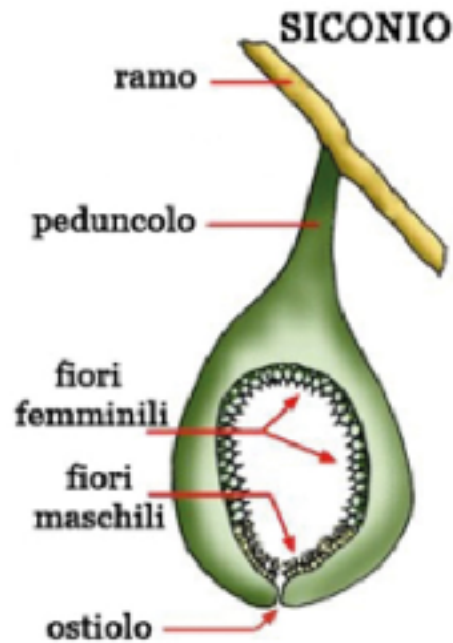




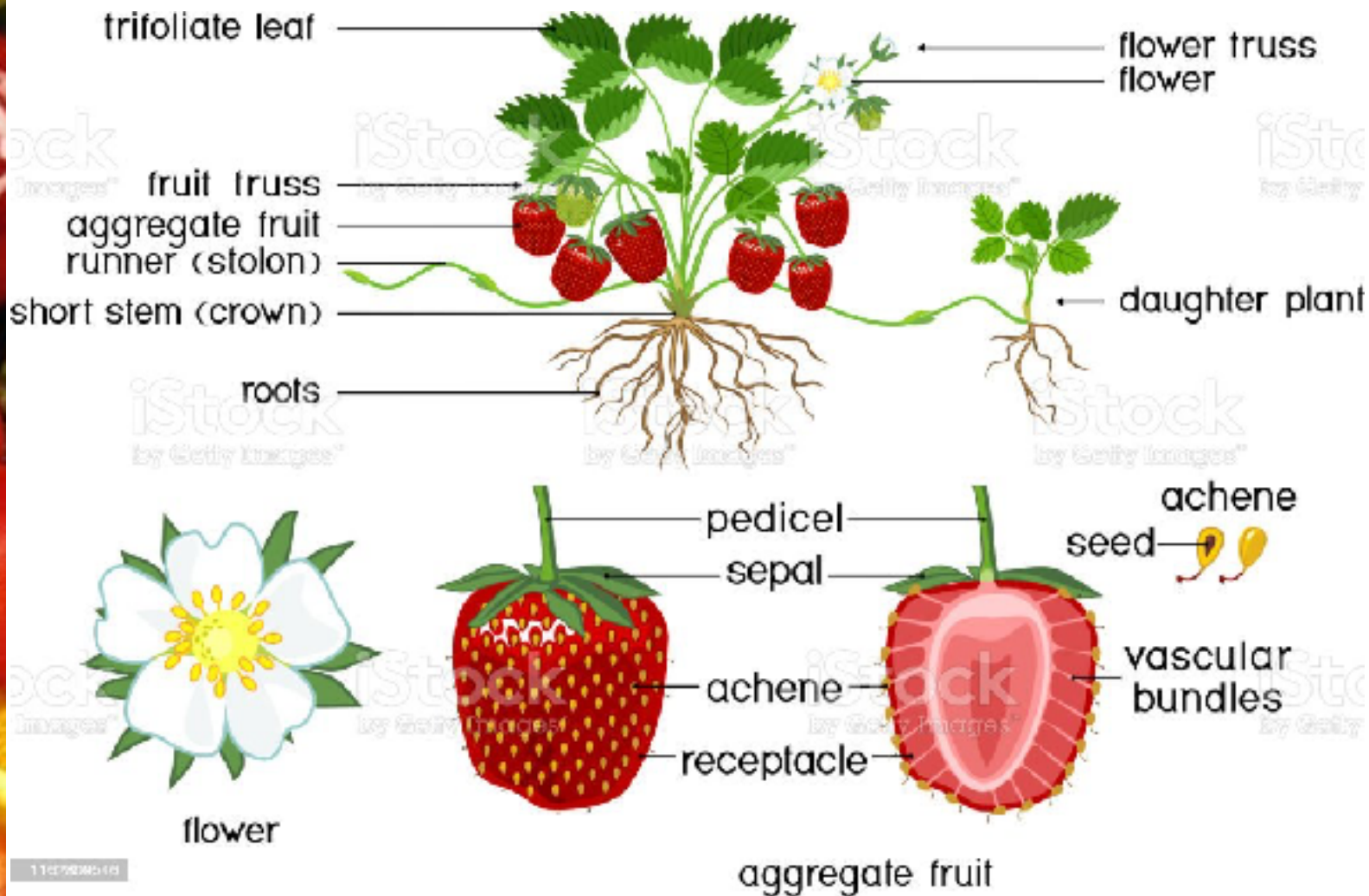


Frutti composti: derivano dallo sviluppo di tutti i fiori di un'infiorescenza formando una struttura che somiglia a un unico frutto, originati dall'ovario di ciascun fiore con a volte la partecipazione di altri elementi florali che si saldano tra loro per formare un'unica struttura.

Il **sicono** o **siconio** di *Ficus carica* L. è un esempio di falso frutto composto.



La fragola è un falso frutto aggregato perché deriva da un fiore che aveva più pistilli, ognuno dei quali, dopo la fecondazione, ha formato un achenio. La parte rossa non è altro che il ricettacolo ingrossato.



CLASSIFICAZIONE DEI FRUTTI SECCHI

Frutti secchi

Deiscenti
A maturità si aprono e
rilasciano i semi



Legume



Capsula

Indeiscenti
A maturità restano
chiusi



Cariosside



Noce





Principali tipi di frutti secchi deiscenti



capsula
a deiscenza
porcida (papavero)



capsula a deiscenza
trasversale
(giusquiamo)



capsula a deiscenza
valvare (viola)



follicolo
(colchico)



siliqua
(cavolo)



legume
(fagiolo)

Indeiscenti



achenio (tarassaco)



samara (frassino, acero)



nucula o noce (nocciolo)



cariosside (maïs)

(da M. Ferrari e D. Medici - Alberi e arbusti in Italia, ridisegnato)

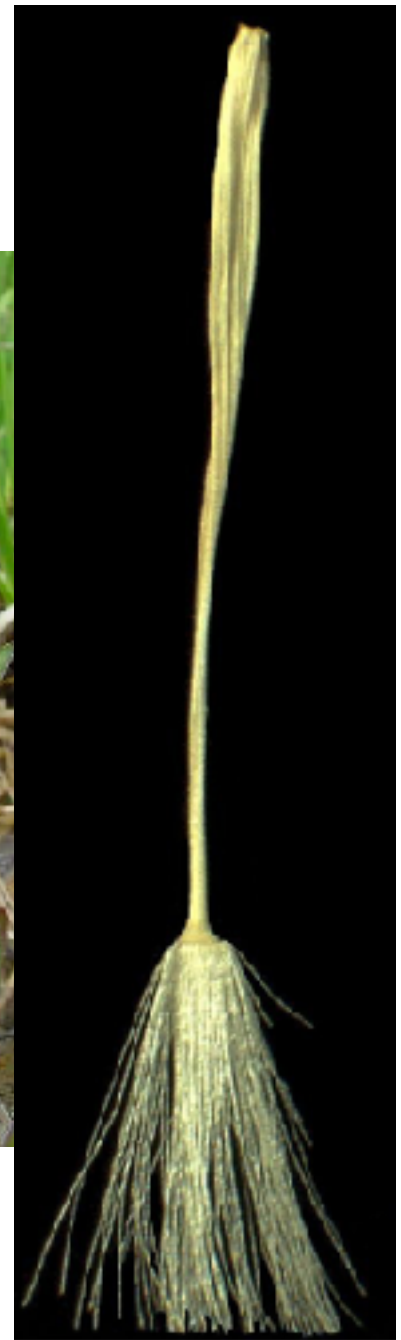
9



Achenio: Frutto secco, indeiscente, derivante da un ovario supero monocarpellare, con parete coriacea, aderente all'unico seme, ma non saldata.



Taraxacum sect. *Palustria* (H.Lindb.) Dahlst.
ASTERACEAE



Samara: E' un frutto con pericarpo secco, compresso e appiattito, monospermo, indeiscente, munito al margine di espansione alare più lunga della porzione seminale, che permette una migliore dispersione anemofila.



Fraxinus ornus L. subsp. *ornus*
OLEACEAE



Siliqua: Frutto capsulare delle Brassicaceae, secco, lungo e stretto, deisciente, bicarpellare, plurispermo, derivato da ovario supero, che a maturità si apre in due valve, secondo le due linee longitudinali di sutura delle due foglie carpellari, con i semi che restano attaccati al reple (setto di origine placentare che separa l'ovario in due logge secondo un piano longitudinale) persistente. Frutto allungato oltre tre volte la propria larghezza.



Brassica oleracea L.
BRASSICACEAE



Siliquetta: Frutto secco, deiscente, polispermo, consistente in 2 valve separate dal repleo di origine placentaria. Lunga più o meno quanto larga, è il frutto di molte Brassicaceae. Se le siliquette si presentano in coppia sono dette didime (es: Biscutella).



Biscutella didyma L.
BRASSICACEAE



Follicolo: Frutto secco deiscente, monocarpellare, più o meno allungato che si apre a maturità mediante una fenditura longitudinale (generalmente ventrale).



Colchicum autumnale L.
COLCHICACEAE



Capsula: Frutto semplice secco, deiscente, composto da più di un carpello e che a maturità disperde i semi attraverso aperture del pericarpo di vario tipo.



Papaver rhoeas L. subsp. *rhoeas*
PAPAVERACEAE



Legume: Frutto secco monocarpellare delle Fabales, generalmente deiscente e polispermico che proviene da ovario supero e che a maturità si apre in due valve lungo le linee di sutura ventrale e dorsale, con i semi attaccati alla sutura ventrale.



Phaseolus vulgaris L. subsp. *vulgaris*
FABACEAE

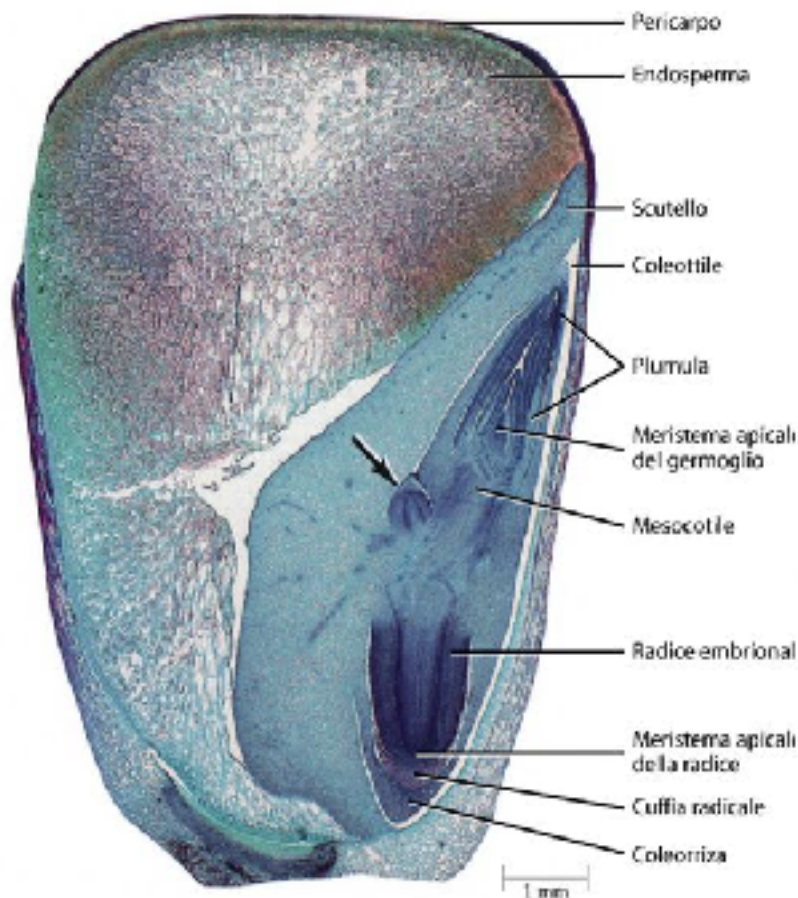


Cariosside: frutto di graminoidi, monospermo, secco o carnoso, con un sottile pericarpo aderente al testa del seme. Simile all'achenio, ma con pericarpo non distinguibile dal seme, se non con un grande ingrandimento.



Zea mays L. subsp. *mays*
POACEAE



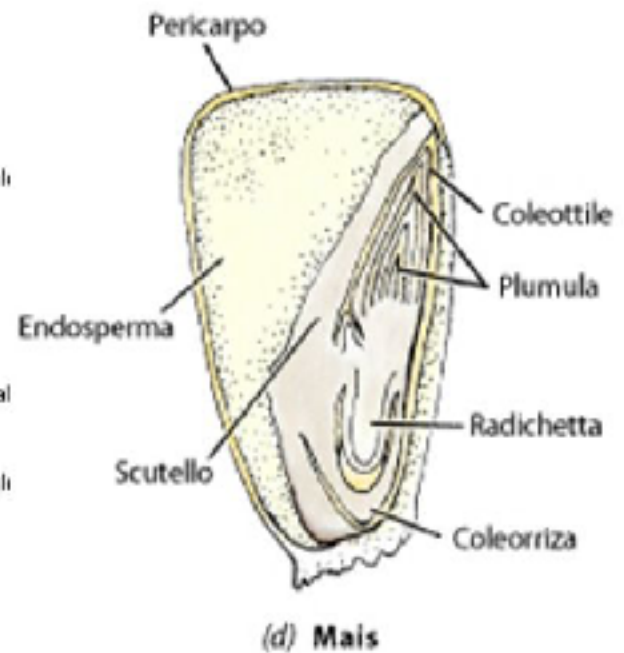


Cariosside di Mais (monocotiledone)

Pericarpo: tegumento seminale

Endosperma: riserve di natura amilifera

Scutello: cotiledone carnoso

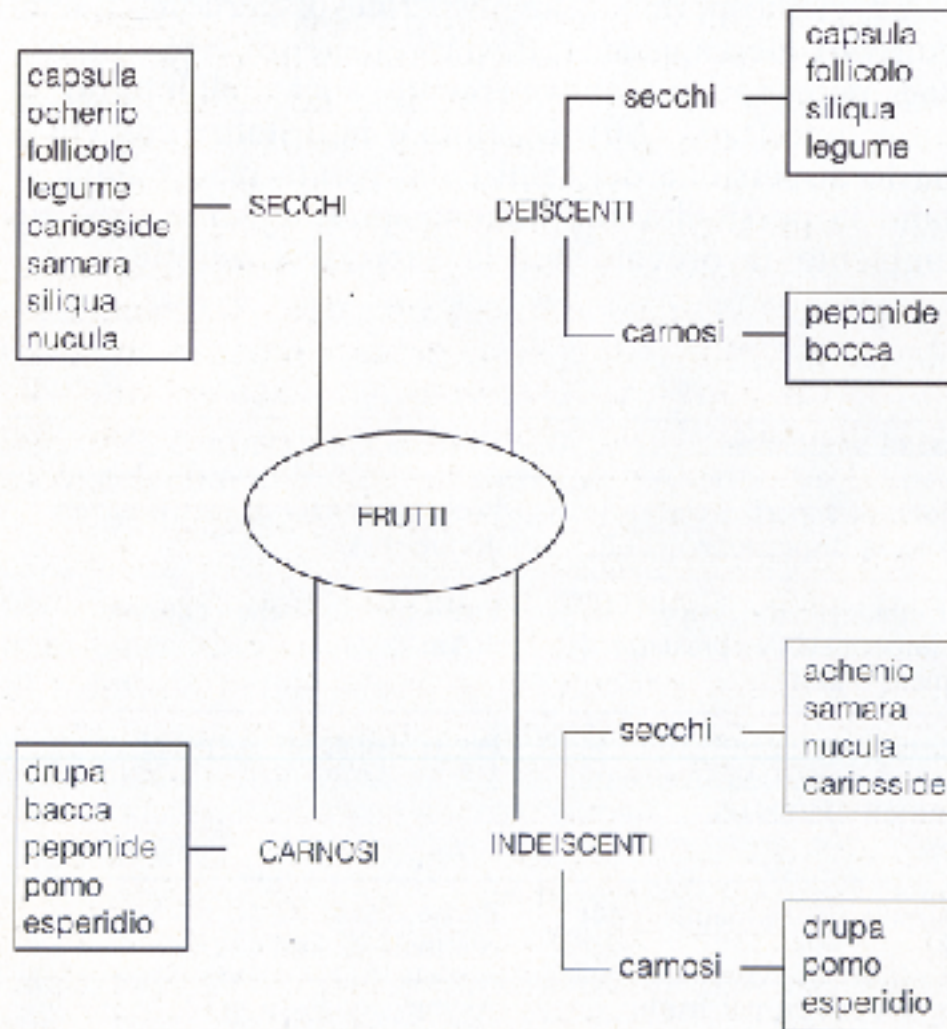


Noce: frutto secco indeiscente, proveniente da ovario infero, avvolto da un guscio duro (pericarpo) non rivestito a sua volta da una polpa esterna (es. nocciole e ghiande).



Corylus avellana L.
BETULACEAE





Classificazione di differenti tipi di frutti.

PS: **deiscente** è un frutto che a maturità si apre, **indeiscente** è un frutto che a maturità non si apre





Il seme ha caratteristiche tali che da solo o grazie alla struttura che lo contiene/li contengono (il “FRUTTO”), può:

- 1) **Acquisire una quiescenza o cominciare subito a germogliare.**
- 2) **viaggiare:** il seme è il principale responsabile della dispersione su lunga distanza delle specie vegetali.
Per questo i semi e i loro contenitori possono possedere molti adattamenti morfologici che ne determinano le capacità di spostamento.





