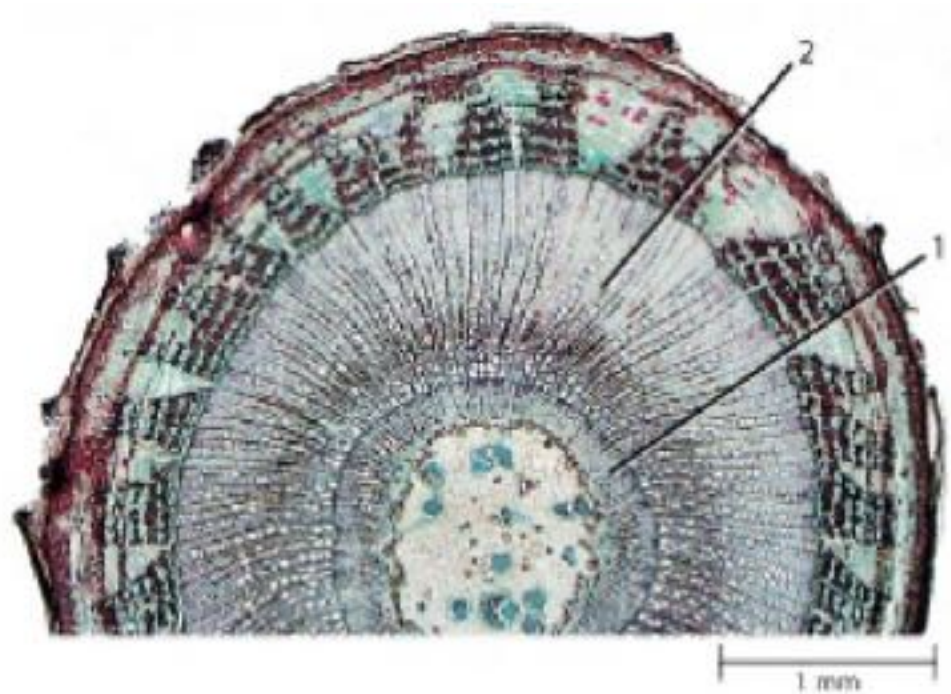
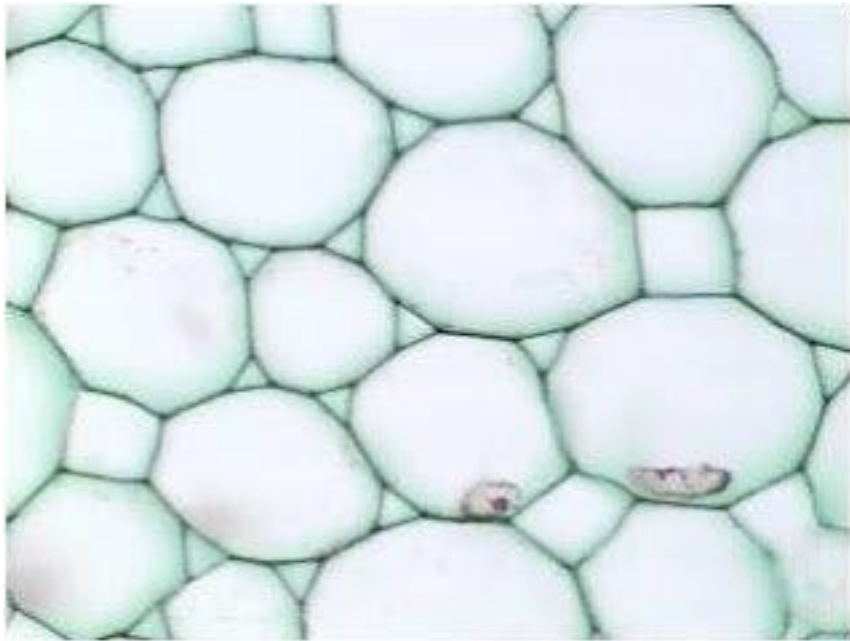


Istologia e anatomia vegetale

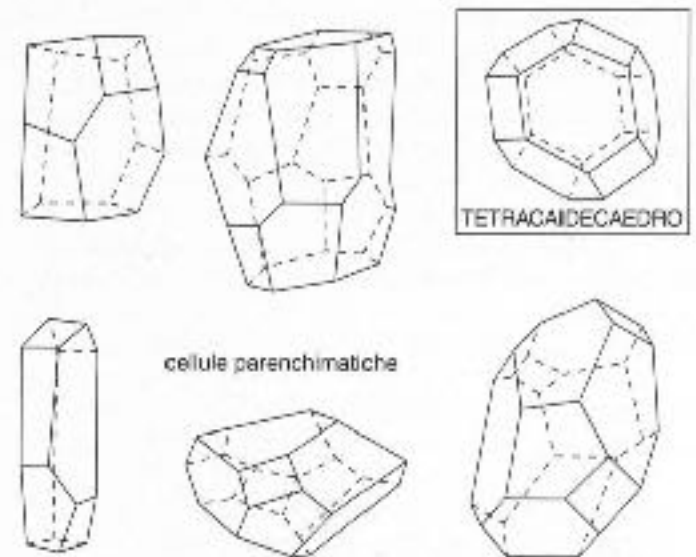


PARÈNCIMI

(pará énychima, (massa) versata in mezzo = tessuto di riempimento) è il tessuto vegetale apparentemente meno specializzato, di derivazione primaria, con molteplicità di funzioni, formato da cellule grosse, con pareti sottili, in genere isodiametriche, e spazi intercellulari bene sviluppati.

La parete è in genere di tipo primario.

Le cellule sono in grado di riprendere a dividersi, per cui sono molto importanti nella rigenerazione e nella cicatrizzazione di ferite



Molte cellule parenchimatice (per esempio quelle del midollo di un fusto) appaiono circolari se viste in sezione. Questo farebbe pensare a una forma sferica. Invece la forma più comune è quella poliedrica. Il poliedro a cui si avvicinano di più le cellule parenchimatice è il tetraicaideaedro, un poliedro semi-irregolare con 8 facce esagonali e 6 quadrilateri. Questo poliedro si avvicina abbastanza alla sfera consentendo quindi un risparmio di materiale della parete (tra tutti i solidi la sfera ha infatti la più piccola superficie relativa). Rispetto alla sfera esso ha però il vantaggio di consentire un maggior contatto fra cellule. (Due sfere adiacenti si toccano solo con un punto, due poliedri con una faccia). Il modello «tetraicaideaedro» viene interpretato con grandissima libertà.





Le cellule parenchimatiche sono coinvolte nella fotosintesi, nell'accumulo di riserve e nella secrezione, attività che sono possibili solo con un **protoplasto vivente**. In base alla loro funzione, possiamo riconoscere diversi tipi di parenchimi. Essenziale è osservare la presenza di plastidi (**cloro-**, **cromo-** o **leucoplasti**, rispettivamente verdi, colorati di giallo, arancio o rosso, o biancastri), lo sviluppo del vacuolo e degli spazi intercellulari, e la loro collocazione spaziale.

- midollare
- di assimilazione (clorenchima)
- di riserva di sostanze quali proteine o amido
- di riserva d'acqua (idrenchima)
- aerifero (aerenchima)
- di trasfusione (o di trasferimento)
- conduttore (o legnoso)





PARENCHIMA DI RISERVA

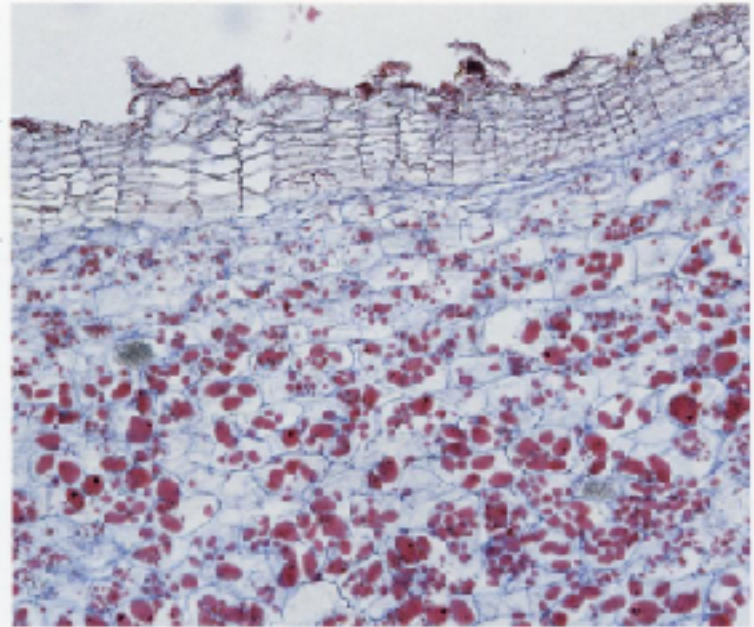
Questo tipo di parenchima è particolarmente sviluppato in organi di riserva (tuberi, bulbi, bulbotuberi, radici tuberizzate) ma anche nella parte corticale di alcuni cauli (subito sotto lo strato clorenchimatico più esterno), e soprattutto delle radici.

Le cellule contengono granuli di amido (negli amiloplasti), cristalli di proteine (nei proteoplasti), e olii grassi (negli oleosomi).

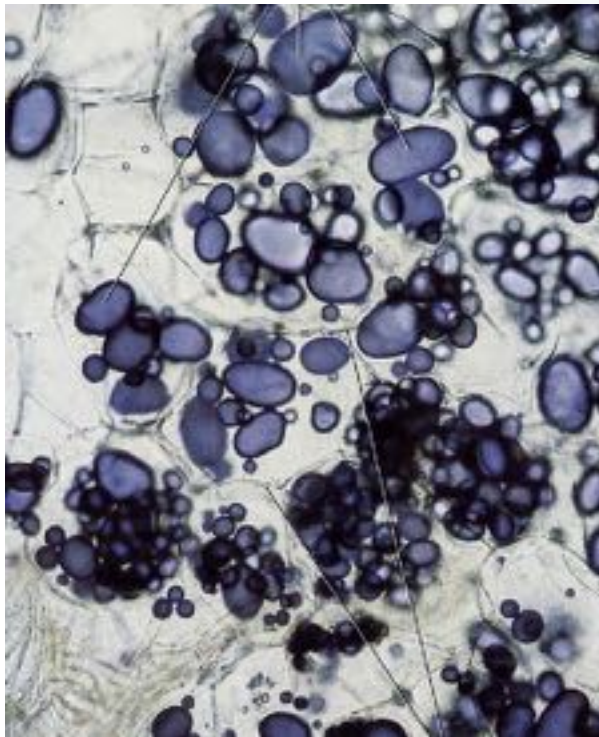




cuticole



parenchima
di riserva
con amido
secondario



Parenchima di riserva amilifero nel tubero di patata (*Solanum tuberosum* L., fam. Solanaceae).
Sezione trasversale, x 100 (100)
Il caso più comune è quello del parenchima cosiddetto amilifero, in cui la sostanza immagazzinata è amido (secondario), contenuto nei leucoplasti.



IDRENCHIMI

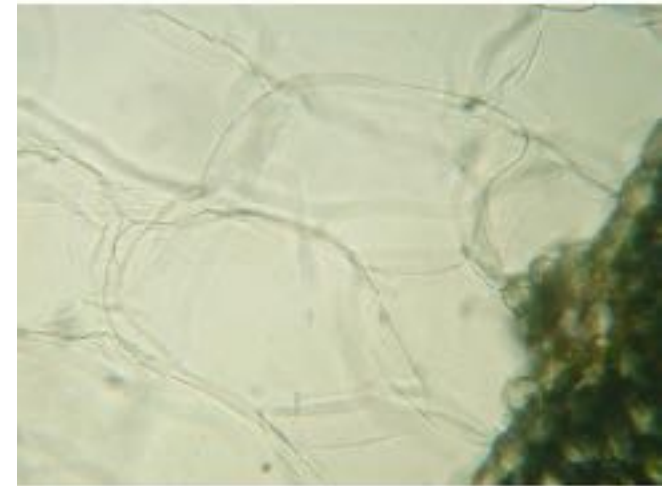
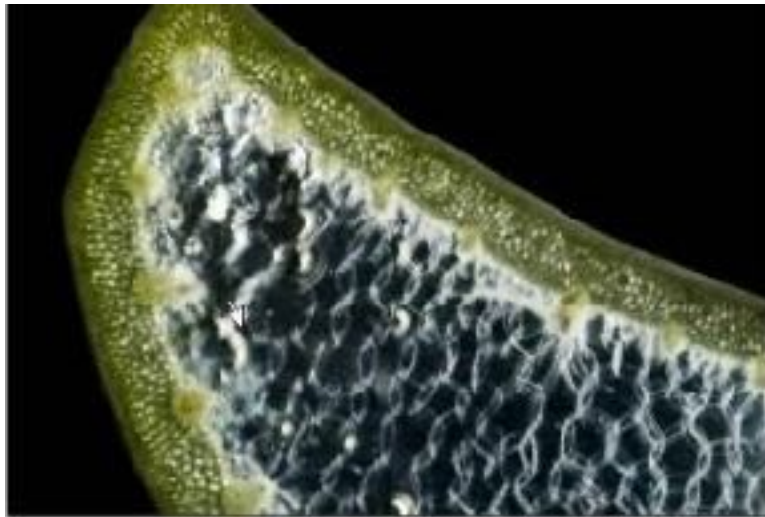
Presenti nei tessuti succulenti, sono caratterizzati da un grande sviluppo del volume cellulare, grazie all'ingrandimento del vacuolo (es. fusto delle piante grasse, polpa dell'anguria).





In *Sempervivum* e in molte Crassulaceae non c'è una netta distinzione tra il parenchima di assimilazione e quello di riserva d'acqua: le cellule più interne della foglia hanno però dimensioni veramente cospicue.





Foglie di *Aloe vera*.

Nelle cellule del parenchima acquifero l'acqua è contenuta nel grande vacuolo, che occupa quasi tutto il volume cellulare, e che contiene sostanze mucillaginose con funzione di trattenere l'acqua.

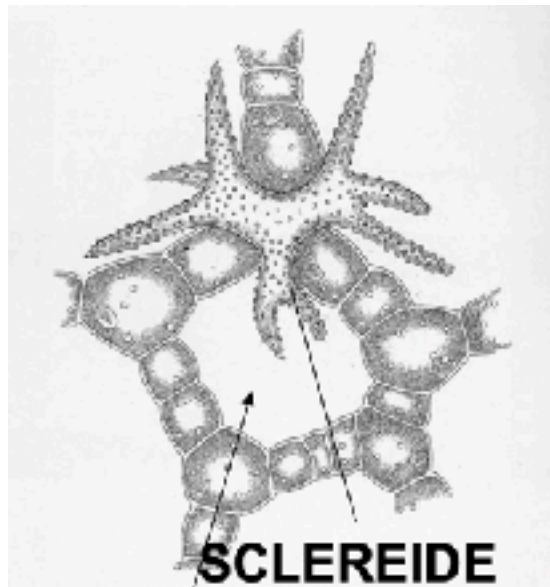


AERENCHIMI (tessuti aeriferi)

Si caratterizzano per spazi intercellulari preponderanti; sono particolarmente frequenti nei piccioli e nei culmi di piante acquatiche, per permettere il passaggio dell'aria (e quindi soprattutto dell'O₂) dalle foglie galleggianti all'apparato radicale sommerso, che vive in genere in un ambiente asfittico (es. ninfea).

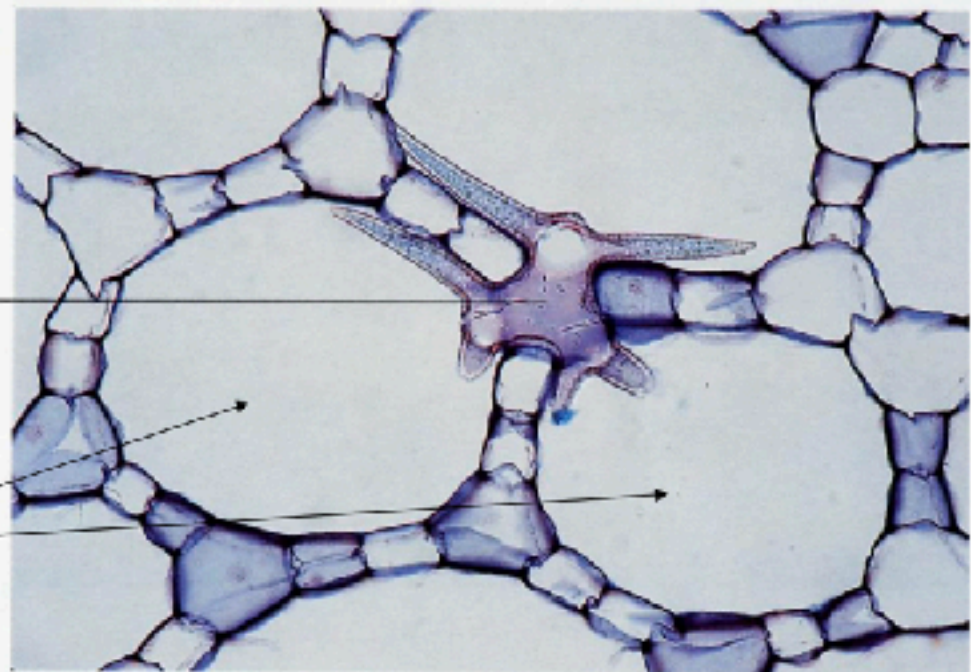


AERENCHIMI



SCLEREIDE

SPAZI BEANTI

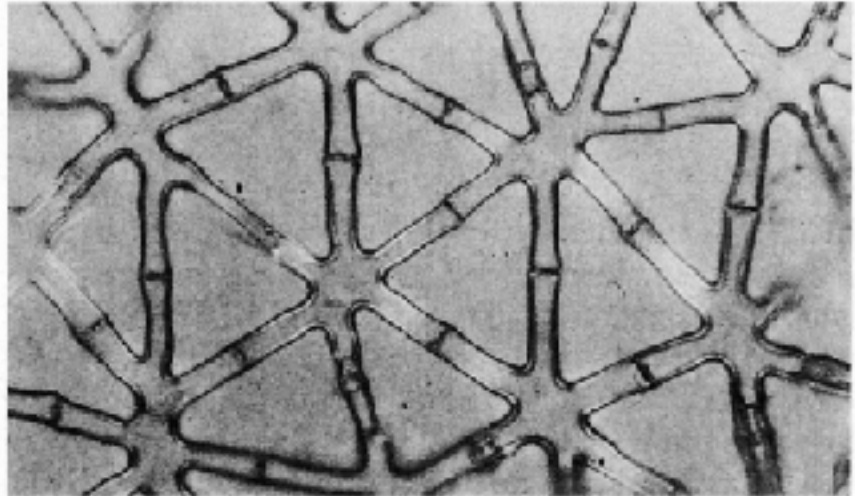


Parenchima aerifero nel picciolo di ninfea (*Nymphaea* L., fam. Nymphaeaceae).

Sezione trasversale. x 100 (80); x 200 (160)

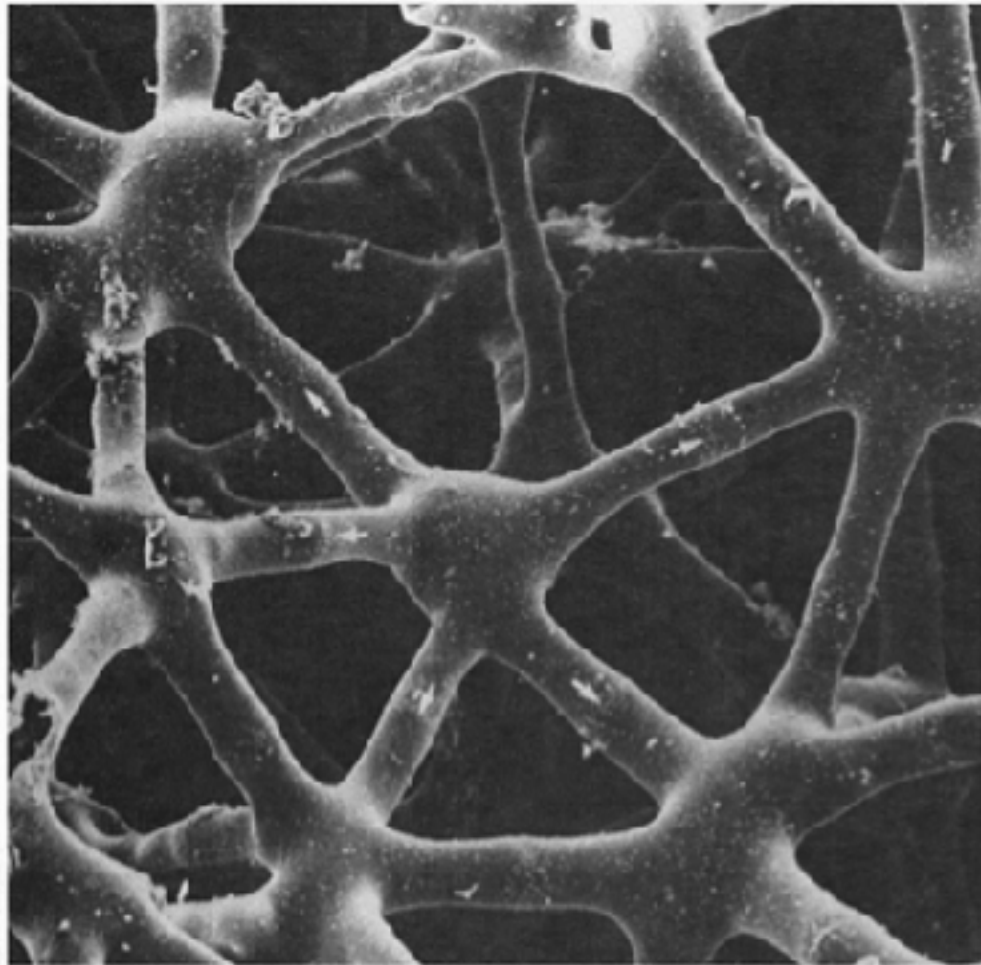
Nel lembo fogliare o nel picciolo, come rappresentato nella figura, i grandi spazi intercellulari pieni d'aria servono anche per il galleggiamento.





parenchima «stellato» nel parenchima midollare bianco del giunco *Juncus*, gli spazi intercellulari sorpassano come volume le cellule vere e proprie (200: 1; originale).



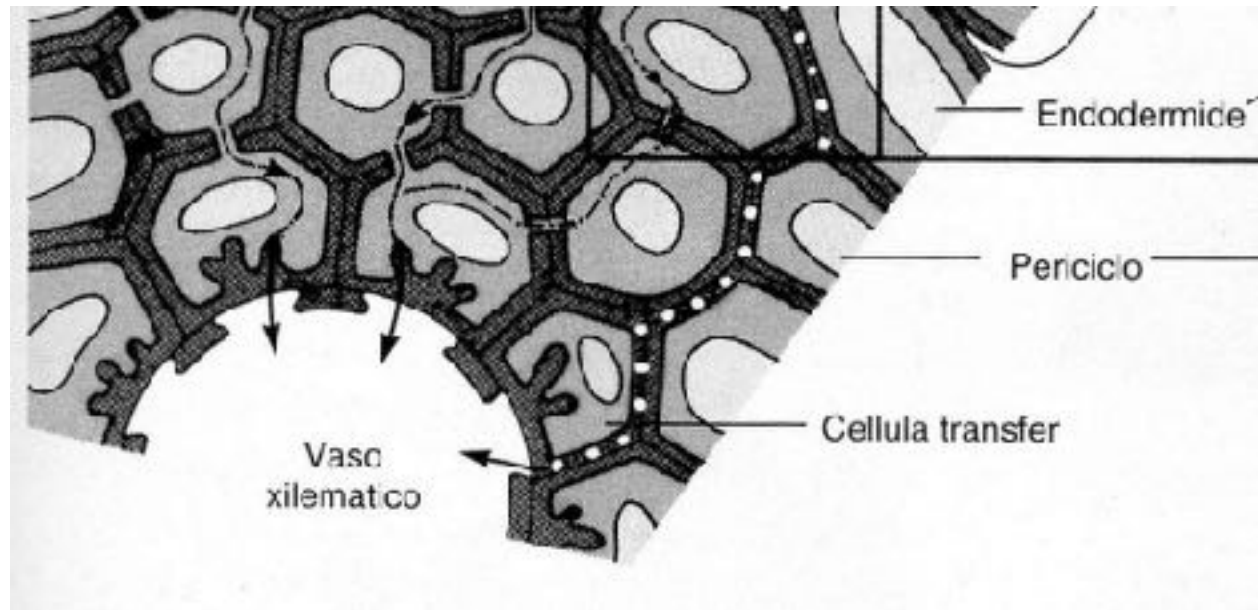


Parenchima aerifero del midollo di giunco visto al microscopio a scansione. Le cellule hanno la forma di stelle unite fra loro attraverso le braccia (le frecce indicano la zona di congiunzione). Ne risulta un tessuto spugnoso con larghissimi spazi pieni d'aria fra una cellula e l'altra.



PARENCHIMA DI TRASFUSIONE

Specializzato per trasferimento di soluti a breve distanza. Esistono delle cellule parenchimatiche molto particolari, caratterizzate da una parete fortemente invaginata. Sono le cosiddette “**CELLULE di TRASFERIMENTO**”, o “**transfer cells**”, che presentano (a causa di queste introflessioni) una notevole superficie della membrana cellulare. La loro presenza è generalmente correlata all’esistenza di un intenso flusso di soluti (in entrata e in uscita) con le cellule vicine.





Le “**transfer cells**” si trovano associate con particolare frequenza:

- ai due tessuti di trasporto (**xilema** e **floema**) nelle foglie di molte eucotiledoni, che contribuiscono a “caricare” e “scaricare”;
- alle strutture riproduttive (es. **sacco embrionale**, **endosperma**) e ghiandolari, dove è più intenso il trasferimento di molecole a breve distanza.





PARENCHIMA CONDUTTORE (o LEGNOSO)

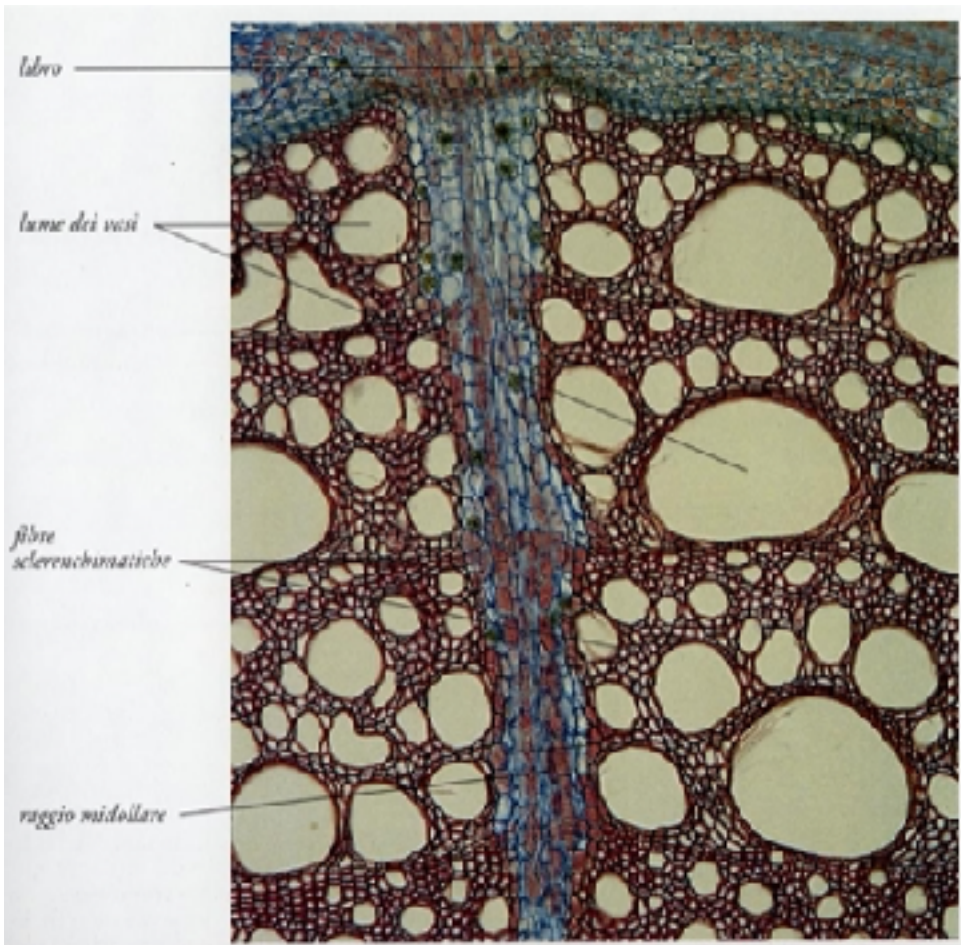
Presente nello **xilema**, ha funzione di accumulo di acqua e/o sostanze di riserva, e di trasporto a media distanza.

E' l'unico parenchima di origine secondaria, perché viene prodotto dal cambio cribro-vascolare, che produce appunto lo xilema.

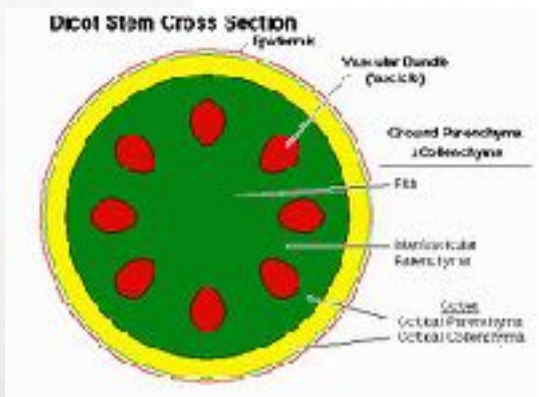
Nello xilema queste cellule parenchimatiche sono organizzate in file longitudinali e orizzontali (raggi parenchimatici), a costituire una maglia tridimensionale per il deposito di sostanze di riserva e di acqua.

Negli alberi questi depositi sono molto importanti soprattutto per permettere la rapida ripresa della crescita nel periodo primaverile.





legno secondario

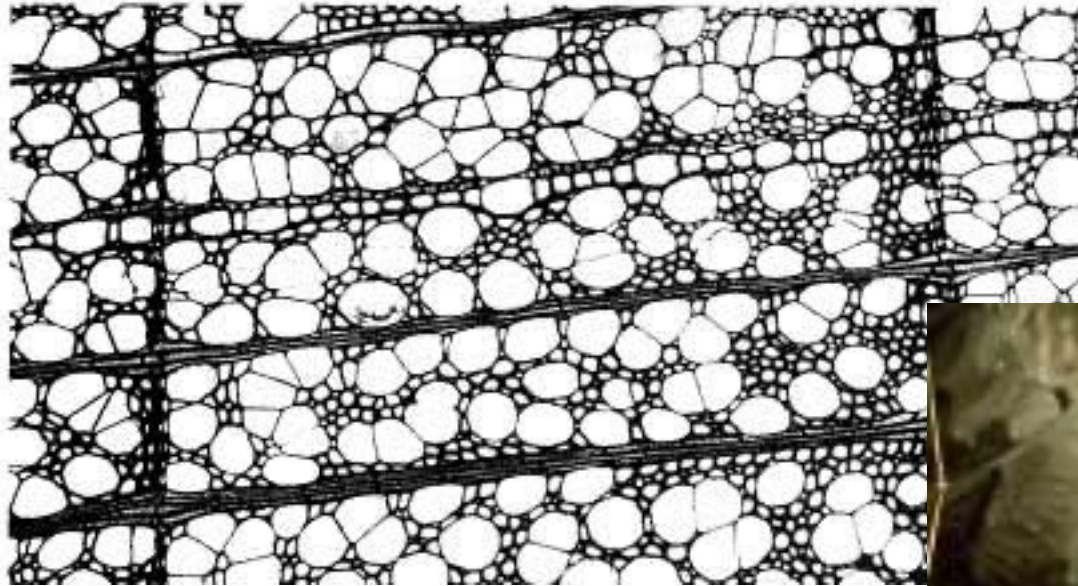


Fusto di aristolochia (*Aristolochia* L., fam. Aristolochiaceae).
 Sezione trasversale, x 100 (30)
 Il dettaglio mette in evidenza sia la larghezza delle regioni parenchimariche che separano i settori di legno, sia un'altra peculiarità dei fusti lianosi: la presenza di trachee con lume notevolmente ampio che assicura un'elevata velocità di flusso del succo xilematico.



Diffuse-porous hardwood

Transverse view of yellow poplar (*Liriodendron tulipifera*). x80

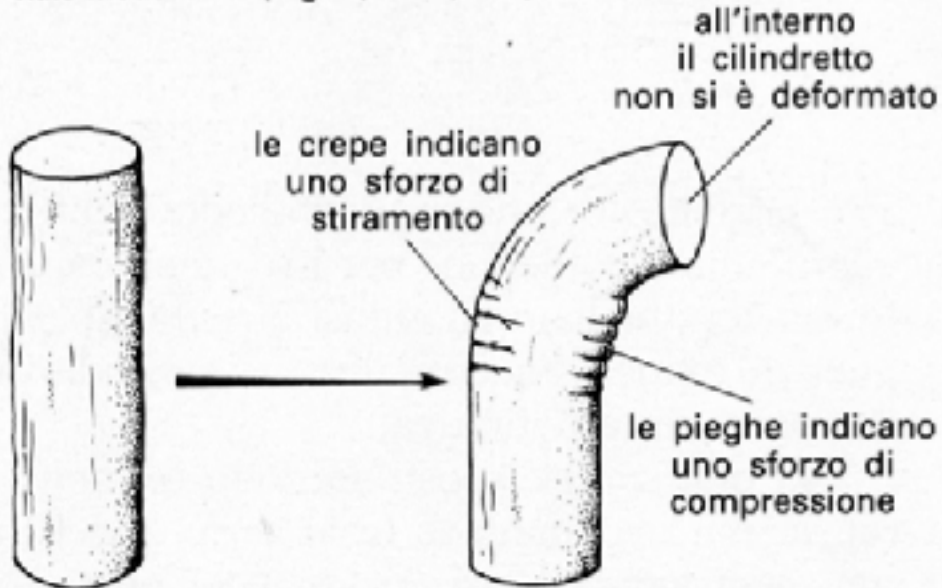


Tessuti MECCANICI o DI SOSTEGNO

Il loro compito è di fronteggiare i vari tipi di forze cui un organo o l'intera pianta vengono sottoposti.

Sono in genere più abbondanti nel fusto (dove sono tipicamente localizzati nelle parti più periferiche) rispetto alla radice (dove invece sono concentrati nella zona centrale).

Se un oggetto viene sottoposto a una flessione gli sforzi si manifestano in periferia, non al centro. Questo principio può essere facilmente verificato piegando un cilindretto di materiale modellabile (argilla, creta, ecc.).



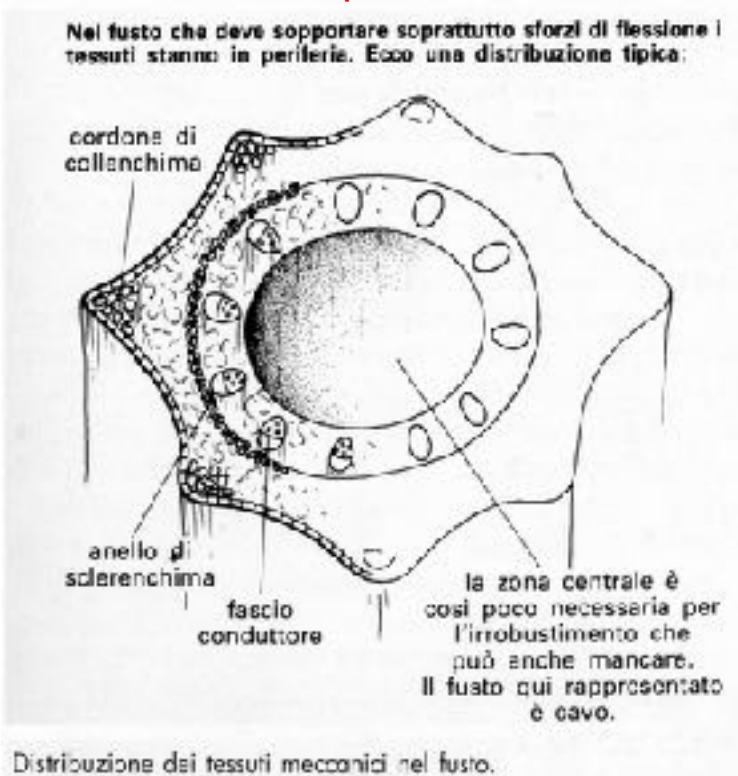


I tessuti meccanici o di sostegno sono due:

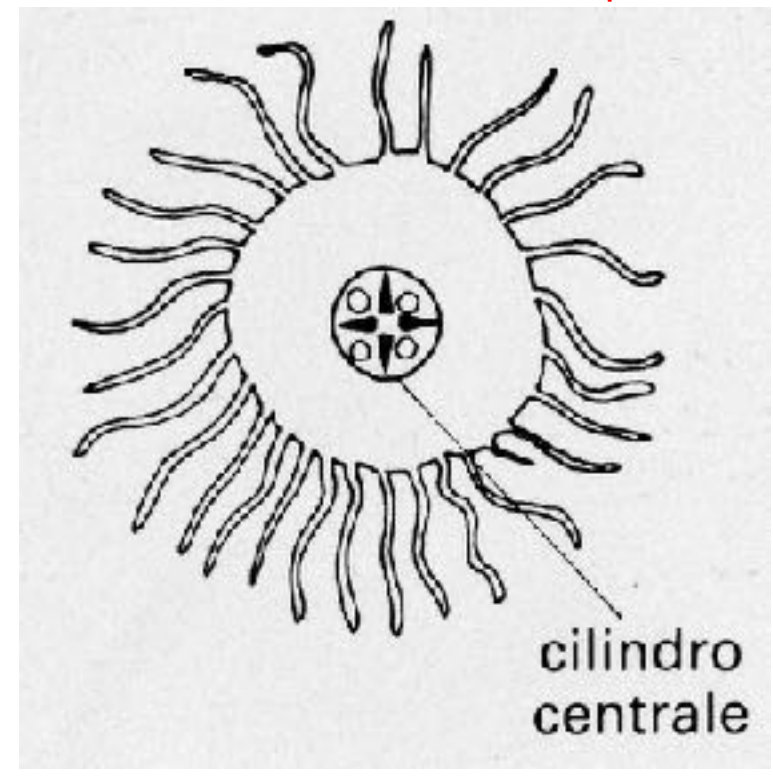
- **COLLENCHIMA**
- **SCLERENCHIMA**

Le loro cellule sono caratterizzate da **pareti spesse e robuste**; mancano o sono molto rari gli spazi intercellulari.

