

IL FUSTO

G. Pasqua

Il fusto (o *caule*) è l'organo di *sostegno* delle piante vascolari e stabilisce il collegamento tra le foglie e le radici. In fase giovanile può svolgere *attività fotosintetica*, anche se a livelli più bassi rispetto alle foglie, in quanto il tessuto sottoepidermico è spesso provvisto di cloroplasti.

Il fusto è deputato anche alla *conduzione*: il sistema conduttore di questo organo è, infatti, connesso con quello degli altri organi. Le sostanze assorbite dal terreno (acqua e nutrienti minerali) sono trasportate, via xilema, dalla radice al fusto e da questo alle sue appendici laterali, i rami. I prodotti della fotosintesi sono condotti, attraverso il floema, dalle foglie al fusto e da questo ai siti di utilizzazione.

Il fusto può, inoltre, accumulare sostanze di *riserva* in cellule parenchimatiche contenenti amiloplasti. Alcune piante, come la patata (*Solanum tuberosum*), presentano fusti sotterranei (tuberi, vedi par. 9.5.1) la cui principale funzione è quella di accumulare sostanze di riserva per garantire la ripresa dell'attività vegetativa al termine della stagione sfavorevole.

9.1 MORFOLOGIA DEL FUSTO

Con il termine "*germoglio*" ci si riferisce al sistema di organi comprendente la *gemma apicale*, le foglie, il fusto, i rami, e le gemme ascellari; esso rappresenta, nella generalità dei casi, la porzione aerea della pianta (Fig. 9.1).

La *gemma apicale* è costituita dal *cono vegetativo* (un gruppo di cellule meristematiche da cui trae origine il corpo primario del fusto) e da una serie di *bozze fogliari* (foglie ai primi stadi di sviluppo) che lo avvolgono. Le foglie si inseriscono sul fusto a livello dei *nodi*; le regioni comprese tra un nodo e

quello successivo sono definite *internodi*. La distanza tra i nodi aumenta al progredire della distanza dal cono vegetativo, fino a raggiungere un valore massimo che tende, poi, a mantenersi costante. Le regioni del fusto localizzate al di sopra delle inserzioni fogliari sono dette *ascelle fogliari*; in corrispondenza di tali regioni si trovano le *gemme laterali* (o *ascellari*), strutture simili alla gemma apicale, da cui traggono origine i rami laterali. Questi

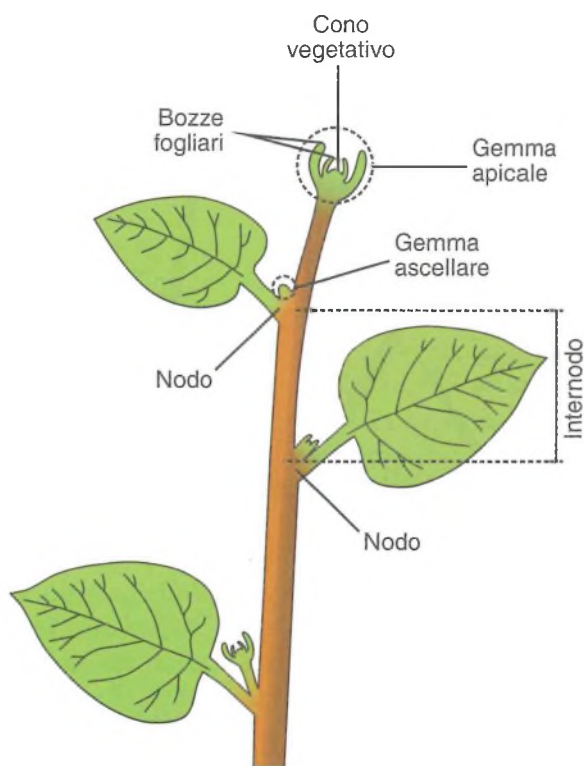


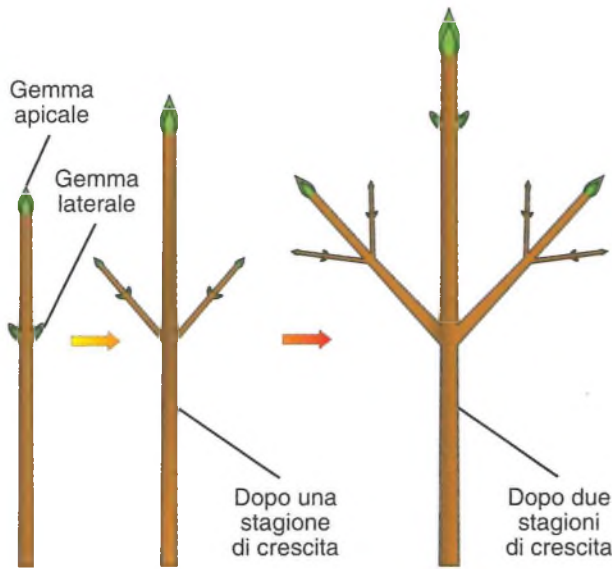
FIGURA 9.1

Porzione del germoglio di una eu-dicotiledone (disegno di A. Valletta).

ultimi presentano sviluppo, morfologia e anatomia del tutto simili a quelli del fusto. Nelle gemme destinate a superare un periodo di sospensione dell'attività vegetativa, le foglioline più esterne, dette *perule*, assumono la forma di squame suberificate, rivestite da abbondanti sostanze cerose (vedi par. 10.8.3). La gemma apicale generalmente inibisce lo sviluppo delle gemme laterali, fenomeno conosciuto come *dominanza apicale*. L'inibizione si riduce all'aumentare della distanza dall'apice, per questo, le gemme laterali spesso non formano rami (gemme

quiescenti) nella regione di fusto più prossima all'apice e, nella regione con rami, questi risultano tanto più sviluppati quanto più ci si allontana dall'apice.

In talune piante, come le conifere e, tra le angiosperme, alcune querce e frassini, le gemme laterali si sviluppano formando rami di primo ordine. Le gemme laterali di questi ultimi, a loro volta, si sviluppano in rami di secondo ordine e così via. Il fusto principale è molto più sviluppato dei rami di primo ordine e questi più di quelli di secondo ordine e via di seguito. Questo tipo di ramificazione è detto *monopodiale* (Fig. 9.2 in alto). In altre piante come i tigli, gli olmi e i carpini e in molte piante erbacee, il fusto principale arresta presto il suo accrescimento ed iniziano a svilupparsi i rami di primo ordine, finché anche questi ultimi arrestano il loro sviluppo e iniziano a svilupparsi quelli di secondo ordine e così di seguito. Questo tipo di ramificazione è detta *simpodiale* (Fig. 9.2 in basso).



9.2 ONTOGENESI E DIFFERENZIAMENTO DEL CORPO PRIMARIO DEL FUSTO

Nel corpo primario del fusto, osservato in sezione longitudinale, si possono riconoscere le seguenti zone: *cono vegetativo*, *zona di determinazione* (o *meristema subapicale*), *zona di differenziamento* e *zona di struttura primaria* (Fig. 9.3).

9.2.1 Cono vegetativo

Il cono vegetativo dà origine al *corpo primario* del fusto, grazie all'attività meristemica di una (nelle piante vascolari senza seme) o più (nelle spermatofite) *cellule iniziali*. Queste derivano dalle cellule meristematiche dell'embrione, localizzate al di sopra del punto di inserzione dei cotiledoni, dove danno origine alla gemma embrionale, la *plumula* (vedi par. 13.2.1). Per enfatizzare il fatto che le cellule iniziali del meristema apicale caulinare, così come quelle del meristema apicale radicale, derivano dalle cellule meristematiche dell'embrione, tali meristemi sono anche definiti *meristemi primari*.

In molte piante, ovvero in tutte le piante vascolari senza seme, nelle angiosperme monocotiledoni e in un certo numero di angiosperme dicotiledoni (nell'accezione tradizionale del termine, vedi par. 22.2), il corpo è costituito esclusivamente da tessuti di origine primaria; in altre (tutte le gimnosperme e numerose angiosperme dicotiledoni), oltre al corpo primario è possibile riconoscere un *corpo secondario* della cui formazione sono responsabili

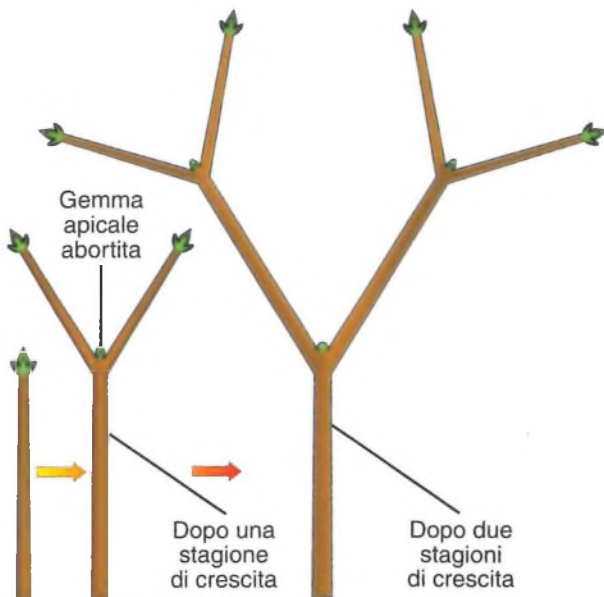


FIGURA 9.2

Rappresentazione schematica della ramificazione monopodiale (in alto) e simpodiale (in basso) (disegno di A. Valletta).

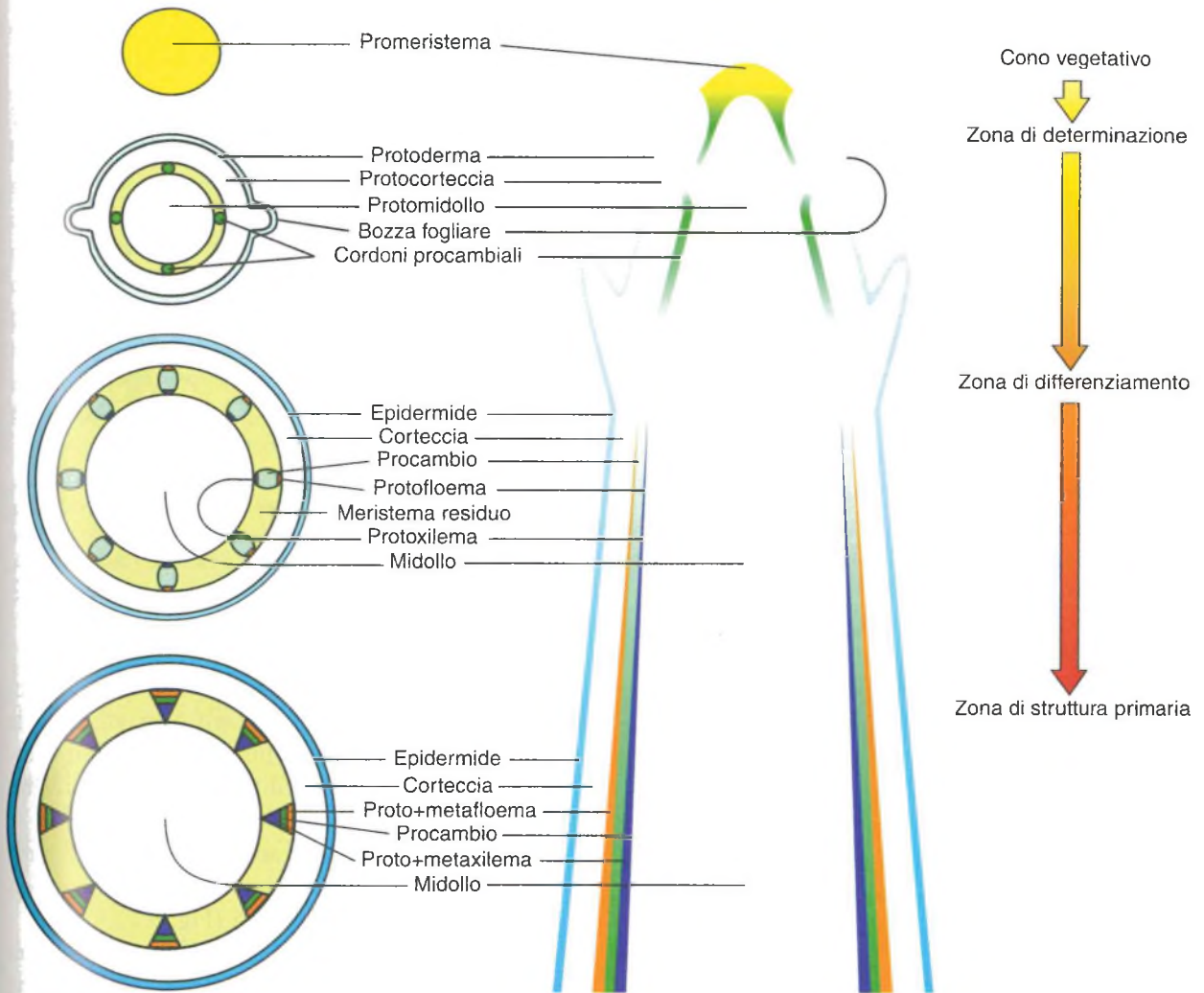


FIGURA 9.3

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).

due meristemi laterali (il *cambio cribro-legnoso* e il *cambio subero-fellodermico*).

