

LA FOGLIA

G. Pasqua

La foglia è uno dei tre organi costituenti il corpo delle piante vascolari ed insieme al fusto, con il quale ha un'origine embriologica comune (vedi cap. 9), forma il *germoglio*. Le sue principali funzioni sono la fotosintesi e la traspirazione; va, comunque, sottolineato che si tratta di un organo con elevatissima plasticità evolutiva, infatti, oltre alle tipiche foglie con funzione clorofilliana, dette *nomofilli*, sono frequenti foglie secondariamente adattate alle più varie funzioni: accumulo di nutrienti (cotiledoni e catafilli) e di acqua (foglie succulente), difesa (spine), protezione delle gemme (perule), sostegno (cirri), cattura e digestione degli insetti ed assorbimento di azoto (foglie delle piante insettivore), riproduttiva (elementi florali), ecc. L'acquisizione di nuove funzioni ha comportato modificazioni nella forma, nella struttura anatomica e nel metabolismo delle foglie. Nella prima parte di questo capitolo saranno descritti i nomofilli, nella seconda si prenderanno in considerazione altri tipi di foglia.

10.1 ORIGINE EVOLUTIVA DELLA FOGLIA

Esistono due tipi di foglie, con diversa origine evolutiva: i *microfilli* e i *macrofilli* (o *megafilli*). Le piante che possiedono microfilli sono dette *microfogliate*, mentre quelle che possiedono megafilli sono dette *macrofogliate* (o *megafogliate*). Le piante vascolari non a seme sono in piccola parte microfogliate e in gran parte macrofogliate (vedi cap. 20), le spermatofite sono tutte macrofogliate.

I microfilli sono le foglie caratteristiche delle licofite (vedi par. 20.3.2). Il termine microfillo significa letteralmente "piccola foglia", tuttavia alcune licofite del Carbonifero e del Permiano possedevano microfilli di dimensioni ragguardevoli (in alcuni

casi con lunghezza superiore a sessanta centimetri) e, tra le licofite attuali, quelle del genere *Isoetes* possiedono microfilli di dimensioni medio-grandi. I microfilli sono associati a fusti con protosteie (vedi scheda 9.1), possiedono un sistema vascolare costituito da un singolo fascio conduttore e le tracce fogliari (vedi par. 10.4.3) dipartono dalla stele senza lasciarvi lacune fogliari (Fig. 10.1 A e B).

Si ritiene che i microfilli si siano evoluti da emergenze laterali del fusto, inizialmente prive di tessuti conduttori (Fig. 10.2 B). Gradualmente tali emergenze incrementarono le loro dimensioni e delle tracce fogliari ne raggiunsero la base (Fig. 10.2 C), poi si estesero, progressivamente, fino ad attraversare le emergenze per tutta la loro lunghezza (Fig. 10.2 D).

I macrofilli (letteralmente "grandi foglie") sono le foglie delle piante vascolari non a seme indicate comunemente come felci e, come già detto, di tutte le spermatofite. Sono associate a fusti con sifonostele o eustele (vedi scheda 9.1) e si distinguono dai microfilli non tanto per le dimensioni, quanto per il complesso sistema vascolare, costituito da numerosi fasci conduttori che si distaccano dalla stele lasciandovi lacune fogliari (Fig. 10.1 C e D).

Secondo la *teoria telomica* di Zimmermann, i macrofilli si sarebbero evoluti da interi sistemi di ramificazioni (Fig. 10.3). Nelle prime piante terrestri risalenti al Siluriano e al Devoniano (vedi riniofite), non si erano ancora differenziate radici, foglie e fusti: il corpo consisteva in un asse a ramificazione dicotomica, provvisto di sporangi terminali (vedi par. 20.3.1); per sottolinearne la primitività, i rami di queste piante ancestrali sono stati denominati *telomi* (letteralmente "organi fondamentali"). Secondo la teoria telomica il primo passo verso la

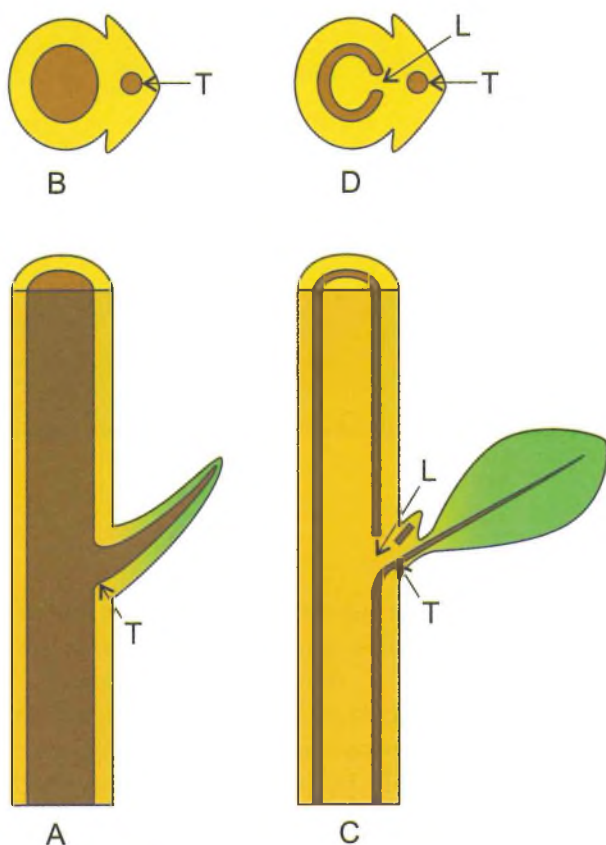


FIGURA 10.1

Fusto con protostele e microfillo (A e B) e fusto con sifonostele e macrofillo (C e D). In (A) e (C) sono mostrate sezioni longitudinali dei fusti, mentre in (B) e (D) sezioni trasversali dei fusti a livello dei nodi. T, traccia fogliare: porzione del fascio conduttore che va dalla base della foglia al cilindro centrale del fusto. L, lacuna fogliare: regione della stele priva di tessuti conduttori, localizzata al di sopra della traccia fogliare (disegno di A. Valletta).

formazione dei macrofilli sarebbe consistito nel maggior sviluppo, in corrispondenza di una ramificazione, di un ramo rispetto all'altro (sopravanamento) (Fig. 10.3 B). Successivamente i rami se-

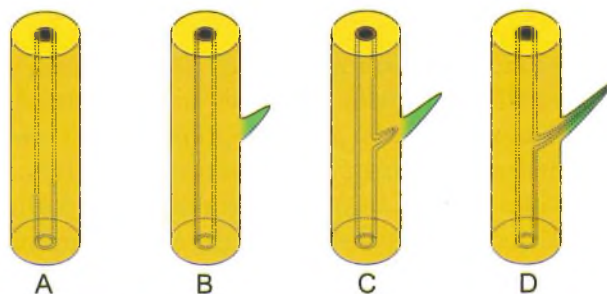


FIGURA 10.2

Ipotetica origine evolutiva dei microfilli (disegno di A. Valletta).

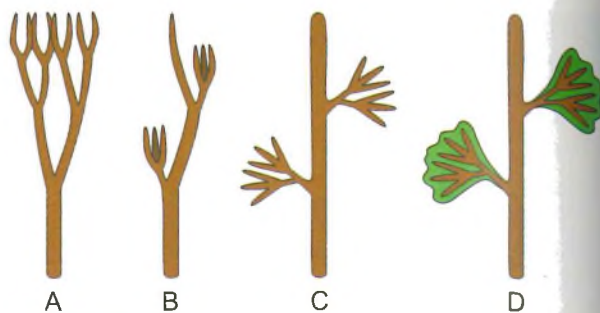


FIGURA 10.3

Ipotetica origine evolutiva dei macrofilli (disegno di A. Valletta).

condari si sarebbero disposti su uno stesso piano (appiattimento) (Fig. 10.3 C) e tra questi, poi, si sarebbero formati dei tessuti (fusione) (Fig. 10.3 D), dando luogo alla lamina fogliare. Nella restante parte del capitolo il termine foglia sarà impiegato come sinonimo di macrofillo.

10.2 FILLOTASSI

La disposizione delle foglie sul fusto prende il nome di *fillotassi*, un carattere utile per l'identificazione delle specie. Le foglie sono disposte sul fusto in modo da evitare, per quanto possibile, il reciproco ombreggiamento.

Se ad ogni nodo si inserisce una singola foglia si ha fillotassi *alternata* (Fig. 10.4 A), se vi si inseriscono due foglie la fillotassi è *opposta* (Fig. 10.4 B), se vi si inseriscono più di due foglie è *verticillata* (Fig. 10.4 C).

Grande importanza ha l'orientamento delle foglie di un nodo rispetto a quelle dei nodi successivi. Se le foglie si alternano su un lato e sull'altro del fusto, la fillotassi è definita *distica* (Fig. 10.4 A); il termine enfatizza il fatto che queste sono disposte su due file; nell'ambito delle piante a fiore (angiosperme, vedi cap. 22) tale tipo di disposizione si ritrova nella famiglia delle Poaceae (o Gramineae) e in molte altre monocotiledoni, nonché in alcune dicotiledoni come l'edera. Se le foglie inserite in un nodo formano un angolo retto rispetto a quelle dei nodi adiacenti, la fillotassi è detta *decussata* (Fig. 10.4 B); in questo caso risultano disposte su quattro file; questo tipo di fillotassi si riscontra, ad esempio, nelle specie della famiglia delle Lamiaceae (o Labiate). Il tipo più comune di fillotassi è quello *elicoidale* (o *a spirale*), caratterizzato da una sola foglia per ogni nodo e con foglie inserite a spirale intorno al fusto (Fig. 10.5); tale disposizione si trova, ad



FIGURA 10.4

L'edera (*Hedera helix*) ha fillotassi alternata (una singola foglia per ogni nodo) e distica (le foglie sono disposte su due file) (A); il viburno (*Viburnum tinus*) ha fillotassi opposta (due foglie per ogni nodo) e decussata (le foglie di un nodo formano un angolo retto con quelle del nodo successivo) (B); l'oleandro (*Nerium oleander*) ha fillotassi verticillata (ad ogni nodo sono inserite tre foglie) (C) (foto di A. Valletta).

