



**EVOLUZIONE DELLE PIANTE
TERRESTRI - 6cfu - A.A.2022-23**

EV C8

Tecnologie agrarie



Campbell – Meccanismi dell'evoluzione e origini della diversità

***La diversità delle piante I: le piante
e la colonizzazione della terraferma***

Capitolo 8

Docente: C. Colacino

2022/23

La comparsa delle piante terrestri

- Per buona parte della storia della Terra la superficie del nostro pianeta è stata in gran parte priva di vita.
- Cianobatteri e protisti (*attenzione nel testo è scritto erroneamente proteine*) probabilmente erano presenti sulla terraferma già circa 1,2 miliardi di anni fa.
- Circa 500 milioni di anni fa piante, funghi e animali apparvero sulla terraferma.
- Oggi si conoscono più di 290.000 specie di piante.
- Le piante nel capitolo sono tutte definite come piante terrestri – anche quelle che sono poi diventate piante acquatiche (però con antenati terrestri) in modo da distinguerle dai protisti fotosintetici (alghe).
- Le piante terrestri NON includono i protisti fotosintetici (alghe).
- Le piante producono ossigeno e sono la principale fonte di nutrimento per molti animali terrestri.



Figura 8.1 In che modo le piante hanno cambiato il mondo?

Le piante terrestri si sono evolute dalle alghe verdi

- Le alghe verdi chiamate caroficee sono i parenti piú prossimi delle piante terrestri.

Caratteristiche in comune (solamente) tra caroficee e piante terrestri:

- Anelli (rosette) proteiche presenti nella membrana plasmatica che presiedono alla formazione e deposizione delle microfibrille di cellulosa
- Struttura delle cellule spermatiche flagellate.
- Formazione di un fragmoplasto (in comune con *Chara* e *Coleochaete*).

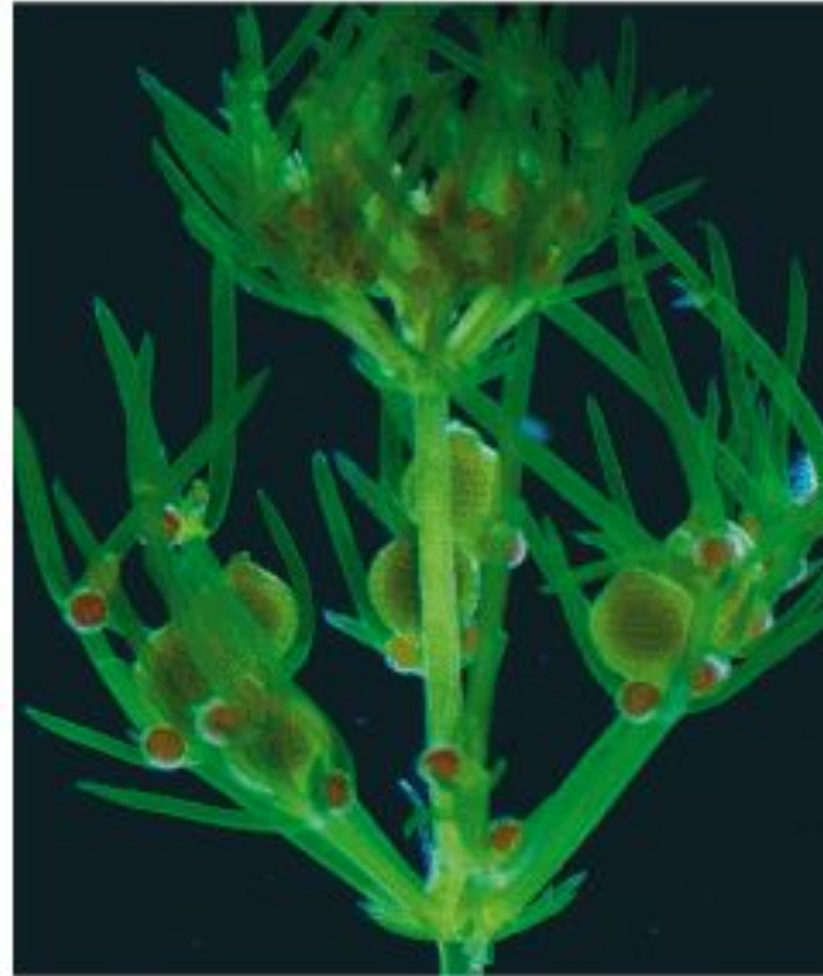


30 nm

Charophyta

Figura 27.2

Chara, una pianta di palude. Questo rappresentante delle carofite è comunemente conosciuta come erba muschio a causa del suo odore sgradevole.



Per gent. conc. di Microbial Culture Collection, National Institute for Environmental Studies, Japan

Caratteristiche molecolari

- Comparazione di geni nucleari e del cloroplasto da un'ampia gamma di piante e di alghe confermano che alcuni gruppi di carofite - compresi *Chara* e *Coleochaete* - come i parenti più stretti attualmente viventi delle piante terrestri
- Si noti che le piante terrestri non discendono dalle moderne carofite ma condividono con queste un antenato comune.

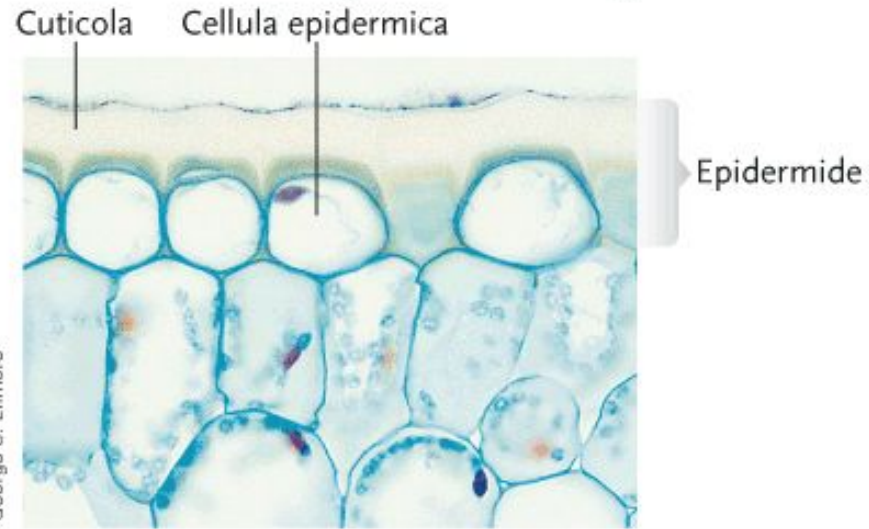
Adattamenti alla vita sulla terraferma

- Nelle Charophyta uno strato di un polimero durevole chiamato **sporopollenina** previene la disidratazione e l'essiccamento degli zigoti esposti all'aria.
- La sporopollenina è presente anche nelle spore delle piante terrestri.
- L'adattamento all'ambiente terrestre da parte di organismi appartenenti alle carofite offrì numerosi vantaggi: luce solare diretta (non filtrata dall'acqua), maggiore disponibilità di CO₂, e suolo ricco di sostanze nutritive.
- Questi benefici erano accompagnati da alcuni problemi: scarsità di acqua e necessità di un sostegno strutturale (contro la gravità).
- La diversificazione delle piante terrestri è andata di pari passo con gli adattamenti che permisero loro di svilupparsi nonostante queste difficoltà.
- L'esatta demarcazione (tassonomica) tra piante terrestri e alghe è ancora oggetto di dibattito tra gli studiosi, per questo motivo si seguirà la definizione tradizionale che fa coincidere il regno Plantae con le embriofite.

