

I cicli metagenetici

D = Diploid

H = Haploid



Probabilmente l'impollinazione degli insetti ha accelerato l'evoluzione delle angiosperme, sia per le possibilità di successo che forniva alle piccole popolazioni isolate, sia perché l'impollinazione indiretta favorisce la competizione tra molti granelli di polline mentre crescono attraverso il tessuto stigmatico. Inoltre, mentre le angiosperme continuavano a diversificarsi, le relazioni con gli impollinatori divennero in molti casi più strette.

Sono evidenti le seguenti quattro tendenze generali nella evoluzione del fiore:

1. Fissazione del numero dei pezzi fiorali per verticillo.
2. Asse floreale accorciato in modo che la disposizione a spirale delle parti non sia più evidente, spesso con conseguente fusione delle parti
3. L'ovario diventa infero, e il perianzio si differenzia in un calice e corolla.
4. La simmetria radiale (attinomorfa) dei primi fiori lascia il posto alla simmetria bilaterale (zigomorfa).





Tra gli esempi più interessanti di specializzazione dei fiori vi sono le famiglie della Asteraceae (eudicotiledoni) e delle Orchidaceae (monocotiledoni), le due più grandi famiglie di angiosperme per numero di specie.

Nelle Asteraceae, i fiori sono relativamente piccoli e strettamente raggruppati a formare un capolino. Ognuno dei piccoli fiori ha un ovario uniloculare infero, composto da due carpelli fusi, contenente un singolo ovulo.

Gli stami sono ridotti a cinque, e di solito sono fusi l'uno con l'altro e con la corolla. I petali, anch'essi cinque, sono fusi l'uno con l'altro e con l'ovario, mentre i sepali sono assenti, o ridotti a una serie di setole o squame (pappo), che aiuta nella dispersione anemofila del frutto. In altri casi, come in *Bidens*, il pappo può essere pungente, e servire ad attaccare il frutto ad un animale di passaggio.

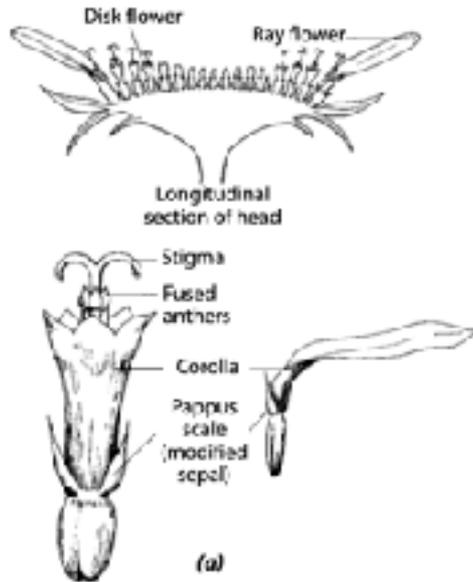
In molti membri della famiglia delle Asteraceae, ogni capolino comprende due tipi di fiori:

- (1) fiori **tubulosi**, la porzione centrale dell'aggregato, e
- (2) fiori **ligulati**, disposti alla periferia.

I fiori ligulati sono a volte sono completamente sterili. In alcuni membri delle Asteraceae assomigliano a tanti petali.

Solitamente i fiori di un capolino singoli fiori che si aprono in serie in uno schema a spirale che si muove verso l'interno.





(b)



(c)



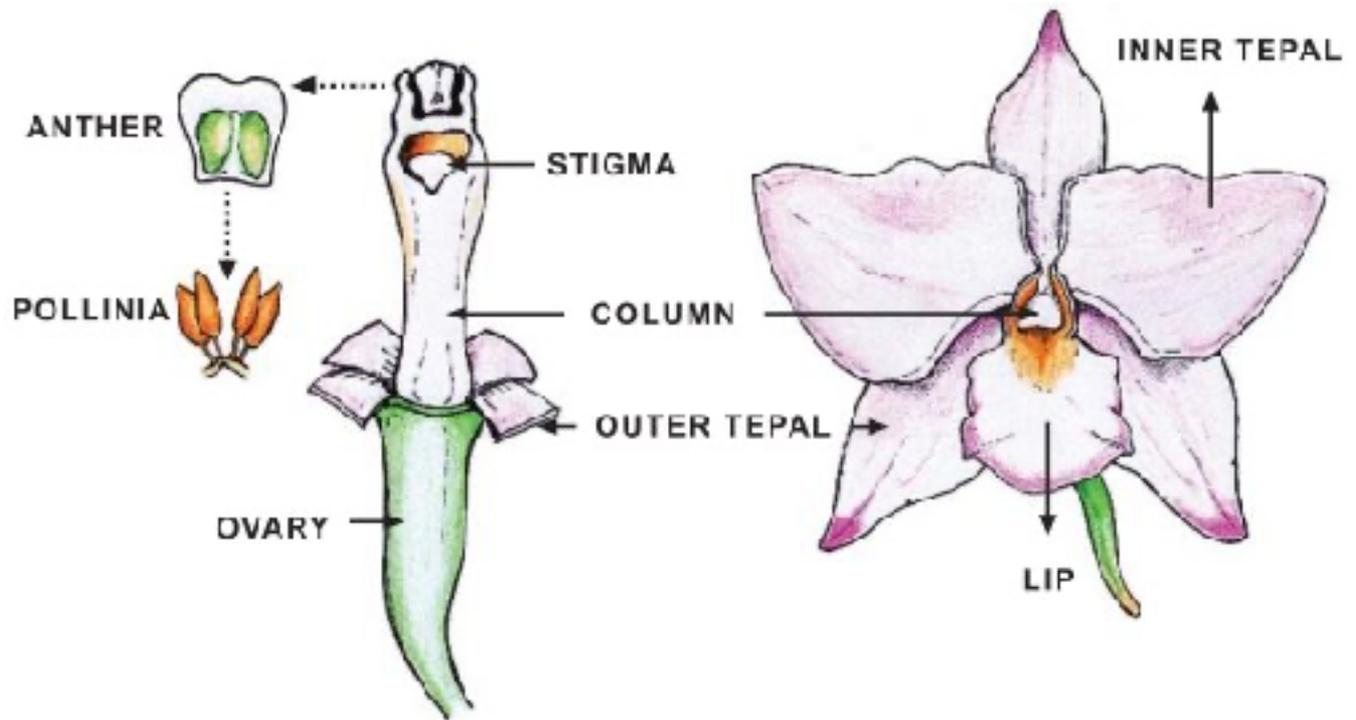
(d)

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 di una spilla e altre con fiori di oltre 20 centimetri di diametro.

