

La doppiezza dei fiori

STEFANIA BIONDI, PAOLO PUPILLO
Alma Mater Studiorum Università di Bologna



Fig. 1 – Jacopo Ligozzi (Verona 1547 – Firenze 1627): *Paeonia officinalis* (ca. 1580), tempera su carta. Firenze, Gabinetto Disegni e Stampe degli Uffizi. Un'antica cultivar ornamentale di peonia doppia, certo di origine orientale.

I fiori “doppi” o multipetali sono da sempre elementi fondamentali nel giardinaggio e nelle arti figurative di tutti i paesi. Qui si mostra come essi siano creazioni dell’Uomo floricoltore e se ne spiega l’origine. Si tratta di mutazioni devianti rispetto al meccanismo genetico che sta alla base della formazione del fiore, il cosiddetto “modello ABC(DE)” che spiega lo sviluppo degli organi florali. Infatti, i fiori spontanei sono sempre “semplici”.

Una splendida tradizione pittorica, che si continua dal Rinascimento fin quasi ai giorni nostri, si rivolge ai fiori, fra le più belle creazioni della Natura (e dell’Uomo, come vedremo). Innumerevoli artisti si dedicarono alla pittura di fiori, Rembrandt e i fiamminghi *in primis*. E anche molti italiani, da Caravaggio ai meno celebri Carlo ed Ercole Procaccini, Carlo Ligozzi dallo stupefacente naturalismo (Fig. 1), Giovanna Garzoni, Bartolomeo Bimbi (Fig. 2) e tanti altri pittori “fiorai” fra il Seicento e primo Ottocento. Non i fiori come parte del paesaggio, o in funzione simbolica o allusiva secondo tradizioni già dell’antichità e poi della pittura cortese e amorosa, o devozionale: proprio i fiori come soggetto a sé stante o in



Fig. 2 – Bartolomeo Bimbi (Settignano 1648 – Firenze 1728), *Girasole gigante* (1721), olio su tela. Poggio a Caiano, Museo della Natura Morta.

composizioni di “natura morta” (che meglio sarebbe chiamare “natura ferma”, come l’inglese *still life*).

Ma dobbiamo anche notare che l’arte della raffigurazione dei fiori, considerata minore, si è alquanto affievolita a partire dal secondo Ottocento. Sebbene restassero in campo artisti dalla mano perfetta (Fig. 3) e gli stessi Impressionisti non disdegnassero i vasi infiorati (Fig. 4), tuttavia quella plurisecolare tradizione europea si andava esaurendo nelle ninfee di Monet, per sopravvivere fino ad og-



Fig. 3 – Ferdinand Georg Waldmüller (Vienna 1793 – Hinterbrühl 1865), *Mazzo di fiori in un vaso di porcellana* (1839), olio su tavola. Vaduz, Liechtenstein Museum. Meravigliose rose doppie fra preziose suppellettili e gioielli.



Fig. 4 – Vincent van Gogh (Groot Zundert 1853 – Auvers sur Choise 1890): *Vaso con astri, salvia e altri fiori* (1886), olio su tela. L'Aia, Gemeentemuseum Den Haag.

gi ormai solo in qualche figurista per salotti piccolo borghesi.

Tutti i fiori compaiono nell'arte, ma soprattutto quelli coltivati per ornamento e più sorprendenti per contrasti di colore e vivide screziature: gigli, tulipani, dalie. O per essere fiori "doppi", cioè multipetali (o, con termine ormai virale, *petalosi*). Infatti, sebbene questo particolare filone sia stato poco indagato, il



Fig. 5 – Piatto cinese di porcellana blu-bianco con peonie, epoca Ming (inizi XV sec.). Istanbul, Museo delle ceramiche, Reggia di Topkapi.

rapporto fra i fiori doppi e le arti è stato strettissimo per secoli: non solo nell'arte occidentale, ma anche nella raffinata pittura naturalistica dell'Oriente, Cina e Giappone soprattutto, nonché nei paesi islamici, dove il divieto di ritrarre persone portò a una autentica fioritura di immagini vegetali negli ornamenti della pittura parietale, nella tessitura e nella ceramica (Fig. 5). Dalla *Rosa damascena* che si dice fosse già anticamente coltivata in varietà doppie, a quasi tutti i fiori ornamentali: garofani, crisantemi, cisti, violaccicche, peonie e peonie (Fig. 1), oleandri, melograni, e poi gardenie, camelie, papaveri, gerani, dalie e perfino girasoli (Fig. 2) fino ai sontuosi ciliegi ibridi giapponesi con la solare var. *Amanogawa* ormai diffusa in tutte le città europee. Una marea di fiori doppi che inonda i giardini e le arti figurative. Forse meno frequenti le monocotiledoni doppie, se a nostra parziale smentita non trovassimo barocchissimi tulipani (Fig. 6) e pure giacinti doppi.