Fusto in struttura primaria



Radice in struttura primaria





COLLENCHIMA (dal gr. "kolla", colla)

è un tessuto meccanico caratteristico delle strutture primarie (presente, ad es., in piante erbacee dicotiledoni, soprattutto nelle parti della pianta in attiva crescita).

Le cellule sono fortemente allungate ("**prosenchimatiche**"), e rimangono vive.

Presentano una **parete ispessita**, in genere in maniera irregolare formata da **lamelle di cellulosa** alternate a **lamelle di sostanze pectiche, non lignificate**, estensibile.

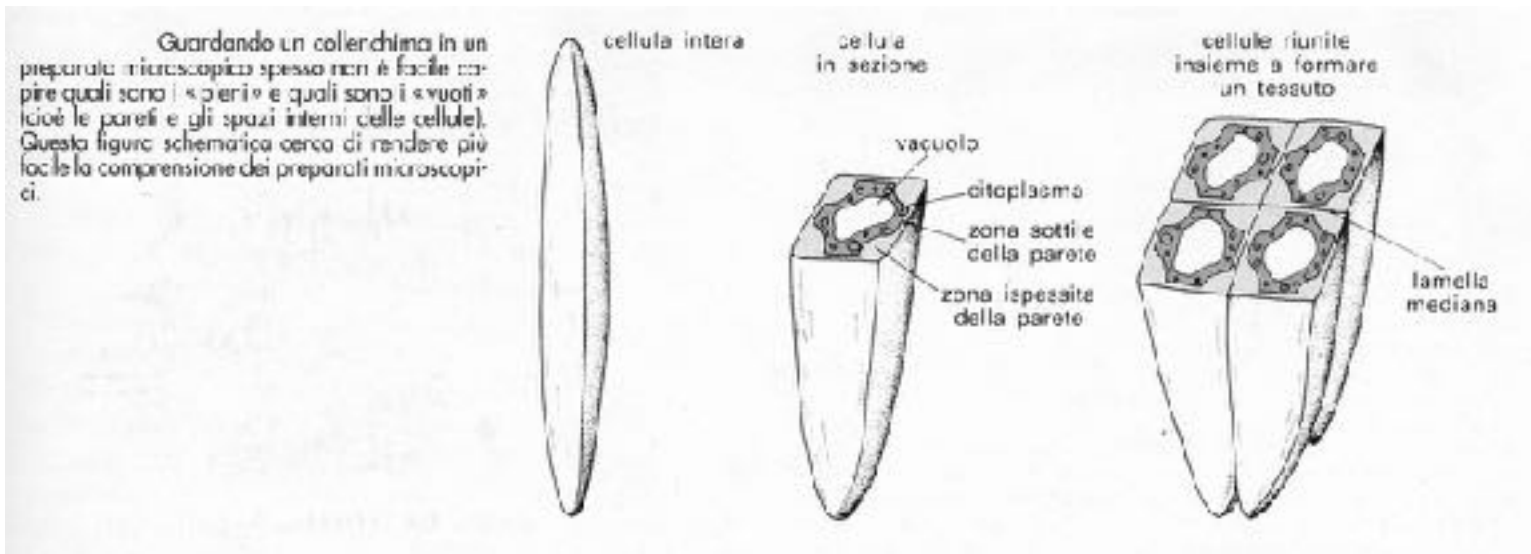
In base alla forma degli ispessimenti, è possibile riconoscere tre tipi fondamentali di collenchima:

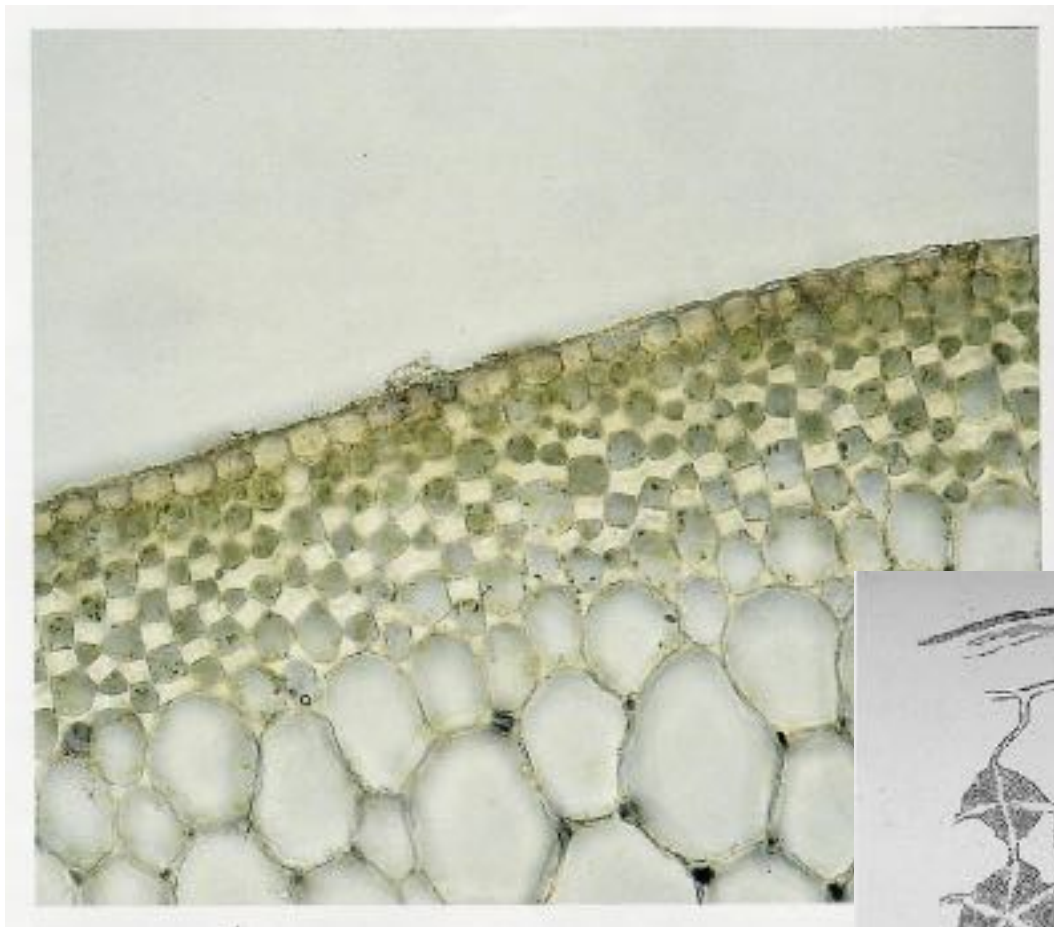
- **Angolare**
- **Lamellare**
- **Circolare**



COLLENCHIMA ANGOLARE.

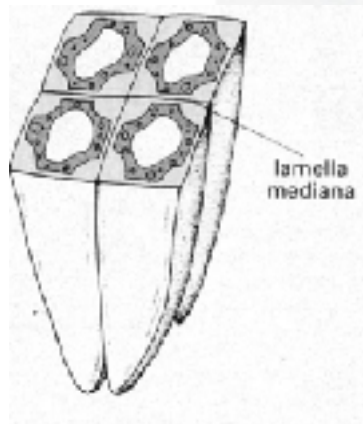
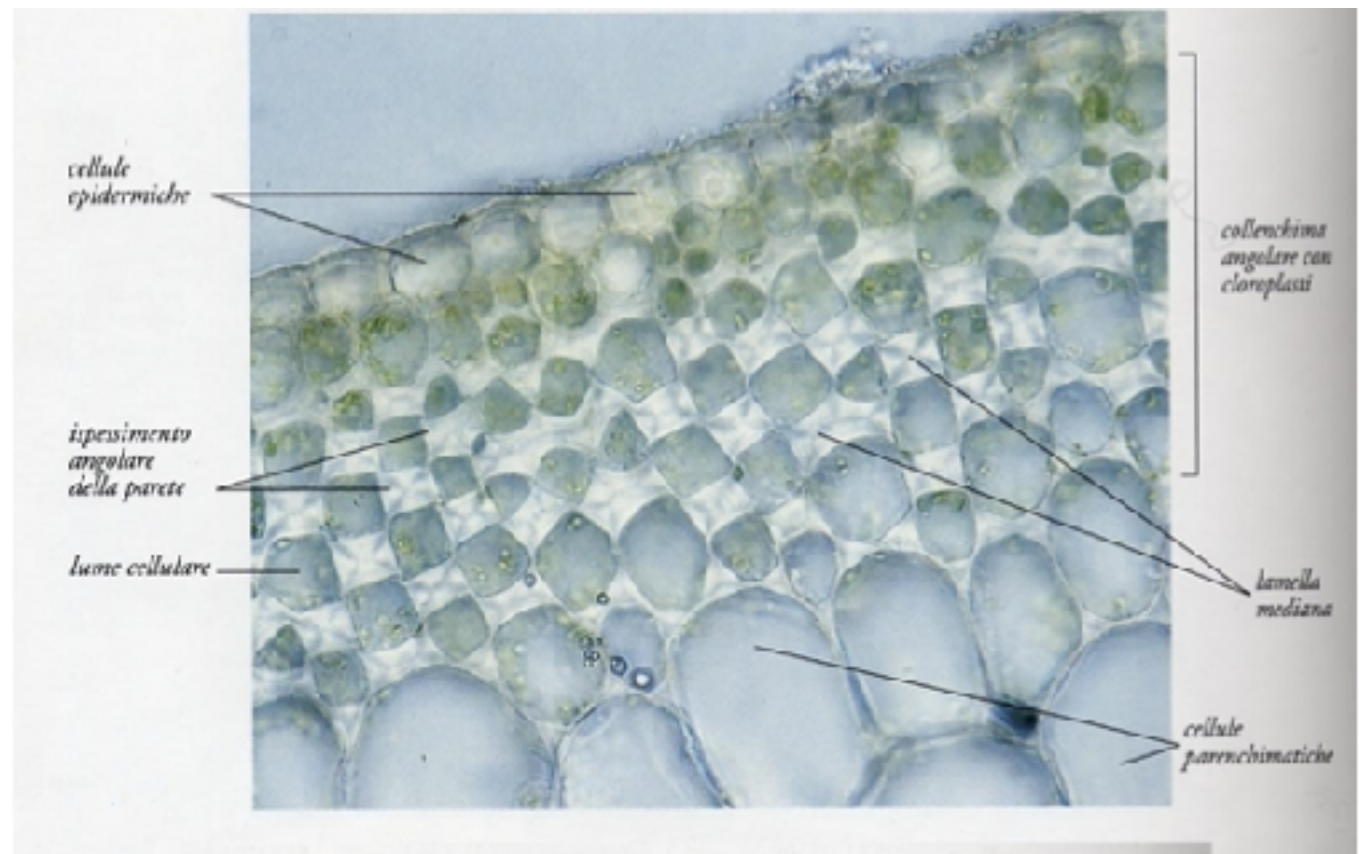
Gli ispessimenti sono presenti solo agli angoli di una cellula a sezione trasversale più o meno quadrangolare





Collenchima nel picciolo di ruellia (*Ruellia picta* Lodd.).





Collenchima angolare nel picciolo di ninfea (*Nymphaea alba* L., fam. Nymphaeaceae).

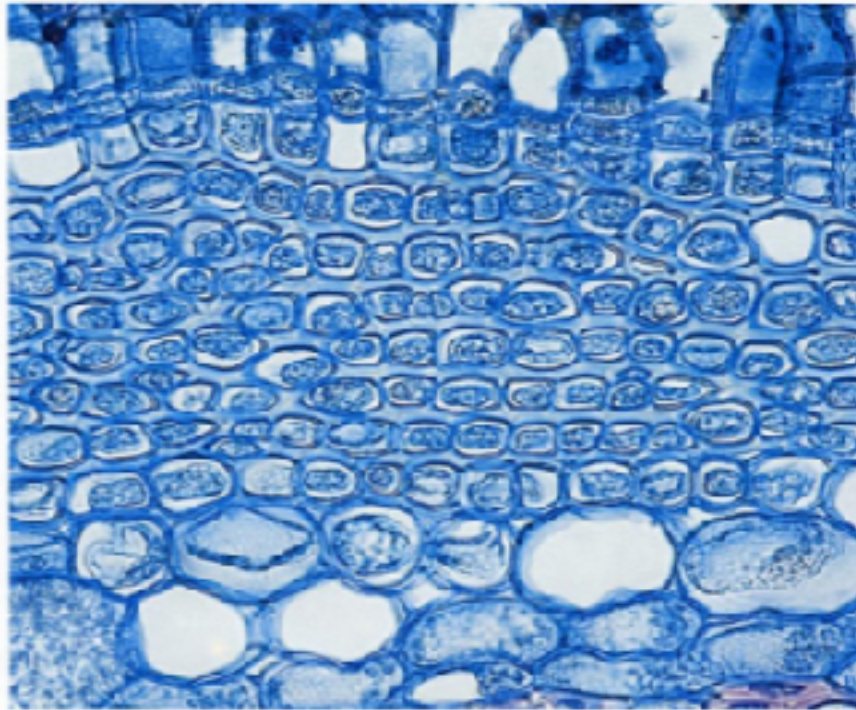
Sezione trasversale. x 200 (210); x 400 (420)

A livello degli angoli, dove è localizzato l'ispessimento celluloso, le lamelle mediane delle cellule contigue sembrano incrociarsi. La presenza di cloroplasti indica chiaramente che il collenchima ha cellule vive.

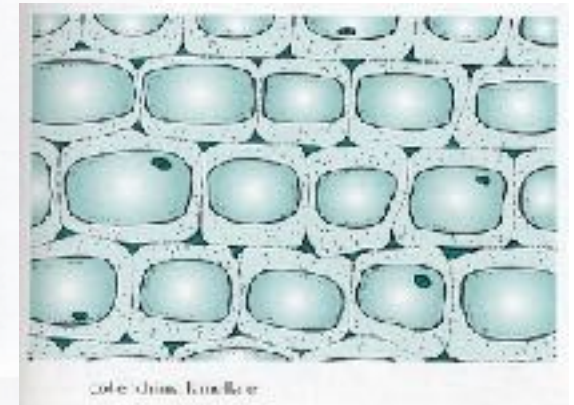


COLLENCHIMA LAMELLARE.

Gli ispessimenti interessano singole pareti, in genere quelle tangenziali alla superficie esterna dell'organo in cui il tessuto si differenzia.



anati di
collenchima
lamellare



collenchima lamellare

Collenchima lamellare nel fusto di sambuco (*Sambucus nigra* L., fam. Caprifoliaceae).
Sezione trasversale. x 400 (450)

In questo tipo di collenchima le pareti cellulari iniziano ad ispessirsi in corrispondenza degli angoli delle cellule: l'ispessimento poi si completa fino ad interessare le pareti tangenziali (quelle parallele alla superficie dell'organo in cui il tessuto è contenuto). Le pareti radiali restano invece sottili.





COLLENCHIMA CIRCOLARE.

E' il tipo di collenchima più raro; gli ispessimenti interessano tutte le pareti; spesso con la maturità dell'organo le cellule moriranno, dopo aver lignificato la propria parete, diventando di fatto uno **sclerenchima**.





SCLERENCHIMA (dal gr. "skleros": duro, ruvido)

è un tessuto meccanico caratteristico delle strutture secondarie, ma presente anche in quelle primarie, soprattutto nelle monocotiledoni, dove è il tessuto meccanico prevalente. Tipico delle parti della pianta che hanno completato la crescita per distensione.

Le **cellule** sono fortemente allungate ("**prosenchimatiche**"), presentano una parete fortemente ispessita e rigida (formata da cellulosa spesso incrostata da **lignina** e attraversata da punteggiature ramificate), e **alla maturazione del tessuto muoiono**, seguendo un preciso schema di morte cellulare programmata ("Programmed Cell Death", **PCD**).

Contenendo **lignina**, le cellule sclerenchimatiche possono essere differenziate mediante colorazione (es. **Verde iodio**).



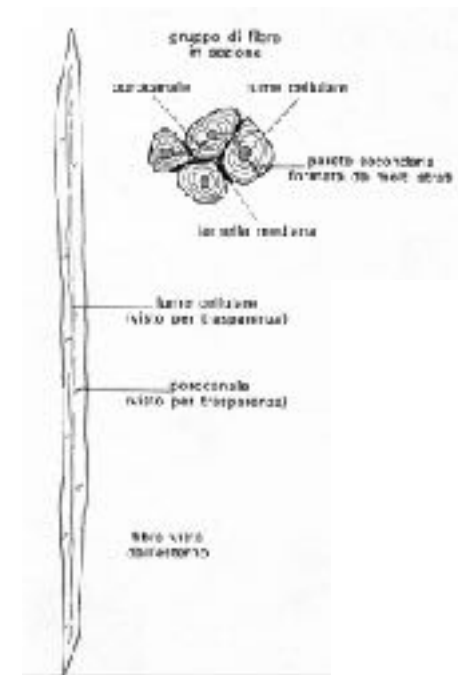
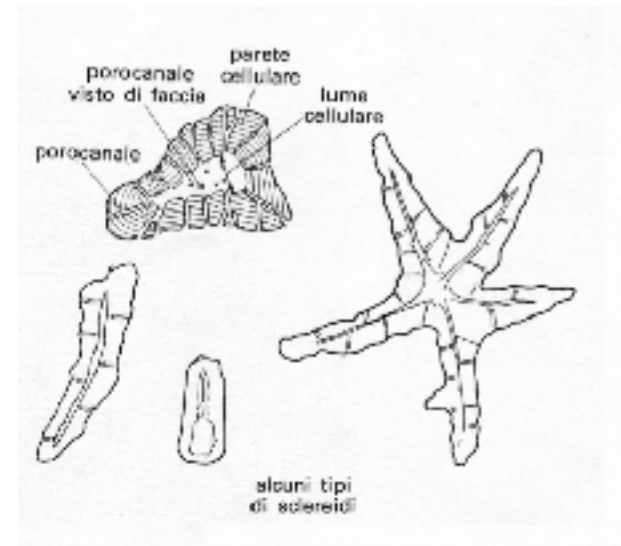


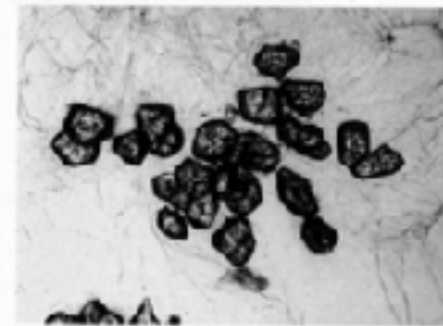
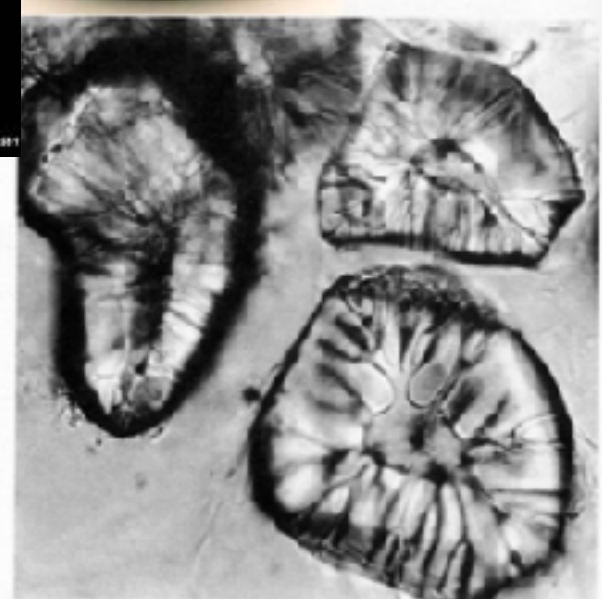
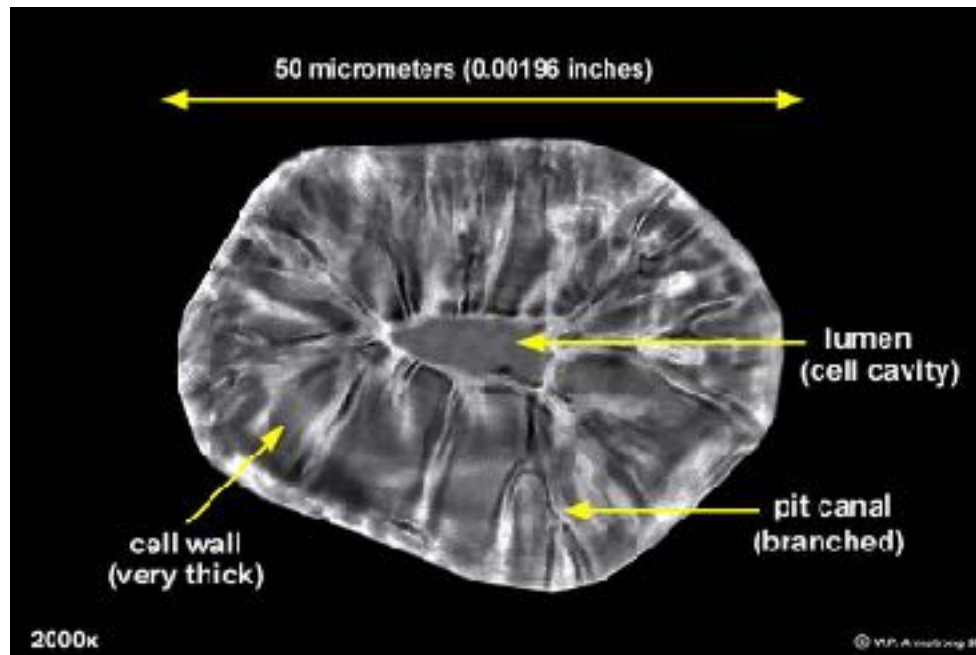
E' possibile riconoscere due tipi fondamentali di cellule sclerenchimatiche:

SCLEREIDI: corte, spesso ramificate, con funzione di protezione (es. guscio dei semi) e di sostegno (es. all'interno della lamina fogliare).

FIBRE: lunghe anche alcuni mm, eccezionalmente 10 cm (es. nel fusto del lino, *Linum lusitanicum* L., 1753), presenti soprattutto nei fusti, nei piccioli delle foglie e lungo i fasci cribro-vascolari, con funzione di irrobustimento.

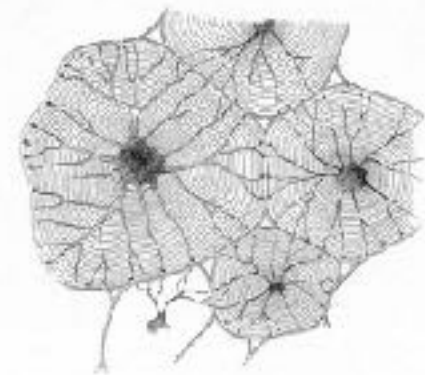
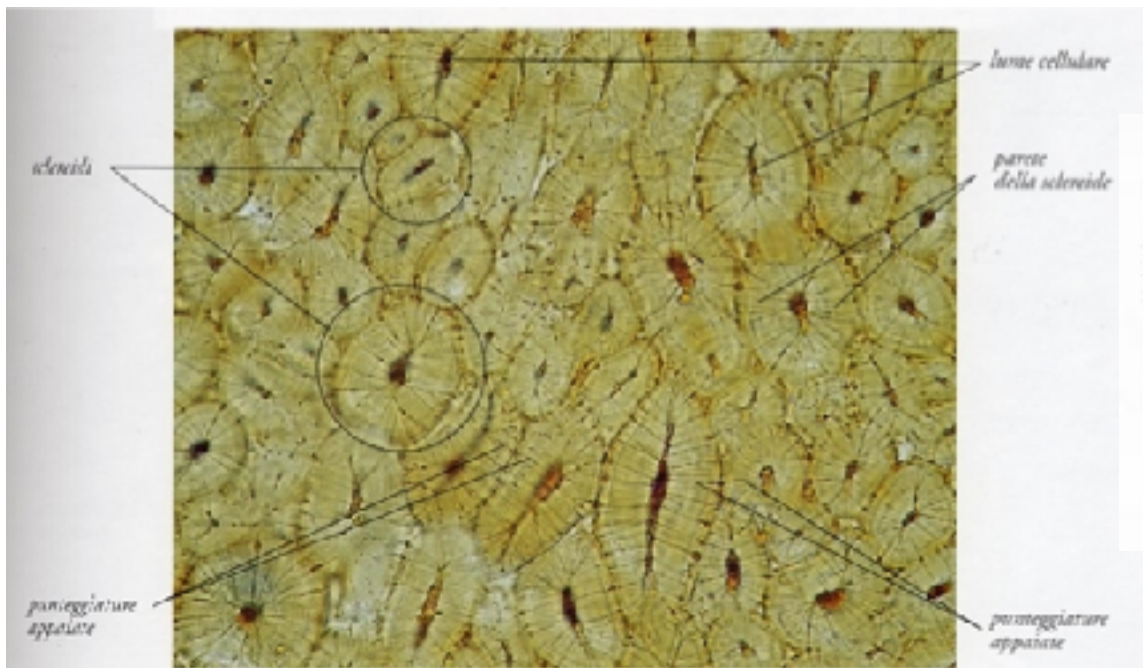
A seconda della posizione si distinguono le fibre *xilari* ed *extra-xilari*.





Sopra: un gruppetto di sclereidi nella polpa di una pera [micr. ottico]. Questi gruppetti danno alla polpa della pera la caratteristica consistenza granulosa. A destra: sclereidi di pera a maggiore ingrandimento. Sono evidenti i numerosi porocanali ramificati nelle pareti.





Sclereidi nel frutto della palma da cocco (*Cocos nucifera* L.)

Sclereidi nel frutto della palma da cocco (*Cocos nucifera* L., fam. Palmae).

Sezione trasversale, x 200 (210); x 400 (420)

Riunite in spessi strati, le sclereidi sono presenti nei tegumenti di molti semi, o costituiscono l'endocarpo di frutti come noci, albicocche, pesche, ciliege. L'immagine mostra le sclereidi dell'endocarpo della noce di cocco.

Spesso le punteggiature di una cellula confluiscono direttamente in quelle della cellula contigua; in questo caso le punteggiature sono dette *appaiate*.

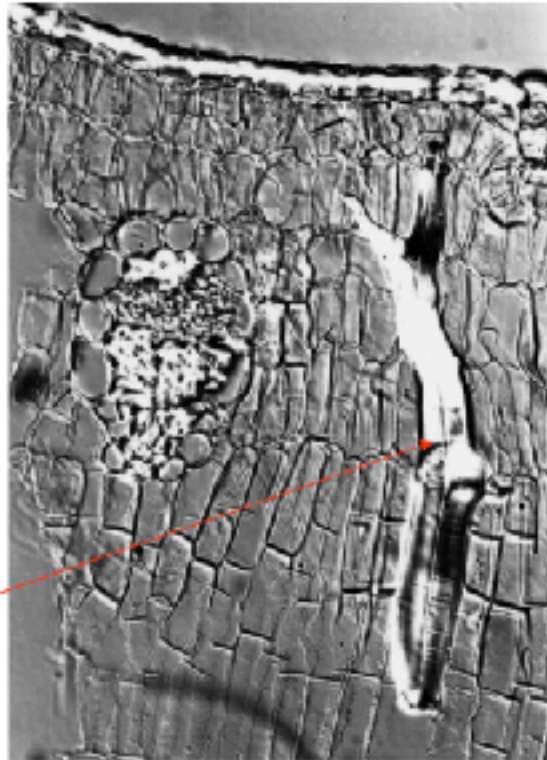




Fascio di trasporto



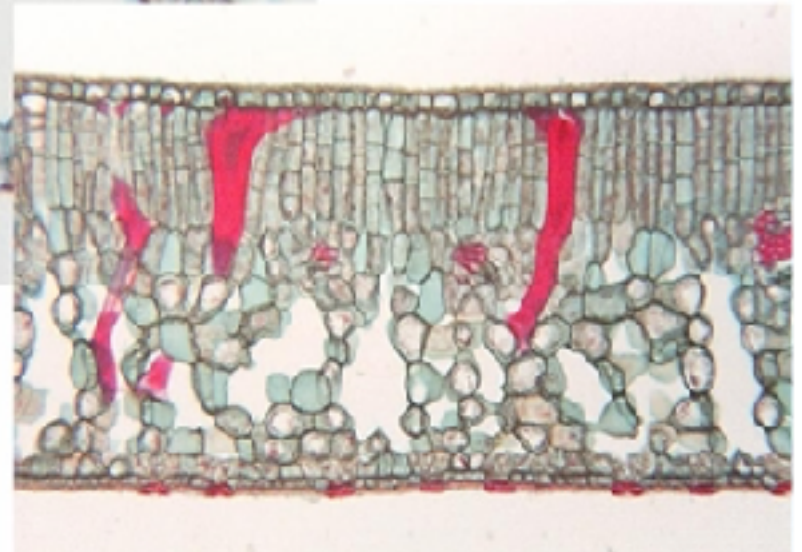
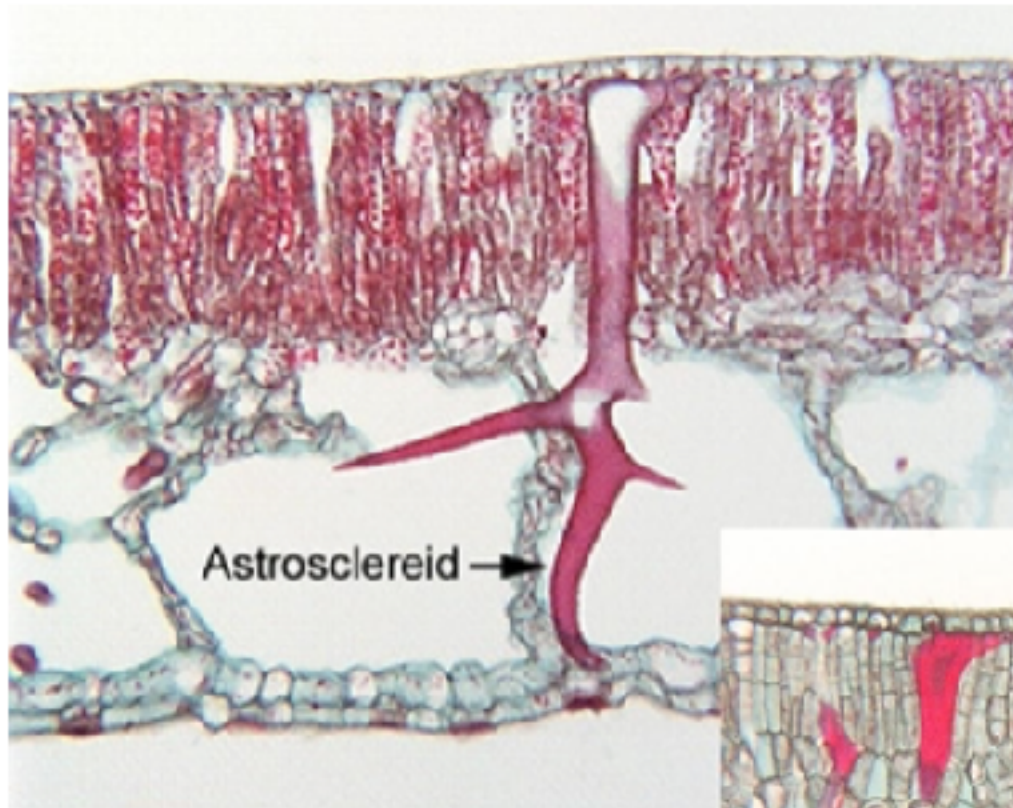
sclereide



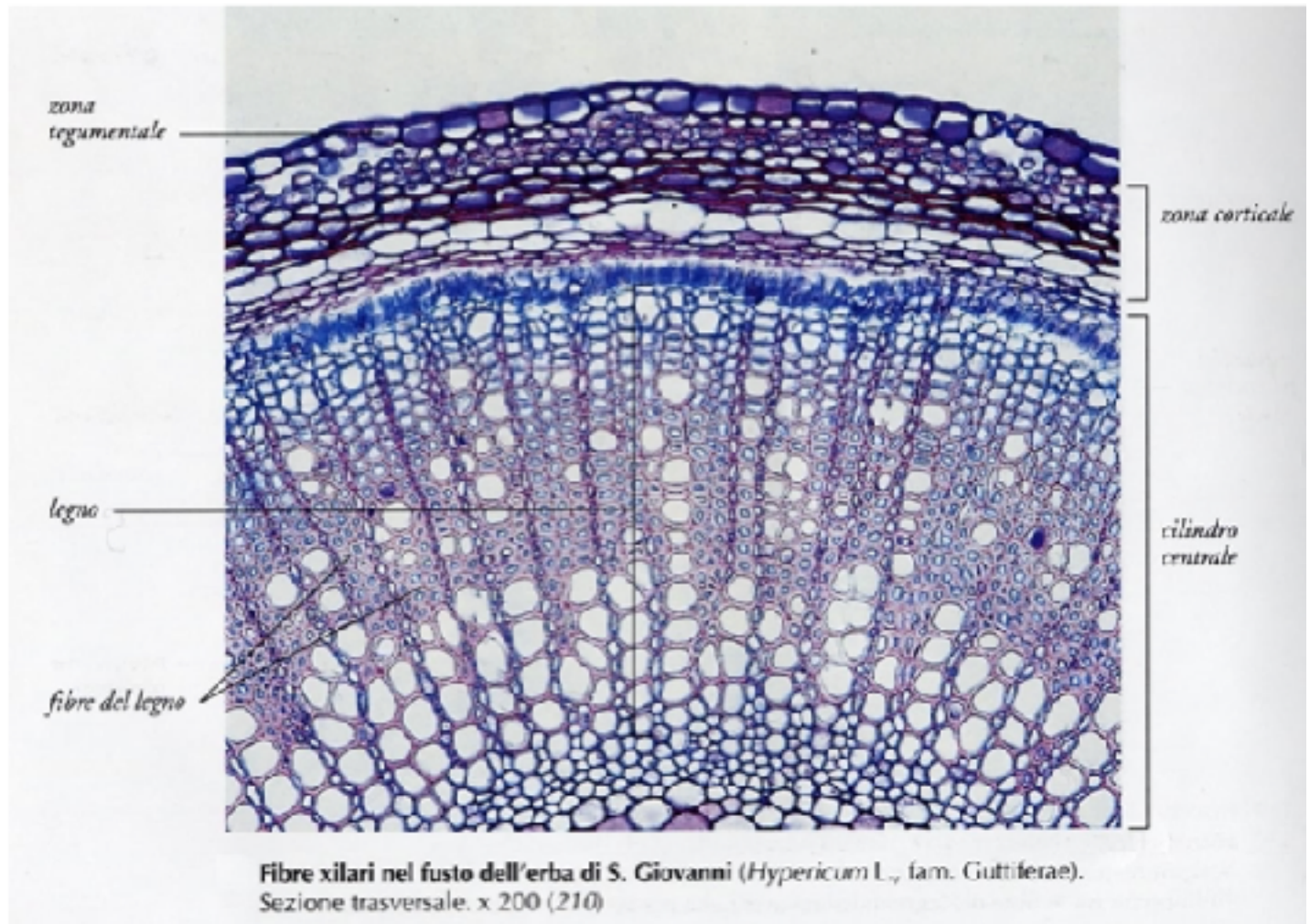
mesofillo

Foglia sclerofilla di *Phillyrea latifolia*, un albero a distribuzione circum-Mediterranea

