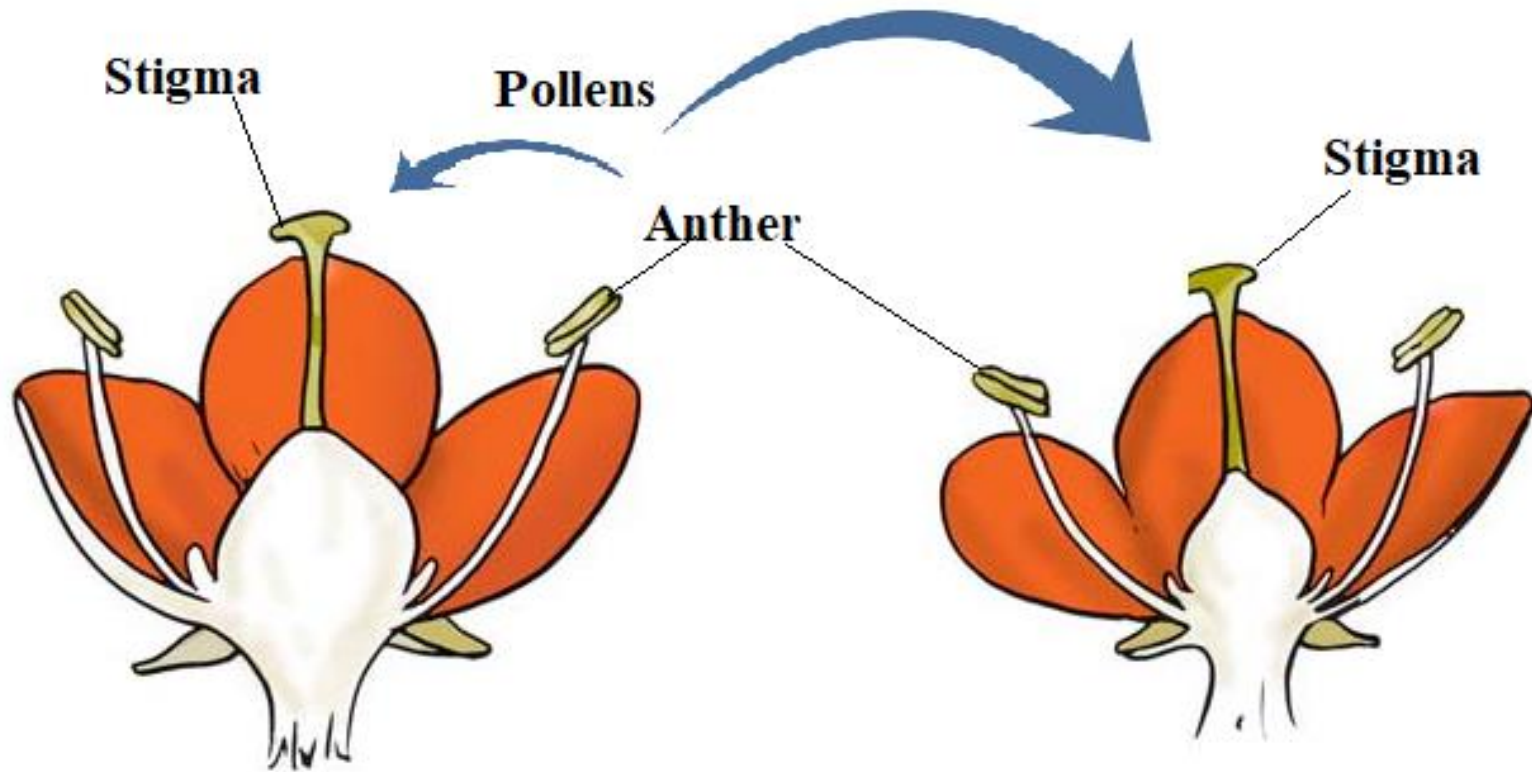


Adattamenti floreali nelle spermatofite:

- 1) riduzione delle parti floreali, aumento delle dimensioni dello stigma e degli stami, formazione di fiori (o infiorescenze) unisessuati → complessità dei fiori (e.g. orchidee)
- 2) modificazione dell'esina del polline → modificazione non necessaria
- 3) aumento della quantità di polline prodotto → generale riduzione della quantità di polline
- 4) mancanza di nettare → abbondante produzione di nettare (= premio per gli animali pronubi)
- 5) produzione dei gameti in tempi molto lunghi → tempistica della fioritura (stagionalità)

avanzamento nell'evoluzione



Self Pollination

Impollinazione diretta

Cross Pollination

Impollinazione incrociata

Impollinarsi da soli o no? Auto- o allogamia?

AUTOGAMIA:

- unione di cellule germinali maschili e femminili derivanti da uno stesso organismo ermafrodita;
- sicurezza di una nuova generazione;
- rende la pianta indipendente dai vettori dell'impollinazione;
- aumento dell'omozigosi.

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



Ophrys apifera Huds.

Piante autogame sono frequenti sulle isole → sviluppo di una popolazione a partire da ogni singolo individuo autofertile.





Foto: Stig Lundmo

CLEISTOGAMIA: *e.g. Viola,*

Fiori CLEISTOGAMI: autogamia a fiore chiuso, aventi apparati vessilliferi in genere poco sviluppati, con corolla chiusa o quasi.



vs. fiori **CASMOGAMI**,
impollinazione incrociata dopo la fioritura (tipo "classico")

- Cleistogamia 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 (*Epipactis*, *Limodorum*), nelle Violaceae, nelle Primulaceae e in alcune piante carnivore (*Utricularia*, *Drosera*),
- Segregazione di stirpi locali, differenziate morfologicamente dalle popolazioni autosterili (e.g. alcune orchidee, *Epipactis*).

Epipactis atrorubens



Epipactis gracilis



Impollinazione incrociata → ALLOGAMIA: → eterogeneità genetica = ricchezza!!

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

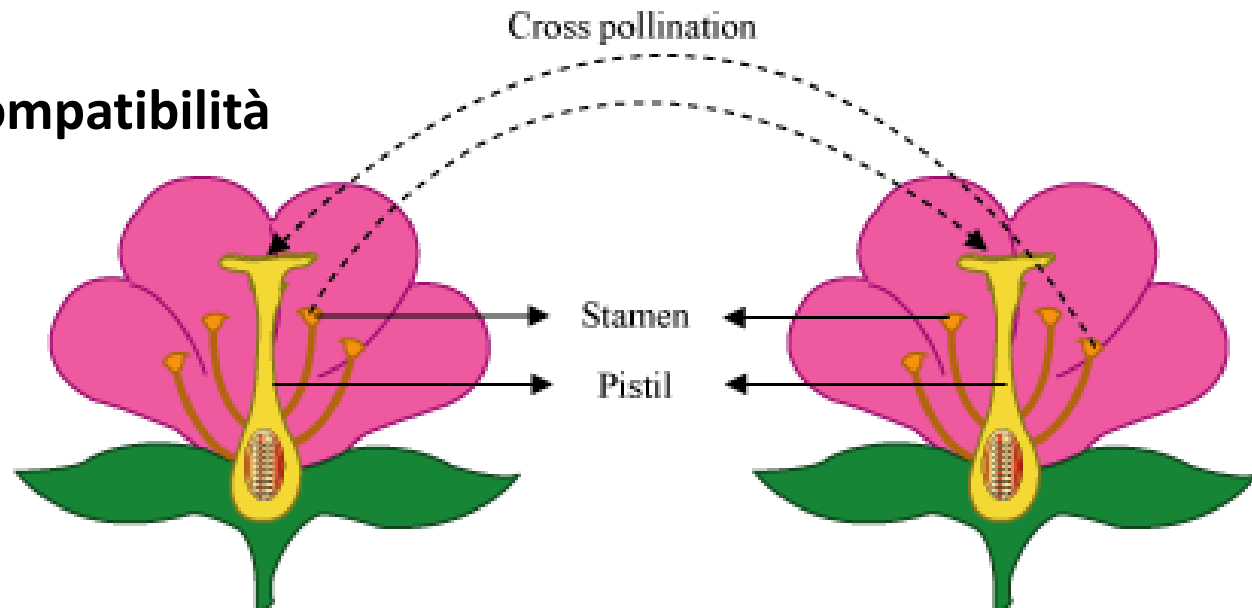
2) **sfasamento temporale** tra la maturazione di elementi maschili e femminili, in modo da limitare la possibilità di autofecondazione all'interno dello stesso fiore:

PROTERANDRIA (prima gli elementi maschili)

PROTEROGINIA (prima gli elementi femminili).

