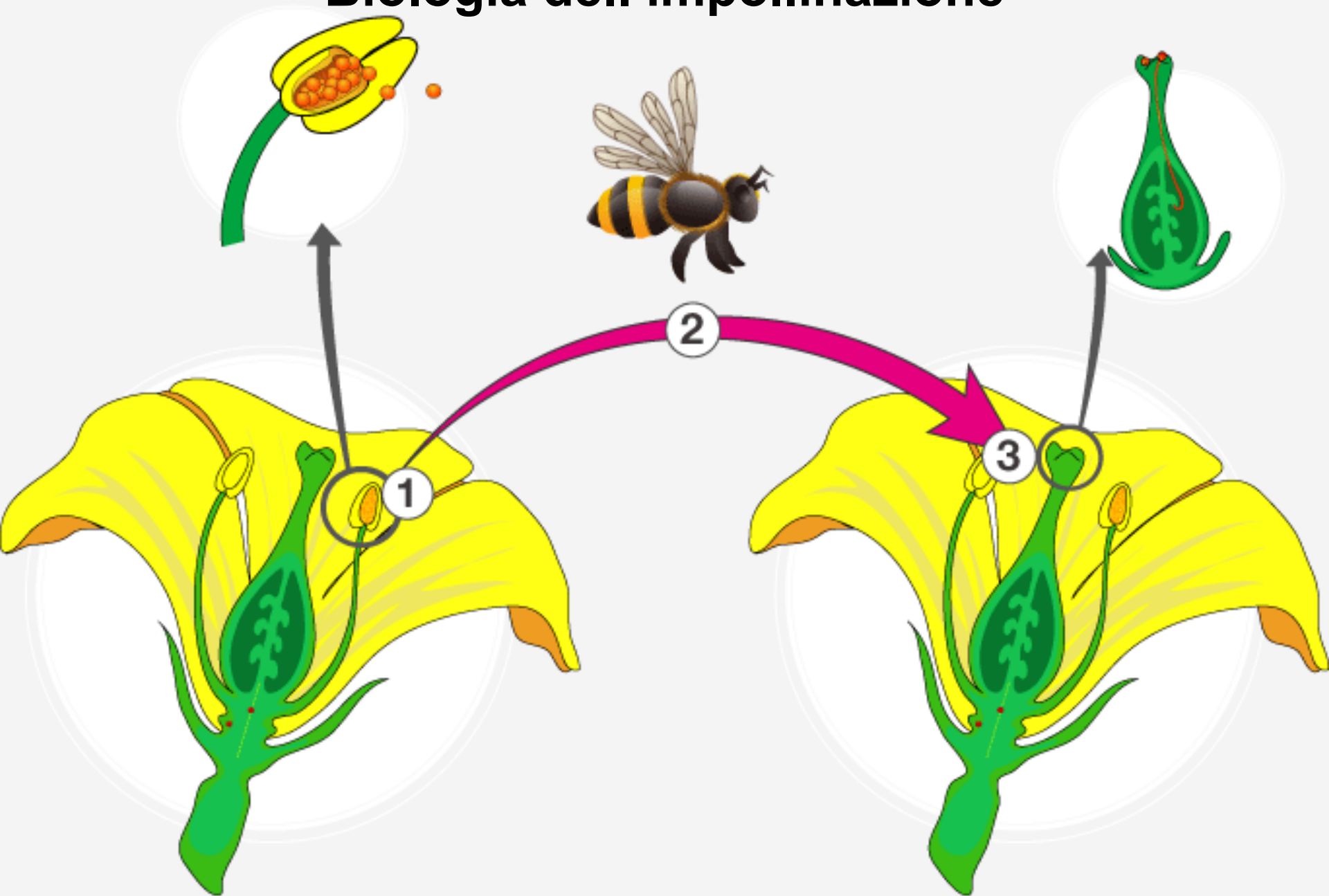


# Biologia dell'impollinazione





## 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** impollinatori, con i marsupiali australiani, vi sono 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 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 specie del genere *Fuchsia* (dai fiori vivacemente colorati, ricchi di nettare, ma privi di odore), i frutti della passione, molte specie del genere *Eucalyptus*, quelle del genere *Hibiscus*, molte specie di **banana** e alcuni membri della famiglia delle Orchidaceae.







