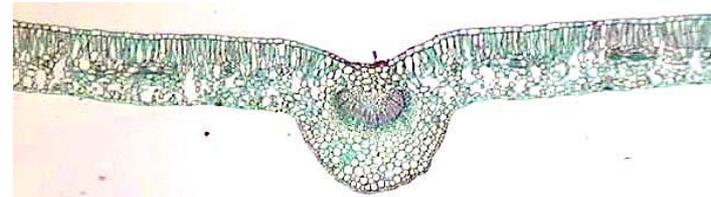
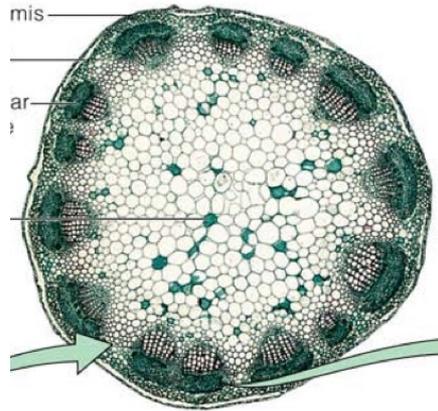
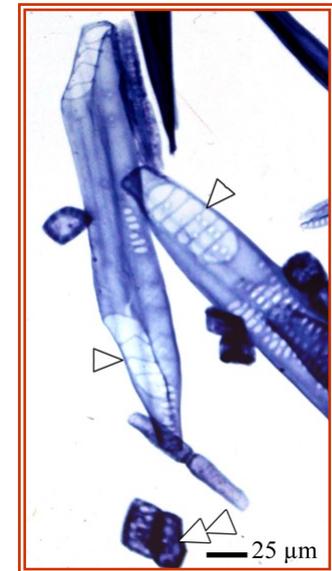
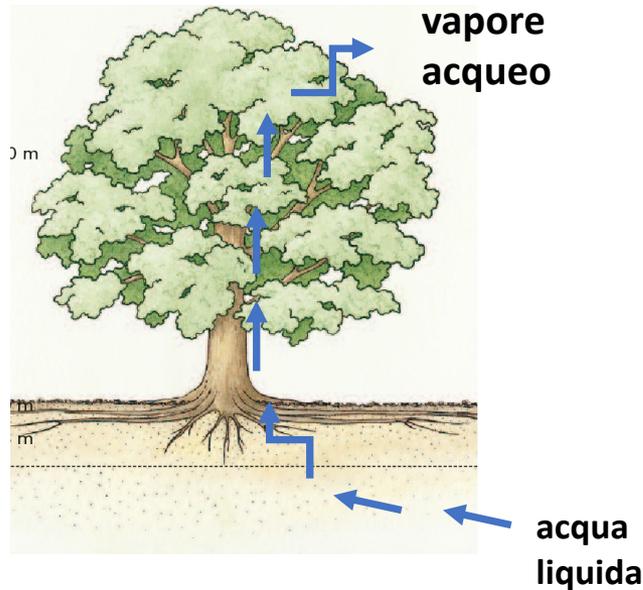


# Parte 1: Anatomia e sviluppo del fusto e della foglia



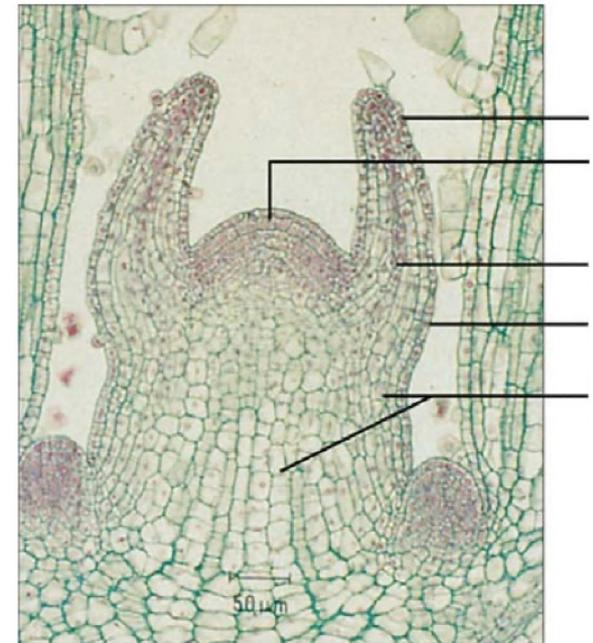
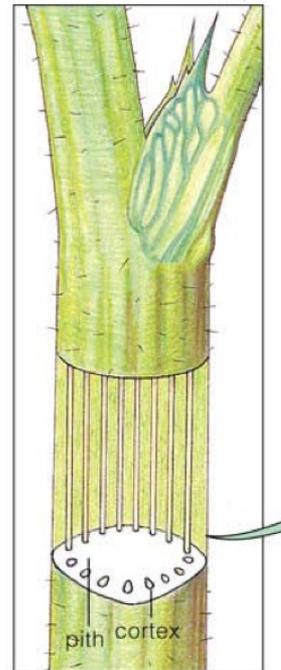
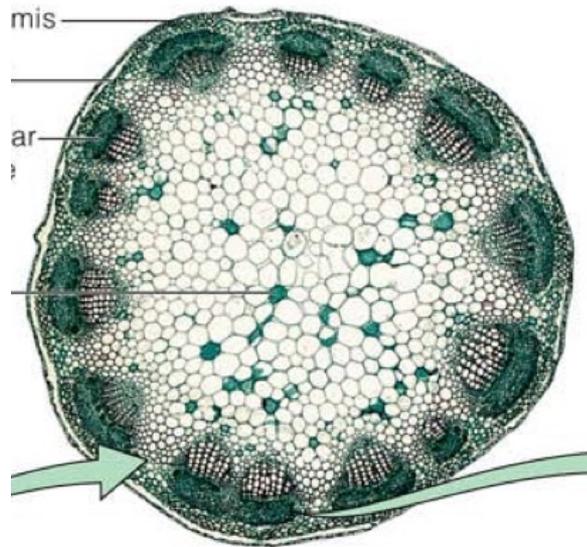
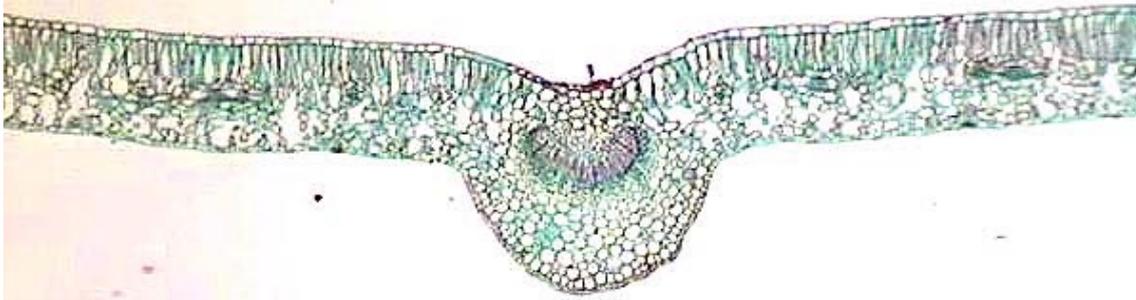
## Parte 2: Assorbimento e trasporto idrico



Alla fine di questa lezione dovrete essere in grado di:

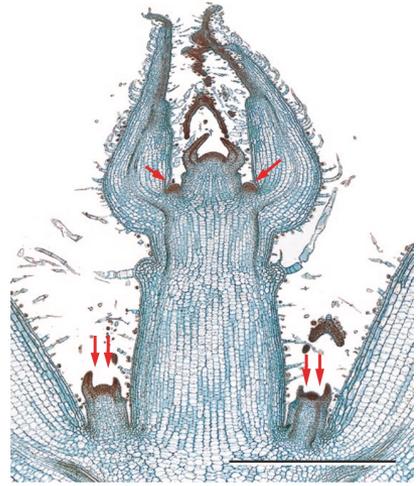
- Rappresentare (disegno) la **sezione trasversale di un fusto tipico di monocotiledoni e dicotiledoni** indicando i tessuti e le cellule presente;
- Spiegare le differenze tra accrescimento primario e secondario, sottolineando i cambiamenti anatomici responsabili del passaggio dalla struttura primaria a quella secondaria;
- Rappresentare graficamente la **sezione trasversale di un fusto tipico di un' angiosperma legnosa** indicando tutti i tessuti e le cellule presenti;
- Rappresentare graficamente la **sezione trasversale di una foglia di monocotiledoni e di dicotiledoni tipiche** indicando tutti i tessuti e le cellule presenti;
- Spiegare il meccanismo di assorbimento e trasporto dell'acqua dal suolo all' atmosfera;

# Parte 1: Anatomia e sviluppo dei fusti e delle foglie

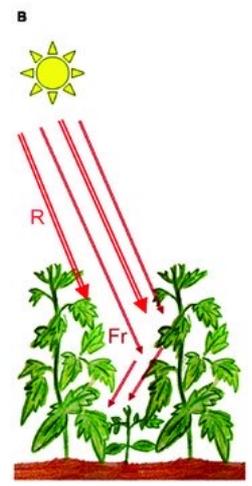
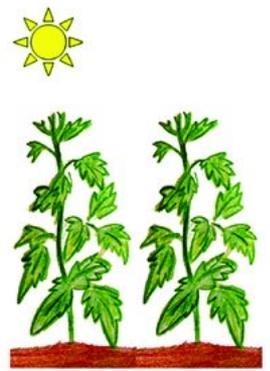
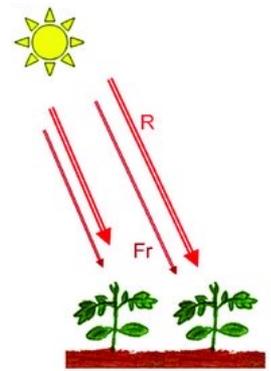


# Anatomia e sviluppo del fusto: Il ruolo del fusto nella morfologia e fisiologia della pianta

- Collegamento fisico fra le radici (la risorsa di acqua) e le foglie (la risorsa degli zuccheri)
- Riserva di nutrienti, zuccheri e cellule per la rigenerazione delle cellule fogliari e di cellule che producono strutture riproduttive



- Supporto fisico per le foglie in termine del loro posizionamento per l'acquisizione di luce; un fattore «plastico» (Shade avoidance response e R:FR luce)

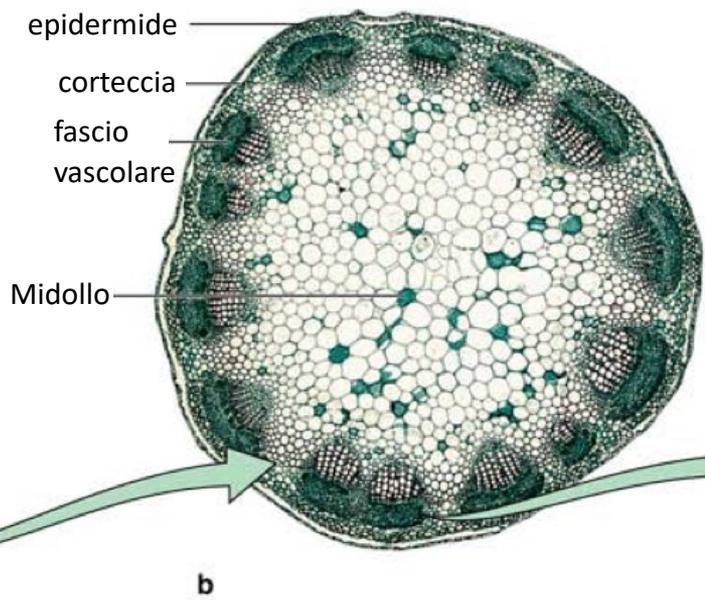
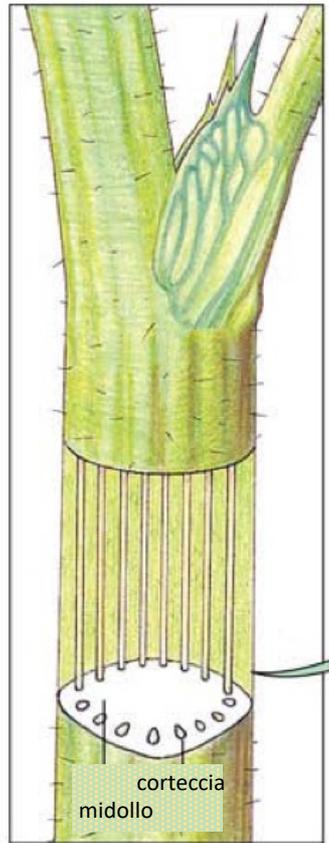


(Artwork by Eros Kharshiing). Available via license: [CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

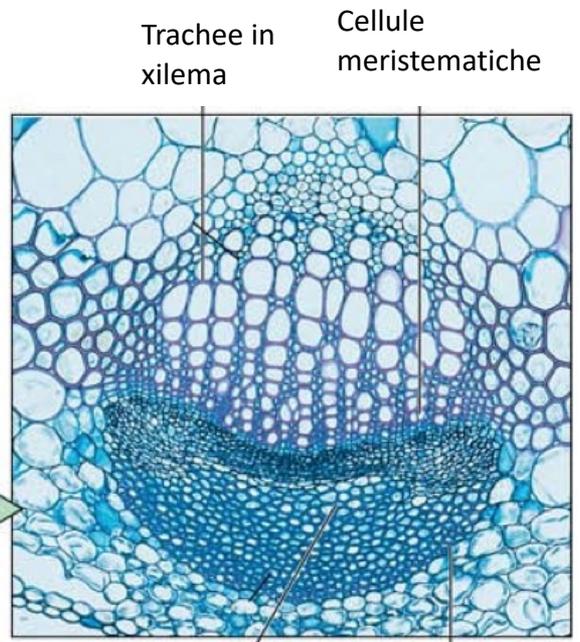
# Anatomia e sviluppo del fusto: Anatomia del fusto

- Un tipico fusto di una Dicotiledone

**Tipicamente gli steli dicotiledoni hanno fasci vascolari disposti ad anello**



**b**  
Una sezione trasversale di un fusto con un ingrandimento di un fascio vascolare mostrato a destra



questi fasci di solito hanno floema primario verso l'esterno e xilema primario verso l'interno

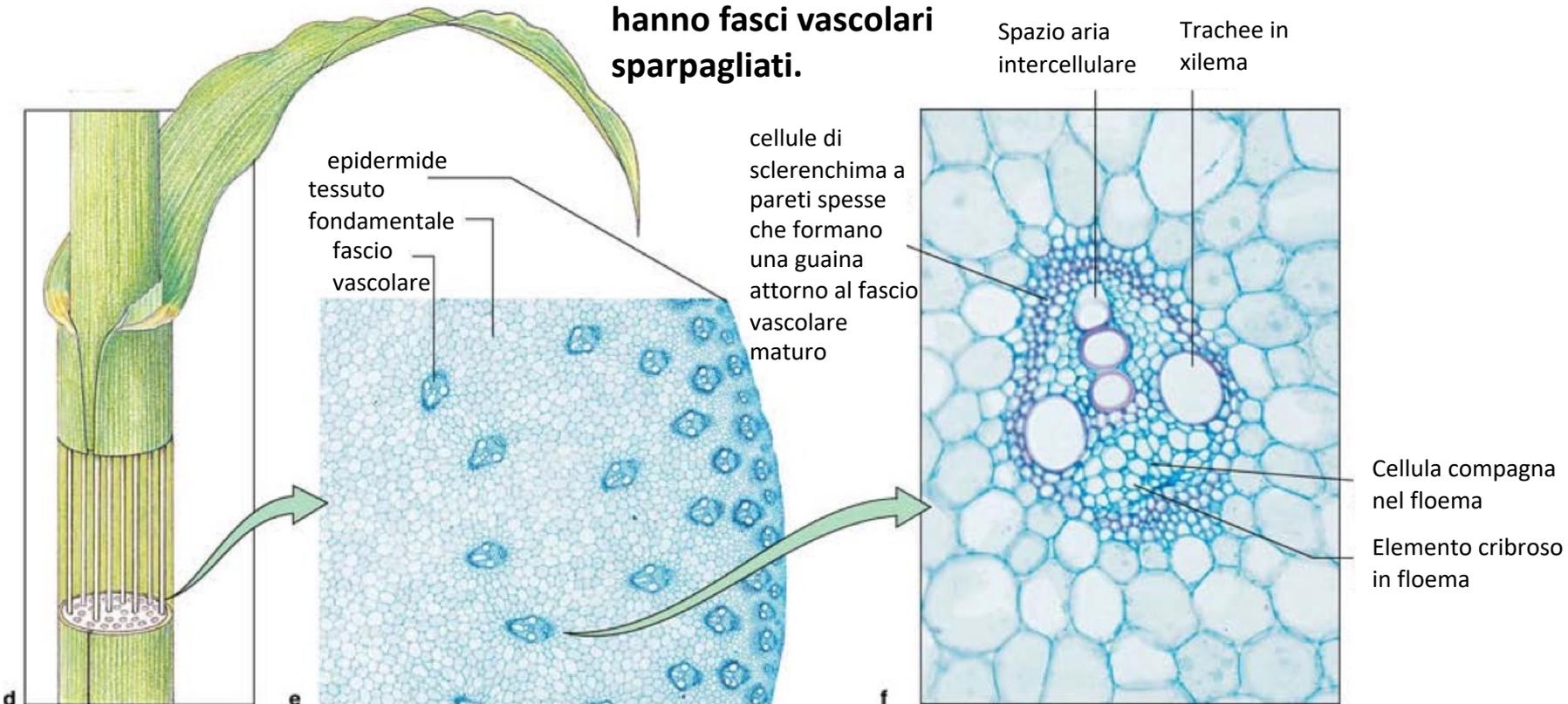
Un anello di tessuto vascolare divide il tessuto fondamentale tra midollo e corteccia