Adattamenti

per limitare la perdita di acqua

a. Cuticola sulla superficie di una foglia



b. Stomi

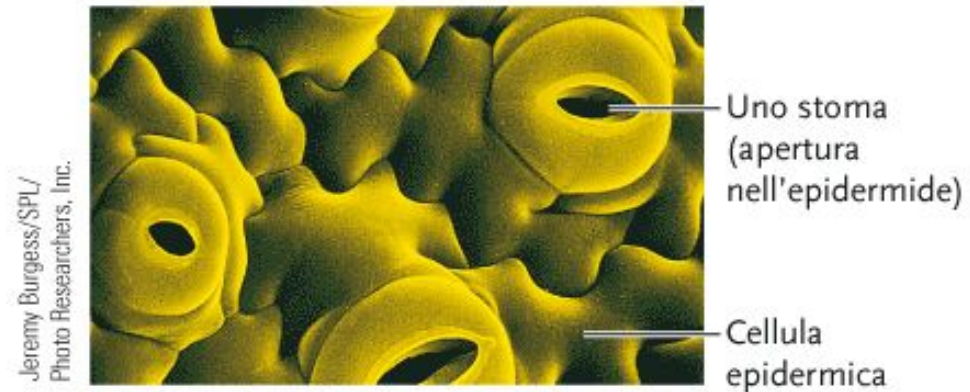


Figura 27.3

Adattamenti delle piante terrestri per limitare la perdita di acqua.

(a) Una cuticola cerosa, che copre l'epidermide di una pianta terrestre e aiuta a ridurre la perdita di acqua. **(b)** Vista superficiale di uno stoma nell'epidermide di una foglia (strato superficiale di cellule). Gli stomi permettono alla CO_2 di entrare e al vapore acqueo e all' O_2 di uscire dalla pianta.

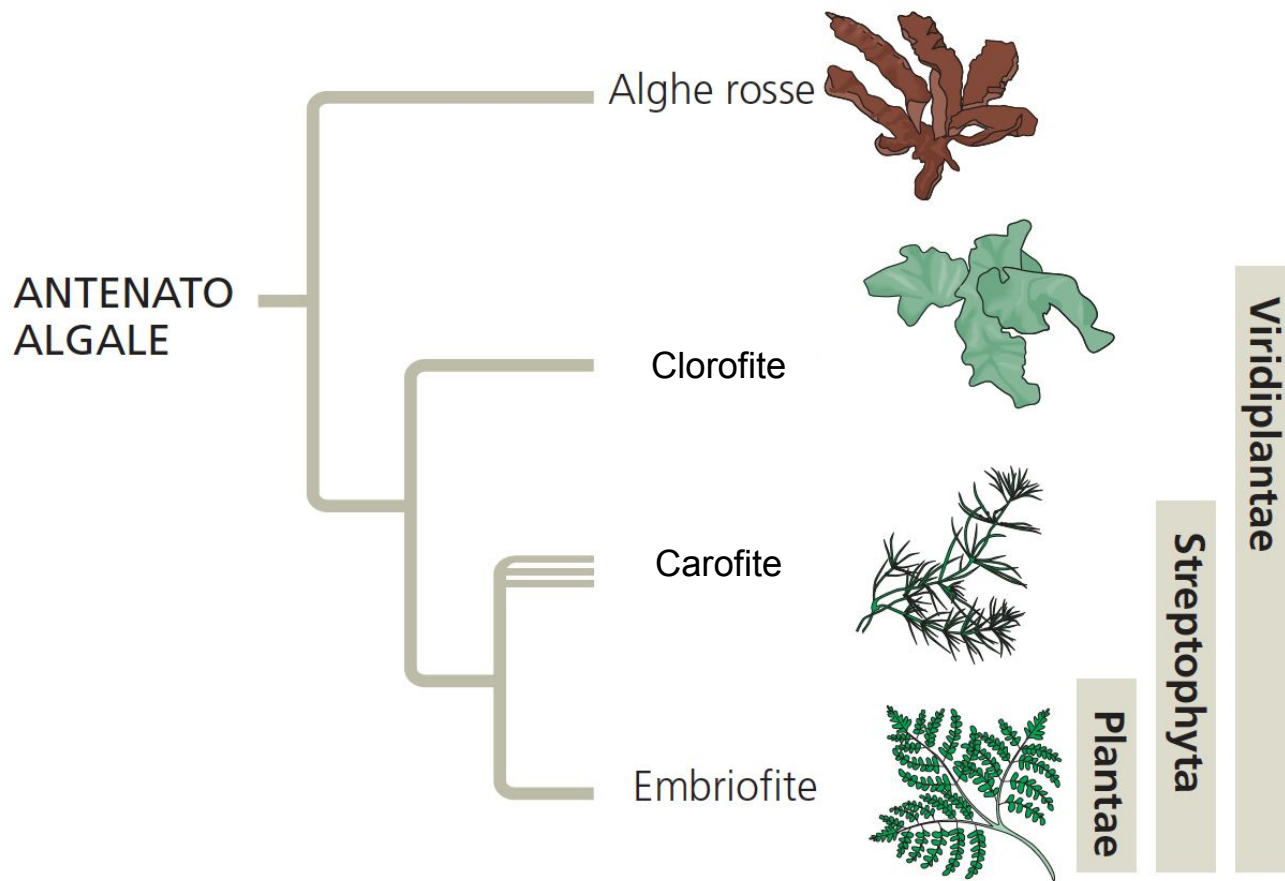


Figura 8.2 Tre possibili regni delle “piante”.

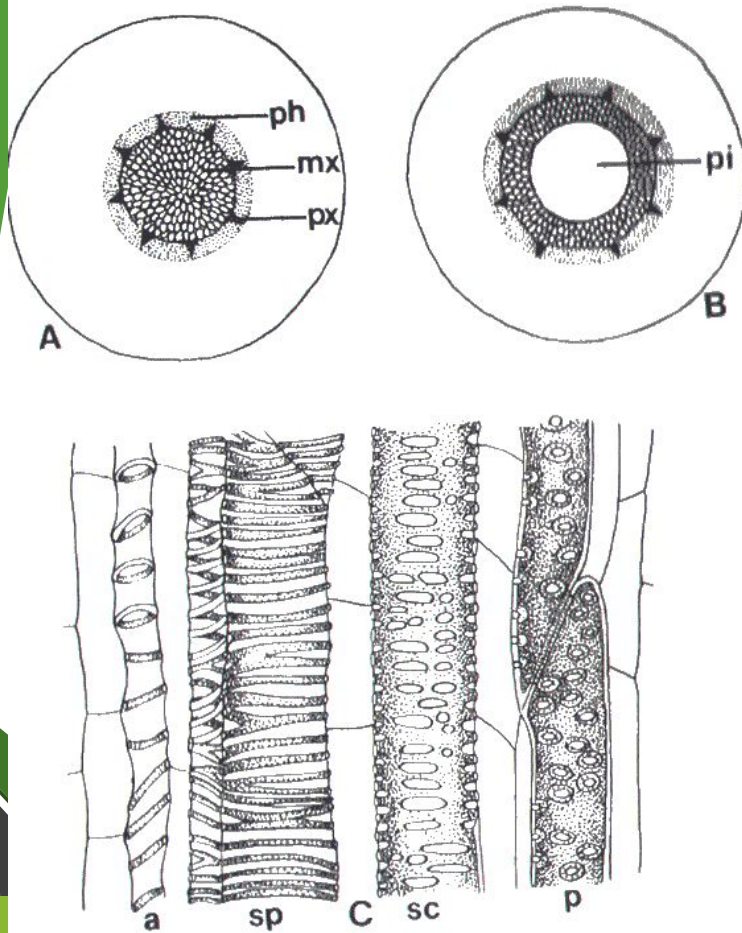
? *Un ramo con tre linee parallele che porta a un gruppo indica che il gruppo è parafiletico. Spiegate perché le alghe caroficee sono rappresentate come gruppo parafiletico.*

Caratteri derivati (apomorfie) delle piante terrestri

- Cinque principali caratteristiche appaiono in quasi tutte le piante terrestri ma non nelle carofite.
- Alternanza di generazioni.
- Embrione pluricellulare e dipendente.
- Spore provviste di parete e prodotte in sporangi.
- Gametangi pluricellulari.
- Meristemi apicali.