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



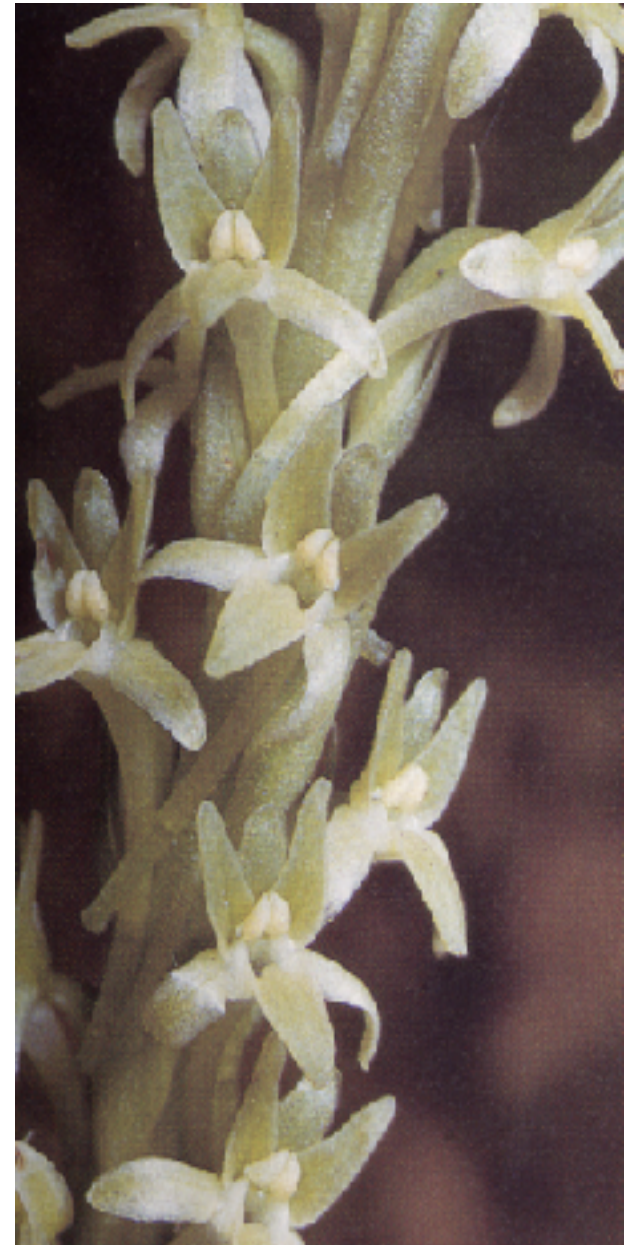


**Coleotteri:** predomina l'olfatto rispetto alla vista, *ergo* i fiori sono bianchi o di colore neutro, ma con odore forte; il premio sono parti fiorali che vengono mangiate, spesso prodotte appositamente, il nettare, o lo stesso polline, prodotto in eccesso. Gli ovuli sono protetti, e tenuti opportunamente 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; nettari lunghi e fiori bianchi o dai colori smorti di quelli impollinati dalle zanzare, particolarmente importanti nella fascia artica o boreale, dove queste specie 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.







*E s'aprono i fiori notturni  
nell'ora che penso a' miei cari.  
Sono apparse in mezzo ai viburni  
le farfalle crepuscolari.  
Da un pezzo si tacquero i gridi:  
là sola una casa bisbiglia.  
Sotto l'ali dormono i nidi,  
come gli occhi sotto le ciglia.  
Dai calici aperti si esala  
l'odore di fragole rosse.  
Splende un lume là nella sala.  
Nasce l'erba sopra le fosse.  
Un'ape tardiva sussurra  
trovando già prese le celle.  
La Chiocchetta per l'aia azzurra  
va col suo pigolio di stelle.  
Per tutta la notte s'esala  
l'odore che passa col vento.  
Passa il lume su per la scala;  
brilla al primo piano: s'è spento...  
È l'alba: si chiudono i petali  
un poco gualciti; si cova,  
dentro l'urna molle e segreta,  
non so che felicità nuova.*



G. Pascoli, *Il gelsomino notturno*



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

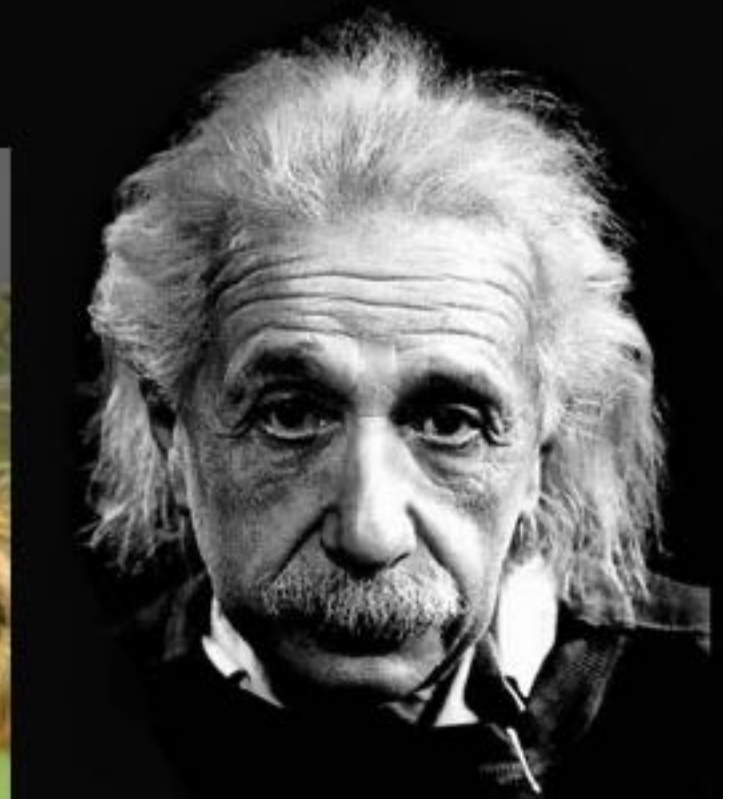
- Sono una classe di insetticidi, fortemente neurotossici, derivanti dalla nicotina, introdotti come alternativa sicura al DDT
- Possono essere spruzzati sulle foglie, messi nel suolo in forma granulata o usati per trattare i semi.
- Uso inizia negli anni '90, nel 2011 rappresentavano il 40% del mercato 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 pollinico 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



