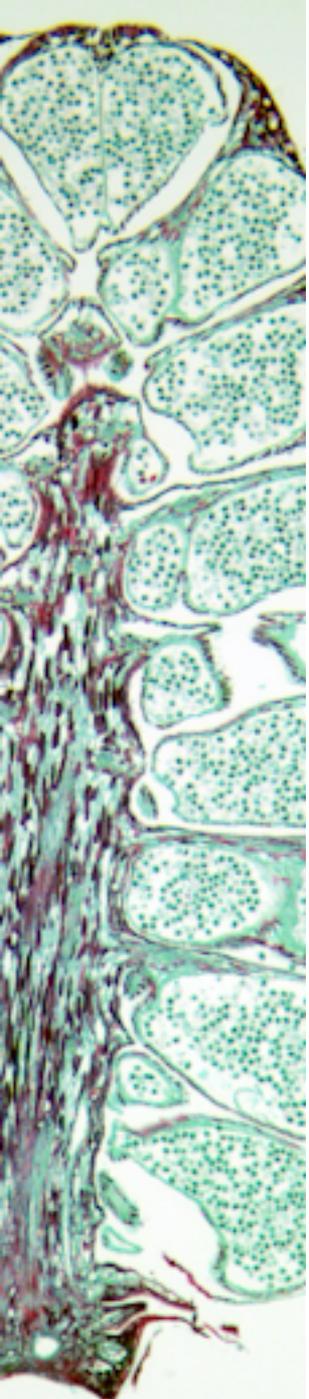


I cicli metagenetici

D = Diploid

H = Haploid





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.

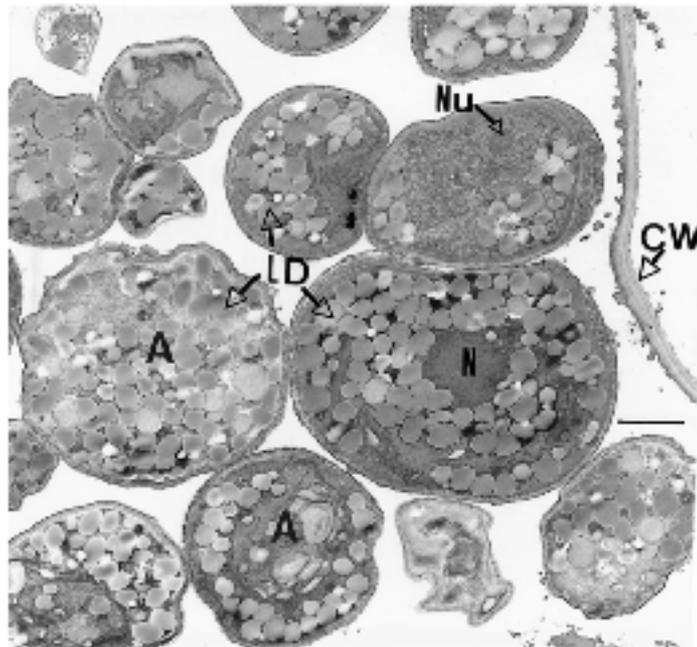
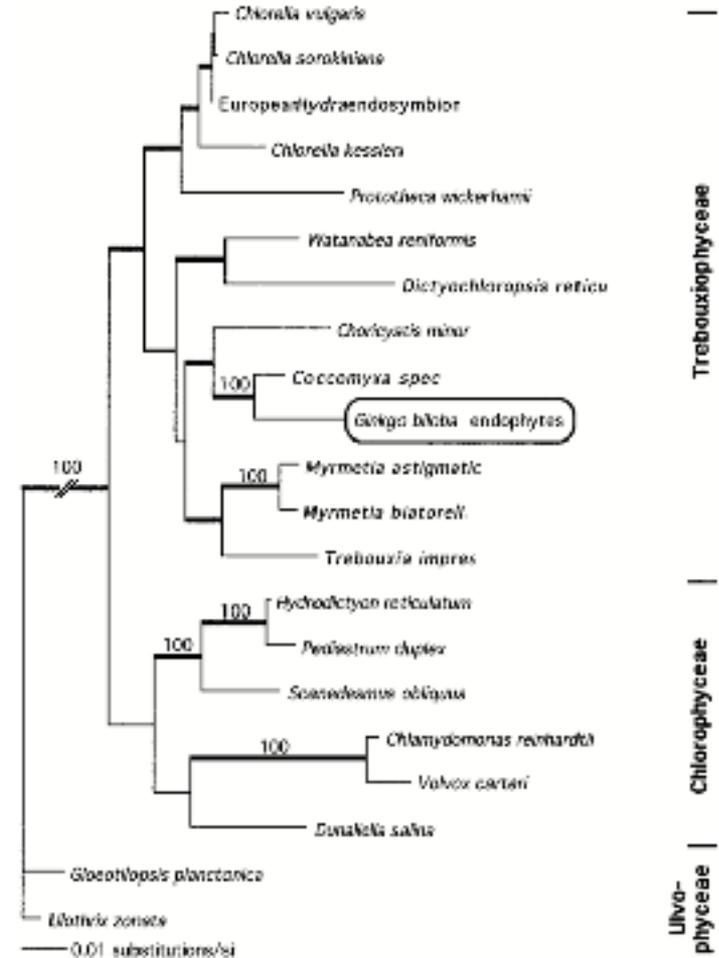
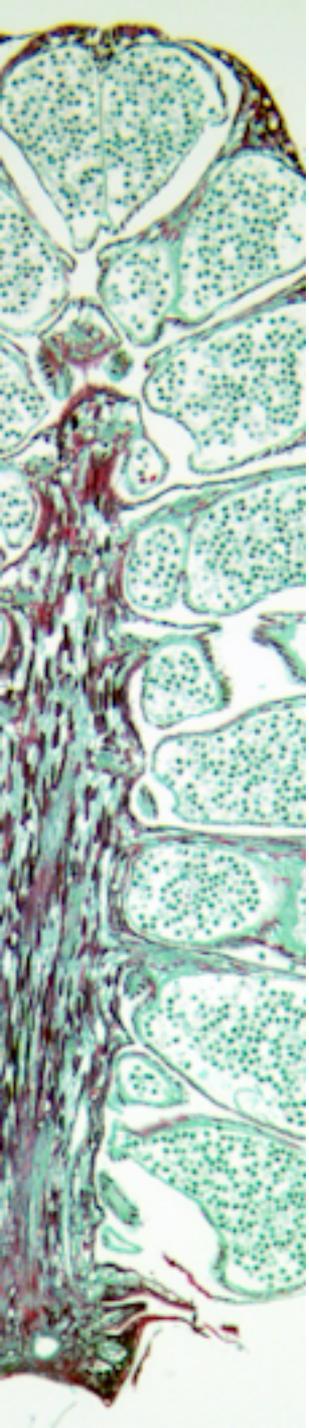


Fig. 6. Internal proliferation of algae. Several algae (A) with a large number of lipid droplets (LD) were observed in a necrotic host cell (note its cell wall [CW]) belonging to a primary 3-mo-old cotyledon culture of *G. biloba*. One alga displays a compact nucleolus (Nu). Scale bar = 2 μ m.



Phylum Gnetophyta

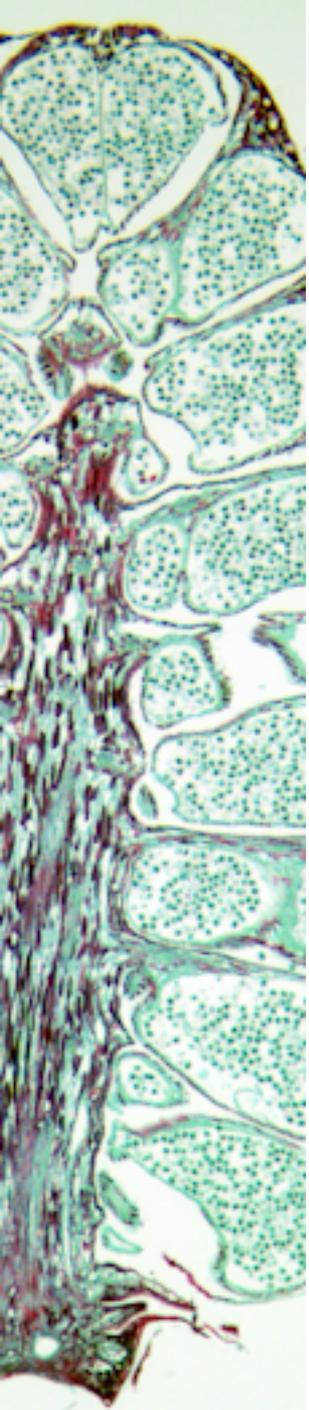


Comprende tre generi viventi, e circa 75 specie: *Gnetum*, *Ephedra* e *Welwitschia*.

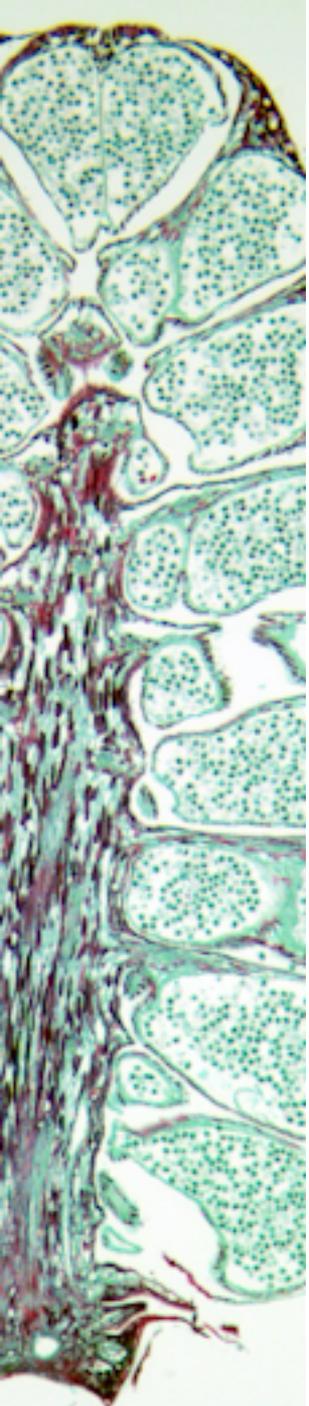
Gnetum (circa 35 specie) è un genere tropicale che comprende alberi e arbusti rampicanti con grandi foglie coriacee che ricordano da vicino quelle delle angiosperme eudicotiledoni.

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 articolati le fanno assomigliare agli equiseti. La maggior parte delle specie di vive in regioni aride o desertiche.

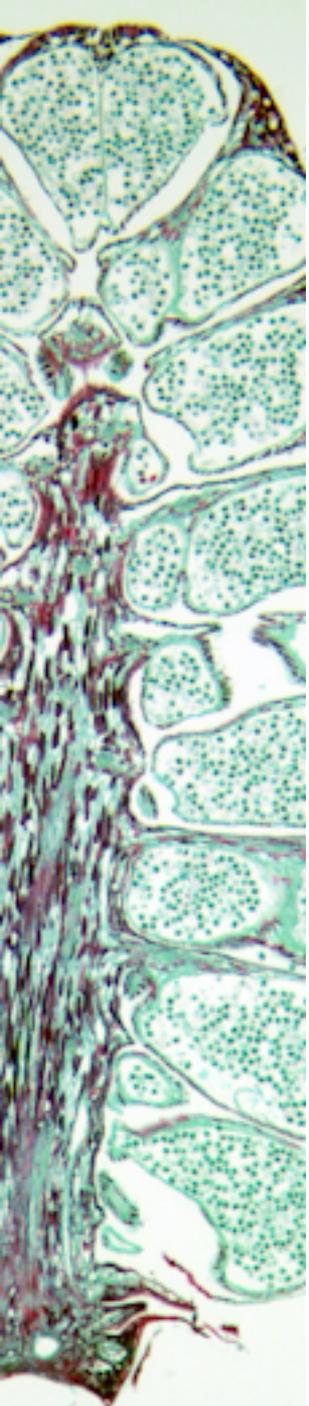
Welwitschia (con una sola specie, *Welwitschia mirabilis*) è probabilmente la pianta vascolare più bizzarra. La maggior parte della pianta è sepolta nel terreno sabbioso. La parte esposta è costituita da un massiccio disco legnoso e concavo, che in genere produce solo due foglie a forma nastriforme, 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 sud-occidentale, in Angola, Namibia e Sudafrica.



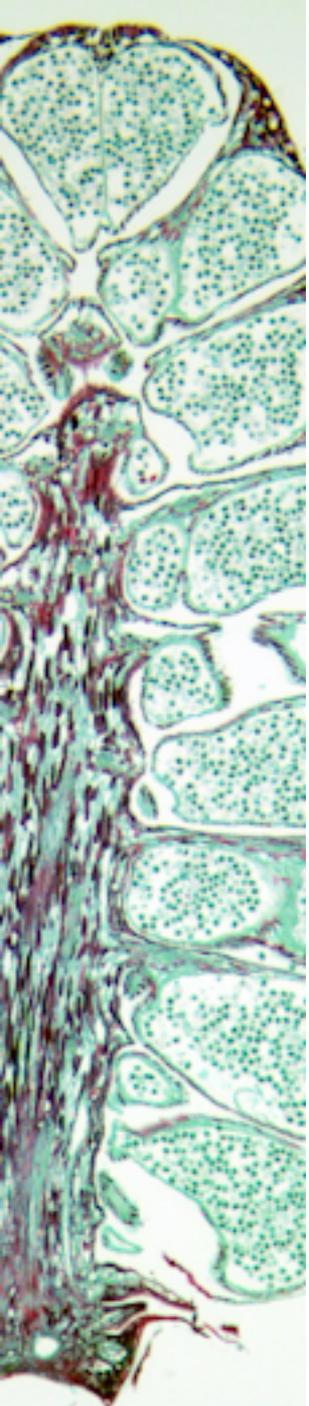
Gnetum gnemon L.



