

Le piante carnivore

Hanno sviluppato metodi di adescamento, cattura e digestione per potersi nutrire di piccoli animali: integrano così il proprio rifornimento di sali nutritivi e riescono a sopravvivere in habitat dove poche piante vivono

di Yolande Heslop-Harrison

Le piante vascolari verdi, quindi tutte le piante dotate di radici, fusto e foglie veri e propri, e inoltre di un sistema ben sviluppato di vasi per condurre l'acqua e i sali nutritivi, ricavano l'energia dal Sole, il carbonio dall'atmosfera, l'acqua e gli elementi minerali dal terreno. Il carbonio atmosferico, sotto forma di anidride carbonica, e i sali minerali del terreno vengono riforniti dai rifiuti prodotti dai microrganismi e dagli animali erbivori: per questa ragione le piante e gli animali risultano complementari nell'economia della natura. Alcune piante, invece, hanno evoluto la capacità di nutrirsi di animali, per integrare la propria dieta: grazie a questo adattamento, riescono a sopravvivere in ambienti con scarso contenuto di sali minerali nutritivi; in alcuni casi tuttavia risultano svantaggiate dal fatto di non riuscire a diffondersi in habitat più ricchi, per la competizione di specie caratterizzate da un tipo di vita più normale.

Le piante da fiore che hanno evoluto abitudini carnivore possono essere divise in due gruppi secondo il metodo adottato per catturare le prede, che può essere attivo o passivo. Una delle più conosciute piante carnivore, la cosiddetta pigliamosche (*Dionaea muscipula*), adotta il metodo attivo di cattura. In natura questa specie alligna solo in determinati habitat delle pianure costiere della Carolina settentrionale o meridionale; ora tuttavia viene coltivata in tutto il mondo e la si può persino trovare in vendita sui banchi dei supermercati americani. Le sue prede naturali sono costituite soprattutto da insetti e da ragni che saltellano o strisciano: una preda potenziale, posandosi sulla foglia, agita speciali peli trattili, facendo scattare così un meccanismo a trappola costituito dai due lobi della foglia, che si chiudono istantaneamente sulla malcapitata.

Un meccanismo di cattura molto simile, benché su scala ridotta, è presente in un altro genere della medesima famiglia di piante, *Aldrovanda*, che comprende un'unica specie, *Aldrovanda vesiculosa*, una pianta acquatica con un'area di di-

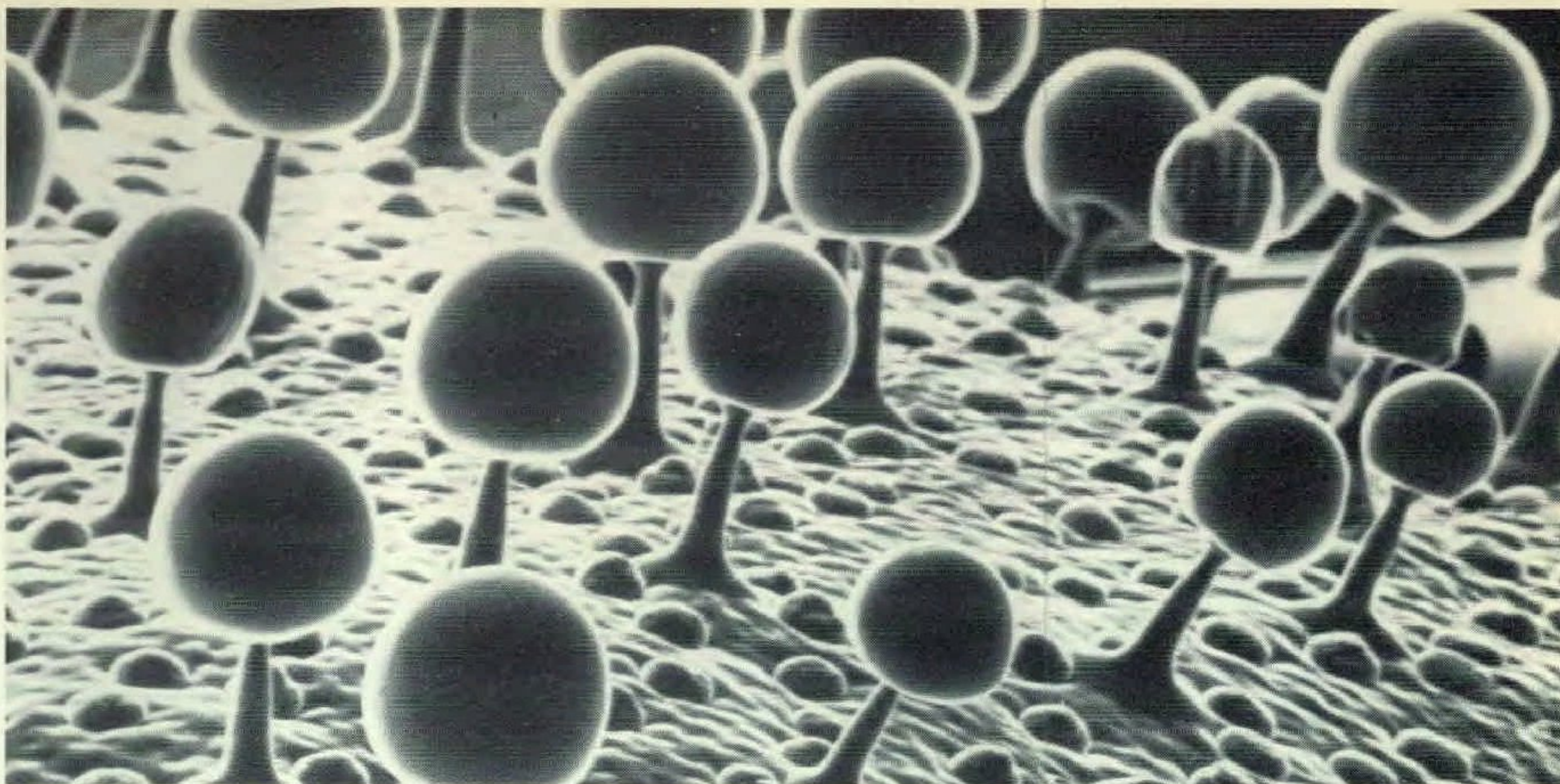
stribuzione vastissima, dall'Europa centrale e meridionale verso est attraverso tutta l'Asia fino al Giappone e a parti dell'India e dell'Australia. Le piante più diffuse, fra tutte quelle che adottano metodi attivi per catturare prede, appartengono al genere *Utricularia* (otricolaria), comprendente circa 150 specie. Nelle specie acquatiche o semiacquatiche di questo genere le trappole assumono l'aspetto di vescicole dotate di parete elastica: spesso tali piante vengono perciò volgarmente denominate «erba vescica». Quando la trappola a vescichetta è pronta a scattare, è appiattita, mentre l'entrata è chiusa da un lembo di cellule. Le prede vengono risucchiate dalla vescichetta mediante una corrente d'acqua prodotta dalle pareti, che scattano dilatandosi in seguito all'apertura del lembo d'ingresso: il meccanismo funziona per l'azione di alcuni peli tattili situati presso l'entrata.

Le piante carnivore che catturano passivamente le prede possiedono talvolta organi speciali denominati «ascidi», formati da foglie modificate in modo da assumere l'aspetto di brocche: l'ascidio è costituito dall'intera foglia, come nel genere nordamericano *Sarracenia*, o da una estensione della punta della foglia, come nel genere *Nepenthes* (nepente), diffuso nelle regioni tropicali orientali. Le prede vengono attratte verso l'entrata dell'ascidio grazie a colori e profumi particolari, in modo simile a quello con cui gli insetti impollinatori vengono attirati dai fiori; quindi cadono nel liquido contenuto nell'ascidio, annegano e vengono digerite. Invece nelle piante fornite di foglie appiccicose il meccanismo di cattura è paragonabile a quello della carta moschicida: appartengono a questo tipo i generi *Pinguicula* (pinguicole) e *Drosera* (drose-re o rosolide). In queste piante sulla superficie delle foglie sono situate ghiandole che secernono goccioline adesive. La preda, di solito un insetto volante attirato dall'odore, dal colore o forse dai riflessi brillanti delle goccioline, appena si posa rimane intrappolata dalla sostanza adesiva e resta sempre più invischiata

dalla superficie della foglia perché tentando di sfuggire tocca un numero maggiore di ghiandole.

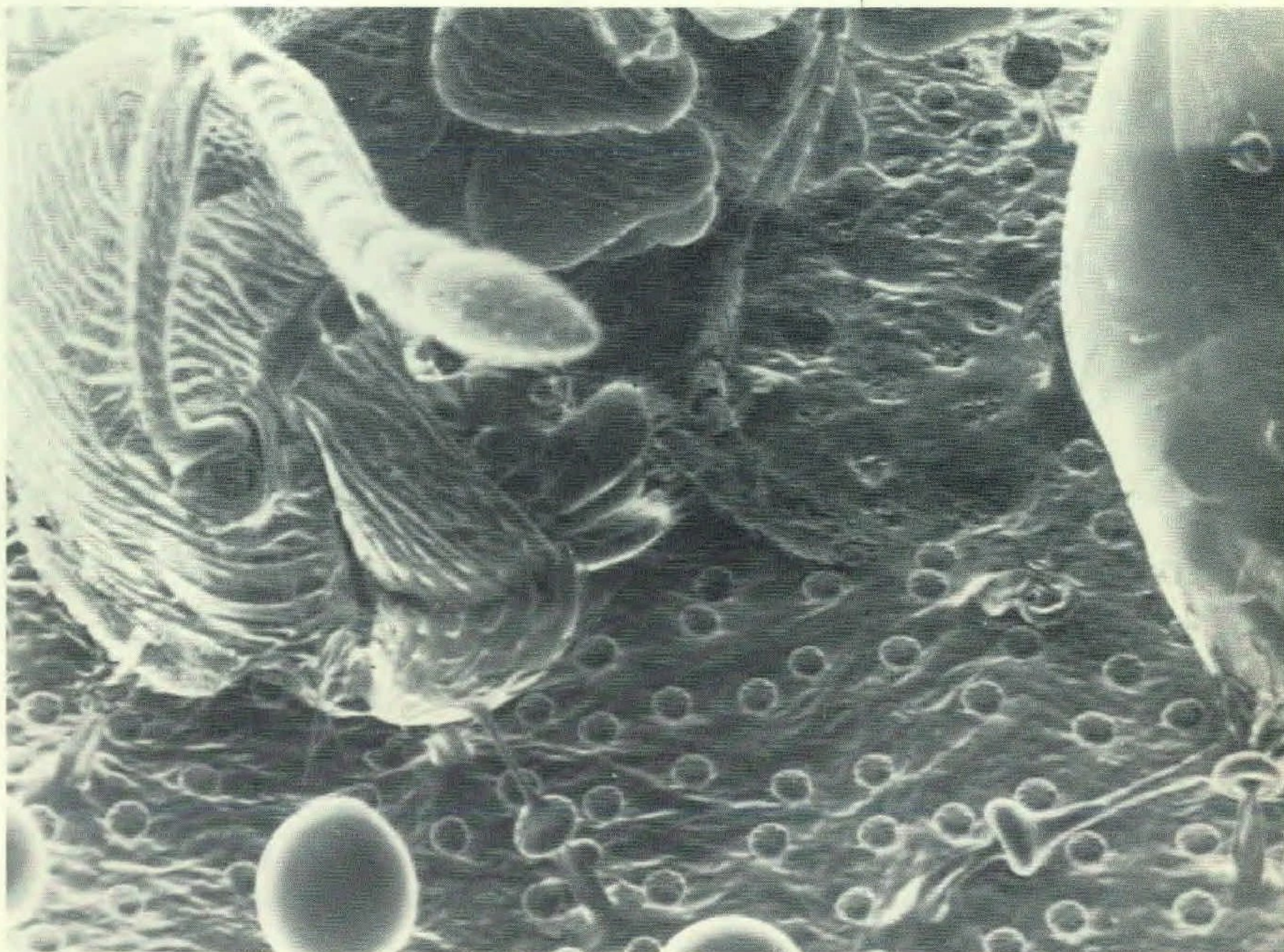
L'abilità delle piante carnivore è stata ben documentata per parecchie specie; la lista pubblicata di specie animali catturate risulta notevolmente lunga. Le prede sono di solito assai minuscole: ma negli ascidi di nepente sono stati trovati addirittura topi, probabilmente vittime di caduta accidentale, mentre negli ascidi di *Sarracenia* sono stati trovati i resti di piccole ragnelle. L'erba vescica talvolta riesce a catturare pesciolini o girini, ma le trappole di questa pianta hanno un diametro di pochi millimetri e perciò sono più adatte alla cattura di rotiferi, copepodi e larve acquatiche di insetti come le zanzare.