La maggior parte delle piante vascolari senza seme possiede una sola grande cellula iniziale di forma tetraedrica (piramide a base triangolare), detta *cellula apicale* (Fig. 9.4). Divisioni ineguali, secondo piani paralleli alle tre facce laterali della cellula apicale, danno luogo ad una cellula più grande, che rimane come cellula apicale, e ad una più piccola e appiattita.

Nelle spermatofite (gimnosperme ed angiosperme) il cono vegetativo è costituito da numerose cellule, simili per dimensione, tutte in grado di dividersi attivamente. Nel cono vegetativo possono essere riconosciute due parti: *tunica* e *corpus* (Fig. 9.5). Il numero di strati della tunica può variare da specie a specie. Il cono vegetativo della maggior parte delle angiosperme presenta tre strati sovrappo-

sti di cellule iniziali: due strati di *iniziali della tunica* (L1 e L2) e uno strato di *iniziali del corpus* (L3).

Gli strati L1 e L2 si dividono secondo piani anticlinali (perpendicolari alla superficie esterna) determinando un incremento in superficie, senza che aumenti il numero degli strati (Fig. 9.6 a sinistra). Lo strato L3 si divide periclinalmente (secondo un piano parallelo alla superficie esterna) aggiungendo cellule al sottostante corpus (Fig. 9.6 a destra). Le cellule del corpus si dividono secondo piani orientati in tutte le direzioni determinando un aumento del volume.

Occasionalmente una cellula dello strato L1 può dividersi periclinalmente e la cellula derivata interna entrerà a far parte dello strato L2, dove seguirà il programma di sviluppo delle cellule L2. Analogamente una cellula dello strato L2 potrà entrare a far parte dello strato L3 differenziandosi come le altre

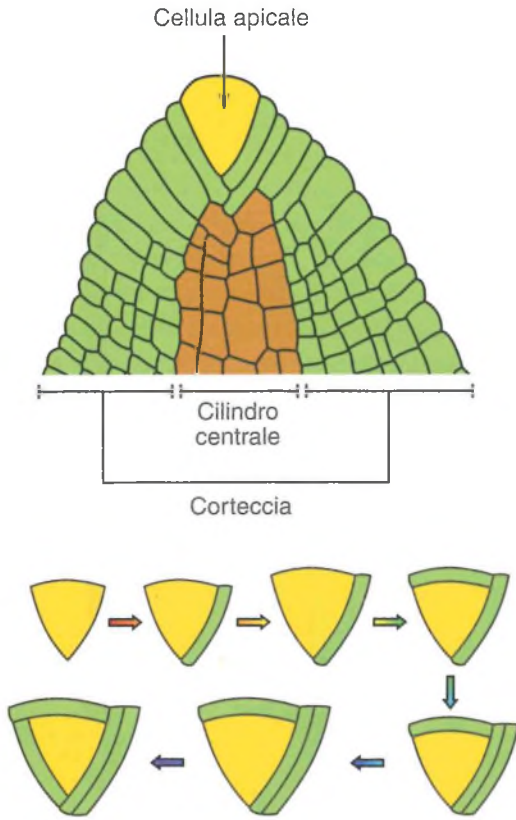


FIGURA 9.4

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

cellule di questo strato. Ciò dimostra che la posizione finale di una cellula all'interno di un organo, più che la sua origine, determina il suo successivo differenziamento (effetto posizione).

Dallo strato più esterno della tunica (L1) deriva sempre il tessuto di rivestimento esterno del fusto,

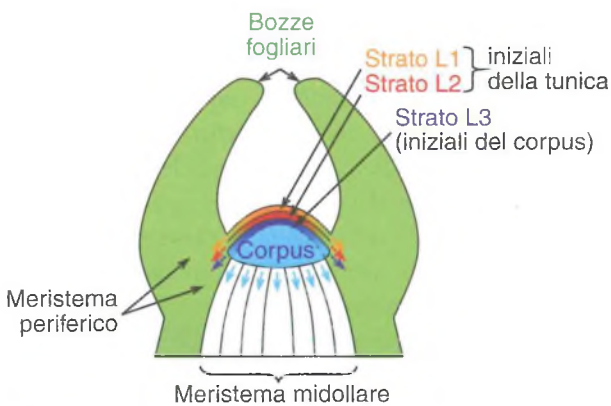


FIGURA 9.5

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

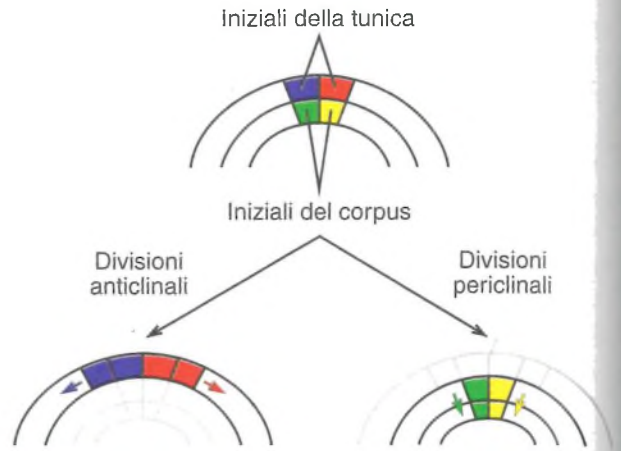


FIGURA 9.6

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).

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 sia il corpus derivano da un unico gruppo di cellule iniziali (Fig. 9.7).

Il cono vegetativo presenta la struttura sopra descritta per tutta la vita della pianta. Le cellule che da esso derivano vanno incontro a graduale differenziamento, assumendo caratteristiche citologiche tipiche dei tessuti che costituiscono il corpo primario del fusto. Da ciò deriva che l'apice del germoglio, durante lo sviluppo del fusto, avanzerà lasciando dietro tessuti in via di differenziamento.

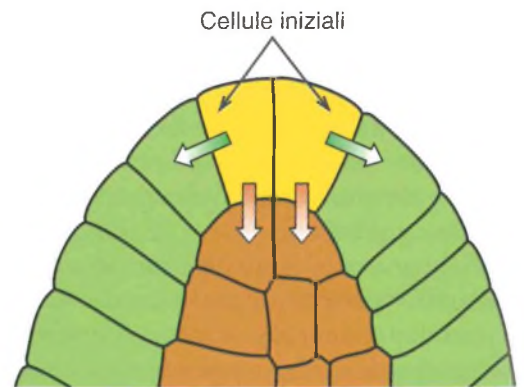


FIGURA 9.7

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

9.2.2 Zona di determinazione o meristema subapicale

In questa zona si realizza l'organizzazione delle cellule in complessi meristemati specifici (*meristemi subapicali*): il *protoderma* (che darà luogo all'epidermide), il *meristema fondamentale* (costituito dalla *protocorteccia*, che genererà il parenchima corticale, e dal *protomidollo*, da cui avrà origine il parenchima midollare) e il *procambio* (da cui si formeranno i tessuti conduttori). La determinazione del protoderma precede quella degli altri meristemi subapicali.

Nella zona di determinazione iniziano a formarsi le appendici laterali del fusto, ossia le bozze fogliari e i primordi dei rami.

9.2.3 Origine delle bozze fogliari e dei primordi dei rami

Le *bozze* o *primordi fogliari* compaiono sulla superficie del germoglio, come protuberanze laterali (Fig. 9.8), in corrispondenza della zona di determinazione. In talune specie queste si originano appena al di sotto del cono vegetativo, in altre, in cui l'apice è molto allungato, le bozze si formano a notevole

distanza da questo. La formazione delle foglie avviene a carico dell'attività meristemica di alcune cellule (*iniziali fogliari*) degli strati più superficiali; le foglie hanno, quindi, *origine esogena*. Mentre procede l'allungamento dell'asse caulinare e il cono vegetativo si sposta in avanti, nuove bozze fogliari si formano, mentre quelle precedentemente formate si vanno differenziando in senso basipeto (dall'apice verso la base del fusto). È definito *plastocrone* l'intervallo di tempo tra la formazione di due bozze fogliari consecutive; questo varia da specie a specie e, nell'ambito della stessa specie, da stagione a stagione.

Dopo la formazione delle bozze fogliari, all'ascella di queste, si formano altre protuberanze che rappresentano i *primordi dei rami*. La loro formazione inizia da cellule degli strati esterni dell'apice e, quindi, come le foglie, anch'essi hanno origine esogena (Fig. 9.8). Nelle angiosperme, dove gli strati della tunica e del corpus sono ben distinti, questi partecipano in maniera variabile, sia alla formazione delle foglie sia a quella dei rami.

Dopo un certo tempo i primordi dei rami sviluppano un cono vegetativo, bozze fogliari e primordi di rami di secondo ordine, che formano nel loro complesso le *gemme ascellari*.

9.2.4 Zona di differenziamento

In questa zona le cellule perdono, gradualmente, le loro caratteristiche giovanili e iniziano a differenziarsi. I limiti superiore ed inferiore della zona di differenziamento sono alquanto sfumati: il differenziamento delle cellule ha inizio già nella zona di determinazione, inoltre, la rapidità con cui le cellule differenziano varia nei diversi tessuti, cosicché, mentre alcuni di essi, come l'epidermide, sono già pienamente differenziati in prossimità dell'apice, altri lo sono solo a notevole distanza da questo. Approssimativamente, si può affermare che la zona di differenziamento ha inizio laddove termina l'attività mitotica del protoderma e del meristema fondamentale e si protrae fino al punto in cui gran parte dei tessuti primari hanno ultimato i processi di differenziamento.

Nella zona di differenziamento si assiste ad un rapido incremento delle dimensioni del fusto, specialmente in lunghezza. Va sottolineato che, mentre nella zona di determinazione l'accrescimento del fusto sia in lunghezza sia in spessore è dovuto principalmente alla produzione di nuove cellule per attività mitotica, nella zona di differenziamento è dovuto soprattutto alla distensione delle cellule

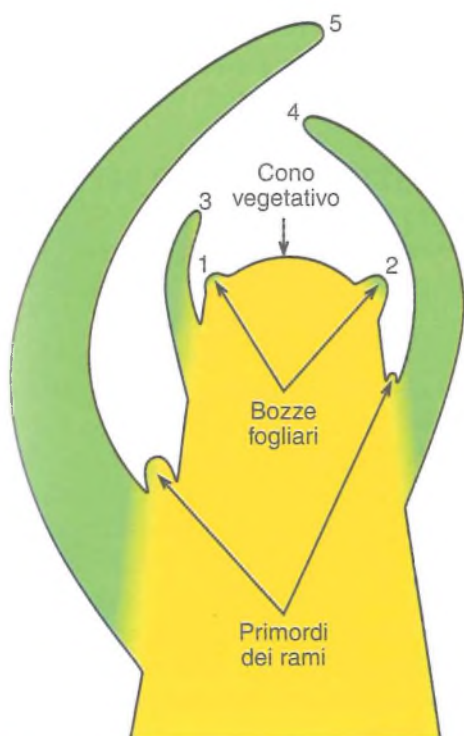


FIGURA 9.8

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).

(aumento volumetrico dovuto all'accumulo di acqua).

Internamente al protoderma, il differenziamento del sistema fondamentale corticale porta alla formazione di tessuti parenchimatici, meccanici, e talvolta anche secretori, che nell'insieme formano la *corteccia*. Nella zona più interna del fusto, il meristema fondamentale midollare si differenzia in cellule parenchimatiche che costituiscono il *midollo*.