Ephedra distachya L. subsp. *distachya*



Welwitschia mirabilis
Hook.f.



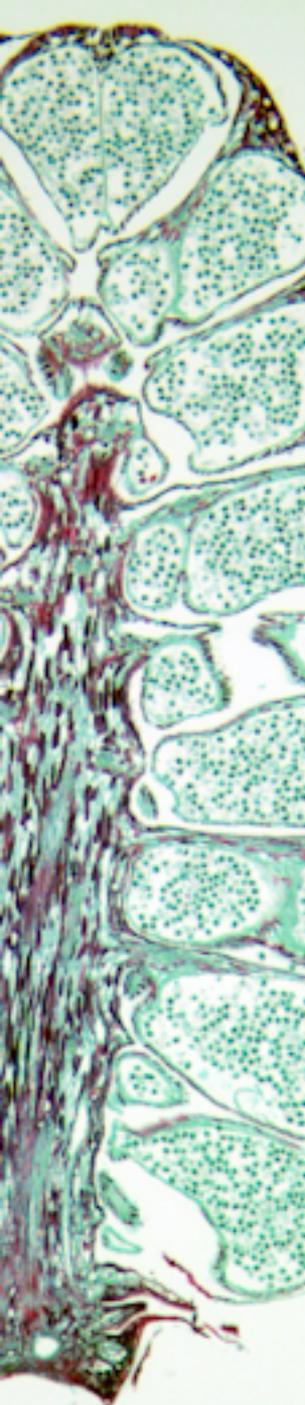
Sebbene i generi del phylum siano chiaramente correlati tra loro, e formino un gruppo monofiletico, con *Ephedra* basale, hanno caratteristiche molto diverse, che assomigliano spesso a quelle delle angiosperme.

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.

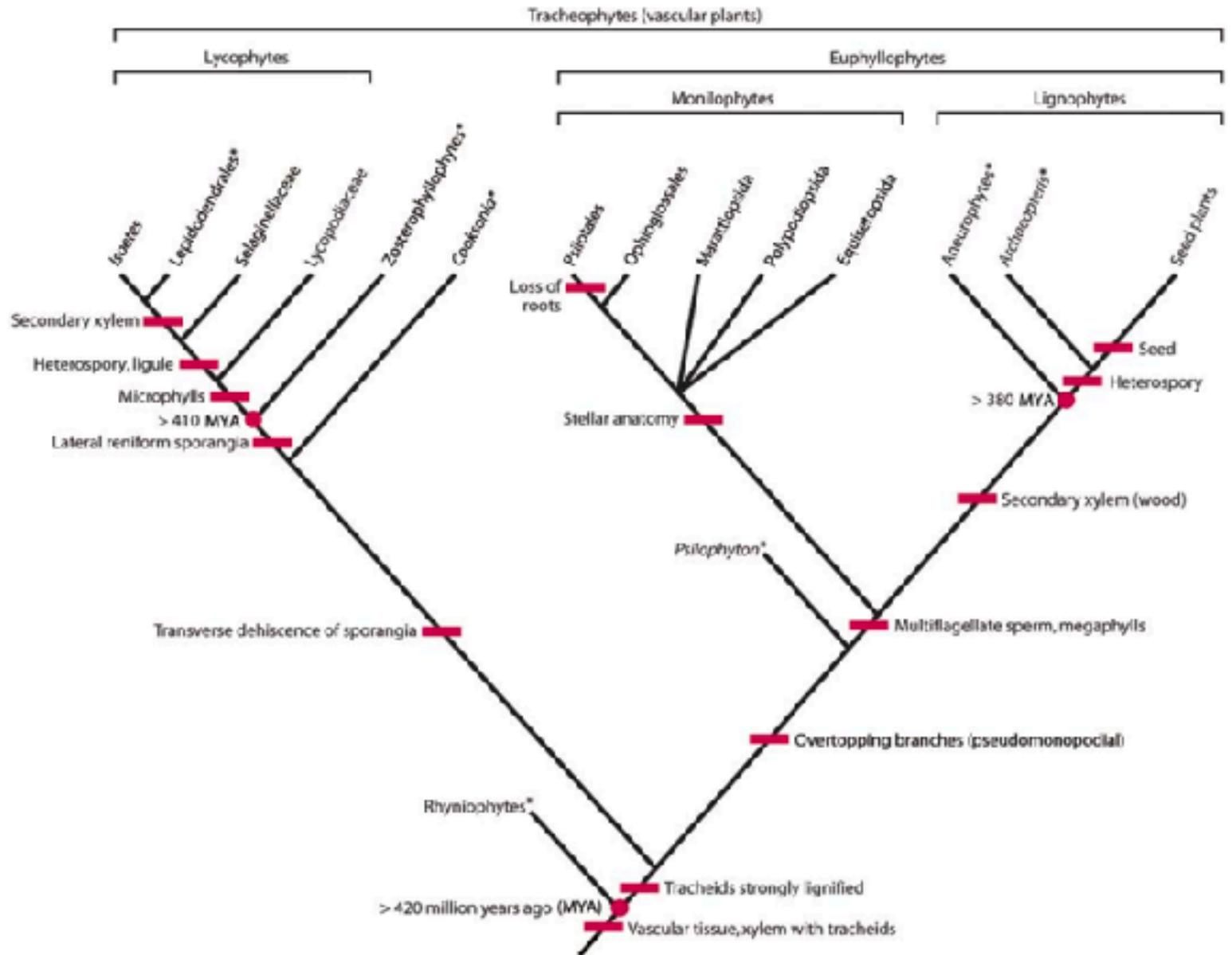
Anche in *Gnetum* ogni tubetto di polline contiene una cellula spermatica binucleata. Ciascuno dei due nuclei si fonde con un nucleo femminile separato e indifferenziato all'interno del megagametofito. A differenza delle angiosperme, però, questi eventi non producono un endosperma secondario, ma un altro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



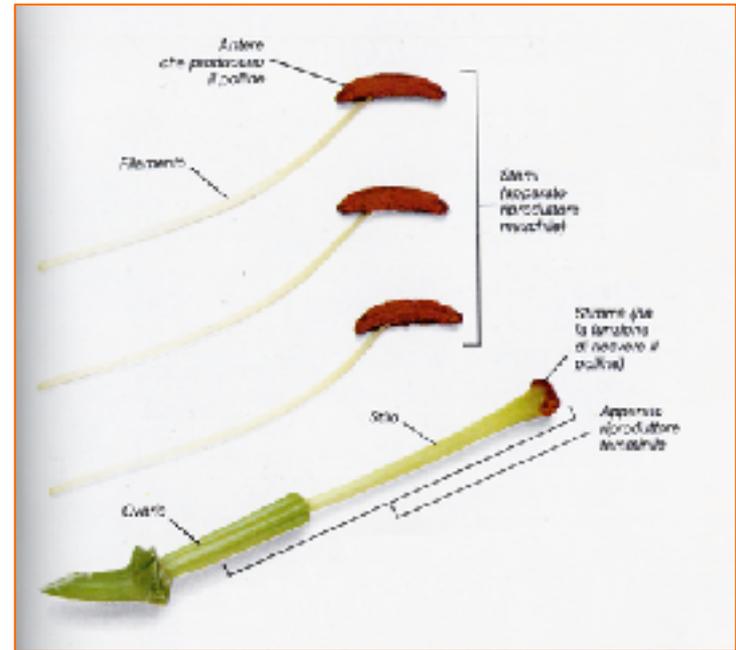
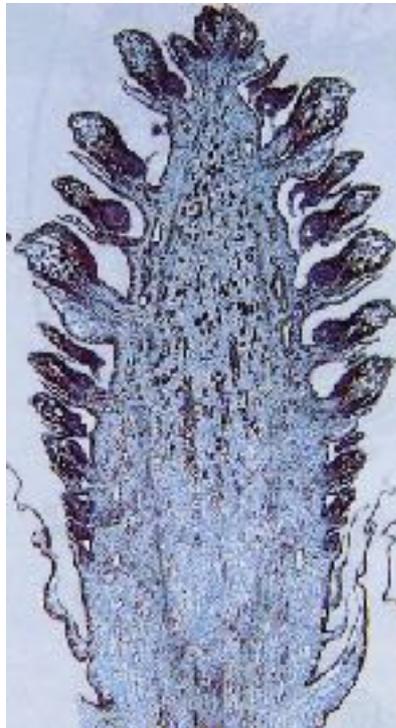
Spermatofite

Gimnosperme

“a seme nudo”

Angiosperme

“a seme protetto”

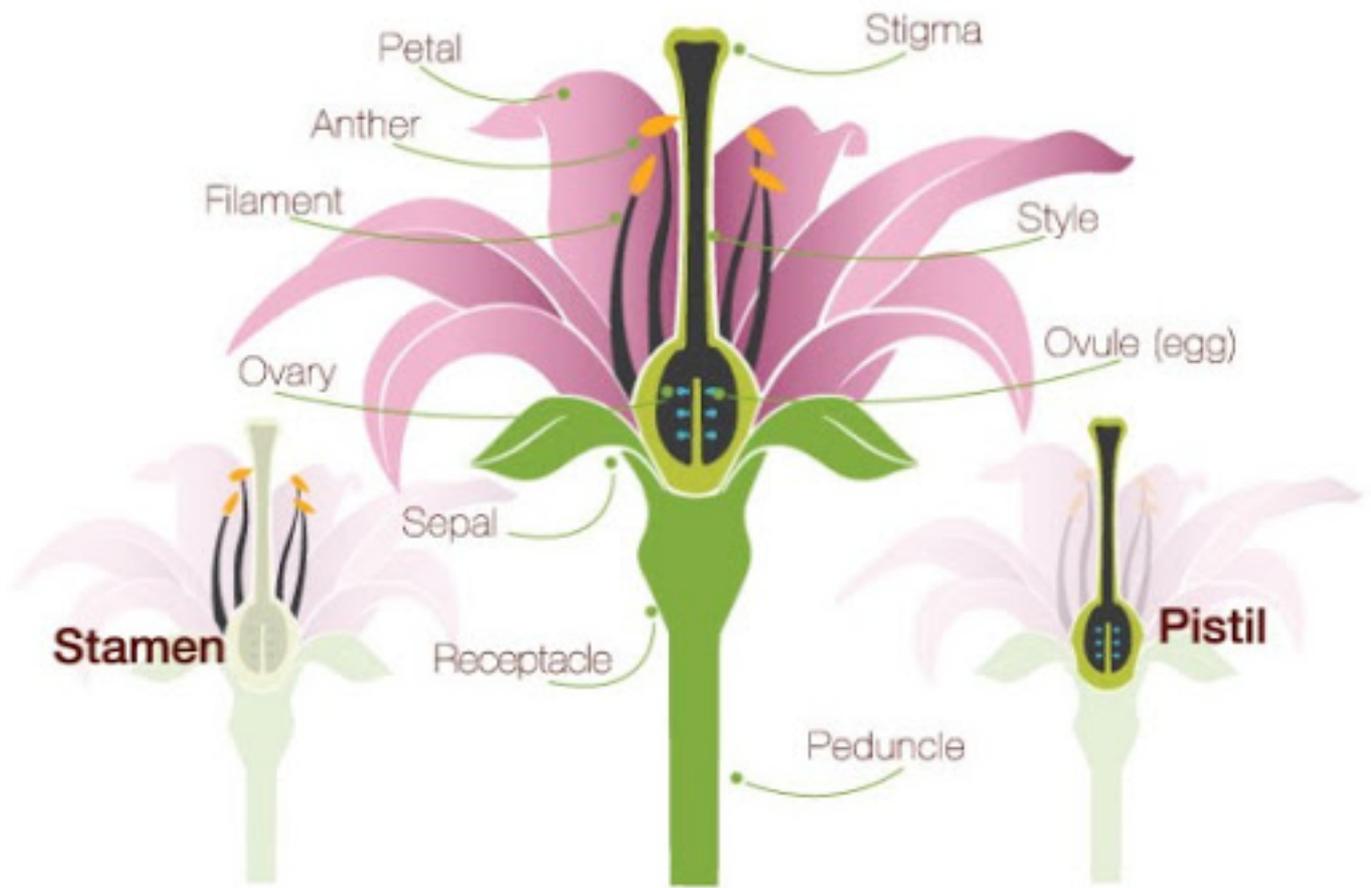




Nel ciclo metagenetico delle **Angiosperme** si osservano:

- 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 **sporangji**, oltre a una o più serie di macrofilli modificati che spesso hanno perso la funzione fotosintetica (**sepalj** e **petali**, o **tepali**).

