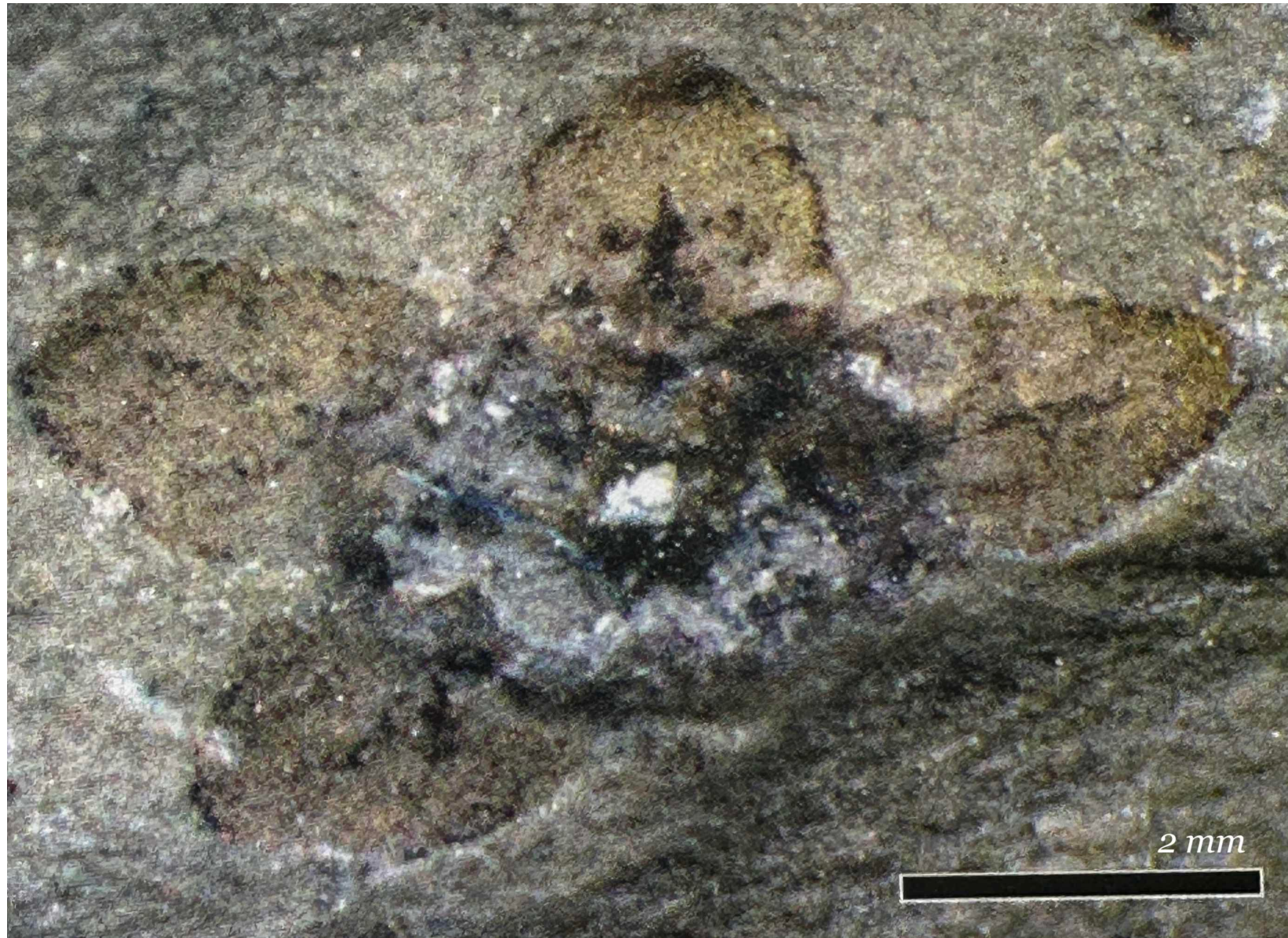


***EVOLUZIONE
DELLE
PIANTE
TERRESTRI***

6 CFU

*Origine ed
evoluzione
delle angiosperme*



Relazioni delle angiosperme con le altre spermatofite

Ci sono cinque linee evolutive viventi di spermatofite: **angiosperme**, **cicadali**, **conifere**, **gnetali** e **Ginkgo**, trattati generalmente come distinti Phyla (Divisioni): **Magnoliophyta** (o **Anthophyta**), **Cycadophyta**, **Coniferophyta** (o **Pinophyta**), **Gnetophyta** e **Ginkgophyta**.

- Il gruppo piú diversificato è quello delle **angiosperme** con 416 famiglie, *ca.* 14 000 generi e da 350 000 a 400 000 specie;
- seguono le **conifere** con 6-8 famiglie, *ca.* 70 generi e 600 - 650 specie;
- poi le **Cycadophyta** con 3 famiglie (Cycadaceae, Stangeriaceae e Zamiaceae), 10 generi e *ca.* 300 specie;
- le **Gnetales** includono tre generi morfologicamente molto diversi tra loro, *Gnetum*, *Ephedra* e *Welwitschia* (*ca.* 90 specie in totale) ognuno classificato in una propria famiglia (Gnetaceae, Ephedraceae e Welwitschiaceae);
- le **Ginkgophyta** includono invece una sola famiglia con un solo genere - *Ginkgo* - ed una sola specie, *G. biloba*.

