

# ADATTAMENTI DEI VEGETALI AI DIVERSI FATTORI AMBIENTALI:

V. Interazioni con altri organismi viventi

# ADATTAMENTI DEI VEGETALI AI DIVERSI FATTORI AMBIENTALI:

V. Interazioni con altri organismi viventi  
SIMBIOSI DELLE PIANTE E  
MICROORGANISMI DEL TERRENO

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

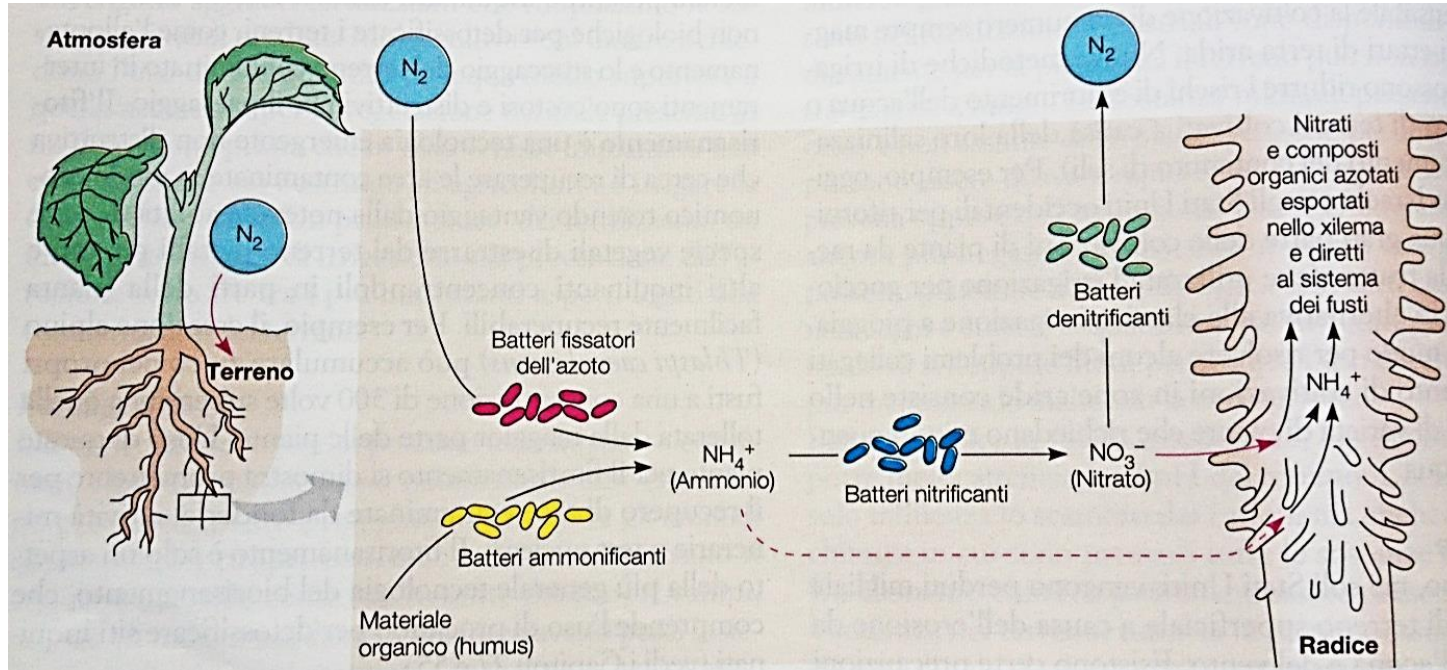
---

**Simbiosi** → stretta convivenza di due organismi appartenenti a due diverse specie che traggono benefici l'uno dall'altro. Nel mondo vegetale, le piante superiori instaurano relazioni simbiotiche con funghi e batteri, ai fini di migliorare gli aspetti nutrizionali di entrambi i partner. Le simbiosi più conosciute avvengono tra piante e microrganismi del terreno:

- Fissazione simbiotica dell'azoto → simbiosi tra apparato radicale e batteri
- Simbiosi tra piante e cianobatteri fissatori di azoto atmosferico → il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae*
- Formazione di micorrize → simbiosi tra apparato radicale e funghi

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Fissazione simbiotica dell'azoto



Campbell and Reece. La forma e la funzione nelle piante. Zanichelli

Le piante acquisiscono azoto dal terreno essenzialmente in due forme:

- Ammoniacale ( $NH_4^+$ ) → forma più assimilabile per la pianta. Presente in suoli acidi ed asfittici, dove la flora microbica nitrificante è assente.
- Nitrica ( $NO_3^-$ ) → nella maggioranza dei suoli, che tendenzialmente sono ben areati e con pH intorno al 6. I batteri nitrificatori ossidano l'ammonio, con produzione di nitrato.

I batteri hanno un ruolo fondamentale nella fissazione dell'azoto atmosferico in nitrato, assimilabile dalla pianta. Tuttavia, le simbiosi permettono alla pianta di ottenere azoto in maniera ancor più efficace.

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Fissazione simbiotica dell'azoto: le simbiosi rizobi-leguminose

Molte famiglie di piante comprendono specie che instaurano relazioni simbiotiche con batteri azotofissatori. Questi forniscono una fonte endogena di azoto pronto per essere assimilato in composti organici, principalmente amminoacidi, che vengono poi trasportati per via xilematica in tutto il cormo. Per svolgere la fissazione dell'azoto, questi batteri hanno necessità di associarsi intimamente con la pianta all'interno di strutture speciali chiamate **noduli**, che si sviluppano a livello radicale. La pianta fornisce invece ai batteri carboidrati e altri composti organici.

Tra le relazioni simbiotiche di questo tipo, quella tra **piante leguminose-batteri rizobi** (appartenenti ai generi *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*) è la più conosciuta.



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Fissazione simbiotica dell'azoto: le simbiosi rizobi-leguminose

Le interazioni tra rizobi e piante leguminose è specie-specifica e dipende dal riconoscimento batterio-ospite attraverso un complesso scambio di segnali molecolari:

- ❶ Le radici della pianta secernono **flavonoidi** come molecole segnale
- ❷ I rizobi presenti nella rizosfera percepiscono queste molecole e in risposta producono nuove molecole segnale, i **fattori Nod** (lipo-chito-polisaccaridi), ovvero i fattori di nodulazione, che agiscono sui peli radicali della pianta ospite, causando il loro arricciamento in zona apicale e la formazione di un **tubulo di infezione**, contenente materiale di parete cellulare
- ❸ I batteri penetrano all'interno dei peli radicali, a livello del sito di arricciamento e un **tubulo di infezione** contenente i batteri cresce da cellula a cellula a livello della corteccia radicale
- ❹ Durante l'infezione, i batteri producono nuovi fattori Nod che inducono la divisione cellulare delle cellule meristematiche iniziali del cambio, fino a formare il nodulo radicale
- ❺ I tubuli di infezione entrano all'interno del nodulo e i rizobi vengono rilasciati all'interno delle cellule del nodulo, circondati sia da una matrice di polisaccaridi che da una membrana derivante dalla membrana plasmatica delle cellule vegetali. A questo punto i batteri si trasformano in batteroidi o simbiosomi, i siti della fissazione dell'azoto.