Diversi generi mancano di clorofilla e sono simbiotici con i funghi nelle loro radici. Due specie australiane crescono completamente sottoterra. I loro fiori appaiono in fessure nel terreno, dove vengono impollinati dalle mosche.

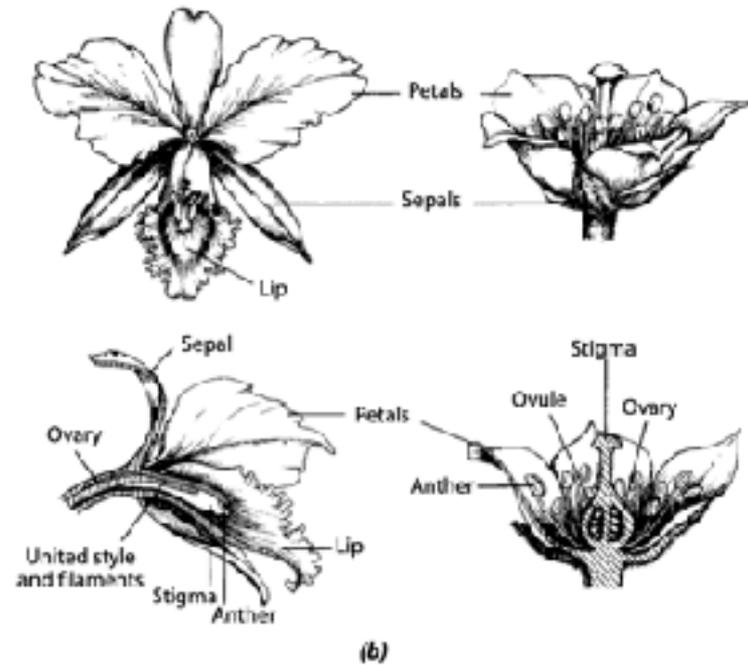
Nella produzione commerciale di orchidee, le piante vengono clonate creando divisioni di tessuto meristemico e migliaia di piante identiche possono essere prodotte in modo rapido ed efficiente. Ci sono oltre 60.000 ibridi di orchidee registrati, molti dei quali coinvolgono due o più generi.

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





(a)

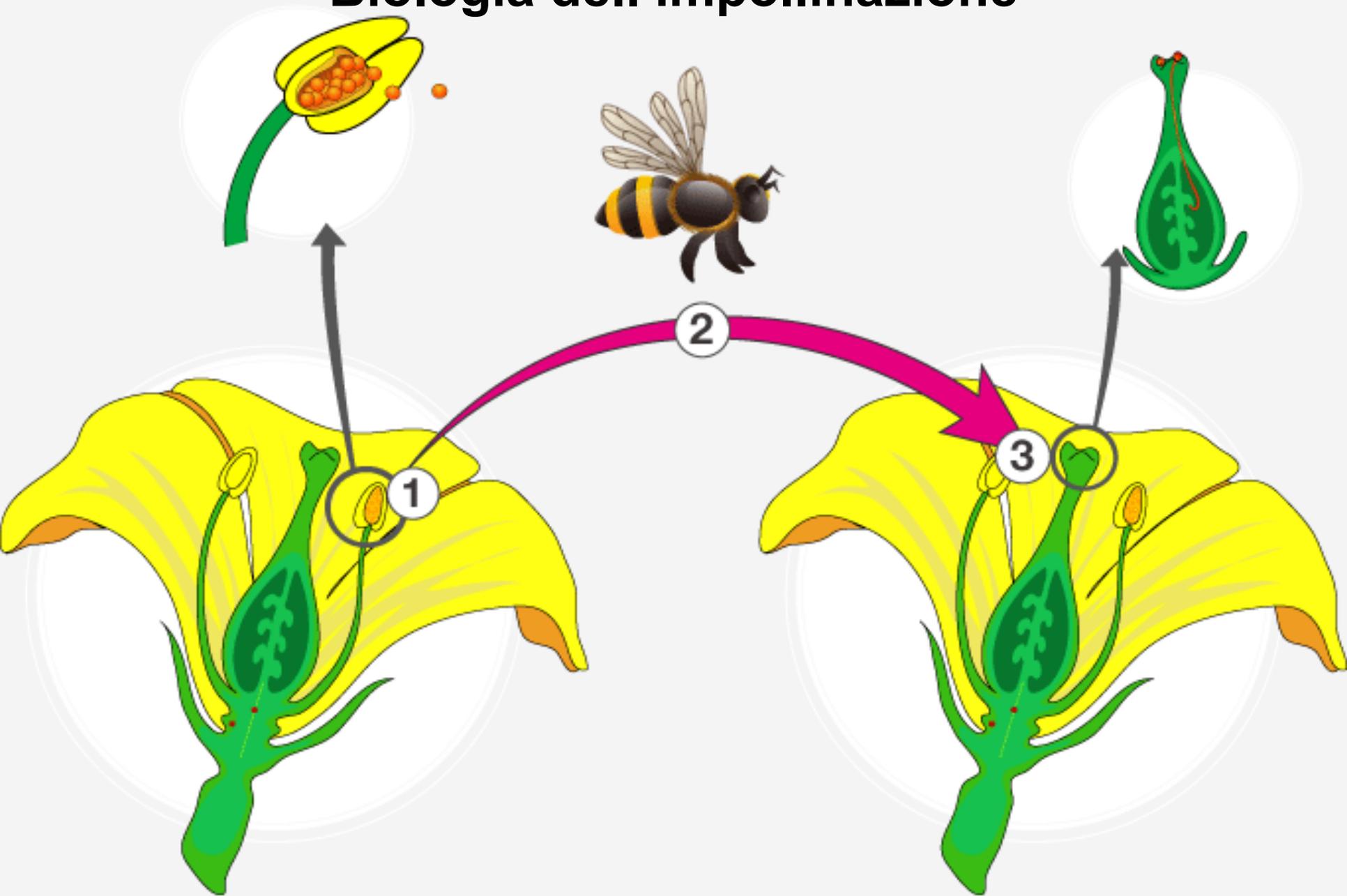


(b)

20-11 Orchids (family Orchidaceae) (a) An orchid of the genus *Cattleya*. Orchids have extremely specialized flowers. (b) A comparison of the parts of an orchid flower, shown on the left, with those of a radially symmetrical flower, shown on the right. The orchid "lip" is a modified petal that serves as a landing platform for insects.



