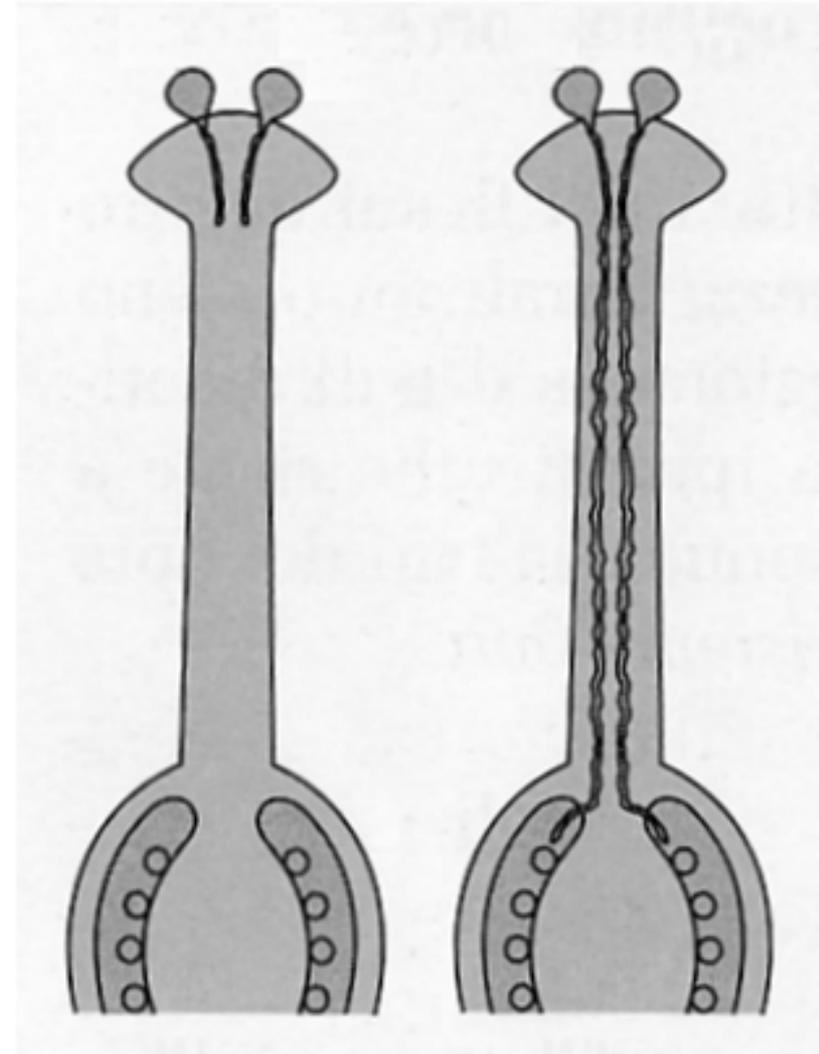
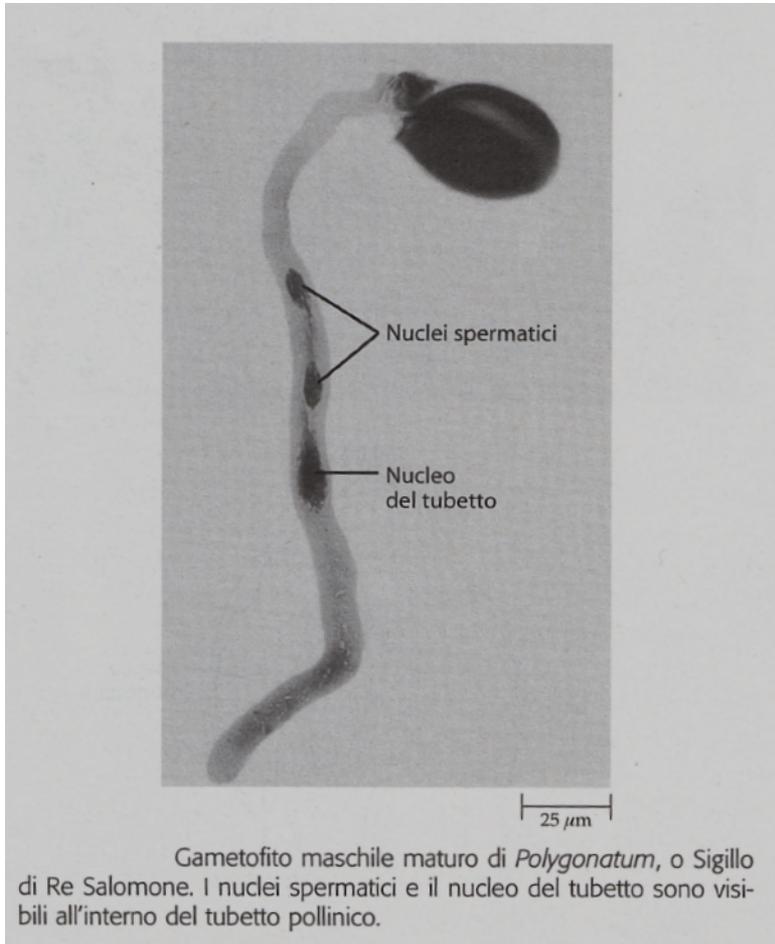
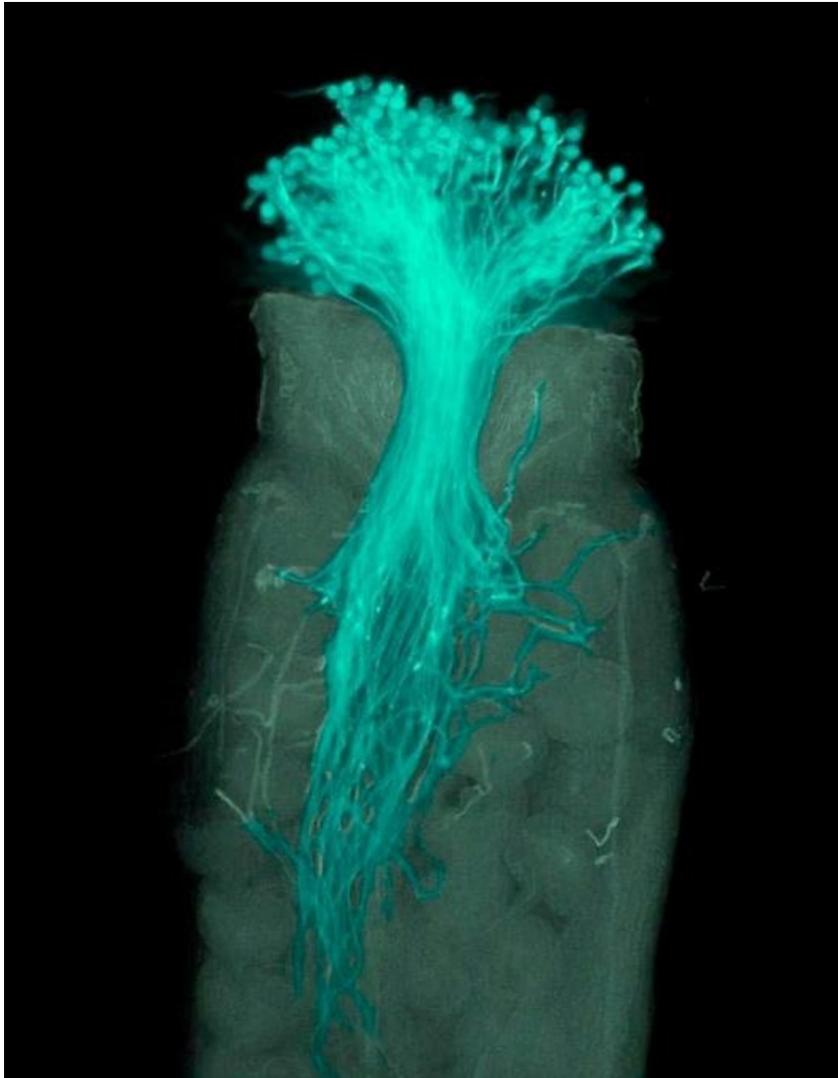