I termini **sepalj** 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, sepalì e tepali non sono sporofilli, ma stami e carpelli sì. 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)

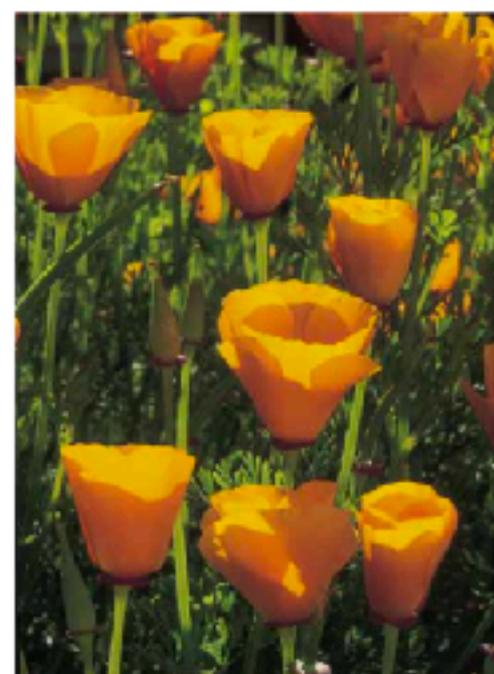
19-3 Monocots (a) The sepals and petals of the iris flower are similar in color. Extensively used as an ornamental in gardens and as cut flowers, the iris belongs to the family Iridaceae. (b) Flowers and fruits of the banana plant (*Musa × paradisiaca*). The banana flower has an inferior ovary, and the 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

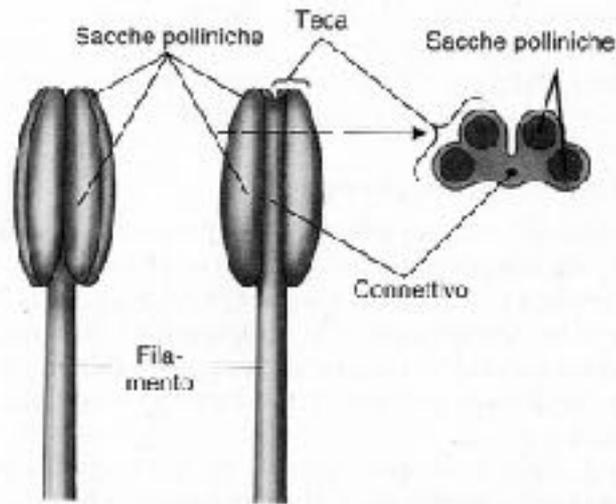
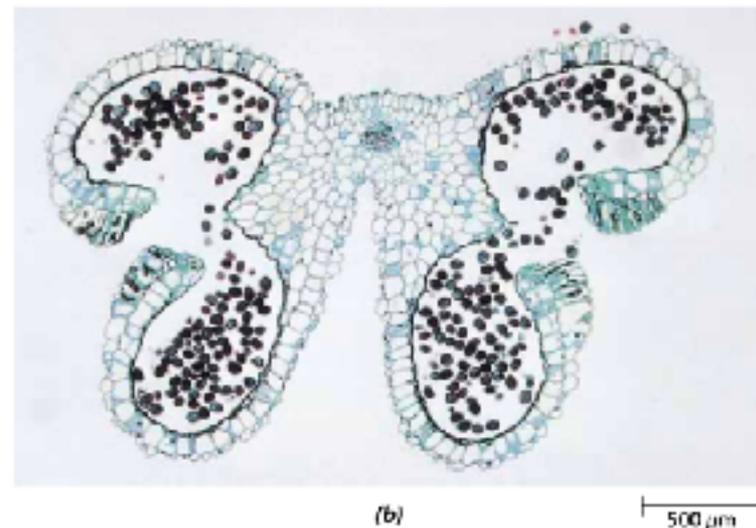
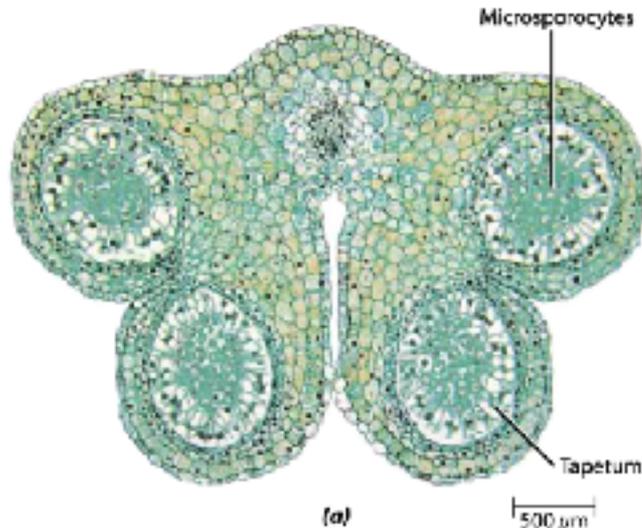


Figura 19.11 Stame (microsporofillo, sperofillo maschile) delle angiosperme.



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.

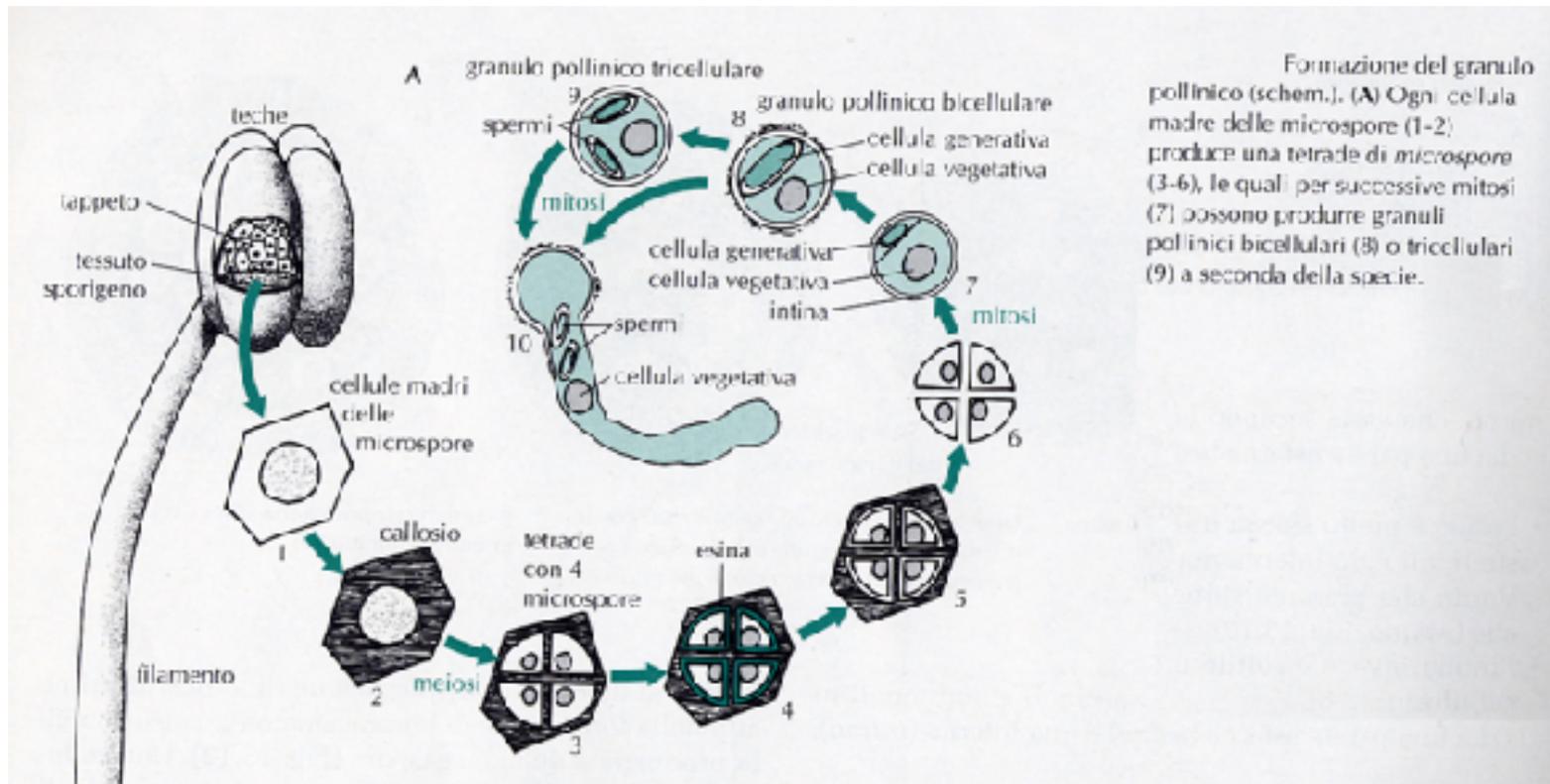
L'**ANDROCEO** è costituito dagli **STAMI**, che portano le antere, contenenti le sacche polliniche, nelle quali si sviluppano i granuli di polline





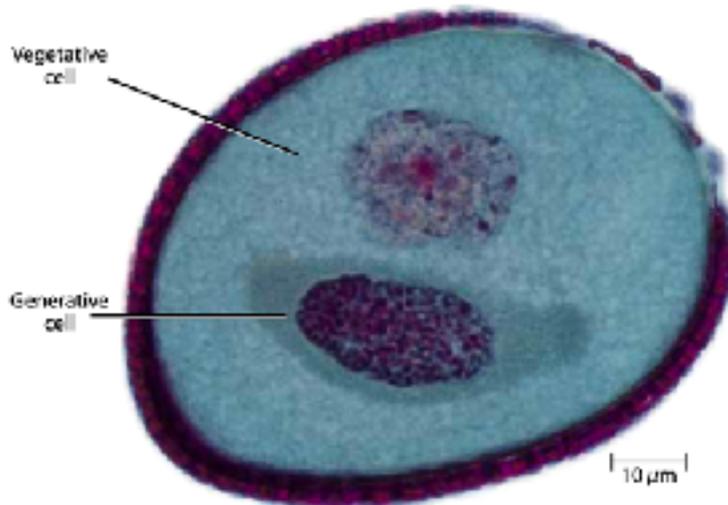
Lo strato più interno di cellule che circonda il **tessuto sporigeno** è il **tappeto**, che ha lo scopo di fornire a questo il nutrimento.

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**.

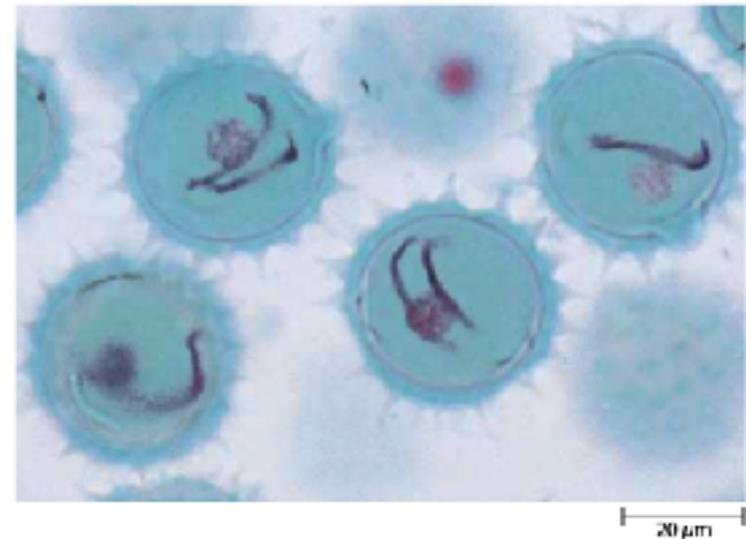


Formazione del granulo pollinico (schem.). (A) Ogni cellula madre delle microspore (1-2) produce una tetrade di microspore (3-6), le quali per successive mitosi (7) possono produrre granuli pollinici bicellulari (8) o tricellulari (9) a seconda della specie.

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. Esso 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)

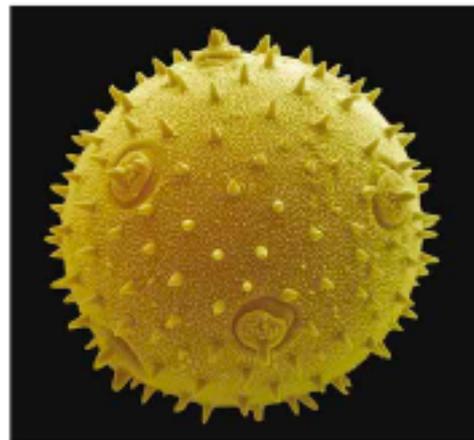


(b)

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

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

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



(c)



(d)



(A)



Magnolia grandiflora (Magnoliaceae)
Monosolcato ($\times 500$)

(B)



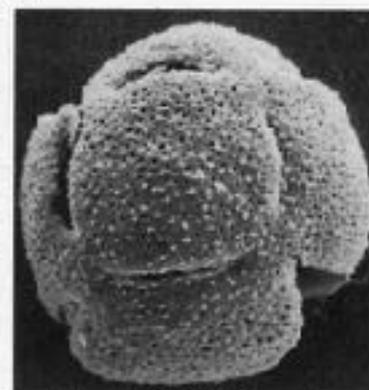
Scaevola glabra (Gooeniacaceae)
Tricolporato ($\times 1050$)

(E)



Chenopodium caluense (Amaranthaceae)
Poliporato ($\times 2800$)

(F)



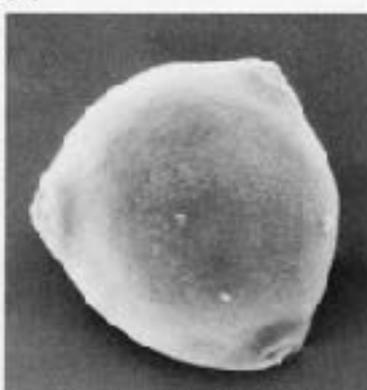
Pereskia grandifolia (Cactaceae)
12 aperture a fessura ($\times 1200$)

(C)



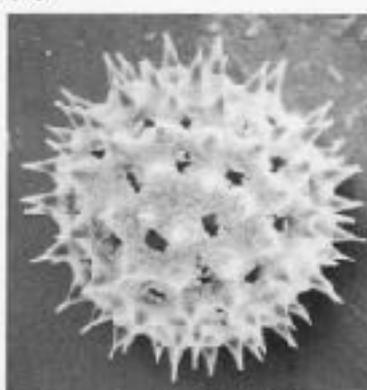
Dryza sativa (Poaceae)
Monoporato ($\times 1400$)

(D)



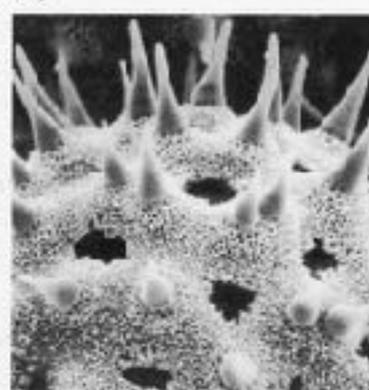
Cucumis sativus (Cucurbitaceae)
Triporato ($\times 700$)

(G)



Ipomoea wolcottiana (Convolvulaceae)
Poliporato ($\times 550$)

(H)



I. wolcottiana superficie spine, pori
germinativi, perforazioni nel tectum
($\times 1500$)

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. Sunnel).



