CAPITOLO

15

Le piante: forma e funzioni

«Si esagera appena dicendo che la punta della radichetta, dotata di queste capacità e in grado di dirigere i movimenti delle parti vicine, agisce come il cervello di uno degli animali inferiori.» — Charles Darwin (con Francis Darwin), The Power of Movement in Plants, 1880 (traduzione della redazione)

OBIETTIVI

1. Riconoscere i tessuti vegetali e collegare la struttura delle loro cellule alla funzione.
2. Descrivere la struttura primaria della radice, del fusto e della foglia e spiegare la crescita secondaria e gli anelli annuali.
3. Spiegare l'assorbimento dell'acqua e dei sali minerali, la salita della linfa grezza per coesione–tensione, il flusso di massa nel floema e il controllo degli stomi.
4. Descrivere gli ormoni vegetali e le risposte della pianta alla luce, alla gravità e alla durata della notte.
5. Seguire la riproduzione delle angiosperme dal fiore al seme e al frutto, con i gametofiti e la doppia fecondazione, e la propagazione vegetativa.
6. Progettare e interpretare semplici esperimenti su stomi, traspirazione e tropismi.

INDICE DEL CAPITOLO

15.1 I tessuti vegetali 2
15.2 La radice e il fusto 5
15.3 La foglia e gli stomi 8
15.4 Acqua, sali minerali e zuccheri: la nutrizione e il trasporto 11
15.5 Gli ormoni vegetali e le risposte all'ambiente 16
15.6 La riproduzione delle angiosperme 18

Scienze naturali 4 · Parte IV · Coordinamento e riproduzione, dall'uomo alle piante · versione 1.0
Capitolo 15: Le piante: forma e funzioni · pagine 429–456 del volume completo · estratto per lo studio

Una quercia adulta solleva ogni giorno centinaia di litri d'acqua dal terreno fino alle foglie più alte, senza cuore e senza muscoli. Una pianta di mais cresce in pochi mesi da un seme di qualche decimo di grammo a oltre due metri d'altezza, e quasi tutta la sua materia arriva dall'aria. Le piante non si spostano, ma non sono passive: crescono per tutta la vita, regolano gli scambi con l'ambiente attraverso milioni di piccole aperture e rispondono a luce, gravità e stagioni con segnali chimici.

In questo capitolo studierai la forma e le funzioni delle angiosperme, le piante con fiori e frutti che dominano gli ambienti terrestri e forniscono quasi tutto il nostro cibo: i tessuti e gli organi, il trasporto dell'acqua, dei sali e degli zuccheri, gli ormoni vegetali e la riproduzione. Ritroverai l'osmosi e il trasporto attivo, i legami a idrogeno dell'acqua e l'azoto fissato dal processo Haber–Bosch (cap. 3).

15.1 I tessuti vegetali

> **DA RICORDARE**
>
> **Richiamo · Le piante e la fotosintesi.** In *Scienze naturali 2*, cap. 13, hai studiato i gruppi delle piante (briofite, pteridofite, gimnosperme e angiosperme), il loro ciclo vitale ad alternanza di generazioni, con uno sporofito diploide e un gametofito aploide, e la distinzione fra monocotiledoni ed eudicotiledoni. Nel cap. 5 dello stesso volume hai visto che la fotosintesi trasforma diossido di carbonio e acqua in glucosio e ossigeno usando l'energia della luce: $6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$. Nel cap. 4, sempre di *Scienze naturali 2*, hai incontrato l'osmosi e il turgore. Qui non ripetiamo quegli argomenti: li usiamo.

Il corpo di un'angiosperma comprende il **sistema radicale**, che ancora la pianta e assorbe acqua e sali, e il **sistema del germoglio**: fusto, foglie e, al momento della riproduzione, fiori. Tutti gli organi sono costruiti con pochi tipi di tessuti, che si riconoscono dalla forma delle cellule, dalla parete e dal fatto che le cellule, a maturità, siano vive o morte.

15.1.1 I meristemi: crescere per tutta la vita

Un animale smette di crescere da adulto; una pianta no, grazie ai **meristemi**: gruppi di cellule piccole e indifferenziate, con parete sottile e nucleo grande, che continuano a dividersi per mitosi per tutta la vita della pianta.

I **meristemi apicali**, all'apice di ogni radice e di ogni germoglio, producono la **crescita primaria**, cioè l'allungamento. I **meristemi laterali**, cilindri sottili nel fusto e nella radice delle eudicotiledoni e delle gimnosperme, producono la **crescita secondaria**, cioè l'aumento di spesso-

re. Sono il **cambio cribro-vascolare**, che produce nuovo xilema verso l'interno e nuovo floema verso l'esterno, e il **fellogeno**, che produce verso l'esterno il sughero. Nelle graminacee ci sono anche meristemi alla base delle foglie: per questo un prato falciato ricresce.

15.1.2 Tessuti tegumentali e parenchimatici

I **tessuti tegumentali** rivestono la pianta. Negli organi giovani c'è l'**epidermide**, uno strato di cellule vive prive di cloroplasti, ricoperto dalla **cuticola** cerea che riduce la perdita d'acqua; vi si aprono gli stomi e si sviluppano spesso **peli**. Nei fusti e nelle radici che crescono in spessore l'epidermide è sostituita dal **sughero**, prodotto dal fellogeno: cellule morte, piene d'aria, con pareti impregnate di *suberina*, impermeabile. Il sughero dei tappi viene dalla sughera (*Quercus suber*), una quercia mediterranea che in Italia è diffusa soprattutto in Sardegna.

Il **parenchima** riempie gli spazi fra gli altri tessuti: cellule vive, con parete sottile, capaci di tornare a dividersi per riparare una ferita. Il **clorenchima**, ricco di cloroplasti, svolge la fotosintesi; il **parenchima di riserva** accumula amido, zuccheri o lipidi in radici, tuberi e semi; l'**aerenchima**, con grandi spazi pieni d'aria, porta ossigeno alle parti sommerse delle piante acquatiche.

15.1.3 Tessuti meccanici

Una pianta erbacea si regge grazie al turgore; per resistere al vento e al proprio peso servono però tessuti di sostegno. Il **collenchima** è formato da cellule vive con la parete primaria ispessita in modo irregolare: robusto ma flessibile, sostiene gli organi ancora in crescita, come i piccioli (i «fili» del sedano sono in gran parte collenchima e fasci conduttori). Lo **sclerenchima** è formato da cellule con una spessa parete secondaria impregnata di **lignina**, un polimero rigido, e di solito morte a maturità: le **fibre**, lunghe e sottili (lino, canapa), e le **sclereidi**, che rendono duro il guscio della noce e granulosa la polpa della pera.

15.1.4 Tessuti conduttori: xilema e floema

Lo **xilema** trasporta acqua e sali minerali, la **linfa grezza**, dalle radici alle foglie. Le sue cellule conduttrici a maturità sono **morte**: resta un tubo di parete lignificata, con sottili aree non ispessite, le punteggiature, attraverso cui l'acqua passa da un elemento all'altro. Le **tracheidi**, lunghe e strette con le estremità chiuse, si trovano in tutte le piante vascolari e sono gli unici elementi conduttori delle conifere. Le **trachee**, o vasi, tipiche delle angiosperme, sono file di cellule più larghe le cui pareti di separazione si sono dissolte: tubi continui lunghi da pochi centimetri ad alcuni metri. Il legno di un albero è xilema.

Il **floema** trasporta la **linfa elaborata**, una soluzione di zuccheri (soprattutto saccarosio), amminoacidi e ormoni. I suoi elementi conduttori, i **tubi cribrosi**, sono **vivi** ma a maturità privi di nucleo e di ribosomi; le pareti di contatto, le *placche cribrose*, sono attraversate da pori. Accanto a ogni elemento c'è una **cellula compagna**, con nucleo e molti mitocondri, unita a esso

da plasmodesmi: gli fornisce proteine e ATP e ne carica e scarica gli zuccheri. Xilema e floema decorrono affiancati nei **fasci cribro-vascolari**. La Tabella 15.1 riassume i tessuti.

Tabella 15.1 I tessuti delle angiosperme (sintesi).

Tessuto	Cellule a maturità	Parete	Funzione principale	Esempio
meristemi apicali e laterali	vive, piccole, in divisione	sottile	produrre nuove cellule (crescita in lunghezza e in spessore)	apice della radice; cambio
epidermide	vive, senza cloroplasti (tranne le cellule di guardia)	con cuticola all'esterno	rivestire, limitare la perdita d'acqua, scambi gassosi (stomi)	superficie della foglia
sughero	morte, piene d'aria	impregnata di suberina	rivestire fusti e radici che crescono in spessore	tappi di sughero
parenchima	vive	sottile	fotosintesi, riserva, aerazione	mesofillo; patata
collenchima	vive, allungate	primaria, ispessita in modo irregolare	sostegno flessibile di organi in crescita	picciolo, gambo del sedano
sclerenchima	di solito morte	secondaria, lignificata	sostegno rigido, protezione	fibre del lino; guscio della noce
xilema (tracheidi, trachee)	morte	secondaria, lignificata, con punteggiature	trasporto di acqua e sali (linfa grezza)	legno
floema (tubi cribrosi, cellule compagne)	vive; i tubi cribrosi senza nucleo	primaria, con placche cribrose	trasporto di zuccheri (linfa elaborata)	parte interna della corteccia

ERRORE FREQUENTE

«Lo xilema è un tessuto vivo che pompa l'acqua». Le tracheidi e le trachee funzionano proprio perché sono morte: senza citoplasma e senza membrane, formano tubi vuoti e rigidi in cui l'acqua scorre senza ostacoli, e le pareti lignificate non si affloscIano quando l'acqua è «tirata» dall'alto (lo vedrai nel paragrafo sul trasporto). Nessuna cellula dello xilema spinge l'acqua. Al contrario, gli elementi dei tubi cribrosi del floema sono vivi, anche se privi di nucleo, e dipendono dalle cellule compagne.

15.2 La radice e il fusto

15.2.1 L'apice della radice

All'estremità di una radice in sezione longitudinale si riconoscono quattro zone (Figura 15.1a). La punta è protetta dalla **cuffia**, un cappuccio di cellule che si sfaldano mentre la radice si fa strada nel terreno e producono una mucillagine lubrificante; alcune contengono amiloplasti, plastidi carichi di amido che si depositano sul lato inferiore della cellula e funzionano da **statoliti**, sensori della gravità. Sopra la cuffia c'è la **zona meristematica**, dove le cellule si dividono; poi la **zona di distensione**, dove si allungano assorbendo acqua nel vacuolo e spingono la punta in avanti; infine la **zona pilifera**, o di differenziazione, dove compaiono xilema e floema e le cellule dell'epidermide formano i **peli radicali**, estroflessioni di una singola cellula che moltiplicano la superficie di assorbimento.

15.2.2 La struttura primaria della radice

In sezione trasversale (Figura 15.1b) la radice mostra, dall'esterno: il **rizoderma**, senza cuticola e con i peli radicali; la **corteccia**, un ampio parenchima di riserva; l'**endoderma**, lo strato più interno della corteccia, una fila di cellule strettamente unite. Nelle pareti radiali e trasversali di queste cellule, quelle che toccano le cellule vicine dello stesso strato, corre una fascia di suberina impermeabile all'acqua, la **banda del Caspary**: vedrai che fa da «dogana» per ciò che entra nella pianta. Dentro l'endoderma c'è il **cilindro centrale**: il suo strato esterno, il **periciclo**, conserva la capacità di dividersi e forma le radici laterali; al centro xilema e floema si alternano lungo i raggi, con lo xilema spesso a forma di stella.

