



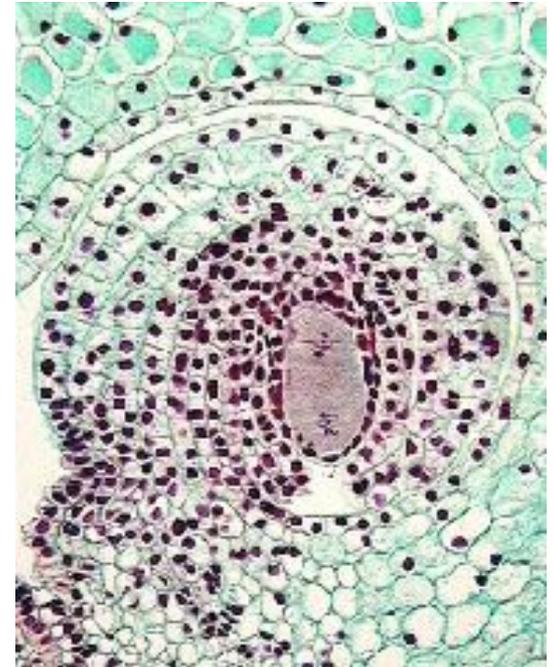
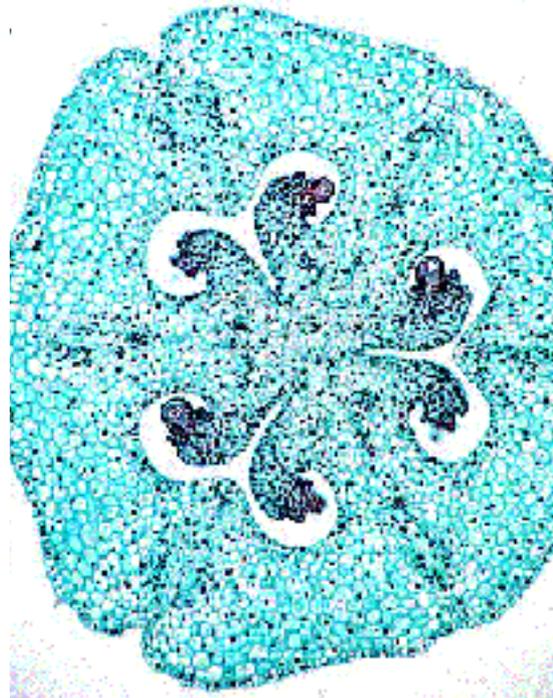


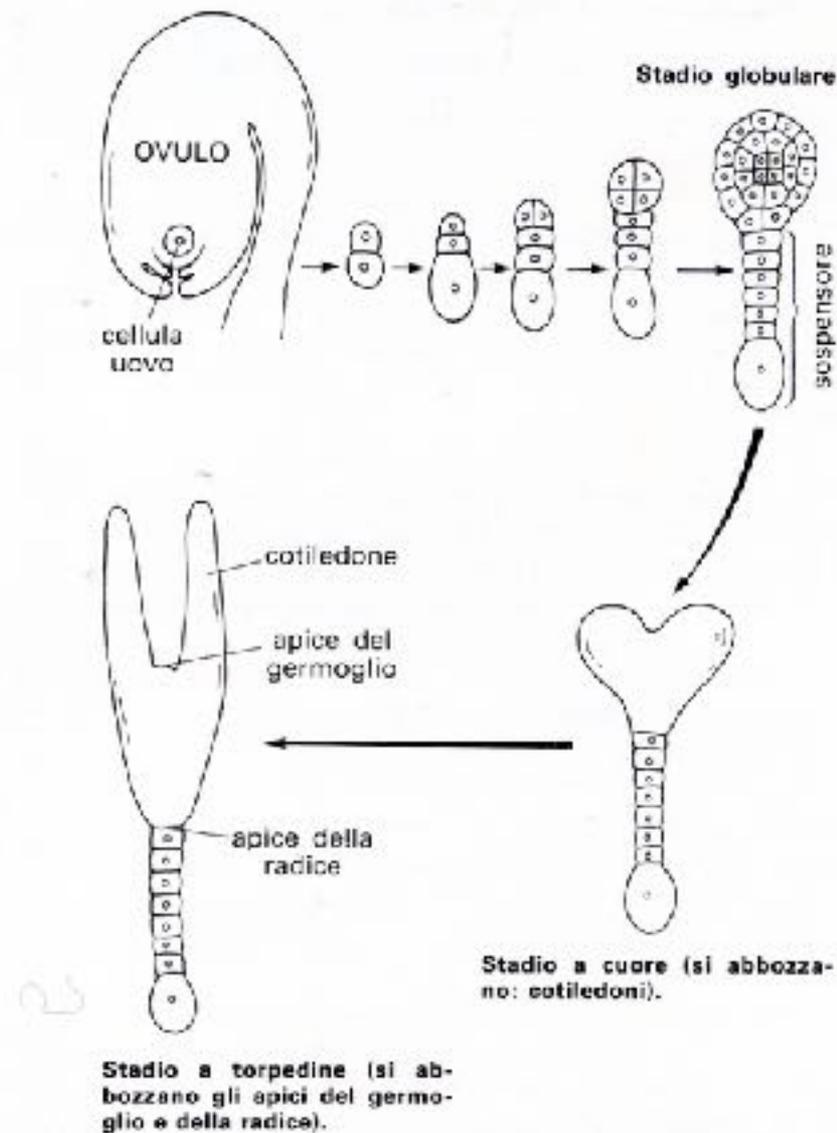
L'embrione



I primi stadi di sviluppo dell'embrione sono impegnativi da studiare, per l'eterogeneità e la complessità della struttura che lo contiene.

Le manipolazioni dei primi stadi di sviluppo infatti sono impossibili senza danneggiare i tessuti circostanti.

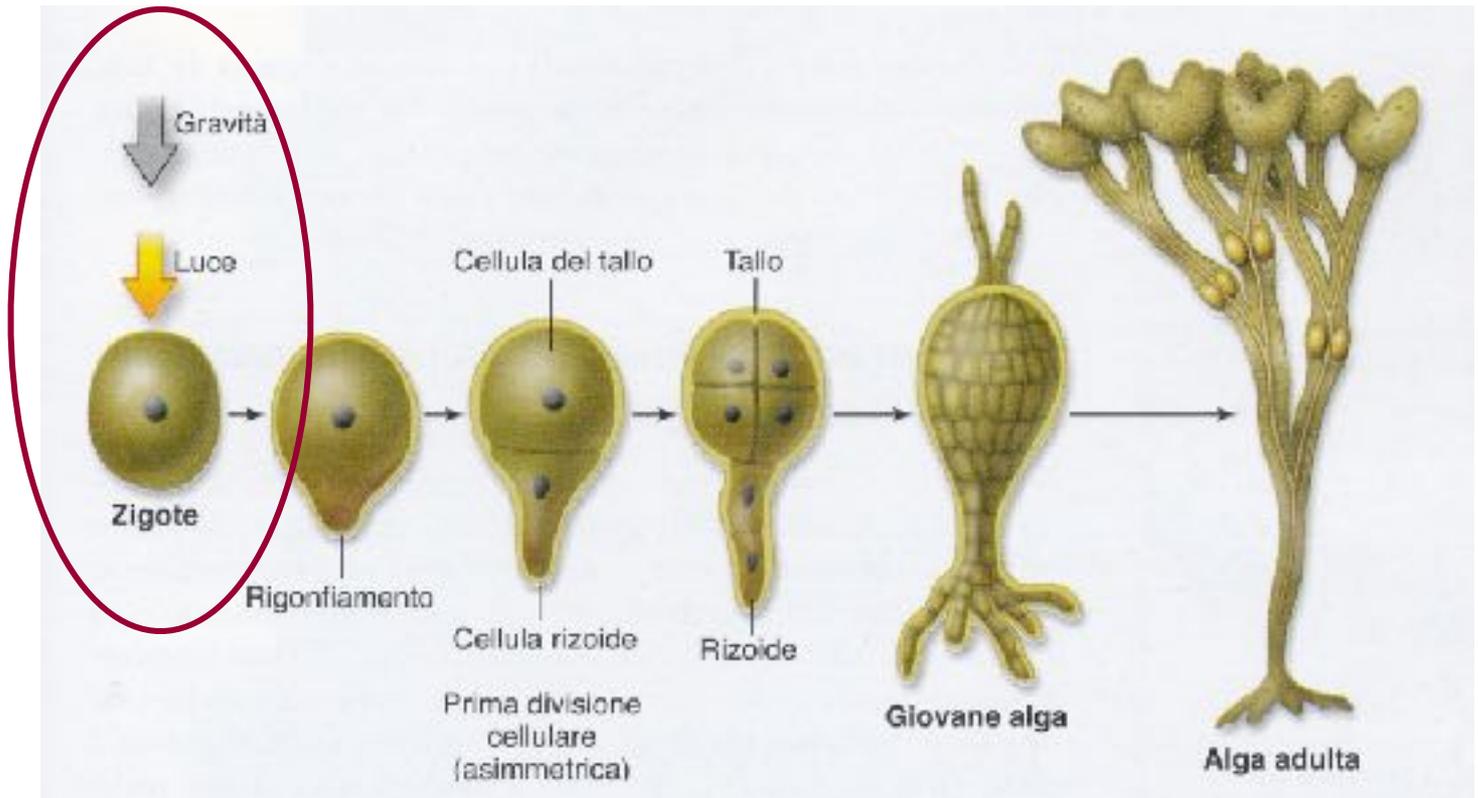


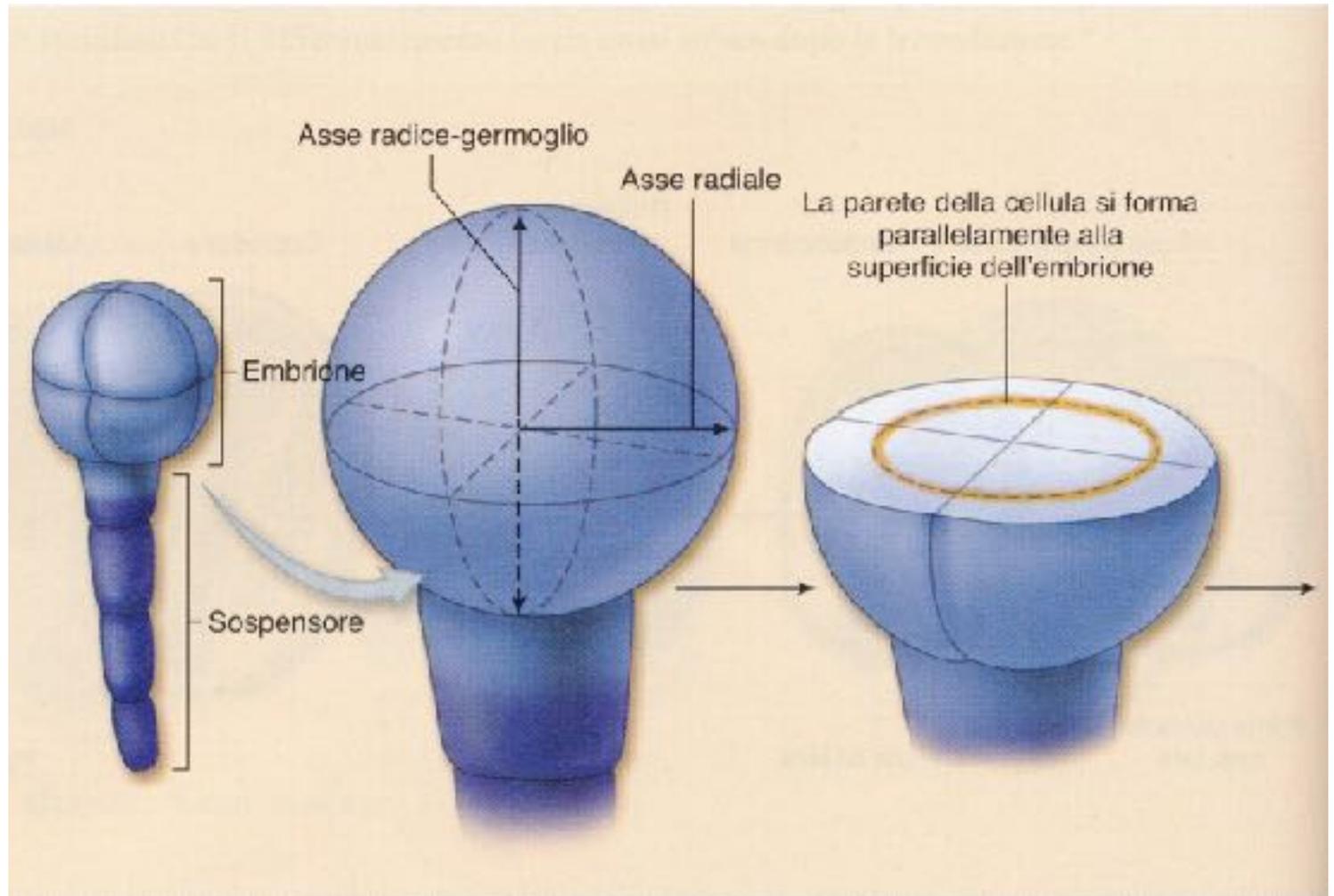


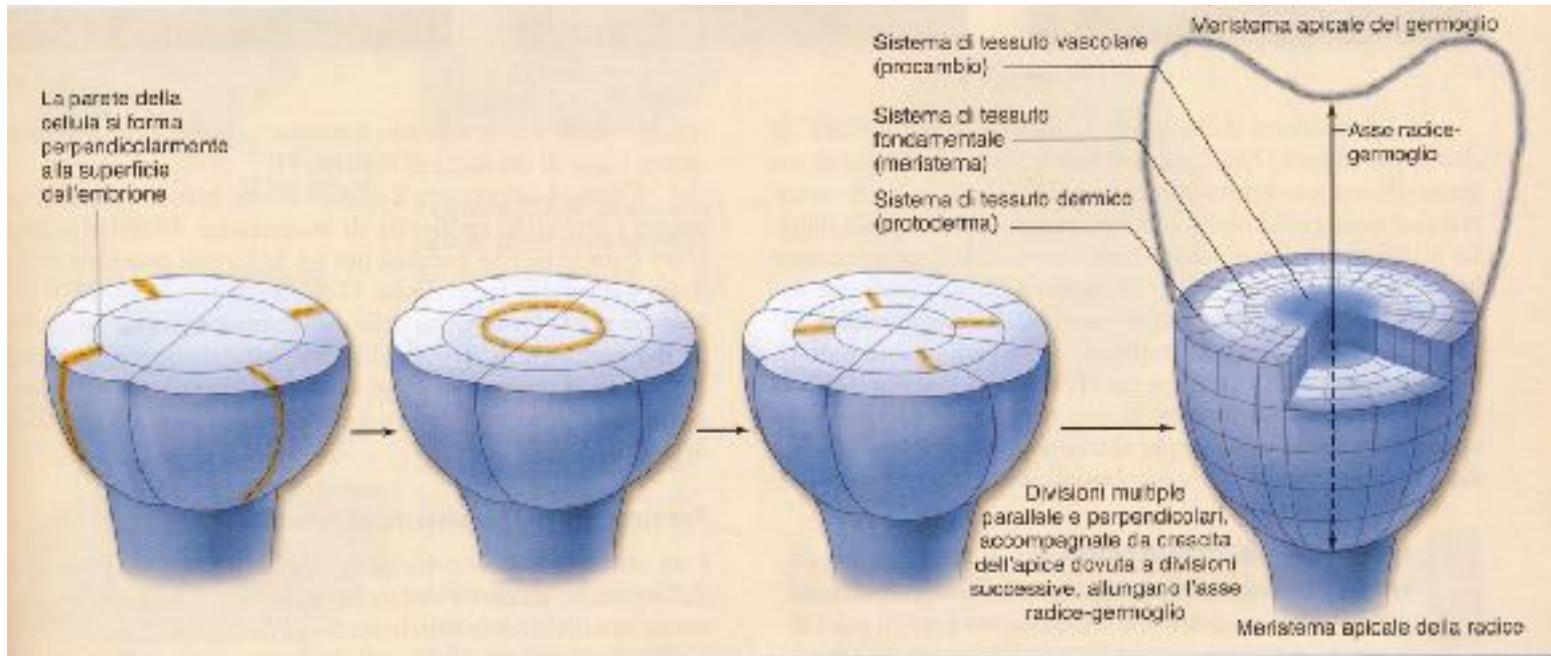
Lo sviluppo dell'embrione in *Capsella bursa-pastoris*, una crocifera particolarmente studiata sotto questo aspetto. Questo schema di sviluppo può essere notevolmente diverso in altre specie di angiosperme.

