

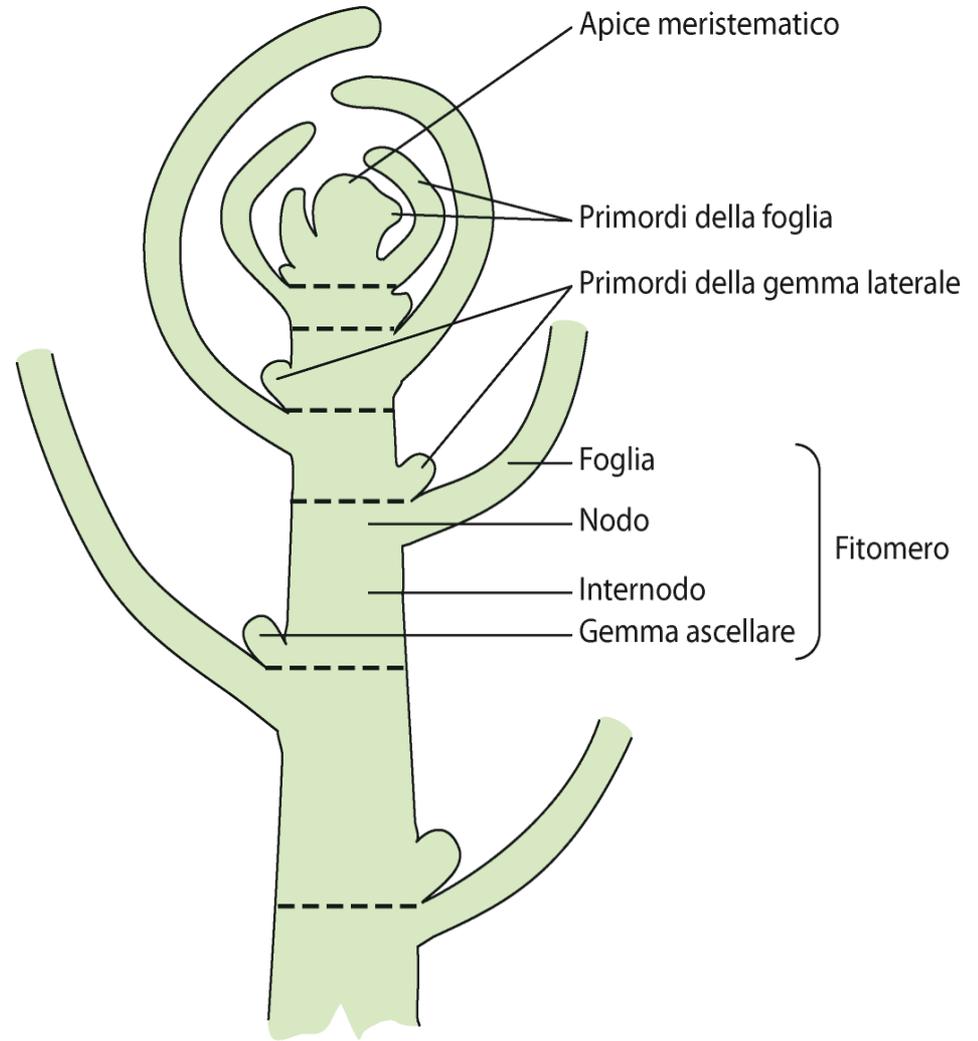
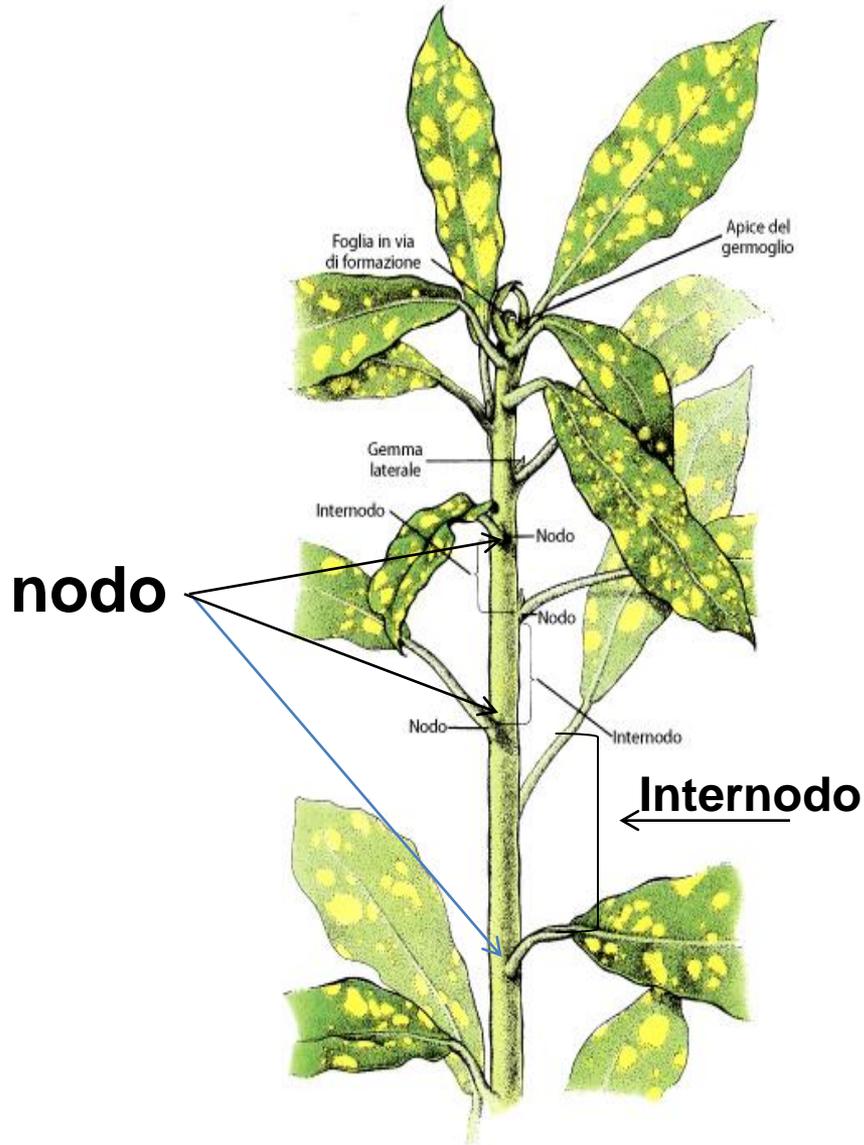
Il Fusto: Struttura primaria e secondaria

Cap. 5 e 8 Botanica fondamentali di Biologia vegetale
Mauserth – 2019 – Idelson-Gnocchi

Funzioni del fusto

- 1. Sostenere e distribuire nello spazio gli organi aerei;**
- 2. Collegare tra loro foglie e radici ed assicurare il trasporto vascolare acropeto e basipeto;**
- 3. Organo di riserva;**
- 4. Partecipare alla fotosintesi;**
- 5. In molti casi funge da organo perennante (rizomi, bulbi, tuberi).**

Organizzazione macroscopica del fusto



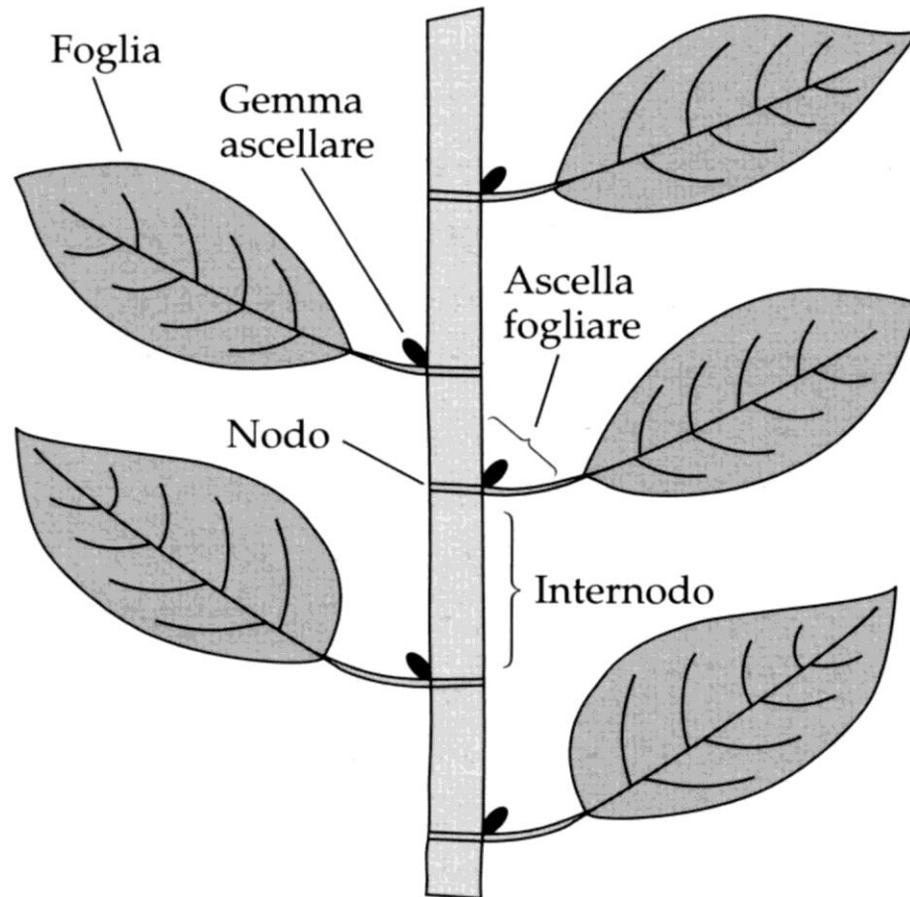
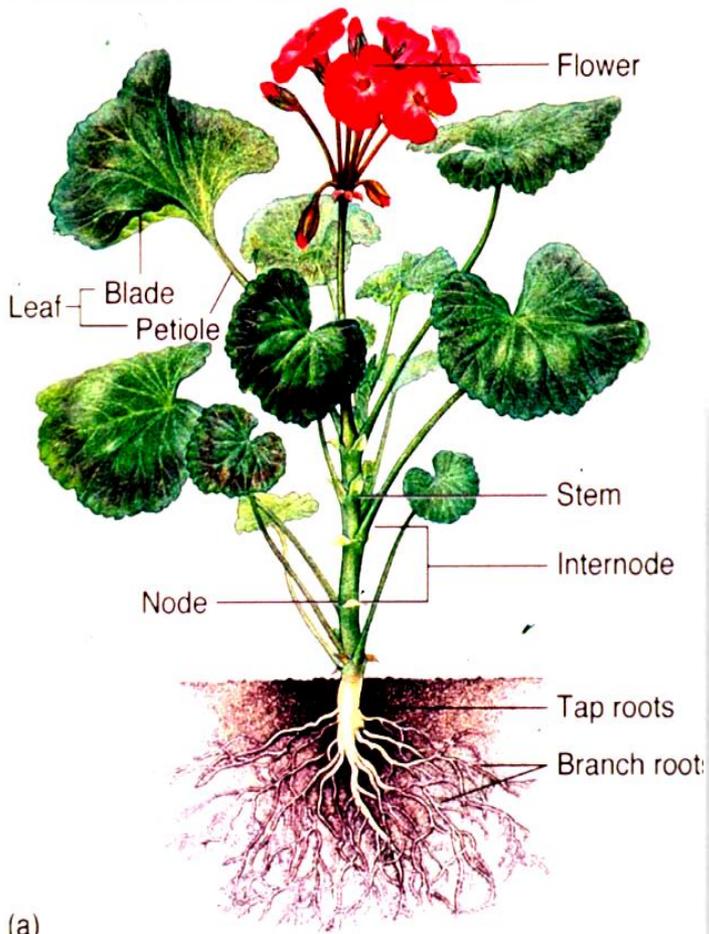


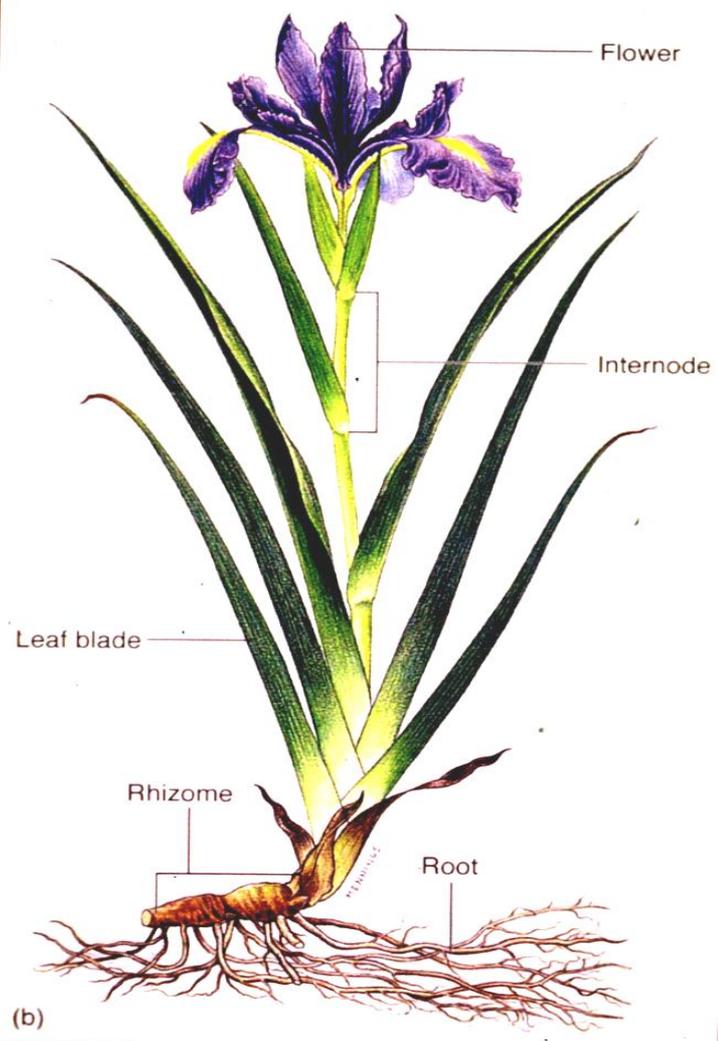
Figura 4.2 Schema del fusto di una angiosperma, in cui sono visibili nodi, internodi, foglie, ascelle fogliari e gemme ascellari.



(a)



(b)



La gemma apicale e le gemme ascellari possono essere protette da perule (foglie modificate)



(a)

Axillary buds

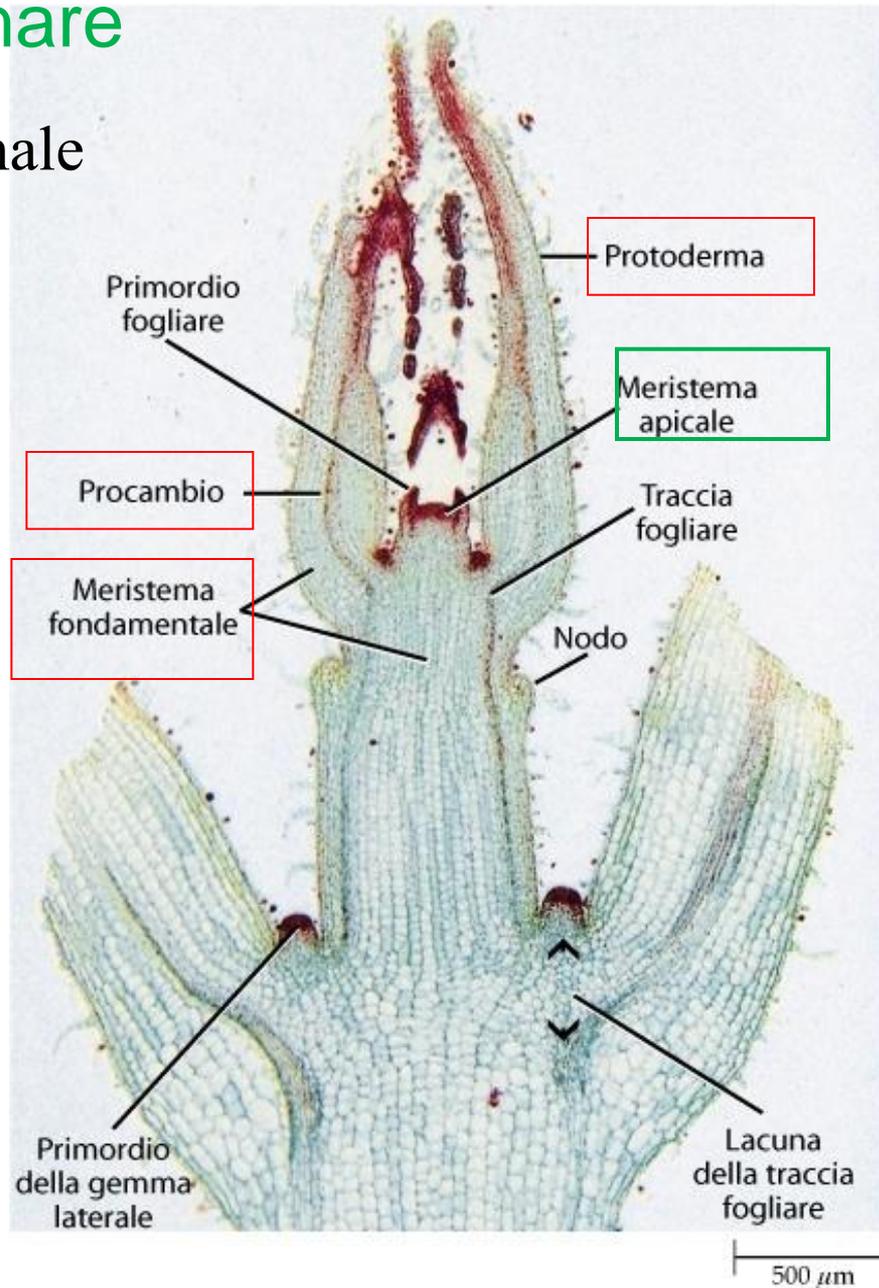


(b)

Crescita e differenziamento del fusto

Apice caulinare

sezione longitudinale



I meristemi primari sono evidenziati in rosso scuro

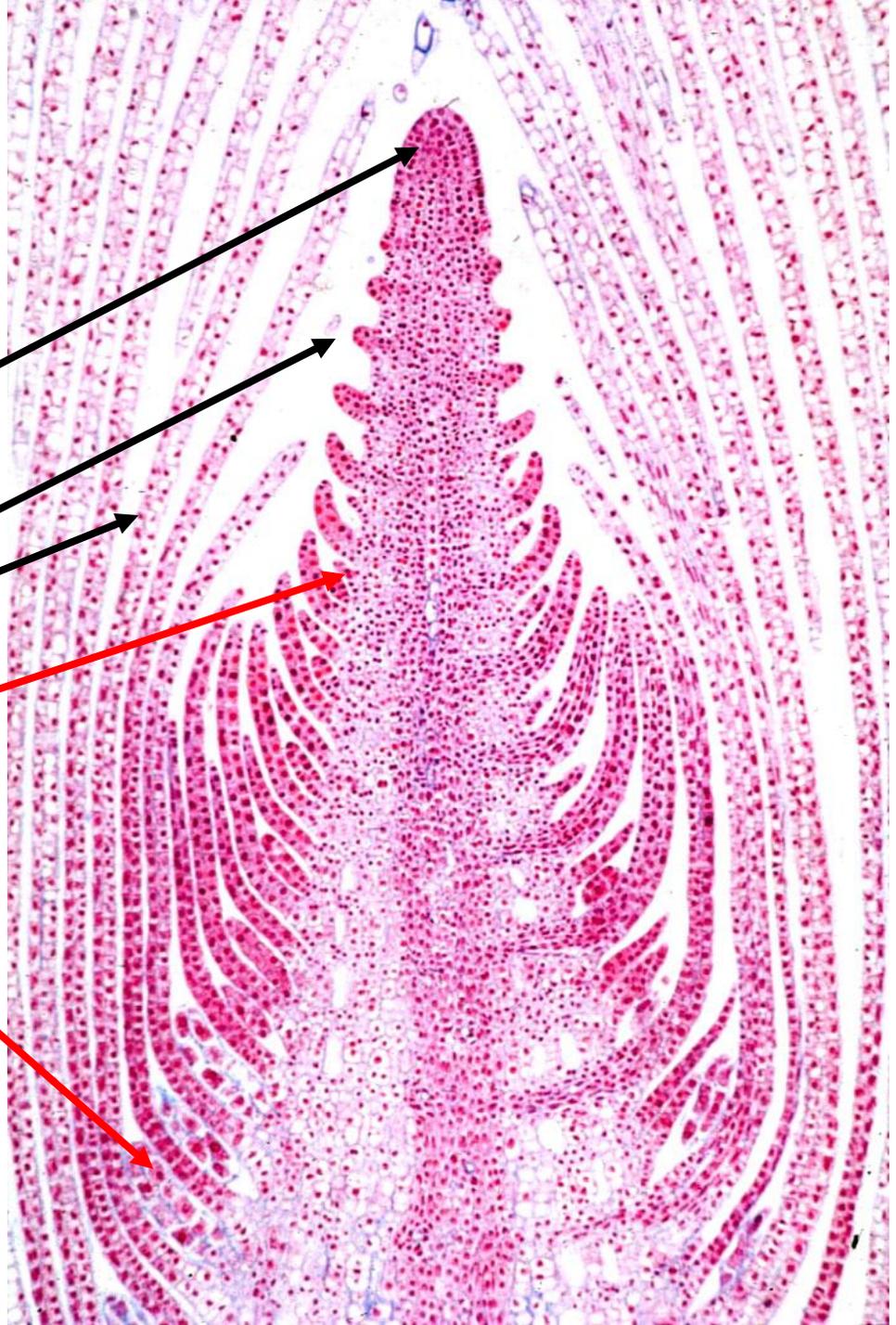
Apice caulinare

Meristema apicale

Primordi fogliari
o foglioline

Gemme ascellari

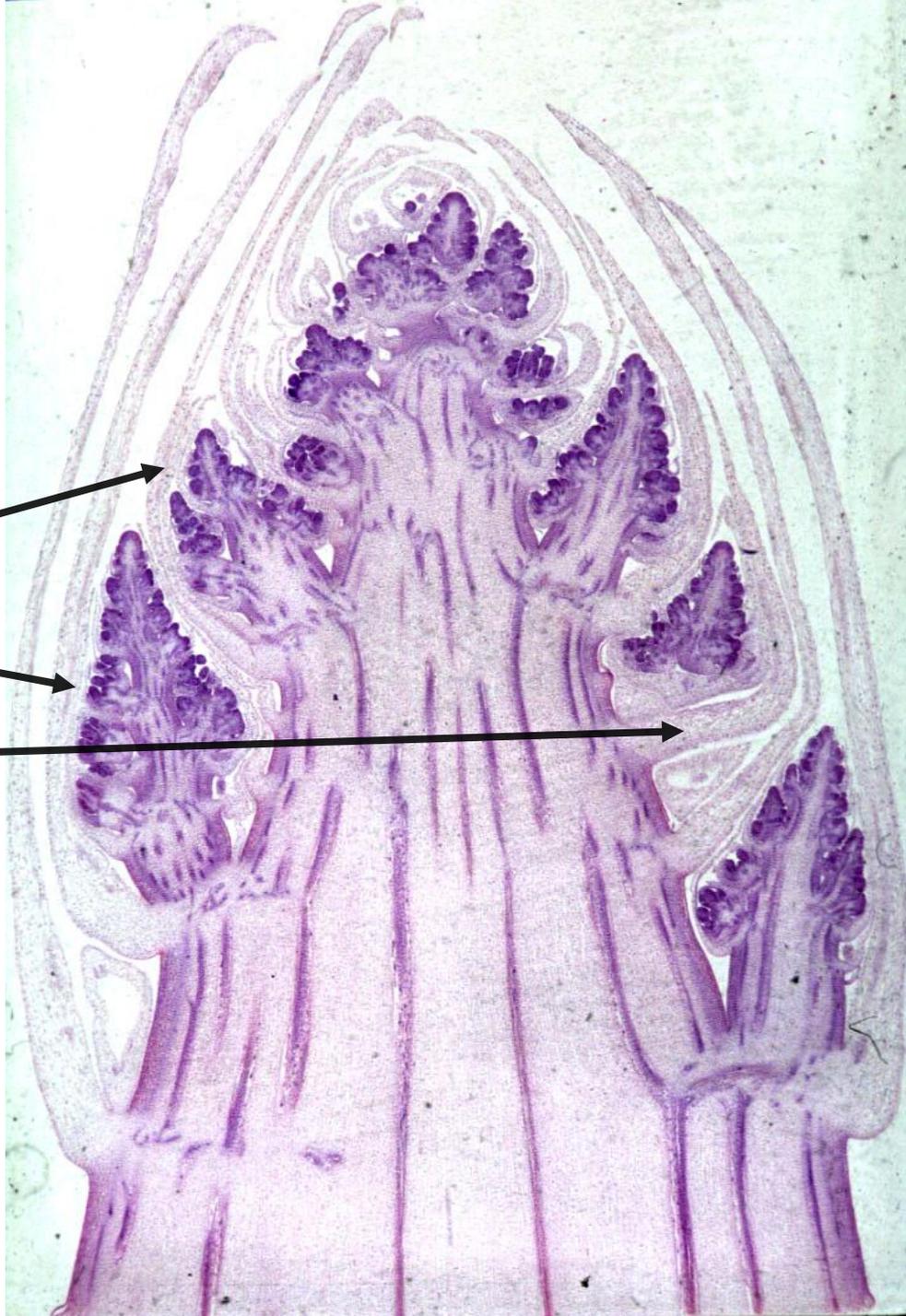
sezione longitudinale



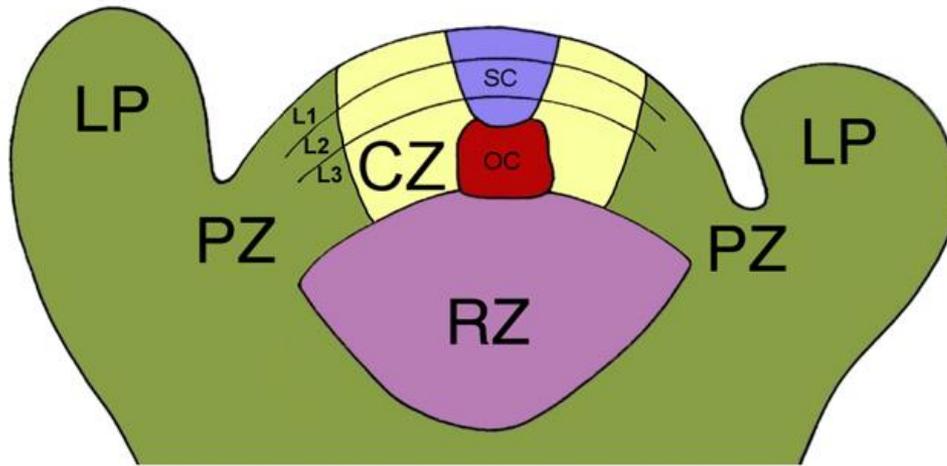
Apice caulinare

Gemme

foglioline

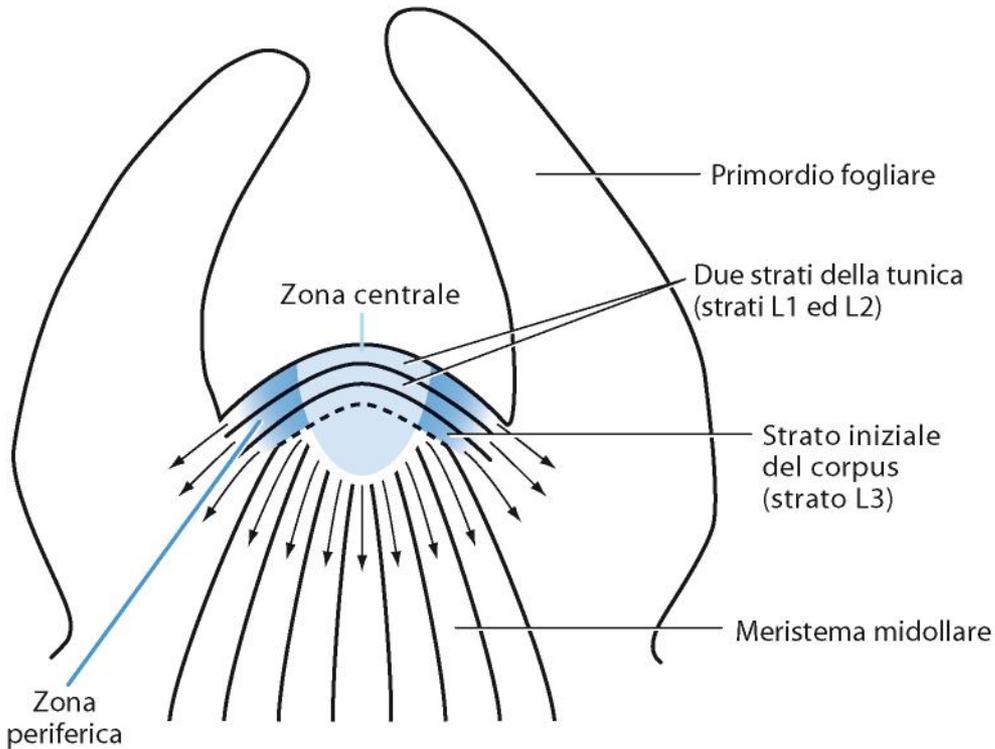


Non tutte le cellule meristematiche di un apice caulinare si comportano allo stesso modo.