L'Embriogenesi stabilisce le caratteristiche essenziali della pianta adulta

Nelle piante, diversamente dagli animali l'embriogenesi non genera direttamente i tessuti e gli organi dell'adulto

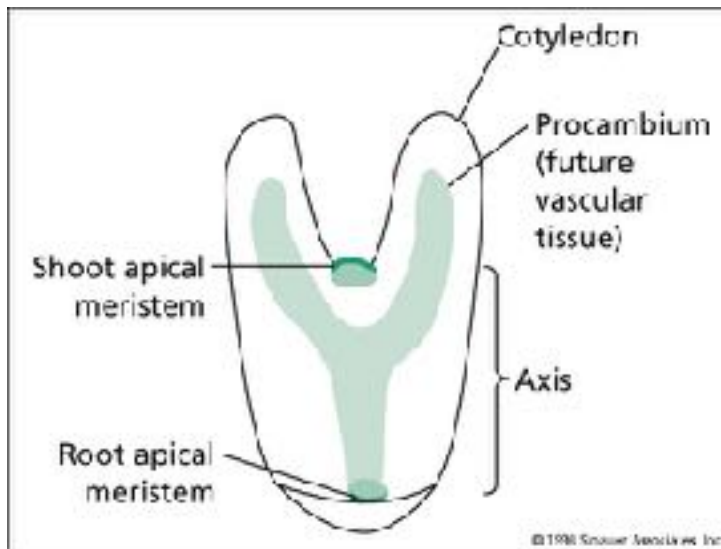
Nelle angiosperme formazione di un corpo rudimentale: asse embrionale e cotiledone(i)

Tuttavia vengono definiti i pattern di sviluppo che si riscontrano nella pianta matura

- Pattern di sviluppo apicale-basale (assiale)
- Pattern di sviluppo radiale

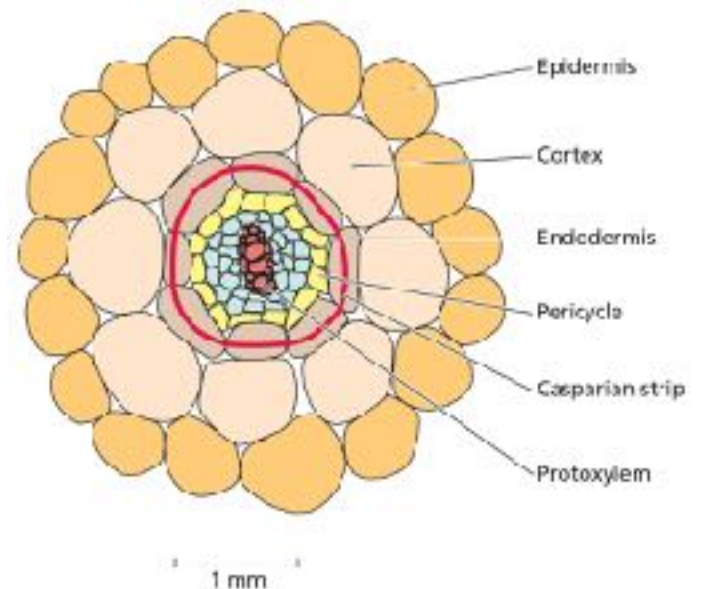
Inoltre l'embriogenesi determina la **formazione dei meristemi primari**, i quali dopo la germinazione daranno luogo agli organi e ai tessuti della pianta adulta.





Pattern assiale

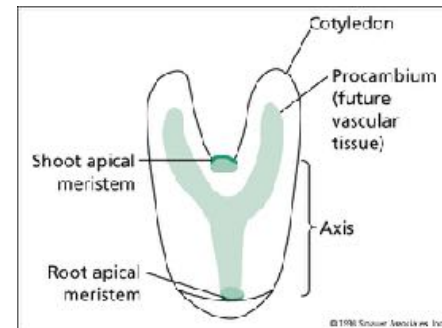
Pattern radiale



Formazione del pattern assiale, o polarizzazione

Le piante esibiscono una polarità assiale nella quale organi e tessuti sono organizzati in un ordine preciso lungo un asse lineare o polarizzato

- Meristema apicale
- Ipocotile
- Radice
- Meristema radicale
- Cuffia



Viene stabilito durante l'embriogenesi

Ogni segmento a sua volta esibisce una polarità con caratteristiche fisiologiche distinte tra parte basale e apicale.





La polarità assiale si genera già durante la prima divisione dello zigote

Lo zigote si espande e diventa polarizzato esso stesso prima di dare luogo alla prima divisione

- La parte apicale è con citoplasma denso
- La parte basale contiene il vacuolo centrale

La prima divisione, asimmetrica perpendicolarmente all'asse principale dello zigote, forma 2 cellule:

Cellula apicale: forma tutte le strutture dell'embrione; due divisioni verticali e una orizzontale danno luogo allo stadio globulare dell'embrione (8 cellule)

Cellula basale: divisioni orizzontali; perpendicolari all'asse principale; si forma un filamento da 6 a 9 cellule (sospensore: extraembrionale). La prima di queste cellule formerà invece l'ipofisi che è parte dell'embrione (cuffia)



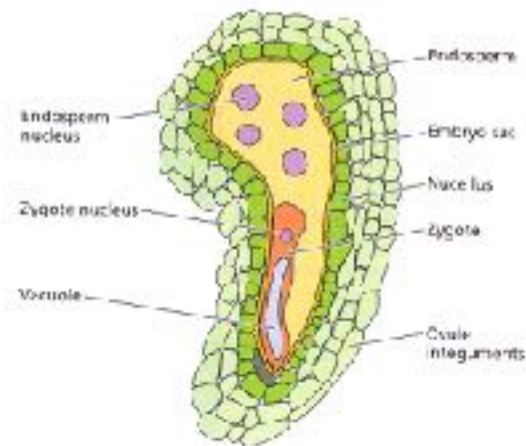
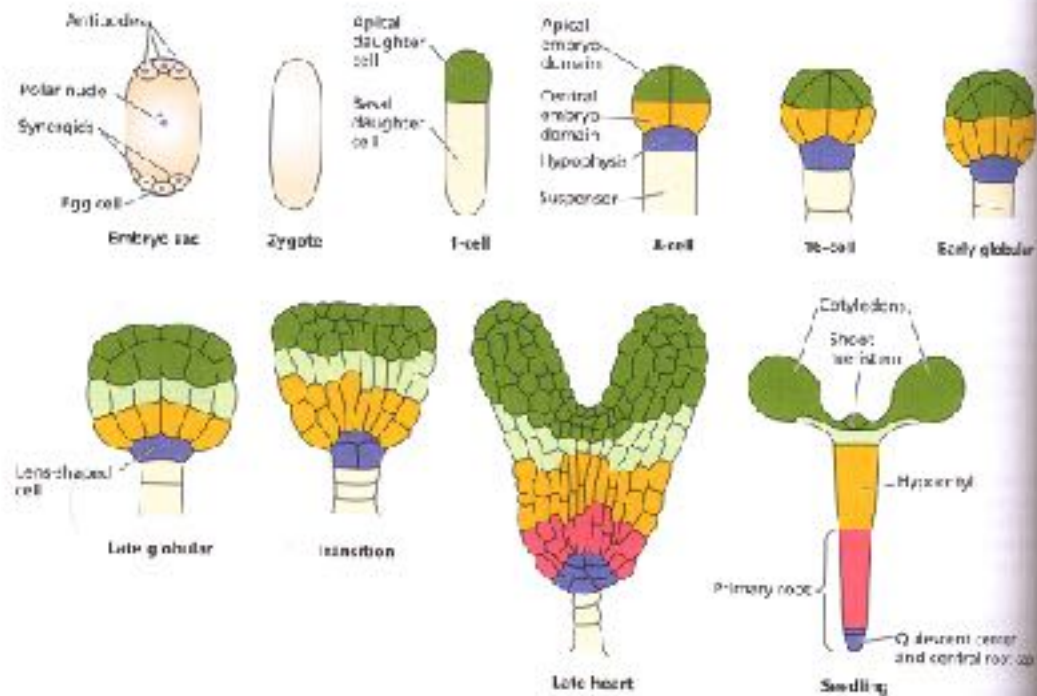


Figure 16.2 Arabidopsis ovule containing the embryo sac at about 4 hours after double fertilization. The embryo sac is bounded by the maternally derived nucellus. The zygote exhibits a marked polarization. The terminal half of the zygote has dense cytoplasm and a single large nucleus, while a large central vacuole occupies the basal half of the cell. At this stage, the embryo sac surrounding the zygote also contains four endosperm nuclei.



Formazione del pattern radiale

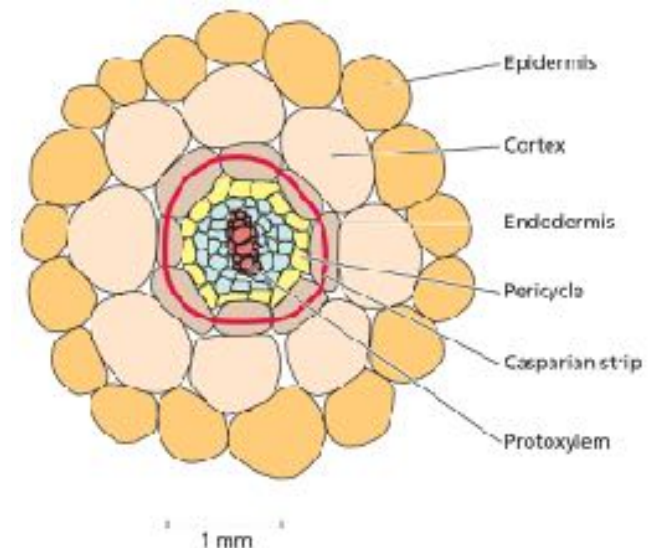
Tessuti differenti sono organizzati secondo un pattern riconoscibile

Fusti, radici: pattern radiale dall'esterno verso il centro

Epidermide

Cortex

Cilindro vascolare (endoderma, periciclo, floema, xilema)



Anche La polarità radiale si stabilisce durante l'embriogenesi ed è distinguibile già nello stadio globulare

Si formano tre tessuti:

- ❖ **Protoderma** (epidermide)
- ❖ **Meristema fondamentale** (cortex, endoderma)
- ❖ **Procambio** (tessuti vascolari, periciclo)

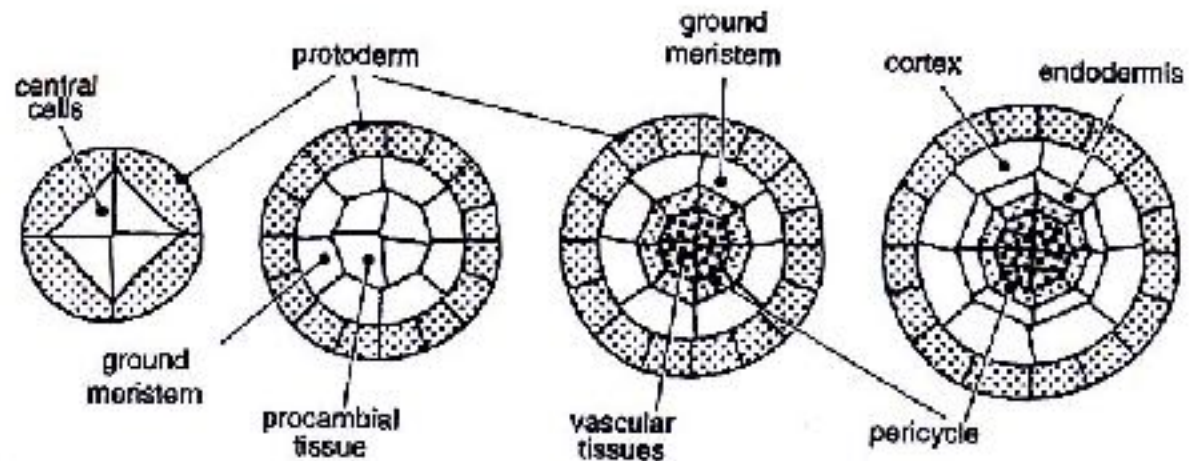


FIGURE 3-4 Delineation of the radial pattern in *Arabidopsis* embryo. Periclinal divisions in the eight-celled embryo separate central cells from protoderm. Subsequently, central cells give rise to the ground meristem and procambial tissue. In roots, the procambial tissue gives rise to vascular tissues and pericycle, whereas the ground meristem gives rise to the cortex and endodermis. Adapted from Jürgens (1995) with permission from Elsevier Science.





Studi sulla pianta modello *Arabidopsis thaliana* hanno rivelato diverse mutazioni che possono influenzare la polarizzazione dell'embrione.

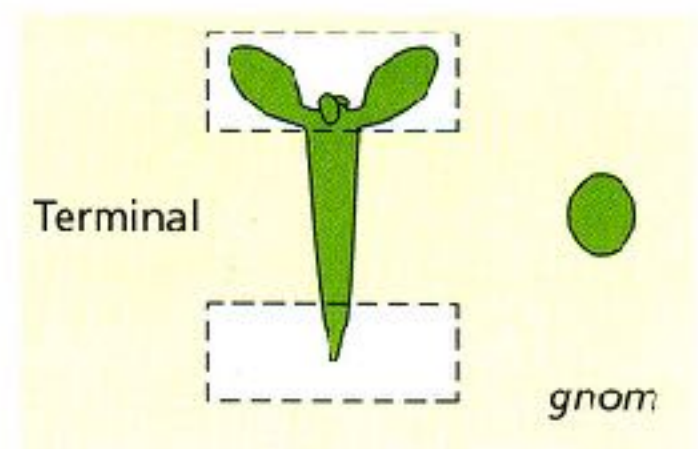
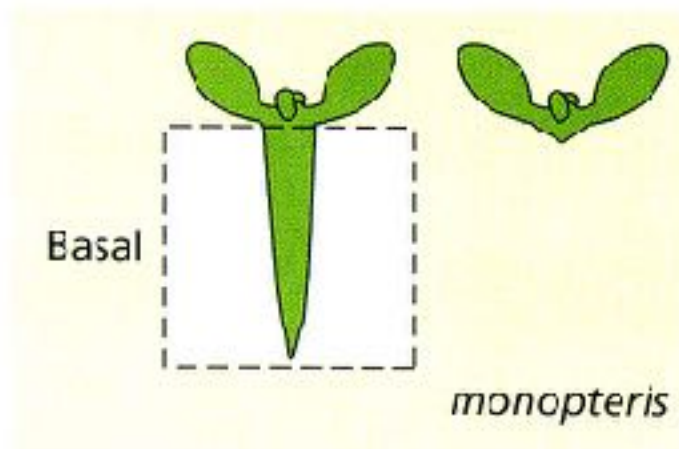
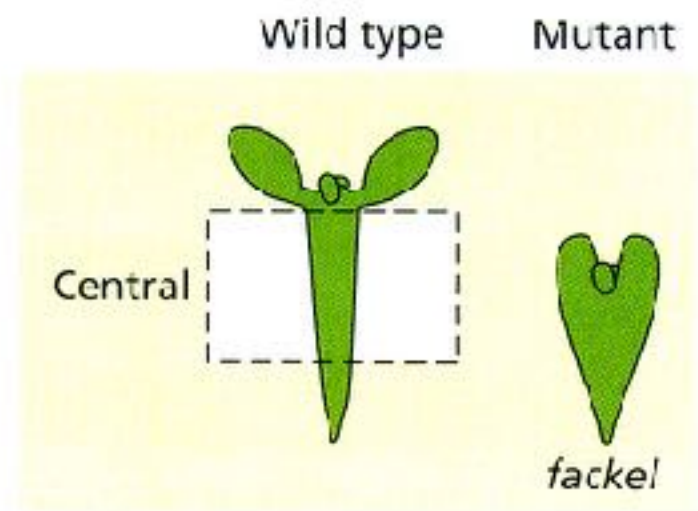
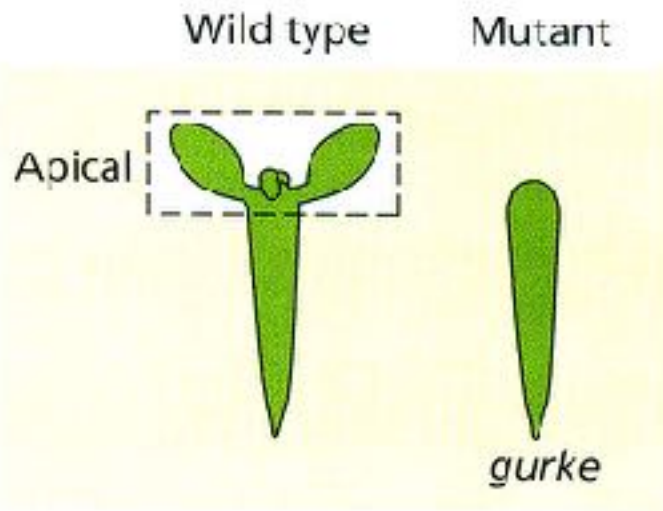
GURKE: deriva il nome dalla forma a cetriolo del mutante che è privo dei cotiledoni e del meristema apicale. Il gene codifica per una acetil-CoA carbossilasi

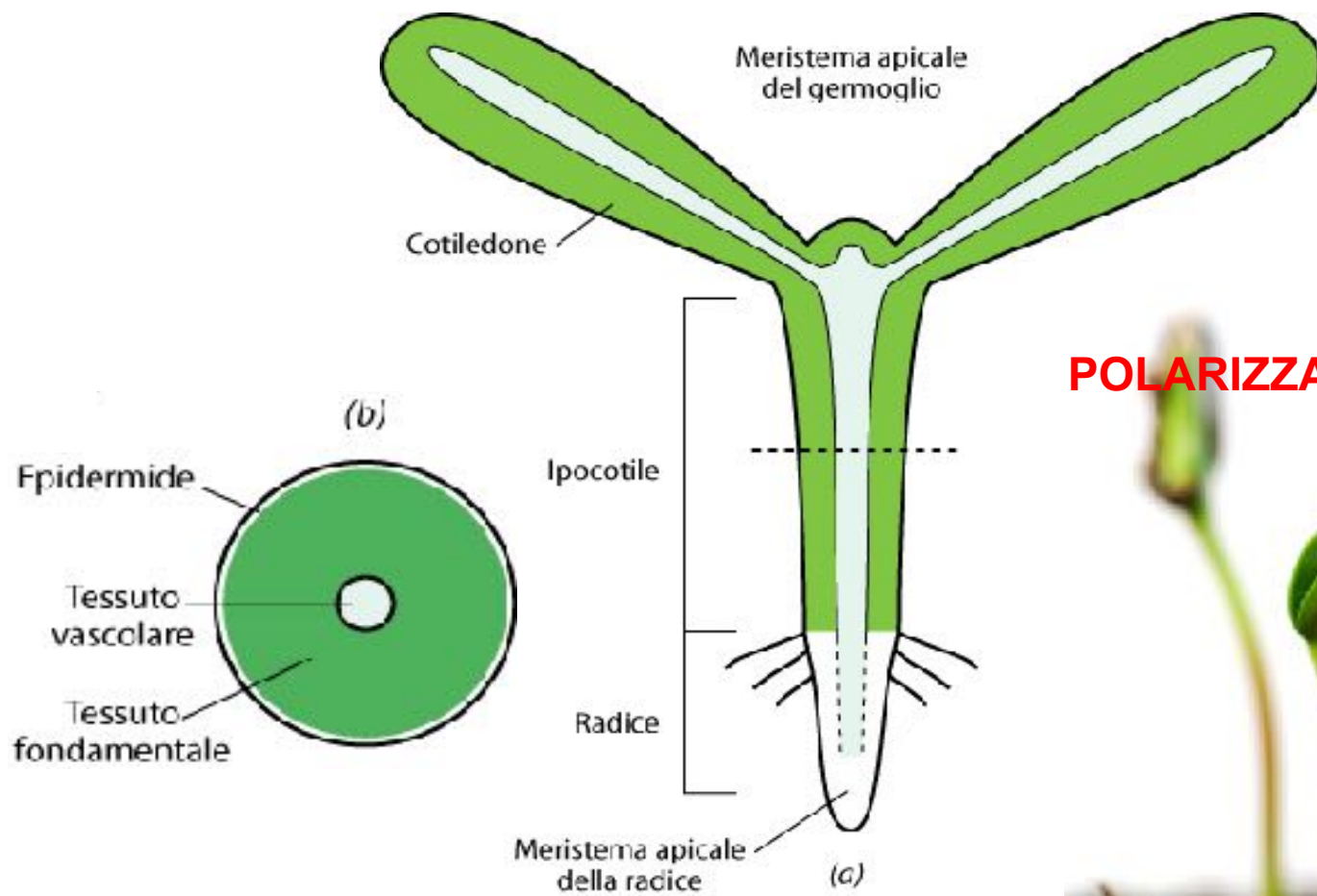
FACKEL: il mutante manca di ipocotile. Il gene codifica per uno sterolo C14 riduttasi.

