



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
poricida (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 (mais)

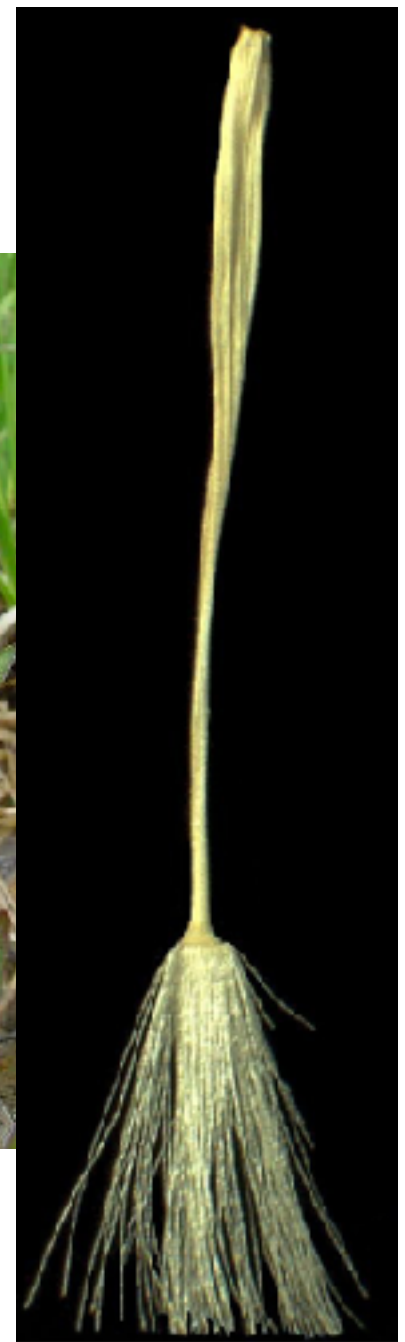
(da M. Ferrari e D. Medici - Alberi e arbusti in Italia, ridisegnato)

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, deiscente, 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

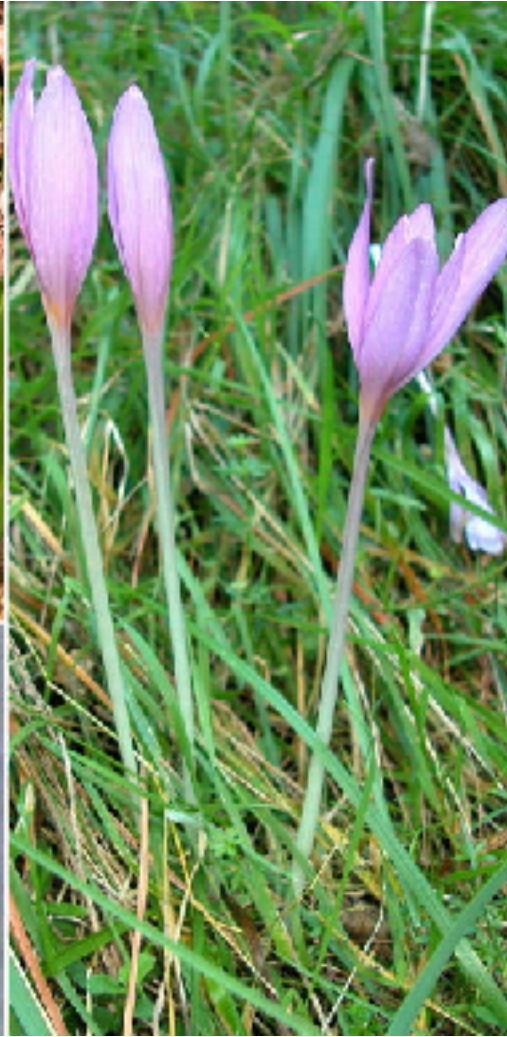
Siliquetta: Frutto secco, deiscente, polispermo, consistente in 2 valve separate dal repleo di origine placentaria. Lunga più o meno quanto larga, è il frutto di molte Brassicaceae. Se le siliquette si presentano in coppia sono dette didime (es: Biscutella).



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*

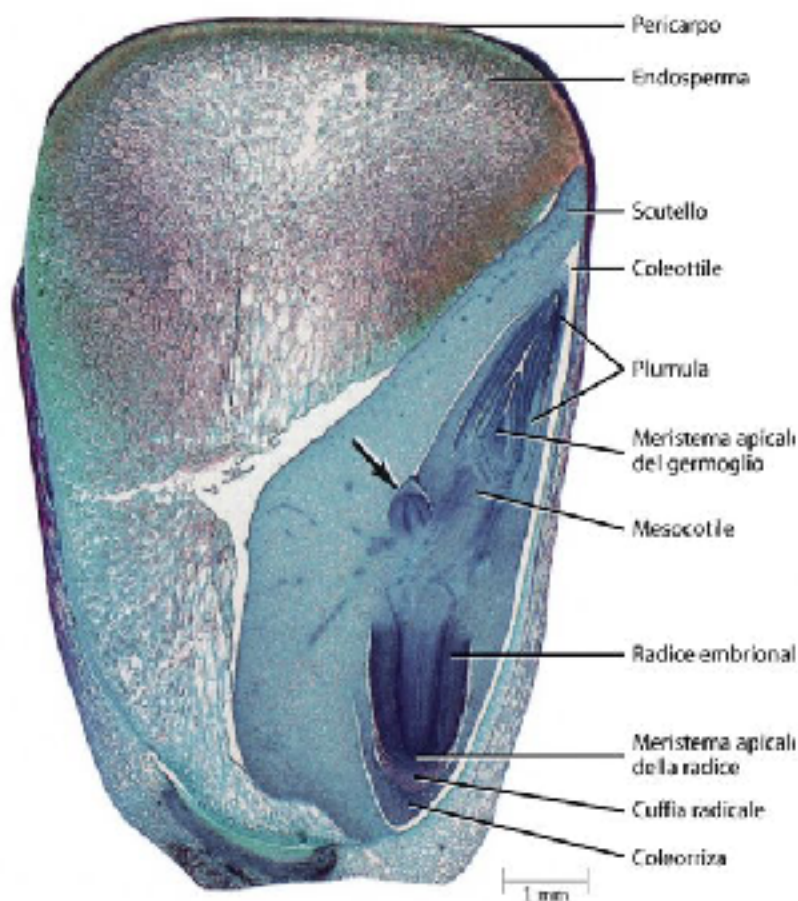
FABACEAE

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

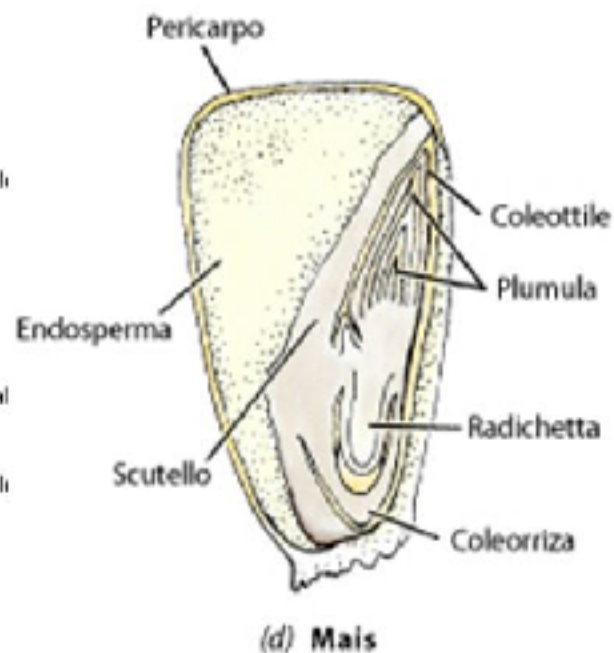


Cariosside di Mais (monocotiledone)

Pericarpo: tegumento seminale

Endosperma: riserve di natura amilifera

Scutello: cotiledone carnoso

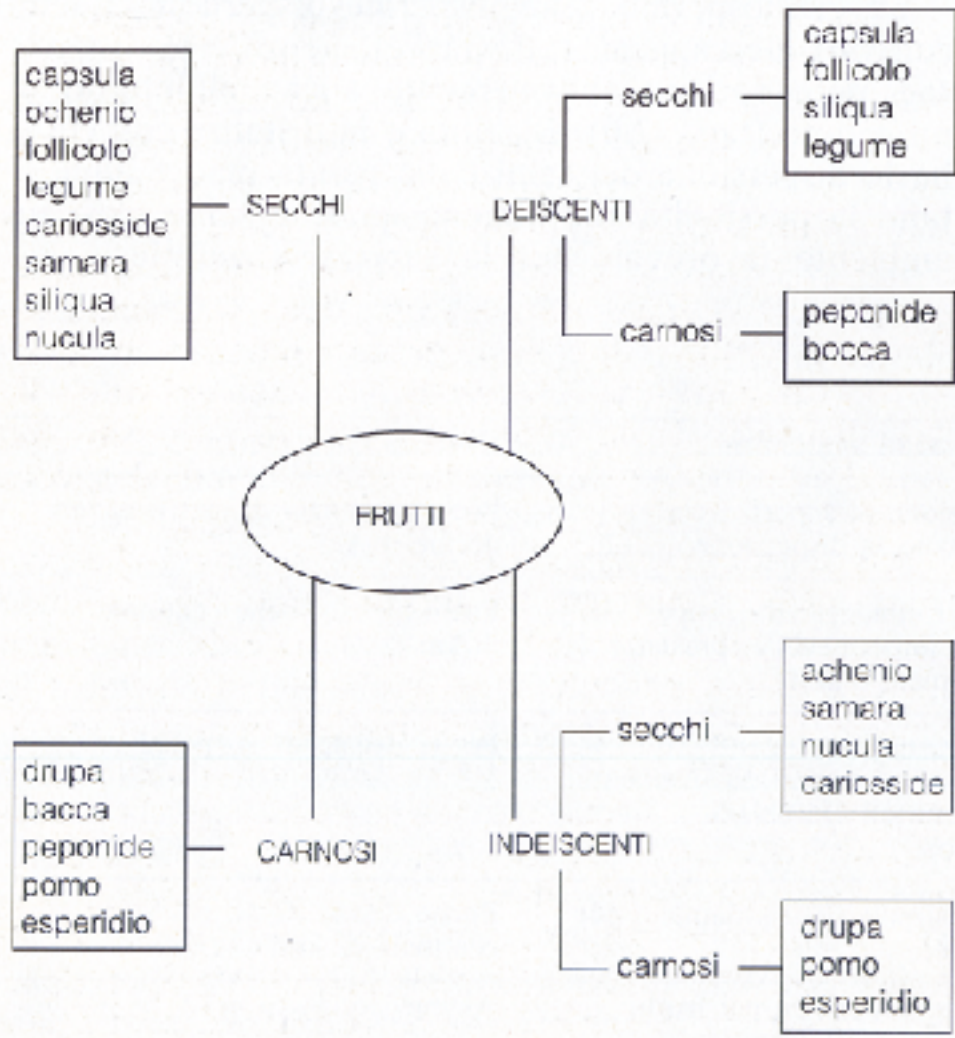


Noce: frutto secco indeiscente, proveniente da ovario infero, avvolto da un guscio duro (pericarpo) non rivestito a sua volta da una polpa esterna (es. nocciole e ghiande).



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

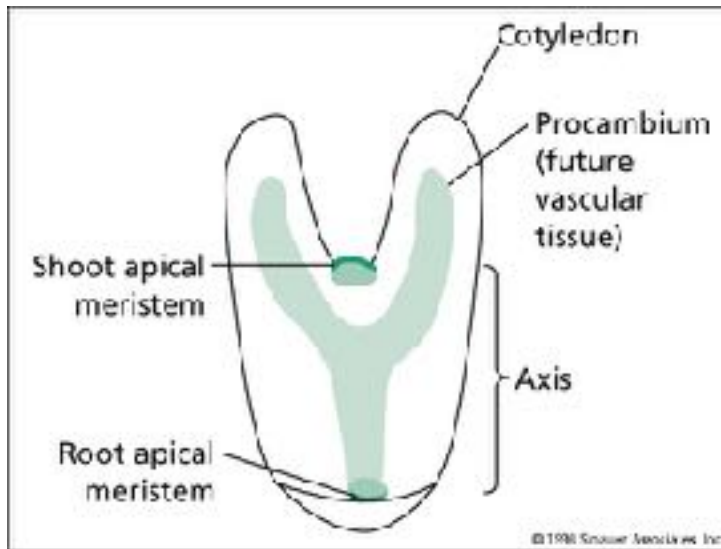
Nelle piante, diversamente dagli animali l'embriogenesi non genera direttamente i tessuti e gli organi dell'adulto

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

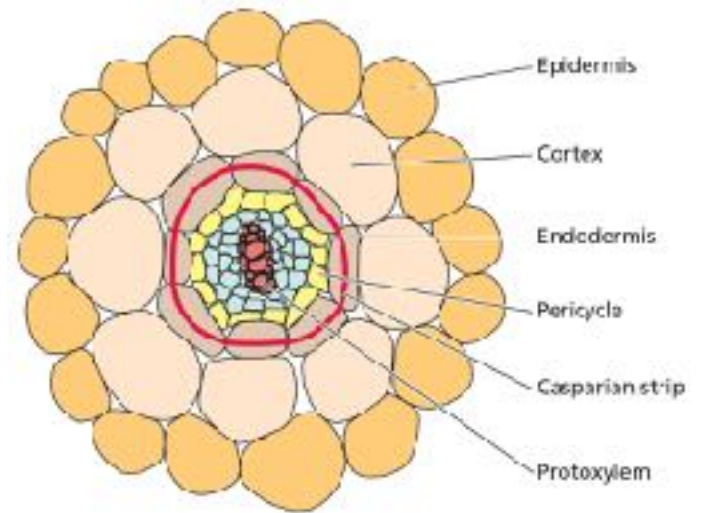
- **Pattern di sviluppo apicale-basale (assiale)**
- **Pattern di sviluppo radiale**

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



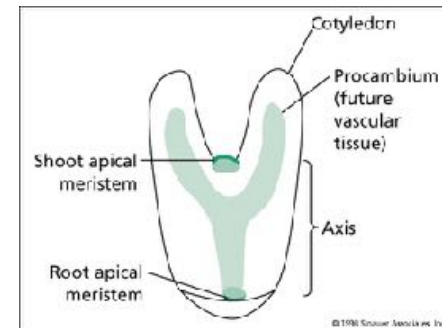
1 mm



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)

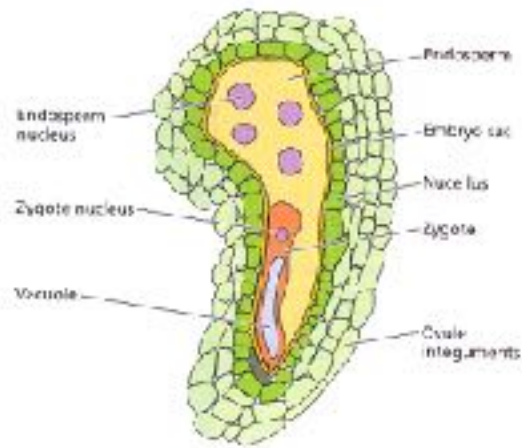
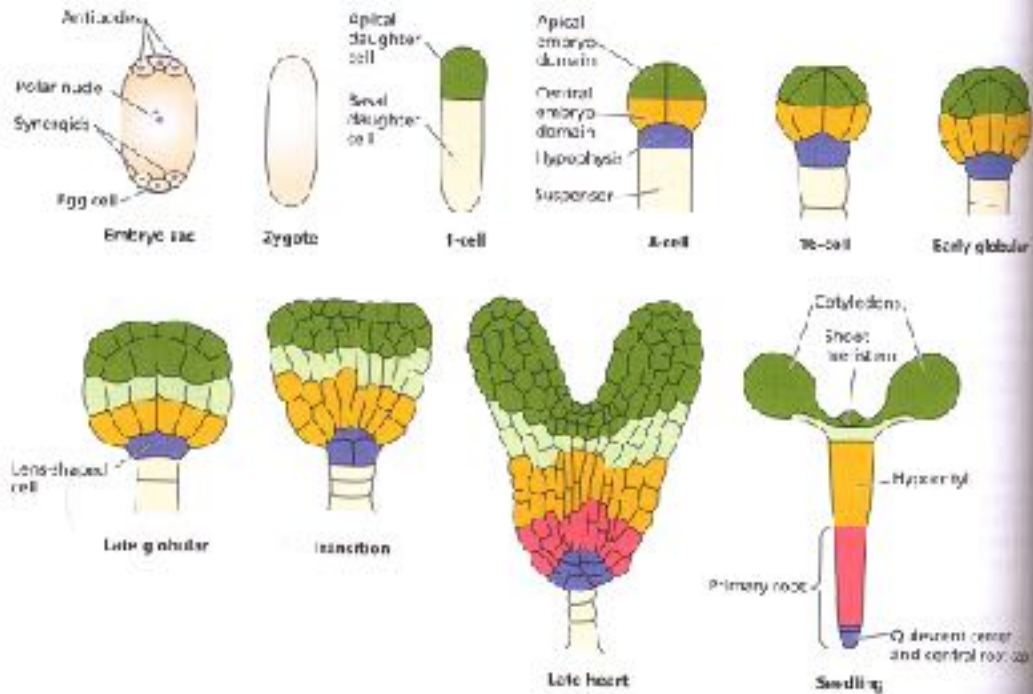


FIGURE 16.2 Arabidopsis ovule containing the embryo sac at about 4 hours after double fertilization. The embryo sac is bounded by the maternally derived nucellus. The zygote exhibits a marked polarization. The terminal half of the zygote has dense cytoplasm and a single large nucleus, while a large central 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

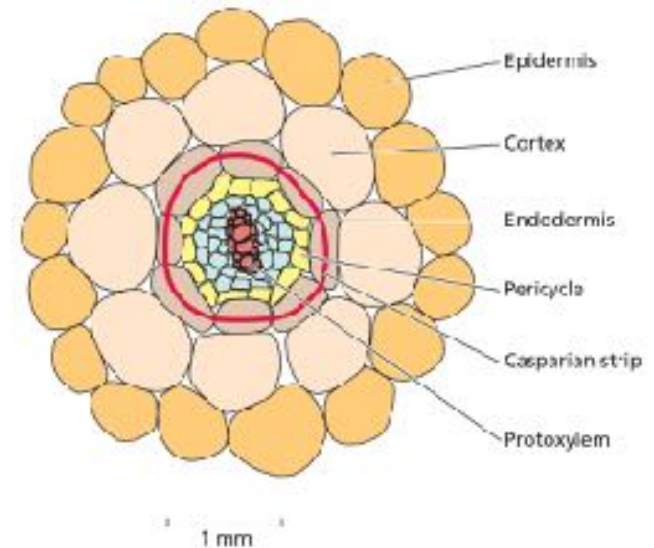
Tessuti differenti sono organizzati secondo un pattern riconoscibile

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

Epidermide

Cortex

Cilindro vascolare (endodermide, 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, endodermide)
- ❖ **Procambio** (tessuti vascolari, periciclo)

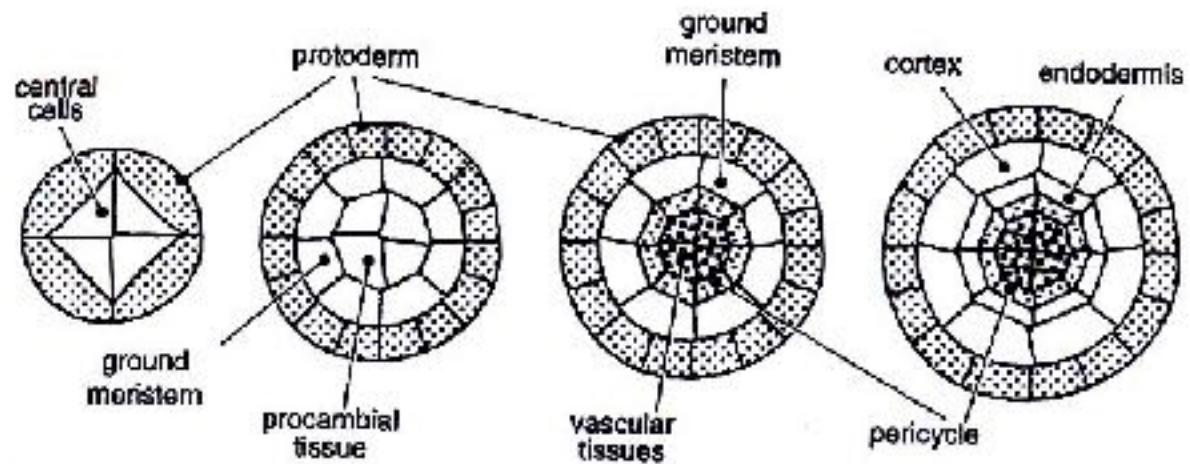


FIGURE 3-4 Delineation of the radial pattern in *Arabidopsis* embryo. Periclinal divisions in the eight-celled embryo separate central cells from protoderm. Subsequently, central cells give rise to the ground meristem and procambial tissue. In roots, the procambial tissue gives rise to vascular tissues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



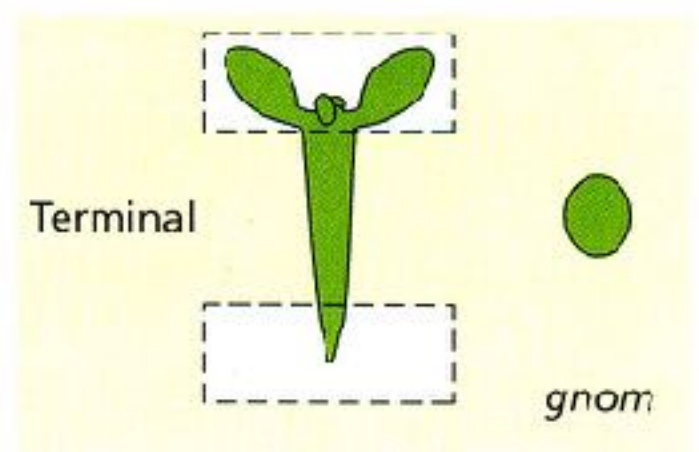
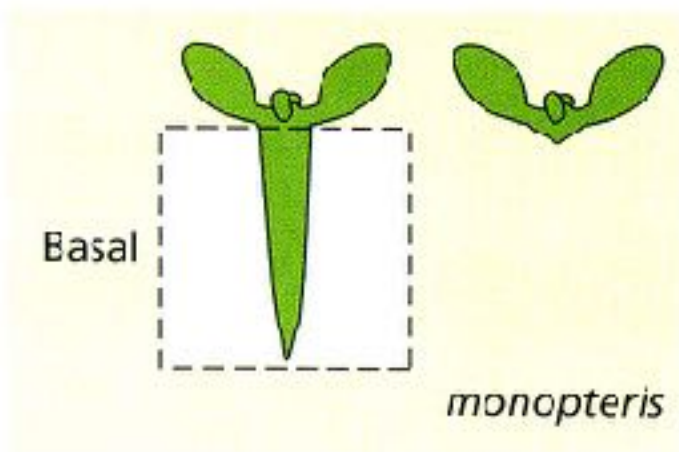
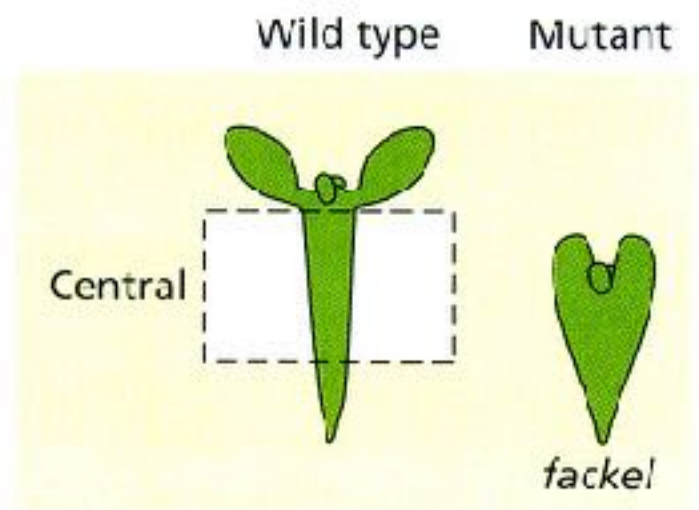
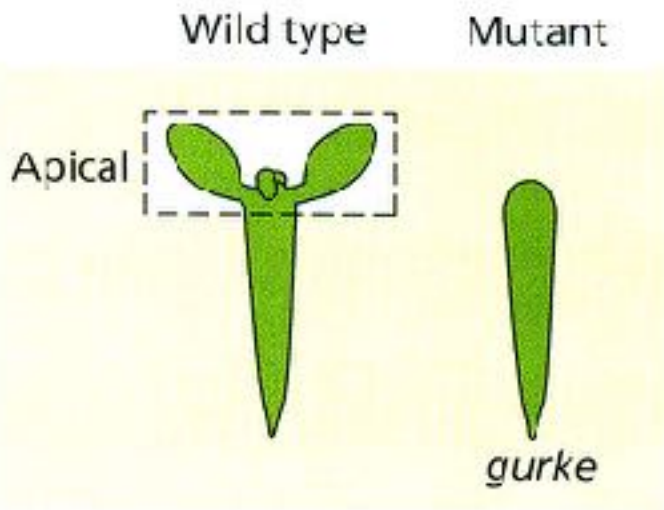
Studi sulla pianta modello *Arabidopsis thaliana* hanno rivelato diverse mutazioni che possono influenzare la polarizzazione dell'embrione.

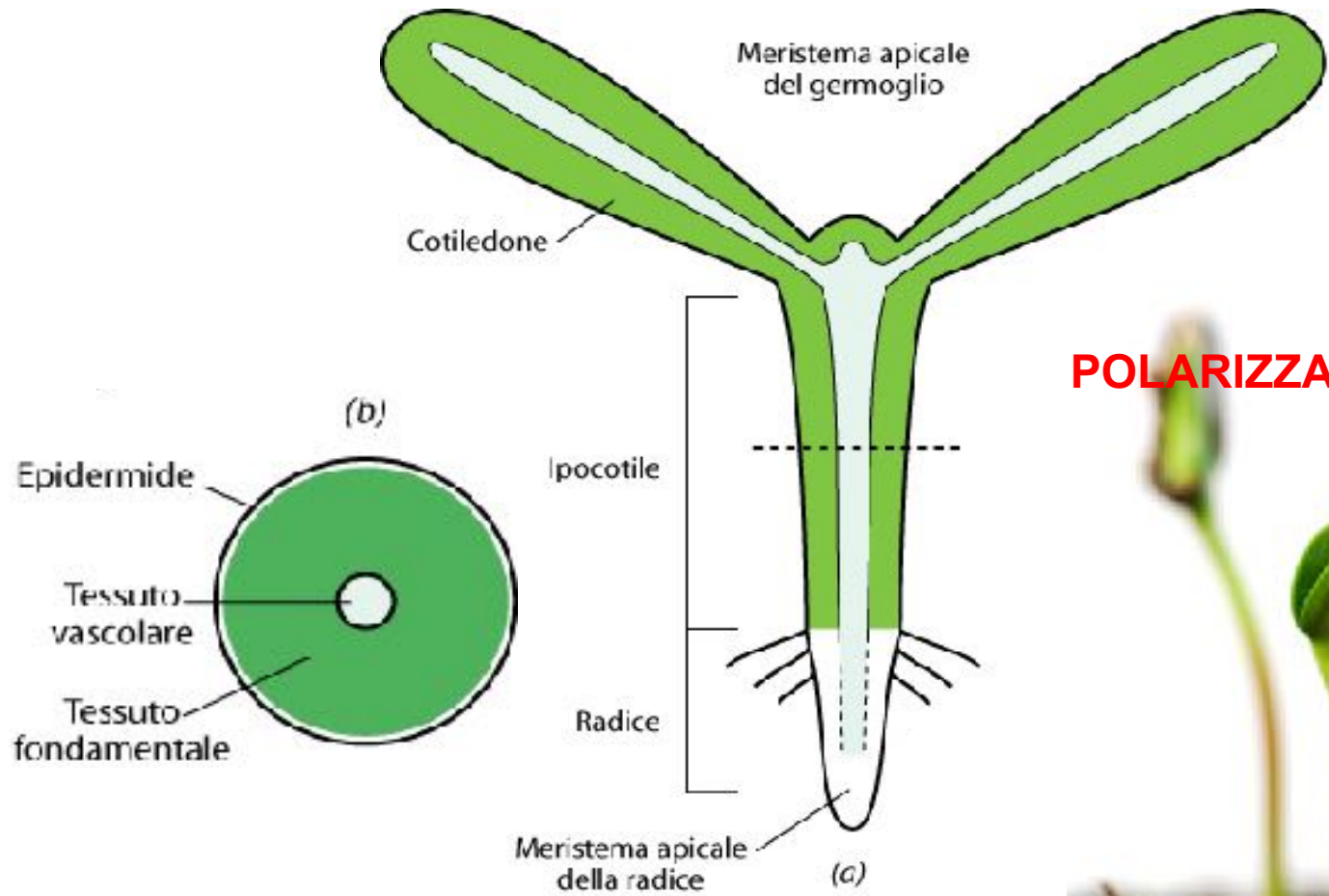
GURKE: deriva il nome dalla forma a cetriolo del mutante che è privo dei cotiledoni e del meristema apicale. Il gene codifica per una acetil-CoA carbossilasi

FACKEL: il mutante manca di ipocotile. Il gene codifica per una sterolo C14 reductasi.