Ma esistono fiori doppi *spontanei*? No, i fiori doppi sono una creazione della mente e della mano dell'Uomo floricoltore: paziente osservatore, coltivatore, ibridatore, selettore. Parrebbero far eccezione i capolini di tante gialle composite (*Taraxacum*, *Leontodon*, *Hieracium*, ecc.) e delle affini ambrette (*Knautia*) e vedovine (*Globularia*), ma è solo apparenza: questi sono fiori "composti", cioè formati da tanti fiorellini (*flosculi*) che si affollano sullo



Fig. 6 – Gaspare Lopez (Napoli ? – Firenze 1740), *Tulipano stradoppio* (1730), particolare, olio su tela. Poggio a Caiano, Museo della Natura Morta.

stesso ricettacolo. Tutti gli altri fiori spontanei sono fiori “semplici”, con simmetria attinomorfa o zigomorfa, e trimera, tetramera o pentamera (Fig. 7). Appena più complesse le ninfee e le magnolie (Fig. 8) testimoni di arcaiche tipologie fiorali a organizzazione spiralata, oltre a qualche raro mutante di altre specie.

Già, le mutazioni. Il problema delle trasformazioni morfologiche delle piante se lo pose, primo per fama se non per priorità, il sommo Goethe nella sua *Die Metamorphose der Pflanzen* (1790), che sollevò scalpore e una effimera moda. Goethe conclude che i petali e tutti i pezzi fiorali sono foglie modificate; e aggiunge: “per quanto in molte piante il passaggio dalla corolla agli stami sia brusco, vediamo però... organi intermedi che per forma e funzione si avvicinano ora all’una e ora all’altra di queste parti (i nettari, *N.d.A.*), e ... si possono riunire in un solo concetto: sono gli organi di un

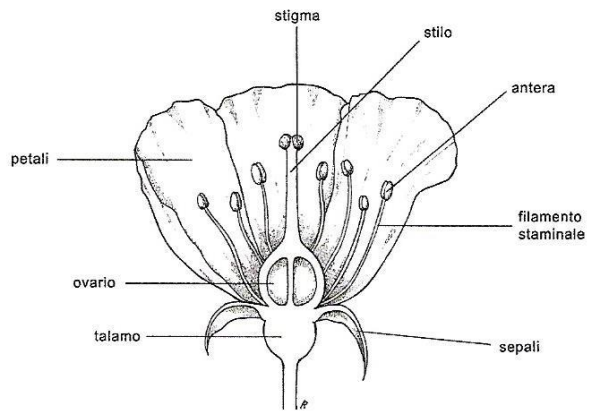


Fig. 7 – Schema di fiore semplice attinomorfo, a simmetria tetramera con i quattro verticilli fiorali visti in sezione: dall’esterno calice (sepal), corolla (petali), androceo (stami con filamento e antere), gineceo (carpelli con ovario e ovuli, pistillo, stigma). Disegno di Adele Pelizzoni.

lento passaggio dai petali agli stami” (*Metamorphose* VII 51; suo il corsivo), come è ben evidente nelle varietà colturali degli anemoni (Fig. 9). Le mutazioni genetiche, oggi sappiamo, riguardano primariamente il DNA e possono dar luogo a fenotipi inconsueti per forme e funzioni e anche ai fiori doppi. Ma per parlarne occorre saperne un po’ di più. Cos’è davvero un fiore? E qual’è la sua architettura? Un fiore “tipico” di dicotiledone, ad esempio una rosa selvatica, deriva dalla trasformazione in senso riproduttivo di un apice (meristema) vegetativo e presenta quattro verticilli: 1) sepal (calice), 2) petali (corolla), 3) stami (androceo) e 4) carpelli (gineceo) (Fig. 7). Nelle monocotiledoni, come i gigli, ci può essere scarsa distinzione fra sepal e petali (= tepali), ma l’organizzazione è pressappoco la stessa. La conversione dell’apice vegetativo in gemma riproduttiva (bocciolo) richiede l’azione localizzata di una serie di geni detti di “identità florale”. Essi codificano per proteine che, agendo da fattori di trascrizione del DNA¹, regolano l’espressione di altri geni che influenzano direttamente la morfogenesi, portando alla formazione dei diversi organi o “pezzi” (parti) del fiore. Coen e Meyerowitz (1991) sulla ba-

¹ I fattori di trascrizione sono proteine (e quindi prodotti genici), che regolano l’attività di altri geni attivandoli o reprimendoli.