MONOPTEROS (MP): Necessario per la formazione degli elementi basali ipocotile e radice. Il gene codifica per un fattore di risposta all'auxina (ARF).

GNOM (GN): richiesto per la formazione degli elementi terminali apicale e basale. Codifica per un fattore di scambio di guanin nucleotidi (GEF).







POLARIZZAZIONE



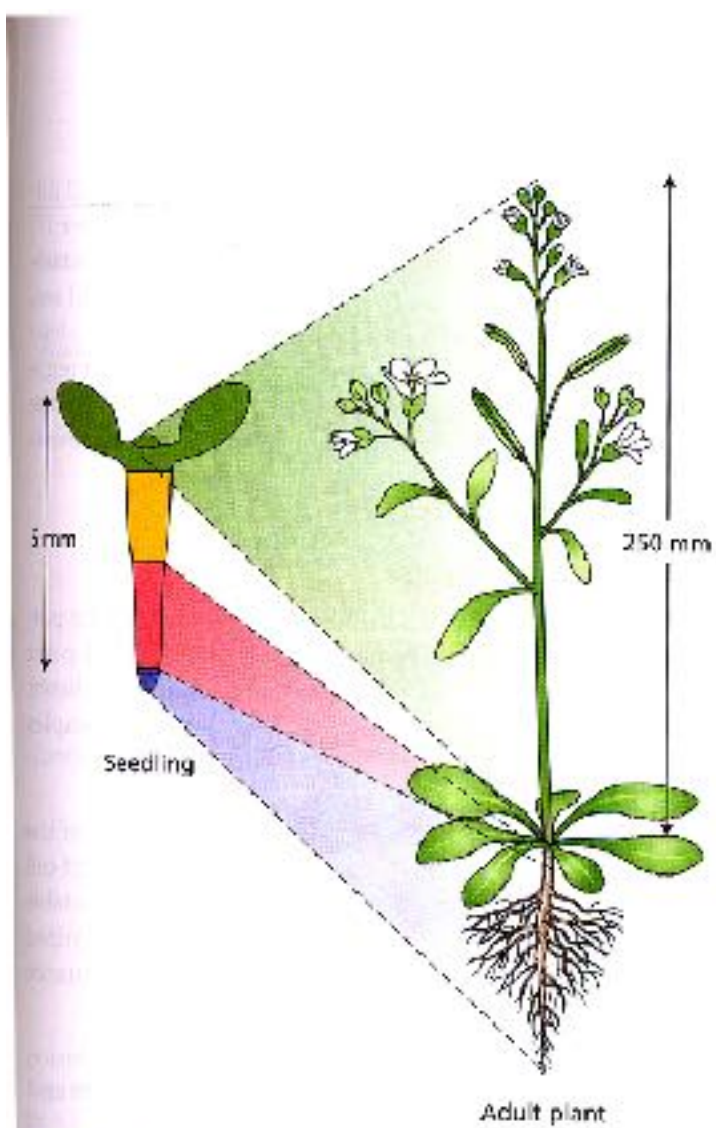
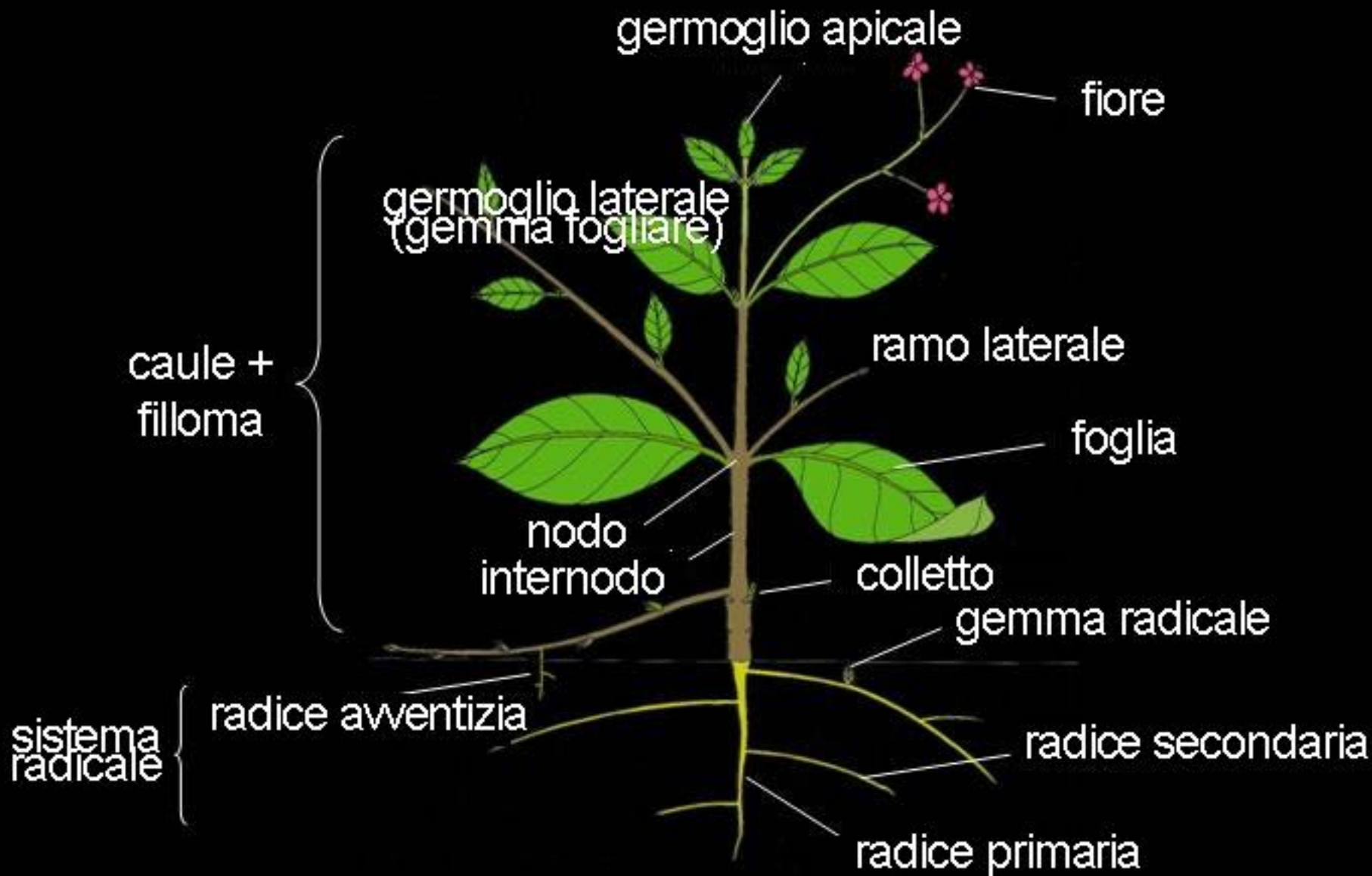


FIGURE 16.4 Postembryonic development of *Arabidopsis thaliana*. As illustrated, the majority of tissues formed during postembryonic growth derive from small groups of cells contained within the primary root and shoot apical meristems.



CORMO





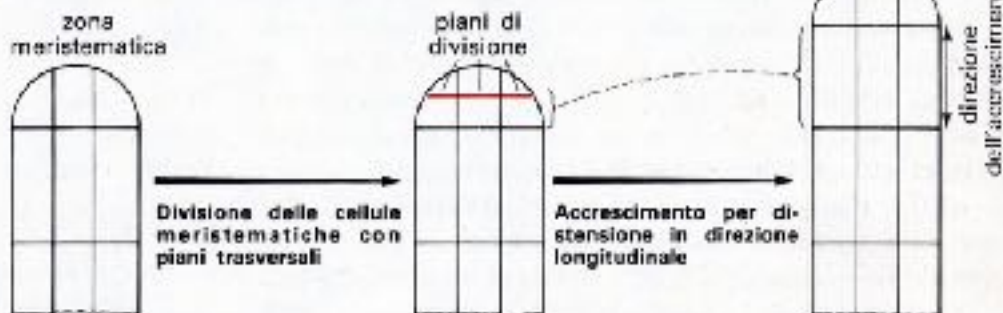
e) In un fusto o in una radice coesistono più zone di crescita corrispondenti a diversi stadi di sviluppo delle cellule.



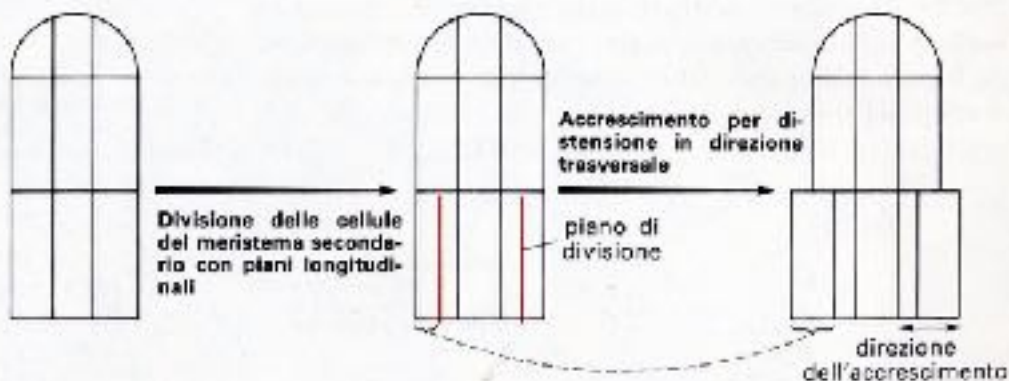


Il modello estremamente semplificato che abbiamo introdotto in questo capitolo può essere usato per «simulare» anche la crescita in spessore delle piante. La direzione della crescita di un organo vegetale è determinata sia dalla posizione dei piani di divisione, sia dalla direzione in cui si distendono prevalentemente le cellule neoformate. Nell'accrescimento in lunghezza i piani di divisione sono trasversali e la direzione della distensione è longitudinale. Nell'accrescimento in spessore i due orientamenti sono invertiti.

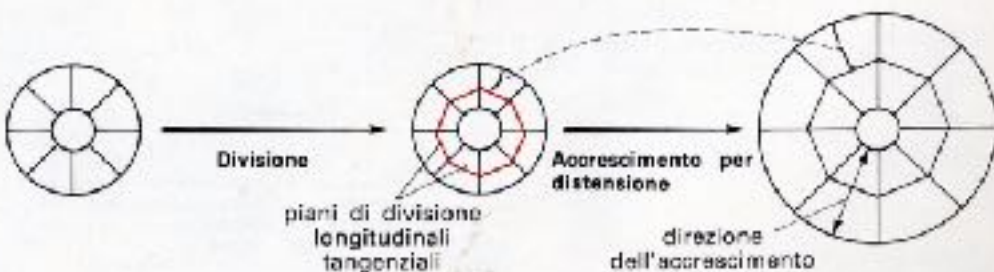
Accrescimento in lunghezza

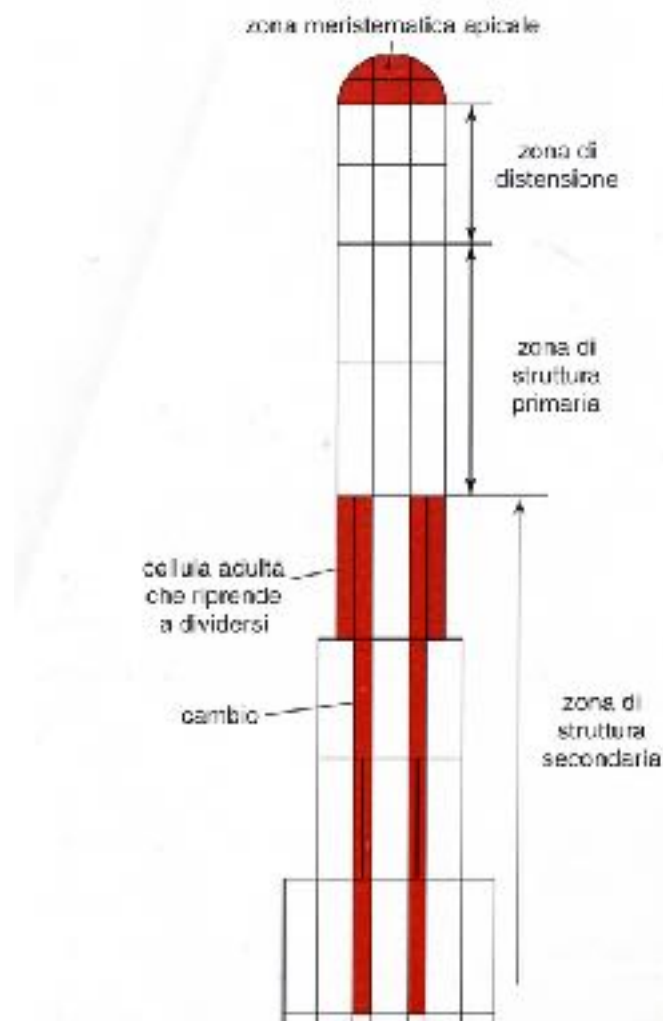


Accrescimento in spessore



Accrescimento in spessore (organo visto in sezione trasversale)

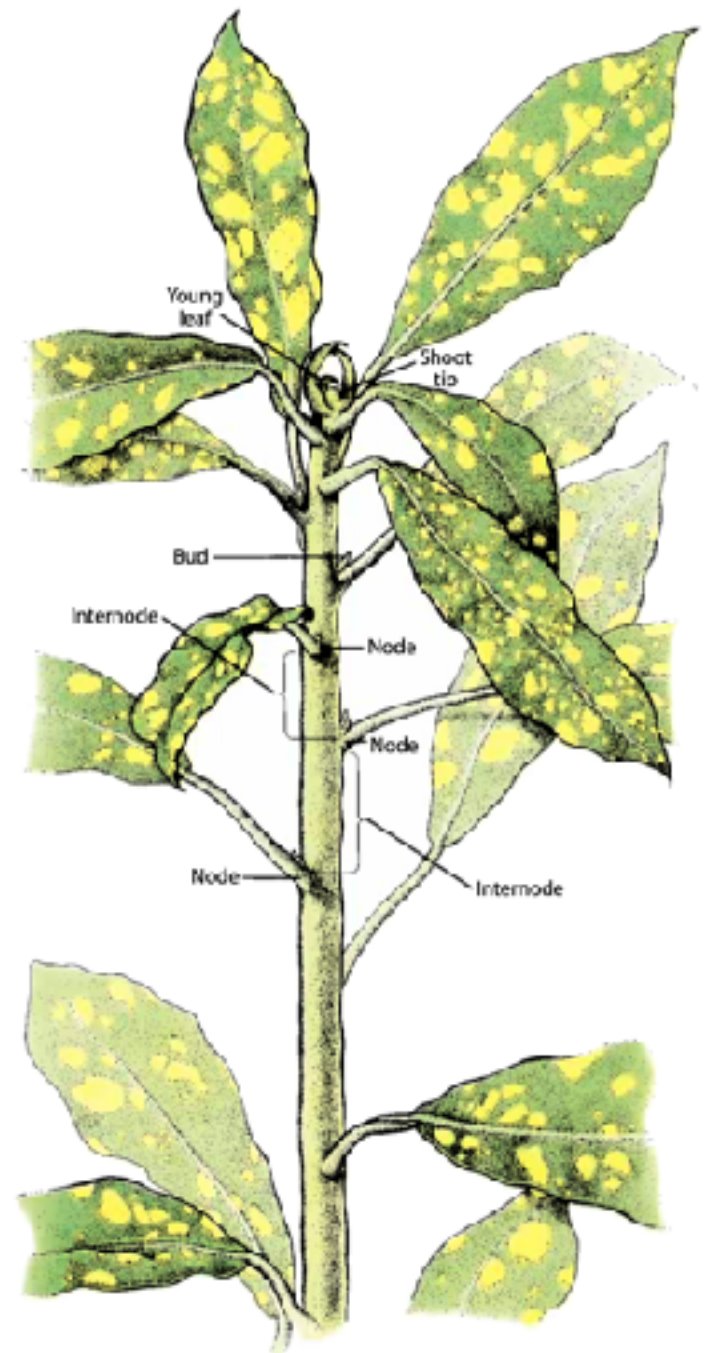
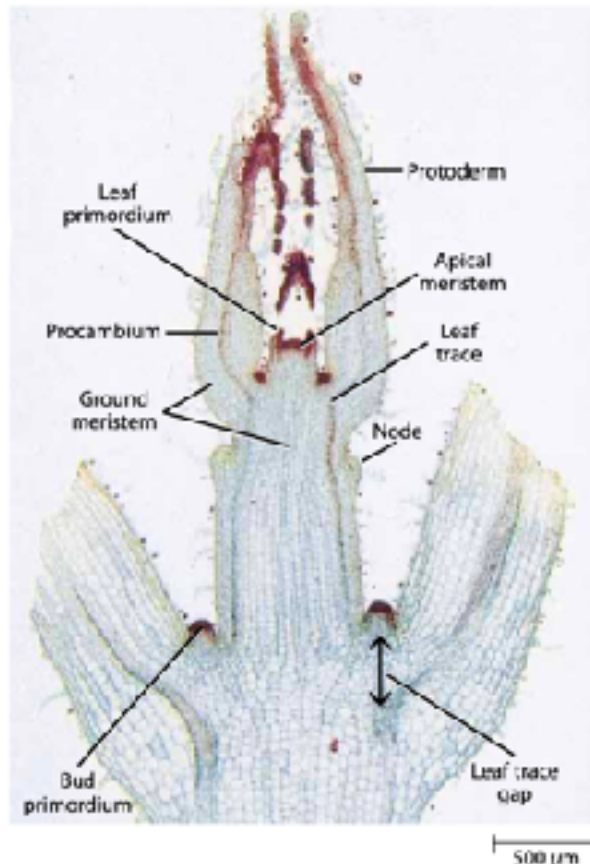