Le spermatofite viventi costituiscono un gruppo apparentemente monofiletico.

Ci sono anche diverse linee evolutive di spermatofite estinte: **Caytoniales**, **Bennettitales** (~**Cycadeoidales**), **Pentoxylales** e **Glossopteridales**. I gruppi viventi e quelli estinti non sembrano costituire un gruppo monofiletico, quelli estinti vengono talvolta indicati con il nome di **para-angiofite**.

Un altro gruppo fossile è stato considerato come possibile antenato delle angiosperme sulla base della cosiddetta « *mostly male hypothesis* », le **Corytospermaceae**.

Sinapomorfie delle angiosperme

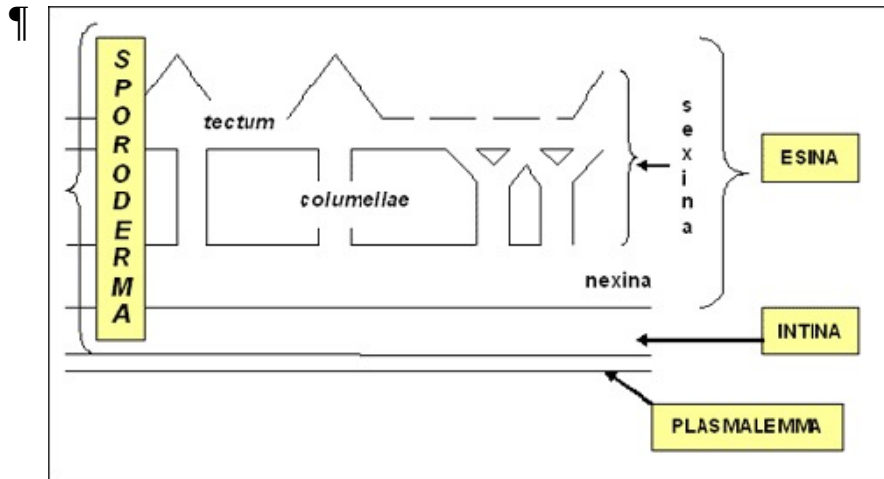
Di seguito le sinapomorfie che caratterizzano le angiosperme (molte di queste caratteristiche sono condivise a diverso livello con altri gruppi di piante):

1. Presenza di fiori, a volte con l'aggiunta di parti accessorie;
2. Semi circondati da un carpello;
3. Vasi xilematici e tubi cribrosi (i vasi xilematici sono presenti anche in altri gruppi di piante – Gnetales);
4. Doppia fecondazione (presente anche in Gnetales e qualche altra conifera §);
5. Ovuli bitegmici (con due tegumenti, presenti anche in qualche gimnosperma);
6. Endosperma secondario;
7. Microgametofito ridotto (trinucleato);
8. Megagametofito ridotto (se comparato a quello delle gimnosperme);
9. Presenza di polline tectato columellato¶ (presente anche in gimnosperme fossili) e presenza di pollenkitt*;
10. Lignina tipo siringile**;
11. Crescita rapida del tubetto pollinico.

Diverse di queste caratteristiche (formazione dell'endosperme secondario, e caratteristiche del gametofito femminile) si prestano poco alla conservazione in fossili. Gli studi molecolari però hanno fornito dati importanti sullo stato di questi caratteri.

Sinapomorfie delle angiosperme - note

§ Alcuni autori hanno dedotto che la condizione di doppia fecondazione fosse plesiomorfa e presente nel comune antenato di angiosperme e gimnosperme. In ogni caso il prodotto della seconda fecondazione nelle gimnosperme non è l'endosperma secondario, ma un embrione transiente.



* All'esterno dello strato di esina, molti tipi di polline portano un rivestimento di materiali oleosi, il cosiddetto pollenkitt, composto da glicolipidi, carotenoidi, flavonoidi e lipidi; questo materiale rende il granulo pollinico ancora più appiccicoso e ciò favorisce sia l'adesione al corpo dell'impollinatore.

** La lignina nelle gimnosperme viene polimerizzata esclusivamente da unità di guaiacile (G), mentre nelle angiosperme vengono utilizzate sia unità di G che di siringile (S).

Origine delle angiosperme

Come già indicato in una precedente lezione l'origine delle angiosperme rimane ancora oggi un problema insoluto in paleobiologia, proprio come aveva riconosciuto Darwin nel 1859 quando definì la rapida apparizione delle angiosperme « **un abominevole mistero** ».

Gli studi si sono susseguiti sugli antenati delle angiosperme, sulle rotte di migrazione, sull'evoluzione dei caratteri e evoluzione dei moderni taxa, neanche gli studi molecolari hanno potuto chiarire questo mistero, finora.

