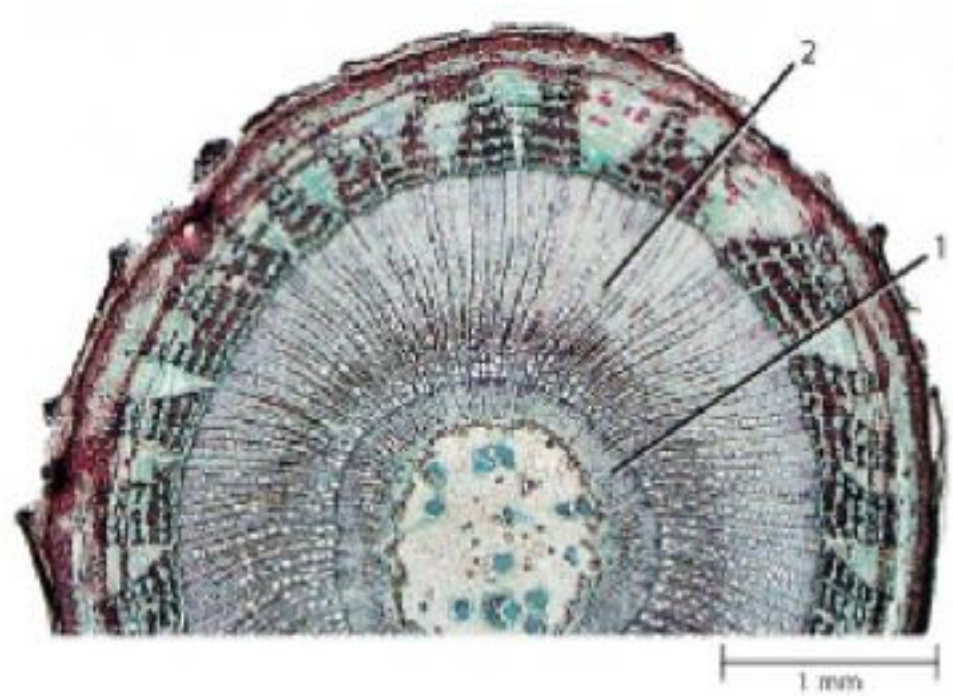
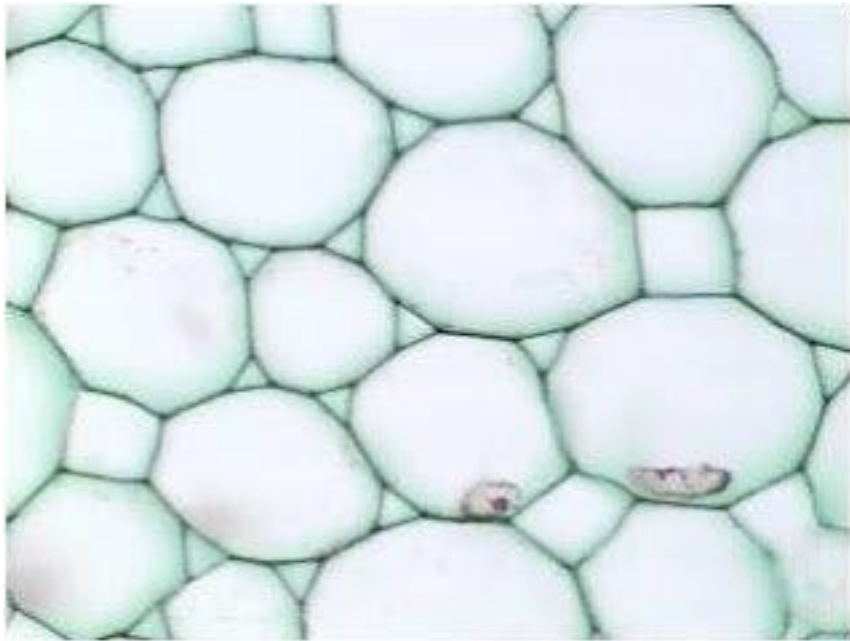


Istologia e anatomia vegetale

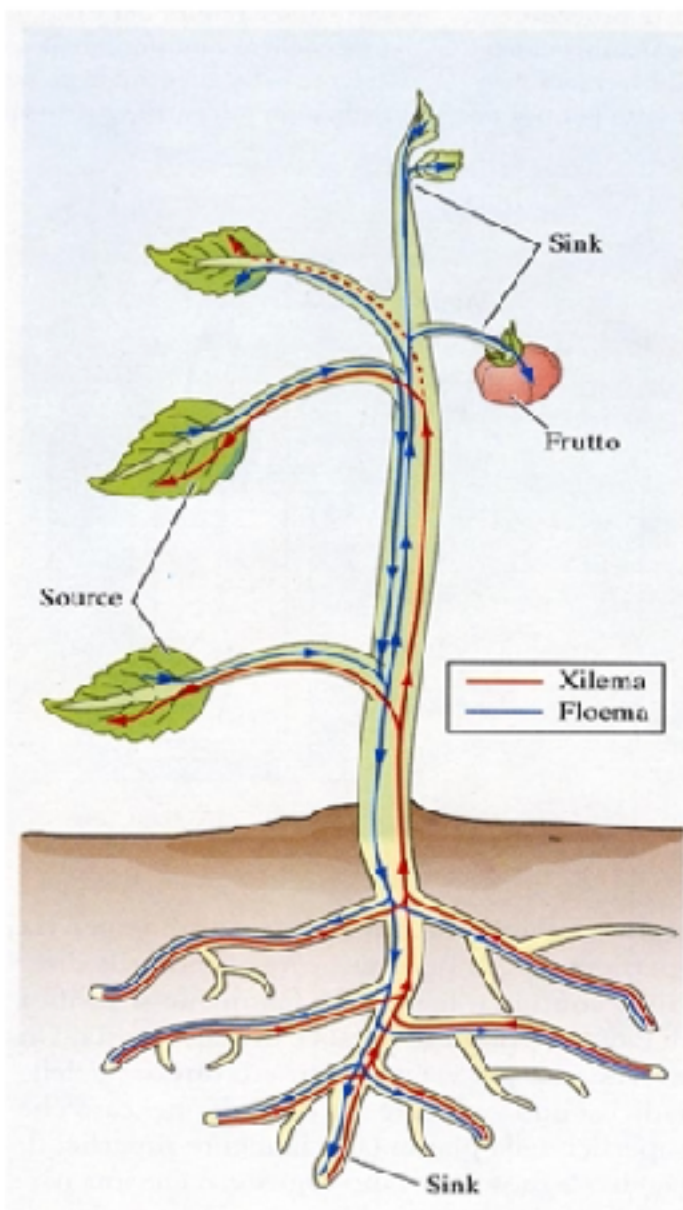




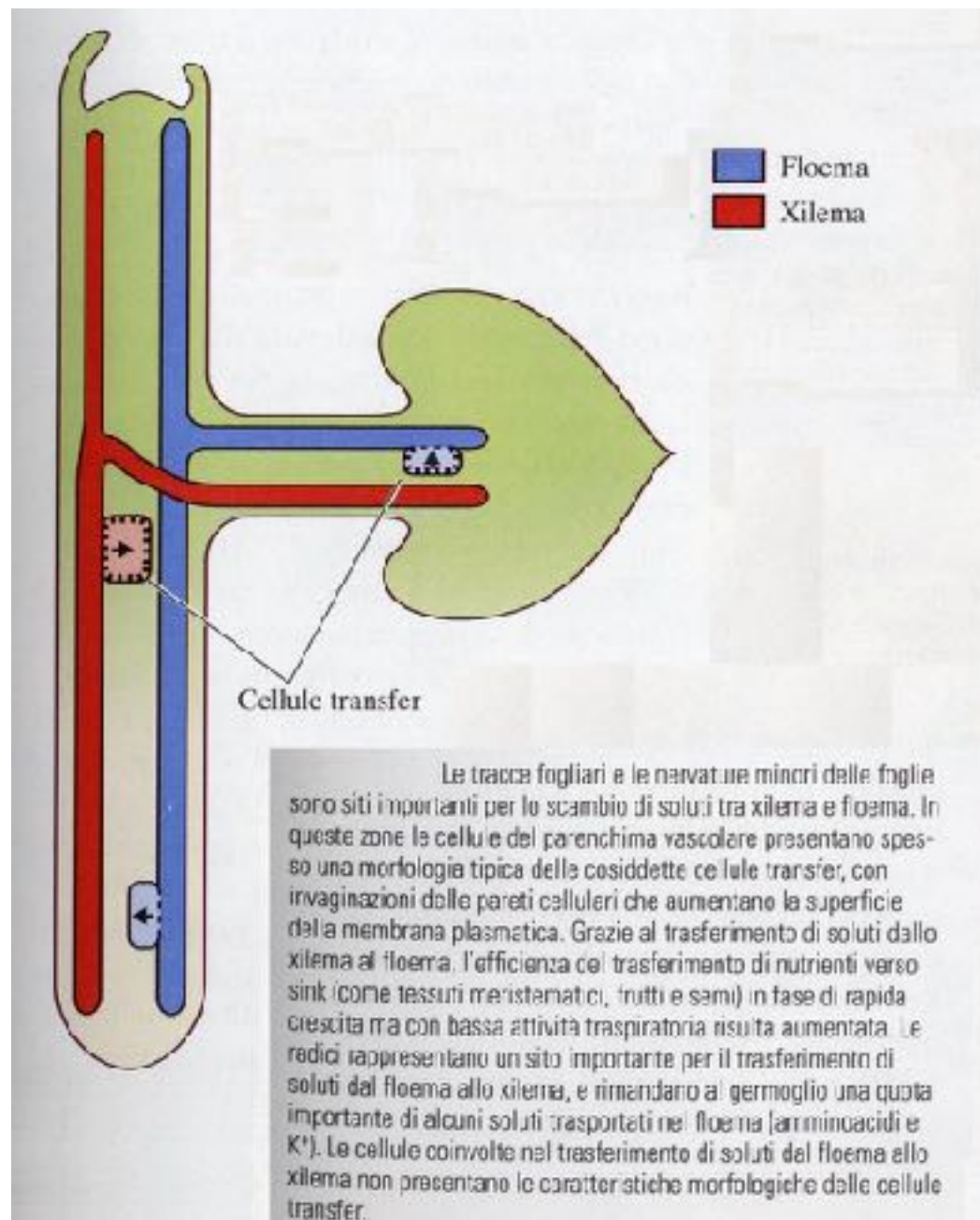
Tessuti di trasporto:

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

Entrambi sono tessuti complessi, formati da più tipi di cellule



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



Le tracce fogliari e le nervature minori delle foglie sono siti importanti per lo scambio di soluti tra xilema e floema. In queste zone le cellule del parenchima vascolare presentano spesso una morfologia tipica delle cosiddette cellule transfer, con invaginazioni delle pareti cellulari che aumentano la superficie della membrana plasmatica. Grazie al trasferimento di soluti dallo xilema al floema, l'efficienza del trasferimento di nutrienti verso sink (come tessuti meristemati, frutti e semi) in fase di rapida crescita ma con bassa attività traspiratoria risulta aumentata. Le radici rappresentano un sito importante per il trasferimento di soluti dal floema allo xilema, e rimandano al germoglio una quota importante di alcuni soluti trasportati nel floema (amminoacidi e K^+). Le cellule coinvolte nel trasferimento di soluti dal floema allo xilema non presentano le caratteristiche morfologiche delle cellule transfer.

XILEMA

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

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

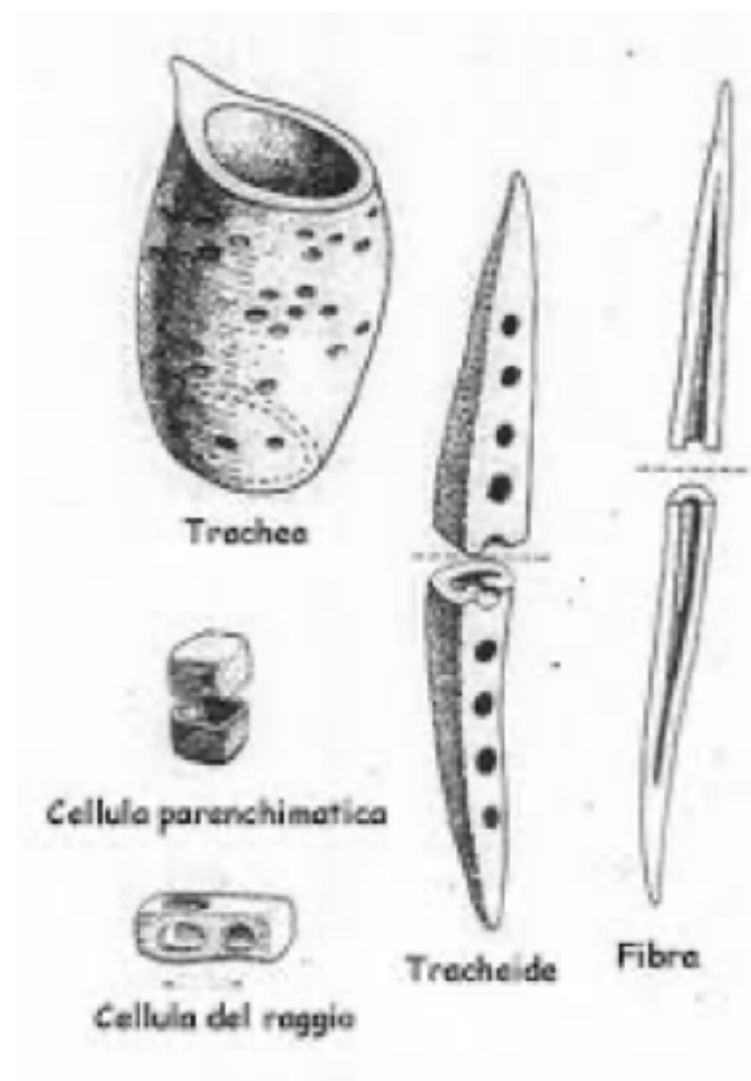
I primi due tipi di cellule servono per il trasporto dell'acqua, e sono **morte** quando svolgono la loro funzione.

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

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

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







Gli elementi conduttori dello xilema sono chiamati vasi

In base ai tipi di ispessimento della parete si distinguono i seguenti tipi di vasi:

- anulati
- spiralati
- scalariformi
- reticolati
- punteggiati

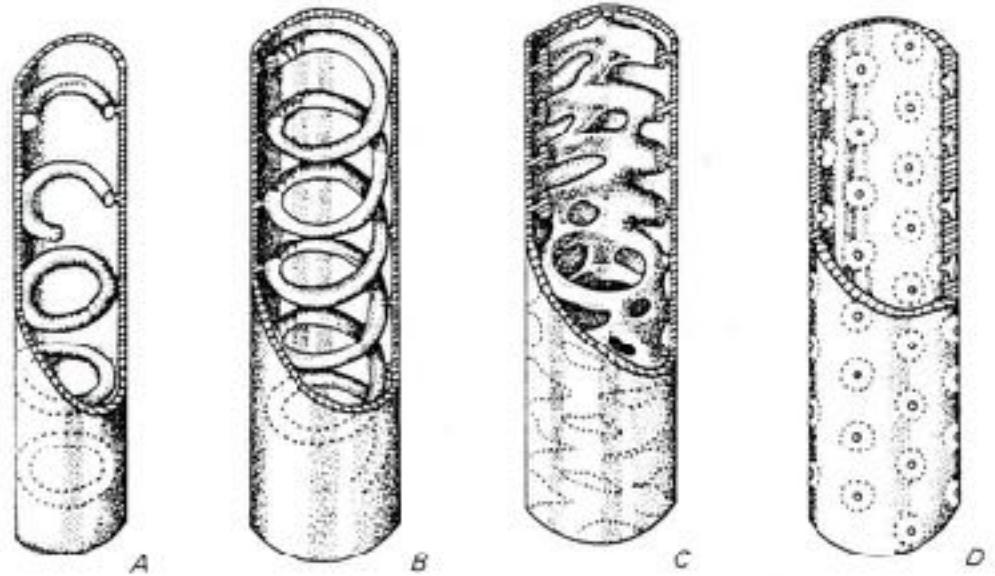


FIG. 29.31 • Tipi differenti di vasi: A, anulati; B, spiralati; C, reticolati; D, punteggiati. (Da Nutsch).



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

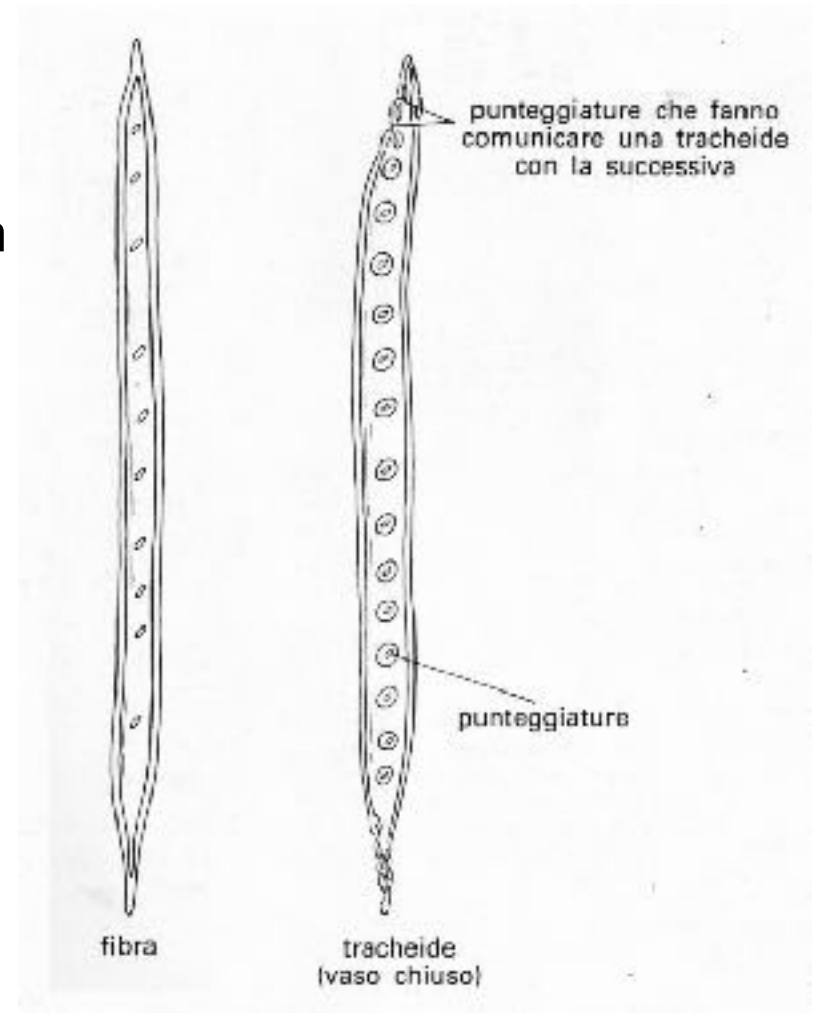
- **tracheidi**
- **trachee**



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

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

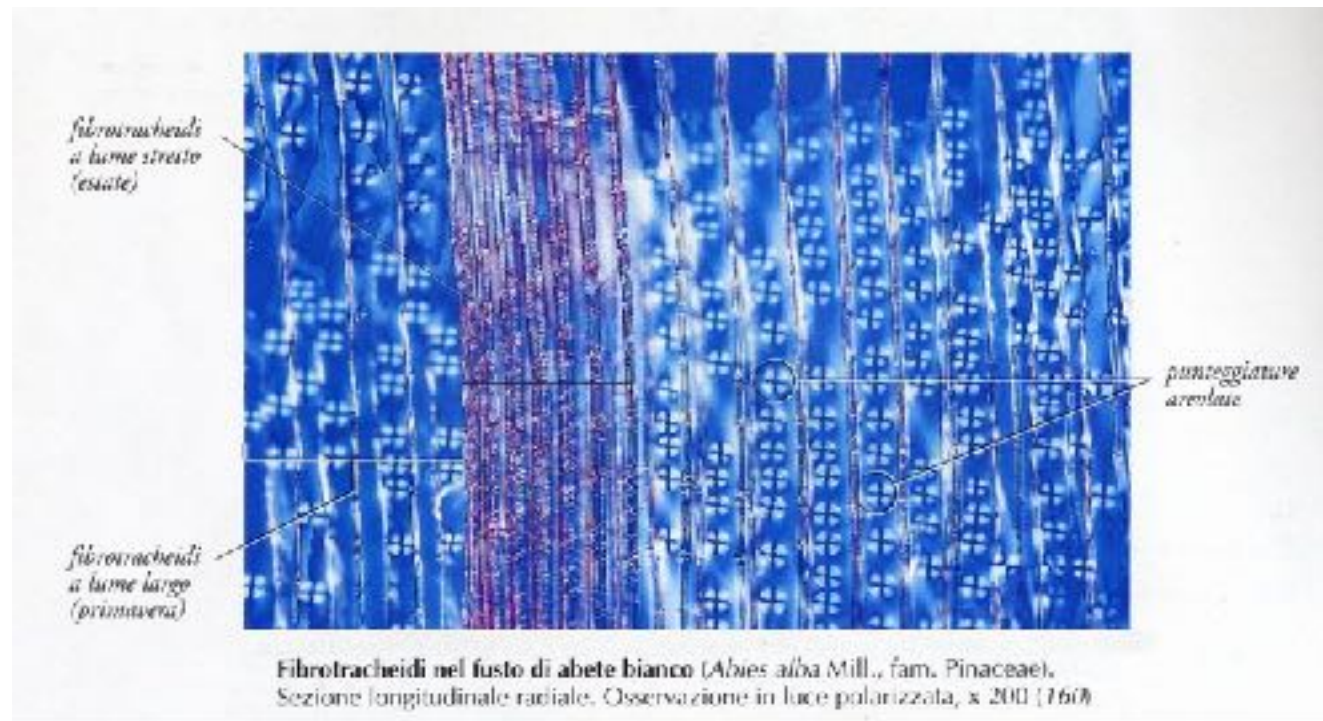
Le tracheidi sono presenti in quasi tutte le pteridofite, nelle gimnosperme, e nelle angiosperme.





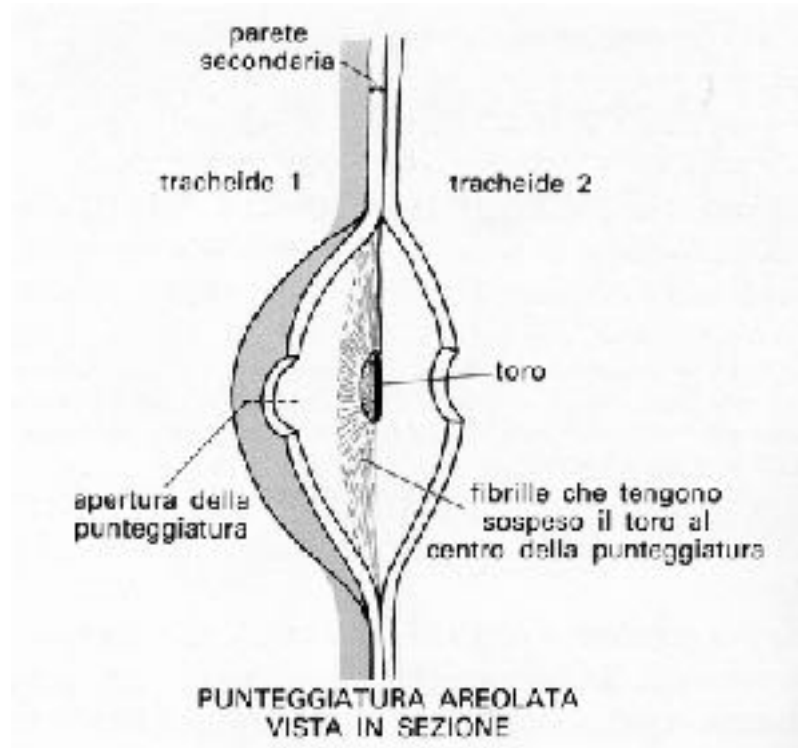
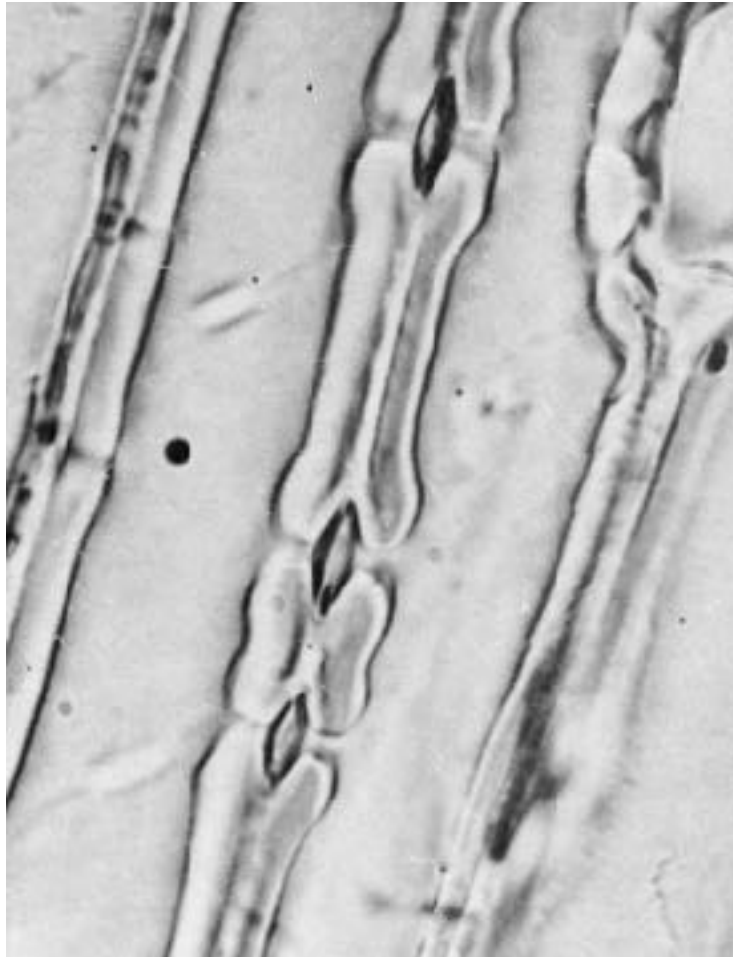
Nelle conifere, le **tracheidi** hanno **pareti fortemente ispessite**, e accanto alla funzione di trasporto della linfa grezza svolgono anche la **funzione di sostegno**, in assenza di vere e proprie fibre. Si parla perciò di **FIBROTRACHEIDI**.

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



Fibrotracheidi nel fusto di abete bianco (*Abies alba* Mill., fam. Pinaceae).
Sezione longitudinale radiale. Osservazione in luce polarizzata, x 200 [160]

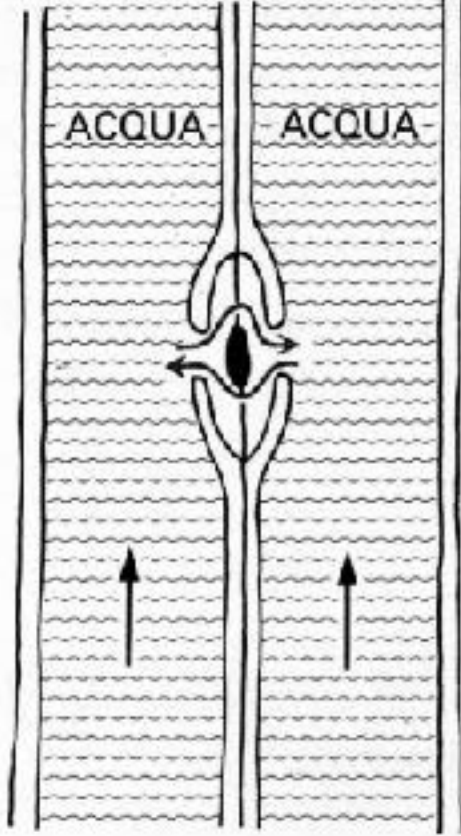
Punteggiature areolate delle tracheidi di conifere



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

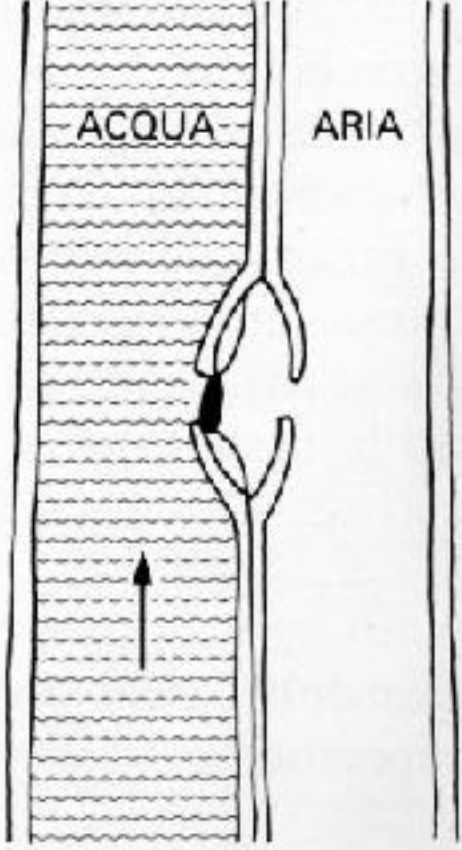


tracheide 1 tracheide 2

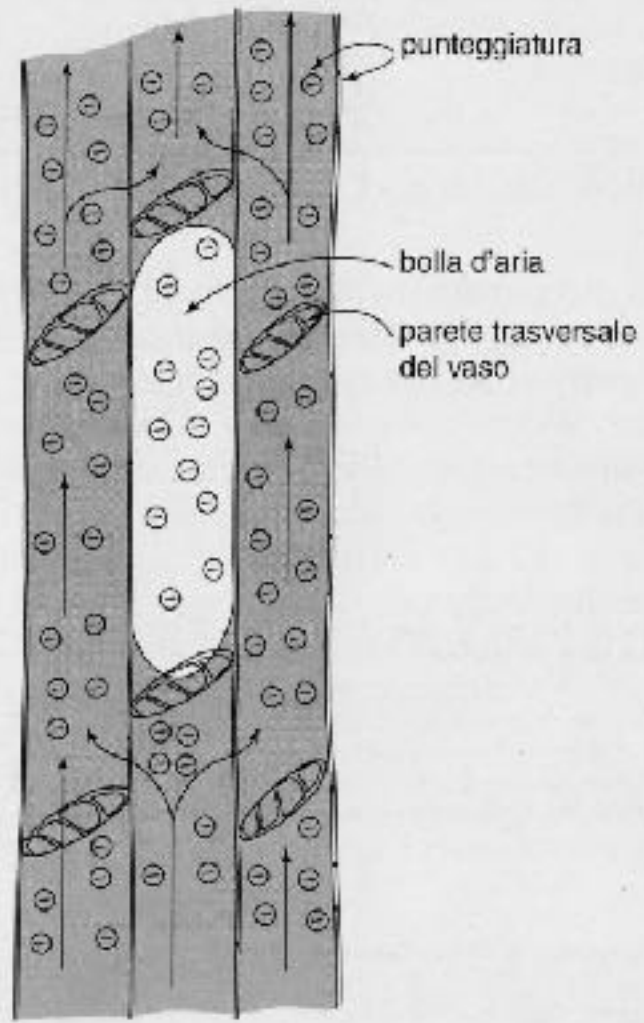


Se ambedue le tracheidi sono piene d'acqua la valvola è aperta. L'acqua può passare liberamente da una tracheide all'altra.

tracheide 1 tracheide 2



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.