Nel sistema fondamentale ad avanzato stadio di differenziamento si trovano le cellule procambiali, che conservano a lungo caratteri meristemati. Queste, riunite in gruppi sparsi (angiosperme monocotiledoni) o localizzate lungo un anello (felci, gimnosperme e angiosperme eu-dicotiledoni), formano i *cordoni procambiali* (Fig. 9.9). Le cellule dei cordoni procambiali sono allungate e con diametro ridotto. Da ciascun cordone si formerà un fascio conduttore, costituito da xilema e floema. I primi elementi xilematici e floematici sono, rispettivamente, il *protoxilema* e il *protofloema* (Fig. 9.10). Il protoxilema si differenzia verso l'interno del fusto, per questo si dice che è *endarco*; il protofloema si sviluppa, invece, verso l'esterno ed è per questo detto *esarco*. Nel cordone il differenziamento di altri elementi xilematici procede verso l'inter-

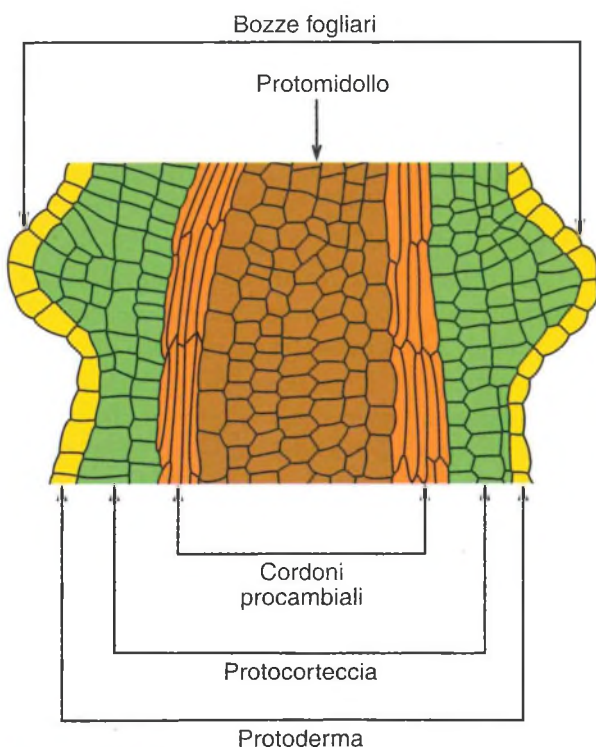


FIGURA 9.9

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

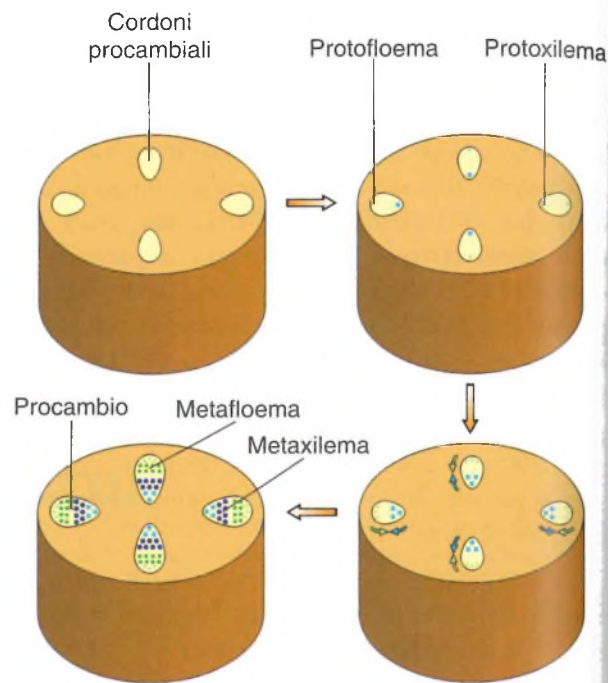


FIGURA 9.10

Schema dello sviluppo dei fasci conduttori (disegno di A. Valletta).

no formando elementi xilematici a lume più ampio che costituiscono il *metaxilema*. Un processo simile avviene anche per la formazione del *metafloema* che si sviluppa, però, verso l'esterno (Fig. 9.10).

9.3 STRUTTURA PRIMARIA DEL FUSTO NELLE SPERMATOFITE

Il corpo primario del fusto è la zona costituita dai tessuti di origine primaria, ossia derivanti dai meristemi primari e le cui cellule hanno ultimato il processo di differenziamento. Nel fusto è possibile distinguere, in sezione trasversale, tre zone anatomiche concentriche: l'epidermide, la corteccia e il cilindro centrale, o stele (Fig. 9.11). Nelle gimnosperme e nelle angiosperme dicotiledoni, il cui fusto ha una struttura eustelica (vedi scheda 9.1), è possibile distinguere, nell'ambito del cilindro centrale, il *parenchima interfascicolare* (o *raggi midollari primari*), posto tra i fasci conduttori, dal *parenchima midollare* (o *midollo*), posto all'interno di questi (Fig. 9.11 a sinistra). Nelle angiosperme monocotiledoni, il cui fusto presenta una struttura atactostelica (vedi scheda 9.1) la corteccia ha, generalmente, un ridottissimo spessore ed è spesso difficile distinguere il midollo (Fig. 9.11 a destra).

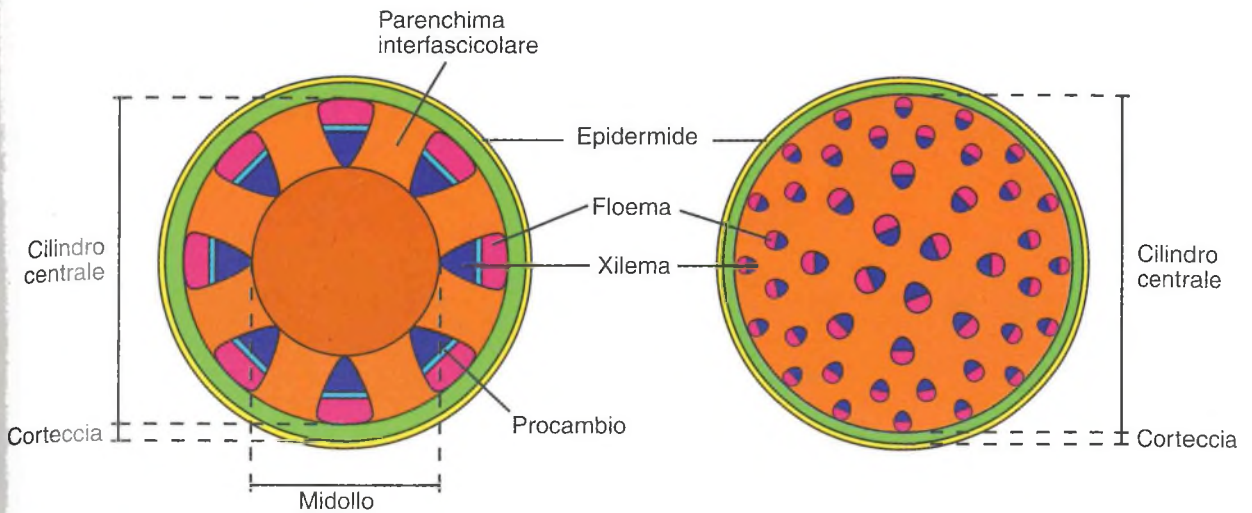


FIGURA 9.11

Schema del corpo primario di un fusto con struttura eustelica (a sinistra) e di un fusto con struttura atactostelica (a destra) in sezione trasversale (disegno di A. Valletta).

9.3.1 Epidermide

Il sistema tegumentale, rappresentato dall'*epidermide*, si forma dal protoderma che, a sua volta, trae origine dallo strato più esterno della tunica. L'epidermide del fusto è, nella maggior parte dei casi, formata da un monostato di cellule appiattite e allungate in senso longitudinale, strettamente ad-

dossate le une alle altre in modo da non lasciare spazi intercellulari. Queste cellule sono prive di parete secondaria e la parete tangenziale esterna è rivestita da *cuticola*, uno strato più o meno spesso di sostanze idrofobe (cutina e cere) (Fig. 9.14). L'epidermide del fusto è dotata di *stomi* (Figg. 9.12 e 9.13), sebbene in numero inferiore rispetto alla fo-

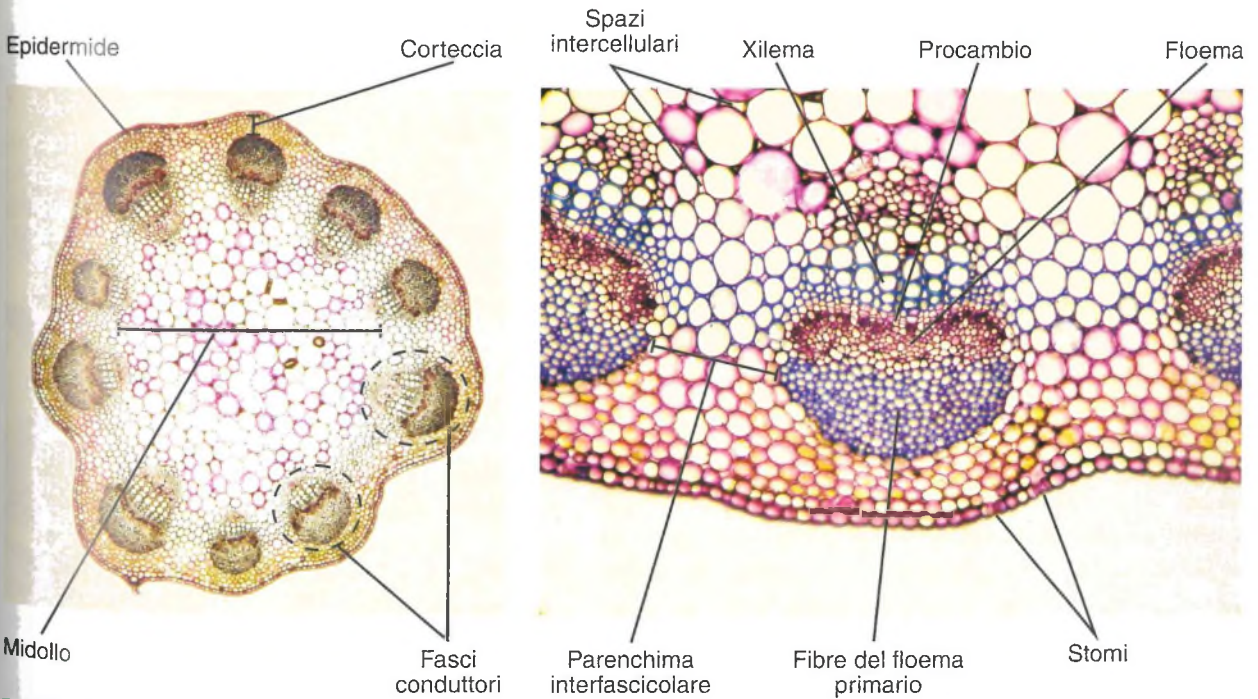
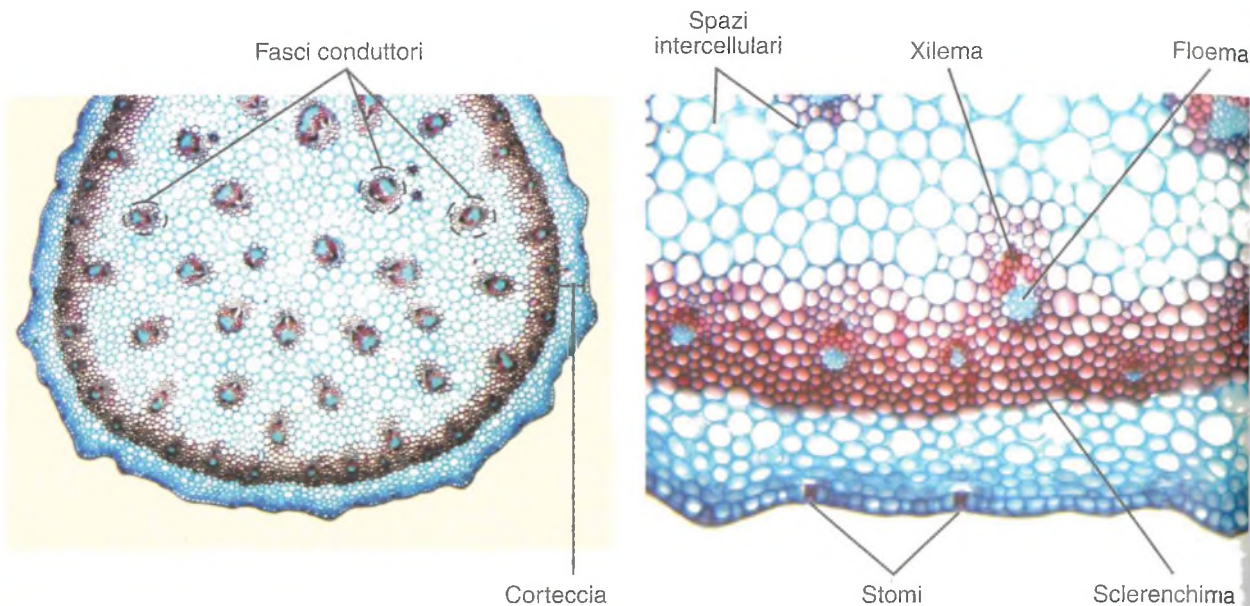


FIGURA 9.12

Fusto di trifoglio (*Trifolium* sp.), un'angiosperma eu-dicotiledone, in sezione trasversale (a sinistra) e particolare (a destra) (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

**FIGURA 9.13**

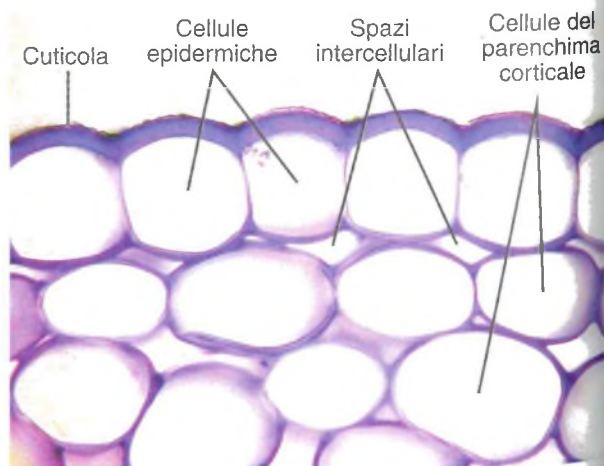
Fusto di pungitopo (*Ruscus aculeatus*), un'angiosperma monocotiledone, in sezione trasversale (a sinistra) e particolare (a destra) (osservazione di M.A. Colasante).

glia, che assicurano gli scambi gassosi; le cellule di guardia, differenziate dalle circostanti cellule epidermiche, sono provviste di cloroplasti. Analogamente all'epidermide fogliare, quella del fusto può presentare tricomi. Le cellule epidermiche mantengono la capacità di dividersi mitoticamente, ciò consente a questo tessuto di adattarsi alle variazioni di diametro del fusto.