# I cicli metagenetici

D = Diploid

H = Haploid







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

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

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

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

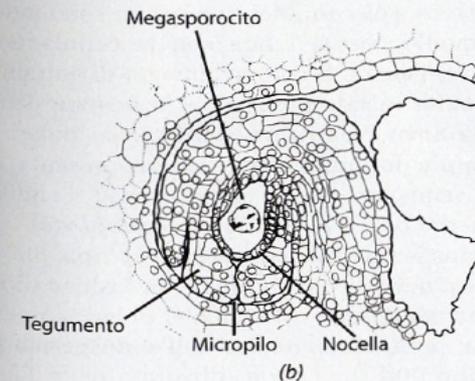
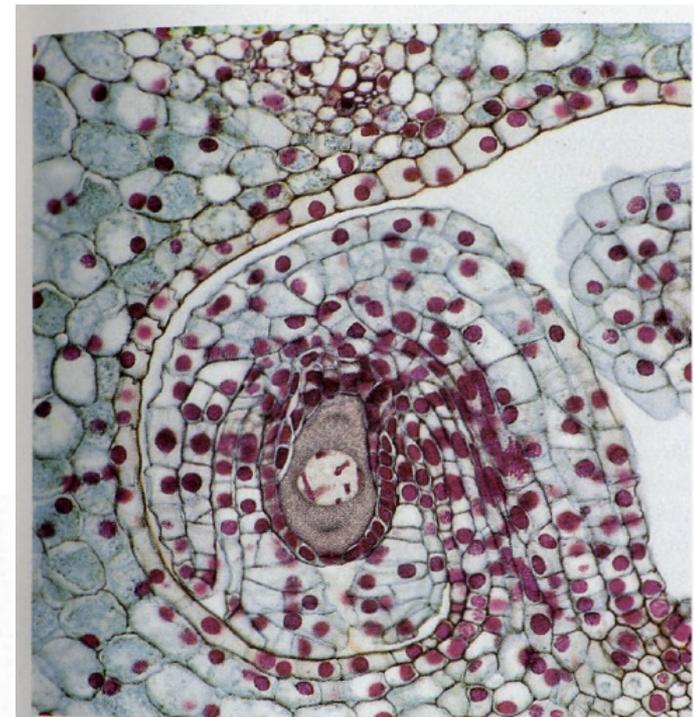
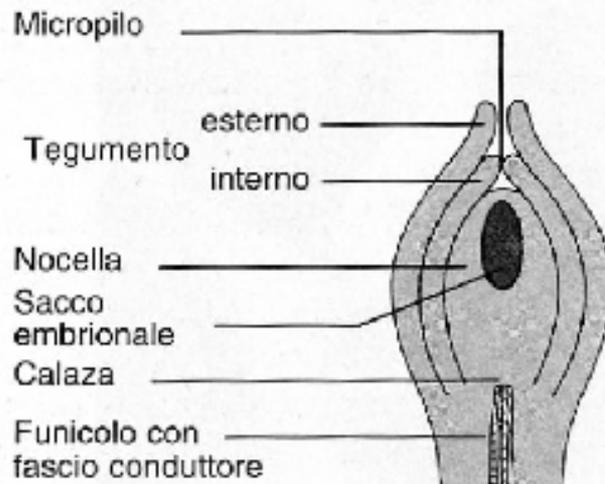


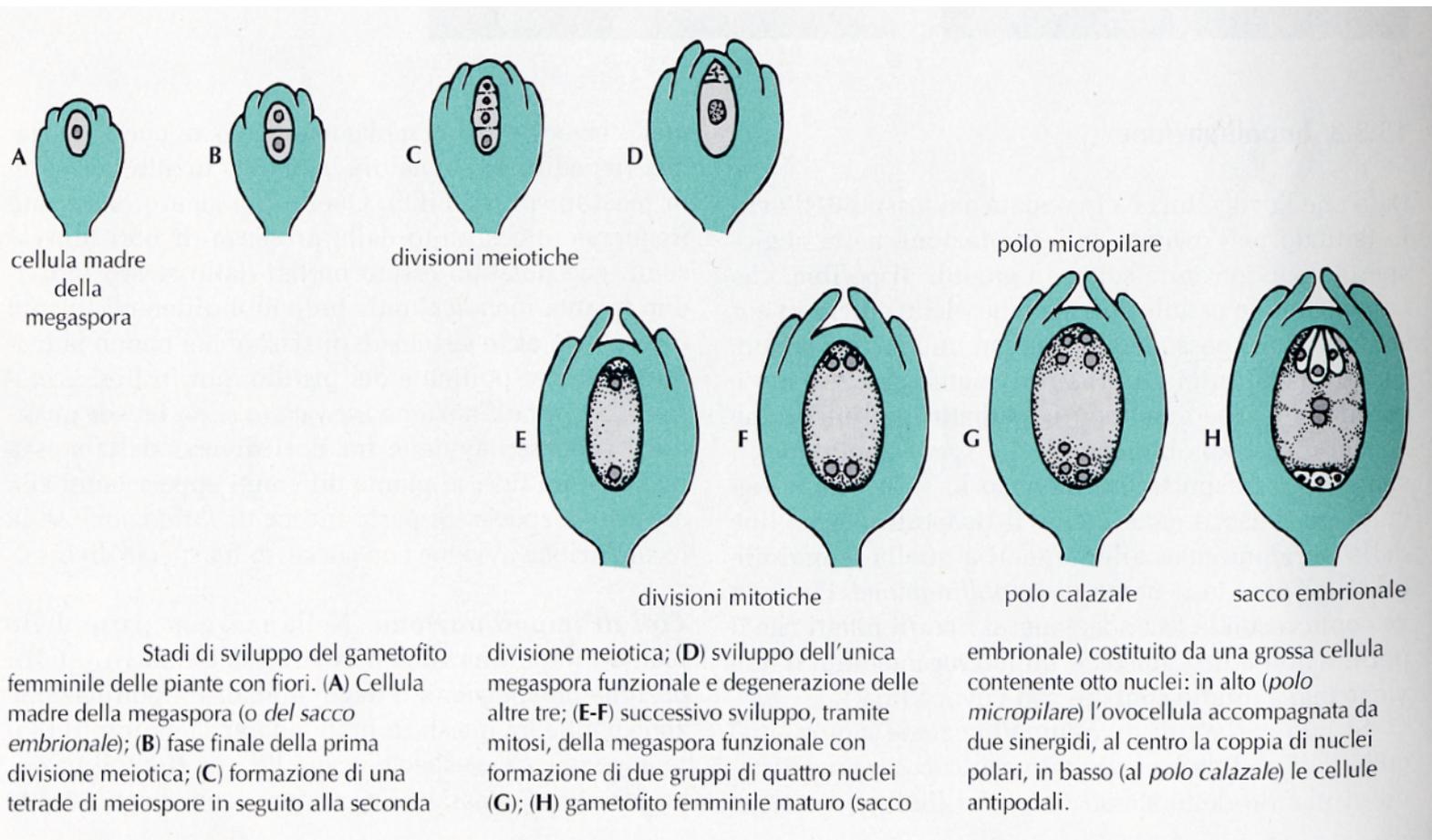
All'interno di ogni ovario possono esserci da uno a molti ovuli. Ogni ovulo, se fecondato, potrà poi diventare un seme.

