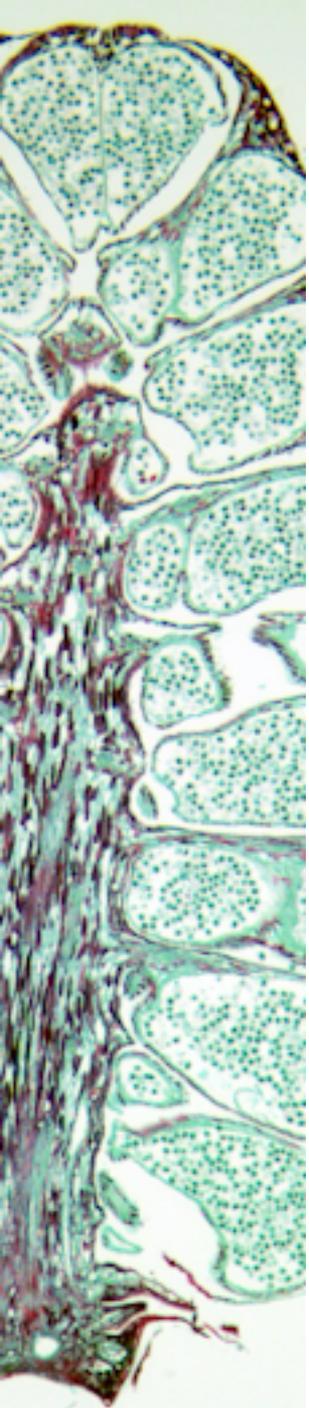


I cicli metagenetici

D = Diploid

H = Haploid



Ricapitolando....



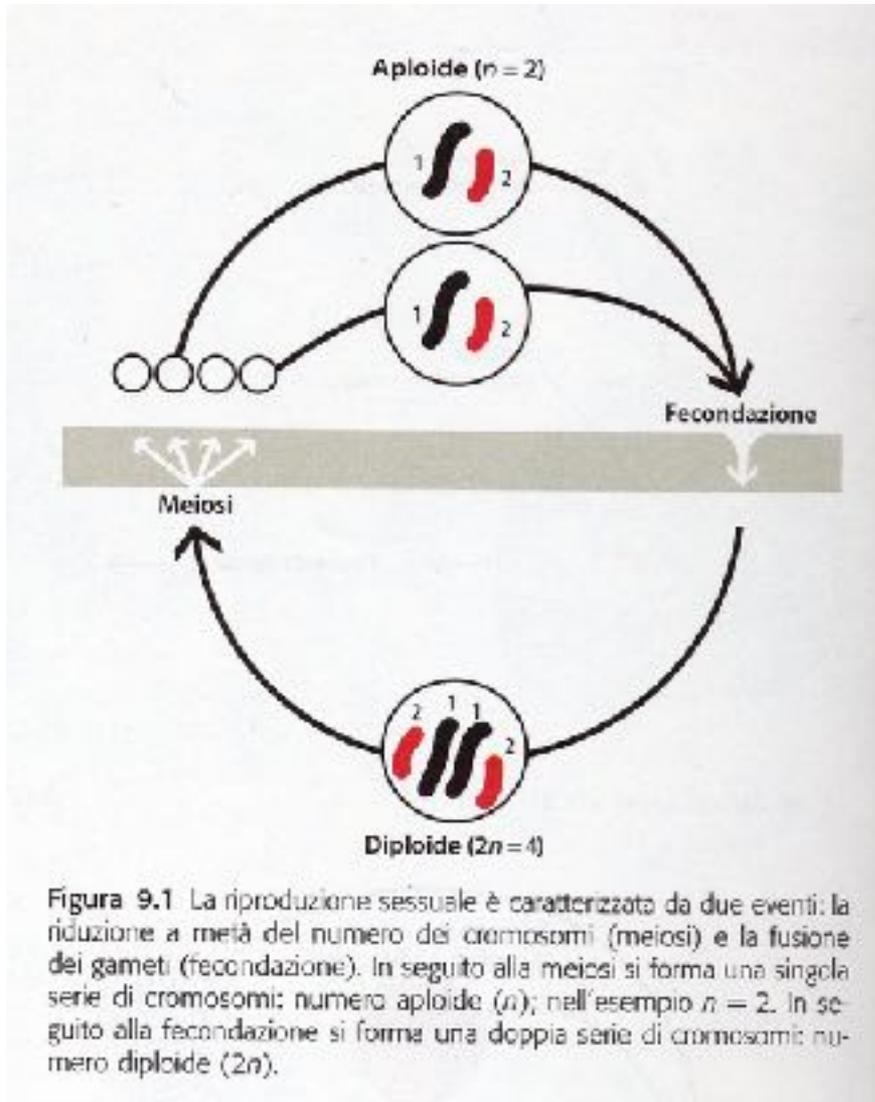
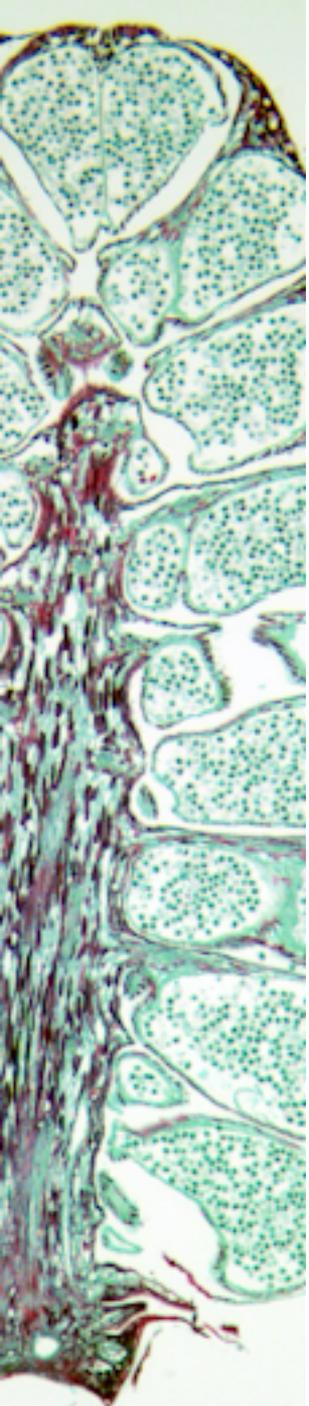


Figura 9.1 La riproduzione sessuale è caratterizzata da due eventi: la riduzione a metà del numero dei cromosomi (meiosi) e la fusione dei gameti (fecondazione). In seguito alla meiosi si forma una singola serie di cromosomi: numero aploide (n); nell'esempio $n = 2$. In seguito alla fecondazione si forma una doppia serie di cromosomi: numero diploide ($2n$).

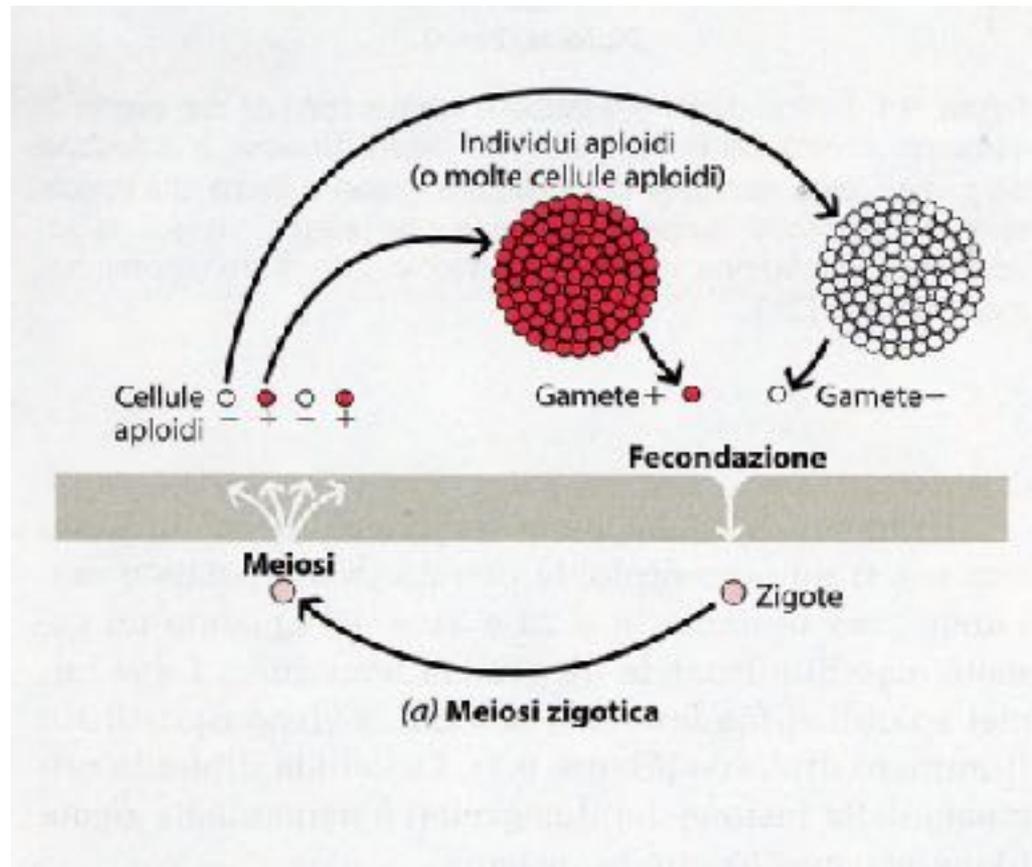
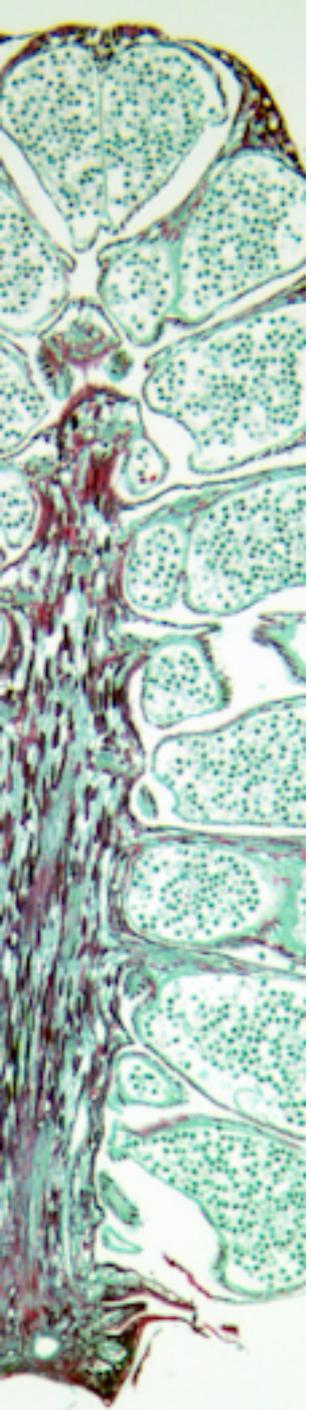
APLONTI

APLODIPLONTI

DIPLONTI



Organismi aplonti, con meiosi zigotica

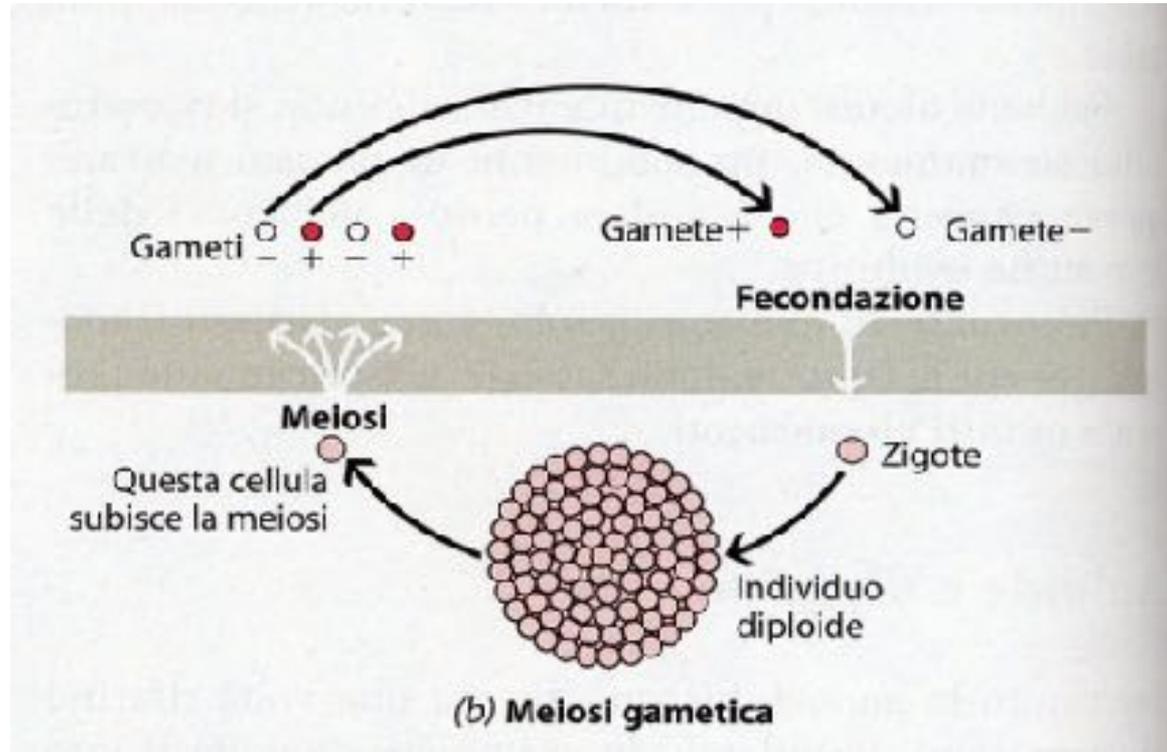
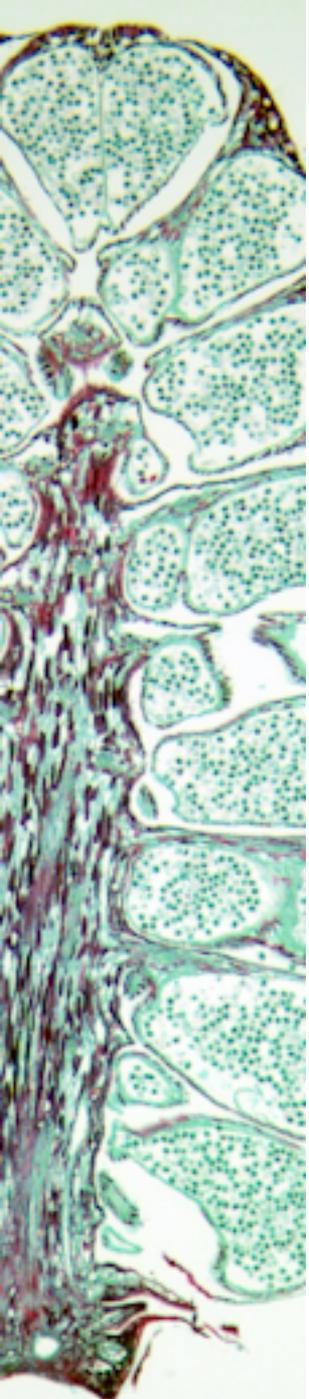


n,
aploidia

2 n,
diploidia



Organismi diplonti, con meiosi gametica

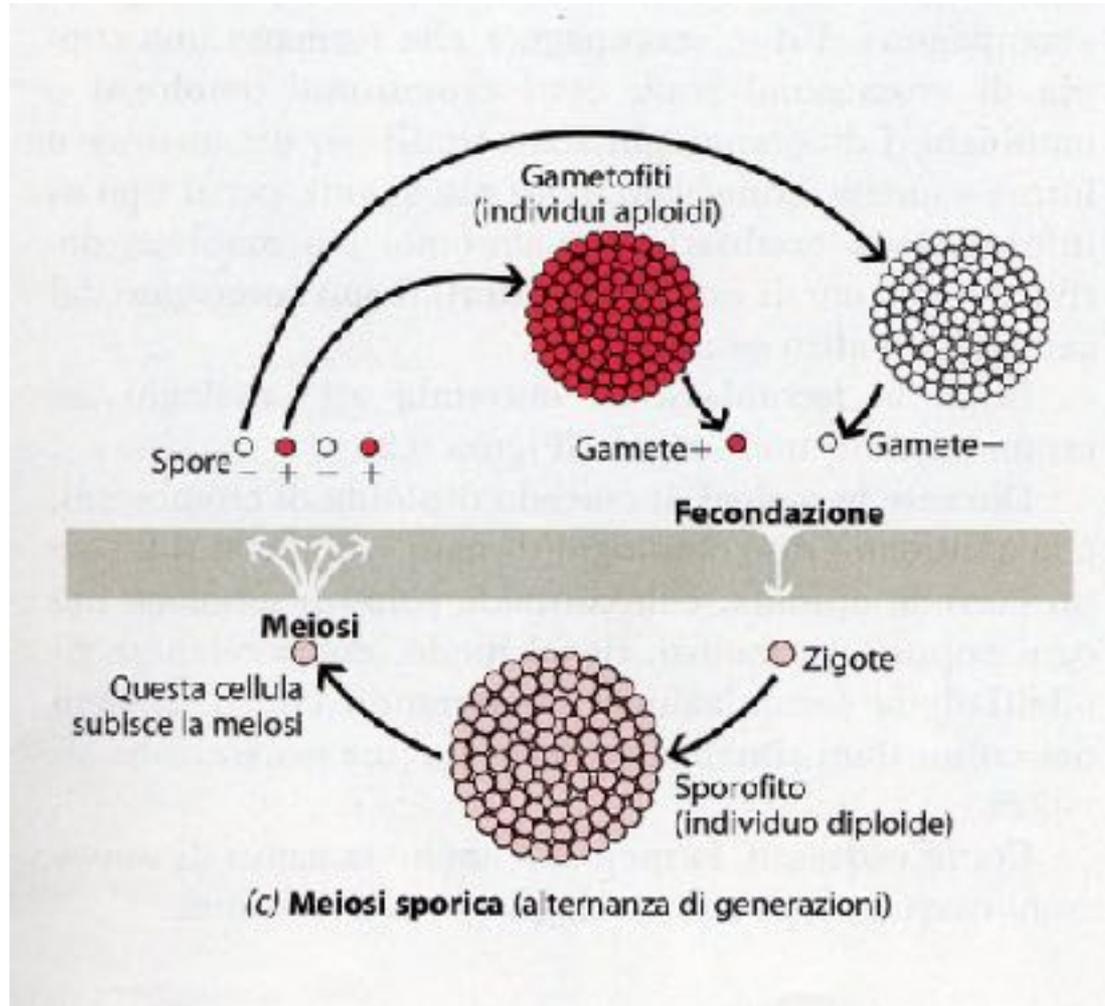
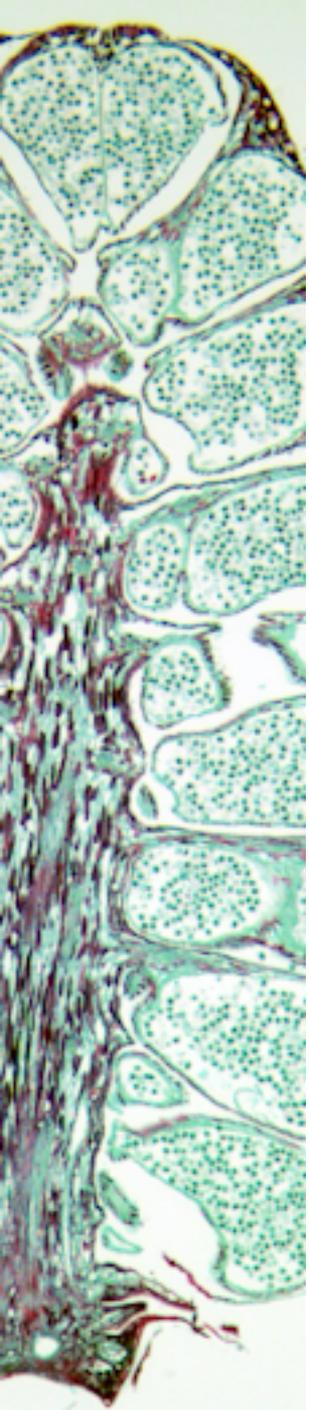


n,
aploidia

2 n,
diploidia



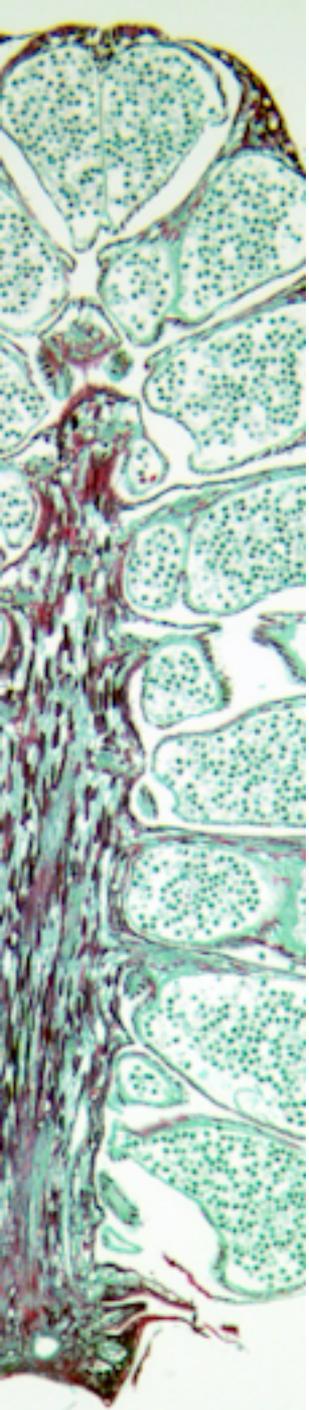
Organismi aplodiplonti, con meiosi sporica



