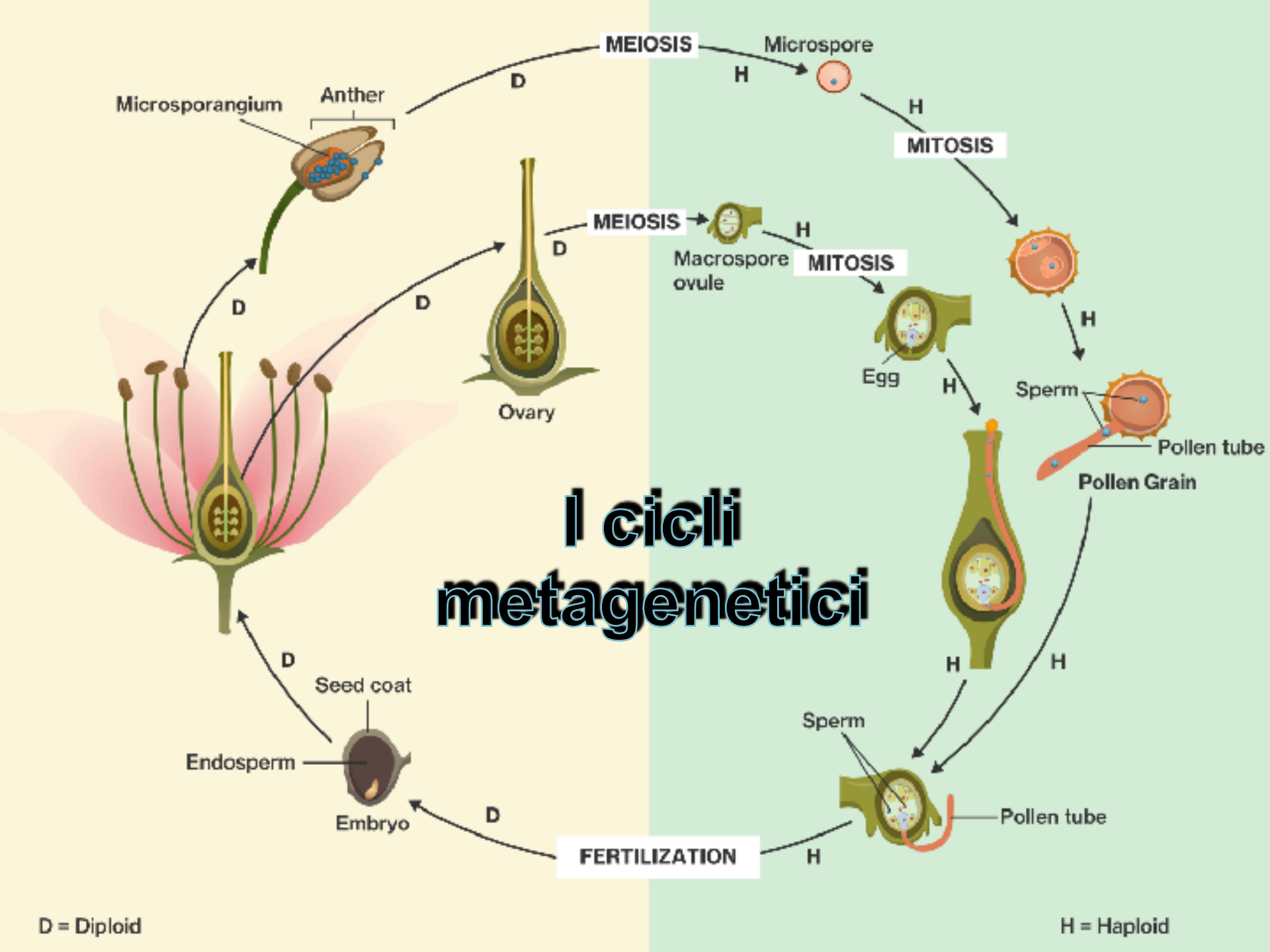




I cicli metagenetici

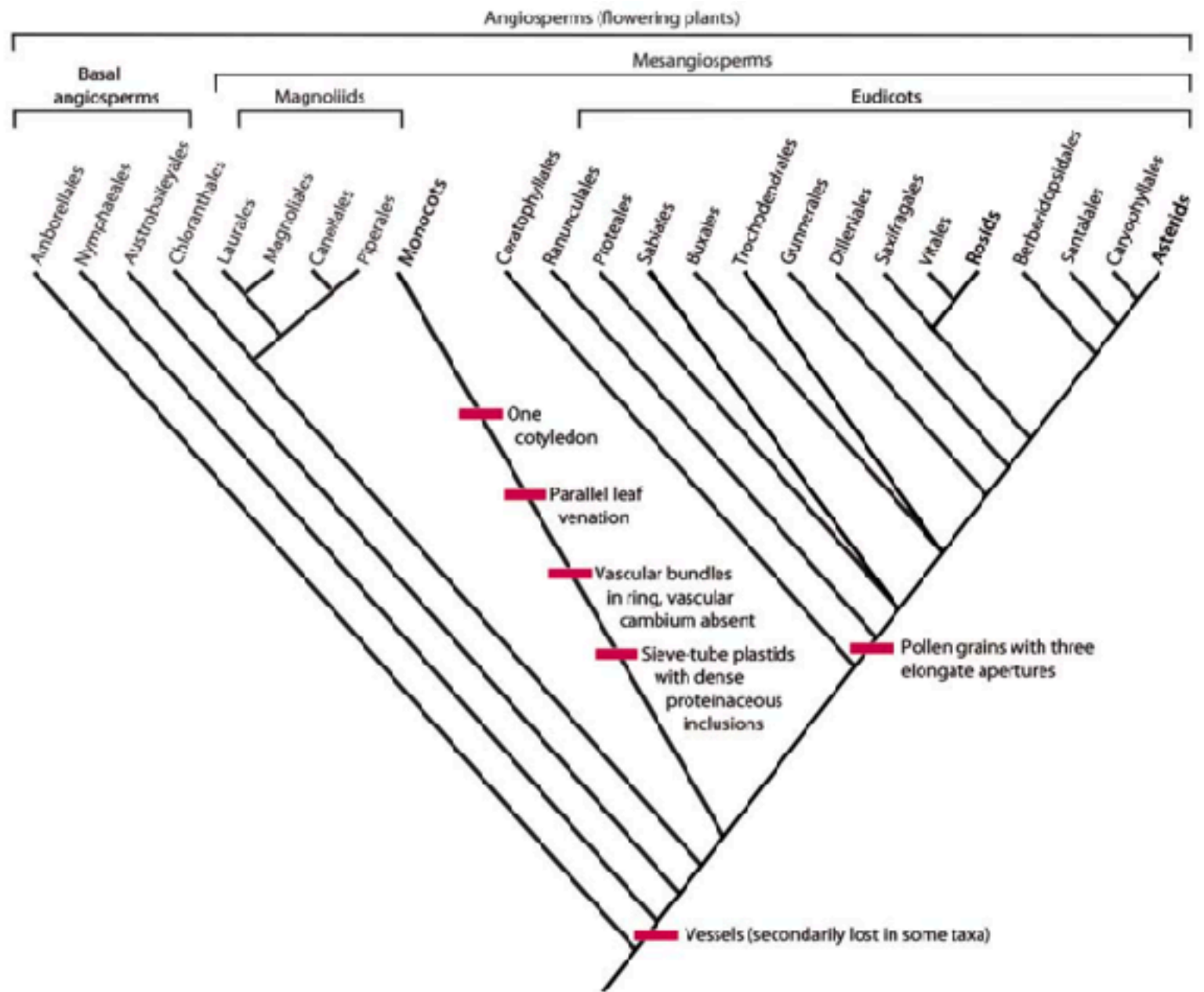


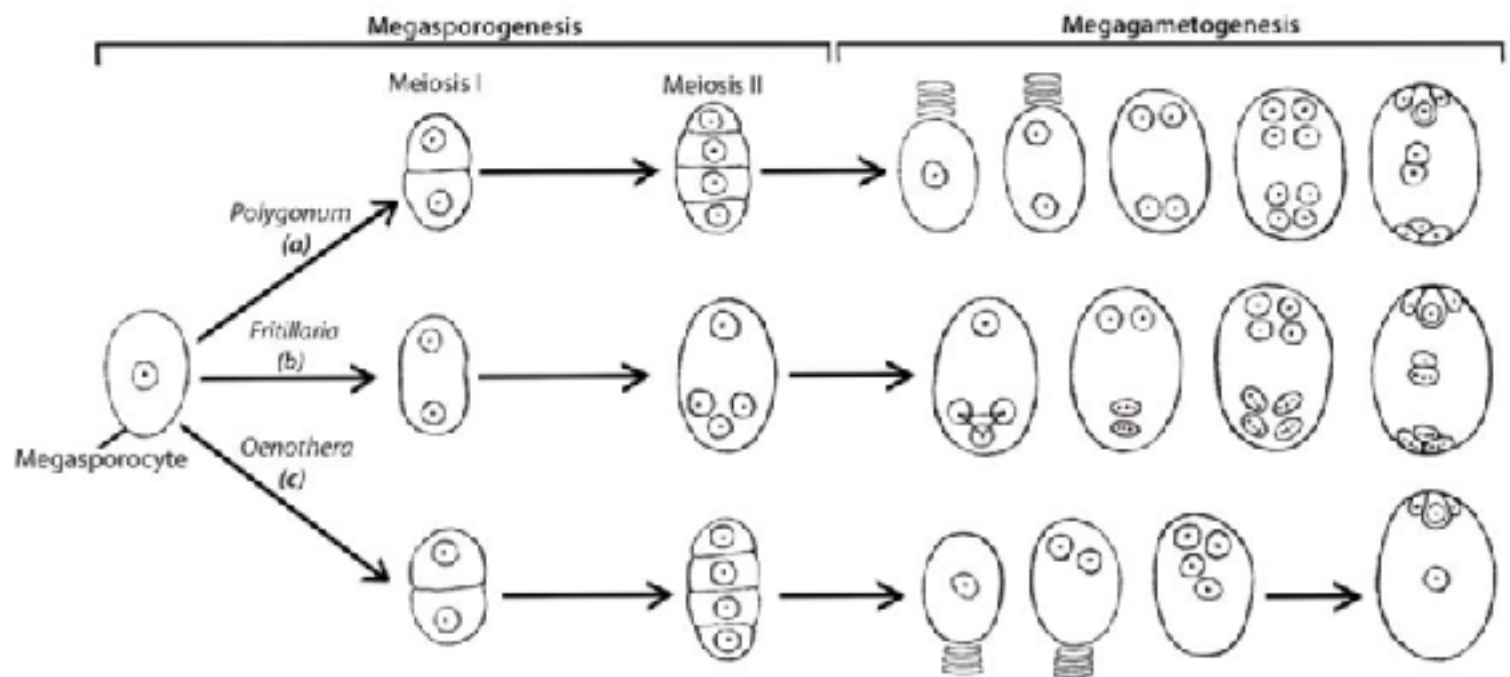
Contrariamente alla convinzione che tutte le angiosperme avessero sacche embrionali mature costituite da sette cellule e otto nuclei geneticamente identici, definite di tipo *Polygonum*, recenti studi hanno portato a conclusioni diverse.

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 nuclei, 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**.