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



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





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

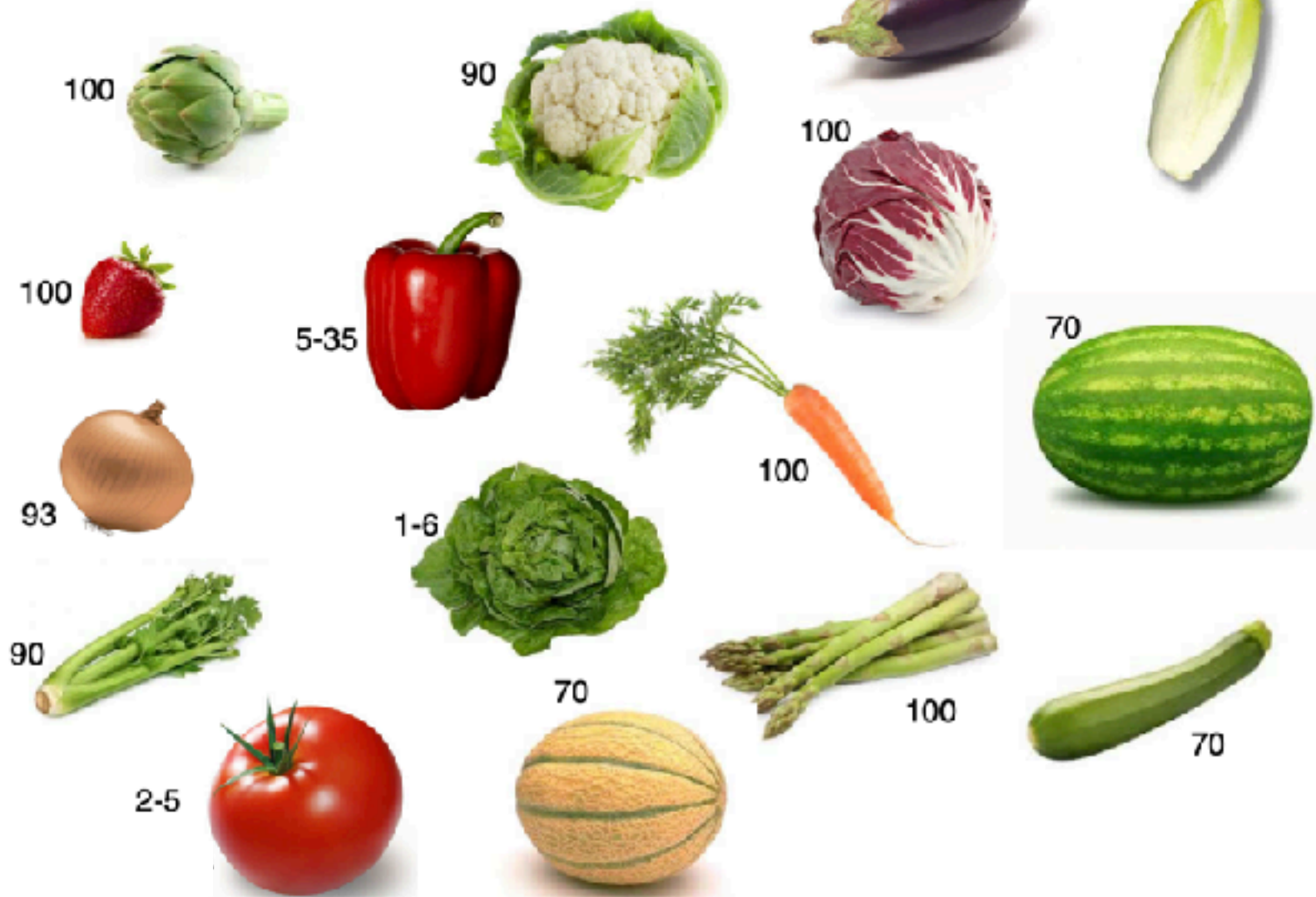
### SVANTAGGIO

Non dà la sicurezza di avere una nuova generazione;

Rende la pianta dipendente dai vettori di impollinazione;



# Percentuali di allogamia







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.







