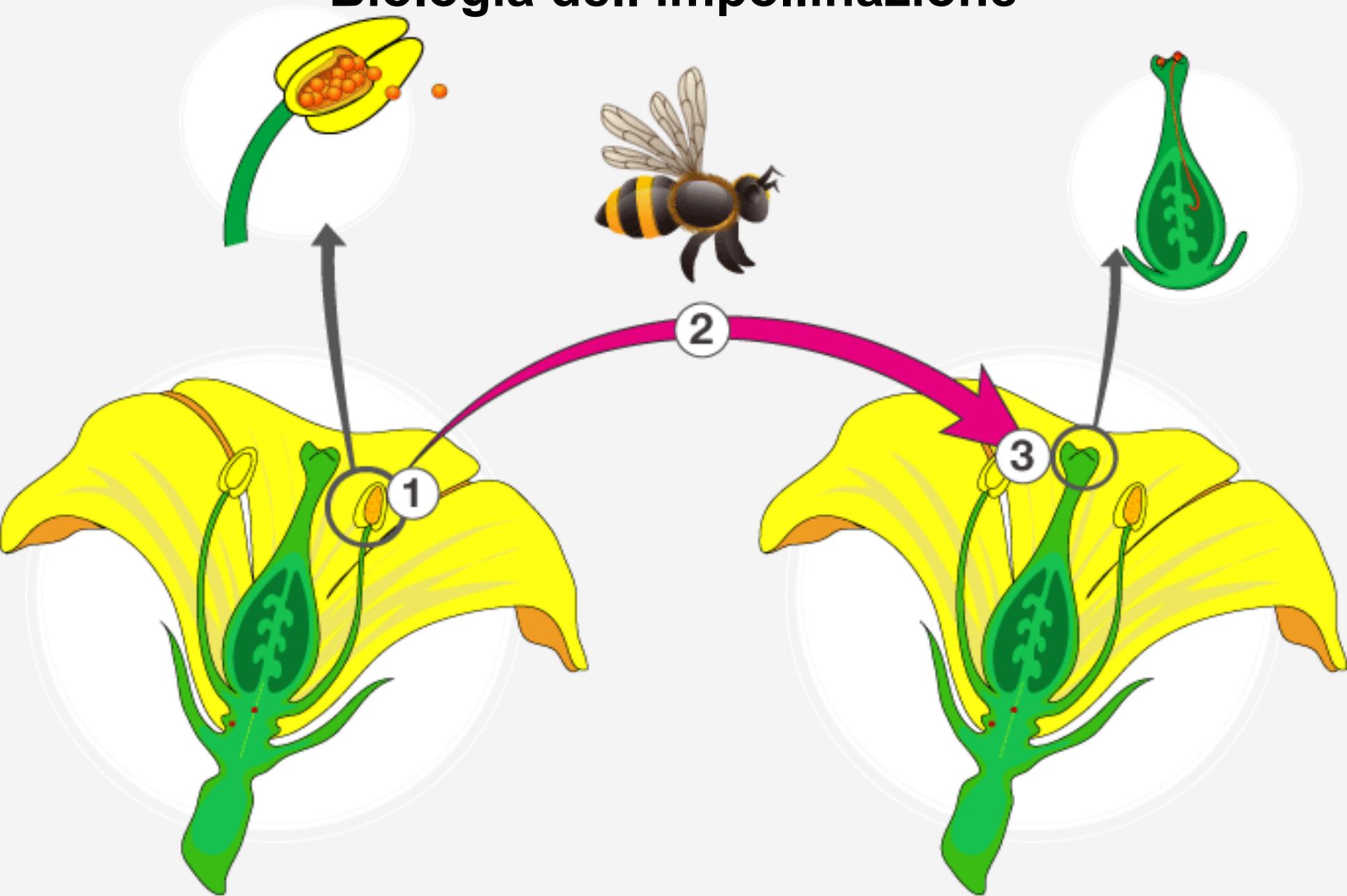


Biologia dell'impollinazione





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

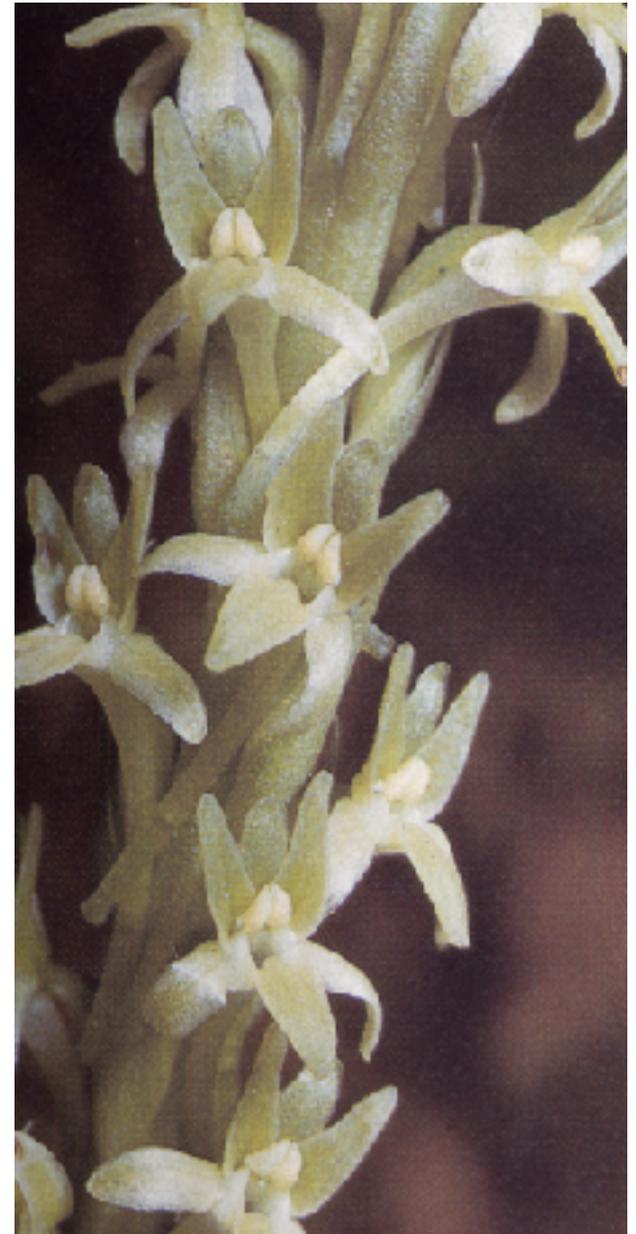


Coleotteri: predomina l'olfatto rispetto alla vista, *ergo* i fiori sono bianchi o di colore neutro, ma con odore forte; il premio sono parti fiorali che vengono mangiate, spesso prodotte appositamente, il nettare, o lo stesso polline, prodotto in eccesso. Gli ovuli sono protetti, e tenuti opportunamente 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

