

LA RIPRODUZIONE

E. Caporali

Tutti gli organismi viventi hanno come finalità la conservazione della specie, che si attua attraverso la moltiplicazione e la diffusione degli individui.

Il fenomeno attraverso cui un organismo vivente dà origine ad uno o più discendenti, generalmente anch'essi in grado di generare altri individui, prende il nome di riproduzione. Facendo riferimento al mondo vegetale e dei funghi, il processo riproduttivo può avvenire con modalità molto diverse ed è possibile distinguere due tipi di riproduzione:

- *vegetativa (agamica)*;
- *sessuale (gamica)*.

12.1 LA RIPRODUZIONE VEGETATIVA

La riproduzione vegetativa o agamica permette la moltiplicazione di un individuo in seguito a divisione del corpo vegetativo o al distacco di una sua parte. Significativo è il fatto che lo sviluppo del nuovo individuo (*clone*) avvenga in seguito a divisioni mitotiche, mantenendo così costante nel tempo il genotipo delle successive generazioni.

Le modalità con cui questo tipo di riproduzione si realizza sono estremamente variabili anche in funzione dell'organismo considerato. Di seguito è riportato un breve elenco dei processi moltiplicativi, tenendo presente che uno stesso organismo può metterne in atto più di uno:

- *scissione*, tipica degli organismi unicellulari (es. diatomee), consiste nella formazione di due cellule figlie in seguito a divisione mitotica di una cellula iniziale. Le due cellule così formate sono identiche tra loro, anche se inizialmente grandi la metà della cellula madre; dopo un periodo di

crescita possono anch'esse dividersi con la stessa modalità;

- *gemmazione*, simile alla scissione da cui si differenzia poiché una delle due cellule formate per mitosi è più piccola e si presenta come una sorta di protuberanza della cellula madre (lieviti);
- *frammentazione*, consiste nel distacco da un organismo di una parte del corpo che da sola è in grado di riformare un individuo completo. Esempi di frammentazione si ritrovano in tutti i vegetali; nelle alghe e nelle briofite avviene tramite i *propaguli vegetativi*, gruppi di cellule prodotte da diverse parti del corpo. Nelle piante superiori questo tipo di riproduzione avviene, come si dirà più avanti, attraverso la formazione di bulbilli, bulbi, tuberi, stoloni, rizomi nonché mediante tecniche artificiali come la talea, l'innesto e la margotta;
- *sporulazione*, consiste nella produzione (esclusivamente per mitosi) di cellule dette *spore vegetative* o *mitospore*, in grado di ricreare in condizioni favorevoli un nuovo individuo. È possibile classificare le spore in base al modo in cui si formano ed alla loro mobilità (zoospore, aplano-spore, conidi, ecc.). Questo tipo di riproduzione è frequente nelle alghe e nei funghi.

12.2 LA RIPRODUZIONE SESSUALE

La riproduzione sessuale è caratterizzata da due eventi: la produzione di 4 cellule aploidi (n) a partire da una cellula diploide ($2n$) in seguito alla *meiosi* e la successiva *fecondazione* o *gamia* per fusione di due cellule aploidi (*gameti*). L'unione dei due gameti determina la formazione dello *zigo-*

te, caratterizzato da un numero cromosomico $2n$. Nella maggior parte dei casi durante la gamia avviene la fusione dei citoplasmi (*plasmogamia*) e dei due nuclei (*cariogamia*) e lo zigote è una cellula *sincarionte*. In alcuni funghi la plasmogamia non è seguita da cariogamia: si formerà una cellula *dica- rionte*, contenente cioè due nuclei distinti, ma ugualmente capace di dividersi per mitosi (vedi cap. 23).

Come già spiegato nel cap. 7, la meiosi determina, oltre alla riduzione del numero dei cromosomi, la ricombinazione del patrimonio genetico degli individui genitori. La progenie, frutto della riproduzione sessuale, è quindi caratterizzata da elevata variabilità genetica: le nuove combinazioni genetiche, dovute alla meiosi ed alla gamia, possono risultare vantaggiose, rendendola più adatta ad un ambiente in continuo mutamento.

12.2.1 La gamia

La riproduzione sessuale può avvenire nei diversi gruppi di organismi viventi attraverso modalità estremamente variabili. Se si considera il tipo di cellule che si uniscono, le modalità di gamia più diffuse sono la *gametogamia* e la *gametangiogamia*.

La gametogamia consiste nell'unione di cellule aploidi dette *gameti*, prodotte all'interno di cellule o strutture più complesse dette *gametangi*. In molti funghi l'unione dei gameti è sostituita dalla fusione dei gametangi. I gameti e i gametangi, che portano i caratteri sessuali opposti, possono essere identici (*gametogamia* e *gametangiogamia isogama*); a volte la loro differenza è soltanto di natura fisiologica (*gametogamia* e *gametangiogamia anisogama*). Nel caso in cui gameti o gametangi presentino differenze morfologiche (*gametogamia* e *gametangiogamia eterogama*) si considera maschile il gamete o il gametangio più piccolo e/o dotato di maggiore mobilità. Infine le differenze possono essere particolarmente evidenti (*gametogamia* e *gametangiogamia oogama*): le cellule maschili sono piccole, mobili (*anterozoidi* o *spermatozoidi*) o immobili (*spermàzi* e *cellule spermatiche*); quelle femminili sono immobili e molto grandi per l'accumulo di sostanze di riserva (*oosfere* o *cellule uovo*).

In ambiente acquatico, nelle alghe, sono particolarmente diffuse le diverse modalità di gametogamia e nella maggior parte dei casi i gameti sono dotati di flagelli per il movimento. In ambiente terrestre, invece, la gametogamia oogama è la modalità di fecondazione di tutte le piante e la gametangiogamia quella caratteristica dei funghi.

12.3 I CICLI BIOLOGICI

In tutti gli organismi con riproduzione sessuale si verificano la meiosi e la gamia. Nelle cellule coinvolte in questi due eventi si verifica una variazione della *fase nucleare*. In particolare la meiosi porta alla formazione di cellule con corredo cromosomico aploide (n) che rappresentano la *fase nucleare aploide*, mentre la gamia determina la formazione dello zigote con corredo cromosomico diploide ($2n$), che rappresenta la *fase nucleare diploide*.

La variazione o alternanza di fase nucleare avverrà però con una sequenza diversa a seconda che l'organismo considerato sia formato da cellule aploidi (organismo aplonte o generazione aploide) o diploidi (organismo diplonte o generazione diploide). Si definisce *ciclo biologico* (*ontogenetico*) la sequenza ordinata con cui si alternano le due fasi nucleari e quindi la meiosi e la gamia nel corso della vita di un organismo.

Si distinguono tre tipi di cicli biologici: aplonte, diplonte ed aplo-diplonte. Facendo riferimento a tutti gli organismi studiati dalla Botanica, incluse le alghe e i funghi, i cicli biologici possono essere descritti come di seguito.

Ciclo aplonte (detto anche **monogenetico aplofasico**): le specie che seguono questo ciclo sono rappresentate dalla sola generazione aploide (*aplofita* o *gametofito*). Lo zigote è l'unica cellula diploide che, dividendosi per meiosi (*meiosi zigotica*), produce quattro *meiospore* che ripristinano la condizione aploide (Fig. 12.1). Negli organismi unicellulari, dopo varie divisioni cellulari per mitosi, alcuni individui si comportano da gameti che con la loro fusione generano zigoti diploidi. Per divisione me-

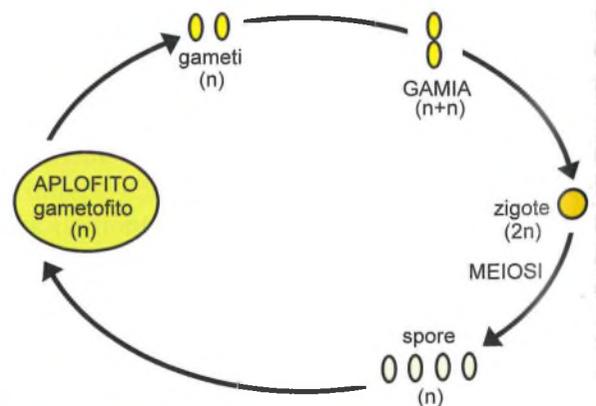


FIGURA 12.1

Ciclo aplonte (individuo pluricellulare) (disegno di G.P. Felicini).

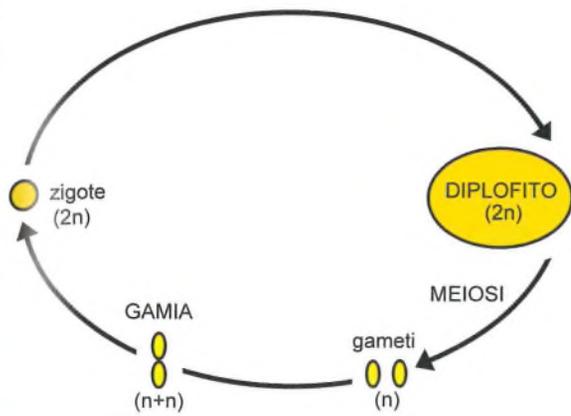


FIGURA 12.2

Ciclo diplonte (individuo pluricellulare) (disegno di G.P. Felicini).

iotica ogni zigote produrrà quattro meiospore che formeranno altrettanti individui. Se l'individuo è pluricellulare la formazione dei gameti avviene per mitosi entro gametangi. Questo tipo di ciclo è caratteristico di alcune alghe (per la maggior parte alghe verdi), di alcuni funghi e di numerosi organismi tradizionalmente inclusi nei protisti.

Ciclo diplonte (detto anche **monogenetico diplofasico**): diversamente da quanto sopra detto, le specie con questo ciclo biologico sono caratterizzate dalla sola generazione diploide (*diplofita*) derivata dalla divisione per mitosi dello zigote. Al momento della riproduzione sessuale la meiosi permette la produzione dei gameti (*meiosi gametica*). Se l'individuo è unicellulare si comporta da gametangio entro cui per meiosi vengono prodotti quattro gameti aploidi. Se l'individuo è pluricellulare la meiosi avviene ugualmente all'interno di gametangi localizzati in una parte del corpo. L'incontro dei gameti e la loro fusione permette di ripristinare la condizione diploide (Fig. 12.2). Questo tipo di ciclo è caratteristico di pochi gruppi di alghe (diatomee e alcune alghe brune e verdi) e di funghi, nonché della generalità degli organismi animali.

Ciclo aplo-diplonte (detto anche **digenetico aplo-diplofasico**): nelle specie che presentano questo tipo di ciclo biologico, si alternano una generazione diploide detta *sporofita* (*diplofita*) ed una aploide detta *gametofita* (*aplofita*). Lo sporofita, derivato direttamente dallo sviluppo dello zigote, subisce la meiosi e produce delle meiospore aploidi (e non dei gameti come accade nel ciclo diplonte) che, sempre per mitosi, daranno origine al gametofita; è infine questo individuo che per mitosi formerà i gameti. In questo ciclo, le due generazioni

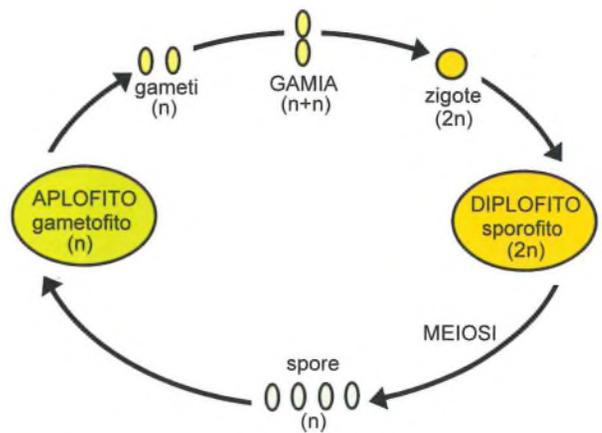


FIGURA 12.3

Ciclo aplo-diplonte (disegno di G.P. Felicini).

aploide e diploide sono separate dall'evento meiotico; per questo si parla di *meiosi intermedia* (Fig. 12.3).

Come più volte ribadito, nel mondo vegetale il prodotto della meiosi è rappresentato tipicamente dalle meiospore. Come le mitospore, le meiospore vengono prodotte all'interno di strutture più o meno complesse a seconda dell'organismo considerato, dette *sporangii*, e possono essere mobili (*zoospore*) o immobili (*aplanospore*). Diversamente dalle mitospore, ma analogamente ai gameti, le meiospore portano i caratteri del sesso. Tuttavia i due tipi di cellule sessuate si differenziano poiché le meiospore germinano direttamente formando un individuo, mentre i gameti devono necessariamente fondersi.

Le spore possono essere morfologicamente uguali (*isosporia*) oppure diverse (*eterosporia*). In quest'ultimo caso poche grandi *macrospore* (quelle con i caratteri sessuali femminili) sono prodotte all'interno di *macrosporangii* e numerose piccole *microspore* (quelle con i caratteri sessuali maschili) si sviluppano all'interno di *microsporangii*.

Il ciclo aplo-diplonte è tipico della maggior parte delle specie vegetali. In alcune di esse il gametofita e lo sporofita, entrambi pluricellulari, sono indistinguibili (*generazioni isomorfiche*), mentre in altre le generazioni che si alternano possono essere anche molto diverse (*generazioni eteromorfiche*). Si vedrà di seguito come nel corso dell'evoluzione sia avvenuta la progressiva riduzione di una delle due generazioni. Nelle più evolute angiosperme infatti la generazione gametofitica, oltre a dipendere dal punto di vista nutrizionale dallo sporofita, è ridotta a poche cellule.

12.4 LA RIPRODUZIONE DELLE ANGIOSPERME

Le piante a fiore possono utilizzare, come gli altri organismi meno evoluti, due modalità molto diverse per riprodursi:

- la propagazione vegetativa, che coinvolge un solo individuo e che quindi non prevede la produzione e la fusione di gameti;
- la riproduzione sessuale, che implica la fusione di gameti provenienti da individui diversi e che ha come risultato finale la formazione dell'embrione.

12.4.1 La propagazione vegetativa

In questo tipo di riproduzione, la progenie si forma quando da un individuo preesistente si separano determinati organi, o porzioni di essi, il cui sviluppo avrà come risultato la formazione di una pianta indipendente e completa.

La progenie generata vegetativamente, essendo prodotta attraverso divisioni mitotiche, è geneticamente identica alla pianta madre e viene indicata con il termine "clone".

Se la pianta madre è ben adattata al suo ambiente, la somiglianza genetica dei cloni può risultare vantaggiosa fintanto che l'habitat si mantiene stabile.

Molte piante presentano strutture specializzate per la riproduzione vegetativa (vedi par 16.3). Nel caso si tratti di un fusto o di sue modificazioni si distinguono:

- il *rizoma*, fusto che cresce orizzontalmente sotto terra, a volte può essere carnoso e in questo caso è ricco di tessuto parenchimatico di riserva in cui si accumula amido (es. *Iris* sp.);
- il *tubero*, porzione di fusto sotterraneo fortemente ingrossata per l'accumulo di grandi quantità di riserve (amido). Sul tubero sono presenti delle gemme dette "occhi", il cui sviluppo può dare vita a nuove piante (es. patata, *Solanum tuberosum*);
- il *cormo*, fusto sotterraneo ricco di sostanze di riserva, provvisto di gemme. La morte del cormo parentale permette alle gemme ascellari di trasformarsi in nuovi cormi indipendenti. Esempi di piante con cormo sono i gladioli (*Gladiolus* sp.), i crochi (*Crocus* sp.);
- lo *stolone*, fusto aereo che corre lungo la superficie del terreno dotato di lunghi internodi. Lungo lo stolone si differenziano delle gemme

che daranno origine a nuove piantine indipendenti dopo la morte dello stolone (es. fragola, *Fragaria* sp.);

- il *pollone*, fusto aereo che si sviluppa da gemme avventizie localizzate sulle radici o sul fusto. In alcune specie ogni pollone potrà in seguito diventare indipendente dalla pianta originaria (es. castagno, *Castanea sativa*, pioppi, *Populus* sp.).

Se si tratta di gemme è possibile distinguere:

- il *bulbo* è una struttura ipogea, costituita da una gemma portata da un corto fusto e protetta da foglie carnose ricche di riserve. Da un bulbo iniziale si possono poi sviluppare piccoli bulbi "figli" o *bulbilli ipogei* che, dopo la degenerazione del bulbo parentale, possono diventare nuove piante. Tipiche bulbose sono il tulipano (*Tulipa* sp.), i gigli (*Lilium* sp.), la cipolla (*Allium cepa*), i narcisi (*Narcissus* sp.);
- i *bulbilli epigei*, gemme che si formano sul fusto aereo o all'ascella delle foglie che, a contatto con il terreno, sviluppano radici avventizie e generano nuove piante.

Un esempio particolare di propagazione vegetativa è costituito dalla *viviparia*. Alcune piante, tra cui un classico esempio è la *Kalanchoe daigremontiana* (o pianta della maternità), sono in grado di formare nuove piantine da piccole porzioni di tessuto meristemato posto ai margini delle foglie. Ad un certo punto dello sviluppo, le piccole piante cadono sul terreno ed emettono nuove radici che le rendono autonome.

Infine, un esempio di riproduzione vegetativa è costituita dall'*apomissia*, fenomeno che consiste nella produzione di semi contenenti embrioni differenziati da una cellula dell'ovulo generalmente diploide. Gli embrioni così prodotti, senza che avvenga meiosi e gamia, sono geneticamente identici alla pianta madre (es. nelle Rosaceae e nelle Poaceae).

12.4.2 La riproduzione sessuale

La riproduzione sessuale, come già detto, implica due importanti eventi: la produzione di gameti aploidi e la loro unione (fecondazione).

Nelle angiosperme quest'ultimo processo avviene all'interno dell'ovulo, contenuto nell'ovario, ed ha come risultato finale la produzione del seme protetto all'interno del frutto (vedi capp. 13 e 14).

12.5 IL FIORE

12.5.1 La struttura del fiore

Nei vegetali, come negli animali, la riproduzione rappresenta l'evento più importante per la vita di un organismo. Le angiosperme, in modo particolare, investono a tal fine molta energia sviluppando dei fiori. Questi sono strutture particolari che portano una parte fertile, formata dagli organi riproduttori maschili e femminili destinati a produrre gameti, ed una sterile, formata da elementi che, come vedremo, hanno spesso la funzione di attrarre animali impollinatori per favorire l'incontro tra i gameti.

Nelle diverse specie la struttura di base del fiore è simile, ma si osserva un'elevata variabilità per quanto riguarda la forma, il colore e il numero degli elementi florali (vedi cap. 22). La variabilità dei caratteri florali fornisce informazioni spesso fondamentali nella sistematica delle angiosperme (vedi par. 16.3).

Il fiore (Figg. 12.4 e 16.20) si sviluppa da una gemma posta all'apice di un fusto caratterizzata da una crescita determinata; questo indica che l'organogenesi fiorale si esaurisce nel tessuto meristematico della gemma. Nella maggior parte dei casi il *peduncolo fiorale* termina in una porzione allargata, il *ricettacolo*, sul quale sono inseriti dall'esterno verso l'interno gli elementi florali, disposti generalmente in quattro verticilli concentrici:

- *sepali* che nel loro insieme formano il *calice*;
- *petali* che formano la *corolla*;
- *stami* che formano l'*androceo*;
- *pistilli* che formano il *gineceo*.

L'insieme di sepali e petali costituisce il *perianzio*.

Il numero degli elementi dei diversi verticilli florali può variare notevolmente. In genere nelle dicotiledoni ogni verticillo è composto da quattro, cinque elementi o loro multipli, mentre nelle monocotiledoni gli elementi florali sono tre o più spesso multipli di tre.

Anche la simmetria florale è molto variabile; si distinguono tre tipi di fiori:

- fiori *attinomorfi* o a *simmetria raggiata*, se esistono 2 o più piani di simmetria come nell'iris (*Iris* sp.) e nel ranuncolo (*Ranunculus* sp.);
- fiori *zigomorfi* o a *simmetria bilaterale*, se esiste un solo piano di simmetria che divide il fiore in due parti speculari, come nel basilico (*Ocimum basilicum*) e nella bocca di leone (*Antirrhinum* sp.);



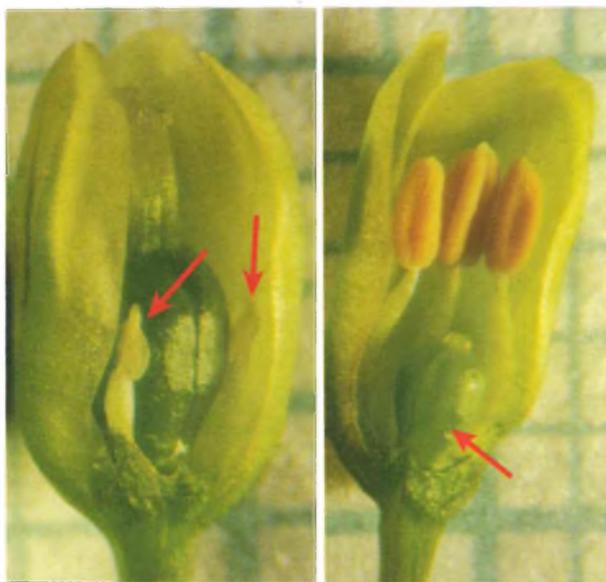
FIGURA 12.4

Struttura del fiore (foto di E. Caporali).

- fiori *asimmetrici*, se non è possibile individuare un vero e proprio piano di simmetria.

A volte il fiore può mancare di uno o più elementi florali. Il fiore che si inserisce direttamente sul fusto senza peduncolo fiorale è detto *sessile*; se mancano invece calice e corolla, il fiore è *nudo* (es. salici). La maggior parte dei fiori presenta sia gli organi sessuali maschili che quelli femminili; per questo sono definiti *ermafroditi* o *monoclini* o *perfetti* e sono portati da piante ermafrodite. In una piccola percentuale di angiosperme (circa il 14%) si osservano fiori *unisessuali* o *diclini* o *imperfetti*, nei quali è presente uno solo degli organi riproduttori. In realtà ad una analisi più dettagliata solo poche specie mancano del tutto di uno dei due organi riproduttori (canapa, *Cannabis* sp.). Nella maggior parte dei casi anche i fiori unisessuali sono inizialmente ermafroditi e solo ad un certo stadio dello sviluppo, che varia da specie a specie, si verifica l'arresto della crescita o della maturazione degli organi di uno dei due sessi. Le modalità con cui si attua il blocco dello sviluppo dell'organo "bersaglio" è variabile da una specie all'altra e spesso è il risultato di un fenomeno di morte cellulare programmata di uno specifico organo o tessuto. Se il fiore porta solo gli stami è detto *maschile* o *staminiifero*, mentre se porta solo pistilli è detto *femminile* o *pistillifero*. Le specie che portano fiori unisessuali possono essere di due tipi:

- *monoiche* se portano sia fiori maschili che fiori femminili sullo stesso individuo, come ad esempio il mais;
- *dioiche* se ogni pianta porta solo fiori maschili o solo fiori femminili, come la canapa, il kiwi, il

**FIGURA 12.5**

Fiori di asparago (*Asparagus officinalis*): A) fiore femminile con stami vestigiali indicati dalla freccia; B) fiore maschile con pistillo (freccia) vitale ma poco sviluppato e contenente ovuli degenerati. I fiori maschili e femminili sono portati da individui diversi (foto di E. Caporali e A. Spada).

pioppo e l'asparago (Fig. 12.5). In queste specie si distinguono quindi piante maschili e piante femminili.

Si possono anche osservare situazioni intermedie: le specie dette *poligame* portano sia fiori ermafroditi che unisessuali (staminiferi e/o pistilliferi) sullo stesso individuo, come nell'acero di monte (*Acer pseudoplatanus*) e nel frassino maggiore (*Fraxinus excelsior*).

La comparsa nel corso dell'evoluzione di alcune specie con fiori unisessuali può essere spiegata come un tentativo per impedire l'autoimpollinazione (vedi par. 12.9), tuttavia, mentre nelle piante monoiche è possibile che si verifichi l'autoimpollinazione, nelle specie dioiche questo evento risulta impossibile. La scarsa percentuale di specie dioiche (6%) fa pensare che questa strategia riproduttiva richieda troppa energia in rapporto al numero di semi che vengono prodotti solo dall'individuo femminile.

Varie parti del fiore possono essere modificate per la produzione di sostanze zuccherine o contenere metaboliti secondari così da attirare animali impollinatori.

Ad esempio i *nettari*, ghiandole che producono nettare, si sviluppano alla base dei petali, degli stami e dei pistilli; altre volte può essere presente una struttura secretoria particolare detta *corona*, deri-

vante da escrescenze del ricettacolo, del perianzio o degli stami, con una morfologia molto variabile.

Le specie che producono un fiore unico (es. il tulipano) o singoli fiori solitari in cima al fusto e ai rami o all'ascella delle foglie, si incontrano raramente in natura. Generalmente i fiori sono riuniti in gruppi, chiamati infiorescenze: in queste strutture i fiori sono distribuiti secondo regole precise lungo un asse semplice o ramificato.

I fiori di una infiorescenza non fioriscono tutti contemporaneamente; se la fioritura procede dal basso verso l'alto o dall'esterno verso il centro l'*infiorescenza* si dice *indefinita* (o *racemosa*). Se invece la fioritura inizia dall'alto e procede verso il basso oppure va dal centro verso l'esterno dell'*infiorescenza*, questa è detta *definita* (o *cimosa*). I diversi tipi di infiorescenze sono descritti nel par. 16.3.4.

12.5.2 Gli elementi fertili del fiore: androceo e gineceo

L'analisi della struttura del fiore, a partire dall'esterno, ci permette di individuarne gli organi con la loro caratteristica forma e funzione. La descrizione delle parti sterili del fiore (perianzio e perigonio) è rimandata al cap. 16.

Androceo

Formato da uno o più stami, costituisce la parte maschile del fiore. Ogni stame è formato da una porzione allungata, il *filamento*, che sostiene l'*antera*. L'antera è costituita da due teche, ciascuna delle quali è formata da due *sacche* (o *logge polliniche*) (microsporangio). Le quattro logge (Fig. 12.6) contengono le *cellule madri delle microspore* (o *tessuto sporigeno*) che, dopo gli eventi di *microspogonesi* e *microgametogenesi*, si trasformeranno in *granuli di polline* (*gametofito maschile*) in numero variabile da poche decine a qualche migliaio. Durante la maturazione dell'antera si distinguono dall'esterno verso l'interno vari strati di tessuto sterile che avvolgono il tessuto sporigeno (Fig. 12.6):

- l'*epidermide* (o *esotecio*);
- lo *strato meccanico* (o *endotecio*), formato da cellule con pareti lignificate (che a maturità dell'antera muoiono), responsabile dell'apertura dell'antera (deiscenza) al momento del rilascio del polline;
- lo *strato intermedio* o *connettivo*, tessuto che ha il compito di unire tra loro e al filamento dell'antera le sacche polliniche;
- il *tappeto*, che, come indica il termine, riveste le

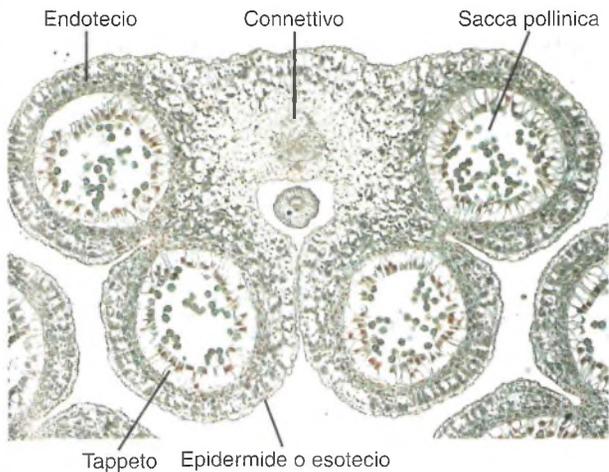


FIGURA 12.6

Sezione trasversale di un'antera.

sacche polliniche ed ha l'importante funzione di proteggere e nutrire il polline durante il suo sviluppo. Il tappeto produce la sporopollenina, un polimero che riveste la superficie del polline rendendolo più resistente (vedi par. 12.7).

Gineceo

Il gineceo è la parte femminile del fiore. È formato da una o più foglie modificate, i *carpelli* (o *foglie carpellari*), che, a seconda di come si organizzano ed eventualmente si fondono, formano uno o più *pistilli*. Ciascun pistillo consiste di tre regioni sovrapposte: *ovario*, *stilo* e *stigma* (o stimma) (Fig. 12.7). L'ovario, che costituisce la parte basale ingrossata del pistillo, ospita e protegge un numero variabile di *ovuli* ed è collegato attraverso un sottile collo, lo stilo, allo stigma. Quest'ultimo può avere forma e caratteristiche molto diverse, tuttavia presenta spesso delle papille destinate ad accogliere e a facilitare l'adesione e la germinazione dei granuli di polline.