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



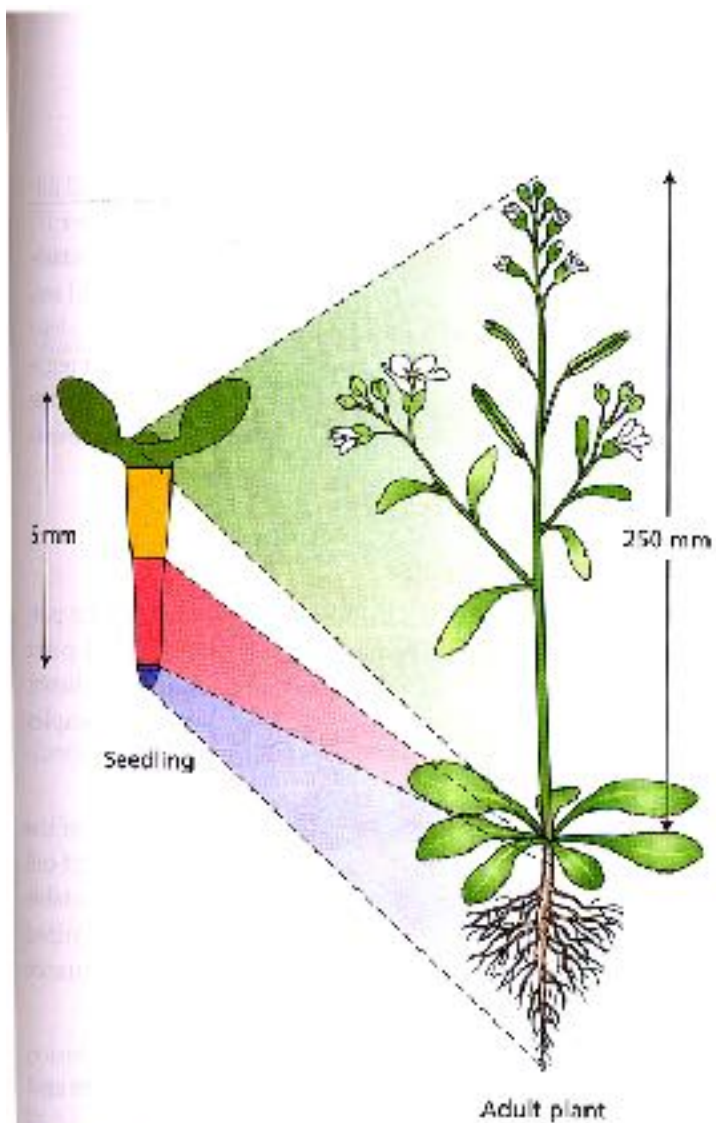
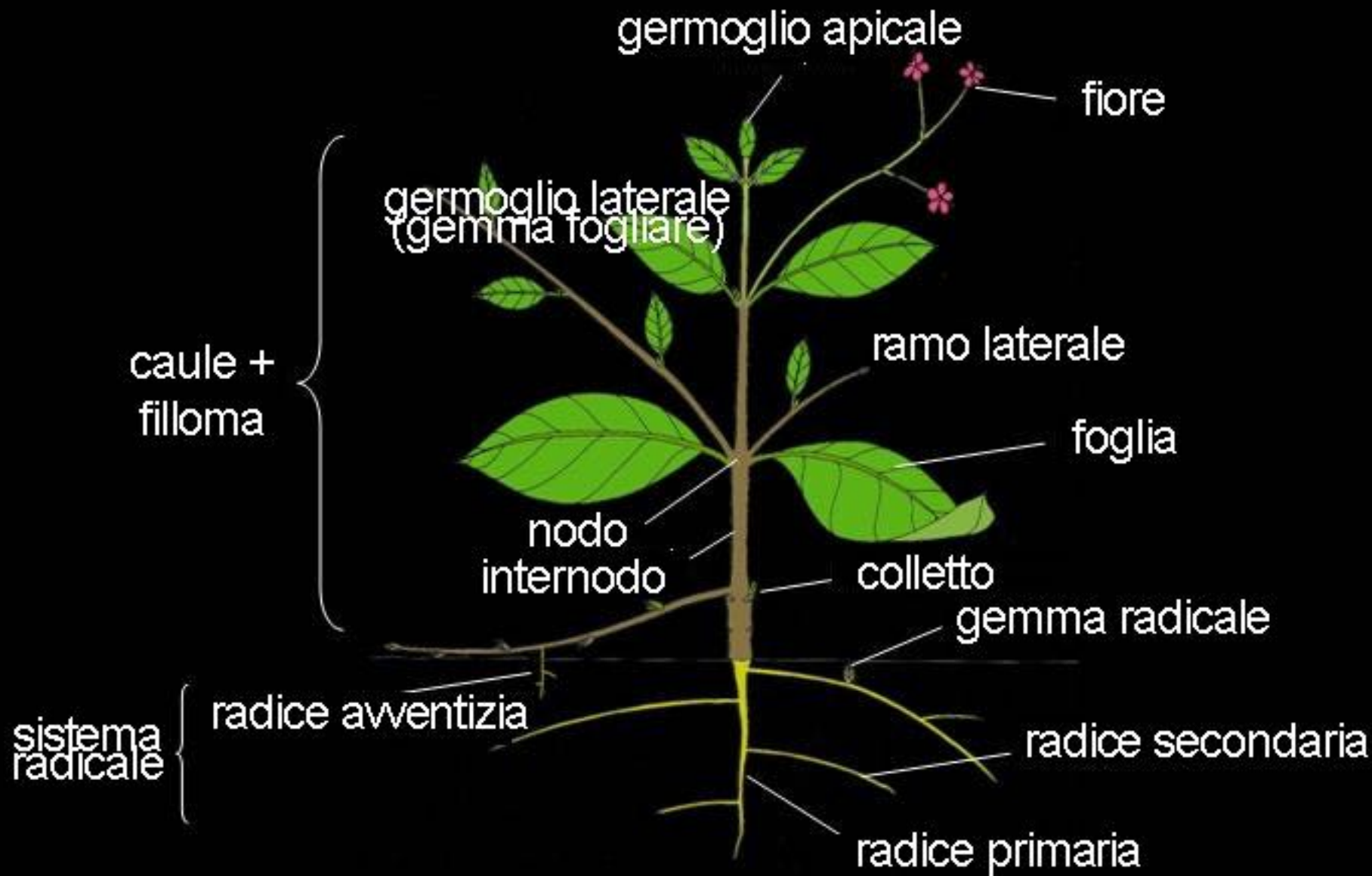
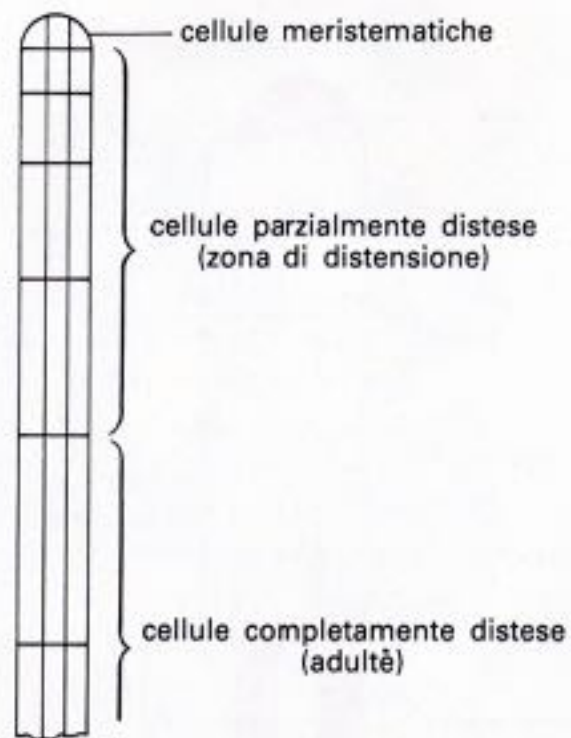


FIGURE 16.4 Postembryonic development of *Arabidopsis thaliana*. As illustrated, the majority of tissues formed during postembryonic growth derive from small groups of cells contained within the primary root and shoot apical meristems.

CORMO

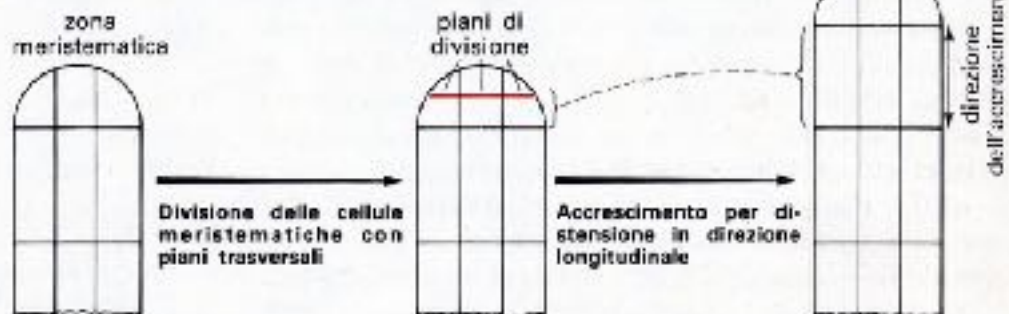




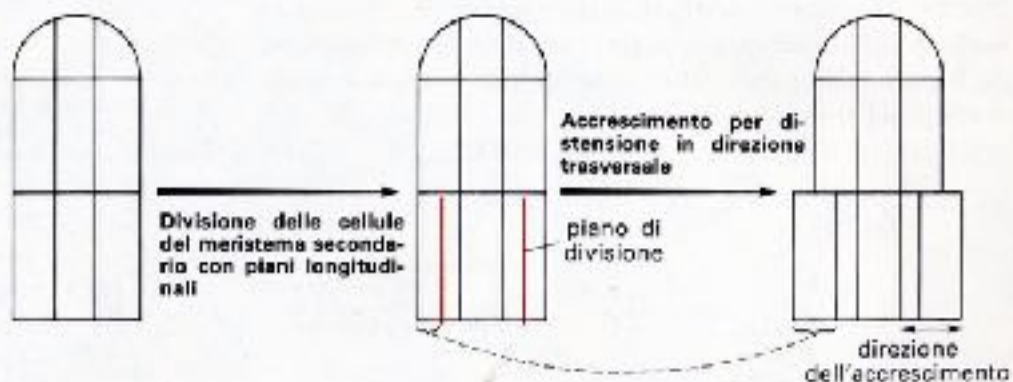
e) In un fusto o in una radice coesistono più zone di crescita corrispondenti a diversi stadi di sviluppo delle cellule.



Accrescimento in lunghezza



Accrescimento in spessore

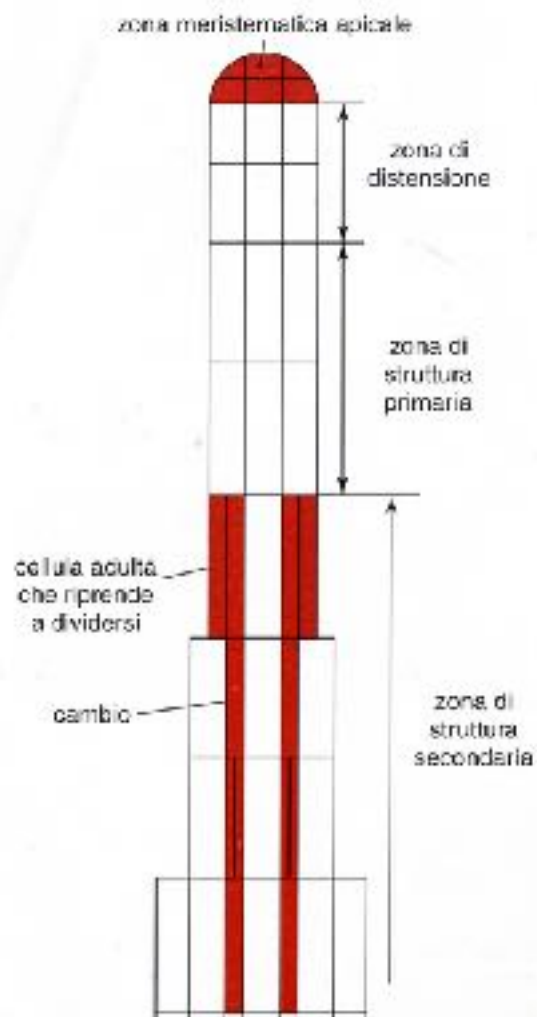


Accrescimento in spessore (organo visto in sezione trasversale)



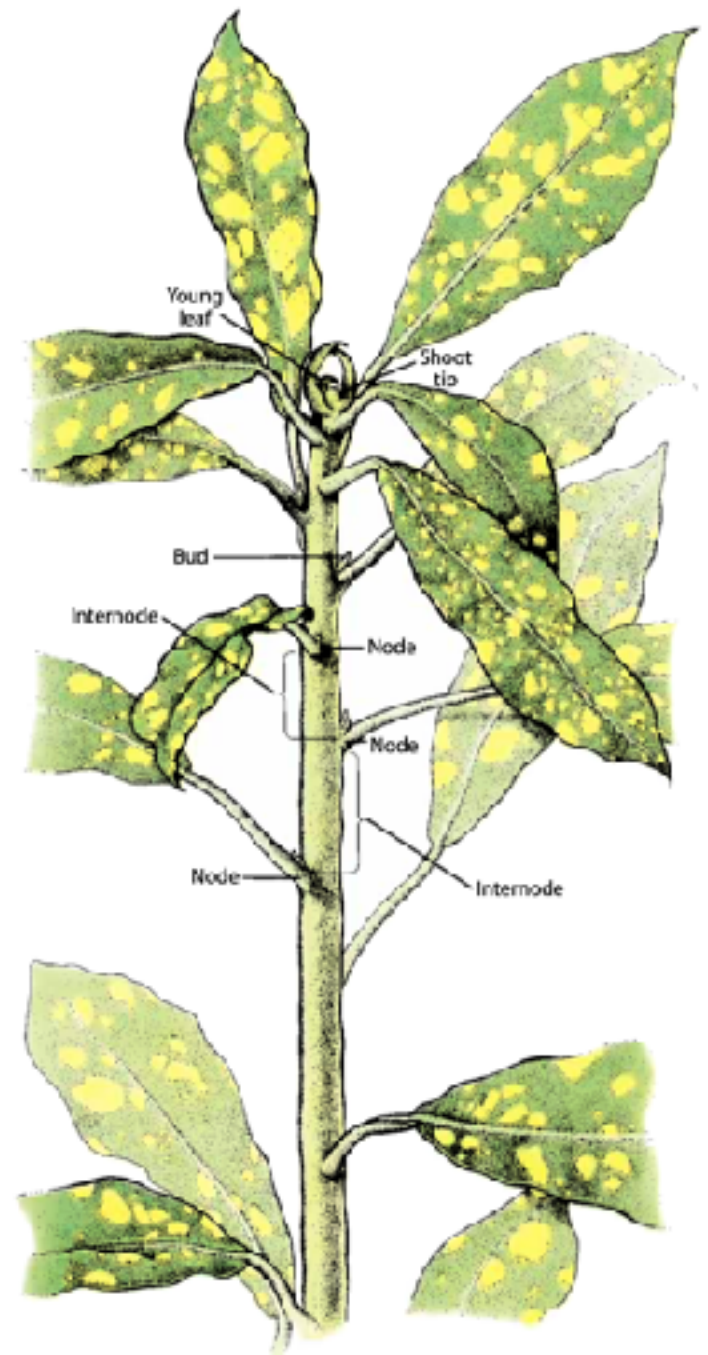
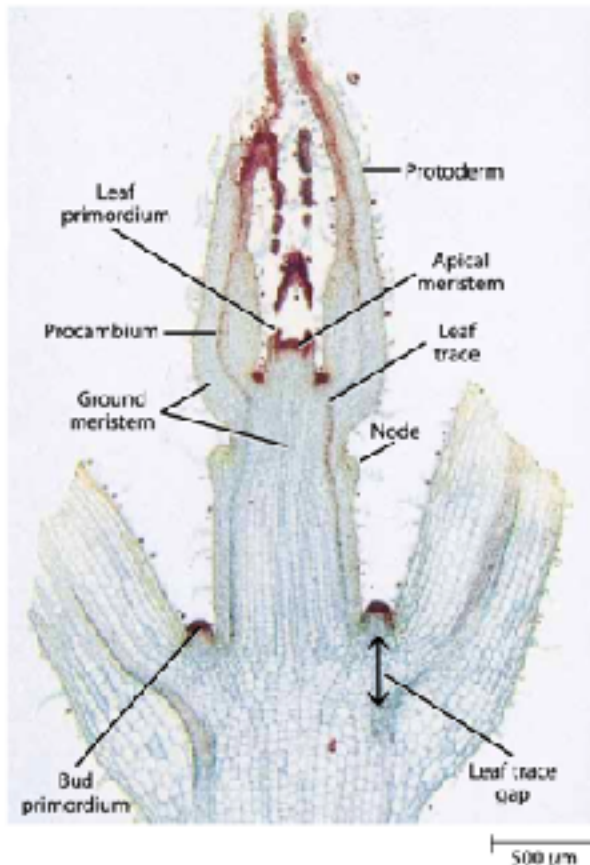
Il modello estremamente semplificato che abbiamo introdotto in questo capitolo può essere usato per «simulare» anche la crescita in spessore delle piante. La direzione della crescita di un organo vegetale è determinata sia dalla posizione dei piani di divisione, sia dalla direzione in cui si distendono 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.



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.



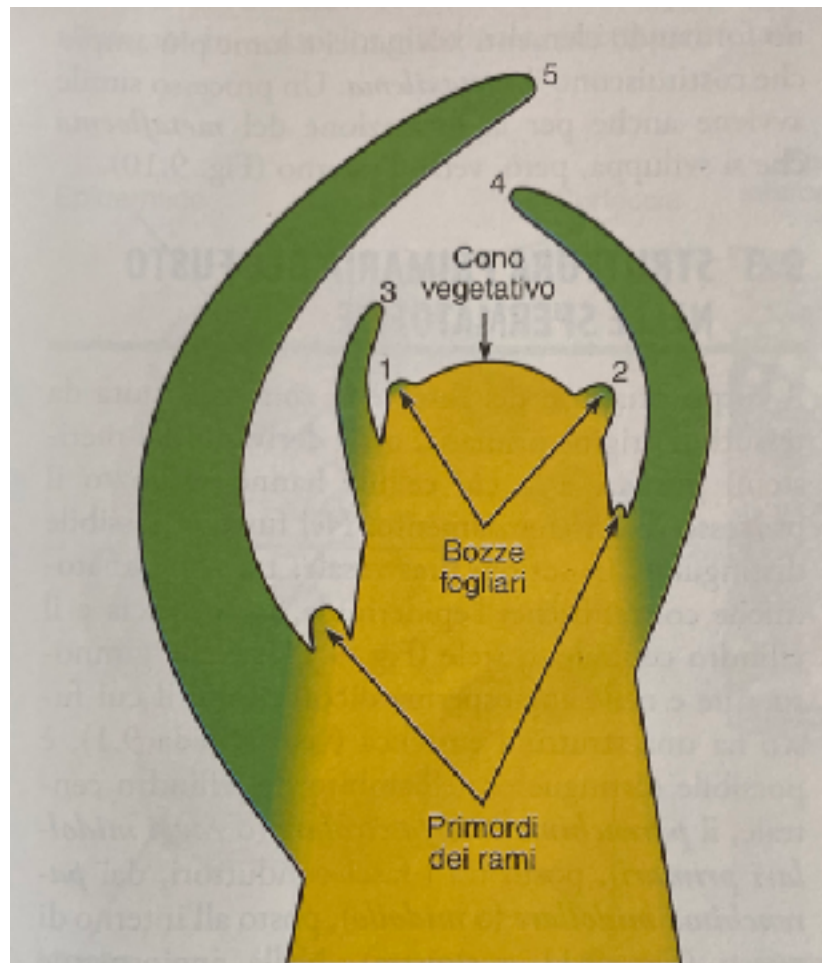


FIGURA 9.8

Rappresentazione schematica di una gemma apicale. Le bozze fogliari e le foglie in via di sviluppo sono numerate a partire dalla più giovane (disegno di A. Valletta).



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).

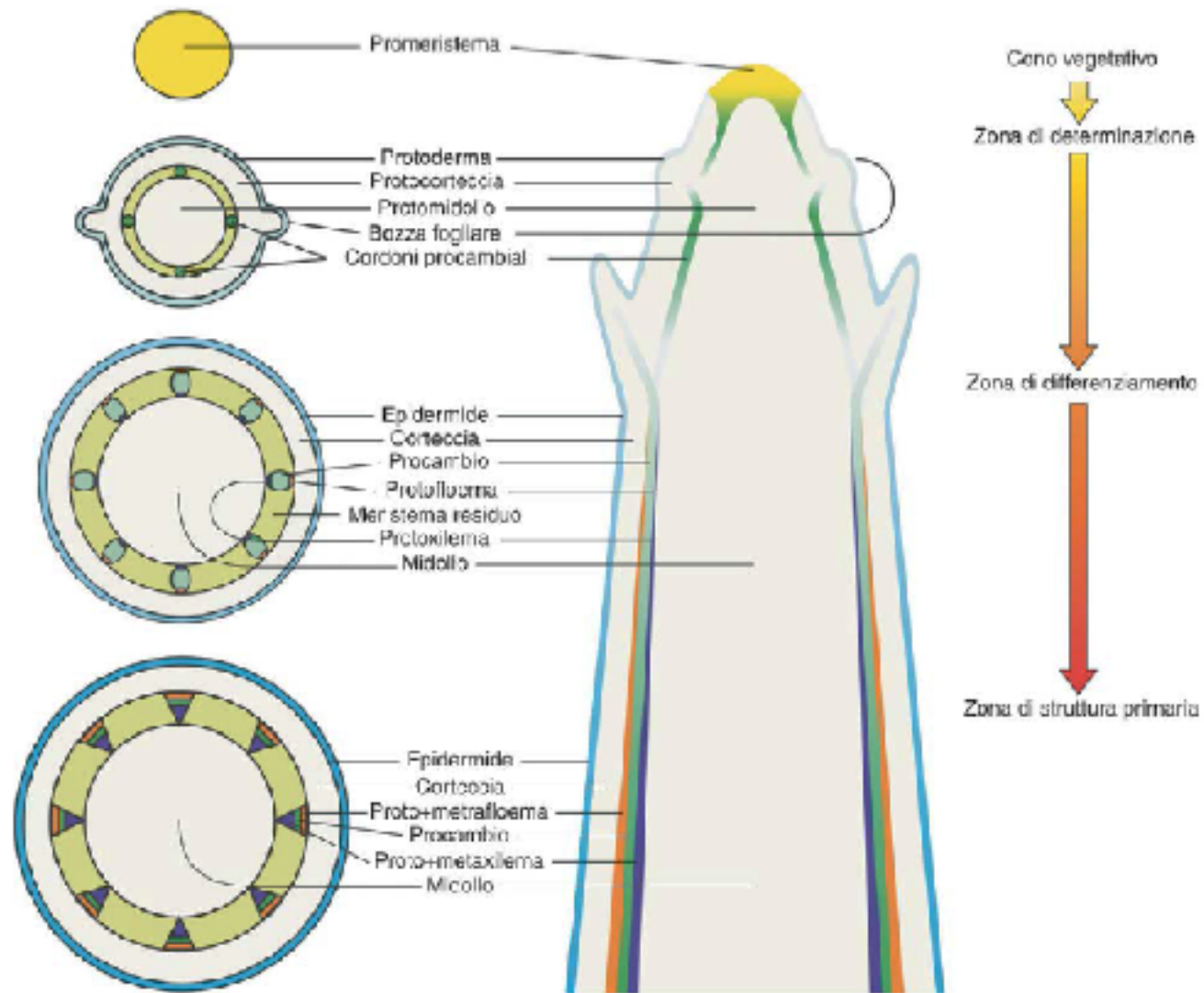


Figura 9.3
 Schema del corpo primario del tuoto in sezione longitudinale (a destra) e sezioni trasversali a livello del cono vegetativo, della zona di determinazione, della zona di differenziamento o della zona di struttura primaria (a sinistra) (disegno di A. Valletta).



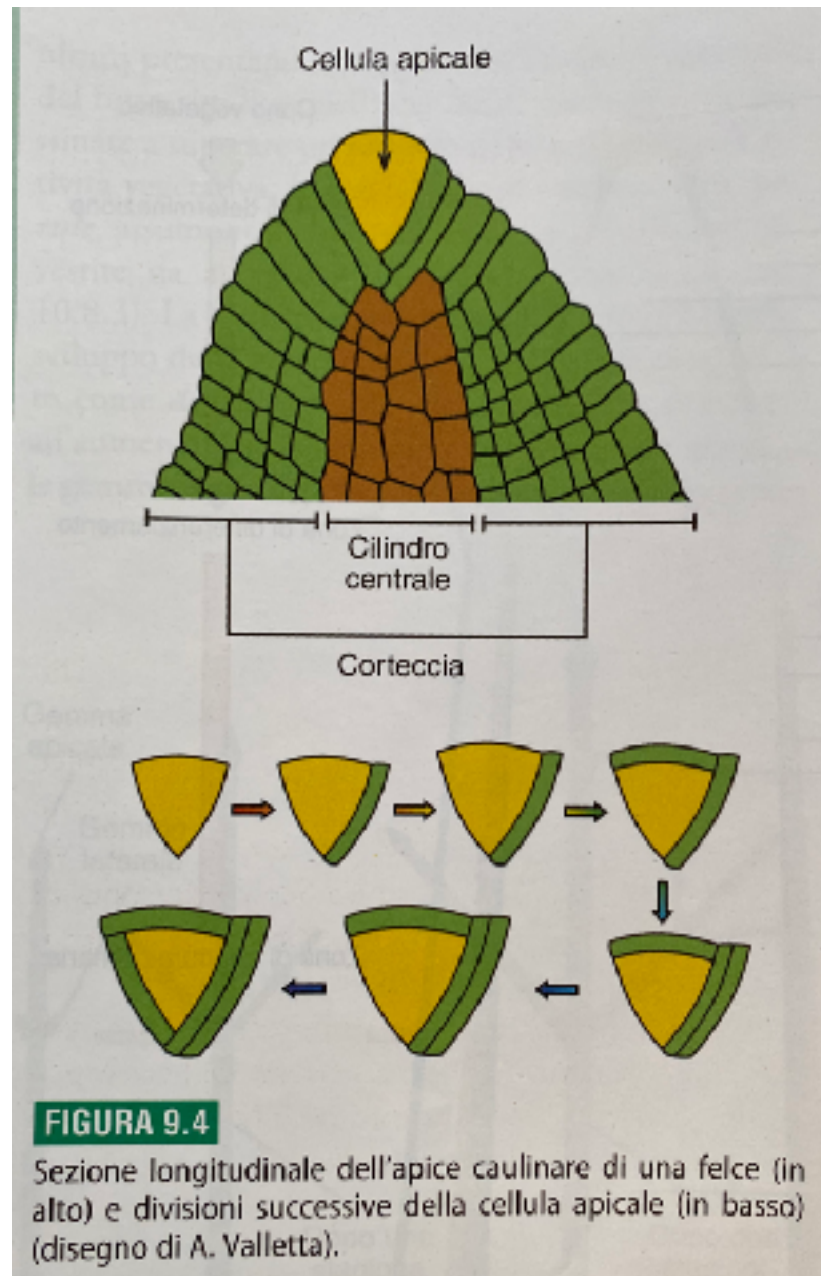
Il **cono vegetativo** da origine al corpo primario del fusto.
Questa sua azione si esplica per l'attività meristemica di:

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

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

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

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





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

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

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

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

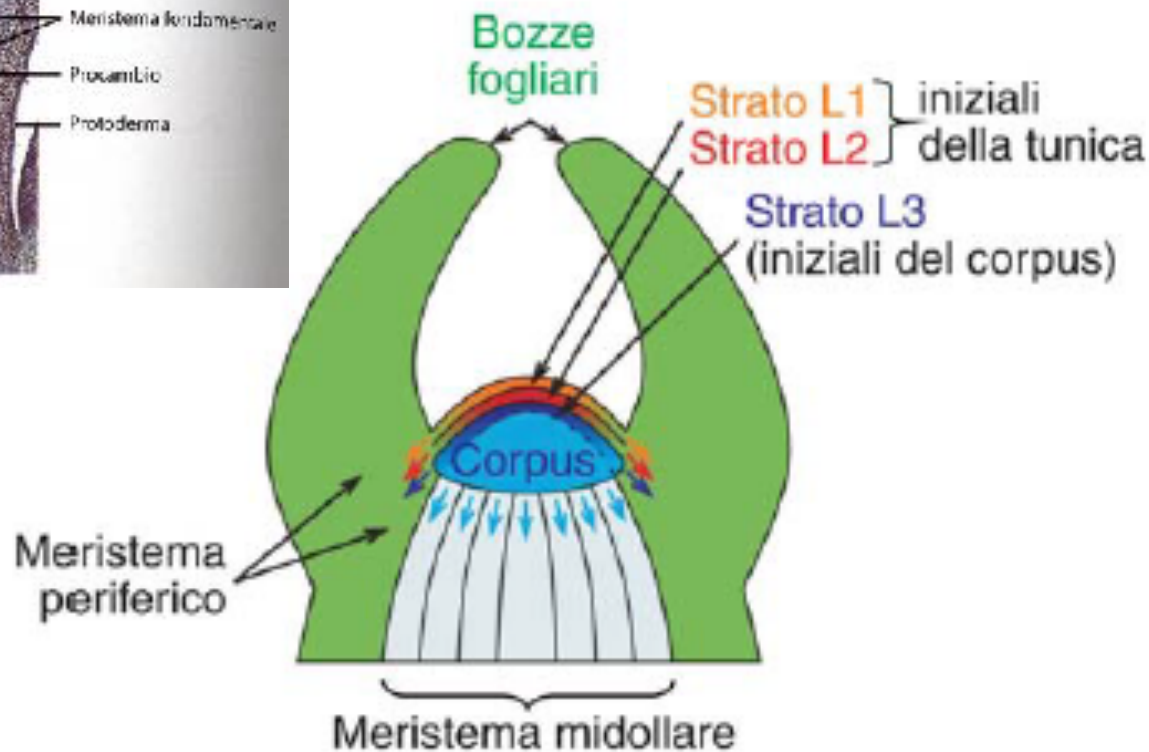
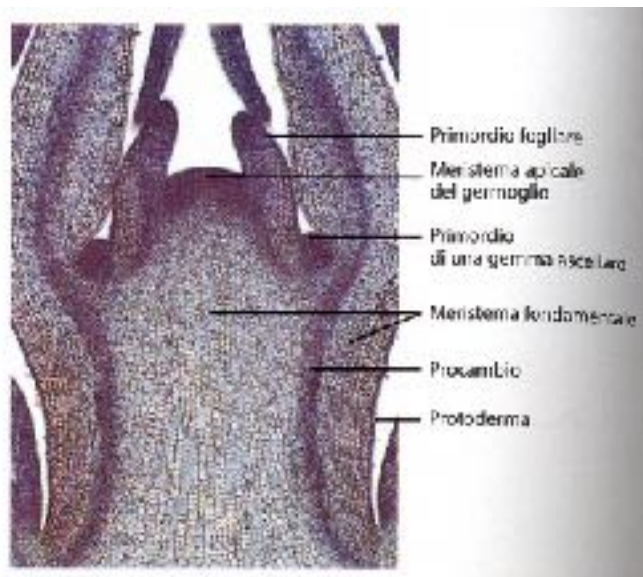


