

# I cicli metagenetici

D = Diploid

H = Haploid



(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.



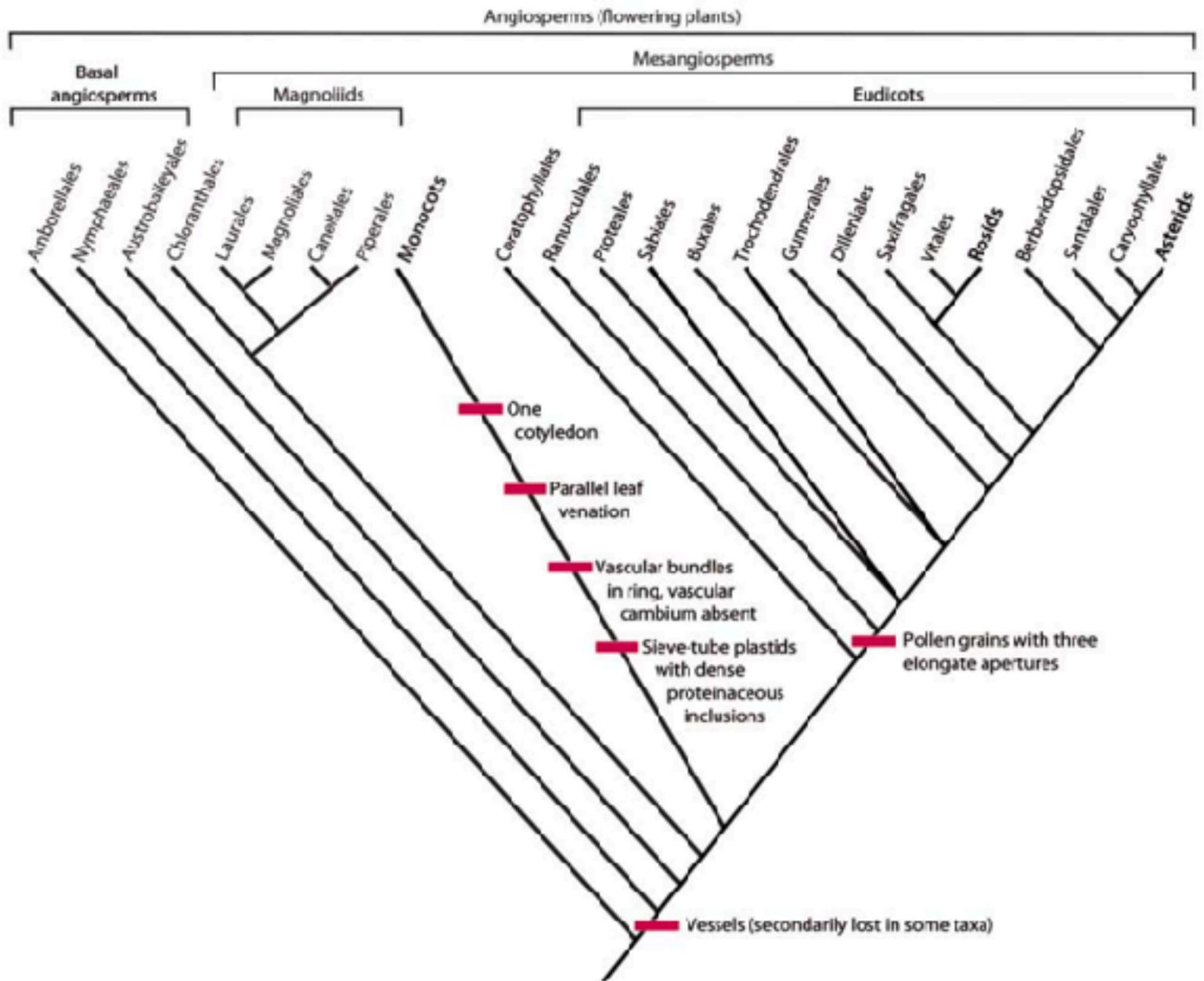


Monocotiledoni e eudicotiledoni, comprendono il 97 per cento delle angiosperme. Le monocotiledoni avevano chiaramente un antenato comune, come indicato dal loro unico cotiledone e da altre caratteristiche. Lo stesso vale per le eudicotiledoni, che hanno una caratteristica derivata, il loro polline tricolpato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