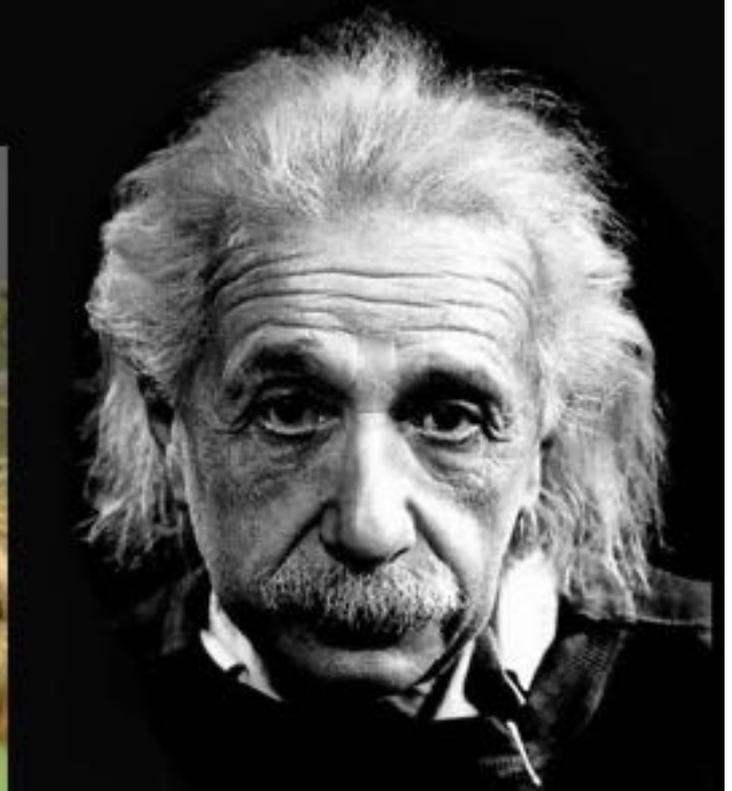
- Sono una classe di insetticidi, fortemente neurotossici, derivanti dalla nicotina, introdotti come alternativa sicura al DDT
- Possono essere spruzzati sulle foglie, messi nel suolo in forma granulata o usati per trattare i semi.
- Uso inizia negli anni '90, nel 2011 rappresentavano il 40% del mercato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