3) **dioicismo**

4) fenomeni di **autoincompatibilità**



1) accorgimenti morfologici: stami e pistilli sono posizionati in posizioni relativamente distanti → **eterostilia (distilia)**



Primula clusii



Primula auricola

Primula acaulis



ETEROSTILIA

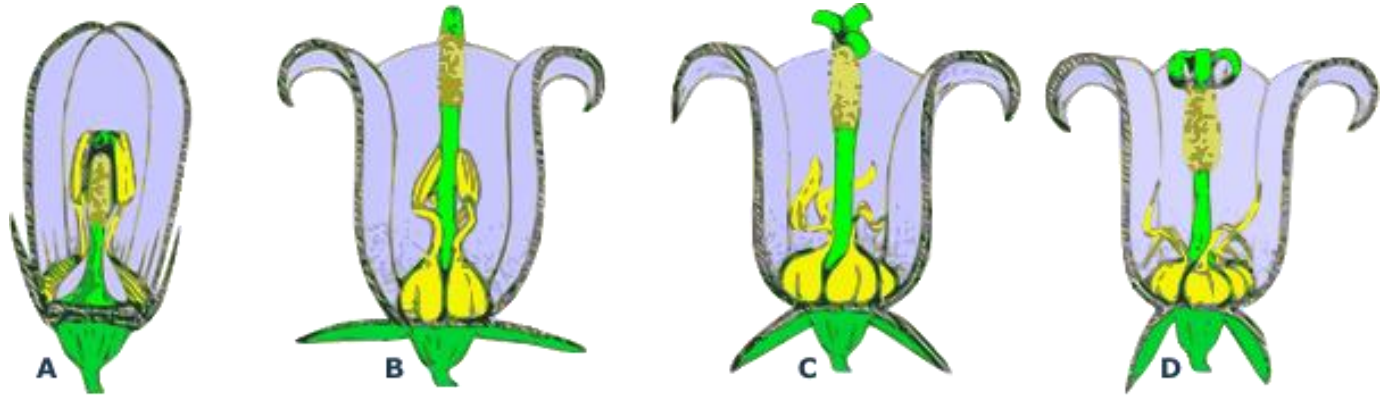


Fiori longistilo: stilo lungo, stami inclusi nel tubo corollino (in basso).

Fiori brevistilo: stilo corto chiuso nel tubo corollino e stami lunghi

Descritto e interpretato da Darwin: per impedire l'autoimpollinazione, favorire una fecondazione incrociata da parte di insetti. Impollinazione inefficace tra individui con lo stesso tipo di "eterostilia".

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).



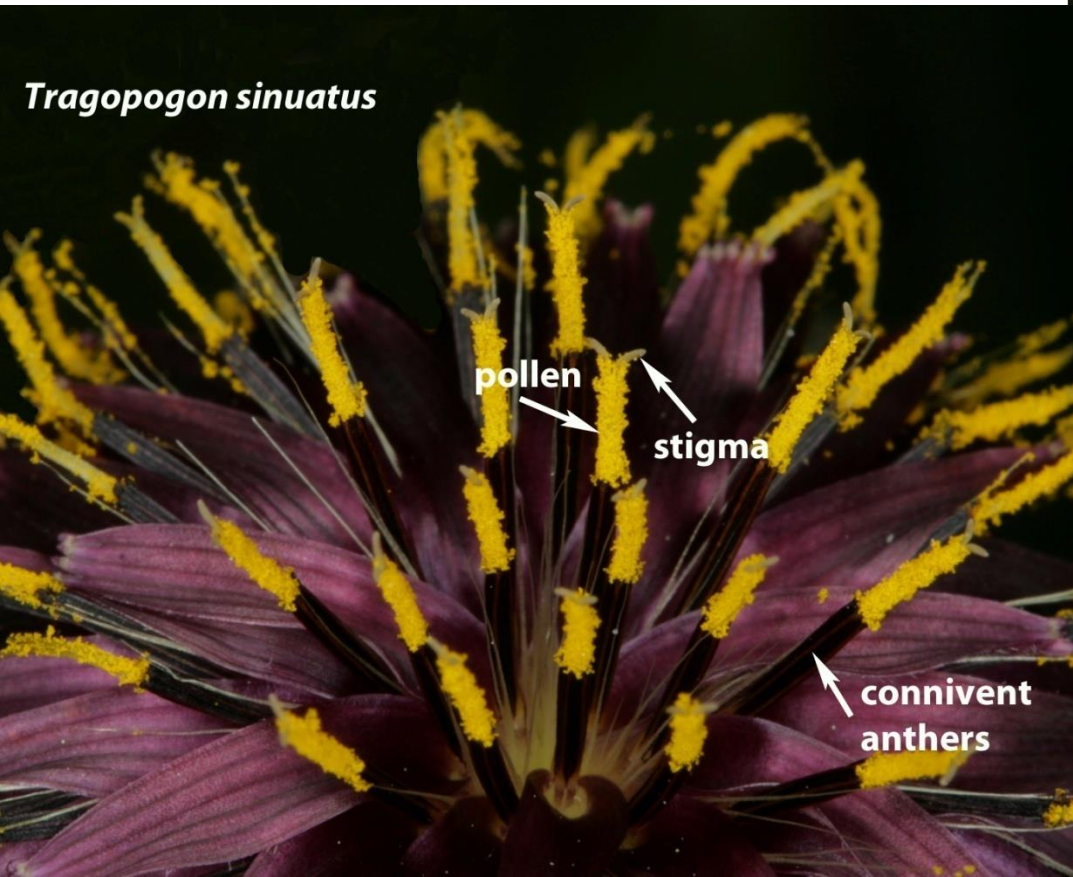
proterandria

**Secondary pollen presentation =
presentazione secondaria del
polline**

Campanula morettiana

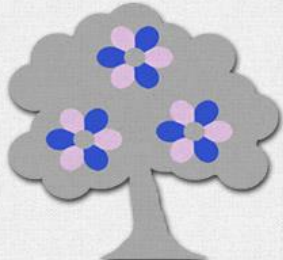

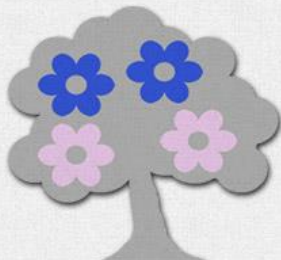
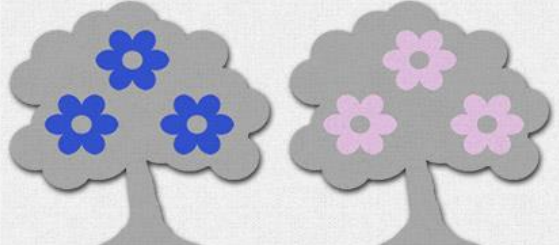
Secondary pollen presentation =
presentazione «secondaria» del
polline= polline presentato da altre parti
fiorali.