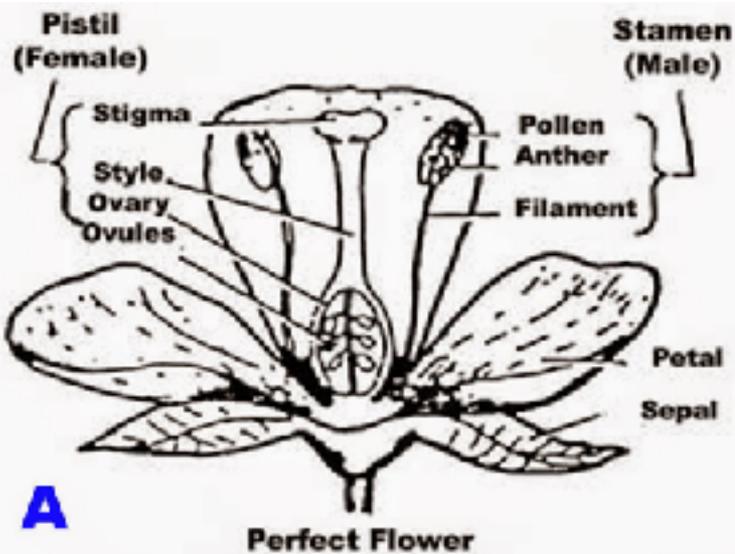
Le più antiche linee evolutive del gruppo delle angiosperme sono l'*Amborella trichopoda*, l'ordine delle Nymphaeales e quello delle Austrobaileyales.

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.

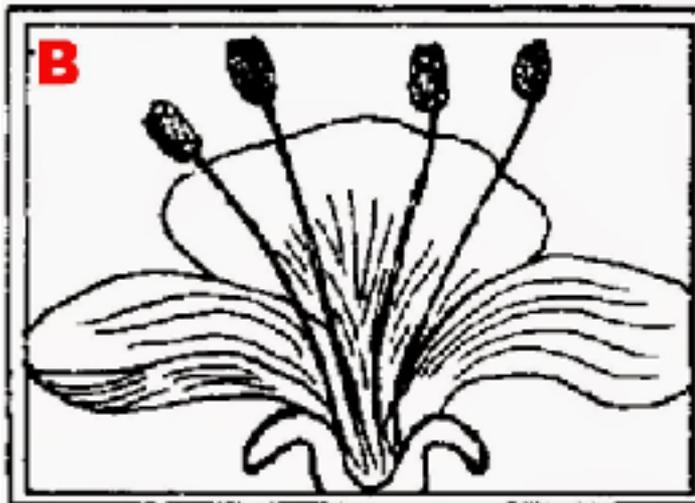




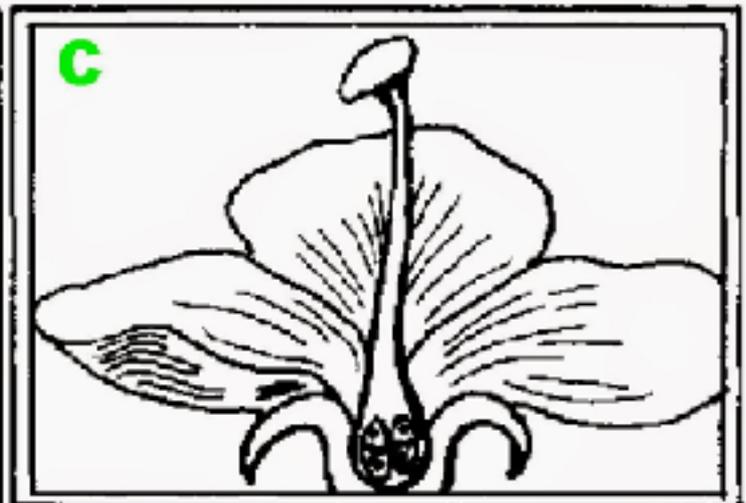
**Monoecious perfect = A**

**Monoecious imperfect = BC**

**Dioecious = one plant B  
one plant C**



**Staminate Flower**



**Pistillate Flower**





(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 alte intensità luminose. Le Austrobaileyales, al contrario, sono per lo più arbusti o piccoli alberi adattati a basse intensità luminose che vivono nell'umido sottobosco delle foreste tropicali. 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.