Nelle eudicotiledoni la radice embrionale diventa una robusta radice principale con radici laterali più sottili: è l'**apparato radicale fittonante**, che scende in profondità (tarassaco, quercia). Nelle monocotiledoni molte radici di uguale spessore nascono dalla base del fusto: è l'**apparato fascicolato**, che esplora gli strati superficiali e trattiene il suolo (grano, mais, erba dei prati). La carota e la barbabietola sono fittoni ingrossati, pieni di parenchima di riserva.

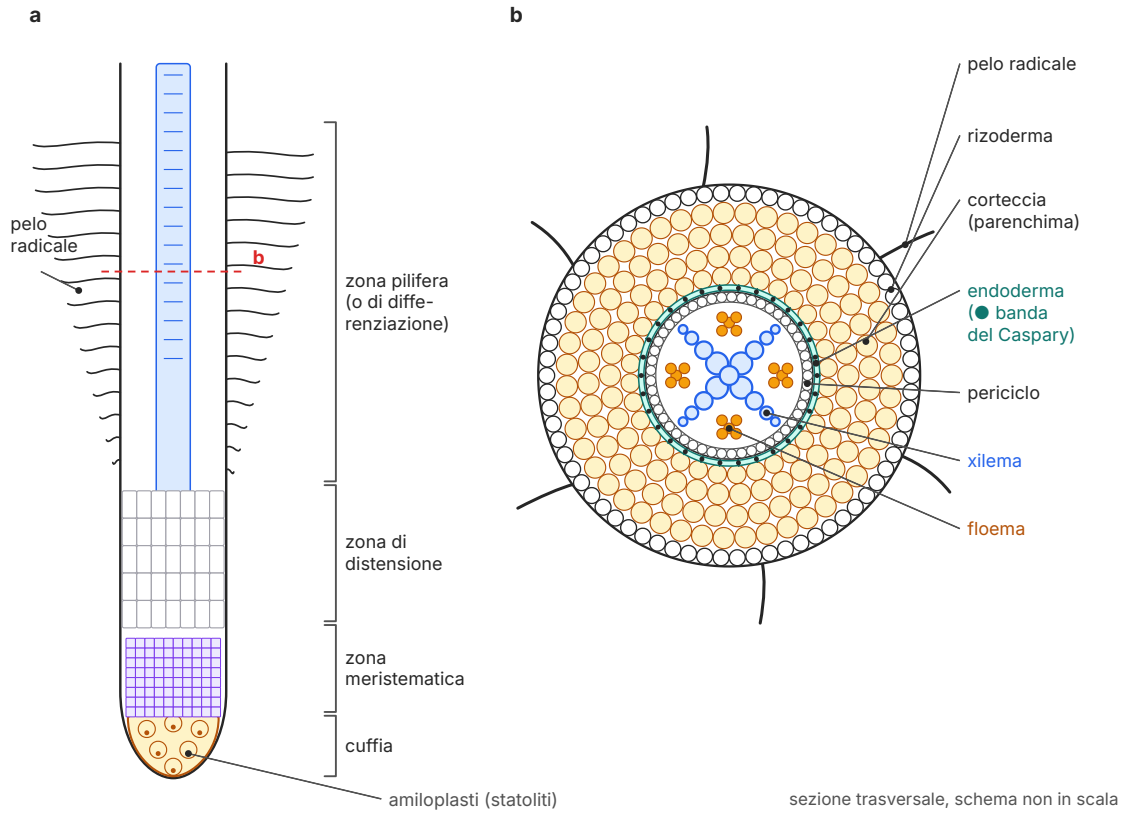

Figura 15.1 La radice di un'eudicotiledone. a) L'apice in sezione longitudinale, con le quattro zone; i peli radicali sono più lunghi lontano dalla punta, dove sono più vecchi. b) La struttura primaria in sezione trasversale, al livello della linea tratteggiata in a: lo xilema forma una stella a quattro raggi e il floema occupa gli spazi fra i raggi; periciclo, xilema e floema formano il cilindro centrale. I pallini neri dell'endoderma sono la banda del Caspary vista in sezione.

15.2.3 Il fusto

Il fusto porta le foglie verso la luce e collega radici e foglie. È diviso in **nodi**, dove si inseriscono le foglie, e **internodi**; all'ascella di ogni foglia c'è una gemma laterale. Anche il fusto ha epidermide, corteccia e cilindro centrale, ma i fasci cribro-vascolari contengono xilema e floema affiancati, con il **floema verso l'esterno** e lo **xilema verso l'interno**. Nelle eudicotiledoni i fasci formano un **anello** che separa la corteccia dal **midollo**, e in ogni fascio una striscia di cambio si trova fra xilema e floema (Figura 15.2a). Nelle monocotiledoni i fasci sono **sparsi** e non contengono cambio (Figura 15.2b).

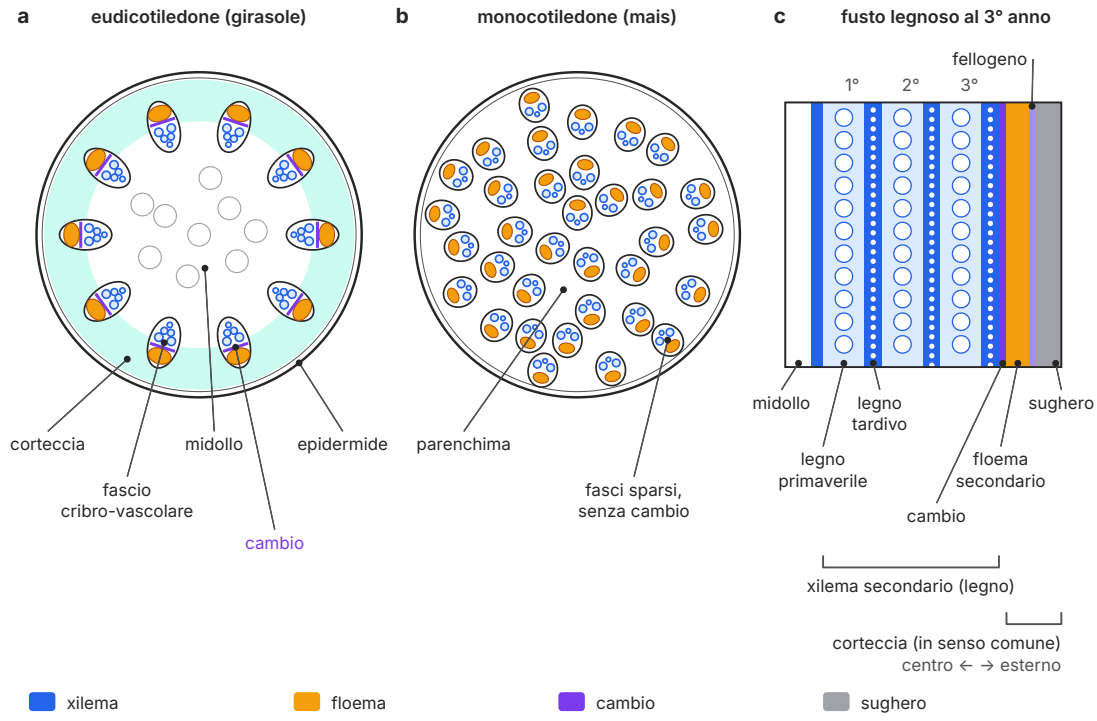

Figura 15.2 Il fusto in sezione trasversale. a) Eudicotiledone erbacea: fasci cribro-vascolari in anello, ciascuno con il floema (ambra) verso l'esterno, lo xilema (blu) verso l'interno e il cambio (viola) fra i due. b) Monocotiledone: fasci sparsi, ciascuno avvolto da una guaina, senza cambio. c) Fusto legnoso di un'eudicotiledone al terzo anno, come striscia radiale dal centro alla superficie: ogni anno il cambio aggiunge un anello di xilema secondario, formato da legno primaverile a cellule larghe e da legno tardivo a cellule strette.

15.2.4 La crescita secondaria e gli anelli annuali

Nelle eudicotiledoni legnose e nelle conifere il cambio forma un cilindro continuo che ogni anno produce verso l'interno xilema secondario, il **legno**, e verso l'esterno floema secondario. All'esterno il fellogeno produce il sughero, che con il floema secondario forma la «corteccia» del linguaggio comune. Per questo togliere un anello di corteccia tutt'intorno al tronco uccide l'albero: si interrompe il floema e le radici non ricevono più zuccheri.

Nei climi con stagioni marcate il cambio lavora in modo diverso nel corso dell'anno (Figura 15.2c). In primavera produce il **legno primaverile**, con trachee larghe e pareti sottili; in estate il **legno tardivo**, a cellule strette con pareti spesse, più scuro; in inverno si ferma. Il passaggio fra il legno tardivo di un anno e quello primaverile del successivo disegna un **anello annuale**. Contando gli anelli si stima l'età di un albero; misurandone lo spessore si riconoscono gli anni favo-

revoli e quelli siccitosi. La **dendrocronologia** usa gli anelli per datare travi antiche e ricostruire il clima del passato. Le monocotiledoni, senza cambio, non formano anelli.

ESEMPIO SVOLTO

Leggere gli anelli di un tronco

Una sezione del tronco di un faggio, abbattuto alla fine dell'estate del 2025, ha un raggio di 18,0 cm (corteccia esclusa) e 45 anelli. Gli ultimi 10 anelli hanno uno spessore complessivo di 2,5 cm. a) Qual è l'accrescimento radiale medio annuo? b) In quale anno si è formato il primo anello? c) Come è variata la crescita negli ultimi anni rispetto alla media?

Soluzione. a) Accrescimento medio = 18,0 cm / 45 anni = 0,400 cm/anno = 4,0 mm all'anno. b) L'anello più esterno è quello del 2025, completo perché la stagione di crescita era finita; contando all'indietro, il primo anello si è formato nel 2025 − 44 = 1981. c) Negli ultimi 10 anni la crescita media è stata 25 mm / 10 = 2,5 mm all'anno, circa il 60 % della media: gli anni recenti sono stati meno favorevoli, per esempio più siccitosi, oppure l'albero, invecchiando e ingrandendosi, distribuisce il nuovo legno su una circonferenza sempre più grande. Per distinguere le due cause bisogna confrontare molti alberi della stessa zona: se gli anelli stretti cadono negli stessi anni in tutti gli alberi, la causa è climatica.

15.2.5 Fusti modificati

Molti fusti sono modificati. Il **tubero** della patata è un fusto sotterraneo pieno di amido: i suoi «occhi» sono gemme. I **rizomi** (iris, zenzero) crescono orizzontalmente sotto terra; gli **stoloni** della fragola corrono sul suolo e radicano ai nodi; il **bulbo** della cipolla è un fusto cortissimo, a disco, circondato da foglie carnose.

15.3 La foglia e gli stomi

15.3.1 L'anatomia della foglia

La foglia è l'organo della fotosintesi. Nelle eudicotiledoni ha di solito una **lamina** larga e sottile e un **picciolo**; nelle monocotiledoni è spesso nastriforme. Una lamina sottile offre molta superficie alla luce e alla CO_2, ma perde acqua da tutta quella superficie.

In sezione trasversale (Figura 15.3) la foglia di un'eudicotiledone mostra, dall'alto: la cuticola e l'**epidermide superiore**, trasparenti; il **parenchima a palizzata**, cellule allungate perpendicolari alla superficie e fitte di cloroplasti, dove avviene gran parte della fotosintesi; il **parenchima lacunoso**, con ampi spazi pieni d'aria in cui i gas diffondono fino a ogni cellula; l'**epidermide inferiore**, che nella maggior parte delle eudicotiledoni porta quasi tutti gli stomi, ciascuno sopra una camera sottostomatica. Le **nervature** sono fasci cribro-vascolari avvolti da una guaina: lo xilema è rivolto verso la pagina superiore e il floema verso quella inferiore, perché il fa-

scio prosegue quello del fusto, dove lo xilema sta verso l'interno, e la pagina superiore è quella rivolta verso l'asse del fusto.