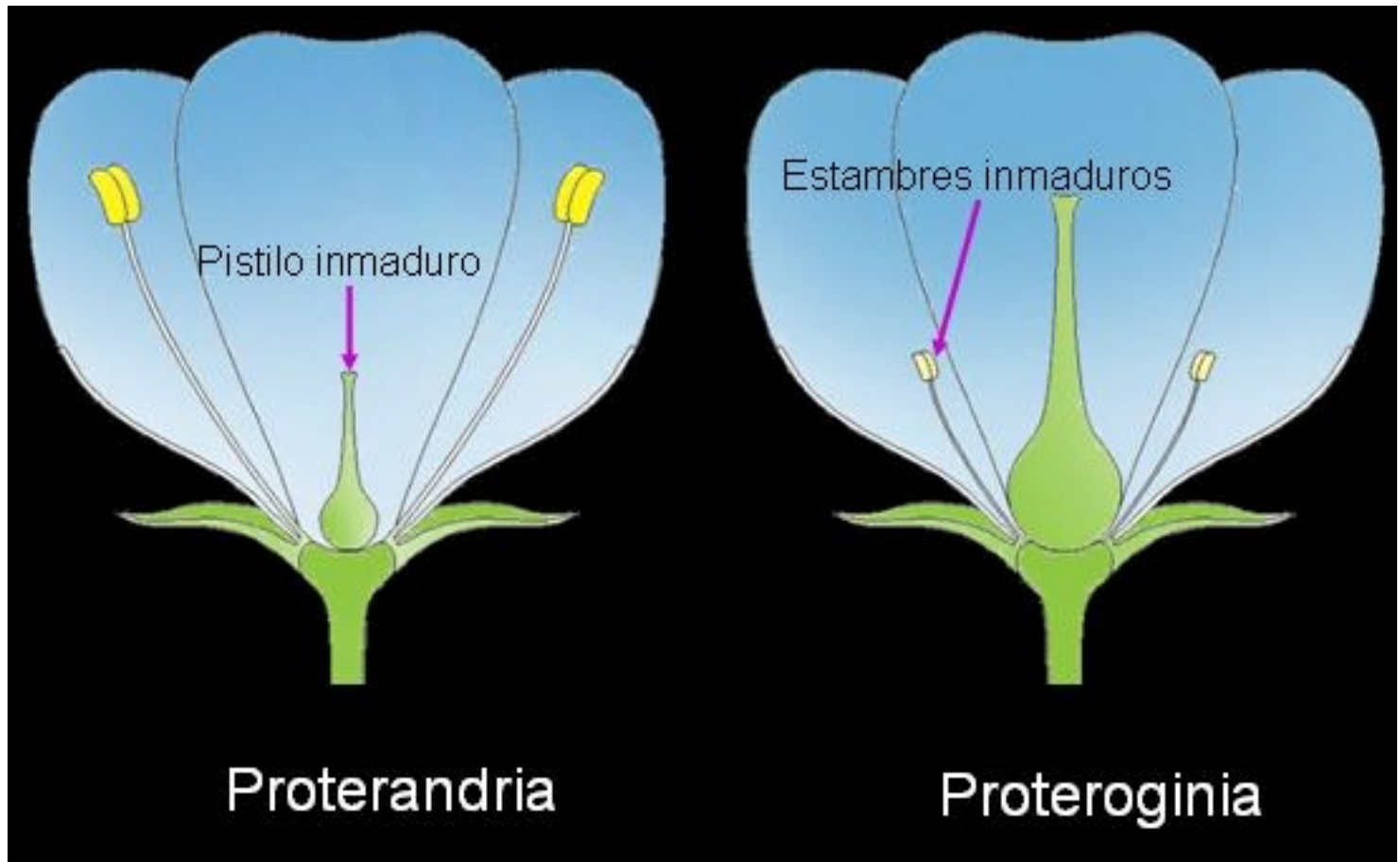
Lo stilo è lungo e si affaccia alle fauci se gli stami sono inclusi nel tubo corollino (e quindi sono in posizione bassa), altrimenti è più corto e rimane chiuso nel tubo corollino con lo stigma capitato localizzato a metà corolla.

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




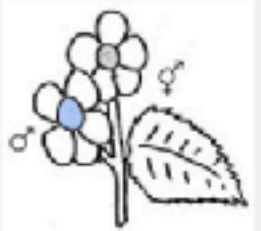






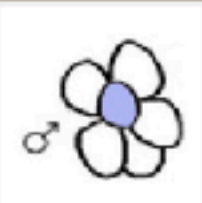






*Laurus nobilis* L.