# Anatomia e sviluppo del fusto: Anatomia del fusto

- Un tipico fusto di una Monocotiledone

**Tipicamente gli steli monocotiledoni hanno fasci vascolari sparpagliati.**

**I fasci vascolari sembrano quasi faccie**



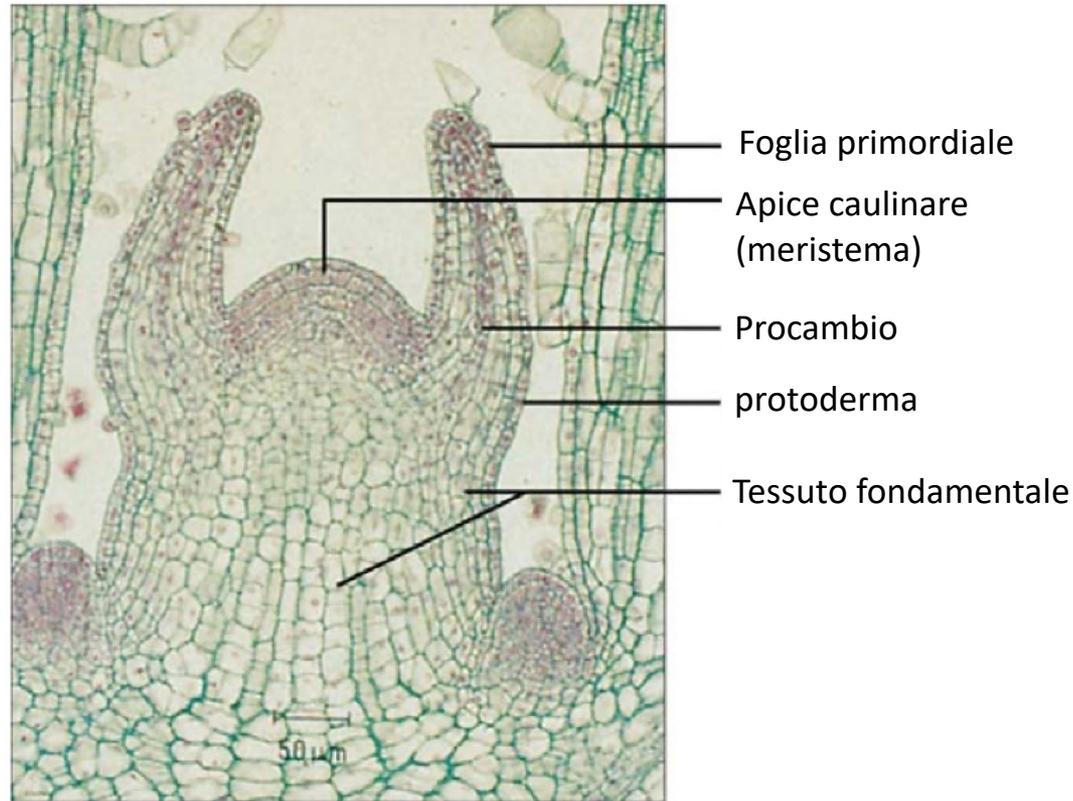
fasci vascolari distribuiti in tutto il tessuto midollare

Una sezione trasversale di un fusto con un ingrandimento di un fascio vascolare mostrato a destra

Questi fasci di solito hanno floema primario verso l'esterno e xilema primario verso l'interno

# Anatomia e sviluppo del fusto: Accrescimento primario - Lo sviluppo nell'apice caulinare

## Apice caulinare:



Apice caulinare di *Coleus blumei* (114X)

Le cellule meristematiche nell'apice si dividono periclinalmente per far avanzare la crescita verticale del fusto primario

**Ad intervalli regolari (internodi)** le cellule in divisione si differenziano per stabilire i primordi fogliari

- Dotato di cellule procambiali che svilupperanno i tessuti vascolari della foglia

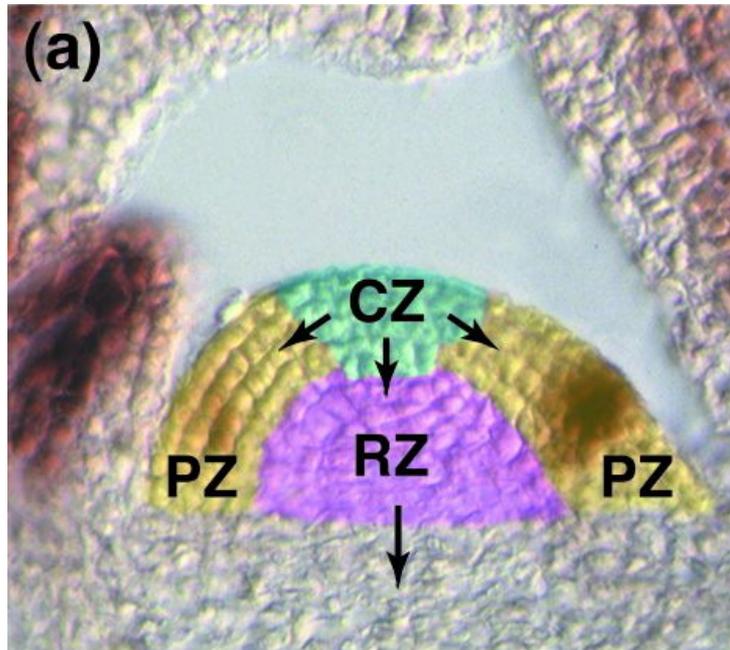
Nello spazio tra i primordi fogliari e il corpo dello stelo (ascelle), si formano gemme ascellari che hanno il potenziale per svilupparsi in rami

- Una piccola quantità del meristema del germoglio originale va anche a formare un nuovo meristema apicale all'estremità del ramo

# Anatomia e sviluppo del fusto: Accrescimento primario- Lo sviluppo nell'apice caulinare

Il meristema apicale del germoglio ha zone e strati distinti che determinano il destino della differenziazione

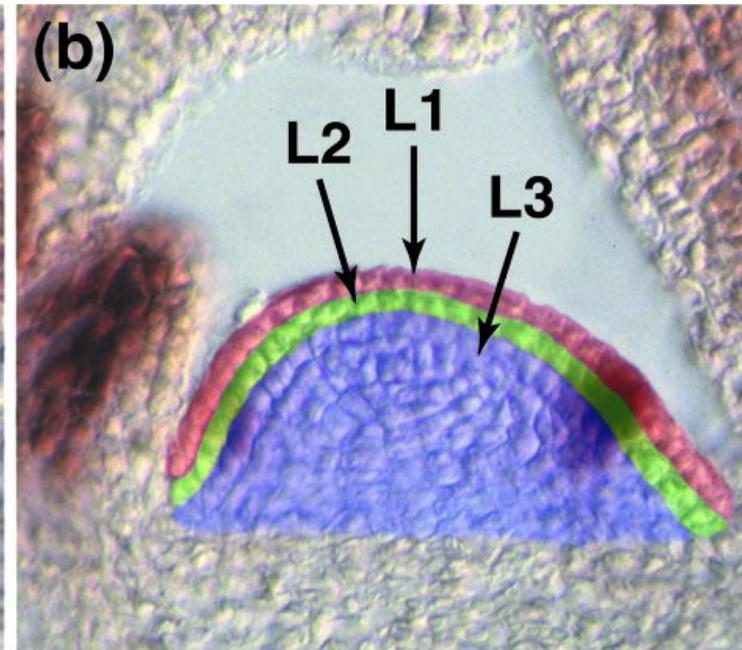
Da: Bowman e Eshed, 2000 Formation and maintenance of the shoot apical meristem, Trends in Plant Science, Volume 5, Issue 3, Pages 110-115,



**PZ:** Produrre organi laterali

**RZ:** Formano la maggior parte dei tessuto staminali

**CZ:** Un serbatoio di cellule staminali che reintegra sia la PZ che la RZ e mantiene l'integrità della zona centrale stessa.

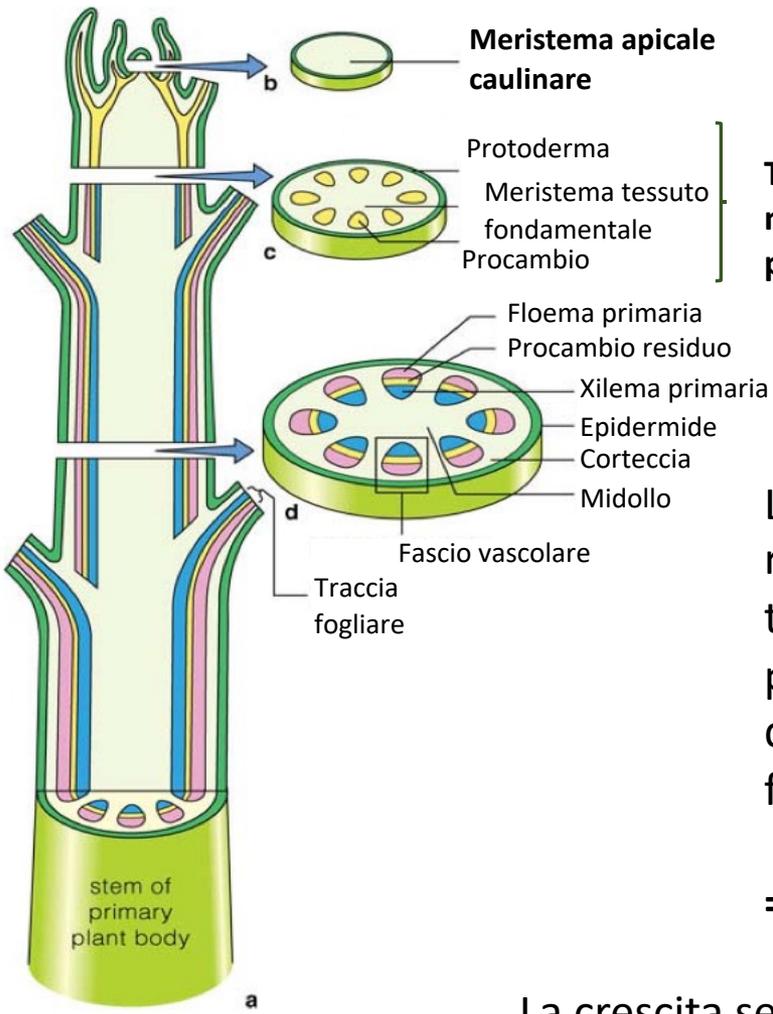


**L1:** Forma lo strato epidermico con divisioni anticlinali

**L2 e L3:** Generano tessuti interni (Vascolari e fondamentali)

**Così, nelle zone PZ e CZ, tutti i tre dei tessuti principali vengono rappresentati negli organi nuovi**

# Anatomia e sviluppo del fusto: Crescita primaria - Sviluppo continuo dello stelo e dei tessuti successivi



Tre meristemi primarie

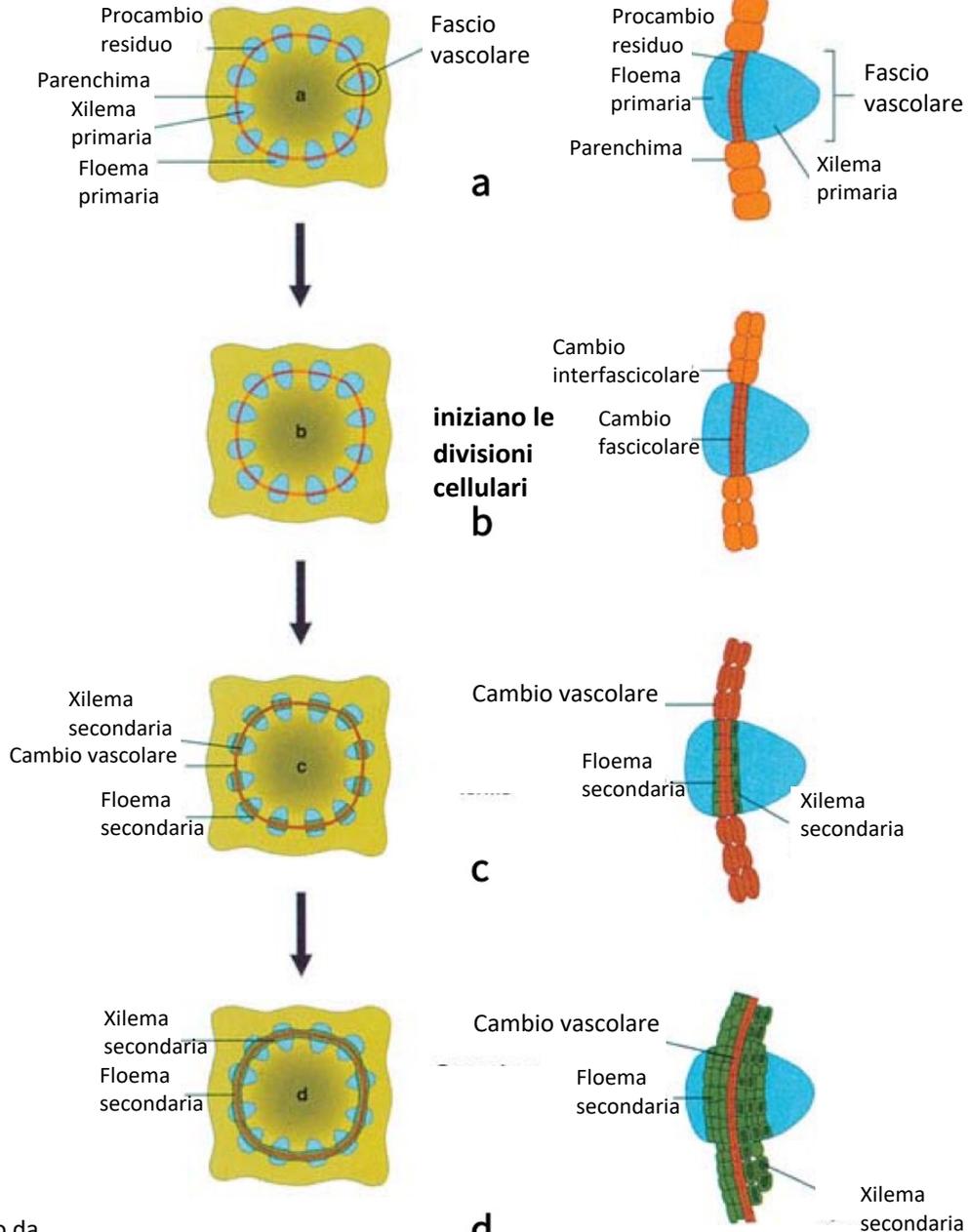
La crescita primaria è responsabile dell'allungamento del fusto e delle radici primarie

La disposizione delle cellule del cambio residuo (cellule meristematiche) tra i tessuti vascolari, crea le condizioni ideali per stabilire **crescita laterale e indefinita** del fusto (aumento del diametro del fusto)