Monofilia delle piante vascolari

Figure 9.1. **A.** Diagram of exarch protosteles. Phloem (ph); metaxylem (mx); protoxylem (px). **B.** An exarch siphonosteles. Pith (pi). **C.** Longitudinal section of primary xylem of *Aristolochia* showing sequence of development from left to right. Tracheids with annular thickenings (a); with spiral (helical) thickenings (sp); with scalariform thickenings (sc); with circular, bordered pits (p). (Redrawn from Esau, 1965.)



- *Biochimica (clorofilla a e b, amido, cellulosa.)*
- *Fasci vascolari: disposizione, loro sequenza di sviluppo. Configurazione comune della stele (protosteles)*
- *Ciclo vitale*

Apomorfie delle piante terrestri

Figura 8.3

Esplorando I caratteri acquisiti delle piante terrestri

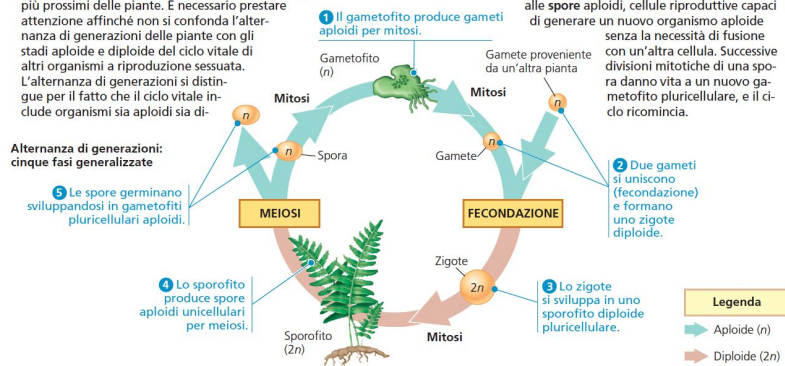
Le alghe caroficee sono prive delle caratteristiche distintive delle piante, descritte nella figura: alternanza di generazioni; embrioni dipendenti pluricellulari; spore provviste di pareti, prodotte negli sporangi; gametangi pluricellulari e meristemi apicali. È dunque possibile dedurre che questi caratteri fossero assenti nel progenitore comune delle piante terrestri e delle caroficee e che siano evoluti successivamente come tratti derivati tipici delle piante terrestri. Non tutte le piante terrestri presentano tutti questi tratti: diverse linee evolutive vegetali hanno perso alcune proprietà nel corso del tempo.

Alternanza di generazioni

Nel ciclo vitale di tutte le piante si alternano due generazioni di organismi pluricellulari distinti: gametofiti e sporofiti. Come viene illustrato nello schema sotto, usando una felce come esempio, ciascuna generazione dà origine all'altra attraverso un processo chiamato **alternanza di generazioni**. Questo tipo di ciclo riproduttivo si è evoluto in diversi gruppi di alghe, ma non nelle caroficee, gli antenati algali più prossimi delle piante. È necessario prestare attenzione affinché non si confonda l'alternanza di generazioni delle piante con gli stadi aploide e diploide del ciclo vitale di altri organismi a riproduzione sessuata. L'alternanza di generazioni si distingue per il fatto che il ciclo vitale include organismi sia aploidi sia di-

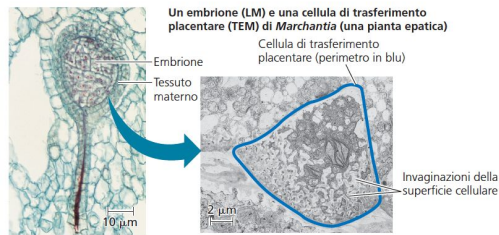
ploidi, entrambi pluricellulari. Il **gametofito** ("pianta che produce i gameti") aploide pluricellulare è chiamato così poiché per mitosi produce gameti aploidi – cellule uovo e spermatozoi – che si uniscono durante la fecondazione dando origine allo zigote diploide. La divisione mitotica dello zigote genera uno **sporofito** ("pianta che produce spore") pluricellulare e diploide.

La meiosi in uno sporofito maturo dà origine alle **spore** aploidi, cellule riproduttive capaci di generare un nuovo organismo aploide senza la necessità di fusione con un'altra cellula. Successive divisioni mitotiche di una spora danno vita a un nuovo gametofito pluricellulare, e il ciclo ricomincia.



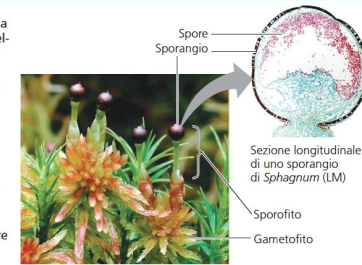
Embrione pluricellulare e dipendente

Come parte di un ciclo vitale caratterizzato dall'alternanza di generazioni, gli embrioni pluricellulari delle piante si sviluppano a partire dagli zigoti, contenuti all'interno dei tessuti della pianta madre (un gametofito). I tessuti materni proteggono l'embrione in via di sviluppo da condizioni ambientali estreme e forniscono alimenti come zuccheri e aminoacidi. L'embrione presenta **cellule di trasferimento placentari** specializzate che favoriscono il passaggio delle sostanze nutritive all'embrione stesso, grazie a complesse invaginazioni della superficie cellulare (membrana plasmatica e parete cellulare). La presenza di un embrione pluricellulare e dipendente è un carattere tipico talmente significativo che le piante terrestri sono note anche come **embriofite**.



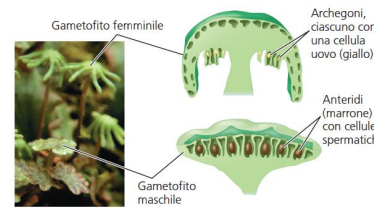
Le spore provviste di parete vengono prodotte all'interno di sporangi

Le spore delle piante sono cellule riproduttive aploidi che possiedono la potenzialità di accrescersi per mitosi fino a generare gametofiti pluricellulari aploidi. Un polimero, noto come **sporopollenina**, rende le pareti delle spore vegetali rigide e resistenti agli agenti ambientali. Grazie a tale adattamento chimico, le spore possono essere disperse (dal vento) nell'ambiente senza subire danni anche quando l'aria è molto secca. Lo sporofito possiede organi pluricellulari, definiti **sporangi**, deputati alla produzione delle spore. All'interno di ogni sporangio si trovano cellule diploidi dette **sporoditi**, o cellule madri delle spore, che generano spore aploidi tramite meiosi. I tessuti dello sporangio avvolgono e proteggono le spore in via di sviluppo fino al rilascio di queste ultime nell'ambiente esterno. Gli sporangi pluricellulari, in grado di produrre spore provviste di parete arricchita di sporopollenina, rappresentano un adattamento evolutivo essenziale per la vita terrestre delle piante. Sebbene producano spore, le caroficee sono prive di sporangi e le spore flagellate rilasciate nell'acqua sono prive di sporopollenina.