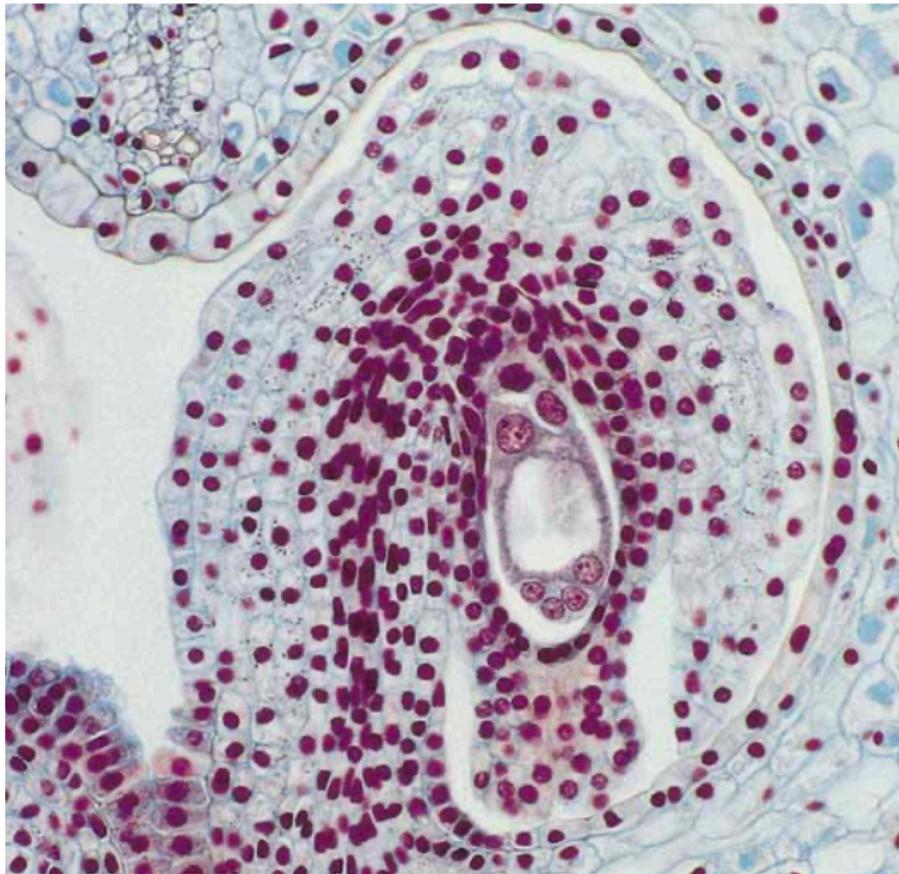




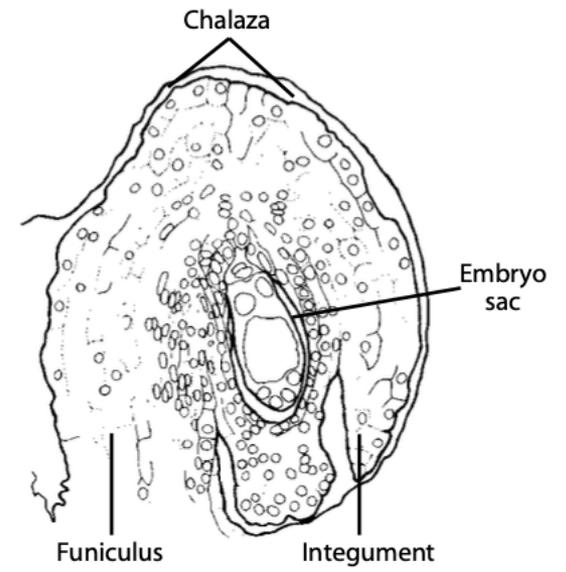
L'ovulo è una struttura complessa, che ospita al suo interno il megasporocito, che darà origine al gametofito femminile. Questo NON produce archegoni!

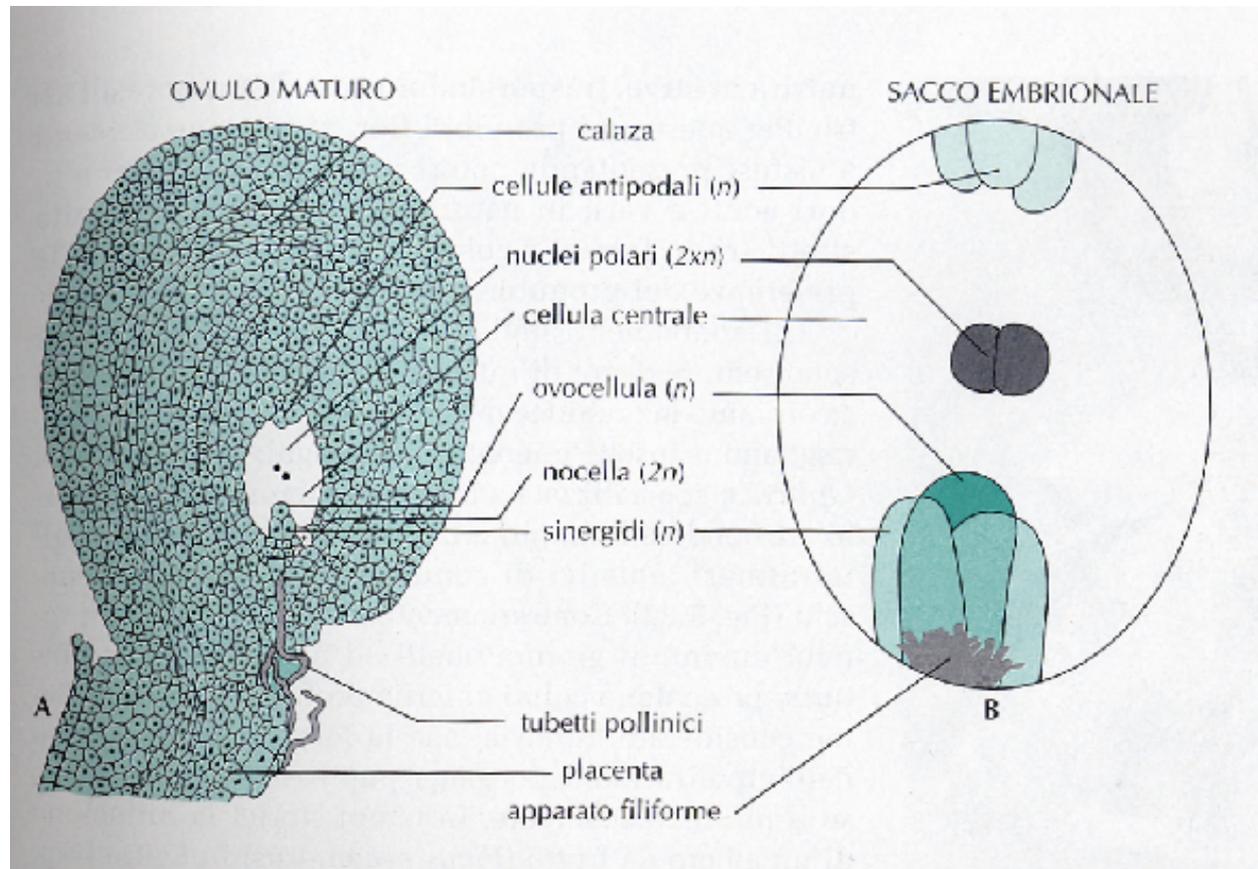






100  $\mu$ m





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





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

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

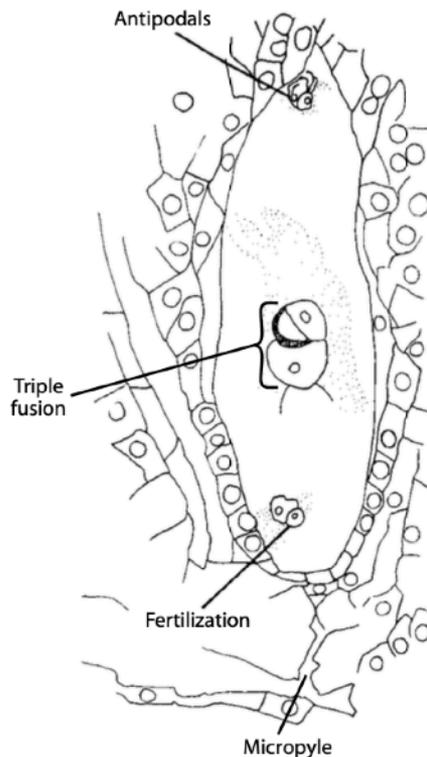
Quando il tubetto pollinico raggiunge la sacca embrionale, entra in una delle sinergidi, che degenera, e scarica il suo contenuto nella sinergide degenerata. Durante il processo degenerativo, si formano aggregazioni di actina vicino alle cellule dello sperma. Queste si estendono fino alla cellula uovo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