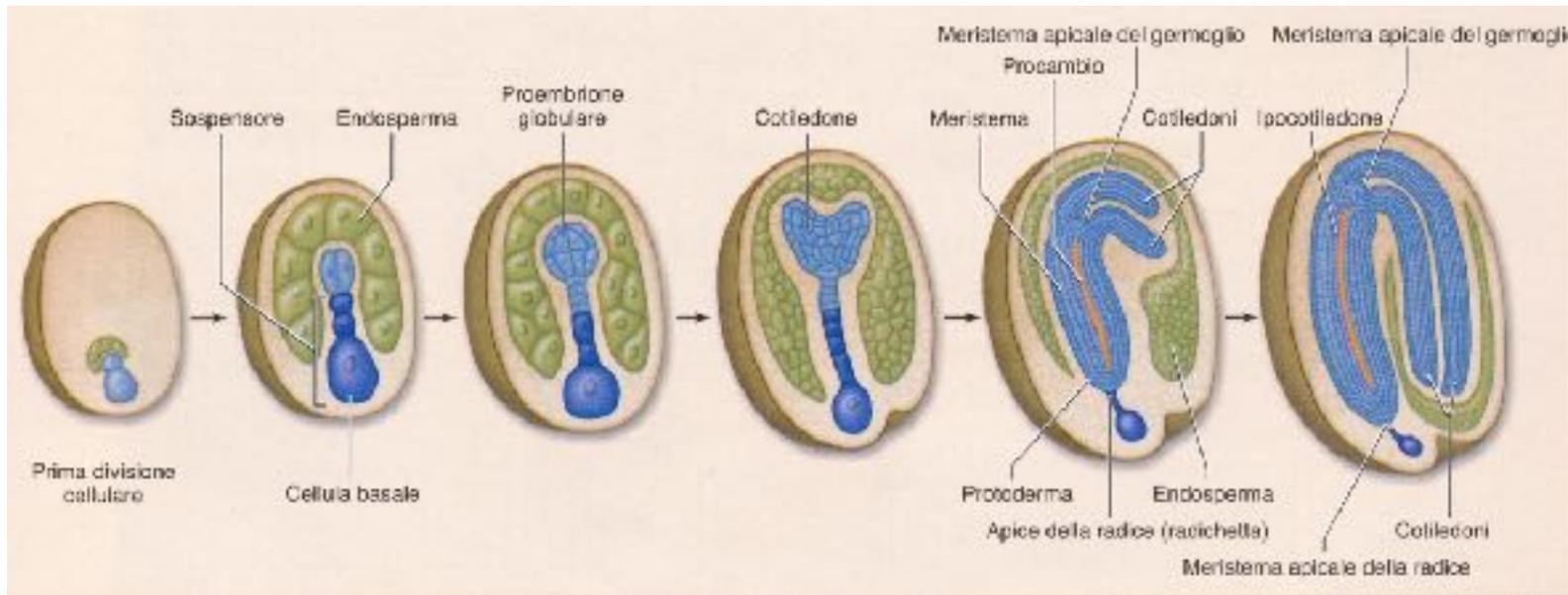


Ciò che si sa delle prime divisioni è stato desunto da osservazioni svolte sulle alghe brune (es.: *Fucus*), il cui embrione non è circondato da tessuti nutritivi e di protezione.









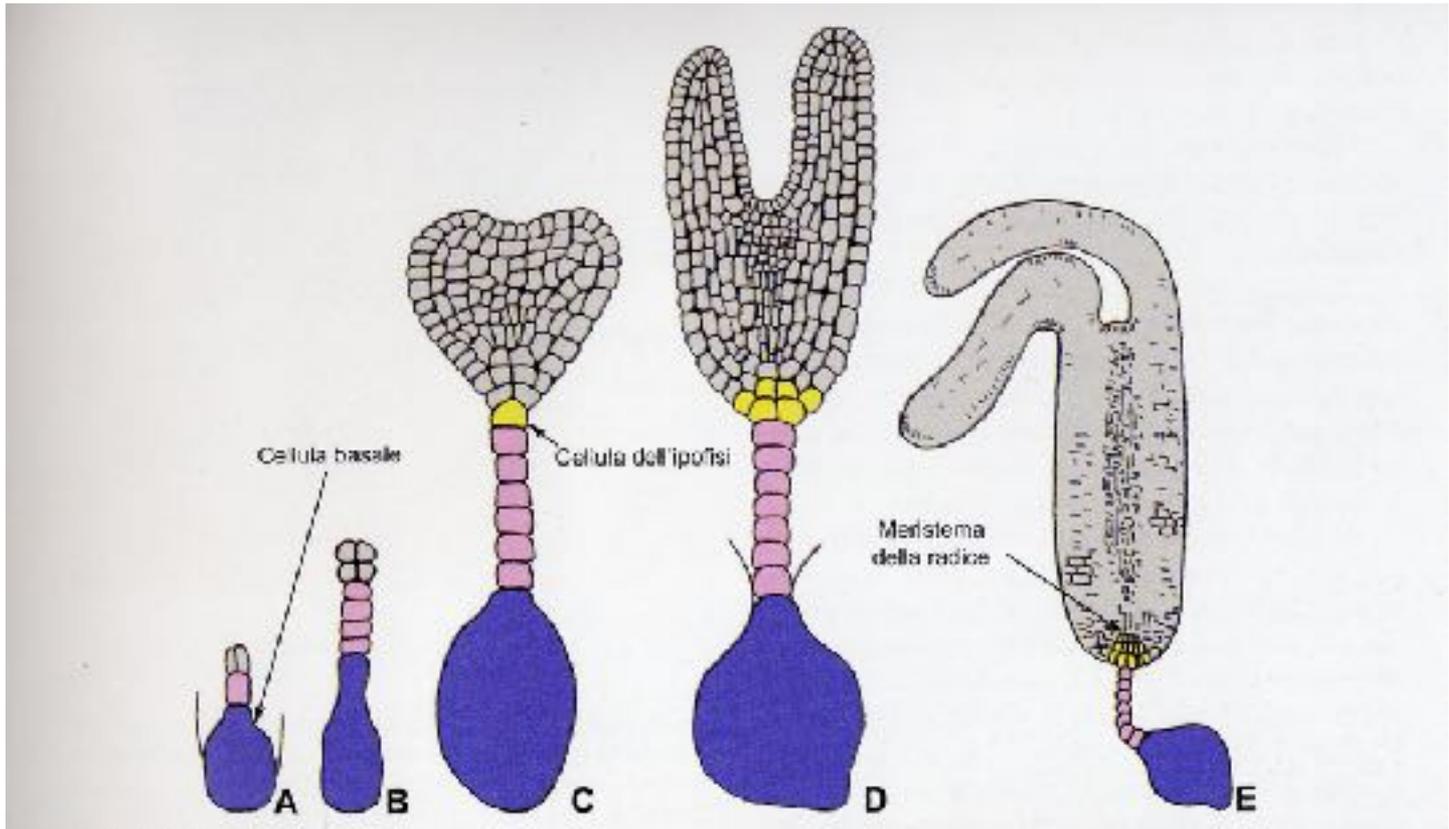
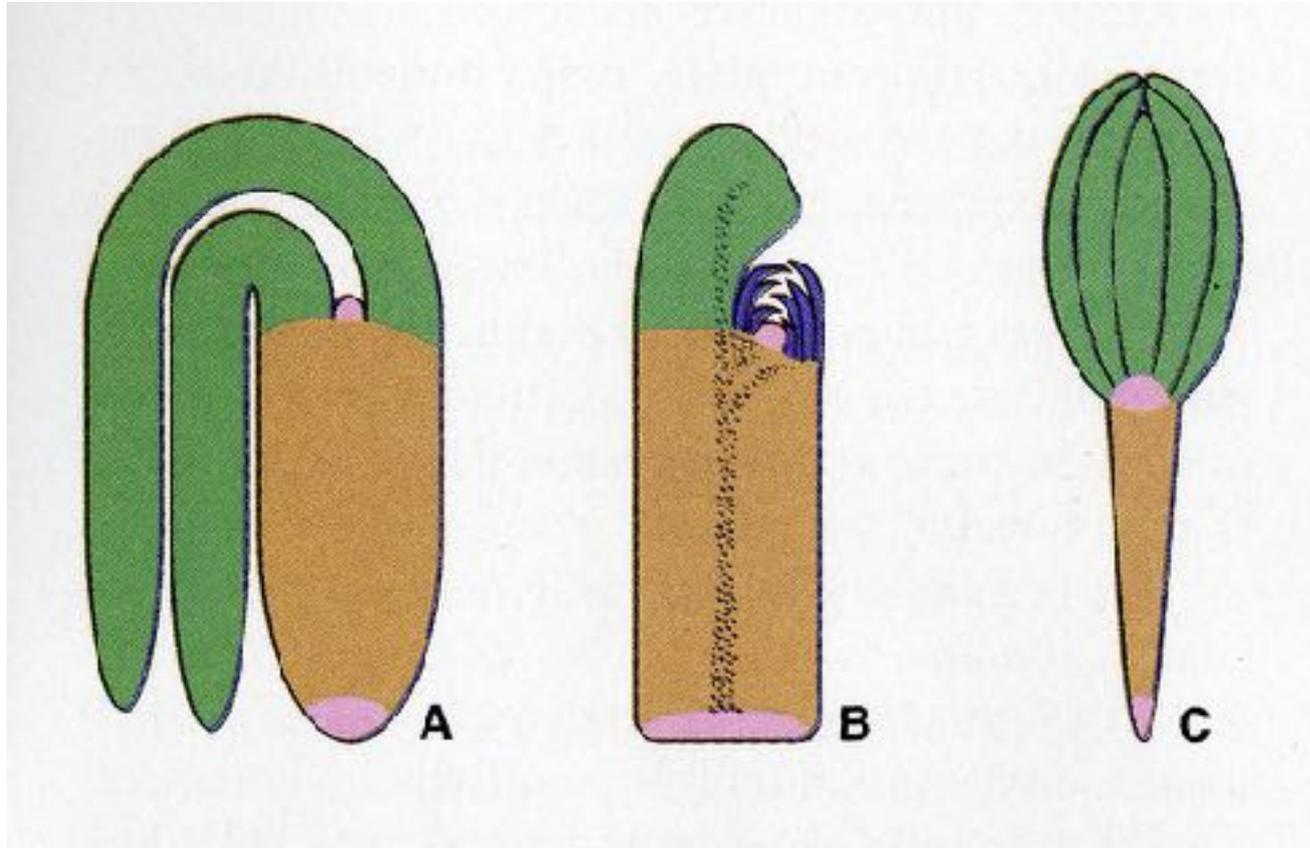


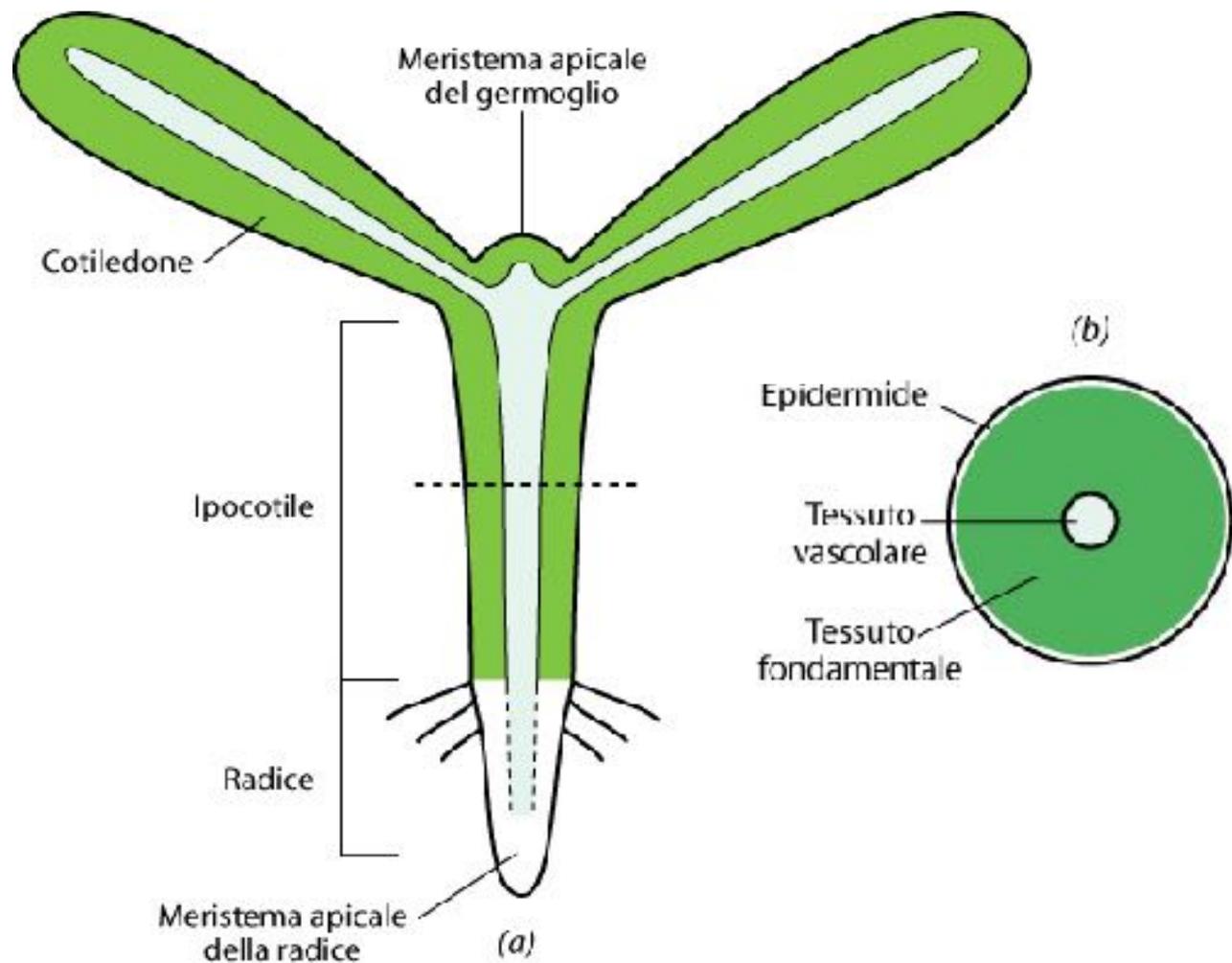
Figura 13.6
 Sviluppo del sospensore in *Arabidopsis thaliana*. A) Sospensore con una cellula basale molto grossa con funzioni austeriali ed una più piccola. B) Durante lo sviluppo embrionale il sospensore si divide e spinge l'embrione all'interno dell'endosperma. C) La cellula più vicino all'embrione diventa la cellula ipofisaria che formerà il meristema apicale. D) Cellula dell'ipofisi che dividendosi forma il meristema radicale. E) Negli ultimi stadi dell'embriogenesi il sospensore terminata la sua funzione morirà (disegno di R. Braglia).