Sporofiti e sporangi di *Sphagnum* (un muschio)

Gametangi pluricellulari

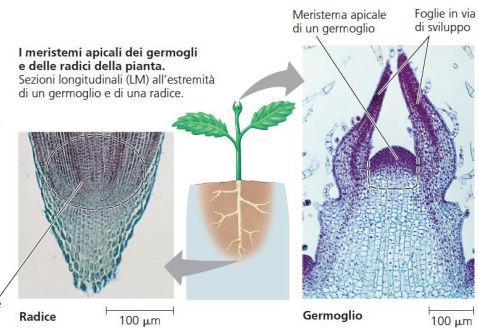


Archegoni e anteridi di *Marchantia* (una pianta epatica)

Un'altra caratteristica che ha differenziato le prime piante terrestri dai loro antenati algali fu la produzione di gameti all'interno di organi pluricellulari che prendono il nome di **gametangi**. I gametangi femminili sono noti come **archegoni**; questi ultimi sono organi a forma di fiasco che producono ciascuno una singola cellula uovo non mobile alloggiata nella porzione basale dell'organo (alla sommità nel caso specifico delle specie qui illustrate). I gametangi maschili, chiamati **anteridi**, producono numerose cellule spermatiche che vengono rilasciate nell'ambiente esterno. In numerosi gruppi di piante attualmente viventi, le cellule spermatiche sono provviste di flagelli e si muovono attivamente fino a raggiungere la cellula uovo attraverso gocce d'acqua o il velo di umidità che ricopre la superficie delle piante. Ogni cellula uovo viene fecondata all'interno dell'archegonio, dove lo zigote si svilupperà in embrione. Come verrà spiegato nel Capitolo 9, i gametofiti delle piante con seme presentano dimensioni talmente ridotte che in alcune linee evolutive archegoni e anteridi sono scomparsi.

Meristemi apicali

Nell'ambiente terrestre, le risorse di cui necessita un organismo fotosintetico provengono essenzialmente da due fonti diverse: nell'ambiente aereo si trovano principalmente luce e anidride carbonica, mentre nel suolo sono presenti acqua e sostanze nutritive. Sebbene le piante siano incapaci di muoversi da un luogo a un altro, l'allungamento e le ramificazioni dei fusti e delle radici permettono loro di ottimizzare l'esposizione alle risorse ambientali. Tale accrescimento in lunghezza prosegue per tutta la vita della pianta grazie all'attività dei **meristemi apicali**, ovvero regioni specializzate nella divisione e proliferazione cellulare situate all'apice dei fusti e delle radici. Le cellule che si originano dai meristemi si differenziano, formando un'epidermide superficiale, che svolge un ruolo protettivo del corpo della pianta, e numerosi tipi diversi di tessuti interni. Nella maggior parte delle piante, i meristemi apicali dei germogli danno origine anche alle foglie. In questo modo, gli organismi vegetali più complessi formano organi e tessuti specializzati, sia nell'ambiente aereo sia nel sottosuolo.

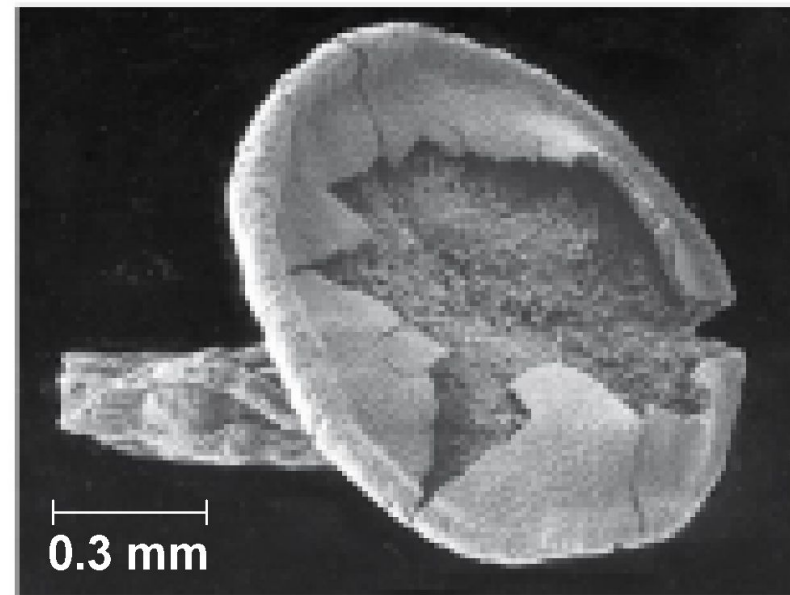
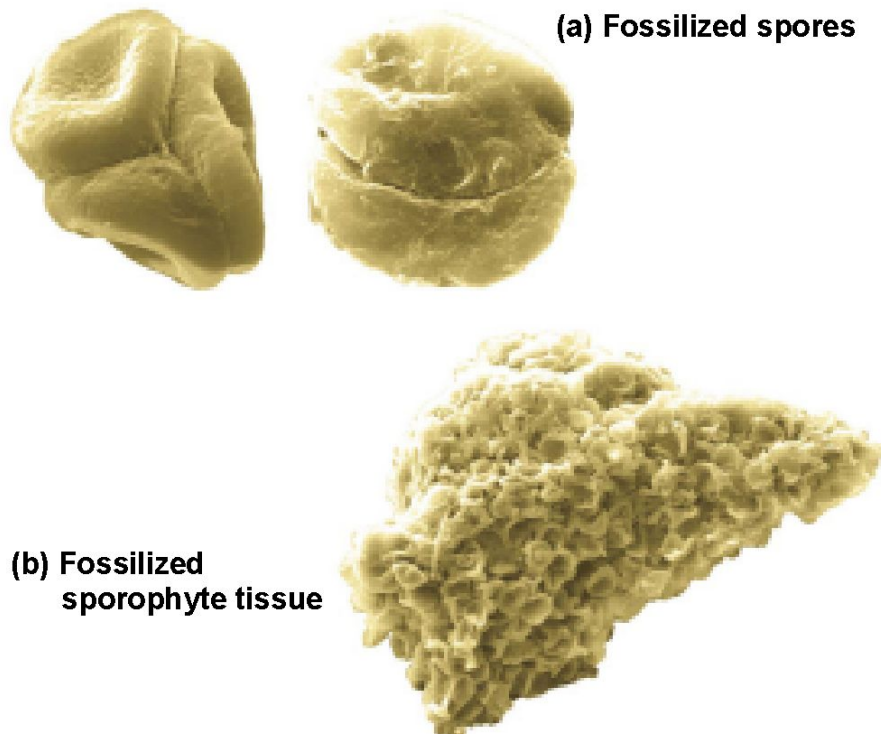


Ulteriori caratteri derivati (apomorfie) delle piante terrestri

- **Cuticola**
- **Stomi**
- **Micorrize**

Origine e diversificazione delle piante terrestri

- L'evidenza fossile indica che le piante erano presenti sulla terraferma almeno 470 milioni di anni fa.
- Spore e tessuti fossilizzati sono stati estratti da rocce di 450 milioni di anni fa.
- Fossili di strutture di maggiori dimensioni, quali sporangi, datano a 425 milioni di anni fa.