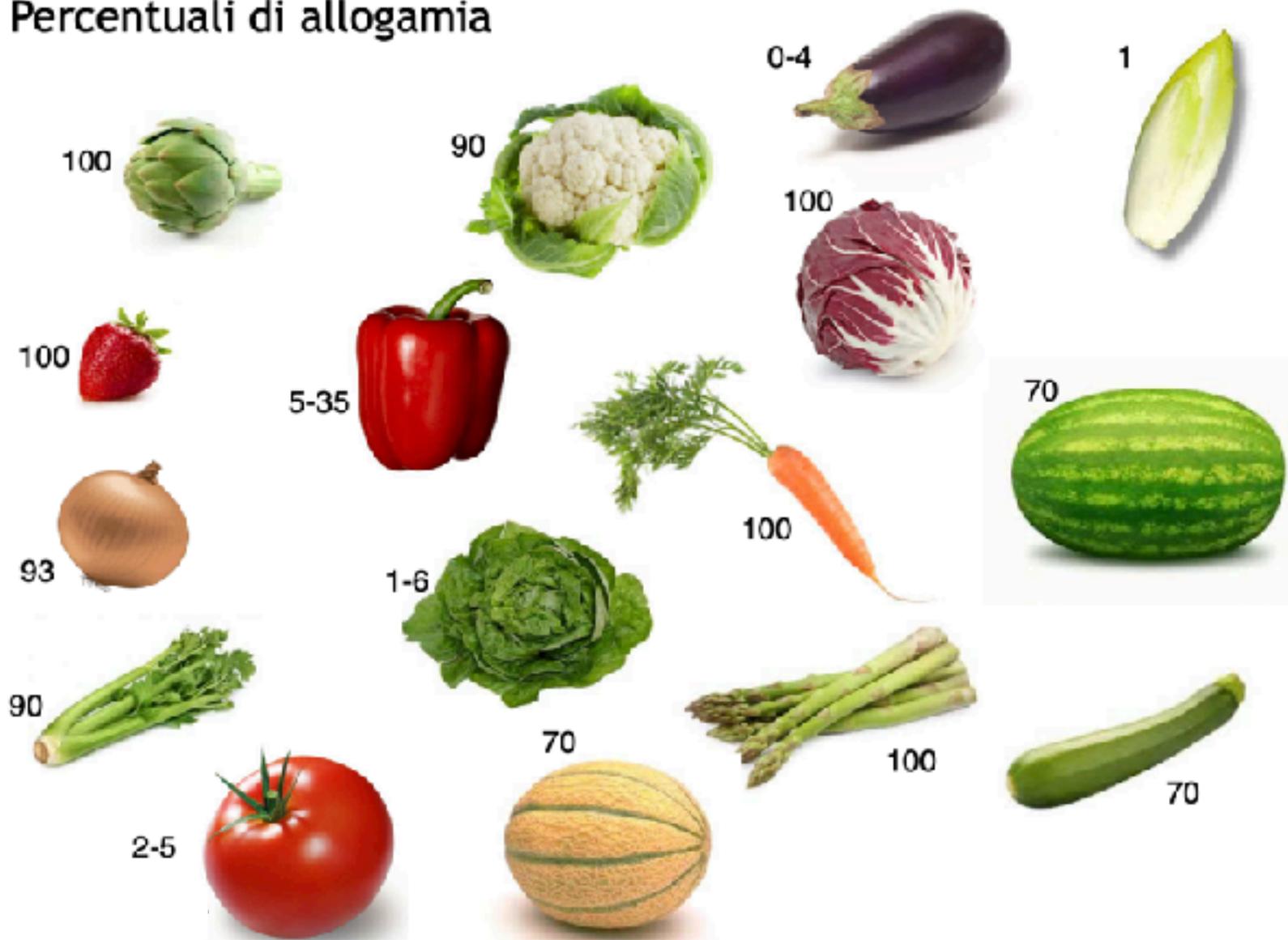
Non dà la sicurezza di avere una nuova generazione;

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.