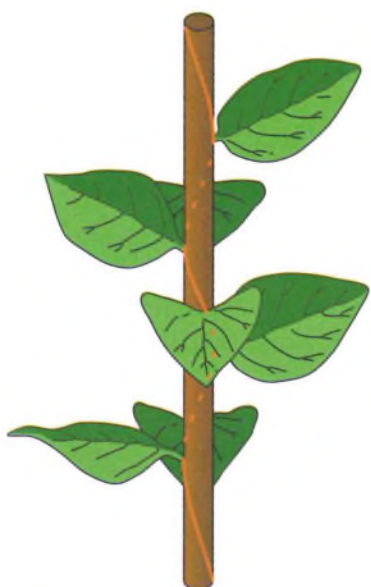


FIGURA 10.5

Schema di una pianta con fillotassi elicoidale (disegno di A. Valletta).

esempio, nelle querce (genere *Quercus*) e in molte specie appartenenti famiglia delle Ericaceae.

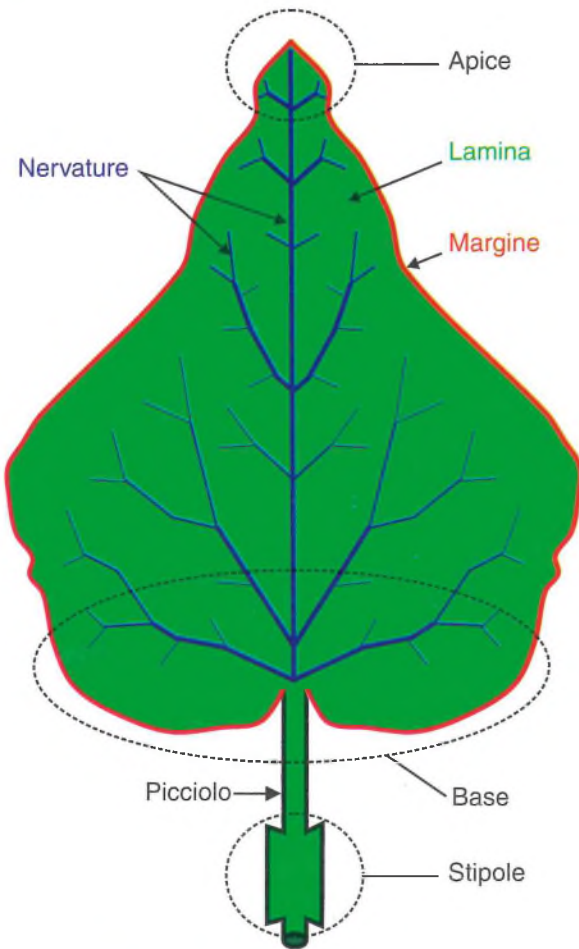
10.3 MORFOLOGIA FOGLIARE

Si è detto che le principali funzioni dei nomofilli sono la fotosintesi e la traspirazione. Il processo fotosintetico sfrutta l'energia luminosa per trasformare l'anidride carbonica e l'acqua in zuccheri e ossigeno (vedi scheda 10.1). Gli zuccheri sono utilizzati in vario modo dalla pianta (come fonte energetica e come precursori per la sintesi di altri composti organici con funzione strutturale o metabolica), l'ossigeno è in parte impiegato per la respirazio-

ne e in parte rilasciato nell'ambiente come prodotto di scarto. La traspirazione è la perdita dell'acqua, in forma di vapore, dalle parti aeree della pianta, che avviene principalmente attraverso la superficie fogliare. La traspirazione è indispensabile per il trasporto di acqua e nutrienti minerali (vedi scheda 9.2), ma questo processo deve essere finemente regolato, in modo da mantenere inalterato il bilancio idrico della pianta; in altri termini, la quantità di acqua persa per traspirazione non deve essere superiore rispetto a quella assorbita dalle radici, il che porterebbe alla disidratazione e, oltre certi limiti, alla morte della pianta. La forma fogliare più vantaggiosa per adempiere a queste funzioni è quella laminare, poiché ha un alto rapporto superficie/volume: quanto più ampia è la superficie sviluppata dall'organo, tanto più intensi sono gli scambi di sostanze gassose (vapor d'acqua, anidride carbonica e ossigeno) tra ambiente interno ed esterno; inoltre, in una foglia sottile gran parte dei tessuti può essere raggiunta dalla luce.

La parte espansa della foglia è detta *lamina* o *lembo fogliare* (Fig. 10.6). In essa è possibile distinguere una faccia *adassiale* (anche detta *superiore* o *ventrale*) e una faccia *abassiale* (anche detta *inferiore* o *dorsale*).

In gran parte delle angiosperme eu-dicotiledoni le foglie sono dotate di un peduncolo, il *picciolo*, che connette la lamina fogliare al fusto. Le foglie con picciolo sono dette *picciolate*, quelle che ne sono prive, caratteristiche della maggior parte delle angiosperme monocotiledoni, sono definite *sessili*. Si ipotizza che il principale ruolo del picciolo sia quello di favorire la mobilità della foglia, consentendole di assumere l'orientamento più favorevole rispetto alla direzione dei raggi solari (che varia nel corso del dì e nelle diverse stagioni). Le foglie pic-

**FIGURA 10.6**

Schema della foglia di una eu-dicotiledone (disegno di A. Valletta).

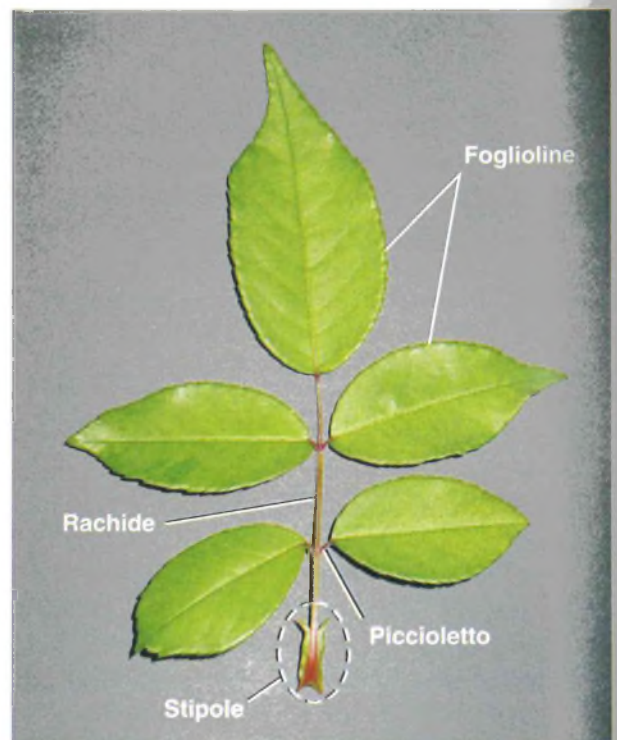
ciolate sono anche maggiormente predisposte ad essere agitate dal vento; questo favorisce il ricambio di aria nell'ambiente prossimo alla superficie fogliare, dove si potrebbe generare un'eccessiva concentrazione di ossigeno e vapor d'acqua (rilasciati nell'ambiente aereo dalla foglia) e un'insufficiente concentrazione di anidride carbonica (assorbita dall'ambiente aereo dalla foglia), che avrebbero effetti negativi sul traffico di queste sostanze tra l'ambiente interno e quello esterno (che avviene per diffusione, dunque secondo gradiente). I movimenti della foglia, provocati dal vento, contribuiscono anche ad impedire agli insetti fitofagi, ai microrganismi patogeni e alle polveri atmosferiche, di posarsi sulla lamina fogliare.

Alla base del picciolo possono trovarsi delle espansioni squamiformi, dette *stipole*, caratteristiche di molte eu-dicotiledoni, come quelle appartenenti alla famiglia delle Rosaceae e delle Fabaceae

(o Leguminosae) (Figg. 10.6 e 10.7). In molte monocotiledoni e in talune eu-dicotiledoni, la base della foglia, detta *guaina fogliare*, può circondare il fusto e, come avviene nelle graminacee, estendersi per l'intera lunghezza dell'internodo (Fig. 10.8).

Le foglie sono dette *semplici*, se la lamina è intera (Figg. 10.6, 10.9 A e 10.11), e *composte* se è suddivisa in foglioline (Figg. 10.7, 10.9 B e C e 10.14), ognuna dotata di un proprio peduncolo (definito *picciolo secondario* o *picciolotto*). Una foglia composta può essere facilmente distinta da un ramo in quanto non ha gemme ascellari all'ascella delle foglioline e non ha una gemma apicale, inoltre, le foglioline sono disposte su un unico piano. Esistono due tipi di foglie composte: *pennate* e *palmate*. Nelle foglie composte pennate, le foglioline si inseriscono su entrambi i lati di un asse detto *rachide* (Figg. 10.7 e 10.9 B), mentre nelle foglie composte palmate queste si inseriscono al termine del picciolo (Figg. 10.9 C e 10.14).

In talune specie la morfologia fogliare e la fillo-tassi possono variare in funzione dell'età. Ad esempio, in *Eucalyptus globulus*, la giovane pianta possiede foglie ovali, sessili ed opposte, mentre la pianta matura presenta foglie picciolate, alternate, verticali e di forma falcata (Fig. 10.10). Quando in una

**FIGURA 10.7**

Foglia composta (impari-pennata) di *Rosa* sp. Sono visibili le stipole alla base del picciolo (foto di A. Valletta).



FIGURA 10.8

Foglia sessile di una graminacea con guaina fogliare (foto di A. Valletta).

stessa pianta sono presenti foglie con diversa morfologia, si parla di *eterofillia*. È stato ipotizzato che le differenze nella morfologia fogliare rappresentino adattamenti ai diversi microhabitat in cui le foglie della pianta giovane e di quella matura vengono a trovarsi.

La lamina fogliare è dotata di *nervature*, che costituiscono nel loro insieme il sistema conduttore della foglia; nella maggior parte dei casi sulla faccia abassiale le nervature di maggior calibro appaiono

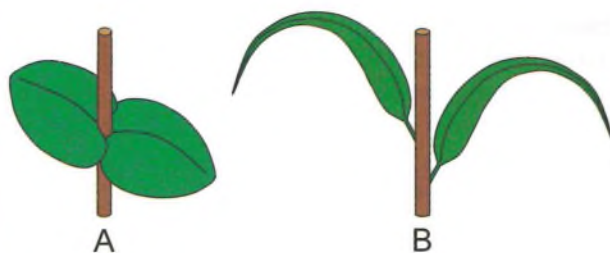


FIGURA 10.10

Schema delle foglie di eucalipto (*Eucalyptus globulus*). Si notino le differenze morfologiche tra le foglie della giovane pianta (A) e della pianta matura (B) (disegno di A. Valletta).