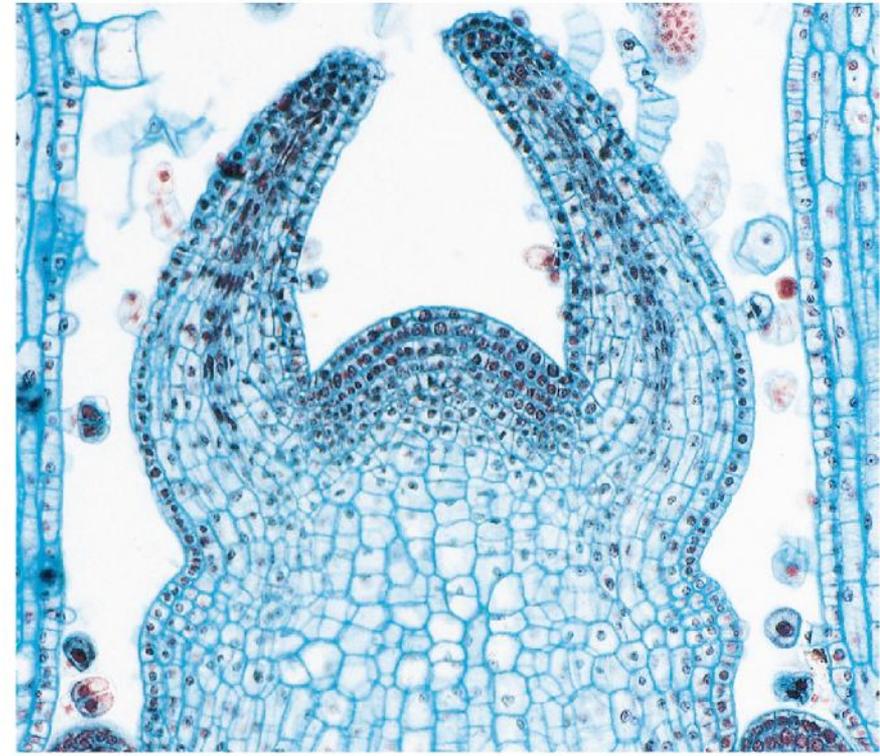


Cellule staminali o iniziali apicali

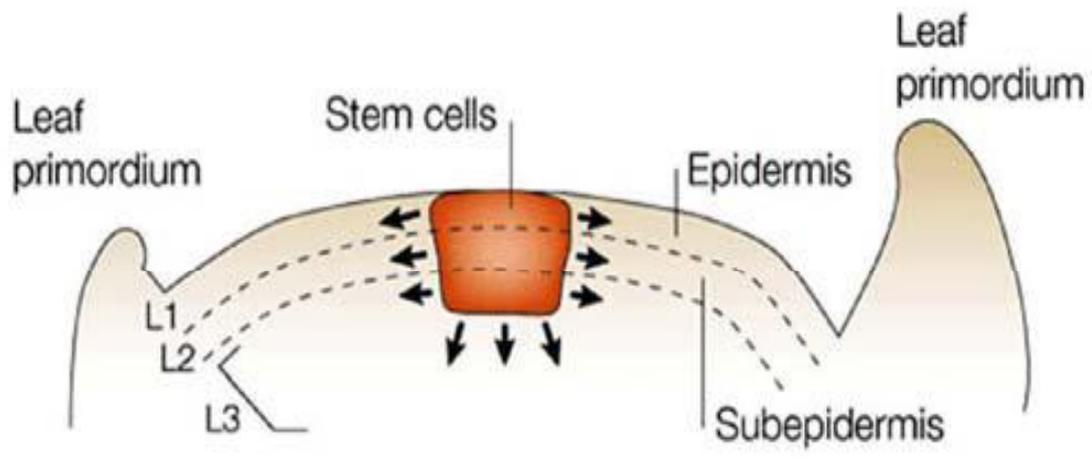
Una cellula iniziale mediante divisione asimmetrica genera una cellula iniziale e una cellula derivata. Le cellule derivate sono continuamente spostate verso i lati del doma. Le iniziali garantiscono la **crescita indefinita dell'apice vegetativo.**



(a)



(b)



L'apice caulinare di quasi tutte le spermatofite presenta un'organizzazione TUNICA-CORPUS

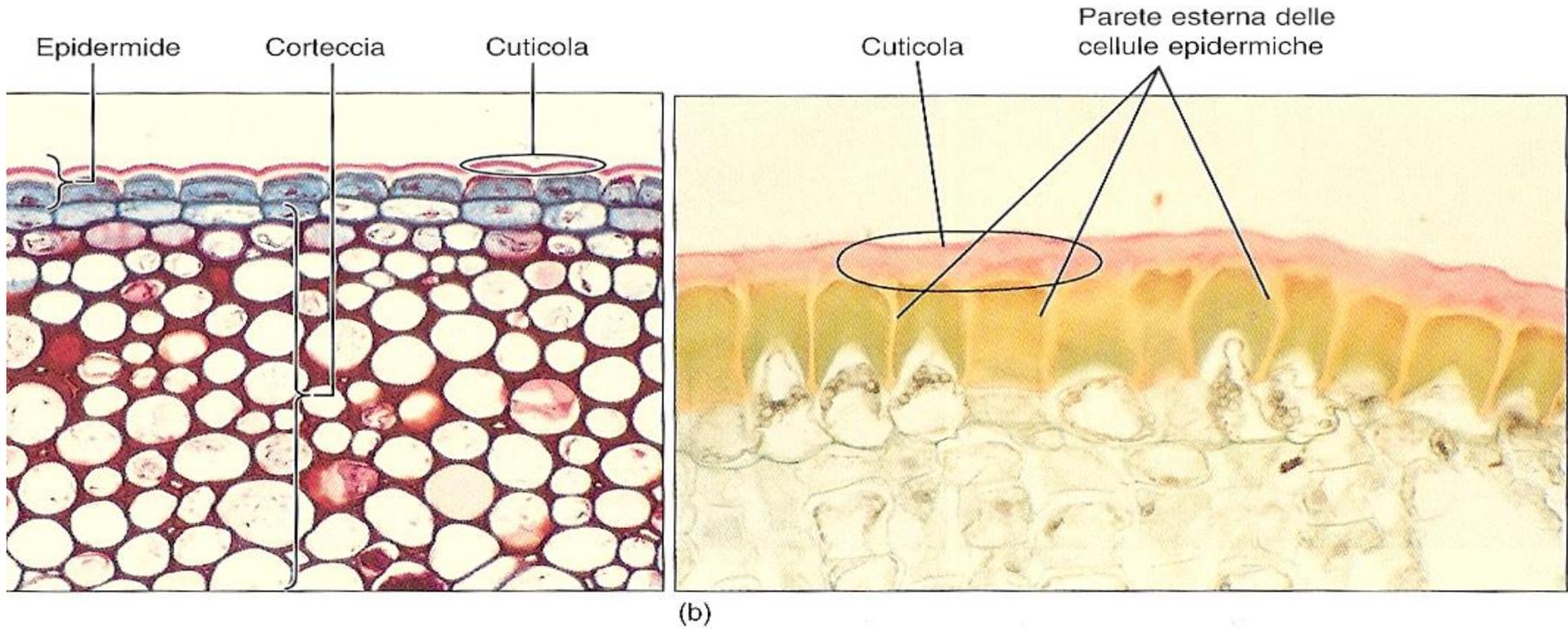
Tessuti primari del fusto

Tessuto tegumentale: Epidermide.

Cellule vive, con parete modificata, anche in funzione delle condizioni ambientali, mancano gli spazi intercellulari. Svolge la funzione di protezione e regola i rapporti della pianta con l'ambiente esterno. Tra le sue funzioni, quindi, rientrano quello di limitare la perdita d'acqua, protezione dalle alte temperature e di opporre resistenza all'attacco dei patogeni.

Le pareti esterne dell'epidermide presentano depositi di cutina, una sostanza idrofoba formata da acidi grassi a lunga catena. La cutina riduce fortemente l'evaporazione. In piante che vivono in ambienti aridi esternamente alla cutina può esserci deposizione di uno strato di cuticola al quale possono aggiungersi anche delle cere. La cutina e le cere difendono dai patogeni.

Epidermide caulinare



I parenchimi

Le cellule parenchimatiche hanno una parete primaria sottile, rappresentano il tipo più comune di tessuto e caratterizzano tutte le parti molli di una pianta.

Rappresentano il **TESSUTO DI RIEMPIMENTO**.

Sono cellule metabolicamente attive e in genere rimangono vive dopo che hanno completato il loro differenziamento.

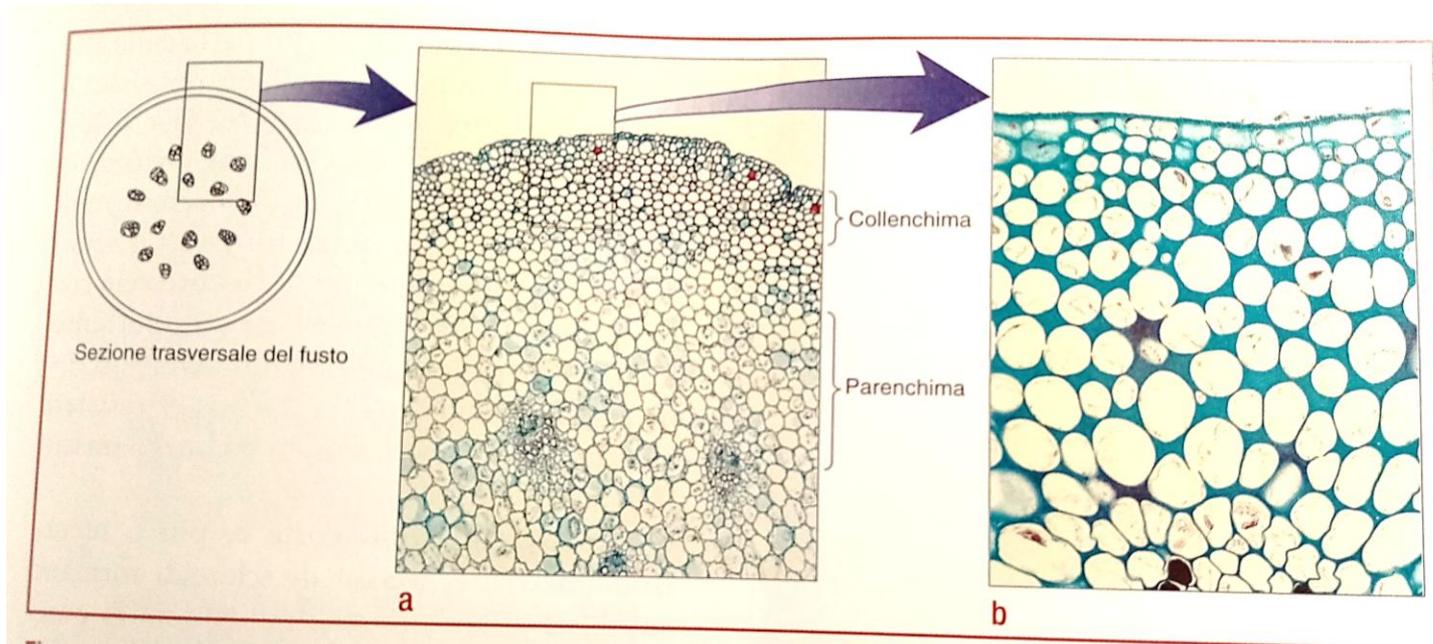
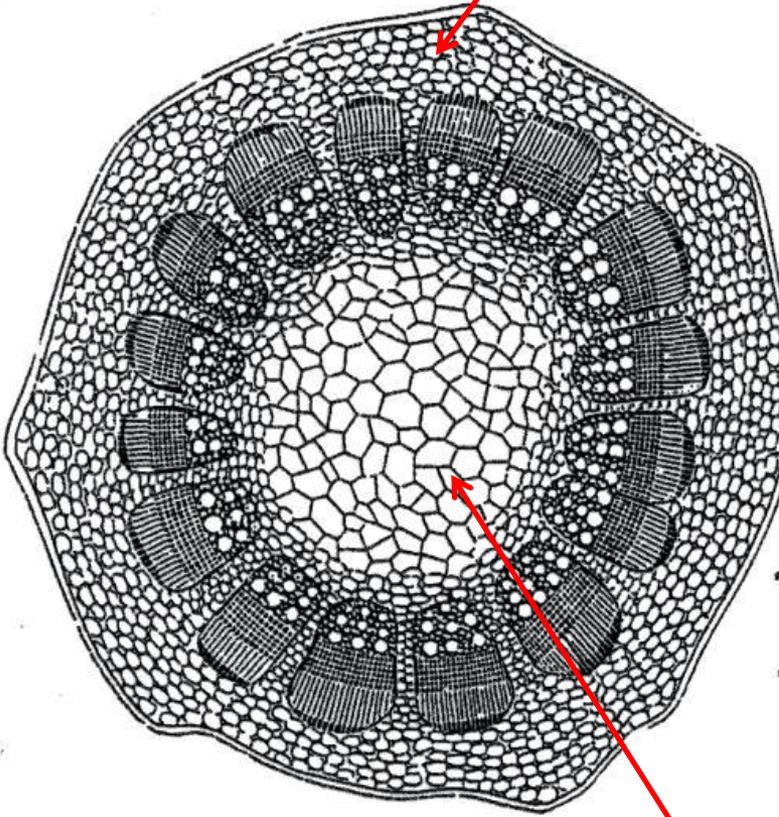
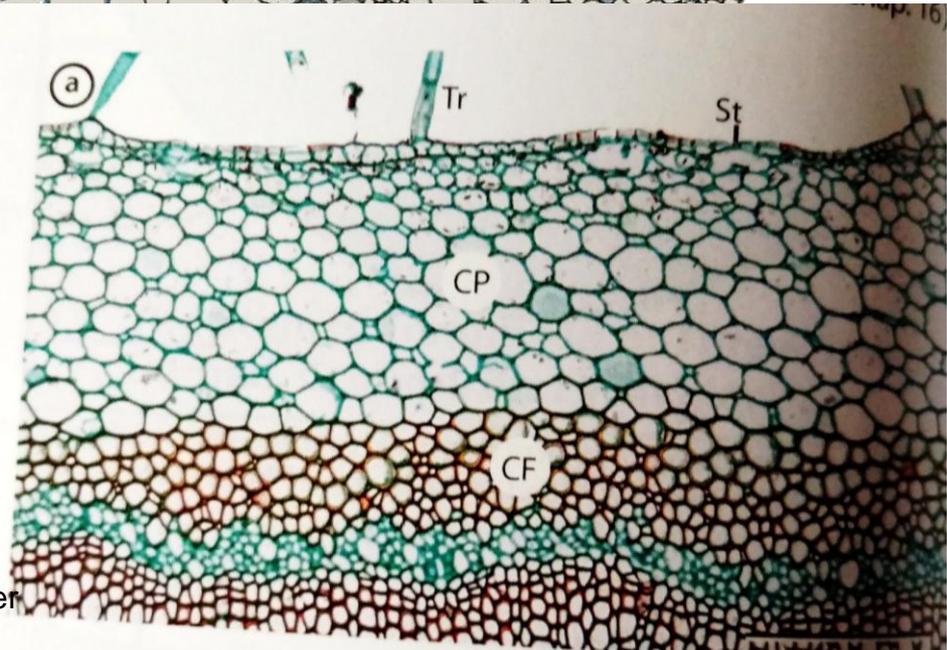
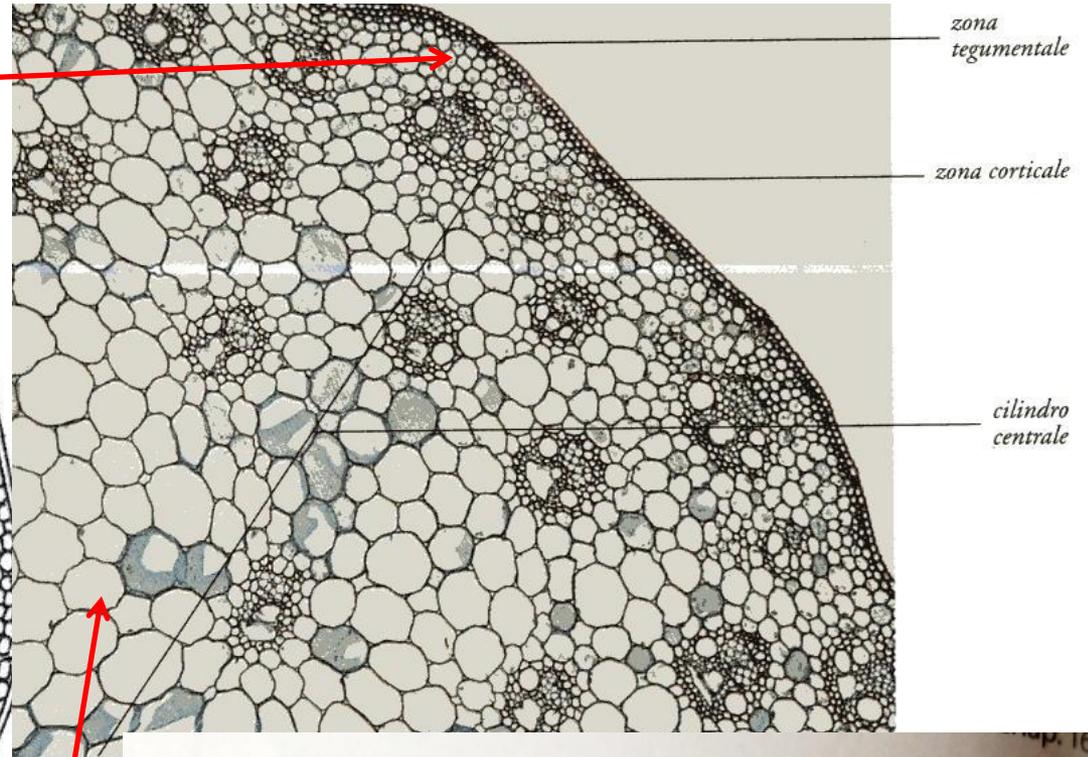


Figura 5.27 (a) Particolare di sezione trasversale del fusto in struttura primaria di *Peperomia*, mostrante collenchima e parenchima, in quest'ultimo sono visibili alcuni fasci vascolari. Il collenchima è spesso presente nelle porzioni più esterne dei fusti e dei piccioli delle foglie e forma una banda di numerosi strati di cellule. La parte più interna del fusto è in gran parte parenchimatosa (x50). (b) Nelle cellule del collenchima la parete primaria diviene progressivamente più ispessita e il protoplasto (citoplasma) diventa arrotondato (x150).

Parenchima corticale



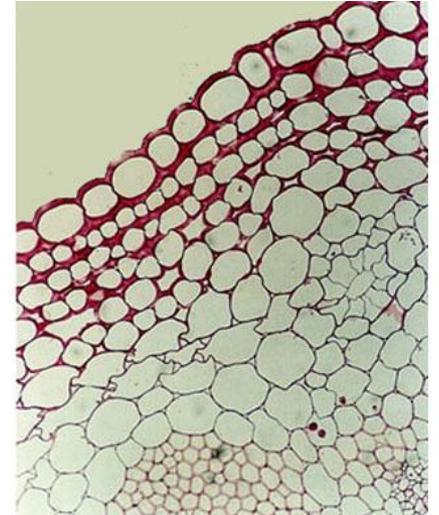
Parenchima midollare

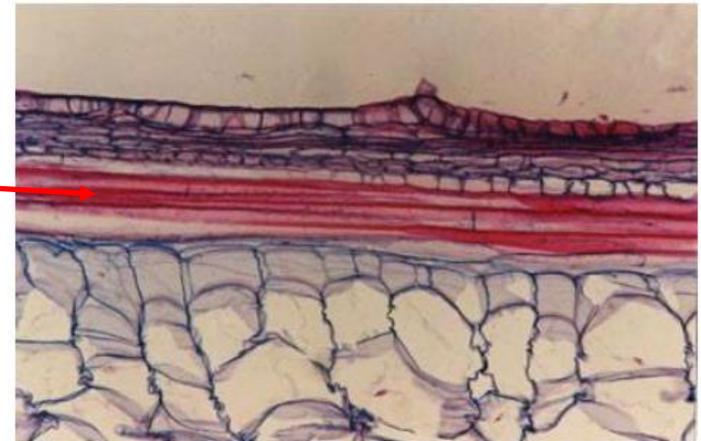


Tessuti meccanici

La funzione di questi tessuti è di sostenere il corpo della piante e di fornire resistenza meccanica al piegamento, alla trazione e al peso dei frutti. Sono presenti nei fusti, rami e piccioli di fiori.

- COLLENCHIMA (cellule vive)
- SCLERENCHIMA (cellule morte)

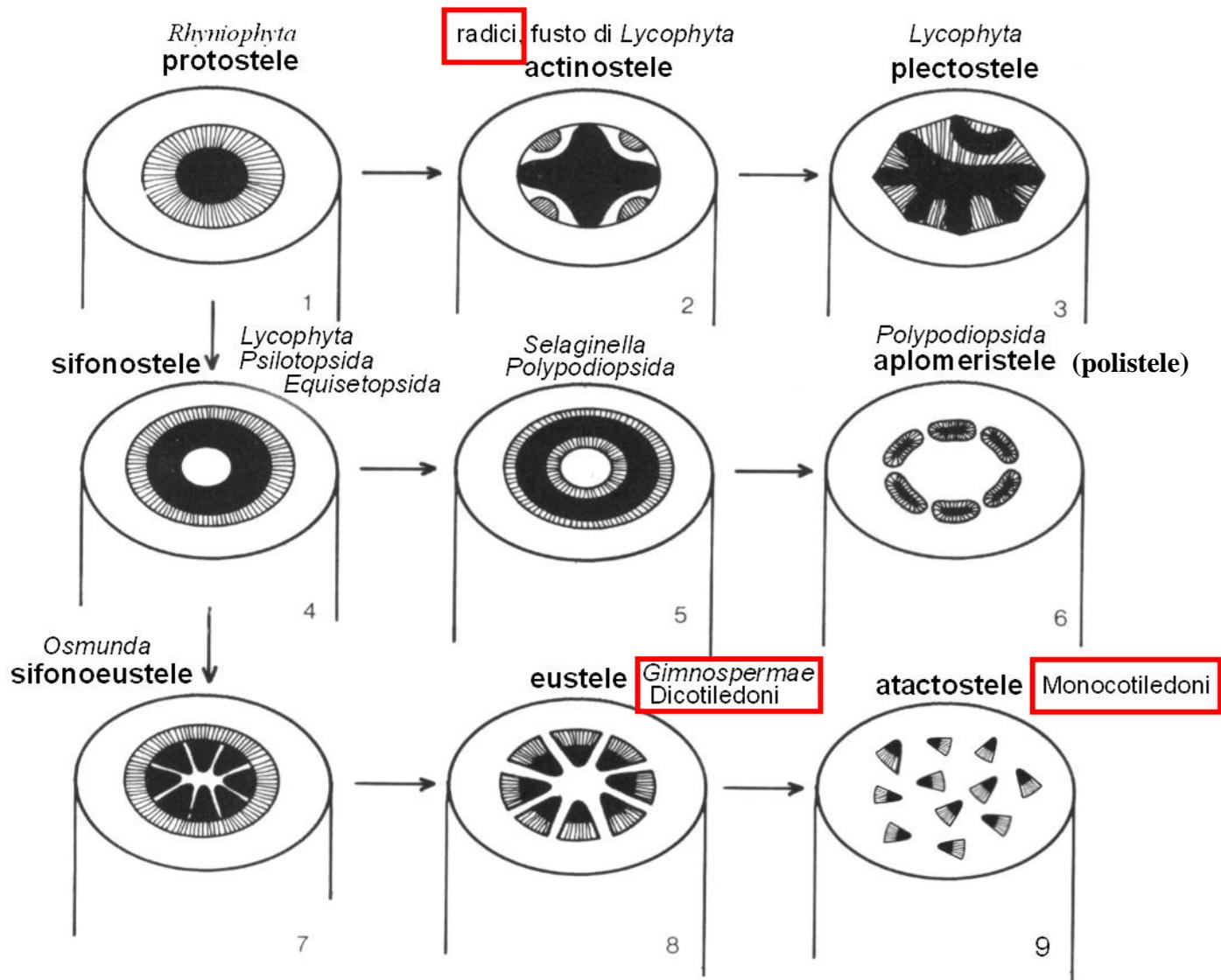




- Le sclereidi sono isodiametriche con parete ispessite
- Le fibre ~~sono cellule~~ allungate con parete ispessita e possono anche essere associate a cellule vascolari

Nel fusto i tessuti vascolari sono distribuiti nella regione centrale detta **stele o cilindro centrale. Xilema e floema formano i **FASCI collaterali** eventualmente intervallati da tessuti parenchimatici (**RAGGI MIDOLLARI**).**

A seconda del tipo di stele al centro del cilindro vascolare può essere presente il **MIDOLLO, tessuto parenchimatico, più o meno esteso.**