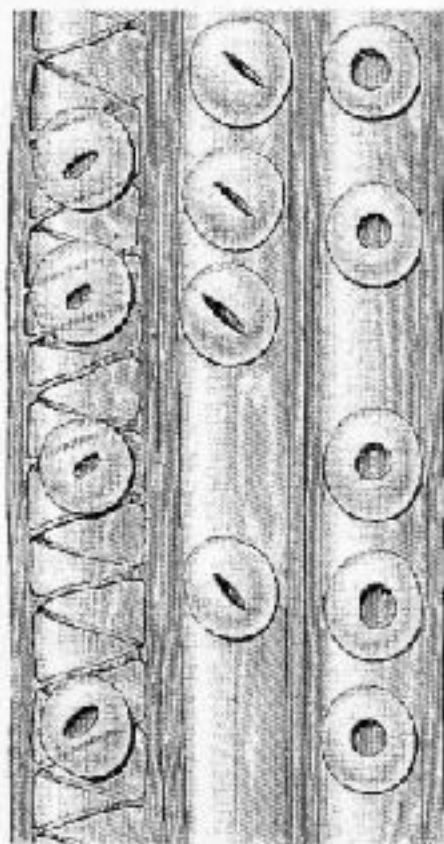
Una bolla d'aria in un vaso lo blocca, ma l'acqua riesce ad aggirare l'ostacolo passando nei vasi vicini in corrispondenza dell'ostacolo. Questo passaggio è reso possibile dalle punteggiature. (Da Taiz-Zeiger, «Plant Physiology», modificato).



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

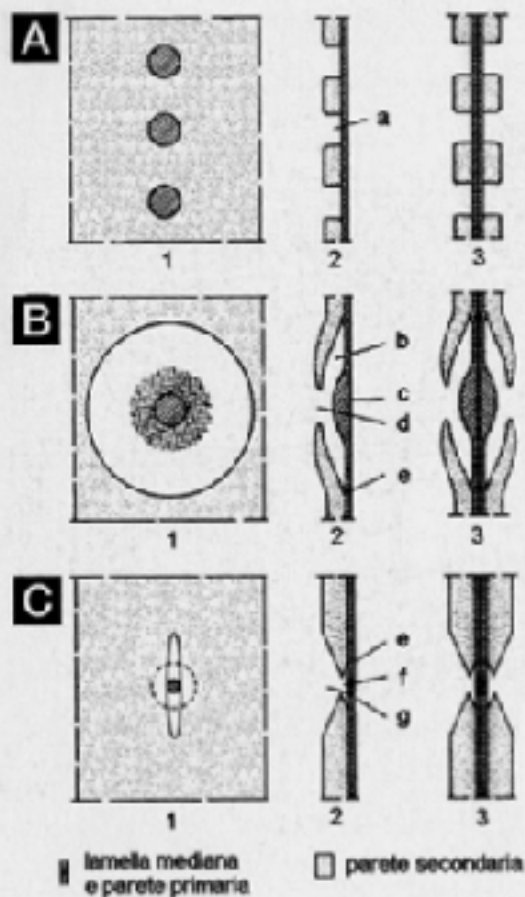
Sezione longitudinale radiale, x 400 (480)

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.

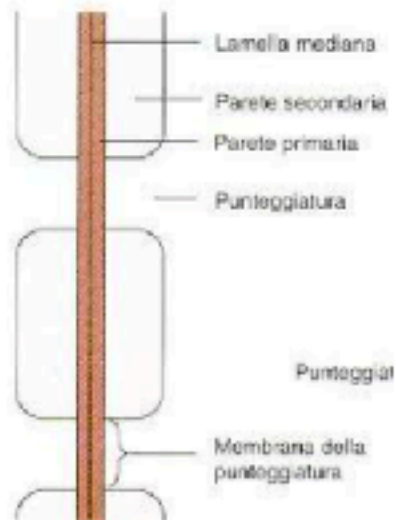


**Fibrotracheidi con punteggiature
areolate nel fusto di tasso (*Taxus baccata* L.).**



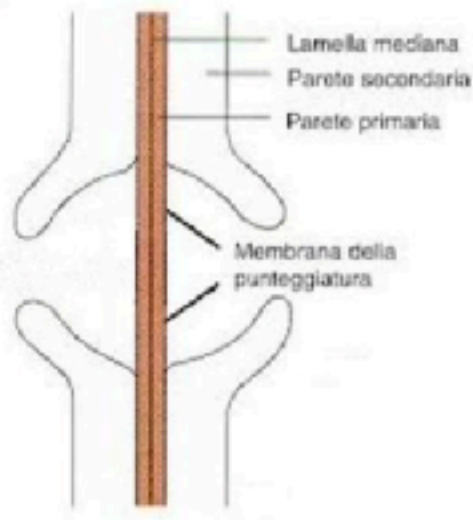


Tipi di punteggiature delle cellule del legno: A) punteggiature semplici di cellule parenchimatiche; B) punteggiature areolate di elementi conduttori del legno omoxilo; C) punteggiature areolate di elementi conduttori del legno eteroxilo; 1) punteggiature di fronte; 2) punteggiature di profilo; 3) punteggiature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



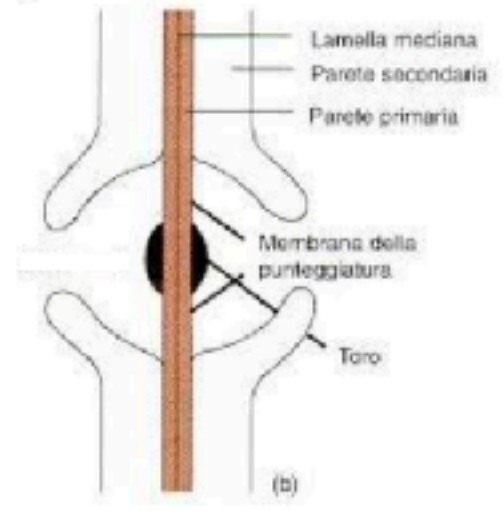
**Punteggiatura
semplice**

parenchima
sclerenchima



**Punteggiatura
areolata**

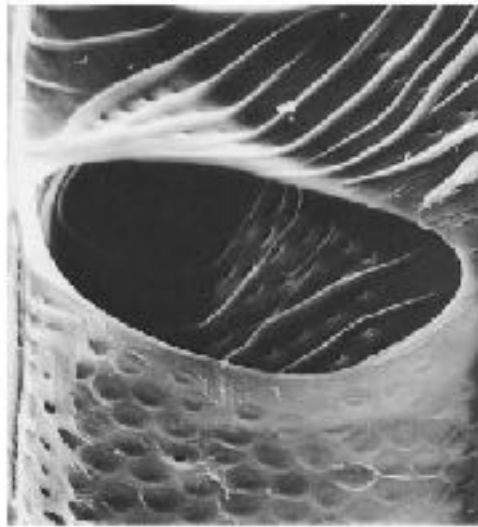
vasi
Angiosperme



**Punteggiatura
areolata con toro**

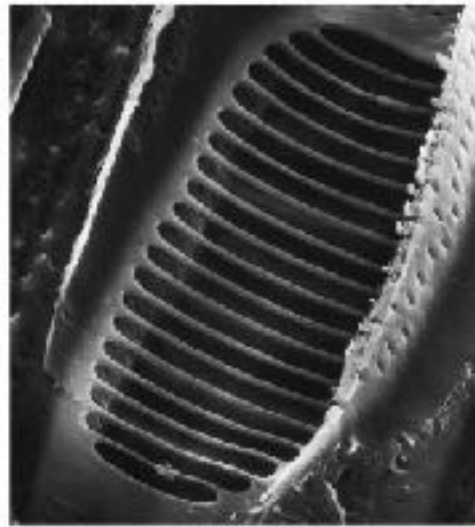
vasi (fibrotracheidi)
delle Conifere

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.



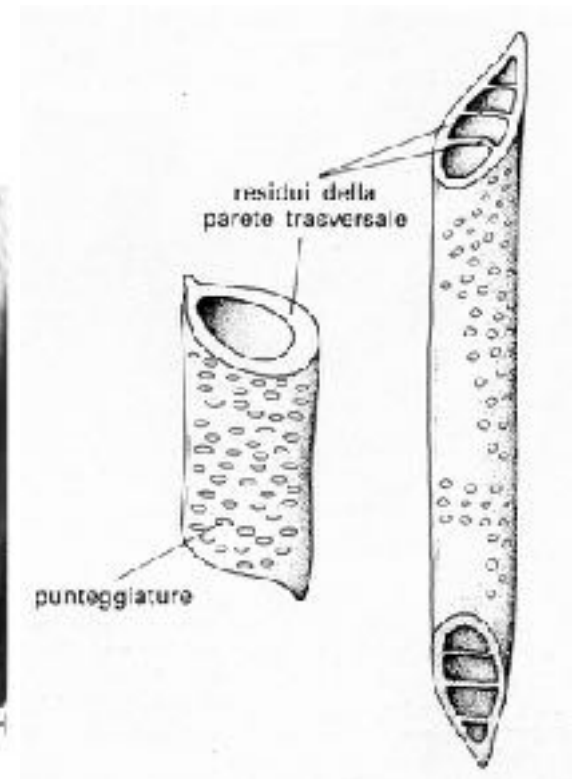
(a)

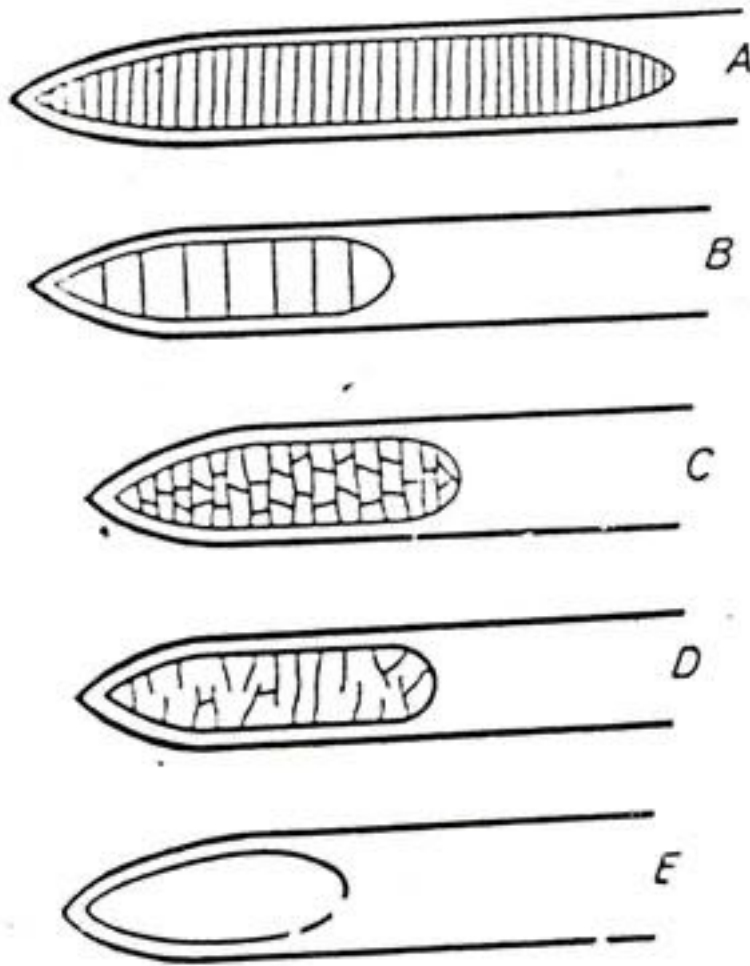
20 μm



(b)

20 μm



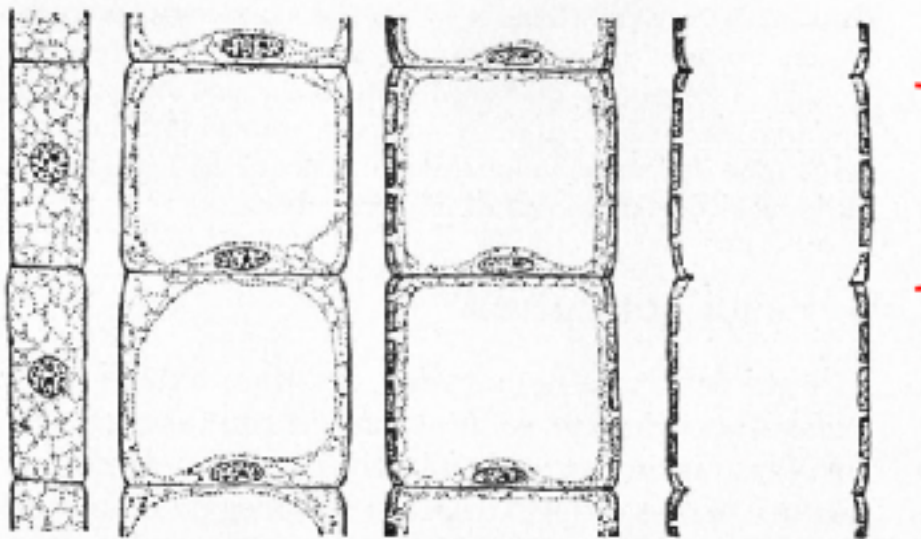


Tipi di perforazioni della parete trasversale:

A, B: scalariformi

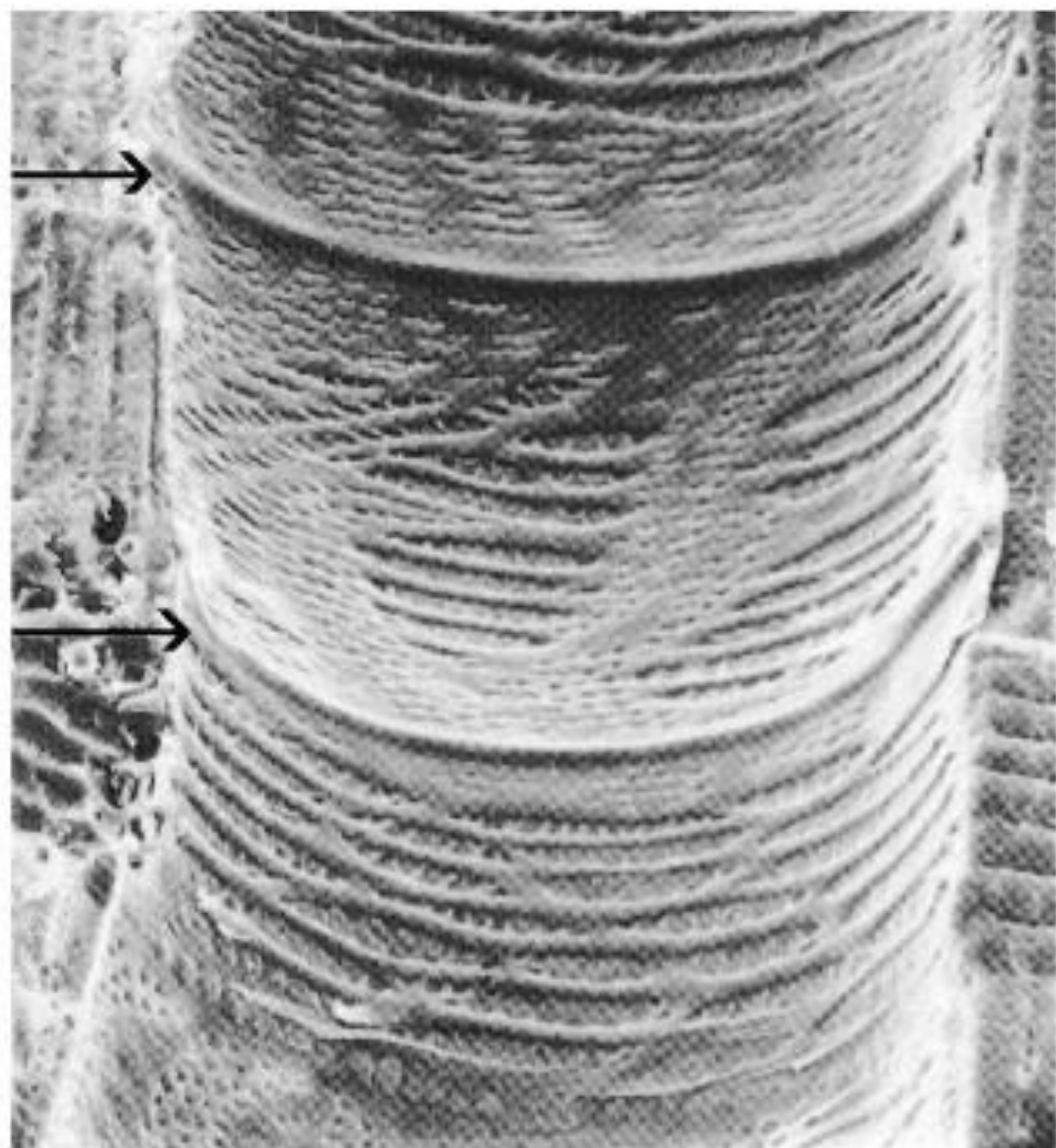
C, D: reticolate

E: complete

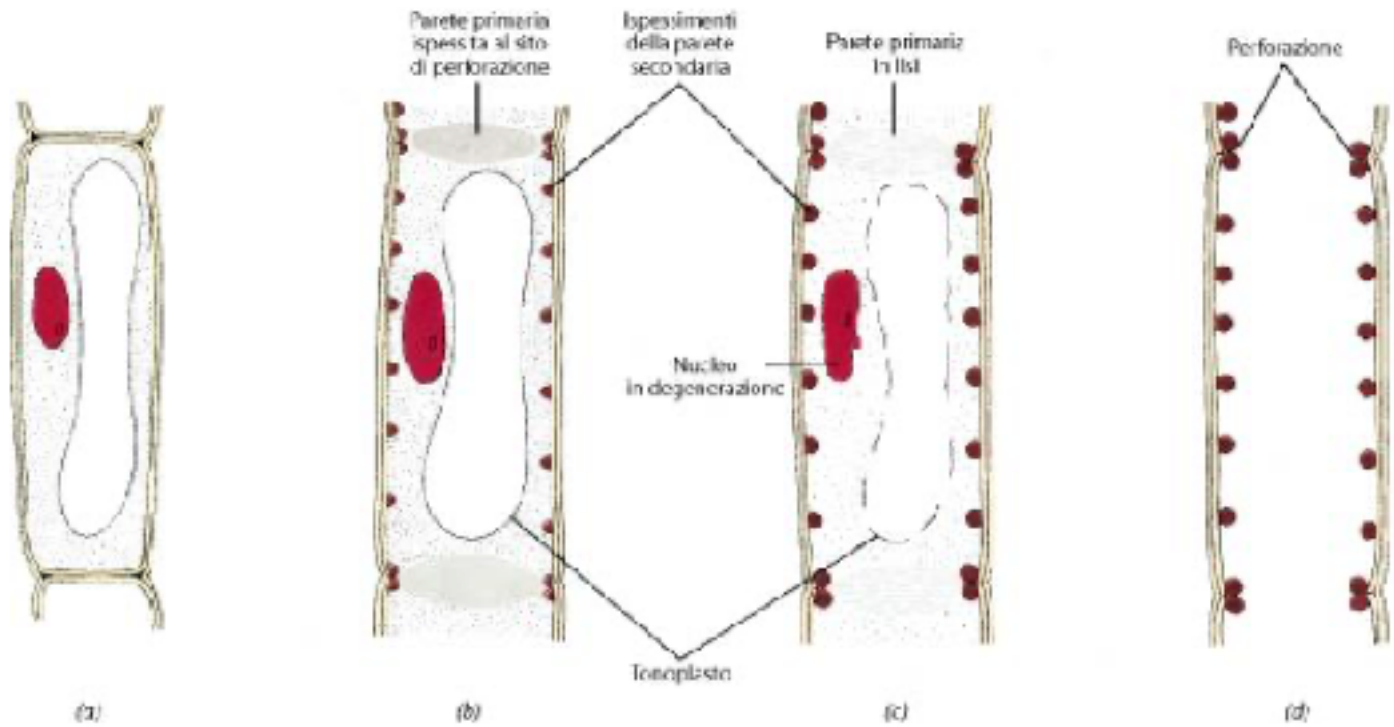


elemento
tracheale

T
R
A
C
H
E
A



100 μm



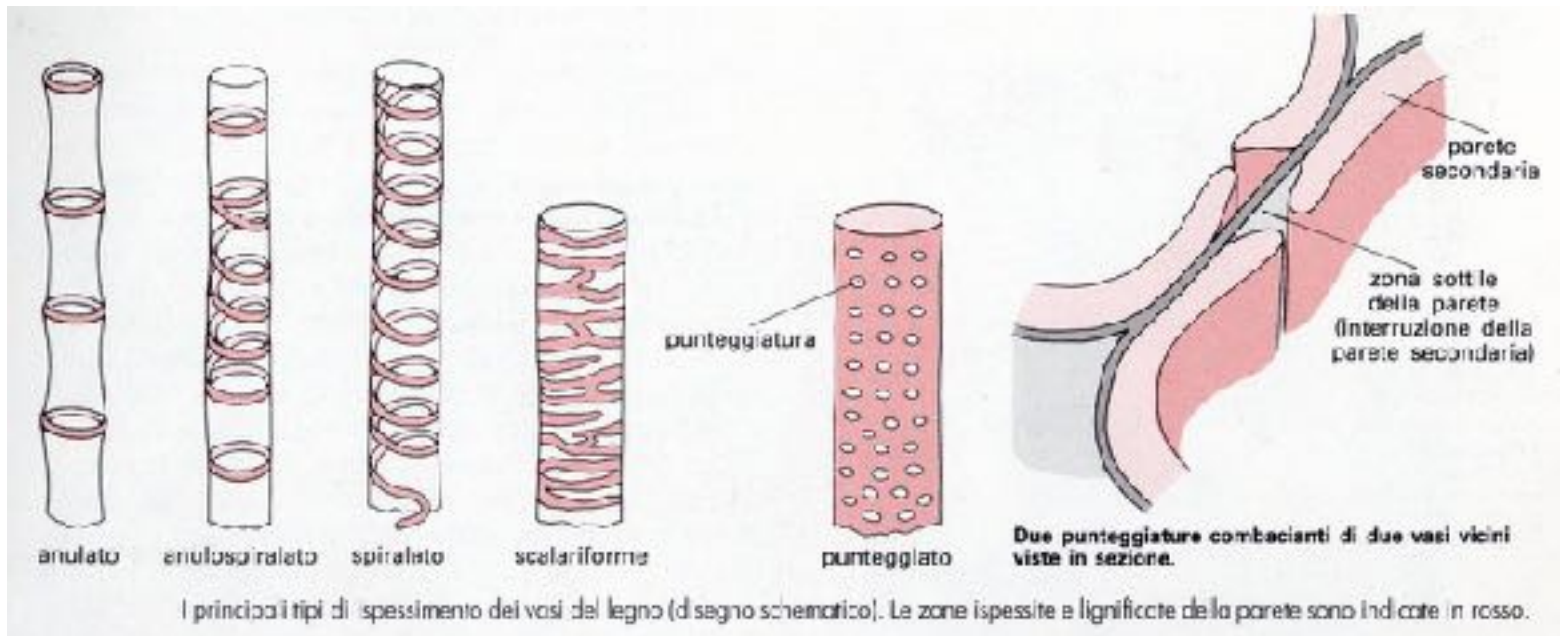
Schema dello sviluppo di un elemento tracheale.

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





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





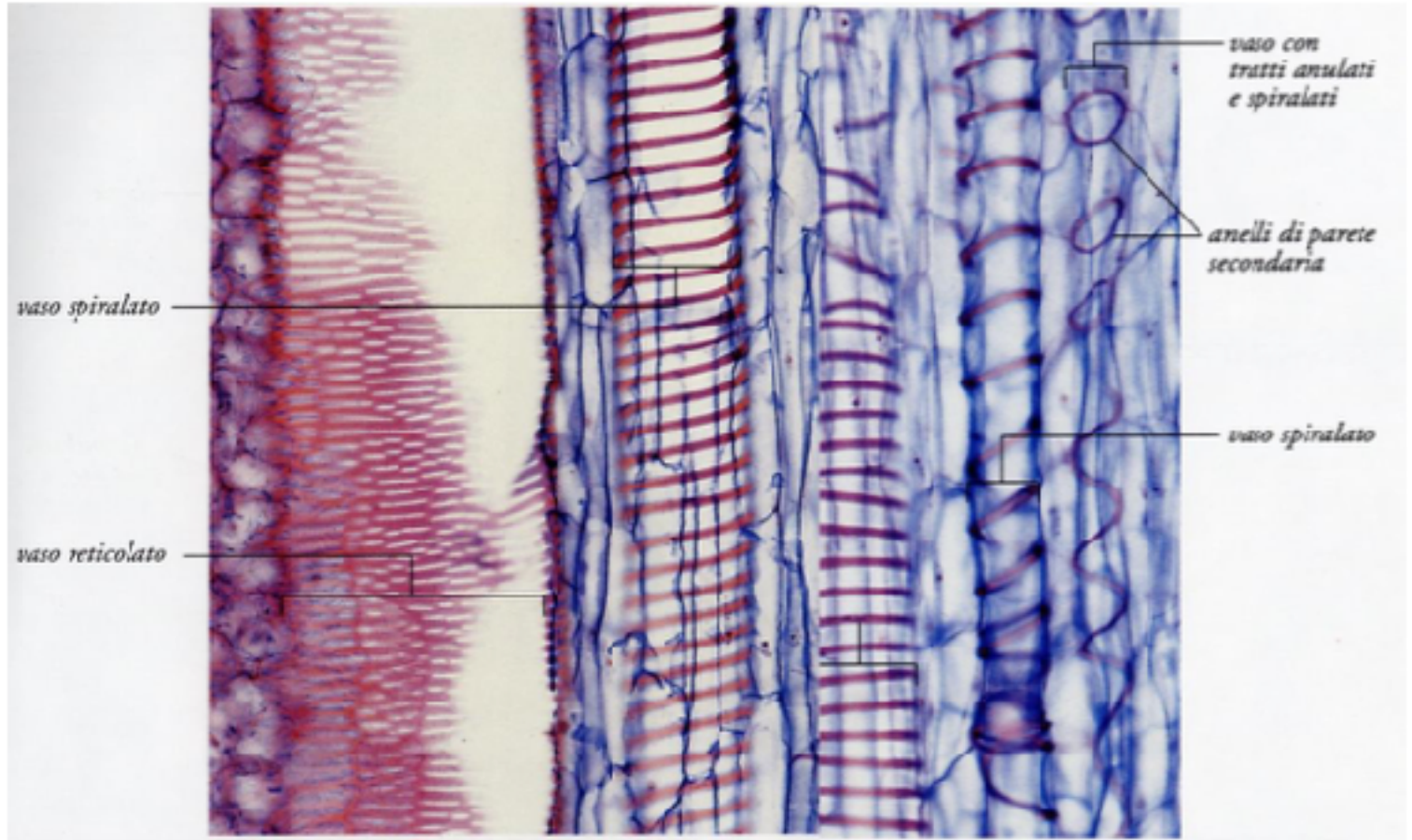
(a)

50 μm



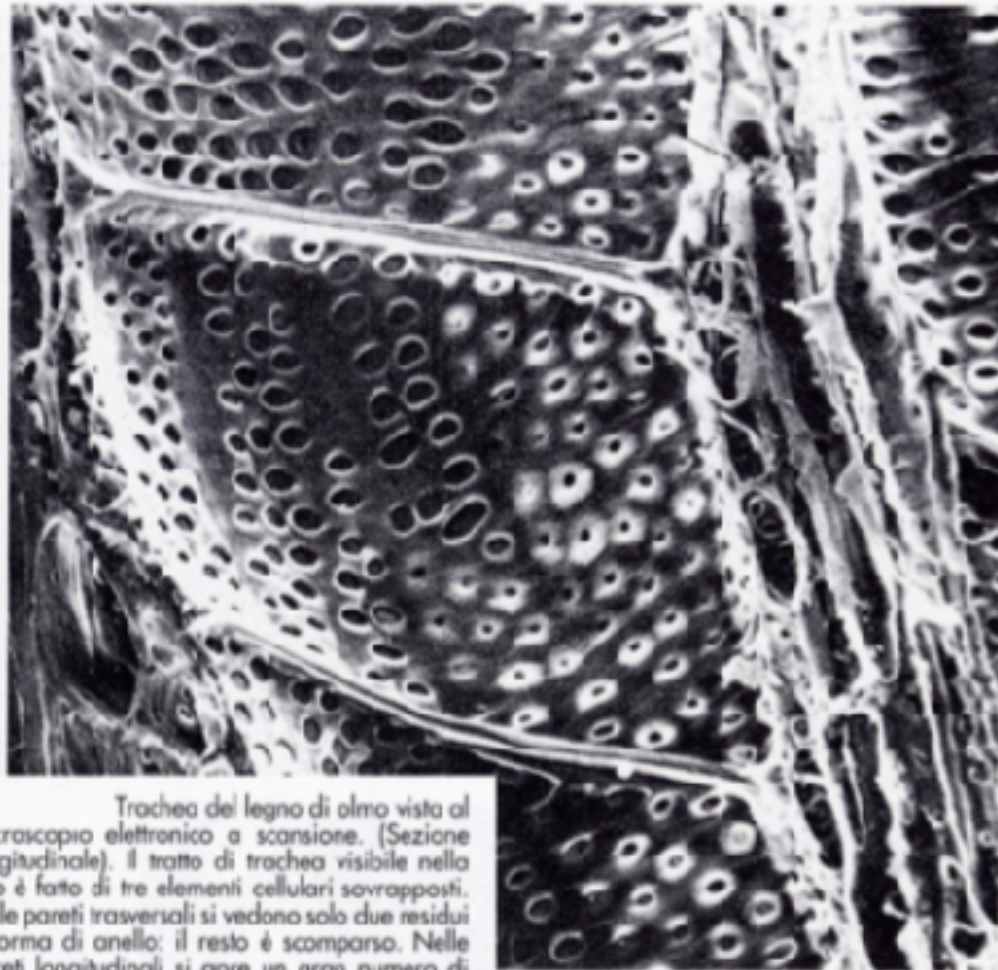
(b)