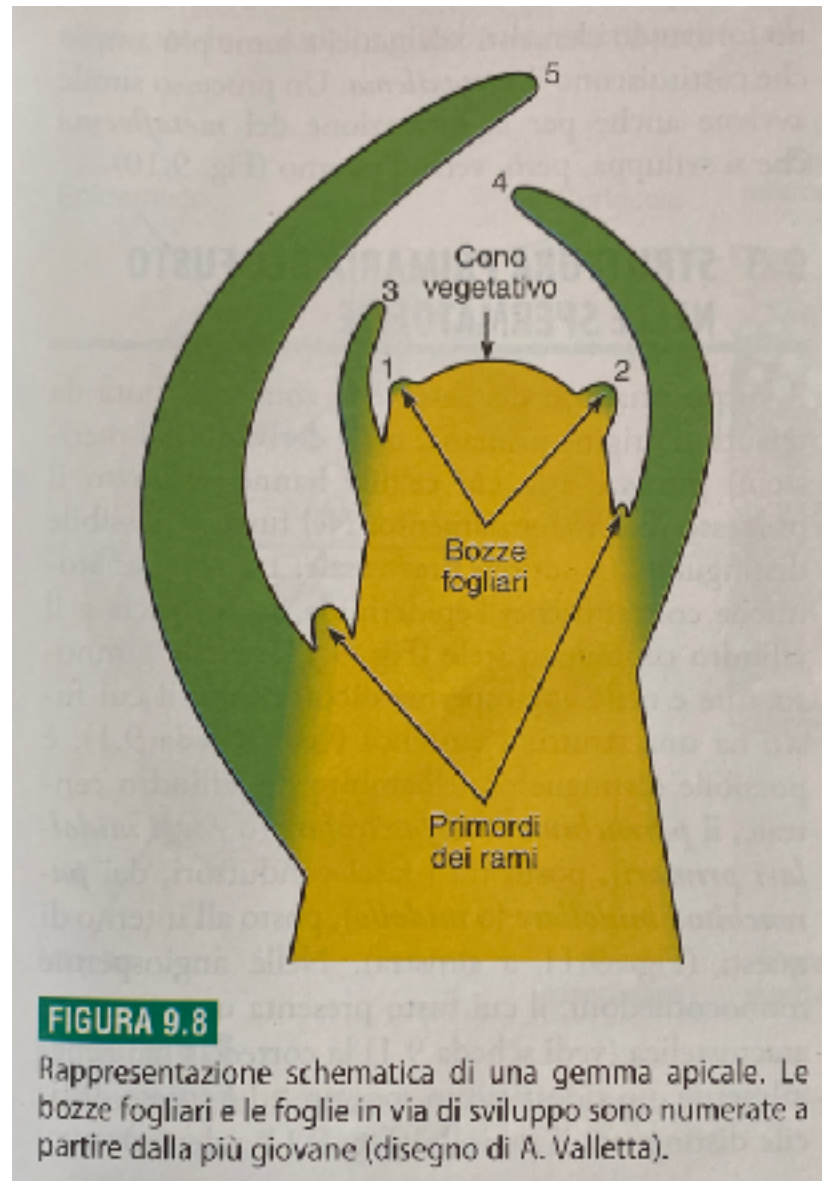


Un modello di accrescimento del fusto identico a quello descritto a pag. 284, ma comprendente anche la zona di struttura secondaria. Le cellule capaci di dividersi sono indicate in rosso. Le semplificazioni introdotte per descrivere la crescita secondaria sono ancora maggiori di quelle che riguardano le altre zone di crescita.



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







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

Ha funzione di:

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



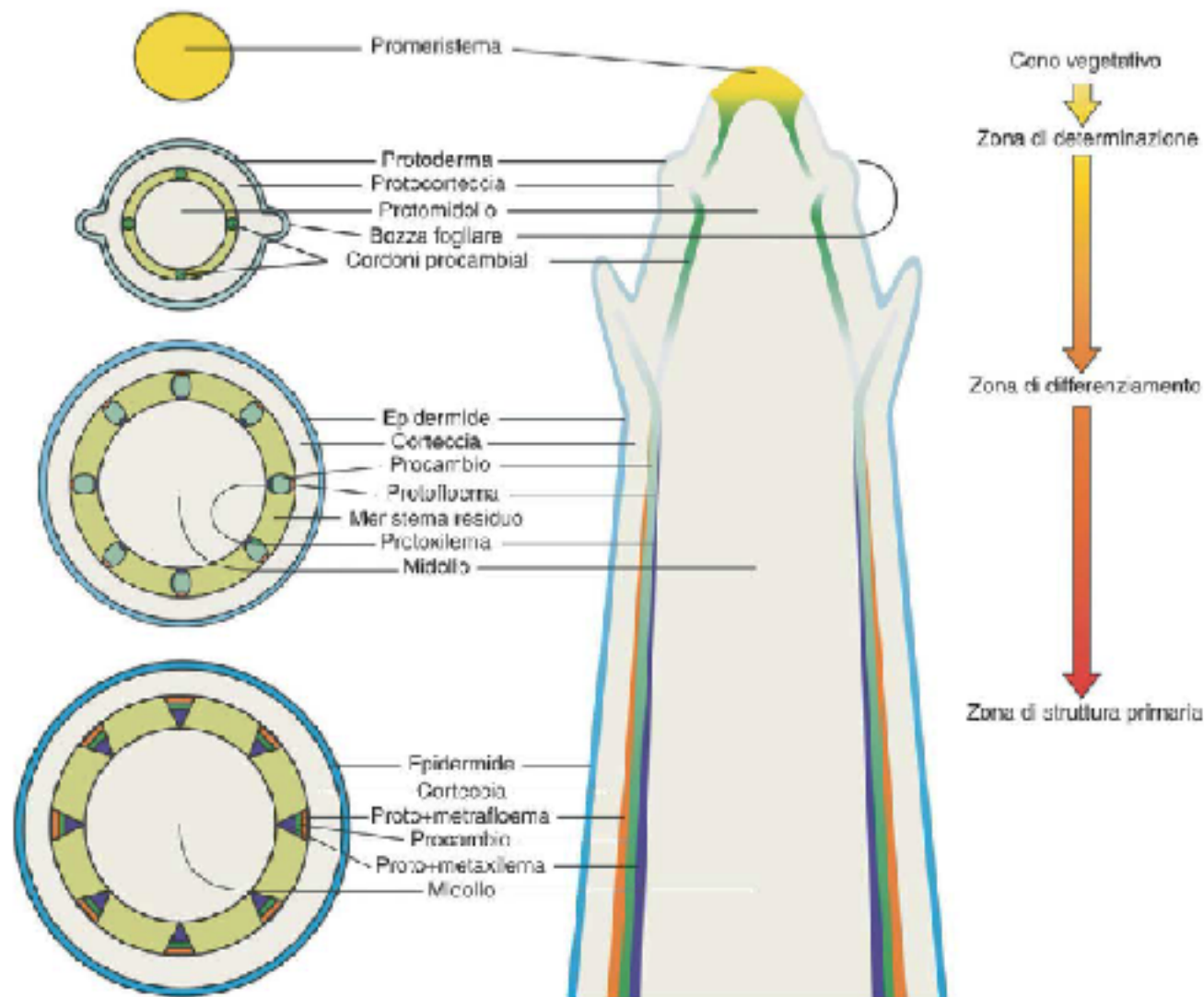


Figura 9.3

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





Il **cono vegetativo** da origine al corpo primario del fusto.

Questa sua azione si esplica per l'attività meristemica di:

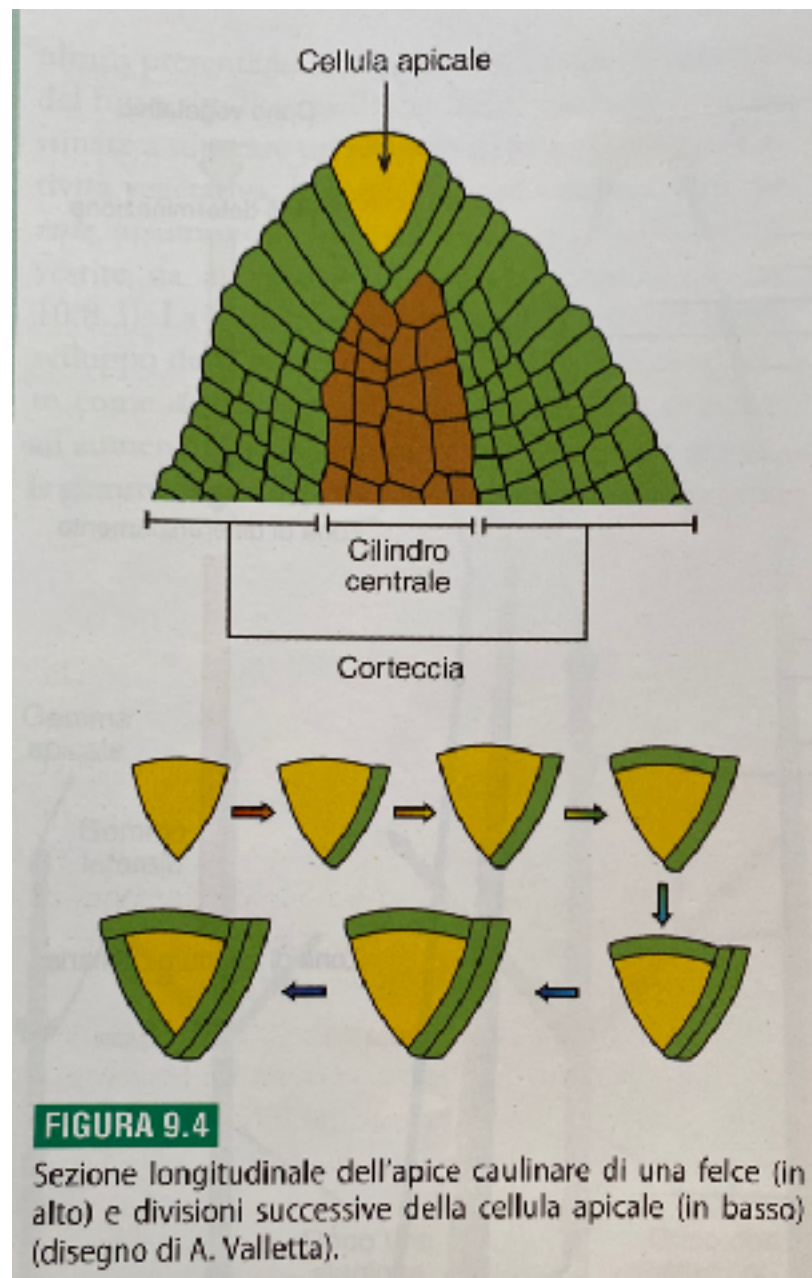
- a) una (piante vascolari senza seme),
- b) più (spermatofite)

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

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

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







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

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

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

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



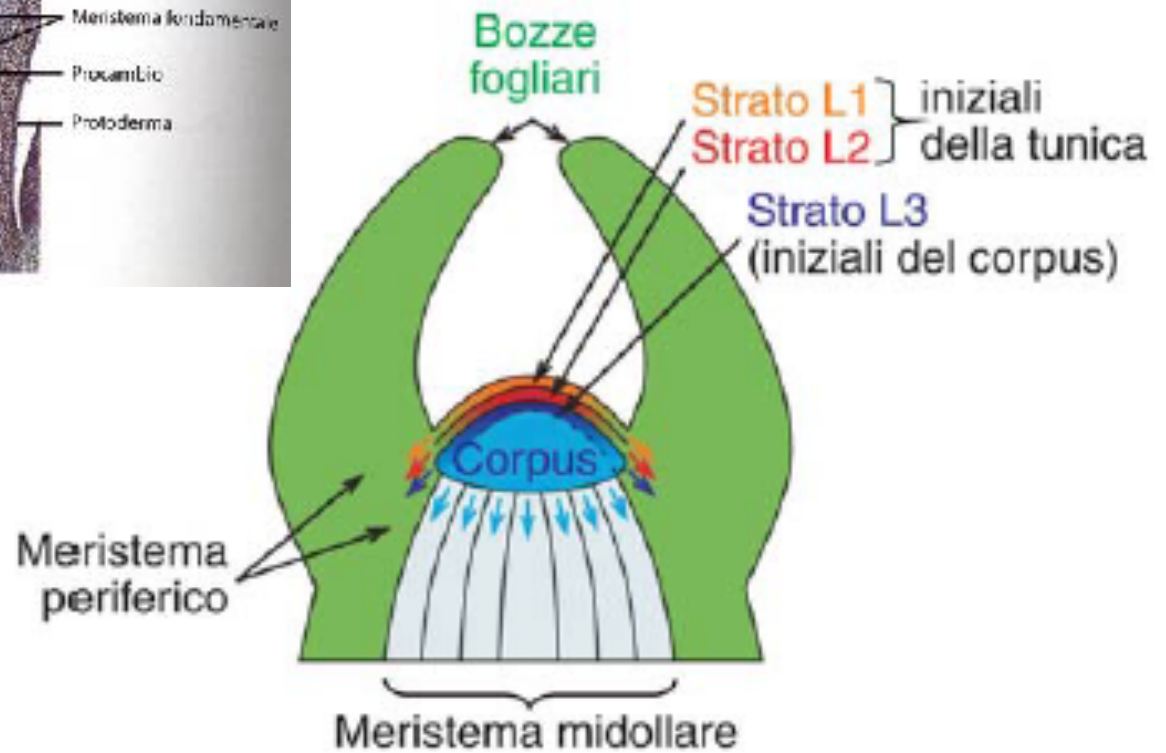
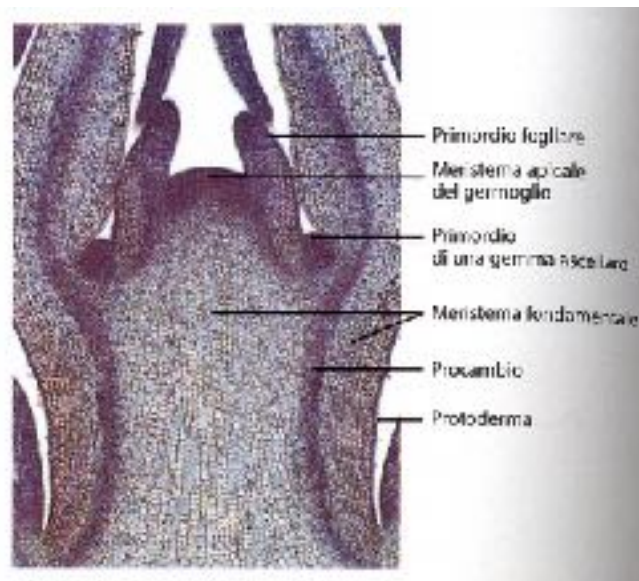