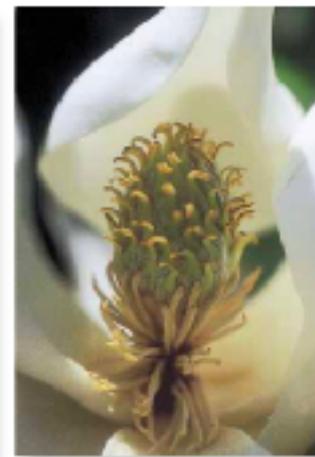
*Austrobaileya scandens*, unica specie nel suo genere e famiglia. I suoi fiori mostrano molte caratteristiche che potrebbero essere state quelle dei primitivi fiori bisessuali. Il verticillo florale esterno è costituita da tepali disposti a spirale. Il verticillo successivo è costituito da microfili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



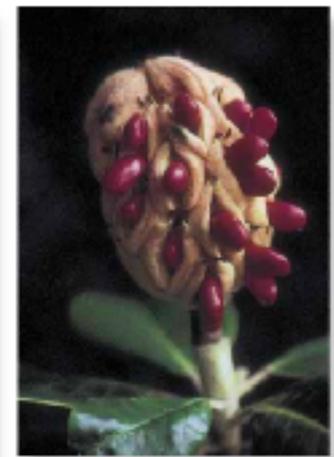
Tra le Mesangiospermae, il primo clade a differenziarsi, e a diventare basale a tutti gli altri, è quello delle magnoliidi, o che include la famiglia Magnoliaceae (ordine Magnoliales). In questo clade tutte o quasi tutte le parti del fiore hanno disposizione spiralata. Sono inclusi nel clade gli ordini 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.



Magnoliales; *Magnolia grandiflora* L.,  
Pianta monoica con fiori perfetti protogini





**Protandria:** le parti maschili del fiore maturano prima di quelle femminili

**Protoginia:** le parti femminili del fiore maturano prima di quelle maschili

Questi adattamenti sono presenti nelle piante con fiori perfetti per evitare l'autoimpollinazione.





Laurales; *Laurus nobilis* L., Alloro  
Pianta dioica



Fiore femminile

Fiore maschile



L'unisessualità deriva dall'aborto delle parti di sesso diverso nei fiori inizialmente perfetti.





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 è 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.





### REGULAR POLYPETALOUS COROLLAS



rose family



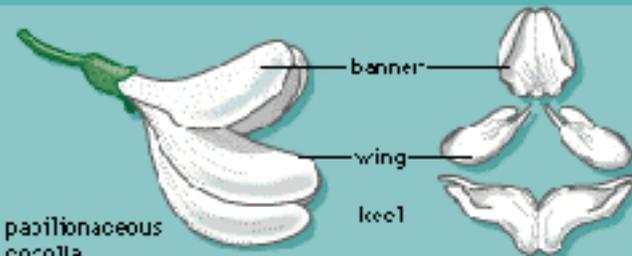
caryophyllaceous corolla



cruciform corolla

These corollas include those of the rose family (Rosaceae), with five petals (except in horticultural varieties); the caryophyllaceous corolla, as in the pinks (*Dianthus*), in which there are five clawed petals; and the cruciform corolla, having four petals in the form of a cross, as in the wallflower (*Cheiranthus*).

### IRREGULAR POLYPETALOUS COROLLAS



papilionaceous corolla

A marked example of this corolla type is the papilionaceous form, as in some members of the legume family (Fabaceae), where one petal is upstanding (the banner), two are lateral (wings), and two are ventral and united (the keel).

### REGULAR SYMPETALOUS COROLLAS



campanulate



rotate



tubular



salver-shaped



funnel-shaped



urceolate

These corollas may exhibit various degrees of fusion: campanulate, or bell-shaped (e.g., bellflower, *Campanula*); salver-shaped, the corolla tube being long and the shorter limb at right angles to it (e.g., primrose, *Primula*); rotate, essentially salver-shaped, but with a short corolla tube (e.g., potato, *Solanum tuberosum*); tubular (e.g., comfrey, *Symphytum*); funnel-shaped (e.g., four-o'clock, *Mirabilis*; morning glory, *Ipomoea*); and urceolate, or urn-shaped (e.g., heath, *Erica*). These forms may become irregular as a result of some parts developing more than others.

©1996 Encyclopaedia Britannica, Inc.

### IRREGULAR SYMPETALOUS COROLLAS



ligulate

bilabiate

There are at least two forms of irregular sympetalous corollas, ligulate and bilabiate; the former is a tubular corolla with a flattened strap-shaped extension (e.g., ray flowers of the dandelion, *Taraxacum*), and the latter has two limbs, the upper usually of two united petals, and the lower of three, separated by a gap (as in the mint family, *Lamiaceae*).



Rosaceae: *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.  
Fiori a petali separati (**dialipetali**)



Asteraceae: *Bellis perennis* L. (margherita)

Fiori a petali fusi (**simpetali**) ligulati (al margine del capolino) e tubulosi (al centro del capolino)





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 delle angiosperme, 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.

