



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 convolati 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»).

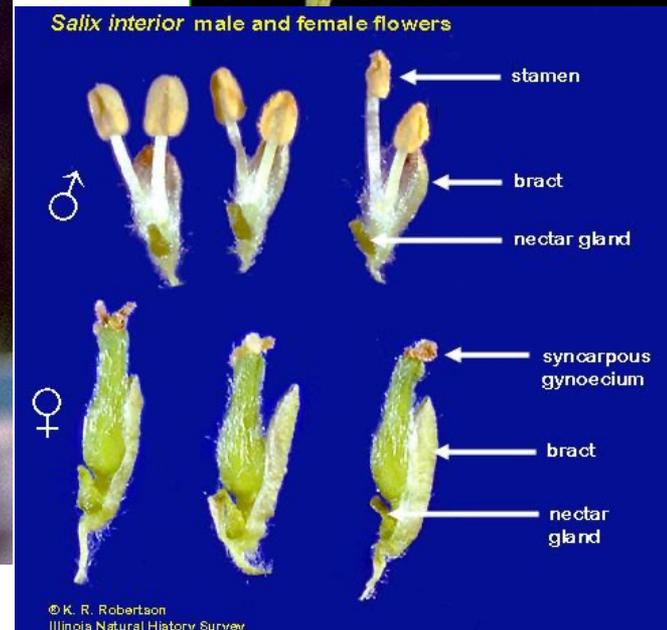
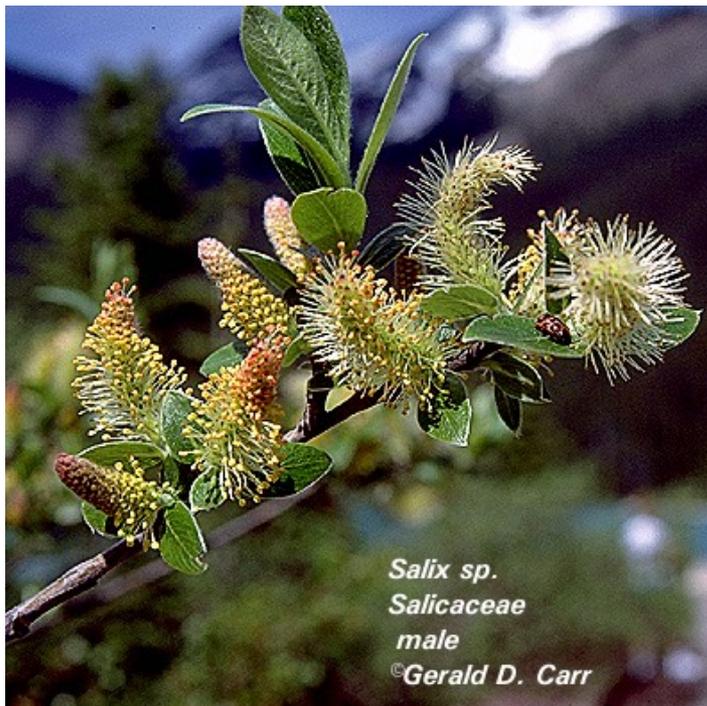
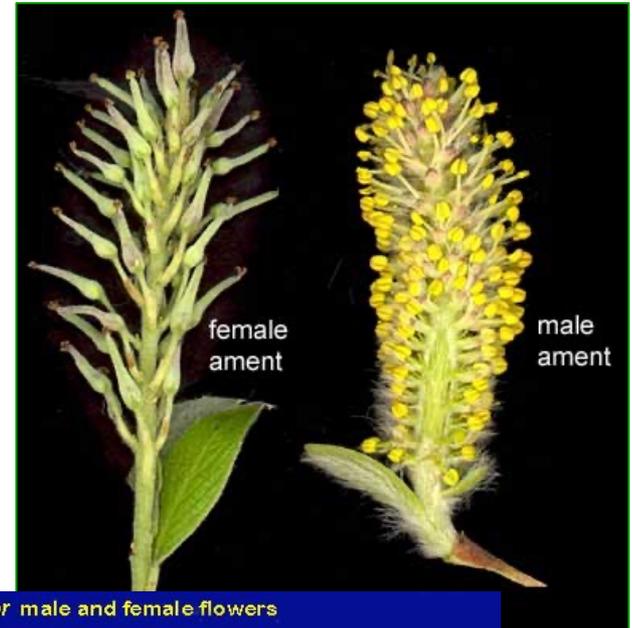
Delle **300** famiglie circa di angiosperme, solo **30** sono esclusivamente anemofile, mostrando degli adattamenti del fiore e/o della biologia riproduttiva.

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 Pacini, 1981).

	Entomofile	Anemofile
<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>	<i>di tutti i tipi</i>	<i>spesso pendule in amenti e monoiche</i>
<i>Fiori</i>	<ul style="list-style-type: none"> – vistosi e colorati – spesso solitari – con stami all'interno della corolla – con stigma piccolo e talvolta nascosto 	<ul style="list-style-type: none"> – monoici, insignificanti – spesso riuniti in infiorescenze – con stami talvolta sporgenti (es. Graminaceae) – con stigma grande ed esposto
<i>Polline</i>	<ul style="list-style-type: none"> – sculturato – con molta trifina – granuli spesso uniti in tetradi o poliadi; presenza di trifina o di viscina – polline longevo perché deve aspettare i pronubi – granuli di polline grandi (60-30 μ, raramente 10 μ) 	<ul style="list-style-type: none"> – 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)





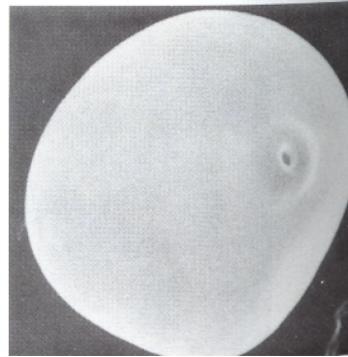
(a)



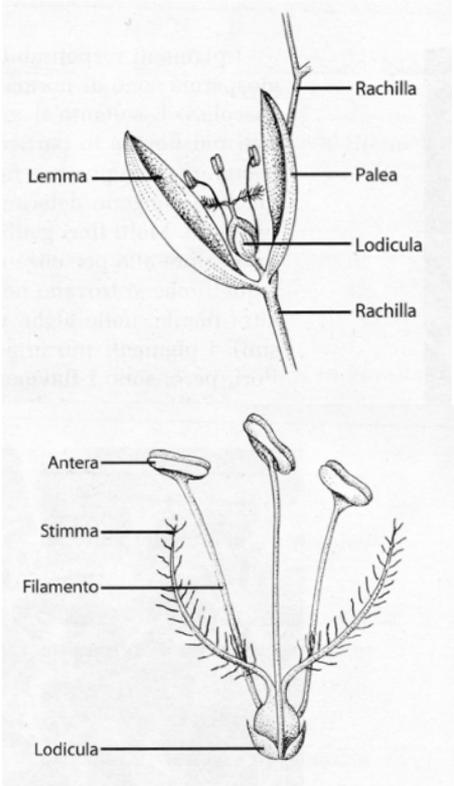
(b)

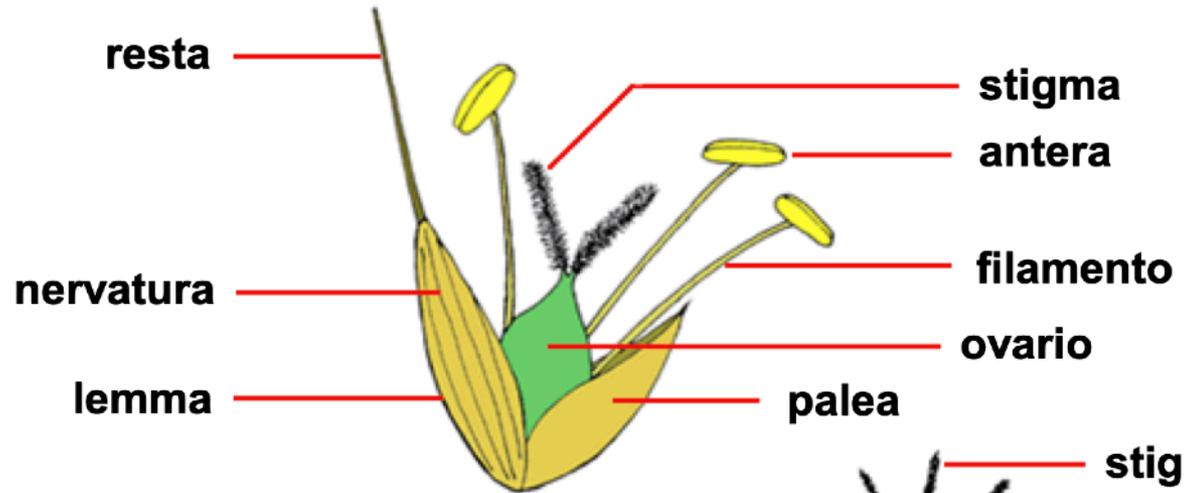


(c)

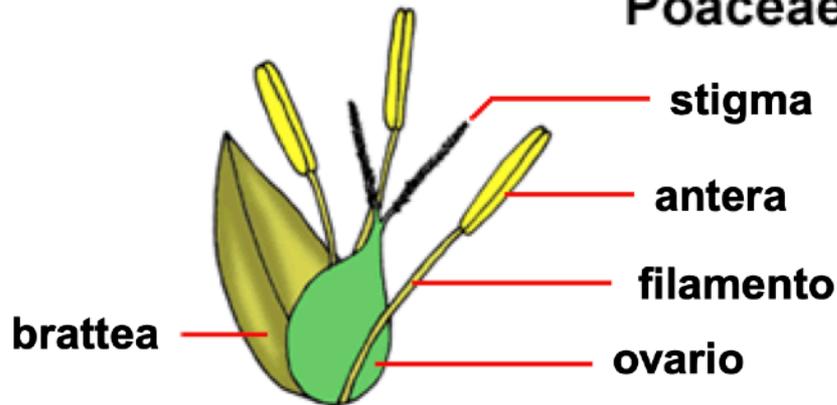


Al contrario della maggioranza delle angiosperme, le graminacee hanno fiori impollinati dal vento. Il mais (*Zea mays*) ha (a) infiorescenze maschili alla sommità del fusto e (b) infiorescenze femminili con lunghi stimmi sporgenti (i fili che si osservano sulle spighe). (c) Le *Graminaceae* hanno tipicamente stimmi piumosi e ampi che catturano in modo efficace il polline proveniente dalle antere pendule, 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.

