CAPITOLO

16

Le piante: forma e funzioni

Una quercia non mangia la terra in cui affonda le radici: è fatta soprattutto di aria e di acqua, cucite insieme dalla luce.

OBIETTIVI

1. Riconoscere i tessuti vegetali e collegare la struttura di ciascuno alla sua funzione.
2. Descrivere la struttura primaria di radice, fusto e foglia e la crescita secondaria del fusto.
3. Spiegare l'assorbimento di acqua e sali, la salita della linfa grezza con la teoria della coesione–tensione e il trasporto nel floema con il modello del flusso di massa.
4. Descrivere gli effetti dei principali ormoni vegetali, i tropismi e il fotoperiodismo.
5. Descrivere la riproduzione delle angiosperme, dal polline e dal sacco embrionale alla doppia fecondazione, al seme e al frutto, e la propagazione vegetativa.

INDICE DEL CAPITOLO

16.1 I tessuti vegetali 2
16.2 La radice e il fusto 4
16.3 La foglia 7
16.4 Nutrizione e trasporto 10
16.5 Gli ormoni vegetali e le risposte all'ambiente 14
16.6 La riproduzione delle angiosperme 16

Scienze naturali 4 · Parte V · Coordinamento e riproduzione, dall'uomo alle piante · versione 1.0
Capitolo 16: Le piante: forma e funzioni · pagine 411–434 del volume completo · estratto per lo studio

Una quercia di cento anni pesa molte tonnellate, eppure il terreno in cui affonda le radici non è diminuito in modo apprezzabile. Da dove viene tutta quella materia? Come fa l'acqua a salire fino alla cima di un albero alto quanto un palazzo di trenta piani, senza alcuna pompa? Come «sa» una pianta da che parte c'è la luce, o in quale stagione deve fiorire? In questo capitolo, l'ultimo del volume, vedremo come le **angiosperme**, le piante con fiore, risolvono con i loro tessuti e i loro ormoni gli stessi problemi che il corpo umano risolve con i suoi apparati: procurarsi materia ed energia, trasportarla, coordinare le proprie parti, riprodursi.

DA RICORDARE

Richiamo · Le piante. In *Scienze naturali 2*, cap. 13, hai visto i grandi gruppi di piante (briofite, pteridofite, gimnosperme, angiosperme), l'alternanza di generazioni fra sporofito (2n) e gametofito (n), il fiore, il seme e il frutto, e una prima descrizione di radice, fusto e foglia; nel cap. 5 dello stesso volume, il bilancio complessivo della fotosintesi: $6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$, alimentata dall'energia della luce. Qui approfondiamo la struttura e il funzionamento delle angiosperme; le fasi della fotosintesi in dettaglio le studierai il prossimo anno.

16.1 I tessuti vegetali

Come nel corpo umano, anche in una pianta le cellule si organizzano in tessuti, ma con due differenze importanti. La prima: ogni cellula vegetale è chiusa in una parete di cellulosa, e la forma, lo spessore e la composizione di questa parete decidono gran parte delle proprietà di un tessuto. La seconda: una pianta cresce per tutta la vita, perché conserva gruppi di cellule che non smettono mai di dividersi.

16.1.1 I meristemi

I **meristemi** sono tessuti formati da cellule piccole, con pareti sottili e un grande nucleo, capaci di dividersi per mitosi; le cellule figlie in parte restano meristematiche, in parte si allungano e si differenziano in tutti gli altri tessuti. I **meristemi apicali**, all'apice delle radici e dei germogli, allungano la pianta: è la *crescita primaria*. I **meristemi laterali** sono cilindri sottili di cellule che corrono lungo il fusto e la radice delle piante legnose e ne aumentano lo spessore: è la *crescita secondaria*. Sono due: il **cambio cribro-vascolare**, che produce nuovi tessuti conduttori, e il **fellogeno** (o cambio subero-fellodermico), che produce il sughero.

16.1.2 I tessuti tegumentali

L'**epidermide** riveste le parti giovani della pianta: è di solito un solo strato di cellule vive, trasparenti e prive di cloroplasti, unite strettamente fra loro. Verso l'esterno producono la **cuticola**, uno strato di cutina e di cere impermeabile all'acqua, che limita l'evaporazione. Una superficie impermeabile, però, non lascerebbe entrare l'anidride carbonica necessaria alla fotosintesi: per questo l'epidermide è interrotta da migliaia di piccole aperture, gli **stomi**, ciascuno delimitato da due **cellule di guardia**, le sole cellule epidermiche con cloroplasti, che regolano l'apertura. L'epidermide porta spesso anche dei peli, che nella radice assorbono acqua e sulle foglie trattengono uno strato di aria umida.

Nei fusti e nelle radici che crescono in spessore l'epidermide si lacera e viene sostituita dal **sughero**, prodotto dal fellogeno: è formato da cellule morte, con pareti impregnate di suberina, una sostanza grassa impermeabile. Il sughero dei tappi si ricava dalla quercia da sughero (*Quercus suber*), che in Italia cresce soprattutto in Sardegna.

16.1.3 Parenchimi e tessuti meccanici

Il **parenchima** è il tessuto «di base» della pianta: cellule vive, con pareti sottili e un grande vacuolo, che svolgono il lavoro metabolico. Nelle foglie il parenchima ricco di cloroplasti, il **clorenchima**, fa la fotosintesi; nei tuberi, nei semi e nelle radici carnose il **parenchima di riserva** accumula amido, proteine o lipidi; nelle piante acquatiche l'*aerenchima*, con grandi spazi pieni d'aria, le fa galleggiare.

Due tessuti sostengono la pianta. Il **collenchima** è formato da cellule vive con pareti ispessite in modo irregolare, soprattutto negli angoli: è robusto ma flessibile, e sostiene gli organi giovani che stanno ancora crescendo; i «fili» del sedano contengono cordoni di collenchima. Lo **sclerenchima** è formato da cellule con pareti spesse e impregnate di lignina, che a maturità muoiono: rimane soltanto la parete, rigida e resistente. Sono sclerenchima le *fibre*, lunghe e sottili, che da millenni si filano per farne tessuti e corde (lino, canapa), e le *sclereidi*, corte e durissime, che formano il guscio delle noci e i granuli che senti masticando una pera.

16.1.4 I tessuti conduttori

Due tessuti formano il sistema di trasporto della pianta e corrono insieme, affiancati, nei **fasci cribro-vascolari**. Lo **xilema** trasporta l'acqua e i sali minerali dalle radici verso l'alto, la *linfa grezza*. Le sue cellule conduttrici sono le **tracheidi**, lunghe e affusolate, e gli elementi delle **trachee** (o vasi), più larghi, sovrapposti in colonne e collegati da pareti trasversali forate o scomparse. Entrambi a maturità sono *cellule morte*: restano tubi vuoti con pareti lignificate, che reggono senza schiacciarsi la forte tensione dell'acqua che sale. Il legno di un albero è xilema.

Il **floema** trasporta la *linfa elaborata*, una soluzione di zuccheri, soprattutto saccarosio, e di altre sostanze organiche prodotte dalla pianta. Le sue cellule conduttrici, gli *elementi cribrosi*, sono disposte in file a formare i **tubi cribrosi**; sono *vive*, ma a maturità perdono il nucleo e gran

parte degli organuli, così da lasciare libero il passaggio; le loro pareti trasversali sono le *placche cribrose*, forate come un setaccio (lat. *cribrum*, «setaccio»). Accanto a ogni elemento cribroso c'è una **cellula compagna**, con nucleo e molti mitocondri, collegata a esso da numerosi plasmodesmi: lo mantiene in vita e vi carica gli zuccheri.

COLLEGAMENTI

Latino e Greco · Le parole della pianta. *Stoma* viene dal greco στόμα, «bocca»; *xilema* da ξύλον, «legno»; *floema* da φλοιός, «corteccia», perché negli alberi il floema si trova appena sotto la corteccia.

Tabella 16.1 I principali tessuti delle angiosperme.

Tessuto	Cellule a maturità	Parete	Funzione principale
meristemi	vive, in divisione	sottile	formano tutti gli altri tessuti; crescita
epidermide	vive	sottile, con cuticola all'esterno	rivestimento, scambi attraverso gli stomi
sughero	morte	impregnata di suberina	rivestimento di fusti e radici legnosi
parenchima	vive	sottile	fotosintesi, riserva, aerazione
collenchima	vive	ispessita in modo irregolare	sostegno flessibile degli organi giovani
sclerenchima	morte	spessa, lignificata	sostegno rigido, protezione
xilema (tracheidi, trachee)	morte	lignificata	trasporto di acqua e sali
floema (tubi cribrosi)	vive, senza nucleo	sottile, con placche cribrose	trasporto di zuccheri

16.2 La radice e il fusto

16.2.1 La radice

La radice ancora la pianta e assorbe acqua e sali. Il suo apice (Figura 16.1, a) è protetto dalla **cuffia**, un cappuccio di cellule che si consumano strisciando fra le particelle del suolo e vengono continuamente rimpiazzate; secernono una mucillagine che lubrifica il cammino, e alcune contengono granuli di amido che si depositano verso il basso e permettono alla radice di percepire la gravità. Subito dietro la cuffia c'è la **zona meristematica**, dove le cellule si dividono; poi

la **zona di distensione**, dove le cellule si allungano molte volte e spingono l'apice in avanti nel terreno; infine la **zona pilifera**, dove le cellule si differenziano e l'epidermide forma i peli radicali, che vivono pochi giorni e vengono rinnovati man mano che la radice avanza.