15.3.2 Gli stomi: un compromesso continuo

Ogni **stoma** è un poro delimitato da due **cellule di guardia**, le uniche cellule dell'epidermide che contengono cloroplasti (Figura 15.4). Attraverso gli stomi entra la CO_2 per la fotosintesi, ma esce anche l'acqua sotto forma di vapore: la perdita d'acqua dalle parti aeree si chiama **traspirazione**. Una pianta deve quindi trovare a ogni momento un equilibrio fra «mangiare», cioè assorbire CO_2, e non disidratarsi. La soluzione è un poro a geometria variabile.

Il meccanismo è osmotico. Alla luce, una pompa protonica della membrana delle cellule di guardia consuma ATP ed espelle H^+; il gradiente così creato fa entrare ioni K^+, accompagnati da ioni cloruro e da anioni organici. I soluti aumentano, l'acqua entra per osmosi e il turgore cresce. La parete che delimita il poro è più spessa e le microfibrille di cellulosa sono disposte a raggiera: gonfiandosi, le cellule di guardia si allungano e si incurvano verso l'esterno, e il poro si apre. Quando escono K^+ e acqua, si affloscIano e il poro si chiude.

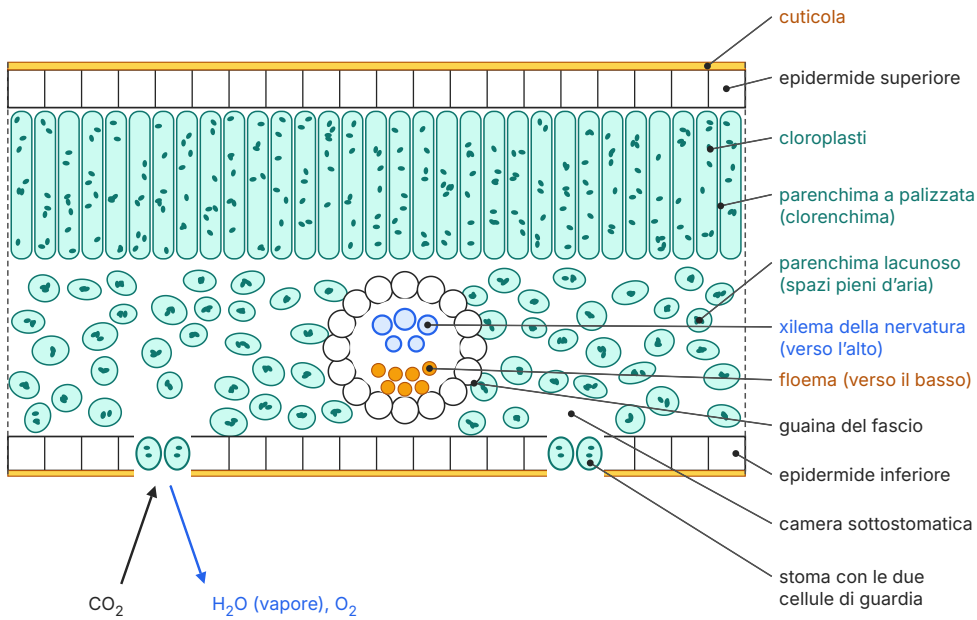

Figura 15.3 Sezione trasversale di una foglia di eudicotiledone (schema non in scala). La CO_2 entra dagli stomi dell'epidermide inferiore e diffonde negli spazi del parenchima lacunoso; dagli stessi stomi escono vapore acqueo e ossigeno. Nella nervatura lo xilema (blu) è rivolto verso la pagina superiore e il floema (ambra) verso quella inferiore.

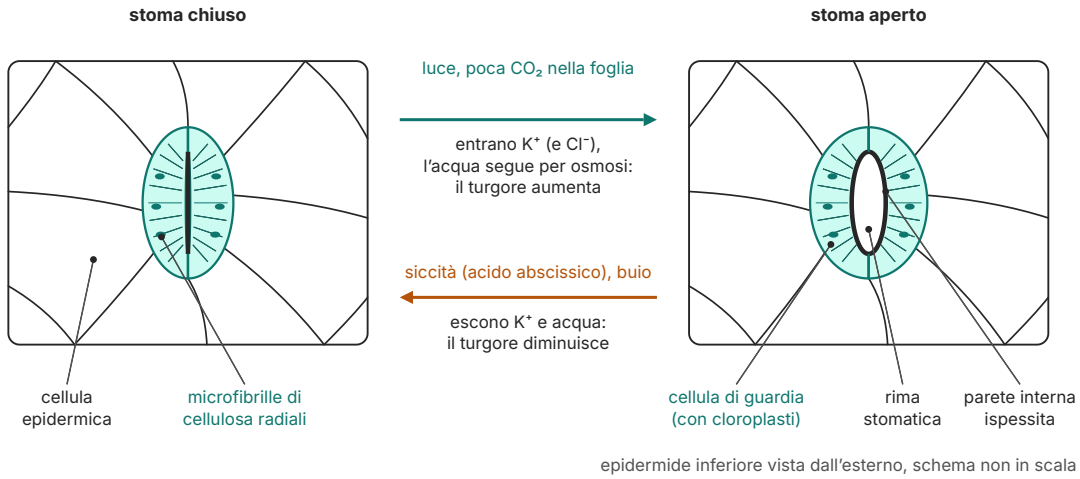

Figura 15.4 Uno stoma chiuso e uno aperto, visti dall'esterno dell'epidermide inferiore (schemi non in scala). L'ingresso di K^+ e di acqua aumenta il turgore delle cellule di guardia; la parete interna, più spessa, e le microfibrille di cellulosa disposte a raggiera le costringono a incurvarsi, e la rima stomatica si apre.

Gli stomi si aprono alla luce, quando la fotosintesi consuma la CO_2 della foglia, e si chiudono al buio. Il segnale più importante di chiusura è però la mancanza d'acqua: quando il terreno si secca, le radici e le foglie producono l'**acido abscissico**, un ormone che provoca l'uscita di K^+ dalle cellule di guardia e chiude gli stomi in pochi minuti. La pianta smette così di perdere acqua, ma smette anche di fotosintetizzare: nelle giornate estive molto calde molte piante chiudono parzialmente gli stomi proprio nelle ore centrali.

15.3.3 Foglie adattate all'ambiente

Le **xerofite**, piante degli ambienti aridi, riducono la traspirazione con cuticola spessa, foglie piccole o trasformate in spine (nei cactus fotosintetizza il fusto carnoso), peli fitti, stomi infossati. Nella macchia mediterranea l'oleandro ha gli stomi in cripte protette da peli e l'olivo una pagina inferiore argentata di peli a scaglia. Le **idrofite** hanno cuticola sottile, aerenchima abbondante e, se le foglie galleggiano come nella ninfea, stomi solo sulla pagina superiore.

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · Fotosintesi C_4 e CAM. Nella maggior parte delle piante la CO_2 viene fissata direttamente dall'enzima del ciclo di Calvin, la rubisco. Quando fa caldo e gli stomi sono socchiusi, però, nella foglia la CO_2 diminuisce e l'O_2 aumenta, e la rubisco lega sempre più spesso l'ossigeno invece della CO_2, in un processo, la *fotorespirazione*, che spreca energia e carbonio. Alcune piante hanno evoluto due soluzioni. Nelle **piante C_4**, come il mais e la canna da zucchero, le cellule del mesofillo fissano la CO_2 con un altro enzima, molto affine alla CO_2 e insensibile all'ossigeno, formando un acido a quattro atomi di carbonio; questo passa alle cellule della guaina del fascio, dove libera la CO_2 ad alta concentrazione proprio accanto alla rubisco: la separazione è *nello spazio*. Nelle **piante CAM** (dal nome delle Crassulacee, a cui appartengono molte piante grasse; anche l'ananas e molti cactus) gli stomi si aprono di notte, quando fa fresco e si perde poca acqua, e la CO_2 viene immagazzinata nel vacuolo come acido malico; di giorno gli stomi restano chiusi e l'acido libera la CO_2 per il ciclo di Calvin: la separazione è *nel tempo*. Le piante C_4 sono avvantaggiate nei climi caldi e luminosi, le CAM nei deserti; nei climi temperati e freschi, dove la fotorespirazione è modesta, le piante «normali» restano competitive. La biochimica della fotosintesi sarà approfondita il prossimo anno.

15.4 Acqua, sali minerali e zuccheri: la nutrizione e il trasporto

15.4.1 Di che cosa si nutre una pianta

Una pianta è autotrofa: costruisce le sue molecole organiche da sostanze inorganiche. Carbonio, idrogeno e ossigeno, oltre il 90 % della massa secca, vengono dalla CO_2 e dall'acqua; gli altri elementi arrivano dal terreno come ioni. Sono **macronutrienti minerali** quelli richiesti in quantità relativamente grandi, **micronutrienti** quelli di cui bastano tracce (nel cap. 7 gli stessi termini indicavano invece i componenti della dieta umana: carboidrati, lipidi e proteine i primi, vitamine e sali minerali i secondi). La Tabella 15.2 elenca i principali.

Tabella 15.2 I principali elementi minerali necessari alle piante: forma assorbita, funzione e sintomo tipico della carenza (sintesi).

Elemento	Assorbito come	Funzione principale	Carenza
macronutrienti			
azoto (N)	NO_3^-, NH_4^+	amminoacidi e proteine, acidi nucleici, clorofilla	crescita stentata, foglie vecchie gialle
fosforo (P)	$H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}	ATP, acidi nucleici, fosfolipidi	crescita lenta, foglie scure o violacee
potassio (K)	K^+	equilibrio osmotico, apertura degli stomi, attivazione di enzimi	margini delle foglie secchi
calcio (Ca)	Ca^{2+}	stabilità della parete e delle membrane, segnali cellulari	apici e foglie giovani deformati
magnesio (Mg)	Mg^{2+}	al centro della molecola di clorofilla; attivazione di enzimi	ingiallimento fra le nervature delle foglie vecchie
zolfo (S)	SO_4^{2-}	amminoacidi cisteina e metionina	ingiallimento delle foglie giovani
micronutrienti			
ferro (Fe)	Fe^{2+}, Fe^{3+}	sintesi della clorofilla, trasporto di elettroni	foglie giovani gialle con nervature verdi
manganese, zinco, rame, boro, molibdeno, cloro, nichel	ioni (il boro come acido borico)	cofattori di enzimi	sintomi vari

Nei suoli coltivati gli elementi asportati con i raccolti vengono restituiti con i **concimi**, organici o minerali. Parte dell'azoto arriva però da alleati biologici. Molte leguminose (fagiolo, pisello, erba medica) ospitano batteri del genere *Rhizobium* in rigonfiamenti delle radici, i **noduli radicali**: i batteri riducono l'N_2 dell'aria ad ammoniaca con l'enzima nitrogenasi e la cedono alla pianta in cambio di zuccheri (**azotofissazione**). Una simbiosi analoga sono le **micorrize**, l'associazione fra radici e ife di un fungo, presente nella grande maggioranza delle piante terrestri: il fungo esplora il terreno oltre la portata dei peli radicali e cede acqua e ioni, soprattutto fosfato, ricevendo zuccheri.

ERRORE FREQUENTE

«La pianta cresce mangiando la terra». È l'idea più naturale, ed è sbagliata. Già nel Seicento il medico fiammingo Jan Baptist van Helmont coltivò per cinque anni un salice in un vaso di terra pesata: l'albero aumentò di parecchie decine di chili, mentre la terra perse solo qualche decina di grammi. Van Helmont concluse che la pianta era fatta d'acqua; oggi sappiamo che la maggior parte della sua massa secca viene dalla CO_2 dell'aria, fissata con la fotosintesi, e che l'idrogeno viene dall'acqua. Il terreno fornisce acqua e sali minerali: indispensabili, ma una piccola frazione della massa.