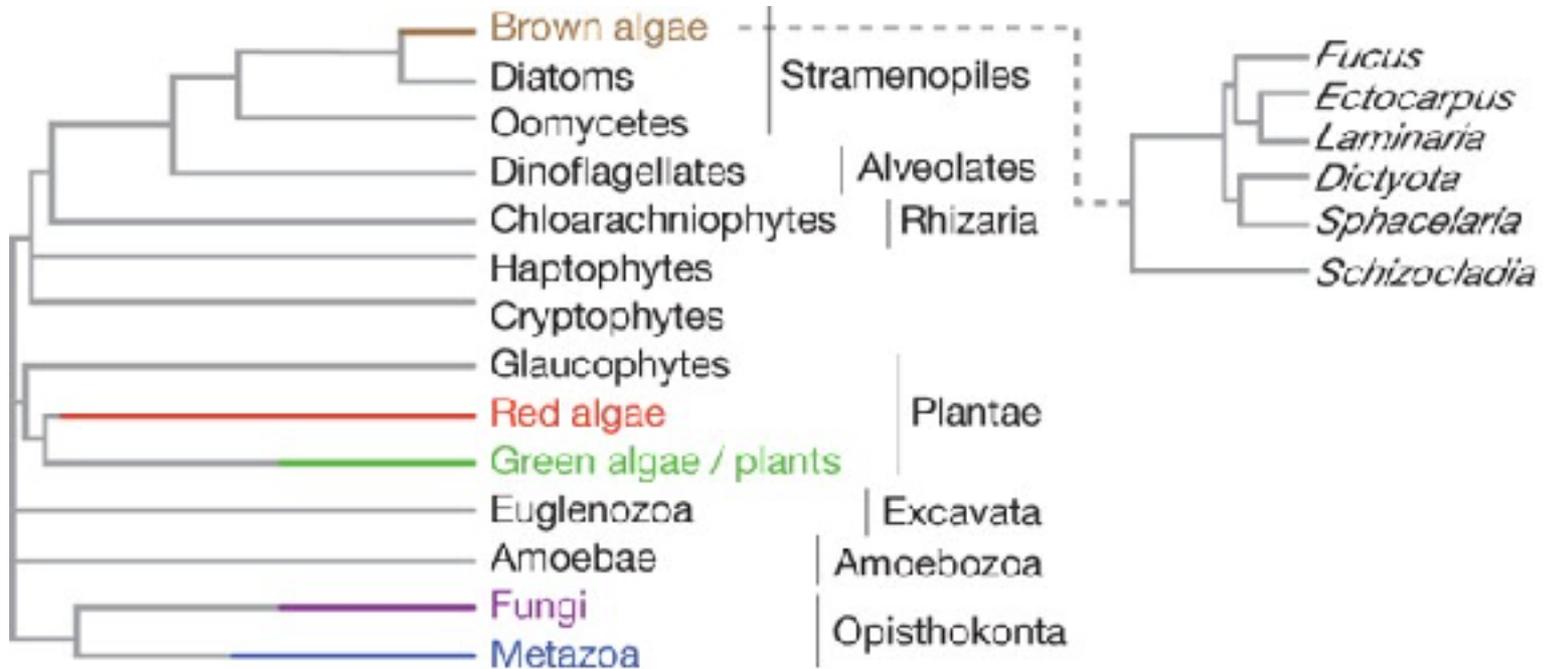
n,
aploidia

2 n,
diploidia



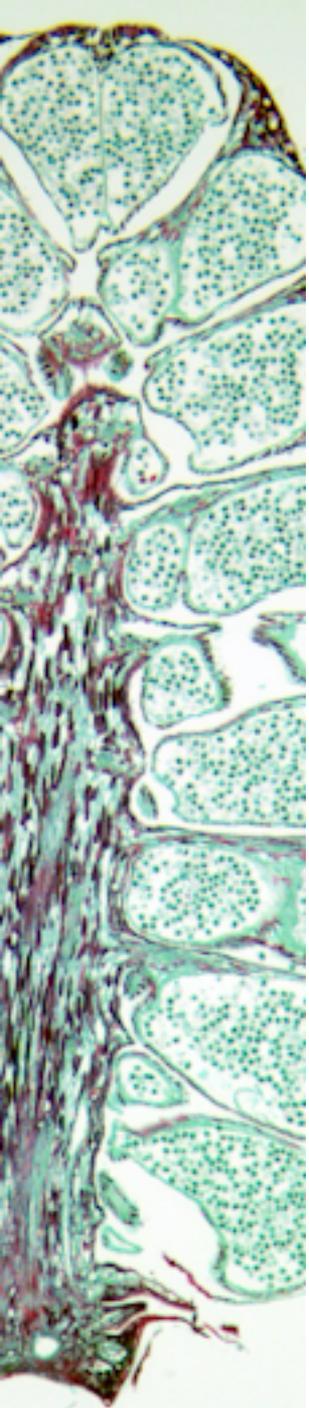


Quelle che noi chiamiamo alghe sono un gruppo polifiletico che comprende le alghe verdi, rosse, brune, e altri gruppi fotosintetizzanti.



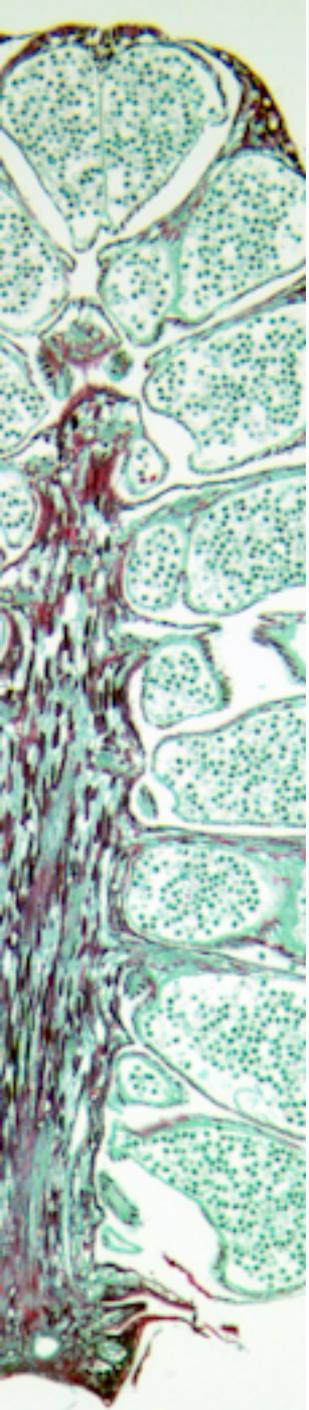
Le alghe verdi sono invece un gruppo parafiletico.





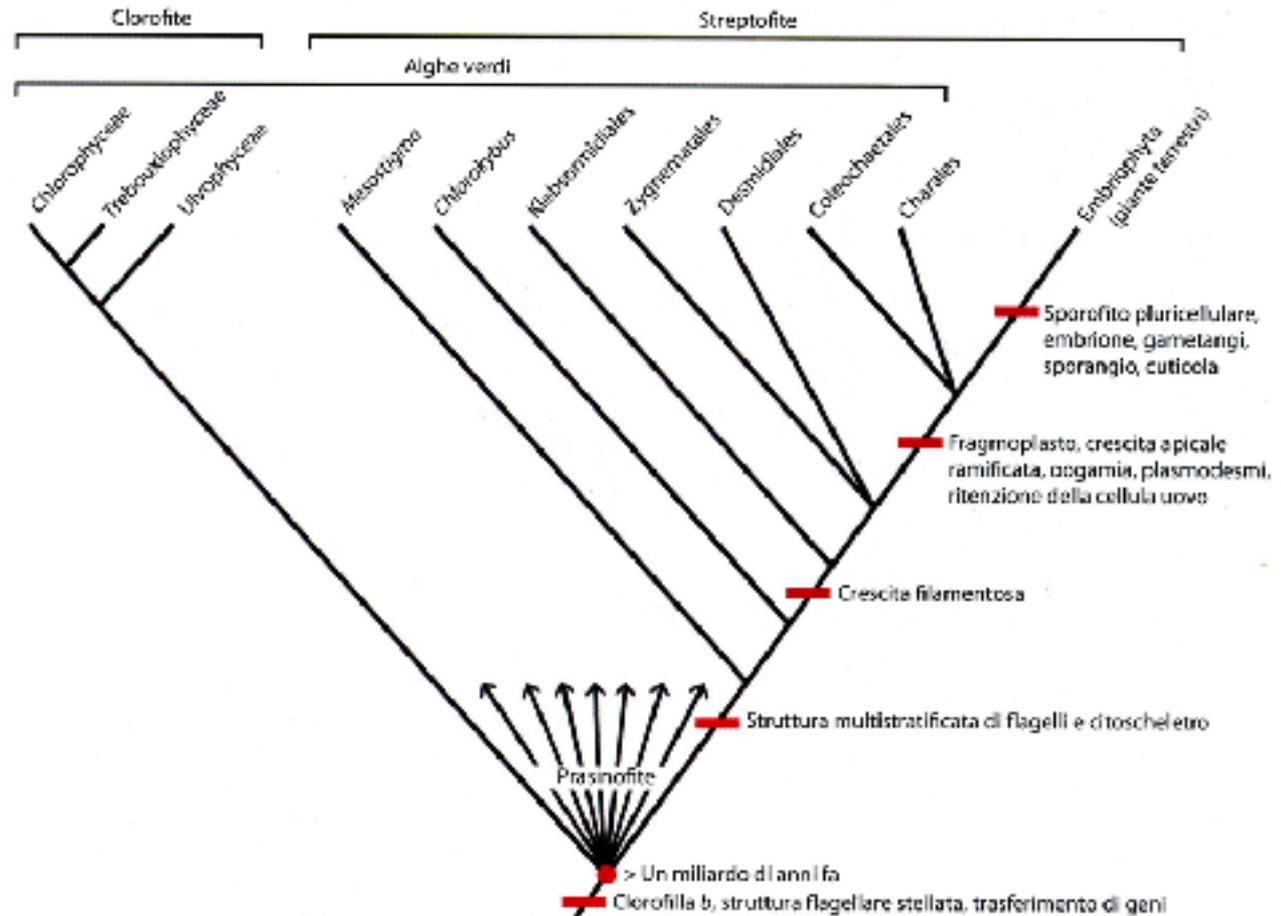
E oggi....

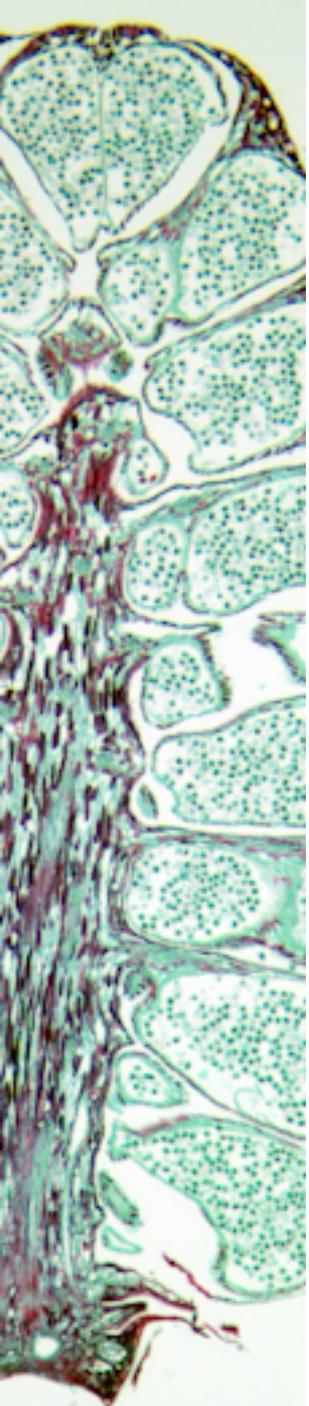




Le alghe verdi

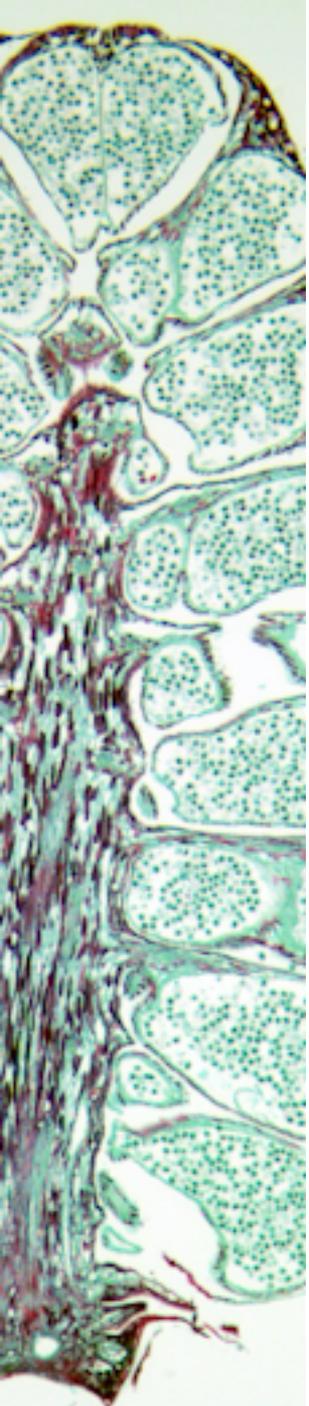
Le alghe verdi, come detto, sono un gruppo parafiletico. Derivano da un comune antenato flagellato fotosintetizzante, che ha dato origine a due gruppi principali, Clorofite e Streptofite.





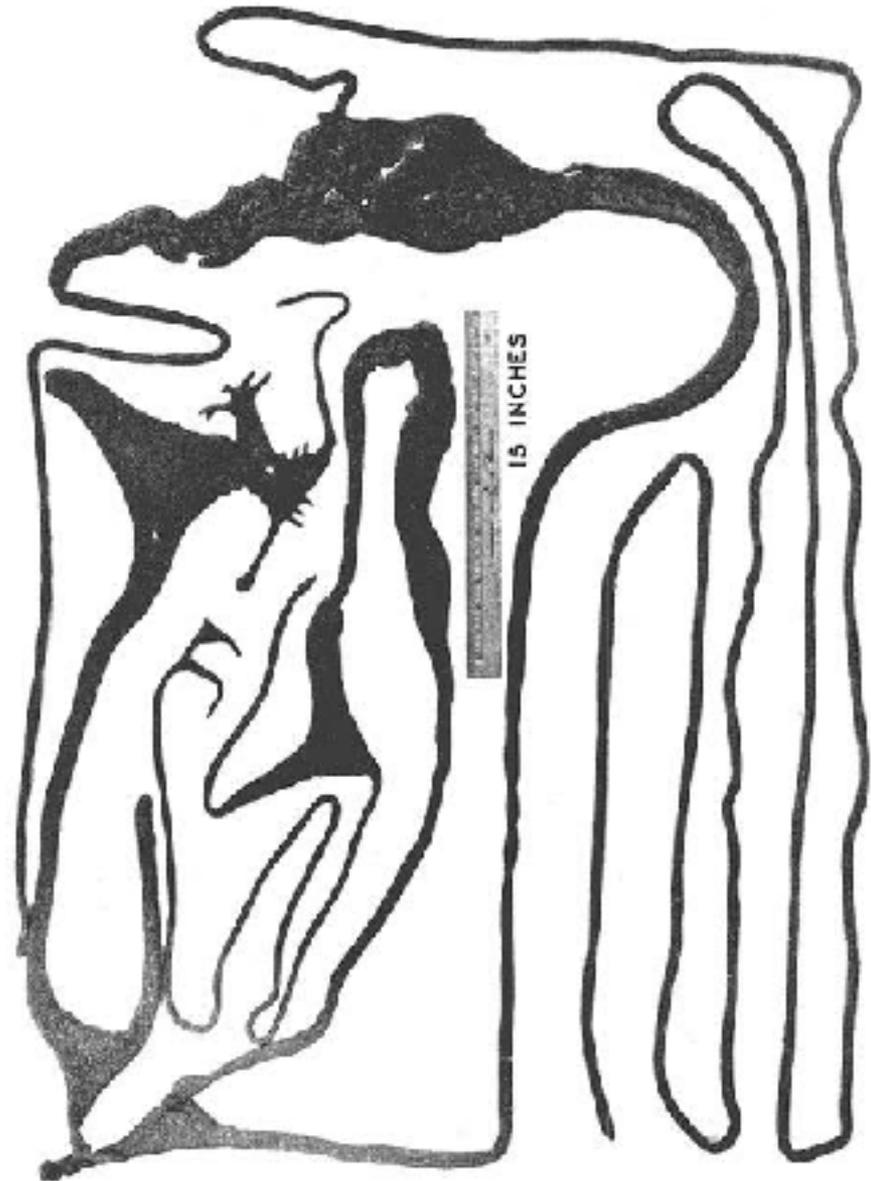
Il nome Chlorophyta (Clorofite) è qui usato secondo l'accezione più recente, e si riferisce al clade gemello delle Streptophyta (Streptofite, o Carofite). Il clade Chlorophyta comprende circa 4.300 specie.

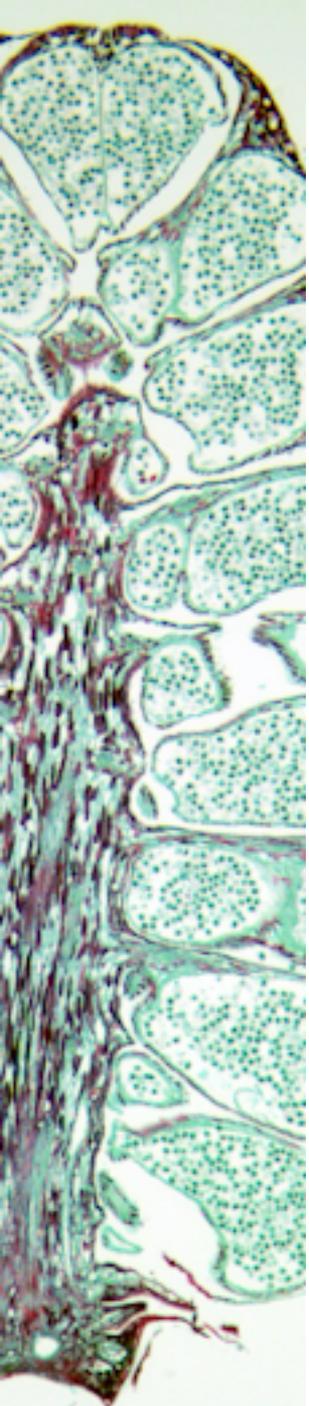




Tutte le alghe verdi hanno clorofille a e b, e carotenoidi. In alcuni casi questi sono così abbondanti da conferire alle alghe colori che vanno dall'arancione al marrone. La maggior parte delle specie è dulciacquicola, ma vi sono anche diversi gruppi marini. Possono essere unicellulari, o multicellulari e, nel caso di alcune specie marine, anche molto grandi, come nel caso di *Codium magnum*, che può raggiungere gli 8 metri.

1 inch = 2.54 cm

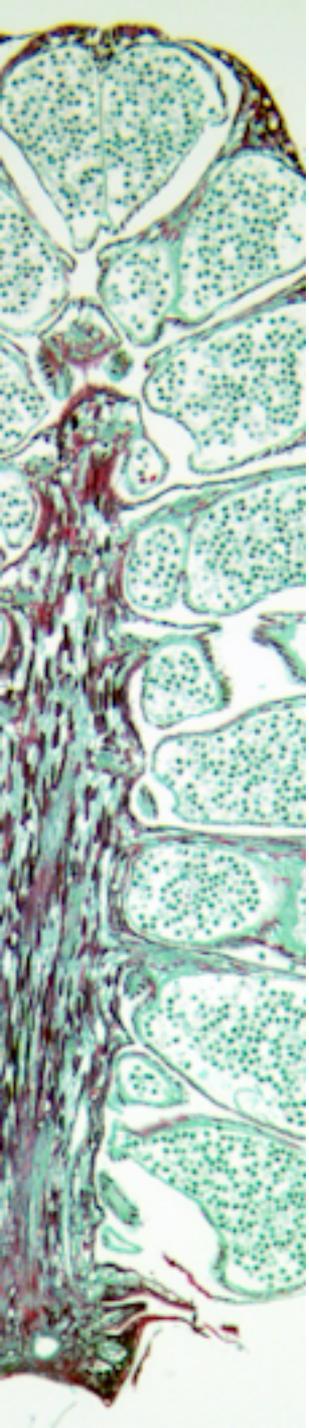




Tra le alghe verdi distinguiamo tre gruppi: **Chlorophyceae** e **Charophyceae**, con meiosi zigotica, e ciclo vitale aplonte, e le **Ulvophyceae**, con meiosi zigotica o sporica, e quindi con ciclo vitale aplonte o aplodiplonte. Le Charophyceae sono il gruppo evolutivamente più affine alle piante terrestri.

Group	Flagellar Apparatus	Photorespiratory Enzymes	Mitosis	Cytokinesis	Habitat (primary)	Life History
Chlorophyceae	Symmetrical root system; flagellar roots associated with basal bodies (centrioles)	Glycolate dehydrogenase	Closed, nonpersistent spindle	Furrowing phycoplast, some with cell plate and plasmodesmata	Freshwater or terrestrial	Zygotic meiosis
Ulvophyceae	Symmetrical root system; flagellar roots associated with basal bodies (centrioles)	Glycolate dehydrogenase	Closed, persistent spindle	Furrowing	Marine or terrestrial	Zygotic meiosis or alternation of generations with sporic meiosis or gametic meiosis
Charophyceae	Asymmetrical flagellar root system; often associated with multilayered structure	Glycolate oxidase and catalase in peroxisome	Open, persistent spindle	Furrowing, some with cell plate, phragmoplasts and plasmodesmata	Freshwater or terrestrial	Zygotic meiosis





Tutte le alghe verdi, come le piante, accumulano **amido** nei plastidi.

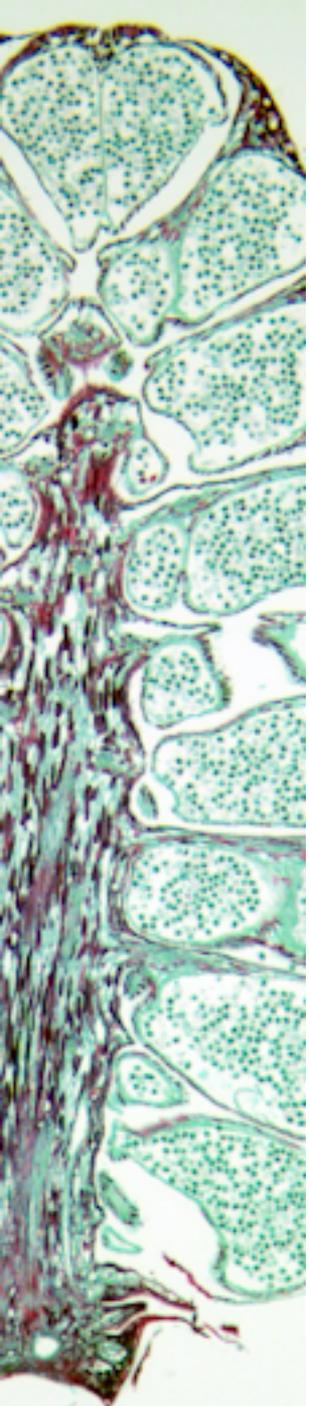
Certi generi hanno pareti cellulari costituite da polisaccaridi cellulosici, emicellulose e sostanze pectiche, come le piante.

Inoltre, i dettagli ultrastrutturali delle cellule riproduttive flagellate di alcune alghe sono simili a quelli degli anterozoidi delle piante.

Questi, e molti dettagli biochimici, stanno a indicare che vi sia evolutivamente parlando una relazione molto stretta tra alghe verdi e piante.