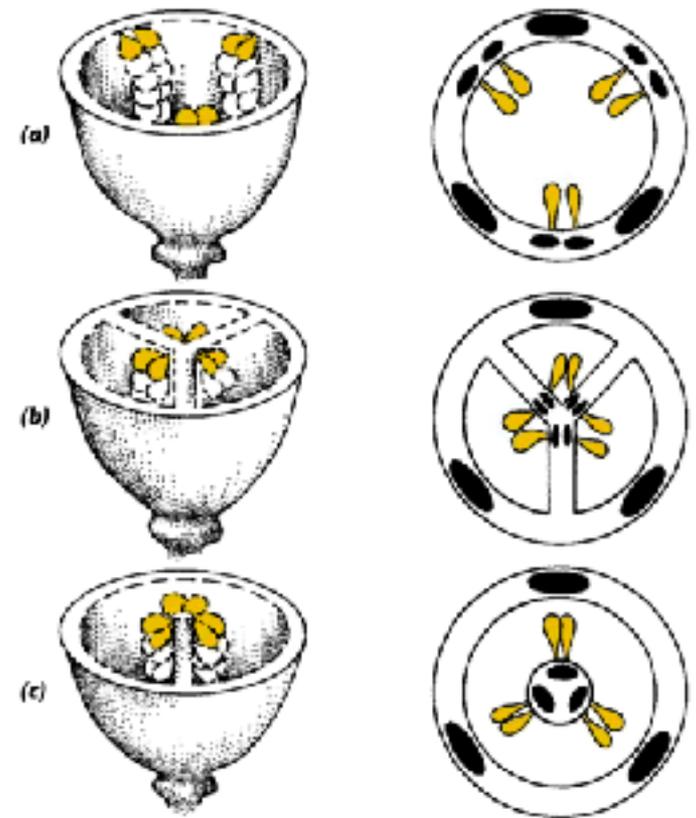
Il gineceo



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 **stimma**, ovvero la porzione superiore all'ovario, che serve a intercettare il polline e incanalarlo verso l'ovulo (o gli ovuli).

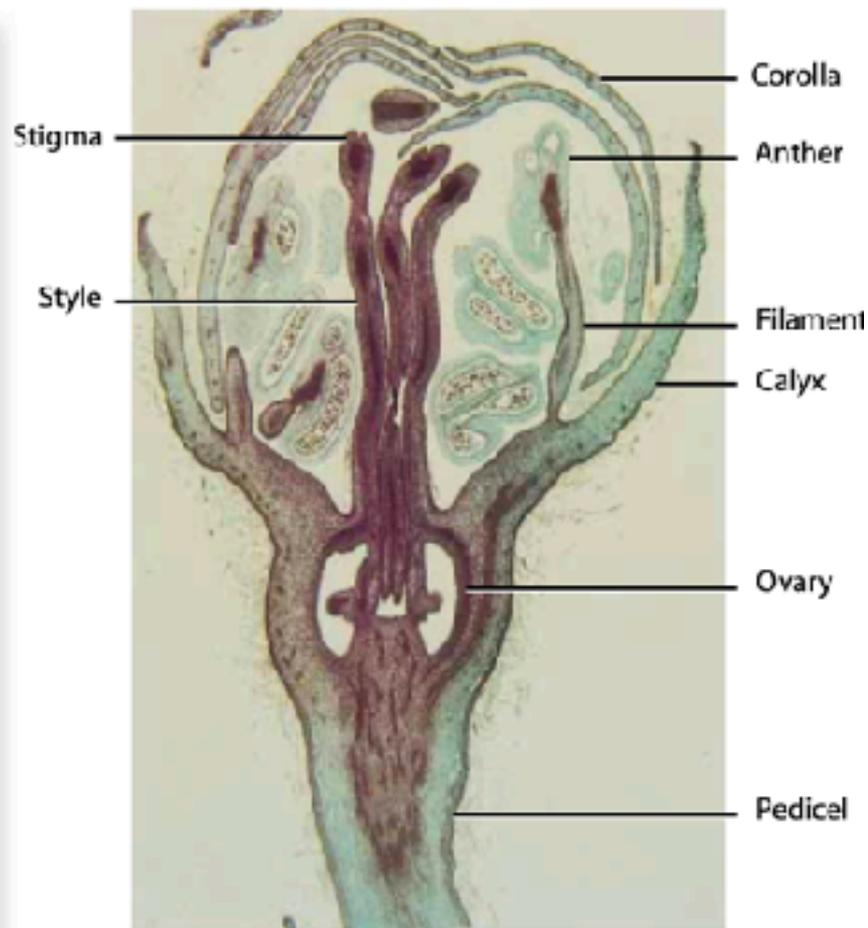
La parte dell'ovario da cui si originano gli ovuli è detta **placenta**. La **placentazione** varia nei diversi gruppi di angiosperme.



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.



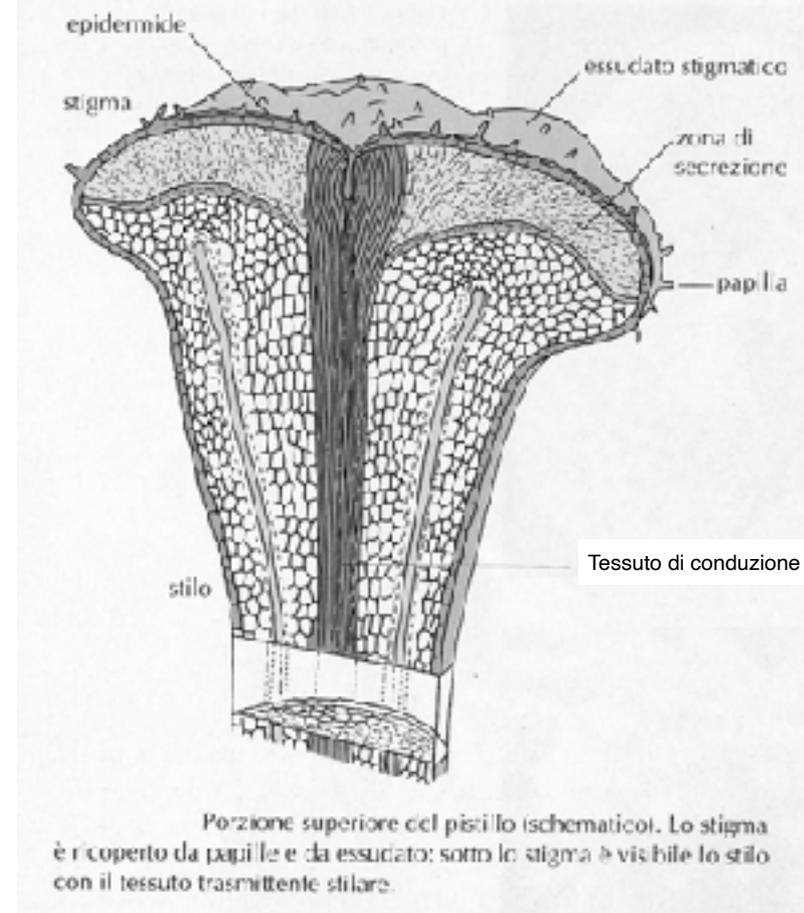
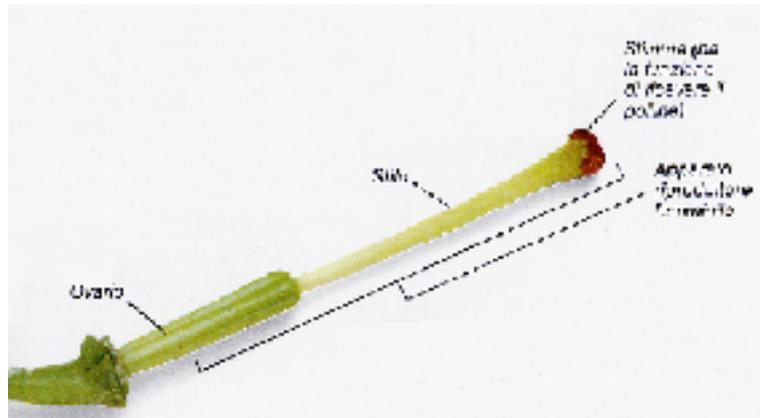
(a)



(b)

1 mm

Fiore di *Malus domestica* e sua sezione





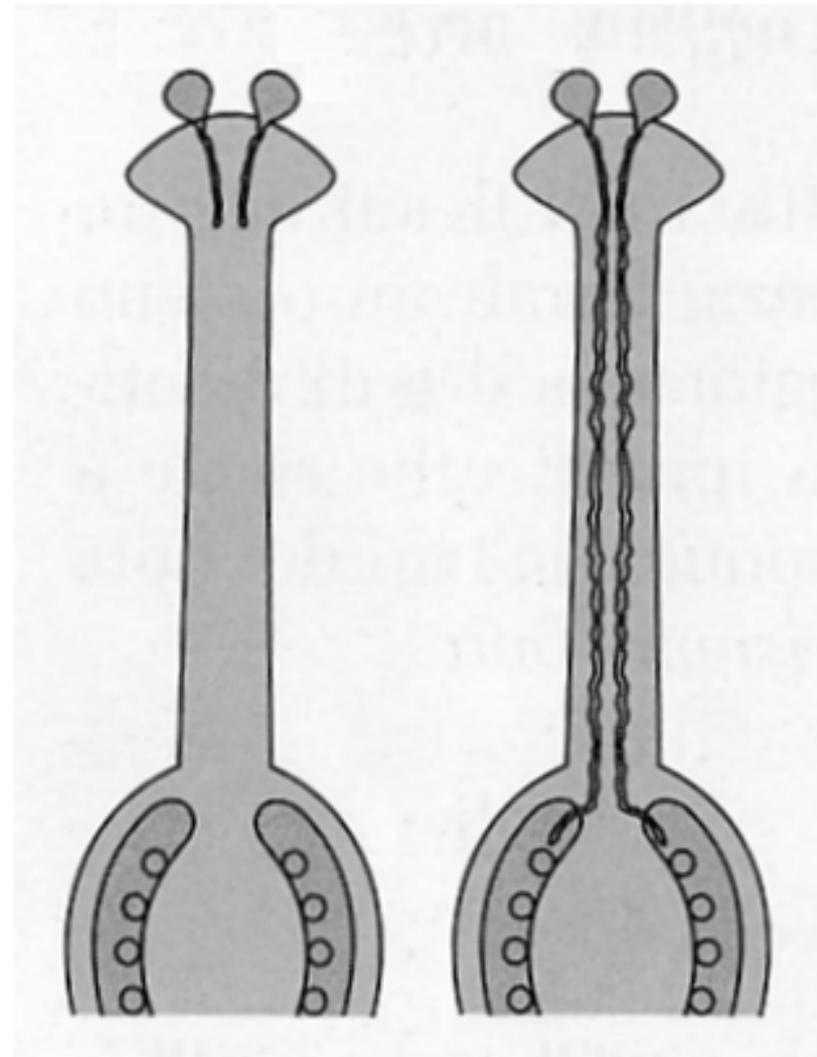
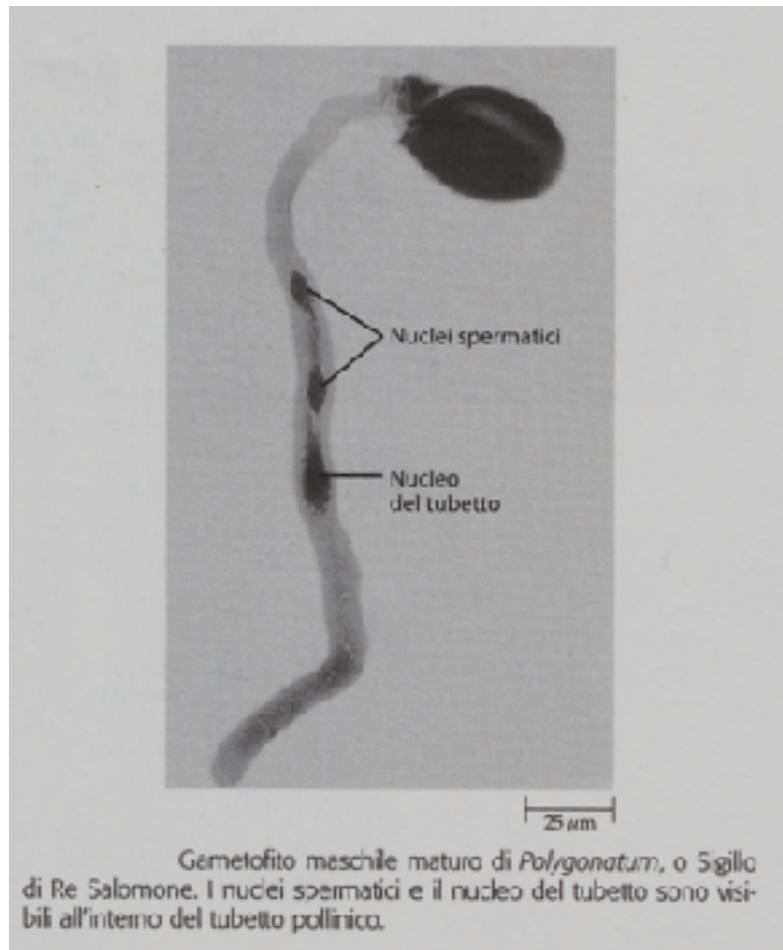
I granuli pollinici possono raggiungere lo stigma in vari modi.