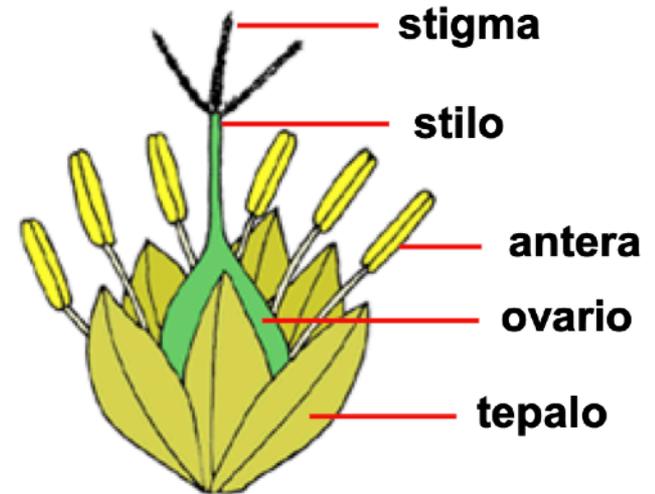




Poaceae

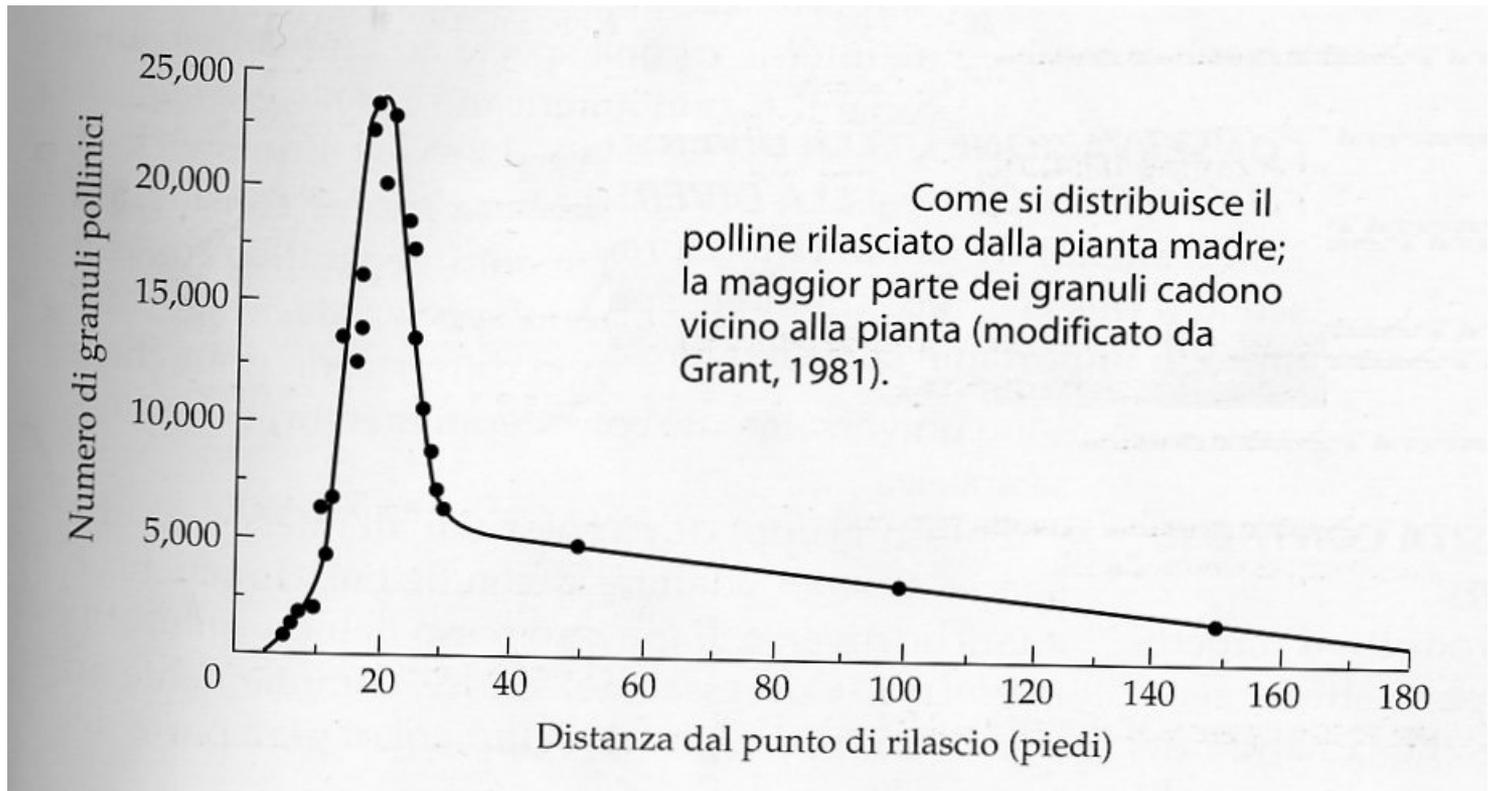


Cyperaceae



Juncaceae





Contrariamente a quanto si crede, l'impollinazione anemofila non permette il superamento di grandi distanze. Se le correnti ascensionali portano il polline in alta quota, permettendogli di percorrere anche distanze di centinaia di chilometri, questo avviene a scapito della capacità di germinare.



Impollinazione idrofila

Alcune angiosperme sono ritornate a colonizzare gli ambienti acquatici: fiumi, laghi, specchi lacustri e mari. Possono vivere sommerse (quasi fossero alghe!) o sulla superficie dell'acqua. Molte di esse sfruttano la massa d'acqua quale mezzo di trasporto del polline. L'impollinazione idrofila deriva dall'anemofilia o da forme di impollinazione biotica (es. da quella entomofila). In molti casi è richiesta di nuovo una produzione massiccia di polline. Solo in alcuni casi si sono evoluti meccanismi estremamente sofisticati.

Attenzione! Non tutte le piante che vivono in acqua hanno necessariamente un'impollinazione idrofila...



Vallisneria spiralis L.



Stagni e paludi. (0 - 300 m). - Fi. IV-V - Cosmop. trop. e subtrop.

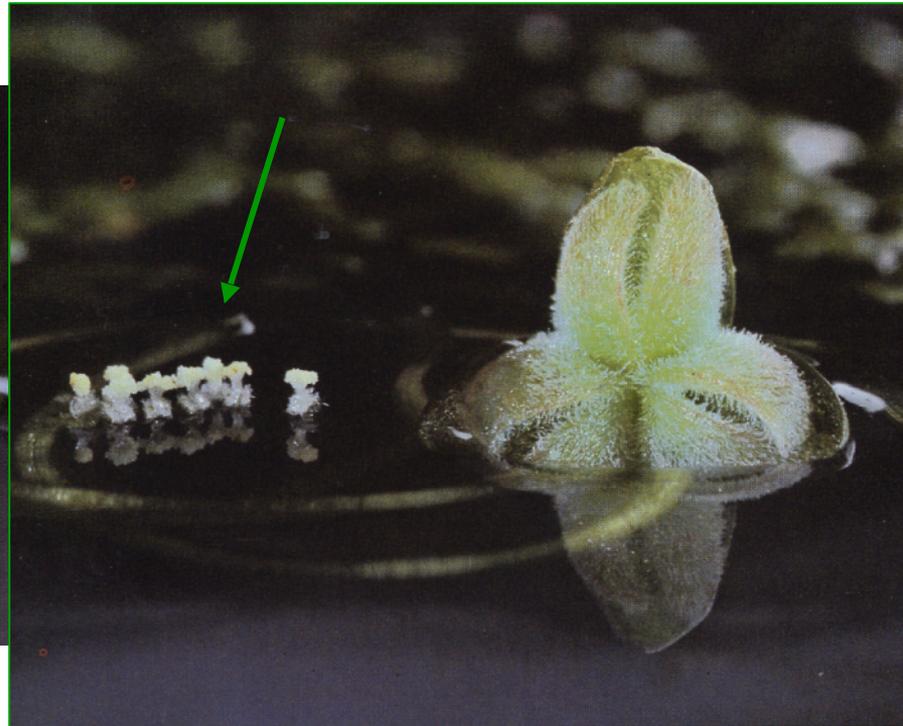
Pad. dal Ven. al Piem., coste tirren. dalla Lig. al Lazio (L. di Bracciano, Laghi Albani, L. di Fondi), Tosc. a Rignano e sul Trasimeno: un tempo C, ora invece RR a causa delle bonifiche, canalizzazioni ed inquinamenti.



La pianta femminile produce un lungo stelo (fino ad un metro ed oltre) filiforme con forma a spirale, che porta il fiore all'apice. Questo galleggia, mosso dalla corrente, e la teca che lo contiene si apre, ed espone all'aria gli stigmi.

Dalla pianta maschile si staccano, racchiusi in una teca galleggiante, i fiori maturi maschili. In superficie la teca galleggiante si apre ed espone gli stami.

Il fiore maschile si sposta con la corrente, o con il portato dal vento, e va ad urtare i fiori femminili che sono invece trattenuti dal filamento.





Impollinazione tramite vettori biotici



Animali impollinatori (= PRONUBI) sono (in ordine crescente di importanza e di efficienza):

- * rettili
- * piccoli mammiferi
- * uccelli
- * insetti





Erythrina velutina f. *aurantiaca* è una leguminosa arborea dell'isola di Fernando de Noronha. Qui questa specie viene impollinata da diverse specie di vertebrati native dell'isola, tra cui un rettile, *Trachylepis atlantica*.



I rettili si possono comportare da impollinatori in particolare in ecosistemi insulari, ove tendono a includere nettare e frutta nella loro dieta.





Piccoli mammiferi sono importanti agenti d'impollinazione soprattutto nelle regioni tropicali, dove i fenomeni stagionali sono alquanto ridotti. Caratteri importanti per garantire le visite sono infiorescenze robuste, spesso di notevoli dimensioni, e una buona produzione di nettare (devono mangiare molto! Sono omeotermi...).





Tra i più importanti **mammiferi**, insieme ai marsupiali australiani, vanno annoverati i pipistrelli, animali notturni per eccellenza. Lingua molto sviluppata, e muso lungo, affilato, per esplorare meglio...



...infiorescenze spesso fatte a “trombetta”, come i fiori di molti cactus, di colore chiaro, per farsi vedere meglio....





Gli **uccelli** sono importanti agenti di impollinazione di nuovo ai Tropici.

Gli uccelli hanno un senso dell'olfatto poco sviluppato, ma quello della vista è simile al nostro.

I fiori sono così di grandi dimensioni, spesso zigomorfi e molto colorati, prevalendo nettamente le tonalità del rosso e del giallo, e producono grandi quantità di nettare.





Tra gli uccelli più efficienti vanno annoverati i **colibrì**, dal volo spettacolare e di piccole dimensioni, con elevata temperatura corporea (c. 42°C) e altissima frequenza cardiaca. Il loro metabolismo è così veloce che hanno bisogno di nutrirsi con elevata frequenza, anche ogni 20 minuti.





Tra le piante impollinate da uccelli vanno annoverate le fuchsie, i frutti della passione, molti *Eucalyptus*, gli *Hibiscus*, molte specie di **banana** e membri della famiglia delle orchidee.





Ma gli impollinatori più importanti a livello mondiale sono certamente gli **INSETTI**.