L'ovulo (Figg. 12.7 e 12.15) si sviluppa in corrispondenza della *placenta*, un particolare tessuto localizzato nella cavità carpellare e ad essa resta collegato tramite il *funicolo*. Questa struttura allungata è percorsa da tessuto vascolare necessario per trasportare sostanze nutrienti all'ovulo. La disposizione degli ovuli entro l'ovario prende il nome di *placentazione*; per i diversi tipi di placentazione si rimanda al par. 16.3.2 (Fig. 16.27).

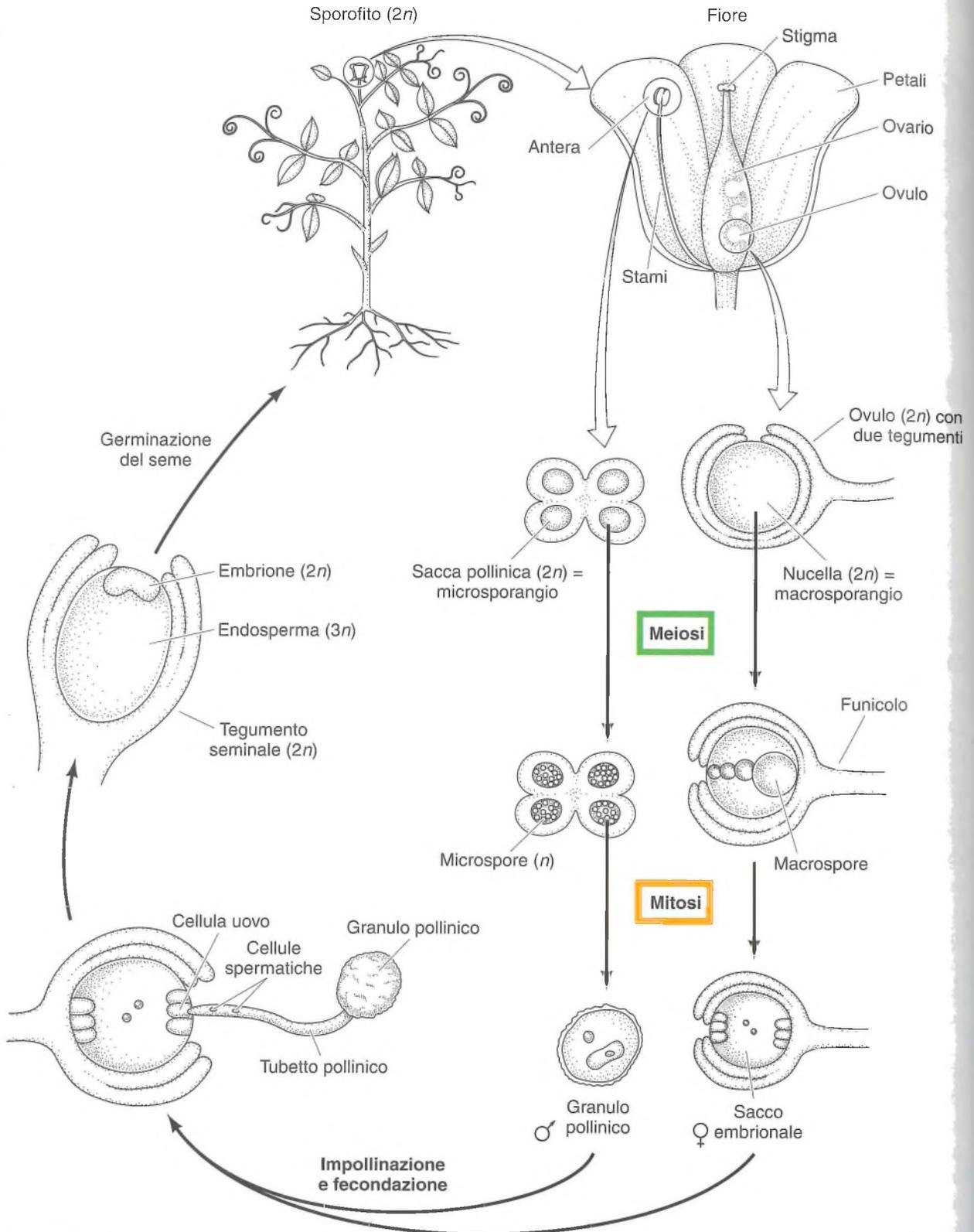
Durante il loro sviluppo, gli ovuli differenziano uno o due tegumenti, che avvolgono un tessuto parenchimatico chiamato *nucella* (o *nocella*) che rappresenta il macrosporangio; i tegumenti si interrompono solo in corrispondenza del *micropilo*, uno

stretto canale per il passaggio del tubetto pollinico. La parte dell'ovulo (opposta al micropilo) che si collega alla placenta tramite il funicolo è detta *calaza* (Figg. 12.15 e 12.19).

La fecondazione è l'evento che dà il via alla trasformazione dell'ovulo in *seme* e dell'ovario in *frutto*, una struttura protettiva che spesso ha anche la funzione di favorire la dispersione dei semi nell'ambiente (vedi capp. 13 e 14).

12.5.3 Evoluzione degli elementi florali

Le angiosperme, con circa 260.000 specie, sono il gruppo di piante più diversificate ed importanti dal punto di vista ecologico. L'evoluzione del fiore, struttura riproduttiva unica delle angiosperme, è da lungo tempo argomento di grande studio e discussione. I più antichi reperti fossili appartenenti con certezza alle angiosperme risalgono approssimativamente a 130-135 milioni di anni fa (periodo Cretaceo). Rapidamente dopo la loro comparsa, le prime angiosperme si sono diversificate in un grande numero di specie. Sebbene angiosperme e gimnosperme (che presentano ovuli esposti all'aria al momento dell'impollinazione, non racchiusi nel carpello) siano piante con semi, i fiori delle angiosperme differiscono così tanto dalle strutture riproduttive delle gimnosperme che l'origine del fiore è da tempo un importante interrogativo nell'ambito della biologia evuzionistica. Numerose ipotesi sono state proposte sulla base di studi paleobotanici e di analisi riguardanti lo sviluppo e la morfologia fiorale. Alcune teorie interpretano i singoli elementi florali come foglie trasformate: il fiore sarebbe quindi riconducibile ad un semplice asse caulinare, di lunghezza variabile, sul quale sarebbero disposte a spirale un certo numero di foglie trasformate. Altre ipotesi propongono che gli elementi florali si sarebbero originati da successive modificazioni dell'asse florale. In questo caso, gli elementi florali potrebbero essere derivati dallo strobilo delle gimnosperme in seguito a successivi eventi di semplificazione e fogliarizzazione. Indipendentemente dalla loro origine, le strutture fiorali si sono modificate, nel corso dell'evoluzione, attraverso fenomeni di fusione o di riduzione sia delle dimensioni che del numero. Per quanto riguarda l'evoluzione dell'androceo, generalmente si considerano primitivi i fiori con molti stami inseriti a spirale o disposti in verticilli sovrapposti. Una riduzione del numero di verticilli o del numero degli stami è invece ritenuta indice di maggiore evoluzione. Anche il grado di evoluzione del gineceo, che si considera originato

**FIGURA 12.7**

Ciclo biologico delle angiosperme (da S.R. Singer, 1997, modificata).

da una o più foglie specializzate dette foglie carpellari (o carpelli), in seguito ad accartocciamento e concrescimento, si basa sul numero di queste ultime. Si considerano più primitivi i ginecei con molti carpelli (es. magnolie) completamente separati tra loro (*gineceo apocarpico*); al contrario si pensa siano più evoluti i ginecei in cui i numerosi carpelli sono tra loro concresciuti in modo da formare un unico pistillo (*gineceo sincarpico*). Per maggiori dettagli riguardanti l'evoluzione del fiore, si rimanda al capitolo relativo alle angiosperme.

12.6 IL CICLO VITALE DELLE ANGIOSPERME

Tutte le piante terrestri hanno un ciclo vitale aplo-diplonte, caratterizzato dall'alternanza di una generazione aploide, detta gametofitica, ed una diploide, detta sporofitica.

Le angiosperme nella forma in cui le vediamo, rappresentano la generazione sporofitica o sporofiti che producono per meiosi due tipi di spore aploidi: le *microspore* e le *macrospore* (o *megaspore*). Tra le pteridofite ci sono alcuni taxa che non presentano una differenziazione tra micro- e macrospore (isospore).

La produzione di microspore e macrospore prende il nome di *microsporogenesi* e *macro-*(o *mega-*)*sporogenesi*.

Dopo poche divisioni mitotiche la microspora e la macrospora formano rispettivamente un *microgametofito*, che non è altro che il granulo di polline (o *gametofito maschile*) e un *macrogametofito* o *sacco embrionale* (o *gametofito femminile*): entrambi, anche se estremamente ridotti, sono gli individui che costituiscono la generazione gametofitica aploide con il compito di produrre gameti (Fig. 12.7).

Questi due eventi prendono il nome di *microgametogenesi* e *macro-*(o *mega-*)*gametogenesi*. Il microgametofito produce i gameti maschili o cellule spermatiche, mentre il macrogametofito forma un solo grande gamete femminile o cellula uovo. I gameti maschili si portano in corrispondenza del gamete femminile tramite il tubetto pollinico, una struttura tipica delle spermatofite. I gameti sono destinati ad unirsi tra loro con il processo di gamia o fecondazione, formando lo zigote diploide che in seguito a un certo numero di ordinate divisioni mitotiche costituirà l'embrione, cioè il nuovo sporofito.

Sia la produzione delle spore per meiosi, che la formazione dei gameti per mitosi, avviene all'interno del fiore.

12.7 MICROSPOROGENESI E MICROGAMETOGENESI

La produzione di microspore, o microsporogenesi, e di cellule spermatiche, o microgametogenesi, avviene nelle antere (Fig. 12.8). Ad un certo punto dello sviluppo florale, le cellule madri delle microspore, che si trovano all'interno delle sacche polliniche, subiscono le due divisioni meiotiche formando la *tetrade pollinica*. All'esterno delle 4 cellule, che non hanno ancora una propria parete cellulare, si depositerà uno strato di *callosio*, un polimero del β -glucosio, che ha la funzione di isolarle dall'ambiente esterno (Fig. 12.9). Ogni protoplasto poi formerà la sua parete primaria ed il callosio verrà degradato. In alcune specie il callosio viene depositato già dopo la prima divisione meiotica, formando una diade di cellule che si divideranno ancora generando la tetrade (Fig. 12.10).

Contemporaneamente alla meiosi, si differenzia il tappeto, lo strato più interno dell'antera caratterizzato da un'intensa attività metabolica, dovuta alla produzione di varie sostanze utilizzate dalle microspore durante la loro trasformazione in granuli pollinici. Le cellule del tappeto possono essere

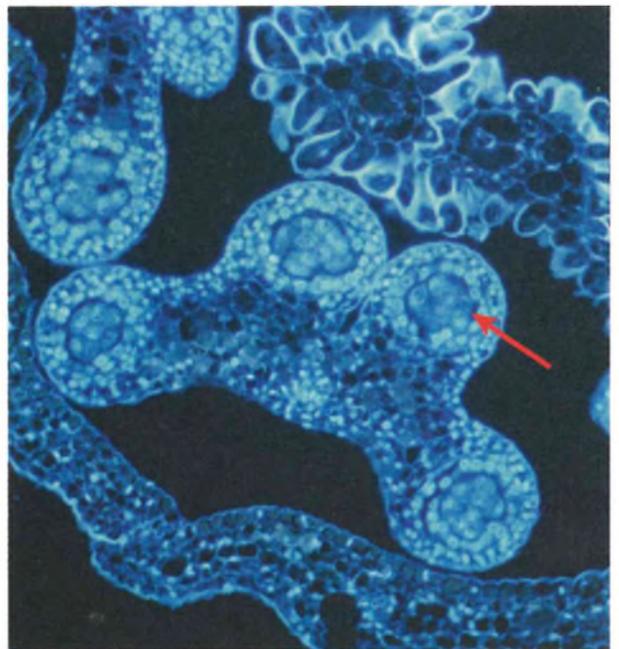


FIGURA 12.8

Micrografia della sezione di un'antera al microscopio ottico a fluorescenza. Utilizzando questo strumento e colorando le sezioni con un fluorocromo specifico si mettono in evidenza i nuclei (che fluorescono in blu) e le fasi della meiosi. La freccia indica una delle quattro logge che formano l'antera (x100) (osservazione di E. Caporali).

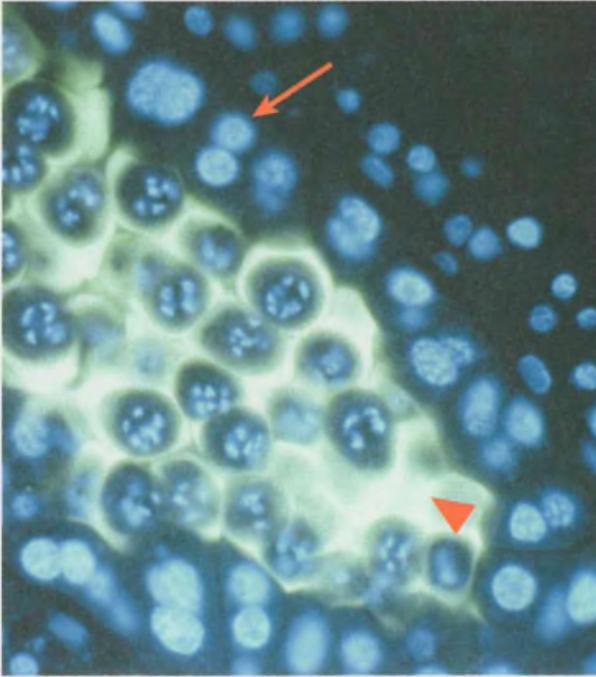


FIGURA 12.9

Micrografia di una loggia dell'antera al microscopio ottico a fluorescenza; le cellule madri delle microspore sono in metafase I. La freccia in alto indica una delle cellule binucleate del tappeto; la punta di freccia in basso indica il callosio che fluoresce in giallo (x400) (osservazione di E. Caporali).

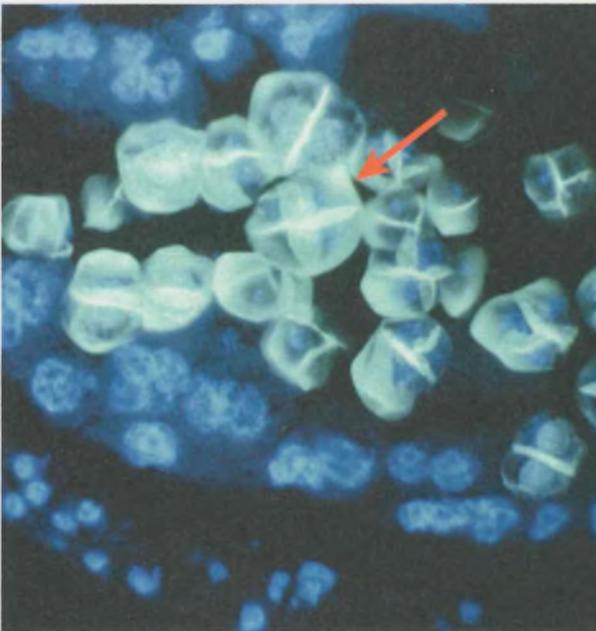


FIGURA 12.10

Micrografia di una loggia dell'antera al microscopio ottico a fluorescenza. Sono visibili le tetradi di microspore (indicate dalla freccia) circondate dalle cellule del tappeto (x400) (osservazione di E. Caporali).

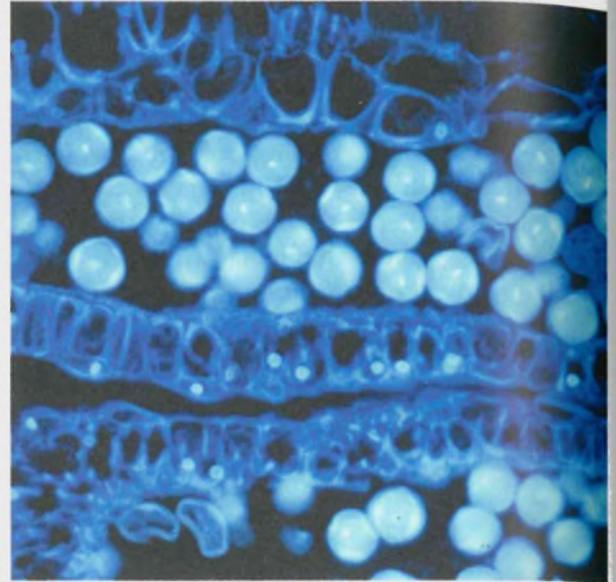


FIGURA 12.11

Micrografia al microscopio ottico a fluorescenza. Microspore libere nelle logge dell'antera, dopo la demolizione del callosio; il tappeto è degenerato (x250) (osservazione di E. Caporali).

binucleate o tetranucleate a seconda della specie (Fig. 12.9). Tra le molecole prodotte dal tappeto, l'enzima *callasi*, prodotto alla fine della meiosi, ha il compito di idrolizzare il callosio permettendo il rilascio delle microspore (Fig. 12.11). A questo punto inizia la microgametogenesi, che ha come risultato finale la produzione dei granuli di polline (gametofiti maschili). Le microspore si dividono per mitosi (divisione ineguale) formando due cellule: una grossa *cellula vegetativa* o *cellula del tubetto* e una piccola *cellula generativa* che originerà i gameti (cellule spermatiche) per mezzo di una seconda mitosi (Fig. 12.12). Nelle angiosperme in base al momento in cui avviene la seconda divisione mitotica, i granuli di polline possono essere formati da due o tre cellule quando vengono liberati dall'antera. La seconda mitosi avviene in modo variabile nelle diverse famiglie: nelle Poaceae, Brassicaceae e Asteraceae si compie nelle antere, mentre nelle Rosaceae, Cucurbitaceae e Oleaceae si verifica dopo il rilascio dall'antera o durante la migrazione della cellula generativa lungo il tubetto pollinico in crescita (Fig. 12.13).

Durante la sua maturazione, il granulo pollinico forma due pareti molto complesse, che nel loro insieme costituiscono lo *sporoderma*: la parete più esterna, detta *esina*, è essenzialmente costituita da *sporopollenina*, un polimero dei carotenoidi e dei



FIGURA 12.12

Schema riassuntivo dello sviluppo del gametofito maschile o granulo pollinico.

loro esteri, la parete interna detta *intina* è di natura pecto-cellulosica. La sporopollenina, alla cui produzione partecipa attivamente anche il tappeto, è responsabile delle doti di elevata resistenza dell'esina agli agenti fisico-chimici e biologici, per cui i granuli di polline possono fossilizzarsi facilmente. L'analisi dei pollini fossili (argomento di studio della Palinologia) permette infatti di ricostruire la vegetazione e le vicende climatiche di una zona in un determinato periodo di tempo.

Lo sporoderma conferisce ai granuli di polline (Figg. 12.14 e 16.25) di ogni specie una particolare morfologia: essi infatti possono differire per forma, dimensione (da 5 a 200 μm), struttura ed ornamentazioni dell'esina, la quale presenta aree di minor spessore (*solchi*) e vere e proprie interruzioni (*pori*) destinate specificatamente all'emergenza del tubetto

pollinico. L'estrema variabilità della superficie esinica è in relazione alla modalità di dispersione del polline. Se questa è favorita dagli animali, l'esina è ispessita e ornamentata. Inoltre i granuli di polline tendono in genere ad essere appiccicosi per la presenza di *pollenkitt*. Questa sostanza, formata in gran parte da lipidi e carotenoidi, deriva dalla degenerazione del tappeto che avviene prima della deiscenza dell'antera. Il pollenkitt, deposto su tutta la superficie pollinica ha l'importante funzione di permettere ai granuli di aderire alla superficie dell'animale e alla superficie dello stamma. Se invece la dispersione del polline avviene tramite il vento, lo spessore dell'esina, come anche le ornamentazioni e l'adesività dei granuli, sono ridotte.

La parete pollinica a volte può ospitare nel suo spessore molecole proteiche utili per il riconoscimento tra il polline e lo stamma. Alcune di queste proteine, se vengono a contatto con le mucose delle vie respiratorie dell'uomo, possono scatenare una reazione allergica anche molto forte (vedi par. 27.4).

Al momento del rilascio dall'antera, il polline è disidratato (il contenuto di acqua può variare dal 5 al 50%), con un'attività metabolica ridotta e dotato delle poche sostanze di riserva necessarie nelle prime fasi della sua germinazione.

12.8 MACROSPOROGENESI E MACROGAMETOGENESI

La macrosporoogenesi e la macrogametogenesi (genesi della macrospora e del gamete femminile, rispettivamente), avvengono nell'ovulo avvolto e protetto dall'ovario. I tegumenti dell'ovulo racchiudono, come illustrato nel sottoparagrafo 12.5.2, la *nocella*, all'interno della quale si differenzia generalmente una sola *cellula madre delle macrospore* (Fig. 12.15). In seguito alle due divisioni meiotiche, la cellula madre delle megaspore forma dapprima una *diade* (Fig. 12.16) e poi una *tetrade di macrospore* (macrosporoogenesi), evidenziate dalla presenza di callosio (Fig. 12.17).

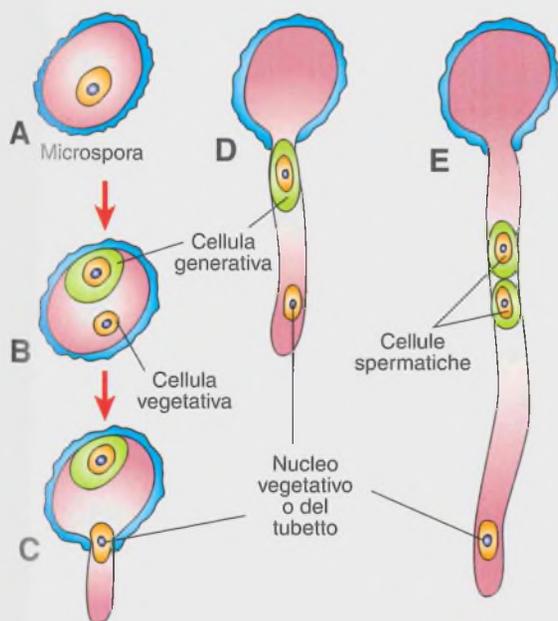
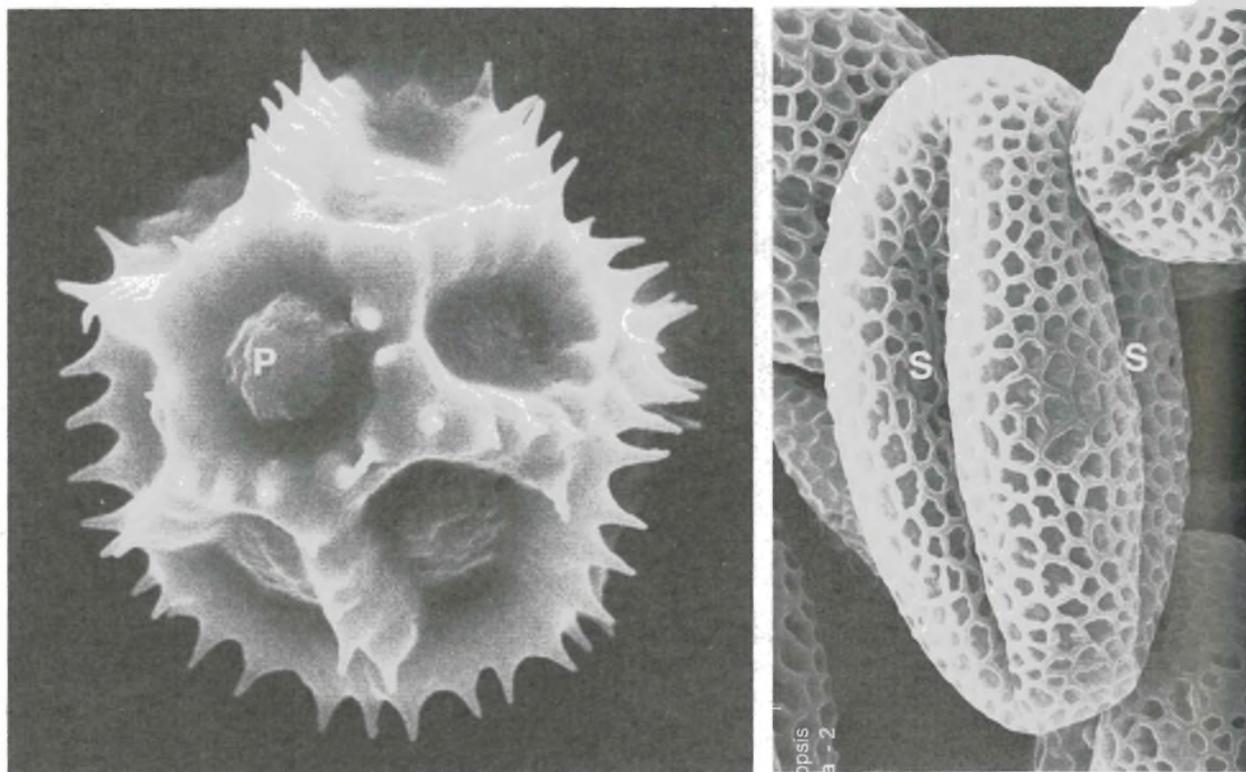


FIGURA 12.13

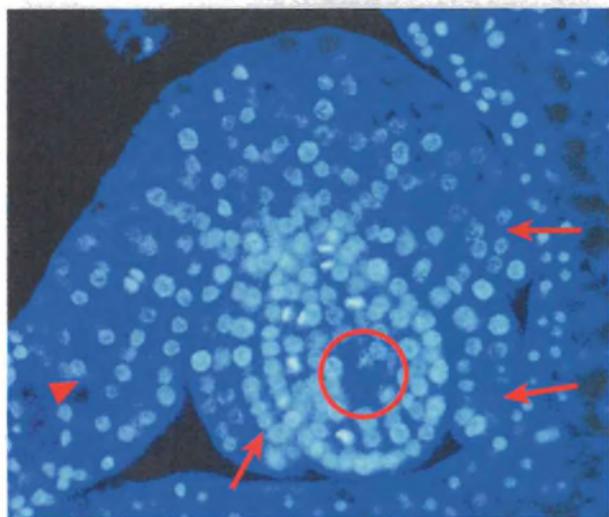
Microgametogenesi: la microspora (A) in seguito alla prima divisione mitotica (B) forma il granulo di polline costituito da una grossa cellula vegetativa ed una piccola cellula generativa. La cellula vegetativa migra nel tubetto pollinico (C). Anche la cellula generativa migra nel tubetto (D) e si divide originando le due cellule spermatiche (E).

**FIGURA 12.14**

Immagini al microscopio elettronico a scansione (SEM) di granuli di polline. *A sinistra* granulo sferico di una specie di Asteraceae: l'esina è caratterizzata da un reticolo di creste bordate da spine. *A destra* granulo ovale di *Arabidopsis* (*Brassicaceae*): l'esina, fittamente reticolata è percorsa da tre solchi (nell'immagine se ne vedono due) uno dei quali sarà il sito di emergenza del tubetto pollinico. P: poro germinativo; S: solchi (osservazione di E. Caporali).

In genere delle quattro macrospore tre degenerano, mentre quella più vicina al polo calazale (detta megaspore funzionale) (Fig. 12.19 D) va incontro a tre divisioni mitotiche (Fig. 12.19 E, F, G) al termine delle quali si ottiene un gametofito femminile o *sacco embrionale*, formato da otto nuclei (Fig.

12.20). La disposizione dei nuclei non è casuale: tre nuclei si posizionano al polo calazale, tre al polo micropilare e due migrano in posizione centrale. Successivamente il sacco embrionale cellularizza in sette cellule: al polo calazale si distinguono tre *antipodi* (o *cellule antipodali*), al polo micropilare

**FIGURA 12.15**

Micrografia al microscopio ottico a fluorescenza che mostra un ovulo ad uno stadio precoce di sviluppo; la punta di freccia sulla sinistra indica il funicolo; al centro della nocella si riconosce la cellula madre delle macrospore (cerchio). Le frecce indicano i tegumenti ai lati della nocella (x400) (osservazione di E. Caporali).