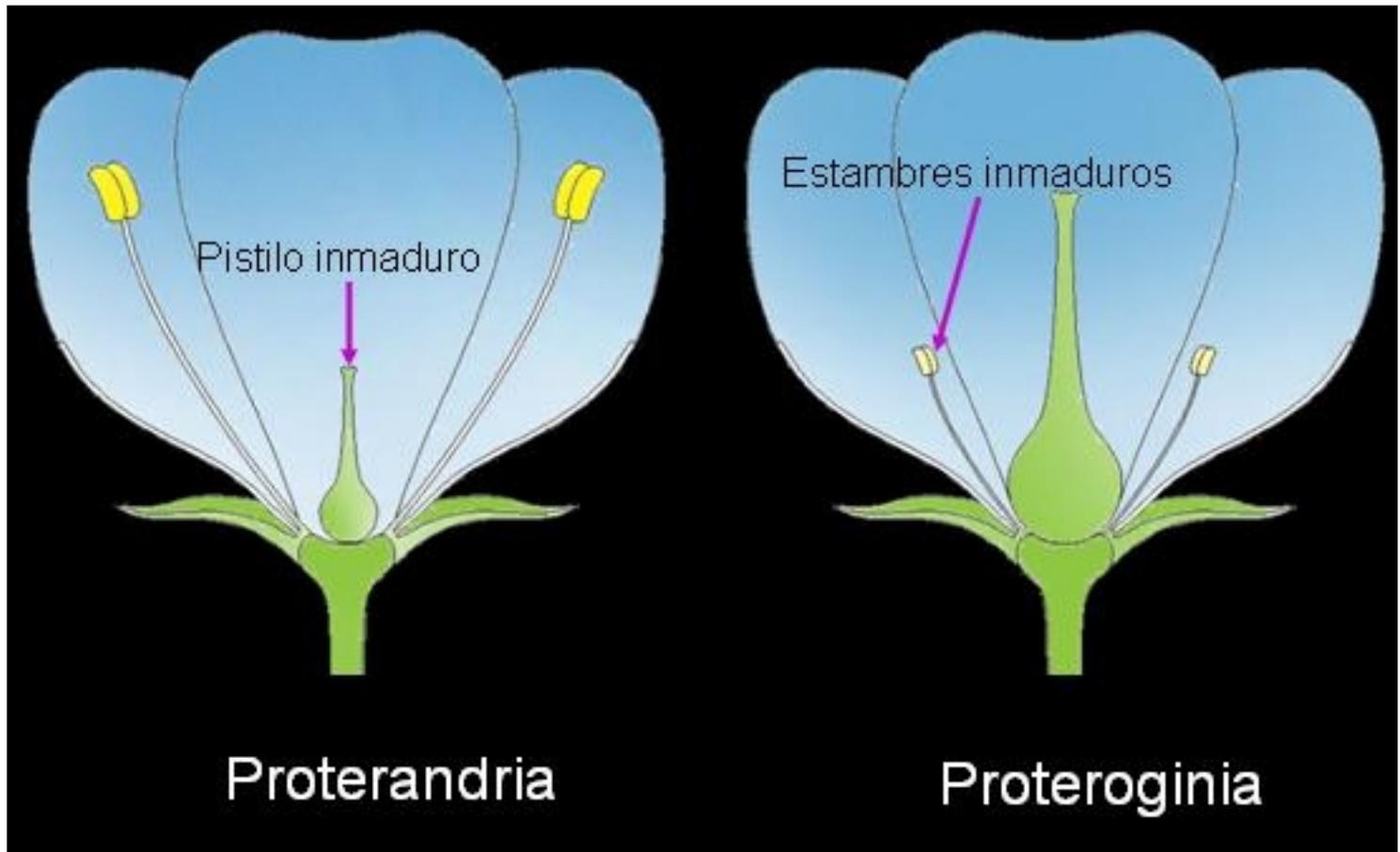
Lo stilo è lungo e si affaccia alle fauci se gli stami sono inclusi nel tubo corollino (e quindi sono in posizione bassa), altrimenti è più corto e rimane chiuso nel tubo corollino con lo stigma capitato localizzato a metà corolla.

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.