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

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



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





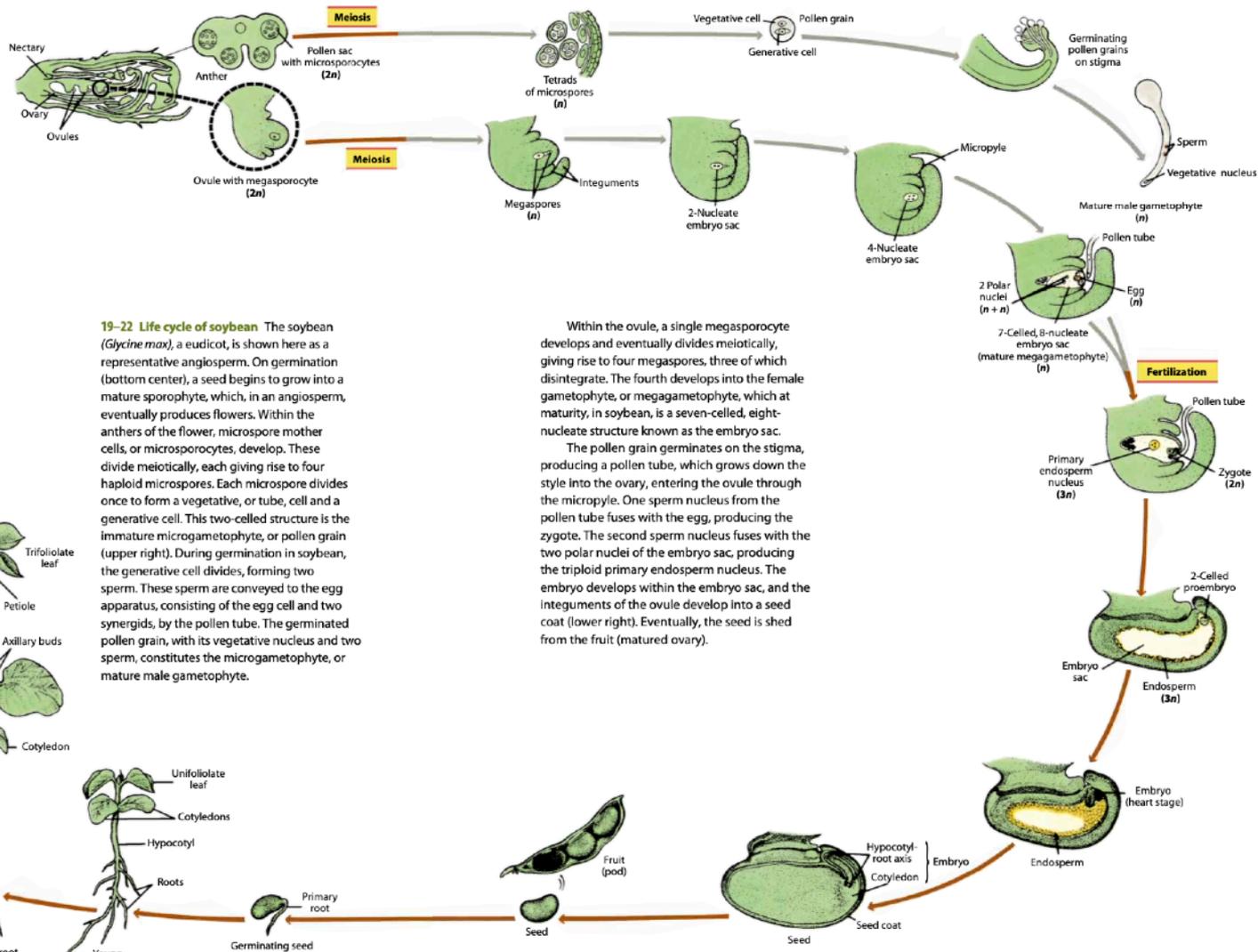
Sebbene, per definizione, si verifichi una doppia fecondazione anche in *Ephedra* e in diverse specie del phylum Gnetophyta, tale secondo evento di fecondazione non produce un endosperma, ma un embrione extra che poi abortisce.

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

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

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







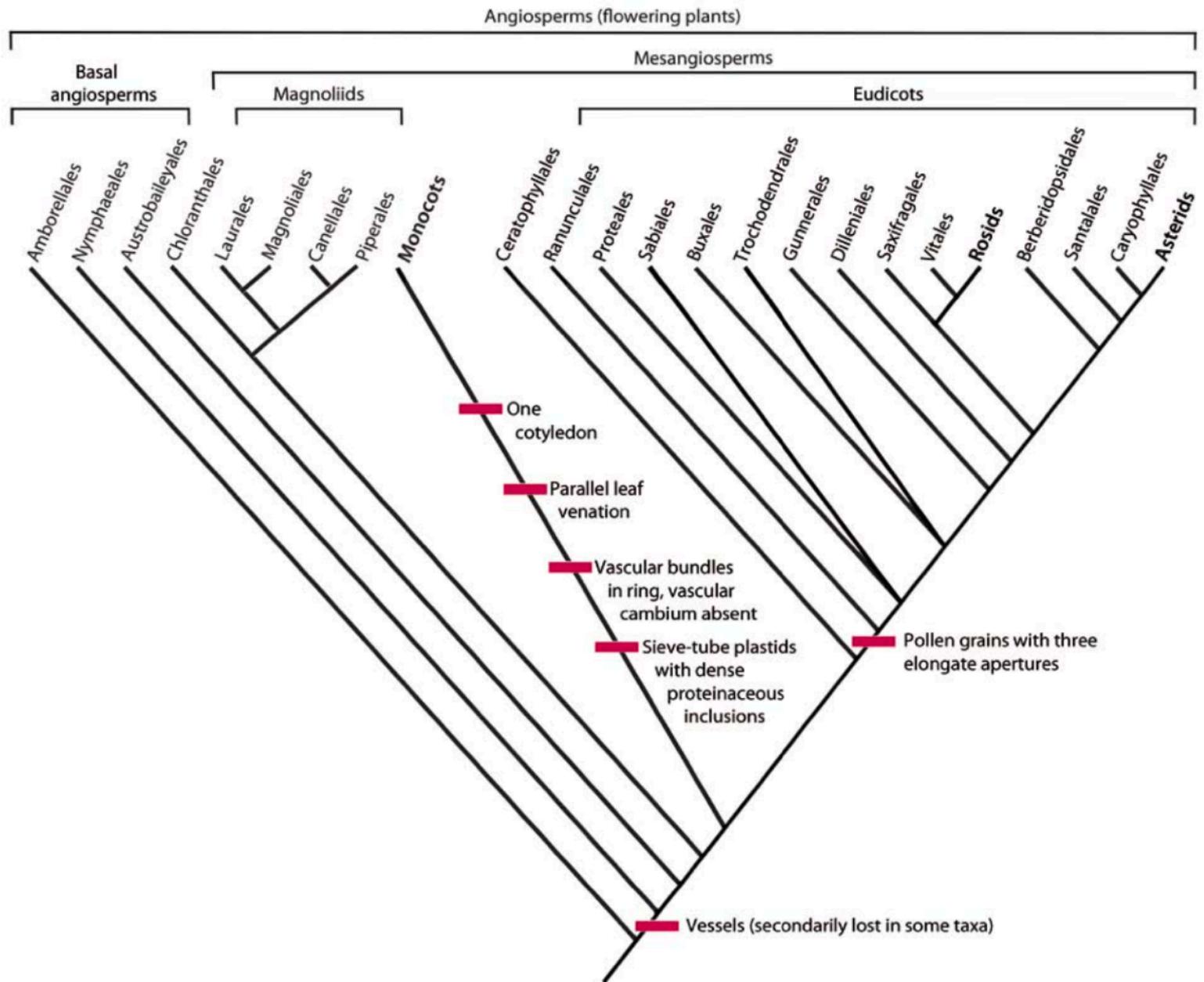
Contrariamente alla convinzione che tutte le angiosperme avessero sacche embrionali mature costituite da sette cellule e otto nuclei geneticamente identici, definite di tipo *Polygonum*, recenti studi hanno portato a conclusioni diverse.

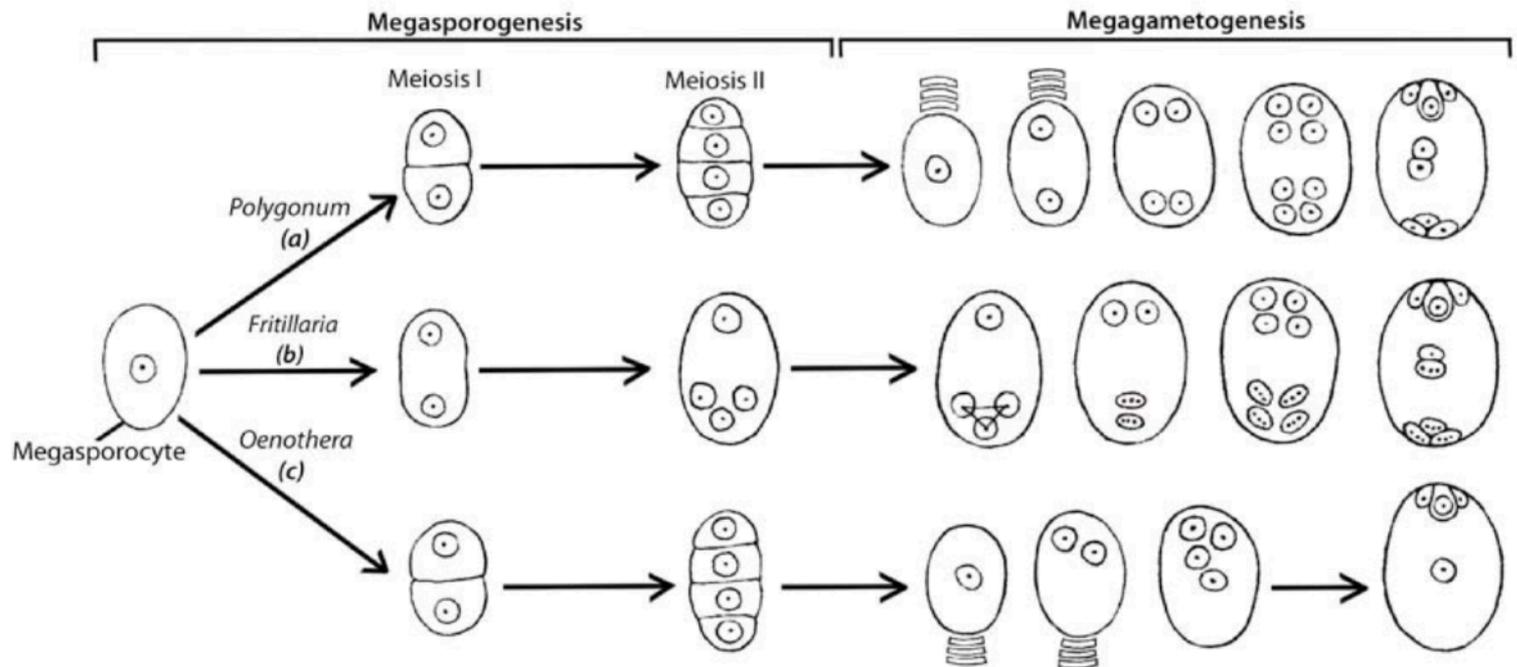
Un “gruppo basale” di tre lignaggi di angiosperme, le monotipiche Amborellaceae, le Nymphaeales e le Austrobaileyales, è stato recentemente delimitato, con *Amborella* (o *Amborella* più le Nymphaeales) come *sister group* di tutte le altre angiosperme.

