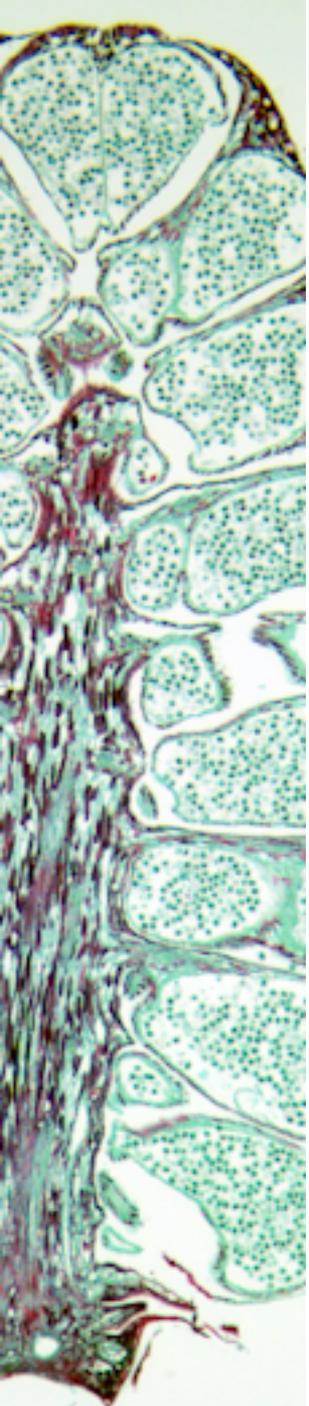


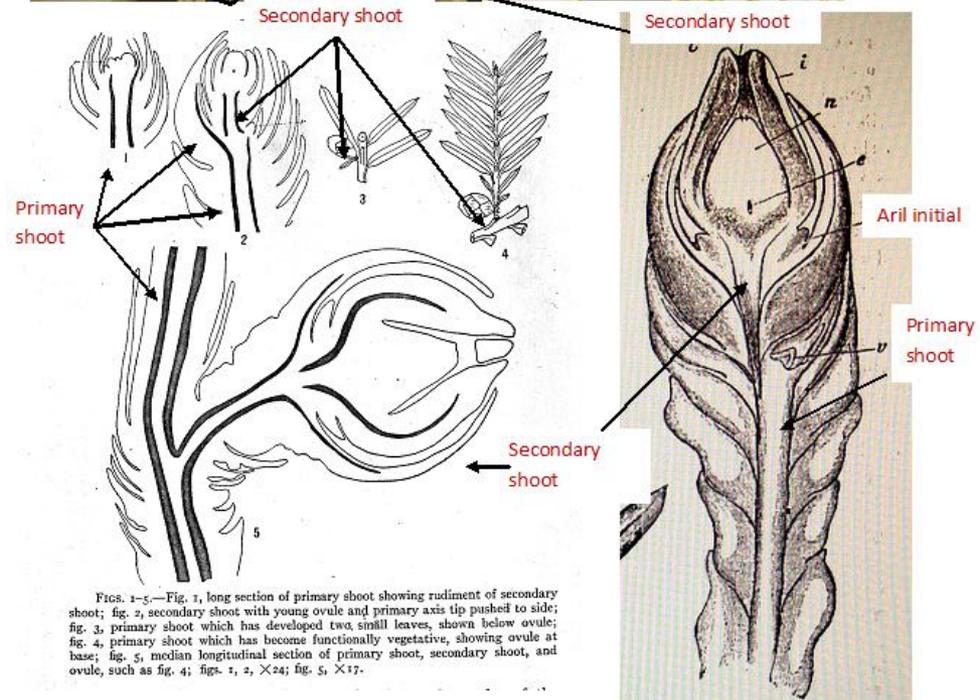
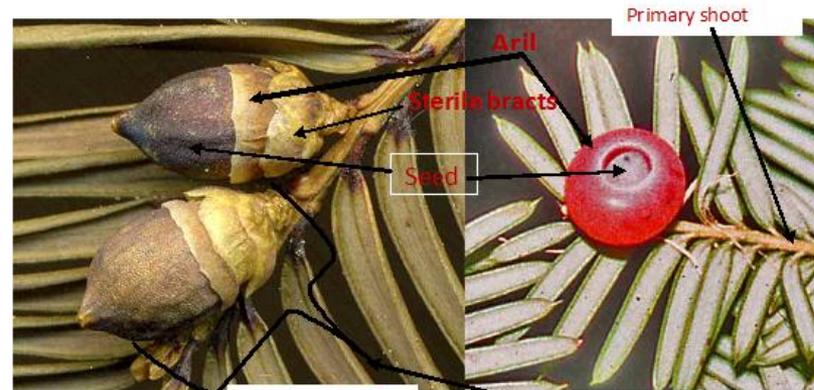
I cicli metagenetici

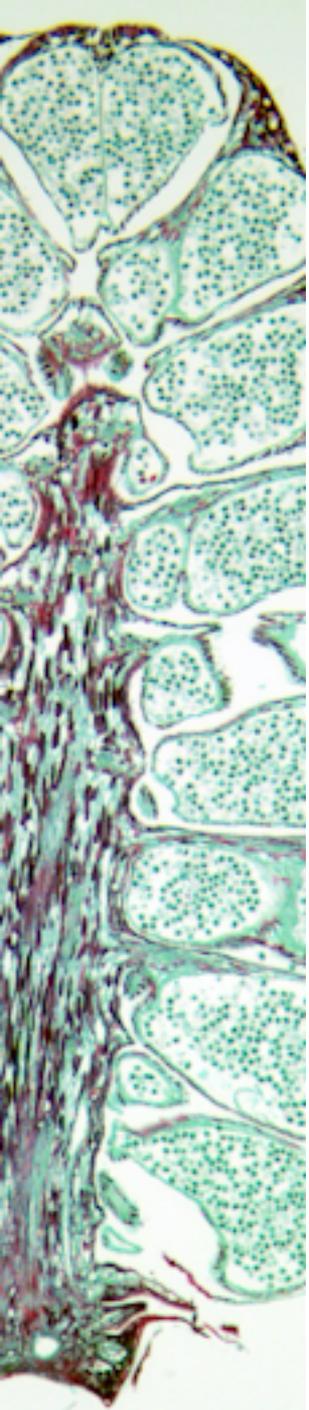
D = Diploid

H = Haploid



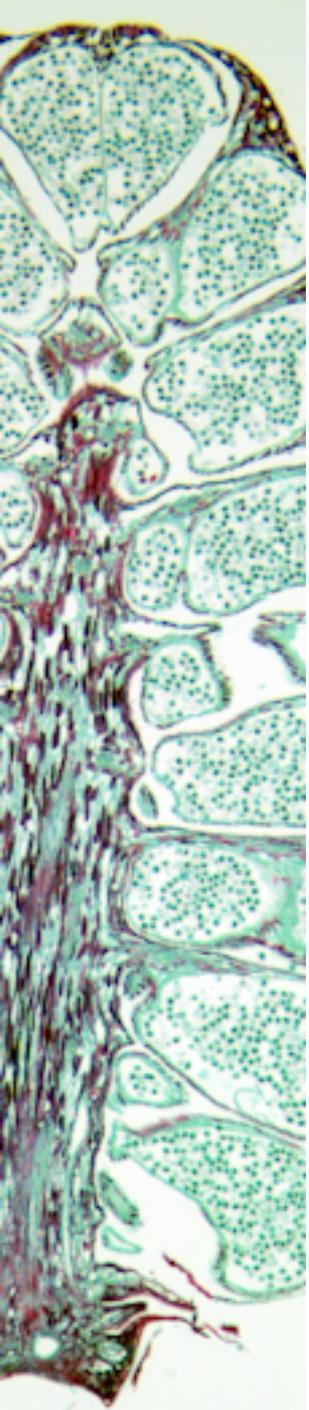
In queste specie è lo strobilo modificato a essere portato su un brachiblasto, o getto secondario.





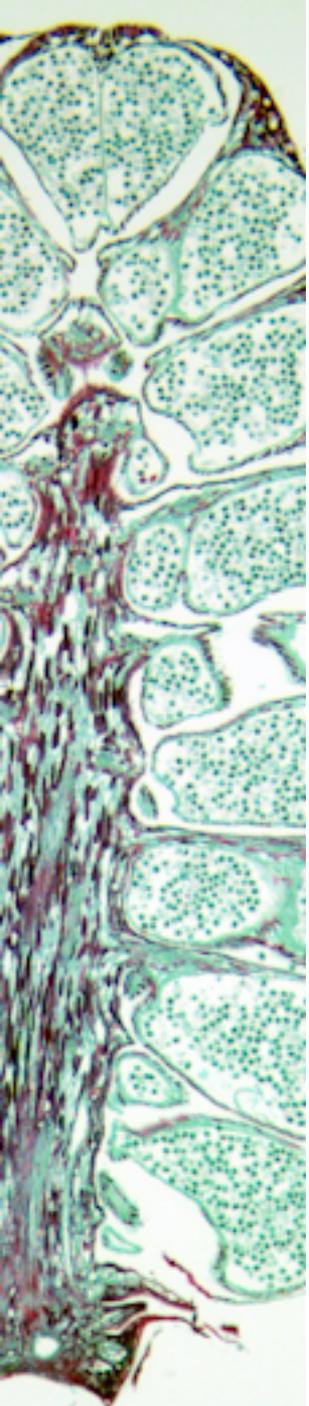
Uno dei gruppi più interessanti di conifere è la famiglia delle Araucariaceae, che raggiunse la sua più grande diversità nel giurassico e cretaceo, tra 200 e 65 milioni di anni fa, ma si estinse nell'emisfero settentrionale nel tardo Cretaceo. *Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia* sono i generi viventi dell'emisfero australe. *Wollemia nobilis* è la specie vegetale più rara al mondo, visto che quando fu scoperta nel 1994 in un canyon a circa 150 chilometri a nord-ovest di Sydney, in Australia vi erano meno di 40 alberi.





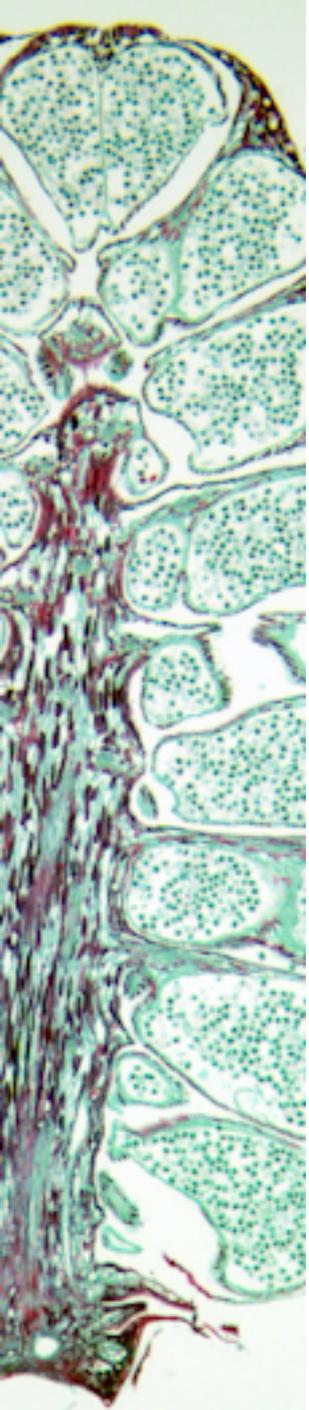
Una specie di *Araucaria* chiamata pino di Panama è uno degli alberi da legname più costosi del Sud America. Alcune specie, come *Araucaria araucana* e *Araucaria heterophylla*, sono frequentemente coltivate, la seconda anche come pianta d'appartamento.





In questo caso lo strobilo è sferico, e la brattea è completamente fuse alla squama ovulifera. Questo è un carattere che ritroveremo anche nelle Cupressaceae, come *Cupressus* e *Juniperus*.



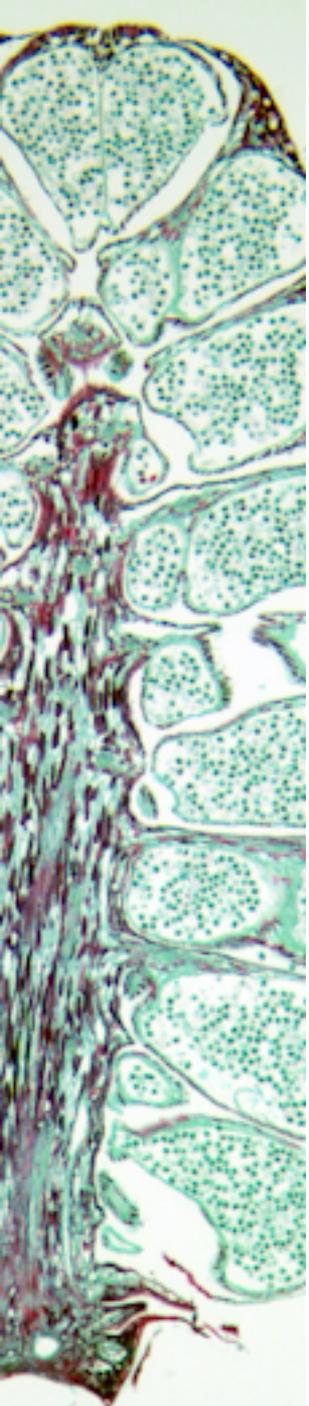


Nelle *Cupressaceae*, gli strobili sono spesso sferoidali. Le brattee sono completamente fuse alle squame ovulifere, e sono visibili solo come piccole sporgenze.



