

BRIOFITE

Dominanza del
GAMETOFITO

Dipendenza **TROFICA**
completa dello sporofito
dal gametofito

Un solo tipo di spore
e di gametofito

Dal **protonema** si
genera un gametofito
che produce anteridi e
archegoni (molti!!)

Acqua liquida: sì

PTERIDOFITE ISOSPOREE

Dominanza dello
SPOROFITO

Dipendenza **TROFICA**
iniziale dello sporofito
dal gametofito

Un solo tipo di spore e di
gametofito (“protallo”)

Ogni gametofito
 (“protallo”) produce
tanti anteridi e
archegoni

Acqua liquida: sì

PTERIDOFITE ETEROSPOREE

Dominanza dello
SPOROFITO

Dipendenza **TROFICA**
iniziale dello sporofito
dal gametofito

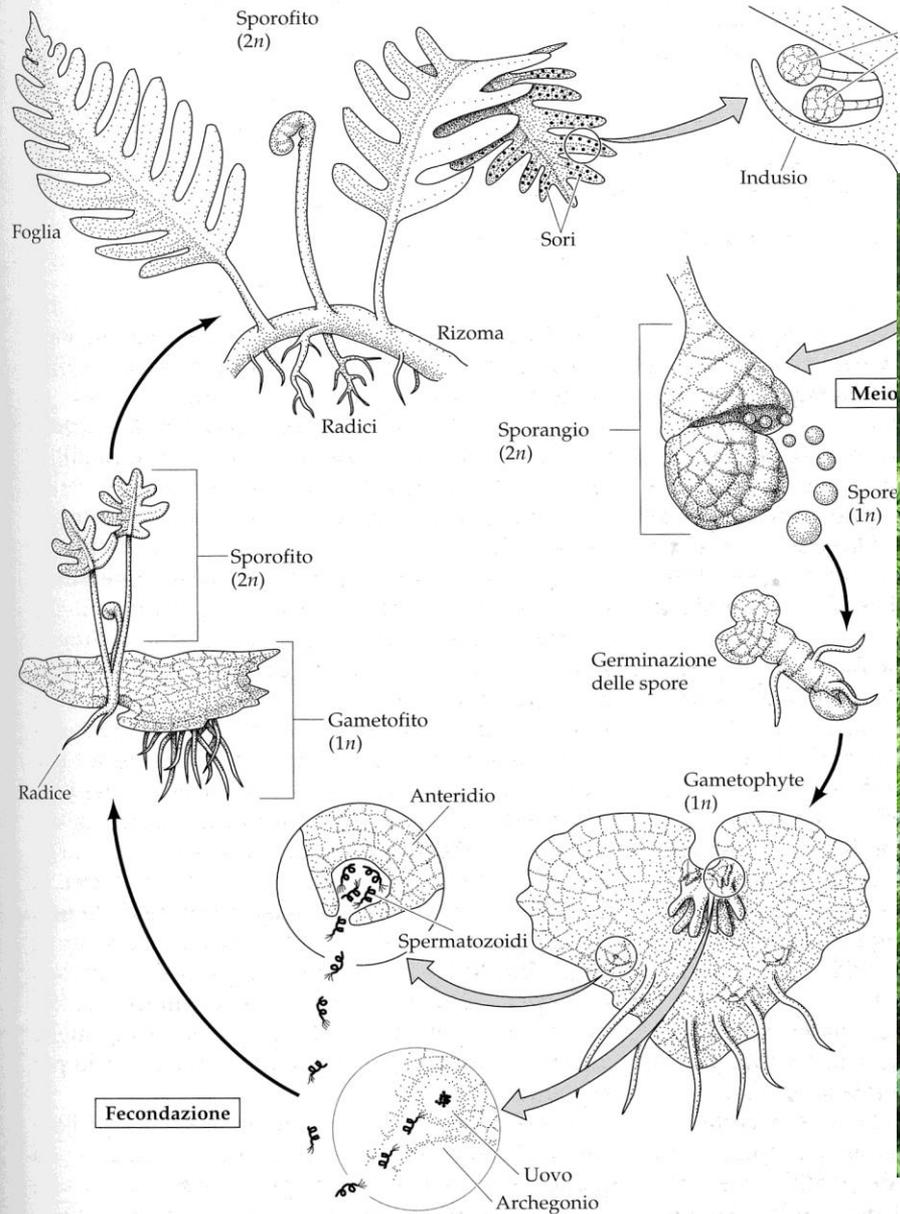
Due tipi di spore e di gameto-
fita (“micro- e mega-.”)

Il **MICRO**gametofito è
un unico anteridio; il
MEGAgametofito
produce più archegoni

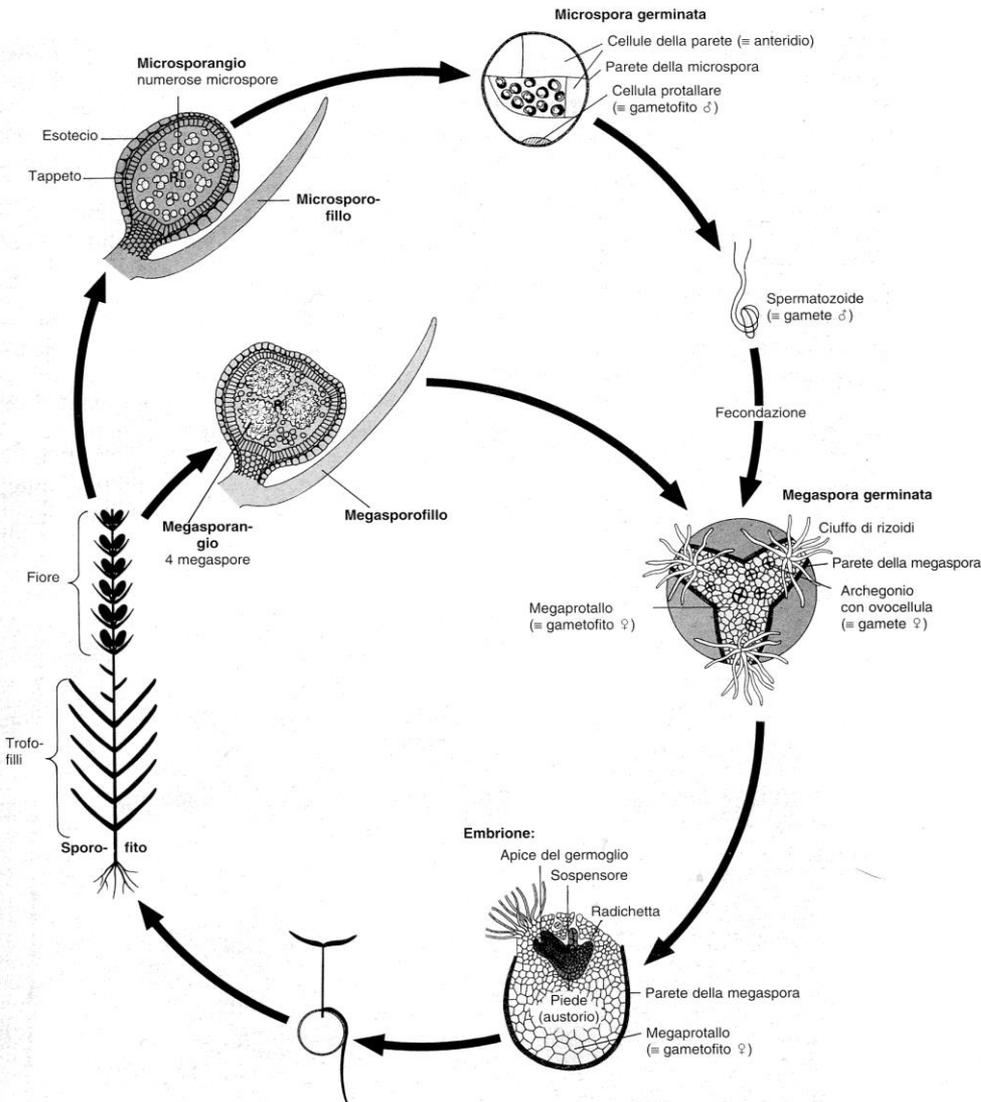
Le riserve del
MEGAgametofito derivano
in parte dalla sporofito
materno

Acqua liquida: sì

Pteridofite (=felci) ISOSPOREE



Pteridofite ETEROSPOREE



Nei gruppi successivi (**Spermatofite**) le novità più importanti saranno:

- 1) una ulteriore progressiva riduzione dei gametofiti, in particolare di quello maschile che, opportunamente protetto, viene trasferito da un vettore (biotico o abiotico) sui tessuti che contengono l'ovocellula (**indipendenza dall'acqua!**).
- 2) evoluzione di meccanismi per aumentare l'efficienza del trasporto del (micro-)gametofito maschile (**impollinazione**)
- 3) sviluppo di tessuti di riserva intorno agli archeconi (gimnosperme) o allo zigote derivante dalla fecondazione della cellula uovo (angiosperme), e di tessuti di protezione (in entrambe, gimnosperme + angiosperme). In questo modo l'unità che ne deriva, contenente l'embrione, può essere dispersa nell'ambiente circostante (**seme**).

GIMNOSPERME (a «seme nudo»)

Gruppo eterogeneo di probabile origine polifiletica, comprendente piante ad *habitus* arboreo o arbustivo, in maggioranza con semi prodotti all'interno di strobili (= coni, detti volgarmente «pigne»), ma talvolta anche solitari e circondati da tessuti carnosì.



**STROBILO
FEMMINILE**



**STROBILI
MASCHILI**



Taxus baccata

Juniperus communis

Ginkgo biloba

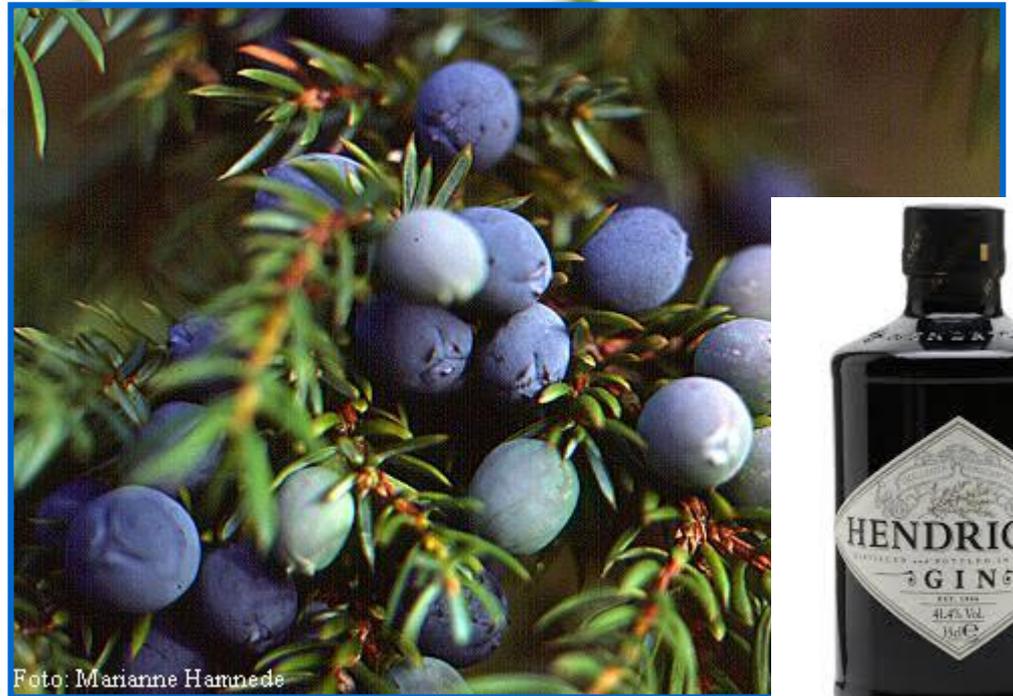


Foto: Marianne Hamnede

- Conifere (es. abeti, pini, cipressi, sequoie): c. 500 spp.
- *Ginkgo*: 1 spp. (*G. biloba*)
- Cycadine (es. *Cycas*, *Zamia*, etc.): meno di 200 spp.
- *Welwitschia*: 1 spp. (*W. mirabilis*)
- *Ephedra* e *Gnetum*, con generi affini: meno di 200 spp.

Importanza del gruppo

Sono fonte fondamentale di legno di buona/ottima qualità; polpa per carta; sostanze resinose (es. trementina);

Forniscono biomasse per la combustione;

Alcuni sono fonti di farmaci anche molto potenti (es. taxolo; principi attivi del Ginkgo);

Sono fonte di cibo per molti animali superiori (es. insetti, uccelli, piccoli, mammiferi);

Sono importanti edificatori ecologici;

Sono largamente impiegati nei giardini e parchi.

Alcuni rappresentanti sono tra i più longevi patriarchi dei nostri boschi;



Larix decidua



Pinus halepensis









Il Ginkgo è un fossile vivente. Testimonianze fossili riconducibili alla specie attuale risalgono al Permiano, c. 270 milioni di anni fa.

Sei esemplari di Ginkgo, ancora in vita, sono gli unici alberi sopravvissuti alle radiazioni prodotte dalla bomba atomica caduta sulla città di Hiroshima.

Cycadinae



Weltwischia mirabilis



© Eckart Pott / www.photoshot.com

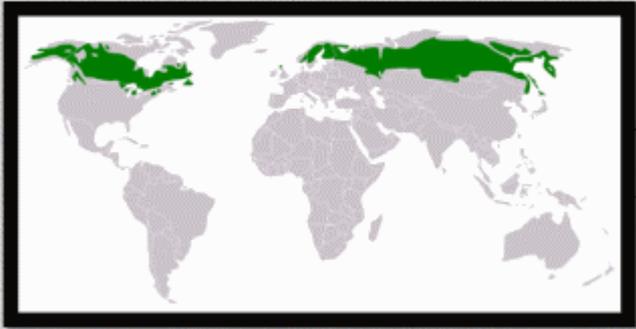




E
P
H
E
D
R
A



The largest Taiga forests are located in Russia and Canada



GIMNOSPERME - le soluzioni rivoluzionarie

1) una progressiva riduzione dei gametofiti, in particolare di quello maschile che, opportunamente protetto, può essere trasferito da un vettore (in genere abiotico) sui tessuti che contengono l'ovocellula (indipendenza dall'acqua!).