= **crescita secondaria e LEGNO!**

La crescita secondaria si trova nei gimnospermi, i dicotiledoni e in alcuni monocotiledoni (ma è molto raro fra le piante in questo gruppo)

# Formazione del cambio vascolare (il tessuto che produce xilema e floema secondario)



Al completamento della crescita primaria, alcune cellule residue del procambio rimangono tra lo xilema primario e il floema primario e le cellule del parenchima si trovano tra i fasci vascolari

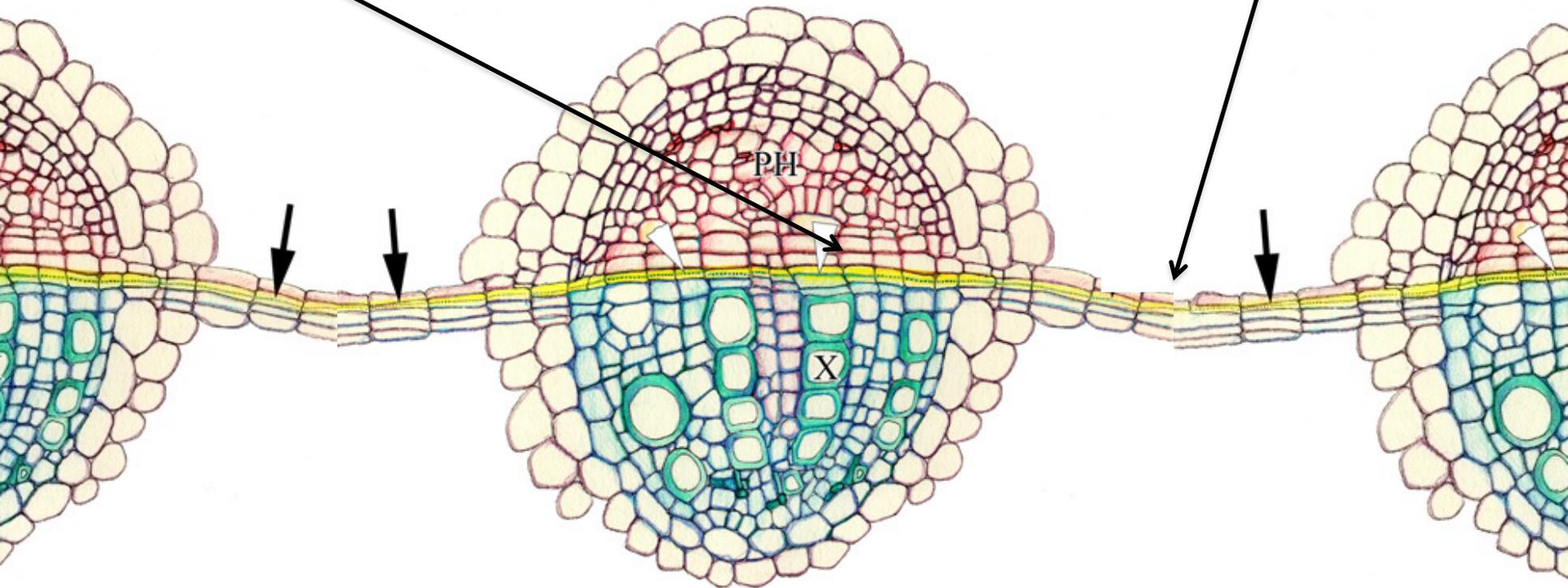
All'inizio delle divisioni cellulari, le cellule parenchimatiche e il procambio residuo prendono il nome di cambio fascicolare e il cambio interfascicolare

Quando cambio interfascicolare e il cambio fascicolare si collegano a formare un anello, essi formano il cambio cribro-vascolare o semplicemente cambio

Lo xilema secondario e il floema secondario si originano dal cambio vascolare

# Il cambio cribro-vascolare

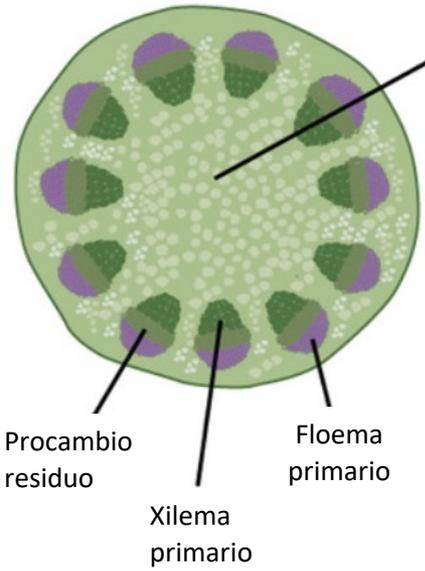
Nel fusto delle piante con fasci collaterali aperti (Dicotiledoni e Gimnosperme) il **cambio cribro-vascolare** è formato dal cambio **intrafasciale** (residui procambiali) e dal cambio **interfasciale** (dedifferenziazione delle cellule parenchimatriche dei raggi midollari).



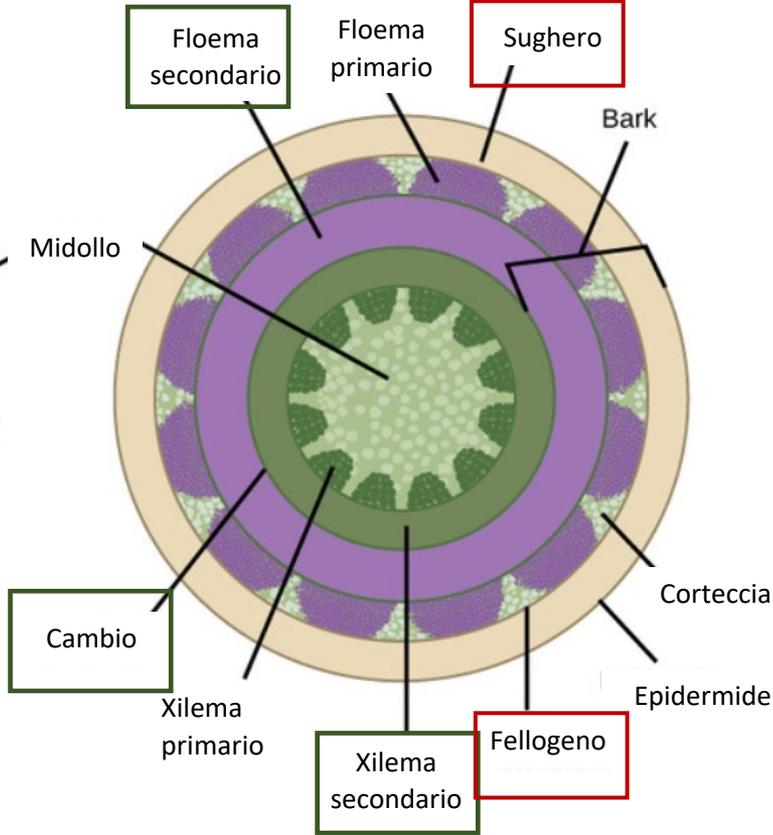
# Anatomia e sviluppo del fusto: Accrescimento secondario

Nelle dicotiledoni legnose (e raramente, nelle monocotiledoni legnose), la crescita laterale deriva dalle divisioni cellulari nei due meristemi laterali:

## Accrescimento primario



## Accrescimento secondario



### 1. cribro-vascolare :

Xilema secondario: cellule morte a maturità, insieme costituiscono il legno

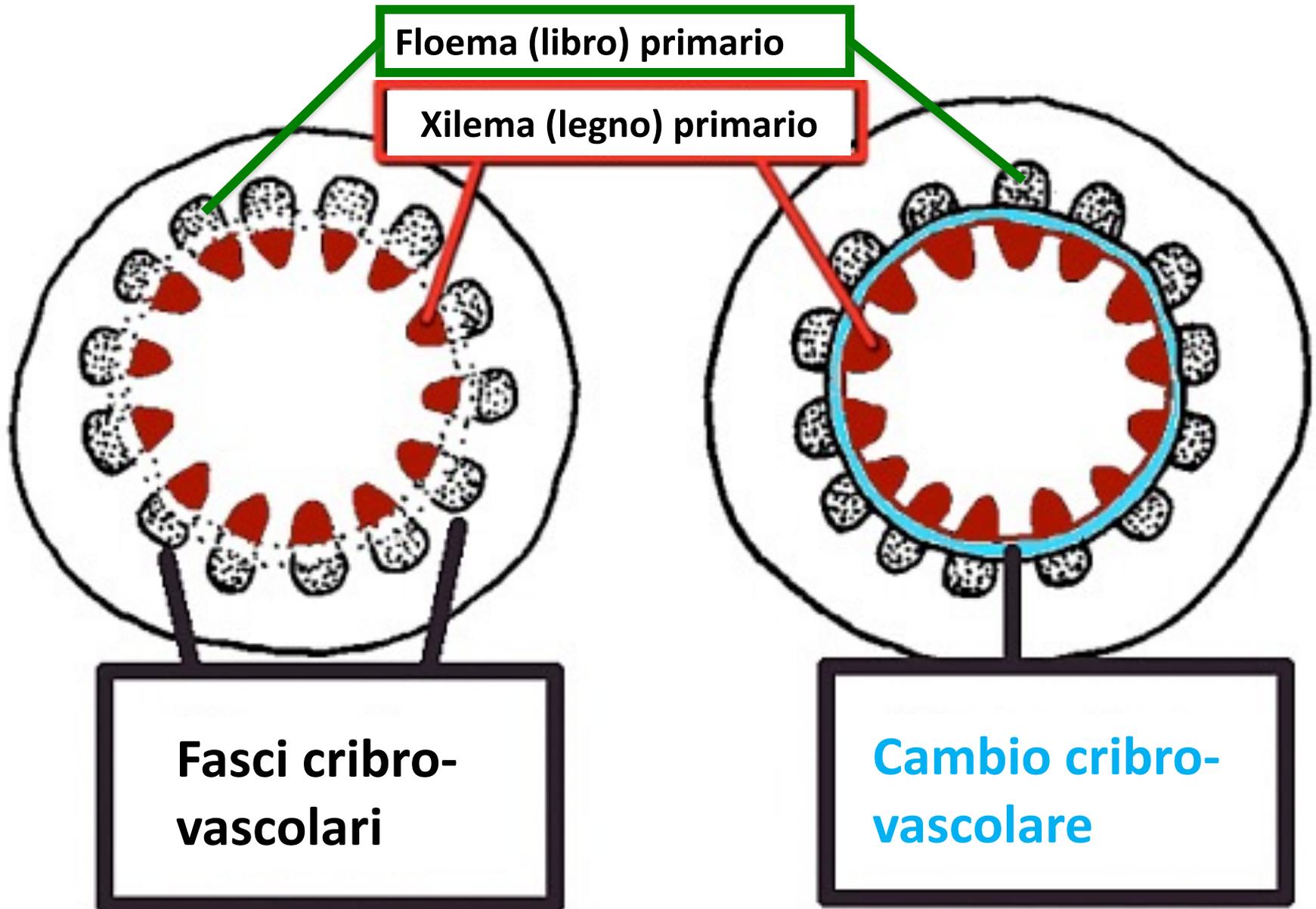
Floema secondario: cellule vive a maturità, insieme con il sughero, sono il ritidoma (corteccia)

### 2. Fellogeno:

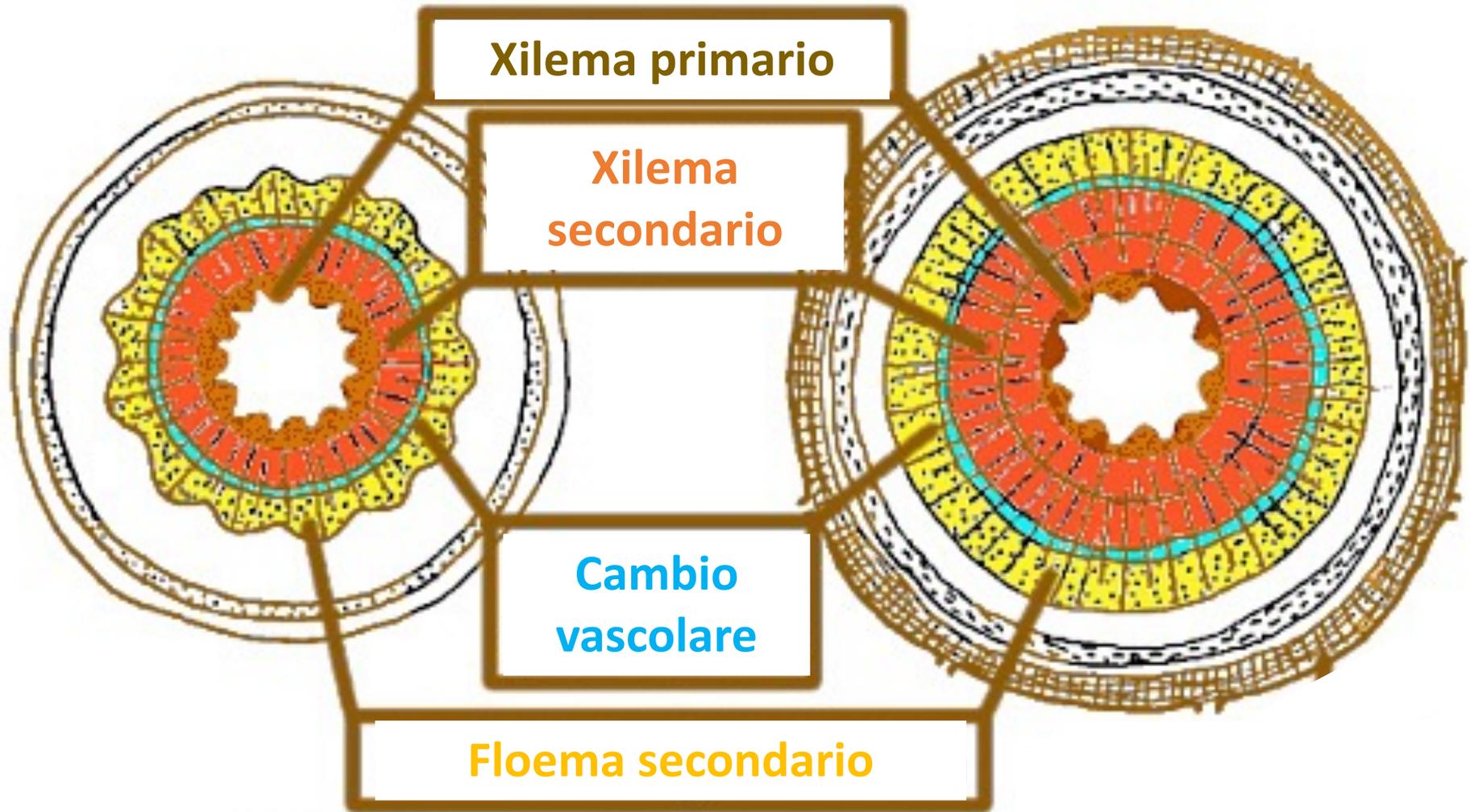
Sughero: cellule morte a maturità; fra il cambio sughero e il resto dell'epidermide