Asteraceae



Campanulaceae

3) dioicismo

churqui.org	PLANTA MONOICA	PLANTA DIOICA
FLOR MONOCLINA	 <p>Flor hermafrodita en la misma planta</p>	 <p>Nunca puede ser Monoclina y Dioica a la vez</p>
FLOR DICLINA	 <p>Flor femenina y masculina en la misma planta</p>	 <p>Flor femenina y masculina en distintas plantas</p>



3) dioicismo



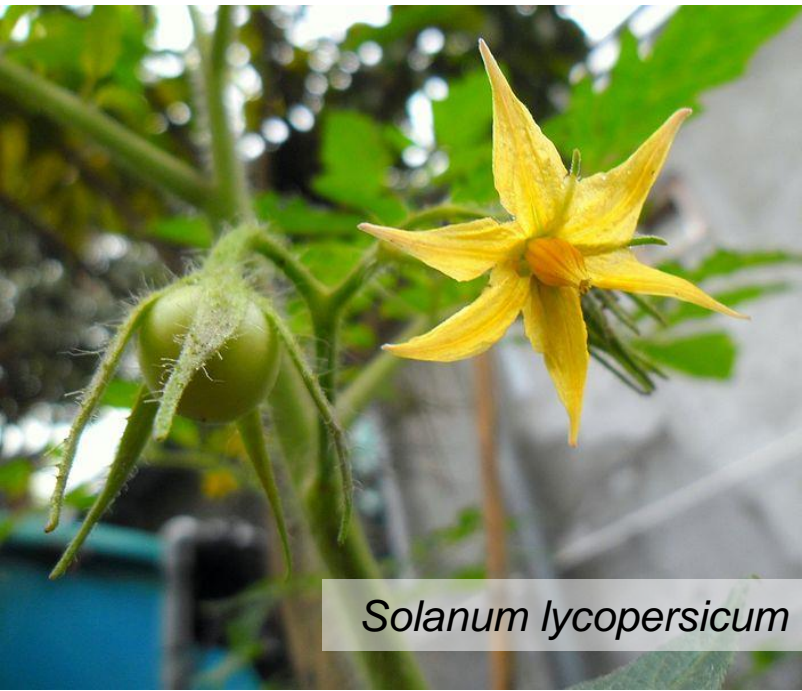
Laurus nobilis



4) fenomeni di autoincompatibilità omomorfica

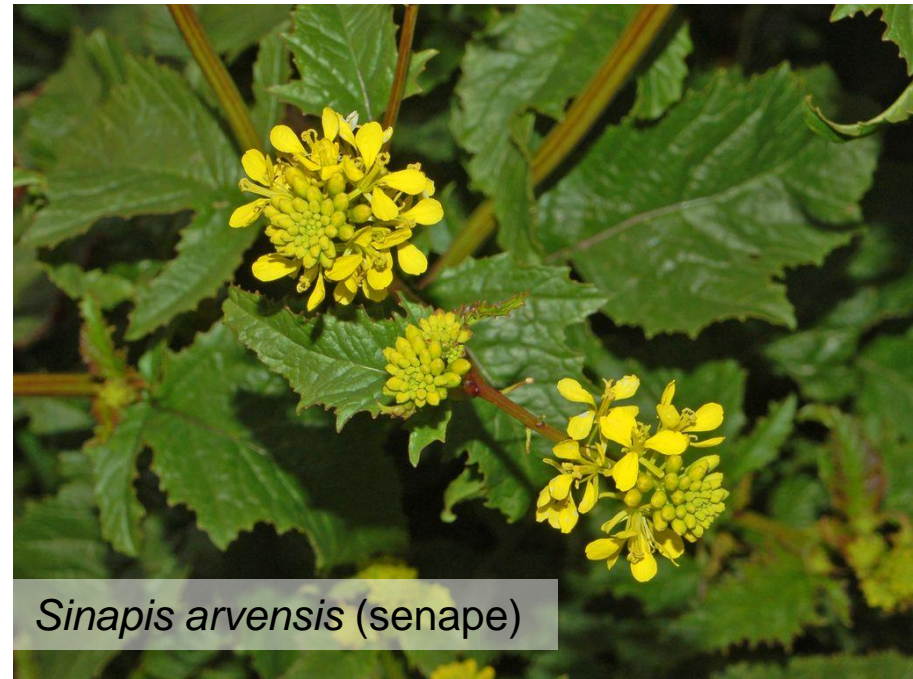
Autoincompatibilità: incapacità di una pianta ermafrodita a produrre semi tramite autoimpollinazione, sebbene siano presenti gameti normalmente vitali → strategia riproduttiva per promuovere la fecondazione tra individui diversi → variabilità genetica.

Incompatibilità gametofitica,
Solanaceae (*Nicotiana*, *Solanum*), Rosaceae,



Solanum lycopersicum

Incompatibilità sporofitica,
Asteraceae, Brassicaceae



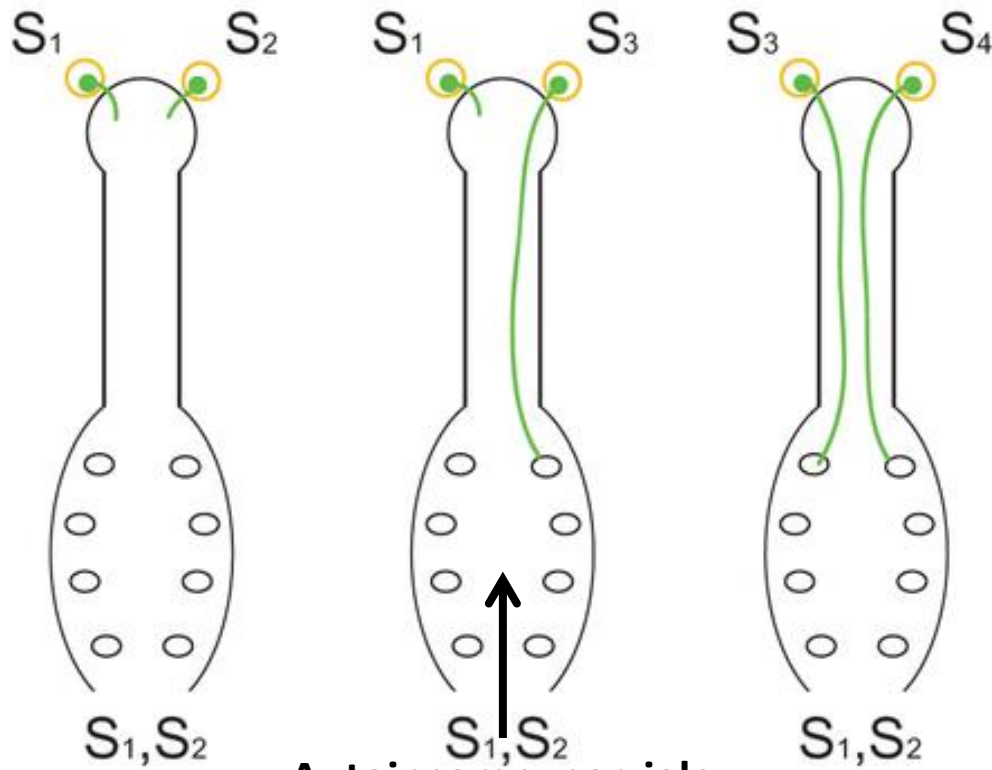
Sinapis arvensis (senape)

autoincompatibilità omomorfica: originata indipendentemente in lignaggi non correlati filogeneticamente, in più di 100 famiglie di piante (e.g. Solanacee, Poacee, Asteracee, Brassicacee, Rosacee e Fabacee); presentano specie o varietà autoincompatibili. - Gli individui di circa il 40% delle specie di angiosperme sarebbero autoincompatibili.