Strobili e semi in *Cupressus sempervirens*, unica spontanea del genere in Italia.



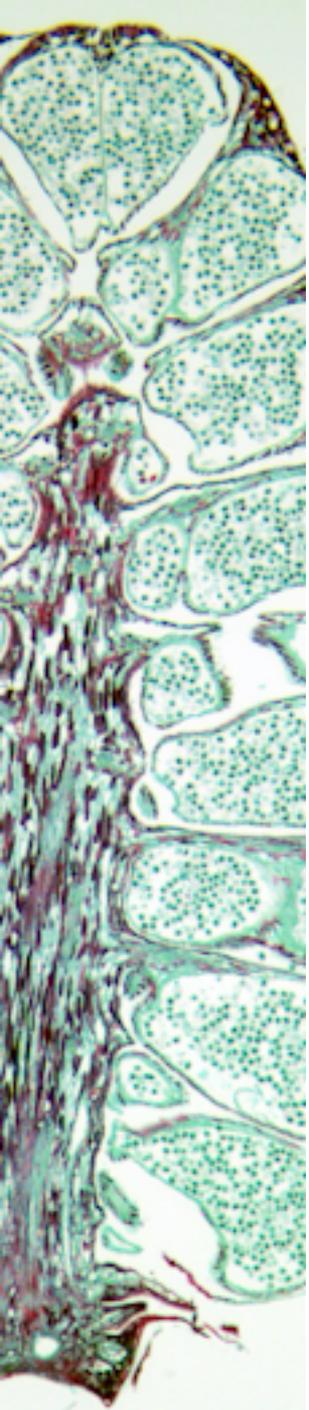


In *Juniperus*, gli strobili sono carnosì, e sono detti galbuli. Vengono usati per svariati usi alimentari, e nella distillazione di alcolici.

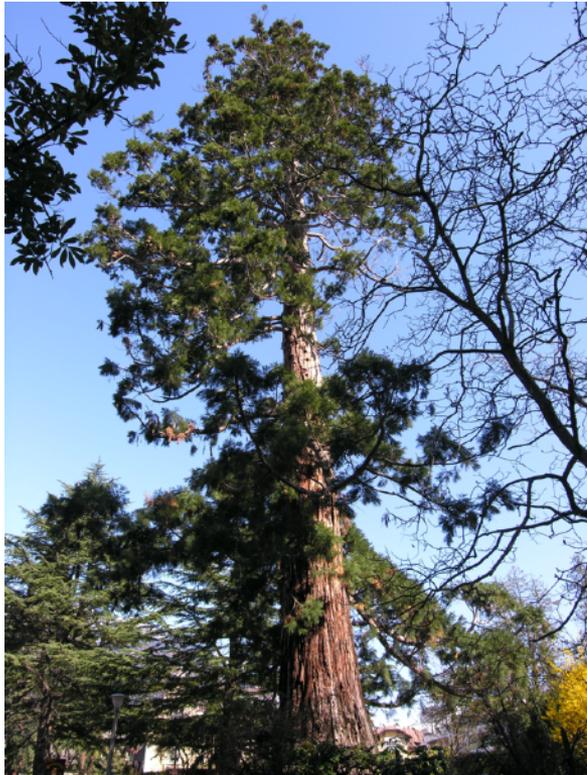


Galbuli in *Juniperus communis*.

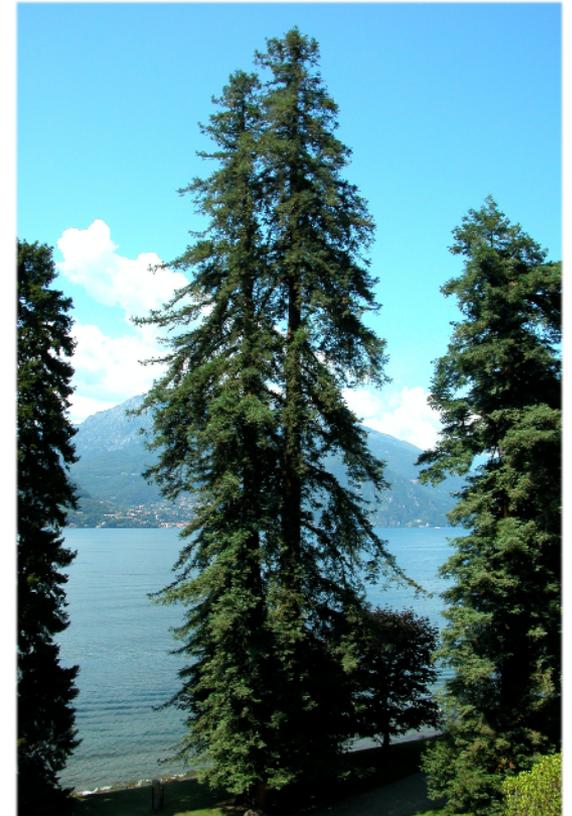




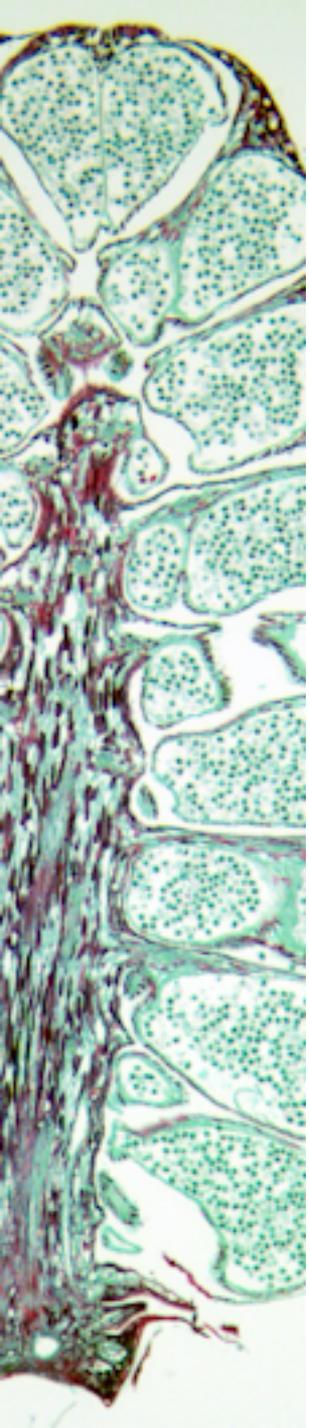
Un altro interessante gruppo di conifere sono le sequoie e le specie a esse più vicine, che risalgono al Giurassico medio (da 185 a 165 milioni di anni fa). Queste conifere sono rappresentate oggi da specie che sono i resti di popolazioni molto più numerose e diffuse durante il Terziario. Una delle specie più note è la *Sequoia sempervirens*, la pianta vivente più alta. Altra specie nota è, *Sequoiadendron giganteum*, presente lungo il versante occidentale della Sierra Nevada.



Sequoiadendron
e *Sequoia*,
coltivati in Italia



Phylum Cycadophyta



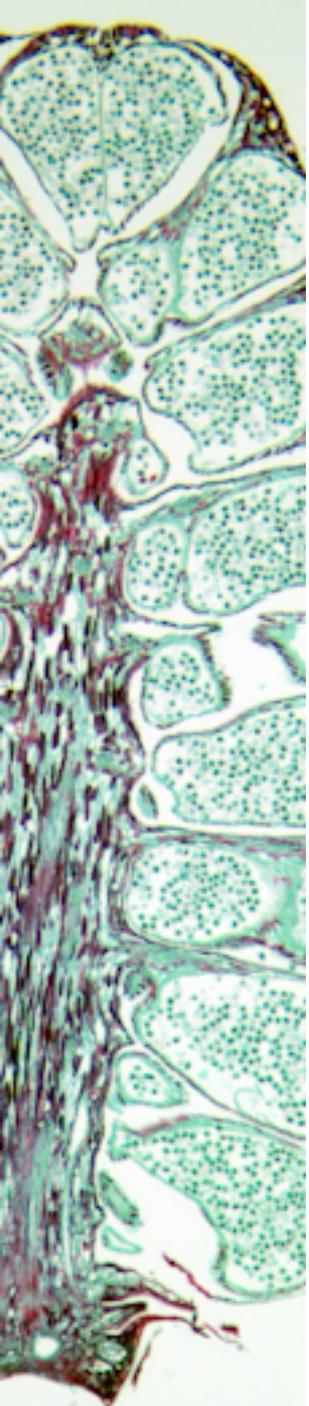
Le Cycadophyta sono piante palmiformi delle regioni tropicali e subtropicali. Apparvero 250 milioni di anni fa durante il Permiano e ebbero il loro massimo nel Mesozoico. Le cicadee viventi comprendono 11 generi e 300 specie.

Le foglie funzionali si presentano raggruppate nella parte superiore dello stelo, da cui la somiglianza alle palme. A differenza di queste, tuttavia, le cicadee hanno crescita secondaria, seppur lenta. Le cicadee sono spesso altamente tossiche e contengono abbondanti quantità di neurotossine e composti cancerogeni. Tutte le cicadee formano radici che crescono verso l'alto e si ramificano dicotomicamente vicino alla superficie del suolo. Le cellule corticali delle radici ospitano il cianobatterio *Anabaena cycadeae*, che fissa l'azoto atmosferico.

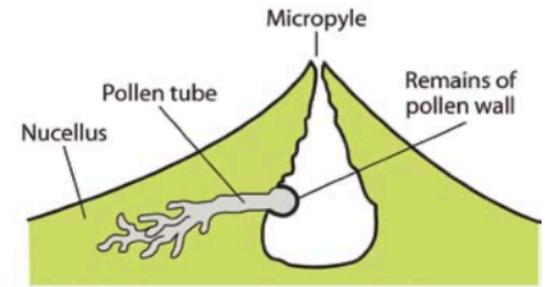
Le cicadee sono dioiche. Gli sporofilli sono foglie più o meno ridotte, spesso raggruppate in strutture coniformi all'apice della pianta.

I tubetti pollinici hanno in questo gruppo e in *Ginkgo* una caratteristica distintiva rispetto alle altre gimnosperme, ovvero una funzione australe verso la nocella dell'ovulo.

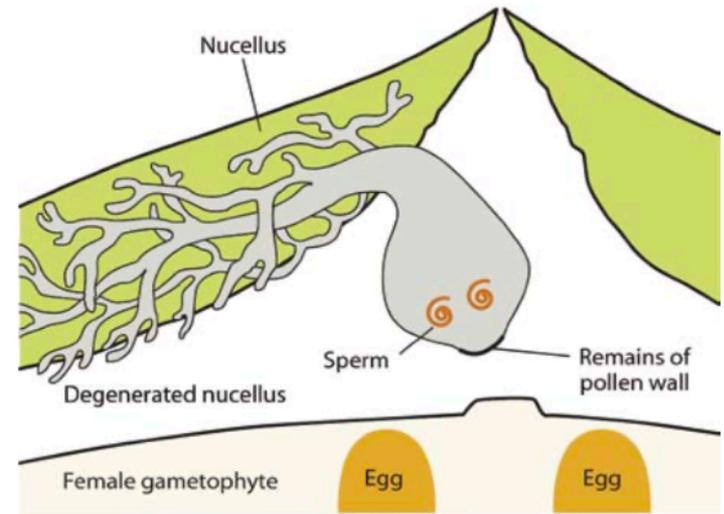




Nelle cicadee e in *Ginkgo*, la fecondazione è una transizione tra le piante senza semi, con spermatozoi che nuotano liberamente, e le altre spermatofite, con spermatozoi non mobili. I microgametofiti di Cycads e *Ginkgo* producono un tubo pollinico, ma questo è un austorio che cresce nel tessuto della nocella, dove assorbe i nutrienti. Alla fine, la parte terminale del tubo pollinico libera due spermatozoi, che nuotano fino all'archegonio, e uno di loro fertilizza l'uovo.