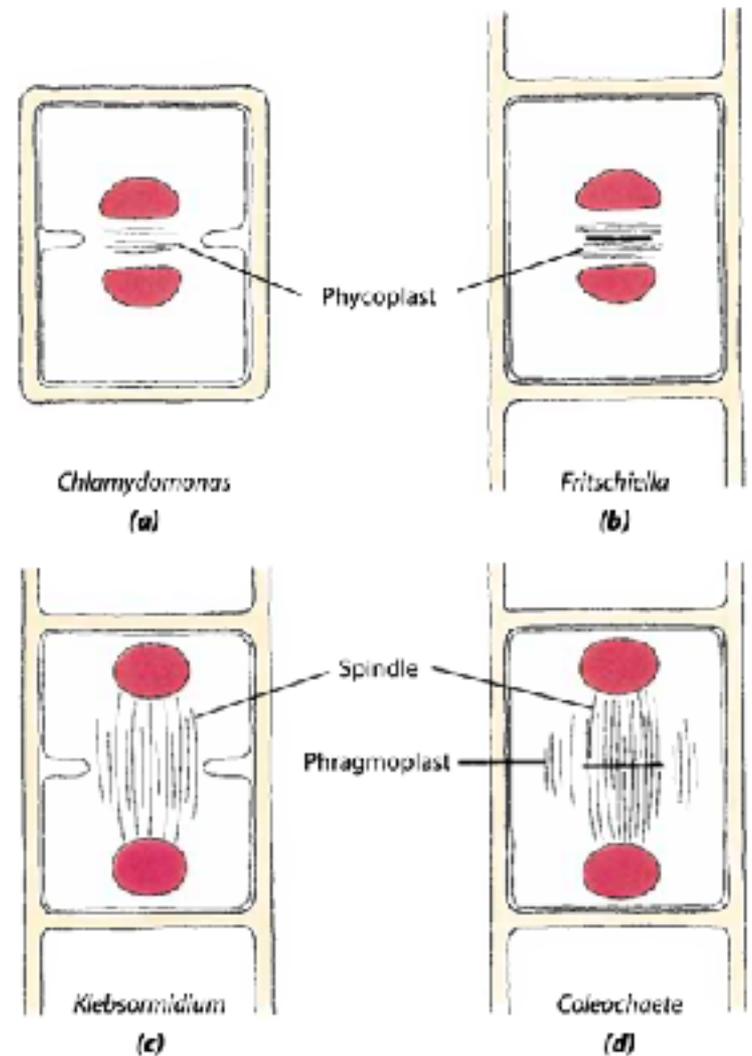
Abbiamo già visto come, tra le alghe verdi, siano le Charophyceae quelle più vicine alle embriofite. Questi due gruppi hanno sicuramente un “recente” antenato in comune.

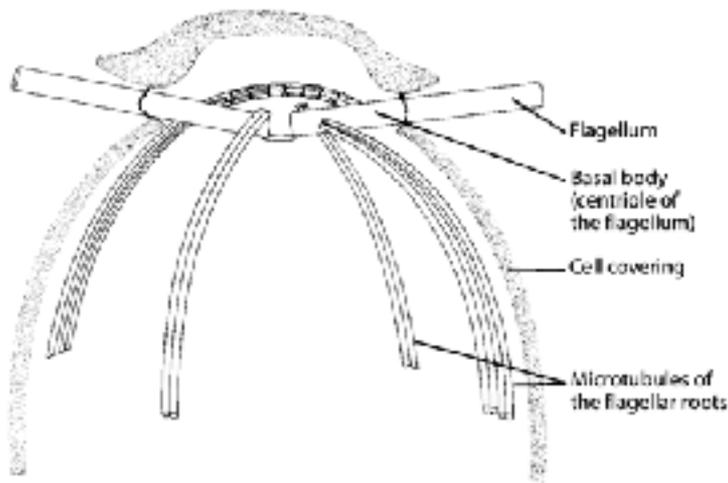
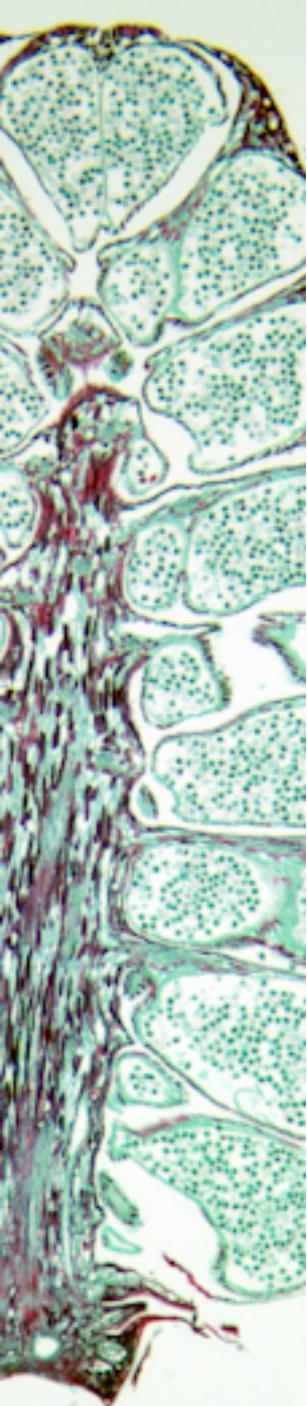




Nella classe Chlorophyceae vi è un fuso mitotico non permanente, che si dissolve alla divisione cellulare. I nuclei figli vengono tenuti separati da un nuovo apparato di microtubuli, il ficoplasto. Questo guida la formazione del solco di divisione formato dal ripiegamento della membrana plasmatica.

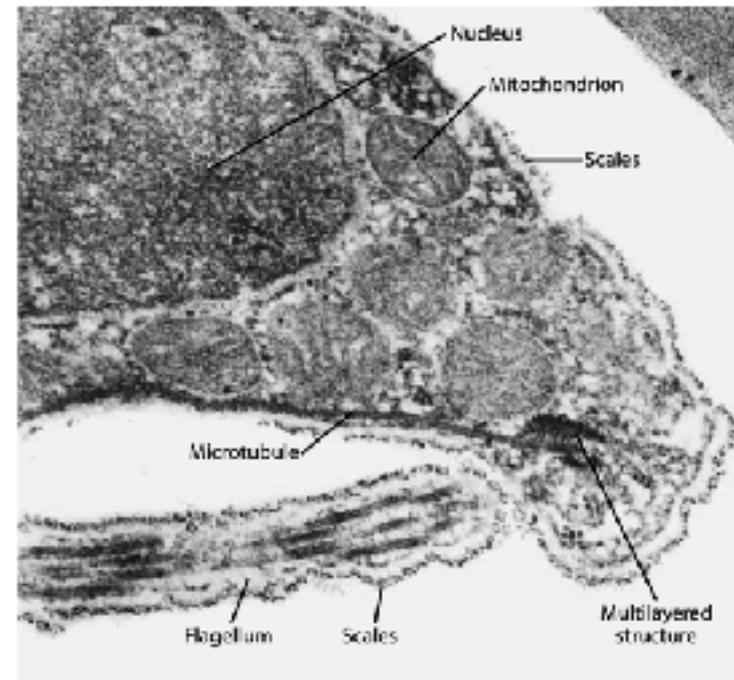
Nelle altre classi il fuso non si dissolve. In alcune Charophyceae si può anche formare un fragmoplasto del tutto analogo a quello delle piante.





15-32 Flagellar roots Diagram of the cross-shaped arrangement of four narrow bands of microtubules known as flagellar roots. These flagellar roots are associated with the flagellar basal bodies (centrioles) and are characteristic of green algae of the class Chlorophyceae.

A differenza del sistema di ancoraggio dei corpi basali dei flagelli a croce delle Chlorophyceae, nelle Charophyceae vi è un sistema di radici flagellali molto simile a quello presente nelle cellule spermatiche delle briofite e di alcune piante vascolari. Questo sta a indicare ulteriormente una affinità evolutiva tra queste e le embriofite.

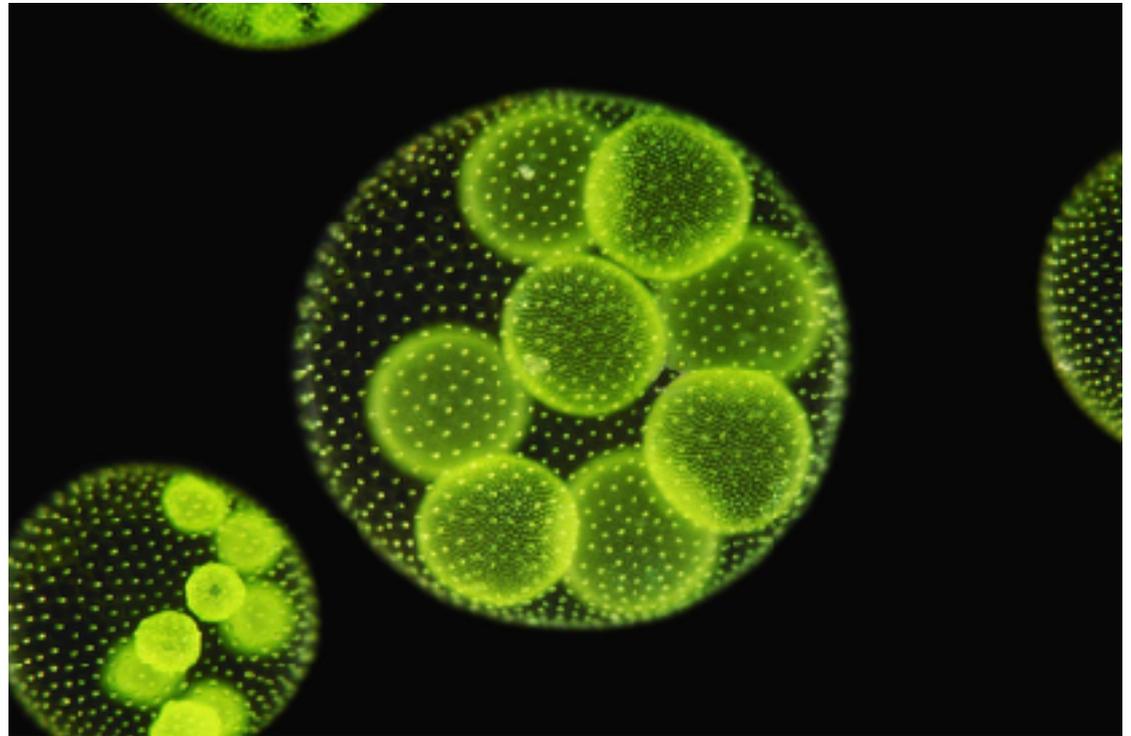
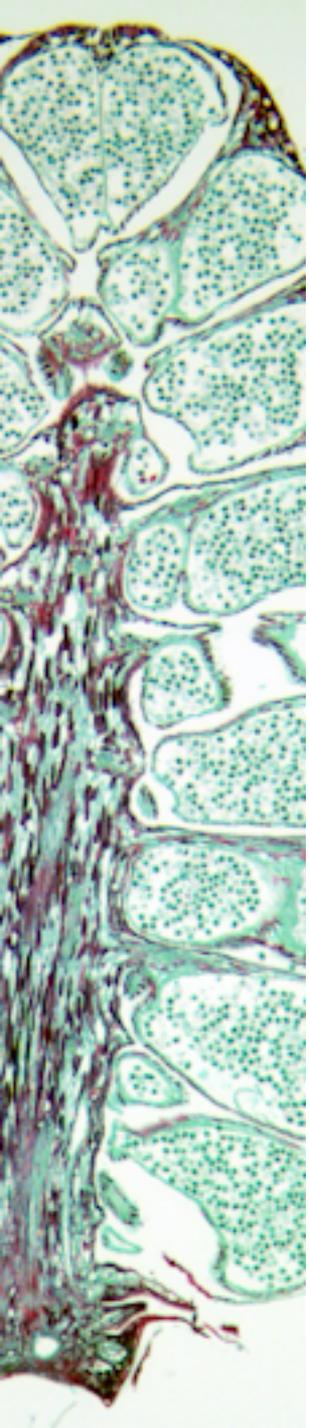


15-33 Charophyte asymmetrical flagellar root system Electron micrograph of the anterior portion of a motile sperm of the green alga *Coleochaete* (class Charophyceae). Shown here is the multilayered structure, which is associated with the flagellar root system at the base of the flagellum. The multilayered structure is also characteristic of the sperm of bryophytes and some vascular plants, and it is one of the features linking these plants with the Charophyceae, their ancestors. As seen here, a layer of microtubules extends from the multilayered structure down into the posterior end of the cell and serves as a cytoskeleton for these wall-less cells. The flagellar and plasma membranes are covered by a layer of small scales.



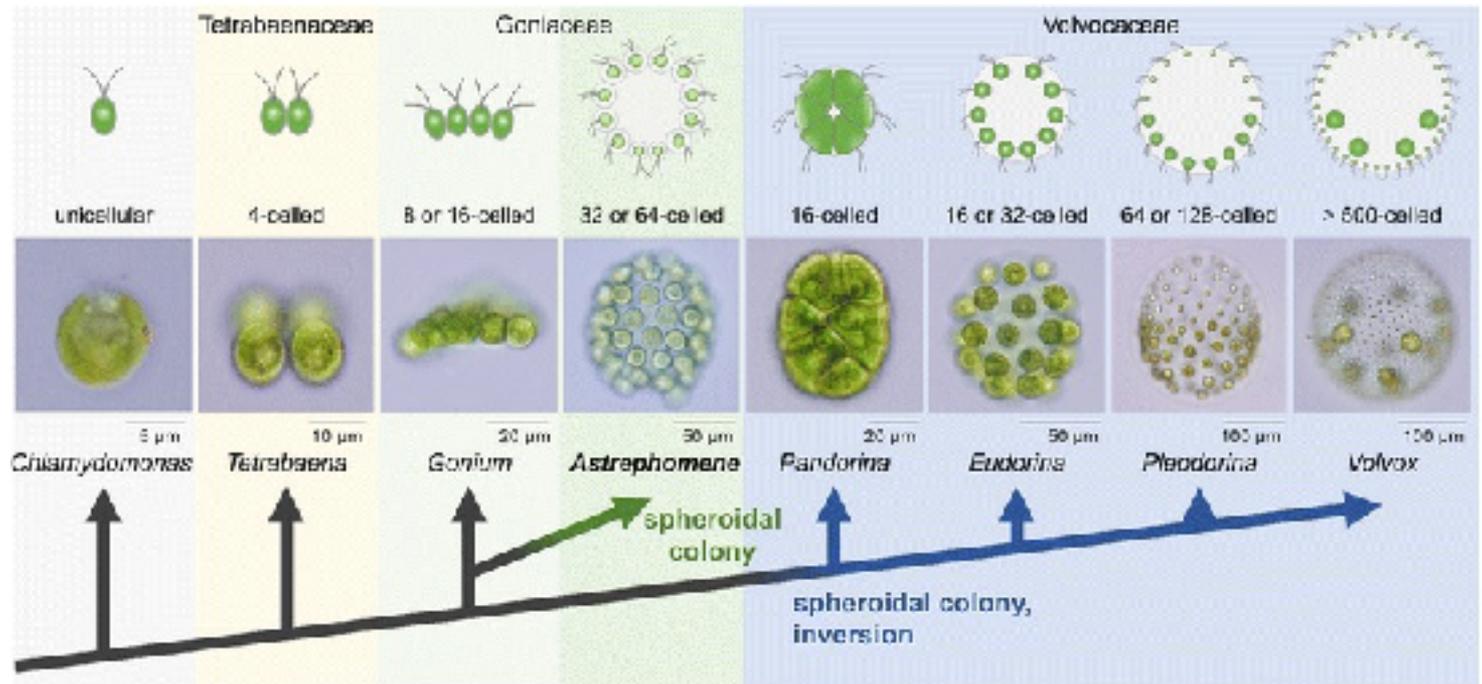
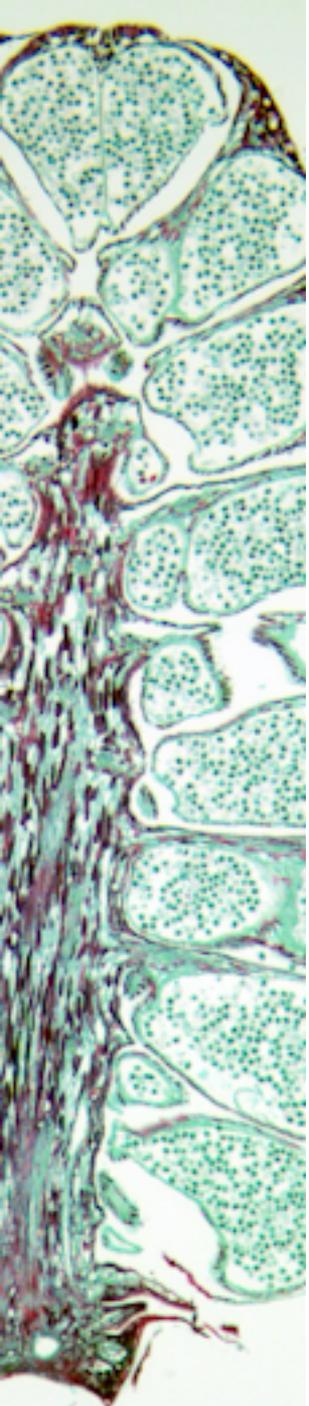
Classe Chlorophyceae

Si tratta principalmente di organismi di acqua dolce, per lo più unicellulari, mobili o no. Esistono anche forma coloniali, come **Volvox**, e forme filamentose parenchimatose.



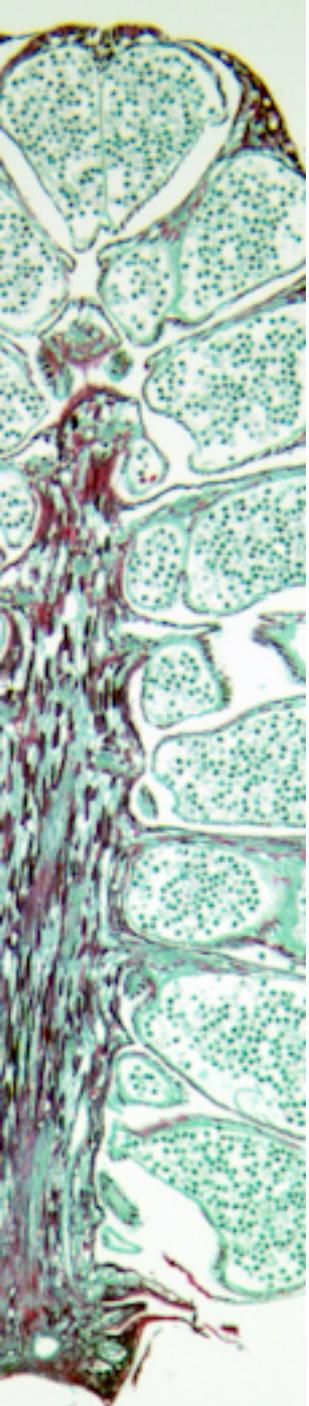
Colonie di Volvox
con colonie figlie al
loro interno



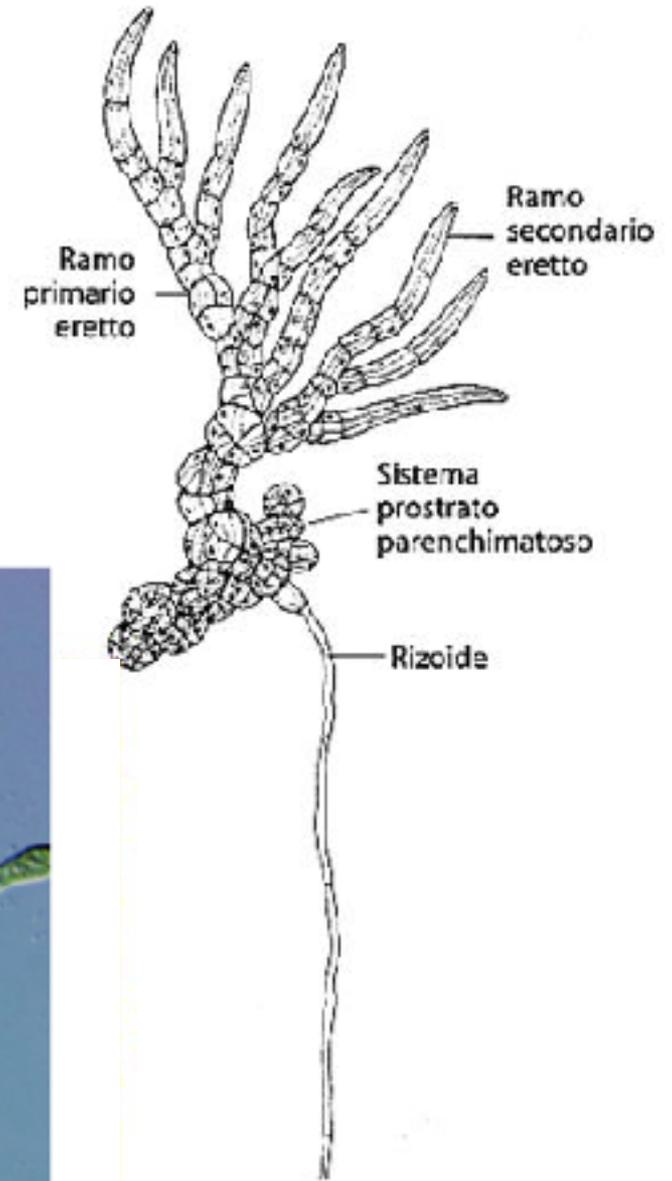


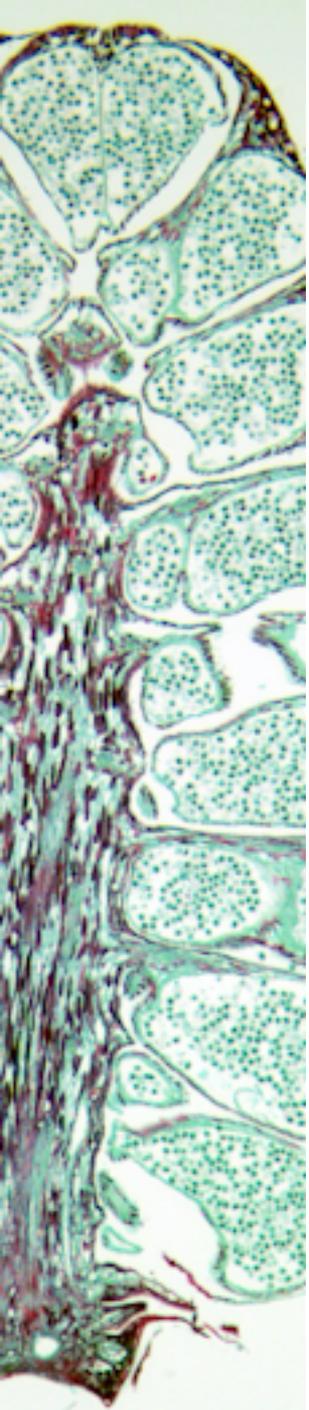
L'evoluzione all'interno della classe Chlorophyceae che ha portato alle forme coloniali, a partire da organismi unicellulari flagellati come *Chlamydomonas*. In particolare, la forma coloniale sferica si è probabilmente evoluta due volte indipendentemente. Una delle due ha portato alla famiglia delle Volvocaceae, l'altra al genere *Asterphomene* all'interno della famiglia delle Goniaceae.





Il genere *Fritschiella* contiene specie terrestri, che hanno sviluppato strutture simili a semplici piante per sopravvivere al di fuori dell'acqua.

