

La germinazione



La **germinazione** è il processo in cui il seme si risveglia dallo stato quiescente (“**dormienza**”), manifestandosi nel ritorno alla vita metabolica attiva. Comincia con lo sviluppo della nuova plantula e termina quando questa è in grado di iniziare l'attività fotosintetica necessaria al proprio fabbisogno di carboidrati.



Da sinistra a destra: germinazione del frumento comune (*Triticum vulgare*), del fagiolo (*Phaseolus vulgaris*), e del pino domestico (*Pinus pinea*) [Ginnasio Maffei - Verona].



La dormienza e la successiva **germinazione** sono influenzate e determinate da diversi fattori:

ACQUA, che penetrando nel seme dormiente disidratato, favorisce le reazioni enzimatiche che rendono assimilabili le sostanze di riserva, permettendo lo sviluppo della plantula e la lacerazione dei tegumenti. In genere, se il peso dell'acqua contenuta nel seme non raggiunge il 40%-60% del suo peso secco, la germinazione non può avvenire;

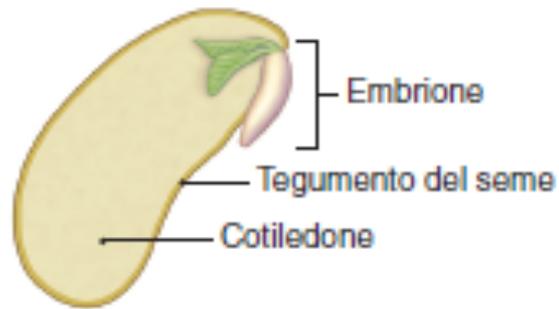
FITOREGOLATORI, quali l'**acido abscissico** che si concentra nel tegumento del frutto man mano che questo matura e che ha funzioni inibitrici della germinazione, contrastato dalle **gibberelline** che al contrario ne promuovono lo sviluppo coadiuvate dalle **citochine**;



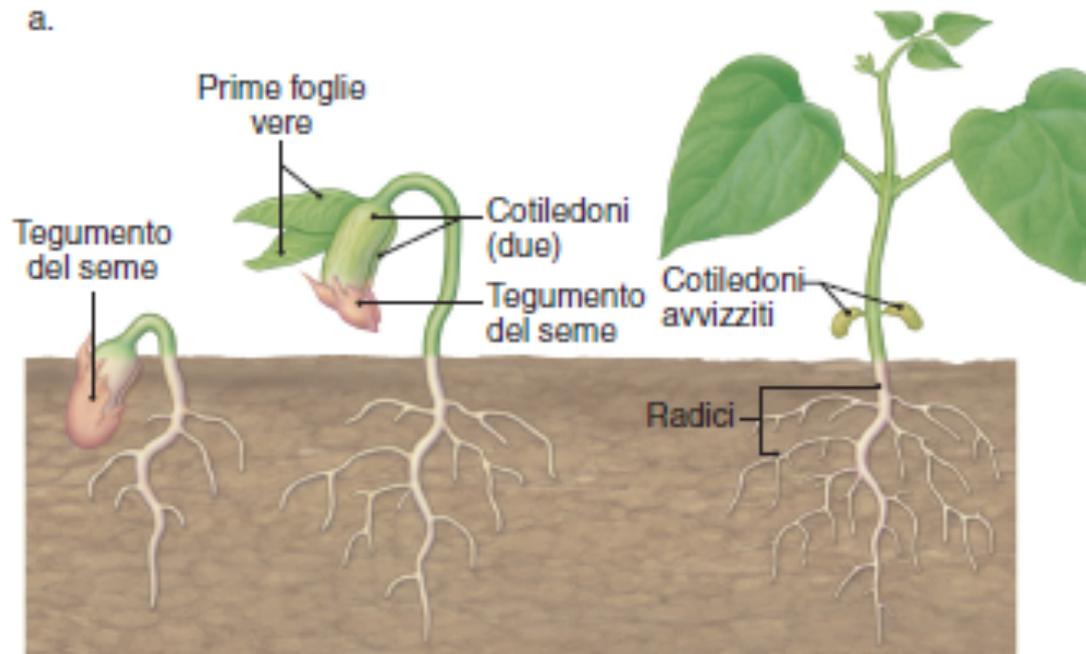
TEMPERATURA, che promuove e favorisce la germinazione; in genere la più adatta per le piante dei climi temperati varia da 20 a 25 °C, ma alcuni semi richiedono temperature più rigide e un periodo di basse temperature per rompere la dormienza (“vernalizzazione”), mentre altri germinano soltanto dopo aver subito una esposizione ad alte temperature (es. in seguito ad un incendio).

OSSIGENO, la cui presenza è necessaria per la germinazione, per questo è essenziale che il seme sia in grado di penetrare agevolmente nel terreno e restare circondato da un substrato soffice e permeabile.

LUCE, che può avere ruolo stimolante nella germinazione dei semi cosiddetti **fotoblastici** di conifere, epifite, piante ornamentali ecc. o depressivo nei semi **afotoblastici** di aglio, pomodoro, amaranto ecc.



a.

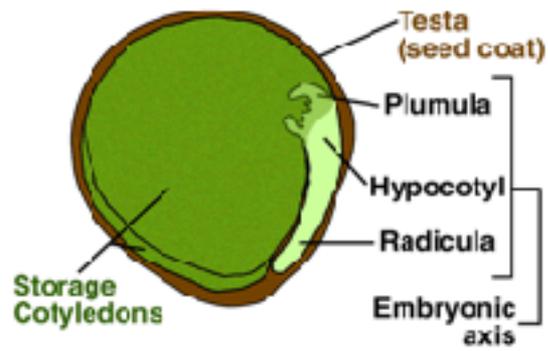


b.

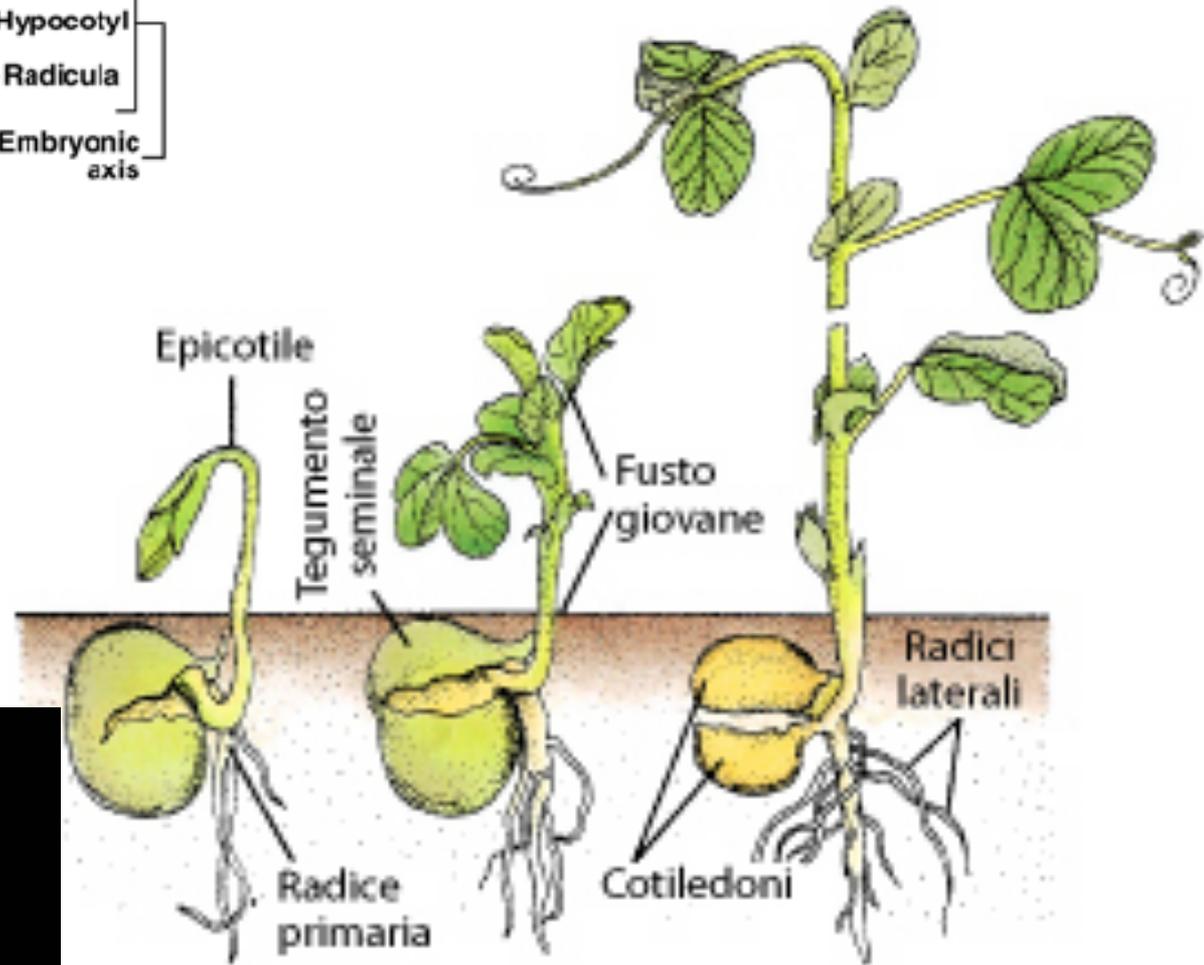


Figura 21.19 Il fagiolo, una dicotiledone.

a. La struttura del seme. b. La germinazione e lo sviluppo del seme. Notate come ci sono due cotiledoni e che le foglie hanno nervature ramificate.



Pisum sativum



(c) Pisello

Coleottile (prima foglia della plantula nelle Graminacee che, al pari di una guaina, avvolge la gemma caulinare)

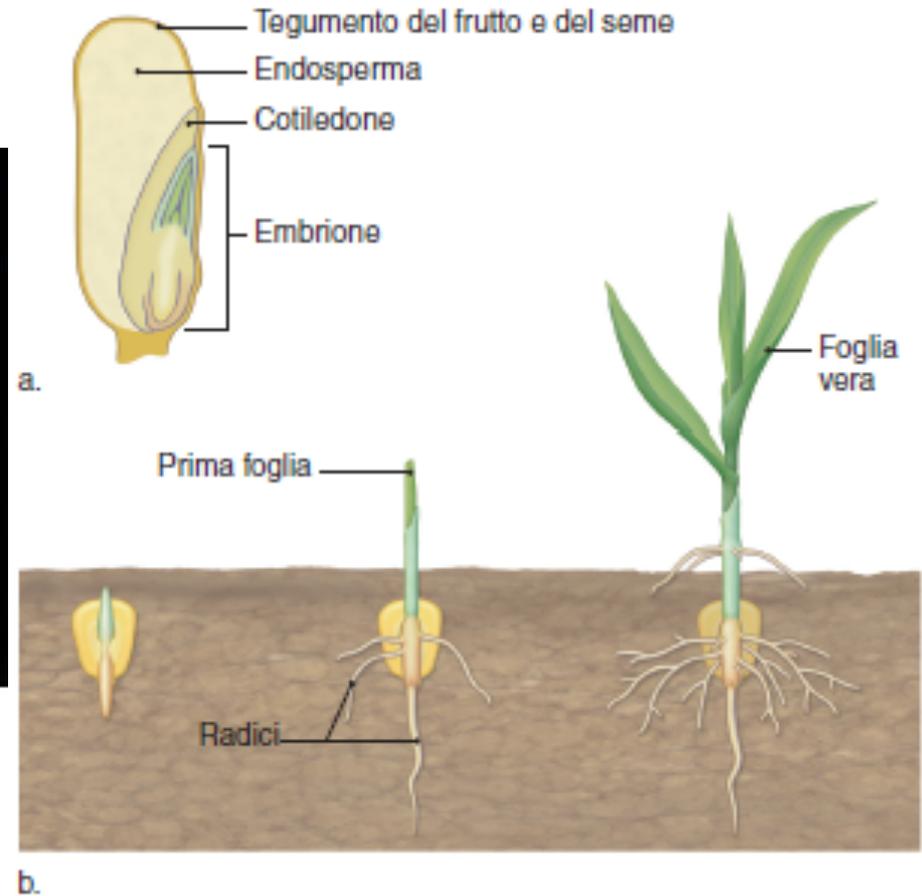


Figura 21.20 Il granoturco, una monocotiledone.

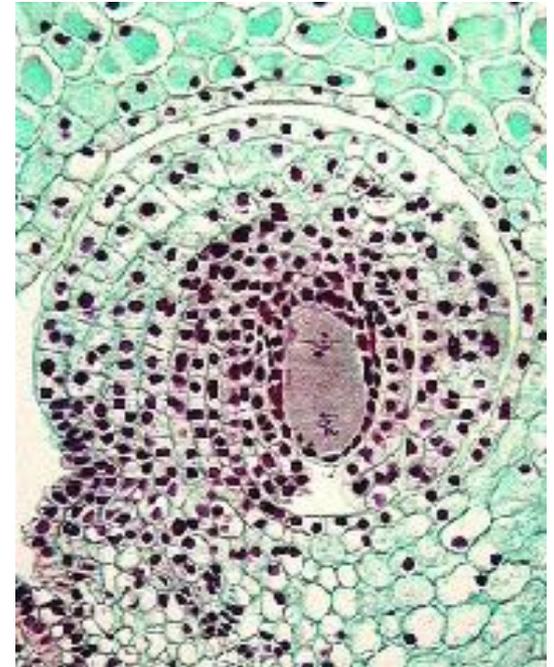
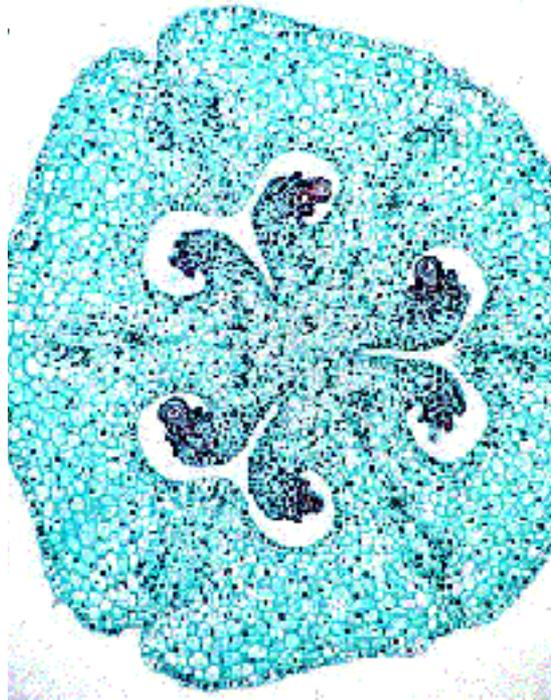
a. Struttura del seme del granoturco. b. La germinazione e lo sviluppo del seme. Notate che c'è un solo cotiledone e che le foglie hanno venature parallele.

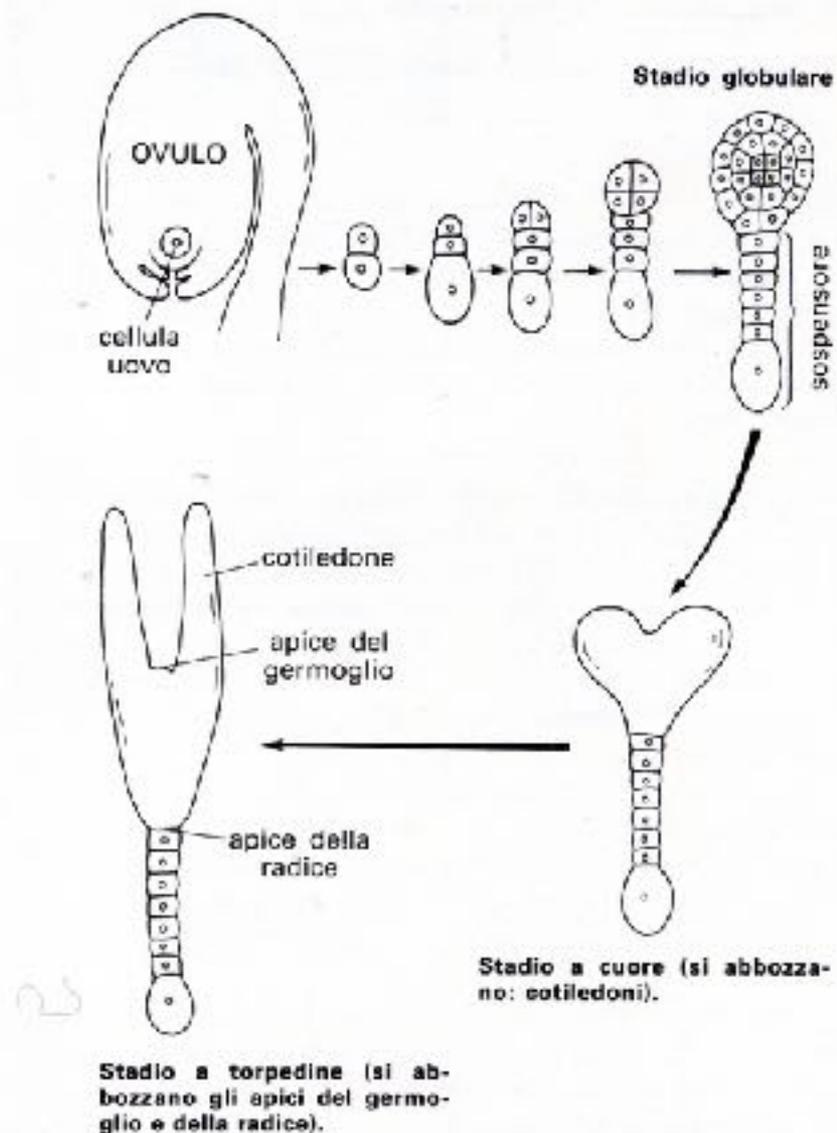


L'embrione

I primi stadi di sviluppo dell'embrione sono impegnativi da studiare, per l'eterogeneità e la complessità della struttura che lo contiene.

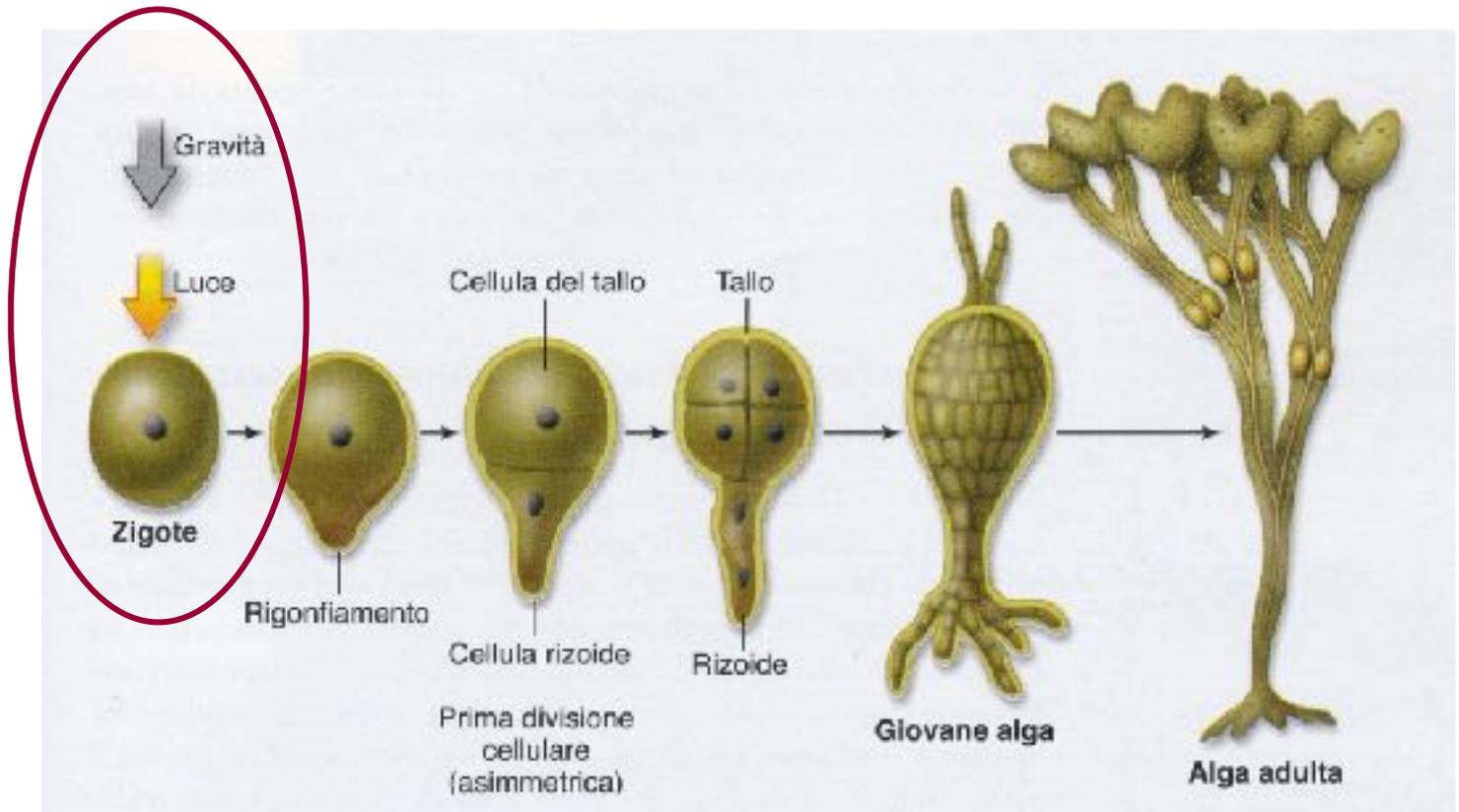
Le manipolazioni dei primi stadi di sviluppo infatti sono impossibili senza danneggiare i tessuti circostanti.