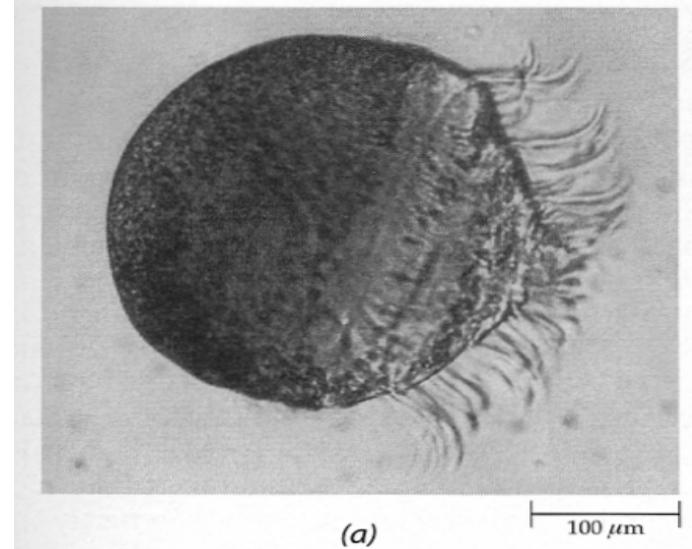
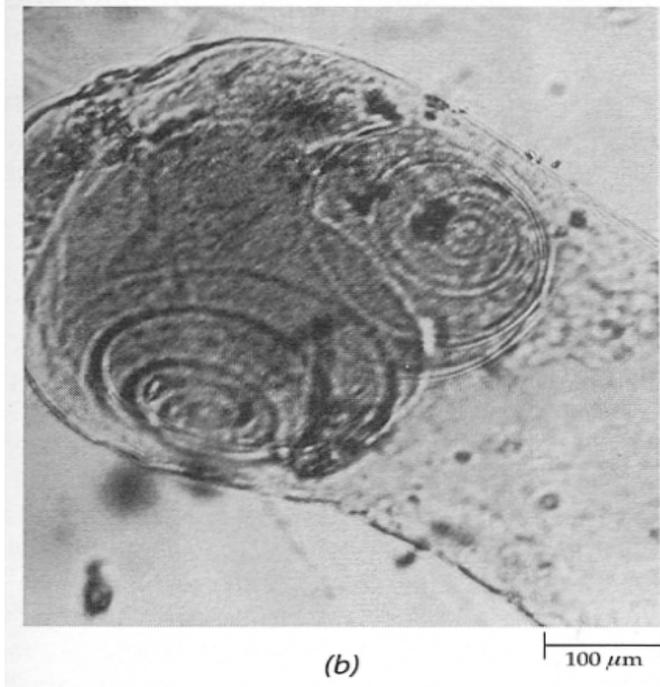
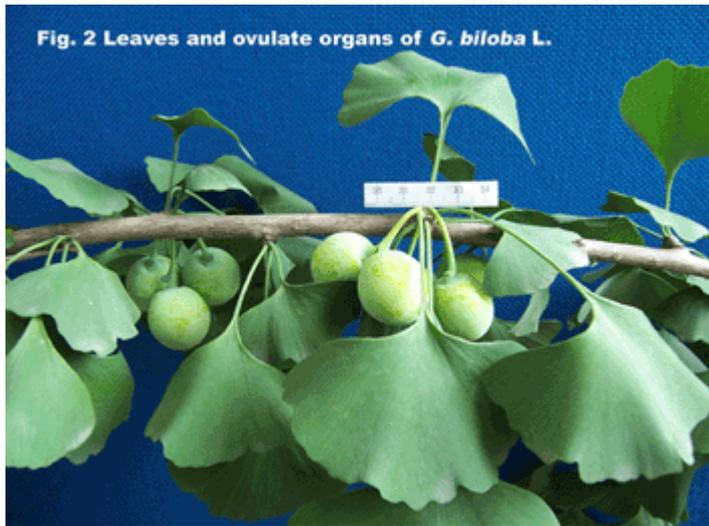
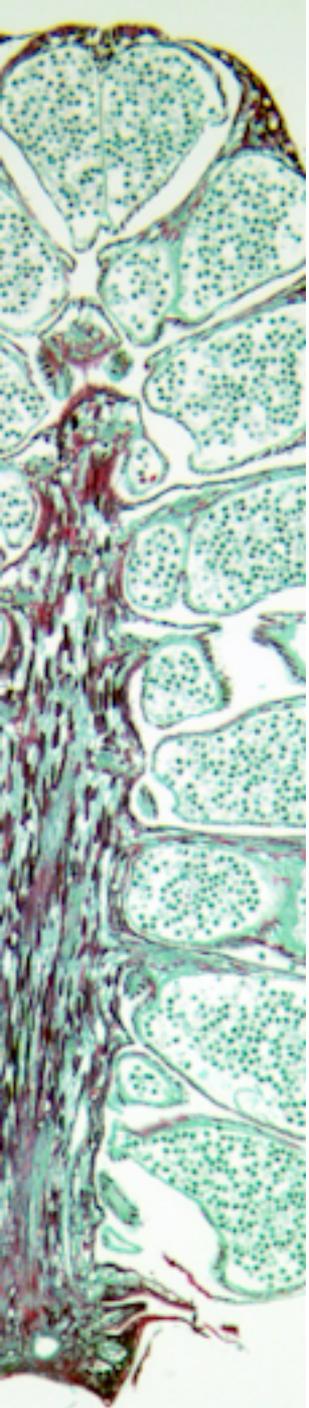
(a)



(b)

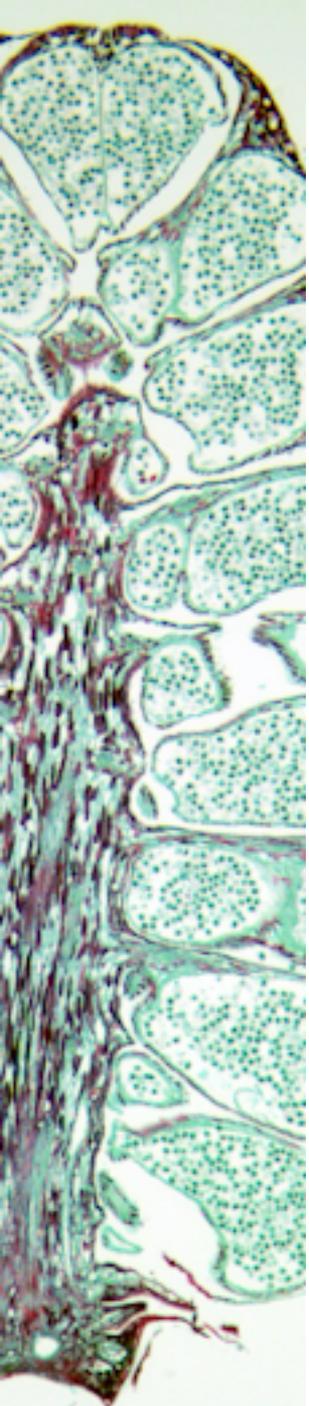
18–11 Development of the microgametophyte of *Ginkgo biloba* (a) Early in its development, the pollen tube grows by tip growth and begins to form what will become a highly branched haustorial structure. The pollen tube in *Ginkgo* grows intercellularly in the nucellus. (b) Late in development, the basal end of the pollen tube enlarges into a saclike structure that contains the two multiflagellated sperm. Subsequently, the basal end of the pollen tube ruptures, releasing the two sperm, which then swim to the eggs contained in the archegonia of the megagametophyte.





In alcune Gimnosperme vengono mantenuti spermatozoidi flagellati all'interno del budello pollinico





Scarabei di diversi gruppi sono stati frequentemente trovati associati ai coni maschili, e meno frequentemente ai coni femminili delle cicadee. I curculionidi del genere *Rhopalotria* svolgono il loro intero ciclo vitale su e nei coni maschili di *Zamia*, e visitano anche i coni femminili. Altri scarafaggi pollinofagi, sono stati sicuramente presenti nella storia delle cicadee. Le cicadee sono ora considerate prevalentemente, se non esclusivamente, a impollinazione entomofila.

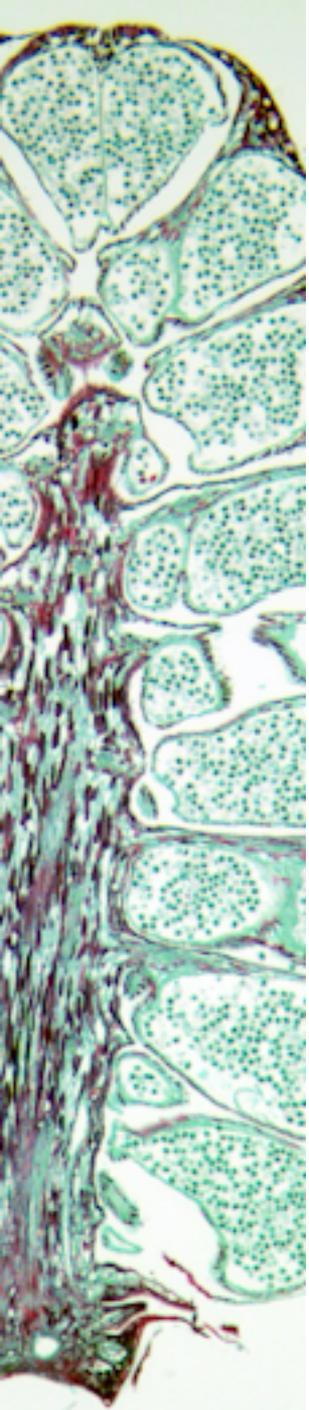


Zamia floridana



Rhopalotria furfuracea



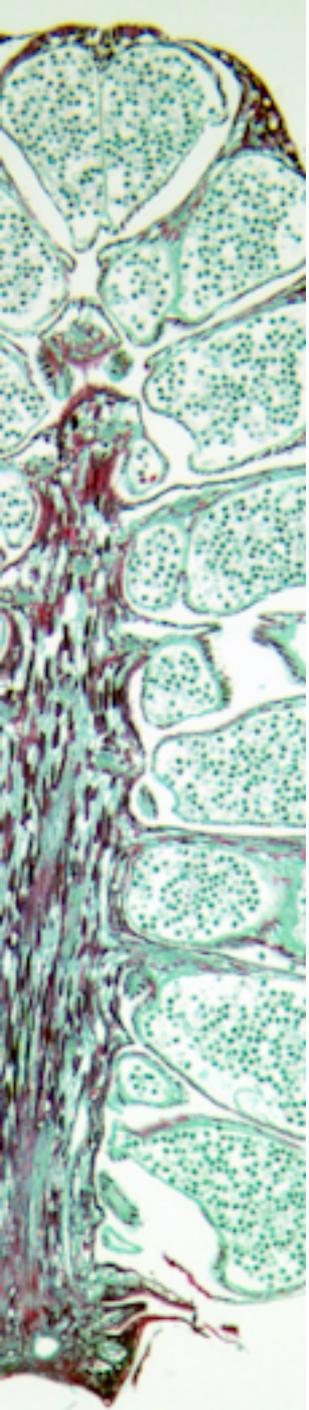


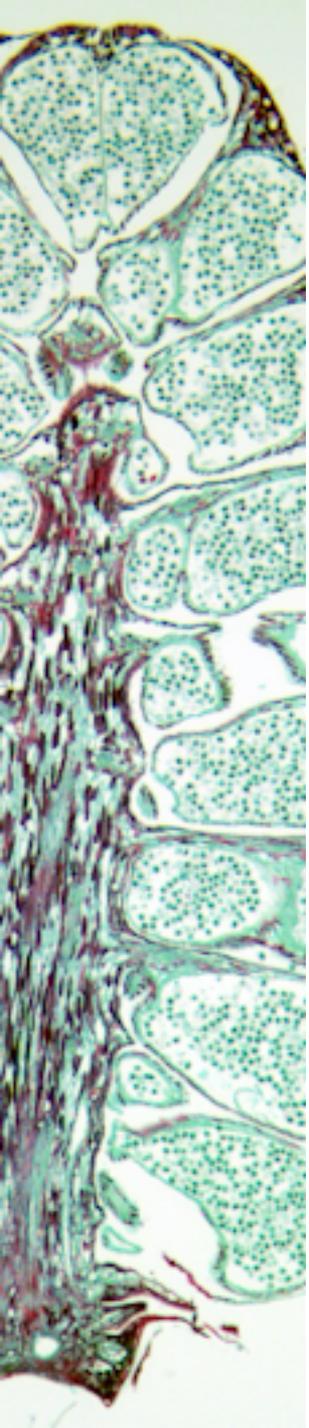
Cycas revoluta Thunb.



Phylum Ginkgophyta

Il *Ginkgo biloba*, facilmente riconoscibile dalle sue foglie a forma di ventaglio è l'unico sopravvissuto di un genere che è cambiato poco da oltre 150 milioni di anni, ed è l'unico membro vivente del phylum Ginkgophyta.





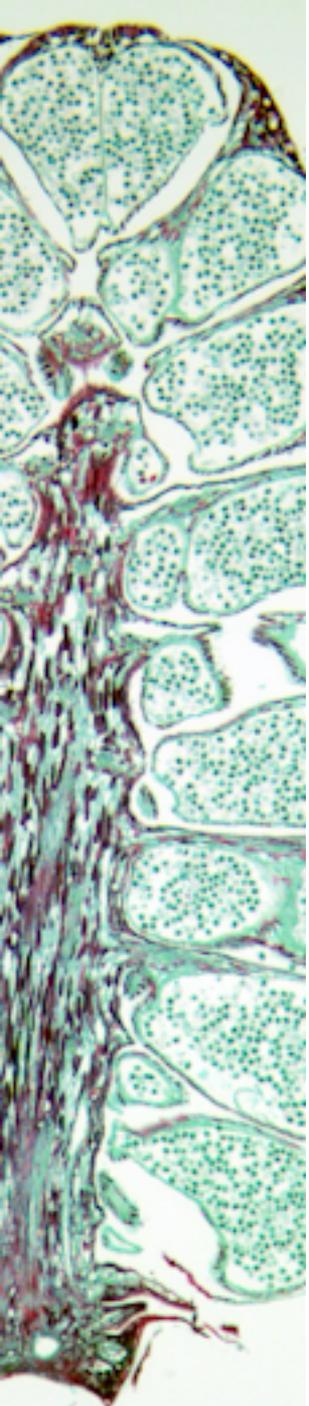
È un albero a crescita lenta che può raggiungere i 30 metri. A differenza della maggior parte delle altre ginnosperme, il *Ginkgo* è deciduo. Pur non esistendo più popolazioni selvatiche, a parte forse un caso in Cina, *Ginkgo* è stato conservato dalla coltivazione nei templi in Cina e Giappone. Come le cicadee, è una specie dioica.