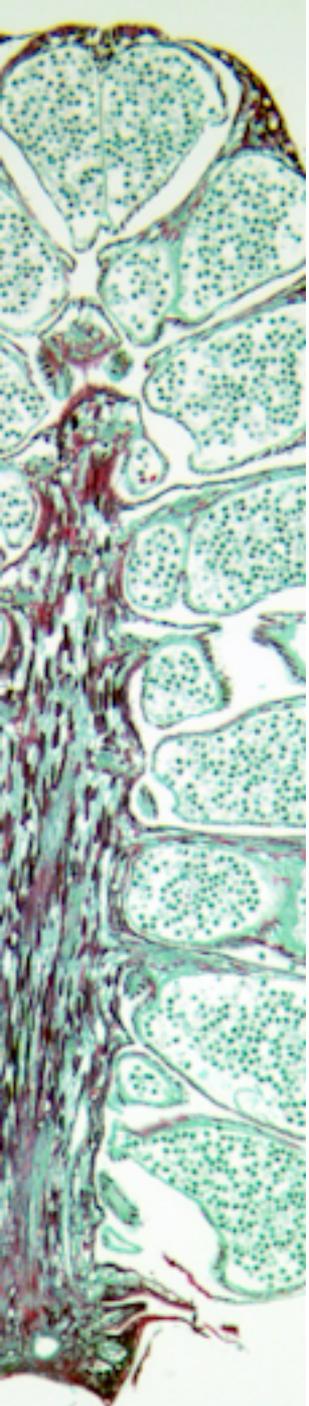




Il genere più famoso tra le Chlorophyceae è certamente ***Chlamydomonas***. Le specie di questo genere sono usate quali organismo modello per la ricerca su molte questioni fondamentali della Biologia: come si muovono le cellule? Come rispondono agli stimoli ambientali, ad esempio la luce? Come funziona la fotosintesi? Come avviene il riconoscimento tra cellule?

Sono specie unicellulari, flagellate, con ciclo vitale aplonte e meiosi zigotica. Lo **zigote** si dota di una spessa parete, divenendo una **ziogospora**, che affronta un periodo di dormienza prima di germinare dando individui aploidi.





Le alghe verdi d'acqua dolce unicellulari del genere *Chlamydomonas* hanno due flagelli uguali.

La delimitazione originale del genere su base morfologica è stata dimostrata errata su base molecolare, rivelando un gruppo polifiletico.

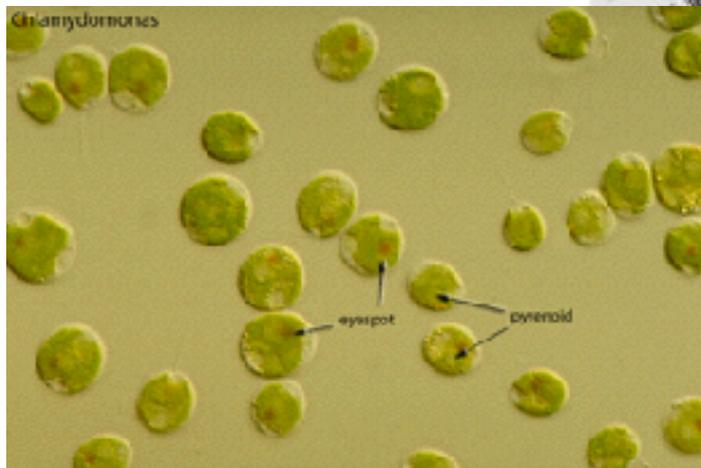
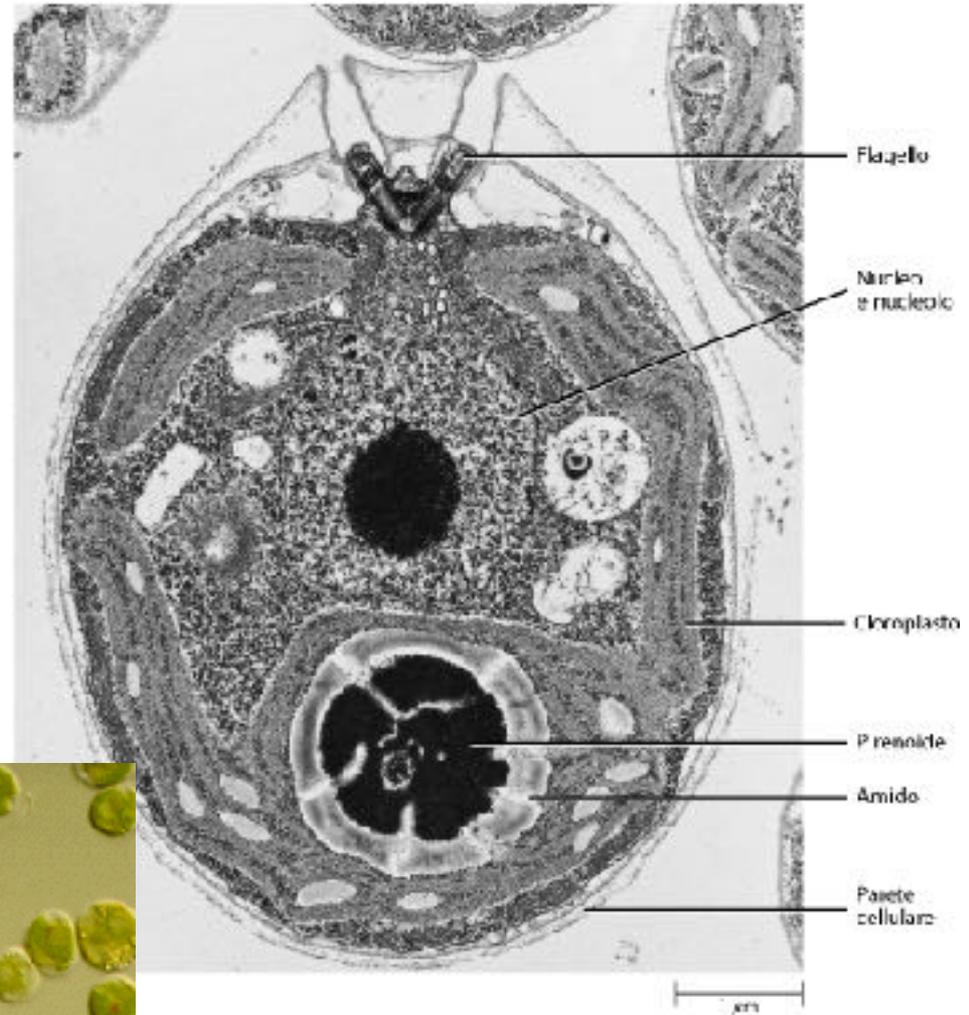
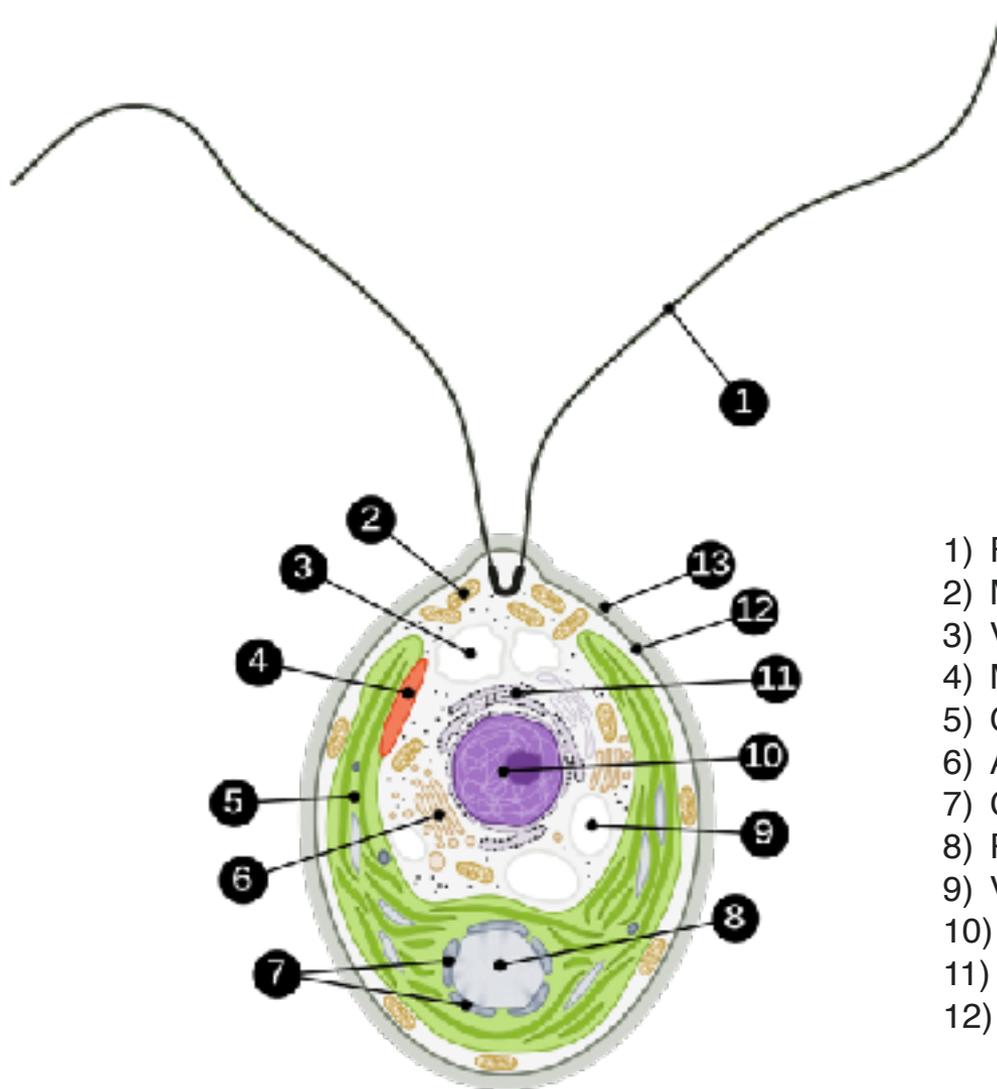
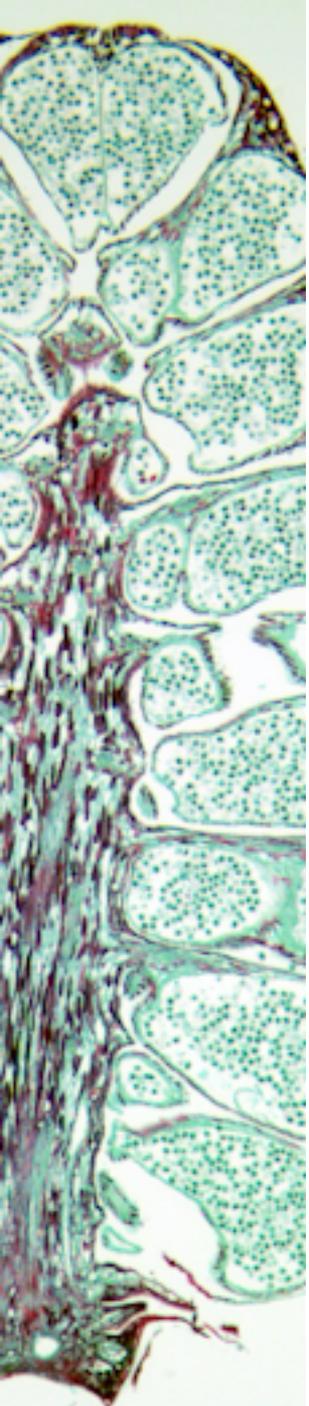


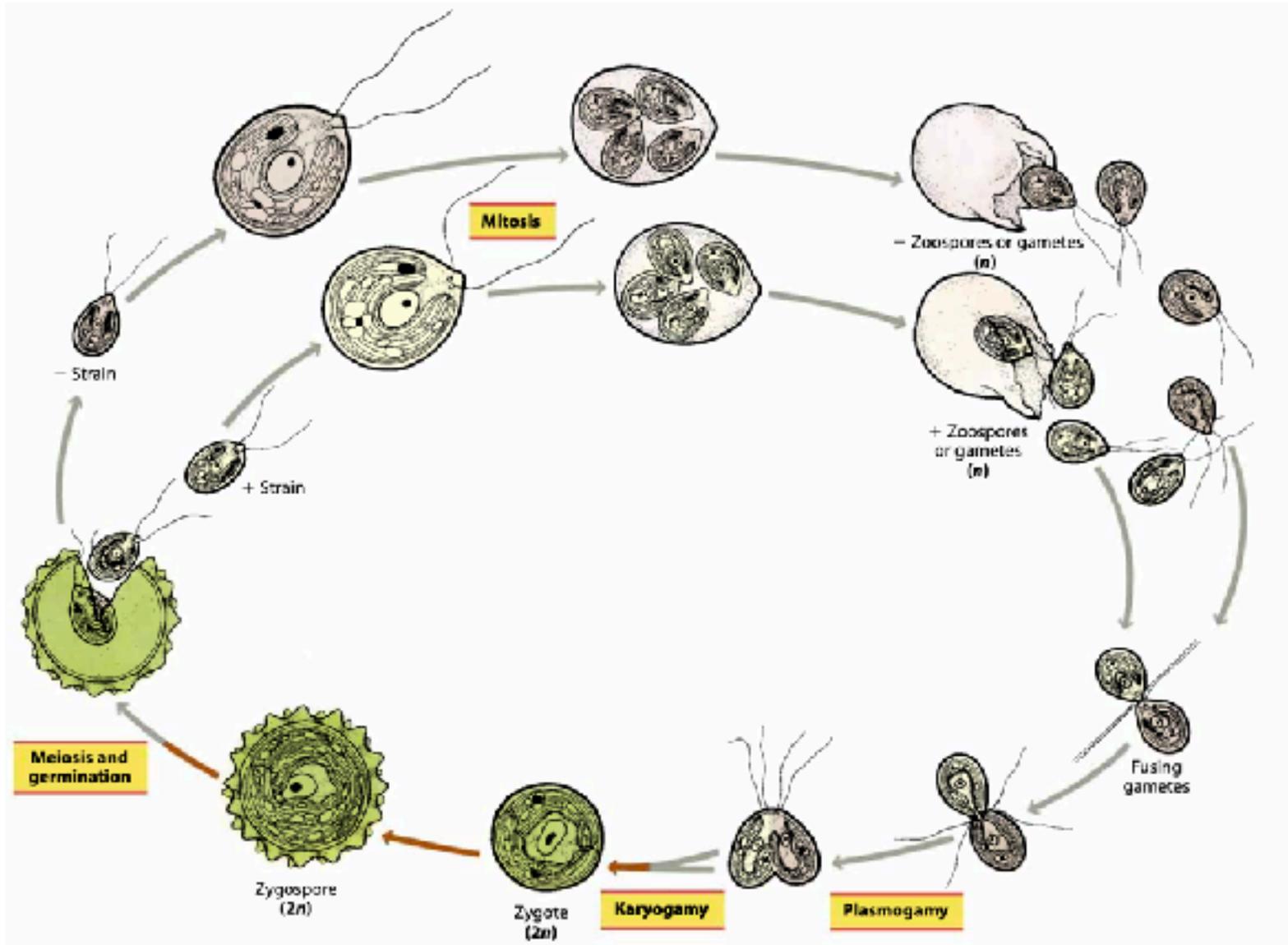
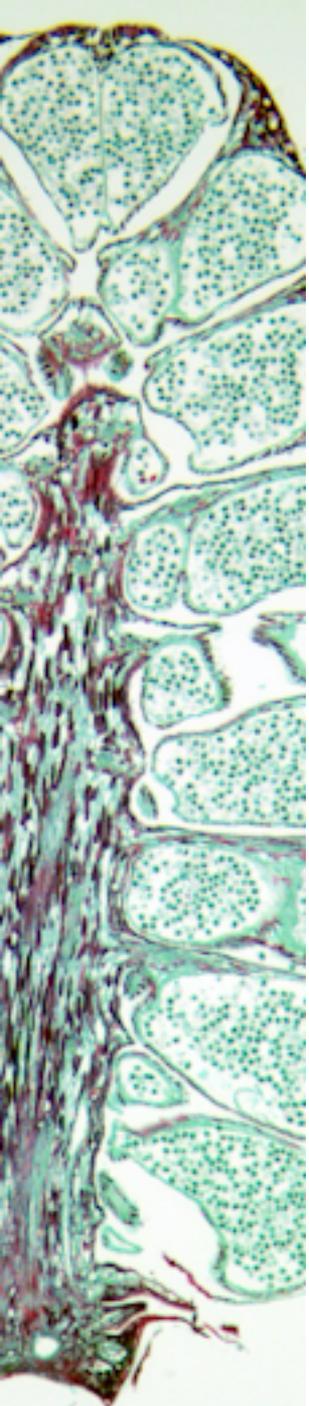
Photo: Erowid.com (1997)

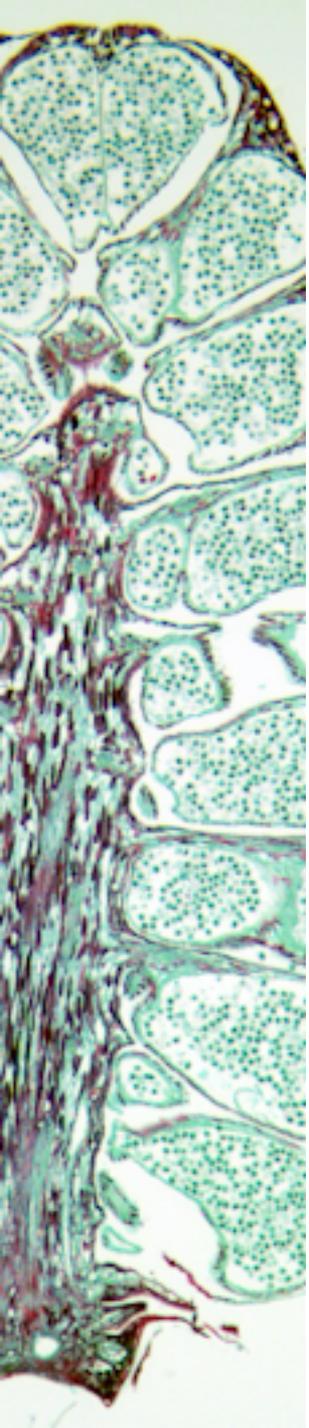




- 1) Flagello
- 2) Mitocondrio
- 3) Vacuolo contrattile
- 4) Macchia oculare (stigma)
- 5) Cloroplasto
- 6) Apparato di Golgi
- 7) Granuli di amido
- 8) Pirenoide
- 9) Vacuolo
- 10) Nucleo
- 11) Reticolo endoplasmatico
- 12) Membrana cellulare







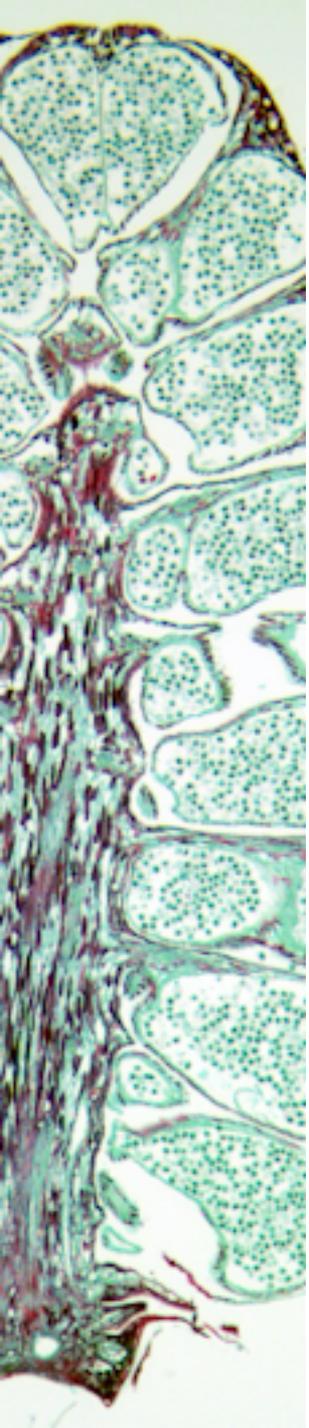
La riproduzione sessuale in *Chlamydomonas* è meno frequente di quella vegetativa, che avviene per semplice divisione cellulare.

La riproduzione sessuale si verifica quando **gameti** di opposti tipi sessuali si incontrano. All'inizio vi è adesione con le membrane flagellari, poi mediante un sottile filamento protoplasmatico (**tubo di coniugazione**). A questo punto vi è **plasmogamia**, cui segue **cariogamia**. Lo **zigote** diploide poi viene circondato da una spessa parete cellulare, dando origine alla **zigospora**.

Dopo un periodo di dormienza, questa va incontro a meiosi, in seguito alla quale vengono liberate quattro cellule aploidi, che poi continuano la vita vegetativa fino a un nuovo ciclo sessuale.

Tuttavia, trattandosi di un gruppo polifiletico, sono presenti anche altre modalità riproduttive.





Classe Ulvophyceae

Si tratta di specie prevalentemente marine, con alcuni rappresentanti dulciacquicoli.

Possono essere filamentose o laminari, composte da molte cellule, o multinucleate.

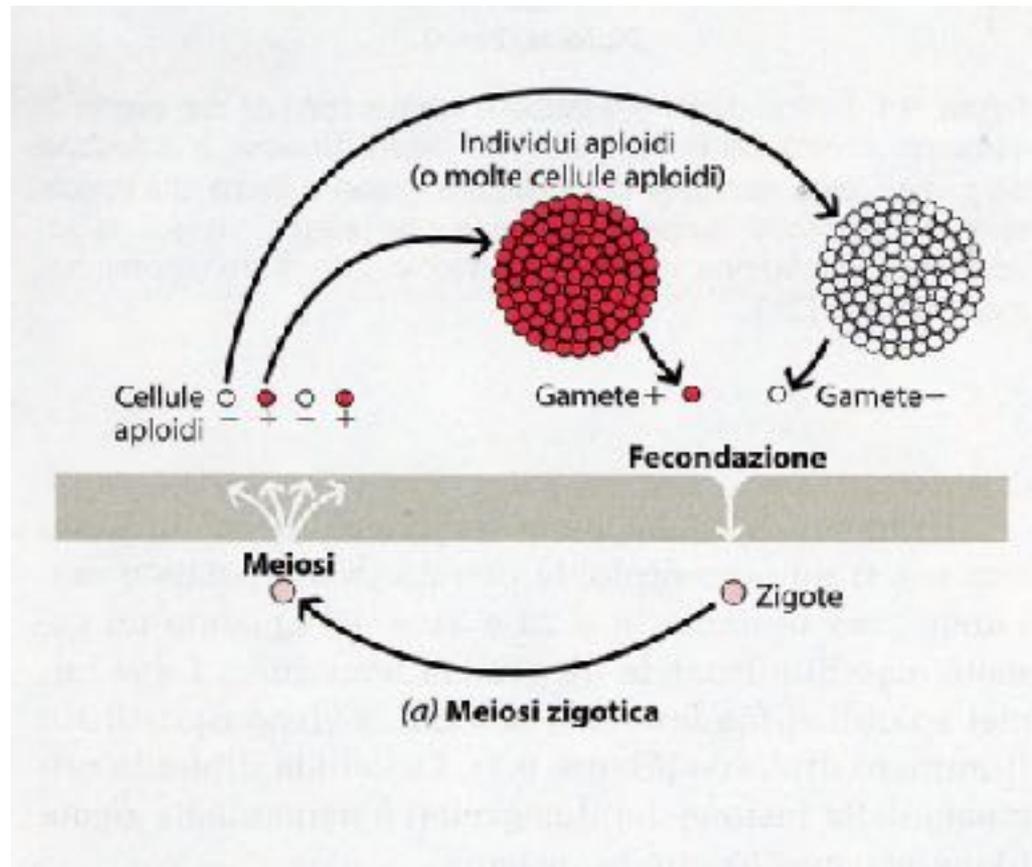
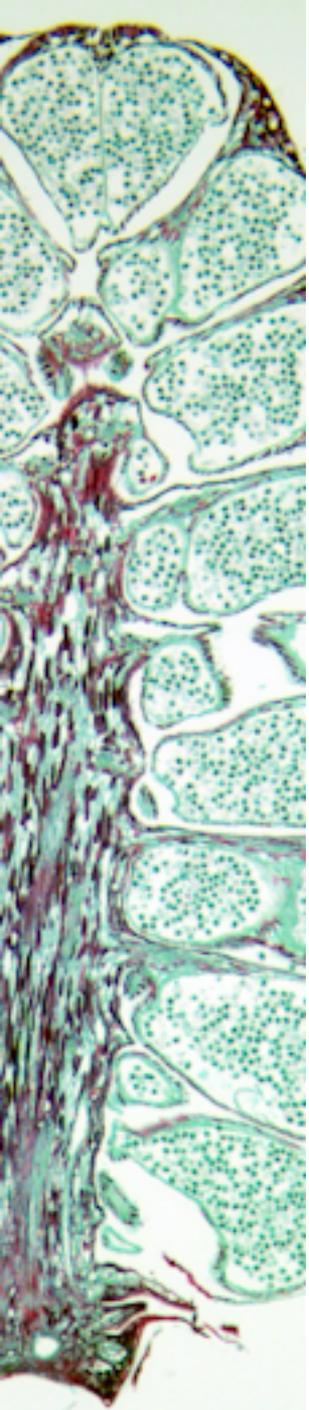
Come nelle Chlorophyceae, i flagelli possono essere due o quattro.