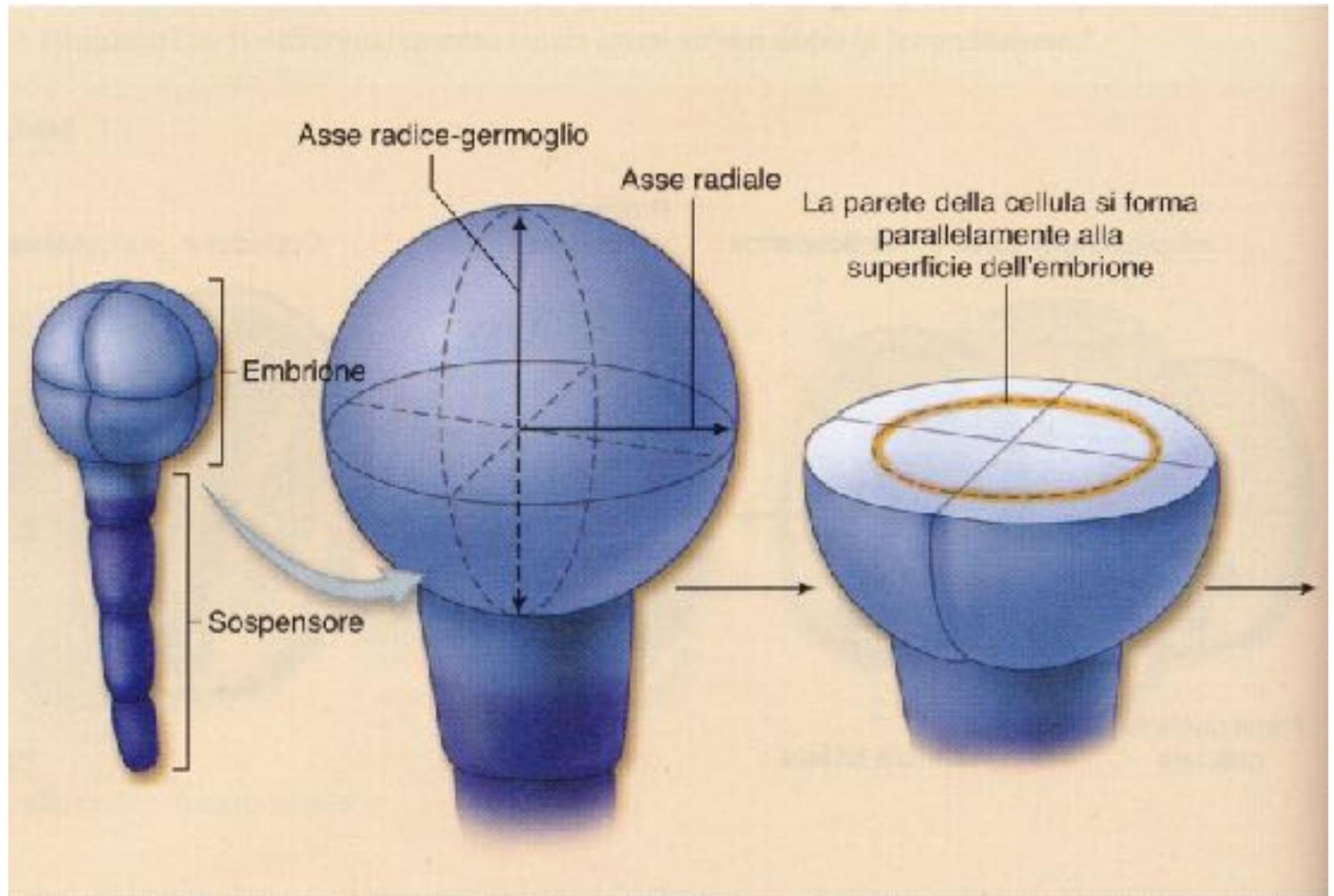


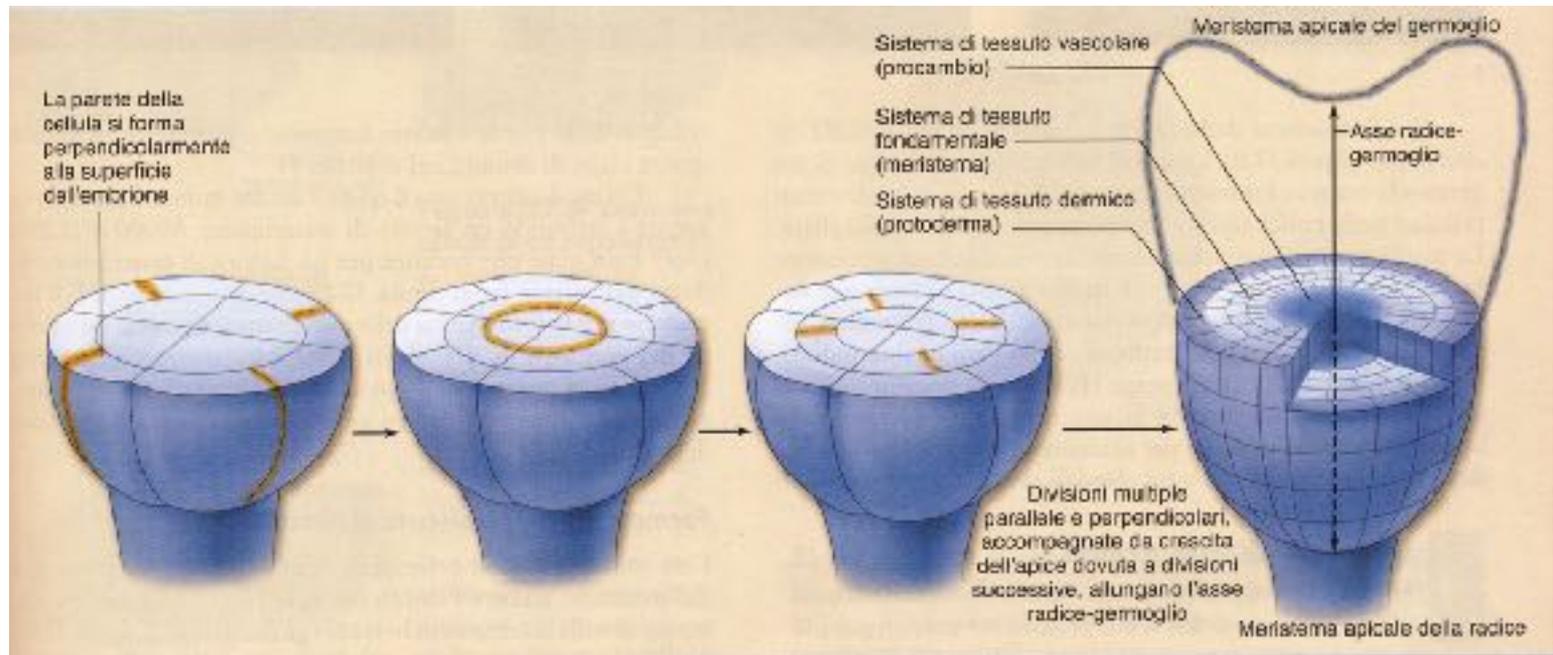


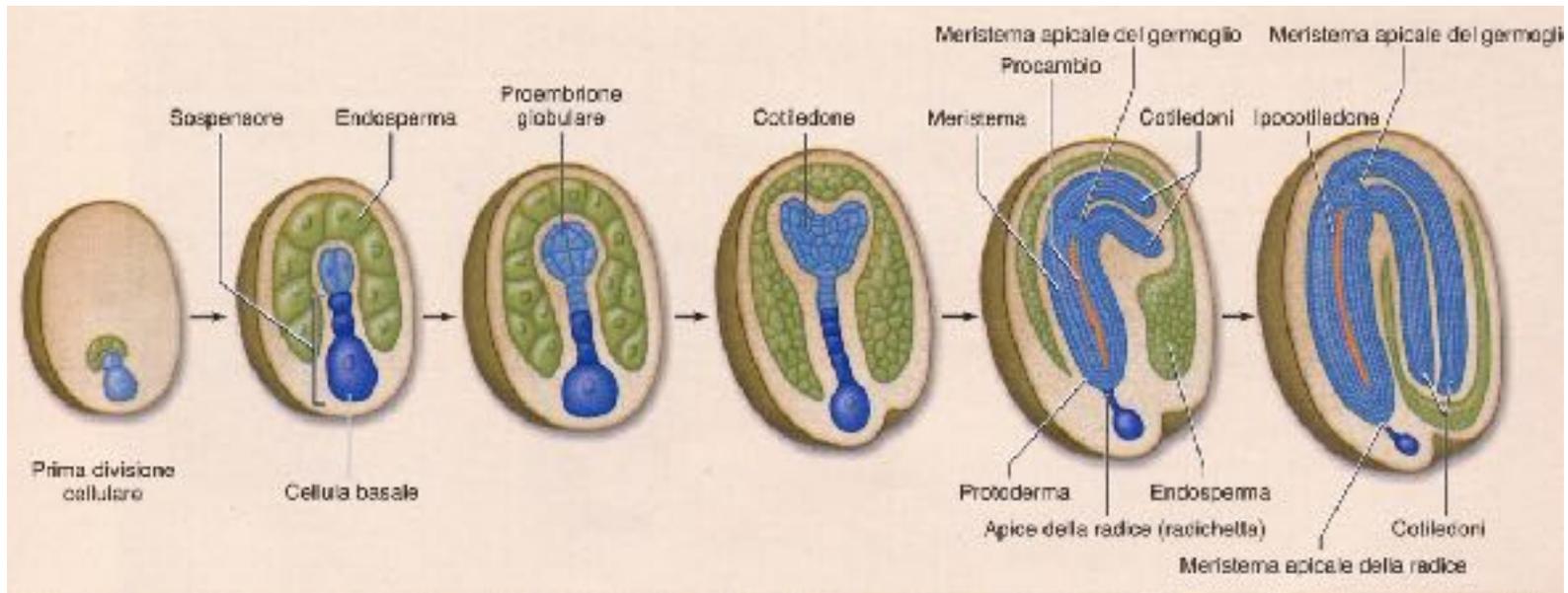
Lo sviluppo dell'embrione in *Capsella bursa-pastoris*, una crocifera particolarmente studiata sotto questo aspetto. Questo schema di sviluppo può essere notevolmente diverso in altre specie di angiosperme.

Ciò che si sa delle prime divisioni è stato desunto da osservazioni svolte sulle alghe brune (es.: *Fucus*), il cui embrione non è circondato da tessuti nutritivi e di protezione.









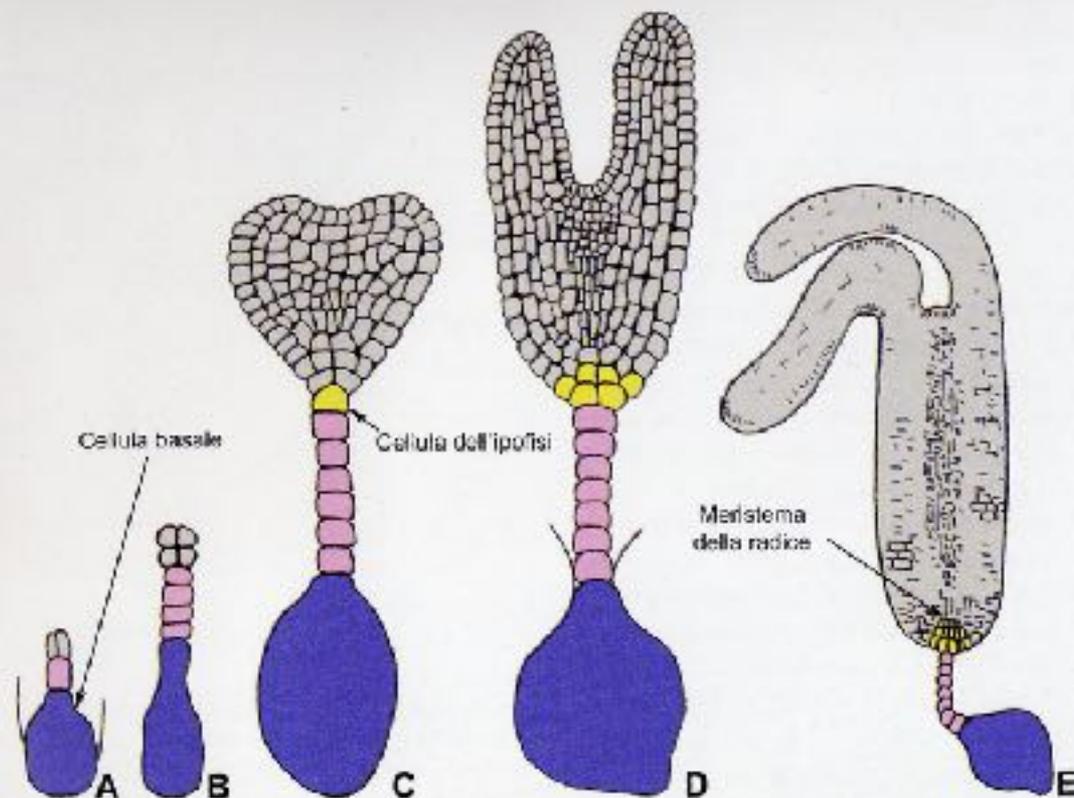
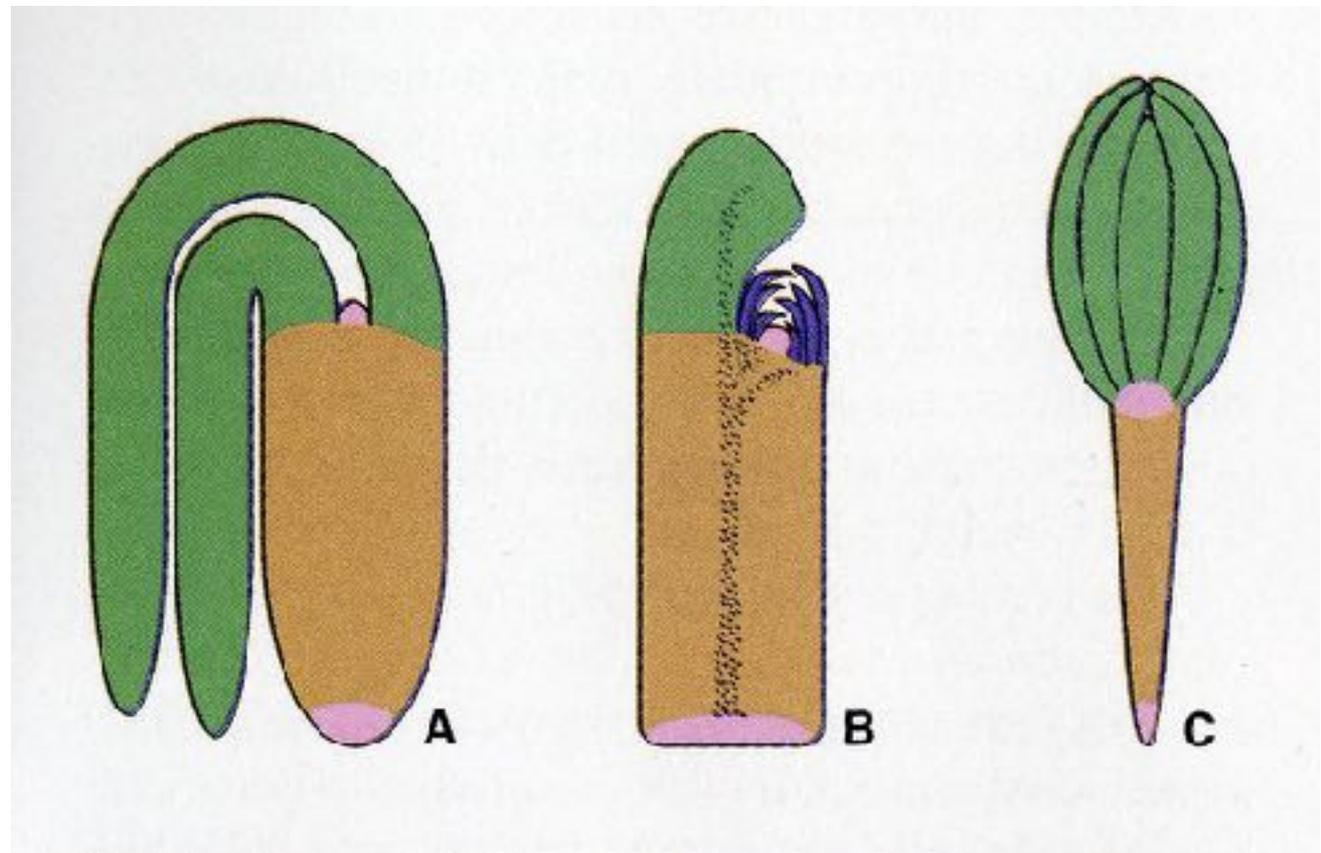
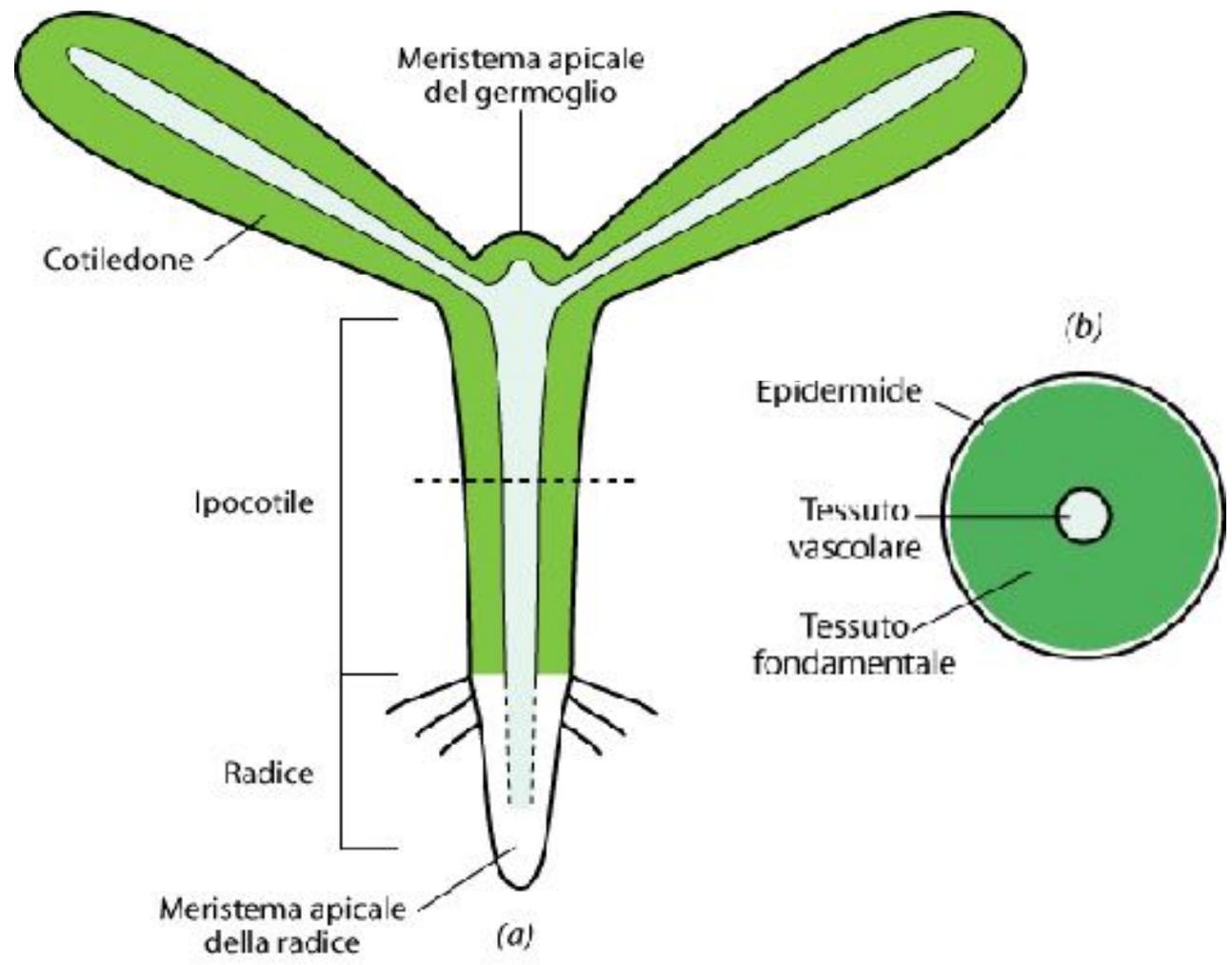


Figura 13.6

Sviluppo del sospensore in *Arabidopsis thaliana*. A) Sospensore con una cellula basale molto grossa con funzioni austeriali ed una più piccola. B) Durante lo sviluppo embrionale il sospensore si divide e spinge l'embrione all'interno dell'endosperma. C) La cellula più vicino all'embrione diventa la cellula ipofisaria che formerà il meristema apicale. D) Cellula dell'ipofisi che dividendosi forma il meristema radicale. E) Negli ultimi stadi dell'embriogenesi il sospensore terminata la sua funzione morirà (disegno di R. Braglia).

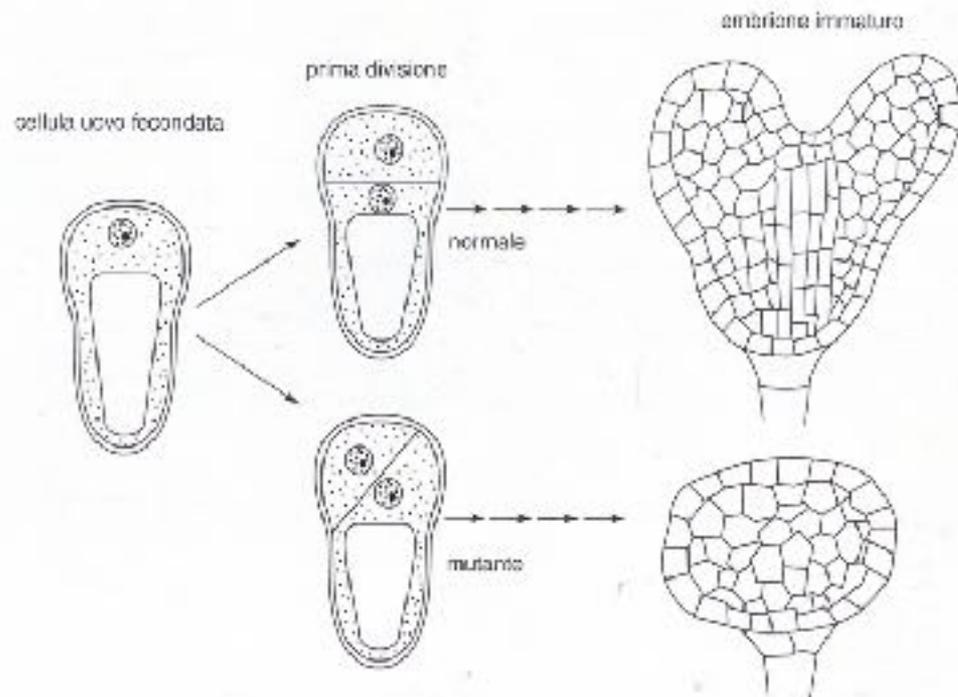


Embrioni maturi di: A) dicotiledoni; B) monocotiledoni; C) gimnosperme. In verde sono rappresentati i cotiledoni, in marrone l'ipocotile, in rosa i meristemi, in blu le prime foglioline differenziate dal meristema apicale (disegno R. Braglia).





Questa figura mostra quale importanza può avere l'orientamento di un solo piano di divisione cellulare per la determinazione di tutto lo sviluppo successivo. Normalmente la prima divisione della cellula uovo fecondata avviene secondo un piano perpendicolare all'asse maggiore. In *Arabidopsis* è stato trovato un mutante «gnom» (gnomo) in cui il primo piano di divisione è obliquo rispetto all'asse maggiore della cellula uovo anziché perpendicolare. Basta questo cambiamento per dare origine a un embrione anormale in cui non si ha polarità fusto-radice. (Per la polarità, v. cap. 8, pag. 282).



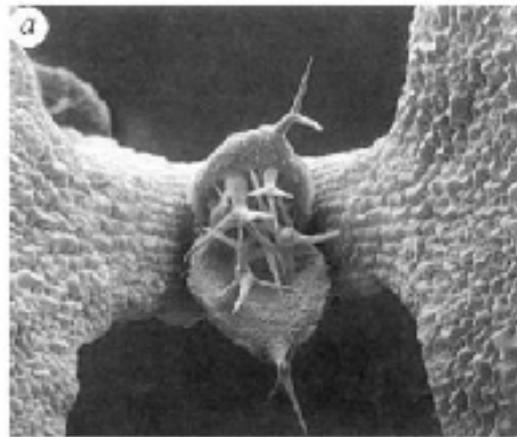


Due geni in particolare governano la formazione dei meristemi apicali.

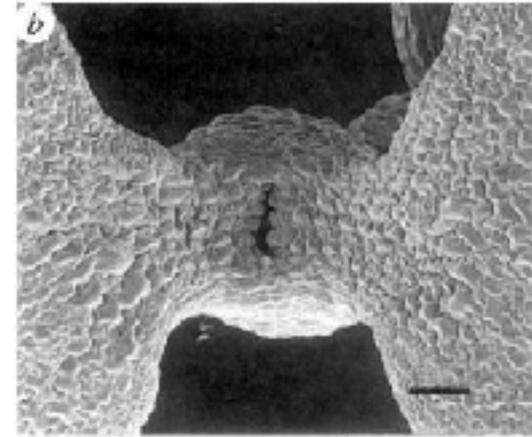
Lo sviluppo del meristema apicale del germoglio è dovuto al gene **STM**. Mutanti che non presentano questo gene, detti SHOOTMERISTEMLESS, non sviluppano meristema apicale, e quindi vedono la loro crescita apicale inibita.

Al contempo, lo sviluppo del meristema apicale della radice è dovuto all'espressione del gene **HOBBIT**. In questo caso, mutanti che non esprimono questo gene vanno incontro a uno sviluppo anormale.

STM un gene di classe *KNOX1* è necessario per la formazione del meristema

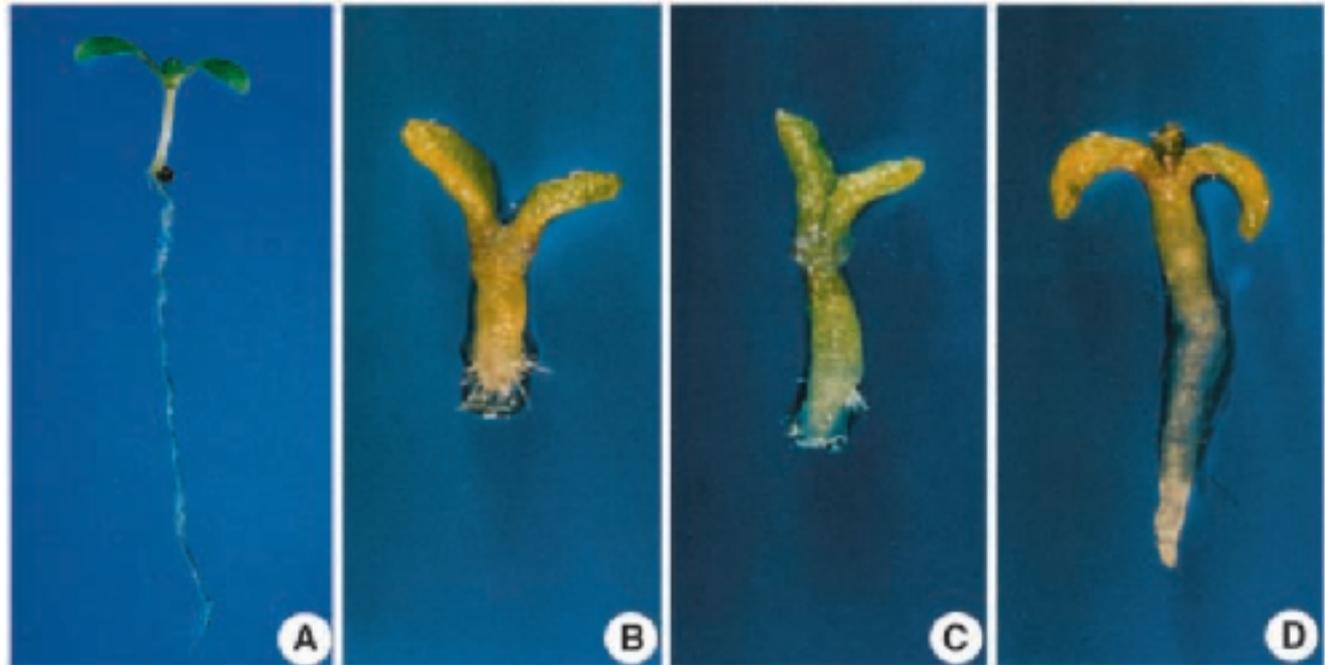


Wild-type plant showing leaf formation at the shoot apex



The *shootmeristemless* mutant (*stm*) fails to form a shoot apical meristem during embryogenesis; notice the absence of leaf formation.

The *HOBBIT* gene is required for formation of the root meristem in the *Arabidopsis* embryo



hbt seedling phenotype. Appearance of seedlings 7 days after germination on 0.8% plantagar. (A) Wild-type seedling. (B) *hbt*²³¹¹ homozygote; (C) *hbt*^{GVII-24/1} homozygote; (D) *hbt*^{e56} homozygote. Mutant seedlings are shown at 4× magnification of the wild-type seedling.



Il gene HOBBIT sopprime la repressione della risposta a un fitormone, l'**auxina** (acido indolacetico), che induce anche la crescita radicale.