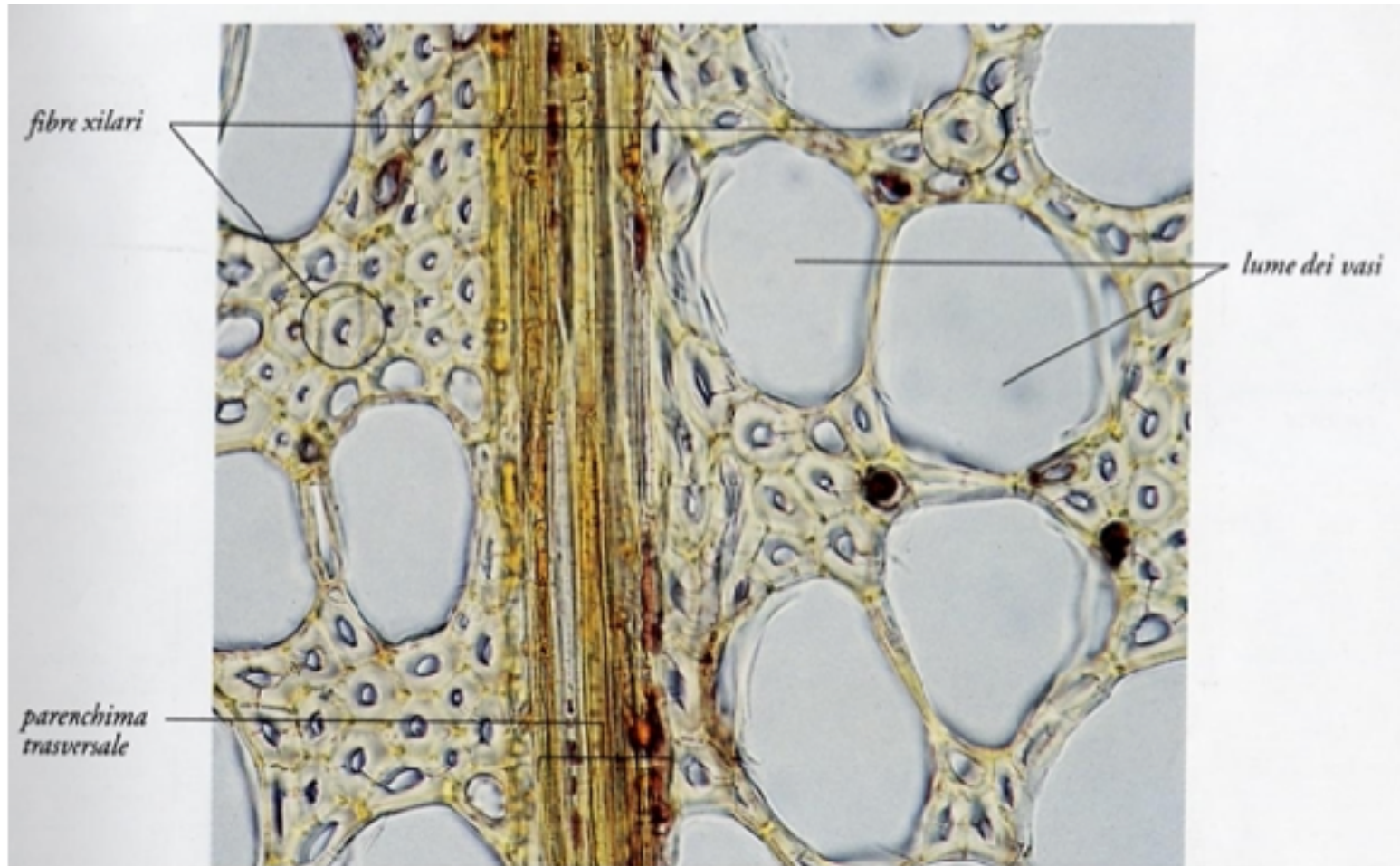




Fibre xilari



Fibre xilari



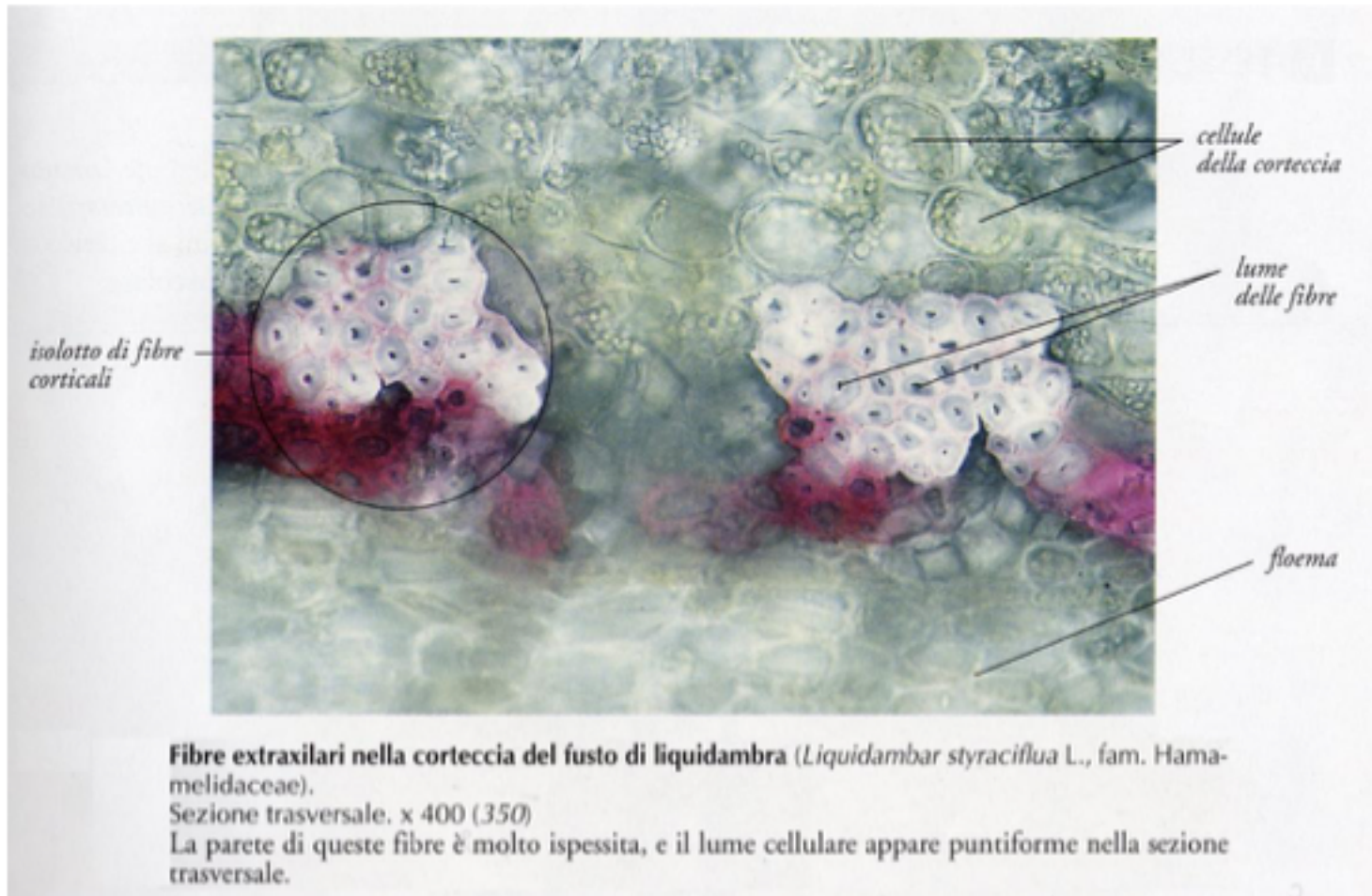
Fibre de **Fibre del legno di faggio** (*Fagus sylvatica* L., fam. Fagaceae).

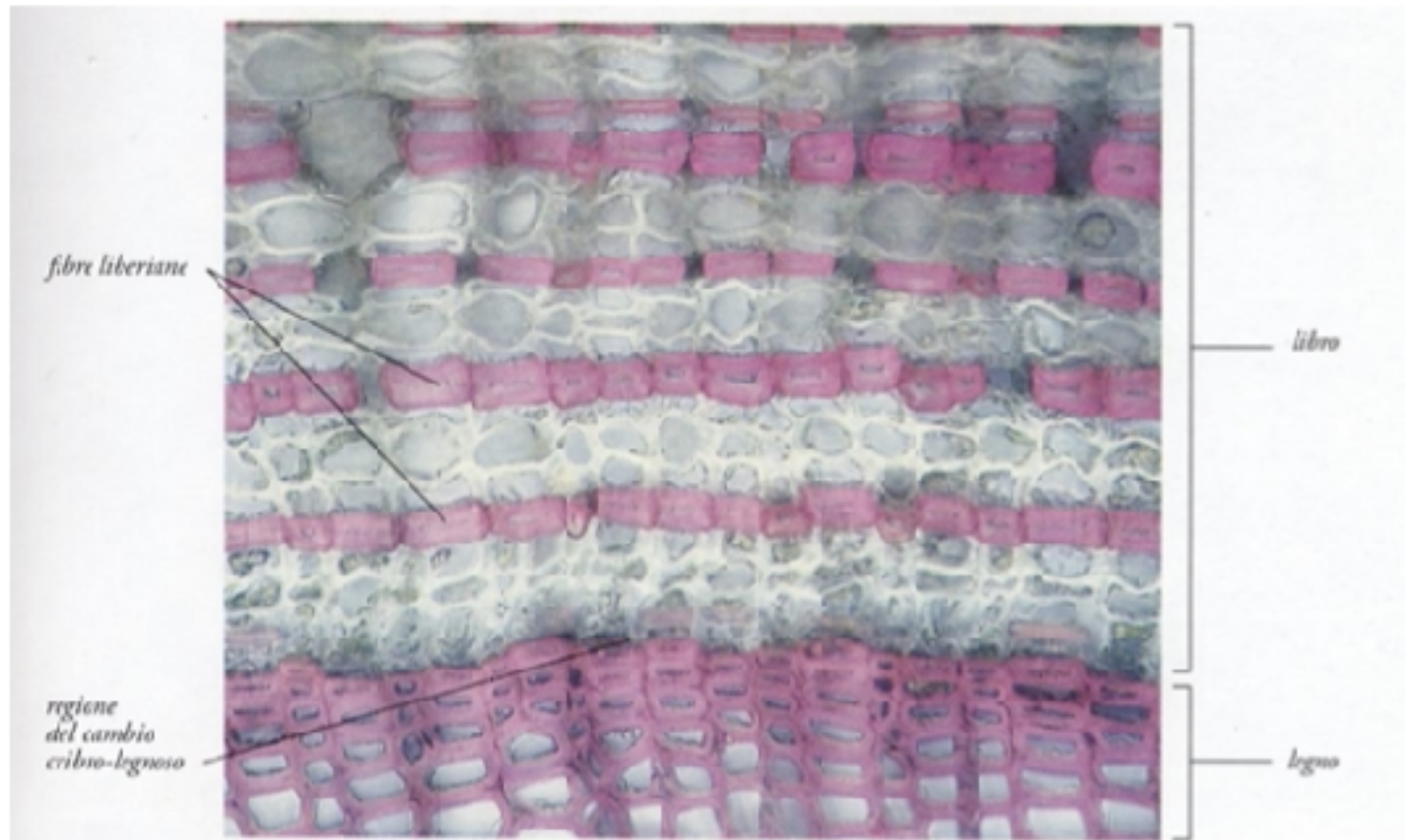
Sezione Sezione trasversale. x 400 (420)

Le fibre Le fibre xilari possono avere, come nel caso rappresentato, una parete notevolmente ispessita.



Fibre extra-xilari





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.



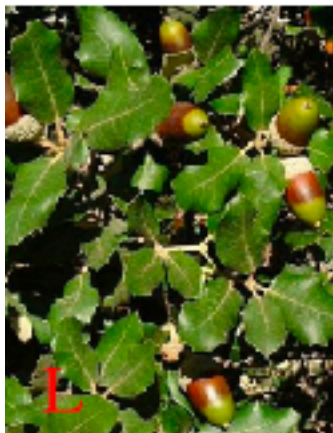
Fibre extra-xilari



Fascio di fibre



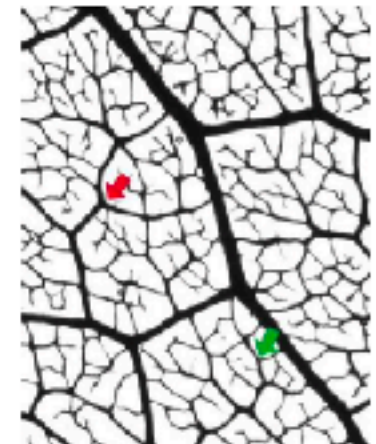
Fascio di trasporto



Sezione trasversale di foglia sclerofilla di *Quercus ilex* (leccio), una specie a distribuzione circum-Mediterranea.

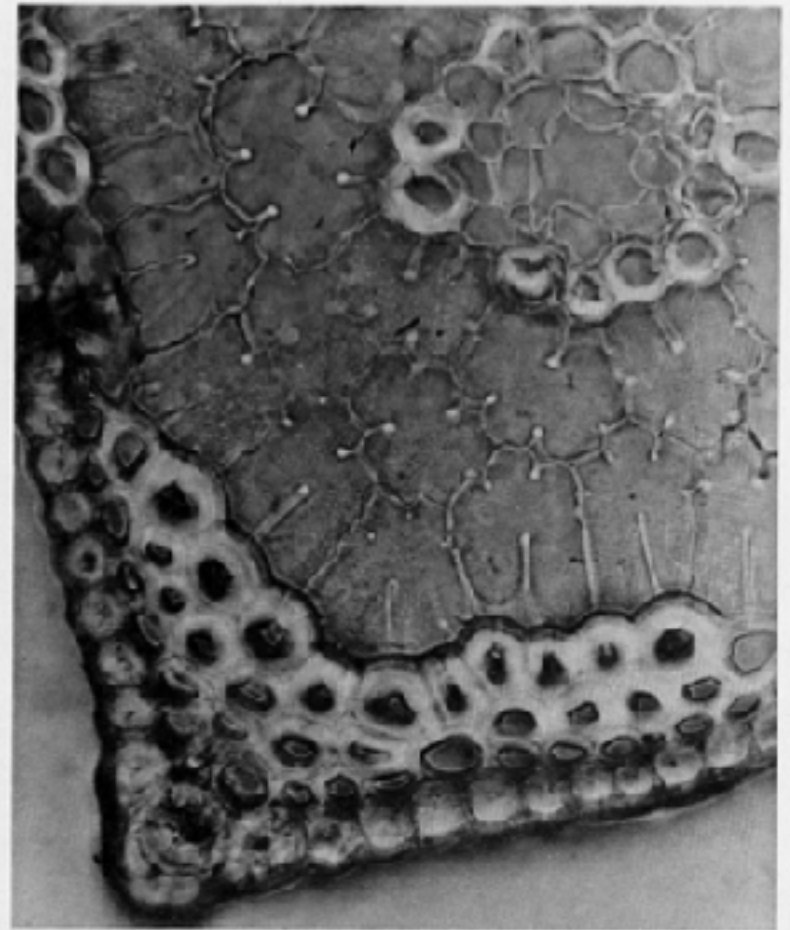


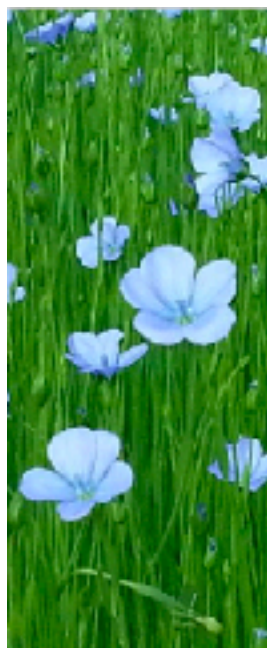
mesofillo



Fibre extra-xilari

Foglia di una gimnosperma (pino) viste in sezione a più forte ingrandimento. L'epidermide è formata da cellule rivestite da una spessa cuticola con parete grossissima e lume quasi invisibile. Sotto l'epidermide c'è una zona di sclerenchima che è più sviluppata in corrispondenza dello spigolo della foglia. Le cellule del mesofillo sono molto caratteristiche per le immaginazioni della parete. In alto a destra si vede un canale resinifero.





TIPO DI FIBRA TESSILE



Fibre sclerenchimatice situate nella zona periferica del fusto, talvolta non lignificate (per esempio nel lino).

lino, canapa, iuta, ecc.



cotone, kapok



Interi fasci conduttori formati da cellule di tipo diverso (vasi del legno, tubi cribrosi, fibre sclerenchimatice, ecc.).



agave sisalana ecc.

Tutte le fibre tessili naturali fuorché lana e seta hanno origine vegetale. Lo schema mostra la loro eterogeneità dal punto di vista istologico. Le fibre formate da interi fasci conduttori robuste e grossolane vengono usate per corde e tele da sacco. I delicati tessuti di lino e cotone sono fatti da cellule prive di lignina.

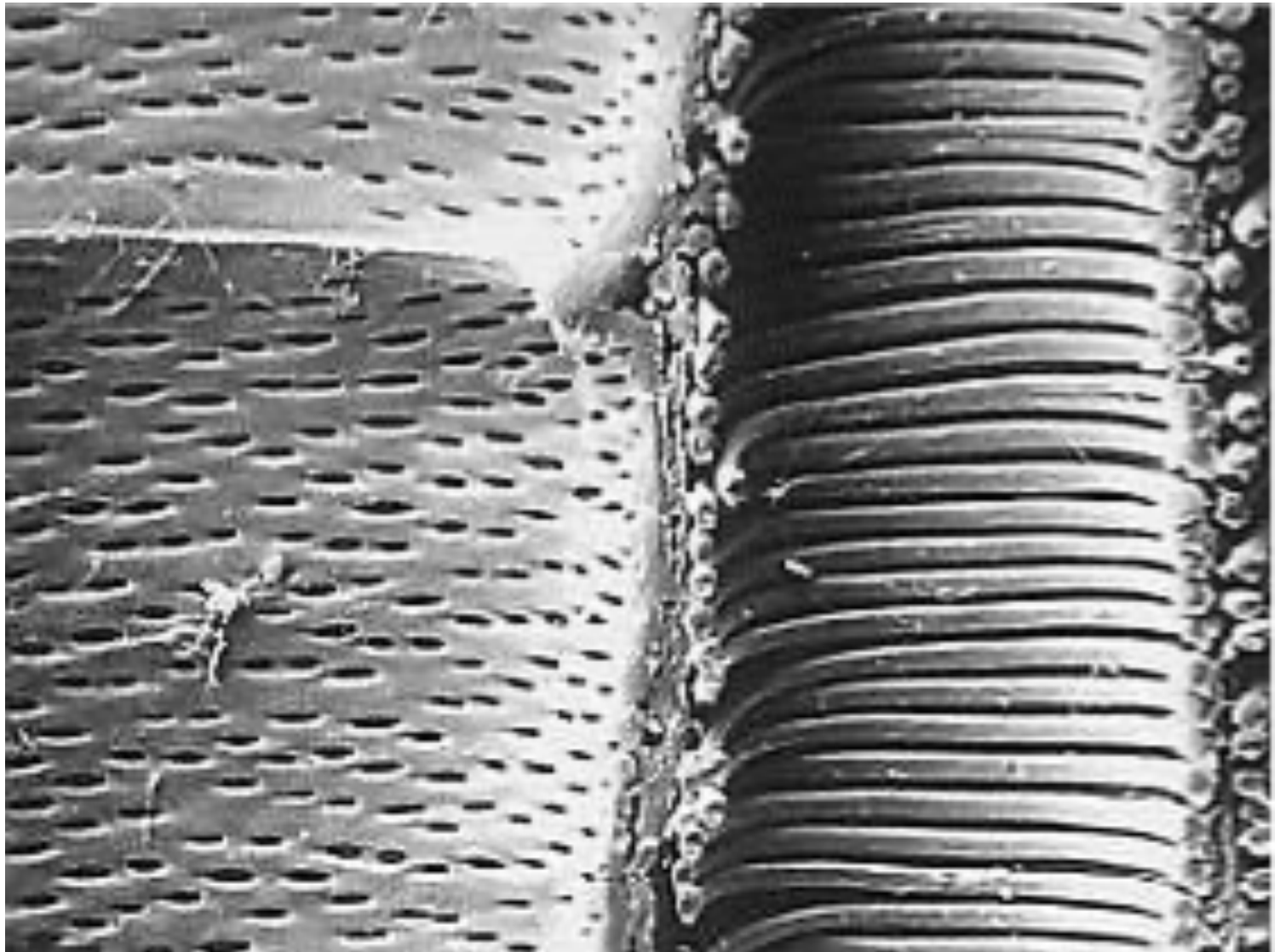




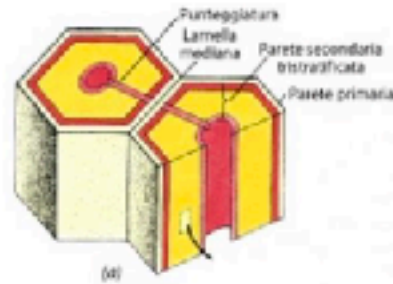
Agave sisalana



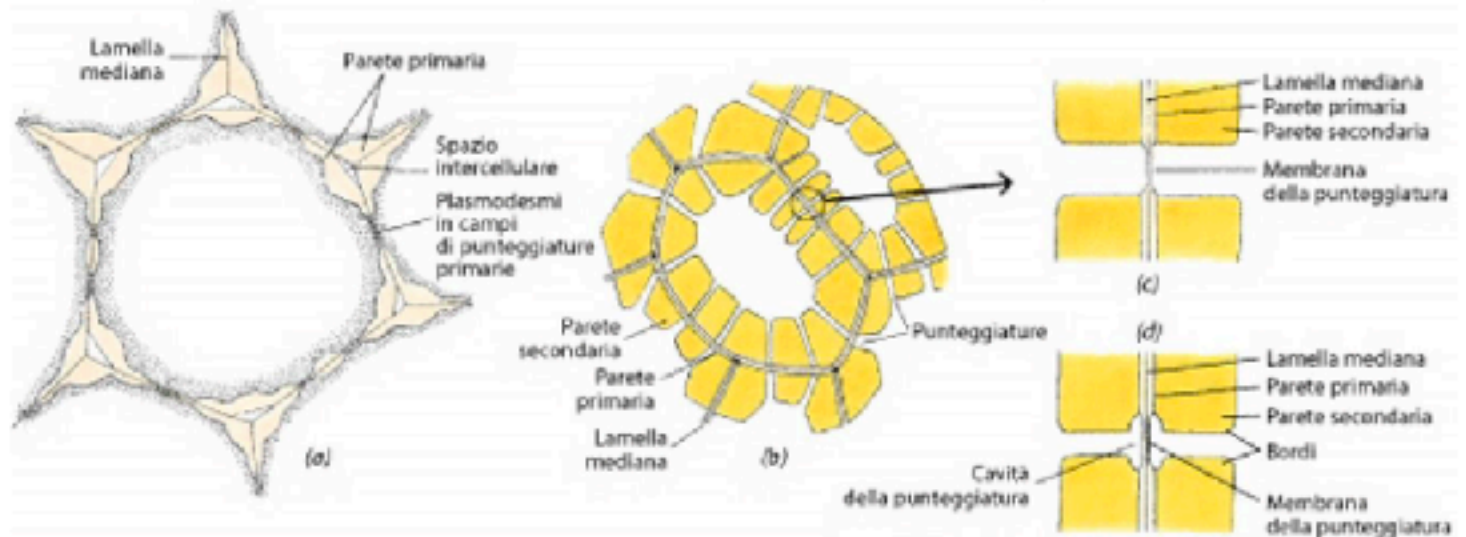
Tessuti di trasporto



Ripasso: Plasmodesmi, campi di punteggiature primarie, punteggiature



Sclereidi della polpa di pera: ogni cellula ha pareti secondarie ispessite in cui sono evidenti numerose punteggiature



- a) Cellula parenchimatosa con pareti primarie e campi di punteggiature primarie (le aree sottili delle pareti). I plasmodesmi che collegano due cellule vicine sono generalmente concentrati in aree (campi di punteggiature primarie).
- b) Cellule con pareti secondarie e numerose punteggiature semplici: il deposito della parete secondaria non avviene in corrispondenza dei campi di punteggiature primarie. La parete secondaria così presenta delle interruzioni: punteggiature.
- c) Una coppia di punteggiature semplici. d) Una coppia di punteggiature areolate





I tessuti di trasporto sono specializzati per il trasporto di sostanze tra le varie parti della pianta.

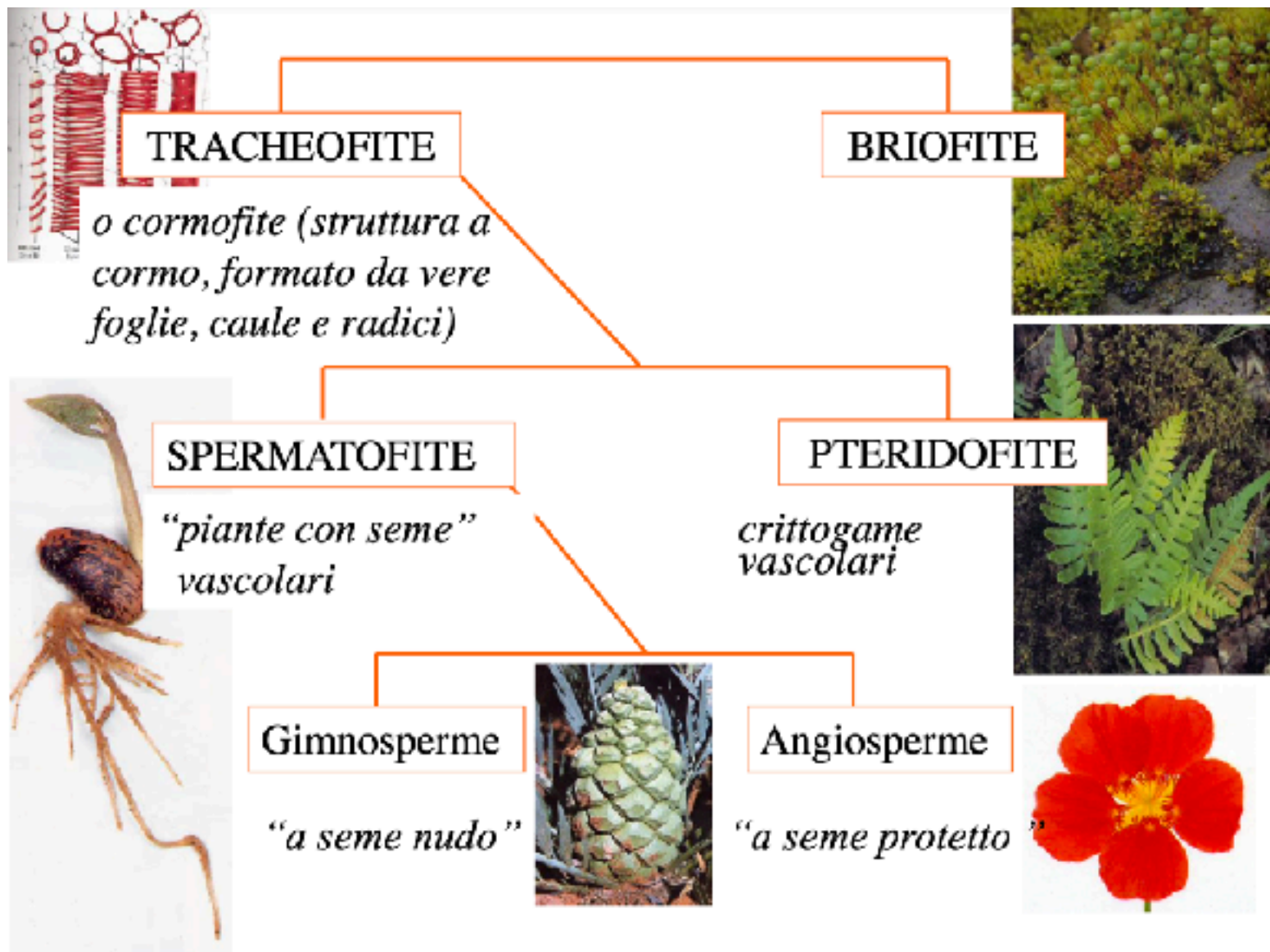
Si distinguono due tessuti diversi:

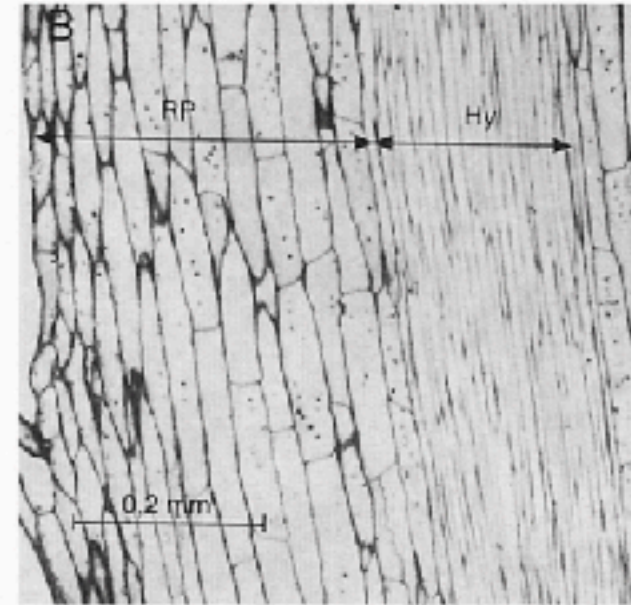
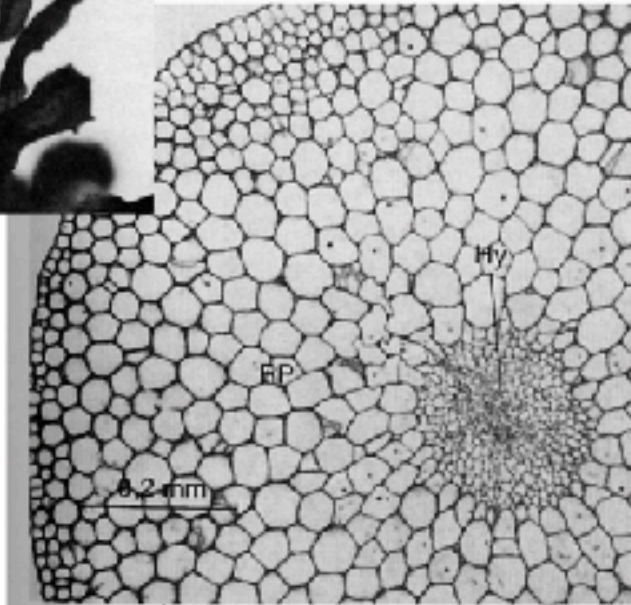
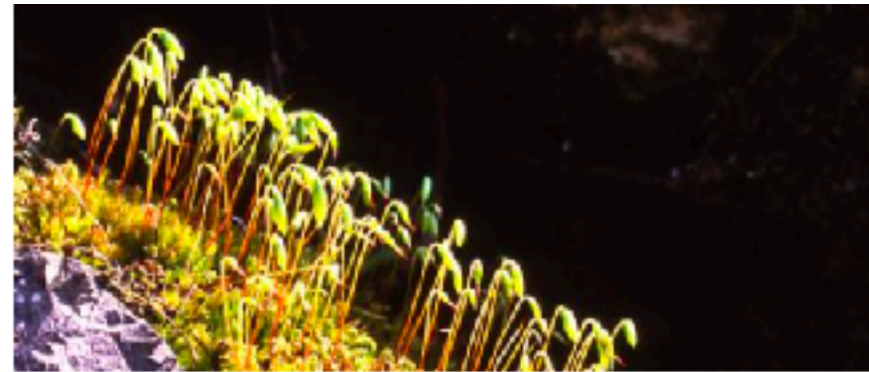
- 1. tessuto vascolare (xilema)**, adatto al trasporto di acqua e sali minerali (linfa grezza). Le pareti sono ispessite con lignina
- 2. tessuto cribroso (floema)**, adatto al trasporto di sostanze organiche prodotte dalla fotosintesi (linfa elaborata)

L'importanza strutturale ed evolutiva dei tessuti specializzati per la conduzione ha portato a denominare Tracheofite o piante vascolari le piante che dominano le terre emerse.

Questi termini si riferiscono in particolare alla presenza di vasi, gli elementi conduttori del tessuto vascolare.







MUSCHI

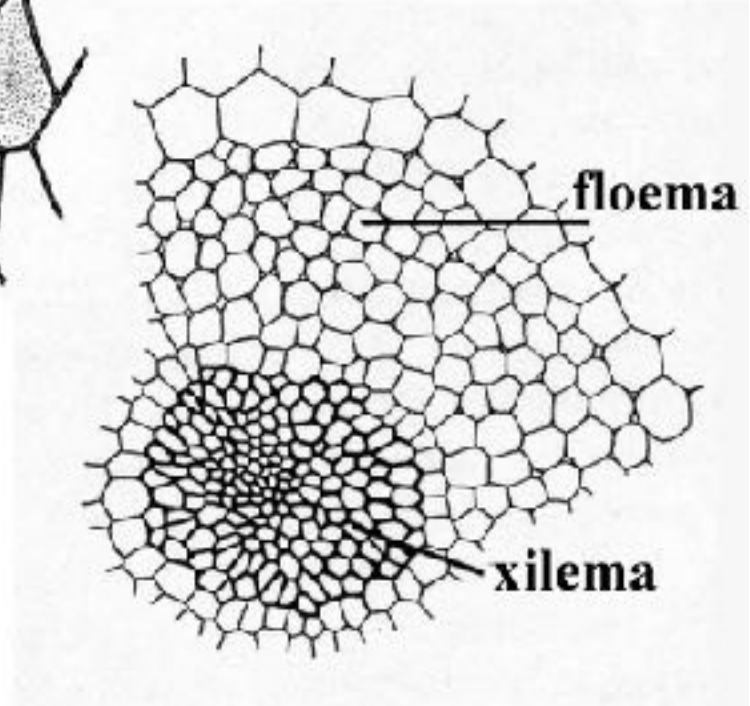
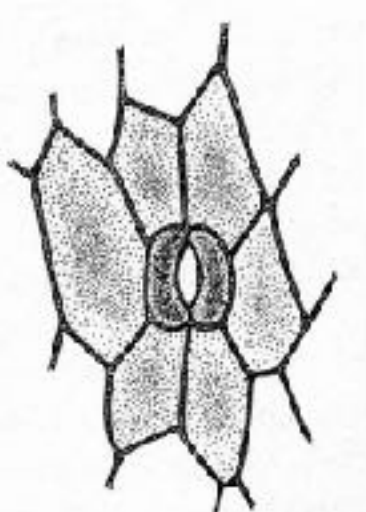
Idroidi. (A) Sezione di un fusticino appartenente a uno sporofito di un muschio (*Plagiommium undulatum*). Al centro gli idroidi (Hy) forma-

no un fascio conduttore. Il fascio è circondato da un parenchima corticale (RP). (B) Sezione longitudinale dello stesso. Gli idroidi presentano un lume

stretto ma sono molto più lunghi delle cellule parenchimatice corticali. I leptoidi non sono visibili nel campione (foto di R. LIGRONE).