Fig. 8 – Foto di fiore di *Magnolia stellata*.

se di sperimentazioni condotte da loro stessi e da altri ricercatori soprattutto in *Antirrhinum majus* (bocca di leone) e *Arabidopsis thaliana*², ma anche in petunia e altre specie, proposero una semplice teoria, chiamata *modello ABC*, basata su tre classi di geni “omeotici”³ (A, B e C), che codificano per una stessa superfamiglia di proteine chiamate “*MADS-box*”. Secondo questo modello, i geni di classe A determinano l’identità di sepalì e petalì nei verticilli 1° e 2°. I geni di classe B sono responsabili dell’identità dei petalì nel 2° verticillo e degli stamì nel 3° verticillo. Infine, il gene della classe C è necessario per l’identità di stamì e carpelli (4° verticillo). Ciascun fattore di trascrizione ha, quindi, proprie e specifiche funzioni in un proprio “territorio”. Gli effetti dei

² *Arabidopsis thaliana* è la “pianta modello” per eccellenza nella ricerca sul controllo genico dello sviluppo. È una piccola crucifera autogama con un ciclo vitale molto breve che produce fino a diecimila semi per pianta; il suo piccolo genoma, di circa 26000 geni, è stato il primo sequenziato, e la pianta si presta bene alla trasformazione genetica, condizione essenziale per comprendere la funzione di un gene. Sono inoltre disponibili decine di migliaia di mutanti di *Arabidopsis* alterati nello sviluppo ed è questo il principale fattore che ha permesso di fare passi da gigante in questo campo.

³ Un gene omeotico (detto anche omeogene) è un gene di controllo che regola altri geni responsabili del piano strutturale di un organismo. L’esempio più noto di mutazione omeotica è quella del gene *antennapedia* nel moscerino della frutta (*Drosophila melanogaster*), che ha le zampe al posto delle antenne.



Fig. 9 – Scuola di Nicolas Robert (1614-1685): “*Fasciculus Anemonum – Bouquet d’Anemones doubles*”. Varietà diverse di *Anemone coronaria*. Dal *Florilegium* di Eugenio di Savoia, tempera su pergamena (ca. 1670). Vienna, Österreichische Nationalbibliothek.

geni delle tre classi si sovrappongono parzialmente, per cui ogni verticillo è caratterizzato da una specifica combinazione. Dove agisce solo il fattore A si formano sepalì, dove agiscono insieme A e B si formano petalì, dove agiscono B e C si formano stamì, dove agisce solo C si formano carpelli. Infine, dove opera il fattore prodotto dai geni di classe A non si ha l’azione del fattore C, e viceversa (Fig. 10); se però viene a mancare l’effetto di A, gli subentra il fattore C, e viceversa. In questo modo, i vari fattori di trascrizione condizionano il DNA in modo tale da consentire la formazione di tutti gli organi fiorali in base alle coppie dei loro prodotti: AA sepalì, AB petalì, BC stamì,

CC carpelli. Semplice gioco combinatorio, no? Ancora più interessante è il fatto che questo modello sembrerebbe valere per *tutti* i fiori finora esaminati.