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

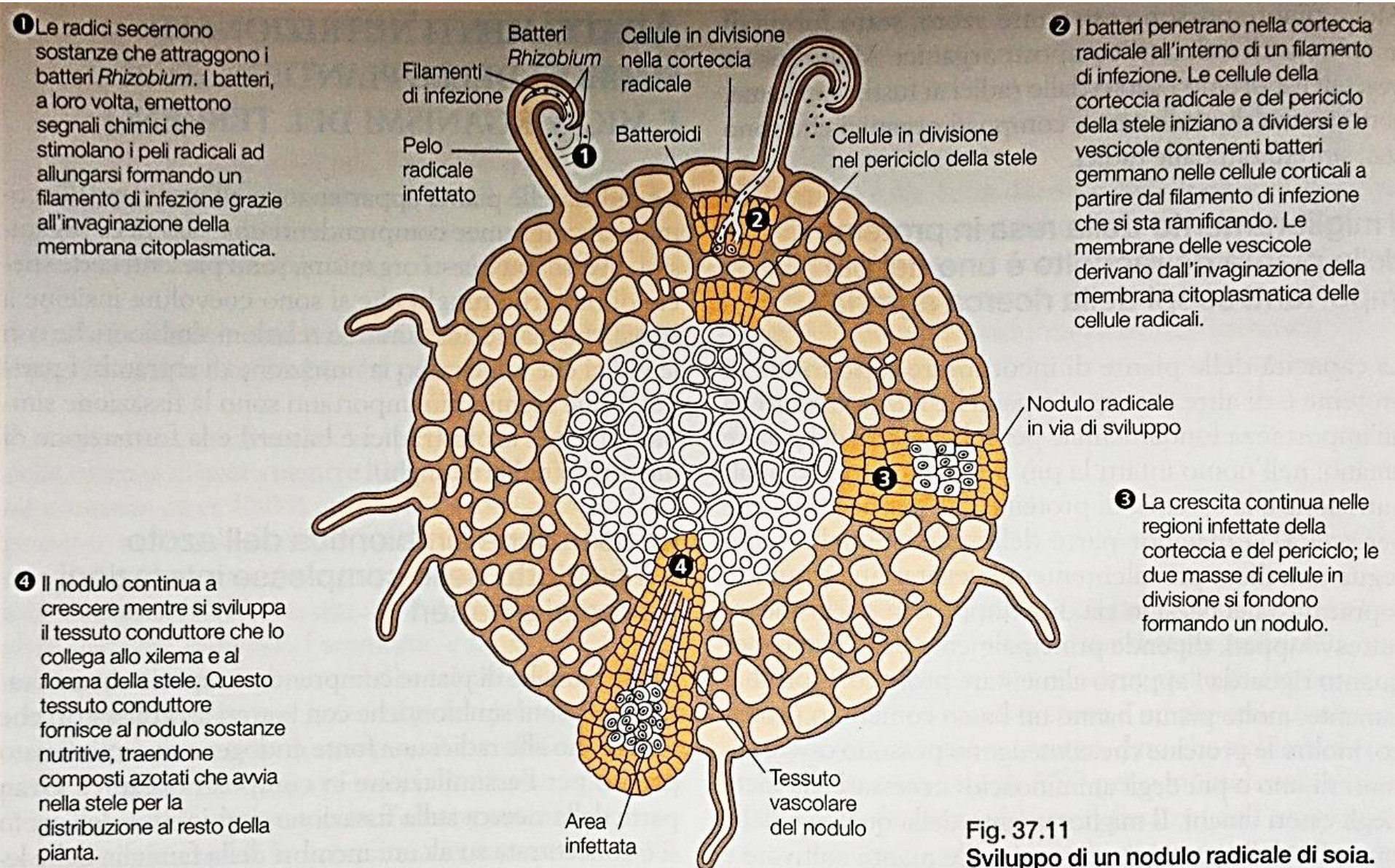


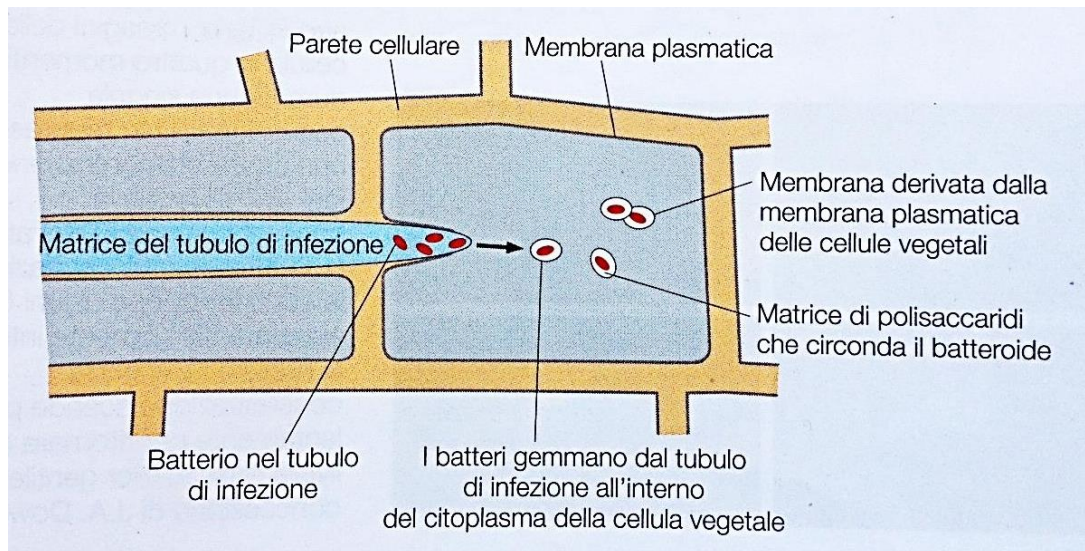
Fig. 37.11  
Sviluppo di un nodulo radicale di soia.



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

I batteri crescono all'interno del tubulo di infezione mentre questo si estende attraverso il cilindro corticale, fino ad arrivare alle cellule del nodulo. I batteri sono da considerare come organismi esterni alla cellula vegetale, fino a quando non vengono rilasciati dal tubulo di infezione all'interno delle cellule parenchimatiche del nodulo.

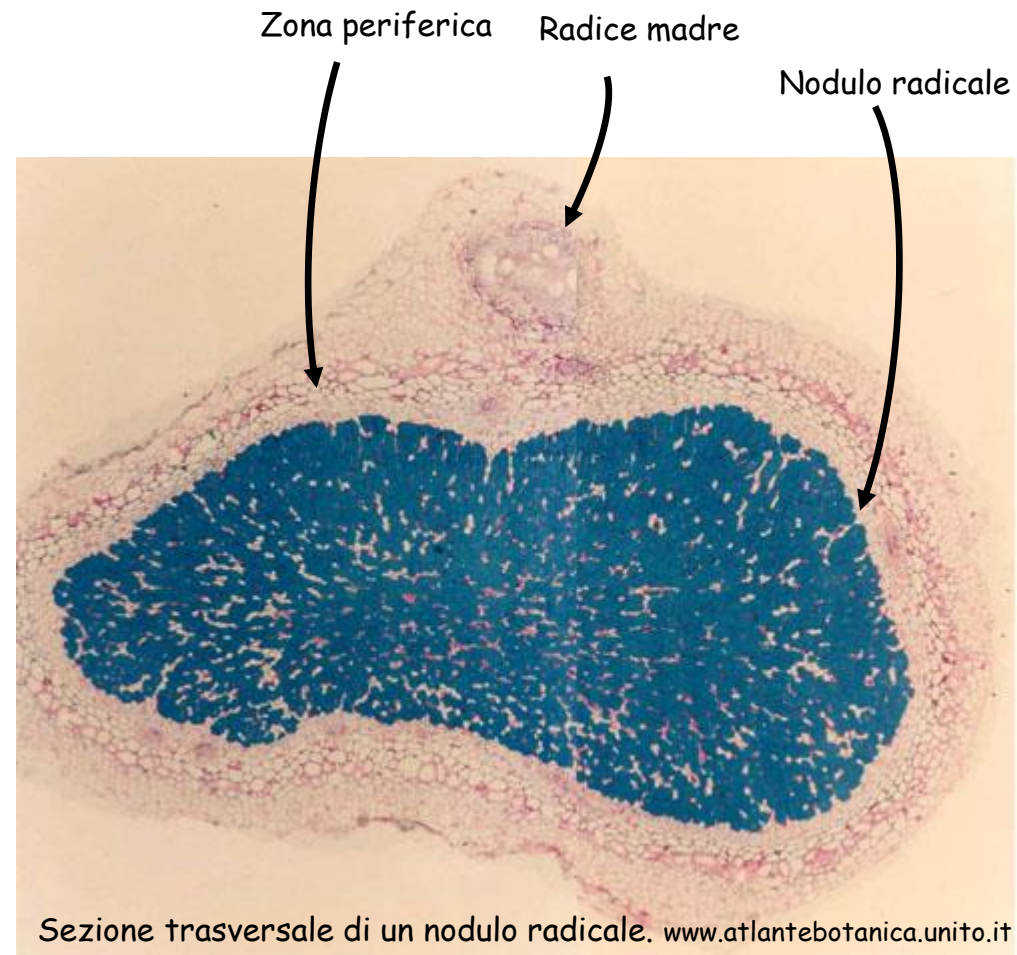
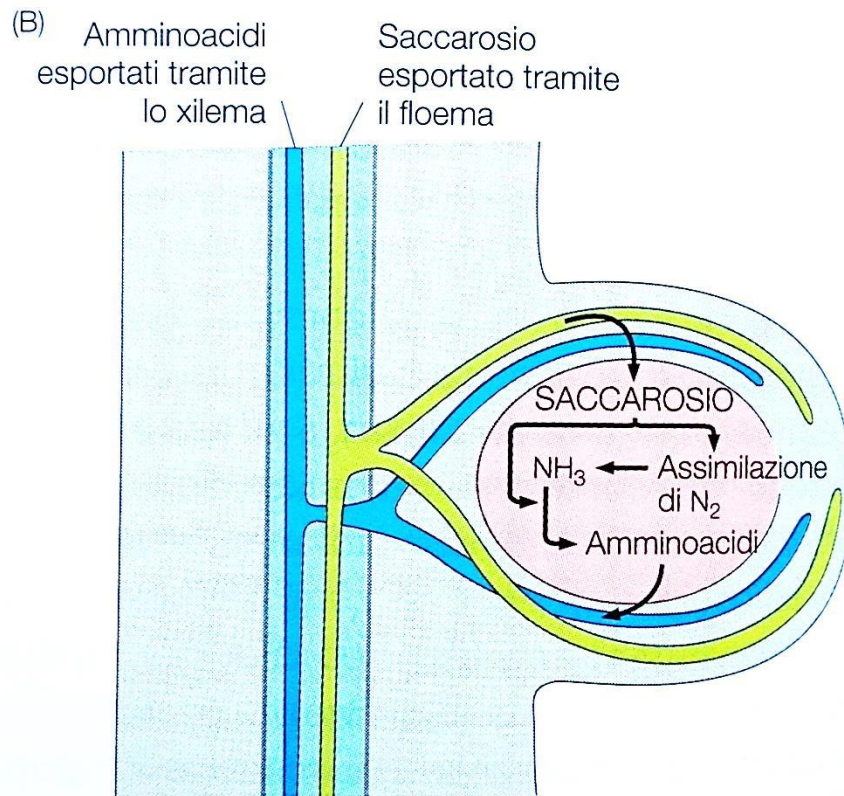
All'interno delle cellule che costituiscono il nodulo, i batteri sono avvolti da una membrana derivante dalla membrana plasmatica della cellula che li ospita, e con questa nuova conformazione sono trasformati in **batteroidi**. La capacità di effettuare la simbiosi con i vegetali deriva dal fatto che la pianta non mette in atto meccanismi di difesa contro i batteroidi, dal momento che non li riconosce come patogeni. Ciò è dovuto alla presenza di una matrice di polisaccaridi che circonda il batteroide. Rizobi mutanti che presentano alterazioni per la matrice polisaccaridica non sono in grado di associarsi alla pianta perché riconosciuti dalla pianta come potenziali agenti patogeni.