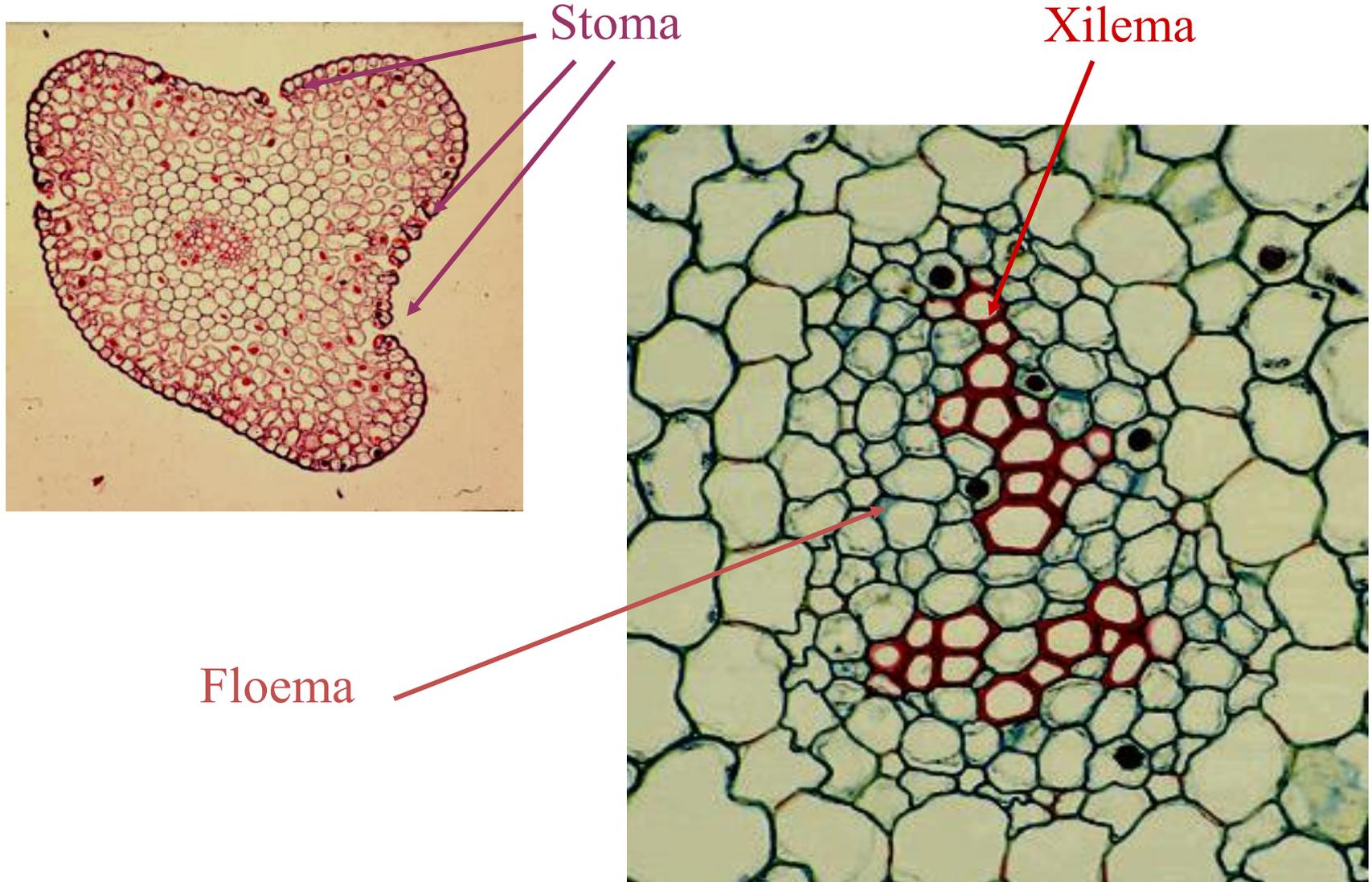


Teoria della stele secondo Zimmerman

Modificato da Gerola F.M., 1998 *Biologia e diversità dei vegetali*. UTET

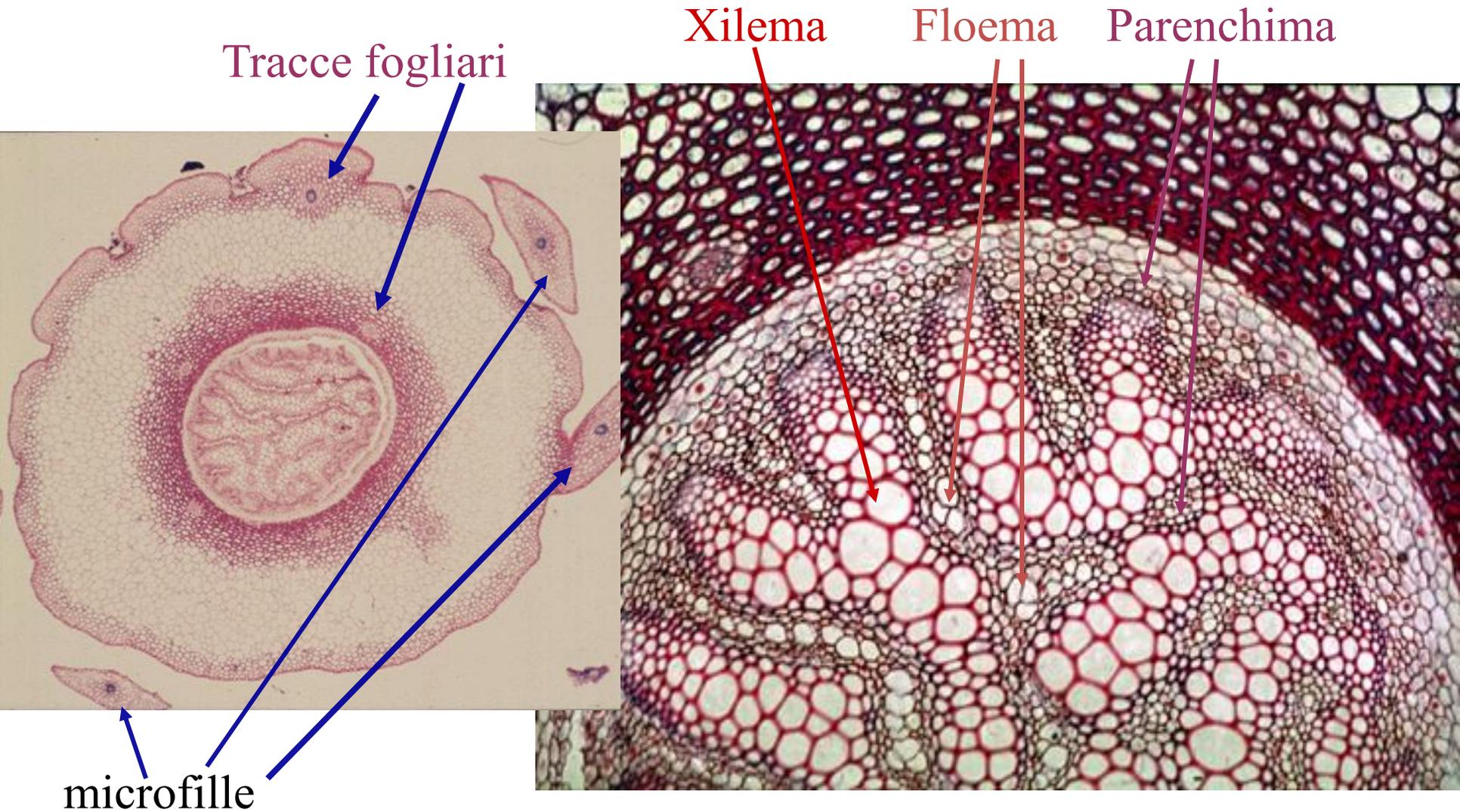
Il fusto delle crittogame vascolari

Esempio di **protoste**le di *Psilotum*



Esempio di Protostele

La **PLECTOSTELE** di *Lycopodium* (xilema inframmezzato da floema)



Fusto primario di Dicotiledoni e Gimnosperme

Un **FASCIO vascolare** è detto **INCOMPLETO** se costituito da solo xilema o da solo floema. E' detto **COMPLETO** se sono presenti entrambi. **Nei fusti delle Gimnosperme e delle Angiosperme sono presenti solo fasci completi.** Il permanere di una zona meristemica (residuo procambiale) nei FASCI APERTI indica una possibilità di ulteriore crescita del fusto, che si realizzerà nella struttura secondaria.

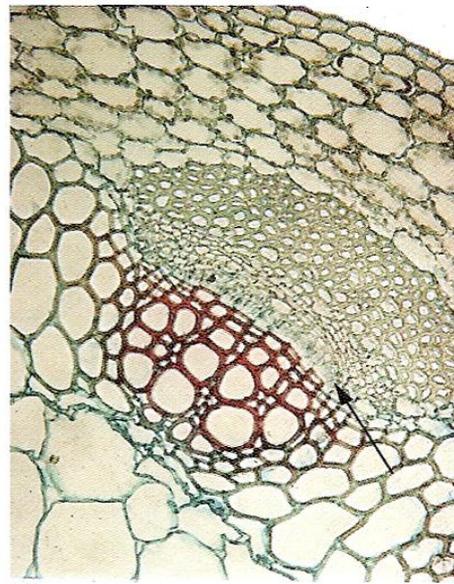
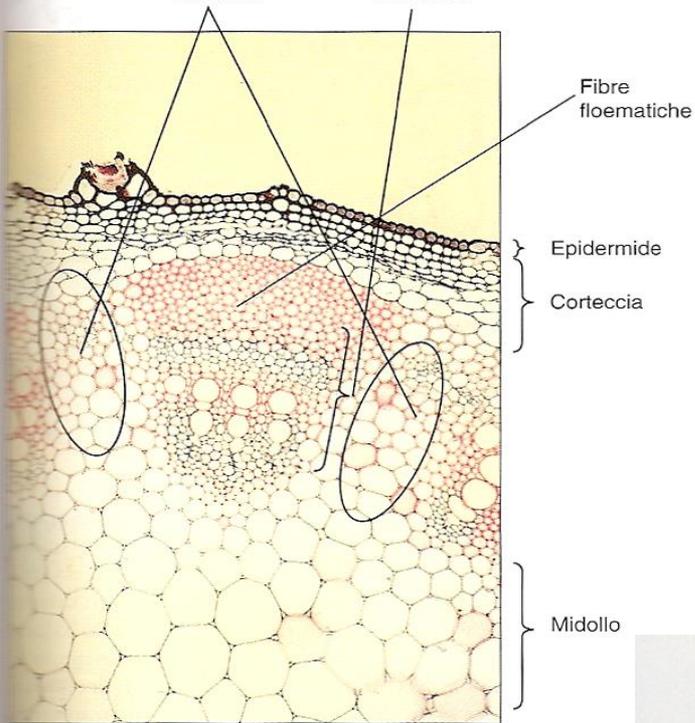
Esempi di fasci vascolari:

- **FASCIO COLLATERALE (aperto o chiuso)**- contiene sia xilema che floema, posti l'uno di fronte all'altro

-**FASCIO BICOLLATERALE (aperto)**: è presente una seconda zona di floema , internamente allo xilema. In: organi caulinari di alcune dicotiledoni, es. Solanaceae (pomodoro, patata, tabacco), Cucurbitaceae (zucca, melanzana, peperone)

-**FASCIO CONCENTRICO PERIXILEMATICO (chiuso)**: lo xilema avvolge completamente il floema (es, in rizomi di alcune Monocotiledoni)

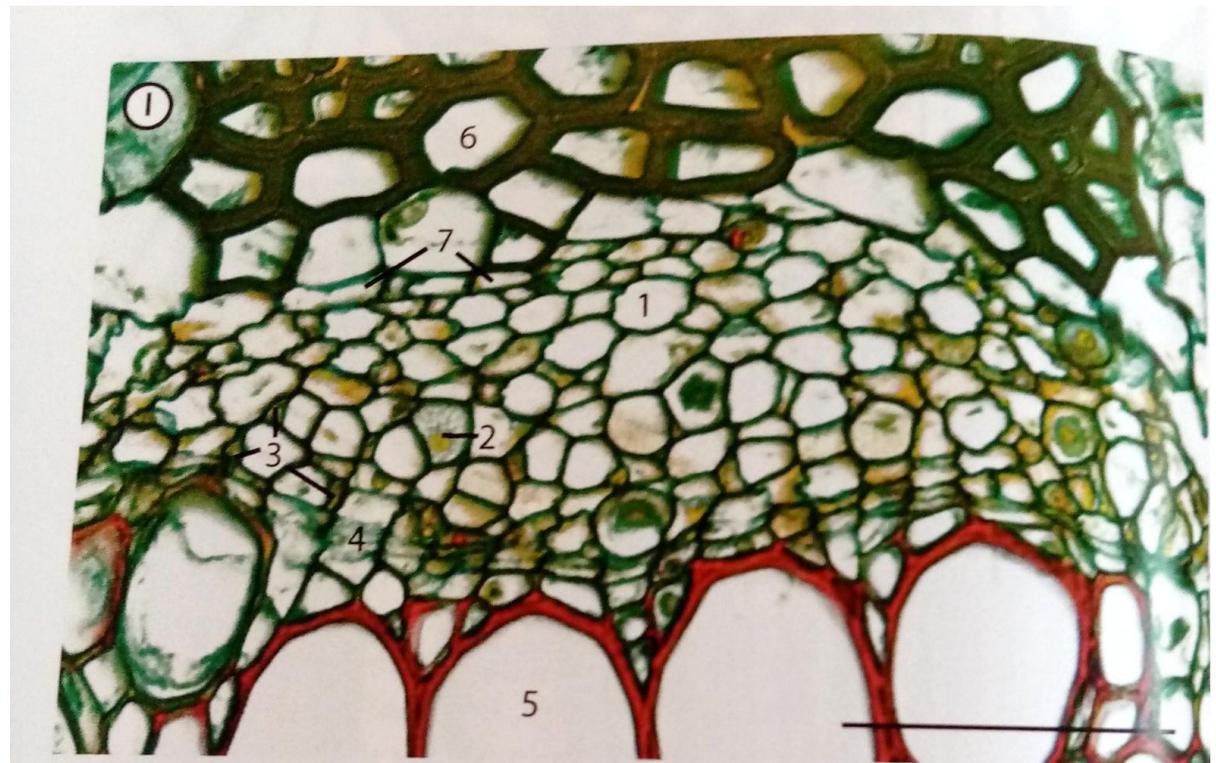
-**Fascio CONCENTRICO PERIFLOEMATICO**



(b)

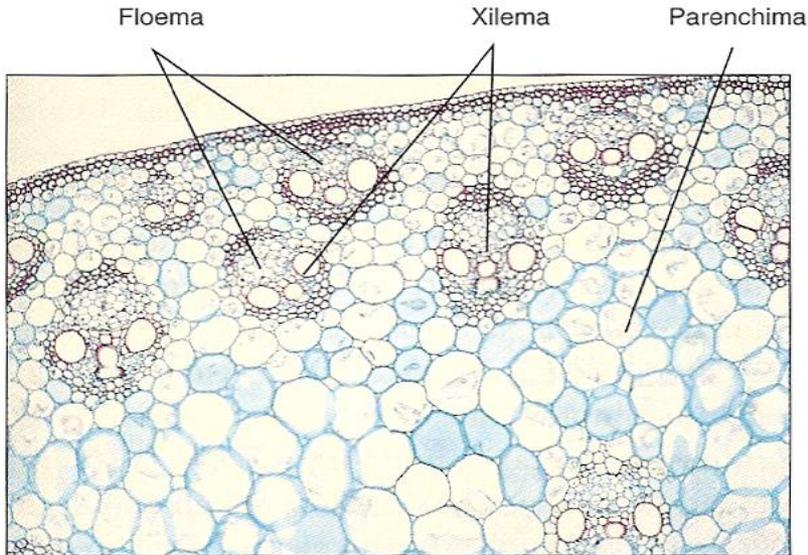
Fasci collaterali aperti

Gimnosperme e Angiosperme dicotiledoni che vanno incontro a crescita secondaria (quasi tutte)

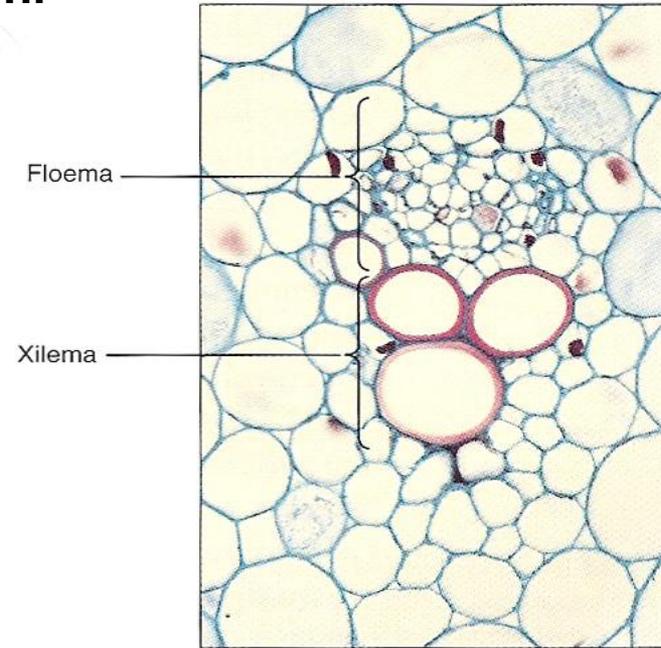


Fasci collaterali chiusi

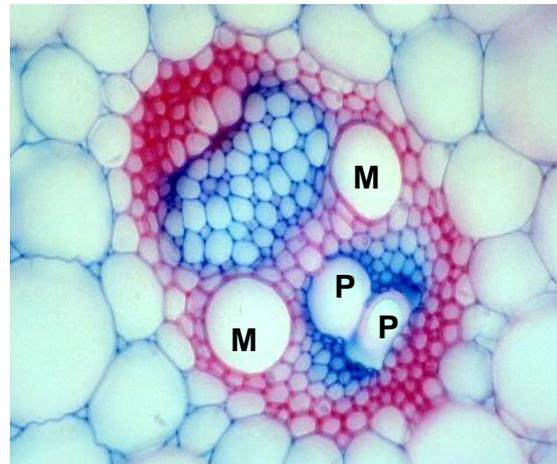
Angiosperme monocotiledoni



(c)

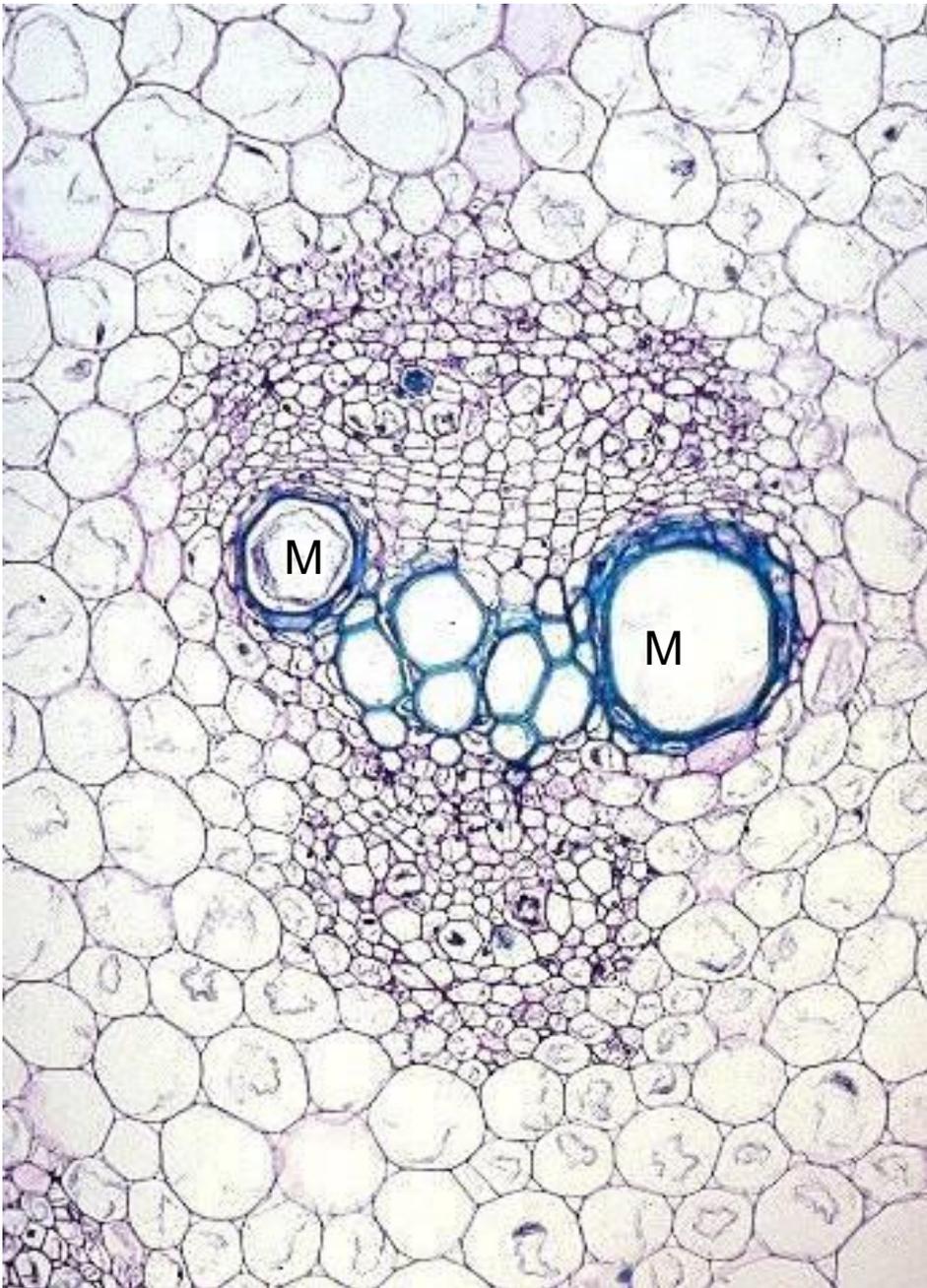


(d)



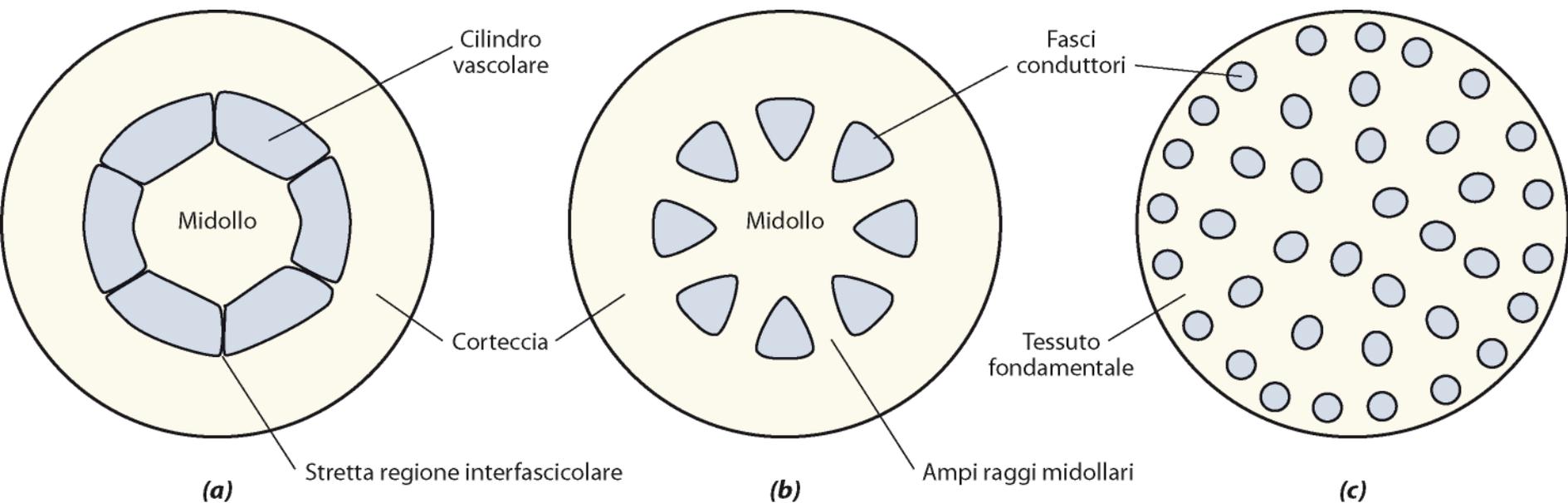
Fascio collaterale chiuso di *Zea mays*.

Da notare la **guaina sclerenchimatica** che circonda il fascio, i **tubi cribrosi** con le cellule compagne e la caratteristica forma del legno che avvolge parzialmente il libro per mezzo di due grosse trachee laterali facenti parte del **metaxilema (M)**.

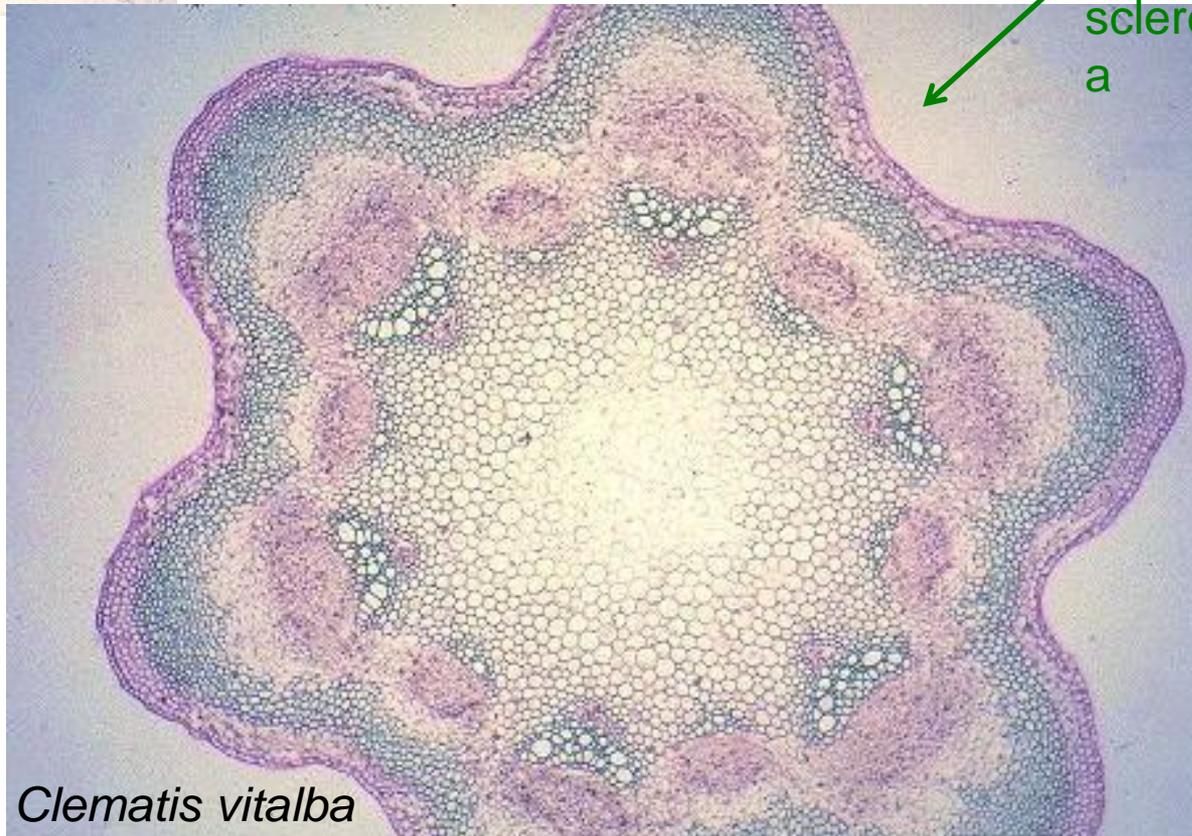
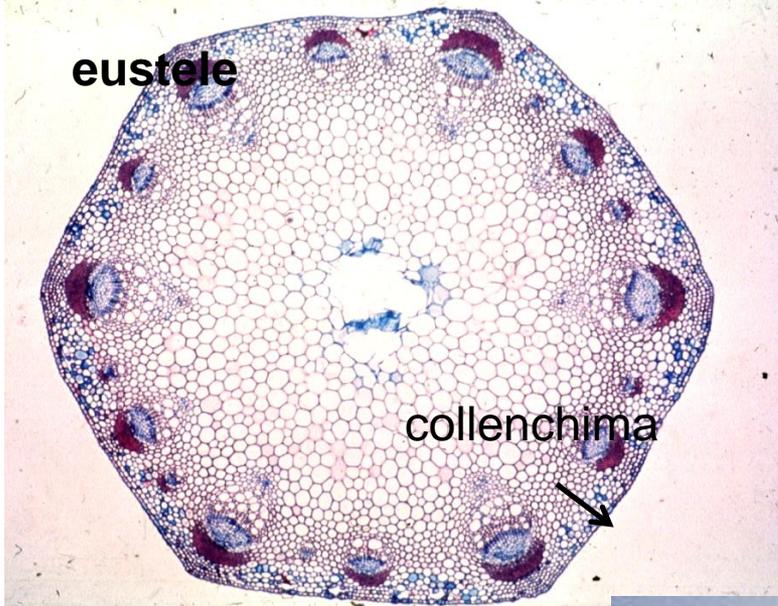


Fascio bicollaterale

Lo xilema si trova
tra **floema
esterno e floema
interno**. Il residuo
procambiale più
frequentemente
separa floema
esterno dallo
xilema