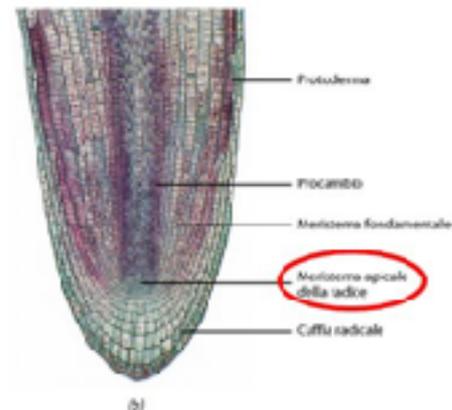
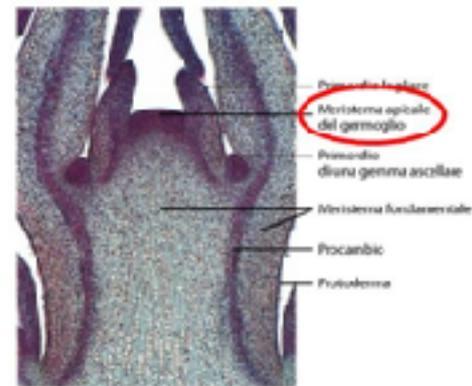
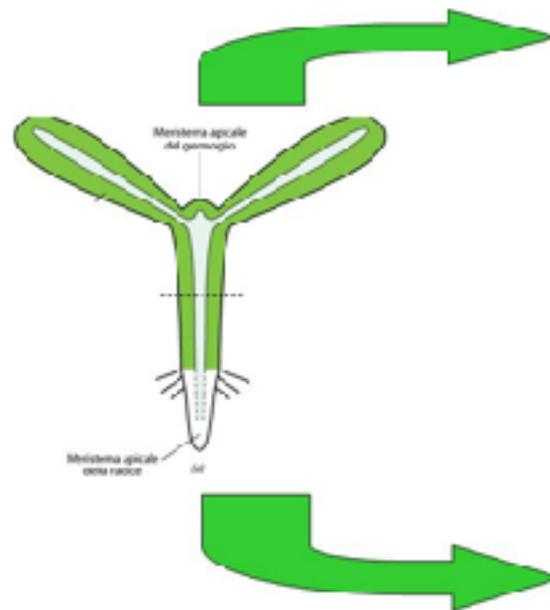
Effetto: espressione delle risposte all'auxina, con sviluppo del meristema radicale



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

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

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





Il meristema apicale del germoglio è una piccola massa di cellule a forma di cupola in continua divisione. Sono le progenitrici di tutte le cellule del germoglio. Anche le cellule immediatamente sottostanti sono meristematiche e contribuiscono alla formazione degli organi.

Dalla superficie del meristema apicale emergono delle piccole protrusioni, i primordi, che evolveranno in foglie. Inoltre si formano nuovi meristemi che daranno luogo alle gemme ascellari, quiescenti fino all'arrivo di uno stimolo ormonale

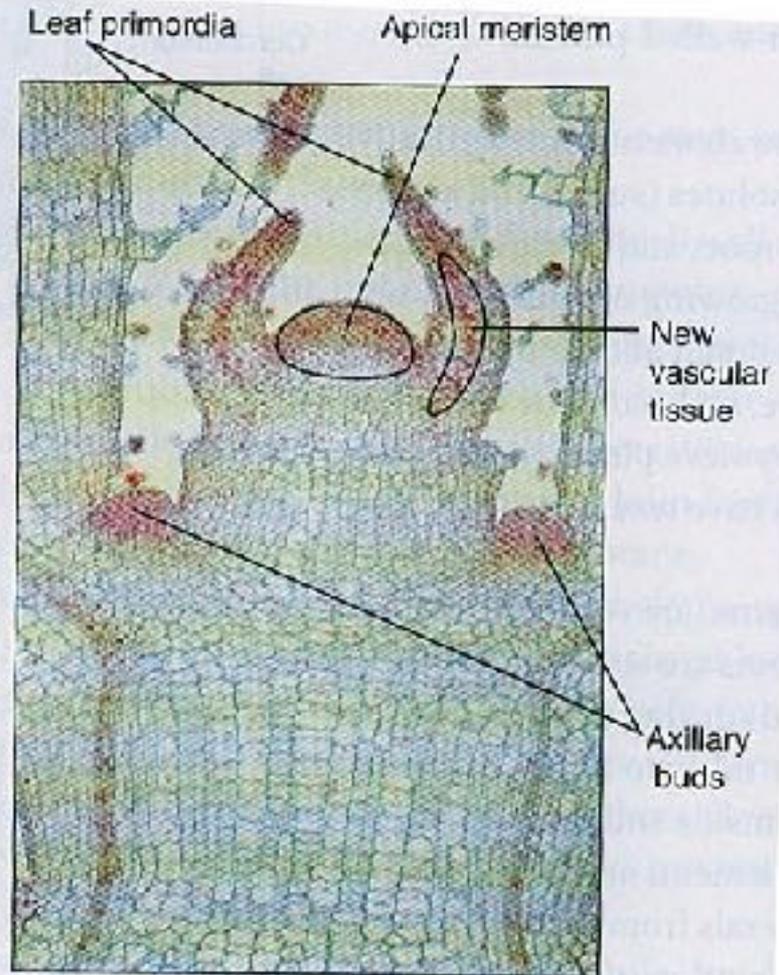
Nell'insieme il meristema apicale e i primordi formano la **gemma apicale**

Stimoli ambientali, in primo luogo luce e temperatura regolano l'attività del meristema apicale, attraverso la variazione dei livelli di alcuni ormoni

Gli ormoni a loro volta attivano cascate geniche che controllano nel meristema la velocità di divisione cellulare, la dimensione del meristema, l'esatta posizione in cui si formano gli organi (primordio fogliare) e la velocità di crescita dell'organo

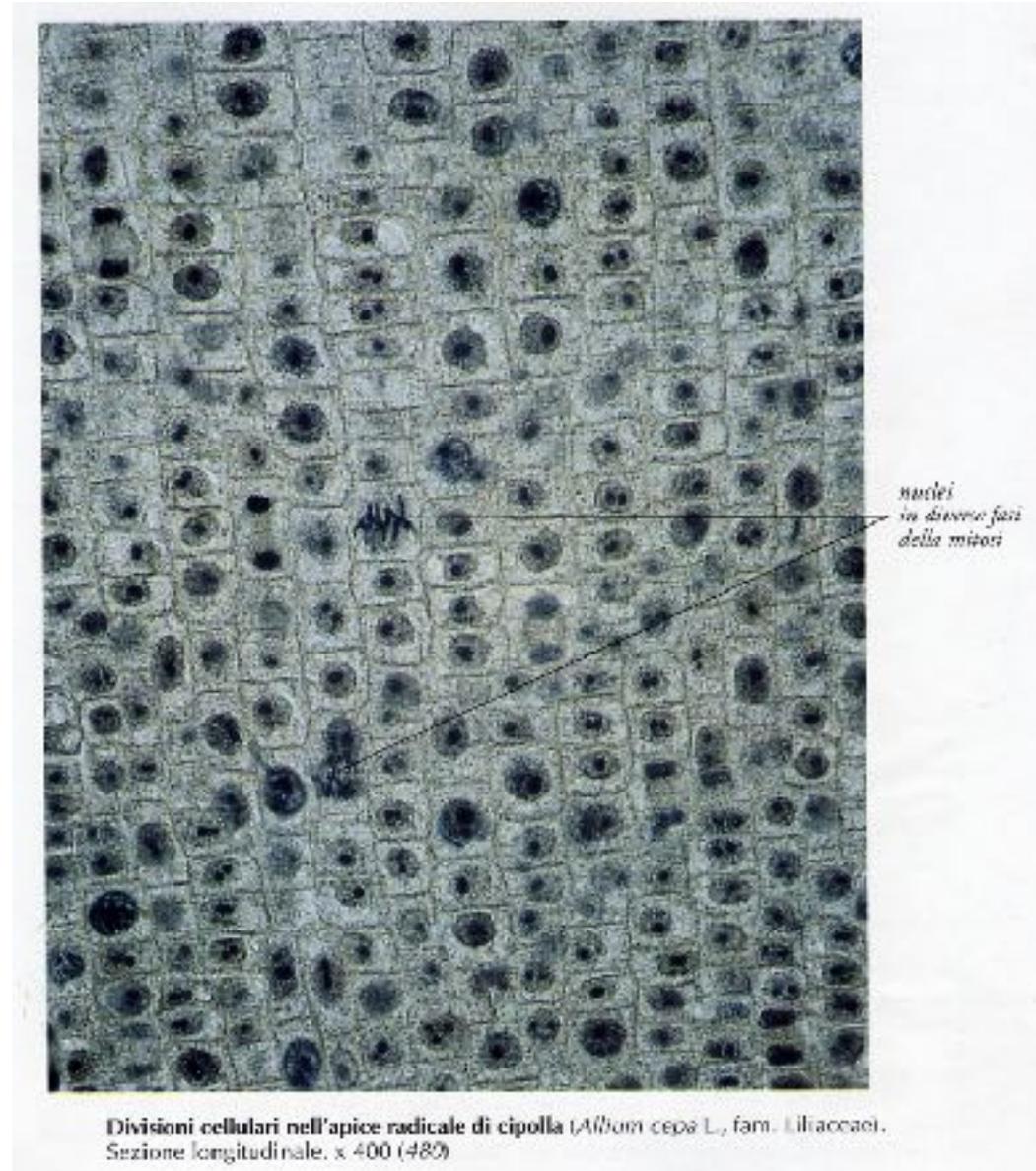


Figure 8.3 Longitudinal section through a shoot apex showing the location of the apical meristem, two leaf primordia, and bud primordia (partially formed axillary buds). Source: J. D. Mauseth (1998), *Botany: An Introduction to Plant Biology*, 2nd ed. (Boston: Jones and Bartlett), Figure 5.38(b).





Meristema apicale
gruppi di cellule in attiva divisione, piccole, isodiametriche, con parete primaria ancora assente, e grande nucleo; citoplasma con abbondanti ribosomi e mitocondri; plastidi non ancora differenziati (“pro-plastidi”) e vacuolo vegetativo assente.





Il **meristema apicale della radice** è presente all'apice di ogni radice, appena al disotto della **cuffia**, la struttura che protegge il meristema quando la radice cresce nel suolo.

La **cuffia** ha le proprie cellule meristematiche o iniziali che continuano a produrre cellule della cuffia, le quali poi cadono durante la crescita mantenendo costanti le sue dimensioni.

La radice si origina da poche cellule iniziali (da tre a sei).

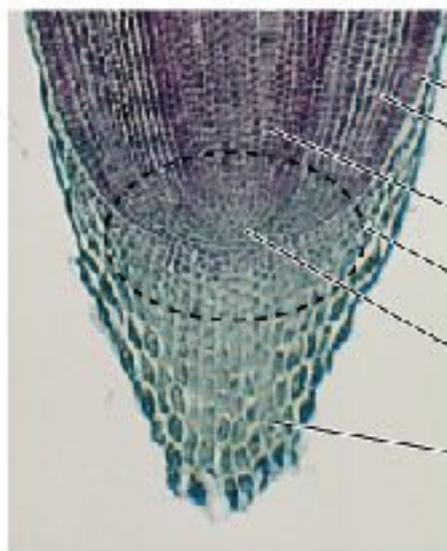
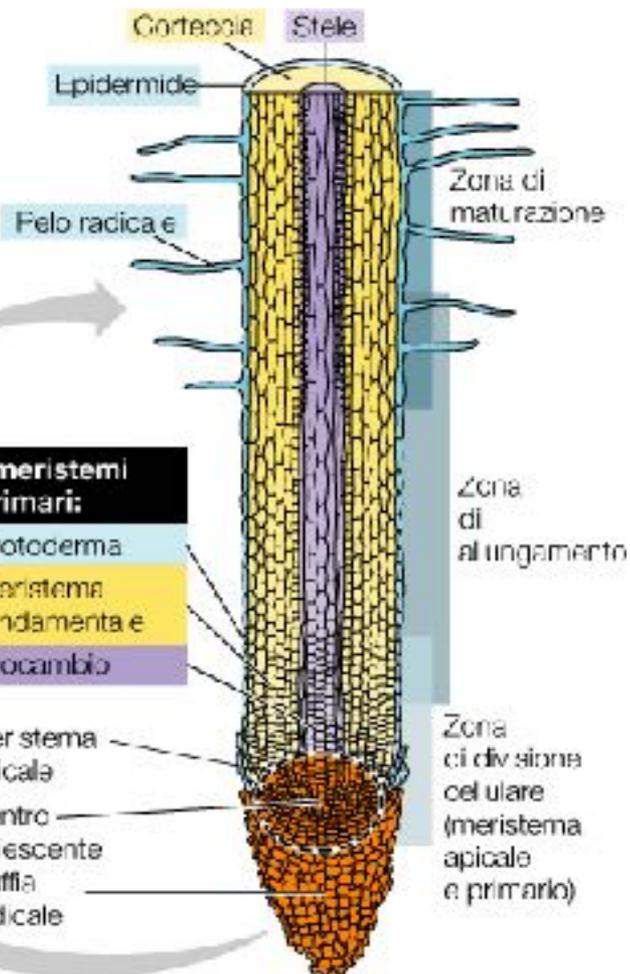
Durante la crescita le radici laterali non si formano dal meristema apicale ma da un meristema secondario che si differenzia dal periciclo per effetto dell'auxina.

Come nei fusti, il pattern di sviluppo è quello di continuo accrescimento della radice e di formazione di meristema apicale.



Legenda

- Dermico
- Fondamentale
- Vascolare



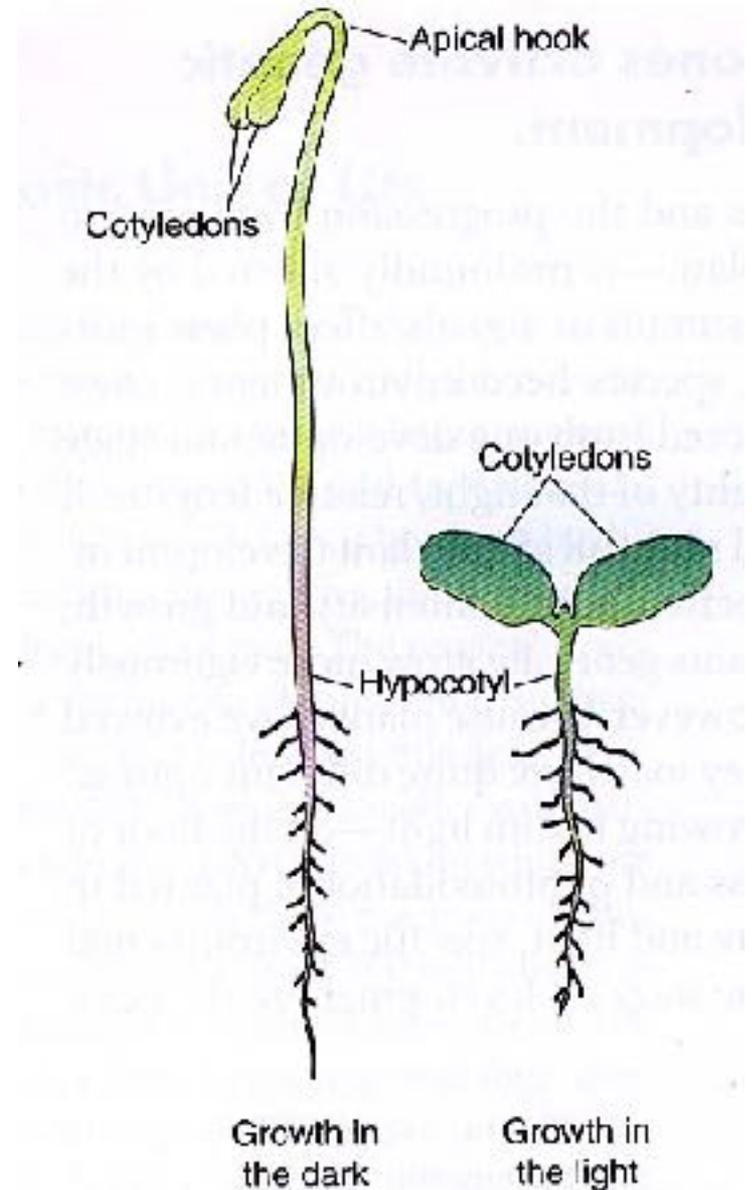
- I meristemi primari:**
- Protoderma
 - Meristema fondamentale
 - Procambio

- Meristema apicale
- Centro quiescente
- Cuffia radicale

100 µm

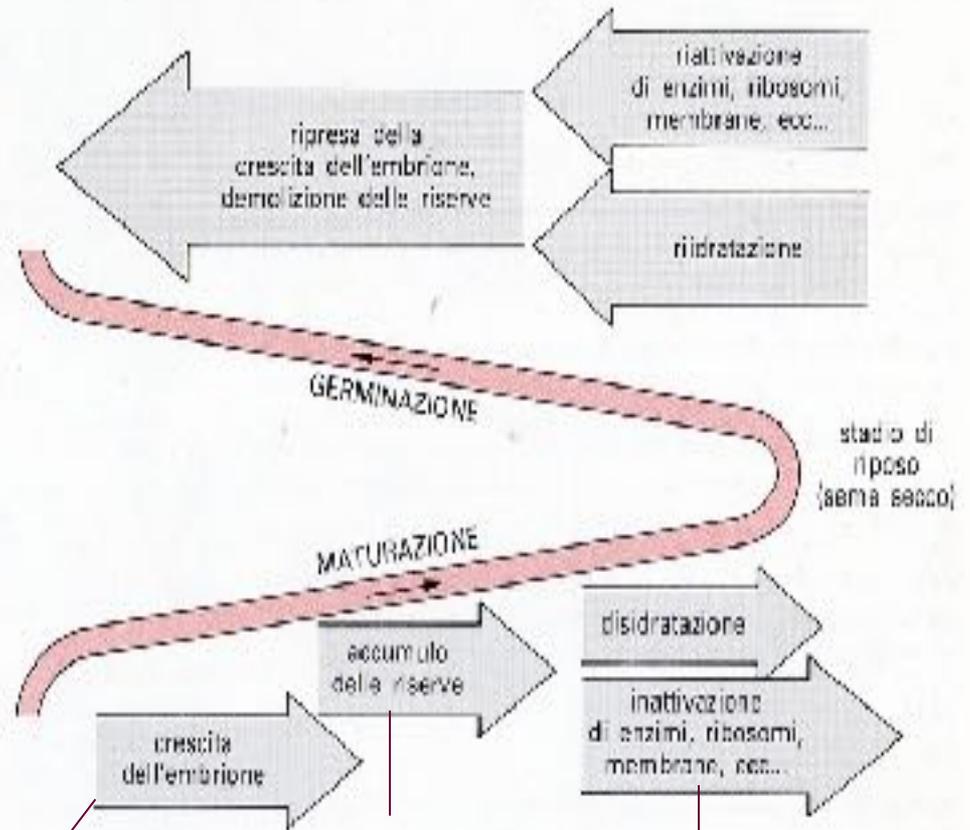


Specifici stimoli ambientali sono richiesti per far procedere una pianta da uno stadio di sviluppo al successivo





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



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

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

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



L'Embriogenesi stabilisce le caratteristiche essenziali della pianta adulta

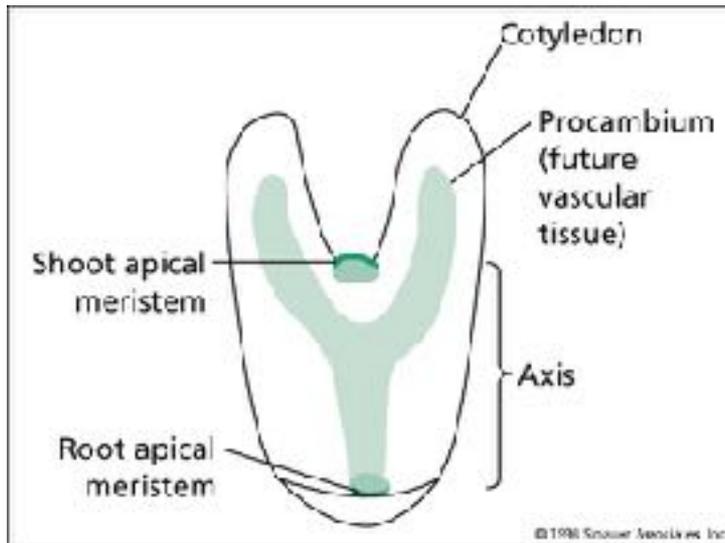
Nelle piante, diversamente dagli animali l'embriogenesi non genera direttamente i tessuti e gli organi dell'adulto

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

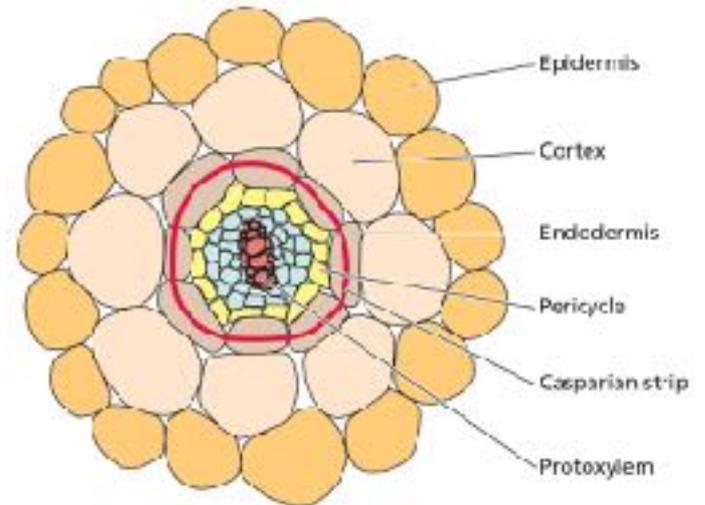
- **Pattern di sviluppo apicale-basale (assiale)**
- **Pattern di sviluppo radiale**

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



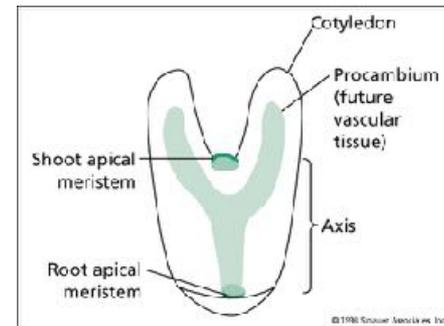
1 mm



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)

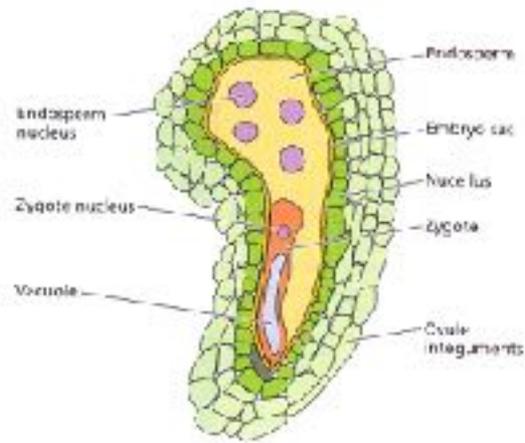
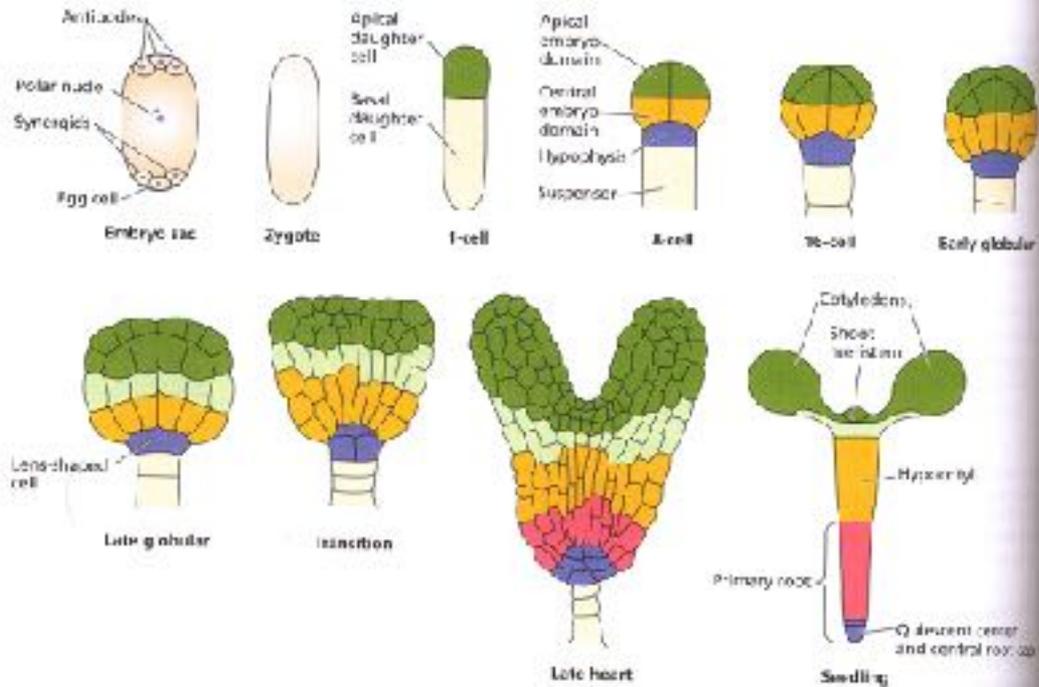


FIGURE 16.2 Arabidopsis ovule containing the embryo sac at about 4 hours after double fertilization. The embryo sac is bounded by the maternally derived nucellus. The zygote exhibits a marked polarization. The terminal half of the zygote has dense cytoplasm and a single large nucleus, while a large central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