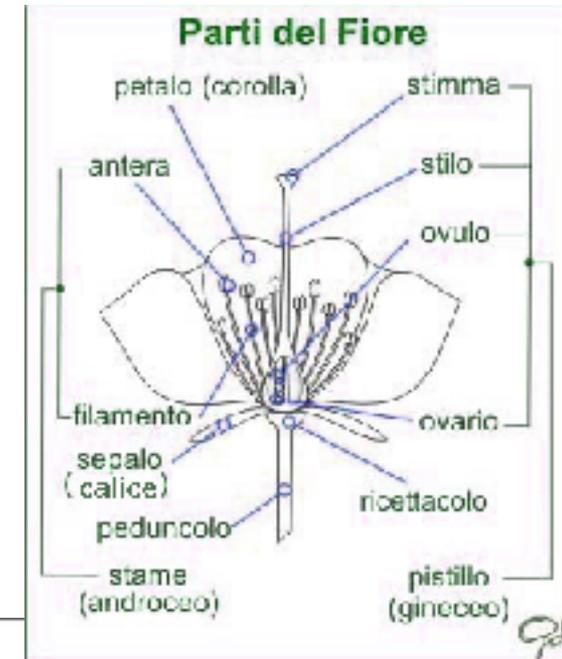
In alcune angiosperme viventi, i carpelli sono chiusi in modo incompleto, sebbene l'impollinazione sia sempre indiretta (ovvero con il polline che non viene a diretto contatto con gli ovuli).

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





La posizione dell'ovario nel fiore è un carattere importante per l'identificazione delle angiosperme



### Tipi di ovario



Ovario infero  
(*Rosa canina*)



Ovario supero  
(*ranuncolo*)



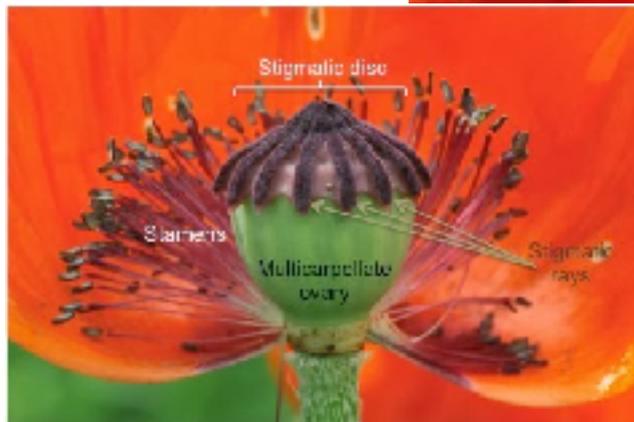
Ovario semi-infero  
(*alchemilla*)



Ranunculaceae: *Helleborus niger* L. subsp. *niger*  
ovari monocarpellari



Papaveraceae: *Papaver rhoeas* L. subsp. *rhoeas*  
ovario pluricarpellare





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 l'impollinazione indiretta favorisce la competizione tra molti granelli di polline mentre crescono 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 fiorali 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.

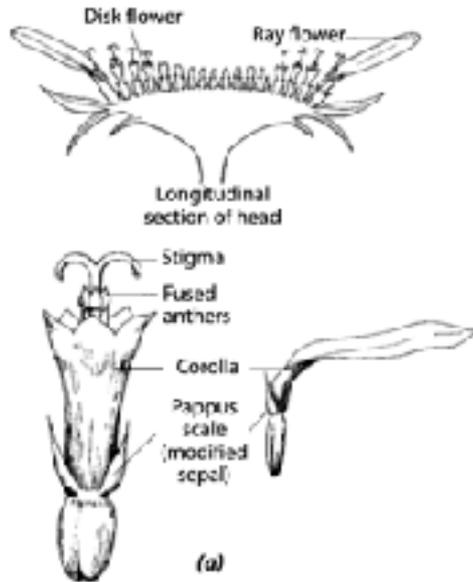
In molti membri della famiglia delle Asteraceae, ogni capolino comprende due tipi di fiori:

- (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.