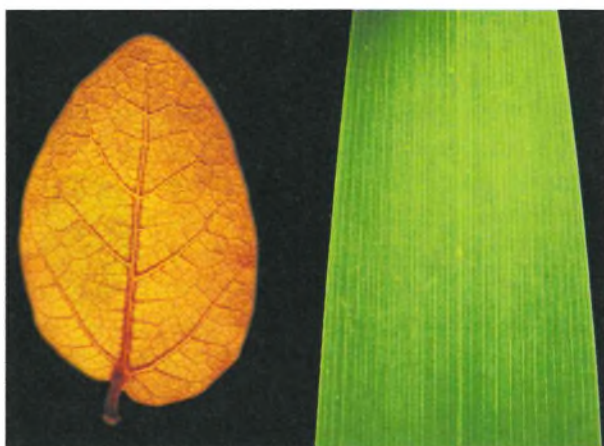


FIGURA 10.11

Foglia di una eu-dicotiledone con nervazione reticolata (a sinistra) e particolare di foglia di una monocotiledone con nervazione parallela (a destra) (foto di A. Valletta).

in rilievo. Nella maggior parte delle angiosperme eu-dicotiledoni si può riconoscere una nervatura principale, che attraversa la regione mediana della foglia lungo il suo asse maggiore, dalla quale si originano nervature secondarie e da queste nervature più piccole; questo modello è indicato come *nerva-*



FIGURA 10.9

A) Foglia semplice di faggio (*Fagus sylvatica*) (foto di E. Scassellati); B) foglia composta pennata di sorbo degli uccellatori (*Sorbus aucuparia*) (foto di G. Abbate); C) foglia composta palmata di rovo (*Rubus* sp.) (foto di S. Bonacquisti).

zione *reticolata* (Fig. 10.11 a sinistra). La gran parte delle angiosperme monocotiledoni presenta, invece, *nervazione parallela*, ossia nervature di calibro simile, parallele tra loro e con l'asse maggiore dell'organo, trasversalmente connesse da nervature di calibro inferiore (Fig. 10.11 a destra).

Vista l'importanza delle caratteristiche della foglia per l'identificazione dei taxa, i botanici hanno elaborato una ricca terminologia per definirne puntualmente la morfologia; a titolo di esempio, alcuni dei termini più comunemente utilizzati sono riportati in (Fig. 10.12).

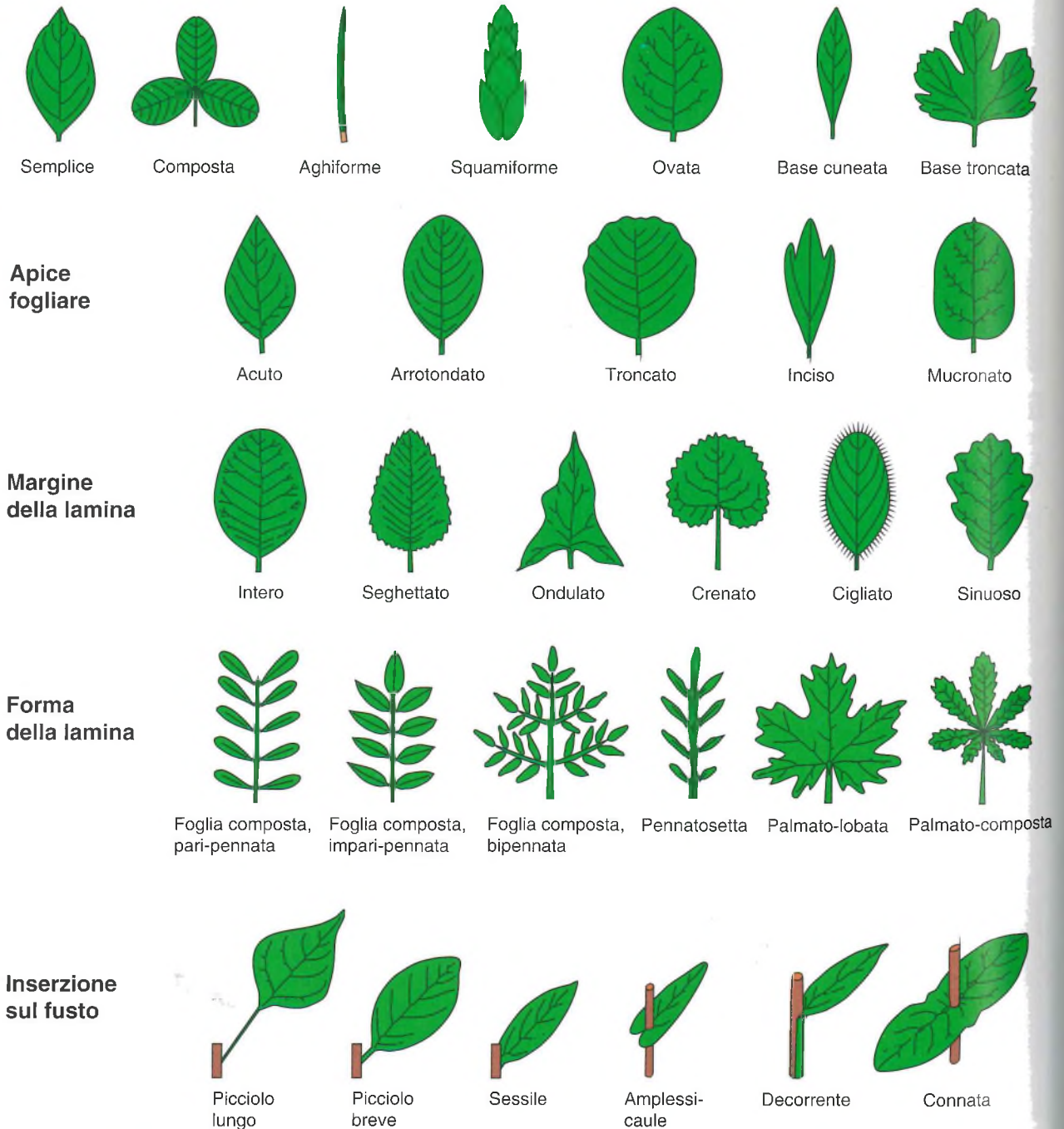


FIGURA 10.12

Alcuni esempi di morfologia fogliare (disegno di A. Valletta).

10.4 ANATOMIA DELLA FOGLIA

Come il fusto e la radice, anche la foglia possiede un *sistema tegumentale* (epidermide fogliare), un *sistema fondamentale* (parenchima clorofilliano) e un *sistema conduttore* (fasci conduttori). Il termine *mesofillo* indica l'insieme dei tessuti compresi tra l'epidermide della faccia adassiale e quella della faccia abassiale. Il mesofillo è in gran parte costituito da cellule parenchimatiche con funzione fotosintetica (*parenchima clorofilliano* o *clorenchima*).

10.4.1 Epidermide

La principale funzione dell'epidermide fogliare è quella di regolare il traffico di sostanze gassose tra ambiente interno ed esterno. Si è già detto che per la fotosintesi è necessario che la pianta assorba anidride carbonica, utilizzata per la sintesi di carboidrati, e che si liberi dell'ossigeno in eccesso essendo la quantità prodotta con la fotosintesi di gran lunga superiore rispetto a quella impiegata per la respirazione. Si è anche detto che la traspirazione, ossia la perdita di vapor d'acqua che avviene principalmente sulla superficie fogliare, è indispensabile per il trasporto di acqua e nutrienti minerali, ma la quantità di acqua rilasciata nell'atmosfera non deve eccedere la quantità assorbita dalle radici. L'epidermide deve anche consentire alla luce di raggiungere i sottostanti parenchimi clorofilliani, dove viene uti-

lizzata come fonte energetica nel processo fotosintetico. Essa deve, infine, costituire un'efficiente barriera contro l'attacco da parte di fitofagi e patogeni, essendo la foglia una delle parti della pianta maggiormente "appetibili" per questi organismi. Le caratteristiche di questo tessuto, descritte nel par. 8.4 e brevemente riprese nelle righe che seguono, sono in stretta relazione con le funzioni sopra elencate.

L'epidermide fogliare è costituita da cellule appiattite in senso dorsoventrale che, viste di prospetto, esibiscono un contorno sinuoso o ondulato e risultano incastrate l'una con l'altra come i pezzi di un puzzle, in modo da non lasciare spazi intercellulari (Fig. 10.13). Per consentire la penetrazione della radiazione solare, le cellule epidermiche sono generalmente incolori per l'assenza di clorofilla e di altri pigmenti (ad eccezione delle cellule di guardia che contengono cloroplasti). In talune piante acquatiche e di ambienti scarsamente illuminati, come le felci, anche le cellule epidermiche, svolgendo la funzione fotosintetica, sono dotate di cloroplasti. Talvolta, nel vacuolo delle cellule epidermiche, specialmente in quelle delle foglie più giovani, sono accumulati pigmenti antocianici, nel qual caso la foglia appare di colore rosso (Fig. 10.14).

Nella maggior parte delle piante l'epidermide fogliare è costituita da un singolo strato di cellule, tuttavia, in specie adattate ad ambienti aridi (*xerofite*), come l'oleandro (*Nerium oleander*) e il leccio (*Quercus ilex*), può essere pluristratificata (Fig.

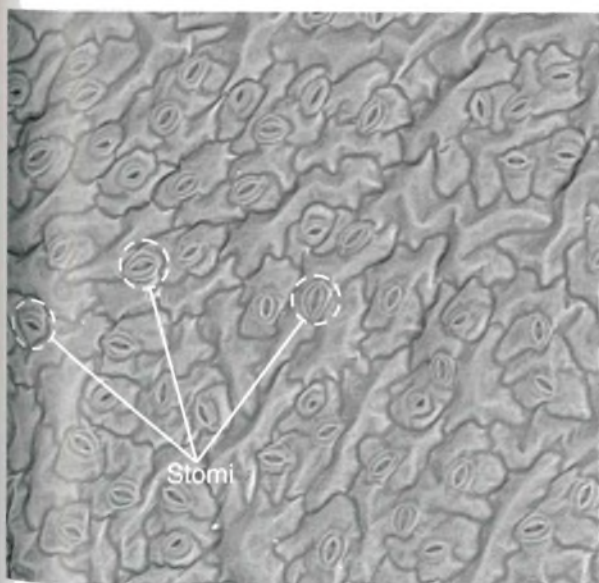


FIGURA 10.13

Micrografia al microscopio elettronico a scansione dell'epidermide di una eu-dicotiledone (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).