Gli ovuli vengono portati in coppia all'estremità di corti peduncoli e producono semi rivestiti da un involucreo carnoso. La decomposizione di questo rivestimento produce un forte odore di formaggio rancido, per la presenza di acidi butanoico e esanoico. Il nocciolo del seme (cioè il tessuto megagametofitico e l'embrione), tuttavia, ha un sapore simile al pesce ed è considerato una prelibatezza in Cina e Giappone.

In *Ginkgo*, la fecondazione non può avvenire fino a quando gli ovuli non si sono distaccati dalla pianta madre.







Recentemente è stato scoperto che il Ginkgo ospita un'alga verde simile a *Coccomyxa*. Algae immature sono presenti nelle cellule viventi, mentre le alghe mature si trovano quasi esclusivamente solo nelle cellule ospiti che stanno morendo.

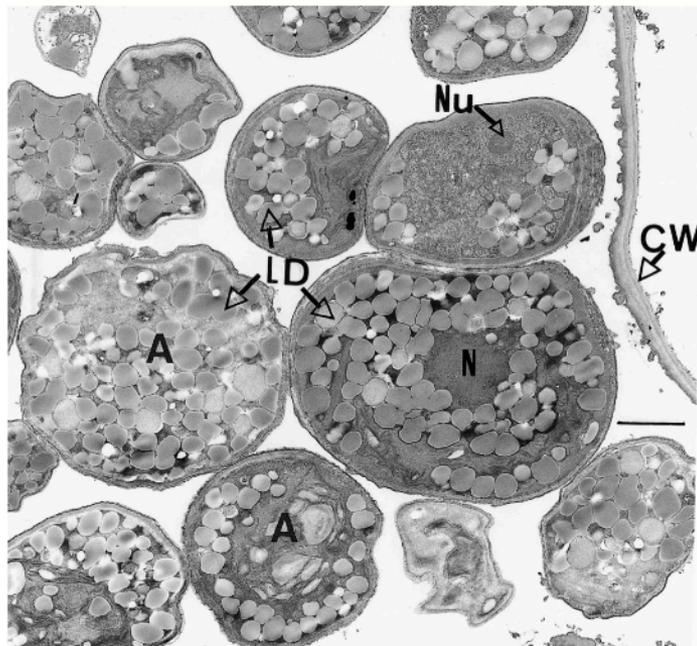
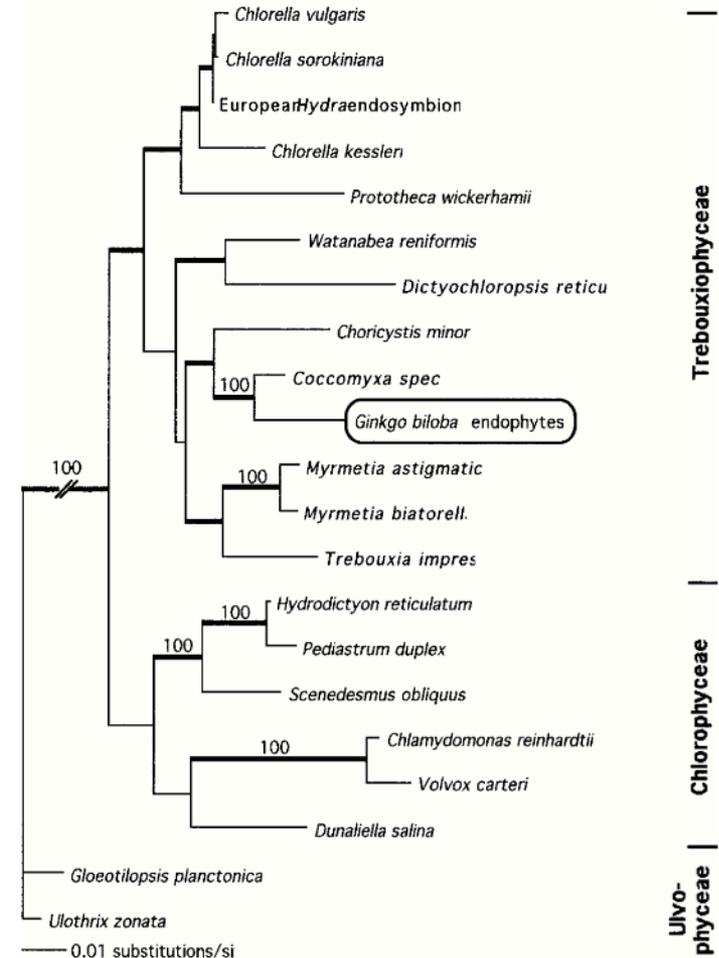
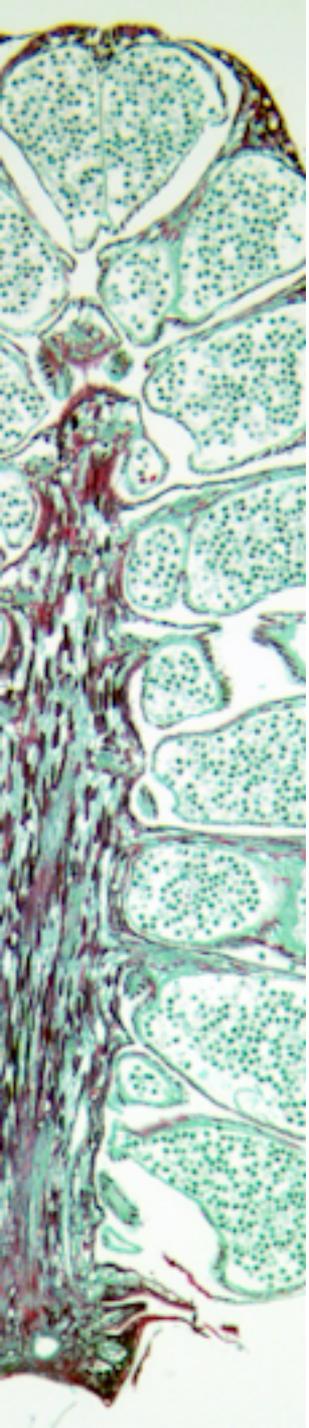


Fig. 6. Internal proliferation of algae. Several algae (A) with a large number of lipid droplets (LD) were observed in a necrotic host cell (note its cell wall [CW]) belonging to a primary 3-mo-old cotyledon culture of *G. biloba*. One alga displays a compact nucleolus (Nu). Scale bar = 2 μ m.



Phylum Gnetophyta



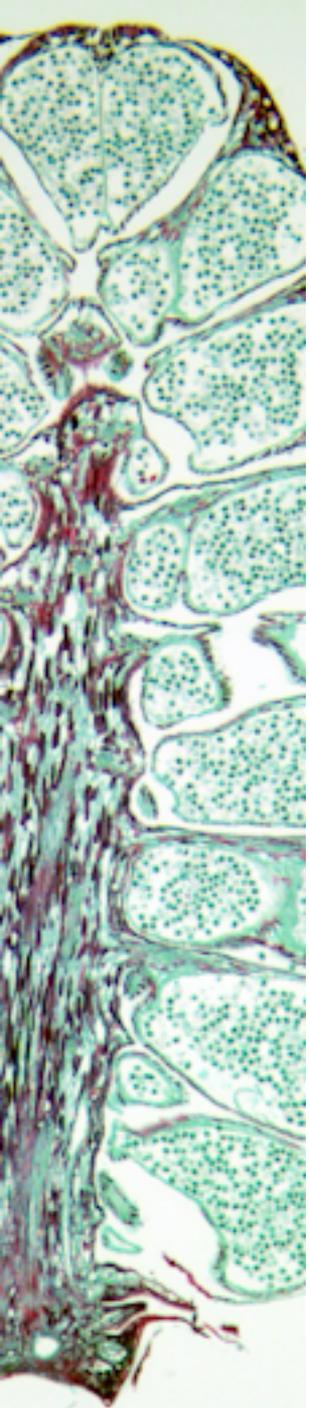
Comprende tre generi viventi, e circa 75 specie: *Gnetum*, *Ephedra* e *Welwitschia*.

Gnetum (circa 35 specie) è un genere tropicale che comprende alberi e arbusti rampicanti con grandi foglie coriacee che ricordano da vicino quelle delle angiosperme eudicotiledoni.

Le specie del genere *Ephedra* (40 specie) sono cespugli fortemente ramificati con foglie poco appariscenti, piccole e simili a scaglie. Le foglie siffatte e gli steli apparentemente articolatili fanno assomigliare agli equiseti. La maggior parte delle specie di vive in regioni aride o desertiche.

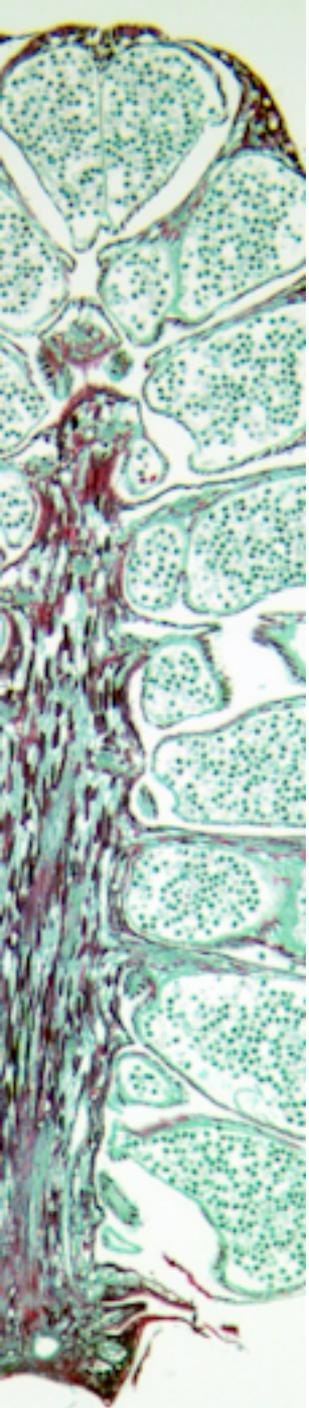
Welwitschia (con una sola specie, *Welwitschia mirabilis*) è probabilmente la pianta vascolare più bizzarra. La maggior parte della pianta è sepolta nel terreno sabbioso. La parte esposta è costituita da un massiccio disco legnoso e concavo, che in genere produce solo due foglie a forma nastriforme, che si lacerano longitudinalmente durante la crescita. I rami che portano i coni derivano dal tessuto meristemato al margine del disco. *Welwitschia* cresce nel deserto costiero dell'Africa sudoccidentale, in Angola, Namibia e Sudafrica.





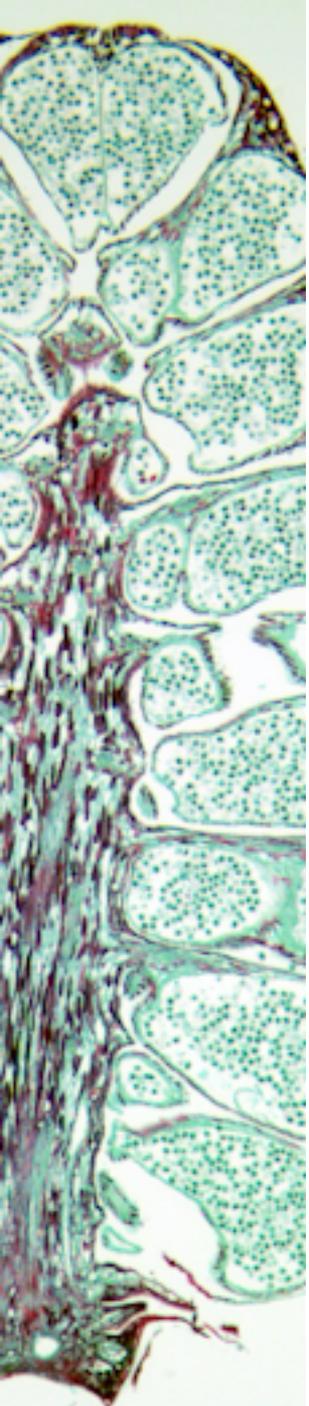
Gnetum gnemon L.





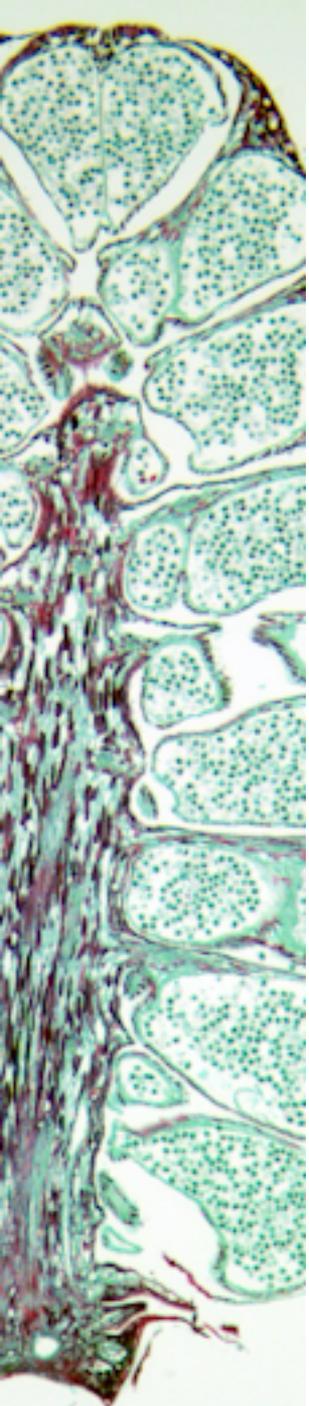
Ephedra distachya L. subsp. *distachya*





Welwitschia mirabilis
Hook.f.





