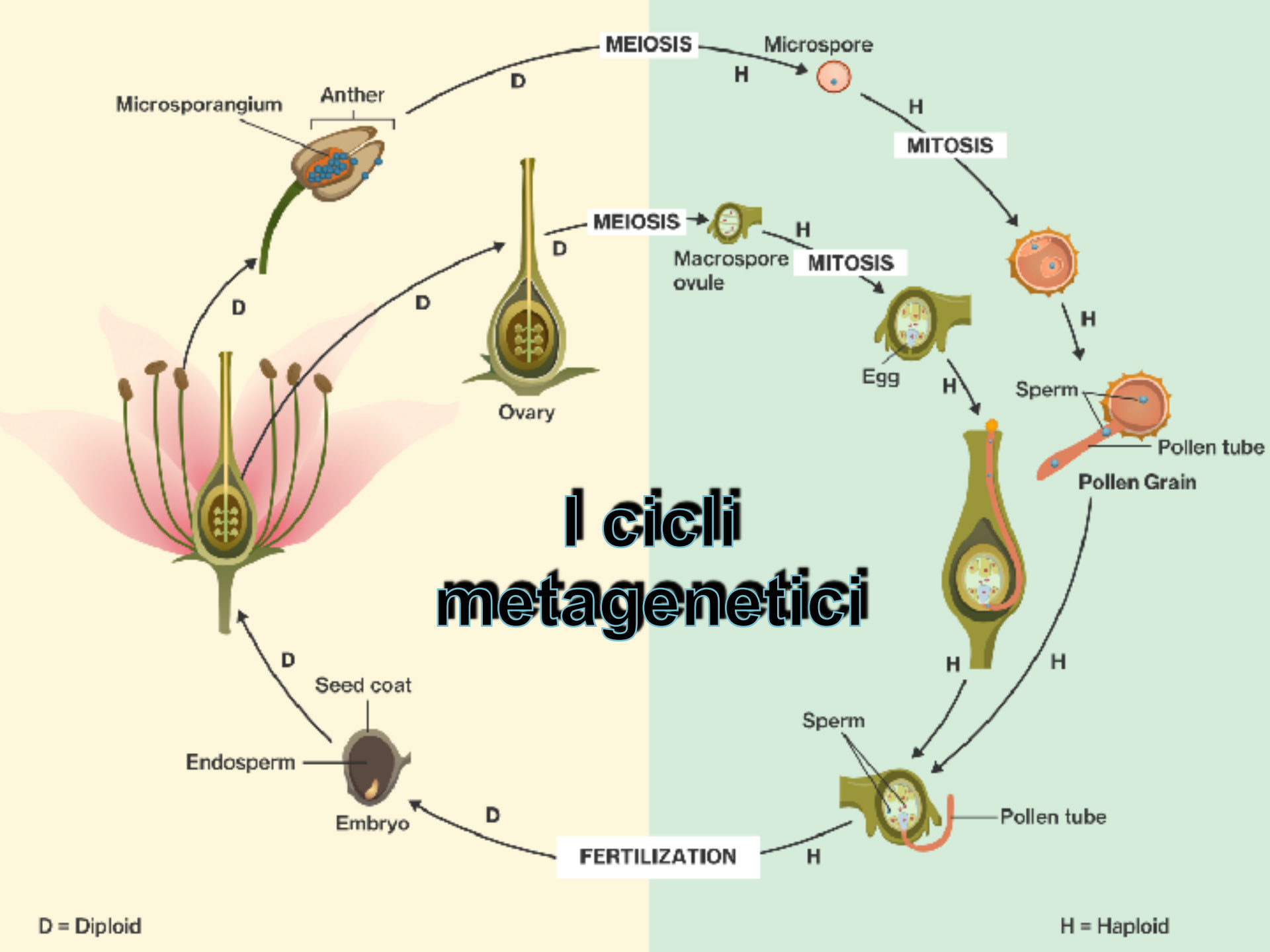
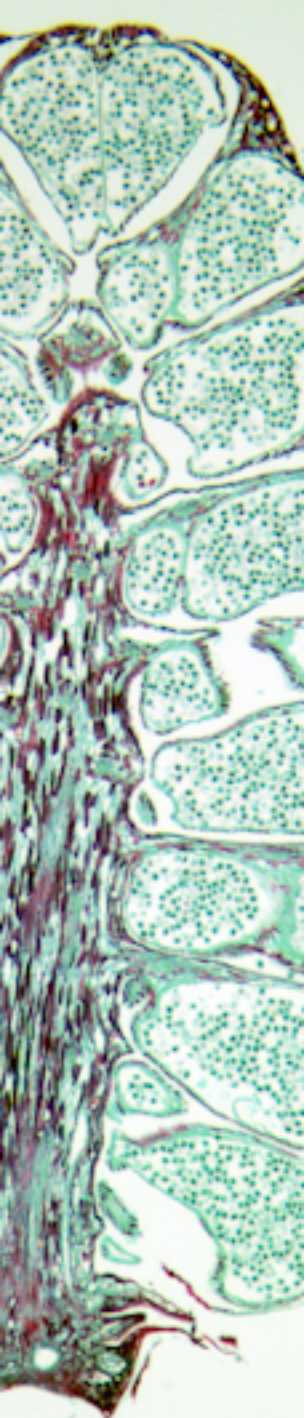


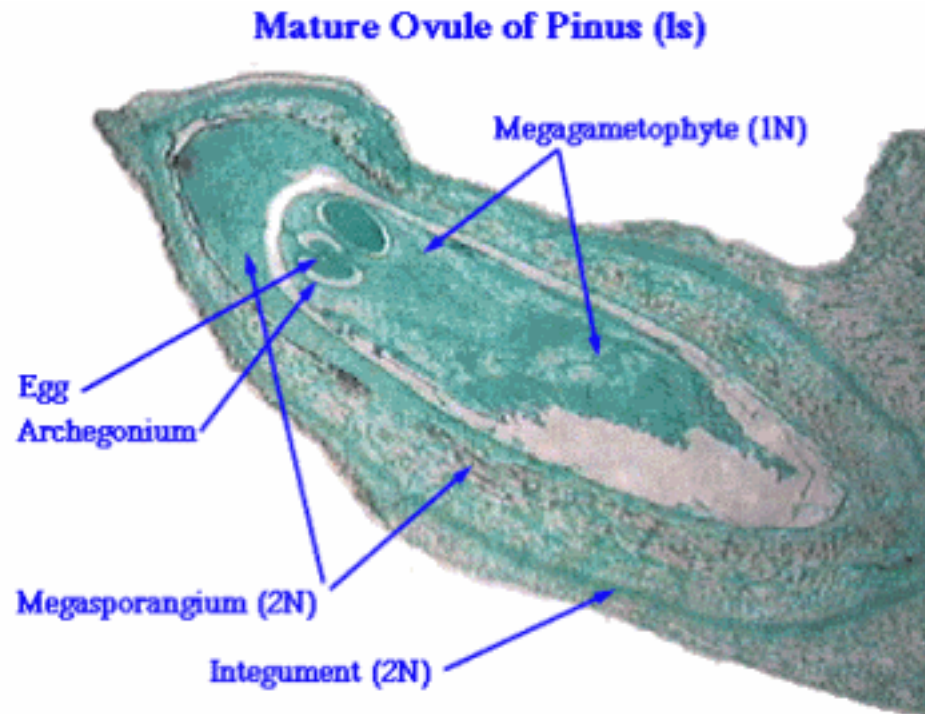


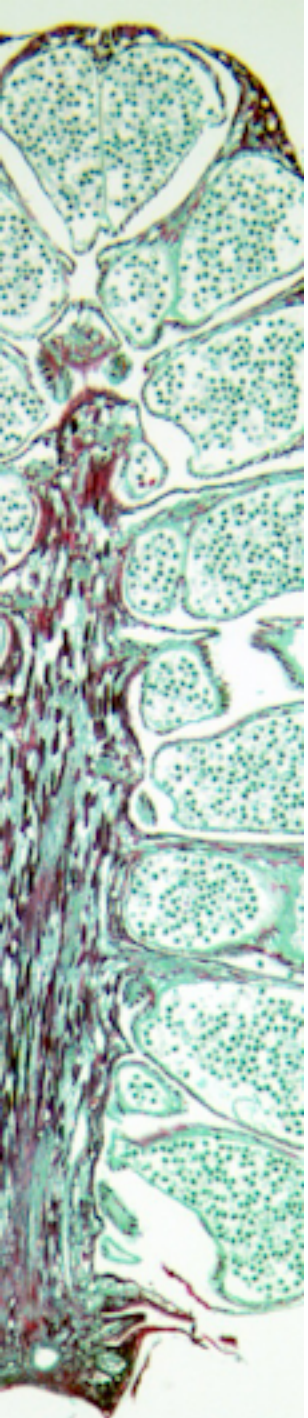
I cicli metagenetici



Inoltre, con poche eccezioni, il **megagametofito** delle ginnosperme produce diversi **archegoni**, mentre il **microgametofito** non produce **anteridi**.

Più di un uovo può essere fecondato in ogni ovulo, e diversi embrioni possono iniziare a svilupparsi all'interno di un singolo ovulo, un fenomeno noto come **poliembrionia**. Nella maggior parte dei casi, tuttavia, sopravvive solo un embrione.





Vi è inoltre una grande varietà di forme per gli strobili, che a volte assumono aspetti molto diversi da quello che comunemente indichiamo con il nome “pigna”.

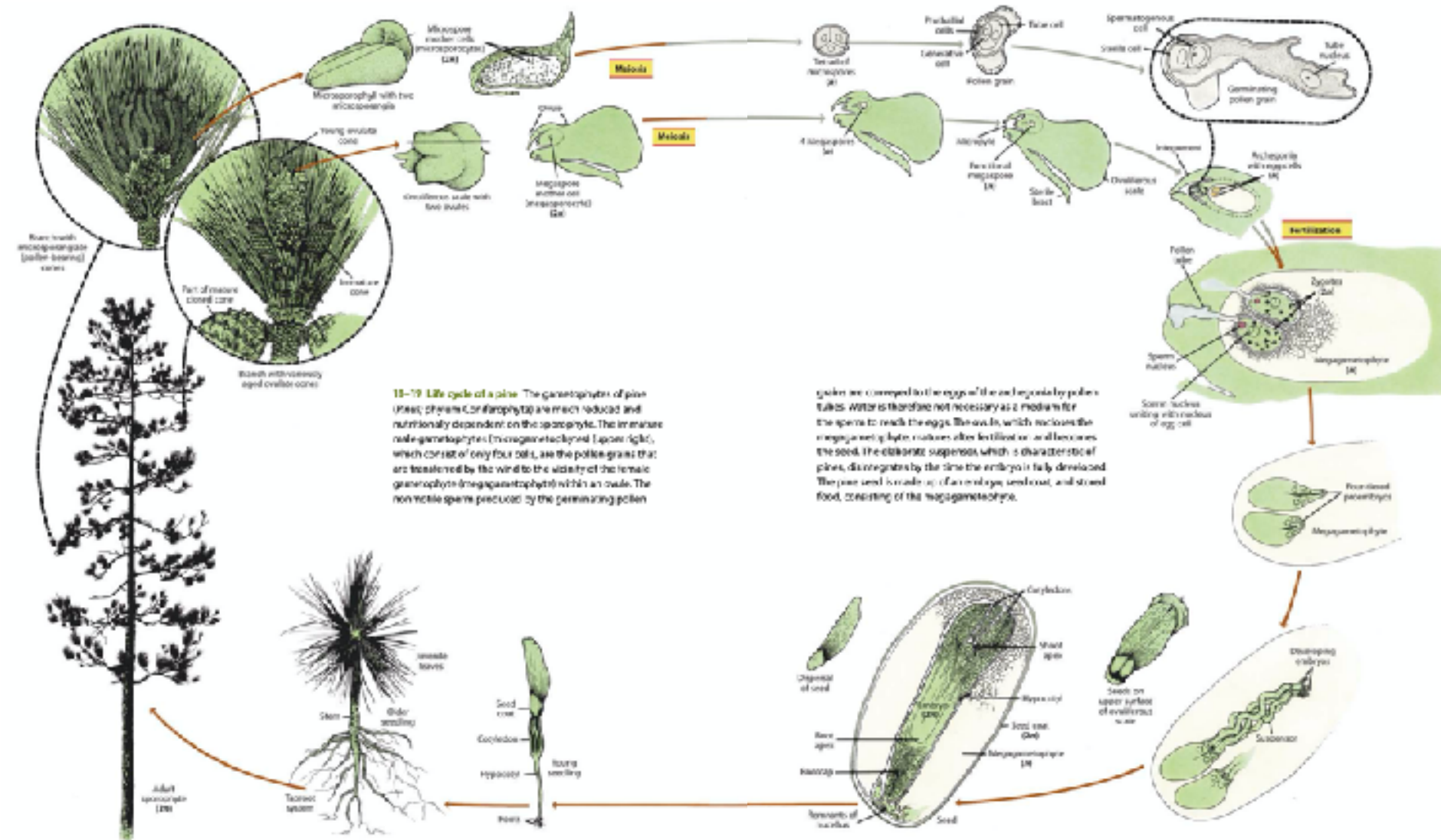
Ginkgo biloba



Taxus baccata



Juniperus communis



zygotes are deposited in the eggs of the anchovy-like polychaetes. Water is therefore not necessary as a medium for the sperm to reach the eggs. The ovules, which enclose the developing embryo, mature after fertilisation and become the seed. The elaborate suspensor, which is characteristic of plants, disappears by the time the embryo is fully developed. The young seed is made up of an embryo, seed coat, and stored food, resembling the mammalian embryo.

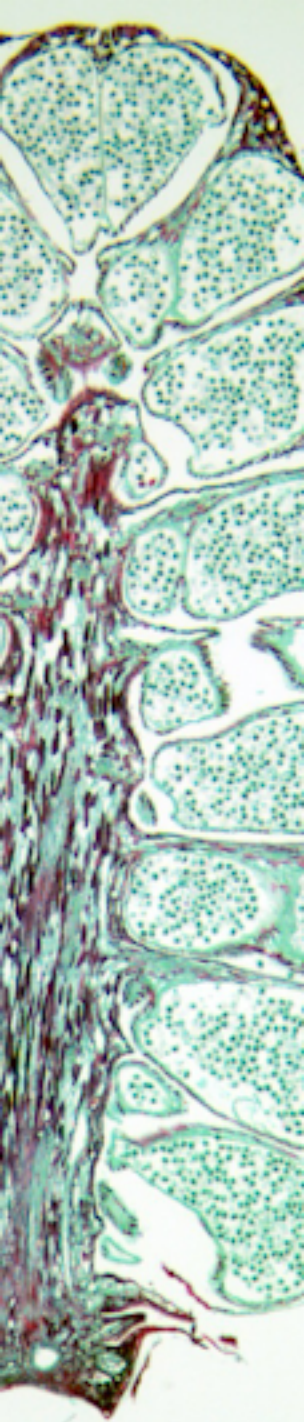
Phylum Coniferophyta

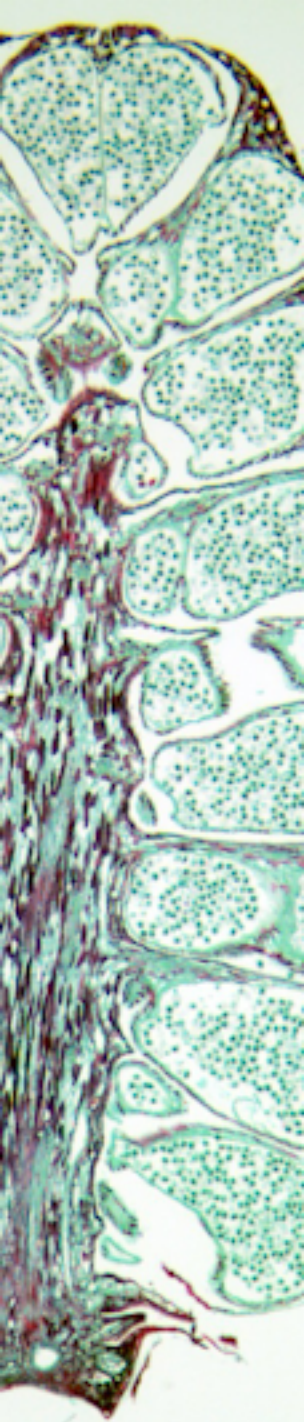
Il più numeroso, diffuso e ecologicamente importante dei phyla viventi di gimnosperme, circa 70 generi e 630 specie.

La sequoia (*Sequoia sempervirens*) è una conifera che può raggiungere i 120 metri, con tronchi del diametro di oltre 11 metri.

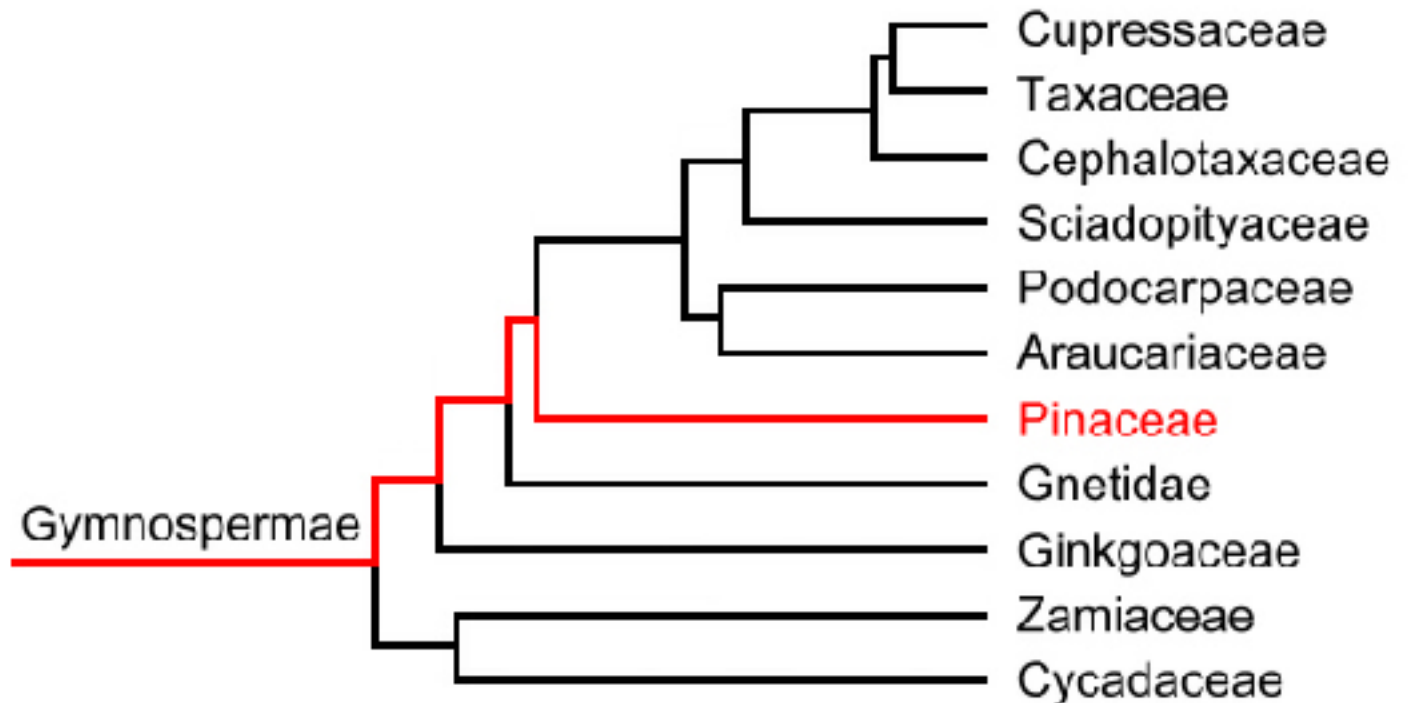
Le conifere, che includono anche pini, abeti e abeti rossi, hanno un grande valore commerciale. Le loro foreste sono una delle risorse naturali più importanti nelle vaste regioni temperate dell'emisfero nord. La storia delle conifere risale almeno al tardo Carbonifero, circa 300 milioni di anni fa.

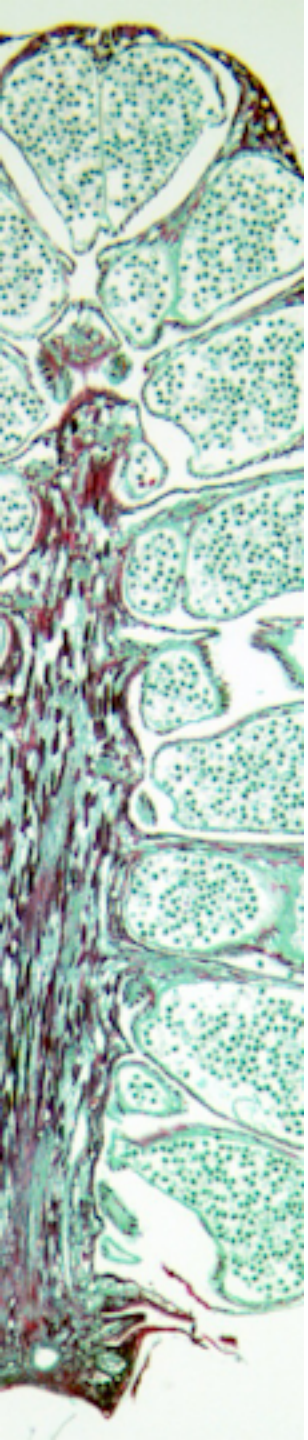
Le foglie aghiformi delle conifere moderne hanno molti adattamenti per resistere alla siccità, che possono essere correlate alla loro diversificazione durante il periodo Permiano, relativamente secco e freddo (da 290 a 245 milioni di anni fa).





I dati molecolari indicano che il phylum si è evoluto con una prima divisione che ha separato la famiglia delle Pinaceae da un clade che include tutte le altre conifere.