***Cooksonia* sporangium fossil**

Table 29.1 Ten Phyla of Extant Plants

		Common Name	Number of Known Species
Nonvascular Plants (Bryophytes)			
Division	Hepatophyta	Liverworts	9,000
Division	Bryophyta	Mosses	15,000
Division	Anthocerotophyta	Hornworts	100
Vascular Plants			
Seedless Vascular Plants			
Division	Lycophyta	Lycophytes	1,200
Division	Monilophyta	Monilophytes	12,000
Seed Plants			
Gymnosperms			
Division	Ginkgophyta	Ginkgo	1
Division	Cycadophyta	Cycads	130
Division	Gnetophyta	Gnetophytes	75
Division	Coniferophyta	Conifers	600
Angiosperms			
Division	Anthophyta	Flowering plants	250,000

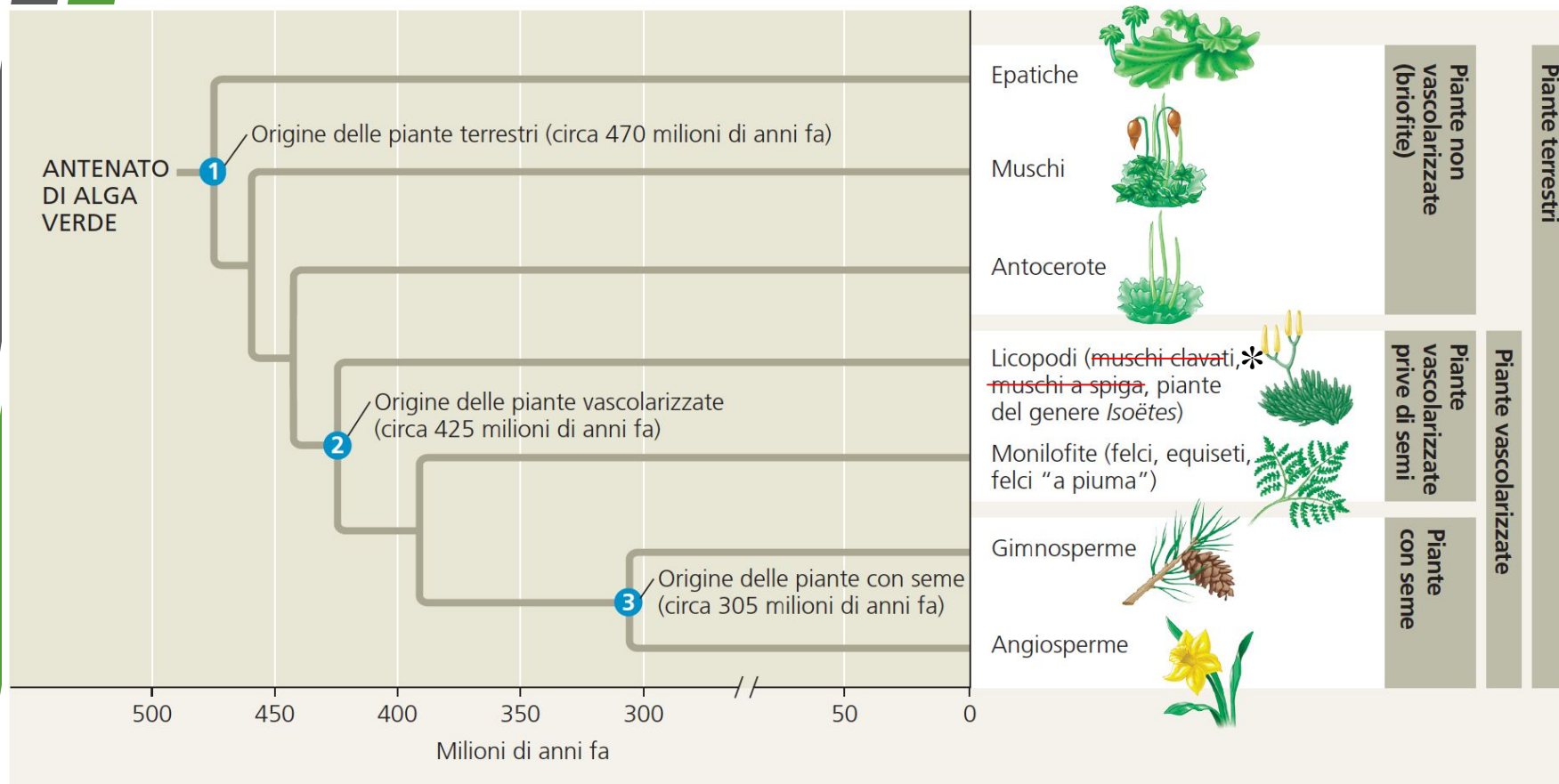


Figura 8.4 Tappe salienti dell'evoluzione delle piante. La filogenesi qui mostrata illustra l'ipotesi guida sulle relazioni tra gruppi di piante.

* i termini *muschi clavati* (club mosses) e *muschi a spiga* (spike mosses) non sono utilizzati in italiano, si tratta di un errore di traduzione.

Piante terrestri

- Le piante terrestri possono essere informalmente raggruppate sulla base della presenza o assenza di **tessuto vascolare**.
- La maggior parte delle piante presentano tessuto vascolare e vengono denominate **piante vascolari**.
- Le piante non vascolari sono comunemente chiamate **briofite**.
- Le briofite non costituiscono un gruppo monofiletico.

Piante vascolari senza semi

- Le **piante vascolari senza semi** possono essere divise in cladi
- **Lycophyta** (licofite e piante simili)
- **Monilophyta** (felci e piante simili)
- Le piante vascolari senza semi non formano un clado
- Organismi che sono raggruppati sulla base di caratteristiche biologiche fondamentali simili piuttosto che sulla condivisione di antenati comuni vengono definiti **grado**.

Piante vascolari con semi

- Un **seme** è un embrione e nutrienti circondato da un rivestimento protettivo
- Le piante con semi formano un clade e possono essere suddivise in ulteriori cladi
- Le **gimnosperme**, piante con “seme nudo”, includono le conifere
- Le **angiosperme**, piante con fiore

Muschi ed altre piante non vascolari hanno un ciclo vitale dominato dal gametofito

- Le briofite sono rappresentate oggi da tre divisioni (phyla) di piante erbacee (non legnose)
- **Epatiche**, Divisione (phylum) Hepatophyta
Muschi, Divisione (phylum) Bryophyta s.s.
Antocerote, Divisione (phylum) Anthoceroophyta
- Questi gruppi si ritiene rappresentino le prime linee evolutive a divergere dall'antenato comune delle piante terrestri

§8.2 Errori di traduzione nel libro

- *Il libro riporta che il termine muschio può essere utilizzato anche per organismi diversi dai muschi, in realtà questo accade solo in inglese, mentre in italiano questa possibilità non esiste:*
- “Muschio irlandese” (Irish Moss): il termine non è usato in italiano e può riferirsi a diverse specie di alghe (per es. *Chondrus crispus*, carragheen) e anche ad alcune piante terrestri.
- “Muschio delle renne” (Reindeer Moss): il termine non è usato in italiano dove si usa il nome scientifico *Cladonia rangiferina*.
- “Muschi clavati” e “Muschi a spiga”: i termini non sono usati in italiano dove si usano i termini licofite e piante del genere *Isoetes*.
- Muschio spagnolo (Spanish Moss): il termine non esiste in italiano, la pianta è chiamata in italiano *Tillandsia*.
- La traduzione letterale di questi termini dall'inglese all'italiano è un errore di traduttori che conoscono male la terminologia biologica.