Biologia dell'impollinazione





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

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

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

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

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





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

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



Fiore di *Ophrys apifera* Huds.





(a)



(b)

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



Impollinazione anemofila

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

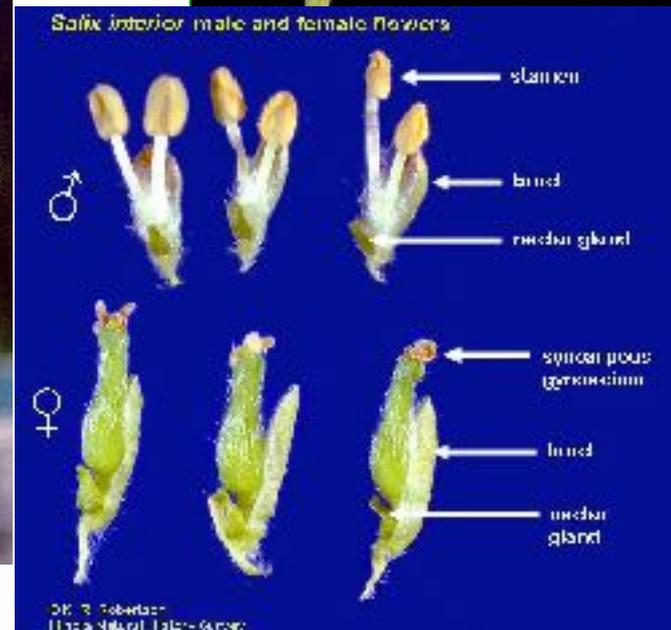
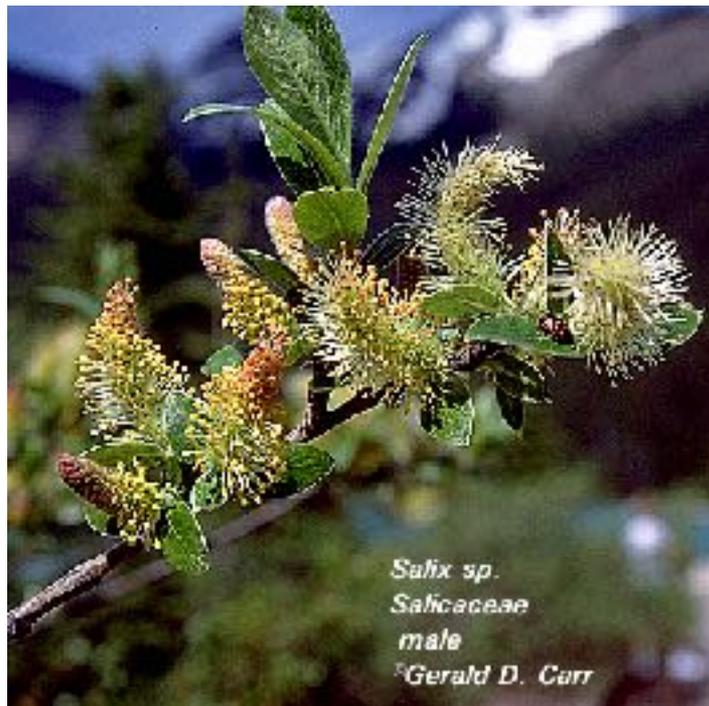
Delle **300** famiglie circa di angiosperme, solo **30** sono esclusivamente anemofile, mostrando degli adattamenti del fiore e/o della biologia riproduttiva.

Questi riguardano:

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



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





Poa annua L.





Carex pseudocyperus L.



Impollinazione abiotica *versus* impollinazione biotica

Confronto tra alcune caratteristiche delle specie a impollinazione entomofila e anemofila (da 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 fredde 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"> – 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) 	<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)





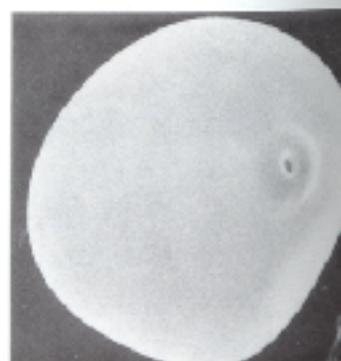
(a)



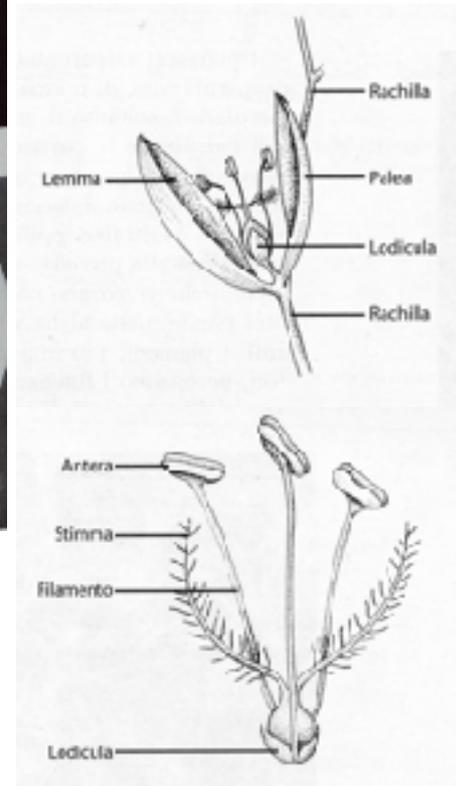
(b)