50 μm



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

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

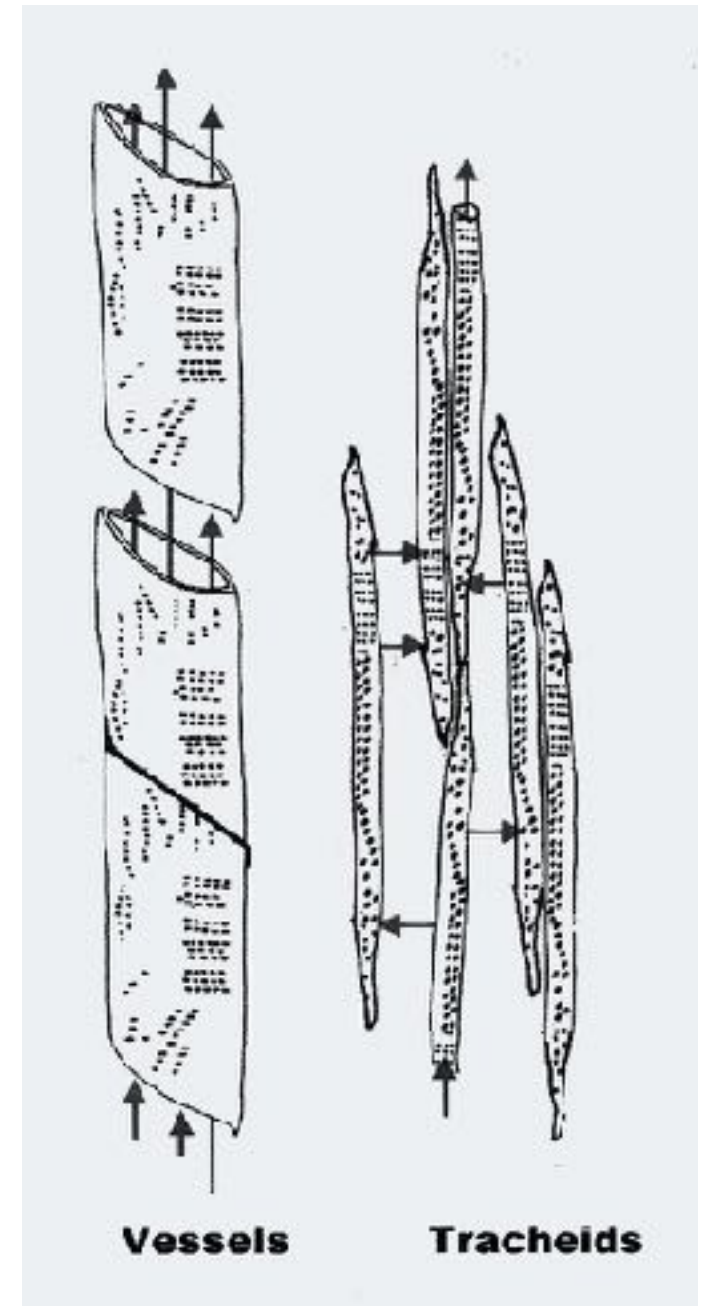


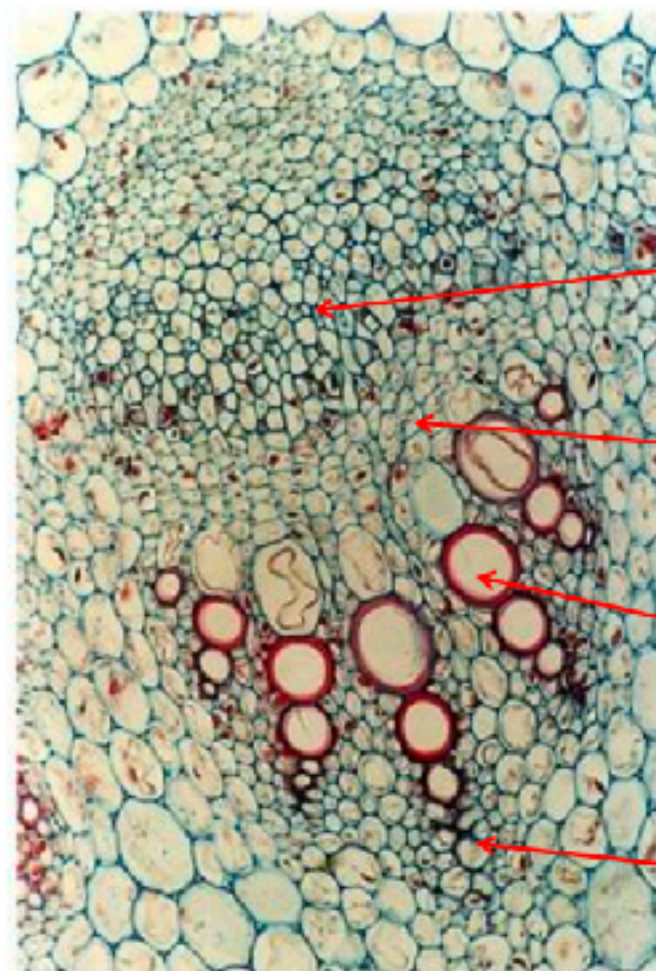
Trachea del legno di olmo vista al microscopio elettronico a scansione. (Sezione longitudinale). Il tratto di trachea visibile nella foto è fatto di tre elementi cellulari sovrapposti. Delle pareti trasversali si vedono solo due residui a forma di anello; il resto è scomparso. Nelle pareti longitudinali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



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

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





protofloema
floema
metafloema

cambio

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

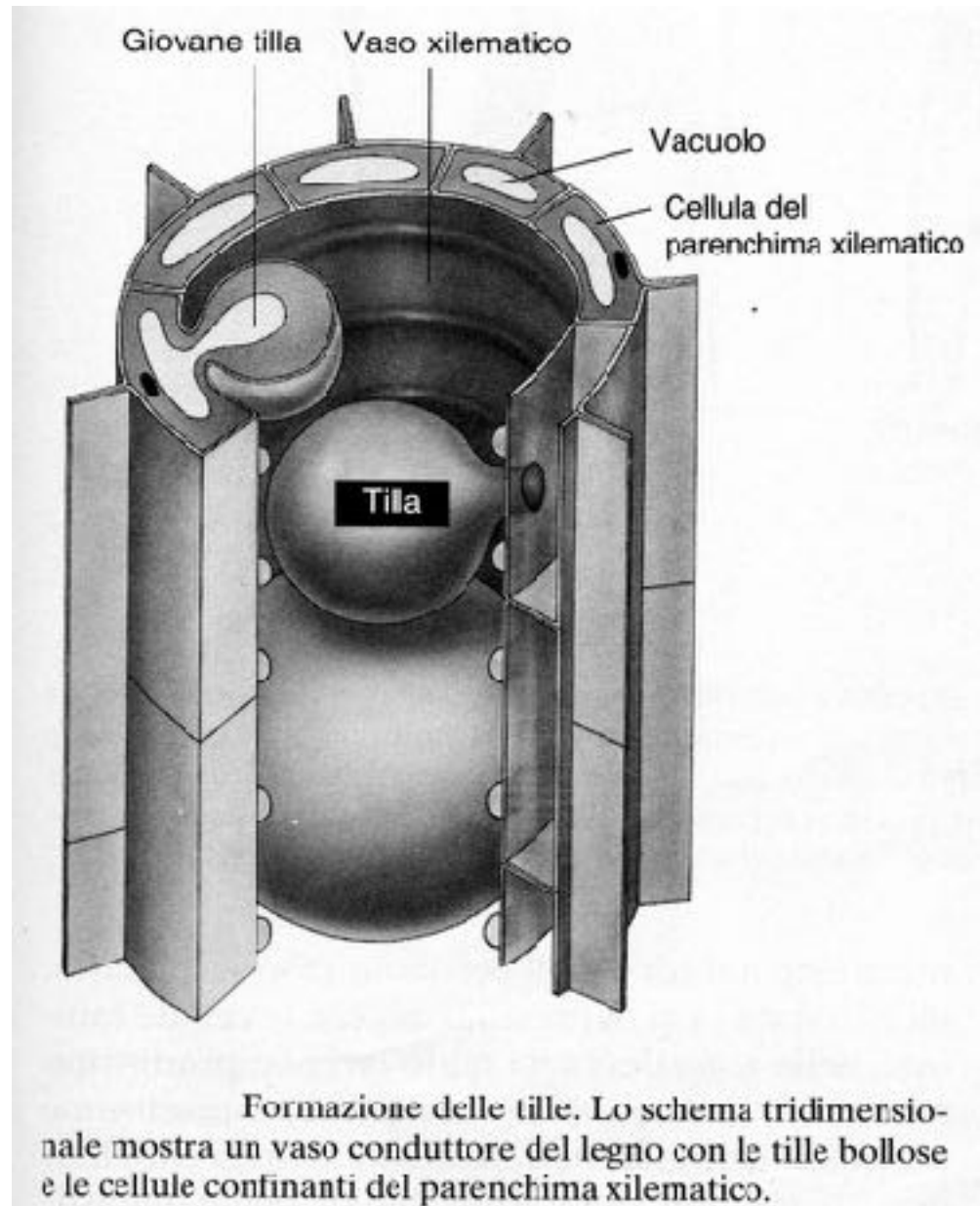
protoxilema: vasi piccoli
(tracheidi anulate o spiralate)



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



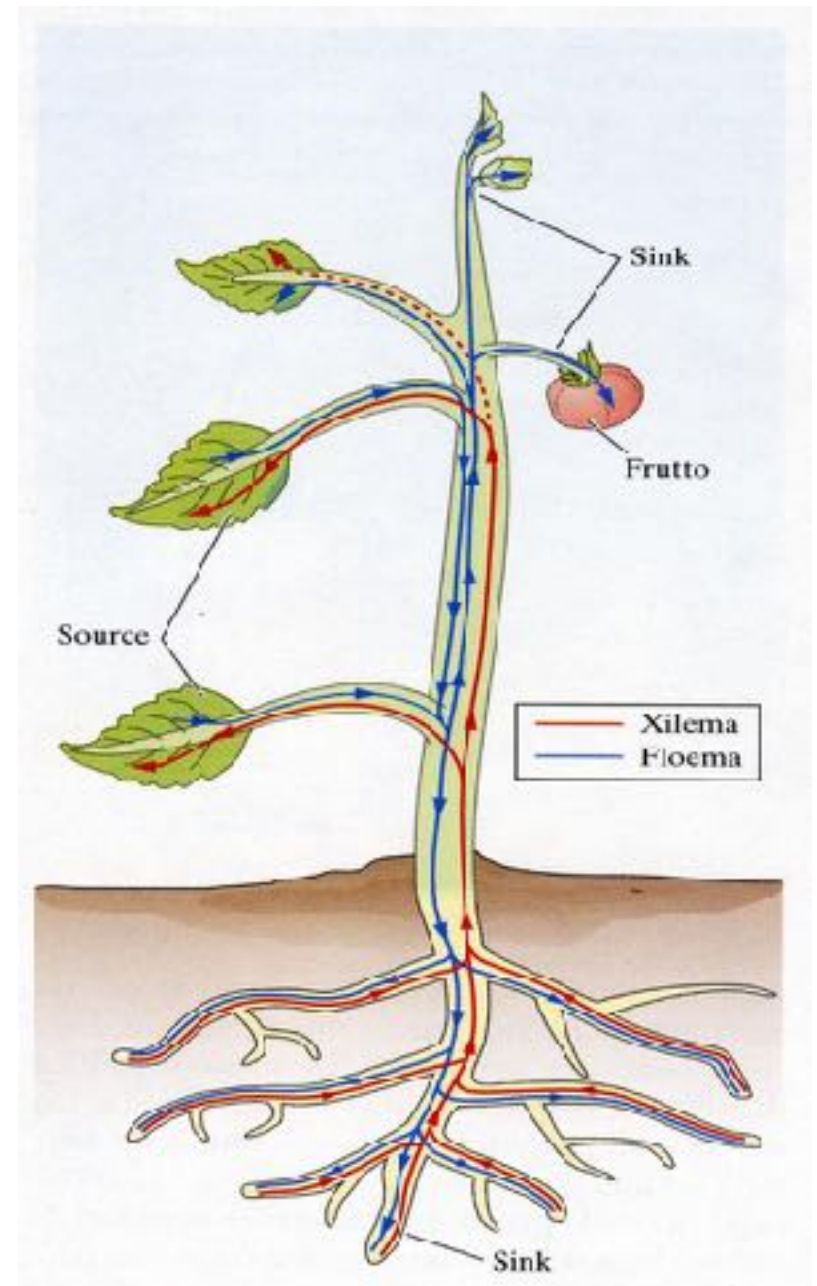
In molti casi alla fine della stagione di crescita le cellule parenchimatiche invadono il lume tracheale attraverso le punteggiature, formando strutture vescicolari, le **TILLE**, che occludono i vasi.





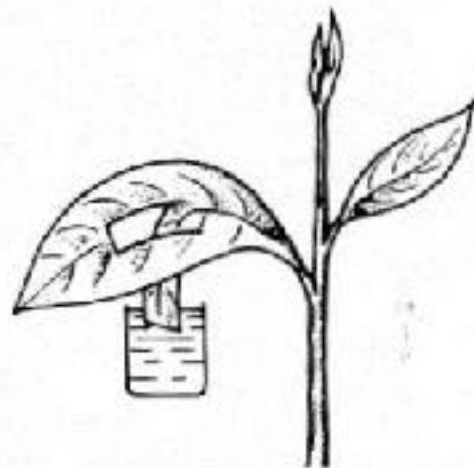
FLOEMA

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



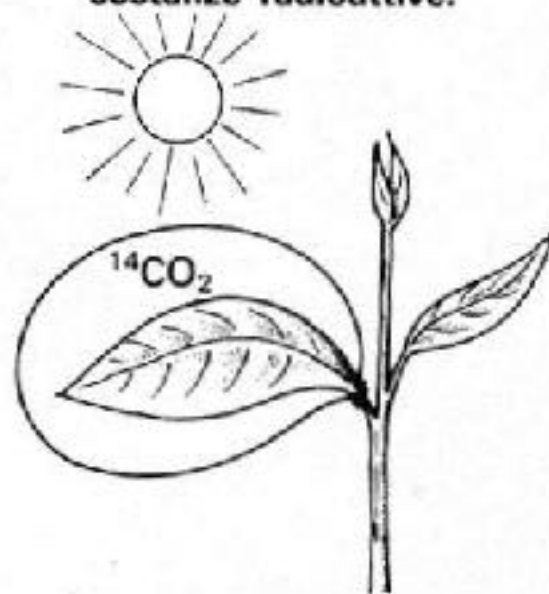


Il composto organico radioattivo è somministrato dall'esterno.



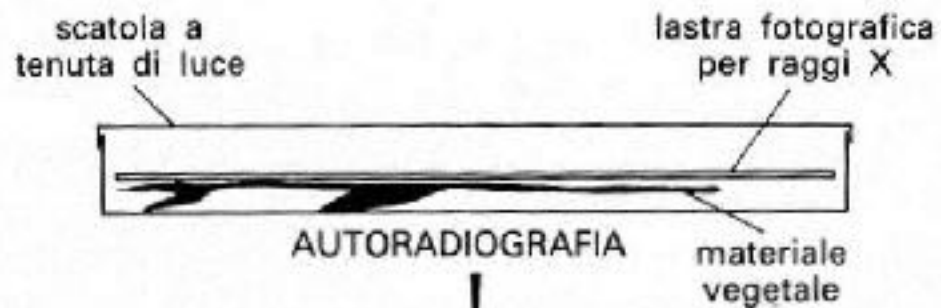
Un lembo ritagliato da una foglia pesca nella soluzione del composto radioattivo.

Alternativamente è la foglia stessa che sintetizza sostanze radioattive.

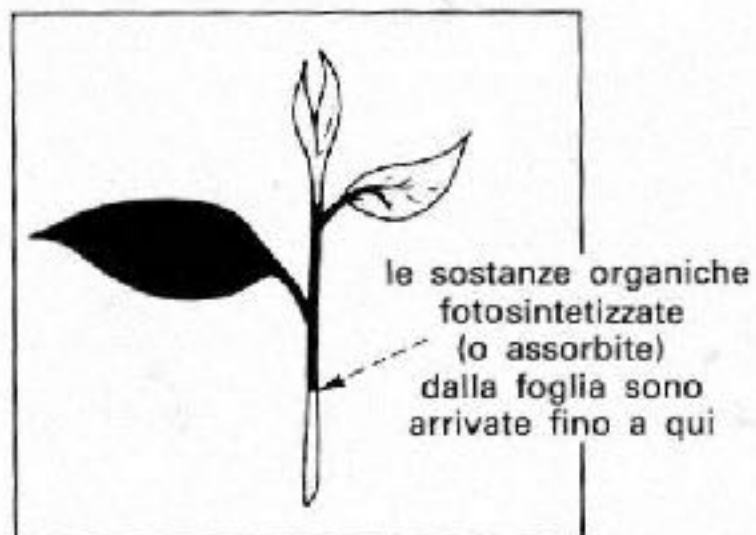


Una foglia è racchiusa in un sacchetto di plastica che contiene un'atmosfera con $^{14}\text{CO}_2$ radioattiva. La foglia sintetizza sostanze organiche radioattive.

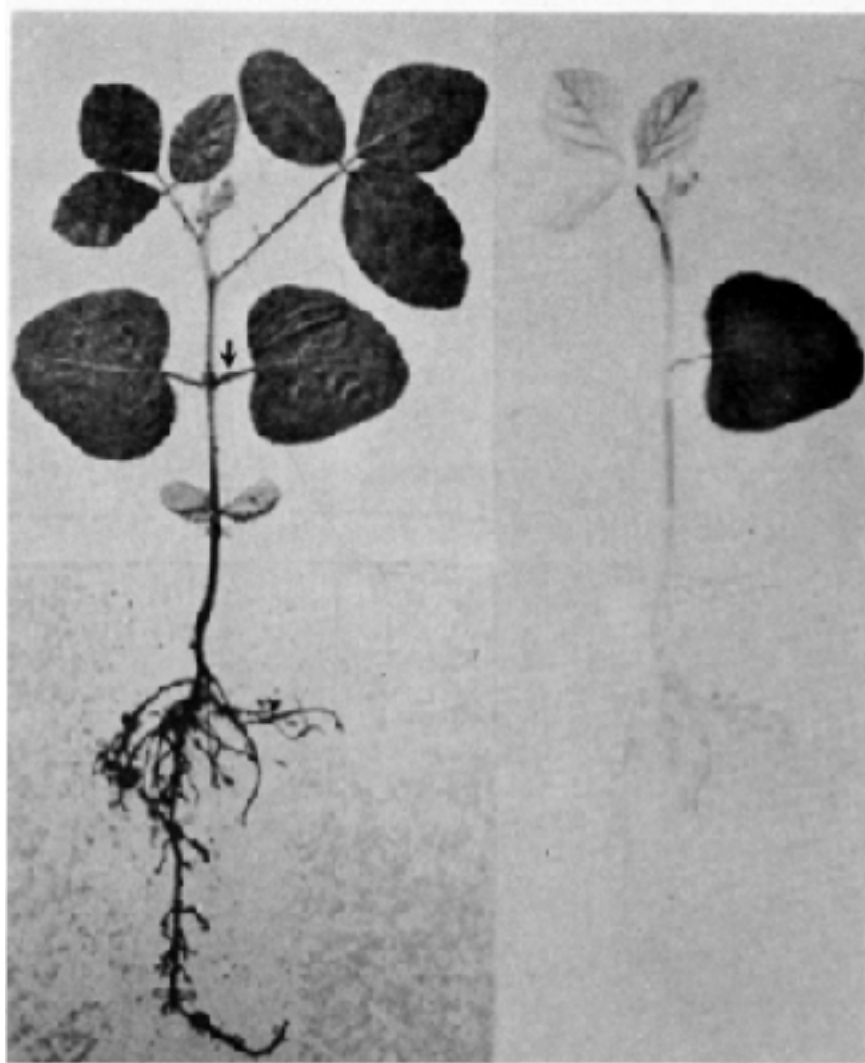
Il materiale vegetale viene congelato ed essiccato per impedire un ulteriore trasporto delle sostanze radioattive.



Dopo 2 settimane la lastra fotografica viene sviluppata.



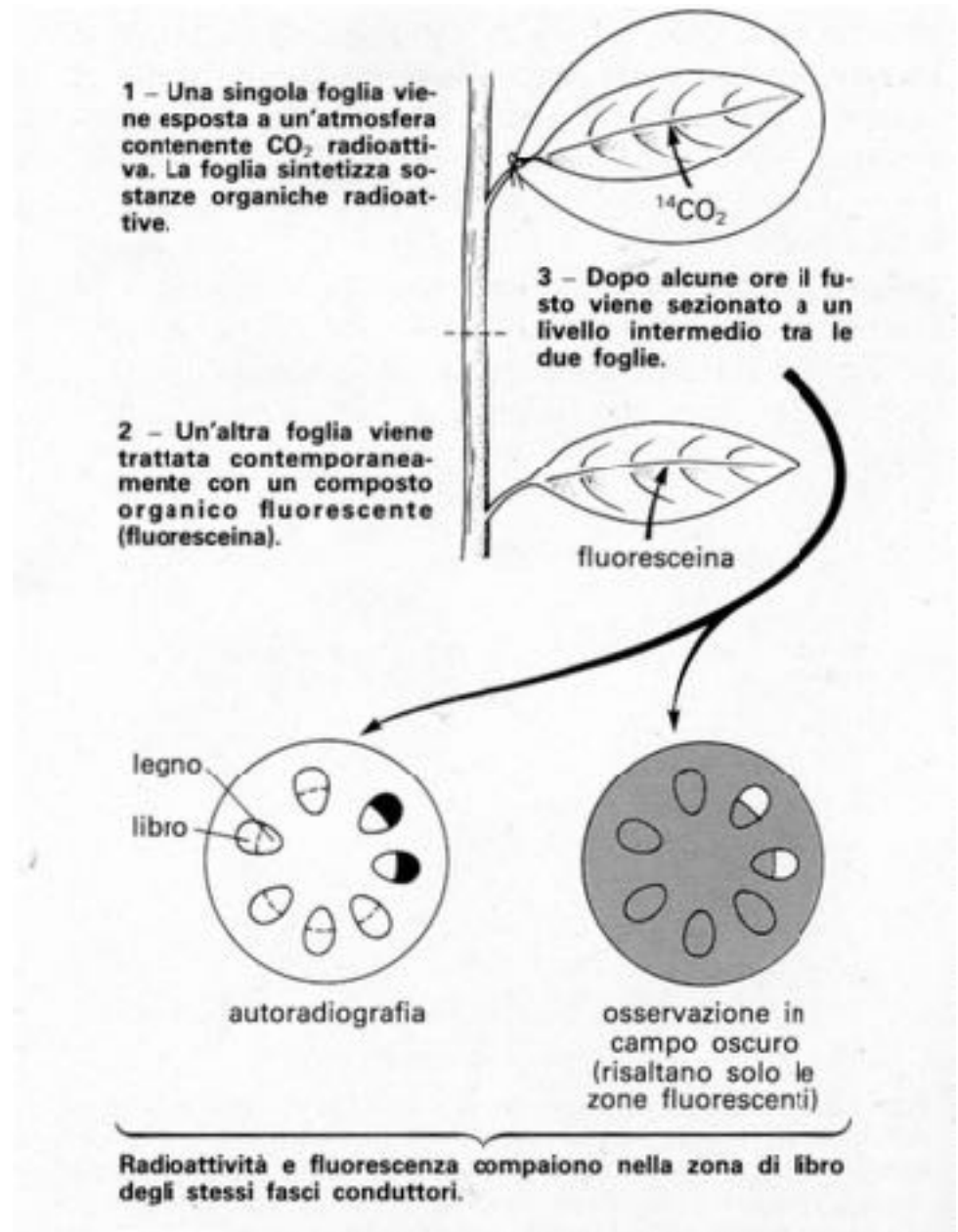
Le zone annerite indicano la presenza di sostanze organiche radioattive.

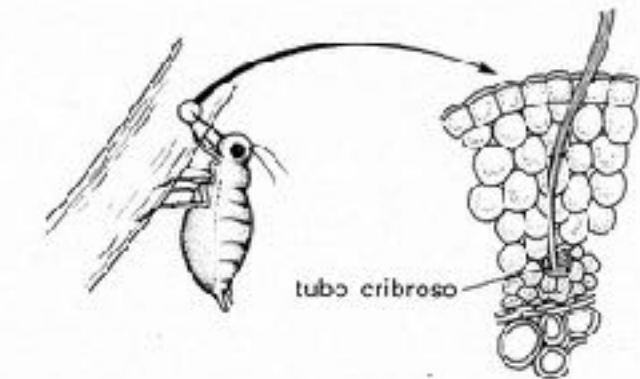


Risultati di un'esperienza sul trasporto di sostanze organiche fatta con la tecnica dell'autoradiografia. La foglia di una pianta di soia indicata con la freccia è stata racchiusa per 1 ora in un recipiente illuminato contenente CO_2 radioattivo. Dopo 6 ore la pianta è stata asciugata, pressata (foto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



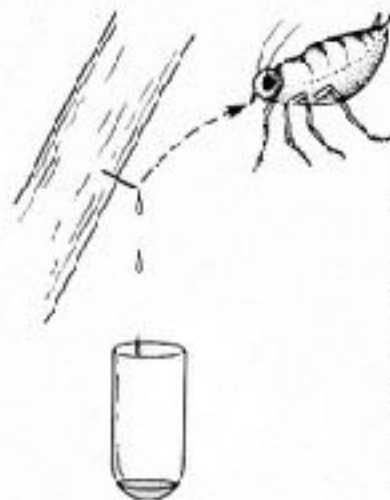
Con questo esperimento si dimostra come il trasporto possa avvenire contemporaneamente nei due sensi all'interno dello stesso internodo.





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.

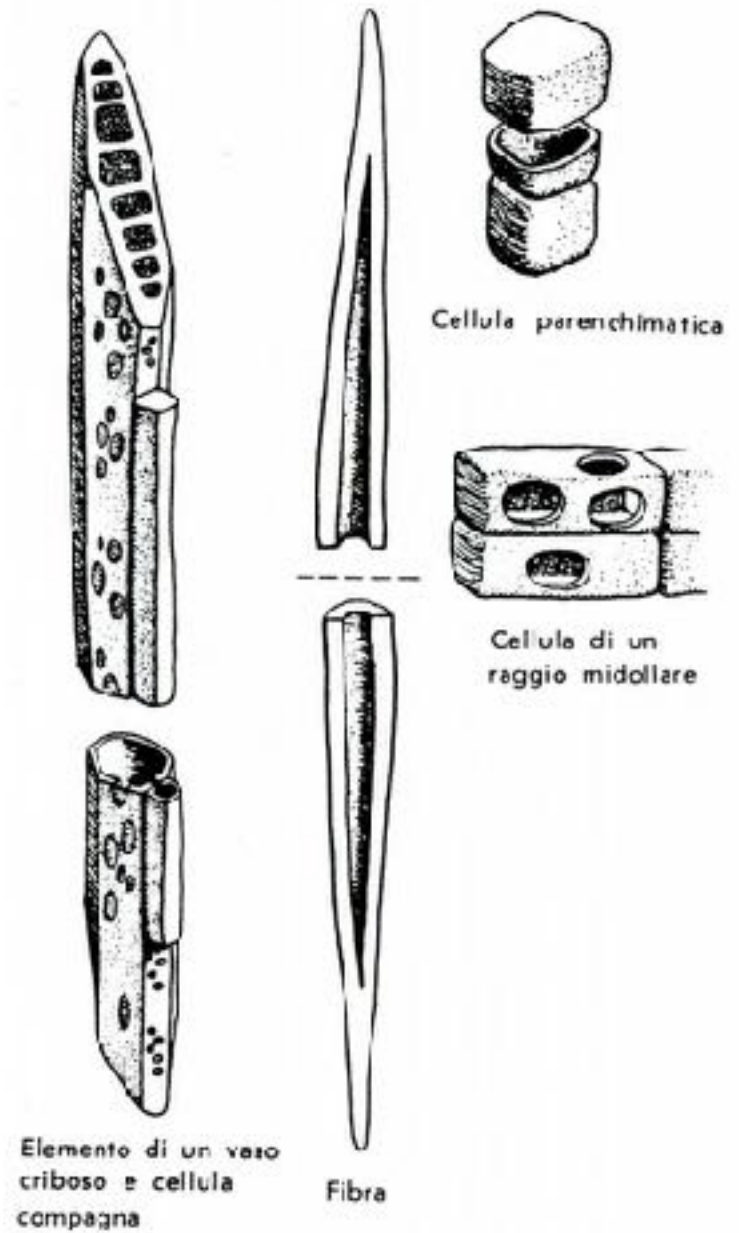
Le gocce di liquido proveniente dal tubo cribroso possono essere raccolte e analizzate.

