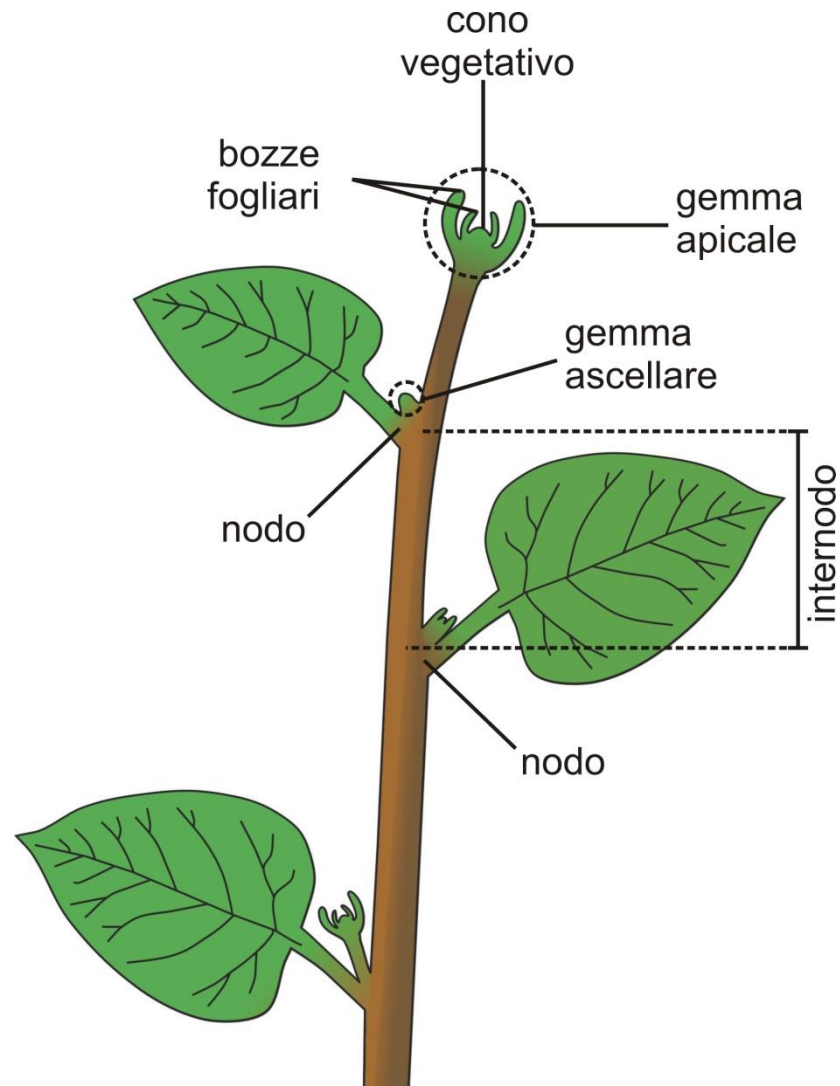


MORFOLOGIA DEL FUSTO

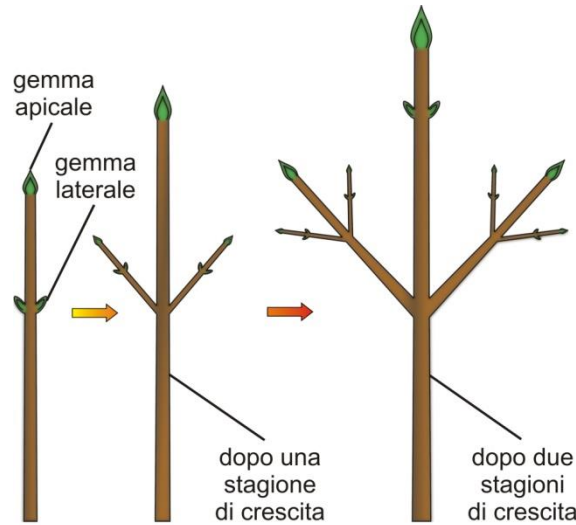


RAMIFICAZIONE

Monopodiale

Tipico di conifere, querce e frassini.

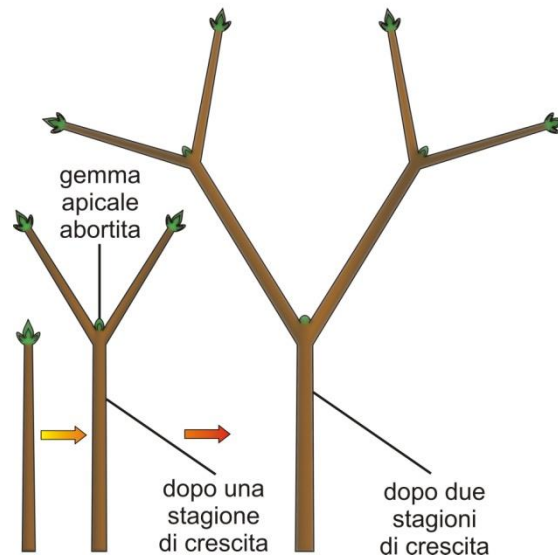
Il fusto principale è molto più sviluppato di rami di primo ordine e così via



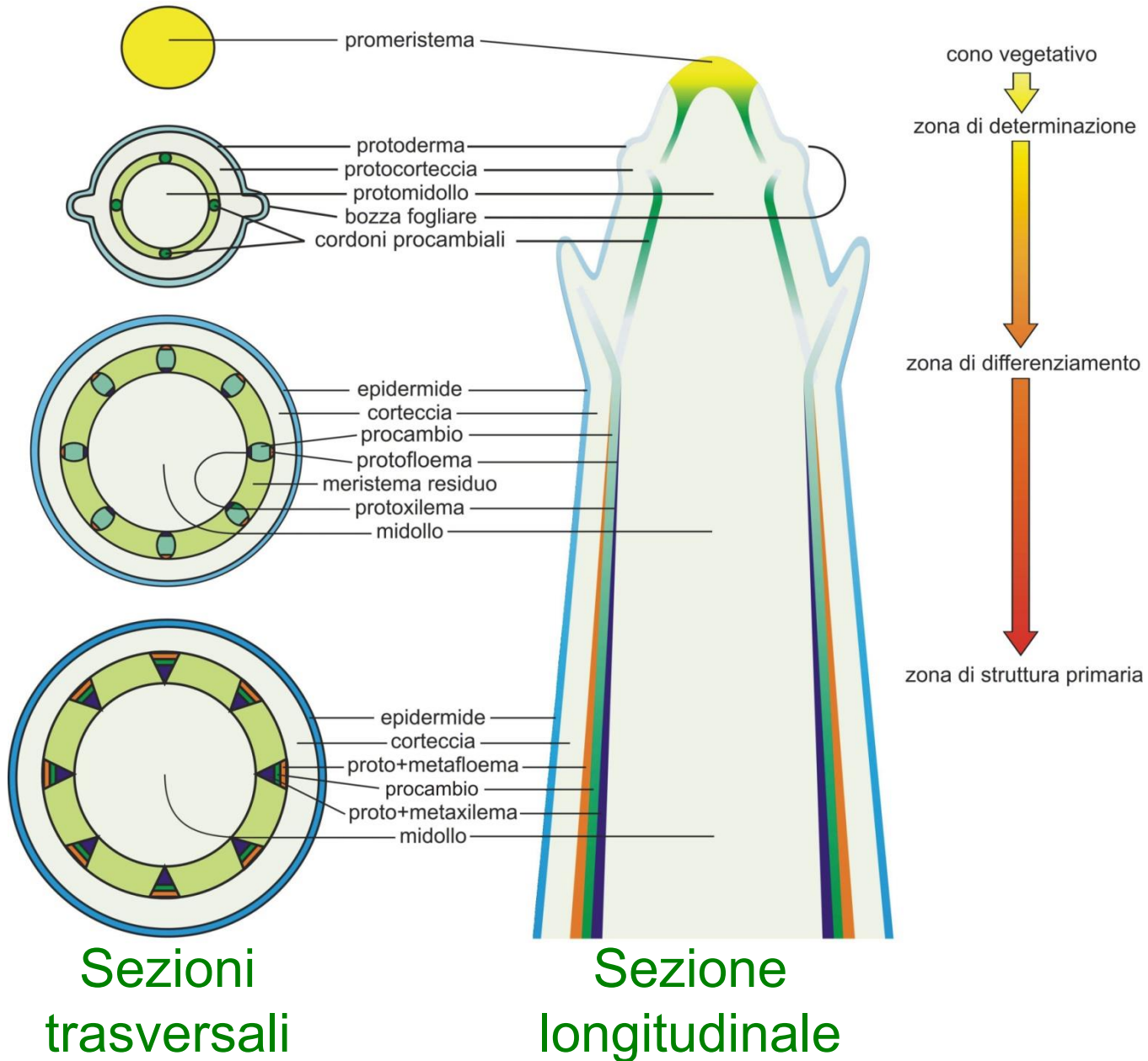
Simpodiale

Tipico di tiglio, olmo ed erbacee.

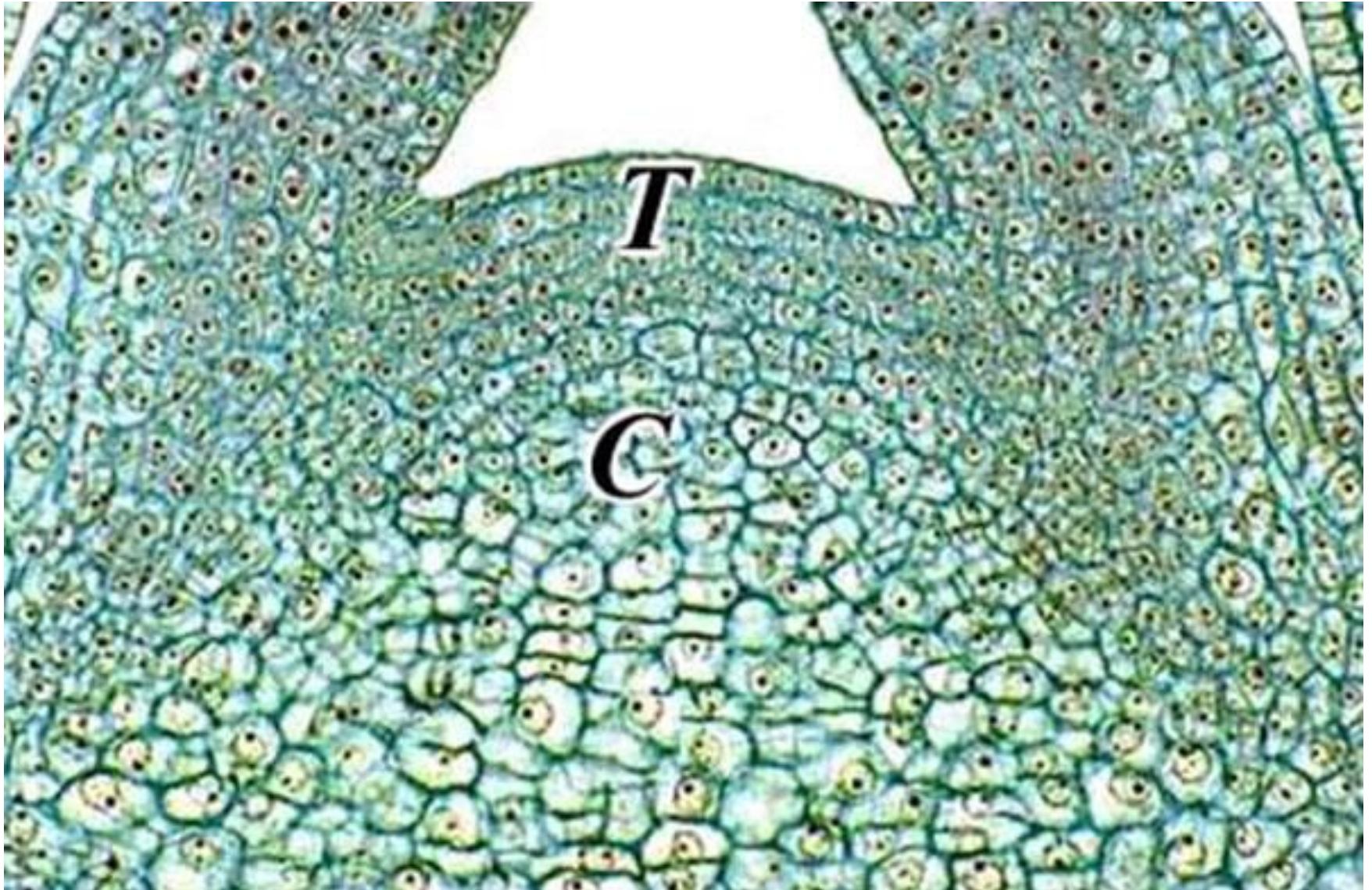
Il fusto principale arresta presto il suo accrescimento e si sviluppano i rami di primo ordine e così di seguito



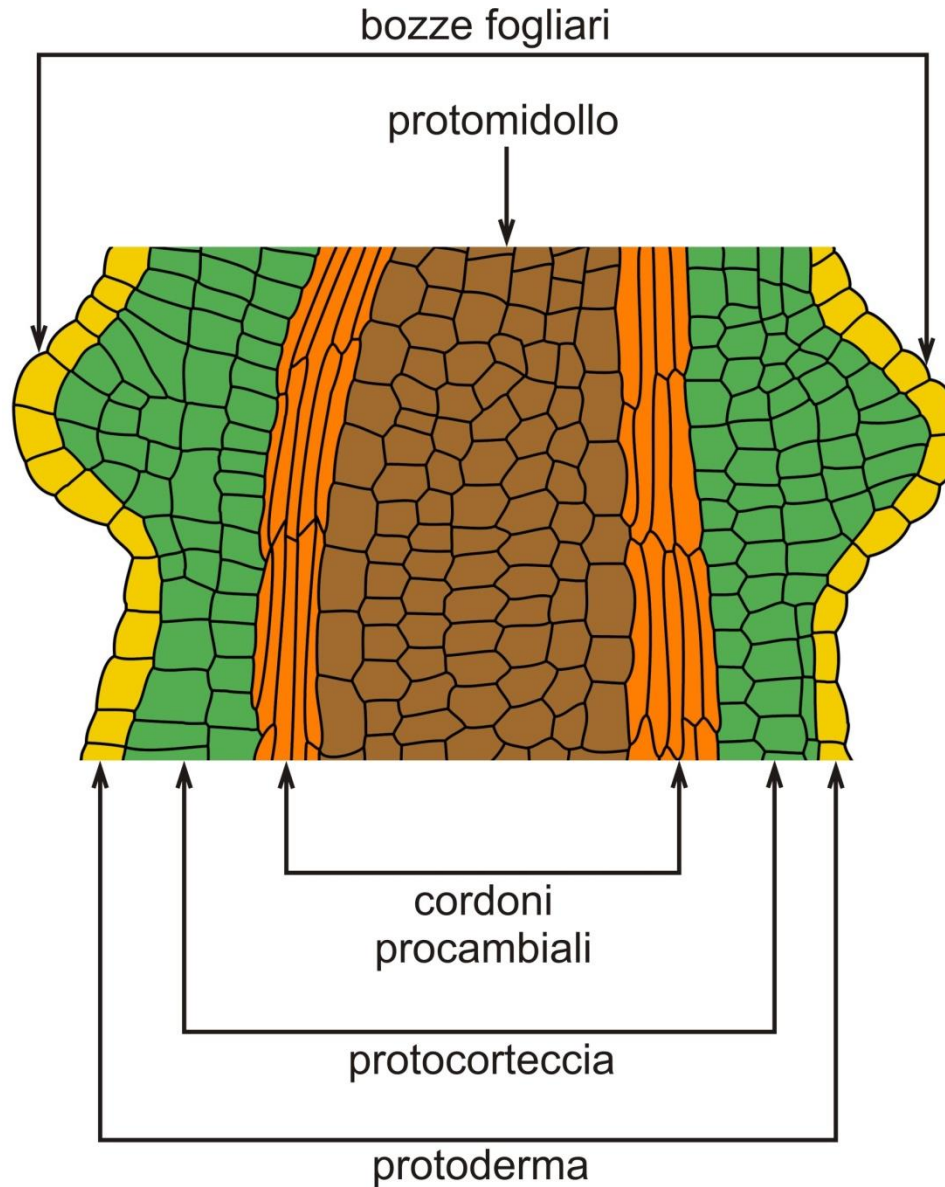
IL CORPO PRIMARIO DEL FUSTO



CONO VEGETATIVO



ZONA DI DIFFERENZIAMENTO

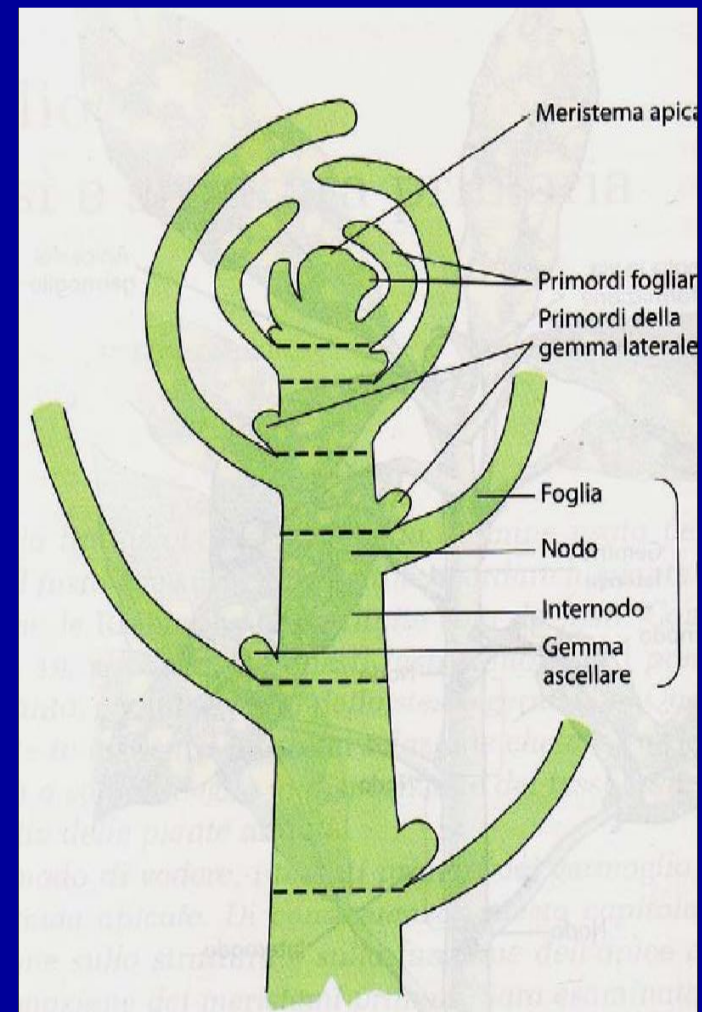
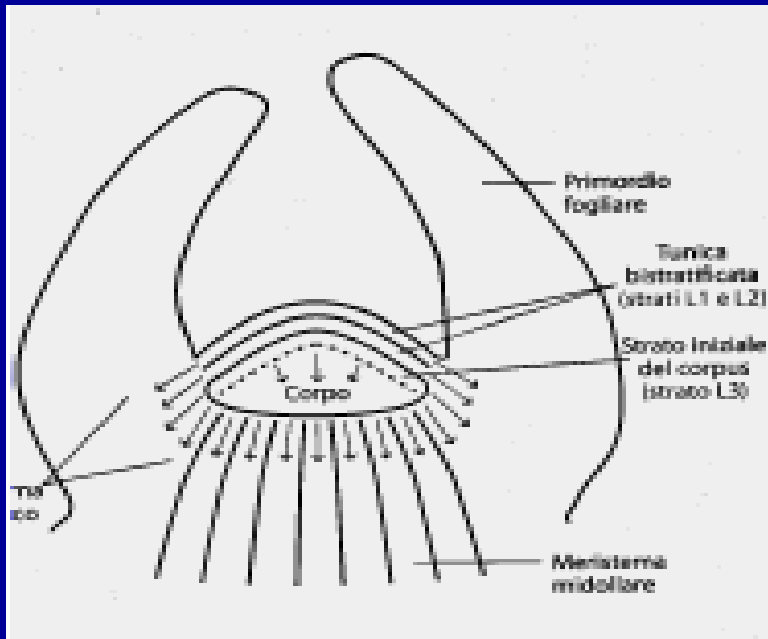