FIGURA 10.14

Giovane foglia di vite americana (*Parthenocissus quinquefolia*) con sfumature rosse dovute all'accumulo di antociani nel vacuolo delle cellule epidermiche (foto di A. Valletta).

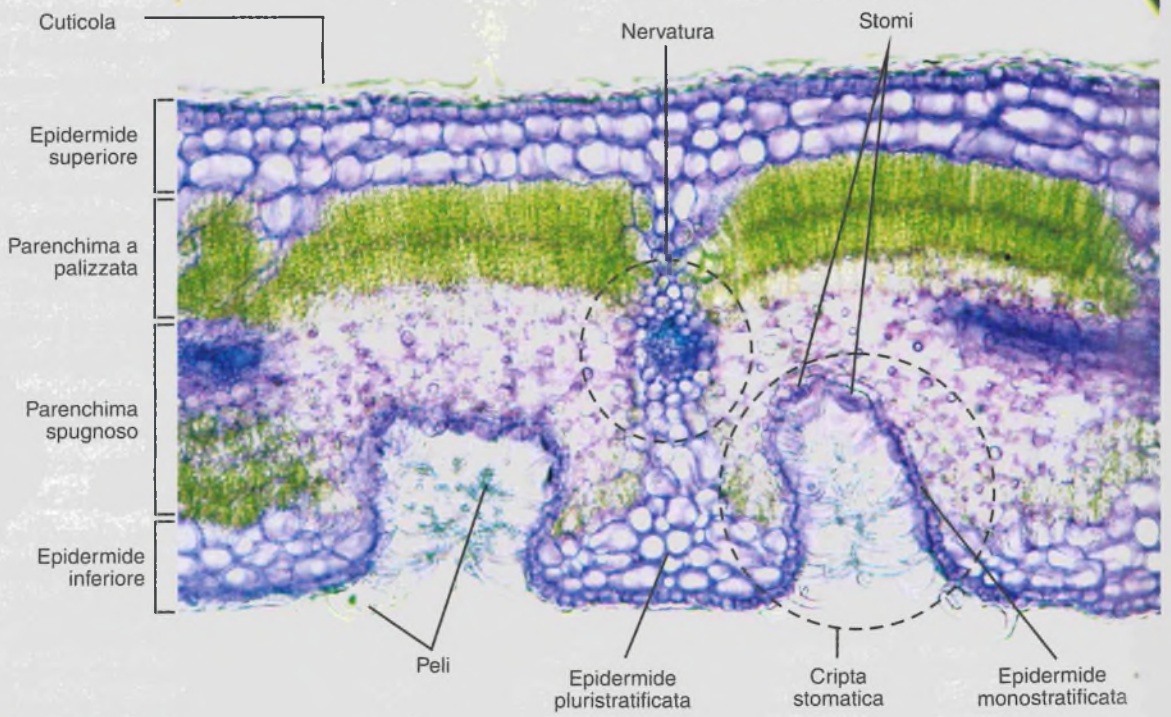


FIGURA 10.15

Sezione trasversale di una foglia di oleandro e particolare di una cripta stomatica (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

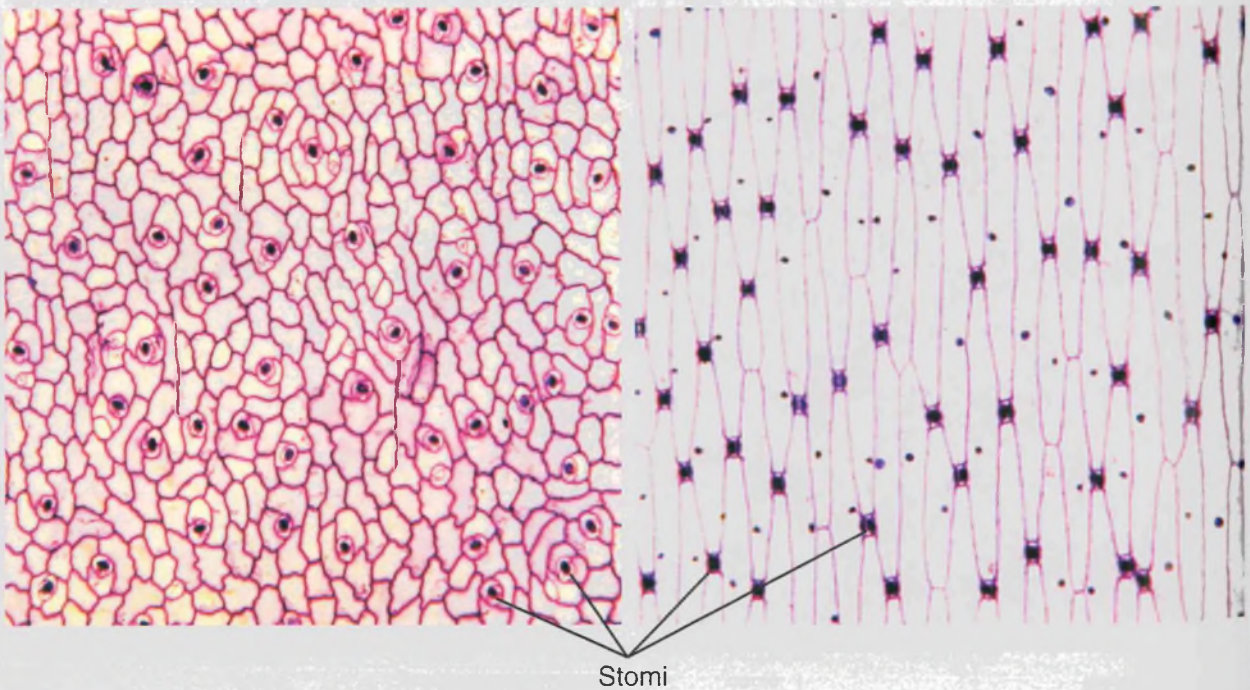


FIGURA 10.16

Epidermide della foglia di una eu-dicotiledone (a sinistra) e di una monocotiledone (a destra) (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

10.15). In queste piante lo strato più esterno esplica la funzione tegumentale, mentre gli strati sottostanti assumono la funzione di tessuto acquifero (cioè capace di immagazzinare acqua).

La parete esterna delle cellule epidermiche è impermeabilizzata, tuttavia gli scambi gassosi possono avvenire attraverso le aperture stomatiche (vedi par. 8.4.1.1). Nelle eu-dicotiledoni gli stomi sono sparsi senza un ordine particolare, con le rime stomatiche orientate in varie direzioni; tuttavia nelle foglie con le nervature parallele (monocotiledoni e conifere) gli stomi sono disposti in file longitudinali parallele con le rime stomatiche orientate secondo la direzione della fila (Fig. 10.16); in questi casi le camere sottostomatiche della stessa fila sono fuse in modo da formare un'unica camera.

Per evitare un'eccessiva traspirazione, gli stomi sono generalmente molto più numerosi sulla pagina inferiore della foglia, in quanto meno soggetta all'irradiazione solare ed alle correnti d'aria. In alcune piante di ambienti moderatamente umidi (*mesofite*) gli stomi si possono trovare indifferentemente sulla pagina superiore e inferiore (foglie *anfistomatiche*), mentre in molte xerofite sono del tutto assenti sulla pagina superiore. In queste ultime gli stomi possono trovarsi all'interno di *cripte*, invaginazioni spesso rivestite di peli, in modo da ridurre i movimenti di aria, minimizzando l'evaporazione (Fig. 10.15).

Sulla superficie fogliare, da alcune cellule epidermiche si differenziano spesso dei *peli* (o *tricomi*), che possono svolgere diverse funzioni: difesa chimica e meccanica, prevenzione dagli effetti di un'eccessiva traspirazione e irradiazione solare, ecc. (vedi par. 8.4.1.1). Nella maggior parte dei casi la densità dei peli è massima nelle prime fasi di sviluppo della foglia, quando questa è più vulnerabile poiché le pareti sono ancora sottili e scarsamente cutinizzate, e decresce con il procedere dello sviluppo dell'organo. Frequentemente si osservano sostanziali differenze nella tipologia, nella presenza/assenza e nella densità dei peli, tra pagina superiore e inferiore della foglia. Le giovani foglie del leccio (*Quercus ilex*), ad esempio, sono provviste di peli su entrambe le facce, mentre quelle mature sono glabre sulla pagina superiore e pelose su quella inferiore.

10.4.2 Parenchima clorofilliano

Nella generalità delle dicotiledoni, nel mesofillo è possibile distinguere due tipologie di parenchima clorofilliano: il *parenchima a palizzata* ed il *parenchima spugnoso*; il primo localizzato sul lato adassiale della foglia ed il secondo sul lato abassiale (Fig. 10.17).

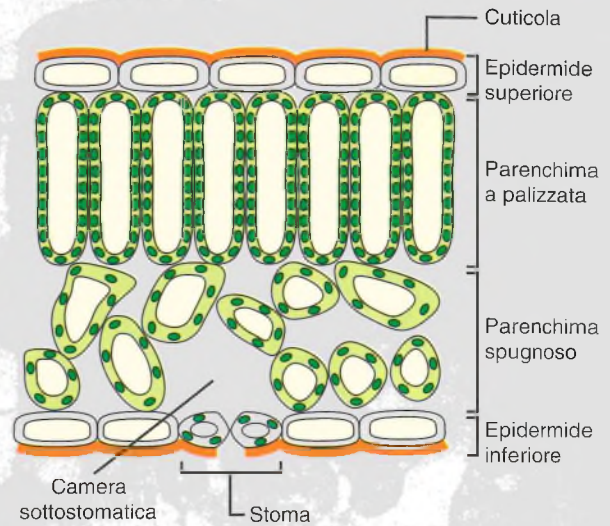


FIGURA 10.17

Schema di una foglia dorsoventrale in sezione trasversale (disegno di A. Valletta).

Il parenchima a palizzata, il principale tessuto fotosintetico, è costituito da cellule con morfologia colonnare, con asse principale ortogonale alla superficie dell'organo. Tra una cellula e l'altra si trovano spazi intercellulari di ridotta ampiezza, nei quali circolano le sostanze gassose (anidride carbonica, ossigeno e vapor d'acqua). Generalmente il parenchima a palizzata è costituito da un singolo strato cellulare, ma in piante adattate ad ambienti caratterizzati da elevata irradiazione solare può essere pluristratificato (Figg. 10.15 e 10.18). In talune specie come il faggio (*Fagus sylvatica*), nello stesso individuo, le foglie più esposte alla luce posseggono due strati di palizzata, mentre quelle d'ombra ne posseggono uno.