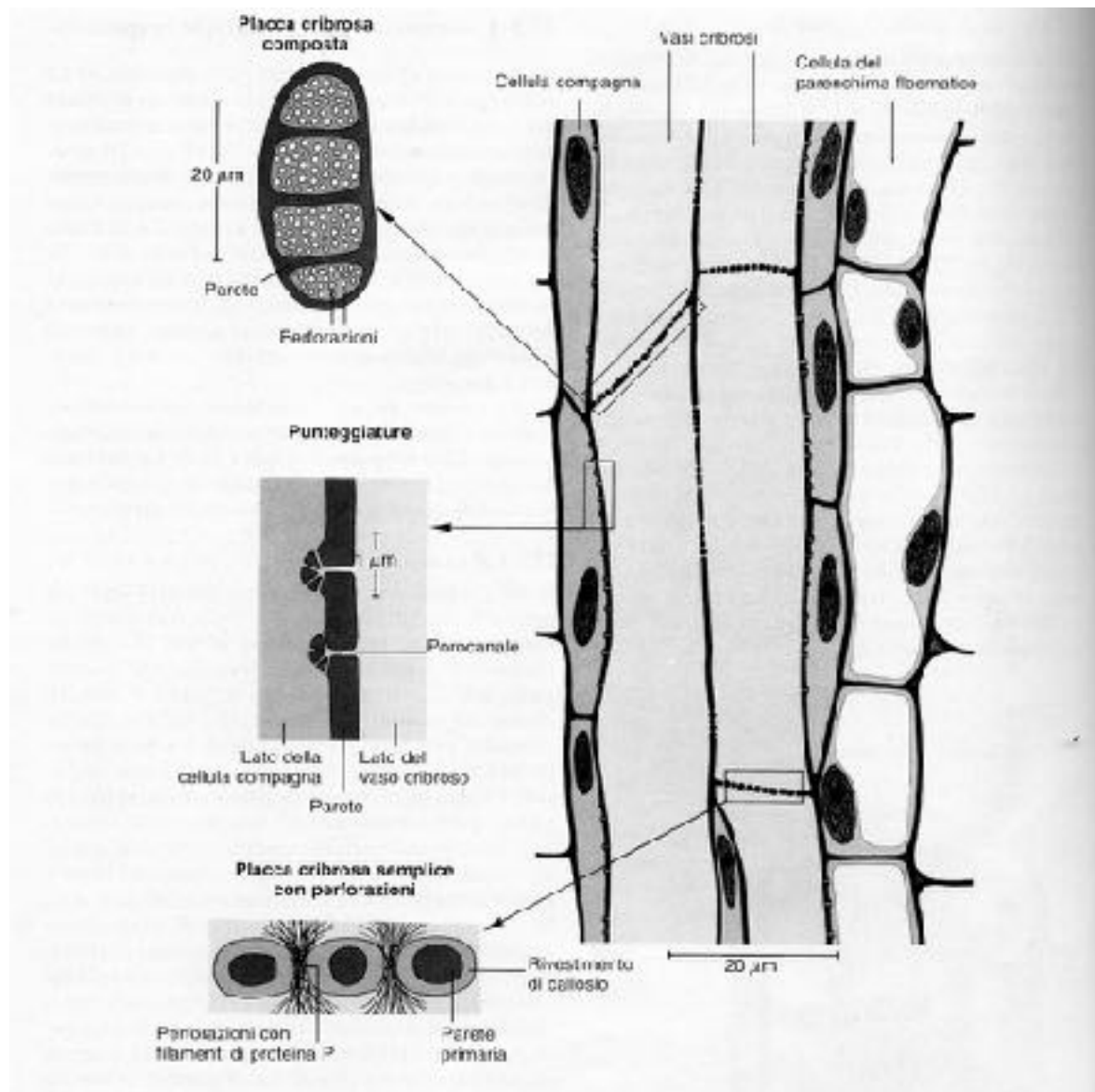
Un metodo per raccogliere campioni del liquido che scorre nel floema, basato sulla portentosa abilità degli afidi di centrare esattamente un tubo cribroso col loro stiletto.



Tessuto composto:

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





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

ri ingranditi. In alto, una placca cribrosa composta con arco punteggiato separata da pori 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 cellulosa, 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.

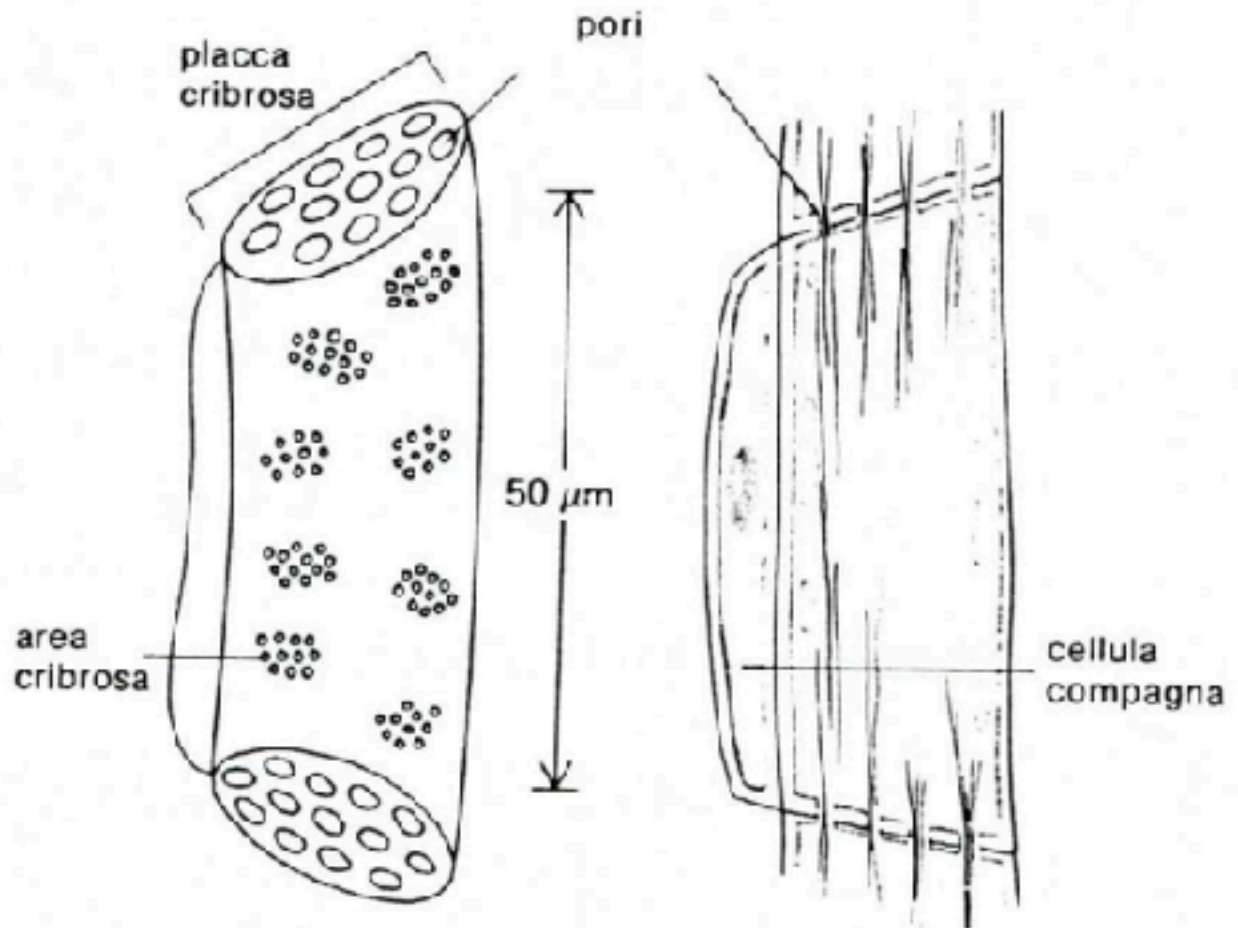
I pori cribrosi sono raggruppati in zone dette **aree cribrose** nelle pareti laterali.

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

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



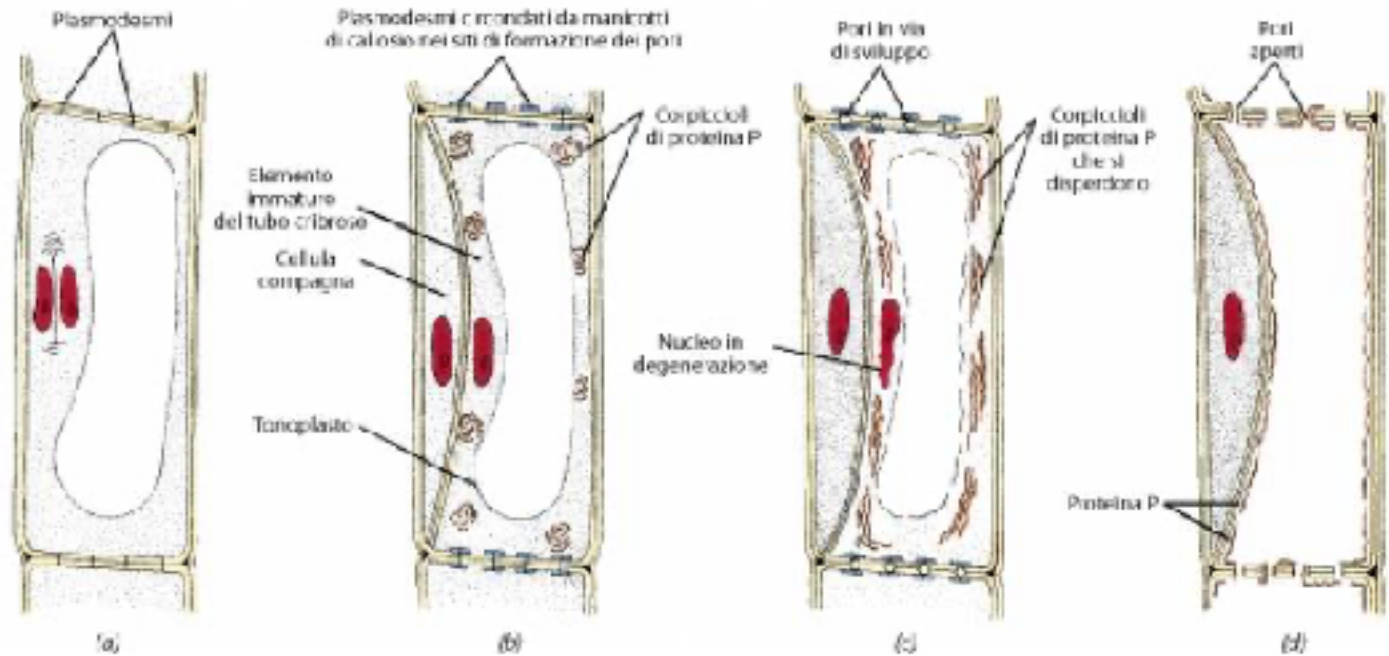
FLOEMA



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).

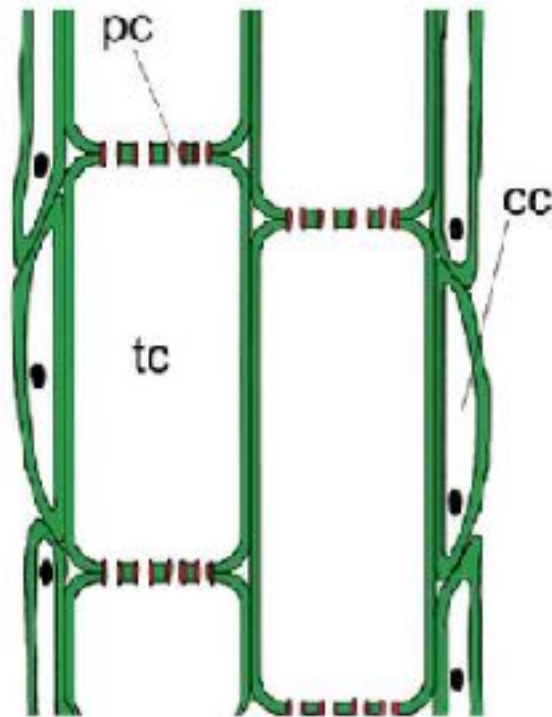


Figura 8.25
Sezione longitudinale di tubi cribrosi (tc), cellule compagne (cc) e placche cribrose (pc) (disegno di R. Braglia).

I tubi cribrosi sono formati da cellule allungate sovrapposte.

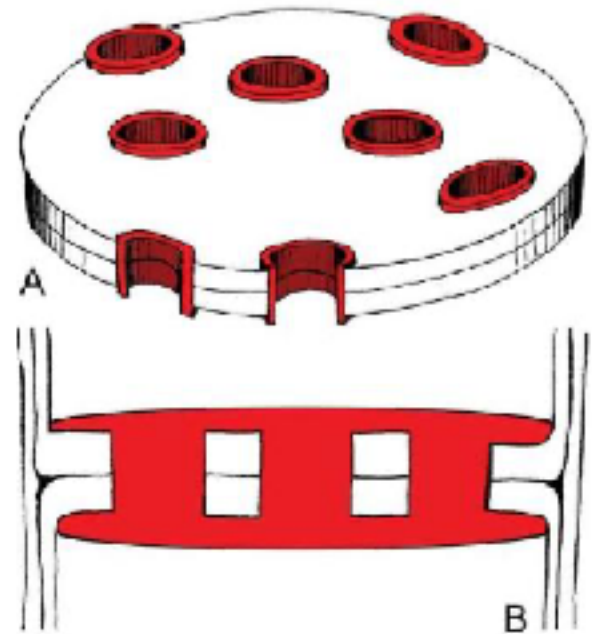
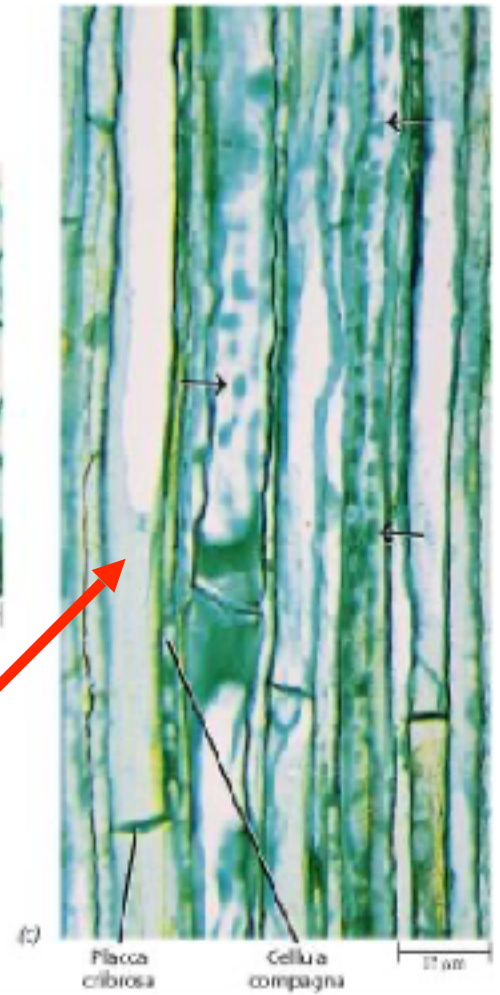
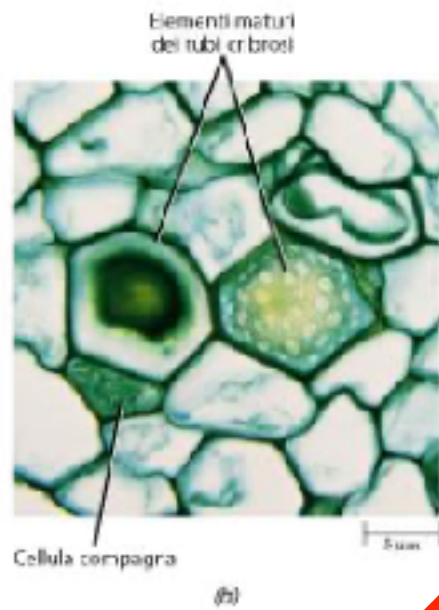
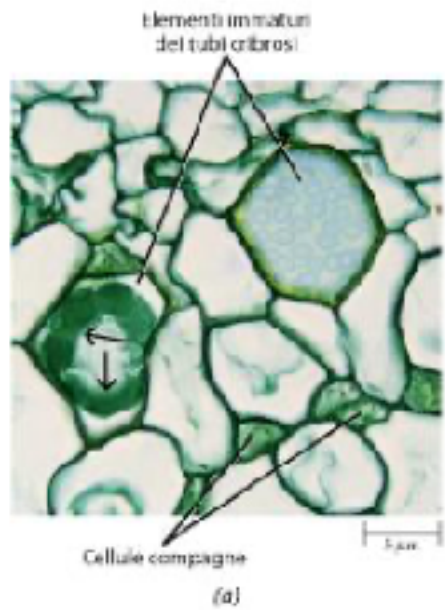
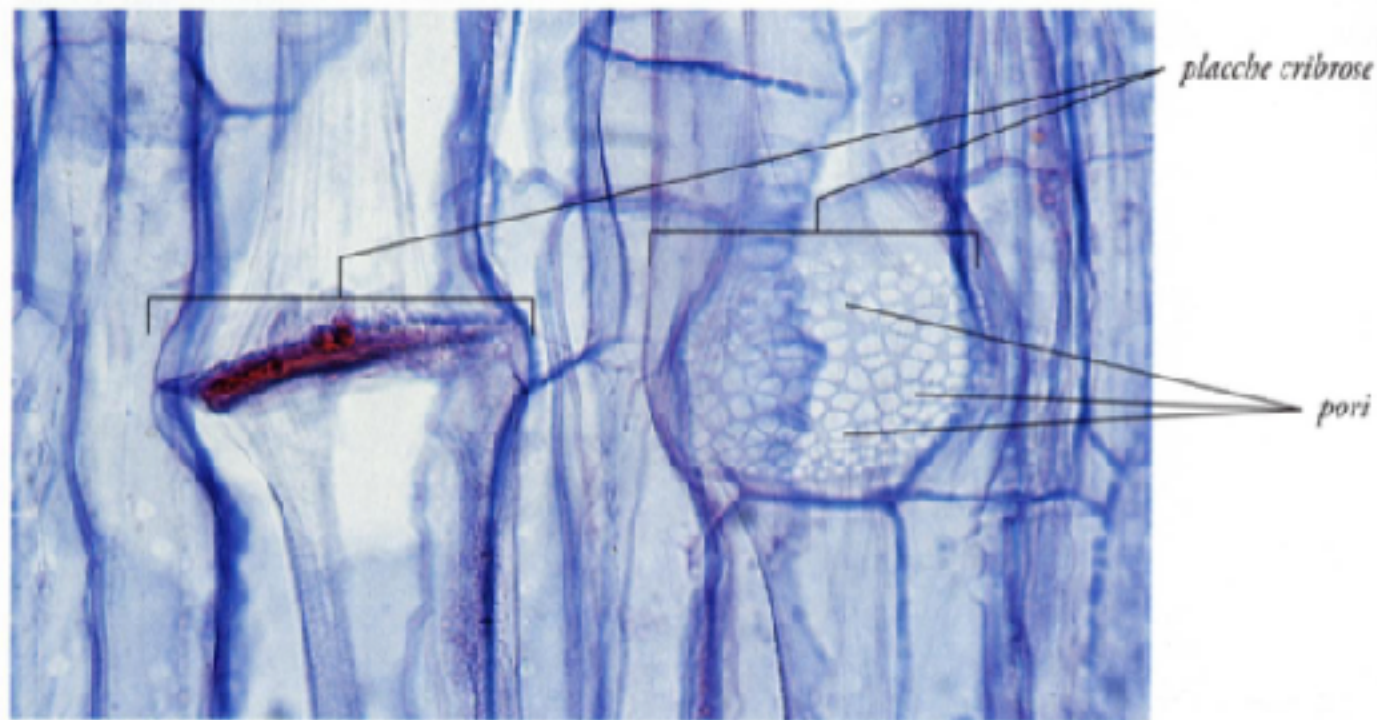


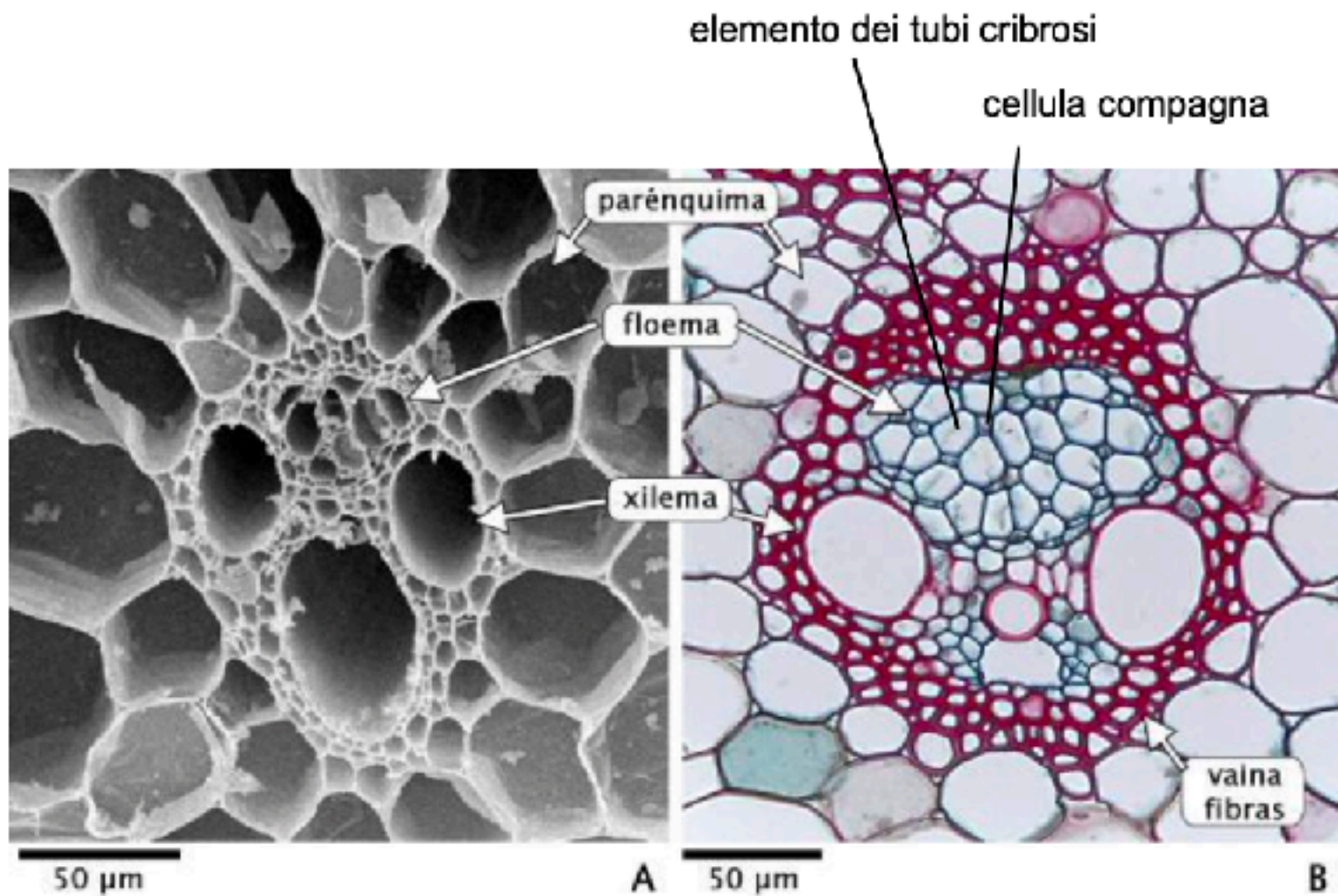
Figura 8.27
Particolare di placche cribrose con rivestimenti di callosio (A, in rosso) e con callo (B, in rosso) (disegno di R. Braglia).

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

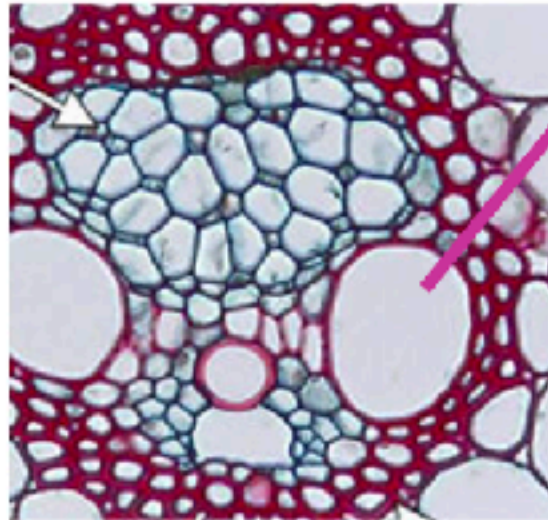
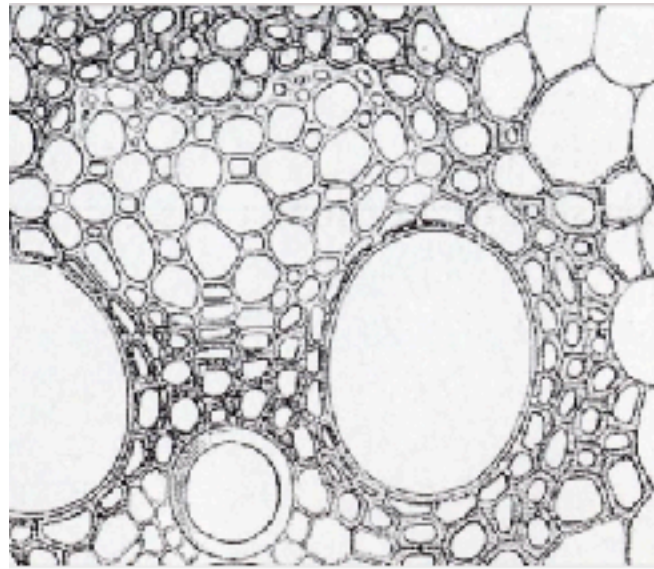




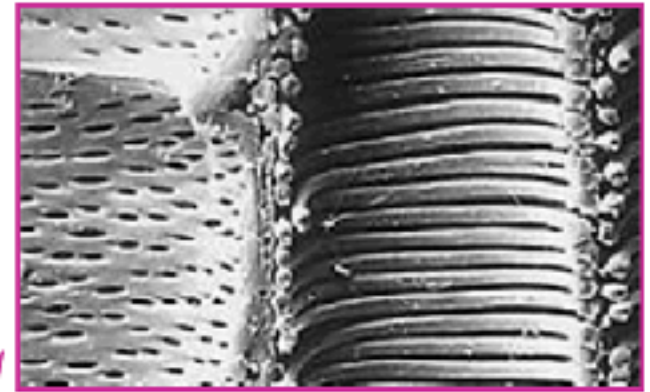
Placche cribrose nel floema del picciolo di zucca (*Cucurbita pepo* L., fam. Cucurbitaceae).
Sezione longitudinale. x 400 (330)



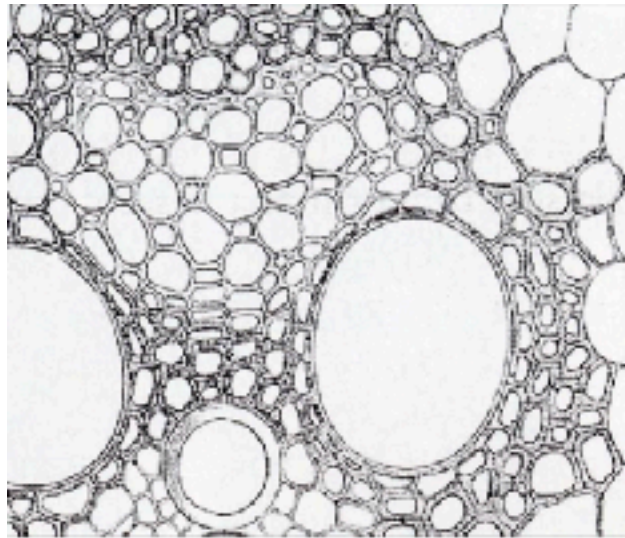
Fascio conduttore nel fusto del mais (*Zea mays*)



Come riconoscere gli elementi xilematici

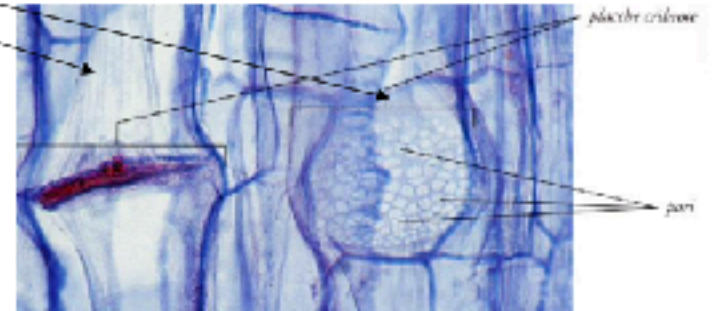
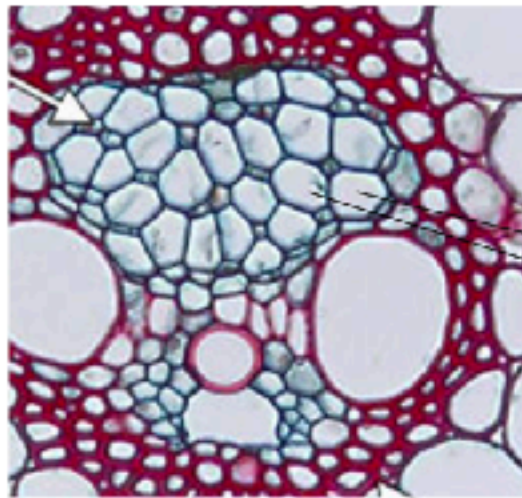


Presentano pareti lignificate irregolarmente ispessite, il lume cellulare può raggiungere dimensioni cospicue; sono spesso affiancate da cellule parenchimatiche e fibre.