Felloderma: interno al fellogeno; cellule vive a maturità

# Il cambio cribro-vascolare

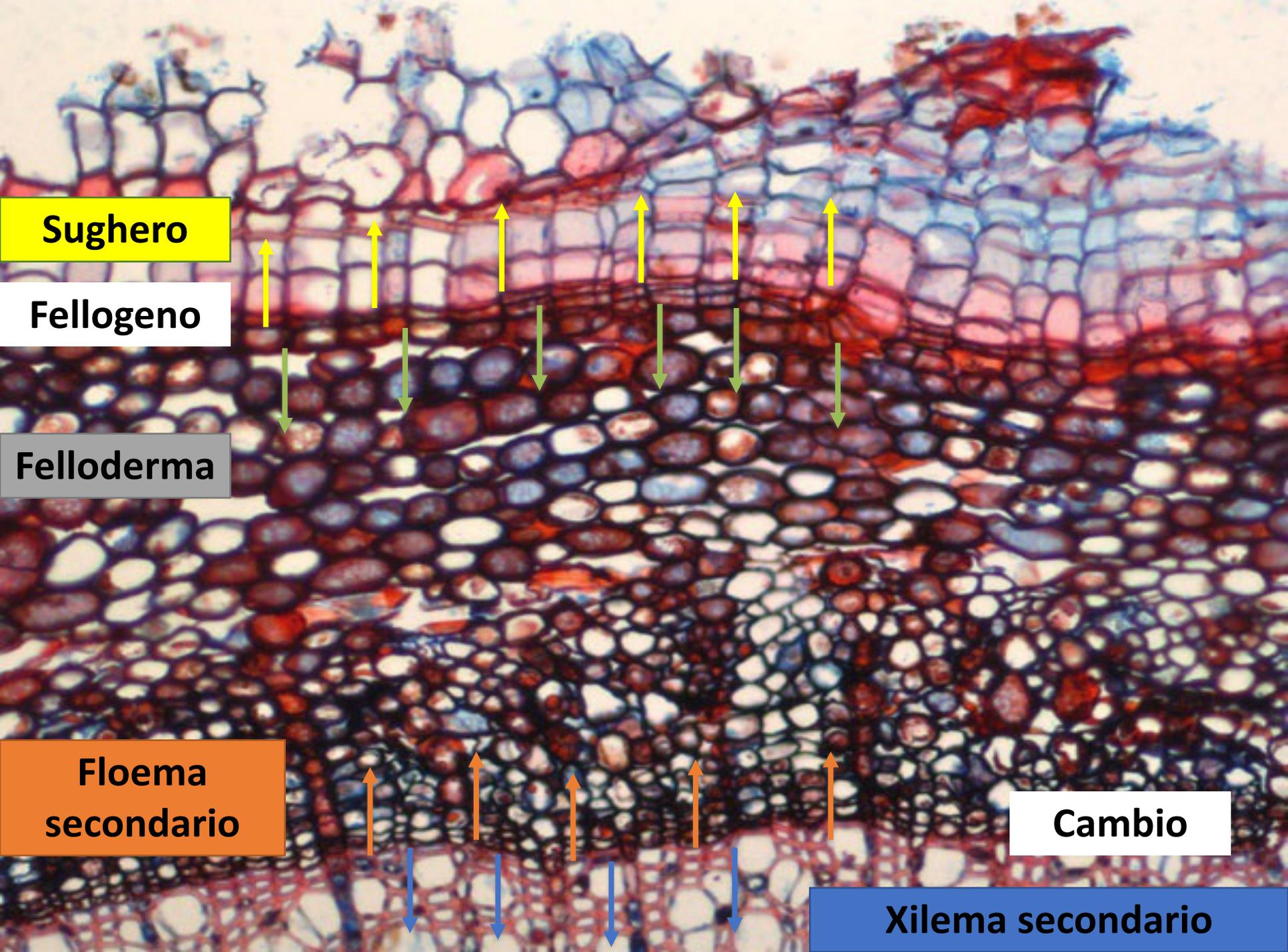


# Il cambio cribro-vascolare



È possibile determinare l'età dell'albero contando gli anelli dello xilema: le cellule grande significa 'legno primaverile' e le cellule piccole e più condensate sono 'legno estivo'

**Dendrocronologia:** Lo studio e la datazione degli alberi valutando gli anelli



**Sughero**

**Fellogeno**

**Felloderma**

**Floema  
secundario**

**Cambio**

**Xilema secundario**

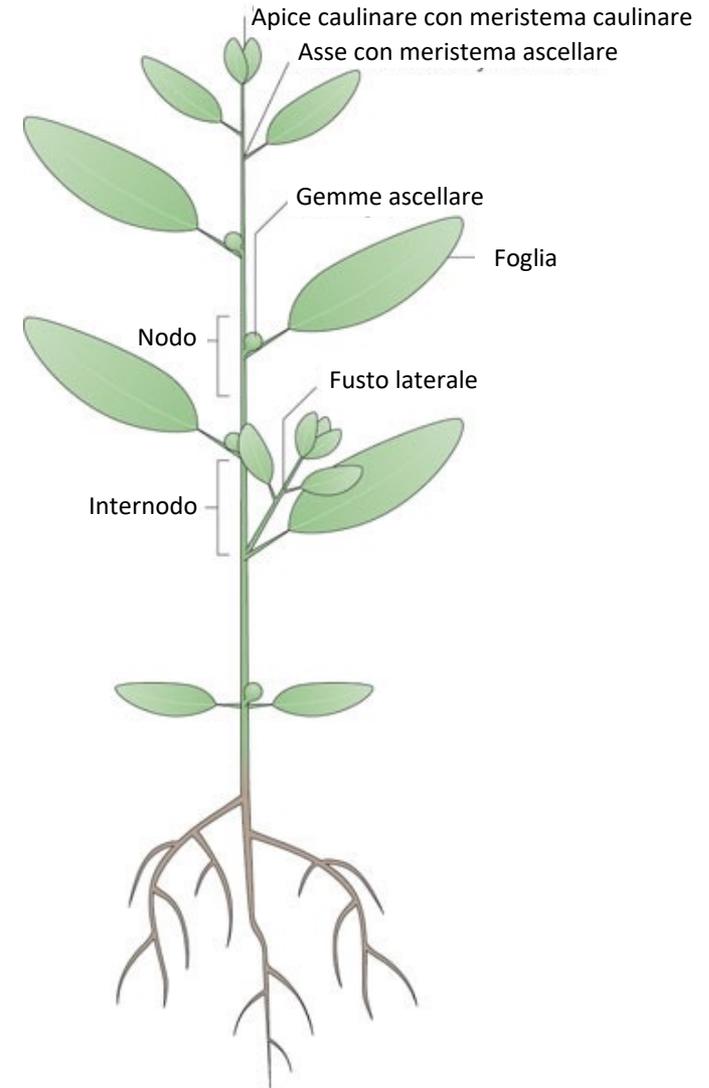
# Anatomia e sviluppo del fusto: Regolazione della ramificazione e dominanza apicale dei germogli

Che cos'è la "ramificazione" - allungamento dei tessuti, ciascuno con il proprio meristema apicale

I rami possono formarsi a intervalli regolari lungo lo stelo primario: nodi e internodi

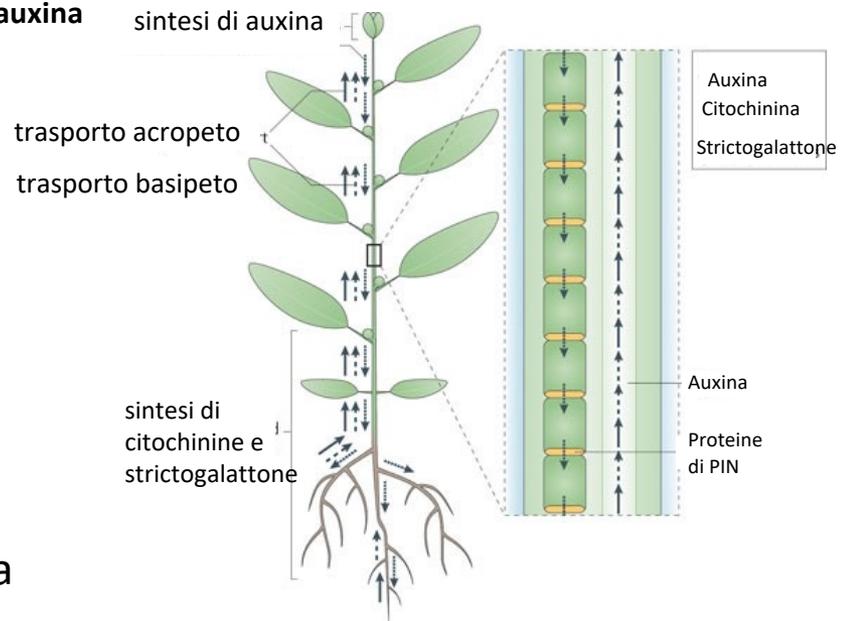
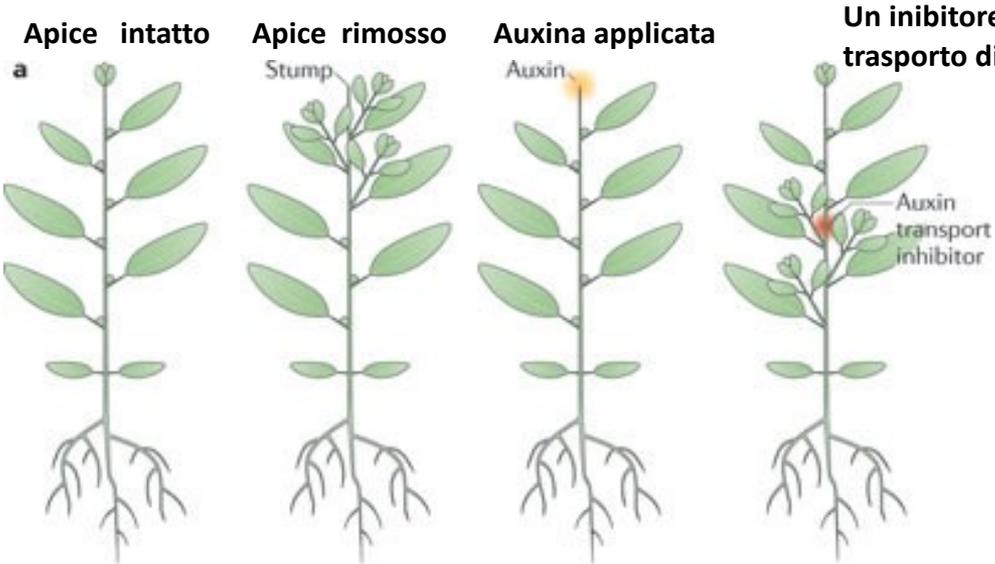
- i rami emergono dai nodi
- gli internodi formano la lunghezza dello stelo primario tra i nodi.
- Nello stelo primario, ci sono gemme ascellari che sono dormienti ma possono allungarsi e formare rami

Qual è il meccanismo di attivazione dell'allungamento dei nodi e formazione dei rami?



# Anatomia e sviluppo del fusto: Regolazione della ramificazione e dominanza apicale dei germogli

Cosa mantiene le gemme ascellari nella fase dormiente?



- Si è osservato che le alte concentrazioni di auxina (IAA) prodotte dal meristema apicale bloccano la crescita delle gemme laterali = **dominanza apicale del germoglio**
- Esiste un gradiente di auxina dall'alto verso il basso
- Lontano dal meristema apicale (base della pianta), le gemme ascellari vengono gradualmente rilasciate dalla dormienza man mano che procede la crescita verticale dello getto primario

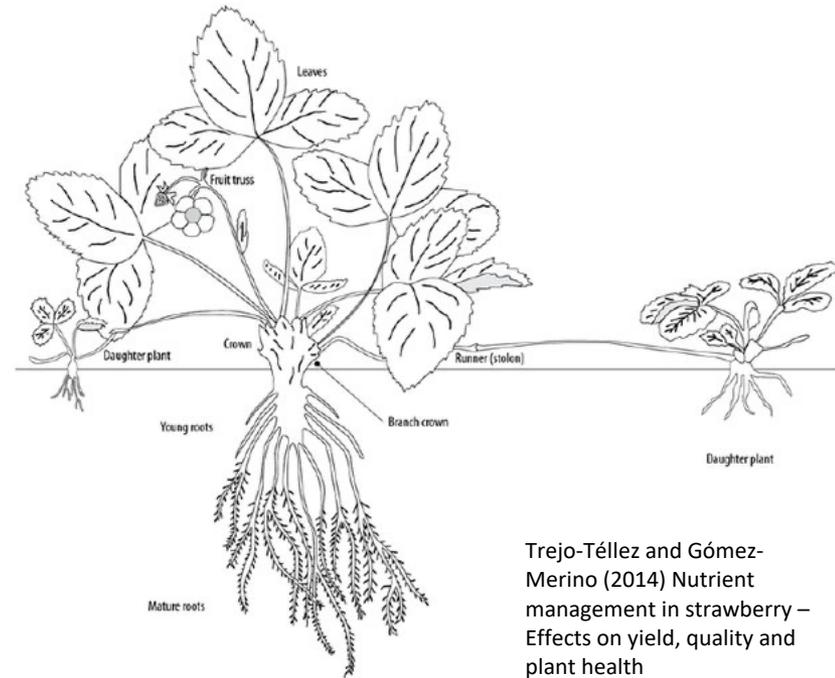
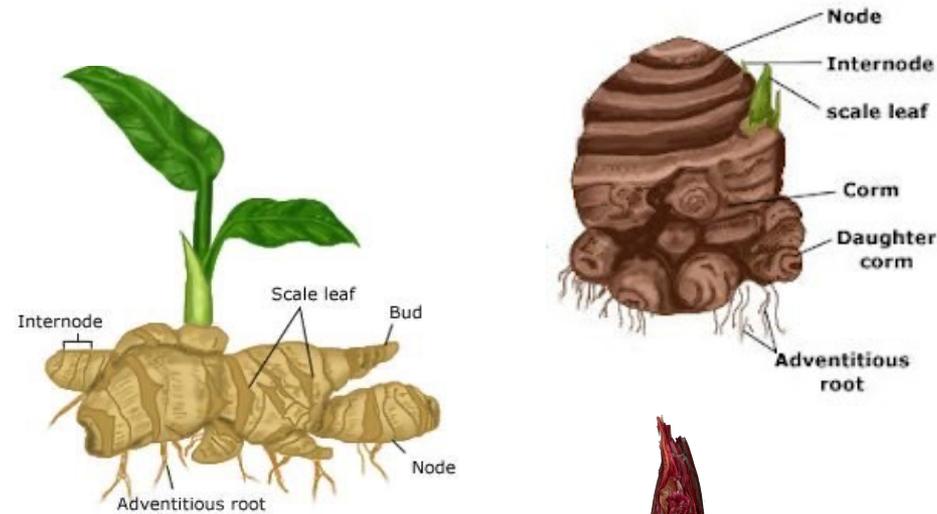
- allo stesso tempo, la citochinina, uno stimolatore della crescita, viene trasportata dalle radici ai germogli
- Il rapporto fra auxina e citochinina è importante

Domagalska, M., Leyser, O. Signal integration in the control of shoot branching. *Nat Rev Mol Cell Biol*12, 211–221 (2011). <https://doi.org/10.1038/nrm3088>

# Esempi di fusti modificati: rizomi, cormi, stoloni, piante di cactus

## Fusti striscianti: gli stoloni

## Fusti sotterranei: rizomi, cormi e bulbi



Trejo-Téllez and Gómez-Merino (2014) Nutrient management in strawberry – Effects on yield, quality and plant health



## Fusti fotosintetizzanti dei cactus



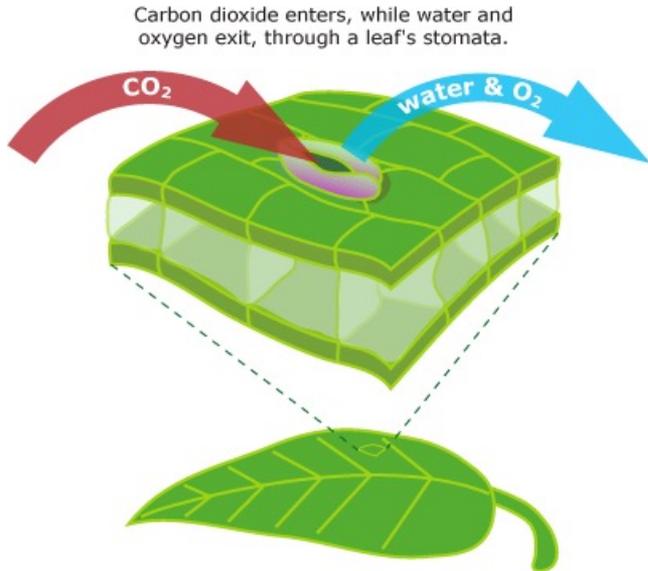
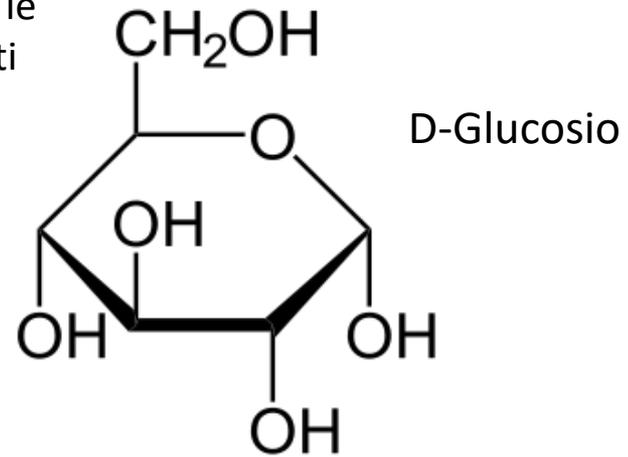
Photo: Nash Turley