Il parenchima spugnoso (o *lacunoso*) è costituito da cellule con forma irregolare, tra le quali si trovano ampi spazi intercellulari. Come già accennato, nella maggior parte delle piante gli stomi sono molto più numerosi sulla pagina inferiore della foglia. L'anidride carbonica diffonde con facilità dall'atmosfera alle *camere sottostomatiche*, ampie lacune localizzate in corrispondenza degli stomi (Fig. 10.17), e da qui negli spazi intercellulari dello spugnoso fino a raggiungere le cellule del palizzata (che sono quelle in cui il composto è maggiormente utilizzato per svolgere la fotosintesi). Le cellule del parenchima spugnoso, come quelle del palizzata, possiedono cloroplasti, ma in numero relativamente inferiore (essendo anch'esse, seppure in minor misura, fotosinteticamente attive).

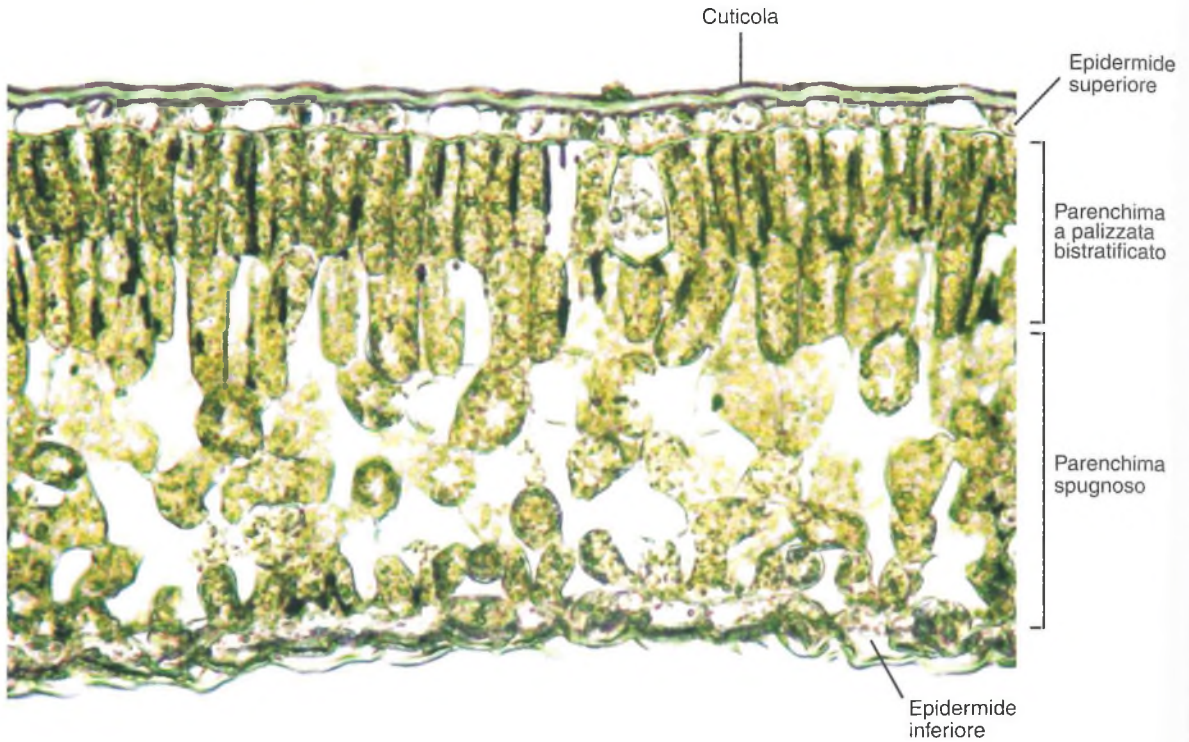


FIGURA 10.18

Sezione trasversale di una foglia di alloro (*Laurus nobilis*) con parenchima a palizzata bistratificato (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

Le foglie il cui parenchima clorofilliano è come sopra descritto, con parenchima a palizzata verso la faccia adassiale e lacunoso verso quella abassiale (Figg. 10.17 e 10.18), sono dette *dorsoventrali* o

bifacciali. La maggior parte delle eu-dicotiledoni presenta foglie dorsoventrali.

Nelle foglie delle xerofite, come alcune specie del genere *Eucalyptus* (Fig. 10.19), il parenchima a palizzata spesso si trova sia sotto l'epidermide della faccia adassiale sia sotto quella della faccia abassiale e il tessuto spugnoso risiede al centro o è del tutto assente. Le foglie in cui la faccia superiore è simile a quella inferiore, come quelle descritte, sono definite *isofacciali* o *isolaterali*.

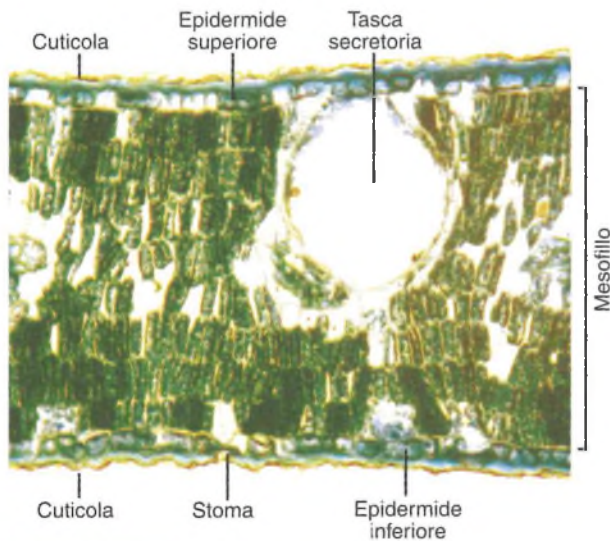


FIGURA 10.19

Foglia isofacciale di eucalipto in sezione trasversale (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

Nel mesofillo delle foglie delle monocotiledoni, non sono distinguibili il parenchima a palizzata e quello spugnoso. In varie specie del genere *Allium*, come l'erba cipollina (*A. schoenoprasum*) e l'aglio (*A. sativum*), il lembo fogliare si incurva, i margini si saldano, e la foglia assume una forma cilindrica con epidermide inferiore all'esterno e quella superiore all'interno. Un altro caso particolare è dato dal genere *Iris*, la cui foglia si ripiega e le due metà della faccia superiore si saldano, cosicché l'epidermide esterna corrisponde, su entrambi i lati, all'epidermide inferiore (Fig. 10.20). Le foglie sopra descritte, in cui una delle due facce (generalmente la superiore) è ridotta o assente, sono dette *unifacciali*.

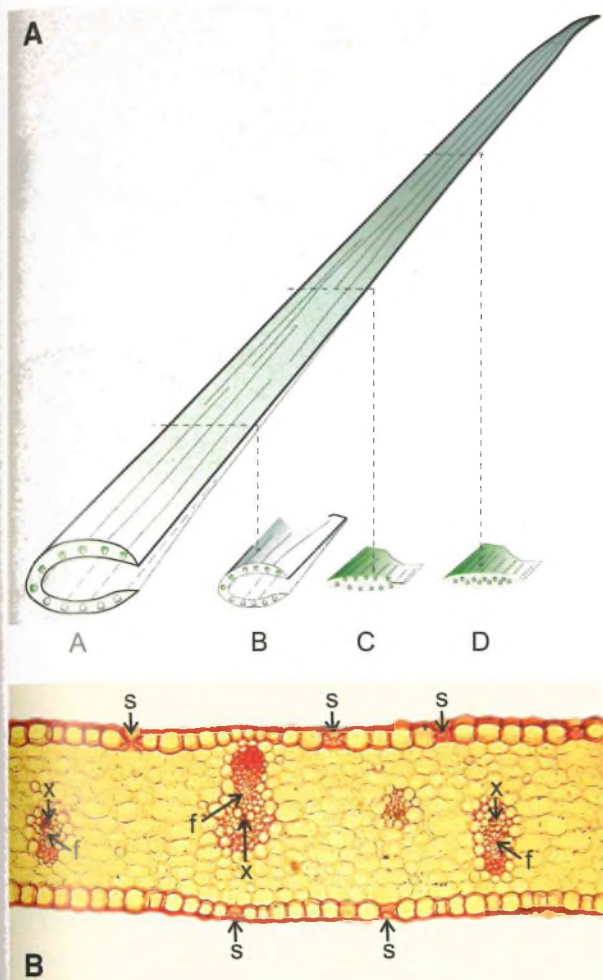


FIGURA 10.20

A) Schema della foglia di *Iris* mostrante il passaggio dalla condizione dorsoventrale a quella unifaciale (disegno di M.A. Colasante). B) Foglia unifaciale di *Iris* in sezione trasversale; s: stomi, f: floema, x: xilema (osservazione di M.A. Colasante).

10.4.3 Sistema conduttore

Il sistema conduttore della foglia è costituito dall'insieme delle nervature che sono, a loro volta, formate dai fasci conduttori. Questi ultimi sono la prosecuzione nella foglia di alcuni fasci conduttori del fusto, detti *tracce fogliari*, che, in corrispondenza dei nodi, divergono dalla stele caulinare lasciando aree prive di tessuti conduttori, dette *lacune fogliari* (Fig. 10.21).

I fasci conduttori della foglia, come quelli del fusto, sono costituiti da xilema, nella porzione rivolta verso la faccia adassiale, e da floema, in quella rivolta verso la faccia abassiale. Essi presentano esclusivamente accrescimento primario (fasci collaterali chiusi, vedi par. 8.6.3), salvo rare eccezioni, rappresentate soprattutto da piante con foglie che

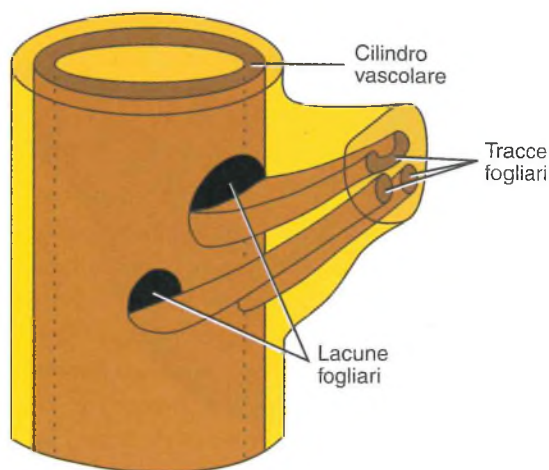


FIGURA 10.21

Schema di un fusto nella regione nodale. Sono visibili le tracce e le lacune fogliari (disegno di A. Valletta).

persistono per più anni, in cui, specialmente i fasci della nervatura principale, possono presentare un ridotto accrescimento secondario (fasci collaterali aperti).