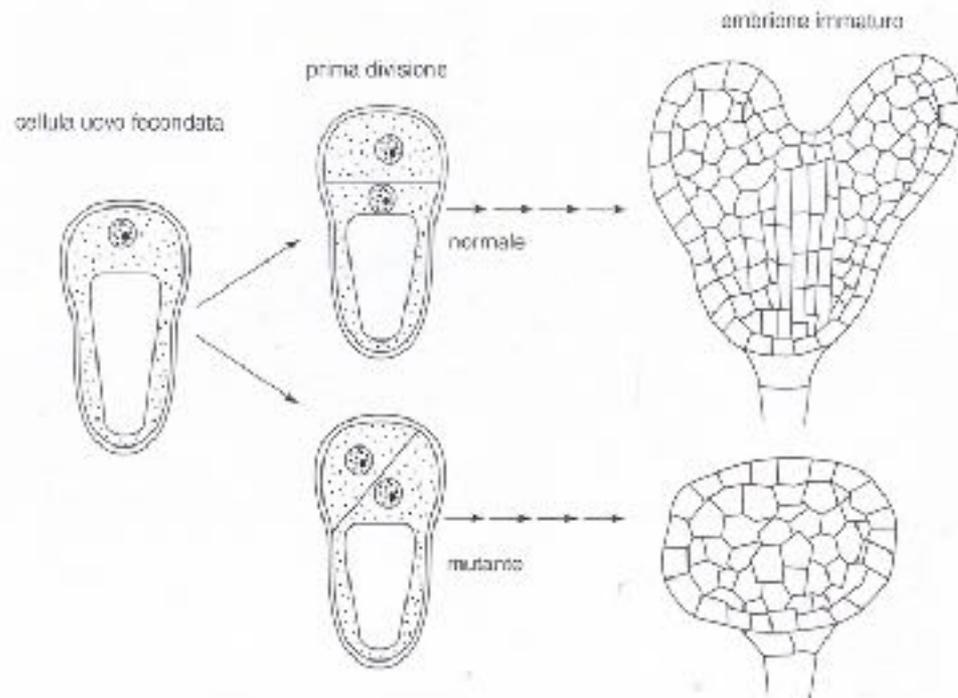
Embrioni maturi di: A) dicotiledoni; B) monocotiledoni; C) gimnosperme. In verde sono rappresentati i cotiledoni, in marrone l'ipocotile, in rosa i meristemi, in blu le prime foglioline differenziate dal meristema apicale (disegno R. Braglia).







Questa figura mostra quale importanza può avere l'orientamento di un solo piano di divisione cellulare per la determinazione di tutto lo sviluppo successivo. Normalmente la prima divisione della cellula uovo fecondata avviene secondo un piano perpendicolare all'asse maggiore. In *Arabidopsis* è stato trovato un mutante «gnomo» (gnomo) in cui il primo piano di divisione è obliquo rispetto all'asse maggiore della cellula uovo anziché perpendicolare. Basta questo cambiamento per dare origine a un embrione anormale in cui non si ha polarità fusto-radice. (Per la polarità, v. cap. 8, pag. 282).





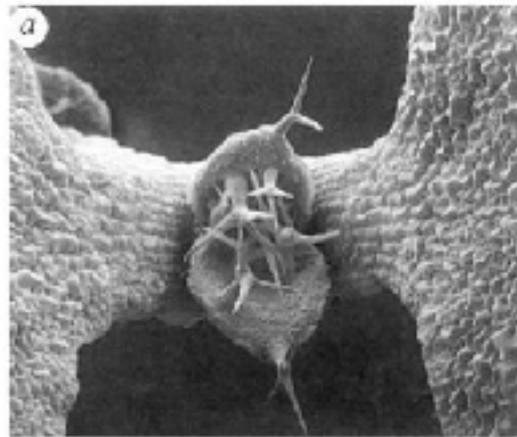
Due geni in particolare governano la formazione dei meristemi apicali.

Lo sviluppo del meristema apicale del germoglio è dovuto al gene **STM**. Mutanti che non presentano questo gene, detti SHOOTMERISTEMLESS, non sviluppano meristema apicale, e quindi vedono la loro crescita apicale inibita.

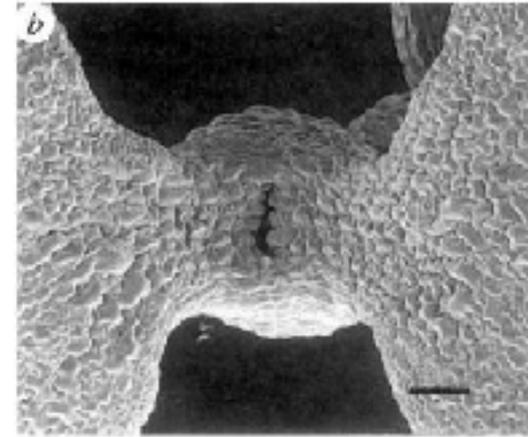
Al contempo, lo sviluppo del meristema apicale della radice è dovuto all'espressione del gene **HOBBIT**. In questo caso, mutanti che non esprimono questo gene vanno incontro a uno sviluppo anormale.



STM un gene di classe *KNOX1* è necessario per la formazione del meristema



Wild-type plant showing leaf formation at the shoot apex

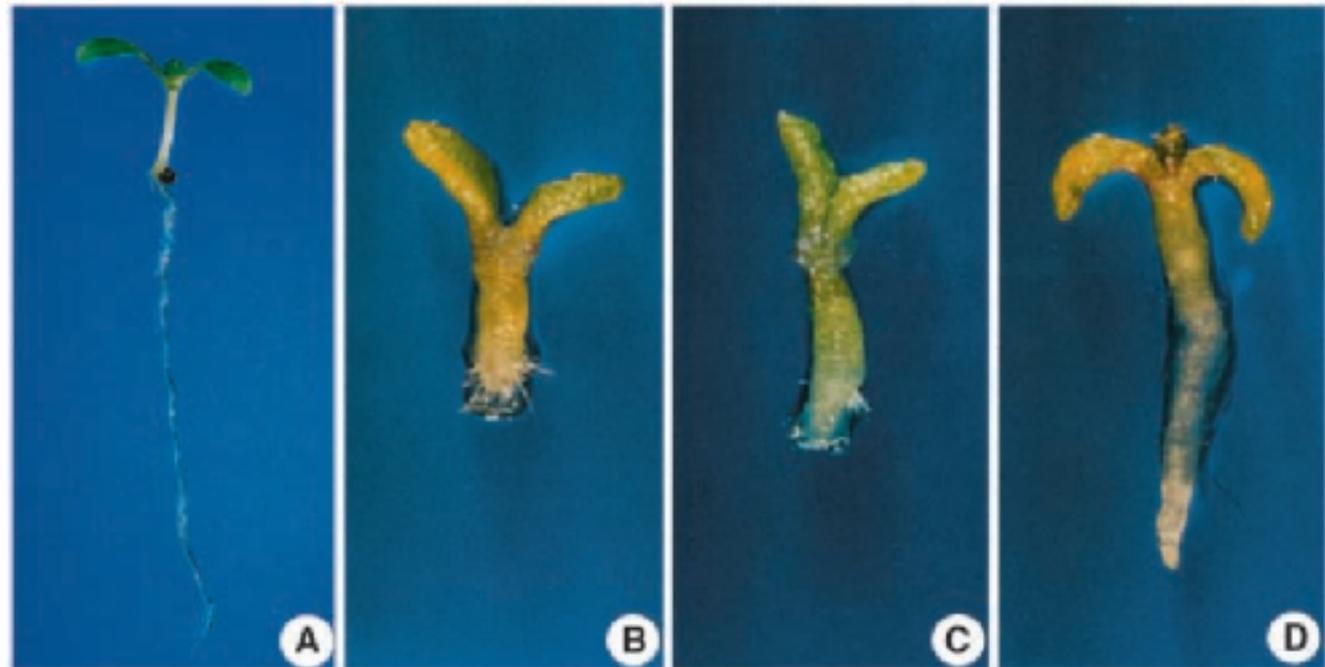


The *shootmeristemless* mutant (*stm*) fails to form a shoot apical meristem during embryogenesis; notice the absence of leaf formation.

Reprinted from: Adam Smith (2002) An Arabidopsis, Ltd. [NATURE](https://doi.org/10.1016/S0014-0139(02)00001-0), London, U.K., vol. 415, pp. 85-91, copyright 2002



The *HOBBIT* gene is required for formation of the root meristem in the *Arabidopsis* embryo



hbt seedling phenotype. Appearance of seedlings 7 days after germination on 0.8% plantagar. (A) Wild-type seedling. (B) *hbt*²³¹¹ homozygote; (C) *hbt*^{GVII-24/1} homozygote; (D) *hbt*^{e56} homozygote. Mutant seedlings are shown at 4× magnification of the wild-type seedling.





Il gene HOBBIT sopprime la repressione della risposta a un fitormone, l'**auxina** (acido indolacetico), che induce anche la crescita radicale.

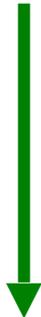
HOBBIT

inibizione



Effetto: repressione delle
risposte all'auxina: il
meristema radicale non si
sviluppa

attivazione



Effetto: espressione delle
risposte all'auxina, con sviluppo
del meristema radicale

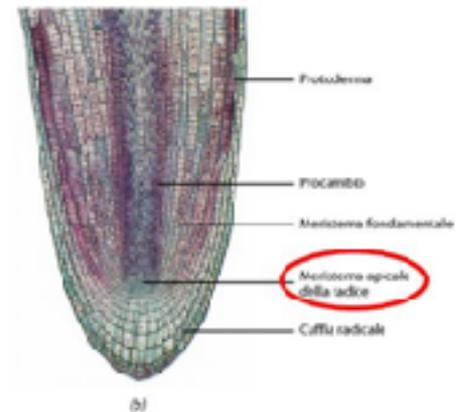
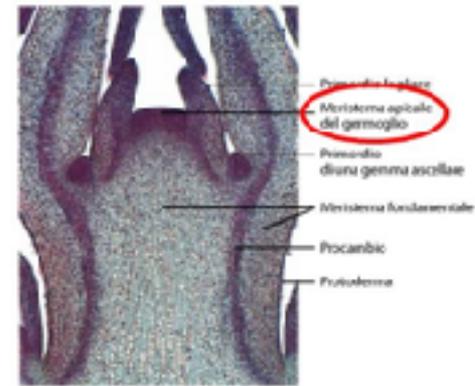
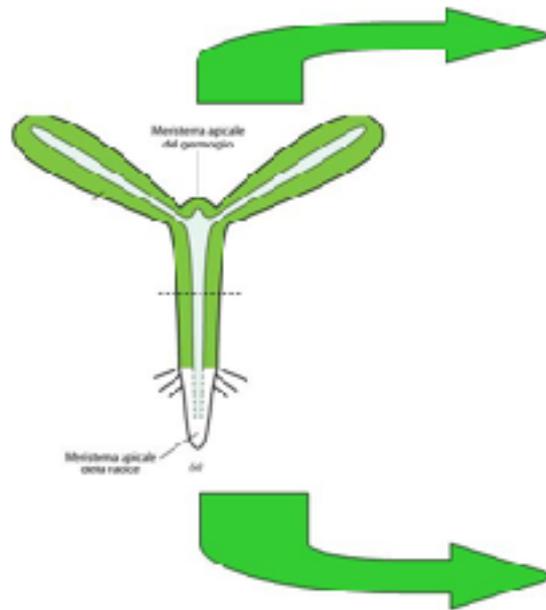




PS: **MERISTEMA** è un tessuto le cui cellule indifferenziate sono capaci di dividersi dando origine a nuove cellule.

- *Meristema apicale*, zona di accrescimento all'apice della radice o del fusto.
- *Meristema laterale* (o *meristema secondario*), cambio che origina il tessuto secondario.

I meristemi apicali di una pianta si trovano all'apice della radice e del germoglio





Il meristema apicale del germoglio è una piccola massa di cellule a forma di cupola in continua divisione. Sono le progenitrici di tutte le cellule del germoglio. Anche le cellule immediatamente sottostanti sono meristematiche e contribuiscono alla formazione degli organi.