COLLEGAMENTI

Chimica e ambiente · L'azoto dei campi. Nel cap. 3 hai visto come il processo Haber–Bosch fissa l'azoto atmosferico in ammoniaca, la base di quasi tutti i concimi azotati: senza di esso non si potrebbe nutrire l'attuale popolazione mondiale. Ma un concime dato in eccesso non resta al campo: i nitrati, molto solubili, scendono nelle falde e arrivano a fiumi e mari, dove alimentano la crescita eccessiva di alghe e la mancanza di ossigeno sul fondo (*eutrofizzazione*). Ridurre gli sprechi di azoto e fosforo con la rotazione delle colture, le leguminose e concimazioni calibrate sull'analisi del suolo è uno dei traguardi dell'Agenda 2030 (obiettivi 2, 6 e 12). Sulle etichette dei concimi il titolo è espresso come percentuali di N, di P_2O_5 e di K_2O: un concime «15-15-15» contiene il 15 % di azoto, una quantità di fosforo corrispondente al 15 % di P_2O_5 e una di potassio corrispondente al 15 % di K_2O.

15.4.2 Dal terreno allo xilema

L'acqua entra nei peli radicali per osmosi; gli ioni minerali, di solito più concentrati nella radice che nel terreno, entrano per **trasporto attivo**, con proteine di membrana che consumano ATP. Dal rizoderma all'endoderma l'acqua segue due percorsi (Figura 15.5c). Nella **via apoplastica** scorre fuori dalle cellule, nelle pareti di cellulosa e negli spazi intercellulari, senza attraversare membrane. Nella **via simplastica** passa da un citoplasma all'altro attraverso i plasmodesmi.

All'endoderma la via apoplastica è sbarrata dalla banda del Caspary: acqua e soluti devono attraversare la membrana di una cellula dell'endoderma, le cui proteine di trasporto lasciano passare gli ioni utili e trattengono molte sostanze tossiche; e gli ioni pompati nel cilindro centrale non possono tornare indietro lungo le pareti. Il loro accumulo nello xilema richiama acqua per osmosi e genera una piccola spinta, la **pressione radicale**: nelle notti umide spinge fuori dai margini delle foglie goccioline d'acqua (**guttazione**).

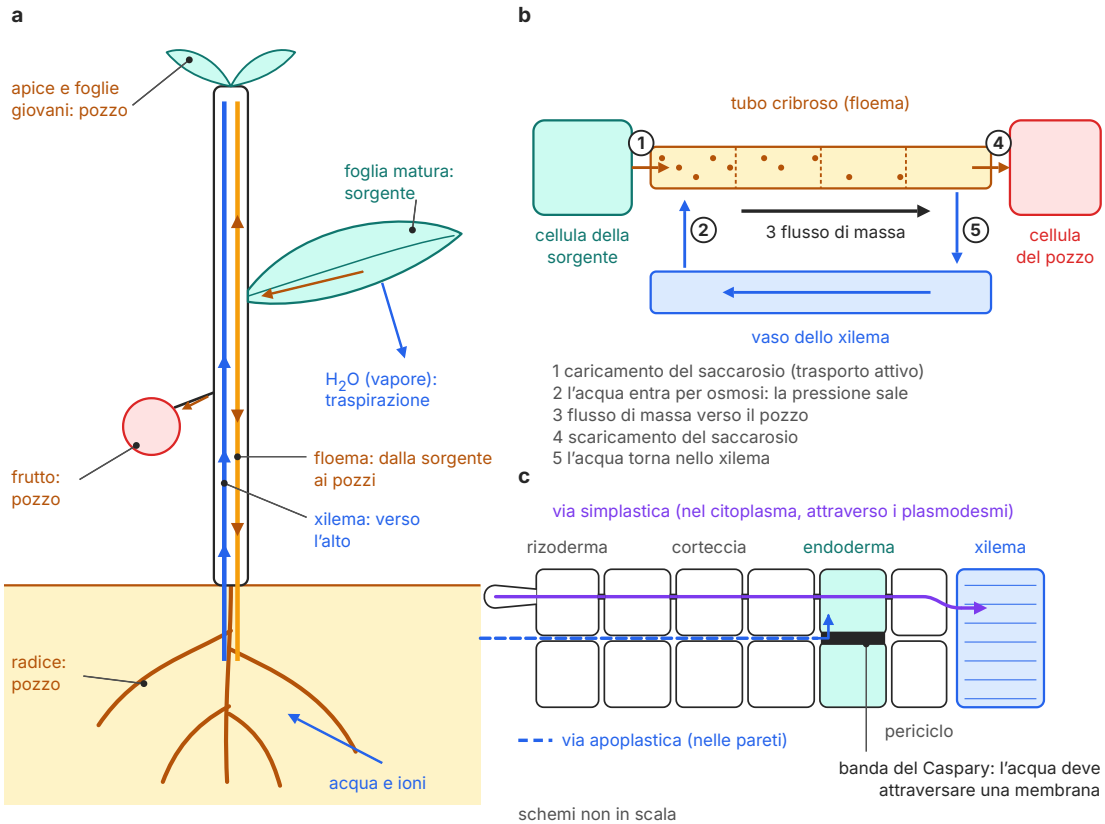

Figura 15.5 Il trasporto nella pianta (schemi non in scala). a) Nello xilema (blu) l'acqua sale dalle radici alle foglie, da cui evapora; nel floema (ambra) gli zuccheri vanno dalla sorgente (la foglia matura) ai pozzi (apice, frutti, radici), verso l'alto o verso il basso. b) Il modello del flusso di massa di Münch: le frecce numerate seguono la sequenza descritta nel testo. c) Le due vie dell'acqua nella radice: la via apoplastica, nelle pareti, si arresta alla banda del Caspary, e l'acqua deve entrare nel citoplasma di una cellula dell'endoderma.

15.4.3 La salita della linfa grezza

Come fa l'acqua a salire fino alla cima di una sequoia, oltre cento metri sopra il terreno? La pressione radicale è piccola, e in diverse piante, fra cui molte conifere, manca del tutto; la **capillarità** nei vasi dello xilema la solleverebbe di meno di un metro, e anche nei condotti più stretti di pochi metri (lo calcolerai nell'esempio svolto). La spiegazione accettata è la **teoria della coesione–tensione**, proposta dagli irlandesi Henry Dixon e John Joly nel 1894–1895.

- **Traspirazione.** L'acqua evapora dalle pareti umide delle cellule del mesofillo negli spazi d'aria della foglia e da lì esce dagli stomi. Il velo d'acqua che bagna le pareti si assottiglia e si incurva fra le microfibrille di cellulosa, e la tensione superficiale lo mette sotto **tensione**, cioè a pressione negativa: è come se l'acqua fosse tirata.

- **Coesione.** Le molecole d'acqua sono legate fra loro da legami a idrogeno (vedi *Scienze naturali 3*, cap. 7): la tensione si trasmette lungo colonne d'acqua continue, che vanno dalle foglie fino alle radici attraverso le trachee e le tracheidi. L'**adesione** alle pareti idrofile dei vasi aiuta le colonne a non staccarsi.
- **Assorbimento.** Tirata dall'alto, la colonna sale, e nella radice l'acqua del terreno entra per sostituire quella che se ne va. Le pareti lignificate dello xilema impediscono ai vasi, sotto tensione, di schiacciarsi come una cannuccia succhiata troppo forte.

Il motore del trasporto è quindi l'energia del Sole, che fa evaporare l'acqua: la pianta non spende ATP per sollevarla. Oltre il 90 % dell'acqua assorbita esce come vapore dagli stomi; la traspirazione però porta i sali alle foglie e raffredda la lamina. Aumenta con luce, caldo, vento e aria secca, diminuisce con l'umidità e quando gli stomi si chiudono. Il punto debole sono le bolle d'aria: se la colonna si spezza (*embolia*), per il gelo o una siccità estrema, quel vaso smette di funzionare.

ESEMPIO SVOLTO

Fisica · Perché l'acqua deve essere «tirata»

a) Calcola l'altezza a cui sale per capillarità l'acqua in un vaso dello xilema di raggio 20 µm, con la legge di Jurin $h = 2\gamma / (\rho g r)$, dove $\gamma = 0{,}073$ N/m è la tensione superficiale dell'acqua a circa 20 °C (CRC Handbook, arrotondata), $\rho = 1{,}00 \times 10^3$ kg/m^3 e $g = 9{,}81$ m/s^2 (pareti perfettamente bagnate). b) Quale differenza di pressione serve per sostenere una colonna d'acqua alta 100 m? Confrontala con la pressione atmosferica.

Soluzione. a) $h = 2 \times 0{,}073$ N/m / ($1{,}00 \times 10^3$ kg/m^3 × 9,81 m/s^2 × 20×10^{-6} m) = 0,74 m. Anche nelle tracheidi più strette, larghe una decina di micrometri ($r \approx 5$ µm), l'acqua salirebbe per capillarità di circa 3 m: niente in confronto a un albero alto decine di metri. b) La pressione idrostatica di una colonna è $p = \rho g h = 1{,}00 \times 10^3 \times 9{,}81 \times 100$ Pa = $9{,}81 \times 10^5$ Pa, cioè circa 0,98 MPa, quasi dieci volte la pressione atmosferica (1 atm = 101 325 Pa). Una pompa aspirante posta in cima a un tubo non potrebbe sollevare l'acqua oltre circa 10 m, perché l'aspirazione può al massimo togliere la pressione dell'atmosfera che spinge dal basso: per salire più in alto la colonna deve essere *tirata*, cioè trovarsi a pressione negativa, e resiste senza spezzarsi solo grazie alla coesione fra le molecole d'acqua. Alla tensione necessaria si aggiunge quella che serve a vincere l'attrito nei vasi.

15.4.4 Il floema e il flusso di massa

Nel floema la linfa elaborata va da una **sorgente**, un organo che produce zuccheri o li libera dalle riserve, a un **pozzo**, che li consuma o li accumula (Figura 15.5a). Una foglia matura è una sorgente; radici, apici in crescita, foglie giovani, frutti e semi sono pozzi. Il ruolo può cambiare con le stagioni: in estate il tubero della patata è un pozzo, in primavera, quando germoglia, una

sorgente. Nel floema la linfa può quindi viaggiare verso l'alto o verso il basso, mentre nello xilema l'acqua sale sempre.

Il meccanismo più accettato è l'**ipotesi del flusso di massa**, proposta dal botanico tedesco Ernst Münch nel 1930 (Figura 15.5b). 1) Alla sorgente le cellule compagne caricano saccarosio nei tubi cribrosi con un trasporto attivo. 2) L'acqua entra per osmosi dallo xilema vicino e la pressione nel tubo cresce. 3) La linfa scorre in blocco verso il pozzo, dove la pressione è più bassa, come l'acqua in un tubo da giardino. 4) Al pozzo il saccarosio viene scaricato e usato o immagazzinato. 5) L'acqua torna nello xilema. Il trasporto nel floema, a differenza della salita della linfa grezza, richiede energia metabolica. Una prova viene dagli afidi: se si stacca il corpo di un afide lasciando lo stiletto conficcato in un tubo cribroso, dal moncone continua a uscire linfa, spinta dalla pressione interna.

15.5 Gli ormoni vegetali e le risposte all'ambiente

Una pianta coordina la crescita e risponde all'ambiente con gli **ormoni vegetali**, molecole piccole attive a concentrazioni bassissime, prodotte in una parte della pianta e spesso trasportate in un'altra. A differenza degli ormoni animali (cap. 12) non vengono da ghiandole, e uno stesso ormone ha effetti diversi secondo il tessuto e la concentrazione.