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

				
<b>Fiore pistillifero femminile</b>	<b>Pianta monoica</b>	<b>Pianta ginomonoica</b>	<b>Pianta andromonoica</b>	<b>Pianta trimonoica</b>
				
<b>Fiore ermafrodita bisessuale</b>	<b>Pianta ermafrodita</b>	<b>Popolazione ermafrodita</b>	<b>Popolazione poligamodioica</b>	<b>Popolazioni subdioica</b>
				
<b>Fiore staminifero maschile</b>	<b>Plante dioiche Popolazione dioica</b>	<b>Popolazione ginodioica</b>	<b>Popolazione androdioica</b>	<b>Popolazione trioica</b>

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.



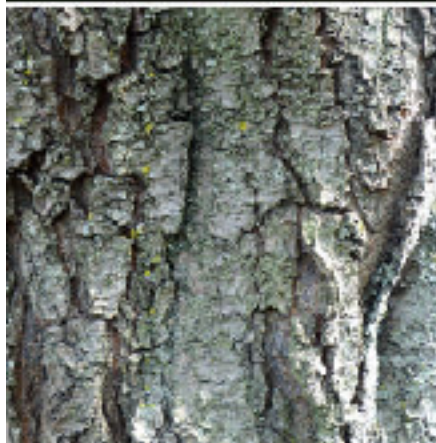
Questo fenomeno è particolarmente frequente nelle rosaceae, in particolare nelle Drupoideae (susini, ciliegi, albicocchi, peschi ecc.).



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)



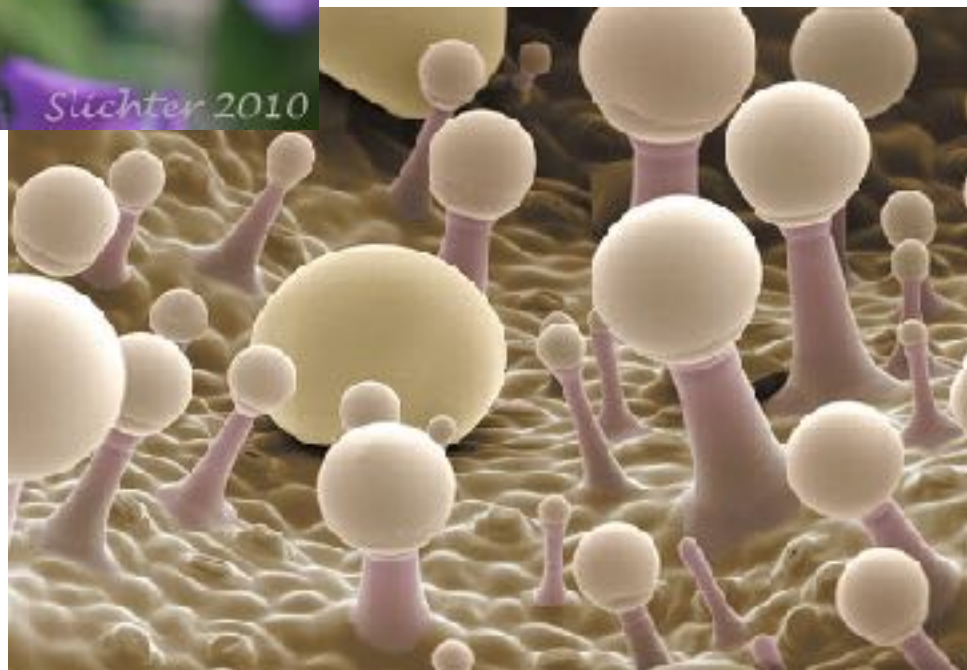
*Un fiore di Mimulus sezionato e fotografato in luce normale (a sinistra) e in luce ultravioletta (a destra) che mostra una guida del nettare che viene vista dall'ape ma non dall'uomo come un'area nera che punta verso il nettario.*