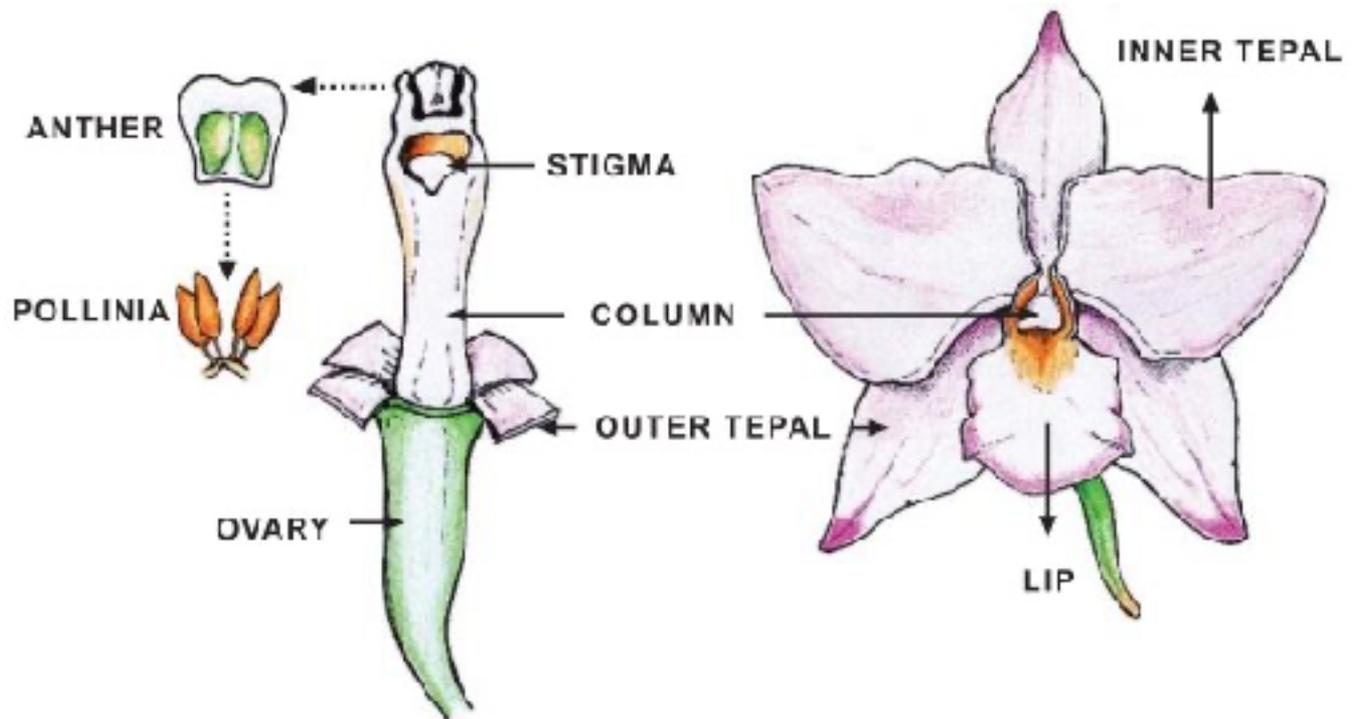


a) capolino di una Asteracea. (b) un cardo, *Cirsium pastoris*. Le specie di questo gruppo hanno solo fiori tubulosi (c) *Agoseris*, parente del dente di leone. In questo gruppo ci sono solo fiori ligulati. d) girasole, *Helianthus annuus*, ha sia fiori ligulati che tubulosi.





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.

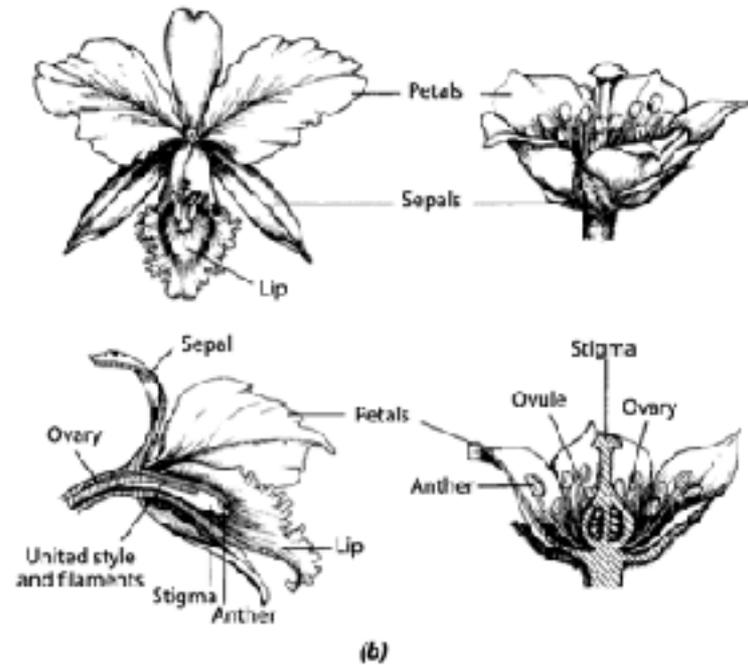
Nella produzione commerciale di orchidee, le piante vengono clonate creando divisioni di tessuto meristemico e migliaia di piante identiche possono essere prodotte in modo rapido ed efficiente. Ci sono oltre 60.000 ibridi di orchidee registrati, molti dei quali coinvolgono due o più generi.