Il meristema apicale è protetto dagli abbozzi fogliari

Organizzazione tunica-corpus del meristema apicale

Tunica: 2 strati periferici di cellule (L1 e L2) a divisione perpendicolare rispetto al superficie del meristema (divisioni anticlinali) responsabili dell'accrescimento superficiale senza aumento degli strati cellulari

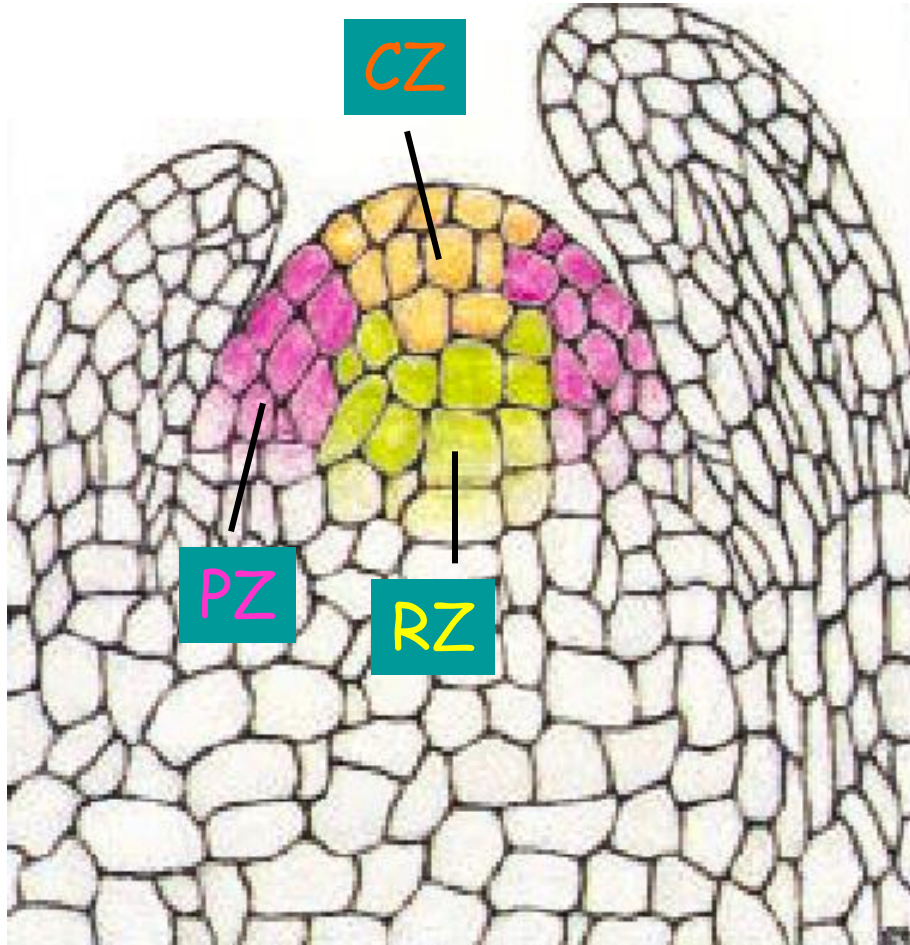
Strato interno della tunica (L3): divisione su più piani



Corpus: massa di cellule racchiusa dalla tunica a divisione parallela rispetto al superficie del meristema (divisioni periclinali)

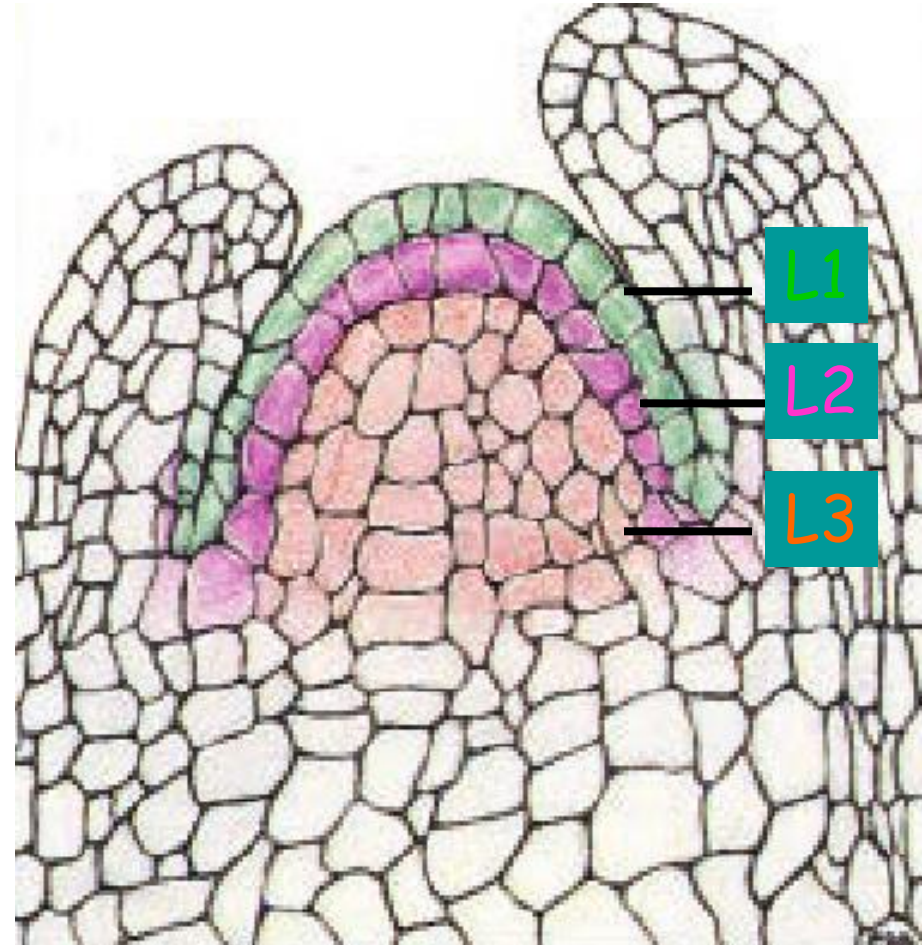
Responsabile dell'accrescimento del germoglio

Organizzazione del meristema apicale



Zones

CZ = central zone > maintenance
PZ == peripheral zone > leaf primordia
RZ = rib zone > core of shoot



Layers

L1 > epidermis
L2, L3 > subepidermal tissues
oriented cell divisions

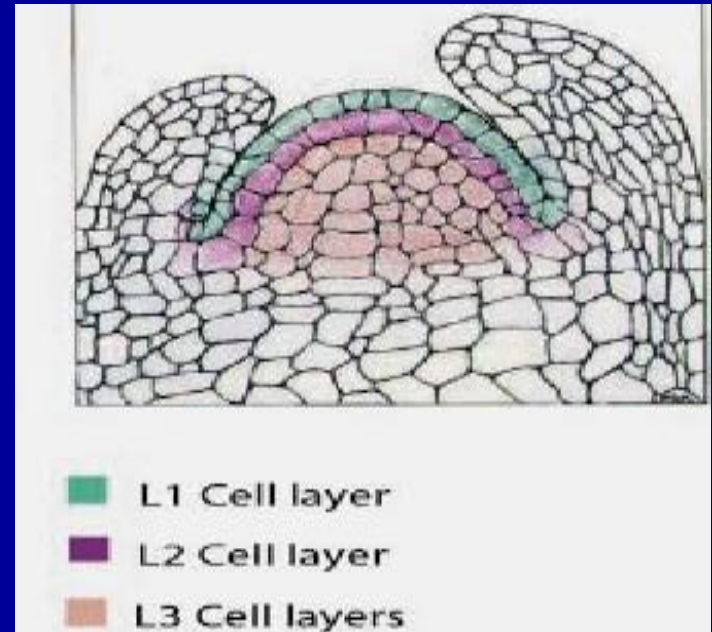
ORGANIZZAZIONE DEL SAM

Tre distinti strati di cellule

L1: porta alla formazione di strato epidermico

L2: Subepidermico

L3: lo strato più interno



Necessità di comunicazioni
fra regioni del SAM



Per coordinare il
differenziamento

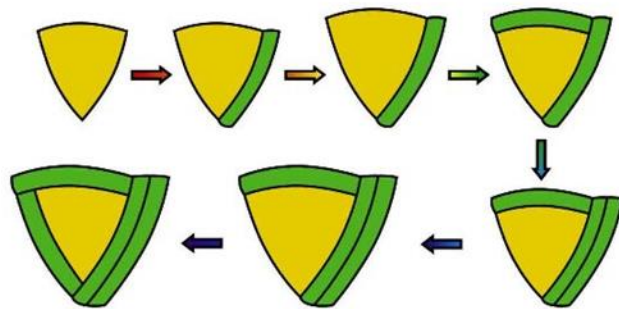
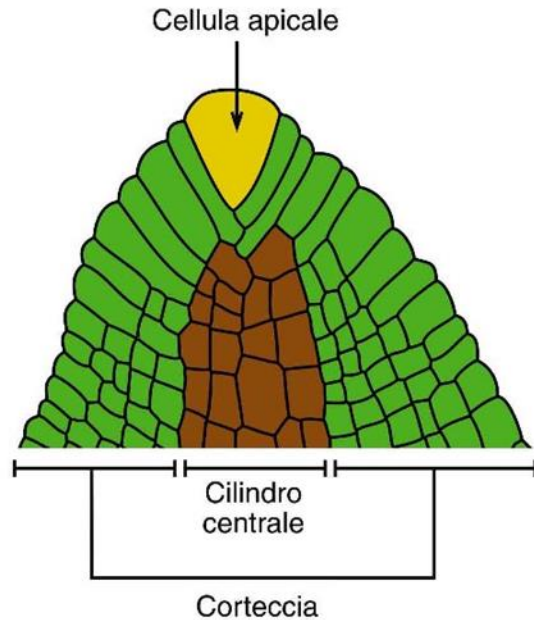


Figura 9.4

Sezione longitudinale dell'apice caulinare di una pteridofita (in alto) e divisioni successive della cellula apicale (in basso) (disegno di A. Valletta).

La maggior parte delle piante vascolari senza seme possiede una sola grande cellula iniziale di forma tetraedrica (piramide a base triangolare), detta cellula apicale. Divisioni ineguali, secondo piani paralleli alle tre facce laterali della cellula apicale, danno luogo ad una cellula più grande, che rimane come cellula iniziale, e ad una cellula derivata più piccola e appiattita.

APICE ANGIOSPERME GIMNOSPERME

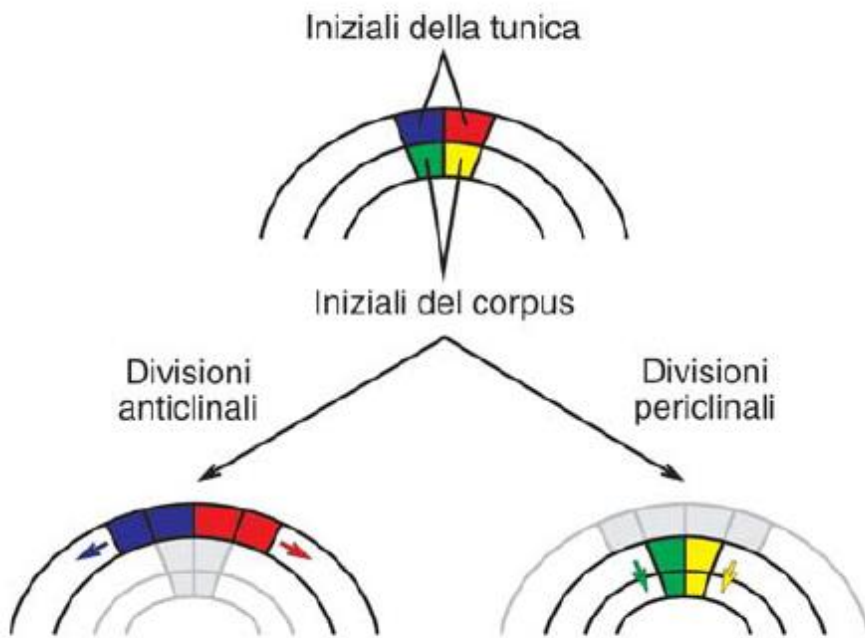


FIGURA 9.6

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).

Differentemente dalle angiosperme, nelle gimnosperme sia la tunica sia il corpus derivano da un unico gruppo di cellule iniziali (Fig. 9.7).

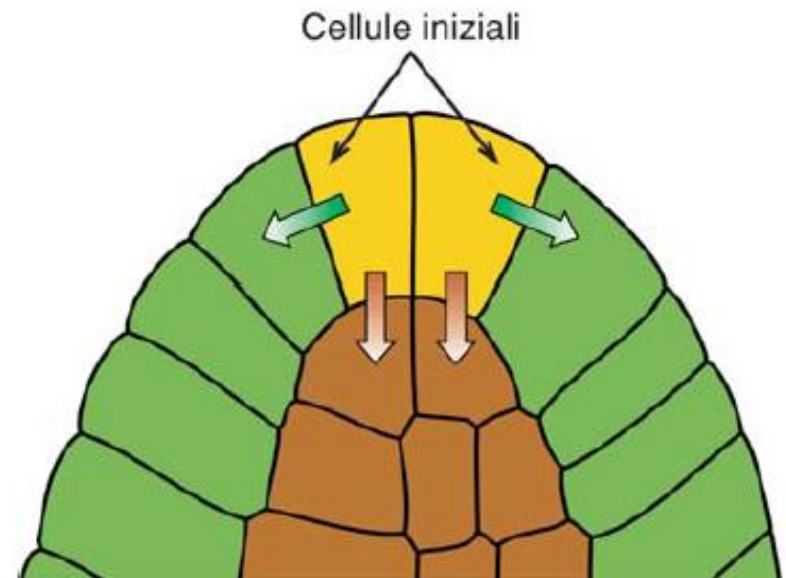


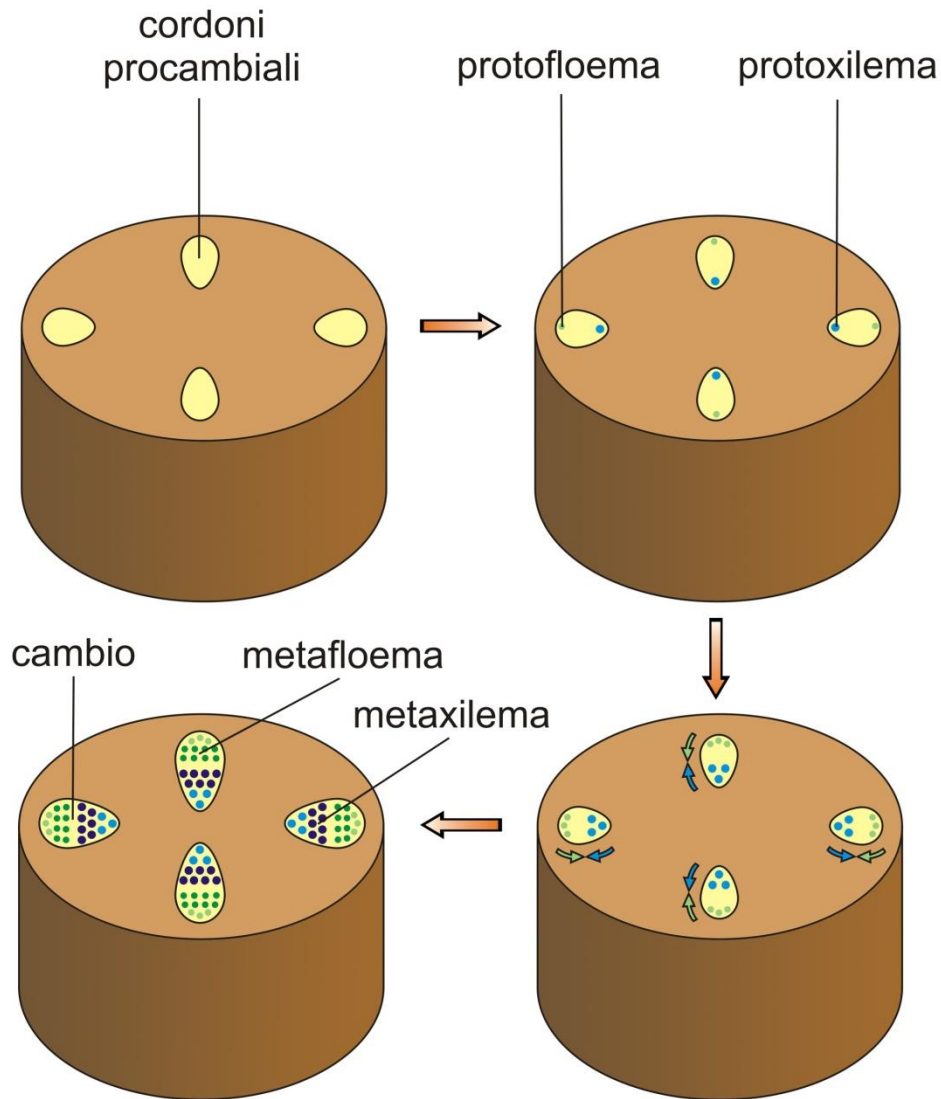
FIGURA 9.7

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

Dallo strato più esterno della tunica (L1) deriva sempre il tessuto di rivestimento esterno del fusto, ossia l'epidermide; i tessuti sottoepidermici (corteccia) possono trarre origine dagli altri strati della tunica, dal solo corpus, oppure da entrambi; i tessuti che costituiscono il cilindro centrale derivano dal corpus.