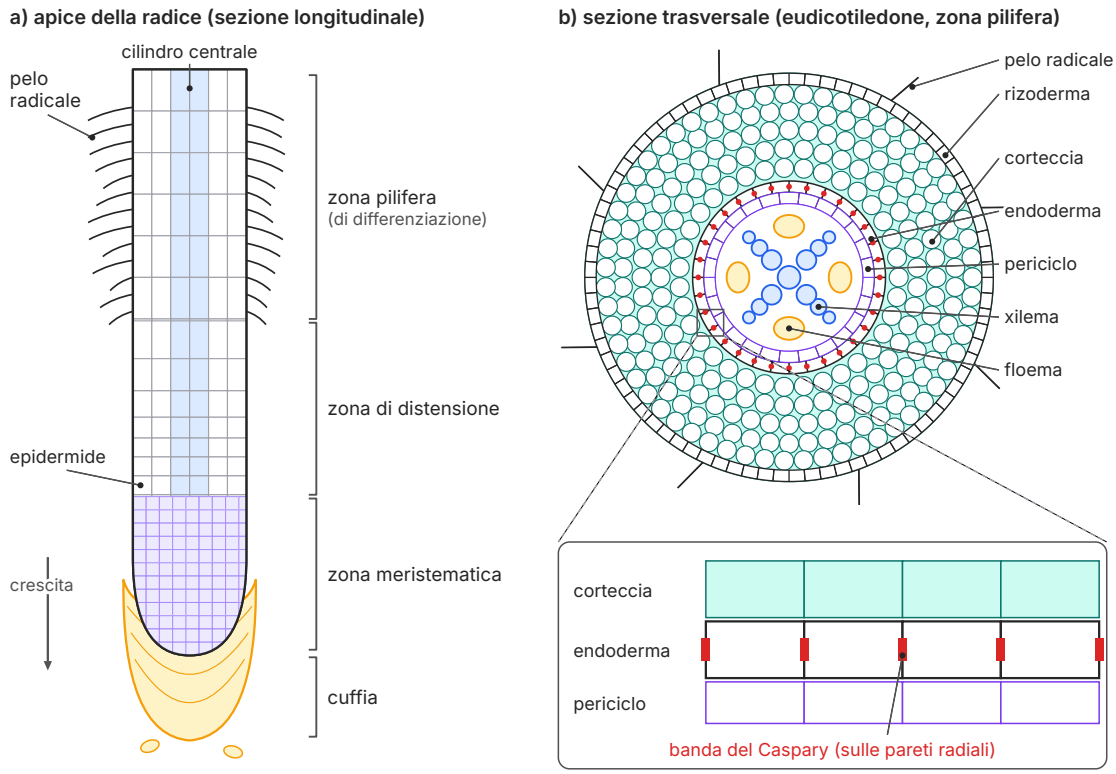


Figura 16.1 La radice di un'eudicotiledone (schemi non in scala). a) L'apice in sezione longitudinale con le sue zone: la cuffia avvolge l'apice; le cellule si dividono nella zona meristematica, si allungano in quella di distensione e si differenziano nella zona pilifera. b) La struttura primaria in sezione trasversale: dall'esterno, rizoderma con i peli radicali, corteccia, endoderma, periciclo e, al centro, lo xilema disposto a stella con il floema fra i suoi bracci. Nel riquadro, ingrandite, alcune cellule dell'endoderma con la banda del Caspary, in rosso, sulle pareti radiali.

In sezione trasversale (Figura 16.1, b) la radice giovane mostra la sua *struttura primaria*. All'esterno c'è il **rizoderma**, l'epidermide della radice, con i peli radicali; poi una larga **corteccia** di parenchima, spesso ricca di amido. Lo strato più interno della corteccia è l'**endoderma**, un anello di cellule strettamente unite; le loro pareti radiali e trasversali sono attraversate da una fascia impregnata di suberina e di lignina, impermeabile all'acqua, la **banda del Caspary**, che vedremo all'opera nel trasporto. Dentro l'endoderma c'è il **cilindro centrale**: lo circonda il **periciclo**, uno strato di cellule che conservano la capacità di dividersi e da cui nascono le radici laterali; all'interno, nelle eudicotiledoni, lo xilema forma una stella e il floema occupa gli spazi fra i bracci.

Le eudicotiledoni hanno di solito una **radice fittonante**, con una radice principale robusta da cui partono radici laterali più sottili: è il caso del tarassaco e della carota, in cui il fittone accumula riserve. Le monocotiledoni, come il grano e il mais, hanno una **radice fascicolata**, un ciuffo di radici sottili di calibro simile, che trattiene bene il terreno.

16.2.2 Il fusto

Il fusto porta le foglie verso la luce e collega le radici agli organi aerei. Lungo il fusto si alternano i *nodi*, dove si inseriscono le foglie, e gli *internodi*; all'ascella di ogni foglia c'è una gemma, che può dare un ramo o un fiore. Nella struttura primaria (Figura 16.2) il fusto è rivestito dall'epidermide, sotto la quale c'è una corteccia di parenchima e collenchima; i fasci cribro-vascolari hanno sempre lo xilema rivolto verso l'interno e il floema verso l'esterno. Nelle **eudicotiledoni** i fasci sono disposti in un anello che separa la corteccia dal *midollo* centrale, e in ogni fascio fra xilema e floema resta uno strato di cambio. Nelle **monocotiledoni** i fasci sono sparsi in tutto il fusto e non hanno cambio: per questo, di regola, il fusto delle monocotiledoni non cresce in spessore come quello degli alberi.

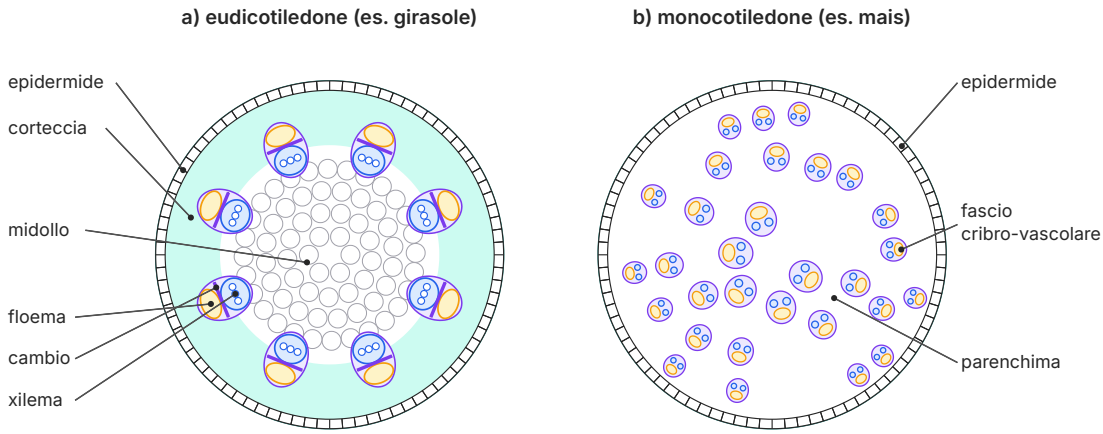


Figura 16.2 Il fusto in sezione trasversale, struttura primaria (schemi non in scala). a) Eudicotiledone: i fasci cribro-vascolari formano un anello fra la corteccia e il midollo; in ogni fascio una linea di cambio separa lo xilema, interno, dal floema, esterno. b) Monocotiledone: i fasci, circondati da una guaina, sono sparsi nel parenchima e non hanno cambio.

16.2.3 La crescita secondaria

Negli alberi e negli arbusti, già nel primo anno le cellule del cambio dei fasci si collegano fra loro attraverso il parenchima che li separa e formano un cilindro continuo, il cambio cribro-vascolare. Questo produce ogni anno **xilema secondario** verso l'interno e **floema secondario** verso l'esterno. Lo xilema secondario si accumula e diventa il legno; il floema secondario, sotti-

le e schiacciato dalla crescita, si rinnova di continuo. Più all'esterno il fellogeno forma il sughero. Ciò che nel linguaggio comune chiamiamo «corteccia» è tutto ciò che sta fuori dal cambio: floema, eventuali resti della corteccia primaria e sughero.

Come hai visto in *Scienze naturali 2*, cap. 13, nei climi con stagioni marcate il cambio forma in primavera cellule grandi e in estate cellule piccole con pareti spesse: su un tronco tagliato si contano così gli **anelli annuali**, e la dendrocronologia usa le loro sequenze per datare il legno e ricostruire i climi passati. Soltanto gli anelli più esterni, l'*alburno*, trasportano ancora acqua; quelli interni, il *durame*, servono da sostegno.

16.2.4 I fusti modificati

Molti fusti hanno forme che non fanno pensare a un fusto. Il **tubero** della patata è un fusto sotterraneo ingrossato, pieno di parenchima di riserva: i suoi «occhi» sono gemme, da cui nascono nuovi germogli. Il **rizoma** è un fusto che cresce orizzontale sotto terra, come nello zenzero e nell'iris. Il **bulbo** della cipolla e dell'aglio è un fusto cortissimo, un disco alla base, che porta foglie carnose piene di riserve.

> **ERRORE FREQUENTE**
> **«La patata è una radice».** La patata è un fusto: porta gemme disposte a spirale, e se la lasci alla luce diventa verde, perché il suo parenchima forma cloroplasti. Sono invece radici la carota, la barbabietola e il ravanello, che non hanno gemme. Per decidere che organo è una struttura non conta la posizione, sopra o sotto terra, ma la sua costruzione.

16.3 La foglia

16.3.1 L'anatomia della foglia

La foglia è l'organo della fotosintesi. Una lamina sottile e larga offre alla luce una grande superficie, e ogni cellula fotosintetica è a pochi decimi di millimetro dall'aria e da una nervatura. In sezione (Figura 16.3) si incontrano, dall'alto: la cuticola e l'**epidermide superiore**, trasparente; il **mesofillo a palizzata**, uno o due strati di cellule allungate e fitte, piene di cloroplasti, che ricevono la luce più intensa; il **mesofillo lacunoso**, con cellule tondeggianti separate da ampi spazi pieni d'aria, in cui i gas diffondono fino agli stomi; l'**epidermide inferiore**, con la sua cuticola. Nella maggior parte delle foglie delle eudicotiledoni gli stomi sono molto più numerosi sulla pagina inferiore, che è in ombra e si scalda meno: così si perde meno acqua.