Rhynia gwynne-vaughani



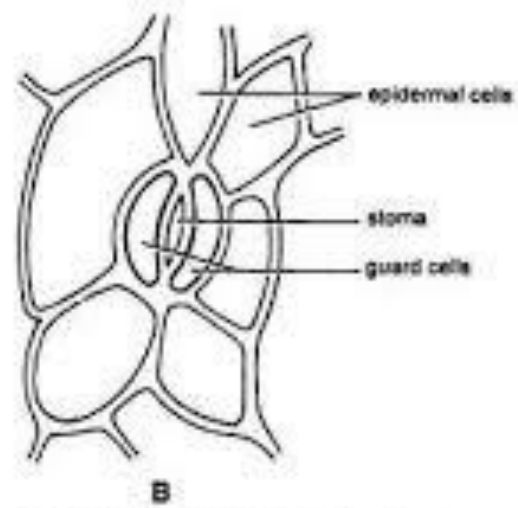
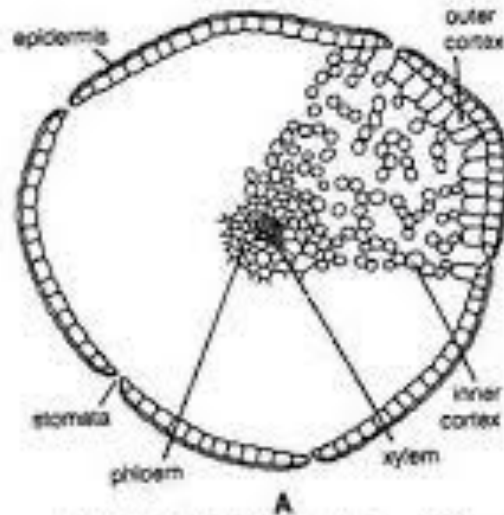
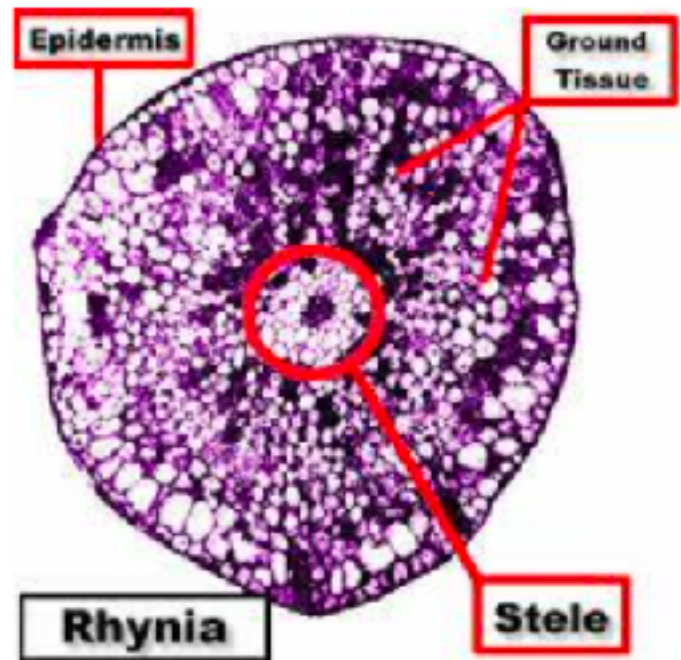
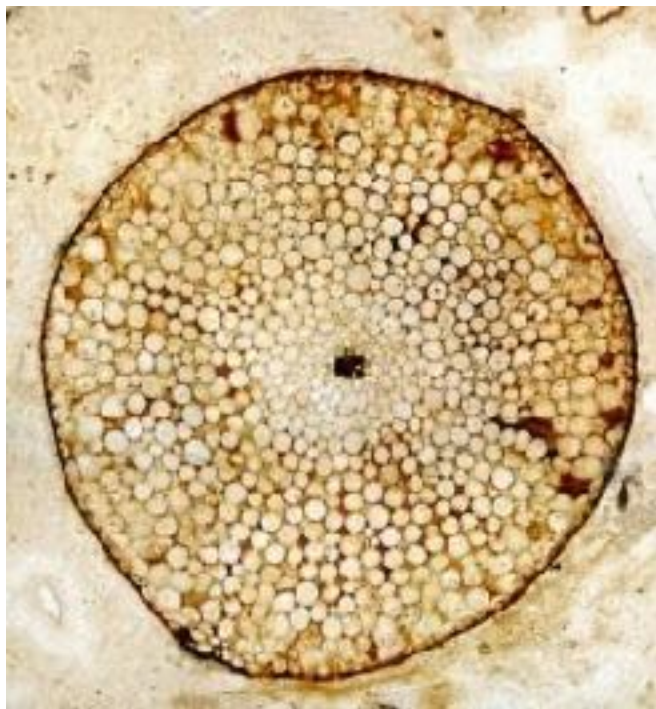
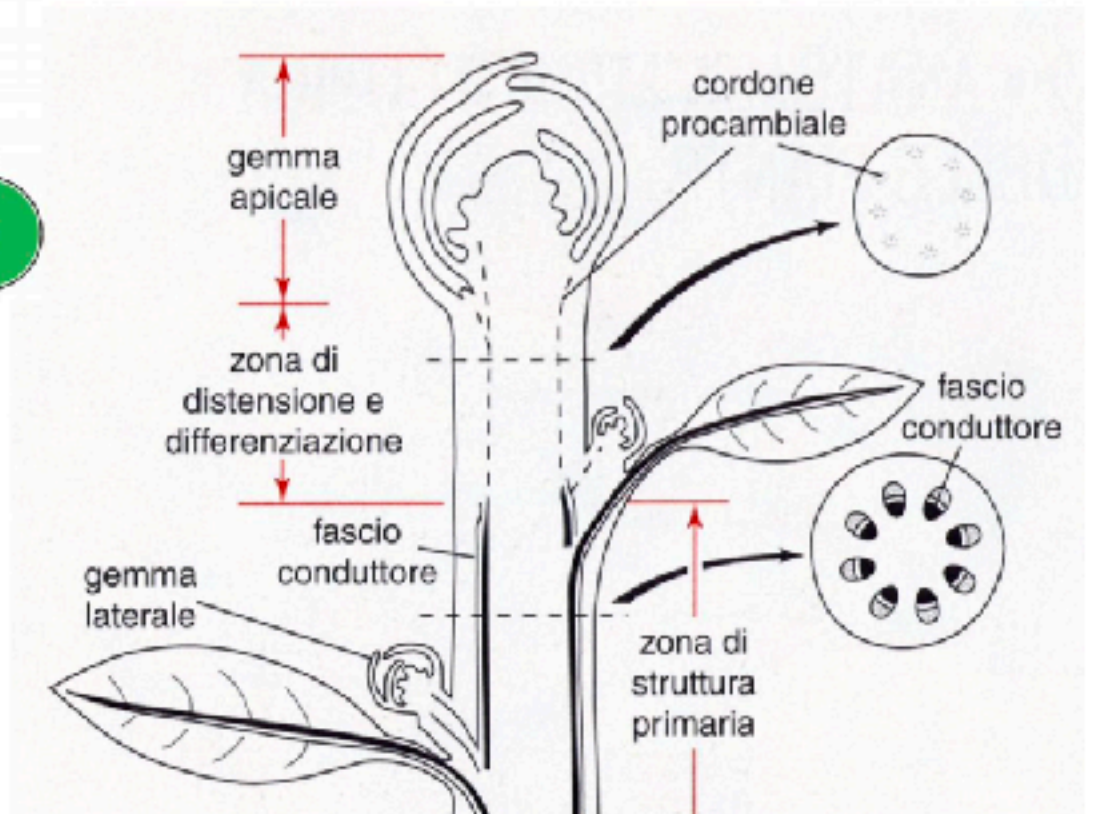
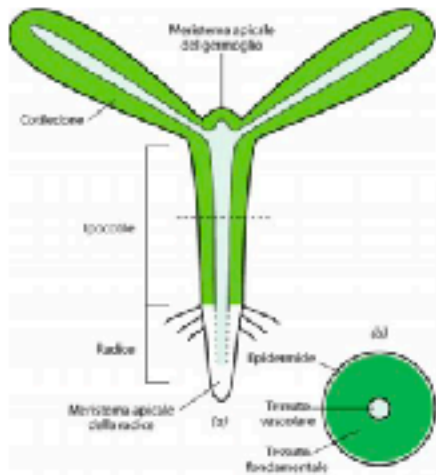


Fig. 2 (A-B). Rhynia. Internal Structure : A. T. S. of aerial shoot, B. a stoma





Sviluppo delle spermatofite (Angiosperme)



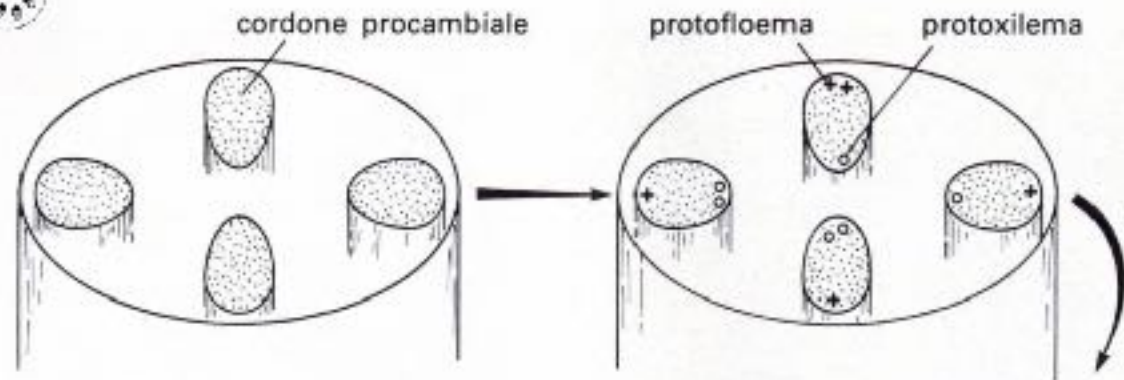
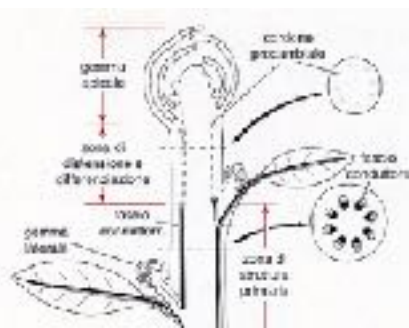


I tessuti di trasporto si originano dal **procambio** (zona di determinazione).

I cordoni procambiali si differenziano rapidamente in **fasci cribro-vascolari, aperti o chiusi** a seconda che alcune cellule rimangano indifferenziate nella zona di contatto tra i due tessuti fondamentali: **xilema** e **floema**.

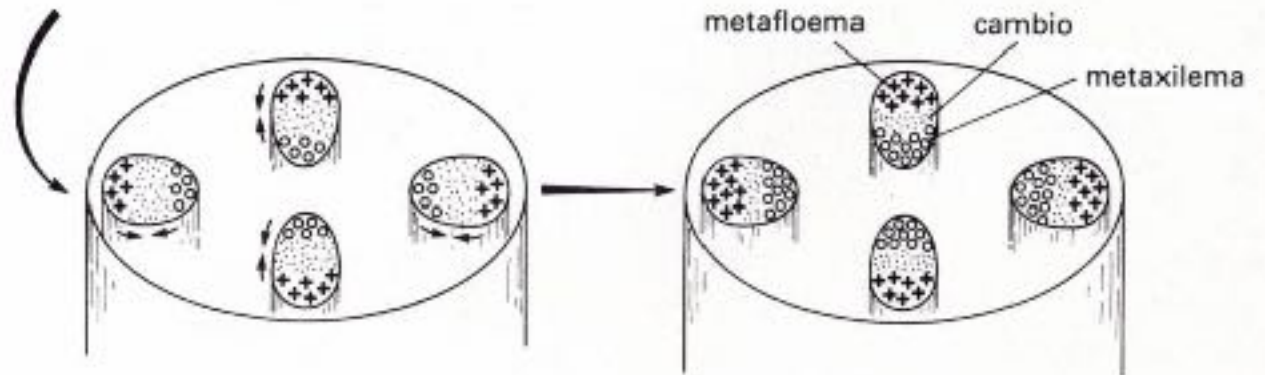
Il differenziamento procede in maniera diversa nel caule e nella radice, a causa della diversa organizzazione generale dei due organi.





I cordoni procambiali sono formati da cellule indifferenziate.

I primi elementi (protofloema e protoxilema) si differenziano ai poli opposti di ciascun cordone.



Successivi elementi si differenziano in direzioni opposte (indicate dalle frecce).

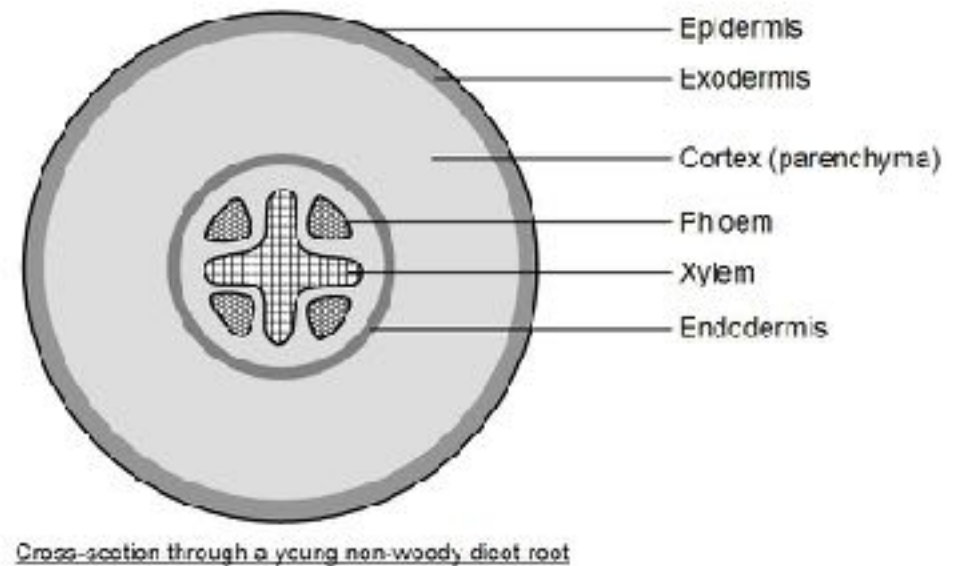
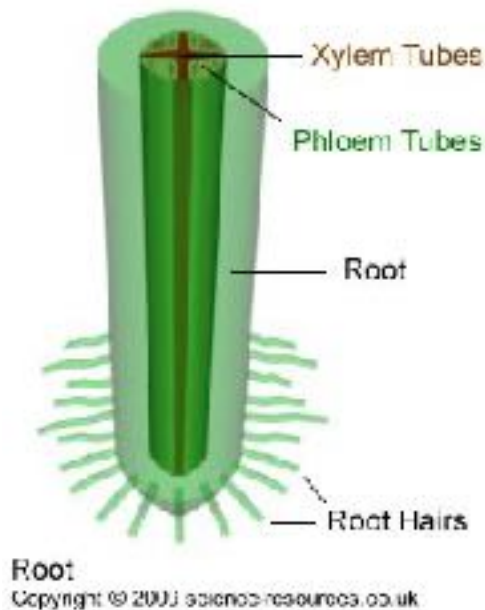
I cordoni procambiali si sono differenziati in fasci. Tra i due tessuti è rimasta una striscia di cellule indifferenziate (cambio).





Nella radice c'è un unico grosso cordone procambiale, collocato centralmente. I due tessuti si differenziano in senso centripeto, cioè dall'esterno verso l'interno.

I primi vasi xilematici che si differenziano si trovano più all'esterno rispetto a quelli che si differenziano dopo, che avranno caratteristiche diverse (ad esempio, lumi delle cellule più ampi).



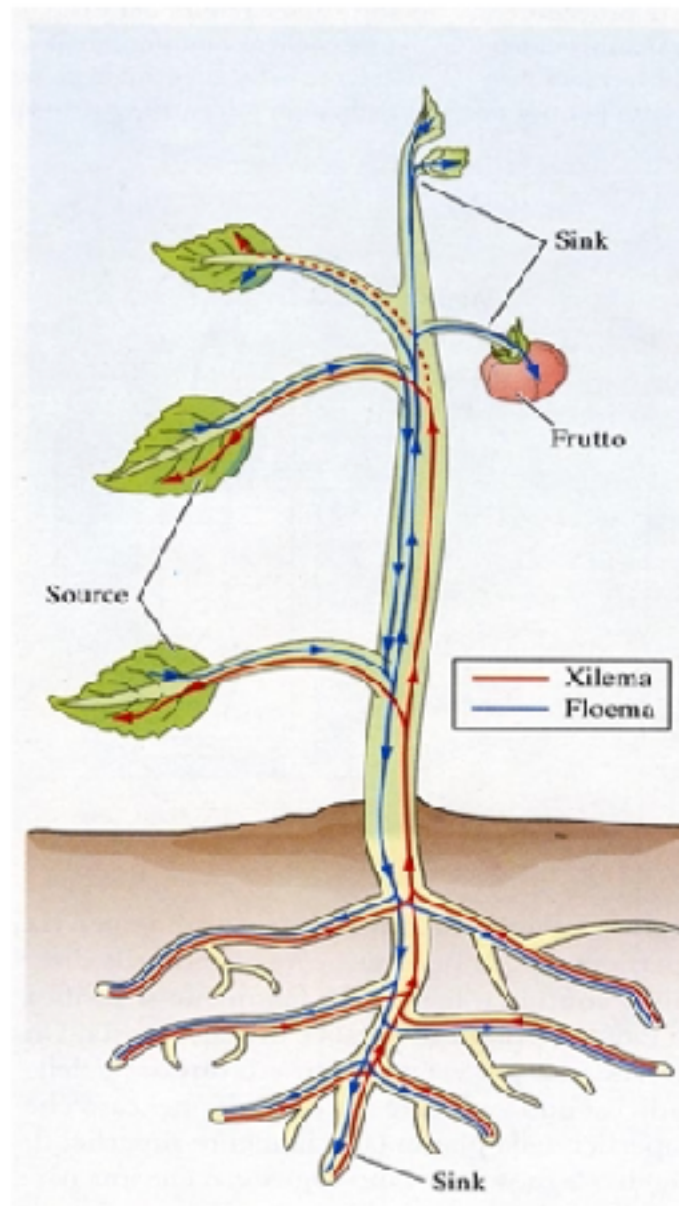


Tessuti di trasporto:

- **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**

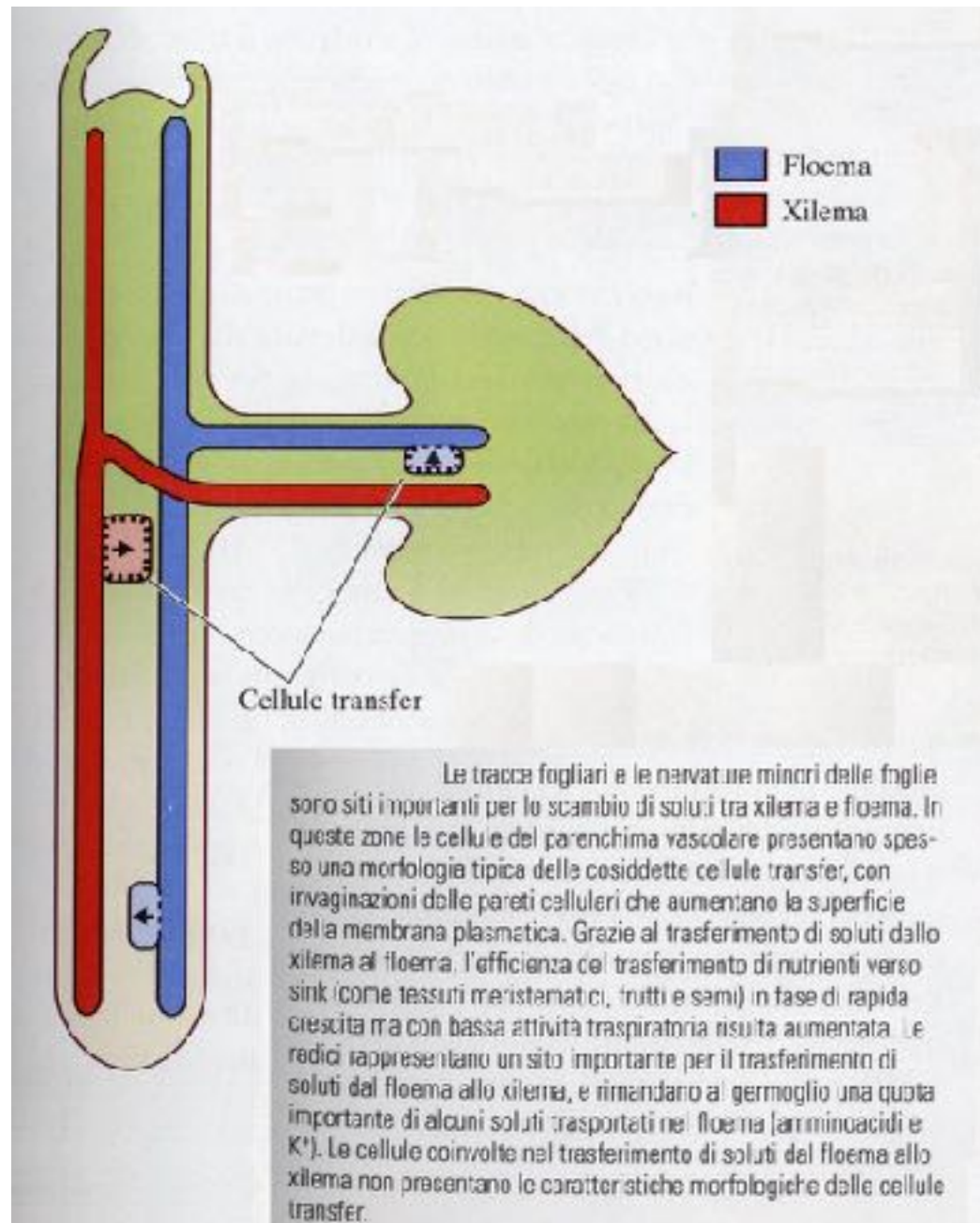
Entrambi sono tessuti complessi, formati da più tipi di cellule





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

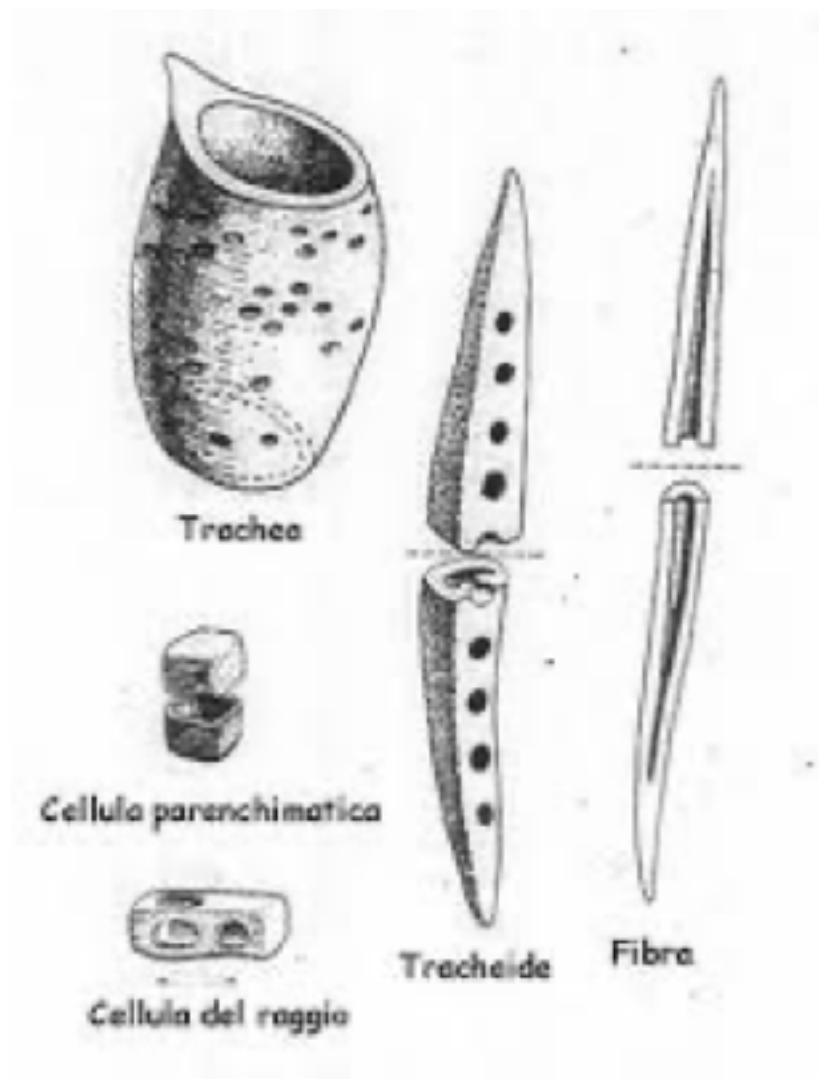
I primi due tipi di cellule servono per il trasporto dell'acqua, e sono **morte** quando svolgono la loro funzione.

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

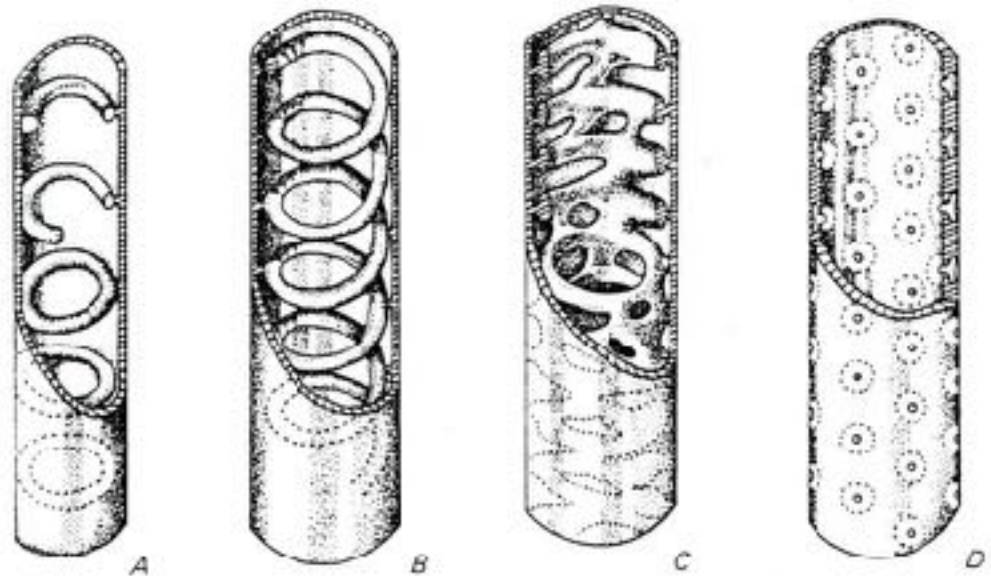


FIG. 29.31 • Tipi differenti di vasi: A, anulati; B, spirali; C, reticolati; D, punteggiati. (Da Nutsch).





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

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

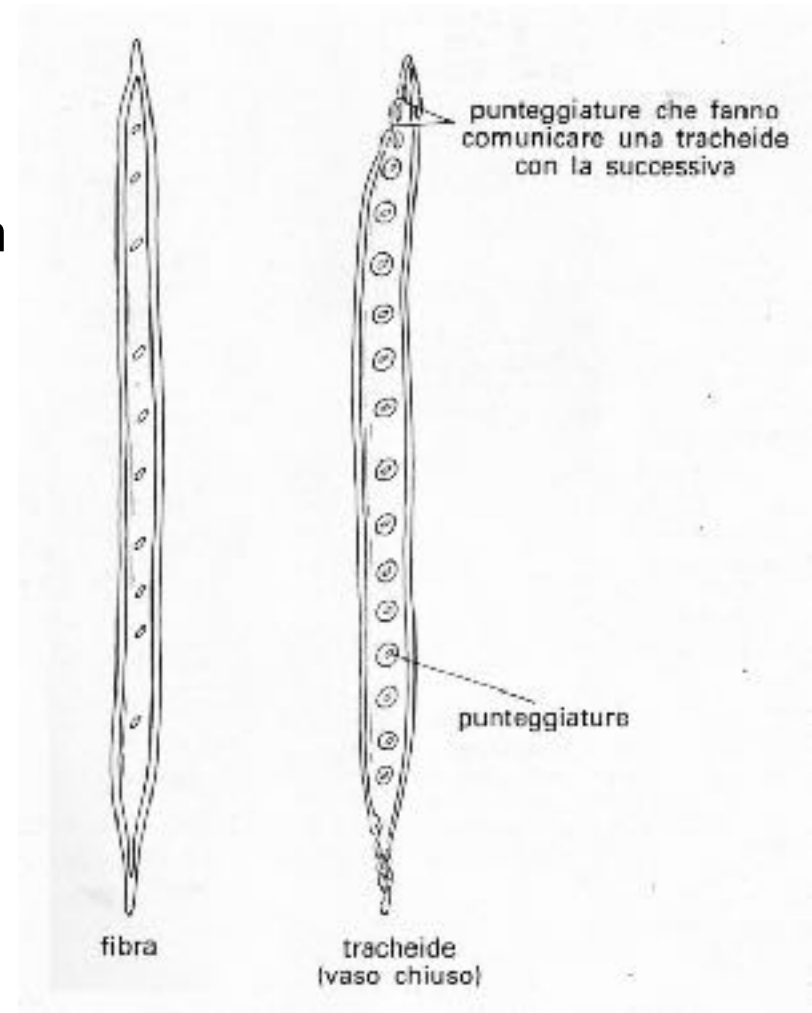




Le **TRACHEIDI** sono cellule allungate con estremità in genere appuntite, parete ampiamente lignificata (spesso molto lignificata: ad esempio nel caso delle fibrotracheidi delle conifere), con numerose punteggiature.

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

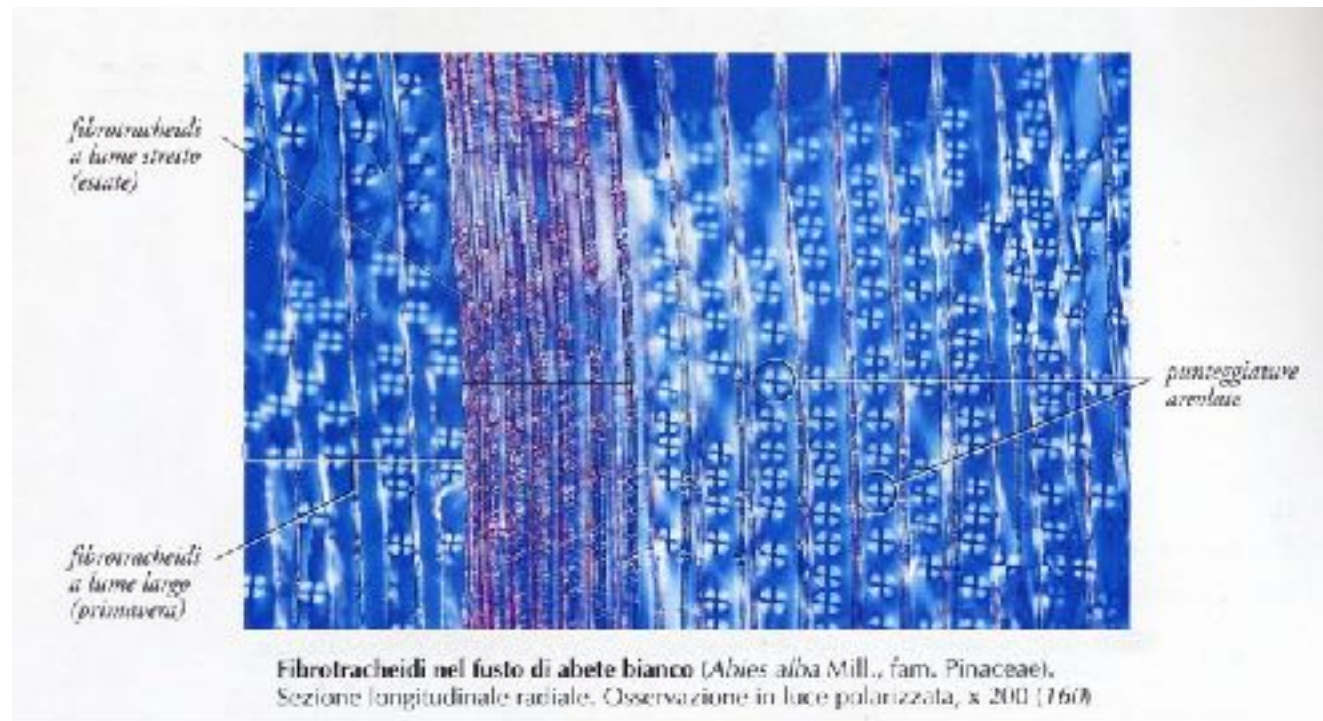
Le tracheidi sono presenti in quasi tutte le pteridofite, nelle gimnosperme, e nelle angiosperme.



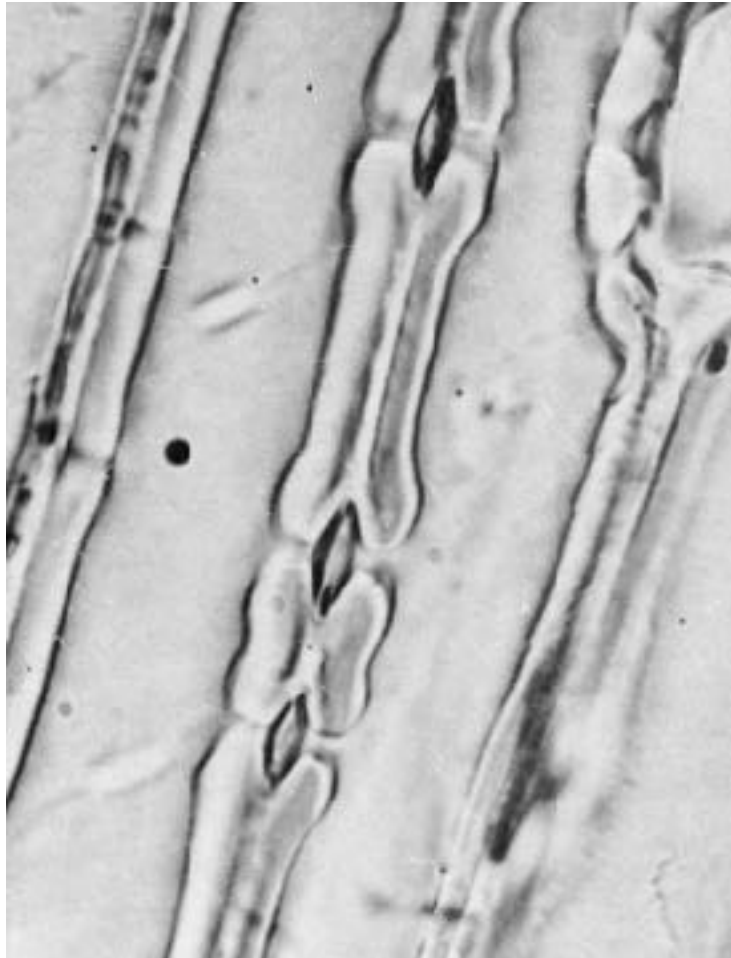


Nelle conifere, le **tracheidi** hanno **pareti fortemente ispessite**, e accanto alla funzione di trasporto della linfa grezza svolgono anche la **funzione di sostegno**, in assenza di vere e proprie fibre. Si parla perciò di **FIBROTRACHEIDI**.

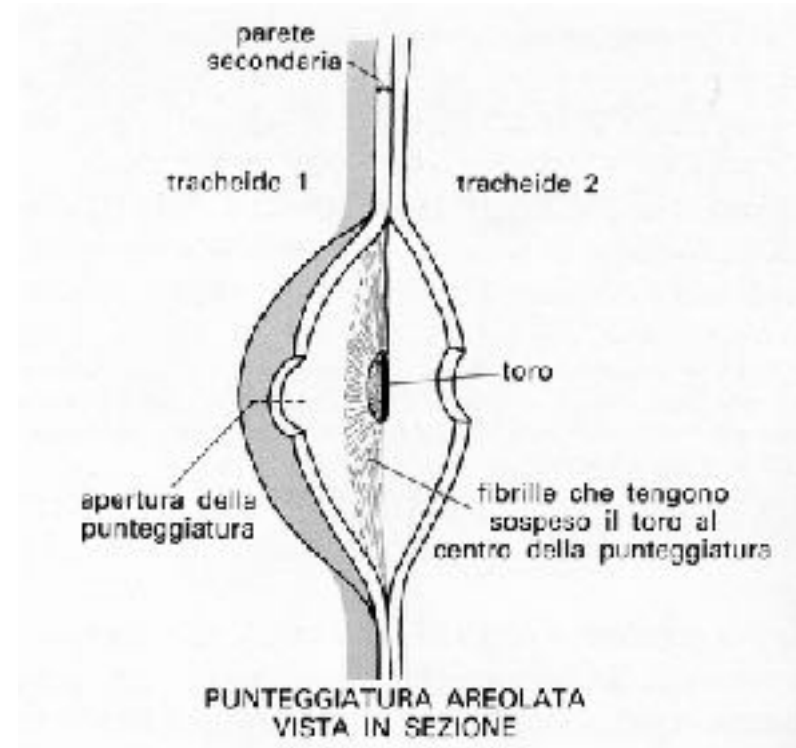
Queste presentano inoltre particolari specializzazioni, le **punteggiature areolate con toro**, per garantire in sicurezza il trasporto dell'acqua anche in direzione orizzontale, tra i diversi elementi.

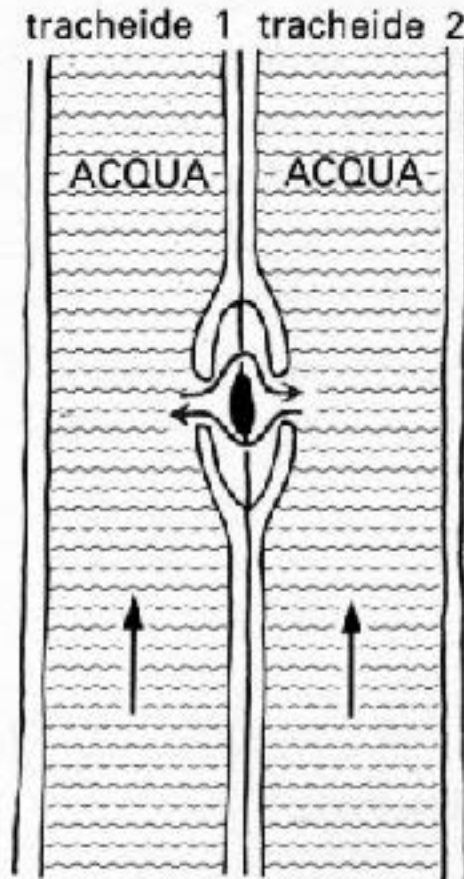


Punteggiature areolate delle tracheidi di conifere

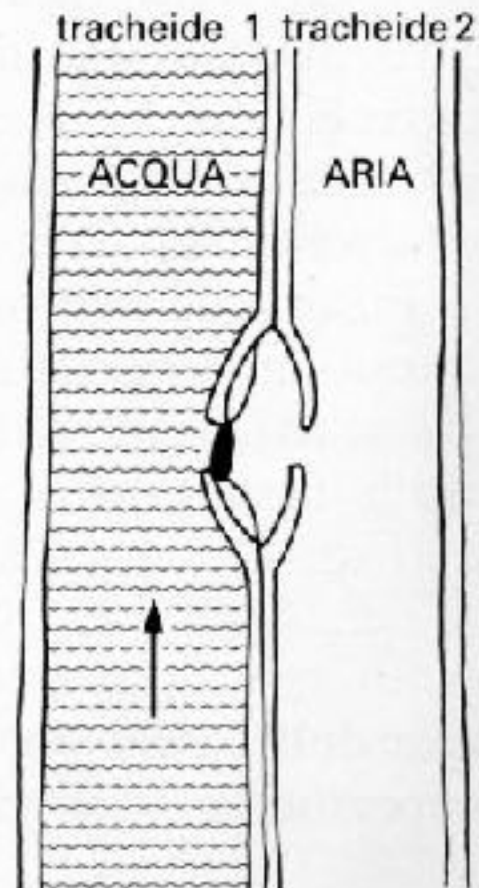


Punteggiature areolate in fibrotracheidi di una conifera viste in sezione al microscopio ottico.