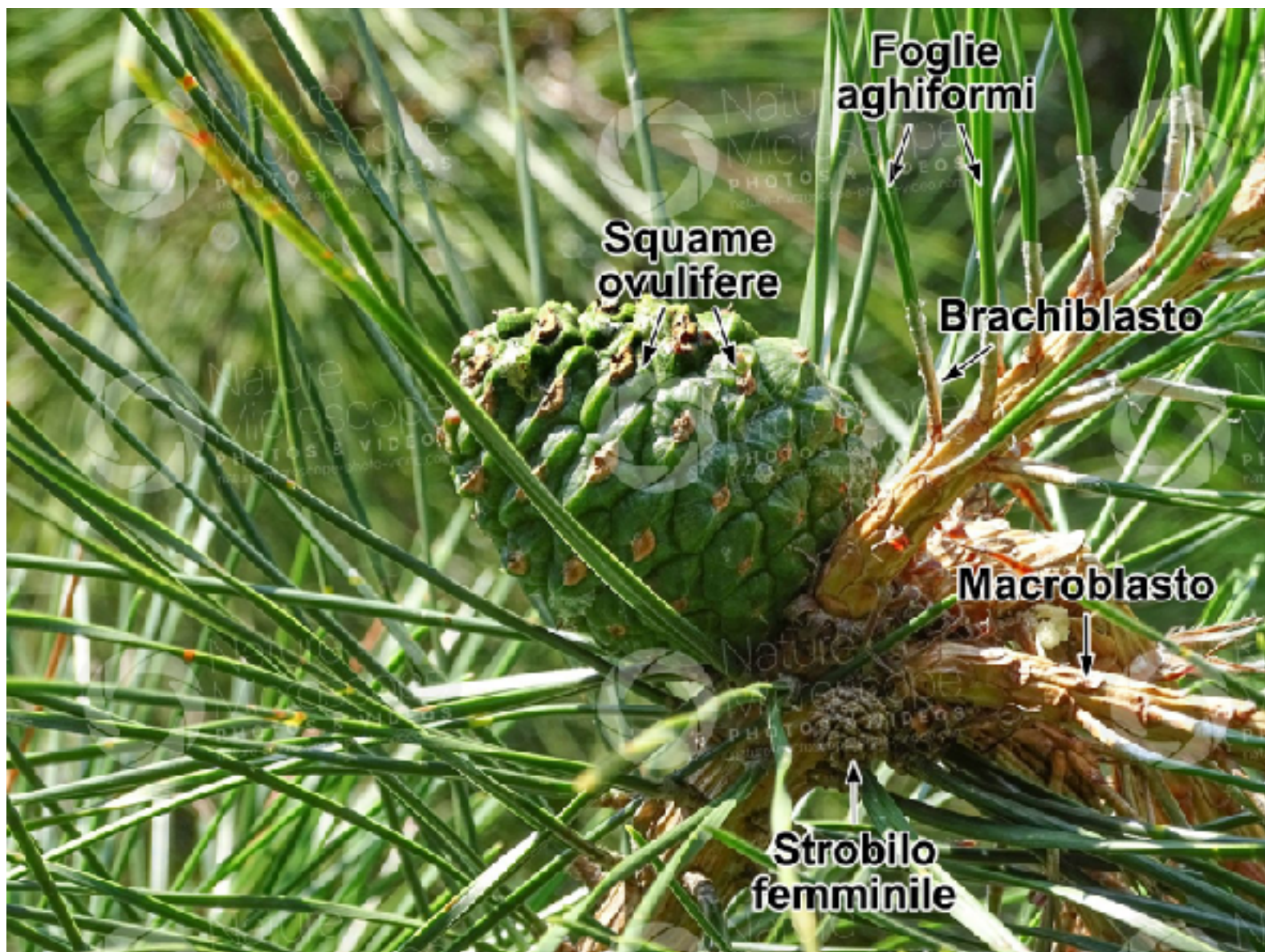
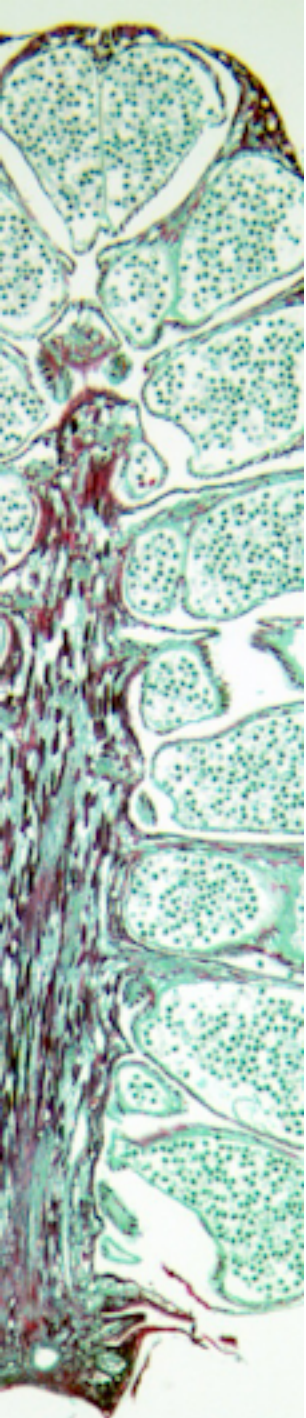


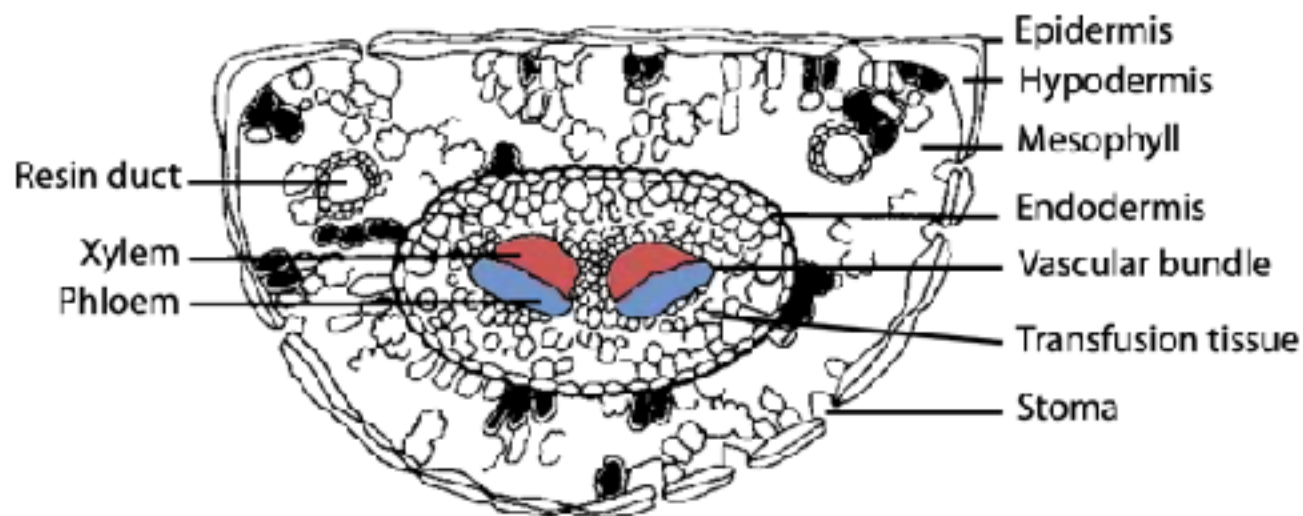
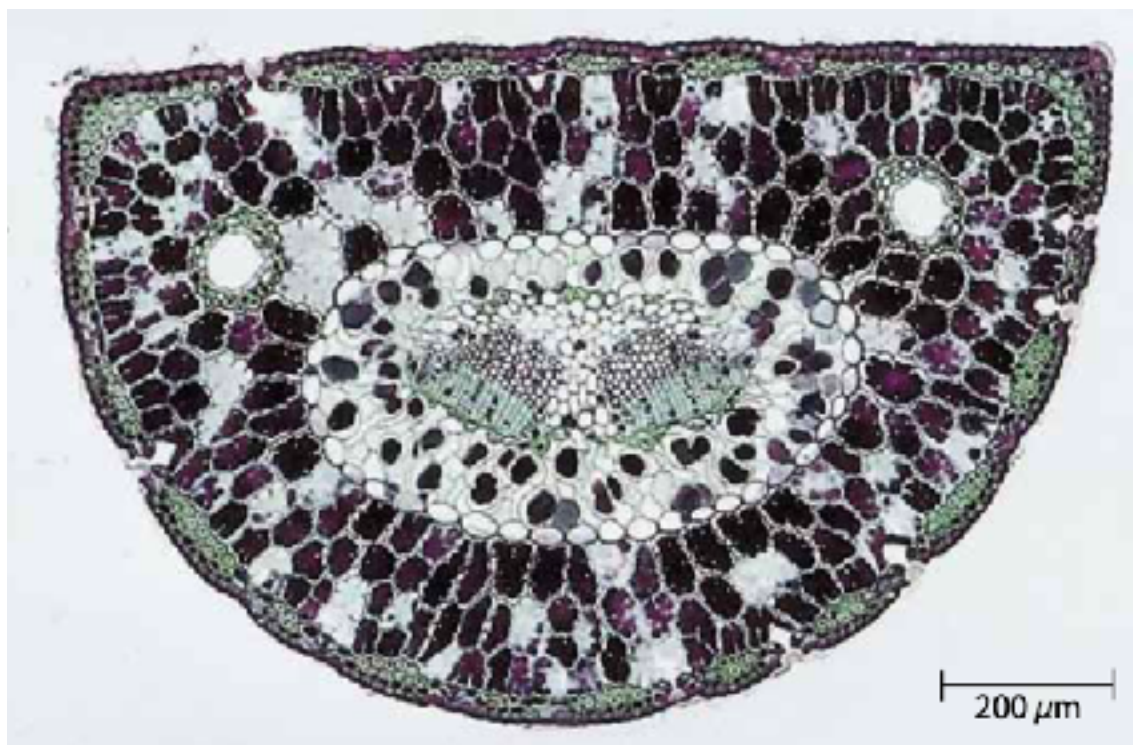
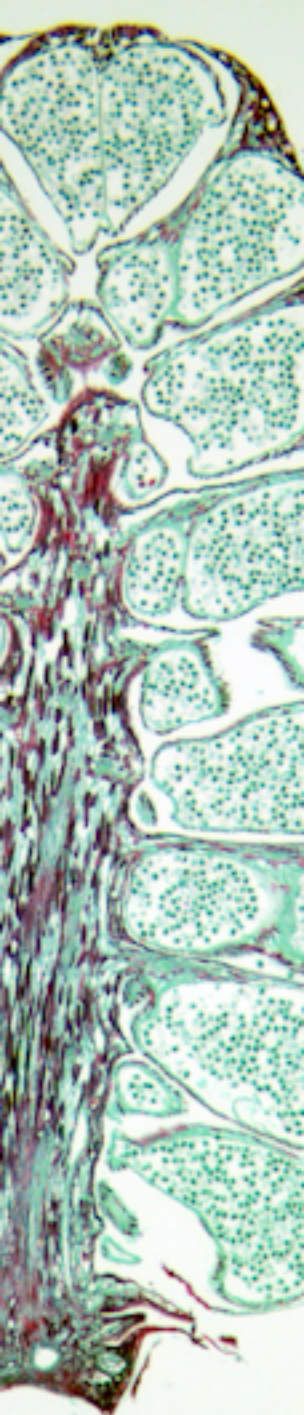
I pini (genere *Pinus*), dominano ampi tratti del Nord America e dell'Eurasia. Esistono circa 100 specie, tutte caratterizzate da una disposizione delle foglie unica tra le conifere viventi. Nelle piantine di pino, le foglie simili ad aghi sono disposte a spirale lungo il fusticino. Dopo un anno o due di crescita, le nuove foglie sono invece portate in mazzetti fascicolati, ciascuno con da uno a otto foglie o aghi, a seconda della specie.

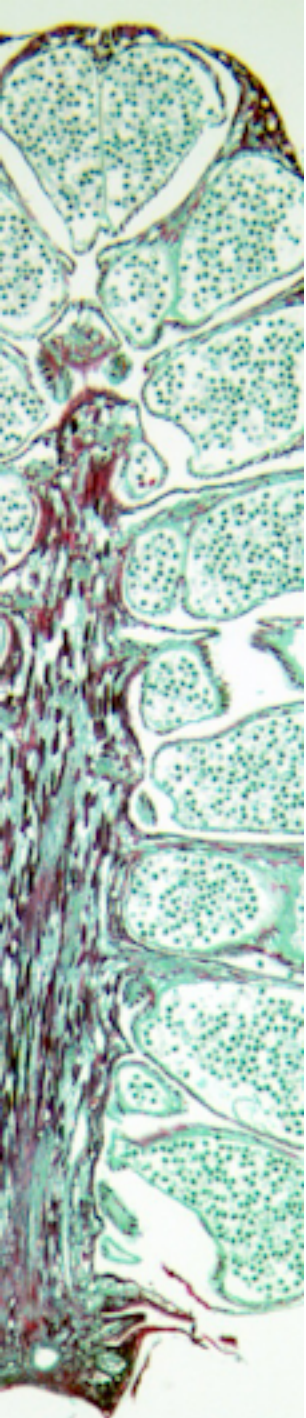
Questi mazzetti fascicolati, avvolti alla base da una serie di piccole foglie simili a scaglie, sono in realtà corti germogli in cui l'attività del meristema apicale è sospesa. Pertanto, un mazzetto fascicolato di aghi in un pino è morfologicamente un ramo ad accrescimento interrotto, detto **brachiblasto**.

Le foglie dei pini, come quelle di molte altre conifere, sono adatte alla crescita in condizioni di limitata disponibilità idrica. Queste presentano, in particolare, una spessa cuticola e stomi infossati.

Comunemente, il mesofillo è attraversato da due o più condotti resiniferi. I fasci vascolari si trovano al centro della foglia, e sono circondati da **tessuto trasfusionale**, composto da cellule parenchimatiche vive e corte tracheidi morte. Il tessuto di trasfusione serve a trasportare materiali tra mesofillo e fasci vascolari. Li separa un singolo strato di cellule noto come endoderma.



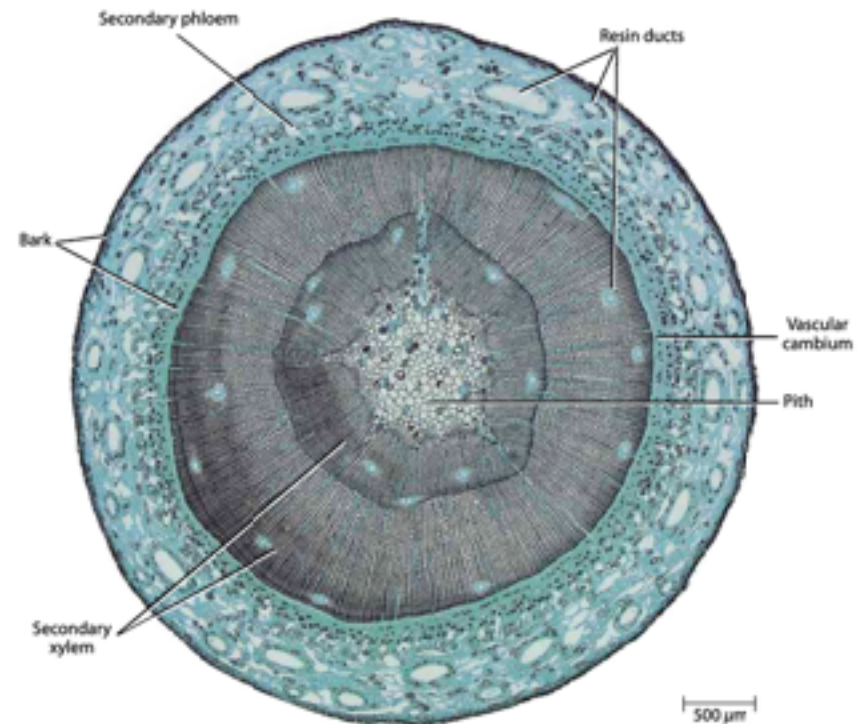


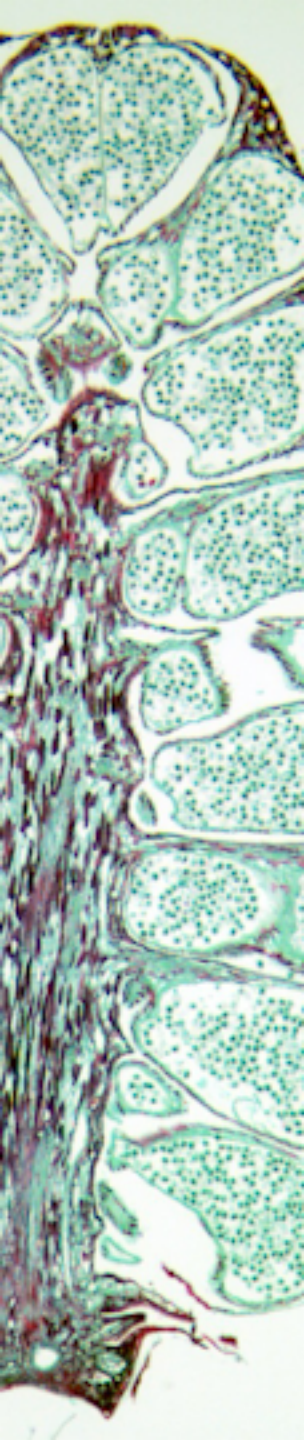


La maggior parte delle specie di pini mantiene i loro aghi per 2-4 anni. In *Pinus longaeva* gli aghi permangono sulla pianta circa 45 anni, e sono sempre fotosinteticamente attivi.

L'accrescimento secondario inizia precocemente, con la formazione di xilema secondario o legno, costituito da tracheidi, verso l'interno, e di floema secondario, costituito di cellule cribrose, verso l'esterno, per l'attività del cambio vascolare. Questi tessuti sono attraversati radialmente da raggi midollari.

Con l'inizio della crescita secondaria, l'epidermide viene infine sostituita con un periderma, prodotto per attiva divisione cellulare dagli strati più profondi della corteccia.



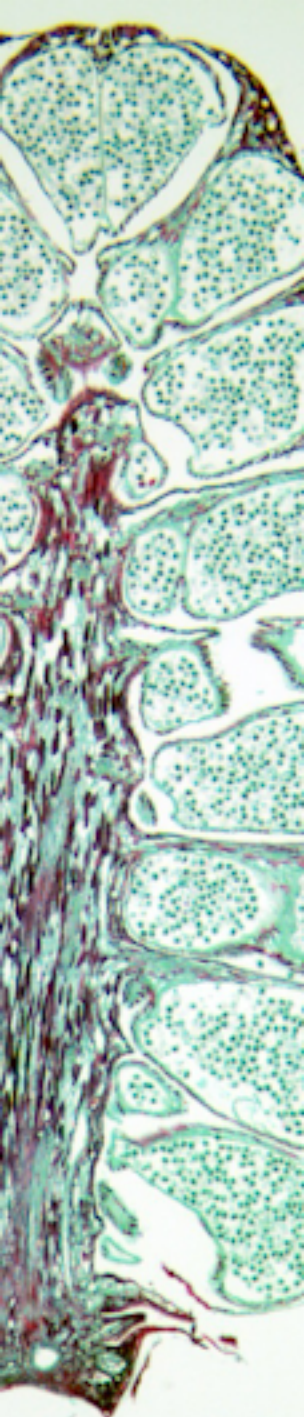


I microsporangia e i megasporangia della maggior parte delle conifere sono portati in strobili diversi sullo stesso albero. Di solito, i coni microsporangati sono portati sui rami inferiori e i coni megasporangati su quelli superiori. In alcuni pini sono portati sullo stesso ramo, con i coni femminili all'apice.

Poiché normalmente il vento sulla corta distanza trasporta il polline lateralmente più che verso l'alto, questo tende a prevenire l'auto-impollinazione.

I coni microsporangati hanno microsporofilli disposti a spirale e più o meno membranosi, ognuno portante due microsporangia sulla superficie inferiore. Ogni microsporangio contiene molte cellule madri delle microspore. Queste subiscono meiosi all'inizio della primavera, producendo quattro micropore aploidi. È a questo punto che i granuli di polline vengono liberati in quantità enormi.

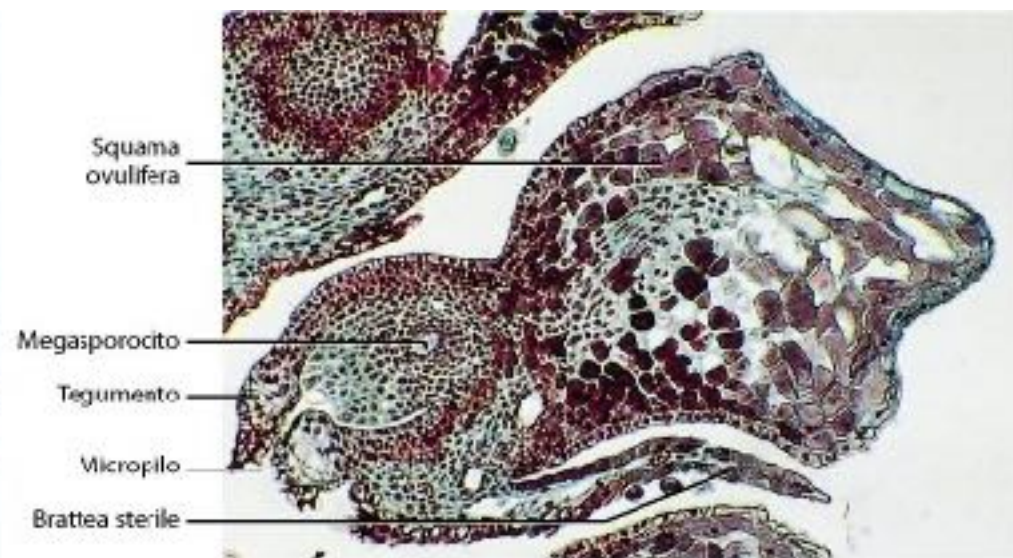
I coni femminili sono molto più grandi e più complessi. Le squame che portano gli ovuli, non sono semplici megasporofilli, ma interi sistemi modificati di ramificazione a crescita limitata, noti come **complesso della squama ovulifera**, costituiti dalla squama ovulifera - che porta due ovuli nella sua superficie superiore - e da una brattea sterile. Il cono femminile è, quindi, una struttura composta, mentre il cono maschile è una struttura semplice, con i microsporangia direttamente attaccati ai microsporofilli.



(a)



Cono ♀



Squama
ovulifera

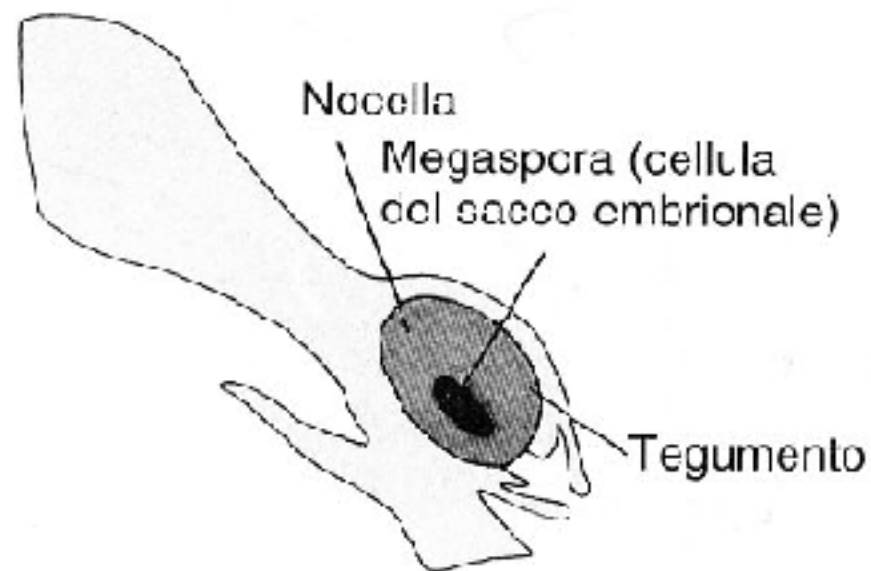
Megasporocito

Tegumento

Micropilo

Brattea sterile

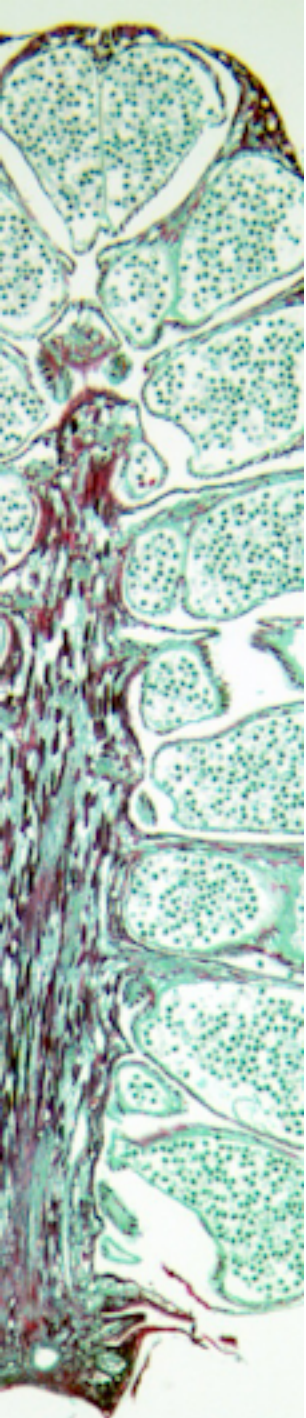
(b)



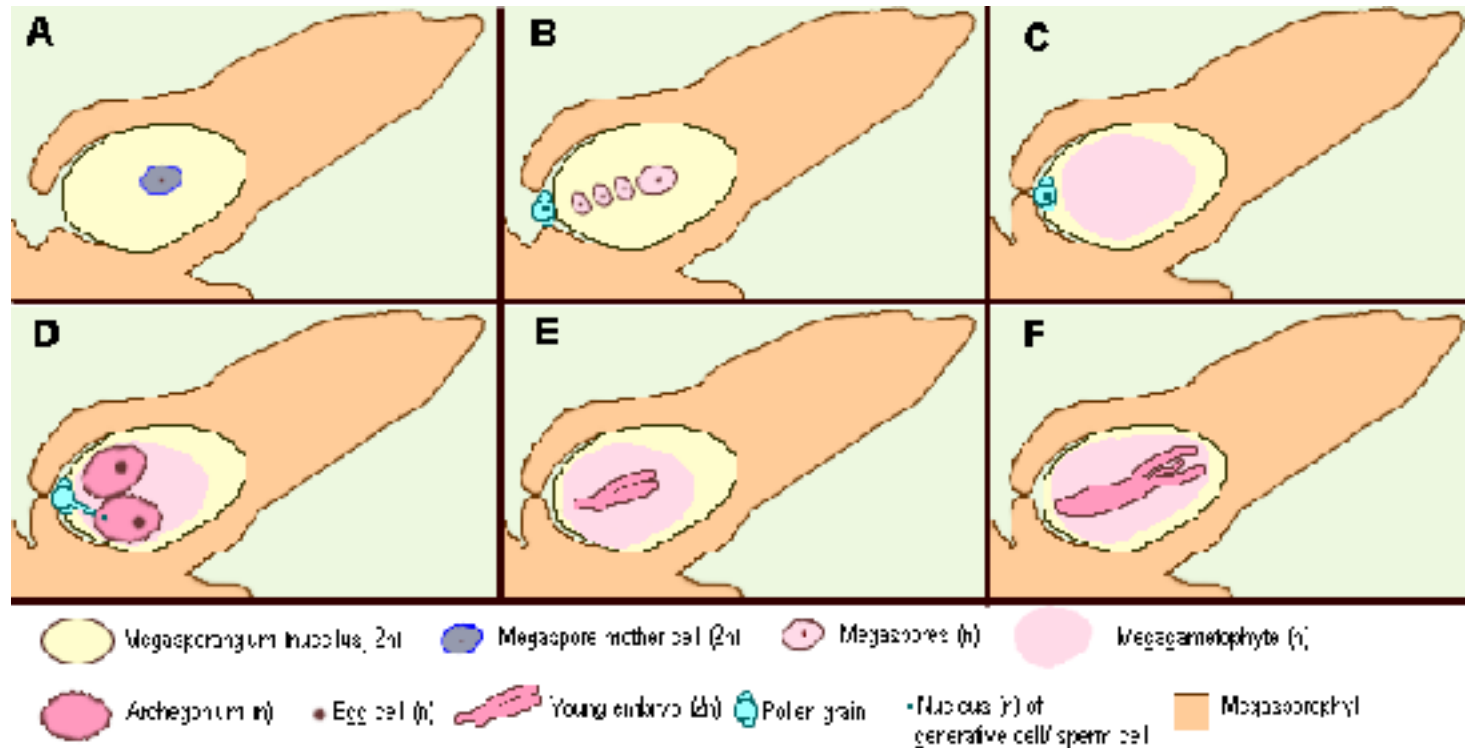
Nocella

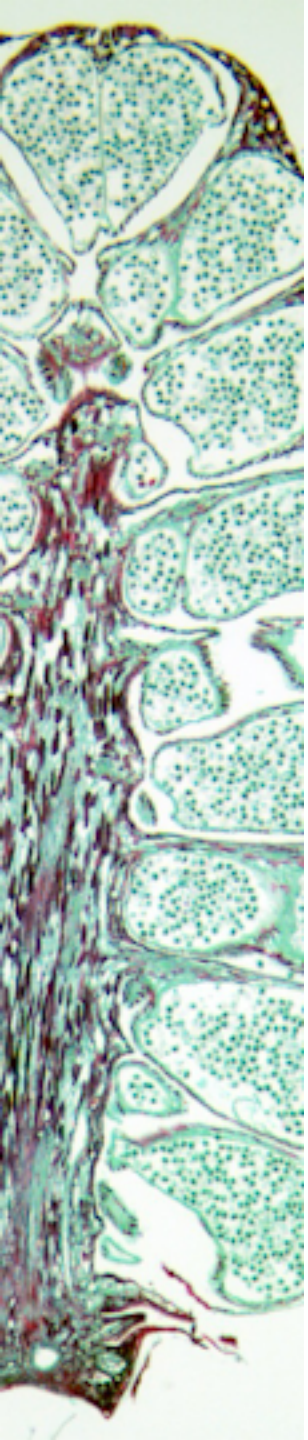
Megaspore (cellula
del sacco embrionale)

Tegumento



Ogni ovulo contiene una nocella multicellulare (il megasporangio) circondata da un tegumento con un micropilo, rivolto verso l'asse dello strobilo. Ogni megasporangio contiene una cellula madre, che per meiosi da origine a una serie lineare di quattro megaspore, una delle quali - quella distale rispetto al micropilo - è funzionale.