Per svolgere questo ruolo devono:

- 1) avere il corpo scabro
- 2) avere il “giusto” apparato boccale;
- 3) essere veloci
- 4) rispondere a specifici segnali

I migliori insetti impollinatori sono:

Imenotteri (api, bombi, vespe)

Lepidotteri (farfalle, falene)

Ditteri (mosche)

Coleotteri

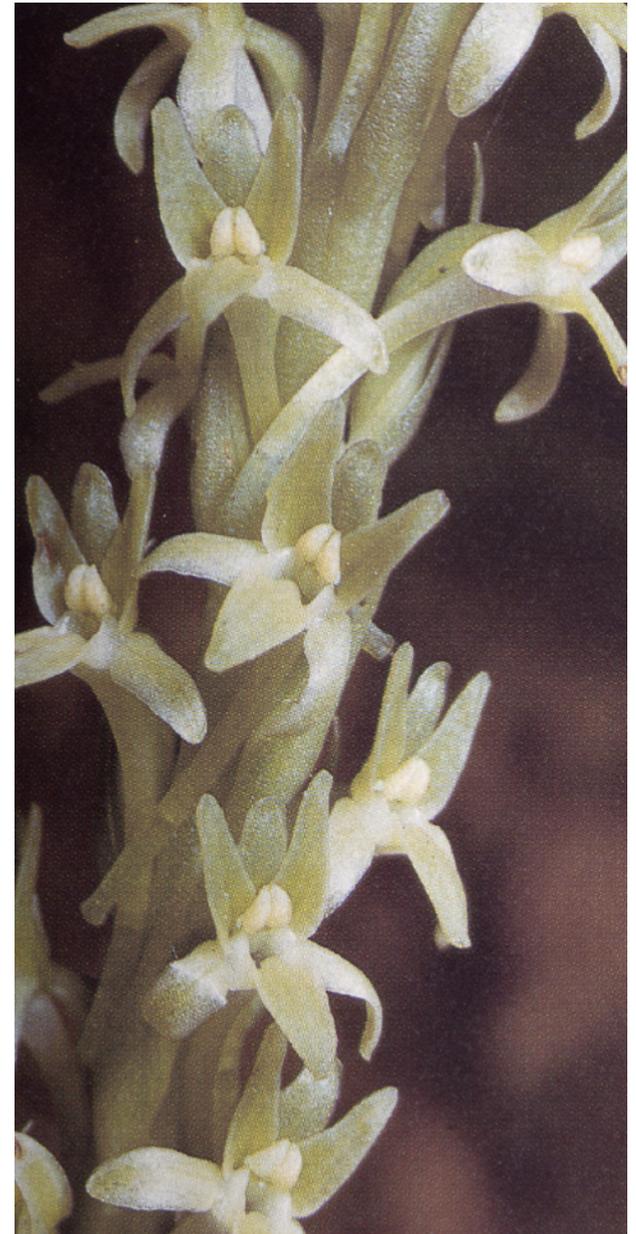


Coleotteri: predomina l'olfatto rispetto alla vista, *ergo* i fiori sono bianchi o di colore neutro, ma con odore forte; il premio sono parti fiorali che vengono mangiate, spesso prodotte appositamente; nettare; lo stesso polline, prodotto in eccesso. Gli ovuli sono protetti, e tenuti opportunamente lontano dall'apparato masticatore di questi insetti. I coleotteri sono stati probabilmente tra i primi insetti coinvolti dalle piante per la loro impollinazione: alcune *Cycadaceae* vengono regolarmente visitate da coleotteri, che si nutrono del loro polline...





I **ditteri** comprendono mosche e zanzare. Entrambe sono agenti pronubi di diverse piante. Odori nauseanti, colori violetti o scuri sono tipici di fiori impollinati dalle mosche; nettarii lunghi e fiori bianchi o dai colori smorti di quelli impollinati dalle zanzare, particolarmente importanti nella fascia artica o boreale, dove abbondano.



Lepidotteri





Nei lepidotteri olfatto e vista sono particolarmente sviluppati, con alcune specie capaci di distinguere il rosso.

Se impollinati da lepidotteri diurni, i fiori saranno vivacemente colorati.

Quando impollinati da lepidotteri notturni (falene), i fiori saranno bianchi e molto profumati, con un massimo di emissione odorosa proprio durante la notte, come il gelsomino.



Jasminum officinalis L.



Gli apparati boccali sono specializzati per lambire: ecco che spesso i fiori sono dotati di un lungo sperone con funzione di nettario, dove il nettare si accumula.



IMENOTTERI - Comprendono i più efficienti agenti pronubi: **api e bombi**, la cui storia evolutiva è strettamente intrecciata con quella delle angiosperme. Sanno riconoscere e apprendere forme, colori e odori. Sono estremamente efficienti. Hanno adattamenti morfologici estremamente specializzati.



Distinguono l'ultravioletto, ma non vedono il rosso, il quale si confonde con lo sfondo. Sono "affezionate" a singole specie di piante.

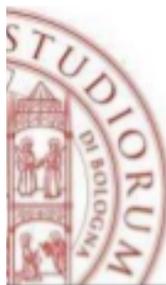


Bombi: rispetto alle api, sono più robusti e possono sopportare temperature più basse, anche se non volano se la temperatura della loro muscolatura alare non raggiunge i 32°C. Per questo motivo, sono particolarmente importanti nelle regioni montuose e in quelle artiche.

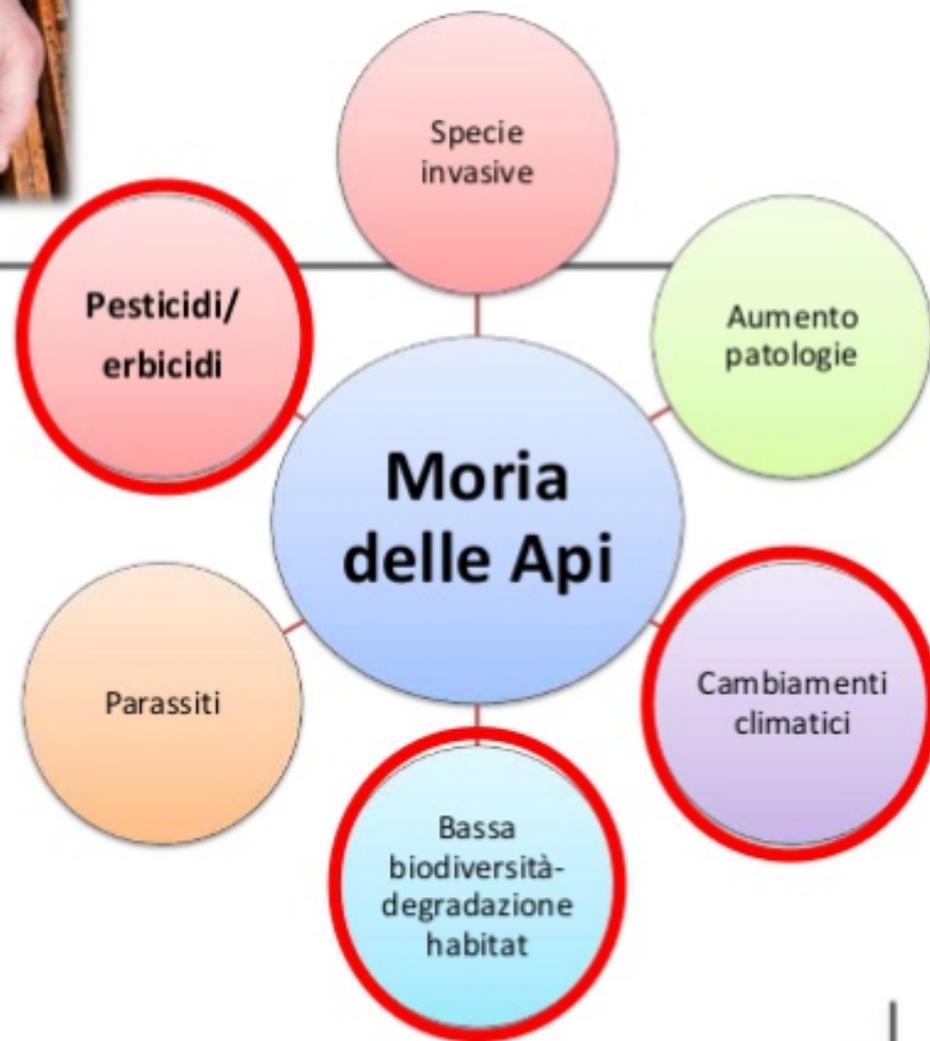


Delle 100 colture che costituiscono il **90%** della produzione mondiale di cibo, ben **71** sono legate al lavoro di **impollinazione delle api**





Fenomeno in continua espansione: in stretta relazione con la progressiva intensificazione della produzione agricola mondiale



I neonicotinoidi

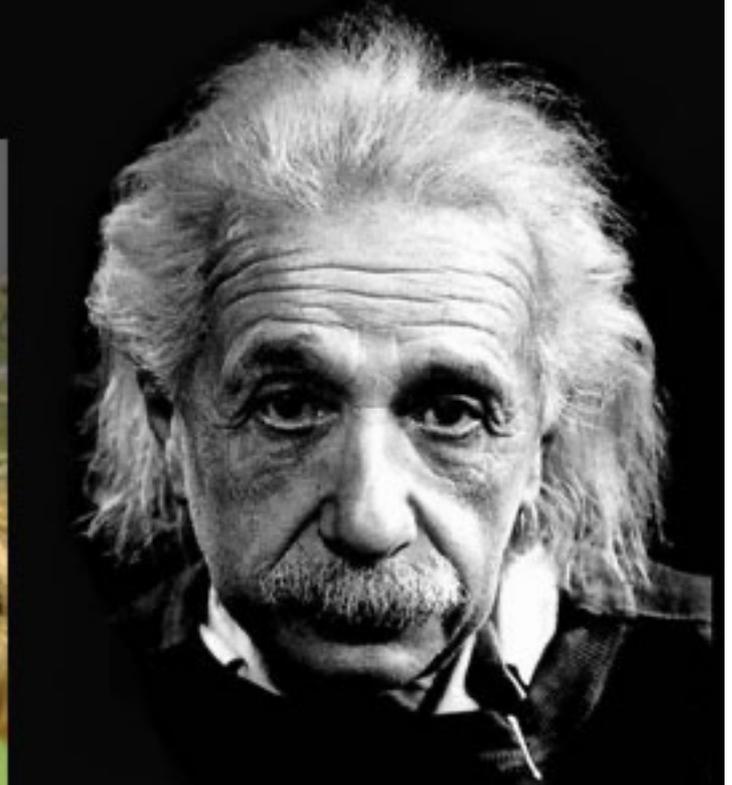
- Sono una classe di insetticidi, fortemente neurotossici, derivanti dalla nicotina, introdotti come alternativa sicura al DDT
- Possono essere spruzzati sulle foglie, messi nel suolo in forma granulata o usati per trattare i semi.
- Uso inizia negli anni '90, nel 2011 rappresentavano il 40% del mercato globale.
- Nel 2013 l'EFSA si esprime sui rischi connessi all'impiego di tre particolari neonicotinoidi (clothianidina, imidacloprid e tiamethoxam). I pesticidi in esame provocano effetti acuti e cronici sulla sopravvivenza e sullo sviluppo delle colonie di api. Viene vietato l'utilizzo per due anni di clothianidin, thiamethoxam e imidacloprid sulle colture che attraggono le api.
- Continua diatriba tra ambientalisti e multinazionali della chimica: i primi considerano le misure adottate non sufficienti, i secondi continuano a fare richieste di deroghe ai provvedimenti





“Quando le api scompariranno
all’uomo resteranno solo quattro anni di vita”

Albert Einstein



Impollinarsi da soli o no? Auto- o allogamia?