Differentemente dalle angiosperme, nelle gimnosperme sia la tunica che il corpus derivano da un unico gruppo di cellule iniziali

SVILUPPO DEI FASCI VASCOLARI



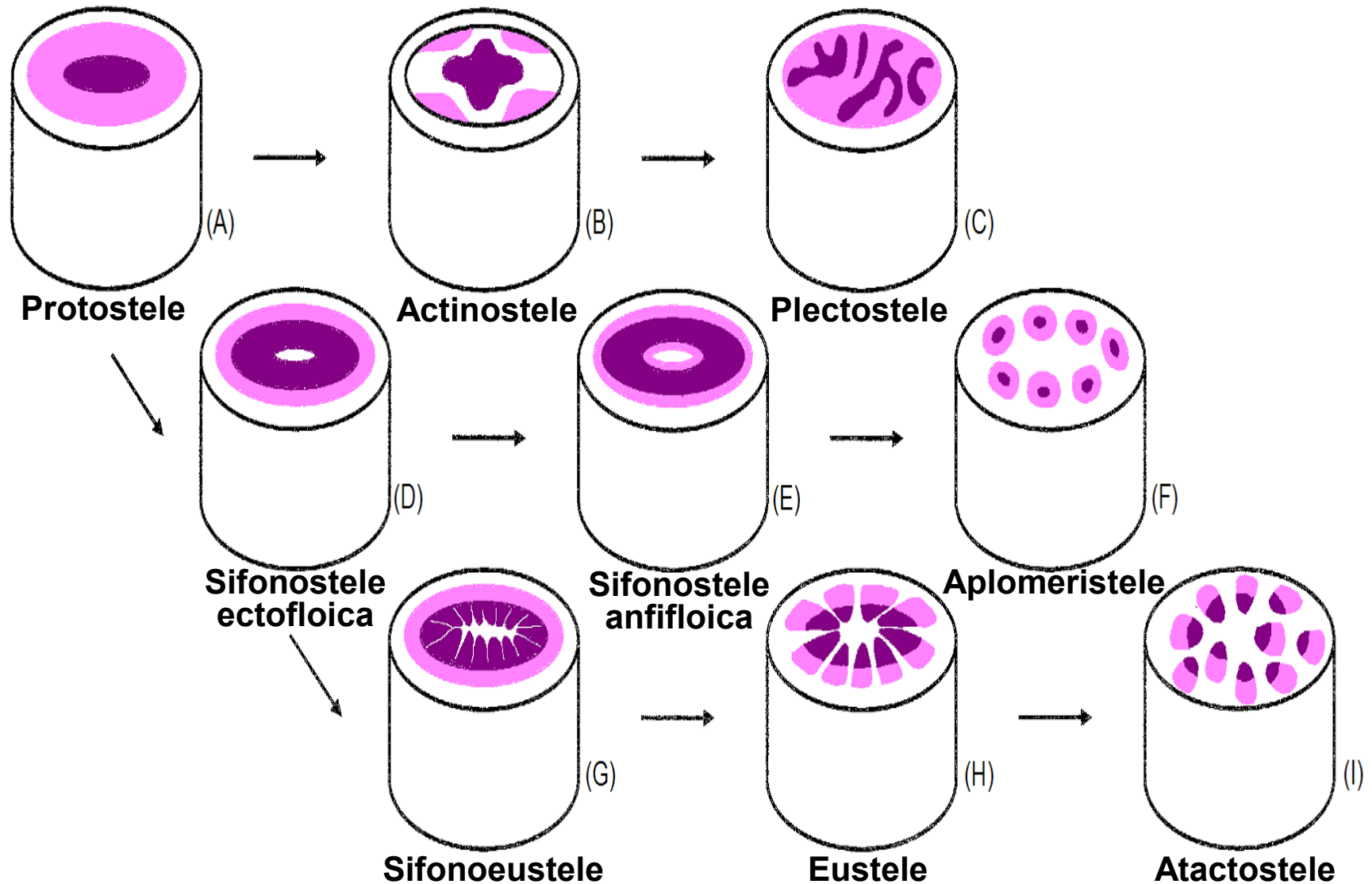
I primi tessuti conduttori che si formano dal procambio sono:

- **protofloema** (esarco)
- **protoxilema** (endarco)

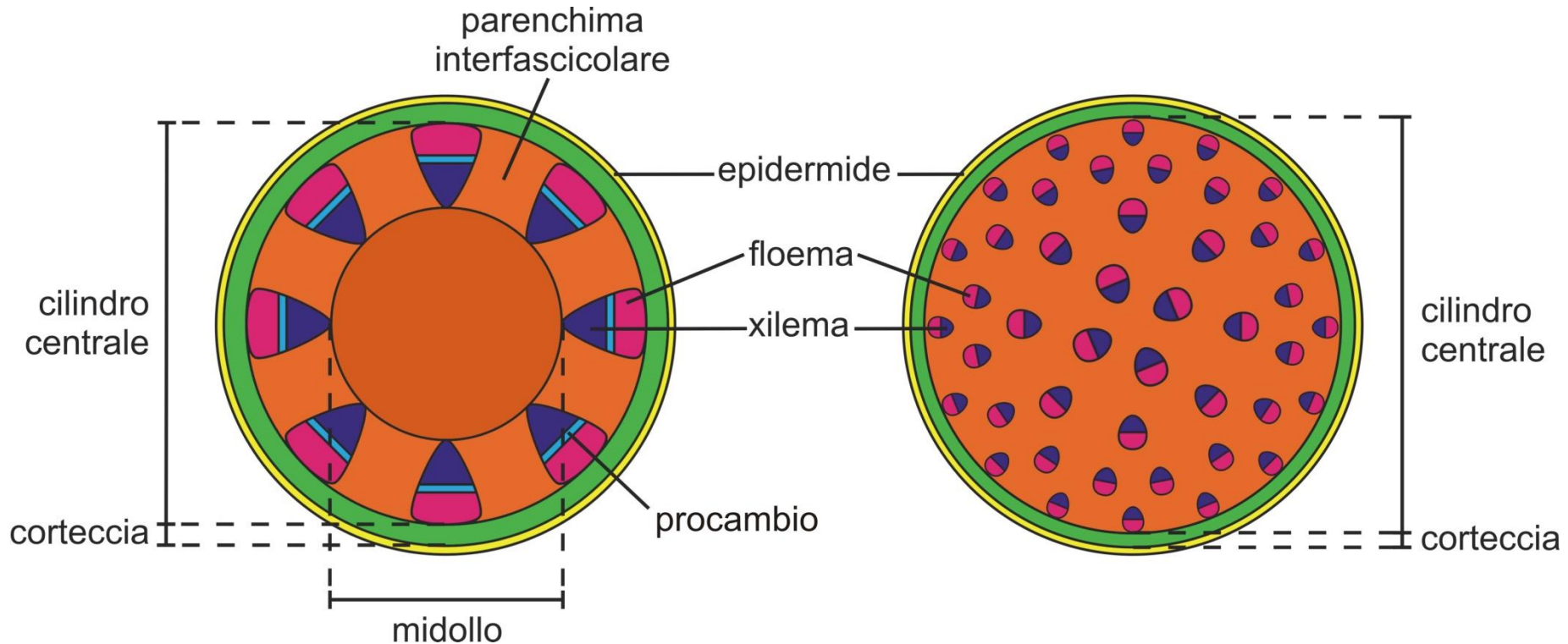
Successivamente si formano:

- **metafloema**
- **metaxilema**

TEORIA DELLA STELE



EUSTELE E ATACTOSTELE in sezione trasversale



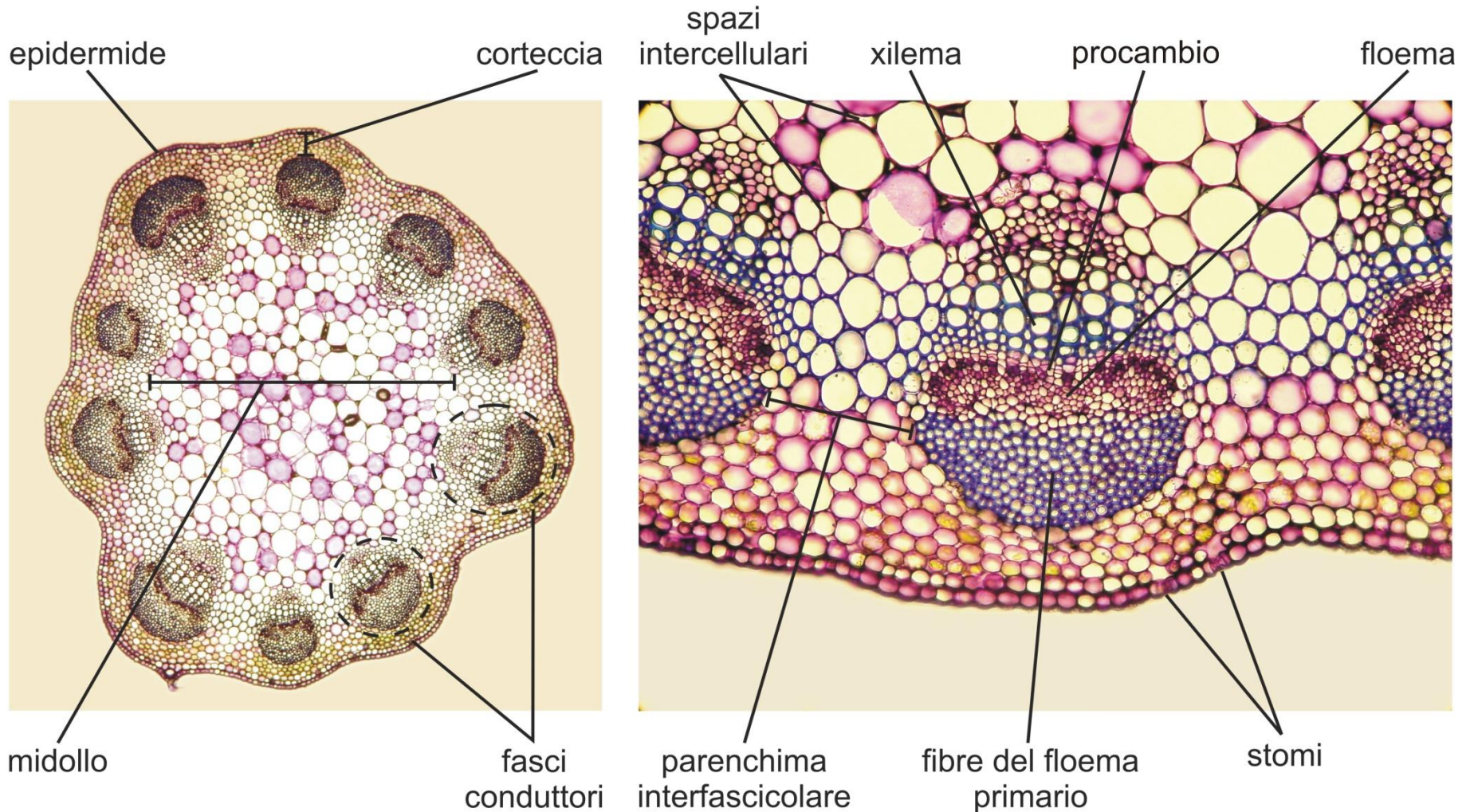
La **struttura eustelica** è la più diffusa tra le angiosperme dicotiledoni

La **struttura atactostelica** è tipica delle angiosperme monocotiledoni

Le **altre strutture stelari** si riscontrano nelle pteridofite (felci, equiseti, ecc.)

EUSTELE

fusto di trifoglio (*Trifolium repens*) in sezione trasversale



ATACTOTELE

fusto di pungitopo (*Ruscus aculeatus*)
in sezione trasversale

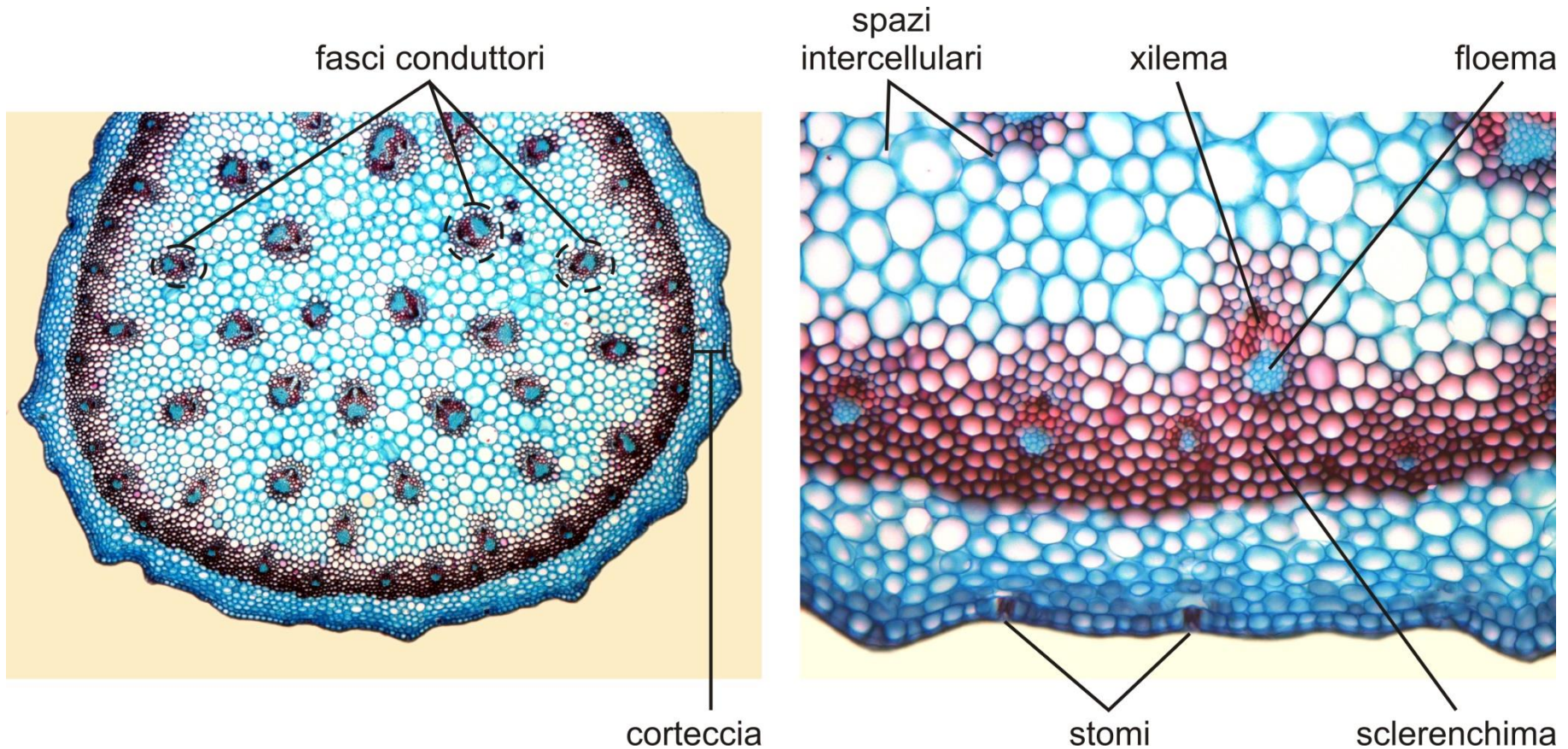




Figura 8.32 L'albero di Giosuè (*Yucca brevifolia*) è una monocotiledone arborecente che appartiene alla famiglia delle *Liliaceae*. In questa pianta si realizza un accrescimento secondario di tipo insolito che le consente di aumentare la capacità di conduzione. Di conseguenza acquista la possibilità sia di ramificare che di aumentare il numero di foglie, senza ricorrere alla produzione di radici aventizie come avviene nelle palme.

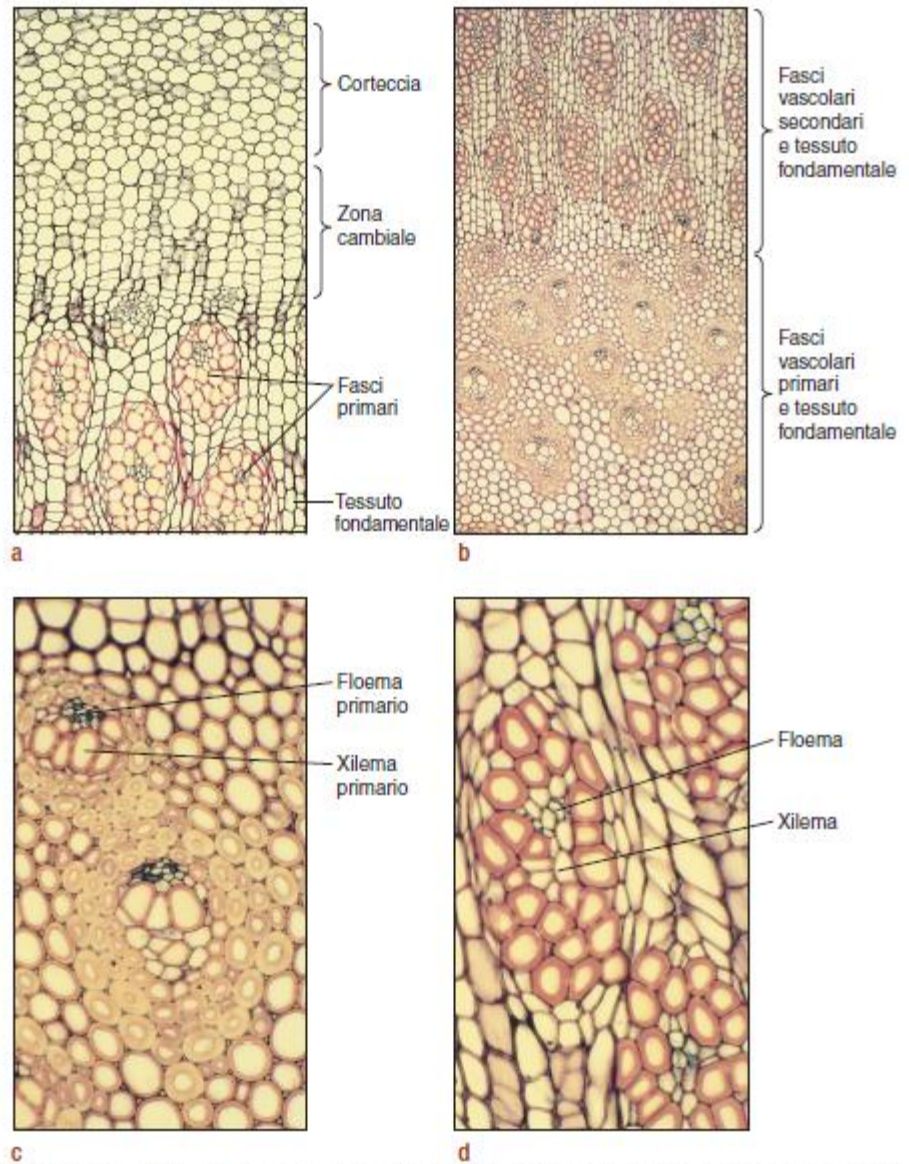
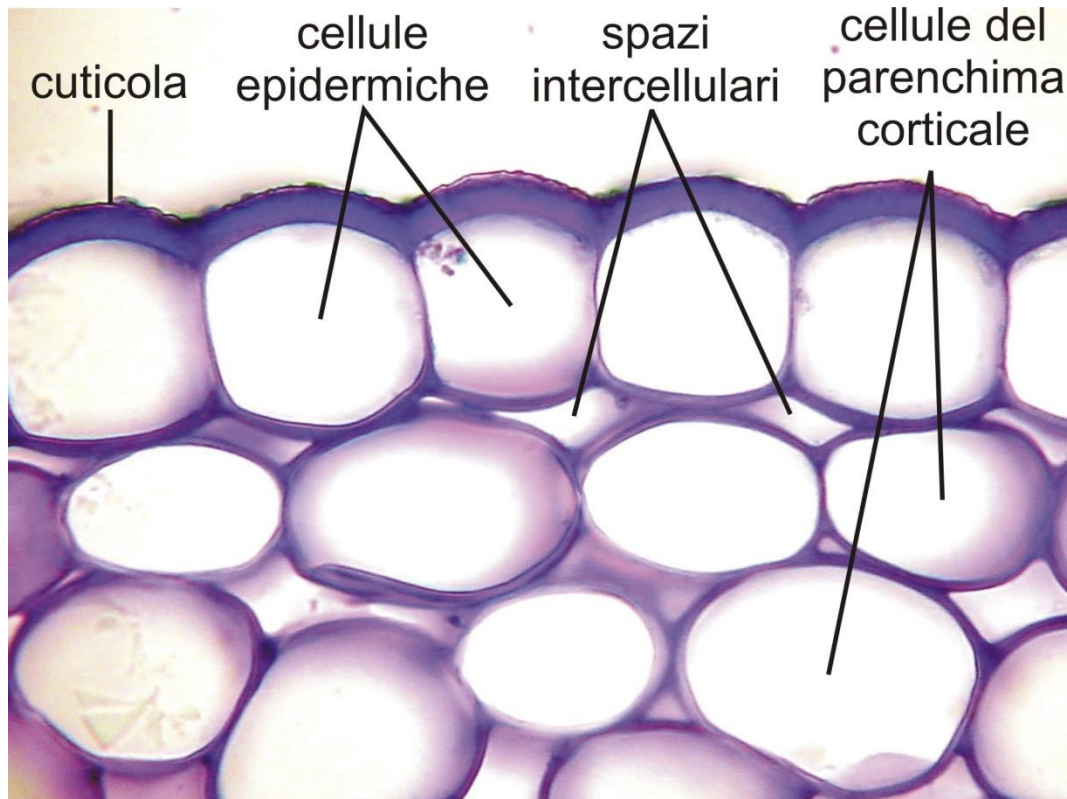