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

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







### 19–20 Comparison of megasporogenesis and megagametogenesis in selected angiosperms

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





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

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

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

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

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





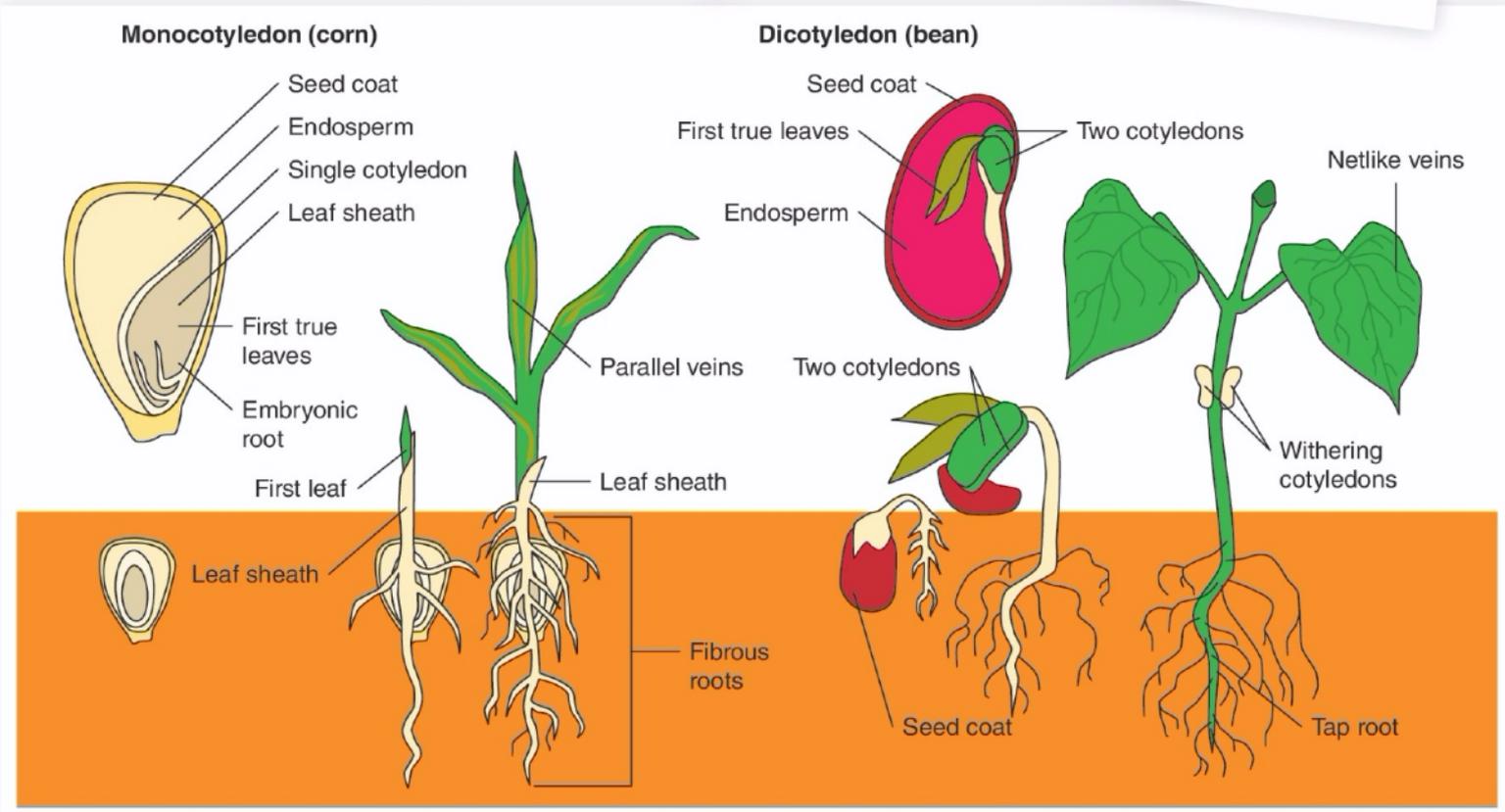
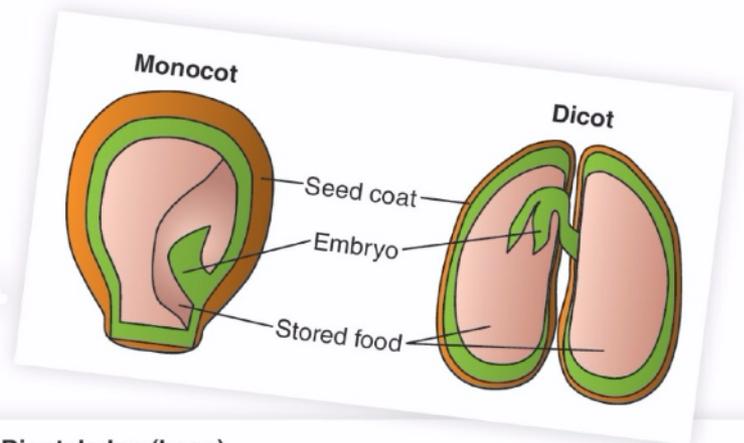
Nella doppia fecondazione, vengono avviati diversi processi che portano allo sviluppo del seme e del frutto:

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

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

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







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

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

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





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

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

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

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





# Evoluzione delle angiosperme





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

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

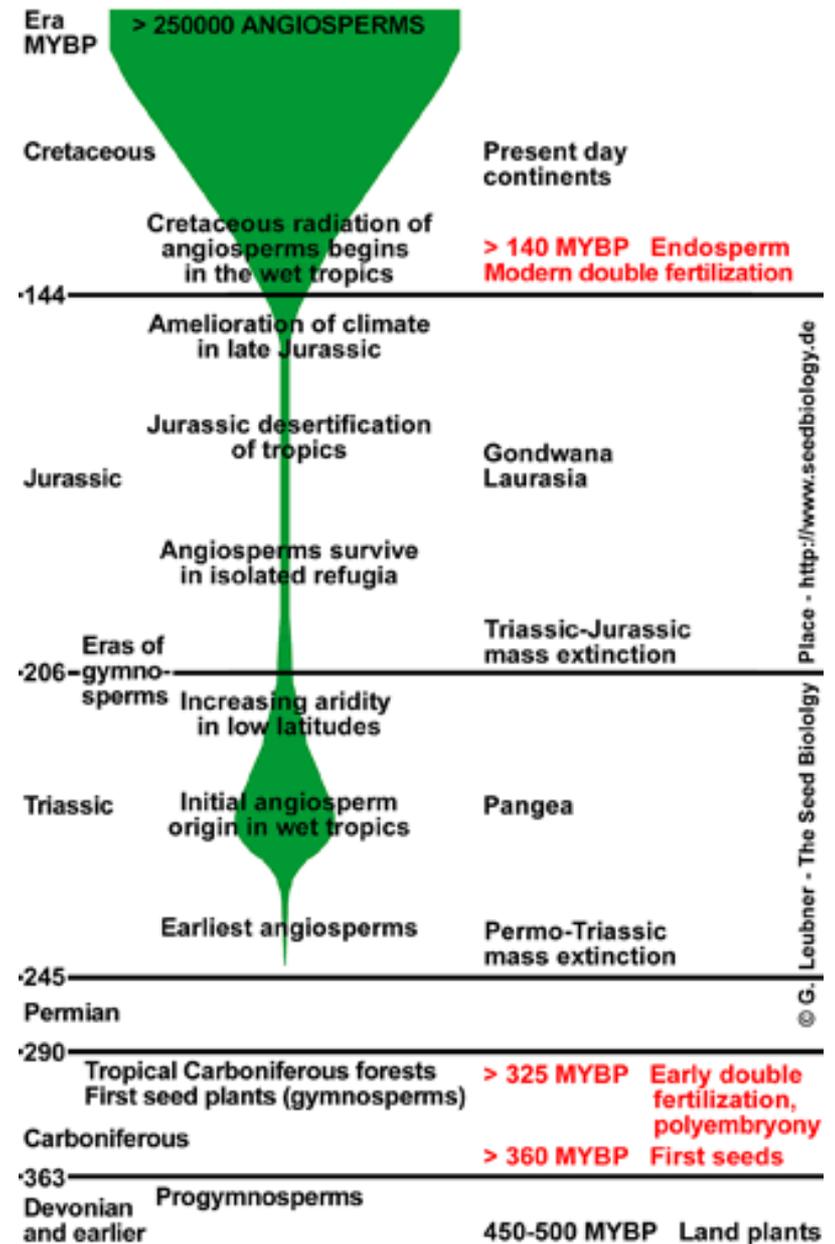
Diversi ricercatori hanno ipotizzato una relazione tra gli organi portanti i semi delle Caytoniales, un gruppo di felci a seme del Mesozoico, e le angiosperme.