Autogamia: l'individuo si impollina da solo, senza necessità di ricevere il polline da altri individui.

VANTAGGI:

dà la sicurezza di avere una nuova generazione;

rende la pianta indipendente dai vettori di impollinazione;

SVANTAGGI:

porta inevitabilmente ad un aumento dell'omozigosi.





Piante autogame sono particolarmente frequenti sulle isole, in quanto l'autogamia permette lo sviluppo di una popolazione a partire da ogni singolo individuo, autofertile, che vi arriva.

Autoimpollinazione nell'orchidea *Ophrys apifera*; la freccia indica un pollinio ripiegato sullo stigma.



Strutture fiorali

Specie prevalentemente **autogame**



Lattuga

Lo stilo si allunga all'interno della colonna staminale, raccogliendo il polline. L'avvenuta fecondazione è rivelata dall'incurvamento dei due lobi dello stigma



Peperone e melanzana hanno il fiore pendulo, il polline cade spontaneamente sullo stigma, mentre si trova all'interno della colonna staminale



Nel **pomodoro** lo stilo si allunga all'interno del cono formato dagli stami e viene autoimpollinato. Se però è molto lungo può fuoriuscire prima della fecondazione e venire impollinato da pronubi





Una condizione speciale di autogamia viene raggiunta nelle specie con fiori **CLEISTOGAMI**, caratterizzati da apparati vessilliferi in genere poco sviluppati, con corolla chiusa o quasi.

La cleistogamia è presente in 693 specie di angiosperme, distribuite in 228 generi e 50 famiglie.

E' frequente tra le Graminacee (p.es. riso e frumento), in alcune specie di Orchidaceae, nelle Violaceae, nelle Primulaceae e in alcune piante carnivore

In alcuni gruppi caratterizzati da cleistogamia si ha la tendenza a segregare stirpi locali, che si differenziano morfologicamente dalle popolazioni autosterili (es. alcune orchidee, vedi il genere *Epipactis*).





Epipactis atrorubens



Epipactis gracilis



La cleistogama è particolarmente frequente nel genere viola. I fiori cleistogami sono poco appariscenti, chiusi. In alcuni casi la stessa pianta può avere fiori superiori, non cleistogami, e in basso fiori cleistogami





Allogamia: l'eterogeneità genetica è una ricchezza. Se è possibile, meglio favorirla... In questo caso i gameti che fecondano gli ovuli di un individuo provengono da un altro individuo, tramite vettori bionici o abiotici.

VANTAGGI:

Aumenta la diversità genetica

SVANTAGGIO

Non dà la sicurezza di avere una nuova generazione;

Rende la pianta dipendente dai vettori di impollinazione;



Percentuali di allogamia



100



90



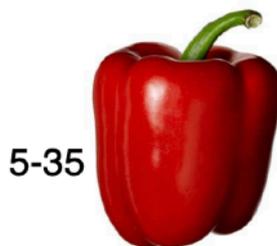
0-4



1



100



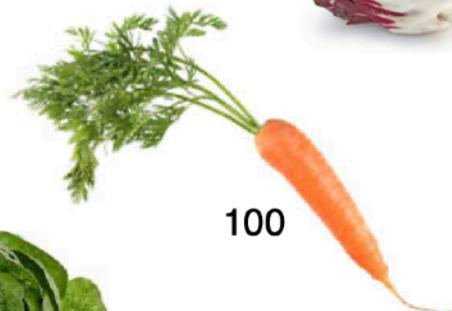
5-35



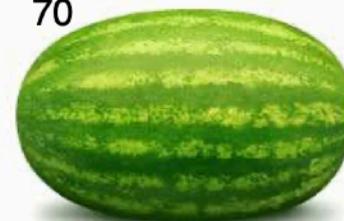
100



93



100



70



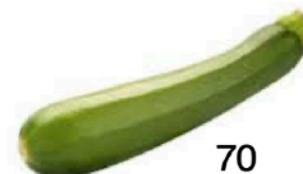
90



1-6



100



70

2-5



70





L'allogamia è favorita da diversi adattamenti:

- 1) accorgimenti morfologici: stami e pistilli sono posizionati in posizioni relativamente distanti.
- 2) sfasamento temporale tra la maturazione di elementi maschili e femminili, in modo da limitare la possibilità di autofecondazione all'interno dello stesso fiore: PROTERANDRIA (prima gli elementi maschili) vs. PROTEROGINIA (prima gli elementi femminili).
- 3) dioicismo
- 4) autoincompatibilità



1) **accorgimenti morfologici:** stami e pistilli sono posizionati in posizioni relativamente distanti.





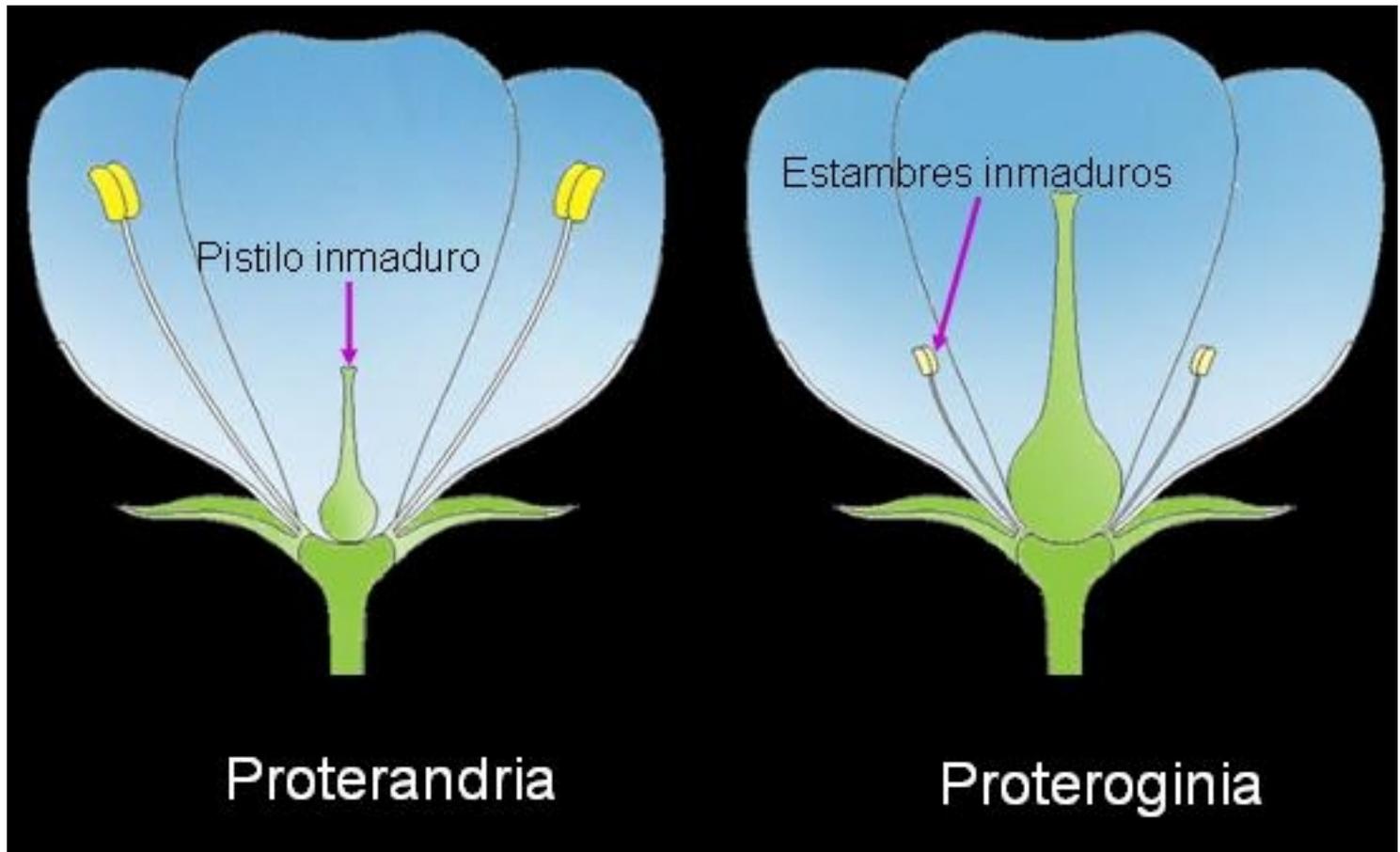
Lo stilo è lungo e si affaccia alle fauci se gli stami sono inclusi nel tubo corollino (e quindi sono in posizione bassa), altrimenti è più corto e rimane chiuso nel tubo corollino con lo stigma capitato localizzato a metà corolla.

Questo dimorfismo (fiore “**brevistilo**” vs. fiore “**longistilo**”, per cui si parla di “eterostilia”) fu descritto e interpretato da Darwin come atto a impedire l’autoimpollinazione, mentre favorisce una fecondazione incrociata da parte di insetti.

In effetti si riscontra che l’impollinazione tra individui con lo stesso tipo di “eterostilia” è inefficace.



2) c'è uno **sfasamento temporale** tra la maturazione di elementi maschili e femminili, in modo da limitare la possibilità di autofecondazione all'interno dello stesso fiore: **PROTERANDRIA** (prima gli elementi maschili) vs. **PROTEROGINIA** (prima gli elementi femminili).





*Campanula
morettiana* Rchb.



Campanula morettiana Rchb.



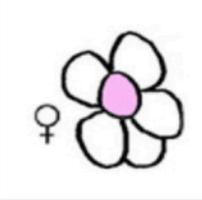
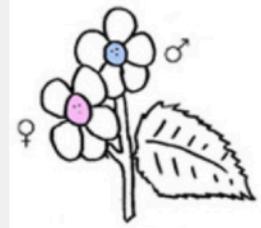
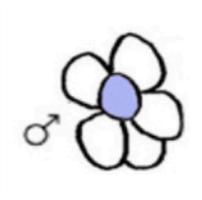
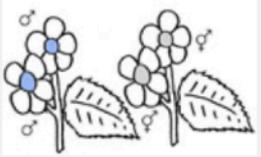
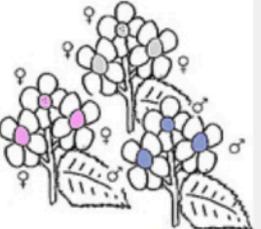
3. Dioicismo



Laurus nobilis L.



Tuttavia, come al solito, le cose possono essere molto più sfumate.....

				
Fiore pistillifero femminile	Pianta monoica	Pianta ginomonoica	Pianta andromonoica	Pianta trimonoica
				
Fiore ermafrodita bisessuale	Pianta ermafrodita	Popolazione ermafrodita	Popolazione poligamodioica	Popolazioni subdioica
				
Fiore staminifero maschile	Piante dioiche Popolazione dioica	Popolazione ginodioia	Popolazione androdioica	Popolazione trioica

Disegni di Giuliano Salvai



4) fenomeni di autoincompatibilità omomorfica

L'autoincompatibilità è l'incapacità di una pianta ermafrodita a produrre semi tramite autoimpollinazione, sebbene siano presenti gameti normalmente vitali.