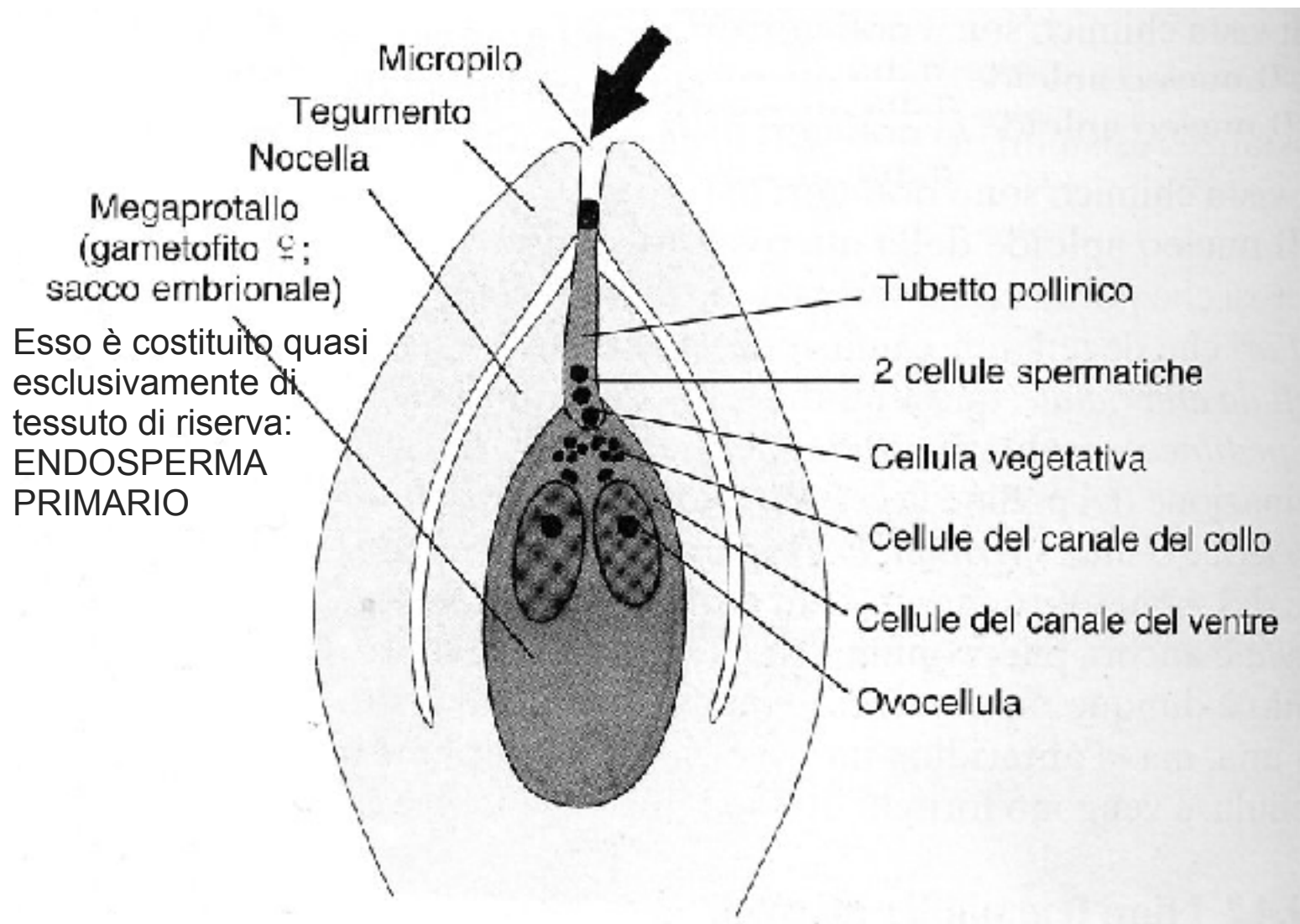
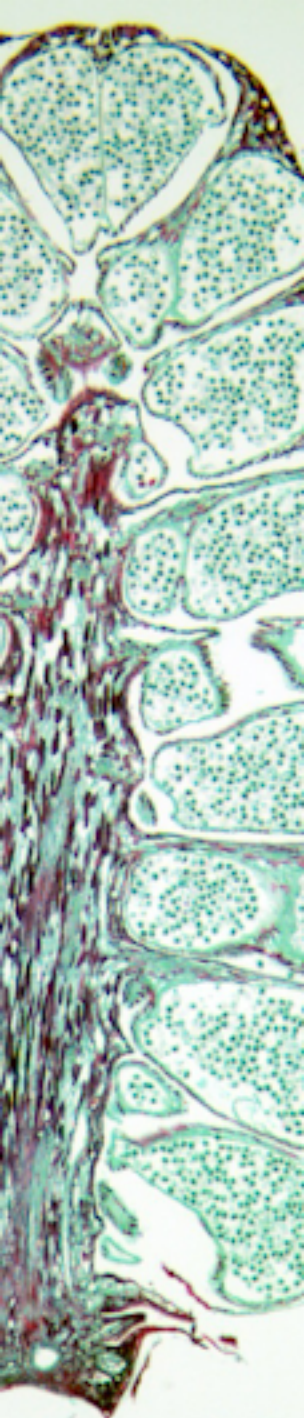


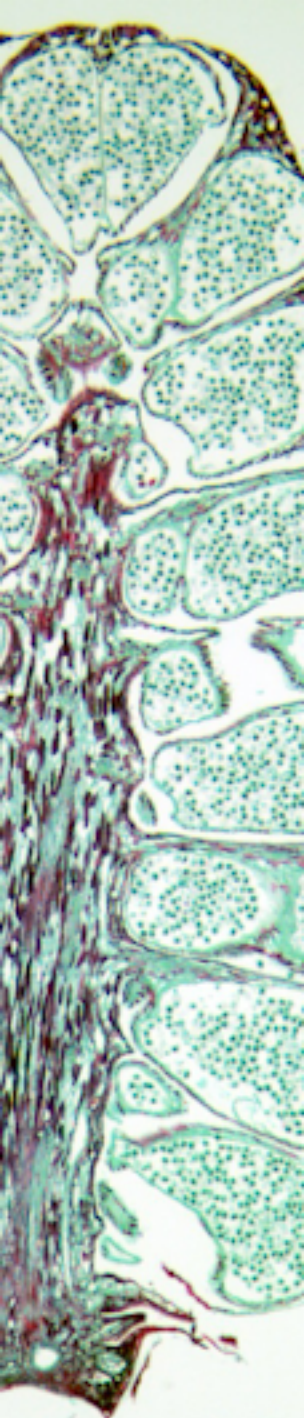


L'impollinazione si verifica in primavera. I granuli pollinici portati dal vento aderiscono al liquido che fuoriesce dal micropilo alla estremità aperta degli ovuli. Queste **gocce di impollinazione** contengono, oltre a zuccheri, amminoacidi e acidi organici, diverse proteine che si ritiene abbiano un ruolo sia nella difesa dai patogeni che nello sviluppo del polline.

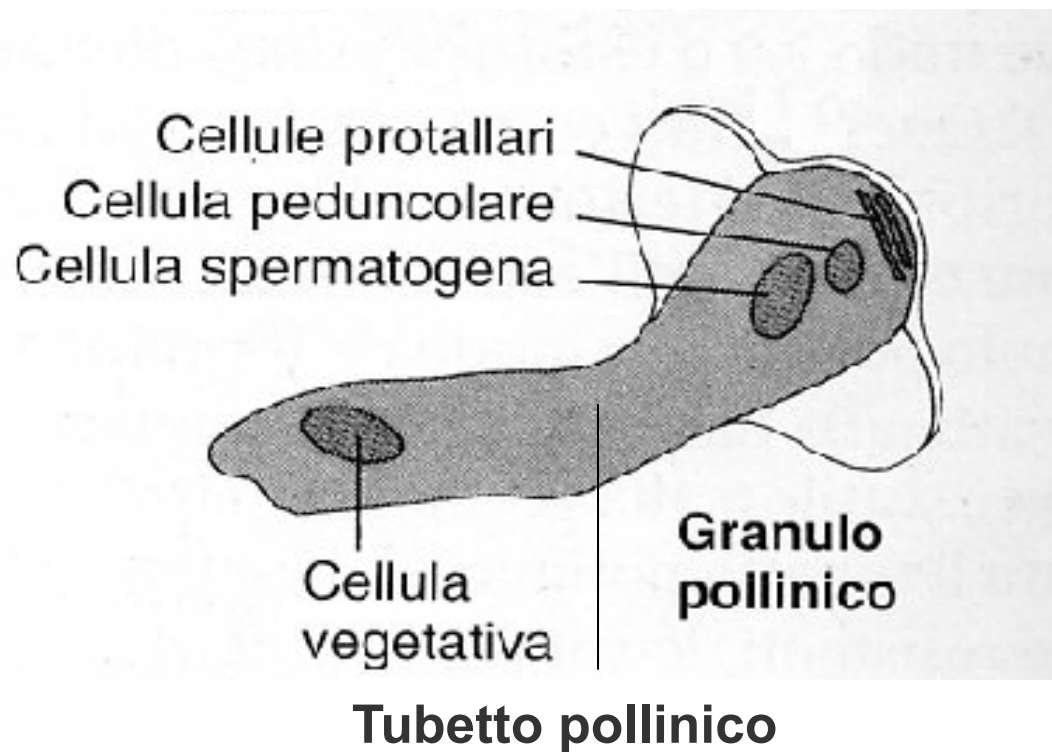
Quando per disseccamento le gocce di impollinazione si contraggono, trasportano i granuli di polline attraverso il canale micropilico, li mettono in contatto con la nocella. I granuli pollinici si depositano nella leggera depressione all'estremità micropilare della nocella. Dopo l'impollinazione, le squame concregono a proteggere gli ovuli in via di sviluppo. Poco dopo essere entrato in contatto con la nocella, il granulo pollinico germina formando il tubulo pollinico.

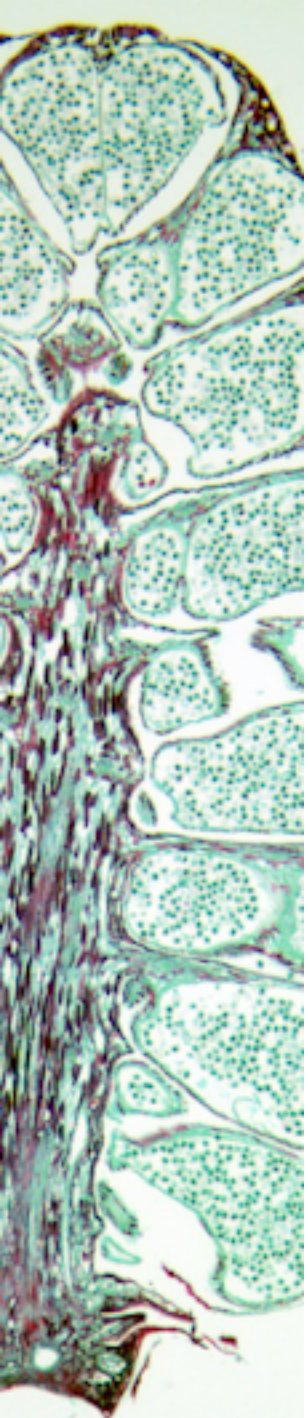
Circa un mese dopo l'impollinazione, vengono prodotte le quattro megaspore. Lo sviluppo del megagametofito è lento, e spesso non inizia che sei mesi dopo l'impollinazione. Nelle prime fasi dello sviluppo del megagametofito, la mitosi procede senza formazione immediata della parete cellulare. Circa 13 mesi dopo l'impollinazione, quando il megagametofito contiene circa 2000 nuclei liberi, inizia la formazione delle pareti cellulari. Circa 15 mesi dopo l'impollinazione gli archegoni si differenziano all'estremità micropilare.



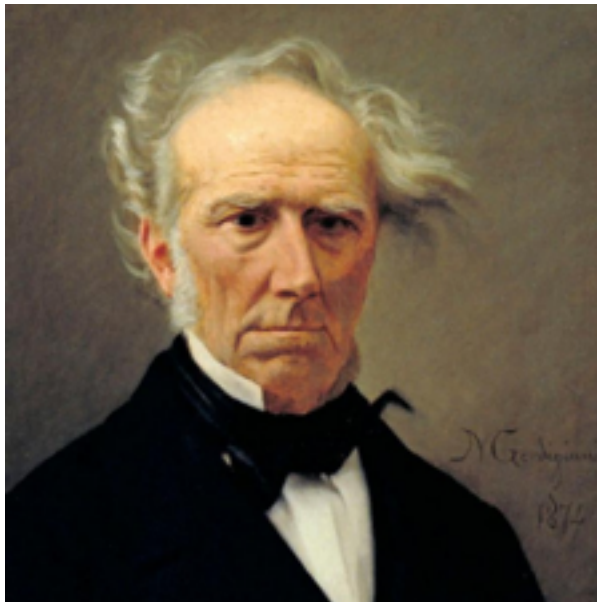


Circa 12 mesi prima, il granulo pollinico aveva prodotto il tubetto pollinico che per digestione entra nei tessuti della nocella verso il megagametofito in sviluppo. Circa un anno dopo l'impollinazione, la cellula germinativa del gametofito maschile va incontro a divisione, producendo una **cellula sterile (cellula peduncolare)** e una cellula **spermatogena**. Successivamente, prima che il tubetto pollinico raggiunga il megagametofito, la cellula spermatogena si divide per produrre due spermatozoi.

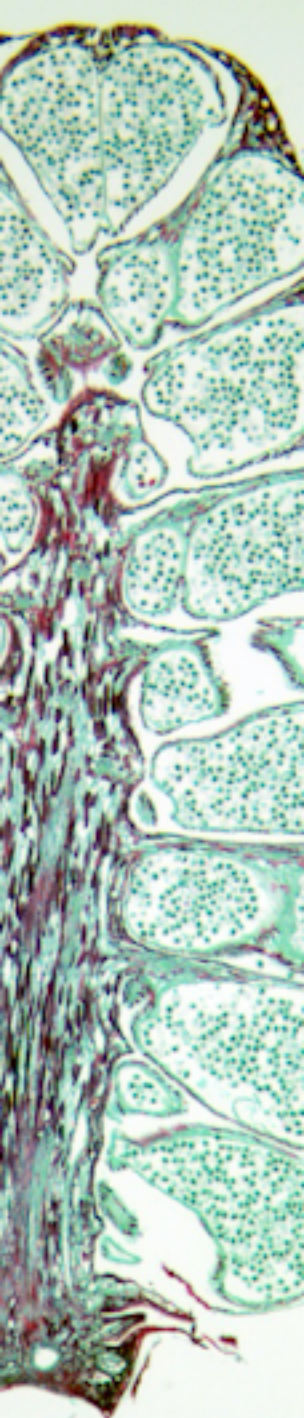




La scoperta di questa struttura si deve a un ingegnere, matematico e fisico italiano dell'800, **G.B. Amici**, pioniere della microscopia ottica, che descrisse tutto il processo della fecondazione.

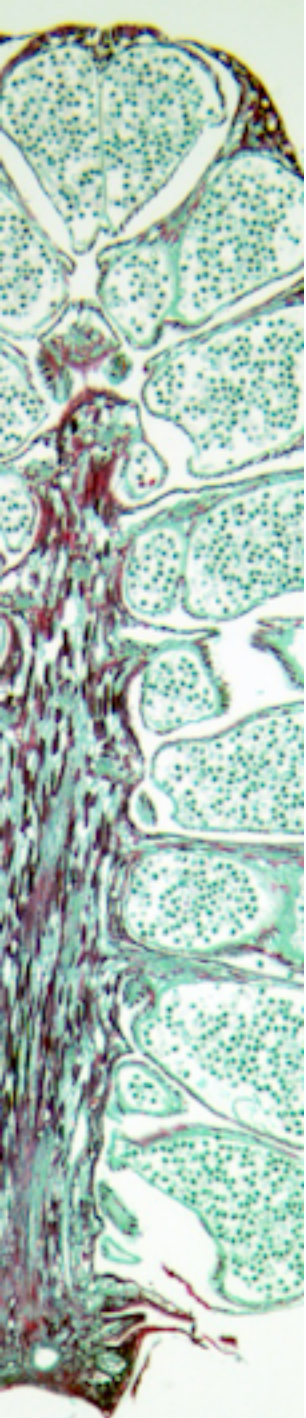


Amici Achromatic
Microscope
(circa 1850)

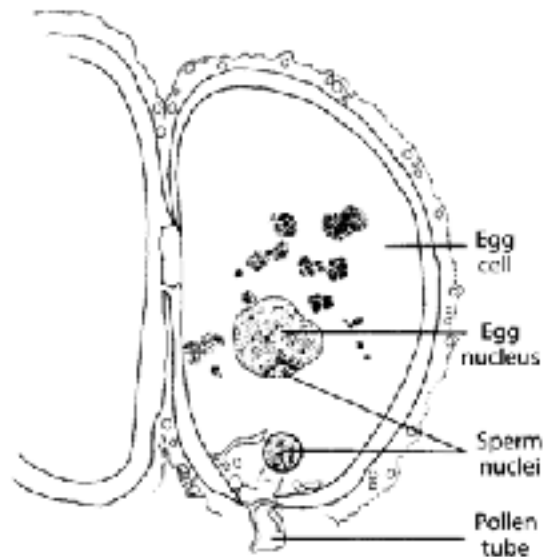


Il tubetto pollinico può essere lungo da qualche decina di micron fino a 2-3 centimetri in alcune specie di angiosperme.
I tubetti pollinici hanno un citoscheletro molto dinamico e reattivo, mentre la parete è formata prevalentemente da pectine e callosio.





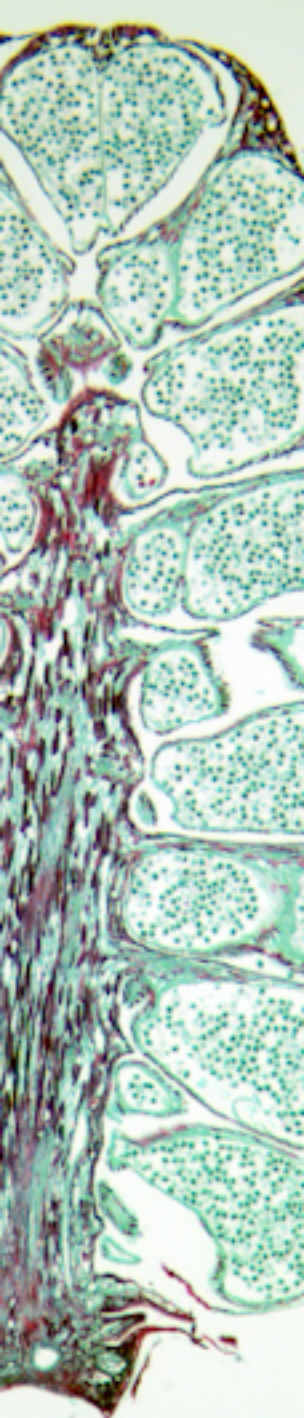
Circa 15 mesi dopo l'impollinazione, il tubetto pollinico raggiunge la cellula uovo di un archegonio, dove scarica gran parte del suo citoplasma e entrambi gli spermatozoi. Il nucleo di uno spermatozoo si unisce al nucleo di una cellula uovo, mentre l'altro degenera.



18–23 Fertilization in *Pinus* Fertilization occurs as a sperm nucleus unites with the egg nucleus. The second sperm nucleus (below) is nonfunctional and will eventually disintegrate.