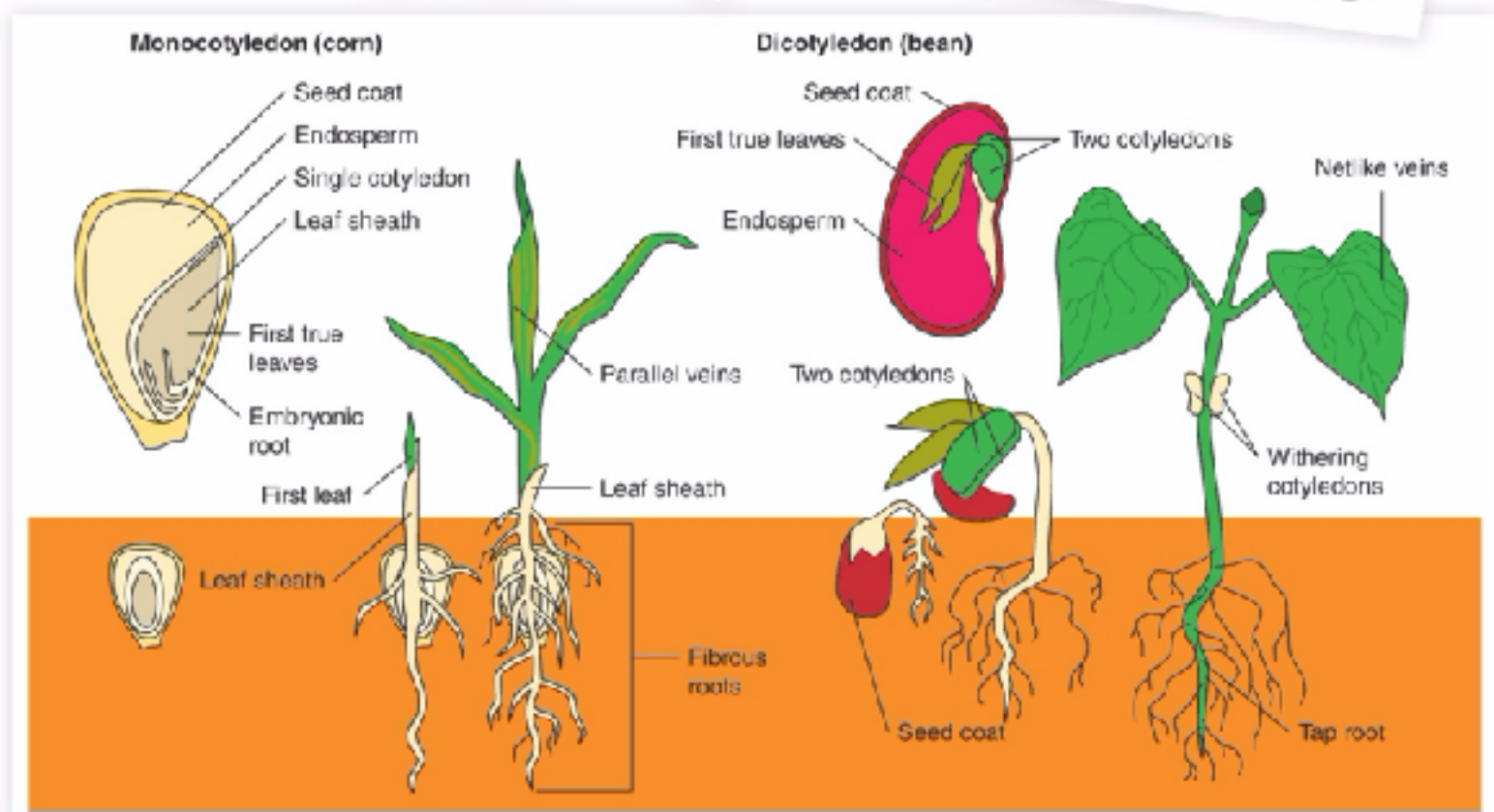
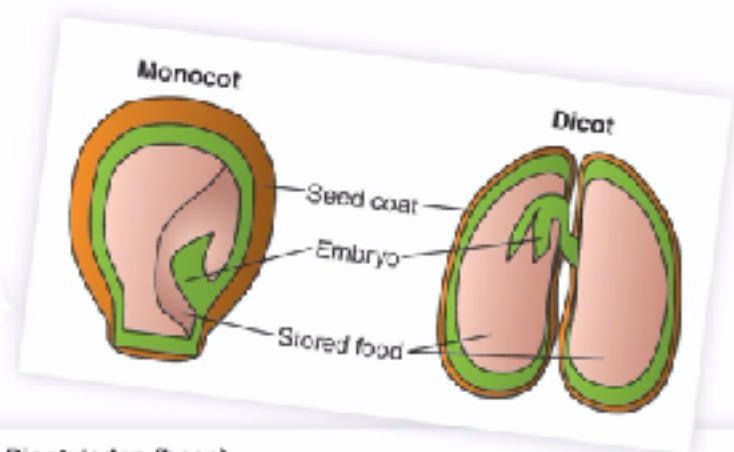
Nella doppia fecondazione, vengono avviati diversi processi che portano allo sviluppo del seme e del frutto:

- (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.

COTILEDONE: foglia embrionale carnosa, con funzione trofica per l'embrione nei primi stadi della germinazione.





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 (diploide) 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 carnosi, 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?