9.3.2 Corteccia

La corteccia è l'insieme di tessuti posti tra epidermide e cilindro centrale. È formata da un certo numero di strati di cellule, prevalentemente parenchimatice, tra le quali si trovano più o meno ampi spazi intercellulari (Figg. 9.12, 9.13 e 9.14). Finché il fusto è giovane e verde, gli strati esterni del parenchima corticale possono contenere cloroplasti e svolgere attività fotosintetica (in tal caso il parenchima è definito *parenchima clorofilliano* o *clorenchima*) (Figg. 9.15, 9.17 e 9.18). Nella corteccia possono essere presenti, specialmente in posizione periferica, tessuti meccanici collenchimatici e/o sclerenchimatici. Nelle gimnosperme la corteccia è solitamente sprovvista di tessuti meccanici. In talune specie è possibile trovare tessuti secretori, come dotti resiniferi e oleiferi, tubi laticiferi, idioblasti, ecc. Nella parte più interna della corteccia si trova generalmente uno strato di cellule, definito da alcuni autori *endodermoide*, con particolari specializza-

zioni: nella maggior parte dei casi queste cellule, ricche di amilooplasti, costituiscono una *guaina amilifera*; in altri casi contengono cristalli di ossalato di calcio formando una *guaina ossalifera*; in molte pteridofite, nelle piante con fusti sotterranei e in quelle acquatiche questo strato cellulare svolge funzione tegumentale, formando una vera e propria *endoderme* (vedi par. 8.4.2); nelle gimnosperme ed angiosperme dicotiledoni legnose il fusto è sempre privo di endoderme.

**FIGURA 9.14**

Particolare del fusto di un'orchidea (famiglia Orchidaceae) in sezione trasversale (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

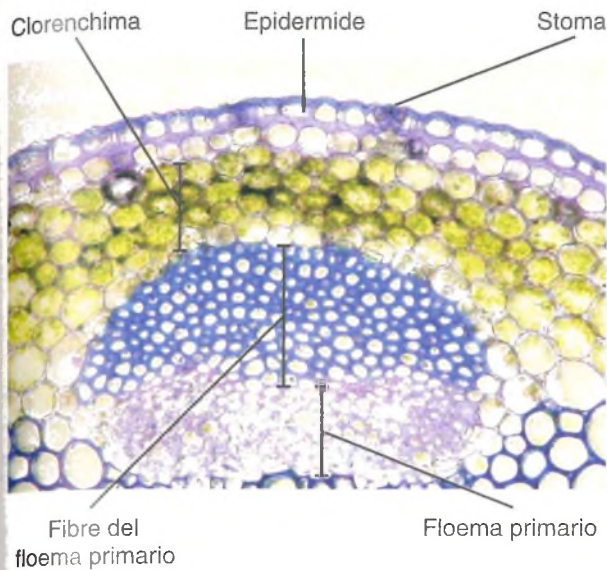


FIGURA 9.15

Particolare del fusto di trifoglio (*Trifolium* sp.) in sezione trasversale. La sezione non è stata decolorata prima di essere trattata con il colorante Blu di Toluidina, pertanto è persistito il colore verde del parenchima corticale, dovuto alla presenza di cloroplasti (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

9.3.3 Cilindro centrale o stele

Il cilindro centrale è costituito dal sistema conduttore e dal midollo.

Il sistema conduttore è rappresentato dall'insieme dei *fasci conduttori* (o *cribro-legnosi* o *cribro vascolari*), ognuno dei quali è costituito da tessuti conduttori veri e propri (xilema primario e floema primario) ai quali si accompagnano frequentemente tessuti parenchimatici (parenchima del floema e dello xilema) e meccanici (collenchima e sclerenchima).

Il numero, la posizione e la tipologia dei fasci conduttori variano nelle diverse categorie tassonomiche; è tuttavia possibile individuare un limitato numero di modelli. Nei fasci conduttori delle piante che presentano *accrescimento diametrico secondario* (tutte le gimnosperme e parte delle angiosperme dicotiledoni), definiti *collaterali aperti* (Fig. 9.16 a sinistra), è presente un tessuto meristemato, il *procambio*, localizzato tra xilema e floema. Il termine "collaterali" allude al fatto che i fasci sono formati da tessuto xilematico, verso l'interno, e floematico, verso l'esterno. Il termine "aperti" indica la presenza di cellule meristematiche (procambio) tra floema e xilema. Come sarà approfondito più avanti, il procambio è coinvolto, oltre che nella formazione dei tessuti conduttori primari, anche

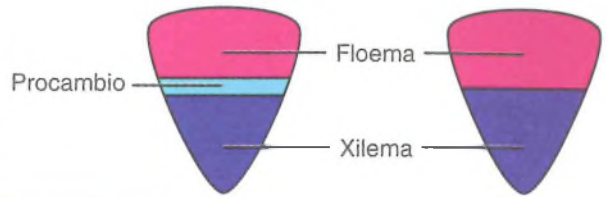


FIGURA 9.16

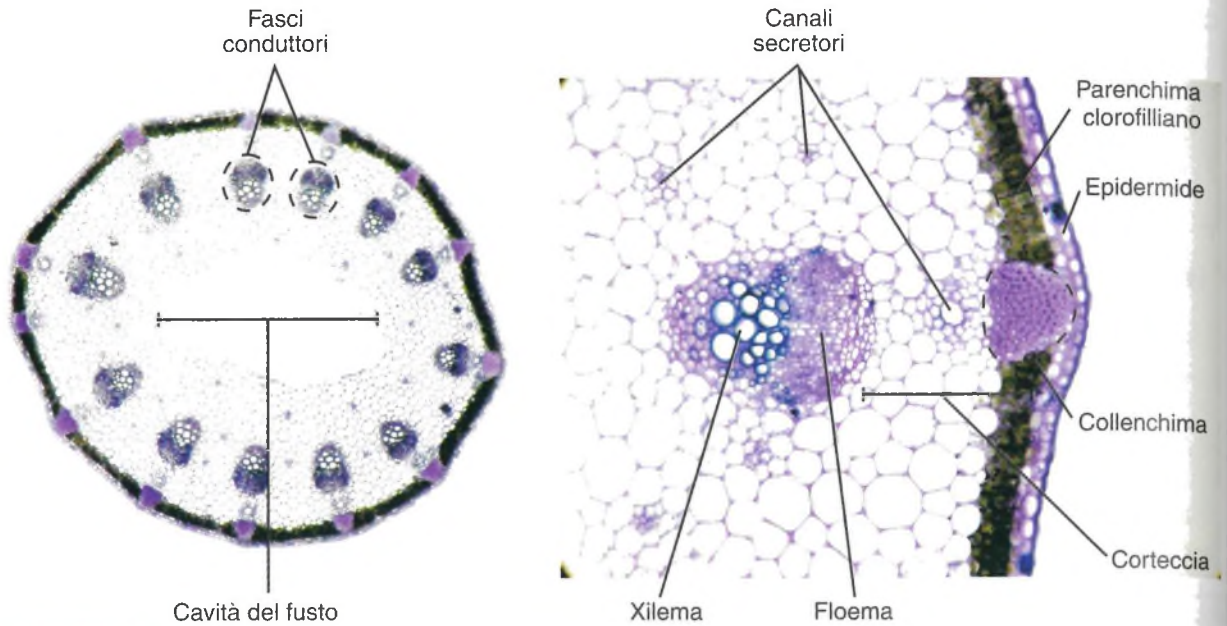
Schema di un fascio collaterale aperto (a sinistra) tipico delle gimnosperme ed angiosperme dicotiledoni e di un fascio collaterale chiuso (a destra) tipico delle angiosperme monocotiledoni (disegno di A. Valletta).

nella formazione del cambio cribro-legnoso e dunque nel passaggio dalla struttura primaria a quella secondaria. I fasci delle piante che non hanno accrescimento secondario (tutte le angiosperme monocotiledoni e parte delle angiosperme eudicotiledoni), denominati *collaterali chiusi*, non presentano il procambio e in essi xilema e floema sono a diretto contatto (Fig. 9.16 a destra).

Nelle gimnosperme e in gran parte delle angiosperme eu-dicotiledoni, i fasci conduttori sono disposti in modo tale da formare un anello interposto tra corteccia e midollo (Figg. 9.11 a sinistra e 9.12). I fasci collaterali, aperti o chiusi, sono tra loro separati dai *raggi midollari primari* (costituiti da parenchima interfascicolare). In talune specie, come il tiglio, i raggi midollari presentano dimensioni molto ridotte e i tessuti conduttori formano un anello pressoché continuo. Il cilindro centrale, o stele, con la disposizione dei fasci ora descritta è definito *eustele* (vedi scheda 9.1). In ogni singolo fascio lo xilema è sempre rivolto verso l'interno del fusto e il floema verso l'esterno. Il floema è spesso circondato da un pluristrato di tessuto meccanico sclerenchimatico o collenchimatico (Fig. 9.12 e 9.15).

Nelle angiosperme monocotiledoni la corteccia ha uno spessore molto ridotto, i fasci conduttori sono sempre collaterali chiusi e sono immersi in tessuto parenchimatico, disposti in apparente disordine. Tale struttura viene definita con il nome di *atactostele* (vedi scheda 9.1 e Figg. 9.11 a destra e 9.13). I fasci sono spesso circondati da una guaina di cellule sclerenchimatiche. In diverse monocotiledoni è possibile distinguere due o più anelli concentrici di fasci, sfalsati gli uni rispetto agli altri, con dimensioni crescenti verso l'interno.

Il fusto della maggior parte delle monocotiledoni, anche quello delle palme più alte, raggiunge il diametro definitivo in pochi anni, dovuto esclusivamente ad accrescimento primario. Solo un numero limitato di monocotiledoni, come la dracena, la

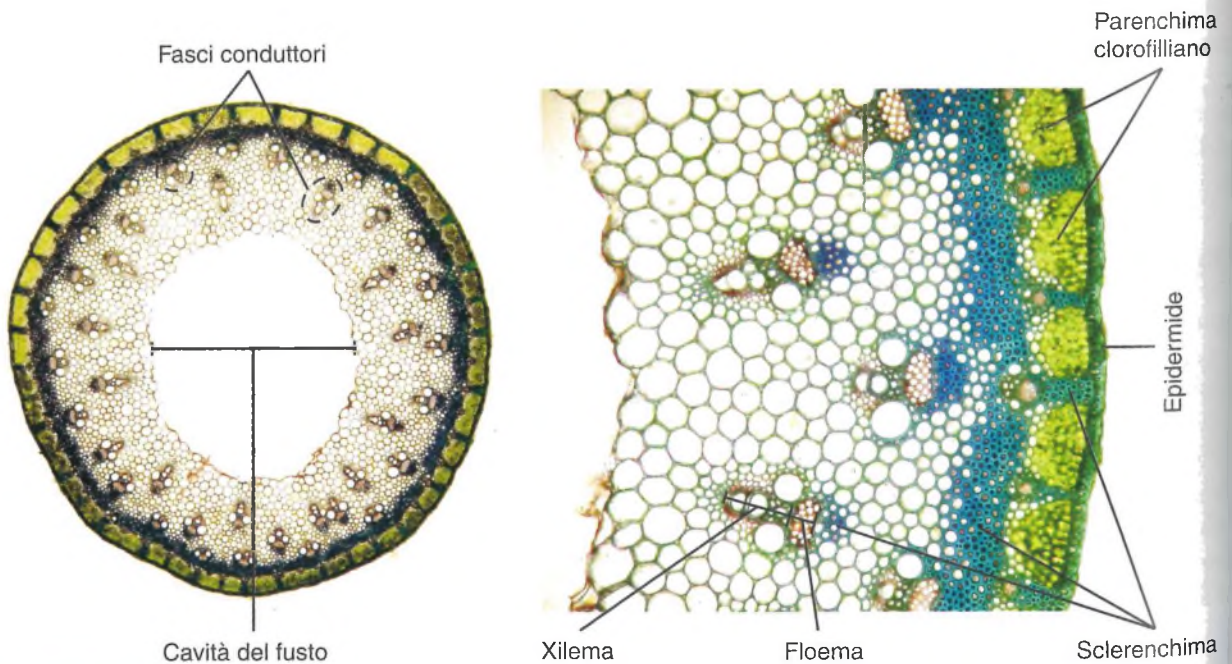
**FIGURA 9.17**

Fusto cavo, in sezione trasversale, di finocchio selvatico (*Foeniculum vulgare*), una specie appartenente alla famiglia delle Umbelliferae (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

yucca e l'aloë, presentano un particolare tipo di accrescimento secondario dovuto alla formazione di un cambio. Questo si forma al di fuori dei fasci conduttori primari in uno strato parenchimatico della corteccia (periciclo).