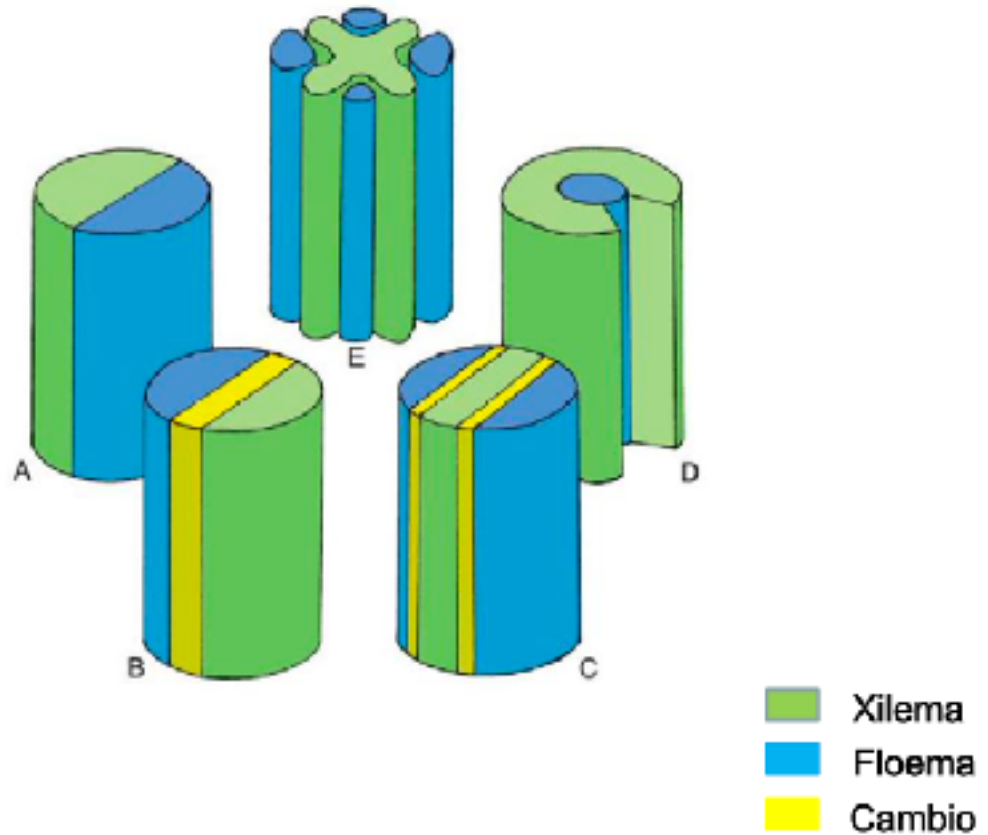


Come riconoscere gli elementi floematici

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*

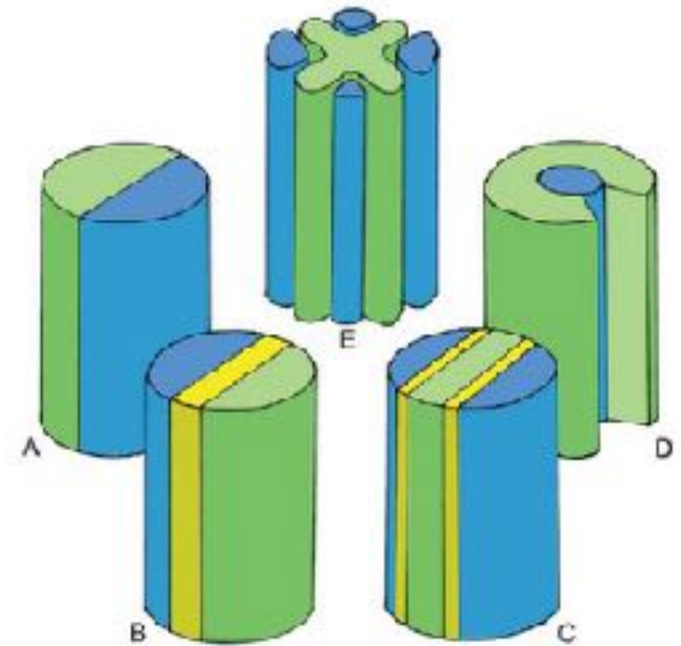
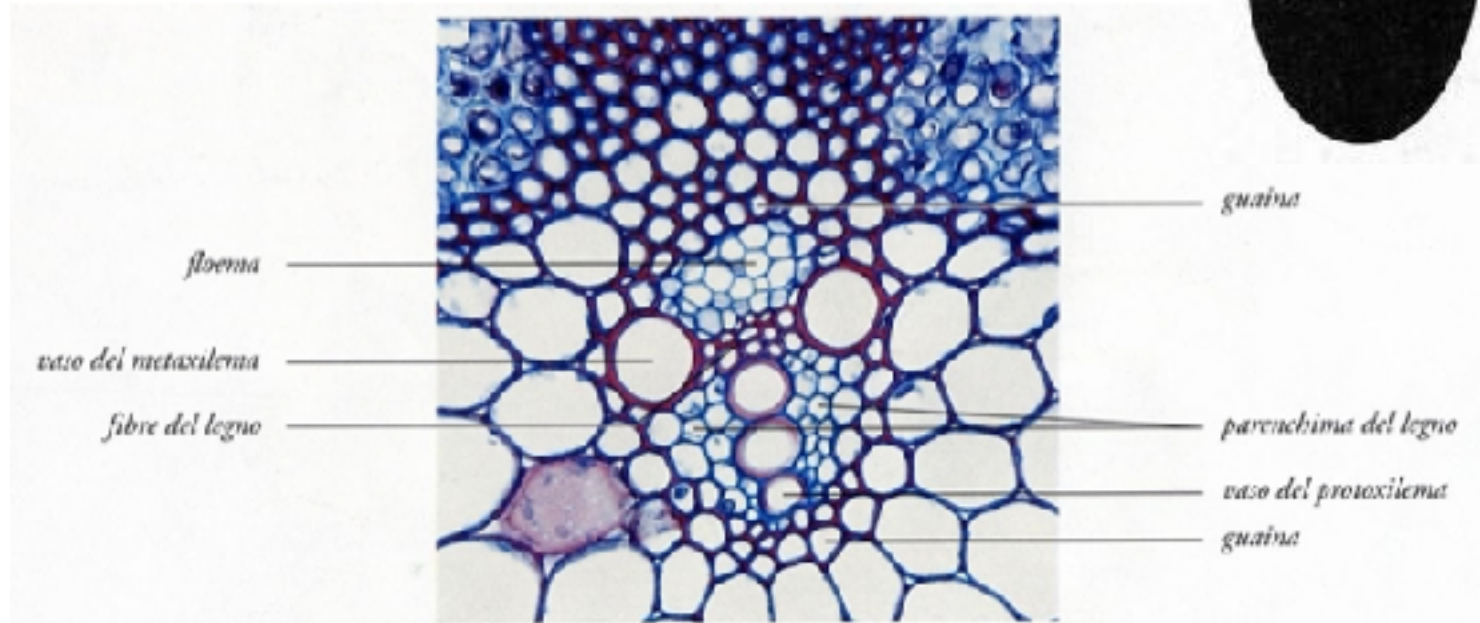


Figura 8.29

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).

■ Xilema
■ Floema
■ Cambio

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.

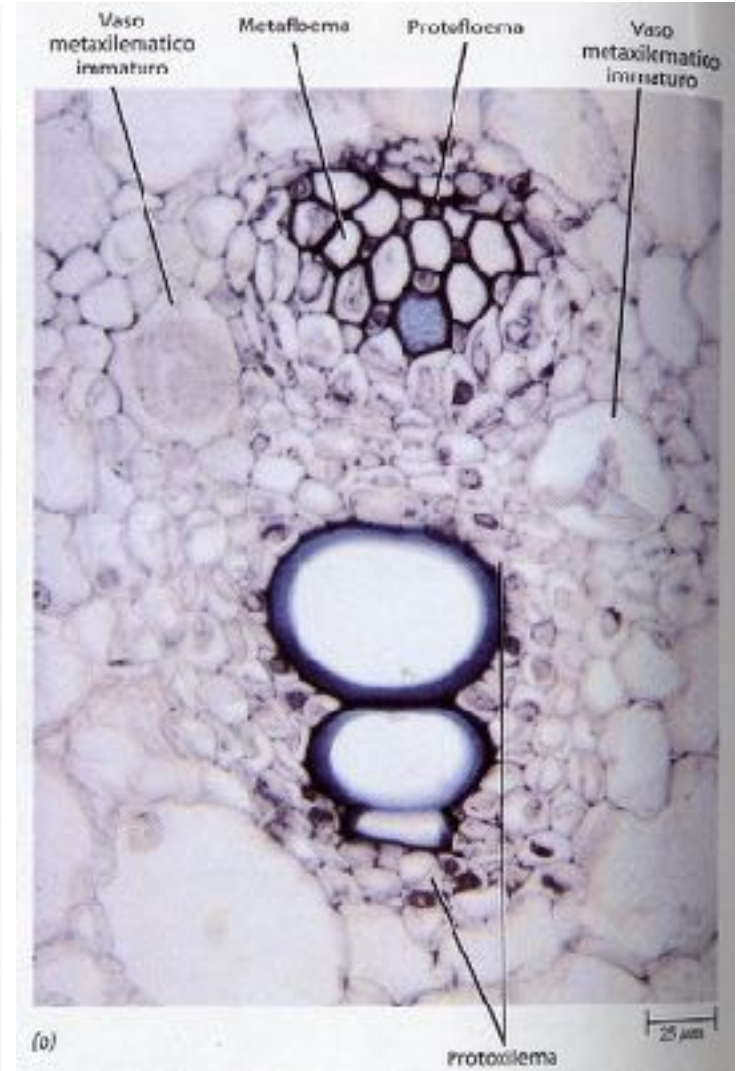
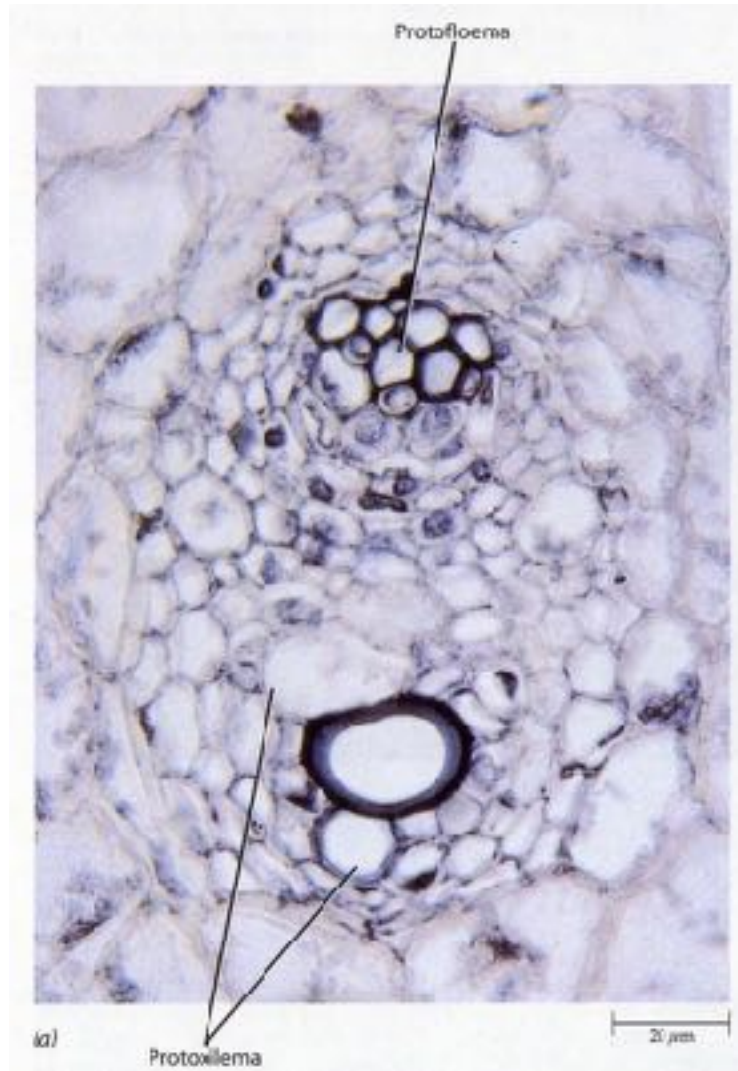
I fasci, in genere, sono accompagnati da elementi di rinforzo meccanico; in questo caso, caratteristico del fascio chiuso, una *guaina* completa costituita da fibre sclerenchimatiche avvolge l'intero fascio.

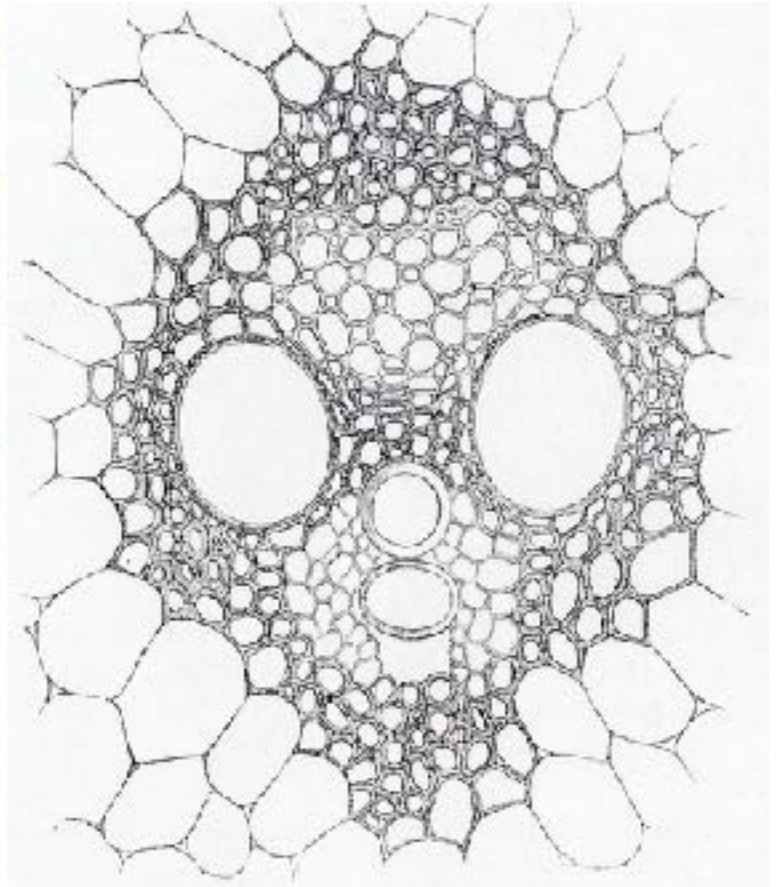
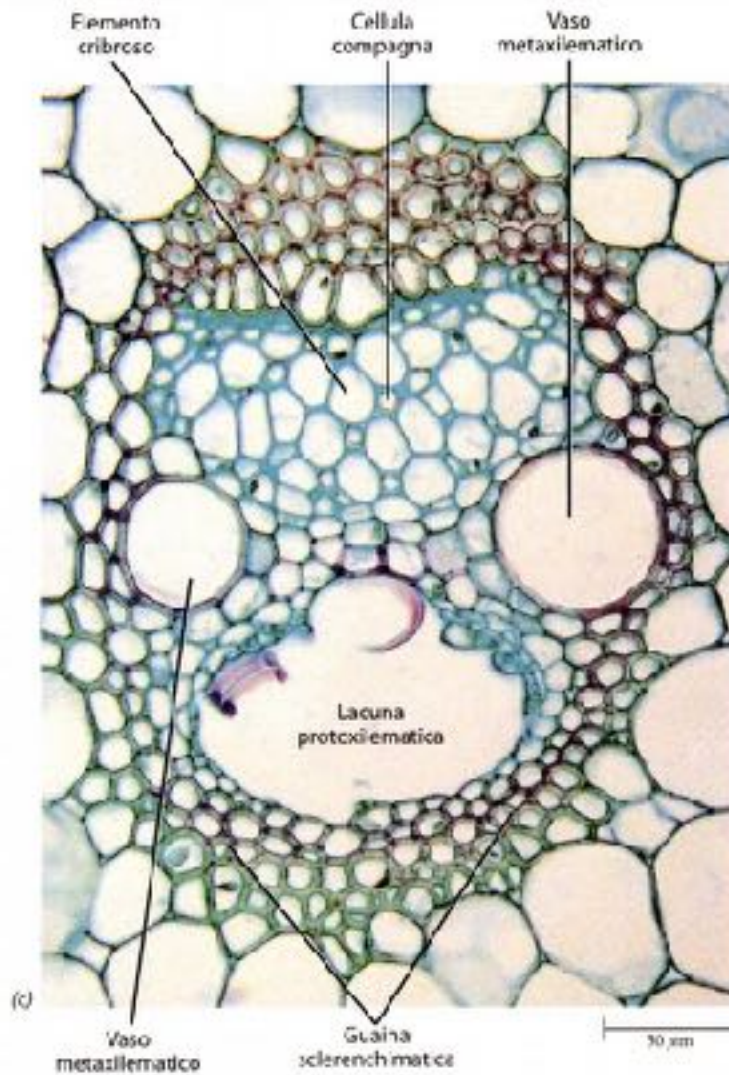


Questo tipo di fasci è caratteristico delle Monocotiledoni e delle **piante erbacee** Dicotiledoni nelle parti del caule che sono prive di accrescimento secondario in spessore.

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.



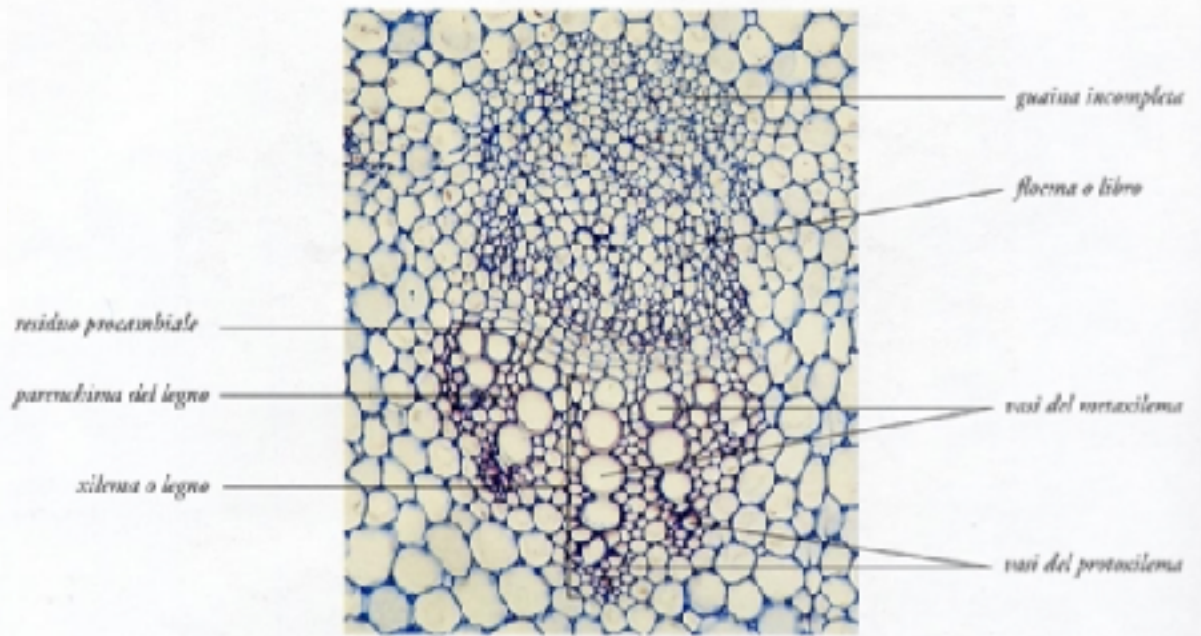


Sezione trasversale fascio collaterale chiuso nel fusto di Zea mays

Fascio collaterale aperto



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



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, anulati, anulo-spiralati). I vasi del metaxilema, in genere trachee, sono invece più numerosi e con lume più ampio, e hanno pareti secondarie più estese (vasi reticolati, punteggiati, scalariformi).

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



Il **tessuto meristemático** 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.

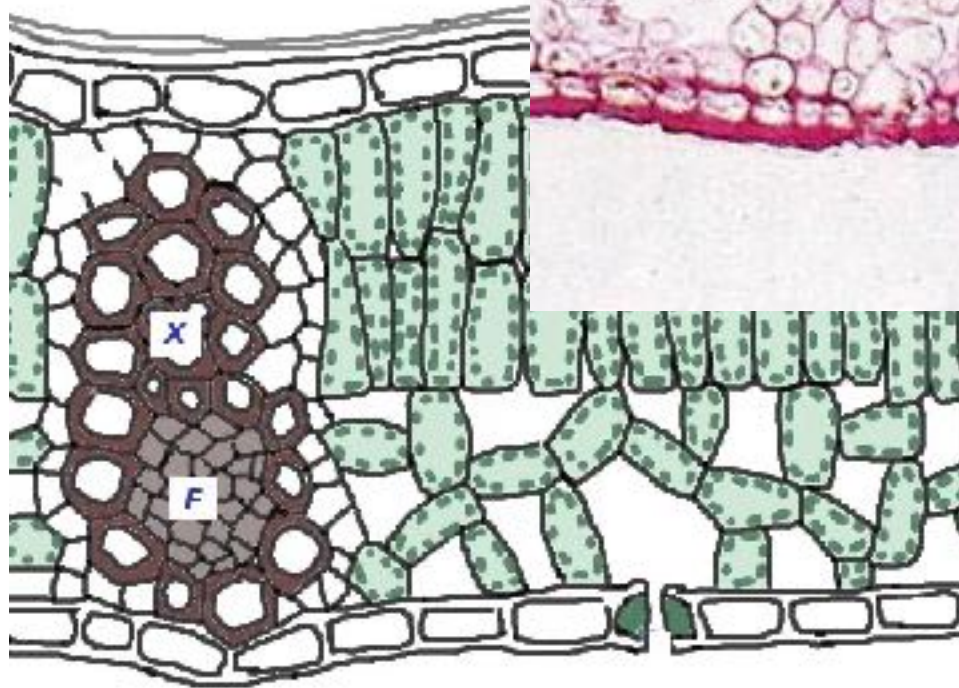
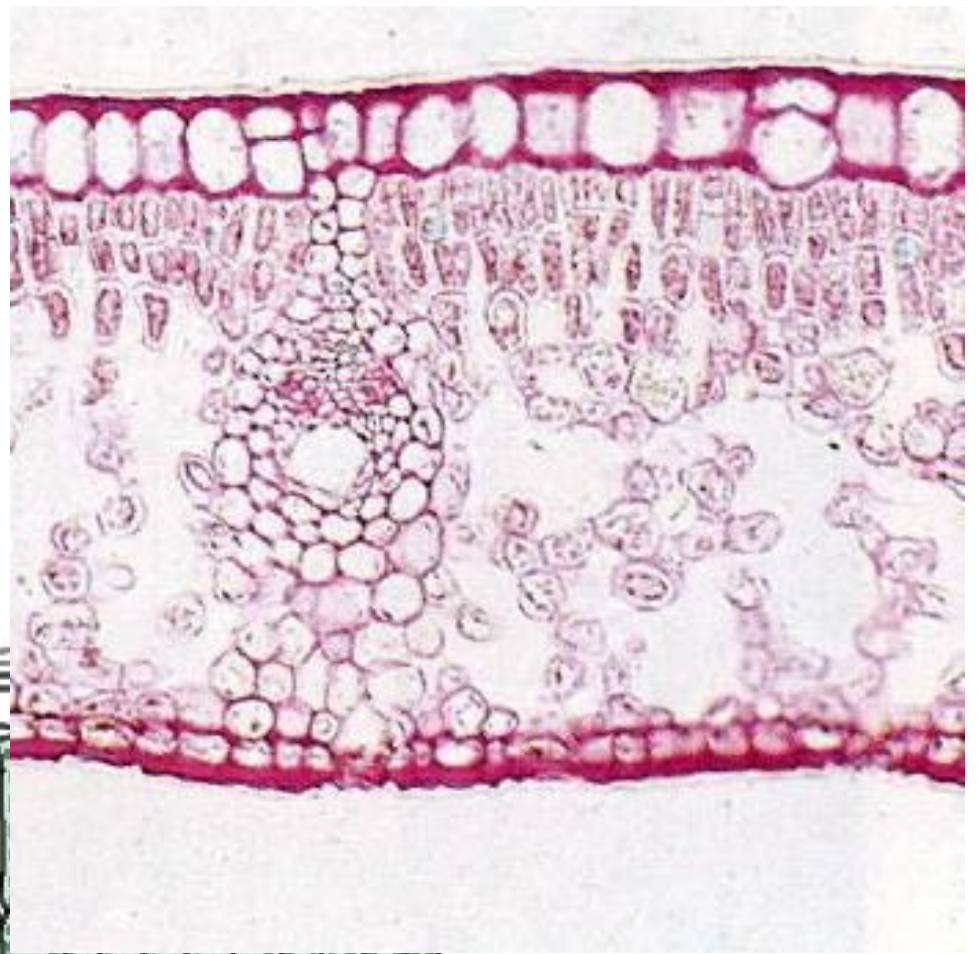
Essi caratterizzano invece tutte le piante “legnose”, perché l'accrescimento in spessore, che porta alla formazione di quel tessuto eterogeneo che chiamiamo “legno”, dipende dalla presenza di fasci aperti.



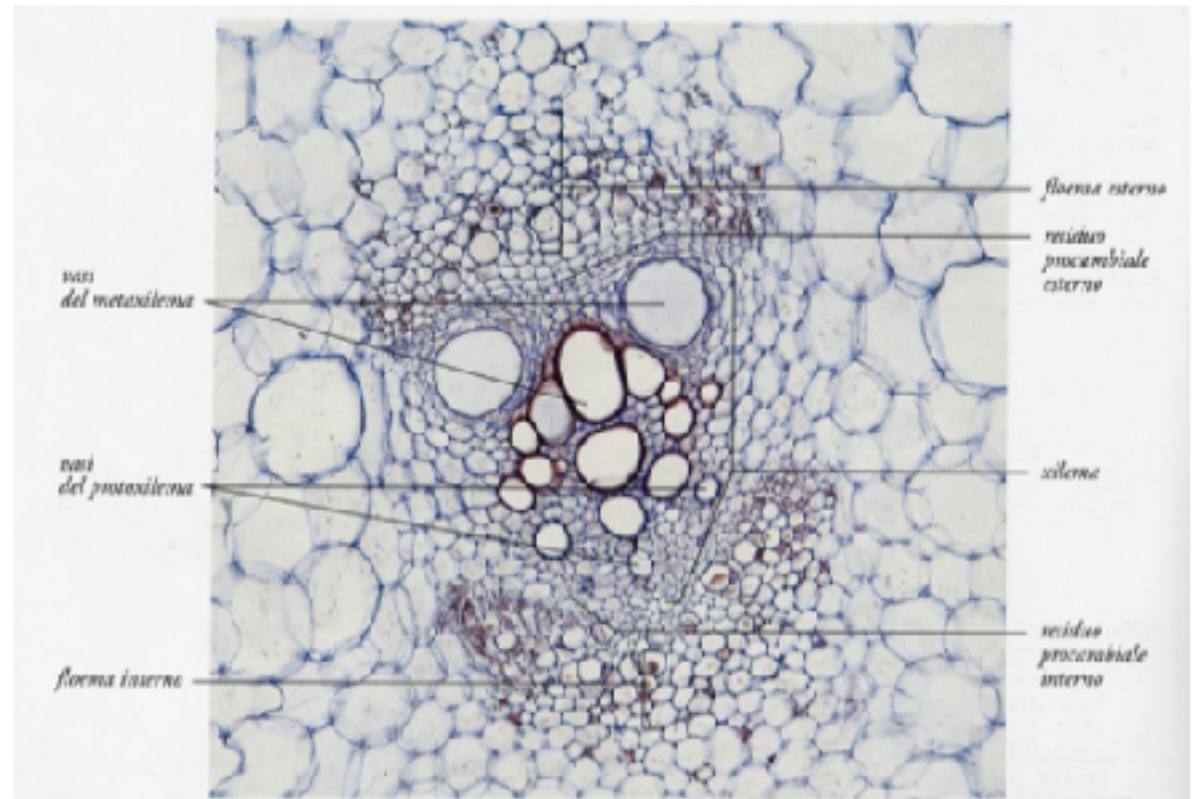
Nella foglia, sono presenti fasci conduttori collaterali chiusi. La loro disposizione dipenderà sempre dalla collocazione della lamina nello spazio.

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





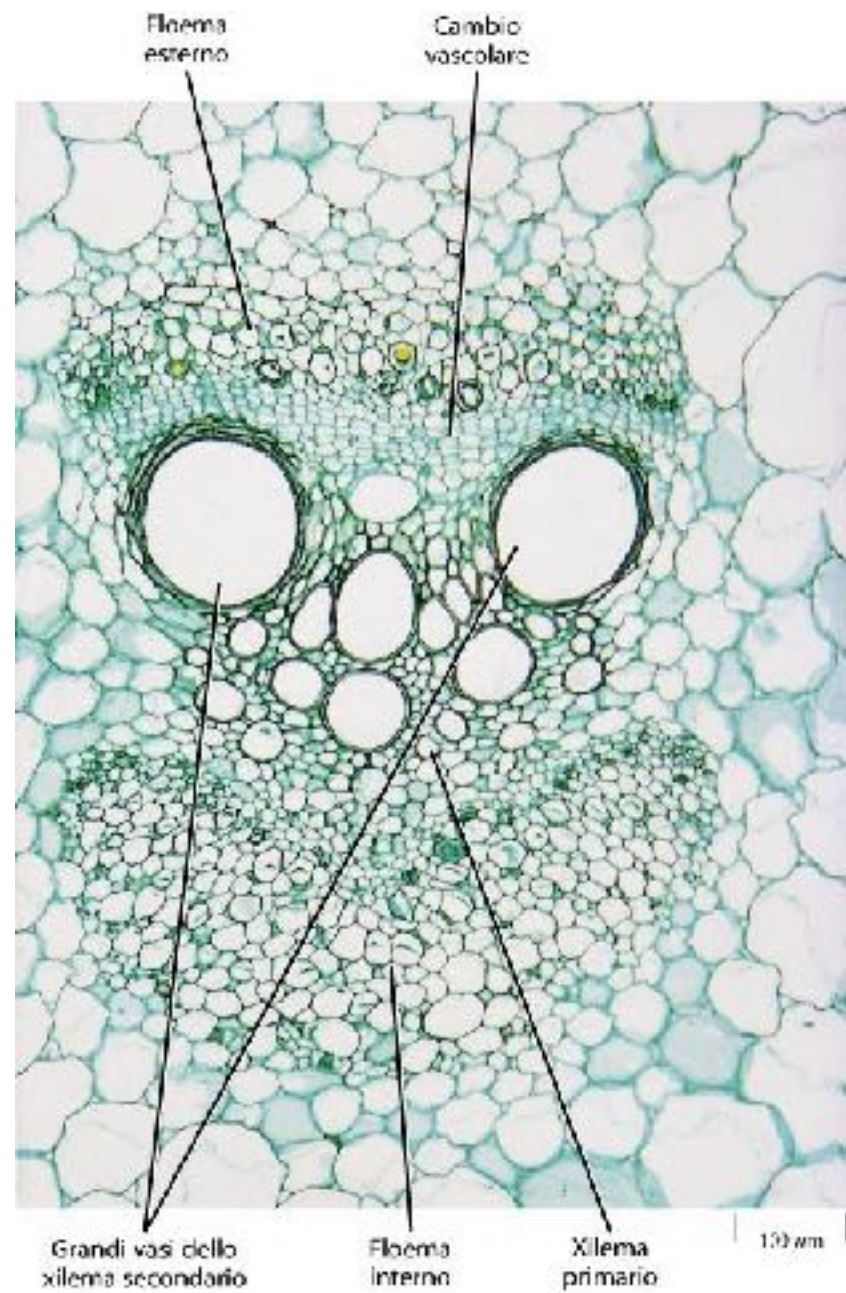
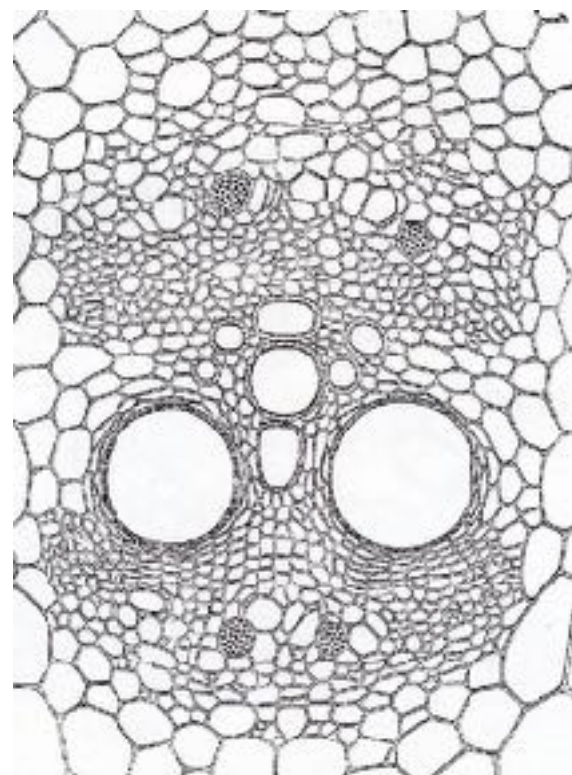
Fascio bicollaterale aperto



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

Sezione trasversale x 100 (120)

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



Flema esterno

Cambio vascolare

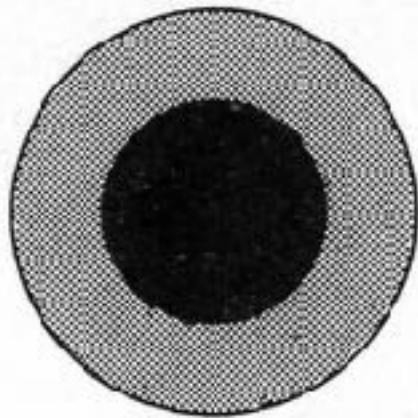
Grandi vasi dello xilema secondario

Flema interno

Xilema primario

100 µm

Fascio concentrico perifloematico

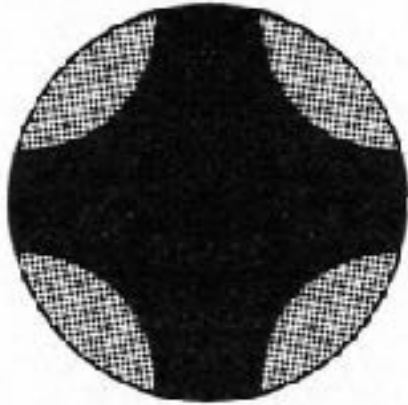


Fasci concentrici perifloematici nel rizoma di polipodio (*Polypodium vulgare* L., fam. Polypodiaceae).