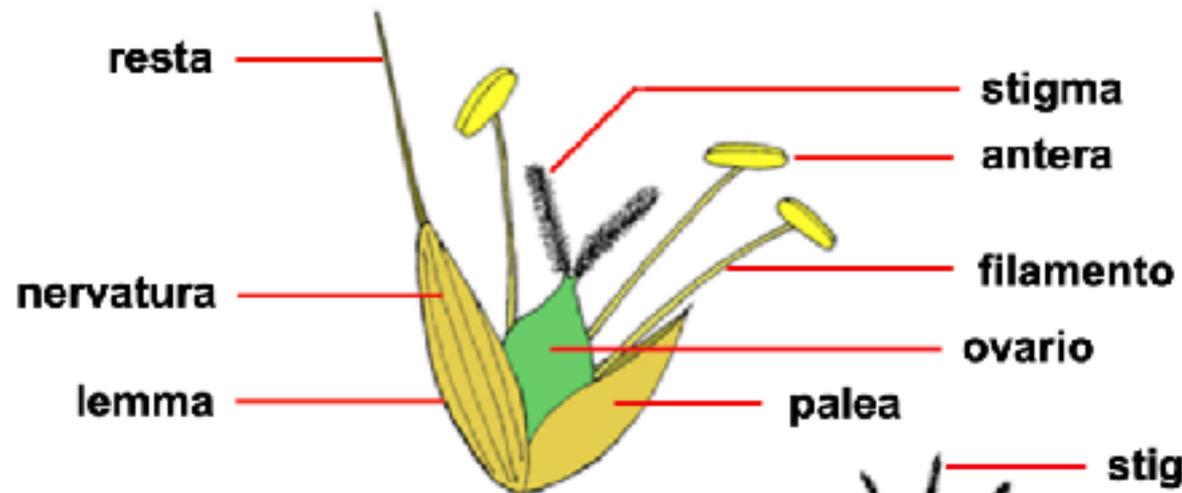


(c)

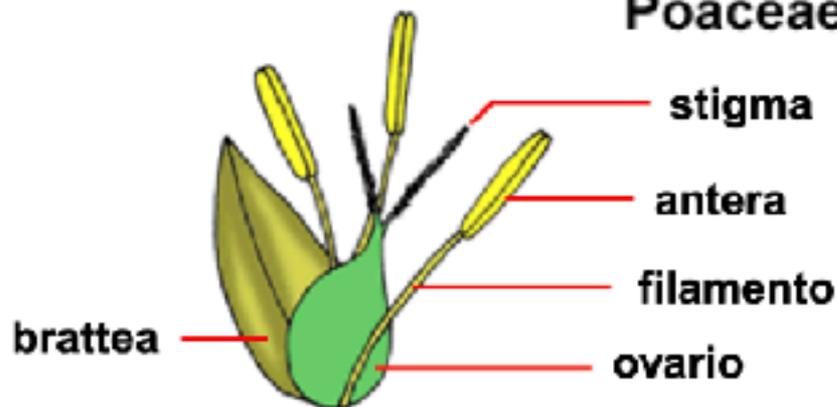


Al contrario della maggioranza delle angiosperme, le graminacee hanno fiori impollinati dal vento. Il mais (*Zea mays*) ha (a) infiorescenze maschili alla sommità del fusto e (b) infiorescenze femminili con lunghi stamini sporgenti (i fili che si osservano sulle spighe). (c) Le Graminacee hanno tipicamente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