**Drupoideae (susini,
ciliegi, albicocchi,
peschi ecc.)**

Proteine dello stigma e del polline che devono permettere il mutuo riconoscimento, secondo un meccanismo di "chiave-serratura" molecolare.

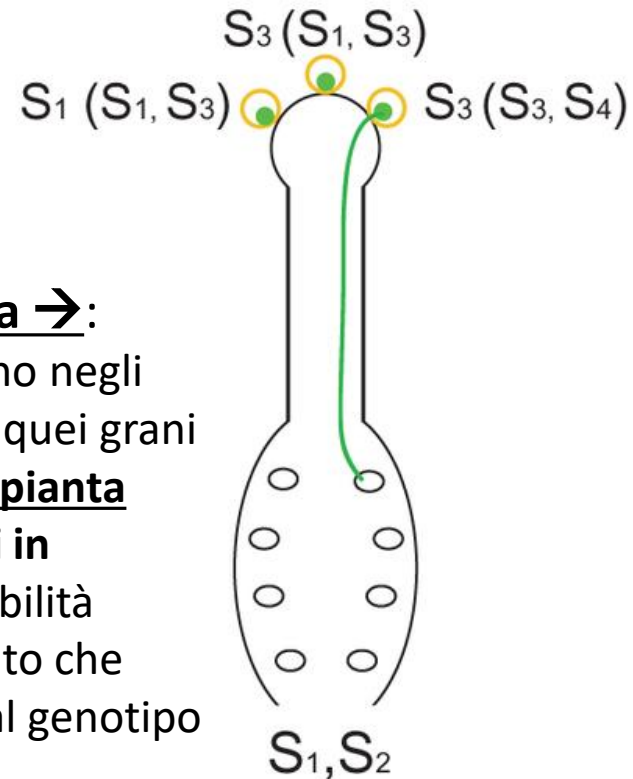


Autoincomp. parziale

granuli di polline identici agli alleli presenti nello stigma non possono germinare sullo stesso.

← **Autoincompatibilità gametofitica:**

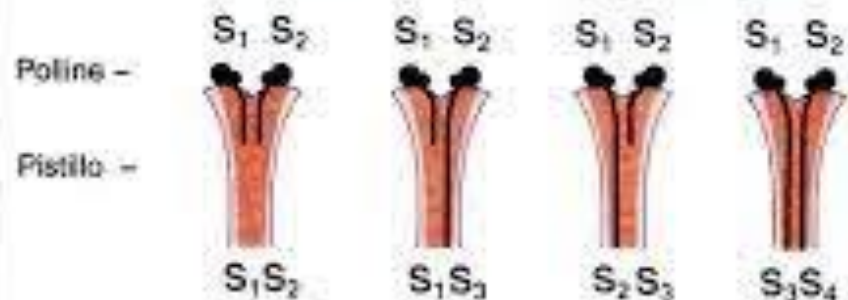
Granuli di polline di altra pianta con genotipo totalmente diverso potranno germinare (non c'è identità tra gli alleli dei granuli di polline e dello stigma).



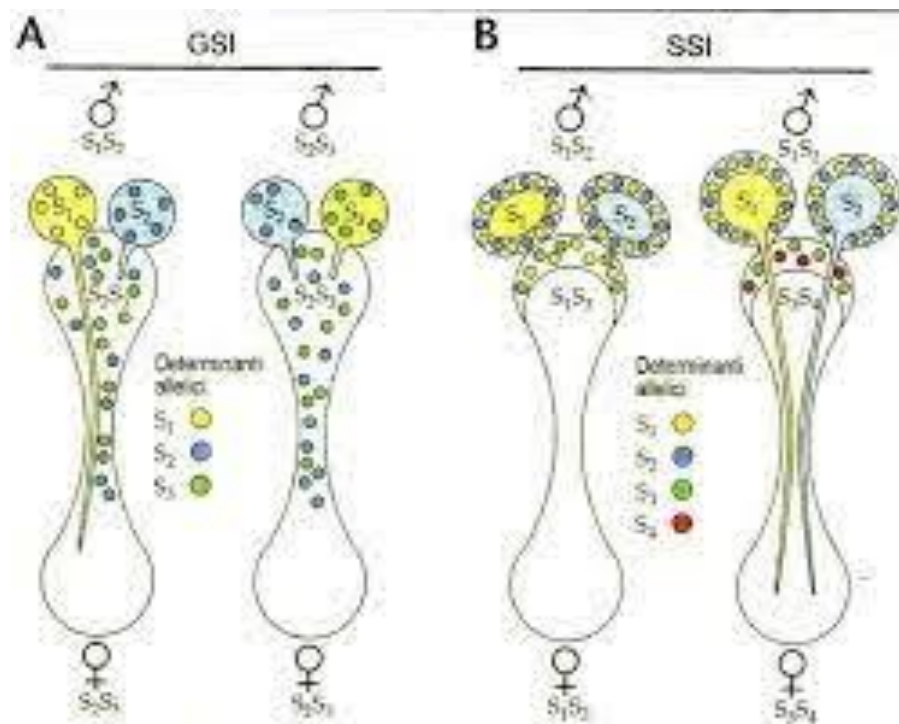
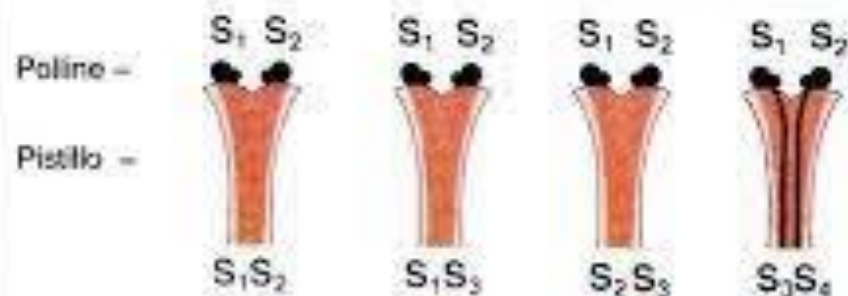
Autoincompatibilità sporofitica →:

Germinano negli stigmi, si allungano negli stili ed effettuano la fecondazione quei grani di polline che provengono da una pianta (sporofito) che non possiede alleli in comune con il pistillo. L'incompatibilità dipende dal genotipo dello sporofito che origina i granuli di polline e non dal genotipo dei propri granuli di polline.

Autoincompatibilità gametofitica (GSI)



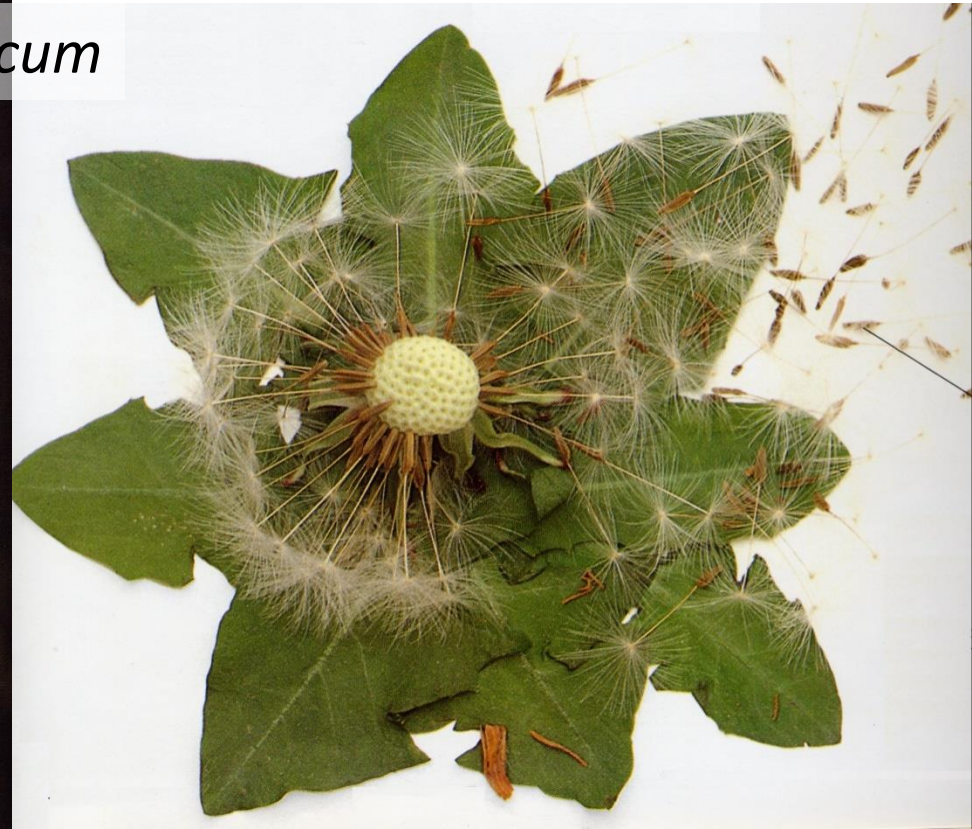
Autoincompatibilità sporofitica (SSI)