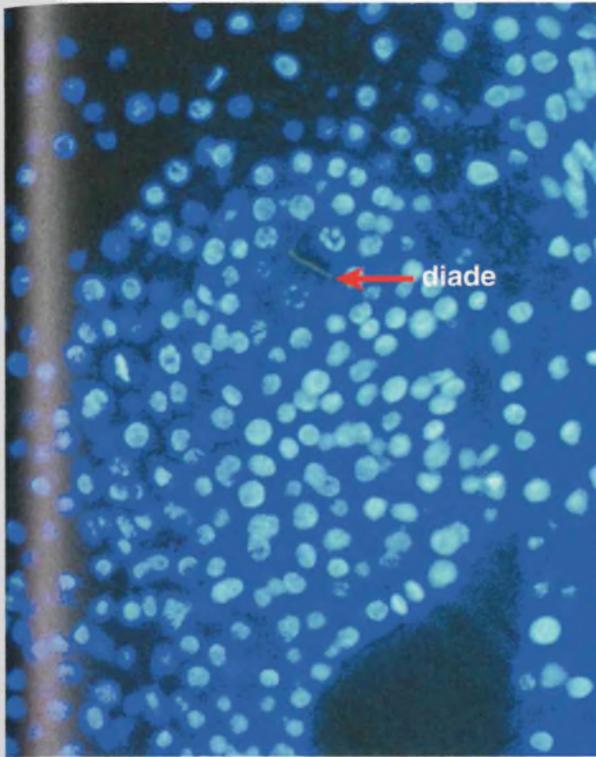


FIGURA 12.16

Micrografia al microscopio ottico a fluorescenza che mostra un ovulo; all'interno, la freccia indica la cellula madre delle macrospore dopo la prima divisione meiotica: stadio di diade (x400) (osservazione di E. Caporali).



FIGURA 12.17

Micrografia al microscopio ottico a fluorescenza che mostra un ovulo al cui interno è presente la tetrate di macrospore. È evidente la presenza di un sottile strato di callosio che separa le quattro cellule (x400) (osservazione di E. Caporali).

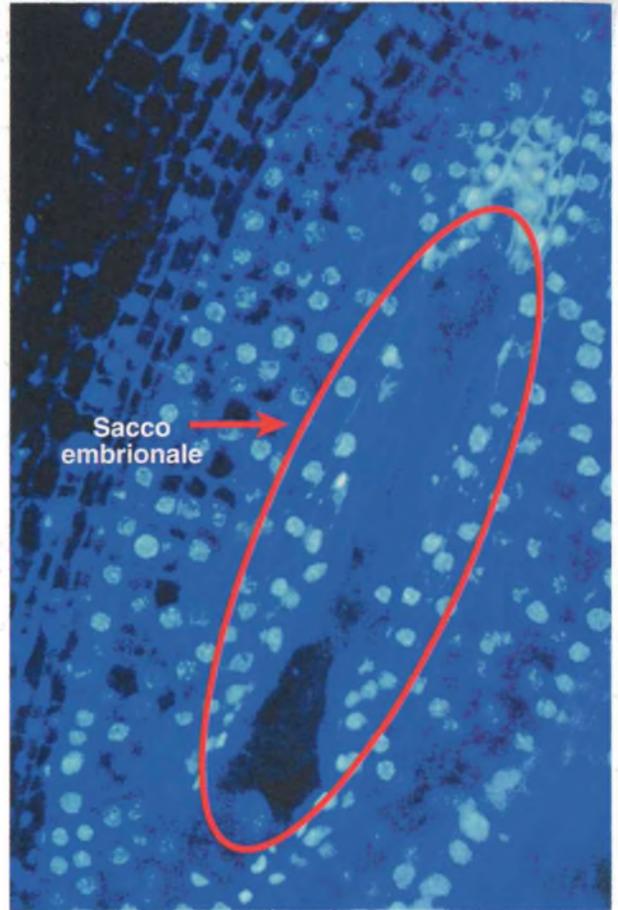


FIGURA 12.18

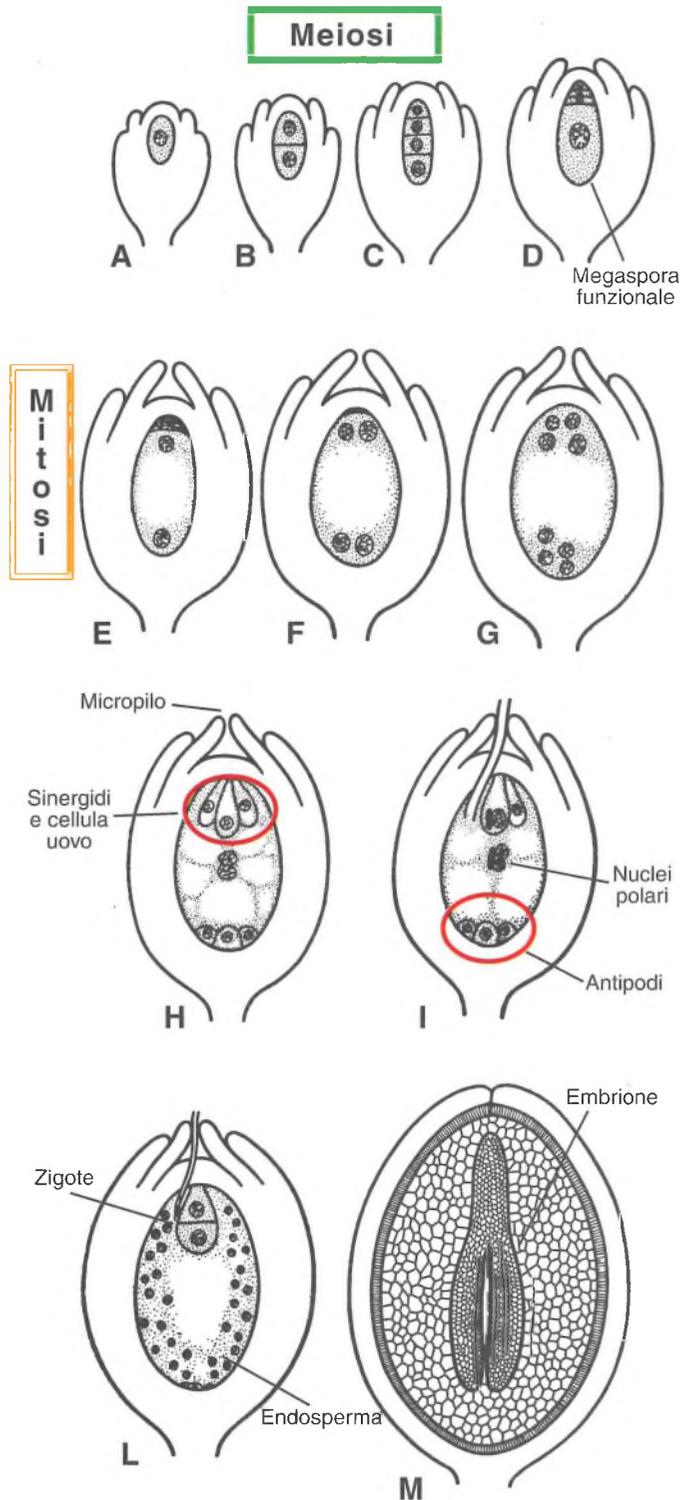
Micrografia al microscopio ottico a fluorescenza di un ovulo in cui si sta sviluppando il sacco embrionale (x400) (osservazione di E. Caporali).

due *sinergidi* e la cellula uovo, mentre al centro resta una grossa cellula con due *nuclei polari* (Fig. 12.19 H). Lo sviluppo del gametofito fin qui descritto non è l'unico possibile, ma è il più comune (definito "tipo *Polygonum*").

12.9 IMPOLLINAZIONE

La deiscenza dell'antera determina il rilascio dei granuli pollinici (Fig. 12.21) che raggiungono lo stimma con diverse modalità.

L'insieme dei processi che va dall'apertura dell'antera all'arrivo del polline sullo stimma è detto impollinazione. Il granulo di polline, in seguito al contatto con le papille stigmatiche, si idrata e, come già detto, germina emettendo un *tubetto pollinico* (Fig. 12.22). Questa struttura, caratteristica delle spermatofite è una lunga estroflessione che

**FIGURA 12.19**

Sviluppo del gametofito femminile e del seme nelle angiosperme. A-C) Macrosporogenesi: meiosi della cellula madre delle megaspore; D) degenerazione di tre megaspore, mentre la quarta costituisce la cosiddetta megaspore funzionale; E-G) macrogametogenesi: le tre divisioni mitotiche della megaspore funzionale determinano la formazione del gametofito femminile 8-nucleato; H) dopo la formazione delle pareti cellulari si distinguono una grande cellula, con i due nuclei polari in posizione centrale, entro cui si dispongono al polo calazale le tre cellule antipodali e al polo micropilare le due sinergidi tra le quali si trova la cellula uovo (gamete femminile); I) doppia fecondazione: il tubetto pollinico rilascia i gameti maschili attraverso il micropilo. Uno di questi si unisce al gamete femminile, mentre l'altro si fonde con i nuclei polari; L) la fusione dei gameti genera lo zigote circondato dall'endosperma; M) seme maturo contenente l'embrione avvolto dall'endosperma ormai cellularizzato. I tegumenti dell'ovulo si sono trasformati in tegumenti del seme (da E. Maugini et al., 2014, modificata).

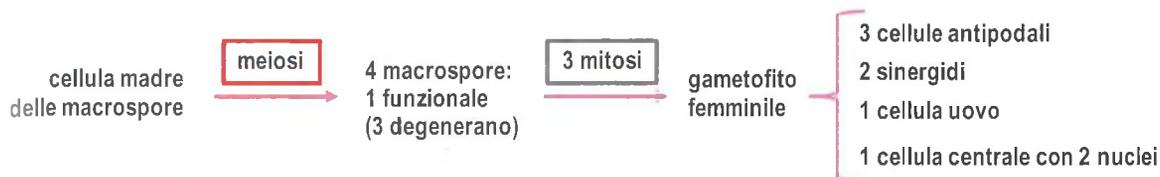


FIGURA 12.20

Schema riassuntivo dello sviluppo del gametofito femminile o sacco embrionale.

permette ai gameti maschili di raggiungere il gamete femminile, rendendo la riproduzione sessuale indipendente dall'acqua, diversamente dalle briofite e dalle pteridofite (vedi capp. 19 e 20).

Se il polline è trasportato dalle antere al pistillo dello stesso fiore o al pistillo di un fiore dello stesso individuo, si parla di *autoimpollinazione* o *autogamia*. Diversamente se il polline proviene da fiori prodotti da individui diversi si parla di *impollinazione incrociata* o *allogamia* (che favorisce la variabilità genetica).

Il trasporto del polline da un fiore all'altro è facilitato da diversi agenti esterni; è quindi possibile distinguere diversi tipi di impollinazione (vedi par. 22.1).

Impollinazione zoofila: avviene tramite animali detti *pronubi* che visitano i fiori regolarmente e che si soffermano su di essi per un tempo sufficientemente lungo. Tutto ciò viene favorito dal fatto che i fiori "zoofili" sono dotati di caratteristiche in grado di attrarre ed eventualmente ricompensare gli animali: tale attrazione può essere rappresentata dal polline, nettare, colore, profumo o forma particolare del fiore.

La maggior parte delle angiosperme zoofile presenta fiori che producono nettare (succo zuccherino) ed i nettari possono essere costituiti da formazioni a disco del ricettacolo, da stami trasformati o da determinate parti di carpelli, petali o sepalì. In alcune specie il nettare è accumulato in cavità specializzate, come ad es. negli speroni di *Viola* e *Linarìa*, o in tubi corollini dai quali può essere prelevato solo da alcune specie di lepidotteri dotate di appa-

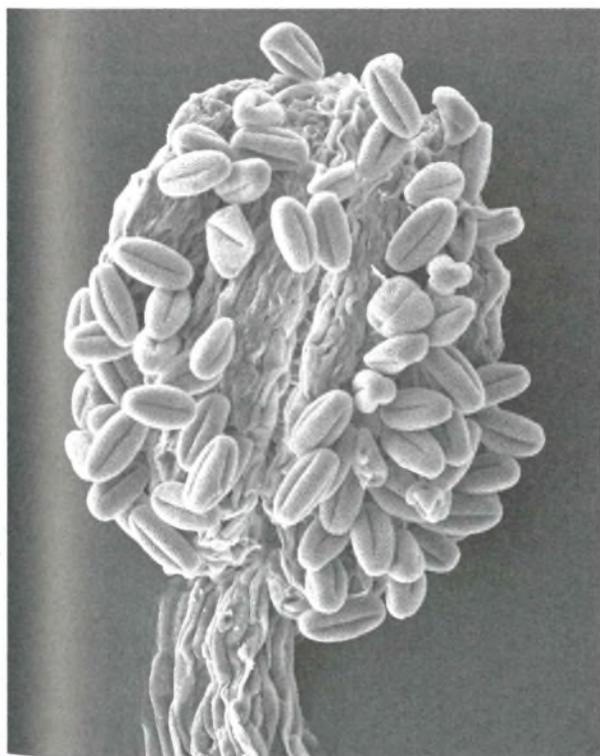


FIGURA 12.21

Immagine al SEM di una antera deiscenza con numerosi granuli di polline (osservazione di E. Caporali).

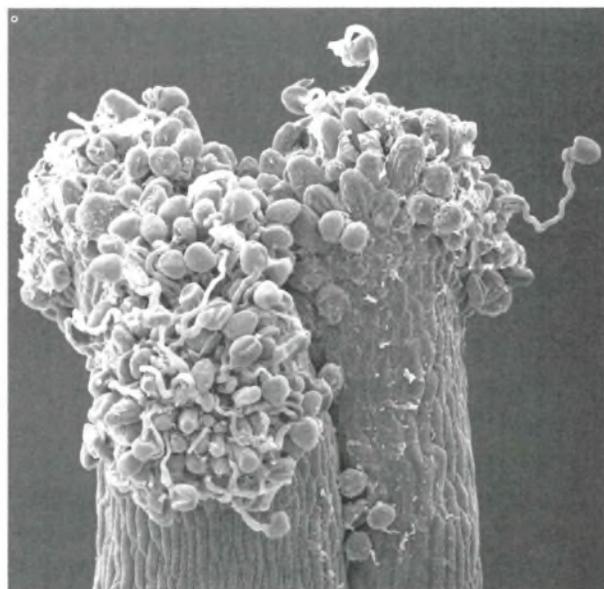


FIGURA 12.22

Immagine al SEM di uno stimma: l'adesione di numerosi granuli pollinici è seguita dall'emissione del tubetto pollinico da parte di alcuni di essi (osservazione di E. Caporali).

rato boccale allungato a forma di proboscide (spirotromba).

I fattori di attrazione visiva sono dovuti alla presenza nella corolla o in altri organi con funzione vessillare di pigmenti di varia natura. In particolare i petali esercitano una importante funzione di richiamo per gli animali impollinatori; pertanto sono rivestiti da un tessuto epidermico le cui cellule possono essere ricche di diversi pigmenti. La presenza nel vacuolo di antociani è responsabile delle diverse tonalità di rosa, rosso, violetto e blu, mentre i flavoni determinano le colorazioni bianco-avorio; i carotenoidi, contenuti nei cromoplasti, conferiscono invece ai petali le colorazioni che vanno dal giallo all'arancione-rosso.

L'attrazione chimica esercitata dai fiori è dovuta alla produzione e liberazione nell'aria di sostanze odorose da parte dei petali o altri organi floreali. In alcuni casi, come ad es. nelle Araceae, il profumo di cadavere o di escremento, sgradevole per l'uomo, è destinato ad attirare insetti necrofagi e coprofagi.

Spesso nei fiori l'attrazione è resa più efficace dall'associazione di colore e profumo. A volte il messaggio visivo è costituito da una parte del fiore che assomiglia ad un insetto femmina, esercitando un richiamo sessuale verso i maschi, come accade per esempio in alcune orchidee (vedi anche par. 22.3).

Gli impollinatori, allettati dai vari richiami, si posano o penetrano nei fiori e così facendo toccano le antere e si imbrattano di polline. Posandosi poi su un altro fiore, l'animale abbandona sullo stigma parte del polline che trasportava.

I più importanti animali che favoriscono l'impollinazione sono: coleotteri (Fig. 12.23), imenotteri (soprattutto api e bombi) (Fig. 12.24), ditteri (mosche), lepidotteri (farfalle, falene) (Fig. 12.25), uccelli (es. colibrì ai tropici) e pipistrelli. Altri insetti o piccoli mammiferi possono essere impollinatori di importanza secondaria.

I fiori hanno acquisito evolutivamente caratteri morfologici, strutturali e colorazioni idonee ad attirare un particolare impollinatore.

È possibile quindi distinguere:

- *fiori entomogami*, nei quali il trasporto del polline è favorito dagli insetti, sono particolarmente numerosi quelli visitati dalle api. Si tratta di solito di fiori zigomorfi (es. Lamiaceae come la salvia, Fabaceae e Orchidaceae come *Ophrys* spp.) dotati di parti adattate per l'appoggio dell'insetto con colorazione gialla, violetta o blu e spesso con macchie in grado di indicare la posizione del nettare;



FIGURA 12.23

Impollinazione entomofila da parte di un coleottero (foto di S. Gomasca).

- *fiori ornitogami*, nei quali l'impollinazione avviene tramite uccelli (es. i colibrì, che trasportano il polline col becco o col capo). In questi fiori mancano zone di appoggio poiché gli uccelli, essendo troppo pesanti, devono rimanere sospesi in aria durante le loro visite. In genere sono fiori grandi, tubuliformi e con vivaci colorazioni (rosso, giallo, blu e verde) che producono abbondante nettare nelle zone più profonde, raggiungibili solo da lunghe lingue adattate a questo scopo. Fiori ornitogami sono molto diffusi tra le specie tropicali come ad es. la fucsia, l'ibisco, l'aloë;
- *fiori chiropterogami* (limitati alla zona tropicale), impollinati cioè dai pipistrelli. Si tratta di



FIGURA 12.24

Impollinazione entomofila da parte di un imenottero (foto di F. Selvi).

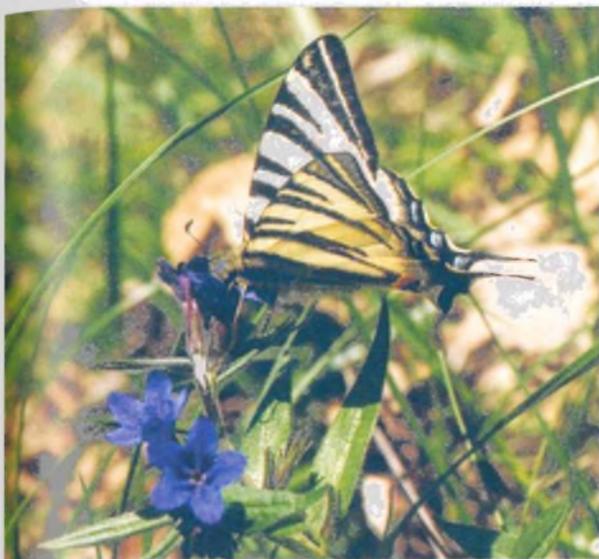


FIGURA 12.25

Impollinazione entomofila da parte di un lepidottero (foto di F. Selvi).

fiori ad antesi notturna, spesso con colori scuri, odore pungente di frutta e molto ricchi di nettare e polline. Esempi di specie con questi fiori si ritrovano tra le Cactaceae, Bignoniaceae, e specie dei generi *Musa* (banano) e *Agave*.

Impollinazione anemofila: si verifica quando una grande quantità di polline riesce a rimanere sospesa nell'aria per un tempo abbastanza lungo e se gli stammi sono grossi e adeguatamente esposti al fine di catturare i granuli pollinici.

I *fiori anemofili* non necessitano quindi di sistemi di richiamo. Sono spesso riuniti in infiorescenze pendule, sono poco appariscenti per la riduzione o l'assenza del perianzio che potrebbe rallentare l'emissione di polline (es. salici), sono spesso unisessuali con fiori maschili o stami più numerosi dei fiori femminili, producono polline polverulento (poco adesivo) per restare a lungo sospeso in aria e spesso fioriscono precocemente prima che la formazione delle foglie possa costituire un ostacolo; spesso il rilascio del polline è favorito dalla mobilità dei filamenti (es. Poaceae) (Fig. 12.26) o dell'intero asse dell'infiorescenza maschile, come ad esempio il nocciolo (*Corylus avellana*), gli ontani (*Alnus* sp.) e le querce (*Quercus* sp.).

Impollinazione idrofila: si osserva solo in poche angiosperme che vivono immerse in acqua come ad es. *Zostera*. Il polline viene rilasciato dai fiori maschili e trasportato dall'acqua allo stamma del fiore femminile. Se la specie è dioica come *Vallisneria spiralis*, si verifica il rilascio di tutto il fiore maschi-



FIGURA 12.26

Infiorescenza di graminacea: sono evidenti numerose ed espanse antere che producono polline abbondante e leggero, condizione necessaria per l'impollinazione anemofila (foto di S. Bonacquisti).

le che si avvicina al fiore femminile attraverso i movimenti dell'acqua; dopo la fecondazione del fiore femminile la maturazione dei semi avviene sott'acqua, in seguito all'accorciamento del peduncolo florale la cui parte basale si avvolge a spirale. Molte specie acquatiche con fiori galleggianti sono invece impollinate da insetti o dal vento. La ninfea, avendo impollinazione entomofila, presenta fiori appariscenti.

12.10 INCOMPATIBILITÀ POLLINE-STIMMA

Il deposito di granuli di polline su uno stamma non garantisce la fecondazione. L'*incompatibilità interspecifica* impedisce infatti che il polline di una specie germi sullo stamma di una specie diversa. Nonostante nella maggior parte delle specie sia pos-

sibile l'autoimpollinazione e l'autofecondazione, esistono casi in cui si verificano meccanismi di *incompatibilità intraspecifica*, cioè incompatibilità tra individui di una stessa specie. Un esempio di tale fenomeno è l'*autoincompatibilità* ossia l'incompatibilità tra il polline e lo stigma della stessa pianta. Con questo meccanismo si impedisce l'incontro e la fusione di gameti maschili e femminili geneticamente simili e viene favorita l'impollinazione tra fiori di piante diverse, purché della stessa specie.

L'incompatibilità consiste in una serie di reazioni fisiologiche dovute alle informazioni genetiche portate dal granulo pollinico e dai tessuti del pistillo. L'incompatibilità può essere vista come una sorta di reazione di rigetto che può verificarsi in tempi e zone diverse del pistillo a seconda della specie o famiglia considerata. In alcune importanti famiglie, come le Asteraceae, Brassicaceae e Fabaceae, viene inibita fin dall'inizio la germinazione del polline che atterra sullo stigma. Nelle Solanaceae invece il polline germina normalmente sullo stigma, ma la crescita del tubetto pollinico viene bloccata durante il suo sviluppo attraverso i tessuti dello stilo. Infine in alcune Fabaceae (es. *Lotus* sp.) il tubetto pollinico riesce ad allungarsi e a raggiungere il sacco embrionale, ma dopo la fusione dei gameti si ha la degenerazione dello zigote.

12.11 FECONDAZIONE

Come già detto in precedenza, il granulo pollinico, una volta atterrato sulle papille stigmatiche, si idrata e germina rapidamente aiutato a volte dalle sostanze presenti sulla superficie stigmatica. Questo evento (germinazione del polline) consiste nell'emissione da uno dei pori germinativi del tubetto pollinico che cresce attraverso i tessuti del canale stilare per raggiungere gli ovuli (Fig. 12.27). Durante l'allungamento del tubetto pollinico, i nuclei della cellula vegetativa e di quella generativa sono posizionati all'apice del tubetto. La cellula generativa prima di giungere all'ovulo subisce la seconda mitosi formando le due cellule spermatiche. Nella maggior parte dei casi il tubetto penetra nell'ovulo attraverso il micropilo e, una volta raggiunto il sacco embrionale, prende contatto con una delle sinergidi, la cui degenerazione facilita la liberazione delle cellule spermatiche. A questo punto si attua la *doppia fecondazione*, carattere esclusivo delle angiosperme e di alcune gimnosperme appartenenti alle gnetofite (vedi par. 21.34): una cellula spermatica si fonde con la cellula uovo originando lo zigote, mentre

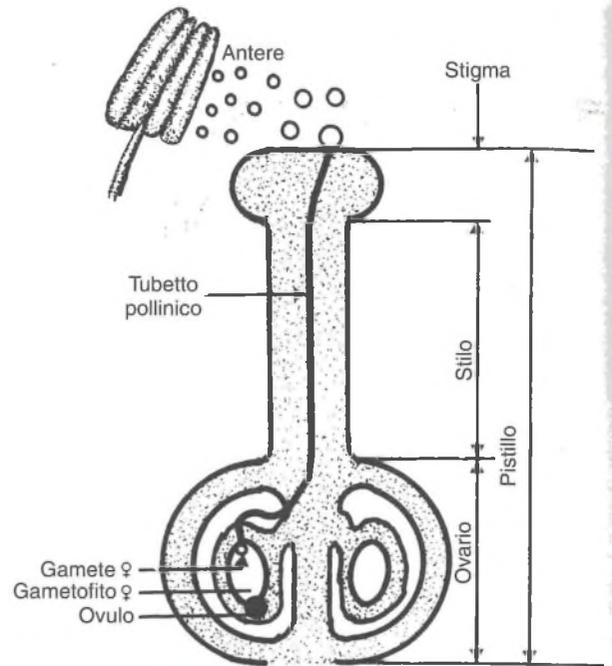


FIGURA 12.27

Percorso del tubetto pollinico attraverso il canale stilare (da E. Pacini, G.G. Franchi, 1987).

l'altra si fonde con il nucleo diploide della cellula centrale (risultato della fusione dei due nuclei polari poco prima della fecondazione) che, dopo molte divisioni mitotiche formerà l'*endosperma secondario* triploide. Questo tessuto di riserva si distingue dall'*endosperma* primario delle gimnosperme che è aploide e si forma prima della fecondazione (vedi cap. 21). La funzione dell'*endosperma* è quella di nutrire l'embrione (o la plantula durante le prime fasi di germinazione) non essendo in grado di nutrirsi autonomamente (Fig. 12.19 I-M).

Letture di approfondimento e fonti delle illustrazioni

- CRESTI M, BLACKMORE SL, VAN WENT JL (1992). Atlas of sexual reproduction in flowering plants. Springer-Verlag.
- DAFNI A, HESSE M, PACINI E (2000). Pollen and pollination. Springer-Verlag.
- JUDD WS, CAMPBELL CS, KELLOGG EA, STEVENS PF, DONOGHUE MJ (2007). Botanica sistemática: Un approccio filogenetico. Piccin Nuova Libreria.
- MAUGINI E, MALECI BINI L, MARIOTTI LIPPI M (2014). Botanica farmaceutica. Piccin Nuova Libreria.
- PACINI E, FRANCHI GG (1987). Il polline: biologia e applicazioni—Quaderni di biologia. Piccin Nuova Libreria.
- SINGER SR (1997). Plant life cycles and Angiosperm development. In Embriology: Constructing the Organism, Gilbert SF, Raunio AM (eds.). Sinauer Associates, Sunderland, MA.

VERIFICA DELLE CONOSCENZE

1. Descrivi le caratteristiche dei due tipi di riproduzione vegetativa e sessuale.
2. Quali sono i cicli biologici degli organismi viventi?
3. Qual è la struttura tipica di un fiore?
4. Descrivi le caratteristiche dell'androceo e del gineceo.
5. Descrivi la micro e la macrosporogenesi e la micro e la macrogametogenesi. Quali sono le fasi che caratterizzano questi eventi?
6. Riguardo la simmetria florale si distinguono 3 tipologie, descrivine le caratteristiche.
7. Quali caratteristiche distinguono le piante dioiche dalle monoiche?
8. Quali caratteristiche presentano i fiori "zoo-fili"?
9. Descrivi i diversi meccanismi di impollinazione.
10. Qual è il significato della comparsa della doppia fecondazione? Descrivi la formazione dell'endosperma secondario.

SCHEDA 12.1

IL MODELLO ABCDE DI SVILUPPO FIORE (E. Caporali)

Osservando i fiori delle angiosperme possiamo apprezzare la loro straordinaria variabilità nella forma, dimensione e colore: dal più bello ed elaborato al più semplice e poco appariscente. Tuttavia ad uno sguardo più attento, si può affermare che la struttura di base del fiore si mantiene invariata in tutte le specie. Per comprendere come si sviluppano le varie parti del fiore, a partire dagli anni '90 sono stati condotti studi su alcuni mutanti fiorali, ovvero piante nelle quali la normale disposizione degli organi è alterata. Tali mutanti, collezionati nei laboratori di tutto il mondo, sono ottenuti facilmente in due specie che per tale motivo sono utilizzate come piante modello: *Antirrhinum majus* e *Arabidopsis thaliana*.

La prima è una pianta ornamentale appartenente alla famiglia delle Plantaginaceae (vedi sottopar. 22.3.1.14) (Fig. 12.1.1). Il fiore, zigomorfo, presenta in successione dal verticillo più esterno al più interno cinque sepali, cinque petali fusi alla base, quattro stami (più uno abortito) e due carpelli fusi a formare il pistillo.

La seconda, molto meno appariscente (ribattezzata "un'utile erbaccia") è una specie appartenente alla famiglia delle Brassicaceae (vedi sottopar. 22.3.1.5) (Fig. 12.1.2). Il fiore, attinomorfo, è costituito da quattro sepali nel primo verticillo, quattro petali nel secondo, sei stami (dei quali quattro lunghi e due corti) nel terzo e due carpelli fusi a formare il pistillo nel quarto verticillo.