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





(a)

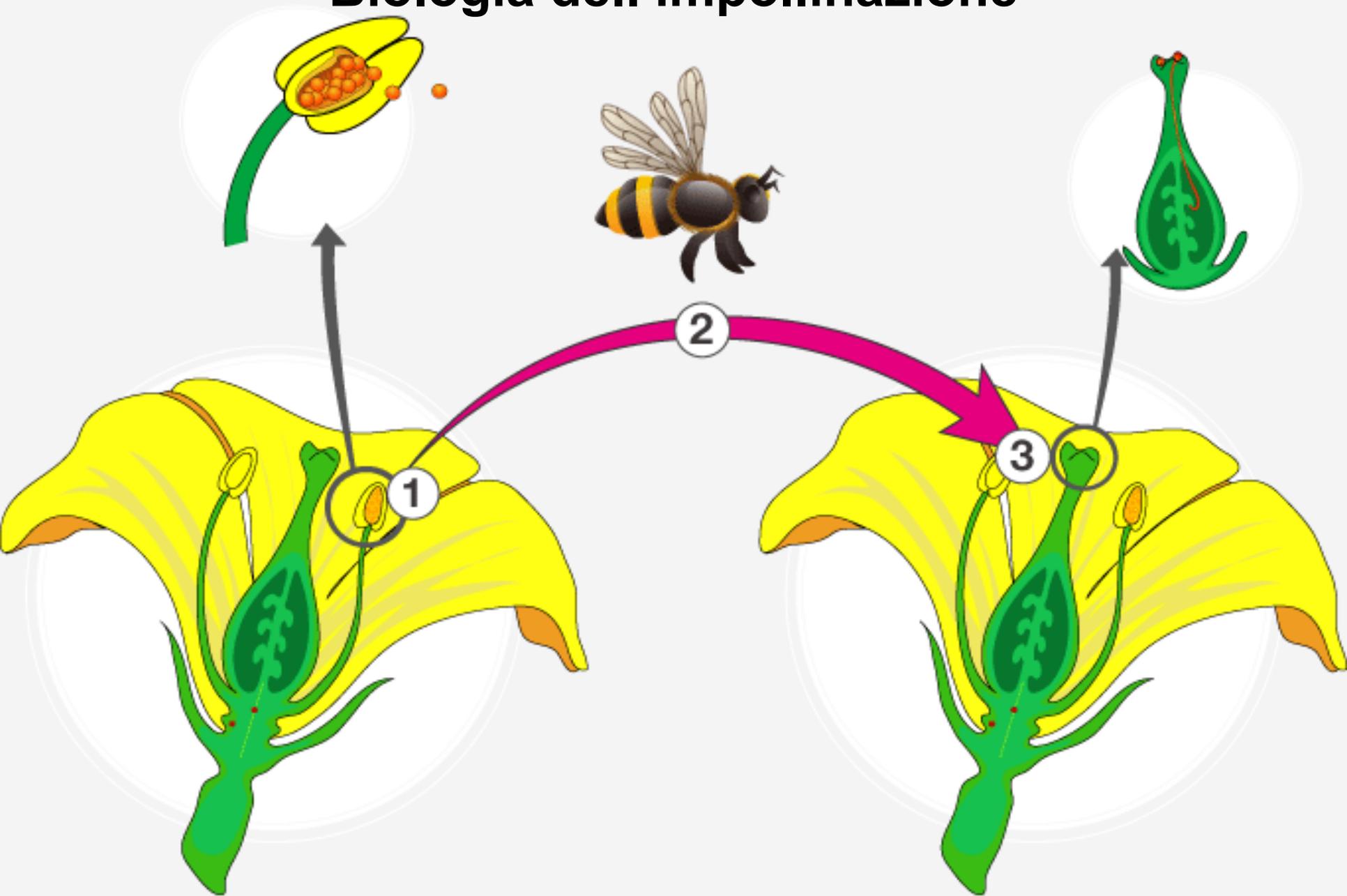


(b)

**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.



# Biologia dell'impollinazione





Siccome le piante non si possono muovere per trovare un partner per l'accoppiamento, il ruolo di dispersione dei gameti viene affidato a vettori abiotici, come il vento o l'acqua, e biotici, ovvero animali.