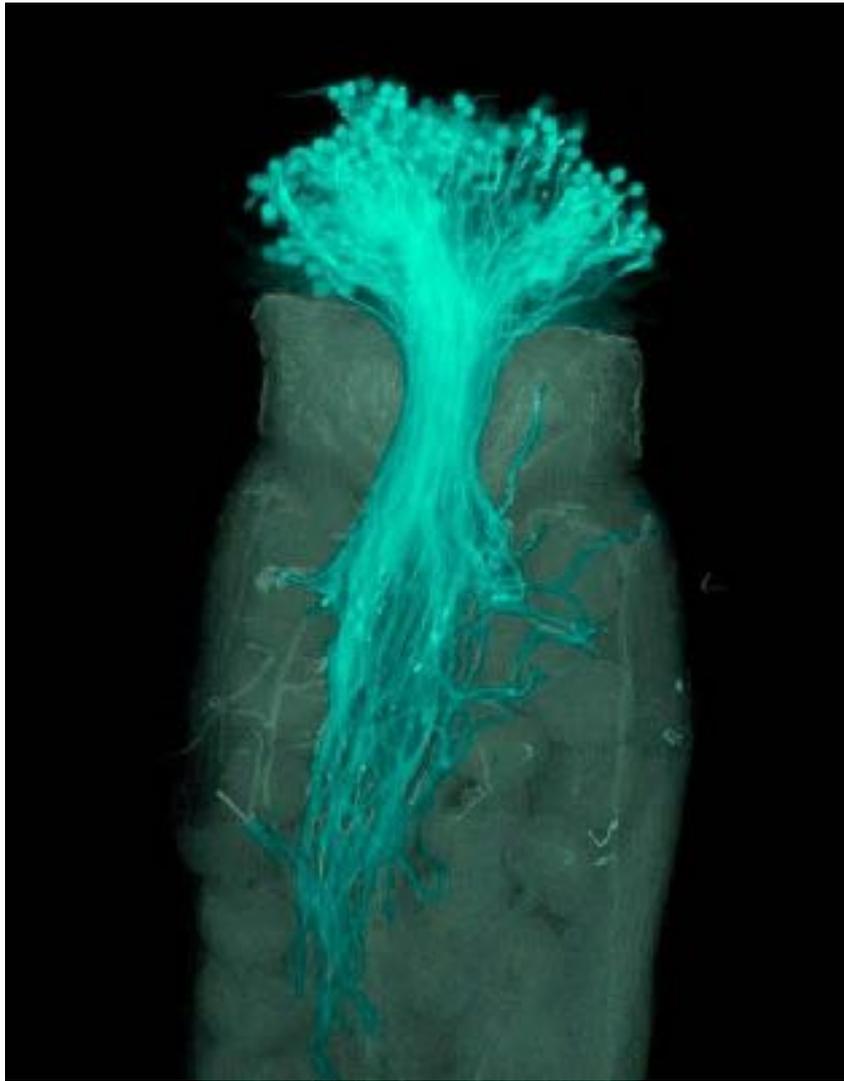
Lo stigma e lo stilo sono modificati sia morfologicamente che fisiologicamente per facilitare la germinazione del granello di polline e lo sviluppo del tubetto pollinico.

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

I tubetti pollinici si sviluppano 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 gruppi 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.







Rispetto a quelli delle ginnosperme, i tubetti pollinici della maggior parte delle angiosperme hanno distanze considerevolmente maggiori da percorrere dallo stigma all'ovulo.

Per questo, l'evoluzione ha garantito alle angiosperme tassi di crescita circa 1000 volte superiori a quelli della maggior parte delle ginnosperme.

Le pareti dei tubetti pollinici delle angiosperme hanno sviluppato una punta che si estende rapidamente e una parete laterale rinforzata composta da callosio (un polisaccaride costituito da catene di residui di glucosio disposti a spirale). Il callosio rinforza il tubetto e fornisce resistenza allo stiramento. Inoltre, man mano che crescono, molti tubetti pollinici depositano "tappi" di callosio che sigillano e separano le porzioni più vecchie del tubetto dalla porzione apicale contenente i gameti. Questo permette di mantenere il turgore nella porzione apicale dei tubetti pollinici, consentendo loro di raggiungere distanze maggiori.

Il tubetto pollinico sembra essere guidato attraverso lo stilo dalle cellule del tessuto di conduzione. Invece, dopo che è arrivato all'ovario, sembra essere guidato da composti chemotattici prodotti all'estremità micropilare dell'ovulo.

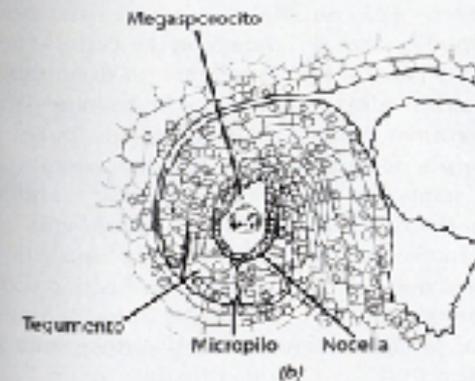
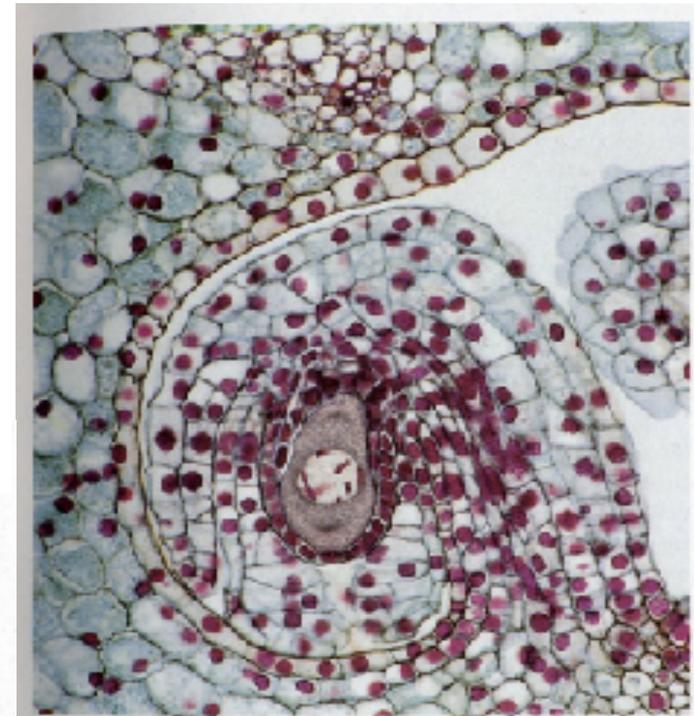
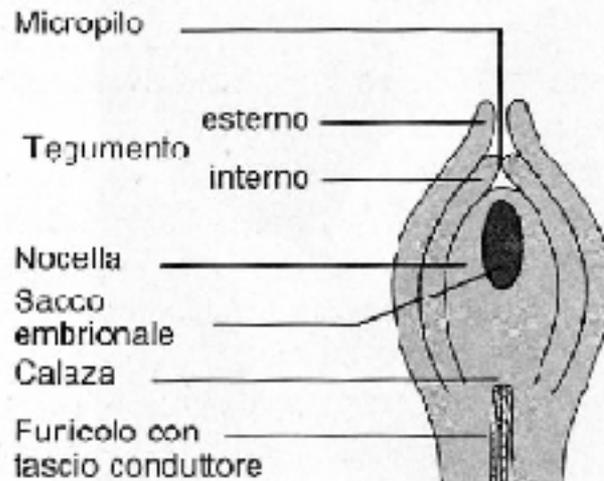
All'interno di ogni ovario possono esserci da uno a molti ovuli. Ogni ovulo, se fecondato, potrà poi diventare un seme.

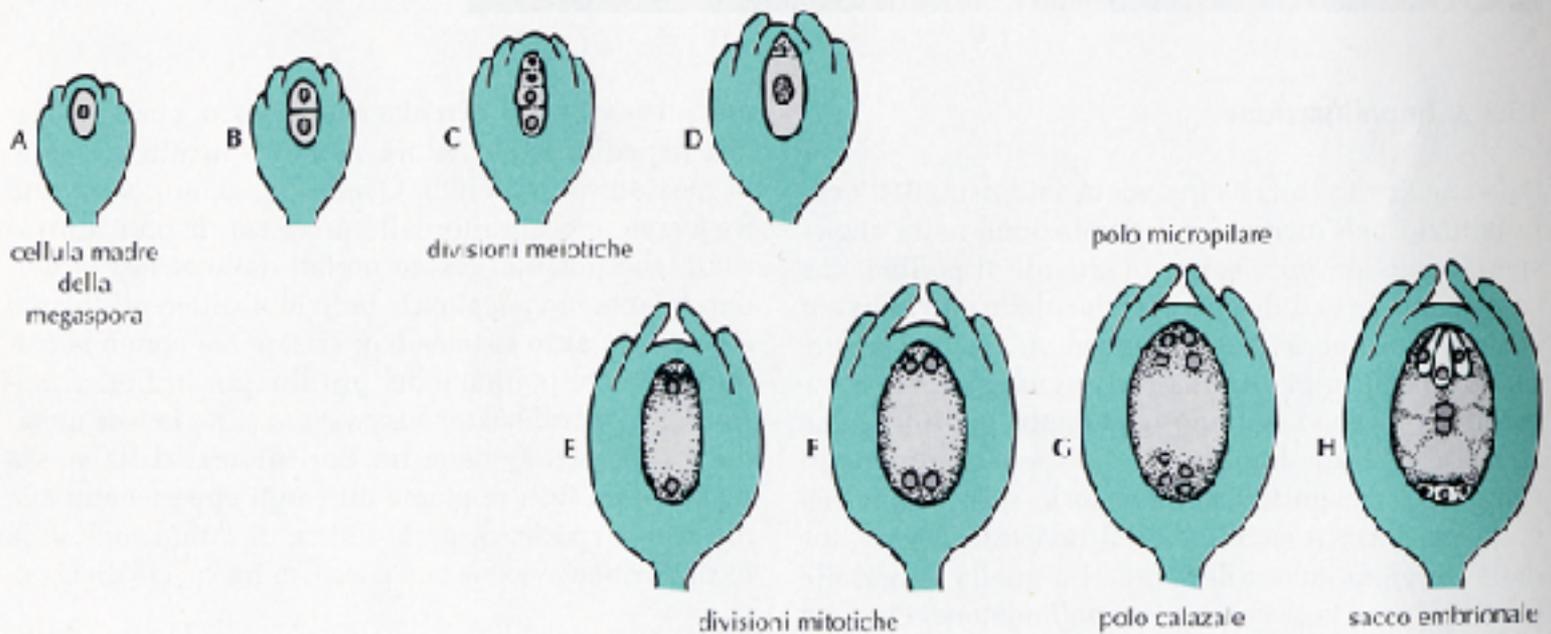




L'ovulo è una struttura complessa, che ospita al suo interno il megasporocito, che darà origine al gametofito femminile.

Questo NON produce archegoni!

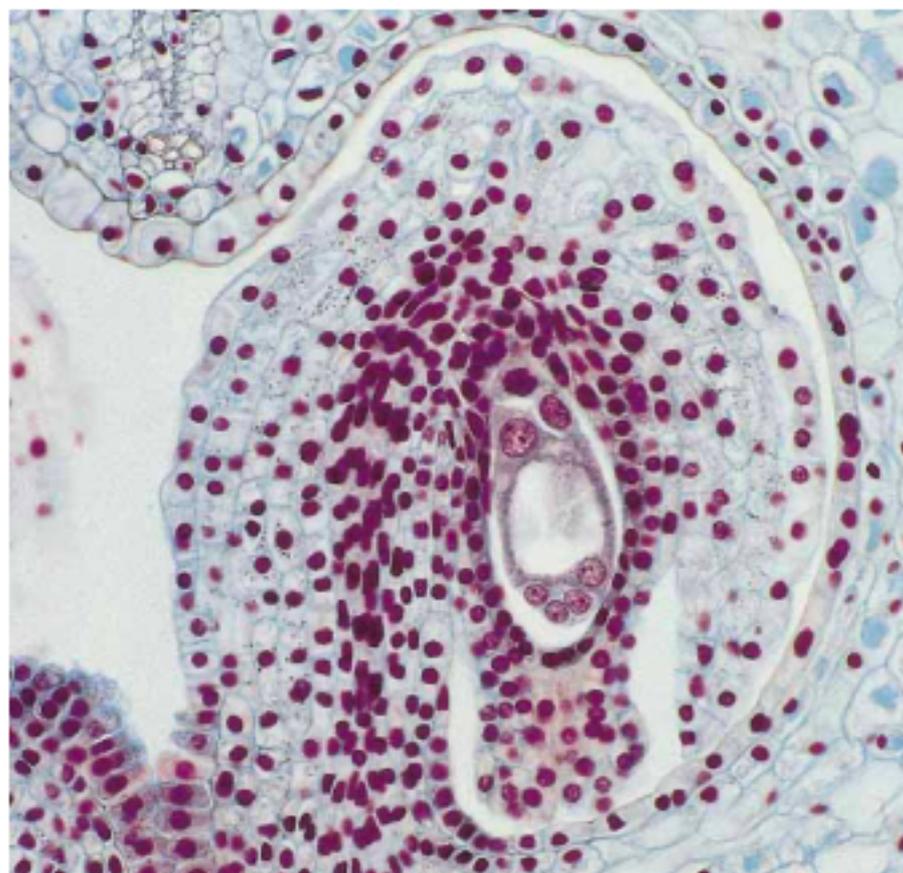




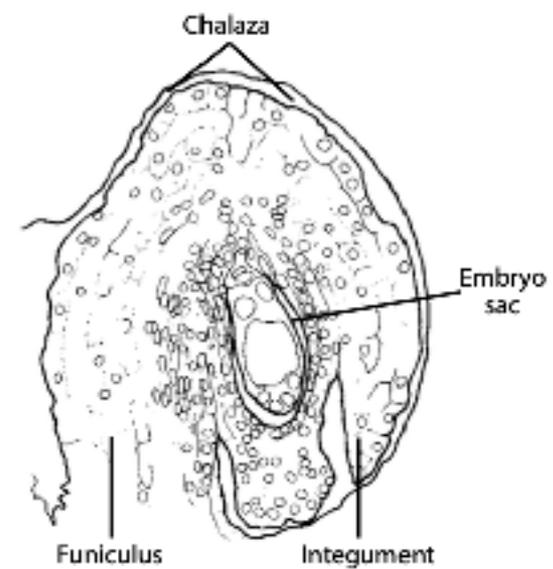
Stadi di sviluppo del gametofito femminile delle piante con fiori. (A) Cellula madre della megaspora (o del sacco embrionale); (B) fase finale della prima divisione meiotica; (C) formazione di una tetrad di meiospore in seguito alla seconda