Le analisi morfologiche condotte sui mutanti hanno evidenziato che le mutazioni sono di tipo omeotico, termine con cui si indica lo sviluppo di organi normali in posizione sbagliata. In particolare i



FIGURA 12.1.1

Infiorescenza di *Antirrhinum majus* (bocca di leone) (foto di E. Caporali).



FIGURA 12.1.2

Infiorescenza di *Arabidopsis thaliana* (foto di S. Masiero).

mutanti fiorali di *A. thaliana* che hanno permesso di comprendere lo sviluppo fiorale sono stati raggruppati, in base al loro aspetto, in tre classi:

- nella prima classe di mutanti chiamata *apetala1* e *apetala2* i sepali (primo verticillo) sono convertiti in carpelli e i petali (secondo verticillo) in stami:

Ca/St/St/Ca

- nella seconda classe di mutanti chiamata *apetala3/pistillata* i petali (secondo verticillo) sono convertiti in sepali e gli stami (terzo verticillo) in carpelli:

Se/Se/Ca/Ca

- nella terza classe di mutanti chiamata *agamous* gli stami (terzo verticillo) sono convertiti in petali e i carpelli (quarto verticillo) in sepali:

Se/Pe/Pe/Se*

L'asterisco posto vicino al verticillo più interno indica che in questi mutanti il fiore è indeterminato: all'interno del quarto verticillo si sviluppa un altro fiore con la stessa sequenza di organi del mutante. È da notare come le mutazioni interessino sempre due verticilli adiacenti.

L'analisi fenotipica dei mutanti fiorali ha permesso di ipotizzare che ciascuna delle tre classi di mutanti è il risultato della mancanza di una attività genetica essenziale per la normale formazione del fiore.

È stato così proposto il modello ABC (Fig. 12.1.3), ora considerato una pietra miliare della biologia dello sviluppo, in grado di spiegare in modo semplice la regolazione genetica dello sviluppo del fiore. Il modello propone che lo sviluppo dei quattro tipi di organi fiorali è controllato dall'attività di tre classi di geni, indicate come *classi A, B e C*. Ciascuna classe è attiva in due verticilli adiacenti e può operare da sola o in modo combinato. L'attività del gene di classe A da sola determina la formazione dei sepali nel primo verticillo. La combinazione dell'attività dei geni di classe A e B determina la formazione dei petali nel secondo verticillo. In modo analogo l'attività dei geni

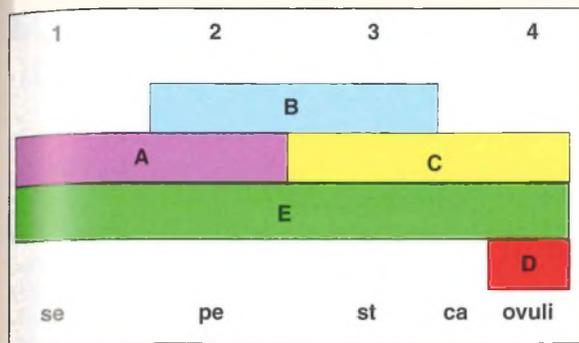


FIGURA 12.1.3

Rappresentazione del modello ABC o meglio ABCDE.

di classe B e C è richiesta per la formazione degli stami nel terzo verticillo; infine la sola attività dei geni di classe C è responsabile dello sviluppo dei carpelli nel quarto verticillo.

Per spiegare esaurientemente il fenotipo dei mutanti, il modello prevede che le attività di A e C si escludano a vicenda: la regione in cui è presente l'attività A sarà priva dell'attività C e viceversa. Se l'attività A viene a mancare (come nei mutanti *apetala 2*), allora C si estenderà anche nel primo e secondo verticillo. Al contrario se manca l'attività C (come nei mutanti *agamous*) si avrà una anomala presenza di A nel terzo e quarto verticillo.

Analisi genetiche e molecolari hanno permesso di identificare ed isolare i geni ABC, confermando così la validità del modello proposto.

In *Arabidopsis* sono stati isolati cinque geni che prendono il nome del mutante il cui fenotipo è il risultato della mancanza dell'attività di uno di essi:

- geni di classe A: *APETALA1* e *APETALA2*
- geni di classe B: *PISTILLATA/APETALA3*
- geni di classe C: *AGAMOUS*

Più recentemente il modello ABC ha subito due ulteriori modifiche.

La prima è stata possibile in seguito a studi effettuati su *Petunia hybrida*, attraverso i quali sono stati identificati i geni di *classe D*. In questa specie si è visto che l'attività di questi geni è necessaria e sufficiente a determinare l'identità dell'ovulo. In *Arabidopsis*, il gene di classe D identificato e isolato è stato chiamato *SEEDSTICK*, in quanto oltre a controllare lo sviluppo dell'ovulo, è responsabile del rilascio dei semi maturi dalla siliqua.

L'ulteriore ampliamento del modello ABCD è avvenuto dopo la scoperta dei geni di *classe E*, rappresentata dai geni *SEPALLATA (SEP1, 2, 3, 4)*. Mutanti in cui manca l'attività di tutti i geni di classe E presentano fiori indeterminati formati da organi convertiti omeoticamente in foglie. L'intuizione che gli organi fiorali derivino da foglie modificate risale ad un saggio scientifico ("La metamorfosi delle piante") di più di 200 anni fa scritto da Goethe, il quale oltre ad essere stato il più grande poeta e scrittore tedesco fu anche un valido scienziato. A distanza di tempo quella intuizione, basata sulla semplice osservazione dei fenomeni naturali, è stata confermata da analisi sperimentali genetiche e molecolari.

È stato così dimostrato che l'attività dei geni *SEP* è necessaria per la determinazione degli organi fiorali. In *Arabidopsis* questi geni agiscono in tutti gli organi fiorali, ma non negli organi vegetativi.

In conclusione, il corretto sviluppo degli organi fiorali richiede, oltre all'espressione dei geni delle classi A, B, C, e D, anche l'espressione dei geni di classe E.

SCHEDA 12.2

INDUZIONE ALLA FIORITURA: TRASFORMAZIONE DELL'APICE VEGETATIVO E MECCANISMI FISIologici (E. Caporali)

Il passaggio o transizione alla fioritura implica cambiamenti radicali nel destino delle cellule del meristema apicale del germoglio. Ad un certo stadio dello sviluppo vegetativo le cellule meristematiche, anziché produrre i primordi delle foglie e dei rami, inizieranno a formare gli organi floreali. La fioritura determina il passaggio da una struttura ad accrescimento indeterminato ad una con accrescimento definito: lo sviluppo dell'ultimo fiore implica l'esaurimento delle cellule meristematiche dell'apice. L'insieme degli eventi che avvengono nell'apice del germoglio e che determinano la produzione di fiori vengono indicati come **induzione florale** (Fig. 12.2.1). I segnali coinvolti nel fenomeno della fioritura comprendono fattori endogeni o interni (ormoni, livelli di nutrienti) e fattori esogeni o ambientali come il **fotoperiodo** (durata delle ore di luce e buio), la temperatura e la disponibilità di acqua. L'evoluzione di sistemi di controllo interni ed ambientali permette alla pianta di regolare con precisione il momento della fioritura. Per la sopravvivenza delle piante e la continuità della specie è infatti di fondamentale importanza che la fioritura si verifichi nelle condizioni più favorevoli ad ottenere il massimo successo riproduttivo. Per capire questa affermazione è sufficiente osservare che le diverse popolazioni di una stessa specie fioriscono tutte nello stesso periodo se sottoposte alle stesse condizioni di temperatura ed umidità. Questa sincronia favorisce l'impollinazione incrociata e fa in modo che temperatura e disponibilità di acqua permettano alle piante una produzione ottimale di semi. Le piante annuali possono fiorire poche settimane dopo la germinazione a causa del loro breve ciclo vitale. Al contrario le piante perenni possono restare in una fase vegetativa per molti anni prima di passare alla fase riproduttiva. Ciò rivela che in specie diverse il passaggio alla fiori-

tura è controllato dall'età e molto probabilmente dalle dimensioni della pianta. In altre specie la fioritura è controllata, come già detto in precedenza, da fattori ambientali come il fotoperiodo e la vernalizzazione (periodo di esposizione a bassa temperatura). La capacità di una pianta di percepire la durata del giorno è detto **fotoperiodismo** e le risposte che questo fenomeno può controllare sono molteplici: sviluppo dei fiori, propagazione vegetativa, formazione di organi di riserva, dormienza. È possibile classificare le piante in **longidiurne**, **brevidiurne** e **neurodiurne** in base al numero di ore di luce e di buio necessarie affinché si verifichi l'induzione alla fioritura. Le specie longidiurne come lo spinacio (*Spinacia oleracea*), l'avena (*Avena sativa*), l'orzo (*Hordeum vulgare*) e il frumento (*Triticum* sp.), fioriscono quando il numero di ore di luce è maggiore del numero delle ore di buio. Altre specie come il riso (*Oryza sativa*) e il crisantemo (*Chrysanthemum* sp.), per fiorire hanno bisogno di un giorno corto (più di 12 ore di buio). Infine esistono piante come la patata (*Solanum tuberosum*), il mais (*Zea mays*) e il fagiolo (*Phaseolus* sp.), che fioriscono indipendentemente dal fotoperiodo (neurodiurne). La sola lunghezza del giorno è tuttavia un segnale impreciso perché non permette di distinguere se la pianta si trova in primavera o in autunno. Una strategia per distinguere le due stagioni si osserva in alcune specie nelle quali la risposta ad un determinato fotoperiodo si associa alla necessità di una temperatura specifica. Alcune specie rispondono al fotoperiodo solo dopo la vernalizzazione; ciò indica che la fioritura è promossa da un periodo di esposizione al freddo. Le temperature che risultano efficaci per la vernalizzazione variano da 10°C ad alcuni gradi sotto zero; come spesso accade ogni specie richiede un preciso periodo di esposizione ad una specifica temperatura.



FIGURA 12.2.1

Pianta di *Arabidopsis thaliana* in fase vegetativa (a sinistra) e in fase riproduttiva (a destra) (foto di V. Gregis).

SCHEMA 12.3

LE PIANTE TRANSGENICHE (A. Spada)

Sin dalla sua comparsa sulla terra l'uomo ha utilizzato le piante per la sua alimentazione ed ha cercato di migliorarne la produttività selezionando le più adatte alle sue necessità.

Lo scopo del miglioramento è stato, sin dalla nascita dell'agricoltura, quello di rendere le piante più resistenti a stress biotici (insetti, funghi, batteri e virus) ed abiotici (siccità, temperatura, salinità ecc.) e di ottenere raccolti di qualità superiore (composizione degli oli, delle proteine, contenuto di vitamine e probiotici).

Fino ad un recente passato le tecniche usate a questo scopo consistevano nell'incrocio tra individui della stessa specie o tra specie affini, e nella selezione della progenie delle piante che mostravano i caratteri desiderati.

Il miglioramento tradizionale presenta due grosse limitazioni: l'impossibilità di conoscere esattamente quali sono i geni che controllano il carattere di interesse; il trasferimento attraverso l'incrocio,

oltre ai geni desiderati, di migliaia di altri geni dei quali non si conosce la funzione.

Negli anni settanta gli scienziati cominciarono a isolare sequenze di DNA codificanti per caratteri specifici ed un decennio dopo nacquero le prime piante geneticamente trasformate o transgeniche o organismi geneticamente modificati (OGM), ossia piante che esprimono geni provenienti da altri organismi, inseriti stabilmente nel loro genoma. Da allora è stato possibile migliorare le piante coltivate, trasferendo sequenze di DNA che codificano per un carattere desiderato, direttamente nel genoma della pianta, scavalcando le barriere imposte dalla riproduzione sessuale.

In questo modo l'approccio al miglioramento genetico delle piante viene rovesciato: non si modificano più le piante in maniera casuale attraverso l'incrocio ed in secondo momento si selezionano gli individui desiderati, ma prima si studiano e comprendono i meccanismi di base dei caratteri voluti, e

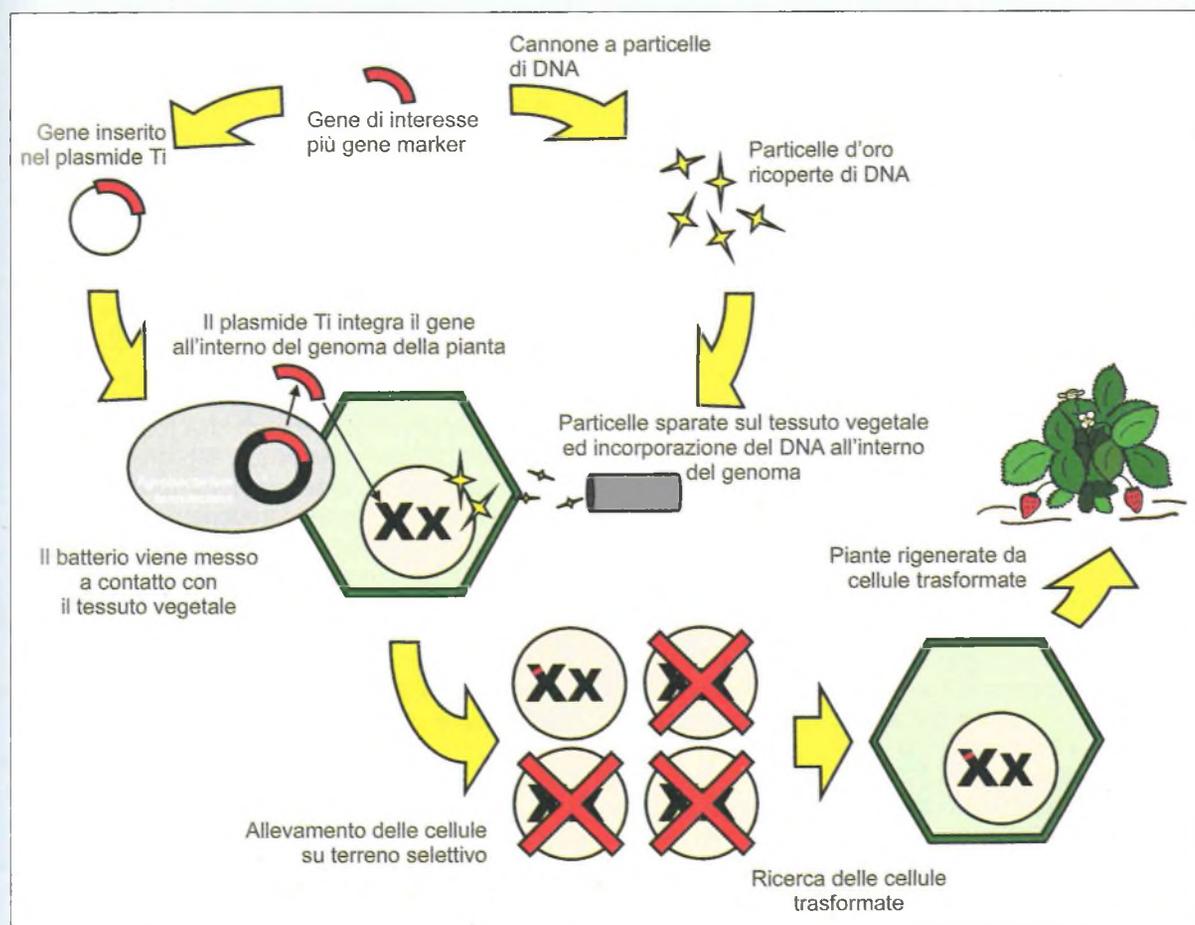


FIGURA 12.3.1

Schema delle due principali tecniche per il trasferimento di un gene nelle piante.

quindi si inseriscono nella pianta solo i geni che li controllano. Il tempo necessario per ottenere un nuovo tipo di pianta passa così da 10-15 anni, necessari con i metodi tradizionali, a meno della metà con le piante transgeniche.

Le tecniche messe a punto per tale miglioramento prendono il nome di ingegneria genetica.

Le tappe per ottenere una pianta transgenica sono le seguenti: conoscere la sequenza per il carattere desiderato, che può provenire da qualsiasi organismo; trasferire ed integrare il gene all'interno della pianta ospite. Il frammento di DNA da inserire è composto da due parti: la sequenza codificante vera e propria preceduta da un promotore che ne regola l'espressione all'interno della pianta, che a sua volta può essere di tipo costitutivo, cioè espresso in tutta la pianta per l'intera durata della sua vita, oppure inducibile, ossia espresso in tempi o tessuti specifici.

Per il trasferimento del gene nella pianta si usano due differenti tecniche: una biologica, utilizzando vettori batterici come ad esempio *Agrobacterium tumefaciens* (Fig. 12.3.1) e l'altra fisica, tramite l'impiego di un cannone a particelle di DNA (*particle gun*) (Fig. 12.3.1). La prima ad essere utilizzata è stata quella biologica tramite l'agrobatterio che in natura infetta soprattutto le angiosperme dicotiledoni. Il batterio attacca le piante ferite ed è in grado di introdurre all'interno del genoma vegetale una sequenza del suo plasmide Ti (Tumor inducing), in cui risiedono alcuni geni responsabili della formazione di un tumore chiamato galla del colletto.

È possibile eliminare i geni che causano il tumore e sostituirli con i geni di interesse, sfruttando il plasmide Ti come vettore di trasferimento dei nuovi geni.

Come già detto l'*Agrobacterium tumefaciens* attacca preferibilmente le dicotiledoni, fatto che rende difficoltosa la sua applicazione per molte monocotiledoni di grande valore agronomico come riso, grano e mais. Per ovviare a questo inconveniente si ricorre ad un cannone a microproiettili per sparare particelle di DNA attraverso la parete e la membrana cellulare, direttamente nel nucleo. La penetrazione delle particelle di metallo (di solito oro o tungsteno) in alcune cellule ha come risultato l'integrazione del DNA estraneo nel loro genoma.

In entrambe le tecniche la percentuale di cellule trasformate (efficienza di trasformazione) è estremamente bassa, non superando una cellula su 10.000.

Per poter ottenere piante trasformate occorre poi selezionare le cellule che hanno integrato il gene endogeno e rigenerare da queste la pianta intera tramite tecniche *in vitro*.

A questo scopo si usano geni marker, ossia geni che introdotti insieme al tratto di DNA di interesse

danno alle cellule la capacità di sopravvivere su un terreno selettivo contenente antibiotici o erbicidi. Allevando i tessuti trattati su terreno selettivo solo le cellule trasformate potranno dividersi e rigenerare l'intera pianta.

Numerose sono le specie delle quali esistono varietà geneticamente trasformate: mais, patata, cotone, pomodoro e soia; la loro coltivazione copre 81 milioni di ettari concentrati prevalentemente negli Stati Uniti, Argentina, Canada, Brasile e Cina.

I principali obiettivi per la costituzione di piante transgeniche sono: aumentare la produzione attraverso il miglioramento dei caratteri agronomici come la resistenza agli erbicidi, agli insetti, ai patogeni, al freddo, alla salinità; migliorare la qualità della produzione ottenendo piante con un maggiore valore nutritivo (ad es. maggior contenuto di proteine, vitamine e grassi insaturi).

Il numero dei geni clonati aumenta sempre di più e molti presentano potenziali applicazioni sia nel settore strettamente agricolo che in quello definito "molecular farming" che consiste nella produzione di sostanze farmaceutiche (vaccini, farmaci) o industriali (polimeri) attraverso cellule, organi e piante geneticamente modificate.

Attualmente è stata messa a punto una nuova e rivoluzionaria tecnologia di trasformazione genica definita CRISPR/Cas9, anche detta "taglia e cuci", che non utilizza geni estranei agli organismi da modificare ma apporta "solo" cambiamenti all'interno del patrimonio genetico. Per questo motivo l'approccio è detto di "editing del genoma" piuttosto che di "modifica genetica degli organismi". La tecnica CRISPR/Cas9 usa enzimi che tagliano e/o sostituiscono con precisione pezzi di Dna nel genoma bersaglio. Per questo le tecnologie di editing del genoma consentono di aggiungere, rimuovere o modificare materiale genetico in determinati punti del genoma. Per indirizzarla verso il bersaglio prescelto, la proteina Cas9 deve essere equipaggiata con una guida. Si tratta di una breve sequenza di RNA (complementare a quella del sito che si vuole tagliare sul DNA) e funziona come un sistema di posizionamento. Il complesso CRISPR è stato paragonato a un coltellino svizzero multifunzione, dotato di bussola per individuare il punto giusto, morsa per afferrare il DNA, cesoie per recidere. Una volta tagliato, il DNA viene aggiustato dai naturali meccanismi di riparazione della cellula.

Con la CRISPR i biologi molecolari vorrebbero creare piante caratterizzate da maggiore conservazione e con sapore migliore, oltre che con un'aumentata capacità di fare fronte alle pressioni ambientali. Sono allo studio fragole molto dolci, pomodori più saporiti e mais resistente alla siccità.

IL SEME

A. Spada

Il seme è una struttura caratteristica delle spermatofite o piante a seme, comprendenti le gimnosperme e le angiosperme (vedi capp. 21 e 22). Nelle prime è portato sulla superficie di una squama, nelle seconde è racchiuso nel frutto.

Il seme può essere definito come un ovulo maturo, che contiene un embrione e del materiale di riserva (*endosperma*, che in taluni casi è assente), avvolto da uno o due tegumenti. È principalmente grazie al seme ed alla sua capacità di entrare in uno stato di quiescenza che le spermatofite hanno potuto conquistare la grande parte delle terre emerse.

Nelle angiosperme, a seguito della doppia fecondazione, si forma lo *zigote* diploide e l'*endosperma* triploide (vedi par. 12.8).

Attraverso successive divisioni cellulari lo zigote formerà l'*embrione*. L'embrione è formato da un asse principale sul quale si inseriscono i *cotiledoni*. Al di sopra dell'inserzione dei cotiledoni si trova l'*epicotile*, con il *meristema apicale caulinare* (o del germoglio). L'epicotile, in alcune specie, presenta una o più vere foglioline; in questi casi l'insieme del meristema apicale, epicotile e foglioline è chiamato *plumula* o *piumetta*. Al di sotto dei cotiledoni si trova l'*ipocotile* alla cui estremità è presente il *meristema apicale radicale* (Fig. 13.1).

A seme maturo uno o entrambi i tegumenti dell'ovulo si induriscono diventando i *tegumenti* del seme, che lo avvolgono e lo proteggono (Fig. 13.2)

Il seme svolge due importanti funzioni: propagare la specie nello spazio, facendo nascere nuovi individui su un territorio più vasto possibile, e sopravvivere durante le stagioni sfavorevoli.

Pensiamo ad una pianta annuale che nasce, cresce, fiorisce e produce semi durante la primavera,

per poi morire quando le condizioni ambientali sono sfavorevoli. La specie può sopravvivere durante la stagione avversa (in genere l'estate e/o l'inverno) attraverso i suoi semi da cui si svilupperanno nuovi individui l'anno successivo, anche in luoghi differenti da quello della pianta madre.

Le piante crescono in condizioni ambientali estremamente differenti, che vanno dai deserti alle foreste pluviali ed i diversi tipi di seme sono un esempio degli adattamenti che consentono di sopravvivere in tale diversità di condizioni. La varia-

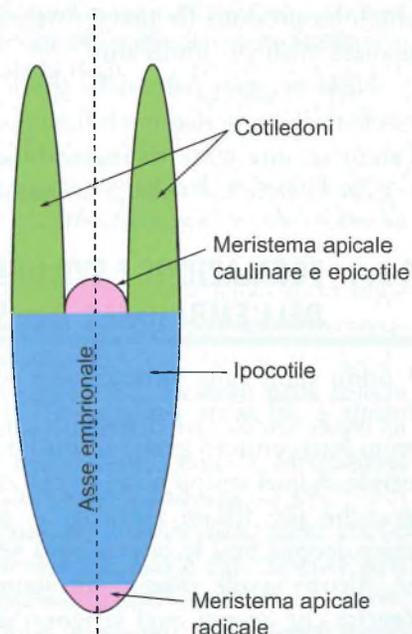
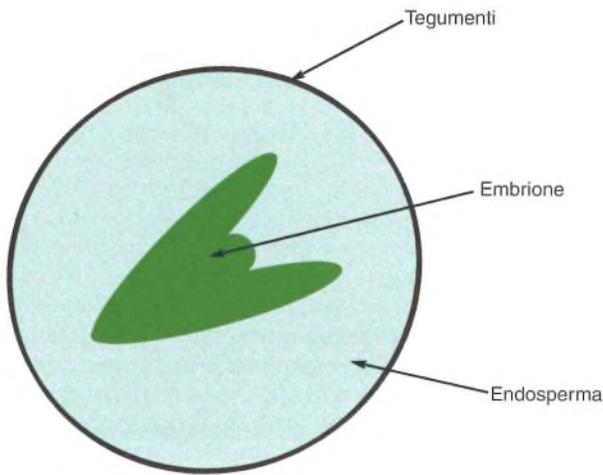


FIGURA 13.1

Embrione maturo in cui si distingue il meristema apicale caulinare, l'epicotile sopra l'inserzione dei cotiledoni, l'ipocotile e il meristema apicale radicale al di sotto dei cotiledoni (disegno di R. Braglia).

**FIGURA 13.2**

Seme maturo in cui si distinguono l'embrione e l'endosperma protetti dai tegumenti (disegno di R. Braglia).

bilità della morfologia dei semi è molto alta. Esistono semi che pesano pochi mg (la maggior parte delle orchidee) e altri che pesano fino a 30 kg (alcune palme da cocco), alcuni presentano strutture piumose per poter volare (pioppi), altri sono tratti, durante la dispersione, all'interno del frutto che possiede uncini per potersi aggrappare al pelo degli animali (lo stramonio), altri sono pesanti e cadono al suolo poco distanti dalla pianta madre (le ghiande delle querce), altri germinano sulla pianta che li ha prodotti (le mangrovie), altri possono rimanere vitali per molti anni.

Nella maggior parte delle specie i semi possono essere facilmente riconosciuti ad occhio nudo e con l'aiuto di una lente di ingrandimento è possibile seguire le varie fasi della germinazione.

13.1 FORMAZIONE E SVILUPPO DELL'EMBRIONE E DEL SEME

I primi studi sulla formazione e sviluppo dell'embrione e del seme risalgono ad alcuni secoli fa e sono stati condotti grazie all'ausilio del microscopio ottico. A quel tempo non esistevano macchine fotografiche per fissare l'immagine direttamente dal microscopio, così le osservazioni venivano disegnate. Alcune tavole anatomiche sono così accurate e precise che ancora oggi vengono usate nei libri di testo. Con l'avvento della fisiologia e della genetica molecolare, grazie a metodiche e strumentazioni più raffinate, i ricercatori hanno potuto compiere indagini sui meccanismi genetici e biochimici che sono alla base dello sviluppo del seme.

13.1.1 Embriogenesi, organizzazione apice-base, organizzazione radiale

Gli eventi che vanno dalla fecondazione alla formazione dell'embrione prendono il nome di *embriogenesi*. La prima descrizione dettagliata del processo di embriogenesi è stata effettuata sulla specie *Capsella bursa-pastoris*, mentre oggi il sistema modello più studiato è la specie *Arabidopsis thaliana* (Fig. 13.3), entrambe appartenenti alla famiglia Brassicaceae.

Dopo la fecondazione (vedi cap. 12) la prima divisione dello zigote è generalmente trasversale e asimmetrica, formando due cellule, la prima piccola, rivolta verso il polo calazale detta *cellula apicale*, l'altra più grande, vacuolizzata, rivolta verso il micropilo detta *cellula basale* (Fig. 13.3 A). Queste due cellule avranno due destini diversi: la cellula apicale formerà l'embrione vero e proprio, quella basale formerà il *sospensore* che ha la doppia funzione di ancorare l'embrione al micropilo del sacco embrionale e trasferire le sostanze nutritive dall'endosperma all'embrione.

Durante il successivo sviluppo la cellula apicale può dividersi trasversalmente o longitudinalmente, dando luogo allo stadio a quattro cellule (nella specie modello *Arabidopsis thaliana* le prime due divisioni sono longitudinali) (Fig. 13.3 B). La cellula basale si divide in genere trasversalmente e formerà una struttura allungata, il sospensore. Esaurite le sue funzioni il sospensore andrà incontro a morte cellulare programmata. Successivamente le cellule derivate dalla cellula apicale si divideranno trasversalmente raggiungendo lo stadio a otto cellule detto *ottante* (Fig. 13.3 C).

Per ulteriori divisioni si raggiungerà lo stadio globulare di sedici cellule. In questa fase nell'embrione si distinguono diverse strati che daranno origine al sistema dei tessuti della pianta.

Le cellule dello strato più esterno, detto *protoproderma*, formeranno l'epidermide, mentre quelle più interne origineranno il *procambio* ed il *tessuto fondamentale* (Fig. 13.3 D).

Con il procedere delle divisioni cellulari l'embrione delle dicotiledoni, passerà dallo stadio globulare a quello a *cuore*, in cui sono distinguibili gli abbozzi dei cotiledoni (Fig. 13.3 E). Più tardi tra i cotiledoni si formerà il meristema apicale caulinare mentre al polo opposto comincerà a differenziarsi il meristema apicale radicale (Fig. 13.3 G).