Se uno di questi geni subisce una mutazione si ha un fiore diverso e anomalo, e se le mutazioni sono molte e “penetranti” il fiore può cambiare, fino al punto che al suo posto ricompare, per regressione, una struttura simile a un apice foglioso. In particolare, se ricordiamo che in assenza del fattore A – vale a dire, se il gene di classe A è inattivato – subentra al suo posto il fattore C (quindi il fiore sarà di costituzione CC, BC, BC, CC), avremo strani fiori privi di calice e corolla e formati solo dagli organi sessuali più o meno perfetti. Se invece il fiore per carenza del fattore C risulta essere di costituzione AA, AB, AB, AA, esso avrà il calice e la corolla raddoppiati, ma di organi sessuali più niente. E così via. Il nome dato ad ognuno di queste mutazioni, basato sul fenotipo mutante, dà anche il nome al gene corrispondente. Ad esempio, in *Arabidopsis* i mutanti di A si chiamano *apetala* (che allude all’assenza di petali) e il mutante di C si chiama, opportunamente, *agamous* (Tabella 1). In *Antirrhinum* i mutanti di classe B sono chiamati *globosa* e *deficiens* (quest’ultimo fu il primo gene omeotico in assoluto ad essere clonato in una pianta), mentre *plena* è il mutante di classe C.

Il modello ABC fu successivamente ampliato e completato con l’aggiunta delle classi di geni D ed E, che codificano anch’essi per fattori trascrizionali. In *Arabidopsis* il gene di clas-

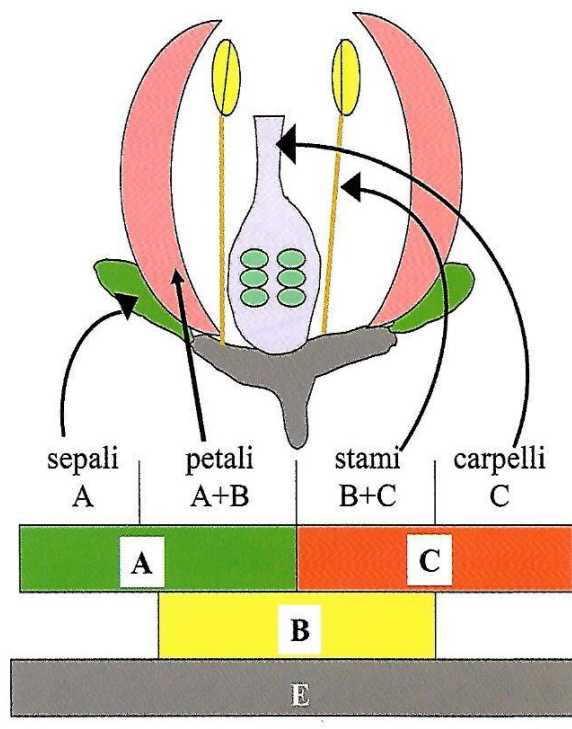
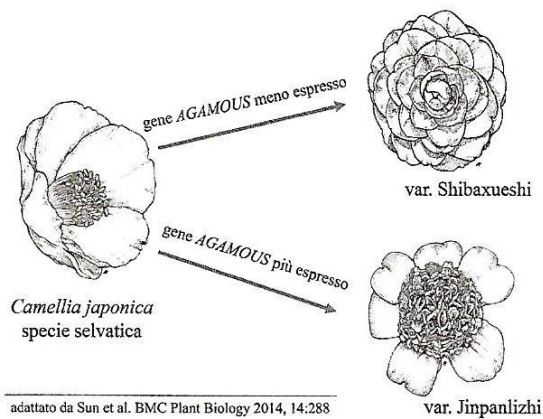


Fig. 10 – Schema del modello ABCE.

se D *SEEDSTICK* (*STK*) determina l’identità dell’ovulo mentre i geni della famiglia *SEPAL-LATA* (*SEP1, 2, 3* e *4*) sono coinvolti in modo ridondante nel definire tutti i pezzi fiorali come condizione per l’azione degli altri fattori di trascrizione e rappresentano la classe E. Nel triplo mutante denominato *sep1sep2sep3* in cui tre dei quattro geni *SEP* sono inattivati tutti i pezzi fiorali si trasformano in sepalii, mentre nel mutante quadruplo *sep1sep2sep3sep4* regrediscono a foglie *tout court*. L’ipotesi di Go-

Tab. 1.

| nome del mutante | fenotipo/descrizione | nome del gene e abbreviazione | classe |
|------------------|--|-------------------------------|--------|
| apetala1 | sepalii convertiti in foglie; numero ridotto di petali e conversione in stami | APETALA1 (AP1) | A |
| apetala2 | assenza di petali (o conversione in stami) e conversione dei sepalii in carpelli | APETALA2 (AP2) | A |
| pistillata | organi del 2° e 3° verticillo convertiti in carpelli | PISTILLATA (PI) | B |
| apetala3 | petali convertiti in sepalii e stami in carpelli | APETALA3 (AP3) | B |
| agamous | stami convertiti in petali e nel 4° verticillo un fiore completo al posto del pistillo | AGAMOUS (AG) | C |



adattato da Sun et al. BMC Plant Biology 2014, 14:288

Fig. 11. Fiore semplice di *Camellia japonica* e fiori delle due cultivar multipetale *Shibaxueshi* (sopra) e *Jinpanlizhi* (sotto). Disegno di Adele Pelizzoni, da Sun et al. (2014).