Nella foglia si possono distinguere *nervature maggiori* e *nervature minori*, le prime di calibro superiore rispetto alle seconde. Le nervature maggiori possono essere costituite da uno (Fig. 10.22 a sinistra) o più fasci conduttori (Fig. 10.22 a destra), mentre le minori sono sempre composte da un singolo fascio (Fig. 10.23). Le nervature maggiori, che attraversano l'intero spessore del mesofillo, assolvono alla funzione di trasporto di acqua e nutrienti minerali dal fusto alla foglia (attraverso lo xilema) e di fotosintati dai parenchimi clorofilliani della foglia ai siti di utilizzo (attraverso il floema). La funzione delle nervature minori, generalmente localizzate nel parenchima lacunoso, è quella di scambiare queste sostanze con le cellule parenchimatice.

Le nervature non sono a diretto contatto né con le cellule clenchimatiche, né con gli spazi intercellulari del mesofillo. Le nervature maggiori sono, infatti, circondate da cellule parenchimatice con scarsi o assenti cloroplasti e quelle minori da uno strato di cellule parenchimatice, privo di spazi intercellulari, detto *guaina del fascio*, che le accompagna fino alle loro porzioni terminali. Ne segue che gli scambi di acqua, nutrienti minerali e fotosintati tra tessuti conduttori e clenchimatici non avvengono in modo diretto, ma attraverso le cellule della guaina del fascio. Questa svolge, dunque, una funzione analoga a quella descritta per l'endoderme della radice. Spesso la guaina del fascio è connessa

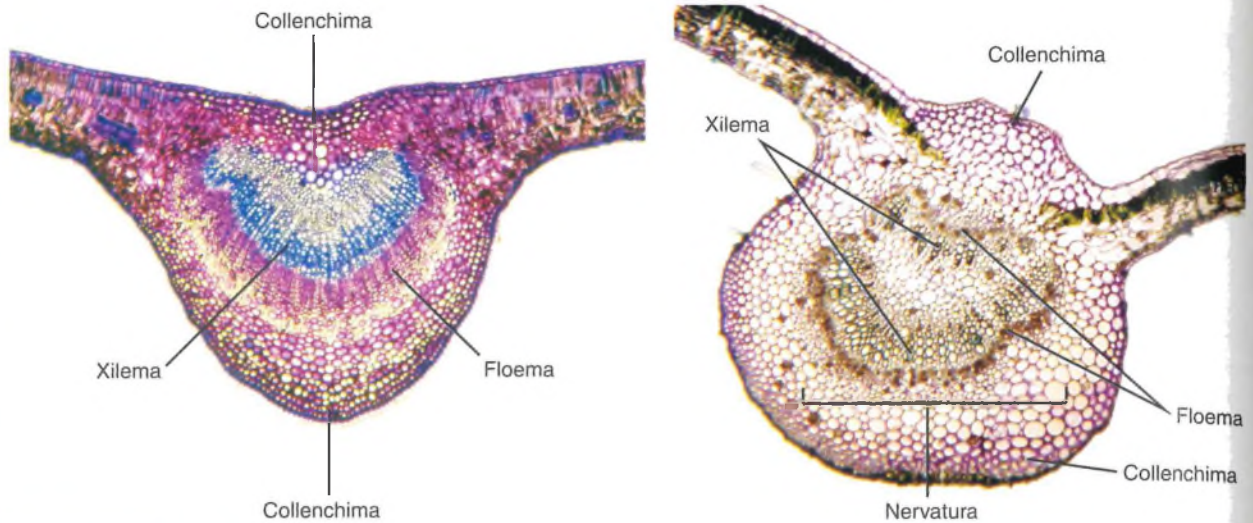


FIGURA 10.22

Foglie di ligustro (*Ligustrum vulgare*) (a sinistra) e di una pianta medicinale cinese (*Camptotheca acuminata*) (a destra) in sezione trasversale. Nel ligustro la nervatura principale contiene un singolo fascio conduttore, mentre in *C. acuminata* ne contiene due (osservazioni di A. Valletta e G. Pasqua).

ad una o entrambe le epidermidi mediante cellule simili a quelle della guaina stessa, dette *estensione della guaina del fascio*. Tali cellule assolvono a una funzione meccanica e sono anche coinvolte nel trasporto di acqua dai fasci conduttori alle cellule epidermiche.

Le nervature, specialmente quelle maggiori, sono costituite, oltre che da tessuti conduttori, anche da tessuti meccanici (collenchima e sclerenchima) e parenchimatici (guaina del fascio, parenchima del floema e dello xilema). Man mano che le nervature

diminuiscono in spessore si semplifica anche la loro struttura e la variabilità di tipi cellulari che le compongono. Nelle porzioni terminali delle nervature di molte dicotiledoni, i fasci conduttori sono costituiti esclusivamente da xilema e floema oppure, come avviene in molte specie, da solo xilema.

10.5 GENESI E SVILUPPO DELLE FOGLIE

Le *bozze* (o *primordi fogliari*) (Fig. 10.24) si originano attraverso ripetute divisioni nella zona periferica del cono vegetativo. Nelle gimnosperme più evolute ed in tutte le angiosperme è applicabile il modello tunica-corpus (9.2.1). Secondo questo modello nel doma vegetativo si distinguono la tunica monostratificata (L1) o bistratificata (L1 e L2) ed uno strato più interno denominato corpus (L3). In tutti i casi l'epidermide fogliare è formata per divisioni anticlinali dallo strato L1 della tunica. Se la tunica è monostratificata (numerosa gimnosperme e angiosperme monocotiledoni) il mesofillo fogliare deriva dal corpus (per divisioni periclinali), se la tunica è bistratificata (angiosperme eu-dicotiledoni) la porzione esterna del mesofillo è formata dallo strato L2 (per divisioni periclinali) mentre la porzione interna dallo strato L3 (per divisioni in tutte le direzioni). Allo stadio di bozza fogliare tutte le cellule hanno caratteri meristemati. Inizialmente la bozza è costituita dal protoderma e dal meristema fondamentale. In seguito si originano i cordoni procambiali (*procambio delle tracce fogliari*) costituiti

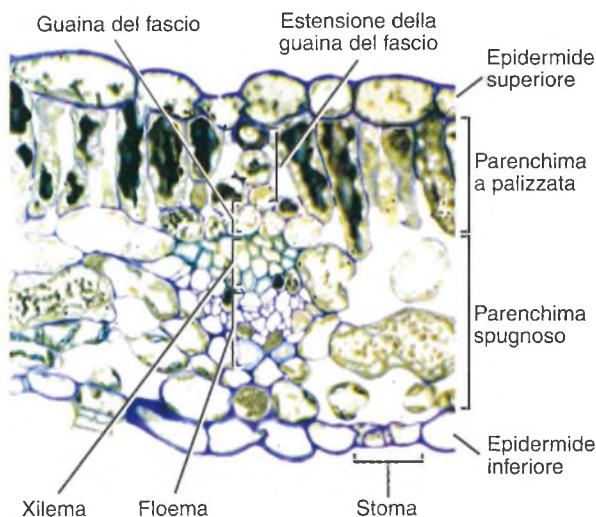


FIGURA 10.23

Sezione trasversale di una foglia in cui è evidente una nervatura minore (osservazione di G. Pasqua).

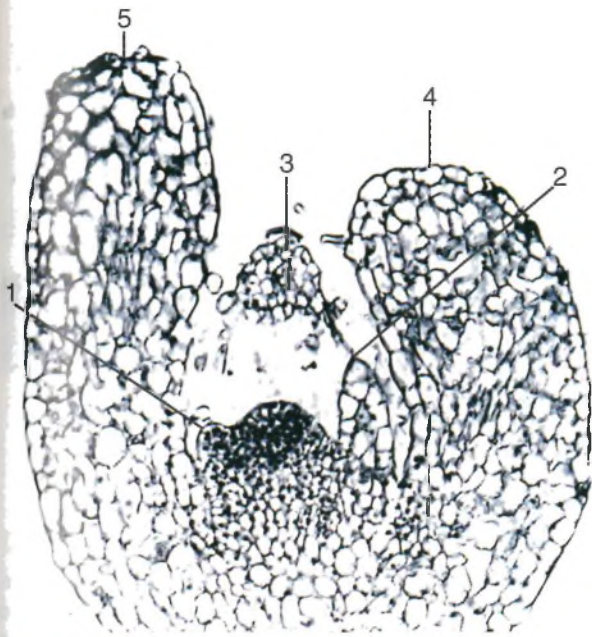


FIGURA 10.24

Apice caulinare di tabacco (*Nicotiana tabacum*) in cui è possibile osservare una serie di primordi fogliari a diverso stadio di sviluppo, numerati a partire dal più giovane (osservazione di G. Pasqua e M.M. Altamura).

di file continue di cellule allungate e strette che si distinguono dalle circostanti per la mancanza di vacuoli. Questa organizzazione di cellule allineate in file dipende probabilmente dal trasporto polare dell'auxina. Dai cordoni procambiali si formeranno i tessuti conduttori della foglia che poi si connetteranno al sistema conduttore del fusto; lo sviluppo dei cordoni procambiali avviene in senso basipeto, ossia dall'apice verso la base della foglia.

La formazione della lamina inizia con divisioni distribuite uniformemente nel primordio, poi le cellule poste all'estremità apicale cessano di dividersi e la zona di maggiore frequenza mitotica si restringe gradualmente sempre più verso la posizione basale della lamina. L'allungamento della foglia avviene quindi inizialmente a carico di un gruppo di cellule meristematiche localizzate all'apice del primordio fogliare (*meristema apicale*). Nelle fasi successive l'accrescimento in lunghezza è dovuto all'attività di un altro gruppo di cellule meristematiche situato alla base della foglia (*meristema intercalare*). L'accrescimento in larghezza, che porta allo sviluppo della lamina fogliare, avviene a carico di due file di cellule localizzate ai margini del primordio fogliare (*meristemi marginali*).