Figura 9.5

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

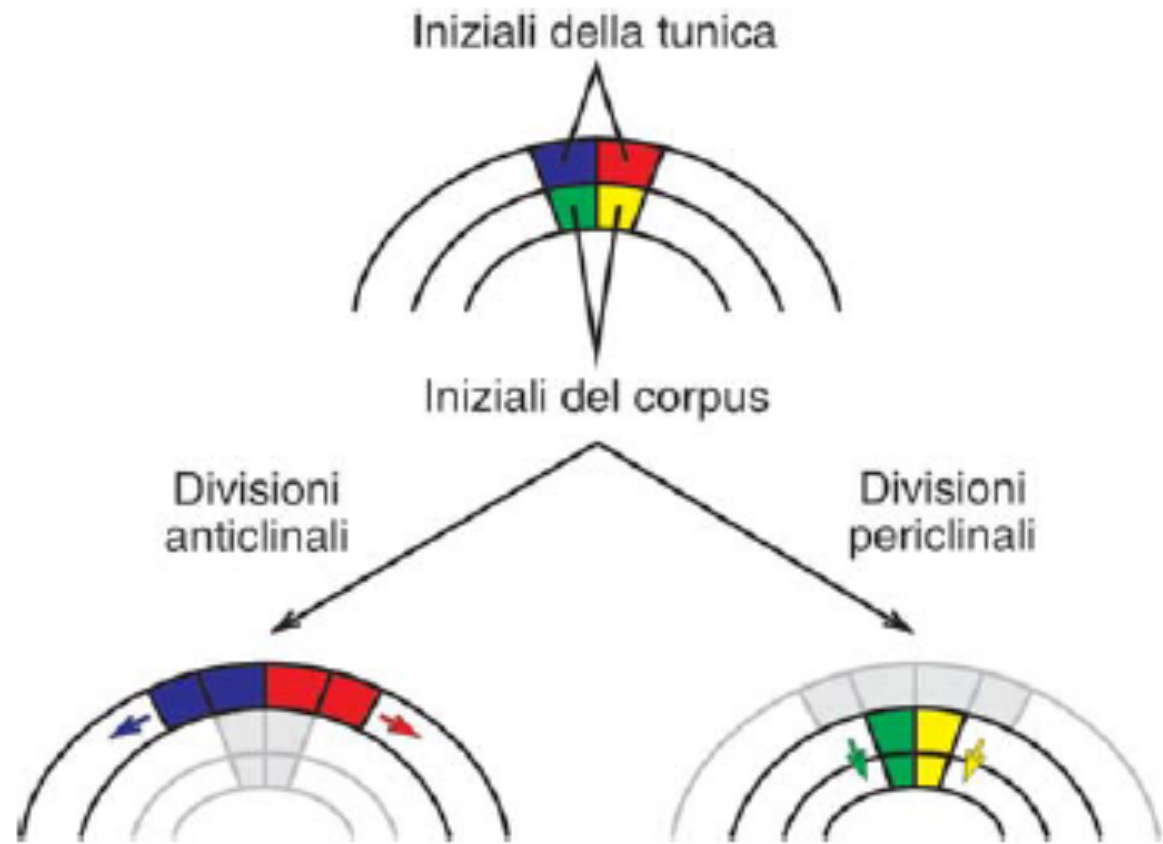


Figura 9.6

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



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

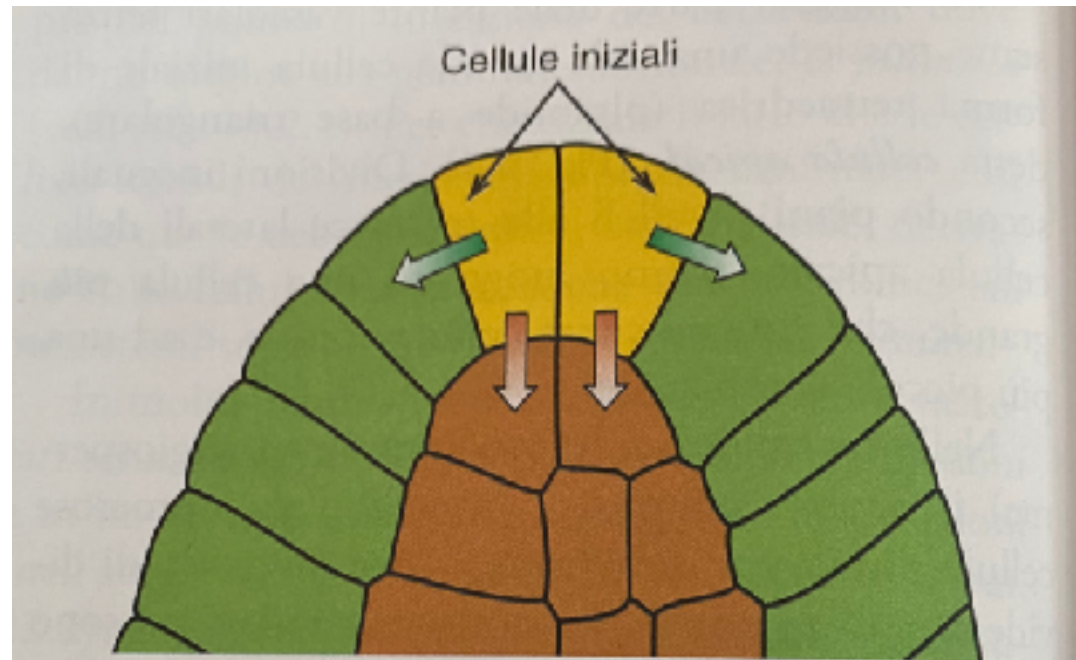


FIGURA 9.7

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



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

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

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

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

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

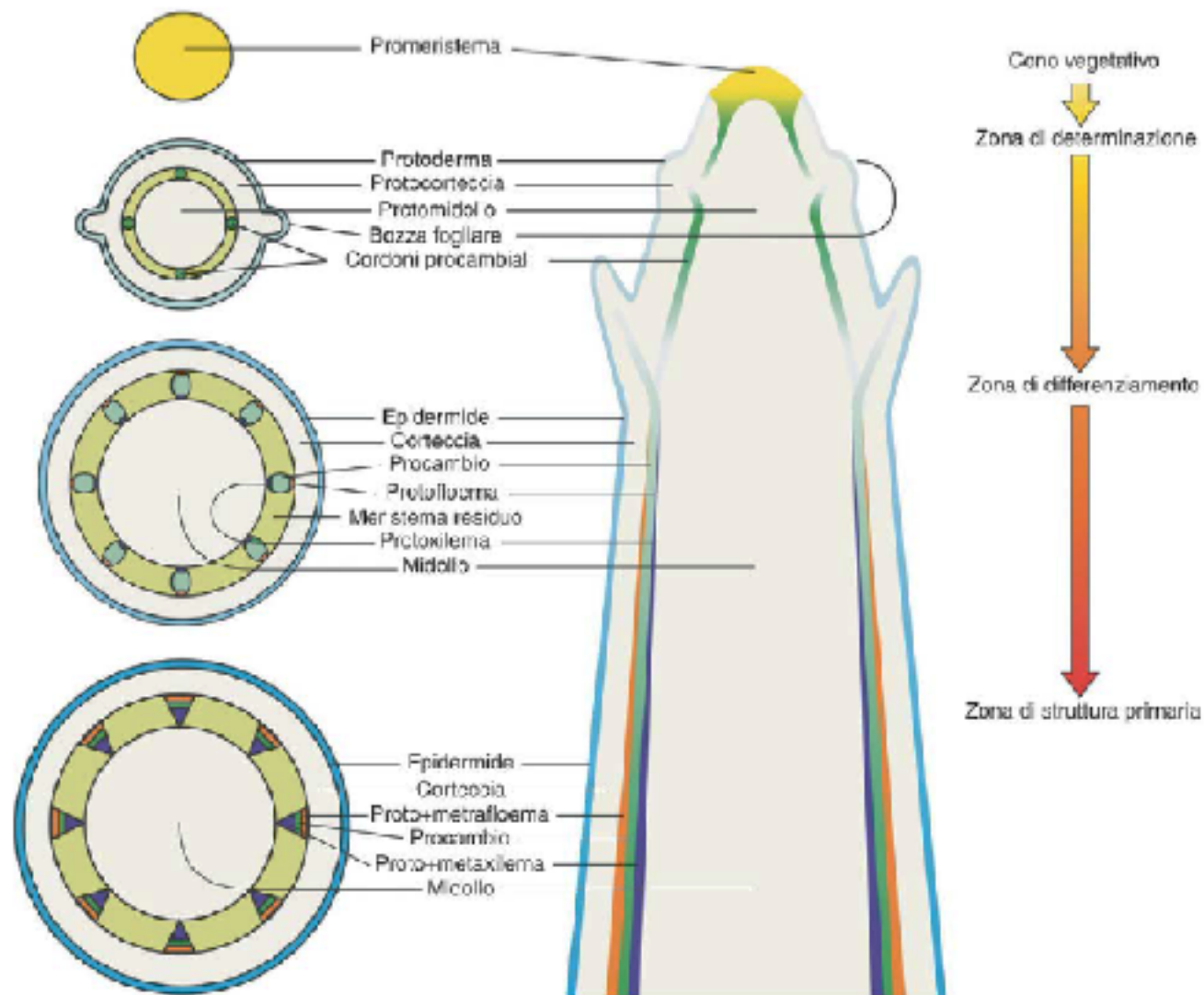


Figura 9.3
 Schema del corpo primario del fusto in sezione longitudinale (a destra) e sezioni trasversali a livello del cono vegetativo, della zona di determinazione, della zona di differenziamento e della zona di struttura primaria (a sinistra) (disegno di A. Valletta).



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.

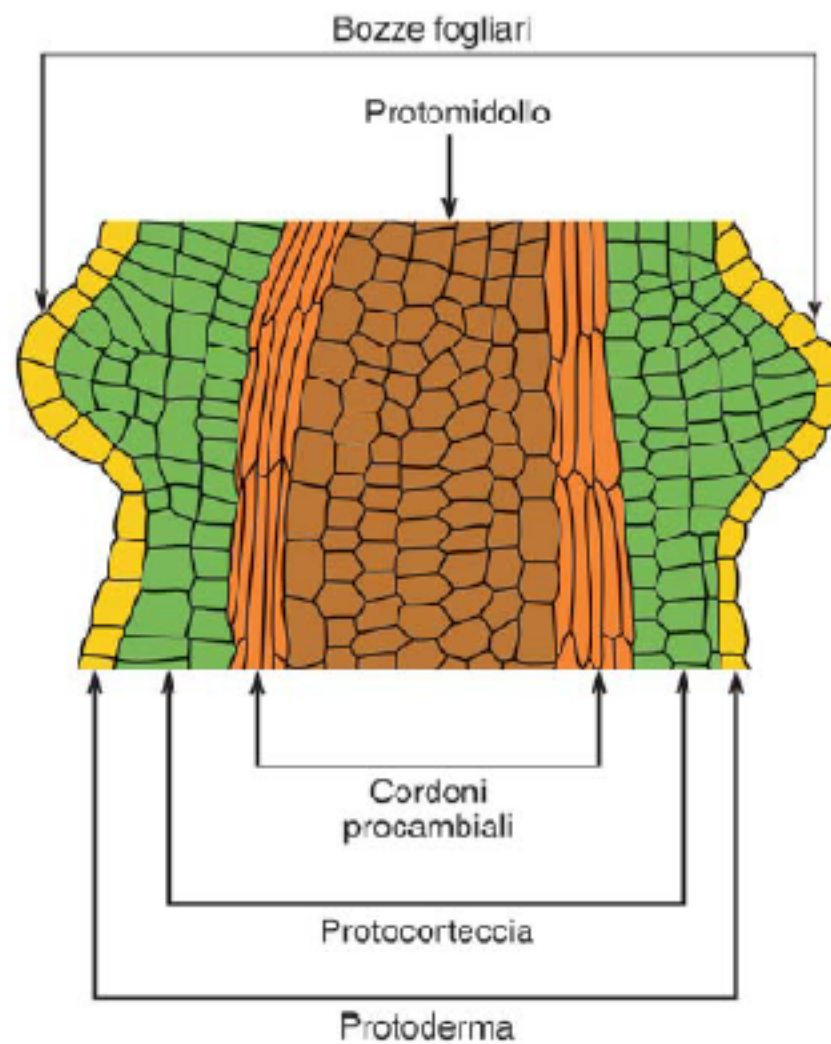
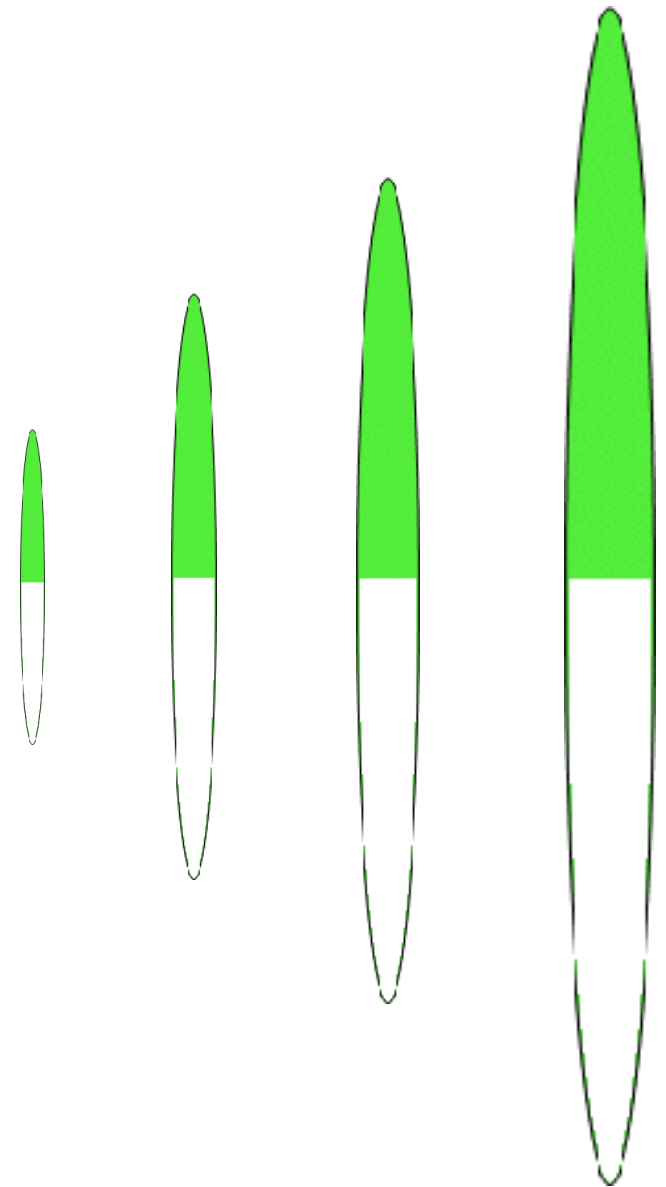


Figura 9.9

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



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

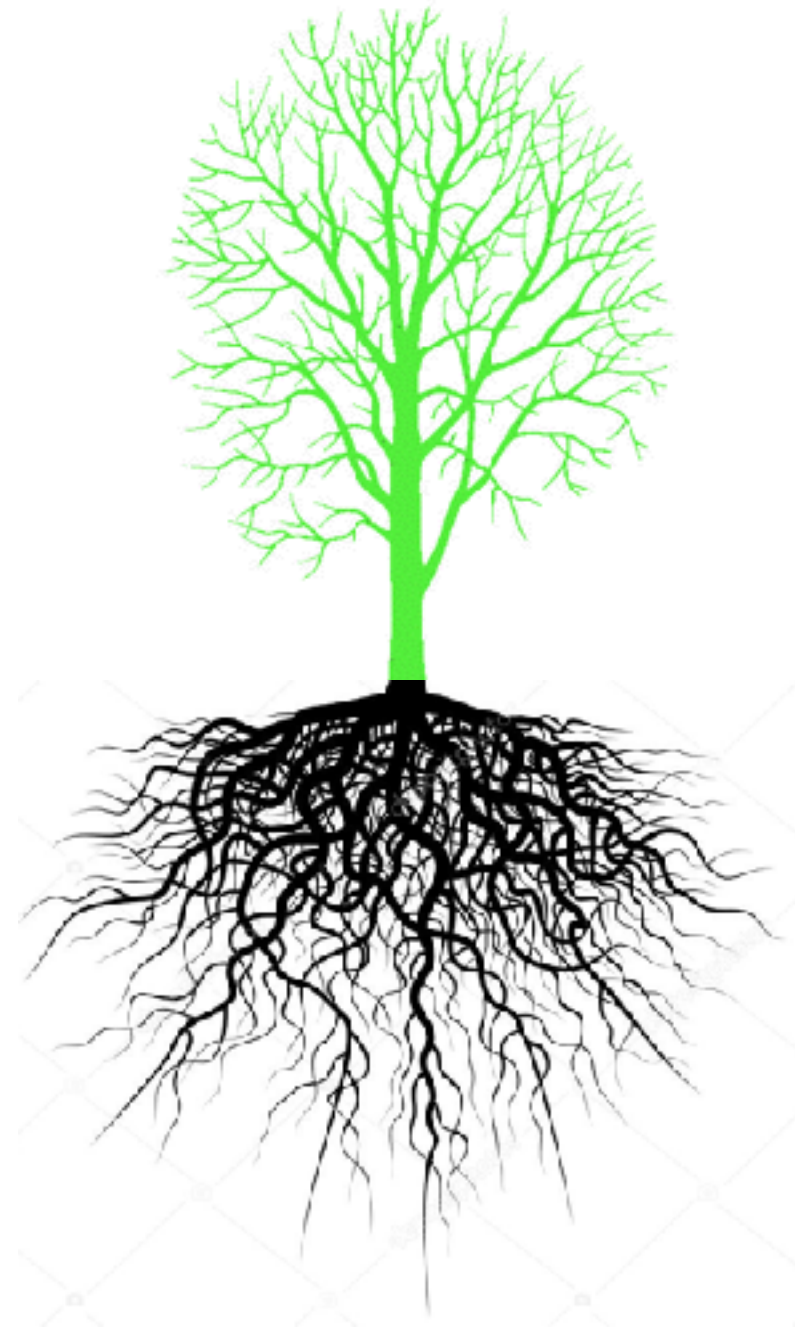


() ma attenzione a una importante eccezione su cui sarà necessario ritornare: alcune monocotiledoni pseudo-arboree!*



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.

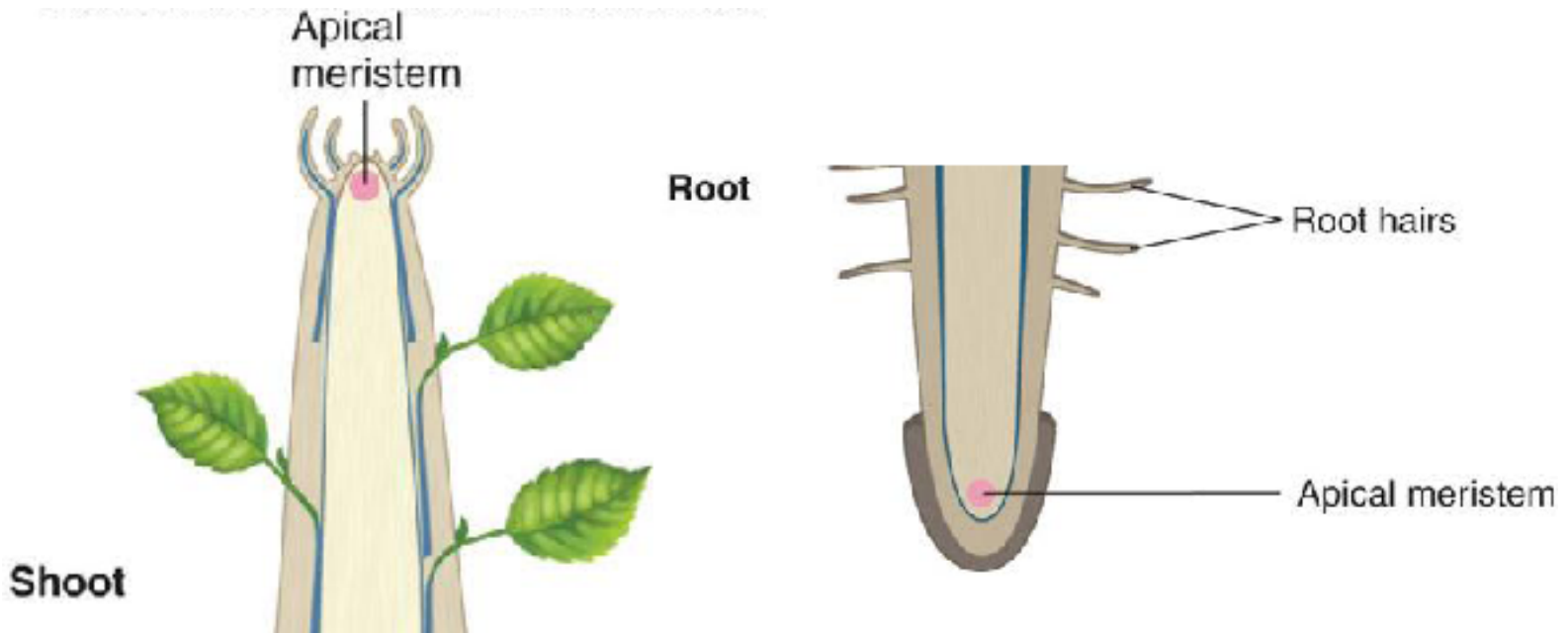
La forma derivante si dice “**DENDRITICA**”, cioè “a forma di albero” («*ma chi l'avrebbe mai detto?*»), e sarà “aperta”, con ogni parte che potrà – se necessario – crescere in maniera indipendente alle altre parti.





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.





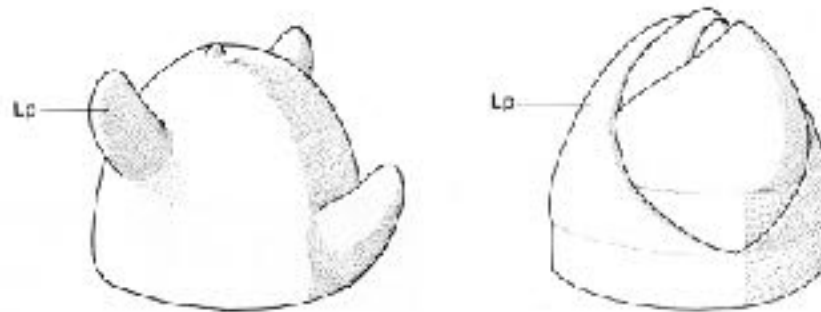
Tutti i **meristemi laterali** sono di fatto **MERISTEMI PRIMARI**, così definiti perché derivano direttamente dal tessuto embrionale, contrapponendosi ai cosiddetti **MERISTEMI SECONDARI** (tra cui anche i cosiddetti **MERISTEMI AVVENTIZI**) che derivano invece da cellule già adulte, quindi completamente 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**.

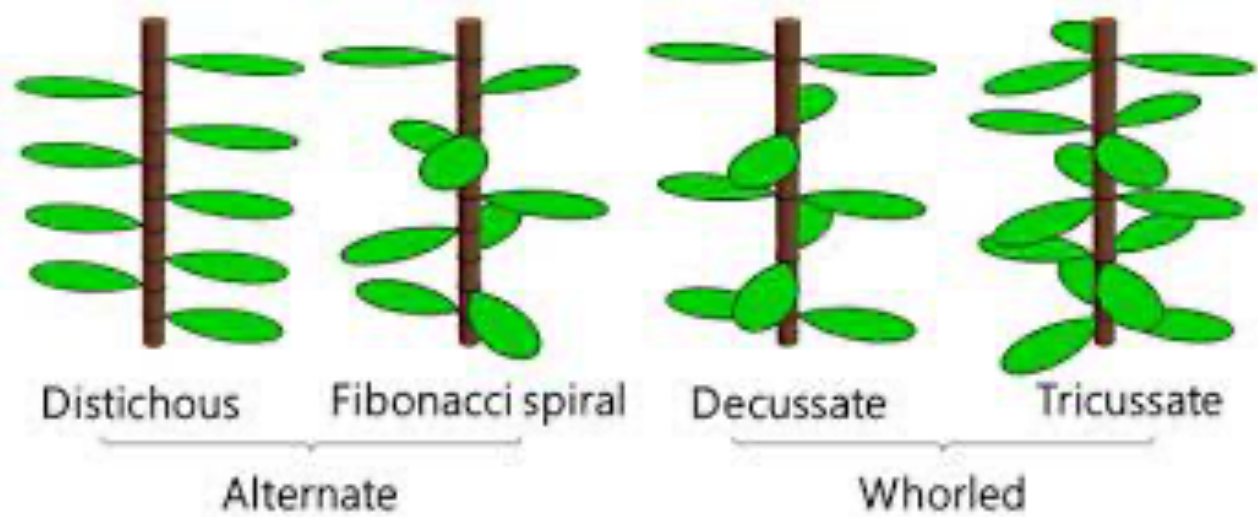




La **fillotassi** (*phyllon*=foglia + *taxis*=ordine) è la branca della botanica che studia l'ordine con cui le varie parti delle piante sono distribuite nello spazio. Questa è solitamente specie specifica.

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**.









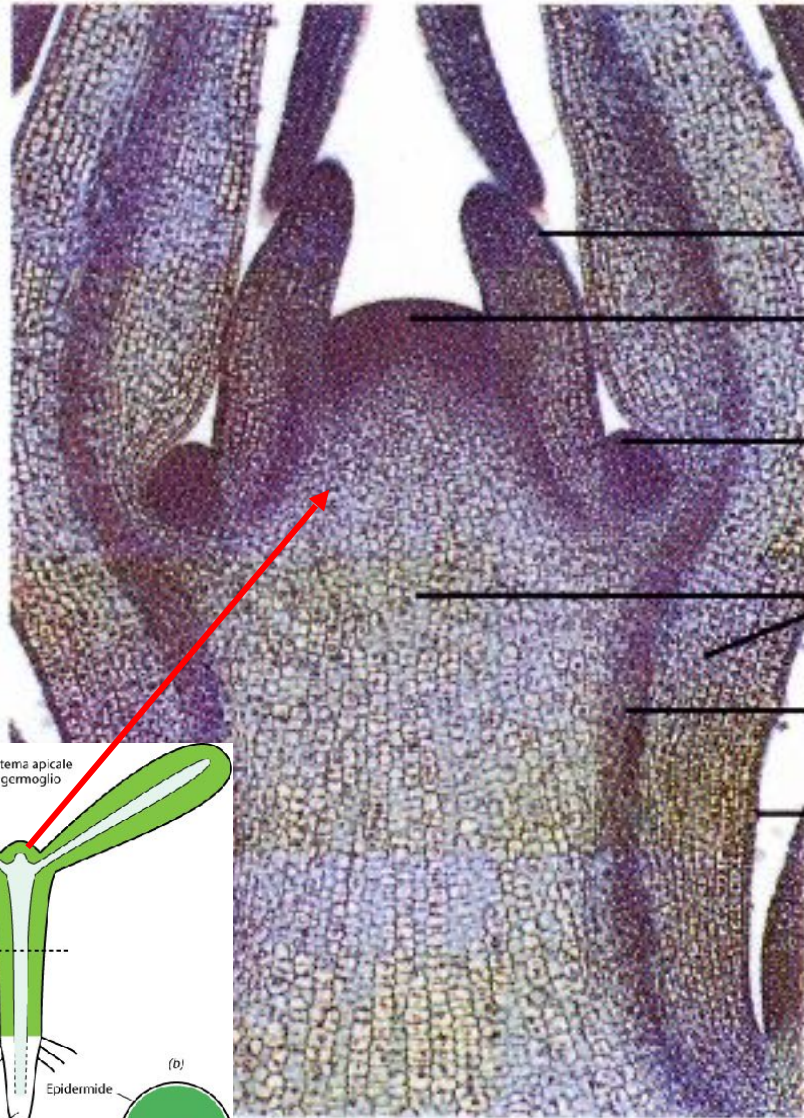


Filotassi alterna - Una foglia per nodo			
Monastica	Foglie unilaterali, disposte in una sola fila (AD=360°) (<i>Bubledurum rotundifolium</i>)		 Monastica
Spiromonastica	Foglie disposte in una sola fila con leggera torsione tra ogni nodo		
Alterna distica	Foglie disposte in due file (AD = 360 x 1/2 = 180°) (<i>Ulmus glabra</i>) (<i>Arundo donax</i> , <i>iris</i> , <i>alfa</i> , <i>zen</i> , ecc.)		 Distica
Spirodistica	Foglie disposte in due file con una leggera torsione tra ogni nodo		
Alterna tristica	Foglie disposte in tre file fra di loro filotassica 1/3 (AD = 360° x 1/3 = 120°) (<i>Ainus</i> , <i>Citrus</i> , <i>Corylus</i>)		 Tristica
Spirotristica	Foglie disposte in tre file con una leggera torsione tra ogni nodo		
Spiralata o elicoidale	Foglie sparse, disposte in più di tre file a differente altezza: Pentastica o Quinconciale: 5 file AD= 360° x 2/5 = 144° (<i>Quercus</i> , <i>Prunus armeniaca</i>) Ottastica: 8 file AD= 360° x 3/8 = 135° <i>Populus</i> , <i>Pyrus</i> Decatristica: 13 file AD= 360° x 5/13 = 138°27' <i>Hypophyae</i> , <i>Licium</i>		 Pentastica o Quinconciale

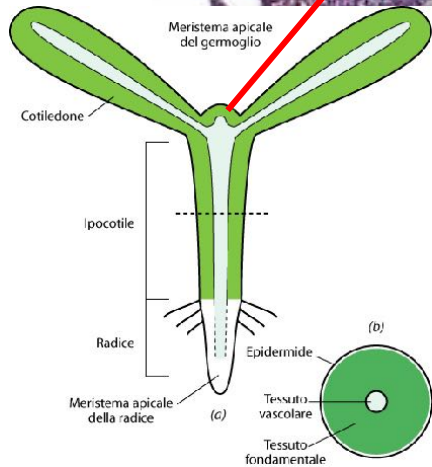


Fillotassi opposta o decussata: 2 Foglie opposte x nodo

<p>Decussata distica</p>	<p>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>)</p>		 <p><i>Lysimachia nummularia</i></p>
<p>Decussata tetrastica</p>	<p>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>.)</p>		 <p><i>Euphorbia lathyris</i></p>
<p>Decussata spiralata o Bijugata</p>	<p>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.</p>		 <p><i>Veronica officinalis</i></p>



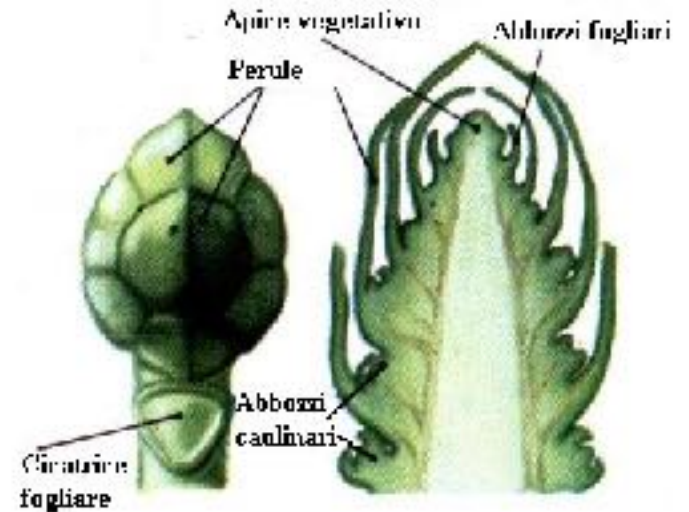
- Primordio fogliare
- Meristema apicale del germoglio
- Primordio di una gemma ascellare
- Meristema fondamentale
- Procambio
- Protoderma





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.