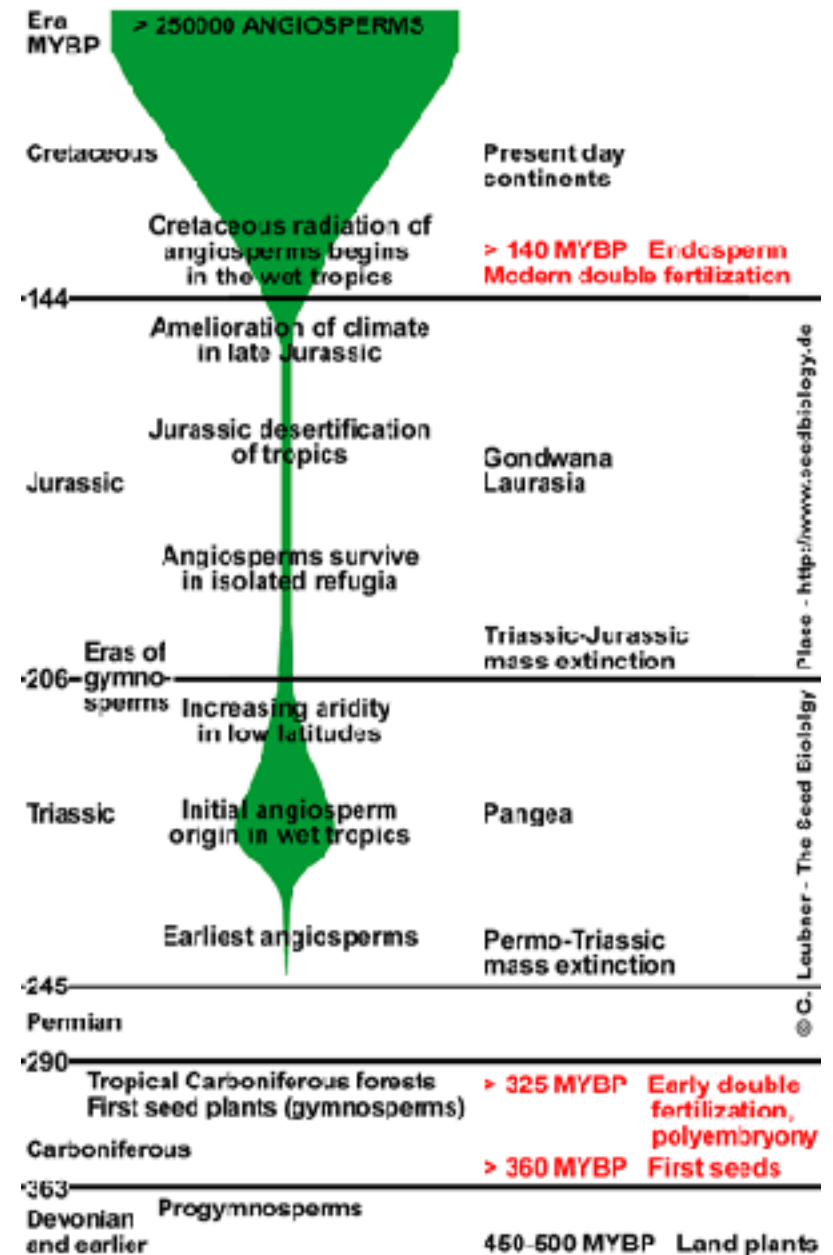
Queste sono alcune delle domande cui i ricercatori stanno ancora cercando di dare delle risposte. Purtroppo, è molto difficile ricostruire i rapporti filogenetici partendo dai (pochi) residui fossili che abbiamo a disposizione.

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 Benettitales, 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 archegoni (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)

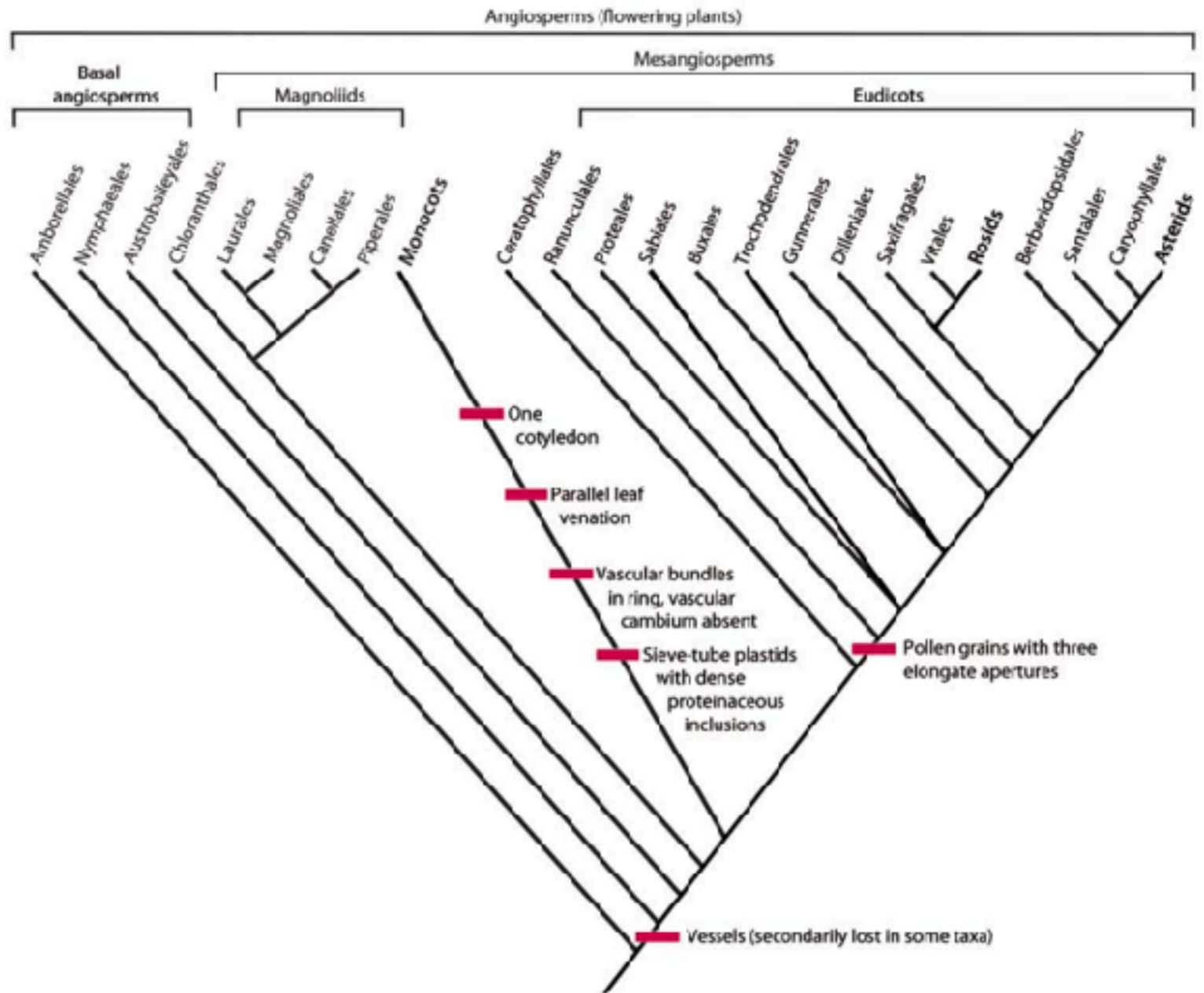
20-8 *Archaeofructus sinensis* The fossils of *Archaeofructus sinensis*, the earliest well-documented flowering plant, are approximately 125 million years old. They were recovered from semi-aquatic fossil beds preserved in Northern China. (a) Reconstruction of a whole plant, showing the slender roots, 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.