La quantità di prede catturate è talvolta ingente. Nelle specie di *Nepenthes* e *Sarracenia* gli ascidi hanno una vita di parecchi mesi e in questo periodo praticamente si riempiono dei resti in decomposizione delle vittime. Nelle piante dotate di trappole più effimere, come le pinguicole, in cui la vita effettiva d'una foglia è a volte di soli 5 giorni, la quantità totale di prede catturate durante una stagione di crescita è più difficile da calcolare. Una specie come *Pinguicula grandiflora* produce una nuova foglia ogni 5 giorni, in modo che in una singola stagione può sviluppare una superficie totale di cattura pari a 400 cm², anche se il diametro della rosetta di foglie non supera mai gli 8 cm. Ogni tanto si trovano anche ampie e fitte distese di piante carnivore. Circa 30 anni fa Francis W. Oliver dell'University College di Londra poté osservare un tappeto di drose-re che si estendeva su una superficie di quasi un ettaro presso Barton Broad (non lontano dalla costa del Norfolk nell'Inghilterra orientale) e che aveva catturato un gran numero di farfalle, per lo più cavolaie posatesi dopo un volo migratorio dal continente. Oliver trovò da 4 a 7 farfalle invischiata su ciascuna e calcolò che il numero totale d'insetti catturati si aggirava attorno ai 6 milioni.



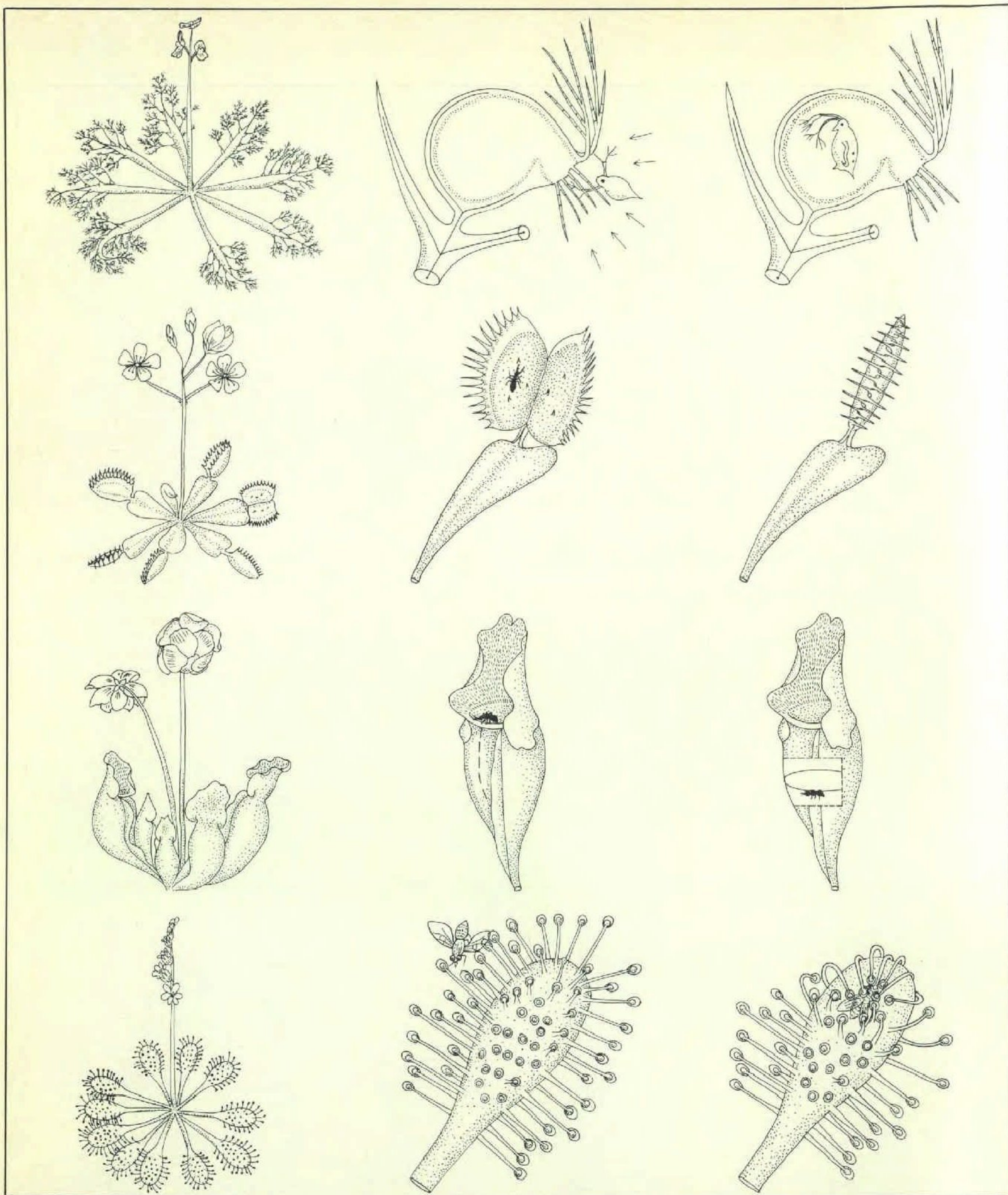
In questa immagine, ripresa col microscopio elettronico a scansione, si può osservare una serie di ghiandole sulla superficie fogliare di una pinguicola, *Pinguicola grandiflora*. Le ghiandole sporgenti, peduncolate, servono per intrappolare gli insetti. Le numerose piccole ghiandole

lievemente infossate, sparse sulla superficie della foglia, sono le ghiandole digerenti; dopo che un insetto è stato catturato emettono un liquido ricco di enzimi che si raccoglie in una pozzetta intorno all'insetto. Le stesse ghiandole poi riassorbono il prodotto della digestione.



Una formica catturata è rimasta appiccicata alla superficie fogliare di una pinguicola, invischiata da filamenti di mucillagine secreti dalle ghiandole peduncolate. In questa fotografia, ripresa col microscopio elettronico, in primo piano appaiono ghiandole peduncolate intatte.

La testa della formica (a sinistra) ha un filamento adesivo attaccato a una parte boccale e un altro presso l'antenna; un terzo filamento aderisce al torace e due altri fissano l'addome. Le ghiandole digerenti, piccole e senza peduncolo, non sono ancora in fase di secrezione.



Nell'illustrazione sono raffigurati quattro esempi di piante carnivore che adottano metodi di cattura attiva e passiva. In alto vediamo una specie di erba vescica assai diffusa in America, *Utricularia inflata*, che ha foglie galleggianti alla base del peduncolo florale. Le vescicole sono trappole sommerse che funzionano con un meccanismo di aspirazione. Quando una preda natante, per esempio il piccolo crostaceo del genere *Daphnia* che appare nella figura, tocca i peli attorno all'apertura della vescicola (al centro), il lembo di tessuto che forma la botola si apre di scatto e la vescichetta si espande improvvisamente, risucchiando contemporaneamente l'acqua e la preda (a destra). In seconda posizione dall'alto si vede un'altra pianta che adotta metodi di cattura attiva: la pigliamosche (o dionea), dotata di una rosetta basale di foglie con due lobi laterali forniti di cardine mobile. Quando un insetto o un ragno tocca uno dei peli sensitivi sulla superficie della foglia, i due lobi si chiudono rapidamente, intrappolando l'animale.