Agamospermia: si forma un seme, ma l'embrione che vi è contenuto non deriva da una fecondazione sessuale [«produzione di seme (“spermia”) senza (“a”) fusione (“gamia”) dei gameti»]; un embrione nucellare è formato dal tessuto attorno al sacco embrionale → **apomissia e apogamia**



Taraxacum



APOMISSIA: formazione di progenie clonale senza contributo paterno; in specie spontanee; ereditata come carattere mendeliano.

Rubus sp.

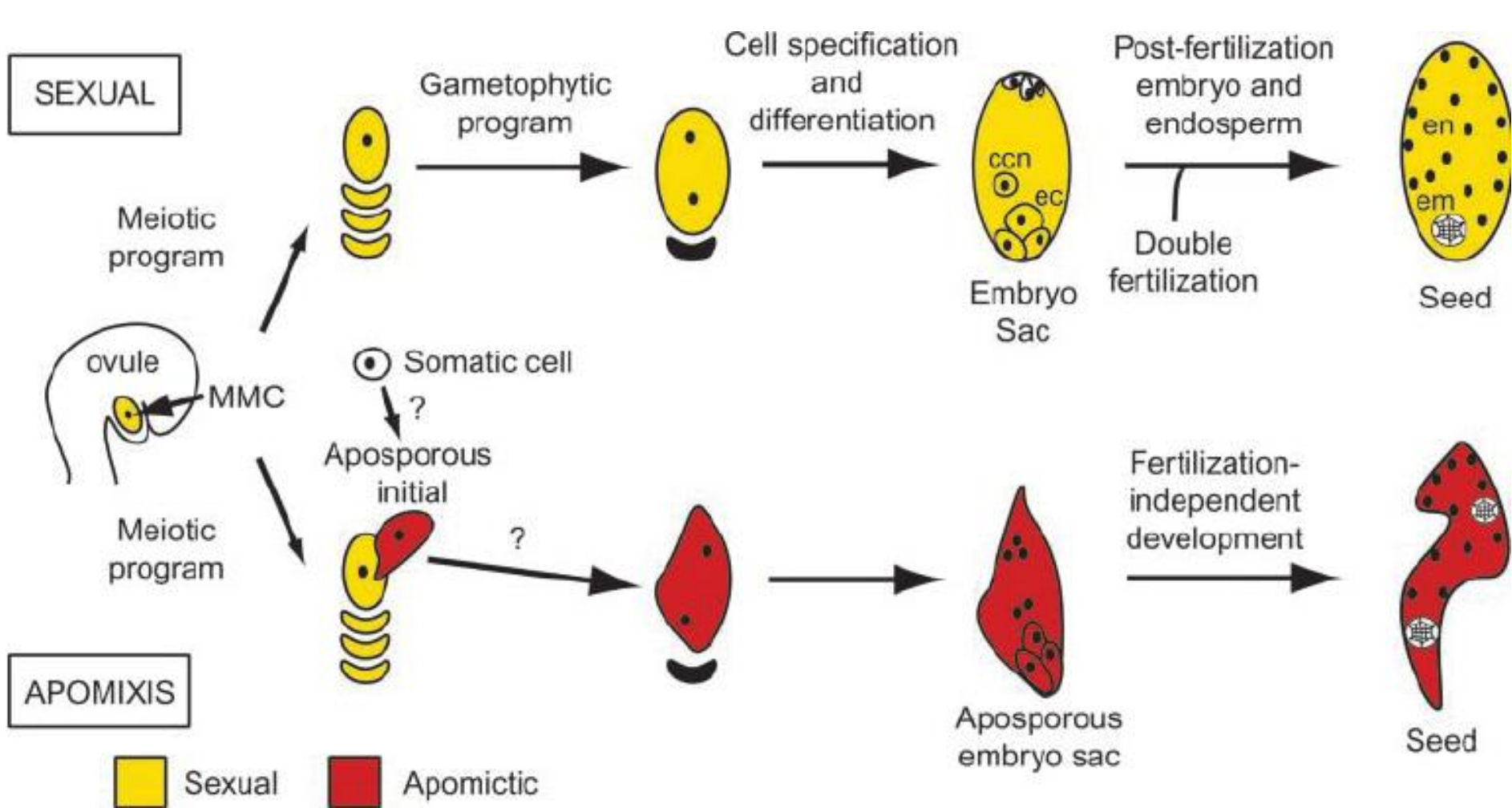


Hieracium sp.

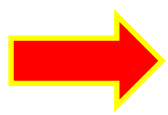


Rosa spp.





L'embrione si forma senza l'unione dei gameti (senza fecondazione!!!) e dà origine ad organismi geneticamente identici alla pianta madre.



Apomissia gametofitica, sporofitica/avventizia

- perdita della ricombinazione genetica legata alla meiosi
- accumulo incontrollato di mutazioni deleterie
- limitata a nicchie ecologiche ristrette
- mancanza della capacità di adattamento a cambiamenti ambientali
- vantaggio: moltiplicazione immutata, continua, immune da rischi di genotipi conformi alle particolari condizioni del biotopo colonizzato.
- indipendenza da impollinatori (assenza produzione polline)