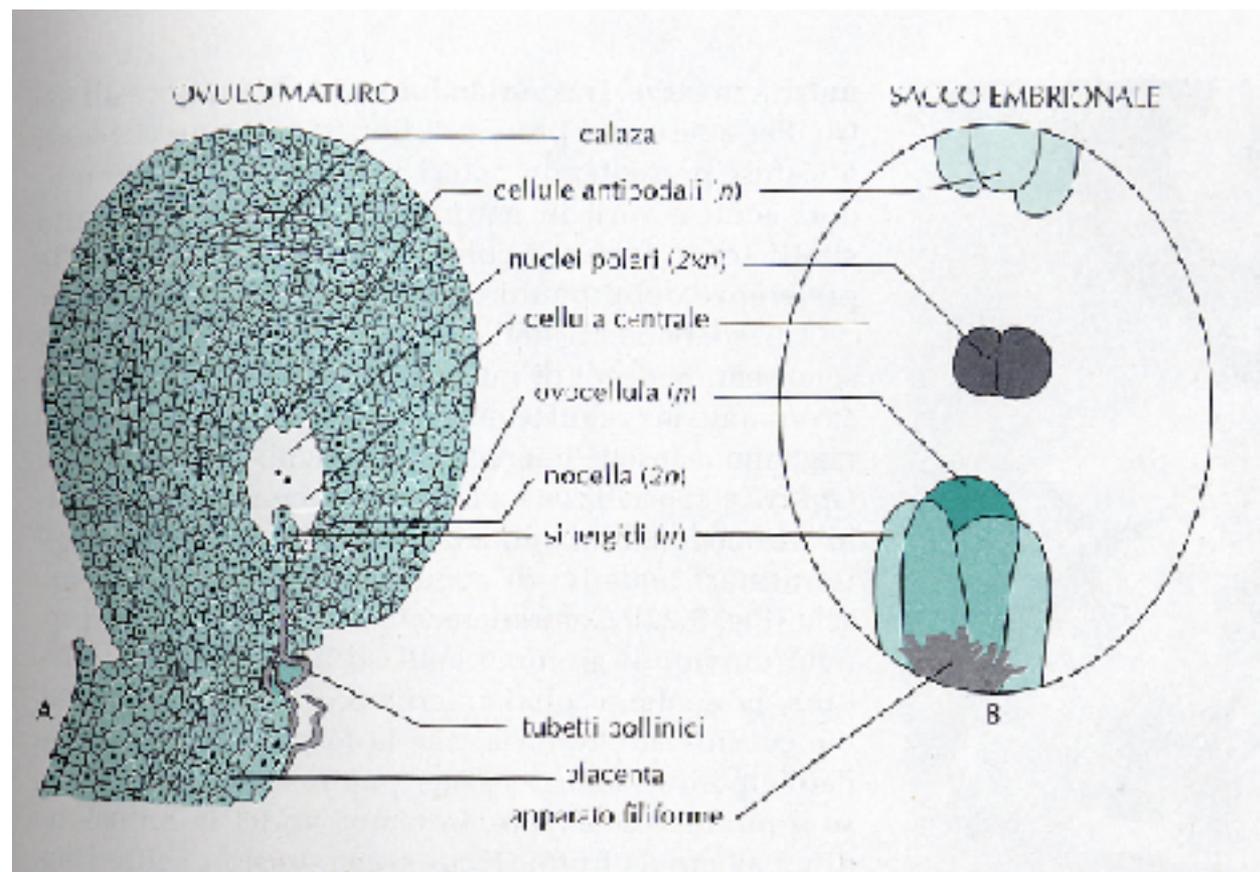
divisione meiotica; (D) sviluppo dell'unica megaspore funzionale e degenerazione delle altre tre; (E-F) successivo sviluppo, tramite mitosi, della megaspore funzionale con formazione di due gruppi di quattro nuclei (G); (H) gametofito femminile maturo (sacco

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.



100 μm





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



Con la deiscenza delle antere i granuli pollinici possono raggiungere gli stimmi (**impollinazione**). I granuli compatibili e vitali assorbono acqua dalle cellule della superficie dello stimma. A seguito di questa idratazione, il granulo pollinico germina, formando il tubetto pollinico. Se la cellula generativa non si è già divisa, lo fa all'interno del tubo pollinico allungato, formando i due spermatozoi. Il granulo di polline germinato, con il suo nucleo vegetativo e due spermatozoi, è il microgametofito maturo.

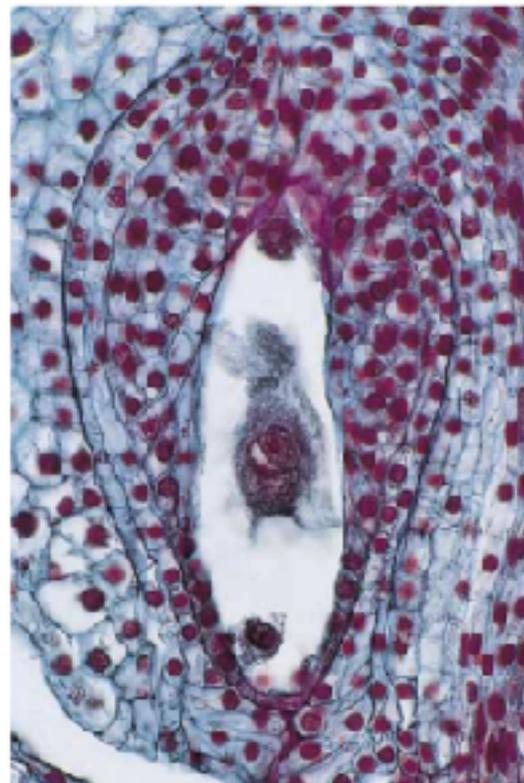
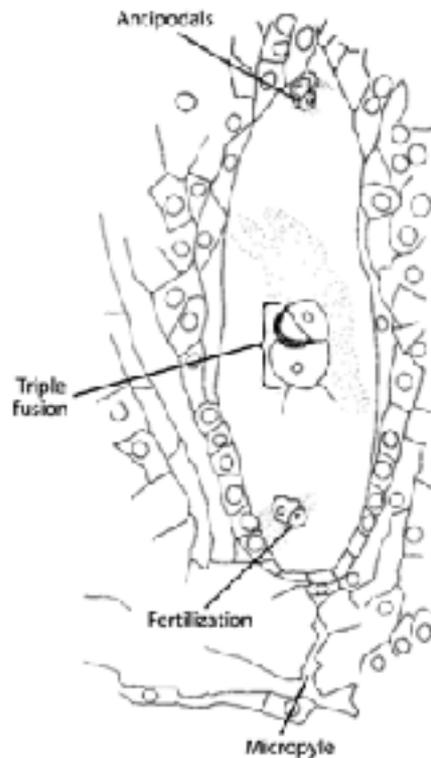
Dopo aver raggiunto un ovulo, il tubetto pollinico entra nel micropilo, trasportando le due cellule spermatiche e il nucleo vegetativo. Le due cellule spermatiche sono fisicamente associate al nucleo vegetativo.

Quando il tubetto pollinico raggiunge la sacca embrionale, entra in una delle sinergidi, che degenera, e scarica il suo contenuto nella sinergide degenerata. Durante il processo degenerativo, si formano aggregazioni di actina vicino alle cellule dello sperma. Queste si estendono fino alla cellula uovo e alle cellule polari.



Alla fine, un nucleo spermatico si unisce al nucleo della cellula uovo, l'altro ai nuclei delle cellule polari.

Il coinvolgimento di entrambe le cellule spermatiche - l'unione di una con l'uovo e l'altra con i nuclei polari - è chiamato **doppia fecondazione**. La doppia fecondazione, che porta alla formazione di un embrione e di un endosperma, è una caratteristica distintiva delle angiosperme.



19-23 **Double fertilization** Union of sperm and egg nuclei can be seen in the lower half of this micrograph of *Lilium*. Triple fusion of the other sperm nucleus and the two polar nuclei has taken place above. The three cells known as the antipodals can be seen at the chalazal end of the embryo sac, opposite the micropyle.

50 µm

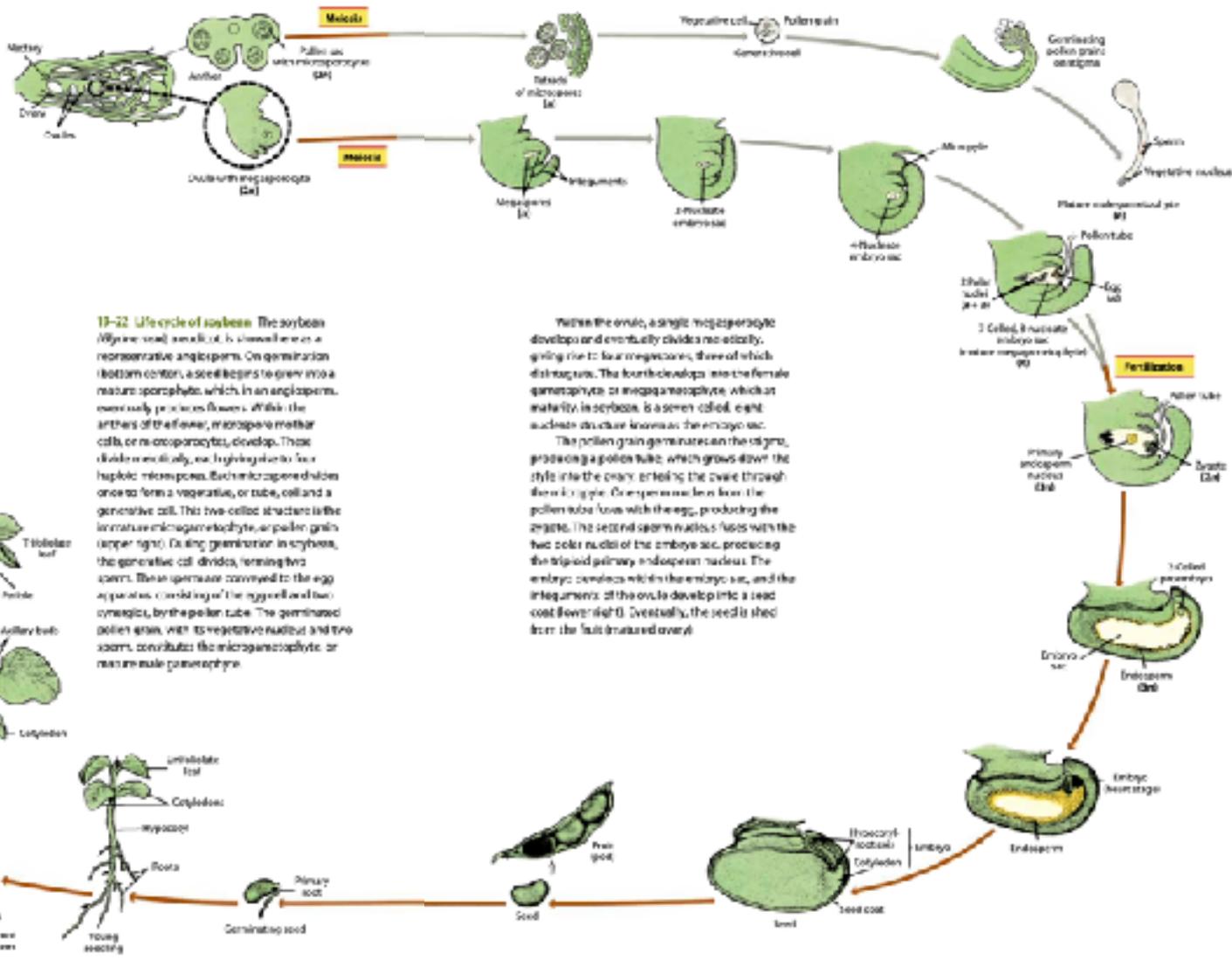


Sebbene, per definizione, si verifichi una doppia fecondazione anche in *Ephedra* e in diverse specie del phylum Gnetophyta, tale secondo evento di fecondazione non produce un endosperma, ma un embrione extra che poi abortisce.

Nelle angiosperme la fusione di uno dei nuclei spermatici con i due nuclei polari, chiamata tripla fusione, si traduce in un nucleo di **endosperma triploide (3n)**.

In altri casi, i processi si discostano da quello “tipico”, con sviluppo di **endosperma diploide (2n)** o **pentaploide (5n)**. Altre situazioni, anche con endoderma dodecaploide (!), sono limitati a piccoli gruppi di angiosperme.

In ogni caso, il nucleo vegetativo degenera durante il processo di doppia fecondazione, e anche le rimanenti sinergidi e antipodali degenerano al momento della fecondazione, o all'inizio del processo di differenziazione dell'embrione.