Sebbene i generi del phylum siano chiaramente correlati tra loro, e formino un gruppo monofiletico, con *Ephedra* basale, hanno caratteristiche molto diverse, che assomigliano spesso a quelle delle angiosperme.

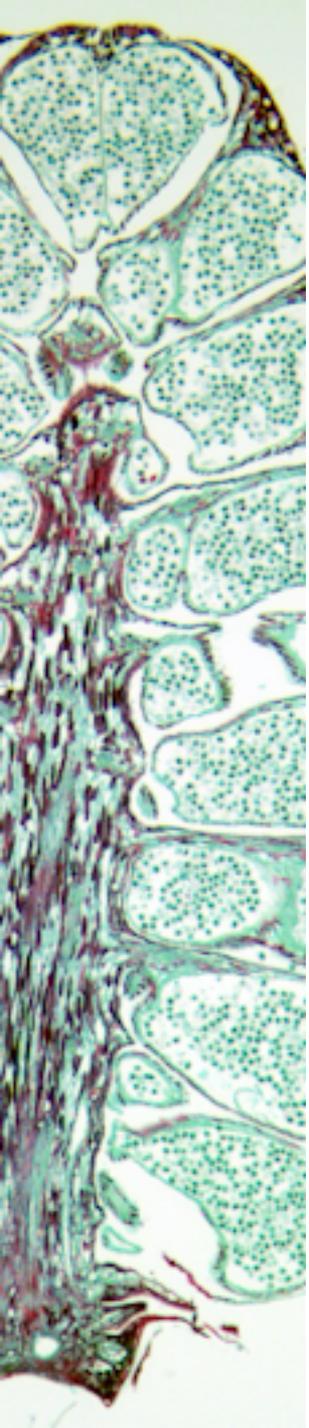
Il loro xilema presenta tracheidi e trachee, simili a quelle delle piante a fiore. Inoltre, in *Gnetum* e *Welwitschia* mancano gli archegoni, mentre il megagametofito di *Ephedra*, come quelli del pino, contiene in genere due o tre archegoni.

Inoltre, in *Ephedra* e *Gnetum* avviene una doppia fecondazione. In *Ephedra*, la cellula uovo di ogni archegonio contiene due nuclei femminili. Ogni microgametofito produce una cellula spermatica binucleata, i cui nuclei fertilizzano quelli femminili.

Anche in *Gnetum* ogni tubetto di polline contiene una cellula spermatica binucleata. Ciascuno dei due nuclei si fonde con un nucleo femminile separato e indifferenziato all'interno del megagametofita. A differenza delle angiosperme, però, questi eventi non producono un endoderma secondario, ma un altro embrione, che alla fine abortisce.

Le strutture riproduttive di alcune specie di tutti e tre i generi producono nettare e sono visitate dagli insetti. L'impollinazione del vento è tuttavia chiaramente importante, almeno in *Ephedra*.

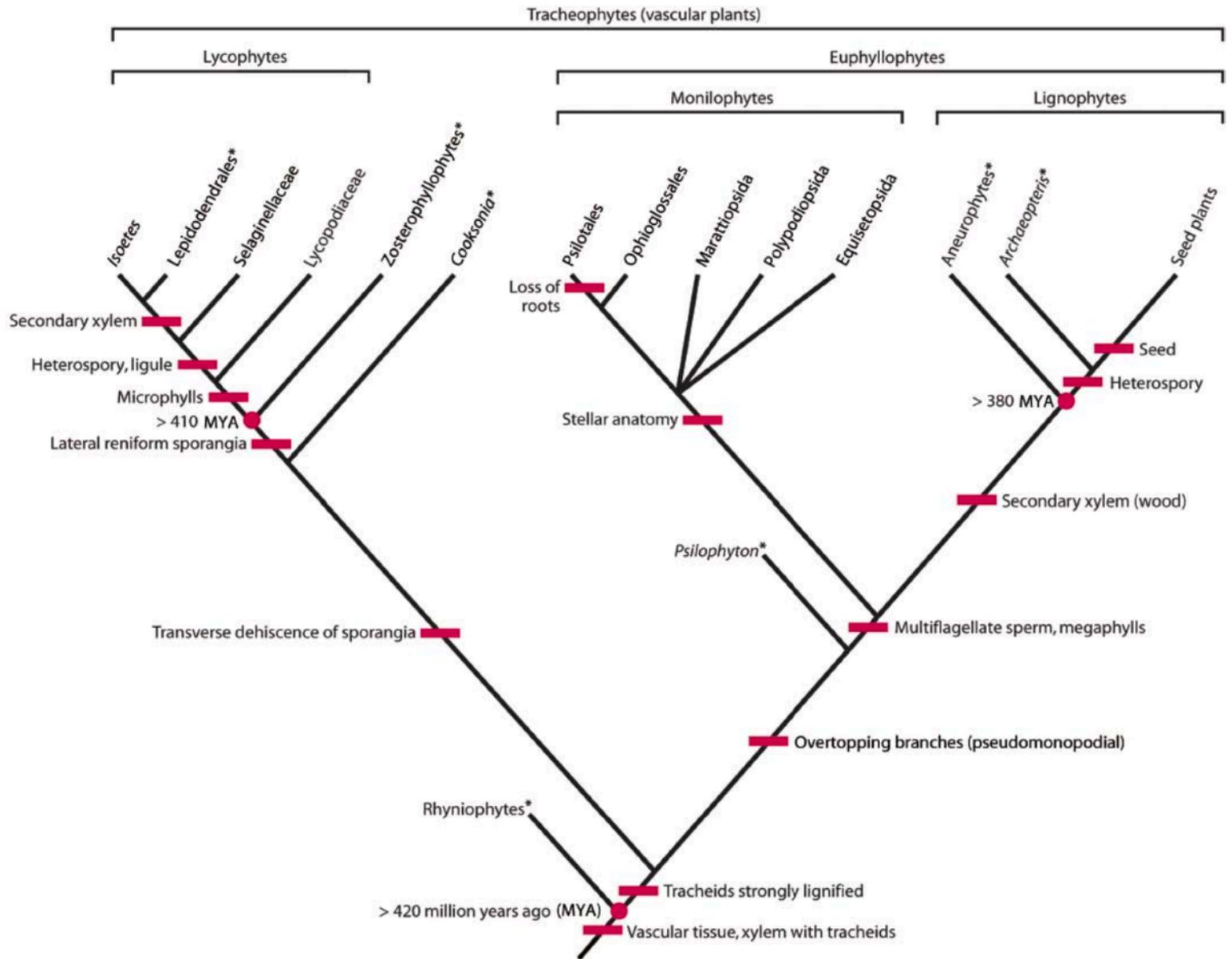




SUMMARY TABLE Gymnosperm Phyla with Living Representatives

PHYLUM	REPRESENTATIVE GENUS OR GENERA	TYPE OF TRACHEARY ELEMENT(S)	PRODUCE MOTILE SPERM?	POLLEN TUBE A TRUE SPERM CONVEYOR?	TYPE OF LEAVES PRODUCED	MISCELLANEOUS FEATURES
Coniferophyta (conifers)	<i>Abies, Picea, Pinus, and Tsuga</i>	Tracheids	No	Yes	Most needlelike or scalelike	Ovulate and microsporangiate cones on same plant; ovulate cones compound; pine needles in fascicles
Cycadophyta (cycads)	<i>Cycas</i> and <i>Zamia</i>	Tracheids	Yes	No	Palmlike	Ovulate and microsporangiate cones simple and on separate plants
Ginkgophyta (maidenhair tree)	<i>Ginkgo</i>	Tracheids	Yes	No	Fan-shaped	Ovules and microsporangia on separate plants; fleshy-coated seeds
Gnetophyta (gnetophytes)	<i>Ephedra, Gnetum, and Welwitschia</i>	Tracheids and vessel elements	No	Yes	<i>Ephedra</i> : small scalelike leaves; <i>Gnetum</i> : relatively broad, leathery leaves arranged in pairs; <i>Welwitschia</i> : two enormous, strap-shaped leaves	Ovulate and microsporangiate cones compound, borne on separate plants, except for some species of <i>Ephedra</i> ; plants have conifer-like and angiosperm-like features; leaves borne in opposite pairs





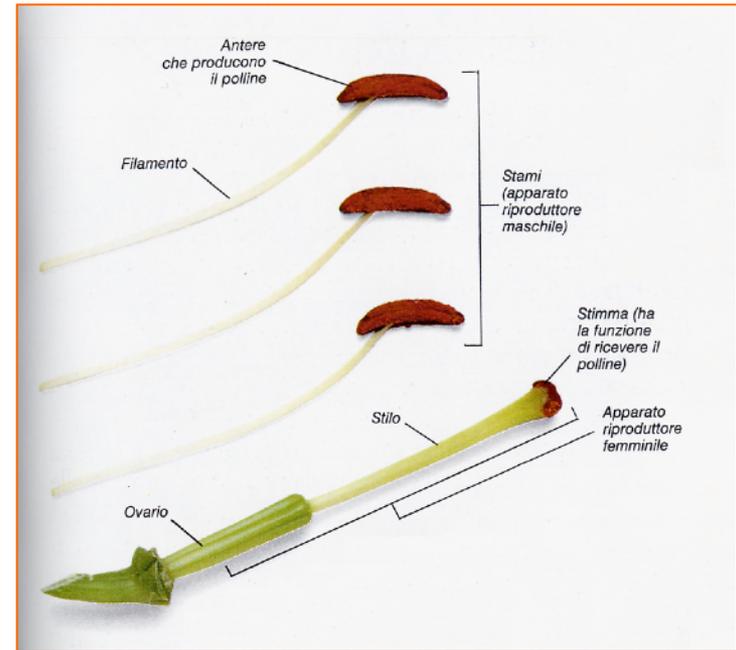
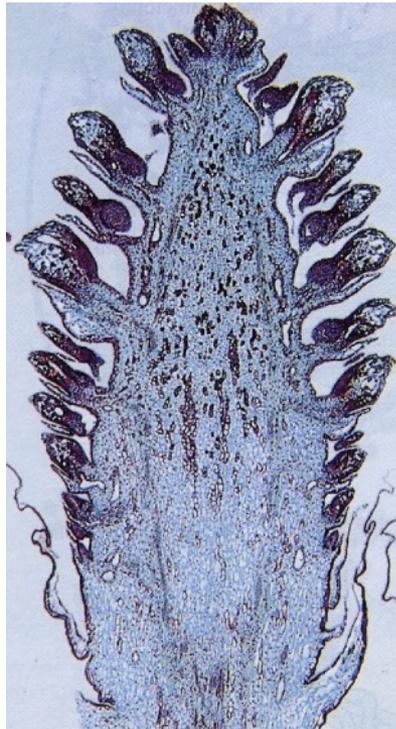
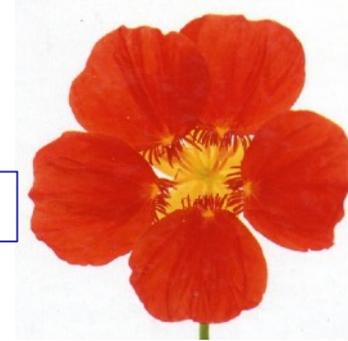
Spermatofite