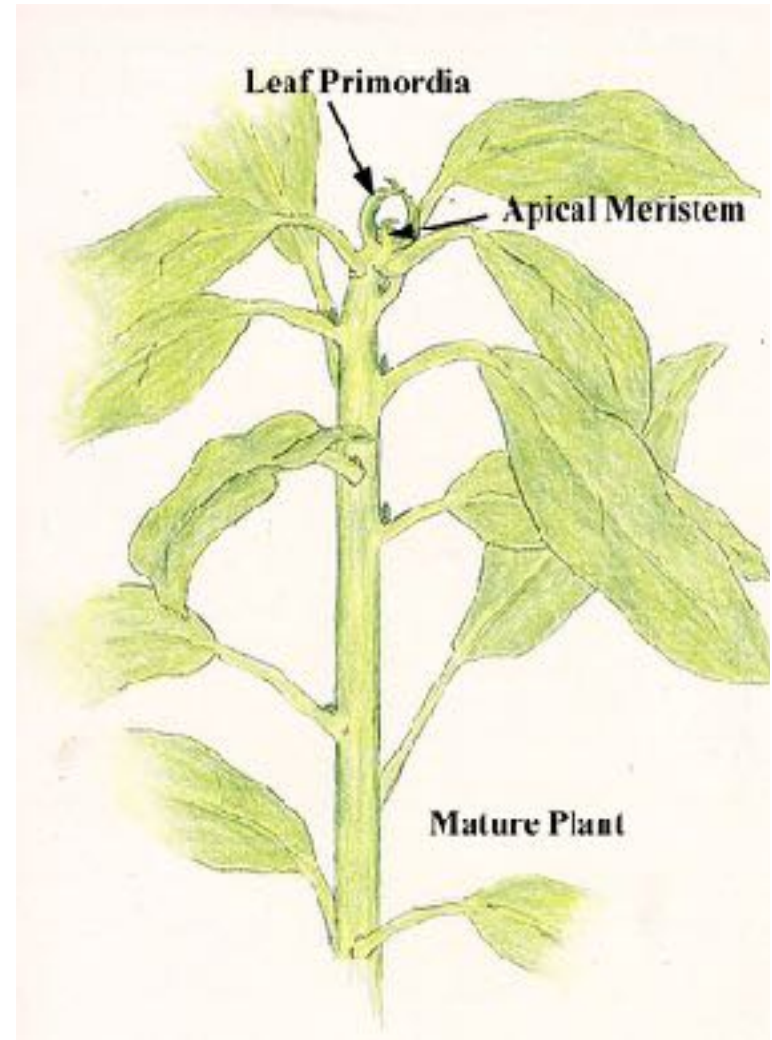
Se la crescita si deve arrestare, alcuni di questi elementi possono opportunamente modificarsi in strutture di protezione vere e proprie, le PERULE, a protezione del meristema formando la **gemma svernante**.

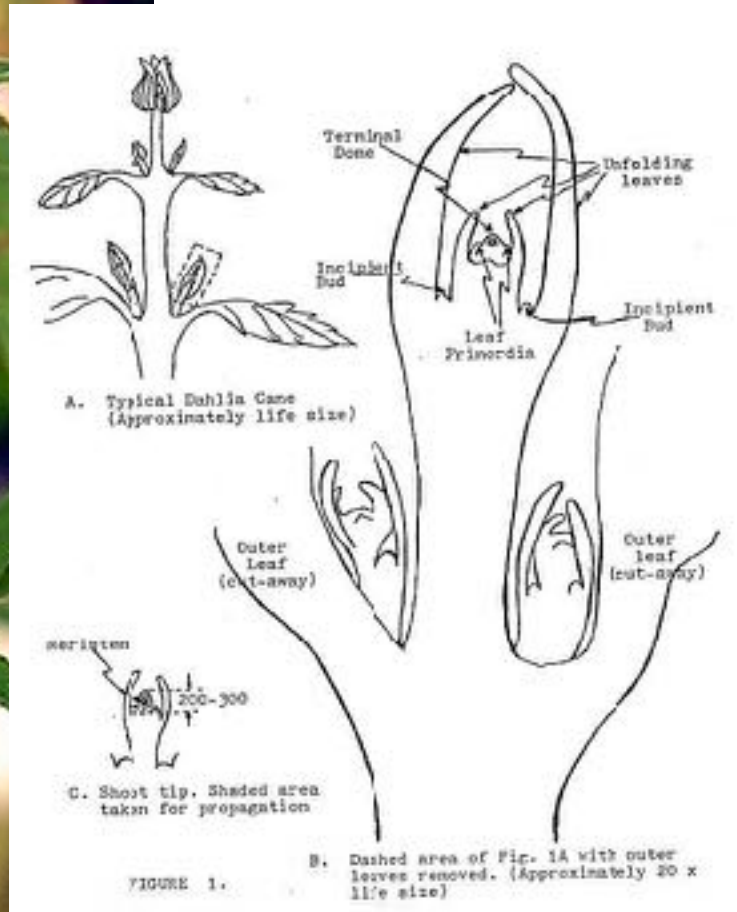
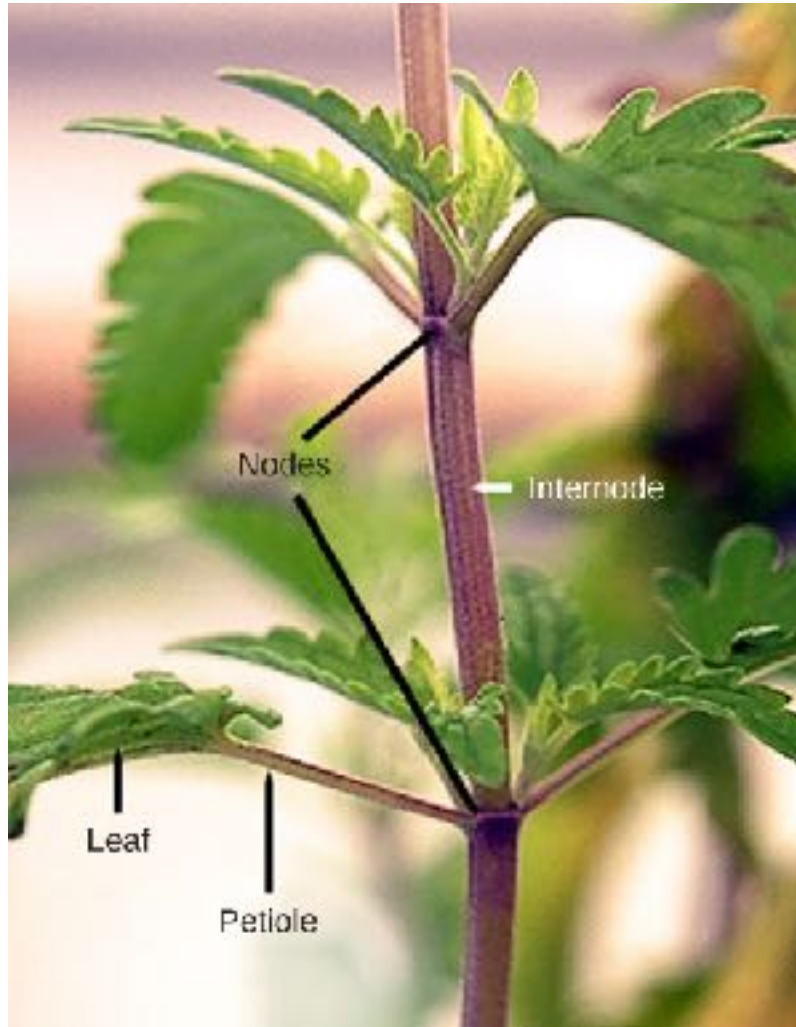






Ma è all'**ascella superiore di ciascun abbozzo fogliare** che succede qualcosa di più interessante ancora. Nelle spermatofite infatti delle cellule meristematiche residue danno origine a un nuovo apice meristemato laterale, che si può in genere riconoscere quando la fogliolina è già abbastanza sviluppata. 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).



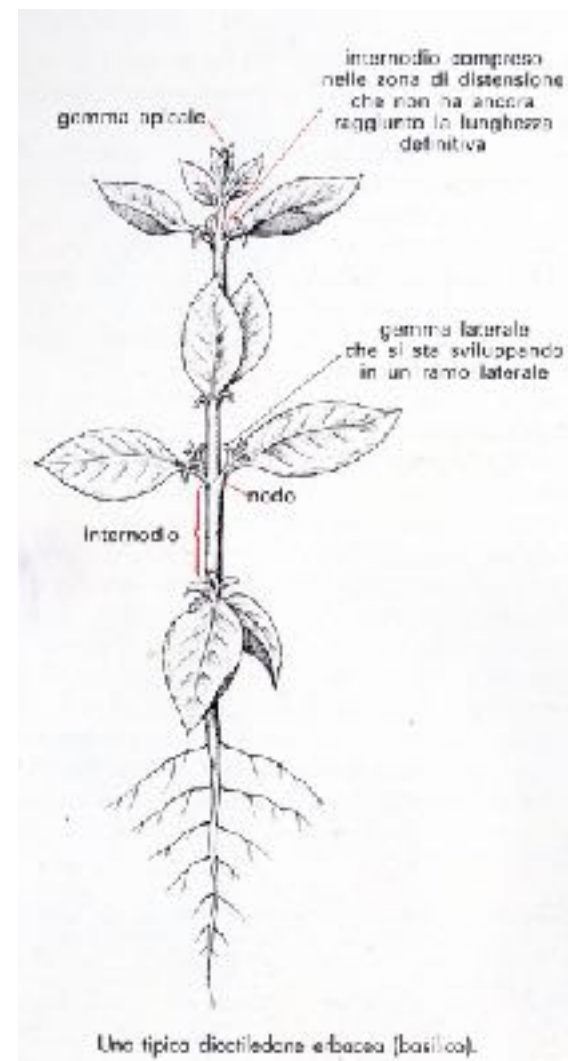


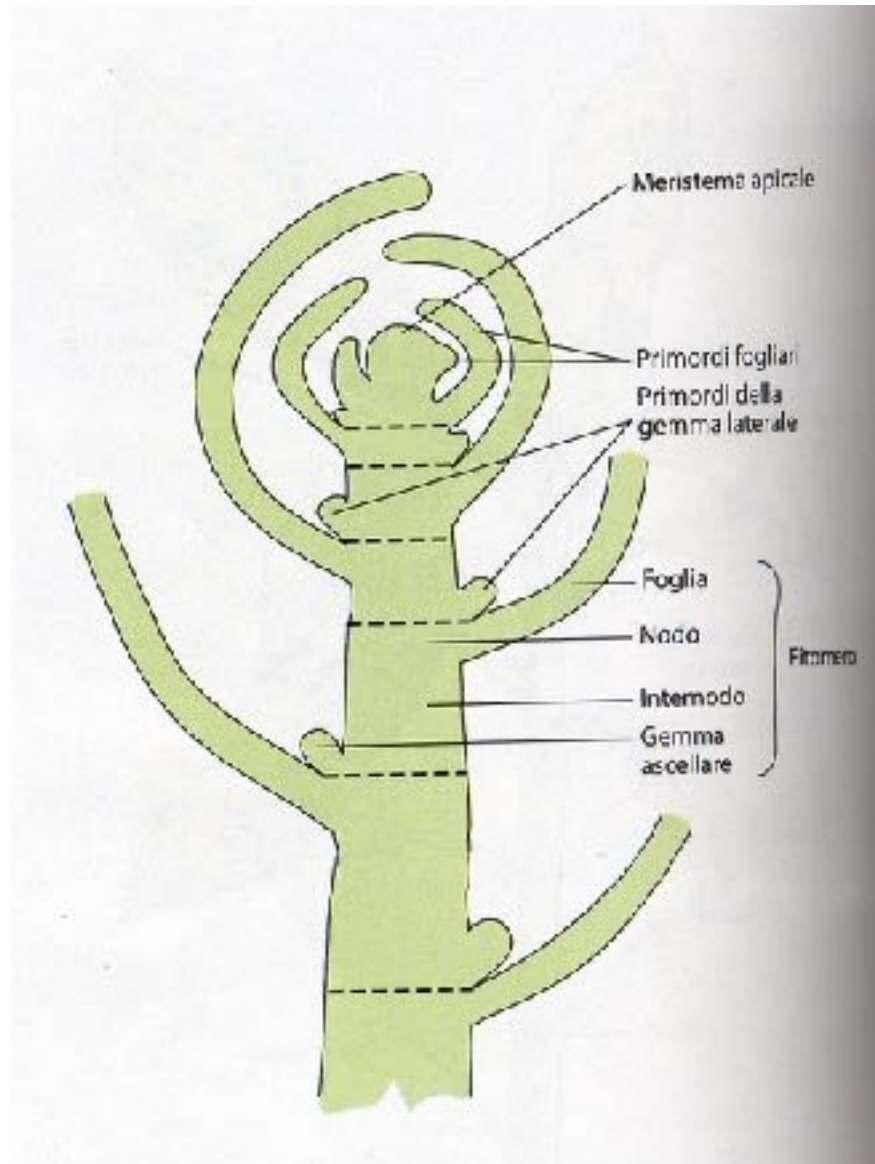


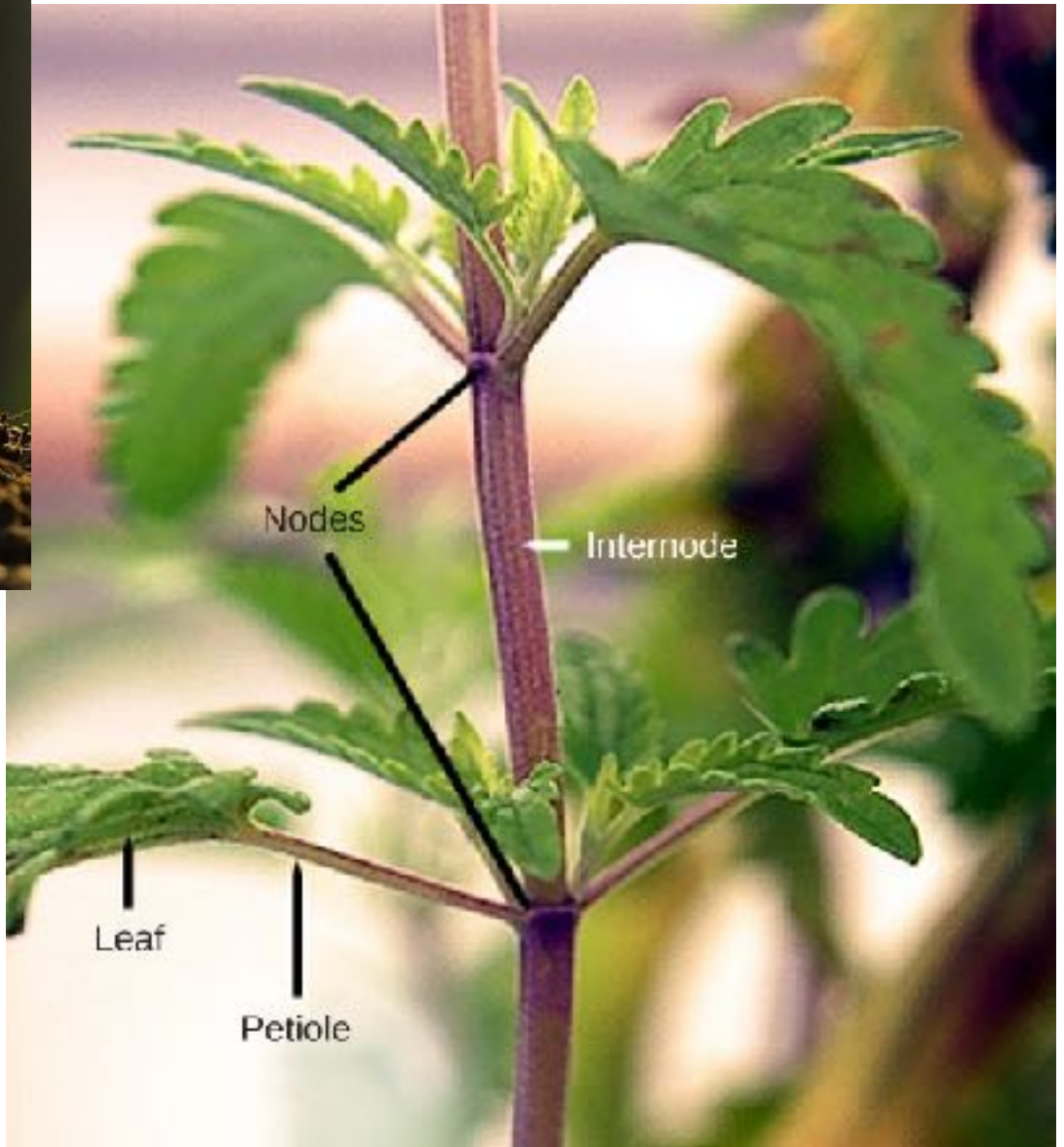
I fitomeri, metameri vegetali

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.





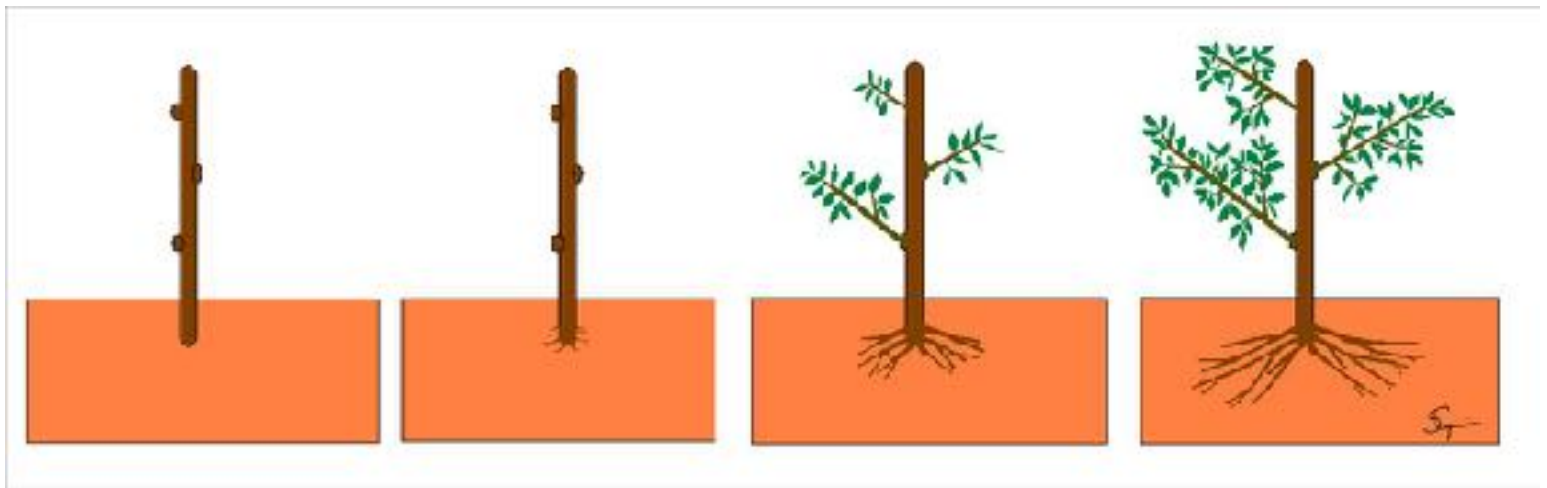




Castanea sativa



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



Senza gibberelline



Con gibberelline

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.).

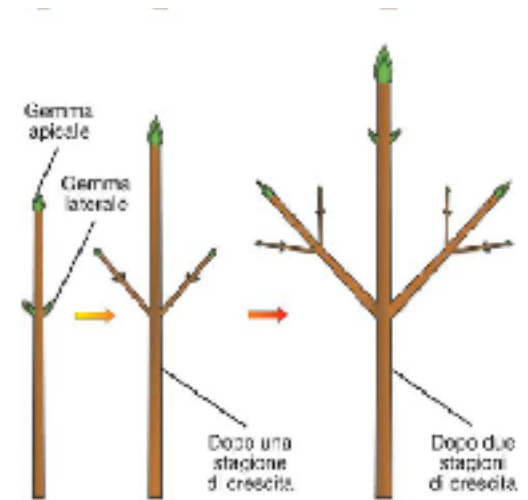
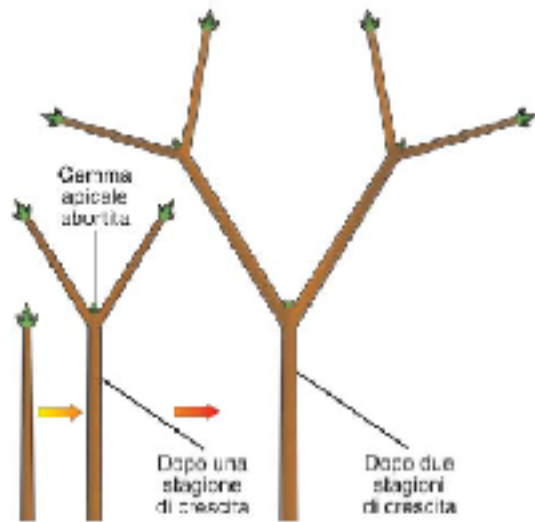


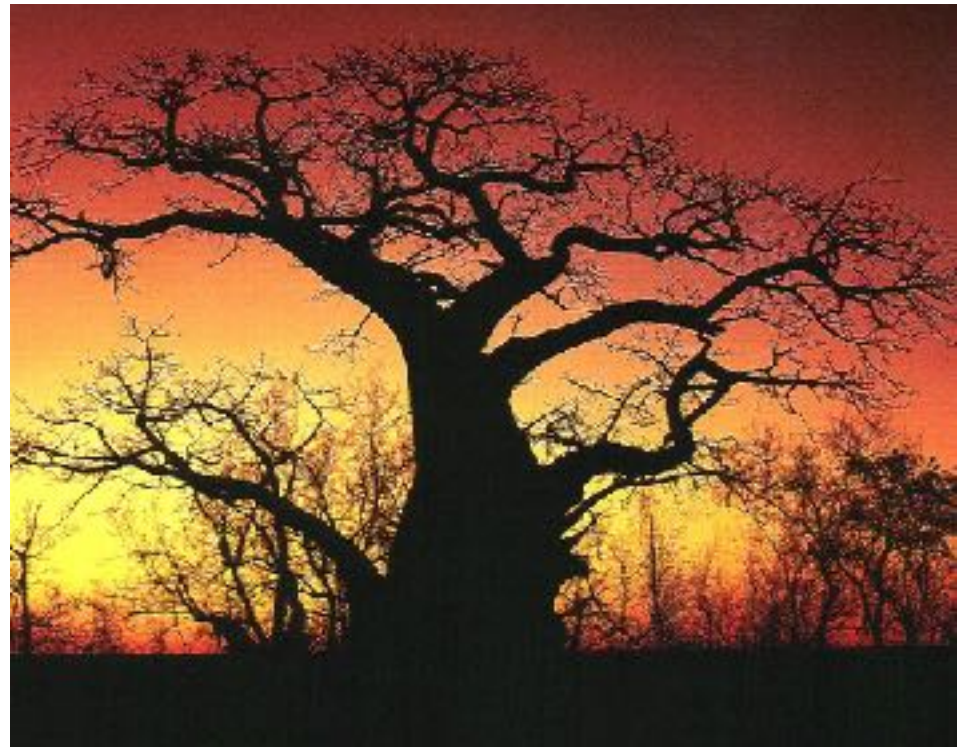
Figura 9.2
Rappresentazione schematica della ramificazione monopodiale

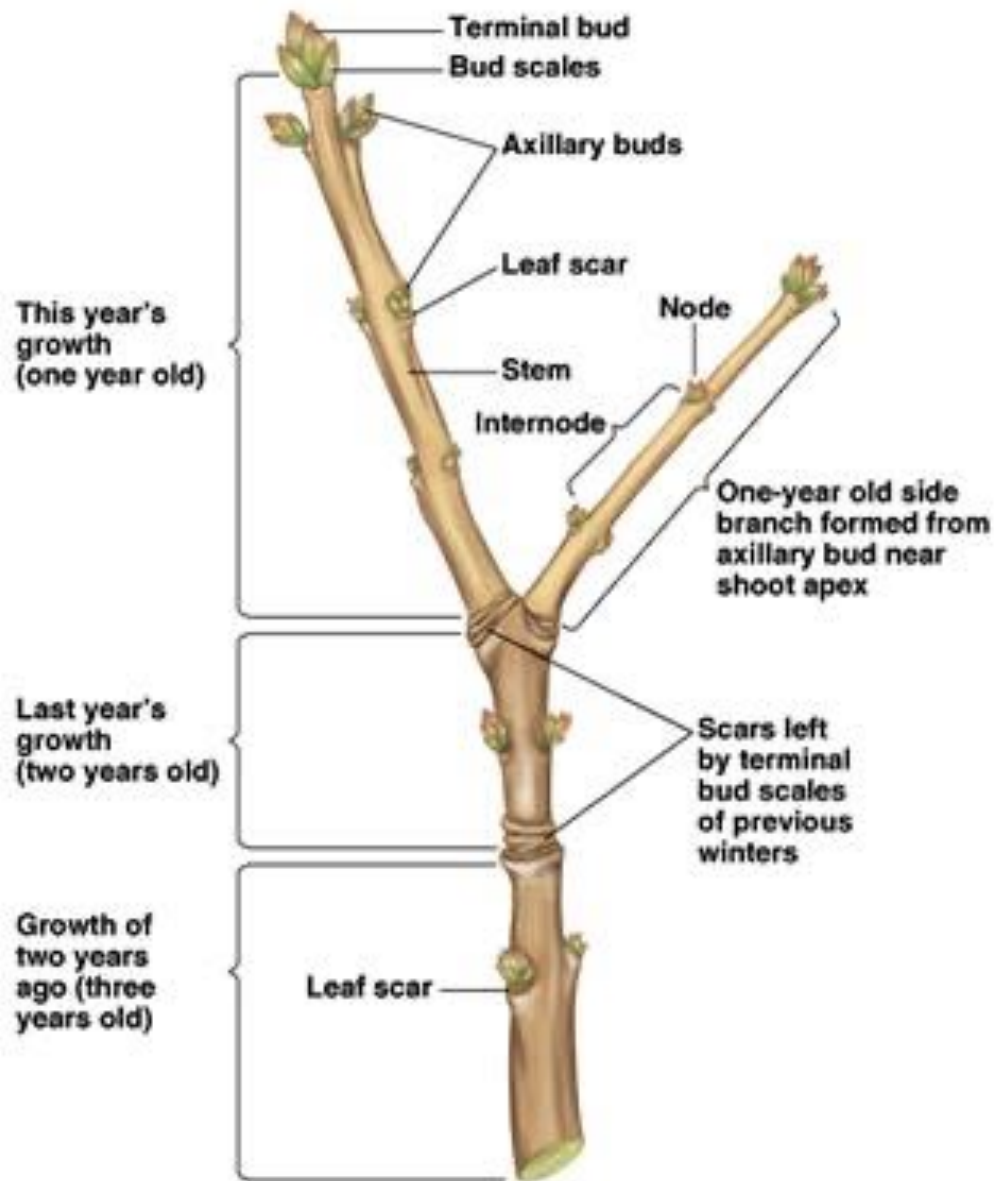
In alcune piante la dominanza dell'apice caulinare dura tutta la vita: è il caso di molte conifere, che hanno accrescimento **MONOPODIALE**.