Lo stadio globulare non ha polarità e presenta simmetria radiale, essendo i piani di simmetria in-

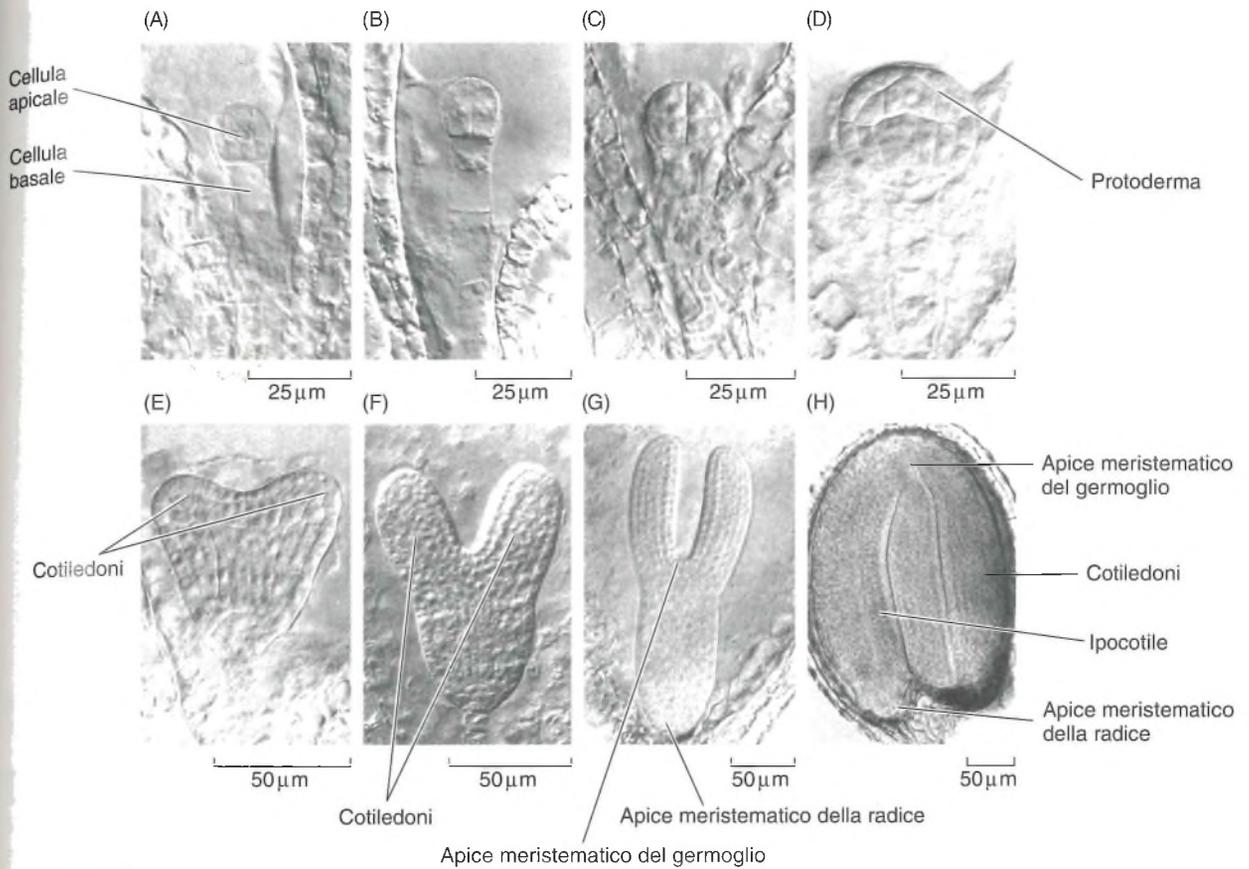


FIGURA 13.3

Stadi successivi dell'embriogenesi di *Arabidopsis thaliana*. A) Prima divisione dello zigote con la cellula basale più grossa che formerà il sospendore e la cellula apicale più piccola che formerà l'embrione. B) Embrione formato da due cellule a seguito della prima divisione della cellula apicale. C) Embrione allo stato di ottante D) Stadio di embrione globulare in cui le cellule più esterne formano il protoderma. E) Embrione allo stadio di cuore in cui si cominciano a distinguere i cotiledoni. F) Embrione allo stadio torpedo in cui i cotiledoni sono chiaramente visibili. G) Embrione allo stadio di torpedo avanzato in cui si formano i meristemi apicali e radicali. H) Embrione maturo (foto da West e Harada 1993).

finiti ed equivalenti. Il passaggio dallo stadio globulare allo stadio a cuore segna una tappa importante dello sviluppo poiché l'embrione acquisisce la *polarità*. Nello stadio a cuore sono, infatti, distinguibili due poli (uno dei quali formerà il germoglio e l'altro la radice) ed ha simmetria bilaterale. La polarità è presente anche nelle piante adulte; ad esempio le talee generalmente rigenerano le radici solo dalla parte basale mentre nuove gemme si formano dalla parte apicale; durante la germinazione le radici affondano nel terreno anche se il seme è capovolto.

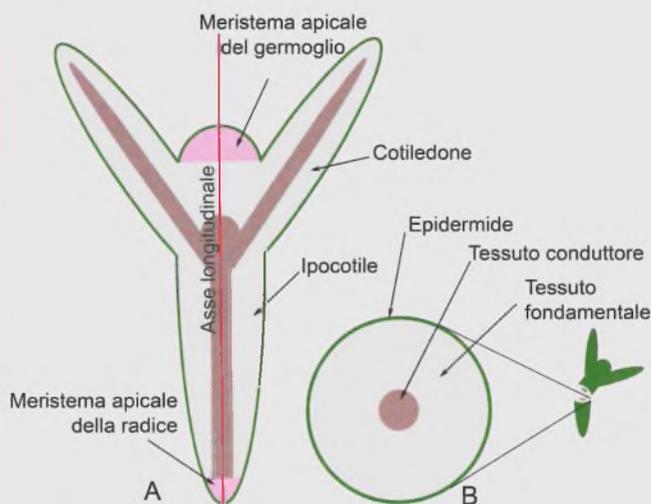
Contrariamente agli animali superiori, nelle piante gli organi si formano dopo l'embriogenesi grazie alla presenza dei meristemi. Ciò nonostante il piano strutturale della pianta si stabilisce già nell'embrione lungo l'asse longitudinale con l'*organizzazione apice-base* (Fig. 13.4 A): ad una estremità si trova il *meristema apicale del germoglio* che

darà la parte aerea della pianta, e all'estremità opposta il *meristema apicale della radice*, che formerà l'apparato radicale.

Questo modello rimane anche nella pianta adulta, con la radice ed il germoglio alle estremità opposte dell'asse longitudinale.

In realtà la polarità è già presente nella cellula uovo, e si accentua ulteriormente subito dopo la prima divisione dello zigote, con la formazione delle due cellule di diversa grandezza.

Oltre all'organizzazione apice-base esiste anche un'*organizzazione radiale*: essa è chiaramente visibile tagliando trasversalmente l'organismo. In particolare nell'embrione, andando dall'esterno verso l'interno, troviamo strati concentrici di tessuto: l'epidermide, il tessuto fondamentale e al centro il tessuto conduttore. L'organizzazione radiale precede quella apice-base infatti si stabilisce precocemente, allo stadio di sedici cellule.

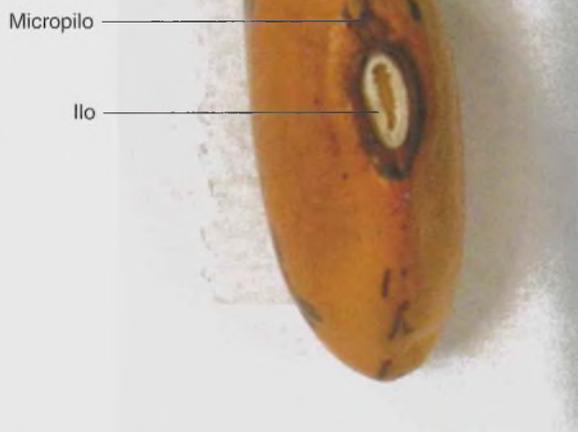
**FIGURA 13.4**

Piano strutturale della pianta. A) Schema dell'organizzazione apice base: lungo l'asse longitudinale si incontra ad una estremità il meristema apicale del germoglio, seguito dai cotiledoni, più sotto l'ipocotile, e all'estremità opposta il meristema radicale della radice. B) Organizzazione radiale: sezionando trasversalmente l'ipocotile si incontrano dall'esterno verso il centro: l'epidermide, il tessuto fondamentale e il tessuto conduttore (disegno di R. Braglia).

Con l'ulteriore sviluppo dei cotiledoni, l'embrione passa allo stadio a *torpedo* (Fig. 13.3 F). Nelle ultime fasi dell'embriogenesi, prevalgono fenomeni di differenziazione e distensione cellulare, tranne nelle zone meristematiche dove le cellule continuano a dividersi. L'embrione è completamente formato quando i cotiledoni si incurvano assumendo la forma di U rovesciata (Fig. 13.3 H).

Nelle ultime fasi della maturazione dell'ovulo i due tegumenti si trasformano nei tegumenti del seme. Quello interno detto *tegmen* è sottile e membranoso, mentre quello esterno detto *testa* è spesso e duro. Sulla superficie dei semi si possono vedere due cicatrici, una più piccola dove prima era situato il micropilo, ed un'altra detta *ilo* dove il seme, attraverso il funicolo, riceveva i nutrienti (Fig. 13.5). In alcune specie uno o entrambi i tegumenti possono essere assenti, ad esempio nelle Ranunculaceae, in quanto il tegmen viene riassorbito durante lo sviluppo del seme, mentre nelle Poaceae entrambi i tegumenti sono parzialmente digeriti e si fondono con il frutto.

Prima di essere rilasciato dalla pianta madre il seme perde acqua. La quantità di acqua persa si aggira intorno al 90% ed il seme entra in uno stato di *quiescenza*, nel quale può sopravvivere per lungo tempo.

**FIGURA 13.5**

Seme di fagiolo in cui è possibile riconoscere l'ilo ed il micropilo (foto di A. Spada).

Subito dopo la prima divisione dello zigote la cellula basale si ingrossa e assume funzioni austoriali; in seguito si divide e forma una fila di cellule che spingono l'embrione nell'endosperma. La cellula del sospensore più vicina all'embrione, detta *ipofisi*, sarà coinvolta nella formazione della radichetta, mentre le altre cellule del sospensore, una volta completato lo sviluppo embrionale, moriranno (Fig. 13.6).

La prima divisione asimmetrica dello zigote non solo stabilisce il piano di organizzazione dell'embrione, ma anche il destino delle cellule.

In tutte le spermatofite il piano strutturale dell'embrione è identico, con i due meristemi agli apici dell'asse maggiore e i cotiledoni che dividono l'epicotile dall'ipocotile. Seppure con un piano strutturale identico, gli embrioni non sono uguali, ma mostrano importanti differenze morfologiche, soprattutto per quanto riguarda il numero di cotiledoni. Mentre nelle angiosperme il loro numero è costante (due nelle dicotiledoni, uno solo nelle monocotiledoni), i cotiledoni sono generalmente numerosi nelle gimnosperme (Fig. 13.7).

Nelle monocotiledoni l'unico cotiledone non solo accumula materiale di riserva, ma spesso partecipa attivamente all'assorbimento e al trasporto dei nutrienti durante la germinazione.

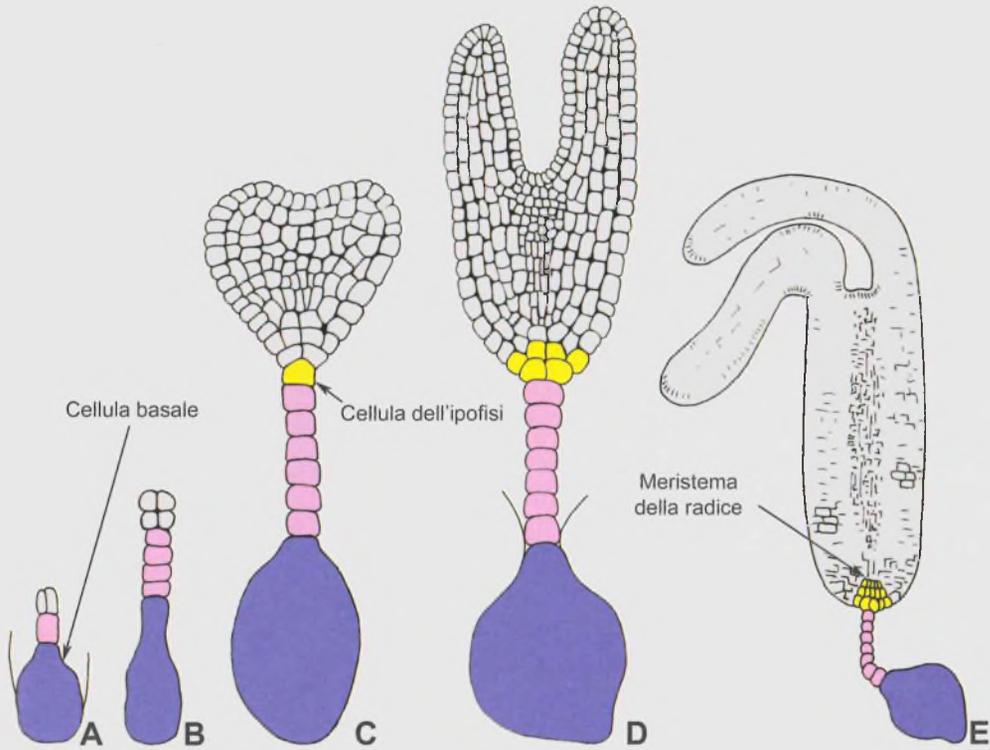


FIGURA 13.6

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

Il grado di maturità dell'embrione in un seme è estremamente variabile. In alcune specie della famiglia delle Orchidaceae l'embrione è rappresentato da un gruppo di cellule indifferenziate, mentre in altri casi, come in molte angiosperme monocotiledoni, l'embrione è completamente differenziato e ha già sviluppato alcune foglie.

Il grado di maturità dell'embrione in un seme è estremamente variabile. In alcune specie della famiglia delle Orchidaceae l'embrione è rappresentato da un gruppo di cellule indifferenziate, mentre in altri casi, come in molte angiosperme monocotiledoni, l'embrione è completamente differenziato e ha già sviluppato alcune foglie.

13.1.2 Endosperma e sostanze di riserva

Durante le prime fasi della germinazione, l'embrione racchiuso all'interno dei tegumenti, non può fotosintetizzare, deve quindi nutrirsi delle sostanze di riserva accumulate nel seme fino a quando la piantina diverrà autotrofa grazie all'attività fotosintetica delle prime foglie.

Nelle angiosperme le sostanze di riserva vengono accumulate nell'endosperma, che si origina in seguito alle divisioni del nucleo *primario dell'endosperma*.

Si conoscono tre principali tipi di sviluppo dell'endosperma: *nucleare*, *cellulare* ed *elobiale*. La maggior parte delle gimnosperme e molte angiosperme (gran parte delle monocotiledoni) seguono il tipo nucleare, il tipo cellulare è presente in alcune famiglie di angiosperme dicotiledoni (nell'accezione tradizionale del termine, vedi par. 22.2), l'elobiale si osserva solo in alcune monocotiledoni.

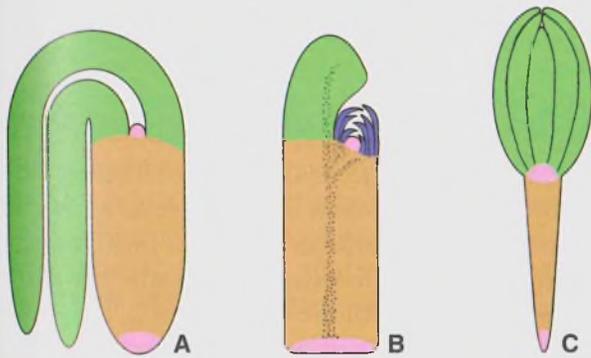


FIGURA 13.7

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

Nell'endosperma nucleare le prime divisioni del nucleo primario dell'endosperma non sono accompagnate dalla formazione delle pareti. Si forma inizialmente una cellula gigante con centinaia di nuclei, ognuno dei quali circondato da un denso strato di citoplasma e solo in seguito si formeranno le pareti. I cereali, ad esempio, seguono questo tipo di istogenesi: nelle prime fasi di maturazione i loro semi sono molli e comprimendoli fuoriesce un "latte", rappresentato dal citoplasma e dai nuclei liberi. A fine maturazione si formano le pareti ed i semi diventano duri. Nella noce di cocco (*Cocos nucifera*, famiglia Arecaceae) la formazione delle pareti avviene solo nello strato esterno, formando il parenchima edule, mentre all'interno resta il così detto "latte di cocco" formato dalle cellule prive della parete. L'endosperma cellulare non passa attraverso la fase multinucleata: le divisioni dei nuclei sono accompagnate fin dall'inizio dalla formazione delle pareti. L'endosperma elobiale, caratteristico di un gruppo di monocotiledoni, è costituito da due camere, una grande camera micropilare e una piccola camera calazale derivate dalla prima divisione del nucleo primario dell'endosperma. Nella camera micropilare i nuclei rimangono liberi e la formazione delle pareti è tardiva, nella camera calazale il nucleo rimane indiviso o si divide poche volte.

In molte specie l'endosperma si esaurisce durante l'embriogenesi: in questo caso le sostanze di riserva vengono depositate nei cotiledoni che si ingrossano andando a costituire la gran parte del seme.

A seconda che le riserve siano nell'endosperma (nella maggior parte delle angiosperme monocotiledoni) o nei cotiledoni (in molte angiosperme dicotiledoni) si parla di semi *albuminosi* o *esalbuminosi* (Fig. 13.8).

Le sostanze di riserva presenti nei semi sono di tre tipi: carboidrati contenuti all'interno degli amiloplasti, grassi sotto forma di goccioline citoplasmatiche dette sferosomi, proteine accumulate nei granuli di aleurone. La loro quantità e rapporto non sono fissi, ma variano nelle diverse specie.

In alcune specie come il carrubo (*Ceratonia siliqua*, famiglia Fabaceae) e il dattero (*Phoenix dactylifera*, famiglia Arecaceae), le sostanze di riserva sono rappresentate dalle emicellulose che vengono deposte sulle pareti delle cellule dell'endosperma. L'accumulo di questi polisaccaridi in grande quantità rende il seme estremamente duro.

La famiglia delle Chenopodiaceae è caratterizzata dall'assenza dell'endosperma e le riserve vengono depositate nel *perisperma*, derivato dai tessuti della nucella.

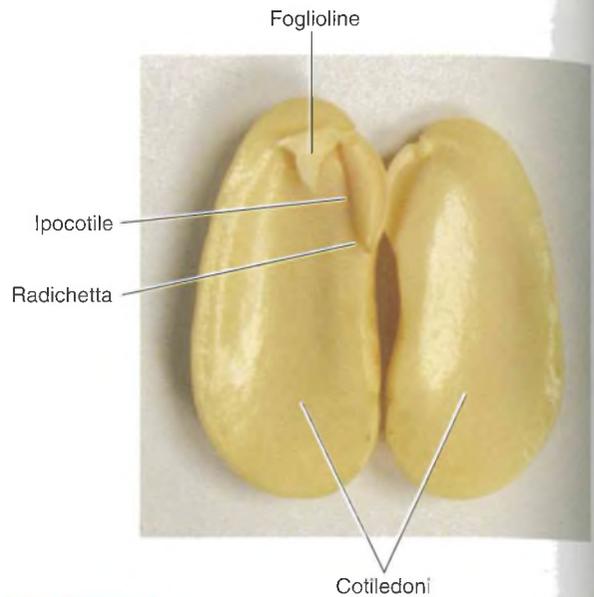


FIGURA 13.8

Seme esalbuminoso di fagiolo. Il seme è stato privato dei tegumenti ed i cotiledoni sono stati separati per mostrare l'asse embrionale con le prime foglioline già formate (foto di A. Spada).

Tra le angiosperme monocotiledoni, nella famiglia delle Poaceae come ad esempio il mais (*Zea mays*), il frumento (*Triticum* spp.) e il riso (*Oryza sativa*), il seme è contenuto in un frutto con aspetto peculiare.

Infatti quello che comunemente viene considerato un seme è in realtà un frutto (*cariosside*), dove le pareti del pericarpo si saldano al seme (vedi cap. 14). La maggior parte della cariosside è costituita dall'endosperma che contiene amido (*strato amilaceo*), le cui cellule a maturità sono morte, circondate da una strato di cellule vive, detto *strato di aleurone*, che contiene proteine e grassi (Fig. 13.9).

13.1.3 Modalità di dispersione dei semi

Un'importante funzione del seme o del frutto che li contiene è di propagare la specie nello spazio. Le piante sono immobili, perciò se tutti i semi prodotti germinassero vicino alla pianta madre essi entrerebbero in competizione tra loro per la luce, i sali minerali e l'acqua, diminuendo così la loro probabilità di sopravvivere. Alcune parti dei semi e dei frutti si sono modificate durante l'evoluzione in modo da facilitare la dispersione del nuovo sporofito e allontanarsi dalla pianta madre attraverso il vento, l'acqua oppure gli animali.

Le strategie adottate a questo scopo sono le più

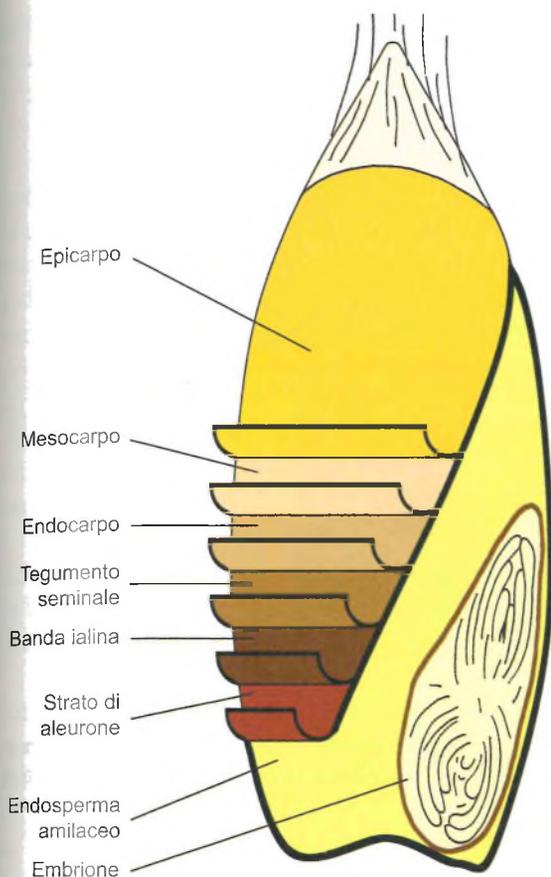


FIGURA 13.9

Sezione longitudinale di una cariosside di frumento maturo. Gran parte della cariosside è costituita dall'endosperma amilaceo circondato dallo strato aleuronico. I tegumenti del seme sono fusi con il pericarpo. Si noti l'embrione con un solo cotiledone.

diverse: di seguito ne citeremo solo alcune come esempio.

• *Dispersione attraverso il vento (anemocoria)*

Semi estremamente leggeri, come quelli delle orchidee, vengono trasportati direttamente dal vento a lunghe distanze. In altre specie i tegumenti del seme si modificano sviluppando appendici pelose o alate in modo da poter rimanere sospesi in aria per lungo tempo. Nell'ambito delle gimnosperme, ad esempio, sono alati i semi di diverse specie di pino (Fig. 13.10 D). Tra le angiosperme i semi di pioppo (*Populus* spp., famiglia Salicaceae) o di salice (*Salix* spp., famiglia Salicaceae) hanno i tegumenti ricoperti di peli soffici e piumosi, mentre i tegumenti del seme di palissandro (*Jacaranda ovalifolia*, famiglia Bignoniaceae) formano estensioni alate; in altre specie tali espansioni vengono formate dal frutto, come nel caso degli aceri (*Acer* spp., famiglia Sapin-

daceae) e di molte Asteraceae, come il soffione (*Taraxacum officinale*) (Fig. 13.10 C).

In *Amaranthus albus* (famiglia Amaranthaceae) e *Salsola kali* (famiglia Chenopodiaceae) l'intera pianta si spezza alla base e rotola sul terreno spinta dal vento. Il rotolamento determina così il rilascio e quindi la dispersione dei semi nell'ambiente.

• *Dispersione attraverso gli animali (zoocoria)*

Sfruttare gli animali per trasportare i propri semi è una strategia che hanno adottato alcune specie.

In alcuni casi, i frutti presentano delle strutture ad uncino (*Xanthium* spp., famiglia Asteraceae) (Fig. 13.10 E) o spine in grado di impigliarsi nel pelo di vari animali, nelle piume o anche nei nostri abiti; quando gli animali se ne liberano strofinandosi, i semi cadono a terra e possono germinare.

In specie con frutti commestibili, (ciliegio, vite, ecc.) quando questi vengono mangiati, i semi sono in grado di attraversare il tratto digerente senza danni, per poi essere rilasciati con gli escrementi. Spesso l'attraversamento del tubo digerente favorisce la germinazione del seme.

Anche gli animali che si nutrono di semi e frutti possono contribuire alla loro dispersione. Molti roditori, ad esempio, sotterrano i frutti delle querce e del faggio, per nutrirsi in seguito, ma a volte li dimenticano e questi, quando le condizioni ambientali sono favorevoli, germinano.

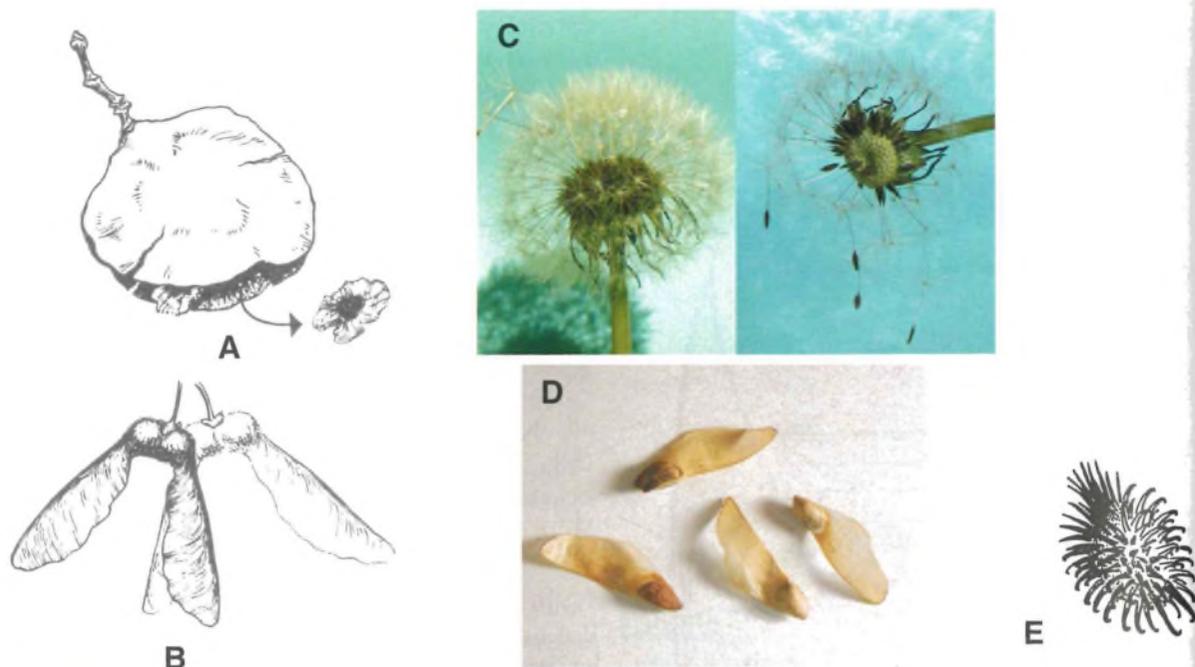
L'uomo ha da sempre diffuso i semi, sia volontariamente attraverso l'agricoltura che involontariamente attraverso i mezzi di trasporto (aerei, camion, ecc.), causando alcune volte danni ambientali. Ciò succede quando la specie introdotta, per la mancanza di competitori naturali, si diffonde incontrollatamente, sostituendo la flora autoctona (vedi par. 25.2.1).

• *Dispersione attraverso l'acqua (idrocoria)*

Possono fungere da mezzi di dispersione dei semi sia le acque piovane, sia i corsi d'acqua. Vi sono poi specie con frutti in grado di galleggiare (noce di cocco), specializzate per sfruttare le correnti marine al fine colonizzare nuovi territori (ad esempio nuove isole).