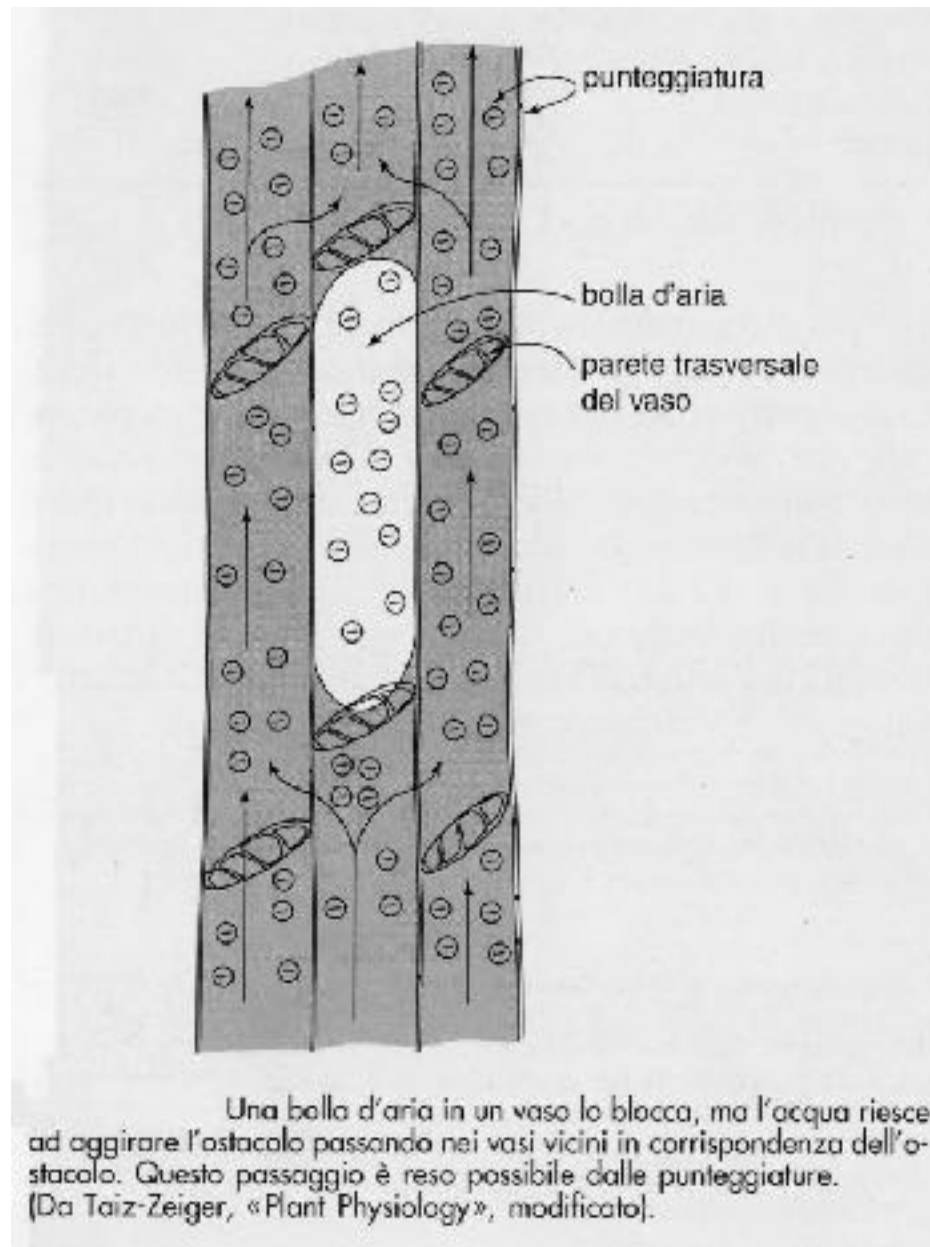


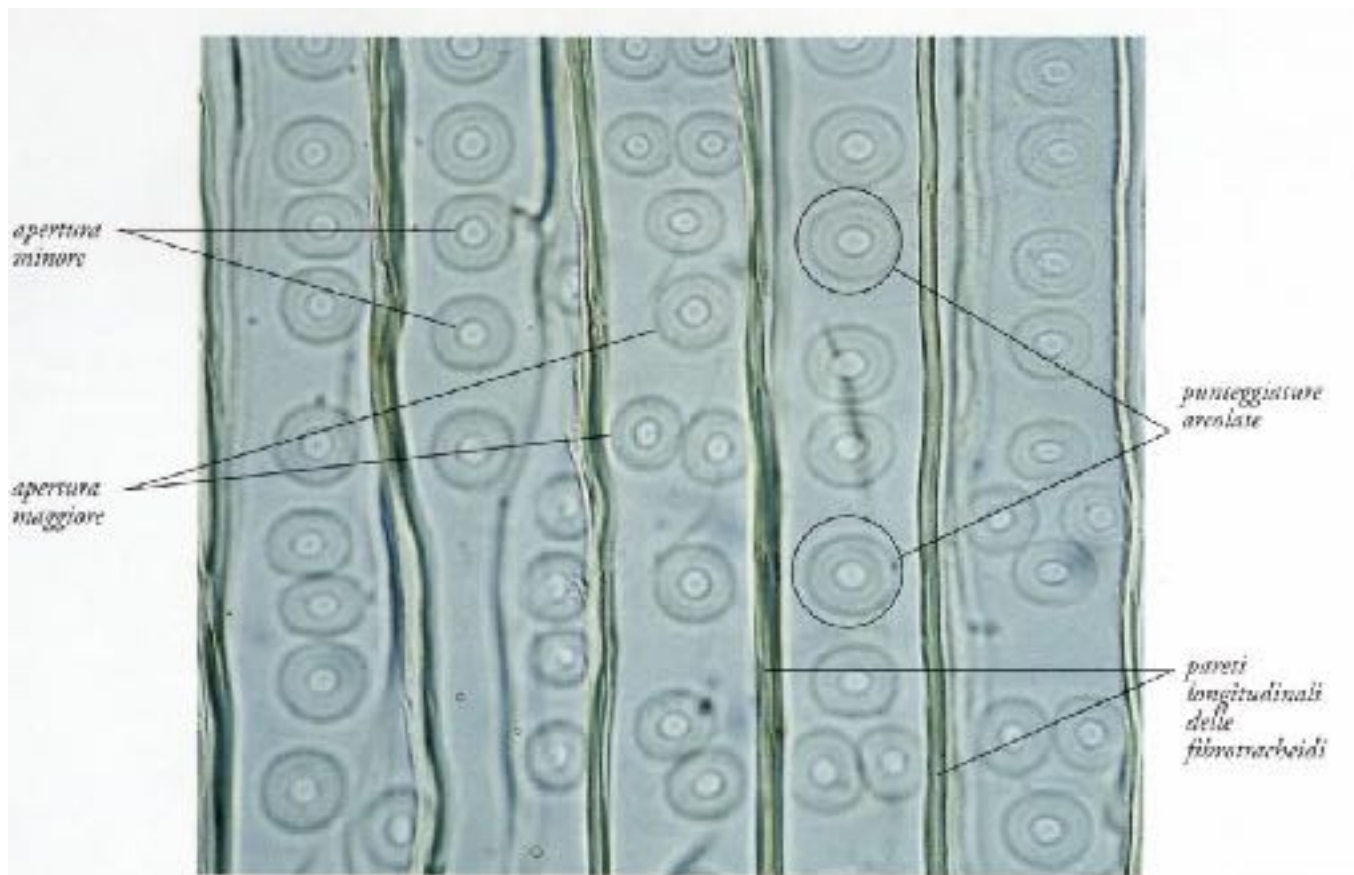
Se ambedue le tracheidi sono piene d'acqua la valvola è aperta. L'acqua può passare liberamente da una tracheide all'altra.



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.





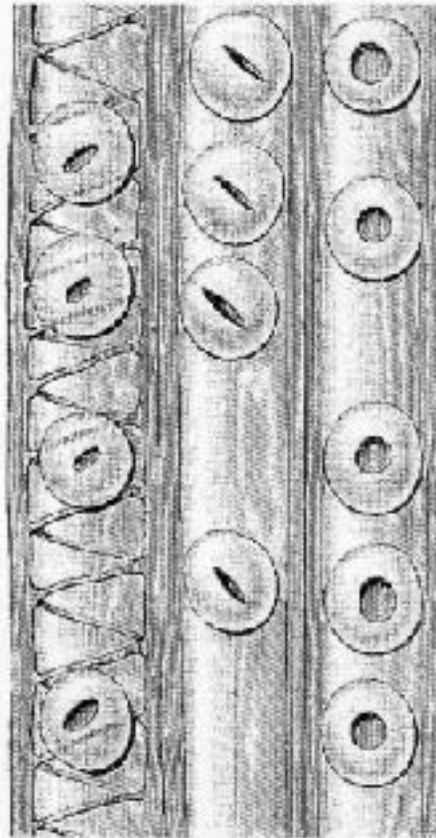


Fibrotracheidi con punteggiature areolate nel fusto di abete bianco (*Abies alba* Mill. fam. Pinaceae).

Sezione longitudinale radiale, x 400 (480)

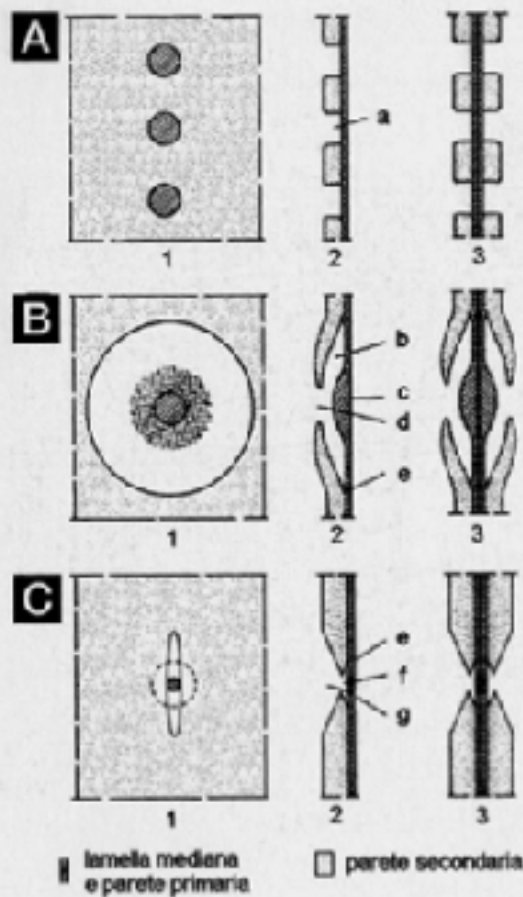
Le fibrotracheidi delle conifere hanno punteggiature areolate provviste di un ispessimento della lamella mediana detto *toro*. In questo tipo di punteggiatura, la parete secondaria si interrompe e si solleva su quella primaria determinando la formazione di una *camera* della punteggiatura. Viste di fronte, 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.





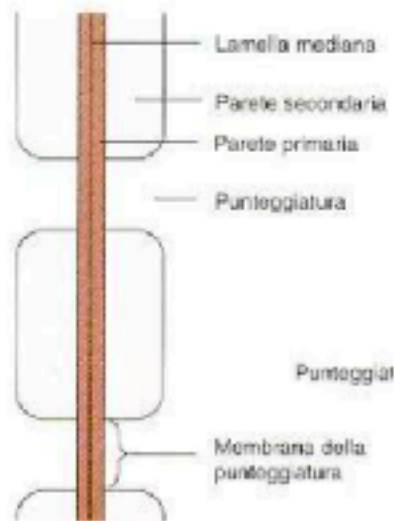
Fibrotracheidi con punteggiature areolate nel fusto di tasso (*Taxus baccata* L.).





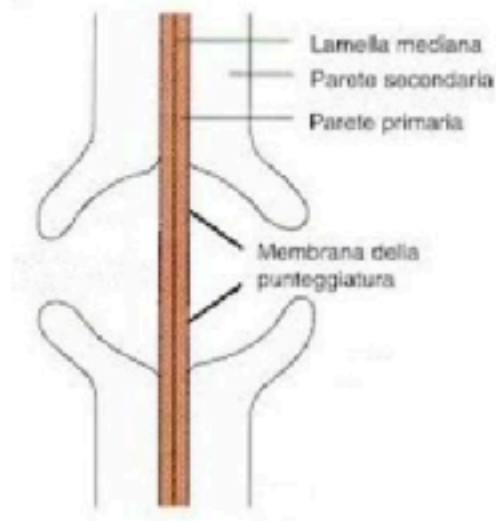
Tipi di punteggiature delle cellule del legno: A) punteggiature semplici di cellule parenchimatiche; B) punteggiature areolate di elementi conduttori del legno omoxilo; C) punteggiature areolate di elementi conduttori del legno eteroxilo; 1) punteggiature di fronte; 2) punteggiature di profilo; 3) punteggiature 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).





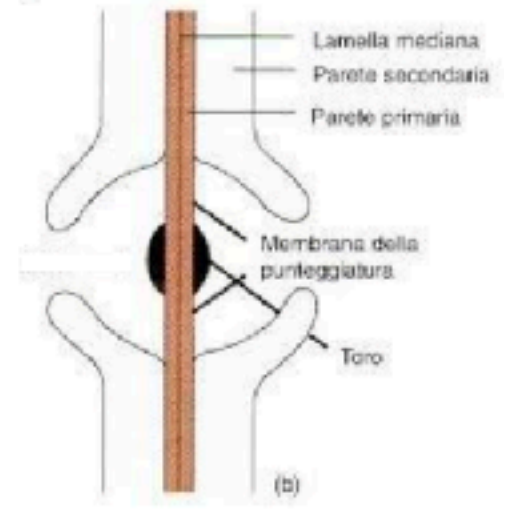
**Punteggiatura
semplice**

parenchima
sclerenchima



**Punteggiatura
areolata**

vasi
Angiosperme

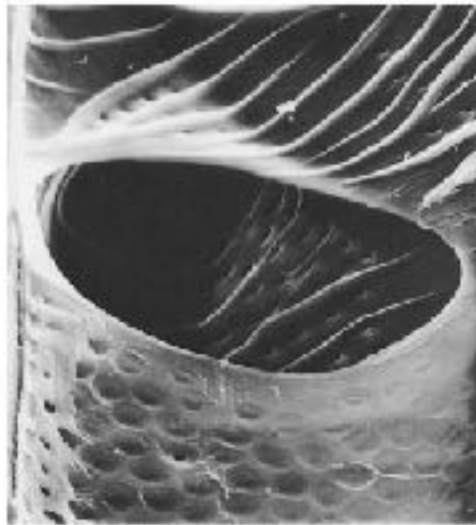


**Punteggiatura
areolata con toro**

vasi (fibrotracheidi)
delle Conifere

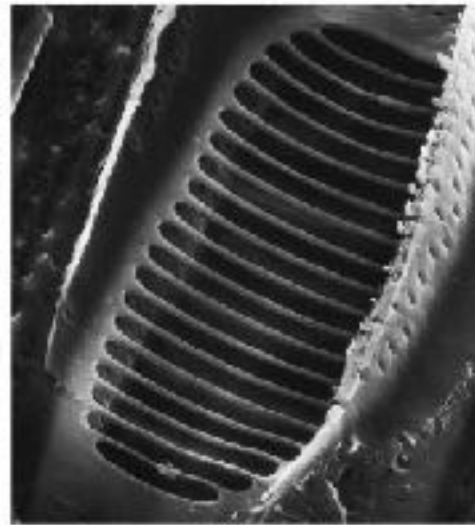


Le **TRACHEE** sono elementi composti, formati da più cellule ("elementi della trachea") impilate le une sulle altre, a formare delle colonne lunghe eccezionalmente anche alcuni metri, in cui sono andate perse del tutto o quasi del tutto le pareti trasversali, per cui si forma una sorta di tubo pluricellulare.



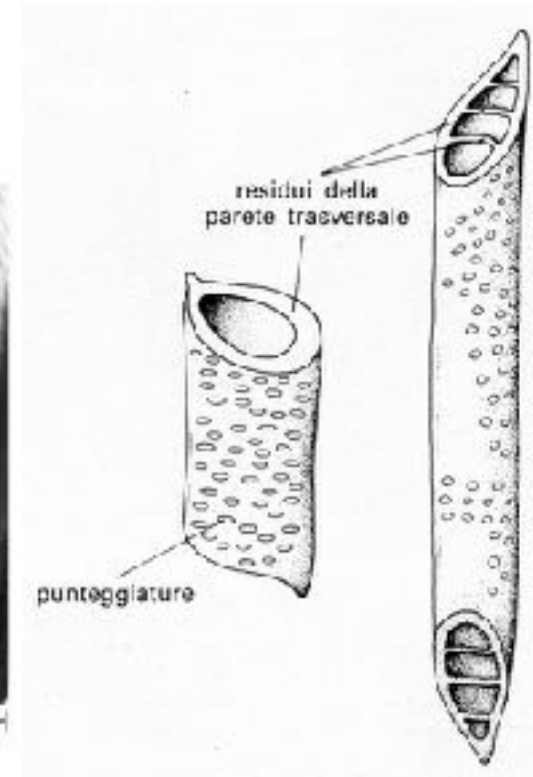
(a)

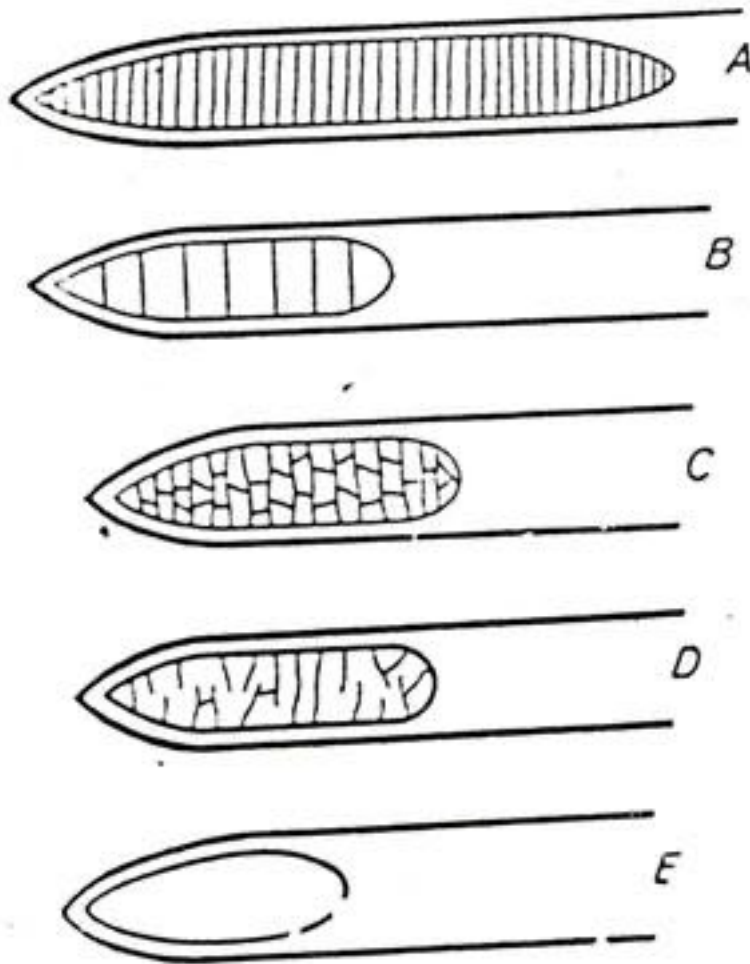
20 μm



(b)

2 μm





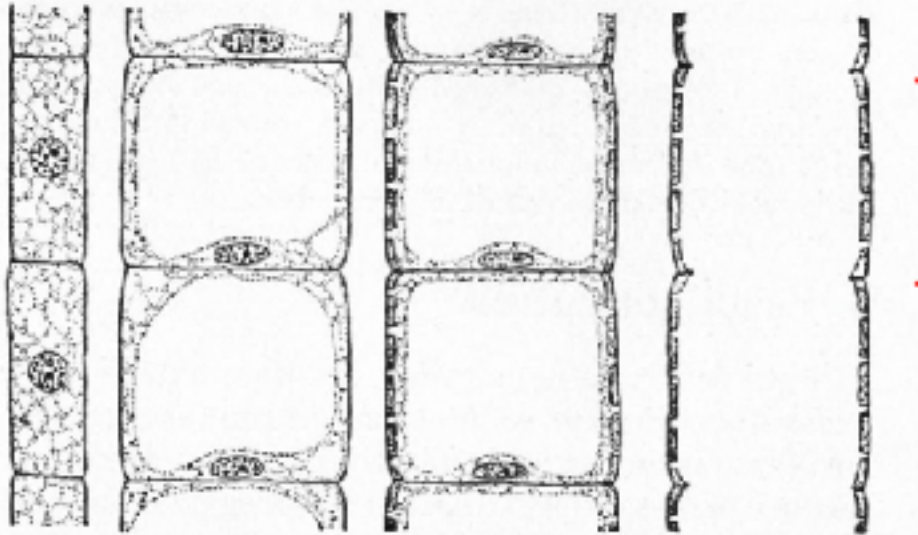
Tipi di perforazioni della parete trasversale:

A, B: scalariformi

C, D: reticolate

E: complete

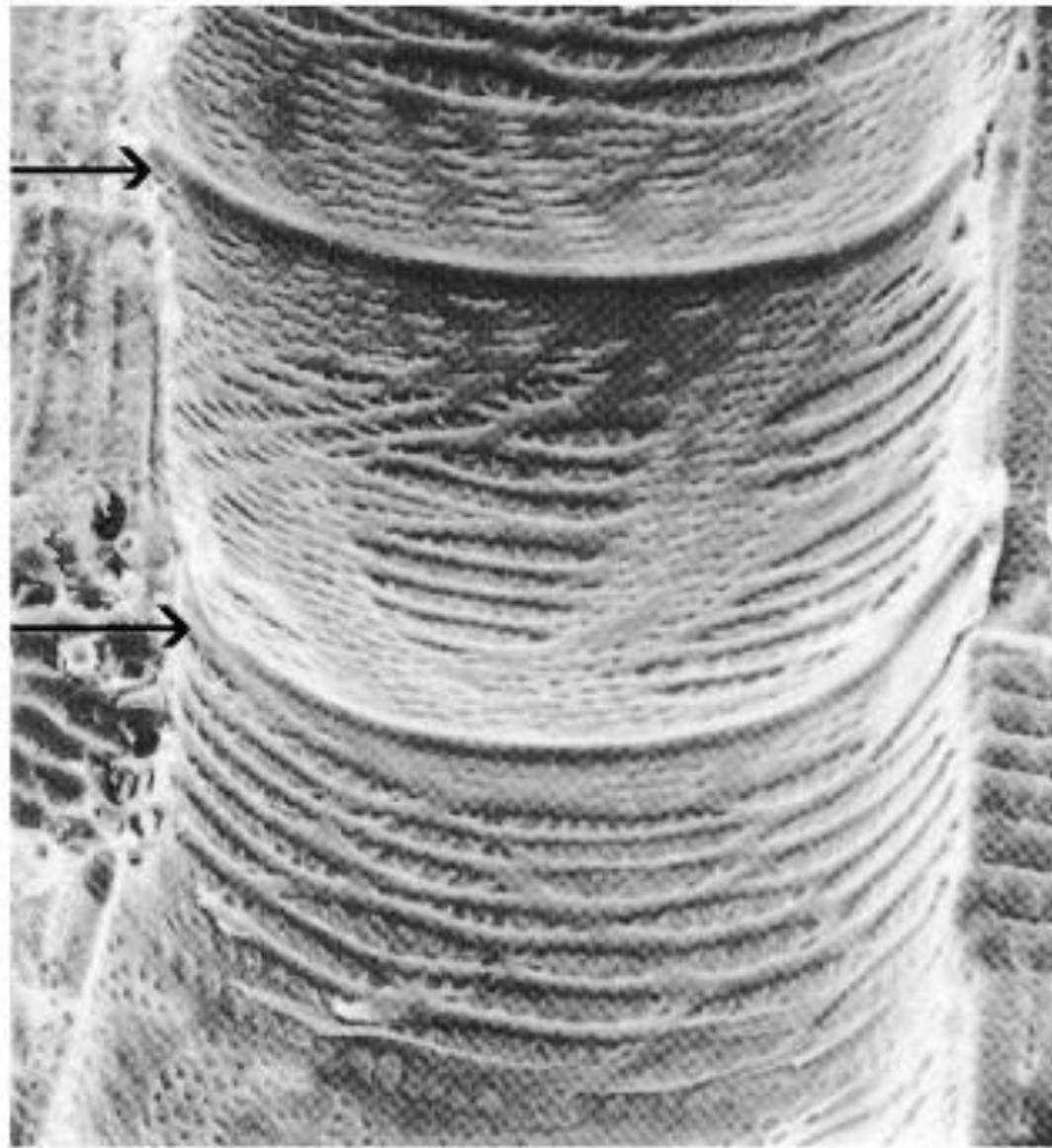




**elemento
tracheale**

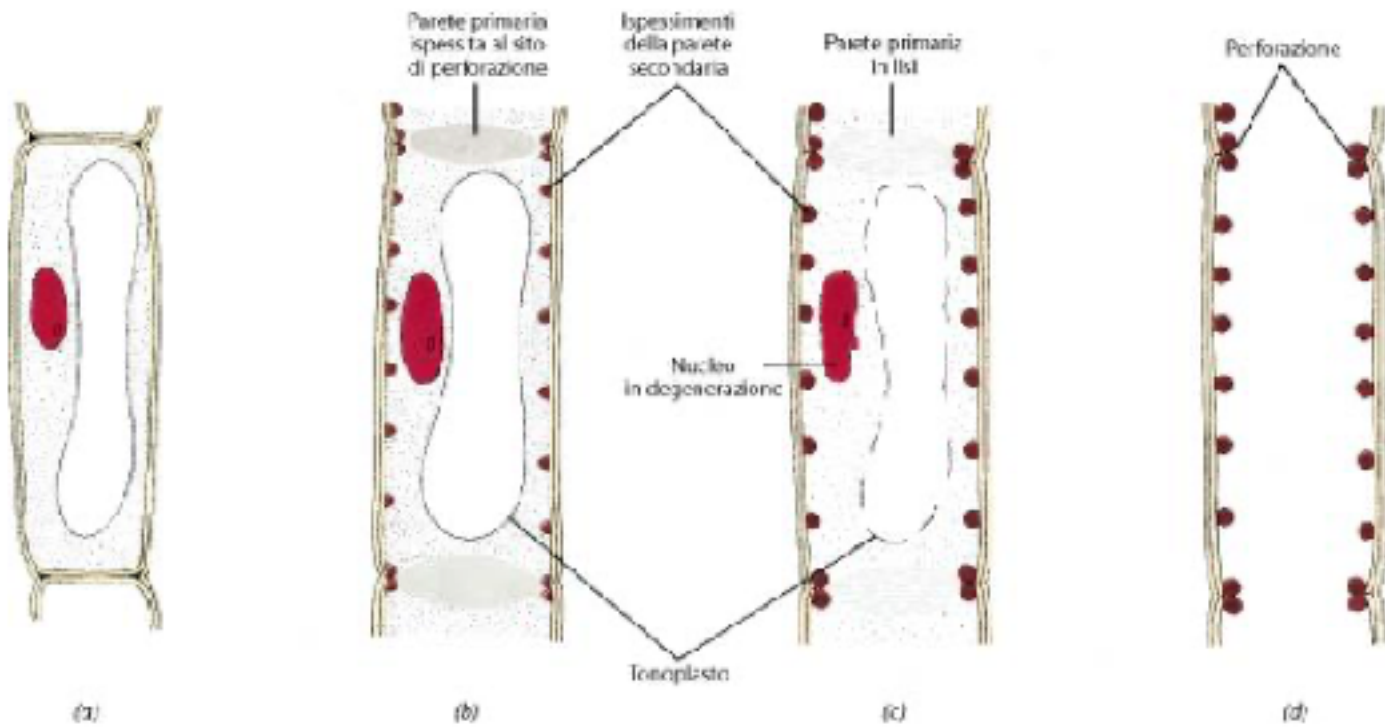
**T
R
A
C
H
E
A**





100 μm





Schema dello sviluppo di un elemento tracheale.

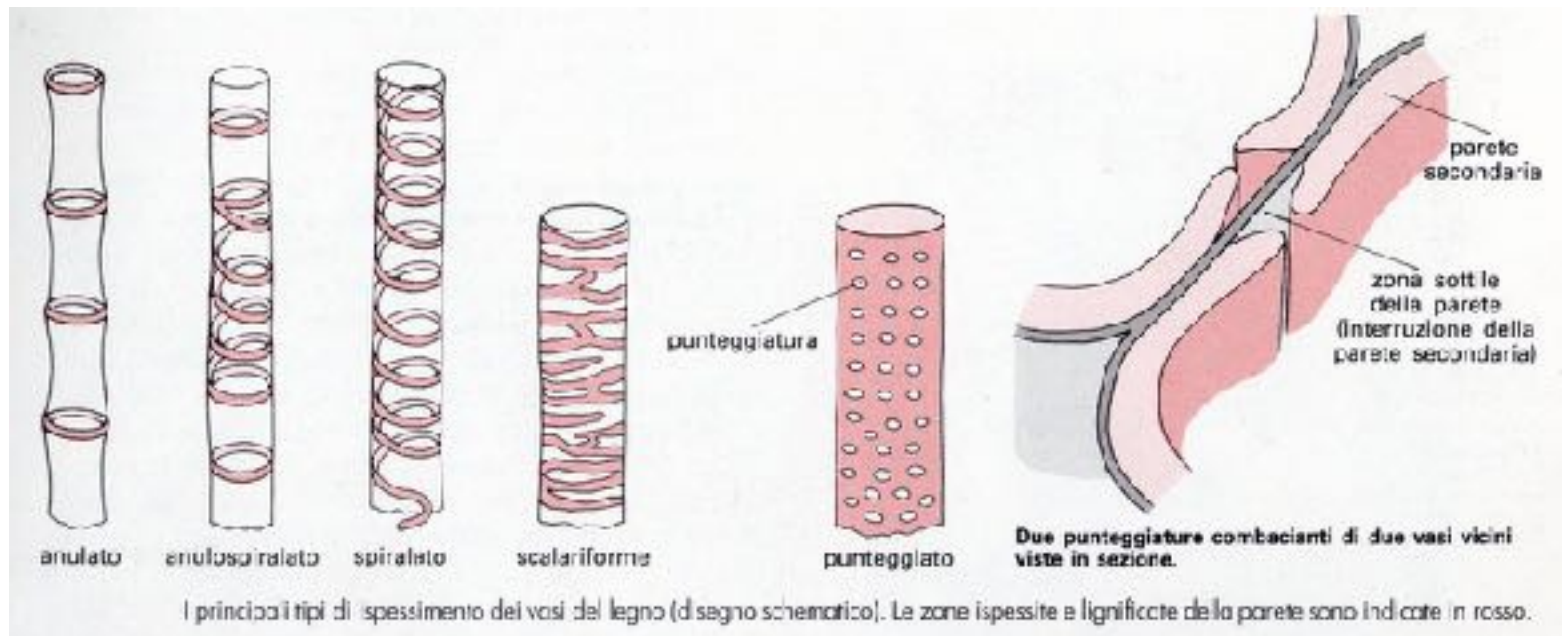


Le TRACHEE sono elementi costitutivi dei fasci conduttori delle angiosperme, ma compaiono già in alcune pteridofite (es. attualmente possono osservarsi nella felce aquilina, *Pteridium aquilinum*) e in alcune gimnosperme (es. *Taxus baccata*, *Welwitschia mirabilis*).



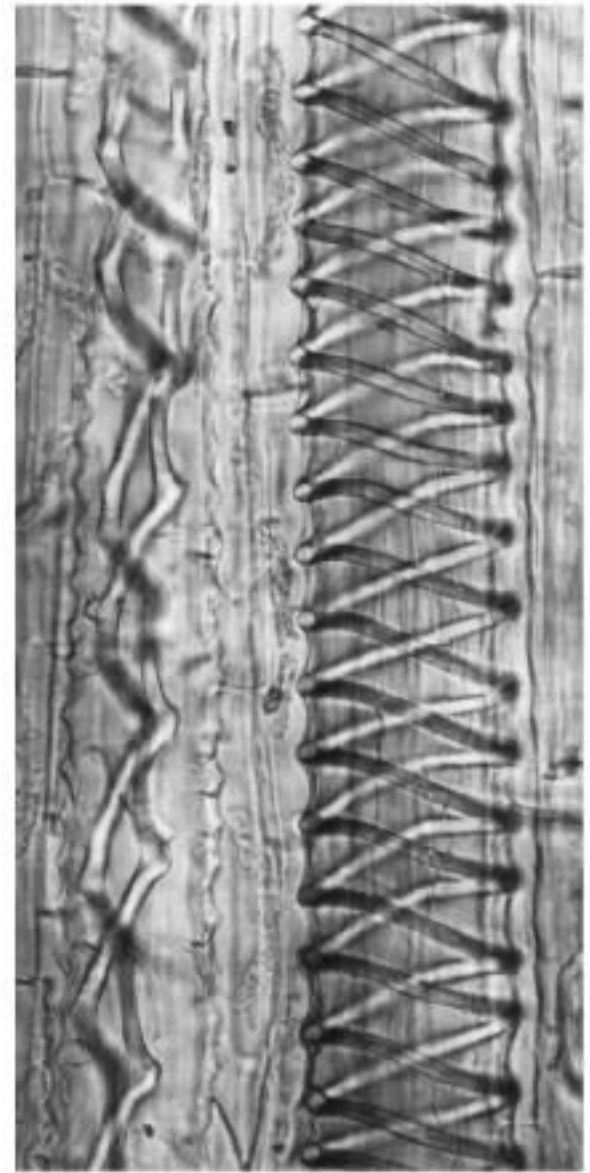


Gli elementi tracheali hanno una parete secondaria formata da ispessimenti irregolari: anulati, spiralati, reticolati o punteggiati.



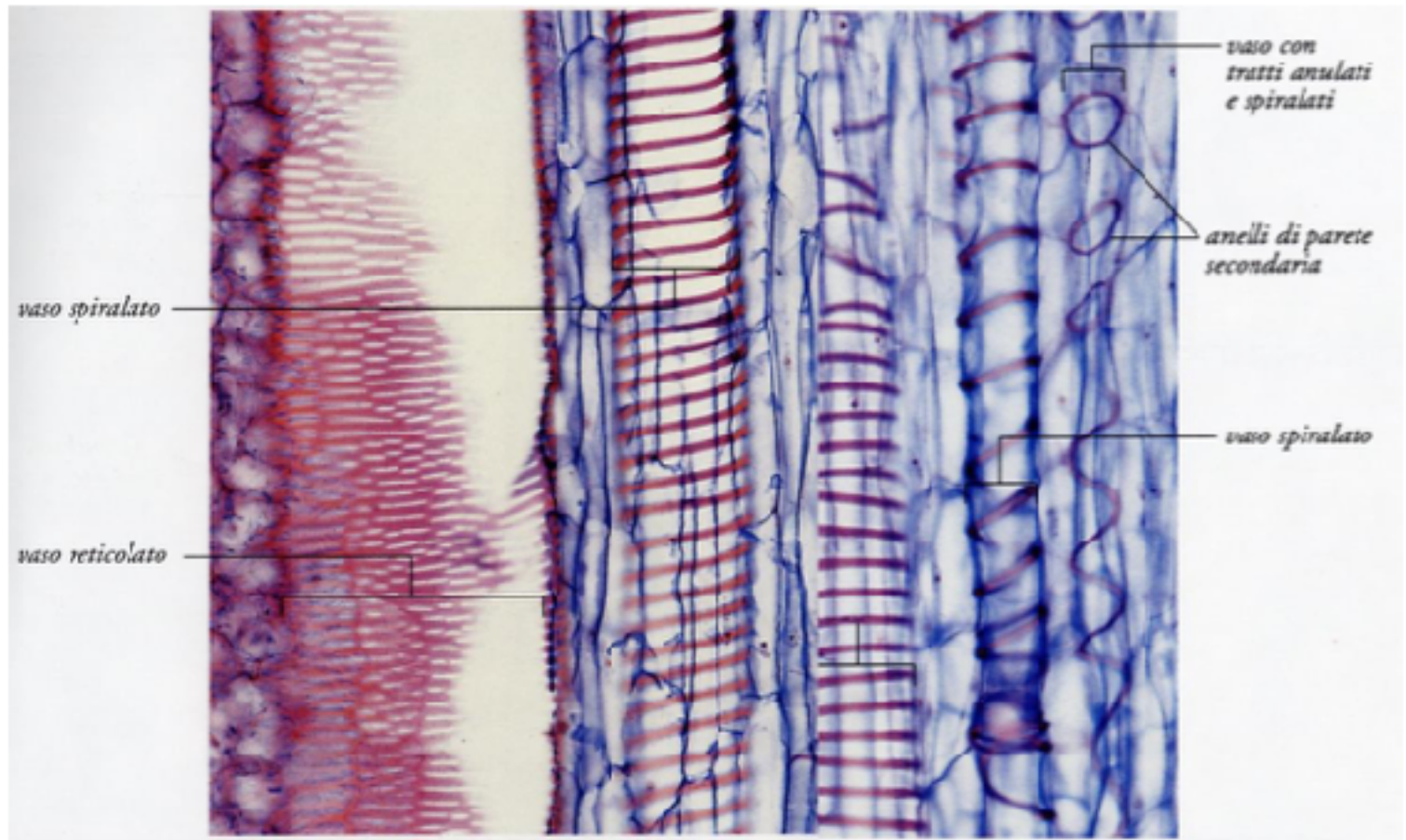


(a) 50 μm



(b) 50 μm

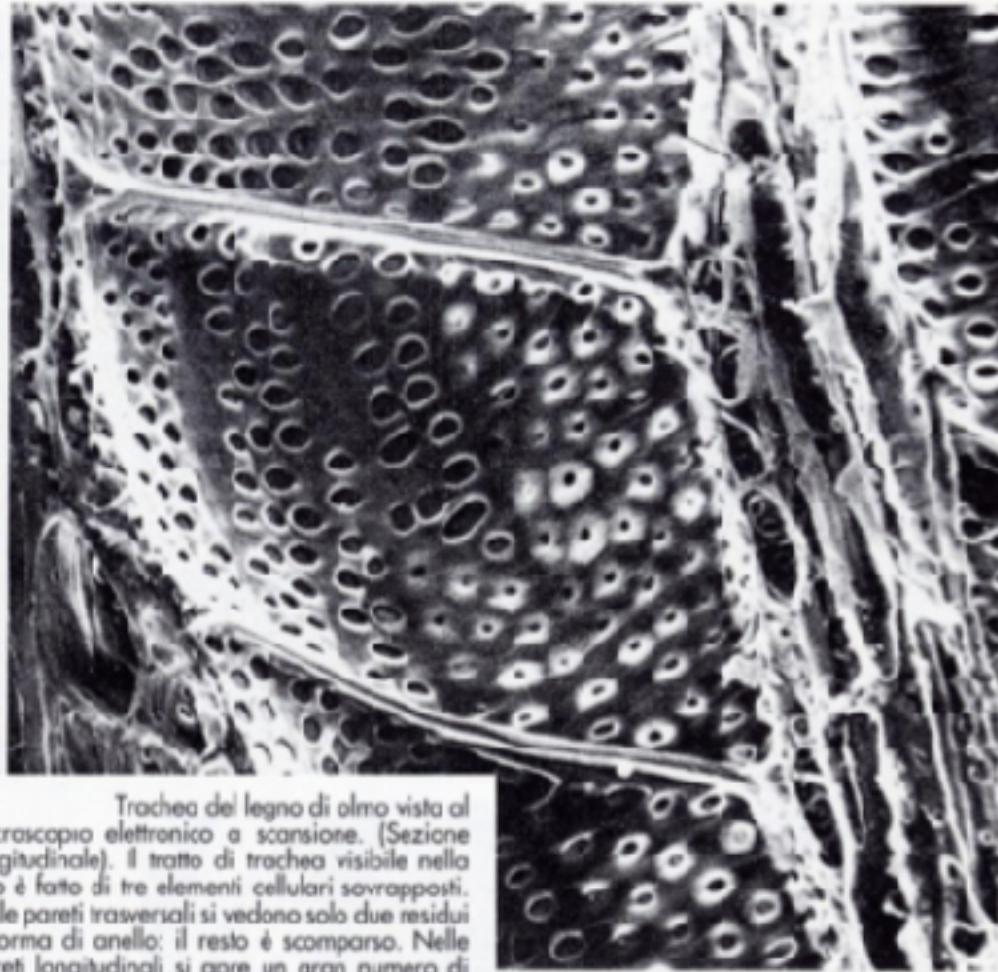




I primi due tipi (anulato e spiralato) permettono ancora l'allungamento della cellula prima che questa muoia, e quindi sono tipici dello xilema che si forma per primo [**protoxilema**].