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

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

Fasci radiali chiusi e aperti



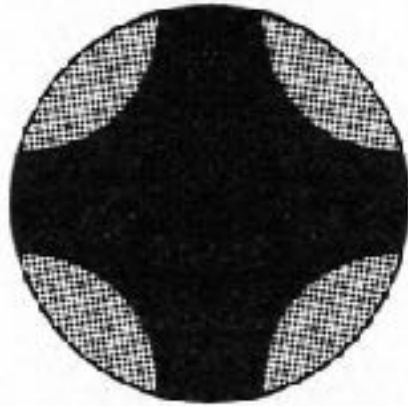
Cambio

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**.



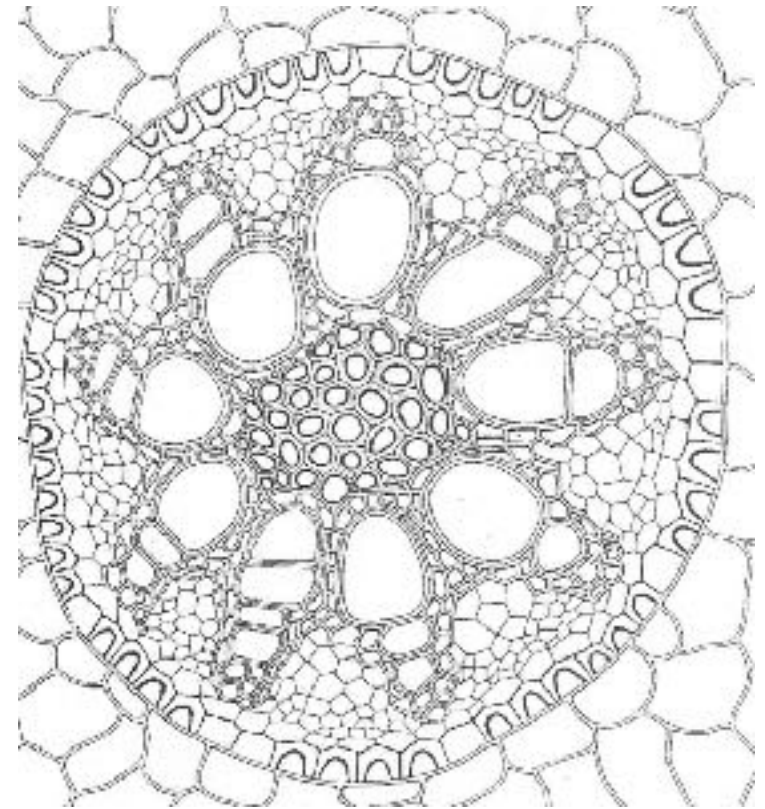
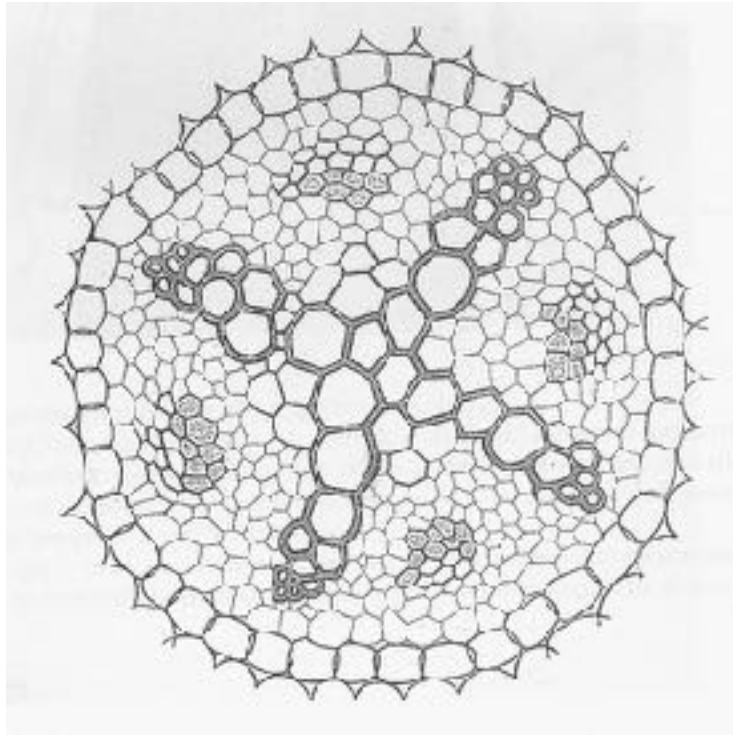
Cambio

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).

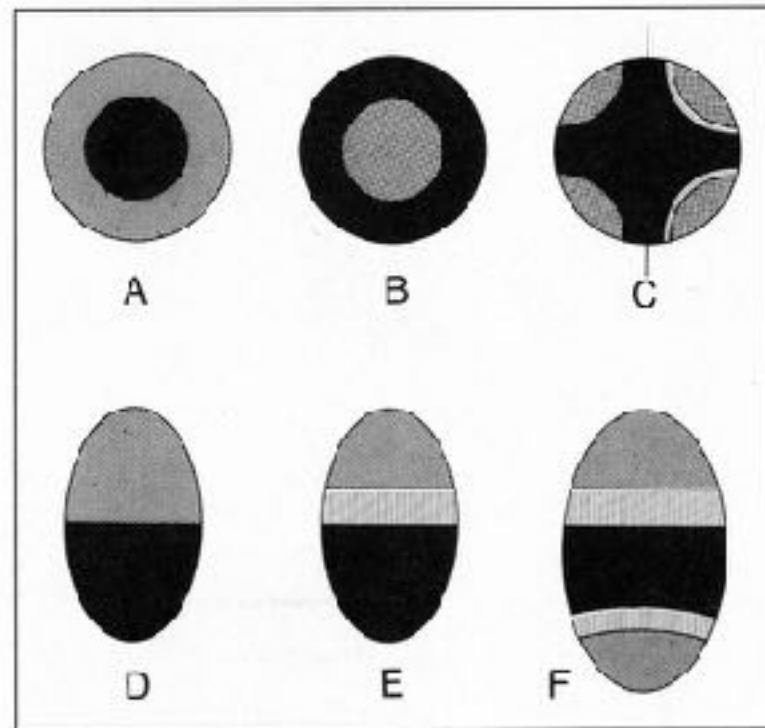
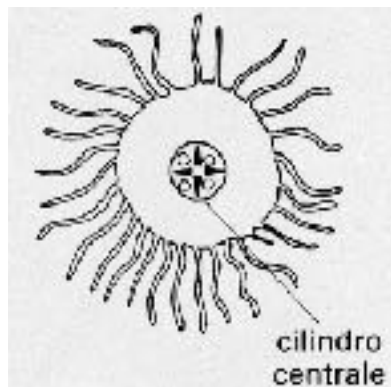
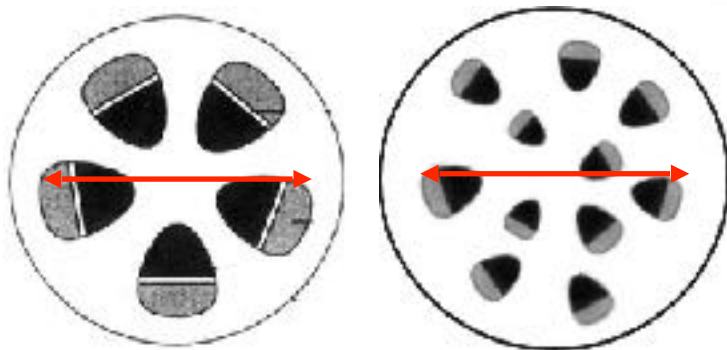
Si ricorda che questi fasci radiali hanno un'altra peculiarità: il loro **differenziamento avviene in senso centripeto**, cioè dall'esterno verso l'interno, per cui ad esempio i vasi metaxilematici si trovano più all'interno rispetto ai vasi protoxilematici.



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).



Il fusto



Struttura primaria



Struttura secondaria
con accrescimento in spessore

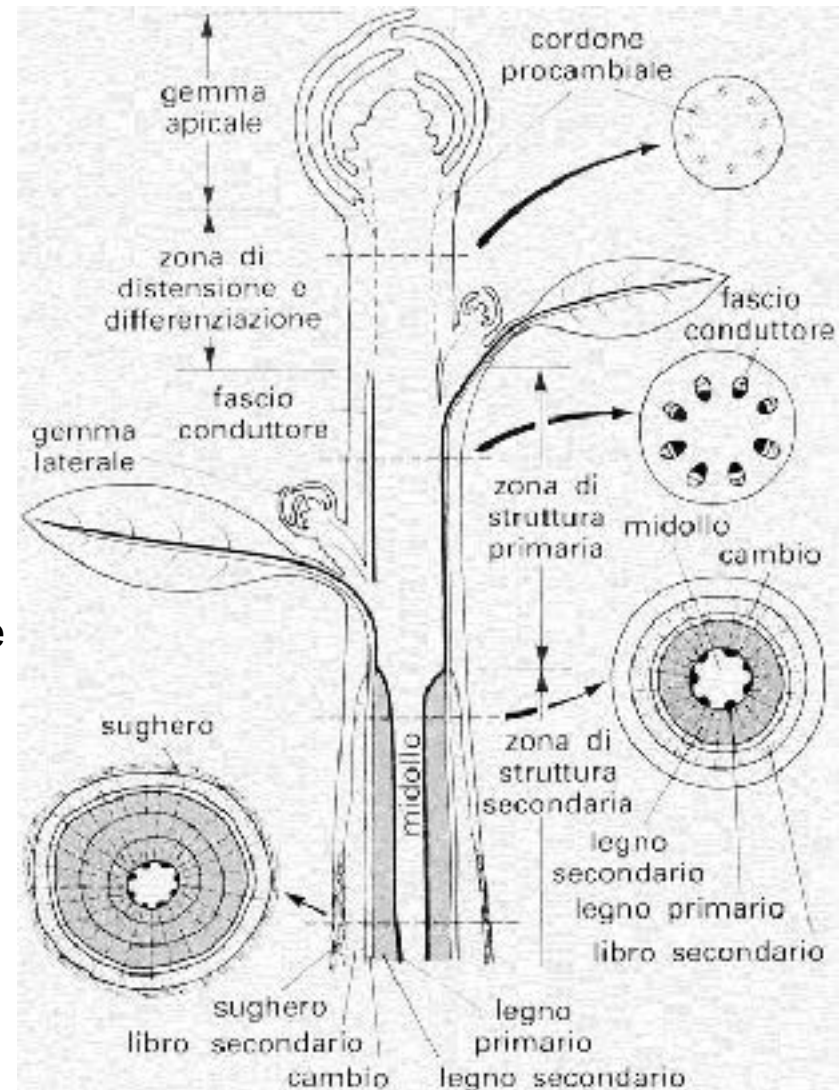


- 1) organo di sostegno
- 2) collegamento tra foglie e radici (trasporto)
- 3) accumulo di sostanze di riserva
- 4) a volte funzione fotosintetica





- **zona meristemica** (crescita per divisione cellulare)
- **zona di distensione e differenziazione** (crescita per distensione: allungamento del fusto)
- **zona di struttura primaria** (cellule completamente differenziate, ma possono permanere aree meristematiche residue). Struttura primaria definitiva: Pteridofite, Monocotiledoni, Dicotiledoni erbacee
- **zona di struttura secondaria** (crescita per ispessimento). Formazione di 2 meristemi secondari:
 - cambio → crescita spessore
 - fellogeno → tessuti di protezione
 Gimnosperme e molte Angiosperme Dicotiledoni



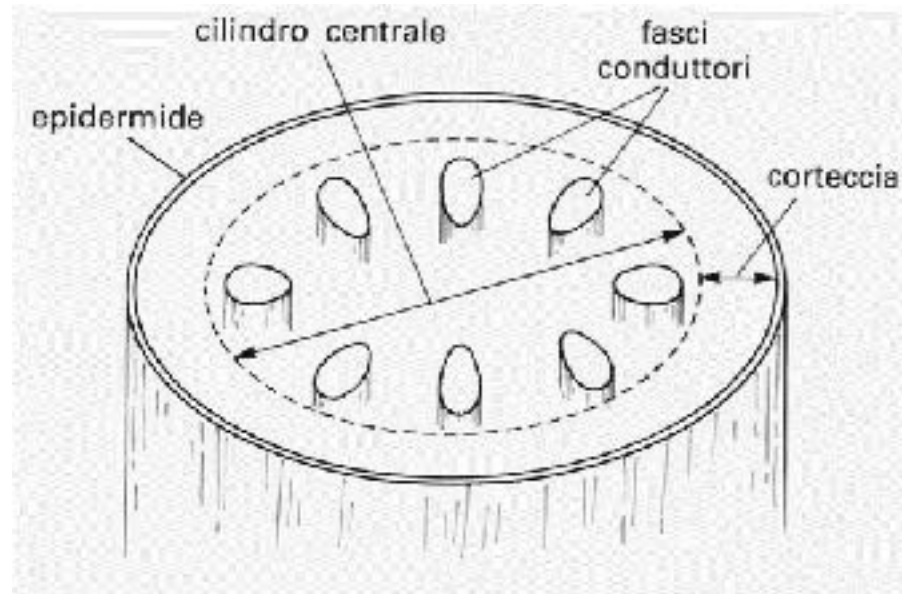
Schema delle diverse zone di crescita di un fusto di una Angiosperma Dicotiledone



Struttura primaria del fusto nelle Spermatofite

Organizzata in:

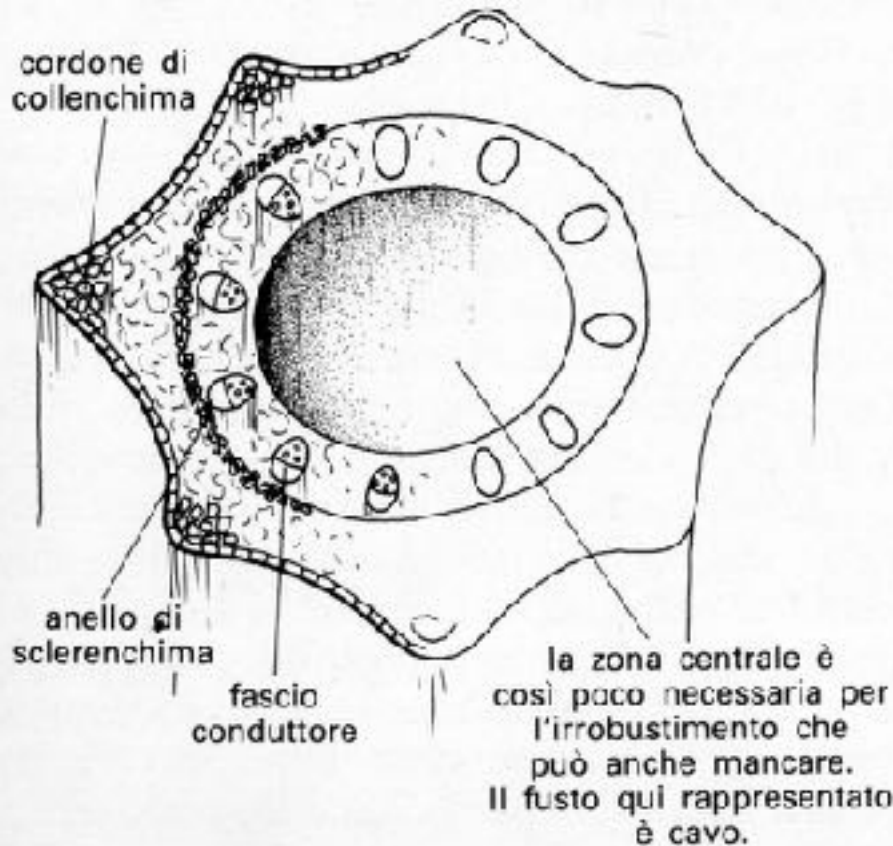
1. **zona tegumentale:** tessuti di protezione
2. **zona corticale:** tessuti parenchimatici e di sostegno
3. **zona del cilindro centrale (stele):** tessuti di trasporto, parenchimi



(da Longo 1997)



Nel fusto che deve sopportare soprattutto sforzi di flessione i tessuti stanno in periferia. Ecco una distribuzione tipica:



Distribuzione dei tessuti meccanici nel fusto.

Nel fusto in struttura primaria, nella zona corticale si trovano generalmente tessuti meccanici di sostegno ben sviluppati

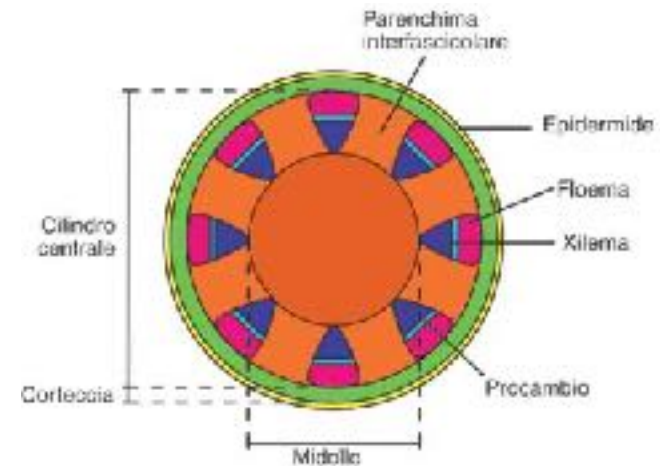


Tutte le cellule sono differenziate e adulte ed hanno perso la capacità di dividersi. Possono però permanere cellule meristematiche all'interno dei fasci conduttori: il cambio.

L'organizzazione del fusto primario è varia, ma nelle Spermatofite si riconduce a 2 tipologie principali, in base alle caratteristiche del cilindro centrale:

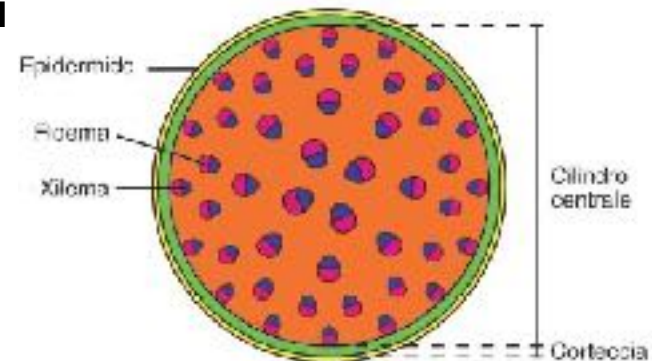
1. fusto primario delle Dicotiledoni

- fasci collaterali aperti (con cambio)
- disposti regolarmente ad anello
- fusto con accrescimento primario e secondario



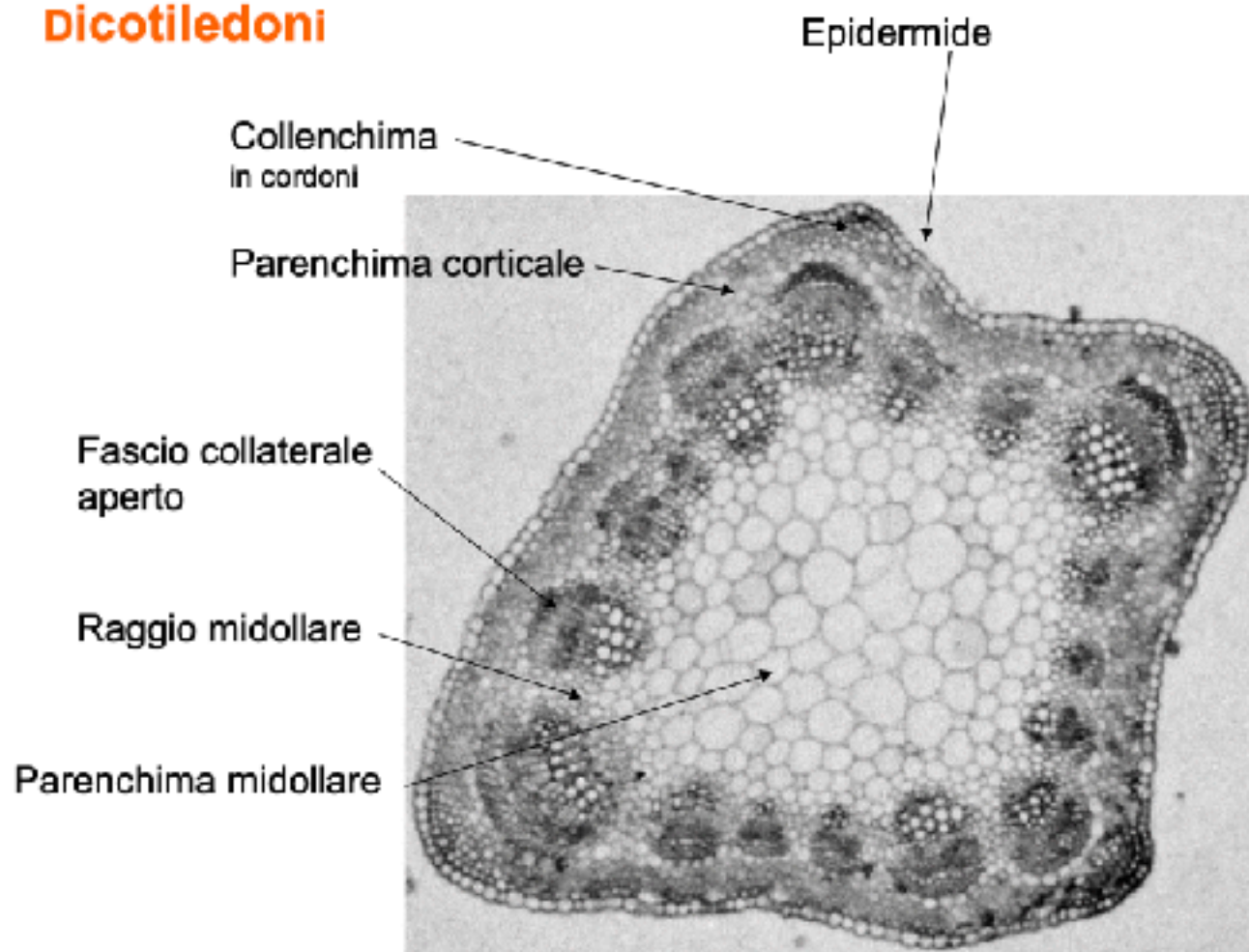
2. fusto primario delle Monocotiledoni

- fasci collaterali chiusi (senza cambio)
- sparsi irregolarmente
- fusto con accrescimento solo primario





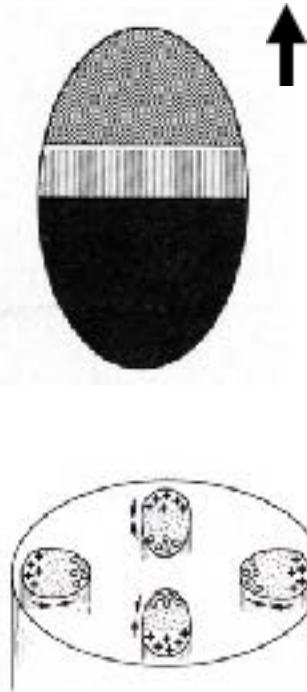
Dicotiledoni



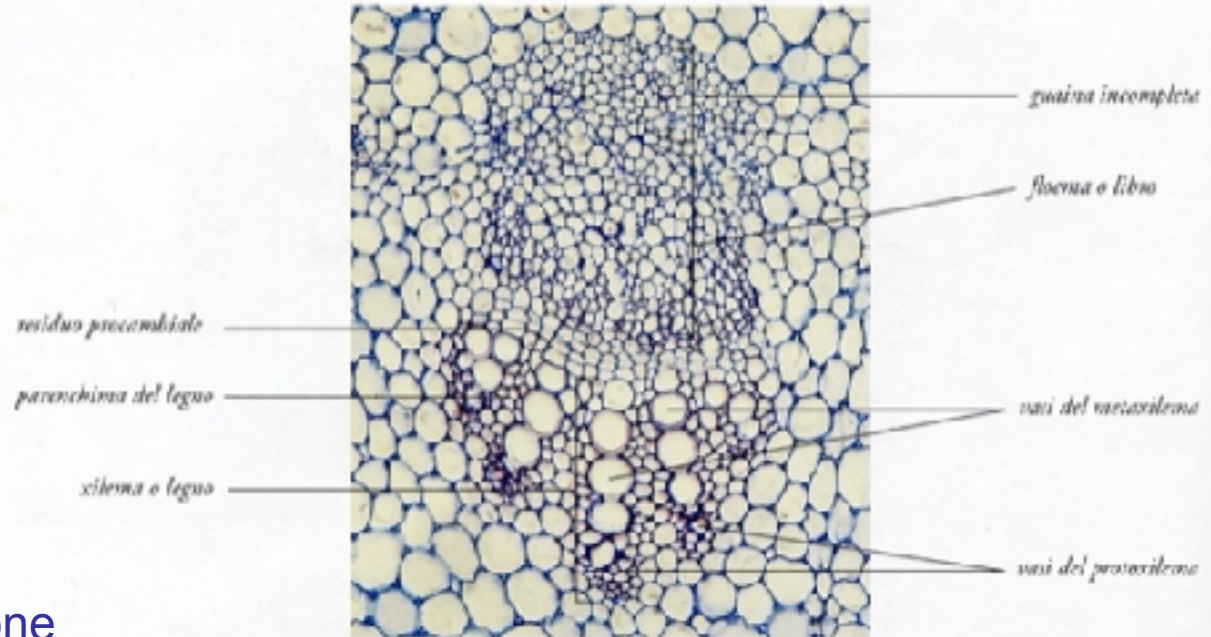
Eustele

Sez. trasversale del fusto in struttura primaria di una Dicotiledone erbacea (Erba medica, *Medicago sativa*) (Da Longo 1997)

Fascio collaterale aperto



Nei fasci aperti una parte delle cellule del cordone procambiale non si differenziano, mantenendo proprietà meristematiche: **CAMBIO**

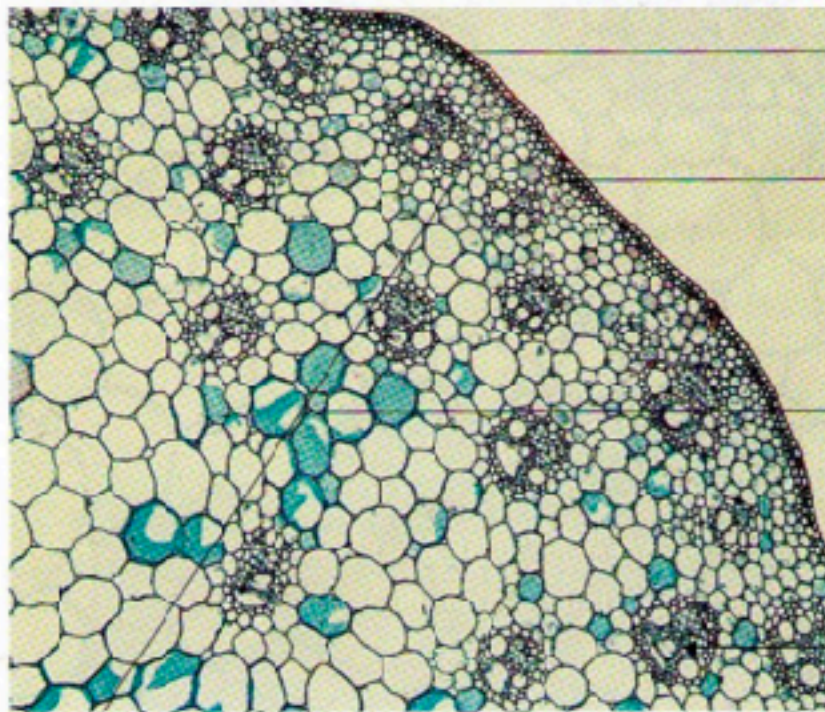


Fascio collaterale aperto nel fusto di girasole (*Helianthus annuus* L., fam. Compositae). Sezione trasversale. x 200 (1/45)

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

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

Monocotiledoni



zona tegamentale

Epidermide

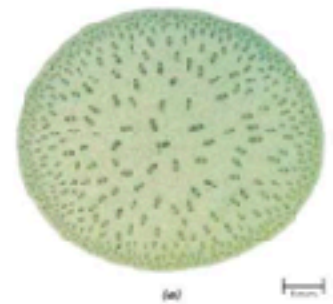
zona corticale

Parenchima corticale

cilindro centrale

Parenchima del cilindro centrale

Fascio collaterale chiuso



Sez. trasversale del fusto in struttura primaria di una Monocotilidone (*Zea mays*)

11

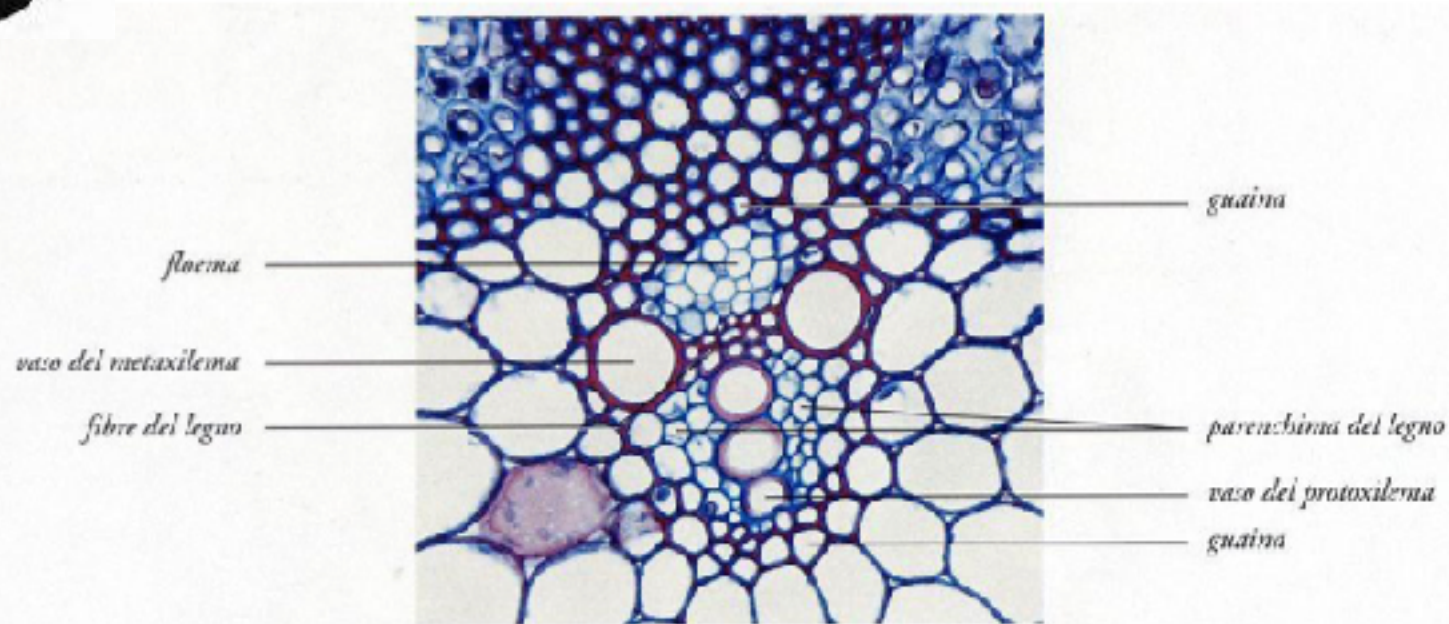
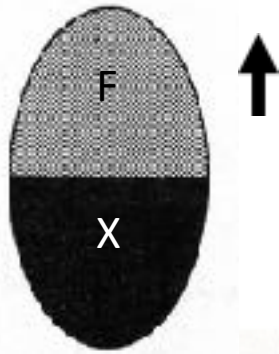
12 Culmo di mais (*Zea mays* L., fan. Graminaceae).