DA NON USARE

In italiano l'uso del termine muschio è limitato alle piante denominate briofite.

Muschi ed altre piante non vascolari hanno un ciclo vitale dominato dal gametofito

- In tutte e tre le divisioni di briofite i gametofiti sono piú grandi e longevi degli sporofiti
- Gli sporofiti sono tipicamente presenti un tempo limitato.

a. Gametofito di muschio con attaccati gli sporofiti

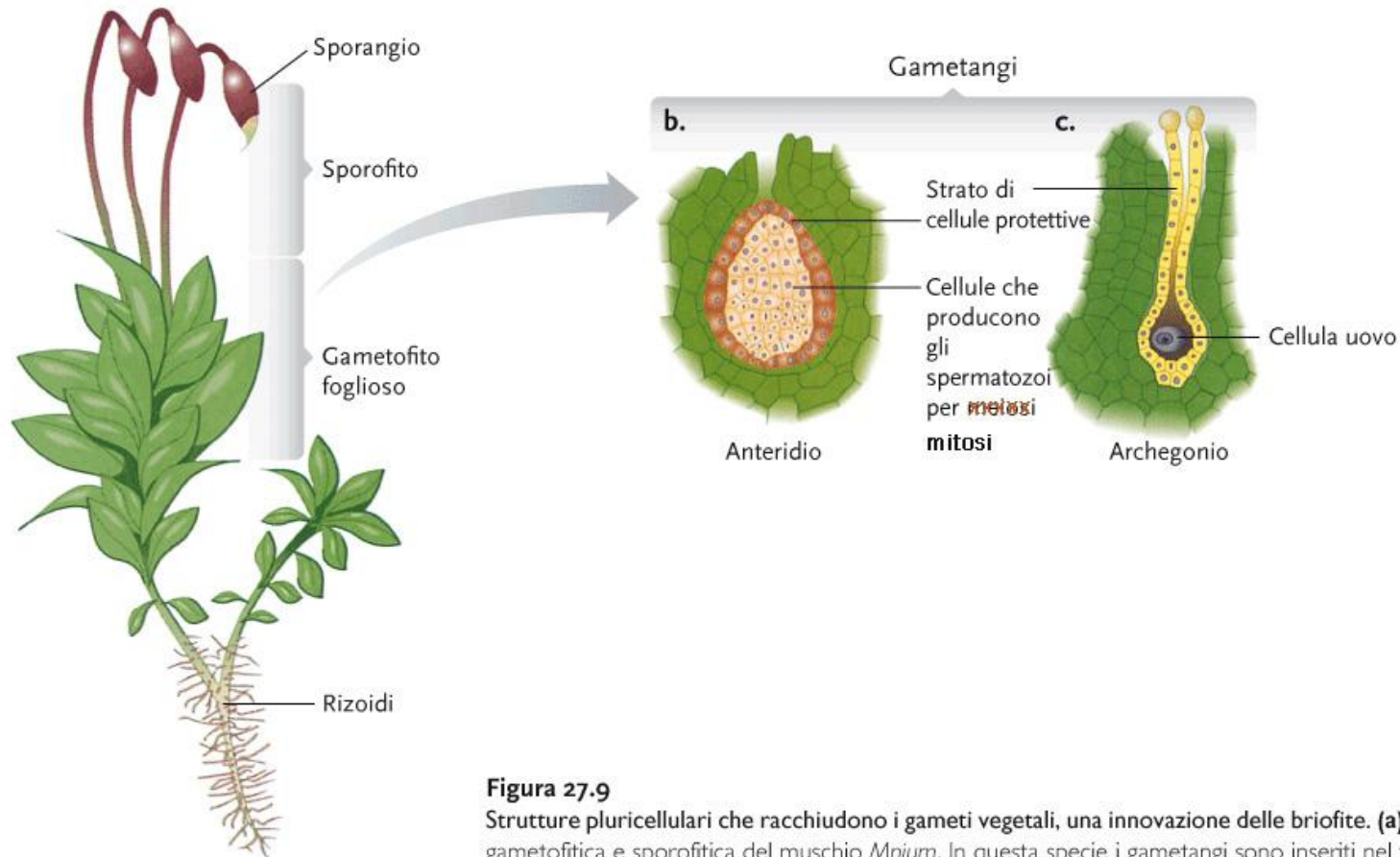


Figura 27.9

Strutture pluricellulari che racchiudono i gameti vegetali, una innovazione delle briofite. **(a)** Le fasi gametofitica e sporofitica del muschio *Mnium*. In questa specie i gametangi sono inseriti nel tessuto del gametofito. In alcune altre briofite i gametangi sono attaccati sulla superficie del gametofito. Due tipi di gametangi dei muschi sono **(b)** l'anteridio, che contiene le cellule da cui derivano gli spermatozoi, e **(c)** l'archegonio, che contiene una cellula uovo. Quando fecondato, l'uovo dà origine allo sporofito.