ette che gli organi fiorali siano foglie modificate è dunque pienamente confermata dalla moderna scienza (Goto et al. 2001) !

E i fiori doppi? Come nelle anemoni che, a seconda delle varietà, convertono gli stami in petali aggiuntivi (Fig. 9), i fiori doppi sono quelli che sostituiscono le parti sessuali del fiore (gineceo e androceo) con altri sepali e petali. Saranno dunque di costituzione AA AB AB AA, in seguito alla perdita di funzione dei geni di classe C? Ebbene sì, in prima approssimazione. Dalle rose alle peonie alle gardenie, gli organi sessuali scompaiono dai fiori doppi per far posto a tanti, o tantissimi, petali. Possono però aggiungersi altri effetti, uno dei quali riguarda i verticilli: se un fiore in seguito a mutazione non è più un organo definito (determinato) con quattro verticilli e invece continua a proliferare all'apice (crescita indeterminata), esso potrà produrre centinaia di petali.

Tra i meccanismi molecolari che generano diversità nei fiori (naturale o artificiale) vi è anche il fenomeno detto di "splicing" dell'RNA messaggero (mRNA): la molecola di RNA viene rimaneggiata in modo tale che alcune sequenze (gli introni) sono rimosse e le altre (gli esoni) si uniscono formando un mRNA maturo per la successiva tappa, cioè la traduzione in proteina. Lo *splicing* alternativo è un fenomeno grazie al quale, oltre agli introni, anche

alcuni esoni vengono tagliati via dando luogo a vari tipi di mRNA provenienti dallo stesso gene, che di conseguenza codificheranno per vari tipi (isoforme) della stessa proteina. Lo *splicing* alternativo del gene (ortologo) di *AGAMOUS* sarebbe alla base della comparsa di fiori doppi in alcune specie ornamentali (*Rosa rugosa*, *Thalictrum thalictroides* cv. 'Double White', il ciliegio giapponese *Prunus lannesiana* cv. 'Albo-rosea'), oltre che in *Magnolia stellata*. Studi recentissimi condotti su varietà con fiori doppi di tre piante diverse (rosa, camelia, magnolia) illustrano questi concetti nei loro concreti dettagli, così come le ricerche li consegnano alla nostra riflessione (vedi Scheda).

In conclusione, si può dire che una "natura ferma" con fiori dipinti ha spesso ben poco di... naturale. È vero il contrario: i fiori ornamentali e in particolare quelli doppi, che predominano anche in ambito commerciale (per molte specie il fiore semplice ha scarso pregio), sono frutto dell'ingegno dell'Uomo che ha selezionato, ibridato e "addomesticato" per millenni le piante selvatiche più belle sfruttando le loro rare mutazioni, molto tempo prima che si sapesse cosa fosse un mutante. Oggi però questo lo sappiamo: e sappiamo che entrare nei meccanismi all'origine dei fiori doppi, oltre che rivelarci molti segreti della Natura, può avere anche notevoli ricadute pratiche. Poiché "la ricerca della bellezza e della novità spinge la creatività degli ibridatori verso architetture fiorali sempre più spettacolari" (Giovannini, 2007), anche la ricerca scientifica subisce il fascino della... doppiezza dei fiori. In un fascicolo dedicato all'arte dei giardini e dei fiori è bene aver chiaro che dove c'è sempre stata la creatività umana, oggi c'è anche la scienza.

Lecture

COEN E.S., MEYEROWITZ E.M. (1991) – *The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development*. Nature 353, 31-37.

DUBOIS A., RAYMOND O., MAENE M., BAUDINO S., LANGLADE N.B., et al. (2010) – *Tinkering with the C-function: a molecular frame for the selection of double flowers in cultivated roses*. PLoS ONE 5, e9288.