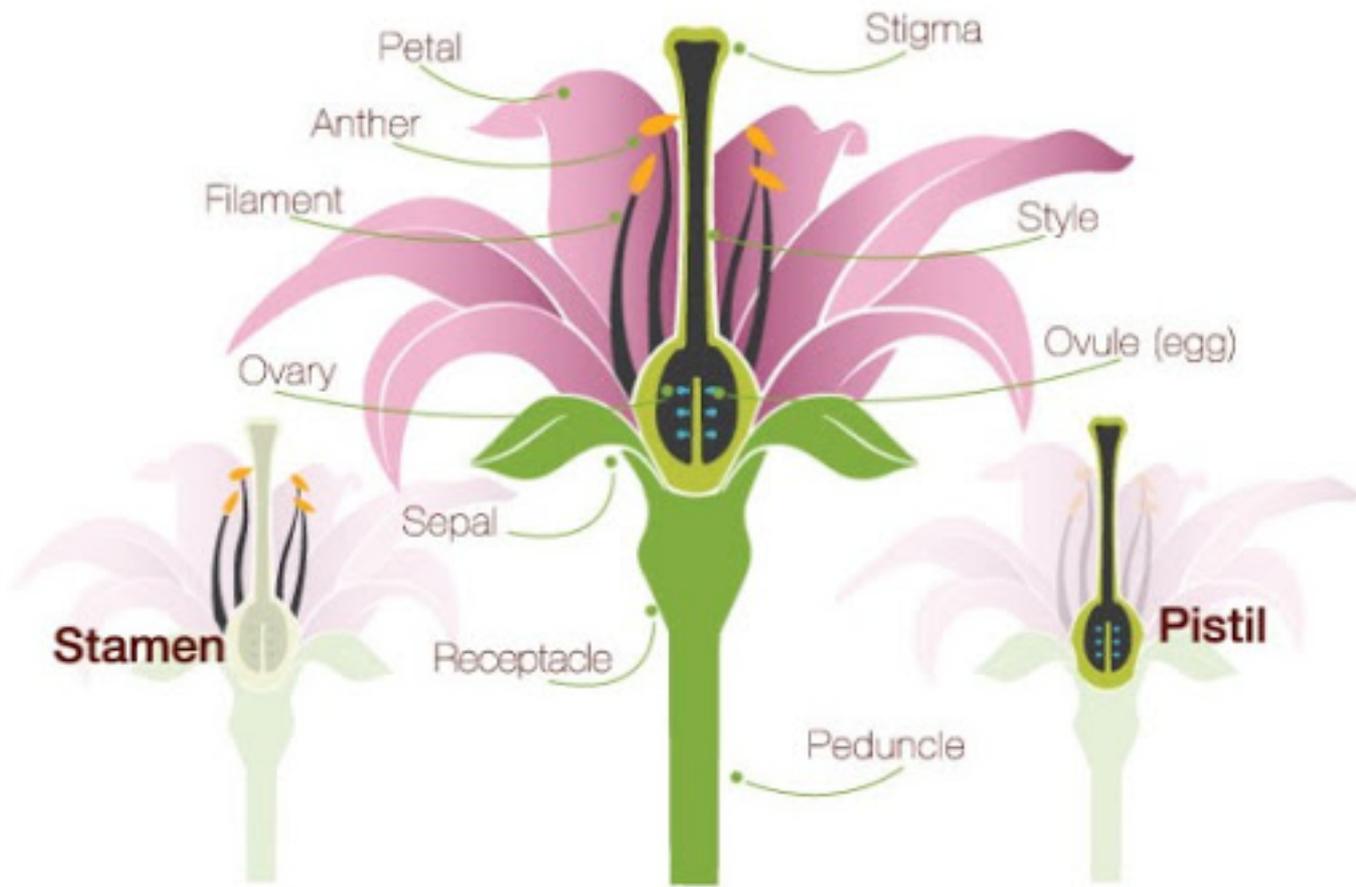
Gimnosperme

“a seme nudo”

Angiosperme

“a seme protetto”







Nel ciclo metagenetico delle **Angiosperme** si osservano:

- ulteriore riduzione del numero di cellule del microgametofito maschile (granulo di polline), da un minimo di due a un massimo di tre cellule
- riduzione spinta del megagametofito femminile (sacco embrionale) a un numero veramente esiguo di cellule aploidi, con definitiva scomparsa dell'archegonio come struttura che contiene la cellula uovo
- sviluppo ritardato di un tessuto di riserva (endosperma secondario), in funzione dell'avvenuta formazione dello zigote (cioè solo se la fecondazione ha avuto successo)



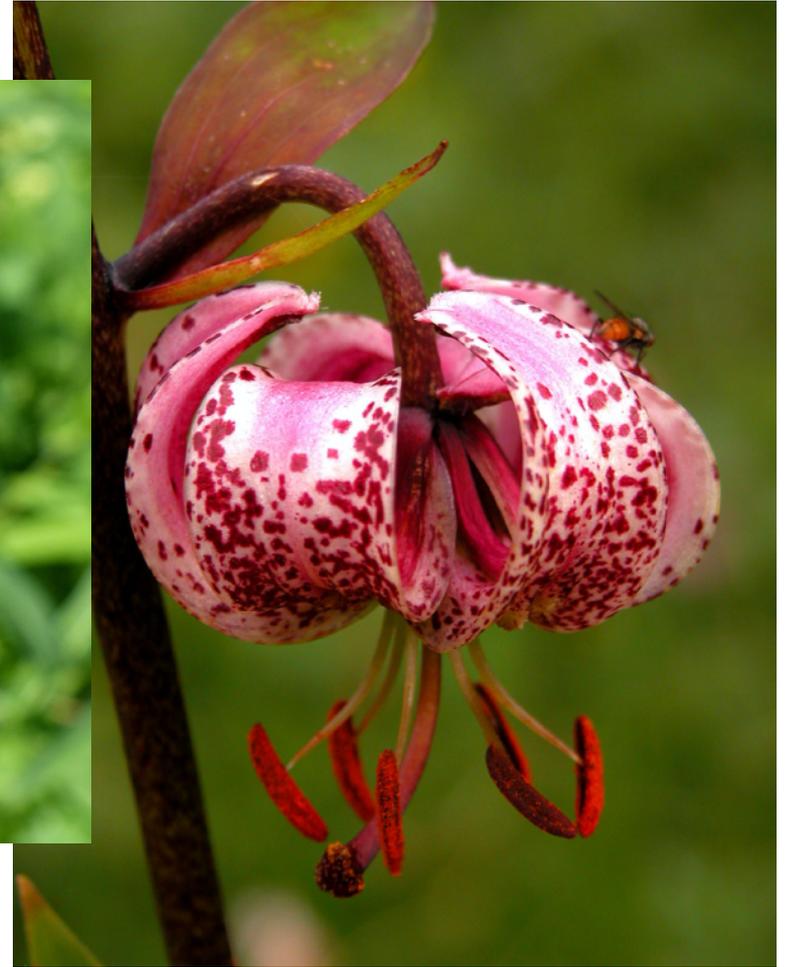


Il **fiore** è un getto a crescita limitata, che porta gli **sporofilli**, a loro volta portanti gli **sporangii**, oltre a una o più serie di macrofilli modificati che spesso hanno perso la funzione fotosintetica (**sepali** e **petali**, o **tepali**).

I termini **sepali** e **petali** si usano quando i due gruppi di foglie modificate sono diversi morfologicamente tra di loro, come ad esempio nel fiore di *Rosa canina*.



Il termine **tepali** si usa quando tutti i pezzi della corolla si assomigliano, e normalmente hanno funzione vessillare, come in *Lilium martagon*.



Sepali e petali, o tepali, possono essere presenti un numero limitato, normalmente portati su due verticilli. Tuttavia, nei fiori delle specie più “primitive” la disposizione dei pezzi fiorali è spiralata, e ricorda la disposizione degli sporofilli in uno strobilo. Ovviamente, sepali e tepali non sono sporofilli, ma stami e carpelli si. Un esempio di **disposizione spiralata** dei pezzi fiorali è *Magnolia grandiflora*.





Vedremo come l'evoluzione delle angiosperme avverrà con una progressiva **fissazione e riduzione del numero dei pezzi fiorali**. Nelle prime angiosperme, non solo la disposizione è spiralata, ma anche il numero dei pezzi non è definito. Vi sono molti sepali e petali (o tepali), molti stami e molti carpelli.

L'evoluzione verso forme più recenti porta a una progressiva fissazione del numero delle parti di ogni verticillo florale (sepali e petali, stami, carpelli).

I primi a fissarsi in numero nel corso dell'evoluzione sono stati i pezzi non fertili, e successivamente si ha la fissazione di stami e carpelli.

Nei due principali gruppi in cui dividiamo le angiosperme, ovvero **monocotiledoni** e **eudicotiledoni**, i pezzi sono rispettivamente in base 3 e in base 4 o 5. Questo vuol dire che normalmente (ci sono come ovvio molte eccezioni) un fiore di monocotiledone ha 3 (o multipli di 3) sepali, petali, stami e carpelli. Al contrario, un fiore di eudicotiledone, ha 4 o 5 (e loro multipli) pezzi per verticillo.

Ovviamente vi sono moltissime variazioni sul tema.





(a)



(b)



(c)

19-3 Monocots (a) The sepals and petals of the iris flower are similar in color. Extensively used as an ornamental in gardens and as cut flowers, the iris belongs to the family Iridaceae. (b) Flowers and fruits of the banana plant (*Musa × paradisiaca*). The banana flower has an inferior ovary, and the tip of the fruit bears a large scar left by the fallen flower parts. (c) In *Trillium erectum*, a member of the death camas family, Melanthiaceae, the sepals are green and the petals red. As is typical of monocot flowers, the sepals and petals are in threes.

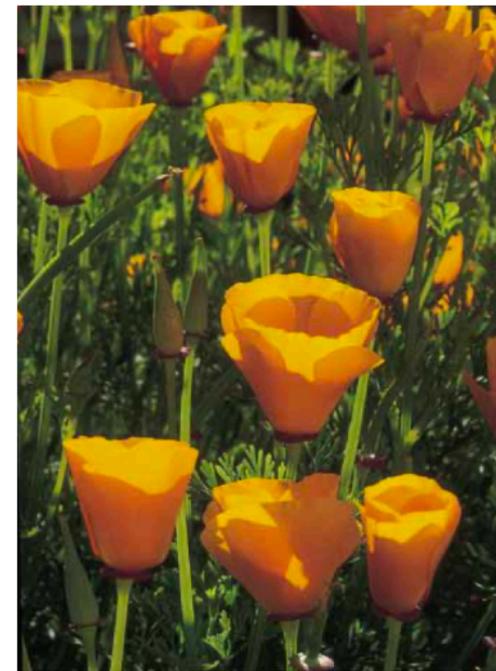




(a)



(b)



(c)

19–4 Eudicots (a) Saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). The cacti, of which there are about 2000 species, are almost exclusively a New World family. The thick, fleshy stems, which store water, contain chloroplasts and have taken over the photosynthetic function of the leaves. (b) Round-lobed hepatica (*Anemone americana*), which flowers in deciduous woodlands in the early spring. The flowers have no petals but have 6 to 10 sepals and numerous spirally arranged stamens and carpels. (c) California poppy (*Eschscholzia californica*), with its brilliant orange petals, is the state flower of California and is protected by law.





Characteristic	Monocots	Eudicots
Flower parts	In threes (usually)	In fours or fives (usually)
Pollen	Monoaperturate (having one pore or furrow)	Triaperturate (having three pores or furrows)
Cotyledons	One	Two
Leaf venation	Usually parallel	Usually netlike
Primary vascular bundles in stem	Scattered arrangement	In a ring
True secondary growth, with vascular cambium	Rare	Commonly present





L'androceo



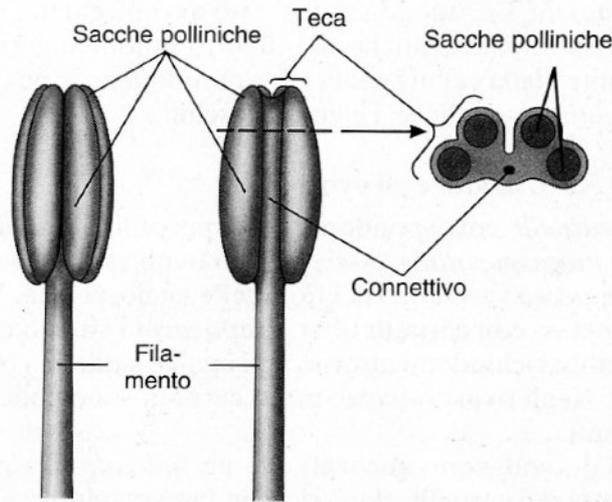
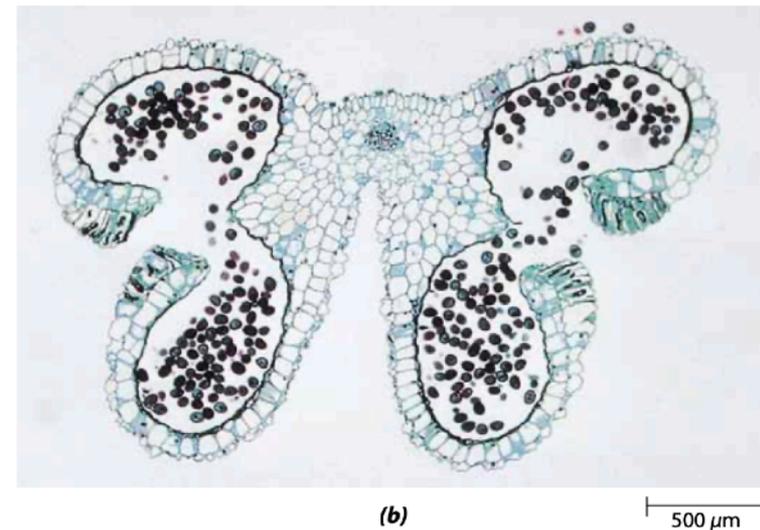
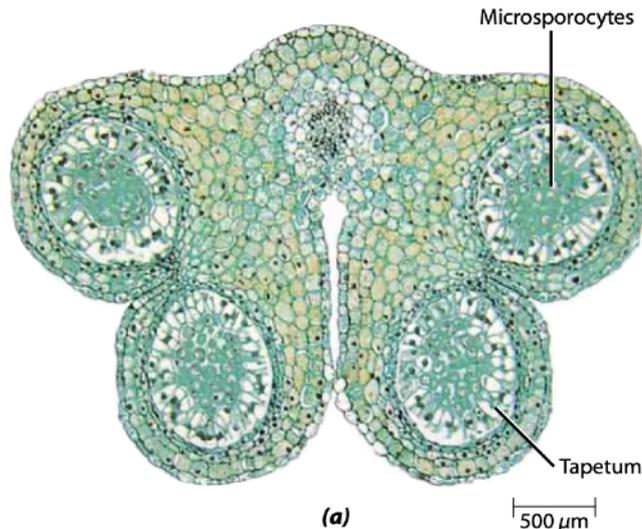


Figura 19.11 Stame (microsporofillo, sporofillo maschile) delle angiosperme.