Dalla superficie del meristema apicale emergono delle piccole protrusioni, i primordi, che evolveranno in foglie. Inoltre si formano nuovi meristemi che daranno luogo alle gemme ascellari, quiescenti fino all'arrivo di uno stimolo ormonale

Nell'insieme il meristema apicale e i primordi formano la **gemma apicale**

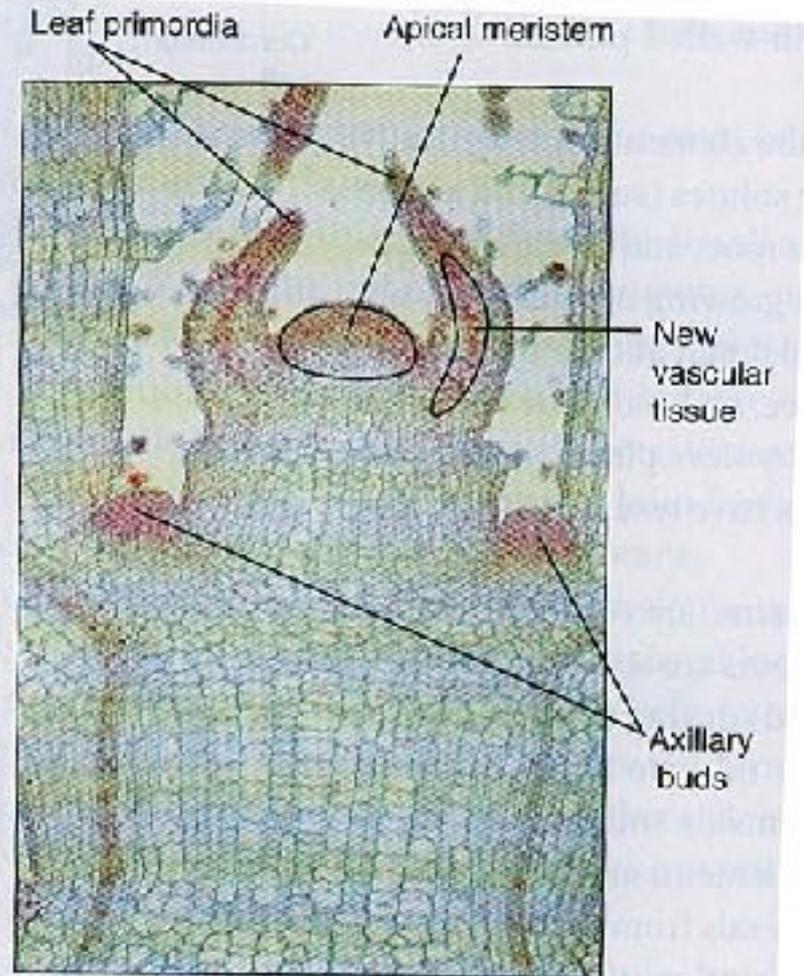
Stimoli ambientali, in primo luogo luce e temperatura regolano l'attività del meristema apicale, attraverso la variazione dei livelli di alcuni ormoni

Gli ormoni a loro volta attivano cascate geniche che controllano nel meristema la velocità di divisione cellulare, la dimensione del meristema, l'esatta posizione in cui si formano gli organi (primordio fogliare) e la velocità di crescita dell'organo



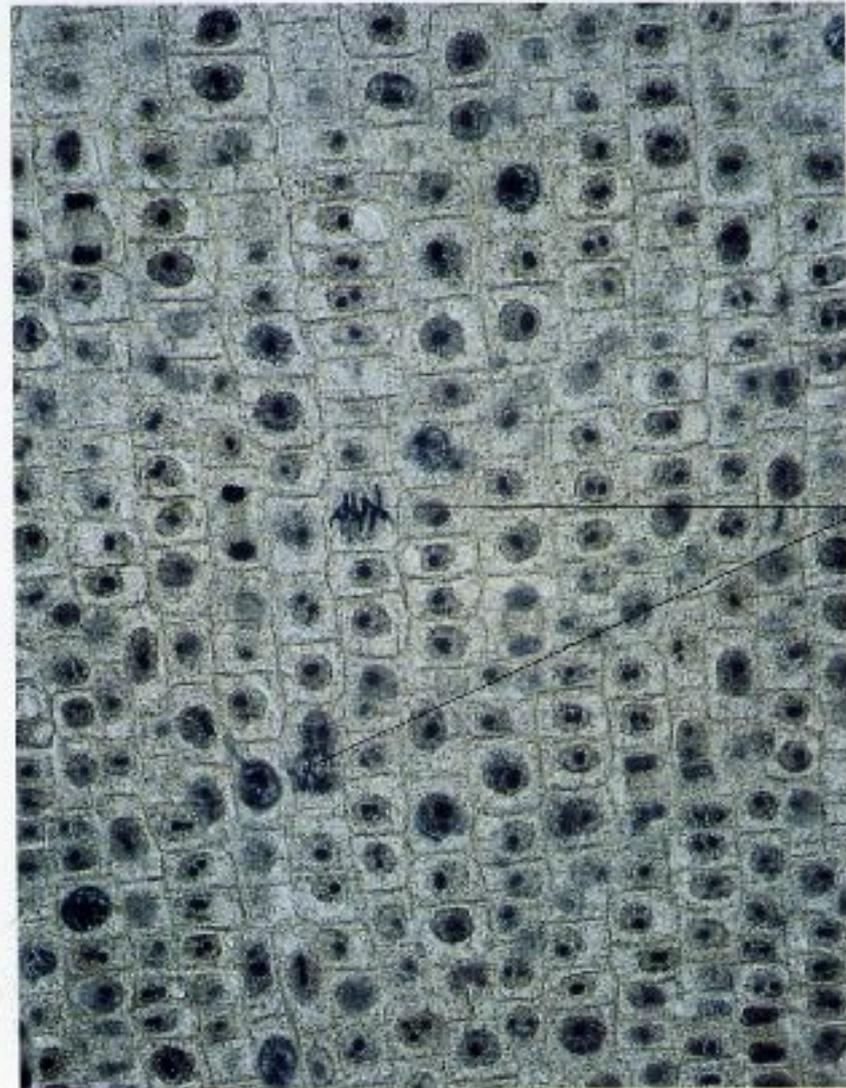


Figure 8.3 Longitudinal section through a shoot apex showing the location of the apical meristem, two leaf primordia, and bud primordia (partially formed axillary buds). Source: J. D. Mauseth (1998), *Botany: An Introduction to Plant Biology*, 2nd ed. (Boston: Jones and Bartlett), Figure 5.38(b).





Meristema apicale
gruppi di cellule in attiva divisione, piccole, isodiametriche, con parete primaria ancora assente, e grande nucleo; citoplasma con abbondanti ribosomi e mitocondri; plastidi non ancora differenziati (“pro-plastidi”) e vacuolo vegetativo assente.



nuclei
in diverse fasi
della mitosi

Divisioni cellulari nell'apice radicale di cipolla (*Allium cepa* L., fam. Liliaceae). Sezione longitudinale. x 400 (480)





Il **meristema apicale della radice** è presente all'apice di ogni radice, appena al disotto della **cuffia**, la struttura che protegge il meristema quando la radice cresce nel suolo.

La **cuffia** ha le proprie cellule meristematiche o iniziali che continuano a produrre cellule della cuffia, le quali poi cadono durante la crescita mantenendo costanti le sue dimensioni.

La radice si origina da poche cellule iniziali (da tre a sei).

Durante la crescita le radici laterali non si formano dal meristema apicale ma da un meristema secondario che si differenzia dal periciclo per effetto dell'auxina.

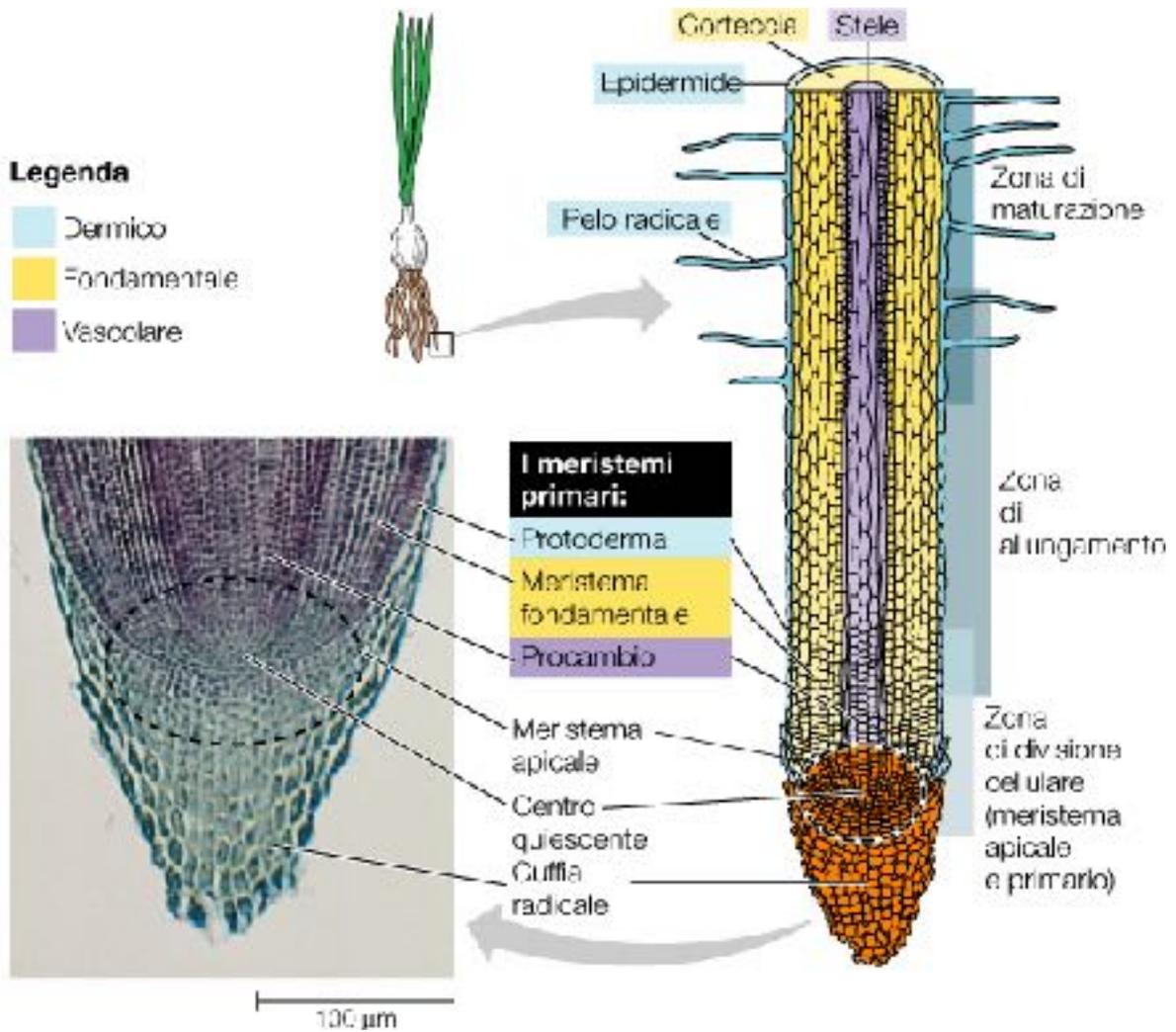
Come nei fusti, il pattern di sviluppo è quello di continuo accrescimento della radice e di formazione di meristema apicale.





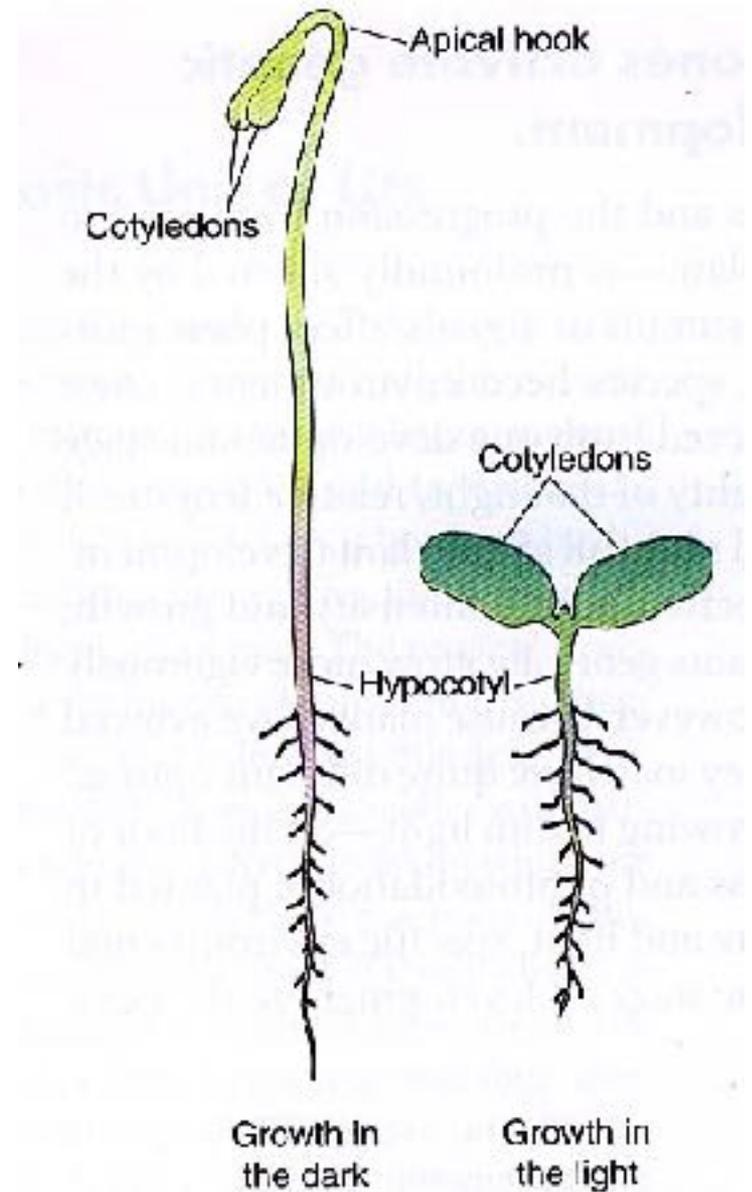
Legenda

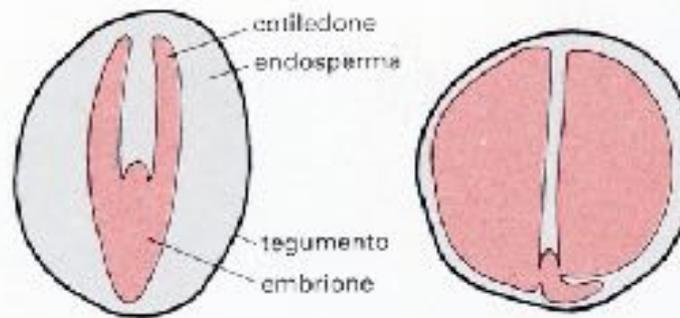
- Dermico
- Fondamentale
- Vascolare



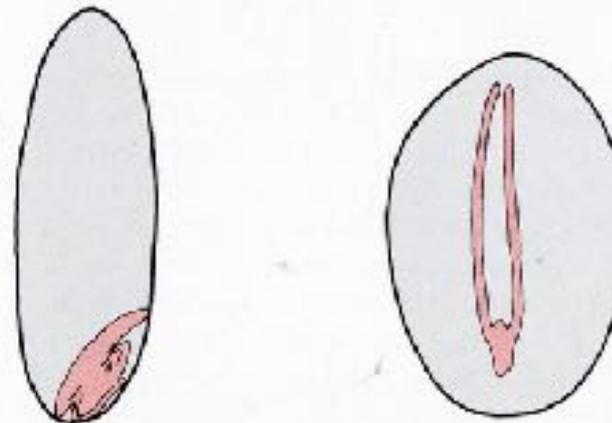


Specifici stimoli ambientali sono richiesti per far procedere una pianta da uno stadio di sviluppo al successivo