Figura 9.5

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



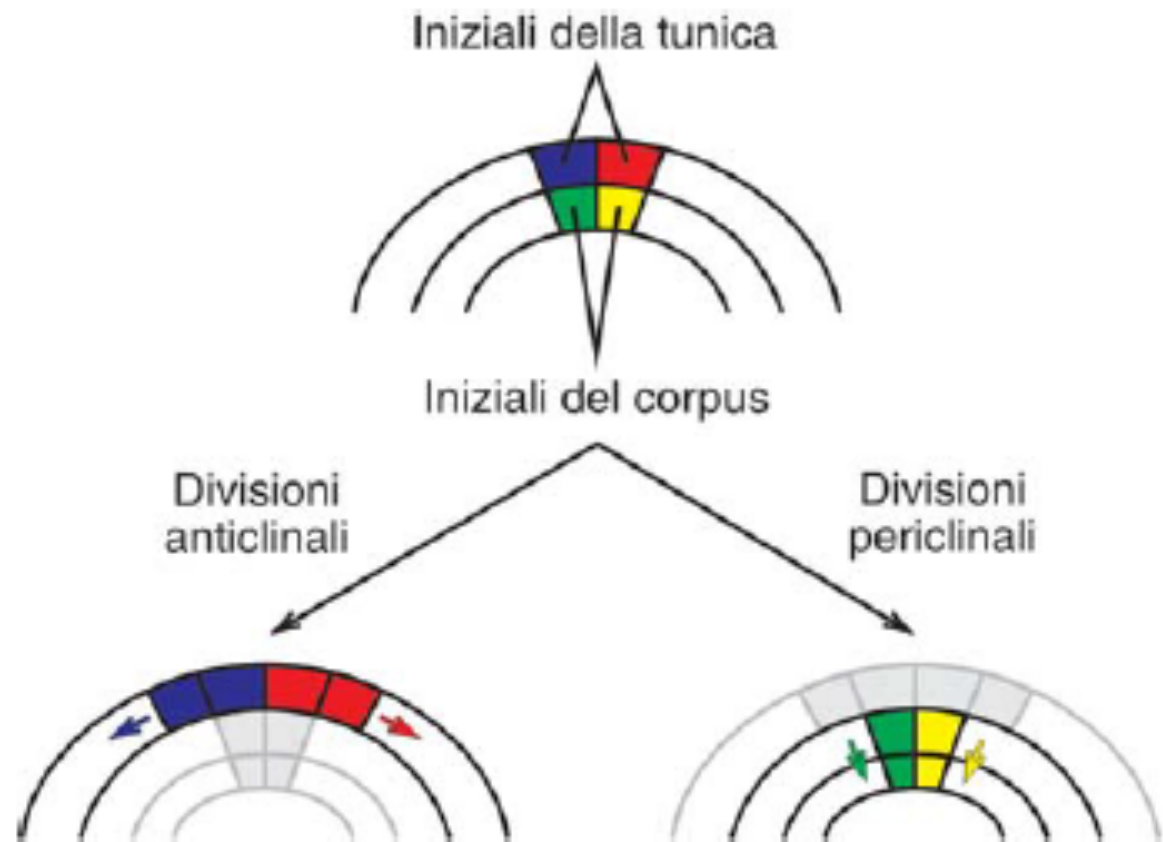


Figura 9.6

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



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

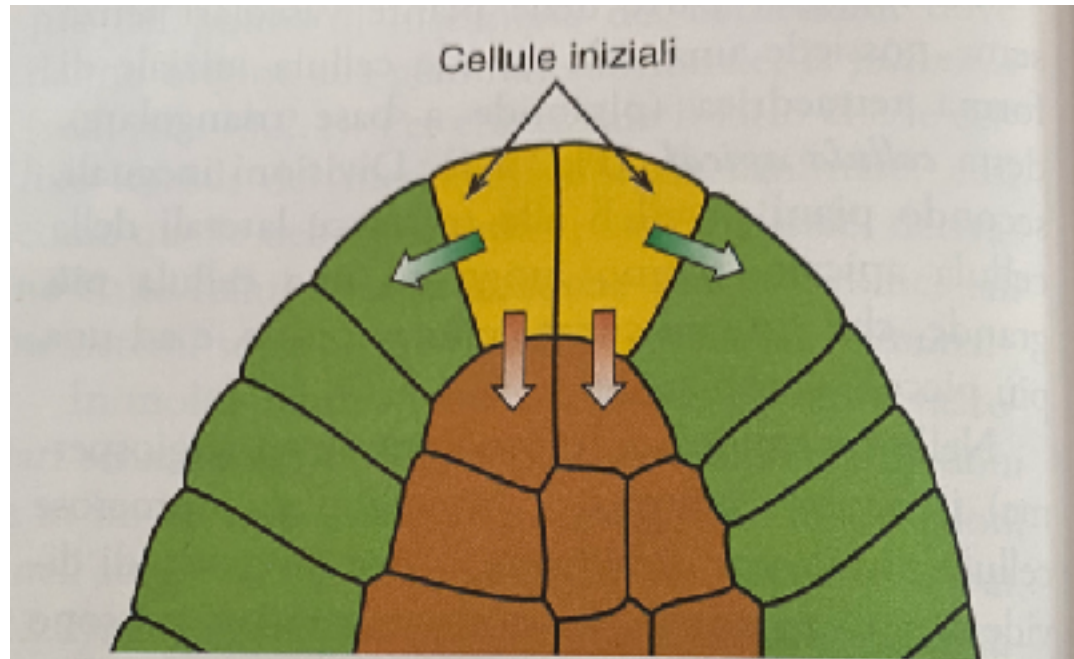


FIGURA 9.7

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





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

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

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

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

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



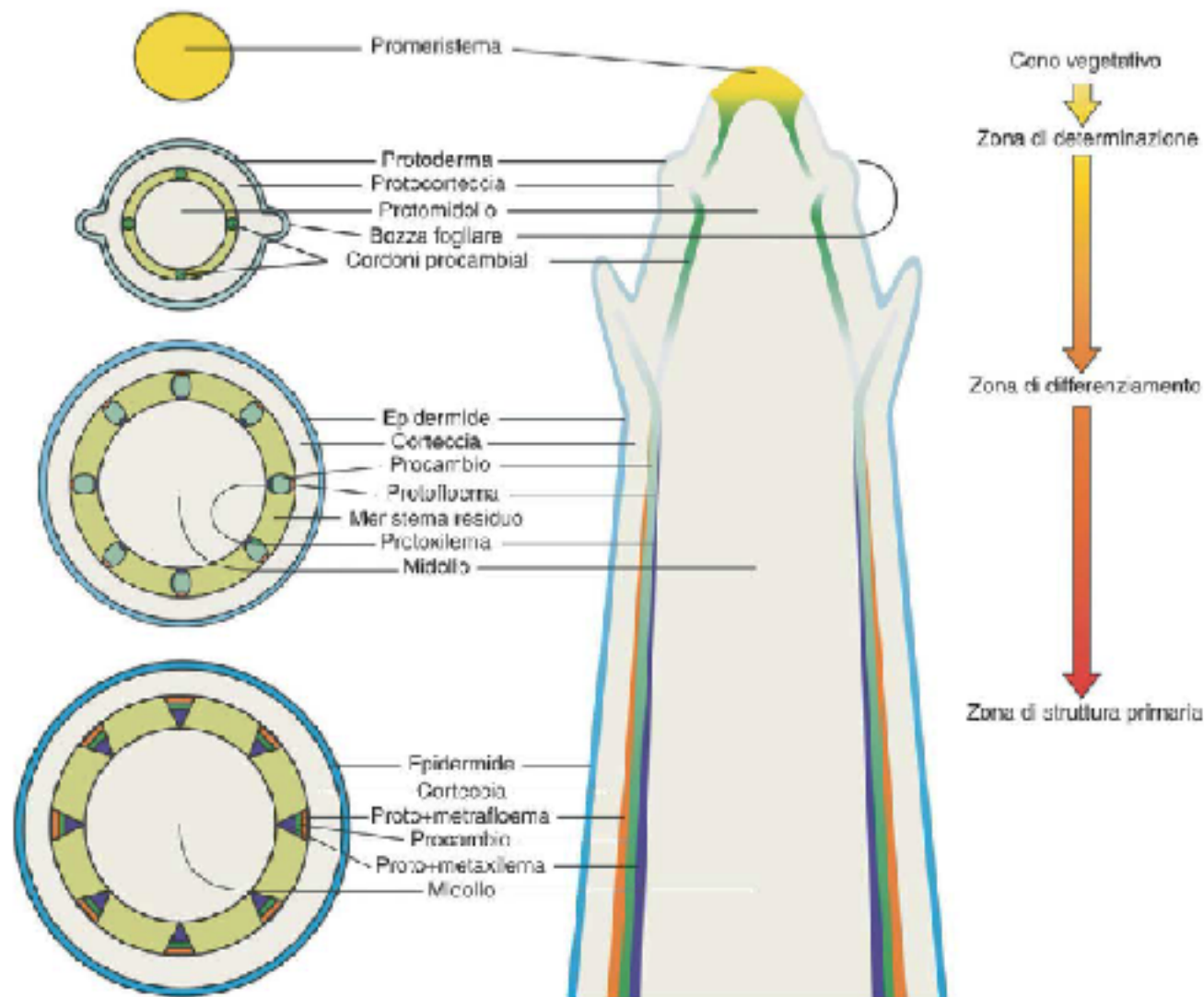


Figura 9.3

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





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

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

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





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

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

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

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



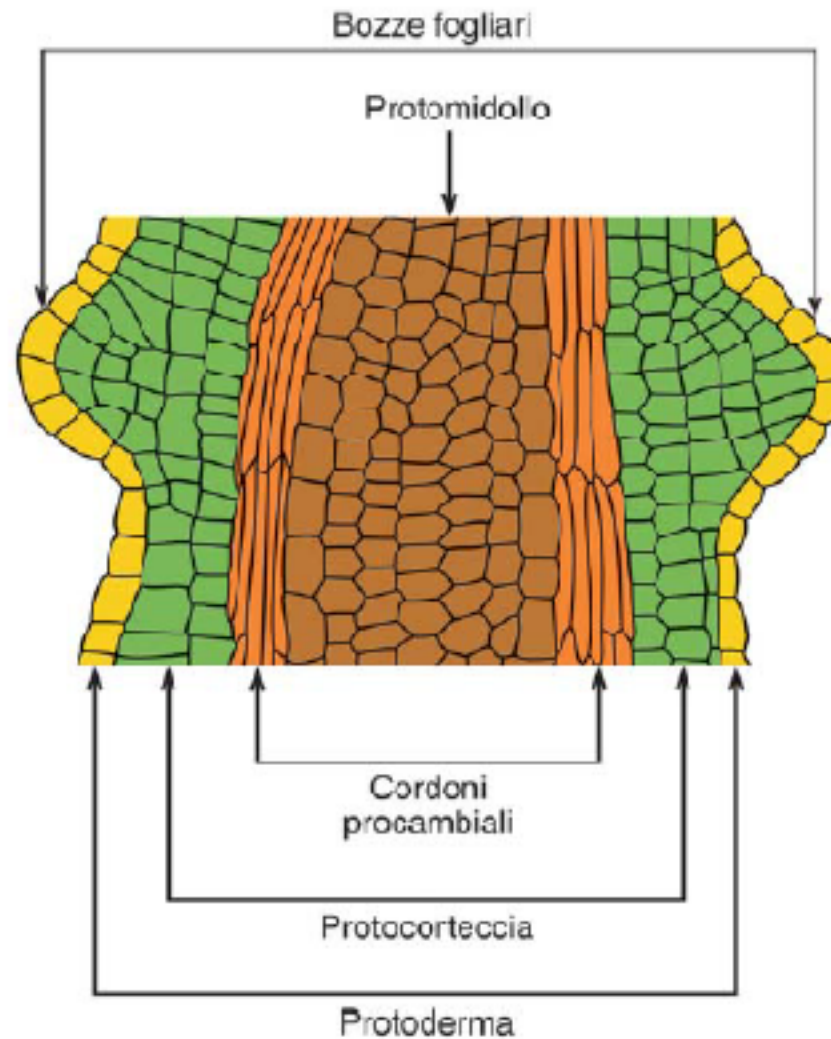


Figura 9.9

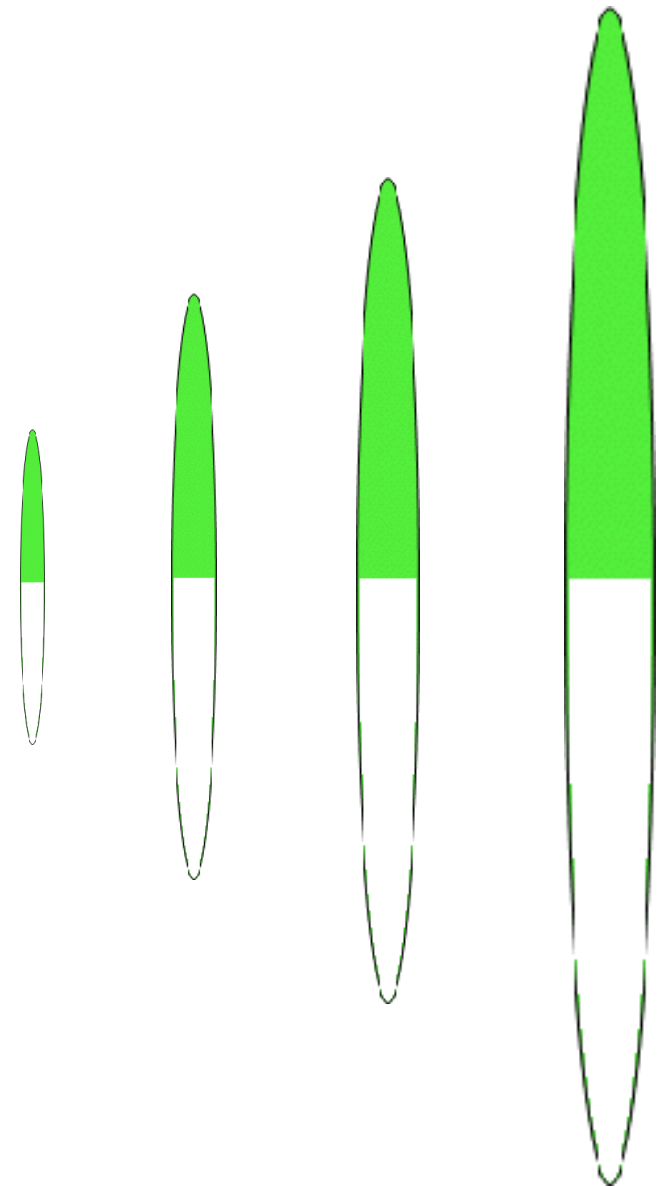
Zona di differenziamento di un fusto in sezione longitudinale (disegno di A Valletta).





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

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



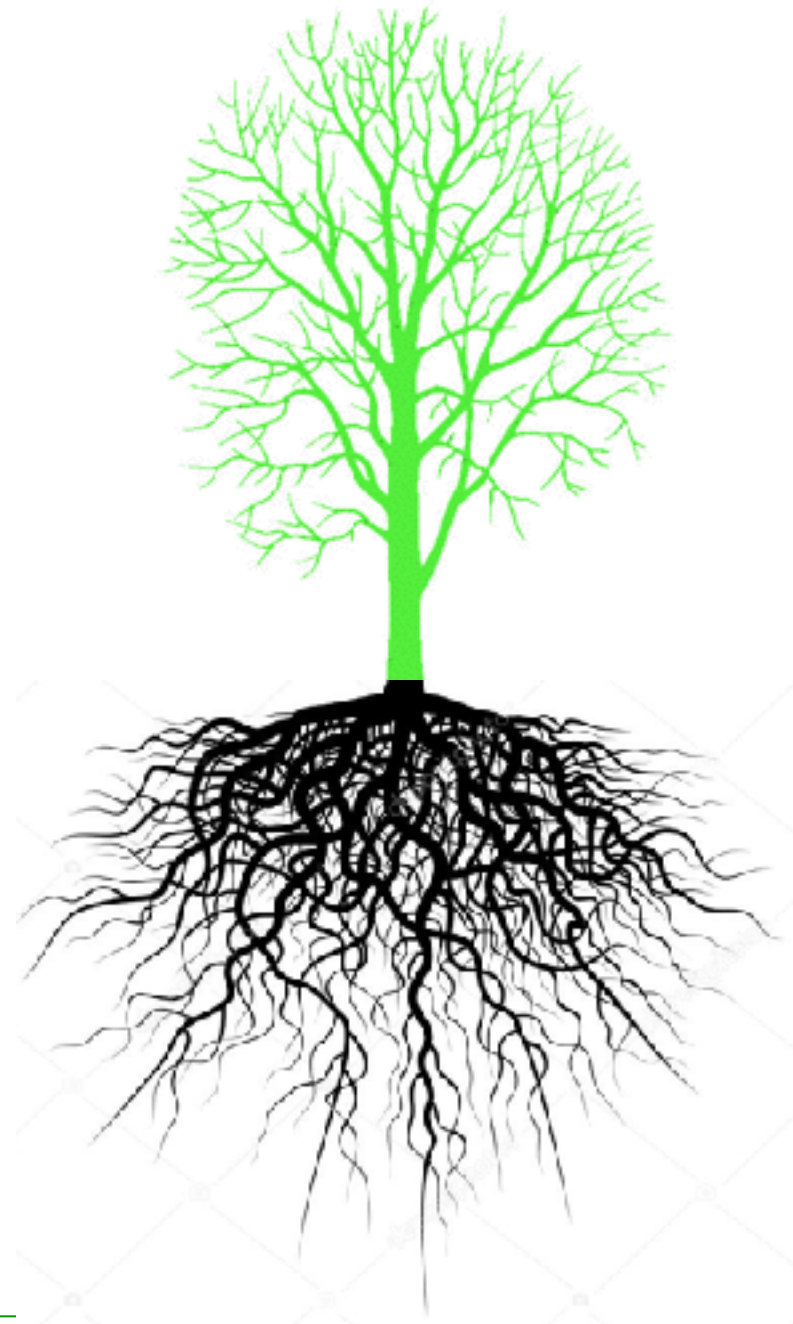
Asparagus acutifolius L.





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

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

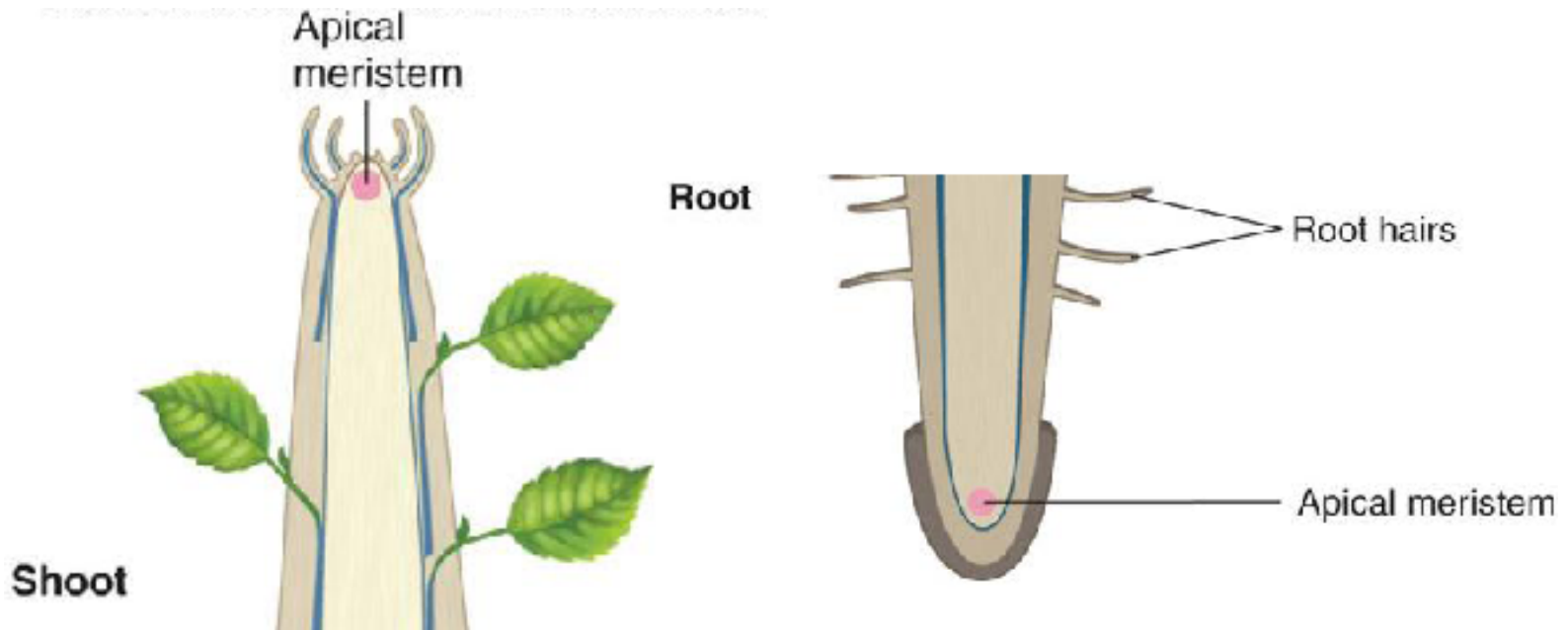






La moltiplicazione dei meristemi è la diretta conseguenza della formazione di **meristemi laterali** rispetto all'asse di polarità originale. Daranno potenzialmente origine a ramificazioni di secondo ordine, sia caulinarie che radicali.