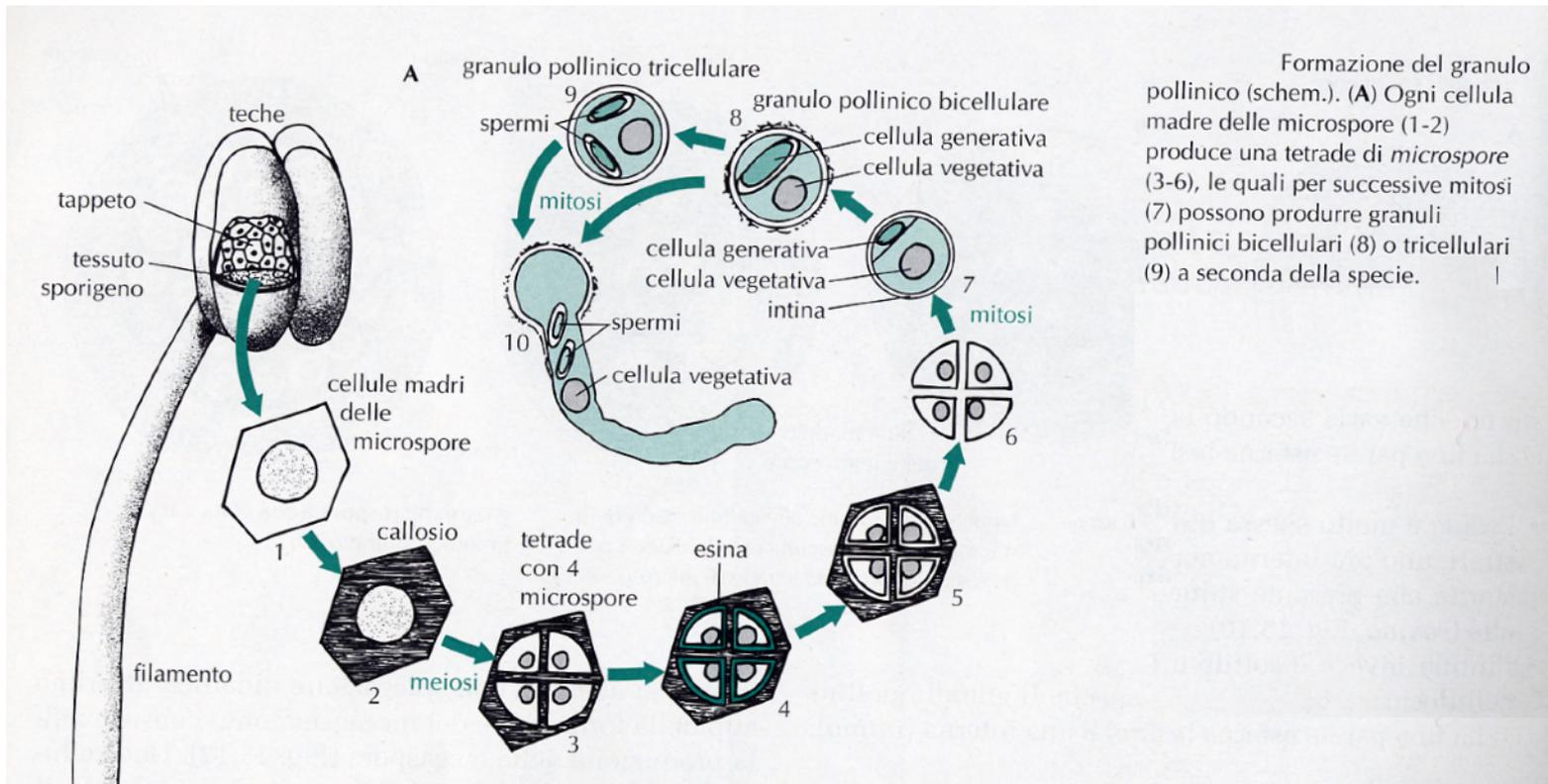
19–14 Transverse sections of lily (*Lilium*) anthers (a) Immature anther, showing the four pollen sacs containing microsporocytes surrounded by the nutritive tapetum. (b) Mature anther containing pollen grains. The partitions between the adjacent pollen sacs break down during dehiscence, or shedding of the pollen, as shown here.





Lo strato più interno di cellule che circonda il **tessuto sporigeno** è il **tappeto**, che ha lo scopo di fornire a questo il nutrimento.

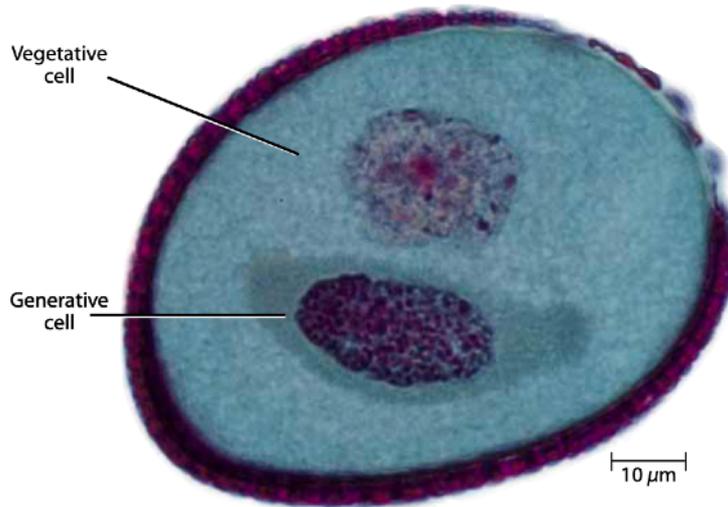
Il tessuto sporigeno si divide in **microsporociti**, o **cellule madri delle microspore**, che vanno incontro a meiosi, producendo tetradi di **microspore**. Ognuna di queste dà origine a un **granulo pollinico**.



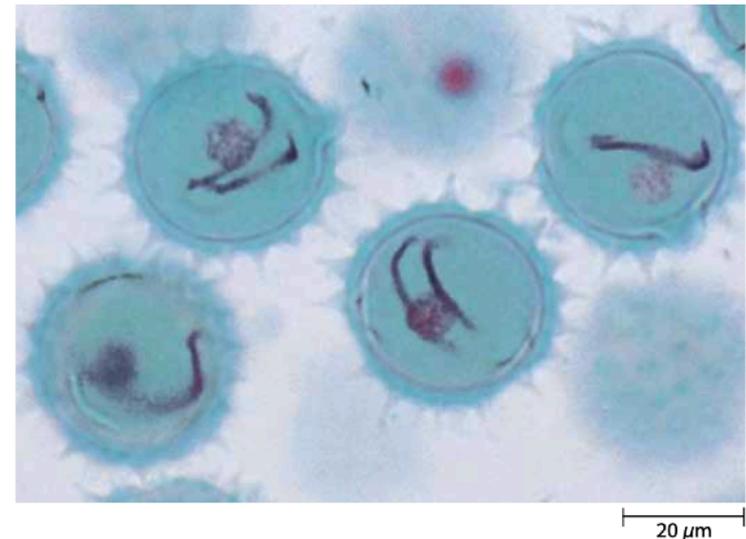
Formazione del granulo pollinico (schem.). (A) Ogni cellula madre delle microspore (1-2) produce una tetrad di *microspore* (3-6), le quali per successive mitosi (7) possono produrre granuli pollinici bicellulari (8) o tricellulari (9) a seconda della specie.



La microspora si divide mitoticamente, formando due cellule asimmetriche all'interno della parete. La divisione forma una grande cellula vegetativa, o cellula del tubetto, e una piccola cellula generativa. In circa i due terzi delle specie di angiosperme, il microgametofito si trova in questa fase binucleata nel momento in cui i granuli di polline vengono liberati. Nelle restanti specie, il nucleo generativo si divide prima del rilascio dei granuli di polline, dando origine a due gameti maschili.



19–16 Two-celled microgametophyte Mature pollen grain of *Lilium*, containing a two-celled male gametophyte. The spindle-shaped generative cell will divide mitotically after germination of the pollen grain. The larger vegetative cell, which contains the generative cell, will form the pollen tube. The round structure above the generative cell is the vegetative cell nucleus.



19–17 Three-celled microgametophyte Mature pollen grains—three-celled male gametophytes—of the telegraph plant (*Silphium terebinthinaceum*, family Asteraceae). Prior to pollination, each pollen grain contains two filamentous sperm cells, which are suspended in the cytoplasm of the larger vegetative cell. The pollen of *Silphium* is shed at the three-celled stage, whereas that of *Lilium*, shown in Figure 19–16, is shed at the two-celled stage.





La parete del granulo pollinico è composta da uno strato interno, **intina**, e uno esterno, **esina**, ricco in **sporopolleina**, sostanza prodotta dalle cellule del tappeto, e composta principalmente da carotenoidi. Esse fornisce una importante protezione dai raggi UV, dal disseccamento e dagli agenti patogeni. L'intina, composta da cellulosa e da pectine, viene invece depositata dal protoplasma della microspora.

I granuli pollinici variano considerevolmente per dimensioni e forma. Quelli più piccoli hanno un diametro di circa 10 micrometri, mentre il più grande (nella famiglia delle Annonaceae) ha un diametro di 350 micrometri. Le forme variano da sferiche a bastoncellari.

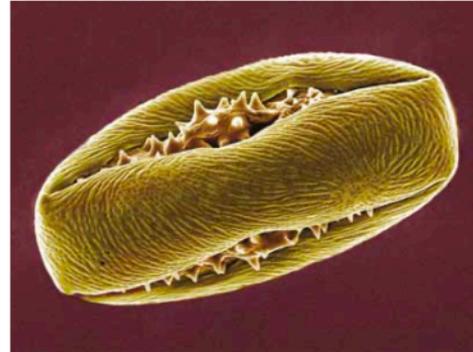
Differiscono anche nel numero e nella disposizione delle aperture da cui fuoriuscirà il tubetto pollinico. Queste possono essere lunghe e scanalate, o rotonde e simili a un poro, oppure una combinazione delle due. Quasi tutte le famiglie, molti generi e un discreto numero di specie di piante da fiore possono essere identificate dai loro granuli pollinici. Contrariamente alle parti più grandi delle piante - come foglie, fiori e frutti - i granuli pollinici, grazie all'esina, sono ampiamente rappresentati nei reperti fossili. Gli studi sul polline fossile possono fornire preziose informazioni sul tipo di piante e comunità vegetali, e quindi sulla natura dei climi, che esistevano in passato.





La parete del granulo pollinico protegge il microgametofito durante il tragitto tra l'antera e lo stigma. La decorazione della parete del granulo pollinico varia da specie in specie.

a) granulo pollinico di *Aesculus hippocastanum*. La parete ha tre lobi, separati da solchi profondi. Quando il granulo pollinico germina, il tubetto emergerà da uno dei solchi.



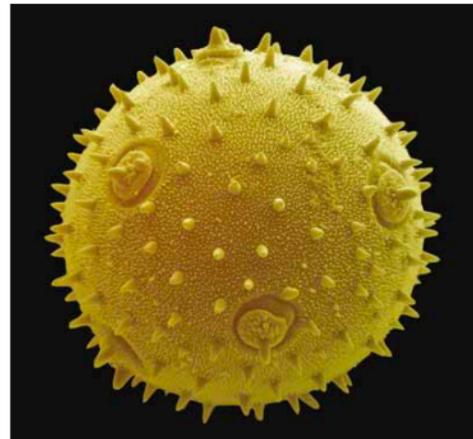
(a)

(b) *Phleum pratense* ha un'unica apertura simile a un poro.



(b)

(c) *Cucurbita pepo* (la zucca) ha più pori.



(c)

(d) *Lavandula dentata*, ha un solco che interrompe la scultura reticolare dell'esina.