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





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





Le caratteristiche uniche delle angiosperme comprendono

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

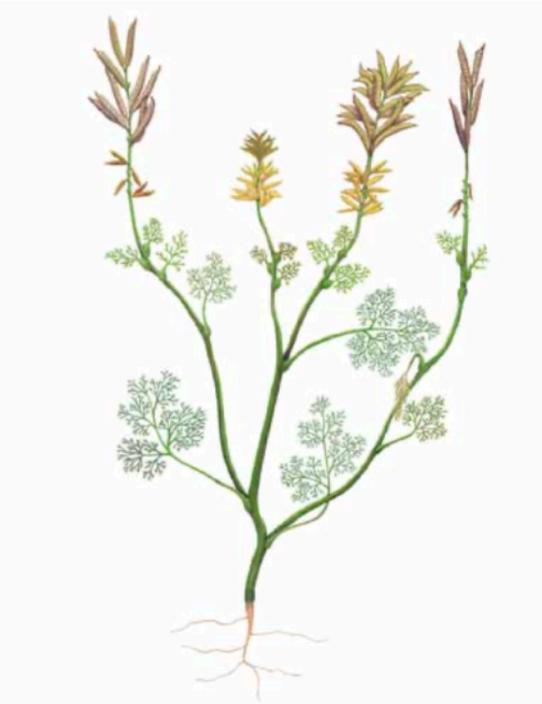
I primi inequivocabili fossili di angiosperme inequivocabili sono granuli pollinici di circa 135 milioni di anni fa.

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

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

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





(a)



(b)



(c)

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



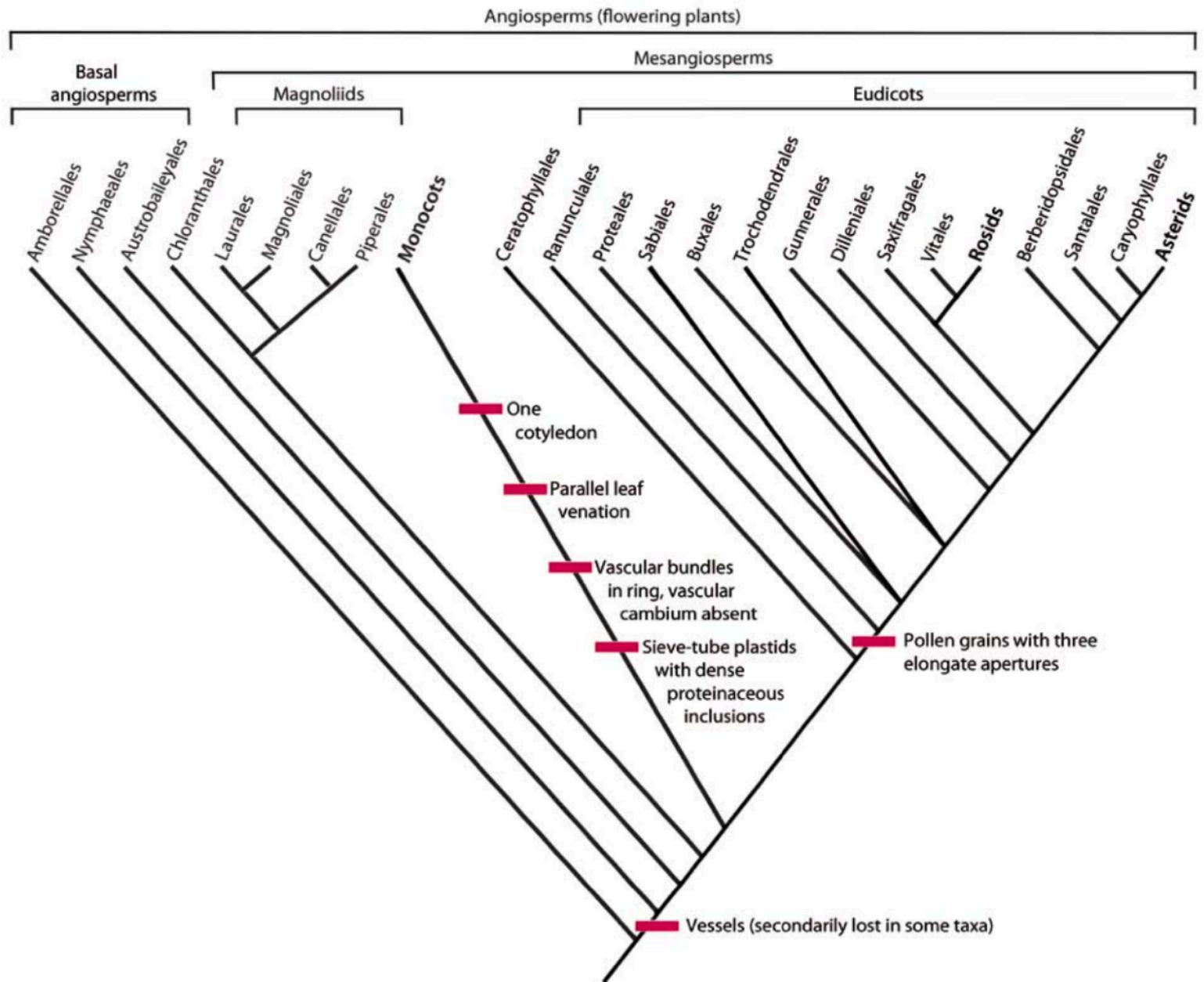


Monocotiledoni e eudicotiledoni, comprendono il 97 per cento delle angiosperme. Le monocotiledoni avevano chiaramente un antenato comune, come indicato dal loro unico cotiledone e da altre caratteristiche. Lo stesso vale per le eudicotiledoni, che hanno una caratteristica derivata, il loro polline tricolpato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

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

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







Le più antiche linee evolutive del gruppo delle angiosperme sono l'*Amborella trichopoda*, l'ordine delle Nymphaeales e quello delle Austrobaileyales.

Gli studi filogenetici molecolari indicano chiaramente che prima *Amborella*, poi le Nymphaeales, e quindi le Austrobaileyales sono *sister group* di tutte le altre angiosperme, chiamate collettivamente Mesangiospermae.

*Amborella* è una pianta arbustiva dioica della Nuova Caledonia. I fiori sono imperfetti (unisessuali). Inoltre, non vi è una distinzione tra petali e sepali. I fiori carpellati, tuttavia, contengono stami sterili, cosa che potrebbe indicare che *Amborella* si sia evoluta da antenati con fiori perfetti (bisessuali).

A differenza della stragrande maggioranza delle angiosperme, lo xilema di *Amborella* manca di trachee, e presenta tracheidi. Il sacco embrionale è un caso unico, con otto cellule e nove nuclei.





(a)



(b)



(c)



(d)

*Amborella trichopoda*: (a) habitus. *Amborella* è dioica, con fiori (b) staminali e (c) carpellari su piante diverse. I microfilli sono piuttosto indifferenziati, e i pochi carpelli si sviluppano in (d) piccoli frutti resinosi (drupe), ciascuno contenente un seme.