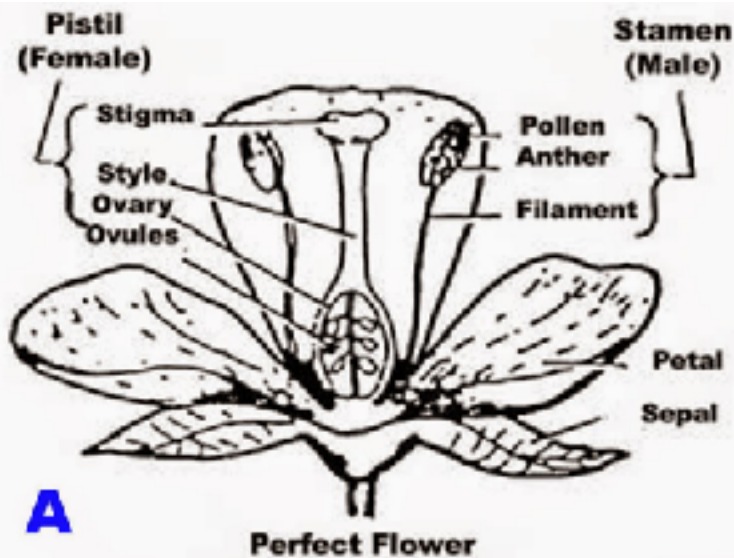


Le più antiche linee evolutive del gruppo delle angiosperme sono rappresentate da *Amborella trichopoda*, dall'ordine delle Nymphaeales e quello delle Austrobaileyales.

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).

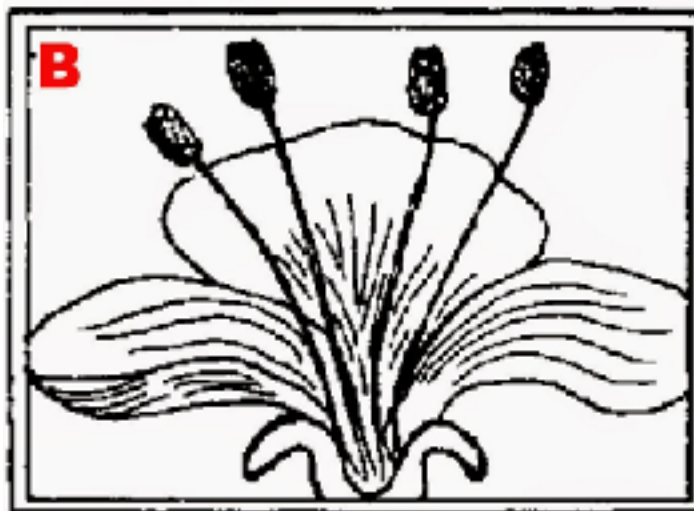
A differenza della stragrande maggioranza delle angiosperme, lo xilema di *Amborella* manca di trachee, e presenta tracheidi. Il sacco embrionale è un caso unico, con otto cellule e nove nuclei.



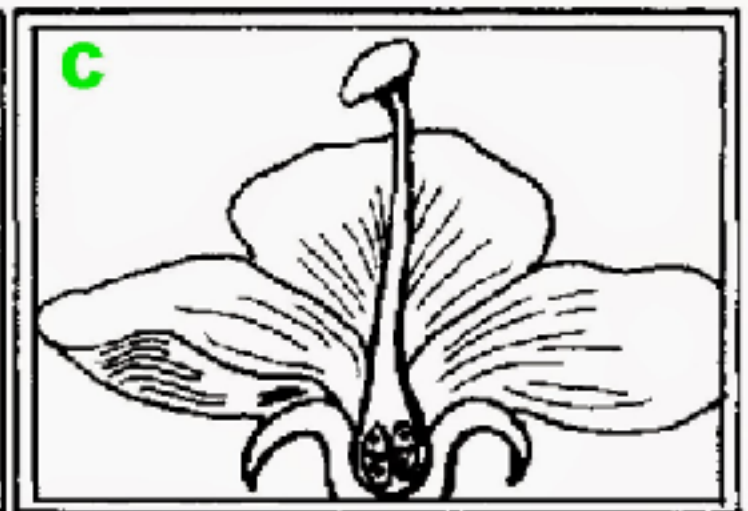
Monoecious perfect = A

Monoecious imperfect = BC

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



Staminate Flower



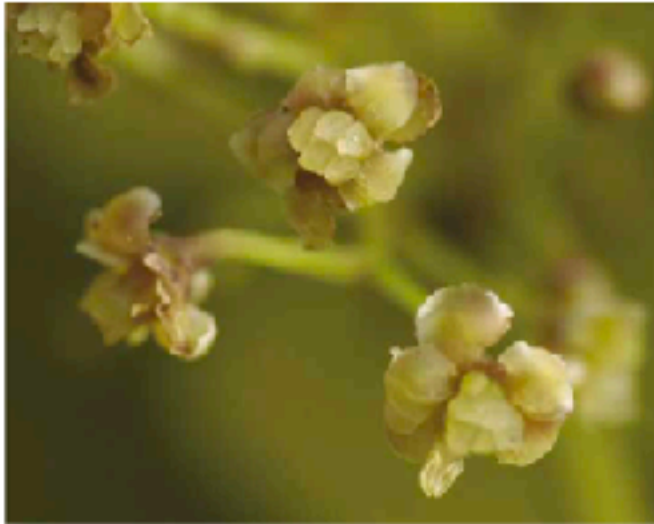
Pistillate Flower



(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 cellule 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.