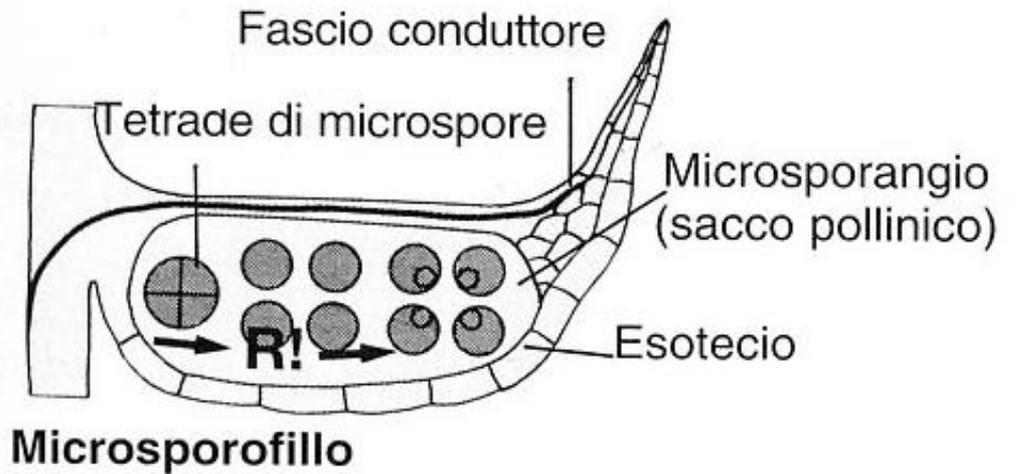
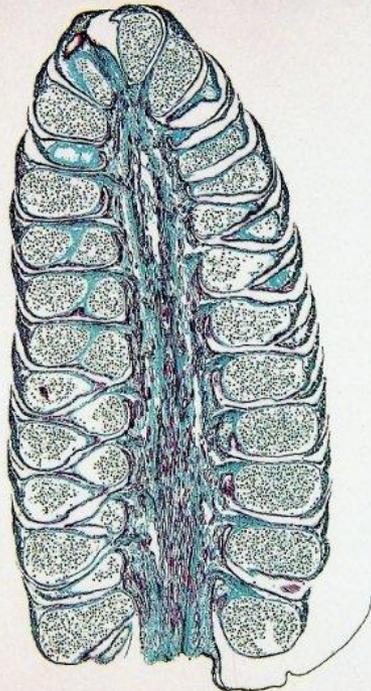
Si è formato quello che chiamiamo «GRANULO di POLLINE», una struttura aploide paucicellulare in grado di muoversi senza movimento di flagelli o ciglia.

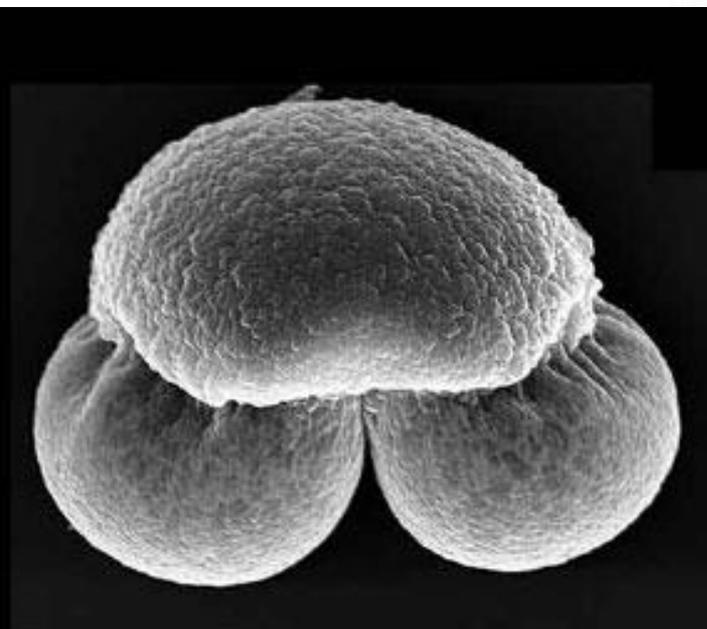
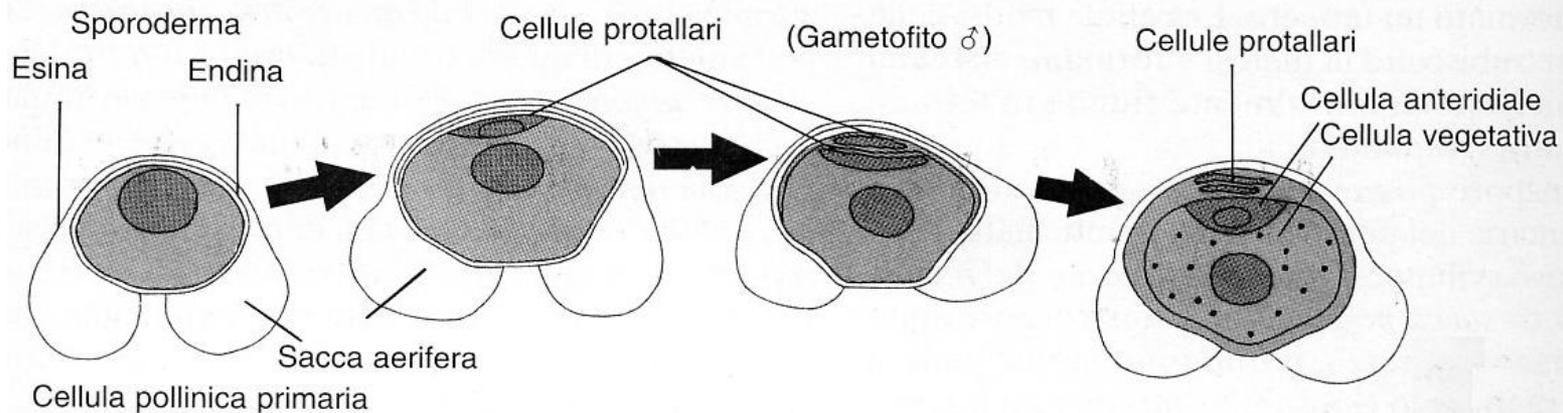


Pinus



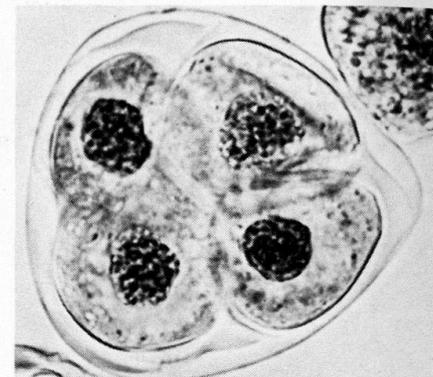
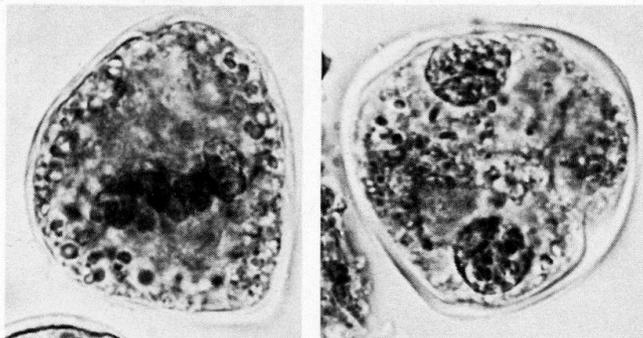
Cono di
microsporofilli
(fiore ♂)



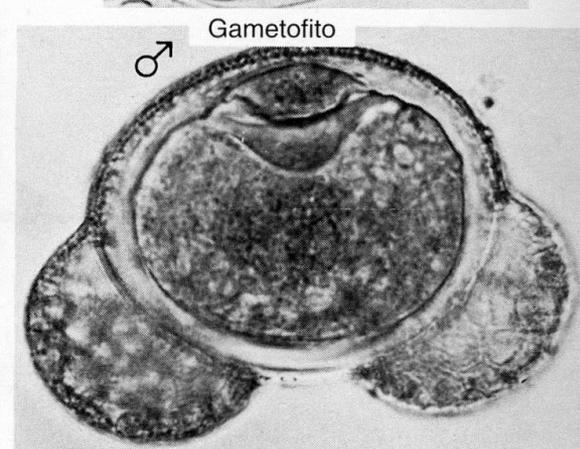
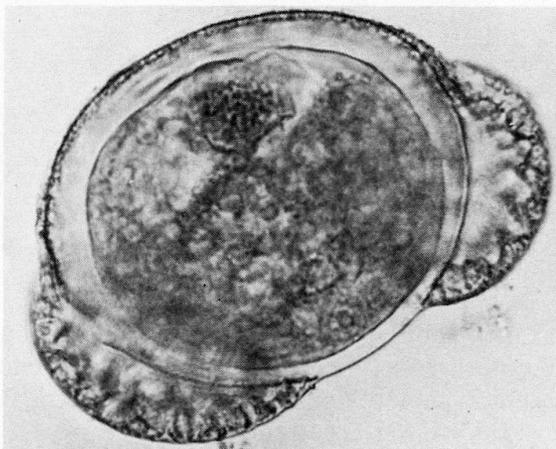


Meiosi

Tetrade di microspore

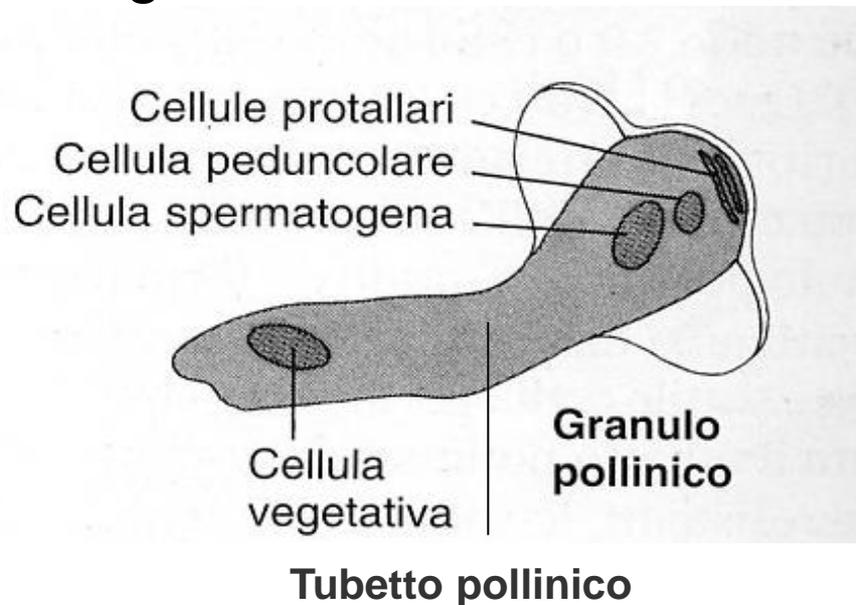


Cellula pollinica primaria



GIMNOSPERME - le soluzioni rivoluzionarie

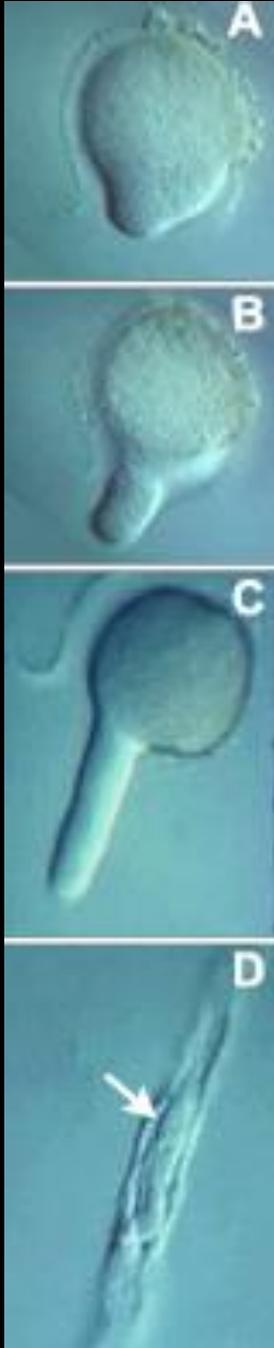
2) Germinando, il granulo di polline forma una struttura che cresce per opera della cellula vegetativa, trasportando con sé le 2 cellule spermatiche derivanti dall'unica cellula spermatogena: si è formato quello che chiamiamo «**TUBETTO POLLINICO**». Dove va? in prossimità di una cellula uovo che sarà contenuta all'interno di uno degli archegoni.



La scoperta di questa struttura si deve a un botanico italiano dell'800, **G.B. Amici**, che descrisse tutto il processo della fecondazione.

Il tubetto pollinico ha un diametro di 5-15 μm e una lunghezza fino a centinaia di μm ; diventerà ancora più lungo nei granuli di polline delle angiosperme (fino a diversi centimetri).





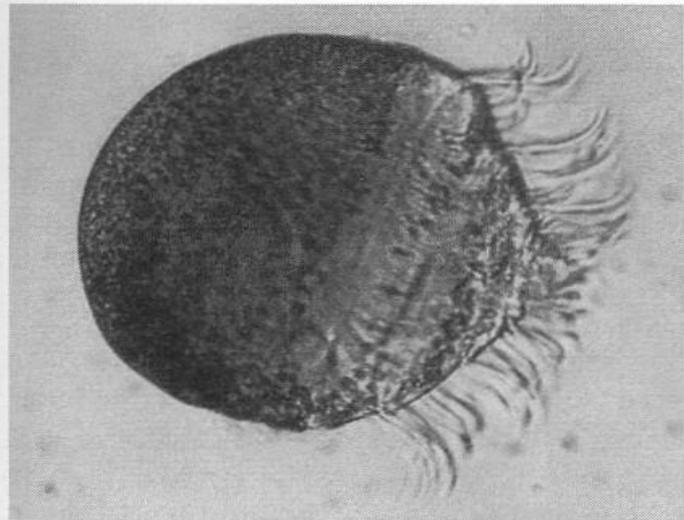
I granuli di polline possono essere facilmente fatti germinare in vitro, per cui sono anche facili da manipolare.

I tubetti pollinici hanno un citoscheletro molto dinamico e reattivo, mentre la parete è formata prevalentemente da pectine e callosio

Fig. 2 Leaves and ovulate organs of *G. biloba* L.