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).

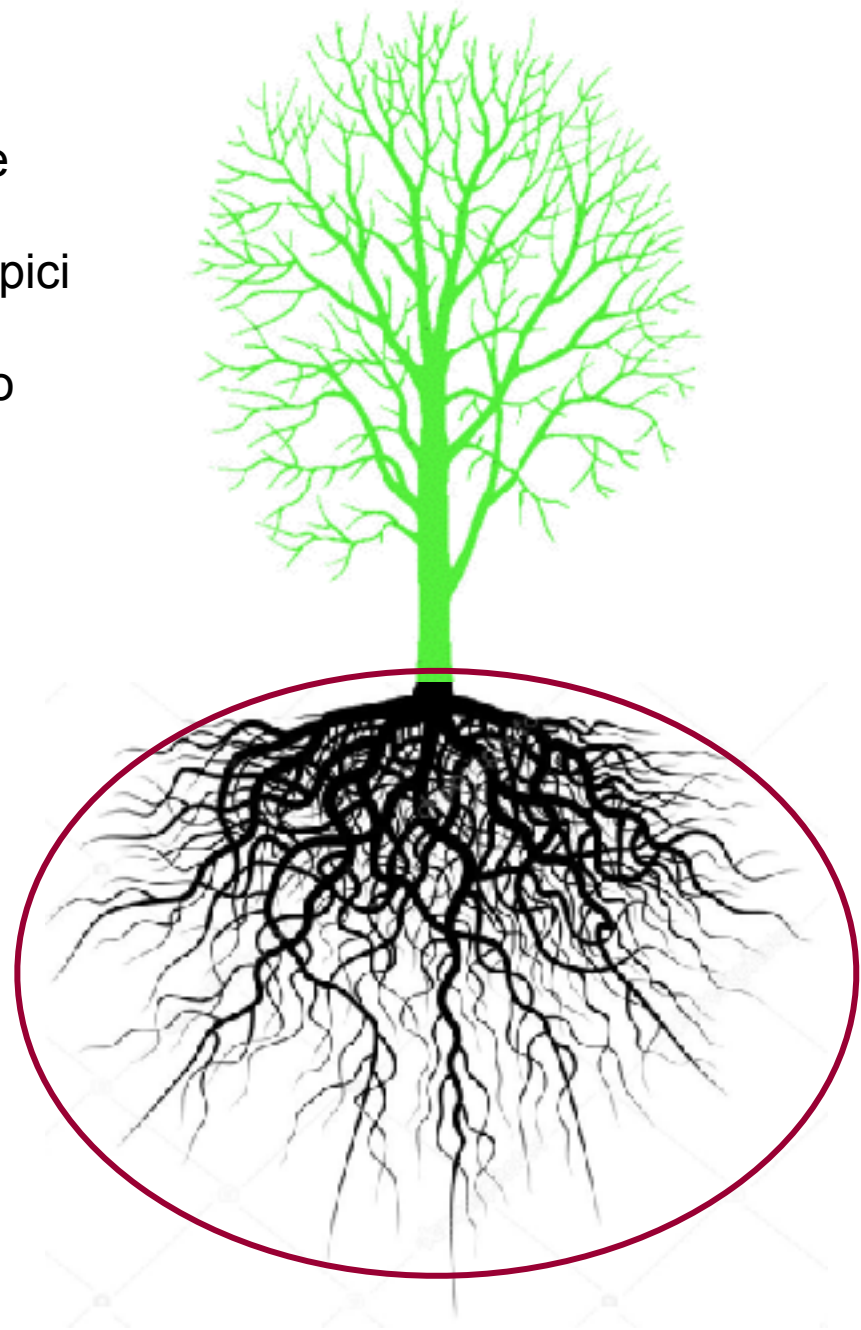


Rappresentazione schematica della ramificazione simpodiale

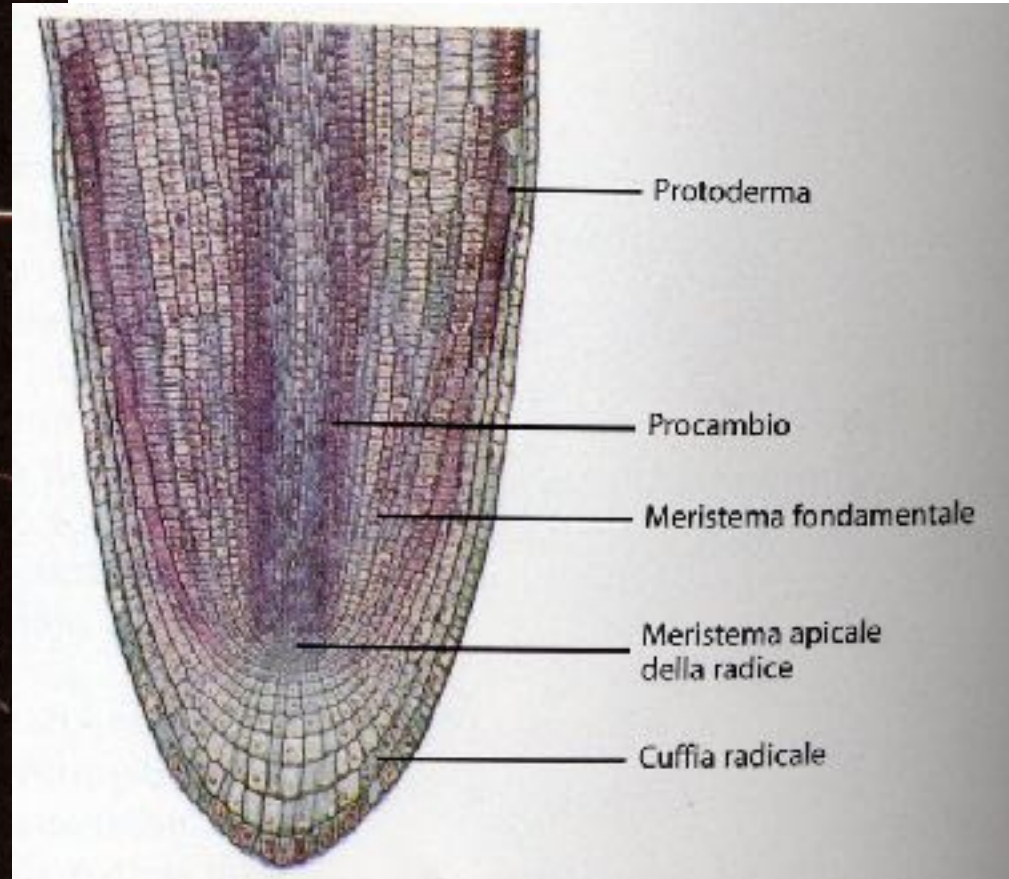


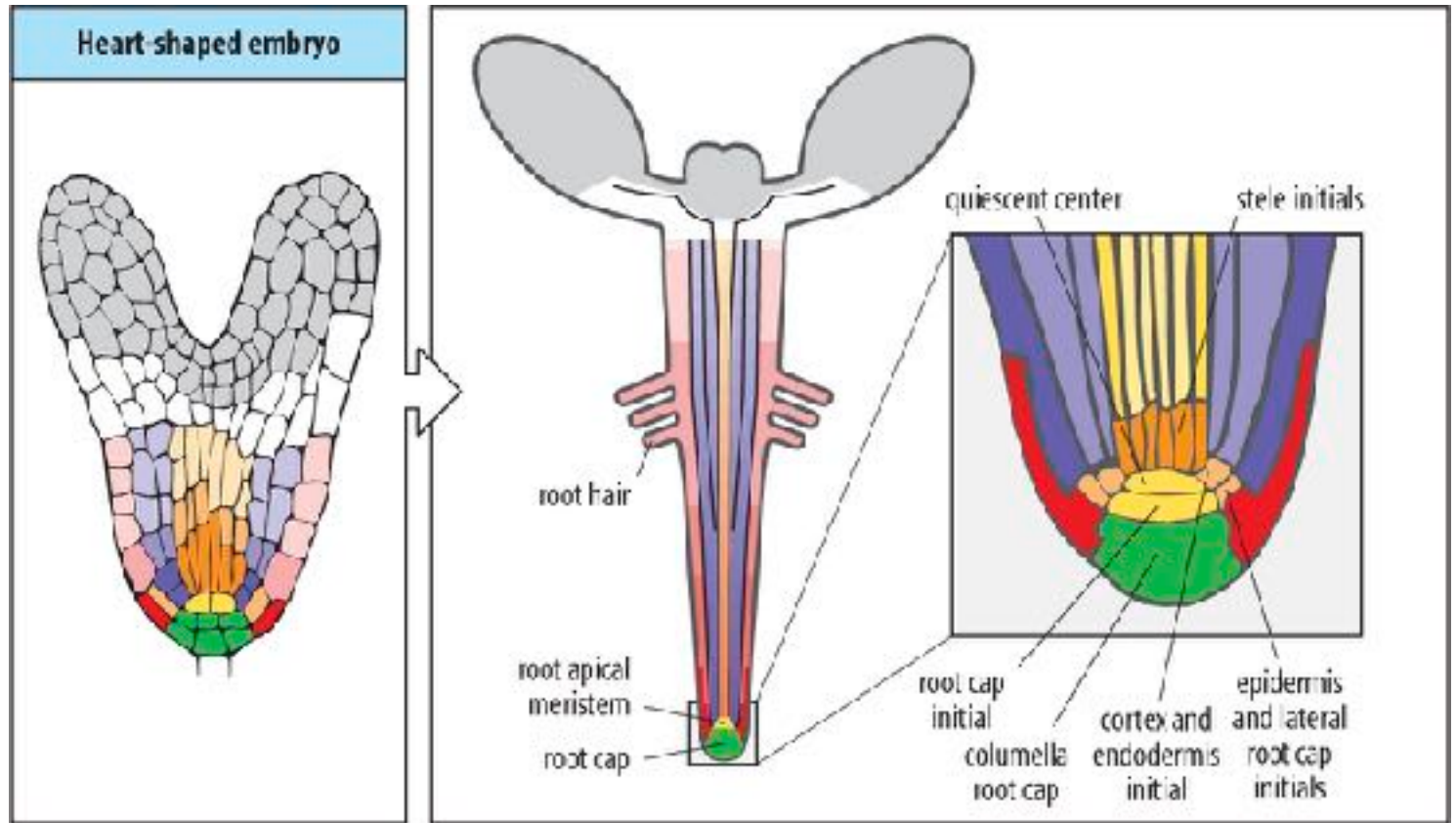


L'aumento in complessità del sistema radicale avviene anche grazie a un processo di moltiplicazione del numero di apici vegetativi, ma secondo uno schema molto diverso da quello descritto per la parte aerea.



APPARATO RADICALE





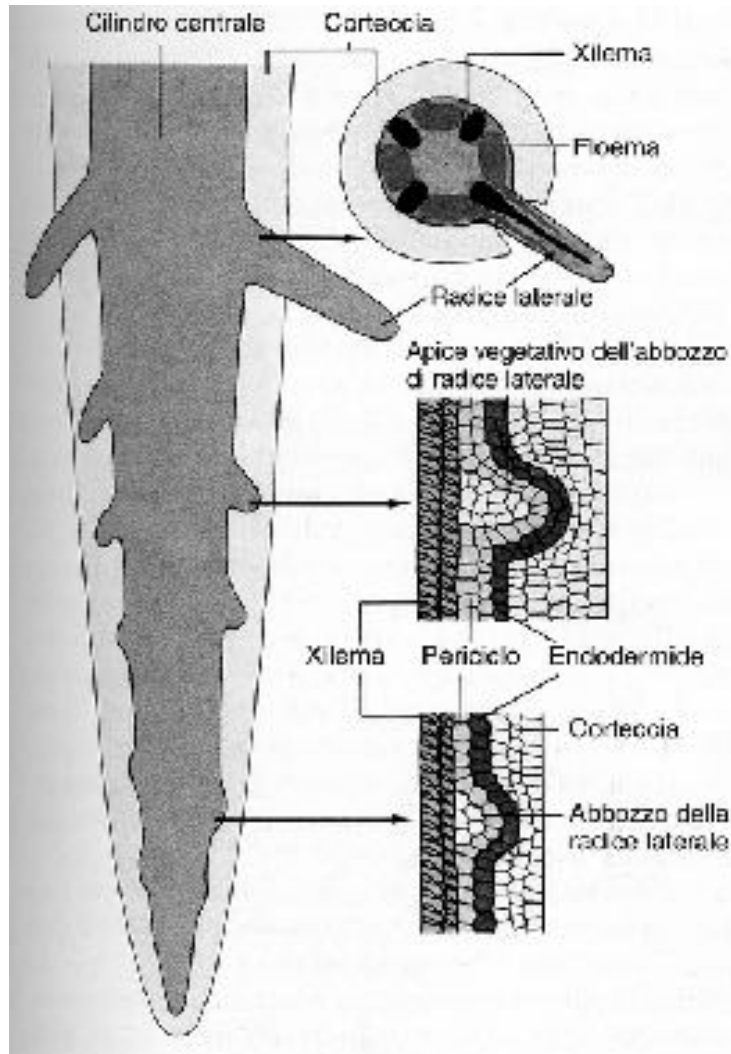


Le radici laterali dell'apparato radicale si formano in maniera completamente diversa da quanto visto nel caule.

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.).

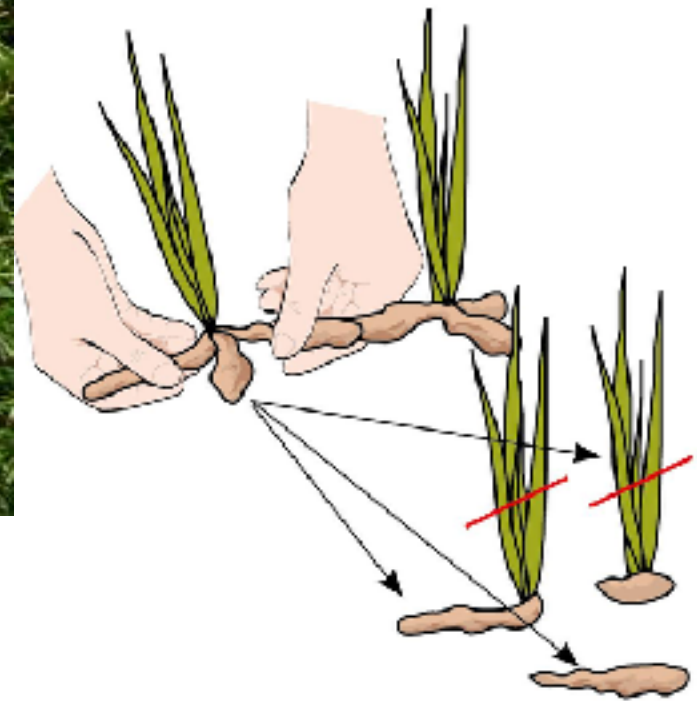
I **bulbi** sono germogli modificati, con fusto molto accorciato. La funzione di riserva è svolta dalle foglie avvolte intorno alla gemma apicale, dette **catafilli** (ad esempio, la cipolla, *Allium cepa*).



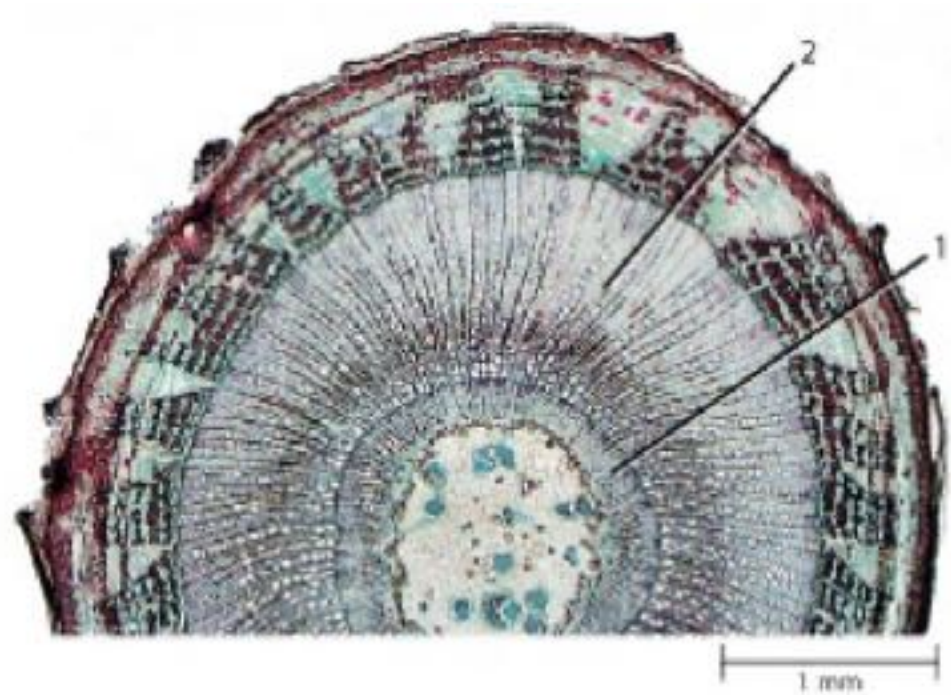
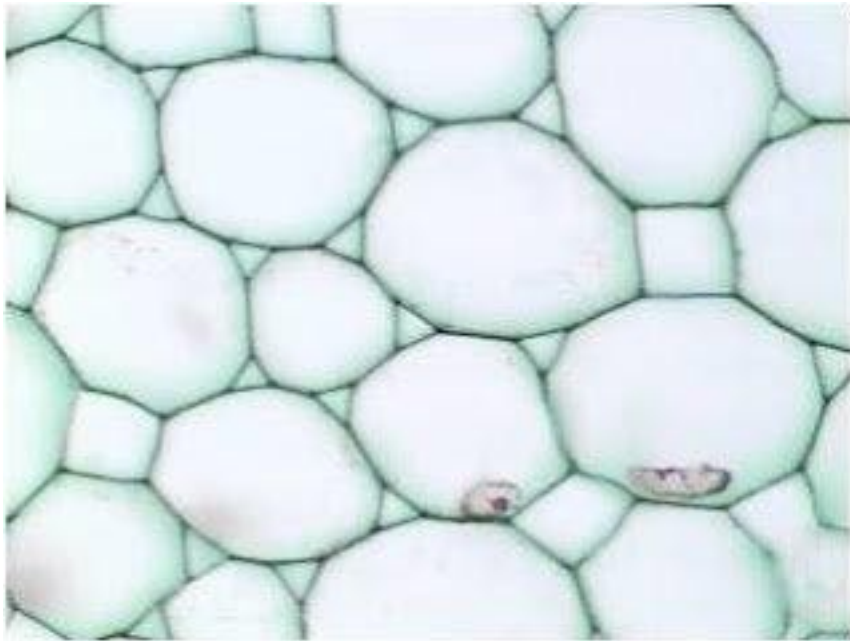
Nei **bulbo-tuberi** la funzione di riserva non è svolta da catafilli, ma dal fusto carnoso. Un esempio della nostra flora è il genere *Crocus*.



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.



Istologia e anatomia vegetale

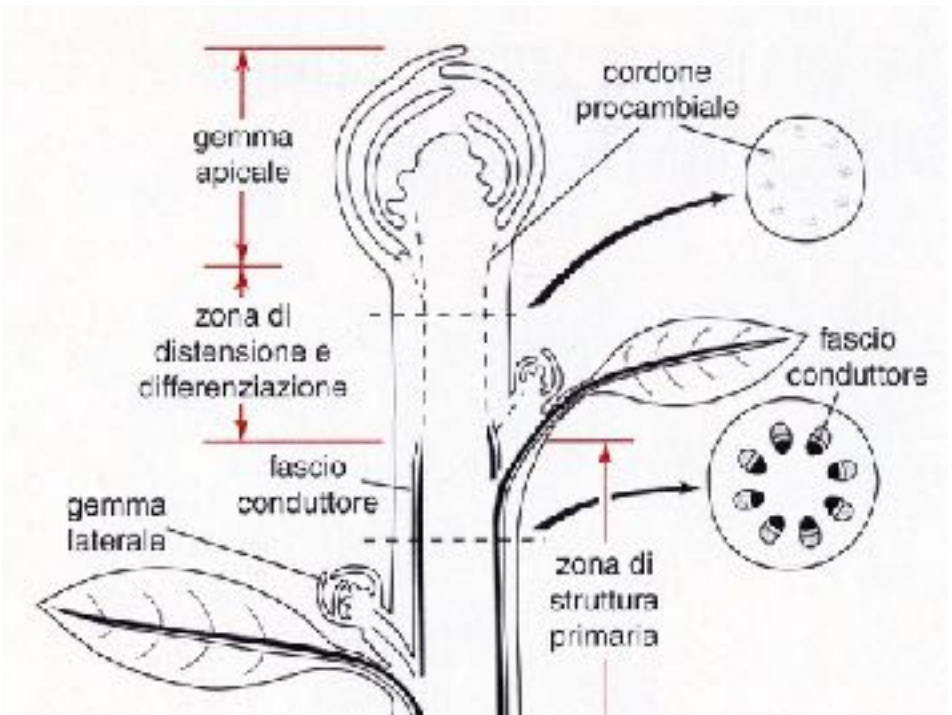




La crescita in dimensioni di una pianta avviene grazie a:

- Un aumento del numero di cellule a livello dei meristemi (divisioni mitotiche)
- Un successivo aumento (notevole) delle dimensioni cellulari, spesso in una direzione prevalente (distensione)
- La progressiva differenziazione delle singole cellule a formare tessuti (talvolta complessi) con specifiche funzioni in seguito ad un processo di determinazione.

I tessuti quindi daranno origine ai diversi organi.





I tessuti vegetali possono essere classificati in:

1. TESSUTI MERISTEMATICI

Costituiti da cellule che conservano la capacità di dividersi attivamente per mitosi.

Da esse traggono origine tutti gli altri tipi di tessuti

2. TESSUTI ADULTI (O DEFINITIVI)

Costituiti da cellule completamente differenziate, che (salvo rare eccezioni) non si dividono.



TESSUTI MERISTEMATICI

In base all'origine si distinguono in primari e secondari.

TESSUTI MERISTEMATICI PRIMARI: derivano direttamente dal tessuto embrionale.

Sono costituiti di cellule in attiva divisione, piccole, isodiametriche

La parete primaria è assente, o sottile. Il nucleo è grande, e il citoplasma contiene abbondanti ribosomi e mitocondri.

I plastidi non sono ancora differenziati (“pro-plastidi”) e vi sono numerosi piccoli vacuoli dispersi.

Esempi sono i meristemi apicali e laterali dei germogli e della radice.

Danno origine ai tessuti della struttura primaria della pianta.



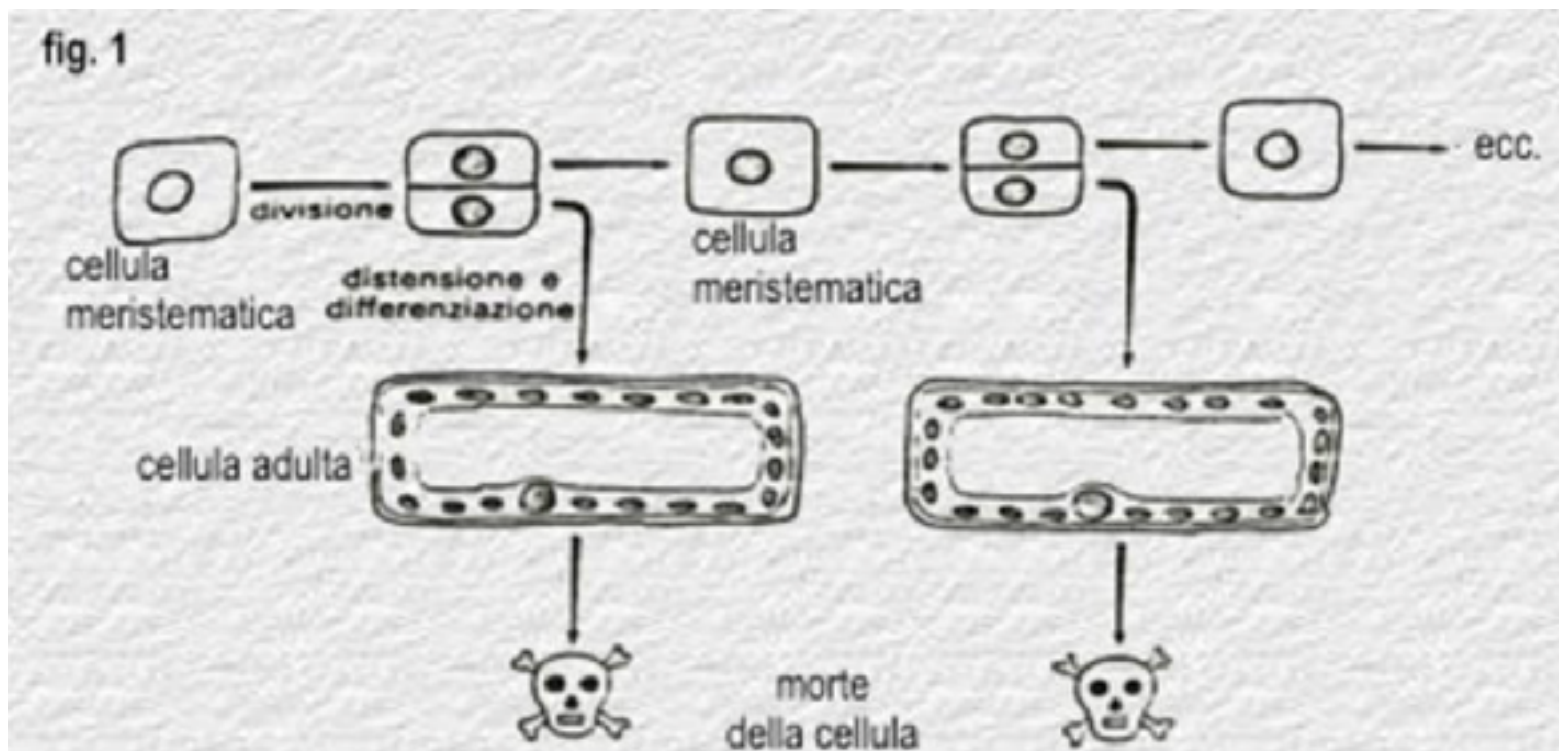
TESSUTI MERISTEMATICI SECONDARI non sono presenti nell'embrione, ma derivano da cellule già adulte, quindi completamente differenziate (generalmente parenchima), che in seguito a determinati stimoli riprendono la capacità di dividersi mitoticamente, formando nuovi tessuti.

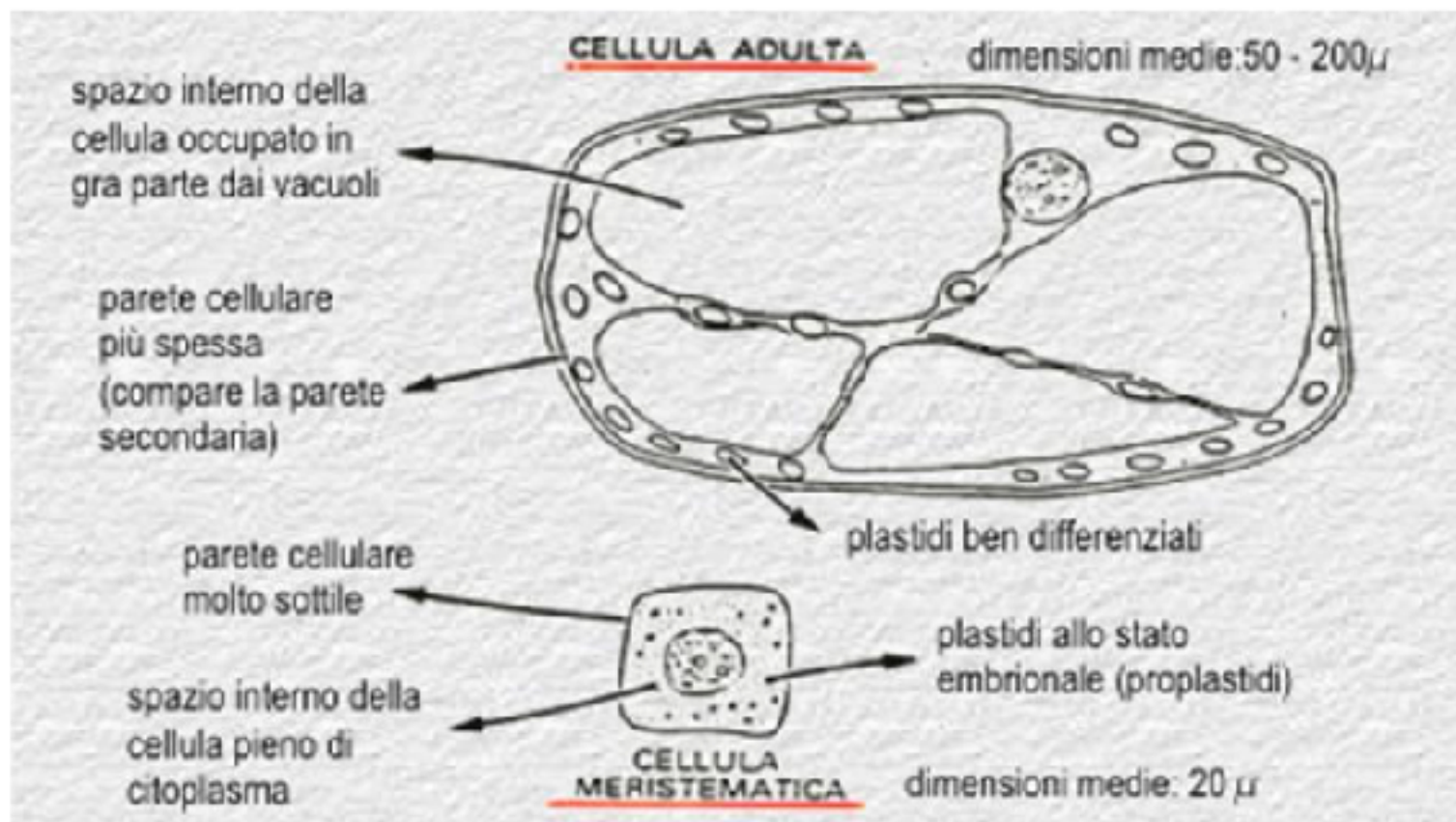
Questi meristemi sono importanti nella crescita secondaria in spessore del fusto e della radice.