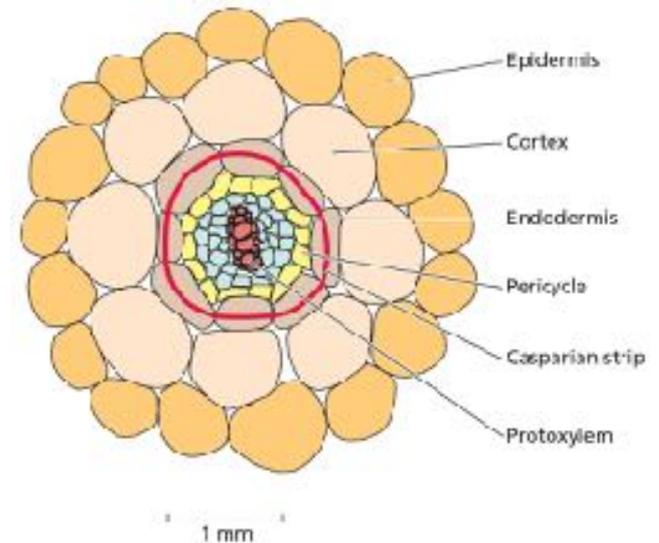
Tessuti differenti sono organizzati secondo un pattern riconoscibile

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

Epidermide

Cortex

Cilindro vascolare (endoderamide, periciclo, floema, xilema)



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

Si formano tre tessuti:

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

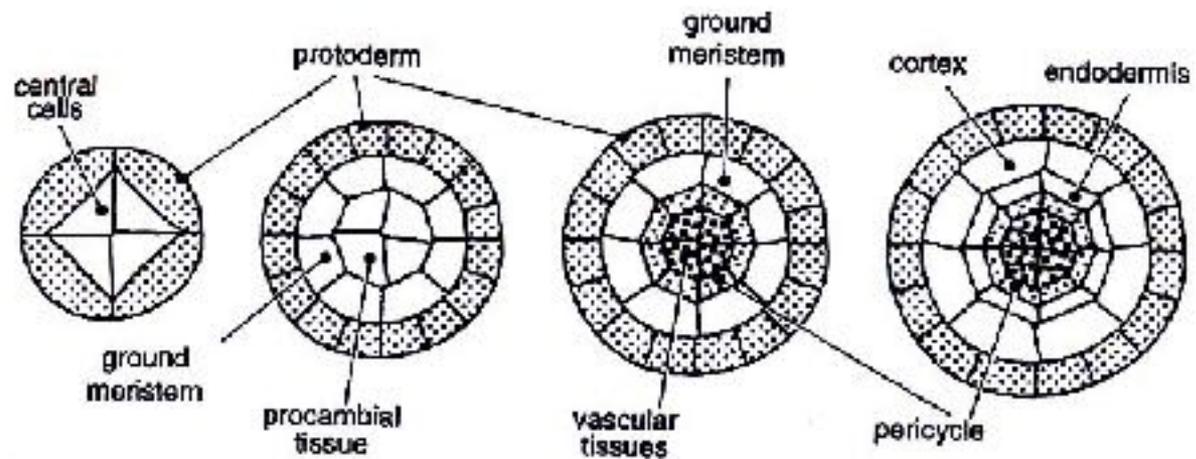


FIGURE 3-4 Delineation of the radial pattern in *Arabidopsis* embryo. Periclinal divisions in the eight-celled embryo separate central cells from protoderm. Subsequently, central cells give rise to the ground meristem and procambial tissue. In roots, the procambial tissue gives rise to vascular tissues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



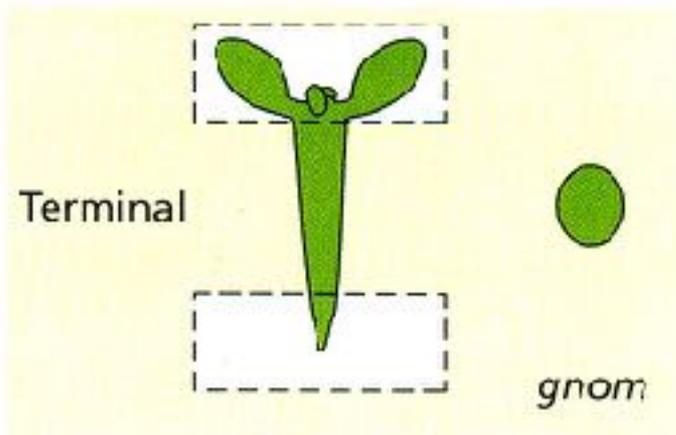
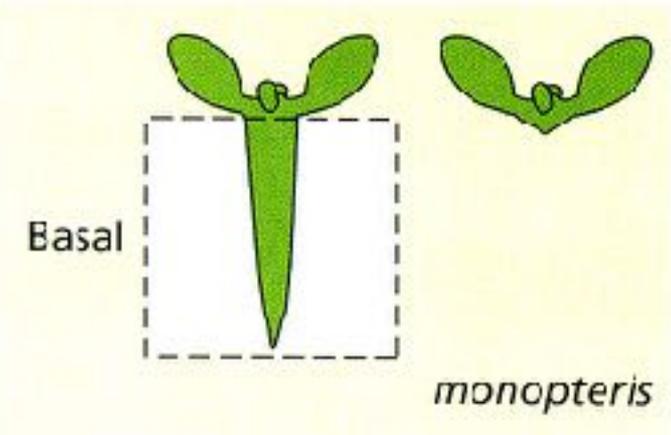
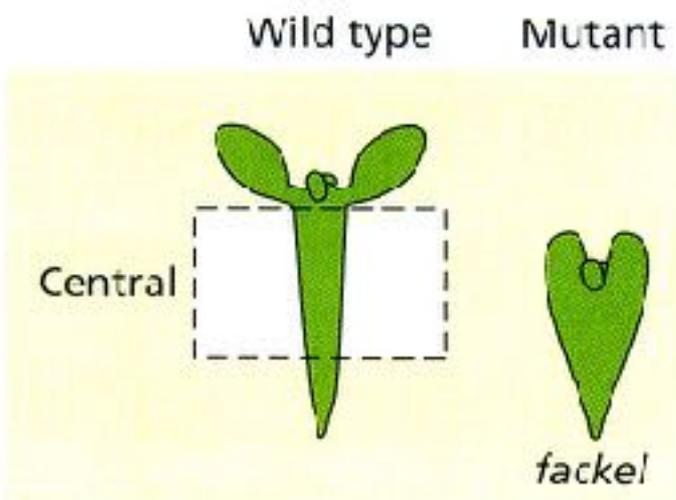
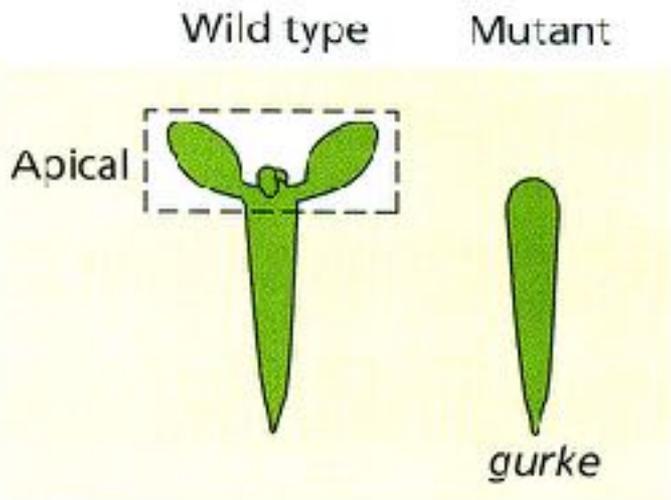
Studi sulla pianta modello *Arabidopsis thaliana* hanno rivelato diverse mutazioni che possono influenzare la polarizzazione dell'embrione.

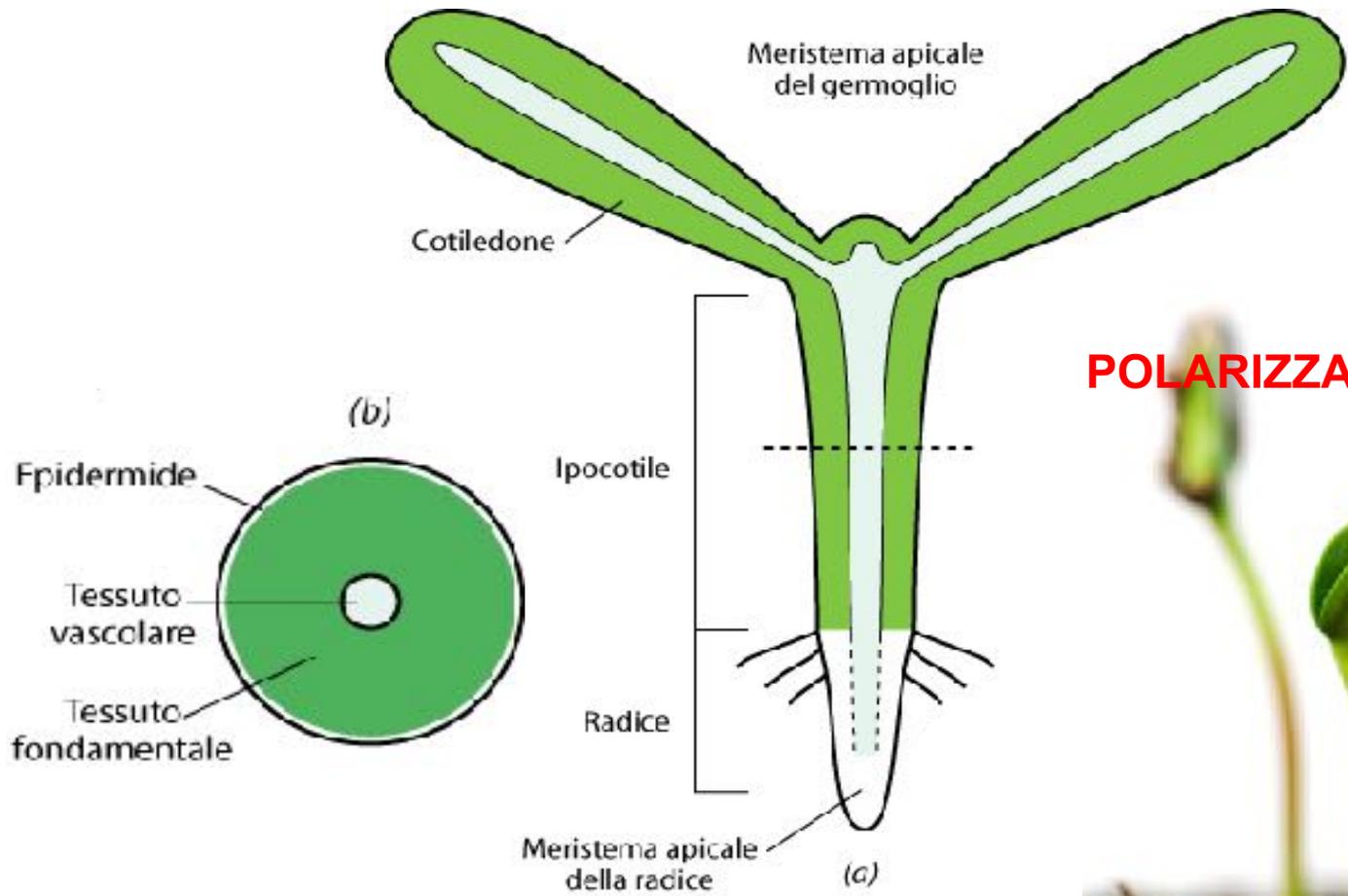
GURKE: deriva il nome dalla forma a cetriolo del mutante che è privo dei cotiledoni e del meristema apicale. Il gene codifica per una acetil-CoA carbossilasi

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

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



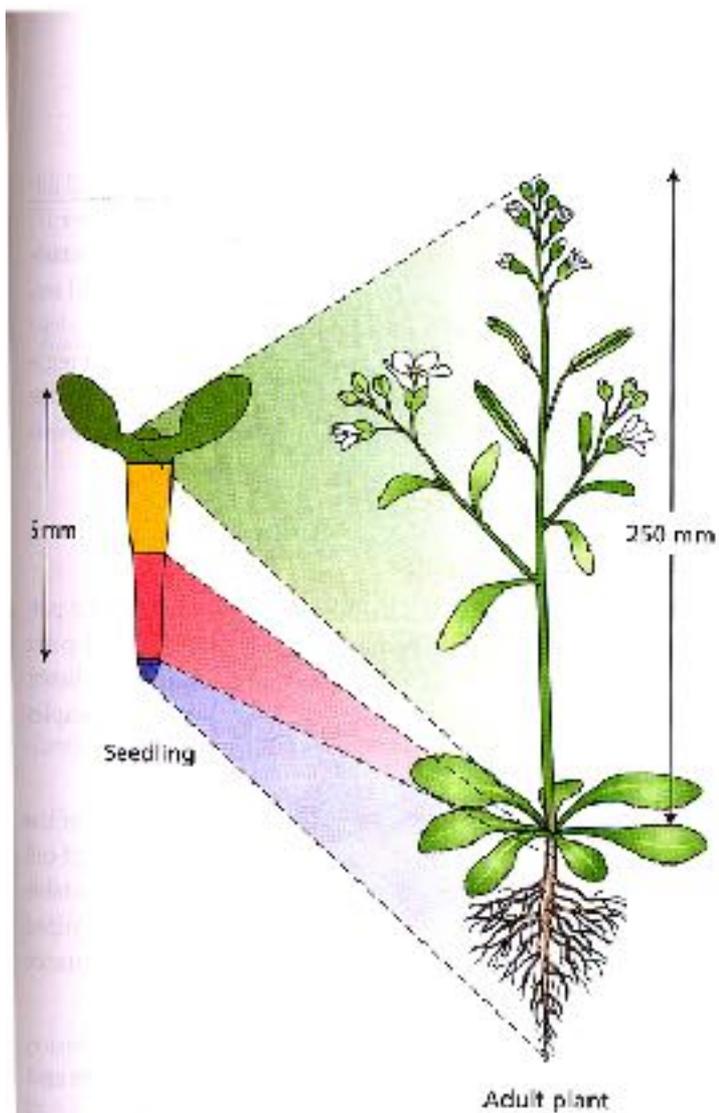
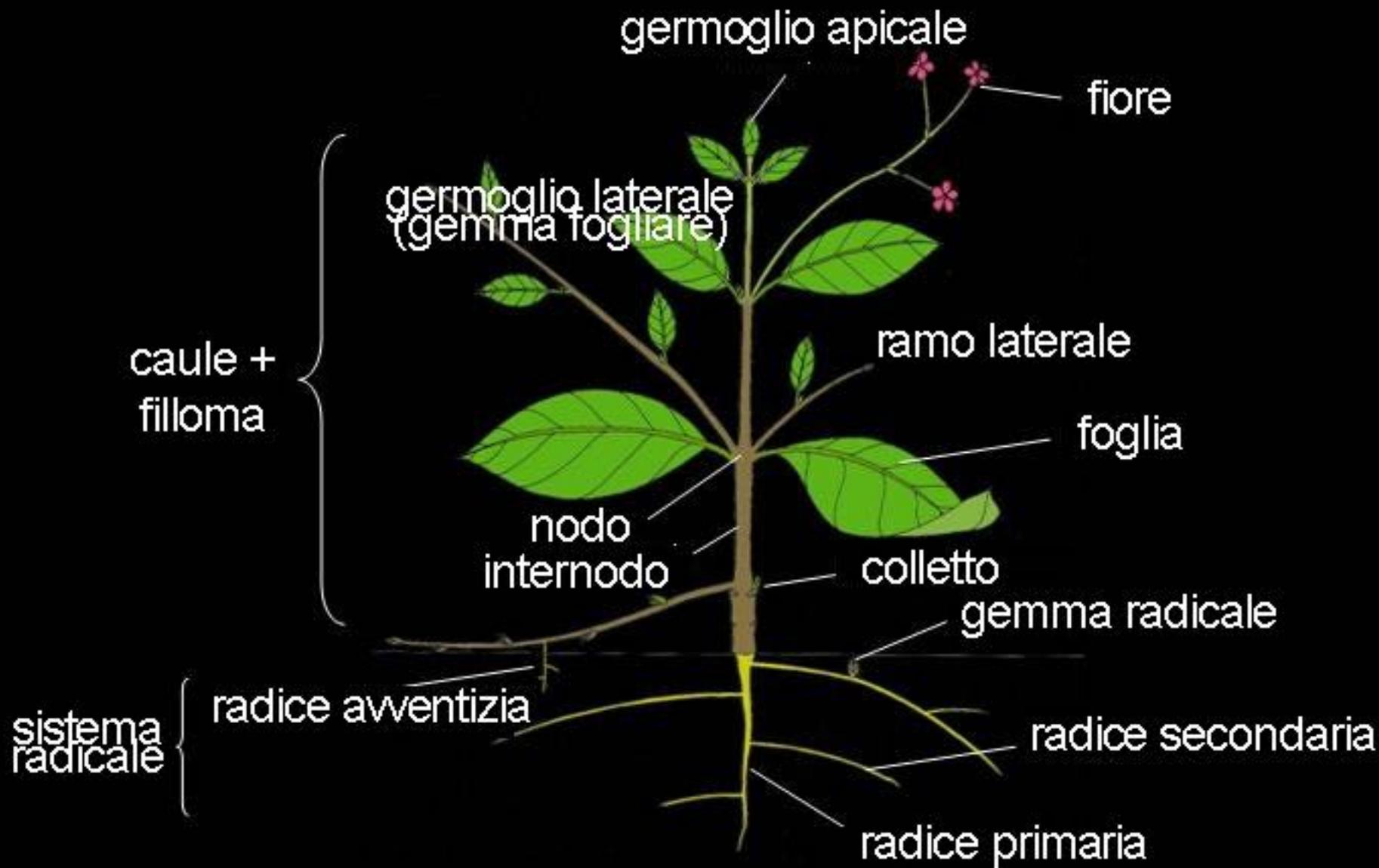
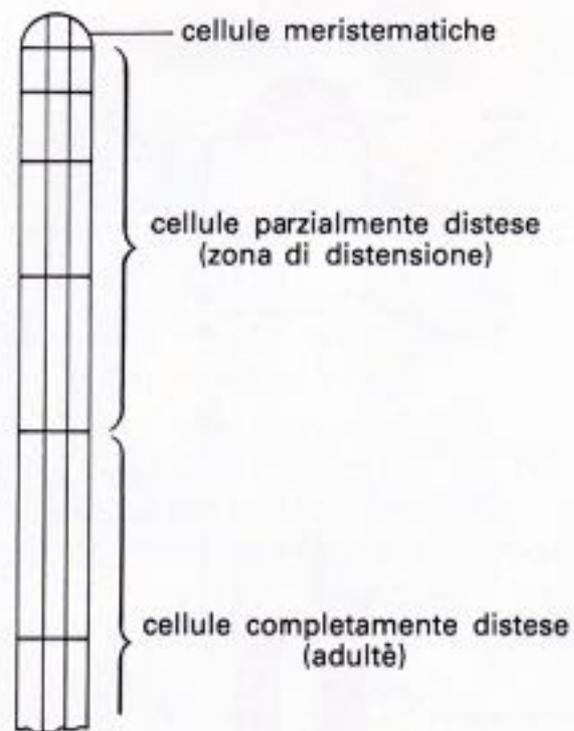


FIGURE 16.4 Postembryonic development of *Arabidopsis thaliana*. As illustrated, the majority of tissues formed during postembryonic growth derive from small groups of cells contained within the primary root and shoot apical meristems.

CORMO

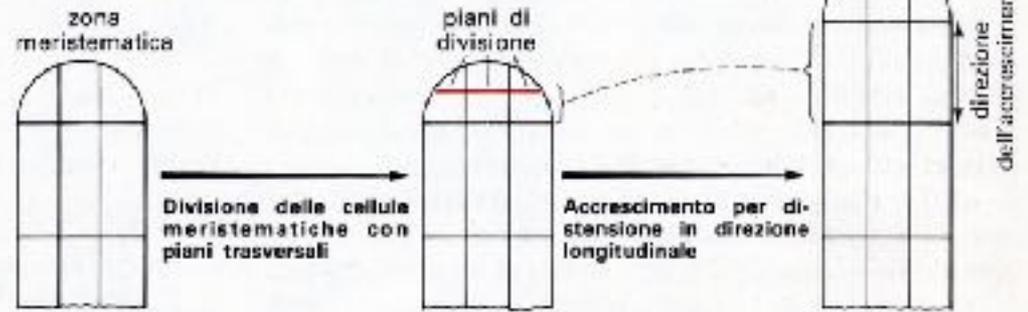




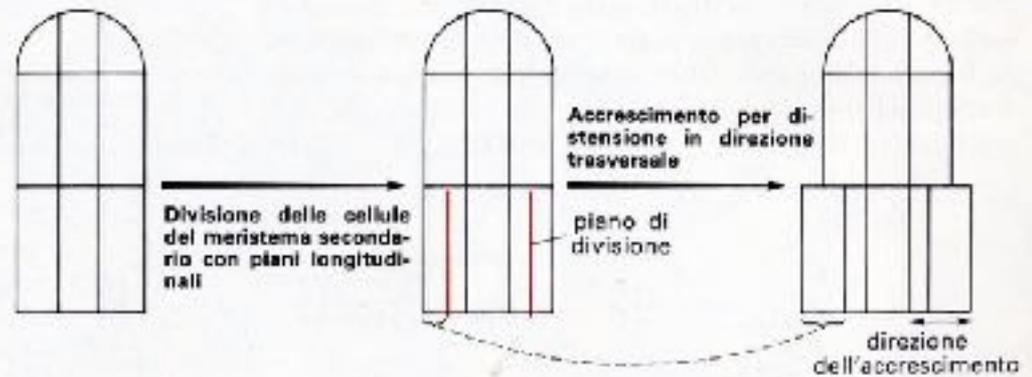
e) In un fusto o in una radice coesistono più zone di crescita corrispondenti a diversi stadi di sviluppo delle cellule.



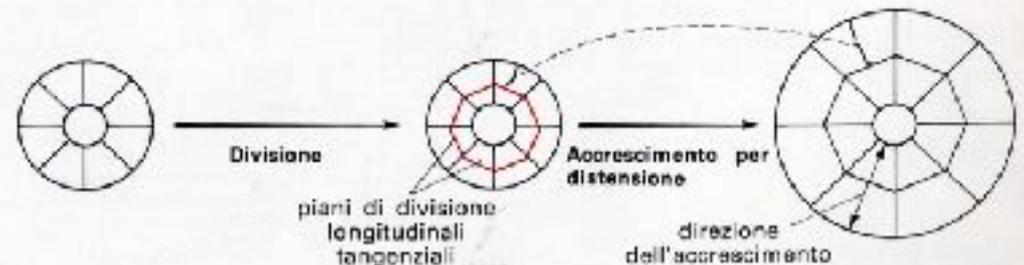
Accrescimento in lunghezza



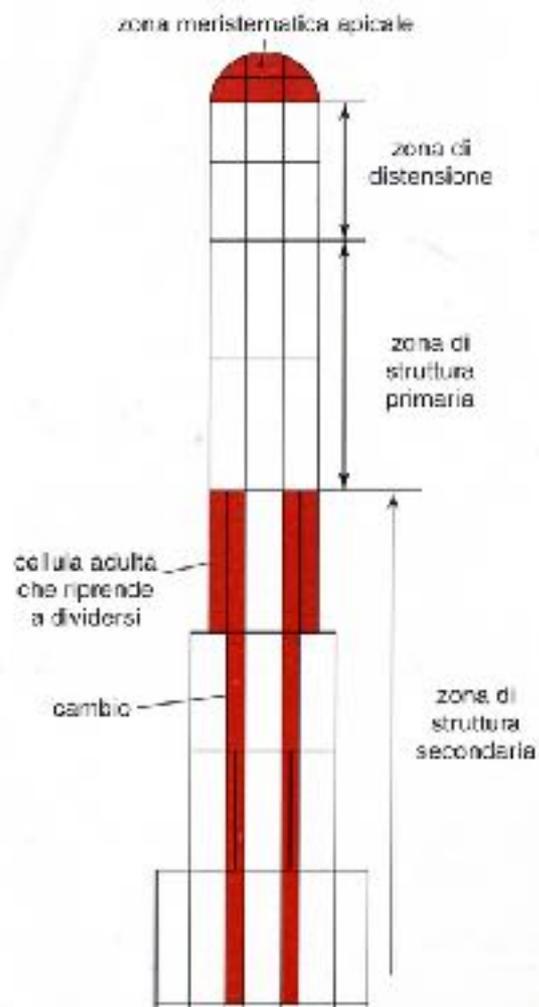
Accrescimento in spessore



Accrescimento in spessore (organo visto in sezione trasversale)