(b)



(a)

100 μm

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

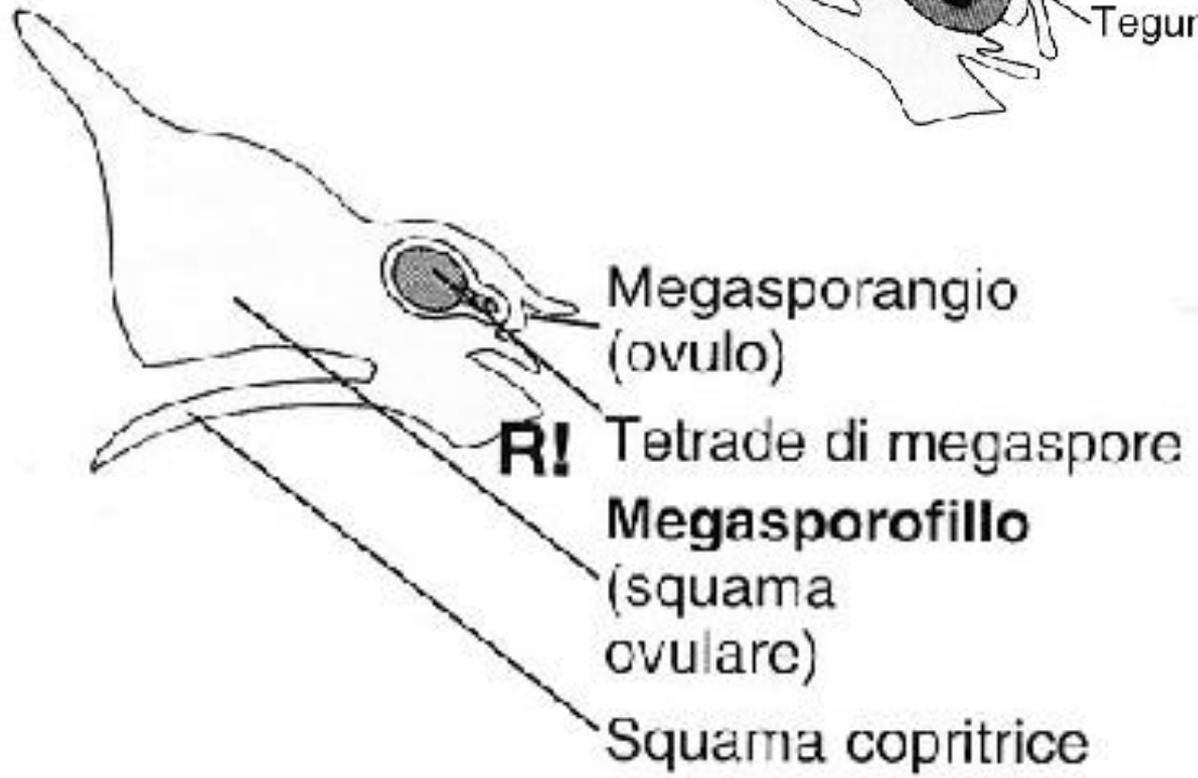
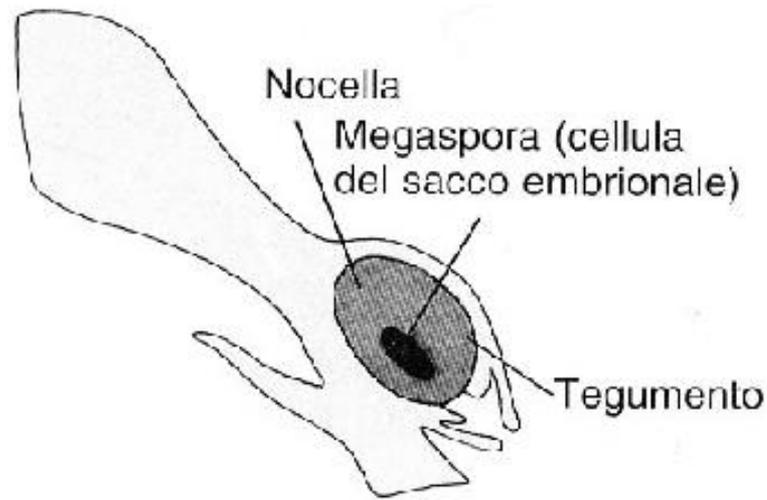
GIMNOSPERME - le soluzioni rivoluzionarie

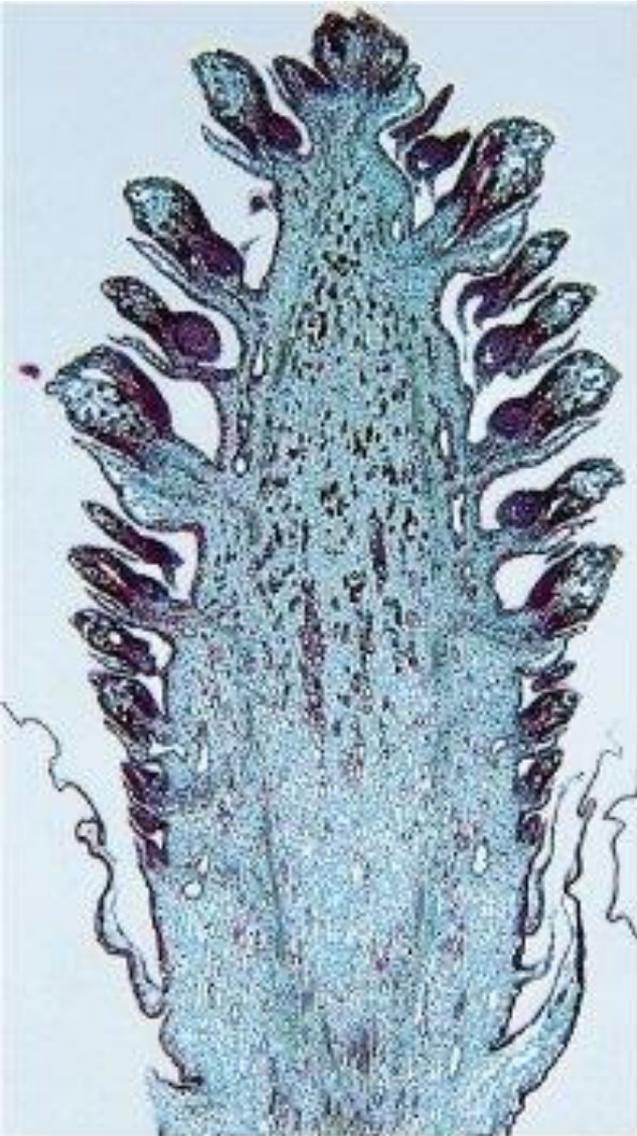
3) sviluppo (i) di tessuti di riserva e (ii) di tessuti di protezione intorno agli archeconi. In questo modo l'unità che ne deriva, il «**SEME**» contenente l'embrione, può essere dispersa nell'ambiente circostante.



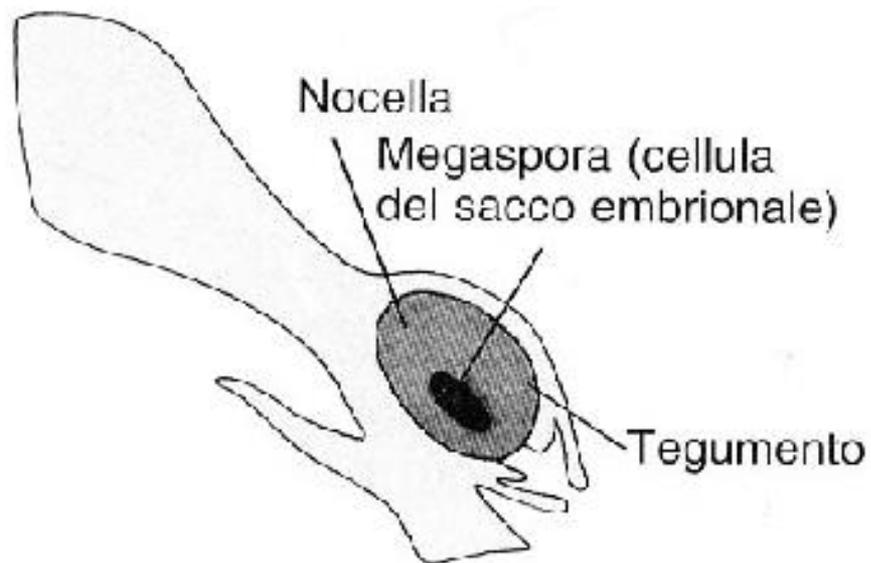
Questo seme è «NUDO» (da cui il nome di «gimnosperme»). La zona dove sono presenti gli archeconi è infatti aperta verso l'esterno («MICROPILO»), anche se la struttura che lo contiene («OVULO») è all'interno della «pigna»: è però nudo perché non è completamente coperto da tessuti che devono essere penetrati come invece succederà nel gruppo delle angiosperme («a seme protetto»).