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



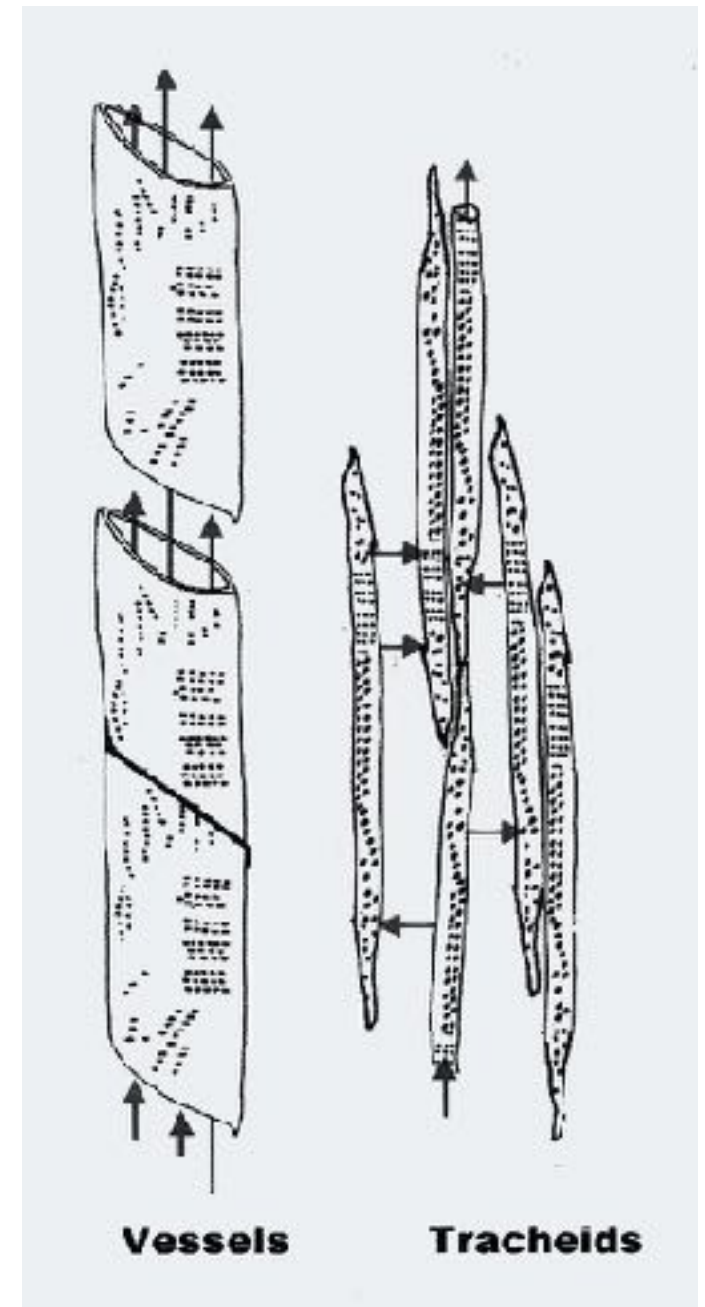
Trachea del legno di olmo vista al microscopio elettronico a scansione. (Sezione longitudinale). Il tratto di trachea visibile nella foto è fatto di tre elementi cellulari sovrapposti. Delle pareti trasversali si vedono solo due residui a forma di anello: il resto è scomparso. Nelle pareti longitudinali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

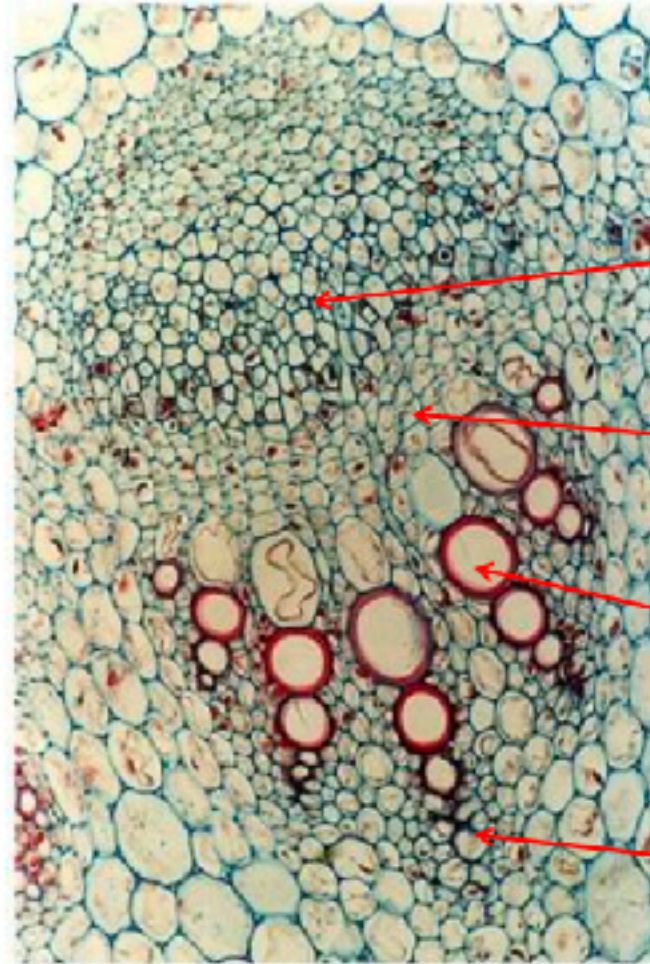




Rispetto alle tracheidi, le trachee (“**vessels**” in inglese) trasportano con maggior efficienza l'acqua perché hanno un lume più ampio, e non ci sono setti apicali a limitare il flusso tra un elemento e l'altro.

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).



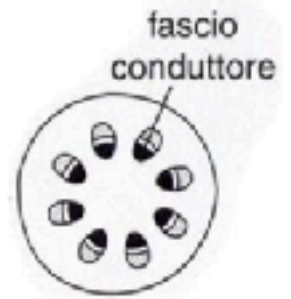


protofloema
floema
metafloema

cambio

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

protoxilema: vasi piccoli
(tracheidi anulate o spiralate)

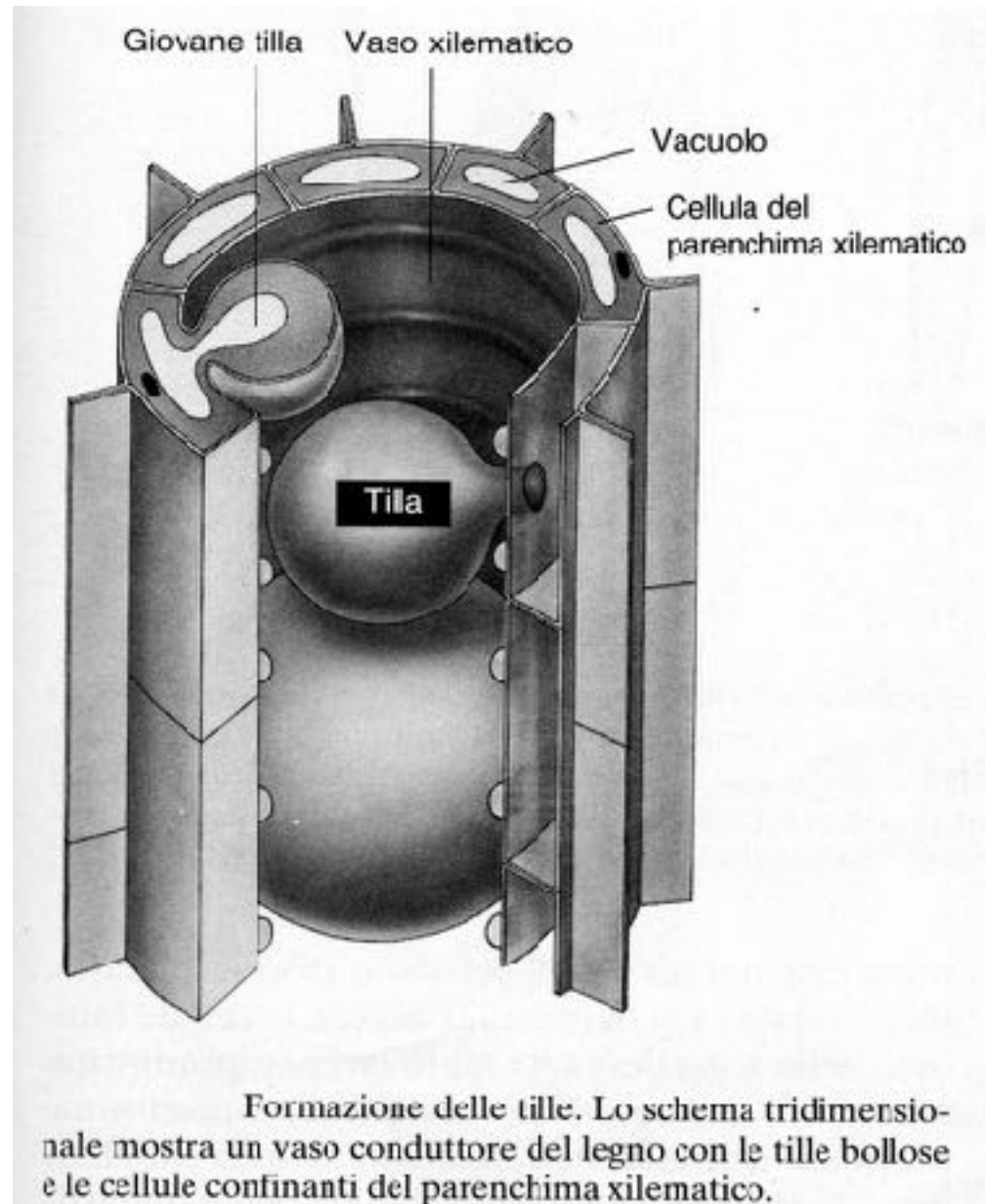


Fascio cribrovascolare collaterale aperto
(sezione trasversale), nel fusto in struttura
primaria di una Dicotiledone





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.



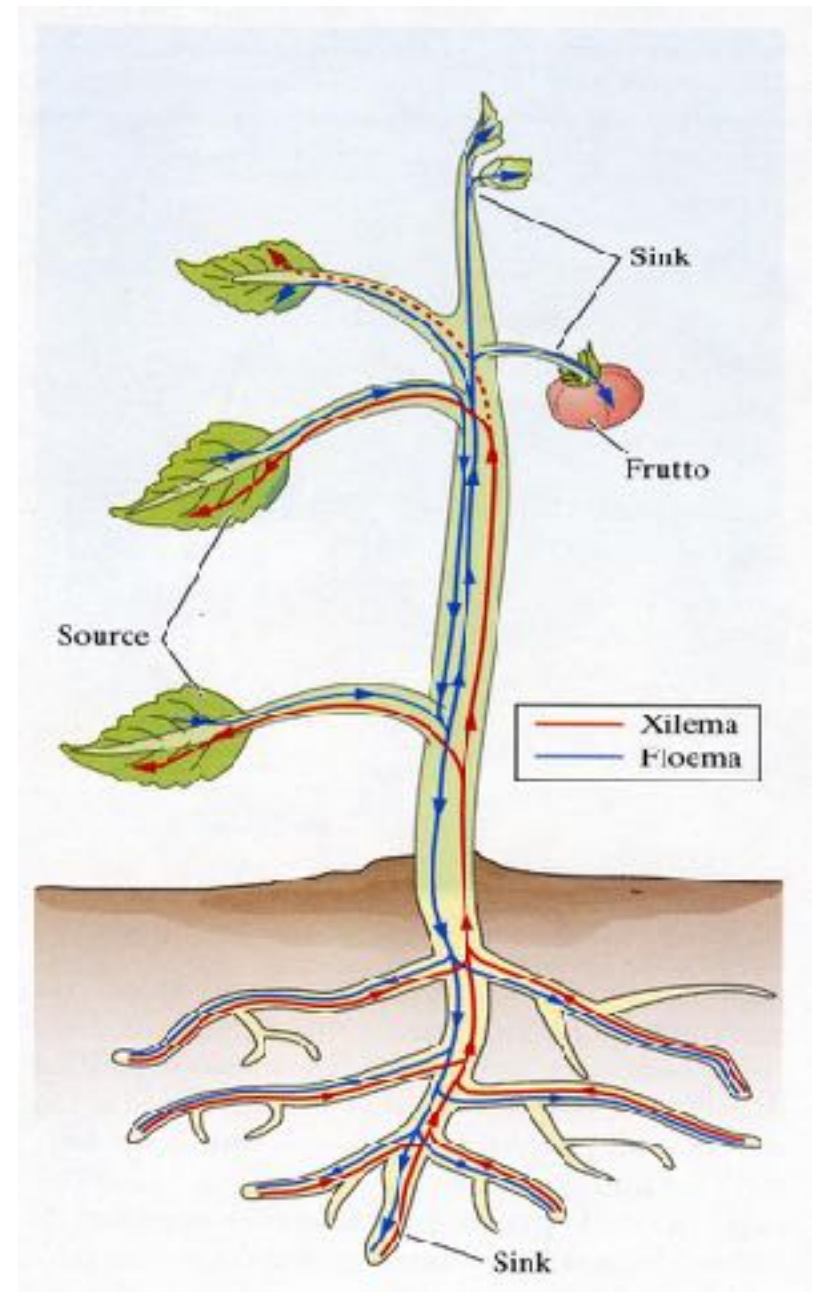
Formazione delle tille. Lo schema tridimensionale mostra un vaso conduttore del legno con le tille bollose e le cellule confinanti del parenchima xilematico.





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.

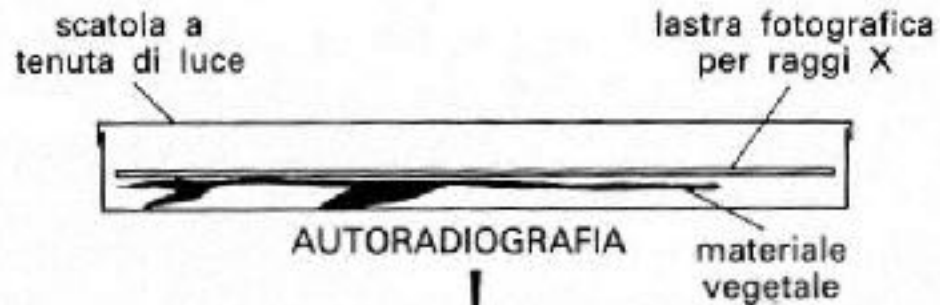
Alternativamente è la foglia stessa che sintetizza sostanze radioattive.



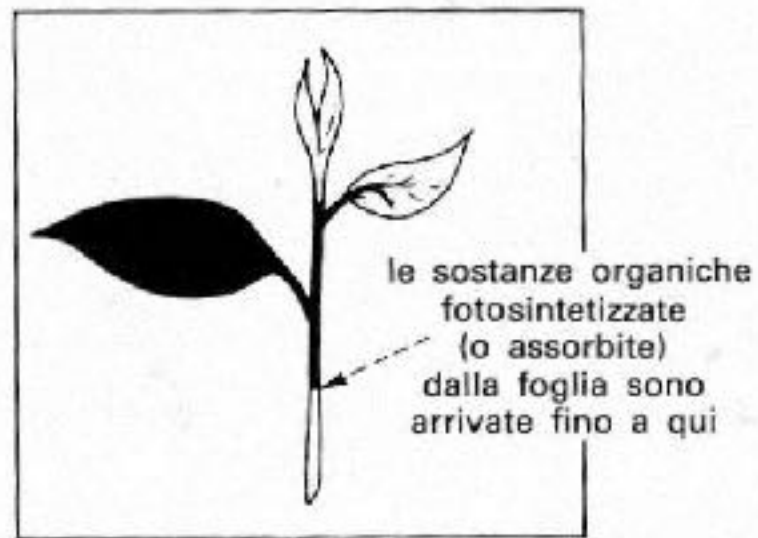
Una foglia è racchiusa in un sacchetto di plastica che contiene un'atmosfera con $^{14}\text{CO}_2$ radioattiva. La foglia sintetizza sostanze organiche radioattive.

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



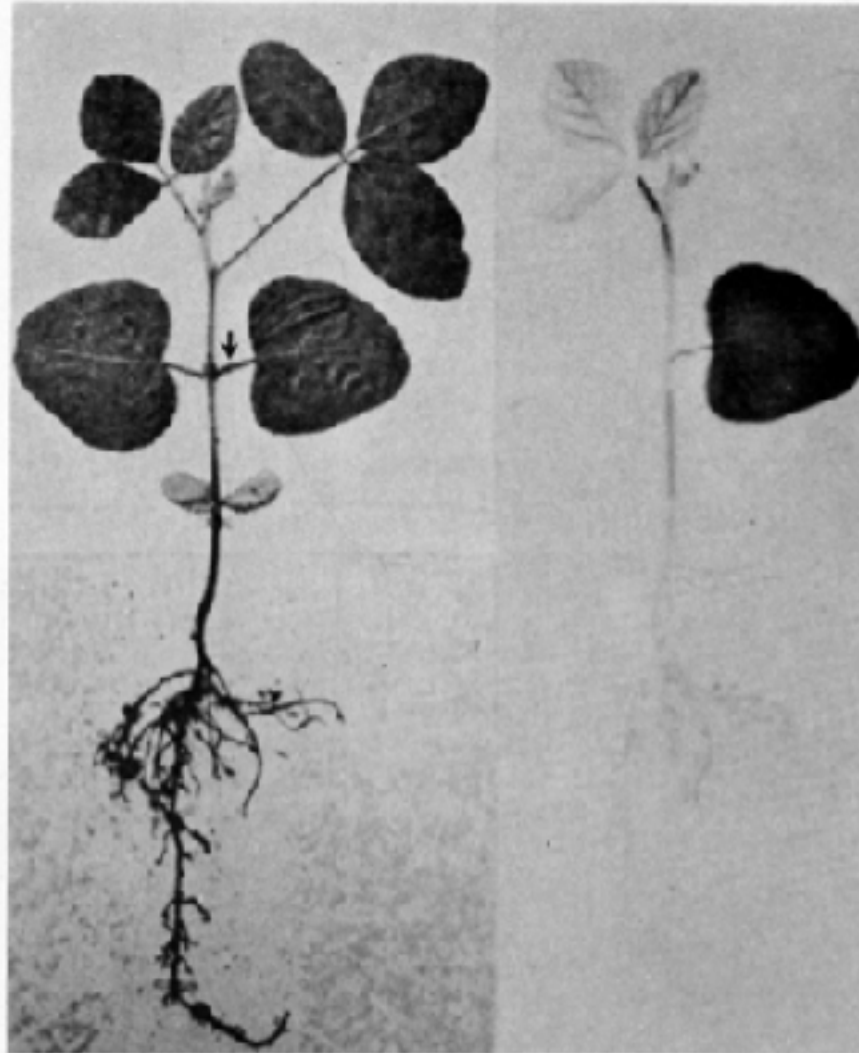


Dopo 2 settimane la lastra fotografica viene sviluppata.



Le zone annerite indicano la presenza di sostanze organiche radioattive.



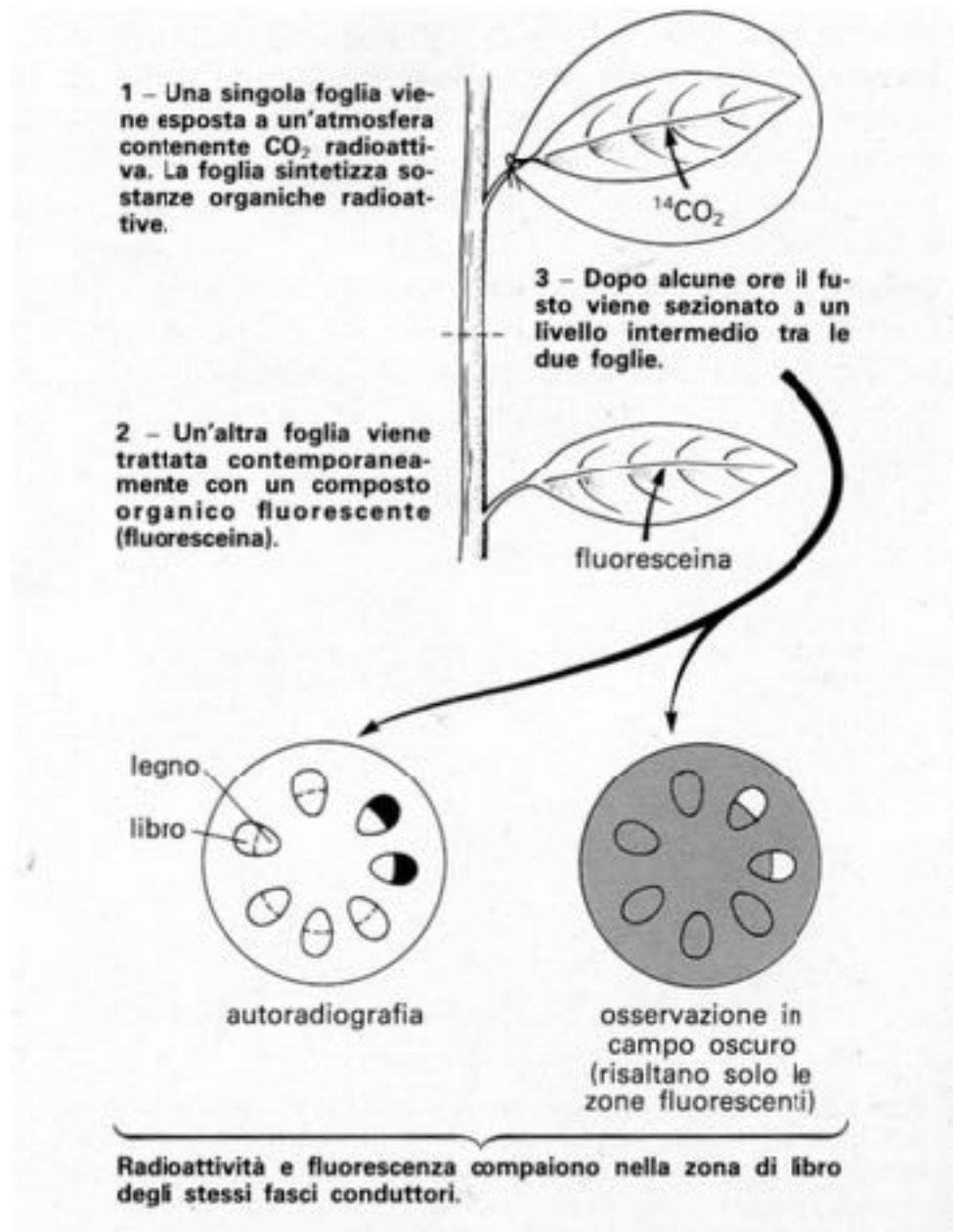


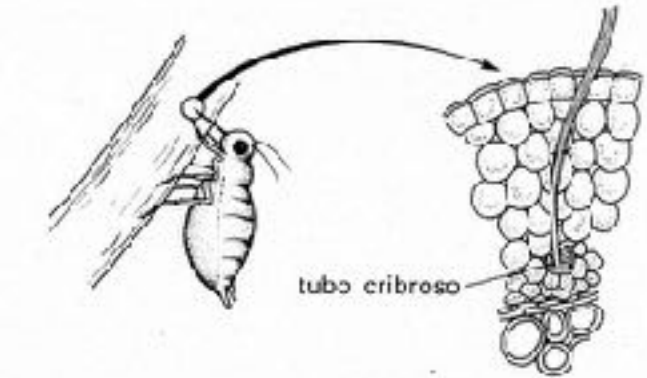
Risultati di un'esperienza sul trasporto di sostanze organiche fatta con la tecnica dell'autoradiografia. La foglia di una pianta di soia indicata con la freccia è stata racchiusa per 1 ora in un recipiente illuminato contenente CO_2 radioattiva. Dopo 6 ore la pianta è stata asciugata, pressata (foto 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).





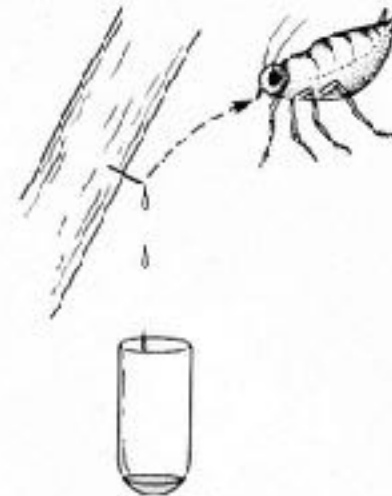
Con questo esperimento si dimostra come il trasporto possa avvenire contemporaneamente nei due sensi all'interno dello stesso internodo.





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.

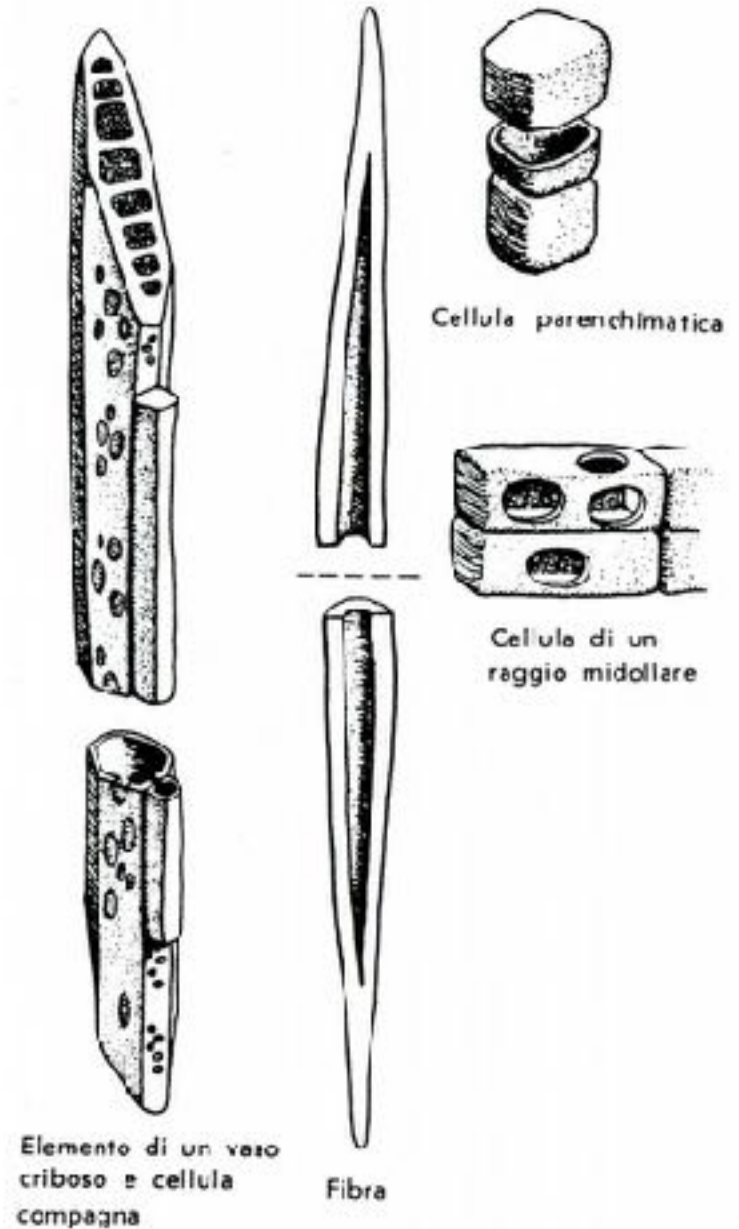
Un metodo per raccogliere campioni del liquido che scorre nel floema, basato sulla portentosa abilità degli afidi di centrare esattamente un tubo cribroso col loro stiletto.

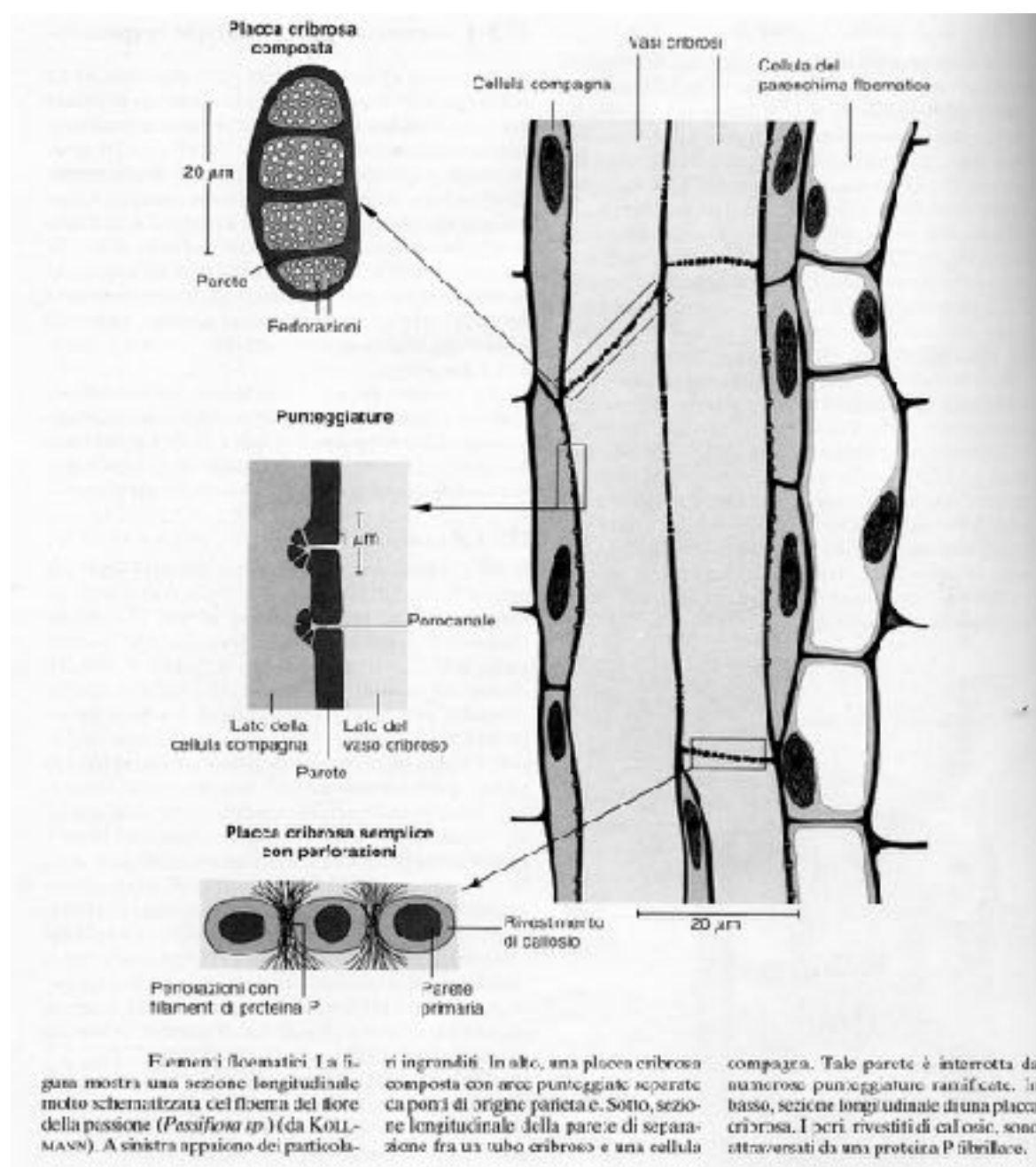




Tessuto composto:

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





Fiumini floematici La figura mostra una sezione longitudinale molto schematizzata del flosere della passione (*Passiflora sp.*) (da KOLLMANN). A sinistra appaiono dei particola-

ri ingranditi. In alto, una placca cribrosa composta con arco punteggiato separate da ponti di origine parietale. Sotto, sezione longitudinale della parete di separazione fra un tubo cribroso e una cellula

compagna. Tale parete è interrotta da numerose punteggiature ramificate. In basso, sezione longitudinale di una placca cribrosa. I pori rivestiti di celluloso, sono attraversati da una proteina P fibrillare.





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.

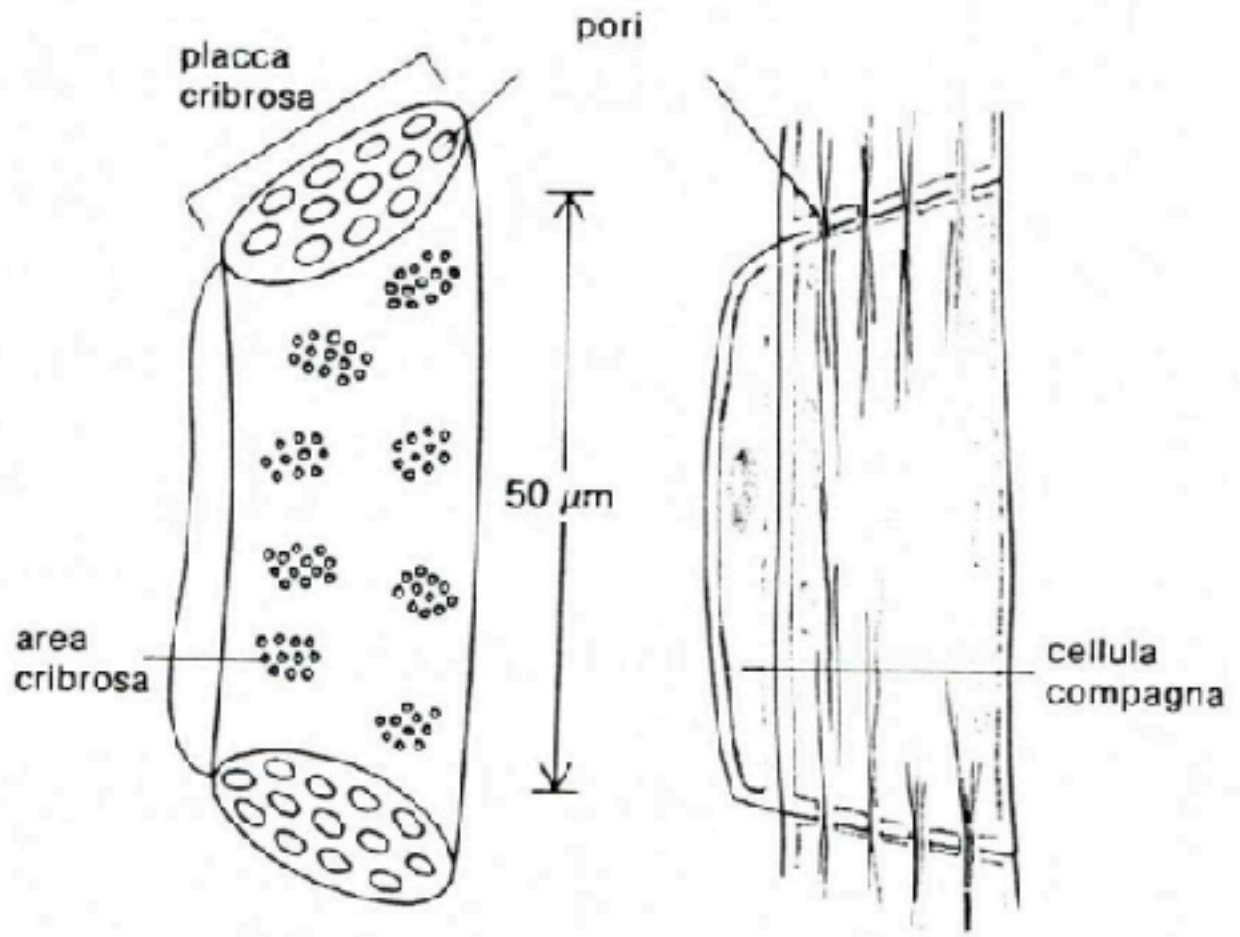
I pori cribrosi maggiori sono invece concentrati in aree chiamate **placche cribrose** nelle pareti trasversali.