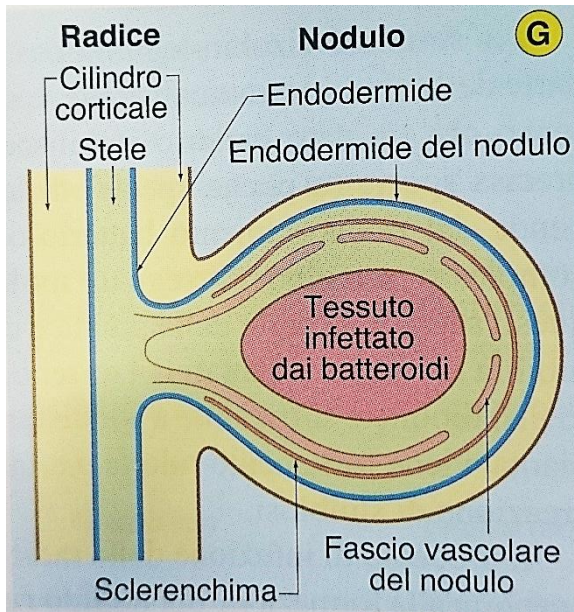
# Simbiosi come adattamento nutrizionale

La fissazione dell'azoto in forma ammoniacale e la produzione di amminoacidi nel nodulo richiede una gran quantità di energia, che i batteroidi si procurano in forma di ATP prodotta dalla respirazione. Per questo motivo, la pianta importa saccarosio dalle foglie ai noduli radicali, come fonte di carbonio idrolizzabile per la produzione di energia





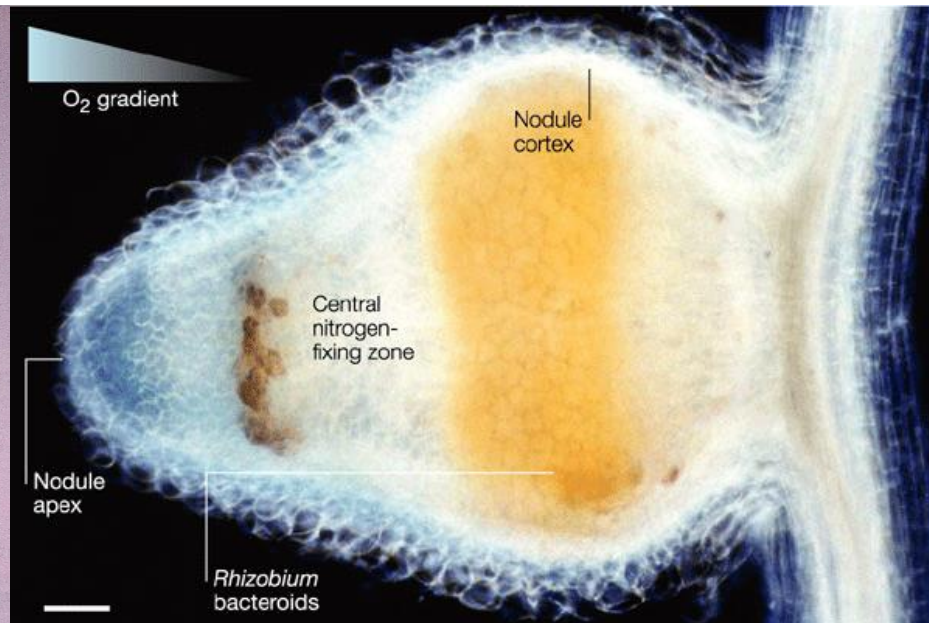
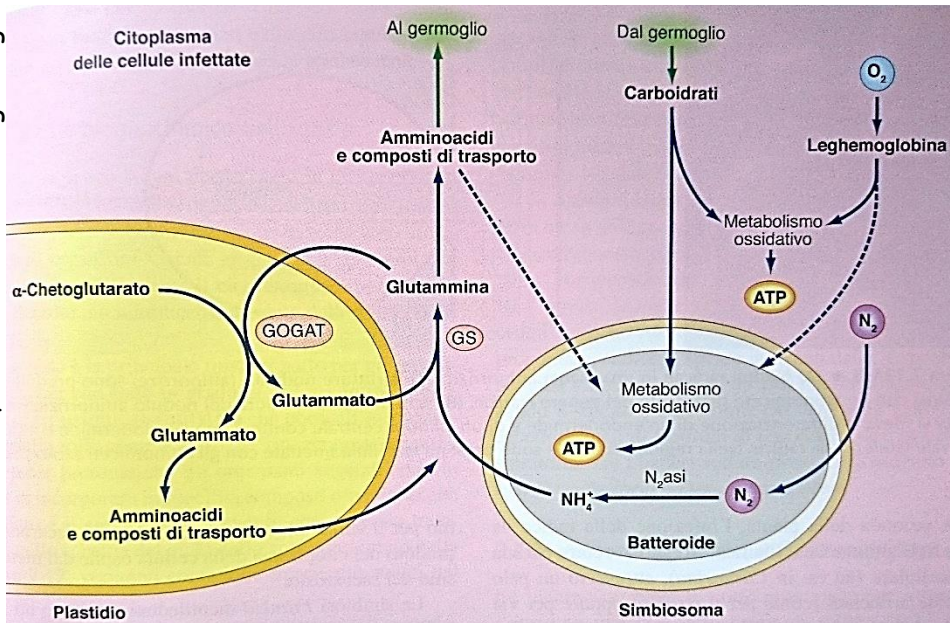
# Simbiosi come adattamento nutrizionale



All'interno del nodulo radicale vengono messi in atto diversi meccanismi per mantenere un ambiente microaerobico, necessario per mantenere attiva la nitrogenasi:

1. Sintesi di tessuto sclerenchimatico al di sotto dell'endoderma del nodulo → per limitare la diffusione di ossigeno verso l'interno del nodulo;
2. Presenza di leghemoglobina, lega  $O_2$  e ne controlla il rilascio all'interno del nodulo. Responsabile della colorazione rossastra del nodulo radicale

Nature Reviews | Microbiology

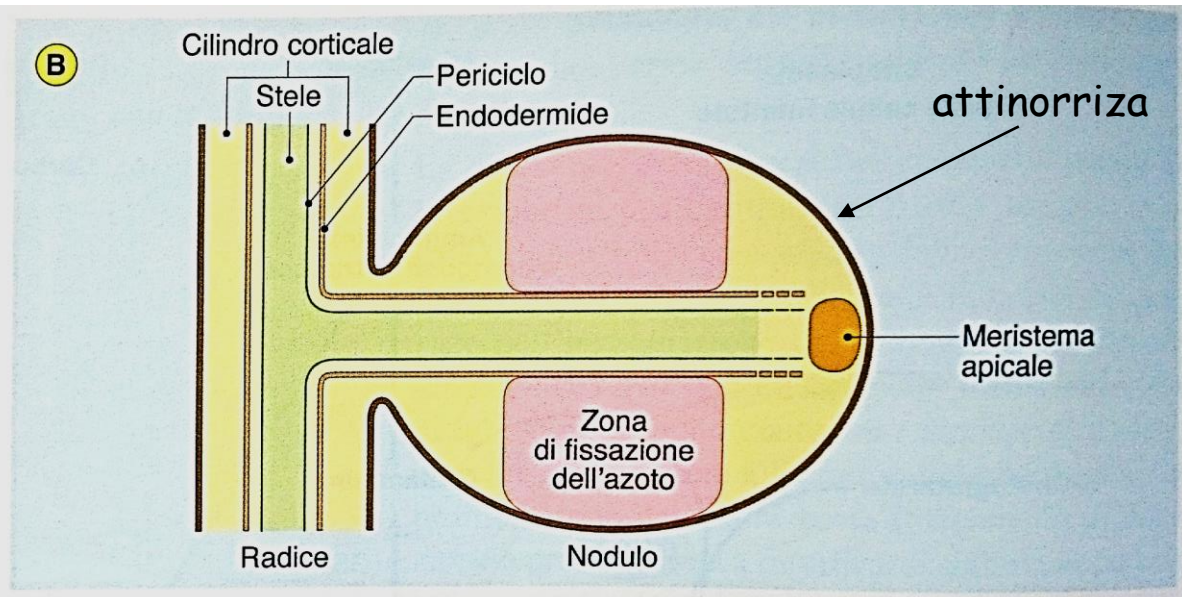
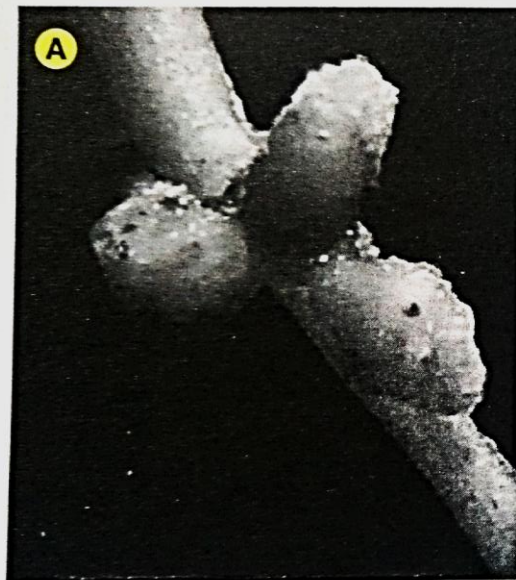


# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Fissazione simbiotica dell'azoto: la simbiosi *Frankia*-dicotiledoni

Simbiosi tra attinomiceti del genere *Frankia* con radici di diverse dicotiledoni (*Casuarina*, *Myrica*, *Alnus*..). I segnali molecolari con cui fungo e ospite si riconoscono non sono ben chiari, ma si ipotizza siano simili a quelli che permettono l'interazione tra rizobi e leguminose. L'ingresso dell'attinomicete nella pianta può avvenire per via intracellulare (attraverso un pelo radicale arricciato - es. In *Casuarina*), o per via intercellulare (passando tra due cellule epidermiche adiacenti - es. *Elaeagnus*).

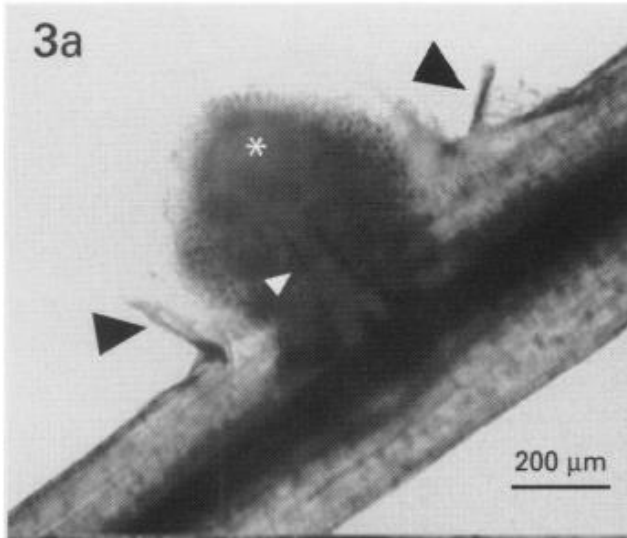
Si forma, in seguito all'infezione, una struttura nodulare chiamata **attinorriza**. Appare come una radice laterale ingrossata, con cilindro centrale, endoderma e meristema apicale, non rivestito dalla cuffia radicale. Nella regione corticale sono presenti le cellule infettate dagli attinomiceti azoto-fissatori.