Differentemente dai meristemi apicali di fusto e radice, la cui attività prosegue durante l'intero corso

della vita della pianta (*attività illimitata*), i meristemi fogliari arrestano la loro attività (*attività limitata*) in un determinato stadio dello sviluppo dell'organo, dopodiché l'ulteriore accrescimento della foglia avviene per distensione (aumento volumetrico delle cellule dovuto all'assorbimento di acqua). Fanno eccezione alcune monocotiledoni, come quelle della famiglia delle Poaceae, in cui il meristema basale rimane indefinitamente attivo, provocando un continuo accrescimento dell'organo. Si ipotizza che questo rappresenti un adattamento al pascolo: nel caso in cui un erbivoro rimuova parte della lamina fogliare, il meristema basale la può reintegrare.

La distensione cellulare può avvenire in 3 direzioni: direzione apice-base, nel senso della larghezza e dello spessore. La polarità della crescita in una o più di queste direzioni gioca un ruolo importante nel determinare la forma della lamina fogliare. La foglia cresce finché non raggiunge le sue dimensioni finali dettate dalla specie e dalle condizioni ambientali (esempio carenza di luce porta alla formazione di foglie più grandi).

10.6 ABSCISSIONE FOGLIARE

Si definisce *abscissione fogliare* il distacco della foglia dal corpo della pianta. Alla base del picciolo si trova, orientata trasversalmente rispetto al suo asse superiore, la *zona di abscissione*, le cui cellule hanno la funzione di eliminare la foglia (Fig. 10.25). Nelle dicotiledoni questa è formata da due strati: lo *strato di separazione* (o *di abscissione*) e lo *strato protettivo*; il primo è formato da cellule di piccole dimensioni con pareti sottili che lo rendono debole, il secondo da cellule a pareti suberificate che, quando la foglia cade, lascia sul fusto una cicatrice fogliare che ha la funzione di proteggere la pianta dagli attacchi dei patogeni.

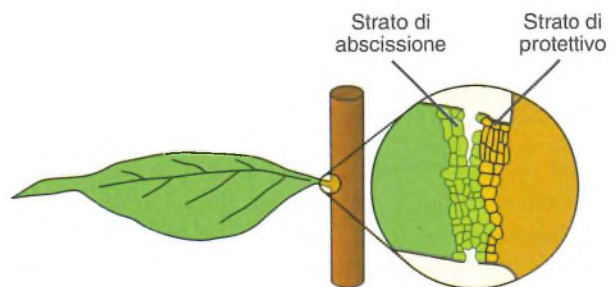


FIGURA 10.25

Schema della zona di abscissione fogliare (disegno di A. Valletta).

Il processo, regolato dal fitormone auxina, prevede una serie di cambiamenti fisiologici e strutturali nella zona di abscissione. In condizioni normali la foglia produce auxina che inibisce l'attività delle cellule costituenti la zona di abscissione. Il processo di abscissione è attivato da una diminuita produzione di auxina, che si verifica quando la foglia deve essere eliminata, cioè quando è gravemente danneggiata, senescente e all'inizio della stagione sfavorevole in piante caducifoglie. Enzimi specifici, secreti dalle cellule della zona di abscissione, agiscono indebolendo la lamella mediana e idrolizzando la componente cellulosa della parete delle cellule dello strato di separazione. Sotto quest'ultimo le cellule dello strato protettivo suberificano le loro pareti in modo da isolare la foglia dal fusto.

10.7 PARTICOLARI TIPI DI FOGLIE

10.7.1 Cotiledoni

I cotiledoni (Figg. 13.11, 13.12, 13.13 e 13.14) sono le prime foglie della plantula e si formano allo stadio embrionale. L'embrione delle eu-dicotiledoni e delle angiosperme più arcaiche (vedi par. 22.2) possiede generalmente due cotiledoni, mentre quello delle monocotiledoni ne possiede generalmente uno (vedi cap. 13). In alcune specie con semi privi di endosperma, come il girasole (*Helianthus annuus*) e il fagiolo (*Phaseolus vulgaris*) (Fig. 13.11), i cotiledoni sono carnosi e assumono la funzione di organi di riserva. In altre specie con abbondante endosperma nei semi, come il ricino (*Ricinus communis*) (Fig. 13.13), i cotiledoni sono membranosi e assolvono alla funzione di assorbimento dei nutrienti dell'endosperma, che vengono poi trasferiti alla plantula in via di sviluppo.

I cotiledoni hanno, generalmente, morfologia e struttura molto diverse rispetto a quella delle vere foglie ed hanno una vita breve, anche nei casi, come quello del fagiolo, in cui inverdiscono e possono, in certa misura, svolgere attività fotosintetica.

10.7.2 Foglie delle sclerofille

Sono dette *sclerofille*, per via delle loro foglie rigide e coriacee, alcune piante adattate ad ambienti periodicamente aridi per la scarsità di precipitazioni o perché l'acqua non è disponibile, essendo sotto forma di neve o ghiaccio. Alcuni esempi di sclerofille dell'area mediterranea sono l'olivo (*Olea europaea*), l'alloro (*Laurus nobilis*), il mirto (*Myrtus communis*) e il leccio (*Quercus ilex*). Anche nella

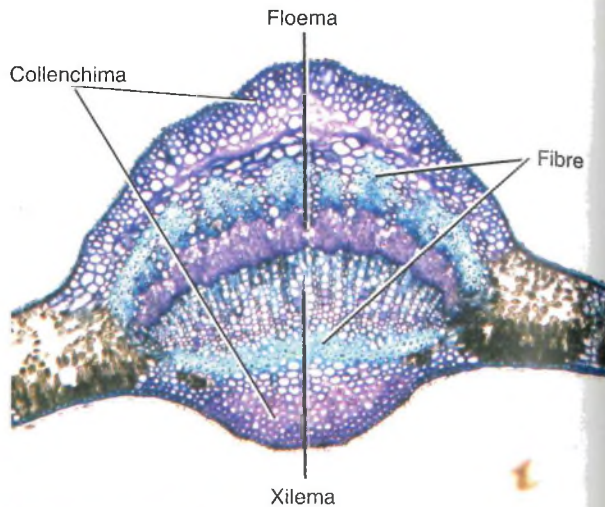


FIGURA 10.26

Sezione trasversale della foglia di alloro a livello della nervatura principale. Si noti l'abbondanza di tessuti di sostegno (sclerenchima e collenchima) (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

regione alpina vi sono alcune sclerofille come il mirtillo rosso (*Vaccinium vitis-idaea*) e l'uva ursina (*Arctostaphylos uva-ursi*).

Come appare evidente dai pochi esempi sopra riportati, appartengono alle sclerofille specie anche molto lontane filogeneticamente, le cui foglie però hanno acquisito, per convergenza evolutiva, alcuni caratteri comuni. Uno di questi è l'abbondanza di tessuti di sostegno (Fig. 10.26) e la robustezza delle pareti delle cellule del mesofillo che conferiscono a queste foglie la loro particolare consistenza. I vacuoli delle cellule del parenchima clorofilliano contengono un succo cellulare particolarmente concentrato. Infine, le pareti esterne dell'epidermide presentano una cuticola molto spessa e ricca in cere.

10.7.3 Foglie delle conifere

Le conifere, piante adattate ad ambienti aridi, possono essere considerate delle sclerofille, con caratteristiche morfologiche e anatomiche peculiari, tali da meritare una trattazione separata.

Nei pini (*Pinus*) le foglie hanno morfologia aghiforme; piccole foglie squamiformi si trovano in altre conifere come i ginepri (*Juniperus*) e la tuia (*Thuja*); nelle conifere dell'emisfero australe (*Agathis*, *Araucaria* e *Podocarpus*) le foglie sono anch'esse squamiformi, ma di maggiori dimensioni.

A titolo di esempio sarà brevemente descritta la struttura della foglia del pino domestico (Fig.

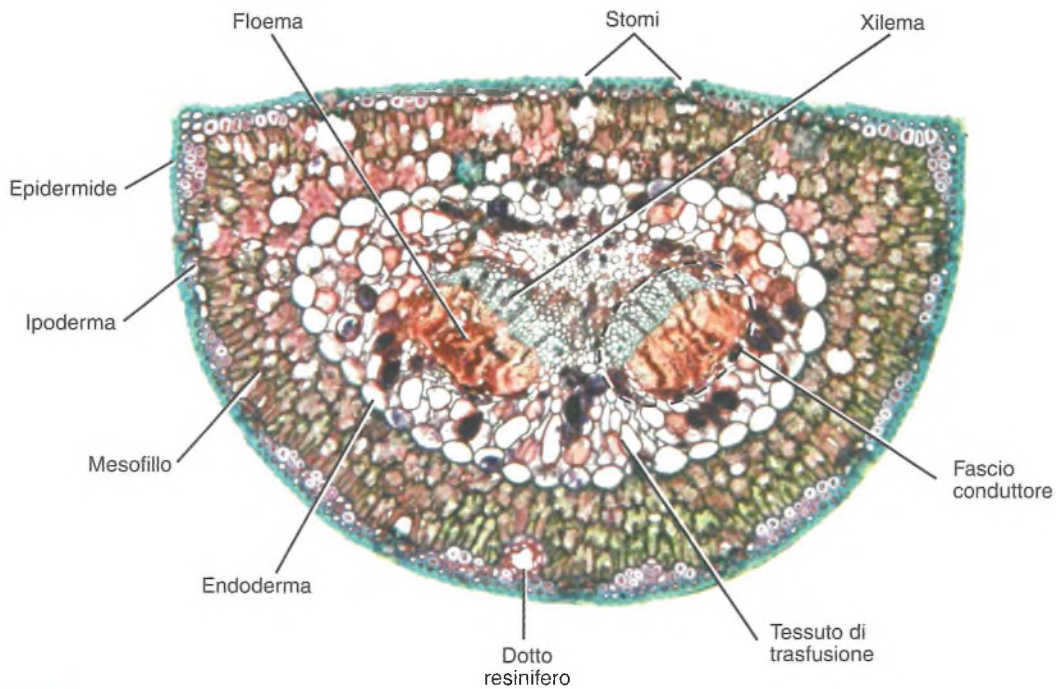


FIGURA 10.27

Sezione trasversale di una foglia di pino domestico (*Pinus pinea*) (osservazione di G. Pasqua).