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





FLOEMA

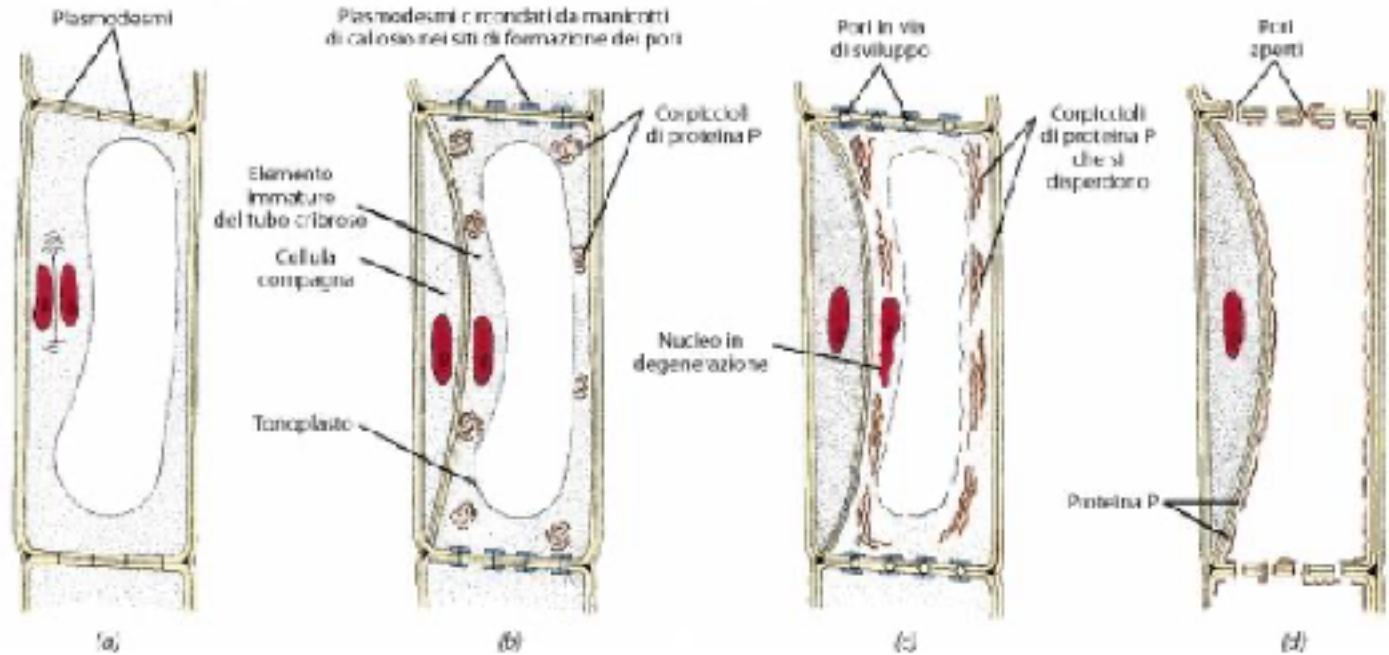


vista esterna di un elemento di tubo cribroso

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).



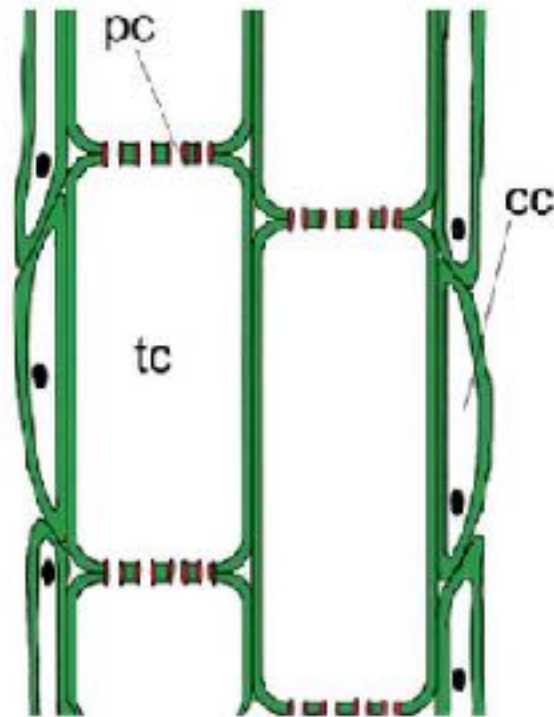


Figura 8.25
Sezione longitudinale di tubi cribrosi (tc), cellule compagne (cc) e placche cribrose (pc) (disegno di R. Braglia).

I tubi cribrosi sono formati da cellule allungate sovrapposte.

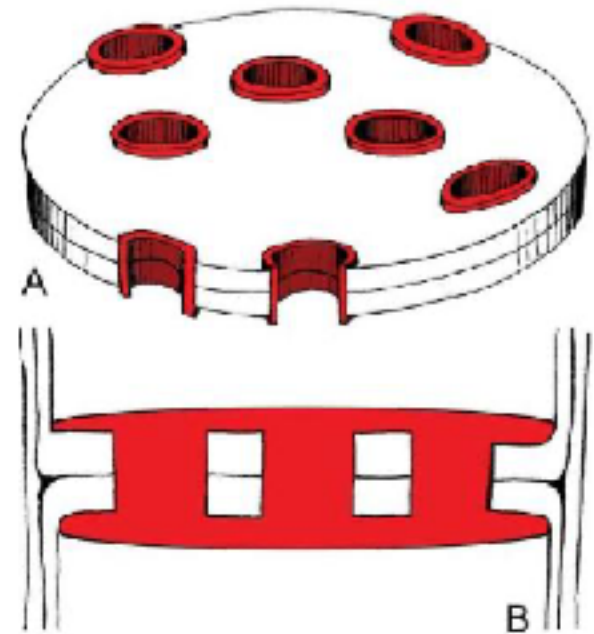
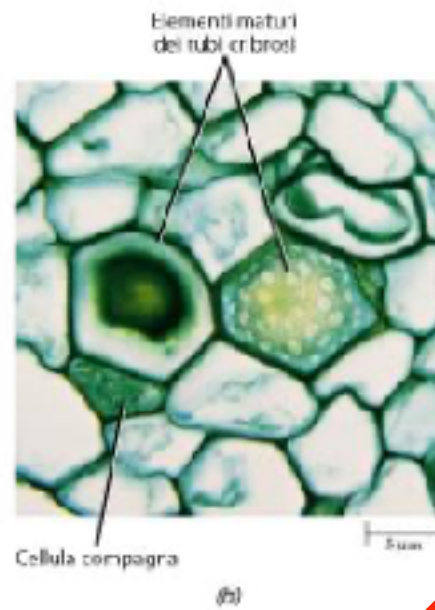
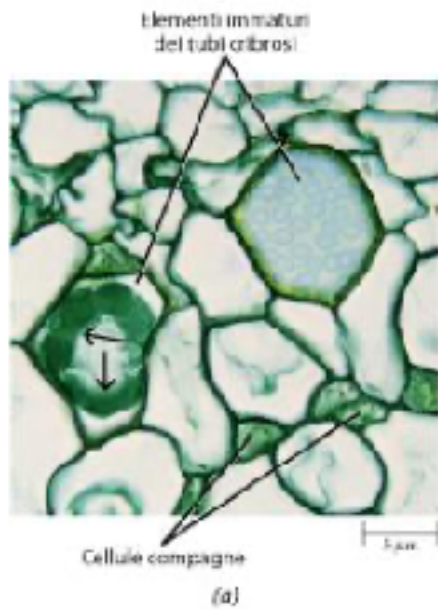


Figura 8.27
Particolare di placche cribrose con rivestimenti di callosio (A, in rosso) e con callo (B, in rosso) (disegno di R. Braglia).

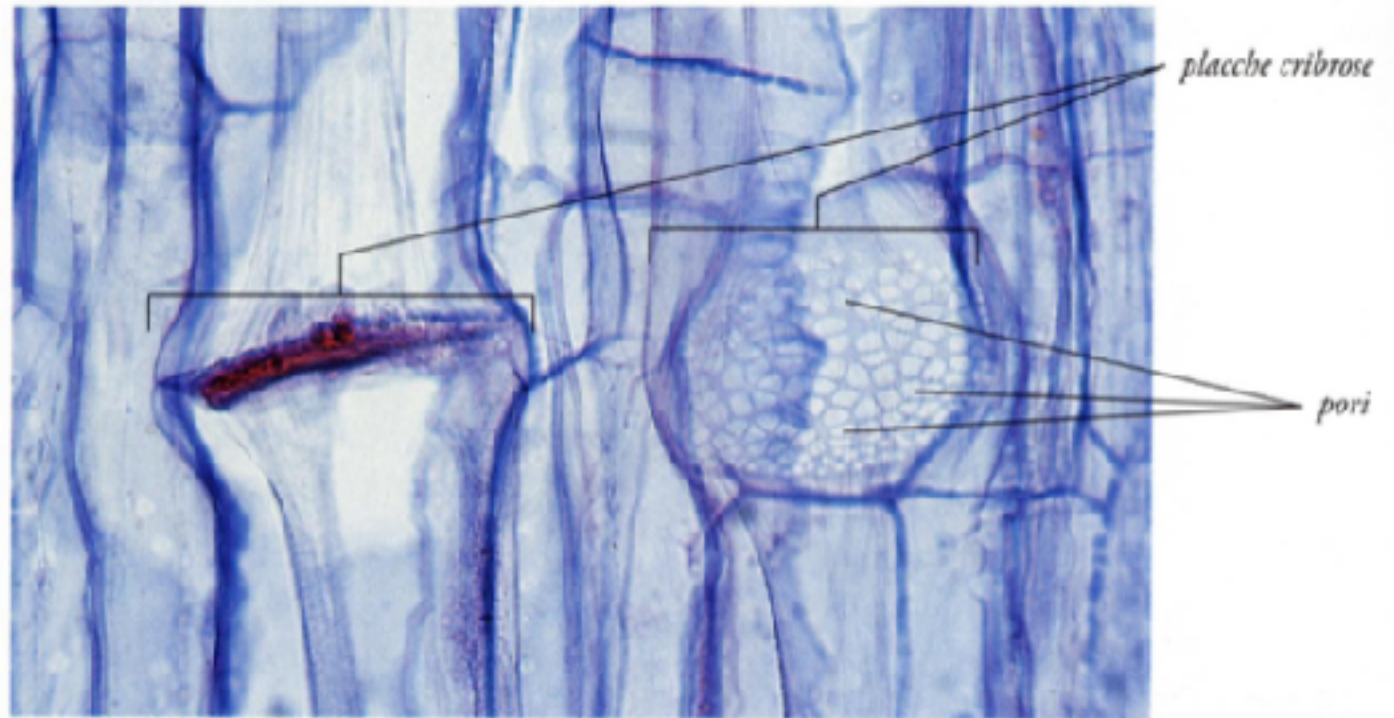
I tubi cribrosi restano funzionali per una stagione vegetativa, poi il rivestimento di callosio si amplia e la placca cribrosa viene coperta sulle due facce da callosio





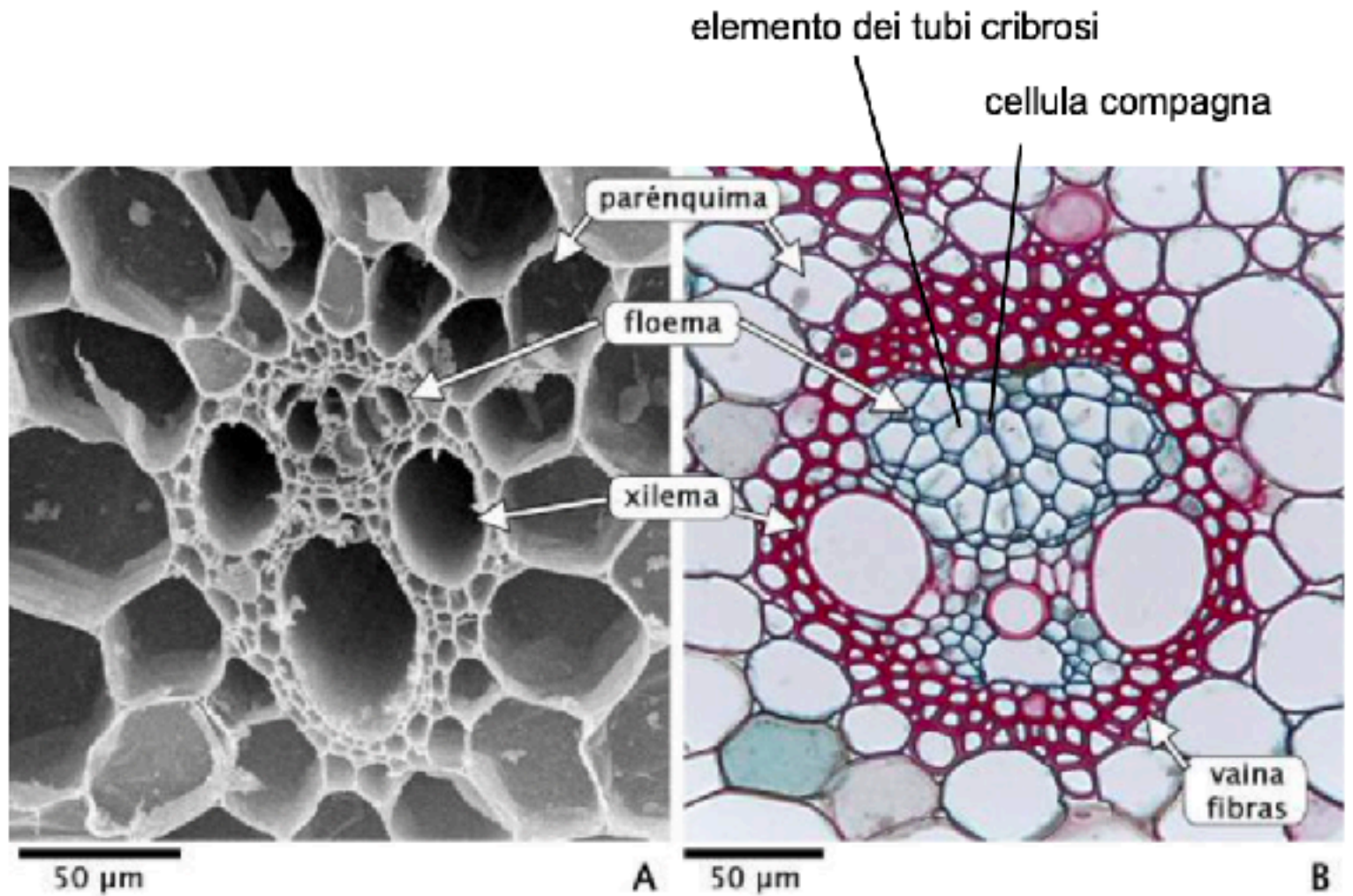
elemento del tubo cribroso





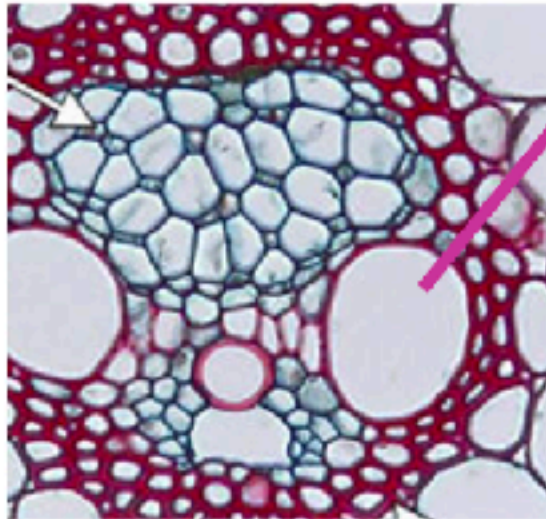
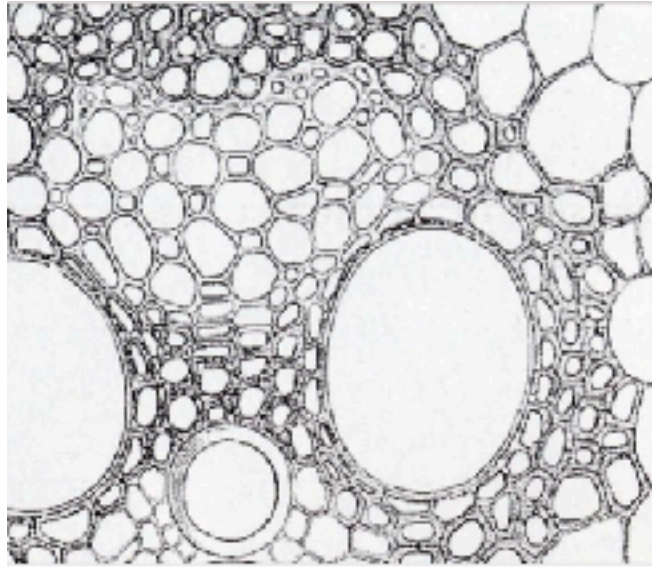
Placche cribrose nel floema del picciolo di zucca (*Cucurbita pepo* L., fam. Cucurbitaceae).
Sezione longitudinale. x 400 (330)



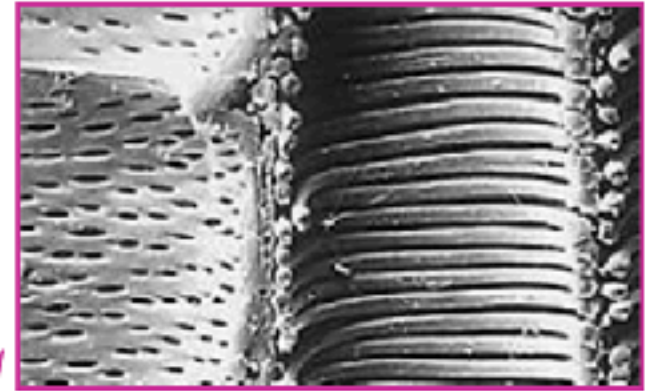


Fascio conduttore nel fusto del mais (*Zea mays*)



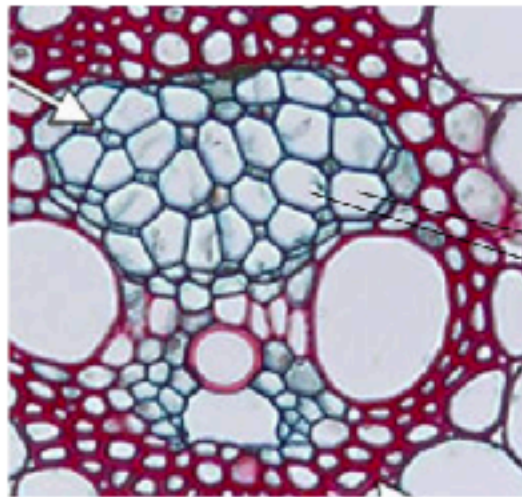
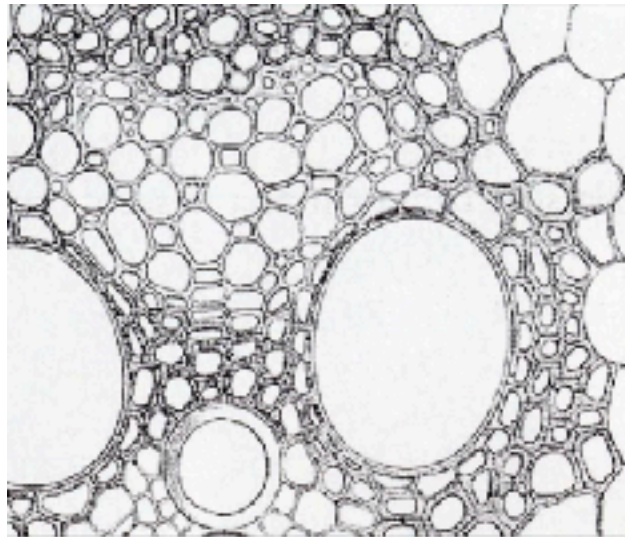


Come riconoscere gli elementi xilematici



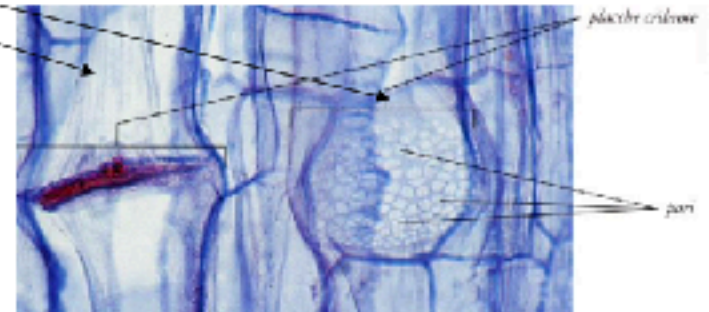
Presentano pareti lignificate irregolarmente ispessite, il lume cellulare può raggiungere dimensioni cospicue; sono spesso affiancate da cellule parenchimatiche e fibre.



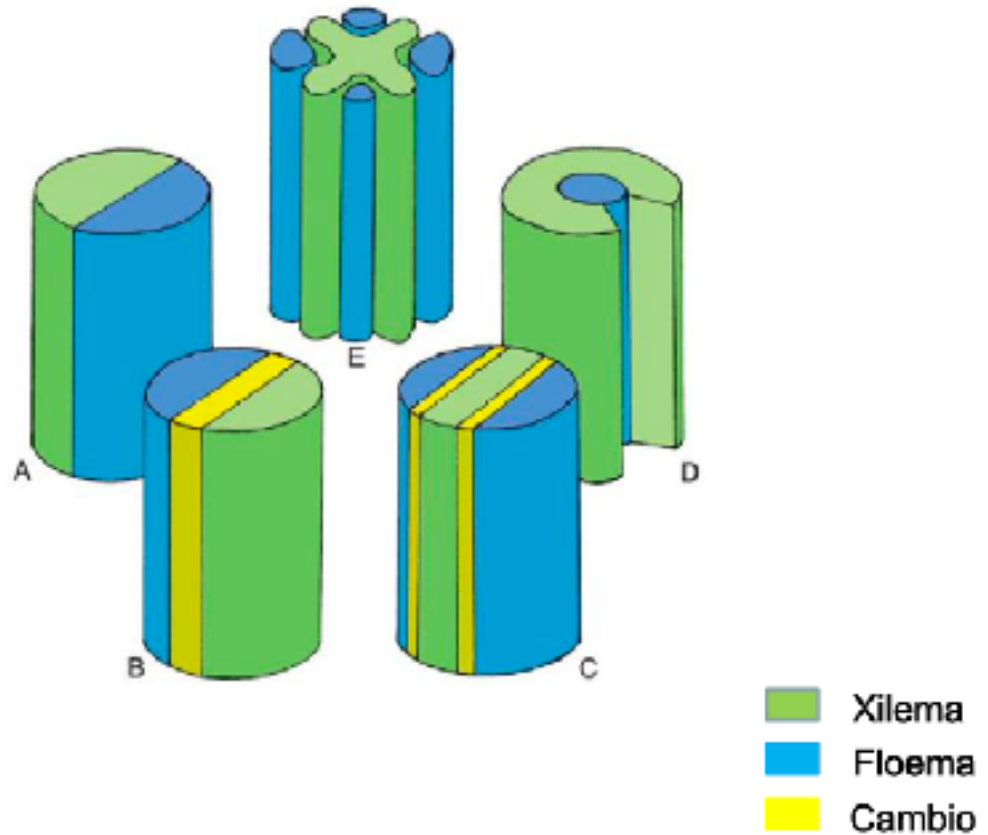


Come riconoscere gli elementi floematici

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*

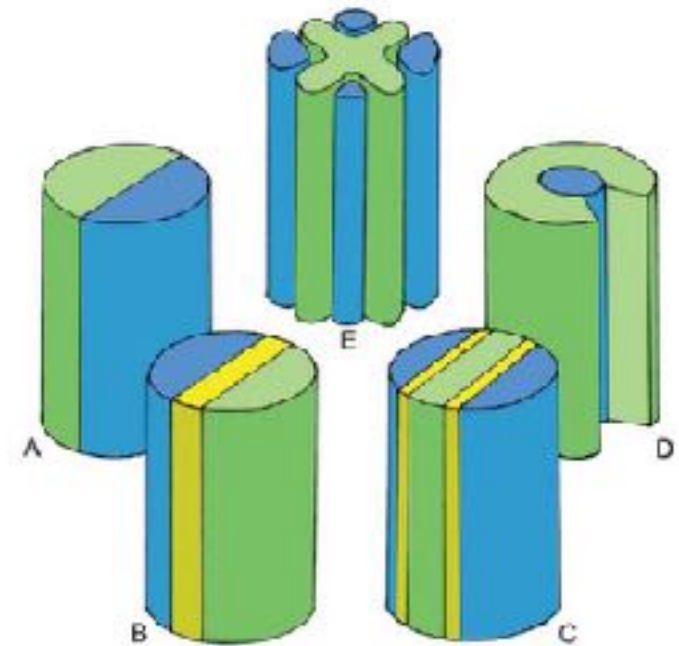
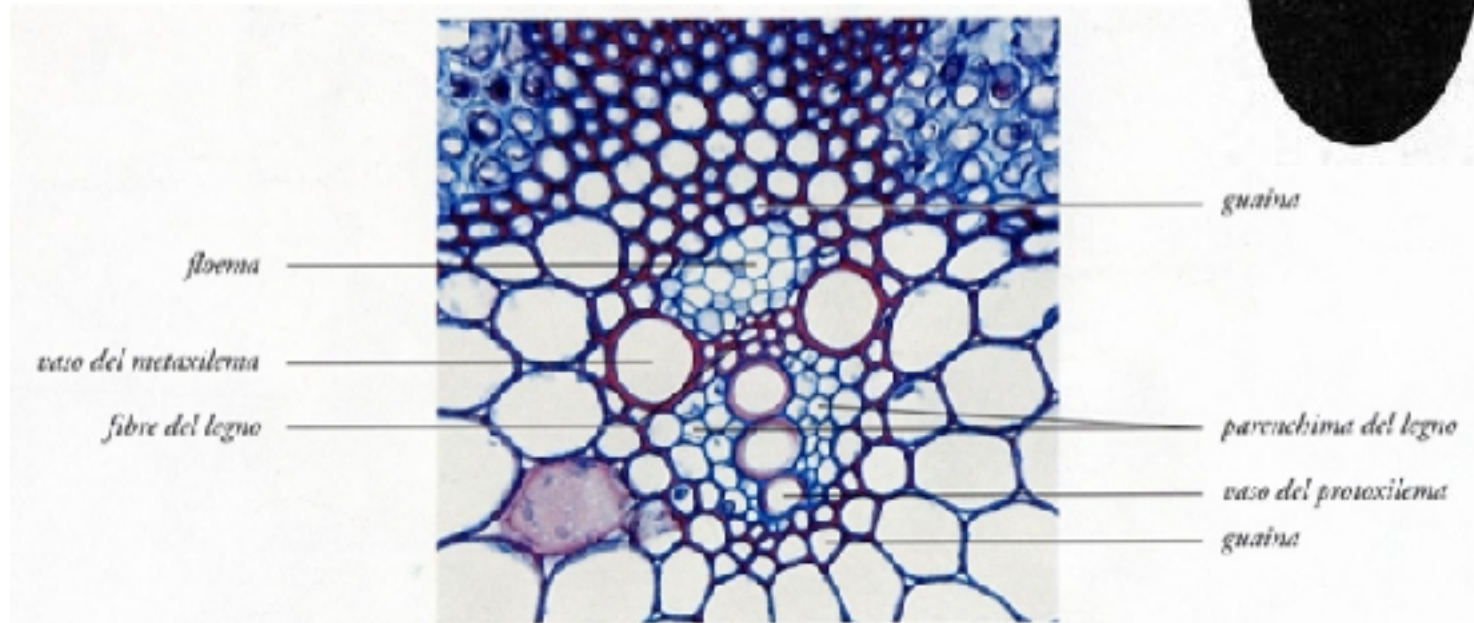


Figura 8.29

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.



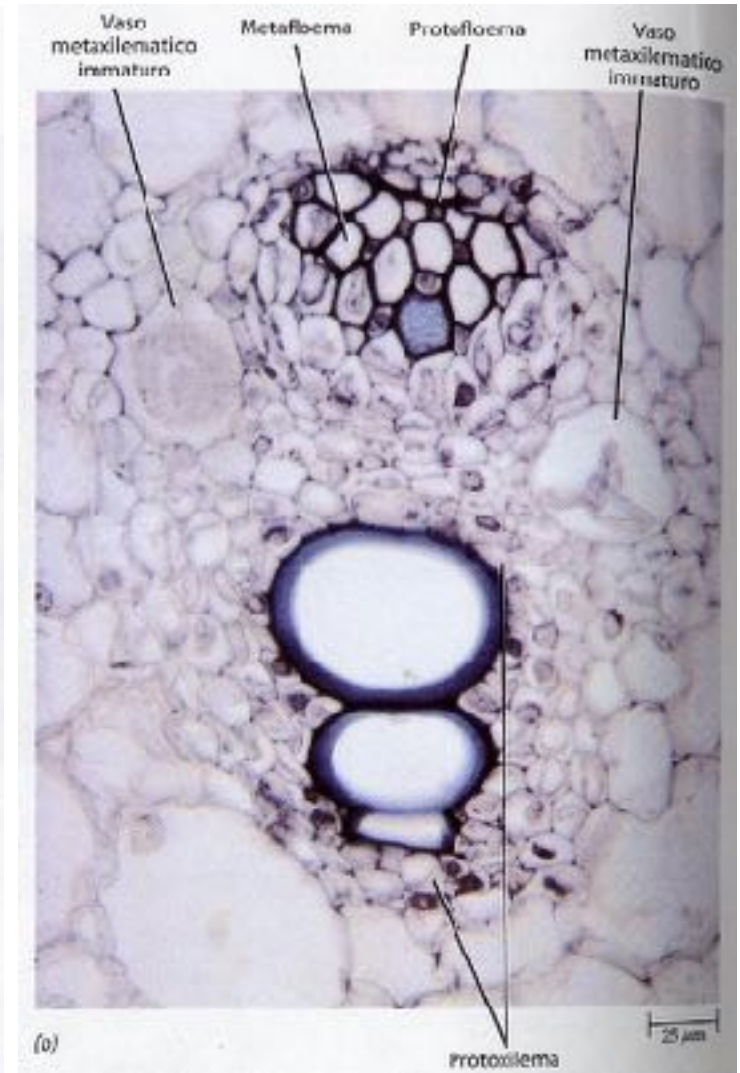
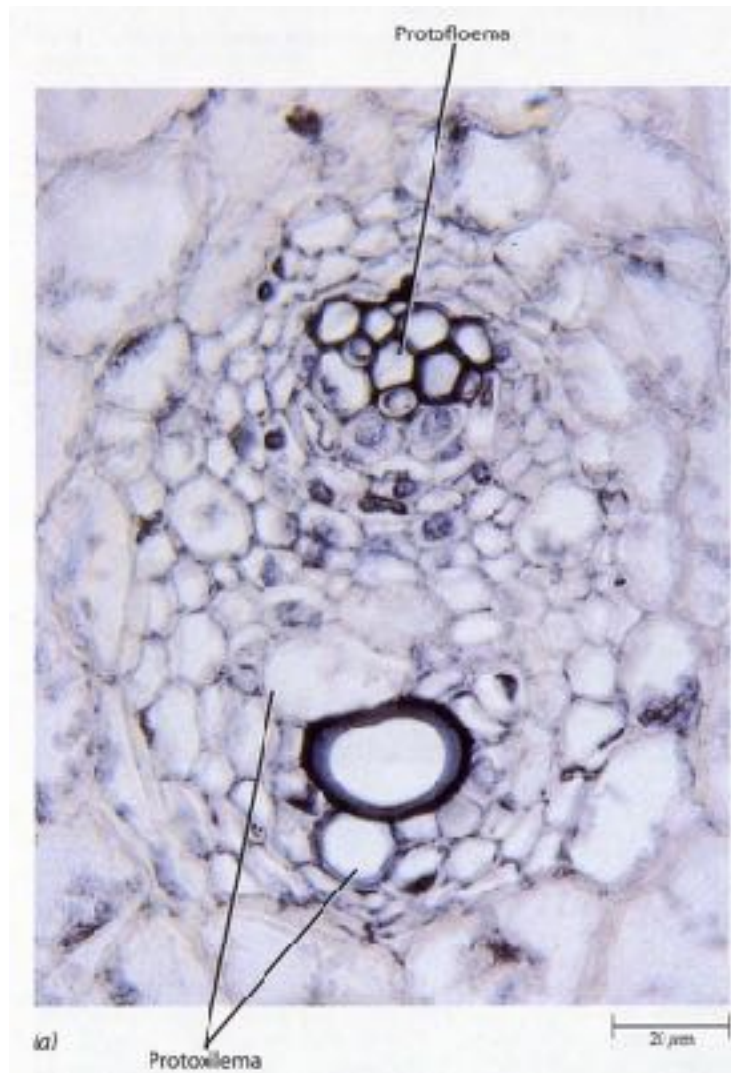


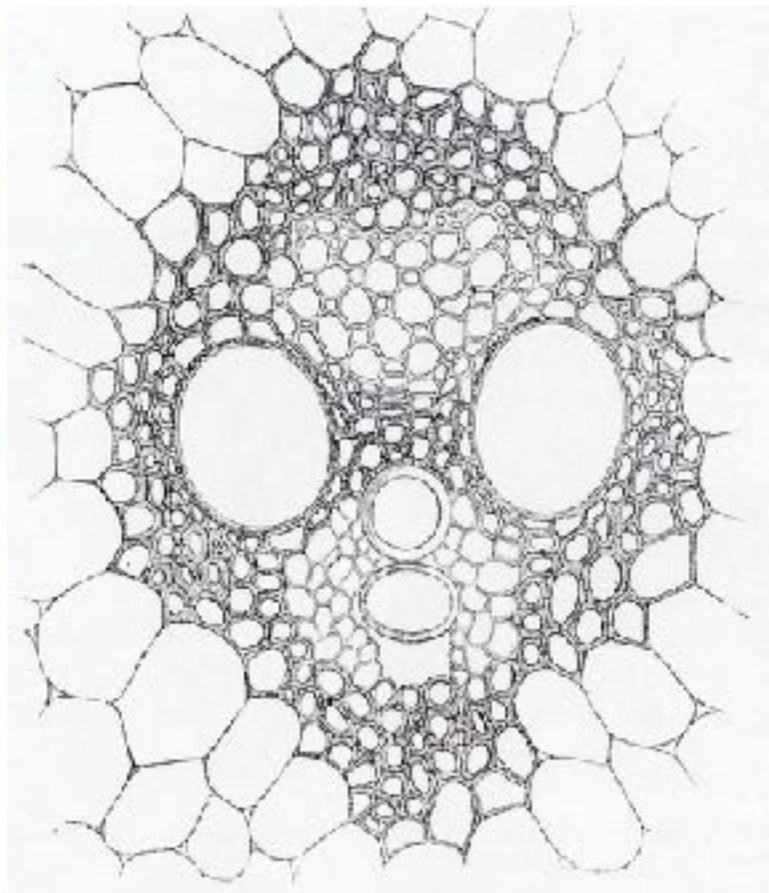
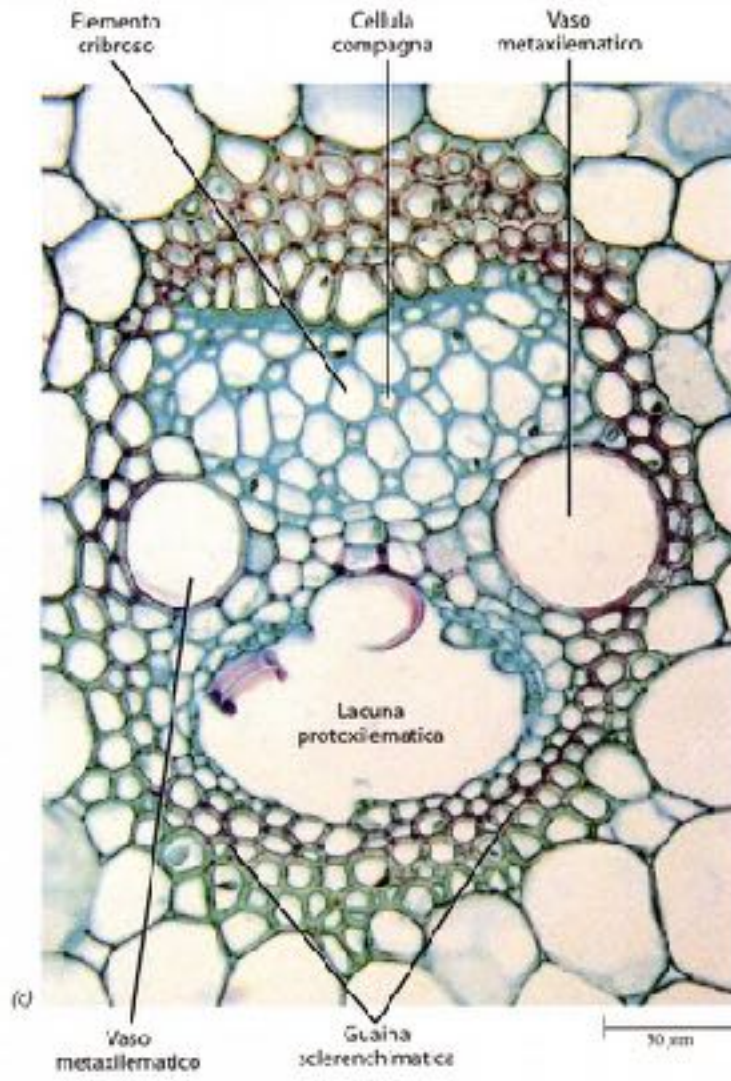
Questo tipo di fasci è caratteristico delle Monocotiledoni e delle **piante erbacee** Dicotiledoni nelle parti del caule che sono prive di accrescimento secondario in spessore.