Le Nymphaeales sono piante erbacee e acquatiche adattate ad alta intensità luminosa. Le Austrobaileyales, al contrario, sono per lo più arbusti o piccoli alberi adattati a bassa intensità luminosa; vivono nell'umido sottobosco della foresta tropicale. Entrambe producono sacche embrionali a quattro celle e quattro nuclei, e formano un caratteristico endosperma diploide. La maggior parte delle Nymphaeales, inoltre, manca di trachee, e ha vasi simili a tracheidi. Questo è probabilmente un carattere secondario.



*Austrobaileya scandens*, unica specie nel suo genere e famiglia. I suoi fiori mostrano molte caratteristiche che potrebbero essere state quelle dei primitivi fiori bisessuali. Il verticillo florale esterna è costituita da tepali disposti a spirale. Il verticillo successivo è costituito da microfilli appiattiti, simili a quelli di Amborella. Avanzando a spirale verso il centro del fiore, gli stami diventano sterili, formando un verticillo stami e carpelli. Un singolo fiore contiene circa 15 carpelli, ciascuno con circa 8-12 ovuli.



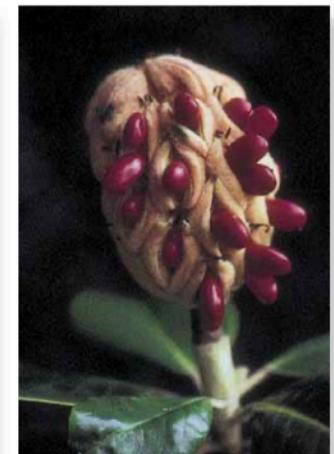
Tra le Mesangiospermae, il primo clade a differenziarsi, e a diventare basale a tutti gli altri, è quello delle magnoliidi, o che include la famiglia Magnoliaceae (ordine Magnoliales). In questo clade tutte o quasi tutte le parti del fiore hanno disposizione spiralata. Sono inclusi nel clade gli ordini Laurales, i Canellales e Piperales. Sono incluse anche altre famiglie con centri di distribuzione concentrati nell'emisfero australe. Una delle loro caratteristiche sono le foglie con cellule oleose, che producono oli eterei, usati come base per i profumi con note di noce moscata, pepe e alloro.



(a)



(b)



(c)

**20–5 Magnolia** Flowers and fruits of the southern magnolia, *Magnolia grandiflora*, a woody magnoliid. **(a)** The cone-shaped receptacle bears numerous spirally arranged carpels from which curved styles emerge. Below the styles are the cream-white stamens. The anthers have not yet shed their pollen, whereas the stigmas are receptive. Such flowers are said to be protogynous. **(b)** The floral axis of a second-day flower, showing stigmas that are no longer receptive and stamens that are shedding pollen. **(c)** Fruit, showing carpels and bright red seeds, each protruding on a slender stalk.





Le monocotiledoni sono il secondo clade che diverge dalla linea evolutiva che ha poi portato alle eudicotiledoni. Mantengono alcune delle caratteristiche delle angiosperme basali, come il polline monocolpato e i fiori trimeri.

Il terzo e ultimo clade quello delle eudicotiledoni.

Una delle prima angiosperme di cui abbiamo reperti fossili, la già citata *Archaeofructus*, era una pianta acquatica. Questo ha portato all'ipotesi che le prime angiosperme si siano evolute in ambienti fortemente disturbati come possono essere quelli acquatici, ove è necessario completare il ciclo vitale in tempi relativamente brevi. In tali ambienti, inoltre, una crescita rapida è un ulteriore importante vantaggio.

Nonostante finora si ritenesse che la disposizione spiralata dei pezzi fiorati fosse primitiva, la scoperta dei fossili come *Archaeofructus* ha messo in evidenza che al contrario questa potrebbe essere una condizione derivata, e che le angiosperme basali al contrario avessero fiori poco appariscenti, con pezzi in verticilli. E' possibile quindi che la grande diversità dei fiori di angiosperme sia tutta derivata da questi piccoli antenati.





Nelle prime angiosperme, il **perianzio**, se presente, non fu mai nettamente diviso in **calice** e **corolla**.

O i **sepali** e i **petali** erano identici, o c'era una graduale transizione nell'aspetto tra questi verticilli, come nelle magnolie e nelle ninfee.

I petali possono essere visti come foglie modificate che si sono specializzate per attirare gli impollinatori. Nella maggior parte delle angiosperme, tuttavia, i petali sono probabilmente originati derivati da stami che hanno perso i loro sporangi. La maggior parte dei petali, come gli stami, sono forniti da un solo fascio vascolare principale, mentre i sepali sono normalmente forniti dallo stesso numero di fasci vascolari principali delle foglie. Sia all'interno di sepali che di petali, i filamenti vascolari di solito poi si ramificano.

La fusione dei petali si è verificata diverse volte durante l'evoluzione delle angiosperme, risultando nella familiare corolla tubulare che è caratteristica di molte famiglie. In questi fiori, gli stami spesso si fondono con la corolla tubulare e sembrano sorgere da essa.

In alcune famiglie, anche i sepali sono fusi in un tubo.





Gli **stami** hanno visto una evoluzione da forme meno specializzate, con ruoli diversi, a forme più specializzate. Gli stami di alcune specie di magnoliidi sono larghi, colorati e spesso profumati, e svolgono un ruolo nell'attrarre pollinatori. In altre angiosperme “arcaiche”, gli stami, relativamente piccoli e spesso verdastri, possono anche essere carnosì. La maggior parte di mono e eudicotiledoni, al contrario, hanno stami con filamenti generalmente sottili e antere spesse e terminali.

In alcuni fiori gli stami sono fusi insieme, e formano strutture colonnari, oppure possono essere fusi con la corolla.

In alcune famiglie, alcuni stami sono diventati secondariamente sterili, perdendo gli sporangi e trasformandosi in strutture specializzate, come i **nettari**. I nettari sono ghiandole che secernono il **nettare**, un fluido zuccherino che attira gli impollinatori e fornisce loro nutrimento.

La maggior parte dei nettari non sono stami modificati, tuttavia, e sono nati in altri modi.

Nel corso dell'evoluzione del fiore di angiosperma, la sterilizzazione degli stami ha svolto anche in alcuni casi un ruolo importante nell'evoluzione dei petali.





Anche i **carpelli** di molte angiosperme primitive non erano strutture specializzate.

Alcune angiosperme arcaiche hanno carpelli un po' simili a foglie, senza porzioni specializzate per la cattura dei granuli pollinici, come gli **stimmi** della maggior parte delle angiosperme viventi.

I carpelli di molte magnoliidi e di altre piante con caratteristiche arcaiche sono liberi, invece di essere fusi insieme come nella maggior parte delle altre angiosperme.

In alcune angiosperme viventi, i carpelli sono chiusi in modo incompleto, sebbene l'impollinazione sia sempre indiretta (ovvero con il polline che non viene a diretto contatto con gli ovuli).

Nella stragrande maggioranza delle angiosperme viventi, i carpelli sono chiusi, e nettamente differenziati in **stimmi**, **stili** e **ovari**.





Probabilmente l'impollinazione degli insetti ha accelerato l'evoluzione delle angiosperme, sia per le possibilità di successo che forniva alle piccole popolazioni isolate, sia perché, con l'impollinazione indiretta, favorendo la competizione tra molti granelli di polline mentre crescevano attraverso il tessuto stigmatico. Inoltre, mentre le angiosperme continuavano a diversificarsi, le relazioni con gli impollinatori divennero in molti casi più strette.

Sono evidenti le seguenti quattro tendenze generali nella evoluzione del fiore:

1. Fissazione del numero dei pezzi fiorati per verticillo.
2. Asse floreale accorciato in modo che la disposizione a spirale delle parti non sia più evidente, spesso con conseguente fusione delle parti
3. L'ovario diventa infero, e il perianzio si differenzia in un calice e corolla.
4. La simmetria radiale (attinomorfa) dei primi fiori lascia il posto alla simmetria bilaterale (zigomorfa).





Tra gli esempi più interessanti di specializzazione dei fiori vi sono le famiglie della Asteraceae (eudicotiledoni) e delle Orchidaceae (monocotiledoni), le due più grandi famiglie di angiosperme per numero di specie.

Nelle Asteraceae, i fiori sono relativamente piccoli e strettamente raggruppati a formare un capolino. Ognuno dei piccoli fiori ha un ovario uniloculare infero, composto da due carpelli fusi, contenente un singolo ovulo.

Gli stami sono ridotti a cinque, e di solito sono fusi l'uno con l'altro e con la corolla. I petali, anch'essi cinque, sono fusi l'uno con l'altro e con l'ovario, mentre i sepali sono assenti, o ridotti a una serie di setole o squame (pappo), che aiuta nella dispersione anemofila del frutto. In altri casi, come in *Bidens*, il pappo può essere pungente, e servire ad attaccare il frutto ad un animale di passaggio.