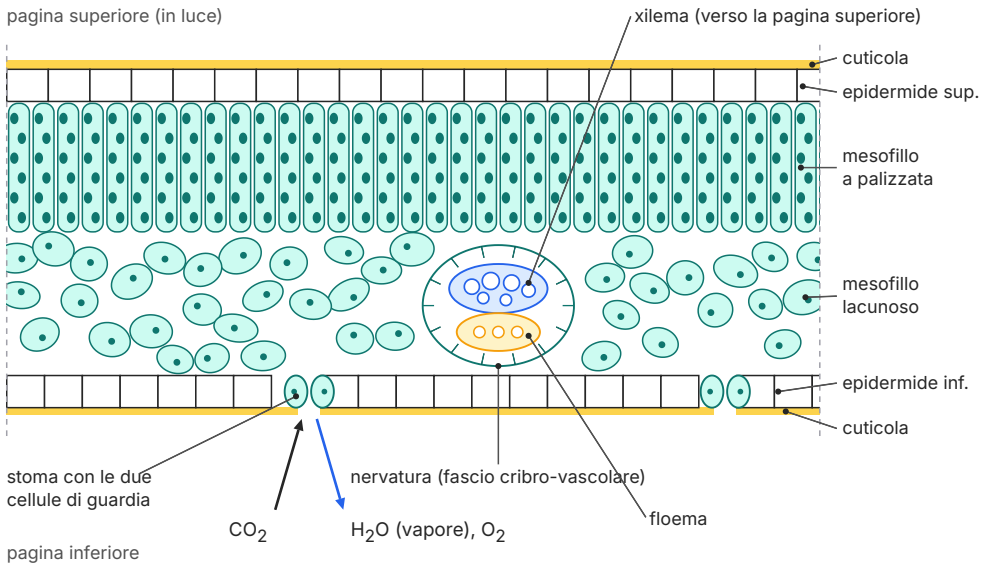


Figura 16.3 Sezione trasversale di una foglia di eudicotiledone (schema non in scala). Il mesofillo a palizzata, sotto l'epidermide superiore, contiene la maggior parte dei cloroplasti; quello lacunoso lascia ampi spazi pieni d'aria che comunicano con l'esterno attraverso gli stomi, quasi tutti sulla pagina inferiore. Nella nervatura lo xilema è rivolto verso la pagina superiore e il floema verso quella inferiore. Le frecce indicano gli scambi di gas attraverso lo stoma durante la fotosintesi.

Le **nervature** sono fasci cribro-vascolari, avvolti da una guaina di cellule. In ogni nervatura lo xilema è rivolto verso la pagina superiore e il floema verso quella inferiore: la nervatura è la continuazione di un fascio del fusto, nel quale lo xilema guarda verso il centro, e il lato della foglia rivolto verso il fusto è proprio la pagina superiore.

16.3.2 Gli stomi

Lo stoma è una valvola che la pianta apre e chiude continuamente (Figura 16.4). Quando c'è luce e acqua a sufficienza, le cellule di guardia pompano al loro interno ioni K^+ (accompagnati da anioni); la concentrazione dei soluti cresce, l'acqua entra per osmosi e le cellule si gonfiano. Le loro pareti non sono uniformi: la parete rivolta verso l'apertura, l'*ostiolo*, è più spessa, e microfibrille di cellulosa disposte a raggiera impediscono alle cellule di allargarsi. Gonfiandosi, quindi, le cellule di guardia si allungano e si incurvano, e l'ostiolo si apre. Al buio, o quando la pianta perde troppa acqua, gli ioni K^+ escono, l'acqua li segue, le cellule di guardia si afflosciano e lo stoma si chiude.

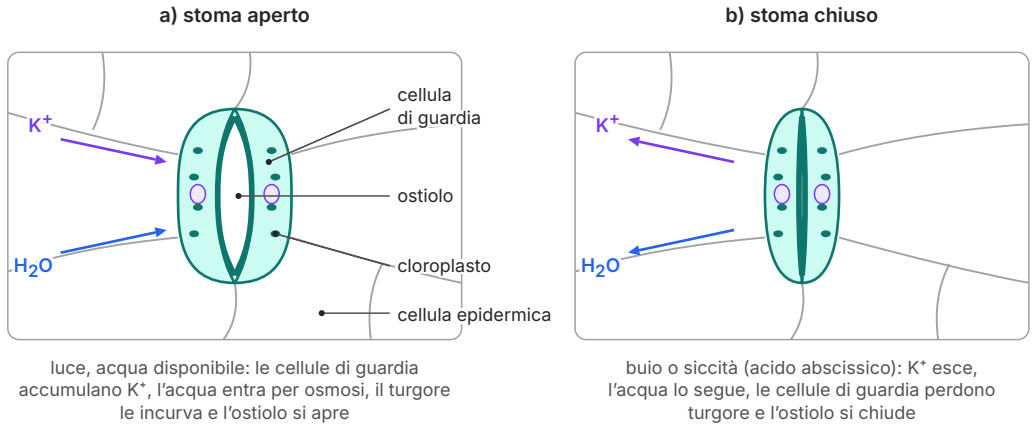


Figura 16.4 Uno stoma visto dalla superficie della foglia (schema non in scala). a) Aperto: le cellule di guardia hanno accumulato ioni K^+ e acqua e, turgide, si incurvano allontanandosi l'una dall'altra. b) Chiuso: K^+ e acqua sono usciti e le cellule di guardia, meno turgide, si accostano. Le cellule di guardia, a differenza delle altre cellule epidermiche, contengono cloroplasti.

Lo stoma risolve un compromesso: per fare la fotosintesi la foglia deve far entrare la CO_2, ma attraverso la stessa apertura esce vapore acqueo, molto più di quanta CO_2 entri. In caso di siccità le radici e le foglie producono acido abscissico, un ormone (vedi il paragrafo sugli ormoni vegetali) che fa chiudere gli stomi: la pianta smette quasi di fare la fotosintesi, ma salva la sua acqua.

ESEMPIO SVOLTO

Quanti stomi per millimetro quadrato?

Problema. Al microscopio, con un campo visivo circolare di 0,45 mm di diametro, su una replica dell'epidermide inferiore di una foglia si contano 36 stomi; su una replica dell'epidermide superiore della stessa foglia, nello stesso campo, se ne contano 4. Calcola la densità degli stomi sulle due pagine.

Soluzione. L'area del campo è quella di un cerchio di raggio 0,225 mm: $A = \pi r^2 = 3{,}14 \times (0{,}225\ \text{mm})^2 = 0{,}159\ \text{mm}^2$. Pagina inferiore: $36 / 0{,}159\ \text{mm}^2 \approx 2{,}3 \times 10^2$ stomi/mm^2. Pagina superiore: $4 / 0{,}159\ \text{mm}^2 \approx 25$ stomi/mm^2, circa nove volte meno. Un conteggio su un solo campo è poco affidabile: in laboratorio si contano più campi e se ne fa la media.

16.3.3 Foglie adattate all'ambiente

La forma della foglia rivela l'ambiente in cui la pianta vive. Le **xerofite**, adattate ai climi aridi, riducono le perdite d'acqua con una cuticola spessa (olivo, leccio), foglie piccole o coriacee, stomi infossati in cavità protette da peli, dove l'aria resta umida (oleandro). Nei cactus e nel fico

d'India le foglie sono ridotte a spine e la fotosintesi è affidata a fusti carnosi che accumulano acqua. Le **idrofite**, piante d'acqua, hanno il problema opposto: nella ninfea, le cui foglie galleggiano, gli stomi si trovano sulla pagina superiore, l'unica a contatto con l'aria, e un ampio aerenchima tiene a galla la lamina; le foglie sommerse non hanno stomi.

ESPERIENZA DI LABORATORIO

Contare gli stomi con lo smalto per unghie

Obiettivo. Confrontare la densità degli stomi sulla pagina superiore e su quella inferiore di foglie di specie diverse.

Materiale. Foglie fresche di due o tre specie (per esempio geranio, alloro, una graminacea), smalto per unghie trasparente, nastro adesivo trasparente, vetrini portaoggetti, microscopio ottico, pennarello.

Procedimento. 1) Stendi un sottile strato di smalto su un'area di circa 1 cm^2 di ciascuna pagina della foglia e lascialo asciugare per alcuni minuti. 2) Appoggia sopra lo smalto un pezzo di nastro adesivo, premi e staccalo: porterà con sé la pellicola di smalto, che è il calco dell'epidermide. 3) Incolla il nastro su un vetrino e scrivi specie e pagina. 4) Osserva prima a basso ingrandimento, poi all'ingrandimento in cui il diametro del campo visivo è noto (te lo indica l'insegnante, per esempio 0,45 mm). 5) Conta gli stomi in almeno tre campi per ogni pagina, calcola la media e la densità per mm^2.

Sicurezza. Lo smalto contiene solventi infiammabili e volatili: si usa in un'aula ben aerata, lontano da fiamme e fonti di calore, richiudendo subito la boccetta; non si inalano i vapori. Si maneggiano i vetrini con cura; le foglie si raccolgono da piante note e non tossiche, e alla fine ci si lavano le mani.

Risultato atteso. Nelle foglie di eudicotiledoni come il geranio e l'alloro gli stomi sono molto più numerosi sulla pagina inferiore, o presenti solo lì; nelle graminacee, con le foglie erette che ricevono luce su entrambi i lati, la densità è simile sulle due pagine.

Domande. 1) Perché è necessario contare più campi? 2) Quale vantaggio ha una pianta ad avere gli stomi soprattutto sulla pagina inferiore? 3) Come ti aspetti che sia la densità degli stomi sulle due pagine di una foglia di ninfea?