Seme di pisello

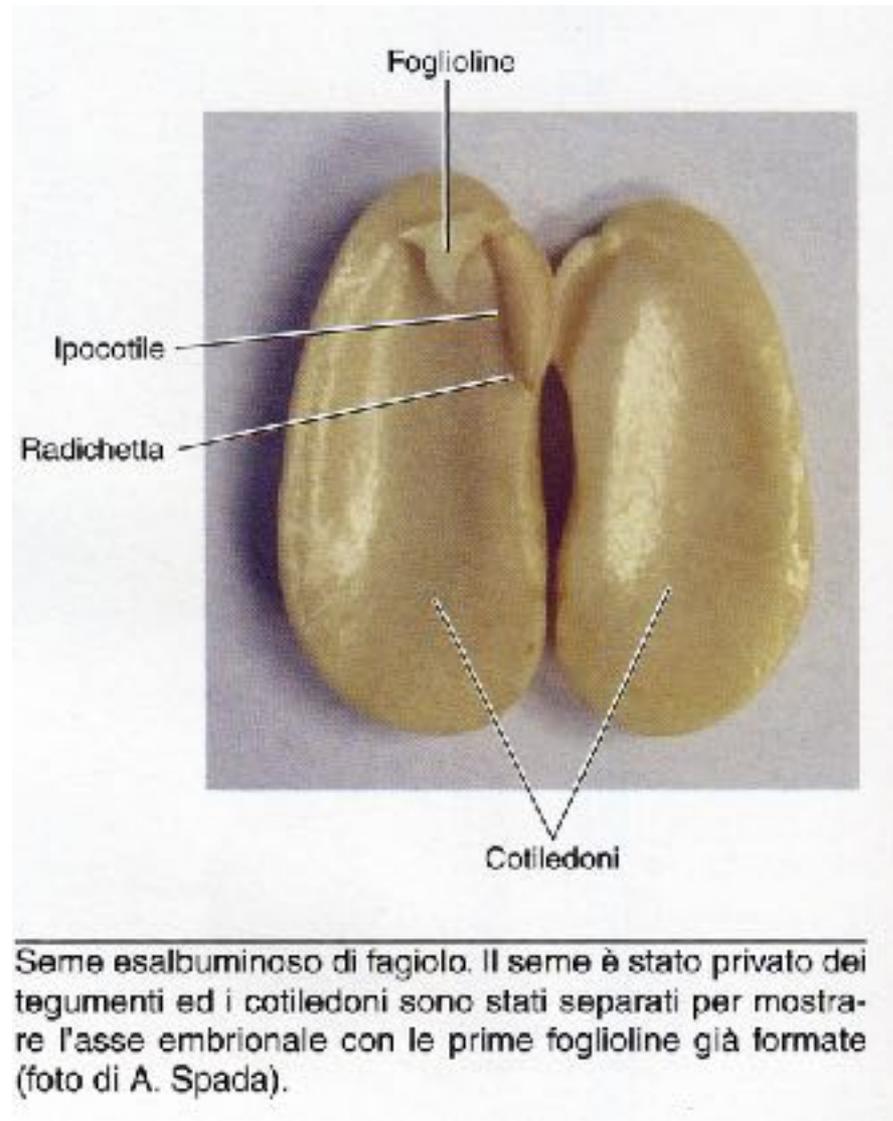


Seme di frumento

Seme di ricino

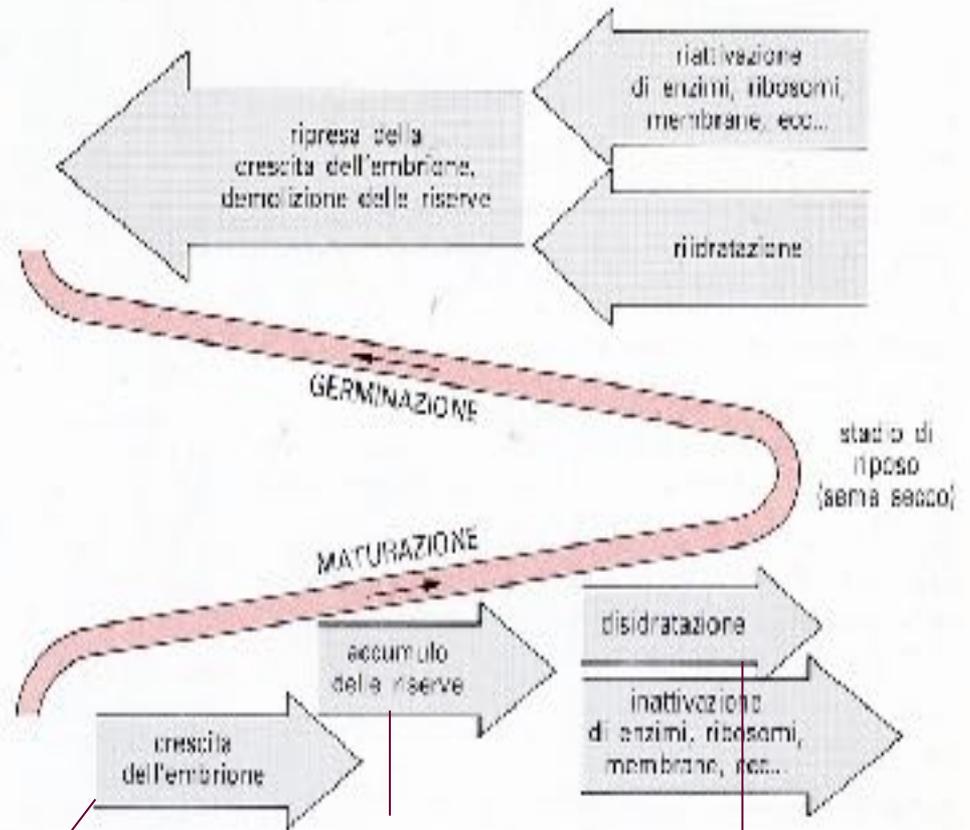
In alto a sinistra: schema di un seme tipico in cui si distinguono le parti principali: tegumento, endosperma, embrione. Questo schema fondamentale ha numerose varianti. In molte specie (per esempio il pisello) l'endosperma è praticamente scomparso e le riserve sono contenute nei cotiledoni ingrossati. Nei cereali e in altre monocotiledoni l'embrione è addossato lateralmente all'endosperma che occupa gran parte del seme. In altre specie (ricino) i cotiledoni larghi e sottili non contengono riserve, ma hanno funzione di assorbire i prodotti che derivano dalla demolizione delle riserve durante la germinazione.







La maturazione e la germinazione di un seme sono paragonabili a un tornante in una strada di montagna. Durante la germinazione vengono ripercorsi in senso inverso le tappe che hanno portato alla maturazione. Contrariamente a quanto indicato nello schema lo stadio di riposo dura normalmente molto più della fase di maturazione e germinazione. Il periodo di maturazione si misura a settimane, e quella di germinazione a giorni, ma lo stadio di riposo si misura di mesi, anni, decenni...



embriogenesi, caratterizzata dalle divisioni cellulari dello zigote e che si conclude con la formazione dell'embrione. In questa fase si verifica un aumento di acqua e di sostanze organiche

sostanze di riserva, che vengono depositate nell'embrione, nei cotiledoni o nell'endosperma, il contenuto d'acqua si mantiene elevato e stabile e l'embrione acquisisce la tolleranza alla successiva fase

importante perdita di acqua (dal 70%-80% a 10%-15%) con rallentamento del metabolismo ed aumento della resistenza alle situazioni ambientali sfavorevoli, come basse ed alte temperature, altrimenti sarebbero dannose





Cosa sta succedendo intanto a ciò che resta del fiore? Molte parti sono andate subito perse (il fiore «sfiorisce»), ma se c'è stata fecondazione (e in certi casi, anche in assenza di ciò), l'insieme dei carpelli o il ricettacolo si accrescono a formare il **FRUTTO**.



A cosa servono i frutti?

Svolgono molteplici funzioni, ma tre sono prevalenti:

- 1) proteggere i semi nella fase di formazione;
- 2) facilitarne la conservazione nelle stagioni avverse;
- 3) incrementare o assicurare la capacità di dispersione.





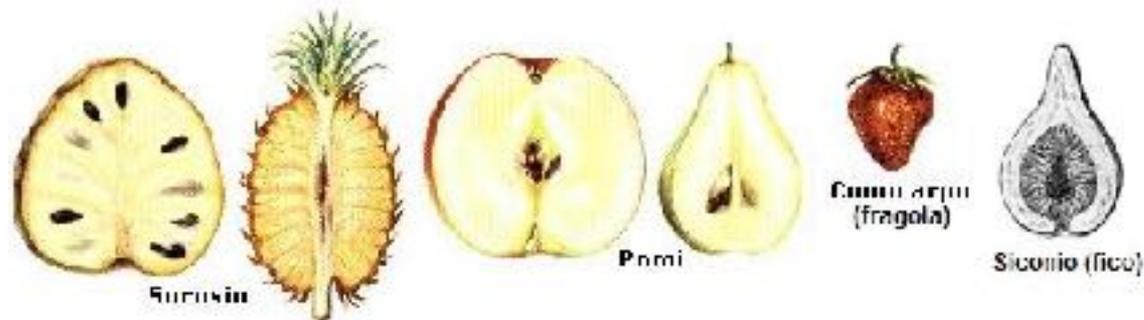
FRUTTI

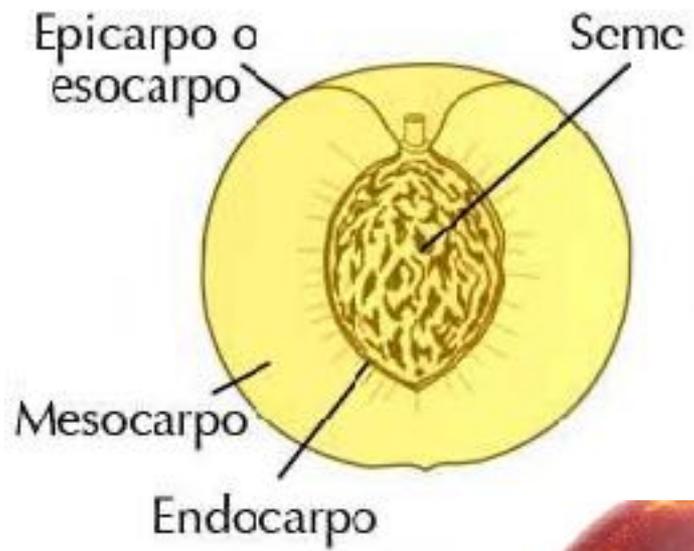
VERI

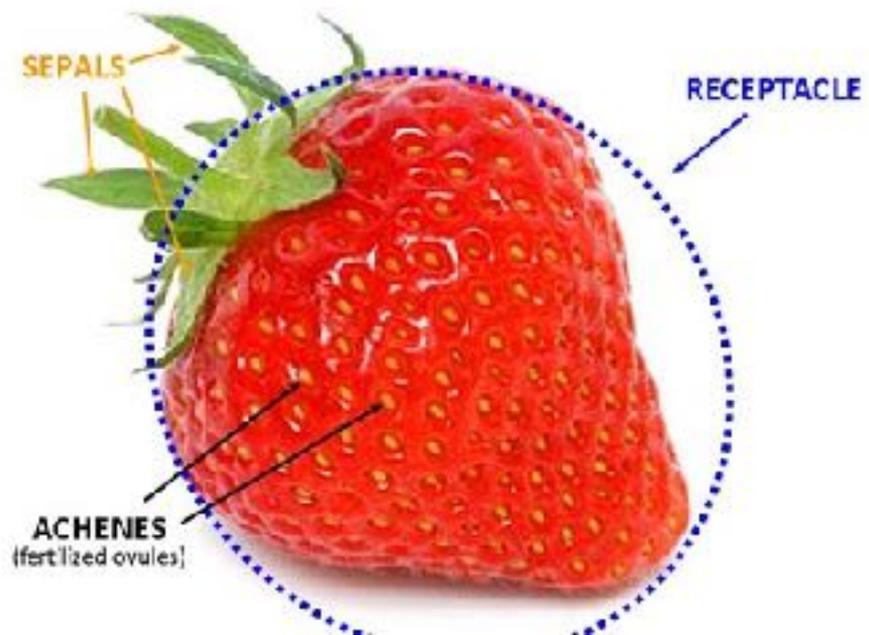
derivano da trasformazioni del carpello o sue parti
Dopo la fecondazione, i carpelli sviluppano tre strati distinti (pericarpo): 1) **epicarpo** o **esocarpo**: è l'epidermide esterna, determinante x i caratteri organolettici dei frutti; 2) **mesocarpo**: è il tessuto della zona centrale del frutto, la polpa dei frutti carnosì. 3) **endocarpo**: è la parte più interna che può anche lignificare, formando il nocciolo al cui interno alloggianno i semi.