Sexual development

Ovule containing embryo sac of
Polygonum type

Apomictic development

Ovule containig embryo sac of
Panicum type

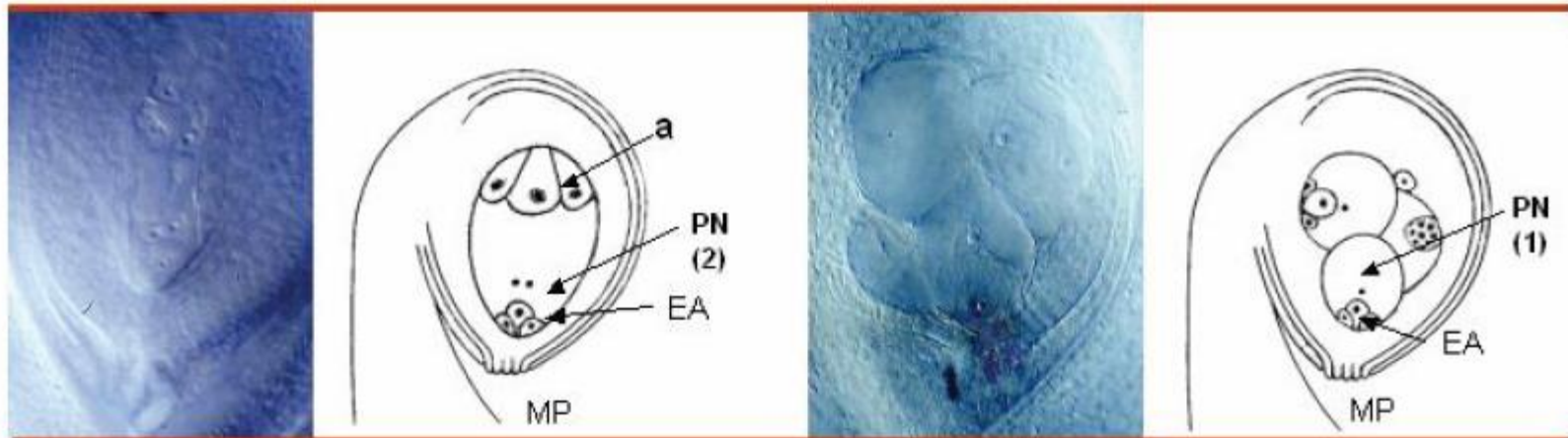
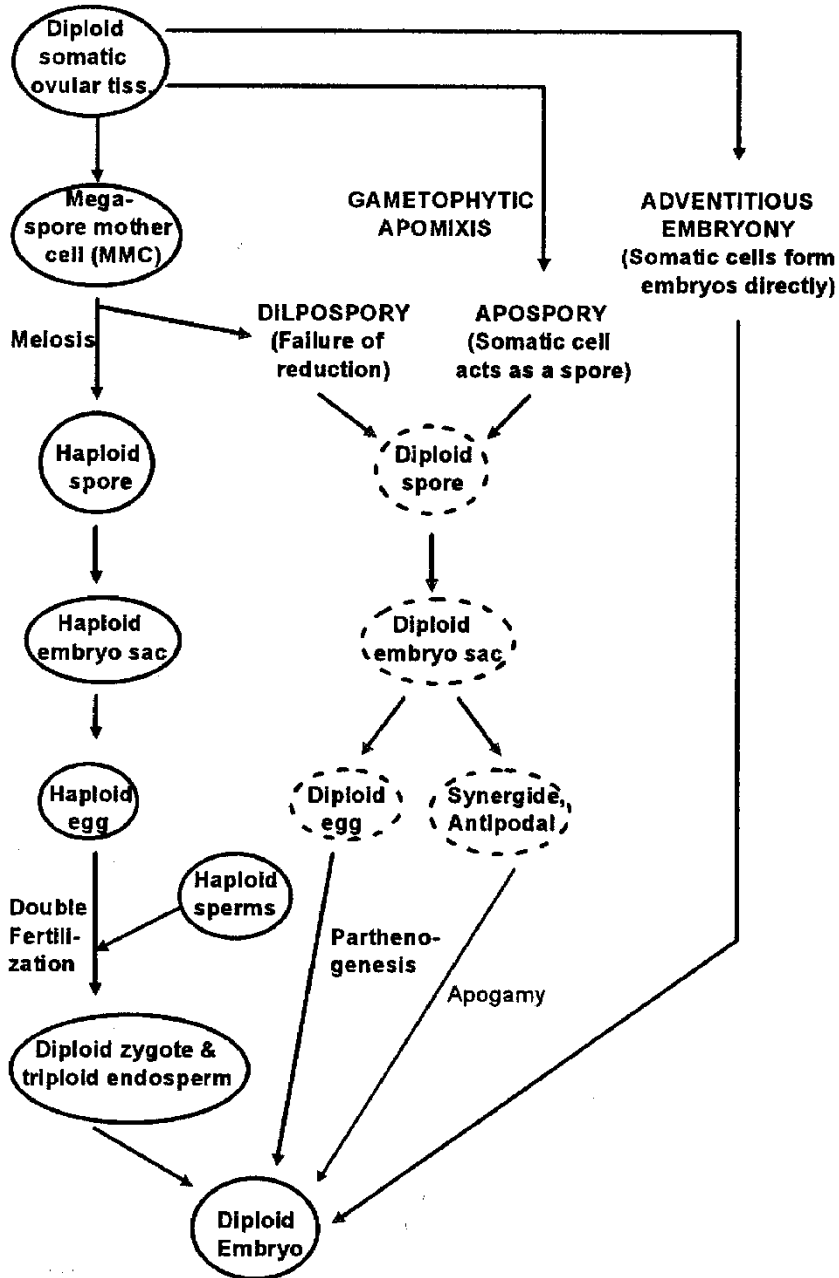


Fig. 2 Cleared ovules of *Brachiaria decumbens* and schematic representation. Left, an ovule bearing only one embryo sac of the *Polygonum* type that is present in sexual

Sexual Reproduction

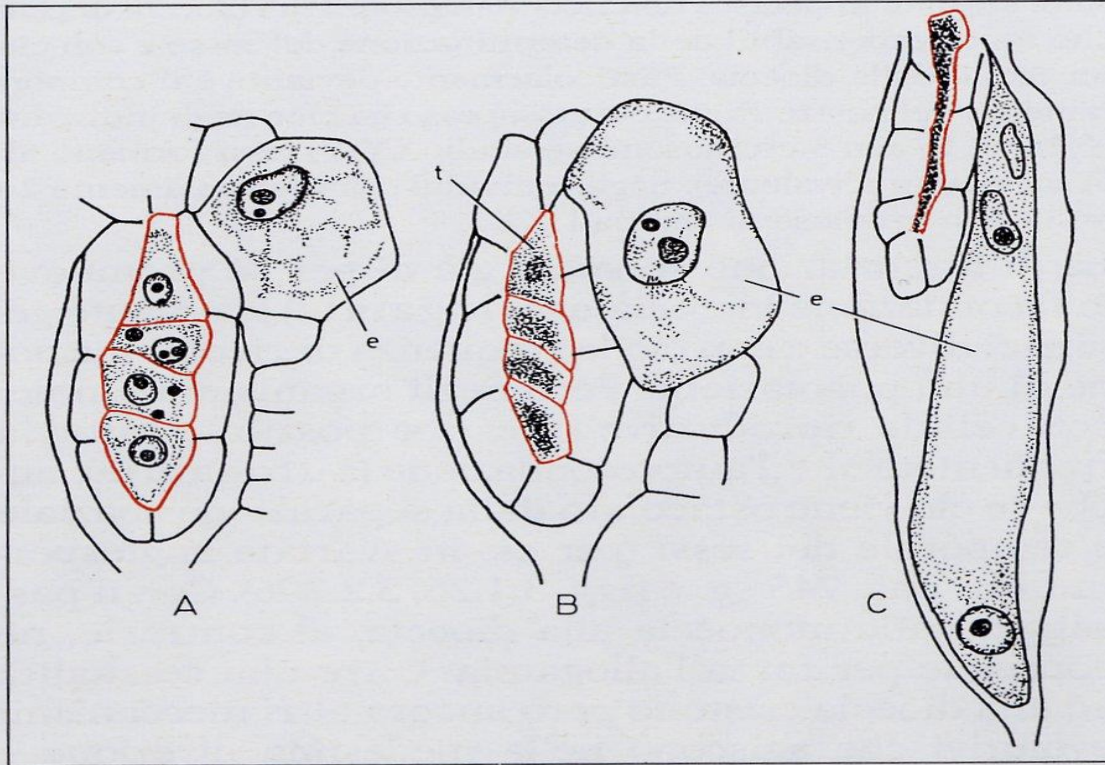
Apomictic (Asexual) Reproduction



Apomissia avventizia o sporofitica

l'embrione si sviluppa direttamente da una cellula diploide della pianta materna **(della nucella o dei tegumenti)** nella forma di un nuovo sporofito, «saltando» la generazione gametofitica → seme che germinando, produrrà uno sporofito clone del genitore.