Figura 8.33 Accrescimento secondario nelle monocotiledoni arborecenti. (a) Si può osservare nella micrografia un'ampia zona di cambio vascolare e di tessuto fondamentale secondario immaturo. Anche i fasci e la corteccia che si formano sono secondari (x 50). (b) In basso nella foto è rappresentata la parte più interna del fusto, contenente i fasci vascolari primari ed il tessuto parenchimatico fondamentale. In alto si possono osservare i fasci secondari (x 15). (c) Particolare mostrante i fasci primari (x 50). (d) Particolare mostrante i fasci secondari (x 50).

STRUTTURA PRIMARIA DEL FUSTO

fusto di orchidea (*Orchis sp.*)

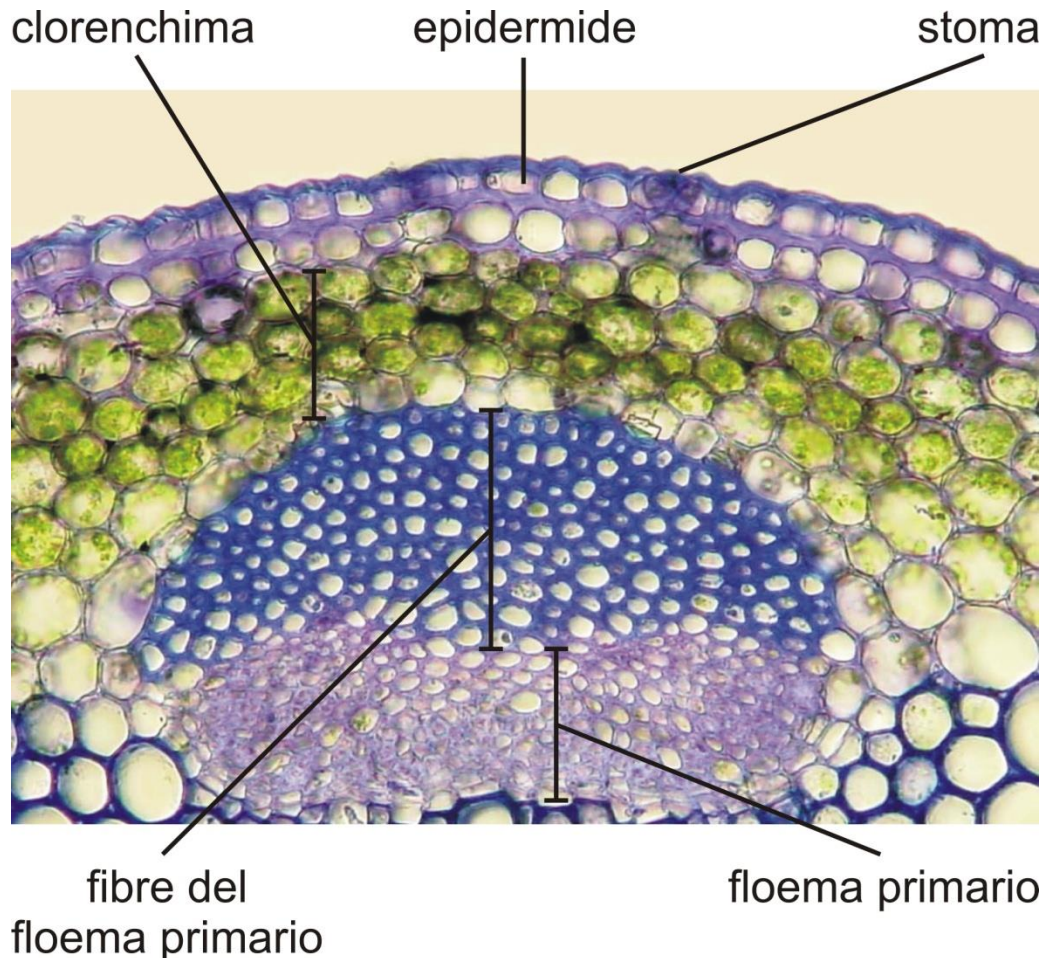
in sezione trasversale



L'epidermide del fusto primario, come quella della foglia, è ricoperta da uno strato di **cuticola (cutina e cere)**, manca di **spazi intercellulari** e gli scambi gassosi avvengono attraverso gli **stomi**

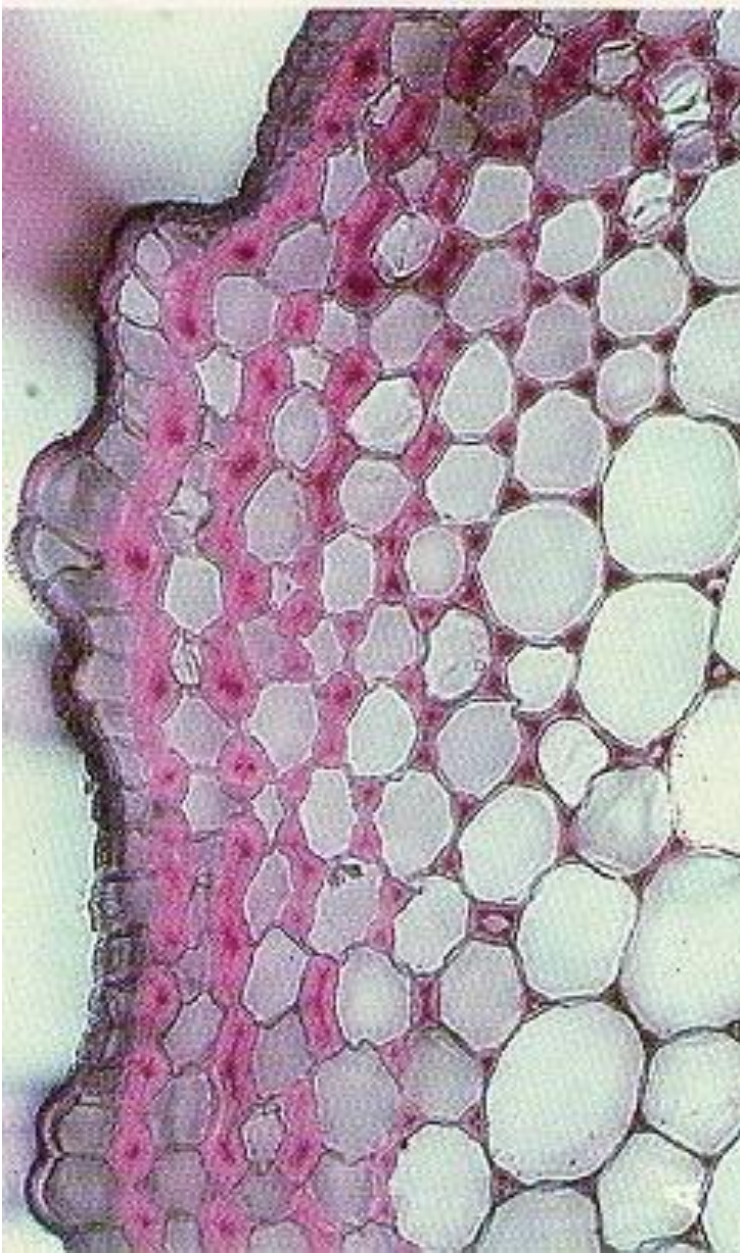
CORTECCIA

fusto di trifoglio (*Trifolium repens*) in sezione trasversale



La corteccia del fusto primario è costituita principalmente da cellule **parenchimatiche** con **spazi intercellulari**. Gli strati più superficiali possono fotosintetizzare (**clorenchima**) **Endodermoide** con particolari specializzazioni (guaina amilifera o ossalifera).

Nelle piante acquatiche o in fusti sotterranei si forma una **endodermoide** con funzioni tegumentali.

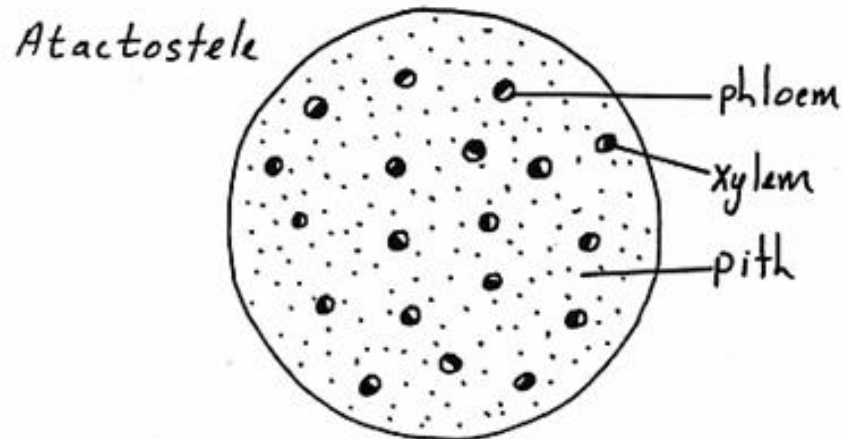
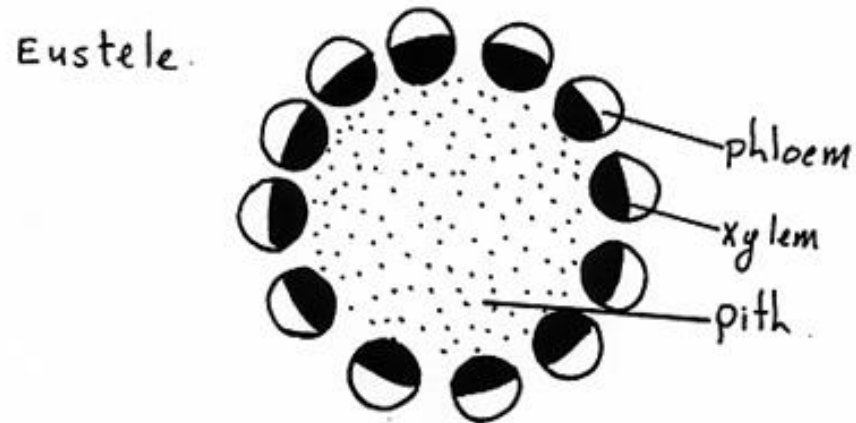


25 μm

Nella corteccia, oltre ai tessuti parenchimatici, sono frequenti anche i **tessuti meccanici**, come il collenchima. Questi si trovano, generalmente, in posizione periferica.

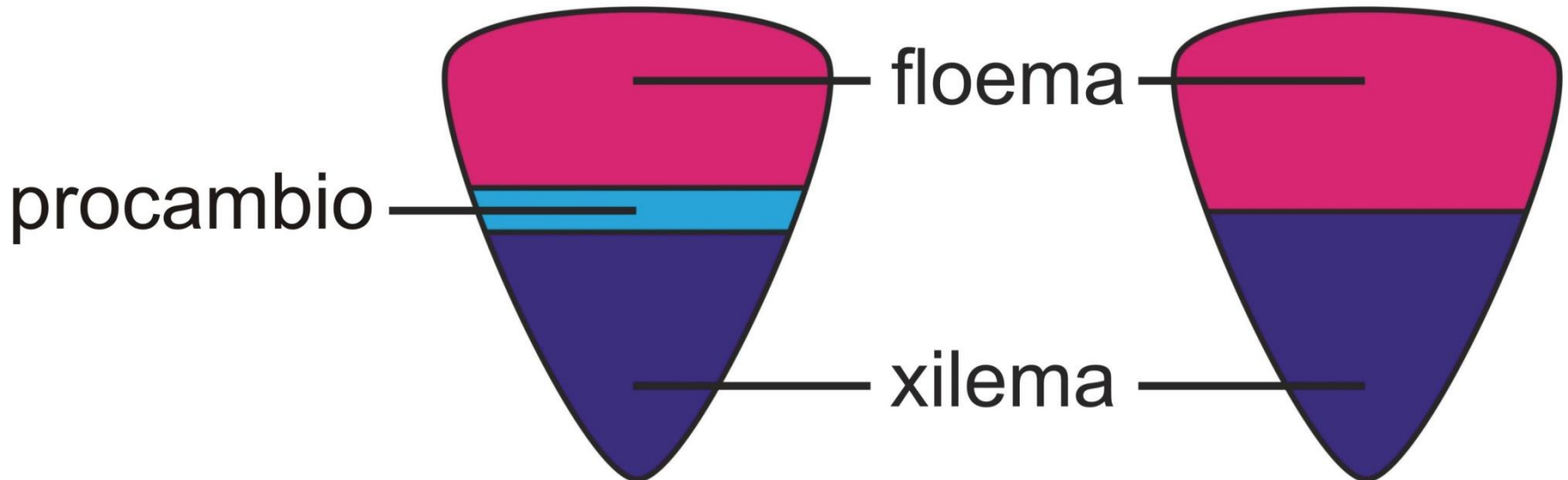
TESSUTI CONDUTTORI

I tessuti conduttori formano dei fasci, disposti ad anello nelle dicotiledoni (eustele) e sparsi nell'intero spessore del fusto nelle monocotiledoni (atactostele).



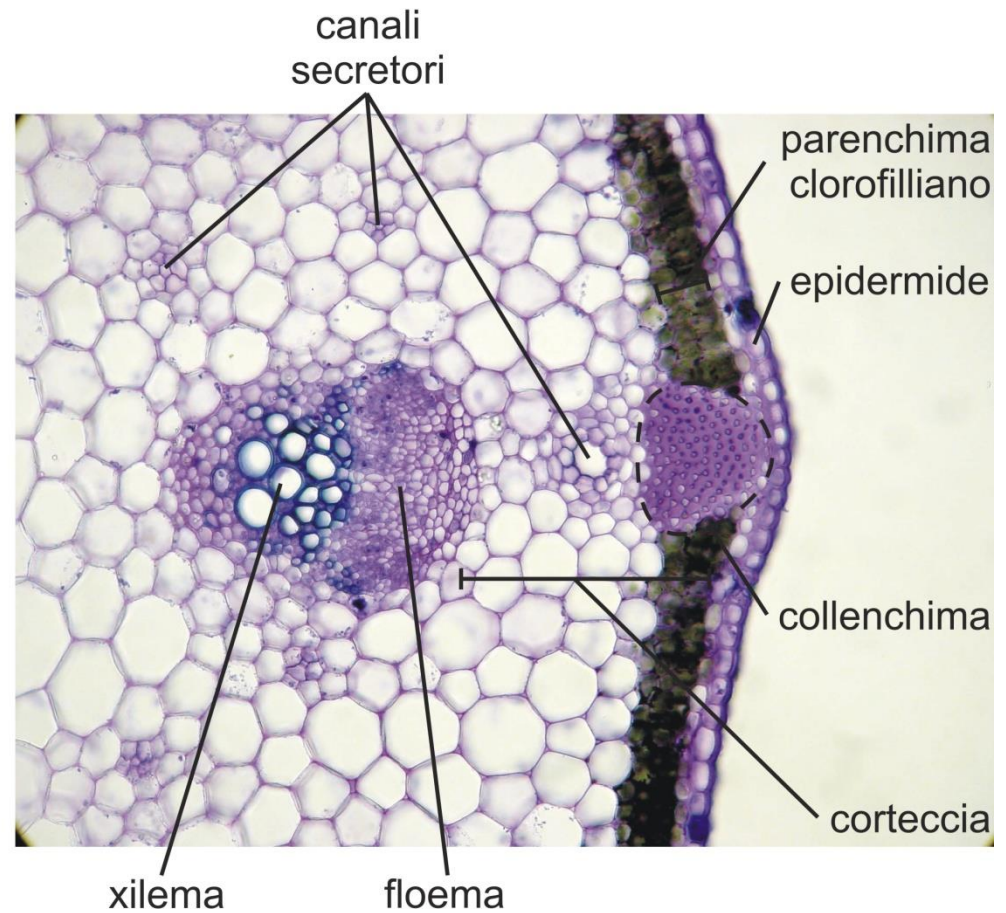
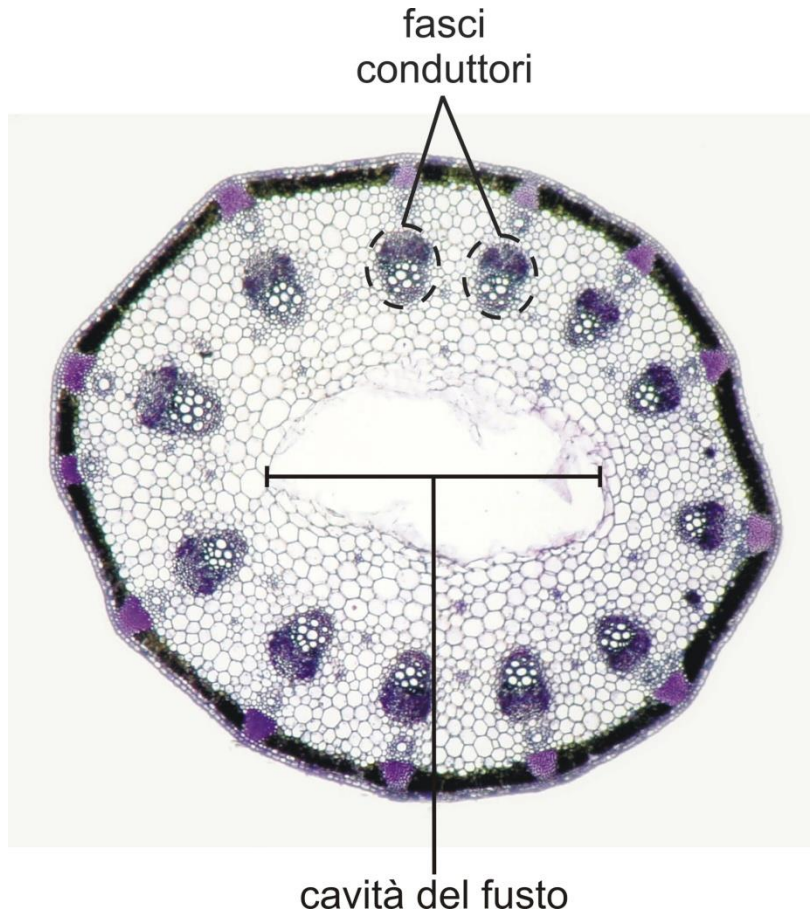
TESSUTI CONDUTTORI