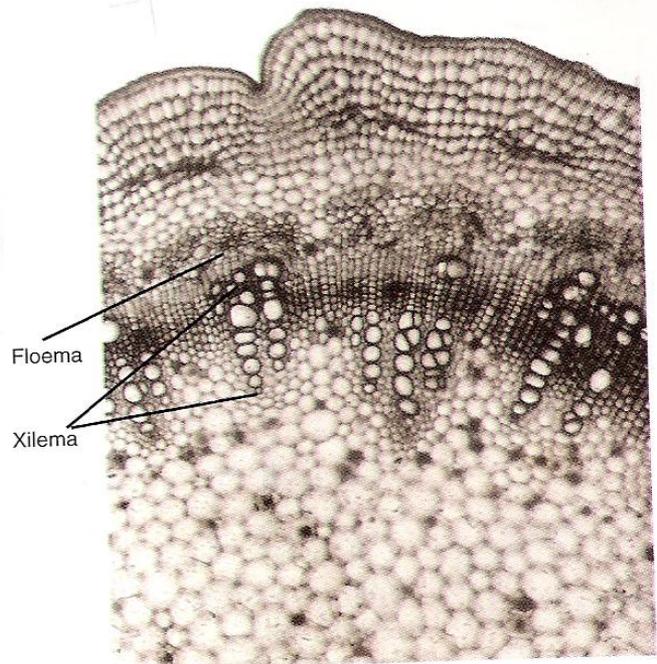
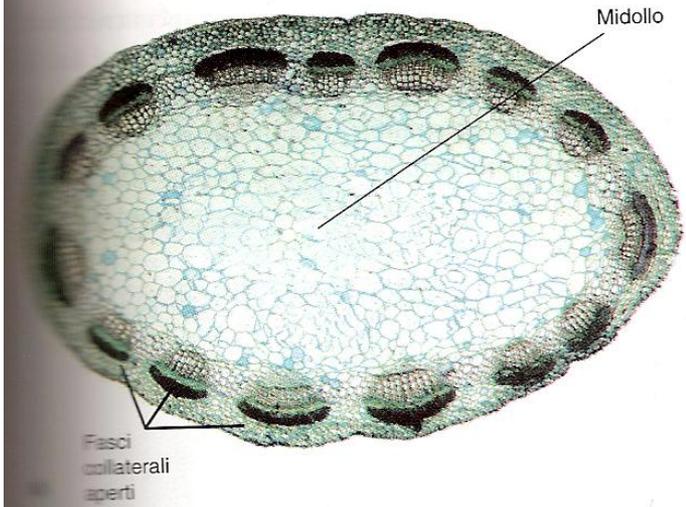
Tre tipi fondamentali di organizzazione stelare dei fusti primari



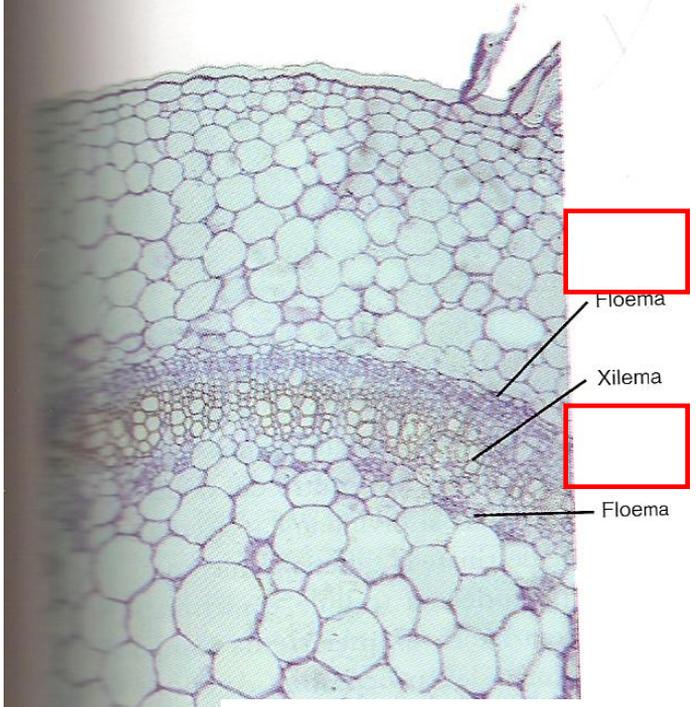
parenchima clorofilla
Anello di sclerenchima

Fusto di *Clematis vitalba*

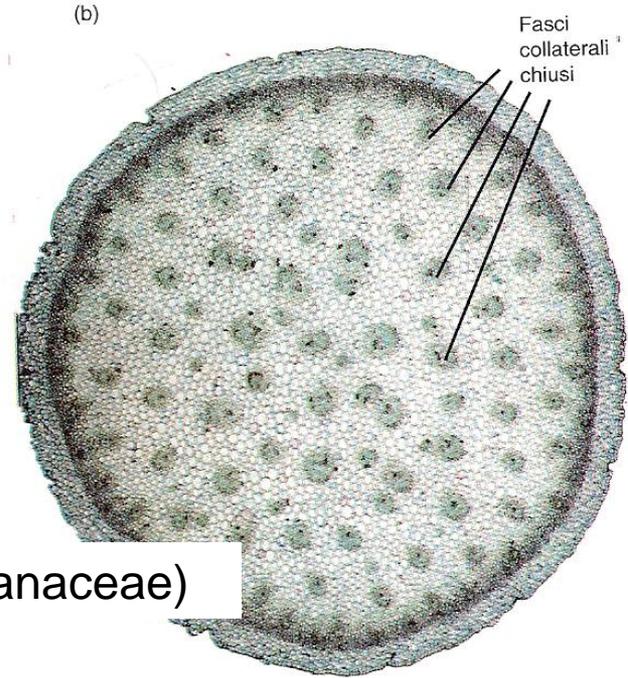
eustelete



Struttura primaria tipo *Tilia*: eustelete a fasci molto vicini, tipica del fusto primario delle piante arboree



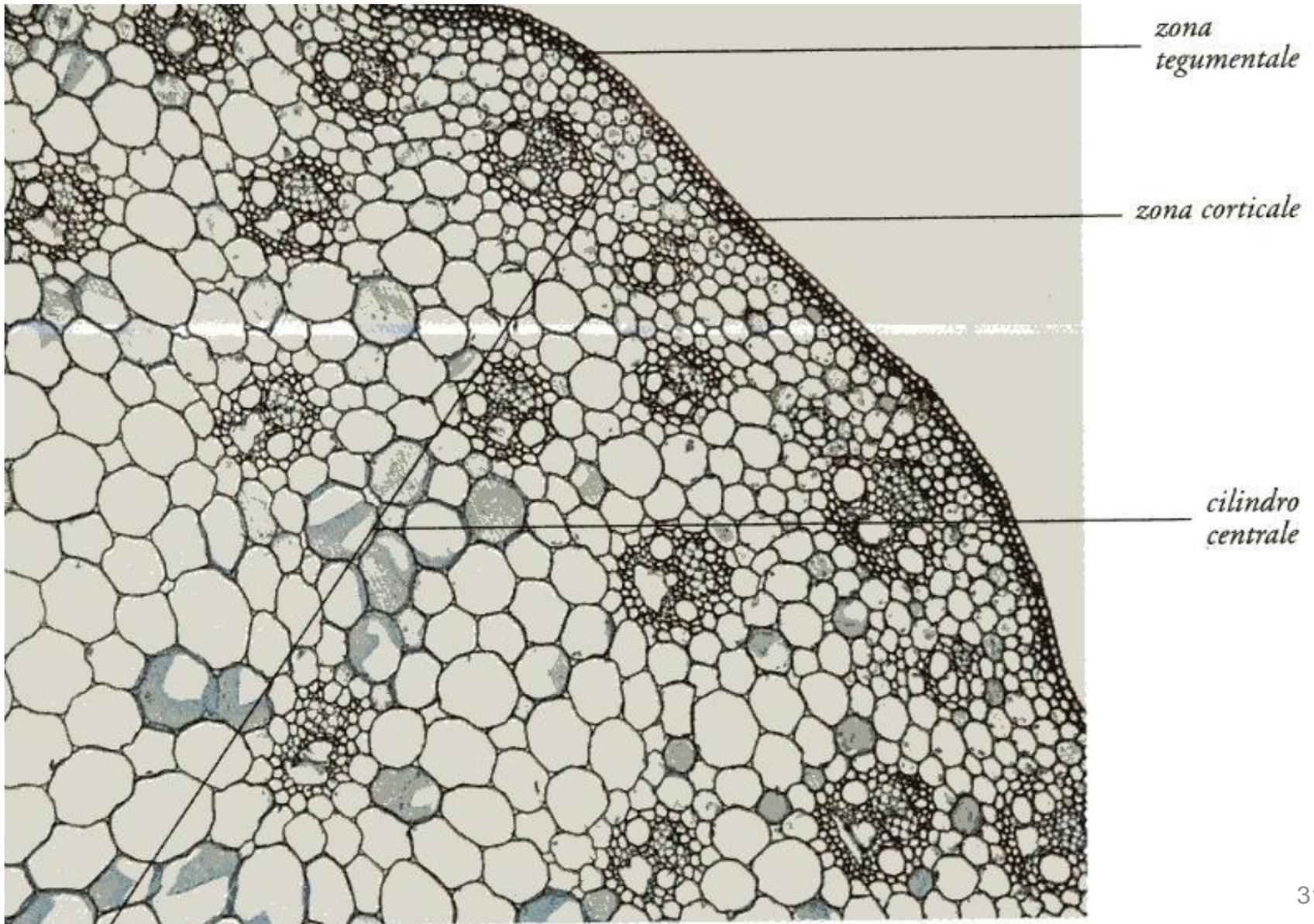
solenostele (fam. Solanaceae)

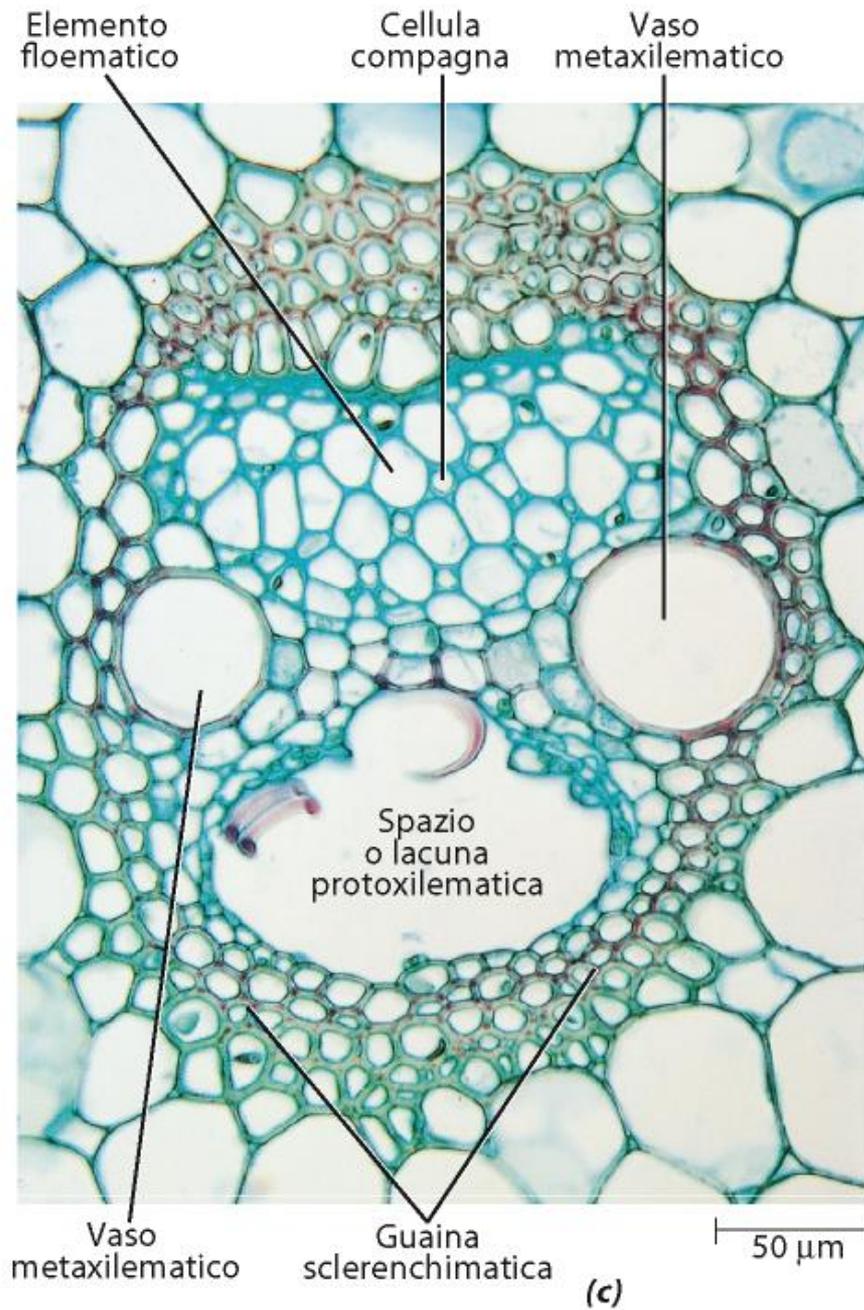


atactostele

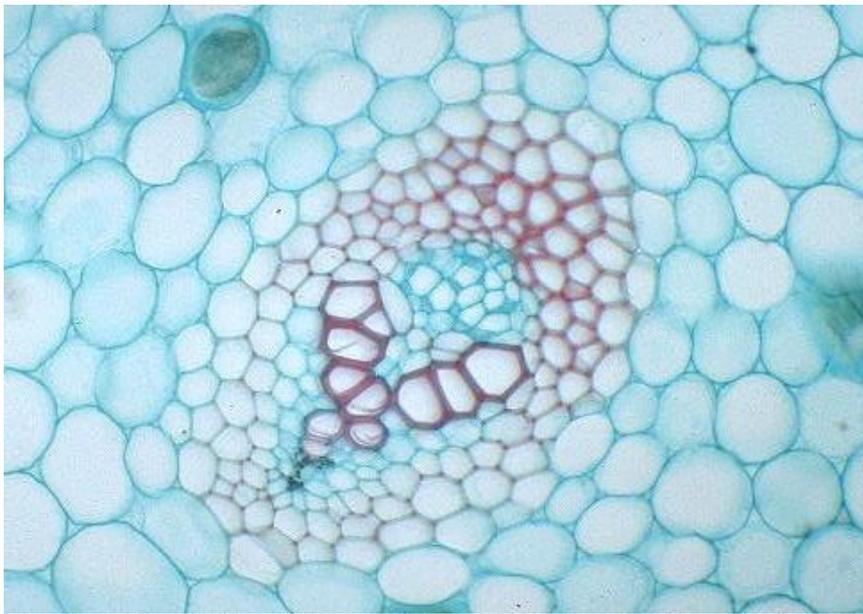
Figura 5.26 - (a) Eustelete di trifoglio in sezione trasversale. (b) Fasci (collaterali aperti) disposti a formare un anello

Fusto di monocotiledone ATACTOSTELE

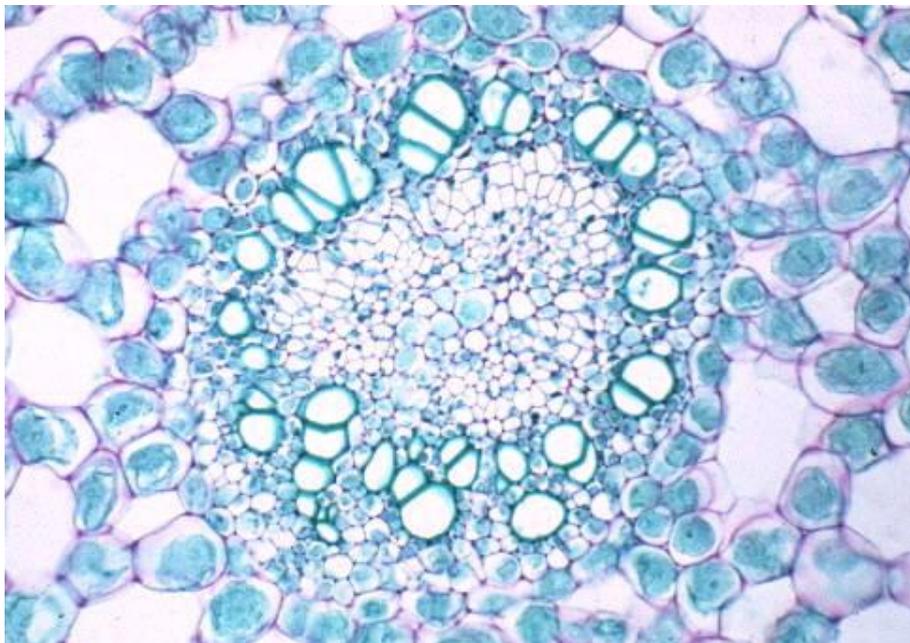




Fascio collaterale chiuso di Mais



Tipico **fascio collaterale chiuso** con lo xilema a forma di **V**.
Monocotiledone



Fascio concentrico perixilematico nel rizoma di *Acorus calamus* (Monocotiledoni).

Da notare, inoltre, la presenza di un **parenchima aerifero** (che ha anche funzioni di riserva) che rivela chiaramente il carattere idrofita di questa pianta.

Fusto di Mais

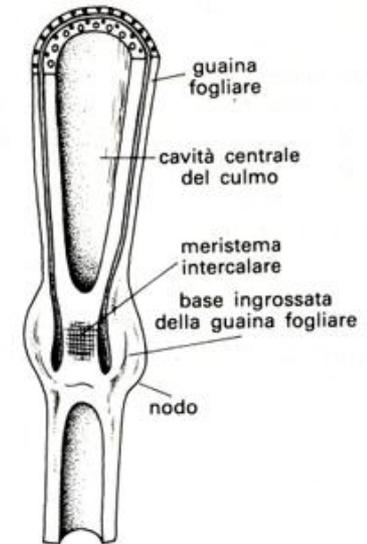
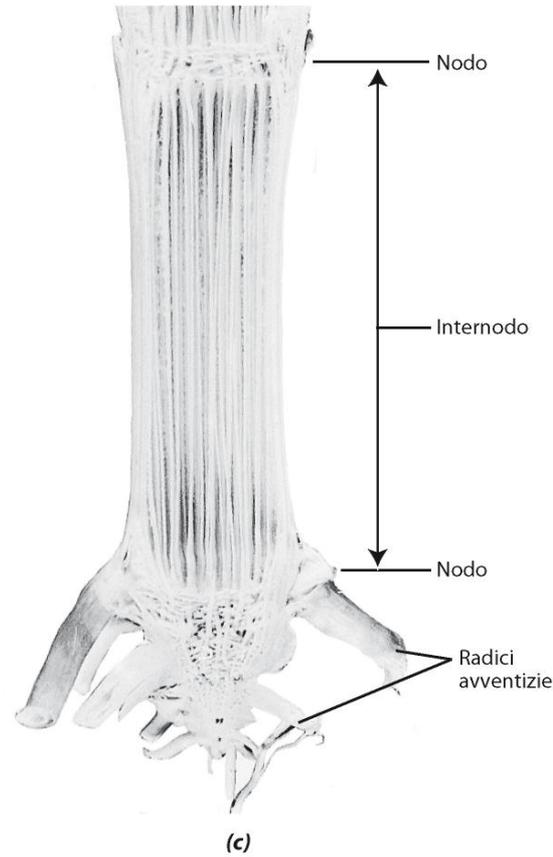
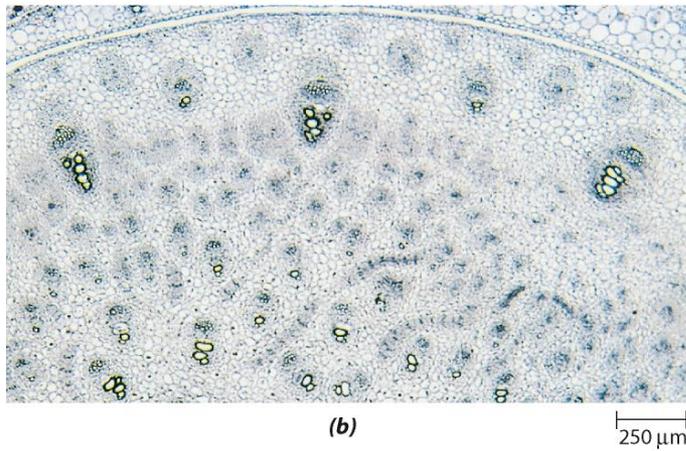
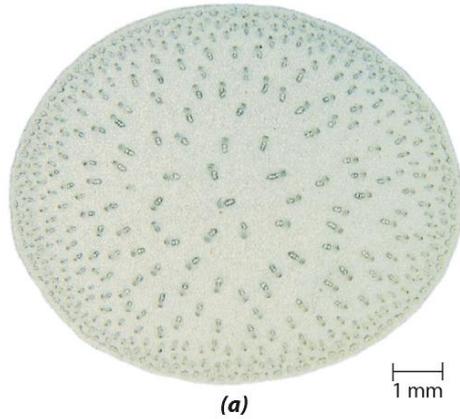
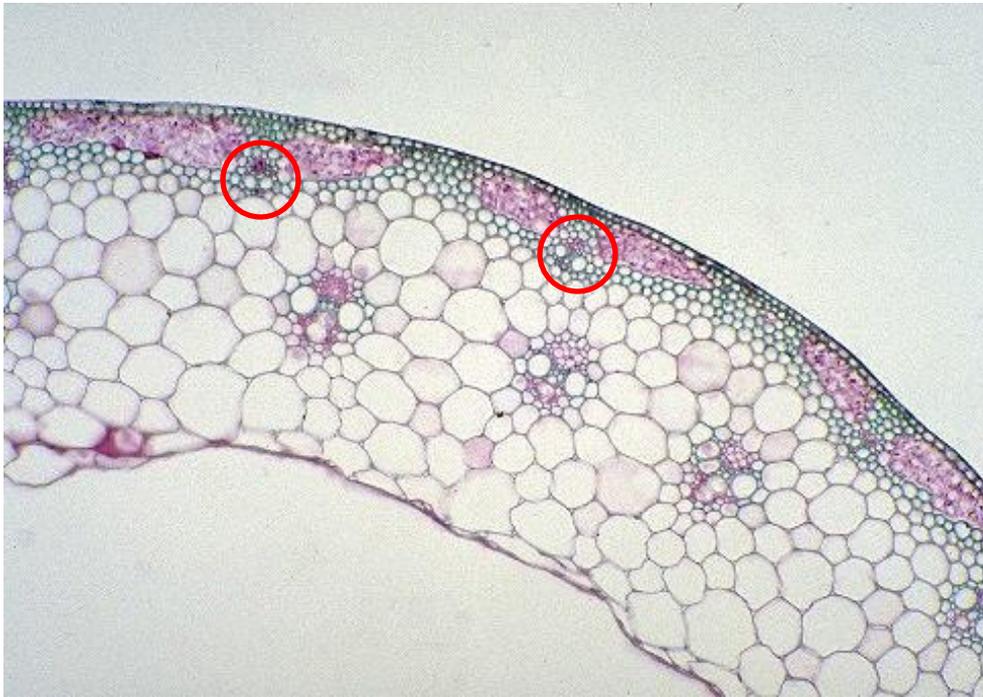
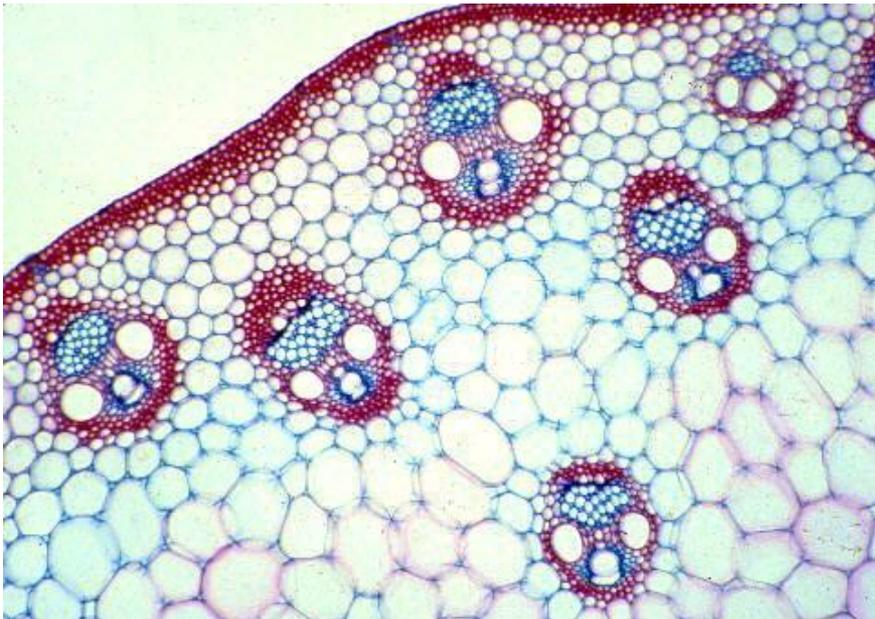


Fig. 8.28 • Sezione schematica del fusto di una graminacea (culmo) in corrispondenza di un nodo. In questa zona il fusto non è cavo ed è particolarmente sottile e delicato per la presenza del meristema intercalare. La fragilità del fusto è compensata dall'ingrossamento della guaina della foglia che si inserisce in quel punto. Questi ingrossamenti delle guaine fogliari danno ai culmi delle graminacee il caratteristico aspetto «nodoso».



Sezione trasversale a livello dell'internodo del fusto di *Secale* sp. (Monocotiledoni). Esempio di fusto cavo (culmo**).** Variante del modello atactostelico: i fasci sono disposti su due circonferenze concentriche (quelli della cerchia periferica sono più piccoli)

Da notare, a livello sottoepidermico, le isole di parenchima clorofilliano tra le aree sclerenchimatiche



Fusto di *Zea mays*

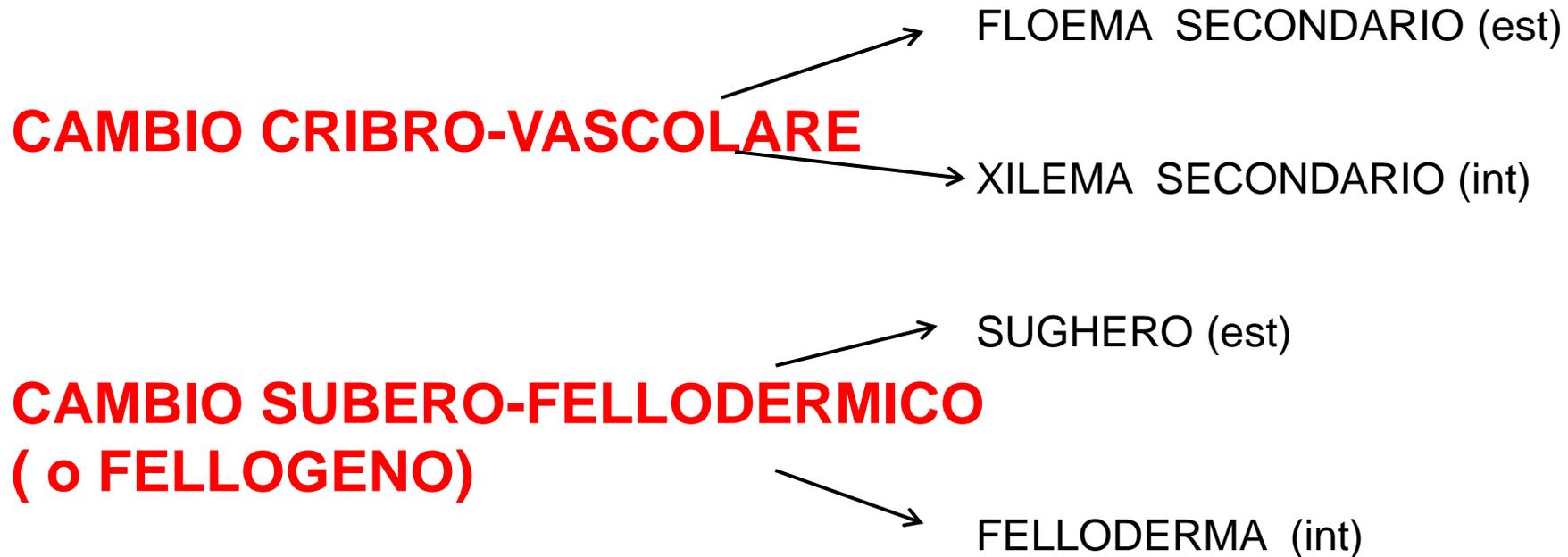
Altro esempio di **struttura atactostelica**, con i fasci cribrovascolari che si spingono a ridosso dell'epidermide. Nelle graminacee la parete tangenziale esterna delle cellule epidermiche è silicizzata

**La transizione a struttura
secondaria nel fusto di
Angiosperme dicotiledoni e
Gimnosperme**

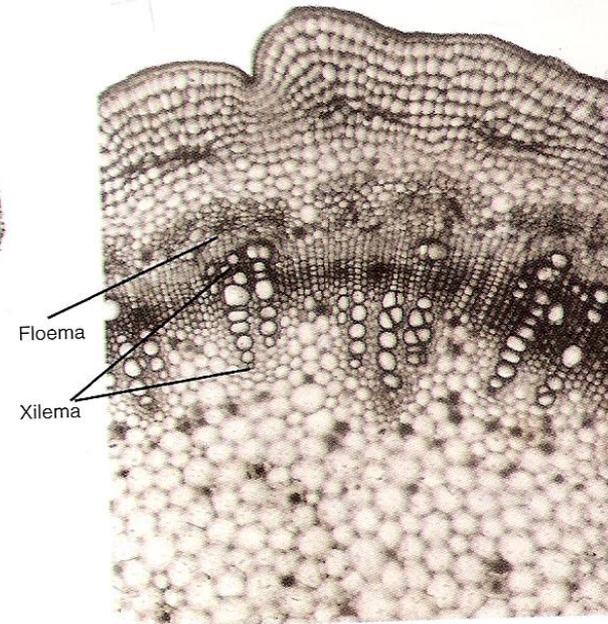
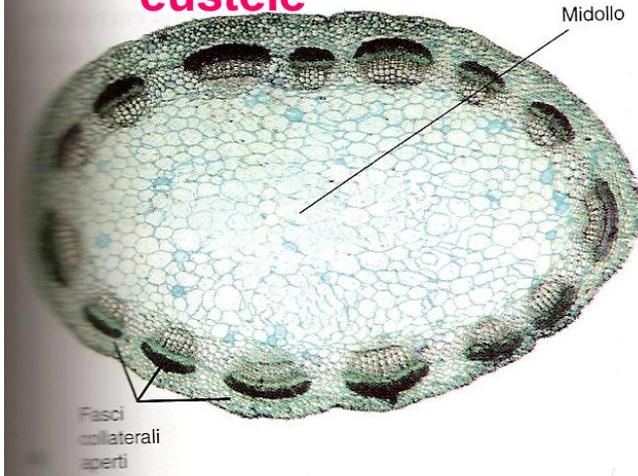
Una pianta “legnosa” è formata dalla combinazione di tessuti primari e secondari. Le regioni terminali del fusto e delle radici così come le foglie, i fiori ed i frutti fanno parte della crescita primaria. La crescita secondaria si realizza nei fusti e nelle radici.