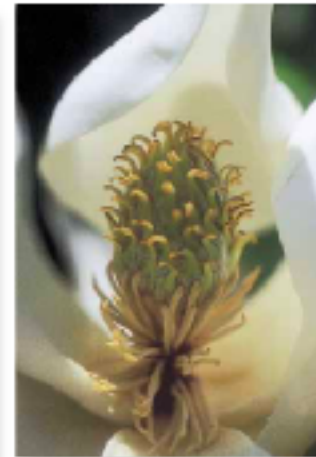


Austrobaileya scandens, unica specie nel suo genere e famiglia. I suoi fiori mostrano molte caratteristiche che potrebbero essere state quelle dei primitivi fiori bisessuali. Il verticillo florale esterno è costituita da tepali disposti a spirale. Il verticillo successivo è costituito da microfilli appiattiti, 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, 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





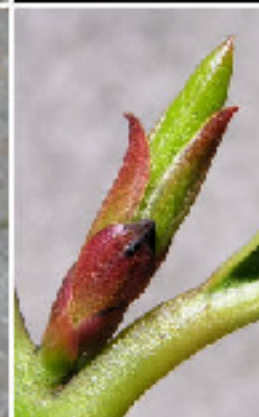
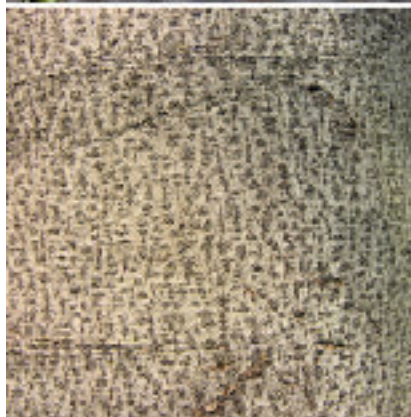
Protandria: le parti maschili del fiore maturano prima di quelle femminili

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 maschile



Fiore femminile



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

IRREGULAR POLYPETALOUS COROLLAS



papilionaceous
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*).

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



urneolate

IRREGULAR SYMPETALOUS COROLLAS



ligulate

bilabiate

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 urneolate, or urn-shaped (e.g., heath, *Erica*). These forms may become irregular as a result of some parts developing more than others.

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)



Asteraceae: *Bellis perennis* L. (margherita)





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.

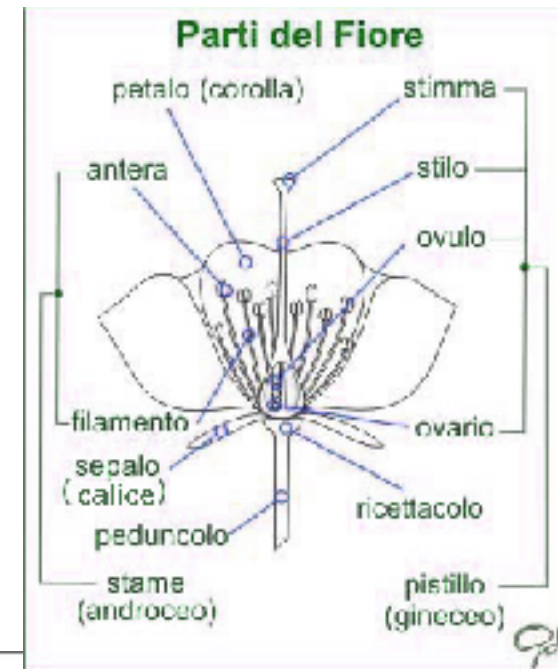
I carpelli di molte magnoliidi e di altre piante con caratteristiche arcaiche sono liberi, invece di essere fusi insieme come nella maggior parte delle altre angiosperme.

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 florali per verticillo.
2. Asse florale 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.

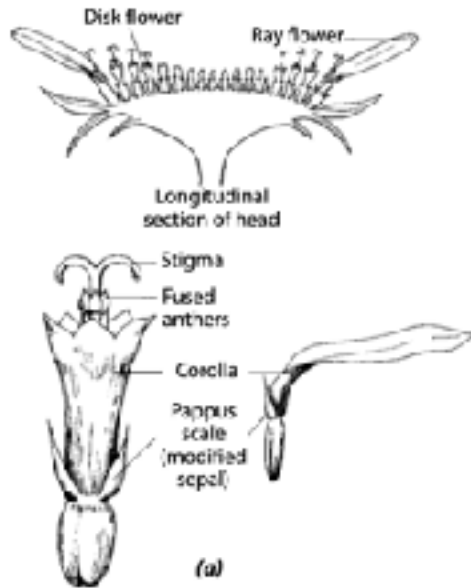
In molti membri della famiglia delle Asteraceae, ogni capolino comprende due tipi di fiori:

- (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 si aprono in serie in uno schema a spirale che si muove verso l'interno.





(a)



(b)



(c)



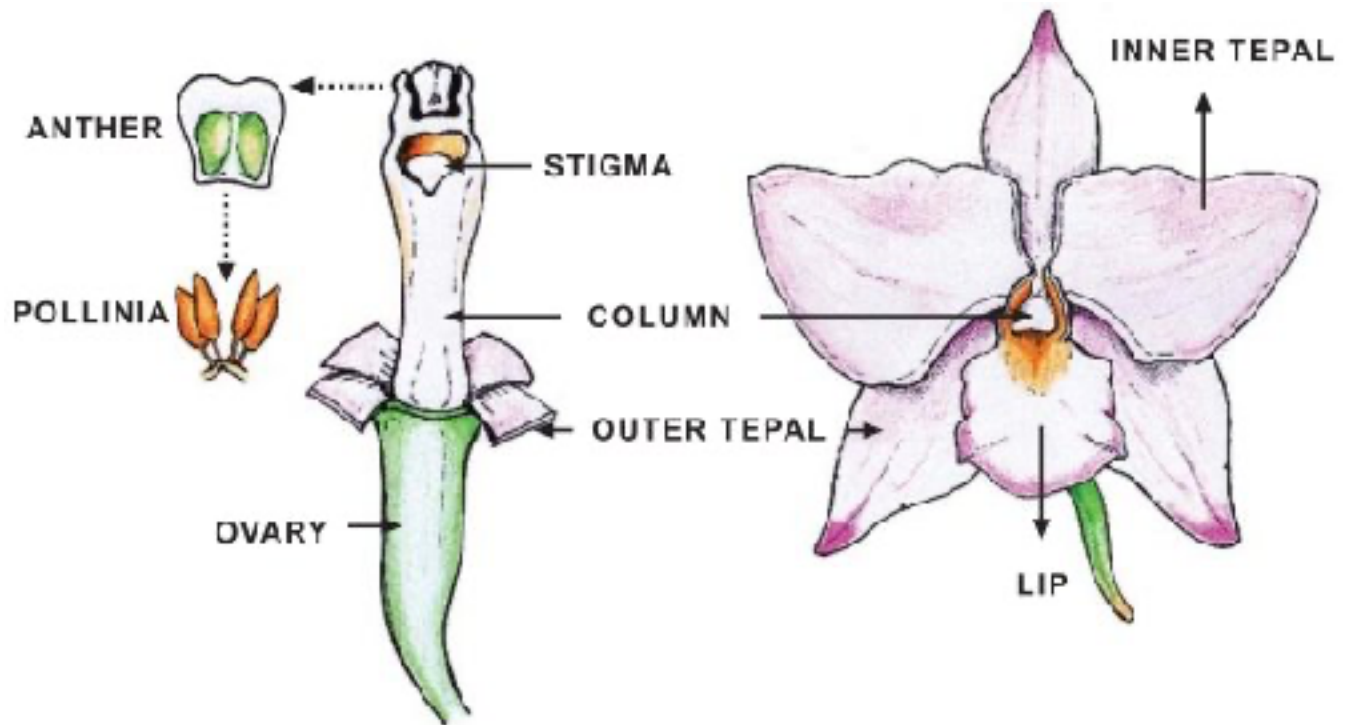
(d)