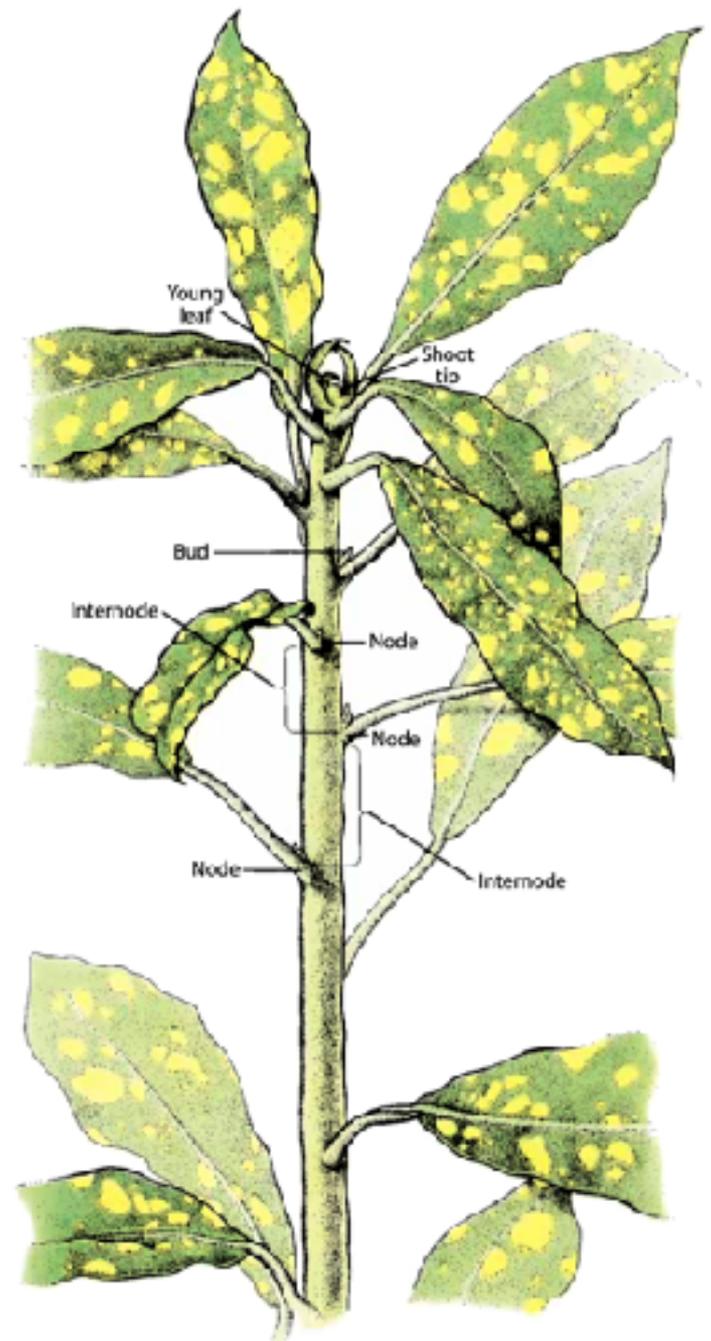
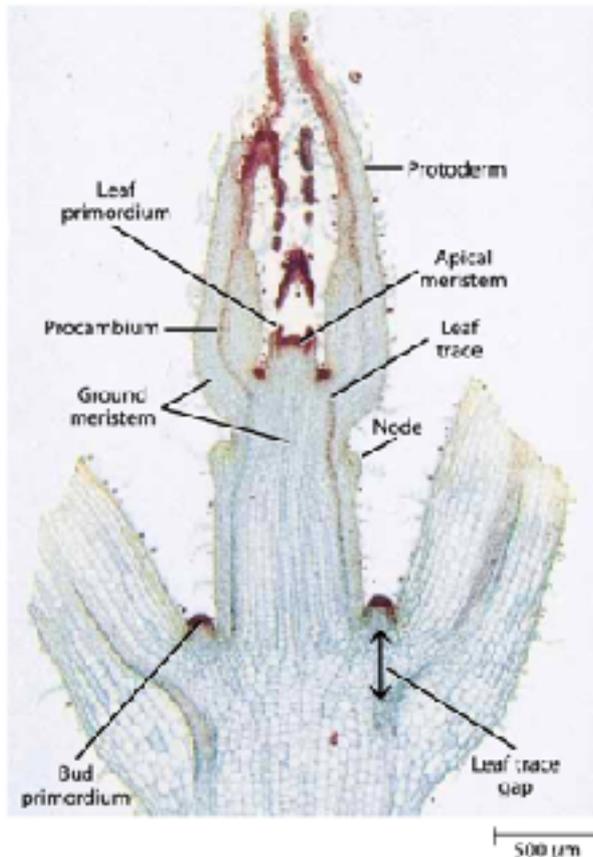


Il modello estremamente semplificato che abbiamo introdotto in questo capitolo può essere usato per «simulare» anche la crescita in spessore delle piante. La direzione della crescita di un organo vegetale è determinata sia dalla posizione dei piani di divisione, sia dalla direzione in cui si distendono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



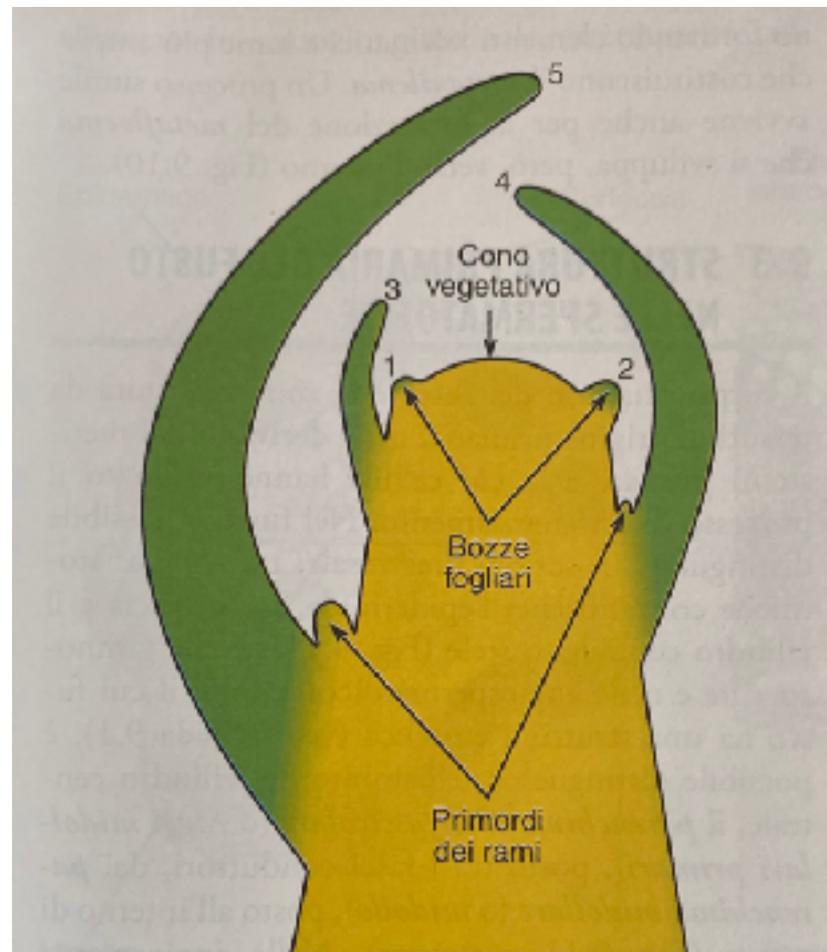


FIGURA 9.8

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).

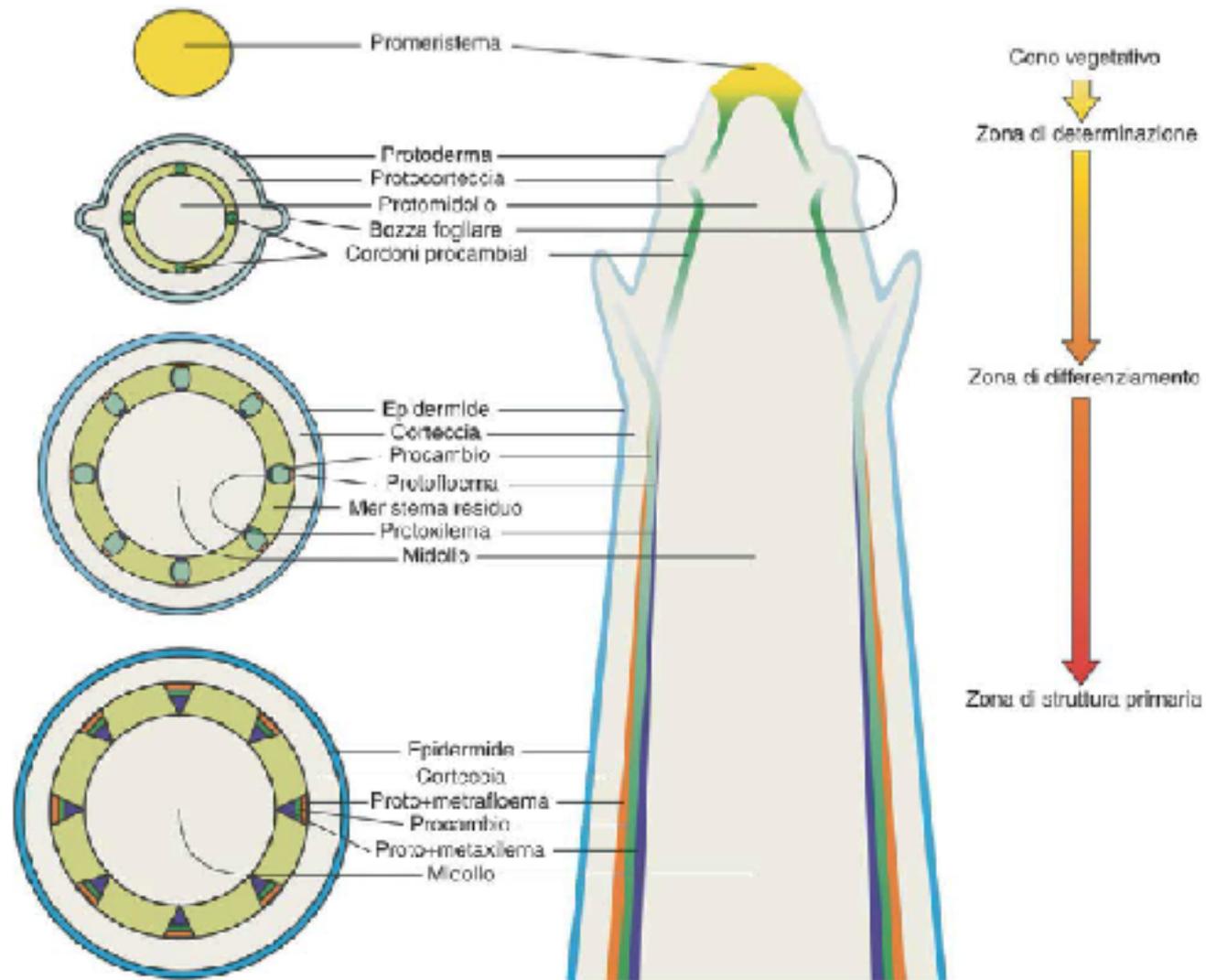


Figura 9.3
 Schema del corpo primario del tuoto in sezione longitudinale (a destra) e sezioni trasversali a livello del cono vegetativo, della zona di determinazione, della zona di differenziamento o della zona di struttura primaria (a sinistra) (disegno di A. Valletta).



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

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

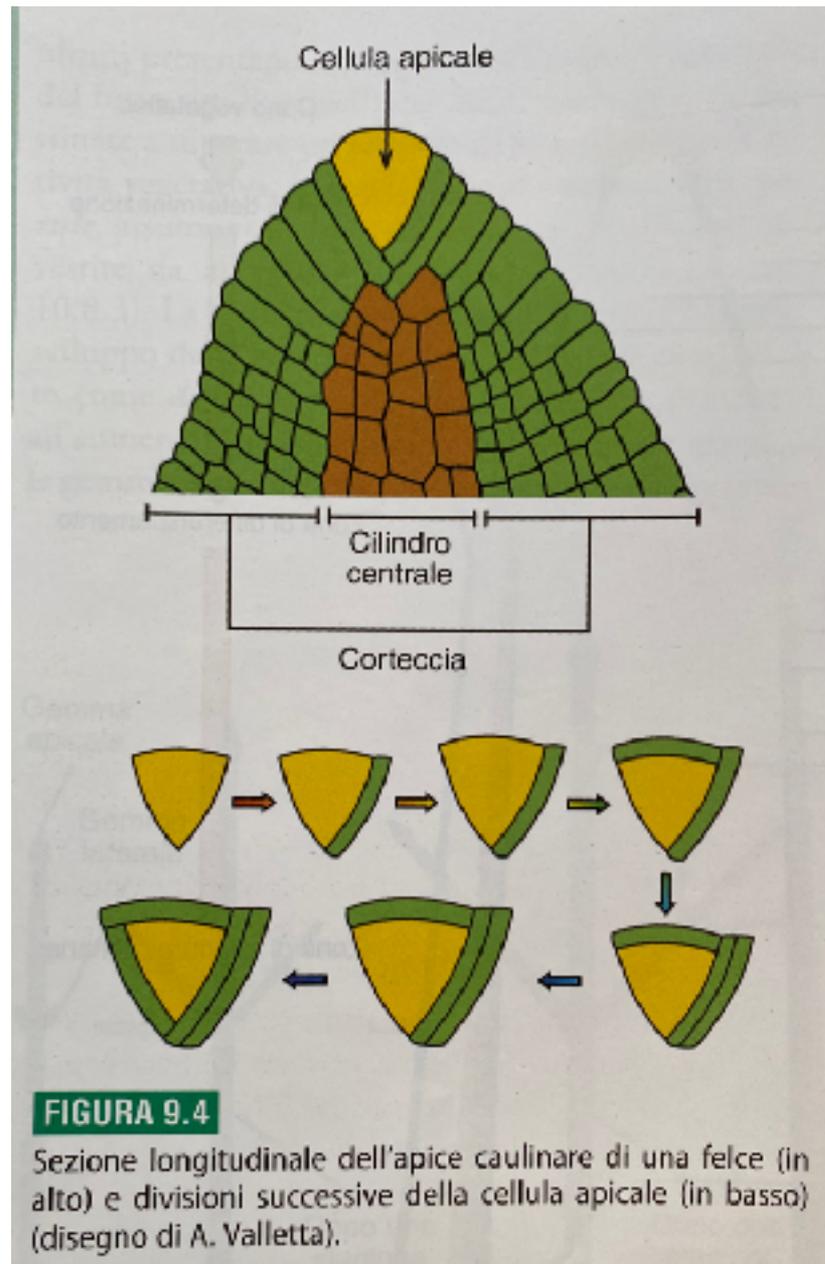
a) una (piante vascolari senza seme),

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.

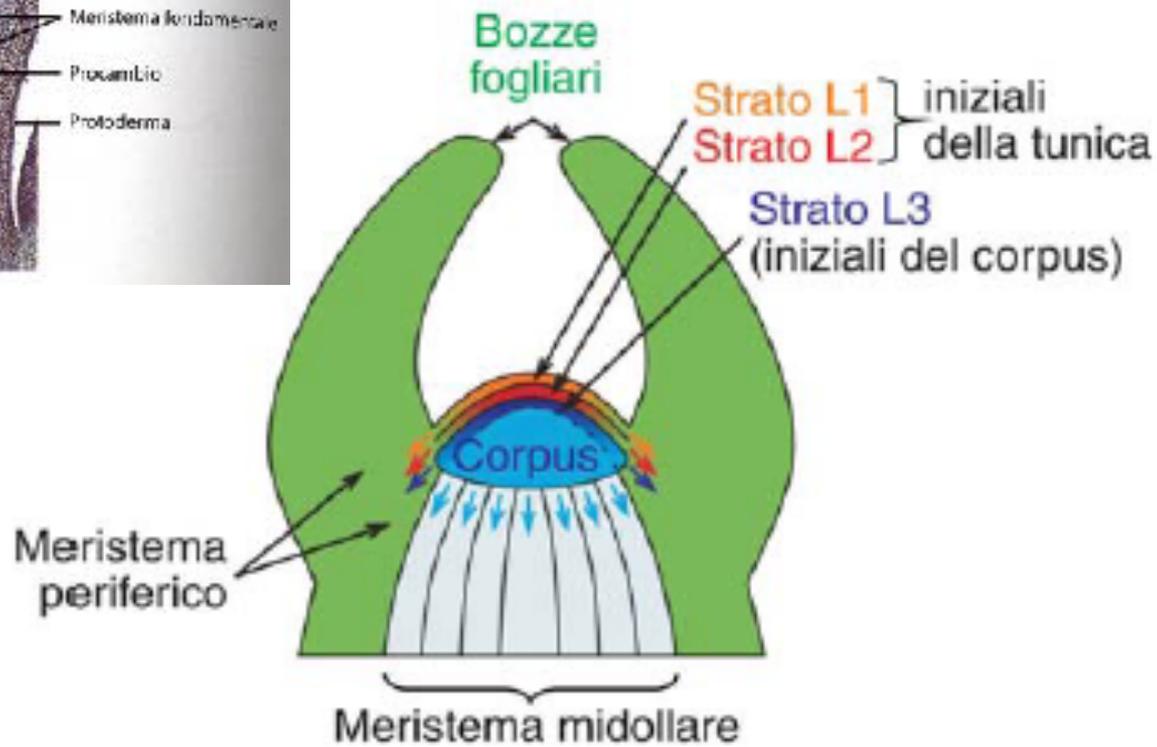
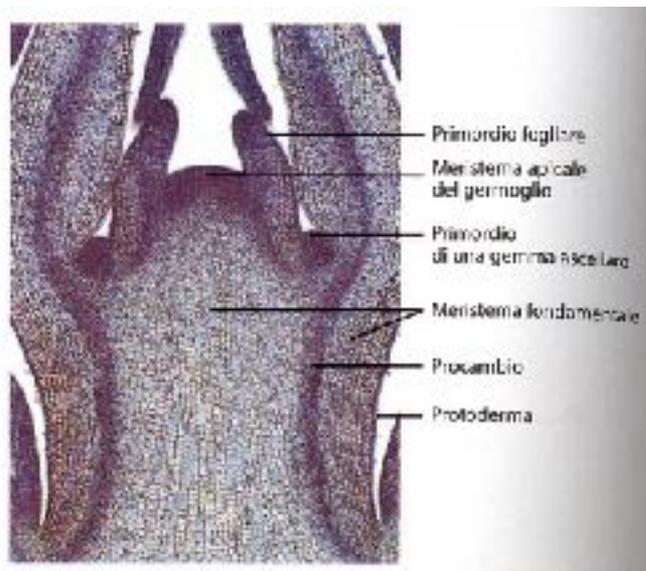


Figura 9.5

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

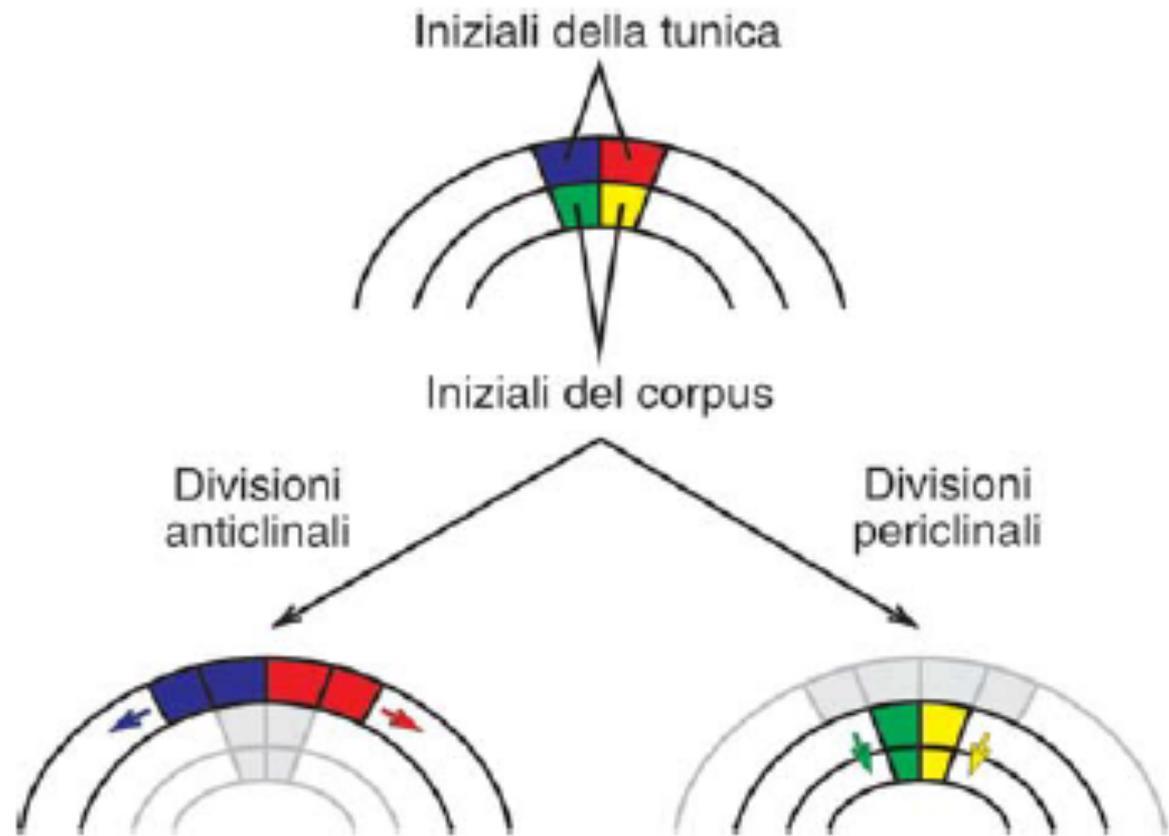


Figura 9.6

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.

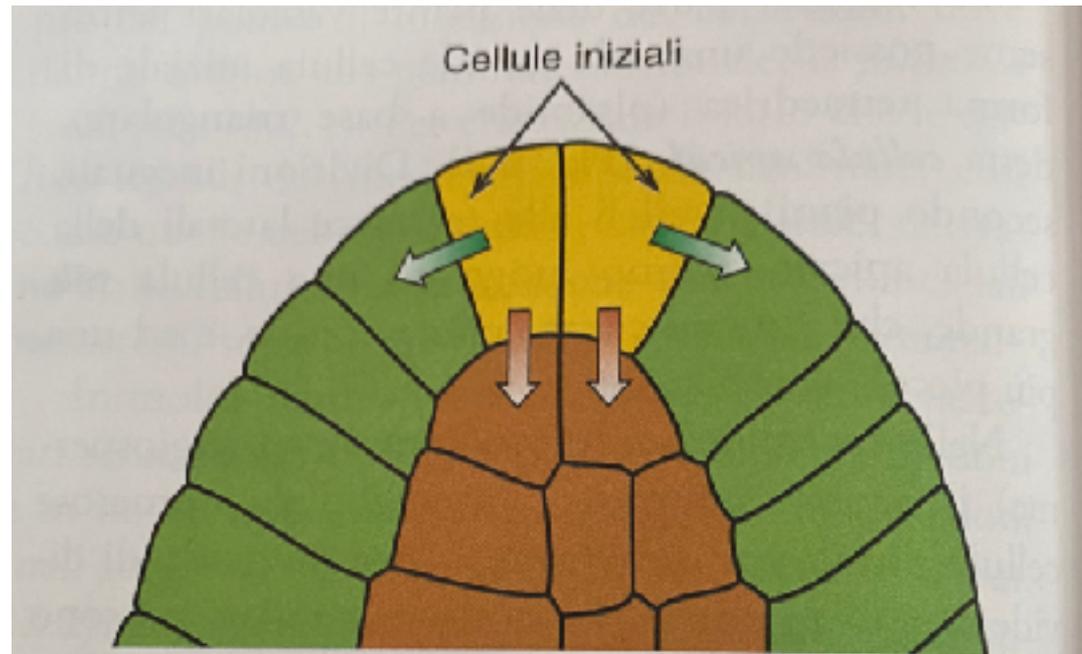


FIGURA 9.7

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.

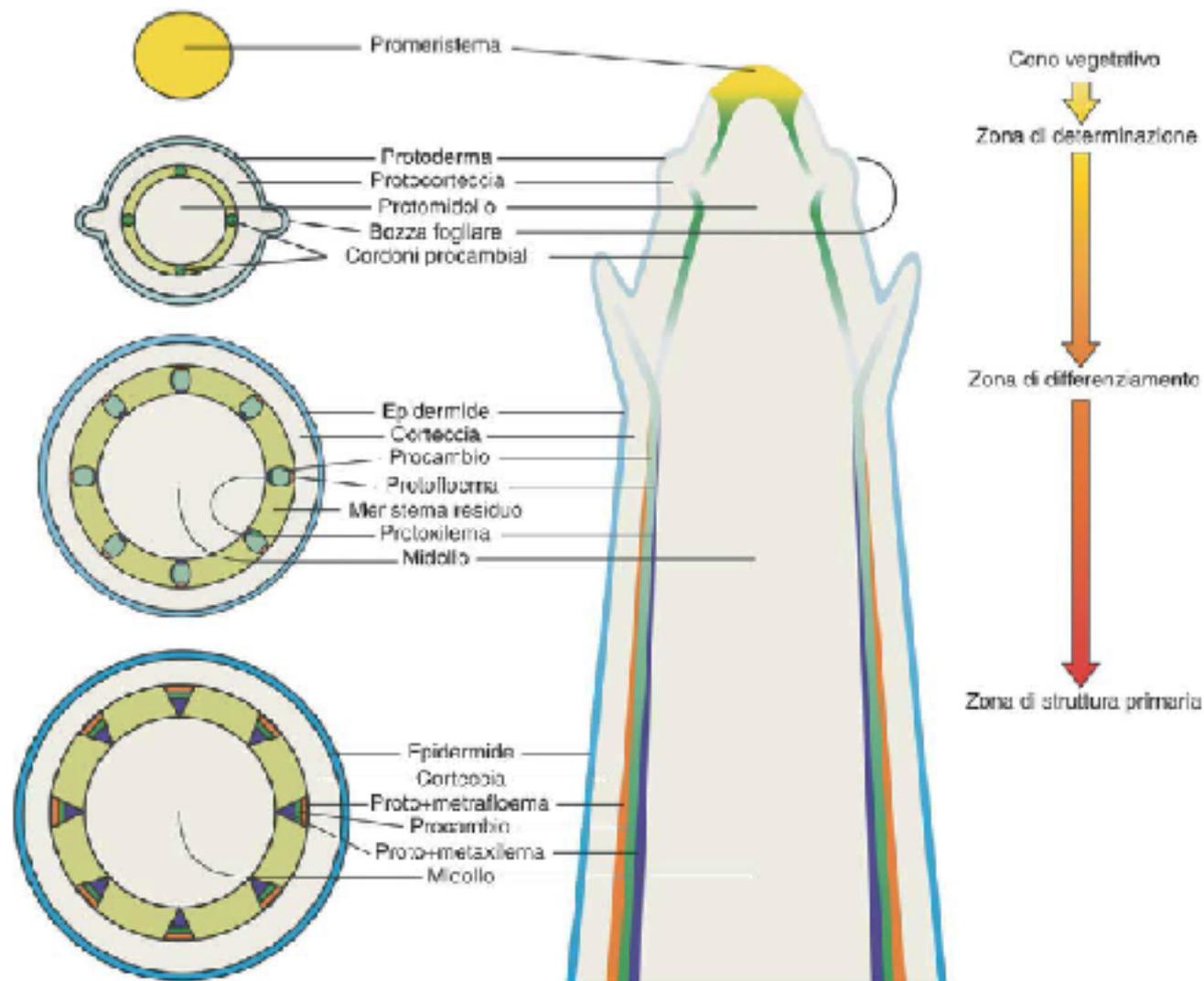


Figura 9.3

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.