Sono il solo gruppo di alghe verdi in cui sono presenti specie con alternanza di generazione con meiosi sporica, o anche meiosi gametica, con prevalenza della fase diploide.

Vi sono diverse linee evolutive nelle Ulvophyceae. Una ha portato a specie con grandi cellule multinucleate, che formano talli filamentosi. Le specie del genere *Cladophora* sono tipici rappresentanti di questo gruppo. Si tratta di alghe sia marine (e allora con ciclo aplodiplonte con alternanza di generazione isomorfa) che dulciacquicole (la maggior parte senza alternanza di generazione, con ciclo principalmente diploide). Possono vivere ancorate al substrato, o essere flottanti.



Organismi aplonti, con meiosi zigotica

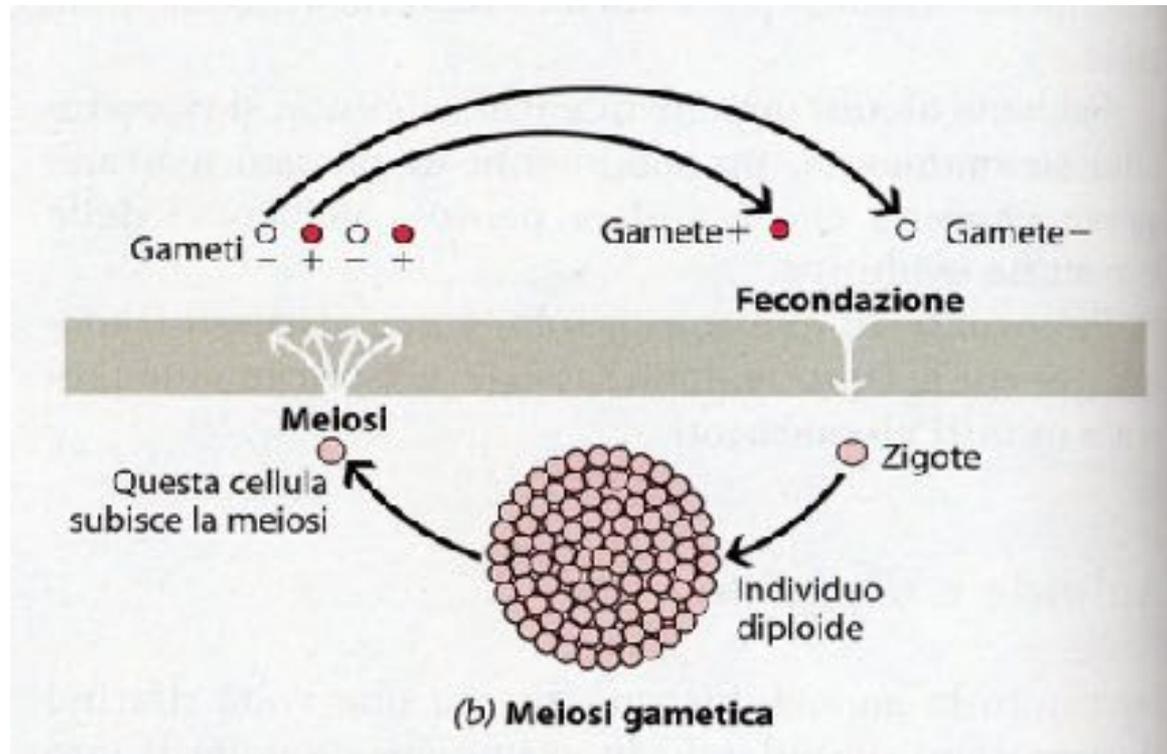
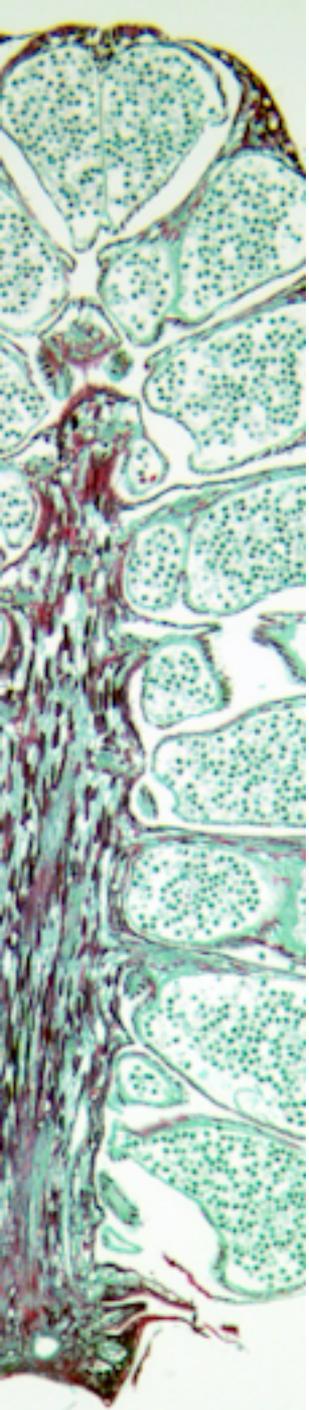


n,
aploidia

2 n,
diploidia



Organismi diplonti, con meiosi gametica

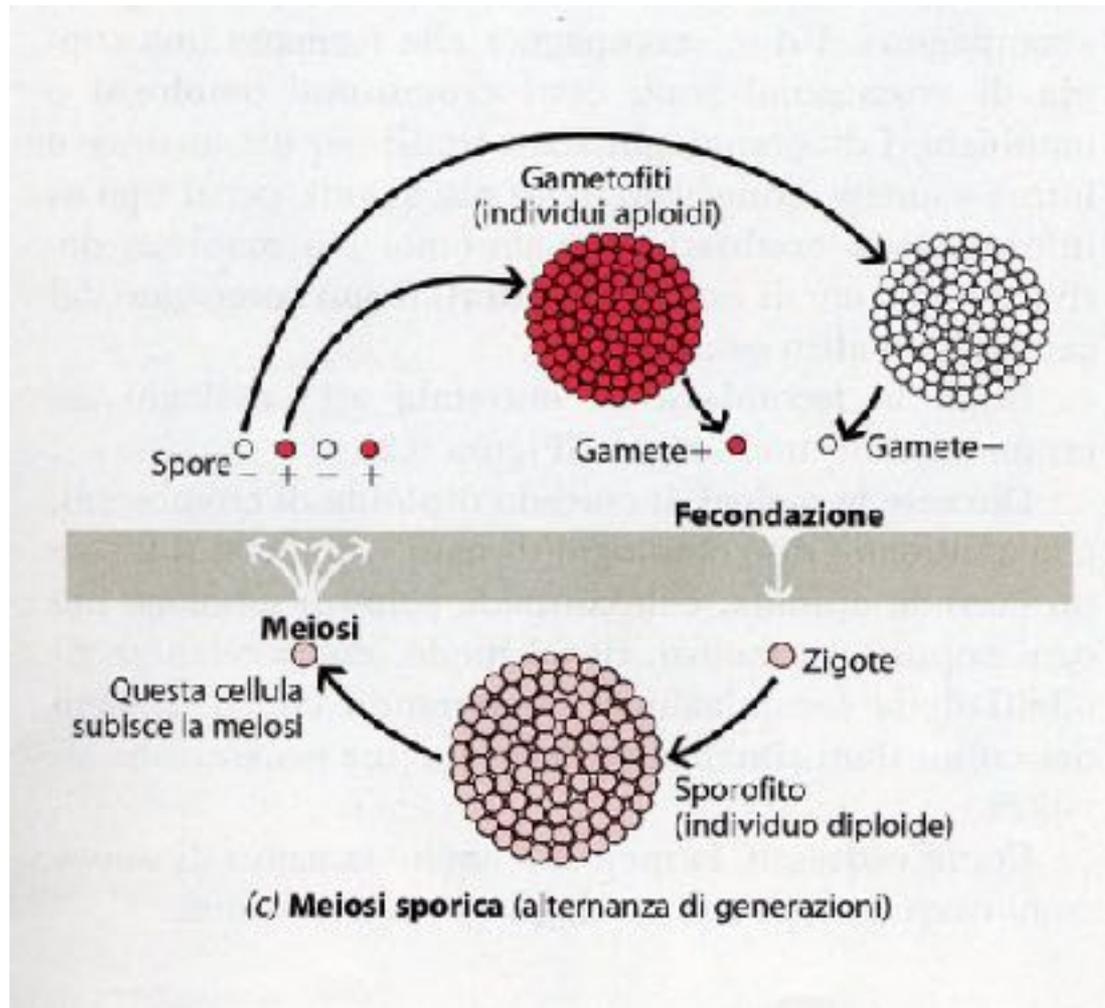
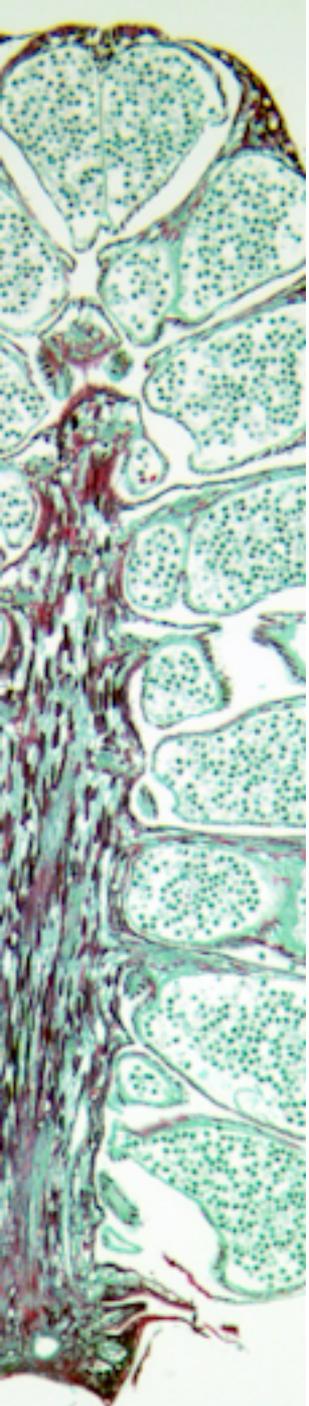


n,
aploidia

2 n,
diploidia



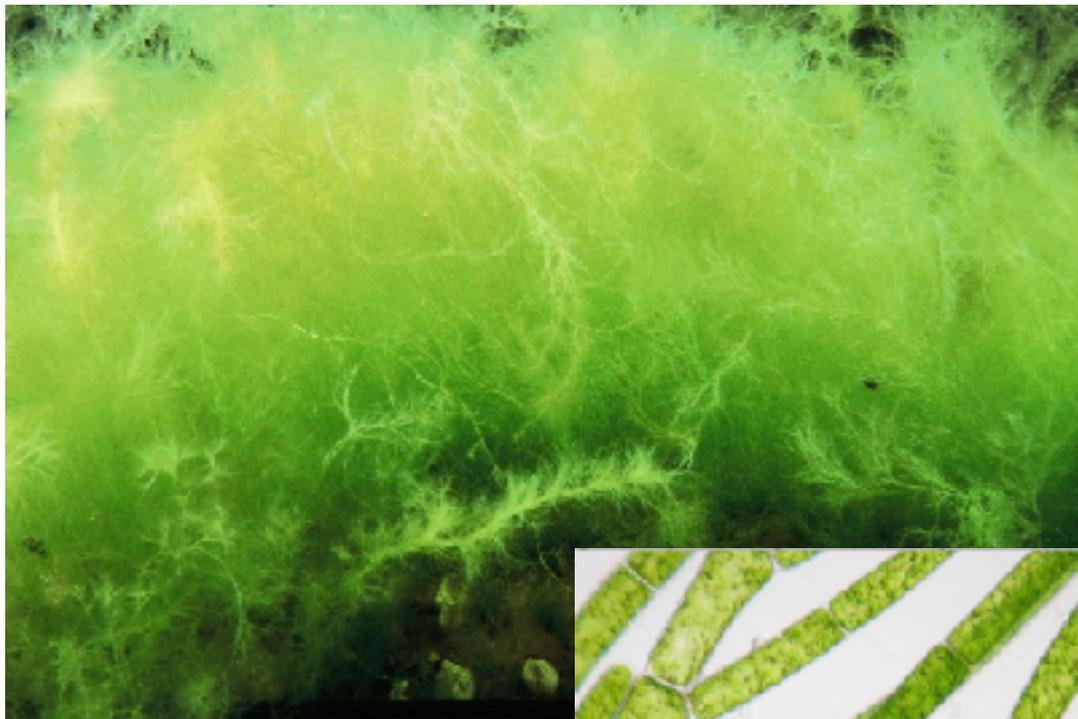
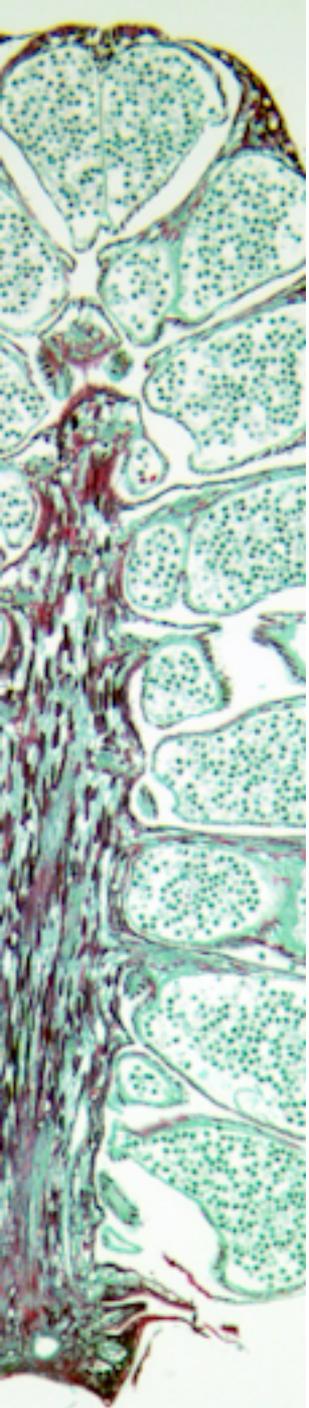
Organismi aplodiplonti, con meiosi sporica



n,
aploidia

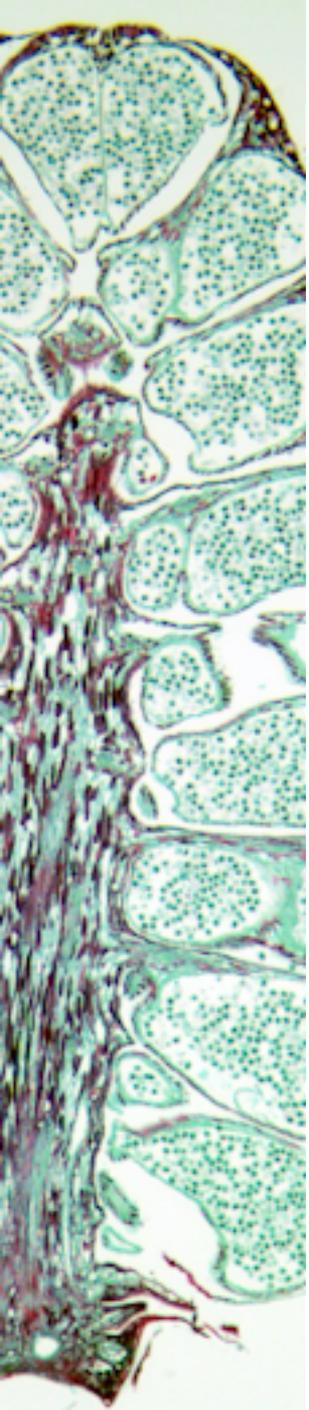
2 n,
diploidia





Cladophora glomerata
(Linnaeus) Kuetzing 1843

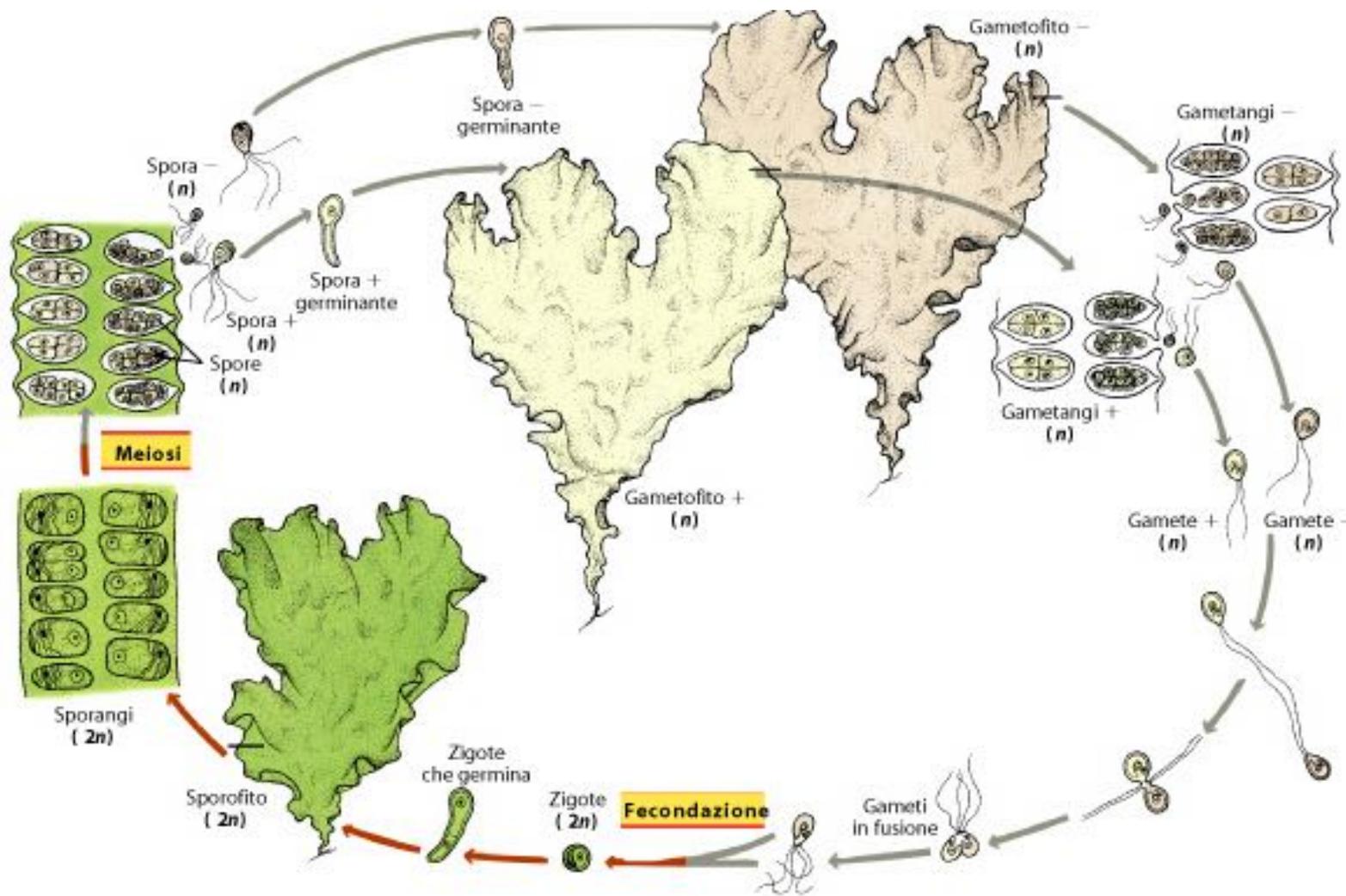
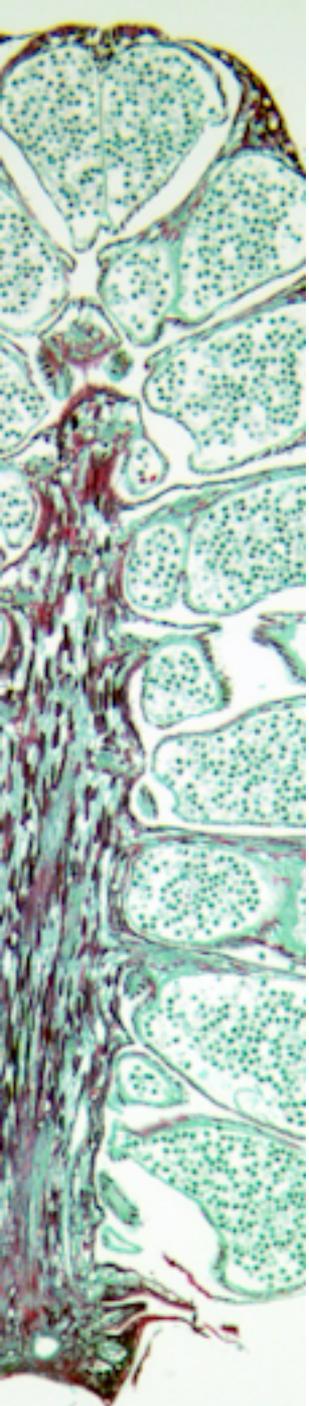




La seconda linea evolutiva è ben rappresentata dal genere **Ulva**. Il tallo è laminare, dello spessore di due cellule, e può raggiungere anche dimensioni notevoli, fino e a volte anche oltre il metro. Il tallo è ancorato al substrato da un piede. Le cellule sono tutte uninucleate, e contengono un solo cloroplasto. L'alternanza di generazione è isomorfa.