È una strategia riproduttiva per promuovere la fecondazione tra individui che non sono relazionati ed è perciò un meccanismo che incrementa la variabilità genetica.

Essa è sorta in varie occasioni, in lignaggi totalmente differenti. Più di 100 famiglie di piante, tra le quali Solanacee, Poacee, Asteracee, Brassicacee, Rosacee e Fabacee, presentano specie o varietà autoincompatibili.

Si stima che gli individui di circa il 40% delle specie di angiosperme siano autoincompatibili.

Si dimostra che sono coinvolte le proteine dello stigma e del polline che devono permettere il mutuo riconoscimento, secondo un meccanismo di "chiave-serratura" molecolare.

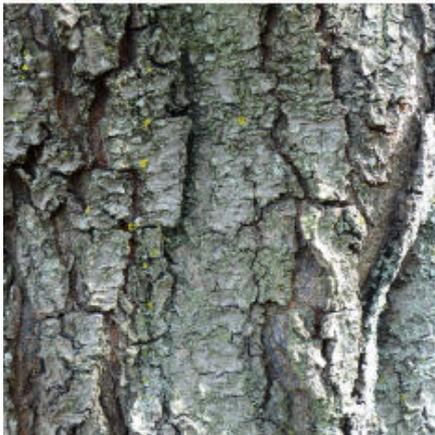


Questo fenomeno è particolarmente frequente nelle rosaceae, in particolare nelle Drupoideae (susini, ciliegi, albicocchi, peschi ecc.).



Susino (*Prunus domestica* L.)





Ciliegio (*Prunus cerasifera* L.)



IMPOLLINAZIONE BIOTICA



☐☐ **casuale** (diversi animali visitano per caso il fiore, che viene impollinato, con bassa specificità).

☐☐ **specifica** (c'è rapporto di dipendenza tra il fiore e l'animale; in alcuni casi si vengono a creare rapporti strettissimi, di co-evoluzione pianta-animale).





La pianta ha bisogno di disporre di un efficace apparato pubblicitario (veritiero o mistificatorio che sia) per attirare l'attenzione e farsi visitare e far visitare altri fiori della medesima specie.

Questo apparato pubblicitario viene attuato tramite tre strumenti principali, spesso usati anche insieme:

- 1) **messaggi visivi** (forma e colore)
- 2) **odore**
- 3) **calore**

Odori, forme e colori dipendono spesso strettamente dalla **PERCEZIONE** dei singoli animali: ad esempio, i colori vengono visti (=percepiti) in maniera diversa da insetti e vertebrati; odori revulsivi per noi sono interessanti per altri....



Messaggi visivi (forma e colore)



Messaggi visivi (forma e colore)

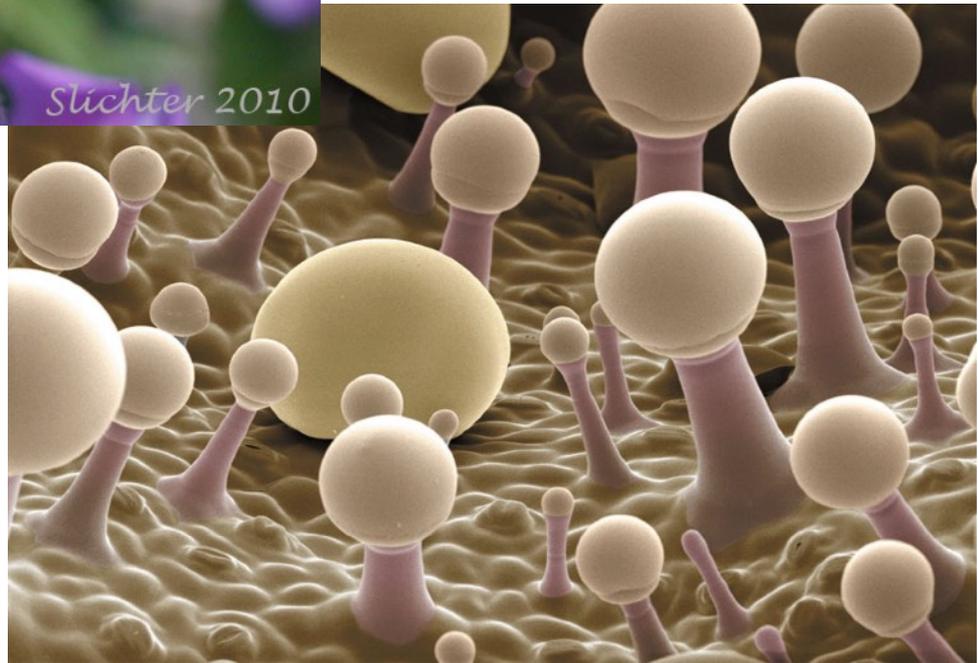


Un fiore di Mimulus sezionato e fotografato in luce normale (a sinistra) e in luce ultravioletta (a destra) che mostra una guida del nettare che viene vista dall'ape ma non dall'uomo come un'area nera che punta verso il nettario.



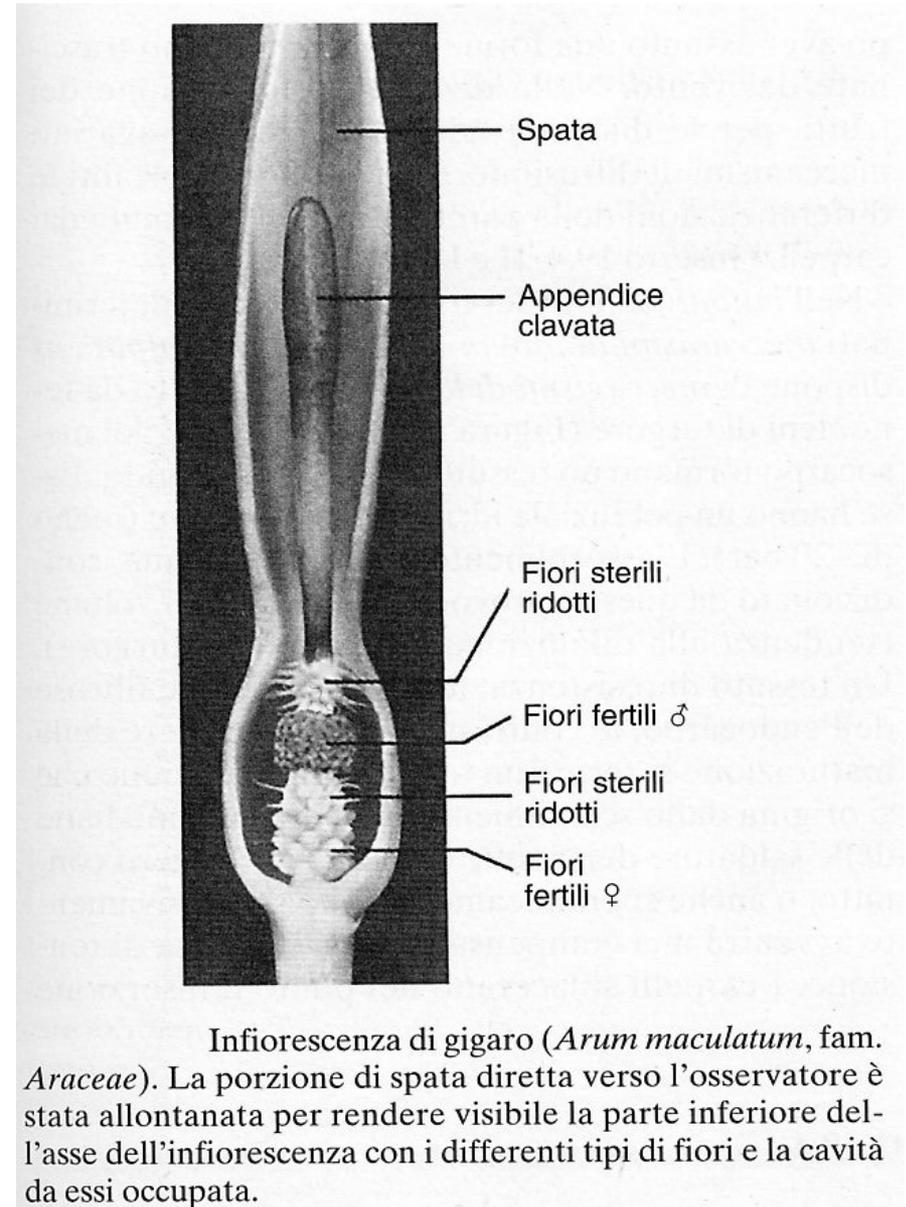
Odori





Calore

In *Arum maculatum* i pronubi sono attratti non solo da segnali odorosi (odore per noi nauseabondo), ma anche da segnali termici. All'interno della spata l'attività catabolica rende la temperatura più elevata di quella ambientale, anche di oltre 10° C.



Arum maculatum L.





Ogni pubblicità promette qualcosa. Nel caso dell'impollinazione i meccanismi di attrazione verso gli animali PRONUBI sono fondamentalmente di due tipi:

- **la SEDUZIONE, con premio**
- **l'INGANNO, senza premio**

Nel primo caso si reclamizza qualcosa che viene effettivamente concesso, il «premio»; nel secondo caso quel qualcosa non c'è!

Le promesse (appunto, non sempre mantenute!) concernono soprattutto **il cibo, la protezione** e **il sesso** (dell'animale, non della pianta!), cioè bisogni fondamentali di ogni organismo...



Il cibo, reale o millantato che sia, è il premio più frequente, e può consistere in:

1) una parte del **polline** stesso, magari prodotto in eccesso, o l'insieme degli stessi stami o parti fiorali, prodotte *ad hoc*;

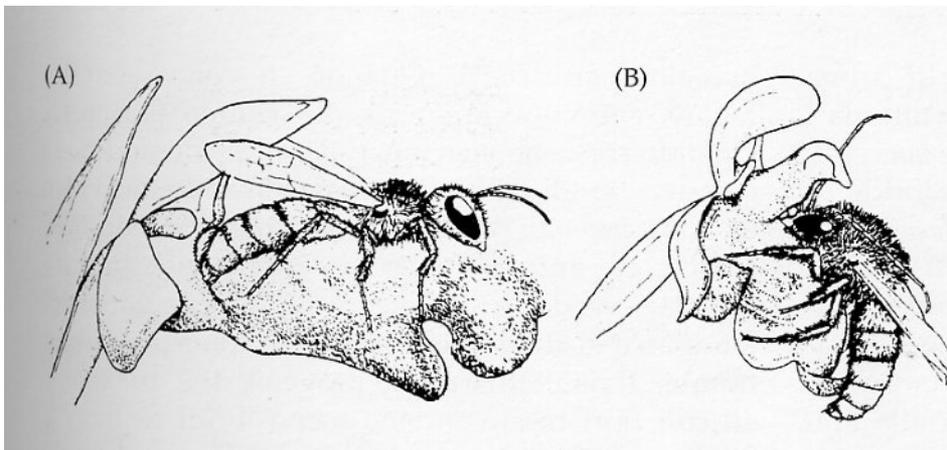
2) **olii**;

3) il **nettare**, soluzione zuccherina contenente saccarosio, glucosio o fruttosio e molte altre sostanze, da aminoacidi a sostanze aromatiche (es. benzilacetone). Il nettare viene prodotto da ghiandole chiamate **ghiandole nettarine** o **nettari**. Spesso sono collocati nella parte terminale di una coppa allungata, lo «sperone», raggiunto solo dagli animali con un apparato succhiatore o una lingua sufficientemente lunga.