Attualmente un vero accrescimento secondario è presente in tutte le Gimnosperme ed in molte Dicotiledoni, è invece assente nelle Monocotiledoni e nelle Felci.

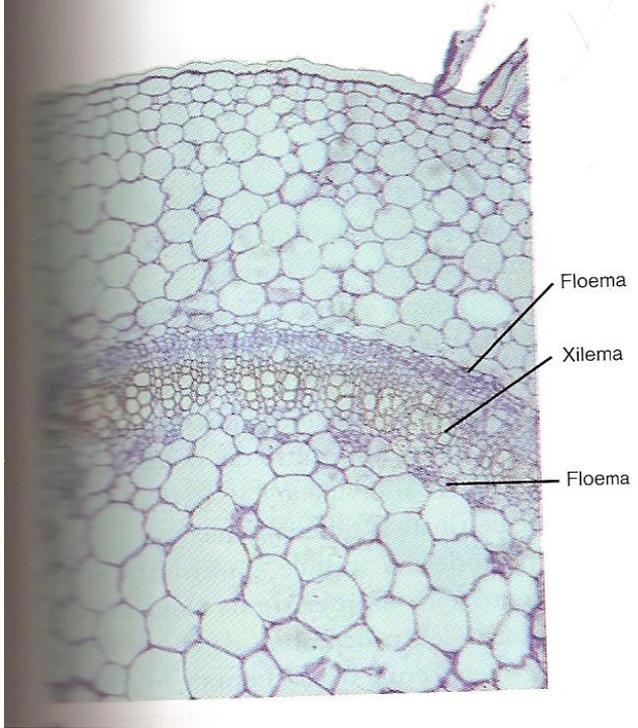
Nelle piante dotate di eustele l'attività di due **meristemi secondari** consente il passaggio alla struttura secondaria del fusto:



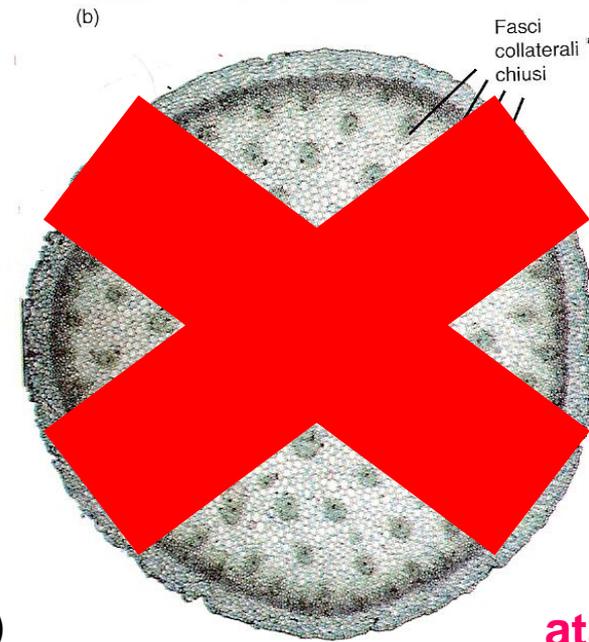
eustele



Struttura primaria tipo *Tilia*: eustele a fasci molto vicini, tipica del fusto primario di alcune piante arboree

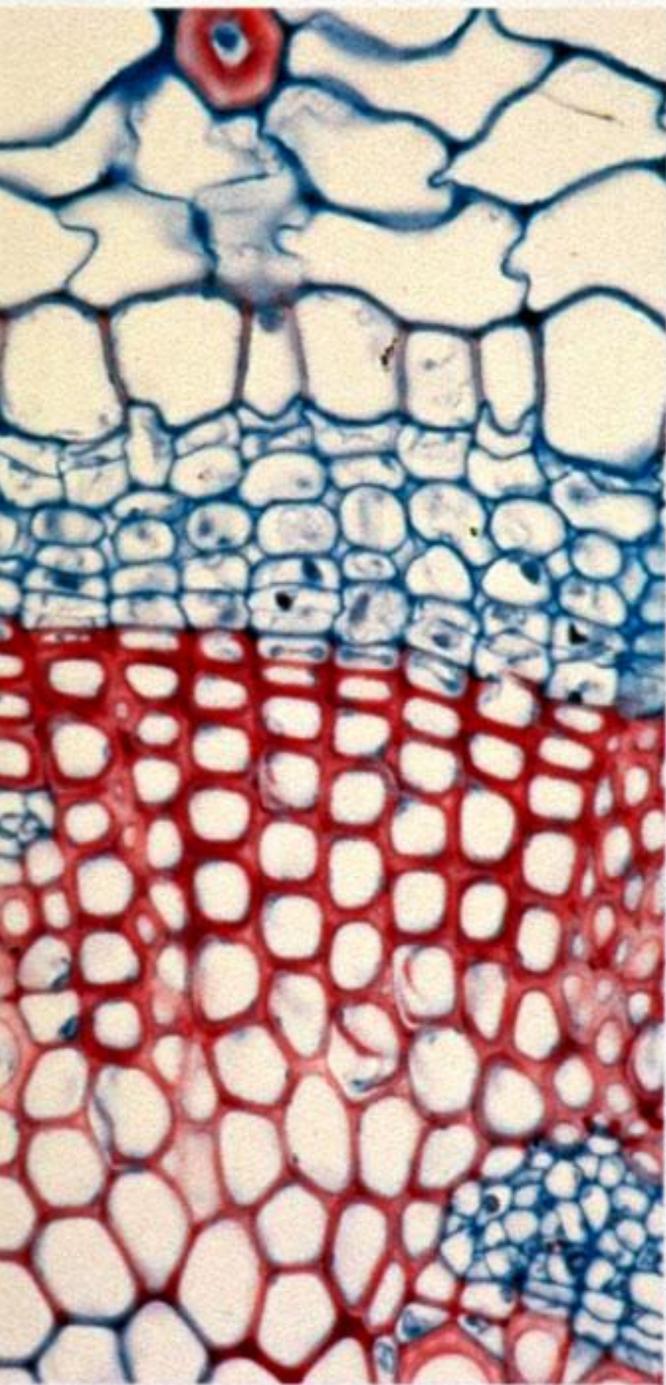


solenostele (fam. Solanaceae)



atactostele

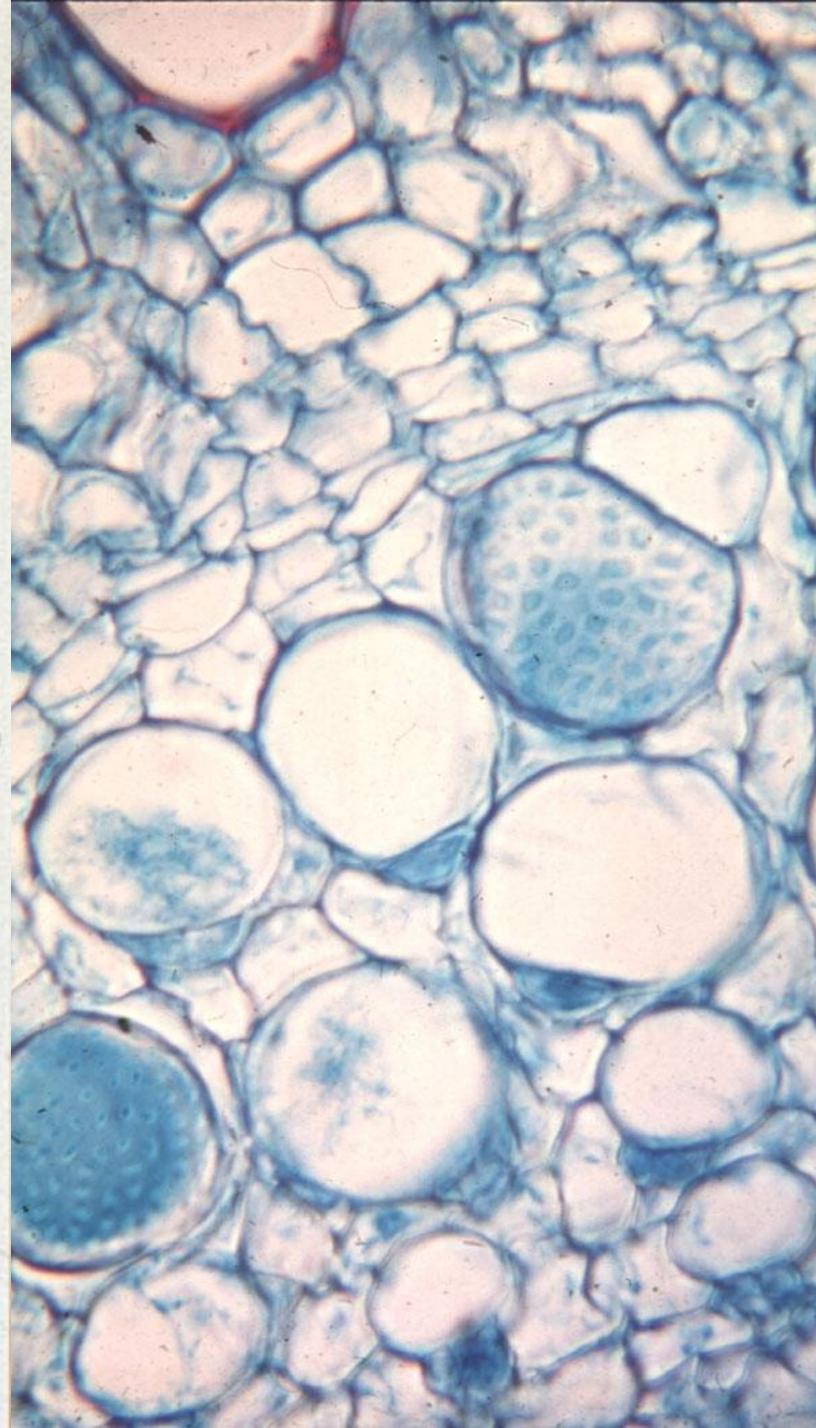
- > Il passaggio dalla struttura primaria alla secondaria non avviene contemporaneamente per la zona interna ed esterna del fusto (di solito si forma prima il cambio cribrovascolare (xilema II e floema II) e poi quello subero-fellodermico (sughero e felloderma) .**
- > La crescita secondaria porta alla distruzione di gran parte dei tessuti primari del fusto.**



(g)

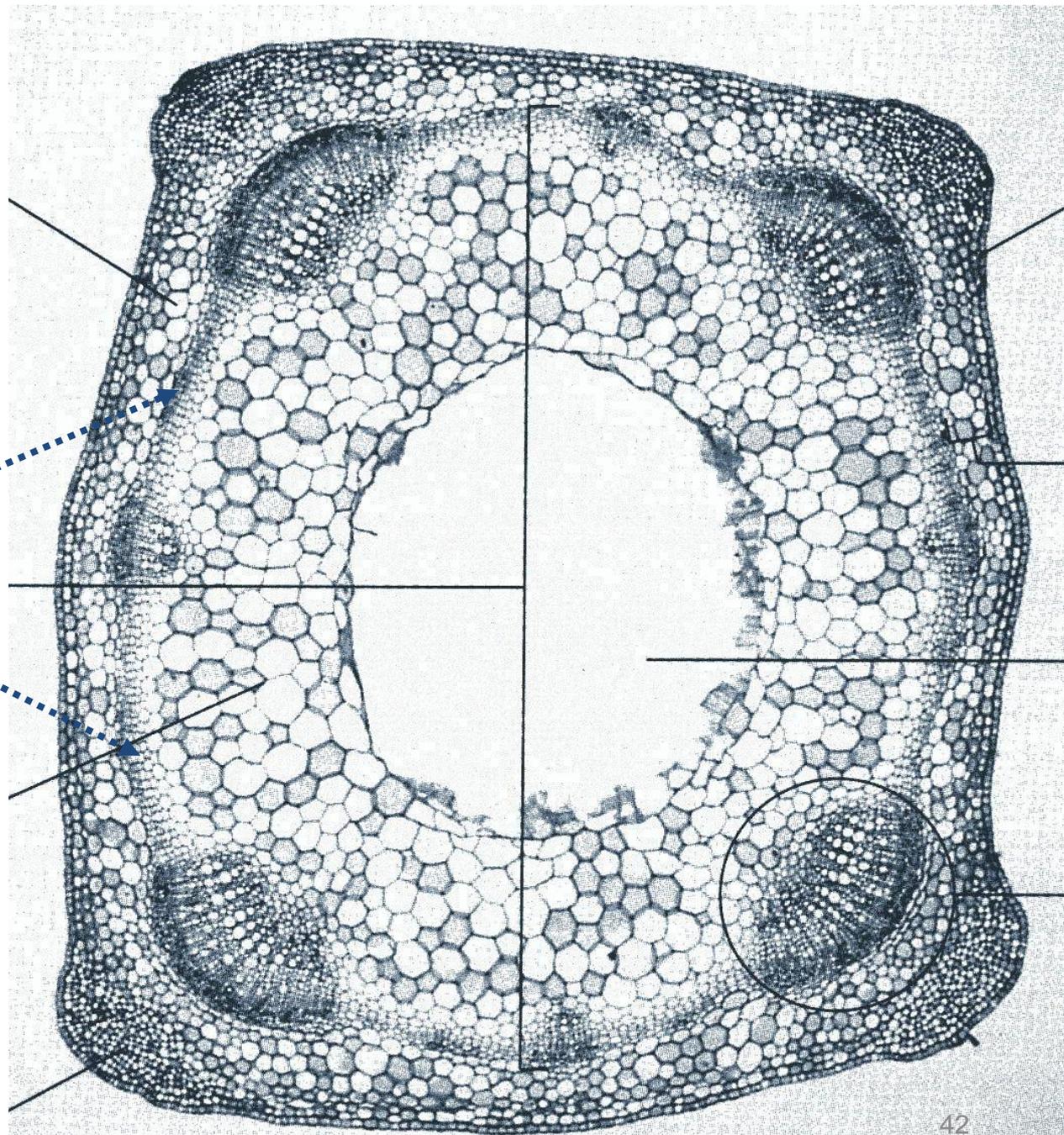
} Cells are still dividing

} Cells have stopped dividing and are differentiating



Fusto di dicotiledone

cambio



Il Cambio cribrovascolare

Il cambio cribrovascolare è formato da cellule meristematiche più grandi rispetto alle altre cellule meristematiche, e con vacuolo.

Come detto, il cambio cribro-vascolare è costituito da **due tipi di cellule**, **iniziali fusiformi**, allungate e affusolate, e **iniziali dei raggi (o iniziali radiali)**, più piccole e corte.

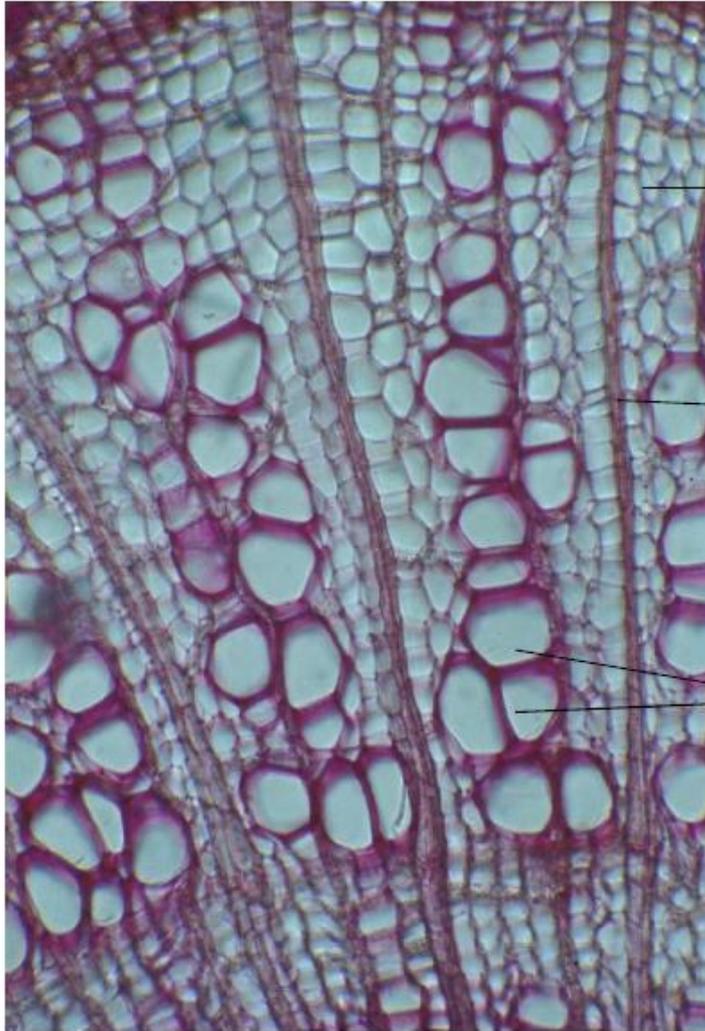
Il cambio ha attività **dipleurica** cioè forma cellule diverse (tessuti diversi) sui due lati.

La struttura del **legno delle angiosperme** , **legno ETEROXILO**, è molto eterogenea per la presenza di diversi tipi cellulari.

Trachee, tracheidi, fibre e cellule parenchimatiche.

I **raggi midollari** del legno delle angiosperme sono molto più grandi di quelli delle gimnosperme.

Legno eteroxilo



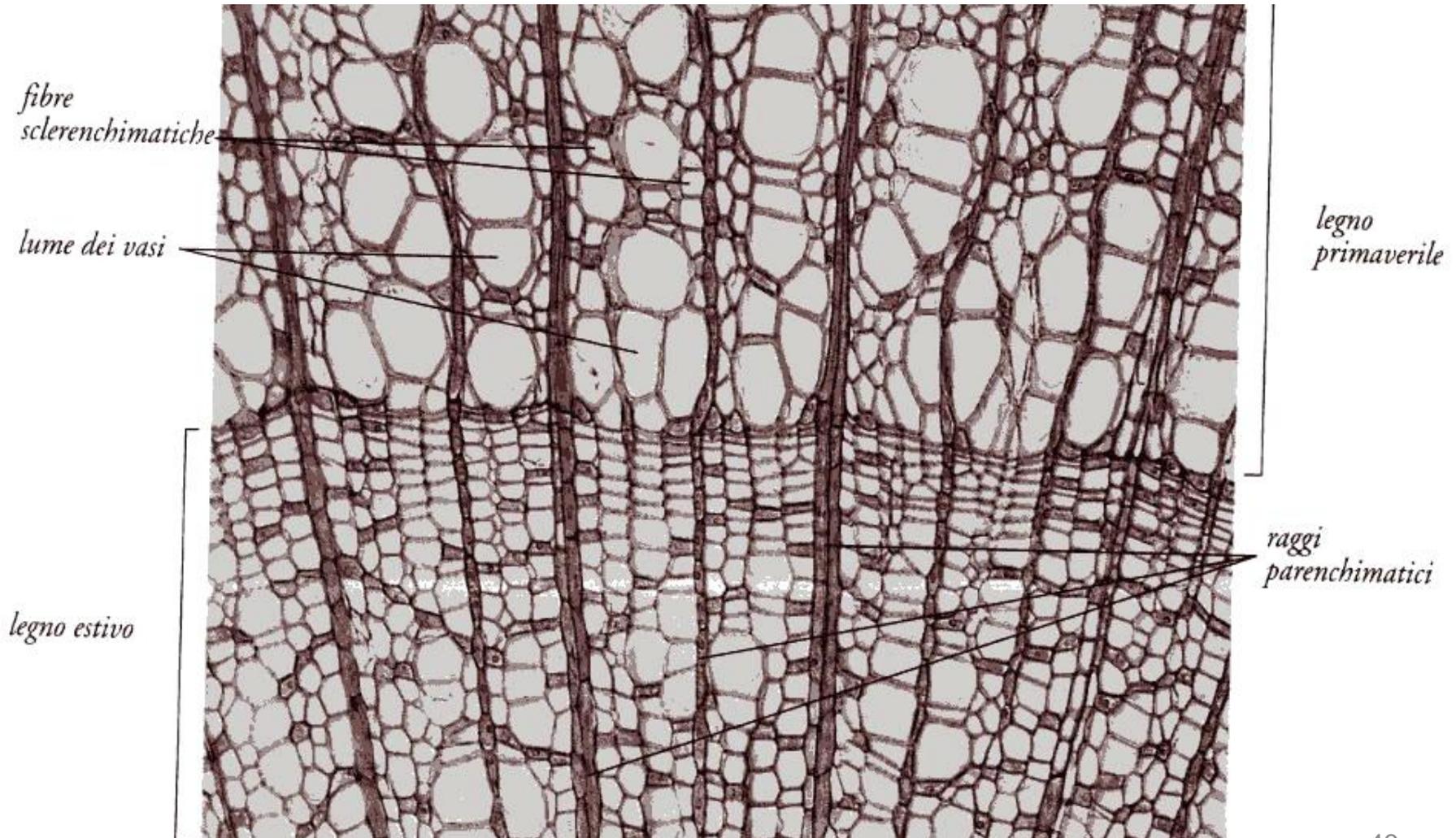
Legno eteroxilo (angiosperme)

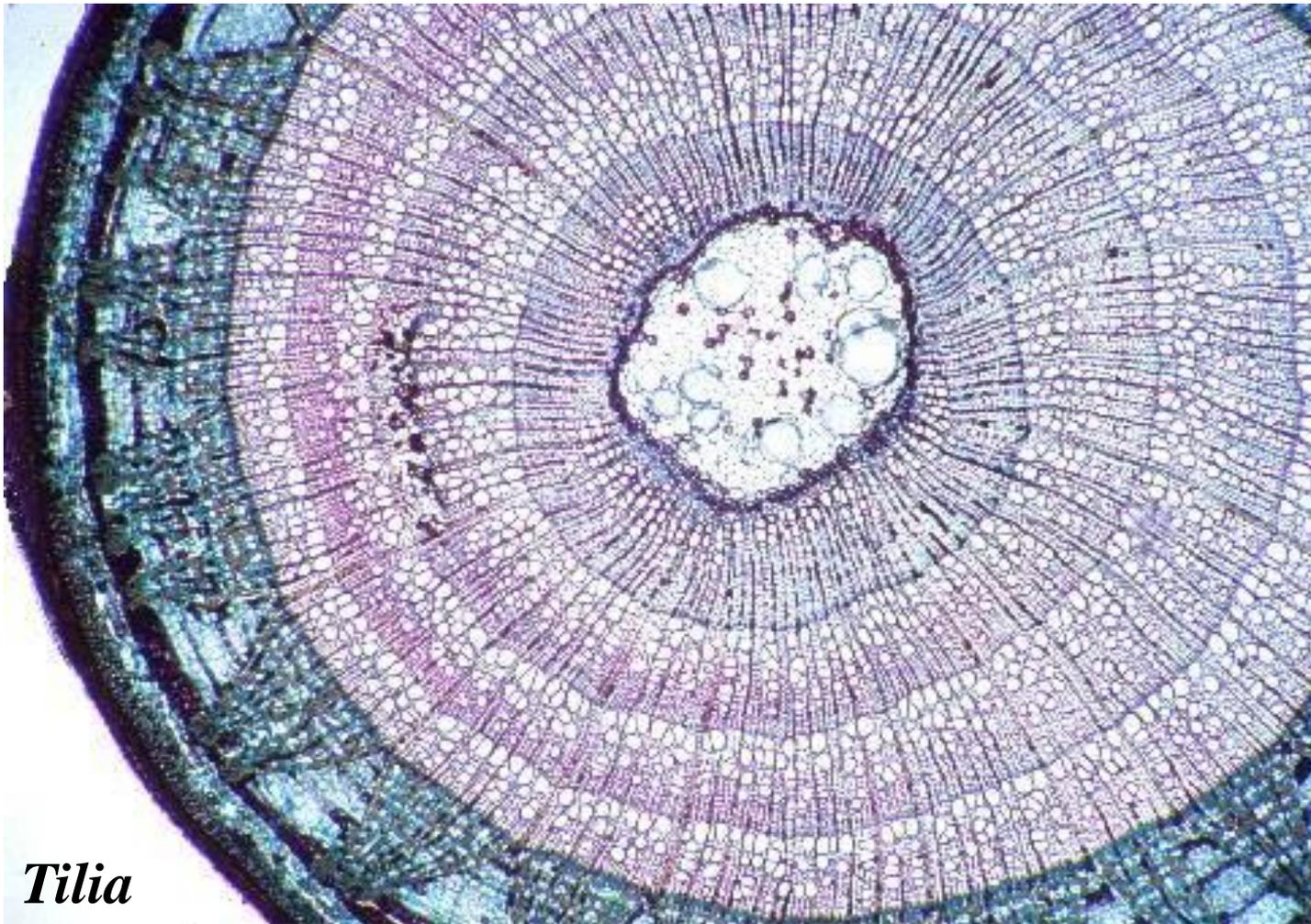
parenchima del
legno riserva temporanea
di acqua

raggio midollare
cellule parenchimatiche
in cui si accumulano
carboidrati o altre sostanze
di riserva