19-22 Life cycle of isobean The soybean (*Glycine max*) is a dicotyledonous representative angiosperm. On germination (bottom center), a seed begins to grow into a mature sporophyte, which in an angiosperm, eventually produces flowers. Within the anthers of the flower, microspore mother cells, or microsporocytes, develop. These divide meiotically, each giving rise to four haploid microspores. Each microspore division once to form a vegetative, or tube, cell and a generative cell. This two-celled structure is the immature microgametophyte, or pollen grain (upper right). During germination in soybeans, the generative cell divides, forming two sperm. These sperm are conveyed to the egg apparatus, consisting of the egg cell and two synergists, by the pollen tube. The germinated pollen grain, with its vegetative nucleus and two sperm, contributes the microgametophyte, or mature male gametophyte.

When the ovule, a single megasporocyte develops and eventually divides meiotically, giving rise to four megaspores, three of which die. The fourth develops into the female gametophyte, or megagametophyte, which at maturity in soybeans is a seven-celled, eight-nucleate structure known as the embryo sac. The pollen grain germinates on the ovary, producing a pollen tube, which grows down the style into the ovary, entering the ovule through the micropyle. Once sperm are in close to the pollen tube fuse with the egg, producing the zygote. The second sperm nucleus fuses with the two polar nuclei of the embryo sac, producing the triploid primary endosperm nucleus. The embryo develops within the embryo sac, and the integuments of the ovule develop into a seed coat (lower right). Eventually, the seed is shed from the fruit (matured ovary).

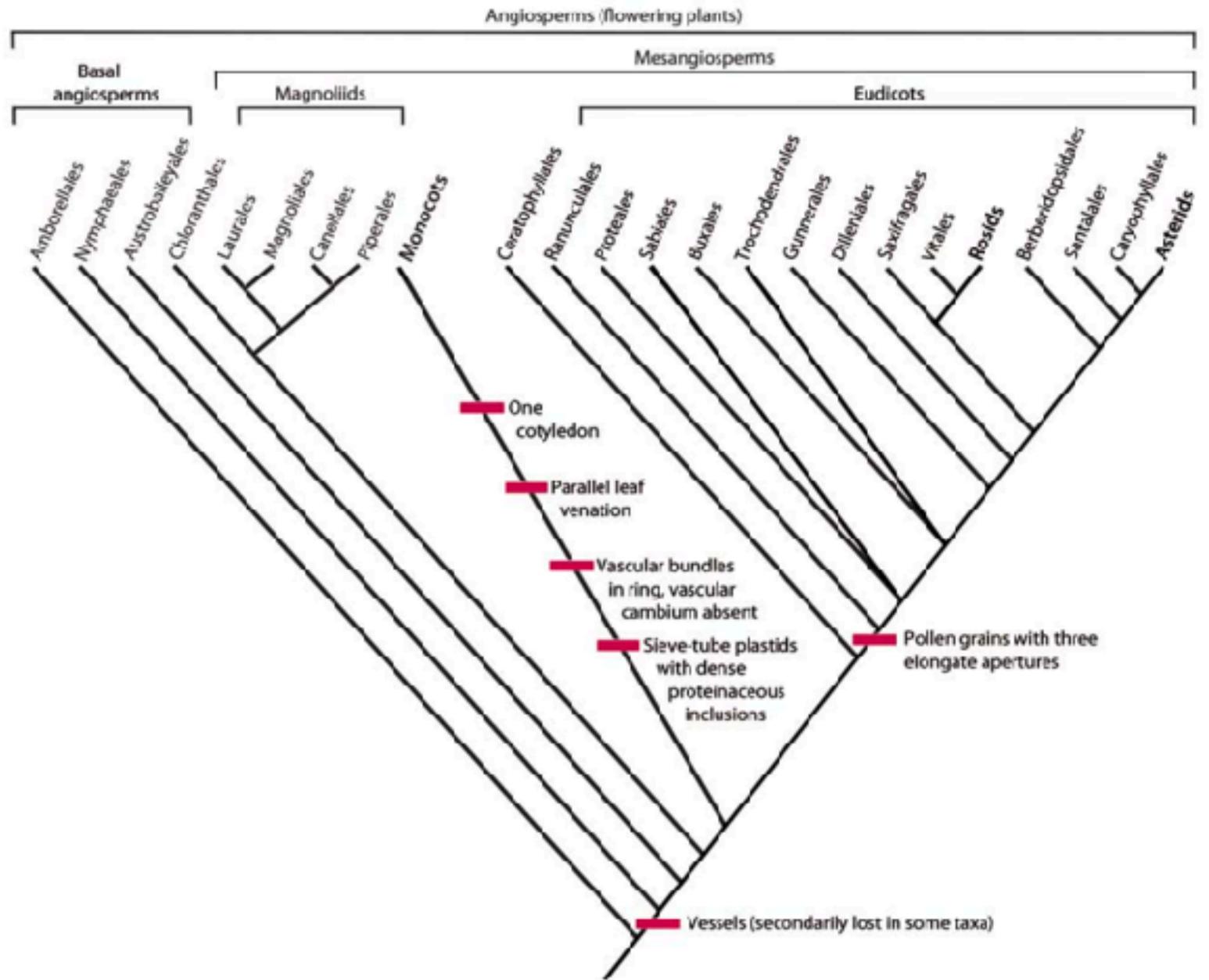


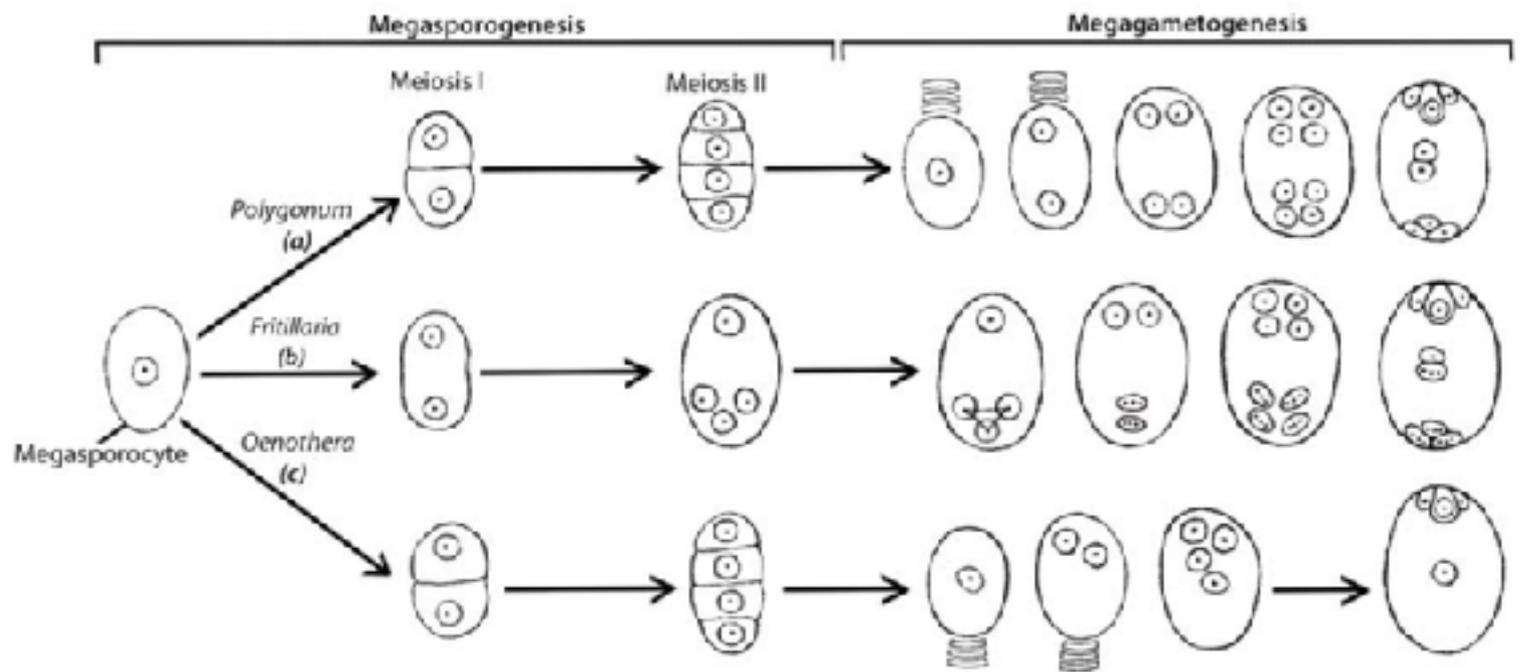
Contrariamente alla convinzione che tutte le angiosperme avessero sacche embrionali mature costituite da sette cellule e otto nuclei geneticamente identici, definite di tipo *Polygonum*, recenti studi hanno portato a conclusioni diverse.

Un “gruppo basale” di tre lignaggi di angiosperme, le monotipiche Amborellaceae, le Nymphaeales e le Austrobaileyales, è stato recentemente delimitato, con *Amborella* (o *Amborella* più le Nymphaeales) come *sister group* di tutte le altre angiosperme.

Le sacche embrionali mature di Nymphaeales e Austrobaileyales sono di tipo *Oenothera*, e contengono quattro cellule e quattro nuclei alla maturità: una cellula uovo e due sinergidi, e una cellula centrale uninucleata. Il sacco embrionale maturo di *Amborella* assomiglia al tipo *Polygonum*, ma è composto da otto cellule e nove nuclei, con una cellula uovo e tre sinergidi. Inoltre, ci sono tre antipodali e una cellula centrale binucleata (poco prima della fecondazione, i due nuclei polari della cellula centrale si fondono, come è caratteristico di molte angiosperme).

Nessuno dei lignaggi più antichi di angiosperme produce quindi un sacco embrionale a sette cellule e otto nuclei.





19–20 Comparison of megasporogenesis and megagametogenesis in selected

angiosperms (a) The most common type of embryo sac is the *Polygonum* type. (b) Much less common is the type exhibited by *Lilium* (the *Fritillaria* type). (c) The *Oenothera*-type embryo sac is exhibited by two ancient lineages (Nymphaeales and Austrobaileyales) and by the eudicot *Oenothera*. On the basis of the number of megaspores that participate in formation of the embryo sac, both (a) and (c) exhibit *monosporic development* (from a single megaspore) and (b) exhibits *tetrasporic development* (from four megaspore nuclei). Not shown here is an example of the third category, *bisporic development* (from two megaspore nuclei).



Altre modalità di megasporogenesi e megagametogenesi si verificano in circa un terzo delle piante da fiore.

Un modello insolito, chiamato tipo *Fritillaria*, si presenta nei gigli. Qui non si formano pareti cellulari durante la megasporogenesi, e tutti i 4 nuclei delle megaspore partecipano alla formazione del sacco embrionale.

In questo tipo di sviluppo, tre dei nuclei si spostano verso l'estremità calazale del sacco dell'embrione, mentre il quarto si trova all'estremità micropilare.

All'estremità micropilare, il singolo nucleo aploide subisce mitosi, producendo due nuclei **aploidi**. All'estremità calazale, la mitosi si traduce in due nuclei che sono $3n$ (**triploidi**).

Come risultato di questi eventi, viene prodotto un secondo stadio a quattro nuclei, con due nuclei **aploidi** all'estremità micropilare del sacco dell'embrione e due nuclei **triploidi** all'estremità calazale. Tutti questi nuclei vanno incontro a mitosi e si formano la cellula uovo con le sinergidi (tutte **aploidi**) all'estremità micropilare, le 3 antipodali (**triploidi**) e al centro del sacco si trovano un nucleo aploide e uno **triploide**, che si fonderanno a formare un nucleo **tetraploide** al momento della fecondazione. In queste piante l'endoderma secondario è **pentaploide**.