Sezione trasversale. $\times 18$ (18); $\times 100$ (100)

Il modello strutturale del fusto delle monocotiledoni è detto *atactostele*, in cui si osservano numerosi fasci disseminati nel cilindro centrale. Si tratta di fasci per lo più collaterali, sempre di tipo chiuso; le dimensioni dei fasci periferici generalmente sono inferiori rispetto a quelli centrali, più radi. In una struttura di questo tipo non è possibile individuare raggi midollari e zona midollare.

Atactostele

Fascio collaterale chiuso



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

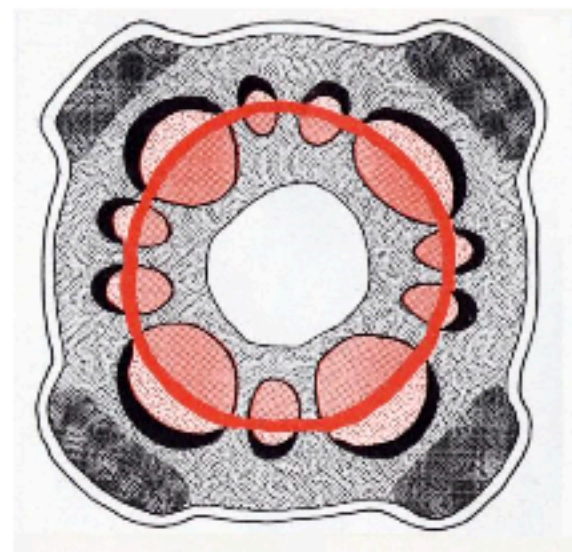
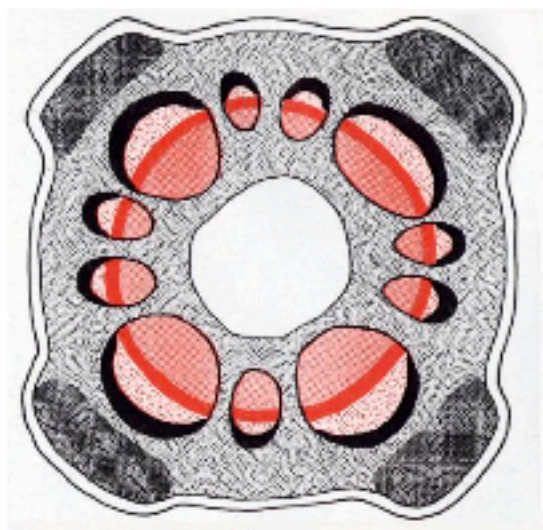
Sezione trasversale. x 400 (300)

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 sclerenchimatiche avvolge l'intero fascio.


Struttura primaria → secondaria


(Dicotiledoni e Gimnosperme)

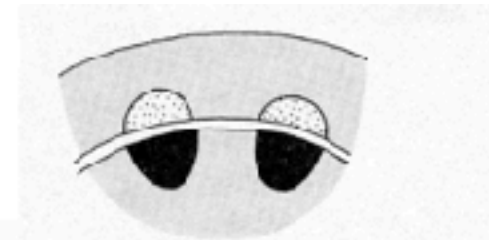


**Cambio
cribrovascolare**

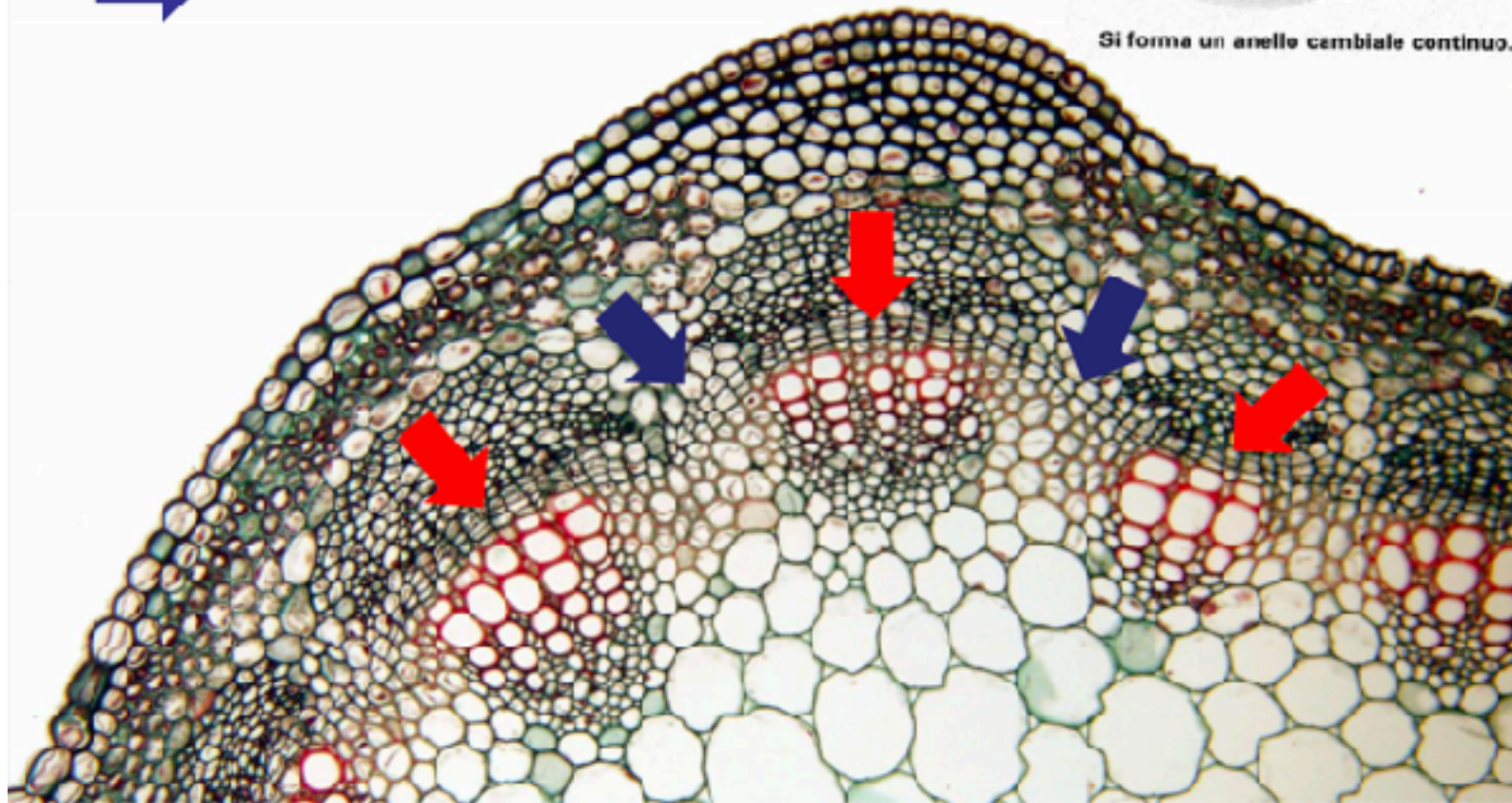


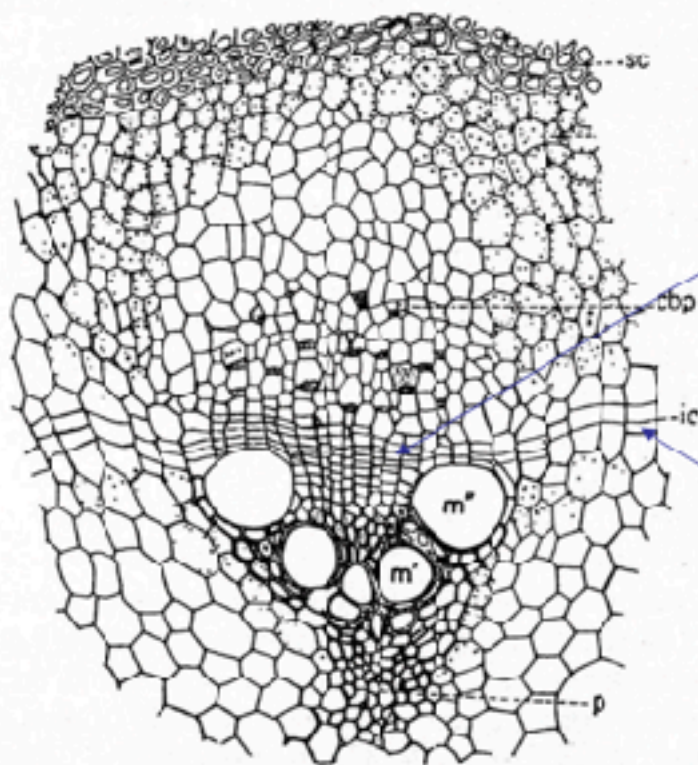
 Cambio intrafascicolare

 Cambio interfascicolare



Si forma un anello cembiale continuo.

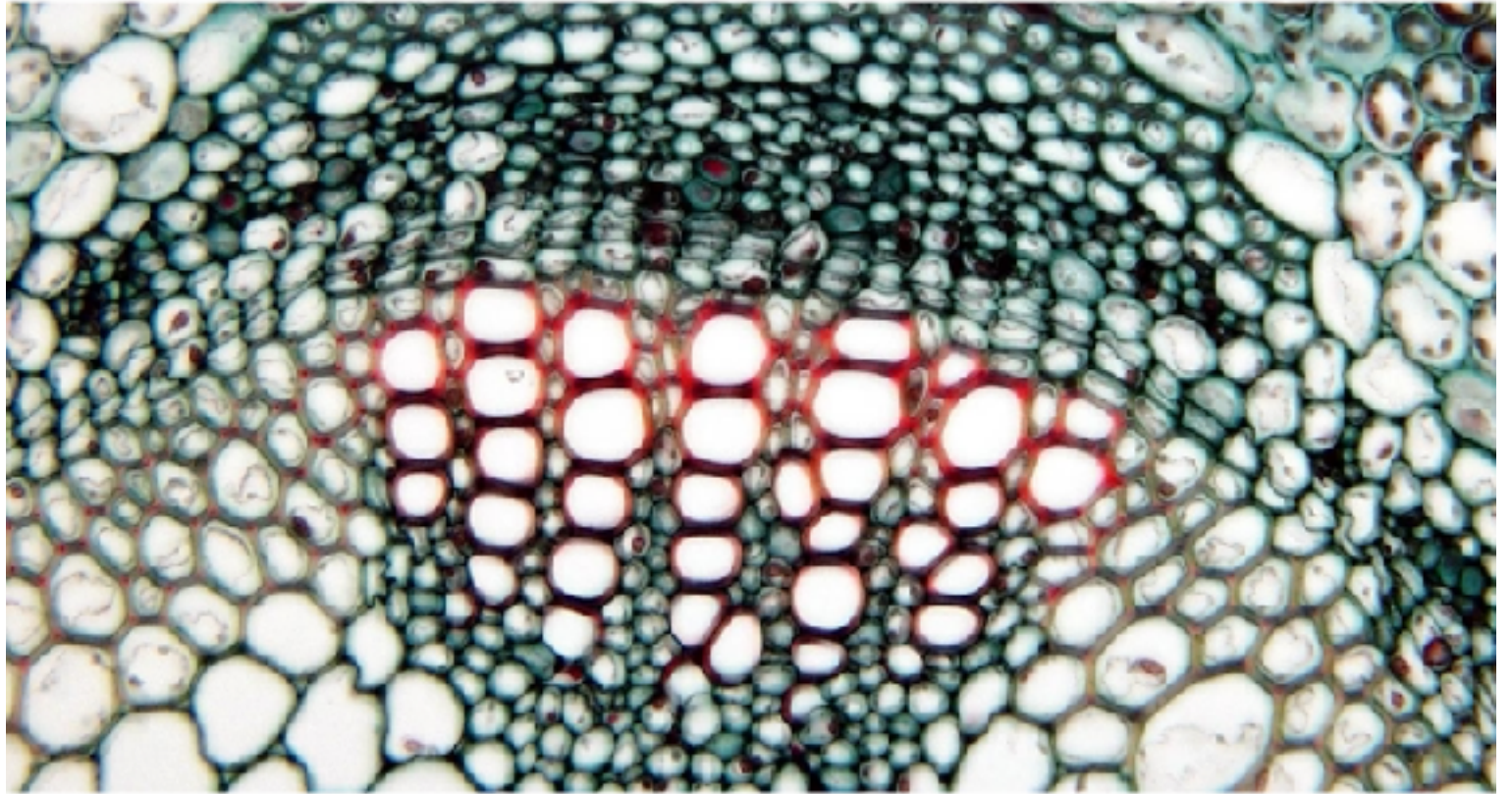




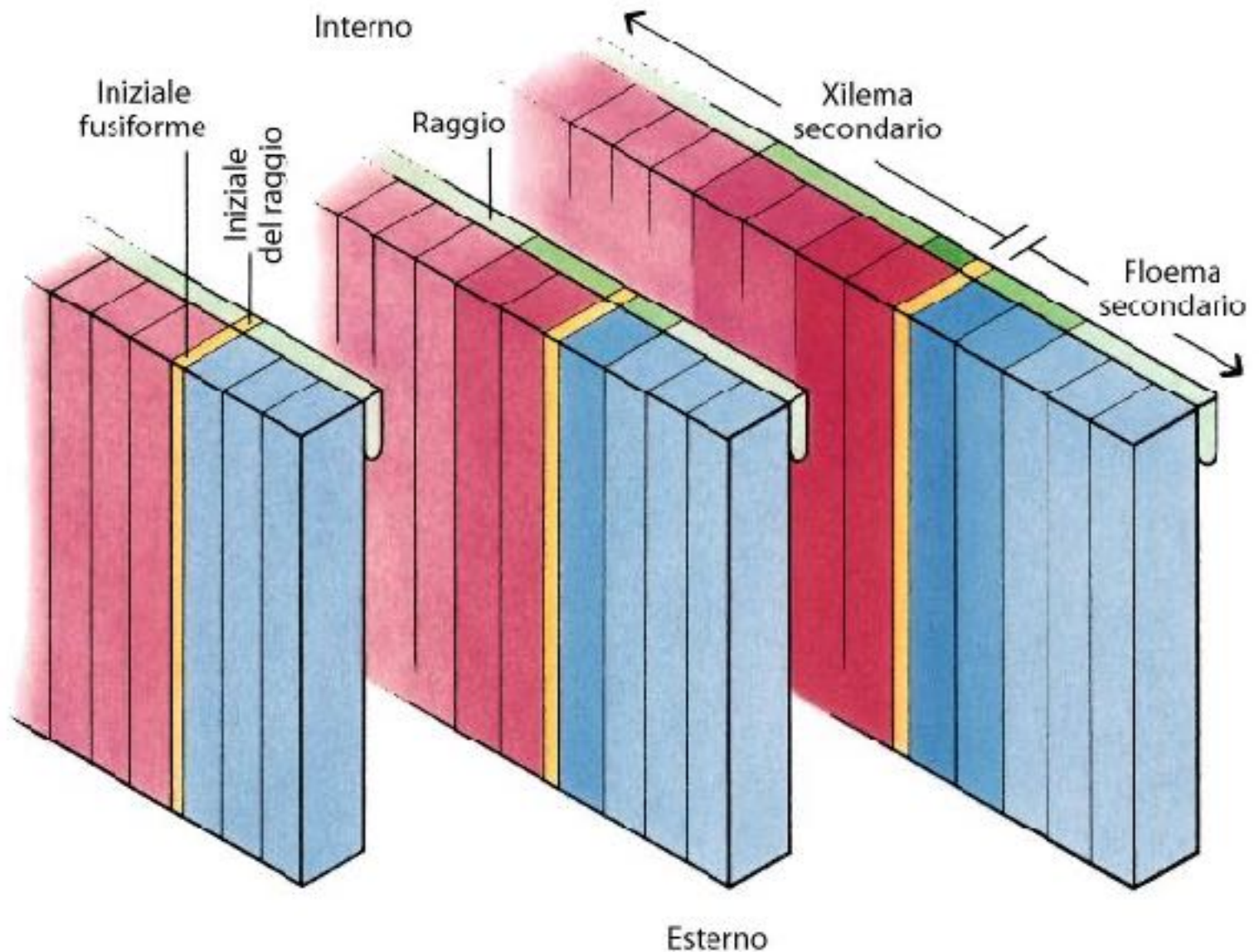
Cambio intrafascicolare
(residuo del cordone procambiale)

Cambio interfascicolare
(cellule parenchimatiche del raggio midollare indotte a dedifferenziarsi)

Formazione del cambio interfascicolare ic ai lati del cambio del fascio conduttore mediante riembrionalizzazione e rinnovata attività mitotica delle cellule parenchimatiche nei raggi midollari (fusto della liana *Aristolochia durior*, sezione trasversale). p protoxilema; m', m'' vasi del metaxilema; cbp protofloema; sc guaina sclerenchimatosa (80:1, da E. Strasburger).

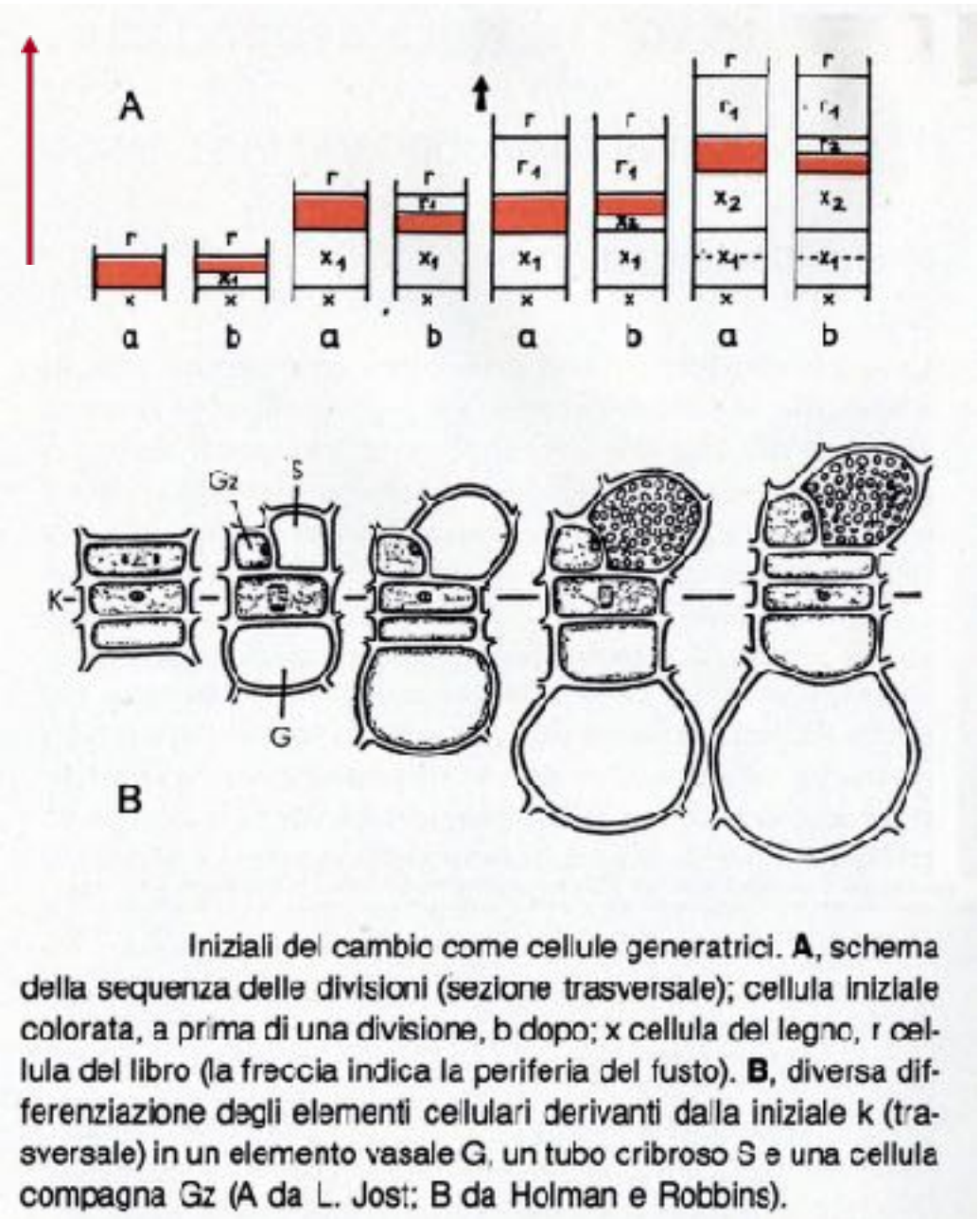


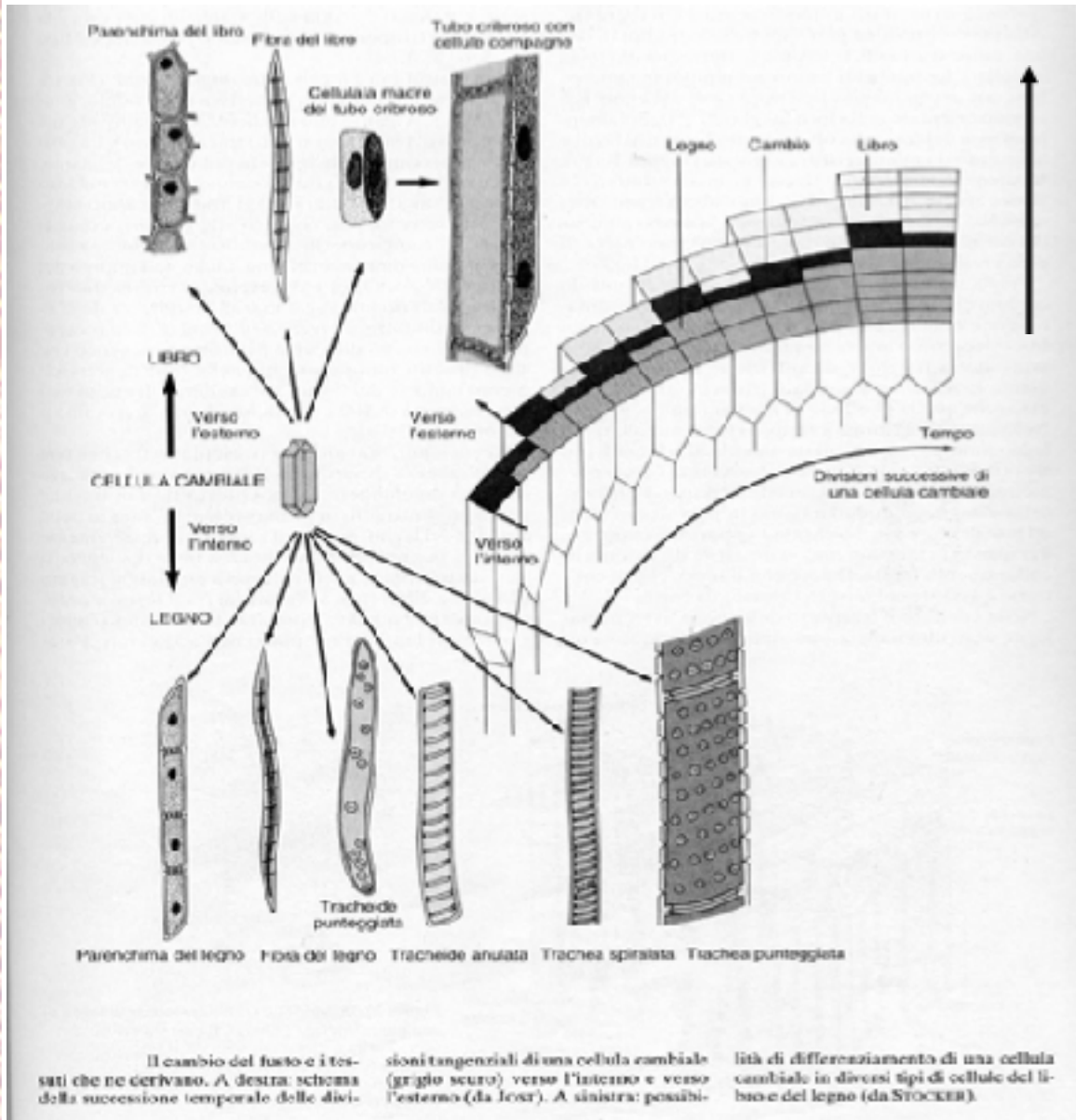
Con divisioni longitudinali tangenziali avviene la formazione di due cellule di dimensioni uguali, di cui una si differenzierà, mentre l'altra manterrà la capacità di dividersi.