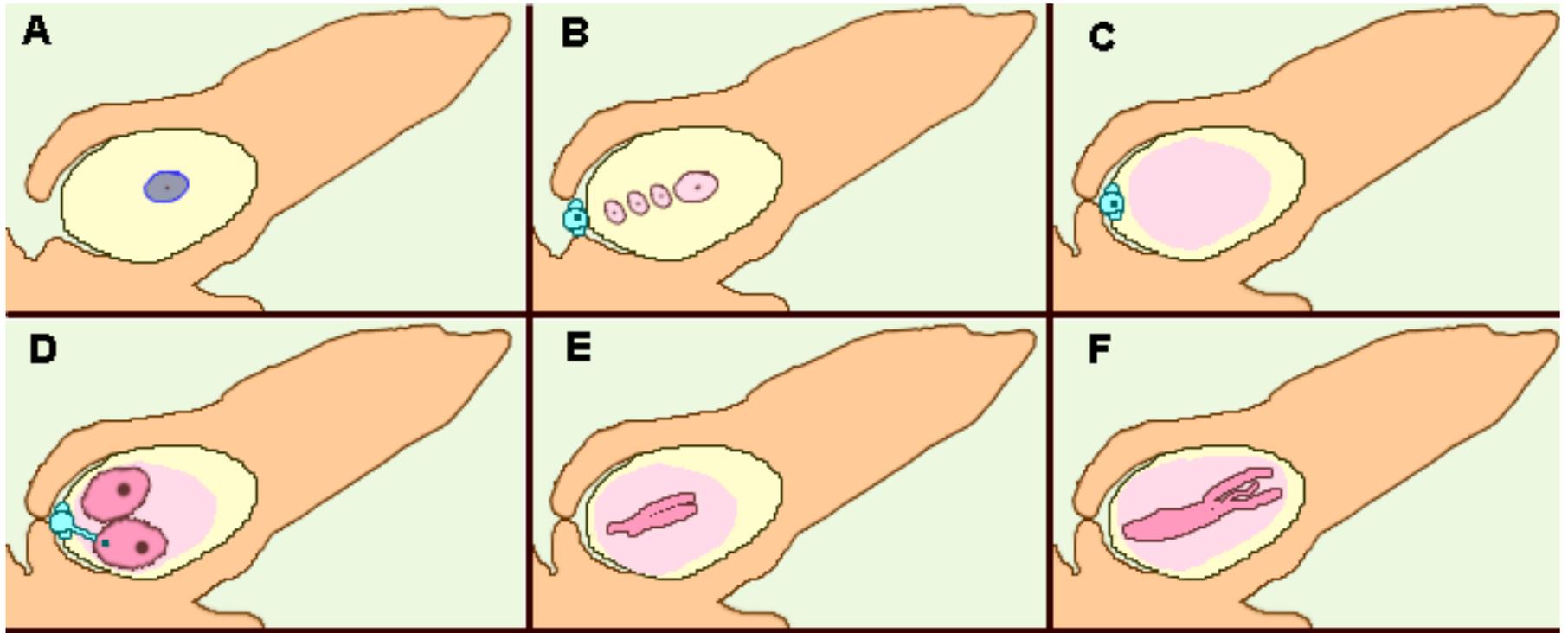




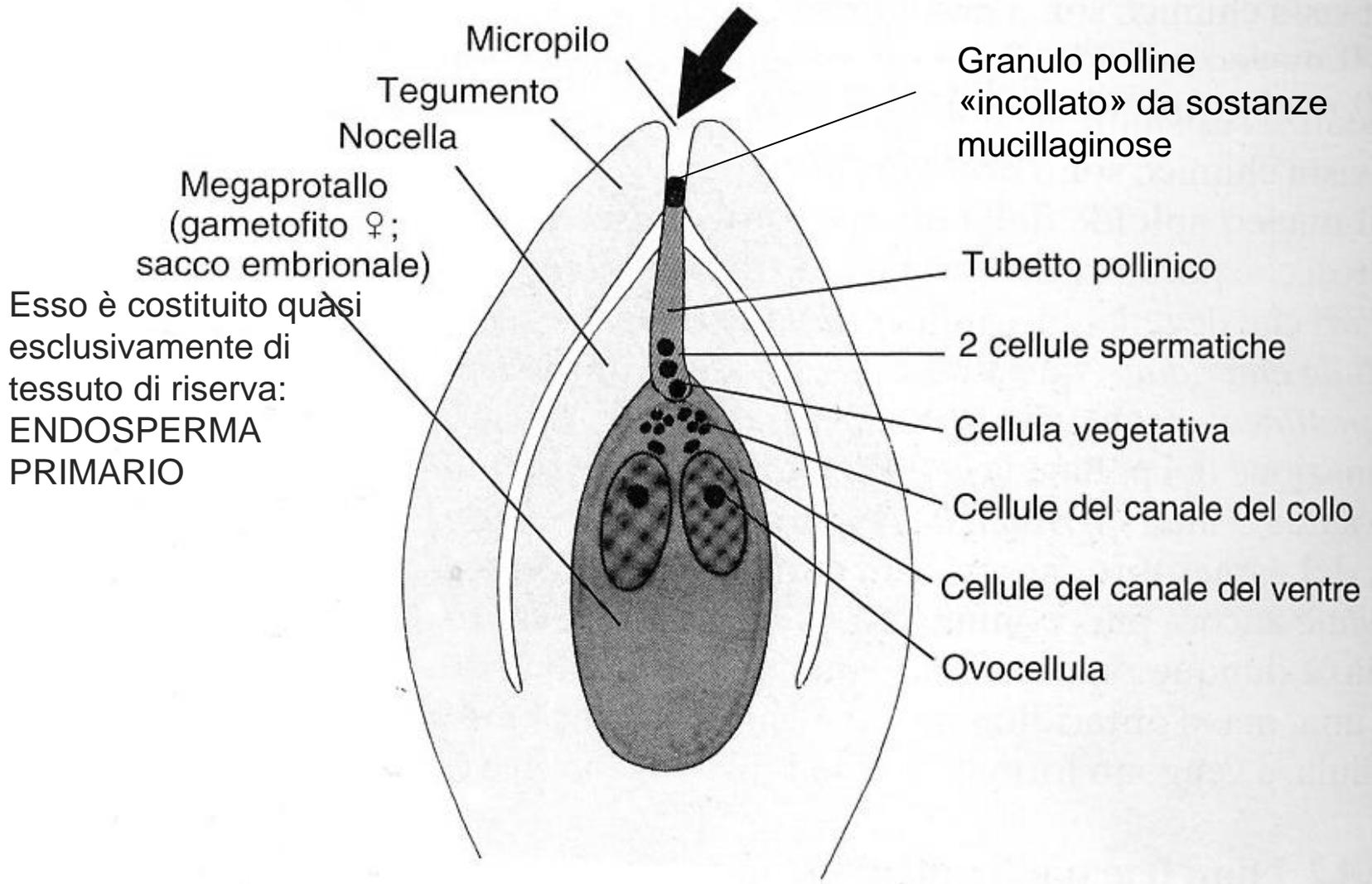


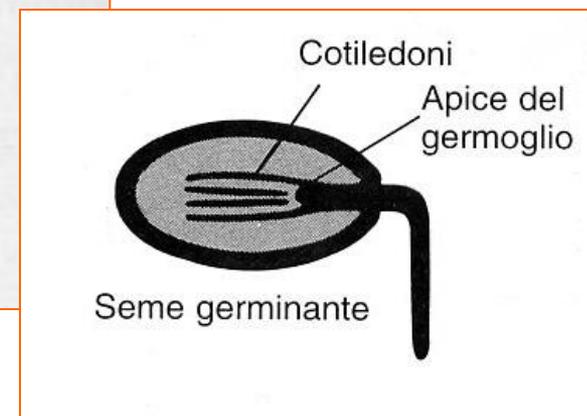
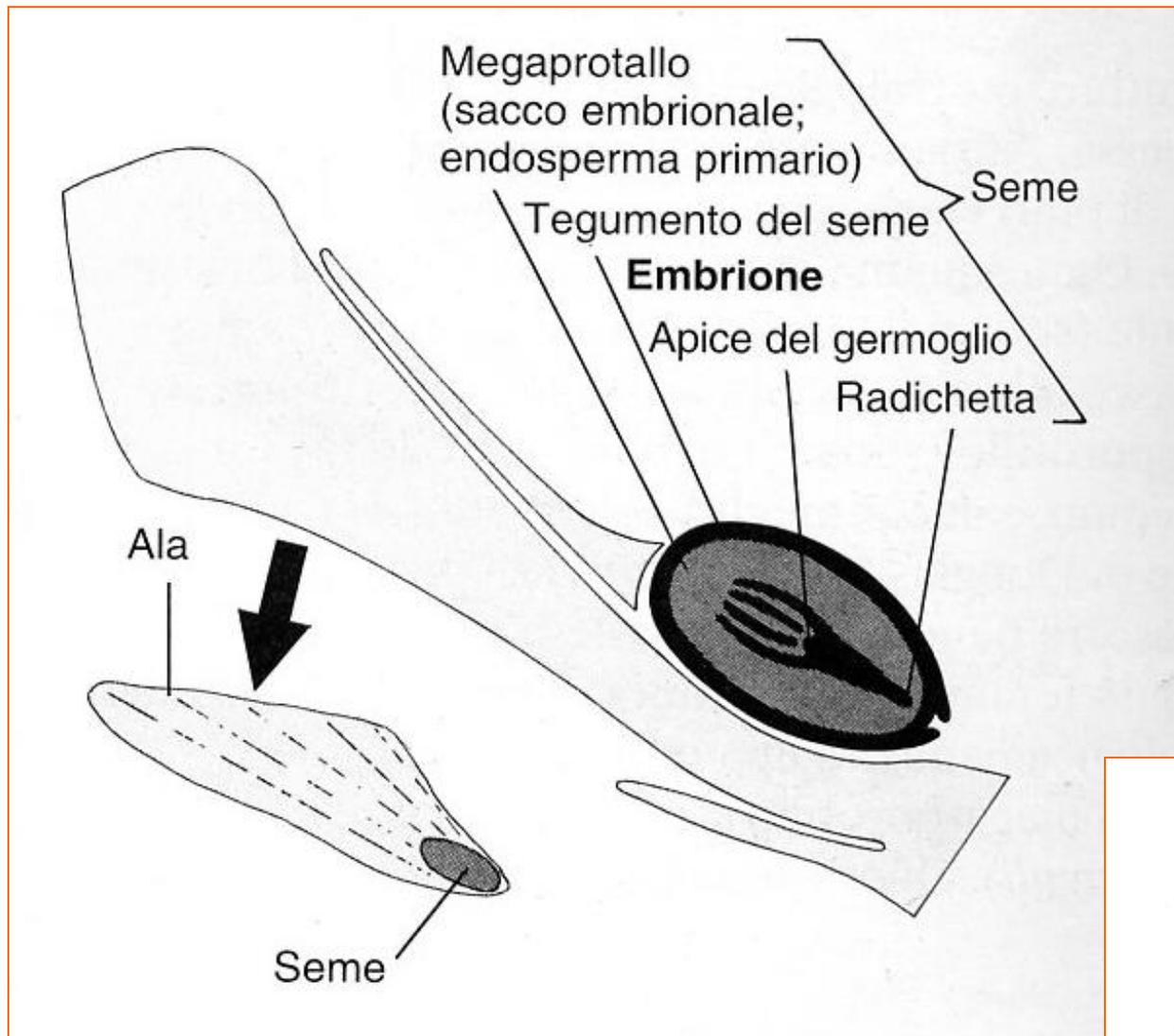
(a)

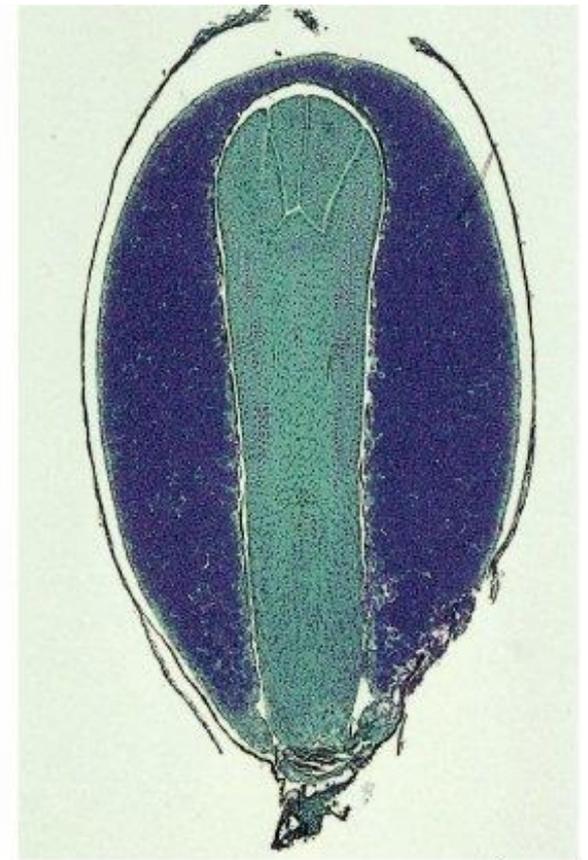
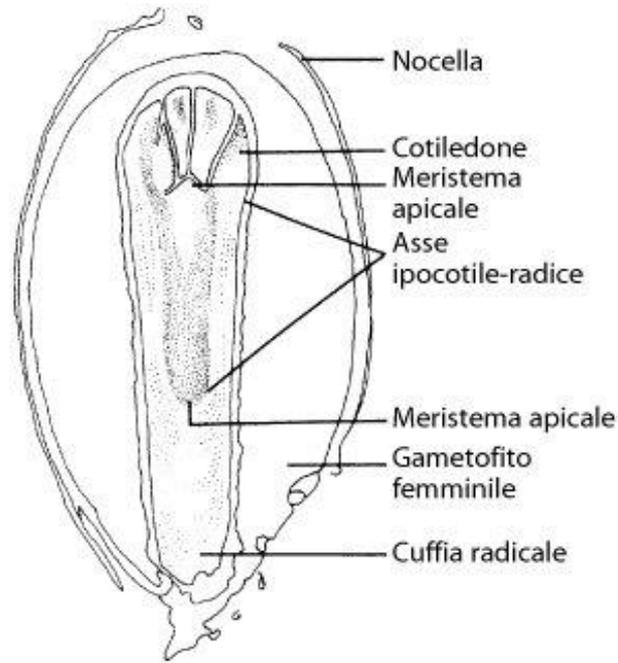
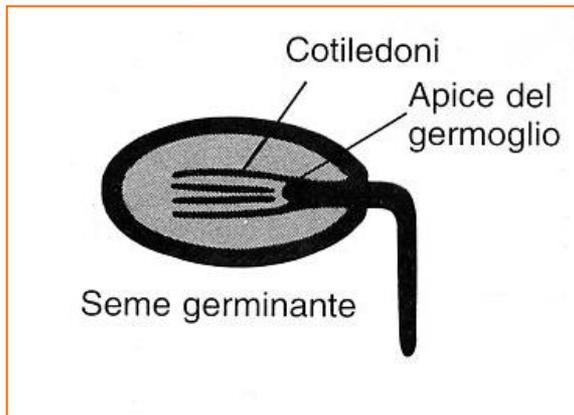




- Megasporangium (nucellus; $2n$)
- Megaspore mother cell ($2n$)
- Megaspores (n)
- Megagametophyte (n)
- Archegonium (n)
- Egg cell (n)
- Young embryo ($2n$)
- Pollen grain
- Nucleus (n) of generative cell/ sperm cell
- Megasporophyll