... ma gli esempi più eclatanti una volta di più vengono dal mondo delle api e delle orchidee... cioè da due dei gruppi che hanno evoluto i meccanismi più sofisticati di impollinazione. Particolarmente interessanti le osservazioni che si possono fare sulle orchidee del genere *Ophrys*.





Impollinazione di orchidee del genere *Ophrys* mediante pseudocopulazione. (A) Un'ape maschio del genere *Andrena*, nel tentativo di accoppiarsi con il labello di un fiore di *O. fusca*, riceve il pollinio all'estremità dell'addome. (B) Un ape maschio del genere *Eucera*, nel tentativo di accoppiarsi con il labello di un fiore di *O. scolopax*, riceve il pollinio sulla testa (da Kullenberg e Bergstrom 1976).



Agamospermia

Si forma un seme, ma l'embrione che vi è contenuto non deriva da una fecondazione sessuale. La parola vuol dire «produzione di seme (“spermia”) senza (“a”) cellule che si fondono (“gamia”), cioè senza gameti».

In alcuni casi si parla di **partenogenesi** o **APOMISSIA**.

Nell'**apomissia** la formazione dell'embrione avviene senza l'unione dei gameti (cioè senza fecondazione), dando origine ad organismi geneticamente identici alla pianta madre.

Il processo implica la perdita della ricombinazione genetica legata alla meiosi ma presenta il vantaggio di una moltiplicazione immutata, continua e immune da rischi di genotipi non conformi alle particolari condizioni del biotopo colonizzato, conservando il “plus” di avere veri semi per la dispersione, con le loro proprietà (per es. capacità di resistere al disseccamento).



Genere *Taraxacum*



Genere *Hieracium*

Portale della Flora d'Italia
Portal to the Flora of Italy



Parametri di ricerca / Query parameters

Taxon = hieracium

Senza immagini / Without images

Distribuzione / Distribution: Italia / Italy

Nomi accettati / Accepted names: **1322**

Sinonimi / Synonyms: **813**

Nomi accettati / Accepted names

- [Hieracium acanthodontoides](#) Arv.-Touv. & Belli
- [Hieracium adenophyton](#) (Zahn) Zahn
- [Hieracium alpinum](#) L.
- [Hieracium alpinum](#) L. subsp. [alpinum](#)
- [Hieracium alpinum](#) L. subsp. [halleri](#) (Vill.) Ces.
- [Hieracium alpinum](#) L. subsp. [marcelli](#) Paléz. & Zahn
- [Hieracium alpinum](#) L. subsp. [melanocephalum](#) (Tausch) Zahn
- [Hieracium alpinum](#) L. subsp. [ormeanum](#) Zahn

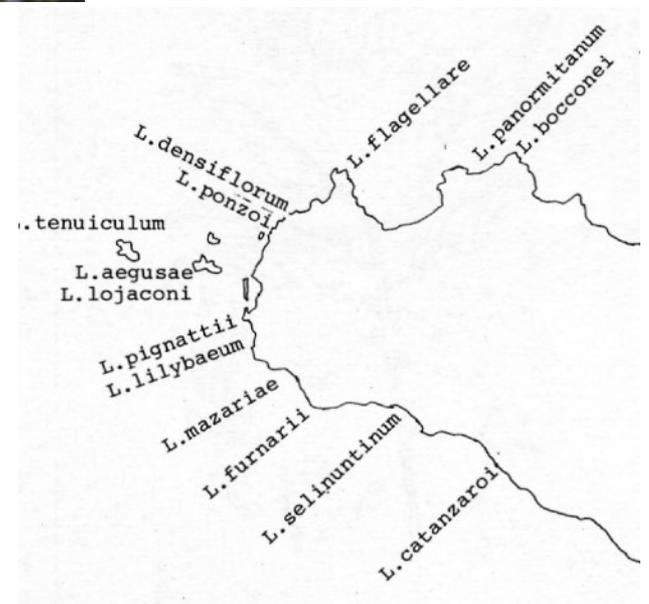


2003 © Peter M. Dziuk





Genere *Limonium*





Genere Rosa



Genere Rubus





Nell'**apomissia sporofitica** l'embrione si sviluppa direttamente da una cellula diploide della pianta materna nella forma di un nuovo sporofito, «saltando» la generazione gametofitica: si forma un seme che, germinando, produrrà uno sporofito clone del genitore.

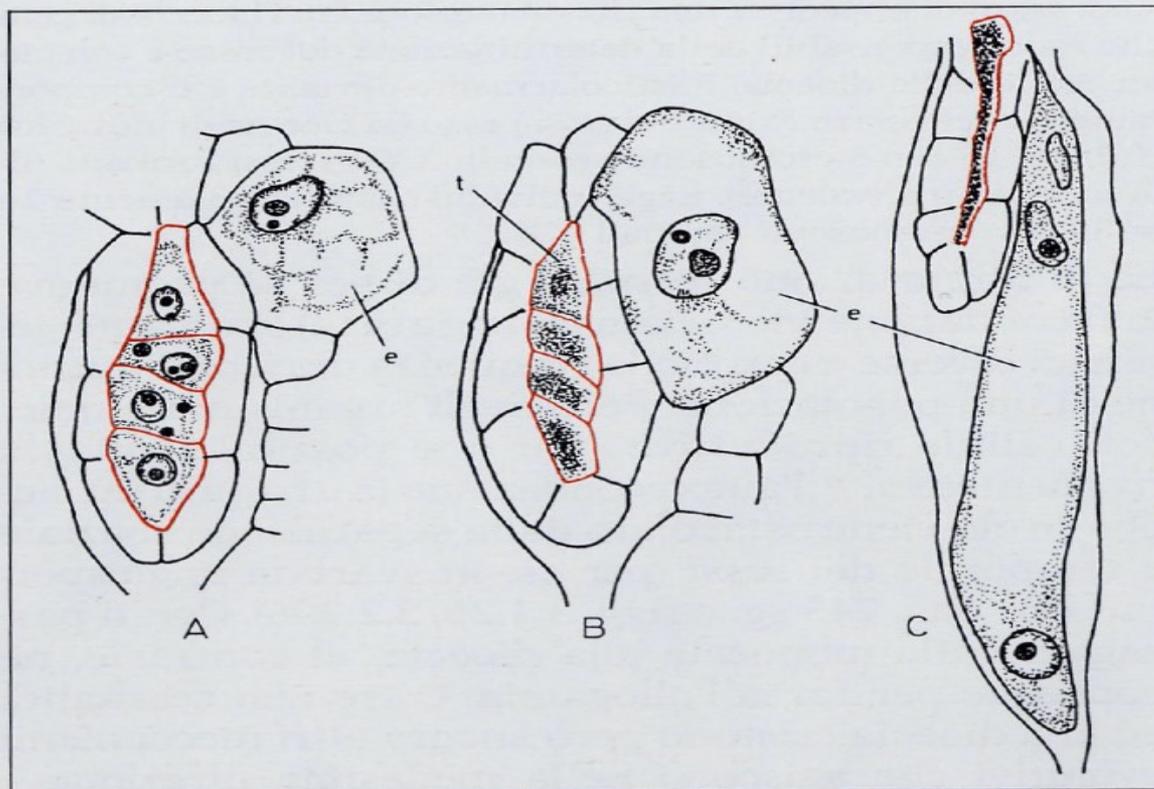
Nell'**apomissia gametofitica**, all'interno dell'ovulo (il macrosporangio), si assiste ad una alterazione o addirittura alla soppressione del processo meiotico.

Si forma così una pseudospora diploide che, dividendosi mitoticamente all'interno dell'ovulo, dà origine a un gametofito diploide geneticamente uguale allo sporofito (mentre normalmente i gametofiti sono aploidi e diversi geneticamente dallo sporofito).

Il gametofito diploide quindi, per mitosi, dà origine a «pseudo»gameti femminili diploidi che conservano lo stesso corredo genetico e che possono svilupparsi in embrioni senza bisogno di fondersi con un nucleo spermatico (quindi senza fecondazione).



E' un tipo di riproduzione matrilineare!

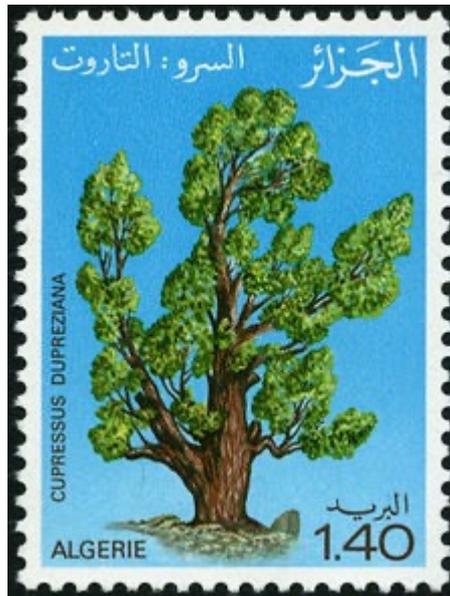


Apomissia ed agamospermia nelle angiosperme: *Hieracium flagellare* (Asteraceae). La nucella dell'ovulo è rivolta verso il basso (verso il micropilo). La tetrade normale delle megaspore (in rosso, t), dalla cui cellula più bassa si dovrebbe sviluppare un sacco embrionale aploide, si atrofizza. Al suo posto si sviluppa da una cellula molto più evidente del tegumento interno (e) il sacco embrionale diploide aposporico (Da Rosenberg).



E' noto un unico caso di **ANDROGENESI**, ovvero di una “nascita da maschio”. In questo caso, per un difetto nella meiosi, il granulo pollinico è diploide, e il nucleo spermatico sostituisce quello aploide della cellula uovo. Il ruolo del gametofito femminile quindi resta solo quello di fornire il nutrimento all’embrione che è interamente di origine maschile.

La pianta è *Cupressus dupreziana*, il cipresso del Sahara, e ne esistono poche centinaia di esemplari in natura.





Mohamed El Maâtaoui · Christian Pichot

**Microsporogenesis in the endangered species
Cupressus dupreziana A. Camus: evidence for meiotic defects
yielding unreduced and abortive pollen**

Abstract To understand the reproductive biology of *Cupressus dupreziana* A. Camus (Cupressaceae), a highly endangered Mediterranean conifer, the processes of microsporogenesis and pollen differentiation were investigated cytologically. Pre-meiotic development proved to be similar to the coniferous pattern: the microsporangia differentiated sporogenous tissue in which microsporocytes separated and underwent meiosis. As the meiotic steps proceeded, unexpected irregularities were observed concerning chromosomal and nuclear behaviour. This mainly included: abnormal chromosome segregation and cytokinesis, and nuclear fusion of the meiotic products. The result was the formation, in the same microsporangium, of heterogeneous microspore populations arranged in monads, dyads, triads, tetrads, and polyads, and cytoplasm giving rise to pollen grains of different sizes. This indicates that in *C. dupreziana* both abortive and unreduced pollen grains are generated. The significance of the finding is discussed in relation to reproductive biology and vulnerability to extinction.