La posizione della cellula cambiale si sposta progressivamente più lontano dal centro dell'organo

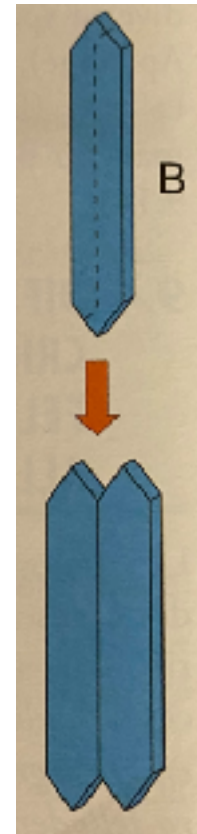
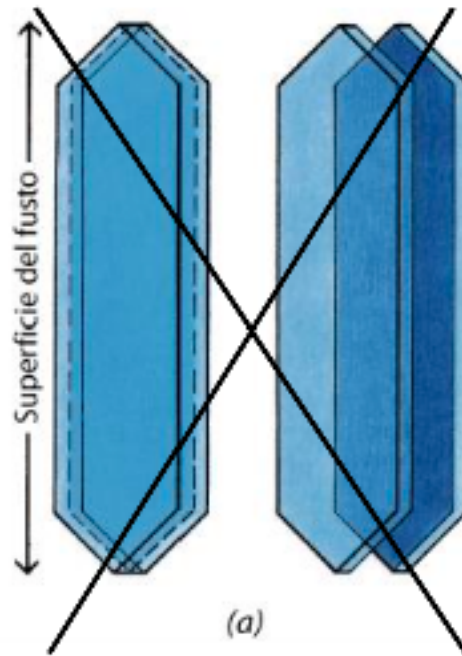
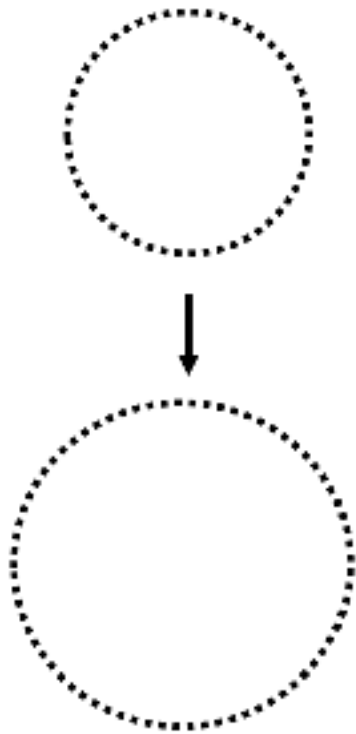


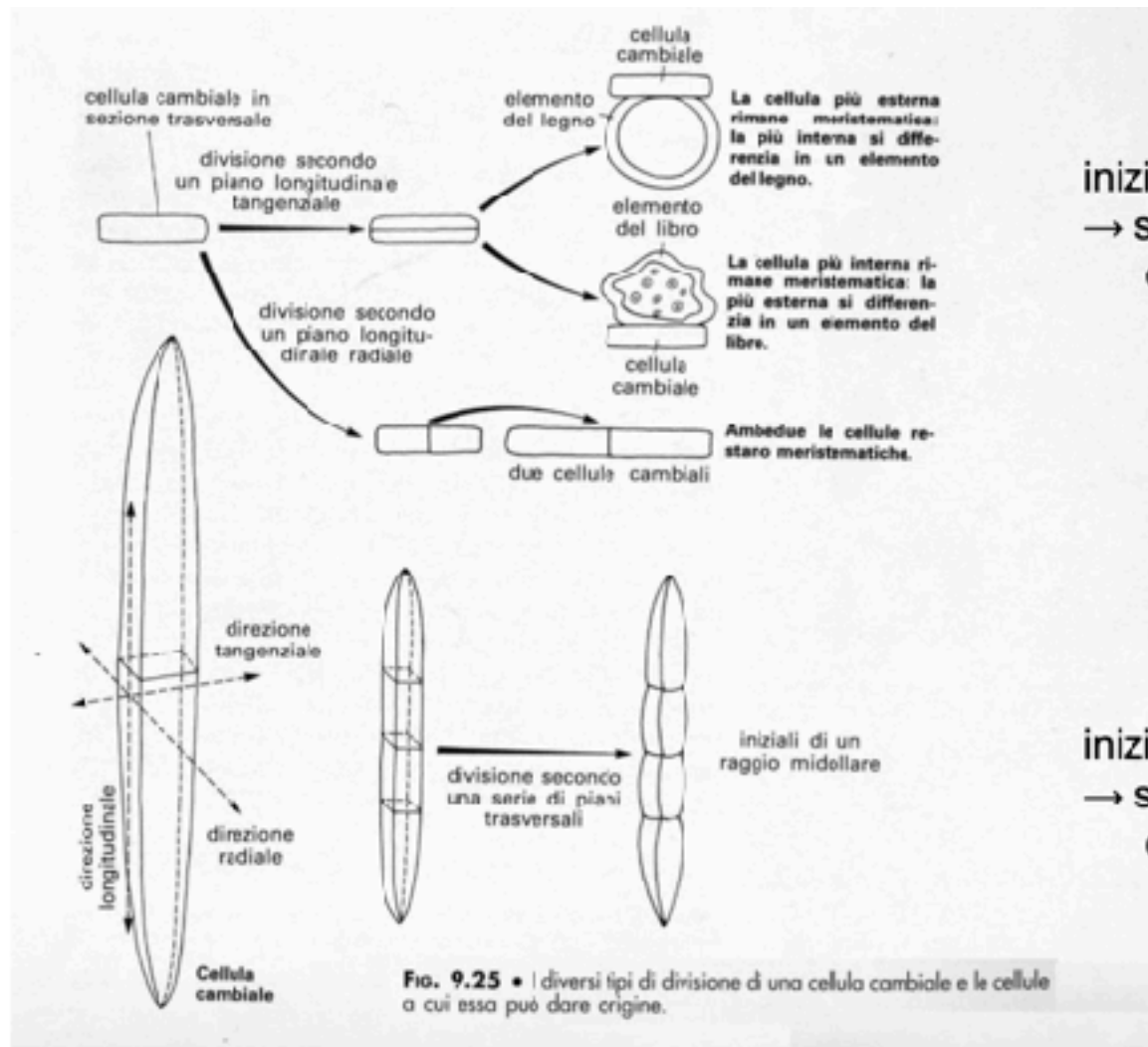


Con la formazione di nuovi elementi xilematici, il cambio si sposta sempre più lontano dal centro dell'organo, aumentando la propria circonferenza.



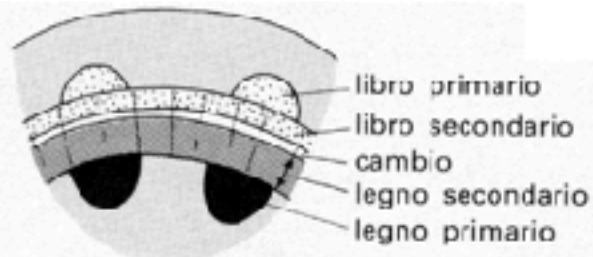
L'aumento progressivo di distanza dal centro della circonferenza dell'anello cambiale determina un aumento stesso della circonferenza, e quindi la necessità di aumentare il numero di cellule cambiali stesse. Ciò avviene non con le "solite" divisioni tangenziali (a), ma grazie a occasionali divisioni longitudinali radiali (b).





iniziali fusiformi
→ sistema assiale
del fusto

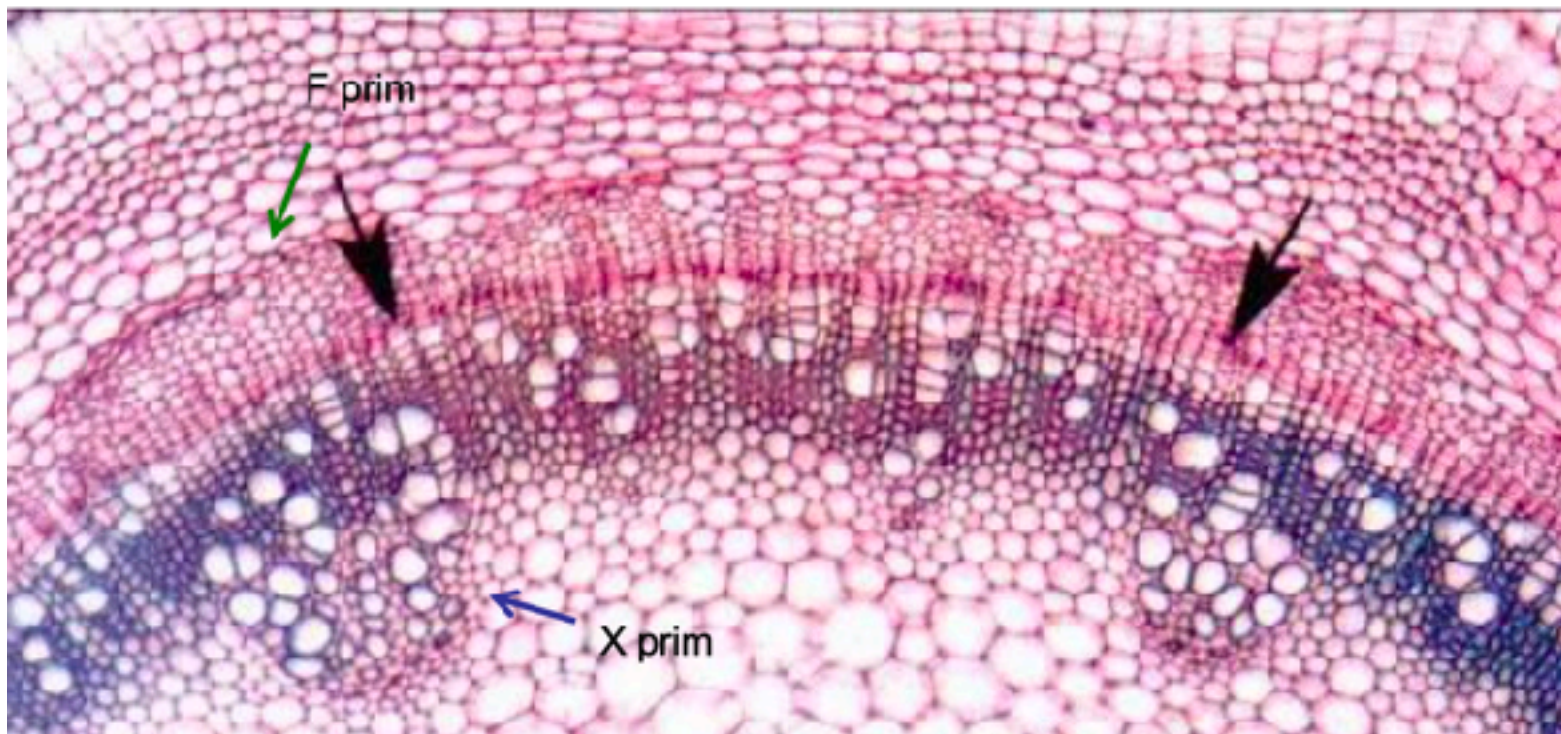
iniziali dei raggi
→ sistema radiale
del fusto

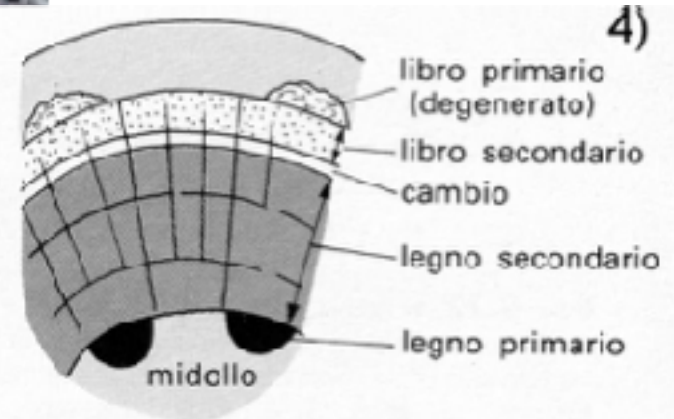
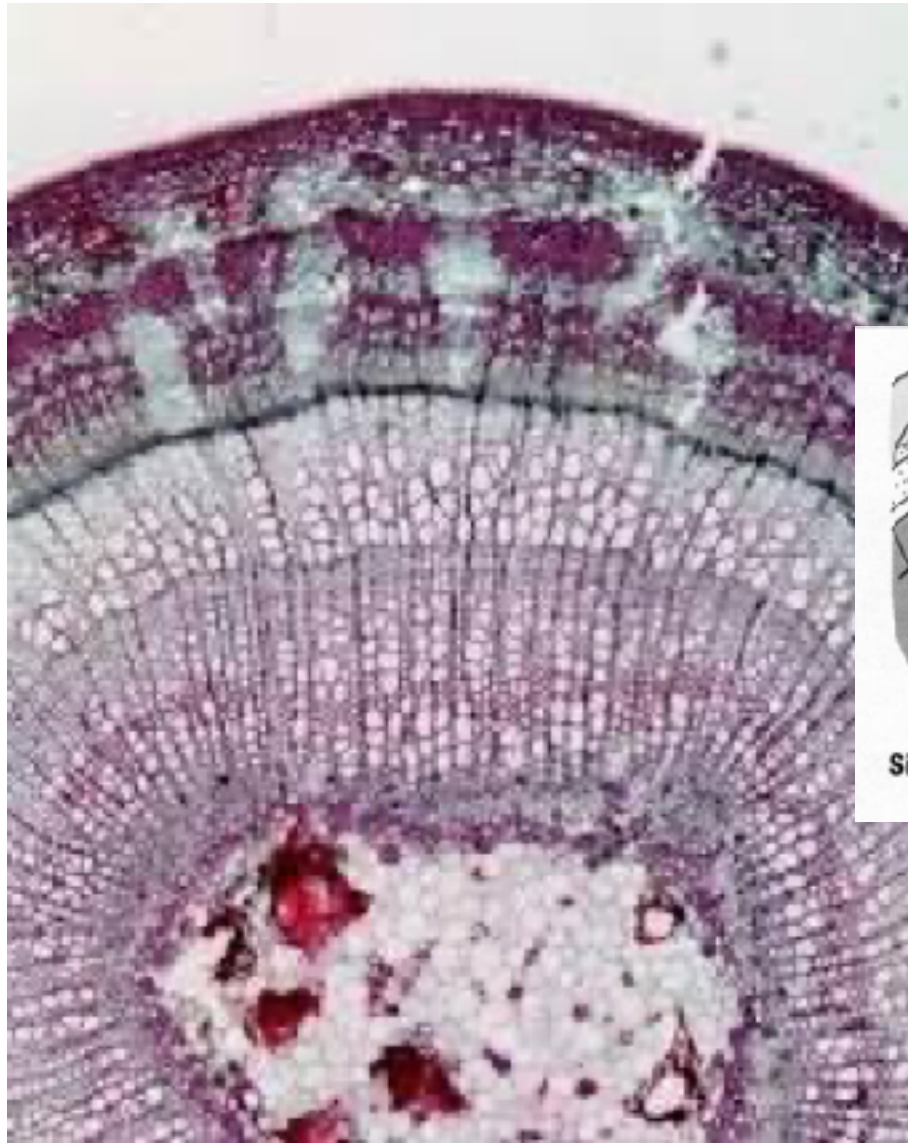


Il cambio comincia a produrre libro e legno secondi

Struttura secondaria

<i>struttura primaria</i>	<i>secondaria</i>
floema (libro 1°)	→ libro (floema 2°, libro 2°)
xilema (legno 1°)	→ legno (xilema 2°, legno 2°)

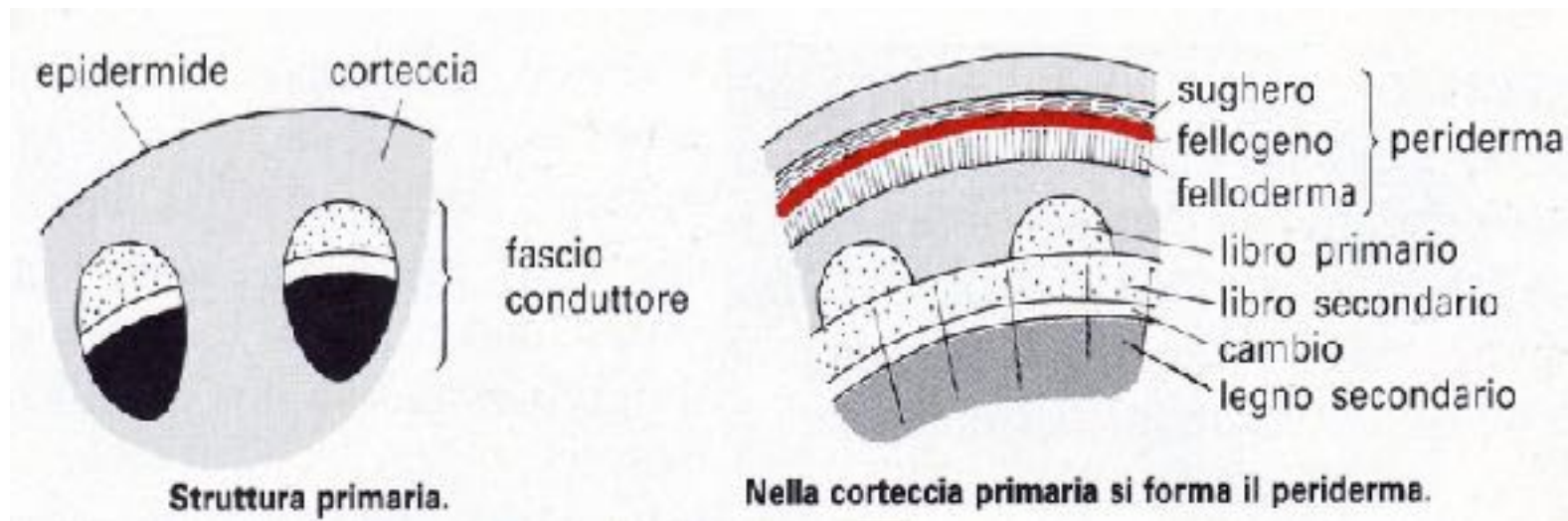


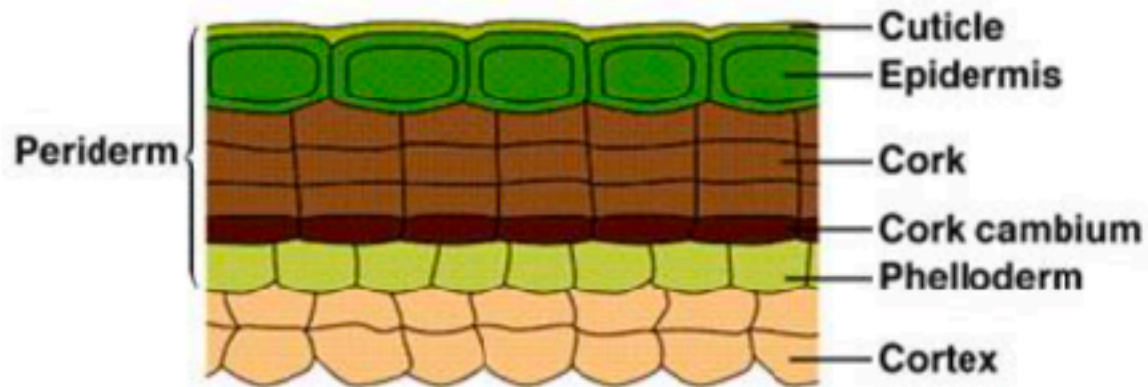


Situazione dopo alcuni anni.

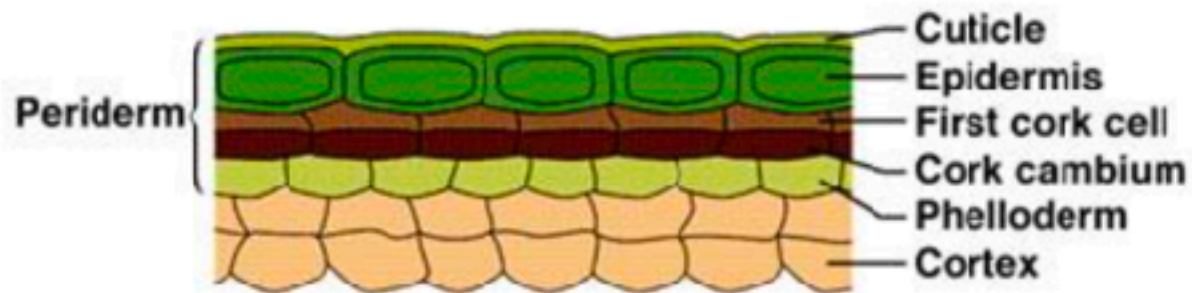
IL PERIDERMA

Nella parte più esterna del fusto, intanto...





Sughero
Fellogeno
Felloderma



Sughero
Fellogeno
Felloderma



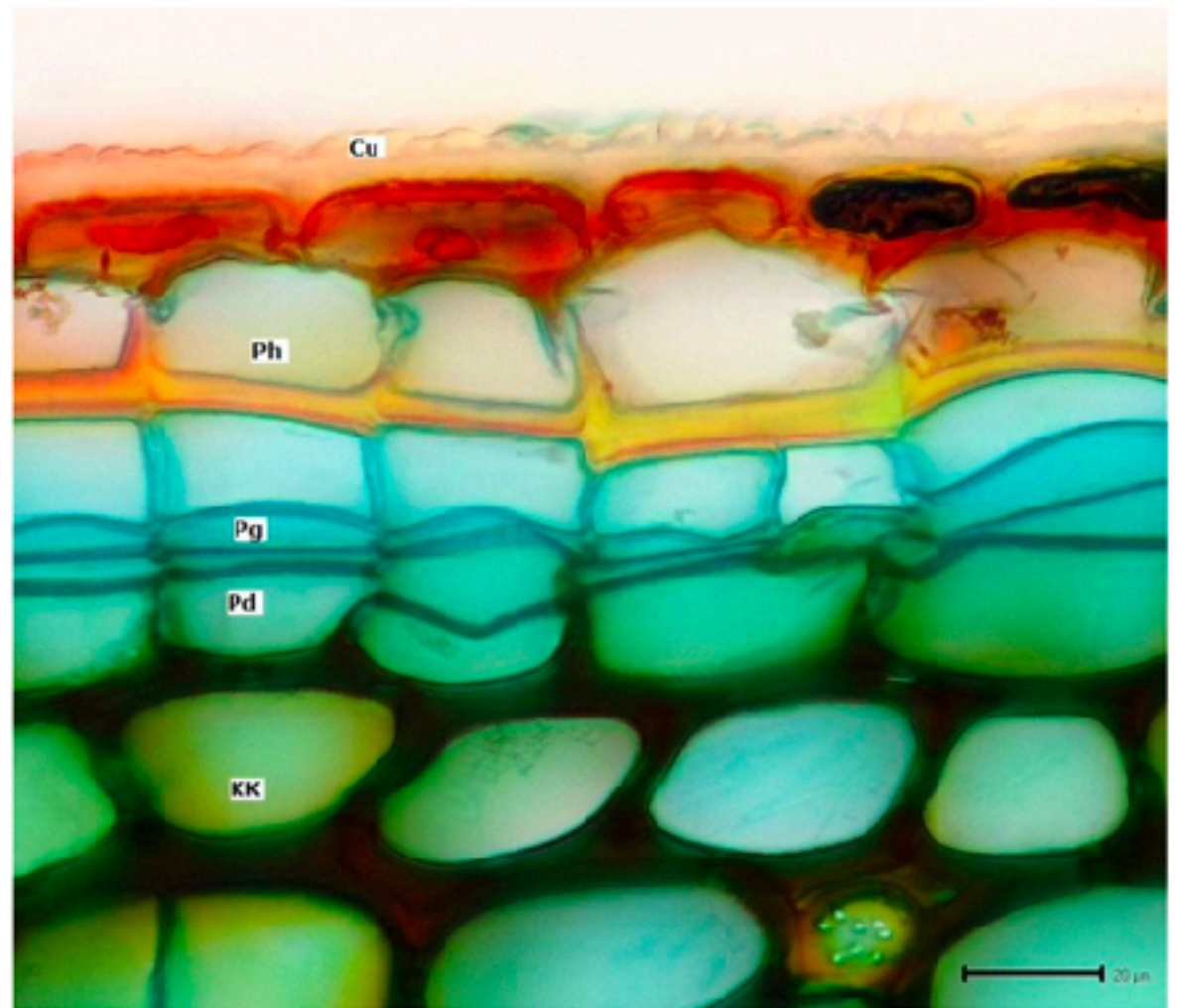
Epidermide

Sughero o
Fellema (Ph)

Fellojeno (Pg)

Felloderma (Pd)

Collenchima



Cu

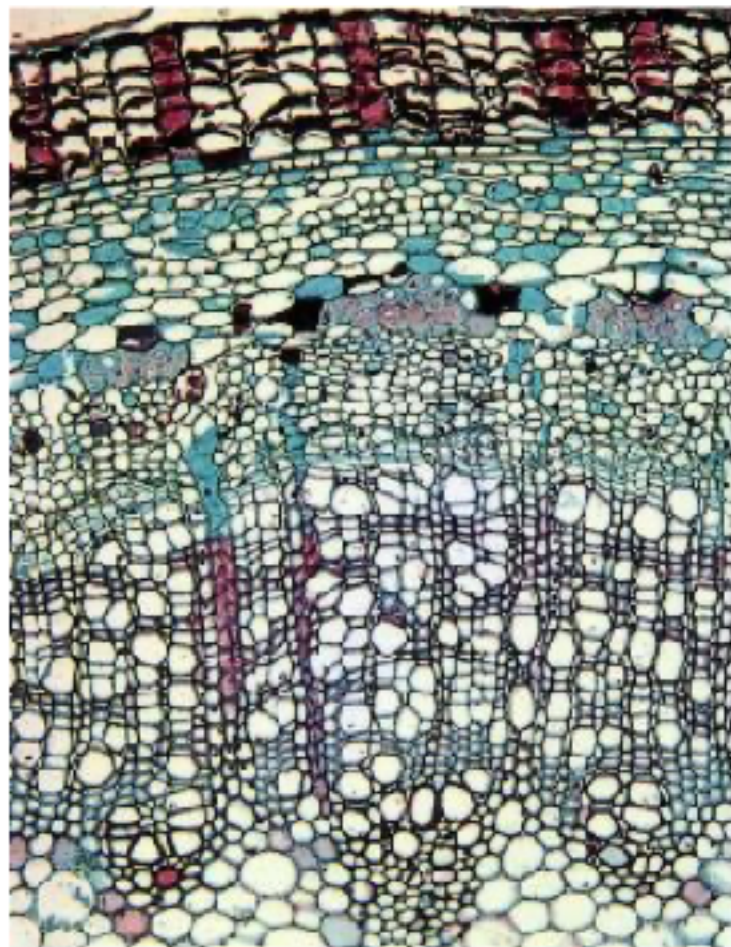
Ph

Pg

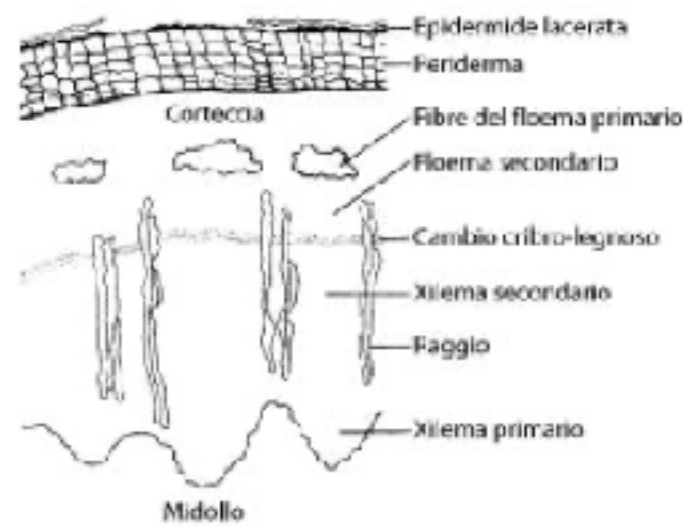
Pd

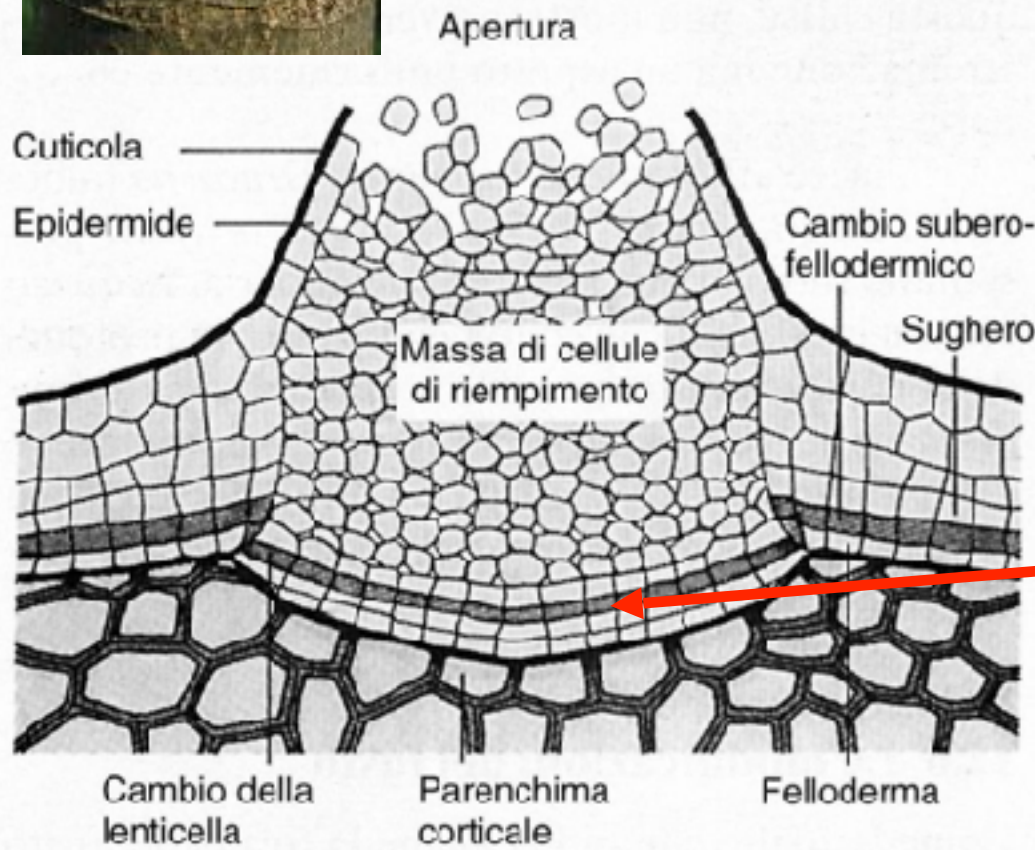
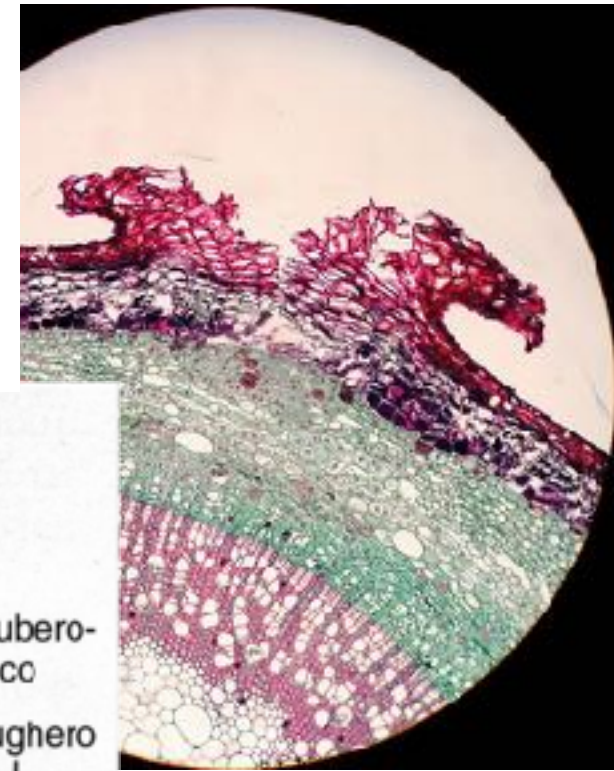
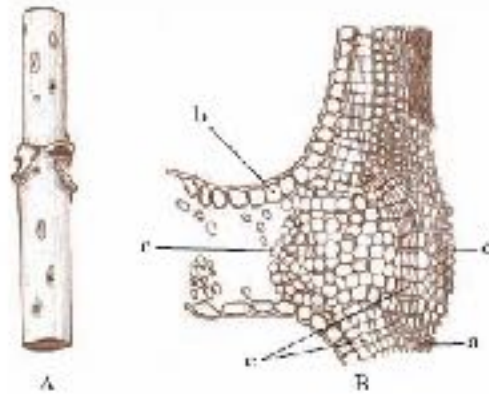
KK

20 μm



200 μ m





Fellogeno della lenticella

Lenticelle