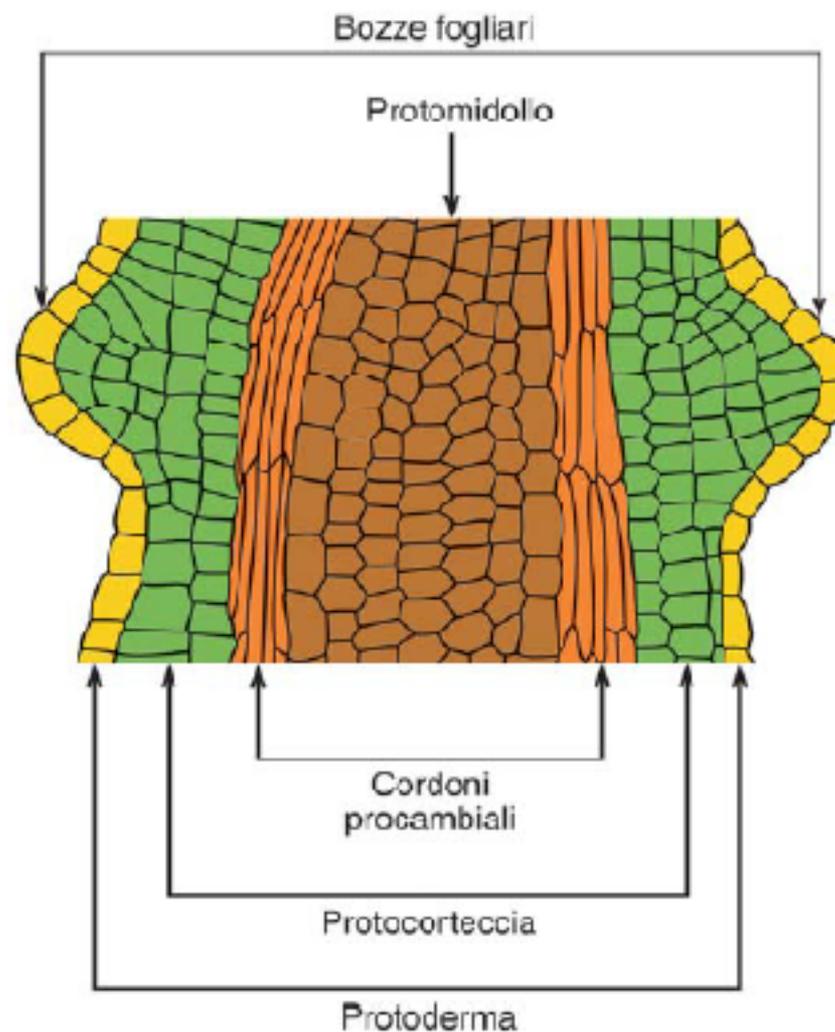
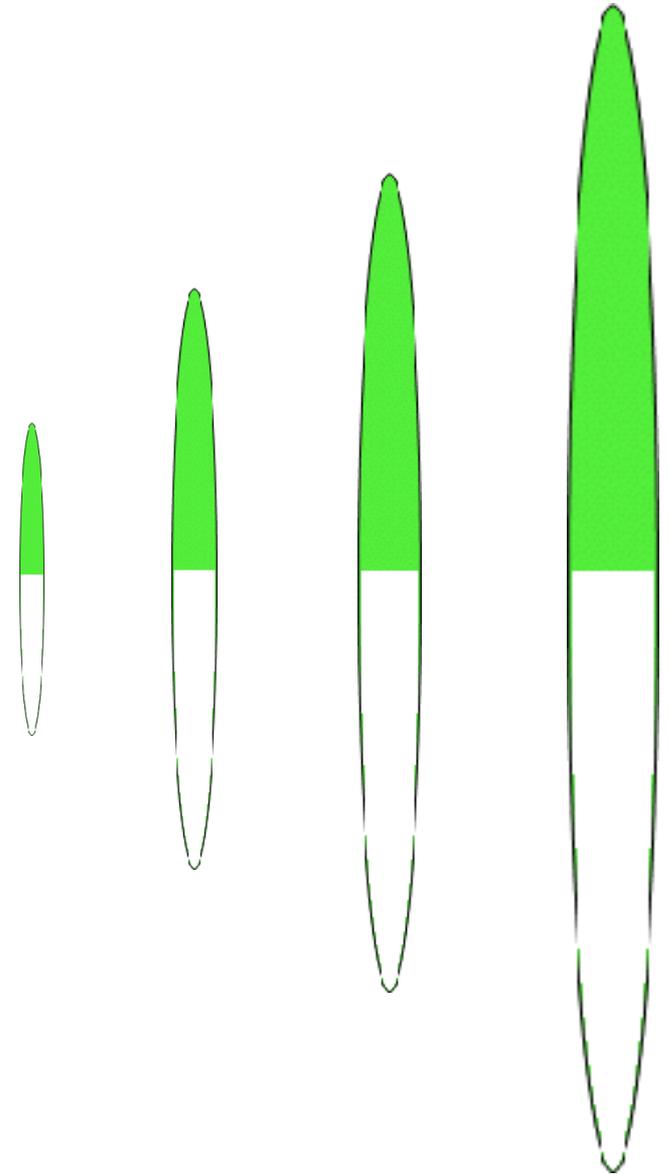


Figura 9.9
Zona di differenziamento di un fusto in sezione longitudinale (disegno di A Valetta).



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)*.

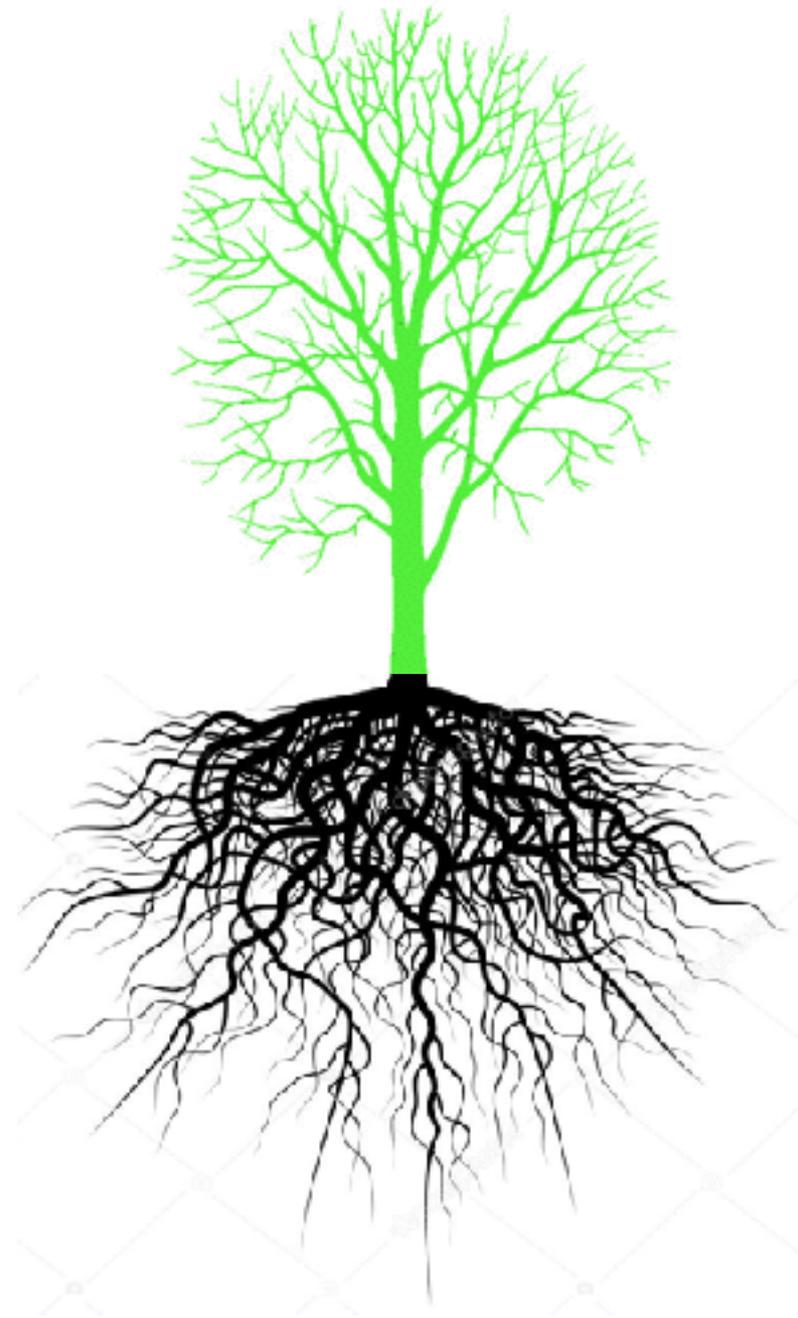


() ma attenzione a una importante eccezione su cui sarà necessario ritornare: alcune monocotiledoni pseudo-arboree!*



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.

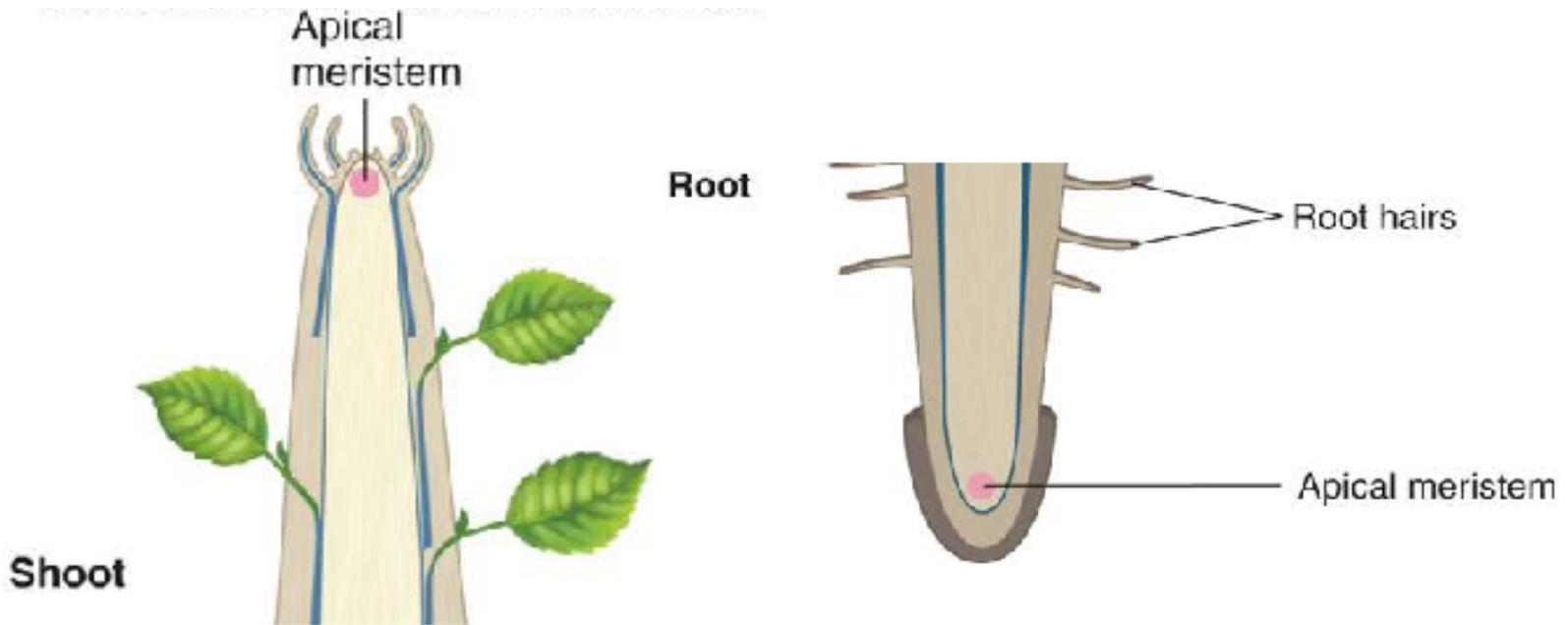






La moltiplicazione dei meristemi è la diretta conseguenza della formazione di **meristemi laterali** rispetto all'asse di polarità originale. Daranno potenzialmente origine a ramificazioni di secondo ordine, sia caulinarie che radicali.

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.





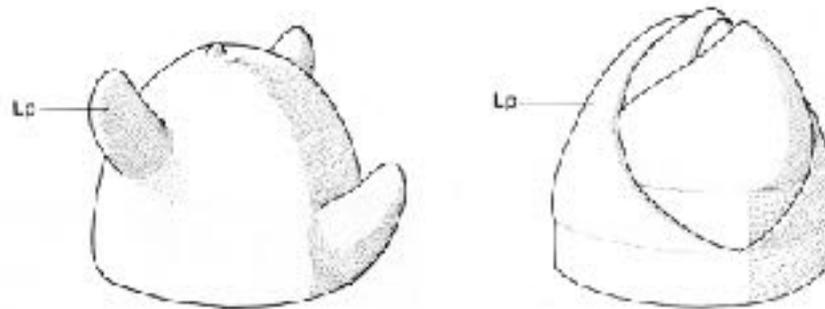
Tutti i **meristemi laterali** sono di fatto **MERISTEMI PRIMARI**, così definiti perché derivano direttamente dal tessuto embrionale, contrapponendosi ai cosiddetti **MERISTEMI SECONDARI** (tra cui anche i cosiddetti **MERISTEMI AVVENTIZI**) che derivano invece da cellule già adulte, quindi completamente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

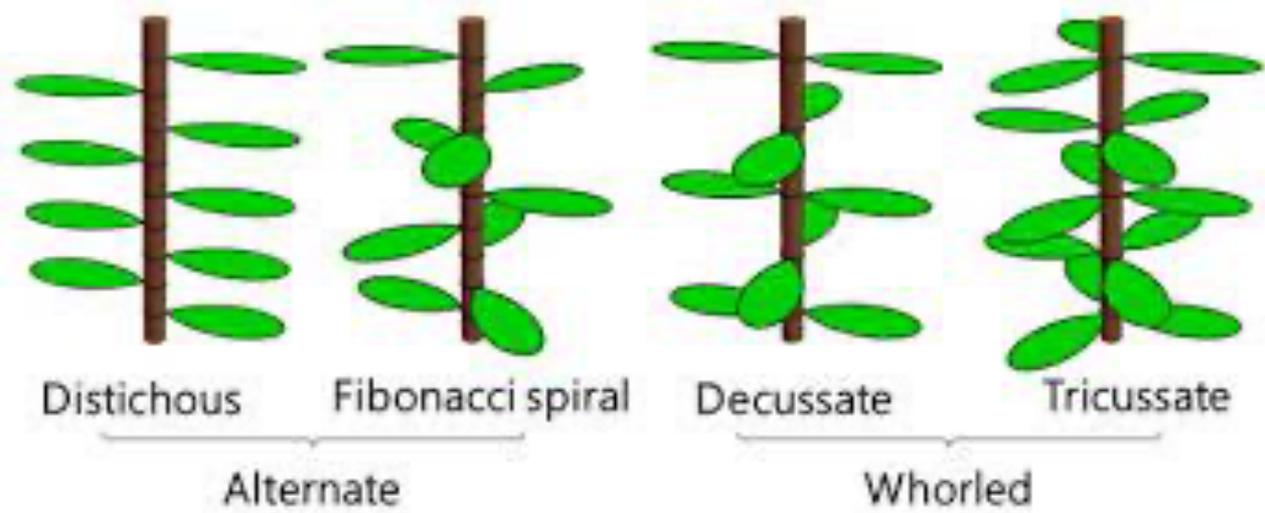




La **fillotassi** (*phyllon*=foglia + *taxis*=ordine) è la branca della botanica che studia l'ordine con cui le varie parti delle piante sono distribuite nello spazio. Questa è solitamente specie specifica.

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**.



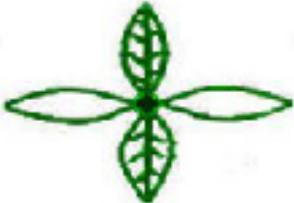


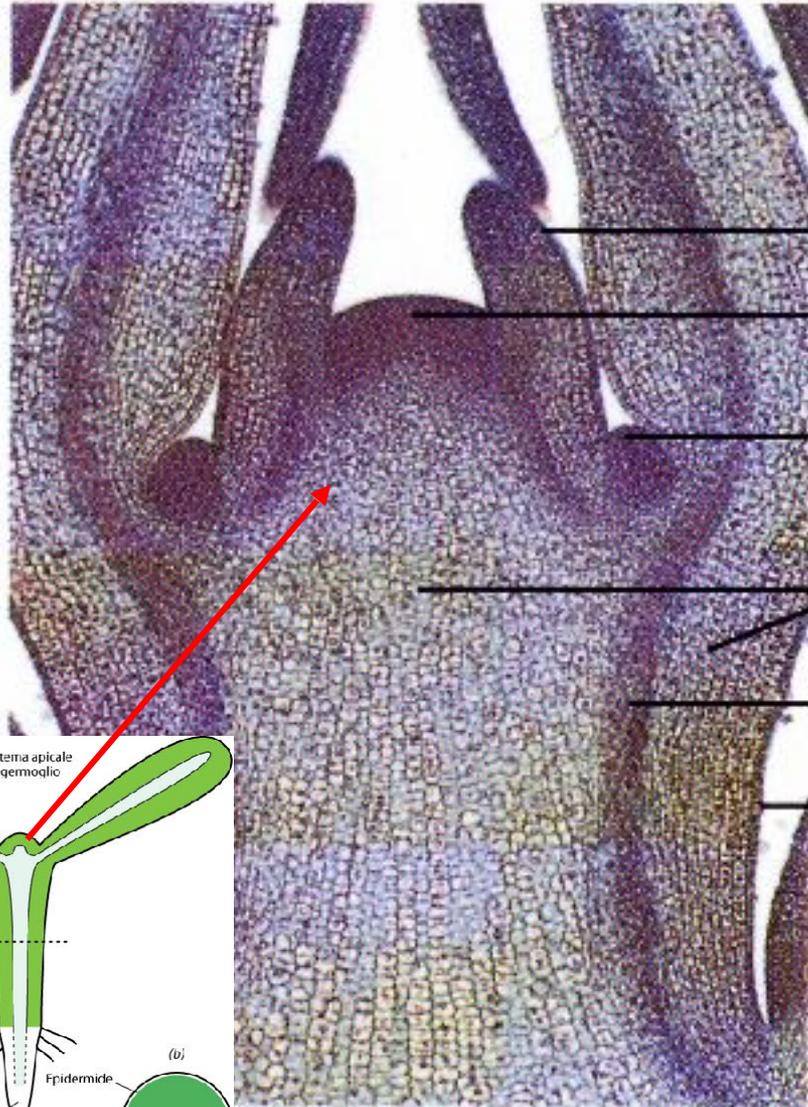
Filotassi alterna - Una foglia per nodo

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>rosa</i> , <i>zeta</i> , <i>rosa</i> .)		 Distica
Spirodistica	Foglie disposte in due file con una leggera torsione tra ogni nodo		
Alterna tristica	Foglie disposte in tre file Frazione 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

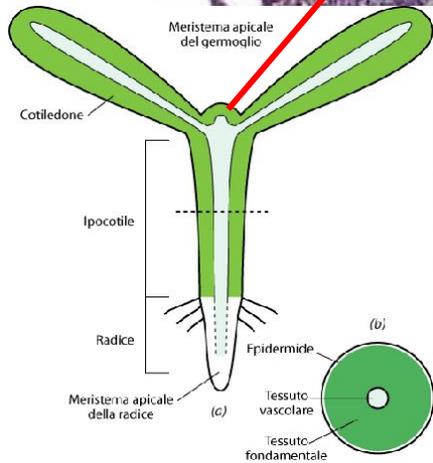


Fillotassi opposta o decussata: 2 Foglie opposte x nodo

<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>Ajugo</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>



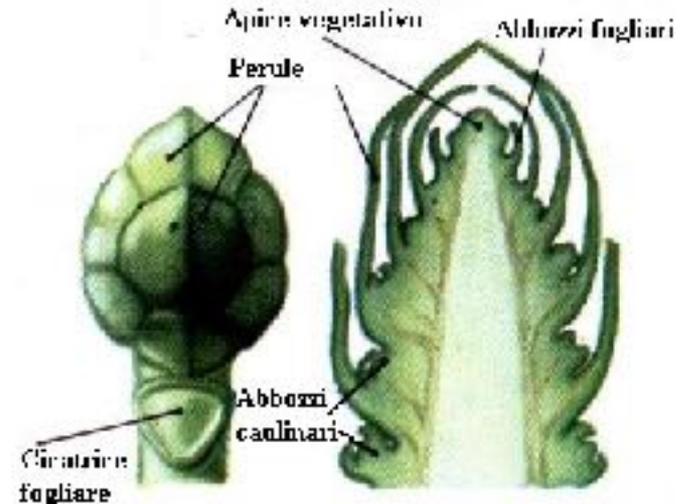
- Primordio fogliare
- Meristema apicale del germoglio
- Primordio di una gemma ascellare
- Meristema fondamentale
- Procambio
- Protoderma





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**.







(a)



(b)

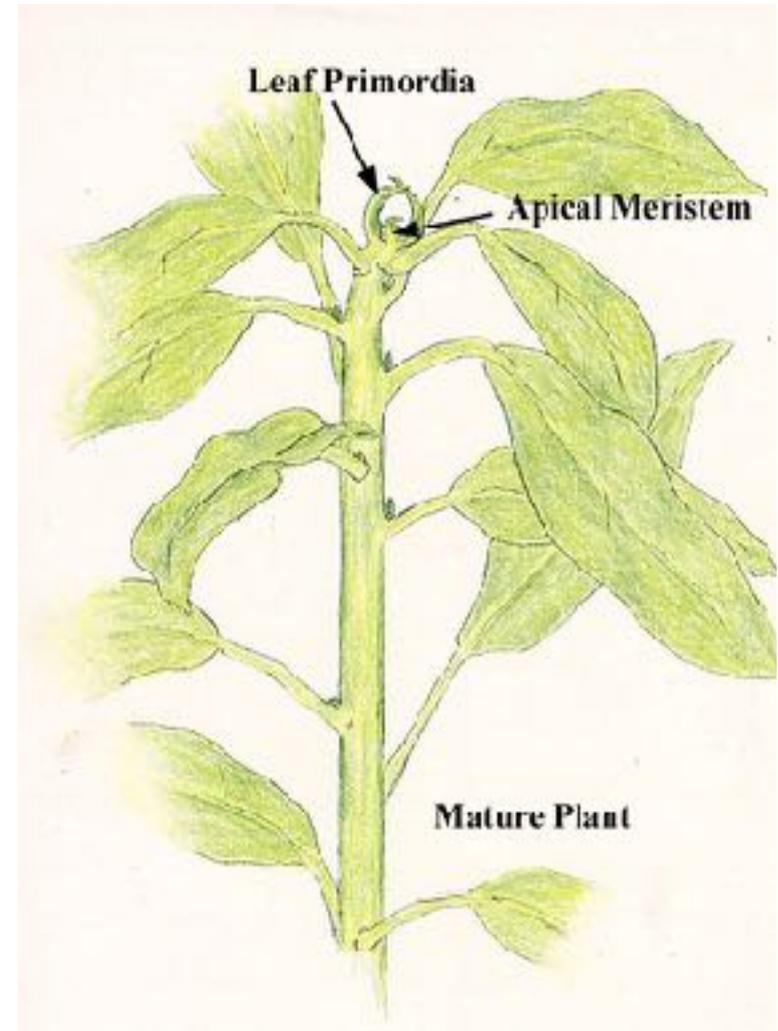


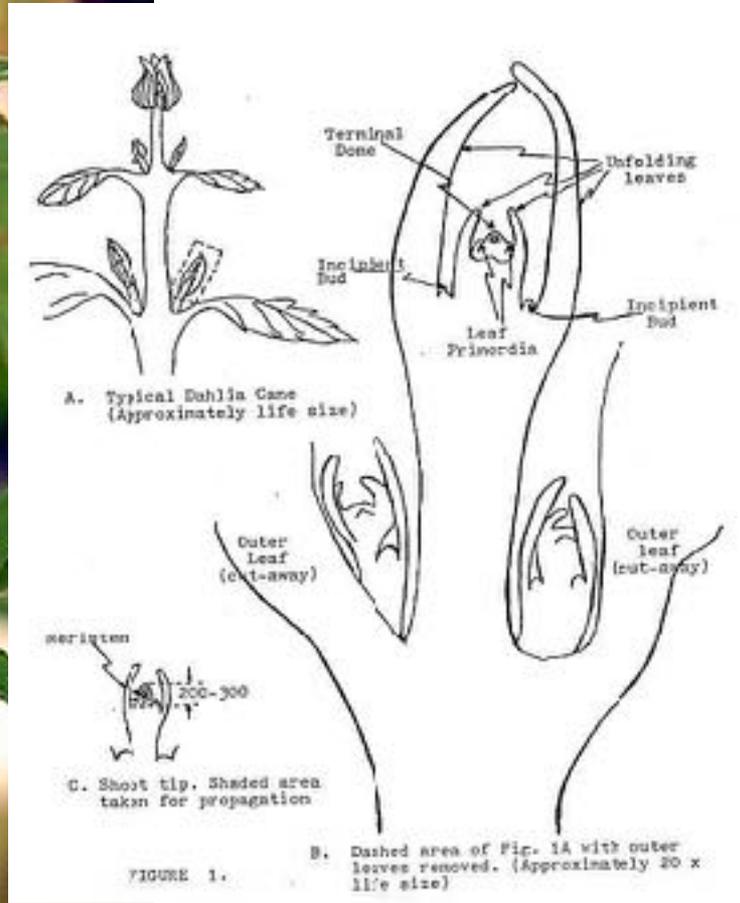
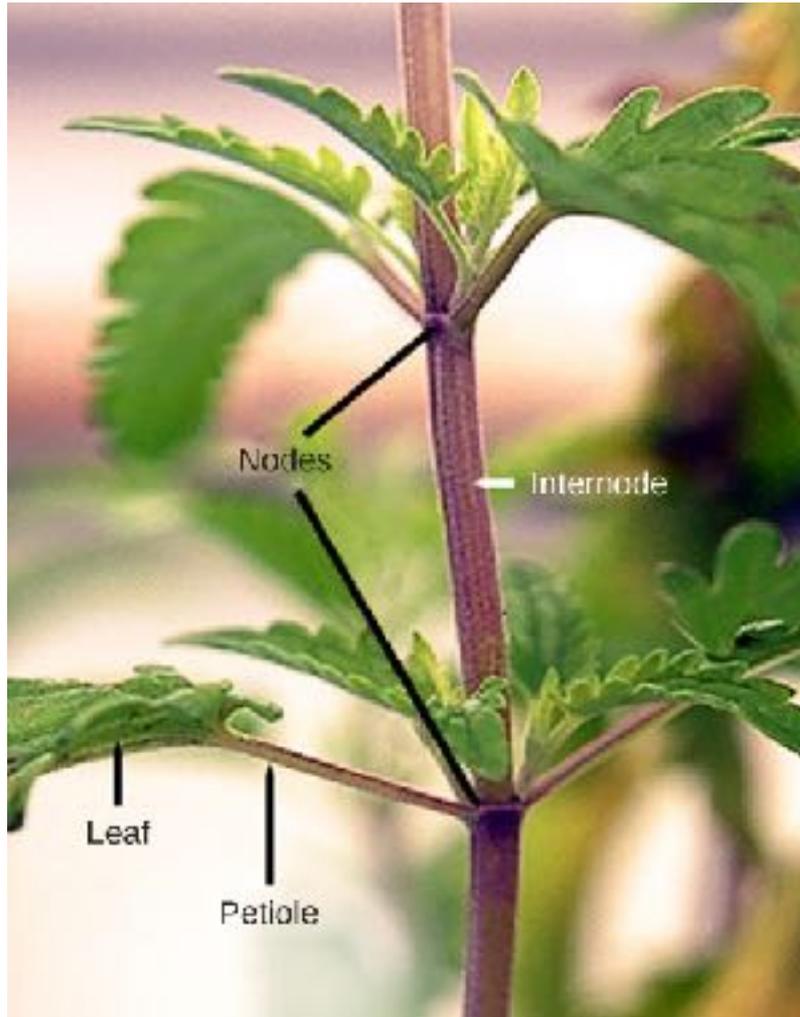
(c)