Solo il 10% dei suoi coni (“galbuli”) porta semi vitali...



Le impronte genetiche dei pochi semi prodotti rivelano che l'embrione al loro interno non è imparentato con l'albero che ha prodotto i coni, cioè l'albero-madre.

A questo punto, un esperimento molto interessante: si fanno degli ibridi tra il nostro cipresso, *Cupressus horizontalis*, e il *C. dupreziana*, prendendo il polline di quest'ultimo:

♀ *C. horizontalis* × *C. dupreziana* ♂

Risultato:

La prole è identica (per caratteri morfologici, genetici e biochimici) alla **pianta-padre, quasi fosse un clone.**

Questa è la prima evidenza in assoluto di una trasmissione patri-lineare totale del patrimonio genetico, quindi di **ANDROGENESI**, sebbene gli ovuli siano ancora necessari per la formazione dei semi.





DISSEMINAZIONE



La **DISSEMINAZIONE** è il processo naturale che permette la dispersione dei semi, facilitando l'occupazione di nuovi territori alla ricerca di condizioni ambientali più favorevoli, diminuendo la concorrenza tra le plantule.

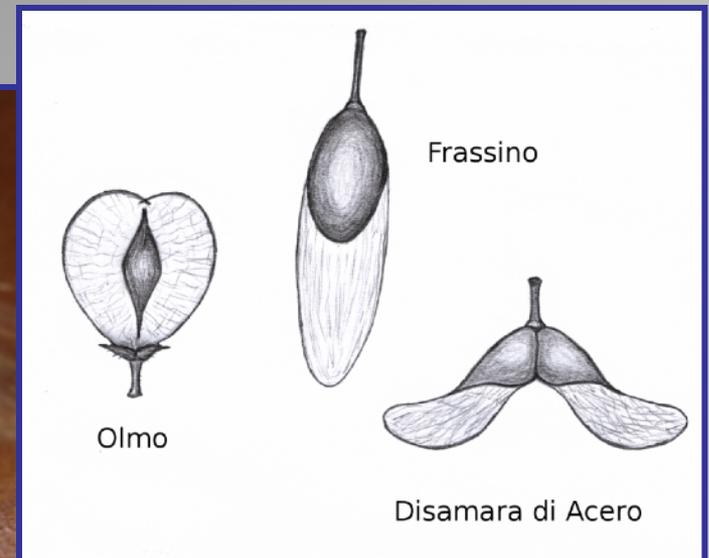
A questo scopo le piante fruiscono di nessuno, uno o più agenti di dispersione (policoria)

- Vento (anemocoria)
 - Acqua (idrocoria)
 - Animali (zoocoria)
 - ◁ Esozoocoria
 - ◁ Endozoocoria
- ABIOTICI
- BIOTICI



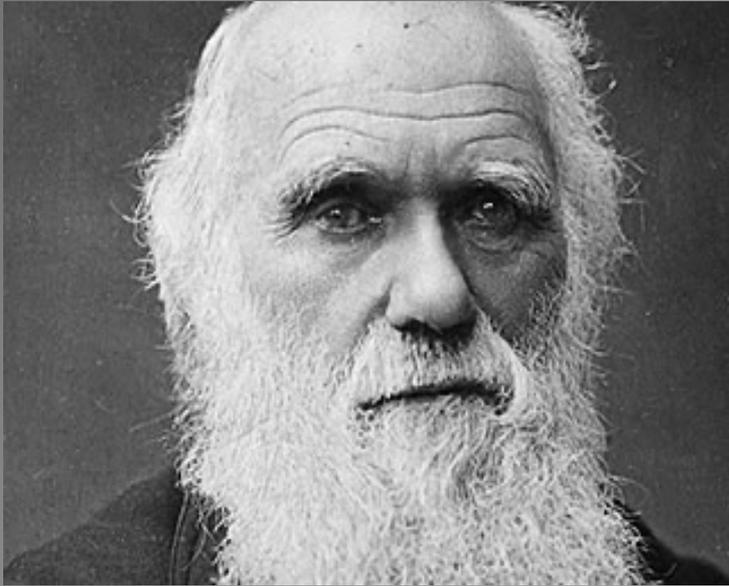
ANEMOCORIA

...così come ad essere disperso dal vento è in molti casi il polline, molti semi (o frutti contenenti semi) riescono a farsi trasportare dalle correnti d'aria, e a ricadere al suolo lontano dalla pianta madre grazie a morfologie e strutture che ne aumentano la superficie esterna.



IDROCORIA

Per quanto riguarda l'**acqua**, bisogna fare una distinzione tra acqua dolce e acqua salmastra o salata.



Charles Darwin condusse studi pionieristici per stabilire quali piante avessero semi che potevano sopravvivere alla protratta immersione in acqua di mare. Faceva esperimenti direttamente nella sua cantina, tenendo semi in tinozze di acqua di mare, e

verificandone quindi la germinabilità nel suo orto e nella sua serra.

L'obiettivo era verificare se si poteva spiegare in questo modo la colonizzazione di isole remote a partire dalla flora dei continenti.

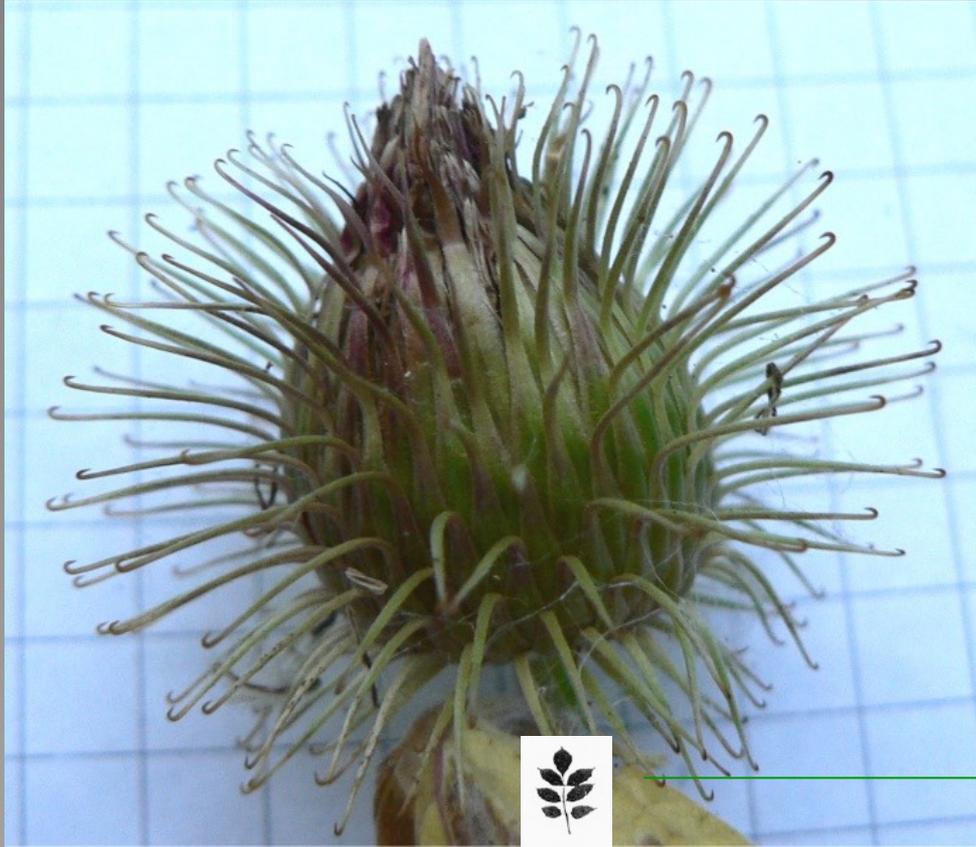




Un seme iper-specializzato per il trasporto su lunga distanza grazie alle correnti è rappresentato dalla noce di cocco. Non c'è costa delle isole pacifiche che non sia colonizzata da questa pianta, il cui seme può galleggiare grazie al ricoprimento di fibre leggere del frutto e alla cavità interna, solo parzialmente colmata dalla polpa (endosperma solido) e dal latte di cocco (endosperma liquido).



Se si tratta di animali, una maniera efficace è di rimanere appesi al loro corpo: ecco allora uncini, spine, creste e verruche, sostanze vischiose che ricoprono i singoli semi o i frutti.



ZOOCORIA



In questo caso si parla di **EPIZOOCORIA** (“trasporto sopra l’animale”). Questi si carica di semi o di frutti, e si allontana dalla pianta-madre. Una volta lontano, si libera di ciò che trasporta, disseminando – del tutto involontariamente - la pianta.

Una seconda soluzione è venire inghiottiti, e quindi trasportati all’interno del corpo dell’animale, per essere rigettati (perché si contengono sostanze velenose negli strati più esterni o nel frutto), o evacuati avendo superato indenni i processi digestivi. In questo caso si parla di **ENDOZOOCORIA** (“trasporto dentro l’animale”). Il trucco in questo caso è di essere inghiottiti: ecco allora che la consistenza, il colore e l’odore del frutto che circonda il seme diventano caratteri fondamentali, che dipendono da quale senso è più sviluppato nell’animale vettore.





I succhi gastrici, degli uccelli o di altri animali che ingeriscono il seme senza digerirlo, e le pietre contenute nel ventriglio ledono i tegumenti, favorendo la germinazione di alcuni semi, uccidendone altri.



Il trasporto per opera di animali è legata anche ad alcuni gruppi di animali che hanno specifiche abitudini alimentari.



La disseminazione **MIRMECORA** dipende dalle formiche.



Le formiche sono delle formidabili raccoglitrice di semi.

Nei casi più banali, quello che conta è che almeno qualche seme sfugga alla loro voracità: e si trova già sotto terra... pronto per germinare.

In casi di evoluzione più sofisticati, i semi si caratterizzano per la presenza di strutture specializzate che derivano da parti specifiche del seme (trofioli, elaiosomi, caruncole ecc.) ricche ad esempio in sostanze grasse particolarmente appetite dalle formiche.

Le formiche raccolgono i semi per le appendici, li trasportano nei loro formicai, ma li abbandonano una volta mangiate le strutture accessorie.



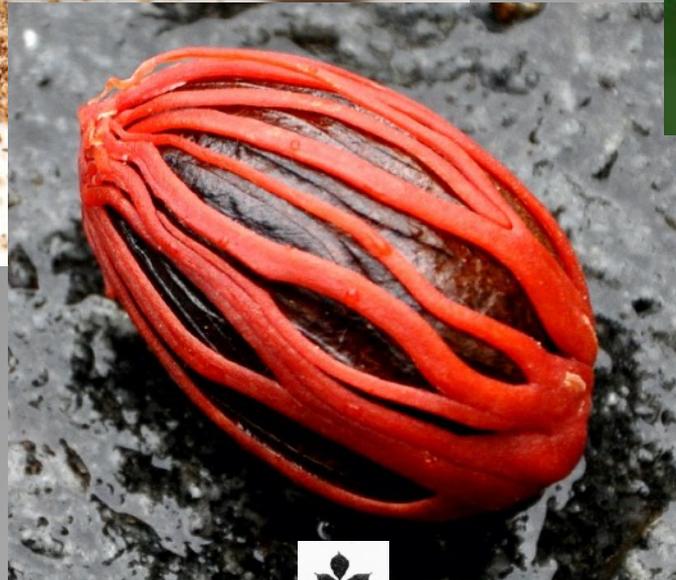
Lo **strofiolo** proviene dalla modificazione del funicolo (es. la papaveracea *Chelidonium majus*)



La **caruncola** si forma per ipertrofia del tegumento del seme nella regione micropilare con il micropilo visibile al centro (es. *Euphorbia sp. pl.*).