# Simbiosi come adattamento nutrizionale

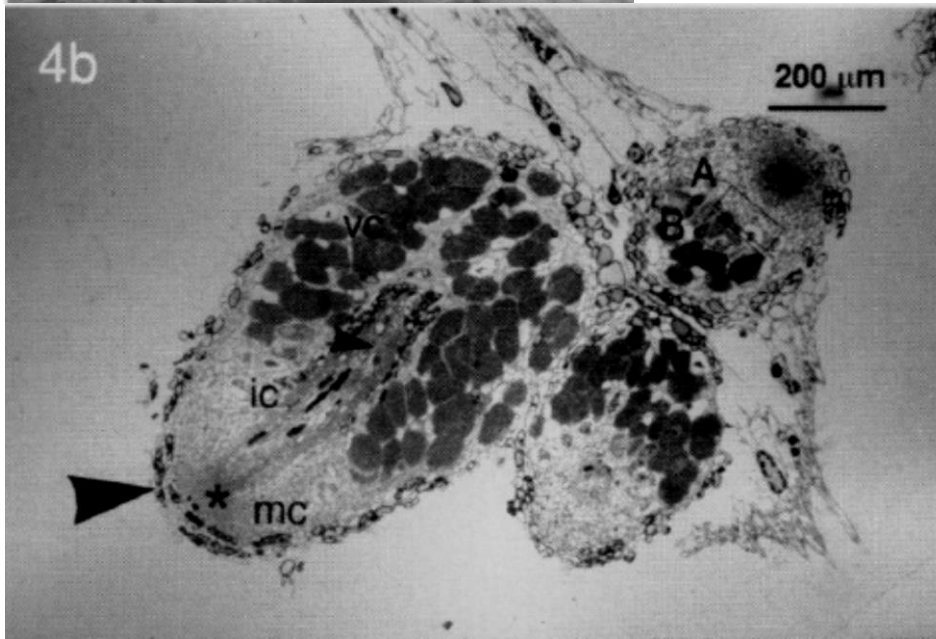
## Fissazione simbiotica dell'azoto: la simbiosi *Frankia*-dicotiledoni



Primordio del nodulo radicale in *Discordia trinervis* 9 giorni dopo l'inoculo radicale con *Frankia* sp.

La crescita del primordio del nodulo (\*) sta avvenendo in seguito alla rottura delle cellule dell'esoderma (▲).

Si osservi lo sviluppo graduale del fascio vascolare (Δ)



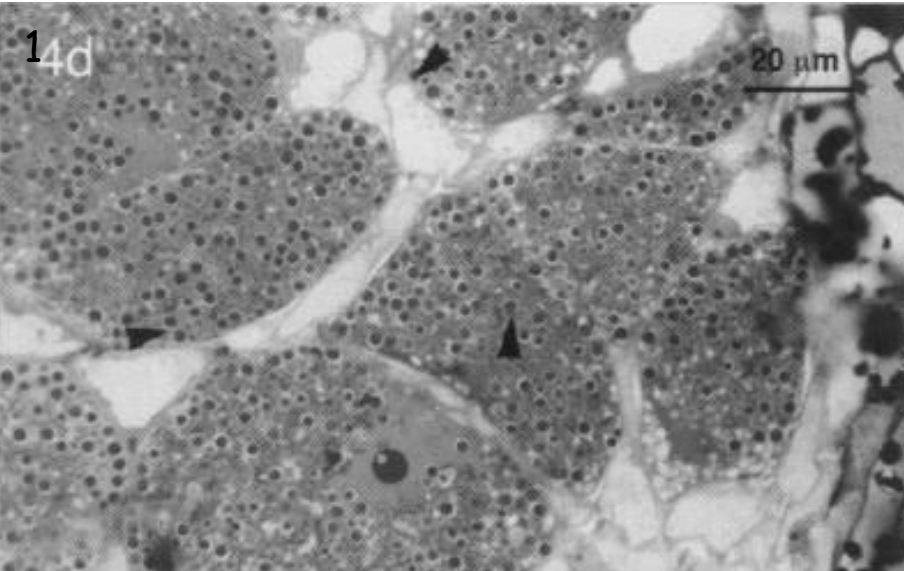
Sezione longitudinale della radice di *D. trinervis* 16 giorni dopo l'inoculo con *Frankia* sp. Si osservi la presenza di tre noduli attinorrizici. La sezione permette di distinguere tutti i tessuti cellulari che compongono i noduli:

Esoderma (▲) come tessuto tegumentale esterno primario, meristemo apicale (\*), meristemo corticale (mc), cellule corticali infettate con le ife di *Frankia* (ic)



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Fissazione simbiotica dell'azoto: la simbiosi *Frankia*-dicotiledoni



1) Immagine al TEM di cellule del cilindro corticale dell'attinorriza infettate con *Frankia*. Si osservi come le vescicole siano uniformemente distribuite all'interno delle cellule.

2) Immagine al TEM di vescicole e ife di *Frankia* presenti nelle cellule infettate del cilindro corticale dell'attinorriza.



Le vescicole, contenenti l'enzima nitrogenasi, sono rivestite di un involucro lipidico pluristratificato che impedisce il passaggio di  $O_2$  al loro interno e favorisce il mantenimento dell'ambiente microaerobico.

In alcuni casi, non vengono prodotte vescicole, ma le cellule infettate cominciano a sintetizzare emoglobine, con analogia funzione delle leghemoglobine presenti nei noduli delle leguminose.

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Fissazione simbiotica dell'azoto: simbiosi tra piante e cianobatteri fissatori di azoto atmosferico

Il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae*

*Azolla* sp. è una felce acquatica flottante di piccole dimensioni in grado di colonizzare estese superfici acquatiche e paludose, diffondendosi velocemente.

Per migliorare l'efficienza di assorbimento dell'azoto, stringe una forte relazione simbiotica con il cianobatterio *Anabaena azollae*, in grado di fissare l'azoto atmosferico nella forma ammoniacale, assimilabile dalla felce.





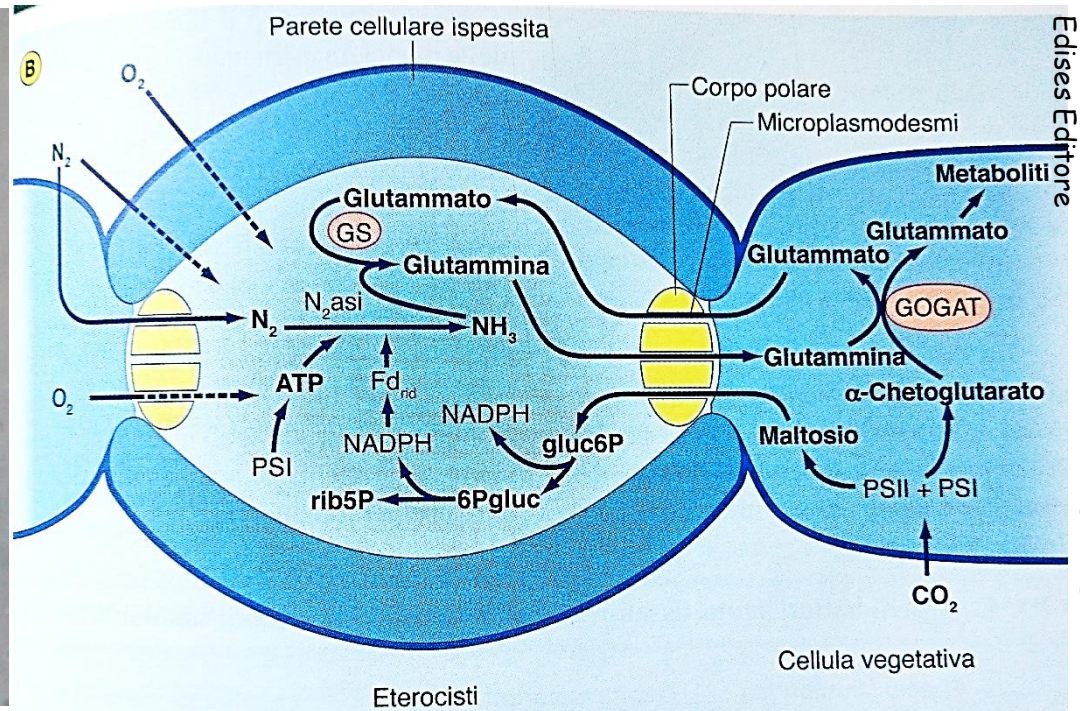
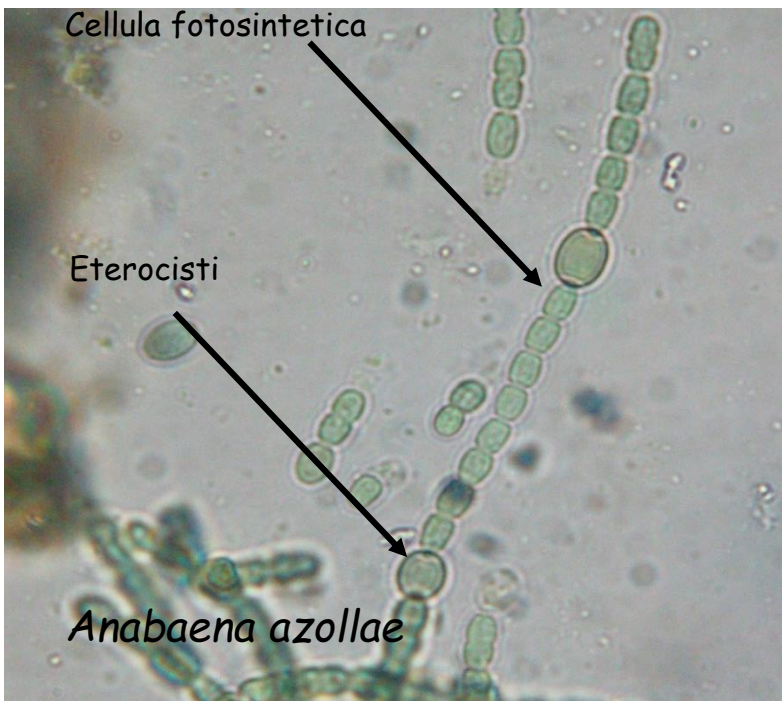
# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae*

*Anabaena* è un cianobatterio filamentoso. Quando cresce in mezzi poveri di azoto, differenzia delle eterocisti, all'interno delle quali l'azoto atmosferico viene fissato in azoto ammoniacale.