FALSI

derivano da trasformazioni di altre parti del fiore, ad es. del ricettacolo

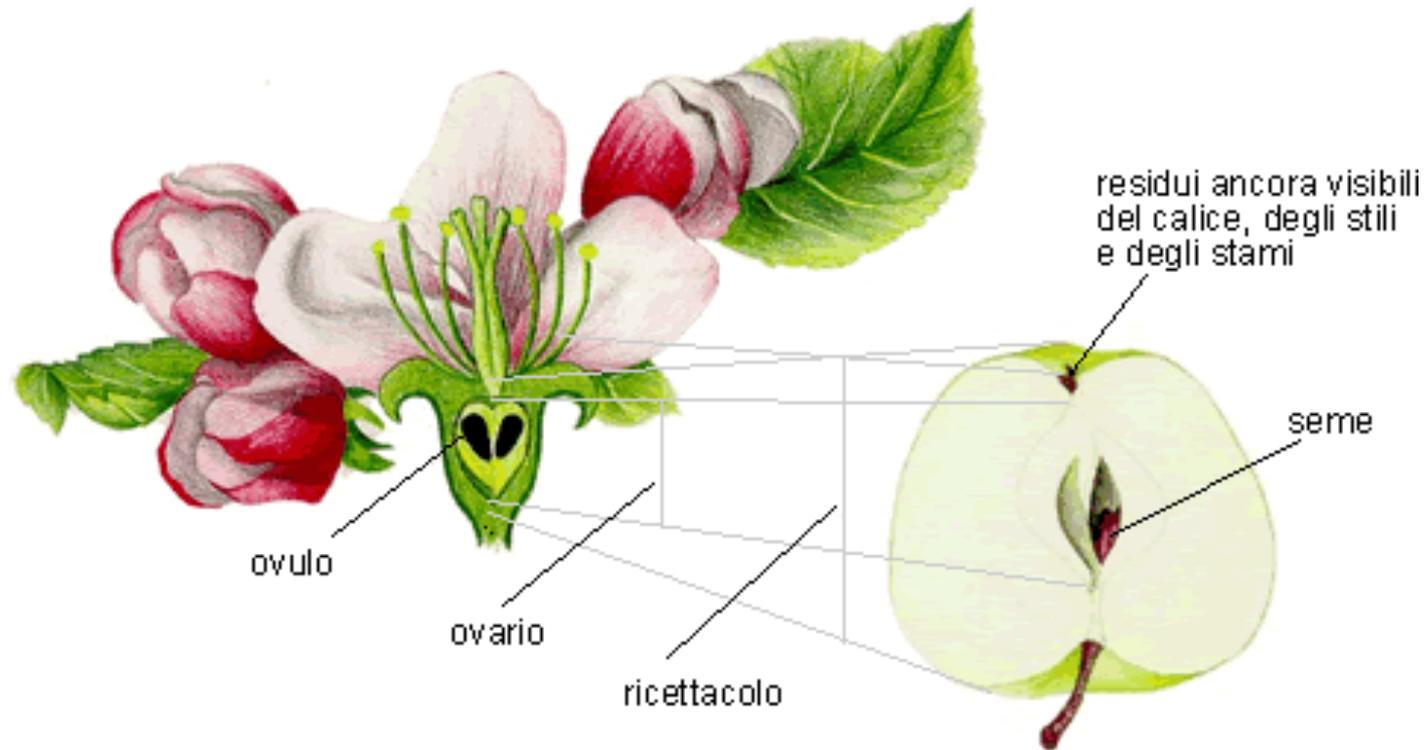


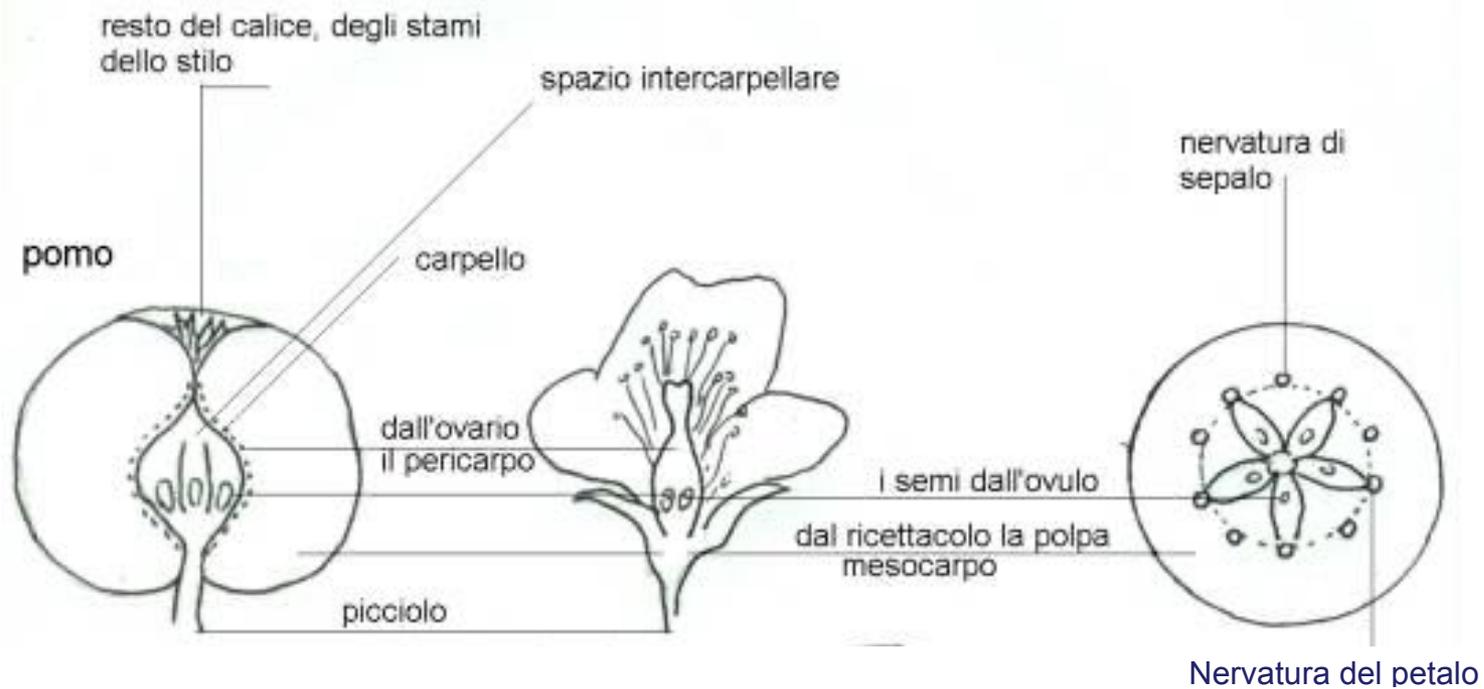




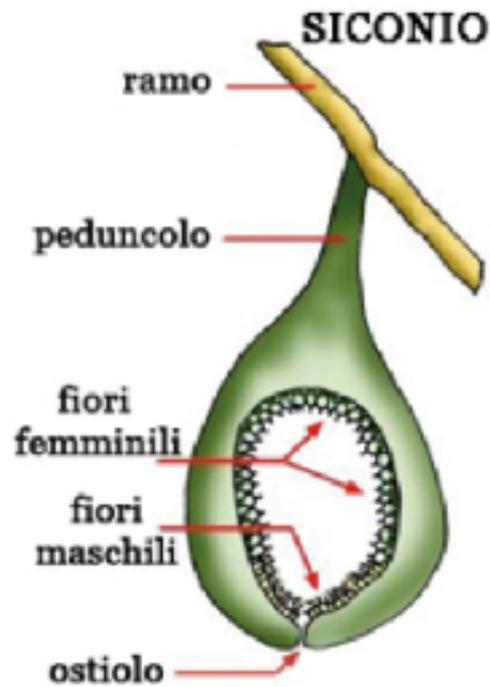


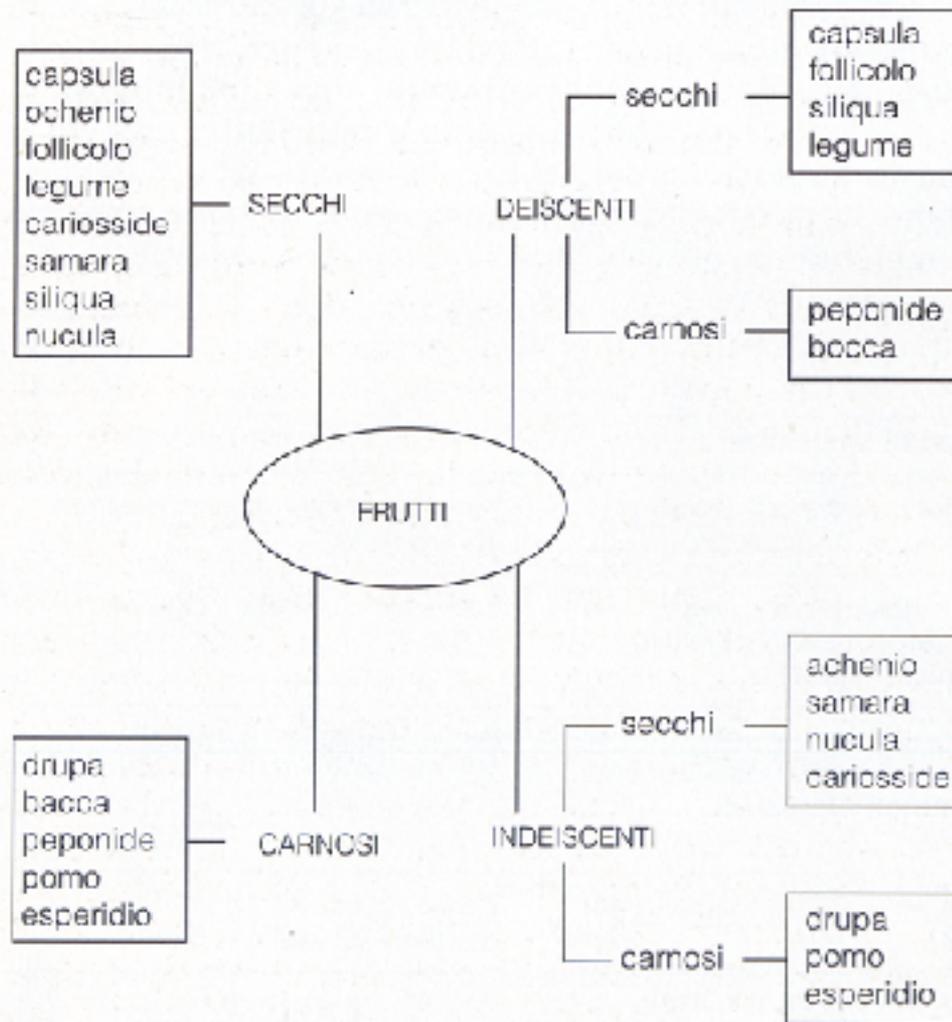
Un esempio di **FALSO FRUTTO**: il pomo del melo





Il **sicono** o **siconio** di *Ficus carica* L. è un altro esempio di falso frutto.





Classificazione di differenti tipi di frutti.

PS: **deiscente** è un frutto che a maturità si apre, **indeiscente** è un frutto che a maturità non si apre





Il seme ha caratteristiche tali che da solo o grazie alla struttura che lo contiene/li contengono (il “FRUTTO”), può:

- 1) Acquisire una quiescenza o cominciare subito a germogliare.**
- 2) viaggiare:** il seme è il principale responsabile della dispersione su lunga distanza delle specie vegetali.
Per questo i semi e i loro contenitori possono possedere molti adattamenti morfologici che ne determinano le capacità di spostamento.





L'Embriogenesi stabilisce le caratteristiche essenziali della pianta adulta

Nelle piante, diversamente dagli animali l'embriogenesi non genera direttamente i tessuti e gli organi dell'adulto

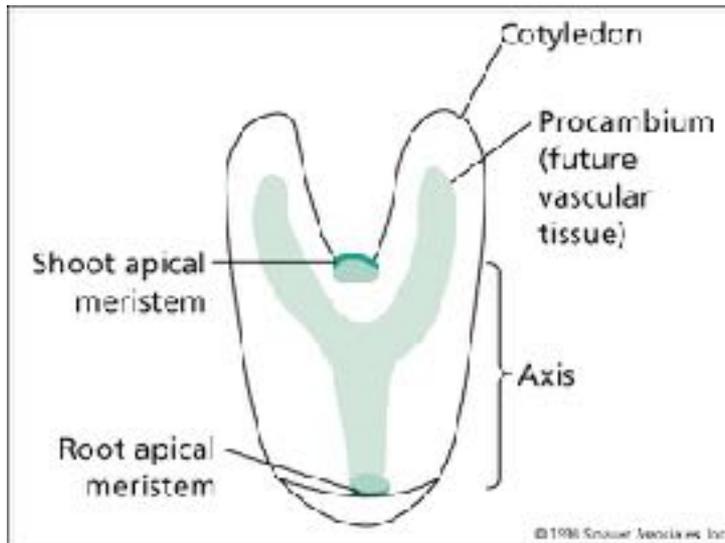
Nelle angiosperme formazione di un corpo rudimentale: asse embrionale e cotiledone(i)

Tuttavia vengono definiti i pattern di sviluppo che si riscontrano nella pianta matura

- **Pattern di sviluppo apicale-basale (assiale)**
- **Pattern di sviluppo radiale**

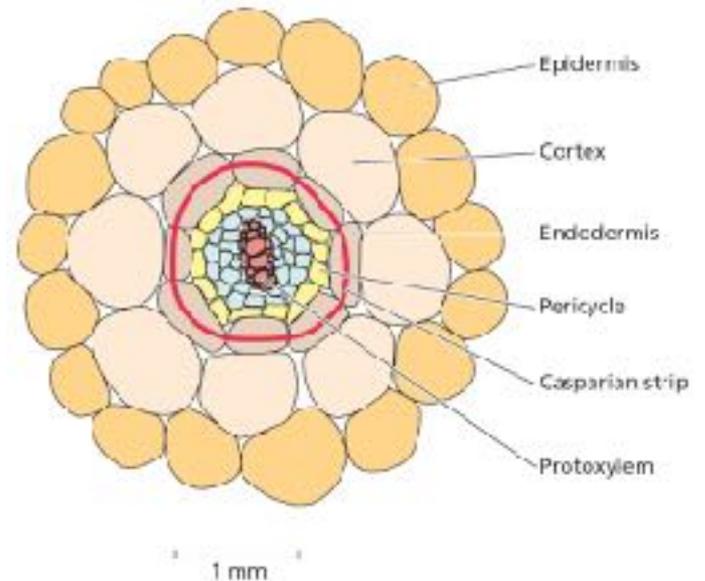
Inoltre l'embriogenesi determina la **formazione dei meristemi primari**, i quali dopo la germinazione daranno luogo agli organi e ai tessuti della pianta adulta.





Pattern assiale

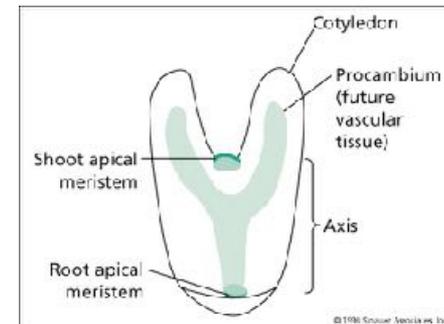
Pattern radiale



Formazione del pattern assiale, o polarizzazione

Le piante esibiscono una polarità assiale nella quale organi e tessuti sono organizzati in un ordine preciso lungo un asse lineare o polarizzato

- Meristema apicale
- Ipocotile
- Radice
- Meristema radicale
- Cuffia



Viene stabilito durante l'embriogenesi

Ogni segmento a sua volta esibisce una polarità con caratteristiche fisiologiche distinte tra parte basale e apicale.