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

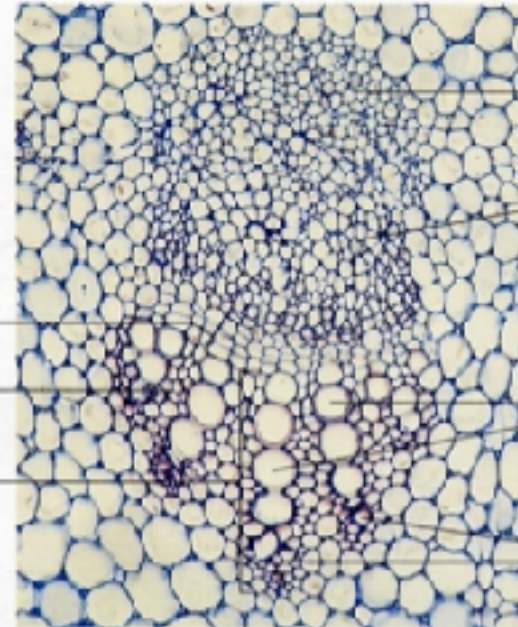


Nei fasci aperti una parte delle cellule del cordone procambiale non si sono differenziate, mantenendo proprietà meristematiche

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**”).

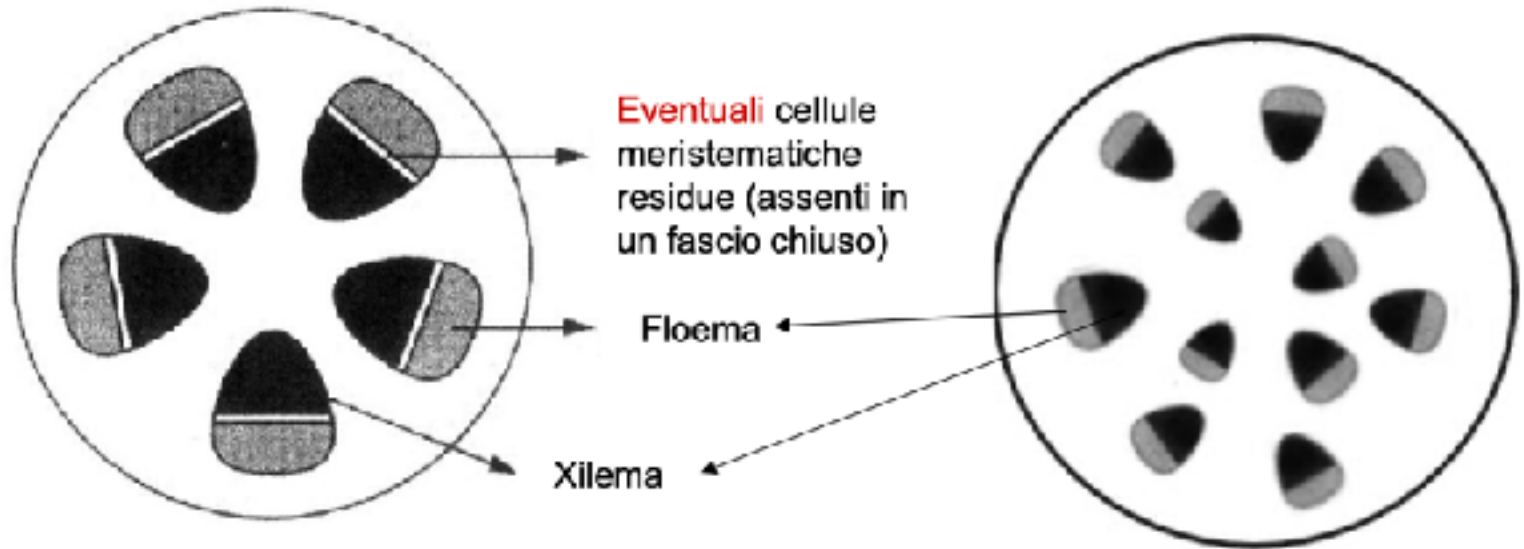
Fasci collaterali aperti sono assenti nelle Monocotiledoni e in tutte le parti di una pianta erbacea dicotiledone che NON ha accrescimento in spessore.

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.





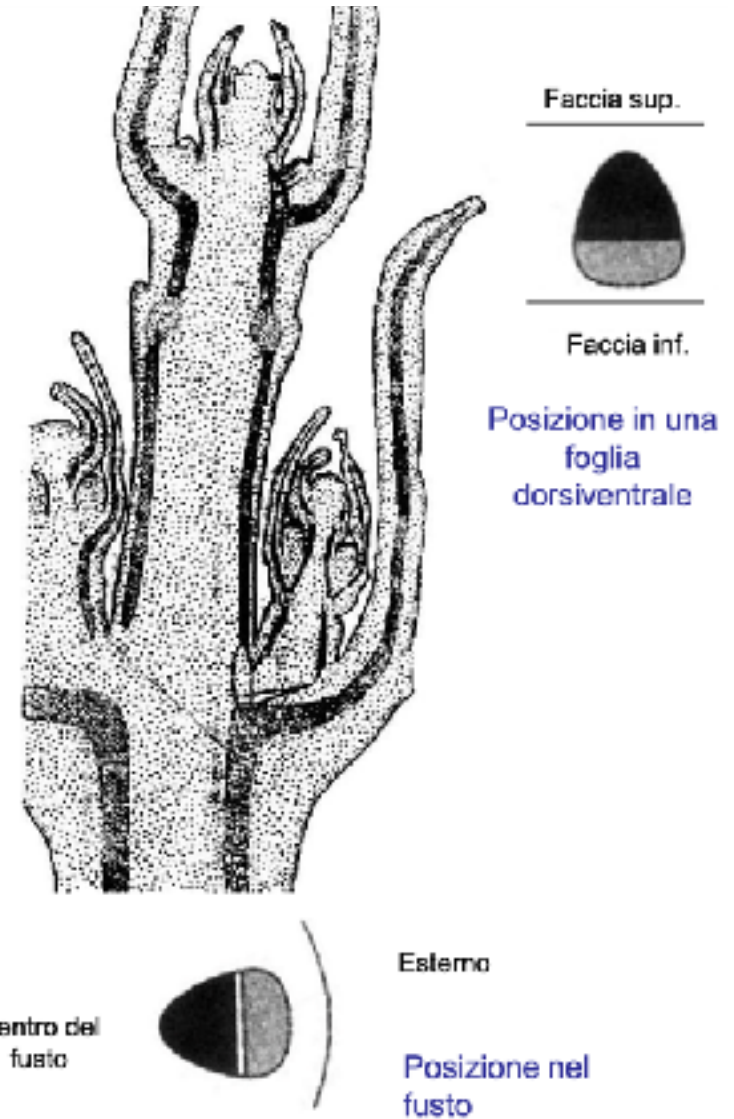
Nel caule, la porzione xilematica del fascio conduttore è collocata verso il centro dell'organo, quella floematica verso l'esterno, qualsiasi sia la disposizione dei fasci, **regolare** (anulata, a sinistra) o **irregolare** (a destra).

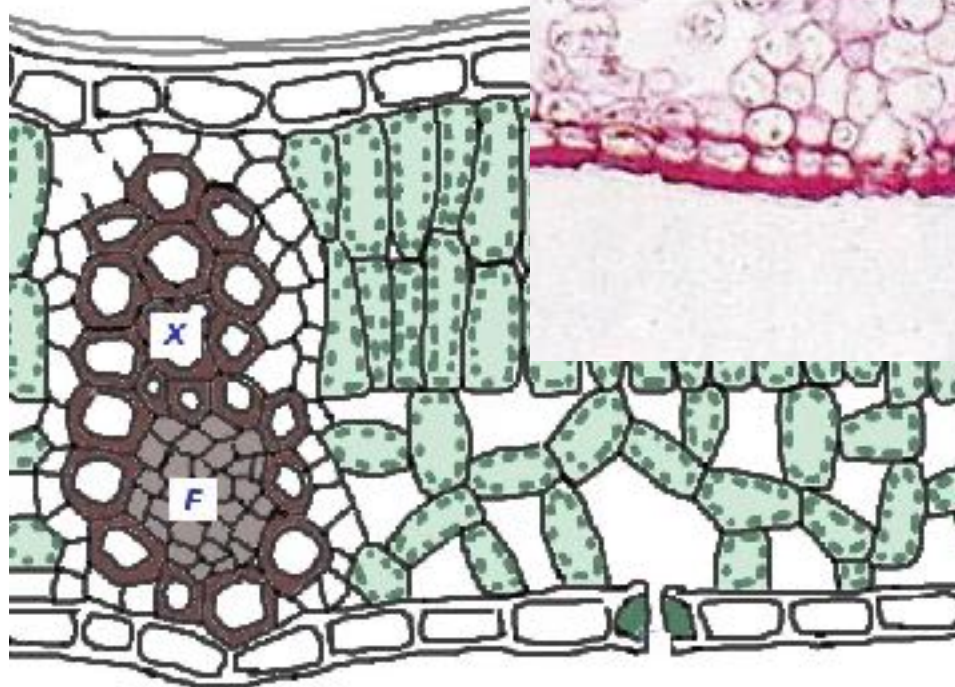
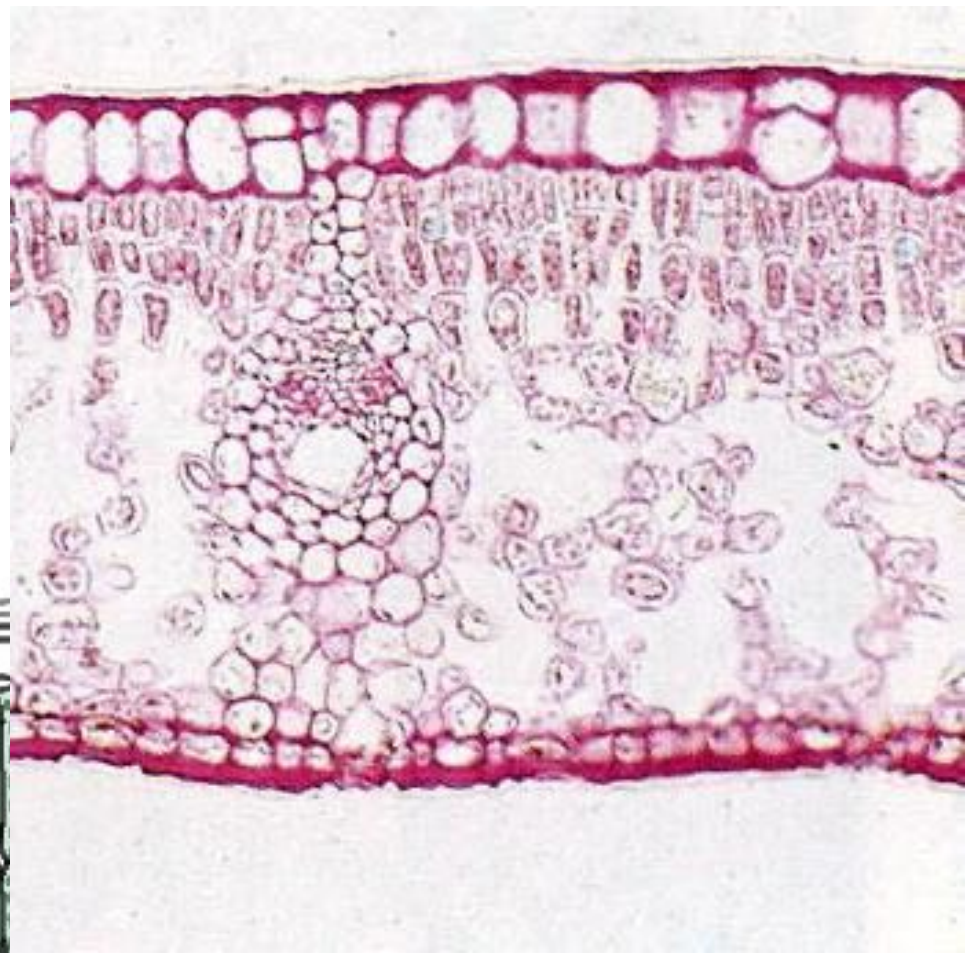




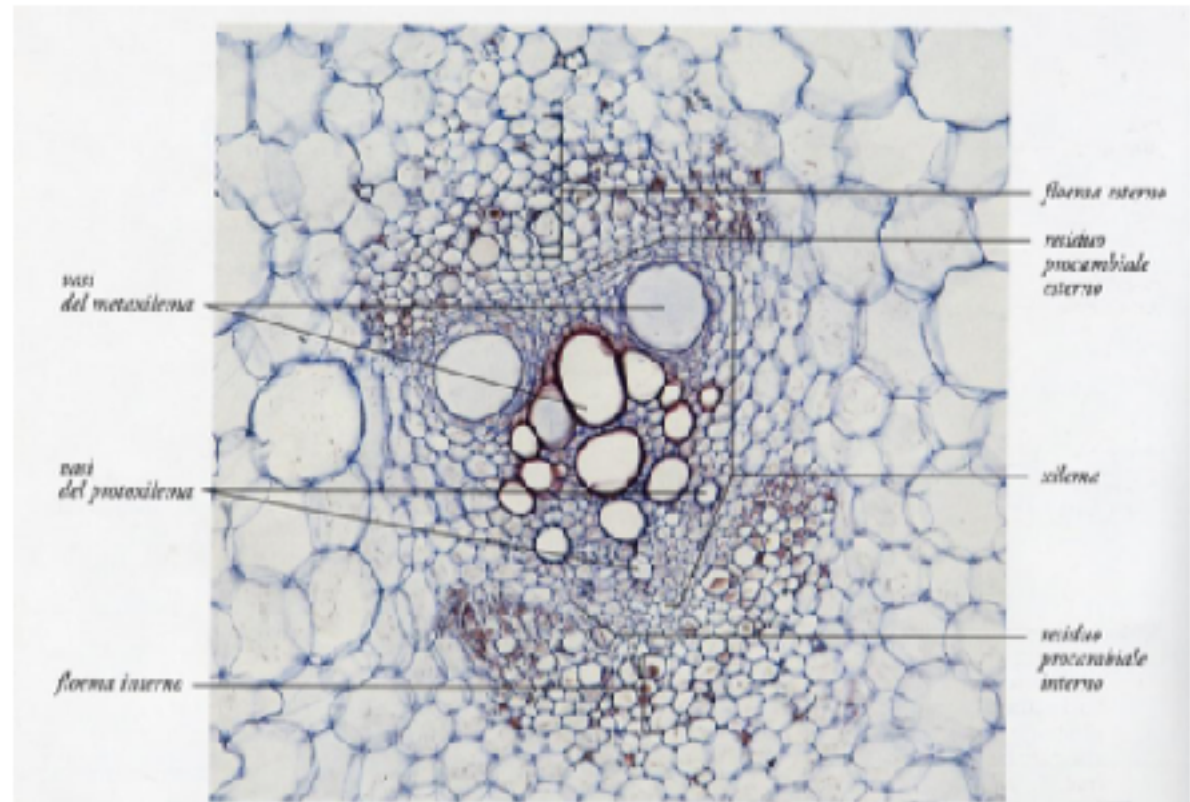
Nella foglia, sono presenti fasci conduttori collaterali chiusi. La loro disposizione dipenderà sempre dalla collocazione della lamina nello spazio.

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



Microscopic image of a bicollateral vascular bundle in Cucurbita pepo L. The bundle is characterized by an outer cortex, a layer of collenchyma, a ring of phloem, a ring of cambium, a ring of xylem, and an inner pith. The phloem is arranged in a ring, and the xylem is arranged in a ring. The cambium is located between the phloem and the xylem. The bundle is surrounded by a layer of collenchyma and an outer cortex.

Labels on the right side of the image:
floema esterno
residuo procambiale esterno
silema
residuo procambiale interno

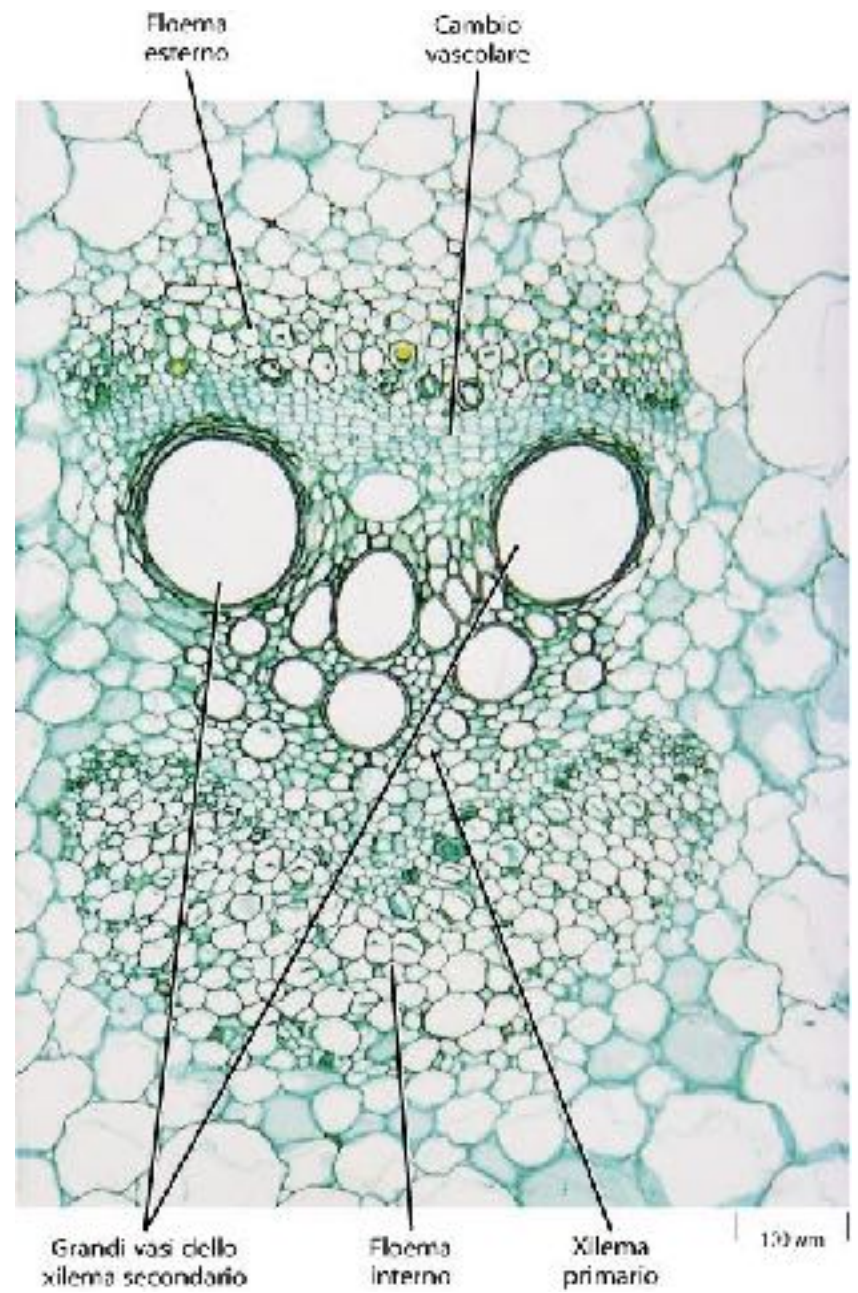
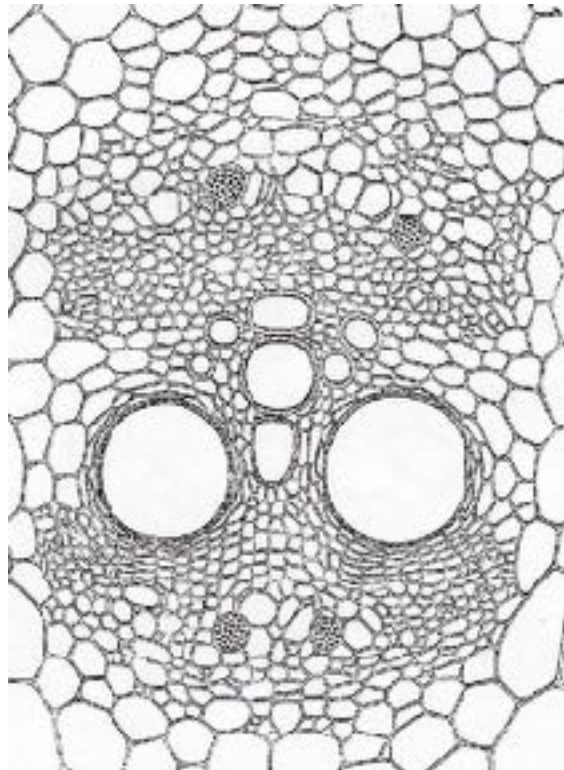
Labels on the left side of the image:
vasi del metaxilema
vasi del protoxilema
forma iniziale

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

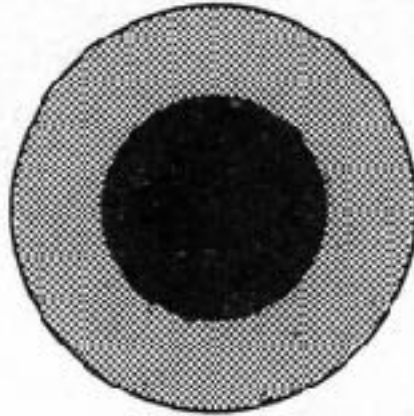
Sezione trasversale x 100 (120)

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 perifloemático



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

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

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



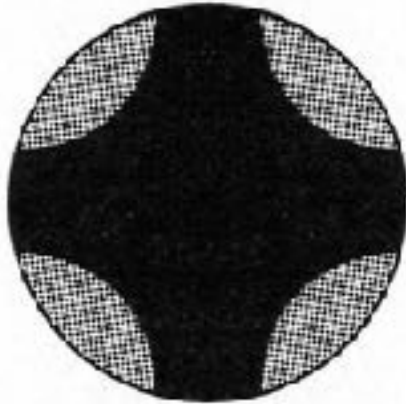
Fasci radiali chiusi e aperti

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.

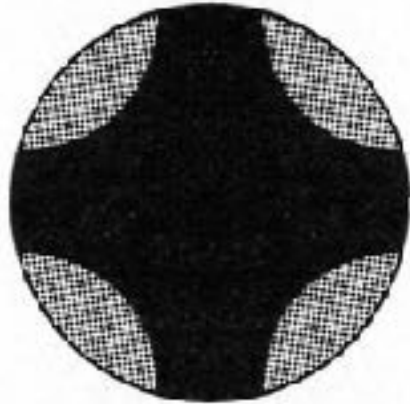
I cordoni di **xilema** e **floema** (**arche**) appaiono disposti in modo alterno come i raggi di una ruota, formano così un **fascio radiale**.

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

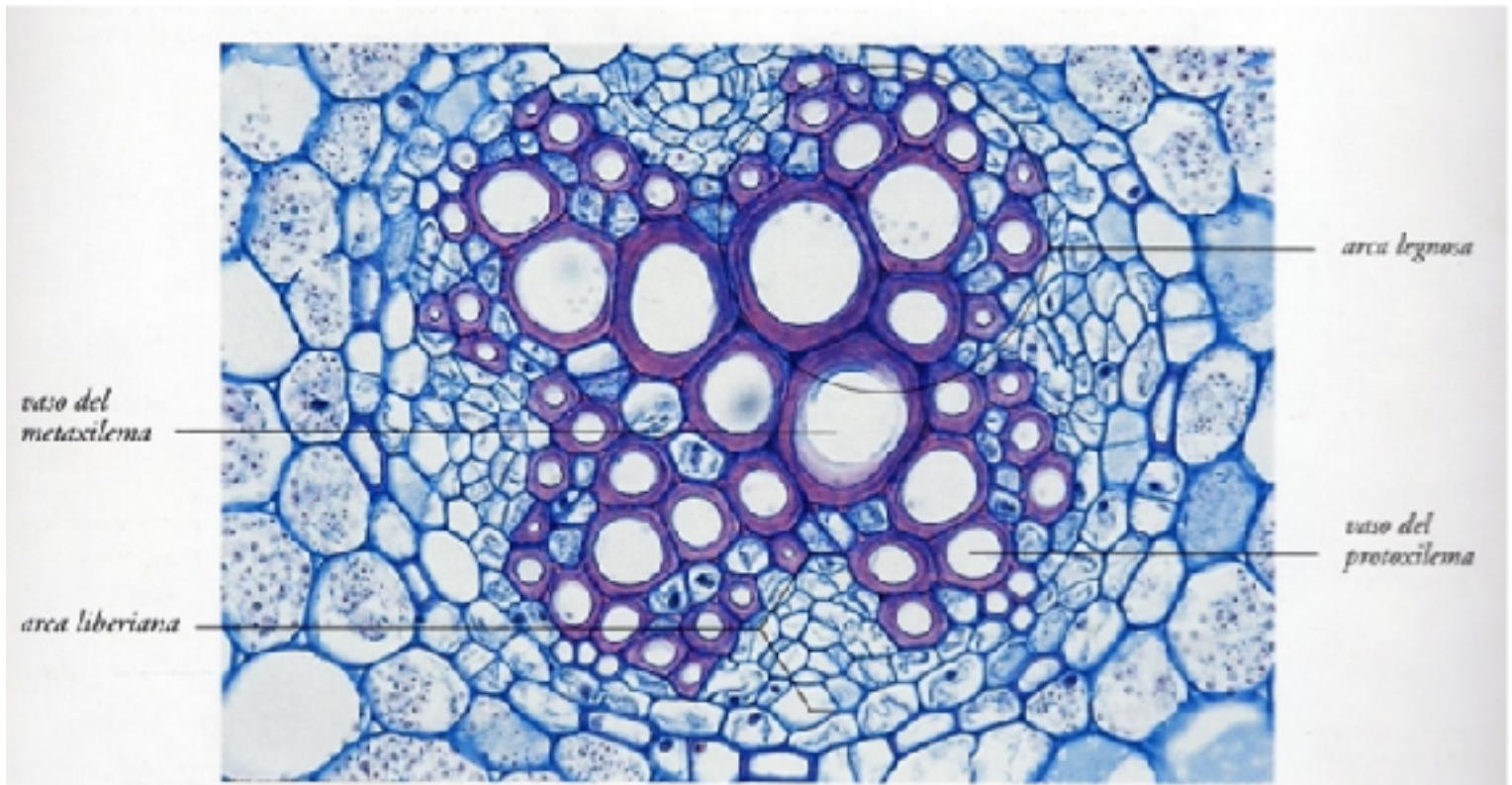
A seconda che rimanga o meno un sottile strato di cellule indifferenziate, con capacità **meristemica (cambio)**, a dividere tessuto floematico da tessuto xilematico, si avrà un **fascio radiale aperto o chiuso**.

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

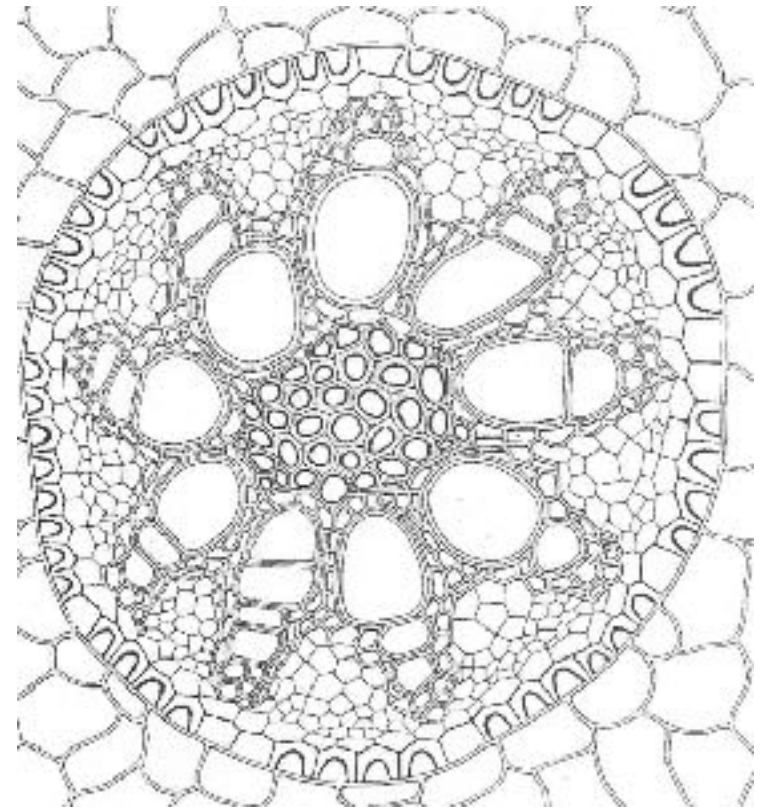
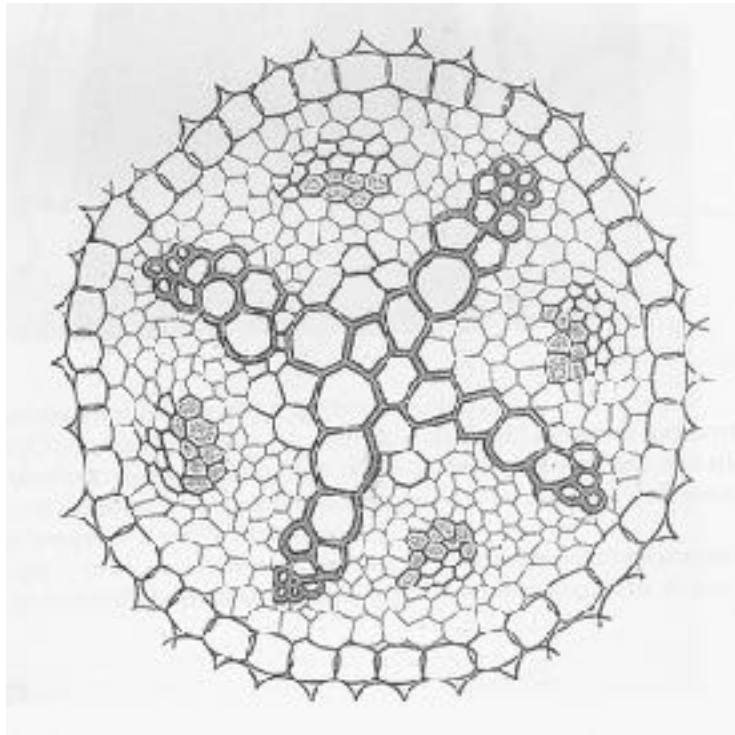
vaso del protoxilema

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.

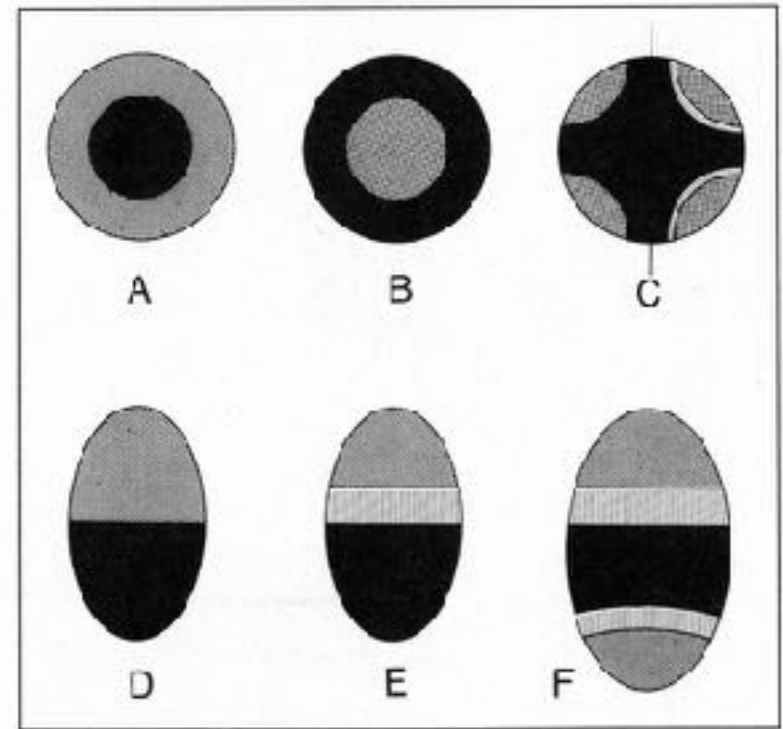
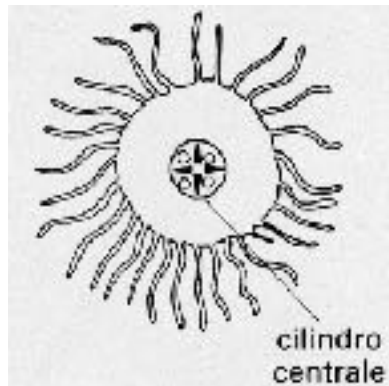
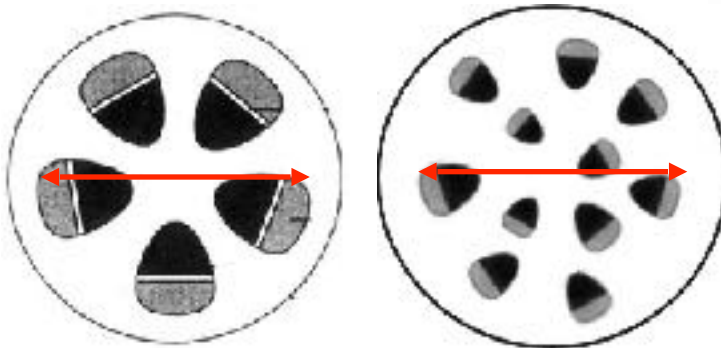




Talvolta nella zona centrale del fascio radiale della radice sono presenti fibre sclerenchimatiche che servono a rendere più resistente la struttura a sforzi di trazione (disegno a destra). Ciò è particolarmente frequente nelle monocotiledoni.



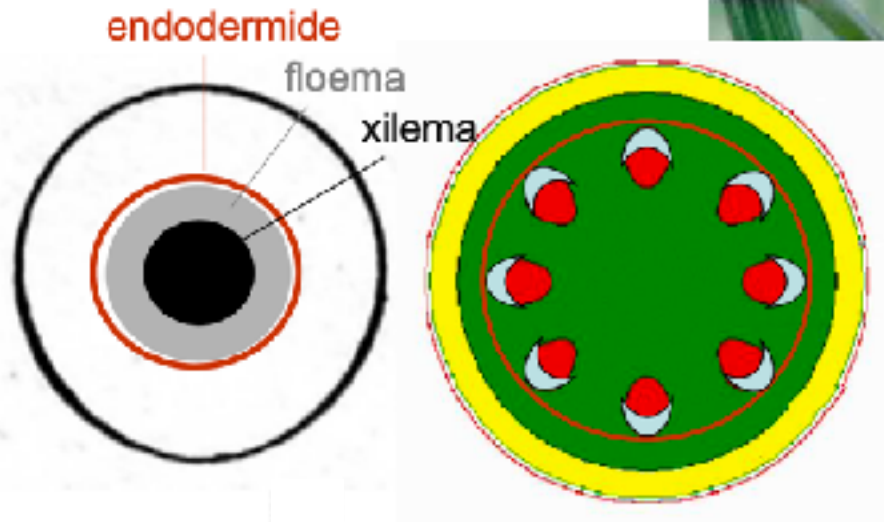
La zona centrale del fusto o della radice in cui si trovano i fasci conduttori è chiamata **cilindro centrale** o **stele**, in cui si possono trovare anche altri tessuti (delimitata da endodermide e periciclo).



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 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

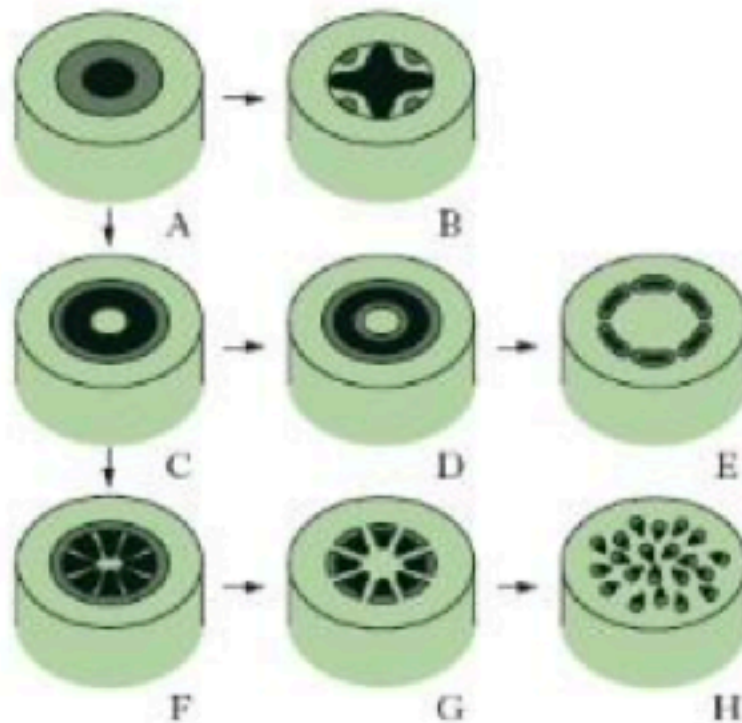
Con il termine di «**stele**» (= colonna in greco antico) viene indicato l'**insieme dei fasci degli organi assiali uniti a endoderma, periciclo e midollo** – se presenti.

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. protostele
2. sifonostele
3. eustele

ciascuno con varianti

A: **protostele** → B: **actinostele**

↳ **sifonostele**

C: **sifonostele** ectofloica → D **sifonostele** anfifloica → E: **dictiostele**

F: **sifonoeustele** → G: **eustele** → ; H : **atactostele**