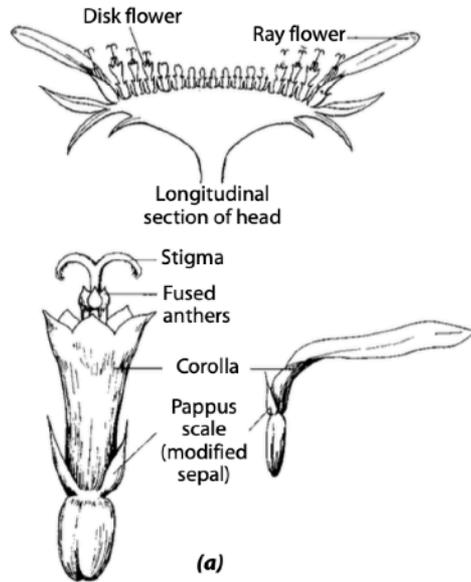
In molti membri della famiglia delle Asteraceae, ogni capolino comprende due tipi di fiori:

- (1) fiori **tubulosi**, la porzione centrale dell'aggregato, e
- (2) fiori **ligulati**, disposti alla periferia.

I fiori ligulati sono a volte sono completamente sterili. In alcuni membri delle Asteraceae assomigliano a tanti petali.

Solitamente i fiori di un capolino singoli fiori che si aprono in serie in uno schema a spirale che si muove verso l'interno.



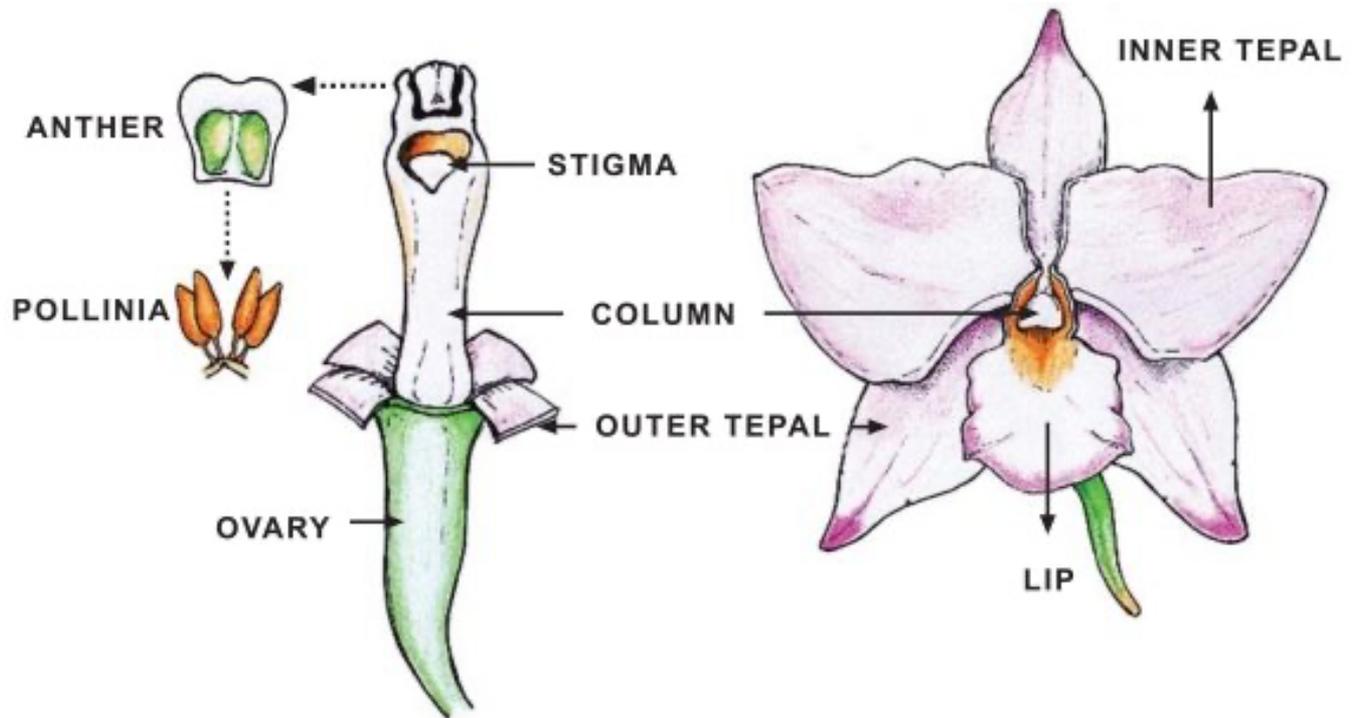


a) capolino di una Asteracea. (b) un cardo, *Cirsium pastoris*. Le specie di questo gruppo hanno solo fiori tubulosi (c) *Agoseris*, parente del dente di leone. In questo gruppo ci sono solo fiori ligulati. (d) girasole, *Helianthus annuus*, ha sia fiori ligulati che tubulosi.





Un'altra linea evolutiva florale di successo è quella delle Orchidaceae. Probabilmente esistono almeno 24.000 specie di orchidee, il che rende questa la famiglia più grande tra le angiosperme. Le singole specie di orchidee raramente sono molto abbondanti. I tre carpelli sono fusi e l'ovario è infero. Ogni ovario contiene molte migliaia di minutissimi ovuli, e ogni evento di impollinazione può produrre di un numero enorme di semi. Di solito, è presente solo uno stame, e si combina con lo stilo e lo stigma in un'unica struttura complessa: la **colonna**.





L'intero contenuto di un'antera viene disperso come un'unità, il **pollinio**. Questo è ovviamente conseguenza dell'elevato numero di ovuli da fecondare in un ovario.

I tre petali di orchidee vengono modificati in modo che i due laterali formino delle ali e il terzo formi un labbro, che è spesso molto grande e vistoso. I tre sepali sono spesso colorati e sembrano molto simili a petali. Il fiore è sempre zigomorfo.

Tra le orchidee vi sono alcune specie con fiori delle dimensioni di una spilla e altre con fiori di oltre 20 centimetri di diametro.

Diversi generi mancano di clorofilla e sono simbiotici con i funghi nelle loro radici. Due specie australiane crescono completamente sottoterra, i loro fiori appaiono in fessure nel terreno, dove vengono impollinati dalle mosche.

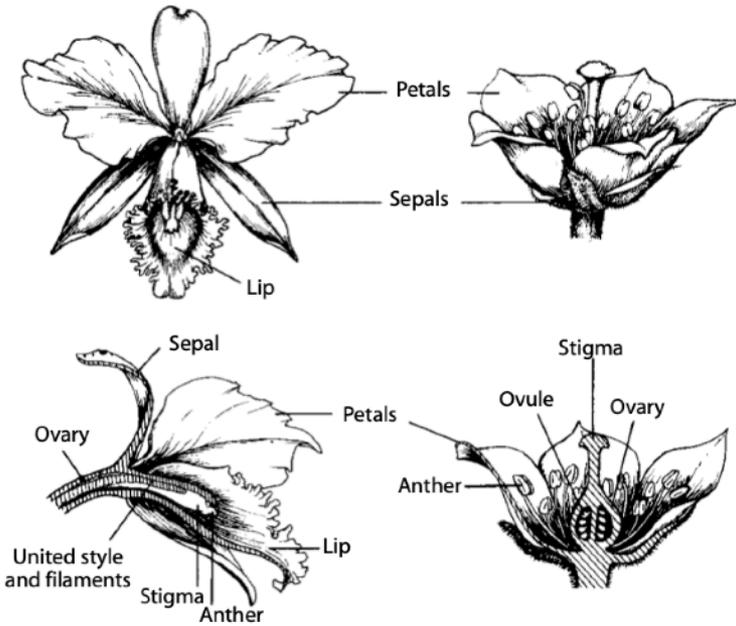
Nella produzione commerciale di orchidee, le piante vengono clonate creando divisioni di tessuto meristemico e migliaia di piante identiche possono essere prodotte in modo rapido ed efficiente. Ci sono oltre 60.000 ibridi di orchidee registrati, molti dei quali coinvolgono due o più generi.

I baccelli delle orchidee del genere *Vanilla* sono la fonte naturale del popolare aroma con lo stesso nome.





(a)



(b)

**20–11 Orchids (family Orchidaceae)** (a) An orchid of the genus *Cattleya*. Orchids have extremely specialized flowers. (b) A comparison of the parts of an orchid flower, shown on the left, with those of a radially symmetrical flower, shown on the right. The orchid “lip” is a modified petal that serves as a landing platform for insects.