Alternanza di generazioni

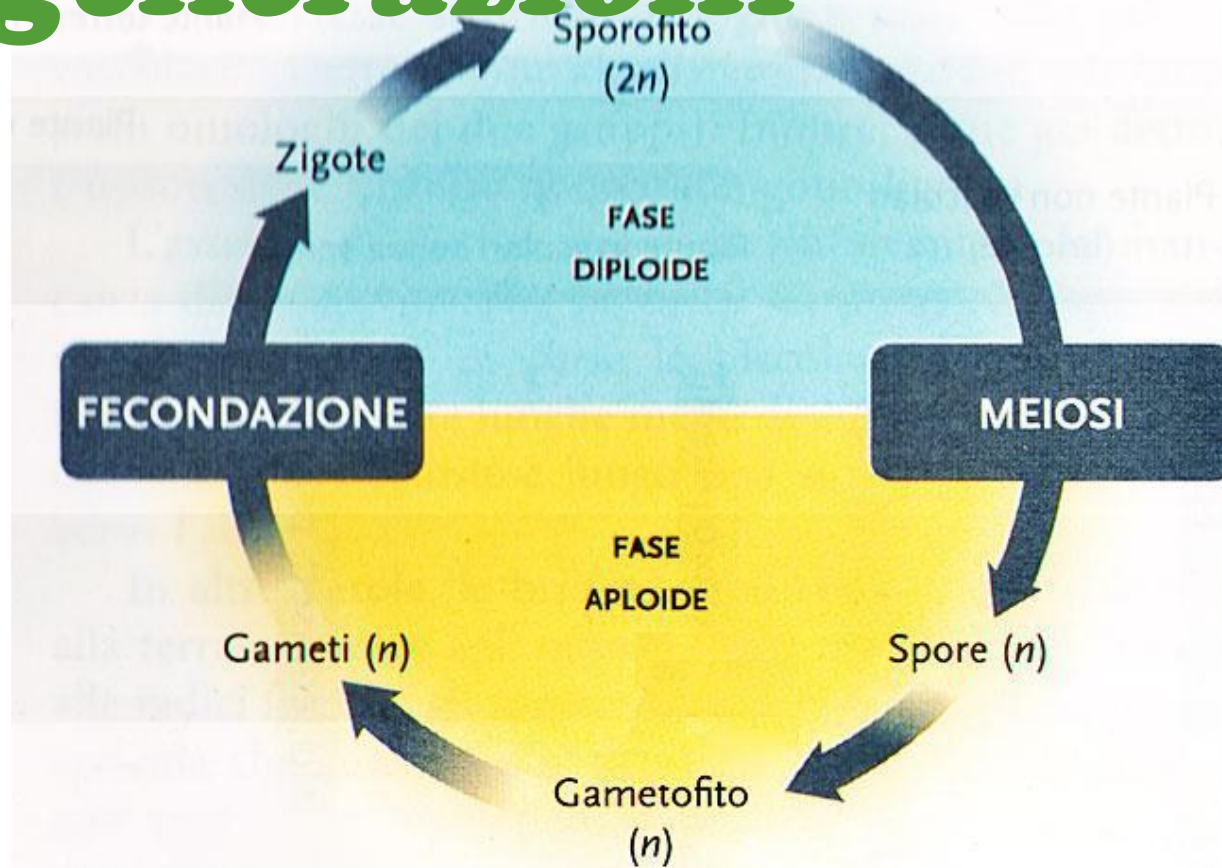


Figura 27.6

Panoramica dell'alternanza di generazioni, il modello base del ciclo vitale delle piante. La dominanza relativa delle fasi aploide e diploide è differente per gruppi di piante diverse (confronta con la Figura 27.7).

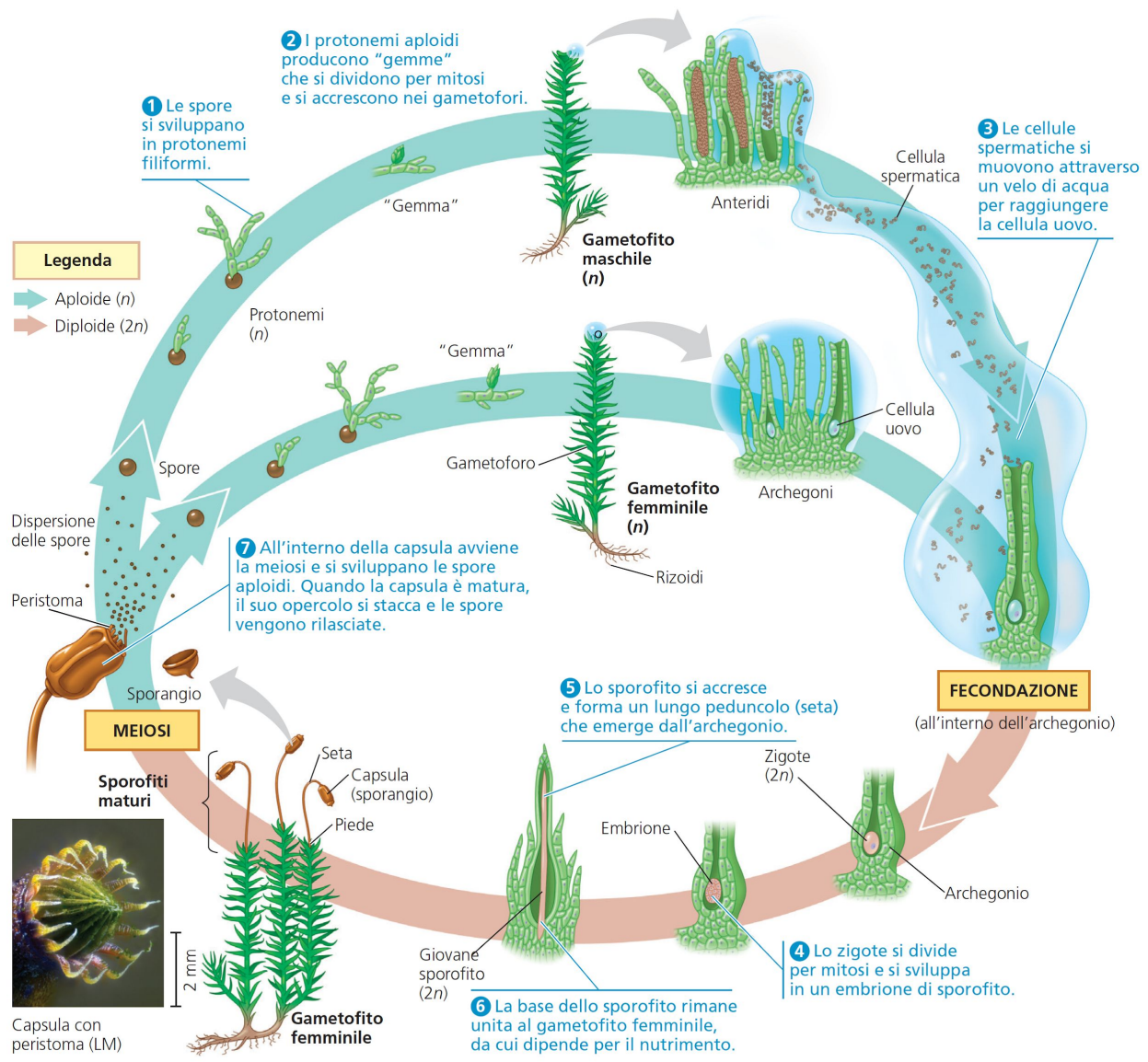


Figura 8.5 Il ciclo vitale di un muschio.

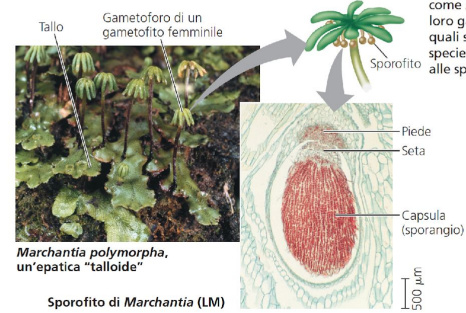
? In questo schema, la cellula spermatica che feconda la cellula uovo è geneticamente diversa dalla cellula uovo? Spiegate.

Figura 8.6
Esplorando La diversità delle briofite

Epatiche (phylum Hepatophyta)

I nomi, sia comuni sia scientifici, di questa divisione si riferiscono ai gametofiti a forma di fegato (dal latino *hepaticus*, "fegato"), come quelli di *Marchantia* mostrati nell'immagine qui sotto. Nel Medioevo, si pensava che queste piante, proprio per la loro forma, potessero essere utilizzate per il trattamento di disturbi del fegato. Alcune epatiche, inclusa *Marchantia*,

sono dette "talloidi", a causa della forma laminare e appiattita dei loro gametofiti. (Richiamo al Capitolo 28, in cui il corpo pluricellulare di un'alga viene definito tallo.) I gametangi di *Marchantia* sono accolti su gametofori, che appaiono come piccoli alberi. Per osservare gli sporofiti, dotati di una breve seta (peduncolo) che termina in una capsula ovale o rotondeggiante, è necessaria una lente di ingrandimento. Altre epatiche, come *Plagiochila* (vedi sotto), sono dette "fogliose", perché i loro gametofiti possiedono piccole strutture simili a fusti dalle quali si dipartono numerose appendici simili a foglioline. Le specie di epatiche "fogliose" sono molto più numerose rispetto alle specie di epatiche "a tallo".