• *Dispersione per autodisseminazione (autocoria)*

Esistono infine piante la cui disseminazione non dipende dall'ambiente (autocoria): nella specie *Ecballium elaterium* (famiglia Cucurbitaceae) il frutto, a maturazione avvenuta, contiene un gas sotto pressione e una sostanza mucillaginosa. Spontaneamente o al minimo contatto, i semi e la sostanza mucillaginosa in cui sono contenuti vengono

**FIGURA 13.10**

Dispersione dei semi. A) Semi di palissandro con i tegumenti che si trasformano in estensioni alate per la diffusione anemocora; B) nell'acero è il frutto a possedere espansioni alate; C) frutti pelosi (pappi) di soffione; D) semi alati di pino; E) frutti di *Xanthium* sp. muniti di uncini che consentono di aggrapparsi al pelo degli animali (A, B e E da W.H. Muller, 1977).

spruzzati a distanza, mentre la capsula vuota viene lanciata in direzione opposta.

13.2 GERMINAZIONE

13.2.1 Condizioni essenziali per la germinazione

La germinazione non è un evento casuale, il seme "controlla" l'ambiente circostante aspettando il momento favorevole. Sono poche le specie i cui semi germinano appena rilasciati dalla pianta madre; molte di queste si trovano in zone dove non vi è un'evidente stagionalità (fasce tropicali ed equatoriali). Nelle zone temperate o dove periodi con scarsità di acqua si alternano a periodi in cui l'acqua è abbondante, i semi dovranno germinare durante la stagione favorevole, quando l'acqua è disponibile e la temperatura adeguata affinché la pianta possa completare il ciclo vitale.

Tre sono i fattori essenziali per interrompere lo stato di riposo o quiescenza del seme: la disponibilità di acqua, la presenza di ossigeno ed una temperatura adeguata.

Nelle prime fasi della germinazione il seme assorbe una quantità di acqua pari a 2-3 volte il peso secco, rigonfiandosi. In questo processo, detto *im-*

bibizione, non sono coinvolte attività metaboliche, l'acqua entra nel seme per la presenza di molecole fortemente idrofile (proteine di riserva e polisaccaridi), dette colloidali, che hanno un potenziale d'acqua altissimo (-1000 atmosfere). Nell'arco di alcune ore, l'acqua viene "succhiata" all'interno dei semi che si gonfiano, con una forza tale che in passato gli anatomisti usavano riempire i crani di legumi secchi che, dopo essere stati bagnati, permettevano di separare le ossa craniche in corrispondenza delle suture.

Dopo l'imbibizione, la macchina metabolica si riattiva e l'acqua continua ad essere assorbita in minor misura attraverso fenomeni osmotici, fino al momento in cui la radichetta inizierà a svolgere la funzione assorbente.

Oltre alla disponibilità di acqua, nell'ambiente deve essere presente una quantità di ossigeno sufficiente per sostenere il metabolismo. Senza ossigeno, le cellule non sono in grado di svolgere tutte le attività metaboliche legate al risveglio, come la demolizione delle macromolecole di riserva (polisaccaridi, proteine e lipidi) in molecole più piccole che vengono trasportate e utilizzate per lo sviluppo dell'embrione e, successivamente, della plantula.

Anche la temperatura influenza la germinazione, ma in questo caso ogni specie si comporta di-

versamente. Ad esempio il frumento germina ad una temperatura di poco superiore a 0 °C, mentre la zucca ad una temperatura di poco superiore a 15 °C.

All'inizio della primavera germinano i semi delle specie che richiedono una più bassa temperatura e che hanno spesso un breve ciclo vitale; al contrario, alla fine della primavera germinano le specie che richiedono una temperatura più alta. In questo modo sullo stesso appezzamento di terreno potranno avvicinarsi specie diverse, senza dover competere per lo spazio.

Per alcuni semi detti *fotoblastici*, la luce è un fattore essenziale per la germinazione. Di solito si tratta di semi piccoli con scarse sostanze di riserva. La luce "avvisa" il seme di essere in corrispondenza della superficie del terreno e che, una volta avvenuta la germinazione, la plantula potrà iniziare immediatamente a fotosintetizzare.

I semi di molte specie non germinano anche se tutte le condizioni ambientali sono ottimali, in questo caso sono detti *dormienti*. La dormienza è fondamentale per la sopravvivenza della specie. Grazie ad essa, nei climi temperati, i semi rilasciati al termine della primavera, non germineranno in autunno, anche in condizioni termo-pluviometriche favorevoli. Solo dopo aver superato il periodo invernale, questi semi diventeranno "sensibili" alle condizioni ambientali.

Si è osservato che la dormienza può essere causata dall'imaturità fisiologica dell'embrione, o dalle caratteristiche dei tegumenti.

Spesso i fitormoni (soprattutto l'acido abscissico) giocano un ruolo chiave in questo fenomeno. I semi rilasciati dalla pianta madre, contenenti embrioni fisiologicamente immaturi, hanno bisogno di un periodo detto di *post-maturazione*, durante il quale avvengono una serie di cambiamenti morfologici che completano lo sviluppo dell'embrione.

La dormienza dovuta ai tegumenti è legata alle loro caratteristiche fisico chimiche. In alcuni semi i tegumenti sono impermeabili all'acqua o all'ossigeno e la dormienza è interrotta quando questi vengono danneggiati in seguito all'abrasione da parte delle particelle del terreno.

Altri semi sono ricchi di polifenoli nei tegumenti, ad esempio il melo (*Malus domestica*, famiglia Rosaceae), che sono in grado di "consumare" l'ossigeno impedendogli di raggiungere i tessuti sottostanti. Quando i polifenoli presenti saranno "esauriti" dai fenomeni di ossidazione, i semi potranno germinare.

Alcune piante che crescono in zone in cui periodi di aridità si alternano a periodi con precipitazioni, possiedono semi con tegumenti contenenti sostanze che inibiscono la germinazione. Tali sostanze possono essere dilavate solo da abbondanti piogge. Questo adattamento assicura una quantità di acqua sufficiente per la sopravvivenza della futura pianta.

Infine, i semi di alcune specie delle zone temperate, ad esempio il frumento, hanno bisogno di trascorrere un periodo a bassa temperatura per germinare (*vernalizzazione*). In questo modo il seme si assicura di germinare all'approssimarsi della primavera dopo i rigori invernali.

13.2.2 La germinazione

La prima fase della germinazione è l'imbibizione del seme, seguita dall'attivazione del metabolismo cellulare. Le sostanze di riserva vengono demolite e portate dall'endosperma o dai cotiledoni all'embrione, che inizia a crescere e a formare una plantula.

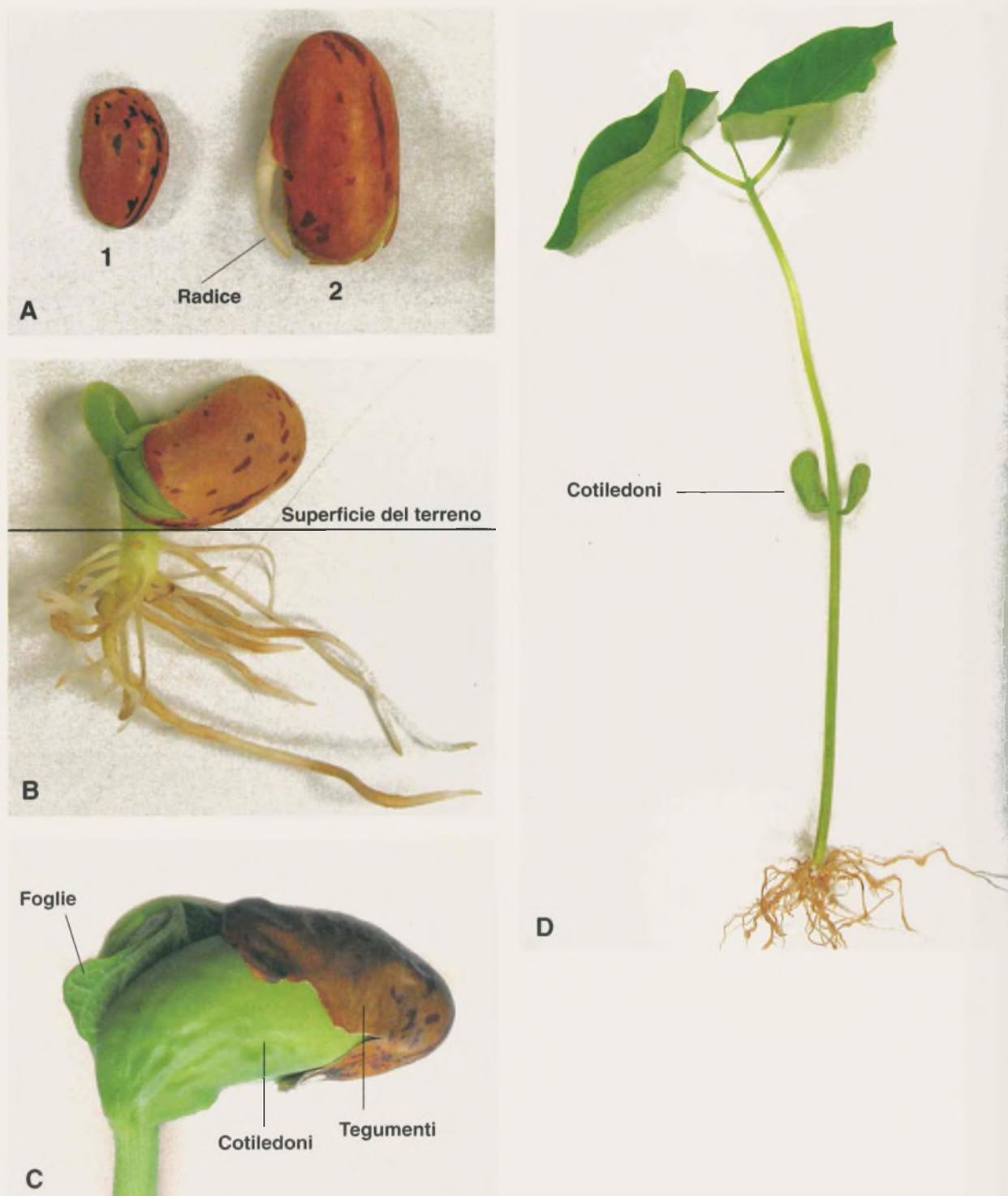
Il primo organo ad uscire dai tegumenti è la radice primaria che ancora il seme al terreno ed assorbe acqua. Queste prime fasi della germinazione sono comuni alla maggior parte dei semi, mentre le successive dipendono dalla localizzazione delle sostanze nutritive e dal ruolo svolto dai cotiledoni.

Di seguito descriveremo le modalità di germinazione di alcune specie.

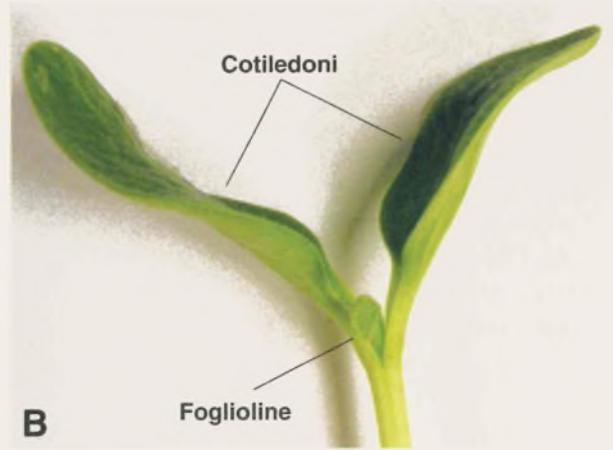
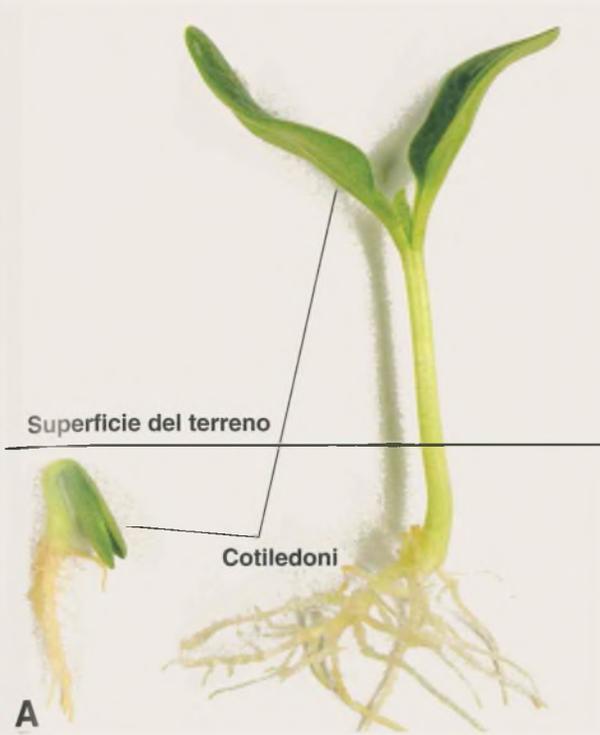
Nel fagiolo (*Phaseolus vulgaris*, famiglia Leguminosae) (Fig. 13.11) i cotiledoni sono ingrossati poiché contengono tutte le sostanze di riserva, mentre l'endosperma è assente. Dopo la fuoriuscita della radice, le cellule dell'ipocotile si distendono portando la piumetta ed i cotiledoni, ancora ricoperti dai tegumenti lacerati, in superficie.

Per proteggere le delicate strutture della piumetta, durante la fuoriuscita dal terreno, l'ipocotile è piegato a formare un uncino che si distende appena raggiunta la superficie, esponendo i cotiledoni e le prime foglie alla luce. Una volta svuotati delle sostanze di riserva, assorbite dalla giovane pianta in via di sviluppo, i cotiledoni possono invecchiare per breve tempo, per poi cadere quando la plantula è ormai autotrofa, ossia quando la quantità di sostanze organiche prodotte per fotosintesi è sufficiente al fabbisogno della pianta.

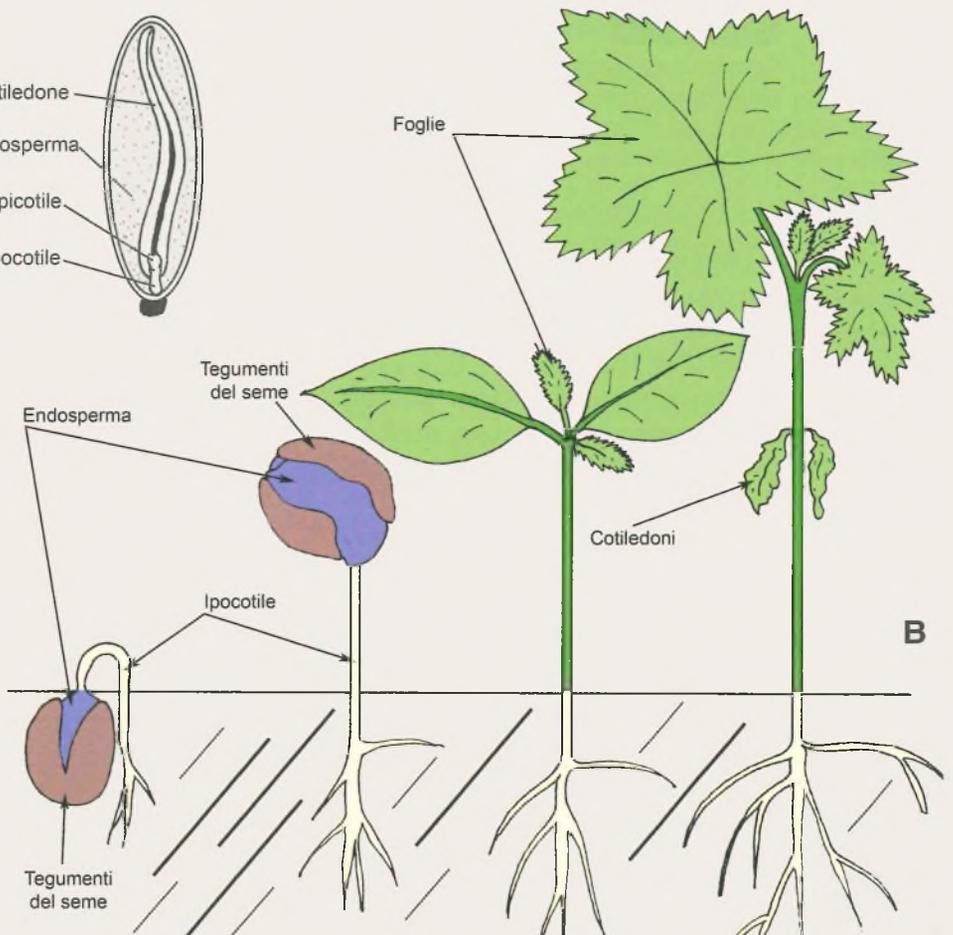
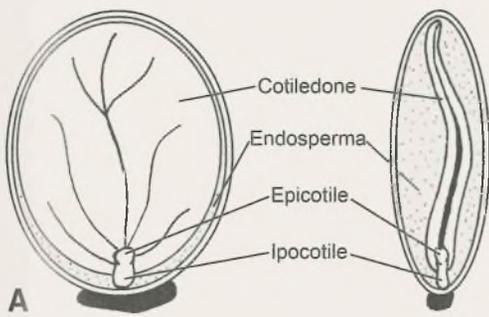
Una germinazione di questo tipo si dice *epigea* (sopra la terra) poiché i cotiledoni escono in superficie insieme all'apice grazie alla distensione dell'ipocotile. Anche molti altri semi hanno una germinazione epigea e in alcuni casi i cotiledoni fotosin-

**FIGURA 13.11**

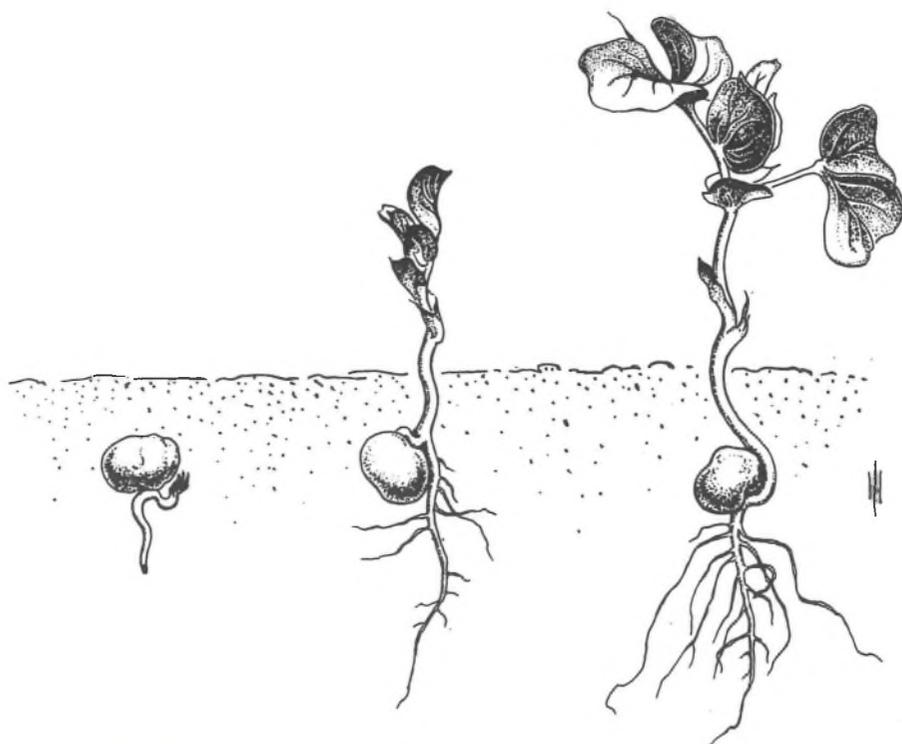
Germinazione epigea del seme di fagiolo. A) Seme di fagiolo secco (1) le cui dimensioni sono molto più ridotte di quello che si è imbibito (2) e incomincia a germinare con l'emissione della radice. B) Stadio avanzato della germinazione, i cotiledoni vengono portati in superficie dall'allungamento dell'ipocotile. C) Particolare delle foglie che emergono dai cotiledoni ancora intrappolati nei tegumenti seminali. I cotiledoni con l'esposizione alla luce invertiscono. D) Plantula: si notano i cotiledoni che si stanno svuotando delle sostanze di riserva (foto di A. Spada).

**FIGURA 13.12**

Germinazione epigea del seme di zucca. A) A sinistra si può notare l'ipocotile piegato ad uncino per proteggere i cotiledoni e la piumetta durante la fuoriuscita dal terreno. A destra in una fase successiva della germinazione si notano i cotiledoni che si distendono e diventano organi fotosintetizzanti; B) particolare dei cotiledoni (foto di A. Spada).

**FIGURA 13.13**

A) Seme di ricino in due diverse sezioni longitudinali: i cotiledoni sono sottili e membranosi, l'endosperma rappresenta la maggior parte del seme. B) Germinazione epigea del seme di ricino: i cotiledoni una volta assorbite e traslocate le riserve presenti nell'endosperma diventano organi fotosintetizzanti (disegno di R. Braglia).

**FIGURA 13.14**

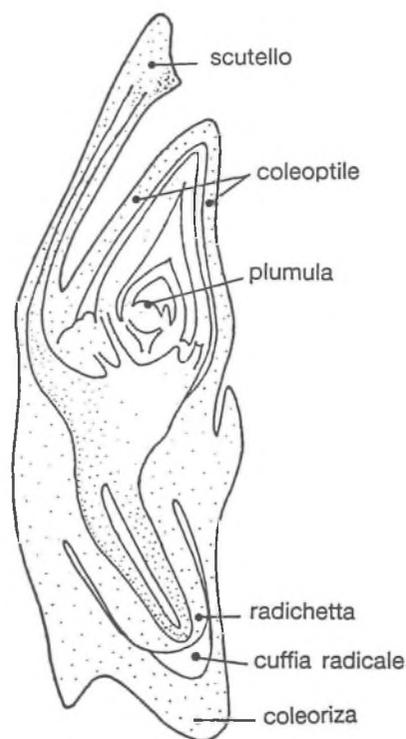
Germinazione ipogea di pisello. L'epicotile si allunga e porta l'apice vegetativo in superficie. In questo caso i cotiledoni rimangono sotto terra (da W.H. Muller, 1977).

tetizzanti rimangono sulla giovane pianta per molto tempo, contribuendo alla sua crescita, come avviene, ad esempio, nella zucca (*Cucurbita* spp., famiglia Cucurbitaceae) (Fig. 13.12).

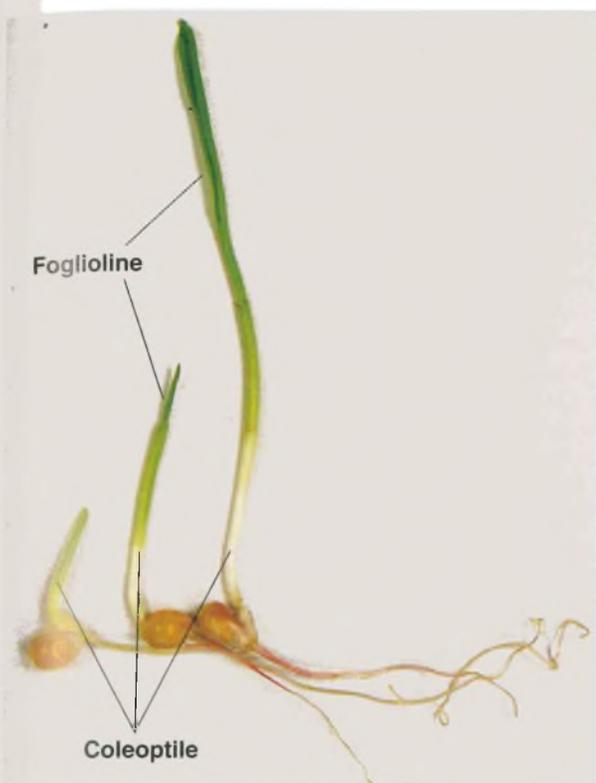
Anche nel ricino (*Ricinus communis*, famiglia Euphorbiaceae) la germinazione è epigea, ma i cotiledoni non contengono sostanze di riserva. Essi sono molto sottili ed aderenti all'endosperma. Durante la germinazione i cotiledoni vengono portati in superficie dall'ipocotile ancora coperti dai tegumenti. Il loro compito è quello di assorbire ed inviare le sostanze di riserva dall'endosperma agli apici in crescita. Quando l'endosperma è esaurito i cotiledoni, non più imprigionati, possono inverdire (Fig. 13.13).

In altre specie, come il pisello (*Pisum sativum*, famiglia Fabaceae), la germinazione è *ipogea* (sotto terra) poiché l'ipocotile non si allunga ed i cotiledoni rimangono nel terreno. L'apice vegetativo viene portato in superficie dall'allungamento dell'epicotile (Fig. 13.14).

Nelle angiosperme monocotiledoni il cotiledone ha la funzione di accumulare sostanze di riserva e assorbire le sostanze nutritive presenti nell'endo-

**FIGURA 13.15**

Embrione di frumento (da Bagni et al., 1991).

**FIGURA 13.16**

Germinazione del seme di mais: il coleoptile protegge le foglie durante la fuoriuscita dal terreno. Raggiunta la superficie le foglioline forano il coleoptile e si distendono (foto di A. Spada).

sperma, trasportandole all'embrione in crescita. Nella famiglia delle Poaceae l'unico cotiledone è detto *scutello* ed è disposto in modo da avere un lato rivolto verso l'embrione ed uno a contatto con l'endosperma e lo strato aleuronico. Iniziativa la germinazione il cotiledone manda segnali che avviano la demolizione delle sostanze di riserva, le molecole così ottenute possono essere trasportate all'embrione in crescita. Una caratteristica di questa famiglia è la presenza di una guaina protettiva che avvolge la piumetta, detta *coleoptile*, e di un'altra che ricopre la radichetta detta *coleoriza* (Fig. 13.15).

La germinazione è ipogea ed inizia con la fuoriuscita della coleoriza, subito seguita dalla radice primaria. Il destino della radice primaria è di morire, sostituita da numerose radici avventizie. In seguito il coleoptile si allunga e fuoriesce dal terreno. Le foglie protette al suo interno a questo punto possono forare il coleoptile raggiungendo la luce ed iniziare l'attività fotosintetica (Fig. 13.16).

Letture di approfondimento e fonti delle illustrazioni

- BAGNI N, GENTILE S, MARCHI P, TRIPODI G, TANNINI G, ZANNONI D (1991). Botanica. Monduzzi Editore.
- BEWLEY DJ, BALAK M (1994). Seed Physiology of Development and germination. Plenum Press, New York and London.
- BUCHANAN BB, GRUISSEM W, JONES RL (2003). Biochimica e Biologia molecolare delle piante. Zanichelli.
- MULLER HW (1977). Botanica. Piccin Editore.
- SILVERTOWN J (2009). La vita segreta dei semi. Bollati Boringhieri Editore.

VERIFICA DELLE CONOSCENZE

1. Il seme può essere definito come un ovulo maturo. Quali sono le strutture dell'ovulo e come si sviluppano dopo la fecondazione per formare le diverse parti del seme: tegumenti (2n), endosperma (3n), embrione (2n)?
2. In che stadio dello sviluppo l'embrione acquisisce l'organizzazione apice-base?
3. Quali tessuti dell'embrione andranno incontro a crescita indeterminata?
4. Quali sono i meccanismi alla base della quiescenza del seme?
5. Qual è la differenza tra semi albuminosi ed esalbuminosi?
6. Quali sono le condizioni indispensabili perché il seme possa germinare?
7. Oltre ad avere una funzione di riserva quali altre funzioni possono svolgere i cotiledoni?
8. Se l'ipocotile non si allunga ed i cotiledoni rimangono nel terreno, la germinazione si dice di tipo?

SCHEDA 13.1

EMBRIOGENESI SOMATICA E SEMI ARTIFICIALI (A. Spada)

In natura le piante formano uno zigote partendo dall'unione di due gameti. Dallo zigote attraverso un'ordinata e precisa serie di divisioni cellulari si forma l'embrione che, una volta maturo, in seguito alla germinazione, può formare una nuova pianta. In molte specie vegetali è oggi possibile ottenere un embrione, e quindi una pianta, anche senza la fecondazione, attraverso un processo che è definito embriogenesi somatica, a partire da una cellula o un gruppo di cellule somatiche. La letteratura scientifica contiene numerosi lavori che descrivono la tecnica, consistente nel prelievo dalla pianta di frammenti di tessuto (espianti), sterilizzazione e successiva coltura in terreni appropriati. Una volta ottenuti, gli embrioni possono essere rivestiti da uno strato protettivo, ottenendo semi artificiali in grado di germinare in maniera del tutto simile ai semi naturali (Fig. 13.1.1).

L'embrione somatico può formarsi per via diretta, utilizzando tessuti dell'apparato riproduttivo (nocella, cellule sinergidi, embrione zigotico), o per via indiretta partendo da tessuti somatici (giovani foglie e fusti).

Il primo passo per ottenere embrioni somatici è coltivare il tessuto prelevato su un terreno contenente sali minerali, saccarosio, vitamine e regolatori di crescita, in particolare l'auxina, sia per favorire la proliferazione cellulare, che per indurre l'embriogenesi. Durante la proliferazione del tessuto si formano alcune masse di cellule proembriogeniche da cui si formeranno gli embrioni somatici.