I problemi sono molteplici e fanno riferimento alla scarsità di reperti fossili ed alla loro qualità, alla distanza temporale tra i gruppi considerati (importante sia per dati molecolari che morfologici), allo stato dei caratteri – gli studi basati su dati morfologici per esempio indicano spesso le Gnetales come gruppo basale delle angiosperme, in contrasto con i risultati di analisi basate su dati molecolari.

Alcune teorie avanzate:

1. Teoria pseudantica (Pseudanthial Theory)
2. Ipotesi dell'antofito (Anthophyte Hypthesis)
3. Teoria euantica (Euanthial Theory)
4. Teorie microsporangiali (Microsporangial Theories)
5. Teoria transitoria - combinatoria (Transitional-Combinational Theory)

Teoria pseudantica (Pseudanthial Theory). 1

È una delle teorie piú antiche, fu proposta da Eichler nel 1876.

Secondo questa teoria i fiori primitivi erano piccoli, anemofili, unisessuali, semplici e derivati da sistemi di rami che si raggrupparono tra loro.

Questi fiori sono spesso aggregati su assi allungati e presentano un singolo carpello che racchiude un ovulo con un singolo integumento.

Tale aggregazione risulterebbe nell'evoluzione di carpelli terminali sottesi dagli stami e infine nella modifica di foglie e la formazione di sepali e petali.

Quindi secondo questa gli elementi fiorali derivano da assi fiorali modificati.

Fiori come quelli delle Fagales, Juglandales e Myricales sono stati usati come esempio di fiori di angiosperma primitivi secondo questa teoria.

Teoria pseudantica (Pseudanthial Theory). 2

Secondo Emberger questa struttura florale potrebbe seguirsi a ritroso fino alle pteridofite, addirittura fino alle forme piú semplici, le Rhyniophyta. Identifica le fasi (stadi prefiorali) che avrebbero portato al vero fiore (vedi figura) e afferma che tali stadi sono ancora largamente diffusi in molte angiosperme, per es. le famiglie delle *Moraceae*, delle *Euphorbiaceae* e delle *Graminaceae*.

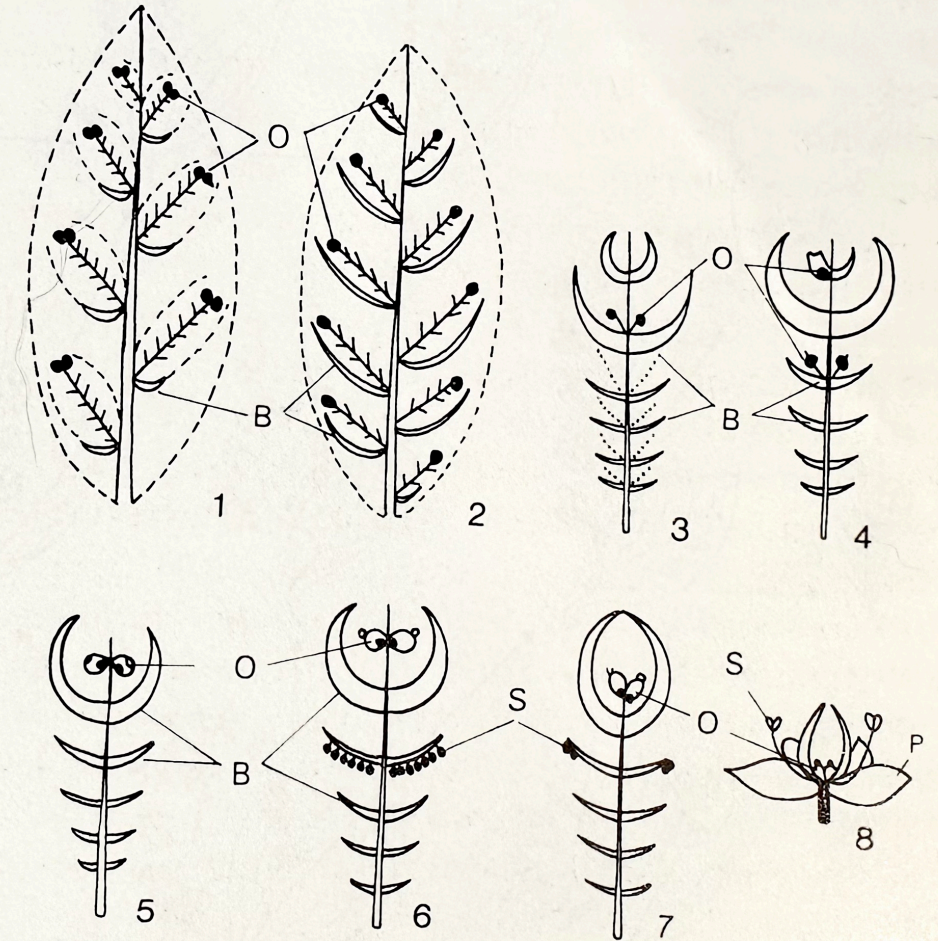


FIG. 39.8 • Schema della derivazione di un fiore di Angiosperma da una infiorescenza di *Cordaites*, secondo Emberger. 1, strobilo femminile di *Cordaites*; 2, strobilo femminile di *Lebachia*; 3, strobilo femminile di *Juniperus sabinia*; 4, strobilo femminile di *Juniperus chinensis*; 5, strobilo femminile di *Juniperus communis*; 6, strobilo anomalo ermafrodita di *Juniperus communis*; 7, fiore nudo di Angiosperma; 8, fiore femminile di Angiosperma con perianzio semplice. O = ovulo; S = sacche polliniche e stami; B = brattee; P = perianzio.