Nella zona centrale del fusto si trova il midollo (Figg. 9.11 a sinistra e 9.12), principalmente costi-

tuito da cellule parenchimatiche ricche di amiloplasti; la sua principale funzione è, infatti, quella di riserva. Nel midollo si possono trovare canali resiniferi, tubi laticiferi ed anche cellule che accumulano tannini o cristalli di ossalato di calcio. Talvolta le pareti cellulari degli strati più esterni del midollo possono lignificare. In alcune piante, ad esempio in

**FIGURA 9.18**

Fusto cavo di una graminacea in sezione trasversale (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

diverse specie della famiglia delle Umbelliferae (o Apiaceae), il midollo può mancare ed il fusto risulta cavo (Fig. 9.17). Presenta fusto cavo anche la maggior parte delle Graminaceae (o Poaceae) (Fig. 9.18).

9.4 DIFFERENZIAMENTO DEL CAMBIO CRIBRO-LEGNOSO E SUBERO-FELLODERMICO: PASSAGGIO ALLA STRUTTURA SECONDARIA

Le gimnosperme e parte delle angiosperme dicotiledoni presentano accrescimento diametrico secondario, ossia accrescimento in diametro di fusto e radice, a carico di due meristemi laterali: il *cambio cribro-legnoso* (o *cribro-vascolare*) e il *cambio subero-fellodermico* (o *fellogeno*). I tessuti che traggono origine da questi meristemi costituiscono il *corpo secondario* della pianta.

9.4.1 Il cambio cribro-legnoso

Il cambio cribro-legnoso è il meristema da cui traggono origine le cellule dello *xilema secondario* e del *floema secondario*. Oltre ai tessuti conduttori, da questo meristema originano cellule parenchimatiche, con funzione meccanica e talvolta anche di altro tipo. Diversamente da quelle dei meristemi apicali, le cellule del cambio cribro-legnoso presentano maggiori dimensioni e sono ampiamente vacuolate.

Il cambio cribro-legnoso si forma dal procambio e dalle cellule del parenchima delle regioni interfascicolari (raggi midollari primari) (Fig. 9.19). Quello che si forma all'interno dei fasci conduttori primari è detto *cambio fascicolare*, mentre quello che si forma tra i fasci conduttori per sdifferenziamento delle cellule dei raggi midollari è detto *cambio interfascicolare*.

Il cambio cribro-legnoso ha la forma di un mantello conico, interposto tra xilema e floema, che si estende per tutto il corpo secondario della pianta (Fig. 9.20). In sezione trasversale si presenta come un anello continuo di cellule (Fig. 9.19).

Il cambio cribro-legnoso comprende due tipi di cellule: le *iniziali fusiformi* e le *iniziali dei raggi* (Fig. 9.21). Le iniziali fusiformi sono cellule allungate secondo l'asse del fusto, appiattite tangenzialmente e con estremità appuntite. Le iniziali dei raggi hanno forma più o meno cubica e sono isodiametriche o, più spesso, leggermente allungate in senso radiale.

Le iniziali fusiformi, dividendosi secondo piani

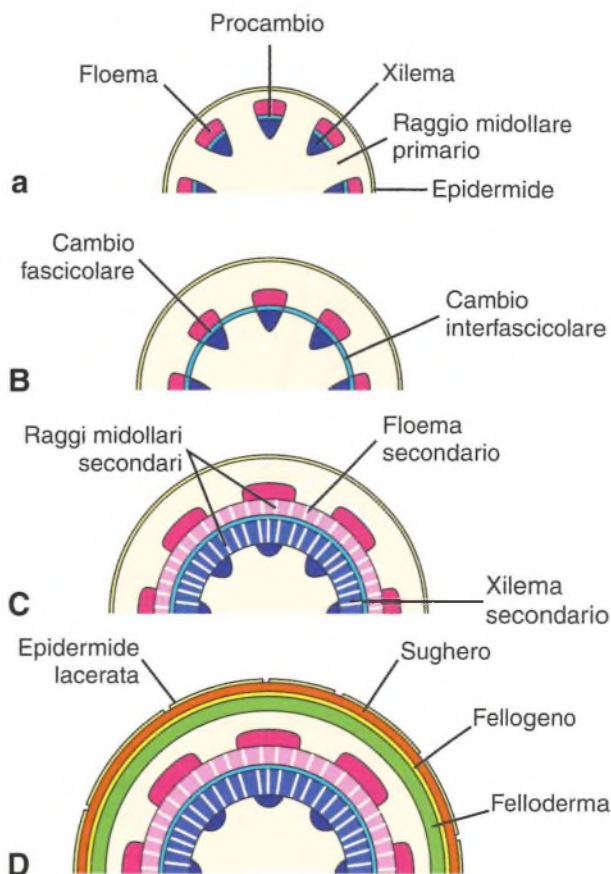


FIGURA 9.19

Formazione della struttura secondaria nel fusto di un'angiosperma eu-dicotiledone: A) fusto in struttura primaria; B) formazione del cambio cribro-legnoso; C) formazione dello xilema secondario e del floema secondario; D) formazione del periderma (fellogeno + felloderma + sughero) (disegno di A. Valletta).

longitudinali periclinali (Fig. 9.22 A), originano due cellule, una delle quali rimane iniziale fusiforme, mentre l'altra si differenzia in una *cellula madre del floema secondario*, se è rivolta verso l'esterno (Fig. 9.22 C), o in una *cellula madre dello xilema secondario*, se rivolta verso l'interno (Fig. 9.22 D). Le cellule madri dello xilema e del floema potranno dividersi una o più volte prima di differenziarsi, rispettivamente, in cellule xilematiche e floematiche. Per evidenziare il fatto che le cellule del cambio cribro-legnoso (sia le iniziali fusiformi che dei raggi) producono nuovi tessuti su entrambi i lati, si dice che questo meristema ha *attività dipleurica*. L'attività cambiale è più intensa verso l'interno del fusto, di conseguenza, nell'arco di un anno viene prodotto molto più xilema che floema. Le iniziali fusiformi possono dividersi anche secondo piani anticlinali (Fig. 9.22 B); in questo caso si origine-

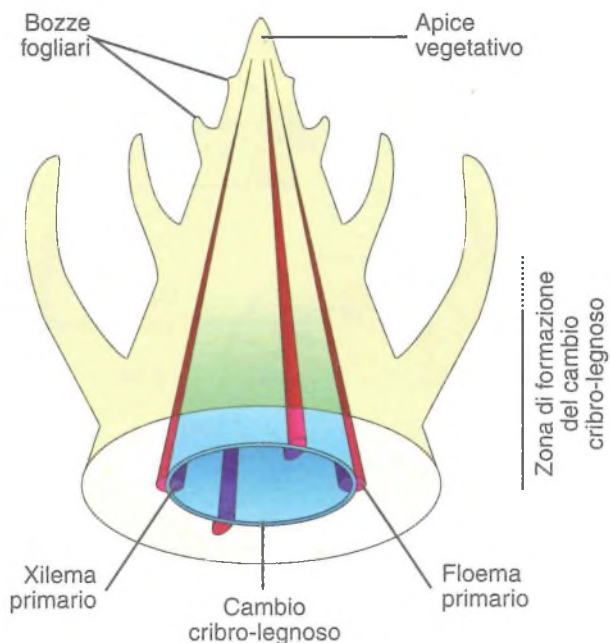


FIGURA 9.20

Rappresentazione schematica della porzione di fusto che va dall'apice vegetativo alla zona di formazione del cambio cribro-legnoso. Quest'ultimo forma un mantello conico interposto tra xilema e floema (disegno di A. Valletta).

ranno due cellule iniziali fusiformi, l'una affiancata all'altra (Fig. 9.22 E).

Le iniziali dei raggi vanno incontro a divisioni cellulari, principalmente secondo piani longitudinali periclinali. Esse danno origine a cellule allungate radialmente che formano i raggi midollari. Questi sono coinvolti nel trasporto radiale di ac-



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).

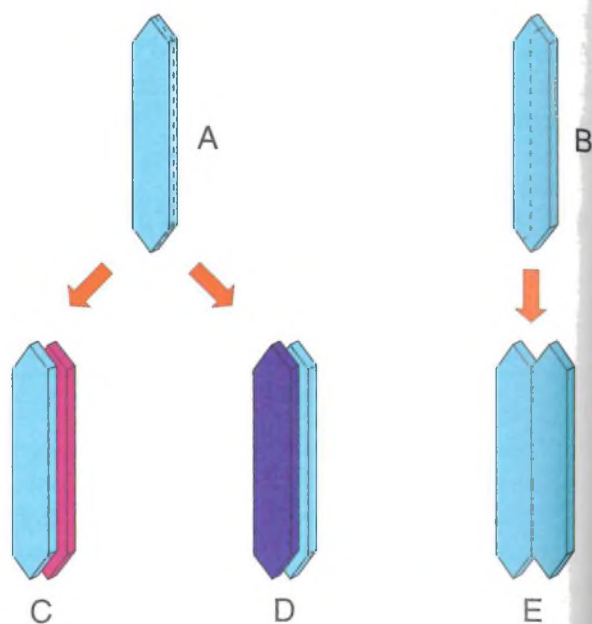


FIGURA 9.22

Schema mostrante le divisioni periclinali e anticlinali delle cellule iniziali fusiformi (in colore azzurro). Quando una cellula iniziale fusiforme si divide periclinalmente (A) si formano due cellule figlie, una delle quali permane iniziale fusiforme, mentre l'altra si differenzia in una cellula madre del floema (cellula di color magenta in C) o in una cellula madre dello xilema (cellula di colore blu in D). Quando un'iniziale fusiforme si divide anticlinalmente si formano due cellule figlie, affiancate l'una all'altra, che permangono entrambe iniziali fusiformi (disegno di A. Valletta).

qua, nutrienti minerali e fotosintati, nell'accumulo di nutrienti (carboidrati, lipidi e proteine) e talvolta nella sintesi ed accumulo di metaboliti secondari.

Con il procedere dell'accrescimento secondario ed il conseguente incremento del diametro del fusto, i *raggi midollari primari* vanno distanziandosi, tuttavia nuovi raggi, detti *raggi midollari secondari*, si formano in seguito a divisioni trasversali di iniziali fusiformi. Di conseguenza, durante l'accrescimento secondario viene mantenuta la distanza tra raggi midollari adiacenti. I raggi midollari primari possono essere distinti dai secondari poiché i primi attraversano il legno e il libro in tutto il loro spessore, mentre gli altri terminano, nel libro e nel legno, a fondo cieco.

Le cellule del floema e dello xilema sono, come le iniziali fusiformi da cui derivano, allungate secondo la direzione dell'asse maggiore del fusto e costituiscono il *sistema assiale*. Le cellule dei raggi midollari, come le iniziali dei raggi da cui derivano, hanno l'asse maggiore orientato radialmente e costituiscono il *sistema radiale*.

La formazione dello xilema secondario comporta un progressivo spostamento del cambio cribro-legnoso verso l'esterno, ed un conseguente aumento della sua circonferenza. Tale aumento si determina mediante divisioni anticlinali delle iniziali fusiformi (Fig. 9.22 B ed E); le iniziali dei raggi, invece, non subiscono divisioni anticlinali e per questo lo spessore dei raggi midollari si mantiene costante.

Nei climi tropicali, in numerose specie, le cellule del cambio si dividono in modo continuo durante l'anno. Nelle specie di regioni temperate l'attività cambiale si interrompe durante la stagione invernale per riprendere in primavera. Per migliorare la conduzione dell'acqua, i primi elementi xilematici hanno un diametro maggiore rispetto a quelli che si formano nella stagione estiva e all'inizio di quella autunnale (Figg. 9.24, 9.25, 9.27 e 9.29). Questo consente di distinguere le cerchie annuali del legno, ognuna delle quali si forma durante un anno di crescita (par. 9.4.3.3).