La polarità assiale si genera già durante la prima divisione dello zigote

Lo zigote si espande e diventa polarizzato esso stesso prima di dare luogo alla prima divisione

- La parte apicale è con citoplasma denso
- La parte basale contiene il vacuolo centrale

La prima divisione, asimmetrica perpendicolarmente all'asse principale dello zigote, forma 2 cellule:

Cellula apicale: forma tutte le strutture dell'embrione; due divisioni verticali e una orizzontale danno luogo allo stadio globulare dell'embrione (8 cellule)

Cellula basale: divisioni orizzontali; perpendicolari all'asse principale; si forma un filamento da 6 a 9 cellule (sospensore: extraembrionale). La prima di queste cellule formerà invece l'ipofisi che è parte dell'embrione (cuffia)



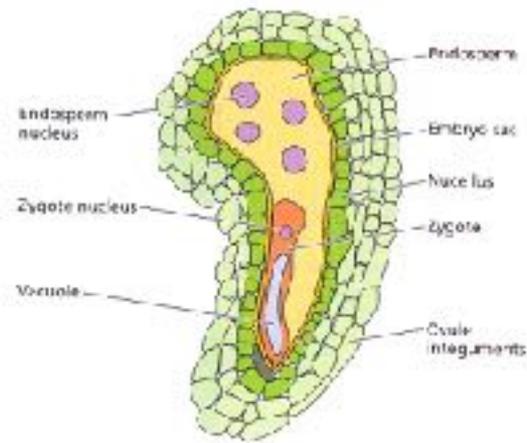
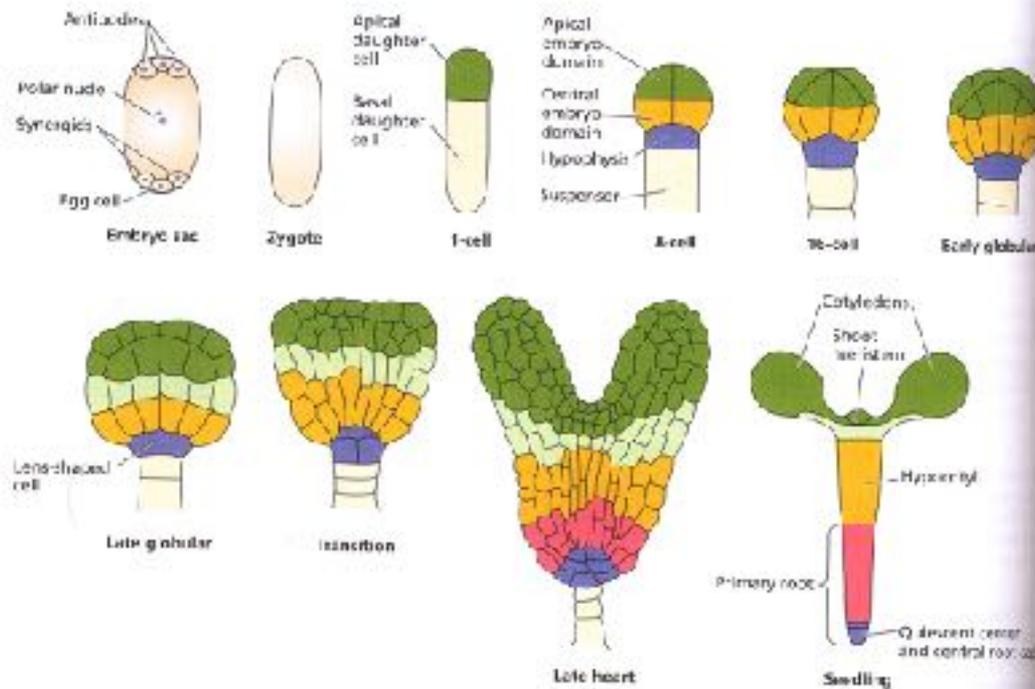


Figure 16.2 Arabidopsis ovule containing the embryo sac at abca, 4 hours after double fertilization. The embryo sac is bounded by the maternally derived nucellus. The zygote exhibits a maternal polarization. The terminal half of the zygote has dense cytoplasm and a single large nucleus, while a large central vacuole occupies the basal half of the cell. At this stage, the embryo sac surrounding the zygote also contains four endosperm nuclei.



Formazione del pattern radiale

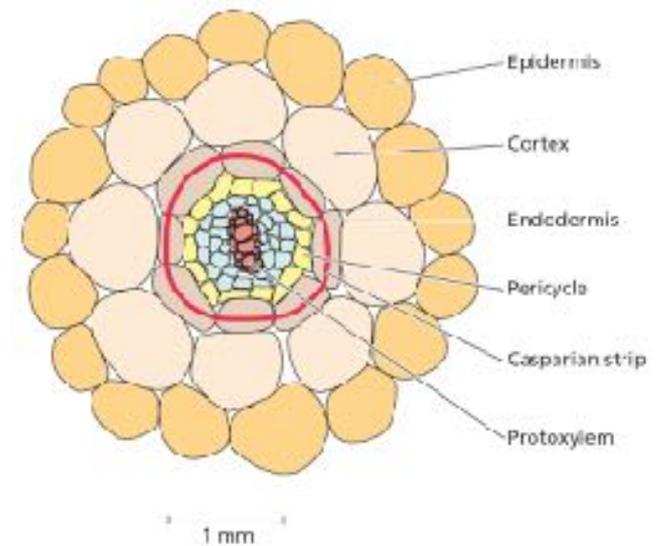
Tessuti differenti sono organizzati secondo un pattern riconoscibile

Fusti, radici: pattern radiale dall'esterno verso il centro

Epidermide

Cortex

Cilindro vascolare (endodermide, periciclo, floema, xilema)



Anche La polarità radiale si stabilisce durante l'embriogenesi ed è distinguibile già nello stadio globulare

Si formano tre tessuti:

- ❖ **Protoderma** (epidermide)
- ❖ **Meristema fondamentale** (cortex, endodermide)
- ❖ **Procambio** (tessuti vascolari, periciclo)

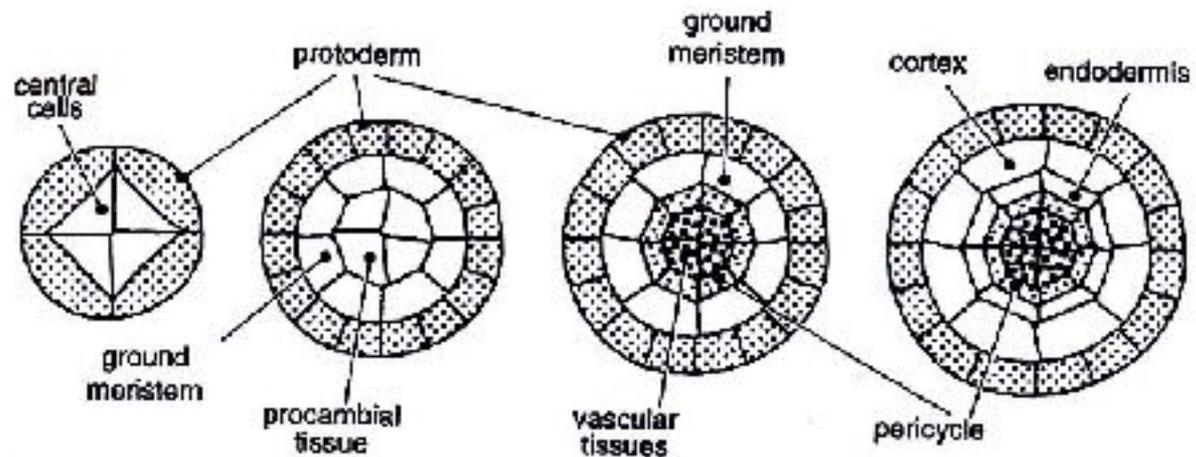


FIGURE 3-4 Delineation of the radial pattern in *Arabidopsis* embryo. Periclinal divisions in the eight-celled embryo separate central cells from protoderm. Subsequently, central cells give rise to the ground meristem and procambial tissue. In roots, the procambial tissue gives rise to vascular tissues and pericycle, whereas the ground meristem gives rise to the cortex and endodermis. Adapted from Jürgens (1995) with permission from Elsevier Science.





Studi sulla pianta modello *Arabidopsis thaliana* hanno rivelato diverse mutazioni che possono influenzare la polarizzazione dell'embrione.

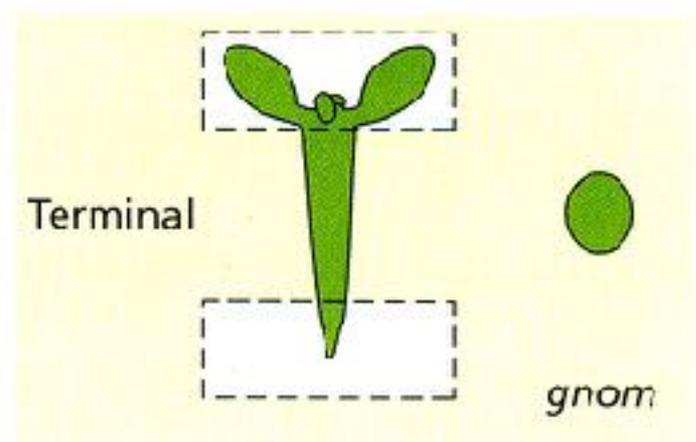
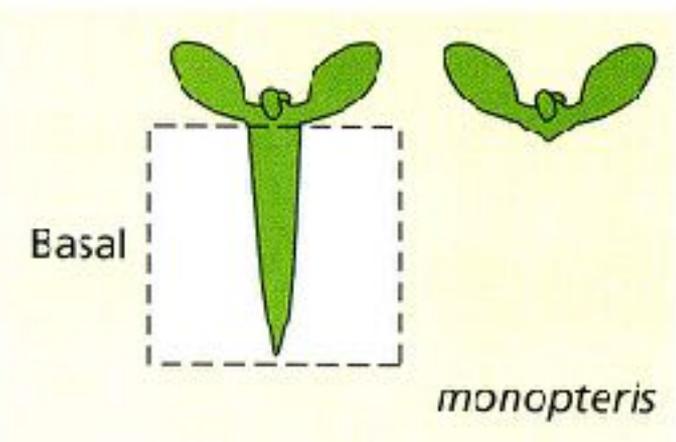
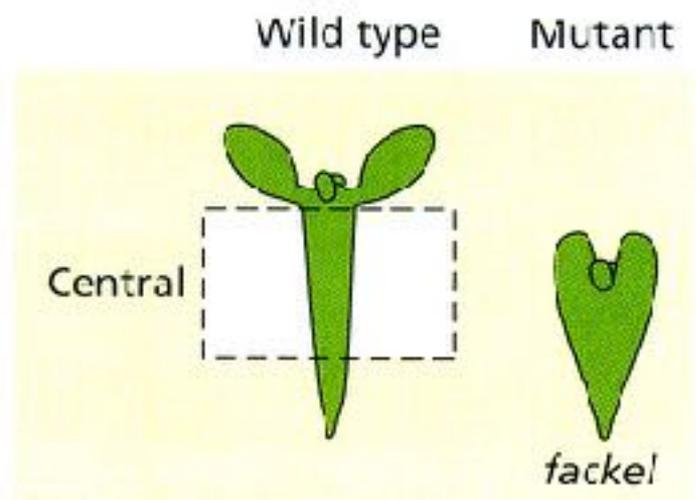
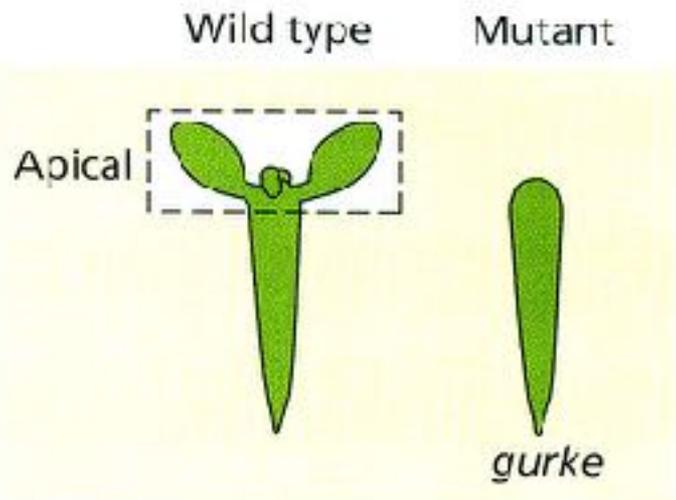
GURKE: deriva il nome dalla forma a cetriolo del mutante che è privo dei cotiledoni e del meristema apicale. Il gene codifica per una acetil-CoA carbossilasi

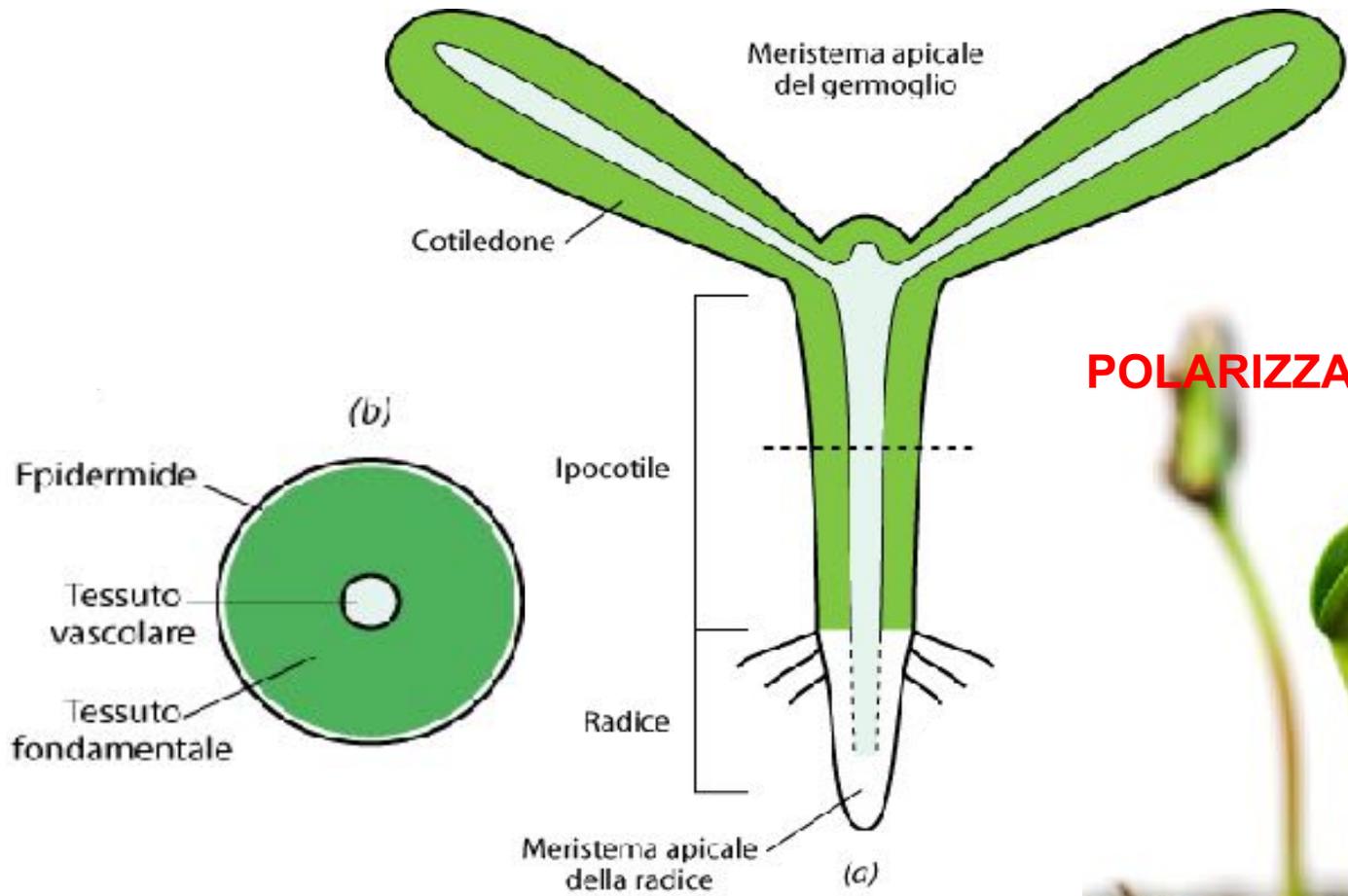
FACKEL: il mutante manca di ipocotile. Il gene codifica per una sterolo C14 reductasi.