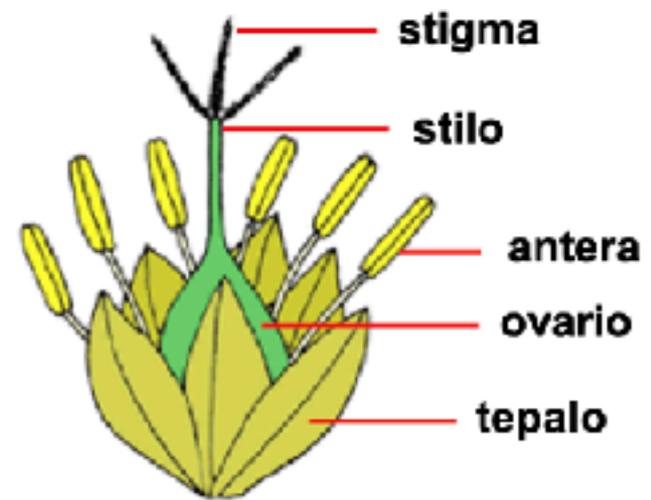




Poaceae

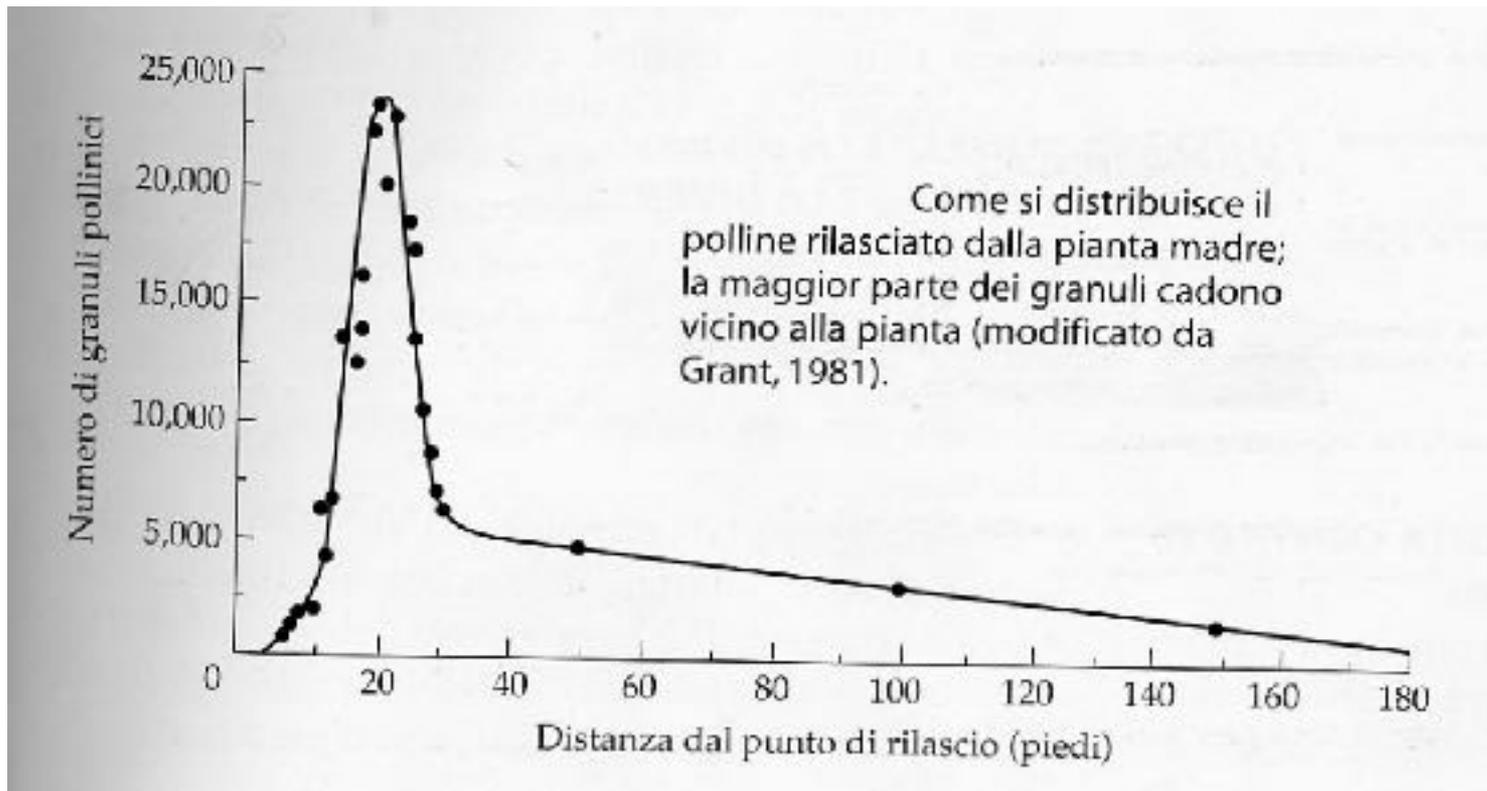


Cyperaceae



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). - Fl. IV-V - Cosmop. trop. e subtrop.

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

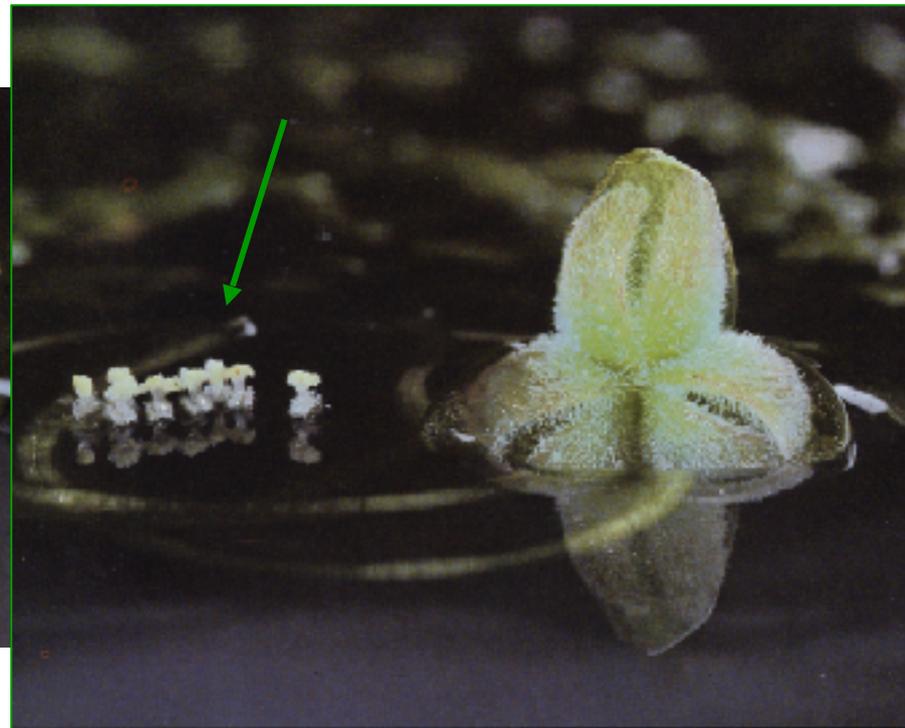
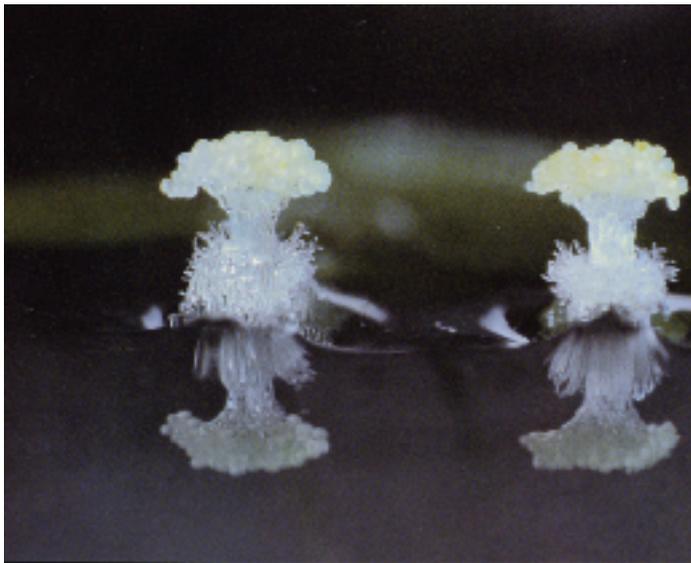




La pianta femminile produce un lungo stelo (fino ad un metro ed oltre) filiforme con forma a spirale, che porta il fiore all'apice. Questo galleggia, mosso dalla corrente, e la teca che lo contiene si apre, ed espone all'aria gli stigmi.

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 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** 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 più importanti 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

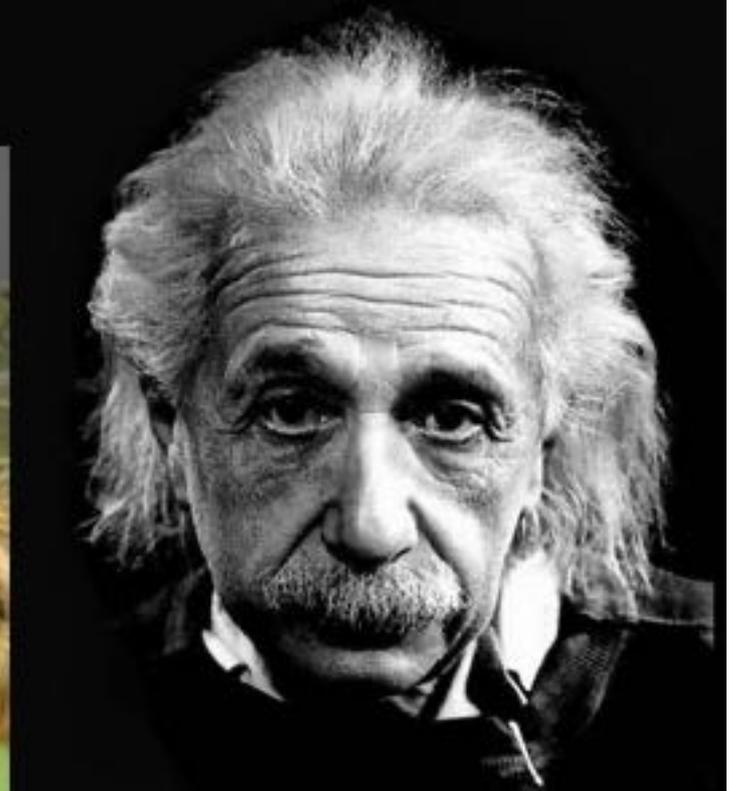
- Sono una classe di insetticidi, fortemente neurotossici, derivanti dalla nicotina, introdotti come alternativa sicura al DDT
- Possono essere spruzzati sulle foglie, messi nel suolo in forma granulata o usati per trattare i semi.
- Uso inizia negli anni '90, nel 2011 rappresentavano il 40% del mercato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