Caratteristiche delle eterocisti:

- Spesse pareti cellulari che impediscono la diffusione e l'ingresso di gas. L'azoto entra dalle cellule adiacenti attraverso dei microplasmodesmi
- Assenza di PSII, presenza di PSI che produce ATP, attraverso il flusso ciclico di  $e^-$ , necessario per l'attività della nitrogenasi. Il NADPH necessario è invece ottenuto dalla via ossidativa dei pentosi fosfati. Il glucosio necessario viene importato dalle cellule fotosintetiche adiacenti
- Elevata velocità di respirazione e presenza di emoproteine nella regione periferica del citoplasma all' $O_2$  di raggiungere il sito della nitrogenasi.



Da Rascio et al., Fondamenti di Fisiologia Vegetale. Edises Editore

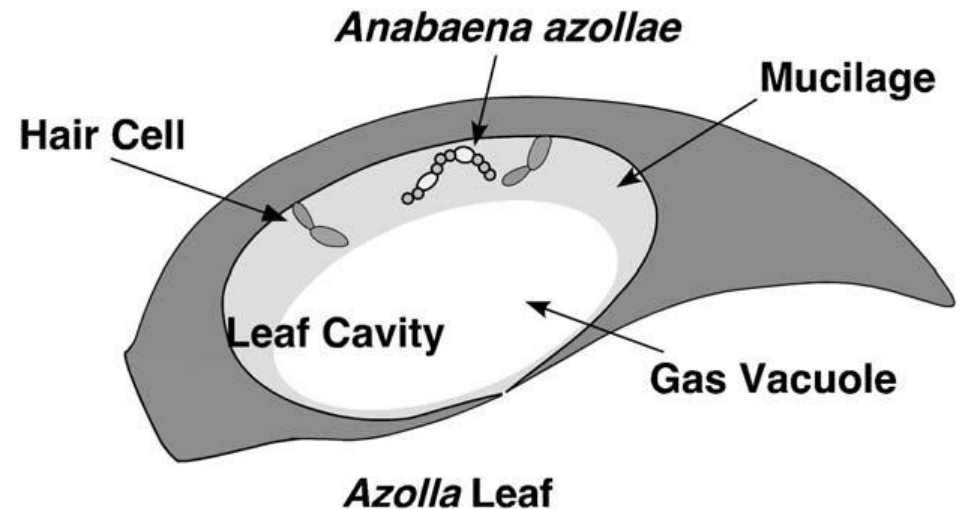
# Simbiosi come adattamento nutrizionale

**Il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae***

Durante l'associazione con *Azolla* sp., il cianobatterio si addensa a livello delle concavità che caratterizzano la foglia, sulla superficie dell'epidermide. La cavità è rivestita da materiale mucillaginoso ed è ricca di peli cellulari. L'ambiente quindi, assicura protezione al cianobatterio, che cresce isolato dall'ambiente circostante.

Pancaldi et al., Fondamenti di  
Botanica generale. McGraw-Hill

J Plant Physiol, 2009, 166: 1705-1709



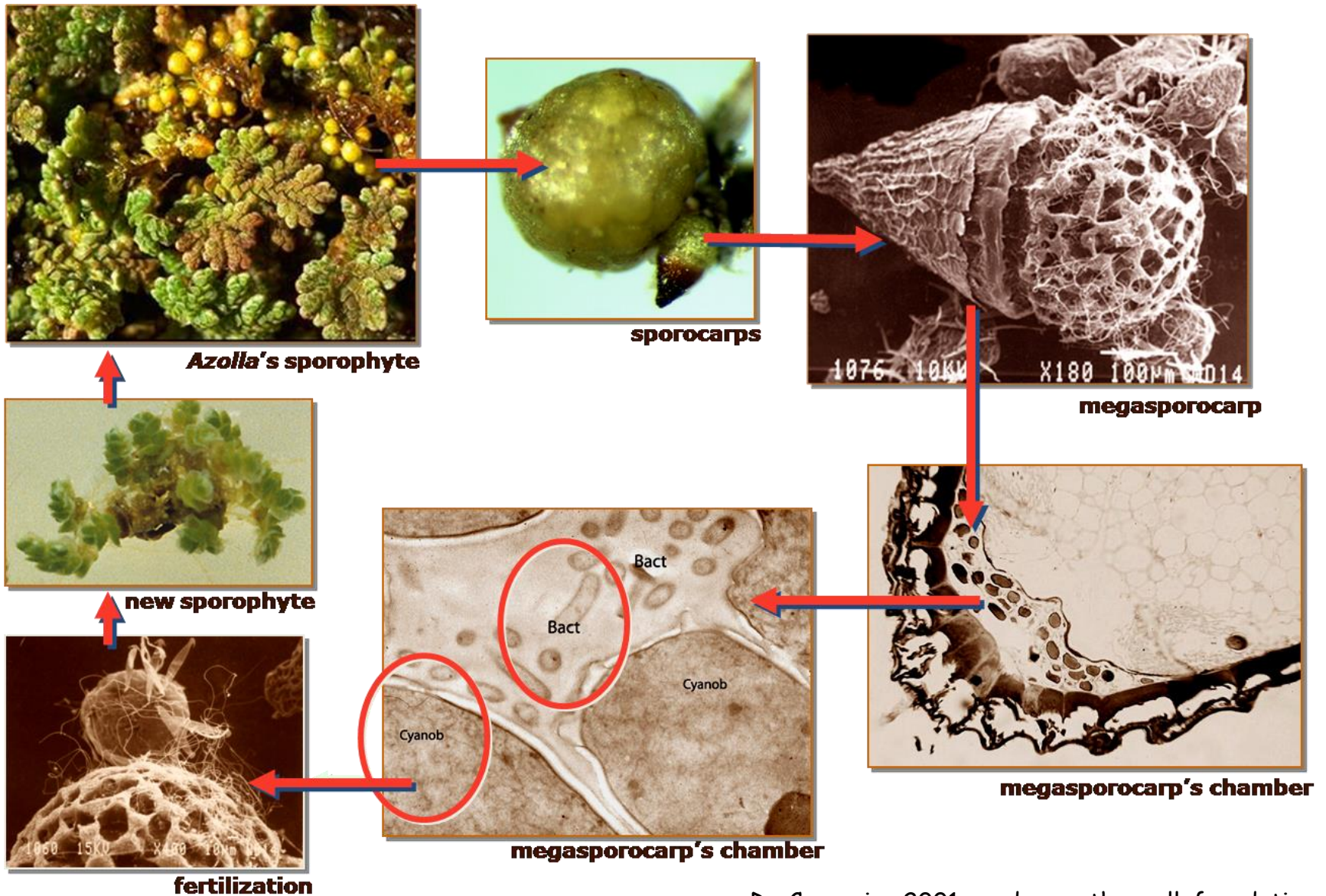
La simbiosi *Azolla* - *Anabaena* è unica e rappresenta l'unica associazione rimasta permanente durante il corso dell'evoluzione, a partire da circa 90 milioni di anni fa.

È un'associazione permanente ed ereditaria, sostenuta durante tutto il ciclo riproduttivo della felce acquatica.



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

Il caso speciale di simbiosi tra la felce *Azolla* sp. ed il cianobatterio *Anabaena azollae*





# Simbiosi come adattamento nutrizionale

La simbiosi tra *Azolla* sp. e *Anabaena azollae* permette alla felce di colonizzare velocemente qualsiasi ambiente di acqua dolce. Avendo sempre a disposizione una fonte di azoto, l'unico fattore limitante per la crescita è il fosforo. L'abbondanza di fosforo in un ambiente in cui la felce è presente può portare a gravi fenomeni di eutrofizzazione e fioritura algale.

La capacità di *Azolla* sp. di reperire azoto dalla simbiosi con il cianobatterio rende la felce una buona candidata per il suo utilizzo come fertilizzante naturale. Viene infatti spesso inoculata nelle risaie durante la coltivazione del riso. Le radici rilasciano azoto ammoniacale che permane in ambiente acquatico e può essere assimilato dalle piante di riso.



Fioritura di *Azolla* nel fiume Canning (Australia)  
[www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org)



Coltivazione di riso in risaia in cui è stata inoculata *Azolla* sp.  
[www.ecoport.org](http://www.ecoport.org)

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Formazione di micorrize

Radici modificate costituite dall'associazione simbiotica tra apparato radicale e organismi fungini:

- Il fungo trae vantaggio dall'ambiente ottimale e dal continuo rifornimento di zuccheri fornito dalla pianta ospite
- In cambio, il fungo:
  - aumenta l'area superficiale di assorbimento per l'acqua e capta selettivamente fosfato e altre sostanze minerali dal terreno, fornendole alla pianta
  - Secerne sostanze che stimolano la crescita e la ramificazione delle radici
  - Produce antibiotici che proteggono la pianta da funghi e batteri patogeni presenti nel terreno

Le micorrize vengono prodotte in quasi tutte le piante. Probabilmente rappresentano uno dei principali adattamenti evolutivi che hanno permesso la colonizzazione delle terre emerse, dando alla pianta la possibilità di reperire in maniera efficiente i nutrienti limitati presenti nei terreni allora inospitali.