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





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

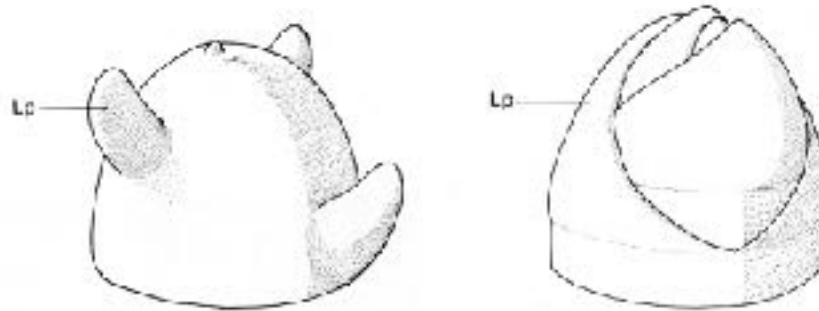
I meristemi secondari sono particolarmente importanti per la crescita secondaria in spessore negli organi assili della pianta.





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

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



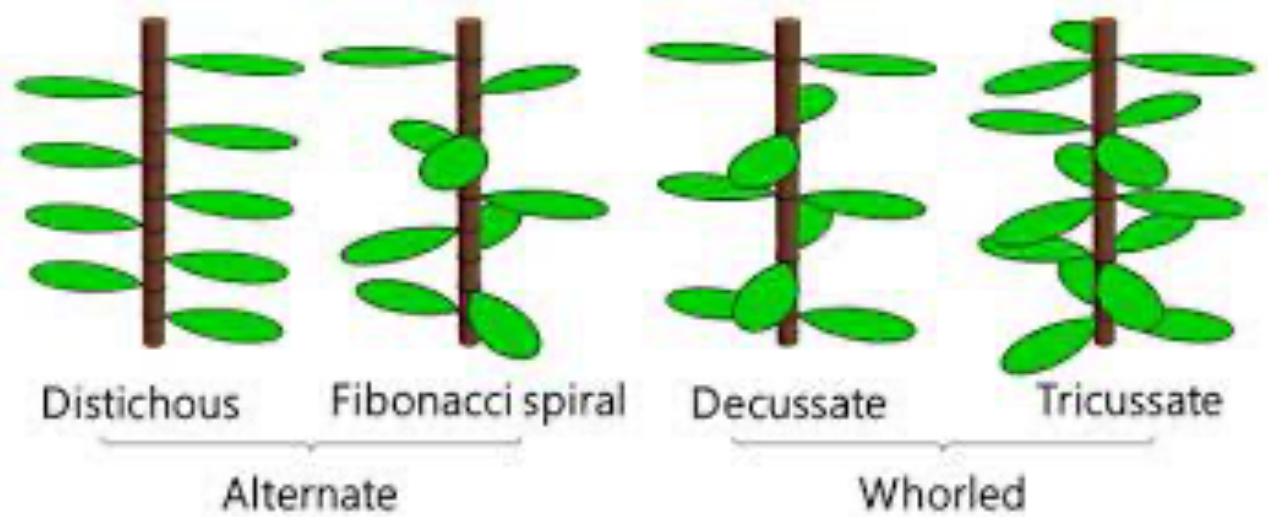


La **fillotassi** (*phyllon*=foglia + *taxis*=ordine) è la branca della botanica che studia l'ordine con cui le varie parti delle piante sono distribuite nello spazio. Questa è solitamente specie specifica.

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

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







Filotassi alterna - Una foglia per nodo

Monastica	Foglie unilaterali, disposte in una sola fila ($AD=360^\circ$) (<i>Rubledurum rotundifolium</i>)		
Spiromonastica	Foglie disposte in una sola fila con leggera torsione tra ogni nodo		Monastica
Alterna distica	Foglie disposte in due file ($AD = 360 \times 1/2 = 180^\circ$) (<i>Ulmus globra</i>) (<i>Arundo donax</i> , <i>iris</i> , <i>alfa</i> , <i>zeta</i> , ecc.)		
Spirodistica	Foglie disposte in due file con una leggera torsione tra ogni nodo		Distica
Alterna tristica	Foglie disposte in tre file Frazione filotassica $1/3$ ($AD = 360^\circ \times 1/3 = 120^\circ$) (<i>Ainus</i> , <i>Citrus</i> , <i>Corylus</i>)		
Spirotristica	Foglie disposte in tre file con una leggera torsione tra ogni nodo		Tristica
Spiralata o elicoidale	Foglie sparse, disposte in più di tre file a differente altezza: Pentastica o Quinconciale: 5 file $AD= 360^\circ \times 2/5 = 144^\circ$ (<i>Quercus</i> , <i>Prunus armeniaca</i>) Ottastica: 8 file $AD= 360^\circ \times 1/8 = 45^\circ$ <i>Populus</i> , <i>Pyrus</i> Decatristica: 13 file $AD= 360^\circ \times 5/13 = 138^\circ 27'$ <i>Hypophoe</i> , <i>Lilium</i>		
			Pentastica o Quinconciale

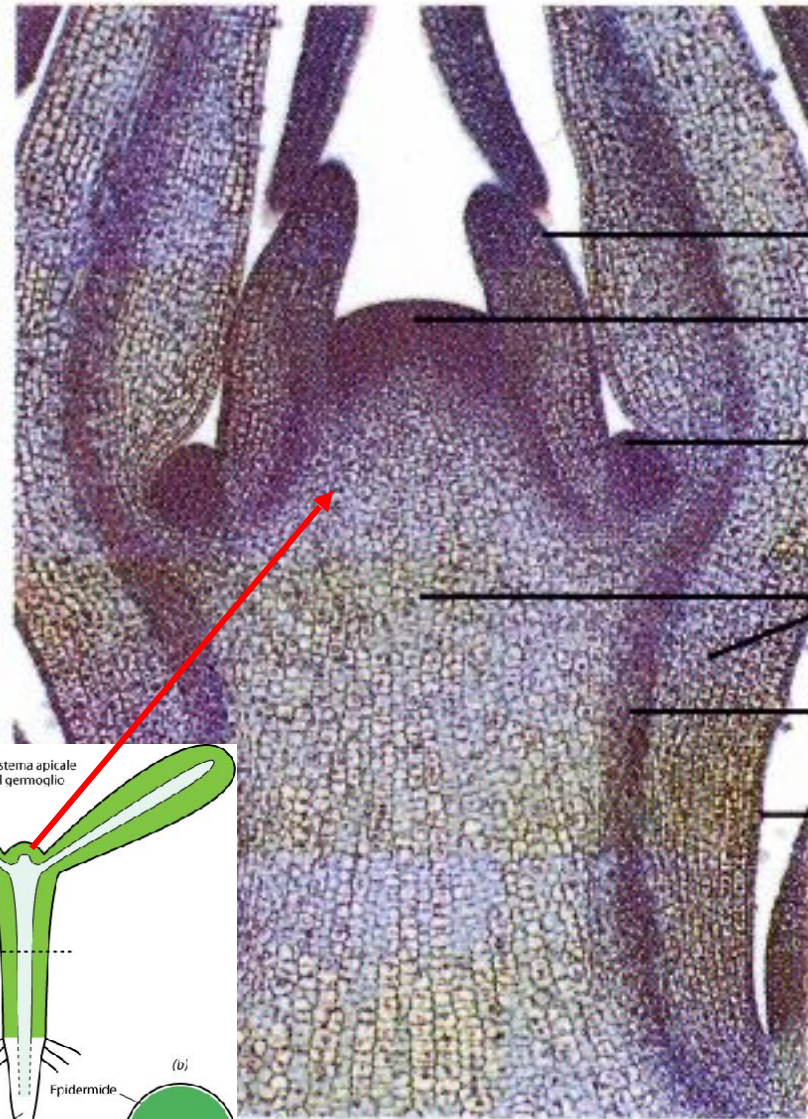




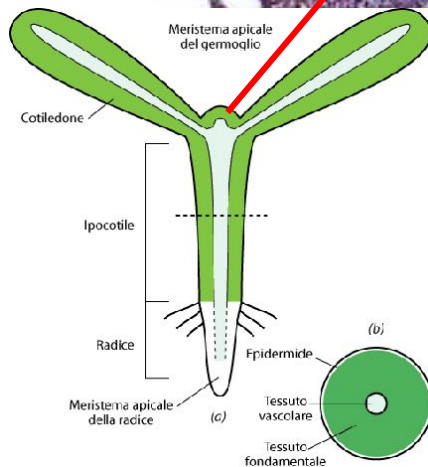
Fillotassi opposta o decussata: 2 Foglie opposte x nodo

Decussata distica	2 foglie opposte per nodo ogni coppia è orientata come quelle adiacenti e tutte sullo stesso piano $AD = 360^\circ \times 1/2 = 180^\circ$ (<i>Ulmus</i>, <i>Ajuga</i>)		 <i>Lysimachia nummularia</i>
Decussata tetrastica	2 foglie opposte a croce per nodo, una coppia è ruotata di 90° rispetto alla successiva e quindi si sovrappongono su nodi alterni. $AD = 360^\circ \times 1/4 = 90^\circ$ (<i>Labiatae</i>, <i>Hordeum vulgare</i>.)		 <i>Euphorbia lathyris</i>
Decussata spiralata o Bijugata	2 foglie opposte per nodo Le coppie successive sono ruotata a meno di 90°, dando luogo a una spirale doppia ciascuna con due file di foglie.		 <i>Veronica officinalis</i>



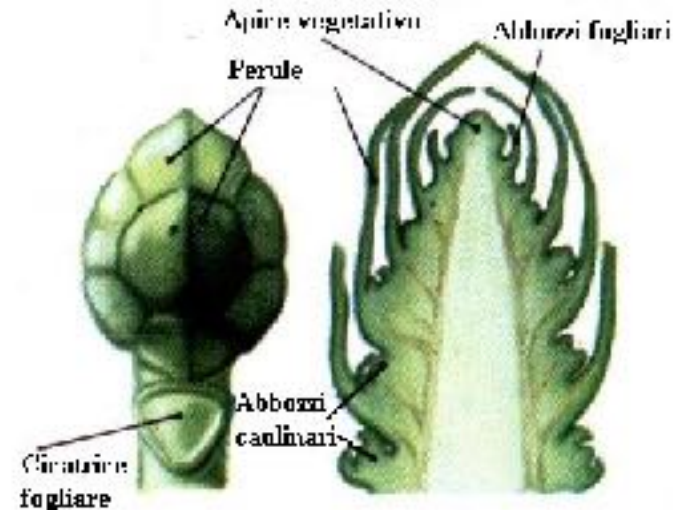


- Primordio fogliare
- Meristema apicale del germoglio
- Primordio di una gemma ascellare
- Meristema fondamentale
- Procambio
- Protoderma



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

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







(a)



(b)



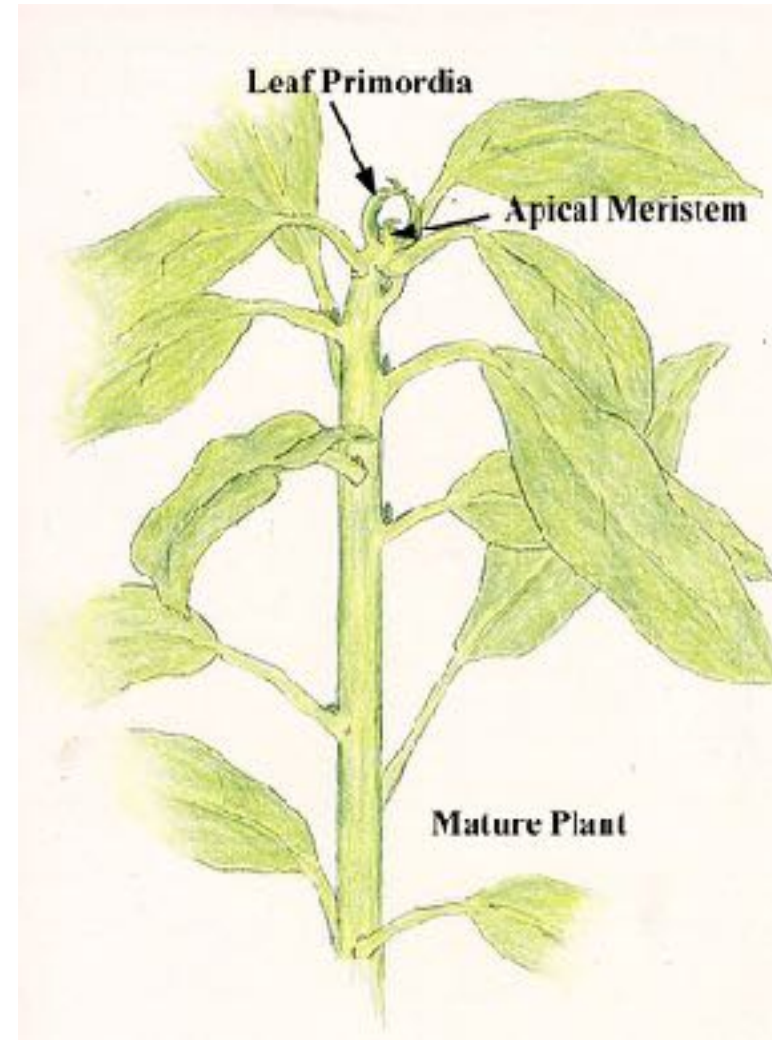
(c)

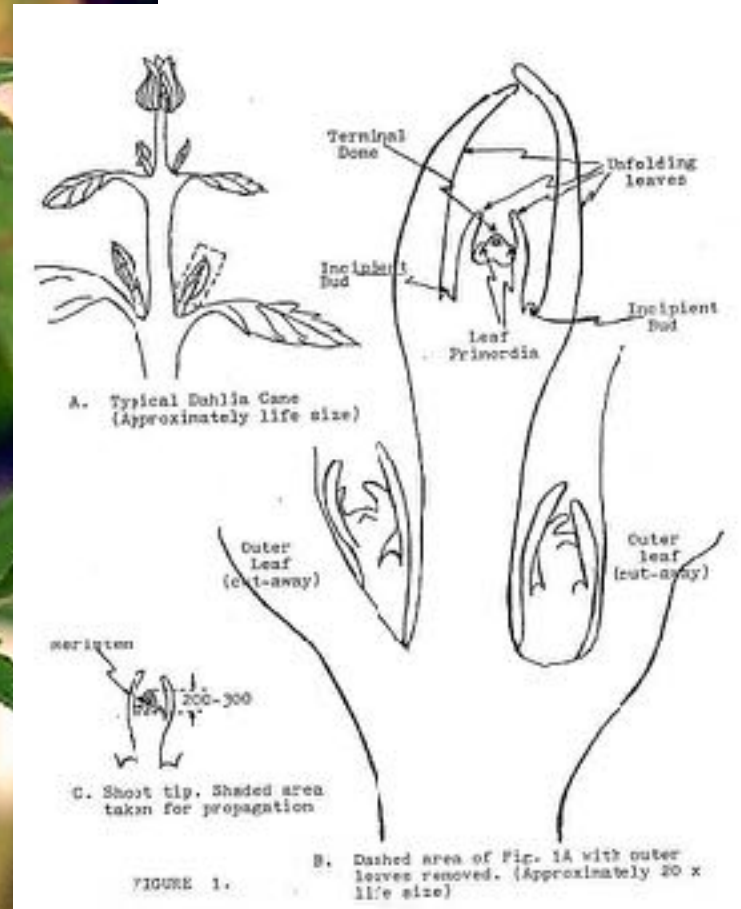
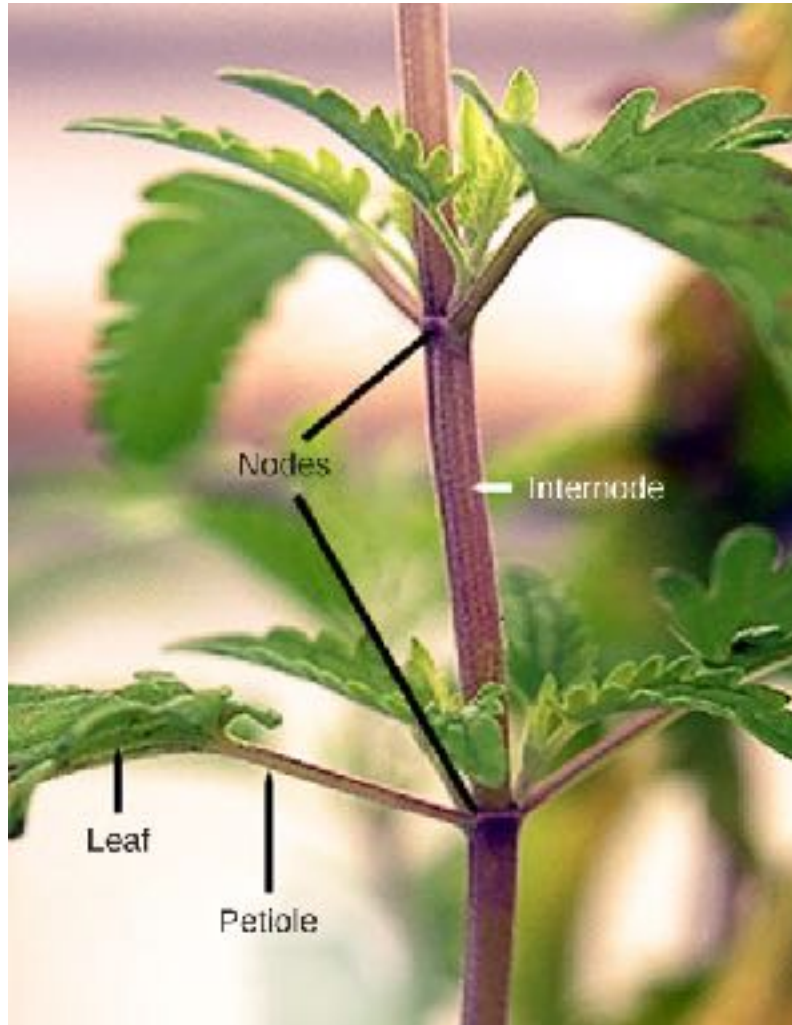
25–6 Growth of horse chestnut buds Stages in growth of the terminal bud and two lateral buds of the horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*). **(a)** The young shoots are tightly packed in the buds and are protected by bud scales, which are highly modified leaves initiated late in the previous growing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