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



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





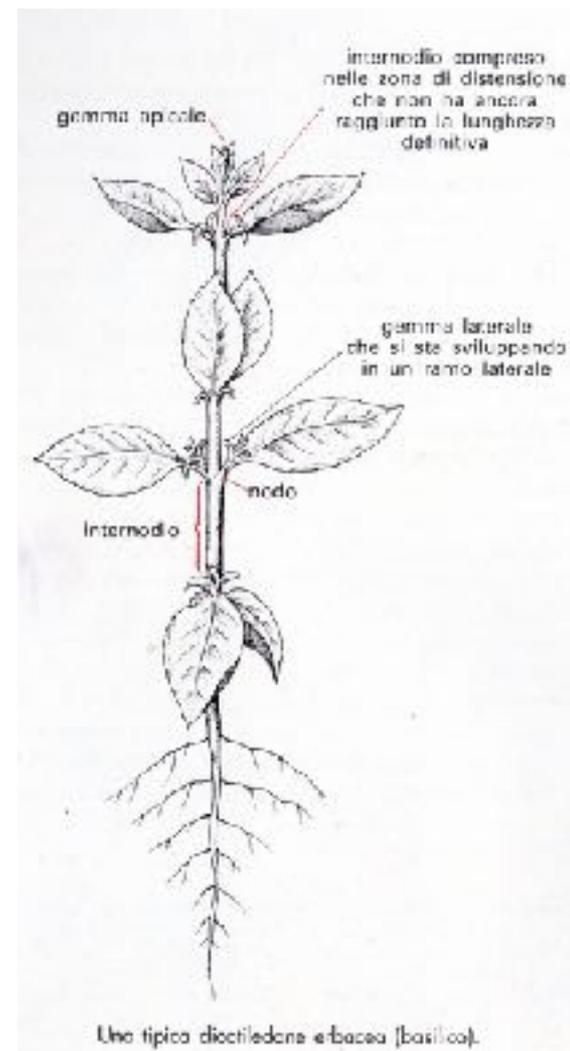


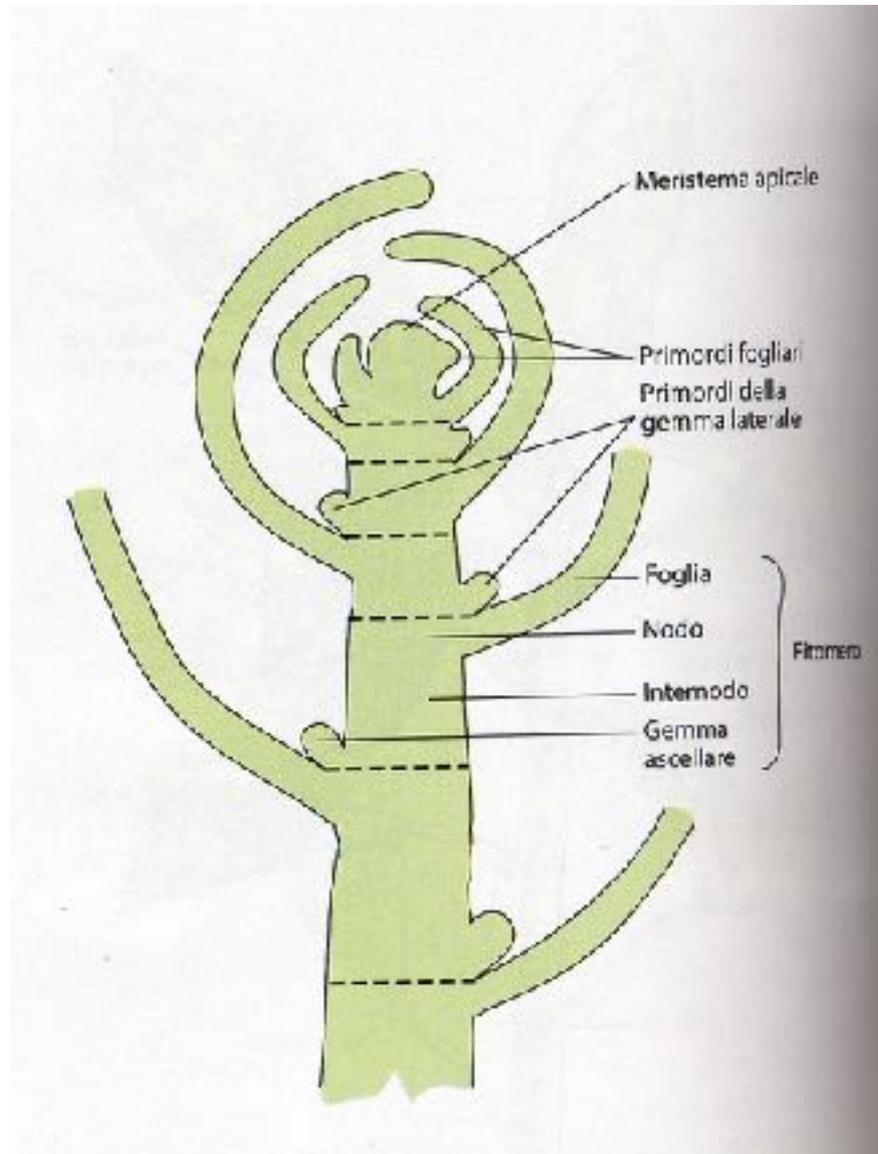


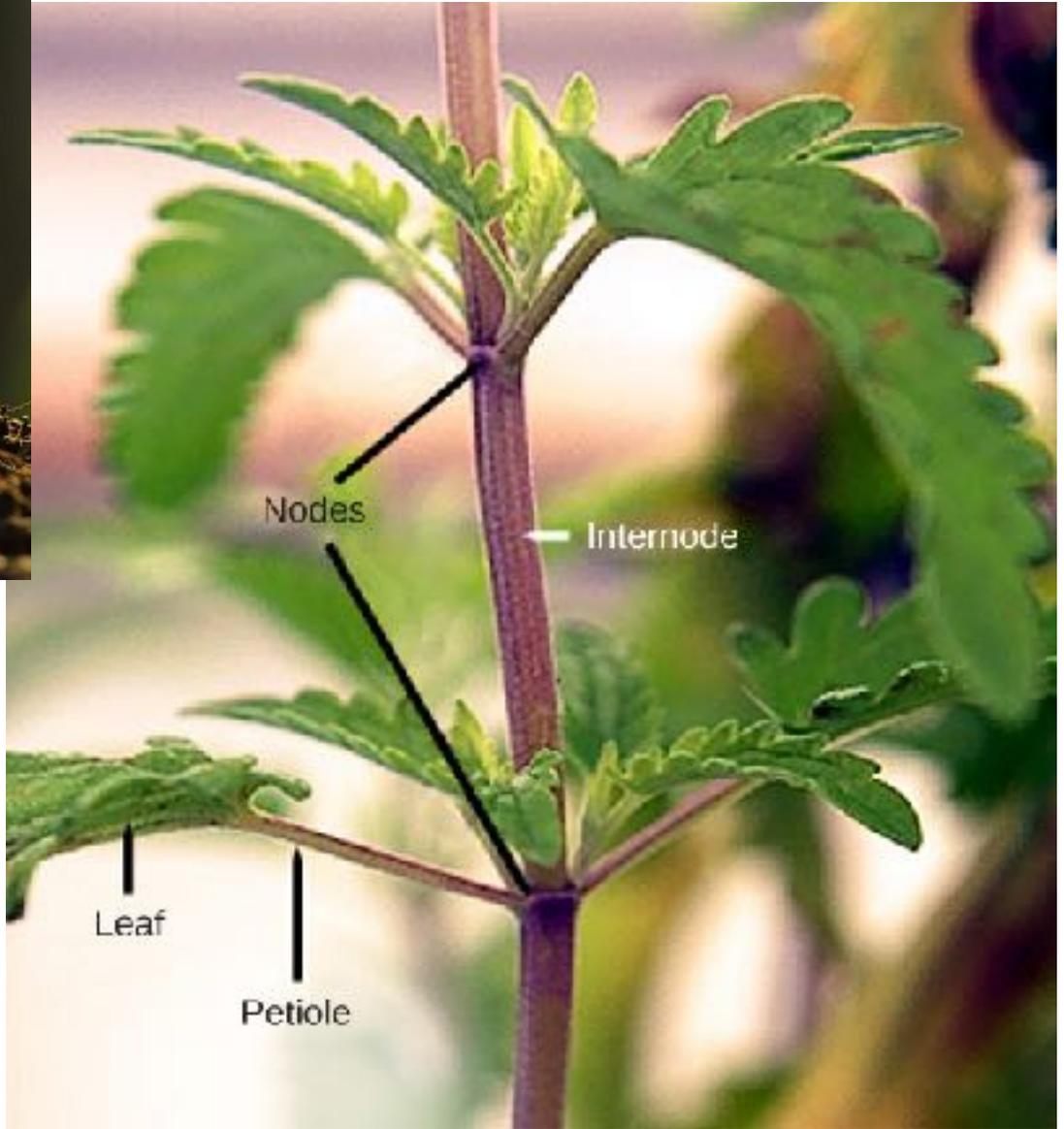
I fitomeri, metameri vegetali

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

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





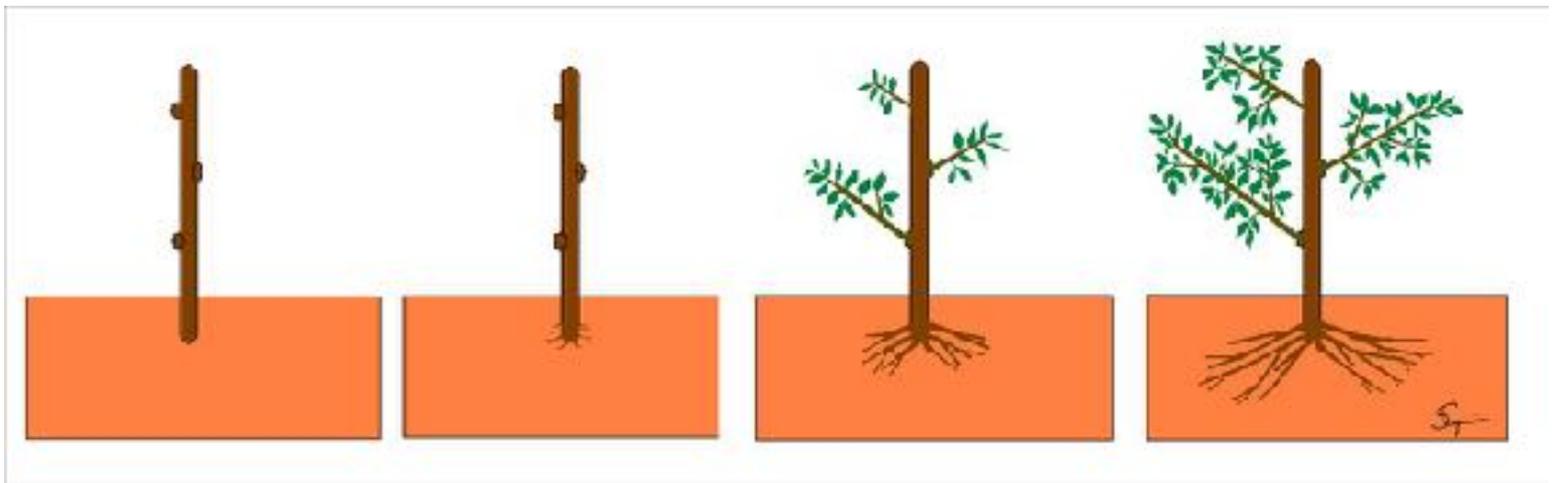




Castanea sativa



Buxus balearica





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

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

Le piante di 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.).

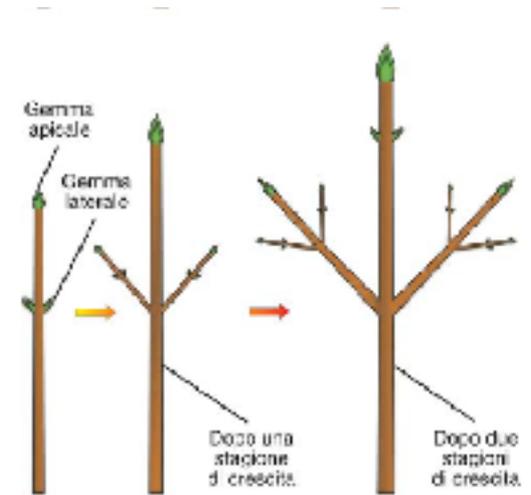
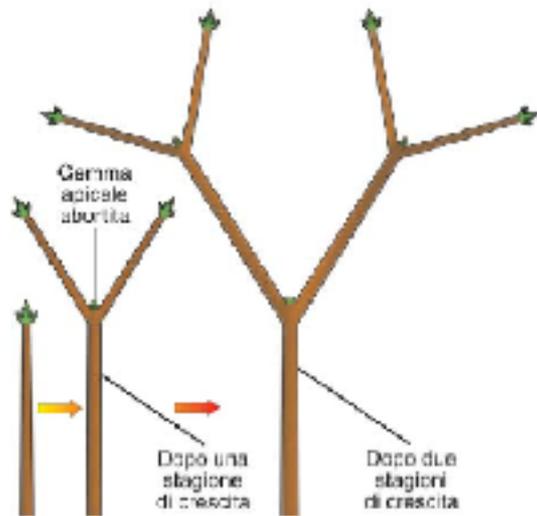


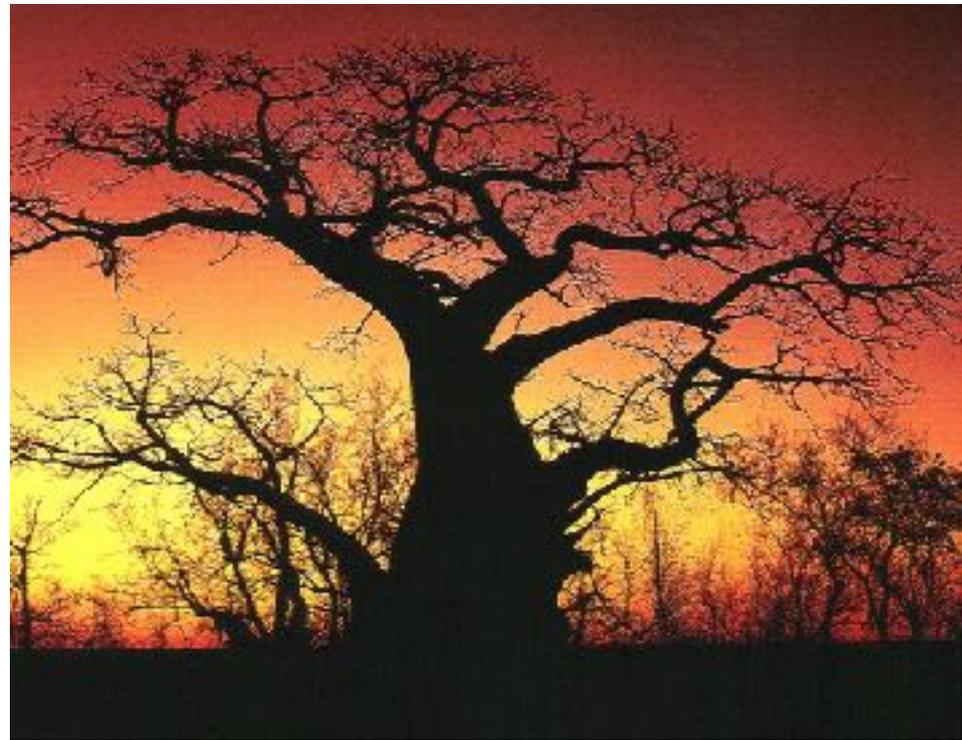
Figura 9.2
Rappresentazione schematica della ramificazione monopodiale

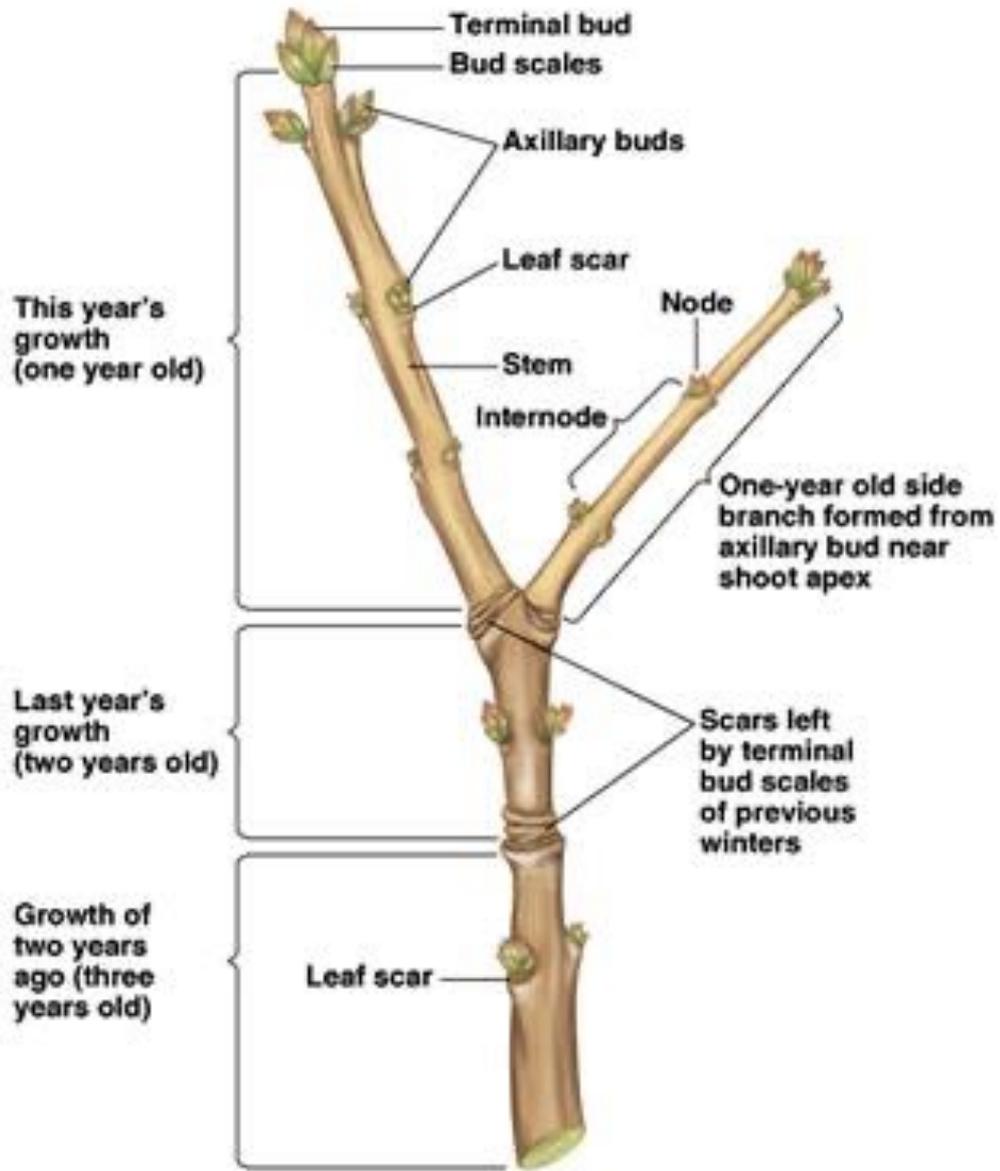
In alcune piante la dominanza dell'apice caulinare dura tutta la vita: è il caso di molte conifere, che hanno accrescimento **MONOPODIALE**.

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).