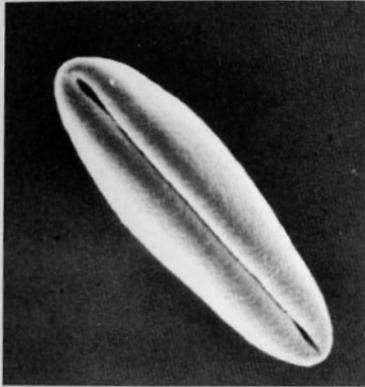


(d)



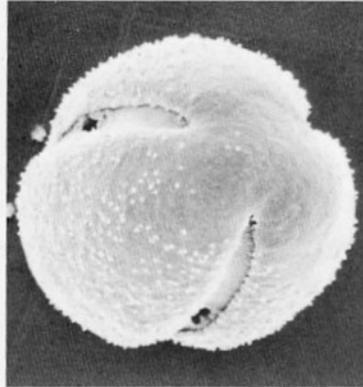


(A)



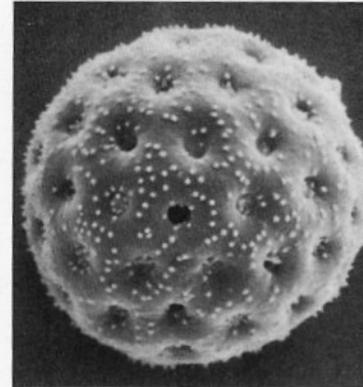
Magnolia grandiflora (Magnoliaceae)
Monosolcato (× 500)

(B)



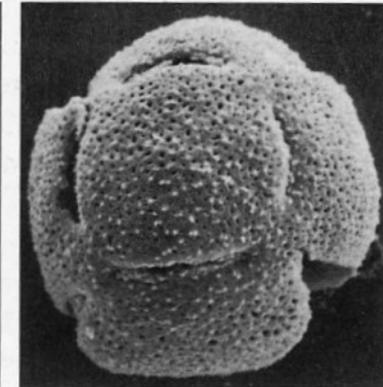
Scaevola glabra (Goodeniaceae)
Tricolporato (× 1050)

(E)



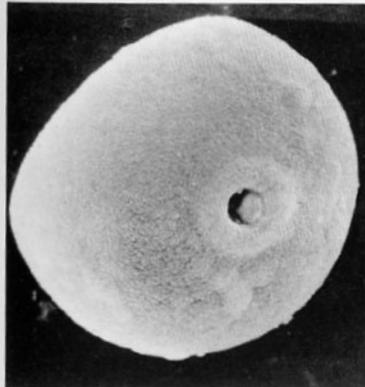
Chenopodium oahuense (Amaranthaceae)
Poliporato (× 2800)

(F)



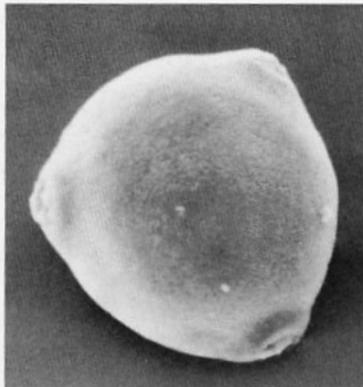
Pereskia grandifolia (Cactaceae)
12 aperture a fessura (× 1200)

(C)



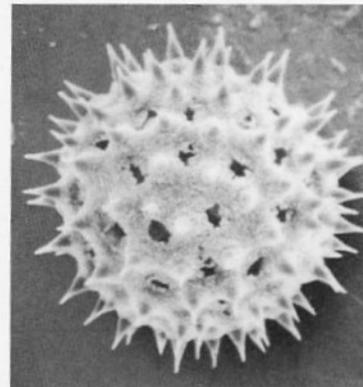
Oryza sativa (Poaceae)
Monoporato (× 1400)

(D)



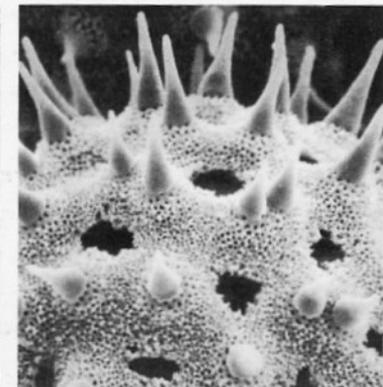
Cucumis sativus (Cucurbitaceae)
Triporato (× 700)

(G)



Ipomaea wolcottiana (Convolvulaceae)
Poliporato (× 550)

(H)



I. wolcottiana superficie: spine, pori germinativi, perforazioni nel tectum (× 1500)

Fotografie al microscopio elettronico a scansione di granuli pollinici di tipiche angiosperme, mostrandoti i tipi di apertura e le caratteristiche della superficie. (Da Gifford e Foster 1988, fotografie originali di J. Ward e D. Sunnell).





Il gineceo

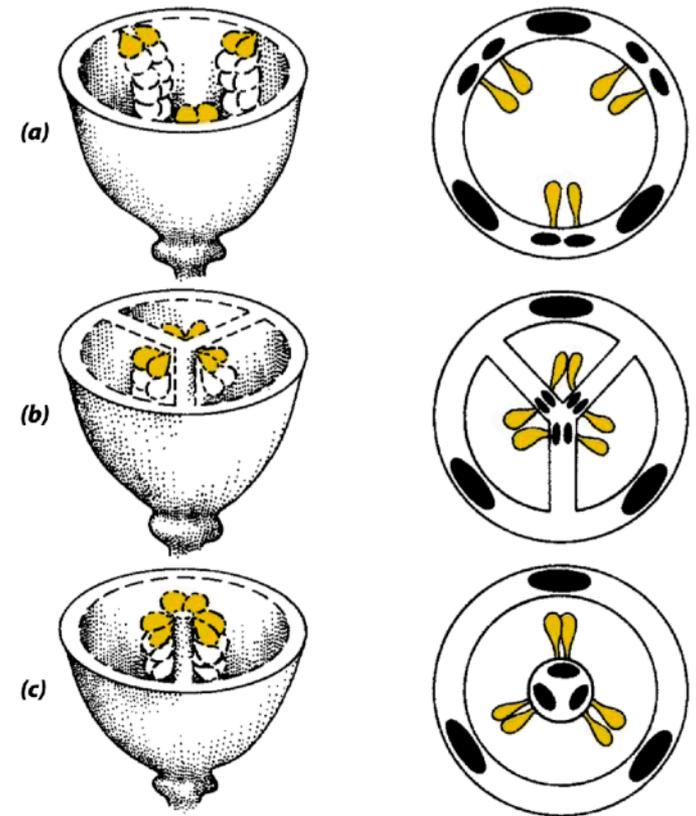




Come visto, ogni microsporofillo porta una antera, che contiene quattro camere polliniche.

Ogni **megasporofillo**, o **carpello**, può richiudersi su se stesso formato un **ovario** monocarpellare, o fondersi con altri carpelli a formare un ovario multicarpellare. La foglia carpellare forma anche lo **stilo** e lo **stigma**, ovvero la porzione superiore all'ovario, che serve a intercettare il polline e incanalarlo verso l'ovulo (o gli ovuli).

La parte dell'ovario da cui si originano gli ovuli è detta **placenta**. La **placentazione** varia nei diversi gruppi di angiosperme.

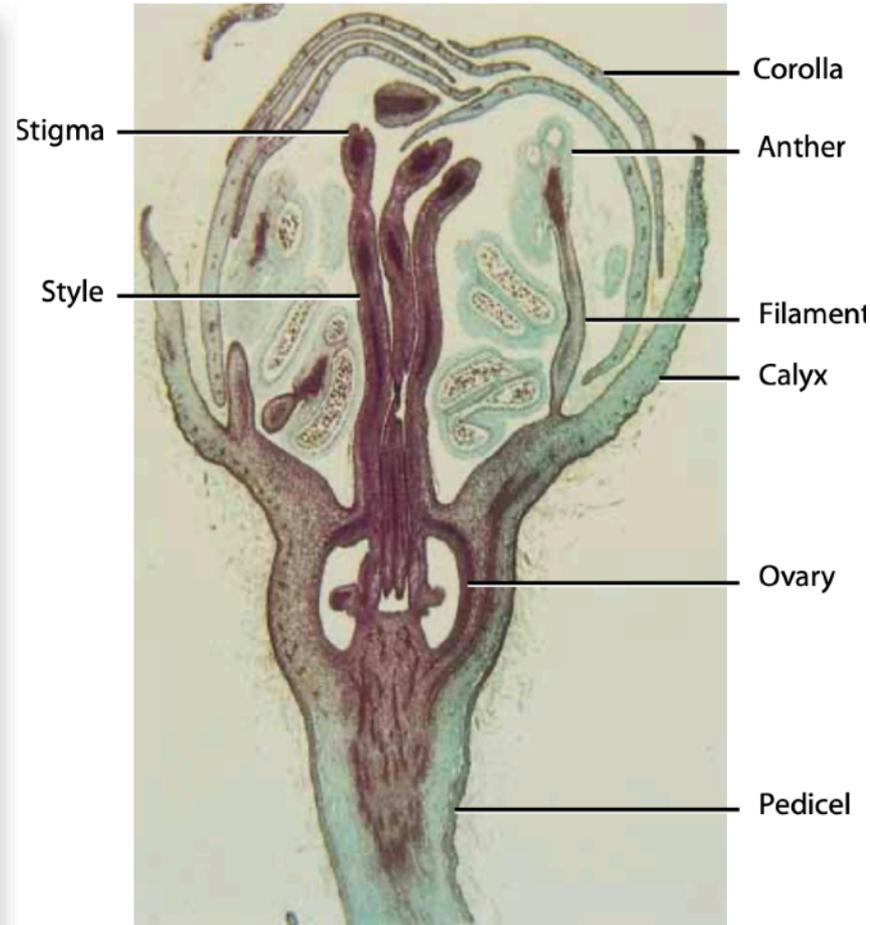


19-9 Placentation Three types of placentation are shown here, with the ovules indicated in color: **(a)** parietal, **(b)** axile, and **(c)** free-central. The vascular bundles are shown as solid structures in the ovary walls. Not shown are basal and apical placentation, with a single ovule at the base or apex, respectively, of a unilocular ovary.





(a)



Stigma

Style

Corolla

Anther

Filament

Calyx

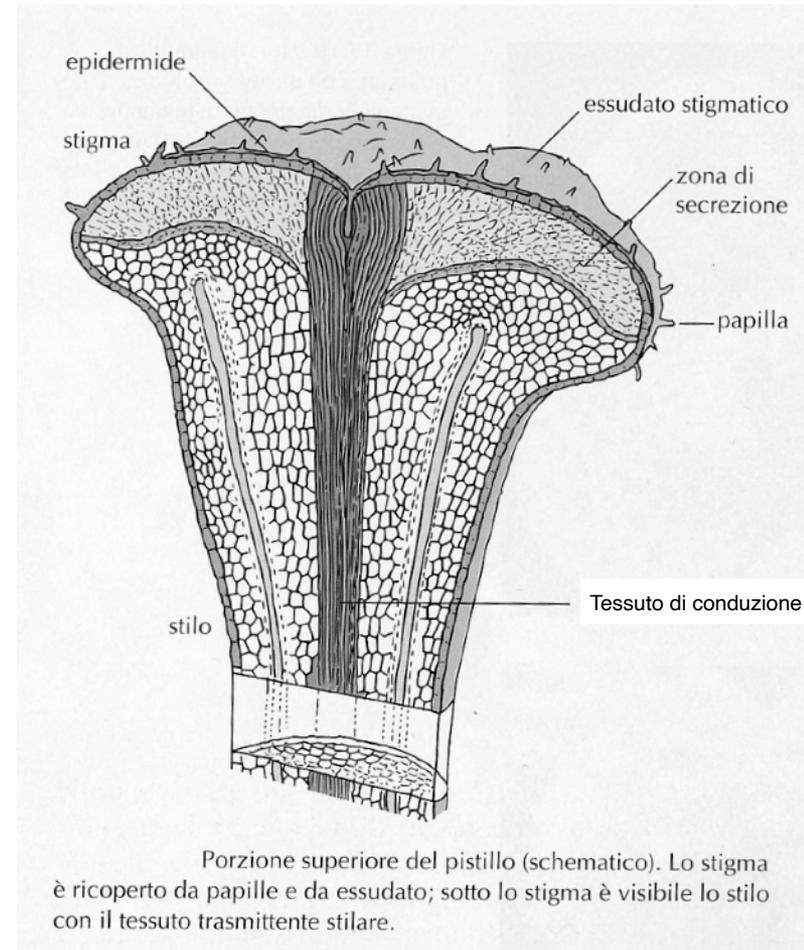
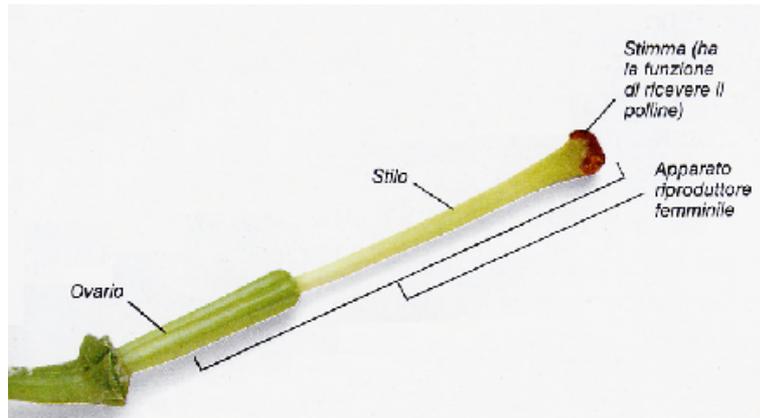
Ovary

Pedicel

1 mm

Fiore di *Malus domestica* e sua sezione







I granuli pollinici possono raggiungere lo stigma in vari modi.

Lo stigma e lo stilo sono modificati sia morfologicamente che fisiologicamente per facilitare la germinazione del granello di polline e lo sviluppo del tubetto pollinico.

La superficie di molti stimmi è costituita da un tessuto ghiandolare - detto **tessuto stigmatico** - che secreta abbondanti quantità di proteine, aminoacidi e lipidi.

I tubetti pollinici verso il basso tra le cellule dello stigma ed entrano nello stilo, ove crescono tra le cellule di un tessuto specializzato chiamato **tessuto di conduzione**.

Molte monocotiledoni e alcuni gruppi di eudicotiledoni hanno stimmi aperti, con un canale centrale rivestito di tessuto di conduzione. Gli altri gruppo hanno un canale costituito di tessuto di conduzione compatto. I tubetti pollinici, quindi, a seconda delle specie, crescono tra le cellule del tessuto di conduzione, o all'interno delle pareti di queste.