I meristemi secondari sono il **cambio subero-fellodermico**, parte del **cambio cribro-vascolare**, e i **meristemi avventizi**.



Le cellule meristematiche non solo aggiungono nuove cellule per la crescita della pianta, ma anche si perpetuano: non tutte le cellule prodotte dalle divisione nei meristemi si sviluppano in cellule adulte, ma alcune rimangono meristematiche (cellule iniziali).

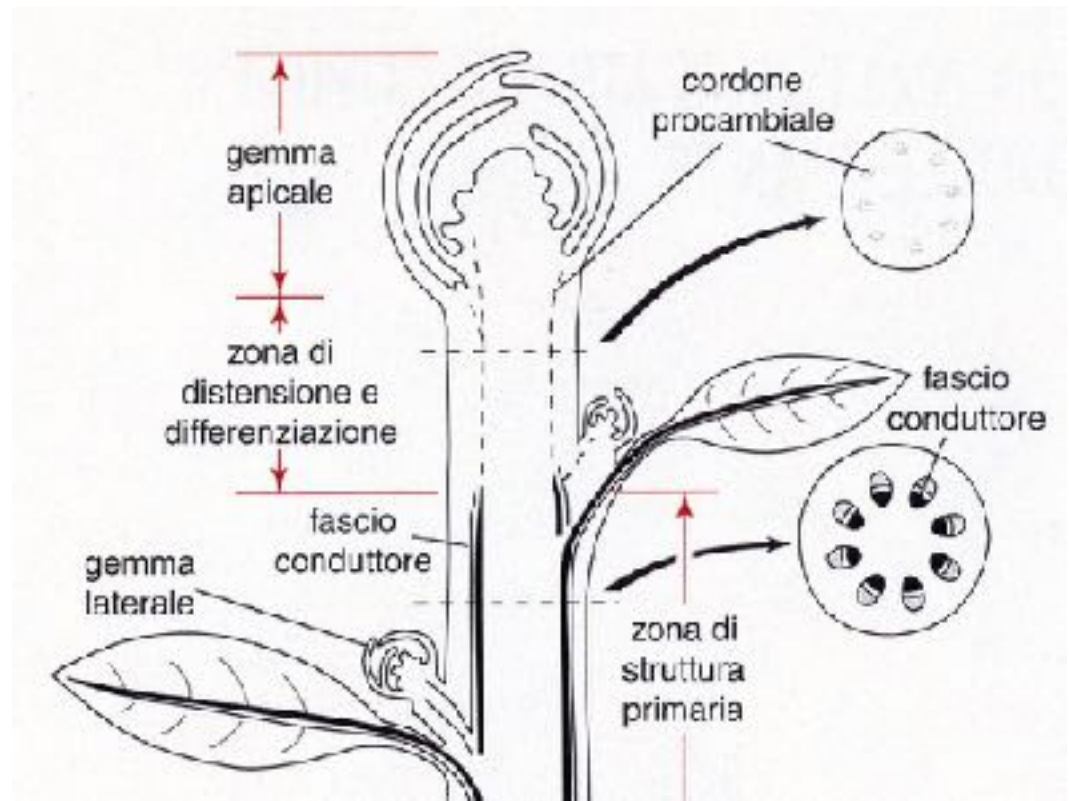






Le cellule derivate che si formano dalla divisione delle cellule meristematiche iniziano un processo di aumento delle dimensioni (**crescita per distensione**) e di **differenziazione** che dipende dalla posizione finale nell'organo in via di sviluppo e porta alla formazione di tipi diversi di cellule e di tessuti con specifiche funzioni.

La crescita per distensione avviene grazie all'espansione del vacuolo. Avviene spesso in una direzione prevalente.





TESSUTI ADULTI - Vengono classificati in base a:

ORIGINE

PRIMARI, derivati dal differenziamento di cellule prodotte dai meristemi apicali o laterali.

SECONDARI, derivati dall'attività di meristemi di origine secondaria o mista ("cambi") che sono responsabili dell'accrescimento secondario in spessore della pianta.

FUNZIONE

TEGUMENTALI, PARENCHIMATICI, MECCANICI o DI SOSTEGNO, CONDUTTORI, SECRETORI

COMPLESSITA'

SEMPLICI o COMPOSTI



TESSUTI TEGUMENTALI

Tutti gli organi della pianta sono rivestiti da uno o più strati di cellule periferiche che formano i tessuti tegumentali.

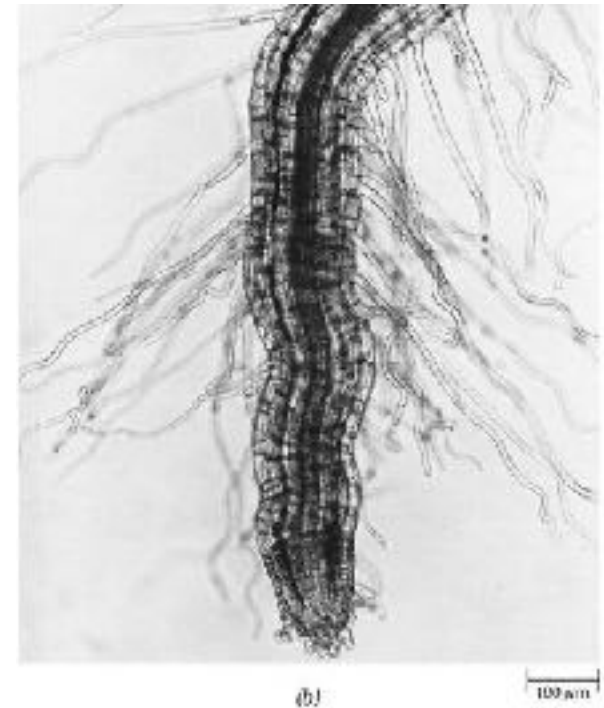
Le funzioni sono due, antitetiche:

- a) assunzione di acqua e soluti: TESSUTO di ASSORBIMENTO;
- b) protezione e limitazione e controllo dei flussi di acqua: TESSUTI di RIVESTIMENTO.

TESSUTO di assorbimento: RIZODERMIDE

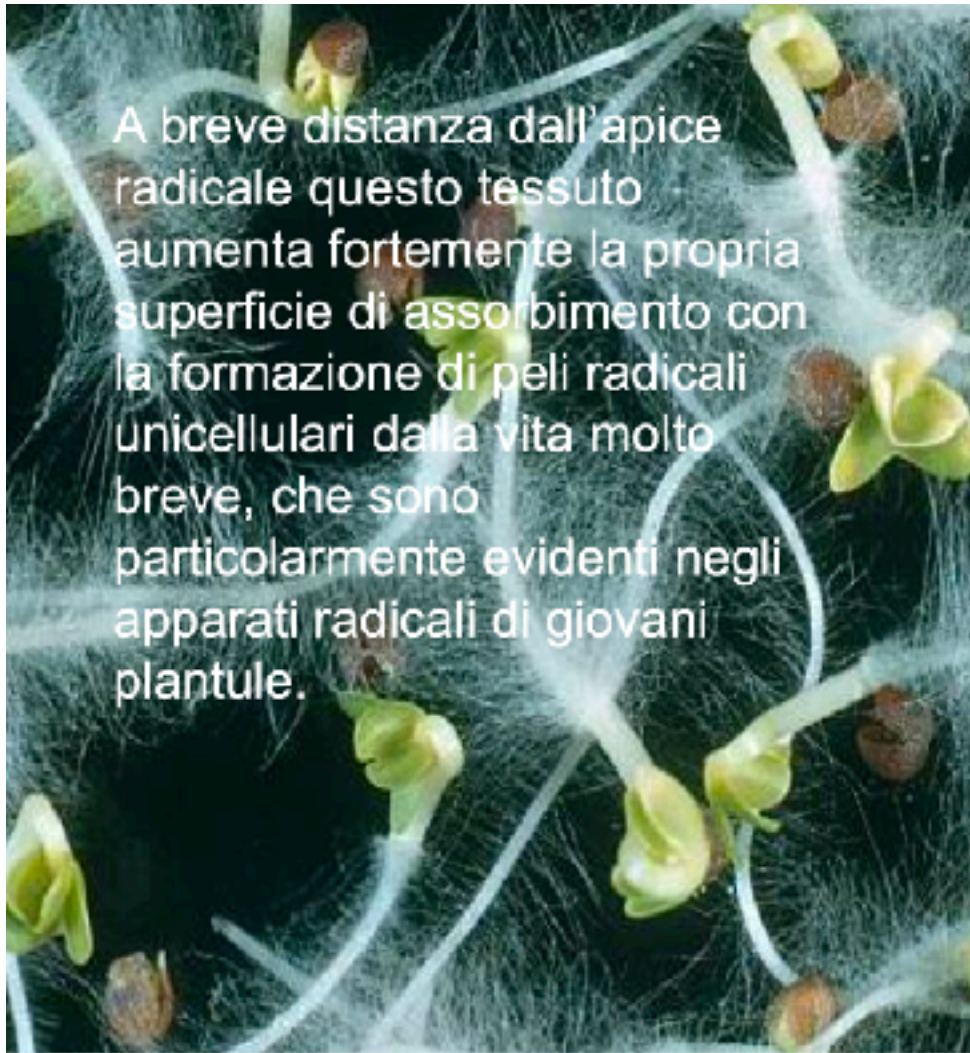
La parte terminale (cioè più prossima all'apice radicale) di ogni radice è l'unica parte della pianta specificatamente deputata all'assorbimento dell'acqua e dei soluti, anche se in alcuni organismi dalla biologia particolare questa funzione è svolta da gruppi di cellule od organi particolari.

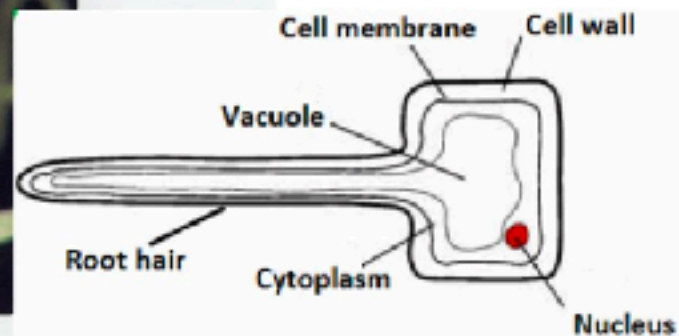
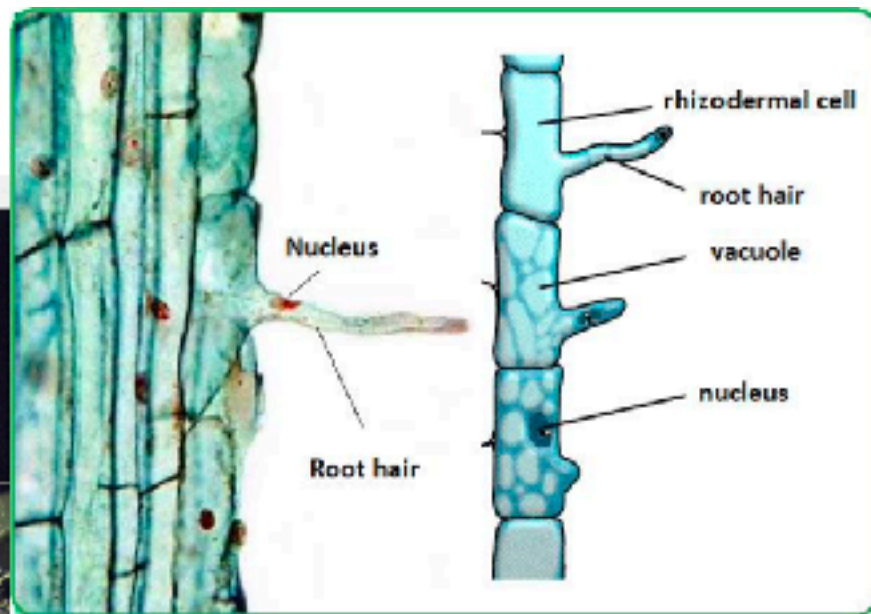
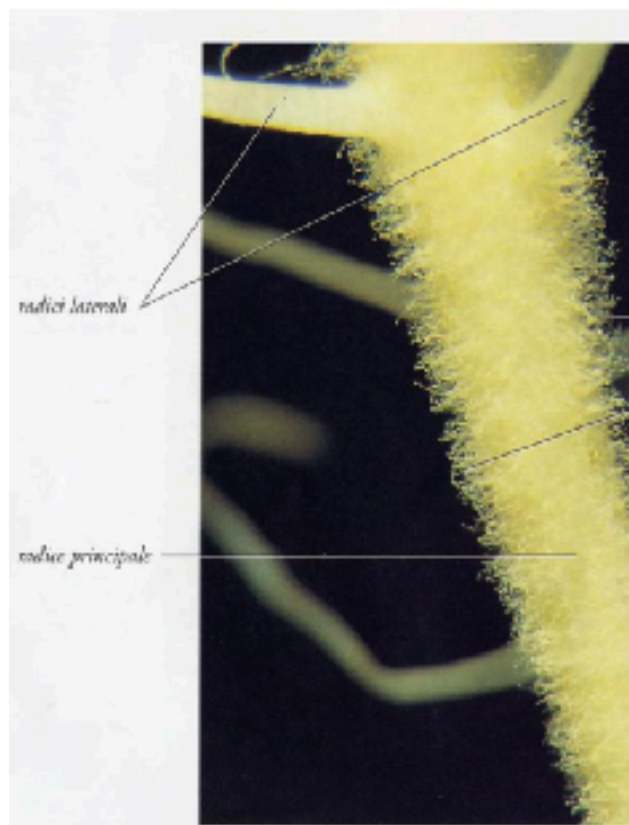
Lo strato più esterno di questa porzione della radice è coperto da uno strato di cellule addossate le une alle altre e dalla parete fortemente igroscopica, formanti l'EPIDERMIDE RADICALE o RIZODERMIDE (o rizoderma).





A breve distanza dall'apice radicale questo tessuto aumenta fortemente la propria superficie di assorbimento con la formazione di peli radicali unicellulari dalla vita molto breve, che sono particolarmente evidenti negli apparati radicali di giovani plantule.



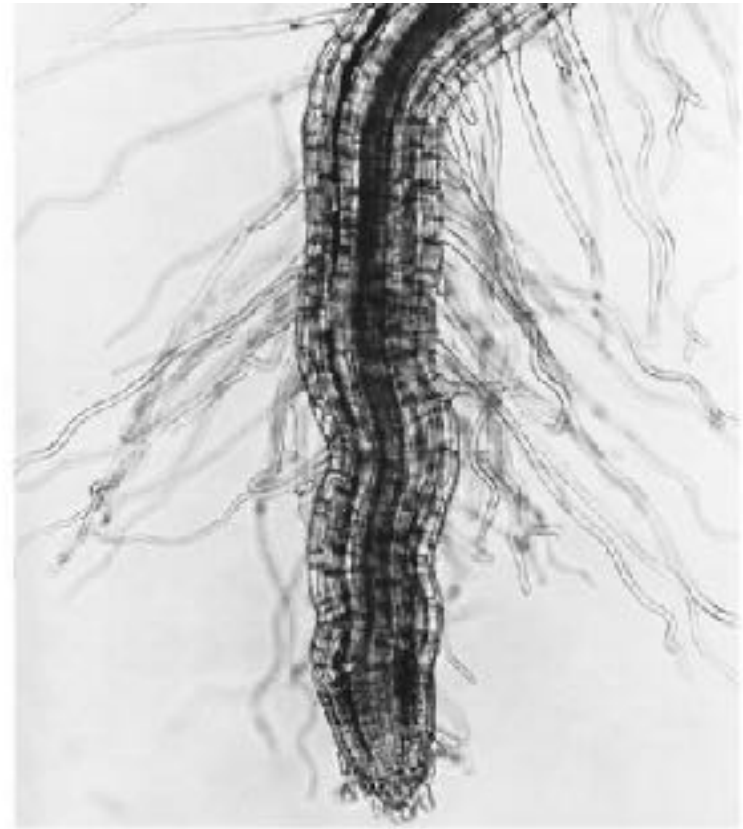


Zona pilifera della radice di fagiolo (*Phaseolus vulgaris* L., fam. Leguminosae).

La rizoderme è un tessuto effimero, in quanto le sue cellule presto muoiono: a questo punto l'organo verrà protetto dall'ambiente esterno da un altro tessuto, l'esoderma.



(a)



(b)

100 µm



In alcuni casi i peli radicali non vengono prodotti:

- perché non è necessario aumentare una superficie di assorbimento (es. piante acquatiche; piante micorrizate),
- non è opportuno (es. alcune piante epifite, che hanno altri meccanismi di assorbimento dell'acqua).



TESSUTI di RIVESTIMENTO

Si distinguono in ESTERNI (e) ed INTERNI (i) in base alla loro posizione nel corpo della pianta.

Tessuti esterni: costituiscono una barriera di protezione per l'intero organo rispetto all'ambiente esterno.

Sono primari (p) o secondari (s).

Tessuti interni: fungono da barriera selettiva più o meno completa tra i tessuti in cui essi sono situati.

Sono solo primari (p)

EPIDERMIDE (e) (p)

ESODERMA (e) (p)

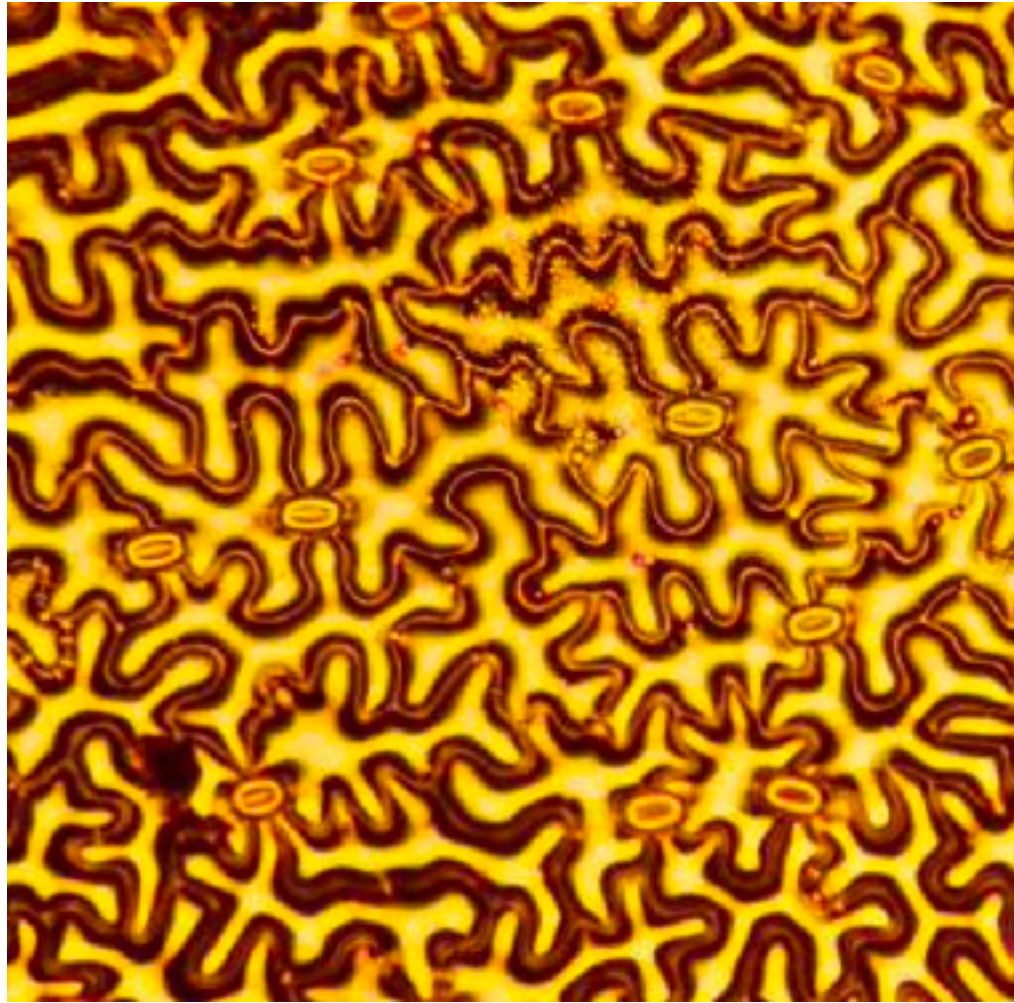
SUGHERO (e) (s)

ENDODERMIDE (i) (p)

} cutina

} suberina

Epidermide





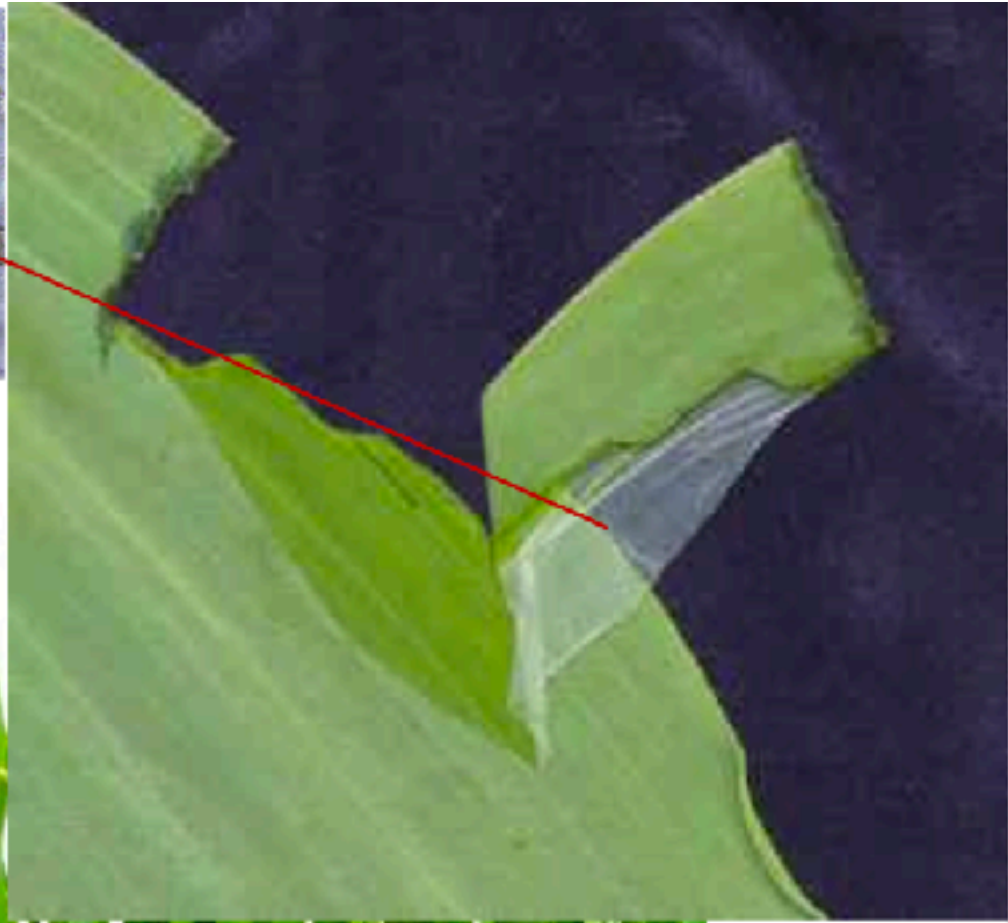
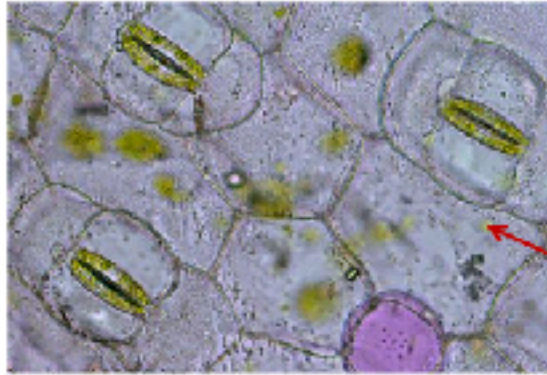
EPIDERMIDE

E' il tessuto di rivestimento del caule in struttura primaria e delle foglie, "dall'ipocotile in su".

E' il tessuto che costituisce il primo rivestimento di tutti gli organi aerei della pianta prendendo origine direttamente dal protoderma dell'apice vegetativo del caule.

L'epidermide è costituita in genere da un unico strato di cellule vive, vacuolate, a volte colorate per la presenza di pigmenti (antociani) accumulati a livello del vacuolo, per cui il tessuto risulta colorato di rosso, rosa o violetto.

Tranne che nelle felci e in alcune piante di ambienti ombrosi e umidi, l'epidermide è priva di cloroplasti, gli organuli deputati allo svolgimento della fotosintesi. Solo gli stomi ne sono provvisti.





L'epidermide ha varie funzioni:

- protezione
- limitazione della perdita di acqua
- regolazione scambi gassosi
- protezione meccanica (moderata)
- difesa da patogeni

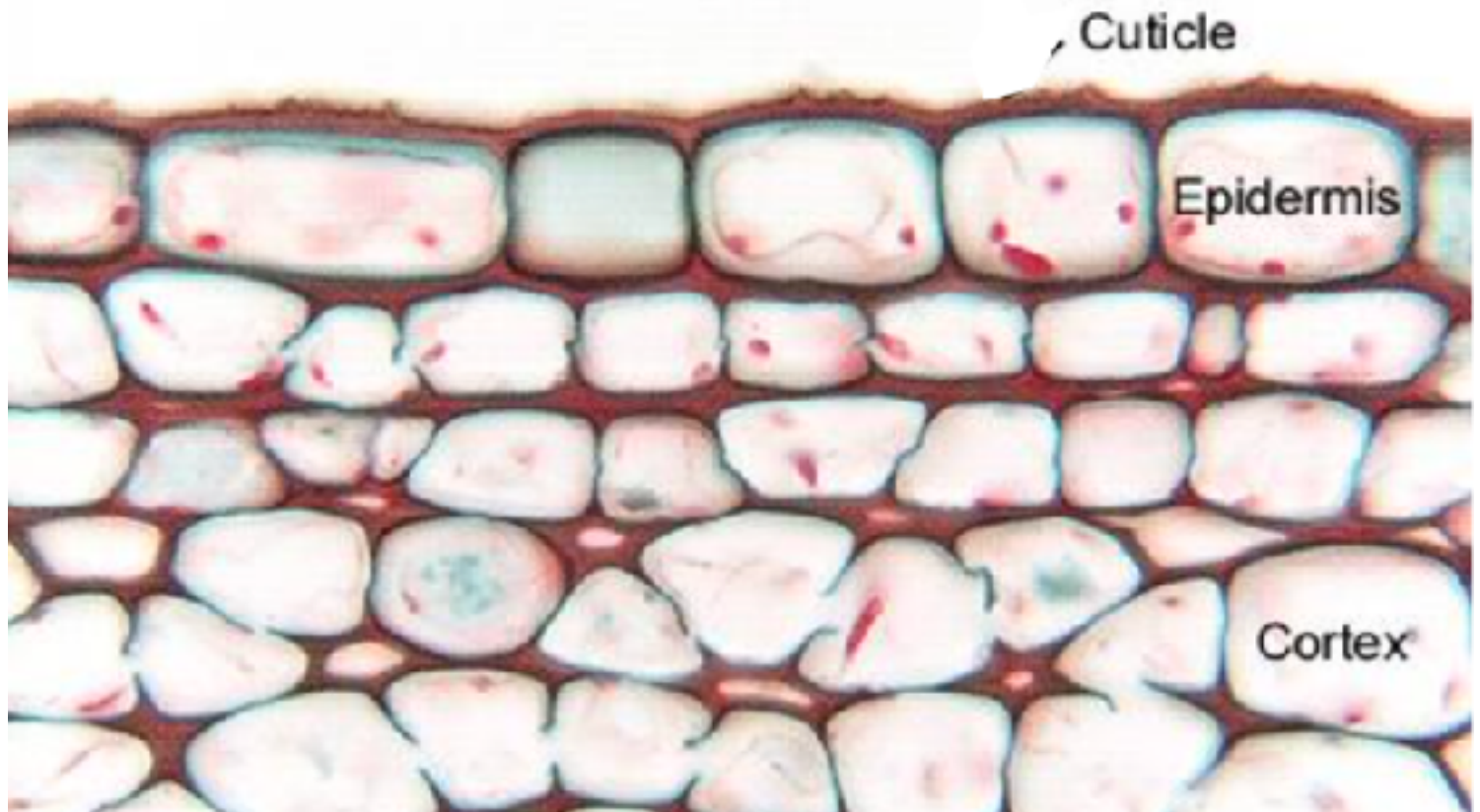
Per svolgere queste molteplici funzioni, l'epidermide è molto variabile: può differire da specie e specie, così come da organo ad organo di una stessa pianta.

L'epidermide è formata da diversi tipi di cellule:

- cellule epidermiche
- cellule di guardia degli stomi
- tricomi (peli), cellule che secernono sostanze, emergenze, ...