Per separare i pro-embrioni allo stesso stadio di

sviluppo, le colture cellulari in mezzo liquido vengono filtrate con appositi setacci. La formazione degli embrioni somatici percorre gli stessi stadi di sviluppo dell'embriogenesi zigotica: globulare, a cuore, a torpedine (Fig. 13.1.2). Generalmente l'embrione somatico non presenta il sospensore. Il passaggio dallo stadio globulare a quello a cuore richiede la rimozione dell'auxina dal mezzo culturale e questa fase può essere effettuata in terreno solido.

Diversamente dall'embriogenesi *in vivo* (zigotica), nell'embriogenesi somatica l'embrione non entra in una fase di dormienza ma, una volta maturo, forma direttamente la plantula. Per una conservazione a lungo termine, l'embrione somatico può essere incapsulato in un endosperma artificiale. Tra le molte sostanze provate per l'incapsulamento, gli alginati (polimeri dall'acido D-mannuronico e L-glucuronico ottenuti da alcune macroalghe) si sono dimostrati adatti a questo scopo, grazie alle loro caratteristiche di bassa viscosità, bassa tossicità, costo moderato.

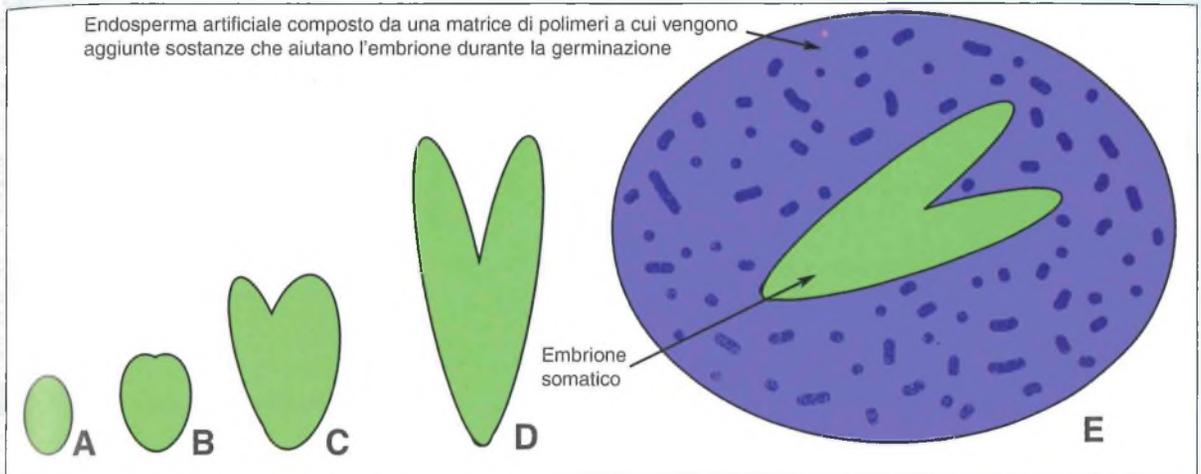
Alla matrice di alginati si possono aggiungere nutrienti, regolatori della crescita, e sostanze antiparasitarie che stimolano e proteggono l'embrione durante la germinazione. Se conservati a basse temperature (circa 4 °C) i semi artificiali possono rimanere vitali per alcuni mesi.

L'embriogenesi somatica e i semi artificiali sono stati impiegati sia per scopi scientifici che applicativi. In piante modello come *Daucus carota*, *Mais* e *Arabidopsis thaliana*, lo studio dell'embriogenesi somatica ha permesso di identificare molti mutanti utili a chia-

FIGURA 13.1.1

Procedura sperimentale per l'ottenimento di embrioni somatici e semi artificiali.



**FIGURA 13.1.2**

Embrione somatico a vari stadi di sviluppo: A) globulare; B) cuore; C) torpedo precoce; D) torpedo. E) Seme artificiale: l'embrione somatico, allo stadio di torpedo, viene incapsulato in un endosperma artificiale ed è pronto per essere seminato (disegno di A. Spada).

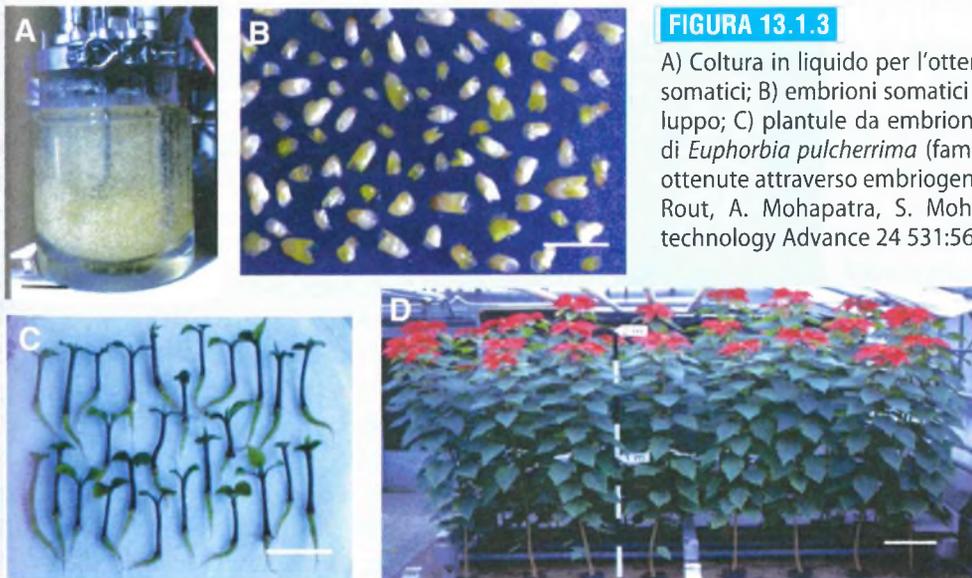
rire le basi molecolari dei maggiori eventi morfogenetici che si verificano durante l'embriogenesi. Una volta identificati i geni che sono essenziali per l'embriogenesi il successivo studio della loro regolazione può essere molto facilitato dalla disponibilità di un appropriato sistema *in vitro*.

Da un punto di vista applicativo l'embriogenesi somatica può essere utilizzata per ottenere cloni di piante, cioè geneticamente identiche alla pianta da cui derivano (Fig. 13.1.3).

Da poco tessuto di partenza si possono ottenere moltissimi embrioni somatici: basti pensare che in 1

ml (1 cm³) di coltura liquida vi possono essere 100.000 cellule che si dividono ogni 30-40 ore. Inoltre, i semi artificiali possono essere seminati direttamente in serra o in campo.

Queste caratteristiche fanno dei semi artificiali un ottimo metodo di propagazione in tutti quei casi dove la riproduzione sessuale non è possibile, come ad esempio nei casi di sterilità, o per ottenere piante di alto valore commerciale, come nel caso di specie ornamentali o coltivate, che devono mantenere le stesse caratteristiche delle piante di partenza (Fig. 13.1.3).

**FIGURA 13.1.3**

A) Coltura in liquido per l'ottenimento di embrioni somatici; B) embrioni somatici a diversi stadi di sviluppo; C) plantule da embrioni somatici; D) piante di *Euphorbia pulcherrima* (famiglia Euphorbiaceae) ottenute attraverso embriogenesi somatica (da G.R. Rout, A. Mohapatra, S. Mohan Jain. 2006. *Bio-technology Advance* 24 531:560).

IL FRUTTO

A. Valletta

È opinione comune tra i biologi che i due caratteri che maggiormente caratterizzano le angiosperme e a cui è in gran parte legato il loro successo evolutivo siano il fiore e il frutto. Solo le angiosperme possiedono il fiore e sono pertanto anche definite “piante a fiore”. Quanto al frutto, è proprio a questa struttura che allude il nome del gruppo, derivato dalle due parole greche *aengéion*, ossia involucro, e *spérma*, cioè seme. In queste piante infatti, diversamente da quanto si osserva nelle gimnosperme, il seme non è nudo, bensì è contenuto all'interno di un involucro, costituito appunto dal frutto.

Il frutto assolve a importantissime funzioni nella riproduzione sessuale delle piante a fiore. Non solo contiene i semi e li protegge durante il loro sviluppo e spesso anche in seguito, ma contribuisce anche alla loro dispersione, permettendo alle piante figlie di crescere in aree più o meno distanti dalla pianta madre. La dispersione dei semi, come discusso nel par. 13.3, può attuarsi grazie a diverse strategie che sfruttano vettori tra i più vari, sia abiotici (come gravità, vento e correnti d'acqua) che biotici (animali disseminatori).

Dal punto di vista ontogenetico, il frutto (il vero frutto) deriva dall'ovario (Fig. 14.1), ossia la parte del carpello o del pistillo che contiene gli ovuli. A seguito della fecondazione la parete dell'ovario darà origine al frutto, anche detto *pericarpo*, mentre gli ovuli in esso contenuti si trasformeranno in semi. Poiché si ritiene che il carpello si sia evoluto da una foglia (un megasporofillo) che si è richiusa su se stessa saldandosi al margine, i tre strati che costituiscono il pericarpo, cioè l'*esocarpo* (o *epicarpo*), il *mesocarpo* e l'*endocarpo* (Fig. 14.2), corrisponderebbero, rispettivamente, all'epidermide superiore, al mesofillo e all'epidermide inferiore della foglia.

Lo sviluppo del frutto comporta non solo un cospicuo incremento dimensionale dell'ovario, ma anche cambiamenti più profondi, grazie ai quali esso acquisisce specifiche proprietà meccaniche e chimiche. A seguito della maturazione il frutto può disidratarsi ed assumere una consistenza coriacea o legnosa, come accade nel legume, il frutto delle piante appartenenti alla famiglia delle Fabaceae. Può, al contrario, incrementare il suo livello di idratazione e divenire molto morbido, come avviene nel mirtillo (*Vaccinium myrtillus*) e nel pomodoro (*Solanum lycopersicum*). Può inoltre caricarsi di zuccheri, acquisire colorazioni sgargianti o emettere

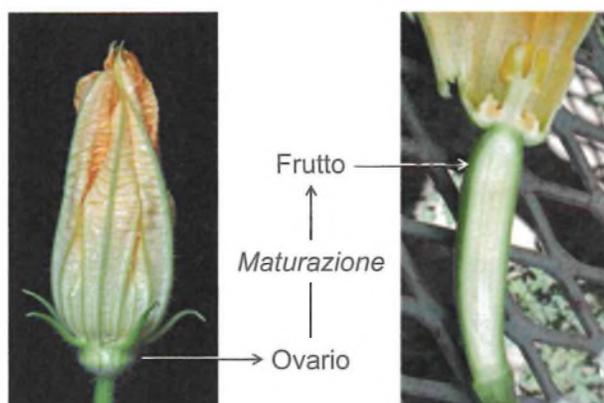


FIGURA 14.1

A seguito della fecondazione, l'ovario si sviluppa trasformandosi nel frutto. A sinistra si può osservare l'ovario di un fiore femminile (pistillifero) di zuccina (*Cucurbita pepo*) prima dell'antesi e della fecondazione; a destra è riportata la sezione longitudinale del fiore dopo che è avvenuta la fecondazione e l'ovario si sta trasformando nel frutto. Nella zona centrale del frutto è in atto la trasformazione degli ovuli in semi.

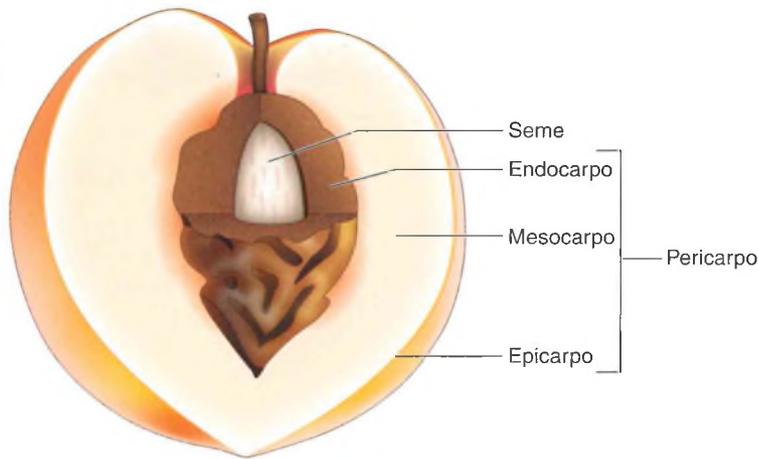


FIGURA 14.2

In molti frutti, specialmente in quelli carnosì, è possibile distinguere tre strati, l'epicarpo (o esocarpo), il mesocarpo e l'endocarpo. Nel frutto del pesco (*Prunus persica*) questi strati sono comunemente definiti buccia, polpa e nocciolo. Quest'ultimo ha la funzione di proteggere il seme.

aromi intensi, come si osserva nella pesca (*Prunus persica*), nell'uva (*Vitis vinifera*) e nell'albicocca (*Prunus armeniaca*). Questi caratteri sono ovviamente in relazione con le specifiche strategie di dispersione dei semi.

14.1 VERI E FALSI FRUTTI

Nel linguaggio comune il frutto è un prodotto alimentare di origine vegetale, caratterizzato da un elevato contenuto di acqua e zuccheri. Sono pertanto considerati frutti solo prodotti quali ciliegie (*Prunus avium*), arance (*Citrus sinensis*), susine (*Prunus domestica*) e nespole (*Eriobotrya japonica*). Nel linguaggio scientifico questo termine ha un'accezione più ampia, riferendosi al complesso delle strutture derivanti dalla trasformazione dell'ovario a seguito della fecondazione, indipendentemente da commestibilità, idratazione e contenuto zuccherino. Sono quindi da definirsi *veri frutti* anche strutture non commestibili come le bacche della pianta

tossica belladonna (*Atropa belladonna*), disidratate come le nocciole (*Corylus avellana*), povere in zuccheri come le zucchine (*Cucurbita pepo*), i peperoni e i peperoncini (*Capsicum annuum*), purché derivino dall'ovario e soltanto da questo (Fig. 14.3). Dal punto di vista botanico sono veri frutti anche il mais (*Zea mays*), il riso (*Oryza sativa*) ed altri cereali, così come i fagioli (*Phaseolus vulgaris*), i ceci (*Cicer arietinum*) e i legumi in generale.

In alcune specie il frutto deriva, oltreché dall'ovario, anche da altre strutture fiorali o extrafiorali. In questo caso, si parla di *falsi frutti* o *frutti accessori*. I tessuti non appartenenti all'ovario che prendono parte alla formazione dei falsi frutti sono appunto definiti accessori. I falsi frutti si trovano in molte specie appartenenti alla famiglia delle Rosaceae. Sono ad esempio falsi frutti i *pomi* delle Maloideae, come la pera (*Pyrus communis*) e la mela (*Malus domestica*). Nei pomi il vero frutto è la parte non commestibile, anche definita "torsolo", mentre la parte carnosa altro non è che il ricettacolo (o tala-



FIGURA 14.3

Nel linguaggio scientifico il vero frutto è una struttura derivante esclusivamente dall'ovario, non necessariamente commestibile, idratata o ricca in zuccheri. Sono pertanto considerati veri frutti anche la bacca velenosa della belladonna (A), il frutto secco del nocciolo (B) e il piccantissimo frutto della pianta del peperoncino (C).

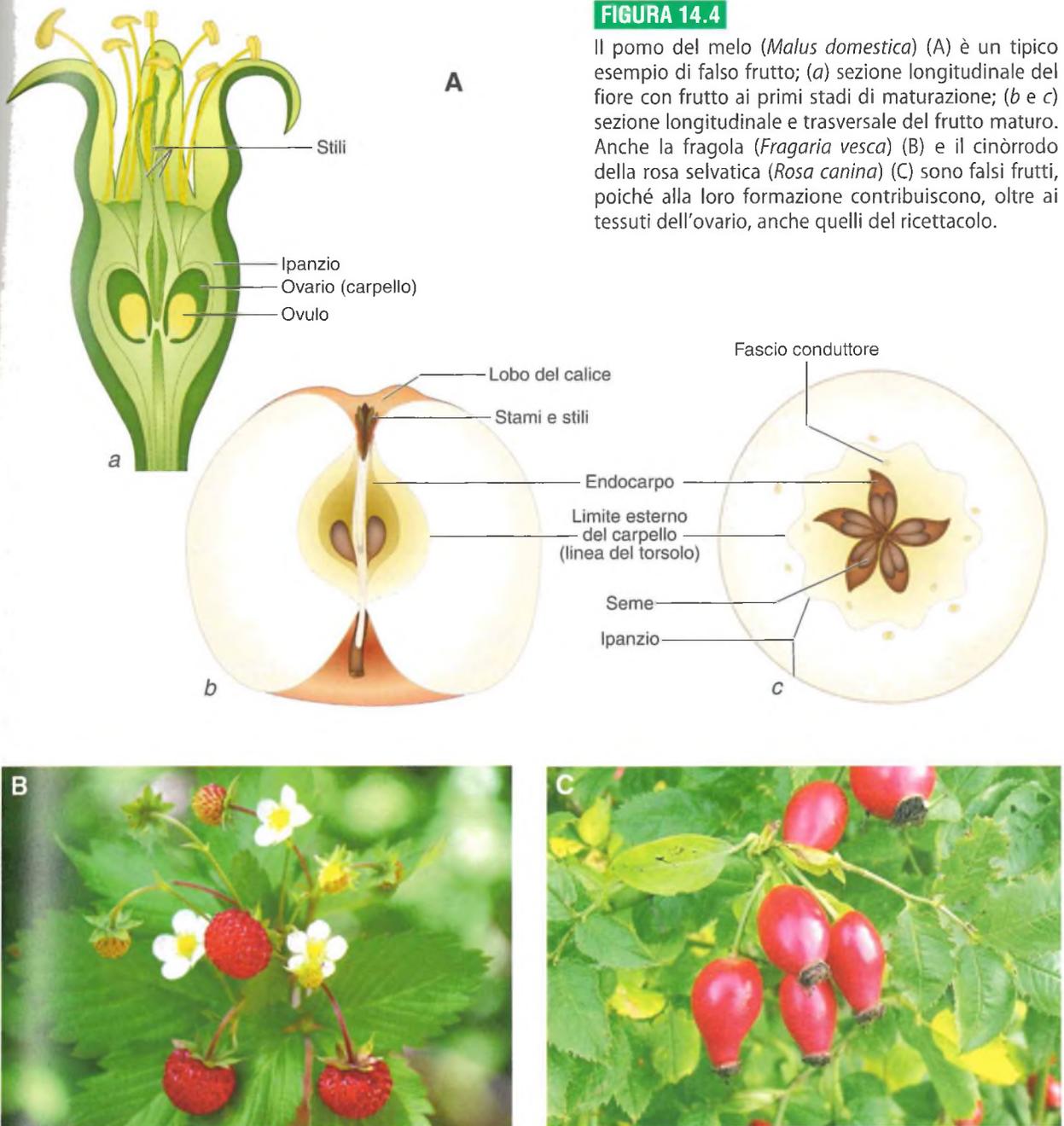


FIGURA 14.4

Il pomo del melo (*Malus domestica*) (A) è un tipico esempio di falso frutto; (a) sezione longitudinale del fiore con frutto ai primi stadi di maturazione; (b e c) sezione longitudinale e trasversale del frutto maturo. Anche la fragola (*Fragaria vesca*) (B) e il cinòrrodo della rosa selvatica (*Rosa canina*) (C) sono falsi frutti, poiché alla loro formazione contribuiscono, oltre ai tessuti dell'ovario, anche quelli del ricettacolo.

mo), ossia l'estremità dell'asse del fiore su cui si inseriscono gli elementi florali (Fig. 14.4 A). È da considerarsi un falso frutto anche la fragola (*Fragaria* spp.), la cui parte carnosa deriva dallo sviluppo di un ricettacolo convesso, mentre i veri frutti sono i piccoli corpi, impropriamente definiti "semi", che si trovano numerosi sulla sua superficie (Fig. 14.4 B). Anche il frutto delle specie del genere *Rosa* (definito *cinòrrodo*) è falso, derivando dall'ingrossamento di un ricettacolo concavo che contiene al suo interno i veri frutti frammisti a numerosi tricomi (Fig. 14.4 C).

14.2 FRUTTI SEMPLICI, AGGREGATI E MULTIPLI

Esistono diversi modi di classificare i frutti (vedi par. 16.3.2 e Fig. 16.28). Molto importante è il criterio ontogenetico, che tiene conto della sua derivazione da uno o più ovari, contenuti in uno o più fiori.

Si parla di *frutto semplice* se questo deriva da un singolo ovario di un singolo fiore (Fig. 14.5 A). Questo si osserva in piante con gineceo monocarpellare, formato cioè da un singolo carpello, o plu-

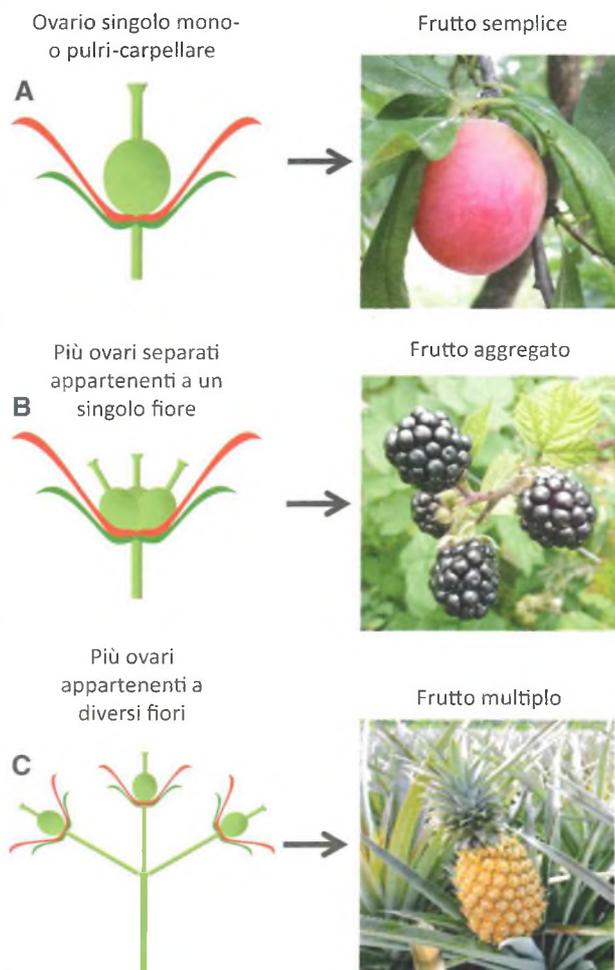


FIGURA 14.5

I frutti semplici, come la susina, si formano da un ovario singolo appartenente ad un singolo fiore con gineceo monocarpellare o pluricarpellare sincarpico (A). I frutti aggregati, come la mora del rovo, sono costituiti da più frutticini, ciascuno generato da uno degli ovari presenti in un singolo fiore con ovario pluricarpellare apocarpico (B). I frutti multipli, come l'ananas, si formano da diversi ovari appartenenti a diversi fiori (disegno di A. Valletta).

ricarpellare sincarpico, ossia derivante dalla fusione di più carpelli. Un tipico esempio di frutto semplice è la prugna (*Prunus domestica*).

Si definisce invece *frutto aggregato* un frutto generato dalla fusione di più ovari separati, appartenenti al medesimo fiore (Fig. 14.5 B). Questo tipo di frutto caratterizza specie con gineceo pluricarpellare apocarpico, ossia formato da più carpelli tra loro separati. Di regola nei frutti aggregati è possibile riconoscere i singoli frutticini, ciascuno derivante da un ovario. Ad esempio, la mora del rovo (*Rubus ulmifolius*) è un frutto aggregato, formato da numerosi frutticini facilmente distinguibili gli uni dagli altri.

Infine, è detto *frutto multiplo* un frutto derivante dalla fusione di diversi ovari appartenenti a diversi fiori (Fig. 14.5 C). L'esempio più tipico di frutto multiplo è l'ananas (*Ananas comosus*). Questo frutto deriva dalla fusione di numerosi fiori, formanti un'infiorescenza molto compatta, con fiori parzialmente concresciuti.

14.3 FRUTTI CARNOSI E FRUTTI SECCHI

Un altro criterio di classificazione dei frutti riguarda il loro grado di idratazione in fase di maturità. Su questa base possono essere distinti i *frutti secchi* dai *frutti carnosì*.

I frutti definiti "secchi" sono caratterizzati a maturità da un ridottissimo grado di idratazione. La consistenza del frutto maturo può essere pertanto più o meno coriacea o legnosa. Dal punto di vista commerciale la loro importanza è principalmente legata ai semi in essi contenuti. La castagna (*Castanea sativa*) e l'arachide (*Arachis hypogea*) sono tipici esempi di frutti secchi.

Per la dispersione dei semi, le specie con frutti secchi possono sfruttare vettori abiotici, come la gravità, il vento o le correnti d'acqua (dispersione barocora, anemocora e idrocora, rispettivamente) o animali disseminatori (dispersione zoocora). I frutti secchi di specie a dispersione zoocora possono presentare appendici ad uncino che ne favoriscono l'adesione al pelo degli animali, i quali li trasportano inconsapevolmente e senza trarne alcun vantaggio, né alimentare né di altro tipo, come si osserva in specie del genere *Xanthium* (Fig. 14.6 A). Dal momento che tali frutti, oltre a non offrire alcun vantaggio, possono causare fastidi o danni all'animale disseminatore, si può affermare che questo venga parassitato dalla pianta. È proprio a tale tipologia di frutti che l'ingegnere svizzero George de Mestral si ispirò, alla fine degli anni '40 del novecento, per lo sviluppo del velcro (comunemente definito "strap"), ancora oggi diffusissimo nell'industria dell'abbigliamento (Fig. 14.6 B).

I frutti definiti "carnosi", diversamente dai frutti secchi, in fase di maturazione accumulano elevati livelli d'acqua. Ad esempio, il cetriolo (*Cucumis sativus*) e l'anguria (*Citrullus lanatus*) contengono più del 95% in peso d'acqua, seguono pesca (*Prunus persica*) e melone (*Cucumis melo*) che ne contengono circa il 90%, l'arancia (*Citrus sinensis*) l'87%, la mela (*Malus domestica*) l'85%, l'uva (*Vitis vinifera*) l'80% e la banana il 75% (*Musa* spp.).

Generalmente le specie che posseggono frutti carnosì presentano una disseminazione zoocora: il



FIGURA 14.6

Molti frutti secchi, come quelli delle specie del genere *Xanthium* (A), presentano strutture uncinato che ne favoriscono l'adesione al pelo degli animali, che inconsapevolmente ne favoriscono la dispersione dei semi. Il sistema di chiusura a strappo definita velcro è ispirata a questa tipologia di frutti (foto di A. Valletta).

frutto viene consumato da animali frugivori che, così facendo, contribuiscono alla dispersione dei semi. In alcuni casi l'animale si nutre esclusivamente della polpa del frutto liberandone i semi, in altri casi anche i semi vengono ingeriti, specialmente se di piccole dimensioni. Questi possono presentare speciali adattamenti, quali tegumenti rigidi e impermeabili, che li proteggono dalle condizioni estreme presenti nell'apparato digerente degli animali, permettendo loro di mantenere la vitalità e la germinabilità. Vengono poi rilasciati nell'ambiente con le feci che, dopo la germinazione, possono anche costituire una preziosa fonte di nutrienti per la plantula. Per questo, in molte specie con frutti carnosì a dispersione zoocora, l'interruzione della dormienza dei semi richiede l'esposizione a un ambiente acido, come l'ambiente gastrico degli animali disseminatori.

I frutti carnosì presentano diversi adattamenti per attrarre gli animali frugivori, stimolandone la vista, l'olfatto e il gusto.

Quanto ai richiami visivi, i frutti carnosì esibiscono spesso colori appariscenti, conferiti da pigmenti quali *carotenoidi* e *antociani*. Ai primi è dovuto il colore dell'albicocca (*P. armeniaca*) e del pomodoro (*S. lycopersicum*), mentre ai secondi il colore della ciliegia (*P. avium*) e della melanzana (*Solanum melongena*). I carotenoidi sono pigmenti liposolubili ad accumulo plastidiale, che presentano uno spettro cromatico che va dal giallo al rosso passando per l'arancio, mentre gli antociani sono pigmenti idrosolubili ad accumulo vacuolare, il cui spettro si estende dal rosso al blu, passando per il viola. Le

colorazioni attrattive vengono esibite dai frutti carnosì solo nelle fasi più avanzate della maturazione, cioè quando i semi sono pienamente sviluppati e quindi pronti per la dispersione. Nelle fasi precedenti, quando i frutti sono acerbi e i semi immaturi, vengono accumulate preferenzialmente clorofille, che conferiscono loro un colore verde, evidentemente respingente per gli animali frugivori. Le clorofille sono localizzate nei cloroplasti che, al culmine della maturazione, andranno incontro al processo di interconversione in cromoplasti (vedi par. 6.2 e 6.3). I cloroplasti presenti nel frutto acerbo sono in grado di svolgere la fotosintesi clorofilliana, seppure a livelli relativamente bassi e certamente non sufficienti a soddisfarne le elevatissime esigenze energetiche. Il frutto in maturazione richiede pertanto un massiccio afflusso di linfa elaborata mediante il floema.