Ipotesi dell'antofito (Anthophyte Hypothesis)

Modificazione della teoria pseudantica, proponeva che le angiosperme fossero più strettamente correlate alle Gnetales, insieme a ordini fossili quali *Bennettitales* e *Pentoxylales*, e poi *Caytoniales*.

Analisi cladistiche preliminari (1994) infatti avevano incluso le Gnetales nelle angiosperme, studi molecolari successivi però collocarono le Gnetales tra le conifere e non tra le angiosperme (2004).

Teoria euantica (Euanthial Theory)

Questa teoria fu anch'essa proposta a fine '800 ed è quella che storicamente ha ricevuto la piú grande attenzione. Fu poi modificata con l'aggiunta di dati fossili (Arber, 1907). È anche nota come *teoria strobilare*.

Secondo questa teoria il fiore viene interpretato come omologo di uno strobilo bisessuale contenente numerosi carpelli e parti contenenti polline disposti a spirale intorno ad un asse centrale. Le parti del perianzio sono cospicue e la sindrome pollinica prevede l'impollinazione con coleotteri. Il gruppo fossile utilizzato a sostegno di questa teoria erano le Bennettiales perché all'epoca si riteneva che i coni di queste gimnosperme si aprissero quando gli ovuli erano maturi. Questo tipo di fiore faceva riferimento come esempio tipico al fiore di *Magnolia* e di generi correlati. Gli elementi florali derivano quindi da foglie modificate.

Oggi è noto che il fiore è una struttura plastica che è variata nel tempo numerose volte, anche all'interno di uno stesso gruppo tassonomico. La simmetria di alcuni fiori fossili può essere dovuta a reversione e può rappresentare innovazioni che non siamo ancora in grado di comprendere nell'ambito di analoghi moderni. La genetica coinvolta nello sviluppo florale, inoltre, simmetria, controllo dello sviluppo di sepali e stami, hanno evidenziato che alcune strutture si sono evolute piú volte.

Questa teoria suggeriva che le angiosperme primitive avessero legno privo di vasi xilematici, stami simili a foglie, polline monosolcato, carpelli parzialmente chiusi, e numerose parti florali libere e disposte a spirale. Di conseguenza le angiosperme piú primitive appartenevano alle magnoliidi. Questa teoria (insieme a quella pseudantica) era riportata in alcuni testi di botanica fino alla fine degli anni '90 del secolo scorso (es. Gerola, F. 1997 *v.* bibliografia. Un'interessante lettura ancora oggi).

Fiore primitivo secondo la teoria euantica

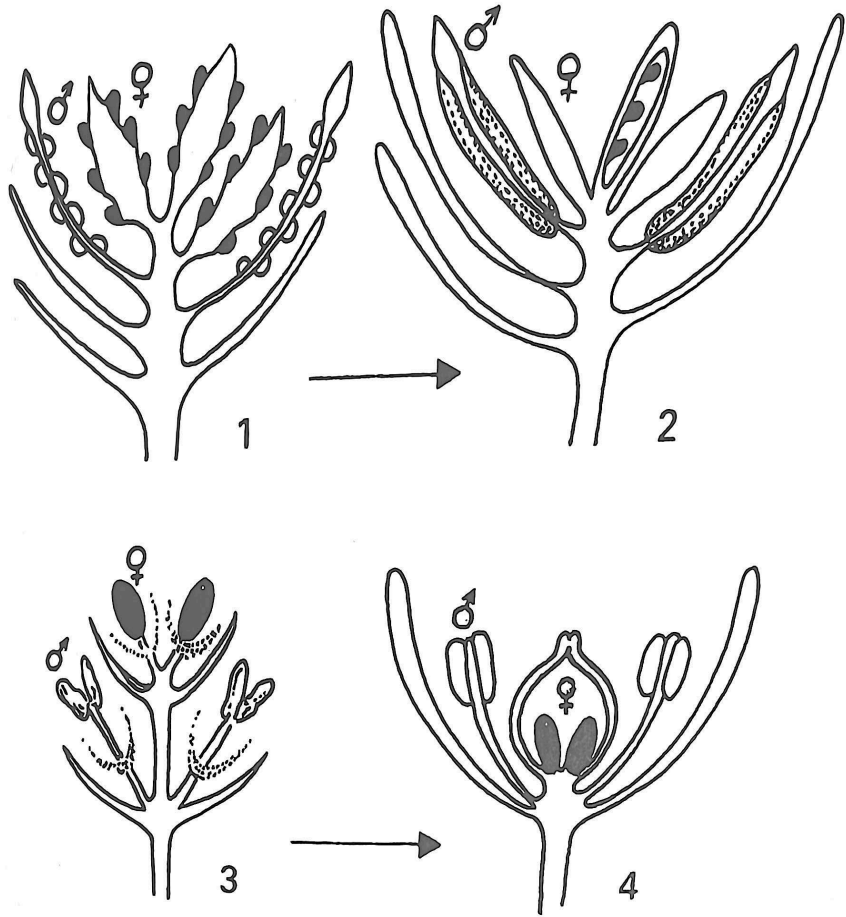


FIG. 39.7 • Schema della formazione del fiore delle Angiosperme secondo la teoria euantica (1 e 2) e quella pseudantica (3 e 4). (Da Wettstein).