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 della capocchia di uno spillo 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.

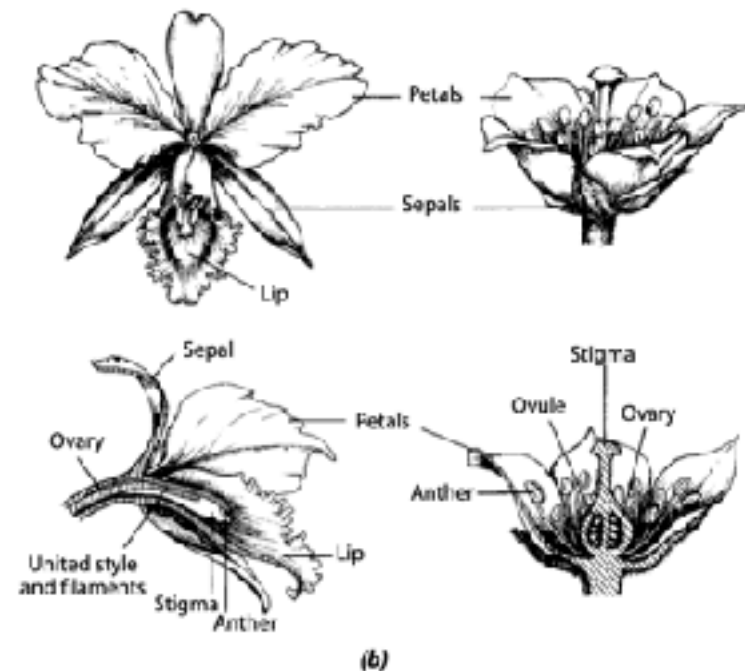
Nella produzione commerciale di orchidee, le piante vengono clonate creando divisioni di tessuto meristematico e migliaia di piante identiche possono essere prodotte in modo rapido ed efficiente. Ci sono oltre 60.000 ibridi di orchidee registrati, molti dei quali coinvolgono due o più generi.

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





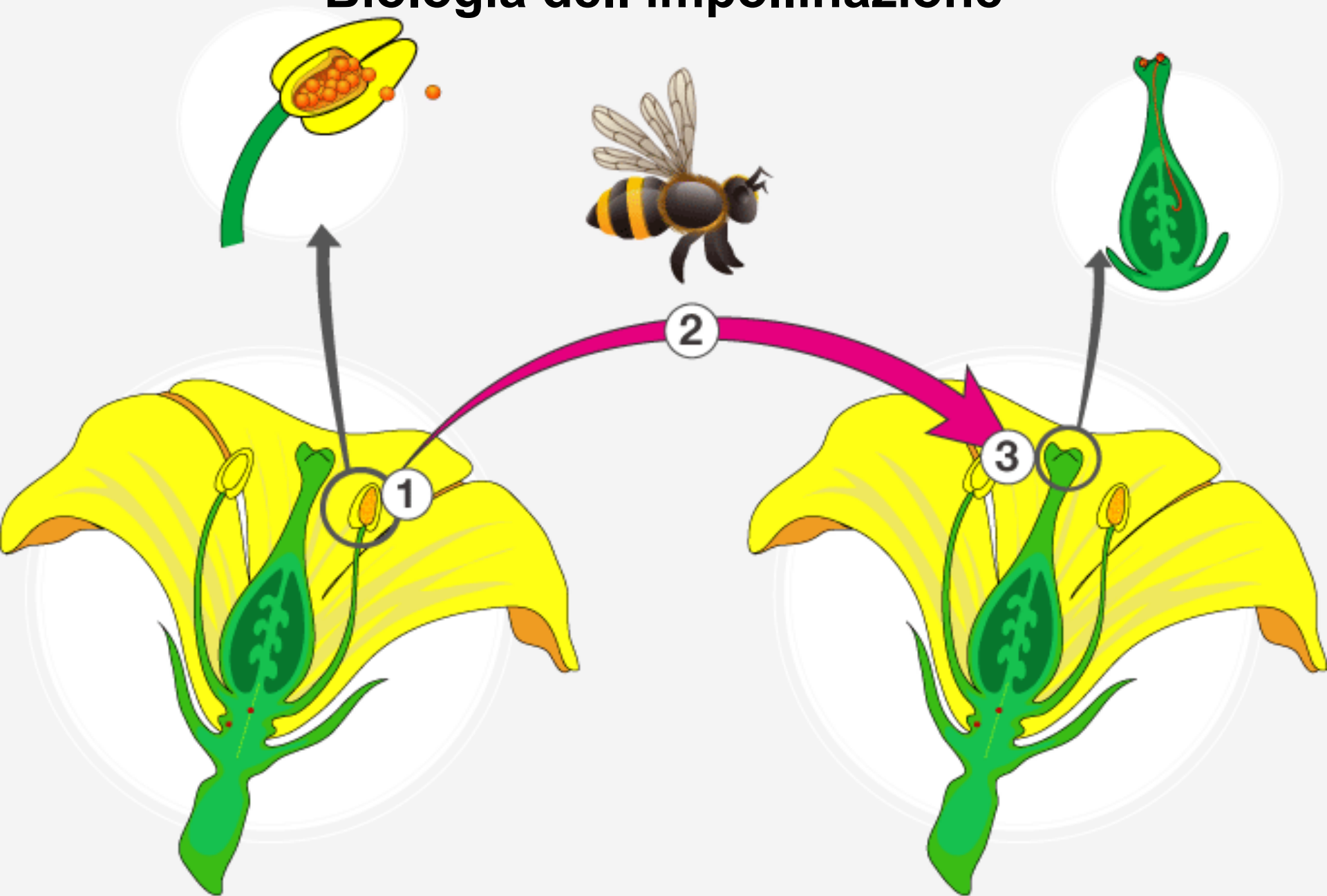
(a)