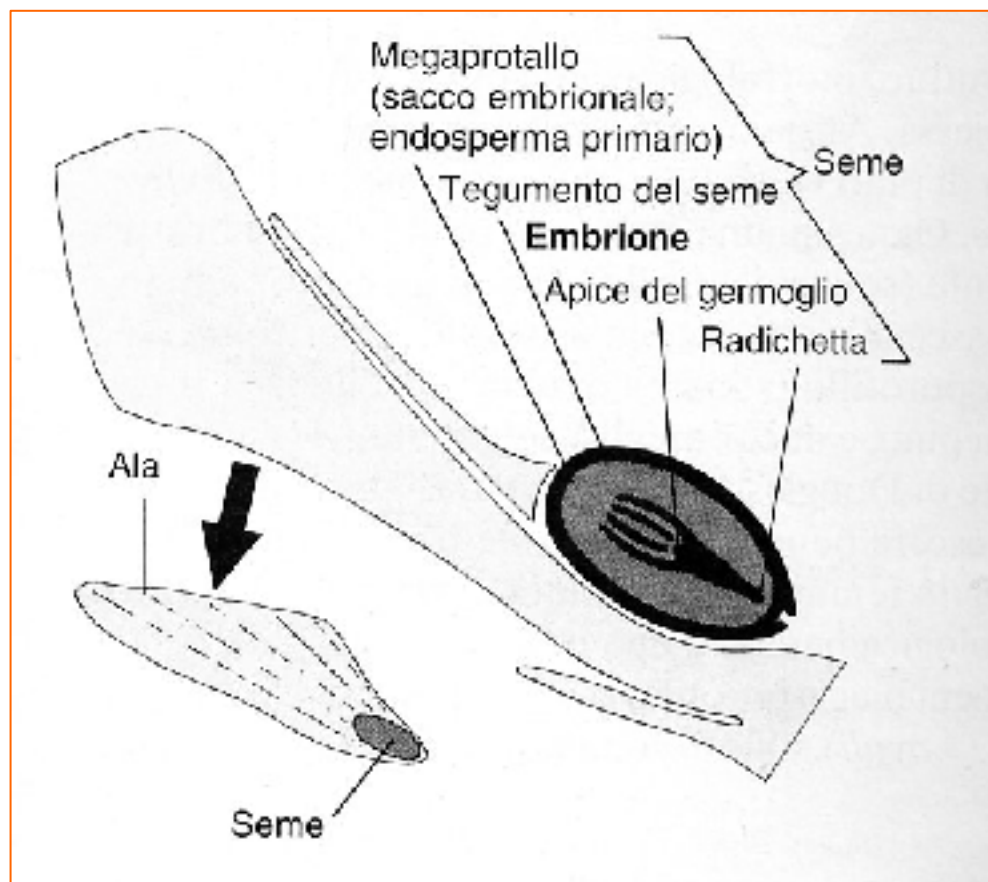


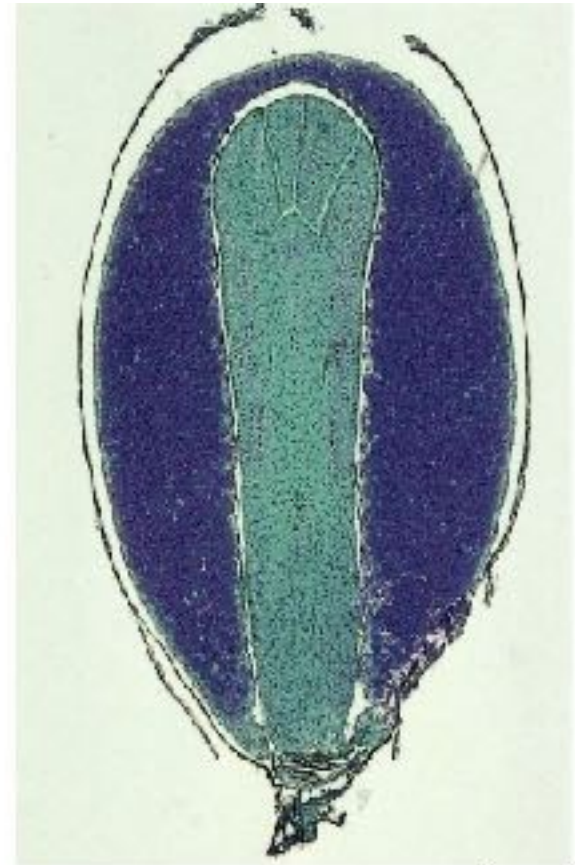
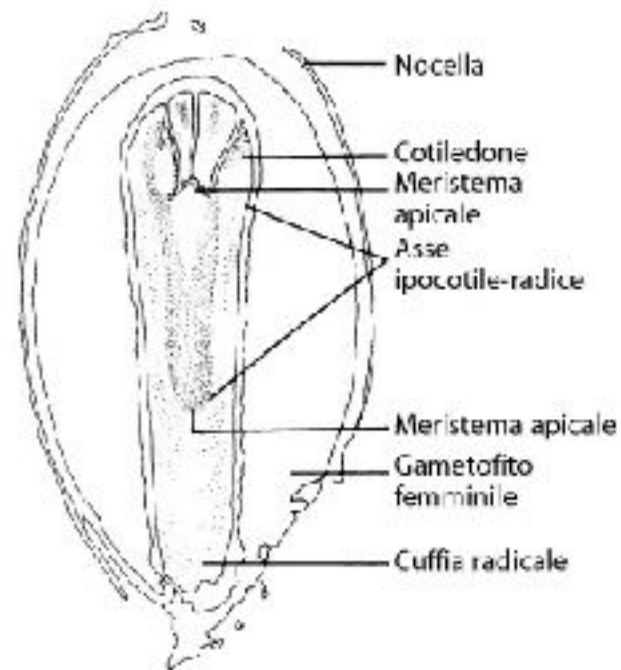
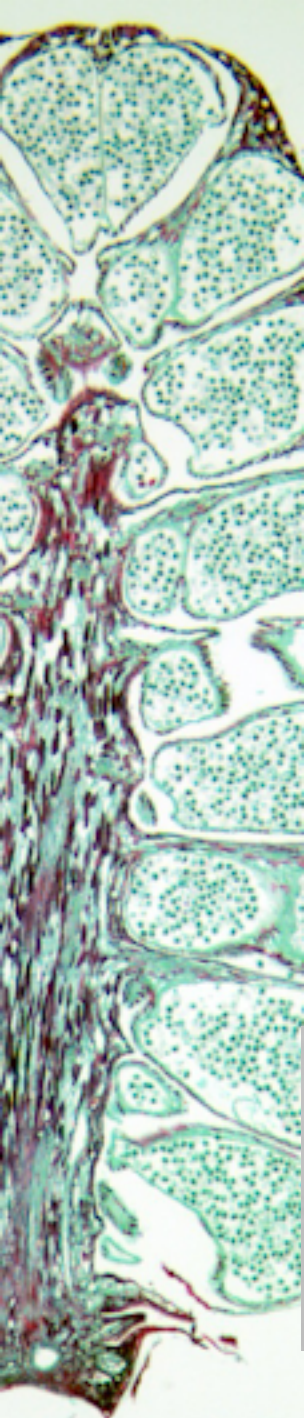
100 µm



Durante lo sviluppo iniziale dell'embrione, sono prodotte quattro serie di cellule vicino all'estremità inferiore dell'archegonio. Le quattro cellule distali rispetto al micropilo iniziano a svilupparsi in embrioni, mentre quelle immediatamente sottostanti, dette cellule del sospensore, si allungano spingendo gli embrioni in profondità nel megagametofito. Dei quattro embrioni, solo uno si svilupperà completamente.

Il seme di una conifera consiste quindi in una combinazione di due diverse generazioni di sporofiti diploidi - tegumento e nocella, e l'embrione - e una generazione aploide, il gametofito, che funge da tessuto di riserva.

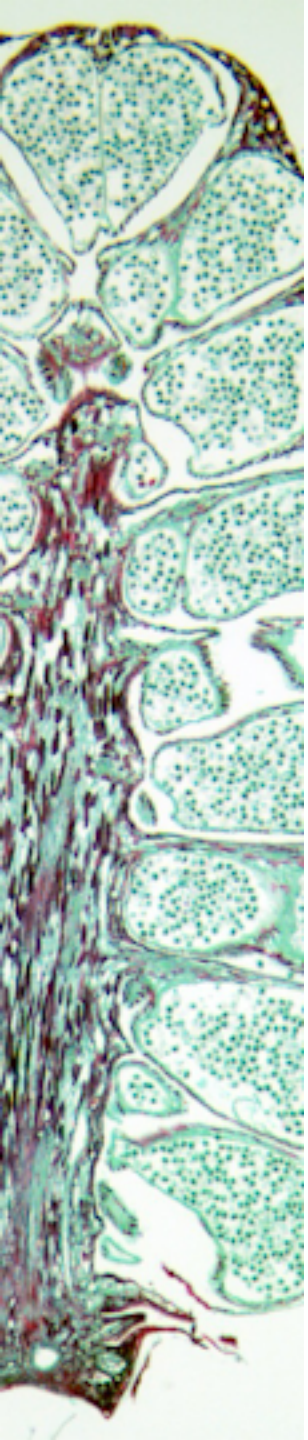




500 µm

■ *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).



L'embrione è costituito da un asse ipocotile-radice, con una cuffia radicale e un meristema apicale ad un'estremità, e un meristema apicale e diversi (generalmente otto) cotiledoni dall'altra. Il tegumento è costituito da tre strati, di cui lo strato intermedio diventa duro e funge involucrio del seme.

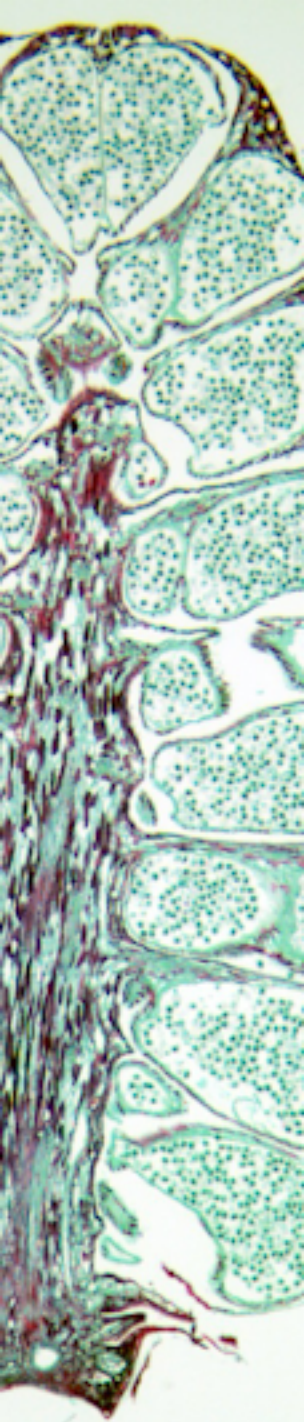
I semi dei pini vengono spesso disseminati dai coni durante l'autunno del secondo anno successivo alla comparsa dei coni e all'impollinazione.

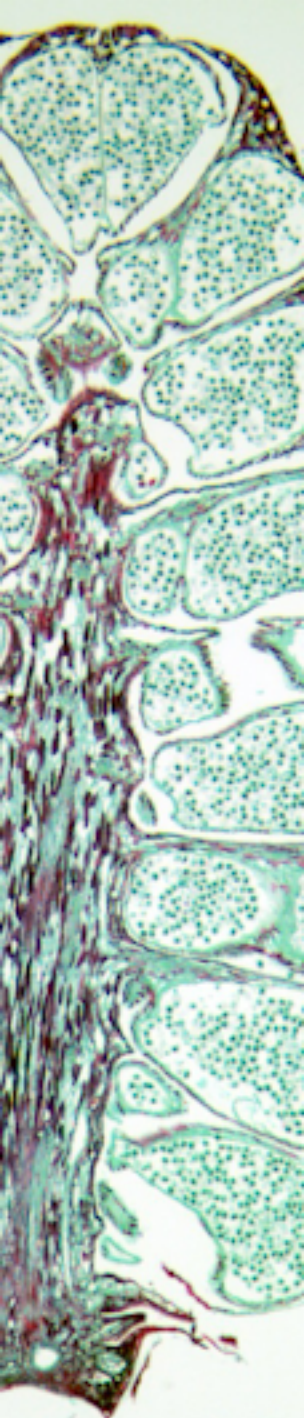
Alla maturità, le squame del cono si aprono, e i semi alati della maggior parte delle specie vengono portati dal vento, spesso anche a grandi distanze.

In alcune specie di pini, come *Pinus contorta*, le squame non si separano fino a quando i coni non vengono sottoposti a un calore estremo. Dopo che un incendio attraversa una pineta, la maggior parte dei coni di questa specie, che sono resistenti al fuoco, si aprono, rilasciando i semi accumulati per molti anni.

In altre specie, tra *Pinus flexilis* e *Pinus albicaulis*, i grandi semi senza ali vengono raccolti e trasportati da grandi uccelli come i corvi.

Pinus nigra J.F.Arnold



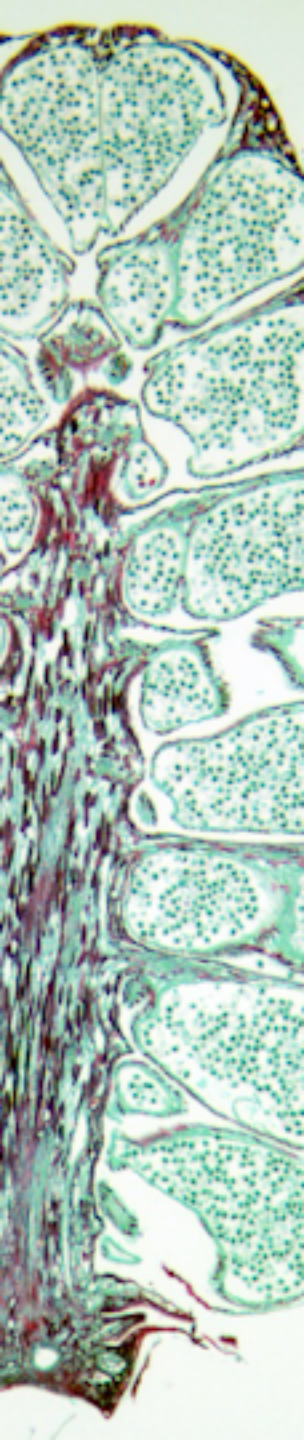


Larix decidua



Pinus halepensis

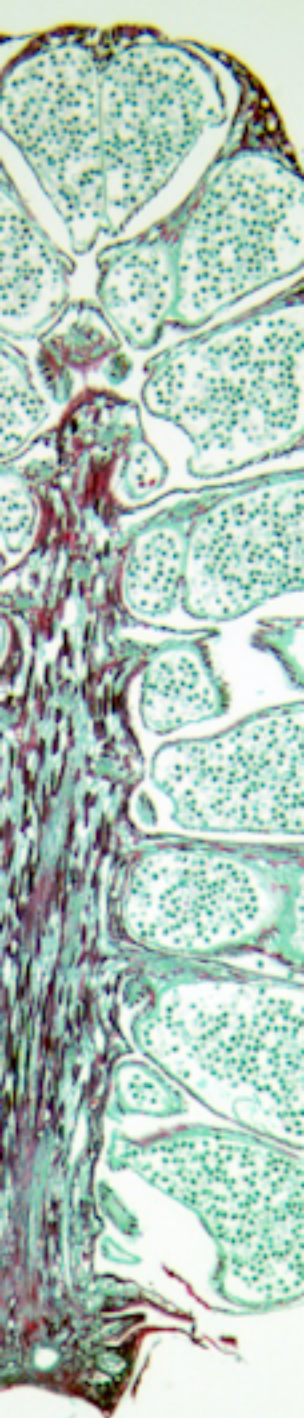




Le altre conifere si differenziano dai rappresentanti del genere *Pinus* principalmente per la disposizione delle foglie, non raggruppate su brachiblasti. Inoltre, vi sono delle possono essere delle differenze nei cicli riproduttivi. Nonostante ciò si può dire che le conifere costituiscano un gruppo relativamente omogeneo. Tuttavia, esistono diverse variazioni sulla forma e la dimensione degli strobili, con adattamenti che hanno reso i semi di alcune conifere adatti alla disseminazione tramite vettori animali.

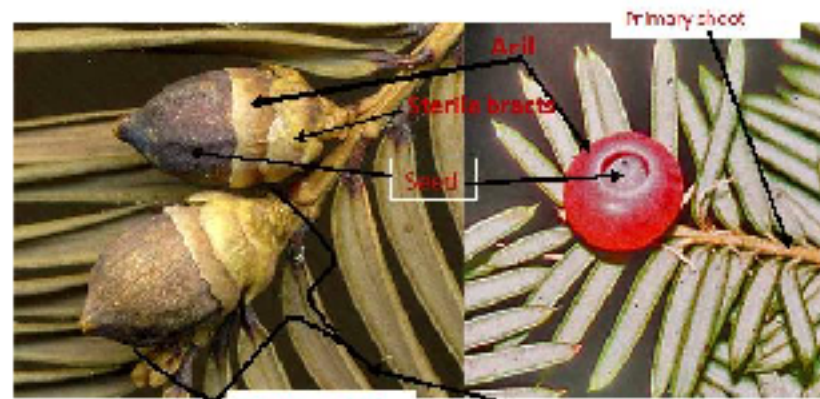
Nella maggior parte delle conifere diverse dalle Pinaceae, il ciclo riproduttivo dura però un anno; i semi vengono prodotti nella stessa stagione in cui gli ovuli vengono impollinati. Il tempo tra l'impollinazione e la fecondazione in queste specie varia da tre giorni a tre o quattro settimane, invece che circa 15 mesi.

Tra i generi importanti di conifere diverse da *Pinus* ci sono altre Pinaceae, come gli abeti (*Abies*), i larici (*Larix*), gli abeti rossi (*Picea*), gli abeti canadesi (*Tsuga*), gli abeti di Douglas (*Pseudotsuga*), e altre Cupressaceae come i cipressi (*Cupressus*) e i ginepri (*Juniperus*).

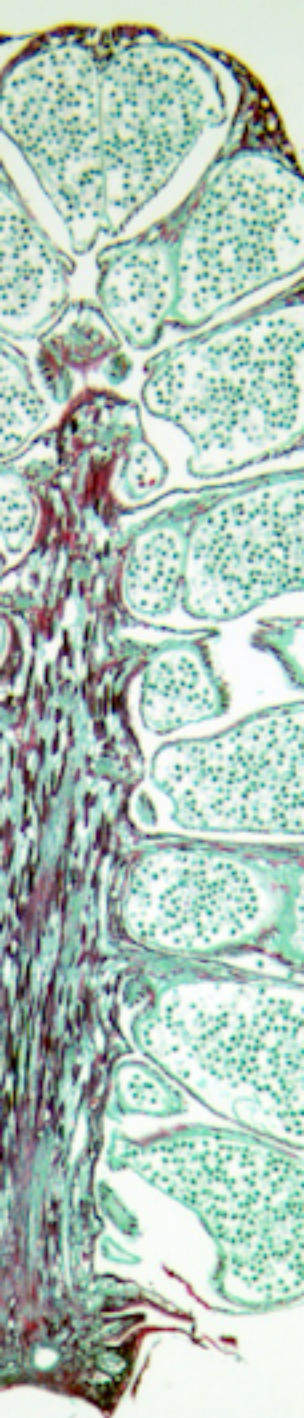


Nei tassi (famiglia Taxaceae), un ovulo solitario è portato in un cono fortemente ridotto e circondato da una struttura carnosa, simile a una coppa, l'**arillo**. In questo cono, la brattea ovulifera diventa l'arillo, commestibile, e porta un unico seme, estremamente velenoso. Questo adattamento si è sviluppato per favorire la disseminazione a opera degli uccelli.





The 1000- μ m long section of primary wood, corresponding to the secondary wood, Fig. 1, is composed of both secondary and primary wood (Fig. 1) pushed to the left. A primary wood block with diameter, 100 mm, is shown below (Fig. 2). Primary wood shows an increase in density with age, as well as lower Fig. 3, within longitudinal section of primary wood, secondary wood, secondary wood, and secondary wood (Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100).

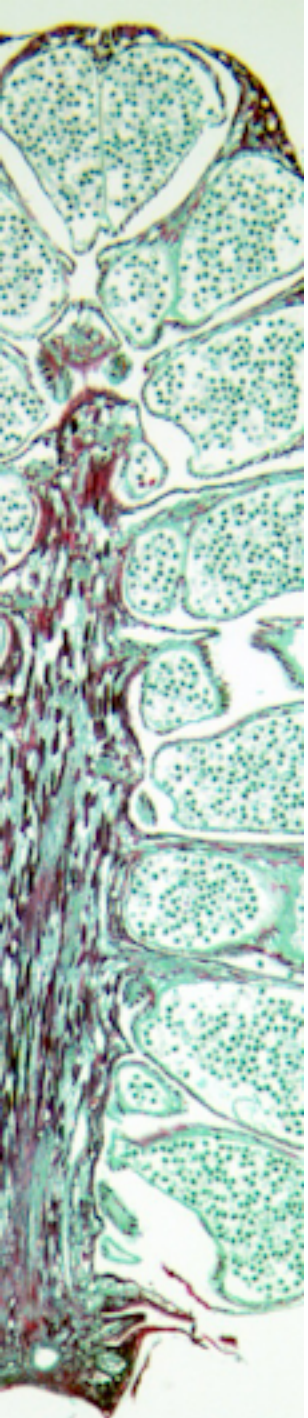


Uno dei gruppi più interessanti di conifere è la famiglia delle Araucariaceae, che raggiunse la sua più grande diversità nel giurassico e cretaceo, tra 200 e 65 milioni di anni fa, ma si estinse nell'emisfero settentrionale nel tardo Cretaceo. *Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia* sono i generi viventi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



Wollemia nobilis W.G.Jones,
K.D.Hill & J.M.Allen

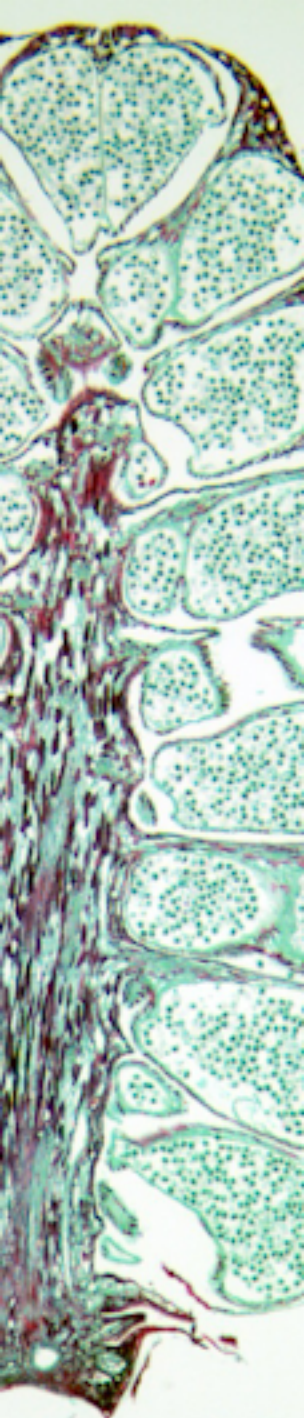




Una specie di *Araucaria* chiamata pino di Panama è uno degli alberi da legname più costosi del Sud America. Alcune specie, come *Araucaria araucana* e *Araucaria heterophylla*, sono frequentemente coltivate, la seconda anche come pianta d'appartamento.





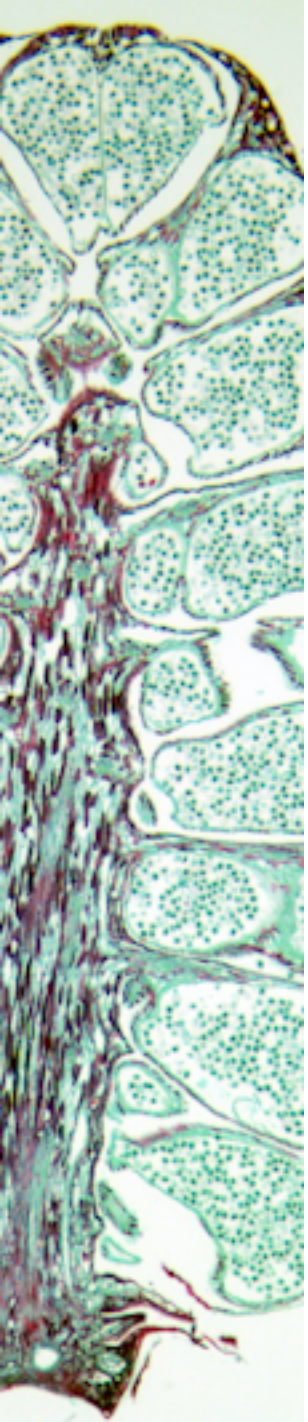


Nelle *Cupressaceae*, gli strobili sono spesso sferoidali. Le brattee sono completamente fuse alle squame ovulifere, e sono visibili solo come piccole sporgenze.



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



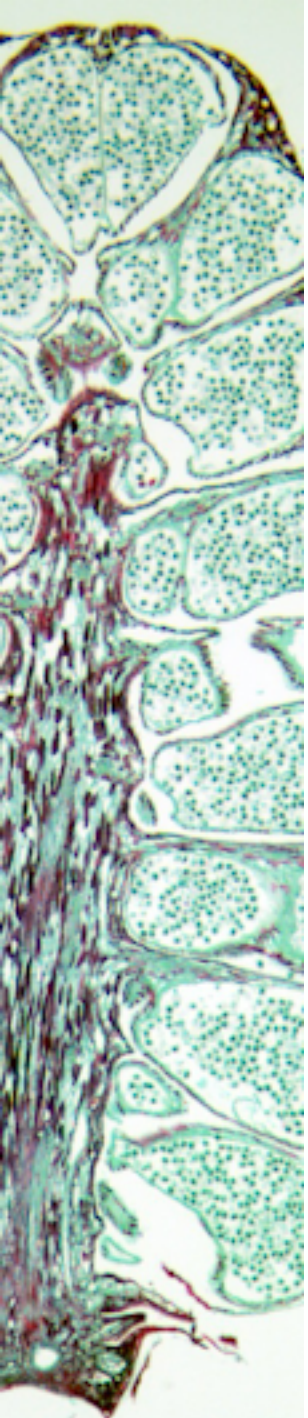


In *Juniperus*, gli strobili sono carnosì, e sono detti galbuli. Vengono usati per svariati usi alimentari, e nella distillazione di alcolici.