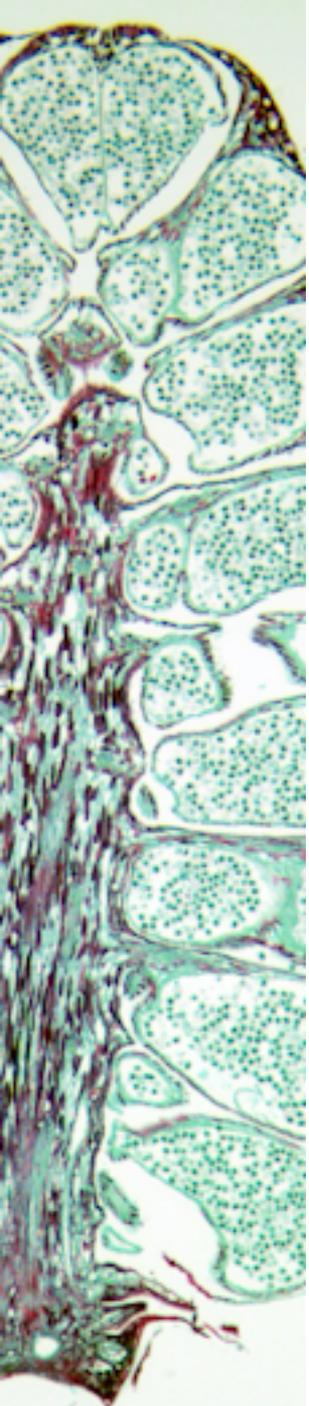
Ulva lactuca L., 1753





Alternanza di generazione in *Ulva*. A eccezione delle strutture riproduttive, gametofito e sporofito sono morfologicamente identici.





Un'altra linea evolutiva è quella che porta a forma sifonacee, con cellule **cenocitiche** di grandi dimensioni, ramificate, a volte settate. Il tallo si forma per ripetute divisioni nucleari, di solito senza la comparsa di setti. Le pareti cellulari compaiono solo durante la fase riproduttiva. Un esempio di questo gruppo sono le specie dei generi *Codium* o *Ventricaria*. In questo gruppo il ciclo è solitamente diplonte, con meiosi gametica.

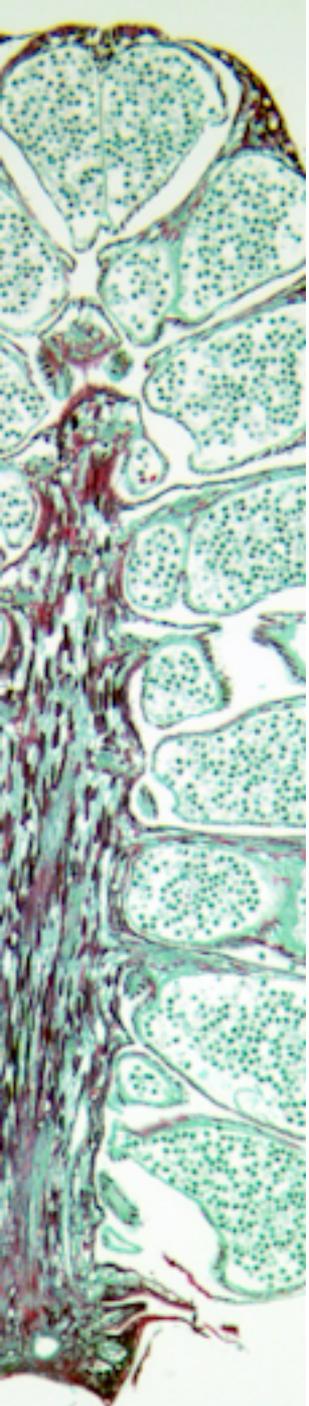


Codium fragile (Suringar) Hariot



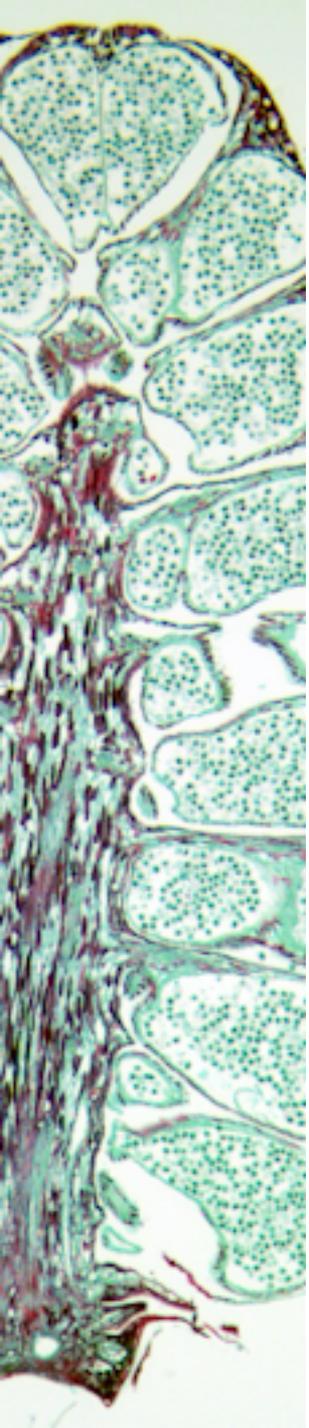
Ventricaria ventricosa J.Agardh, 1887





Interessante in questo gruppo è lo strano rapporto con alcuni molluschi nudibranchi, come *Plakobranthus ocellatus* (van Hasselt, 1824). Questi molluschi si nutrono di specie sifonacee delle Ulvophyceae, ma non ne digeriscono i cloroplasti. Questi invece vengono inglobati nelle cellule che delimitano la camera respiratoria dell'animale. In presenza di luce questi fotosintetizzano così efficacemente che spesso l'ossigeno prodotto è superiore a quello consumato dall'animale.





Classe Charophyceae

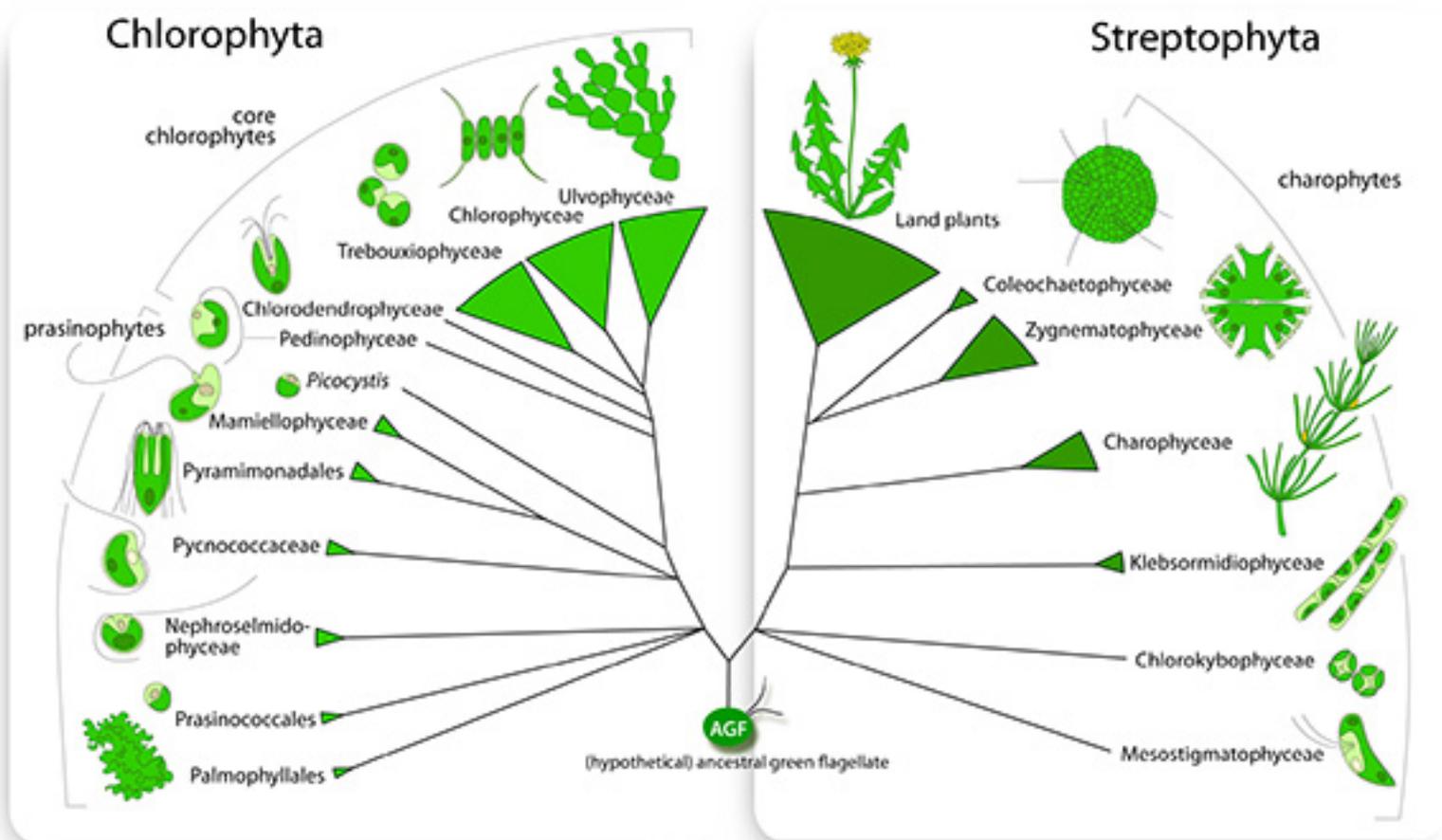
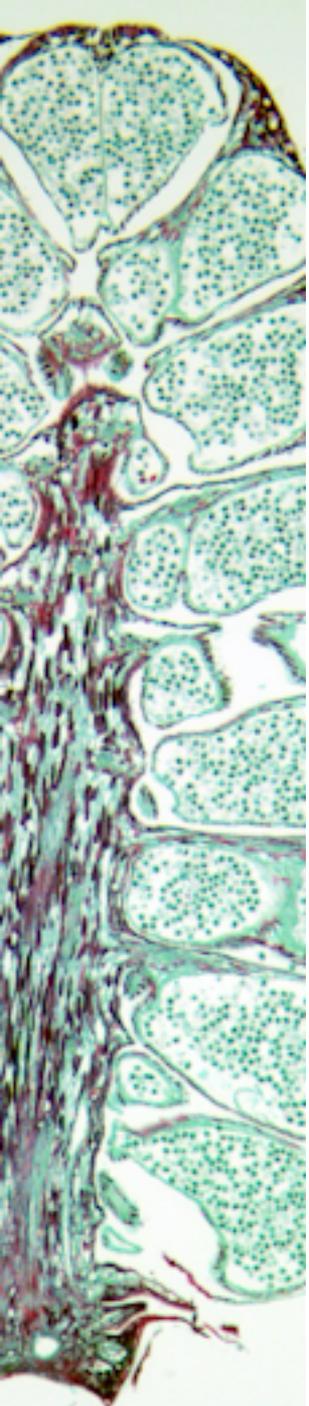
Si tratta del gruppo di alghe verdi che per ultimo si è differenziato da un progenitore comune alle piante. Possono essere unicellulari, coloniali, filamentose, o parenchimatose.

Mitosi aperta, persistenza del fuso mitotico, presenza del fragmoplasto nella divisione cellulare, presenza di citocromo, flavonoidi, e i precursori chimici delle cuticole, oltre a altre caratteristiche biochimiche, e la presenza di flagelli asimmetrici, le rendono molto vicine alle briofite e alle piante vascolari.

Sono tutte specie di acqua dolce.

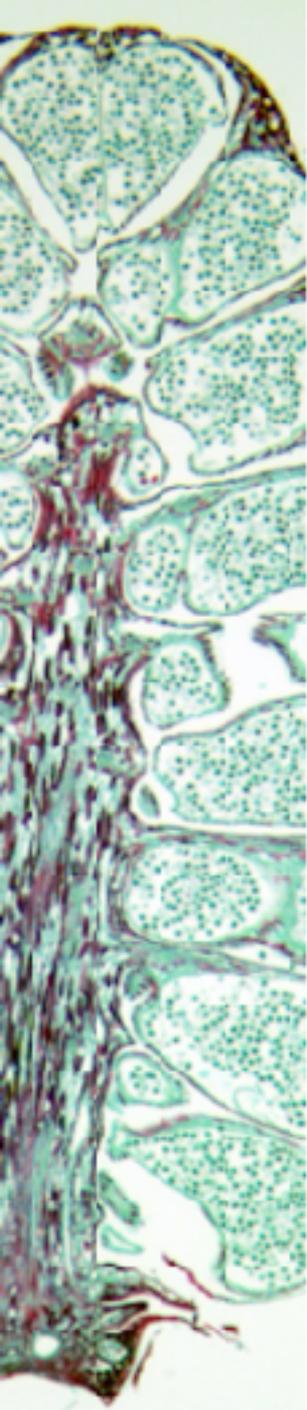
Due ordini in particolare sembrano essere i più vicini alle briofite e alle piante vascolari, e sono gli ordini Coleochaetales e Charales. Le alghe di questi ordini sono tutte oogame, e gli spermatozoi sono simili a quelli delle briofite.





Modified from Lellaert et al., Crit. Rev. Plant Sci. 31:1-46 (2012) updated 25 Oct 2013





L'ordine delle **Charales** comprende, a seconda dell'opinione dei diversi tassonomi, da 80 a 400 specie di acqua dolce o salmastra.

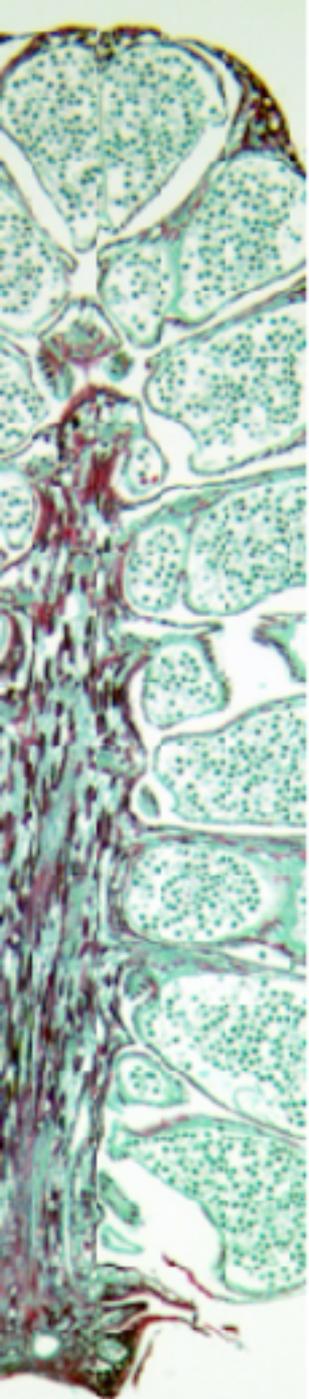
Le Charales, così come Coleochaete, le briofite e le piante vascolari, presentano crescita apicale. I talli sono divisi in nodi e internodi. I tessuti dei nodi assomigliano ai parenchimi delle piante. Grande somiglianza vi è anche tra i plasmodesmi.

Da ogni nodo si dipartono verticilli di rametti. Le uniche cellule flagellate del ciclo vitale delle Charales sono gli spermatozoi, che vengono prodotti da anteridi multicellulari, molto più complessi di ogni altra alga. Le cellule uovo sono prodotte in oogoni protetti da diverse lunghe cellule tubolari, avvolte a formare caratteristiche strutture.

La meiosi è molto probabilmente zigotica, anche se la robusta parete in sporopollina non consente di verificarlo in vivo.

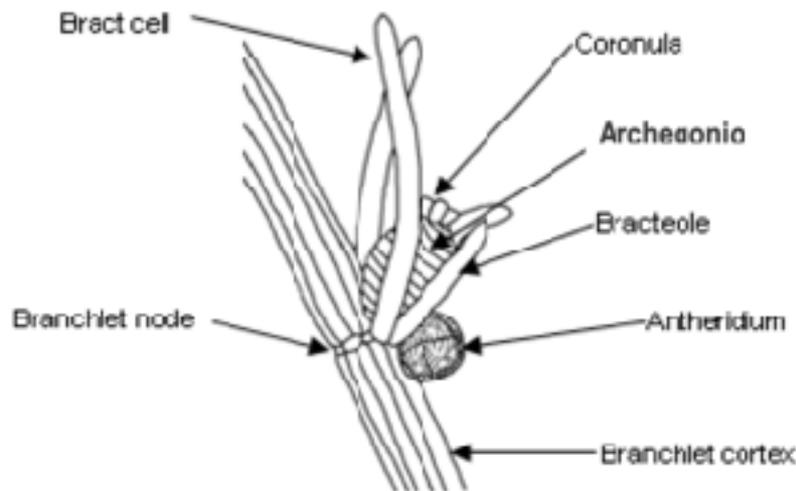
Le specie del genere *Chara* vivono in acque dolci poco profonde. Alcune specie presentano ricche calcificazioni sulle pareti cellulari, che hanno consentito la conservazione di reperti fossili - in particolare le strutture riproduttive - di antenati di questo genere a partire da oltre 400 milioni di anni fa, nel tardo Siluriano.

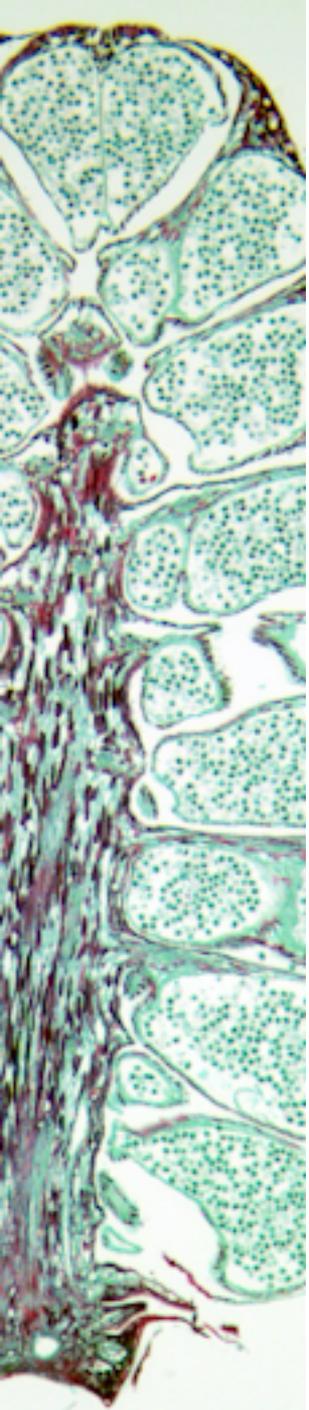




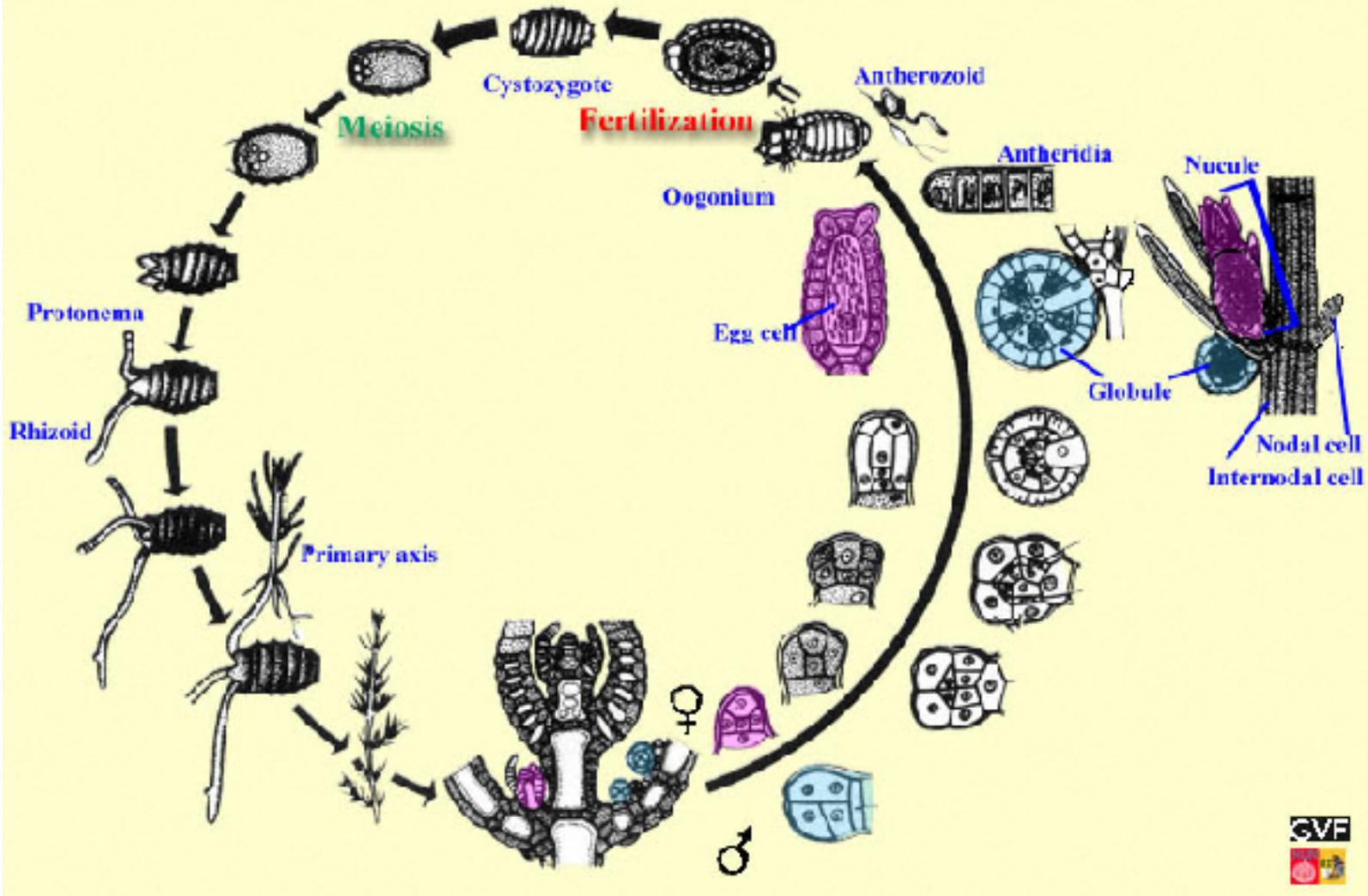
Chara si riproduce sia vegetativamente che sessualmente.

Le cellule sessuali maschili sono prodotte in organi pluricellulari, i **globuli**, mentre quelle femminili si formano nelle **nocule**, strutture protette da cellule tubulari sterili disposte a spirale. Essi sono interpretati, rispettivamente, come veri anteridi e veri archegoni.