Le piante erbacee (accrescimento solo primario) presentano **fasci collaterali chiusi**, quelle legnose (accrescimento primario + secondario) hanno **fasci collaterali aperti**



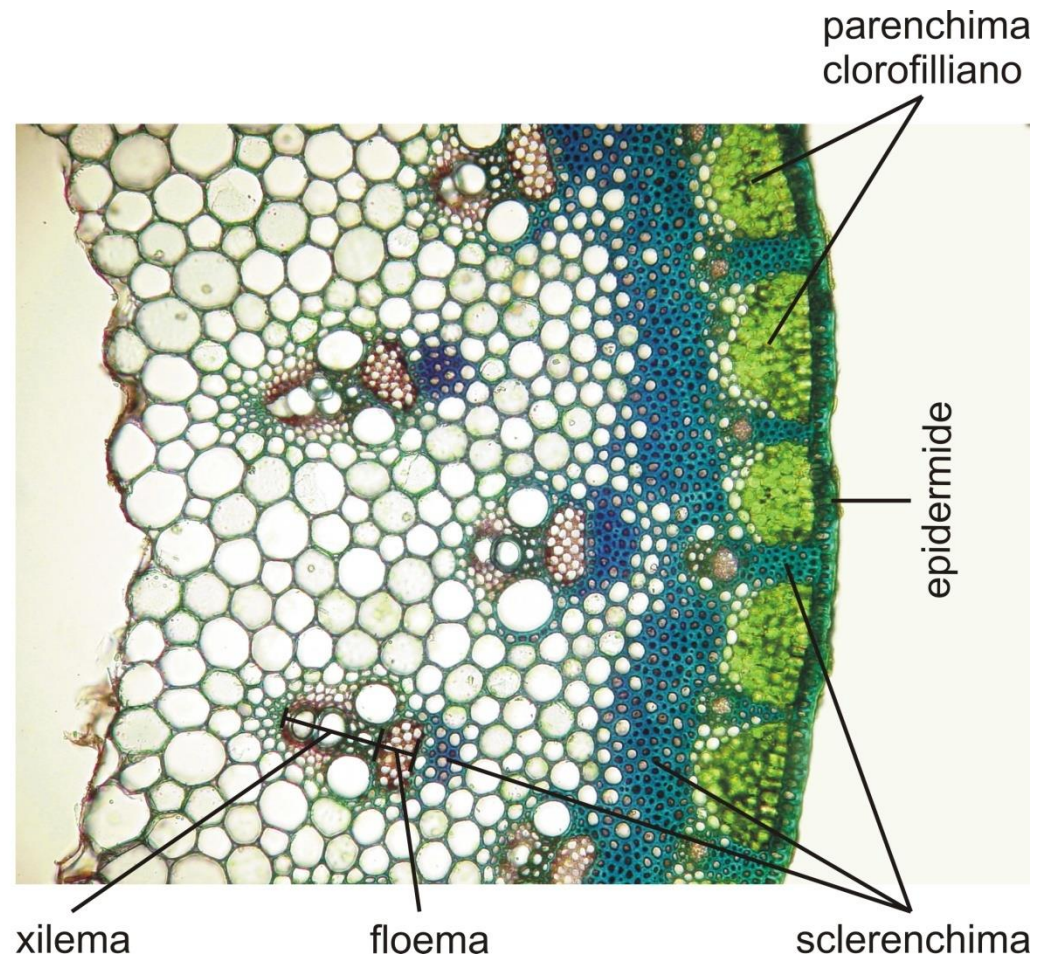
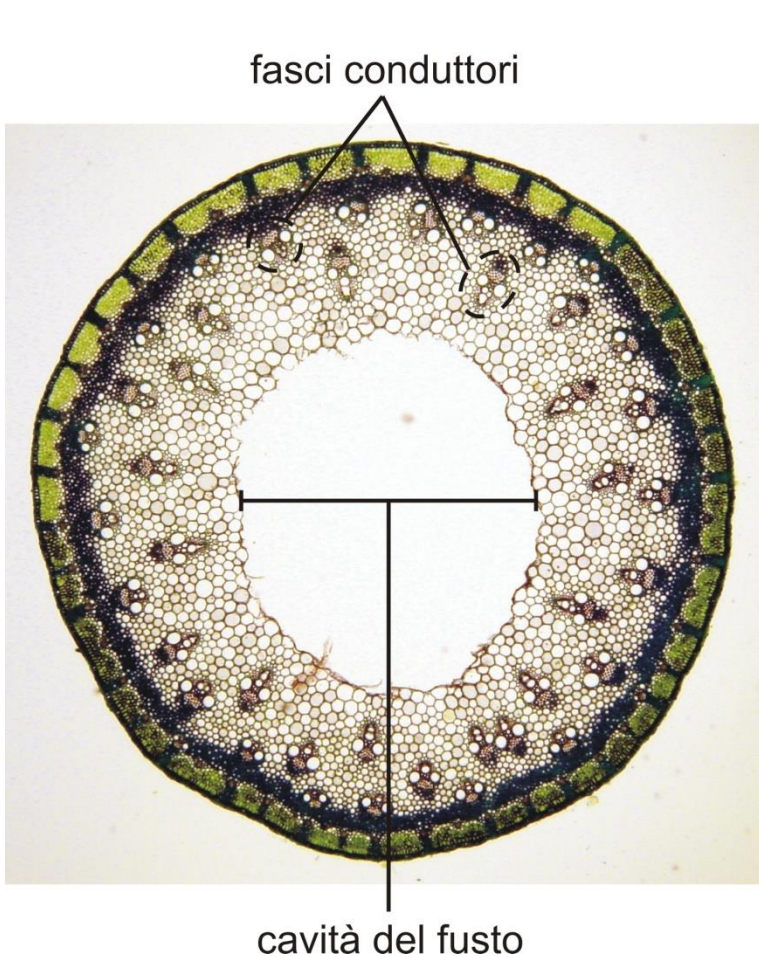
FUSTI CAVI

fusto di finocchio selvatico (*Phoeniculum vulgare*)
in sezione trasversale

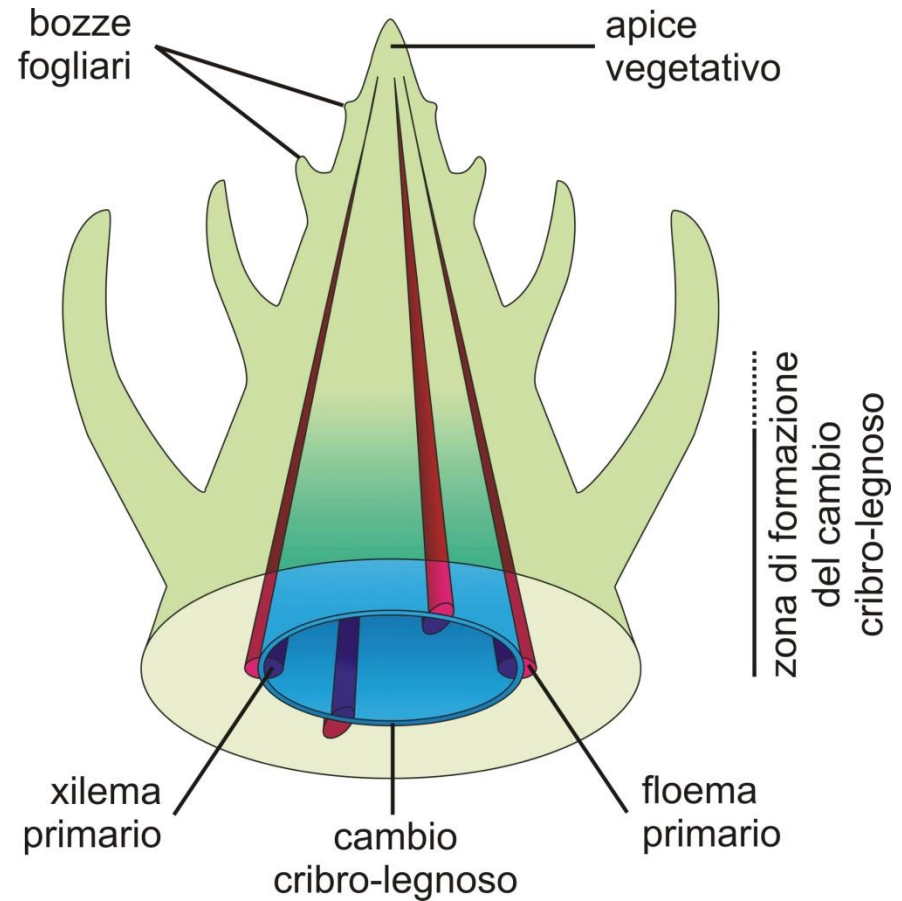
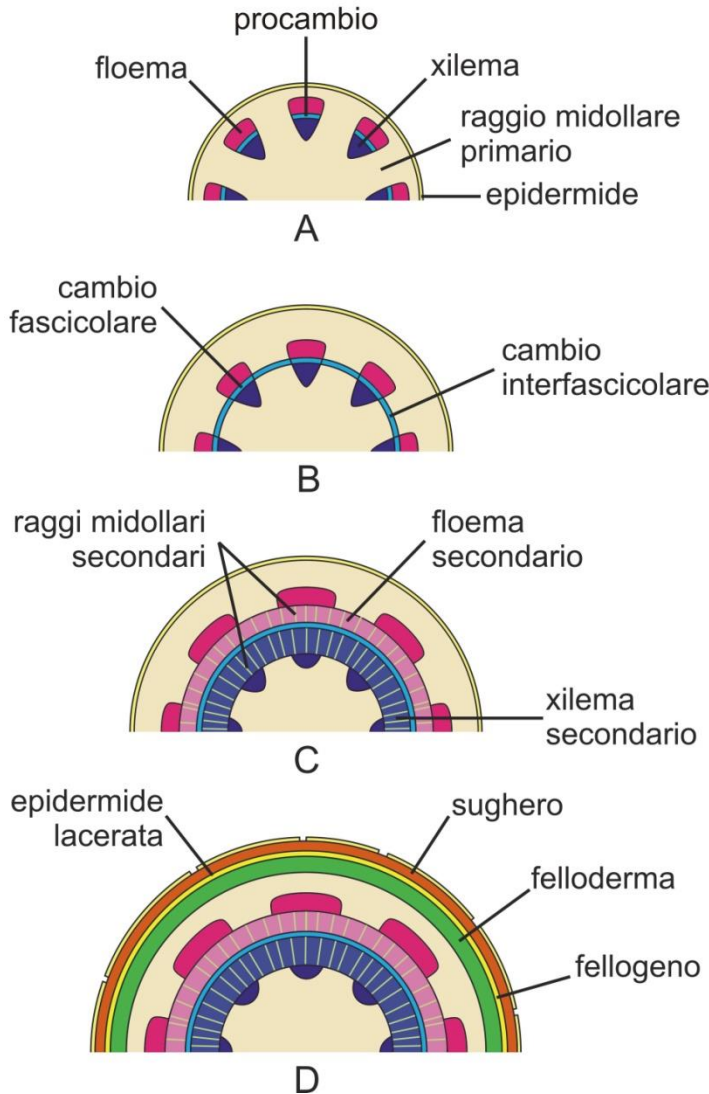


FUSTI CAVI

culmo di una graminacea (*Bromus erectus*) in sezione trasversale



PASSAGGIO DALLA STRUTTURA PRIMARIA ALLA SECONDARIA



Il cambio ha la forma di un
mantello conico

Tabella 8.1 Accrescimento secondario propriamente detto

Felci attuali	In nessuna specie
Gimnosperme	In tutte le specie
Dicotiledoni	Presente in molte specie, parecchie sono erbacee
Monocotiledoni	Sono presenti solo accrescimenti secondari anomali in alcune specie

Tabella 8.2 Legno secondario, tipologie cellulari

	Gimnosperme	Dicotiledoni*
Sistema assiale		
Tracheidi	Presenti	Presenti
Trachee	Assenti (a parte tre gruppi)	Presenti
Fibre	Molto rare	Presente
Parenchima	Molto raro	Presente
Sistema radiale		
Parenchima radiale	Presente	Presente
Tracheidi del raggio	Presente	Assente

* Il legno delle dicotiledoni è molto variabile; in certe specie mancano alcune tipologie di cellule, altre le presentano tutte. Cambiano grandemente, inoltre, le percentuali relative di ogni tipologia.

Il cambio cribro-legnoso comprende 2 tipi di cellule: le iniziali fusiformi e le iniziali dei raggi

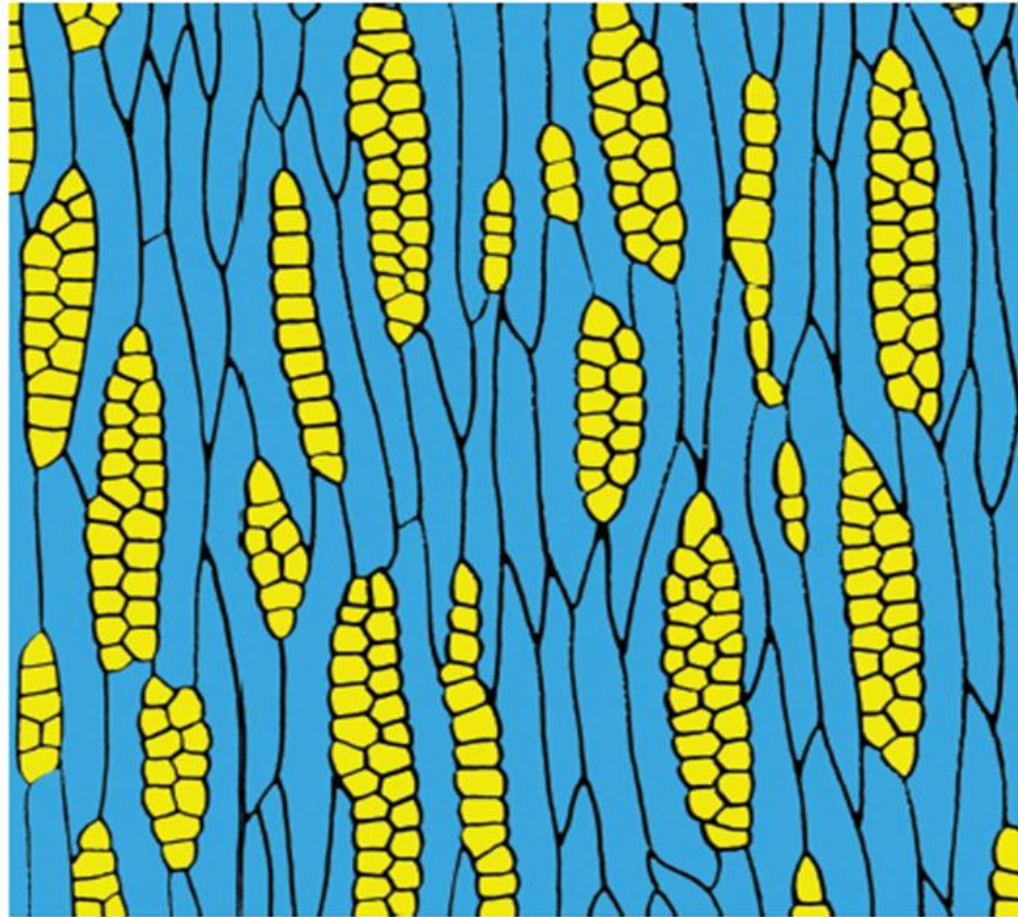
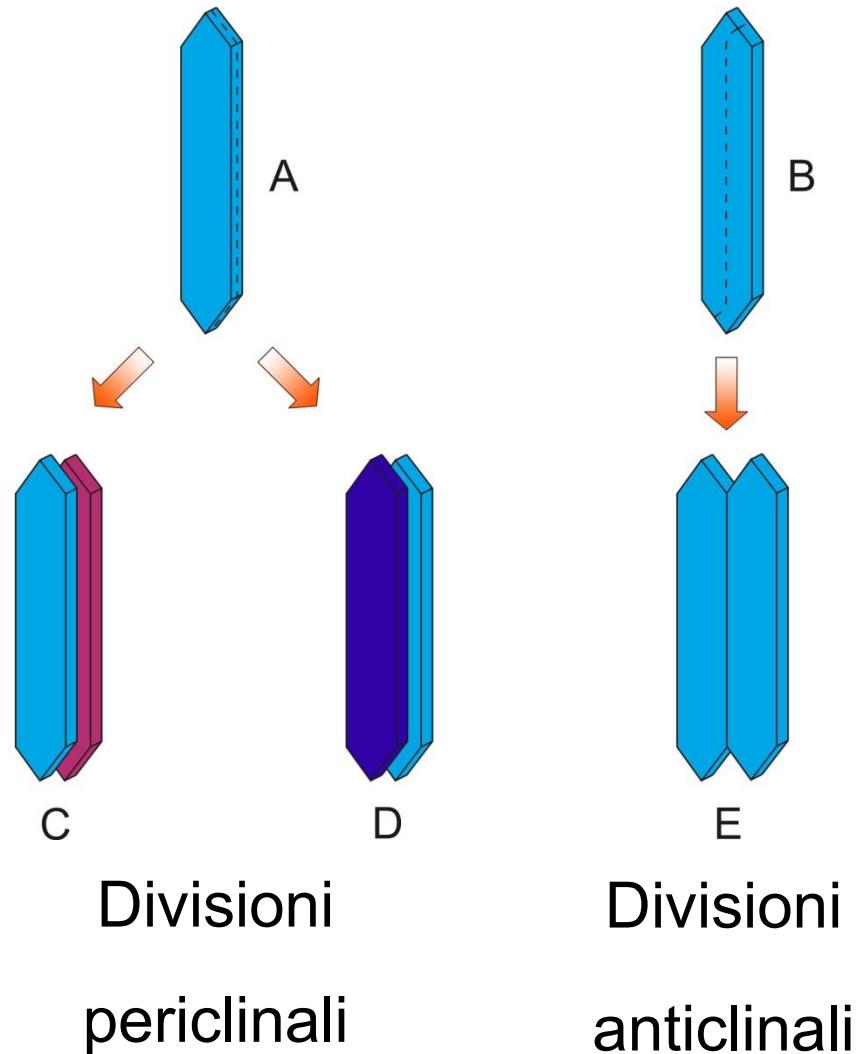


FIGURA 9.21

Cambio cribro-legnoso del frassino (*Fraxinus* sp.) in sezione tangenziale, in cui si osservano le iniziali fusiformi (in azzurro) e le iniziali dei raggi (in giallo) (disegno di A. Valletta).