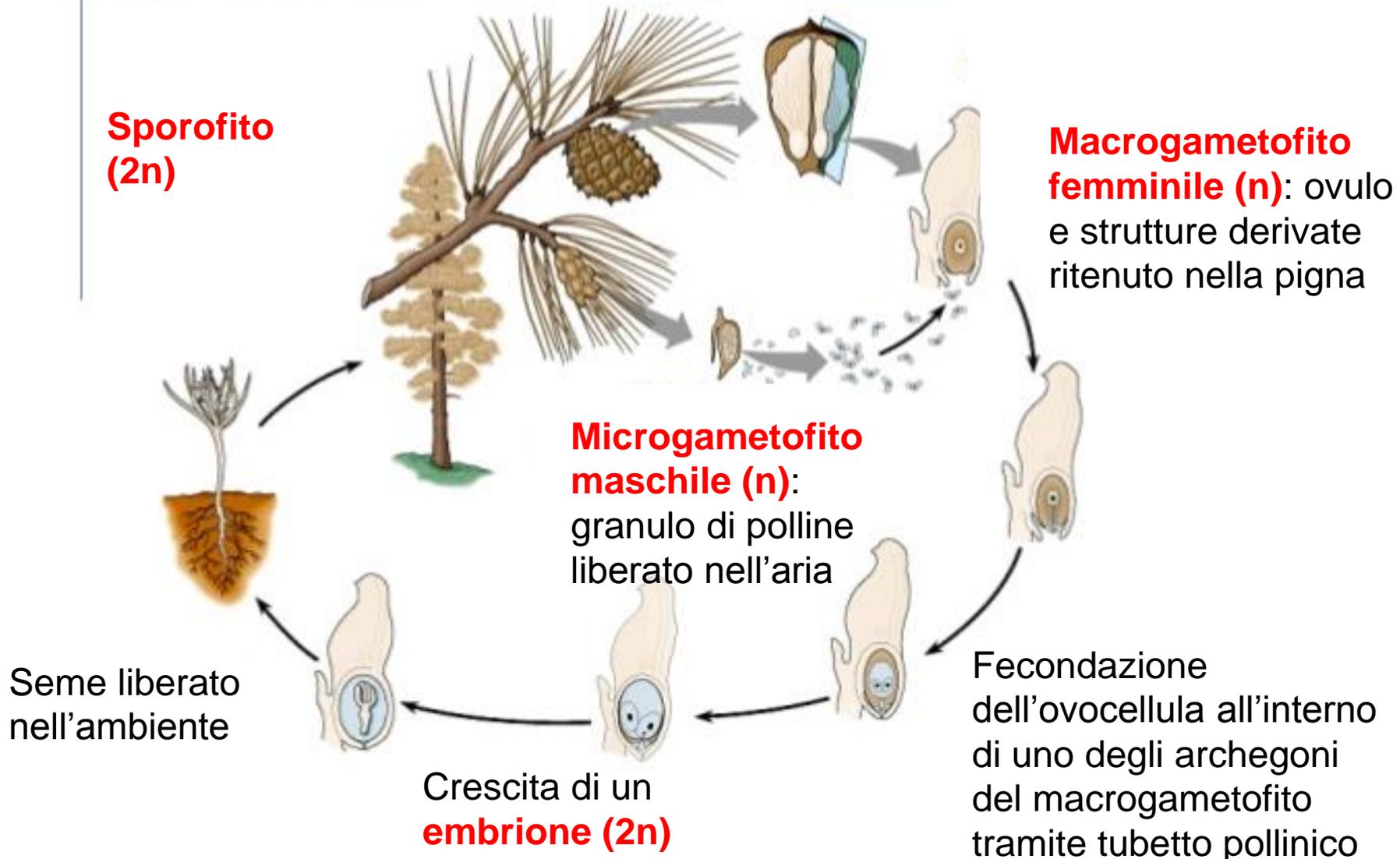
500 μm

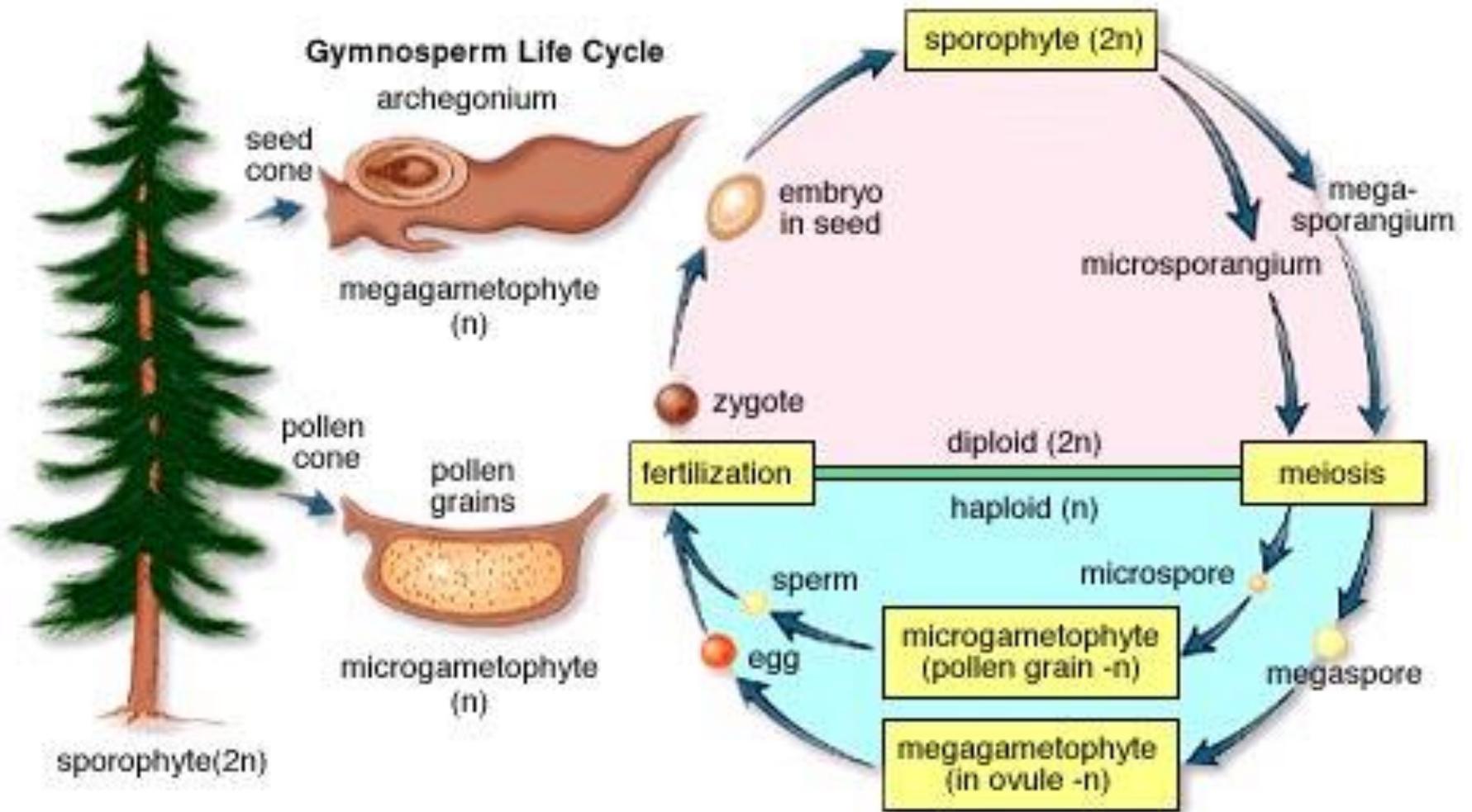
■ *Semi delle conifere*

- Involucro del seme originato dal tegumento (tessuto diploide appartenente allo sporofito genitore).
- Residui della nocella (megasporangio; tessuto diploide appartenente allo sporofito genitore).
- Endosperma primario (megaprotallo aploide).
- Embrione (sporofito figlio diploide).



Gymnosperm life cycle





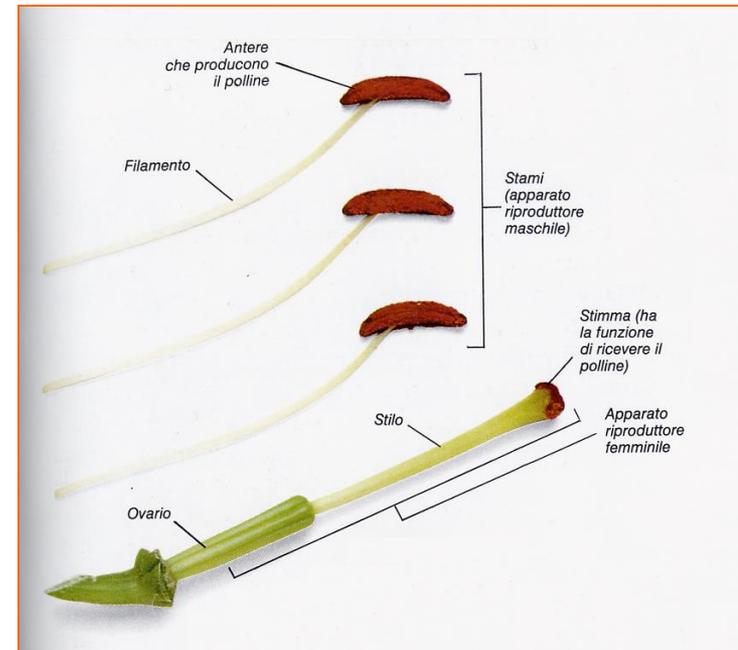
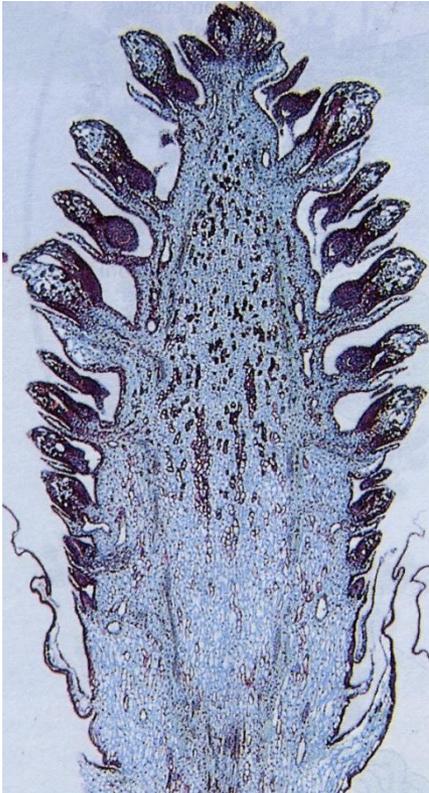
Spermatofite

Gimnosperme

“a seme nudo”

Angiosperme

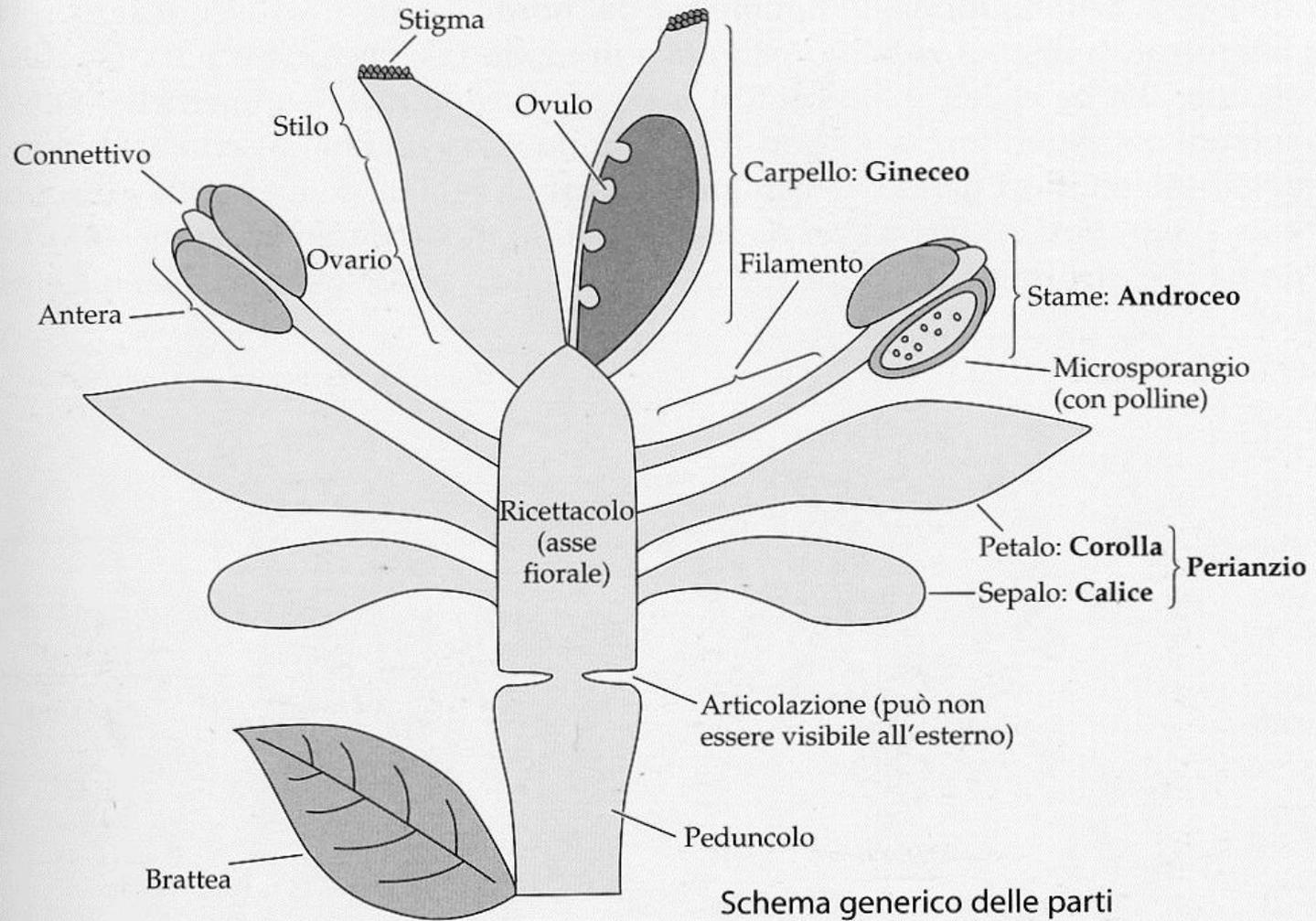
“a seme protetto”





Magnolia grandiflora
Magnoliaceae
© G. D. Carr



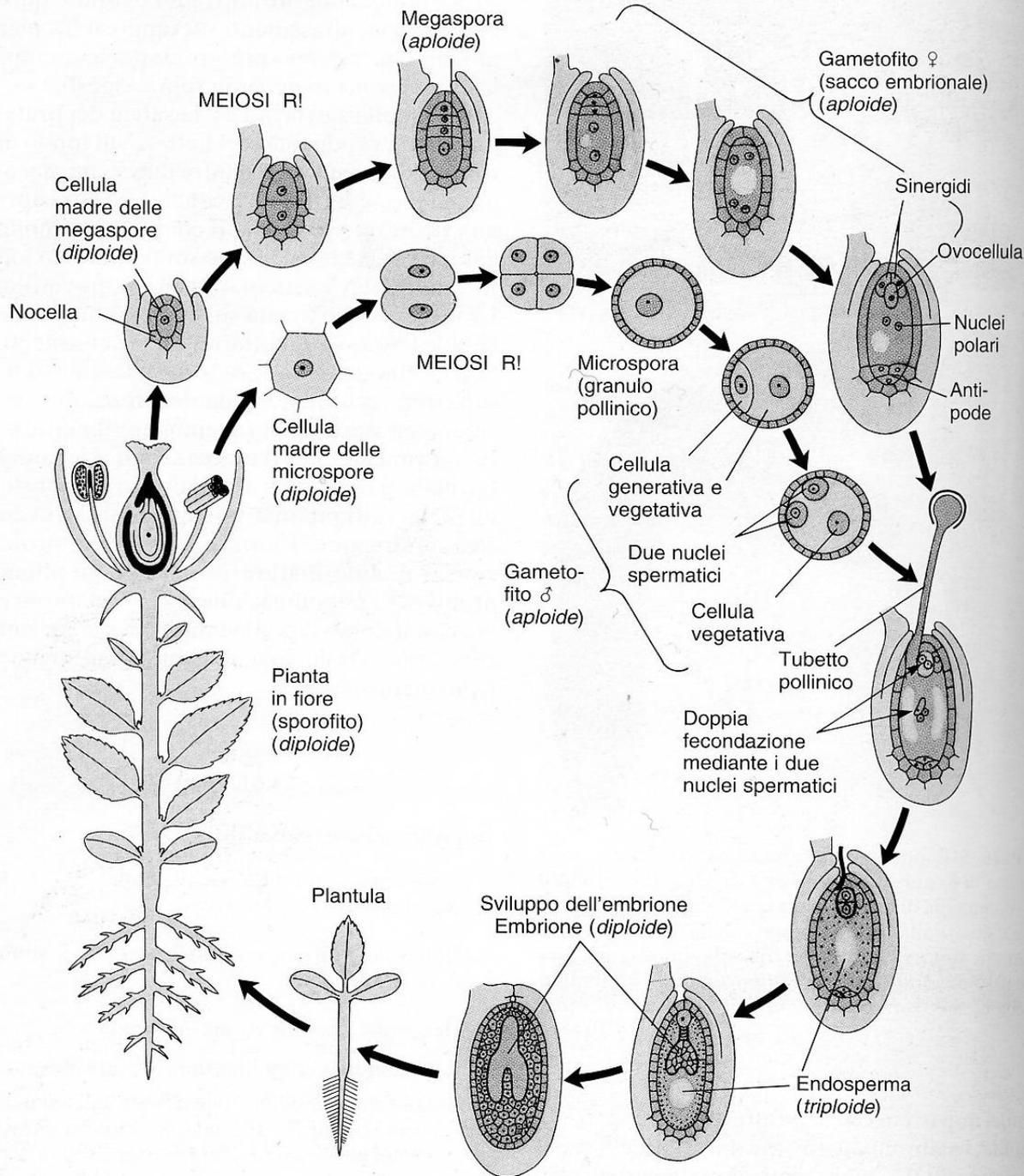


Schema generico delle parti del fiore. I termini collettivi sono in grassetto.



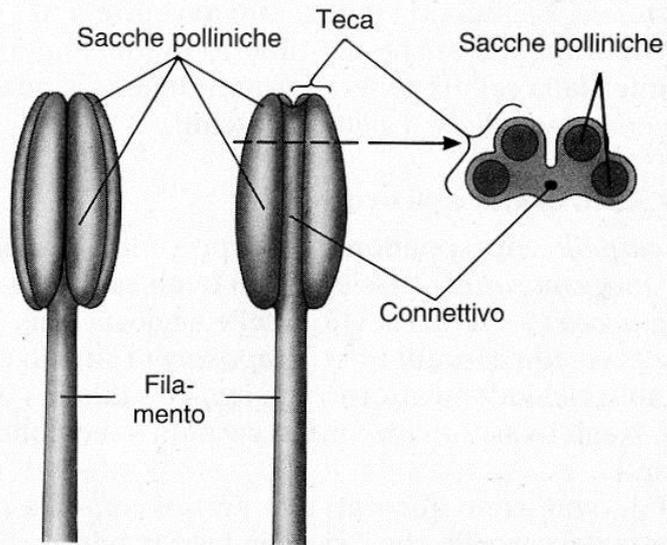
Nel ciclo metagenetico delle **Angiosperme** si osserva:

- 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).