16.4 Nutrizione e trasporto

16.4.1 Acqua e sali dal suolo

Le cellule della radice contengono più soluti dell'acqua del suolo: l'acqua vi entra quindi per osmosi (*Scienze naturali 2*, cap. 4), soprattutto attraverso i peli radicali, che moltiplicano la superficie di assorbimento. Gli ioni entrano spesso per trasporto attivo. Dal rizoderma al cilindro centrale l'acqua può seguire due strade (Figura 16.5, b). Nella **via apoplastica** si muove fuori dalle cellule, imbevendo le pareti di cellulosa e gli spazi fra le cellule, senza attraversare mem-

brane. Nella **via simplastica** entra in una cellula e passa da una cellula all'altra attraverso i plasmodesmi, i canali che uniscono i citoplasmi di cellule vicine.

Arrivata all'endoderma, l'acqua della via apoplastica trova sbarrata la strada dalla banda del Caspary: per proseguire deve attraversare la membrana plasmatica di una cellula endodermica. Questa membrana, con le sue proteine di trasporto, decide quali ioni passano e quali no: l'endoderma è il «posto di controllo» all'ingresso dello xilema.

Se l'acqua del suolo diventa più concentrata del contenuto delle cellule, per esempio dopo un'irrigazione con acqua salata o una dose eccessiva di concime, l'osmosi si inverte: l'acqua esce dalle radici e la pianta appassisce anche in un terreno bagnato.

16.4.2 I nutrienti minerali

Oltre a carbonio, ossigeno e idrogeno, che ricava da CO_2 e acqua, una pianta ha bisogno di elementi minerali che assorbe dal suolo come ioni. I **macronutrienti**, necessari in quantità relativamente grandi, sono azoto (per proteine, acidi nucleici e clorofilla), fosforo (acidi nucleici, ATP, fosfolipidi), potassio (equilibrio osmotico, stomi), calcio (pareti e membrane), magnesio (l'atomo al centro della clorofilla) e zolfo (alcuni amminoacidi). I **micronutrienti**, come ferro, manganese, zinco, rame, boro e molibdeno, servono in tracce, spesso negli enzimi. Senza abbastanza azoto o magnesio le foglie ingialliscono (*clorosi*).

Le coltivazioni impoveriscono il suolo, e i **fertilizzanti** restituiscono soprattutto azoto, fosforo e potassio (i concimi NPK); l'ammoniaca da cui deriva gran parte dei concimi azotati si produce con il processo Haber–Bosch (vedi cap. 4). Molte piante ricevono aiuto da altri organismi (*Scienze naturali 2*, cap. 12): con le **micorrize**, le ife di un fungo si estendono nel suolo ben oltre le radici e cedono acqua, fosfati e altri ioni in cambio di zuccheri; nelle leguminose (fagiolo, pisello, erba medica, trifoglio) le radici formano **noduli** abitati da batteri del genere *Rhizobium*, che con l'enzima nitrogenasi trasformano l'azoto atmosferico, N_2, in ammoniaca utilizzabile dalla pianta. Per questo da secoli si alternano ai cereali nelle rotazioni agrarie.

COLLEGAMENTI

Ambiente · Concimi, acque e impollinatori (Agenda 2030, obiettivi 6 e 15). L'azoto e il fosforo dei concimi che le piante non assorbono vengono dilavati dalla pioggia fino ai fiumi, ai laghi e al mare. Lì fanno crescere in modo eccessivo alghe e cianobatteri; quando questi muoiono, la loro decomposizione consuma l'ossigeno disciolto e i pesci muoiono: è l'*eutrofizzazione*. Concimare nella quantità e nel momento giusti, lasciare fasce di vegetazione lungo i corsi d'acqua e coltivare leguminose sono modi per ridurla. L'obiettivo 15 dell'Agenda 2030, «La vita sulla Terra», riguarda anche gli insetti impollinatori, minacciati dalla perdita di habitat, dai pesticidi e dalle malattie: secondo la valutazione dell'IPBES (2016), più del 75 % dei principali tipi di colture alimentari del mondo trae beneficio, almeno in parte, dall'impollinazione da parte di animali.

16.4.3 La salita della linfa grezza

Un albero perde continuamente acqua dalle foglie sotto forma di vapore, attraverso gli stomi: è la **traspirazione**. In una pianta ben irrigata oltre il 90 % dell'acqua assorbita dalle radici se ne va così; soltanto una piccola parte resta nelle cellule o entra nella fotosintesi. Proprio la traspirazione è il motore che solleva l'acqua lungo lo xilema, secondo la **teoria della coesione–tensione**, proposta nel 1894–1895 da due scienziati irlandesi, il botanico Henry Dixon e il fisico John Joly.

Nella foglia l'acqua evapora dalle pareti umide delle cellule del mesofillo negli spazi aeriferi, e da lì esce dagli stomi. Le pareti la rimpiazzano richiamandola dalle cellule vicine, e queste dalle terminazioni dello xilema: nella colonna d'acqua dello xilema si crea così una *tensione*, cioè una pressione minore di quella atmosferica, che tira l'acqua verso l'alto. La colonna non si spezza grazie alla **coesione** fra le molecole d'acqua, unite da legami a idrogeno (vedi *Scienze naturali 3*, cap. 7), e alla **adesione** dell'acqua alle pareti dei vasi. La pianta non spende energia per sollevare l'acqua: la fornisce il Sole, che la fa evaporare. Le pareti lignificate di tracheidi e trachee impediscono ai vasi di schiacciarsi sotto la tensione.

La pressione atmosferica, da sola, potrebbe spingere l'acqua in un tubo vuoto soltanto fino a circa 10 m; alcune sequoie della California superano i 110 m. Anche la *pressione radicale*, che nasce quando le radici caricano ioni nello xilema e l'acqua li segue, è troppo debole per sollevare l'acqua fino alla cima di un albero.

ESEMPIO SVOLTO

Che tensione serve per arrivare in cima?

Problema. In Fisica impari che una colonna di liquido di densità ρ e altezza h esercita alla base una pressione $p = \rho g h$. Calcola la differenza di pressione necessaria soltanto per sostenere una colonna d'acqua alta 110 m ($\rho = 1000\ \text{kg/m}^3$, $g = 9{,}81\ \text{m/s}^2$) e confrontala con la pressione atmosferica (101 325 Pa).

Soluzione. $p = 1000\ \text{kg/m}^3 \times 9{,}81\ \text{m/s}^2 \times 110\ \text{m} = 1{,}08 \times 10^6\ \text{Pa}$, cioè circa 1,1 MPa, più di dieci volte la pressione atmosferica. Nessuna «spinta» dal basso basterebbe: l'acqua deve essere tirata dall'alto, e nella realtà la tensione è ancora maggiore, perché occorre vincere anche l'attrito dell'acqua nei vasi.

16.4.4 Il trasporto nel floema

Il floema porta la linfa elaborata dalle **sorgenti**, gli organi che producono zuccheri o li liberano dalle riserve, ai **pozzi**, gli organi che li consumano o li accumulano (Figura 16.5, a). Una foglia matura è una sorgente; le radici, gli apici in crescita, i frutti e i semi in formazione sono pozzi. Lo stesso organo può cambiare ruolo con le stagioni: in estate il tubero della patata si riempie

di amido ed è un pozzo; in primavera, quando germoglia, diventa una sorgente. Nel floema, quindi, la linfa scorre verso l'alto o verso il basso a seconda di dove si trovano sorgenti e pozzi.

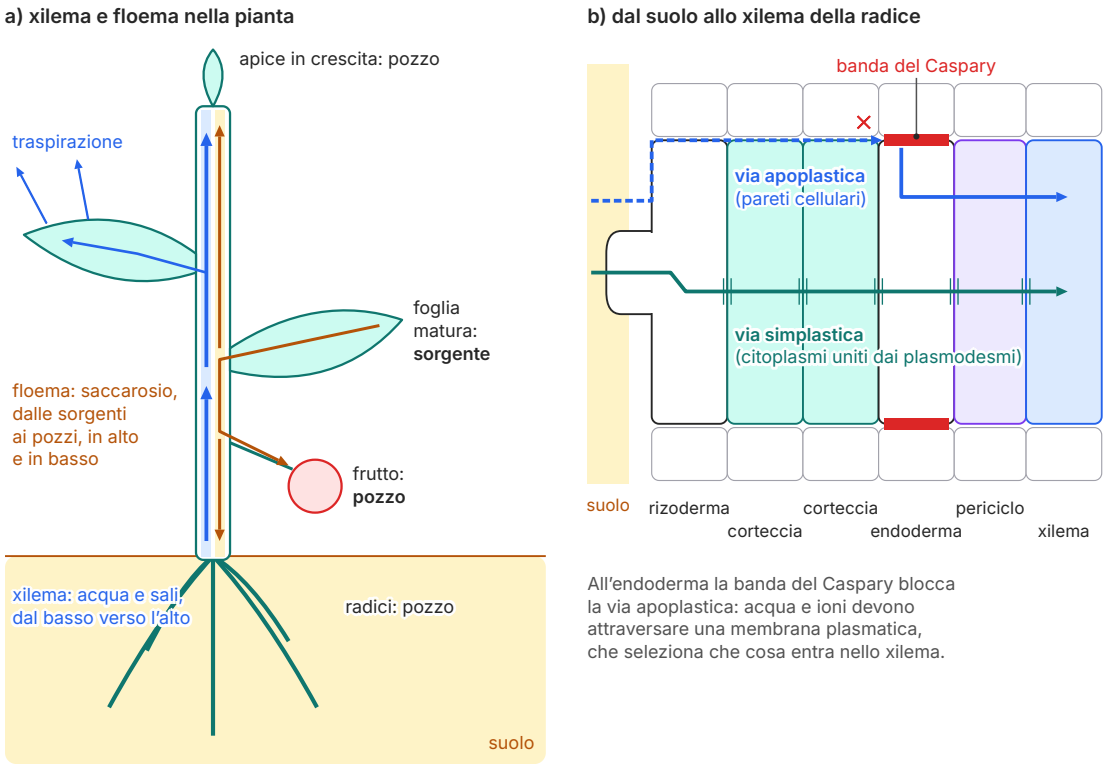


Figura 16.5 Il trasporto nella pianta (schemi non in scala). a) Nello xilema (in blu) l'acqua con i sali sale dalle radici alle foglie, da cui esce con la traspirazione; nel floema (frecce color ambra) la linfa elaborata va dalle sorgenti, come una foglia matura, ai pozzi: l'apice in crescita, i frutti, le radici. b) Le due vie dell'acqua nella radice: la via apoplastica, lungo le pareti, è interrotta all'endoderma dalla banda del Caspary e l'acqua deve entrare in una cellula; la via simplastica passa da un citoplasma all'altro attraverso i plasmodesmi.