PIANI DI DIVISIONE DELLE CELLULE DEL CAMBIO: Attività dipleurica



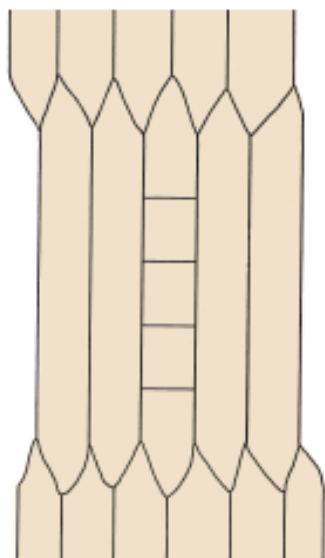


Figura 8.10 Una iniziale fusiforme può dividersi trasversalmente e dare origine ad una fila di iniziali radiali, dopo di che tutte le sue derivate si differenziano in cellule del raggio.

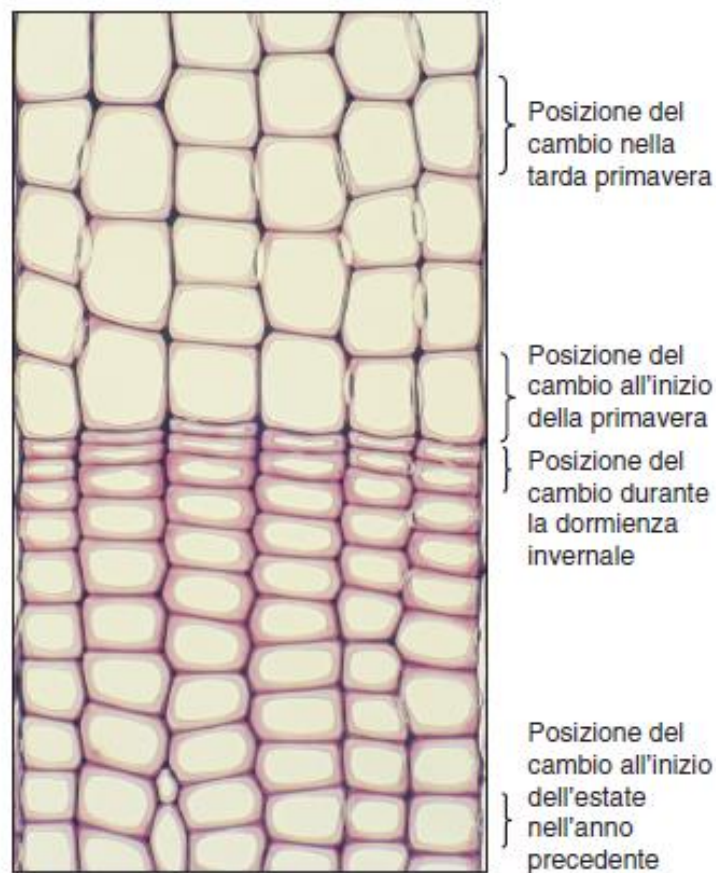


Figura 8.8 In questa sezione trasversale di fusto di pino sono visibili sei file di elementi xilematici. Poiché in ogni fila tutte le cellule si originano da una sola cellula del cambio vascolare, tutto il legno osservabile nella microfotografia deriva da sei cellule cambiali. Le cellule situate alla base della foto sono state quindi prodotte quando il cambio si trovava in quella posizione. Allo stesso modo, anche le cellule situate nella parte mediana della foto, sono state prodotte quando il cambio si trovava in quella posizione, dopo essere stato spinto all'esterno dalla produzione delle cellule situate alla base della foto (x 150).

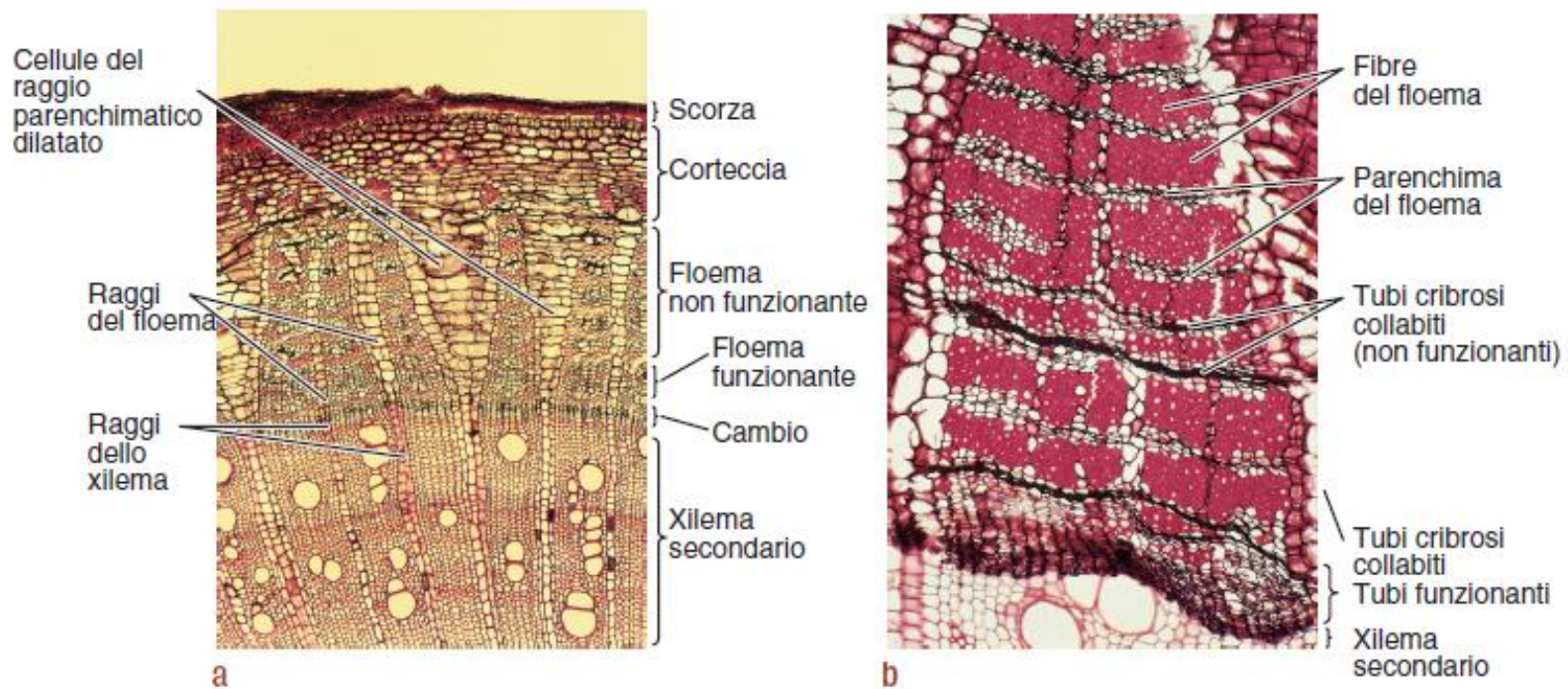


Figura 8.20 (a) Questa sezione trasversale di fusto presenta, dal basso in alto, lo xilema secondario, il cambio vascolare, il floema secondario, la corteccia ed il sughero. I raggi xilematici ed i raggi floematici si congiungono nella zona del cambio. La proliferazione e la distensione delle cellule parenchimatiche di alcuni raggi, hanno evitato che la corteccia si lacerasse (x 40). (b) Floema secondario di *Artabotrys*. In basso nella micrografia si può osservare il floema assiale più giovane, che contiene tubi cribrosi funzionanti e presenta una scarsa consistenza, come il cambio vascolare. Questi tessuti teneri vengono spesso danneggiati durante il prelievo dalla pianta, per questo motivo nella foto appaiono in parte schiacciati. Il floema più vecchio contiene numerose fibre alternate a zone di parenchima del floema ed a tubi cribrosi collassati (x 50).

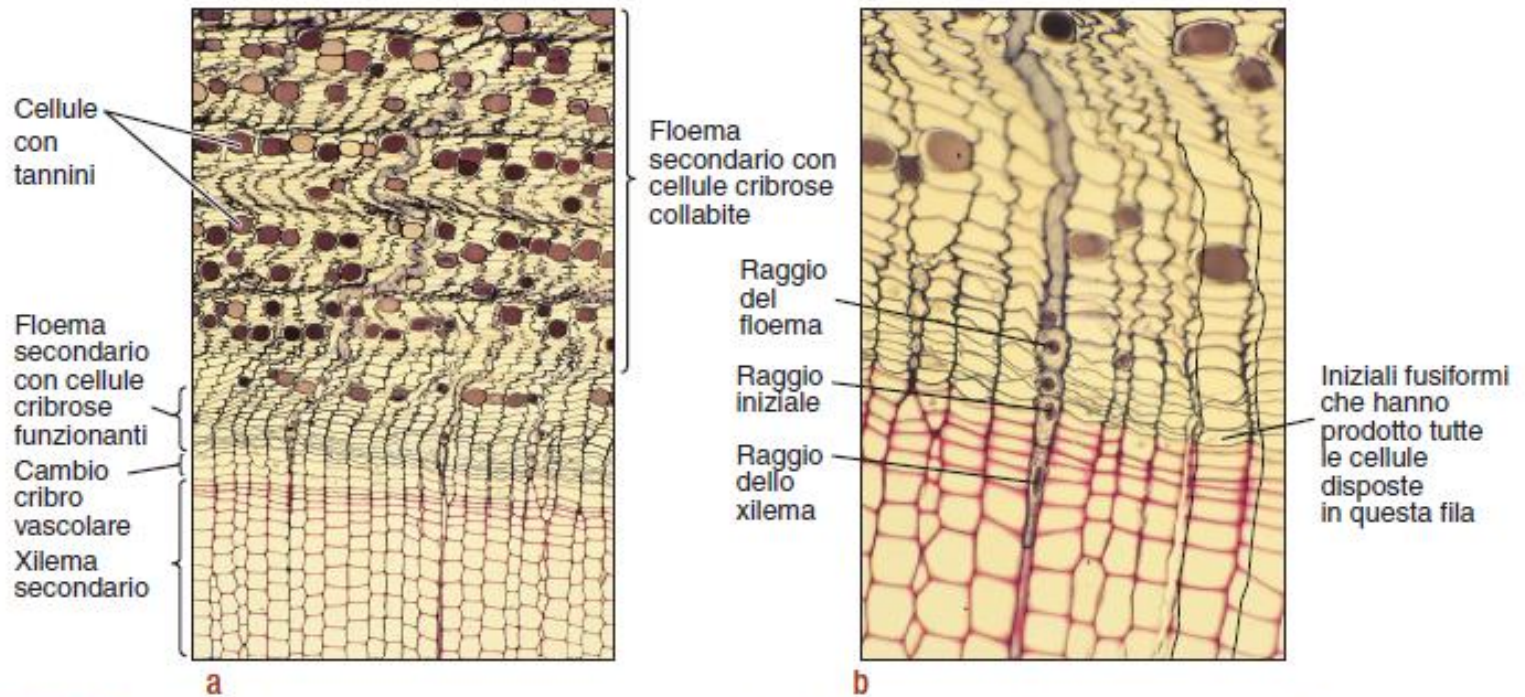


Figura 8.21 (a, b) Particolare della porzione più esterna di un fusto di pino contenente il legno più giovane e la corteccia. Nel momento in cui hanno perso la loro funzionalità le cellule cribrose sono collassate e, contraendosi, hanno assunto un aspetto ondulato. Di conseguenza anche i raggi sono diventati ondulati. A livello delle iniziali, i raggi del floema e quelli dello xilema si congiungono. Anche le singole file di cellule cribrose sono in contatto con le corrispondenti file di tracheidi poiché sono state prodotte dalla stessa iniziale fusiforme (sezioni trasversali; (a) x 50; (b) x 150).

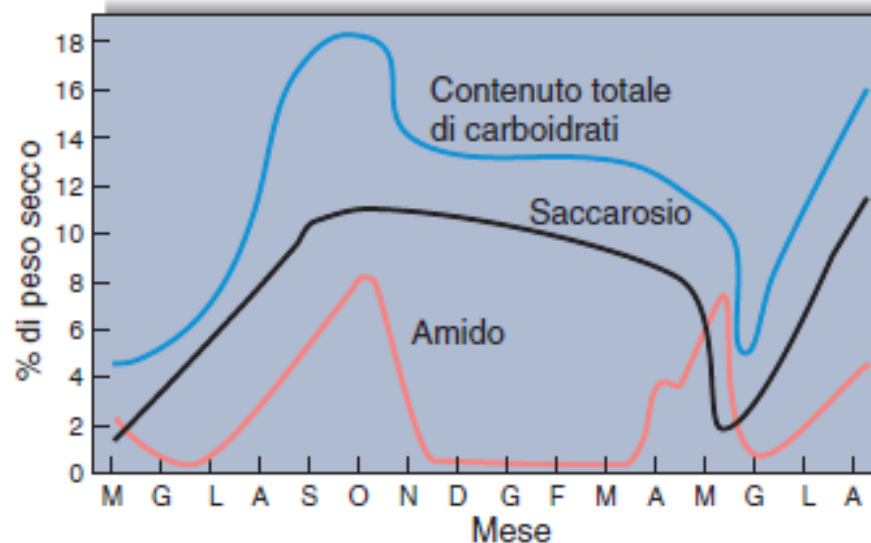


Figura 8.22 I carboidrati si accumulano nella corteccia dei fusti e delle radici all'inizio dell'estate quando le foglie sono ancora presenti e fotosintetizzanti; tale accumulo raggiunge il massimo in settembre ed ottobre, poi si riduce e rimane costante durante l'inverno (da dicembre ad aprile). Queste riserve vengono mobilitate durante la stagione di crescita primaverile (in aprile-maggio). I dati riportati nel grafico riguardano piante di robinia che vivono nei pressi di Ottawa in Canada, dove la primavera arriva con ritardo. Nelle piante che crescono al Sud il trasferimento primaverile dei carboidrati dalle sedi di accumulo alle gemme avviene più precocemente.

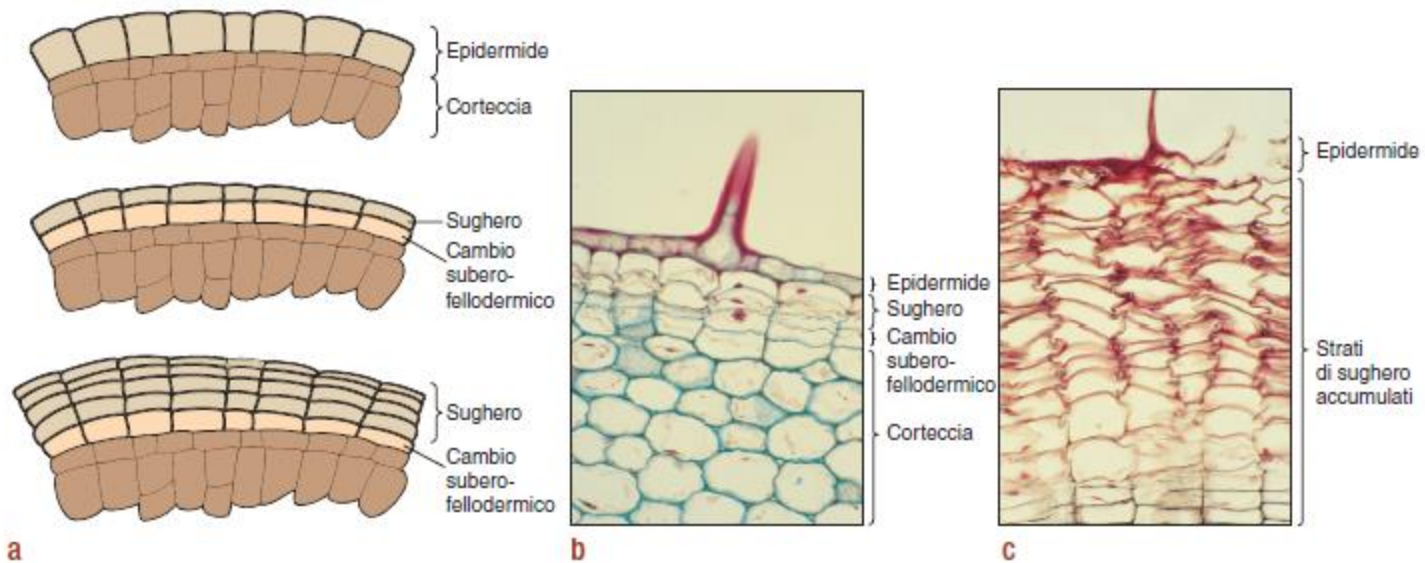


Figura 8.23 (a) Il primo cambio subero-fellodermico può derivare dalle cellule epidermiche che riprendono l'attività mitotica dividendosi unicamente secondo piani periclinali. Le cellule più interne rimangono a far parte del cambio subero-fellodermico, mentre le cellule più esterne si differenziano in sughero. (b) Cellule ipodermiche in un giovane fusto di geranio che hanno appena ripreso a dividersi per dare origine ad un cambio subero-fellodermico. Da notare la porzione basale integra di un tricoma (x 150). (c) Vecchio fusto di geranio che mostra numerosi strati di sughero che si sono accumulati come prodotto dell'attività del fellogeno. Le cellule del fellema, essendo morte ed impermeabili, hanno bloccato il trasferimento dei nutrienti sia al tricoma che alle altre cellule epidermiche, uccidendole (x 150).