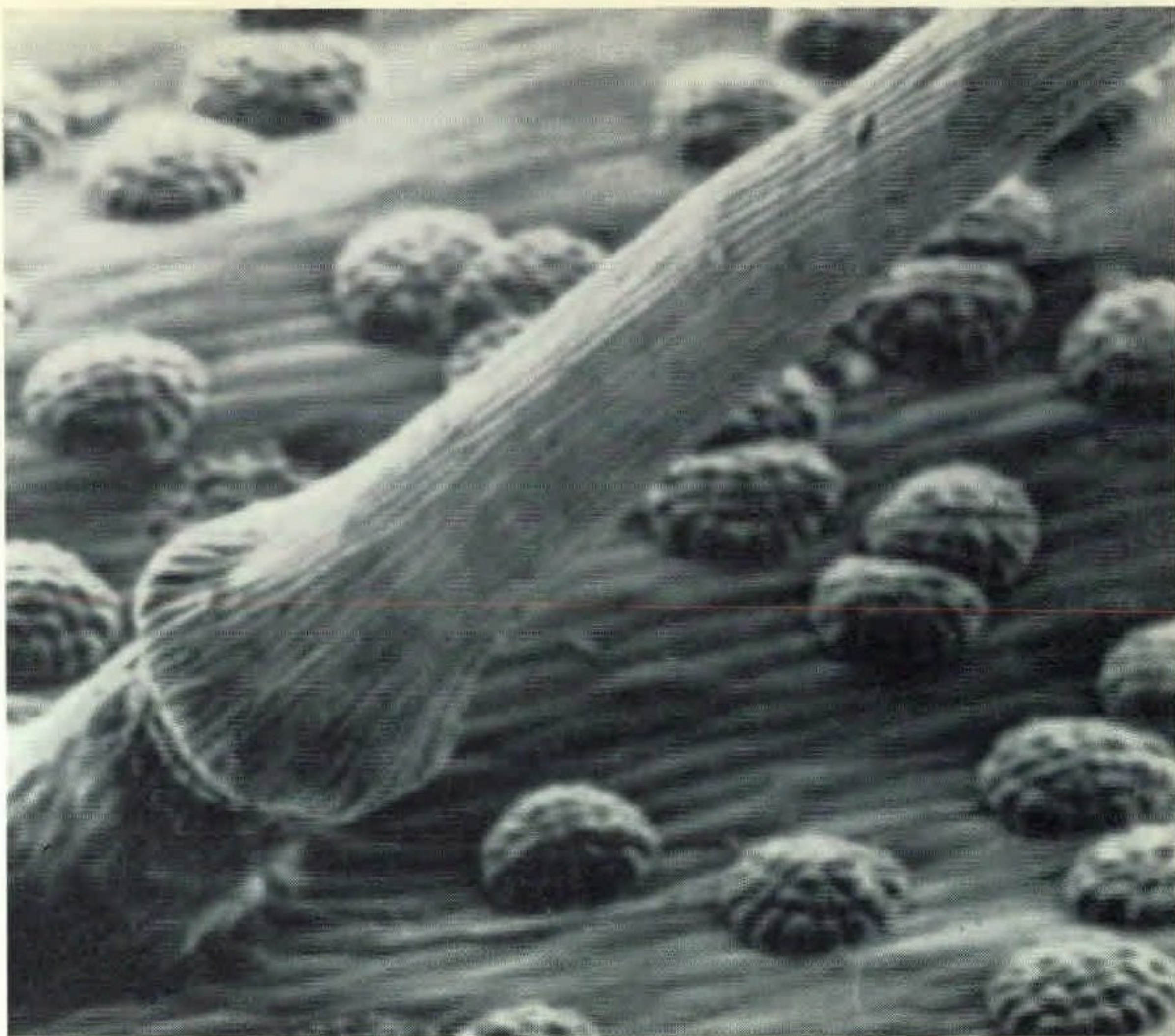
Terza dall'alto è una pianta che adotta un metodo di cattura passiva, *Sarracenia purpurea*, fornita alla base di un gruppo di ascidi, che funzionano come trappole in cui cadono facilmente gli animaletti. La preda viene attirata sul bordo dell'ascidio da una traccia di nettare (linea tratteggiata), cade in una pozza di liquido digerente e non riesce più a uscire dalla trappola. In questo caso, la pianta non ha una funzione preponderante nella digestione degli animaletti caduti nel liquido: la parte principale nella decomposizione è sostenuta dalla flora batterica commensale. In altre specie di piante con ascidio le ghiandole sotto la superficie del liquido secernono attivamente enzimi digerenti. In basso è raffigurato un altro tipo di trappola passiva: una superficie adesiva caratteristica di una specie di drosera *Drosera intermedia*. I piccoli insetti volatori che si posano sulla superficie fogliare toccano la sommità di ghiandole peduncolate, le quali secernono enzimi digerenti e più tardi riassorbono i prodotti della digestione.

Qual è perciò l'importanza dell'adattamento carnivoro tra le piante? Charles Darwin, uno dei pionieri nello studio della fisiologia delle piante carnivore, si occupò del problema poco più di 100 anni fa. Assieme al figlio Francis dimostrò in modo convincente che le drosere coltivate, nutrite artificialmente applicando insetti sulle foglie, si rivelavano più vigorose, producevano più fiori e diffondevano più semi rispetto a quelle private di questo tipo di cibo. Più recentemente Richard Harder dell'Università di Gottinga e altri ricercatori hanno dimostrato che le pinguicole, le drosere e le otricularie coltivate in ambienti controllati, con disponibilità di sali minerali ben regolata, crescono meglio quando vengono rifornite di prede, confermando così i risultati di Darwin. Questi ricercatori hanno anche scoperto che le pinguicole utilizzano il polline trasportato nell'atmosfera, digerendolo più o meno nel medesimo modo con cui digeriscono gli insetti.

I sali minerali nutritivi ricavati dalle prede catturate entrano nella foglia con rapidità sorprendente. Alcuni anni fa Bruce Knox e io abbiamo usato proteine algali marcate con l'isotopo radioattivo carbonio 14, allo scopo di seguire gli spostamenti dei prodotti della digestione all'interno della pianta. Le foglie delle pinguicole sono state rifornite di pezzetti minuscoli della proteina marcata, e i prodotti della decomposizione sono stati rintracciati per mezzo di autoradiografie. Abbiamo trovato che i prodotti della digestione delle proteine, e cioè gli amminoacidi e i peptidi, erano penetrati nella foglia in due o tre ore, poi erano passati nel fusto ed erano giunti in prossimità delle radici e degli apici vegetativi in meno di 12 ore. La via di passaggio principale attraverso la foglia era lo xilema, ossia il tessuto conduttore della linfa grezza.

Recentemente John S. Pate e Kingsley Dixon dell'Università dell'Australia Occidentale hanno marcato alcuni moscerini della frutta alimentandoli con lievito contenente l'isotopo azoto 15 e li hanno usati come cibo per le drosere. In queste piante il germoglio si sviluppa dai rizomi formati nella stagione precedente e le riserve di azoto dei rizomi si presentano per lo più sotto forma dell'amminoacido arginina. Pate e Dixon hanno trovato che, al termine del loro esperimento, circa il 40 per cento dell'arginina nei rizomi delle piante sperimentali conteneva azoto 15 e hanno così fornito un'ulteriore chiara dimostrazione dell'importanza che le sostanze nutritive derivanti dalle prede hanno per la sopravvivenza della specie in natura.

Le specie di piante da fiore attualmente viventi sulla Terra ammontano a circa 250 000: di esse circa 400 sono note come piante carnivore, appartenenti a 13 generi di 6 famiglie. Alcune di queste famiglie sono assai diversificate, con membri su ogni continente. Se la principale funzione delle abitudini carnivore



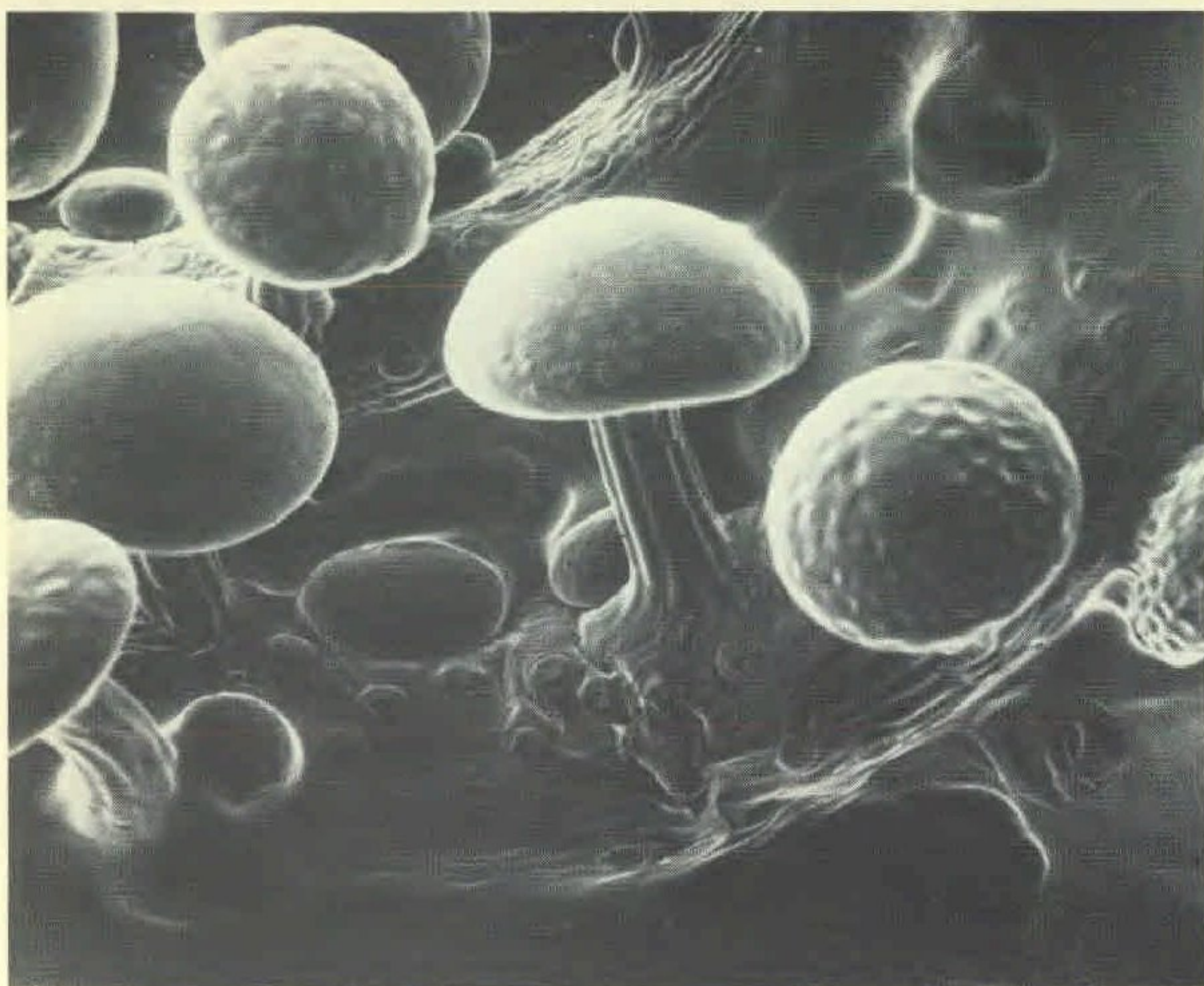
In questa microfotografia appare la base di un pelo sensitivo della superficie fogliare di una pigliamosche. I bottoni sono ghiandole che secernono il liquido digerente e riassorbono i prodotti della digestione dopo la chiusura della trappola. La fuoriuscita di liquido non segue automaticamente lo scatto della trappola, ma dipende da stimoli chimici forniti dalla preda.

tra i vegetali è quella di fornire gli elementi nutritivi che scarseggiano, ci si può aspettare di trovare piante carnivore in ambienti dove questo rifornimento risulta veramente provvidenziale: è proprio quanto si osserva in natura. Tali piante si trovano assai spesso in biotopi poveri di sali minerali nutritivi: nelle brughiere, nelle paludi, sul terreno impoverito delle radure delle foreste e talvolta su terreni marnosi, cioè sui terreni friabili, argillosi, associati a rocce calcaree disgregate. Spesso due o tre generi differenti di piante carnivore crescono assieme in una di queste località. Nei Pine Barrens del New Jersey, per esempio, coesistono parecchie specie di drosere, sarracenie e otricularie.