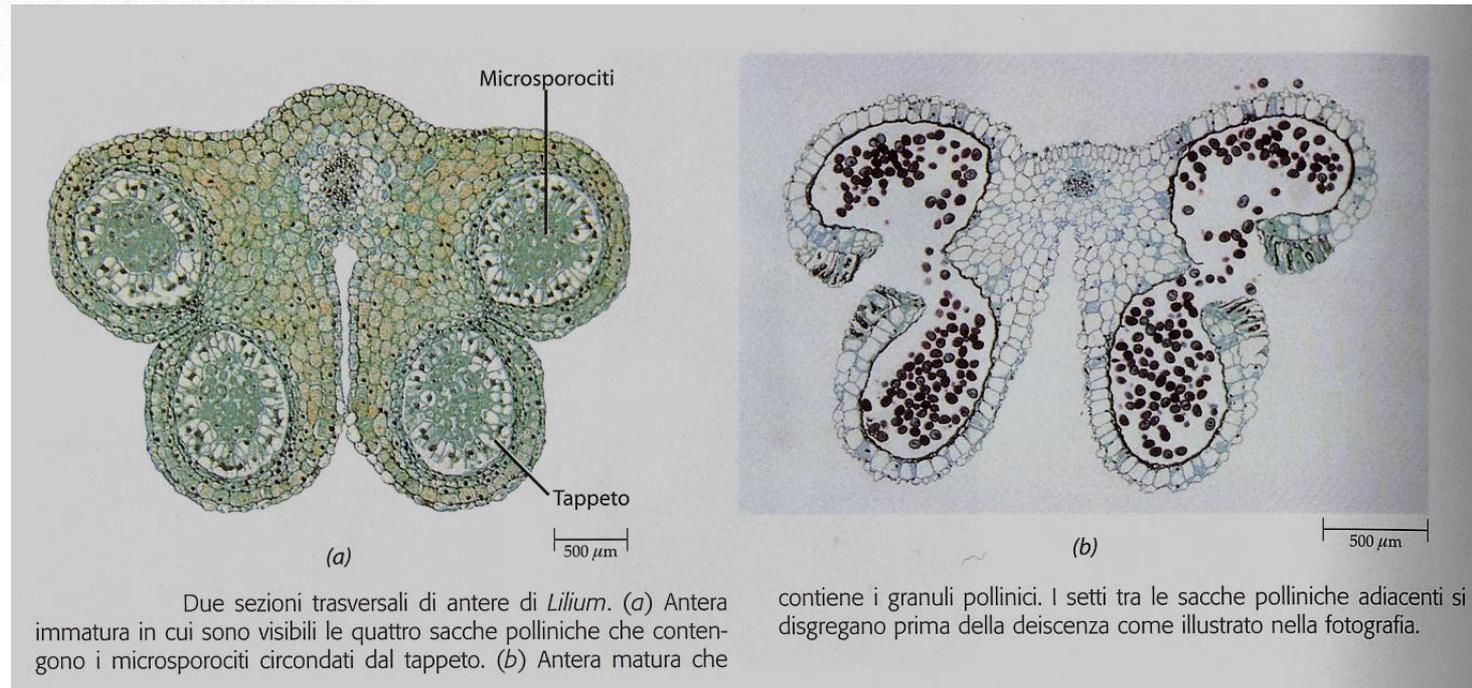
Lo schema descritto è valido per circa il **70% delle ANGIOSPERME** (c. 200.000 specie).

Variazioni sul tema portano ad un ulteriore aumento di complessità (!)



L'ANDROCEO è costituito dagli **STAMI**, che formano i granuli di polline

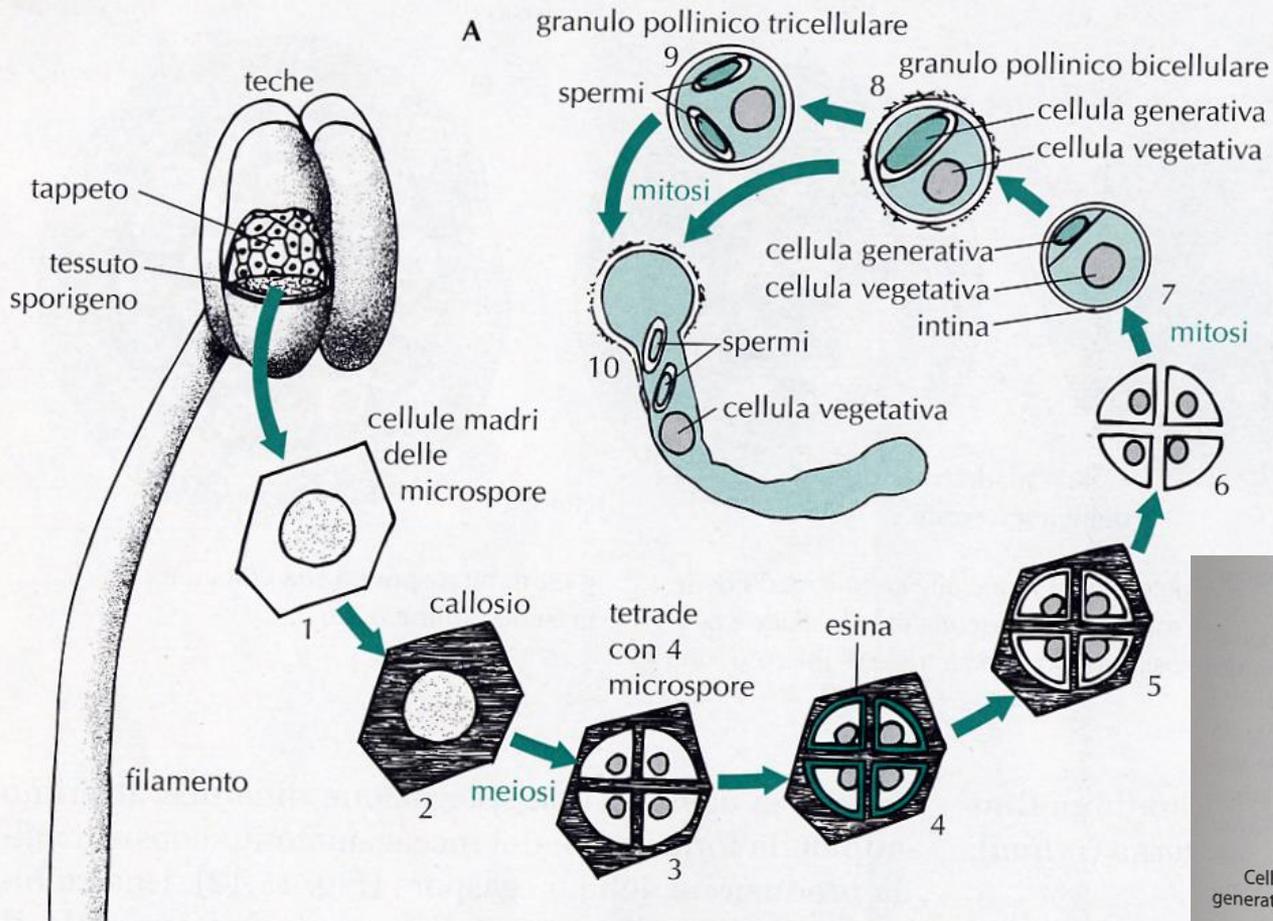
Figura 19.11 Stame (microsporofillo, sporofillo maschile) delle angiosperme.



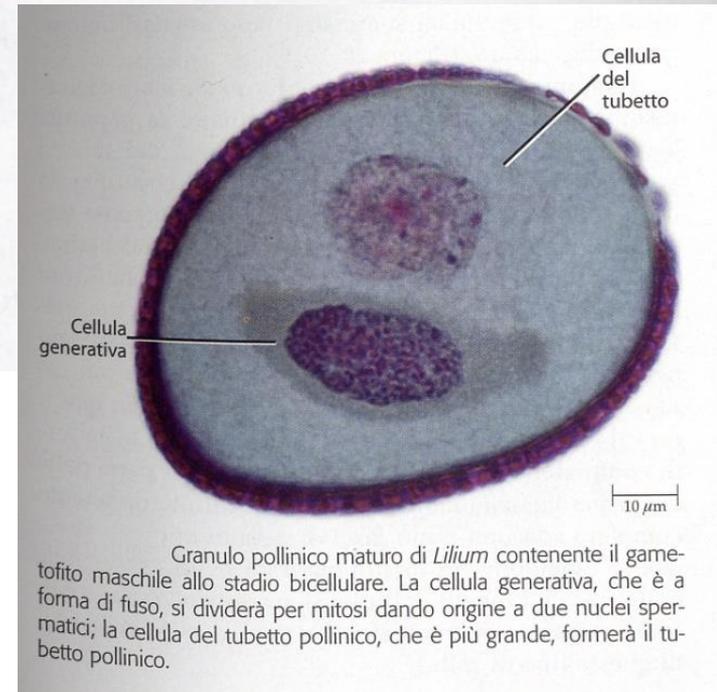
Due sezioni trasversali di antera di *Lilium*. (a) Antera immatura in cui sono visibili le quattro sacche polliniche che contengono i microsporociti circondati dal tappeto. (b) Antera matura che

contiene i granuli pollinici. I setti tra le sacche polliniche adiacenti si disgregano prima della deiscenza come illustrato nella fotografia.

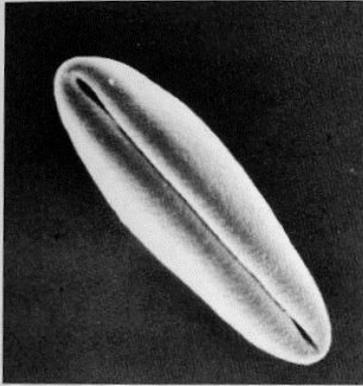




Formazione del granulo pollinico (schem.). (A) Ogni cellula madre delle microspore (1-2) produce una tetrade di *microspore* (3-6), le quali per successive mitosi (7) possono produrre granuli pollinici bicellulari (8) o tricellulari (9) a seconda della specie.

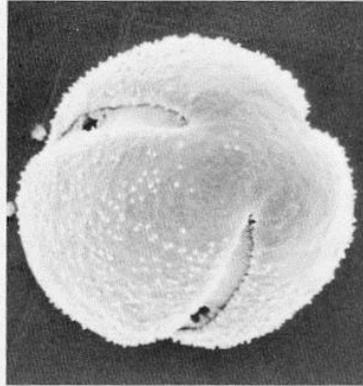


(A)



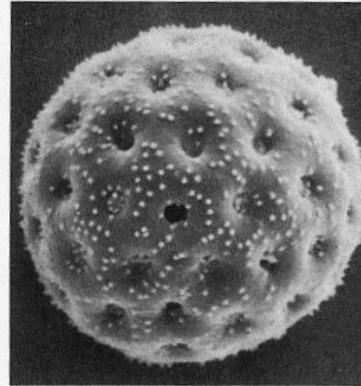
Magnolia grandiflora (Magnoliaceae)
Monosolcato (× 500)

(B)



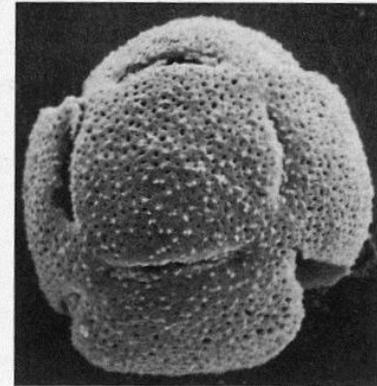
Scaevola glabra (Goodeniaceae)
Tricolporato (× 1050)

(E)



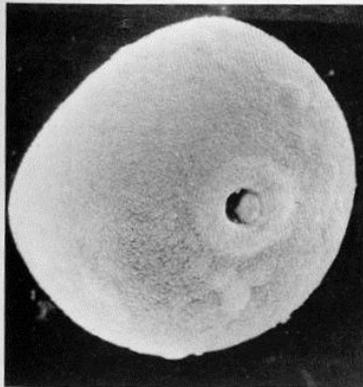
Chenopodium oahuense (Amaranthaceae)
Poliporato (× 2800)

(F)



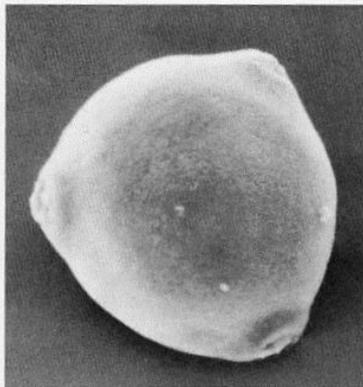
Pereskia grandifolia (Cactaceae)
12 aperture a fessura (× 1200)

(C)



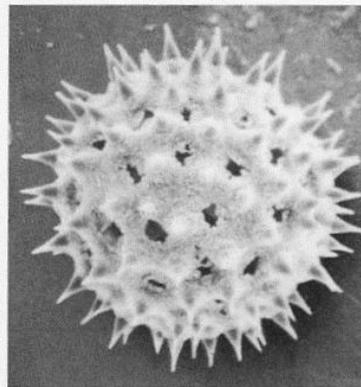
Oryza sativa (Poaceae)
Monoporato (× 1400)

(D)



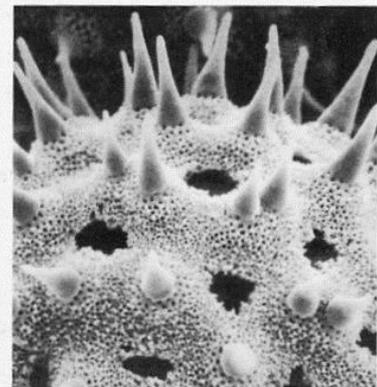
Cucumis sativus (Cucurbitaceae)
Triporato (× 700)

(G)



Ipomaea wolcottiana (Convolvulaceae)
Poliporato (× 550)

(H)