Figura 8.24 (a) In questo fusto è presente uno spesso strato di cellule suberificate Integre. Molte cellule parenchimaliche facenti parte della corteccia e del floema secondario sono state trasformate in sclereidi (b) per rendere la scorza più resistente e protettiva. Il cambio subero-fellodermico successivo si formerà più profondamente nel floema secondario, dove le numerose cellule parenchimaliche sono ancora capaci di diventare mitoticamente attive. Le sclereidi, invece, essendo morte, non possono più riprendere a dividersi (sezioni trasversali; (a) x 40; (b) x 150).

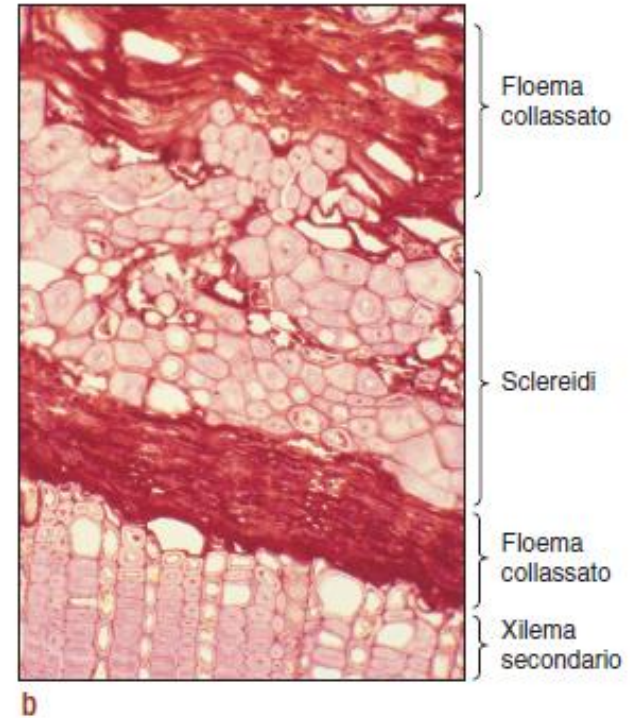
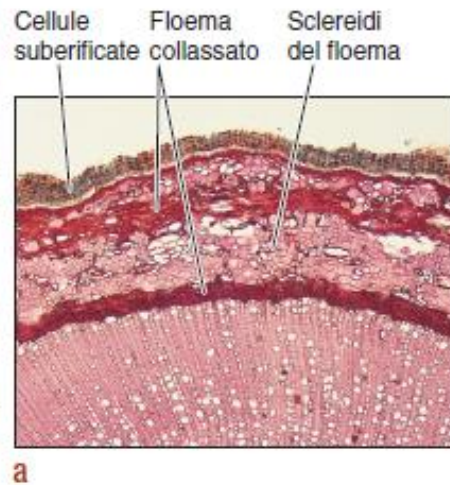
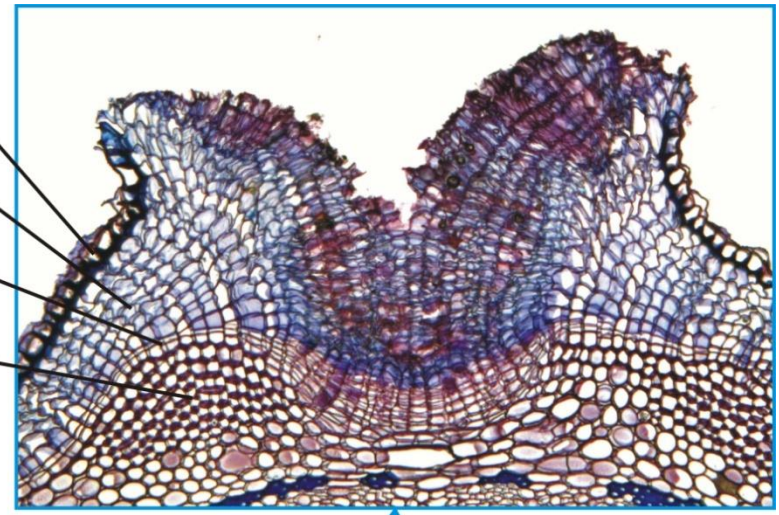


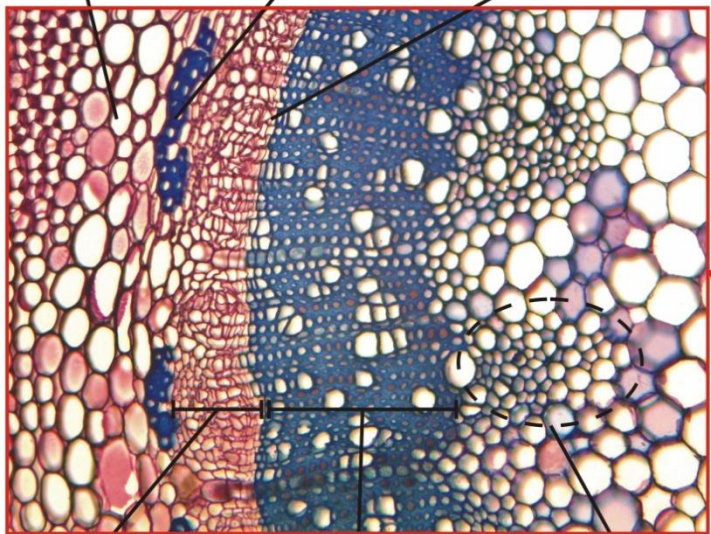


Figura 8.25 (a) Man mano che questo tronco di noce americano aumenta il suo diametro, la scorza viene stirata e infine si spacca. La scorza più profonda è la più giovane, mentre quella in superficie è la più vecchia. (b) La scorza dell'acero si sfoglia in lamine ampie e sottili prodotte da numerosi cambi subero-fellodermici, anch'essi di forma laminare, che si sono originati vicinissimi l'uno all'altro. (c) Nel platano le cellule suberificate contengono diversi pigmenti che ossidandosi diventano grigi. Quando le porzioni esterne di scorza, vengono isolate dai tessuti interni, cadono, e le nuove porzioni, esposte all'aria, a loro volta cambiano di colore. Ciascun cambio subero-fellodermico ha dimensioni limitate che determinano la forma e le dimensioni della scorza. (d) La scorza della quercia da sughero (*Quercus suber*) raggiunge un notevole spessore ed è composta essenzialmente da fellema, con poche sclereidi. La quercia da sughero cresce in Italia, Spagna e Portogallo e produce sughero commerciale usato per i tappi di bottiglia. Quando la scorza ha raggiunto uno spessore sufficiente la parte più esterna viene raccolta e, dopo pochi anni, si ispessisce nuovamente consentendo un nuovo prelievo.