FIGURE 22.74 Restoration of *Archaeanthus linnenbergeri* flower. (Courtesy D. L. Dilcher.)

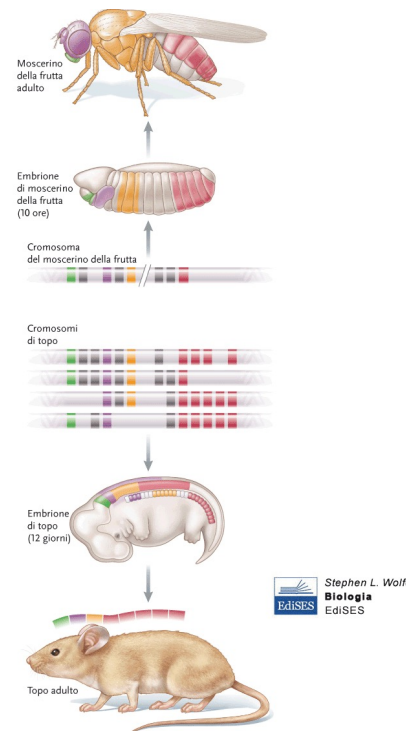
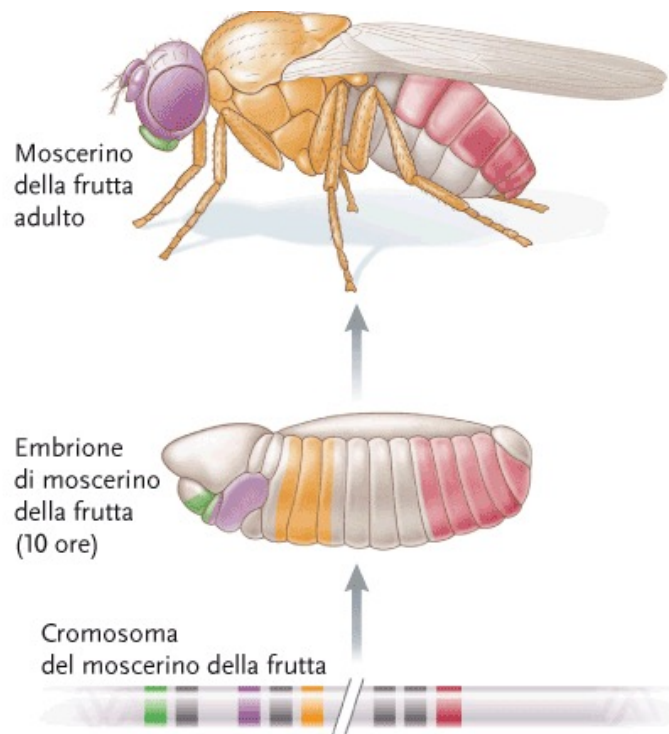
Teorie microsporangiali (Microsporangial Theories)

Una di queste teorie (proposta da Frohlic e Parker nel 2000) faceva riferimento alla genetica dello sviluppo per spiegare l'evoluzione del fiore, e fu denominata la « **teoria perlopiú maschile** (mostly male theory) ». Secondo questa teoria l'antenato delle gimnosperme presentava un organo pollinico costituito da microsporofilli disposti a spirale. Di conseguenza la parete del carpello deriva da un microsporofillo – e non un megasporofillo – con gli ovuli che si formano ectotopicamente (non nella loro sede tipica). La teoria permette di ipotizzare un meccanismo per ottenere un fiore bisessuale da organismi con strutture riproduttive maschili e femminili separate, caratteristica tipica di tutte le gimnosperme oggi esistenti. Tali teorie si basano sul funzionamento di geni omeotici. Studi successivi hanno però dimostrato l'implausibilità di tali conclusioni, anche per teorie quali la « **out of male** » di Theissen *et al.*, 2002).