Campbell and Reece. La forma e la funzione nelle piante. Zanichelli



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Formazione di micorrize

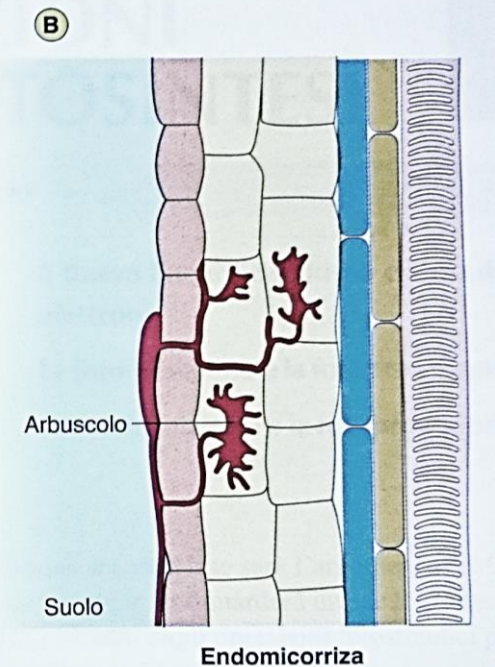
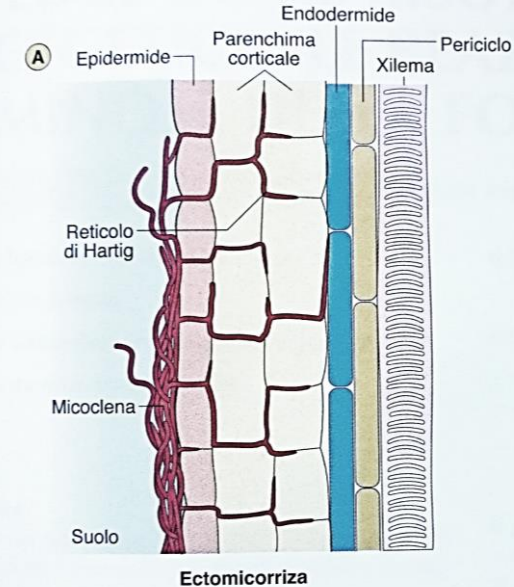
### Tipi principali di micorrize

Ectomicorrize → il micelio forma un fitto rivestimento sulla superficie della radice. Le ife crescono anche all'interno della corteccia, senza mai penetrare all'interno della pianta e formando una rete negli spazi extracellulari che facilita lo scambio di nutrienti tra fungo e pianta. Assenza di peli radicali, sostituiti dalle ife fungine che si estendono nel terreno.

Molto comuni nelle piante legnose (quercia, salice, betulla, eucalipto ecc)

Endomicorrize → le ife fungine si estendono in particolare all'interno delle cellule, digerendo piccole porzioni delle pareti delle cellule del cilindro corticale. Tuttavia, le ife non attraversano effettivamente la membrana citoplasmatica e non penetrano mai all'interno delle cellule ospiti, ma crescono all'interno di una struttura tubiforme prodotta dall'invaginazione delle membrane delle cellule radicali.

Si trovano nel 90% delle specie vegetali, comprese piante di interesse agronomico



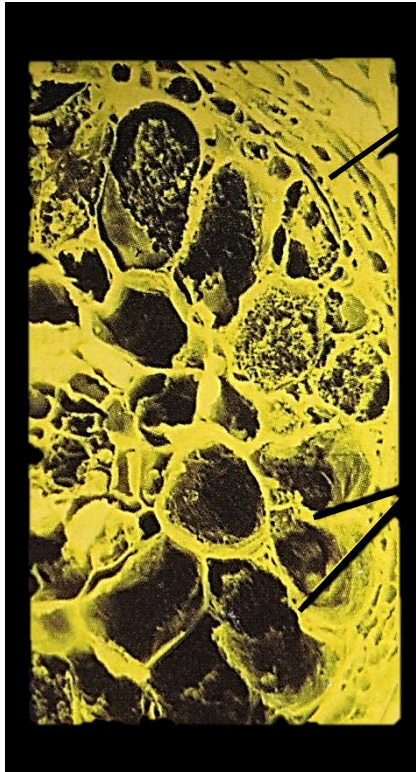


# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Formazione di micorrize

### Tipi principali di micorrize

#### Ectomicorrize

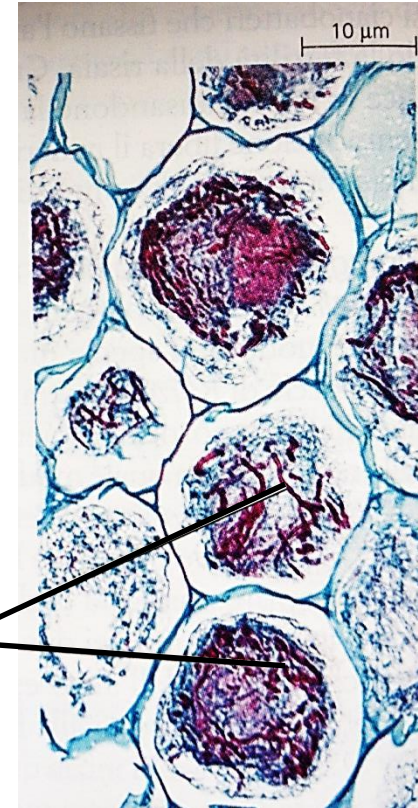


Mantello  
(guaina fungina)

Ife fungine tra le  
cellule vegetali

Arbuscoli  
(ife ramificate ed  
invaginazioni delle  
membrane delle  
cellule corticali)

#### Endomicorrize



Arbuscoli: struttura ramificata simile  
agli austeri che crea un'estesa  
superficie di contatto tra ife fungine e  
cellule ospiti

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Formazione di micorrize

### Tipi principali di micorrize



Radici di *Pinus sylvestris* circondate da un manicotto di ife del fungo ectomicorrizico *Paxillus involutus*.

Da Smith et al., Biologia delle piante, Zanichelli



L'amanita forma un'associazione ectomicorrizica con specie arboree come *Betula* sp.

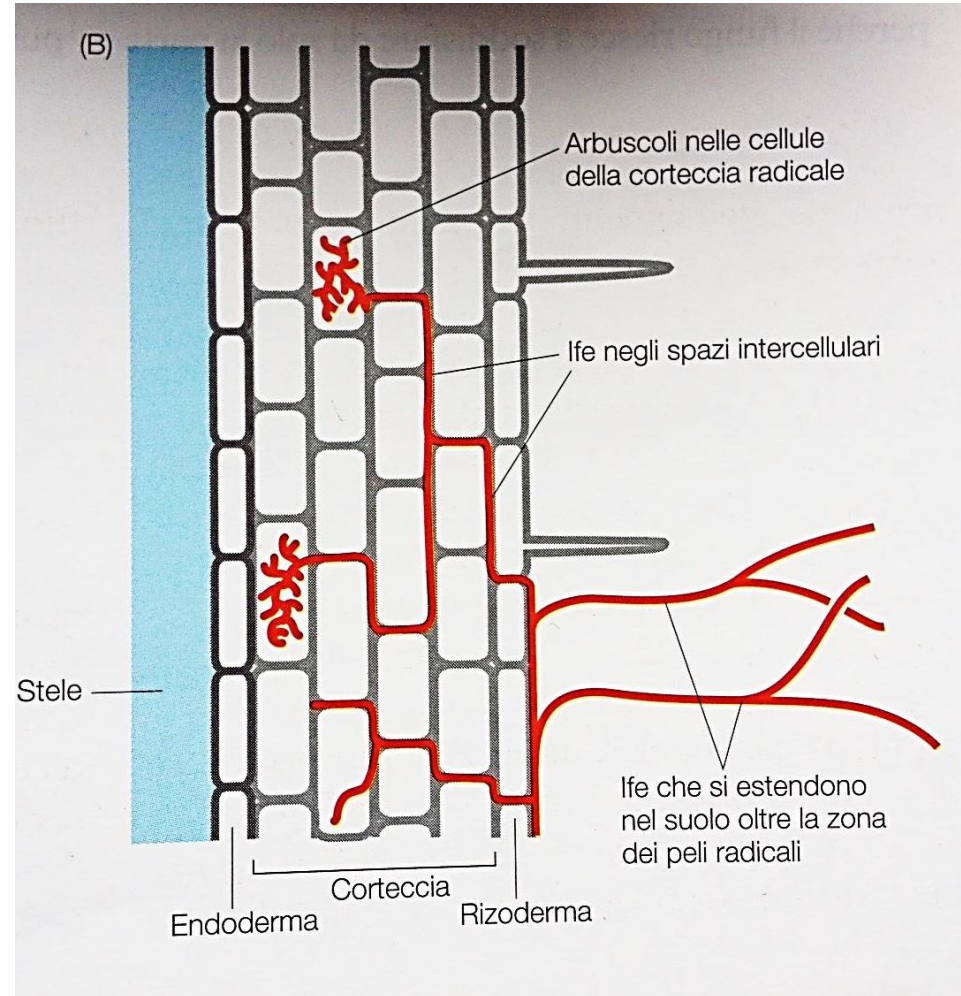
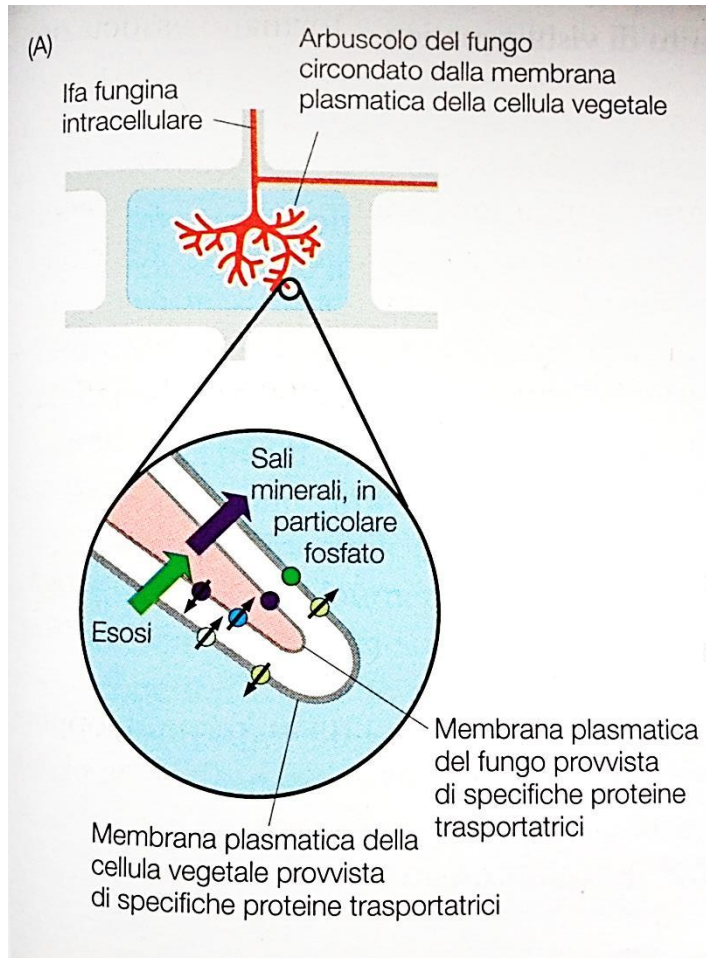


# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Formazione di micorrize

### Tipi principali di micorrize

### Endomicorrize (micorrize vescicolo-arbuscolari)



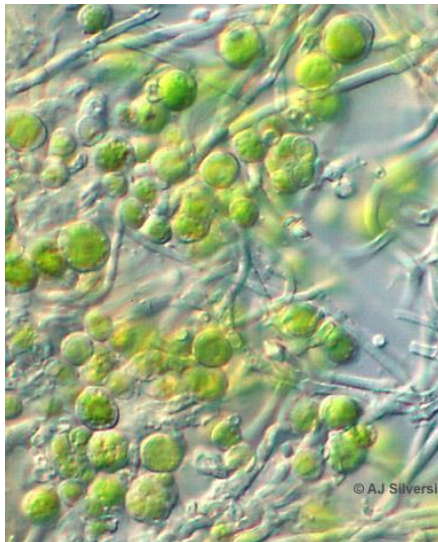
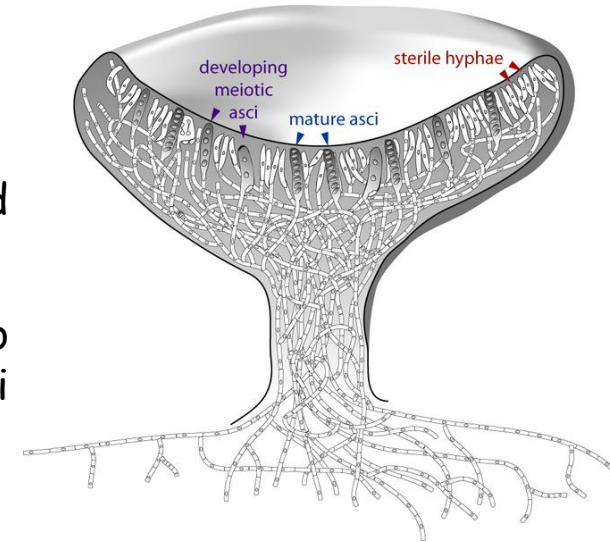
# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## I LICHENI

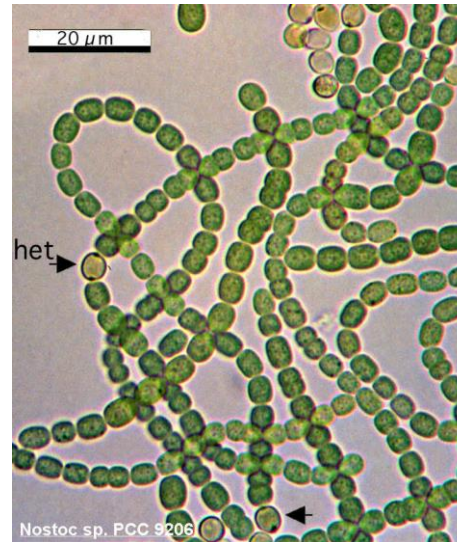
Sono organismi originati dalla simbiosi tra:

- **funghi (micobionte)** → generalmente appartenenti ad Ascomiceti.
- **Alge o cianobatteri (fotobionte)** → le alge sono generalmente appartenenti al genere *Trebouxia*, i cianobatteri a genere *Nostoc*

La simbiosi tra i due organismi è talmente stretta che generalmente micobionte e fotobionte separati non riescono a sopravvivere.



*Trebouxia* sp.  
bioref.lastdragon.org



*Nostoc* sp. PCC 9206



Esempio di Ascomicete  
[www.actafungorum.org](http://www.actafungorum.org)

*Nostoc* sp.  
[galeri.uludagsozluk.com](http://galeri.uludagsozluk.com)



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

Caratteristiche della simbiosi:

Il fotobionte fornisce al fungo fotosintati (nel caso in cui il fotobionte sia un cianobatterio viene fornito anche azoto ammoniacale ottenuto dalla fissazione atmosferica dell'azoto). In cambio, il fungo fornisce al fotobionte acqua e sali minerali presenti nel substrato.

Oltre il 50% dei licheni produce un tallo scarsamente differenziato. Può essere omeomero o eteromero.

**Tallo omeomero** → ife fungine e alghe formano un intreccio indifferenziato

Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. McGraw-Hill

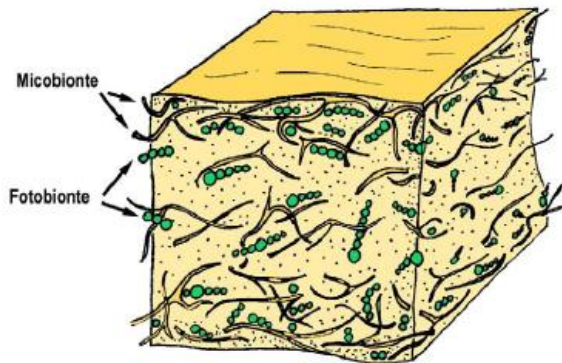


Figura 4. Schema di un tallo omeomero di lichene.



Le cellule del fotobionte sono disperse in maniera omogenea tra le ife del micobionte. Gli spazi sono occupati da sostanze mucillaginose che si gonfiano in presenza di acqua, conferendo ai talli un aspetto gelatinoso. Il partner dominante è generalmente il fotobionte, che può in certi casi determinare la forma del tallo.

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

**Tallo eteromero** → caratterizzato da una vera e propria stratificazione:

- **Cortex superiore** → intreccio di ife del micobionte. Le ife sono immerse in una matrice di mucillagini idrofile che rappresenta una barriera meccanica contro i microrganismi, gioca un ruolo importante nella trasmissione della luce, negli scambi gassosi e nell'assorbimento dell'acqua
- **Strato del fotobionte** → posizione favorevole per avere scambi gassosi efficaci e ricevere una buona quantità di luce
- **Medulla** → strato di ife più lasse, più o meno idrorepellenti, in cui abbondano gli spazi intercellulari
- **Cortex inferiore** → non sempre presente

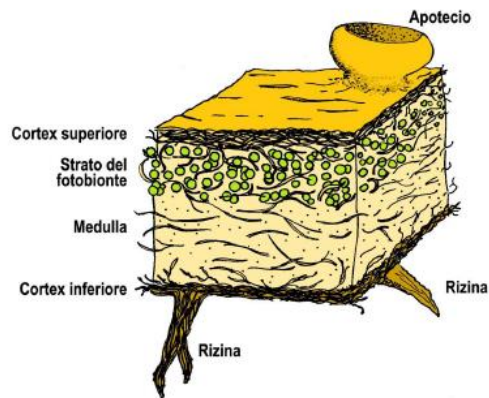


Figura 5. Schema di un tallo eteromero di lichene.



Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. McGraw-Hill

In questo caso il micobionte è il partner simbiotico dominante. Le cellule del fotobionte sono invece ospitate, mantenute e controllate all'interno di un involucro formato dalle ife fungine.



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

Oltre il 50% dei licheni produce un tallo scarsamente differenziato. In questo caso i licheni sono costituiti da un tallo crostoso: le ife del micobionte si accrescono sul fotobionte penetrando anche fortemente nel substrato. Sono infatti intimamente aderenti ad esso e hanno l'aspetto di una crosta. Il cortex inferiore è assente e le ife della medulla penetrano direttamente nel substrato.

Quando il lichene con tallo crostoso aderisce alla superficie di rocce carbonatiche, la penetrazione all'interno del substrato può essere particolarmente invasiva. In questo caso, infatti, sia il micobionte che il fotobionte sono in grado di dissolvere la matrice carbonatica, che viene colonizzata per qualche mm di spessore.



Figura 1. Esempi di licheni crostosi epilitici (a sinistra e al centro) ed epifiti (a destra).

# Simbiosi come adattamento nutrizionale

Il 45% dei licheni presenta invece un tallo più complesso e dà origine a talli fogliosi e talli fruticosi.

Talli fogliosi: forma bidimensionale, orientamento di crescita plagiotropo, adesione al substrato tramite le rizine, ife fasci di ife che si originano dal cortex inferiore.



Figura 2. Esempi di licheni fogliosi epifiti. A destra, *Parmelia* sp.



Nei licheni fogliosi sono spesso ben visibili gli apotecii, corpo fruttifero del micobionte.