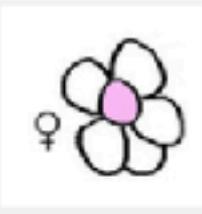
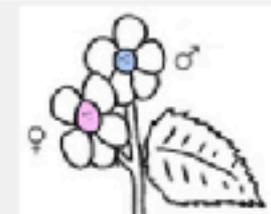
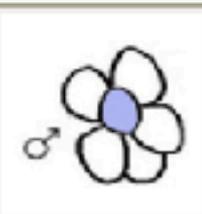
3. Dioicismo



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.

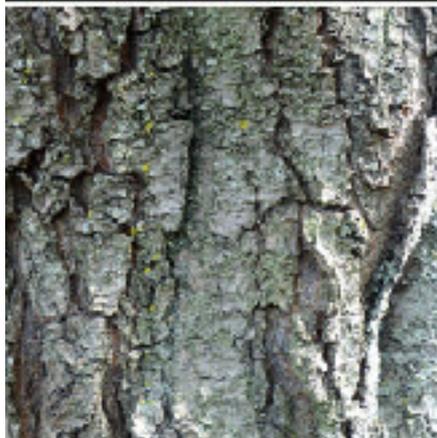


Questo fenomeno è particolarmente frequente nelle rosaceae, in particolare nelle Drupoideae (susini, ciliegi, albicocchi, peschi ecc.).



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)

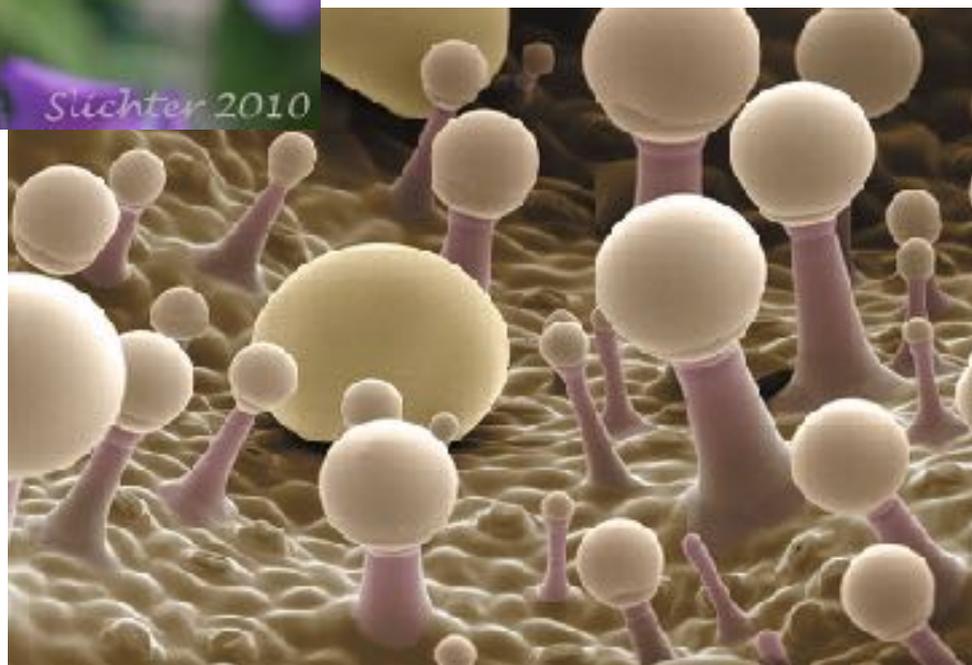


Un fiore di Mimulus sezionato e fotografato in luce normale (a sinistra) e in luce ultravioletta (a destra) che mostra una guida del nettare che viene vista dall'ape ma non dall'uomo come un'area nera che punta verso il nettario.