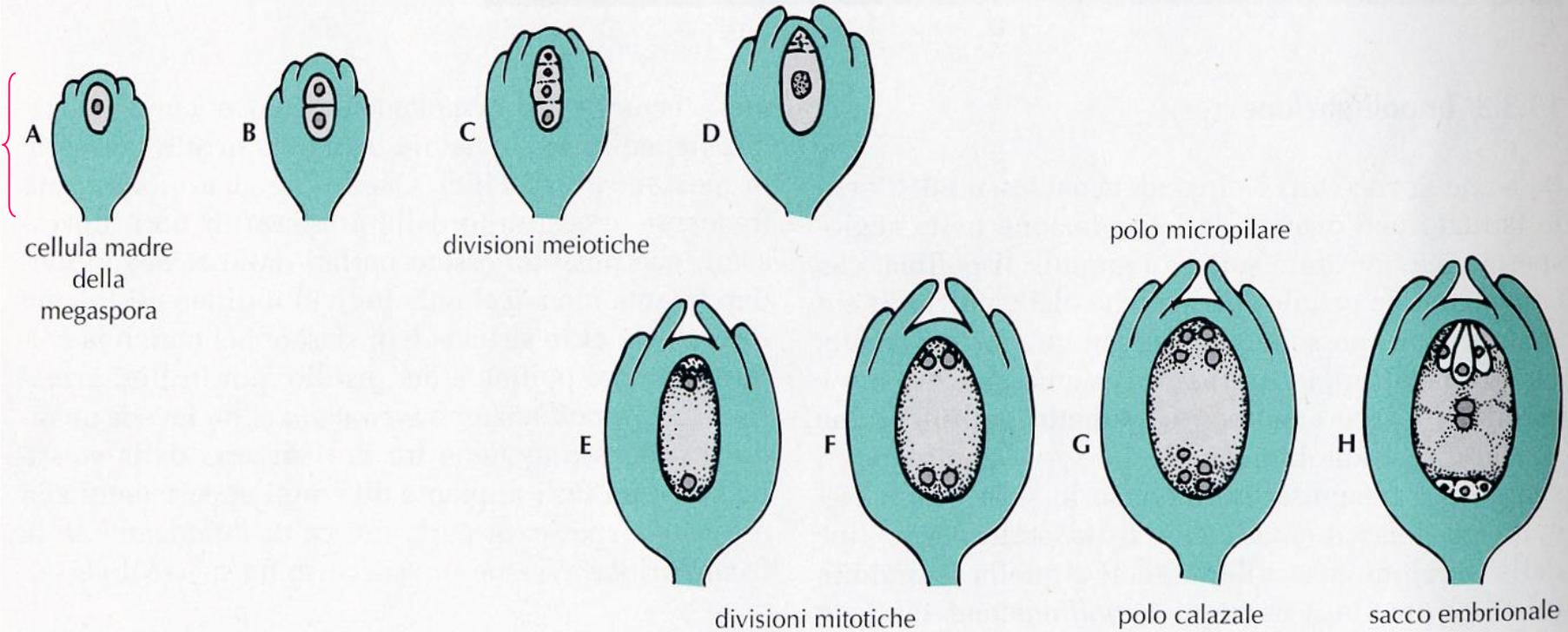


I. wolcottiana superficie: spine, pori germinativi, perforazioni nel tectum (× 1500)

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

Cosa sta succedendo nel **GINECEO**??? Siamo all'interno di un singolo **carpello**, cioè un **megasporofillo** che si è completamente racchiuso su sé stesso, proteggendo il suo contenuto: vi riconosciamo delle strutture delicate, ovoidali o subsferiche: gli ovuli in formazione che, se fecondati, potranno diventare semi...





A
cellula madre della megaspore

B C
divisioni meiotiche

E F
divisioni mitotiche

polo micropilare

G
polo calazale

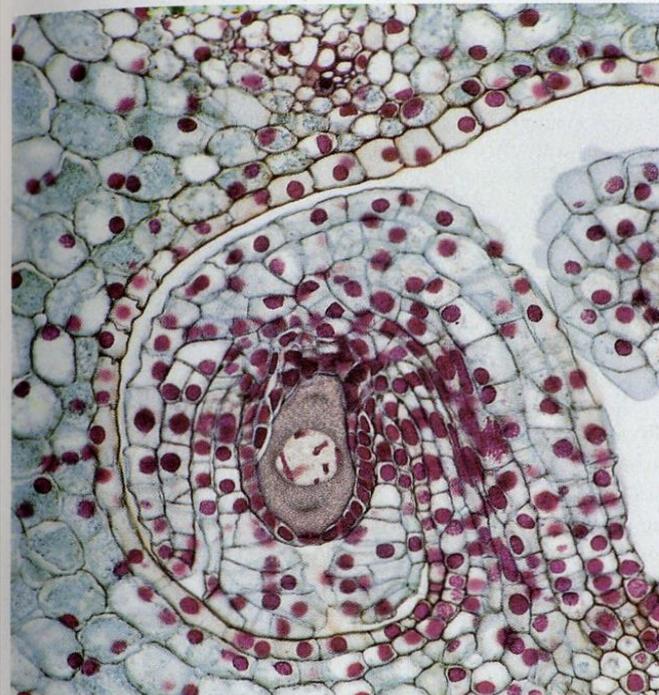
H
sacco embrionale

Stadi di sviluppo del gametofito femminile delle piante con fiori. (A) Cellula madre della megaspore (o *del sacco embrionale*); (B) fase finale della prima divisione meiotica; (C) formazione di una tetrate di meiospore in seguito alla seconda

divisione meiotica; (D) sviluppo dell'unica megaspore funzionale e degenerazione delle altre tre; (E-F) successivo sviluppo, tramite mitosi, della megaspore funzionale con formazione di due gruppi di quattro nuclei (G); (H) gametofito femminile maturo (sacco

embrionale) costituito da una grossa cellula contenente otto nuclei: in alto (*polo micropilare*) l'ovocellula accompagnata da due sinergidi, al centro la coppia di nuclei polari, in basso (al *polo calazale*) le cellule antipodali.

ORTOTROPO



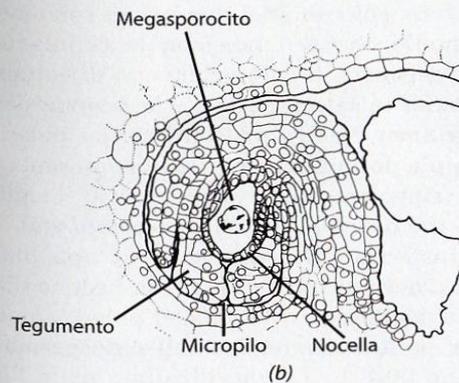
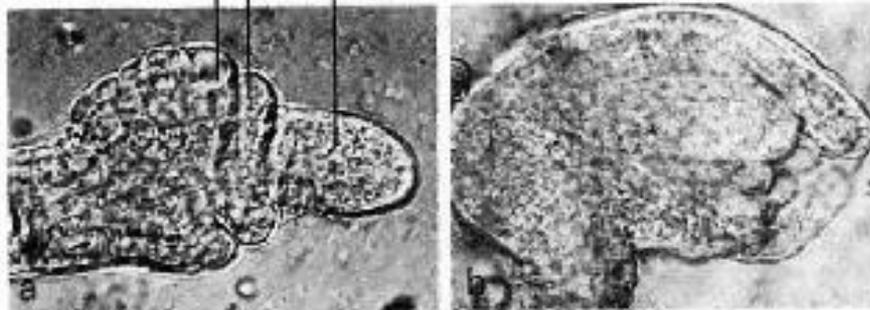
100 μm

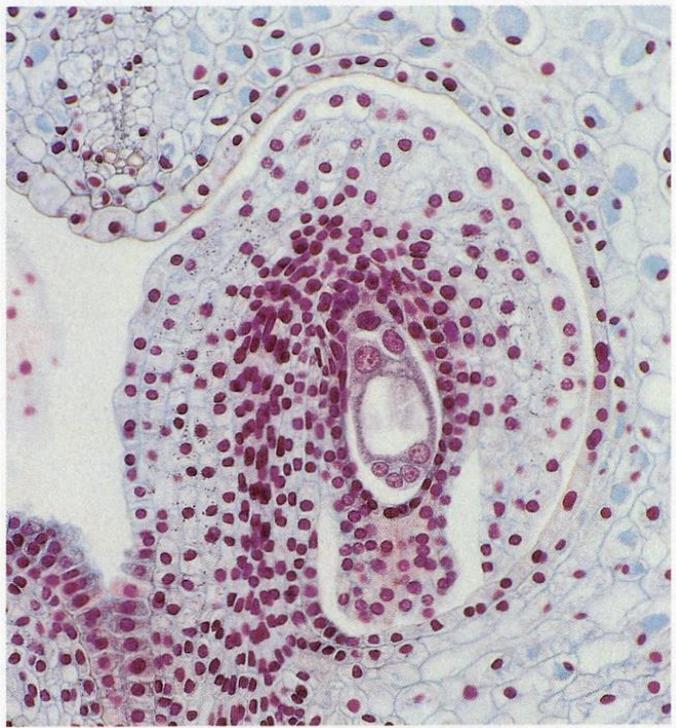
Tegumento esterno

esterno

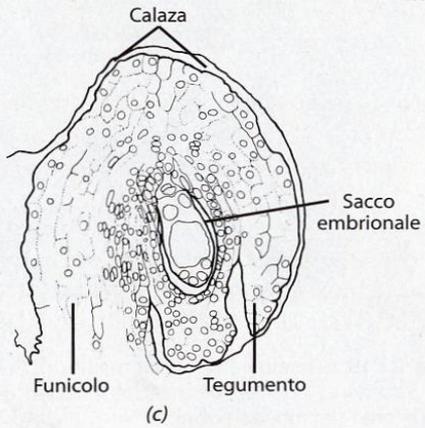
interno

Nocella

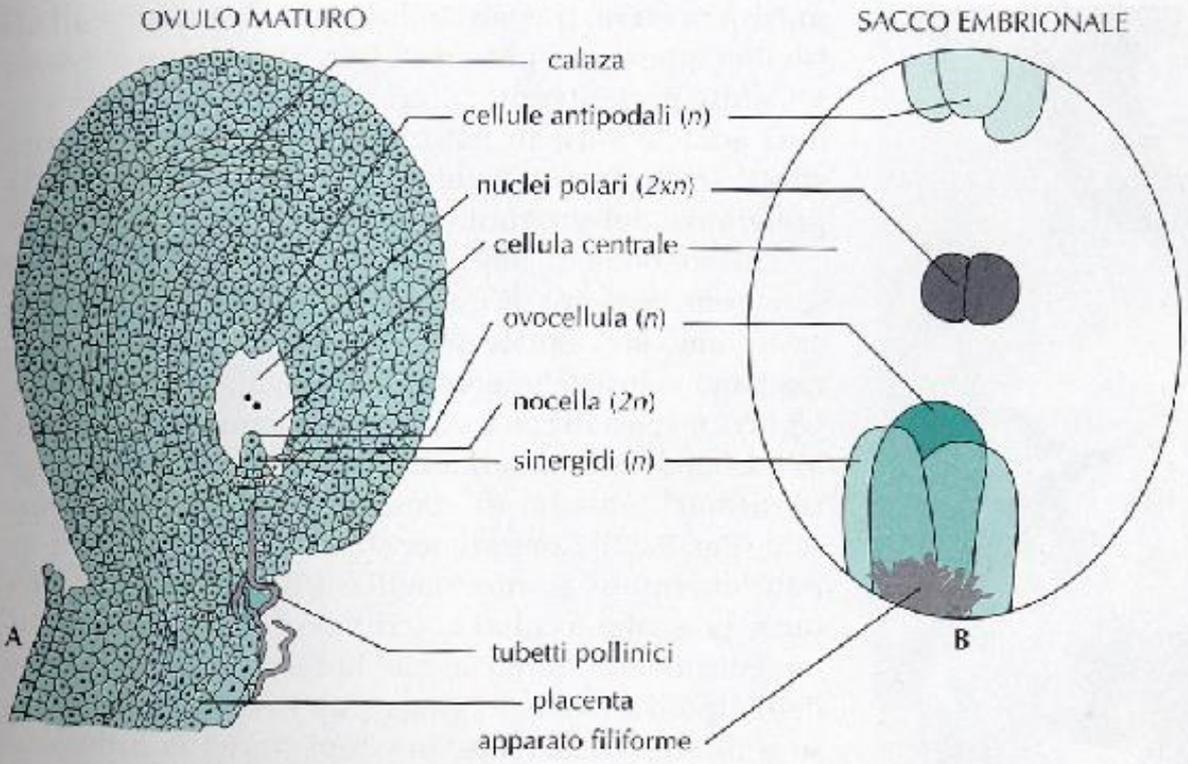




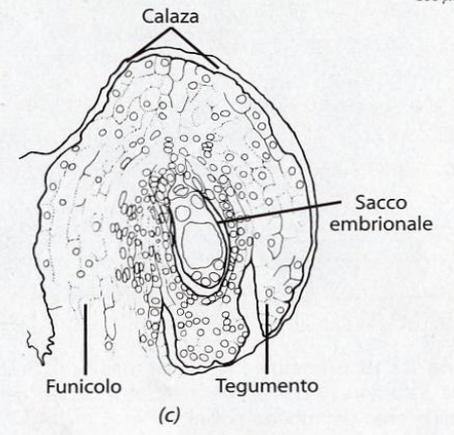
100 μ m

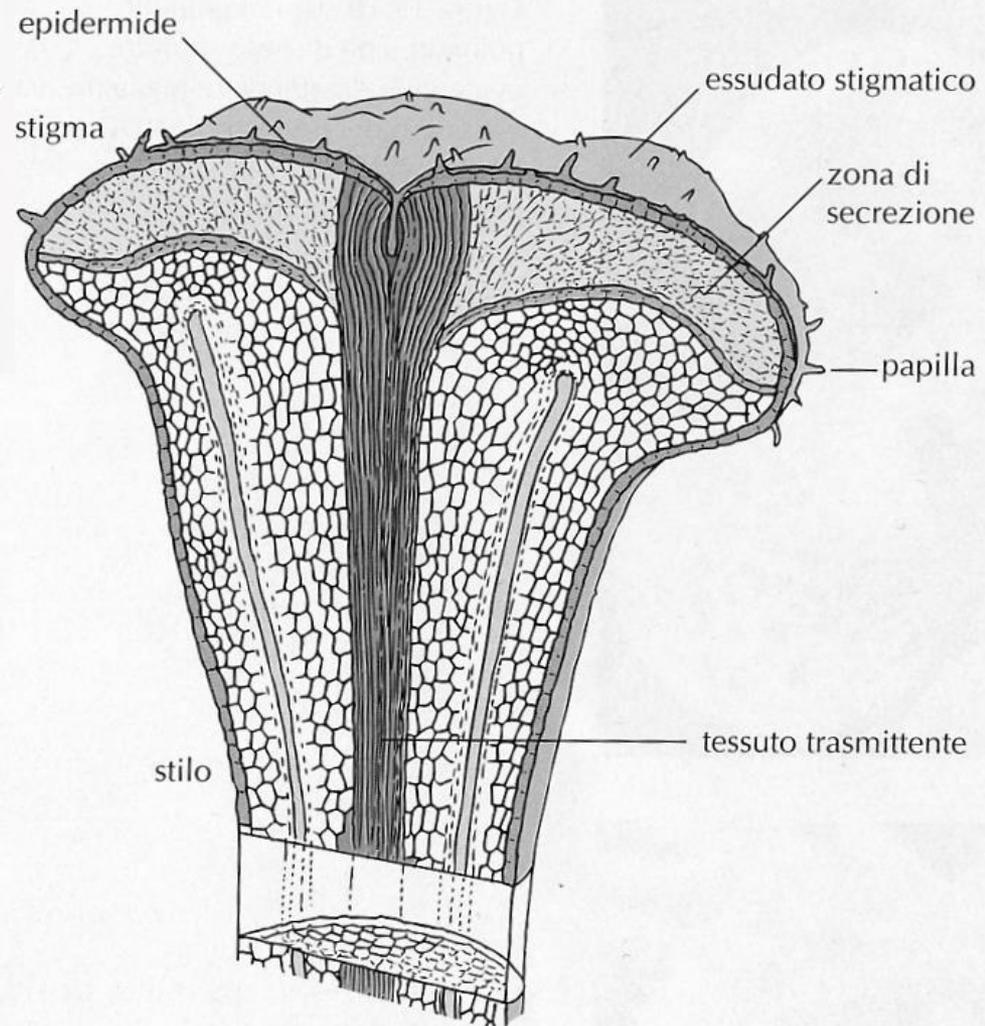
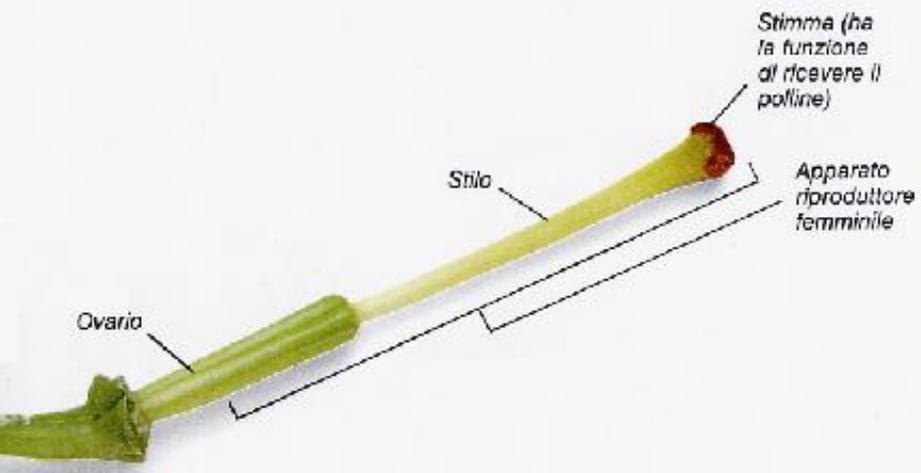