vasi

Legno eteroxilo

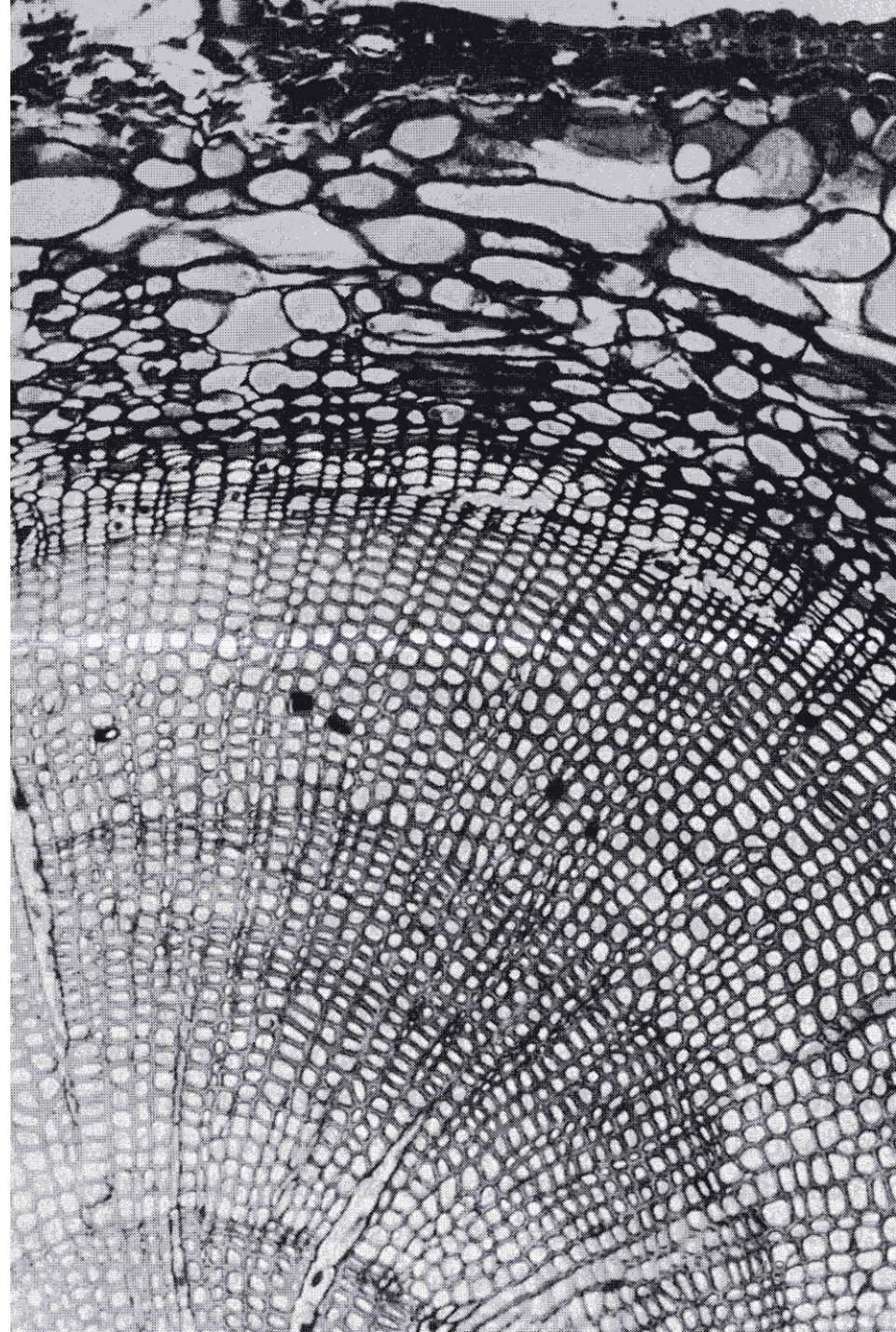




Tilia

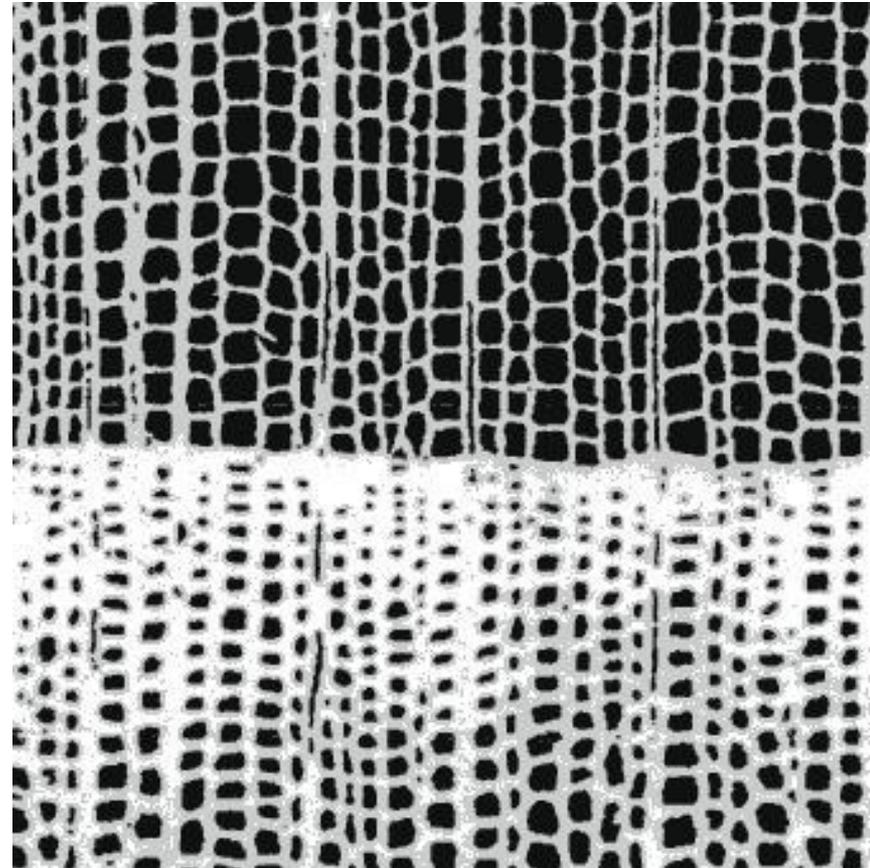
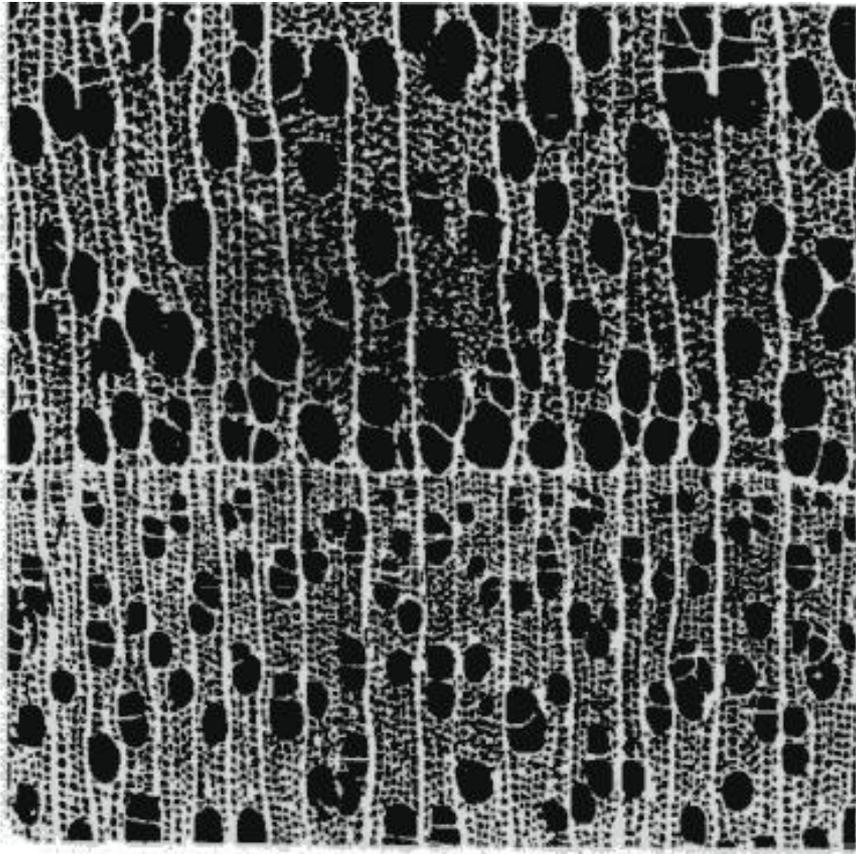
Legno omoxilo delle Gimnosperme

- composizione più omogenea rispetto al legno eteroxilo
- costituito da **fibrotracheidi** (sostegno meccanico e conduzione)
- **raggi midollari uniseriati** (il cui spessore è costituito da un'unica fila di cellule; sono multiseriati solo se contengono un canale resinifero)



Ricapitolando

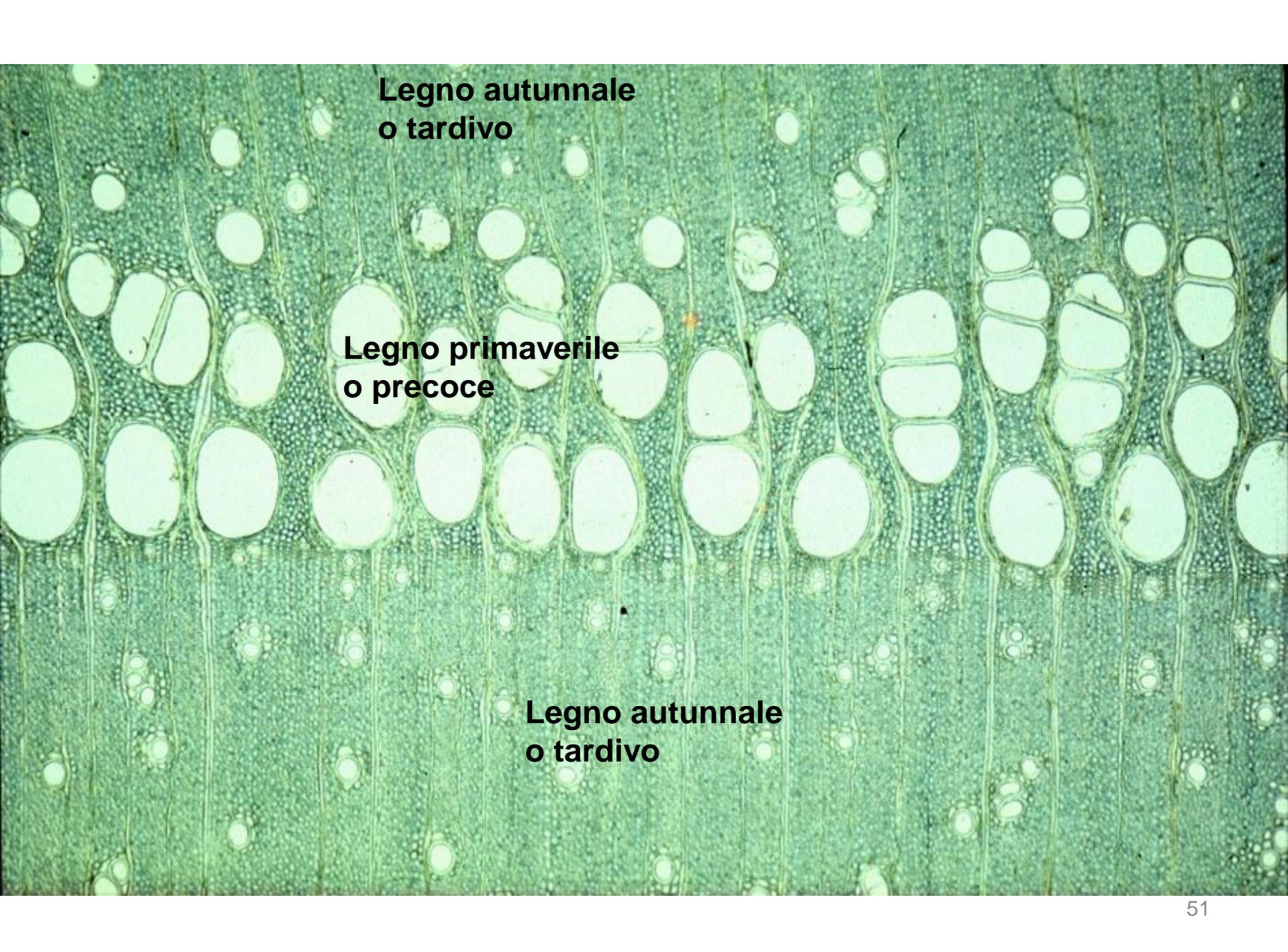
Legno eteroxilo ed omoxilo



L'attività periodica del cambio cribro-vascolare, nelle regioni temperate è legata alle stagioni e determina un aumento diametrico del fusto dovuto principalmente alla crescita del legno II, anelli di crescita.

Se uno strato di legno II rappresenta l'attività del cambio cribrovascolare di una stagione si chiama *cerchia annuale*.

Ogni cerchia annuale è formata da legno precoce con un'elevata percentuale di vasi ampi e legno tardivo o autunnale con elementi xilematici dal diametro ridotto.



**Legno autunnale
o tardivo**

**Legno primaverile
o precoce**

**Legno autunnale
o tardivo**

Nel floema secondario non si osservano andamenti stagionali come per lo xilema.

Il floema secondario è attivo per meno di un anno. Solo lo strato più interno del floema (ossia il più recente) è attivo nella conduzione.

Libro II°

Cellule
del raggio
parenchimatico
dilatato

Raggi
del floema

Raggi
dello xilema



} Scorza

} Corteccia

} Floema
non funzionante

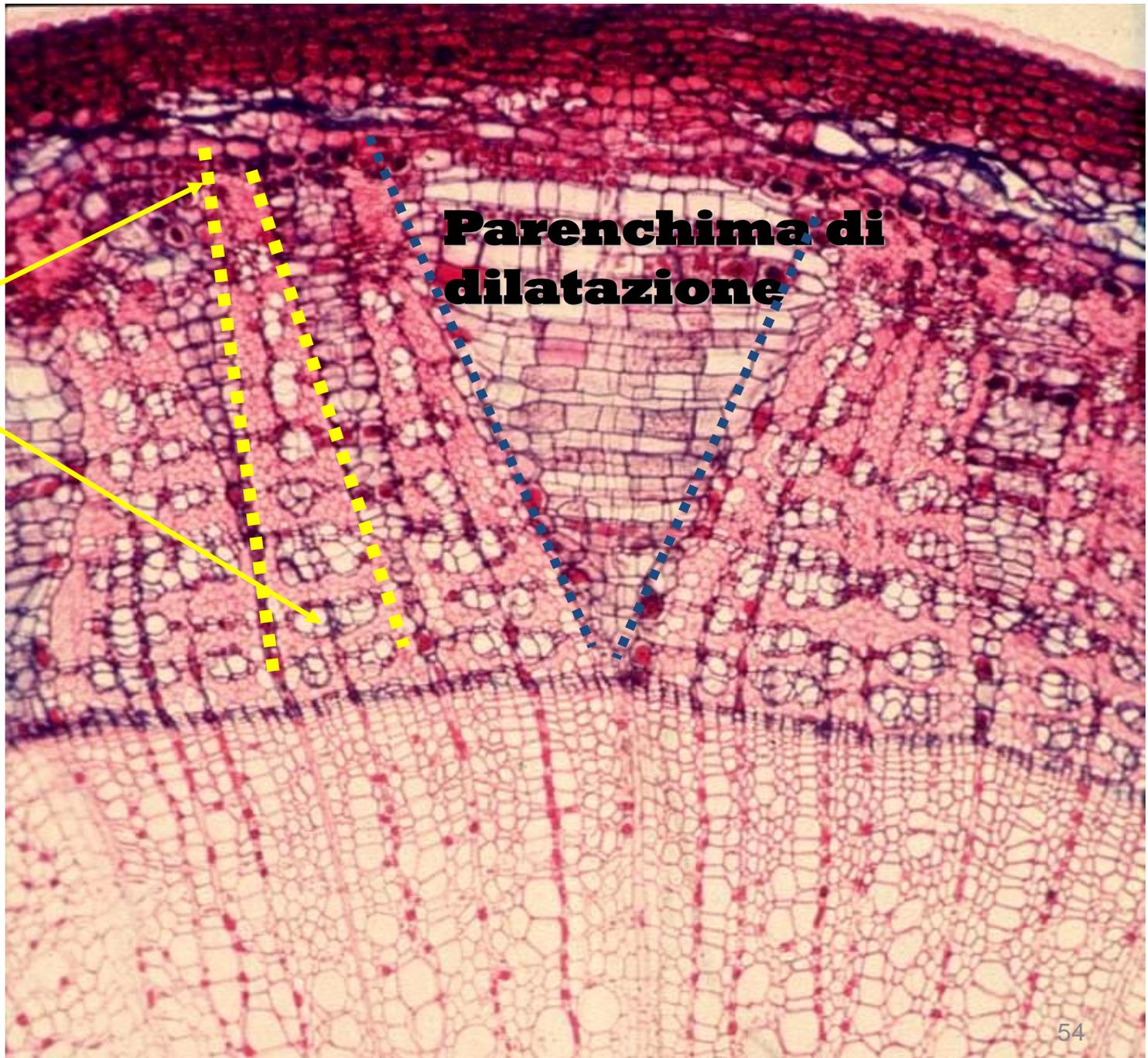
} Floema funzionante

} Cambio

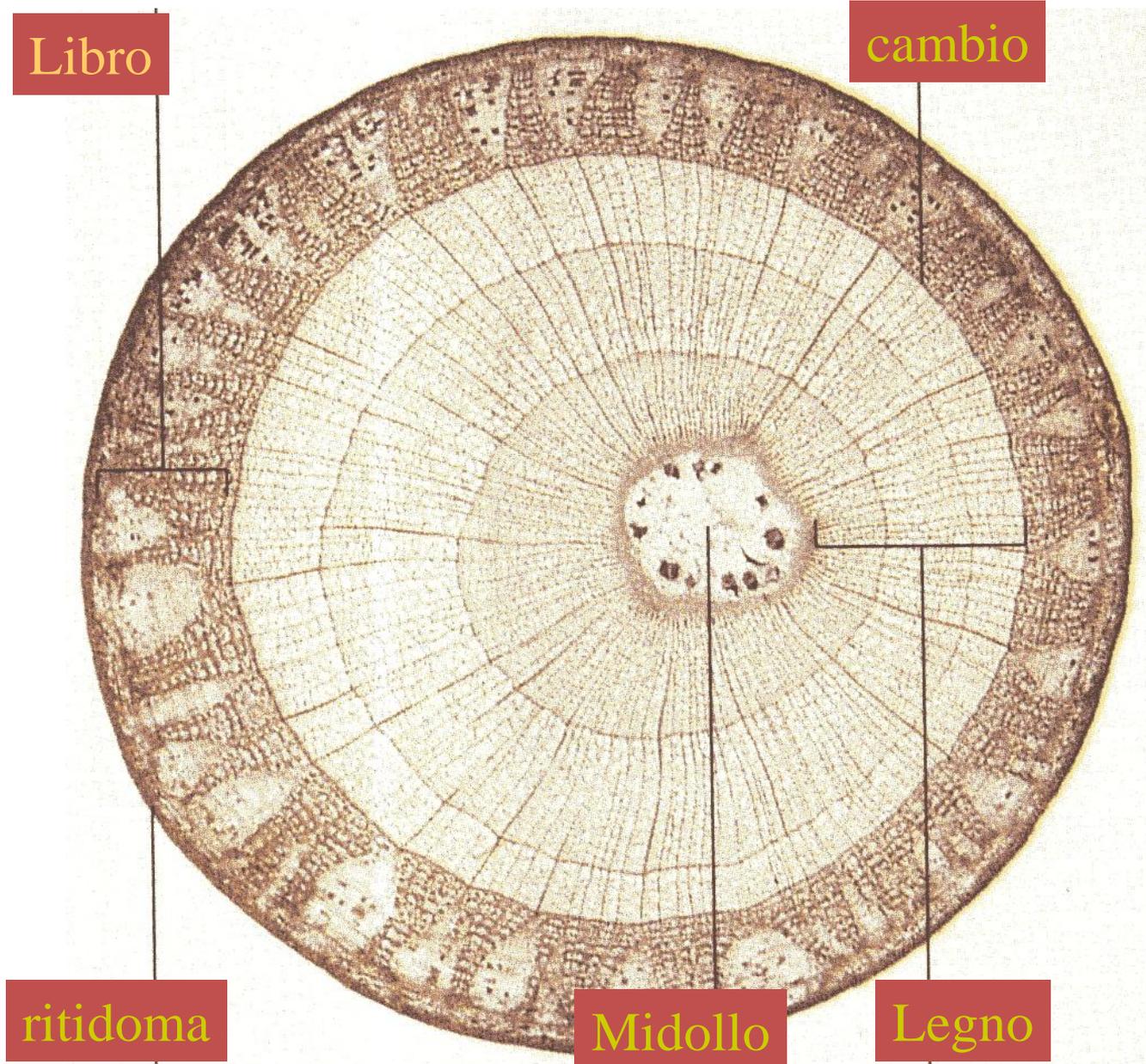
} Xilema
secondario

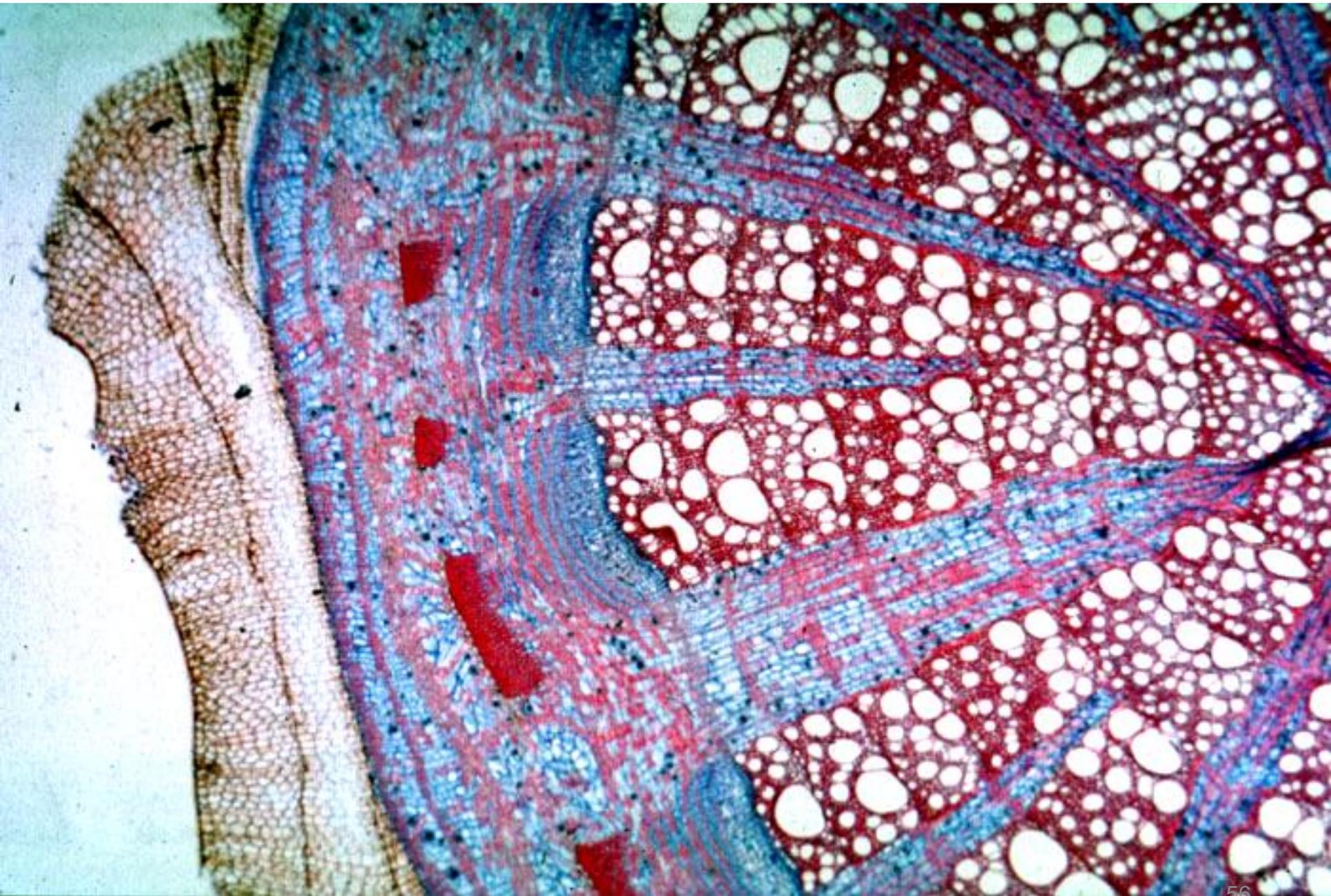
Libro II

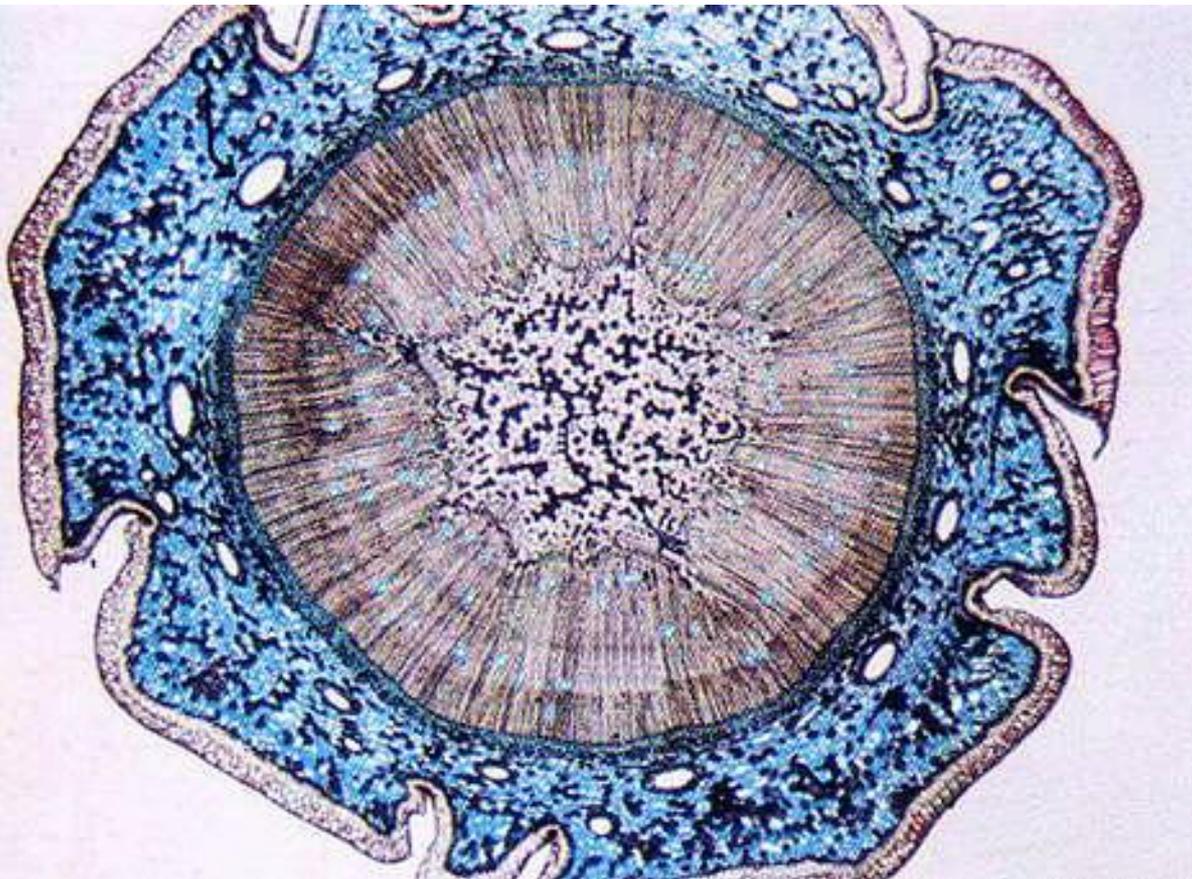
I raggi del floema si dilatano verso l'esterno, per aggiunta di nuove cellule, derivanti da divisioni anticlinali delle cellule parenchimatiche che li formano