Il meccanismo più accettato è il modello del **flusso di massa** (o flusso da pressione), proposto dal botanico tedesco Ernst Münch nel 1930. Nella sorgente le cellule compagne caricano attivamente il saccarosio nei tubi cribrosi; la concentrazione dei soluti aumenta, l'acqua entra per osmosi dallo xilema vicino e la pressione nel tubo cresce. Nel pozzo lo zucchero viene scaricato e consumato o trasformato in amido; l'acqua esce e la pressione cala. La linfa scorre quindi in massa, come in un tubo da giardino, dalla zona a pressione alta a quella a pressione bassa.

ERRORE FREQUENTE

«La pianta si nutre di terra». Nel Seicento il medico fiammingo Jan Baptist van Helmont coltivò per cinque anni un salice in un vaso di terra pesata, dandogli solo acqua: l'albero aumentò di molti chili, la terra perse appena qualche decina di grammi. Ne concluse che la pianta era fatta d'acqua: aveva ragione a metà. Oggi sappiamo che la massa secca di una pianta è formata per oltre il 90 % da carbonio, ossigeno e idrogeno, che vengono dalla CO_2 dell'aria (fissata con la fotosintesi) e dall'acqua; i minerali del suolo sono pochi punti percentuali. Il legno di un albero è, in gran parte, anidride carbonica trasformata.

ESEMPIO SVOLTO

Quanta anidride carbonica c'è in un chilo di zucchero?

Problema. Quanta CO_2 deve fissare una pianta per produrre 1,0 kg di glucosio? Usa le masse atomiche della Tabella B.1 (C 12,01; H 1,008; O 16,00).

Soluzione. Dal bilancio della fotosintesi, 6 mol di CO_2 danno 1 mol di glucosio. $M(CO_2)$ = 44,01 g/mol; $M(C_6H_{12}O_6)$ = 180,16 g/mol. Il rapporto fra le masse è (6 × 44,01) / 180,16 = 1,466: per 1,0 kg di glucosio servono quindi circa 1,5 kg di CO_2. La massa del prodotto è minore di quella della CO_2 perché, nella reazione, parte dell'ossigeno viene liberata come O_2.

16.5 Gli ormoni vegetali e le risposte all'ambiente

16.5.1 Gli ormoni vegetali

Una pianta coordina la crescita delle sue parti e le adatta all'ambiente con gli **ormoni vegetali** (o fitormoni): sostanze prodotte in piccolissime quantità, che agiscono sulle cellule stesse che le producono o vengono trasportate ad altri organi. A differenza degli ormoni animali (vedi cap. 13) non sono prodotti da ghiandole, e lo stesso ormone ha effetti diversi secondo il tessuto, la concentrazione e gli altri ormoni presenti. Ne esistono cinque gruppi classici (Tabella 16.2).

Le **auxine**, la principale delle quali è l'acido indolacetico, si formano negli apici dei germogli e nelle foglie giovani e scendono verso il basso. Fanno allungare le cellule rendendo le loro pareti più estensibili; mantengono la *dominanza apicale*, cioè inibiscono lo sviluppo delle gemme laterali: per questo, se si cima il basilico togliendone l'apice, la pianta si ramifica e diventa più folta. In dosi opportune stimolano la formazione di radici, e si usano per far radicare le talee. Le **gibberelline** fanno allungare i fusti (molte varietà nane di cereali ne producono poche o rispondono poco) e, nei semi che germinano, inducono la produzione degli enzimi che demoliscono l'amido delle riserve: è ciò che accade nell'orzo che germina per diventare malto. Le **citochinine** stimolano la divisione cellulare e ritardano l'invecchiamento delle foglie; nelle colture di tessuti, un rapporto alto fra citochinine e auxine fa formare germogli, un rapporto basso fa

formare radici. L'**acido abscissico** è l'ormone dello stress: fa chiudere gli stomi durante la siccità e mantiene in dormienza i semi finché le condizioni non sono favorevoli. L'**etilene**, C_2H_4, è un gas: accelera la maturazione di frutti come banane, mele, kiwi e pomodori e favorisce la caduta delle foglie. Poiché un frutto maturo ne libera, «una mela matura fa maturare le altre».

Tabella 16.2 I cinque gruppi classici di ormoni vegetali.

Ormone	Dove si forma soprattutto	Effetti principali	Un'applicazione
auxine	apici dei germogli, foglie giovani	allungamento cellulare, fototropismo, dominanza apicale, radici avventizie	polveri radicanti per talee
gibberelline	foglie giovani, semi	allungamento del fusto, germinazione dei semi	produzione del malto
citochinine	apici delle radici	divisione cellulare, ritardo dell'invecchiamento	colture di tessuti in laboratorio
acido abscissico	foglie, radici, semi	chiusura degli stomi nella siccità, dormienza dei semi	—
etilene	frutti in maturazione, tessuti feriti o invecchiati	maturazione dei frutti, caduta delle foglie	maturazione controllata delle banane

16.5.2 I tropismi

Un **tropismo** è una crescita orientata in risposta a uno stimolo che proviene da una direzione: verso lo stimolo è positivo, in senso opposto negativo. Nel **fototropismo** i germogli si piegano verso la luce. Nel 1880 Charles Darwin e il figlio Francis studiarono i coleottili, le guaine che proteggono la prima foglia delle graminacee che germinano: un coleottile illuminato da un lato si piega verso la luce, ma non lo fa se se ne copre l'apice con un cappuccio opaco, o se l'apice viene tagliato; lo fa invece se si copre la parte che si incurva, lasciando libero l'apice. Conclusero che l'apice percepisce la luce e trasmette «un'influenza» alla zona sottostante. Nel 1928 Frits Went dimostrò che questa influenza è una sostanza chimica: raccolse in un blocchetto di gelatina d'agar ciò che diffondeva da apici tagliati e, appoggiando il blocchetto su un lato di un coleottile decapitato, lo fece incurvare verso il lato opposto a quello del blocchetto. Quella sostanza fu poi chiamata auxina. Oggi sappiamo che la luce laterale fa spostare l'auxina verso il lato in ombra, le cui cellule si allungano di più: il germoglio si incurva così verso la luce.

Nel **gravitropismo** il fusto cresce verso l'alto (negativo) e la radice verso il basso (positivo); nella cuffia la gravità viene percepita dai granuli di amido che si depositano sul fondo delle cellule. Nel **tigmotropismo** una pianta risponde al contatto: i viticci della vite e del pisello si avvolgono intorno ai sostegni che toccano.

16.5.3 Il fotoperiodismo

Molte piante fioriscono in una stagione precisa perché misurano la durata del giorno e della notte: è il **fotoperiodismo**. Le piante **brevidiurne**, come il crisantemo e la stella di Natale, fioriscono quando le notti sono più lunghe di una durata critica, cioè in autunno e in inverno; le **longidiurne**, come lo spinacio e il frumento, quando le notti sono più brevi di una durata critica, cioè in primavera e in estate; le **neutrodiurne**, come il pomodoro, fioriscono indipendentemente dalla durata del giorno. Il recettore che permette alla pianta di «misurare» la luce è il **fitocromo**, un pigmento proteico che esiste in due forme e passa dall'una all'altra assorbendo luce rossa o rossa lontana.

> **ERRORE FREQUENTE**
> **«Conta la durata del giorno».** Il nome «brevidiurna» trae in inganno: ciò che la pianta misura è la durata del *buio ininterrotto*. Se la notte lunga di una pianta brevidiurna viene interrotta anche solo da un breve lampo di luce, la pianta non fiorisce, perché nessuno dei due tratti di buio supera la durata critica; se invece si interrompe con un periodo di buio il giorno, la fioritura non cambia. Una pianta brevidiurna andrebbe chiamata, più precisamente, «a notte lunga».

16.6 La riproduzione delle angiosperme

16.6.1 Il fiore

Il fiore (Figura 16.6, a) è un germoglio corto, le cui foglie modificate sono disposte in cerchi su un asse allargato, il *ricettacolo*. Dall'esterno verso l'interno: il **calice**, formato dai sepali; la **corolla**, formata dai petali; gli **stami**, ciascuno formato da un filamento e da un'antera, dove si produce il polline; al centro, uno o più **carpelli**, le foglie fertili che portano gli ovuli. Ogni carpello ha uno **stimma**, che riceve il polline, uno **stilo** e un **ovario** che racchiude gli ovuli; spesso più carpelli sono saldati in un'unica struttura, il *pistillo* (*Scienze naturali 2*, cap. 13).