9.4.2 Il cambio subero-fellodermico

Il *cambio subero-fellodermico* (o *fellogeno*) è un meristema laterale costituito da un monostrato di cellule con forma cubica che si dividono secondo piani periclinali dando origine, verso l'esterno, a cellule del *sughero* e, verso l'interno, a cellule parenchimatice che formano il *felloderma* (Fig. 9.19). Da quanto detto risulta che il fellogeno, come il cambio cribro-legnoso, ha attività dipleurica. Per seguire l'accrescimento in diametro del fusto, le cellule fellogeno si dividono anche in direzione anticlinale. Fellogeno, sughero (o *fellema*) e felloderma formano un complesso di tessuti denominato *periderma*.

Il fellogeno si origina, generalmente, per sdifferenziamento di cellule del parenchima corticale localizzate immediatamente al di sotto dell'epidermide, ma può anche trarre origine da cellule epidermiche, del floema primario o secondario.

Ripetute divisioni del fellogeno portano alla formazione, verso l'esterno, di più strati di sughero, un tessuto costituito da cellule rese impermeabili da lamelle alternate di suberina e cere depositate sulla superficie interna della parete cellulare. A maturità le cellule del sughero muoiono per morte cellulare programmata (vedi scheda 8.1) formando un tessuto impermeabile specializzato per la prevenzione della perdita di acqua e dell'attacco da parte di fitofagi. L'impermeabilità del sughero fa sì che tutti i tessuti esterni ad esso muoiano per mancanza di nutrienti ed acqua.

L'attività del fellogeno è di breve durata per cui lo strato di sughero è, generalmente, abbastanza sottile. Dopo uno o più anni, nuovi strati di fellogeno si formano nel floema secondario originando molti strati di sughero sovrapposti. L'insieme dei tessuti localizzati all'esterno del fellogeno è definito *scorza* o *ritidoma* (nel linguaggio comune e da alcuni autori il ritidoma viene impropriamente definito "corteccia"). Il ritidoma, formato interamente da tessuti morti, può includere strati di parenchima corticale, floema primario e secondario e periderma non più funzionante. Con l'aumento di diametro del fusto, il ritidoma viene lacerato e tende a distaccarsi.

Il sughero usato a scopi commerciali è ottenuto dalla quercia da sughero (*Quercus suber*), una specie mediterranea. Questa pianta accumula molti strati di sughero originati da successivi cambi subero-fellodermici. Il sughero viene asportato una volta ogni dieci anni, in questo modo non si provocano danni alla pianta.

L'impermeabilità del sughero comporterebbe il blocco degli scambi gassosi, se non fossero presenti le *lenticelle* (par. 8.4.3 e Figg. 9.23 e 9.30). Queste ultime sono gruppi di cellule del periderma che, nel corso del differenziamento, si arrotondano lasciando spazi intercellulari nei quali possono circolare i gas. La lenticella si forma, generalmente, in aree in cui, nell'epidermide, era presente uno stoma o un gruppo di stomi. Si possono rinvenire lenticelle anche sulla buccia alcuni frutti, come ad esempio pere e mele, in cui si presentano come piccole macchie. In autunno, nella regione più interna delle lenticelle, si formano cellule suberificate che chiudono la comunicazione con l'esterno. In primavera il nuovo fellogeno, formatosi all'interno del precedente, origina nuove cellule che spingendo verso l'esterno riaprono la lenticella.

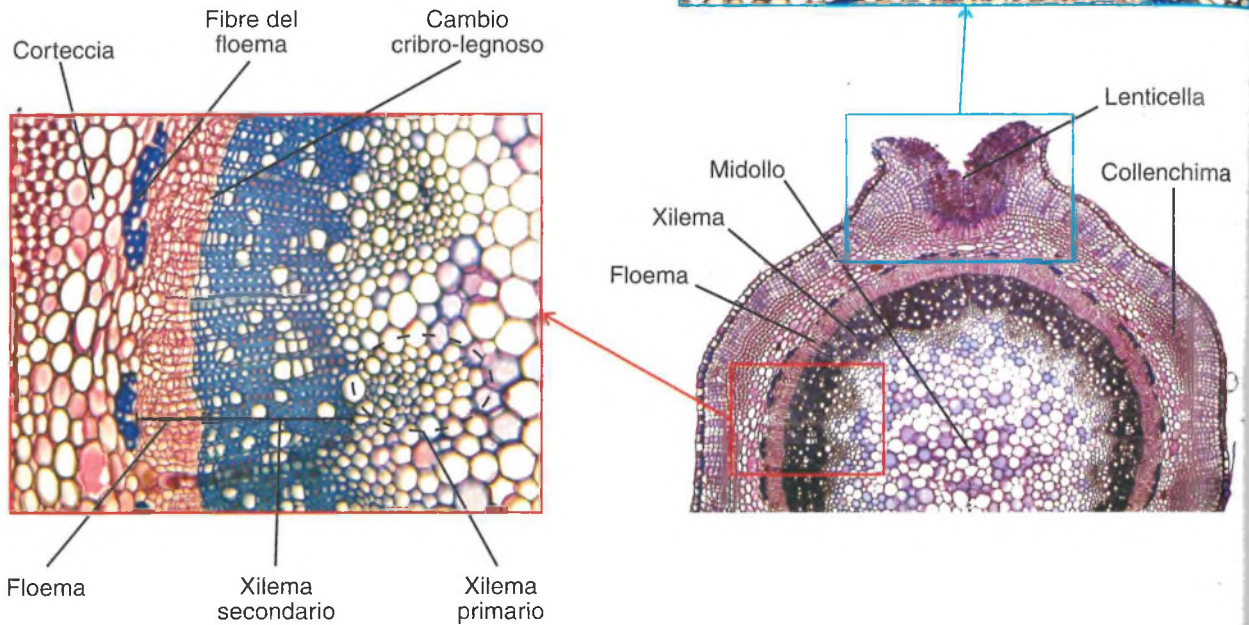
9.4.3 Xilema secondario

Lo *xilema* (o *legno*) *secondario* è costituito principalmente da elementi vasali (tracheidi e/o trachee). Al tessuto vascolare si accompagnano spesso tessuti parenchimatice (parenchima di riserva e conduttore), meccanici (fibre sclerenchimatice) e secretori (tubi laticiferi, dotti laticiferi ecc.).

Come si è detto, lo xilema secondario si origina per attività del cambio cribro-legnoso, nell'ambito del quale è possibile distinguere due tipi di cellule: le iniziali fusiformi e le iniziali dei raggi; dalle prime ha origine il sistema assiale e dalle altre il sistema radiale. Ne deriva che lo xilema secondario è costi-

FIGURA 9.23

Corpo secondario del fusto di sambuco (*Sambucus nigra*) in sezione trasversale in cui è possibile osservare le fasi iniziali della formazione dei tessuti conduttori secondari (in basso a sinistra) e del periderma (nel particolare in alto è visibile il fellogeno ed alcuni strati di sughero) (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).



tuito da due sistemi di tessuti (assiale e radiale) che tra loro si compenetrano e si integrano reciprocamente nelle loro funzioni. Il sistema assiale è composto da tessuti conduttori, sclerenchimatici e parenchimatici e svolge funzioni di conduzione, meccanica e di riserva; il sistema radiale è formato da tessuti parenchimatici e talvolta conduttori ed ha compiti di collegamento trasversale e di riserva.

9.4.3.1 Xilema secondario delle gimnosperme

Lo xilema secondario delle gimnosperme (Figg. 9.24, 9.25 e 9.26), formato solo da tracheidi, presenta una struttura omogenea e viene definito *omoxilo*. Nell'ambito del sistema assiale, non vi sono fibre sclerenchimatiche e le cellule parenchimatiche sono poco numerose o del tutto assenti. Fatta eccezione per le gnetofite, non sono presenti trachee, ma solo tracheidi con pareti particolarmente ispessite, che svolgono al contempo funzione di conduzione e di sostegno e sono per questo definite *fibrotracheidi*. Le fibrotracheidi sono sempre punteggiat

te con punteggiature areolate (vedi par. 8.6.1); tra le facce combacianti di cellule affiancate le punteggiature sono perfettamente corrispondenti. Le punteggiature, quindi, sono sempre accoppiate e giocano un ruolo nella comunicazione tra cellule contigue.

Il sistema radiale è costituito da raggi midollari *uniseriali*, ossia formati da un singolo strato di cellule. Questi sono costituiti principalmente da cellule parenchimatiche e talvolta anche da tracheidi, dette *tracheidi dei raggi midollari*.

Frequentemente si trovano *dotti resiniferi*, sia nel sistema assiale che radiale; nel primo caso questi decorrono longitudinalmente, nel secondo radialmente.

9.4.3.2 Xilema secondario delle angiosperme

Nello xilema secondario delle angiosperme (Figg. 9.27, 9.29 e 9.30), il sistema assiale è costituito da cellule conduttrici (tracheidi e trachee), di sostegno (principalmente fibre) e parenchimatiche (paren-

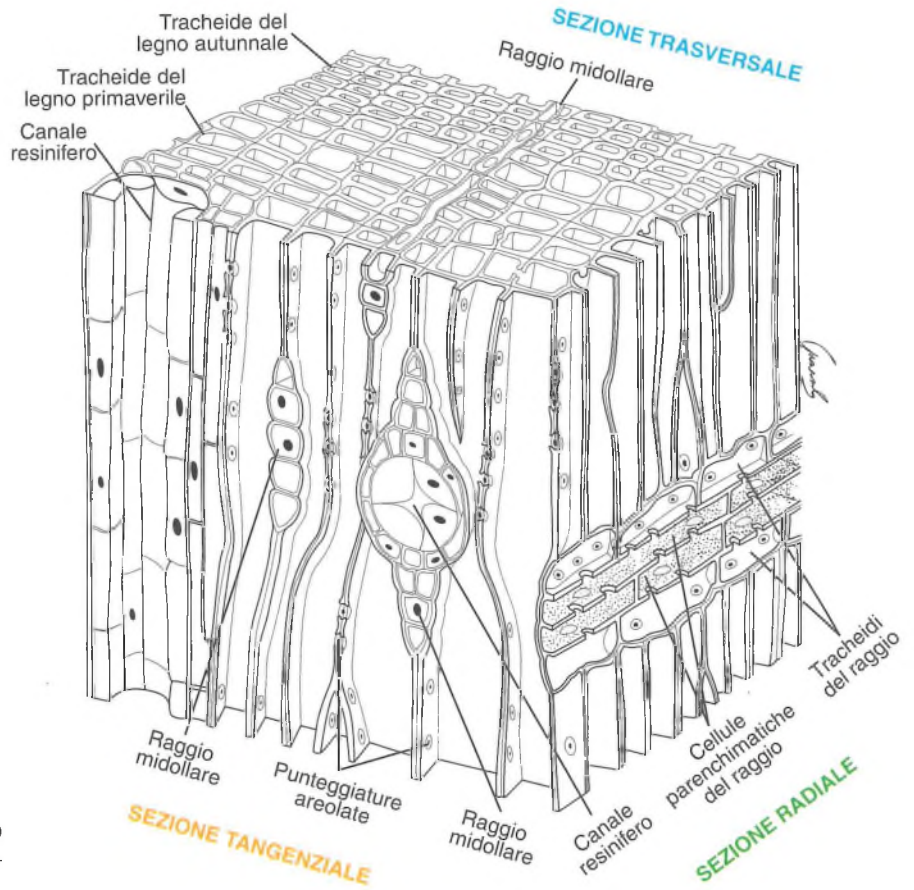


FIGURA 9.24

Schema tridimensionale dello xilema secondario di pino d'aleppo (*Pinus halepensis*).