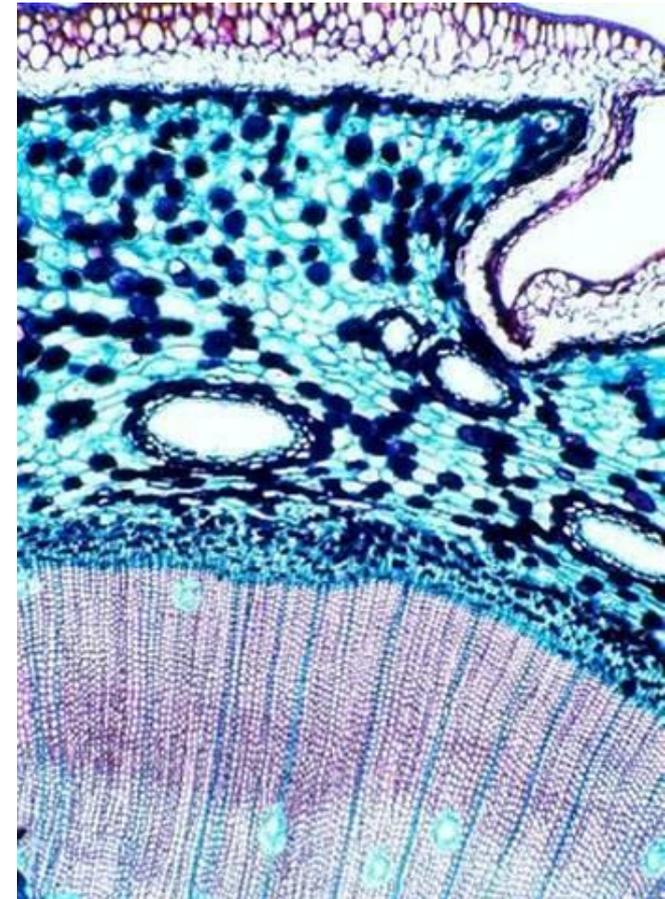
Struttura II^a



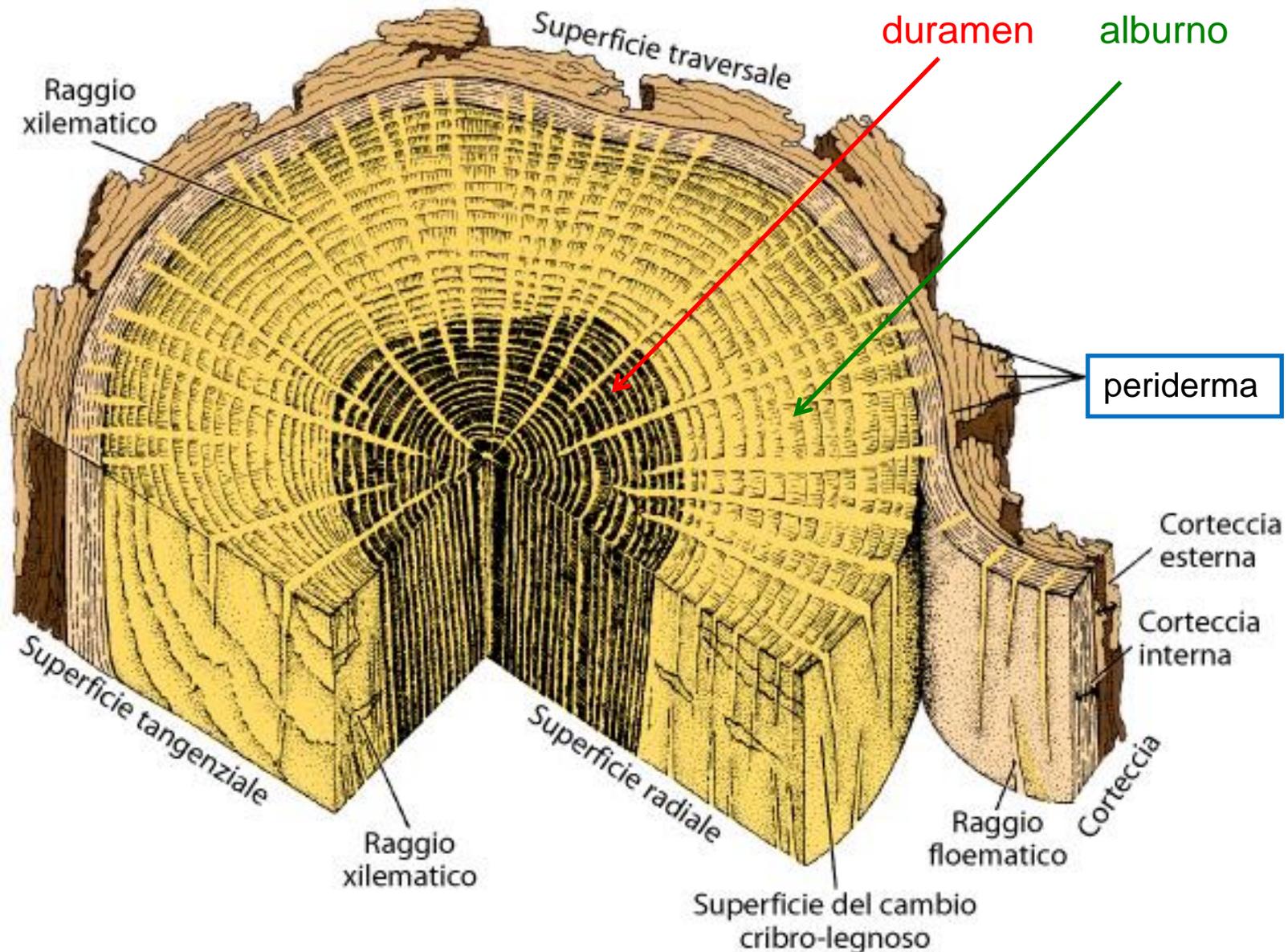




Gimnosperma (Pinus)



Dall'esterno verso l'interno si nota: un **periderma** in formazione; una **corteccia** (primaria) ancora estesa; un anello di **libro secondario**; il **legno secondario omoxilo**, con numerosi **raggi midollari uniseriati**; numerosi **canali resiniferi** e **cellule con inclusi** (resine, tannini) nella corteccia e nel cilindro centrale; un **parenchima midollare**.

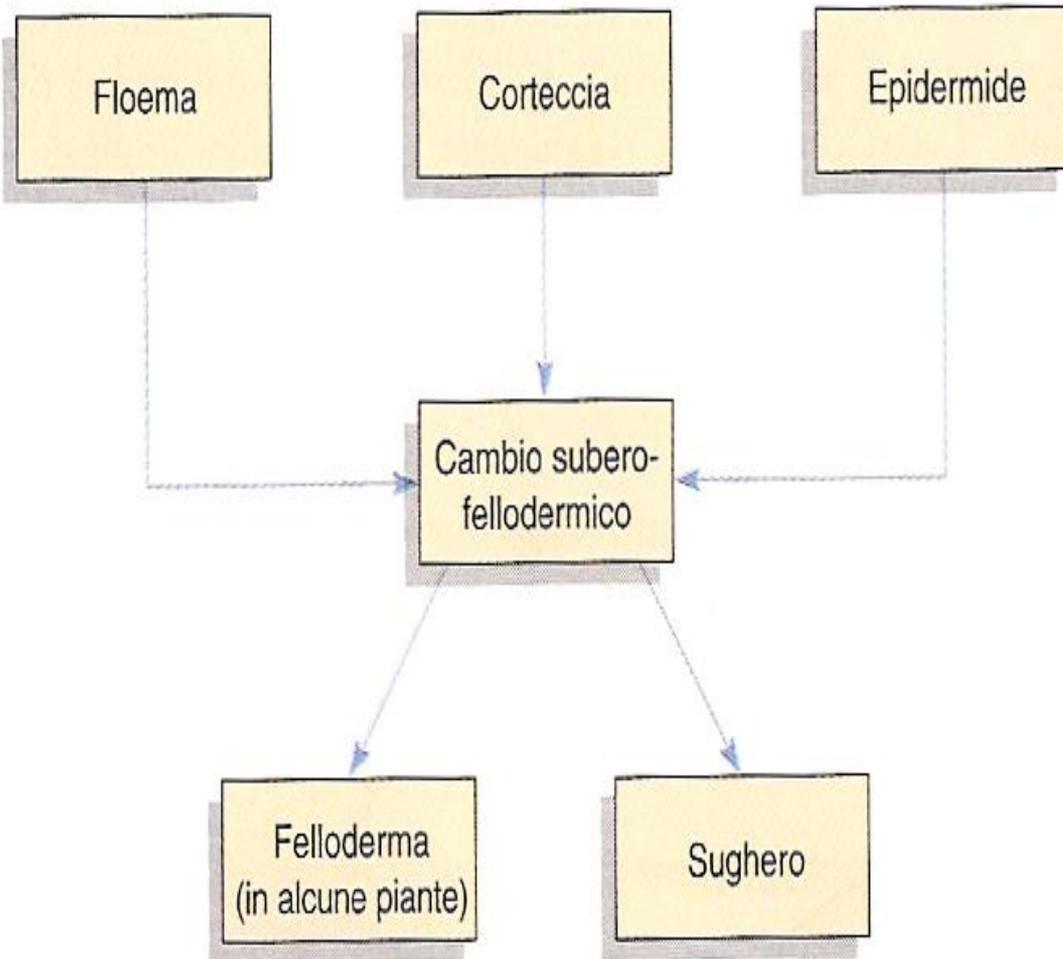


In tutti i fusti “legnosi” dopo l’inizio della produzione di xilema e floema secondari si forma il **PERIDERMA**, che sostituisce l’epidermide.

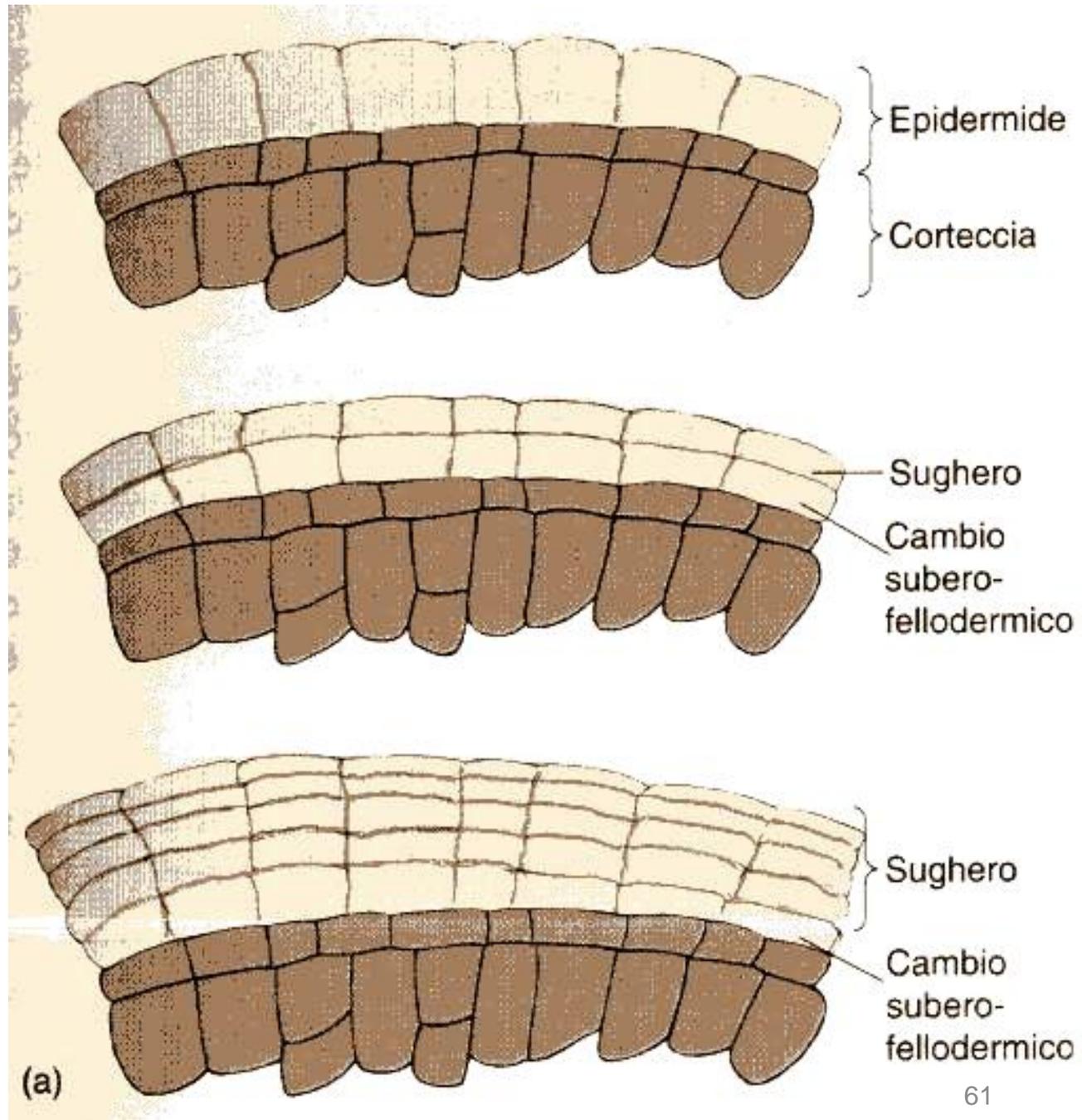
Si origina per attività del fellogeno.

Il periderma è costituito da tre parti:

- ❖ Cambio subero-fellogermico o fellogeno (meristema secondario)
- ❖ Sughero o fellema (esterno, cellule morte)
- ❖ Fellogerma (interno, cellule vive)

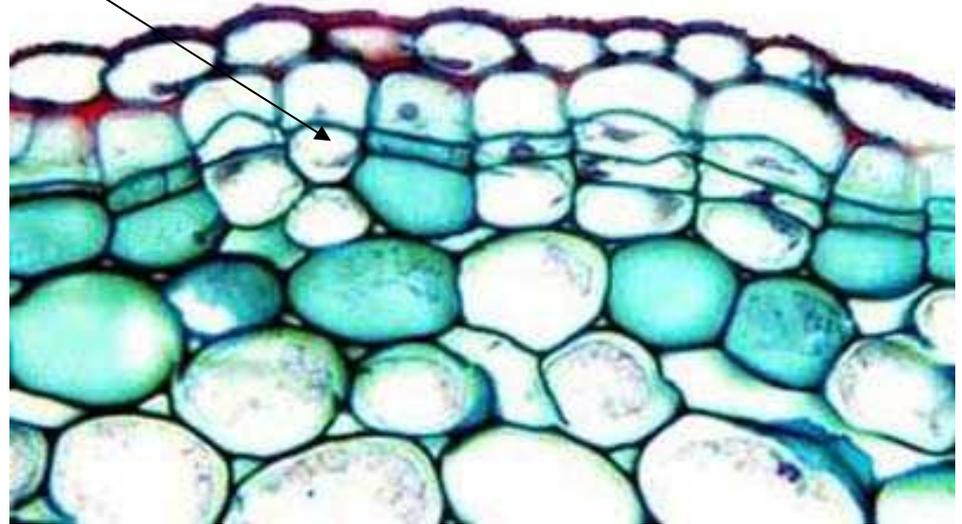


Cambio
subero-
fello-
dermico
Passaggio
I^a - II^a

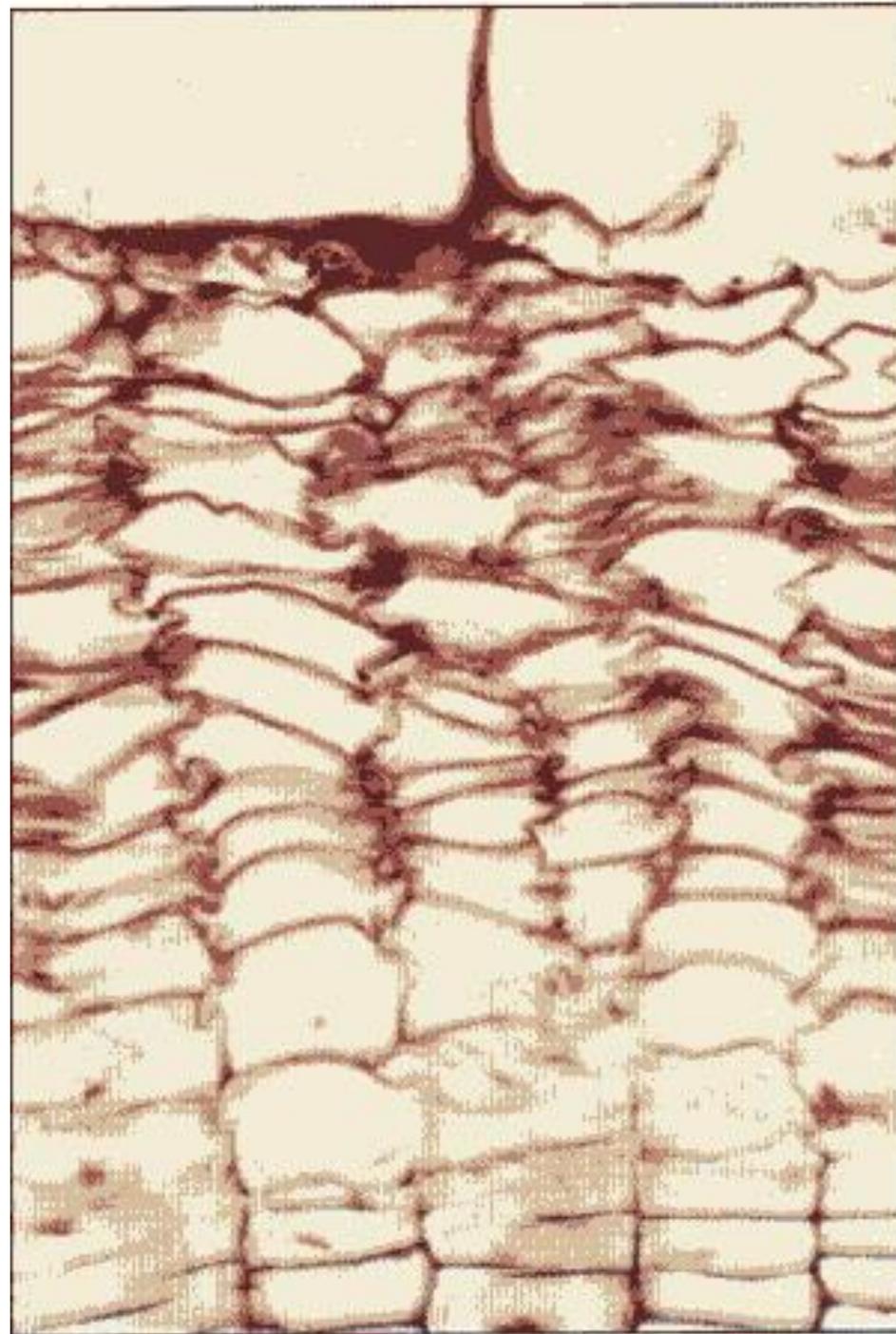


Cambio subero- felloderma

**In trifolium,
cork cambium is
initiated in the
subepidermis
Cork cells to
outside**

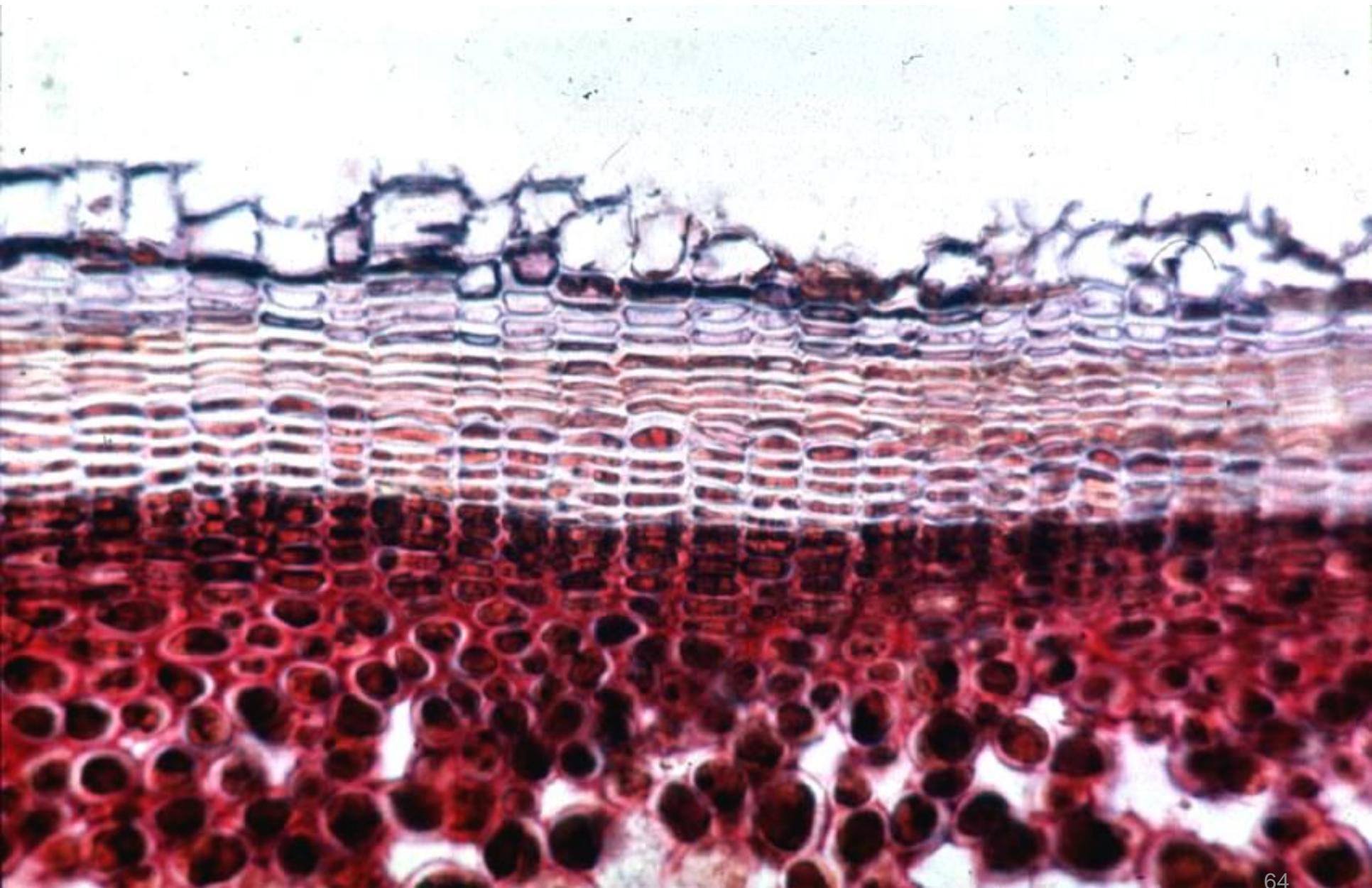


Sughero



Epidermide

Strati
di sughero
accumulati

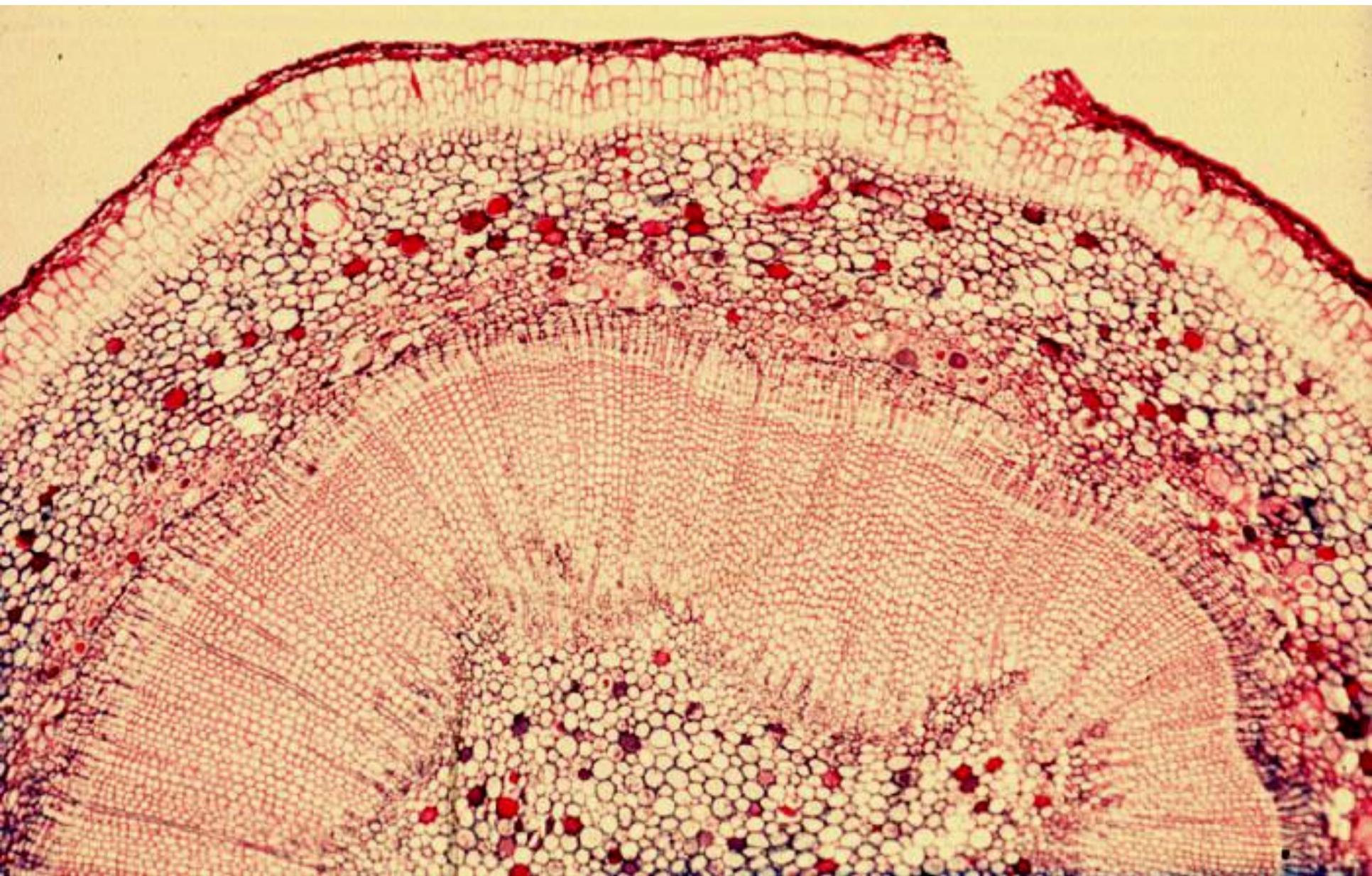


Scorza o ritidoma o corteccia esterna:

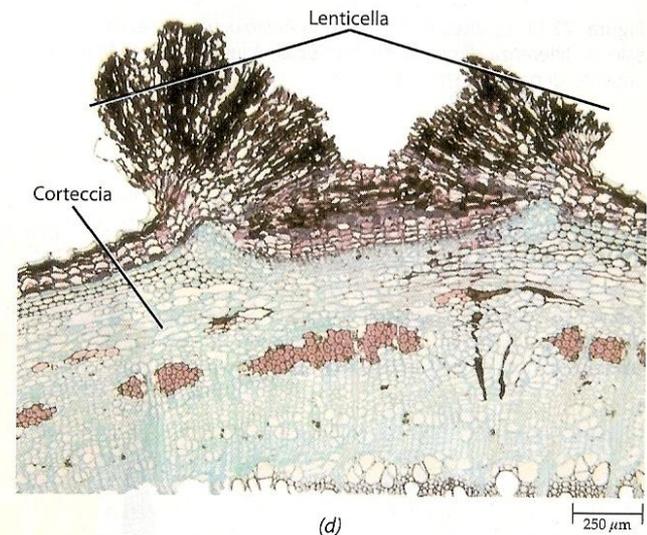
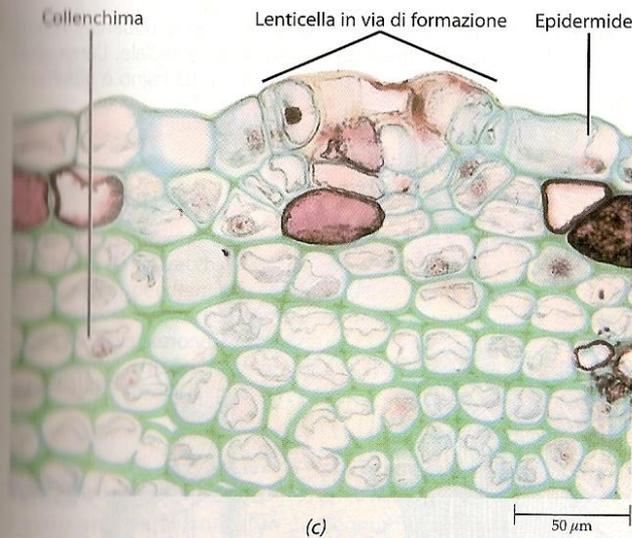
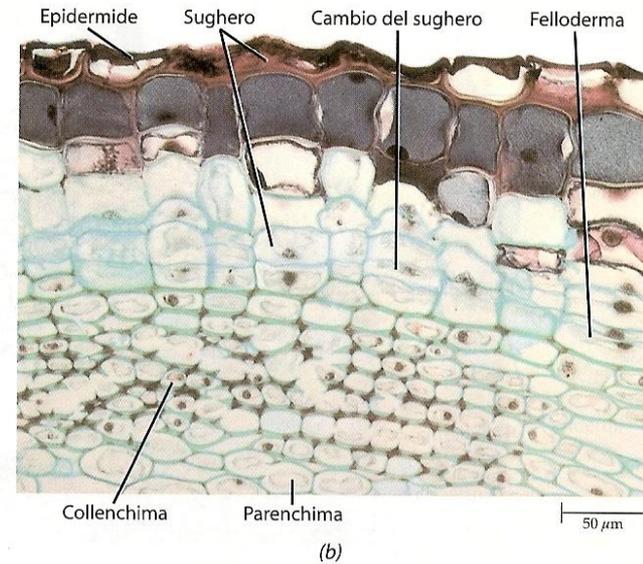
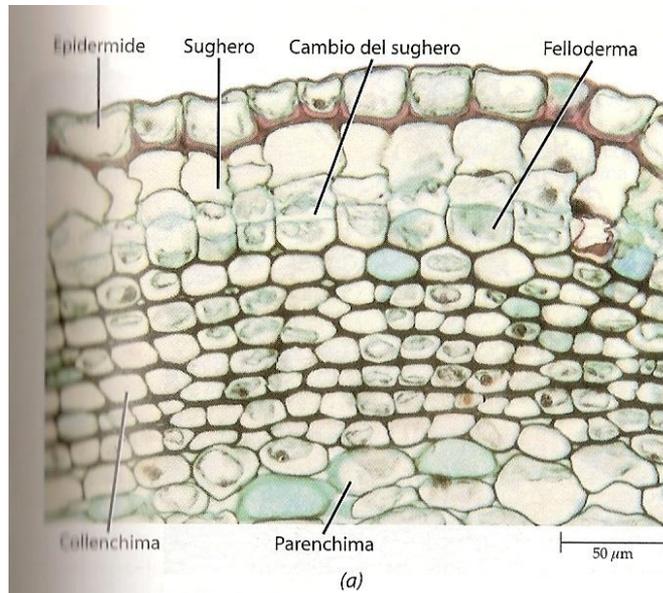
nella maggior parte delle piante arboree, rappresenta l'insieme dei tessuti che vanno dal sughero più interno fino all'esterno della pianta. Quindi la scorza è costituita da cellule morte, o comunque destinate a morire.