**Puoi distinguere tra una radice e uno stelo guardando alla disposizione degli internodi: sono regolari? Se è così, è un fusto!**

Pausa  
10 minuti

# Anatomia e sviluppo della foglia: Il ruolo della foglia nella morfologia e fisiologia delle piante

La funzione principale delle foglie è quella di produrre nutrienti per le piante sotto forma di carboidrati

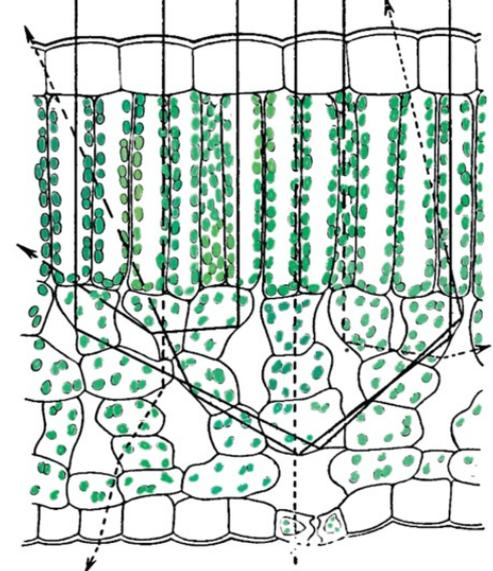


Sono il principale mezzo di scambio di gas tra la pianta e l'atmosfera: entra anidride carbonica ed esce vapore acqueo e O<sub>2</sub>

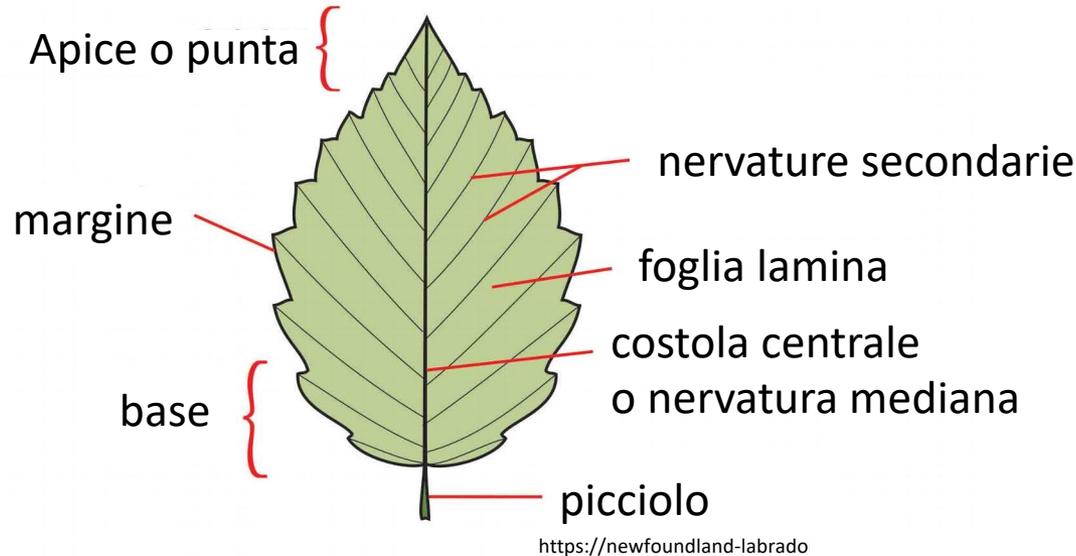
University of California Museum of Paleontology's Understanding Evolution

Sono anche organo di assorbimento della luce solare necessaria a produrre l'energia richiesta per la fissazione del carbonio

Willstätter and Stoll (1918) Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Springer-Verlag. Page 124



## Anatomia e sviluppo della foglia: La struttura macroscopica di una foglia tipica



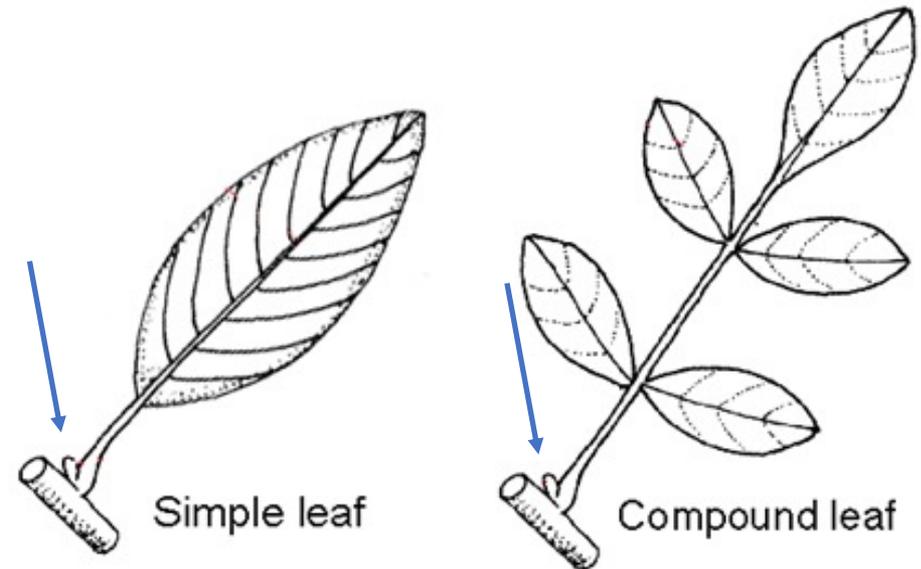
**Ricorda:** le nervature secondarie in una foglia monocot sono **parallele**

Nelle dicotiledoni, ci sono 1°, 2°, 3°, e 4° livello di nervature;

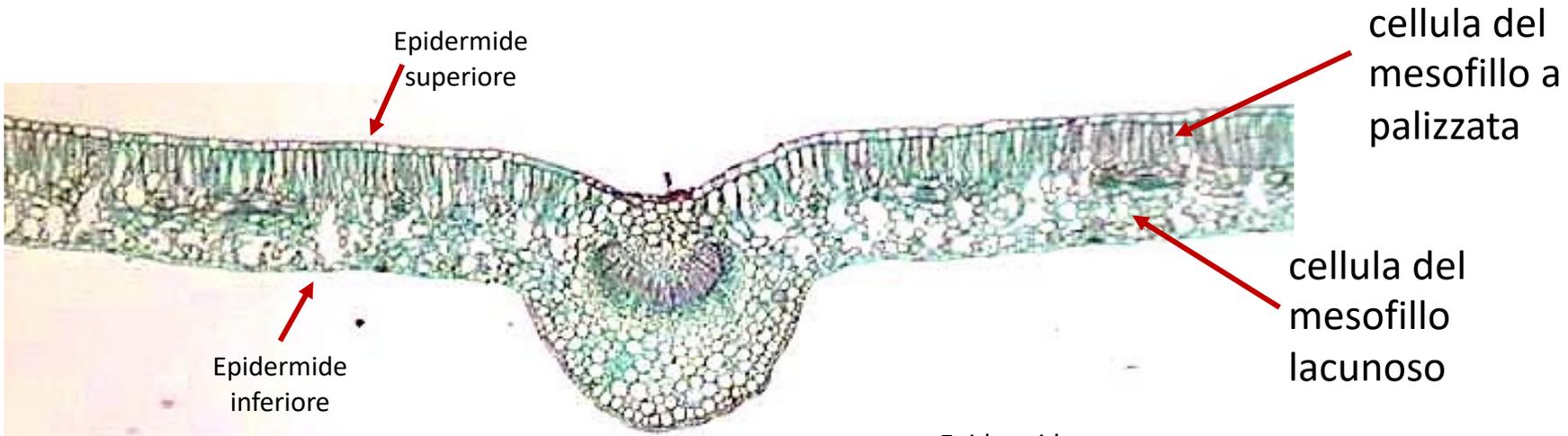
In ordine di diametro:  
1° > 2° > 3° > 4°

### Le parti di una foglia semplice

- Le foglie di una foglia composta sono chiamate foglioline
- Ma è 'semplice' identificare la 'foglia': cerca la posizione della gemma ascellare!
- La gemma è sempre alla base della foglia



# Anatomia e sviluppo della foglia: Sezione trasversale di una foglia dicotiledone



<https://lima.osu.edu/assets/lima/uploads/Departments/Biology/unsorted/ligust1.jpg>

- La lunghezza e il numero degli strati delle cellule a palizzata possono variare a seconda della specie e dell'ambiente (luce); è un carattere abbastanza plastico
- Le cellule spugnose del mesofillo hanno una forma irregolare con ampi spazi intercellulari per facilitare il passaggio della CO<sub>2</sub>
- **Gli stomi sono più abbondanti sulla pagina inferiore nelle dicotiledoni**

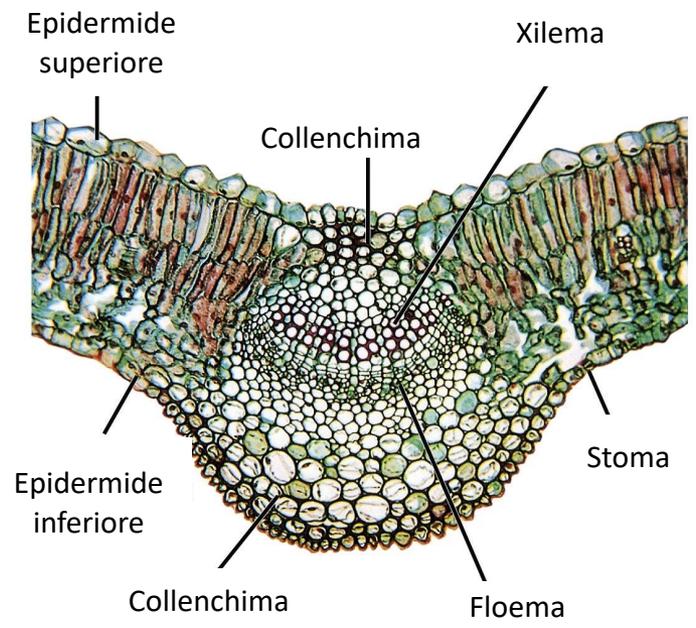
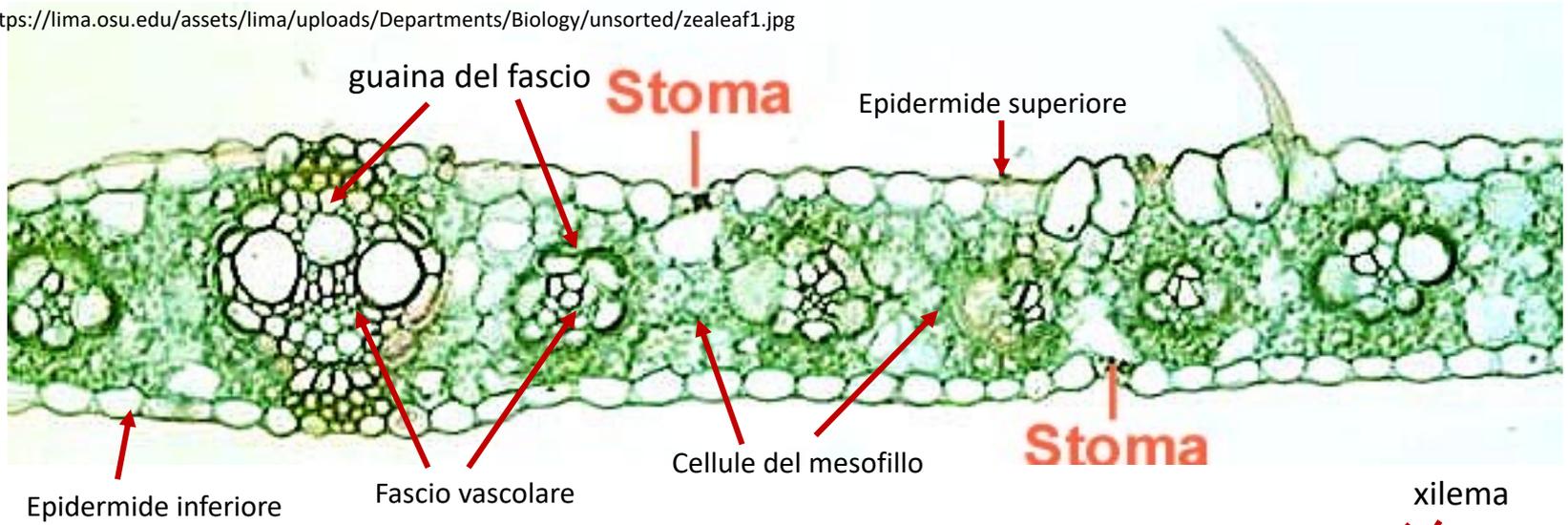


Figure 40-20a  
Biology of Plants, Seventh Edition  
© 2005 W. H. Freeman and Company

## La nervatura mediana

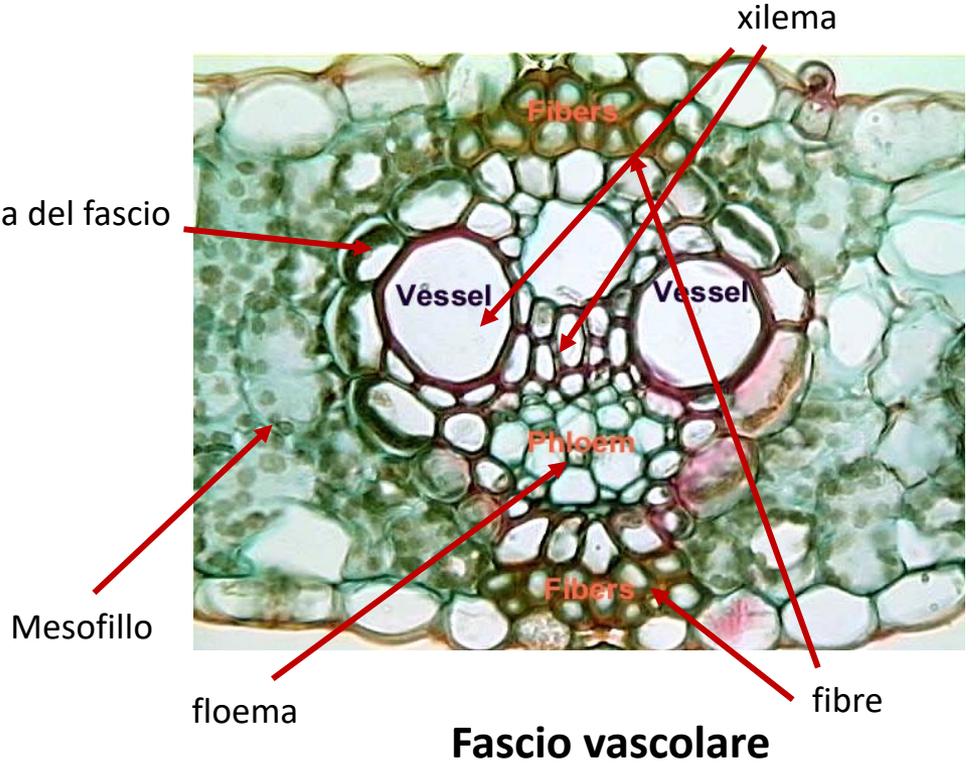
# Anatomia e sviluppo della foglia: Sezione trasversale di una foglia di monocotiledoni

<https://lima.osu.edu/assets/lima/uploads/Departments/Biology/unsorted/zealeaf1.jpg>