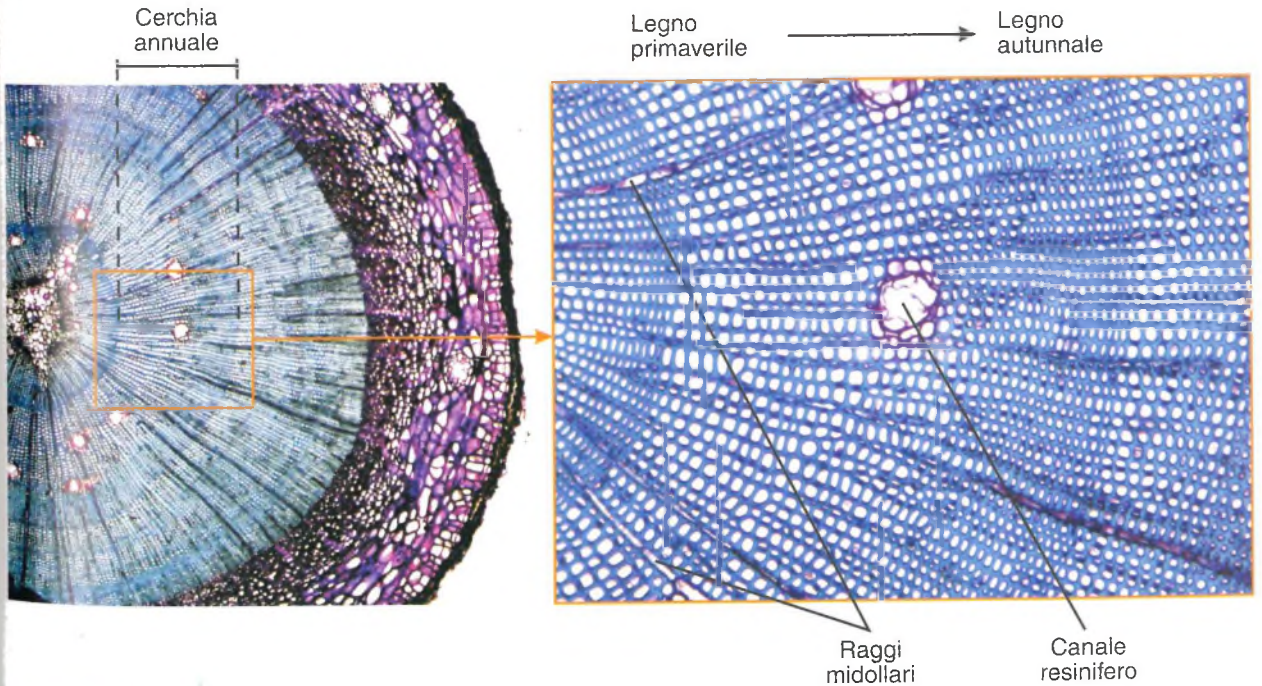


FIGURA 9.25

Fusto del pino d'aleppo in sezione trasversale (a sinistra) e particolare dello xilema secondario (a destra). Si osserva la differenza di calibro tra i vasi primaverili (più ampi) e quelli autunnali (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

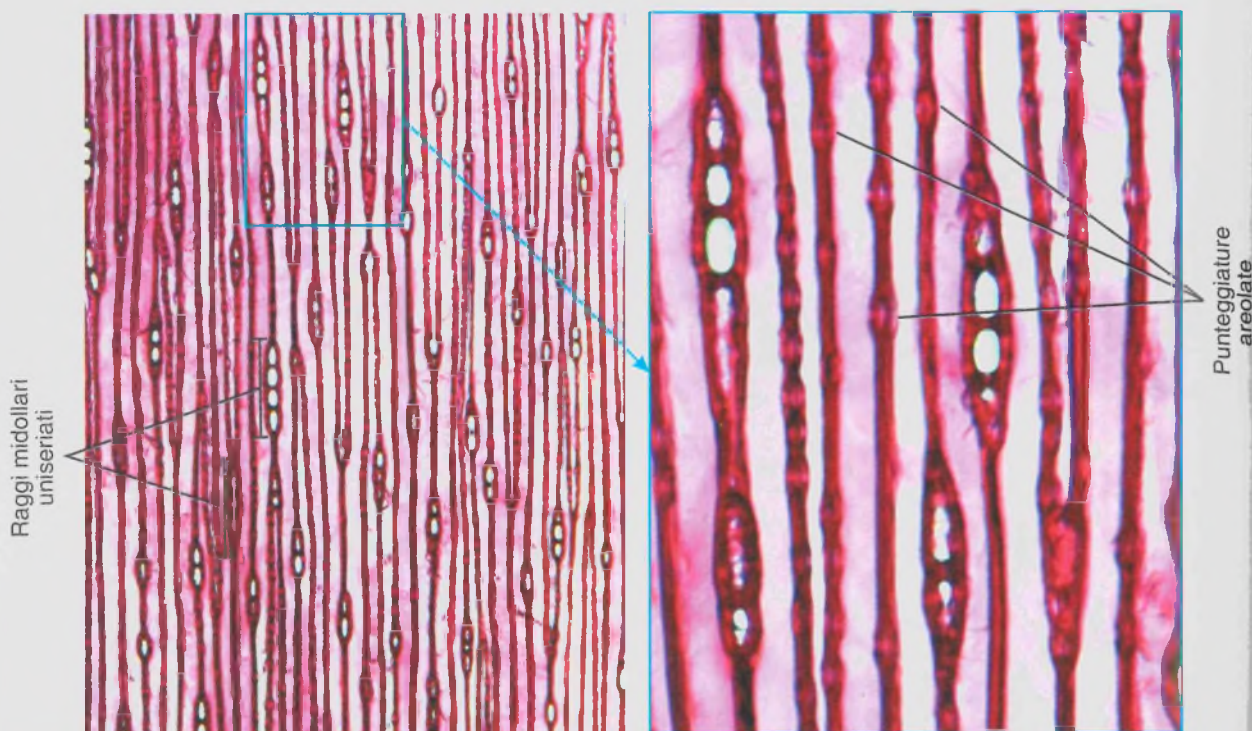


FIGURA 9.26

Xilema secondario di una conifera, in sezione tangenziale (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

chima assiale). È da sottolineare che, mentre nello xilema primario il tessuto vascolare è costituito da sole tracheidi, nello xilema secondario si trovano tracheidi, trachee e una serie di cellule con caratteristiche intermedie; la struttura risulta disomogenea lo xilema è definito *eteroxilo*.

Il sistema radiale è formato esclusivamente da cellule parenchimatiche che costituiscono raggi midollari, uni- o multi-seriati.

Nello xilema secondario delle dicotiledoni sono frequenti, sia nel sistema assiale sia in quello radiale, dotti secretori di vario tipo (resiniferi, oleiferi, mucipari, gummiferi, ecc.).

9.4.3.3 Cerchie annuali

Il cambio cribro-vascolare non rimane ininterrottamente attivo durante la vita della pianta, ma possiede un'attività periodica. Nei periodi di attività esso appone, esternamente a quelli già esistenti, un nuovo strato di xilema. Nella sezione trasversale di un fusto è, infatti, possibile osservare una serie di strati concentrici di xilema secondario definiti *anelli di crescita*. Se ciascun anello corrisponde alla crescita di un anno, come avviene in climi caratterizzati dall'alternarsi di stagioni favorevoli e sfavorevoli, questi sono detti *cerchie annuali* (Fig. 9.28). È il caso dei climi temperati in cui il cambio cribro-vascolare entra in quiescenza durante l'inverno per

riprendere la sua attività in primavera. Da quanto detto risulta che le cerchie annuali che si contano nella sezione trasversale della base di un fusto corrispondono approssimativamente all'età della pianta.

Le cerchie annuali possono essere riconosciute grazie alle differenze strutturali tra la parte più interna e quella più esterna di ogni strato, che si formano all'inizio (*legno primaverile*) e alla fine (*legno autunnale*) della stagione di crescita. Generalmente, rispetto al legno autunnale, il legno primaverile è più ricco di vasi, povero in fibre, con lume dei vasi più ampio e pareti meno ispessite.

In alcune specie, il cui legno è definito *a porosità anulare* (Fig. 9.29), tali differenze sono molto marcate; in altre specie con legno *a porosità diffusa* (Fig. 9.30), le differenze tra legno formato nei diversi periodi di attività sono meno marcate e si osserva una certa omogeneità all'interno di ciascuna cerchia.

9.4.4 Floema secondario

Il floema secondario è costituito, come lo xilema secondario, da un sistema assiale ed un sistema radiale, tra loro compenetrati e con funzioni complementari. Il sistema assiale è formato da tubi cribrosi o cellule cribrose, parenchima, fibre e talvolta sclereidi; il sistema radiale è costituito da cellule

FIGURA 9.27

Schema tridimensionale dello xilema secondario di carubo (*Ceratonia siliqua*).

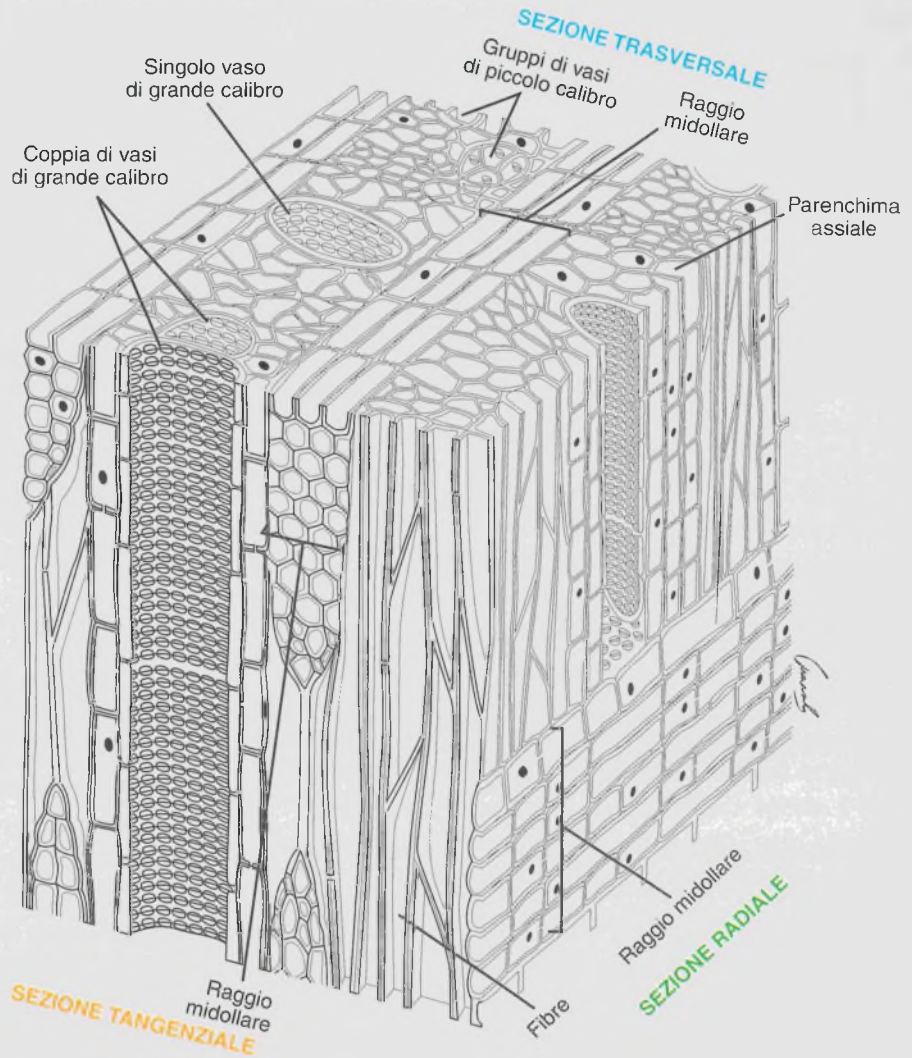


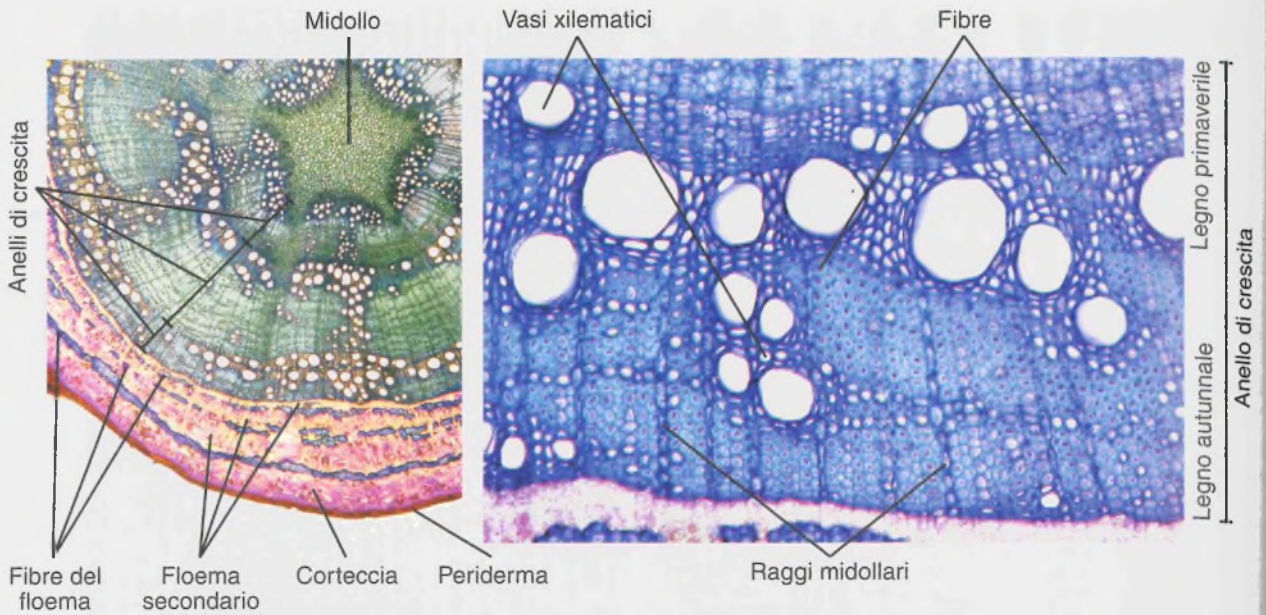
FIGURA 9.28

Fusto di robinia (*Robinia pseudoacacia*), con una serie di cerchi annuali (foto di A. Valletta).

parenchimatiche dei raggi midollari. Ha uno spessore inferiore rispetto a quello dello xilema secondario e, come questo, presenta cerchi annuali, anche se difficilmente distinguibili.