Il sughero è il tessuto tegumentale di fusti e radici in struttura secondaria. E' impermeabile all'acqua; fornisce una efficace barriera anche contro i patogeni. E' chimicamente inerte. Spessi strati di sughero fungono da elemento coibente.

Il sughero, tuttavia, impedisce il passaggio di aeriformi e, quindi, dell'ossigeno verso i tessuti più interni. Per questo, il fellogeno produce il sughero lasso delle lenticelle.

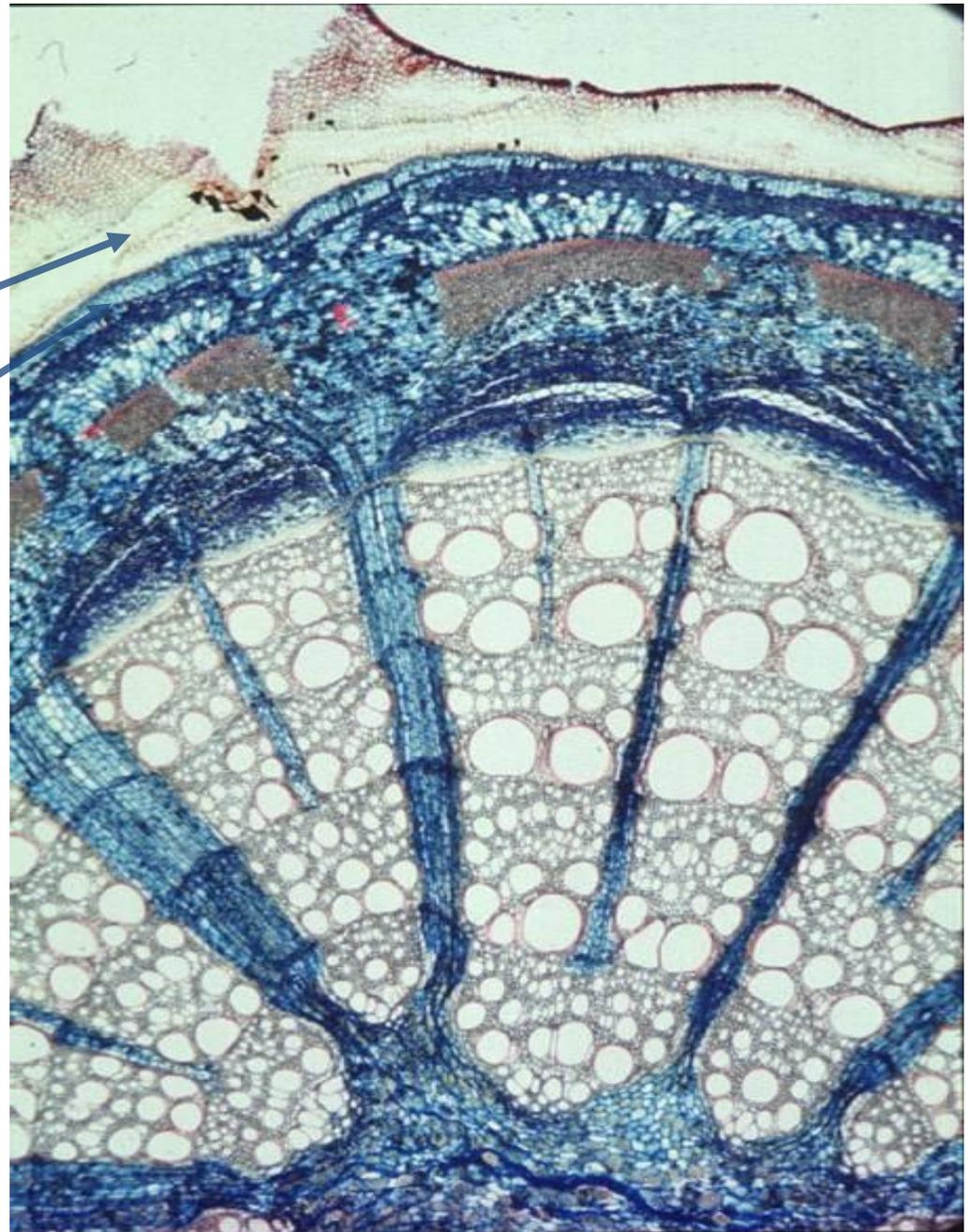


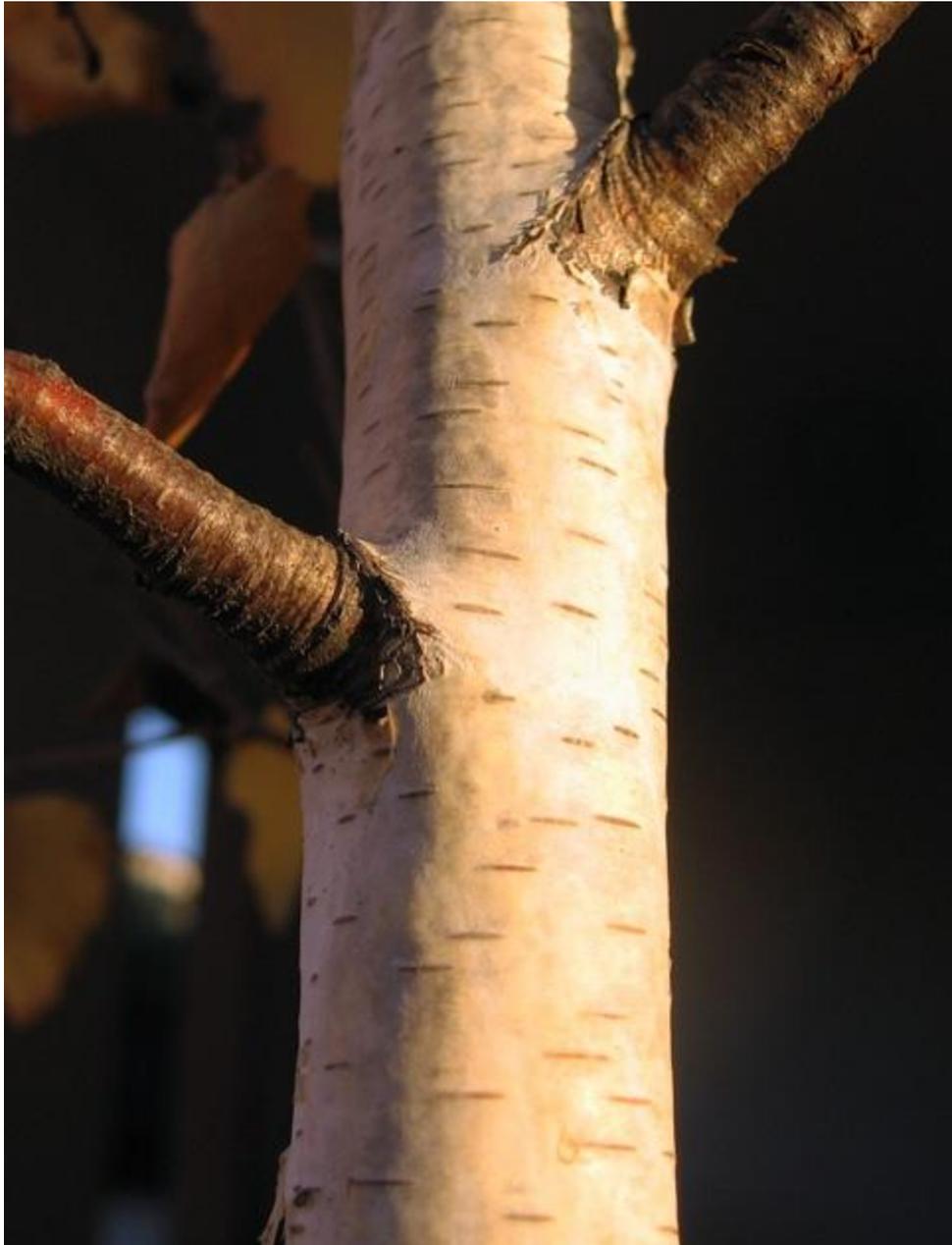
Le cellule del felloderma sono invece vive, mancano di lamelle di suberina e somigliano a cellule parenchimatiche.



Sughero

fellogeno







(a)



(b)



(c)



Outer bark

Inner bark

(d)

Raccolta del sughero



Cellule vive in un fusto in struttura secondaria

- **Cellule del fellogeno e del felloderma;**
- **Floema II (spessore massimo 1 mm);**
- **Cellule del cambio cribro-vascolare (estremamente sottile);**
- **Cellule parenchimatiche e dei raggi midollari associate al legno II.**

Riassumendo:

Gli eventi che portano alla crescita secondaria sono:

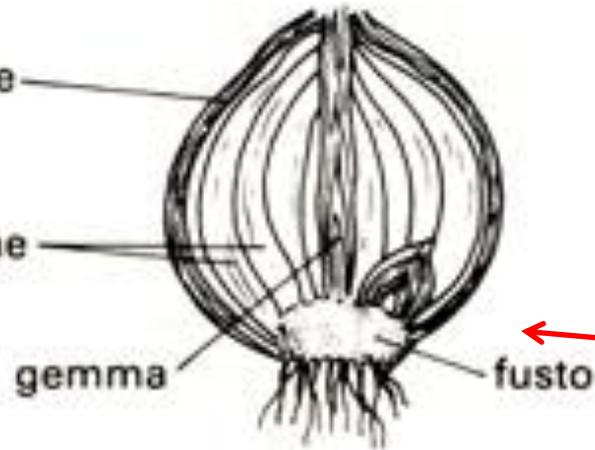
- ✓ Organizzazione di un cambio cribro-vascolare continuo che si estende all'intero diametro del fusto;
- ✓ Produzione di xilema II e floema II;
- ✓ Organizzazione di un cambio subero-fellodermico a carico di tessuti più esterni di fusto;
- ✓ Produzione di sughero e felloderma.

Modificazioni morfo-funzionali del fusto

Funzione di riserva

scaglie esterne
secche con funzione
di protezione

scaglie interne
carnose con funzione
di riserva



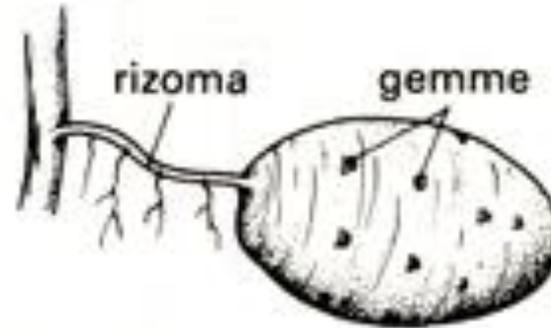
Bulbo



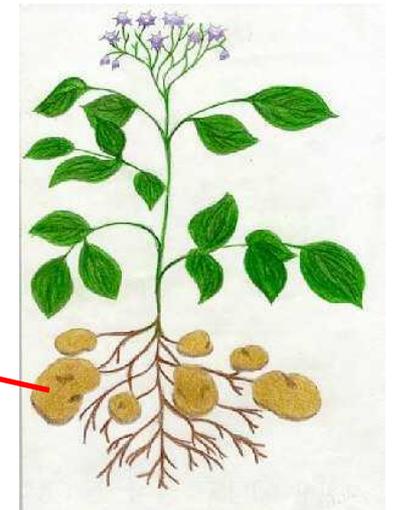
Allium cepa



Rizoma



Tubero



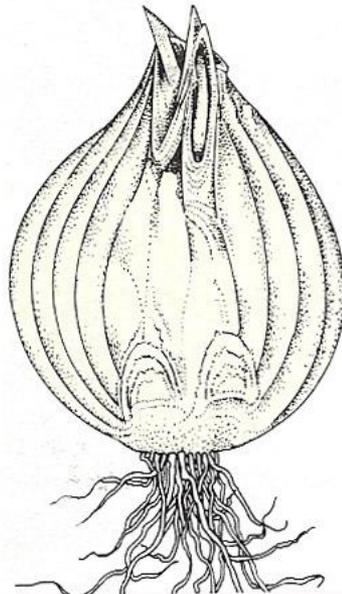
Un intero germoglio può modificarsi per la riserva, in questo caso si forma il **BULBO**.

Il bulbo è costituito da un corto fusto conico e da numerose foglie modificate, la base fogliare è carnosa e ricca di sostanze di riserva.

Es. di piante con bulbo, la cipolla, giglio.

Bulbo-tubero: fusto ingrossato e carnoso, diversamente dal bulbo ha foglie piccole e sottili, di consistenza papiracea e la riserva viene espletata principalmente dai tessuti del fusto carnoso.

Nel bulbo
le foglie
diventano
carnose



Nel bulbo-tubero
tutto il fusto si
modifica



Estremità del fusto
che diventa
carnosa

Es. di piante con bulbo-tubero, il gladiolo e il ciclamino

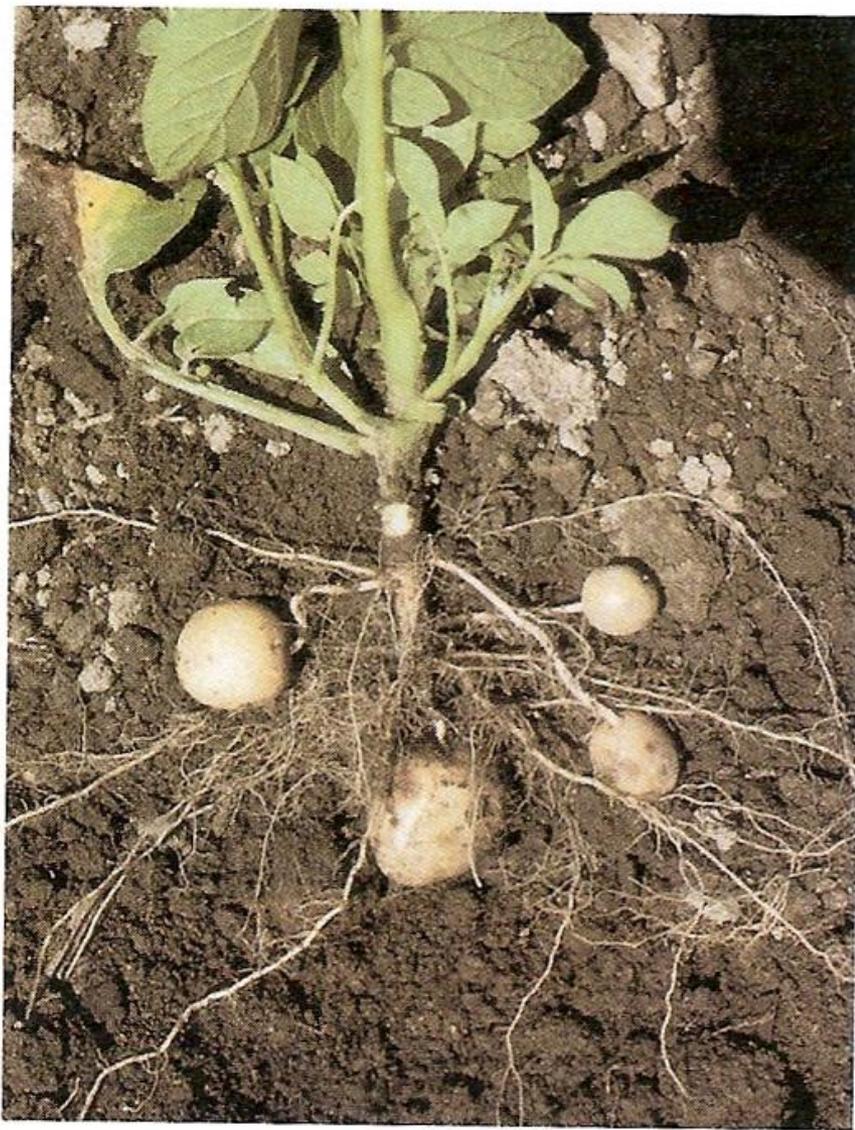
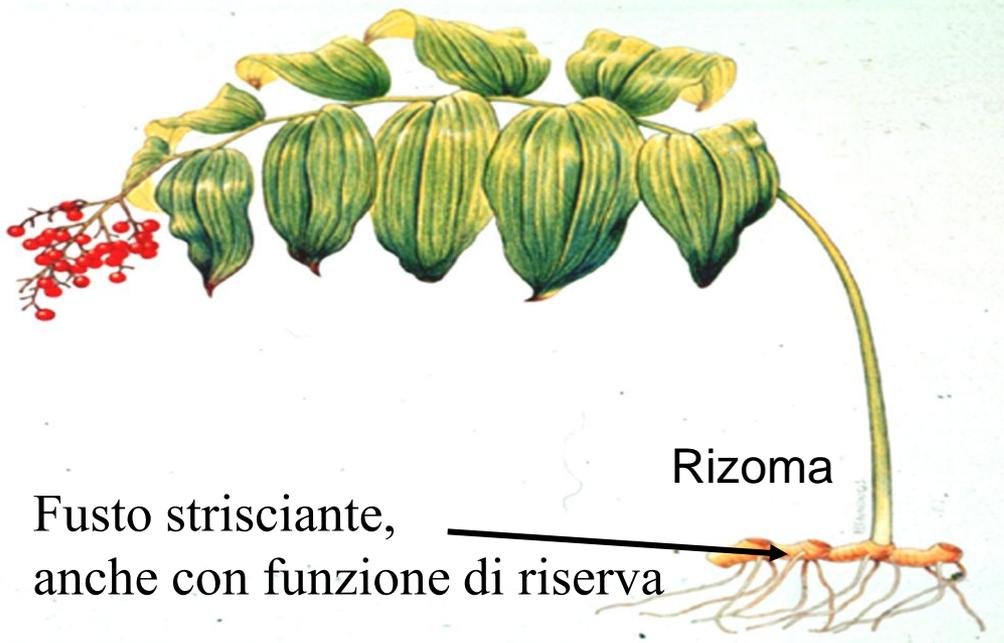


Figura 26.44 Patata bianca (*Solanum tuberosum*) con tuberi sul rizoma, o fusto sotterraneo.

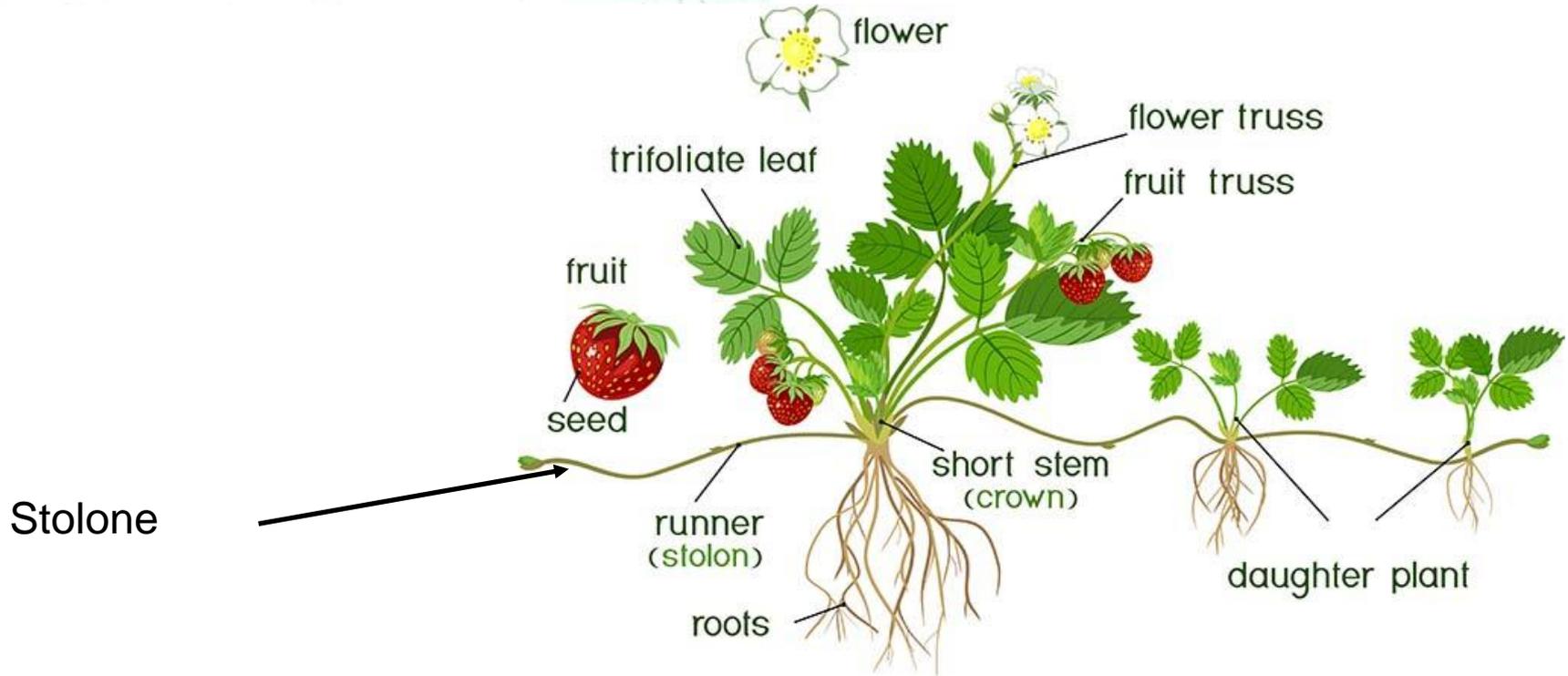
Stoloni: sono fusti o rami modificati, si sviluppano nel terreno o in superficie ma parallelamente al suolo (plagiotropi). In genere differenzia meno xilema e manca di tessuto meccanico specializzato. Ai nodi degli stoloni si formano le radici avventizie.

Rizomi: fusti ipogei, plagiotropi, con maggiori tessuti di riserva rispetto agli stoloni. Come un fusto aereo il rizoma è formato da nodi ed internodi. In corrispondenza dei nodi possono formarsi piccole scaglie, che in realtà sono le vere foglie ma non crescono e non fotosintetizzano. All'ascella di queste scaglie si possono organizzare le gemme ascellari che allungandosi verso l'esterno formano i nuovi rami.



Fusto strisciante,
anche con funzione di riserva

Rizoma



flower

flower truss

fruit truss

trifoliate leaf

fruit

seed

short stem
(crown)

runner
(stolon)

roots

daughter plant

Stolone

I cladofilli sono fusti fotosintetici appiattiti, sembrano foglie, ma in realtà hanno origine da una gemma ascellare. I cladofilli possono portare fiori, frutti e foglie.

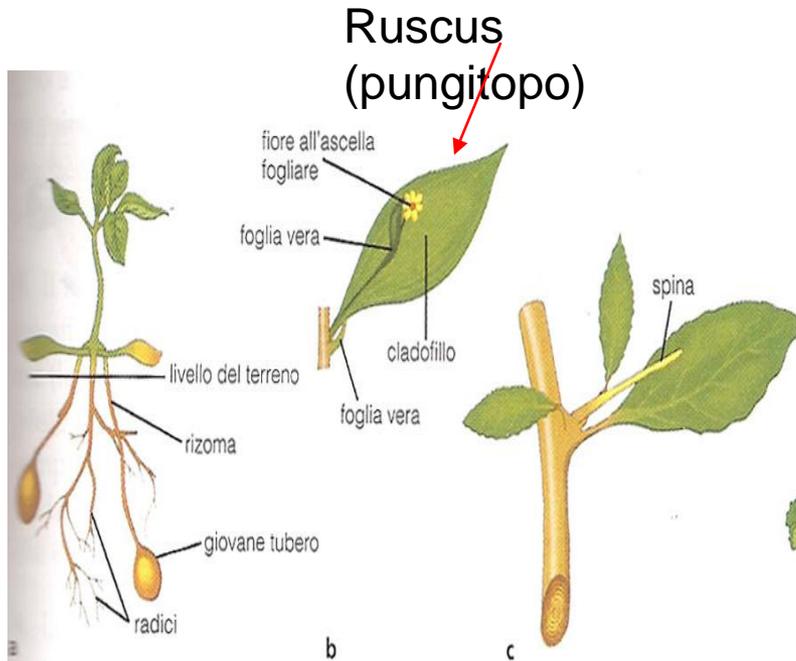


Figura 5.29

a) Una giovane pianta di patata (*Solanum tuberosum*) mostra la formazione di tuberi che si sviluppano nel pungitopo (*Ruscus aculeatus*). (c) Spina che emerge dall'ascella fogliare di *Pyracantha* sp.



Figura 26.41 Nell'asparago (*Asparagus officinalis*) alcuni rami si modificano e assumono l'aspetto di esili foglie. Questi rami modificati si chiamano cladofilli.

Aculei: sono rami modificati che si sviluppano alle ascelle delle foglie. In alcuni casi possono essere foglie trasformate o emergenze dell'epidermide come nel caso degli aculei della rosa.



(b)

Spine



Fig. 124a. *Gleditsia triacanthos*
Due germogli (236) si sviluppano all'ascella di una foglia (già caduta). Quello superiore è rappresentato da una spina.



Fig. 124b. *Pachypodium lameri*
Un sistema di ramificazioni condensate (238) costituito da spine si sviluppa all'ascella di ogni foglia.

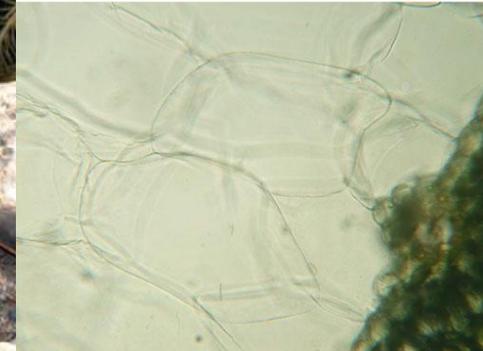
Vitici: alcuni fusti o parti di esso possono diventare estremamente sottili e con dischi adesivi all'estremità per potersi attaccare a supporti, es. i viticci della vite. In alcuni casi i viticci possono essere foglie modificate.



Figura 26.40 I viticci della vite (*Vitis*) sono rami modificati.

Fusti succulenti

Il fusto
fotosintetizza
e accumula
acqua. Le
Foglie sono
modificate in
spine



parenchima
acquifero

Echinocactus