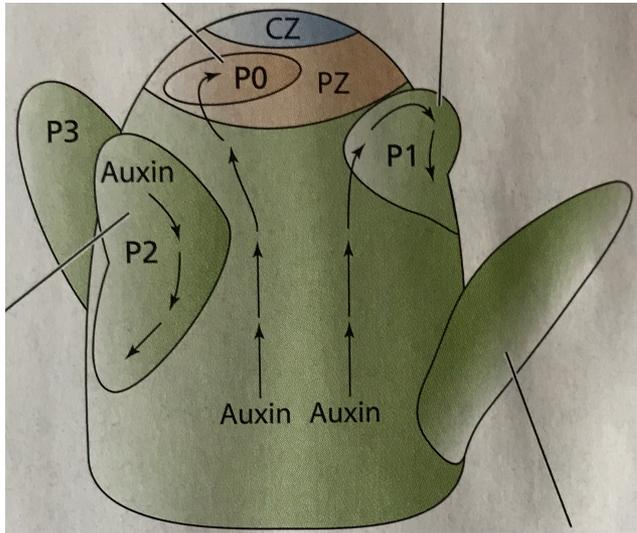


**guaina del fascio:** cellule parenchimatice e sclerenchimatice che circondano i fasci vascolari; hanno un ruolo importante nelle piante con metabolismo C4

**A differenza delle dicotiledoni, gli stomi delle monocotiledoni sono distribuiti uniformemente sulla pagina superiore ed inferiore**

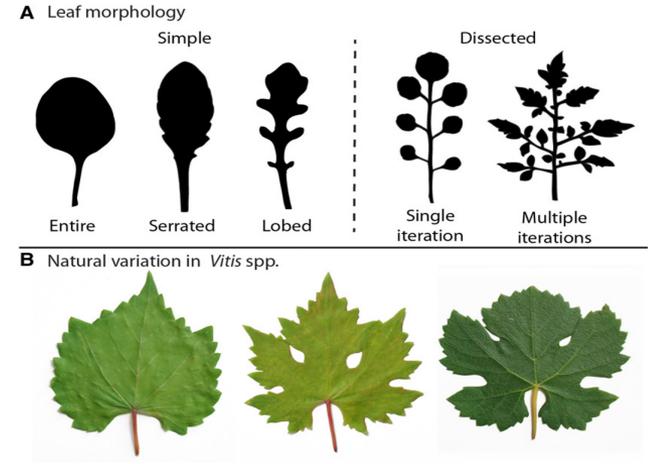


# Anatomia e sviluppo della foglia: Lo sviluppo della lamina fogliare

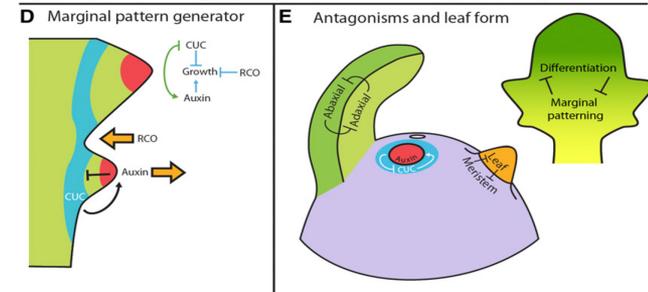
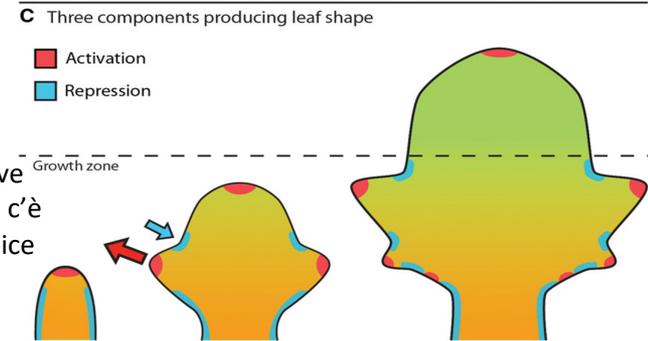


La posizione dei primordi fogliari è determinata dai pool di concentrazione locale di auxina

I punti di accumulo dell' auxina determinano anche la forma finale della lamina fogliare, seguendo la posizione delle vene e alterando il margine fogliare



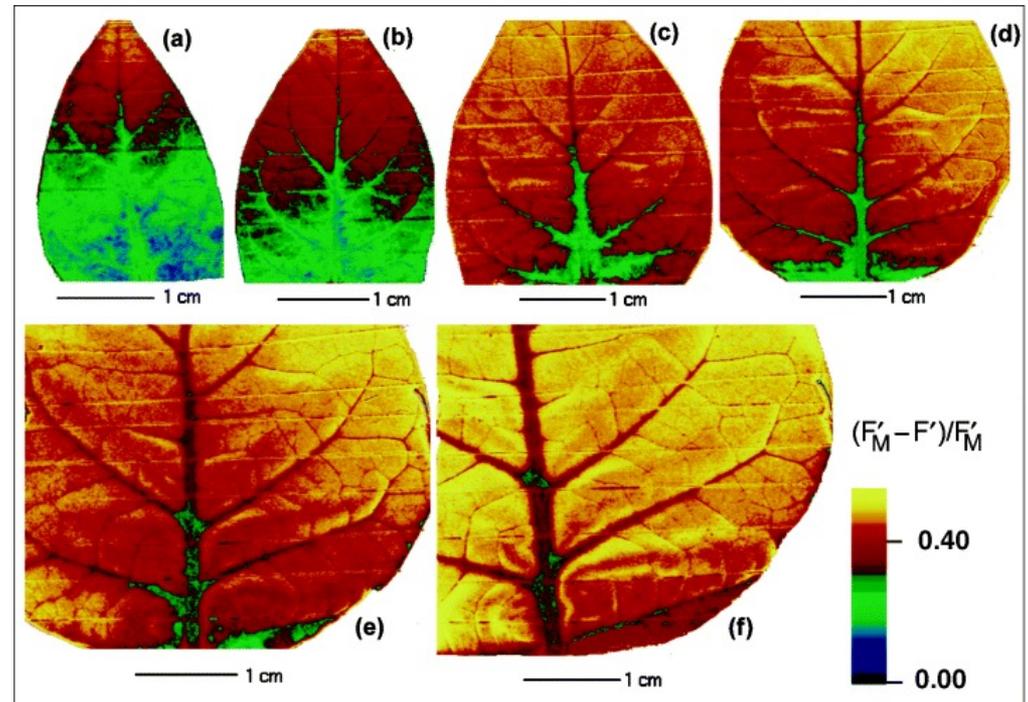
I punti di accumulo dell'auxina seguono la venatura: dove c'è una vena, c'è un piccolo apice del margine fogliare



## Anatomia e sviluppo della foglia: Sviluppo della lamina fogliare e maturità

L'espansione fogliare dallo stadio di primordio fogliare segue uno schema basipeto:

- La proliferazione cellulare avviene alla base della foglia
- Le cellule si espandono spingendo verso l'alto ed espandendo la lamina fogliare
- In una foglia in espansione, la maturità cellulare avviene prima sull'apice



In questo studio, i ricercatori hanno osservato l'attività fotosintetica prima sull'apice della foglia, supportando la teoria dello sviluppo delle foglie basipete

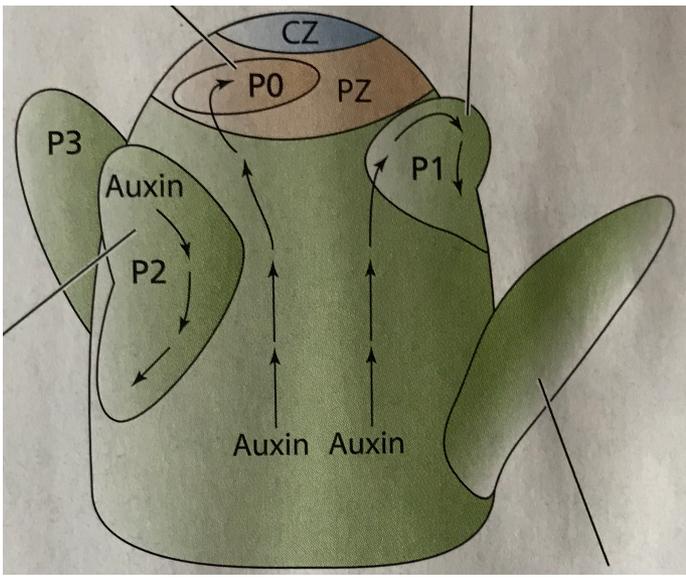
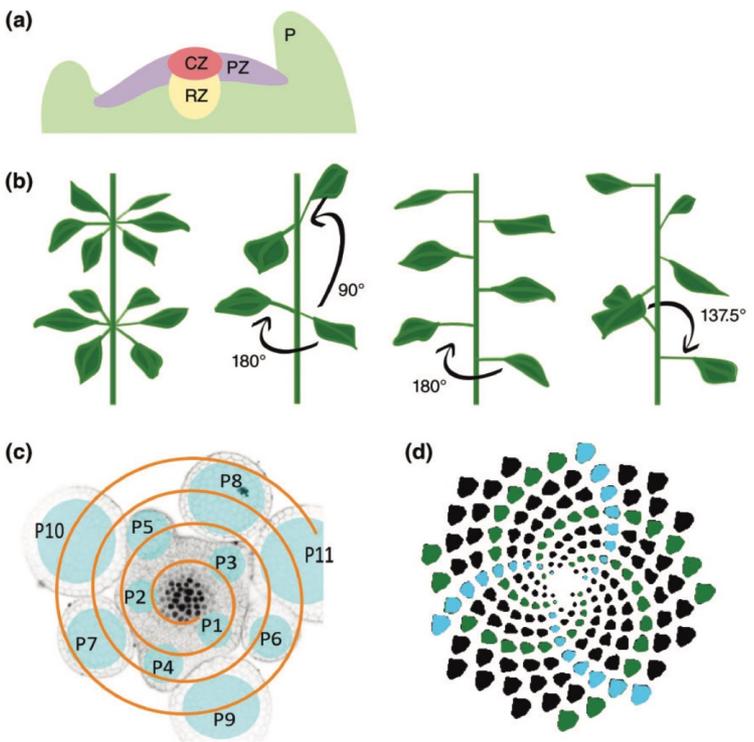
- giallo significa livelli più alti di attività fotosintetica, verde, livelli più bassi

# Anatomia e sviluppo della foglia: Fillotassi – Come viene determinata la posizione delle foglie??

Due fattori generali determinano l'architettura dei fusti e la morfologia dei germogli: lo spazio e il tempo

**1. Fillotassi:** Disposizione spaziale delle foglie sul fusto

**2. Plastochron:** Il tempo tra gli eventi di inizio foglia



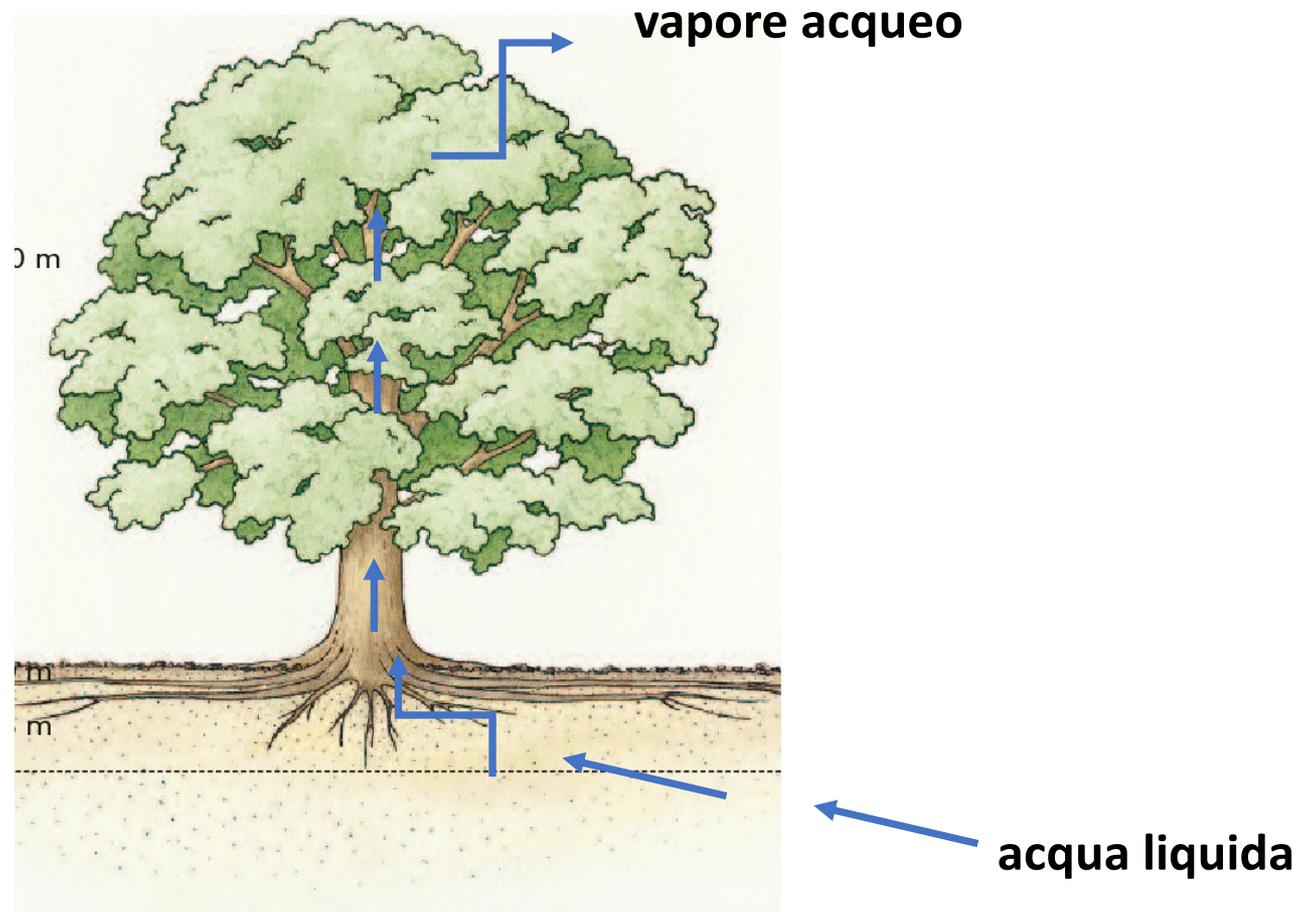
La posizione dei primordi fogliari è determinata dai pool di concentrazione locale di auxina

## Esempi di foglie modificate

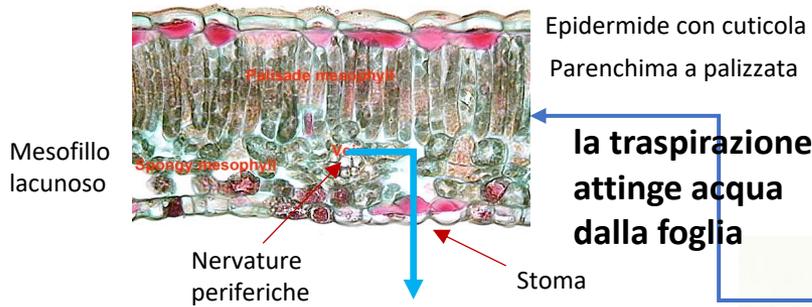


Pausa  
10 minuti

## Parte 2: Assorbimento e trasporto idrico



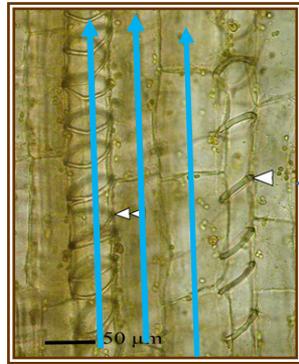
# Continuum Suolo-Pianta-Atmosfera: Il gradiente di potenziale idrico



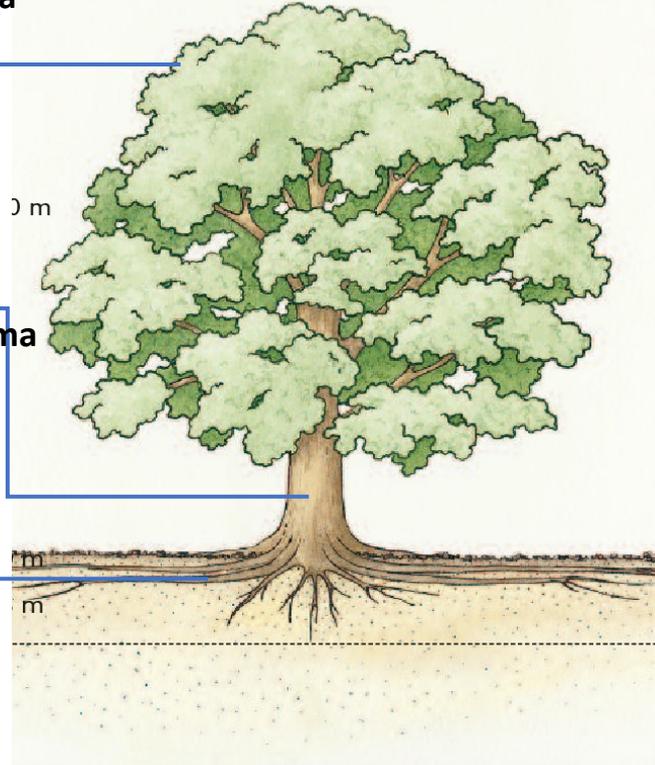
**la traspirazione attinge acqua dalla foglia**

**BASSO**

**Atmosfera: ca. -100 MPa**



**Xilema**



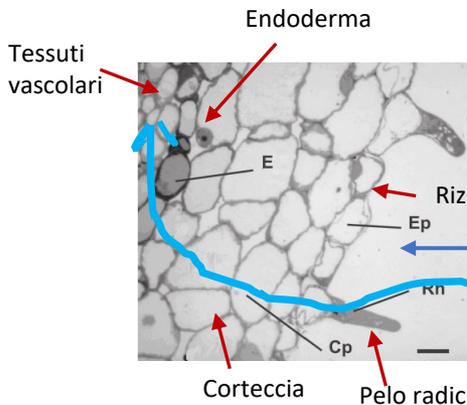
**Il gradiente di potenziale idrico**

**Una foglia nella parte esterna della chioma: ca. -1.5 MPa**

**Il fusto: ca. -0.6 MPa**

**La radice: ca. -0.2 MPa**

**ALTO**



**il potenziale idrico negativo attira l'acqua nella radice**

Il disegno modificato da *The Influence of Soils and Species on Tree Root Depth*

# Cos'è il potenziale idrico?

- **Definizione:** Il potenziale chimico di acqua; una misura dell'abilità di una sostanza di assorbire o rilasciare acqua in relazione ad un'altra sostanza
- L'acqua si sposta verso aree con valori del potenziale idrico più bassi (più negativi)
- Quali sono le unità utilizzate per descrivere il potenziale idrico?