15.5.1 Le auxine e la scoperta del fototropismo

Nel 1880 Charles Darwin e il figlio Francis pubblicarono *The Power of Movement in Plants*, con esperimenti sui **coleottili**, le guaine che proteggono il primo germoglio delle graminacee (soprattutto dell'erba canaria, *Phalaris canariensis*). Illuminati da un lato, i coleottili si piegavano verso la luce, ma non se la punta era coperta da un cappuccio opaco; si piegavano invece con un cappuccio trasparente o con la parte sottostante coperta. Eppure la curvatura avveniva più in basso. La punta, conclusero, percepisce la luce e trasmette in basso una «influenza».

Nel 1928 l'olandese Frits Went dimostrò che l'influenza è una sostanza chimica. Appoggiò le punte tagliate di coleottili d'avena su blocchetti di agar, poi mise i blocchetti sui coleottili decapitati: se il blocchetto era centrato il coleottile cresceva diritto, se era spostato da un lato si piegava dalla parte opposta, anche al buio. La sostanza fu chiamata **auxina**; la principale auxina naturale è l'acido indolacetico. Quando la luce arriva da un lato, l'auxina si sposta verso il lato in ombra, le cellule lì si allungano di più e il germoglio si piega verso la luce: è il **fototropismo**.

Le auxine, prodotte negli apici e nelle foglie giovani, scendono verso la base con un trasporto polare da cellula a cellula. Mantengono la **dominanza apicale**, inibendo le gemme laterali: chi «cima» una pianta ottiene un cespuglio più fitto. Favoriscono le radici avventizie (le polveri radicanti per talee contengono auxine sintetiche) e lo sviluppo dei frutti; alcune auxine sintetiche ad alte dosi sono diserbanti selettivi contro le eudicotiledoni.

15.5.2 Gli altri ormoni

Le auxine non lavorano da sole. Le principali classi di ormoni vegetali sono riassunte nella Tabella 15.3.

Tabella 15.3 Le principali classi di ormoni vegetali (sintesi).

Ormone	Dove si forma	Effetti principali	Un'applicazione
auxine	apici dei germogli, foglie giovani	allungamento cellulare, fototropismo e gravitropismo, dominanza apicale, radici avventizie, sviluppo dei frutti	polveri radicanti per le talee
gibberelline	apici, foglie giovani, embrione del seme	allungamento degli internodi, germinazione dei semi (attivano gli enzimi che digeriscono le riserve), sviluppo dei frutti	acini più grandi nell'uva senza semi
citochinine	soprattutto radici	divisione cellulare, sviluppo delle gemme laterali, ritardo dell'invecchiamento delle foglie	colture di tessuti in laboratorio
acido abscissico	foglie e radici, semi	chiusura degli stomi in caso di siccità, dormienza dei semi e delle gemme	—
etilene (gas)	frutti in maturazione, tessuti feriti o invecchiati	maturazione dei frutti, caduta delle foglie e dei frutti, risposta alle ferite	maturazione controllata delle banane

Le **gibberelline** furono scoperte studiando una malattia del riso in cui un fungo, producendo una gibberellina, faceva crescere le piantine altissime e deboli; le varietà «nane» di grano e riso che hanno moltiplicato i raccolti nel Novecento sono in molti casi mutanti nella sintesi o nella risposta a questi ormoni. Nei semi dei cereali l'embrione libera gibberelline che inducono lo strato aleuronico a produrre amilasi, l'enzima che digerisce l'amido dell'endosperma. Le **citochinine** lavorano in coppia con le auxine: in una coltura di cellule vegetali un rapporto alto auxine/citochinine fa formare radici, uno basso germogli. L'**etilene** è un gas: per questo una mela matura chiusa in un sacchetto con kiwi acerbi ne accelera la maturazione.

15.5.3 I tropismi

Un **tropismo** è una crescita orientata da uno stimolo che ha una direzione: verso lo stimolo (positivo) o in senso opposto (negativo). Nel **gravitropismo** la radice cresce verso il basso, il fusto verso l'alto. Gli statoliti indicano dove è il «basso» e l'auxina si accumula sul lato inferiore: nel fusto stimola l'allungamento e il fusto si raddrizza; nella radice, più sensibile, la stessa concentrazione lo inibisce, il lato superiore cresce di più e la radice si piega in giù. Nel **tigmotropismo**, risposta al contatto, i viticci della vite si avvolgono a un sostegno.

15.5.4 Il fotoperiodismo

Molte piante fioriscono in una precisa stagione perché misurano la durata del giorno e della notte: è il **fotoperiodismo**. Le **piante brevidiurne** (crisantemo, stella di Natale, molte varietà di soia) fioriscono quando le notti superano una durata critica, in autunno o in inverno; le **longidiurne** (spinacio, iris, molti cereali) quando le notti scendono sotto una durata critica, in tarda primavera e in estate; le **neutrodiurne** (pomodoro, tarassaco) indipendentemente dalla durata del giorno. La luce è percepita nelle foglie da pigmenti, i fitocromi, e il segnale della fioritura viaggia nel floema fino agli apici. Oscurando o illuminando le serre si ottengono crisantemi in fiore in ogni mese.

> **DA RICORDARE**
>
> **Conta la notte, non il giorno.** I nomi «brevidiurna» e «longidiurna» sono storici e un po' ingannevoli. Gli esperimenti hanno mostrato che ciò che la pianta misura è la durata della notte *continua*: se una lunga notte viene interrotta da pochi minuti di luce, una pianta brevidiurna non fiorisce, mentre una longidiurna fiorisce come se le notti fossero corte; interrompere il giorno con un periodo di buio, invece, non ha effetto. Una pianta brevidiurna andrebbe chiamata, più correttamente, «a notte lunga».

15.6 La riproduzione delle angiosperme

15.6.1 Il fiore

Il **fiore** è un germoglio a crescita limitata, le cui foglie si sono trasformate in organi riproduttivi e di protezione, inseriti in cerchi su un asse allargato, il **ricettacolo** (Figura 15.6a). Dall'esterno: i **sepali**, che proteggono il bocciolo e formano il **calice**; i **petali**, che attirano gli impollinatori e formano la **corolla**; gli **stami**, organi maschili, ciascuno con un **filamento** e un'**antera** in cui si forma il polline; al centro i **carpelli**, organi femminili, spesso fusi in un **pistillo** con **stimma**, **stilo** e **ovario**, che contiene gli **ovuli**. Molti fiori sono ermafroditi; in altre specie fiori maschili e femminili sono separati, sulla stessa pianta (mais, nocciolo) o su piante diverse (kiwi, salice).

15.6.2 I gametofiti: il granulo pollinico e il sacco embrionale

Ricorda che le piante hanno un ciclo con alternanza di generazioni. La pianta che vediamo è lo sporofito diploide; nelle angiosperme i gametofiti si sono ridotti a poche cellule, nascoste nel fiore.

- Nelle antere, cellule diploidi vanno incontro a meiosi e producono microspore aploidi. Ognuna si divide per mitosi e forma il **granulo pollinico**, il **gametofito maschile**: una cellula grande, la *cellula del tubetto* (o vegetativa), che contiene una cellula più piccola, la *cellula*

generativa. Il granulo è avvolto da una parete resistentissima, decorata in modo caratteristico per ogni specie. La cellula generativa si divide ancora per mitosi e forma due **cellule spermatiche**, i gameti maschili, che non hanno flagelli.

- In ogni ovulo, avvolto da uno o due **tegumenti** che lasciano un piccolo foro, il **micropilo**, una cellula diploide va incontro a meiosi e forma quattro megaspore aploidi, tre delle quali degenerano. La sopravvissuta compie tre mitosi senza dividere il citoplasma (8 nuclei) e poi si suddivide in cellule: si forma il **sacco embrionale**, il **gametofito femminile**, che nella maggior parte delle angiosperme ha **7 cellule e 8 nuclei** (Figura 15.6b). Verso il micropilo ci sono la **cellula uovo**, il gamete femminile, e due **sinergidi**; all'estremità opposta tre **antipodali**; al centro una grande **cellula centrale** con due **nuclei polari**.

15.6.3 Impollinazione e doppia fecondazione

L'**impollinazione** è il trasporto del polline dall'antera allo stimma. Nelle piante **anemofile** lo porta il vento: fiori poco vistosi, enormi quantità di polline leggero (graminacee, nocciolo, olivo: le piante delle allergie stagionali). Nelle **entomofile** lo portano gli insetti, attirati da colori, profumi e nettare. Molte piante evitano l'autoimpollinazione, per esempio maturando antere e stimmi in tempi diversi, e favoriscono così la variabilità genetica.

Sullo stimma la cellula del tubetto forma il **tubetto pollinico**, che cresce lungo lo stilo, guidato da segnali chimici, ed entra nell'ovulo dal micropilo, dove libera le due cellule spermatiche. Entrambe partecipano alla fecondazione: è la **doppia fecondazione**, osservata nel giglio dal botanico russo Sergej Navašin nel 1898. Una cellula spermatica si fonde con la cellula uovo e forma lo **zigote** diploide ($2n$), che darà l'embrione; l'altra si fonde con i due nuclei polari e forma un nucleo **triploide** ($3n$), da cui si sviluppa l'**endosperma**, il tessuto di riserva. Così la pianta investe riserve in un seme solo se l'ovulo è stato fecondato.

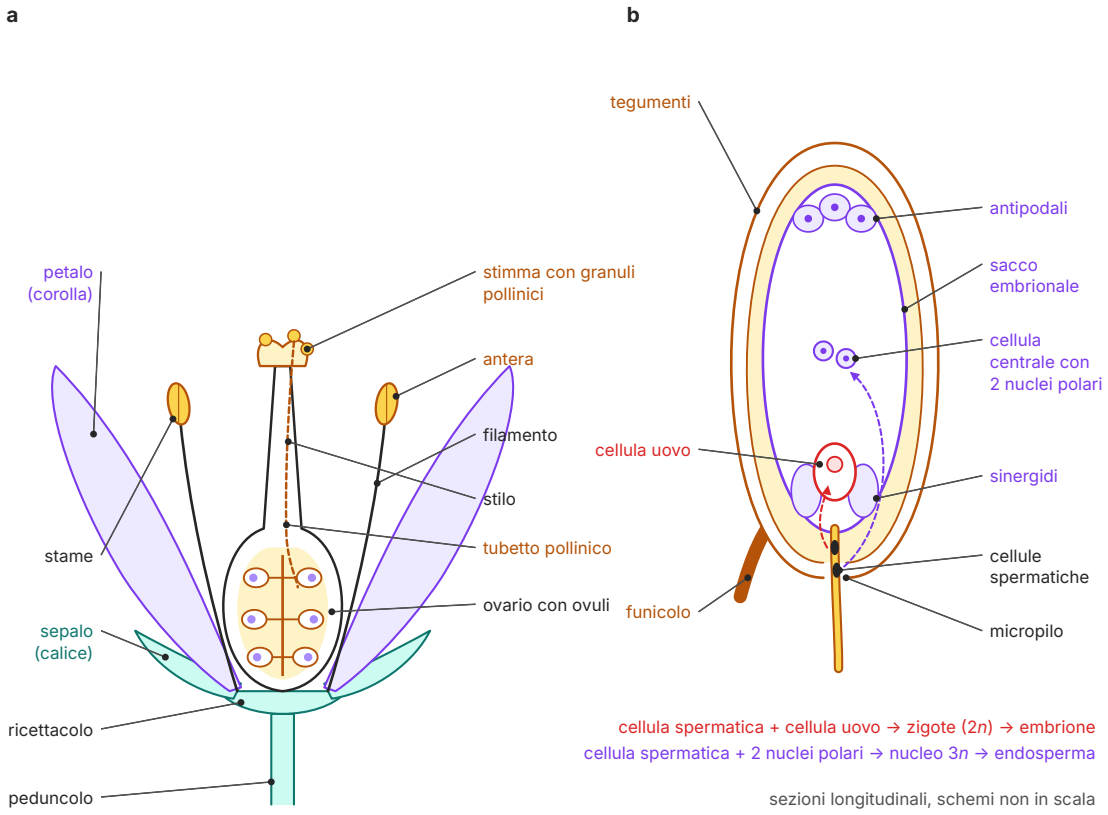

Figura 15.6 Il fiore e la doppia fecondazione (sezioni longitudinali, schemi non in scala). a) Un fiore ermafrodita con ovario supero: un tubetto pollinico cresce dallo stimma, lungo lo stilo, fino a un ovulo. b) Un ovulo con il sacco embrionale a 7 cellule e 8 nuclei: il tubetto pollinico entra dal micropilo e libera due cellule spermatiche; una feconda la cellula uovo (zigote, 2*n*), l'altra si unisce ai due nuclei polari (endosperma, 3*n*).