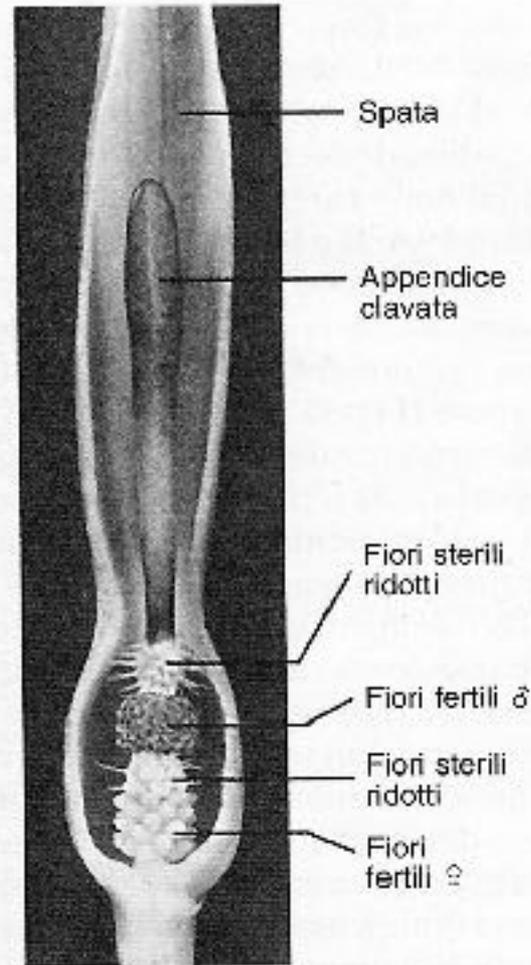
Odori





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.



Infiorescenza di gigaro (*Arum maculatum*, fam. Araceae). La porzione di spata diretta verso l'osservatore è stata allontanata per rendere visibile la parte inferiore dell'asse dell'infiorescenza con i differenti tipi di fiori e la cavità da essi occupata.



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*.



Ophrys cretica

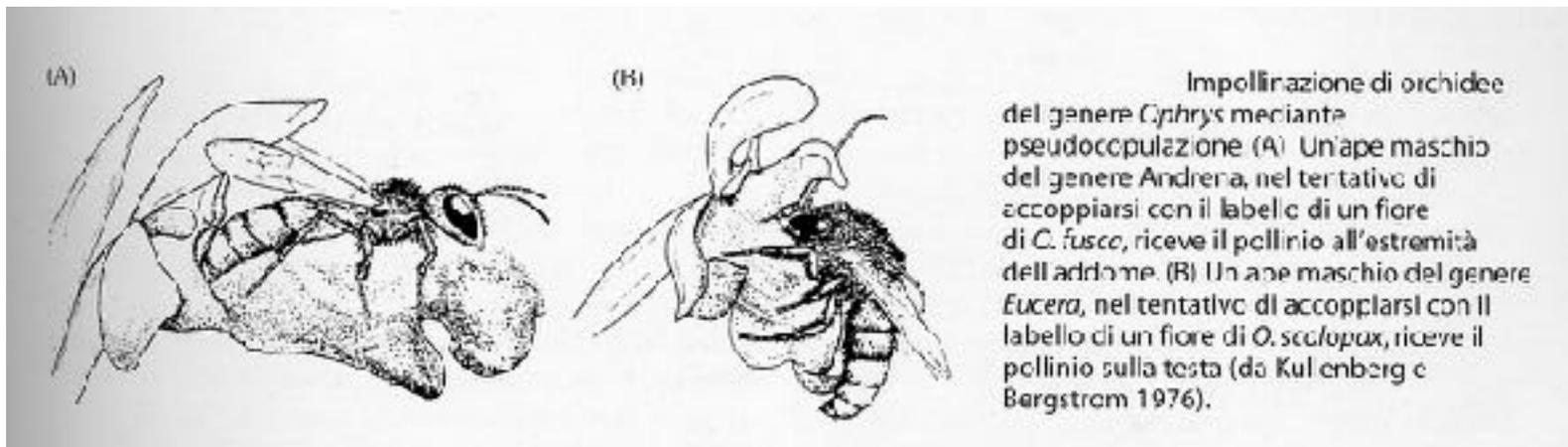


Ophrys ilicolor



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 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 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

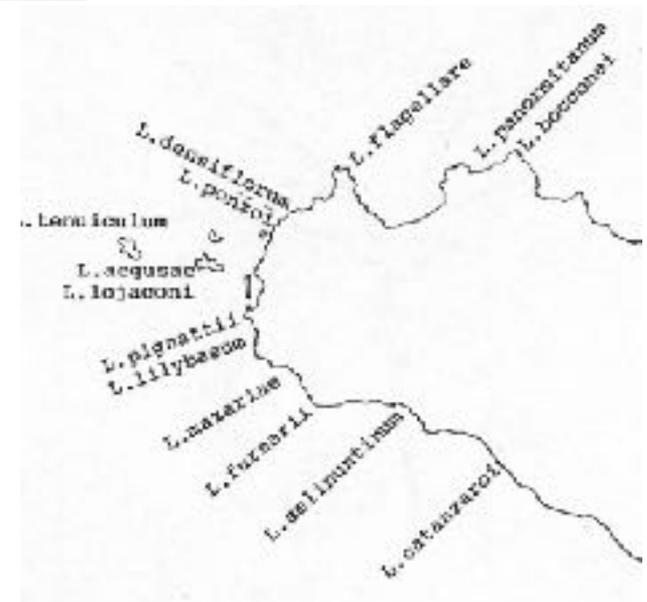
Nomi accettati / Accepted names

- *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.