***Evo-Devo** Biologia dello sviluppo evolutivo*

- La maggior parte degli organismi condivide gli stessi geni regolatori (geni omeotici)
- L'attivazione o disattivazione di questi geni possono controllare lo sviluppo dei fenotipi e delle loro variazioni

Evo-Devo: geni Hox



Comuni negli animali

Homeobox

- Sequenza di 180 nucleotide
- Codifica per *omeodomini* (parte di una proteina che agisce come un fattore di trascrizione)

Figura 22.21
Geni Hox. La sequenza lineare dei geni Hox sui cromosomi e l'espressione dei geni Hox in diverse regioni del corpo sono caratteristiche che sono state conservate dall'evoluzione. Ogni banda colorata presente sui cromosomi raffigurati nell'illustrazione rappresenta un differente gene che appartiene alla famiglia dei geni Hox. I moscerini della frutta possiedono un gruppo di geni Hox disposti su di un singolo cromosoma, nello stesso ordine secondo cui sono espressi nell'embrione del moscerino. I topi, così come tutti i mammiferi, hanno quattro gruppi di geni Hox, disposti su quattro cromosomi, che sono espressi negli embrioni di topo nello stesso ordine in cui sono espressi i geni Hox dei moscerini della frutta. I disegni del moscerino della frutta e del topo adulti mostrano le regioni del corpo dell'animale influenzate dall'espressione, durante la loro forma embrionale, dei geni Hox.

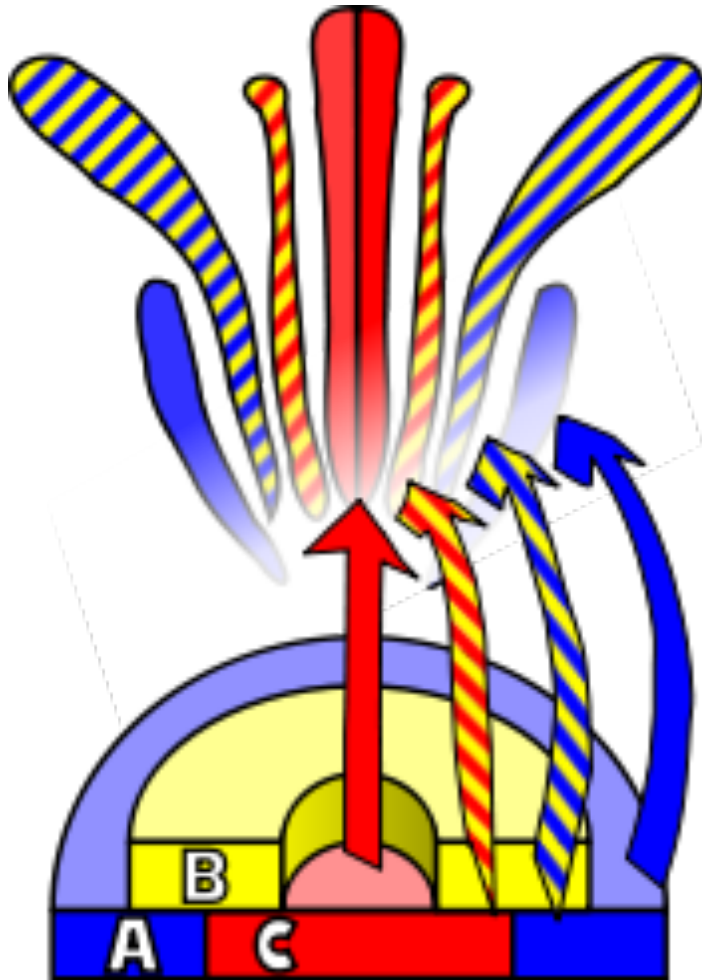
Omeosi in angiosperme

MADS-Box

168-180 nucleotidi

- La formazione delle parti fiorali è regolata da questi geni, nel modello ABC la presenza o assenza di differenti classi di fattori di trascrizione nelle differenti parti di un fiore regola lo sviluppo degli organi fiorali.
- Una mutazione nei geni della classe A influenza lo sviluppo di sepali e petali, una in geni della classe B petali e stami, e nella classe C stami e carpelli (tutte le tre classi sono costituite da geni omeotici che sono trascritti in proteine, ciascuna di queste proteine contiene una regione MADS-Box che permette alla proteina di legarsi a porzioni di DNA e quindi di funzionare come regolatori della trascrizione.)