LIFE CYCLE OF CHARA (GIANT GREEN ALGA)



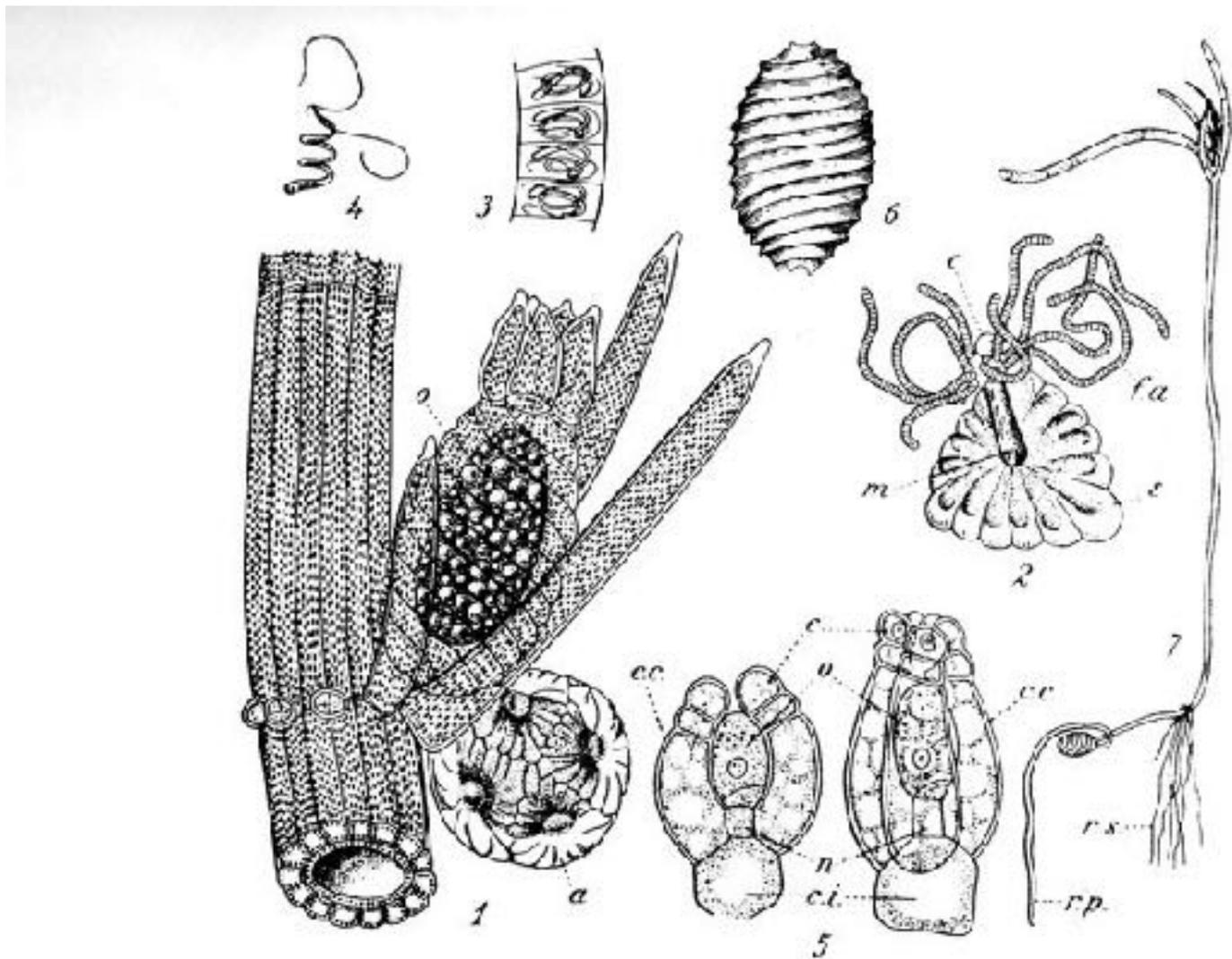
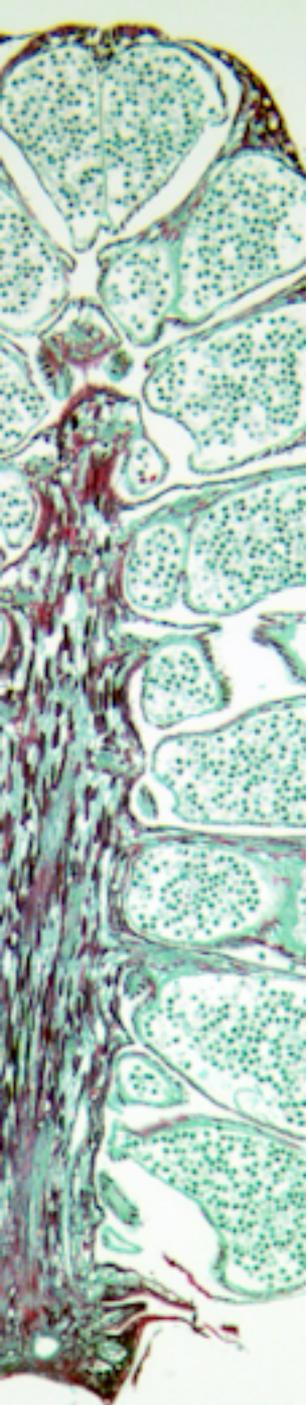
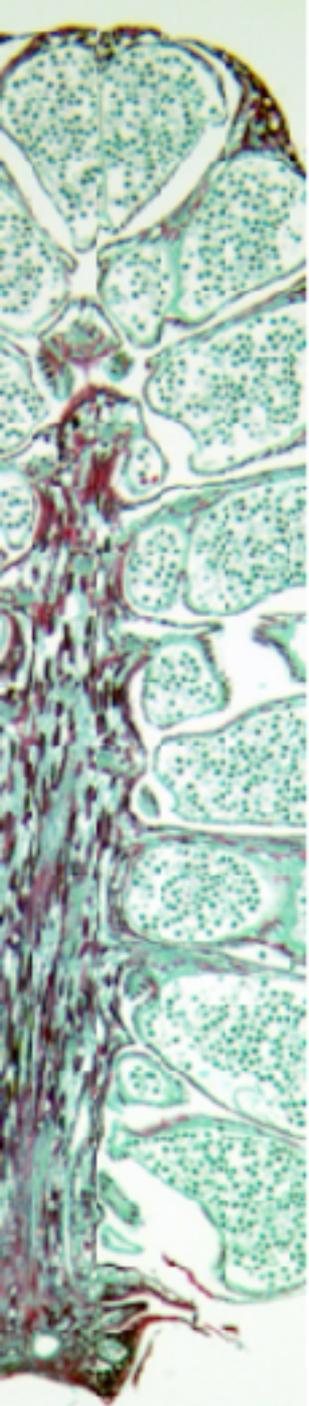


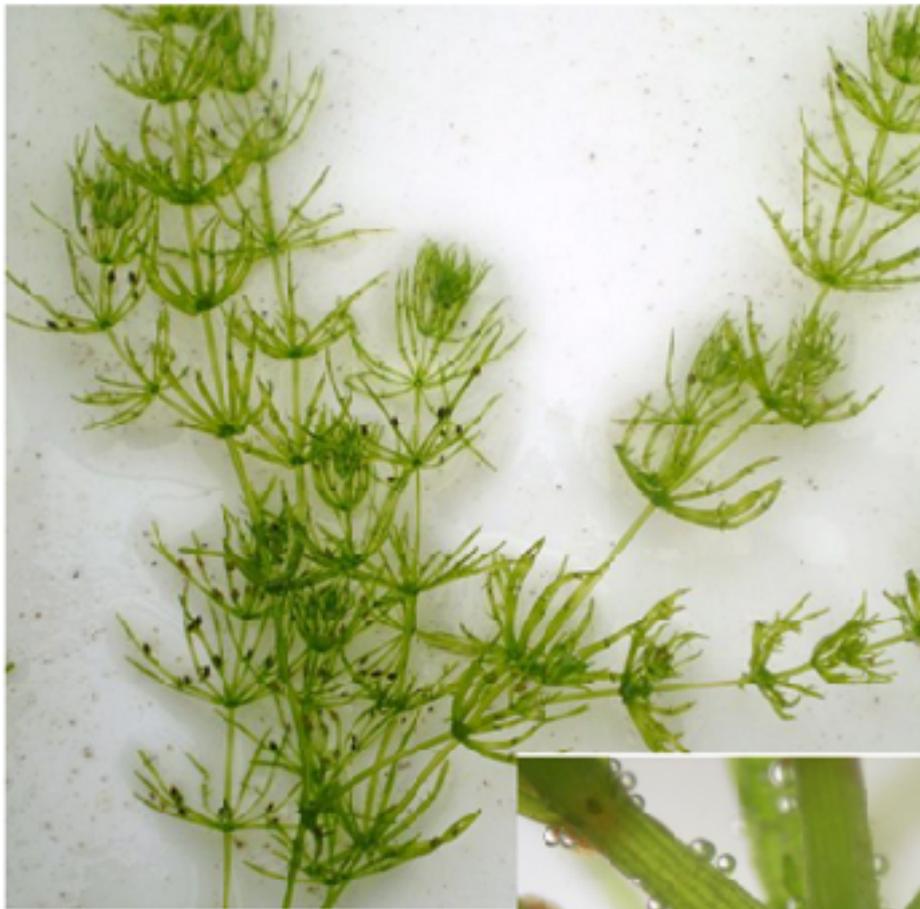
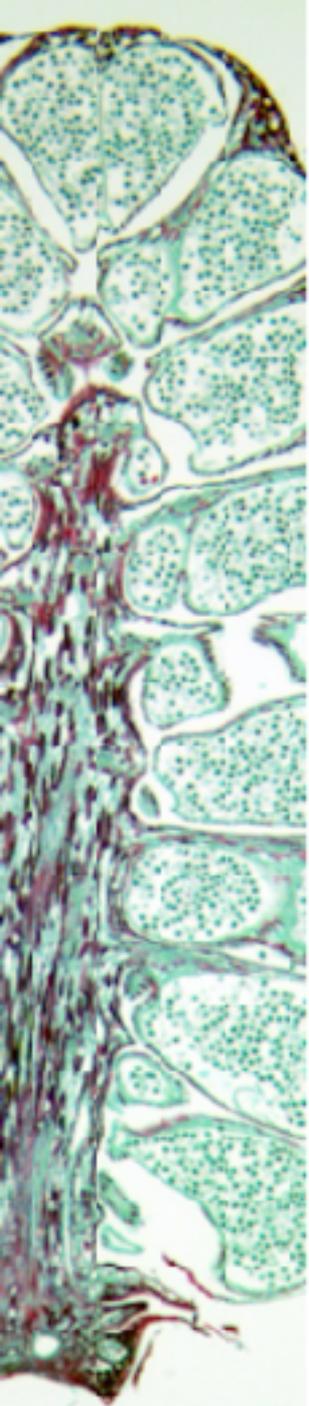
FIG. 92 — CHARA FRAGILIS. 1. Porzione di tallo con nodi, *n*, ed anteridio *a*; 2. sguardo anteridiale, *s*, col manubrio *m*, il capitulum *c*, ed i filamenti anteridiali *f.a.*; 3. cellule anteridiali; 4. anterozoidi; 5. oogoni in formazione: *c.i.*, cellula internodale, *n*, cellula nodale, *o*, oogonio propriamente detto con cellule sterili di sostegno alla base, *n.c.*, cellule corticali, *c*, corona; 6. zigote quiescente; 7. giovane plantula: *r.p.*, rizoidi primario, *r.s.*, rizoidi secondario.

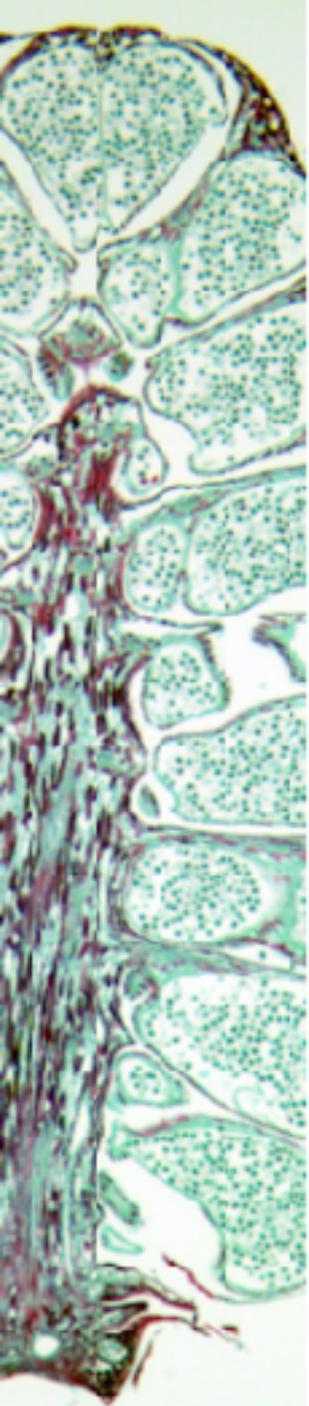




Le specie di *Chara* ricordano superficialmente alcune piante terrestri (es. Equiseti, nell'immagine in basso a destra)

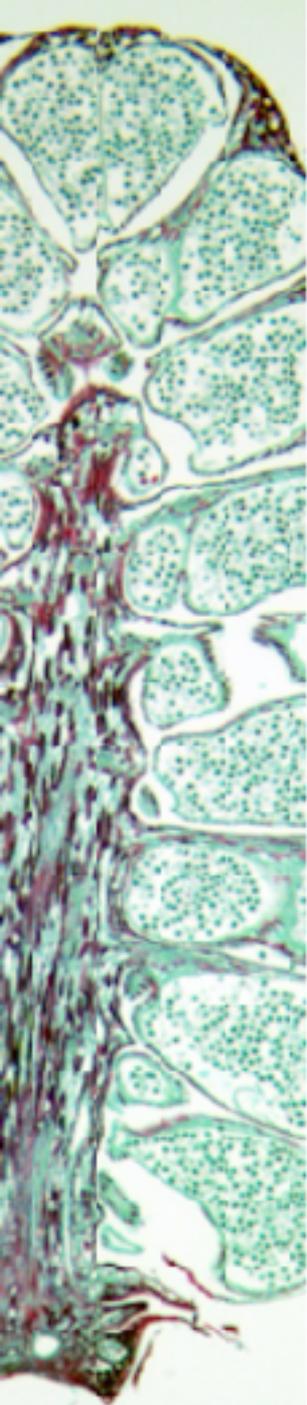






Dopo la fecondazione, lo zigote si differenzia in una oospora, dalla parete molto spessa e ricca in sporopollaina, che può fungere da organo di sopravvivenza alla stagione avversa.





Spirogyra è un genere che prende il nome dalla forma dei cloroplasti, che si dispongono a spirale all'interno delle cellule. *Spirogyra* forma filamenti che possono essere presenti come masse galleggianti nei corpi d'acqua dolce.

La riproduzione vegetativa avviene per divisione mitotica e frammentazione del tallo.

In questo genere non esistono stati del ciclo vitale flagellati. Infatti, non sono nemmeno presenti gameti maschili o femminili flagellati nella riproduzione sessuale.

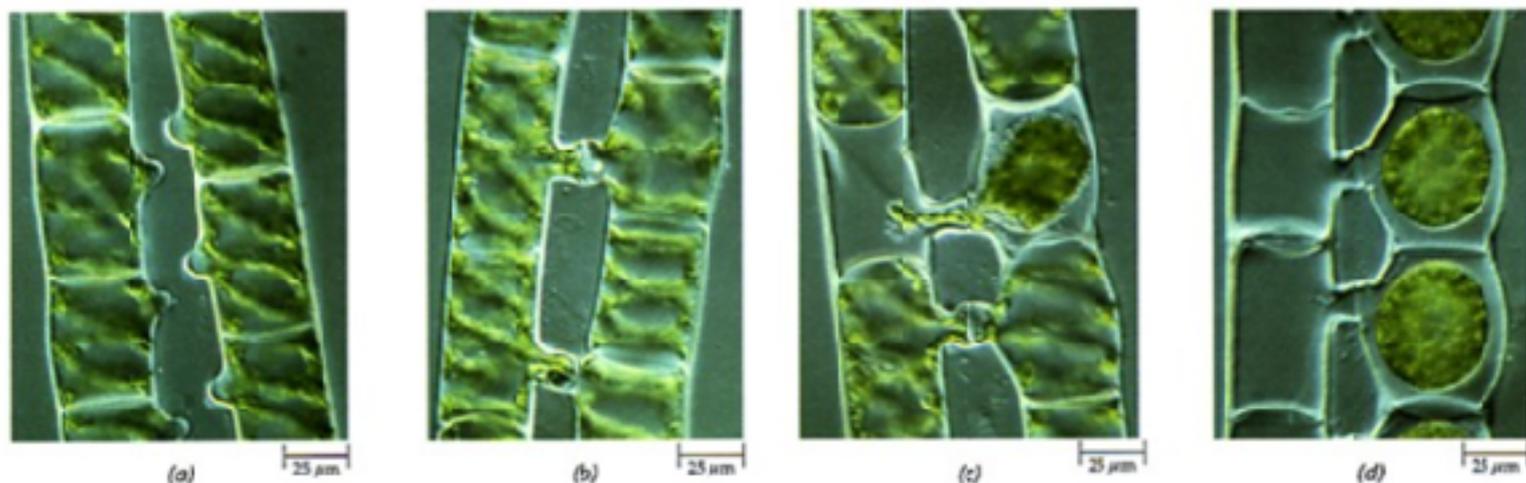
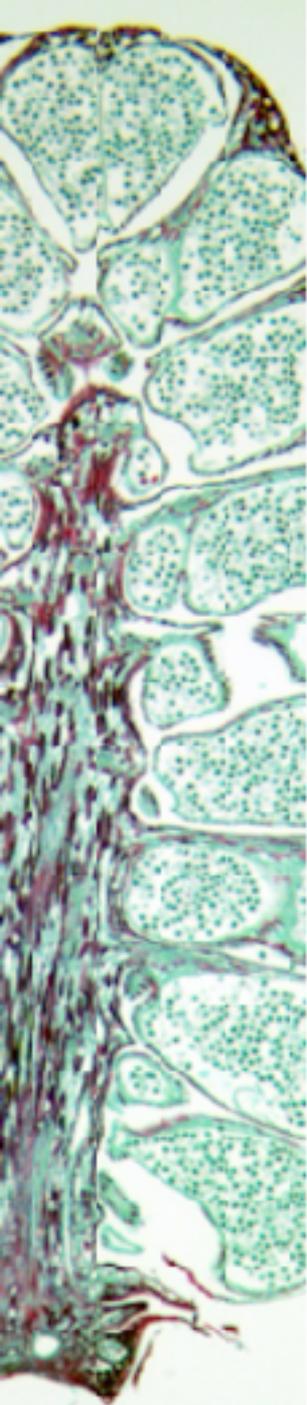


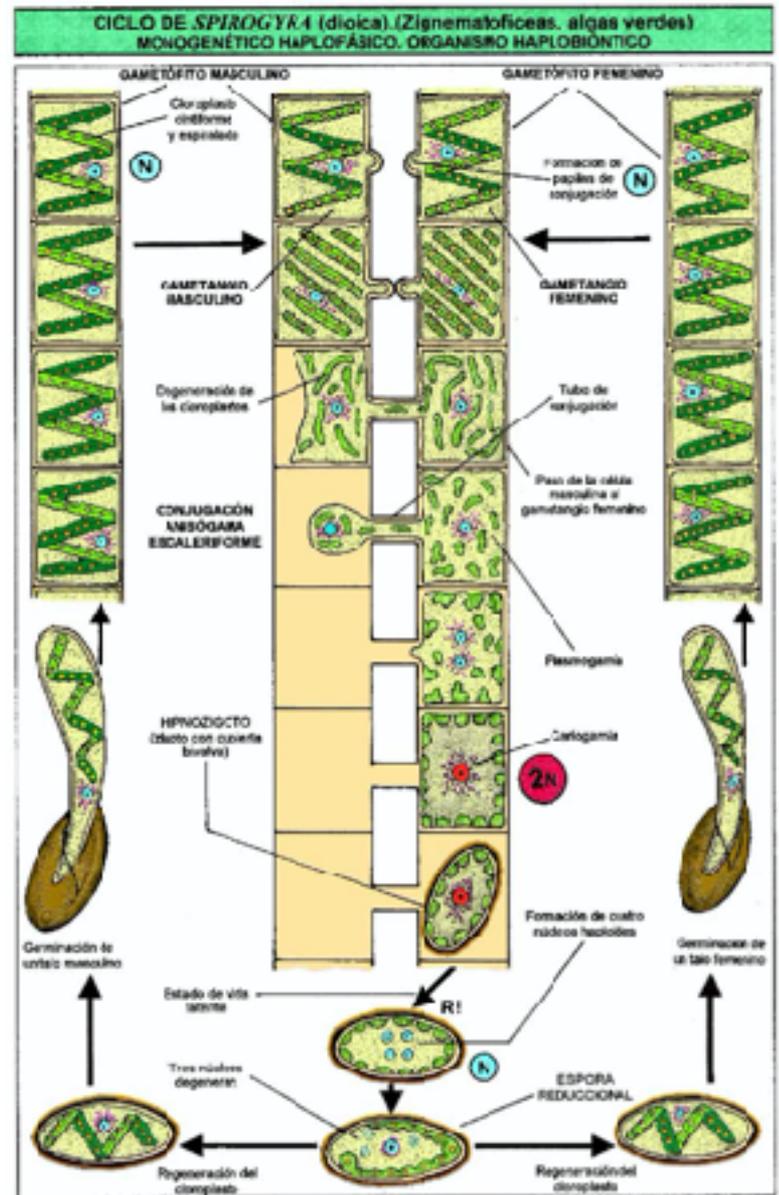
Figura 17.34 Riproduzione sessuale in *Spirogyra*. (a), (b) Formazione di tubi di coniugazione tra cellule di filamenti adiacenti. (c) Il contenuto delle cellule del ceppo - (a sinistra) passa attraverso questi tubi nelle cellule del ceppo +. (d) La fecondazione avviene

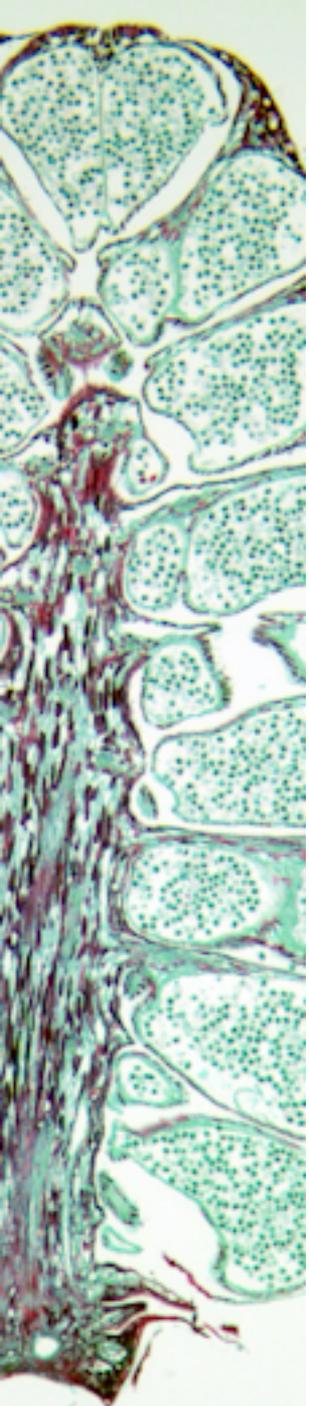
dentro queste cellule. Lo zigote che si forma, la zigospora, sviluppa una parete cellulare spessa e resistente. I filamenti vegetativi di *Spirogyra* sono aploidi, e la meiosi avviene durante la germinazione delle zigospore, come in tutte le altre *Charophyceae*.