Galbuli in *Juniperus communis*.





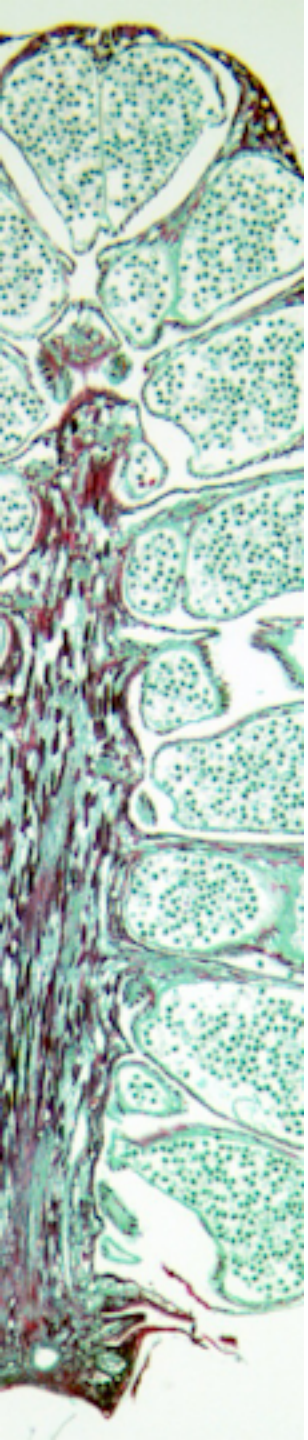
Un altro interessante gruppo di conifere sono le sequoie e le specie a esse più vicine, che risalgono al Giurassico medio (da 185 a 165 milioni di anni fa). Queste conifere sono rappresentate oggi da specie che sono i resti di popolazioni molto più numerose e diffuse durante il Terziario. Una delle specie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



Sequoiadendron
e *Sequoia*,
coltivati in Italia



Phylum Cycadophyta

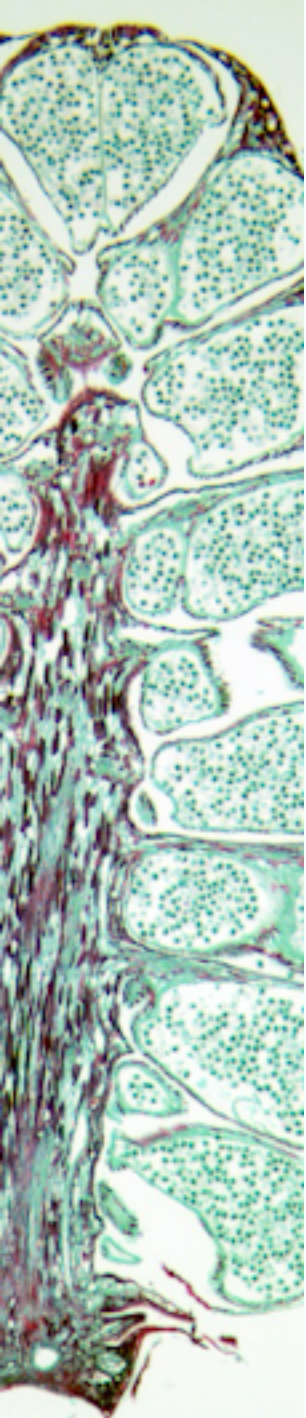


Le Cycadophyta sono piante palmiformi delle regioni tropicali e subtropicali. Apparvero 250 milioni di anni fa durante il Permiano e ebbero il loro massimo nel Mesozoico. Le cicadee viventi comprendono 11 generi e 300 specie.

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

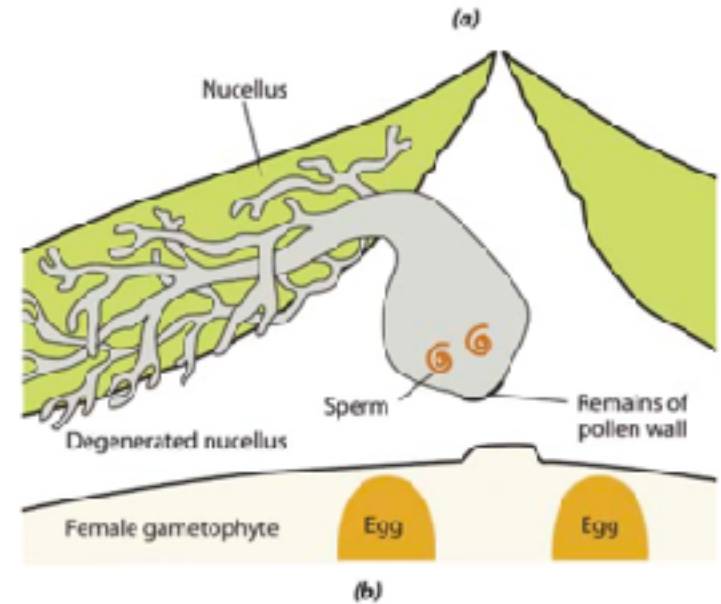
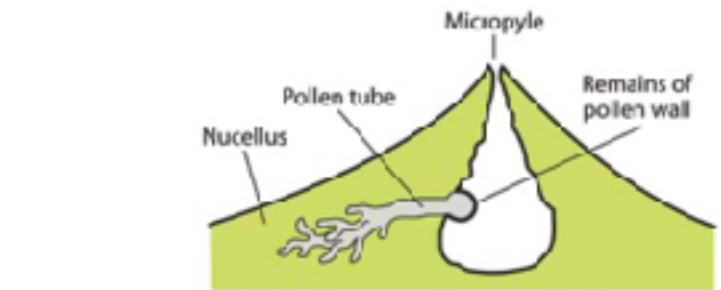
Le cicadee sono dioiche. Gli sporofilli sono foglie più o meno ridotte, spesso raggruppate in strutture coniformi all'apice della pianta.

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



Nelle cicadee e in *Ginkgo*, la fecondazione è una transizione tra le piante senza semi, con spermatozoi che nuotano liberamente, e le altre spermatofite, con spermatozoi non mobili.

I microgametofiti di Cycads e *Ginkgo* producono un tubo pollinico, ma questo è un austorio che cresce nel tessuto della nocella, dove assorbe i nutrienti. Alla fine, la parte terminale del tubulo pollinico libera due sperm mutliflagellati, che nuotano fino all'archegonio, e uno di loro fertilizza l'uovo.



18–11 Development of the microgametophyte of *Ginkgo biloba*

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

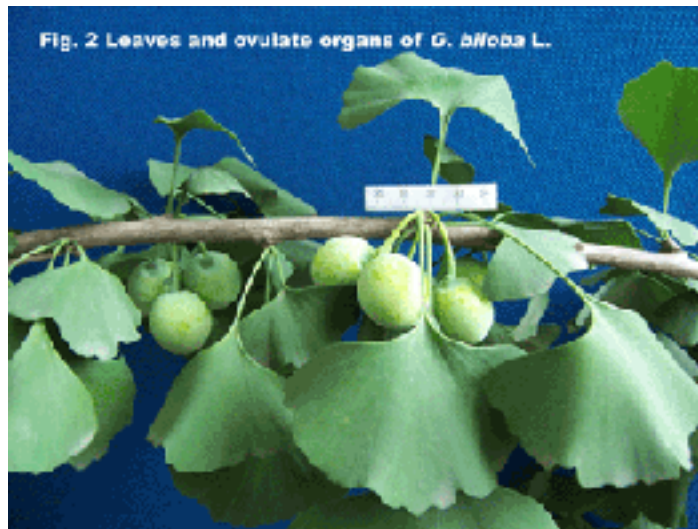
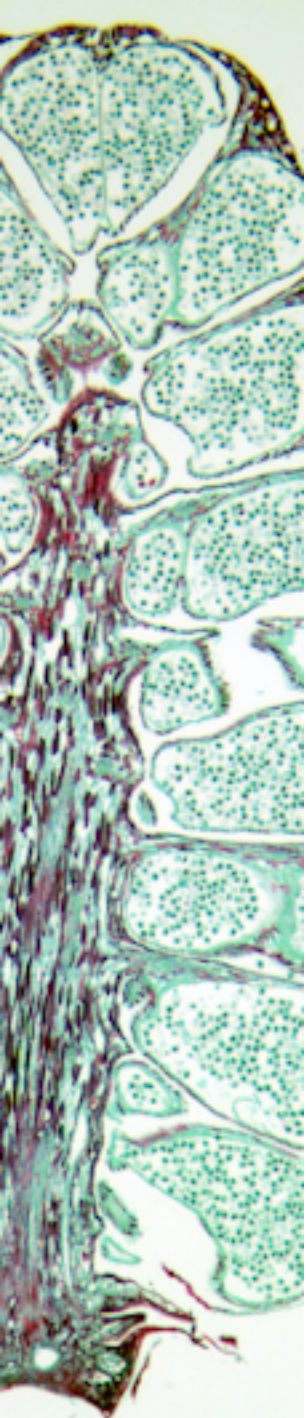
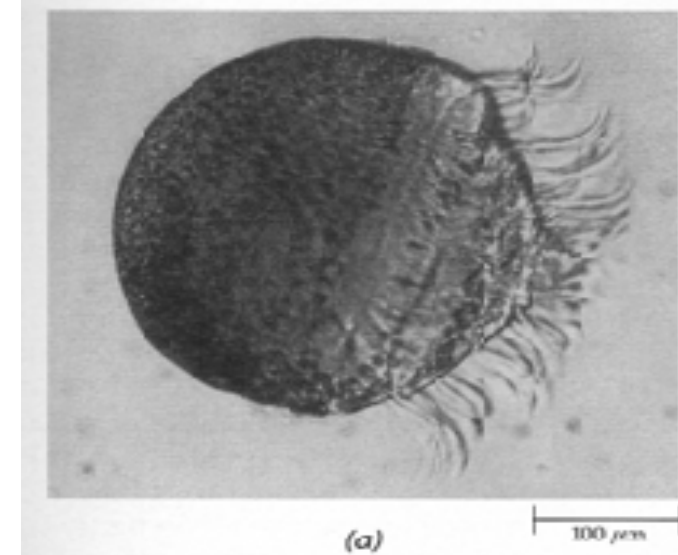
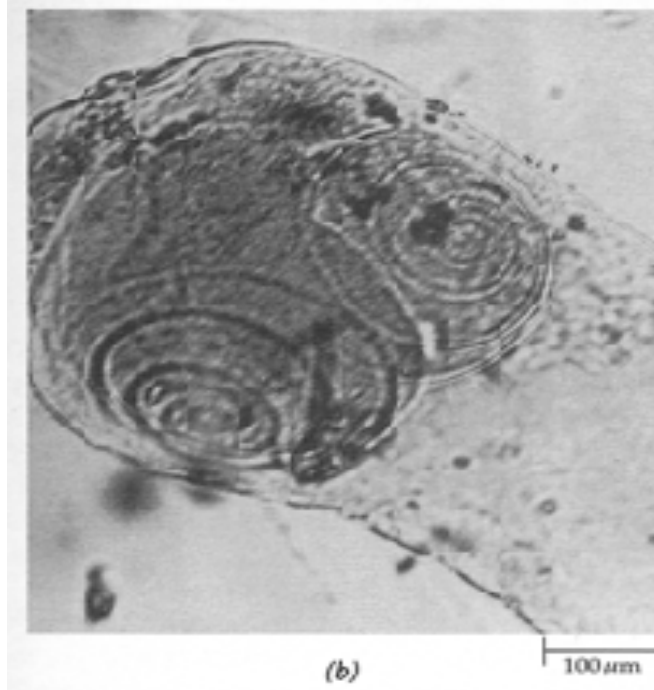
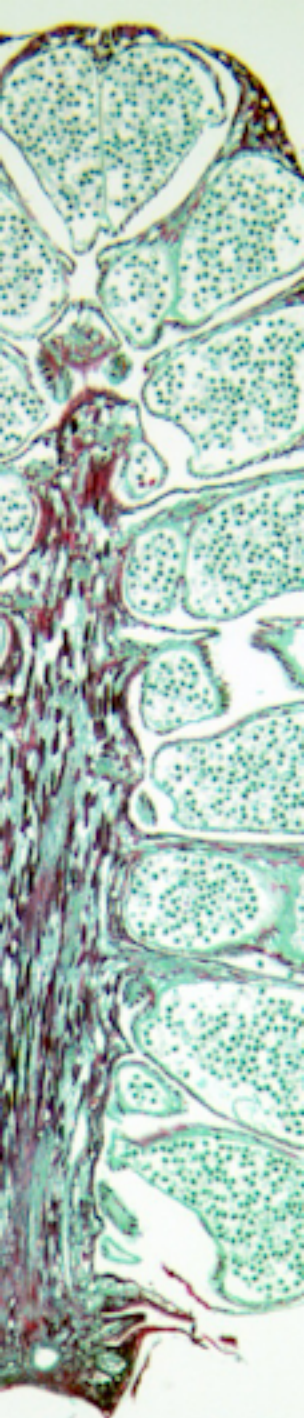


Fig. 2 Leaves and ovulate organs of *G. biloba* L.



Nelle cicadee e in *Ginkgo* vengono mantenuti spermatozoidi flagellati all'interno del tubetto pollinico



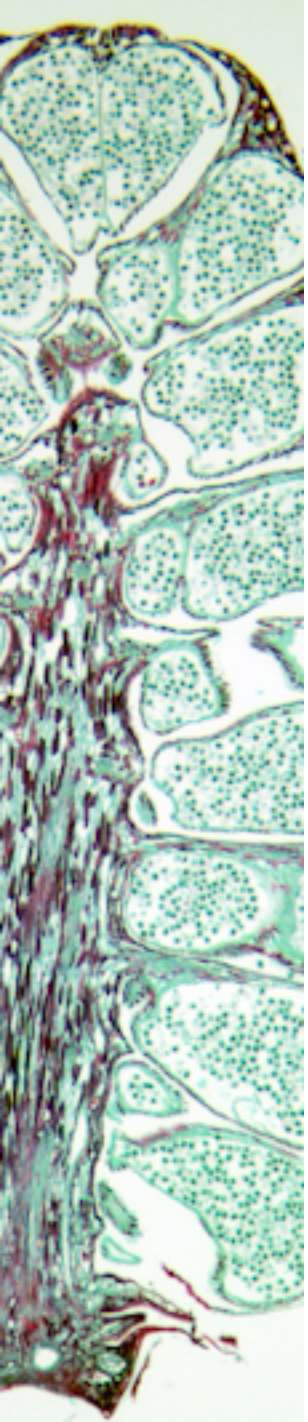
Scarabei di diversi gruppi sono stati frequentemente trovati associati ai coni maschili, e meno frequentemente ai coni femminili delle cicadee. I curculionidi del genere *Rhopalotria* svolgono il loro intero ciclo vitale su e nei coni maschili di *Zamia*, e visitano anche i coni femminili. Altri scarafaggi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



Zamia floridana



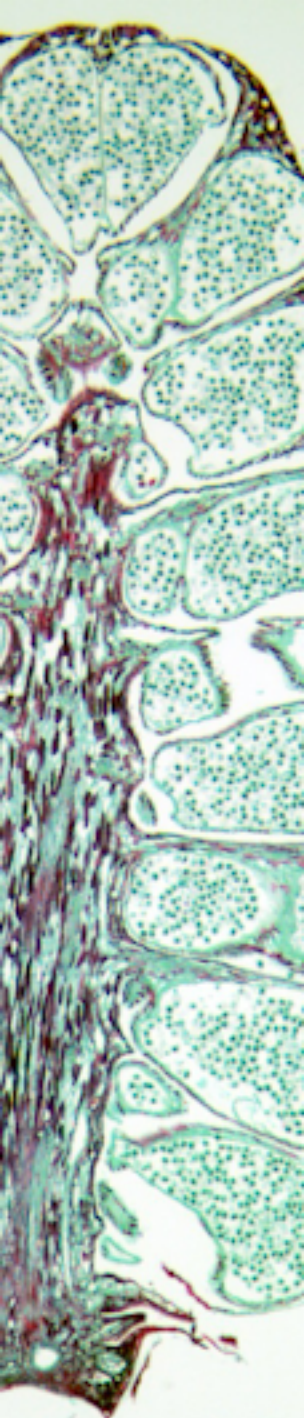
Rhopalotria furfuracea

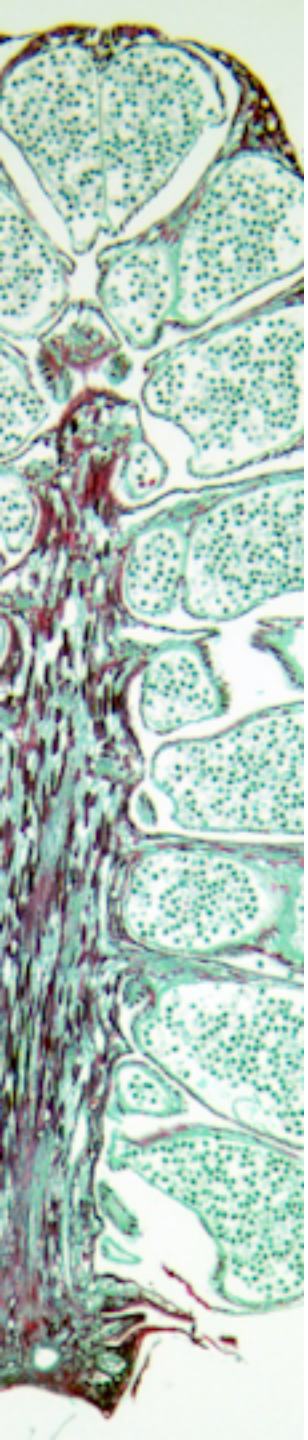


Cycas revoluta Thunb.

Phylum Ginkgophyta

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



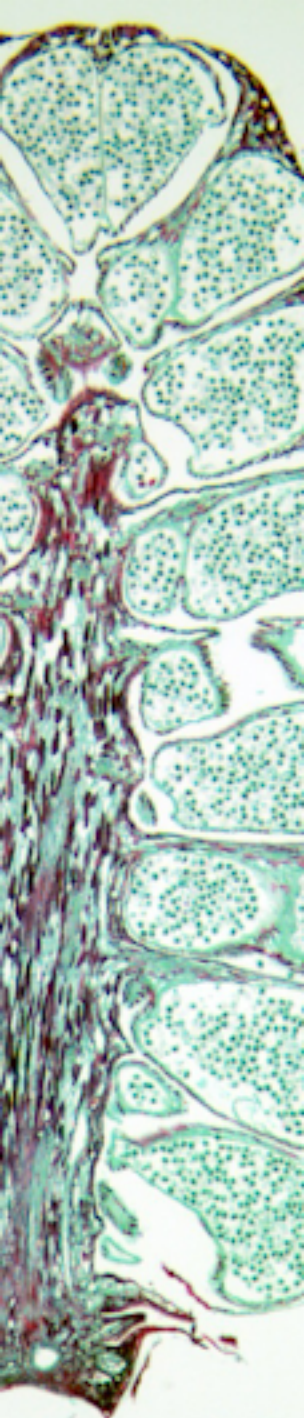


È un albero a crescita lenta che può raggiungere i 30 metri. A differenza della maggior parte delle altre ginnosperme, il *Ginkgo* è deciduo. Pur non esistendo più popolazioni selvatiche, a parte forse un caso in Cina, *Ginkgo* è stato conservato dalla coltivazione nei templi in Cina e Giappone. Come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

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

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





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

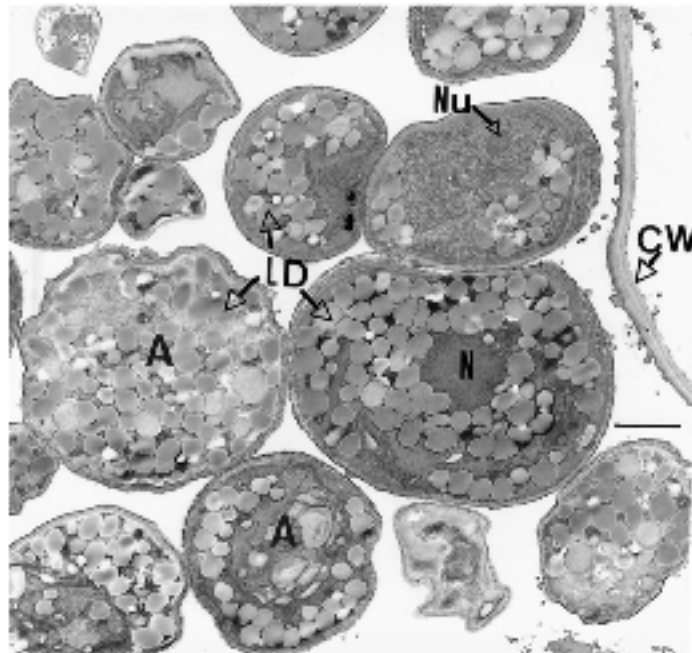
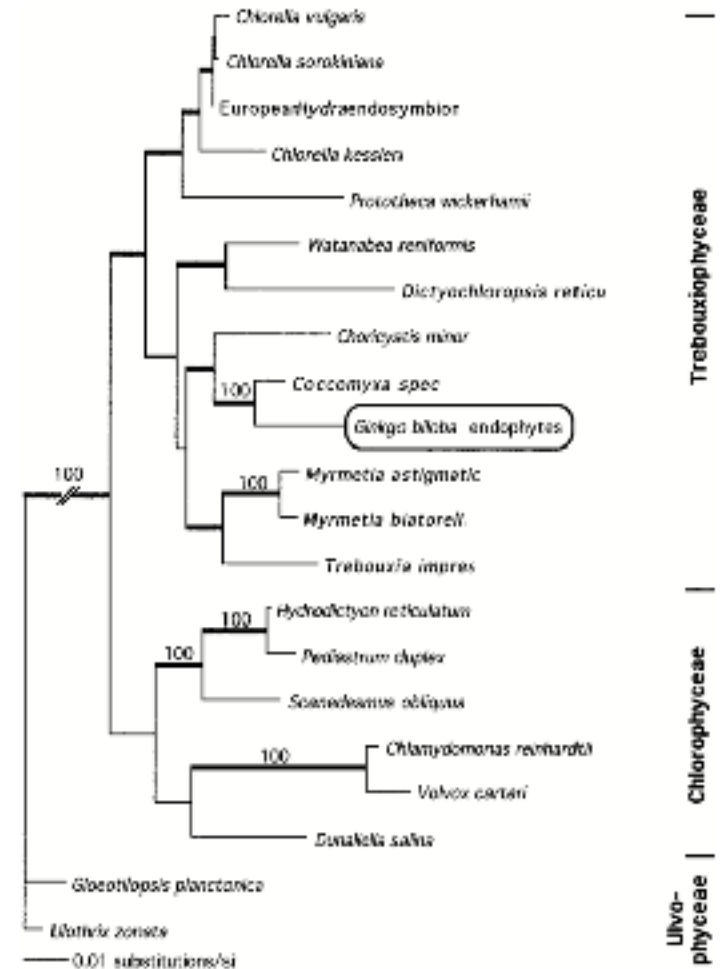
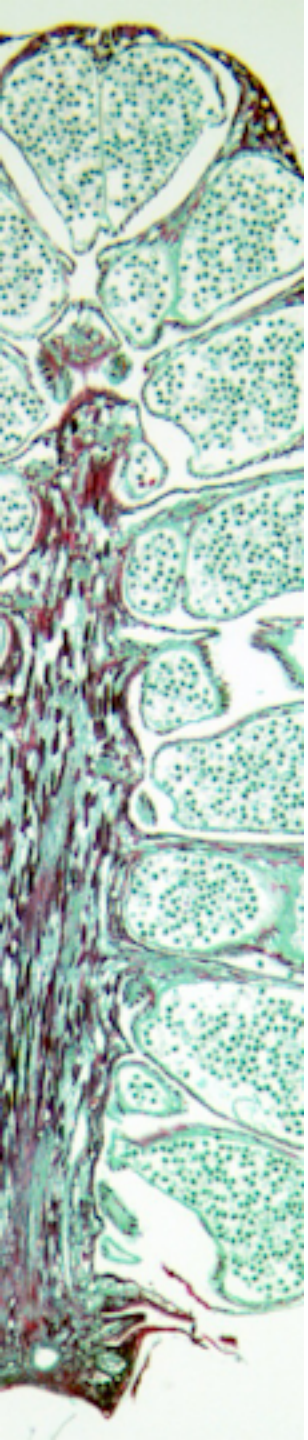


Fig. 6. Internal proliferation of algae. Several algae (A) with a large number of lipid droplets (LD) were observed in a necrotic host cell (note its cell wall [CW]) belonging to a primary 3-mo-old cotyledon culture of *G. biloba*. One alga displays a compact nucleolus (Nu). Scale bar = 2 μ m.