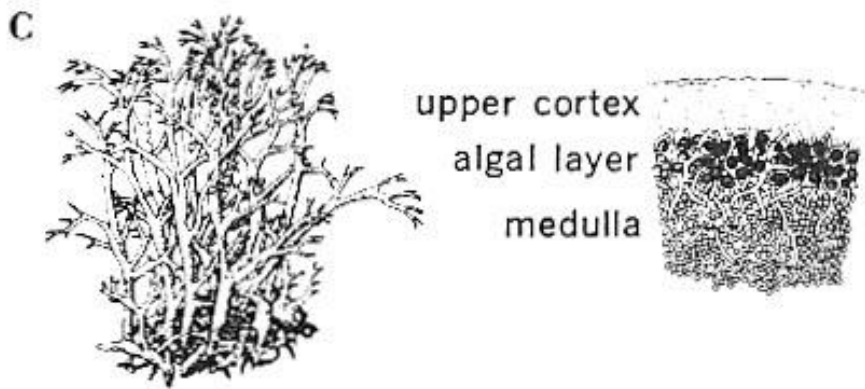
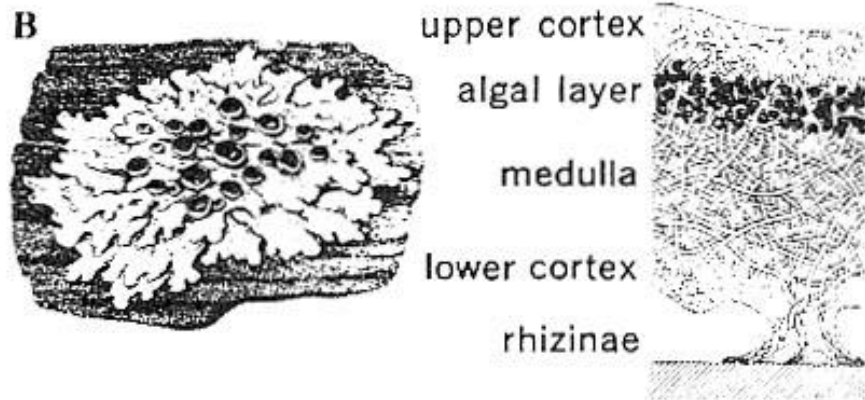
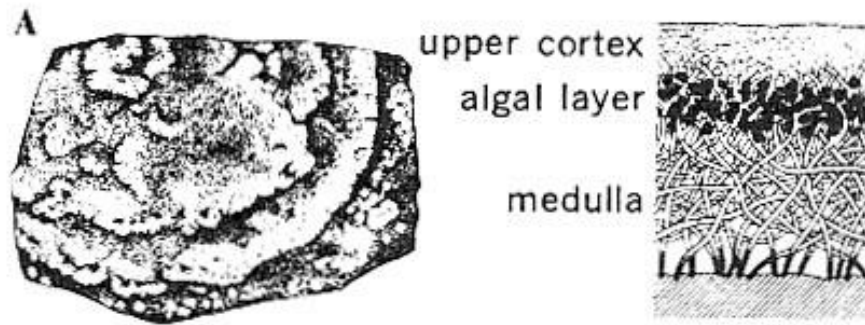


# Simbiosi come adattamento nutrizionale

Talli fruticosi : caratterizzato da ramificazioni che possono donare al lichene l'aspetto di «cespuglietto». Il tallo aderisce generalmente al substrato mediante un bottone di attacco basale.



Figura 3. Esempi di licheni fruticosi: *Pseudevernia* sp. (a sinistra), *Cetraria* sp. (al centro) e *Cladonia stellaris* (a destra).



**FIGURE 36-4**  
Growth habits of lichens, diagrammatic and transections thereof to the right. **A.** Crustose. **B.** Foliose, note apothecia. **C.** Fruticose. (After Ahmadjian.)

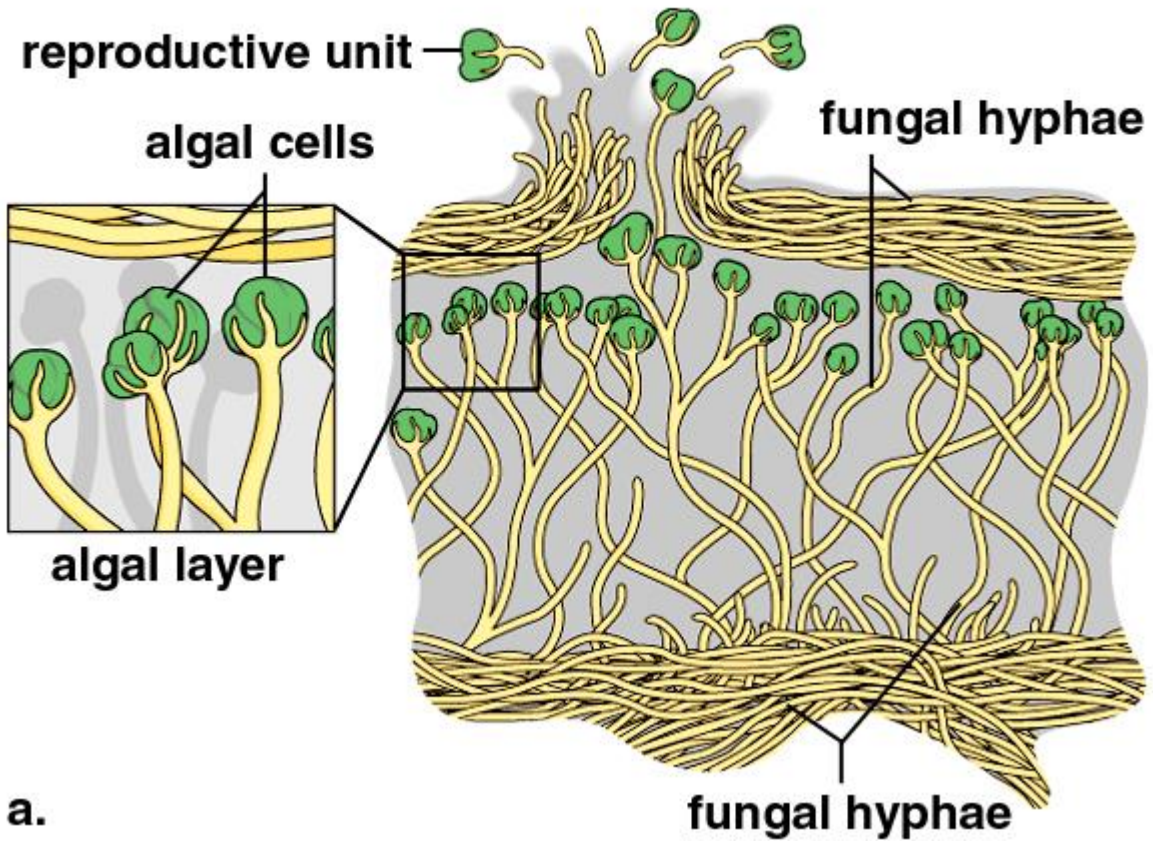


# RIPRODUZIONE

I licheni si riproducono principalmente per via vegetativa, in particolare per frammentazione del tallo. Talvolta è possibile osservare allo stereomicroscopio la presenza di propaguli verdi sulla superficie del lichene, chiamati SOREDI. Questi sono costituiti da cellule del fotobionte avvolte da ife del micobionte.

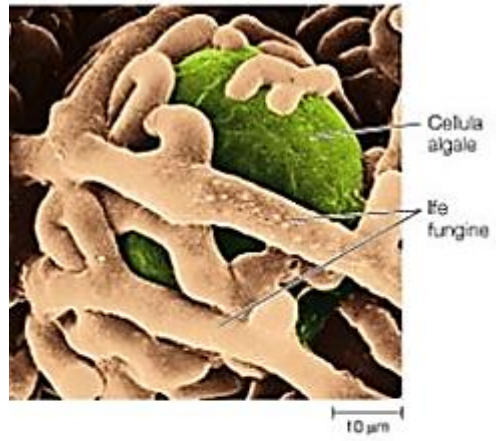
Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

## Lichen morphology



a.

## soredi



Tuttavia, il micobionte può riprodursi anche per via sessuale. In questo caso, è molto frequente sulla superficie dei licheni, in particolare fogliosi e fruticosi, l'osservazione di apoteci per la produzione di ascospore.

Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. McGraw-Hill



Figura 6. Esempi di talli lichenici con apoteci per la produzione di ascospore. A sinistra, apoteci di lichene foglioso; al centro, apotecio di lichene fruticoso appartenente al genere *Usnea*; a sinistra, apoteci vivacemente colorati di rosso di *Cladonia cristatella*.



Sezione di apotecio



Sezione di peritecio

In alcuni casi il micobionte produce periteci come corpi fruttiferi produttori di ascospore, meno visibili perché racchiusi all'interno del lichene.

Tuttavia, la riproduzione sessuale del micobionte è efficiente per generare un nuovo organismo solo se sulla superficie su cui le spore germineranno sarà presente il fotobionte. Infatti, raramente il micobionte in associazione lichenica sopravvive se non è associato al fotobionte.



# Simbiosi come adattamento nutrizionale

## Caratteristiche ecologiche

- I licheni sono organismi *poichiloidrici* → capacità di sostenere, in dipendenza della disponibilità di acqua, ripetuti cicli di disidratazione e reidratazione senza subire danni. In carenza di acqua, infatti, entrano in una fase quiescente.
- Grazie alla loro capacità di disidratazione, i licheni mostrano una notevole tolleranza agli stress ambientali, in particolare alle alte temperature e alle elevate irradianze. Questa caratteristica permette la loro massima diffusione latitudinale ed altitudinale e la colonizzazione di ambienti ospitali ad altre forme di vita.
- La capacità di sopravvivenza in condizioni estreme è generalmente associata a velocità di crescita molto limitate. La longevità degli individui sembra essere maggiore nelle forme crostose, dove si ritrovano frequentemente individui pluricentenari.
- I licheni che derivano dall'associazione tra un micobionte e un cianobatterio sono frequentemente chiamati licheni gelatinosi. Al termine della quiescenza, necessitano di acqua liquida per la ripresa delle attività metaboliche. Al contrario, i clorolicheni (simbiosi tra fungo e alga verde) necessitano di una quantità di acqua più limitata per la ripresa vegetativa, e per questo si ritrovano più frequentemente in ambienti umidi come coste o creste montuose, dove si verificano facilmente fenomeni di condensa sulle superfici esposte.