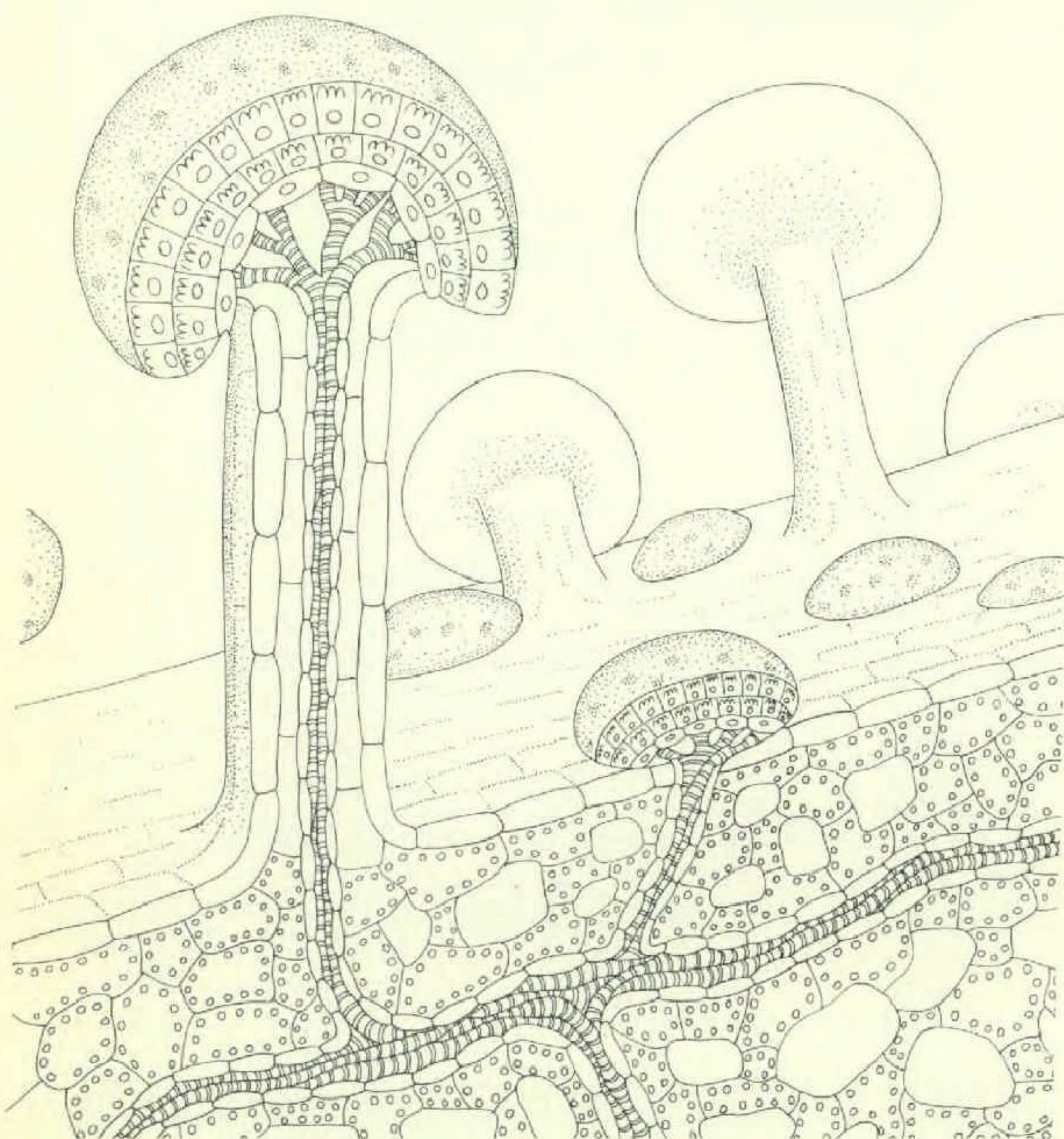
Nel medesimo tempo, alcune specie carnivore occupano nicchie ecologiche molto ristrette. Certe otricularie dell'America meridionale vivono solo nelle pozze d'acqua che si raccolgono negli incavi naturali delle rosette di foglie delle bromelie, piante appartenenti alla medesima famiglia degli ananas: in questo ambiente sono essenzialmente libere da qualsiasi problema di competizione. Le specie del genere *Heliamphora*, dalle foglie trasformate in ascidi, ci forniscono un altro esempio: in natura queste piante vivono solo nella remota zona nebbiosa sulle alte montagne al confine tra la Guyana e il Brasile, e hanno esigenze ambientali talmente particolari che possono essere coltivate in serra solo con grande difficoltà. Un altro esempio è costituito dalla

cosiddetta pianta cobra dell'America settentrionale, l'unica specie del genere di piante con ascidio *Darlingtonia*: l'area di distribuzione è limitata ai pendii di montagna e alle paludi costiere dell'Oregon e della California.

Alcune piante carnivore riescono a vivere in ambienti con caratteristiche climatiche assai difficili. *Sarracenia purpurea*, una delle nove specie nordamericane di questo genere di piante con ascidio, si trova su un'area che va dalla Florida, a sud, alla Columbia britannica e a Terranova a nord. Al limite settentrionale dell'area di distribuzione le paludi dove cresce possono essere gelate per parecchi mesi nella stagione fredda. In Australia (dove si trovano più specie di drosere che in qualsiasi altra parte del mondo) alcune drosere originarie del nord-ovest sono esposte a temperature vicine al punto di congelamento durante le notti degli umidi mesi invernali, quando crescono attivamente, e rimangono in stato di quiescenza durante la stagione arida estiva, quando le temperature diurne nelle basse depressioni delle rocce granitiche in cui vivono possono superare i 50 °C. La specie *Drosophyllum lusitanicum* del Mediterraneo occidentale, unica del suo genere, adotta un metodo di cattura passiva ed è relativamente resistente all'aridità durante il periodo principale di crescita; vive sulle pianure costiere sabbiose, aride, del Portogallo e del Marocco e sfrutta le nebbie marine per parte del suo fabbisogno idrico.



In questa microfotografia appaiono le ghiandole peduncolate e quelle prive di peduncolo di *Drosophyllum lusitanicum*. I due tipi di ghiandole, uno per la cattura della preda, l'altro per la digestione, sono presenti anche nella pinguicola, ma le due piante appartengono a famiglie diverse.



In questo disegno, basato sullo studio originale di A.C. Fenner, è raffigurata l'anatomia delle ghiandole di *Drosophyllum lusitanicum*. Sia le ghiandole peduncolate che secernono la mucillagine appiccicosa per la cattura delle prede, sia le ghiandole prive di peduncolo, che emettono enzimi digerenti e riassorbono i prodotti della digestione, sono collegate al sistema vascolare della foglia.

Osservando la gamma di adattamenti che si trovano riuniti nelle piante carnivore, si può capire facilmente il profondo interesse dimostrato da Darwin verso di esse, considerate come esempi di virtuosismo evolutivo. I meccanismi di cattura sono costituiti da foglie modificate in modo assai complesso e da organi simili a foglie, e di solito sono associati a esche e a guide che attraggono e dirigono la preda nella o sulla trappola. Ghiandole specializzate secernono enzimi digerenti, e le stesse ghiandole o altre recuperano i prodotti della digestione e li fanno passare all'interno della pianta per distribuirli nei tessuti conduttori verso le zone di crescita. Nessuna delle caratteristiche individuali - trappole, esche, odori, guide direzionali, ghiandole secrete e ghiandole assorbenti - esiste solo nelle piante carnivore. Molte piante possiedono parti fogliari capaci di movimento rapido, per esempio la sensitiva, *Mimosa pudica*; altre possiedono complicati meccanismi di intrappolamento degli insetti, associati alla necessità dell'impollinazione; le piante di parecchie famiglie sono dotate di ghiandole in grado di secernere acqua, sali, mucillagini, zuccheri, proteine e altri prodotti. L'insieme di tutti questi aspetti fornisce alle piante carnivore la loro singolare caratteristica, costituita dalla combinazione di tanti adattamenti individuali aventi uno scopo talmente insolito per una pianta capace di compiere la fotosintesi da sembrare grottesco e persino macabro.

Gli studiosi di morfologia vegetale si sono a lungo interessati alle speciali caratteristiche delle piante carnivore. In Gran Bretagna, oltre a Darwin, se ne interessarono Joseph Dalton Hooker, a quel tempo direttore dei Reali giardini botanici di Kew, e il suo assistente William Thiselton-Dyer, che poi gli successe alla direzione dei giardini. In Germania ricordiamo Karl I.E. von Goebel, insigne morfologo e anatomista vegetale, e C.A. Fenner. Nell'America settentrionale, Francis E. Lloyd più tardi contribuì alle ricerche con osservazioni particolareggiate, soprattutto sulla trappola delle otricolarie e sul suo meccanismo di scatto. Lloyd pubblicò, nel 1942, il suo classico studio, *The carnivorous plants*, ancor oggi una opera fondamentale nel settore.

All'opera notevolmente precisa di questi primi osservatori poche cose furono aggiunte fino all'avvento della microscopia elettronica. Il microscopio elettronico a trasmissione ha rivelato molte caratteristiche della struttura subcellulare collegate con i processi di secrezione e assorbimento nelle piante carnivore, e nell'ultimo decennio il microscopio elettronico a scansione ha fornito nuovi aspetti rivelatori delle trappole e delle ghiandole annesse.

Le trappole delle varie piante carnivore hanno parecchi tipi di ghiandole superficiali, associate talvolta alla cattura e alla digestione, talvolta ad altre funzioni. Certe ghiandole producono nettare come esca per le prede, nello stesso modo delle

ghiandole nettariifere dei fiori che attirano gli insetti impollinatori. In *Nepenthes* queste ghiandole si trovano attorno al labbro dell'ascidio; in *Sarracenia* le ghiandole di questo tipo possono formare una pista sulla superficie esterna dell'ascidio, fin sul bordo, per guidare gli insetti.

Nelle pinguicole le ghiandole che secernono le goccioline vischiose sulla superficie fogliare tipo «carta moschicida» sono specializzate solo per tale funzione. Invece nelle drosere le ghiandole peduncolate secernono non solo la sostanza appiccicosa, ma anche gli enzimi che digeriscono la preda catturata. Le drosere possiedono anche molte minuscole ghiandole non peduncolate, che sono visibili solo al microscopio; tali ghiandole sono sparse sulla pagina superiore della foglia e sui peduncoli delle ghiandole più grandi. La funzione di queste ghiandole prive di peduncolo non è nota, ma sembra collegata al movimento delle ghiandole peduncolate. Le ghiandole più grandi, che i primi osservatori consideravano come «tentacoli», quando sono stimulate si muovono nella direzione della preda. Il movimento è prodotto dalla perdita di turgore in gruppi di cellule lungo il lato del peduncolo più vicino allo stimolo. Le ghiandole prive di peduncolo forse hanno la funzione di prelevare il liquido che provoca la perdita di turgore.