MONOPTEROS (MP): Necessario per la formazione degli elementi basali ipocotile e radice. Il gene codifica per un fattore di risposta all'auxina (ARF).

GNOM (GN): richiesto per la formazione degli elementi terminali apicale e basale. Codifica per un fattore di scambio di guanin nucleotidi (GEF).







POLARIZZAZIONE



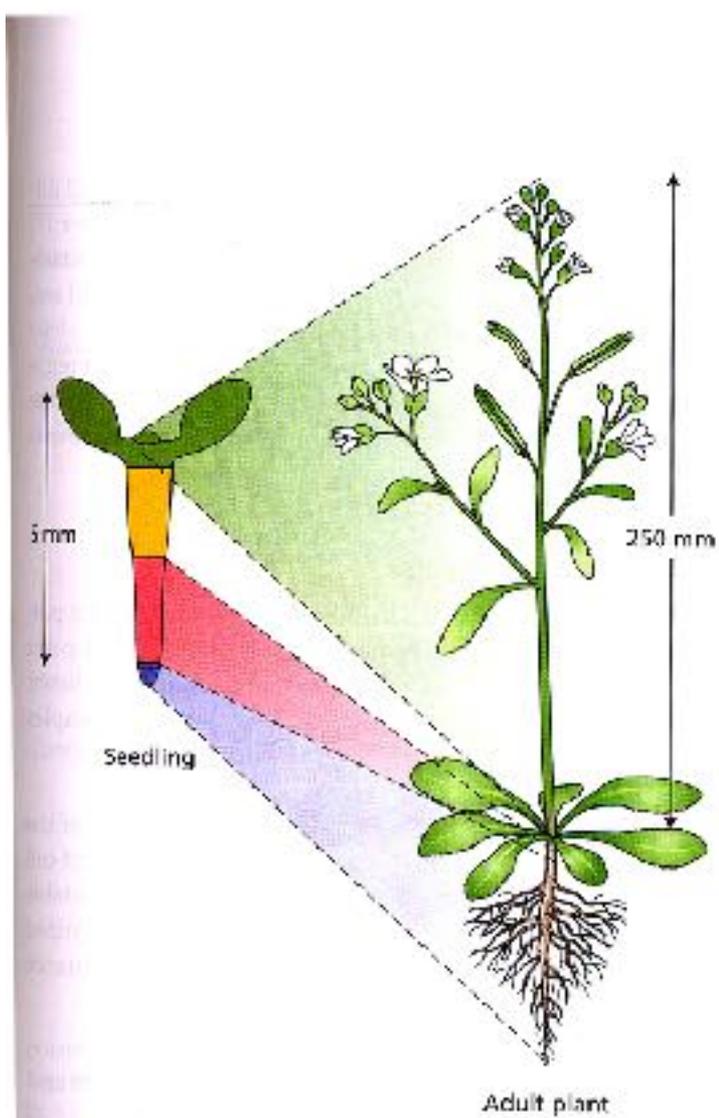
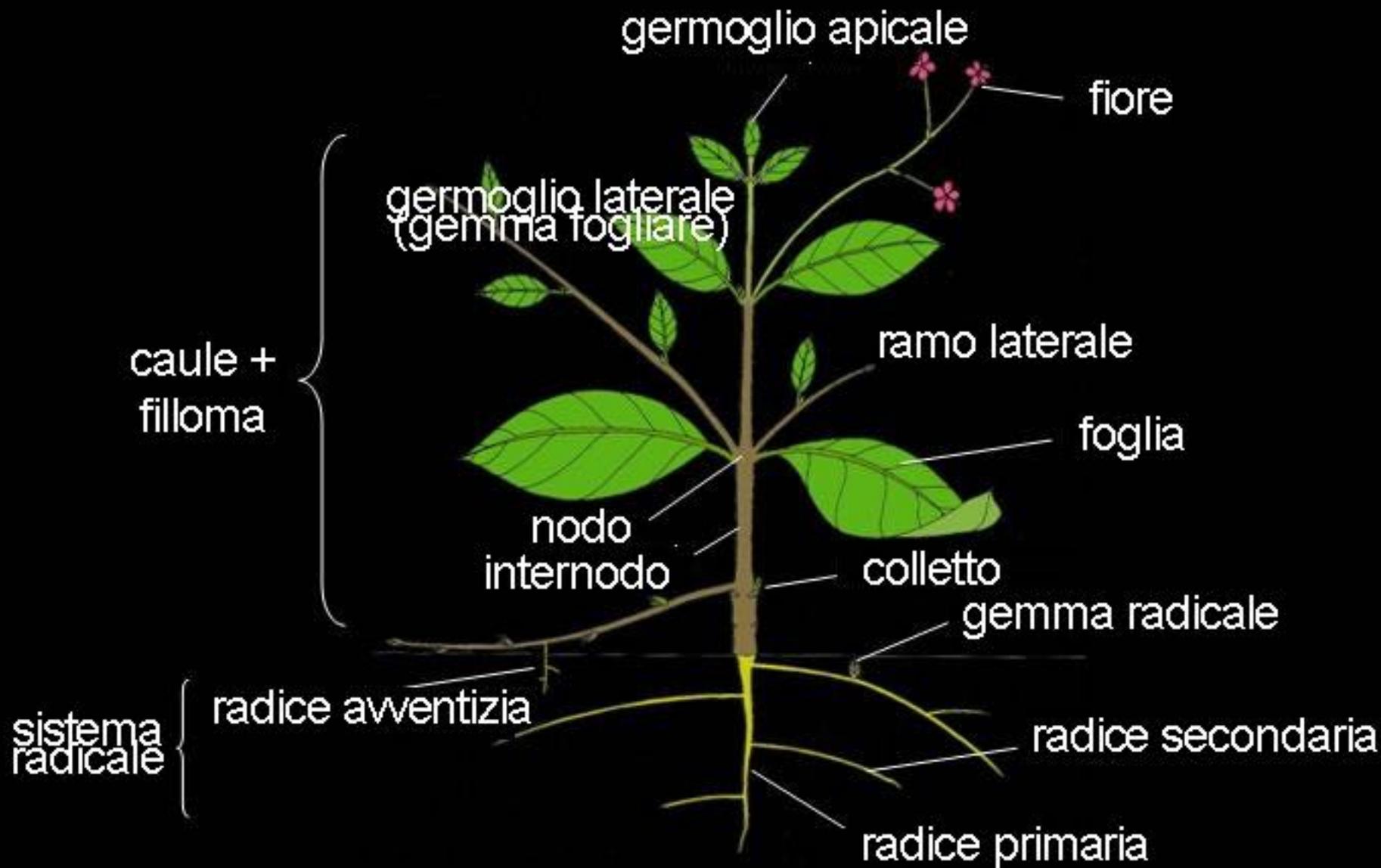


FIGURE 16.4 Postembryonic development of *Arabidopsis thaliana*. As illustrated, the majority of tissues formed during postembryonic growth derive from small groups of cells contained within the primary root and shoot apical meristems.



CORMO



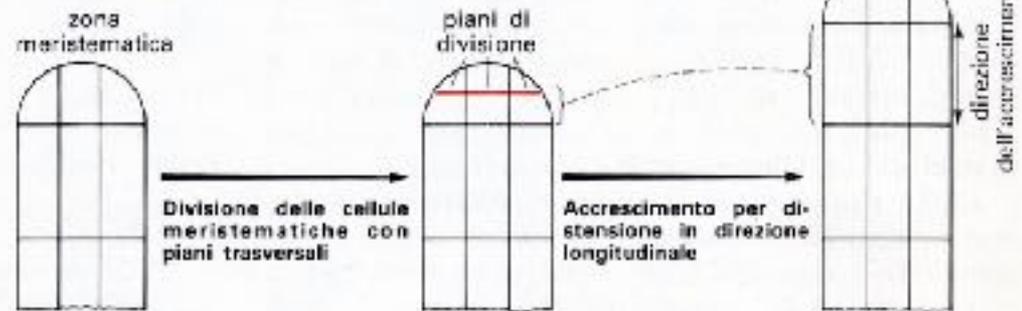


e) In un fusto o in una radice coesistono più zone di crescita corrispondenti a diversi stadi di sviluppo delle cellule.

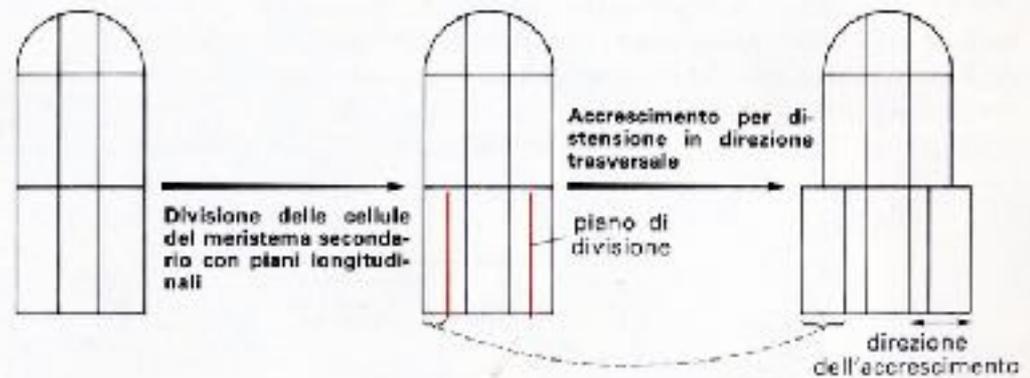




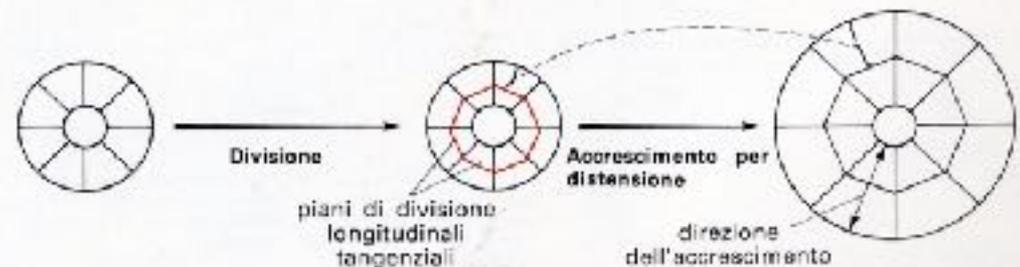
Accrescimento in lunghezza



Accrescimento in spessore

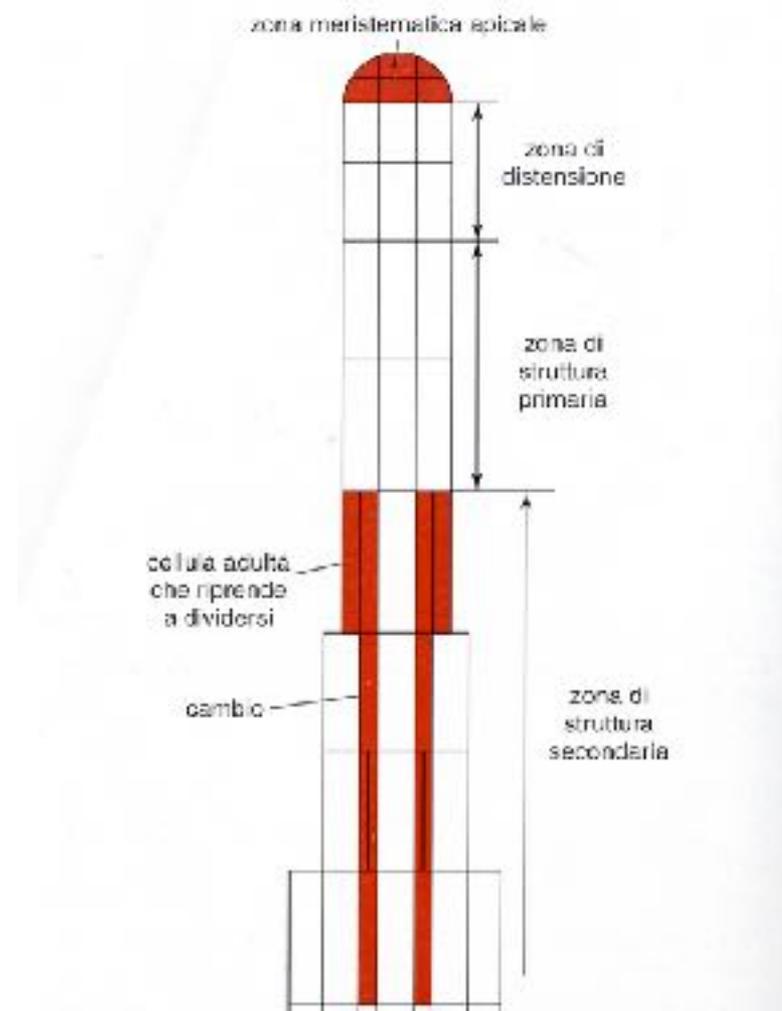


Accrescimento in spessore (organo visto in sezione trasversale)



Il modello estremamente semplificato che abbiamo introdotto in questo capitolo può essere usato per «simulare» anche la crescita in spessore delle piante. La direzione della crescita di un organo vegetale è determinata sia dalla posizione dei piani di divisione, sia dalla direzione in cui si distendono prevalentemente le cellule neoformate. Nell'accrescimento in lunghezza i piani di divisione sono trasversali e la direzione delle distensione è longitudinale. Nell'accrescimento in spessore i due orientamenti sono invertiti.





Un modello di accrescimento del fusto identico a quello descritto a pag. 284, ma comprendente anche la zona di struttura secondaria. Le cellule capaci di dividersi sono indicate in rosso. Le semplificazioni introdotte per descrivere la crescita secondaria sono ancora maggiori di quelle che riguardano le altre zone di crescita.