# Odori

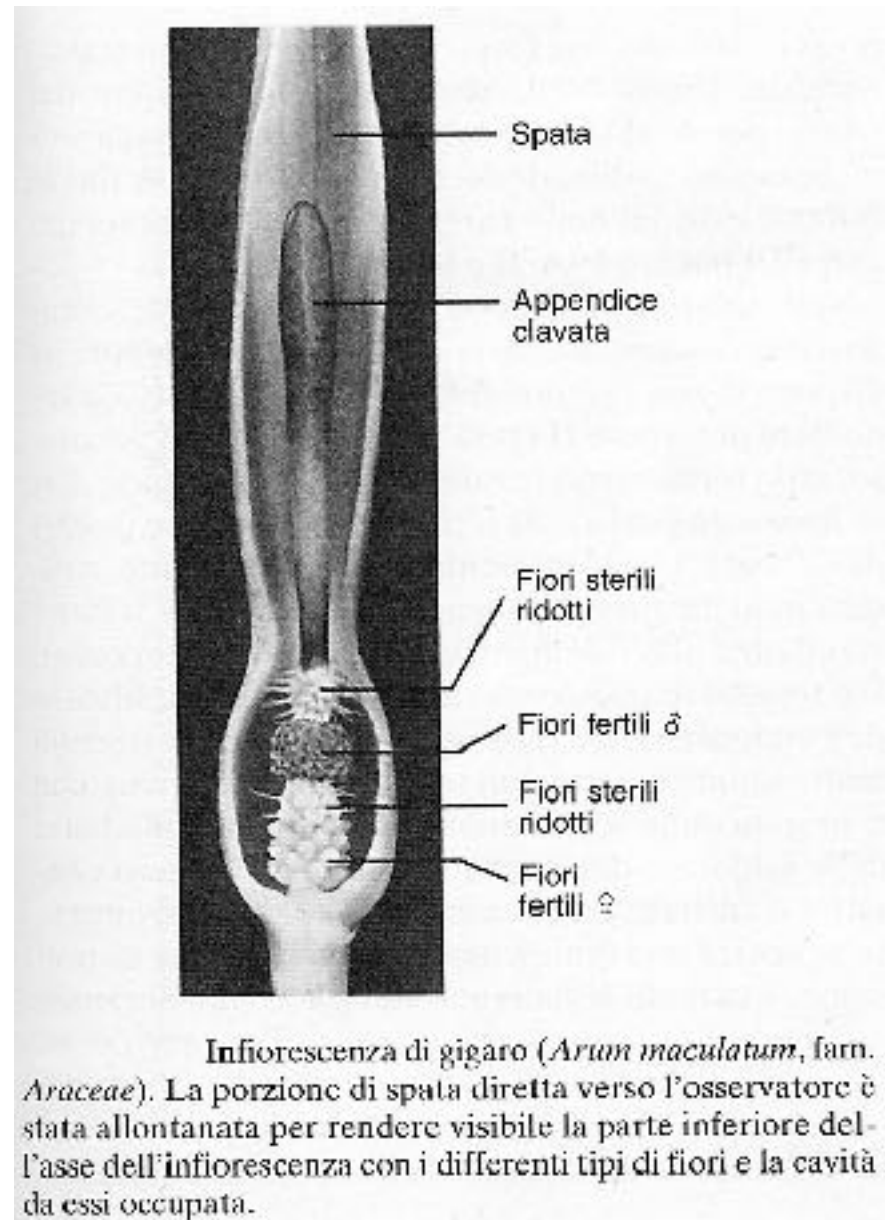






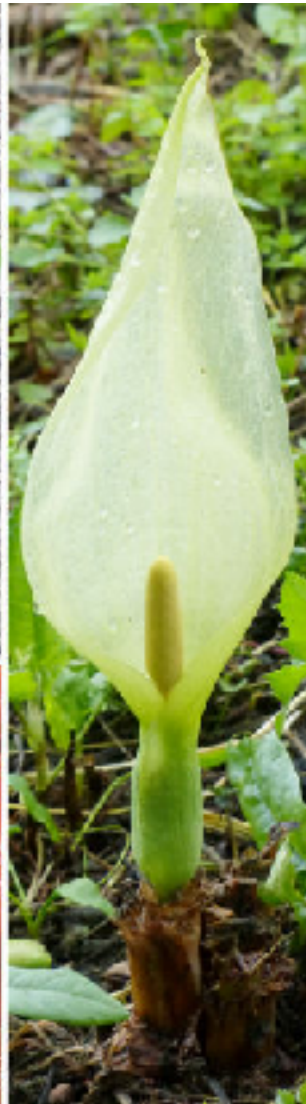
# Calore

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**;