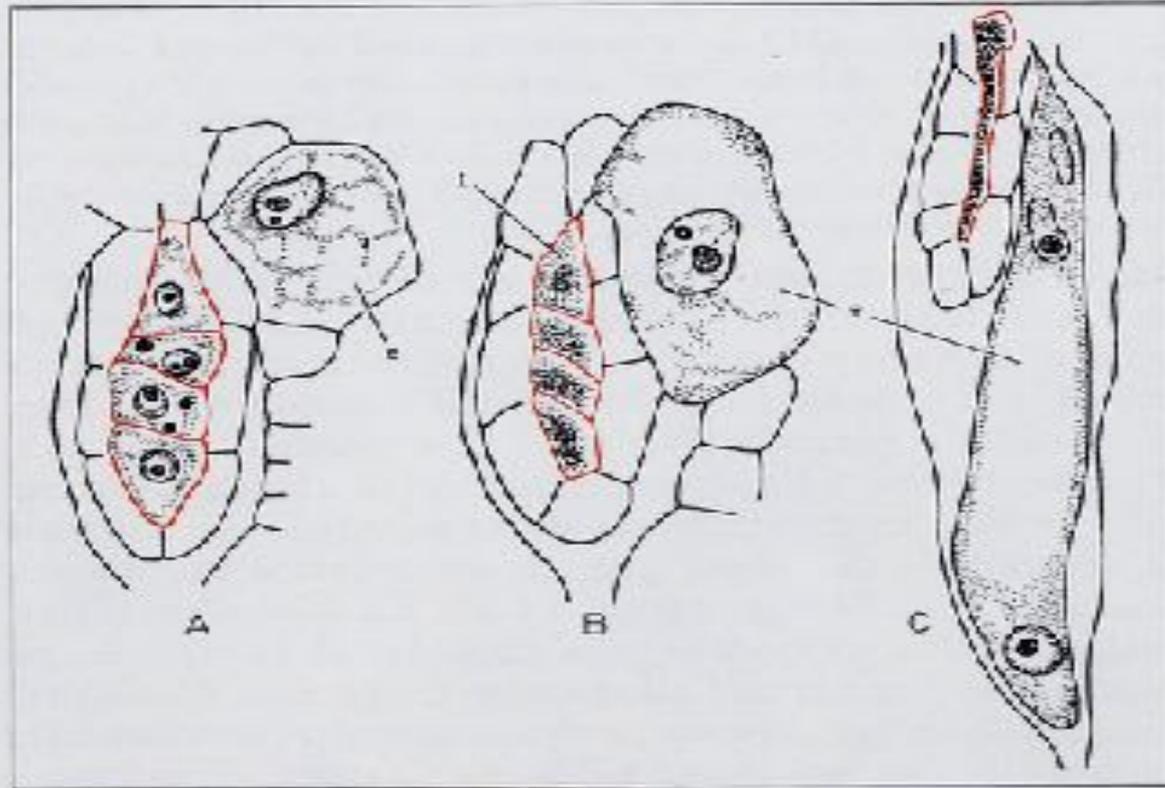
Nell'**apomissia gametofitica**, all'interno dell'ovulo (il macrosporangio), si assiste ad una alterazione o addirittura alla soppressione del processo meiotico.

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!



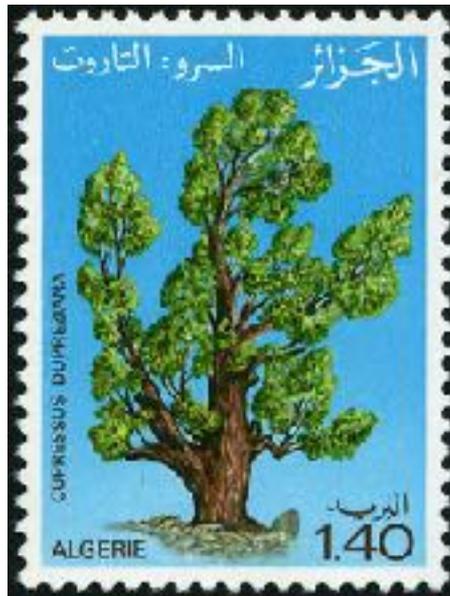
Apomissia ed agamospermia nelle angiosperme: *Hieracium flagellare* (Asteraceae). La nucella dell'ovulo è rivolta verso il basso (verso il micropilo). La tetrade normale delle megaspore (in rosso, t), dalla cui cellula più bassa si dovrebbe sviluppare un sacco embrionale aploide, si atrofizza. Al suo 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.