I fiori sono gli organi che le piante usano per attrarre gli impollinatori, e sono adattati al diverso tipo di organismo che riveste tale ruolo.

Al contrario, quando l'impollinazione è anemofila, come nelle Poaceae (condizione probabilmente derivata da progenitori entomofili), il fiore perde molte delle caratteristiche necessarie a attrarre insetti o altri pollinatori, come forma, profumo e colori.

I fiori sono coevoluti in particolare con gli insetti. Le prime piante a seme erano anemofile, e producevano enormi quantità di pollini, con relativo dispendio energetico. Così come accade nelle cicadee e gnetofite, i primi insetti cominciarono a nutrirsi di polline e di altre parti dei fiori, come gli essudati micropilari, ricchi di nutrienti. Ritornando spesso sui fiori di una stessa specie, cominciarono anche a divenire veicoli per il polline.

Tuttavia, l'accesso degli insetti agli ovuli nudi poteva comportare la perdita degli stessi. Da qui probabilmente il vantaggio di ovuli racchiusi in un ovario, che diventa anche infero, e quindi più protetto.





Anche la comparsa di fiori bisessuali ha un vantaggio, ovvero quello di rendere ogni visita di un insetto più efficace.

Inoltre, se una pianta è impollinata sempre dallo stesso organismo, il fiore tende a andare incontro a evoluzioni che lo rendano più adatto allo scopo. Le orchidee in questo sono esemplari, con la forma del labbro che mima spesso la femmina della specie di insetto che visita la pianta.



Fiore di *Ophrys apifera* Huds.





(a)



(b)

**20–12 Beetle- and fly-pollinated flowers** (a) A pollen-eating beetle (*Asclera ruficornis*) at the open, bowl-shaped flower of round-leaved hepatica, *Anemone americana*. The species of the family (Oedemeridae) to which this beetle belongs feed only on pollen as adults. (b) The foul-scented and often dark-colored flowers of many species of milkweeds (Apocynaceae), such as those of this African succulent plant, *Stapelia schinzii*, are pollinated by carrion flies.



## Impollinazione anemofila

E' la più antica, e viene sfruttata dalle gimnosperme (con alcune eccezioni), e da molte angiosperme. In quest'ultimo caso, spesso si tratta di un carattere derivato («secondario»).

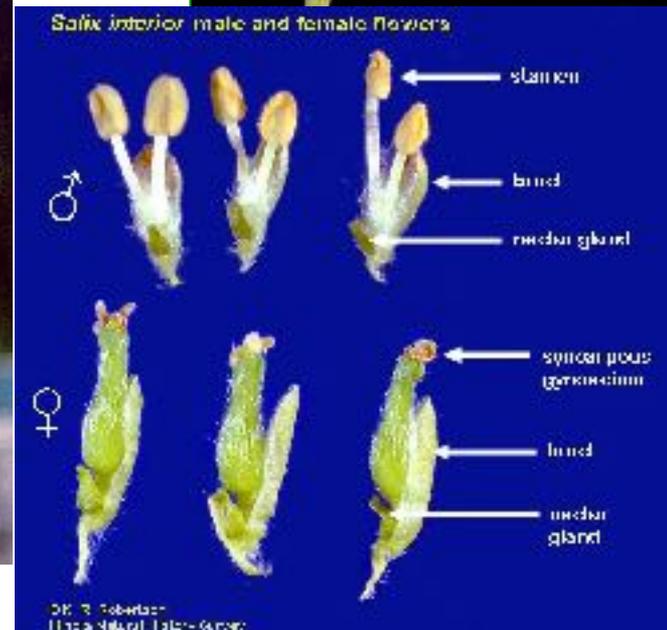
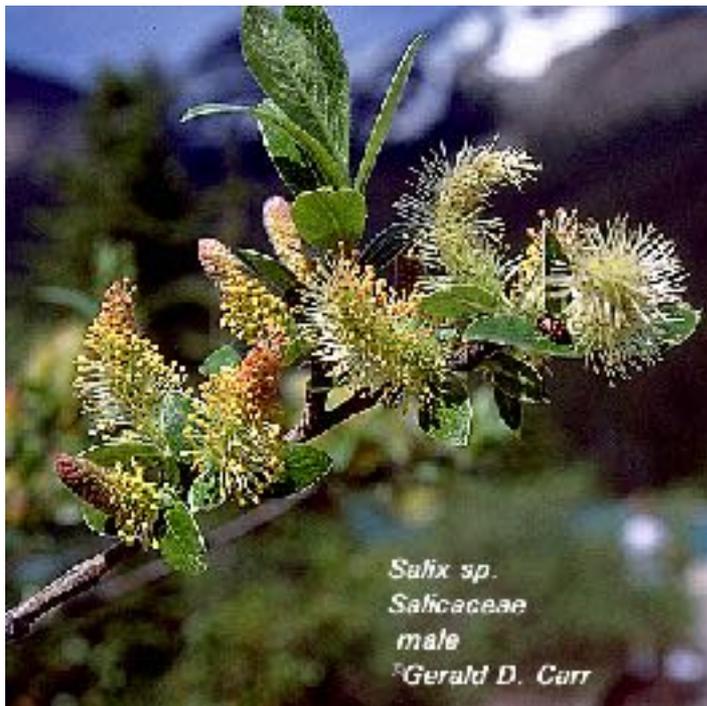
Delle **300** famiglie circa di angiosperme, solo **30** sono esclusivamente anemofile, mostrando degli adattamenti del fiore e/o della biologia riproduttiva.