Phylum Gnetophyta

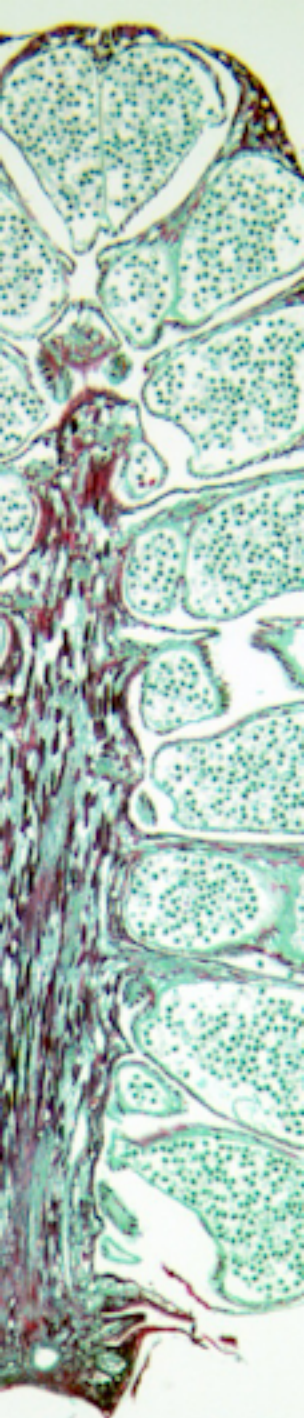


Comprende tre generi viventi, e circa 75 specie: *Gnetum*, *Ephedra* e *Welwitschia*.

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

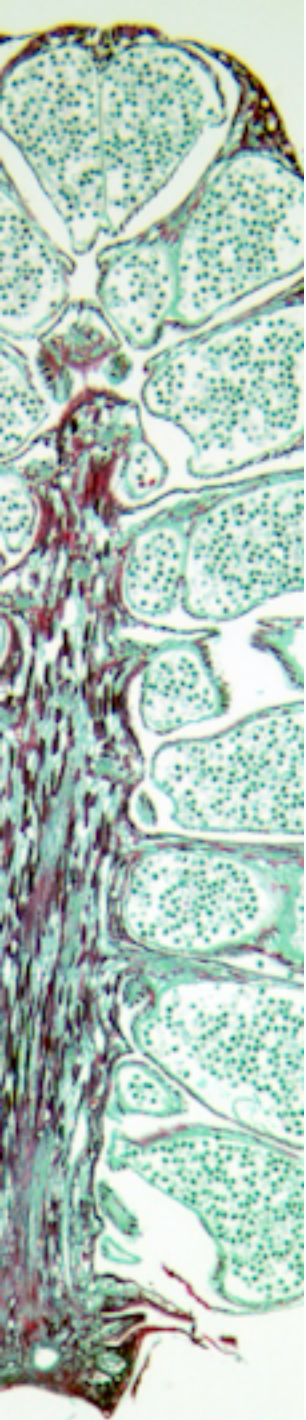
Le specie del genere *Ephedra* (40 specie) sono cespugli fortemente ramificati con foglie poco appariscenti, piccole e simili a scaglie. Le foglie siffatte e gli steli apparentemente articolati le fanno assomigliare agli equiseti. La maggior parte delle specie di vive in regioni aride o desertiche.

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 meristemático al margine del disco. *Welwitschia* cresce nel deserto costiero dell'Africa sud-occidentale, in Angola, Namibia e Sudafrica.

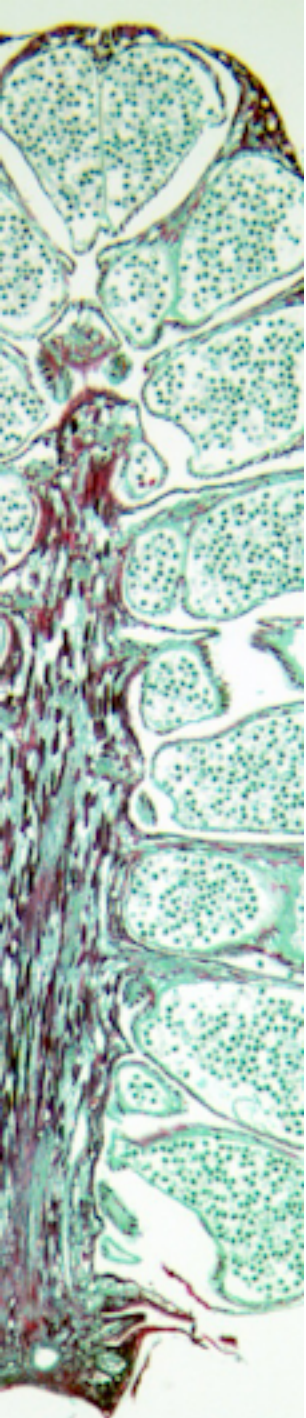


Gnetum gnemon L.



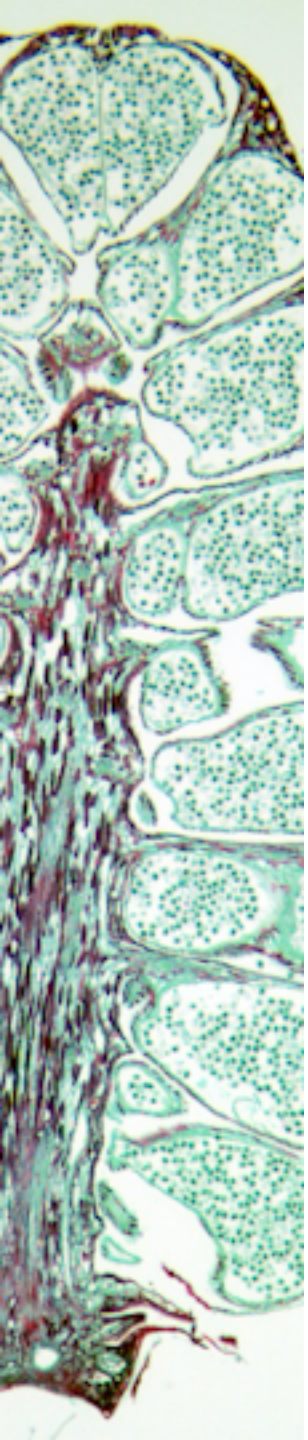


Ephedra distachya L. subsp. *distachya*



Welwitschia mirabilis
Hook.f.





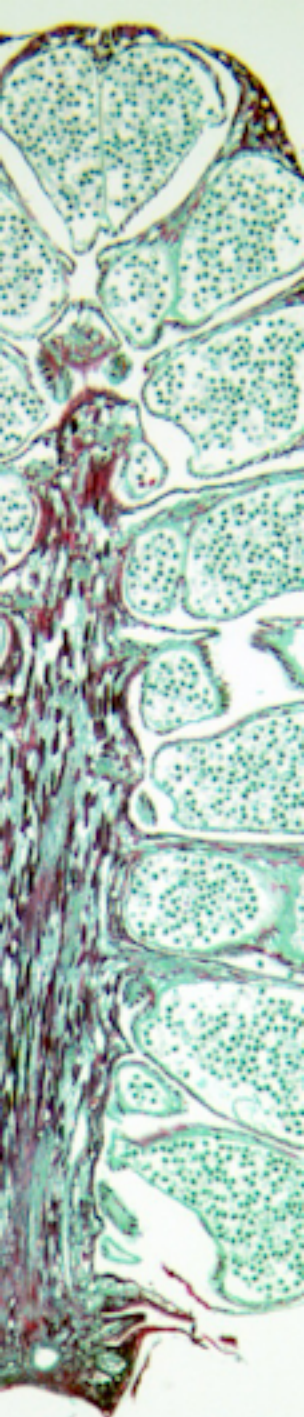
Sebbene i generi del phylum siano chiaramente correlati tra loro, e formino un gruppo monofiletico, con *Ephedra* basale, hanno caratteristiche molto diverse, che assomigliano spesso a quelle delle angiosperme.

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.

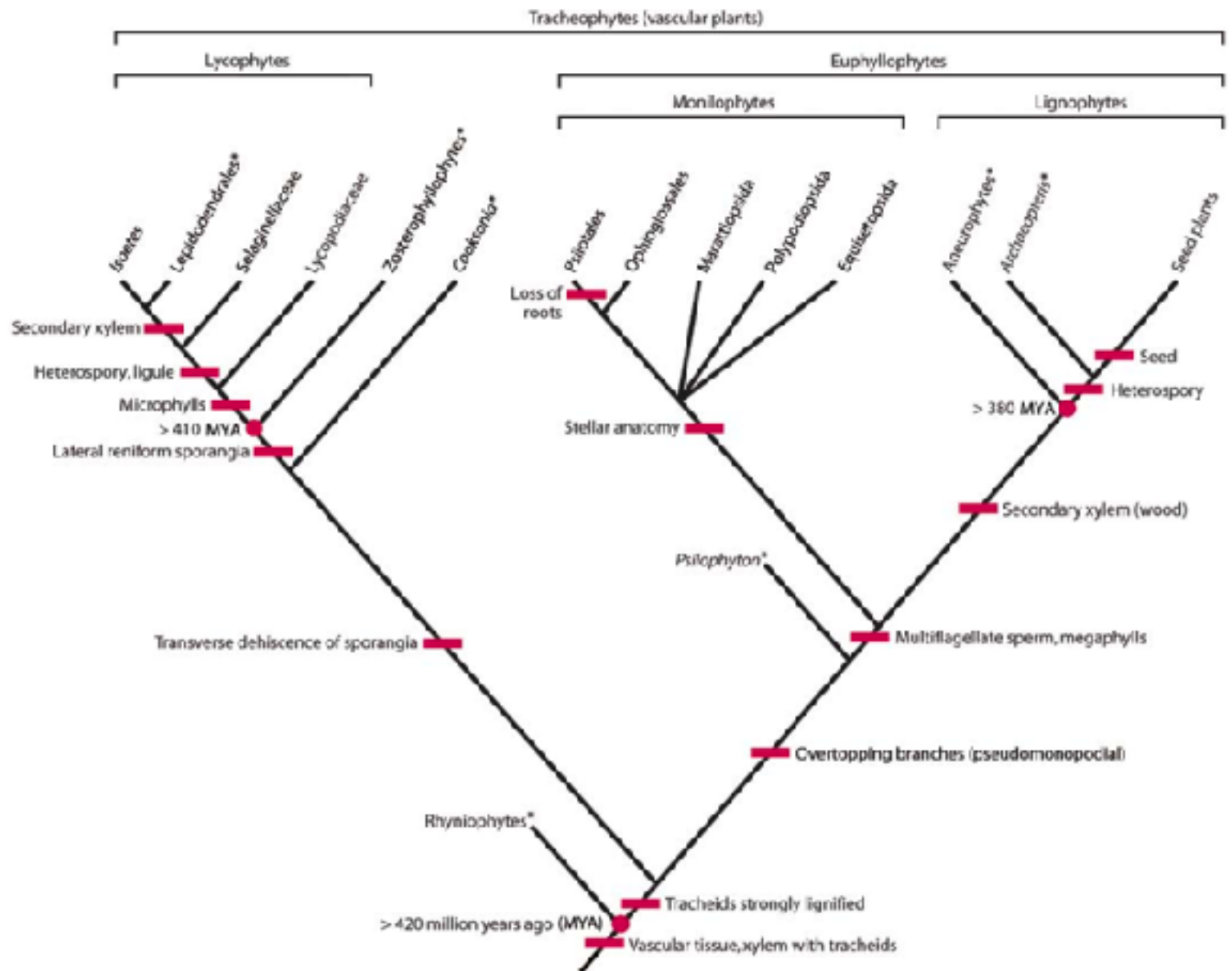
Anche in *Gnetum* ogni tubetto di polline contiene una cellula spermatica binucleata. Ciascuno dei due nuclei si fonde con un nucleo femminile separato e indifferenziato all'interno del megagametofito. A differenza delle angiosperme, però, questi eventi non producono un endosperma secondario, ma un altro 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</i> , <i>Picea</i> , <i>Pinus</i> , and <i>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 (maldenhalr tree)	<i>Ginkgo</i>	Tracheids	Yes	No	Fan-shaped	Ovules and microsporangia on separate plants; fleshy-coated seeds
Gnetophyta (gnetophytes)	<i>Ephedra</i> , <i>Gnetum</i> , and <i>Welwitschia</i>	Tracheids and vessel elements	No	Yes	<i>Ephedra</i> : small scalelike leaves; <i>Gnetum</i> : relatively broad, leathery leaves arranged in pairs; <i>Welwitschia</i> : two enormous, strap-shaped leaves	Ovulate and microsporangiate cones compound, borne on separate plants, except for some species of <i>Ephedra</i> ; plants have conifer-like and angiosperm-like features; leaves borne in opposite pairs



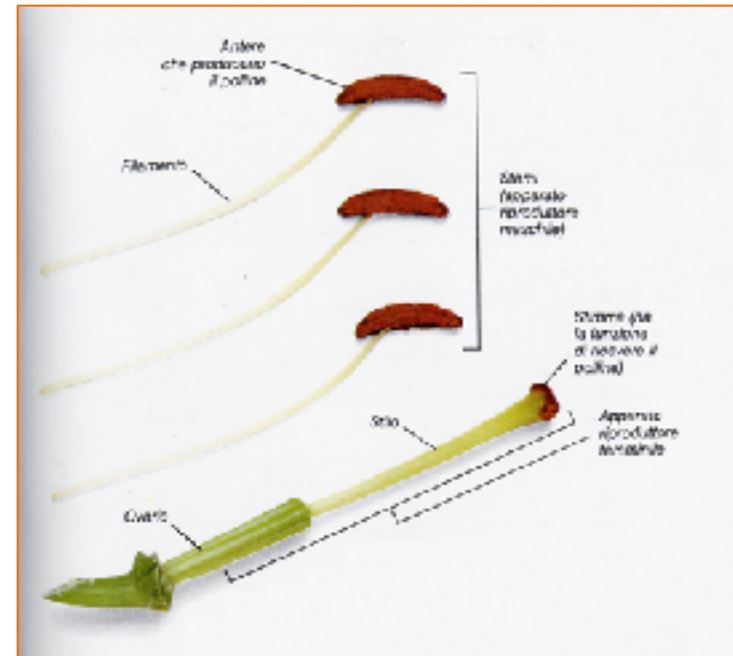
Spermatofite

Gimnosperme

“a seme nudo”

Angiosperme

“a seme protetto”

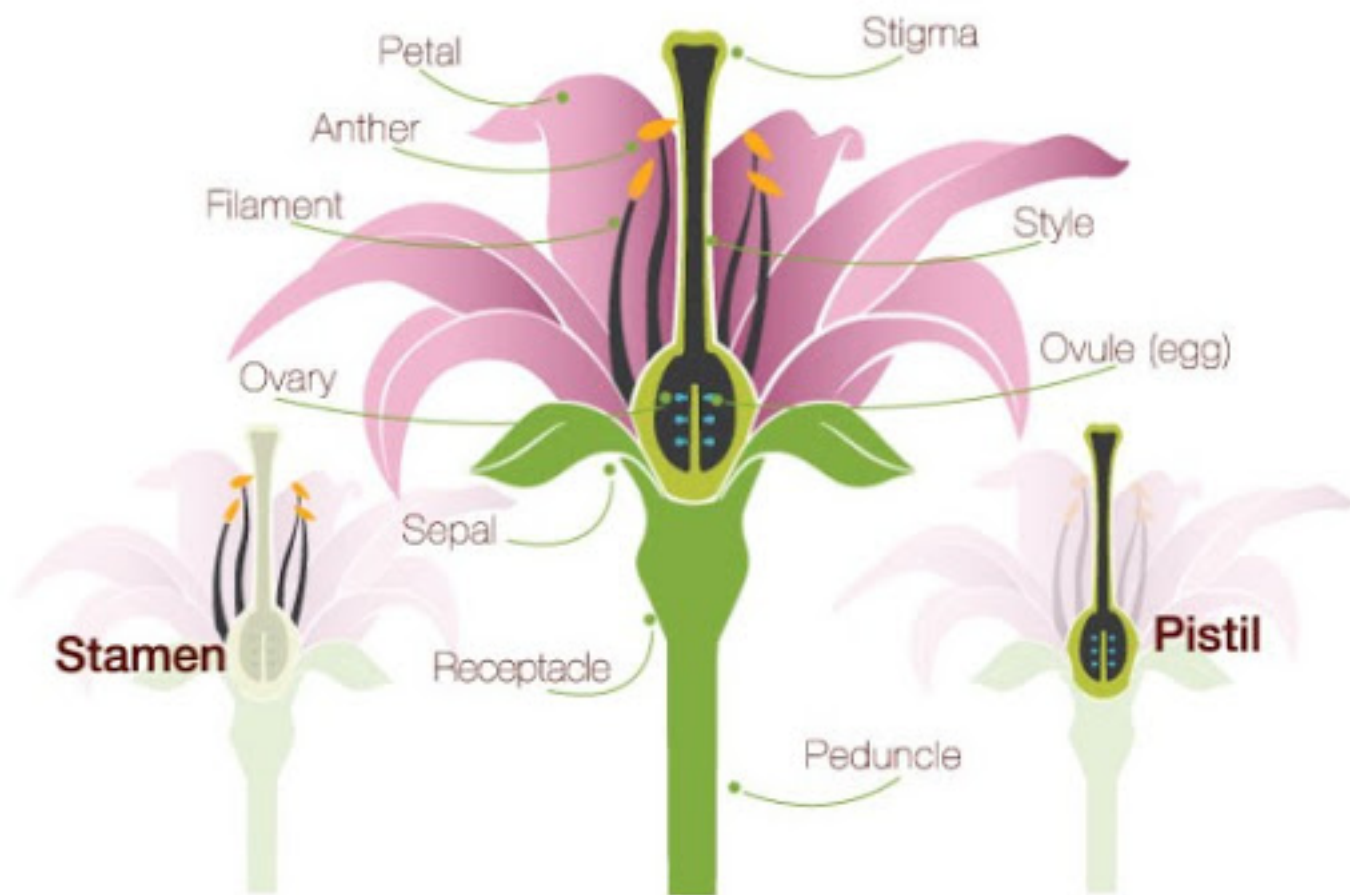




Nel ciclo metagenetico delle **Angiosperme** si osservano:

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





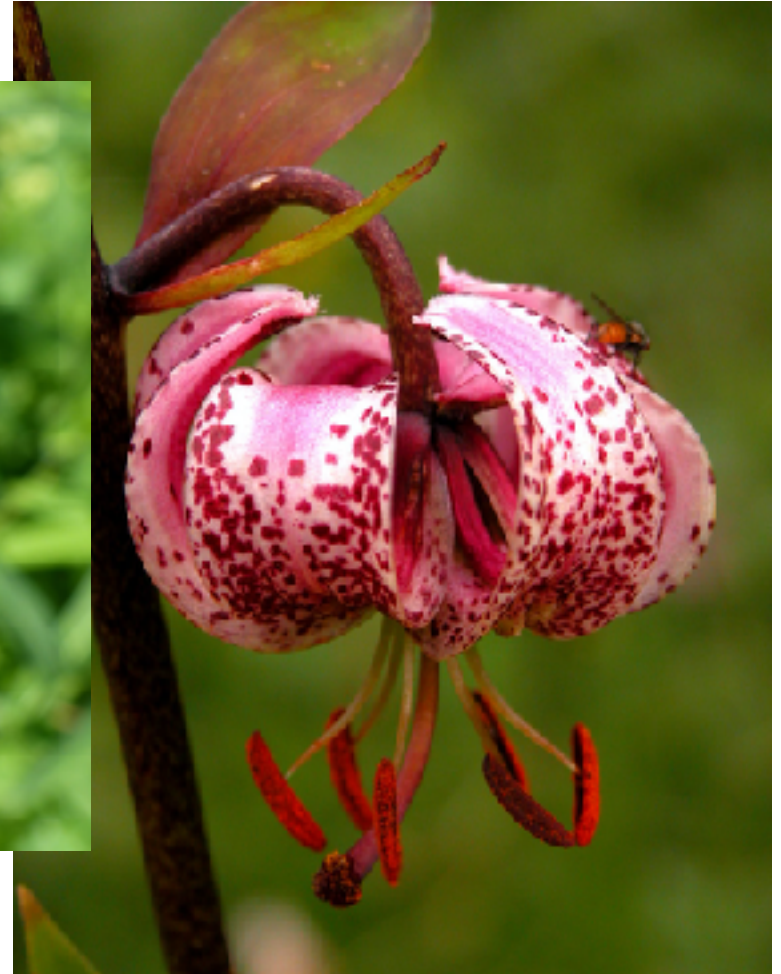


Il **fiore** è un getto a crescita limitata, che porta gli **sporofilli**, a loro volta portanti gli **sporangii**, oltre a una o più serie di macrofilli modificati che spesso hanno perso la funzione fotosintetica (**sepali** e **petali**, o **tepali**).

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



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



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

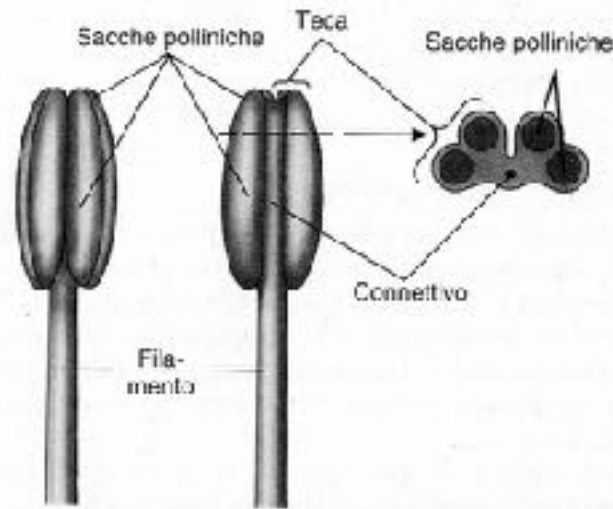
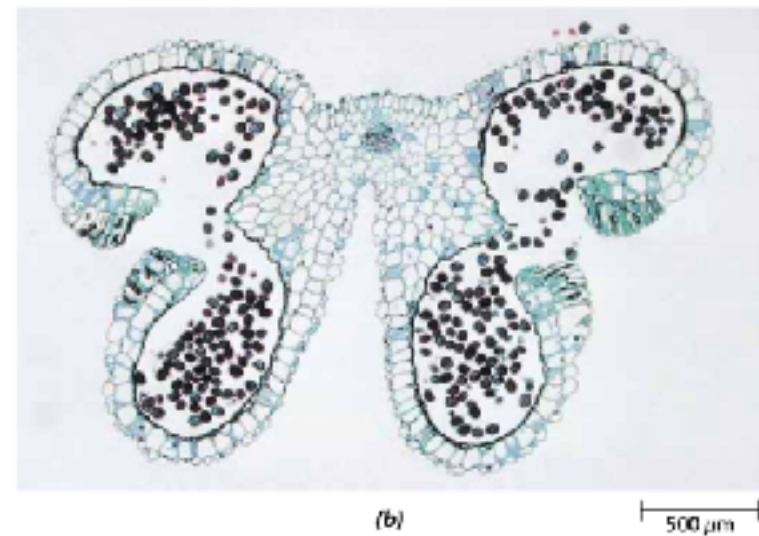
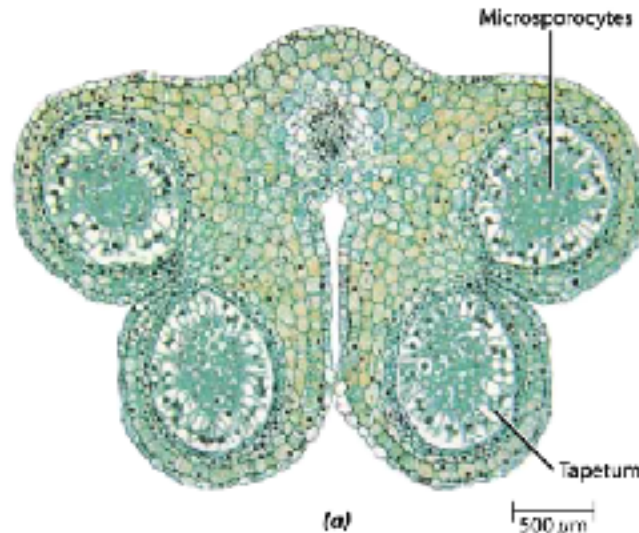


Figura 19.11 Stame (microsporofillo, sperofillo maschile) delle angiosperme.