COLLEGAMENTI

Agenda 2030 · Gli impollinatori. Gran parte delle colture che danno frutti e semi, dalle mele alle mandorle, dai pomodori ai meloni, produce di più se i fiori sono visitati da insetti impollinatori: api domestiche, ma anche api selvatiche, bombi, sirfidi e farfalle. Negli ultimi decenni molti impollinatori selvatici sono in declino in Europa, per la perdita di habitat fioriti, l'uso di pesticidi, le malattie e i cambiamenti climatici. La loro tutela rientra nell'obiettivo 15 dell'Agenda 2030 («Vita sulla Terra») e in quello 2 («Fame zero»). Anche in città si può fare qualcosa: bordi stradali e giardini lasciati fiorire, siepi di specie locali, niente insetticidi sui fiori.

15.6.4 Il seme e il frutto

Dopo la fecondazione l'ovulo diventa il **seme**: lo zigote forma l'**embrione**, con la **radichetta**, la **piumetta** (l'abbozzo del germoglio) e uno o due **cotiledoni**; il nucleo triploide forma l'endosperma; i tegumenti dell'ovulo diventano il **tegumento** del seme, che poi si disidrata. Nel **fagiolo** i due cotiledoni assorbono l'endosperma durante lo sviluppo e ne contengono le riserve (Figura 15.7a). Nel **mais** l'endosperma occupa gran parte del chicco; l'unico cotiledone, lo **scutello**, ne assorbe le riserve durante la germinazione, e piumetta e radichetta sono protette dal coleoptile e dalla coleoriza (Figura 15.7b). Il chicco di mais è in realtà un frutto: la parete dell'ovario è saldata al tegumento.

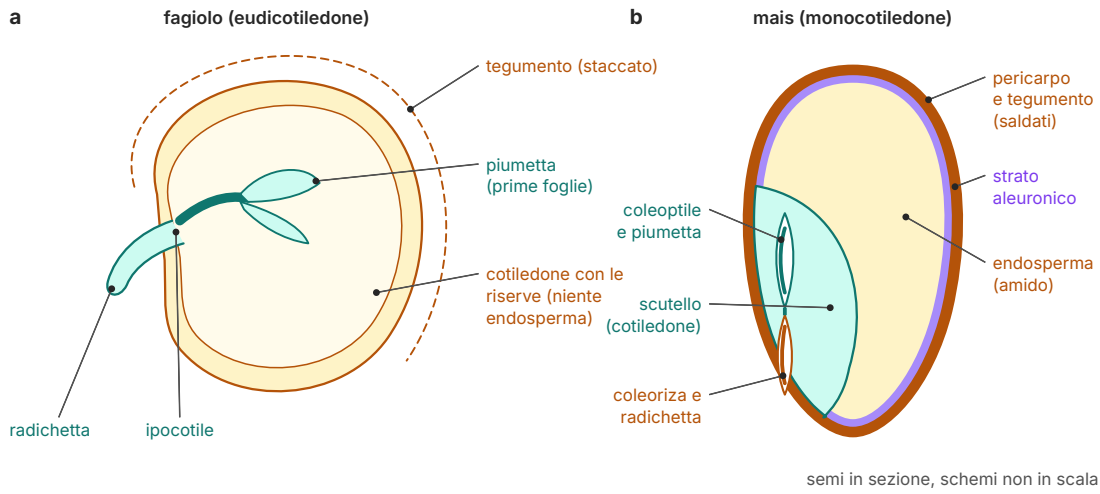

Figura 15.7 Due semi a confronto (schemi non in scala). a) Fagiolo, eudicotiledone: tolto il tegumento, si vedono uno dei due cotiledoni, carichi di riserve, e l'asse dell'embrione con la radichetta, l'ipocotile e la piumetta. b) Cariosside di mais in sezione longitudinale: l'endosperma ricco di amido, rivestito dallo strato aleuronico, e l'embrione con lo scutello, il coleoptile e la coleoriza.

Intanto la parete dell'ovario diventa il **pericarpo** e l'ovario diventa il **frutto**, che protegge i semi e ne favorisce la dispersione. Nella pesca il pericarpo comprende buccia, polpa e nocciolo; nel baccello del fagiolo è secco. Nella mela e nella pera, invece, la polpa deriva dalla base del fiore che avvolge l'ovario, e il frutto vero è il torsolo; nella fragola la parte rossa è il ricettacolo ingrossato e i veri frutti sono i «semini» in superficie. Sono **falsi frutti**.

ERRORE FREQUENTE

Due errori sullo stesso seme. Primo: «l'endosperma è diploide come l'embrione». No: deriva dall'unione di una cellula spermatica (n) con i due nuclei polari ($n + n$) ed è triploide, $3n$; diploide è lo zigote. Secondo: «la polpa della mela è la parete dell'ovario». No: la mela è un falso frutto; la polpa deriva dalla base del fiore, e la parete dell'ovario è la parte coriacea che avvolge i semi nel torsolo. Un frutto vero deriva soltanto dall'ovario.

15.6.5 Dispersione e germinazione

Frutti e semi sono adattati a lasciare la pianta madre: il vento porta i frutti piumati del tarassaco e quelli alati dell'acero; gli animali mangiano i frutti carnosi e disperdono i semi con le feci, o li trasportano attaccati al pelo; la noce di cocco galleggia. A terra molti semi entrano in **dormienza** e non germinano finché non ricevono un segnale adatto, come un periodo di freddo o il lavaggio dell'acido abscissico da parte delle piogge.

La **germinazione** richiede acqua, ossigeno e una temperatura adatta. Il seme si imbibisce, il tegumento si rompe, gli enzimi idrolizzano le riserve ed esce per prima la radichetta. Nel fagiolo l'ipocotile porta i cotiledoni fuori dal terreno (germinazione *epigea*); nel mais restano sotto terra (*ipogea*) e il germoglio esce protetto dal coleoptile.

15.6.6 La riproduzione asessuata

Molte piante si riproducono anche senza semi, da una parte del corpo che rigenera gli organi mancanti: è la **propagazione vegetativa**, che produce cloni della pianta madre. In natura avviene con stoloni, rizomi, tuberi e bulbi; in agricoltura si usano la **talea**, un pezzo di ramo che emette radici avventizie (geranio, olivo); la **propaggine**, un ramo interrato che si stacca dalla madre solo dopo aver radicato (vite); l'**innesto**, in cui una *marza* viene saldata su una pianta radicata affine, il *portainnesto*, facendo combaciare i cambi. Così si conservano esattamente le qualità di una varietà, che dal seme andrebbero perse per la ricombinazione genetica. Le viti europee crescono da oltre un secolo su portainnesti americani resistenti alla fillossera, un insetto nordamericano che nella seconda metà dell'Ottocento distrusse gran parte dei vigneti d'Europa. Il rovescio della medaglia è l'uniformità genetica: una coltura di cloni è tutta ugualmente vulnerabile a una nuova malattia.

ESPERIENZA DI LABORATORIO

Contare gli stomi sulle due pagine di una foglia

Obiettivo. Confrontare la densità degli stomi (numero per mm^2) sulla pagina superiore e su quella inferiore delle foglie di una pianta, e collegare il risultato alla traspirazione e all'ambiente in cui vive.

Materiali. Foglie fresche di una pianta comune non tossica (per esempio ligustro, geranio, fagiolo o una graminacea); smalto per unghie trasparente; nastro adesivo trasparente; vetrini portaoggetti; microscopio ottico; un vetrino micrometrico o un righello trasparente per misurare il diametro del campo visivo.

Procedimento. 1) Stendi un sottile strato di smalto su un'area di circa 1 cm^2 della pagina superiore e uno sulla pagina inferiore della stessa foglia; lascia asciugare 10 minuti. 2) Applica sullo smalto un pezzo di nastro adesivo, premi e staccalo: lo smalto si stacca con il nastro e porta con sé l'impronta dell'epidermide. 3) Incolla il nastro su un vetrino ed etichettalo. 4) Osserva a 400×: le cellule di guardia appaiono come coppie a forma di fagiolo attorno a una fessura. 5) Conta gli stomi in almeno cinque campi diversi per ogni pagina. 6) Misura il diametro del campo visivo a quell'ingrandimento, calcola l'area del campo e la densità media.

Sicurezza. Lo smalto contiene solventi infiammabili: lavora in un'aula aerata, lontano da fiamme, e chiudi subito il flacone. Non usare piante tossiche come l'oleandro, e lavati le mani dopo aver maneggiato le foglie. Maneggia i vetrini con attenzione.

Risultato atteso ed elaborazione. Nelle foglie di quasi tutte le eudicotiledoni gli stomi sono molto più numerosi sulla pagina inferiore; nelle graminacee, con foglie quasi verticali, sono simili sulle due pagine. Esempio di calcolo: con un campo di diametro 0,45 mm l'area è $\pi \times (0{,}225\ mm)^2 = 0{,}159\ mm^2$; una media di 32 stomi per campo corrisponde a $32 / 0{,}159\ mm^2 \approx 2{,}0 \times 10^2$ stomi per mm^2, una media di 5 a circa 31 stomi per mm^2.

Domande. Perché conviene contare più campi e fare la media? Che vantaggio dà a una pianta terrestre avere gli stomi soprattutto sulla pagina inferiore? Come cambierebbe il risultato con una foglia galleggiante di ninfea? Formula un'ipotesi su foglie della stessa pianta cresciute al sole e all'ombra, e progetta una prova per verificarla.