La riproduzione sessuale avviene in modo caratteristico. Due gametofiti di segno opposto, maschile e femminile, vengono a contatto. Si forma tra questi un ponte citoplasmatico, il **tubo di congiunzione**. Le due cellule che entrano a contatto con il tubo servono da **isogameti**. La fecondazione può avvenire all'interno del tubo, o il contenuto di uno dei due isolamenti può confluire nell'altro. Lo **zigote** così formato viene circondato da una parete ricca di **sporopolleina** (la stessa sostanza presente nei pollini delle piante vascolari). Lo zigote è l'unica fase diploide del ciclo, che presenta meiosi zigotica, dando quindi origine a nuovi individui aploidi. Questo è un aspetto comune a tutti i gruppi di Charophyceae.



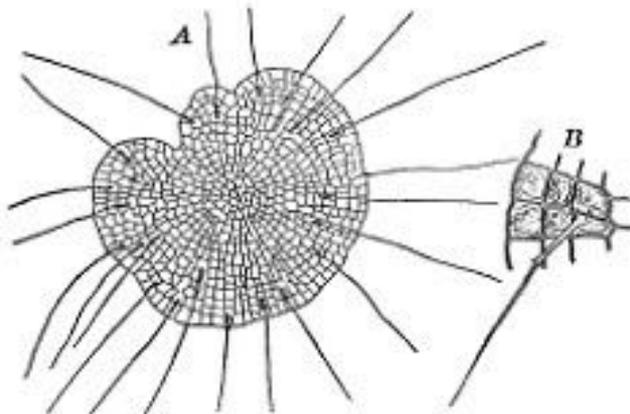


Le **Coleochaetales** comprendono solo una ventina di specie, con generi filamentosi ramificati o discoidali.

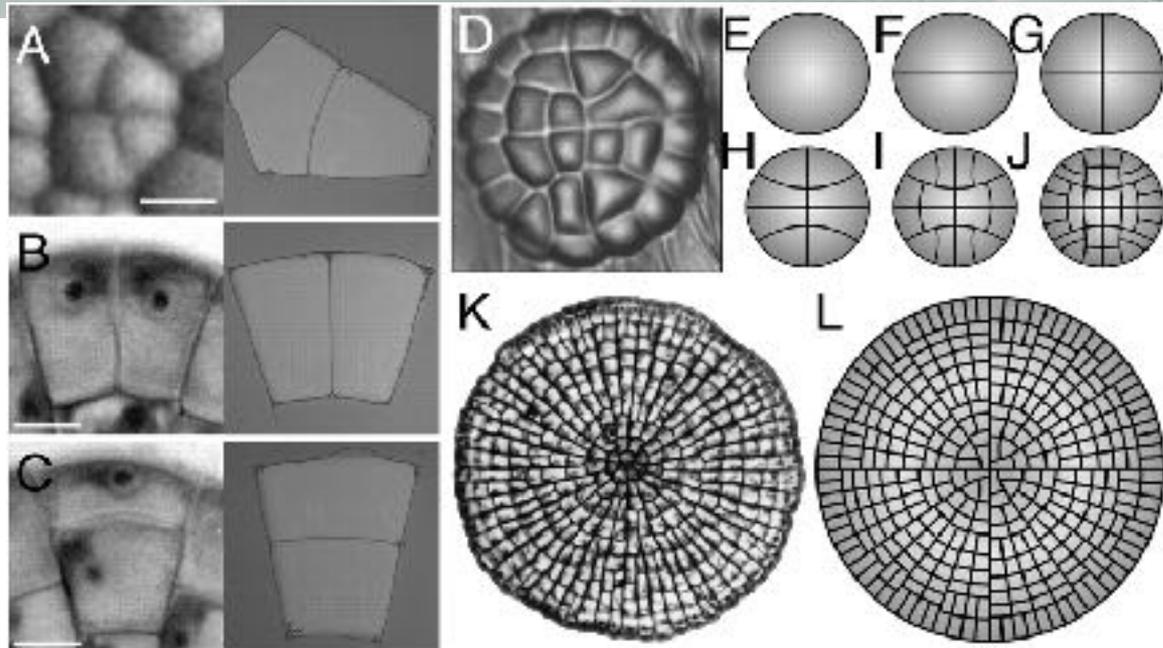
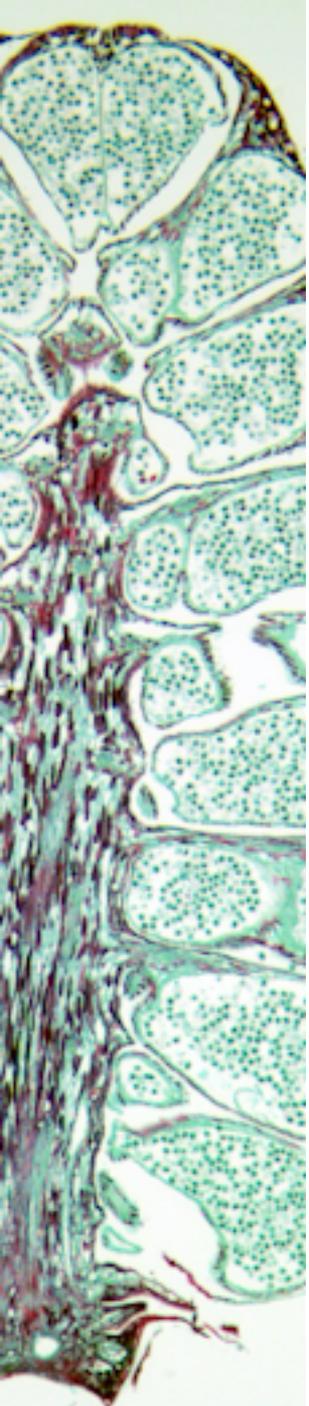
Coleochaete vive in acqua dolce, sulle rocce o sulle piante sommerse.

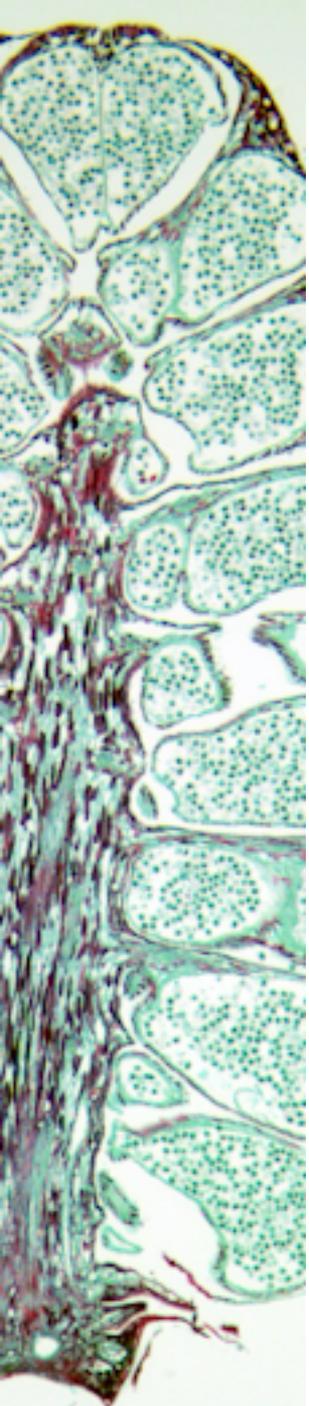
Si caratterizza per formare talli sottili, alcuni di forma discoidale, con curiosi peli pluricellulari che si protrudono da uno strato di cellule basali, e presenza di plasmodesmi.

Coleochaete growing on edge of *Elodea* leaf



I rappresentanti di questo genere sono facili da coltivare in acquario e sono diventati pertanto un modello di studio a cui applicare tutte le tecniche molecolari già sviluppate nella pianta vascolare *Arabidopsis thaliana*.



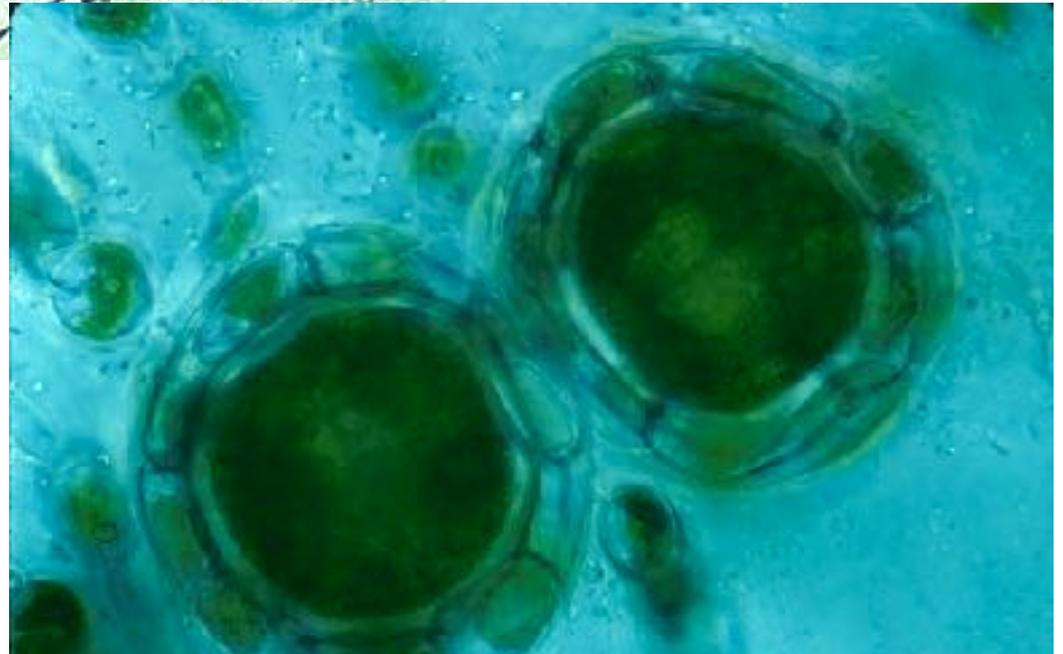
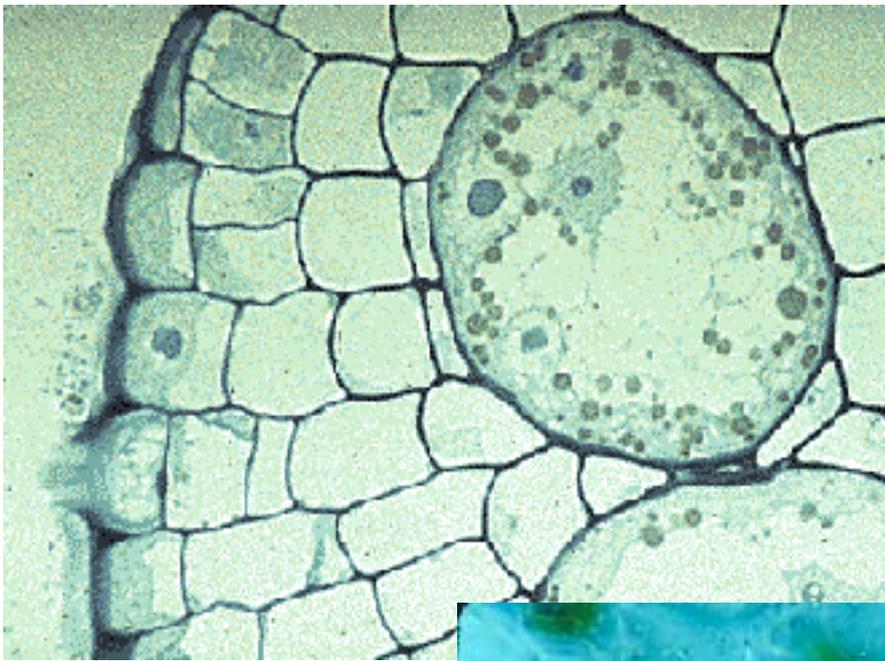
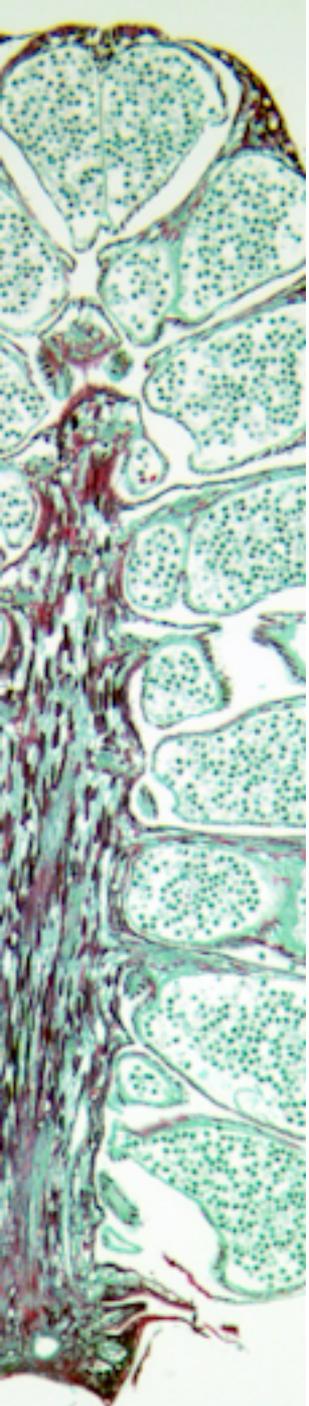


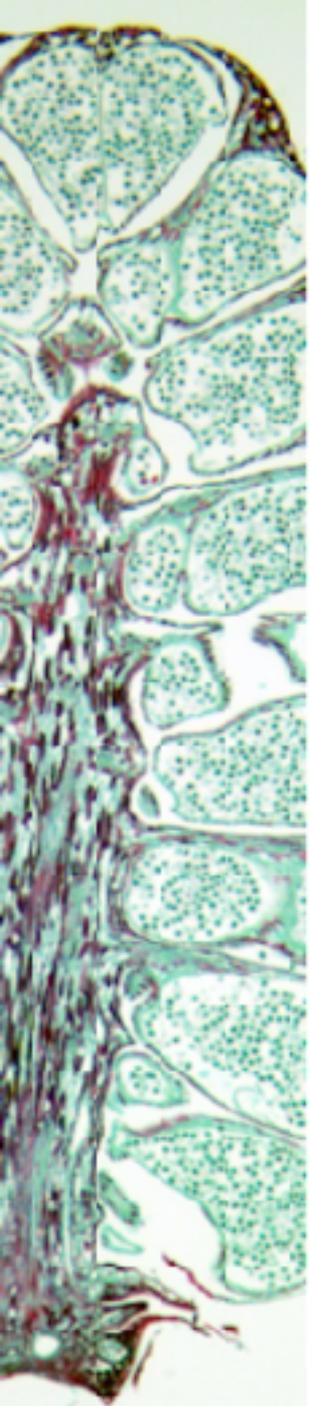
I caratteri interessanti sono:

- la riproduzione sessuale oogama, con cellule-uovo che vengono trattenute, cioè non sono liberate nell'ambiente;
- la presenza di uno strato di cellule che si sviluppa a protezione dello zigote, in seguito alla fecondazione delle singole grandi cellule-uovo (la struttura può essere interpretata come un passaggio all'evoluzione di un vero e proprio **archegonio a partire da un oogonio**, presente nei suoi parenti più prossimi);
- lo sviluppo in queste cellule di protezioni di invaginazioni parietali per incrementare l'efficienza dello scambio con lo zigote.

Tuttavia, *Coleochaete* non può essere considerato il diretto progenitore vivente delle piante vascolari ("embriofite"), quanto piuttosto il membro di un gruppo strettamente affine, in quanto presenta meiosi zigotica (quindi il suo tallo è aploide!).

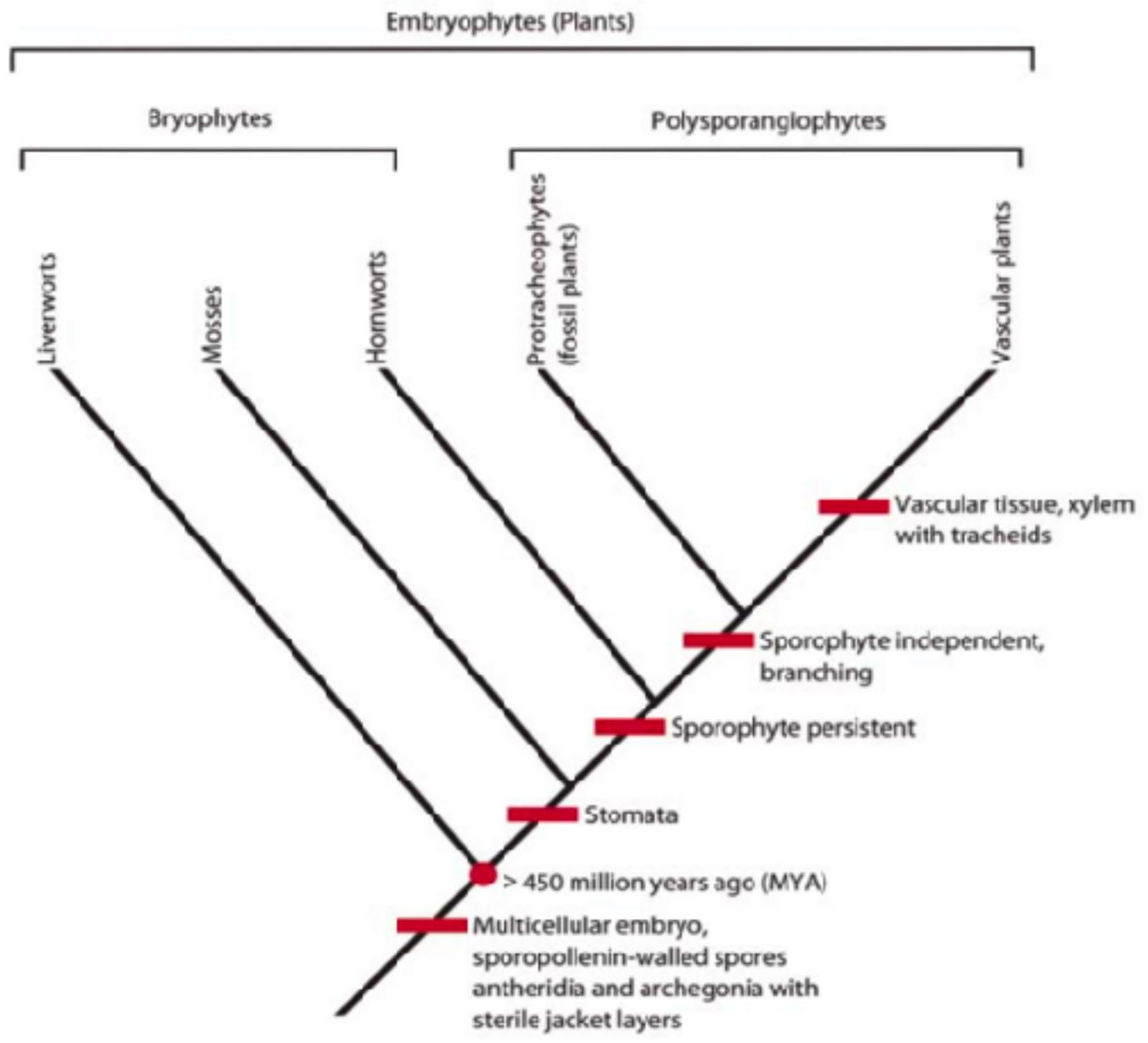
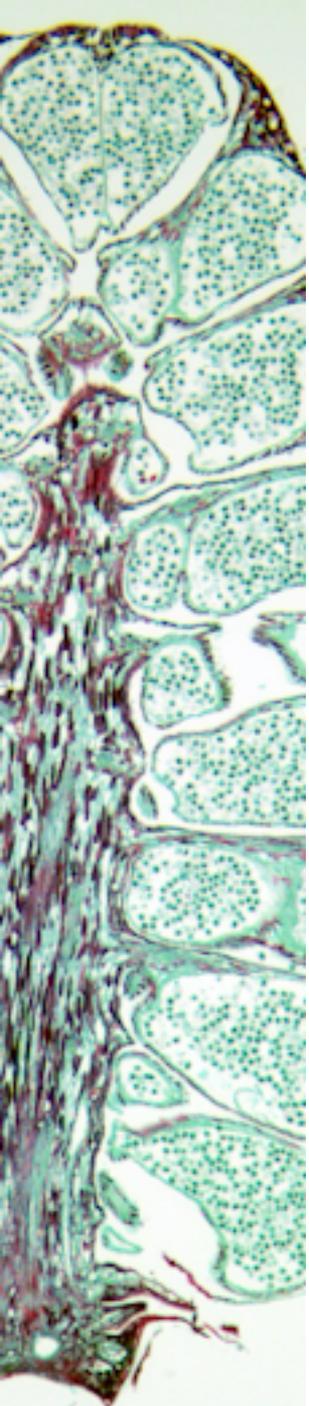


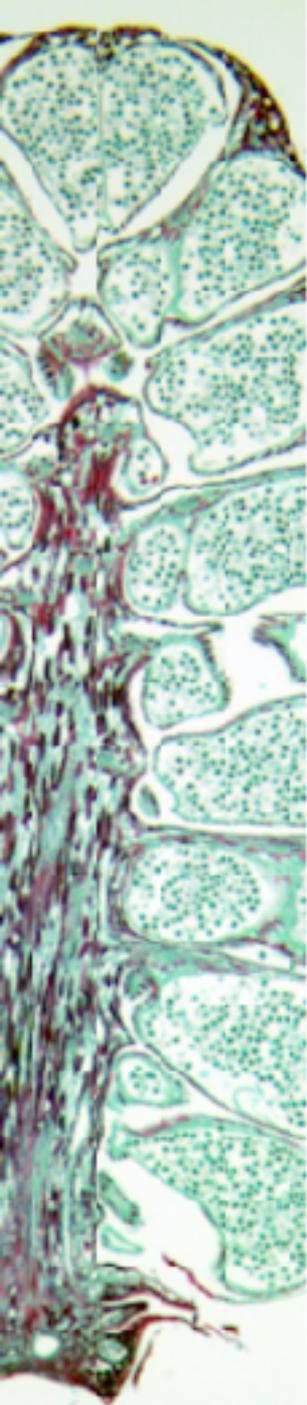




Le briofite







Vi sono diverse caratteristiche che sono comuni a briofite e piante vascolari, e che contraddistinguono questi due gruppi dalle alghe in genere, e in parte dalle Charales, probabilmente il gruppo a loro più affine evolutivamente. Queste caratteristiche sono:

- 1) la presenza di gametangi maschili e femminili, anteridi e archegoni, che presentano uno strato protettivo di cellule sterili
- 2) Mantenimento dello zigote, e dell'embrione (giovane sporofito) all'interno dell'archegonio
- 3) Presenza di uno sporofito multicellulare, che amplifica il numero di spore che possono essere prodotte da un singolo evento fecondativo
- 4) Sporangii multicellulari, anch'essi rivestiti da uno strato protettivo, con all'interno il tessuto sporigeno
- 5) Meiospore con pareti ricche in sporopollina, capaci di resistere al disseccamento e all'attacco di agenti patogeni
- 6) Crescita per meristemi apicali