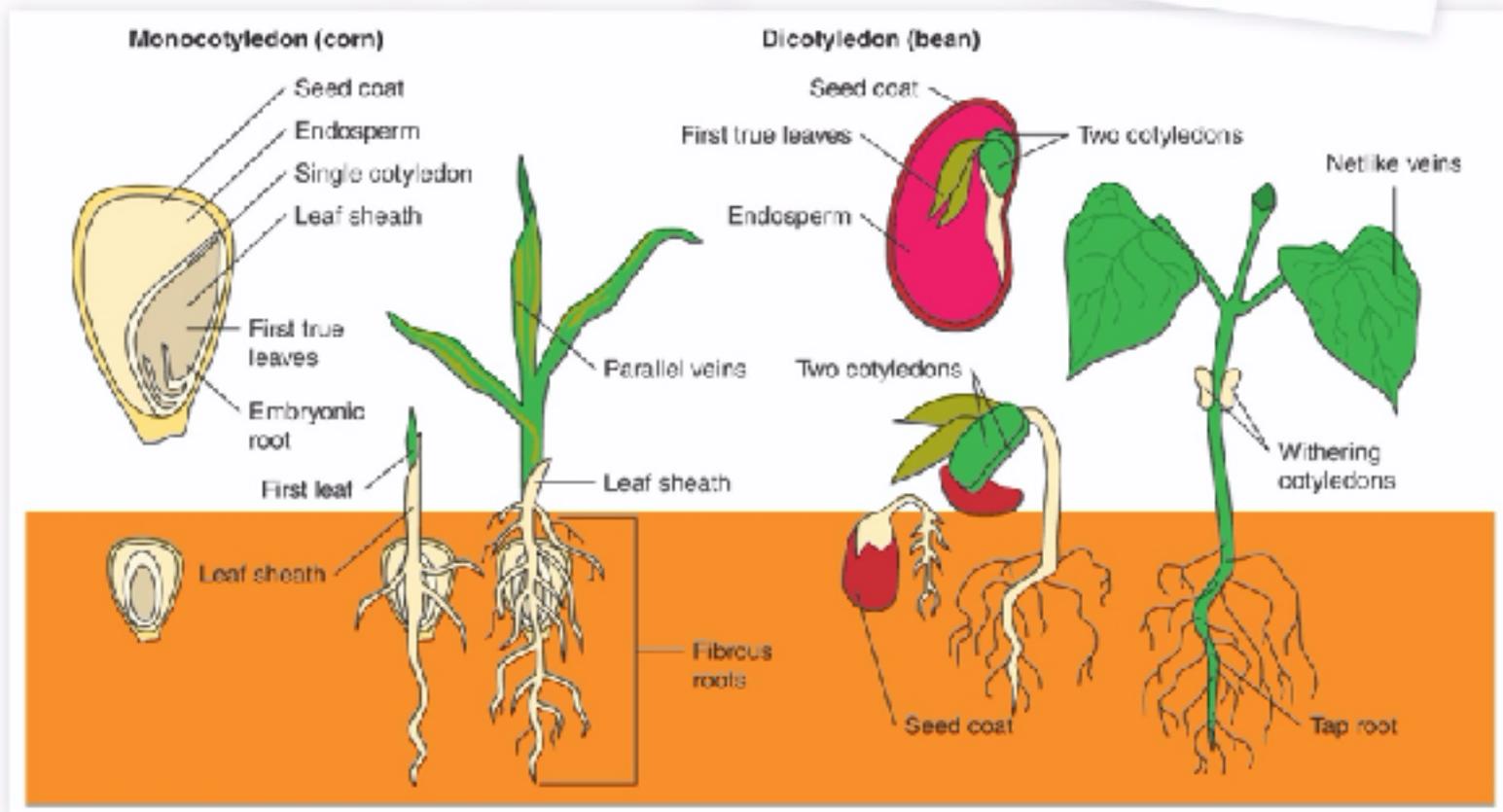
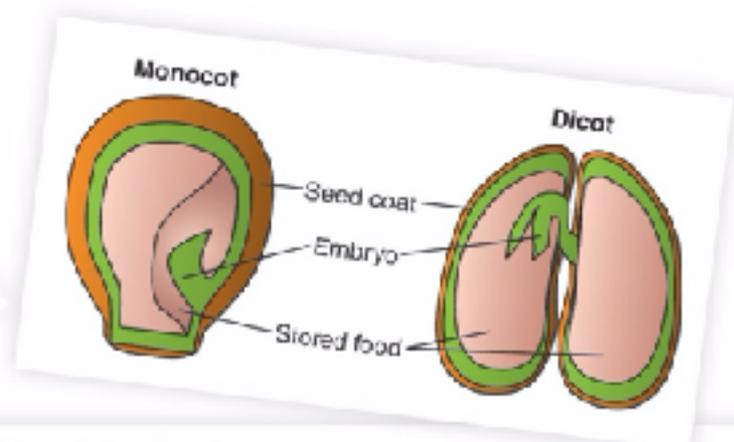
Nella doppia fecondazione, vengono avviati diversi processi che portano allo sviluppo del seme e del frutto:

- (1) si forma l'endosperma;
- (2) lo zigote si sviluppa in un embrione;
- (3) i tegumenti si sviluppano nel rivestimento del seme;
- (4) la parete dell'ovario e le relative strutture si sviluppano in un frutto.

Contrariamente all'embriogenesi nella maggior parte delle gimnosperme, che inizia con uno stadio a nuclei liberi, l'embriogenesi nelle angiosperme assomiglia a quella delle piante vascolari senza semi, in quanto la prima divisione nucleare dello zigote è accompagnata dalla formazione della parete cellulare.

Nelle prime fasi dello sviluppo, gli embrioni di monocotiledoni subiscono sequenze di divisione cellulare in qualche modo simili a quelle di altri angiosperme. Successivamente però gli embrioni di monocotiledone formando un solo cotiledone, mentre gli embrioni delle altre angiosperme ne formano due.

COTILEDONE: foglia embrionale carnosa, con funzione trofica per l'embrione nei primi stadi della germinazione.





La formazione dell'**endosperma** inizia con la divisione mitotica del nucleo, e di solito inizia prima della prima divisione dello zigote. In alcune angiosperme, un numero variabile di divisioni nucleari libere precede la formazione della parete cellulare (endosperma di tipo nucleare). In altre specie, le mitosi sono sempre seguite da citochinesi (endosperma di tipo cellulare). La funzione del tessuto risultante rimane comunque la stessa: fornire nutrienti all'embrione in via di sviluppo e, in molti casi, anche per la giovane plantula.

Nei semi di alcuni gruppi di angiosperme, la nocella inoltre prolifera in un tessuto (diploide) per la conservazione di nutrienti noto come **perisperma**.

Alcuni semi possono contenere sia endosperma che perisperma, come nella barbabietola (genere *Beta*). In molte eudicotiledoni e in alcune monocotiledoni, tuttavia, la maggior parte o tutti questi tessuti vengono assorbiti dall'embrione in via di sviluppo prima che il seme diventi dormiente. Gli embrioni di tali semi in genere sviluppano cotiledoni carnosì, atti allo stoccaggio dei nutrienti. I principali materiali alimentari immagazzinati nei semi sono carboidrati, proteine e lipidi.



I semi di angiosperma differiscono da quelli delle gimnosperme nell'origine dei nutrienti immagazzinati.

Nelle gimnosperme, questi derivano dal gametofito femminile. Nelle angiosperme, almeno inizialmente, questi derivano dall'endosperma, che non è né tessuto gametofitico né sporofitico.

È interessante notare che il tessuto nutritivo si accumula **dopo** che si è verificata la fecondazione nelle gnetofite e nelle angiosperme, mentre nelle altre piante da seme si forma parzialmente (nelle conifere) o interamente (altre gimnosperme), **prima** che avvenga la fecondazione.

Nelle angiosperme, inoltre, con lo sviluppo dell'ovulo in un seme, l'ovario, a volte insieme ad altre porzioni del fiore o dell'infiorescenza, si sviluppa in un **frutto**. In questo caso, la parete dell'ovario, o pericarpo, spesso si ispessisce e si differenzia in strati distinti: esocarpo (strato esterno), mesocarpo (strato intermedio) e endocarpo (strato interno), oppure solo l'esocarpo e l'endocarpo.



Evoluzione delle angiosperme



Quando sono comparse le angiosperme? E da quale gruppo ancestrale derivano? In che modo sono collegate con le gimnosperme?

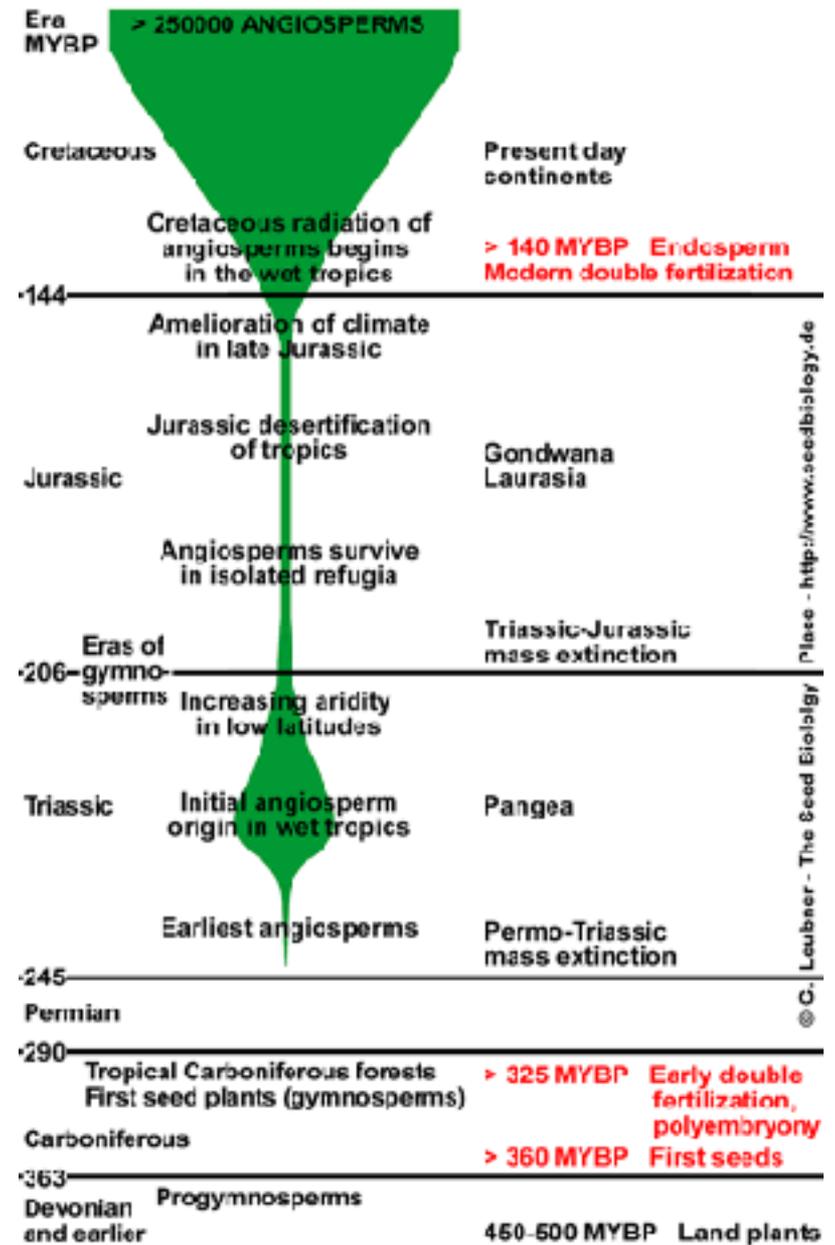
Queste sono alcune delle domande cui i ricercatori stanno ancora cercando di dare delle risposte. Purtroppo, è molto difficile ricostruire i rapporti filogenetici partendo dai (pochi) residui fossili che abbiamo a disposizione.

Diversi ricercatori hanno ipotizzato una relazione tra gli organi portanti i semi delle Caytoniales, un gruppo di felci a seme del Mesozoico, e le angiosperme.

Anche le Benetitales, come già detto, sono state ipotizzate come antenato delle angiosperme, per i loro strobili bisessuali simili a fiori. Le gnetofite erano poi considerate un *sister group* delle angiosperme secondo l'ipotesi delle antofite, anche se sappiamo che questa ipotesi oggi è da considerarsi superata, con le gnetofite parte delle gimnosperme, e probabilmente molto vicine alle pinacee. Questa inclusione delle gnetofite nelle gimnosperme starebbe a indicare che sia angio- che gimnosperme siano gruppi monofiletici, e che quindi non abbiano antenati recenti in comune.



Una ipotesi è che i caratteri iniziali delle angiosperme si siano diversificati nel Triassico. Le prime angiosperme avrebbero poi continuato a sopravvivere in aree rifugiali nel periodo di massimo sviluppo delle gimnosperme, che ricordiamo avvenne nel Giurassico, facilitato da un clima arido e freddo. Solo nel tardo giurassico, con un miglioramento generale delle condizioni climatiche, vi è poi stata l'esplosione delle angiosperme, che ha portato alla loro dominanza, almeno in termini di numero di specie, al giorno d'oggi.





Le caratteristiche uniche delle angiosperme comprendono

- a) fiori,
- b) semi racchiusi da un carpello,
- c) doppia fecondazione,
- d) un ridotto microgametofito a tre nuclei,
- e) un megagametofito ridotto senza archeconi (costituito da sette cellule e otto nuclei nella maggior parte delle angiosperme),
- f) stami con due coppie di sacche polliniche
- g) trachee.

I primi inequivocabili fossili di angiosperme inequivocabili sono granuli pollinici di circa 135 milioni di anni fa.

I primi fossili completi di angiosperme sono quelli di *Archaeofructus*, che risale al primo Cretaceo, circa 125 milioni di anni fa.

Chiaramente, tutte le caratteristiche delle angiosperme non sono apparse insieme in una pianta ancestrale - l'evoluzione procede a ritmi diversi nei diversi organi vegetali - quindi il tempo e la natura dell'origine del gruppo sono chiaramente antecedenti.

Come le gimnosperme, le prime angiosperme producevano polline con una sola apertura (monocolpato), come nelle angiosperme basali e nelle monocotiledoni. Questa caratteristica può quindi essere considerata ancestrale che è stata mantenuta nel corso dell'evoluzione.



(a)



(b)



(c)

20-8 *Archaeofructus sinensis* The fossils of *Archaeofructus sinensis*, the earliest well-documented flowering plant, are approximately 125 million years old. They were recovered from semi-aquatic fossil beds preserved in Northern China. (a) Reconstruction of a whole plant, showing the slender roots, dissected leaves, and floral axes with closed carpels above, closed stamens below. (b) Whole specimen minus the roots. (c) Full view of a fertile fruiting axis, showing the closed carpels and closed stamens and some leaf material.



Monocotiledoni e eudicotiledoni, comprendono il 97 per cento delle angiosperme. Le monocotiledoni avevano chiaramente un antenato comune, come indicato dal loro unico cotiledone e da altre caratteristiche. Lo stesso vale per le eudicotiledoni, che hanno una caratteristica derivata, il loro polline tricolpato (nonché i tipi di polline derivati da questo).

Il restante 3% delle specie di angiosperme viventi include quelle con alcune delle caratteristiche più arcaiche. Queste consistono di diverse linee evolutive. Le loro relazioni con gli altri gruppi di angiosperme sono state determinate con maggiore precisione negli ultimi anni.

Queste linee evolutive si differenziarono prima della divisione tra mono- e gli eudicotiledoni. Fino a poco tempo fa, tutte queste piante arcaiche erano considerate dicotiledoni, tuttavia non sono né mono- né dicotiledoni. Hanno però tutte polline monocolpato, come le monocotiledoni, il che starebbe a indicare che il polline tricolpato sia una caratteristica derivata che demarca il gruppo delle eudicotiledoni.