- GIOVANNINI A. (2007) – I “geni della fioritura” e le loro implicazioni nella ricerca applicata alle specie ornamentali. *Italus Hortus* 14, 50-59
- GOTO K., KYOZUKA J., BOWMAN J.L. (2001) – Turning floral organs into leaves, leaves into floral organs. *Current Opinion in Genetics & Development* 11, 449-456.
- GOETHE J.W. (1797) – *Die Metamorphose der Pflanzen*. Trad. it. La Metamorfosi delle Piante, in *Gli Scritti scientifici*, vol. I *Morfologia e Botanica*, a cura di E. Ferrario, Il Capitello del Sole, pp. 27-68 (1996).
- SUN Y., FAN Z., LI X., LIU Z., LI J., YIN H. (2014) – Distinct double flower varieties in *Camellia japonica* exhibit both expansion and contraction of C-class gene expression. *BMC Plant Biology* 14, e288
- ZHANG B., LIU Z., MA J., SONG Y., CHEN F. (2015) – Alternative splicing of the *AGAMOUS* orthologous gene in double flower of *Magnolia stellata* (Magnoliaceae). *Plant Science* 241, 277-285.

Il modello ABC applicato ai fiori doppi ornamentali

Applicando il modello ABC alle varietà ornamentali di piante con fiori doppi, i ricercatori hanno potuto evidenziare il ruolo fondamentale che, in questi, giocano i geni di classe C. Vediamo alcuni esempi, frutto della ricerca di questi ultimi anni.

Le rose (*Rosa* spp.) sono coltivate sin dall'antichità (dal 3000 aC in Cina). Nel XIV secolo i missionari le portarono in Europa e successive ibridazioni tra rose cinesi, europee e mediorientali hanno formato le basi genetiche per le moderne varietà. Oggi esistono ~30000-35000 varietà coltivate di rose (dette *Rosa* × *hybrida*) caratterizzate da un'enorme gamma di profumi, colori e forme. Queste ultime dipendono molto dal numero di organi fiorali, specialmente petali: mentre la rosa selvatica ha un fiore semplice con 5 petali, le rose moderne hanno fiori doppi con 10 petali e fino a più di 40. I secoli di storia del miglioramento genetico delle rose e l'ingente numero di specie selvatiche (circa 200) e di cultivar costituiscono un patrimonio unico su cui studiare i meccanismi genetici all'origine delle rose moderne e dei fiori doppi. A tal proposito, gli studi di Dubois e collaboratori rivelarono, nel 2010, che anche in *Rosa* il gene “ortologo” di *AGAMOUS* (si dicono ortologi i geni equivalenti in specie vegetali diverse) si comporta diversamente nei fiori doppi rispetto ai singoli: è meno espresso e la zona in cui si esprime è più ristretta e centrale nei fiori doppi, portando così a più petali e meno stami. Questo fenomeno molecolare è stato inconsapevolmente selezionato dall'Uomo nel creare le nuove varietà.

È stato evidenziato il ruolo dell'ortologo di *AGAMOUS* anche nei fiori doppi di *Camellia japonica* (Sun e coll., 2014). Nella var. *Jinpanlizhi* il gene si esprime non soltanto negli stami e nei carpelli (come avviene nel fiore normale), ma anche nel verticillo interno di petali sovrannumerari che quindi si presume siano stami omeoticamente convertiti in petali. Nella var. *Shibaxueshi* gli stami sono del tutto assenti e il gene è poco espresso (Fig. 11). Anche i geni di classe A, ortologi di *APETALA1/2*, si esprimono diversamente nei fiori doppi, con una più alta espressione nei petali e negli stami (quando presenti).

Magnolia stellata (o *M. macrophylla*) è un arbusto ornamentale i cui fiori hanno un numero di tepali petaloidi superiore rispetto a quelli normalmente presenti in altre Magnoliaceae, meritando alla specie il nome specifico “stellata” (Fig. 8). È originaria del Giappone, in particolare dell'isola di Honshū, ed è stata introdotta in America a scopo ornamentale attorno al 1860. Recentemente è stato dimostrato che, anche in questa specie, lo *splicing* alternativo dell'mRNA di *AGAMOUS* produce diverse isoforme responsabili della formazione di fiori multipetali: piante di *Arabidopsis* geneticamente trasformate con *AGAMOUS* di *M. stellata* producono infatti fiori doppi, sempre attraverso la trasformazione omeotica degli stami in petali.