Probabilmente alcune ghiandole di tipo simile svolgono la medesima funzione nelle pinguicole, quando la foglia arrota i margini per avvolgere un insetto catturato, formando ciò che Darwin definì uno stomaco temporaneo. Recentemente P.H. Sydenham e G.P. Findlay della Flinders University in Australia, studiando il meccanismo delle trappole di otricolaria, hanno rivelato l'esistenza di ghiandole simili a quelle delle drosere, situate sulla parete esterna delle vescicole: questi due ricercatori hanno dimostrato che tali ghiandole hanno la funzione di eseguire un trasporto attivo di ioni dall'interno delle cavità delle trappole verso l'acqua dell'ambiente esterno. Producendo un gradiente osmotico il movimento di ioni genera un flusso d'acqua dall'interno della vescicola verso l'esterno. Nelle otricolarie questo flusso verso l'esterno è necessario per la risistemazione della trappola. Nel genere affine *Genlisea* la preda si muove lungo una via che si può praticamente definire un canale digerente, dotato sulla parete esterna di ghiandole simili a quelle situate sulla parete esterna della vescicola dell'otricolaria: in questo caso tali ghiandole probabilmente hanno la funzione di generare un flusso di liquido lungo il tratto digerente.

Le ghiandole digerenti delle piante carnivore funzionano in diverse condizioni nei vari generi, secondo il tipo di meccanismo con cui funziona la trappola. Nella nepente le ghiandole nel terzo inferiore dell'ascidio rimangono totalmente sommerse nei propri liquidi di secrezione, quando la trappola matura e prima che una qualsiasi preda sia cattu-

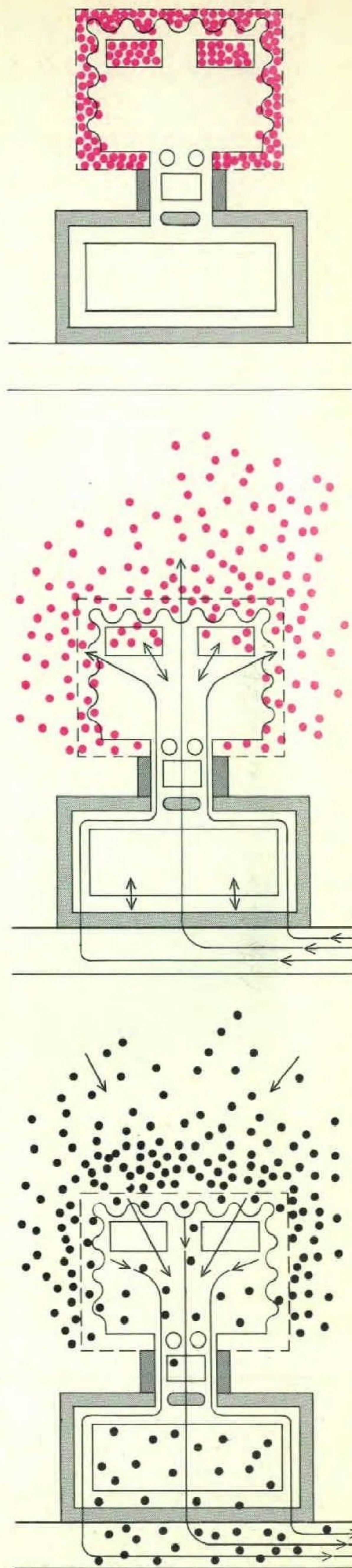
rata. Nelle specie di dimensioni maggiori l'accumulo di liquido può raggiungere addirittura il litro. Negli altri quattro generi di piante dotate di ascidio si raccolgono quantità minori di liquido, in taluni casi appena sufficienti per sommergere le ghiandole, ma anche in questi casi sembra che la presenza di prede non sia necessaria per stimolare la secrezione.

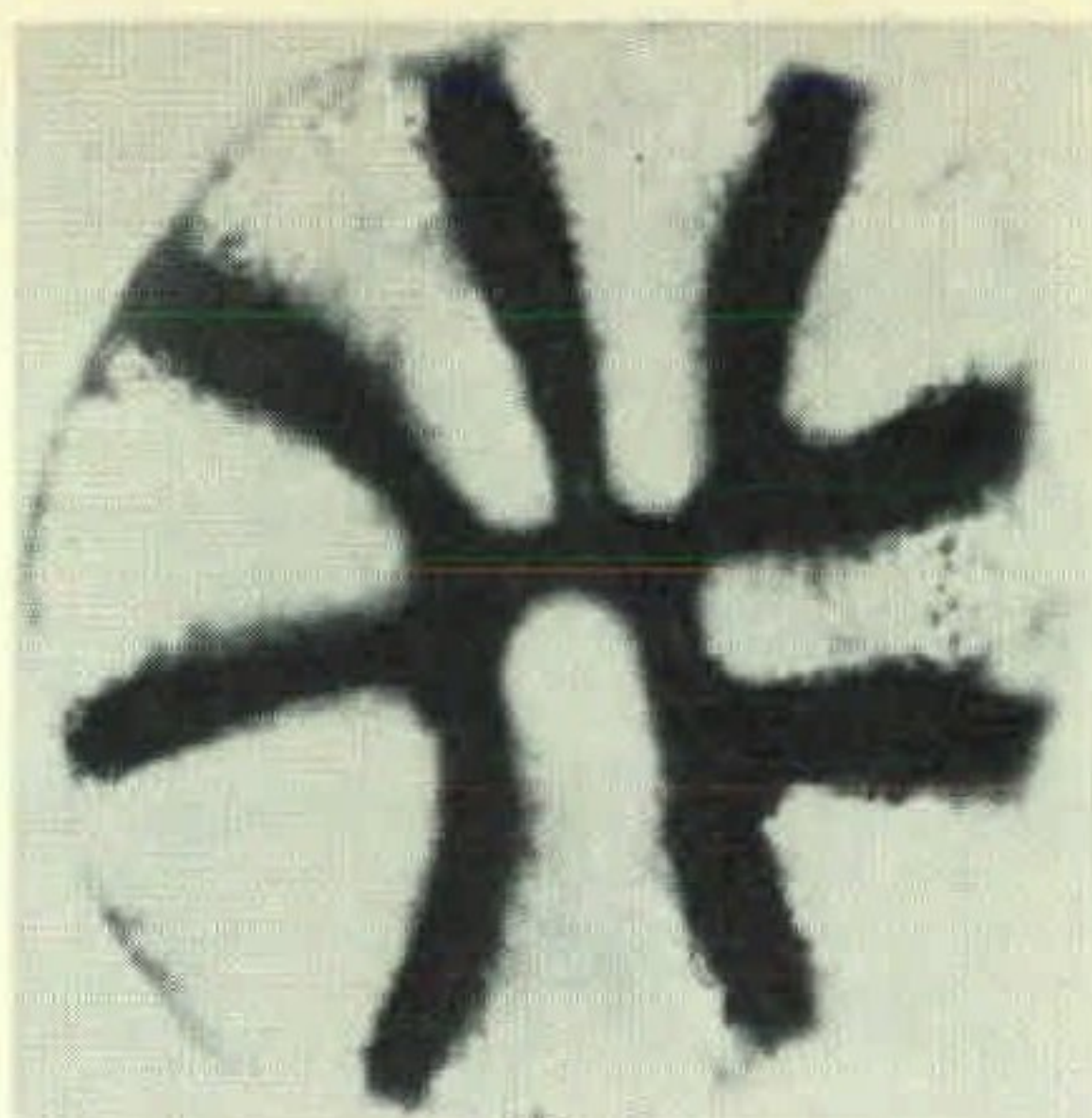
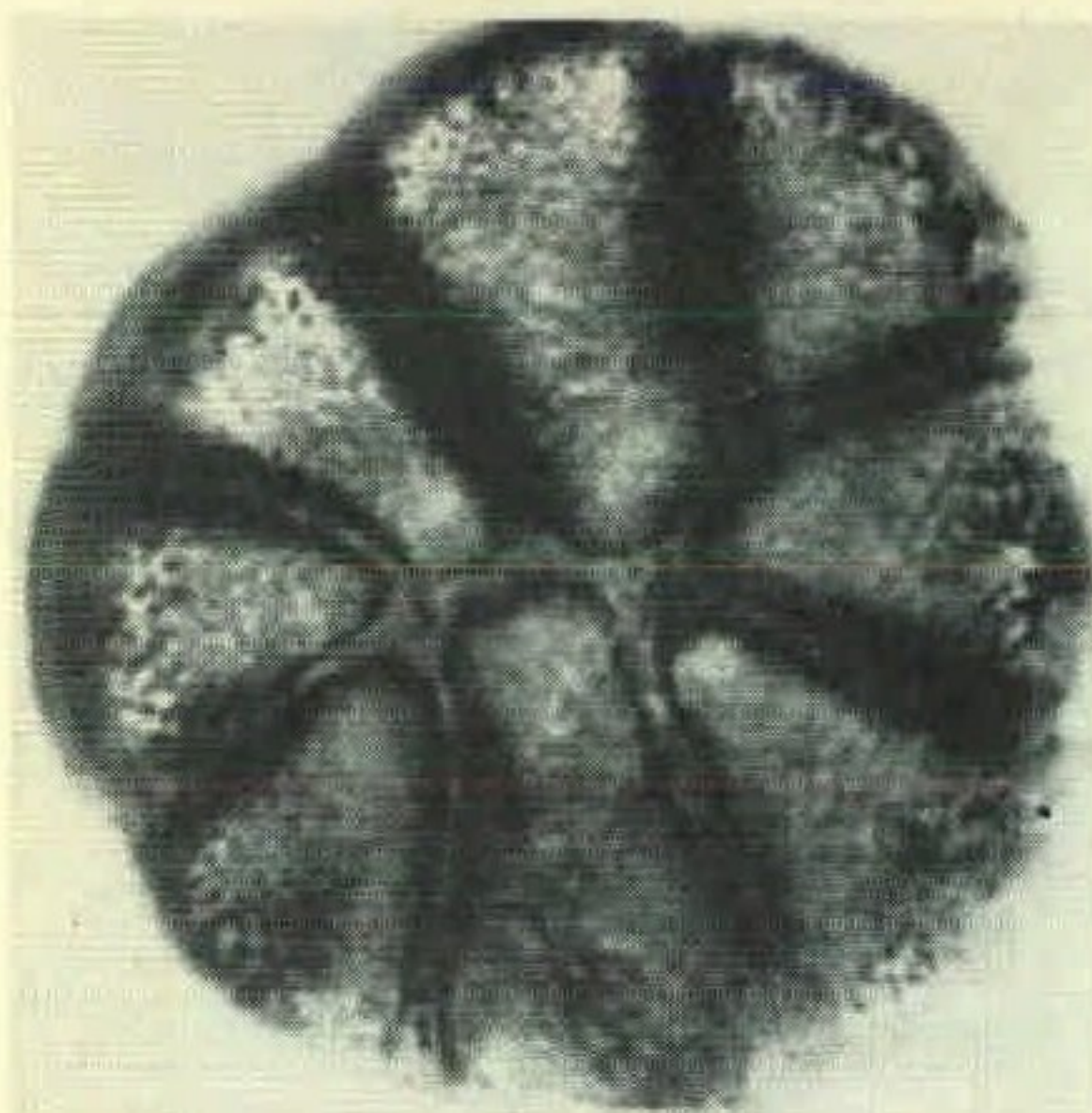
Invece le ghiandole digerenti della foglia della pigliamosche rimangono asciutte finché la preda non viene catturata. Se la trappola vien fatta scattare con una matita o un bastoncino di vetro, le ghiandole rimangono asciutte e la foglia subito si riapre. Quando invece viene intrappolato un insetto le ghiandole si mettono in funzione e all'interno dei lobi richiusi della foglia si forma una piccola raccolta di liquido di secrezione. Evidentemente l'instaurarsi della secrezione dipende da uno stimolo chimico, anziché meccanico. Sembra che anche le ghiandole delle vescicole dell'otricolaria, benché perennemente immerse in acqua, non secernano enzimi finché non vengono stimulate da una preda.