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





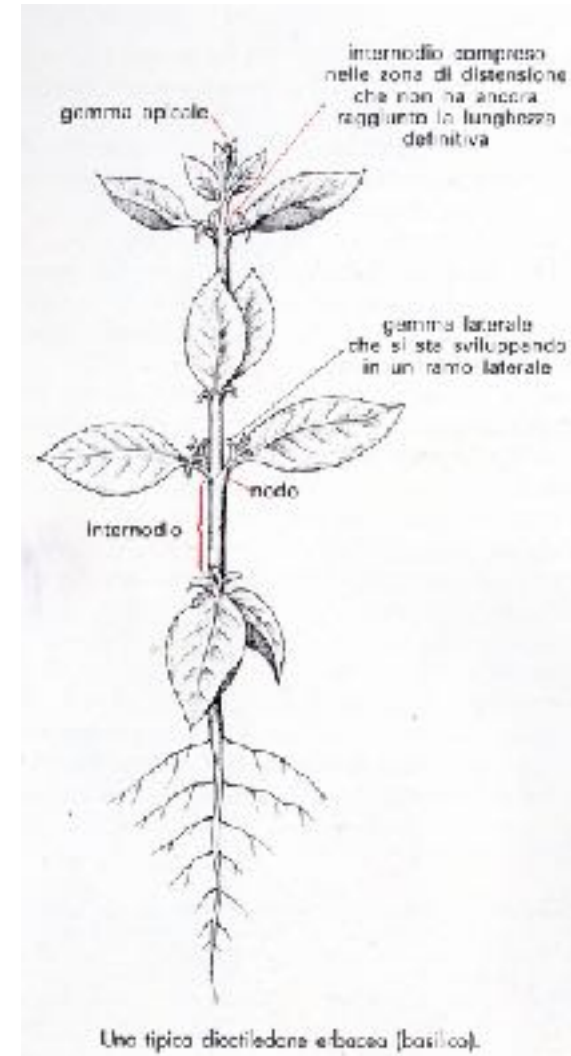


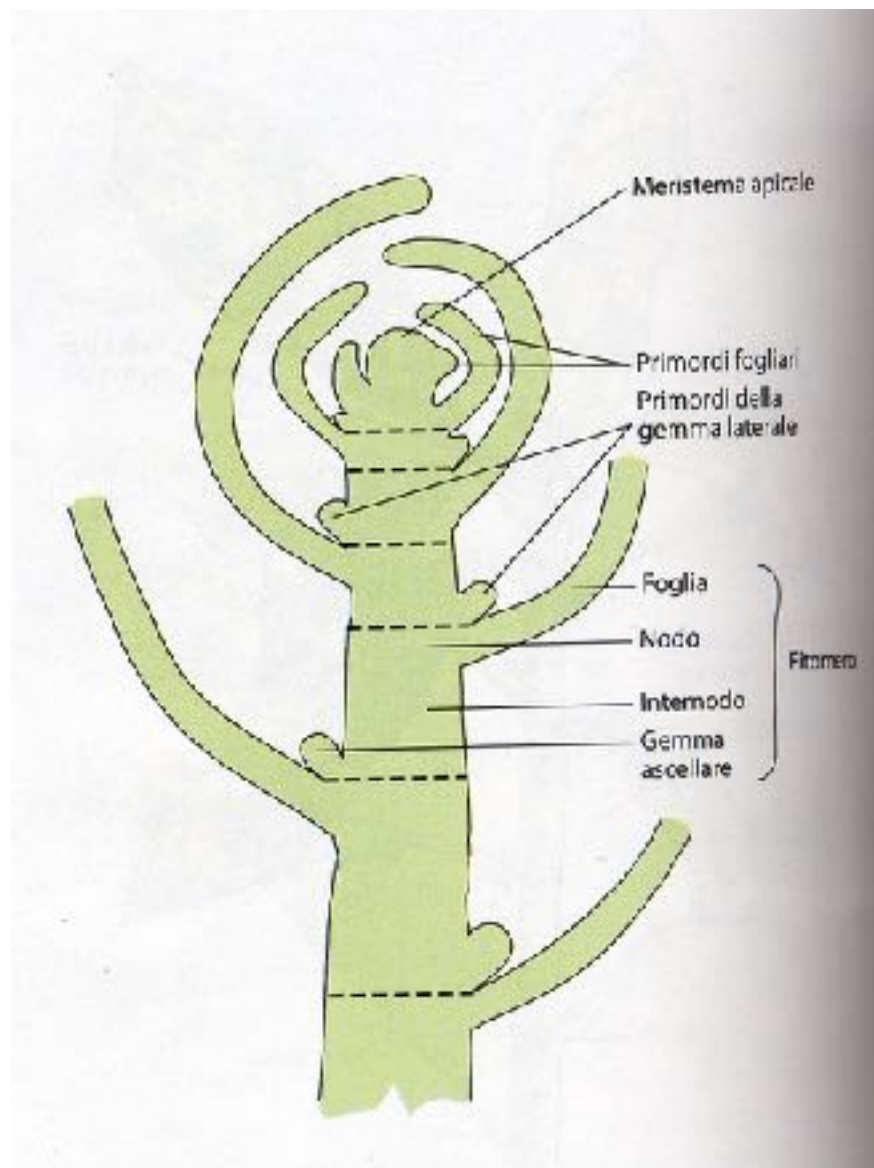


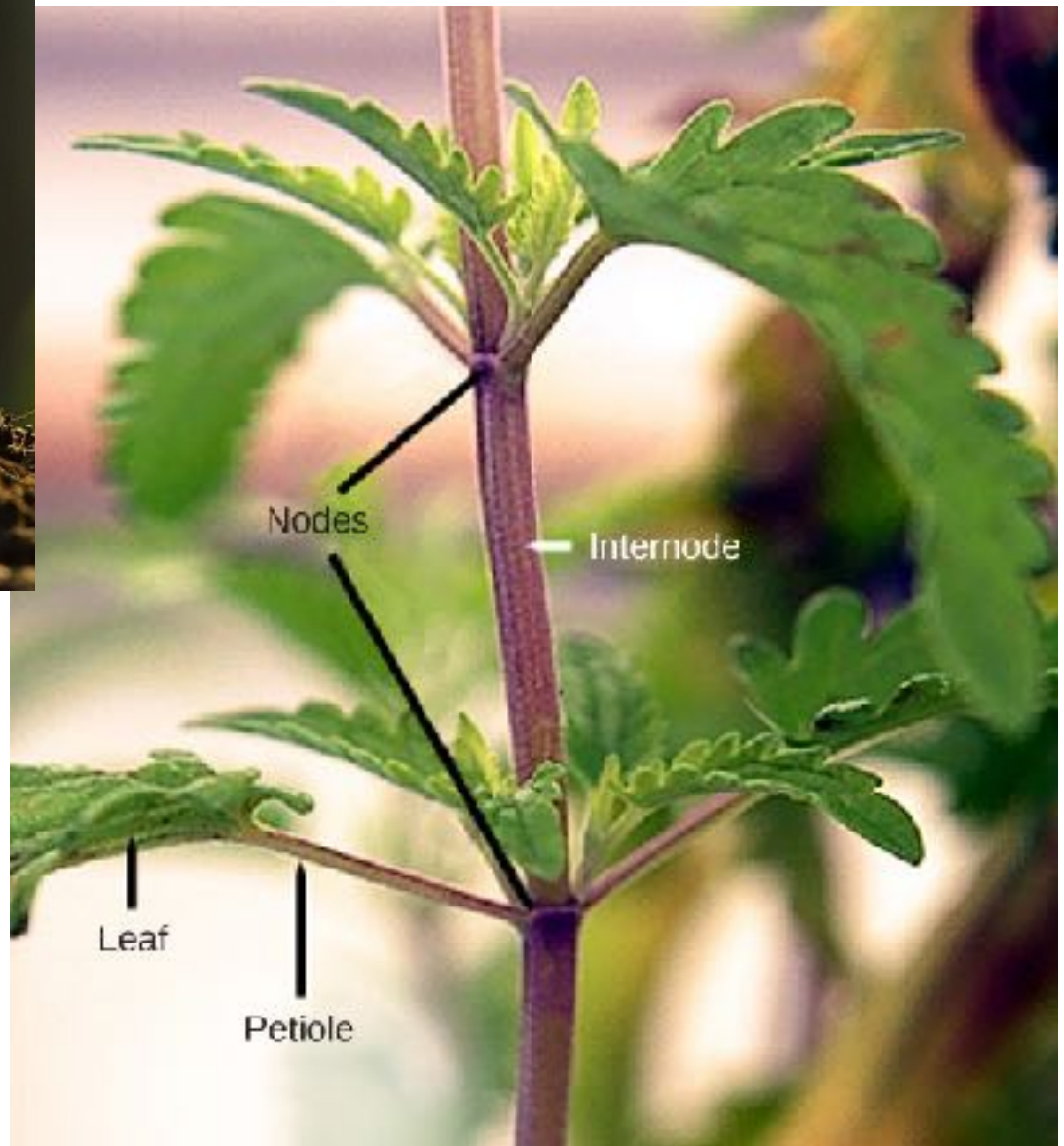
I fitomeri, metameri vegetali

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

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









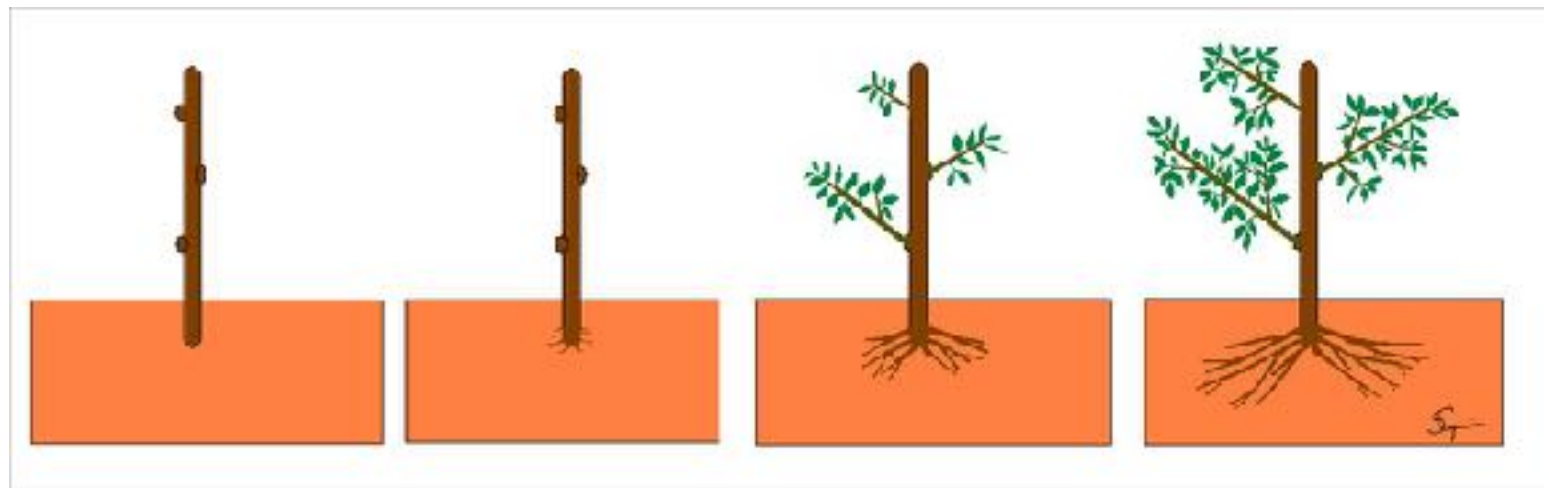
Castanea sativa





Buxus balearica







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

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

Le piante di cavolo non trattate con gibberellina mantengono la tipica forma a cesto.



Senza gibberellina



Con gibberellina

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





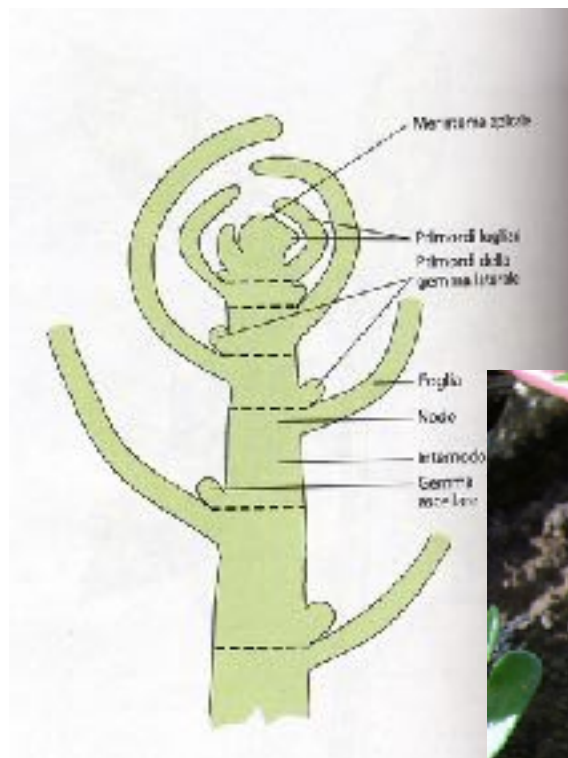


Le gemme ascellari risentono del fenomeno noto come “dominanza apicale”: l’apice caulinare primario esercita infatti un vero e proprio controllo sugli altri, che gli sono subalterni.

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

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





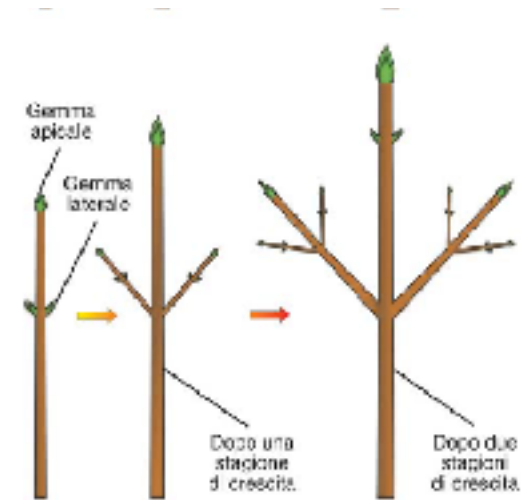
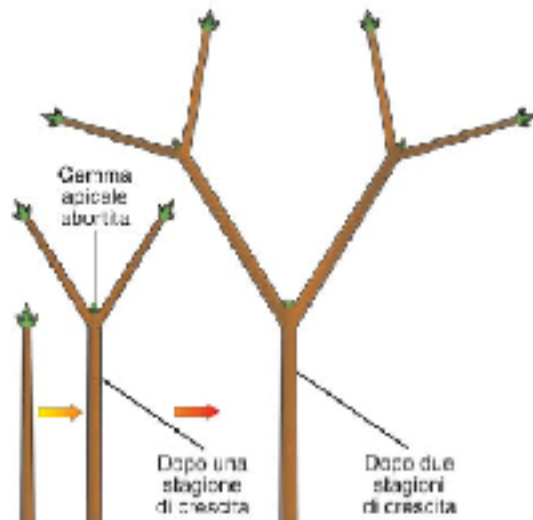


Figura 9.2
Rappresentazione schematica della ramificazione monopodiale

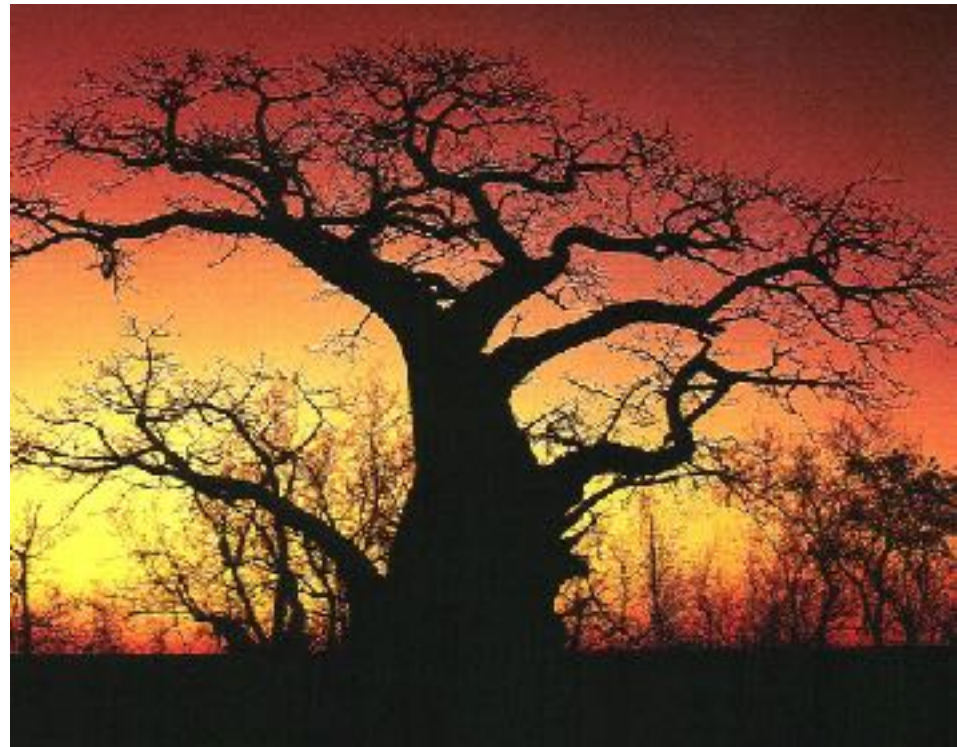
In alcune piante la dominanza dell'apice caulinare dura tutta la vita: è il caso di molte conifere, che hanno accrescimento MONOPODIALE.