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.

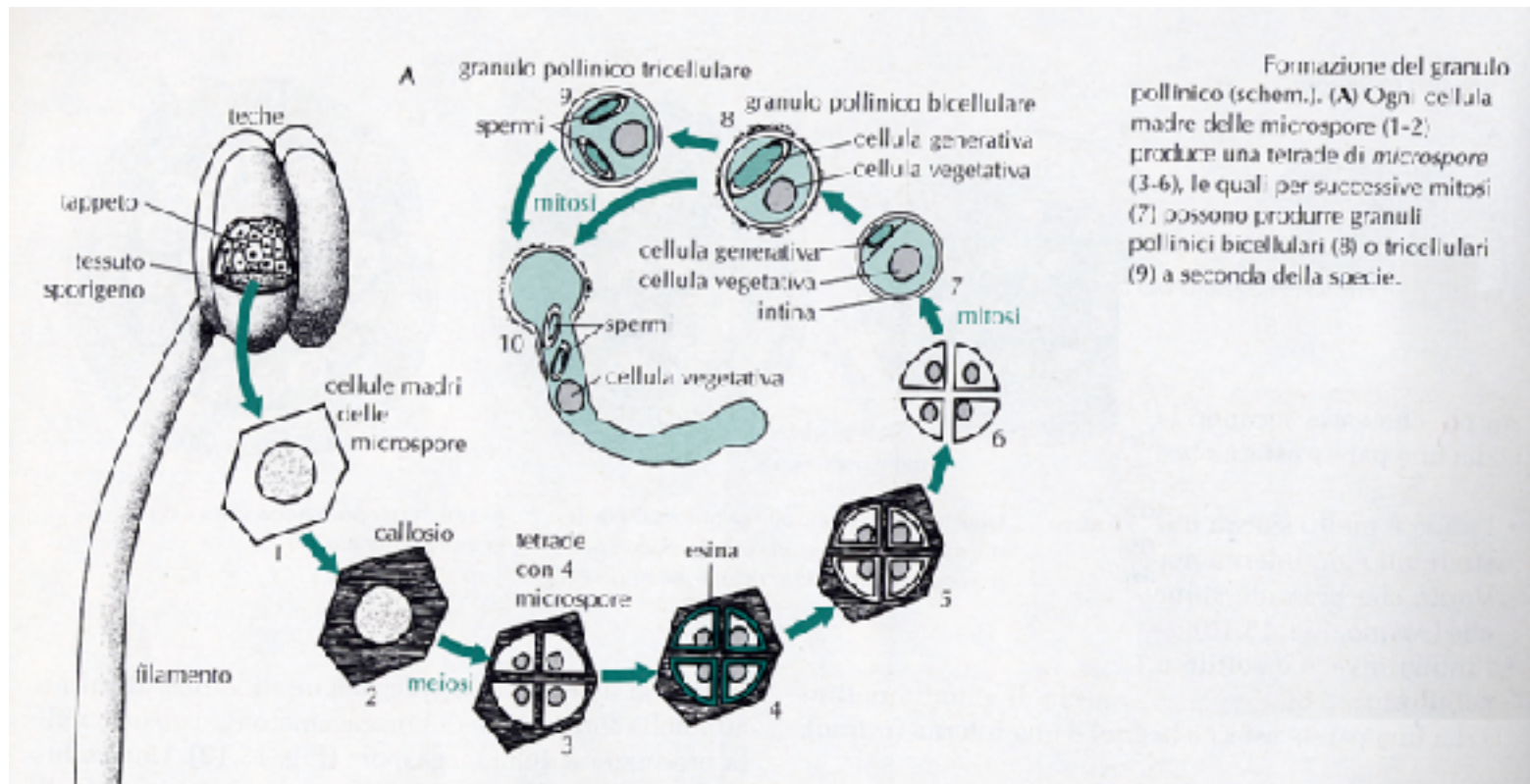
L'**ANDROCEO** è costituito dagli STAMI, che portano le antere, contenenti le sacche polliniche, nelle quali si sviluppano i granuli di polline



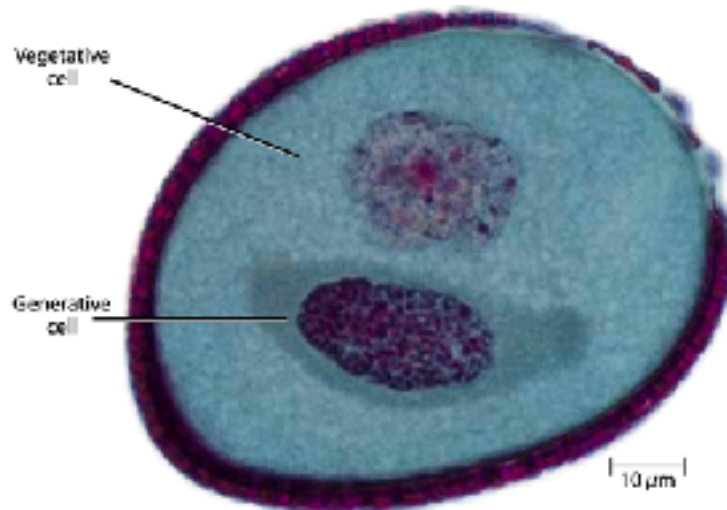


Lo strato più interno di cellule che circonda il **tessuto sporigeno** è il **tappeto**, che ha lo scopo di fornire a questo il nutrimento.

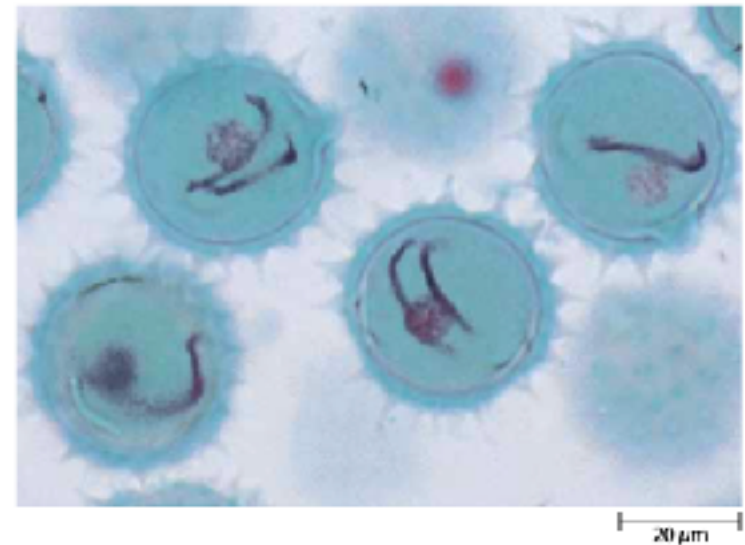
Il tessuto sporigeno si divide in **microsporociti**, o **cellule madri delle microspore**, che vanno incontro a meiosi, producendo tetradi di **microspore**. Ognuna di queste dà origine a un **granulo pollinico**.



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.

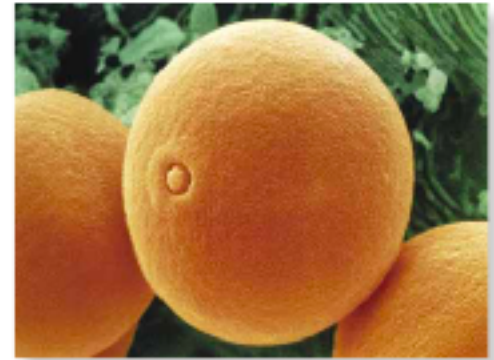


La parete del granulo pollinico protegge il microgametofito durante il tragitto tra l'antera e lo stigma. La decorazione della parete del granulo pollinico varia da specie in specie.

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.

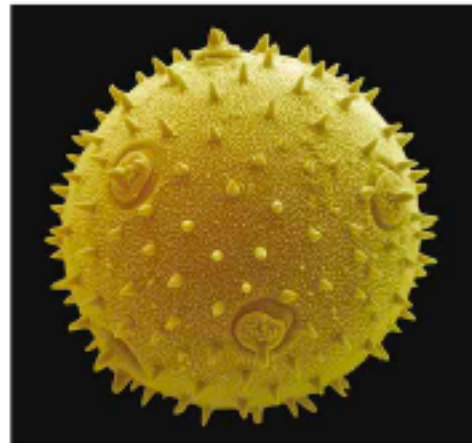


(a)



(b)

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



(c)

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



(d)

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



(A)



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

(B)



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

(E)



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

(F)



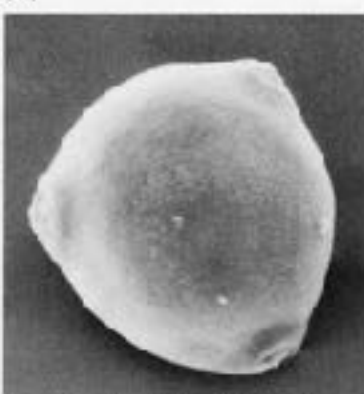
Pereskia grandifolia (Cactaceae)
12 aperture a fessura ($\times 1200$)

(C)



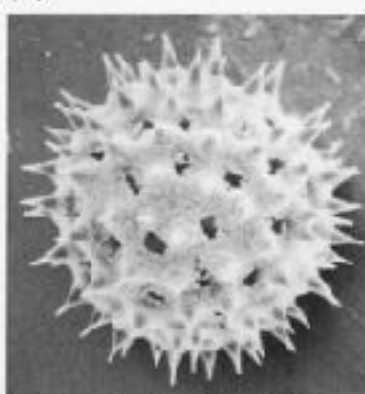
Oryza sativa (Poaceae)
Monoporato ($\times 1400$)

(D)



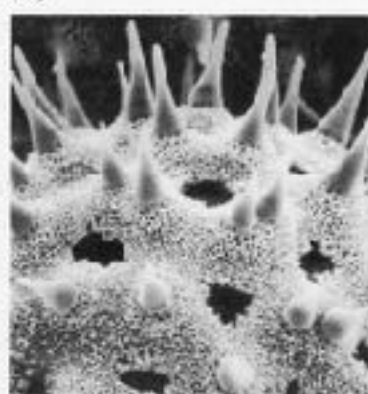
Cucumis sativus (Cucurbitaceae)
Triporato ($\times 700$)

(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).



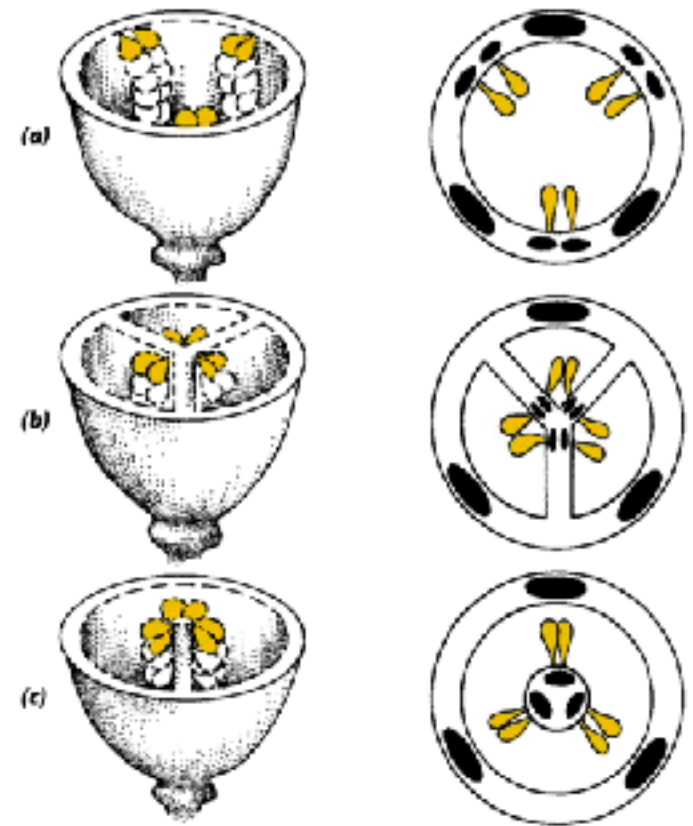
Il gineceo



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

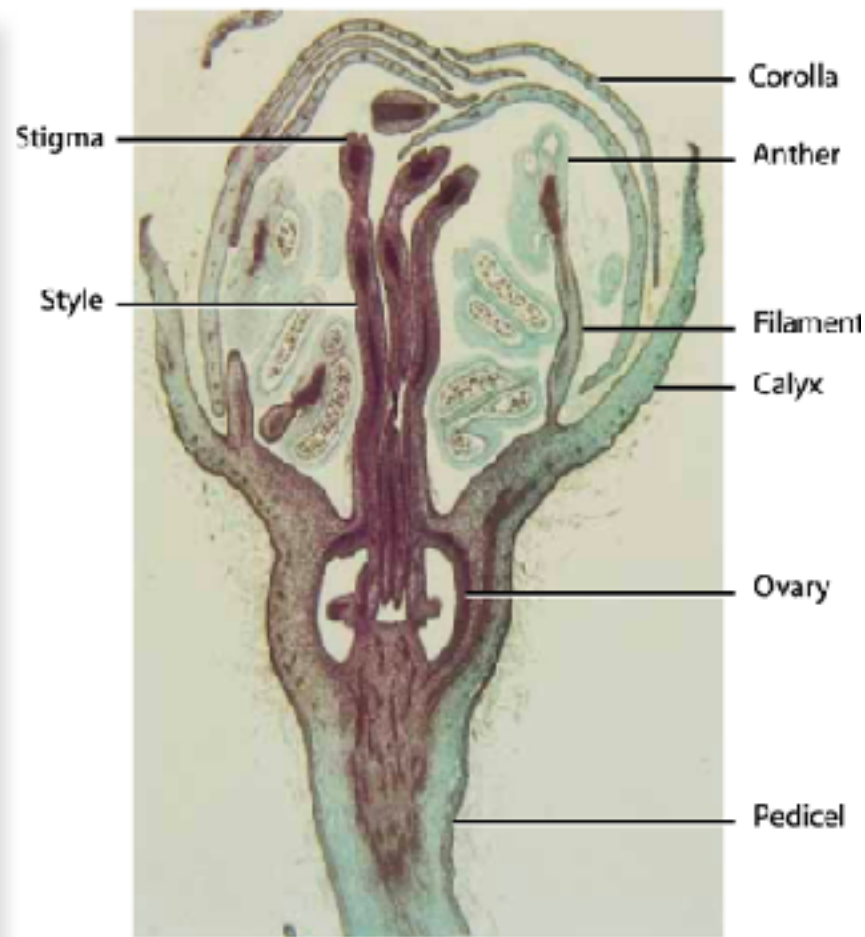
La parte dell'ovario da cui si originano gli ovuli è detta **placenta**. La **placentazione** varia nei diversi gruppi di angiosperme.



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

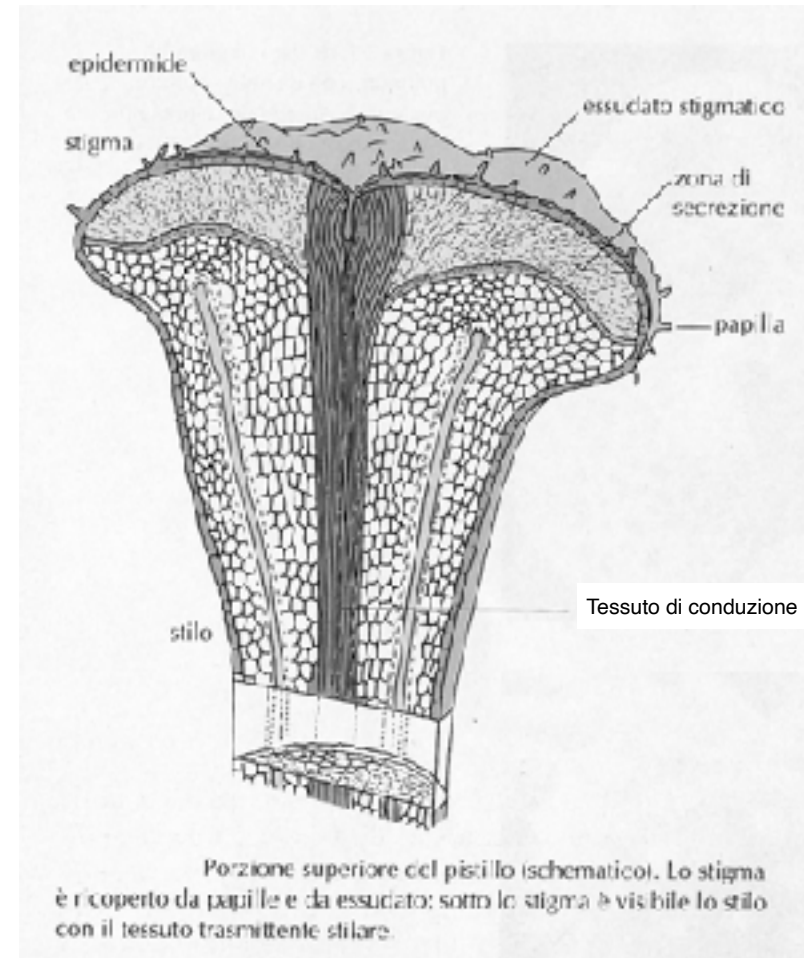
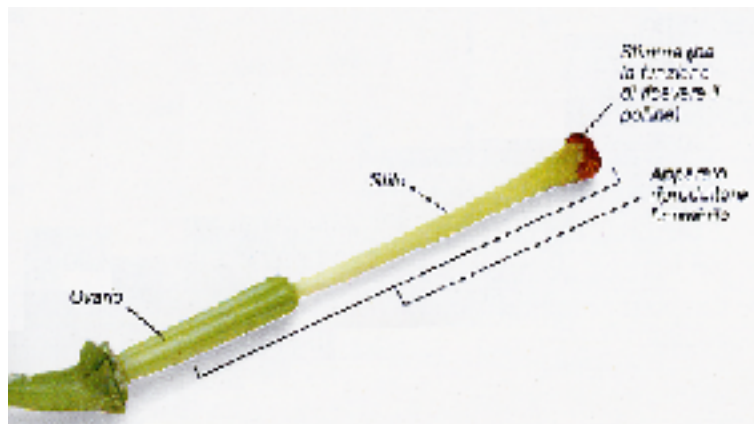


(a)



(b)

Fiore di *Malus domestica* e sua sezione





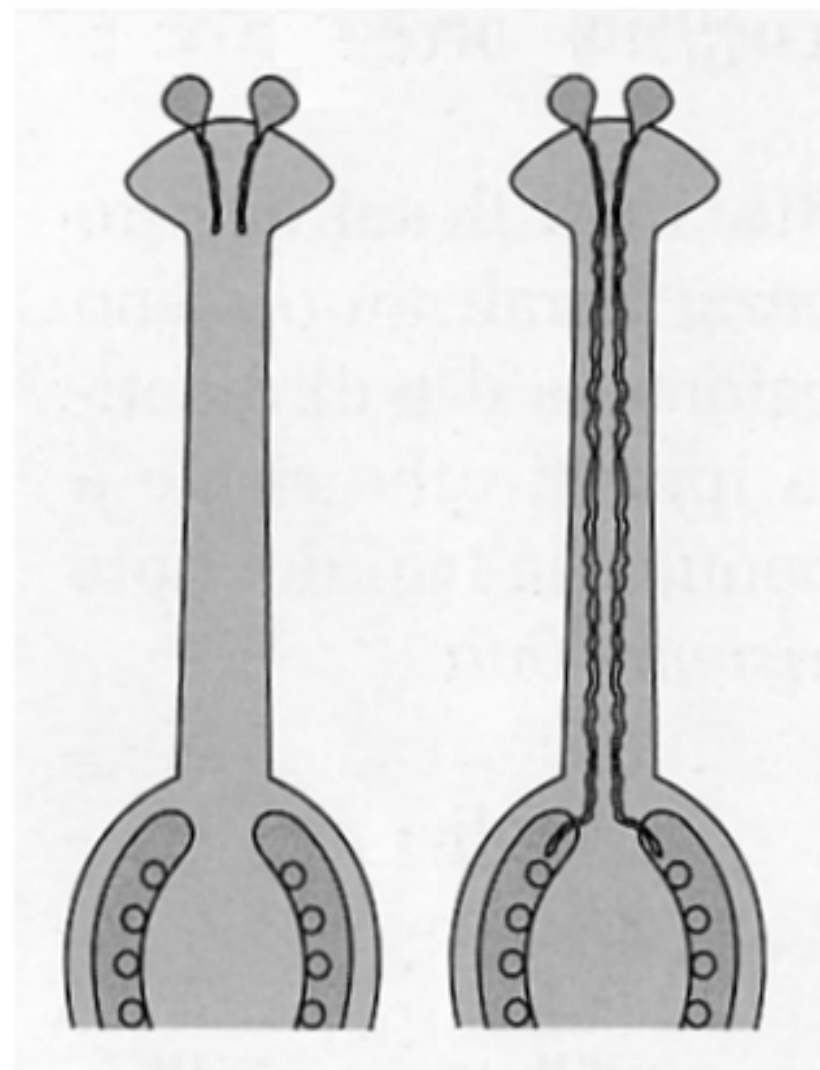
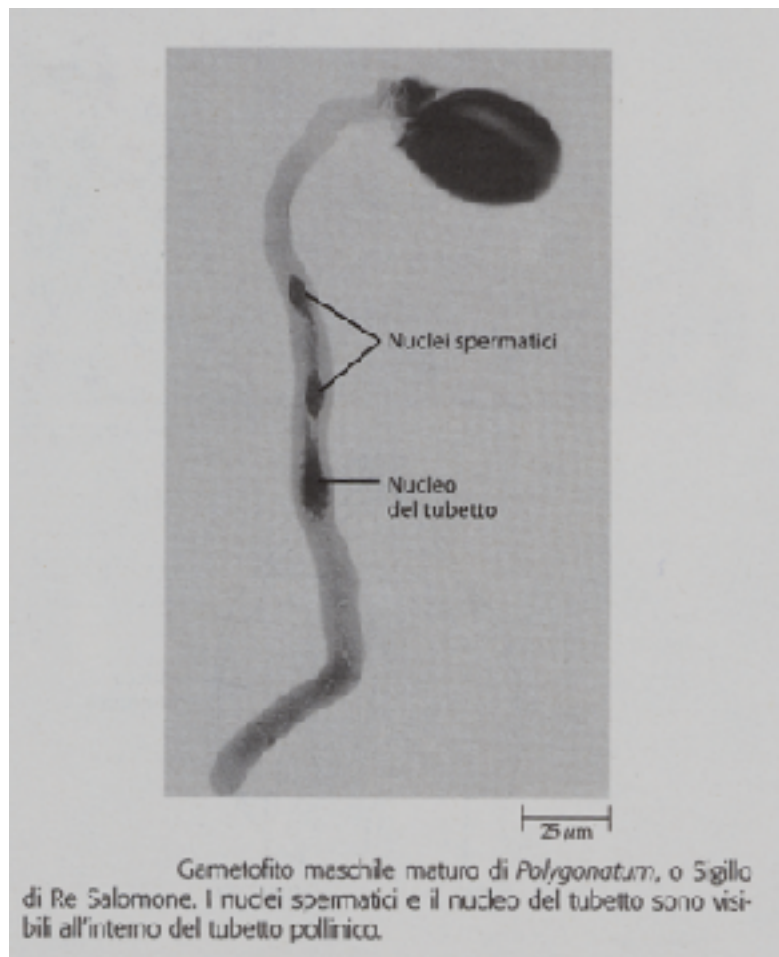
I granuli pollinici possono raggiungere lo stigma in vari modi.