epidermide
sughero
fellogeno
collenchima

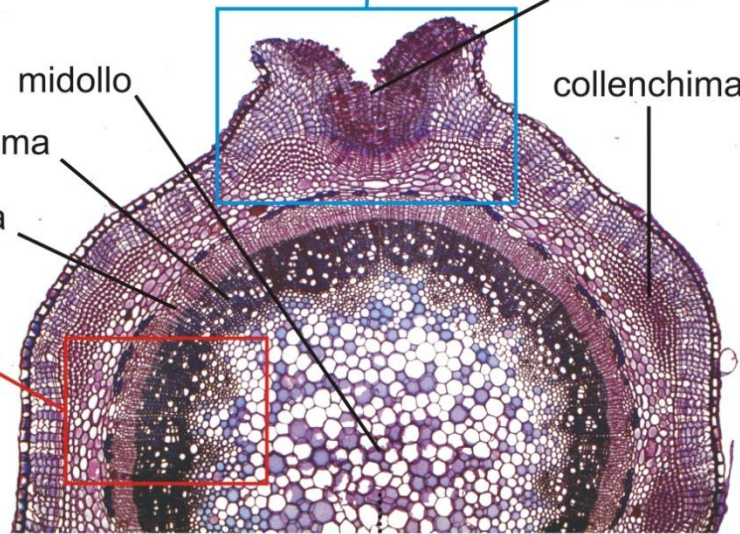


corteccia
fibre del floema
cambio cribro-legnoso

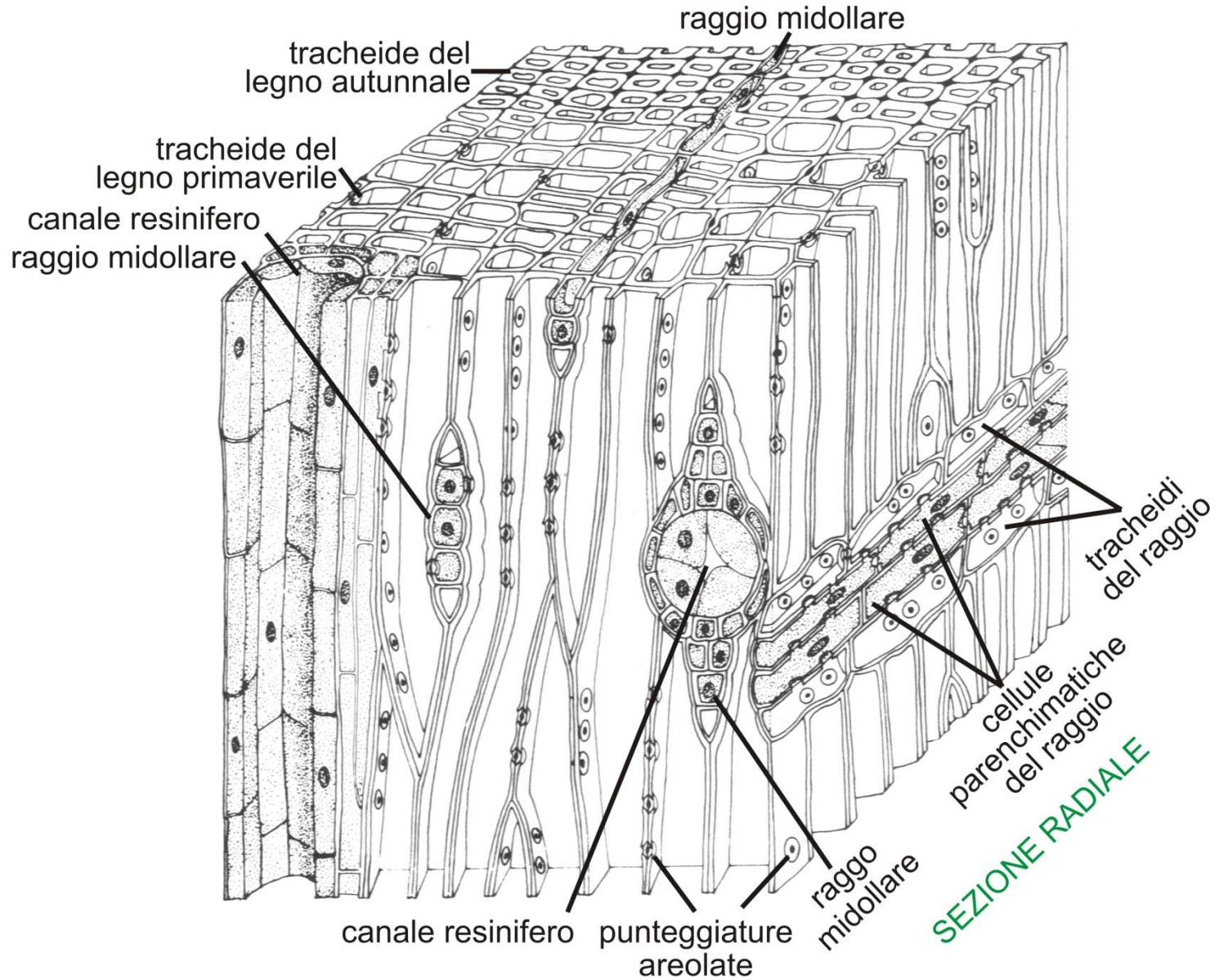


floema
xilema secundario
xilema primario

lenticella
midollo
xilema
floema
collenchima

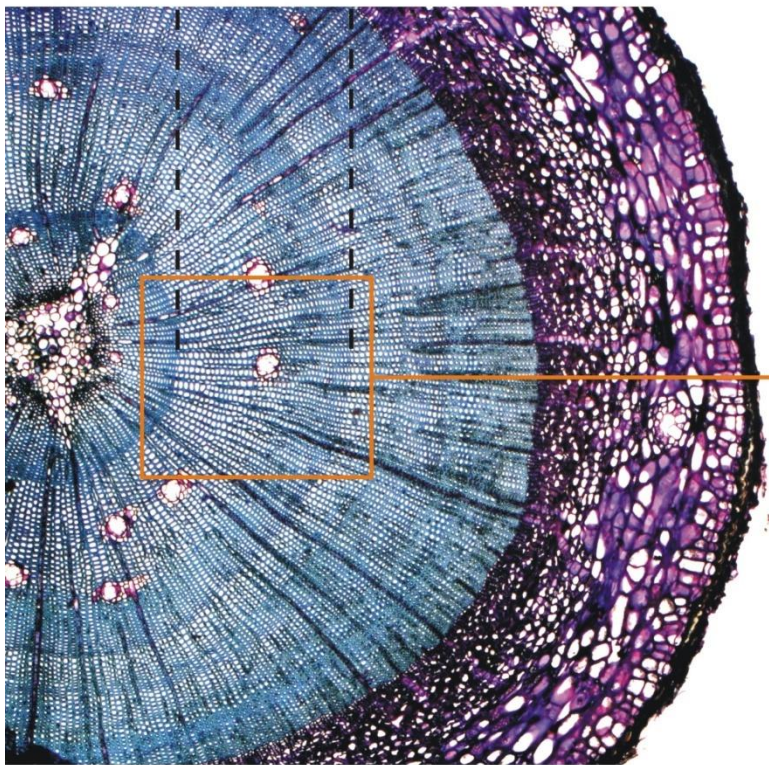


SEZIONE TRASVERSALE



SEZIONE TANGENZIALE

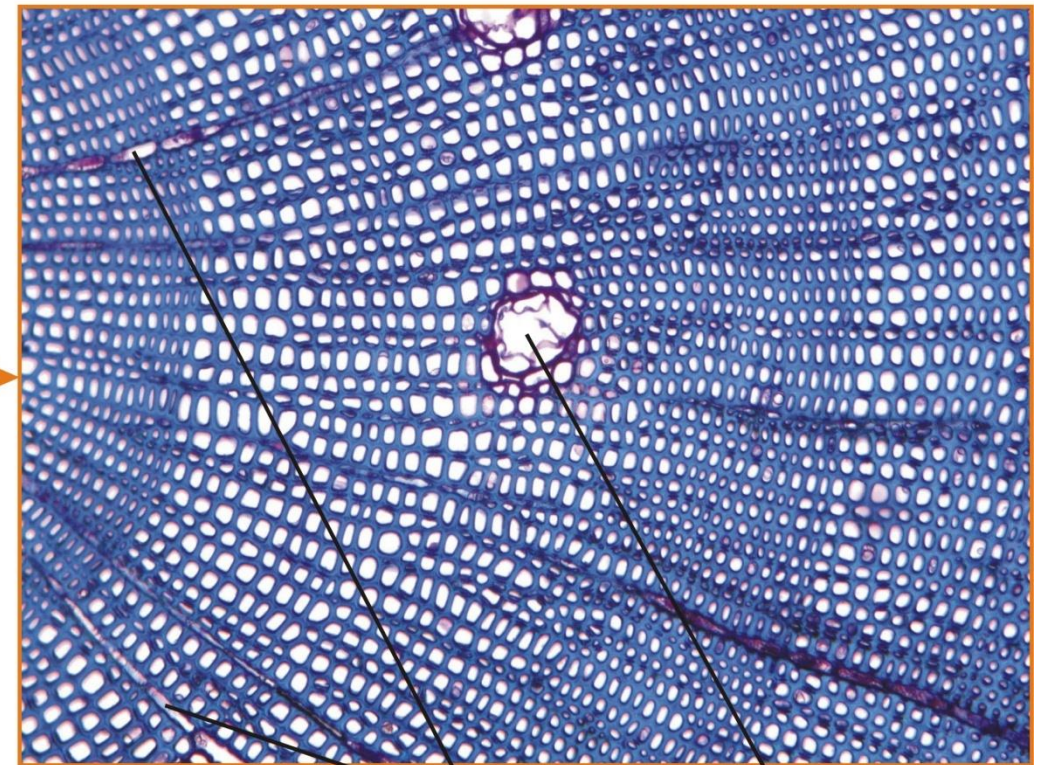
cerchia
annuale



legno
primaverile



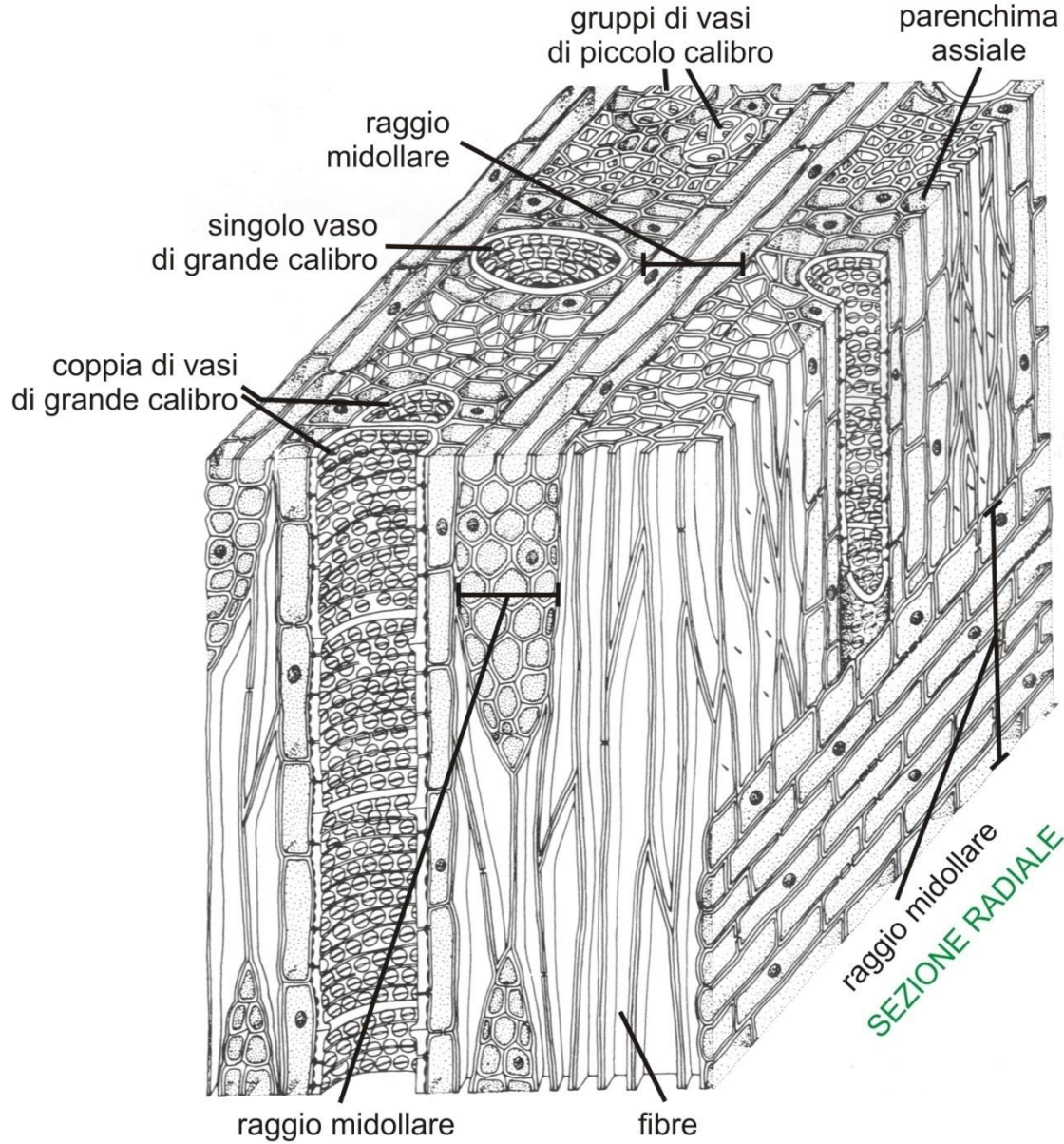
legno
autunnale



raggi
midollari

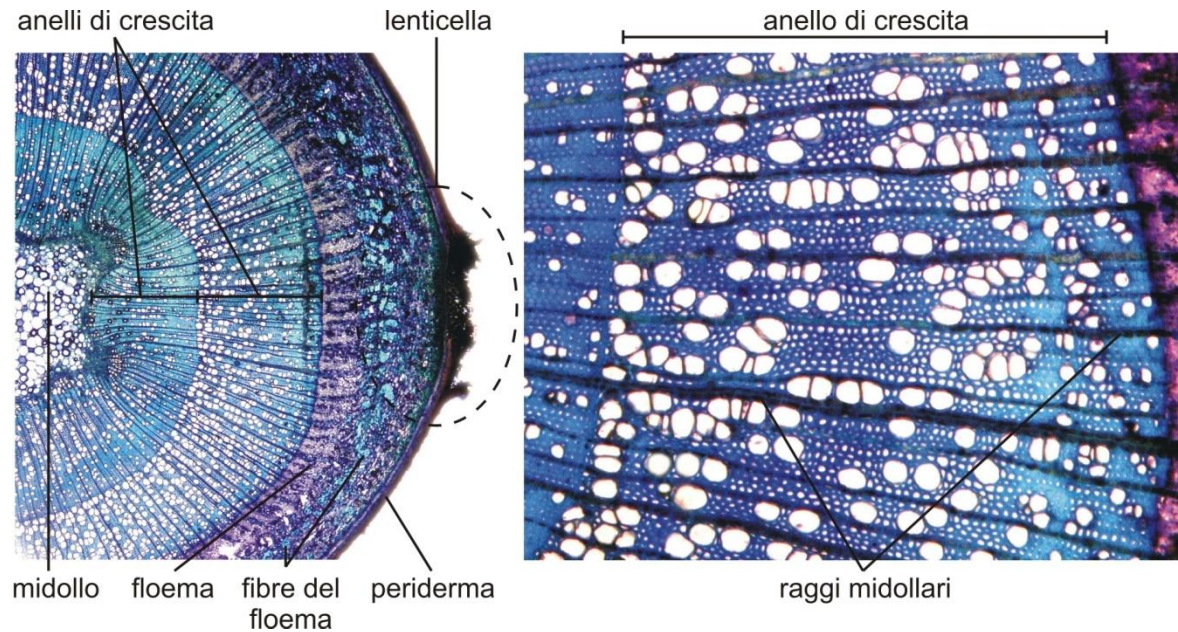
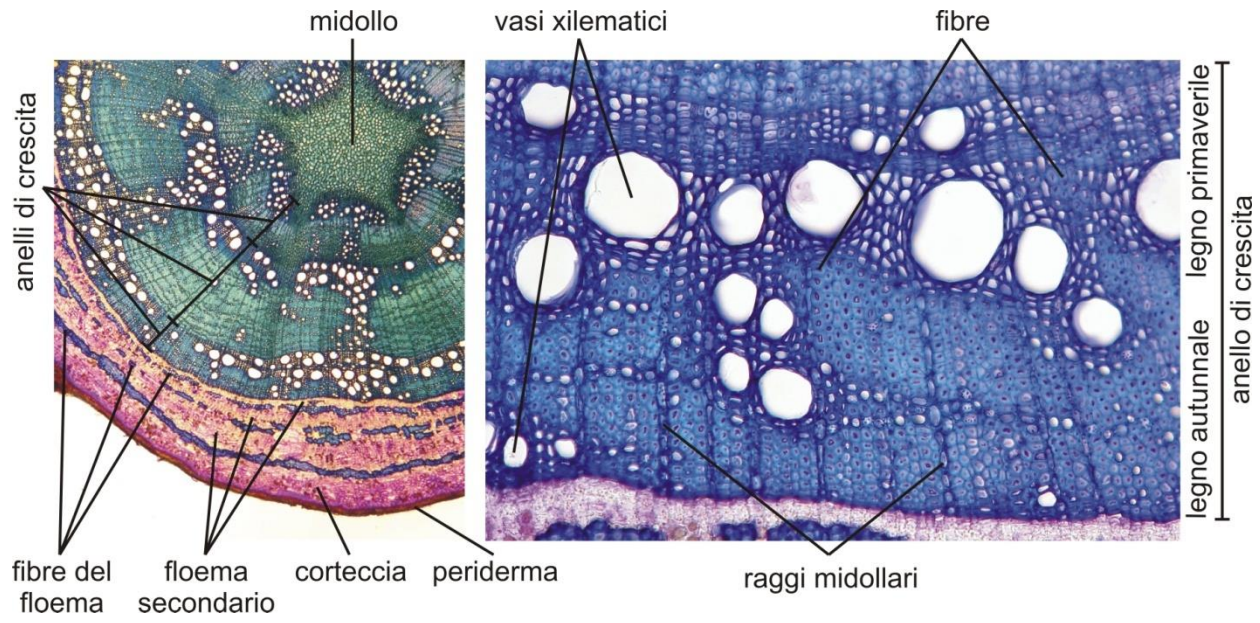
canale
resinifero

SEZIONE TRASVERSALE



SEZIONE TANGENZIALE





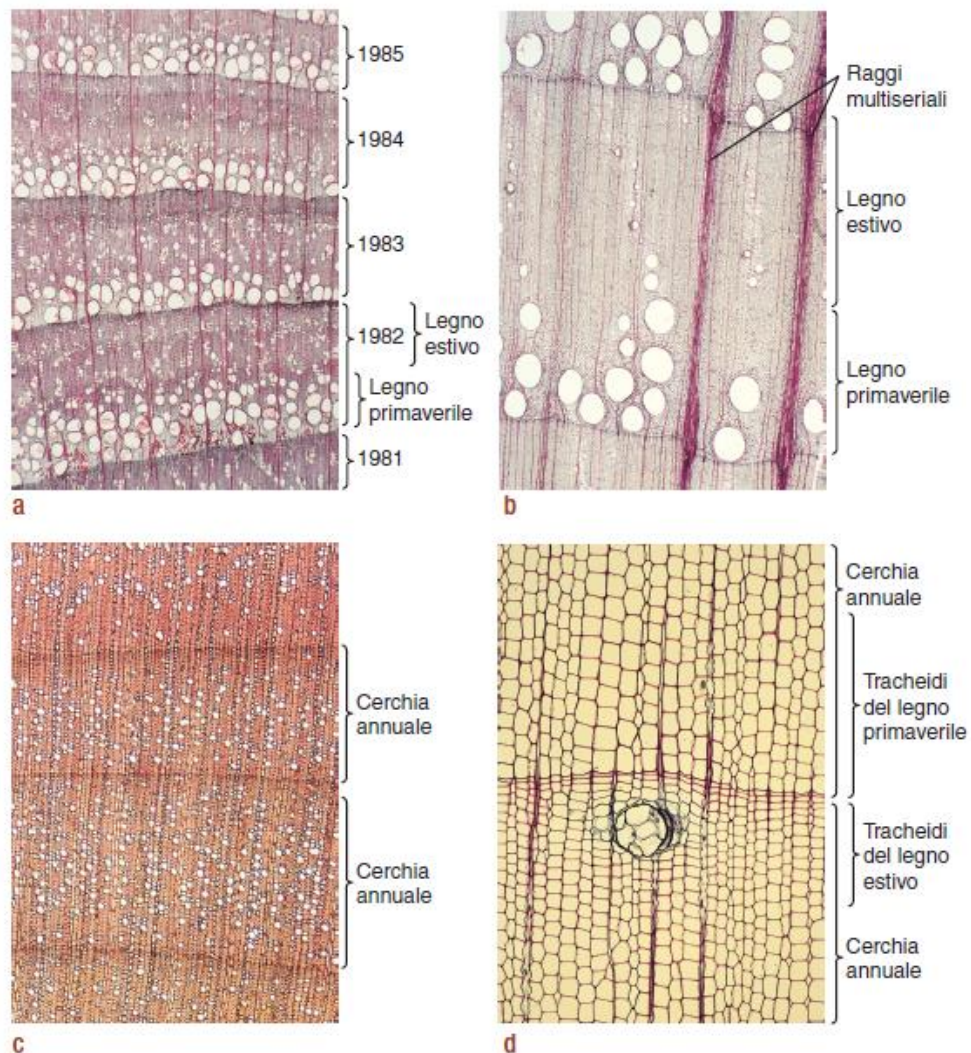


Figura 8.17 (a) In questa sezione trasversale, si possono osservare le porzioni di cinque cerchie annuali. La più interna di queste (in basso nella foto) è la più vecchia, la successiva è stata formata un anno dopo e così via. Il cambio vascolare è localizzato all'estremità in alto. Nel legno a porosità anulare, quello primaverile ricco di vasi si può facilmente distinguere da quello estivo, ricco di fibre (sezione trasversale; x 50). (b) Esempio di legno con una marcata porosità anulare nel quale all'inizio dell'attività cambiale, sono stati formati solamente vasi larghi ed in seguito quasi esclusivamente fibre e rari vasi molto stretti. Si possono anche osservare due larghi raggi multiseriati anche se la maggior parte dei raggi sono stretti e uniseriati (sezione trasversale; x 15). (c) Esempio di legno a porosità diffusa che mostra una distribuzione dei vasi piuttosto uniforme sia nel legno primaverile che in quello estivo. Le cerchie annuali non sono evidenti come nel legno a porosità anulare (sezione trasversale; x 40). (d) Nella maggior parte delle gimnosperme il legno del sistema assiale è composto soltanto da fibrotracheidi tuttavia si può distinguere il legno primaverile (con ampie fibrotracheidi) da quello estivo (con fibrotracheidi strette) (sezione trasversale; x 50).



Bulbo-tubero (*Crocus*)



Rizoma (*Iris*)

Bulbo-tubero di un croco e rizoma di un iris I **tuberi** sono fusti sotterranei con parenchimi amiliferi molto sviluppati. Un esempio è rappresentato dalla patata (*Solanum tuberosum*) la cui ampia corteccia svolge la funzione di riserva. Sull'epidermide si trovano numerose gemme (dette **occhi**) dalle quali, alla ripresa vegetativa, si svilupperanno i fusti aerei e le radici. I **bulbi** sono veri e propri germogli modificati. Sono provvisti di un fusto molto raccorciato, di foglie e di radici avventizie, che si originano alla base del fusto. La funzione di riserva è svolta dalle foglie avvolte attorno alla gemma, dette **catafilli**, la cui base carnosa è ricca di sostanze di riserva.



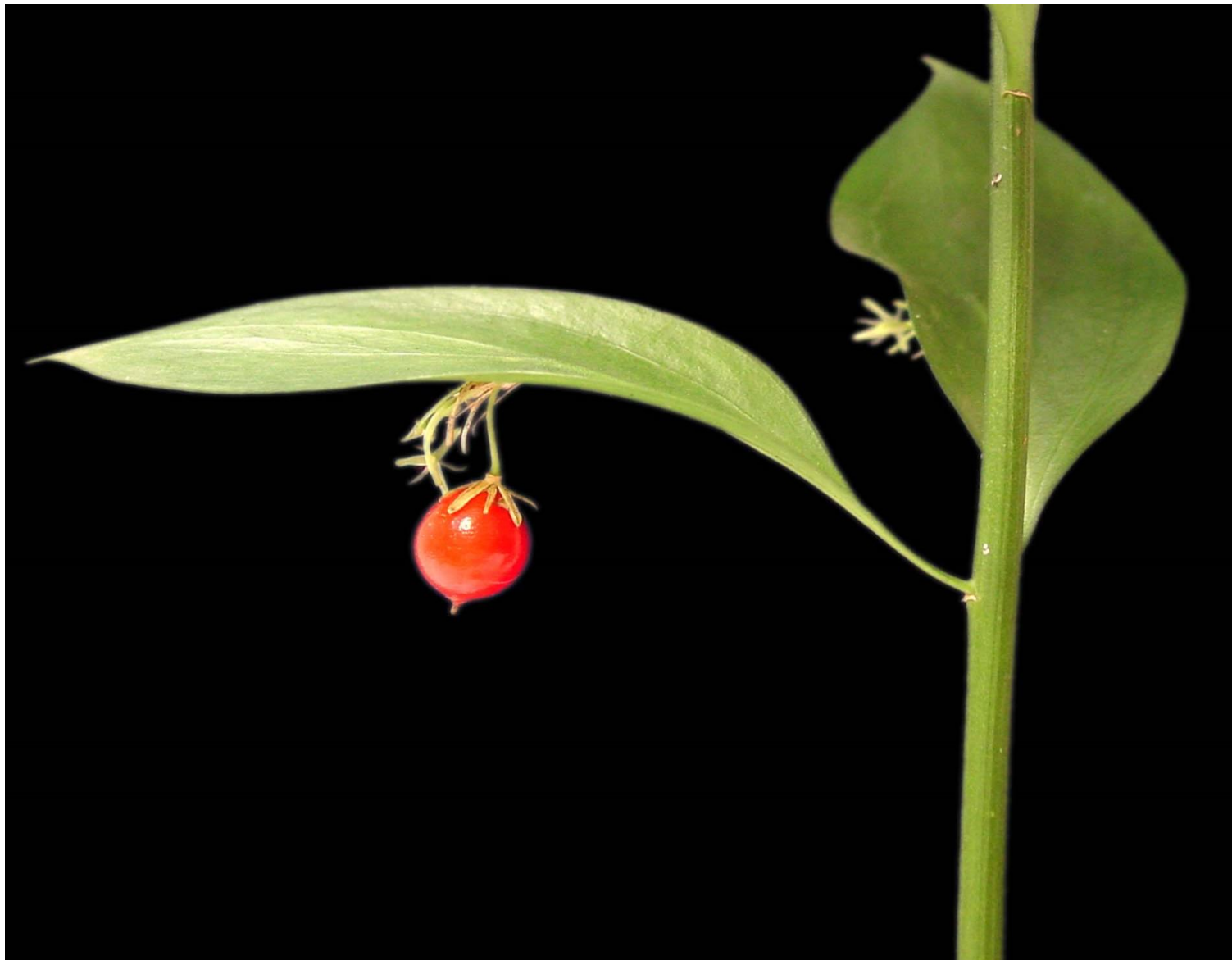
Pianta succulenta (fico d'india), i rami appiattiti svolgono sia la funzione fotosintetica che quella di accumulo idrico



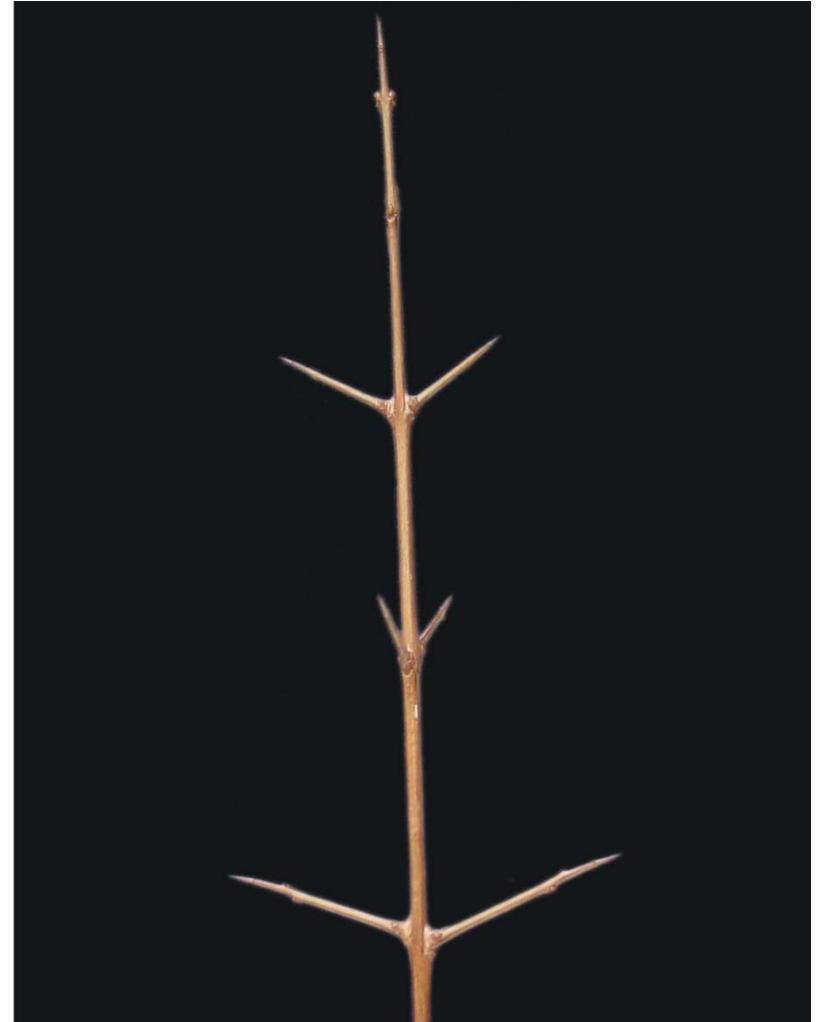
Vite con viticci (fusti specializzati in funzione di sostegno)



Turione (a sinistra): fusto carnoso rivestito da foglie. Cladofilli (a destra): rami trasformati in foglie con funzione fotosintetica



Fusto di *Ruscus* con cladofilli (negli individui femminili i rami trasformati in lamine, simile a foglie, portanti un frutto)



Porzione di un ramo di rosa con emergenze, protuberanze della corteccia (a sinistra) e di un ramo di melograno in spine rameali (a destra)