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 gentofite, 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 (monoici perfetti) 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»).

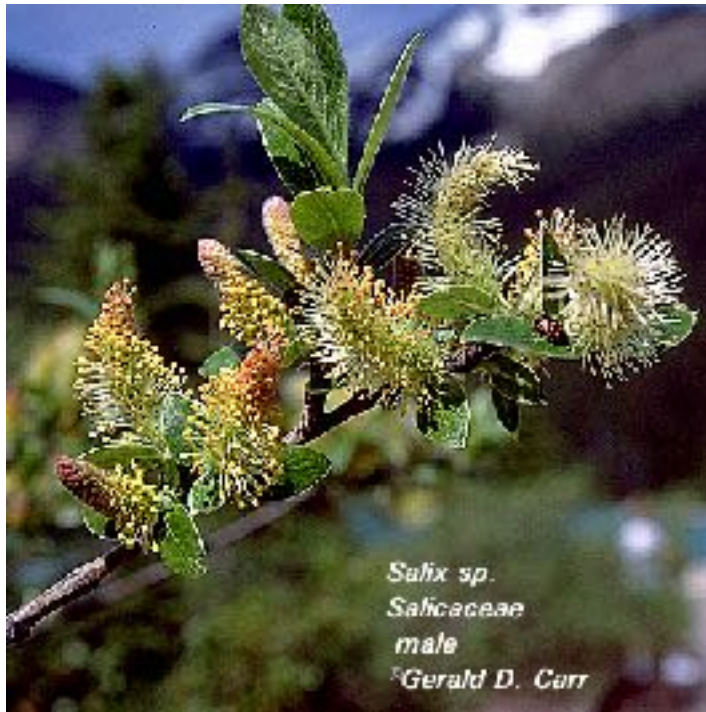
Delle **300** famiglie circa di angiosperme, solo **30** sono esclusivamente anemofile, mostrando degli adattamenti del fiore e/o della biologia riproduttiva.

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.



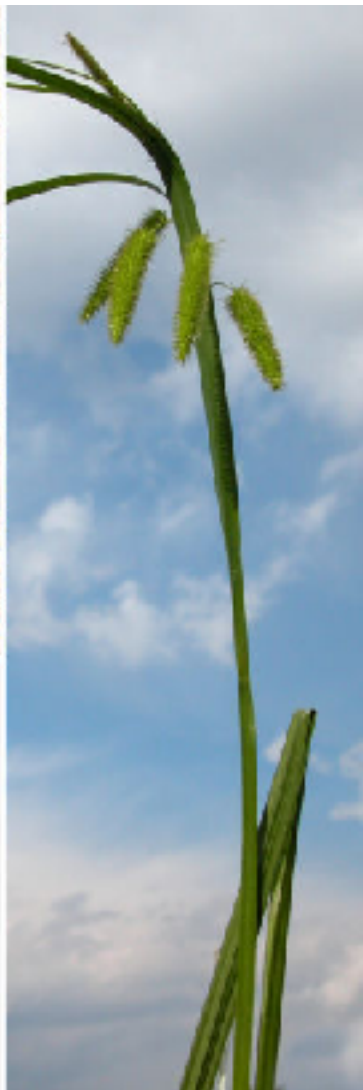
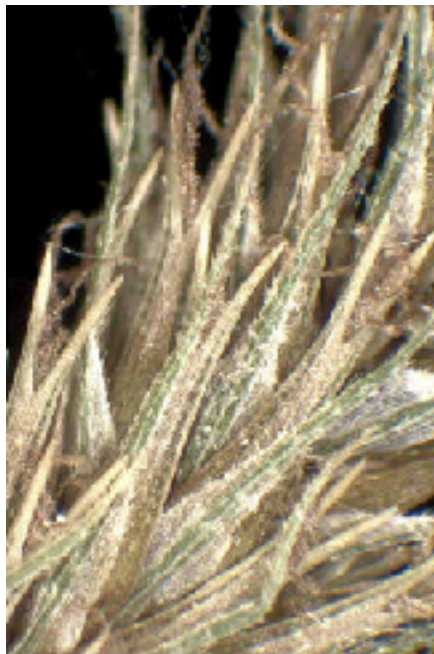
A close-up photograph of a bee, likely a bumblebee, perched on a green leaf. The bee has a fuzzy, greyish-brown body and a distinctive yellow patch on its head. Its long, dark antennae are visible, and its wings are partially spread. The background is a soft, out-of-focus green, suggesting a natural, outdoor environment.





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>	– vistosi e colorati – spesso solitari – con stami all'interno della corolla – con stigma piccolo e talvolta nascosto	– monoici, insignificanti – spesso riuniti in infiorescenze – con stami talvolta sporgenti (es. Graminaceae) – con stigma grande ed esposto
<i>Polline</i>	– sculturate – con molta trifina – granuli spesso uniti in tetradi e poliadi; presenza di trifina o di viscina – polline longevo perché deve aspettare i pronubi – granuli di polline grandi (50-30 μ, raramente 10 μ)	– con poche sculture – con poca trifina – granuli isolati – polline poco longevo data la vicinanza di individui della stessa specie – granuli di piccole dimensioni (20-30 μ, raramente 60 μ)