Le drosere si comportano in un modo diverso. Le goccioline di secrezione vischiosa si accumulano su ciascuna capocchia delle ghiandole già dal momento in cui la foglia è matura; la ghiandola poi mantiene questo carico finché non viene toccata da una preda: a questo punto secerne ancora altro liquido vischioso. Le pinguicole e *Drosophyllum lusitanicum* sotto certi aspetti associano le caratteristiche della pigliamosche e delle drosere. In questi generi vi sono due classi di ghiandole sulla superficie della foglia: ghiandole peduncolate che portano goccioline di secrezione alla maturità e sono interessate principalmente alla cattura della preda, e ghiandole senza peduncolo che rimangono asciutte finché non vengono stimulate, nel qual caso riversano una secrezione meno vischiosa contenente enzimi digerenti.

Nei suoi esperimenti sulle drosere e sulle pinguicole Darwin trovò che la secrezione poteva essere stimolata da molte sostanze contenenti azoto, ma non, per esempio, dallo zucchero o dal carbo-

La sequenza dei fenomeni digerenti nelle pinguicole, basata sugli studi dell'autrice, è qui rappresentata schematicamente. In alto si vede una ghiandola digerente in fase di riposo. I puntolini colorati nei vacuoli rettangolari superiori e nelle invaginazioni di alcune pareti cellulari rappresentano gli enzimi digerenti immagazzinati. Al centro, lo stimolo fornito dalla preda catturata provoca uscita di liquido per effetto dell'osmosi. Il liquido a sua volta trascina con sé gli enzimi digerenti immagazzinati, che raggiungono la superficie della foglia attraverso discontinuità presenti nella cuticola, lo strato altrimenti impermeabile che riveste la parete cellulare. In basso, dopo che la digestione è stata completata, la pozza di secrezione sulla superficie della foglia viene riassorbita, e i prodotti della digestione (puntolini neri) vengono trasportati attraverso la parete cellulare e distribuiti alle altre regioni della pianta, mediante il sistema vascolare.





In queste due fotografie, riprese al microscopio ottico, sono messi in evidenza i luoghi dove si accumulano gli enzimi nella ghiandola digerente della pinguicola, secondo diversi piani focali. L'attività dell'enzima ribonucleasi è resa visibile da una reazione citochimica che fornisce un prodotto scuro. A sinistra è messa a fuoco la superficie delle cellule nella capocchia della ghiandola; i granuli scuri del prodotto di reazione dimostrano che i luoghi dove si trova l'enzima sono raggruppati alla superficie delle otto cellule della capocchia della ghiandola. A destra, è messo a fuoco il centro della ghiandola; la maggior parte dei granuli risulta associata alle pareti.

nato di sodio. Gli insetti emettono molti composti azotati: recentemente Richard Robbins, dell'Università di Oxford, dopo esperimenti condotti sulla pigliamosche, ha avanzato l'ipotesi che la principale sostanza stimolatrice possa essere l'acido urico, contenuto in abbondante quantità nelle escrezioni emesse da tutti gli insetti.

Le ghiandole digerenti dei generi delle piante carnivore variano considerevolmente nella loro morfologia. Nel genere *Nepenthes* queste ghiandole hanno un diametro di circa 60 micrometri e sono parzialmente immerse sotto l'epidermide

interna dell'ascidio, dove rimangono protette da un lembo di tessuto. Nelle drosere le capocchie delle ghiandole digerenti sono portate da peduncoli pluricellulari. Nelle pinguicole tutte le ghiandole, sia quelle peduncolate specializzate per la cattura degli insetti, sia quelle sessili che secernono enzimi digerenti, sono più piccole e sono costituite da un numero molto minore di cellule rispetto agli altri generi.

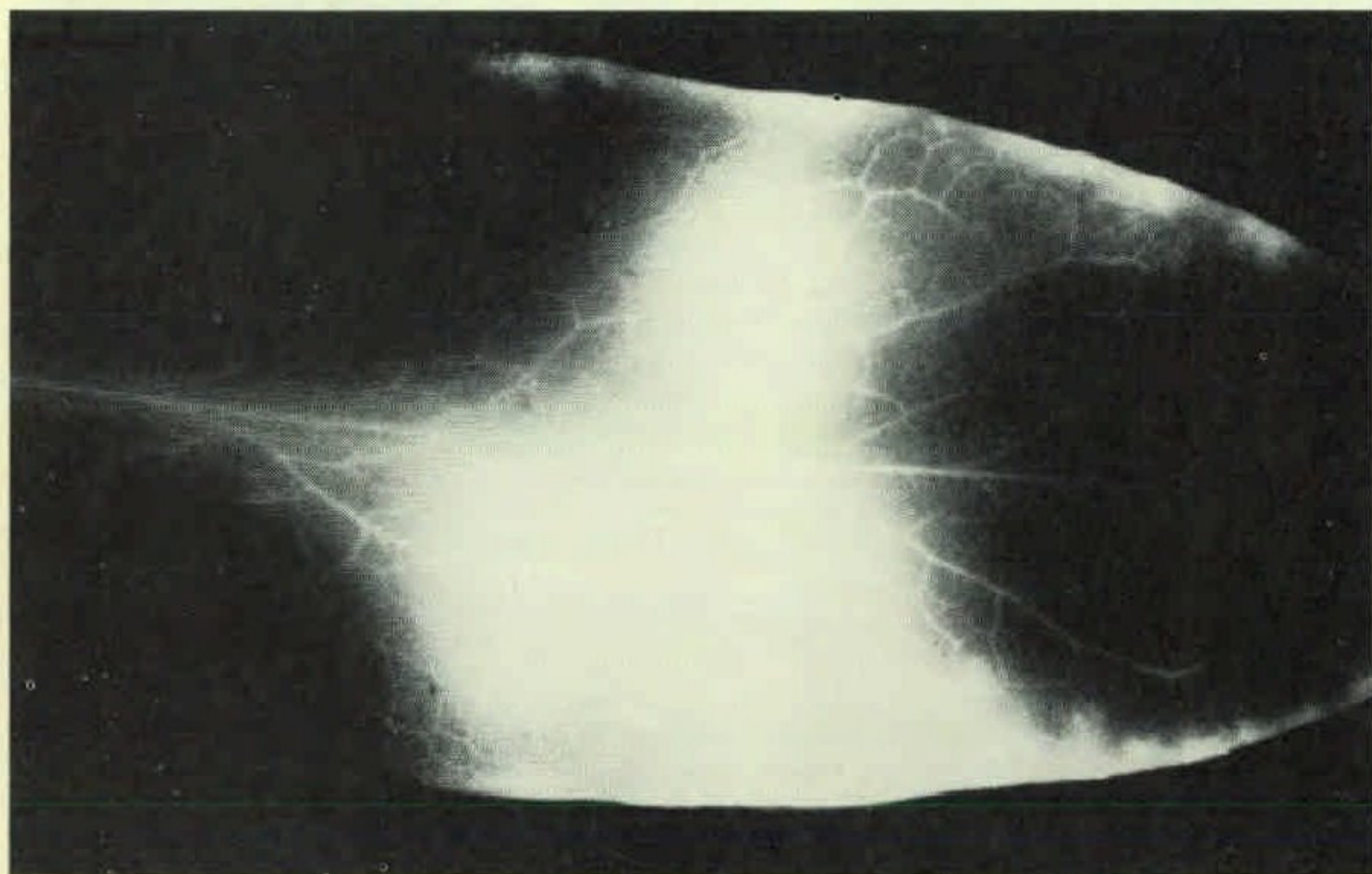
Nonostante tali variazioni strutturali, si può abbozzare una struttura schematica comune a tutte le ghiandole digerenti. Anzi, questa struttura ricorre in molte

altre classi di ghiandole superficiali dei vegetali. In tutti i casi le cellule secernitrici formano un cappuccio o uno strato esterno dello spessore di una o poche cellule, che giace direttamente sopra una cellula unica specializzata oppure sopra un pavimento composto di parecchie di queste cellule poste l'una accanto all'altra. Questo secondo strato è in contatto diretto con i vasi conduttori del tessuto vascolare oppure è separato da questo tessuto da due o tre grandi cellule di riserva.

Le cellule secernitrici esterne della ghiandola sono cellule epidermiche specializzate nella loro funzione di sintesi di enzimi, e mostrano molte strutture simili a quelle delle cellule animali con funzioni analoghe. Il complesso di membrane citoplasmatiche noto come reticolo endoplasmico è ben sviluppato, e talvolta gli elementi sono stratificati, come lo sono nelle cellule del pancreas animale. Il reticolo endoplasmico è talvolta associato a plastidi incolore. I plastidi sono tipi di organelli non presenti nelle cellule animali: tra di essi troviamo, per esempio, i cloroplasti, che svolgono la funzione fotosintetica. Nelle cellule secernitrici questi plastidi forse sono collegati in qualche modo alla sintesi delle proteine, ma per ora vi sono poche prove a favore di questa ipotesi.

Le cellule secernitrici delle piante carnivore sono paragonabili a quelle degli animali anche sotto altri aspetti. I vacuoli delle cellule secernitrici, che si formano come rientranze rigonfie del reticolo endoplasmico, sono aree di deposito di enzimi: perciò sono paragonabili ai lisosomi delle cellule animali. Inoltre in taluni casi i nuclei delle cellule secernitrici della capocchia della ghiandola contengono più DNA della maggior parte delle cellule dell'organismo. Questa è una caratteristica di alcune ghiandole animali, per esempio la ghiandola salivare della drosophila. Infine si può osservare un altro parallelismo nel notevole sviluppo dell'apparato di Golgi nelle cellule ghiandolari delle foglie delle drosere e delle pinguicole che secernono mucillagini. Molti tipi di ghiandole animali mostrano un analogo sviluppo di questo sistema citoplasmatico, collegato all'immagazzinamento di vari prodotti di sintesi che poi vengono emessi all'esterno della cellula.