Apomissia gametofitica: Nell' ovulo (macrosporangio): alterazione o addirittura soppressione del processo meiotico → pseudospora diploide → divisioni mitotiche → gametofito diploide geneticamente uguale allo sporofito (mentre normalmente i gametofiti sono aploidi e diversi geneticamente dallo sporofito)



Apomissia ed agamosperma 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).

Gametofito diploide
→ mitosi →
«pseudogameti»
femminili diploidi con
lo stesso corredo
genetico e che
possono svilupparsi in
embrioni senza
bisogno di fondersi
due a due (quindi
senza fecondazione).

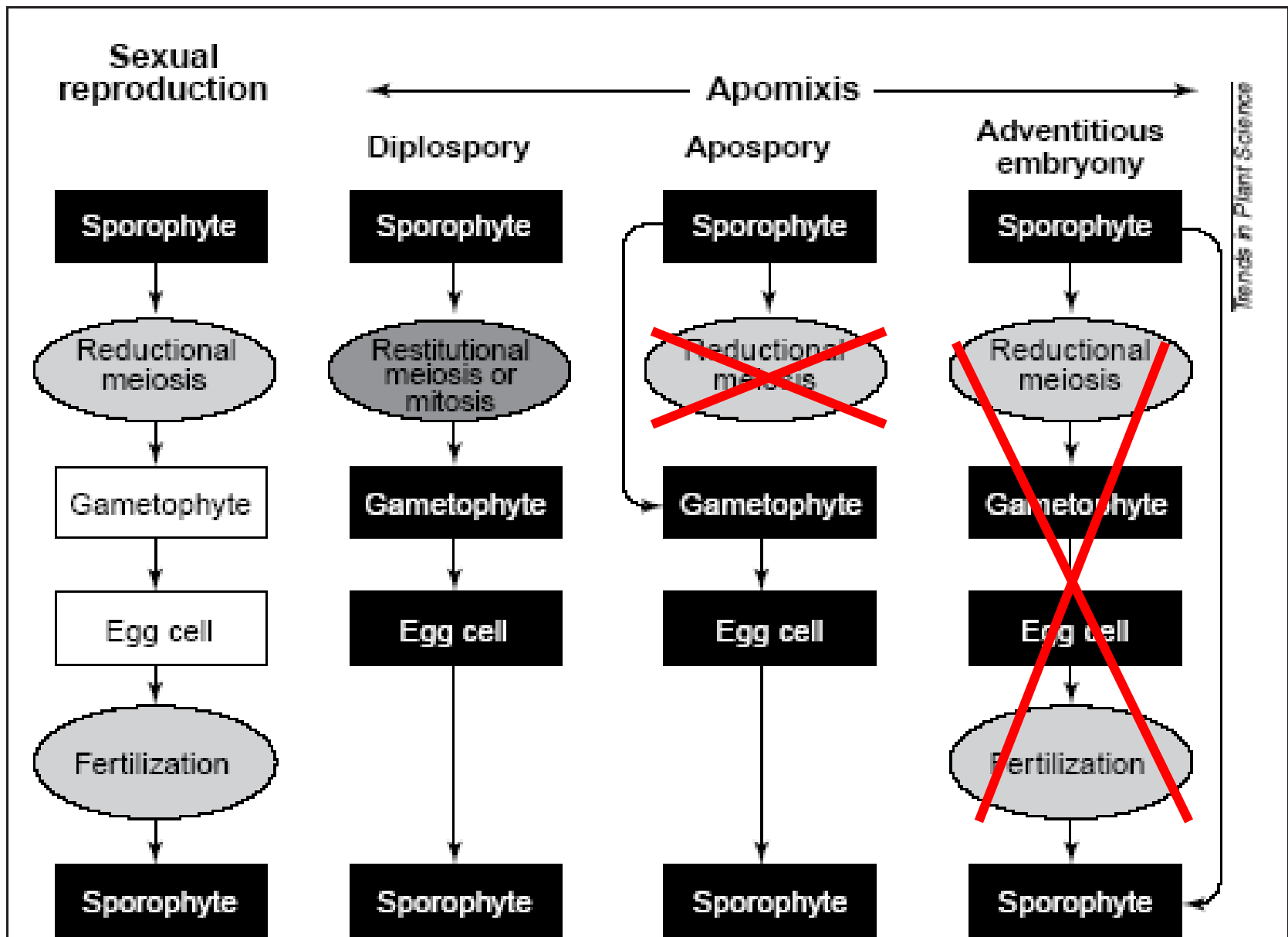
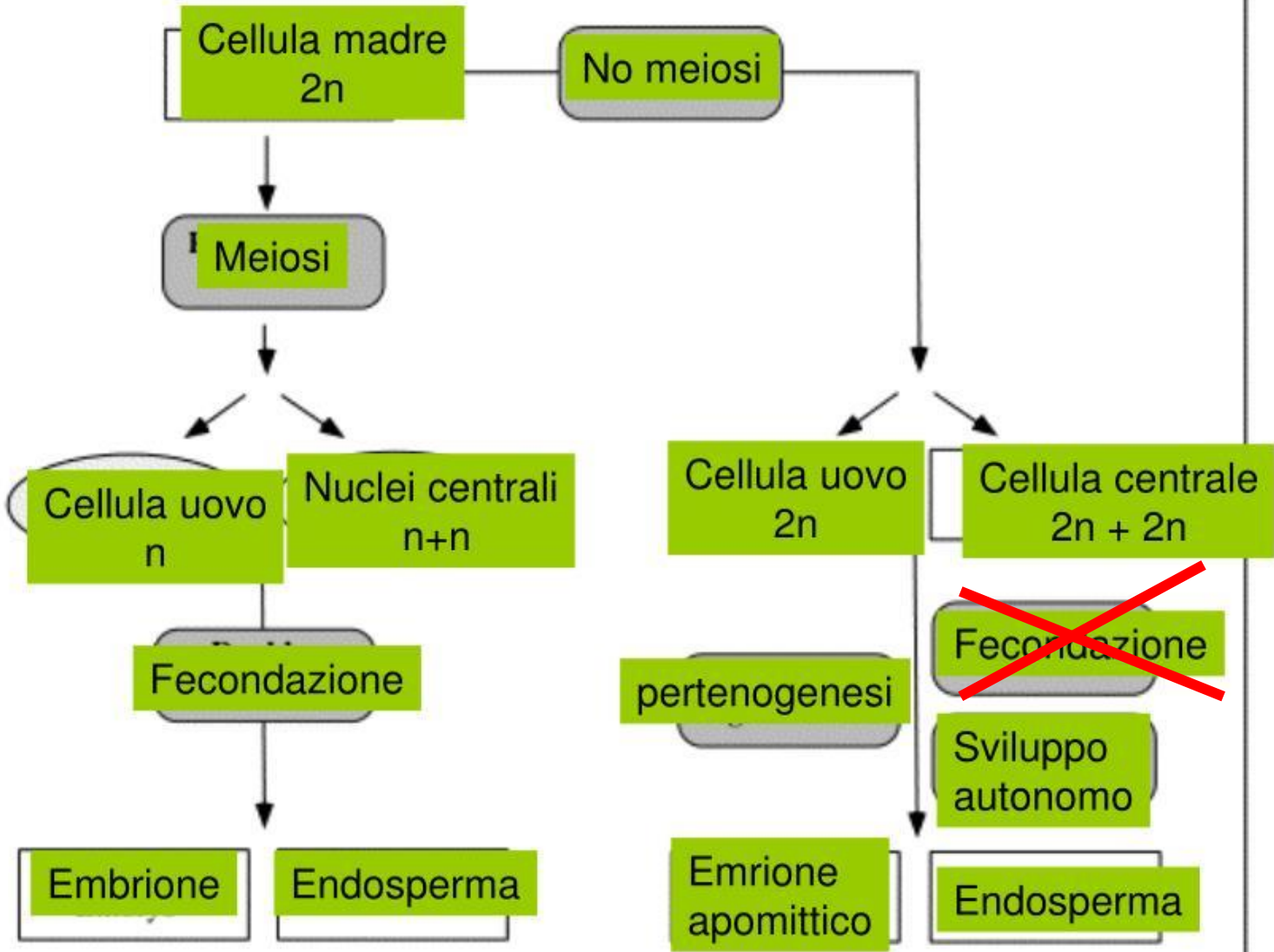


Fig. 1. Comparison of sexual and asexual reproduction. Reduced life cycle stages (n) are in white, unreduced stages (2n) are in black.