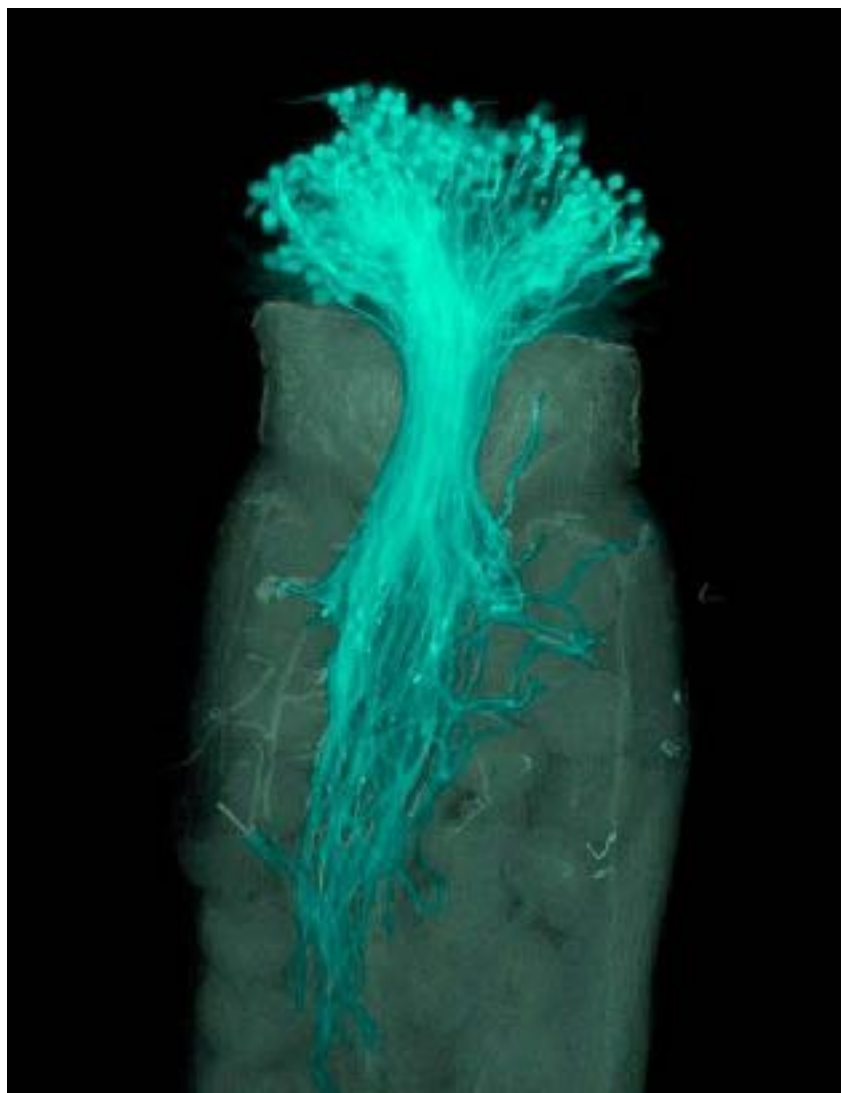
Lo stigma e lo stilo sono modificati sia morfologicamente che fisiologicamente per facilitare la germinazione del granello di polline e lo sviluppo del tubetto pollinico.

La superficie di molti stimmi è costituita da un tessuto ghiandolare - detto **tessuto stigmatico** - che secerne 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.







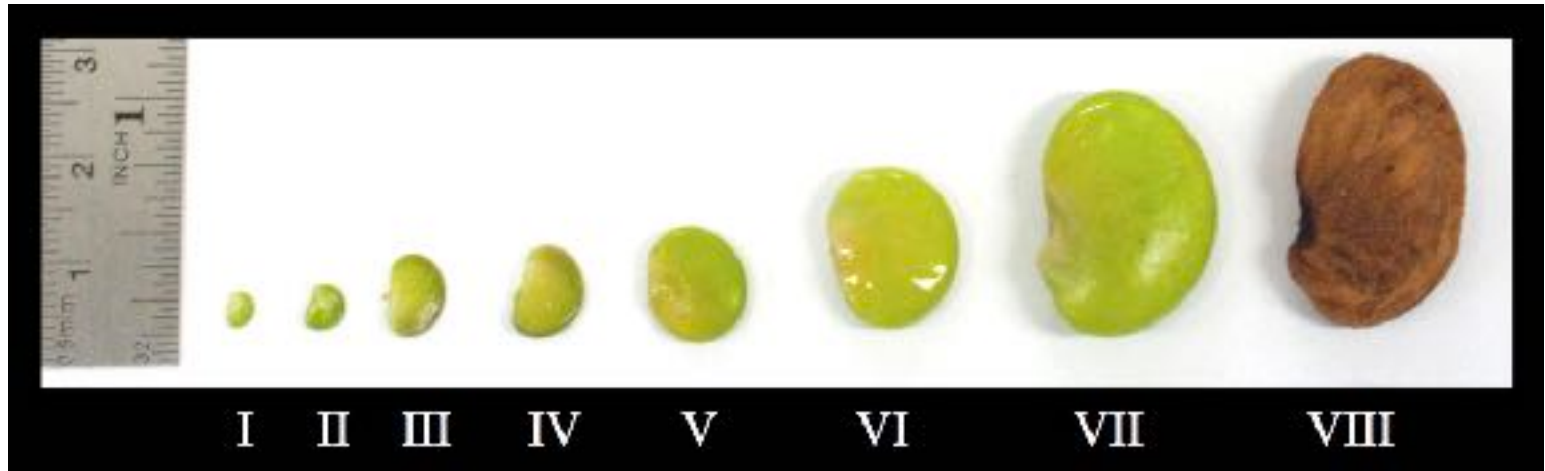
Rispetto a quelli delle ginnosperme, i tubetti pollinici della maggior parte delle angiosperme hanno distanze considerevolmente maggiori da percorrere dallo stigma all'ovulo.

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.

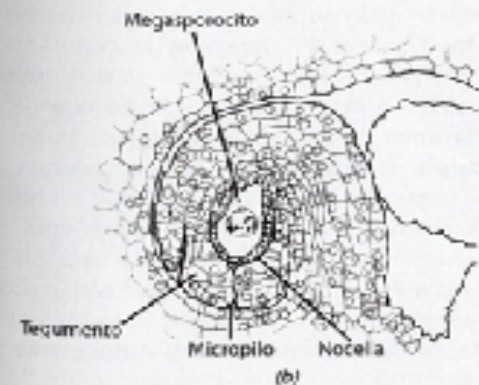
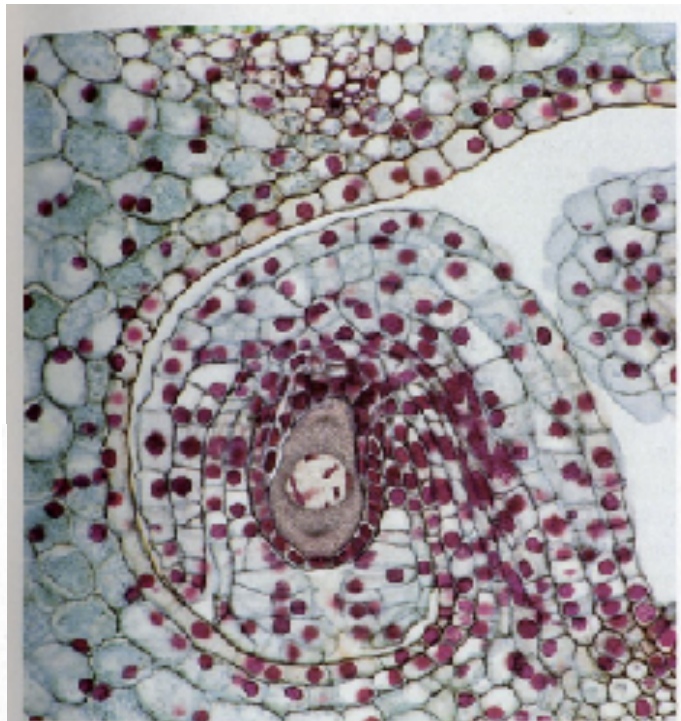
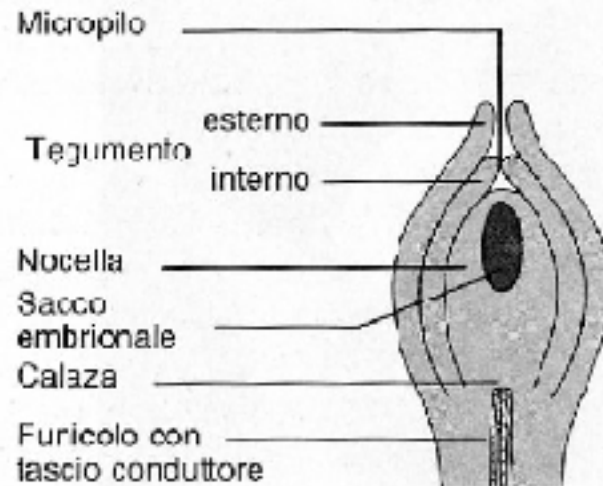
All'interno di ogni ovario possono esserci da uno a molti ovuli. Ogni ovulo, se fecondato, potrà poi diventare un seme.

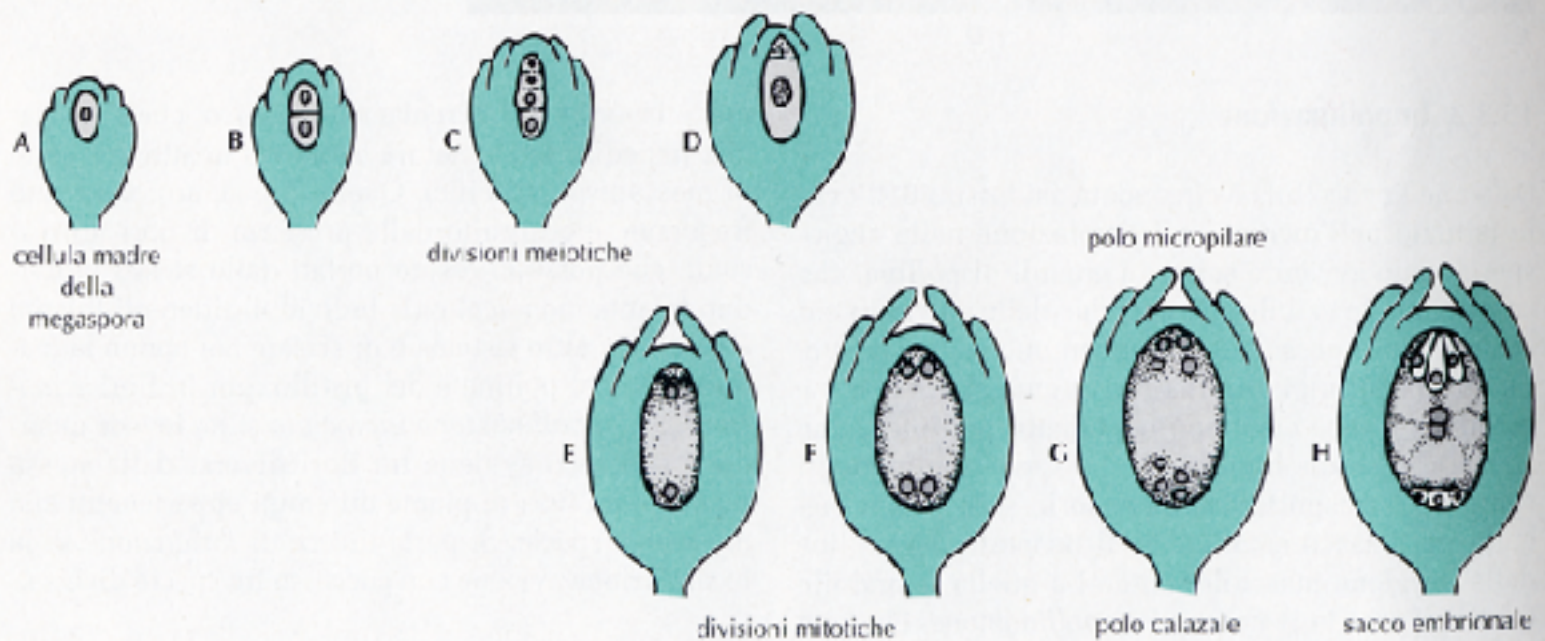




L'ovulo è una struttura complessa, che ospita al suo interno il megasporocito, che darà origine al gametofito femminile.

Questo NON produce archegoni!

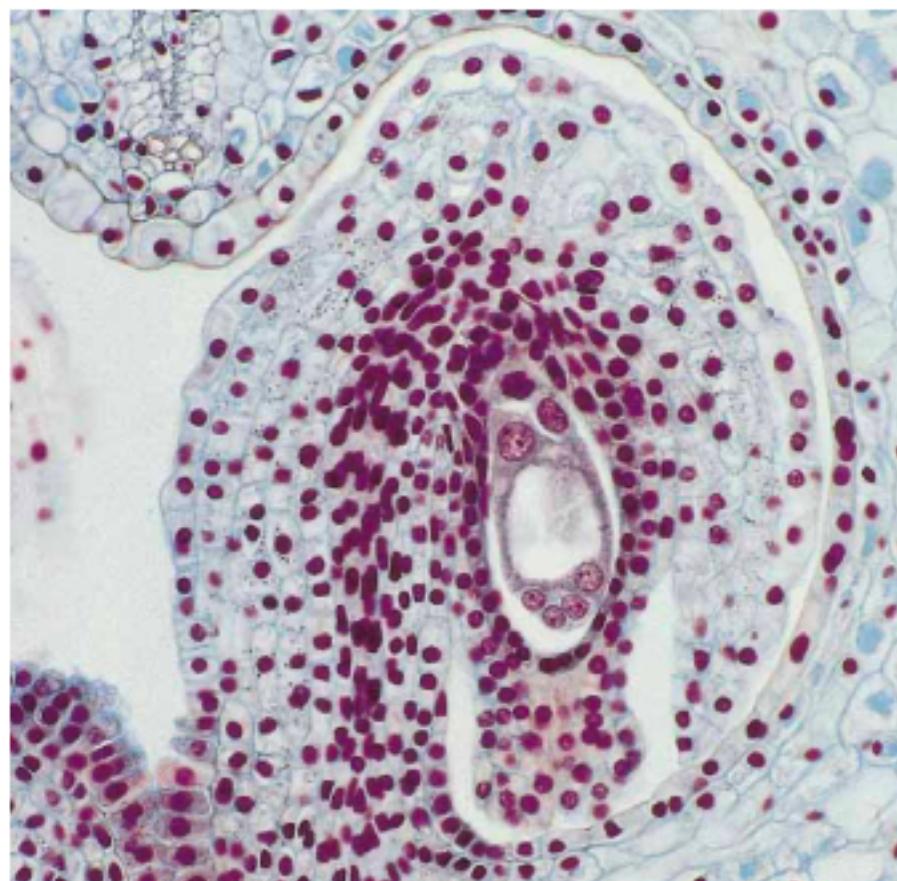




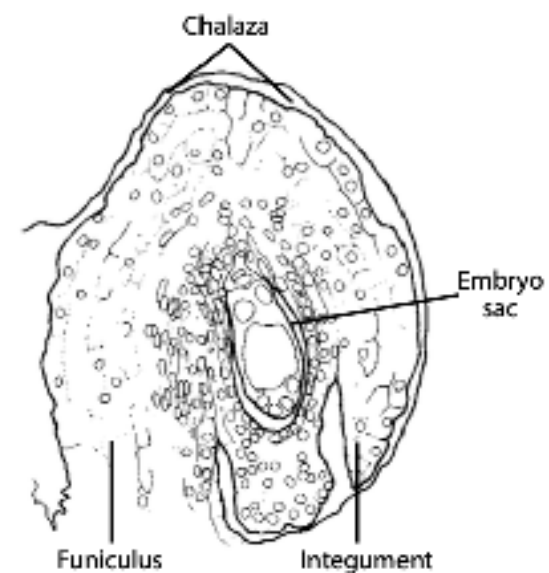
Stadi di sviluppo del gametofito femminile delle piante con fiori. (A) Cellula madre della megaspore (o del sacco embrionale); (B) fase finale della prima divisione meiotica; (C) formazione di una tetrad di meiospore in seguito alla seconda

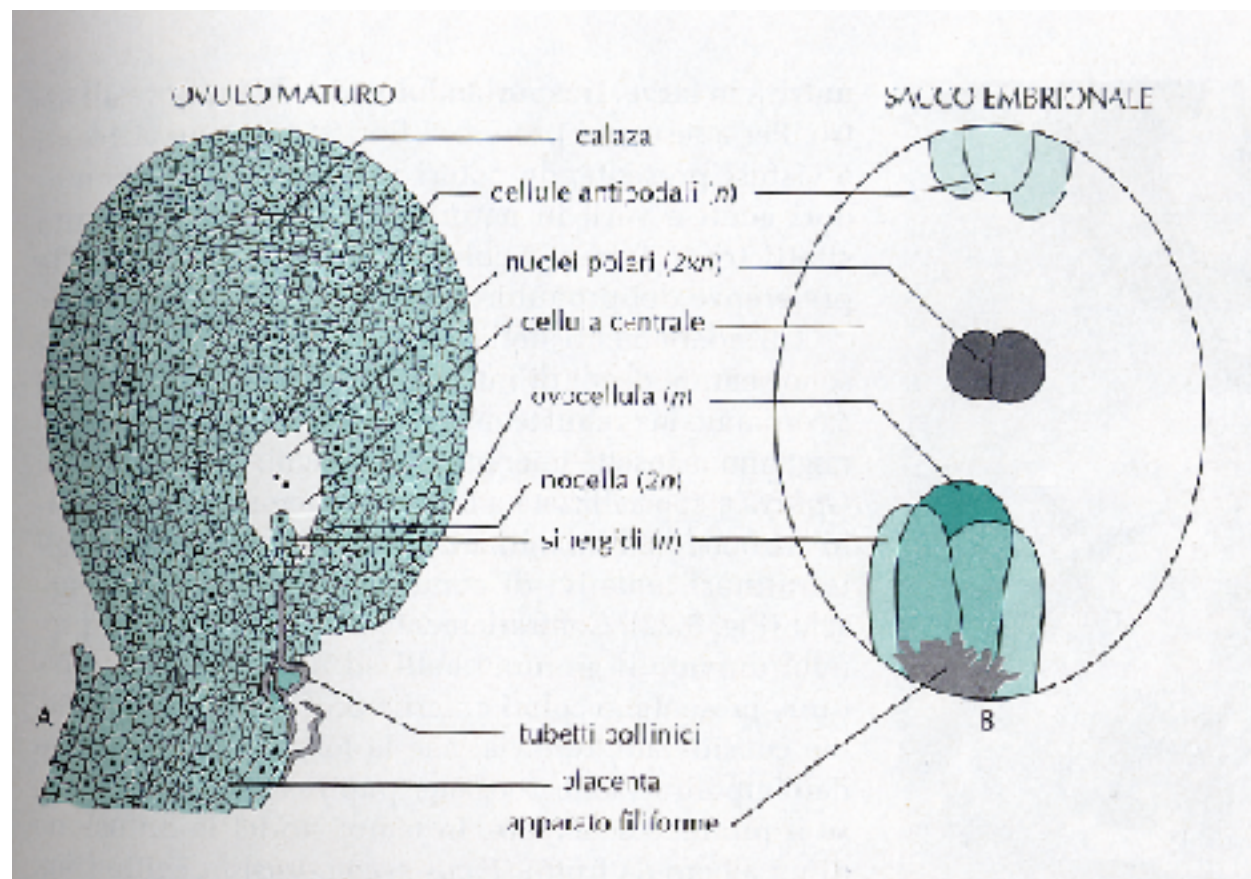
divisione meiotica; (D) sviluppo dell'unica megaspore funzionale e degenerazione delle altre tre; (E-F) successivo sviluppo, tramite mitosi, della megaspore funzionale con formazione di due gruppi di quattro nuclei (G); (H) gametofito femminile maturo (sacco

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 μ m





(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.

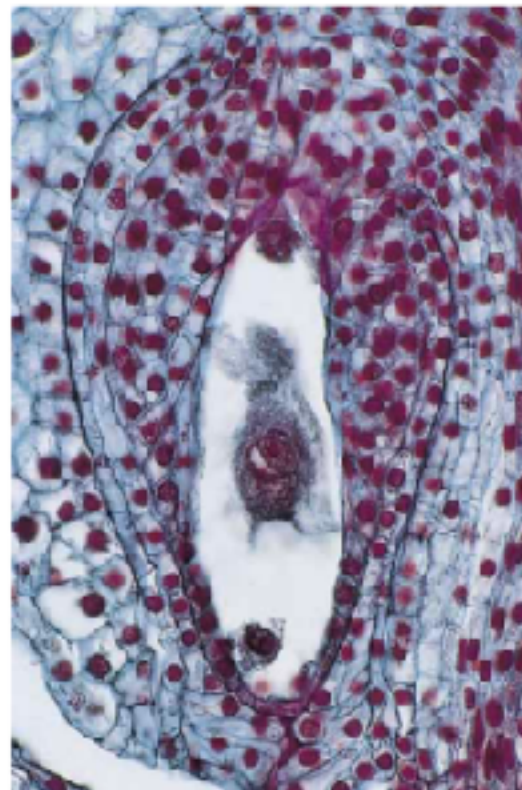
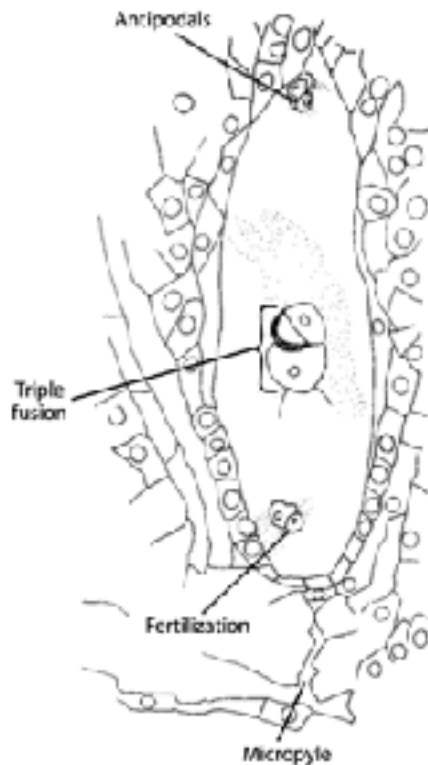
Dopo aver raggiunto un ovulo, il tubetto pollinico entra nel micropilo, trasportando le due cellule spermatiche e il nucleo vegetativo. Le due cellule spermatiche sono fisicamente associate al nucleo vegetativo.

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.



50 µm

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.

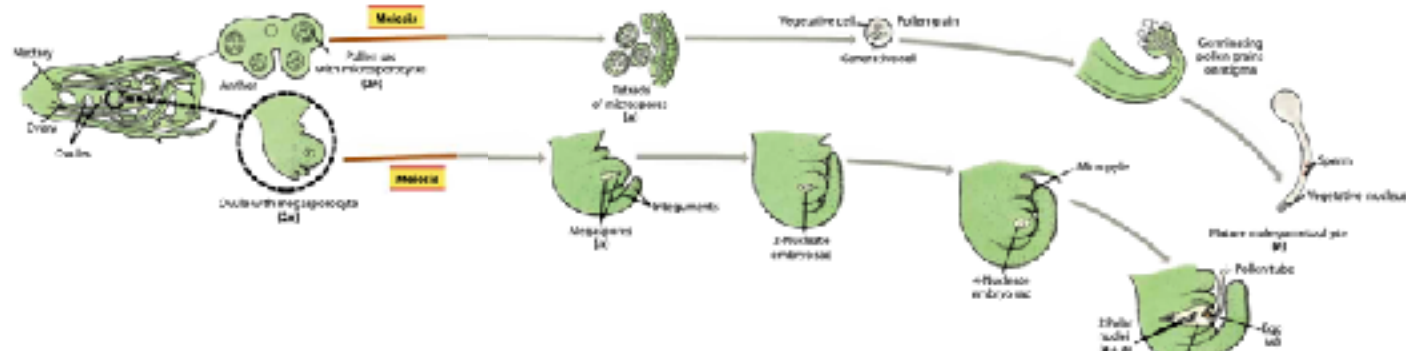


Sebbene, per definizione, si verifichi una doppia fecondazione anche in *Ephedra* e in diverse specie del phylum Gnetophyta, tale secondo evento di fecondazione non produce un endosperma, ma un embrione extra che poi abortisce.

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.



13-22 Life cycle of seedless plants The seedless plants (lycophytes, monilophytes, and angiosperms) are nonreproductive angiosperms. On germination (bottom center), a seedling grows 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 yielding four haploid microspores. Each microspore divides 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 angiosperms, the generative cell divides, forming two sperm. These sperm are conveyed to the egg apparatus, consisting of the egg cell and two synergids, by the pollen tube. The germinated pollen grain, with its vegetative nucleus and two sperm, constitutes the microgametophyte, or mature male gametophyte.

Within the ovule, a single megasporocyte develops and eventually divides meiotically, giving rise to four megaspores, three of which degenerate. The fourth develops into the female gametophyte, or megagametophyte, which at maturity in angiosperms is a seven-celled, eight-nucleate structure known as the embryo sac. The pollen grain germinates on the stigma, producing a pollen tube, which grows down the style into the ovary, entering the ovule through the micropyle. Once penetration is made, the pollen tube fuses 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).