Molti metaboliti secondari volatili, accumulati nei vacuoli delle cellule parenchimatiche della polpa o in speciali strutture secretorie (vedi par. 8.7.2), sono responsabili degli aromi sprigionati dai frutti carnosì maturi. Altri sono invece responsabili, assieme agli zuccheri, dei sapori caratteristici dei diversi frutti. Odori e sapori si sono ovviamente evoluti per rendere i frutti riconoscibili e graditi agli animali coinvolti nella dispersione dei semi. Come per i colori, anche questi segnali chimici caratterizzano il frutto solo nelle ultime fasi della maturazione. Nelle fasi che precedono la piena maturazione, i frutti presentano odori e sapori sgradevoli, con azione respingente, dovuti allo scarso contenuto zuccherino e all'accumulo di metaboliti acidi, amari o ad azione astringente, quali i tannini. Proprio a questi

ultimi è legata la sensazione spiacevole che si percepisce masticando un frutto acerbo, ad esempio di cachi (*Diospyros kaki*).

Oltre ad acquisire colori, odori e sapori attrattivi, nelle fasi più avanzate della maturazione i frutti carnosì modificano radicalmente la consistenza della loro polpa, che diventa più morbida e succosa, quindi maggiormente appetibile. Tale processo viene comunemente indicato come *rammollimento* (vedi scheda 14.1).

14.3.1 Classificazione dei frutti secchi

Come precedentemente riportato, i frutti secchi sono fortemente disidratati a maturità e presentano una consistenza variamente coriacea, talvolta addirittura legnosa. A maturità possono restare chiusi, come avviene nella nocciola (*Corylus avellana*), oppure aprirsi come si osserva nel baccello del fagiolo (*Phaseolus vulgaris*). Nei primi, definiti *indeiscenti*,

ciò che viene disperso è l'intero frutto, nei secondi, definiti *deiscenti*, vengono invece dispersi i singoli semi. Di seguito sono elencate le principali tipologie di frutti secchi indeiscenti e deiscenti e per ciascuna di esse vengono riportati alcuni esempi tra i più comuni.

14.3.1.1 Frutti indeiscenti

Achenio

Tra i frutti secchi indeiscenti, l'achenio è certamente il più semplice, derivando da un ovario monocarpellare, contenente un singolo seme (*monospermo*). Il pericarpo è sottile, coriaceo, addossato al seme, ma non aderente ad esso, così da poter esserne facilmente separato. Possiedono un achenio i ranuncoli (*Ranunculus* spp.) (Fig. 14.7 A) e le specie appartenenti alla famiglia delle Asteraceae, come il girasole (*Helianthus annuus*) (Fig. 14.7 B) e il tarassaco (*Taraxacum officinale*) (Fig. 14.7 C). Nel tarassaco

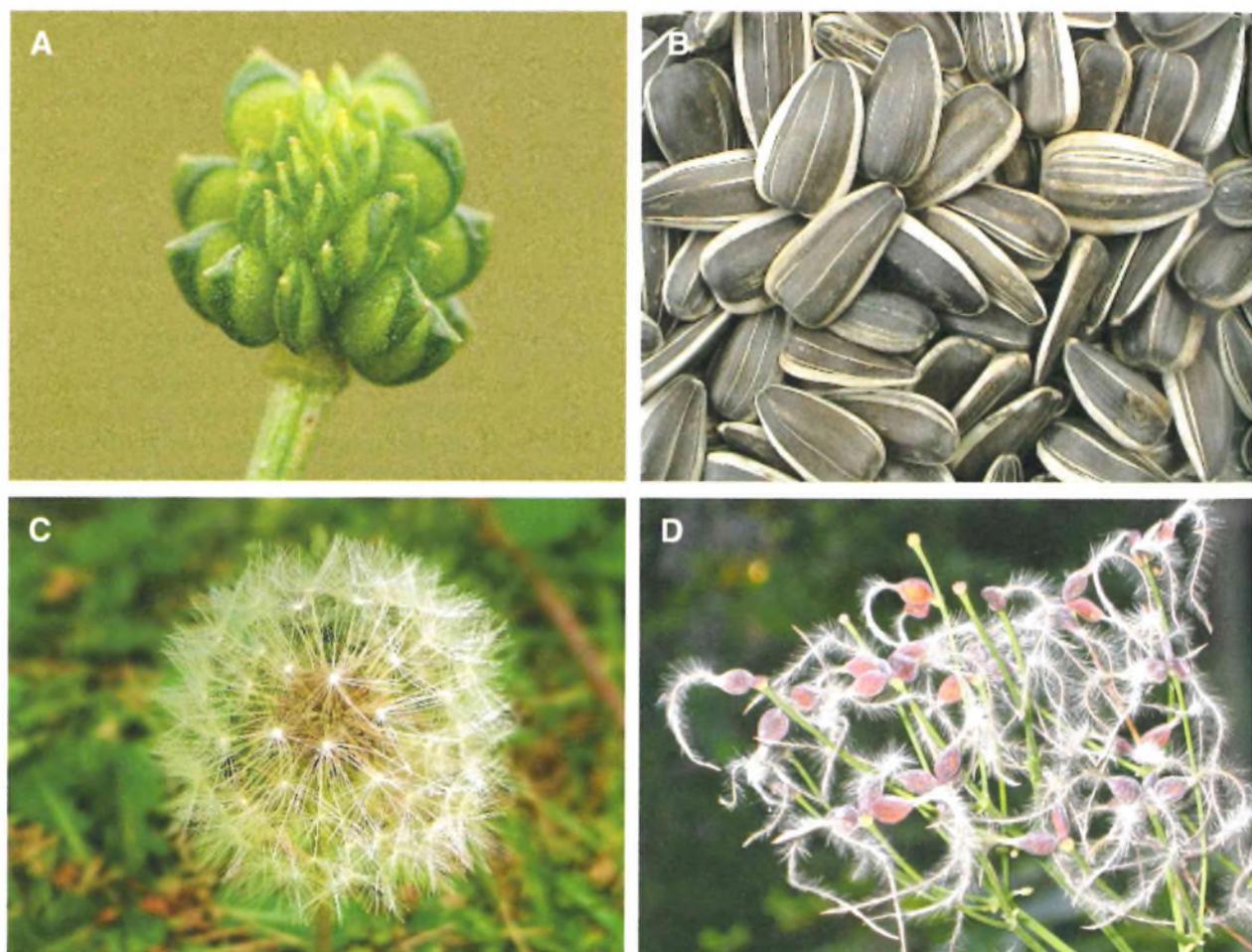


FIGURA 14.7

Esempi di achenio: A) ranuncolo bulboso (*Ranunculus bulbosus*); B) girasole (*Helianthus annuus*); C) tarassaco (*Taraxacum officinale*); D) clematis (*Clematis* sp.) (foto di A. Valletta e G. Cassina).

il frutto è dotato di una sorta di ciuffo di pelugine, detto *pappo*, che ne favorisce la dispersione anemocora. Appendici con simile funzione caratterizzano gli acheni delle specie del genere *Clematis* (Fig. 14.7 D). Sono definiti acheni anche i veri frutti secchi situati sulla superficie del ricettacolo carnoso (la parte edule) della fragola (*Fragaria* spp.) che, come precedentemente accennato, è in realtà un falso frutto.

Cariosside

È il frutto (impropriamente definito “seme” o “chicco” nel linguaggio comune) delle specie appartenenti alla famiglia delle Poaceae, cui appartengono entità note e importanti come il frumento (*Triticum* spp.), il riso (*Oryza sativa*), il mais (*Z. mays*), l'orzo (*Hordeum vulgare*). Questo frutto deriva da un ovario pluricarpellare sincarpico monospermo. Il pericarpo e il tegumento del seme sono strettamente aderenti e, in qualche caso, addirittura concresciuti fra di loro, tanto da non essere più distinguibili.

Noce

La parola “noce” ha, nel linguaggio scientifico, un significato diverso da quello che ha nel linguaggio volgare. In ambito non scientifico questo termine si riferisce al frutto delle specie appartenenti al genere *Juglans*, di cui la più nota è *J. regia* (l'albero del noce, appunto), mentre “noce di cocco” indica il frutto della palma da cocco (*Cocos nucifera*). Come si avrà modo di approfondire più avanti, tanto i frutti del noce quanto quelli della palma da cocco sono in realtà frutti carnosi, in particolare drupe. In ambito botanico una noce è invece un frutto secco,



FIGURA 14.8

Ghianda di farnia (*Quercus robur*), un tipico esempio di noce in senso botanico (foto di G. Cassina).



FIGURA 14.9

La disamara degli aceri (*Acer* spp.) è uno schizocarpo formato da due mericarpi. Dal momento che ciascun mericarpo è un achenio, il frutto viene anche definito diachenio. La disamara è dotata di espansioni, definite ali, che ne favoriscono la dispersione anemocora (foto di A. Valletta).

derivante da un ovario pluricarpellare sincarpico, generalmente contenente un singolo seme (monospermo), raramente due (*dispermo*). Il pericarpo può essere coriaceo oppure legnoso e in esso non sono distinguibili esocarpo, mesocarpo ed endocarpo. Esempi di noci sono il frutto del nocciolo (*C. avellana*), i frutti del castagno (*C. sativa*) e dei tigli (*Tilia* spp.) e le ghiande delle querce (*Quercus* spp.). La cupola sclerificata che ricopre la base delle ghiande deriva da brattee lignificate (Fig. 14.8).

Schizocarpo

È un frutto secco indeiscente, derivante da un ovario pluricarpellare sincarpico, che a maturità si divide in più parti, o *mericarpi*, ciascuna derivante da un singolo carpello. Ogni mericarpo può contenere uno o più semi (mono- o pluri-spermo). Ne sono esempi il *diachenio* delle Apiaceae (prezzemolo, finocchio, anice, ecc.) e degli aceri, quest'ultimo anche definito *disamara* (Fig. 14.9), il *tetrachenio* delle Lamiaceae (salvia, basilico, rosmarino, ecc.) e il *poliachenio* delle Malvaceae.

14.3.1.2 Frutti deiscenti

Follicolo

È un frutto monocarpellare e di regola plurispermo, come si osserva nell'oleandro (*Nerium oleander*); raramente è monospermo, come nell'anice stellato (*Illicium verum*) e nelle magnolie (*Magnolia* spp.) (Fig. 14.10). A maturità rilascia i semi aprendosi lungo una fessura localizzata sulla linea di sutura del carpello.

**FIGURA 14.10**

Nel frutto aggregato delle magnolie (*Magnolia* spp.), ciascun frutticino è un follicolo contenente un singolo seme (foto di G. Cassina).

Legume

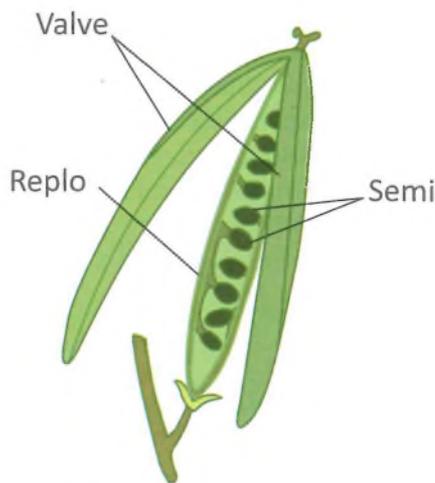
Come il follicolo è formato da un solo carpello e contiene generalmente più semi. A differenza dal follicolo, il legume si apre lungo due linee opposte, una corrispondente alla sutura e l'altra alla nervatura principale del carpello. È il frutto tipico della famiglia delle Fabaceae, tradizionalmente denominata Leguminosae, proprio in riferimento a questo tipo di frutto (Fig. 14.11).

Siliqua

È il frutto tipico della famiglia delle Brassicaceae, cui appartengono molte specie edibili quali il cavolo (*Brassica oleracea*), la rucola (*Eruca vesicaria*) e il

**FIGURA 14.11**

Il frutto del fagiolo (*P. vulgare*) è un tipico esempio di legume. A maturità il frutto si divide in due valve, ciascuna corrispondente alla metà di un carpello (foto di G. Cassina).

**FIGURA 14.12**

La siliqua, il frutto tipico delle Brassicaceae, a maturità si divide in due valve, ciascuna corrispondente a un carpello; i semi sono collegati al replo (disegno di L.M. Iozia).

rafano (*Raphanus* spp.), ma anche specie straordinariamente importanti per la ricerca botanica, come la borsa del pastore (*Capsella bursa-pastoris*) e *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*).

La siliqua potrebbe essere confusa con un legume, poiché come il questo presenta frequentemente una forma allungata e affusolata alle estremità, può contenere più semi e a maturità si divide in due valve (Fig. 14.12). Tuttavia, la siliqua si distingue dal legume per diverse caratteristiche. Innanzitutto, la siliqua è un frutto bicarpellare, mentre il legume è monocarpellare. Ne segue che le linee lungo cui si apre non possono essere, come nel legume, la nervatura mediana e la linea di sutura del carpello. Nella siliqua ciascuna delle due valve corrisponde infatti a un carpello. Inoltre, nel legume i semi sono collegati ad una delle due valve, mentre nella siliqua sono collegati su entrambi i lati di un setto membranoso che separa le due valve, detta *repla*, derivante dalle placente.

A seconda del rapporto tra lunghezza e larghezza si distingue la siliqua dalla *siliquetta*. Il frutto di *Arabidopsis* è ad esempio una siliqua, essendo molto più lungo che largo, mentre quello della borsa del pastore è una siliquetta, presentando larghezza e lunghezza più o meno uguali.

Capsula

È il più comune tra i frutti secchi. È formata da almeno due carpelli e a maturità si apre con diverse modalità. La capsula *poricida* dei papaveri (*Papaverum* spp.) rilascia i semi grazie ad una serie di pori apicali (Fig. 14.13 A). La capsula *loculicida* del gi-



FIGURA 14.13

Capsula poricida del papavero, anche definita treto (A) e capsula loculicida dello stramonio (B) (foto di G. Cassina).

glio (*Lilium* spp.) e del tulipano (*Tulipa* spp.) si apre lungo la nervatura principale dei carpelli. La capsula *settica* della digitale (*Digitalis* spp.) e dello stamonio (*Datura stramonium*) si apre lungo le linee di sutura dei carpelli (Fig. 14.13 B). Il *pissidio* del giusquiamo (*Hyoscyamus niger*) e degli eucalipti (*Eucalyptus* spp.) si apre grazie al distacco di un opercolo circolare.

14.3.2 Classificazione dei frutti carnosì

Come anticipato, i frutti sono definiti carnosì se a maturità presentano un elevato contenuto di acqua, spesso superiore al 90% in peso. I frutti carnosì presentano di regola una dispersione zoocora attuata da animali frugivori. Per questo, oltre all'elevato contenuto idrico, presentano spesso colori, profumi e sapori che li rendono appetibili. In molti frutti carnosì i tre strati che costituiscono il pericarpo, ovvero l'epicarpo (o esocarpo), il mesocarpo e l'endocarpo sono distinguibili; in altri non si ha una chiara distinzione tra mesocarpo ed endocarpo ed è proprio su questa differenza che si basa la distinzione tra drupe e bacche.

Drupa

Le drupe sono frutti carnosì in cui i tre strati costituenti il pericarpo sono chiaramente distinguibili. Tipici esempi di drupa sono l'oliva (*Olea europaea*), i frutti delle specie appartenenti alle al genere *Prunus*, come la ciliegia (*Prunus avium*), la pesca (*P. persica*) e l'albicocca (*P. armeniaca*) (Fig. 14.14). Sono drupe molti frutti che sono impropriamente definiti noci nel linguaggio volgare, come il frutto

del noce (*Juglans regia*) e della pianta del cocco (*Cocos nucifera*). In entrambi i casi, i frutti vengono commercializzati dopo la rimozione dell'esocarpo e del mesocarpo, che complessivamente costituiscono il mallo, e per questo sono erroneamente considerati frutti secchi. È una drupa, quindi un frutto carnosì, anche il frutto del caffè (*Coffea arabica*). Spesso le drupe sono frutti monocarpellari monospermi (ad es. in *Prunus*), altre volte sono pluricarpellari monospermi (ad es. *O. europea*), altre volte ancora sono pluricarpellari plurispermi (*C. arabica*).

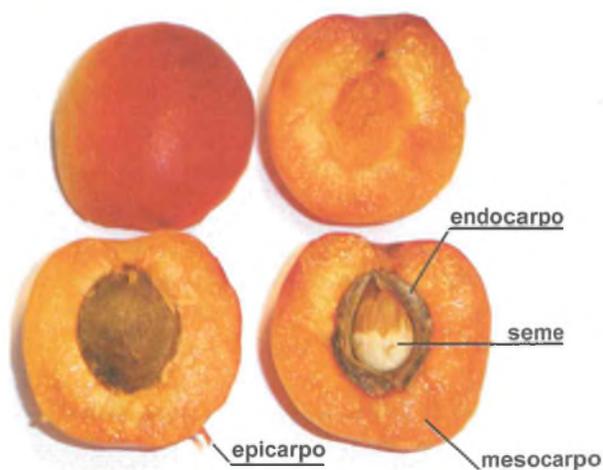


FIGURA 14.14

L'albicocca è un tipico esempio di drupa. Sono ben distinguibili i tre strati che costituiscono il pericarpo: l'epicarpo membranaceo, il mesocarpo carnosì e l'endocarpo legnoso (foto di G. Casadoro).

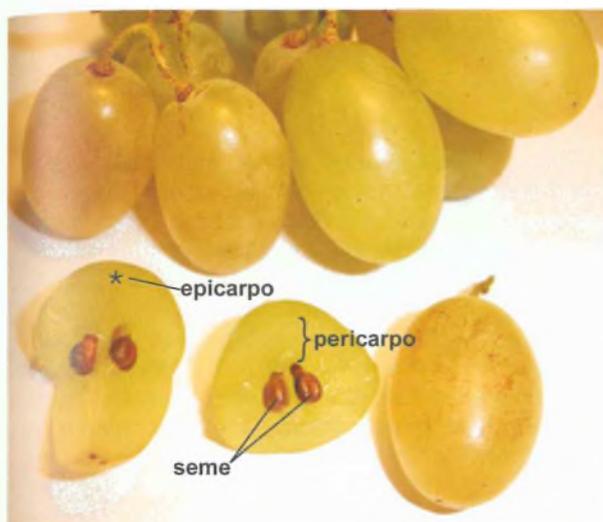
Bacca

Nel linguaggio comune, sono impropriamente definite bacche i galbuli del ginepro (*Juniperus* spp.), che in realtà non sono frutti ma coni, ed altri frutti piccoli, carnosi e commestibili o utilizzati come aromatizzanti, come la drupa dell'alloro (*Laurus*

nobilis). Nel linguaggio botanico le bacche sono invece frutti carnosi in cui non è possibile distinguere il mesocarpo dall'endocarpo, essendo entrambi carnosi. Nelle bacche, alla protezione del seme non provvede l'endocarpo del frutto, come avviene nelle drupe, bensì il tegumento seminale. Rientra-

TABELLA 14.1**Principali tipologie di frutto**

	Nome	Derivante da ovario	Numero di semi	Esempi
	Achenio	Monocarpellare	Monospermo	<i>Ranunculus bulbosus</i> <i>Clematis vitalba</i> <i>Helianthus annuus</i> <i>Taraxacum officinale</i> <i>Fragaria vesca</i>
Frutti secchi indeiscenti	Cariosside	Pluricarpellare sincarpico	Monospermo	<i>Triticum aestivum</i> <i>Triticum durum</i> <i>Oryza sativa</i> <i>Zea mays</i> <i>Hordeum vulgare</i>
	Noce	Pluricarpellare sincarpico	Generalmente monospermo, raramente bispermo	<i>Corylus avellana</i> <i>Quercus robur</i> <i>Castanea sativa</i> <i>Tilia americana</i>
	Schizocarpo	Il frutto è pluricarpellare sincarpico, i mericarpi sono monocarpellari	Il frutto è plurispermo, i mericarpi mono- o plurispermi	<i>Apium graveolens</i> <i>Acer negundo</i> <i>Ocimum basilicum</i> <i>Malva sylvestris</i>
Frutti secchi deiscenti	Follicolo	Monocarpellare, si apre lungo la linea di sutura del carpello	Mono- o pluri-spermo	<i>Nerium oleander</i> <i>Magnolia grandiflora</i>
	Legume	Monocarpellare, si apre lungo due linee, una corrispondente alla linea di sutura del carpello, l'altra alla nervatura mediana	Plurispermo	<i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Cercis siliquastrum</i> <i>Vicia faba</i> <i>Pisum sativum</i>
	Siliqua o siliquetta	Bicarpellare, due valve si separano lungo le linee corrispondenti alle linee di sutura dei due carpelli	Plurispermo	<i>Capsella bursa-pastoris</i> <i>Arabidopsis thaliana</i>
	Capsula	Pluricarpellare	Plurispermo	<i>Papaver</i> spp. (c. poricida) <i>Digitalis</i> spp. (c. setticida) <i>Lilium</i> spp. (c. loculicida) <i>Hyosyamus</i> spp. (pisside)
Frutti carnosi	Drupa	Unicarpellare o pluricarpellare	Mono- o pluri-spermo	<i>Olea europaea</i> <i>Prunus avium</i> <i>Prunus persica</i> <i>Prunus armeniaca</i>
	Bacca	Unicarpellare o pluricarpellare	Mono- o pluri-spermo	<i>Capsicum annuum</i> <i>Solanum melongena</i> <i>Vitis vinifera</i> <i>Solanum lycopersicum</i>

**FIGURA 14.15**

L'acino d'uva è un esempio di bacca in senso botanico. La polpa è costituita dal mesocarpo ed endocarpo, entrambi carnosì e non distinguibili. Il tessuto sclerificato che protegge il seme è il tegumento seminale (foto di G. Casadoro).

no nella definizione botanica di bacca il frutto del peperone (*Capsicum annuum*), anche detto *peponide*, della melanzana (*Solanum melongena*), del pomodoro (*Solanum lycopersicum*), del limone (*Citrus limon*), anche definito *esperidio*, e l'acino d'uva (*Vitis vinifera*) (Fig. 14.15).

Letture di approfondimento

- ESAU K (1977). *Anatomy of seed plants*, 2nd edition. John Wiley & Sons, Inc.
- SPENA A & ROTINO GL (2001). Parthenocarpy, state of the art. *Current Trends in the Embryology of Angiosperms*, 435-450.
- TONZIG S (1982). *Elementi di botanica*, vol. II. Casa Editrice Ambrosiana, Milano.

VERIFICA DELLE CONOSCENZE

1. Quali gruppi di piante hanno evoluto il frutto?
2. Nel linguaggio botanico come viene definito un vero frutto e un falso frutto?
3. Quali sono le differenze tra frutti semplici, aggregati e multipli?
4. Quali sono le principali differenze tra frutti secchi e carnosì?
5. Quali sono le principali strategie di dispersione dei frutti secchi e/o dei semi in essi contenuti?
6. Quali sono le principali classi di pigmenti che conferiscono colorazioni attraenti ai frutti carnosì?
7. Cosa distingue un frutto deiscente da un frutto indeiscente?
8. Quali sono le principali tipologie di frutti secchi deiscenti?
9. Quali sono le principali tipologie di frutti secchi indeiscenti?
10. Su quali basi vengono classificati i frutti carnosì?

SCHEMA 14.1

PARTENOCARPIA (A. Valletta)

Nelle piante a fiore gli ovuli si trasformano in semi e l'ovario in frutto in seguito alla fecondazione, dunque il frutto maturo contiene di regola uno o più semi. Esistono tuttavia delle eccezioni in cui il frutto si forma indipendentemente dalla fecondazione. Il processo è definito **partenocarpia** (dal greco *parthénos* = vergine e *karpós* = frutto) e i frutti che ne derivano sono detti partenocarpici. Tali frutti sono privi di semi (*apireni*) o contengono semi sterili.

La partenocarpia è definita completa se il frutto non viene mai fecondato o parziale se il frutto può compiere la maturazione indipendentemente dalla fecondazione. La partenocarpia completa è spesso dovuta a concomitante poliploidia, che compromette la riproduzione sessuale. La partenocarpia può essere naturale oppure indotta, generalmente mediante l'applicazione di regolatori di crescita o ibridazione.

La partenocarpia naturale è piuttosto rara, poiché la formazione del frutto è collegata con la riproduzione sessuale e quindi, di norma, alla fecondazione e alla genesi di semi. La partenocarpia può essere obbligata, nel qual caso le piante sono sterili, oppure facoltativa. La partenocarpia facoltativa può essere innescata da fattori ambientali quali la luce o la temperatura. La partenocarpia indotta artificialmente è piuttosto diffusa poiché l'assenza di semi nei frutti rappresenta un carattere qualitativo molto ricercato dai consumatori. La presenza di semi è un tratto indesiderato nei frutti edibili, poiché questi possano essere troppo grandi, duri, amari o contenere sostanze tossiche. Inoltre, la partenocarpia consente l'allungamento della vita media del frutto post-raccolta, poiché i semi producono ormoni che stimolano la senescenza. Un ulteriore vantaggio della partenocarpia consiste nel fatto che rende possibile la produzione di frutti anche in condizioni ambientali sfavorevoli per l'impollinazione.

Tipici esempi di frutti partenocarpici sono la banana, l'ananas e gli agrumi apireni. Nel caso della banana (ibrido tra *Musa acuminata* e *M. balbisiana*) la sterilità e la formazione di frutti partenocarpici sembra essere legata al genoma triploide. Una conseguenza della sterilità del banano è che le piante devono essere propagate per via vegetativa. Anche per altre piante edibili, come l'anguria, sono stati ottenuti ibridi con genoma triploide in grado di generare frutti partenocarpici apireni.

È noto che lo sviluppo del frutto è legato a segnali ormonali provenienti dal tubetto pollinico. Un ruolo chiave è giocato dalle auxine e dalle gibberelline. Analisi del contenuto auxinico endogeno nell'ovario mostrano, nei fiori impollinati, un pic-

co di acido indol-3-acetico (IAA, principale auxina vegetale) dopo alcuni giorni dall'antesi. Tale picco viene osservato anche in fiori sottoposti a trattamento con auxine esogene. Questa osservazione suggerisce che un segnale esogeno associato all'impollinazione sia in grado di far aumentare l'auxina endogena che, a sua volta, darebbe avvio al processo di formazione del frutto. Sulla base di tali osservazioni sono state sviluppate strategie per l'ottenimento di frutti partenocarpici, principalmente a scopo commerciale. Va tuttavia sottolineato che le metodiche devono essere sviluppate volta per volta poiché le diverse specie e varietà richiedono diverse condizioni per la produzione di frutti partenocarpici.

Una tecnica frequentemente utilizzata dagli agricoltori consiste nel trattare specie orticole coltivate in serra, come melanzane e pomodori, con fitormoni sintetici somministrati per nebulizzazione. Questo permette di ottenere frutti nel periodo invernale e in aree geografiche in cui le condizioni climatiche sarebbero decisamente avverse.

La conoscenza dei meccanismi in grado di avviare la formazione dei frutti ha permesso di ottenere piante che producono frutti partenocarpici mediante tecniche di ingegneria genetica. La produzione di tali frutti è attualmente limitata alla fase di ricerca.

Si riporta di seguito uno tra i metodi biotecnologici sviluppati per ottenere frutti partenocarpici.

Questo metodo induce la produzione di auxina nell'ovulo, in modo tale da innescare il processo di sviluppo dei frutti prima che avvenga l'impollinazione. Cruciale per ottenere tale risultato è la scelta del transgene da utilizzare, nonché la specificità, sia spaziale che temporale, della sua espressione. Il gene prescelto è *iaaM* di *Pseudomonas syringae*. La proteina codificata da questo gene è una triptofano monoossigenasi che converte l'amminoacido aromatico triptofano in indol-acetamide (IAM). Successivamente, quest'ultimo composto può essere convertito in IAA da parte di idrolasi presenti nella pianta oppure per idrolisi spontanea. Per la specificità di espressione è stato utilizzato il promotore di un particolare gene MADS-box (*DefH9: Deficiens Homologue 9*) di bocca di leone (*Antirrhinum majus*). Poiché il gene *DefH9* è espresso in maniera specifica a livello dei giovani ovuli e delle piacenti, il suo promotore sarà attivo in questi tessuti ben prima dell'antesi. Come risultato di questa attività ci sarà un aumento localizzato di auxina in grado di far partire la formazione del frutto prima che avvenga la fecondazione dell'ovulo. Utilizzando il gene chimerico *DefH9-iaaM* sono state ottenute piante transgeniche di melanzana e di pomodoro in grado di produrre frutti partenocarpici.