Le cellule delle ghiandole animali hanno una membrana esterna, ma non hanno una parete cellulare del tipo di quella delle cellule vegetali: molti degli adattamenti delle cellule ghiandolari delle piante carnivore sono assai tipici e coinvolgono la struttura e la funzione della parete cellulare. Le pareti cellulari delle cellule secernitrici sono ricoperte da uno strato di cutina, una sostanza simile alla cera, ma questo strato è perforato da evidenti pori o da discontinuità definite in modo meno netto, che permettono il passaggio delle secrezioni verso la superficie esterna della cellula. Le pareti stesse spesso sono modificate per l'accumulo e



In questa autoradiografia di una foglia di pinguicola è messo in evidenza lo spostamento dei prodotti della digestione dalla superficie fogliare all'interno della pianta. Un piccolo quantitativo di proteine marcate con l'isotopo radioattivo carbonio 14 è stato messo sulla superficie della foglia, su un lato della nervatura centrale. Dopo otto ore i prodotti radioattivi della digestione (amminoacidi e peptidi) si sono distribuiti sulla maggior parte della superficie fogliare (*grandi aree luminose*). Lo spostamento dei prodotti nel sistema vascolare della foglia - principalmente verso il fusto, ma anche verso il margine e la punta della foglia - è indicato da sottili linee luminose.

il passaggio dei prodotti della secrezione. Alcune pareti sono ispessite irregolarmente e formano insenature o ramificazioni a labirinto di dimensioni estese; la membrana cellulare segue queste circonvoluzioni, cosicché l'interfaccia tra la parete cellulare e il citoplasma viene enormemente aumentata nella sua superficie. Nelle pinguicole tale interfaccia può risultare allargata di almeno un ordine di grandezza. Nelle cellule ghiandolari delle pinguicole e delle drosere che secernono mucillagini i prodotti precursori si accumulano nelle vescicole dell'apparato di Golgi e si scaricano verso l'esterno fondendosi con la membrana cellulare; da questo punto poi passano attraverso la parete cellulare e si accumulano sulla sua superficie esterna. La quantità di tale secrezione è notevole: basti pensare che le ghiandole secernono un volume di mucillagine pari a parecchie volte il proprio volume, durante il periodo d'attività.

Le ghiandole digerenti secernono enzimi con altri metodi. In taluni casi gli

enzimi sembrano diffondersi direttamente attraverso il plasmalemma, ossia la membrana esterna del citoplasma. In altri, come nelle ghiandole drosere, il trasporto produce una rottura locale del plasmalemma durante il periodo di secrezione rapida che segue la cattura della preda.

Le cellule dello strato sottostante alle cellule secetrici mostrano alcune caratteristiche tipiche dell'endoderma della radice, ossia dello stato più interno della corteccia radicale. Le pareti laterali delle cellule sono abbondantemente cutinizzate e in esse il plasmalemma è fuso con la parete cellulare. L'acqua non può passare attraverso le pareti laterali e perciò è costretta a passare attraverso il citoplasma.

Le ghiandole dei diversi generi di piante carnivore funzionano in circostanze notevolmente diverse le une dalle altre e perciò i processi di secrezione e di riassorbimento variano in corrispondenza. Le mie osservazioni sulle piante che in-

trappolano le prede come se fossero cariche moschicoidi, e precisamente le pinguicole e le drosere, portano alla constatazione che queste piante carnivore possiedono meccanismi di secrezione e riassorbimento completamente diversi da quelli che probabilmente operano nelle piante fornite di trappole ad ascidio. Tra le pinguicole alcuni enzimi, in particolare le amilasi, vengono secreti dalle ghiandole peduncolate il cui essudato appiccicoso permette la cattura dei piccoli insetti; ma sono le ghiandole prive di peduncolo, disposte sulla superficie, a fornire la maggior quantità di succo digerente. Prima della stimolazione le ghiandole sessili tengono una riserva di proteasi, nucleasi, fosfatasi, esterasi e altri enzimi digerenti, accumulata sia nelle parti cellulari spugnose sia nei vacuoli delle cellule secetrici. A causa di uno stimolo esterno un certo quantitativo di liquido viene riversato all'esterno assieme agli enzimi immagazzinati e si spande sulla superficie della foglia.

FAMIGLIA E GENERE	NUMERO DI SPECIE	AREA DI DISTRIBUZIONE	TRAPPOLA				ENZIMI DIGESTIVI										
			ATTIVA ASPIRAZIONE	PASSIVA SCATTO	A FOSSA ADESIVA	PEROSSIDASI	RIBONUCLEASI	LIPASI	ESTERASI	FOSFATASI ACIDA	AMILASI	MALTASI	INVERTASI	CHITINASI	PROTEASI	UREASI	
NEPENTACEE <i>NEPENTHES</i>	60 SPECIE	BORNEO E VICINANZE			X		?	+	+	+	+	-			?	+	
SARRACENIACEE <i>SARRACENIA</i>	9 SPECIE	AMERICA MERIDIONALE			X				?	-		?	-	+		+	-
<i>HELIAMPHORA</i>	4 SPECIE	NORDEST DELL'AMERICA MERIDIONALE			X												
<i>DARLINGTONIA</i>	1 SPECIE	CALIFORNIA, OREGON			X				-			?	-	?		+	-
<i>CEPHALOTUS</i>	1 SPECIE	AUSTRALIA SUODOCCIDENTALE			X							-				+	
DROSERACEE <i>DROSERA</i>	90 SPECIE	COSMOPOLITE				X	+		-	+	+	-				+	
<i>DROSOPHYLLUM</i>	1 SPECIE	MEDITERRANEO OCCIDENTALE				X	+			+	+	-				+	
<i>DIONAEA</i>	1 SPECIE	CAROLINA SETTENTRIONALE E MERIDIONALE		X						+	+					+	
<i>ALDROVANDA</i>	1 SPECIE	EUROPA, AFRICA, ASIA		X						+	+					+	
LENTIBULARIACEE <i>PINGUICULA</i>	30 SPECIE	EMISFERO SETTENTRIONALE				X	-	+		+	+	+			-	+	
<i>GENLISEA</i>	15 SPECIE	AMERICA MERIDIONALE	X							+	+					+	
<i>UTRICULARIA</i> , <i>BIOVULARIA</i> , <i>POLYPOMPHOLYX</i>	150 SPECIE	COSMOPOLITE	X							+	+					+	
BIBLIDACEE <i>BYBLIS</i>	1 SPECIE	AUSTRALIA				X											

In questa tabella con una X è indicata l'azione di cattura di prede da parte di 13 generi di piante carnivore, appartenenti a 5 famiglie. A destra è indicata la presenza (+) o l'assenza (-) di 11 enzimi nel liquido digerente di ciascun genere. Un punto interrogativo indica che

l'enzima può essere presente; uno spazio vuoto significa che non ci sono dati relativi all'eventuale presenza. Il genere *Utricularia* (erba vescica o otricolare) è talvolta suddiviso in tre generi in base alla forma dei fiori, ma il meccanismo di cattura è lo stesso in tutti e tre.

È possibile seguire l'attività degli enzimi che si accumulano nella pozza di liquido di secrezione raccolta sulla superficie fogliare. Il minuscolo laghetto si estende, si approfondisce e inghiotte la preda; poi, dopo che la digestione si è completata, il liquido viene riassorbito. In generale le dimensioni della pozza sono proporzionali alle dimensioni della preda. Un piccolo insetto imprigionato provoca la fuoriuscita di un quantitativo modesto di liquido digerente: nelle pinguicole in questo caso il liquido raggiunge la sua massima estensione in un periodo di circa un'ora. Un insetto grosso invece può stimolare l'emissione di una tale quantità di secreto, che il liquido in eccesso sgocciola fuori dai bordi della foglia. In tali circostanze la secrezione può continuare per parecchie ore e il volume del succo a volte supera l'intero

volume liquido che la foglia conteneva originariamente: ciò dimostra che il processo viene favorito dal passaggio d'acqua da altre zone della pianta attraverso il sistema vascolare. Le foglie eccessivamente stimolate non completano il ciclo di digestione: il riassorbimento non avviene e la foglia comincia a marcire, divenendo la vera vittima di questa che possiamo definire un'indigestione della pianta.

Se il ciclo di digestione è normale, il periodo di riassorbimento è solo di poco più lungo del periodo di emissione iniziale di liquido. Knox e io abbiamo trovato nei nostri esperimenti eseguiti con elementi marcati che i prodotti finali della digestione delle proteine algali passavano dalla pozza di secrezione all'interno delle foglie di pinguicola attraverso le stesse ghiandole che avevano prodotto il

liquido digerente. Le pareti spugnose della ghiandola dove gli enzimi digerenti erano stati immagazzinati sono divenute quindi i canali per il passaggio dall'esterno all'interno. I prodotti della digestione alla fine sono passati attraverso le cellule endodermiche nel sistema vascolare della foglia dove mediante autoradiografia sono stati rintracciati nei vasi xilematici.

In altri esperimenti abbiamo aggiunto una sostanza rivelatrice, nitrato di lantanio colloidale, alle pozze di secrezione sulle foglie di pinguicola proprio nel momento in cui cominciava il riassorbimento. Questa sostanza è facilmente riconoscibile in quanto risulta opaca nelle immagini riprese al microscopio elettronico. Come negli esperimenti compiuti con sostanze marcate con elementi radioattivi abbiamo potuto rintracciare i granuli di nitrato di lantanio mentre penetravano nelle cellule ghiandolari attraverso discontinuità nello strato di cutina delle pareti cellulari e oltre, mentre erano in fase di spostamento all'interno delle cellule endodermiche.

Il protoplasma delle cellule ghiandolari di pinguicola mostra notevoli cambiamenti durante il processo di digestione. Nella prima fase del ciclo, cioè nella fase di secrezione, i vacuoli si contraggono e alla fine non appaiono più facilmente distinguibili. Nel medesimo tempo il plasmalemma, che è normalmente in continuo contatto con la superficie interna sinuosa della parete cellulare, perde questo contatto. Quando le ghiandole entrano nella fase di riassorbimento del ciclo, il citoplasma si condensa, il nucleo della cellula si agglutina a blocchi e le invaginazioni labirintiche delle pareti cellulari si rendono indistinte probabilmente a causa di una parziale dissoluzione della struttura della parete.

In uno studio dettagliato al microscopio elettronico, compiuto sulle ghiandole di pigliamosche durante il ciclo della digestione da D. Schwab, E. Simmons e James Scala dell'Owens-Illinois Corporate Technology Technical Center di Toledo, Ohio, sono stati evidenziati cambiamenti analoghi nell'ultrastruttura delle pareti cellulari. Nella fase di secrezione del ciclo digerente le invaginazioni della parete cellulare sono risultate più smussate e il plasmalemma ha assunto un profilo più liscio. Nella pinguicola, dove ciascuna ghiandola funziona solo una volta, i cambiamenti sono irreversibili. Invece nella pigliamosche le pareti delle cellule secernitrici possono essere ricostruite e le cellule riassumono lo stato precedente prima che la foglia si riapra per catturare una nuova preda.