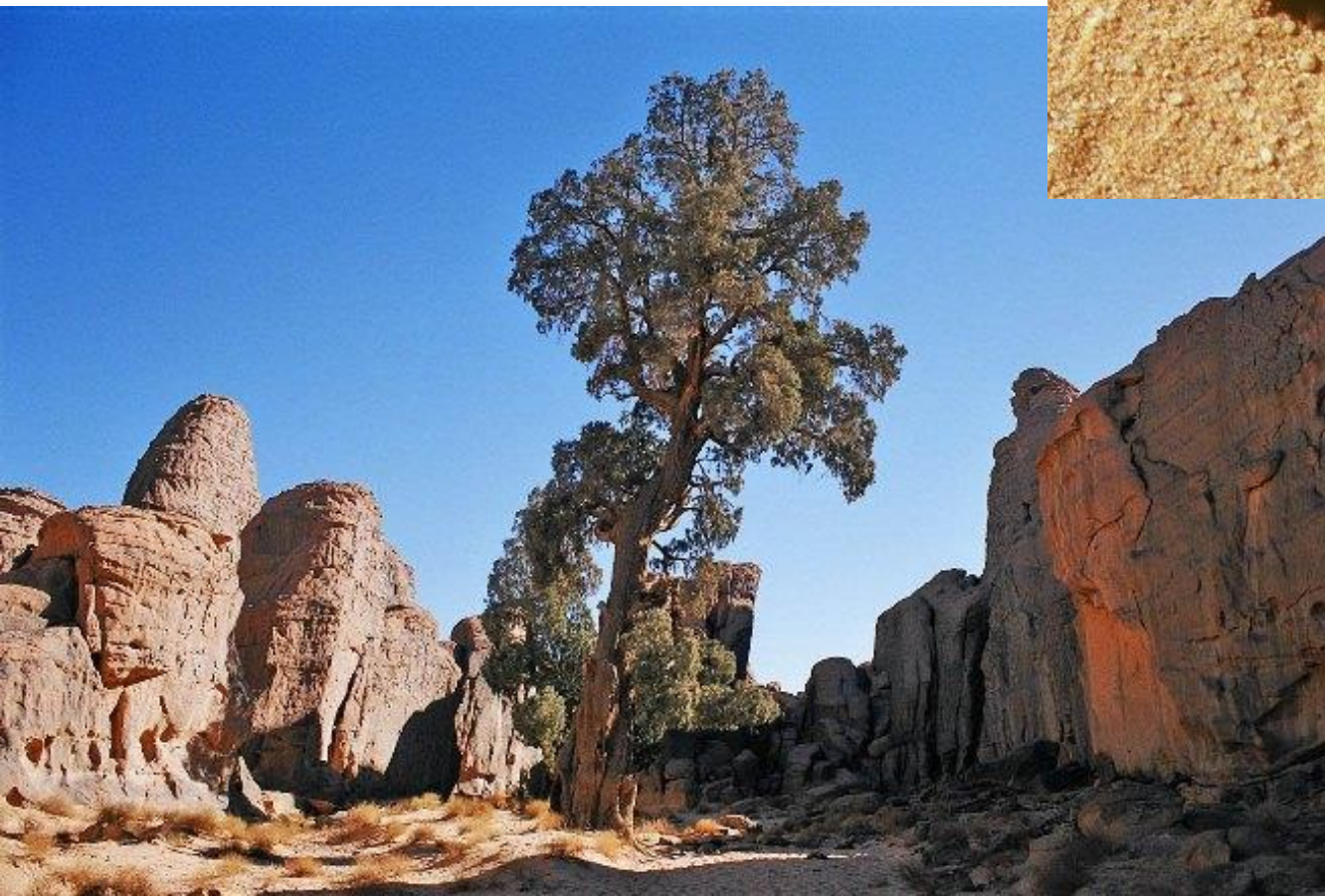
Riproduzione sessuale

Riproduzione apomittica



Esiste finora un unico caso di **ANDROGENESI**, ovvero di una “nascita da un maschio” → derivazione interamente dal polline!

Cupressus dupreziana,
il cipresso del Sahara





Cupressus dupreziana
(Algeria) c. 230 adult
trees; critically
endangered species

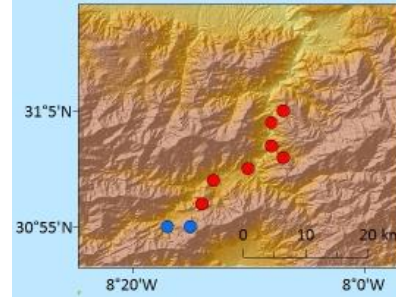
NHMC © Avramakis, M.



Year of collection

● Before 1960

● After 1960

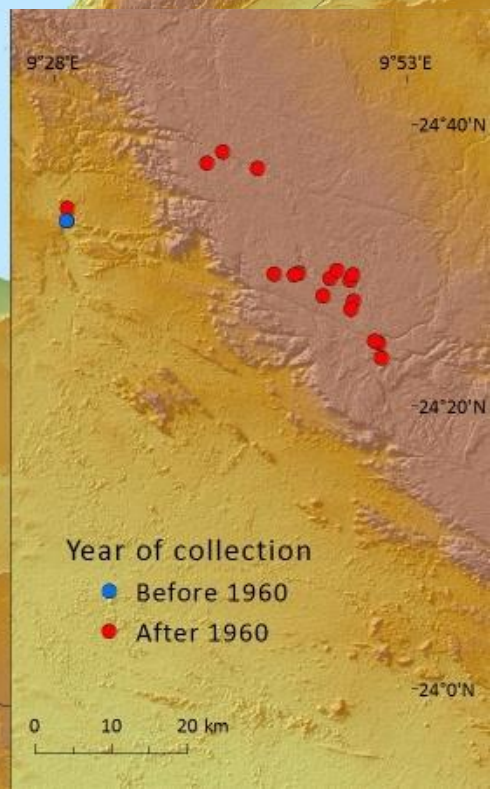


Atlantic Ocean

*Cupressus
dupreziana v.
atlantica*



Mediterranean Sea



Year of collection

● Before 1960

● After 1960

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 cytoplasts 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...

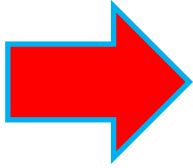


Ulteriori evidenze sperimentali: Le impronte digitali genetiche dei semi (pochi) rivelano che l'embrione al loro interno non è imparentato con l'albero che ha prodotto i coni, cioè l'albero-madre.

Facile citare **Eschilo**, che ci illustra il pensiero greco antico sui ruoli dei due sessi: *“Non la madre è la genitrice di quello che è chiamato figlio: ella è la nutrice del germe in lei seminato. Il generatore è colui che la feconda.”*

Esperimento molto interessante (**Nature, 412: 39, 2001**): si fanno degli ibridi tra cipresso *Cupressus horizontalis* e *C. dupreziana*, prendendo il polline di *C. dupreziana*:





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

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

Può questo strano fenomeno giustificare la rarità della specie?

<http://archive.aramcoworld.com/issue/200705/a.cypress.in.the.sahara.htm>