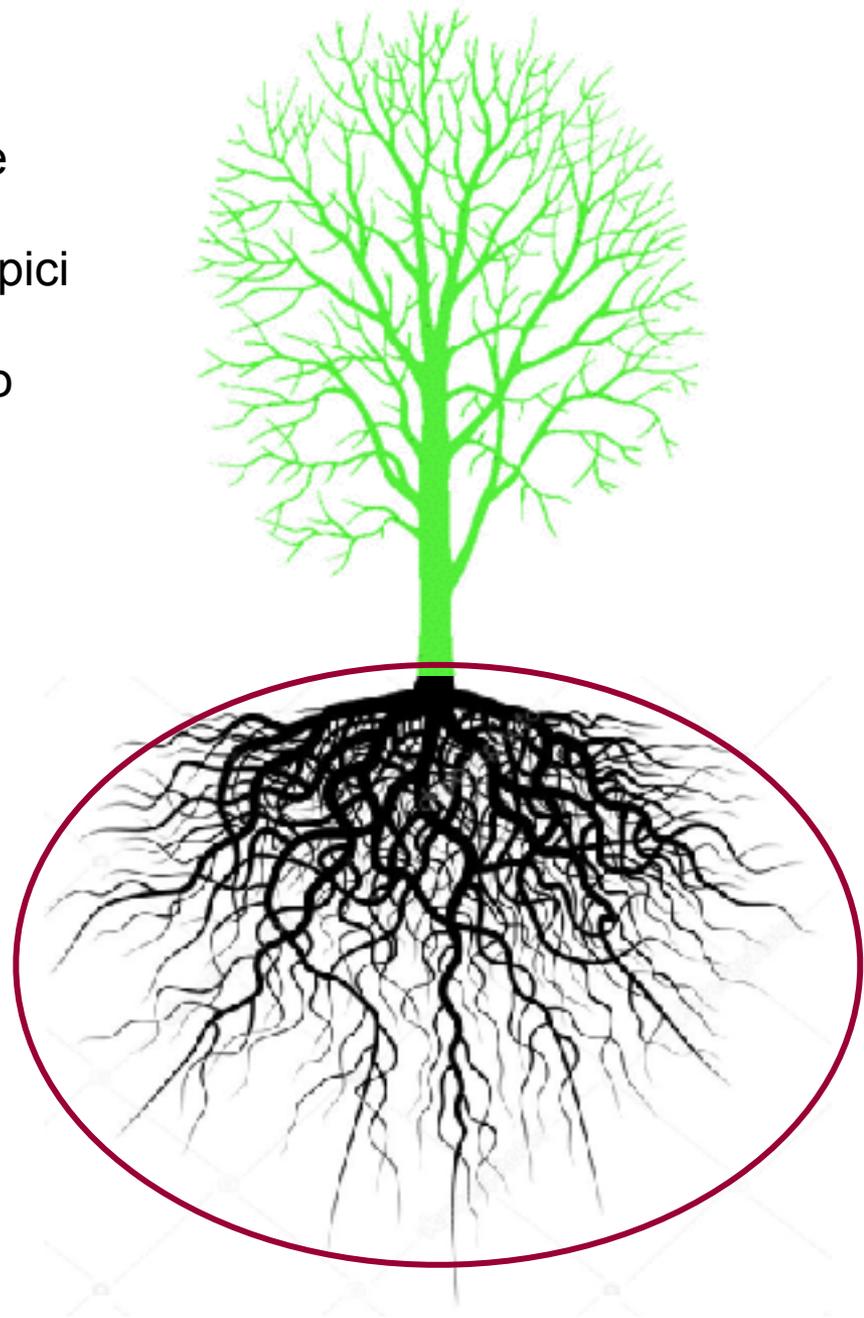


Rappresentazione schematica della ramificazione simpodiale

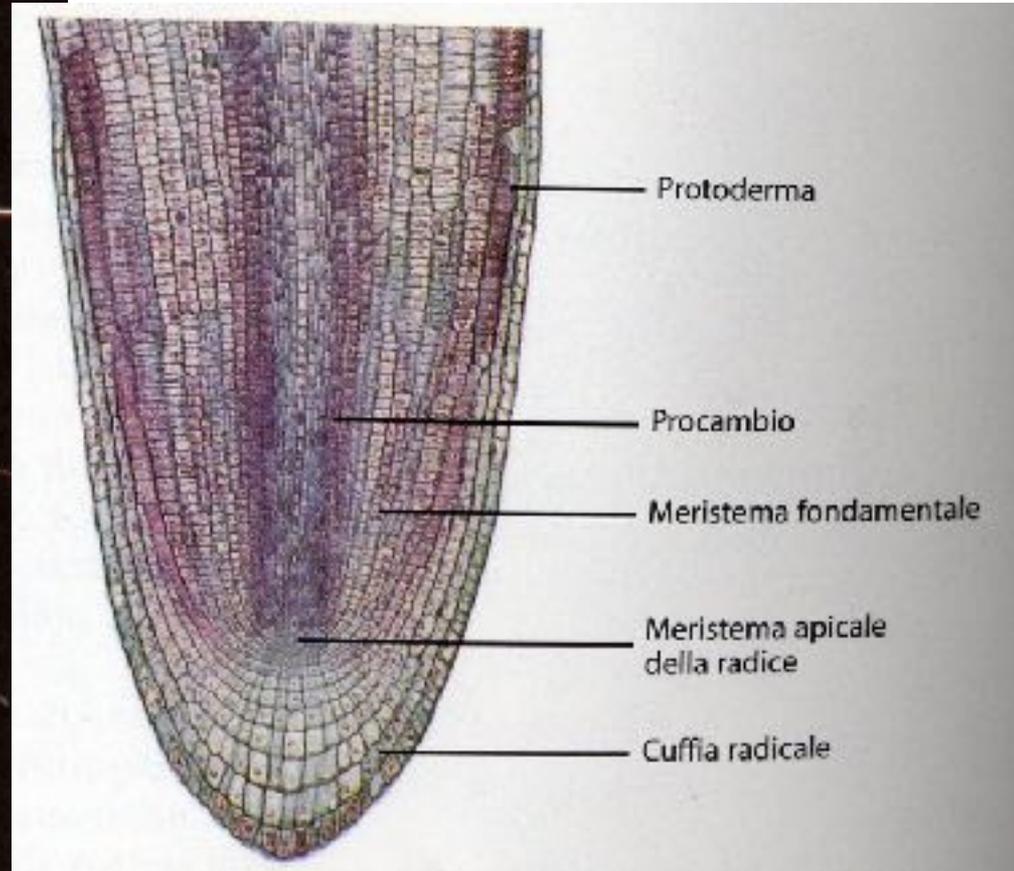


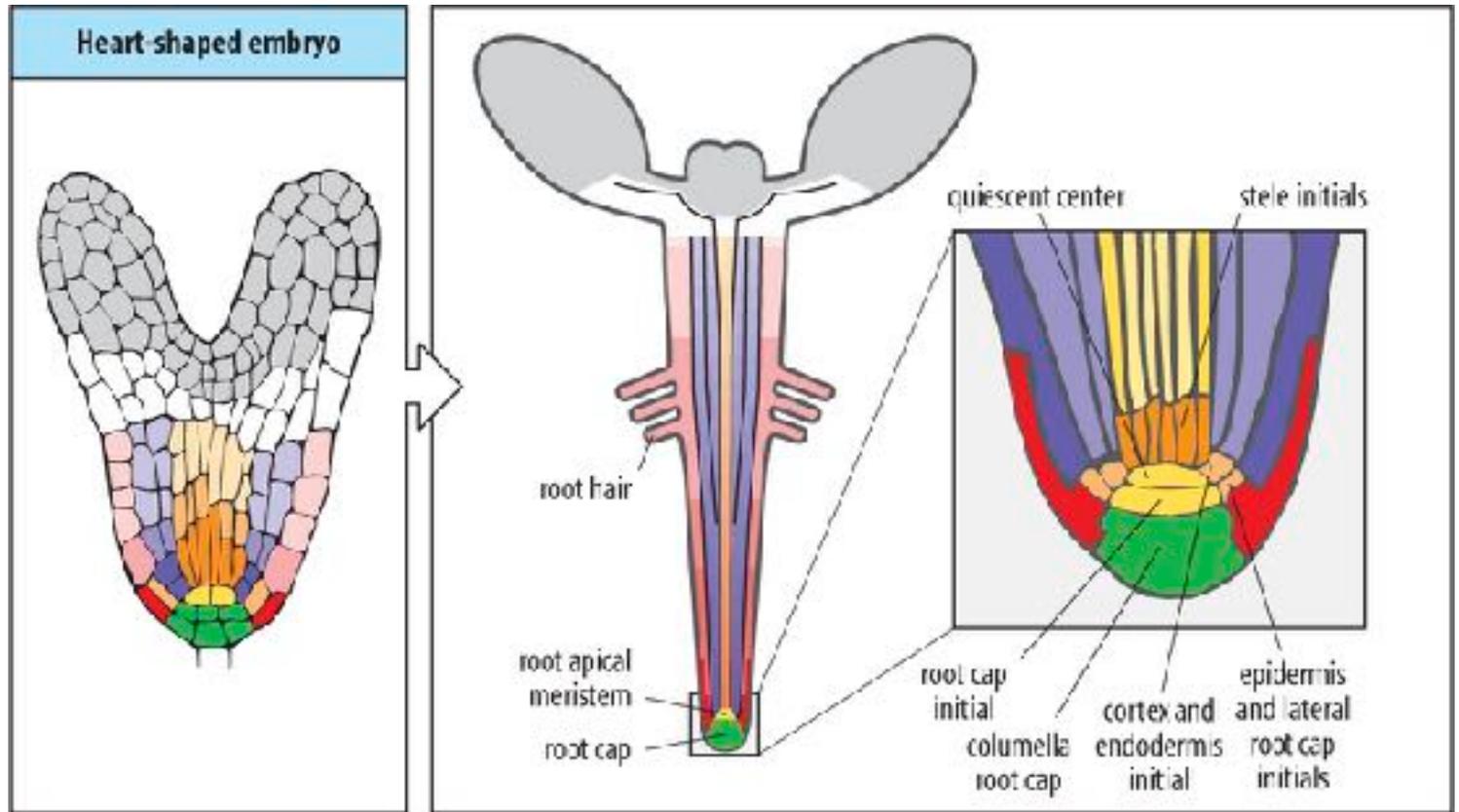


L'aumento in complessità del sistema radicale avviene anche grazie a un processo di moltiplicazione del numero di apici vegetativi, ma secondo uno schema molto diverso da quello descritto per la parte aerea.



APPARATO RADICALE





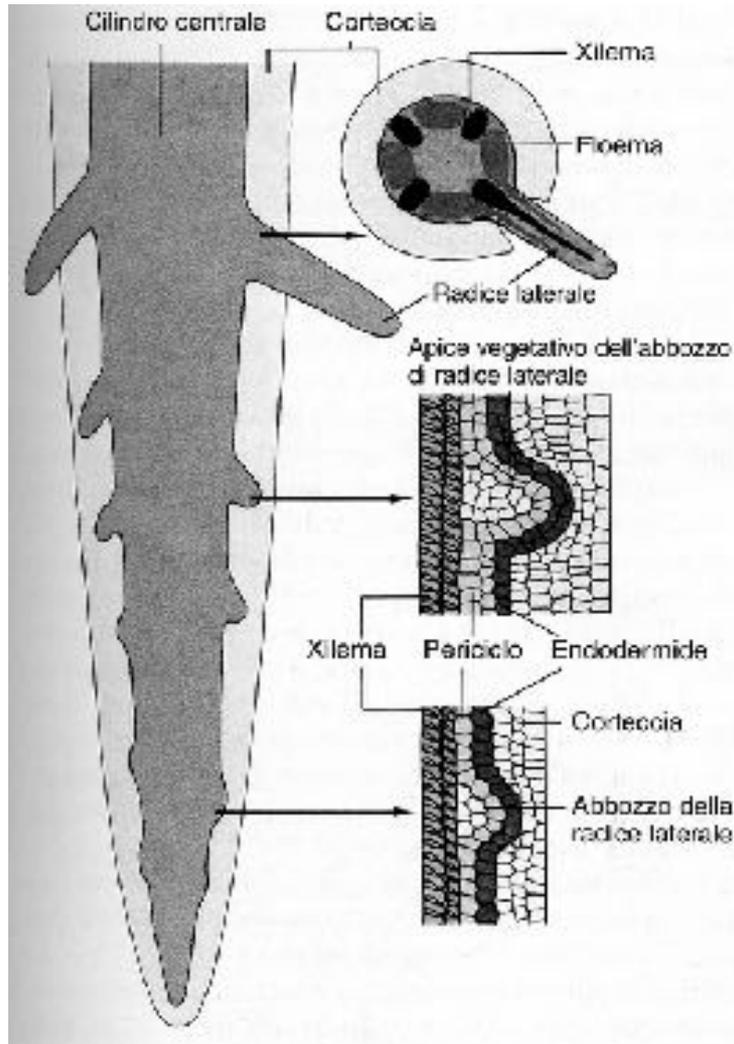


Le radici laterali dell'apparato radicale si formano in maniera completamente diversa da quanto visto nel caule.

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.).

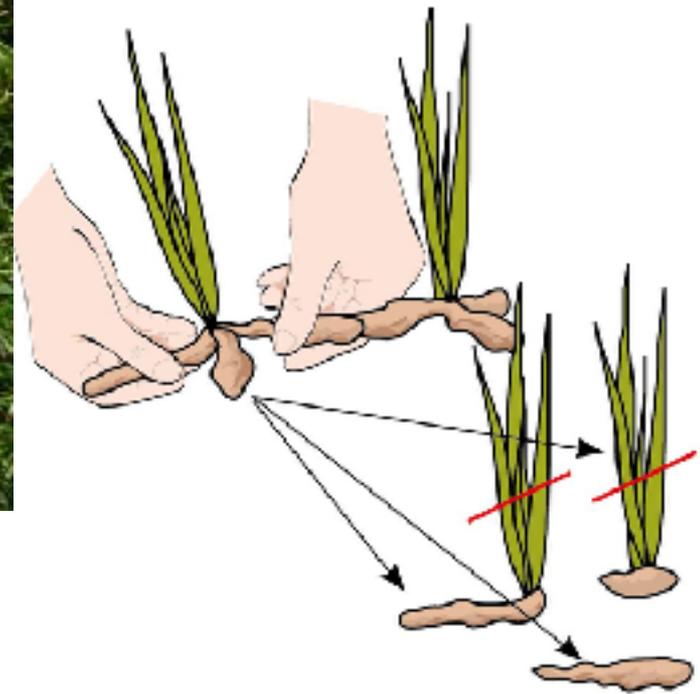
I **bulbi** sono germogli modificati, con fusto molto accorciato. La funzione di riserva è svolta dalle foglie avvolte intorno alla gemma apicale, dette **catafilli** (ad esempio, la cipolla, *Allium cepa*).



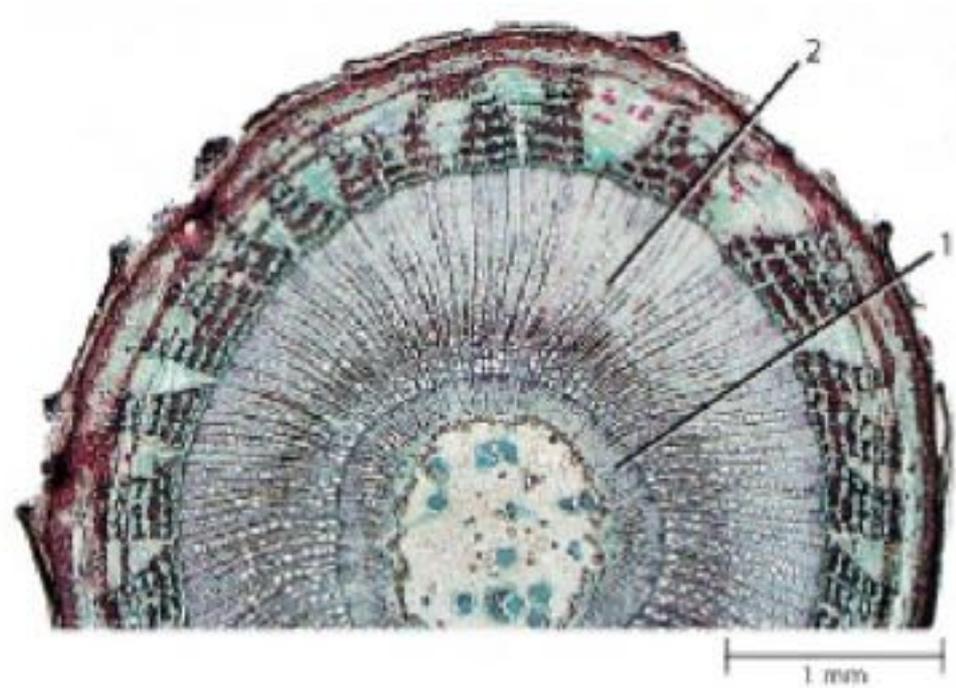
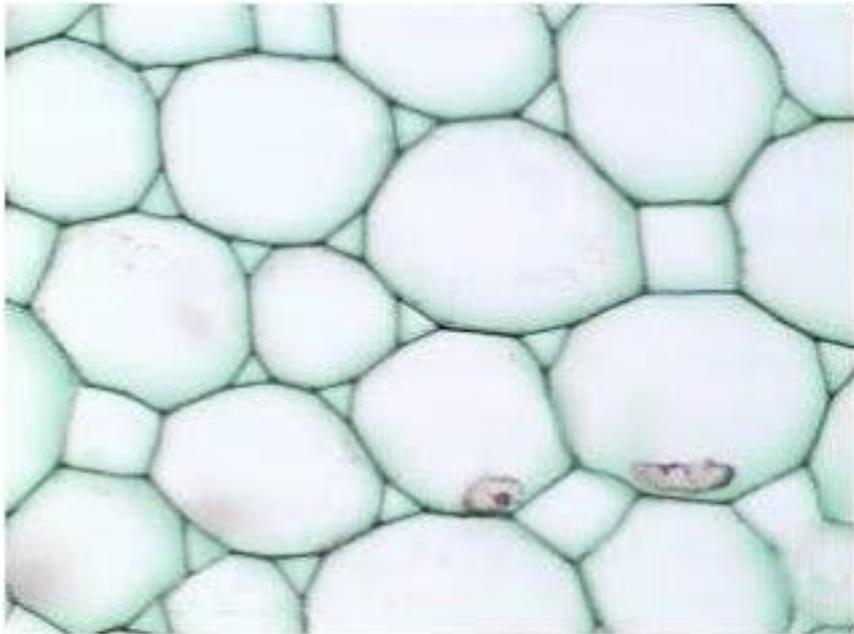
Nei **bulbo-tuberi** la funzione di riserva non è svolta da catafilli, ma dal fusto carnoso. Un esempio della nostra flora è il genere *Crocus*.



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

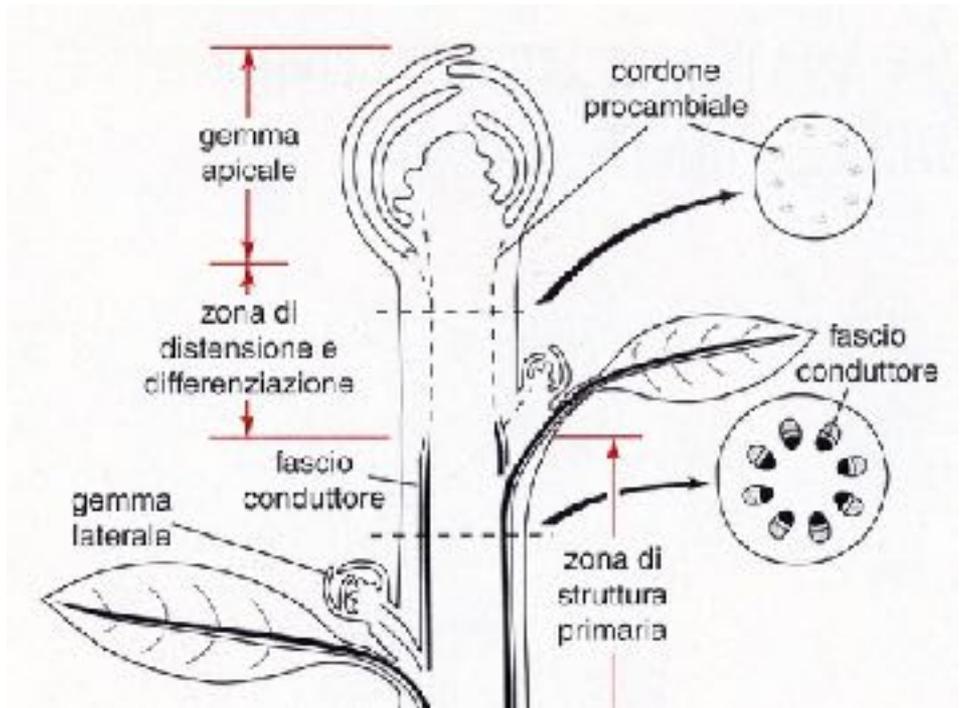




La crescita in dimensioni di una pianta avviene grazie a:

- 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.



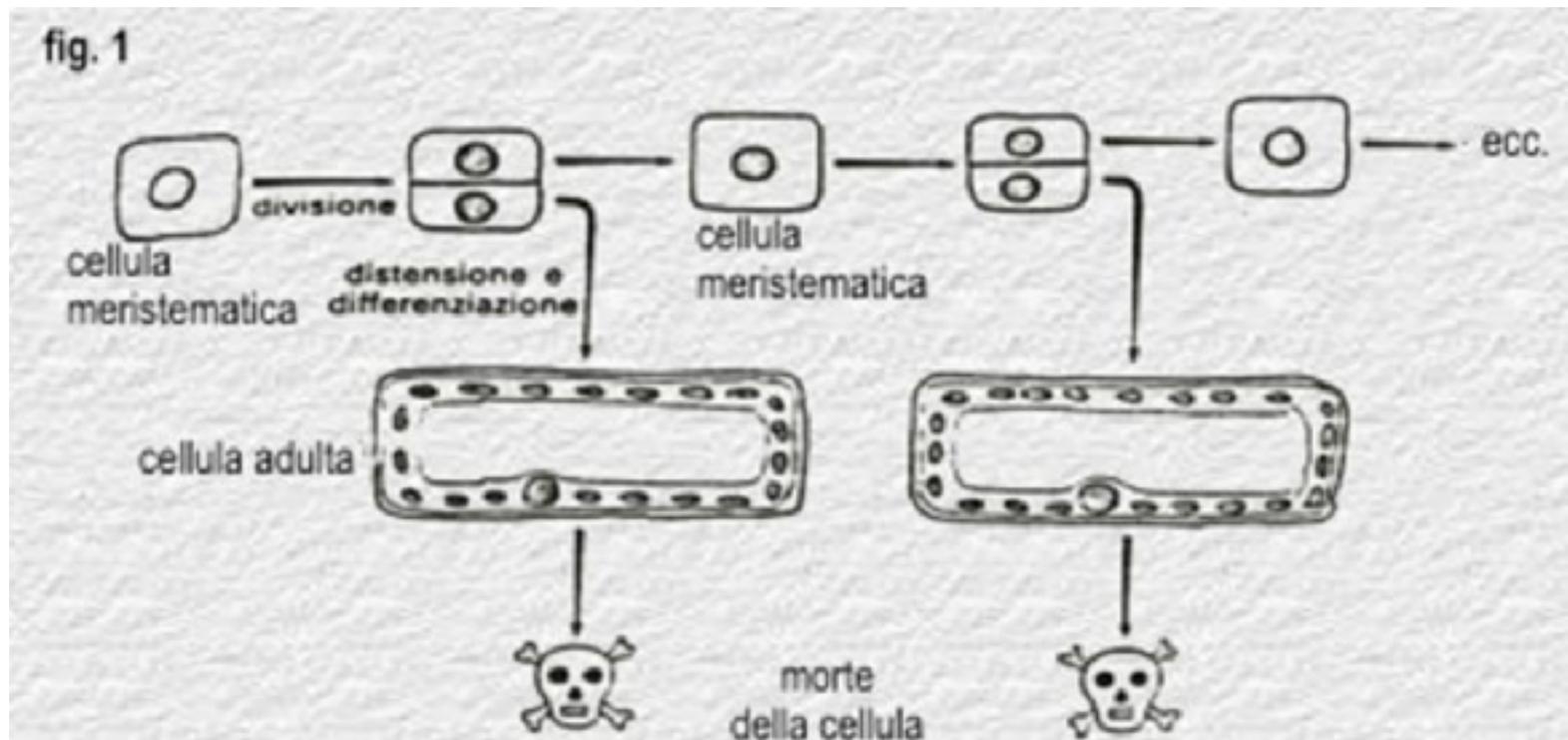
TESSUTI MERISTEMATICI SECONDARI non sono presenti nell'embrione, ma derivano da cellule già adulte, quindi completamente differenziate (generalmente parenchima), che in seguito a determinati stimoli riprendono la capacità di dividersi mitoticamente, formando nuovi tessuti.

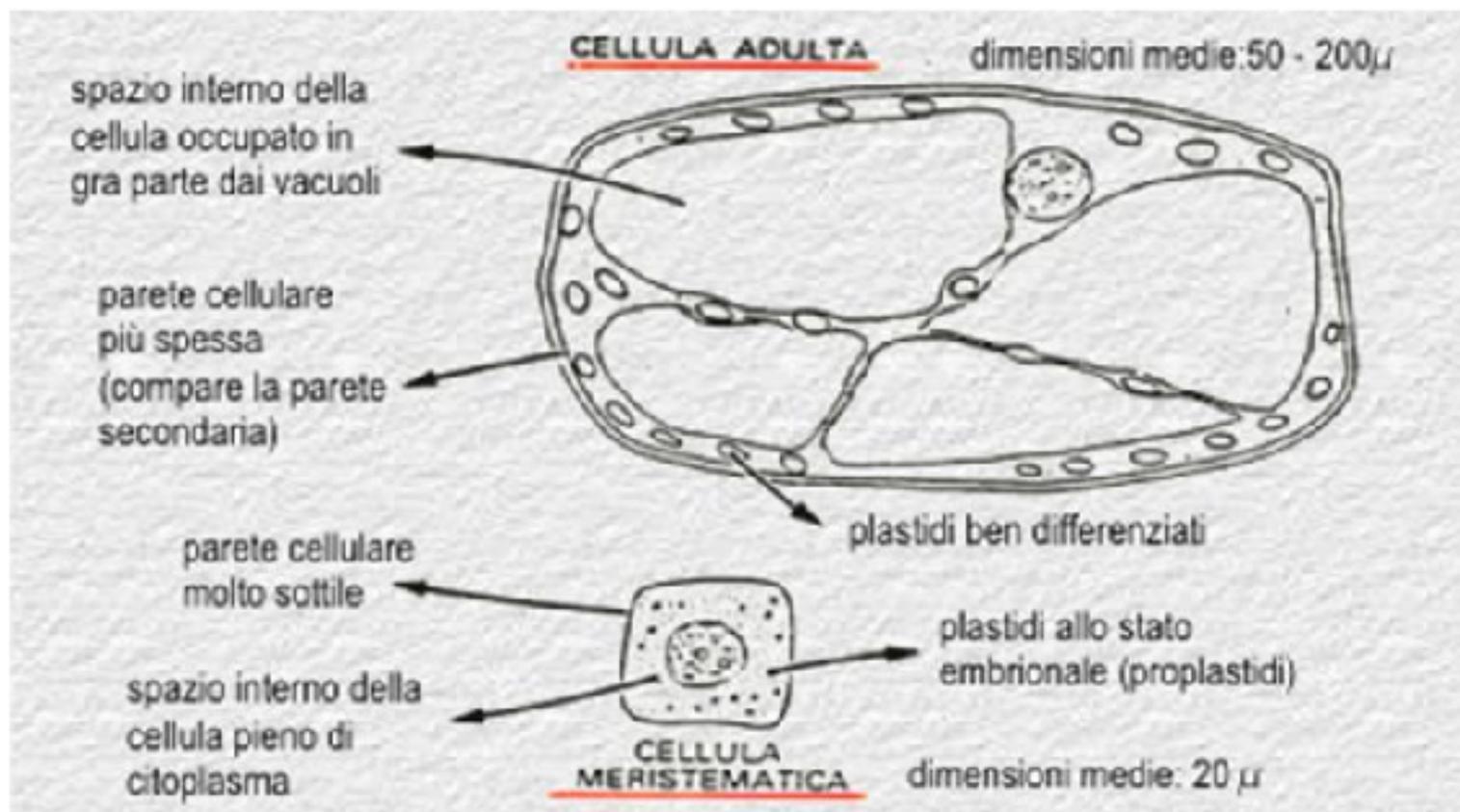
Questi meristemi sono importanti nella crescita secondaria in spessore del fusto e della radice.

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.