(c)



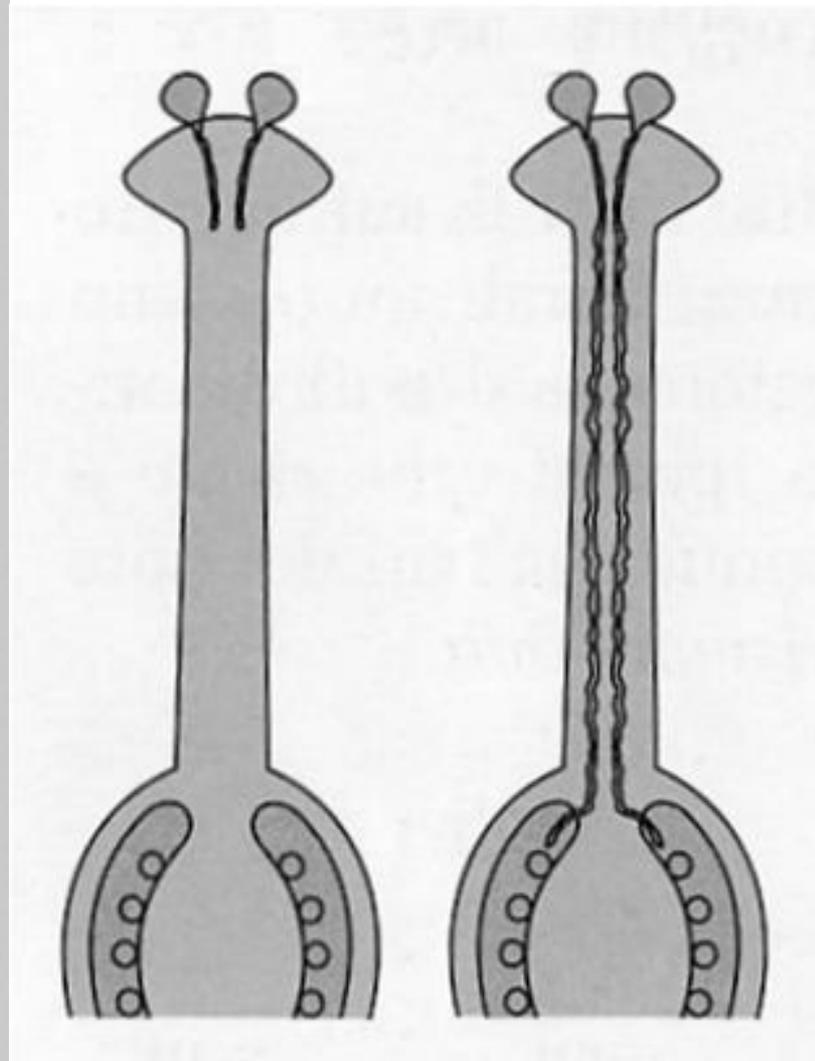
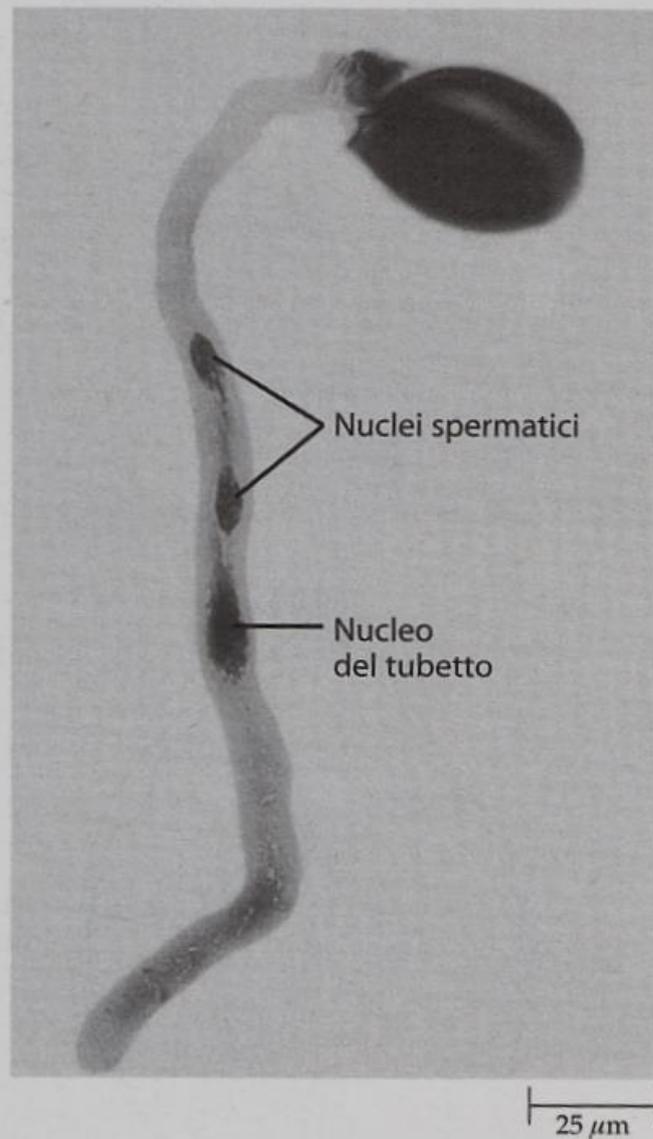
(A) Sezione longitudinale schematica di un ovulo maturo di angiosperma contenente il gametofito femminile (sacco embrionale); (B) schema ingrandito di sacco embrionale.





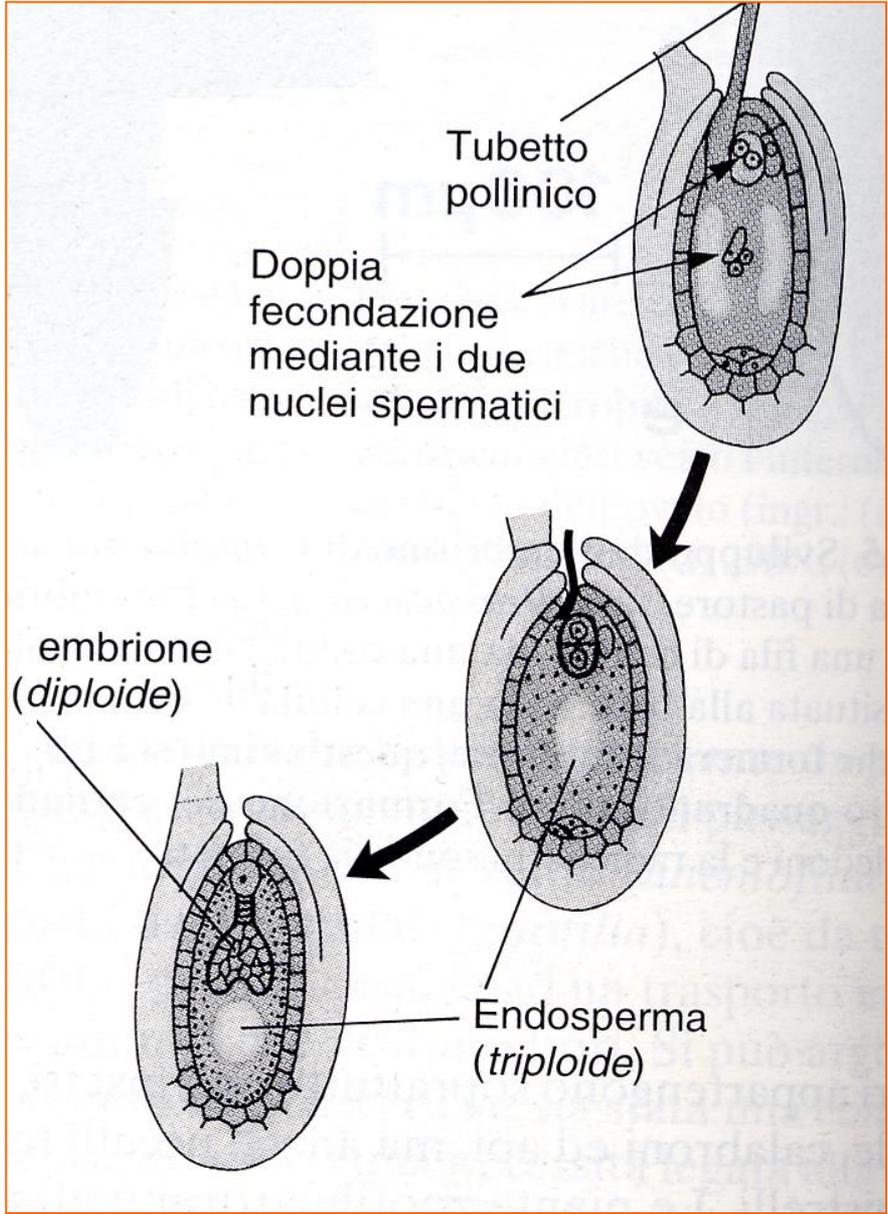
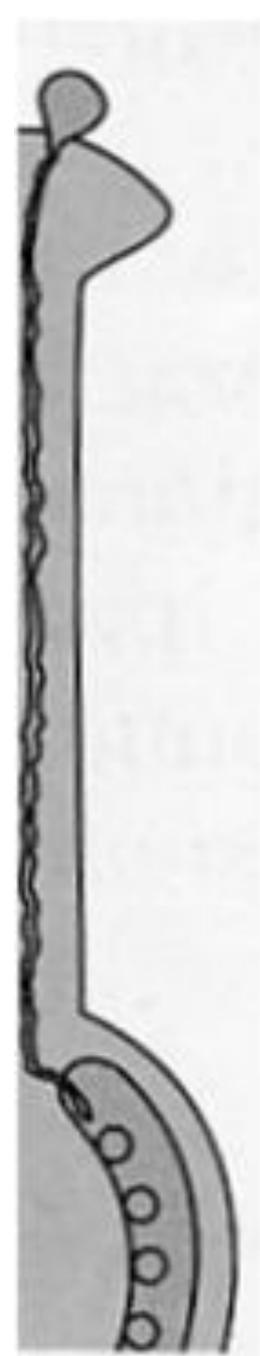
Porzione superiore del pistillo (schematico). Lo stigma è ricoperto da papille e da essudato; sotto lo stigma è visibile lo stilo con il tessuto trasmittente stilare.





Gametofito maschile maturo di *Polygonatum*, o Sigillo di Re Salomone. I nuclei spermatici e il nucleo del tubetto sono visibili all'interno del tubetto pollinico.





Ecco arrivato il momento dello scandalo...

Arriva la **doppia fecondazione**

Nelle Angiosperme il tessuto di riserva deriva dalla fecondazione della cellula di fusione (derivante dalla fusione dei due "nuclei polari") da parte della seconda cellula spermatica, ed è quindi **TRIPLOIDE**, spesso con aberrazioni cromosomiche.

Esso è chiamato **ENDOSPERMA SECONDARIO** per differenziarlo dall'endosperma primario delle Gimnosperme. Al contrario di quest'ultimo, esso si forma solo in concomitanza con la formazione dello zigote.

In molte piante l'endosperma secondario viene in seguito riassorbito, e la funzione di riserva viene assunta da altri tessuti. Il caso più frequente vede lo sviluppo di parti specifiche dello stesso embrione, ad esempio nelle leguminose ciò che costituisce la riserva di un seme (e che noi mangiamo) sono le due foglie cotiledonari trasformate in organi di riserva.

Nel 30% delle Angiosperme (quelle che hanno variazioni sul tema rispetto al ciclo "classico", c. 100.000 specie) hanno gametofiti con numero diverso di cellule [da 4 a 16 (!!!)], e l'endosperma secondario può essere **5n**, **9n**, o anche **15n** (!!!).

Nelle **Gimnosperme** il tessuto di riserva (chiamato ENDOSPERMA PRIMARIO) è APLOIDE, e corrisponde a ciò che rimane del macrogametofito.

Nelle **Angiosperme** il tessuto di riserva (ENDOSPERMA SECONDARIO) si forma con modalità diversa, e in genere è un tessuto triploide, che si forma in seguito alla fecondazione, e quindi NON è parte del macrogametofito, che è estremamente ridotto.

EVOLUZIONE DEL SEME

- comparsa di spore di due tipi ("eterosporia");
- riduzione progressiva del numero di spore nel macrosporangio, fino ad una unica macrospora;
- sviluppo del macrogametofito dentro la parete della macrospora;
- ritenzione della macrospora all'interno del macrosporangio; avvolgimento dello sporangio in un sistema di tegumenti (l'ovulo sarà ricoperto da due tegumenti);
- riduzione progressiva del numero di archegoni (se più archegoni sono presenti, la fecondazione di una cellula-uovo fa regredire gli altri archegoni).