CELLULE EPIDERMICHE

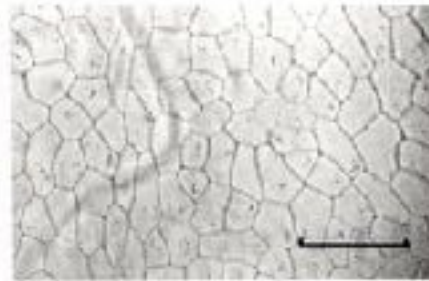
In sezione trasversale le cellule epidermiche hanno forma regolare, in genere rettangolare, e sono appressate l'una all'altra, senza spazi intercellulari



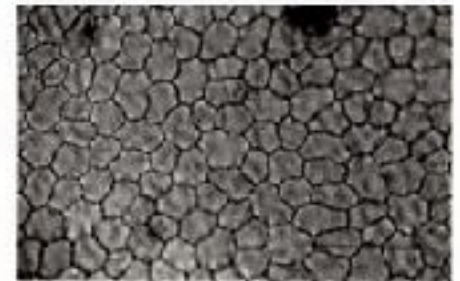


Viste dal lato della faccia tangenziale esterna, le cellule epidermiche presentano forma molto variabile, da poliedrica ad allungata, con contorno liscio, minutamente dentellato o ampiamente sinuoso.

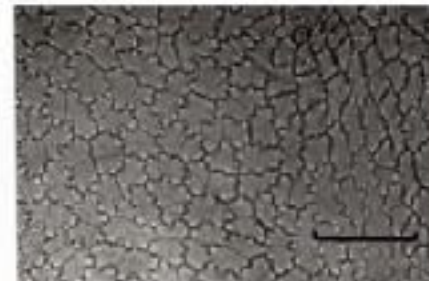
Anche le dimensioni sono molto variabili, anche nella stessa pianta, e ciò dipende almeno in parte all'intensità luminosa e alla disponibilità idrica al momento della loro formazione, e quindi alle condizioni ambientali tipiche dell'ambiente di crescita della pianta.



1) *Erica arborea*, specie xero- ed alofitica.



2) *Hesperis matronalis*, specie xero- ed alofitica.



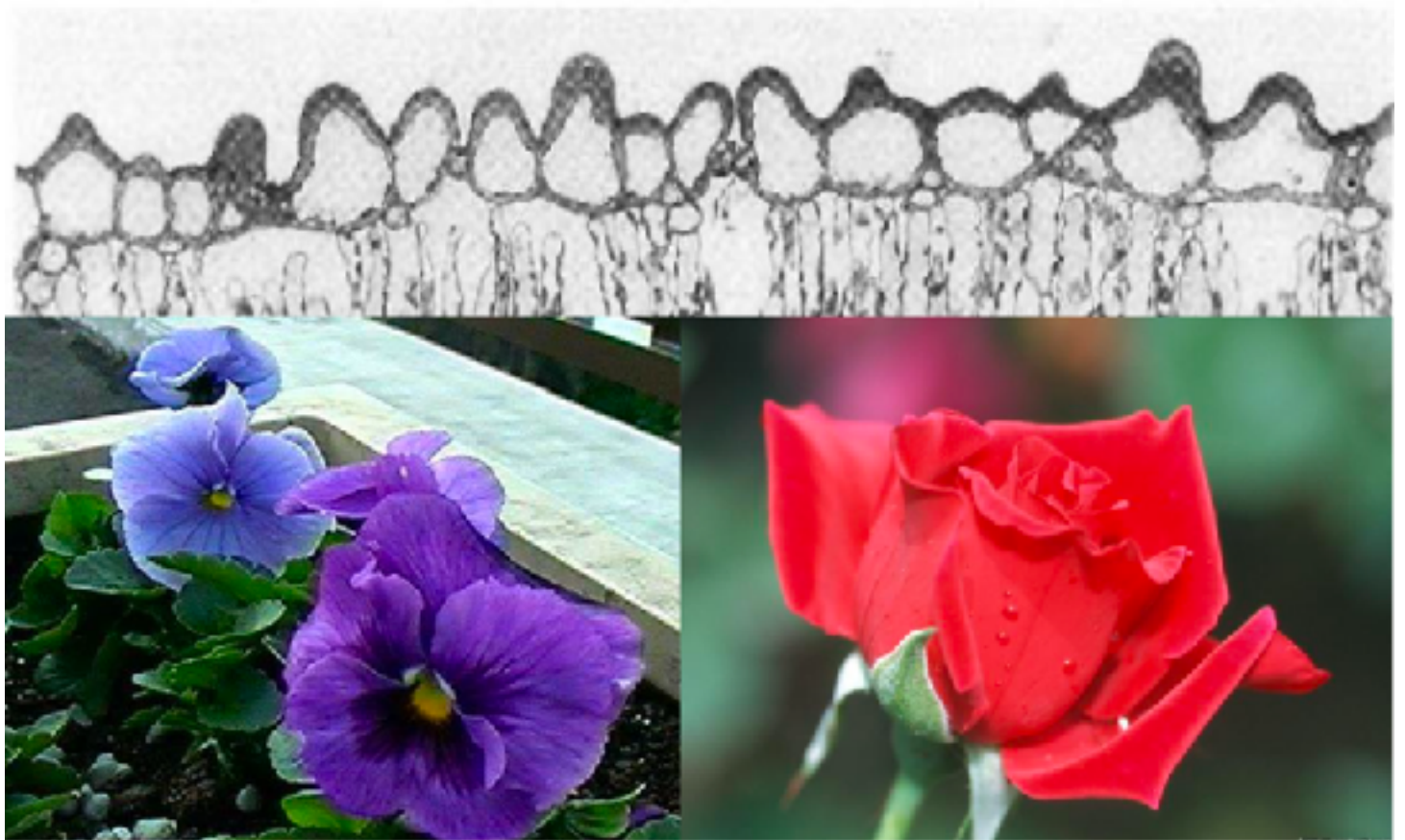
4) *Hedera canariensis*, specie igrofittica.



6) *Ficus aguilinus*, specie eco- ed igrofittica.

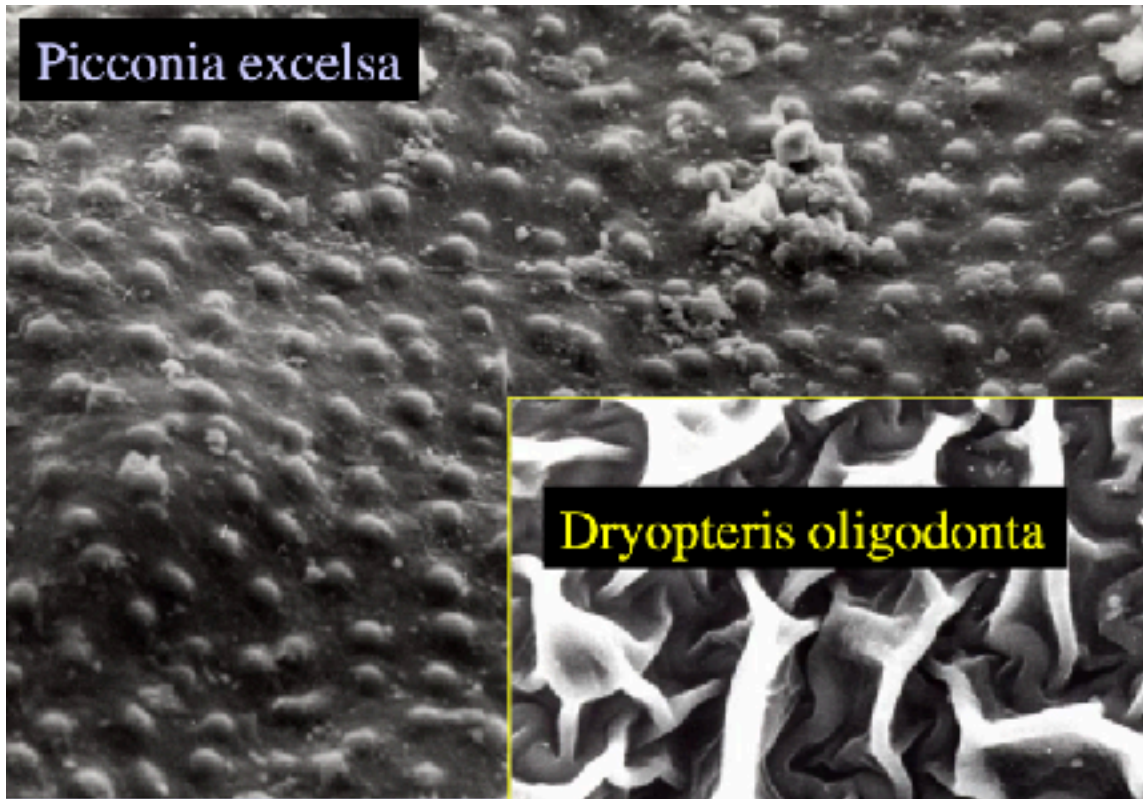
Tav. I Variazioni morfologiche delle cellule epidermiche - da isodiametriche ad anebroidi - sulla pagina abassiale di foglie di alcune specie tipiche del Fayal-Brezal. La serie riflette un gradiente crescente di igrofittismo delle specie in esame. Un tratto = 100 µm.

Sempre in sezione trasversale, talvolta le cellule epidermiche presentano una caratteristica estroflessione, la papilla epidermica. La luce incidente si rifrange sulla superficie scabra che ne deriva, facendo assumere alla struttura un aspetto particolare, “vellutato”.

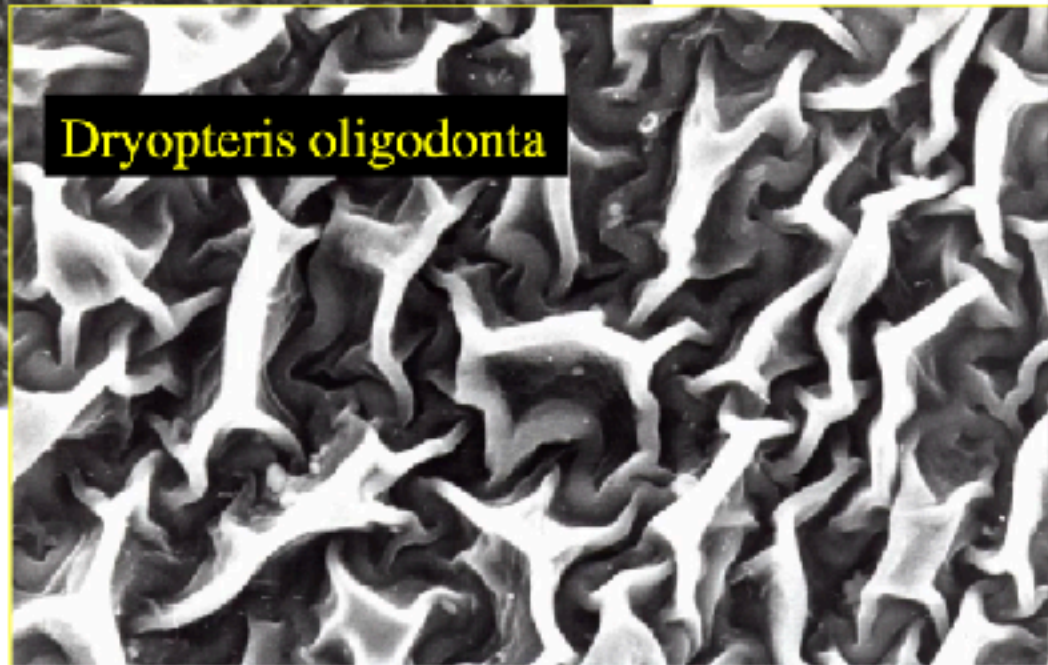




Picconia excelsa



Dryopteris oligodonta



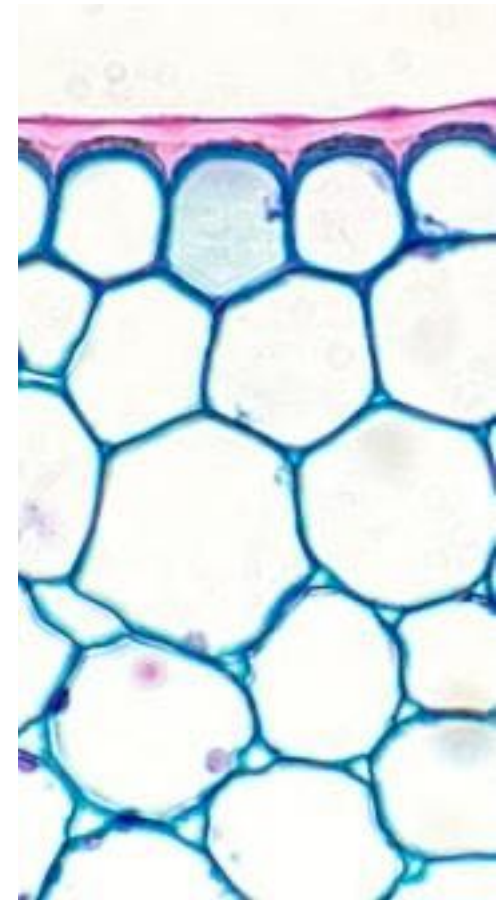
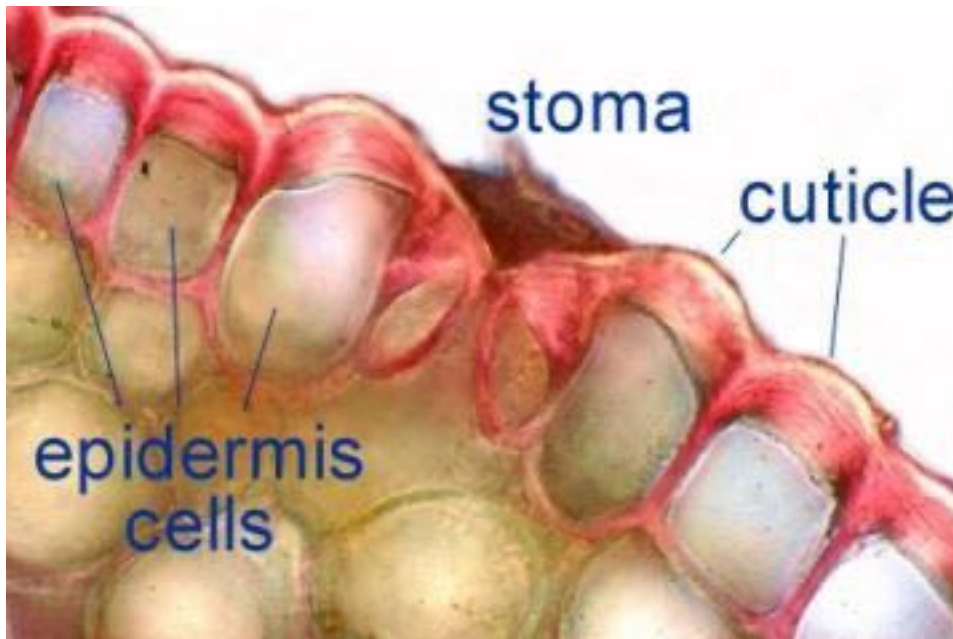


L'epidermide svolge due compiti antitetici apparentemente inconciliabili: da un lato deve limitare la perdita dell'acqua degli organi aerei della pianta, dall'altra deve permettere comunque lo scambio dei gas, soprattutto della CO_2 , che è fondamentale per lo svolgimento della fotosintesi.

Il primo obiettivo viene svolto grazie alla formazione di uno strato impermeabilizzante prodotto dalle cellule epidermiche sulla loro faccia tangenziale esterna (solo in parte anche in quelle radiali), costituito da strati sovrapposti di cutina e cristalli di cera, la CUTICOLA.

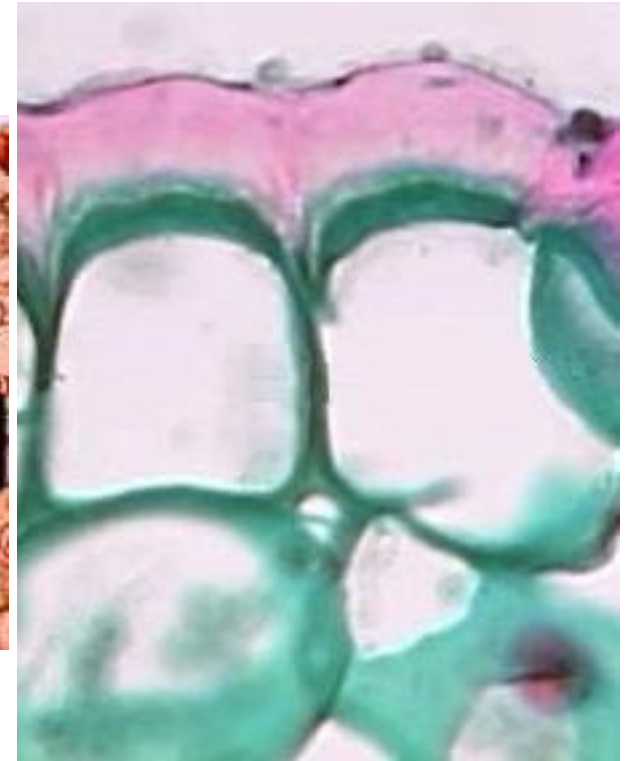
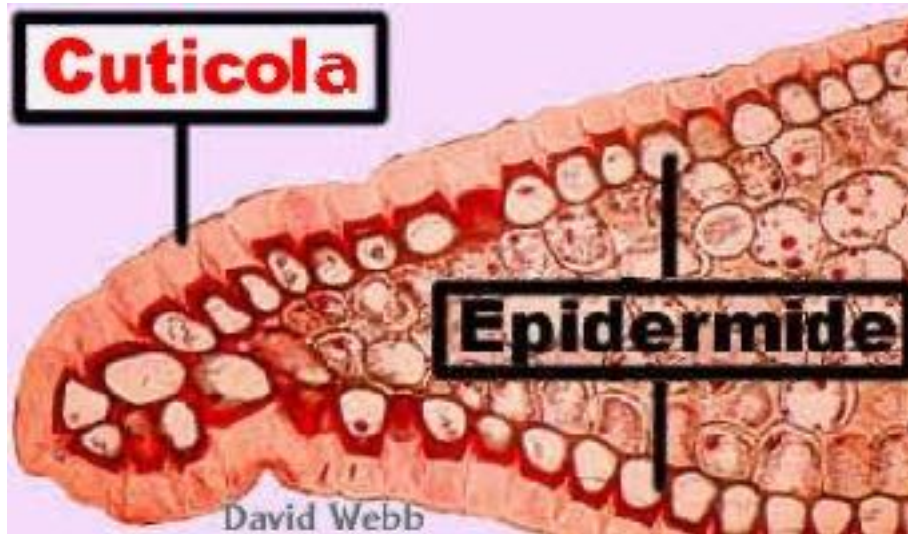
Il secondo sarà ottenuto grazie alla formazione di aperture regolabili formate da due cellule, gli STOMI.

La CUTICOLA è particolarmente evidente in sezione trasversale, come l'insieme della parte più esterna delle pareti secondarie dell'epidermide che "guardano" verso lo spazio esterno.



Evidenziata dall'applicazione di coloranti lipofili, lo spessore della cuticola è diverso da specie e specie, e dipende entro certi limiti dal grado di aridità ambientale al quale la pianta è esposta.

Molto spesso lo strato più esterno ha forma irregolare, per la presenza di CERIE EPICUTICOLARI, che rendono la lamina fogliare particolarmente idrorepellente.





La presenza della cuticola riduce drasticamente la perdita di acqua dall'organo.

La traspirazione cuticolare delle sottili foglie delle specie di ambienti umidi (con cuticola sottile) non raggiunge neppure il 10% della velocità di evaporazione di una superficie libera d'acqua di uguale superficie.

Nelle foglie di conifere (es. pini, abeti) e sclerofille mediterranee (es. leccio, *Quercus ilex*) la traspirazione ammonta solo allo 0,5%.

Nelle piante grasse (es. in alcune Cactaceae), in cui la cuticola raggiunge spessori veramente ragguardevoli, appena allo 0,05%.

Da un punto di vista evolutivo la cuticola rappresenta una conquista fondamentale per assicurare la sopravvivenza della pianta negli ambienti delle terre emerse.

Essa è un “must” di tutte le piante **omoioide**, e la sua assenza è incompatibile con la vita di questi organismi, tranne in quelli che vivono sempre immersi (es. *Zostera*)






Tessuti TEGUMENTALI

Assunzione di acqua e soluti dall'esterno: TESSUTO di ASSORBIMENTO:

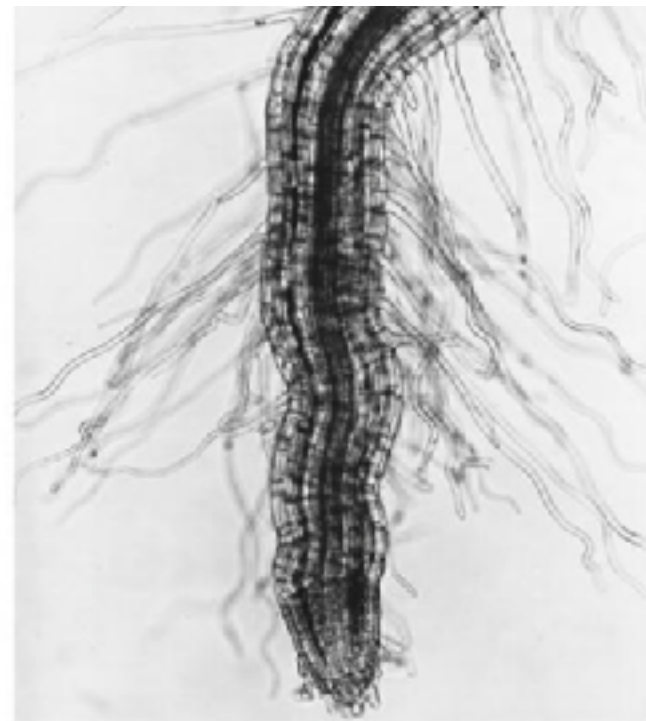
- RIZODERMIDE 

Protezione e limitazione della perdita di acqua verso l'esterno: TESSUTI di RIVESTIMENTO.

- EPIDERMIDE 
- SUGHERO
- ESODERMA
- ENDODERMIDE



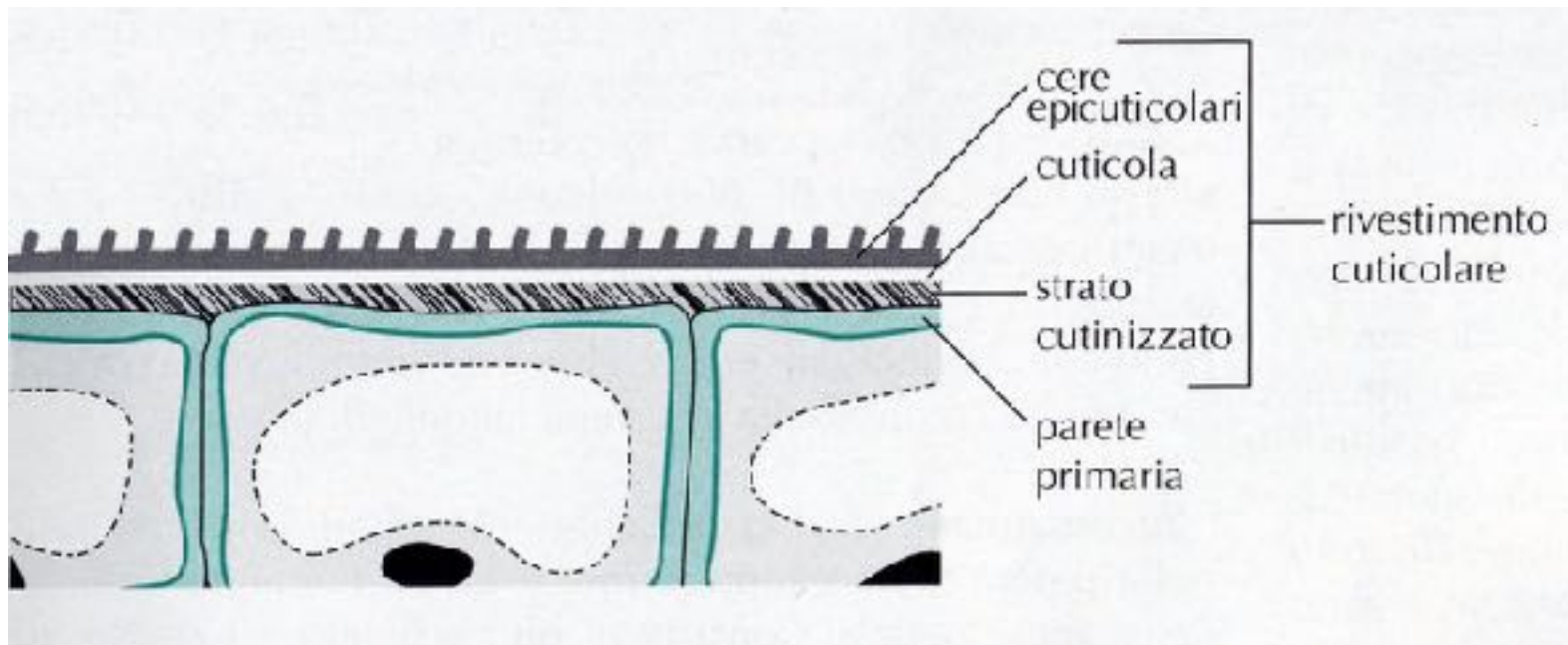
(a)

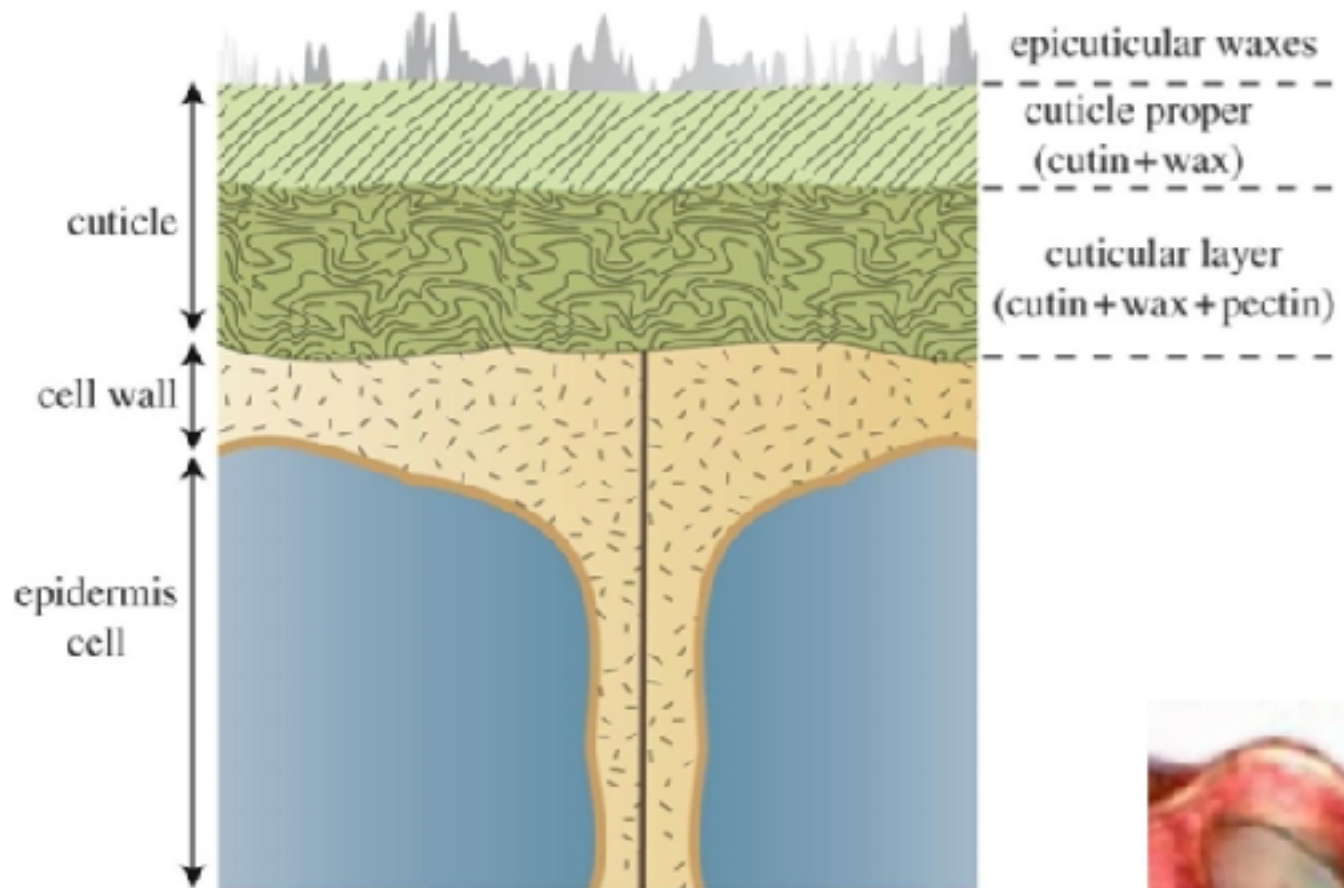


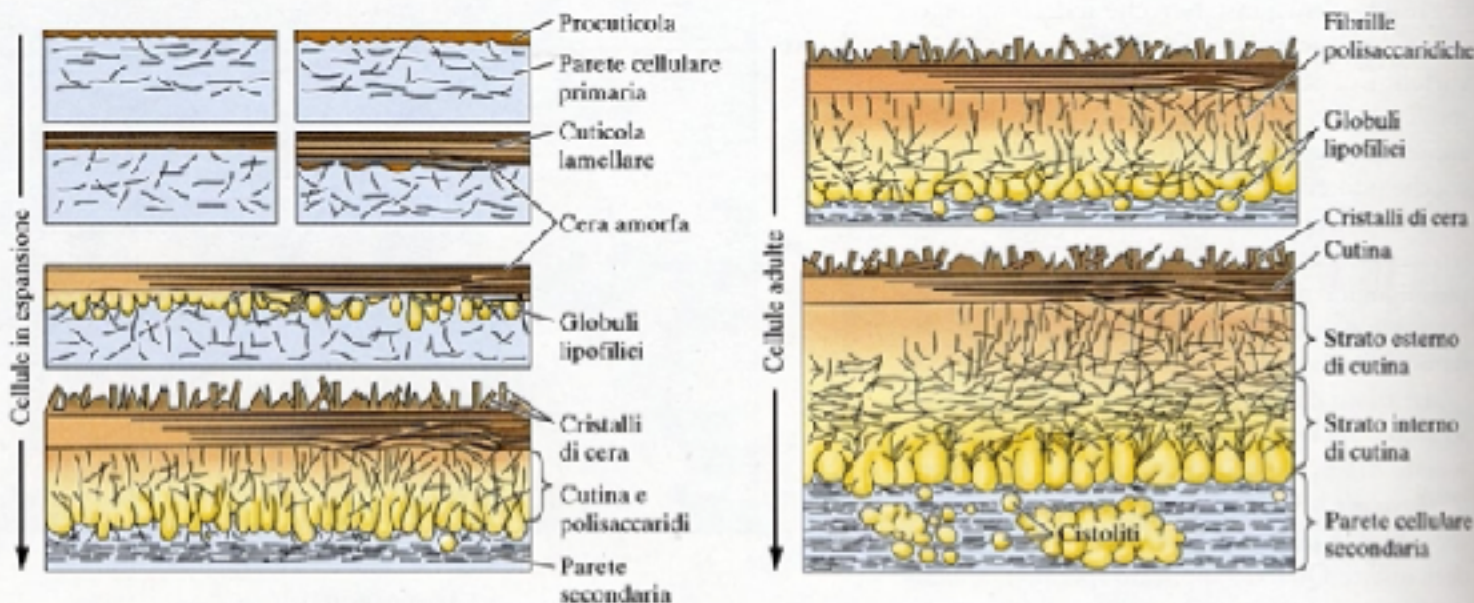
(b)

100 μm

La cuticola non è presente nella rizodermide delle radici.