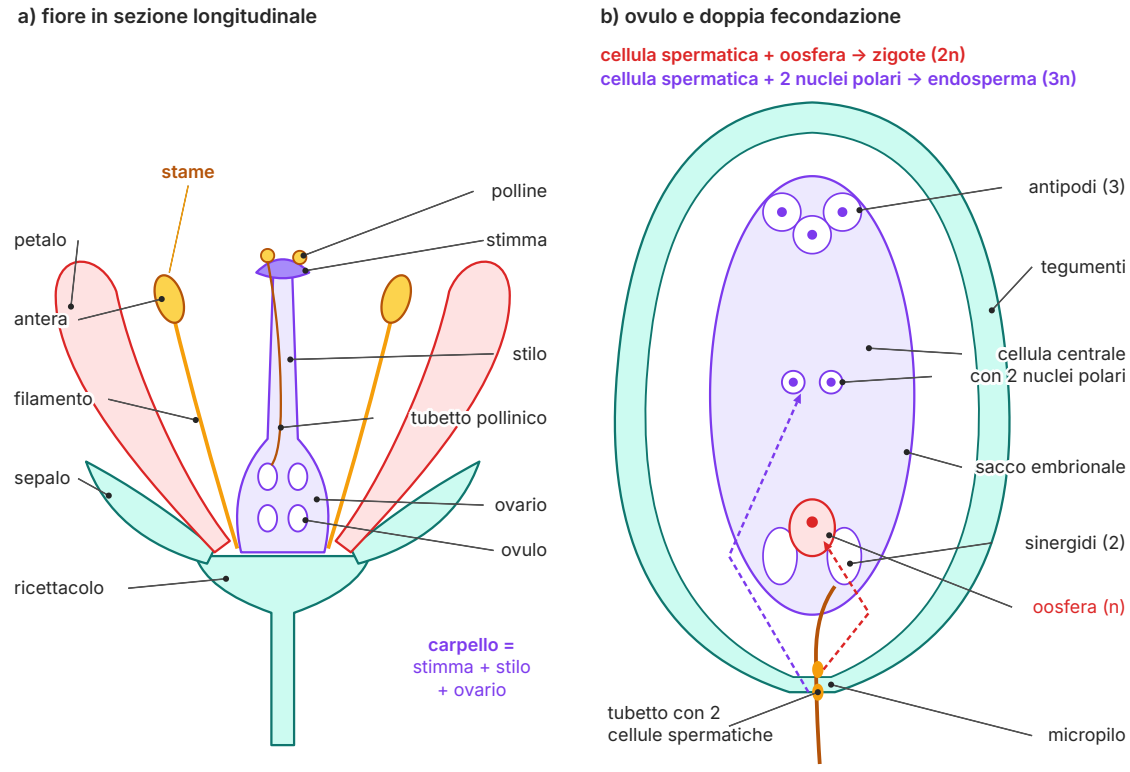


Figura 16.6 Il fiore e la doppia fecondazione (schemi non in scala). a) Un fiore in sezione longitudinale: sepali, petali, stami con filamento e antera, carpello con stimma, stilo e ovario; un granulo pollinico germinato sullo stimma ha formato il tubetto pollinico, che scende lungo lo stilo fino a un ovulo. b) Un ovulo con il sacco embrionale (7 cellule, 8 nuclei): all'estremità del micropilo l'oosfera fra le due sinergidi, al centro la cellula centrale con i due nuclei polari, all'estremità opposta le tre antipodi. Il tubetto pollinico entra dal micropilo e libera due cellule spermatiche: una feconda l'oosfera, l'altra si unisce ai due nuclei polari.

16.6.2 Il polline e il sacco embrionale

Nelle angiosperme i gametofiti, la generazione aploide del ciclo, sono microscopici e vivono dentro lo sporofito. Nelle antere, ogni cellula madre diploide va incontro alla meiosi e forma quattro microspore aploidi; ciascuna si divide per mitosi e diventa un **granulo pollinico**, il gametofito maschile, con due cellule: la *cellula del tubetto* e la *cellula generativa*. La cellula generativa si divide ancora una volta e forma due **cellule spermatiche**, i gameti maschili.

Nell'ovulo, protetto dai tegumenti che lasciano un piccolo passaggio, il *micropilo*, una cellula madre diploide va incontro alla meiosi e forma quattro cellule aploidi; tre degenerano. La sopravvissuta si ingrandisce e il suo nucleo si divide tre volte per mitosi, formando otto nuclei, attorno ai quali si organizzano sette cellule: è il **sacco embrionale**, il gametofito femminile (Figura 16.6, b). Vicino al micropilo si trovano l'**oosfera**, il gamete femminile, e due **sinergidi**;

all'estremità opposta tre **antipodi**; al centro una grande **cellula centrale** con due nuclei, i *nuclei polari*.

16.6.3 Impollinazione e doppia fecondazione

Il polline arriva sullo stimma con il vento (impollinazione anemofila) o trasportato da animali, soprattutto insetti (entomofila: *Scienze naturali 2*, cap. 13). Sullo stimma il granulo pollinico germina: la cellula del tubetto forma il **tubetto pollinico**, che cresce dentro lo stilo, guidato da segnali chimici, fino a un ovulo, vi entra dal micropilo e libera le due cellule spermatiche. Avviene allora la **doppia fecondazione**, scoperta dal botanico russo Sergej Navašin nel 1898: una cellula spermatica (n) feconda l'oosfera (n) e forma lo **zigote** (2n), da cui si svilupperà l'embrione; l'altra (n) si fonde con i due nuclei polari (n + n) della cellula centrale e forma una cellula triploide (3n), che con ripetute mitosi dà l'**endosperma**, il tessuto di riserva del seme. La doppia fecondazione è una caratteristica delle angiosperme: garantisce che la pianta investa le riserve soltanto negli ovuli che sono stati davvero fecondati.

16.6.4 Il seme e il frutto

Dopo la fecondazione l'ovulo diventa il **seme**: contiene l'embrione, le riserve (nell'endosperma, come nel grano e nel mais, o trasferite nei cotiledoni, come nel fagiolo) e un tegumento protettivo, che deriva dai tegumenti dell'ovulo ed è quindi un tessuto diploide della pianta madre. La parete dell'ovario si accresce e diventa il **frutto**, che protegge i semi e ne favorisce la dispersione. A volte alla parte carnosa partecipano altre parti del fiore: si parla allora di **falso frutto**. Nella mela la polpa si forma dal ricettacolo e dalla base del fiore che avvolgono l'ovario; il vero frutto è il torsolo, con i semi. Nella fragola la parte rossa è il ricettacolo ingrossato e i veri frutti sono i piccoli «semini» sulla superficie.

Il seme maturo perde gran parte della sua acqua ed entra in uno stato di vita rallentata, la *dormienza*, mantenuta dall'acido abscissico. La **germinazione** comincia quando il seme trova acqua, ossigeno e una temperatura adatta: il seme assorbe acqua e si gonfia (*imbibizione*), il tegumento si rompe e l'embrione riprende a crescere. Le gibberelline fanno produrre gli enzimi che demoliscono le riserve, e gli zuccheri liberati nutrono l'embrione finché le prime foglie non cominciano la fotosintesi. Per prima esce la *radichetta*, che cresce verso il basso; poi il germoglio, che si dirige verso la luce.

> **ERRORE FREQUENTE**
>
> **«La mela è un frutto vero» e «l'endosperma è diploide».** Per i botanici il frutto è l'ovario maturo: la polpa della mela, nata dal ricettacolo, ne fa un falso frutto. Quanto all'endosperma, nasce dall'unione di *tre* nuclei aploidi, una cellula spermatica e i due nuclei polari, ed è quindi triploide (3n); diploide (2n) è lo zigote.

16.6.5 La propagazione vegetativa

Molte piante si riproducono anche per via asessuata, con la **propagazione vegetativa**: una parte della pianta, come un tubero, un rizoma, un bulbo o uno stolone, dà origine a un nuovo individuo, geneticamente identico alla pianta madre, cioè un suo clone. L'uomo la sfrutta da millenni. Con la **talea** si fa radicare un pezzo di ramo, spesso aiutandolo con un'auxina: così si moltiplicano l'olivo, il geranio e la vite. Con l'**innesto** si unisce una porzione di una pianta, la *marza*, a un'altra pianta radicata, il *portainnesto*, facendo combaciare i loro cambi, che si saldano e ricostituiscono la continuità dei tessuti conduttori. L'innesto combina una varietà pregiata con radici più resistenti: dalla fine dell'Ottocento, dopo l'arrivo in Europa della fillossera, un insetto che distrugge le radici della vite europea, quasi tutte le viti si coltivano innestate su portainnesti di viti americane, resistenti all'insetto.

COLLEGAMENTI

Latino · Virgilio e l'arte di innestare. Nel secondo libro delle *Georgiche* (29 a.C. circa) Virgilio dedica molti versi alla coltivazione degli alberi, della vite e dell'olivo, e descrive i modi di propagarli, fra cui l'innesto: le tecniche che si insegnano oggi nelle scuole di agraria hanno radici antiche quanto la letteratura latina. Se lo leggi in classe, cerca quali metodi di propagazione riconosci fra quelli di questo paragrafo.