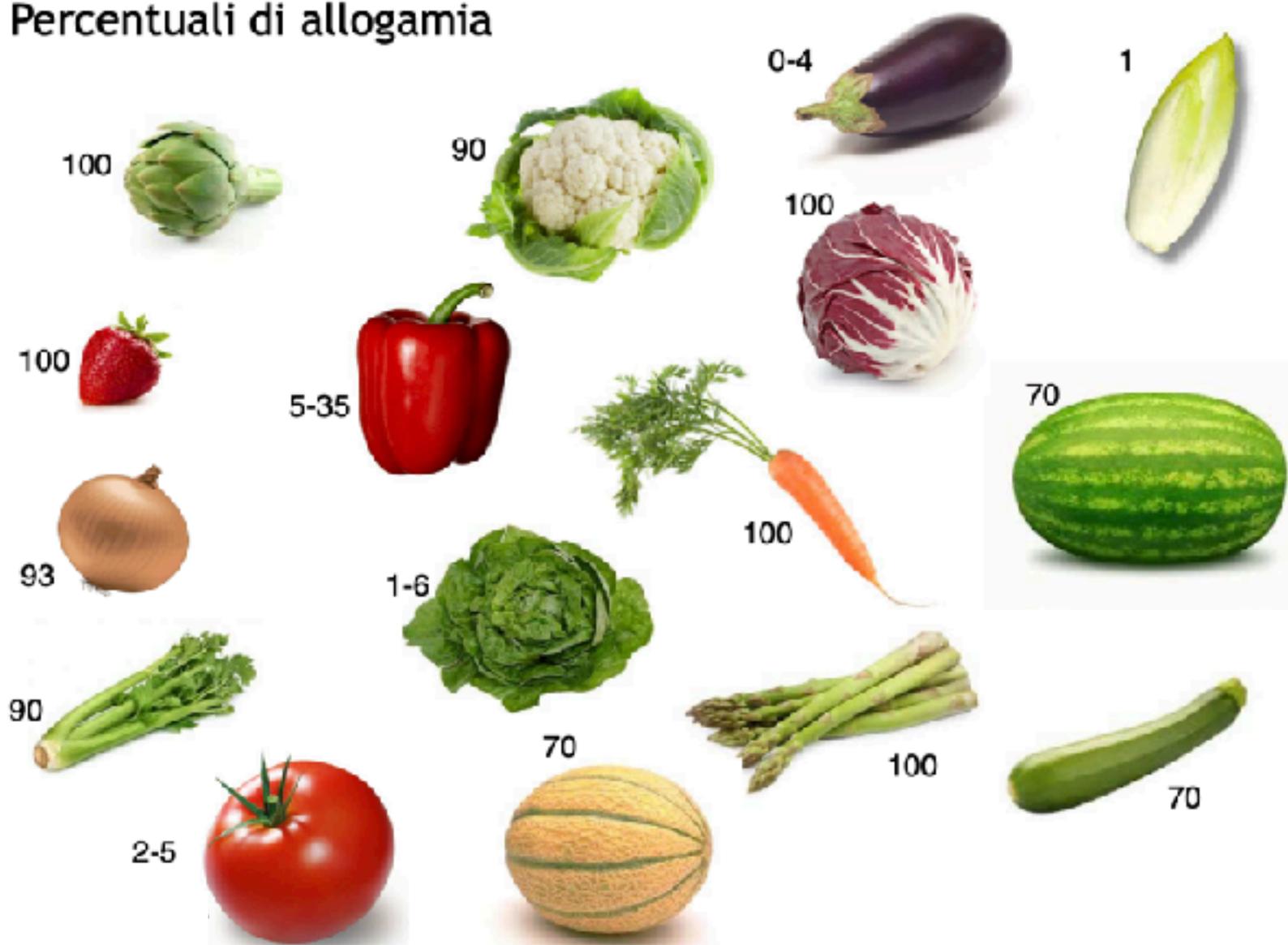
Non dà la sicurezza di avere una nuova generazione;

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.