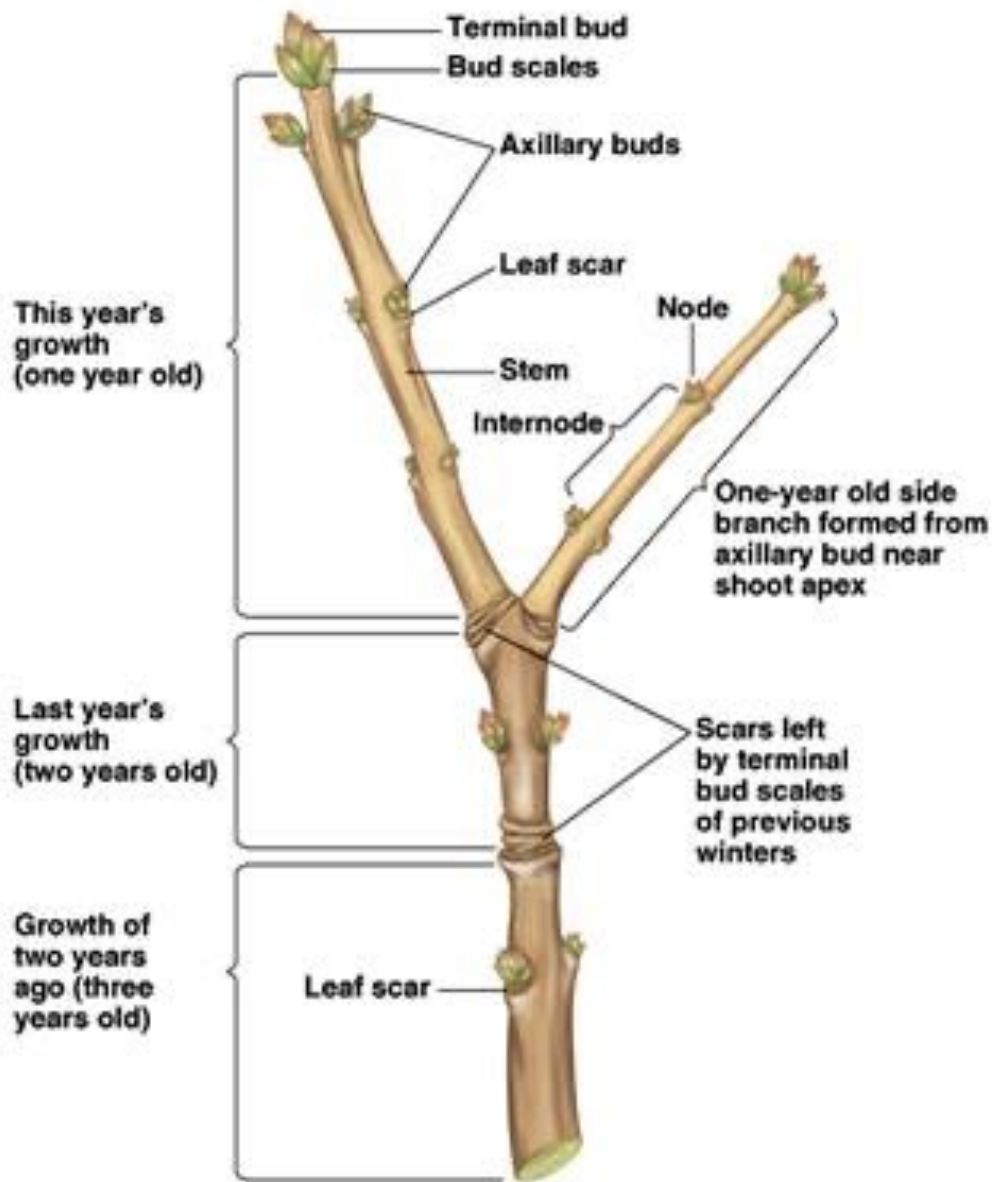


Se l'apice caulinare primario viene danneggiato o rimosso, oppure da crescita indefinita è passato a crescita definita (ad es. ha prodotto un fiore), le gemme ascellari possono immediatamente cominciare ad accrescersi, formando molti rami laterali, nessuno dei quali in genere diventa dominante sugli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



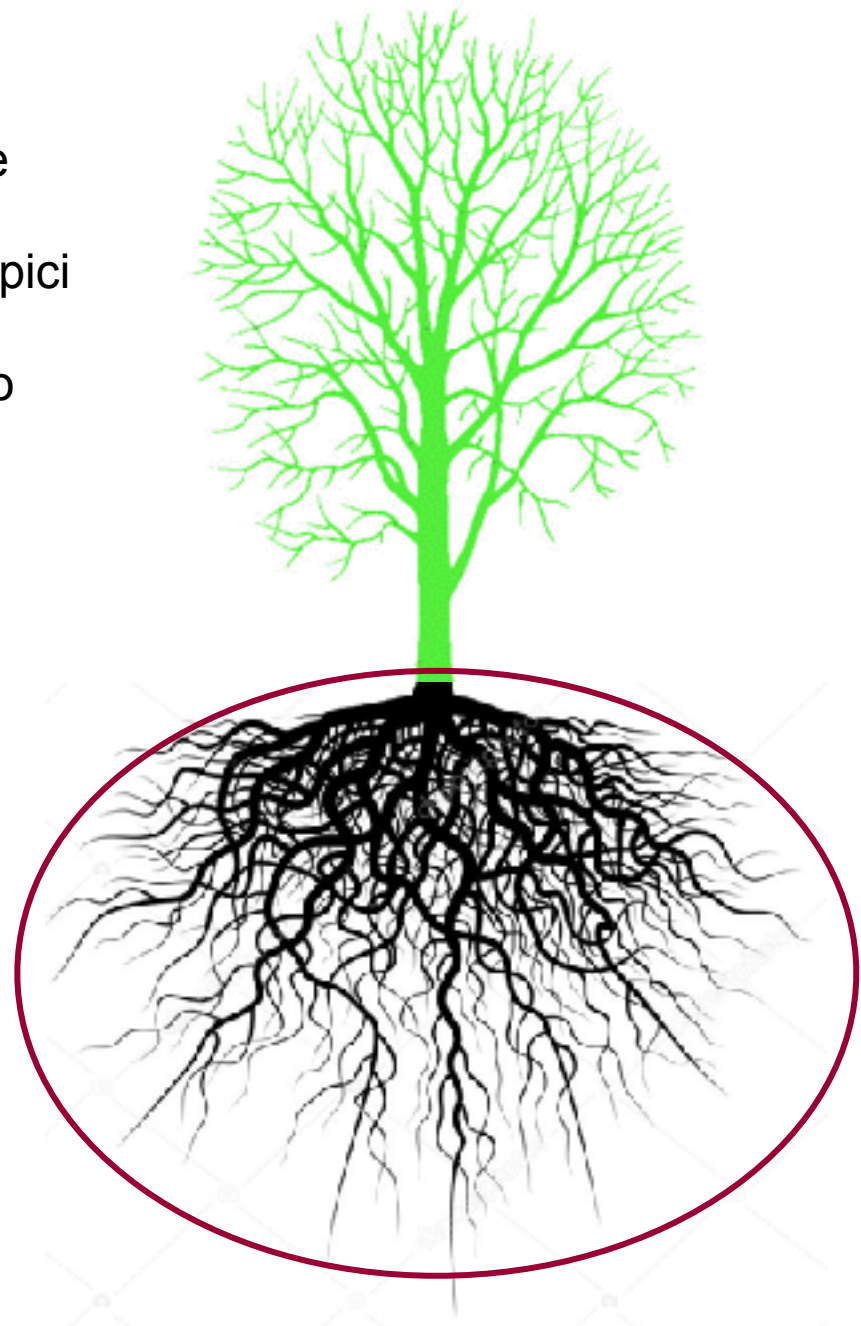
Rappresentazione schematica della ramificazione simpodiale



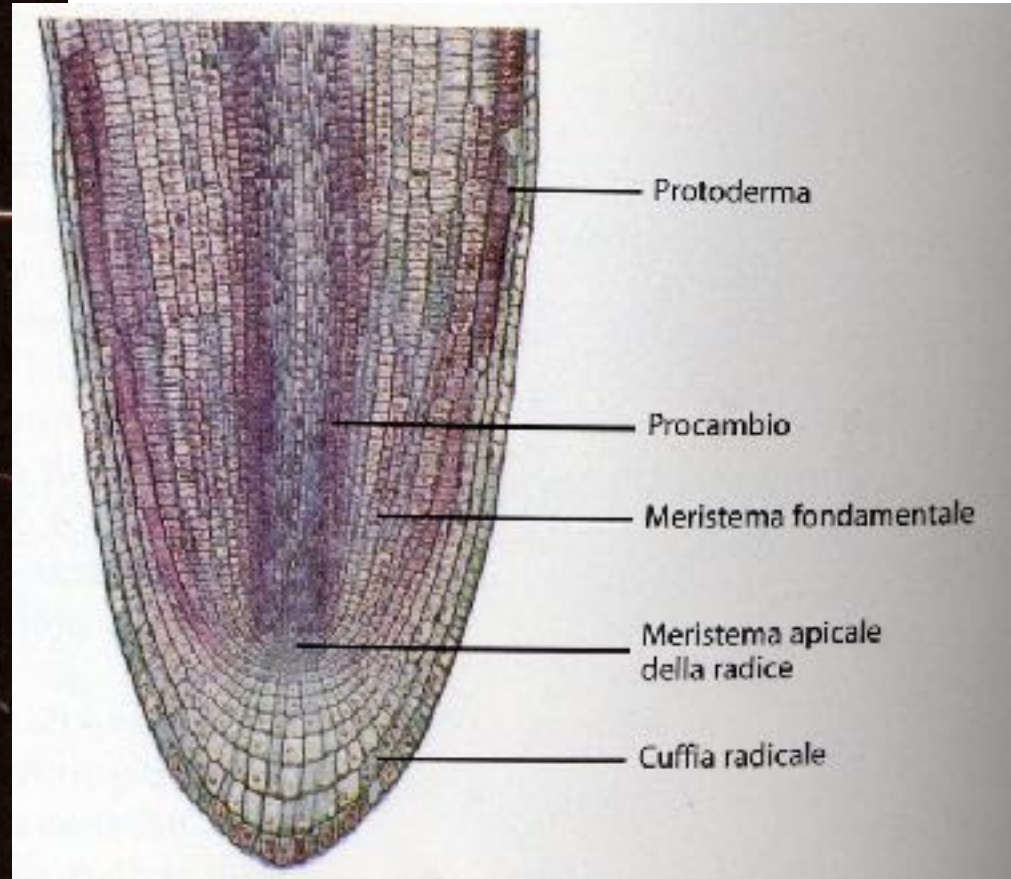


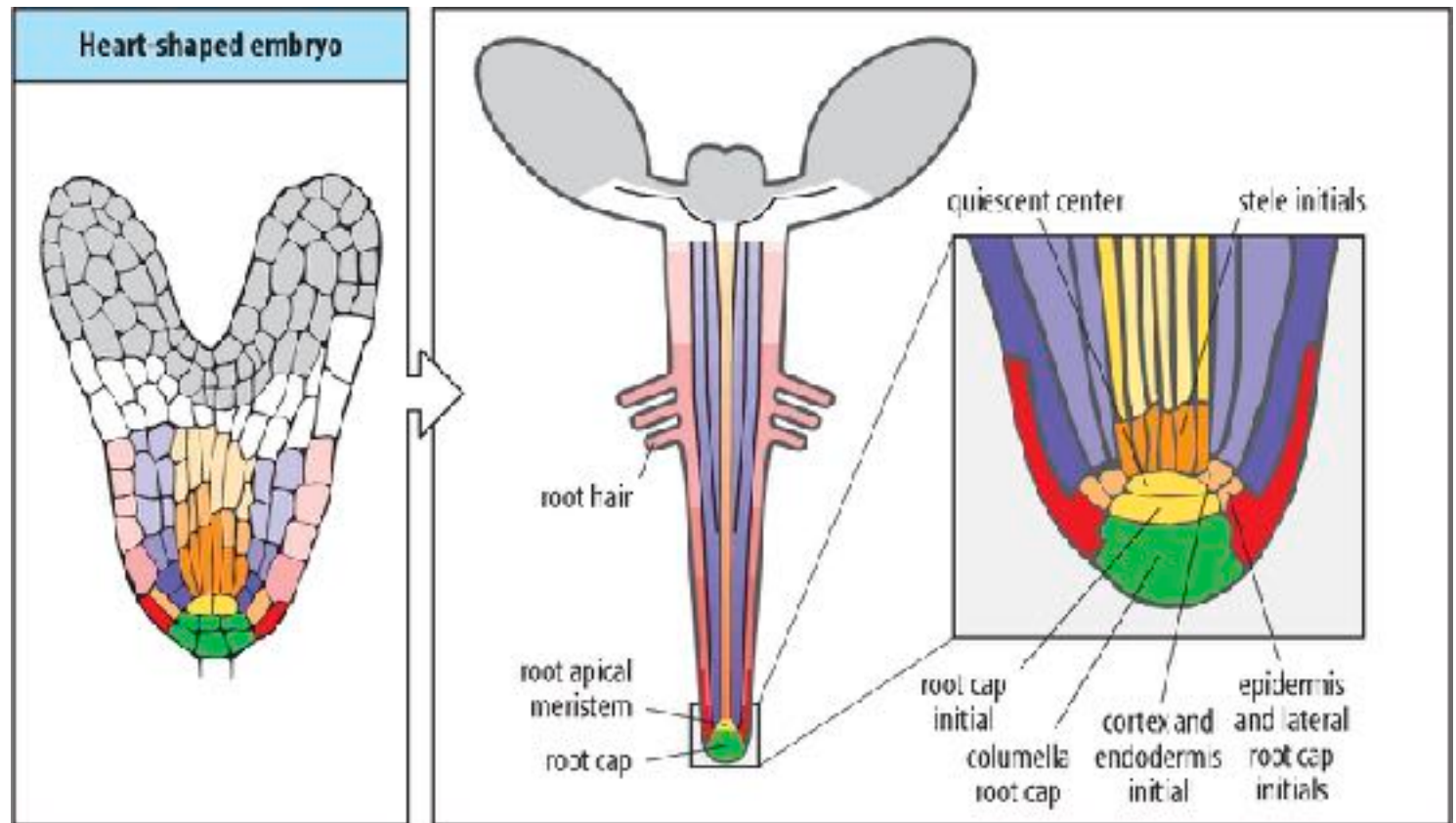


L'aumento in complessità del sistema radicale avviene anche grazie a un processo di moltiplicazione del numero di apici vegetativi, ma secondo uno schema molto diverso da quello descritto per la parte aerea.



APPARATO RADICALE







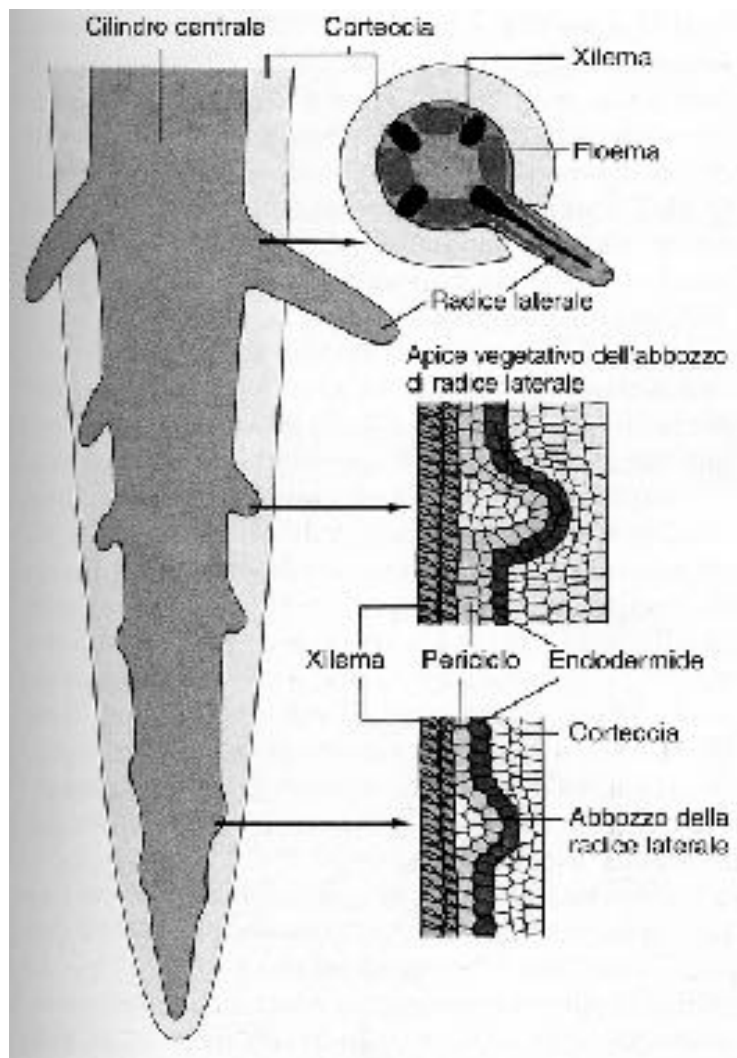
Le radici laterali dell'apparato radicale si formano in maniera completamente diversa da quanto visto nel caule.

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

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



FORMAZIONE DELLE RADICI LATERALI



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



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

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

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



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

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



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



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