Il sistema assiale del floema secondario delle gimnosperme manca di tubi cribrosi: vi si trovano esclusivamente cellule cribrose, prive di cellule compagne. I raggi midollari sono uniseriati e si continuano con quelli dello xilema secondario. In talune gimnosperme i raggi midollari sono formati unicamente da cellule parenchimatiche, in altre possono essere presenti anche *cellule albuminose* (vedi par. 8.6.3), strettamente addossate alle cellule cribrose, con le quali comunicano mediante ampie aree perforate. Per le strette relazioni che intercorrono tra cellule cribrose e cellule albuminose, queste ultime possono essere considerate analoghe alle cellule compagne. Come lo xilema secondario, anche il floema secondario delle gimnosperme può presentare dotti resiniferi.

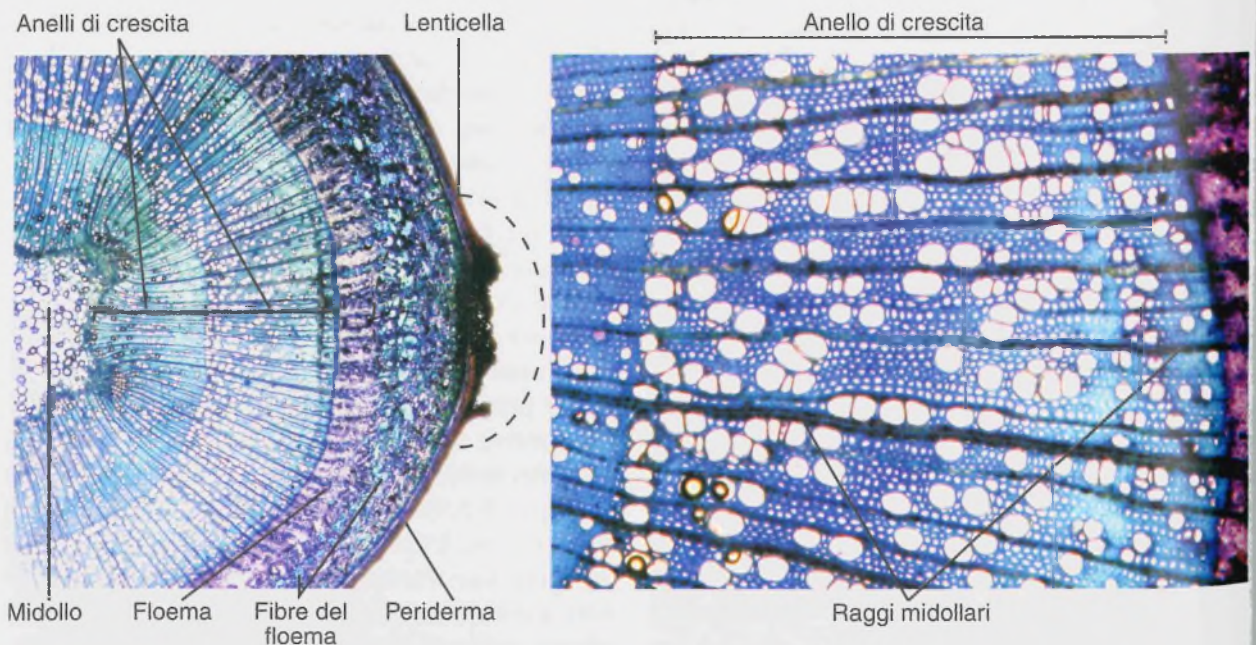
Nel sistema assiale del floema secondario delle

**FIGURA 9.29**

Corpo secondario del fusto di quercia (*Quercus* sp.) in sezione trasversale (a sinistra) e particolare di un anello di crescita (a destra). Essendo il legno a porosità anulare, è possibile apprezzare le differenze tra il legno primaverile (con vasi xilematici più ampi) ed autunnale (con vasi a diametro ridotto e ricco in fibre) (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

dicotiledoni si trovano tubi cribrosi dotati di cellule compatte. Sia nel sistema assiale sia in quello radiale possono trovarsi cristalli di ossalato di calcio,

tubi laticiferi, cavità secrete e idioblasti. I raggi midollari sono simili a quelli presenti nello xilema secondario.

**FIGURA 9.30**

Corpo secondario del fusto di ciliegio (*Prunus avium*) in sezione trasversale (a sinistra) e particolare di un anello di crescita (a destra). In questa specie il legno è a porosità diffusa e sono meno pronunciate le differenze tra legno primaverile ed autunnale (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

9.5 SPECIALIZZAZIONI ED ADATTAMENTI DEL FUSTO

9.5.1 Fusti con funzione di riserva di nutrienti

Come già accennato, il fusto svolge, tra le altre, anche la funzione di riserva. Alcune specie posseggono fusti ipogei specializzati in tale funzione, che presentano particolari adattamenti morfo-anatomici.

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. Il più comune esempio di pianta con bulbo è rappresentato dalla cipolla (*Allium cepa*) (vedi par. 10.8.5 e Fig. 10.32).

Anche il *bulbo-tubero* è un germoglio modificato, ma diversamente dal bulbo, la funzione di riserva è svolta dal fusto carnoso, mentre le foglie sono piccole e sottili. Tra le piante che formano bulbo-tuberi, si possono citare i gladioli, le fresie, i crochi, le iris bulbose (Fig. 9.31 a sinistra).

I *rizomi* sono anch'essi fusti ingrossati, con funzione di riserva, che si sviluppano sotto terra o

lungo la superficie del terreno (*plagiotropi*). Possiedono rizomi le felci e molte angiosperme erbacee, tra cui alcune iris (Fig. 9.31 a destra), i mughetti e molte piante acquatiche come le ninfee.

9.5.2 Fusti modificati con funzione di riserva idrica

Sono definite *succulente* quelle piante adattate agli ambienti aridi, dotate di particolari tessuti (detti appunto "succulenti"), in grado di immagazzinare grandi quantità di acqua. Tali tessuti possono essere localizzati nelle foglie, come nelle agavi (famiglia Agavaceae) (Fig. 10.31), o nel fusto, come nei cactus e nelle euforbie (famiglie Cactaceae ed Euphorbiaceae, rispettivamente). Gli organi specializzati per l'accumulo d'acqua diventano carnosi e ingrossati, assumendo forme tipiche quali quelle sferiche, colonnari, a rosetta, appiattite ecc.

Un esempio comune di pianta succulenta è il fico d'india (Fig. 9.32), specie originaria dell'America, introdotta in Europa dopo la scoperta del Nuovo Continente e attualmente diffusa in tutto il bacino del Mediterraneo. In questa specie i rami appiattiti (comunemente denominati "pale") svolgono sia la funzione fotosintetica, sia quella di accumulo idrico.

9.5.3 Fusti con funzione di sostegno

Alcune specie rampicanti, come la vite da uva (*Vitis vinifera*) (Fig. 9.33), hanno fusti specializzati per la funzione di sostegno, detti *viticci*. In altre specie, come il pisello (*Pisum sativum*) (par. 10.8.1), le strutture devolute al sostegno, dette *cirri*, non sono



FIGURA 9.31

Bulbo-tubero di un croco (*Crocus* sp.) (a sinistra) e rizoma di un'iris (*Iris* sp.) (a destra) (foto di A. Valletta).

**FIGURA 9.32**

Pianta di fico d'india (*Opuntia ficus-indica*).

fusti, bensì foglie (o parti di foglie) modificate. È bene sottolineare che alcuni botanici impiegano i termini “cirro” e “viticcio” come sinonimi.

9.5.4 Fusti con funzione fotosintetica

I fusti possono anche specializzarsi nella funzione fotosintetica, nel qual caso sono detti *cladofilli*. Ne è un esempio l'asparago, la cui parte commestibile, detta “turione” (Fig. 9.34 a sinistra), è il fusto carnoso rivestito di foglie squamiformi. All'ascella delle foglie si sviluppano i cladofilli (Fig. 9.34 a destra), che assumono la morfologia e la funzione della foglia.

**FIGURA 9.34**

Turione (a sinistra) e cladofilli (a destra) di asparago (*Asparagus* sp.).

**FIGURA 9.33**

Vite da uva (*Vitis vinifera*) con viticci (disegno di N. Tocci).

Un altro esempio è rappresentato dalle specie *Ruscus aculeatus* (pungitopo) e *R. hypoglossum*, in cui, negli individui femminili, i rami sono trasformati in lamine morfologicamente simili a foglie che portano piccoli fiori verdi dai quali si sviluppano vistosi frutti rossi (Fig. 9.35).

**FIGURA 9.35**

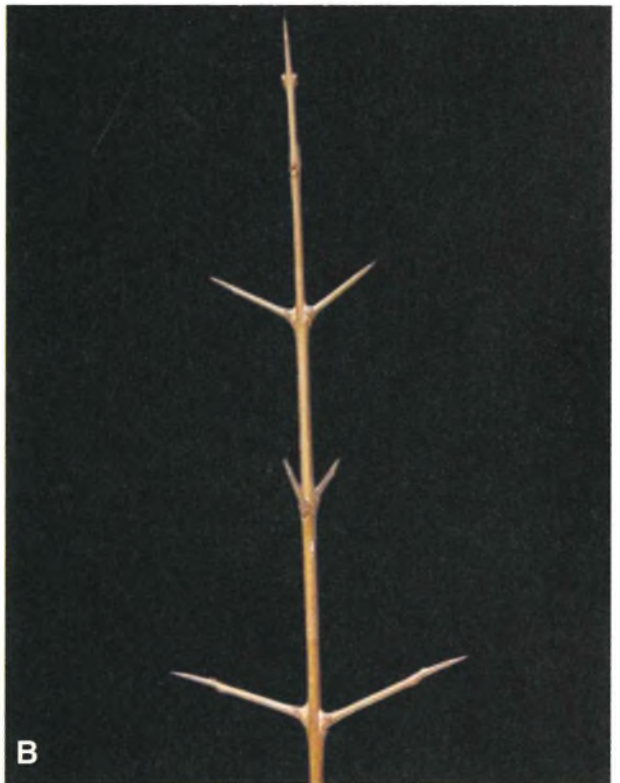
Porzione del fusto di *Ruscus hypoglossum* con cladofillo portante un frutto.

9.5.5 Fusti con funzione di difesa

Alcune piante presentano strutture devolute alla difesa meccanica dagli organismi erbivori, dette *spine* (par. 10.8.2). Le spine possono essere foglie o rami modificati, nel primo caso sono definite *spine fogliari* e nel secondo *spine rameali* (Fig. 9.36 B). Anche le *emergenze*, presenti in numerose specie, come le rose (*Rosa* sp.) (Fig. 9.36 A), assomigliano morfologicamente alle spine, ma si differenziano da queste poiché sono delle protuberanze della corteccia, rivestite dall'epidermide.

Letture di approfondimento

- DIKINSON WC (2000). Integrative Plant Anatomy, Harcourt Academic Press, San Diego, California.
- ESAU K (1977). Anatomy of Seed Plants, 2nd Edition, John Wiley & Sons, New York.
- FHAN A (1982). Plant Anatomy, Pergamon press, New York.
- MAUSETH JD (1988). Plant Anatomy, Benjamin Cummings Publ. Co. Inc., Menlo Park, California.
- SPERANZA A, CALZONI GL (1996). Struttura delle piante in immagini, Zanichelli, Bologna.
- VERNOUX T, AUTRAN D, TRAAS J (2000). Developmental control of cell division patterns in the shoot apex. In The Plant Cell Cycle (pp. 25-37). Springer, Dordrecht.

**FIGURA 9.36**

Porzione di un ramo di rosa (*Rosa* sp.) con emergenze (A) e di un ramo di melograno (*Punica granatum*) con spine rameali (B) (foto di A. Valletta).

VERIFICA DELLE CONOSCENZE

1. Quali organi comprende il germoglio?
2. La gemma apicale e le gemme ascellari sono uguali?
3. Dove trovi i tessuti meristemati nel fusto? Quali funzioni svolgono?
4. Descrivi la teoria tunica-carpus.
5. Descrivi i tessuti che trovi nel corpo primario del fusto osservando una sezione trasversale di un'angiosperma dicotiledone.
6. Descrivi i tessuti che trovi nel corpo primario del fusto osservando una sezione trasversale di un'angiosperma monocotiledone.
7. Descrivi come si formano le cerchie annuali.
8. Descrivi le funzioni del fusto.
9. In che modo e grazie a quali tessuti alcune piante possono avere un accrescimento secondario?
10. Quali modificazioni può presentare un fusto e per conseguenza di quali fattori?