L'**arillo** è un'espansione della nocella dell'ovulo, dove si inseriscono i suoi tegumenti; può formare un involucro totale (es. *Myristica fragrans*) o parziale (es. *Taxus baccata*).



Un altro esempio di disseminazione è quello operato da molti piccoli mammiferi (scoiattoli, ghiri ecc.) che formano depositi di semi raccolti con grande impegno nella stagione favorevole: in molti casi alcuni dei depositi non vengono più ritrovati, per “smemoratezza” del proprietario o in seguito alla sua morte.



Il noce (*Juglans regia*) investe molte energie nella produzione dei semi, una larga parte dei quali va distrutta: ma quelli che non vengono mangiati, sono stati portati lontano dalla pianta madre....



Al trasporto per opera di piccoli mammiferi dà il nome di **GLIROCORIA** (*Glis glis* è il ghiro).

Generi della nostra flora particolarmente interessati dal fenomeno sono *Quercus*, *Fagus*, *Corylus*, *Juglans*, che – cosa notevole – hanno semi recalcitranti, cioè non sopravvivono al disseccamento dell’embrione.



Tipi di disseminazione dei frutti o semi e loro caratteristiche.

Agenti disperdenti	Peso	Adattamenti anatomici	Distanza dalla pianta
Vento	Inferiore ai g	Formazione di superfici che aumentano la dispersione	Poche centinaia di metri, alcune decine di km
Acqua	Può superare anche il kg, ma il peso specifico deve essere inferiore a 1	Forma rotondeggiante, superficie esterna impermeabile, presenza di tessuti pieni d'aria	Pochi metri, poche centinaia di km
ANIMALI endo ed epizoica	Mammif.	da pochi g ad alcune centinaia	Frutti carnosì se ingeriti, frutti secchi se trasportati passivamente; nel I caso c'è il richiamo dell'odore
	Uccelli	Pochi g, poche decine di g	Frutti carnosì che richiamano per il colore
	Insetti	Inferiore ai pochi g	Sostanze depositate nel frutto seme o in parte deputata a facilitare la dispersione



E l'uomo?

Anche lui è autore involontario della dispersione di molti semi. Parliamo di **ANTROPOCORIA**, che può procurare una disseminazione intenzionale o diretta dei semi delle piante coltivate, ma anche involontaria o indiretta di quei semi "clandestini" che si trovano mischiati a quelli destinati alla semina, che è la causa più frequente della nascita delle piante commensali.

Questi fenomeni sono tanto antichi quanto è antica l'agricoltura.

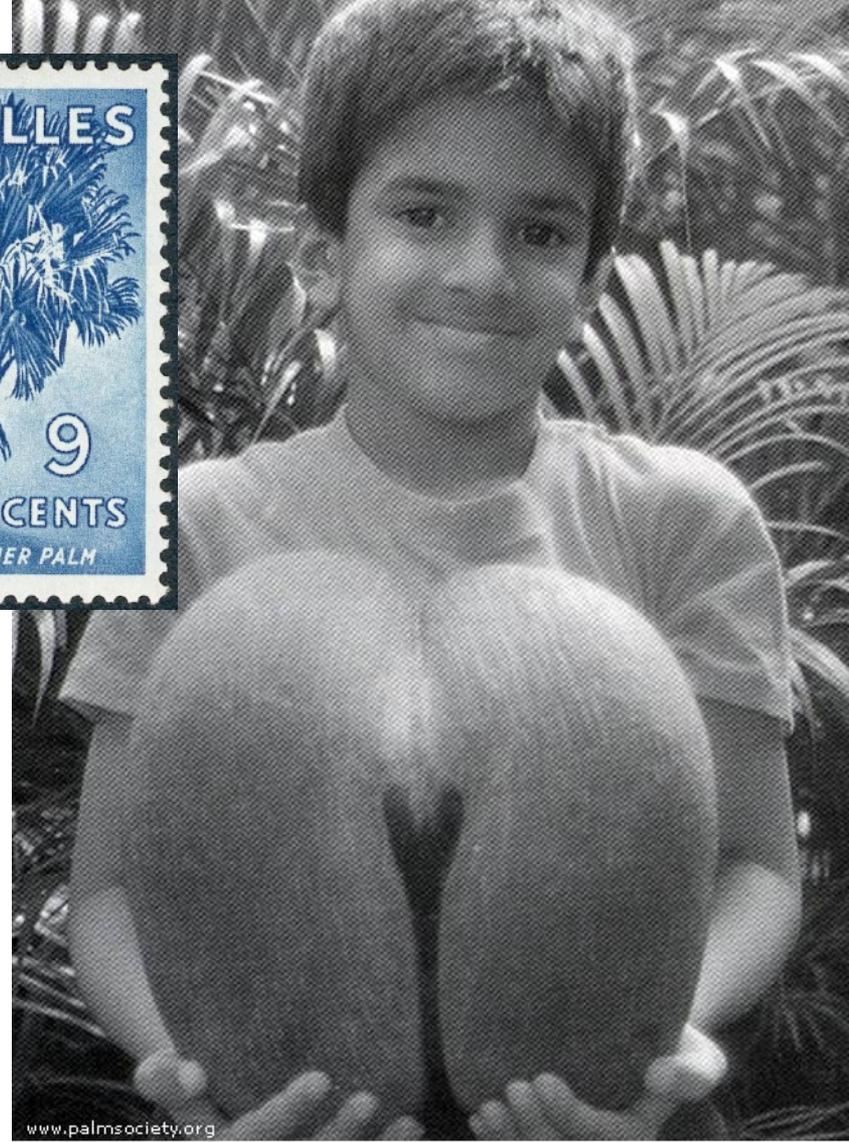


La semina di sementi in agricoltura ha garantito la diffusione di molte specie «segetali», associate cioè alle specifiche colture.

Le nostre più antiche colture (ad es. quella del grano, piuttosto che dell'orzo o della segale) vengono dalla cosiddetta «mezzaluna fertile», e da lì derivano una messe di piante che sono state introdotte in Europa con la diffusione dell'agricoltura.

L'arrivo di nuove colture dal Nuovo Mondo (es. mais, *Zea mays*) ha significato anche la diffusione di nuove piante ad esse associate, e che continuano ad essere associate in maniera molto stretta a quelle colture, perché condividono esigenze ecologiche e bioritmi.







Semi così piccoli sono quasi privi di tessuto di riserva: contengono il solo embrione. Per crescere, hanno bisogno dell'aiuto di altri organismi: funghi che fin dai primi momenti della germinazione entrano in simbiosi con la radichetta della plantula, fornendo sostanze organiche: un rapporto che durerà tutta una vita...



Quando coltivate in ambiente artificiale, ai giovani semi va somministrato un tessuto artificiale di crescita ricco di sostanze organiche.



Semi così grandi (sebbene in questo caso si tratti di un caso un po' eccezionale) non sono rari nelle foreste equatoriali di tipo primario, in cui la luce nei "piani bassi" del bosco sono particolarmente oscuri perché la luce viene intercettata dalla volta dei tanti strati arborei che li sovrastano. Lì in basso la sopravvivenza è difficile e dipende dalle scorte contenute nel seme.



I semi **ORTODOSSI**, una volta disidratati, possono rimanere inattivi, anche in condizioni proibitive, per molto tempo.

Quanto tempo?

Fattori importanti sono la tipologia di sostanze di riserva (i lipidi tendono a rovinarsi prima delle proteine, e queste prima dei carboidrati) e le condizioni ambientali (basse temperature, e assenza di ossigeno favoriscono l'integrità dei semi). In genere il peggior nemico è comunque l'umidità, insieme agli animali che se ne nutrono.

La capacità germinativa col tempo si affievolisce, mentre i tempi di germinazione dei singoli semi si allungano (= meno semi riescono a germinare; si allunga il tempo necessario perché il seme rompa i tegumenti), per gli inevitabili processi degradativi e ossidativi delle biomolecole.



Il seme rappresenta la forma di sopravvivenza di molte piante (“annuali”) i cui individui adulti muoiono quando le condizioni ambientali diventano difficili (per es. manca l’acqua, oppure fa molto freddo).



Semplicemente, i semi «aspettano» l’arrivo delle condizioni adatte per germinare, e ci sono diversi trucchi per capire se e quando farlo (v. oltre).



I casi più eclatanti si osservano negli ambienti desertici: il deserto può rifiorire, come fosse un giardino, nel giro di poche settimane, anche dopo 10 anni di desolazione... Serve una pioggia, che deve essere sufficientemente abbondante da eliminare un eventuale inibitore che impedisce al seme di germinare.





Nei suoli sono presenti vere e proprie “BANCHE DI SEMI” pronti a germogliare ogni volta che le condizioni diventano favorevoli: si tratta di capire quali stimoli ne condizionano la germinazione. In alcuni casi è il fuoco!





Se è una grande “bufala” la storia che siano stati rinvenuti semi di cereale ancora vitali in tombe egizie, è pur sempre vero che semi vecchi di circa 2000 anni hanno dimostrato la loro capacità germinativa.

Si tratta ovviamente di casi del tutto eccezionali, anche se proprio per questo MOLTO interessanti.



Un team di scienziati russi ha scoperto a 38 metri di profondità, nel permafrost, dei frutti immaturi di ***Silene stenophylla***, una angiosperma originaria della Siberia nordorientale vicino al fiume Kolyma, accumulati da uno scoiattolo dell'Era glaciale nella sua tana.

Il materiale è stato datato con il metodo del radio-carbonio a c. 32 mila anni fa.

E' stato possibile rigenerare degli individui mediante tecniche di micropropagazione tissutale a partire dal tessuto della placenta. Queste hanno formato fiori appena un po' diversi da quelli degli individui selvatici, dando semi normalmente vitali.



Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost

Svetlana Yashina^{a,1}, Stanislav Gubin^b, Stanislav Maksimovich^b, Alexandra Yashina^a, Edith Gakhova^a, and David Gillichinsky^{b,2}

Institutes of ^aCell Biophysics and ^bPhysicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino 142290, Russia

Edited* by P. Buford Price, University of California, Berkeley, CA, and approved January 25, 2012 (received for review November 8, 2011)



L'elevata vitalità dei semi da tempo viene sfruttata per la creazione di “banche dei semi” per la conservazione della biodiversità (sia di specie di interesse conservazionistico che di varietà di interesse agricolo).



Millennium Seed Bank

The Millennium Seed Bank (MSB) team initially aimed to store seeds from all of the UK's native plant species. It has now achieved this, apart from a handful of species that are either very rare or whose seeds are particularly difficult to store.