Stadi di sviluppo di una cuticola vegetale. Negli stadi precoci la parete cellulare primaria è coperta con uno strato sottile di cera amorfa. Quando la foglia si espande, il quantitativo di cerosi aumenta per agglomerazione di globuli secreti. In prossimità della fine dell'espansione fogliare cominciano ad apparire cristalli di cera sulla superficie e comincia la deposizione della cutina. Lo strato di cutina può prendere un aspetto fibrillare, che si pensa rifletta la codeposizione di cutina e di materiali secondari della parete cellulare come l'emicellulosa. Nella foglia matura completamente espansa possono essere visibili zone distinte: lo strato esterno della cutina e lo strato interno della cutina. Alcuni studi indicano che questi strati si differenziano per la composizione chimica. In alcune specie i globuli lipofilici chiamati cistoliti sono osservati negli ultimi stadi dello sviluppo della cuticola e si pensa contengano precursori che sono stati secreti dalla cellula epidermica.

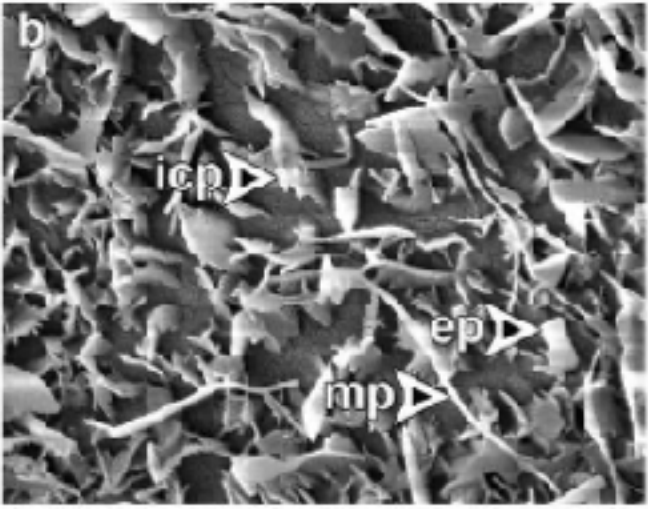
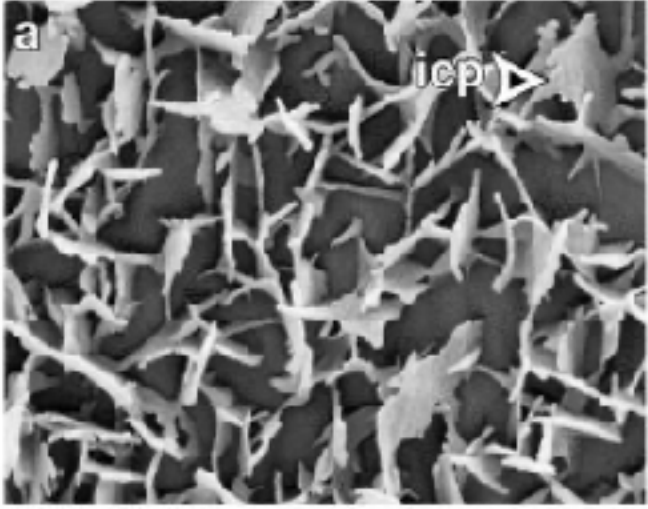


Le CERE
EPICUTICOLARI,
che rendono le
superfici
particolarmente
idrorepellenti,
conferiscono un
caratteristico colore
azzurrognolo alle
superfici.



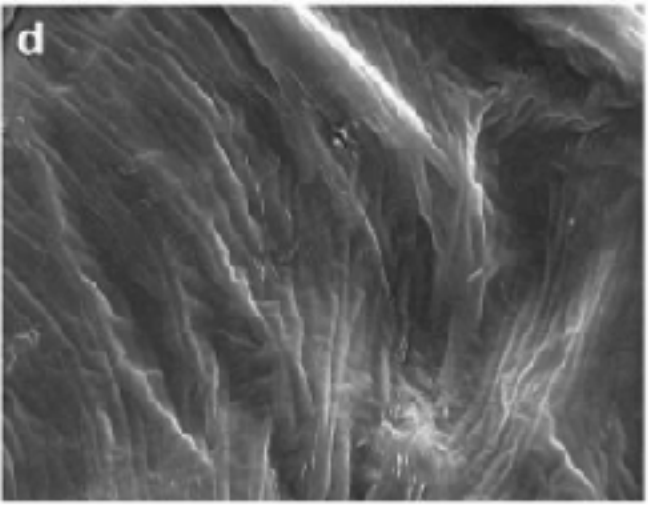
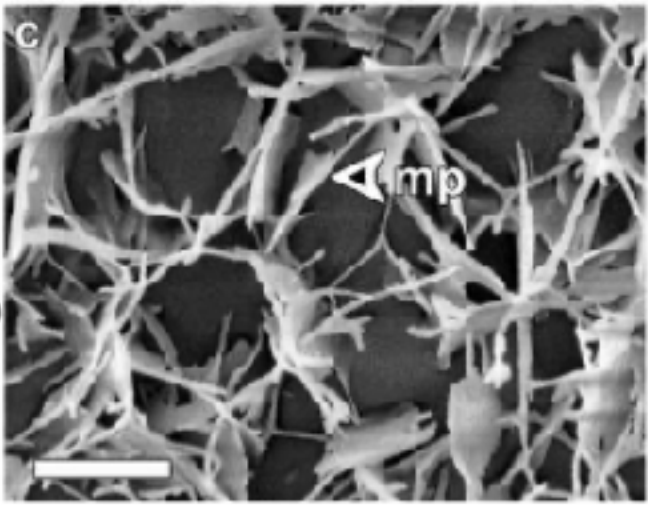


T. aestivum



Z. mays

L. angustifolius



A. thaliana



ALTRI TIPI DI STRUTTURE NELL'EPIDERMIDE

Le epidermidi possono presentare delle strutture cellulari che si differenziano nettamente per forme e funzioni:

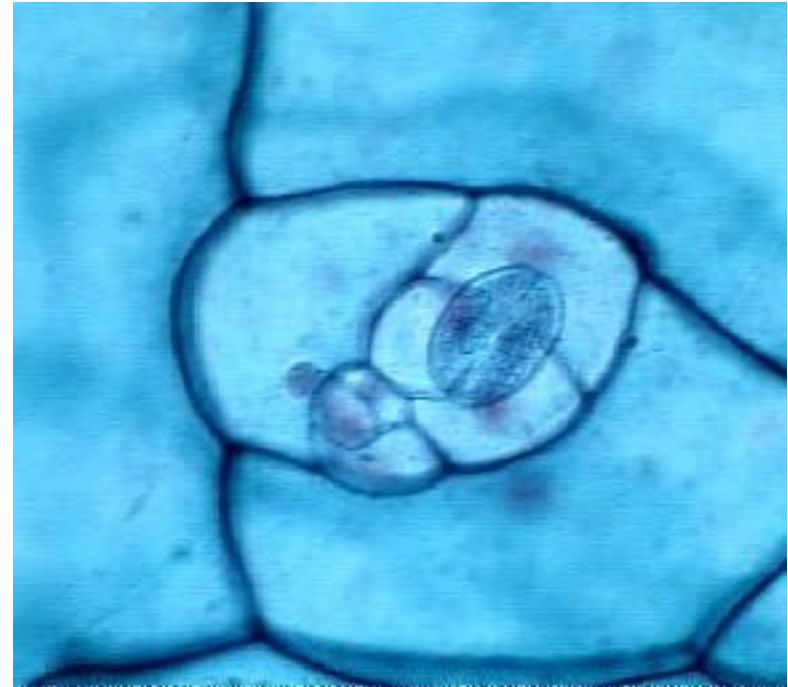
- **pelì** (detti anche TRICOMI)
- **ghiandole**
- **stomi**

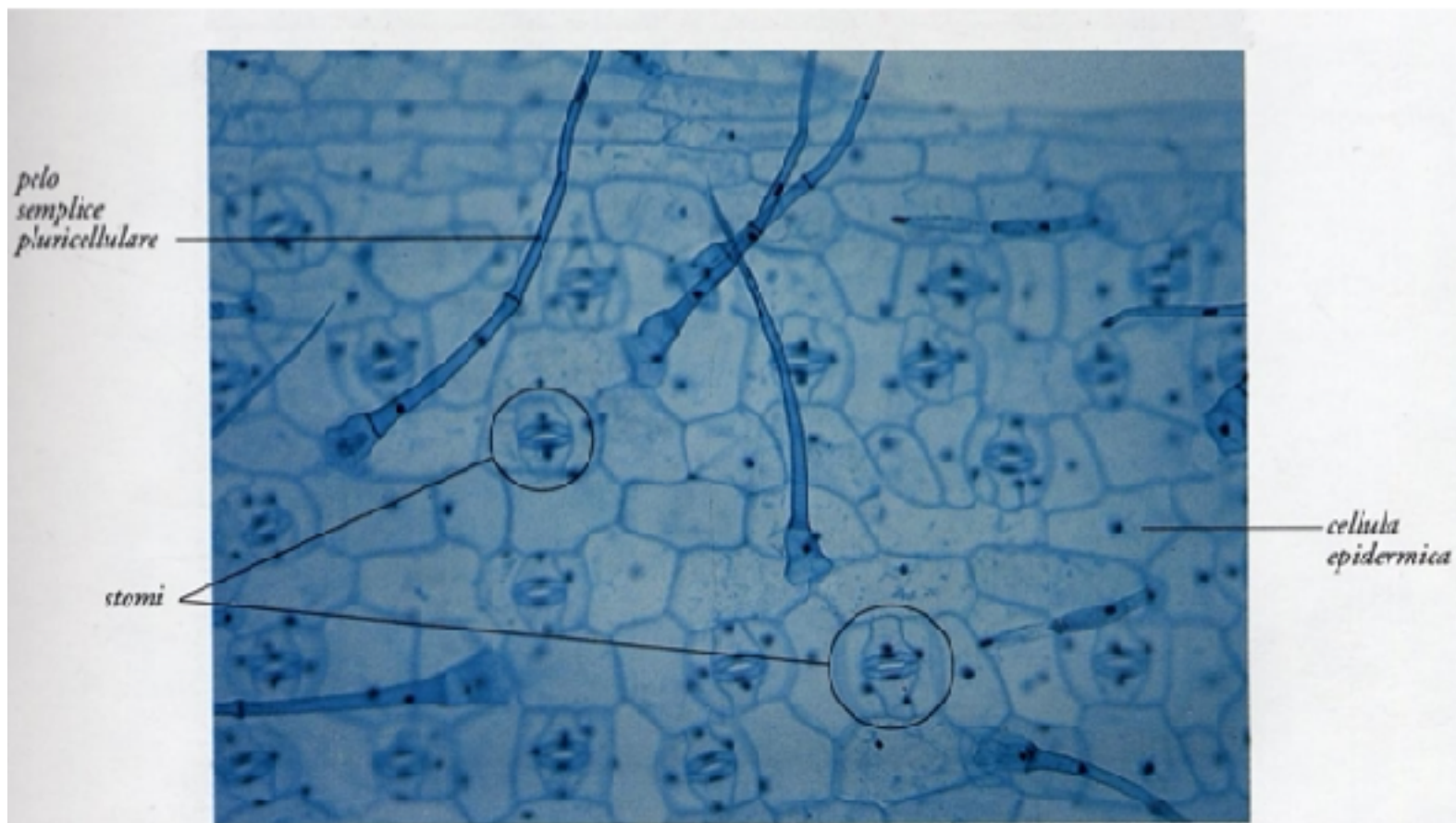




Queste strutture derivano da singole cellule dell'epidermide che mantengono più a lungo la capacità di dividersi, ma che daranno tutte origine poi a delle cellule adulte (non preservano la linea cellulare meristemica, e sono definite perciò **MERISTEMOIDI**).

Poiché si differenziano nettamente per forma e funzione dalle cellule del tessuto circostante, esse vengono definite **IDIOBLASTI**.



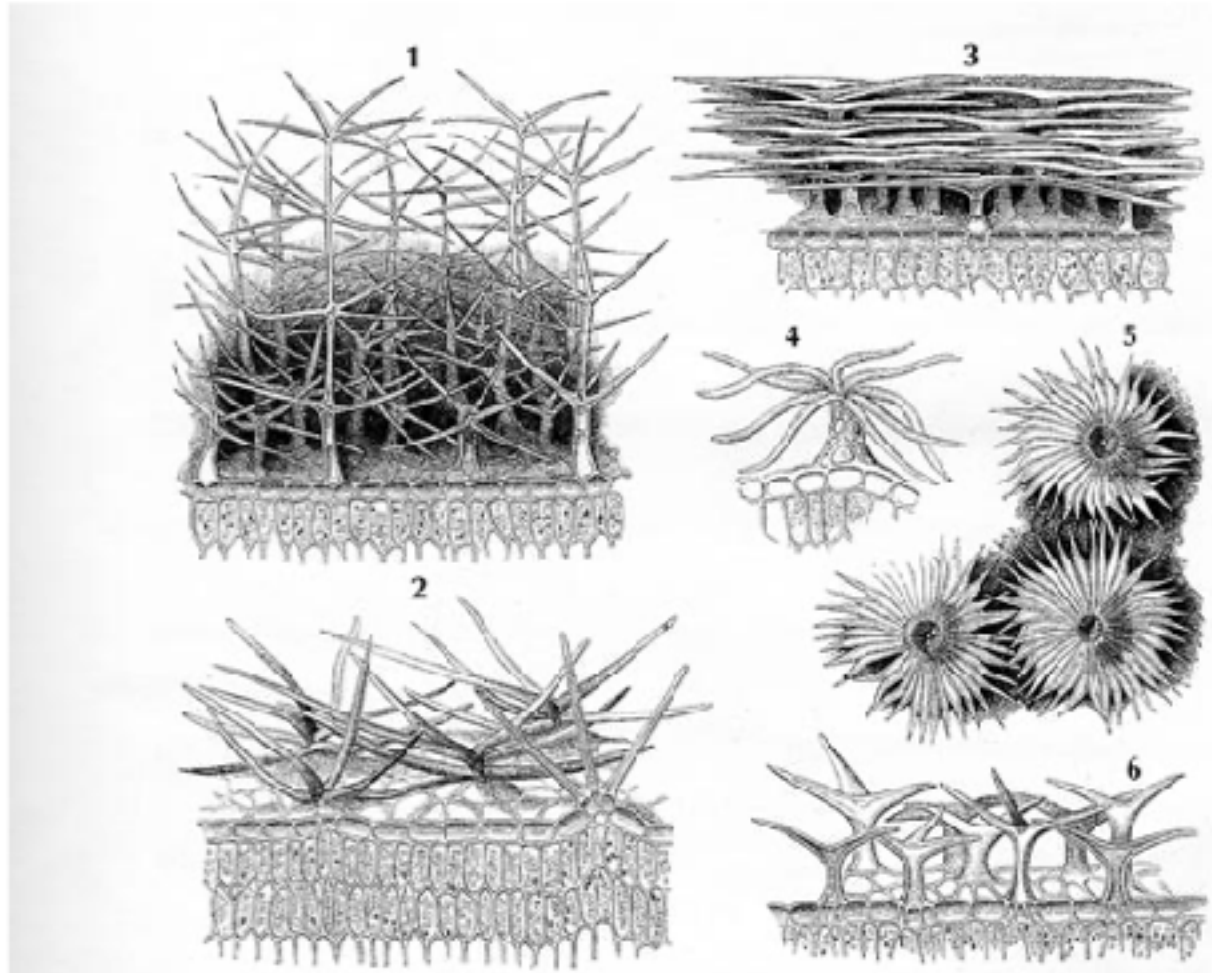


Peli e stomi nell'epidermide di tradescanzia (*Tradescantia* L., fam. Commelinaceae).
Osservazione di fronte. x 100 (90)
I peli semplici, se pluricellulari, sono composti da cellule allineate in un'unica fila.

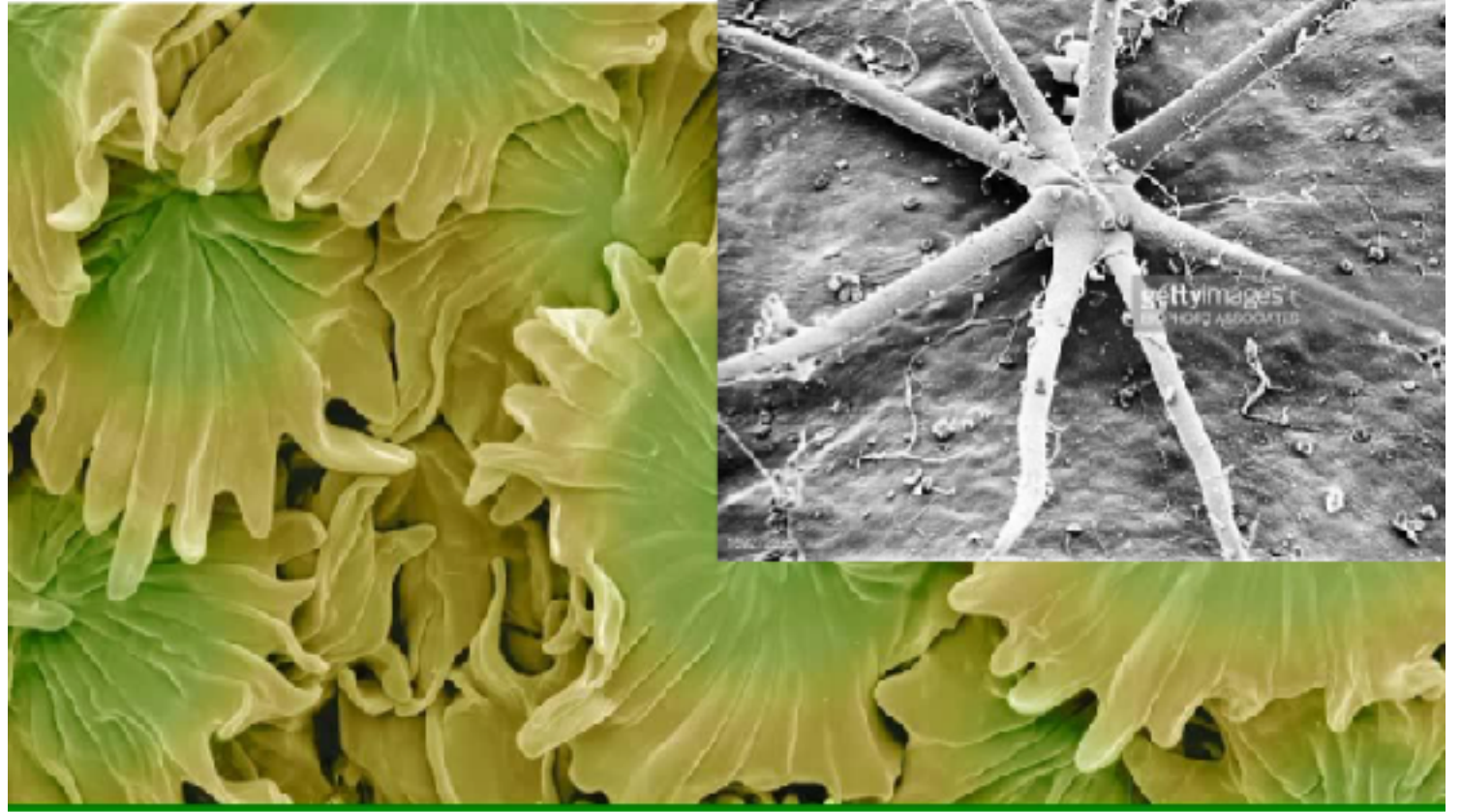


TRICOMI (o peli)

- unicellulari vs. pluricellulari
- semplici vs. ramificati
- morti vs. vivi

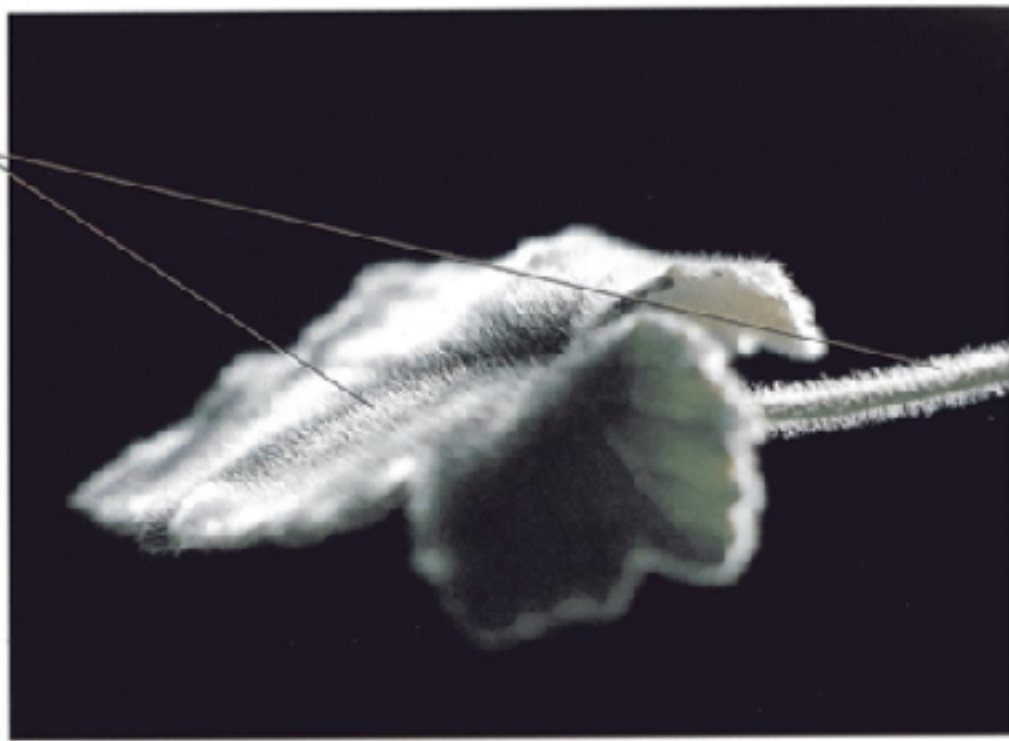


Peli di 1) verbasco (*Verbascum densiflorum* Bertol.), **2) potentilla** (*Potentilla cinerea* Chaix), **3) artemisia** (*Artemisia umbelliformis* Lam), **4) correa** (*Correa speciosa* Ait.), **5) olivagno** (*Elacagnus angustifolia* L.), **6) aubrezia** (*Aubrietia deltoidea* DC).





pelì protettivi



Pelì di geranio a foglie profumate (*Pelargonium tomentosum* Jacq., fam. Geraniaceae).
Molto spesso i pelì di *protezione* sono costituiti da cellule morte, e quindi l'aria è il loro unico contenuto. La loro massa sericea riflette in gran parte le radiazioni solari, ed il loro fitto intreccio riesce a trattenere a ridosso dell'epidermide uno strato d'aria che si satura lentamente di umidità, invece di essere velocemente ricambiata.



pel
ad alberello

Peli della foglia di tasso barbasso (*Verbascum thapsus* L., fam. Scrophulariaceae).
x 25 (25); x 100 (120)
I peli pluricellulari possono essere ramificati ad alberello, cioè con i 'rami' in più piani.



A livello di strutture che devono essere esplorate da visitatori “utili” (per es. insetti pronubi), altri peli specializzati servono per facilitare l’atterraggio, per impedire l’accesso a certe parti della struttura florale o per indirizzarli in una certa direzione invece che verso un’altra.

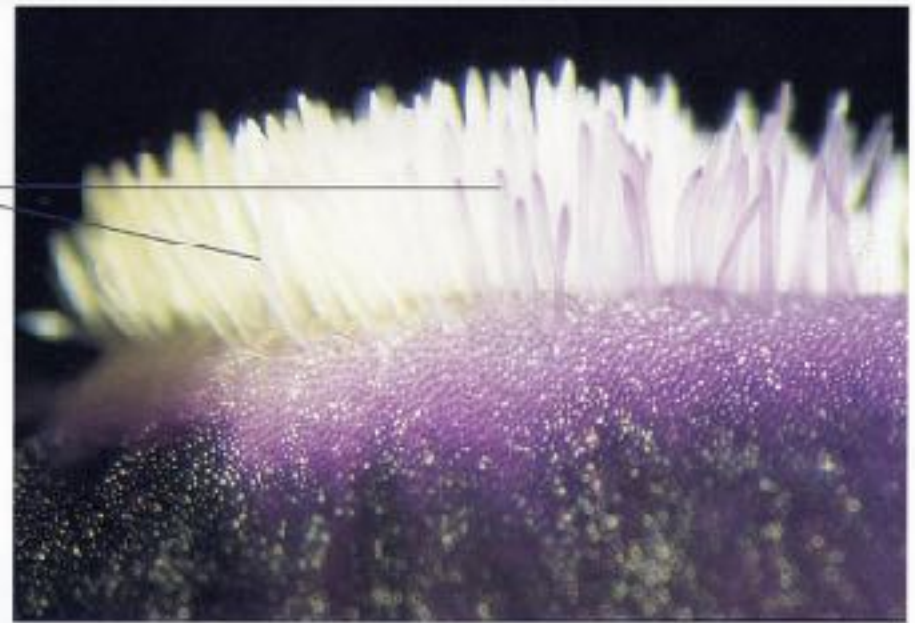
Altri peli specializzati, particolarmente carnosì e ricchi in sostanze lipidiche possono essere offerti come premio al visitatore, che se nutre, dopo essersi sporcato di polline.

Peli nel petalo di viola del pensiero (*Viola x hortensis* Wittroch, fam. Violaceae).

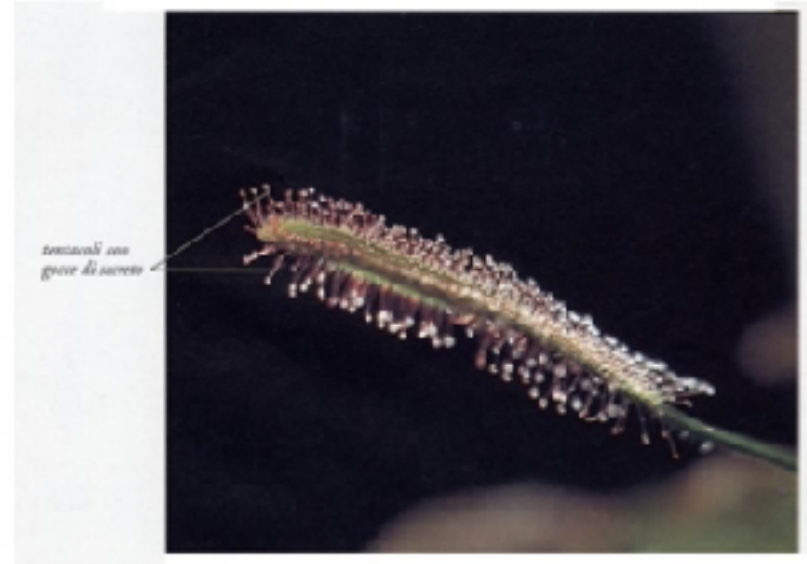
x 32 (30): x 50 (57)

Un fito cuscino di peli, alla base del petalo, funge da organo di ancoraggio per le api nel caso delle viole nettariifere.

peli



Talvolta è la pianta stessa che funge da predatore, e ciò è reso possibile dalla presenza di tricomi ghiandolari specializzati...



Tentacoli delle foglie di drosera (*Drosera capensis* L., fam. Droseraceae).

I tentacoli delle foglie di questa pianta carnivora rappresentano, come gli aculei delle rose, un esempio di *emergenze*, cioè di prodotti dell'attività meristemica dell'epidermide in collaborazione con l'attività di altri tessuti. Nell'immagine è evidente il secreto vischioso, ricco di enzimi proteolitici, prodotto dalle cellule ghiandolari poste alla sommità dei tentacoli.





Peli urticanti in *Urtica dioica* L.