Il Megapascal (MPa): unità di misura della pressione

Un Megapascal equivale 10 bar o 10 atmosfere

- Tre componenti del potenziale idrico che si rappresenta con la seguente equazione:

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_p + \psi_m \quad \text{con il simbolo greco 'psi': } \psi$$

# Quali sono i componenti del potenziale idrico?

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_p + \psi_m$$

- $\psi$  potenziale idrico
- $\psi_{\pi}$  potenziale osmotico; dipende dalla concentrazione dei soluti disciolti nella soluzione (l'osmolarità); **sempre negativo!**

N.B. Un'equazione molto utile per esperimenti in fisiologia vegetale è la conversione da osmolarità a potenziale osmotico:

$$\psi_{\pi} = -RTc_s,$$

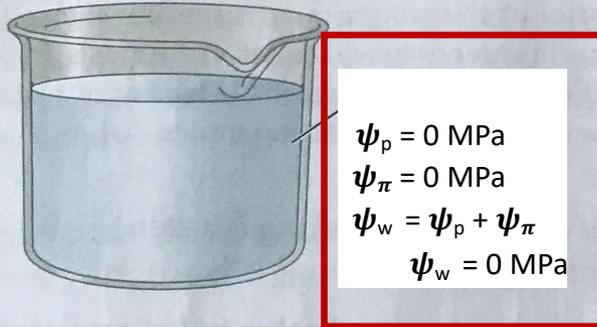
dove R = costante dei gas  $8.32 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ , T è la temperatura assoluta in K, e  $c_s$  rappresenta la concentrazione del soluto nella soluzione in  $\text{mol L}^{-1}$

- $\psi_p$  potenziale di pressione; **può essere positivo o negativo!**
- $\psi_m$  potenziale di matrice; descrive la forza di adesione delle molecole d'acqua alle superfici dei solidi insolubili, come le pareti cellulari o le particelle del suolo; di solito è poco considerato per le cellule vegetali perché è relativamente debole

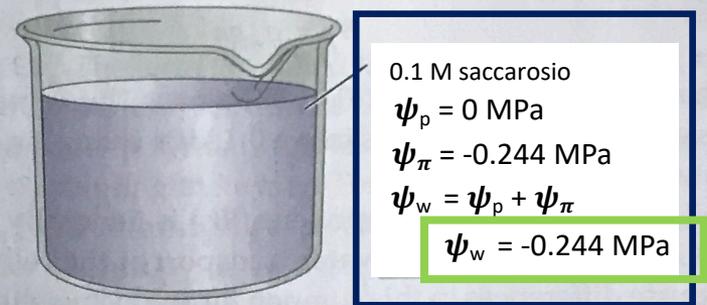
$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_p$$

# Un esempio del potenziale idrico:

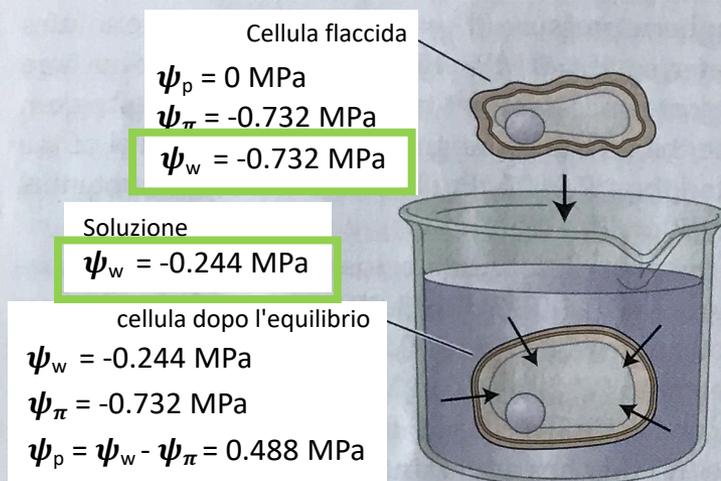
A) Acqua pura



B) Soluzione con 0.1 M di saccarosio

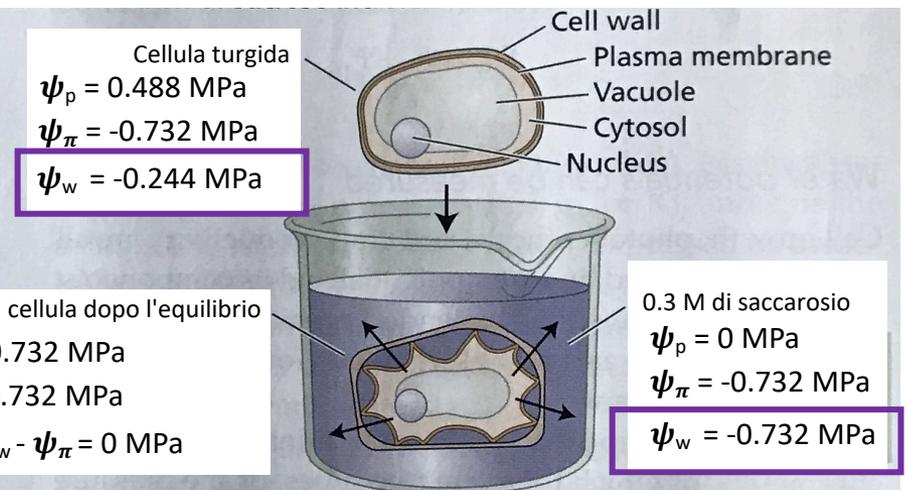


C) Cellula flaccida caduta in una soluzione di saccarosio



L'acqua entrerà nella cellula in modo che raggiunga lo stesso  $\psi_w$  della soluzione

D) Concentrazione di saccarosio aumentata

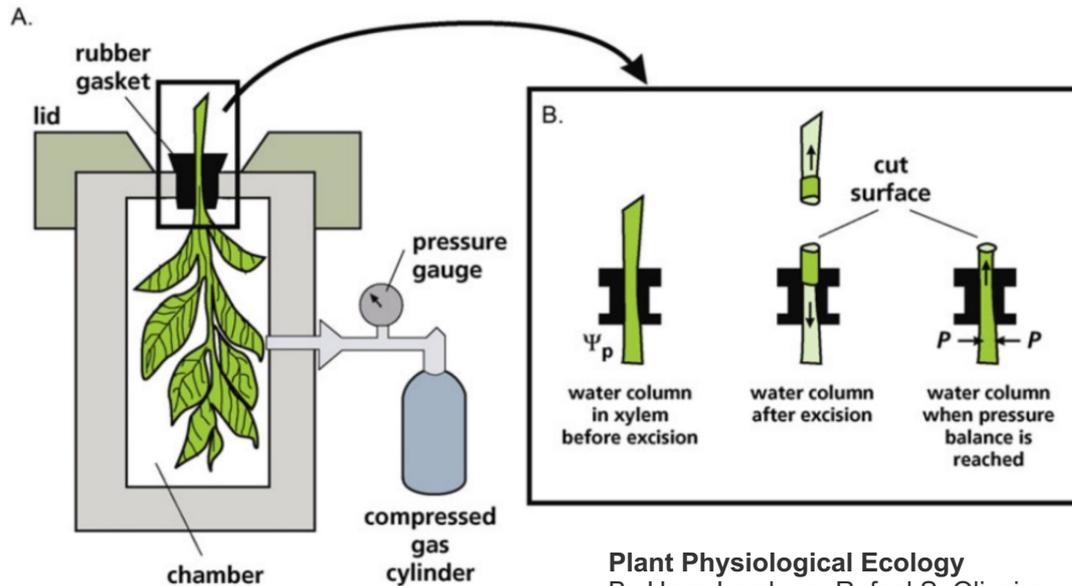


L'acqua uscirà dalla cellula in modo che raggiunga lo stesso  $\psi_w$  della soluzione

## Come si può misurare il potenziale idrico nelle piante?

$$\psi_w = \psi_\pi + \psi_p$$

- Un modo per misurare il **potenziale idrico** delle foglie o delle piante è usare uno Scholander pressure bomb



1) Subito dopo aver reciso la foglia/pianta, questa viene posta nella camera e viene applicata una pressione.

2) La quantità di pressione necessaria per spingere una goccia di liquido sullo stelo tagliato è equivalente al potenziale idrico  $\psi_w$

N.B. lettura sul manometro in bars:

**10 bars = 1 MPa**

- La misurazione dell'osmolarità della linfa del vacuolo con un osmometro fornirà il **potenziale osmotico** ( $\psi_\pi$ )

$$\psi_\pi = -RTc_s,$$

Possiamo risolvere per il potenziale di pressione  $\psi_p$

## Esempio di esperimento di stress idrico

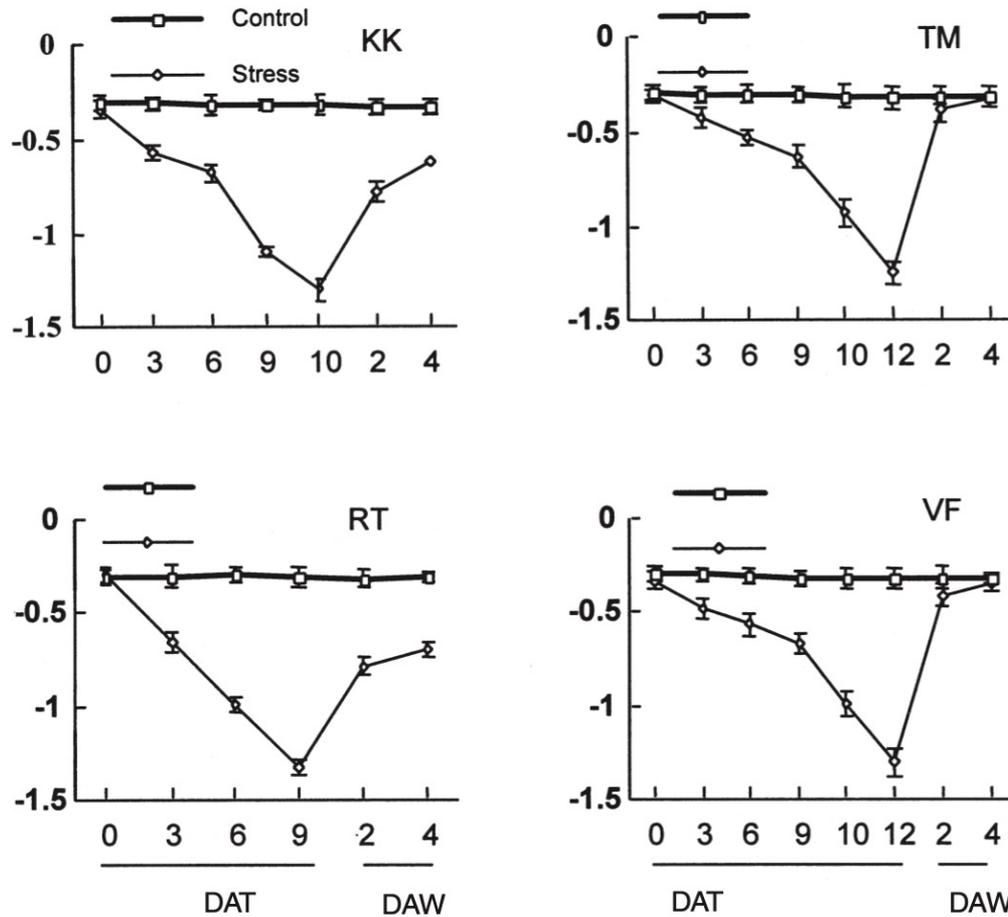


Fig. 1. Effects of water stress on leaf water potential ( $\Psi$ ) in four tomato cultivars. DAT and DAW represent days after treatment and days after re-watering, respectively. Bar indicates standard error ( $\pm$  SE). KK: Kyokko, RT = Ratan, TM = TM-0126, and VF = VF134-1-2.