Omeosi in angiosperme

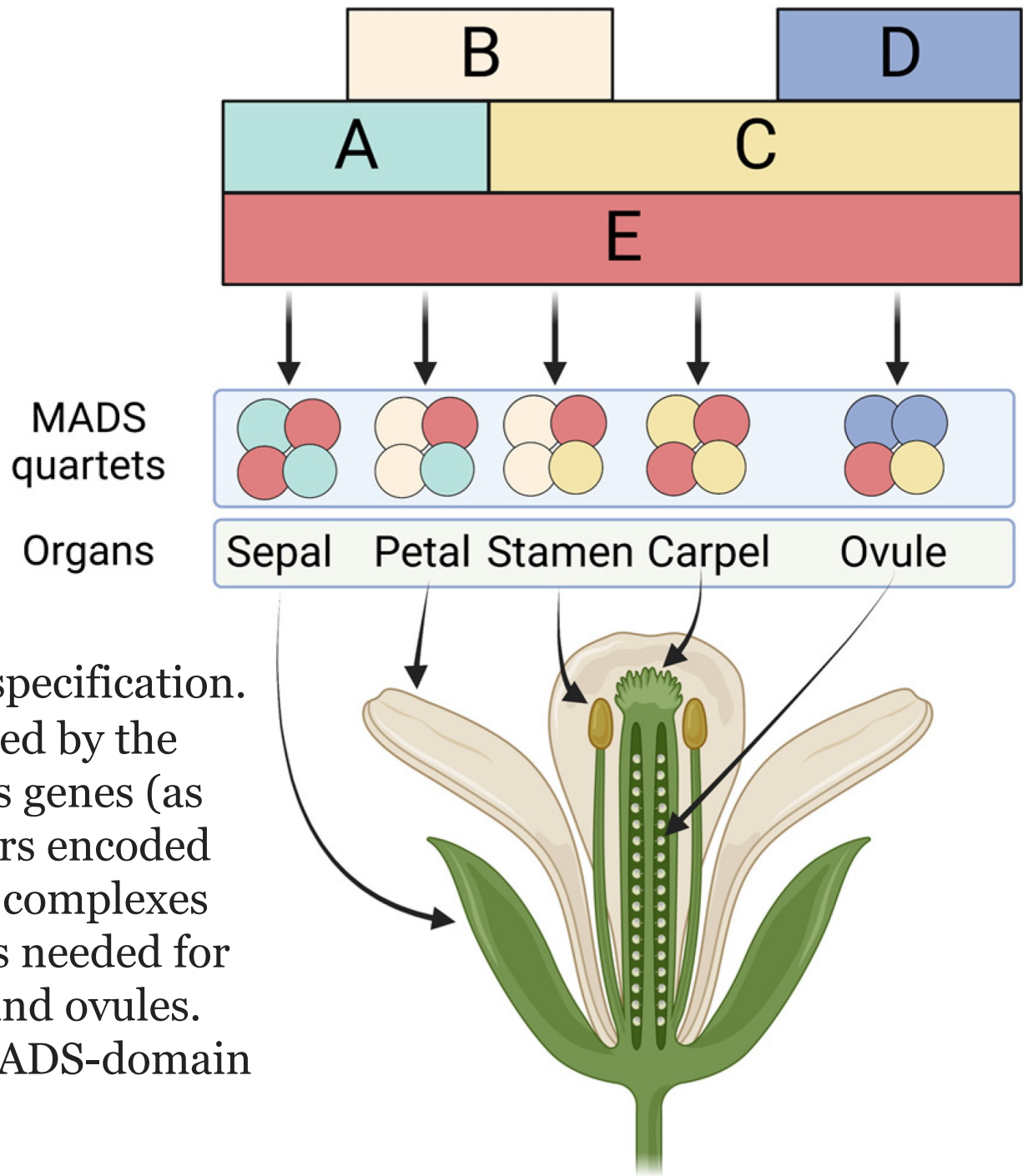


• Il **modello ABC** propone che i geni di classe A da soli sono responsabili per lo sviluppo dei sepali, e agiscono insieme a quelli della classe B per lo sviluppo dei petali. I geni di classe C da soli sono responsabili dell'attivazione dello sviluppo dei carpelli, e agiscono con i geni di classe B per determinare lo sviluppo degli stami. La mutazione di questi geni può produrre fiori mancanti di alcune parti o con alcune parti sostituite da altre.

- Coen, E. S., Meyerowitz, E. M. (1991). "The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development". *Nature* 353 (6339): 31–37. [doi:10.1038/353031a0](https://doi.org/10.1038/353031a0). PMID 1715520

Omeosi in angiosperme

The ABCDE model of floral organ identity specification. The identity of the different floral organs is specified by the combinatorial activity of A-, B-, C-, D-, and E-class genes (as indicated). The MADS-domain transcription factors encoded by these genes act together in different tetrameric complexes ('quartets') to control the developmental programs needed for the formation of sepals, petals, stamens, carpels, and ovules. Colors indicate the composition of the different MADS-domain protein quartets.



Teoria transitoria-combinatoria (Transitional-Combinational Theory)

Una delle teorie piú recenti sull'origine delle angiosperme è denominata **Teoria transitoria-combinatoria**. Questa teoria considera che le varie parti fiorali si modificano a velocità differenti, prima i carpelli, poi la doppia fecondazione e infine il fiore. Solo quando tutte queste parti sono contemporaneamente presenti si può parlare di angiosperma.

Indipendentemente da quando caratteristiche quali carpelli e doppia fecondazione appaiono, tutte devono però differenziarsi. Anche se la teoria ritarda la definizione di angiosperma fino a quando tutte le componenti sono presenti, è ancora necessaria la formazione di nuovi organi da strutture presenti in qualche progenitore appartenente alle gimnosperme.

Bisogna tener conto che la definizione di fiore è ancora lontana dall'essere stabilita, e la determinazione dell'omologia dei vari organi richiede una attenzione maggiore di quella che gli studi molecolari o morfologici possono attualmente provvedere separatamente.

Al momento non esistono evidenze che sostengano in modo specifico una teoria rispetto alle altre.