SINTESI

- I **meristemi** apicali producono la crescita primaria (in lunghezza), quelli laterali, **cambio cribro-vascolare** e **fellogeno**, la crescita secondaria (in spessore): la pianta cresce per tutta la vita.
- I tessuti adulti sono tegumentali (epidermide con cuticola e stomi; sughero), parenchimatici (clorenchima, riserva, aerenchima), meccanici (collenchima vivo, sclerenchima lignificato) e conduttori: lo **xilema** (tracheidi e trachee, morte) porta la linfa grezza, il **floema** (tubi cribrosi vivi senza nucleo e cellule compagne) la linfa elaborata.
- L'apice radicale ha cuffia, zona meristematica, di distensione e pilifera. Nella radice l'**endoderma** con la **banda del Caspary** controlla ciò che entra nel cilindro centrale; il periciclo forma le radici laterali.
- Nel fusto delle eudicotiledoni i fasci sono in anello, con il cambio fra floema (esterno) e xilema (interno); nelle monocotiledoni sono sparsi e senza cambio. Il cambio forma ogni anno un **anello** di legno primaverile e tardivo.
- Nella foglia il parenchima a palizzata e quello lacunoso svolgono la fotosintesi; nelle nervature lo xilema è verso la pagina superiore e il floema verso quella inferiore; gli stomi sono soprattutto nella pagina inferiore.
- Gli stomi si aprono quando le cellule di guardia accumulano K^+ e acqua e si chiudono quando li perdono; l'**acido abscissico** li chiude in caso di siccità.
- La massa secca della pianta viene soprattutto da CO_2 e acqua; dal terreno arrivano gli elementi minerali (macronutrienti N, P, K, Ca, Mg, S e micronutrienti), anche grazie a **micorrize** e **noduli** azotofissatori.
- L'acqua raggiunge lo xilema della radice per via apoplastica e simplastica e sale per **coesione–tensione** (Dixon e Joly, 1894–1895): la traspirazione tira colonne d'acqua continue, tenute insieme dai legami a idrogeno; pressione radicale e capillarità hanno un ruolo minore.
- Nel floema la linfa va da una **sorgente** a un **pozzo** per **flusso di massa** (Münch, 1930): caricamento attivo del saccarosio, ingresso osmotico di acqua, flusso sotto pressione.
- Gli **ormoni vegetali** (auxine, gibberelline, citochinine, acido abscissico, etilene) regolano crescita, tropismi, dormienza e maturazione. Le auxine spiegano il fototropismo (Darwin 1880, Went 1928) e il gravitropismo; nel **fotoperiodismo** conta la durata della notte.
- Nel fiore il polline (gametofito maschile) e il **sacco embrionale** (gametofito femminile, 7 cellule e 8 nuclei) portano i gameti; con la **doppia fecondazione** (Navašin, 1898) si formano lo zigote $2n$ e l'endosperma $3n$.
- L'ovulo diventa seme (embrione, riserve, tegumento) e l'ovario frutto; nei falsi frutti la parte carnosa ha un'altra origine. Talea, propaggine e innesto producono cloni.

ESERCIZI

Comprendere e ricordare

1. ● Quale tessuto produce l'aumento di spessore del fusto di un albero?
   - **A.** il meristema apicale del germoglio
   - **B.** il cambio cribro-vascolare
   - **C.** il collenchima
   - **D.** l'endoderma

2. ● Gli elementi delle trachee, quando sono maturi e funzionanti, sono:
   - **A.** cellule vive con nucleo e grandi vacuoli
   - **B.** cellule vive prive di nucleo
   - **C.** cellule morte con pareti lignificate
   - **D.** cellule di parenchima ricche di amido

3. ● La banda del Caspary si trova:
   - **A.** nelle pareti delle cellule dell'endoderma della radice
   - **B.** nella cuticola dell'epidermide fogliare
   - **C.** nelle placche cribrose del floema
   - **D.** nelle pareti delle cellule di guardia

4. ● In una tipica foglia di eudicotiledone di un ambiente temperato, gli stomi si trovano soprattutto:
   - **A.** nel parenchima a palizzata
   - **B.** nell'epidermide superiore
   - **C.** lungo le nervature
   - **D.** nell'epidermide inferiore

5. ●● Secondo la teoria della coesione–tensione, che cosa fornisce l'energia per sollevare l'acqua fino alle foglie?
   - **A.** l'ATP consumato dalle cellule dello xilema
   - **B.** la pressione radicale
   - **C.** l'evaporazione dell'acqua dalle foglie, alimentata dal Sole
   - **D.** la capillarità nei vasi più stretti

6. ● Quale ormone provoca la chiusura degli stomi quando il terreno si secca?
   - **A.** l'acido abscissico
   - **B.** l'auxina
   - **C.** la gibberellina
   - **D.** la citochinina

7. ●● Una pianta brevidiurna fiorisce quando:
   A. il periodo di luce supera una durata critica
   B. riceve un lampo di luce a metà della notte
   C. la temperatura scende sotto lo zero
   D. le notti, senza interruzioni, superano una durata critica

8. ●● Nella maggior parte delle angiosperme il sacco embrionale maturo contiene:
   A. 8 cellule con un nucleo ciascuna
   B. 7 cellule e 8 nuclei
   C. 4 megaspore aploidi
   D. un'unica cellula con 8 nuclei

9. ●●● In un frutto vero, come la pesca, la polpa deriva:
   A. dal tegumento dell'ovulo
   B. dall'endosperma
   C. dalla parete dell'ovario
   D. dal ricettacolo

Vero o falso

10. ● La maggior parte della massa secca di una pianta proviene dai sali minerali assorbiti dal terreno.

11. ● Gli elementi dei tubi cribrosi maturi sono cellule vive, prive di nucleo.

12. ● Nel fusto delle monocotiledoni i fasci cribro-vascolari formano un anello e contengono il cambio.

13. ●● Nel floema la linfa elaborata scorre sempre dall'alto verso il basso.

14. ●● L'endosperma delle angiosperme ha un corredo cromosomico triploide.

15. ●●● Interrompendo una lunga notte con pochi minuti di luce si può impedire la fioritura di una pianta brevidiurna.

Applicare

16. ● Nel mais $2n = 20$. Quanti cromosomi ci sono nel nucleo di: a) una cellula spermatica; b) la cellula del tubetto pollinico; c) la cellula uovo; d) una cellula antipodale; e) lo zigote; f) una cellula dell'endosperma; g) una cellula dello scutello; h) una cellula del pericarpo del chicco?

17. ● Disponi nell'ordine il percorso di una molecola d'acqua dal terreno all'atmosfera: xilema della radice; camera sottostomatica; pelo radicale; xilema del fusto; corteccia della radice; parete di una cellula del mesofillo; endoderma; nervatura della foglia; stoma.

18. ●● Impronte di smalto della stessa foglia, osservate a 400× con un campo visivo di diametro 0,50 mm, danno questi conteggi di stomi in cinque campi. Pagina inferiore: 41, 38, 45, 40, 36. Pagina superiore: 7, 5, 9, 6, 8. Calcola la densità media degli stomi (per mm^2) sulle due pagine e il loro rapporto.

19. ●● Un pino abbattuto nell'inverno fra il 2024 e il 2025 ha 62 anelli e un raggio (senza corteccia) di 24,8 cm. a) Calcola l'accrescimento radiale medio annuo in mm. b) In quale anno si è formato il primo anello? c) Una trave di quel pino mostra una serie di cinque anelli molto stretti: che cosa puoi ipotizzare?

20. ●● Calcola l'altezza di risalita capillare dell'acqua in una tracheide di diametro 30 µm ($\gamma = 0{,}073$ N/m, $\rho = 1{,}00 \times 10^3$ kg/m^3, $g = 9{,}81$ m/s^2, pareti perfettamente bagnate) e confrontala con l'altezza di un cipresso di 30 m. Che cosa ne concludi?

21. ●● a) Calcola la pressione idrostatica di una colonna d'acqua alta 45 m ($\rho = 1{,}00 \times 10^3$ kg/m^3, $g = 9{,}81$ m/s^2), in pascal e in atmosfere. b) Perché la colonna non si spezza, anche se nello xilema la pressione è negativa?

22. ●●● Un sacco da 2,0 kg di concime «15-15-15» contiene il 15 % in massa di N e quantità di fosforo e di potassio pari al 15 % di P_2O_5 e al 15 % di K_2O. Calcola le masse di azoto, di fosforo e di potassio contenute nel sacco (masse atomiche in appendice).

23. ●●● In un potometro una bolla d'aria si sposta in un capillare di raggio interno 0,50 mm. In 10 minuti percorre 42 mm in aria ferma e 98 mm davanti a un ventilatore. a) Calcola il volume d'acqua assorbito in 10 minuti in aria ferma, in mm^3 e in mL, e la velocità di assorbimento in mL/h. b) Di quante volte aumenta l'assorbimento con il ventilatore? c) Perché il potometro misura l'assorbimento e non esattamente la traspirazione?

Leggere dati e figure

Tabella 15.4 Traspirazione di una pianta di girasole in vaso nel corso di una giornata estiva serena (dati di esempio).

Ora	6	9	12	15	18	21	24
luce (% del massimo)	5	55	100	80	25	0	0
traspirazione (g di acqua all'ora)	4	38	70	62	20	3	2

24. ●● Osserva la Tabella 15.4. a) In quale ora la traspirazione è massima e perché? b) Perché di notte è vicina a zero? c) Il giorno successivo, molto caldo e con il terreno quasi secco, la traspirazione alle 12 risulta più bassa che alle 9: proponi una spiegazione che coinvolga un ormone.

25. ●●● Osserva la Figura 15.3. a) Perché il parenchima a palizzata si trova sotto l'epidermide superiore? b) Perché il parenchima lacunoso ha tanti spazi pieni d'aria? c) Spiega perché nella nervatura lo xilema è rivolto verso l'alto, collegandolo alla disposizione dei fasci nel fusto (Figura 15.2).

26. ●● Osserva la Figura 15.2. a) Ricevi la sezione di un fusto in cui i fasci sono sparsi e privi di cambio: a quale gruppo di angiosperme appartiene la pianta? b) Nella parte c, quali tessuti sono formati da cellule vive e quali da cellule morte? c) Perché il legno tardivo appare più scuro di quello primaverile?

27. ●●● Osserva la Figura 15.5b. a) In primavera un tubero di patata germoglia: disegna di nuovo lo schema indicando quale organo fa da sorgente e quale da pozzo. b) Che cosa succederebbe al flusso nel floema se le cellule compagne della sorgente non avessero più ATP? c) Perché lo scaricamento al pozzo è necessario quanto il caricamento alla sorgente?

Indagare e argomentare

28. ●●● Progetta un esperimento con plantule di avena o di grano cresciute al buio per verificare che è la punta del coleottile a percepire la luce che provoca il fototropismo. Indica la variabile che modifichi, quella che misuri, i controlli necessari e le precauzioni (anche di sicurezza) da prendere.

29. ●● Un fiorista raccomanda di accorciare il gambo dei fiori recisi tagliandolo sott'acqua. Spiega il consiglio con la teoria della coesione–tensione.

30. ●●● Un'azienda agricola alterna ogni anno il frumento con l'erba medica o il favino, invece di coltivare sempre frumento. Spiega i vantaggi biologici della rotazione con le leguminose e collegali all'uso dei concimi azotati, al processo Haber–Bosch (cap. 3) e agli obiettivi dell'Agenda 2030.

31. ●●● Quasi tutte le varietà di vite, di olivo e di melo coltivate sono propagate per talea o per innesto e non per seme. Spiega perché, indica un vantaggio e un rischio di questa pratica e confrontala con la riproduzione sessuata in termini di variabilità genetica.

Approfondimento

32. ●●● Una pianta CAM e una pianta C_4 crescono entrambe in ambienti caldi. Spiega in che cosa differisce il momento di apertura degli stomi nelle due piante e perché la strategia CAM è più adatta a un deserto.

PER APPROFONDIRE

- [TAI] L. Taiz, E. Zeiger, *Plant Physiology*: i capitoli sul trasporto dell'acqua e dei soluti, sulla nutrizione minerale, sul floema, sugli ormoni vegetali e sul controllo della fioritura.
- [CAM] L. A. Urry et al., *Campbell Biology*: i capitoli sulla struttura e la crescita delle piante, sul trasporto, sulla nutrizione, sulla riproduzione delle angiosperme e sulle risposte ai segnali interni ed esterni, con gli esperimenti storici sul fototropismo.

Glossario del capitolo

Acido abscissico
Ormone vegetale che chiude gli stomi in caso di siccità e mantiene la dormienza dei semi e delle gemme.

Auxina
Ormone vegetale (principale: acido indolacetico) prodotto negli apici; stimola l'allungamento delle cellule ed è responsabile di fototropismo, gravitropismo e dominanza apicale.

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

Cambio cribro-vascolare
Meristema laterale che produce xilema secondario verso l'interno e floema secondario verso l'esterno; responsabile della crescita in spessore.