SINTESI

- I **meristemi** producono tutti i tessuti: quelli apicali allungano la pianta (crescita primaria), il **cambio cribro-vascolare** e il **fellogeno** la ingrossano (crescita secondaria).
- L'**epidermide** con la cuticola riveste gli organi giovani ed è interrotta dagli **stomi**; il **sughero** la sostituisce negli organi legnosi. Il **parenchima** fa la fotosintesi e accumula riserve; **collenchima** (vivo) e **sclerenchima** (morto, lignificato) sostengono.
- Lo **xilema** (tracheidi e trachee, cellule morte e lignificate) trasporta acqua e sali verso l'alto; il **floema** (tubi cribrosi, vivi e senza nucleo, con le cellule compagne) trasporta zuccheri dalle sorgenti ai pozzi.
- La radice ha cuffia, zona meristematica, di distensione e pilifera; nella struttura primaria l'**endoderma** con la **banda del Caspary** circonda il cilindro centrale, nel quale il **periciclo** forma le radici laterali.
- Nel fusto delle eudicotiledoni i fasci formano un anello e hanno cambio; nelle monocotiledoni sono sparsi e senza cambio. Il cambio forma legno verso l'interno e floema verso l'esterno: gli anelli annuali registrano gli anni. Tubero, rizoma e bulbo sono fusti modificati.
- Nella foglia il mesofillo a palizzata e quello lacunoso fanno la fotosintesi; gli stomi sono soprattutto sulla pagina inferiore; nelle nervature lo xilema è rivolto verso la pagina superiore. Xerofite e idrofite hanno foglie adattate al loro ambiente.
- Lo stoma si apre quando le cellule di guardia accumulano K^+ e acqua; si chiude al buio e, nella siccità, per effetto dell'**acido abscissico**.
- Acqua e ioni attraversano la radice per la via **apoplastica** e quella **simplastica**; all'endoderma devono passare attraverso una membrana. Le piante richiedono macro- e micronutrienti; micorrize e noduli con *Rhizobium* le aiutano.
- La linfa grezza sale per **coesione–tensione** (Dixon e Joly, 1894–1895): la **traspirazione** tira dall'alto una colonna d'acqua continua. La linfa elaborata si muove per **flusso di massa** (Münch, 1930). La massa secca della pianta viene soprattutto dalla CO_2.
- Auxine, gibberelline, citochinine, acido abscissico ed etilene regolano crescita, germinazione, dormienza e maturazione; le auxine spiegano il **fototropismo** (Darwin, 1880; Went, 1928). Nel **fotoperiodismo** la pianta misura la durata della notte con il fitocromo.
- Nell'antera si formano i granuli pollinici, nell'ovulo il **sacco embrionale** (7 cellule, 8 nuclei). Nella **doppia fecondazione** (Navašin, 1898) una cellula spermatica forma con l'oosfera lo zigote (2n), l'altra con i nuclei polari l'endosperma (3n).
- L'ovulo diventa seme e l'ovario frutto; mela e fragola sono **falsi frutti**. Con la **propagazione vegetativa** (talea, innesto) si ottengono cloni della pianta madre.

ESERCIZI

Comprendere e ricordare

1. ● A maturità le cellule conduttrici del floema, i tubi cribrosi:
   - **A.** sono morte e hanno pareti lignificate
   - **B.** hanno un grande nucleo e un grande vacuolo
   - **C.** sono vive ma prive di nucleo
   - **D.** trasportano acqua e sali dalle radici alle foglie

2. ● La banda del Caspary si trova:
   - **A.** nelle pareti delle cellule dell'endoderma della radice
   - **B.** nella cuticola della pagina superiore della foglia
   - **C.** nelle placche cribrose del floema
   - **D.** nel cambio cribro-vascolare del fusto

3. ● L'accrescimento in spessore del tronco di un albero è dovuto:
   - **A.** ai meristemi apicali dei germogli
   - **B.** alla zona di distensione
   - **C.** al periciclo
   - **D.** al cambio cribro-vascolare e al fellogeno

4. ●● Lo stoma si apre quando le cellule di guardia:
   - **A.** perdono ioni K^+ e acqua
   - **B.** accumulano ioni K^+ e assorbono acqua per osmosi
   - **C.** ricevono acido abscissico
   - **D.** perdono il turgore

5. ● Quale ormone vegetale è un gas e accelera la maturazione di molti frutti?
   - **A.** l'auxina
   - **B.** la citochinina
   - **C.** l'etilene
   - **D.** la gibberellina

6. ●● In un germoglio illuminato da un solo lato, l'auxina:
   - **A.** si accumula sul lato in ombra, le cui cellule si allungano di più
   - **B.** si accumula sul lato illuminato, le cui cellule si allungano di più
   - **C.** viene distrutta e il germoglio smette di crescere
   - **D.** scende nelle radici e il germoglio si piega verso il basso

7. ● Il sacco embrionale tipico di un'angiosperma contiene:
   A. 8 cellule, ognuna con un nucleo
   B. 4 cellule e 4 nuclei
   C. 7 cellule e 7 nuclei
   D. 7 cellule e 8 nuclei

8. ●●● Una pianta brevidiurna ha una durata critica della notte di 11 ore. Fiorisce con:
   A. 14 ore di luce e 10 di buio
   B. 10 ore di luce e 14 di buio
   C. 10 ore di luce e 14 di buio, interrotte a metà da un lampo di luce
   D. luce continua per 24 ore

9. ●● In una nervatura di una foglia di eudicotiledone:
   A. lo xilema è rivolto verso la pagina inferiore, il floema verso quella superiore
   B. xilema e floema sono mescolati senza ordine
   C. lo xilema è rivolto verso la pagina superiore, il floema verso quella inferiore
   D. c'è soltanto xilema

Vero o falso

10. ● Le tracheidi e le trachee dello xilema sono cellule vive a maturità.

11. ● Nella maggior parte delle foglie di eudicotiledoni gli stomi sono più numerosi sulla pagina inferiore.

12. ● Nel floema la linfa elaborata scorre soltanto dall'alto verso il basso.

13. ●● La maggior parte della massa secca di una pianta proviene dai sali minerali del suolo.

14. ●● La mela è un falso frutto.

15. ●●● L'endosperma delle angiosperme è diploide, perché nasce dall'unione di due cellule aploidi.

Applicare

16. ● Il pomodoro ha $2n = 24$ cromosomi. Quanti cromosomi ci sono in: a) una cellula spermatica; b) l'oosfera; c) lo zigote; d) una cellula dell'endosperma; e) una cellula del tegumento del seme?

17. ●● Su una replica dell'epidermide inferiore di una foglia si contano, in media, 42 stomi in un campo visivo circolare di 0,40 mm di diametro. Calcola la densità degli stomi in stomi/mm^2.

18. ●● Un albero abbattuto nell'autunno del 2025 mostra alla base del tronco 63 anelli annuali completi, l'ultimo dei quali formato nel 2025. In che anno si è formato il primo anello? Perché gli anelli si contano alla base e non a metà altezza?

19. ●● In un giorno una piantina in vaso assorbe 250 g di acqua; nello stesso tempo ne trattiene 4 g nei tessuti e nella fotosintesi (dati di esempio). Quale percentuale dell'acqua assorbita ha perso con la traspirazione?

20. ●●● Una trave di legno secco ha una massa di 10 kg; il carbonio rappresenta circa il 50 % della massa del legno secco. Quanta CO_2 ha dovuto fissare l'albero per costruire quel legno? (C 12,01; O 16,00)

21. ●●● Calcola la differenza di pressione necessaria per sostenere una colonna d'acqua alta 80 m nello xilema di un albero ($\rho = 1000$ kg/m^3, $g = 9{,}81$ m/s^2), esprimila in MPa e confrontala con la pressione atmosferica (101 325 Pa). Fino a quale altezza la sola pressione atmosferica potrebbe sostenere una colonna d'acqua?

22. ●●● In un'antera 5 cellule madri delle microspore compiono la meiosi. a) Quanti granuli pollinici si formano? b) Quante cellule spermatiche potranno produrre in tutto? c) Nell'ovulo, quante delle cellule prodotte dalla meiosi della cellula madre sopravvivono, e quante mitosi del nucleo servono per arrivare agli 8 nuclei del sacco embrionale?

Leggere dati e figure

Tabella 16.3 Densità degli stomi in tre specie (dati di esempio).

Specie	Pagina superiore (stomi/mm^2)	Pagina inferiore (stomi/mm^2)
A	0	260
B	95	110
C	420	0

23. ●● La Tabella 16.3 riporta la densità degli stomi sulle due pagine delle foglie di tre specie (dati di esempio). Abbina ciascuna specie a una di queste piante: una quercia, il mais (graminacea con foglie erette), una ninfea. Giustifica le tue scelte.

Tabella 16.4 Fioritura di una pianta in condizioni diverse (dati di esempio).

Condizione	Ore di luce	Ore di buio	Fiorisce?
I	16	8	no
II	14	10	no
III	12	12	sì
IV	8	16	sì
V	8	16, interrotte a metà da 5 minuti di luce	no

24. ●●● Una pianta viene coltivata in condizioni diverse di luce e di buio (Tabella 16.4, dati di esempio). a) È una pianta brevidiurna o longidiurna? b) Fra quali valori è compresa la durata critica della notte? c) Perché nella condizione V la pianta non fiorisce, anche se riceve solo 8 ore di luce? d) Che cosa ti aspetti se nella condizione III si interrompe il periodo di luce con un'ora di buio?

Tabella 16.5 Coleottili illuminati da un solo lato.

Prova	Trattamento	Risultato
1	coleottile intatto	si piega verso la luce
2	apice tagliato	non si piega
3	apice coperto da un cappuccio opaco	non si piega
4	apice coperto da un cappuccio trasparente	si piega verso la luce
5	parte sotto l'apice coperta da un manicotto opaco, apice libero	si piega verso la luce

25. ●● La Tabella 16.5 riassume esperimenti del tipo di quelli dei Darwin su coleottili illuminati da un solo lato. Quali conclusioni si possono trarre confrontando le prove 1–2, 1–3, 3–4 e 1–5? Quale parte del coleottile percepisce la luce e quale si piega?

Indagare e argomentare

26. ● Spiega perché una pianta irrigata con acqua salata, o concimata con una dose eccessiva di fertilizzante, può appassire anche se il terreno è bagnato.

27. ●● Progetta un esperimento controllato per verificare che un frutto maturo accelera la maturazione di altri frutti. Usa kiwi acerbi, una mela matura e sacchetti di carta. Indica l'ipotesi, la variabile indipendente, la variabile dipendente, le variabili da tenere costanti, il controllo e come misurerai il risultato.

28. ●●● Se si asporta tutto intorno al tronco di un albero un anello di corteccia largo qualche centimetro, fino al legno (cercinatura), l'albero dopo alcuni mesi muore, mentre le foglie restano verdi ancora per un po'. Spiega: a) quale tessuto è stato interrotto e quale no; b) perché le foglie non appassiscono subito; c) perché le radici sono le prime a soffrire; d) perché, sopra il taglio, la corteccia si gonfia.