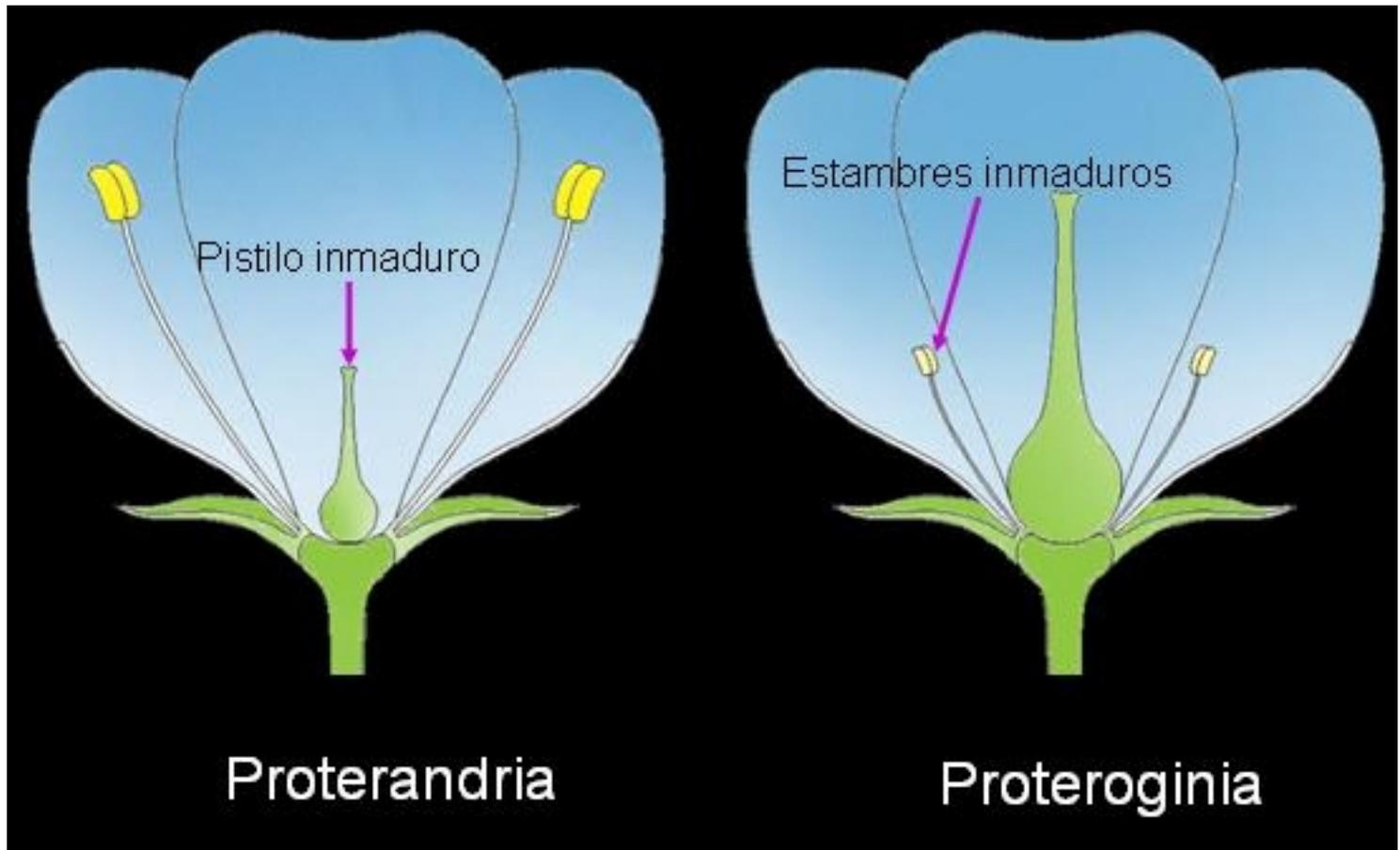
Lo stilo è lungo e si affaccia alle fauci se gli stami sono inclusi nel tubo corollino (e quindi sono in posizione bassa), altrimenti è più corto e rimane chiuso nel tubo corollino con lo stigma capitato localizzato a metà corolla.

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.



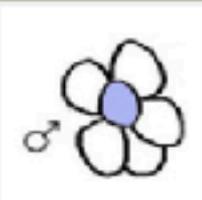
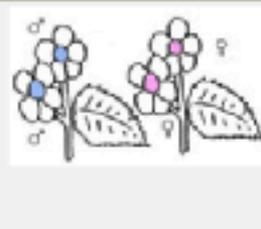
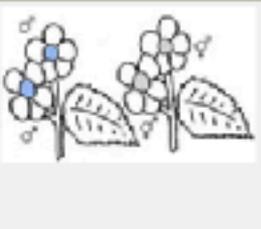
3. Dioicismo



Laurus nobilis L.



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

				
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	Plante dioiche Popolazione dioica	Popolazione ginodioica	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.

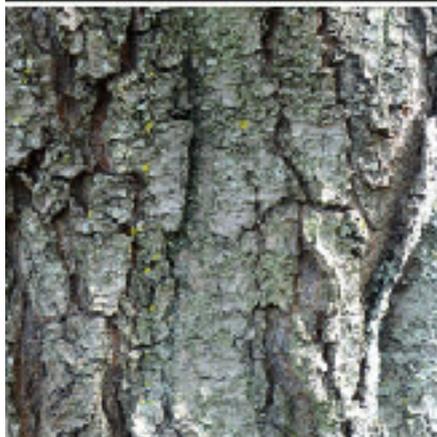


Questo fenomeno è particolarmente frequente nelle rosaceae, in particolare nelle Drupoideae (susini, ciliegi, albicocchi, peschi ecc.).



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)

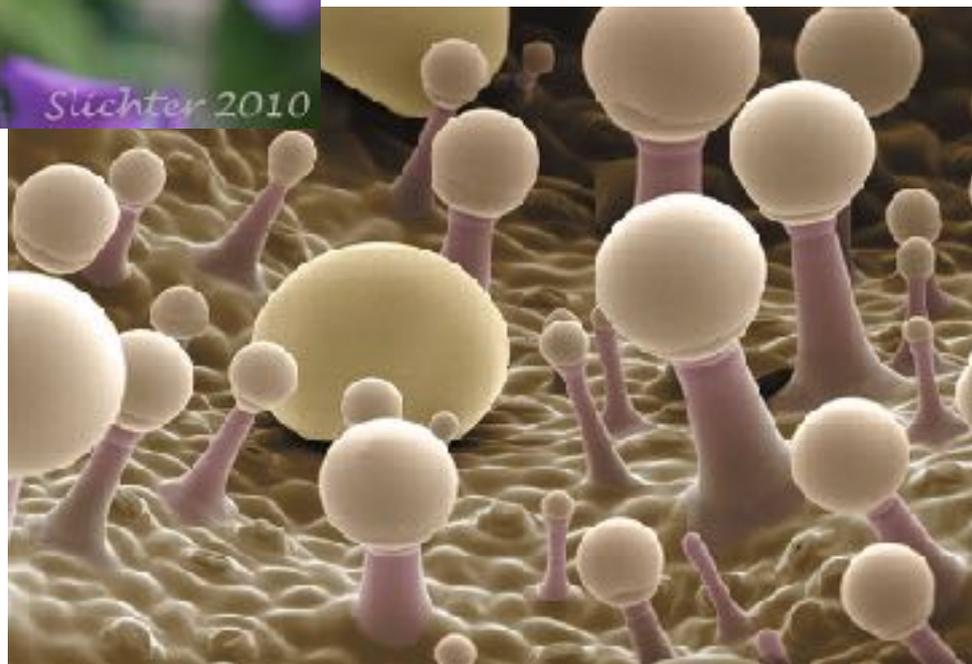


Un fiore di Mimulus sezionato e fotografato in luce normale (a sinistra) e in luce ultravioletta (a destra) che mostra una guida del nettare che viene vista dall'ape ma non dall'uomo come un'area nera che punta verso il nettario.