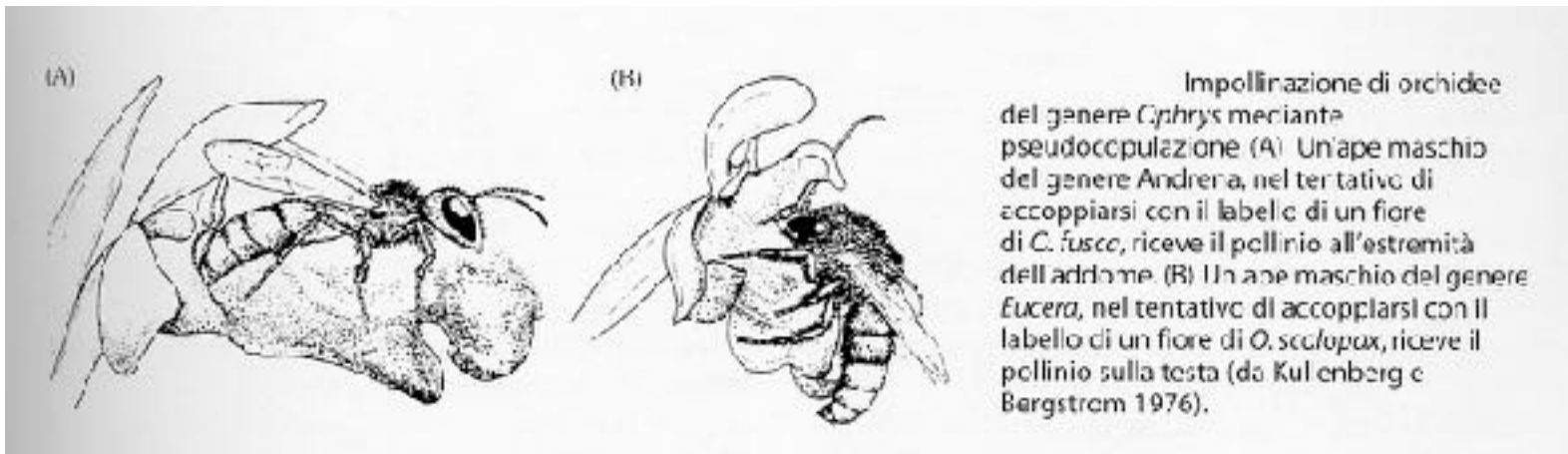
3) il **nettare**, soluzione zuccherina contenente saccarosio, glucosio o fruttosio e molte altre sostanze, da aminoacidi a sostanze aromatiche (es. benzilacetone). Il nettare viene prodotto da ghiandole chiamate **ghiandole nettarine** o **nettari**. Spesso sono collocati nella parte terminale di una 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 *C. fusca*, riceve il pollinico 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 pollinico sulla testa (da Kulenberg e Bergstrom 1976).



*Ophrys holosericea*



*Ophrys insectifera* ha sedotto *Argogorytes mystaceus*



# 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







## 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.

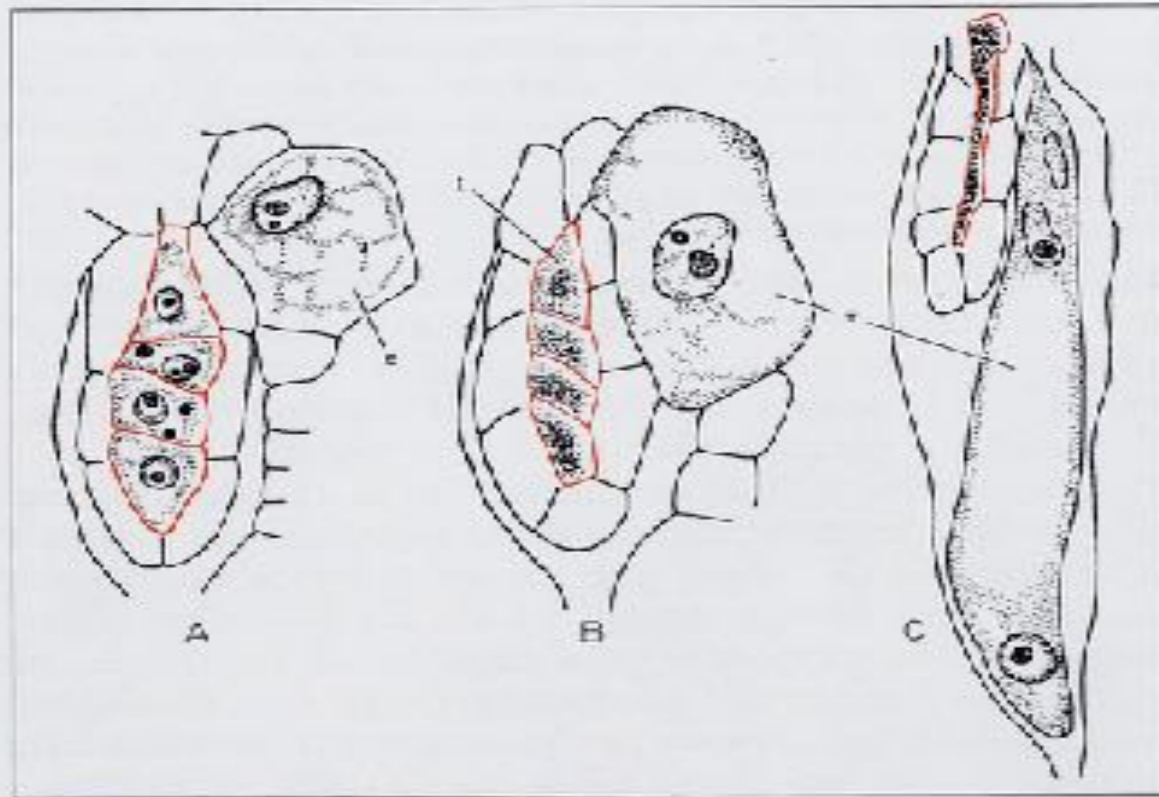
Nell'**apomissia gametofitica**, all'interno dell'ovulo (il macrosporangio), si assiste ad una alterazione o addirittura alla soppressione del processo meiotico.

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).