Animals



Wind



Water



Force



Brown flax seeds



Pistachios



Hazelnuts



Golden flax seeds

Disseminazione





Brown flax seeds

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 (**polioria**)



Pistachios

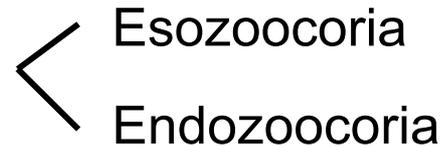


Hazelnuts



Golden flax seeds

- Vento (anemocoria)
- Acqua (idrocoria)
- Animali (zoocoria)



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.



Brown flax seeds



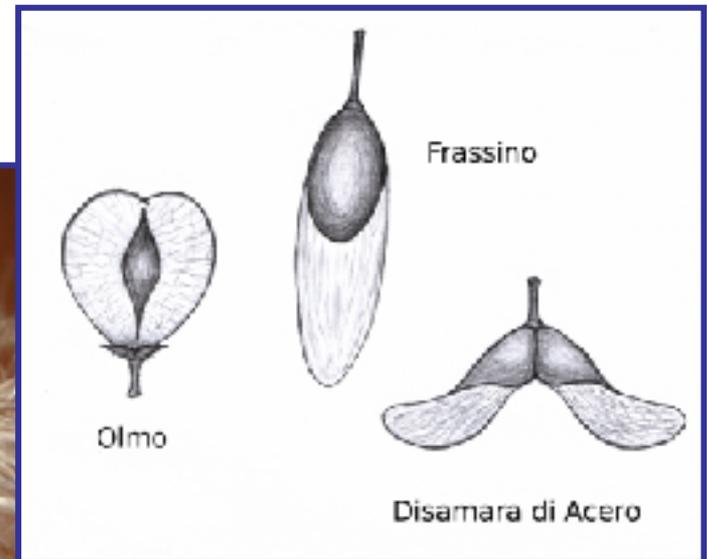
Pistachios



Hazelnuts

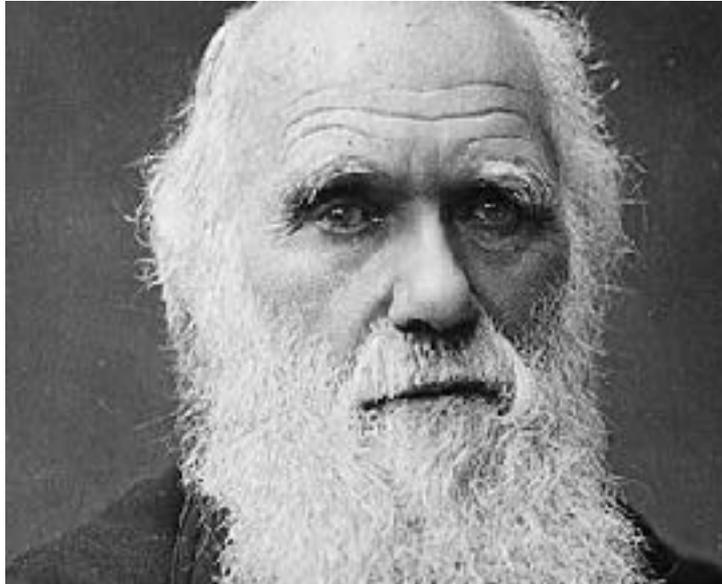


Golden flax seeds



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 verificando la loro

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.



Brown flax seeds



Pistachios



Hazelnuts



Golden flax seeds





Brown flax seeds



Pistachios



Hazelnuts



Golden flax seeds



Un seme iperspecializzato 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 rivestimento di fibre leggere del frutto e alla cavità interna, solo parzialmente colmata dalla polpa (endosperma solido) e dal latte di cocco (endosperma liquido).