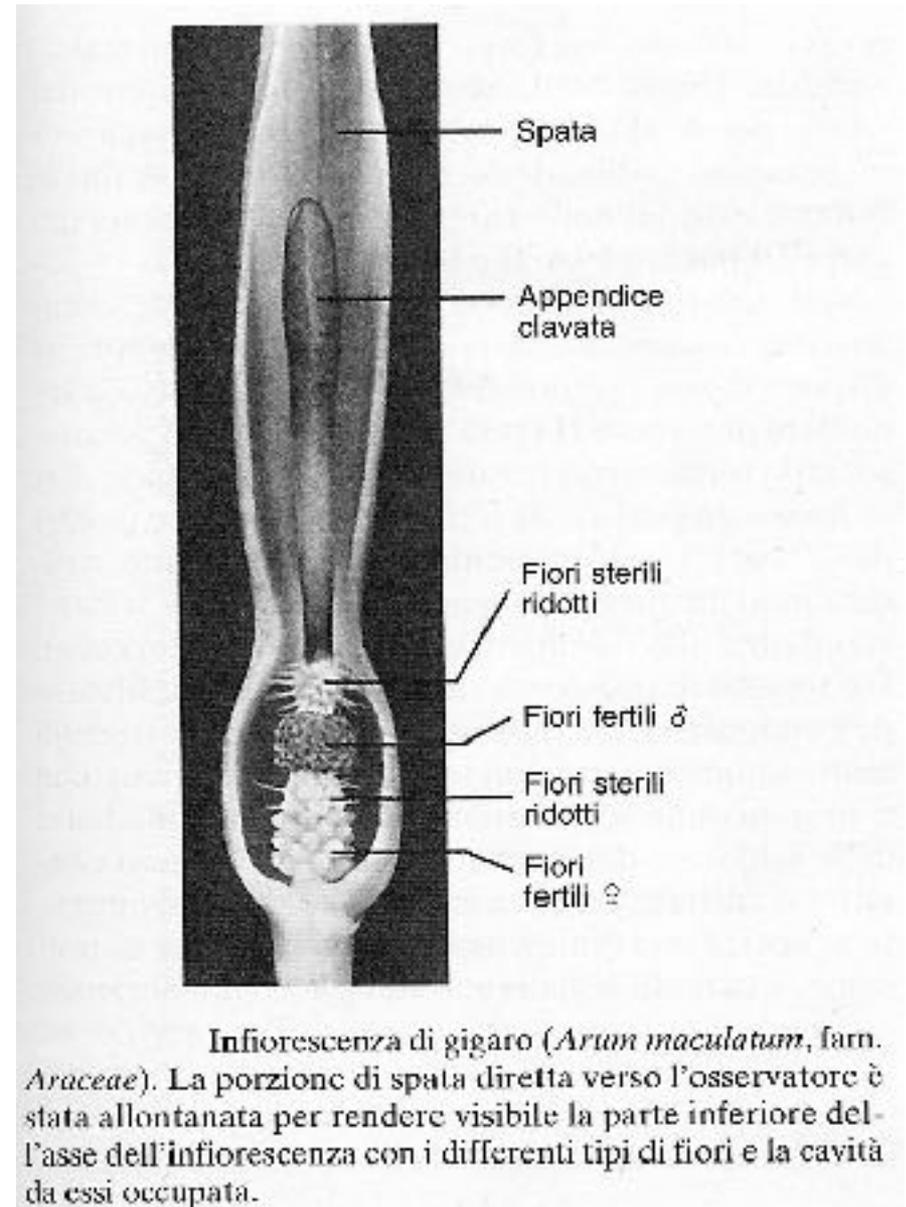
Odori





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) **oli**;

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*.



Ophrys cretica

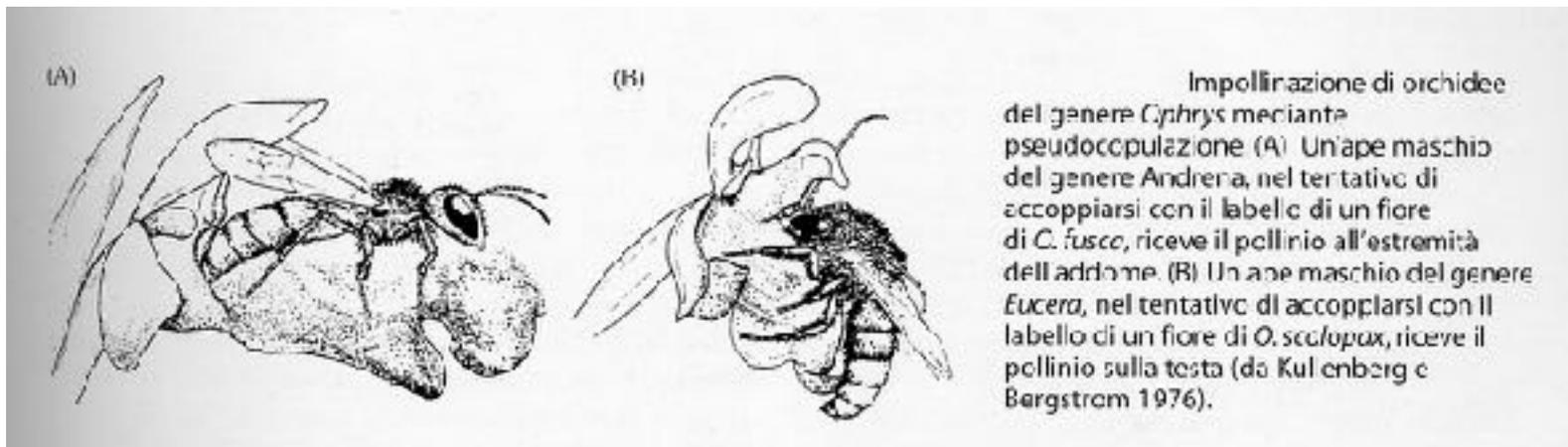


Ophrys ilicolor



Ophrys fuciflora





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).