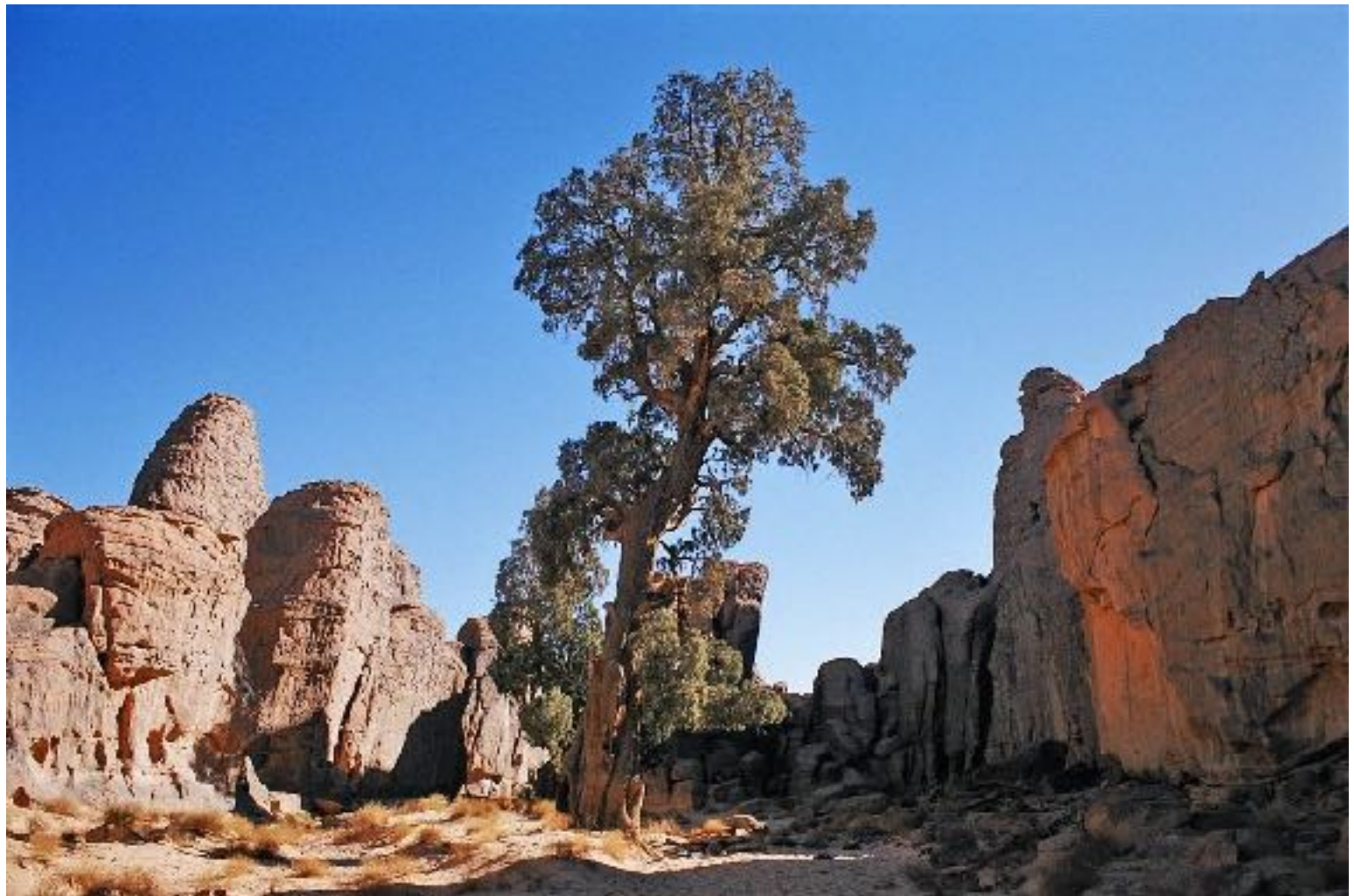


E' noto un unico caso di **ANDROGENESI**, ovvero di una “nascita da maschio”. In questo caso, per un difetto nella meiosi, il granulo pollinico è diploide, e il nucleo spermatico sostituisce quello aploide della cellula uovo. Il ruolo del gametofito femminile quindi resta solo quello di fornire il nutrimento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

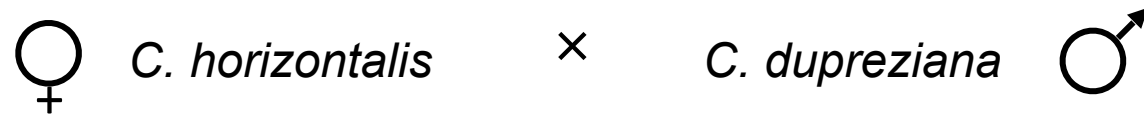
Solo il 10% dei suoi coni (“galbuli”) porta semi vitali...





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:



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.