Angiosperme

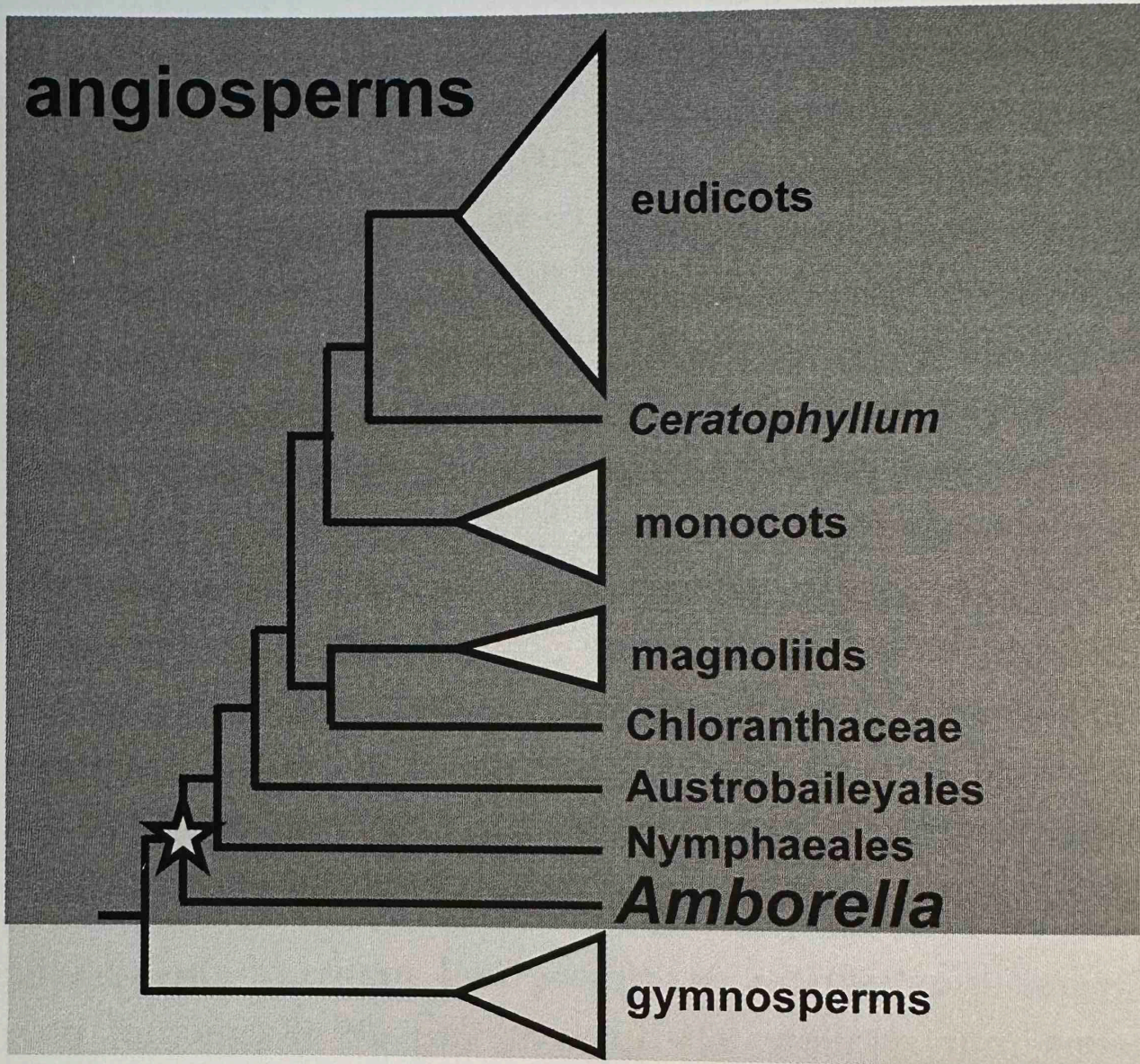


Figure 3.10. Simplified phylogenetic tree for flowering plants showing position of *Amborella* as sister to all other angiosperms. Modified from Soltis et al. (2008). Flowers of *Amborella* are shown in Fig. 4.7.



Amborella

Bibliografia

- STEWART & ROTHWELL. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. 2nd edn. CAMBRIDGE.
- TAYLOR, T. N., TAYLOR, E. L., KRINGS, M. 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. 2nd edn. ACADEMIC PRESS
- SOLTIS, D., SOLTIS, P., ENDRESS, P., CHASE, M., MANCHESTER, S., JUDD, W., MAJURE, L. & MAVRODIEV, E. 2018. *Phylogeny and Evolution of the Angiosperms*. Revised and updated edn. CHICAGO
- GEROLA, F. 1997. *Biologia vegetale – sistematica e filogenetica*. 3a ed. UTET
- DE LUCA, MICKLE, BARONE LUMAGA, MORETTI. 2008-09. La Sezione di Paleobotanica del Museo dell'Orto Botanico di Napoli. *Delpinoa* 50-51: 61-83
- WILLIS & MCELWAIN. 2014. *The Evolution of Plants*. 2nd edn. OXFORD