Cellula compagna
Cellula del floema, con nucleo e molti mitocondri, unita a un elemento del tubo cribroso, di cui sostiene il metabolismo e regola carico e scarico degli zuccheri.

Cellule di guardia
Le due cellule dell'epidermide, dotate di cloroplasti, che delimitano uno stoma e lo aprono o lo chiudono variando il proprio turgore.

Collenchima
Tessuto di sostegno di cellule vive, con parete primaria ispessita in modo irregolare; robusto e flessibile.

Endoderma (della radice)
Lo strato più interno della corteccia della radice, formato da cellule unite e dotate di banda del Caspary.

Fotoperiodismo
Risposta di una pianta, per esempio la fioritura, alla durata della notte (e quindi del giorno).

Granulo pollinico
Gametofito maschile delle piante con seme: nelle angiosperme è formato dalla cellula del tubetto e dalla cellula generativa, che darà due cellule spermatiche.

Ipotesi del flusso di massa
Modello del trasporto nel floema (Münch, 1930): il caricamento attivo di saccarosio alla sorgente richiama acqua e crea una pressione che spinge la linfa verso il pozzo.

Meristema
Tessuto di cellule indifferenziate che si dividono per tutta la vita della pianta; apicale (crescita in lunghezza) o laterale (crescita in spessore).

Micorriza
Simbiosi fra le radici di una pianta e un fungo, che cede acqua e ioni minerali in cambio di zuccheri.

Propagazione vegetativa
Riproduzione asessuata di una pianta a partire da una sua parte (stolone, tubero, talea, innesto…); produce cloni.

Sacco embrionale
Gametofito femminile delle angiosperme, contenuto nell'ovulo; nella maggior parte delle specie ha 7 cellule e 8 nuclei.

Sclerenchima
Tessuto di sostegno di cellule con spessa parete lignificata, di solito morte a maturità: fibre e sclereidi.

Sorgente e pozzo
Nel trasporto del floema, l'organo che fornisce zuccheri (sorgente: foglia matura, tubero che germoglia) e quello che li consuma o li accumula (pozzo: radici, apici, frutti).

Teoria della coesione–tensione
Spiegazione della salita della linfa grezza (Dixon e Joly, 1894–1895): la traspirazione tira colonne d'acqua continue nello xilema, tenute insieme dalla coesione.

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 prive di nucleo, unite da placche cribrose; trasporta la linfa elaborata.

Soluzioni

1. B. Il cambio cribro-vascolare produce xilema secondario verso l'interno e floema secondario verso l'esterno; il meristema apicale produce la crescita in lunghezza.

2. C. Tracheidi e trachee funzionano da tubi vuoti: a maturità il citoplasma è scomparso e resta la parete lignificata con le punteggiature.

3. A. È una fascia di suberina nelle pareti radiali e trasversali delle cellule dell'endoderma; blocca la via apoplastica.

4. D. Nell'epidermide inferiore, più fresca e in ombra, si perde meno acqua; il parenchima a palizzata non ha stomi.

5. C. La traspirazione, cioè l'evaporazione alimentata dall'energia solare, crea la tensione che tira le colonne d'acqua; le cellule dello xilema sono morte e non consumano ATP.

6. A. L'acido abscissico fa uscire K^+ dalle cellule di guardia: l'acqua esce per osmosi e lo stoma si chiude.

7. D. Conta la durata della notte continua; un lampo di luce a metà notte (B) impedisce la fioritura di una pianta brevidiurna.

8. B. Tre antipodali, due sinergidi, la cellula uovo e la cellula centrale con due nuclei polari: 7 cellule, 8 nuclei.

9. C. Il pericarpo della pesca (buccia, polpa e nocciolo) deriva dalla parete dell'ovario; dal ricettacolo deriva invece la parte carnosa di falsi frutti come la fragola.

10. F. La massa secca viene soprattutto dalla CO_2 dell'aria (carbonio e ossigeno) e dall'acqua (idrogeno); i sali minerali sono una piccola frazione.

11. V. Sono vivi ma senza nucleo, ribosomi e vacuolo; dipendono dalle cellule compagne.

12. F. Nelle monocotiledoni i fasci sono sparsi e privi di cambio; l'anello di fasci con il cambio è tipico delle eudicotiledoni.

13. F. Scorre da una sorgente a un pozzo, verso l'alto o verso il basso: per esempio verso l'apice in crescita o verso i frutti.

14. V. Nasce dalla fusione di una cellula spermatica (n) con i due nuclei polari ($n + n$): $3n$.

15. V. La pianta misura la notte continua: l'interruzione con la luce «accorcia» la notte e impedisce la fioritura.

16. a) 10; b) 10; c) 10; d) 10 (tutte cellule dei gametofiti, aploidi); e) 20; f) 30 (endosperma triploide); g) 20 (lo scutello è parte dell'embrione); h) 20 (il pericarpo deriva dalla parete dell'ovario, tessuto della pianta madre).

17. pelo radicale → corteccia della radice → endoderma → xilema della radice → xilema del fusto → nervatura della foglia → parete di una cellula del mesofillo → camera sottostomatica → stoma.

18. Area del campo = $\pi \times (0{,}25\ \text{mm})^2 = 0{,}196\ \text{mm}^2$. Medie: inferiore 200/5 = 40,0 stomi per campo; superiore 35/5 = 7,0. Densità: inferiore 40,0 / 0,196 ≈ $2{,}0 \times 10^2$ stomi/mm^2 (204); superiore 7,0 / 0,196 ≈ 36 stomi/mm^2. Rapporto 40,0 / 7,0 ≈ 5,7: la pagina inferiore ha quasi sei volte più stomi.

19. a) 248 mm / 62 anni = 4,0 mm all'anno. b) L'anello più esterno è quello del 2024 (la stagione di crescita era conclusa); il primo è del 2024 − 61 = 1963. c) Cinque anni di crescita scarsa: per esempio una siccità prolungata, un attacco di parassiti o la competizione con alberi vicini; il confronto con altri alberi della stessa zona dice se la causa è climatica.

20. $r = 15\ \mu\text{m}$; $h = 2 \times 0{,}073 / (1{,}00 \times 10^3 \times 9{,}81 \times 15 \times 10^{-6})\ \text{m} = 0{,}99\ \text{m}$. È circa trenta volte meno dell'altezza del cipresso: la capillarità non spiega la salita

della linfa, che richiede la tensione generata dalla traspirazione.

21. a) $p = \rho g h = 1{,}00 \times 10^3 \times 9{,}81 \times 45$ Pa $= 4{,}4 \times 10^5$ Pa $\approx 4{,}4$ atm. b) Le molecole d'acqua sono unite da legami a idrogeno (coesione) e aderiscono alle pareti idrofile dei vasi; i vasi stretti e lignificati non si schiacciano, e le colonne restano continue finché non entra aria.

22. N: $0{,}15 \times 2{,}0$ kg $= 0{,}30$ kg. P_2O_5: 0,30 kg, con frazione in massa di $P = 2 \times 30{,}97 / 141{,}94 = 0{,}436 \rightarrow P = 0{,}13$ kg. K_2O: 0,30 kg, con frazione di $K = 2 \times 39{,}10 / 94{,}20 = 0{,}830 \rightarrow K = 0{,}25$ kg.

23. a) $V = \pi r^2 L = \pi \times (0{,}50\ \text{mm})^2 \times 42\ \text{mm} = 33\ \text{mm}^3 = 0{,}033$ mL in 10 minuti, cioè 0,20 mL/h. b) 98 / 42 = 2,3 volte. c) Misura l'acqua assorbita dal fusto: una piccola parte resta nei tessuti o è usata nella fotosintesi, e la quantità assorbita coincide con quella traspirata solo approssimativamente (oltre il 90 %).

24. a) Alle 12, quando la luce è massima: stomi aperti e temperatura alta. b) Al buio gli stomi sono chiusi. c) Con il terreno secco la pianta produce acido abscissico, che chiude parzialmente gli stomi nelle ore più calde: la traspirazione cala anche se la luce è massima.

25. a) Lì arriva più luce, e le cellule allungate e fitte di cloroplasti la sfruttano meglio. b) Gli spazi permettono alla CO_2 entrata dagli stomi di diffondere fino a ogni cellula e al vapore acqueo di uscire. c) La nervatura prolunga un fascio del fusto, in cui lo xilema è verso l'interno; nella foglia la pagina superiore è quella rivolta verso il fusto, quindi lo xilema finisce verso l'alto e il floema verso il basso.

26. a) A una monocotiledone. b) Vivi: cambio, floema secondario (tubi cribrosi e cellule compagne), fellogeno e cellule di parenchima del midollo; morti: gli elementi conduttori e le fibre dello xilema e il sughero. c) Il legno tardivo ha cellule strette con pareti spesse: più parete lignificata e meno lume.

27. a) Il tubero è la sorgente (idrolizza l'amido e carica saccarosio nel floema); i germogli in crescita sono i pozzi. b) Il saccarosio non verrebbe caricato attivamente: niente aumento di pressione alla sorgente, e il flusso si fermerebbe. c) Lo scaricamento mantiene bassa la pressione al pozzo; senza differenza di pressione non c'è flusso.

28. Traccia di risposta: gruppi di plantule illuminate da un solo lato; gruppo 1 senza trattamento (controllo); gruppo 2 punta coperta da un cappuccio opaco (per esempio di carta stagnola); gruppo 3 cappuccio trasparente (controlla l'effetto del cappuccio in sé); gruppo 4 base coperta con un collarino opaco e punta libera. Variabile modificata: la parte esposta alla luce; variabile misurata: l'angolo di curvatura dopo alcune ore. Stesse condizioni per il resto (temperatura, umidità, età delle plantule), molte plantule per gruppo. Sicurezza: lampade lontane dall'acqua, attenzione alle forbici. Previsione: si piegano i gruppi 1, 3 e 4, non il 2.

29. Traccia di risposta: tagliando il gambo all'aria, nei vasi aperti entra aria e le colonne d'acqua si spezzano (embolia): la tensione non si trasmette più e il fiore appassisce. Tagliando sott'acqua, le colonne restano continue e l'acqua continua a essere richiamata dalla traspirazione dei petali e delle foglie.

30. Traccia di risposta: le leguminose ospitano nei noduli radicali i batteri azotofissatori (*Rhizobium*), che arricchiscono il terreno di azoto organico disponibile per la coltura successiva; la rotazione interrompe anche i cicli dei parassiti specifici del frumento e migliora la struttura del suolo. Serve meno concime azotato di sintesi, la cui produzione con il processo Haber–Bosch consuma molta energia (gas naturale, CO_2), e si riduce la perdita di nitrati verso falde e acque (eutrofizzazione): obiettivi 2, 6, 12 e 13 dell'Agenda 2030.

31. Traccia di risposta: dal seme nascono piante diverse dalla madre, per la ricombinazione genetica (meiosi e fecondazione); talea e innesto producono cloni che conservano esattamente i caratteri della varietà. L'innesto permette anche di scegliere un portainnesto resistente (le viti europee su piedi americani resistenti alla fillossera). Vantaggio: qualità costante e produzione più rapida. Rischio: uniformità genetica, per cui una malattia nuova può colpire allo stesso modo tutte le piante.

32. Traccia di risposta: la pianta CAM apre gli stomi di notte, quando l'aria è fresca e umida e si perde poca acqua, e immagazzina la CO_2 come acido malico, che di giorno, a stomi chiusi, la libera per il ciclo di Calvin; la pianta C_4 apre gli stomi di giorno e concentra la CO_2 nelle cellule della guaina del fascio. In un deserto risparmiare acqua è decisivo, anche a costo di una crescita lenta (la CO_2 fissata è limitata da quanta se ne può immagazzinare in una notte).