Questi riguardano:

- 1) riduzione delle parti fiorali, con aumento delle dimensioni dello stigma e degli stami, e formazione di fiori (o infiorescenze) unisessuati.
- 2) modificazione dell'esina del polline.



3) modificazione della tempistica della fioritura. Ad esempio gli alberi decidui entrano in fioritura prima di emettere le foglie, che intercetterebbero i granuli di polline, ostacolando l'impollinazione.





*Poa annua* L.





*Carex pseudocyperus* L.



## Impollinazione abiotica *versus* impollinazione biotica

*Confronto tra alcune caratteristiche delle specie a impollinazione entomofila e anemofila (da Paoletti, 1981).*

	Entomofila	Anemofila
<i>Tipo di pianta</i>	erbacea più raramente arborea	arborea o erbacea, spesso sociale (es. Graminaceae)
<i>Ambiente</i>	tropicale e temperato freddo ma limitatamente all'estate	di solito freddo o temperato
<i>Infiorescenze</i>	di tutti i tipi	spesso pendule in amenti e monoiche
<i>Fiori</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– vistosi e colorati</li> <li>– spesso solitari</li> <li>– con stami all'interno della corolla</li> <li>– con stigma piccolo e talvolta nascosto</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– monoici, insignificanti</li> <li>– spesso riuniti in infiorescenze</li> <li>– con stami talvolta sporgenti (es. Graminaceae)</li> <li>– con stigma grande ed esposto</li> </ul>
<i>Polline</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– sculturate</li> <li>– con molta trifida</li> <li>– granuli spesso uniti in tetradi e poliadi; presenza di trifida o di viscina</li> <li>– polline longevo perché deve aspettare i pronubi</li> <li>– granuli di polline grandi (50-30 <math>\mu</math>, raramente 10 <math>\mu</math>)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– con poche sculture</li> <li>– con poca trifida</li> <li>– granuli isolati</li> <li>– polline poco longevo data la vicinanza di individui della stessa specie</li> <li>– granuli di piccole dimensioni (20-30 <math>\mu</math>, raramente 60 <math>\mu</math>)</li> </ul>





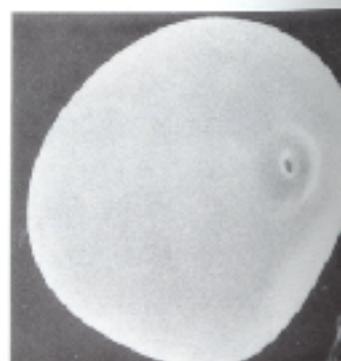
(a)



(b)



(c)



Al contrario della maggioranza delle angiosperme, le graminacee hanno fiori impollinati dal vento. Il mais (*Zea mays*) ha (a) infiorescenze maschili alla sommità del fusto e (b) infiorescenze femminili con lunghi stamini sporgenti (i fili che si osservano sulle spighe). (c) Le Graminacee hanno tipicamente stamini piumosi e ampi che catturano in modo efficace il polline proveniente dalle antere pendula, come si può osservare in questa foto del genere *Agropyron*. (d) Micrografia al microscopio elettronico a scansione di un granulo di polline di mais, che mostra la superficie esterna liscia che si ritrova tipicamente nella maggioranza delle piante impollinate dal vento e la singola apertura (o poro o solco) tipica delle monocotiledoni.