Le pinguicole, e probabilmente altri generi di piante carnivore col medesimo schema di funzionamento delle ghiandole digerenti, hanno perciò sviluppato un ciclo di digestione ben definito. Le fasi di secrezione e di riassorbimento, associate rispettivamente con spostamenti massicci di liquido prima verso l'esterno poi verso l'interno attraverso ciascu-



Lo «stomaco temporaneo» della pinguicola, secondo l'espressione coniata da Darwin, si vede in questa foto mentre si srotola dopo la digestione di tre drosofile. Nelle ghiandole digerenti di pinguicola non esistono enzimi che possano digerire l'esoscheletro chitinoso degli insetti, perciò i corpi delle prede appaiono come guscelli vuoti dopo che i tessuti interni sono stati dissolti.

na ghiandola, sono accompagnate da variazioni di larga portata nelle cellule ghiandolari. Nelle piante fornite di ascidio questo ciclo non appare. In questo gruppo il primo periodo di secrezione è seguito da un intervallo prolungato, in cui l'ascidio mantiene nel suo interno un quantitativo di liquido più o meno costante. Gli insetti intrappolati si accumulano in questo liquido, e i prodotti della digestione vengono assorbiti continuamente, attraverso i tessuti dell'ascidio, nella parte principale del corpo della pianta. In un certo numero di esperimenti ingegnosi Ulrich Lüttge, della Scuola di tecnologia di Darmstadt nella Germania Occidentale, ha dimostrato che le stesse ghiandole interessate alla secrezione degli enzimi contenuti nel liquido dell'ascidio partecipano anche all'assorbimento dei prodotti della digestione. Il processo è sostanzialmente analogo a quello delle pinguicole, solo che il riassorbimento viene ottenuto non mediante l'assunzione totale del liquido, ma con il passaggio selettivo verso l'interno di molecole e ioni specifici.

Lüttge ha trovato che la velocità di assorbimento differisce a seconda del tipo di sostanza. Per esempio, l'amminoacido alanina si sposta nella ghiandola più rapidamente degli ioni fosfato, mentre gli ioni fosfato risultano trasportati a velocità maggiore rispetto agli ioni solfato. Per spiegare queste differenze bisogna accettare l'ipotesi che all'assorbimento siano preposte «pompe» dotate di diverse specificità. Le pompe sarebbero azionate dai processi metabolici della pianta e questa ipotesi è sostenuta dal fatto che il trasporto viene parzialmente paralizzato quando sono presenti inibitori metabolici. La localizzazione precisa di queste pompe è ignota, ma è significativo che le grandi ghiandole digerenti dell'ascidio di nepente possiedano l'equivalente d'uno strato endodermico. Qui, a causa dell'ispessimento delle pareti laterali delle cellule, i liquidi debbono spostarsi attraverso il protoplasma. I sistemi di trasporto azionati metabolicamente possono essere incorporati nelle membrane delle cellule endodermiche, oppure nella membrana delle stesse cellule secernenti.

Nelle pinguicole è quasi impossibile spiegare gli eventi del ciclo digerente in termini di pompaggio selettivo. Il sistema coinvolge un flusso d'una certa massa di liquido in entrambe le direzioni. Secondo la mia opinione l'emissione iniziale di liquido digerente in seguito alla cattura di una preda è prodotta da un meccanismo osmotico. Se si suppone che lo stimolo della cattura induca una rapida decomposizione dei polisaccaridi delle pareti cellulari, grazie a questo fenomeno gli zuccheri solubili prodotti promuovrebbero un rapido trasporto di liquido nelle cellule ghiandolari per mezzo dell'osmosi. Nel periodo iniziale questo flusso avverrebbe attraverso le membrane intatte delle cellule endodermiche: l'acqua verrebbe estratta dapprima dalle cellule di riserva adiacenti e poi, attraverso gli elementi vascolari contigui, dal resto

della pianta. Il capovolgimento del flusso invece si può immaginare avvenga alla fine della fase di secrezione poiché le cellule endodermiche, ora irreversibilmente alterate, perdono il controllo di tale passaggio. Il riassorbimento da parte della superficie fogliare non sarebbe altro quindi che un capovolgimento di flusso attraverso la ghiandola e verso il sistema vascolare in risposta a gradienti di diffusione che si instaurano in altre zone della pianta.

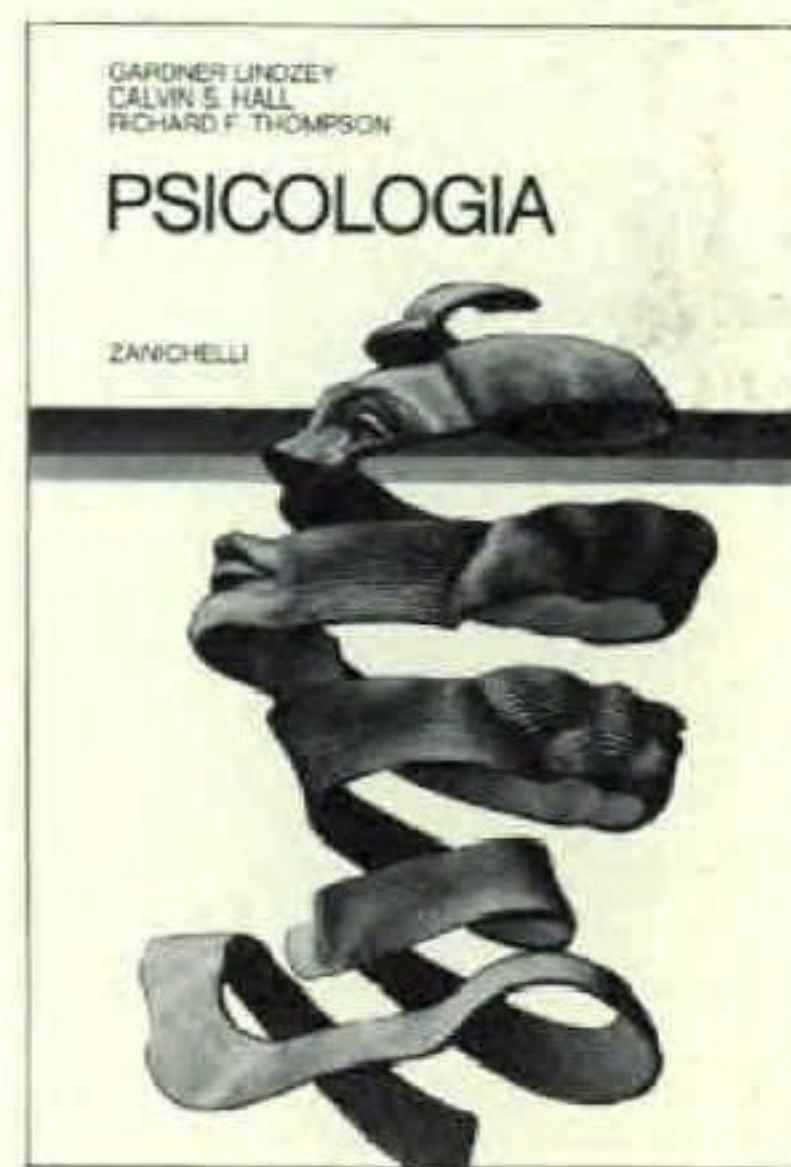
Il meccanismo di assorbimento proposto da Lüttge per l'ascidio di nepente è chiaramente simile a quello che si assume di solito per l'assorbimento di sali minerali del terreno da parte delle radici delle piante. È come se in ogni ascidio la pianta creasse le proprie soluzioni arricchite e assorbisse proprio i sali minerali che le occorrono. L'analogia sembra ancora più adeguata quando si consideri che, dopo che l'ascidio è stato aperto per un certo tempo, il liquido contenuto si infetta con una flora commensale, costituita principalmente da batteri, che rapidamente si assumono la maggior parte del compito di digerire la preda.

A questo stadio il liquido dell'ascidio è divenuto nettamente alcalino e chiaramente maleodorante. Gli enzimi della pianta ora hanno una funzione secondaria nel processo digestivo: le ghiandole digerenti funzionano principalmente come organi d'assorbimento, assumendo e concentrando selettivamente i prodotti utili. Per portare ancor più avanti l'analogia, possiamo dire che forse le piante fornite d'ascidio che hanno sviluppato radici nel terreno possono avvantaggiarsi, all'inizio del loro sviluppo stagionale, di un arricchimento temporaneo locale del terreno a opera dei sali nutritivi liberati dalla decomposizione degli ascidi morti della precedente stagione e del loro contenuto parzialmente digerito. In questo caso i prodotti utilizzabili della predazione verrebbero assunti con un metodo comune a tutto il regno vegetale: attraverso le radici anziché le foglie.

Sembra chiaro che le sostanze nutritive supplementari utilizzabili dalle piante carnivore offrano a esse vantaggi speciali, particolarmente in ambienti dove certi tipi di sali minerali sono scarsi. Si è sempre immaginato che il principale beneficio ricavato da una pianta per la cattura e la digestione d'una preda animale fosse costituito da un rifornimento supplementare di azoto. Tuttavia secondo le ricerche più recenti anche il fosforo supplementare ha importanza pari, anzi in talune circostanze è persino più importante. La presenza nelle secrezioni della ghiandola digerente di enzimi tipo nucleasi e fosfatasi può essere messa in relazione a tale fabbisogno. Negli habitat in cui la crescita delle piante è limitata da scarsità dei principali elementi nutritivi, come il fosforo, o uno o più tra gli altri elementi richiesti solo in quantitativi minimi, i vantaggi ottenibili per assorbimento di sostanze provenienti da prede animali sarebbero notevoli.

Questi sono i vantaggi dell'adattamento carnivoro nel regno vegetale. Vi sono d'altro canto costi che controbilancino tali vantaggi? Le piante vivono per lo più in condizioni di competizione: l'investimento energetico delle piante carnivore nella sintesi degli enzimi digerenti e di altri prodotti della secrezione, per non parlare dell'investimento nei complicati adattamenti anatomici, risulta redditizio? La conclusione interessante di questo tipo di ragionamento è che in questo caso il bilancio energetico non risulta un fattore decisivo nei riguardi della sopravvivenza. In quasi tutti i casi le piante carnivore si trovano in località dove l'abbondanza di luce solare, le fonti più adeguate di carbonio e l'accesso illimitato all'acqua durante il periodo di crescita non pongono limiti alla fotosintesi, cioè alla risorsa energetica principale per la pianta. Perciò il costo energetico di captare un atomo di azoto o di fosforo, o di qualsiasi altro possa essere il principale elemento limitante la crescita, non è significativo. Se l'assunzione di questi sali minerali nutritivi permette alla pianta di sopravvivere in luoghi dove un competitore non carnivoro non si può introdurre, è chiaro che qualunque sia il costo energetico l'investimento risulta giustificato.

ZANICHELLI



Una visione completa ed equilibrata delle diverse concezioni teoriche, secondo un eclettismo didatticamente molto utile.

Gli psicologi presentati in azione: le osservazioni, i modi con cui sono state ottenute, le interpretazioni a cui han dato luogo. Un «text-book» che ha il fascino di un romanzo.

pp. 508, 347 illustrazioni, L. 11.800.

Estratti del volume:

Psicobiologia (capp. 2/3/4) L. 2.400

Apprendimento e memoria

(capp. 6/7/8/15) L. 2.400

La personalità (capp. 16/17/18/19) L. 2.400