PER APPROFONDIRE

- [TAI] L. Taiz, E. Zeiger, *Plant Physiology*: i capitoli sul trasporto dell'acqua e dei soluti, sulla nutrizione minerale, sugli ormoni vegetali e sul controllo della fioritura.
- [CAM] L. A. Urry et al., *Campbell Biology*: la parte sulla forma e sulle funzioni delle piante, dai tessuti alla riproduzione delle angiosperme.

Glossario del capitolo

Auxine
Ormoni vegetali che stimolano l'allungamento cellulare; responsabili del fototropismo e della dominanza apicale.

Banda del Caspary
Fascia impermeabile di suberina e lignina nelle pareti radiali e trasversali delle cellule dell'endoderma; obbliga acqua e ioni ad attraversare una membrana.

Cambio cribro-vascolare
Meristema laterale a forma di cilindro che produce xilema secondario verso l'interno e floema secondario verso l'esterno.

Cellula compagna
Cellula del floema con nucleo, collegata da plasmodesmi a un elemento cribroso, che mantiene in vita e nel quale carica gli zuccheri.

Coesione–tensione
Teoria (Dixon e Joly, 1894–1895) secondo cui la traspirazione tira verso l'alto una colonna d'acqua continua nello xilema, tenuta unita dalla coesione fra le molecole d'acqua.

Collenchima
Tessuto di sostegno di cellule vive con pareti ispessite in modo irregolare; robusto e flessibile, sostiene gli organi giovani.

Doppia fecondazione
Nelle angiosperme, la fusione di una cellula spermatica con l'oosfera (zigote, 2n) e dell'altra con i due nuclei polari (endosperma, 3n).

Endoderma (della radice)
Strato più interno della corteccia della radice, le cui cellule hanno nelle pareti la banda del Caspary. Da non confondere con l'endoderma dell'embrione animale, il più interno dei foglietti embrionali (cap. 15).

Falso frutto
Frutto alla cui parte carnosa partecipano strutture diverse dall'ovario, come il ricettacolo nella mela e nella fragola.

Fellogeno
Meristema laterale che produce il sughero, il rivestimento di fusti e radici che crescono in spessore.

Flusso di massa
Modello (Münch, 1930) del trasporto nel floema: la linfa scorre dalle sorgenti, dove il carico di zuccheri alza la pressione, ai pozzi, dove lo scarico la abbassa.

Fotoperiodismo
Risposta di una pianta, come la fioritura, alla durata relativa del giorno e della notte; ciò che conta è la durata del buio ininterrotto.

Meristema
Tessuto vegetale di cellule piccole, con pareti sottili, capaci di dividersi; i meristemi apicali allungano la pianta, quelli laterali la ingrossano.

Sacco embrionale
Gametofito femminile delle angiosperme, nell'ovulo: 7 cellule e 8 nuclei, fra cui l'oosfera e la cellula centrale con due nuclei polari.

Sclerenchima
Tessuto di sostegno di cellule con pareti spesse e lignificate, morte a maturità; comprende fibre e sclereidi.

Stoma
Apertura dell'epidermide, soprattutto delle foglie, delimitata da due cellule di guardia che ne regolano l'apertura; vi passano CO_2, O_2 e vapore acqueo.

Traspirazione
Perdita di acqua sotto forma di vapore dalle parti aeree della pianta, soprattutto attraverso gli stomi.

Tubo cribroso
Fila di cellule conduttrici del floema, vive ma senza nucleo, separate da placche cribrose forate.

Via apoplastica
Percorso dell'acqua nella radice attraverso le pareti cellulari e gli spazi fra le cellule, senza attraversare membrane.

Soluzioni

1. C. Gli elementi dei tubi cribrosi restano vivi ma perdono nucleo e gran parte degli organuli; li mantiene la cellula compagna. Le cellule morte e lignificate sono quelle dello xilema.

2. A. È una fascia di suberina e lignina nelle pareti radiali e trasversali delle cellule endodermiche, che blocca la via apoplastica.

3. D. Sono i meristemi laterali: il cambio produce xilema e floema secondari, il fellogeno il sughero.

4. B. L'ingresso di K^+ aumenta la concentrazione dei soluti, l'acqua entra per osmosi e le cellule di guardia, turgide, si incurvano aprendo l'ostiolo.

5. C. L'etilene, C_2H_4.

6. A. L'auxina migra verso il lato in ombra; lì le cellule si allungano di più e il germoglio si piega verso la luce.

7. D. Tre mitosi del nucleo della megaspora danno 8 nuclei; la cellula centrale ne contiene 2, quindi le cellule sono 7.

8. B. Solo 14 ore di buio ininterrotto superano la durata critica di 11 ore. In A il buio è di 10 ore; in C nessuno dei due tratti di buio (7 ore) supera 11 ore; in D il buio manca.

9. C. La nervatura continua un fascio del fusto, dove lo xilema guarda verso il centro, cioè verso la pagina superiore della foglia.

10. F. A maturità sono cellule morte: ne resta la parete lignificata, che forma tubi vuoti.

11. V. La pagina inferiore è in ombra e si scalda meno, quindi l'acqua evapora meno.

12. F. Scorre dalle sorgenti ai pozzi: verso l'alto (apici, frutti) o verso il basso (radici), secondo la loro posizione e la stagione.

13. F. Oltre il 90 % della massa secca è formato da C, O e H, che vengono dalla CO_2 e dall'acqua; i minerali del suolo sono pochi punti percentuali.

14. V. La polpa deriva dal ricettacolo e dalla base del fiore che avvolgono l'ovario; il vero frutto è il torsolo.

15. F. L'endosperma nasce dall'unione di tre nuclei aploidi (una cellula spermatica e i due nuclei polari) ed è triploide ($3n$).

16. a) 12; b) 12; c) 24; d) 36 (12 + 12 + 12); e) 24, perché il tegumento è un tessuto della pianta madre.

17. $A = \pi \times (0{,}20\ \text{mm})^2 = 0{,}126\ \text{mm}^2$; densità = 42 / $0{,}126\ \text{mm}^2 \approx 3{,}3 \times 10^2$ stomi/mm^2.

18. 2025 − 63 + 1 = 1963. Alla base il tronco contiene gli anelli di tutti gli anni di vita; a metà altezza mancano gli anelli degli anni in cui l'albero non aveva ancora raggiunto quell'altezza, e l'età risulterebbe sottostimata.

19. Acqua traspirata = 250 g − 4 g = 246 g; 246 / 250 × 100 ≈ 98 %.

20. Massa di C = 0,50 × 10 kg = 5,0 kg; n(C) = 5000 g / 12,01 g/mol = 416 mol; ogni mole di C viene da una mole di CO_2: $m(CO_2)$ = 416 mol × 44,01 g/mol ≈ $1{,}8 \times 10^4$ g ≈ 18 kg.

21. $p = \rho g h = 1000 \times 9{,}81 \times 80$ Pa = $7{,}8 \times 10^5$ Pa ≈ 0,78 MPa, circa 7,7 volte la pressione atmosferica. La pressione atmosferica sosterrebbe al massimo h = 101 325 / (1000 × 9,81) m ≈ 10,3 m: la salita dell'acqua non può essere spiegata da una spinta dell'aria.

22. a) 5 × 4 = 20 microspore, quindi 20 granuli pollinici; b) 20 × 2 = 40 cellule spermatiche; c) sopravvive 1 cellula su 4; servono 3 mitosi (1 → 2 → 4 → 8 nuclei).

23. A = quercia: stomi solo sulla pagina inferiore, tipico delle foglie orizzontali degli alberi. B = mais: le foglie erette ricevono luce su entrambe le facce e hanno stomi su tutte e due. C = ninfea: la foglia galleggia, solo la pagina superiore è a contatto con l'aria.

24. a) Brevidiurna: fiorisce con le notti lunghe (III, IV) e non con quelle brevi (I, II). b) Fra 10 ore (non fiorisce) e 12 ore (fiorisce). c) Il lampo divide la notte in due tratti di 8 ore, entrambi più brevi della durata critica: ciò che conta è il buio ininterrotto. d) Fiorisce ancora: la notte di 12 ore resta intatta, e interrompere il giorno non ha effetto.

25. 1–2: senza apice il coleottile non si piega, quindi l'apice è necessario. 1–3: se l'apice non riceve luce non c'è curvatura, quindi è l'apice a percepire la luce. 3–4: il cappuccio trasparente non impedisce la curvatura, quindi l'effetto in 3 è dovuto al buio e non alla presenza del cappuccio (prova di controllo). 1–5: la parte che si piega può restare al buio. Conclusione: l'apice percepisce la luce e invia un segnale (l'auxina) alla zona sottostante, che si incurva.

26. Traccia di risposta: l'acqua si sposta per osmosi verso la soluzione più concentrata. Se l'acqua del suolo contiene più soluti delle cellule della radice, l'acqua non entra più, anzi esce dalle radici; la pianta perde turgore e appassisce, anche se l'acqua nel suolo non manca.

27. Traccia di risposta: ipotesi: l'etilene liberato da una mela matura accelera la maturazione dei kiwi. Variabile indipendente: presenza o assenza della mela nel sacchetto. Variabile dipendente: tempo necessario perché i kiwi diventino morbidi (misurato ogni giorno con una pressione standard del dito o, meglio, con un penetrometro, o con un punteggio). Costanti: varietà, grado di maturazione iniziale e numero dei kiwi, tipo di sacchetto, temperatura, luce. Controllo: sacchetto con soli kiwi. Ripetere ogni condizione con più sacchetti e confrontare le medie.

28. Traccia di risposta: a) È stato asportato il floema (con la corteccia); lo xilema, nel legno, è intatto. b) L'acqua continua a salire nello xilema, quindi le foglie restano turgide e fanno la fotosintesi. c) Gli zuccheri prodotti dalle foglie non scendono più alle radici, che consumano le riserve e poi muoiono; morte le radici, l'assorbimento di acqua si ferma e muore l'intero albero. d) Il floema sopra il taglio continua a ricevere zuccheri che non possono proseguire: si accumulano e i tessuti sopra il taglio si gonfiano.