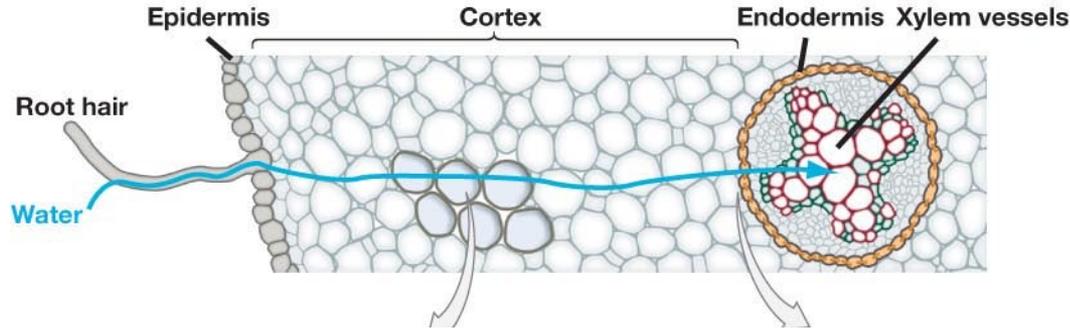
In questo studio, i ricercatori hanno testato l'effetto dello stress idrico su 4 varietà di pomodoro

L'acqua è stata trattenuta per un periodo di 10-12 giorni prima della ri-irrigazione

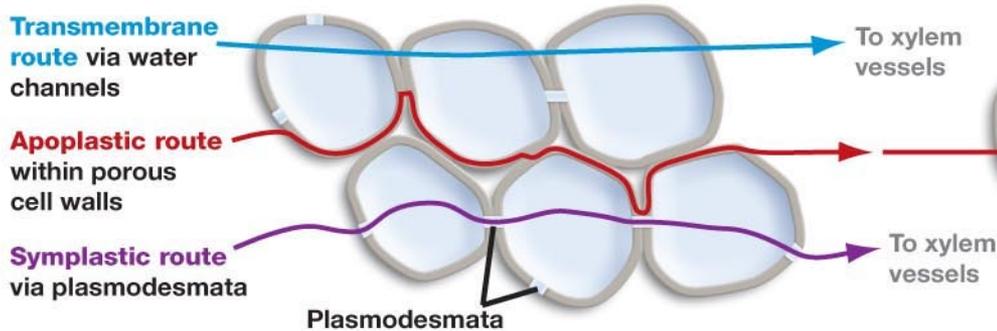
Misurazioni ripetute nel tempo del potenziale idrico hanno mostrato che 2 delle varietà si sono riprese più rapidamente in seguito allo stress

# Movimento dell'acqua dal suolo all'atmosfera:

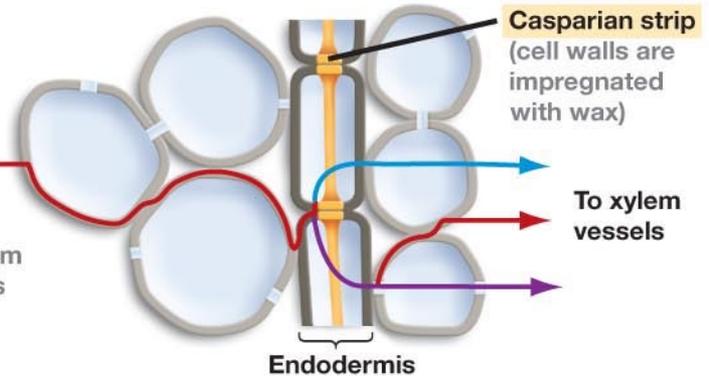
1) Assorbimento delle molecole d'acqua da parte dei peli radicali e trasporto al tessuto vascolare



L'acqua viaggia dai peli radicali allo xilema attraverso tre vie



La striscia caspariana blocca la via apoplastica all'endoderma



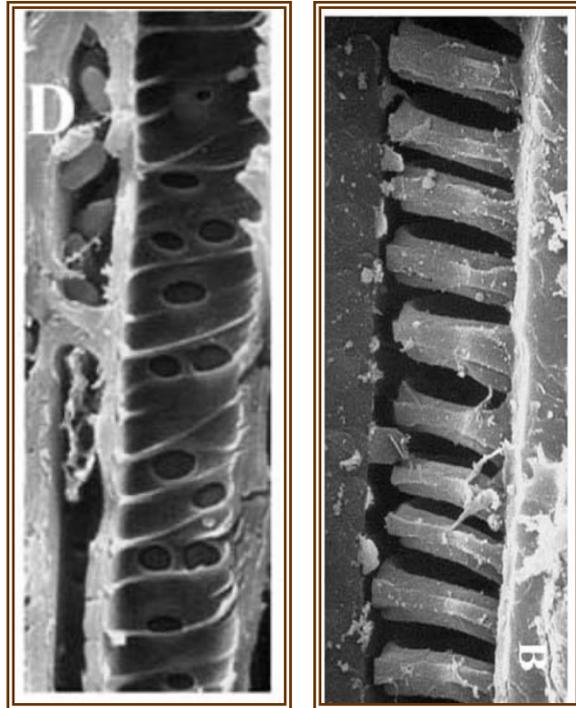
© 2011 Pearson Education, Inc.

Fig. 37.7 *Biological Science*, Freeman

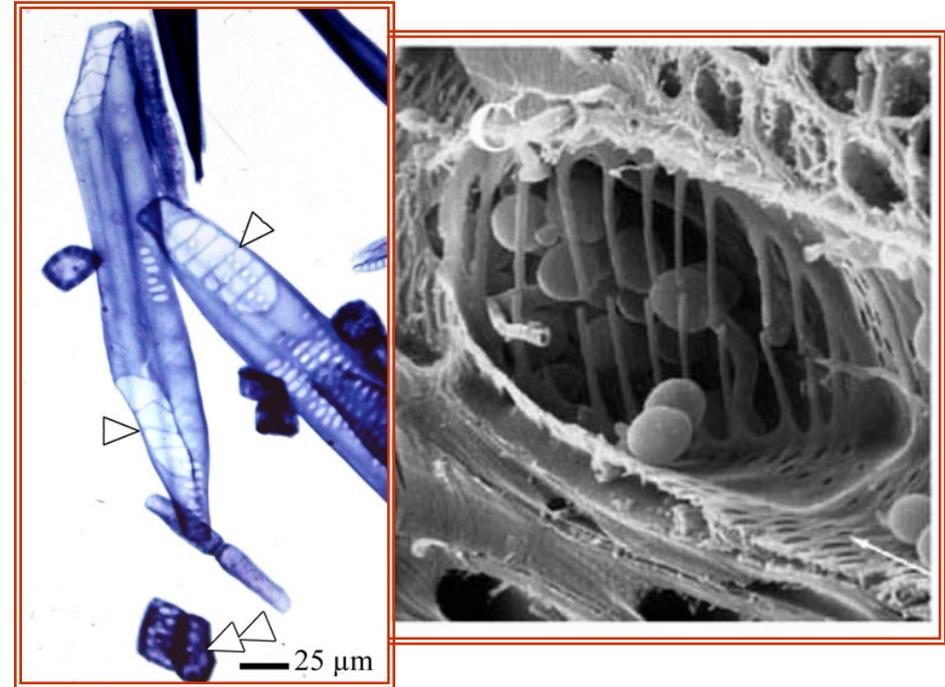
## Movimento dell'acqua dal suolo all'atmosfera:

L'acqua viene trasportata dalle radici ai germogli attraverso il tessuto xilematico mediante flusso di massa guidato dalla pressione:

### Tracheidi



### Trachee



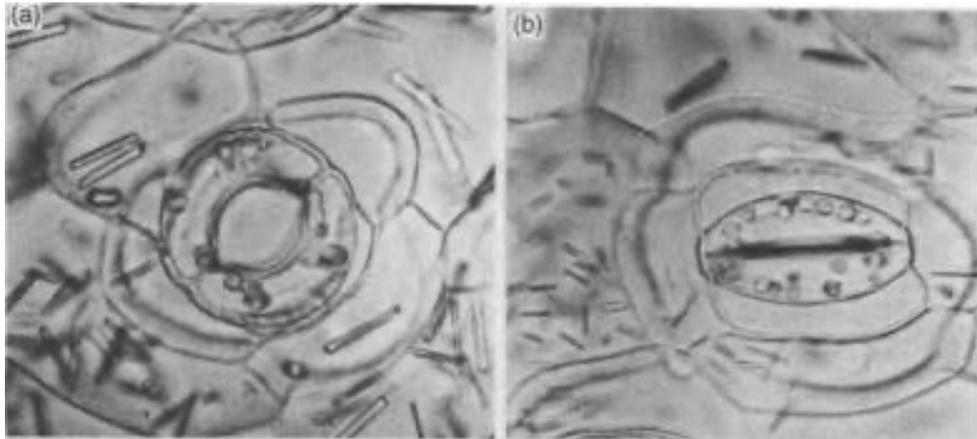
Il fatto che le cellule xilematiche siano morte a maturità significa che, rispetto alle cellule vive, è necessario un minor gradiente di pressione per spostare acqua da un punto a un altro

**Le piante possono regolare la perdita d'acqua?** Sì, Loro possono – ma non completamente

**Stomi:** pori nelle foglie che regolano l'evaporazione del vapore acqueo dalla pianta

Aperto

Chiuso



**Conduttanza stomatica:** Il flusso di acqua e CO<sub>2</sub> attraverso gli stomi, dentro e fuori la foglia

**Apertura stomatica:** La dimensione del poro creato dalle cellule di guardia; Determinato dalla pressione di turgore nelle cellule di guardia

Willmer, C. and Fricker, M. (1996). *Stomata*, 2nd edn. Chapman & Hall, London. 375p

Esiste una correlazione negativa tra conduttanza e resistenza:

All'aumentare della resistenza (chiusura), la conduttanza diminuisce

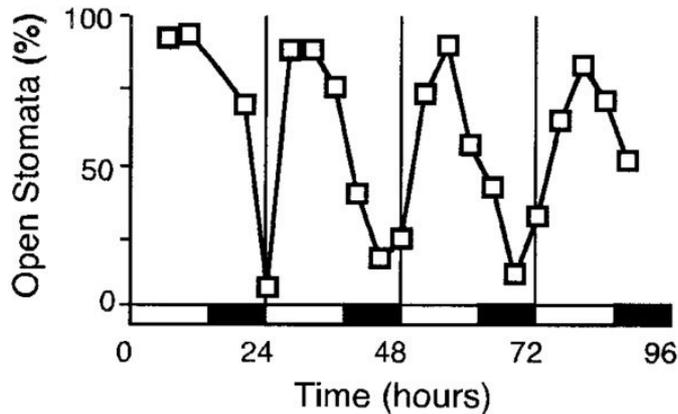
Molti fattori ambientali possono influenzare la conduttanza stomatica:

- Luce (qualità e intensità): correlazione positiva
- Umidità relativa: correlazione negativa
- [CO<sub>2</sub>]: correlazione negativa
- Disponibilità d'acqua: correlazione positiva
- [Acido abscissico]: correlazione negativa

# In che modo la luce regola l'apertura stomatica?

Le aperture stomatiche hanno un ciclo giorno-notte: aperte di giorno, chiuse di notte

**NB. Ci sono gli eccezioni!**



**Come mai?** Perché non lasciarle sempre aperte dato che è così che la CO<sub>2</sub> entra nella foglia per la fotosintesi?

- Gli stomi si chiudono di notte per conservare le risorse idriche quando la luce non è disponibile per alimentare la fotosintesi

Modified from Yang et al. 2020. *Frontiers in Plant Science* 11,

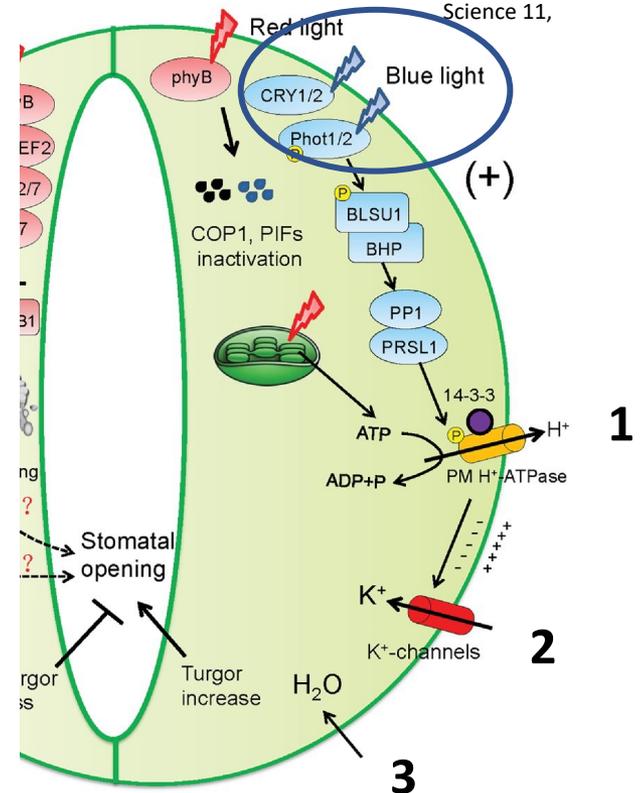
## Qual è il sensore per aprire gli stomi?

Recettori della luce blu nelle cellule di guardia –

**fototropine!**

Le fototropine stimolano le pompe protoniche che sono responsabili dei cambiamenti di pressione di turgore nelle cellule di guardia:

- H<sup>+</sup> escono dalle cellule di guardia
- K<sup>+</sup> canali aprono e ioni di K<sup>+</sup> entrano
- H<sub>2</sub>O segue il nuovo gradiente e le cellule di guardia diventano turgide

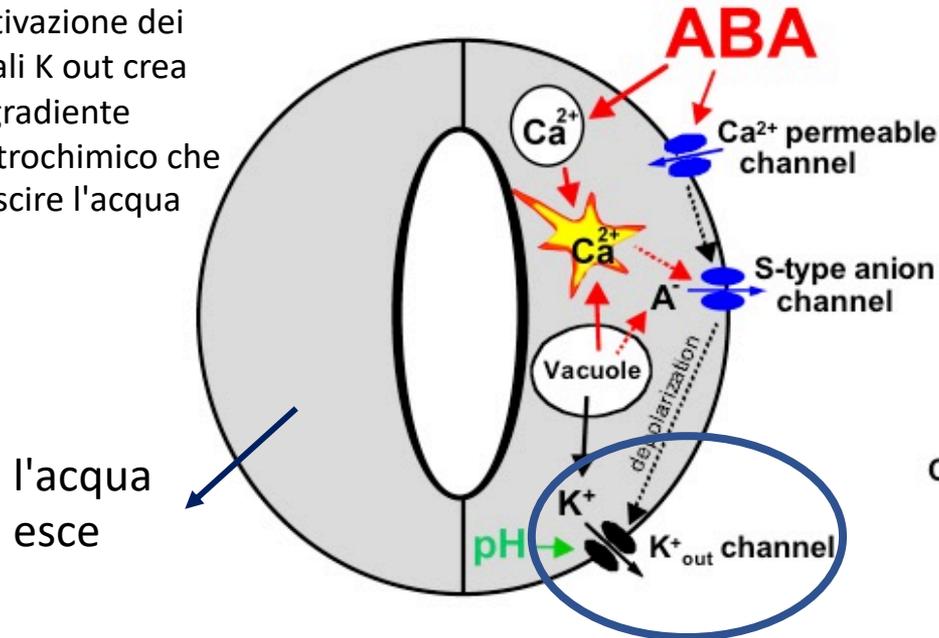


## In che modo lo stress idrico influisce sull'apertura stomatica?

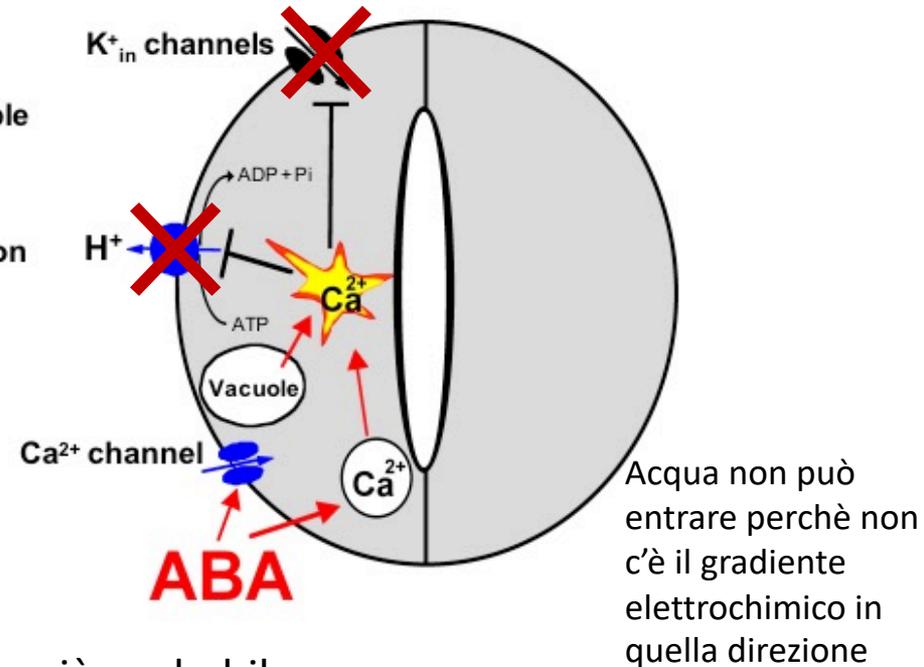
Una delle risposte più note allo stress idrico è la chiusura degli stomi: come viene trasmesso il segnale alle cellule di guardia?

### L'ABA media la chiusura stomatica

L'attivazione dei canali  $K^+$  out crea un gradiente elettrochimico che fa uscire l'acqua



### L'ABA inibisce l'apertura stomatica



L'acido abscissico (ABA) è considerato l'obiettivo più probabile.

- Prodotto in alte concentrazioni nelle radici, viene trasportato ai germogli e prende di mira le cellule di guardia per la chiusura.
- Si verifica il contrario di ciò che accade con la luce blu: una perdita di pressione di turgore quando l'acqua fuoriesce con conseguente restringimento delle cellule e lume ridotto.

# Conseguenze a breve termine dello stress idrico

## Cambiamenti fisiologici dovuti alla disidratazione