10.27). Le pareti esterne delle cellule epidermiche sono molto spesse, lignificate e ricoperte da una spessa cuticola. Gli stomi sono infossati al di sotto della superficie fogliare. Al di sotto dell'epidermide si trova un ulteriore strato tegumentale, privo di spazi intercellulari, detto *ipoderma*. Le cellule del tessuto fondamentale presentano ispessimenti parietali che si proiettano all'interno della cellula, e sono incastrate le une con le altre in modo da non lasciare spazi intercellulari. Uno o più canali resiniferi, paralleli all'asse principale della foglia, decorrono nel mesofillo. Questo è attraversato due fasci conduttori, circondati da un tessuto costituito da cellule parenchimatiche e tracheidi, coinvolto nel trasporto di materiali tra mesofillo e fasci conduttori, detto *tessuto di trasfusione*. Quest'ultimo è circondato da uno strato tegumentale, l'*endoderma*.

Le foglie della gran parte delle conifere sono persistenti: quelle del pino sono mantenute mediamente per 2-5 anni. Un caso estremo è rappresentato dalla specie americana *Pinus longeva* (la pianta vivente più longeva) in cui le foglie rimangono sulla pianta per 45 anni. Alcune conifere come quelle appartenenti al genere *Metasequoia* e, nell'ambito della flora italiana, il larice (*Larix decidua*) sono decidue e perdono le foglie in autunno.

10.8 MODIFICAZIONI DELLA FOGLIA

10.8.1 Cirri

Alcune specie rampicanti possiedono foglie modificate, dette *cirri*, per svolgere la funzione di sostegno. Un esempio è dato dalla foglia composta della pianta di pisello, in cui le ultime foglioline sono, appunto, trasformate in un cirro (Fig. 10.28).

Differentemente dai nomofilli che presentano accrescimento limitato (a sviluppo ultimato arrestano la loro crescita), i cirri presentano accrescimento indefinito (posseggono meristemi ad attività illimitata). Un'altra sostanziale differenza è che i movimenti dei nomofilli sono stimolati dalla luce (*fototropismo*), mentre quelli dei cirri dal contatto (*tigmotropismo*, dal gr. *thigma* = contatto): i cirri si avvolgono attorno a qualunque oggetto solido con il quale stabiliscono un contatto. Questo può avvenire grazie all'accrescimento delle cellule che si trovano sul lato opposto a quello che ha stabilito il contatto; il processo è molto rapido: in un'ora un cirro può avvolgersi una o più volte.

10.8.2 Spine fogliari

Molte specie di ambienti aridi, come quelle appartenenti alla famiglia delle Cactaceae, Euphorbiaceae e Asclepiadaceae, posseggono foglie non fotosinte-



FIGURA 10.28

Piantine di pisello (*Pisum sativum*) in cui è possibile osservare dei cirri all'apice di una foglia composta.

tizzanti, con funzione di difesa meccanica, dette *spine fogliari*; la funzione fotosintetica è affidata al fusto, che si presenta, per questo, di colore verde (Fig. 10.29). Il fusto assolve, in queste specie, anche alla funzione di organo per l'accumulo dell'acqua; le piante che hanno tessuti specializzati per questa funzione sono definite *succulente*.

In assenza di un'adeguata difesa meccanica, nell'ambiente in cui esse vivono, dove acqua e cibo sono scarsissimi, queste piante sarebbero divorate dagli erbivori. Inoltre, la loro lenta crescita renderebbe difficile il reintegro della biomassa asportata prima dell'attacco successivo.

Le spine sono formate quasi esclusivamente da fibre strettamente impacchettate, con pareti lignifi-



FIGURA 10.29

Pianta con fusto succulento e fotosintetizzante sul quale sono visibili numerose spine (foto di A. Valletta).

cate, che muoiono una volta raggiunto il completo differenziamento.

Strutture simili alle spine fogliari, ma con diversa origine evolutiva, sono le *spine rameali* e le *emergenze*: le prime sono rami modificati, mentre le seconde sono protuberanze della corteccia (vedi par. 9.5.5).

10.8.3 Perule

La dormienza delle gemme è di primaria importanza per la sopravvivenza delle piante perenni di climi caratterizzati da una stagione sfavorevole. La gemma dormiente è un germoglio allo stato embrionale costituito da un meristema apicale, una serie di nodi e internodi non ancora allungati, varie foglie rudimentali, primordi fogliari e delle foglie modificate, dette *perule* (o *squame delle gemme*) che avvolgono il tutto (Fig. 10.30). Le perule fungono da isolanti termici e contribuiscono a prevenire l'essiccamento, nonché a ridurre la penetrazione dell'acqua e la circolazione di ossigeno nella gemma.

Poiché la principale funzione delle perule è quella di protezione, esse non sono fotosinteticamente attive, hanno un picciolo breve o del tutto assente,

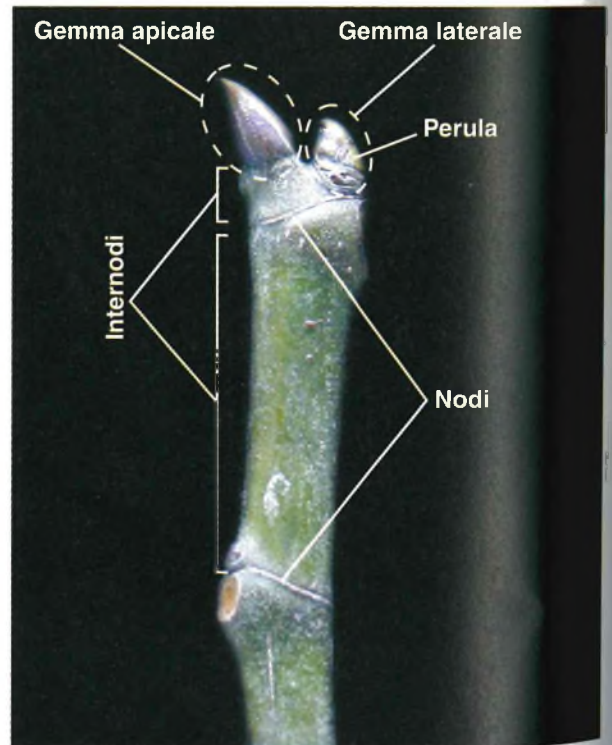


FIGURA 10.30

Gemme dormienti su un ramo di fico (*Ficus carica*) prelevato nella stagione invernale (foto di A. Valletta).



FIGURA 10.31

In numerose piante di ambienti aridi, come quelle del genere *Agave*, le foglie sono specializzate per accumulare acqua.

sono molto rigide con consistenza frequentemente coriacea e ricche, soprattutto sulla faccia esposta all'ambiente esterno, di sostanze idrofobe (suberina, resine e cere).

10.8.4 Foglie succulente

In molte piante succulente, come l'agave (genere *Agave*) (Fig. 10.31) la funzione di conservazione dell'acqua è affidata alle foglie (in altre, come quelle citate nel par. 10.8.2, è affidata al fusto).

La più evidente modificazione morfologica delle foglie succulente è data dall'aumento dello spessore, che comporta una forte riduzione del rapporto superficie/volume e conseguentemente una minore perdita di acqua per traspirazione. Questo causa, però, una diminuzione nella quantità di anidride carbonica assorbita dalla foglia; inoltre, solo gli strati di parenchima più prossimi alla superficie fogliare sono raggiunti dalla luce e quindi fotosinteticamente attivi, mentre quelli profondi espletano esclusivamente la funzione di riserva idrica. È quindi evidente che il risparmio idrico avviene a spese dell'attività fotosintetica e questo spiega, seppure solo in parte, la lentezza del metabolismo delle piante succulente.

10.8.5 Foglie con funzione di riserva di nutrienti

Si è già detto, trattando le modificazioni del germoglio (par. 9.5), che nel bulbo di alcune specie erbacee bienni o perenni, come la cipolla, le foglie car-



FIGURA 10.32

Nella cipolla (*Allium cepa*) alcune foglie (catafilli) sono specializzate per l'accumulo di nutrienti (foto di A. Valletta).

nose assumono la funzione di organi di riserva (Fig. 10.32). Queste foglie modificate, dette *catafilli*, accumulano carboidrati, utilizzati all'atto della ripresa vegetativa, alla fine della stagione invernale. Sono catafilli anche le foglie modificate esterne secche e sottili, di consistenza papiracea, che proteggono il bulbo.

10.8.6 Foglie delle piante insettivore

Le piante che crescono in habitat poveri di nitrati e di ammoniaca (i composti utilizzati dalle piante come fonti di azoto) hanno sviluppato l'abilità di catturare insetti, in modo da ottenere dalla loro digestione azoto per la sintesi di aminoacidi e nucleotidi. In queste specie alcune foglie modificate fungono da trappole per gli insetti (vedi scheda 22.2). Le trappole possono essere *attive*, se si muovono durante la cattura degli insetti, o *passive* se restano immobili.

**FIGURA 10.33**

Trappole passive di alcune piante insettivore appartenenti ai generi *Nepenthes* (a sinistra), *Darlingtonia* (al centro) e *Sarracenia* (a destra).

Le foglie a brocca (*ascidi*) delle specie appartenenti ai generi *Nepenthes*, *Darlingtonia* e *Sarracenia* sono gli esempi più comuni di trappole passive (Fig. 10.33). La foglia trappola di *Nepenthes* è sottile e fotosintetica, simile alle altre foglie della chioma. Le modificazioni più significative sono a carico della lamina che si richiude a formare un tubo all'interno del quale sono secreti enzimi digestivi. L'epidermide della regione digestiva svolge la funzione di assorbimento di azoto. La parte apicale

**FIGURA 10.34**

Trappole attive di *Dionaea muscipula*, di cui una (in primo piano) è aperta e l'altra (in secondo piano) è chiusa.

della trappola è provvista di tricomi per consentire all'insetto di muoversi facilmente all'interno del tubo fino al liquido accumulato sul fondo.

Trappole attive si trovano, ad esempio, in specie dei generi *Drosera* e *Dionaea*. Le foglie trappola di *Dionaea muscipula* sono lamine appiattite (Fig. 10.34). La posizione espansa è mantenuta grazie alla presenza di cellule motrici turgide localizzate lungo la nervatura centrale. La lamina è suddivisa in due metà, ognuna provvista di tre peli sensoriali. Quando un insetto arriva in prossimità della trappola e sfiora almeno due peli, le cellule motrici perdono acqua e la trappola si chiude intrappolando l'insetto e le ghiandole iniziano a secernere liquido digestivo. A digestione completata le cellule motrici si riempiono di acqua e la turgidità permette alla foglia di riaprirsi.

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.