Marchantia polymorpha, un'epatica "talloide"

Sporofito di *Marchantia* (LM)

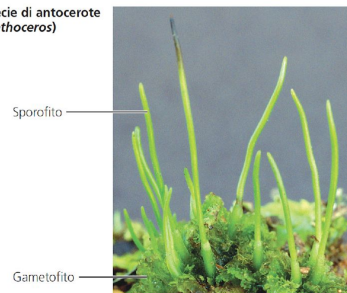


Plagiochila deltoidea, un'epatica "fogliosa"

Antocerote (phylum Anthocerophyta)

Il nome comune e scientifico di questo gruppo di piante (dal greco *keras*, "corno") richiama la forma affusolata dello sporofito. Un tipico sporofito può crescere in altezza fino a 5 centimetri. A differenza delle epatiche e dei muschi, lo sporofito delle antocerote è privo di peduncolo ed è costituito soltanto dallo sporangio. Lo sporangio rilascia le spore mature, partendo dalla cima del suo corpo a forma di corno, grazie alla presenza di fessure. I gametofiti, che solitamente hanno un diametro di 1-2 cm, crescono soprattutto orizzontalmente e spesso presentano numerosi sporofiti. Le antocerote sono fra le prime piante a colonizzare aree aperte con suoli umidi, grazie anche alla possibilità di instaurare rapporti di simbiosi con cianobatteri fissatori dell'azoto (l'azoto risulta spesso poco abbondante in queste aree).

Specie di antocerote (*Anthoceros*)



Muschi (phylum Bryophyta)

I gametofiti dei muschi possono variare in altezza da meno di 1 mm fino a 2 m; tuttavia, nella maggior parte delle specie, non raggiungono i 15 cm. Il tappeto di muschio, che si osserva comunemente, consiste prevalentemente di gametofiti. Il margine delle "foglie" ha solitamente lo spessore di un'unica cellula, ma il comune muschio *Polytrichum* (nella foto) e altre specie strettamente imparentate possiedono "foglioline" più complesse con margini rivestiti da cuticola. Gli sporofiti dei muschi si presentano tipicamente allungati (anche fino a 20 cm) e visibili a occhio nudo; appaiono verdi e fotosintetici da giovani, mentre diventano rossicci o marroni quando sono pronti a rilasciare le spore.

Polytrichum comune, un muschio dal "cappuccio peloso"

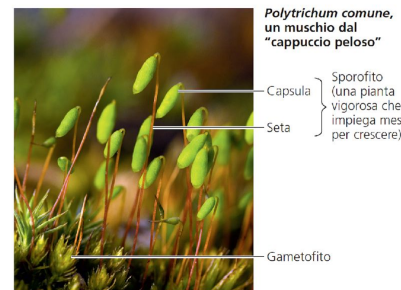


Figura 8.7 Ricerca

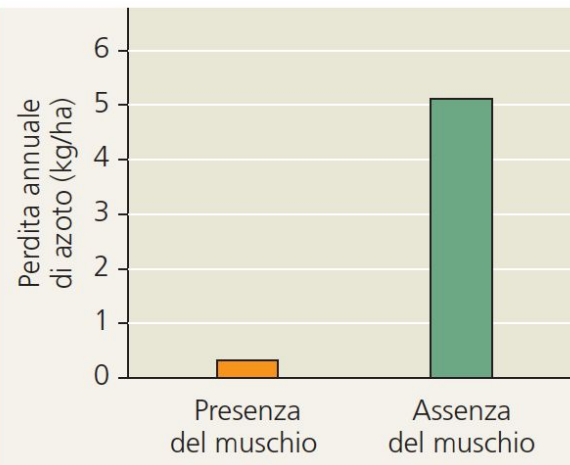
Le briofite possono ridurre la velocità con cui le sostanze nutritive vengono perse dal suolo?

ESPERIMENTO

Spesso il terreno degli ecosistemi terrestri è povero di azoto, un elemento nutritivo importante per la crescita della pianta. Richard Bowden, studioso dell'Allegheny College, ha misurato gli apporti e le perdite annuali di azoto in un ecosistema caratterizzato da suoli sabbiosi e popolati dal muschio *Polytrichum*. Gli apporti di azoto nell'ecosistema vennero misurati tenendo conto delle piogge (ioni disciolti, come lo ione nitrato NO_3^-), della fissazione biologica dell' N_2 e della deposizione da parte del vento. Le perdite di azoto avvengono per effetto della lisciviazione da parte delle acque (ioni disciolti, come lo ione nitrato NO_3^-) e delle emissioni gassose (come NO_2 , prodotto da alcuni batteri). Le perdite di azoto vennero misurate sia in terreni contenenti *Polytrichum*, sia in terreni in cui il muschio era stato asportato due mesi prima dell'esperimento.

RISULTATI

Un totale di 10,5 kg di azoto per ettaro (kg/ha) entra nell'ecosistema ogni anno. Una piccola parte viene persa con le emissioni gassose (0,10 kg/ha per anno). Nel grafico seguente viene mostrato il confronto dei risultati riguardanti la perdita di azoto attraverso le acque liscivie.



CONCLUSIONI


La presenza del muschio *Polytrichum* riduce enormemente la perdita annuale di azoto da parte dell'ecosistema attraverso le acque. Ogni anno il muschio contribuisce a mantenere più del 95% dell'apporto totale (10,5 kg/ha) di azoto (soltanto 0,1 kg/ha e 0,3 kg/ha vengono persi rispettivamente con le emissioni gassose e con le acque liscivie).

FONTI

R.D. Bowden, Inputs, outputs, and accumulation of nitrogen in early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem, *Ecological Monographs*, 61:207-223 (1991).

E SE...

In che modo la presenza di *Polytrichum* potrebbe influire sulle specie di piante che tipicamente colonizzano il suolo sabbioso dopo il muschio?



Sphagnum, o “muschio di torbiera” forma depositi estesi di materiale organico parzialmente decomposto noto con il nome di **torba**. La lenta decomposizione è dovuta alla presenza di fenoli.

La torba può essere usata come combustibile

Le basse temperature, il pH, e i livelli di ossigeno delle torbiere inibiscono la decomposizione dei muschi e di altri organismi.

Le torbiere coprono il 3% delle terre emerse ma contengono circa il 30% del carbonio organico del mondo (450 miliardi di tonnellate).

La raccolta eccessiva di *Sphagnum* e l’abbassamento del livello dell’acqua nelle torbiere dovuto al riscaldamento climatico potrebbe rilasciare la CO₂ immagazzinata nell’atmosfera contribuendo all’ulteriore riscaldamento climatico globale.



(a) Raccolta della torba in una torbiera.



(b) "Uomo di Tollund", una mummia risalente al 405-100 a.C. rinvenuta in una palude. Le condizioni acide, povere di ossigeno prodotte da *Sphagnum* possono conservare i corpi umani o di altri animali per migliaia di anni.

Figura 8.8 *Sphagnum* o muschio di torbiera: una briofita con importanza economica, ecologica e archeologica.

Felci ed altre piante vascolari senza semi sono state le prime piante a crescere in altezza

- Le briofite erano il tipo prevalente di vegetazione per i primi 100 milioni di anni di evoluzione delle piante
- I primi fossili di piante vascolari datano 425 milioni di anni fa
- I tessuti vascolari permisero a queste piante di crescere in altezza
- Le piante vascolari senza semi hanno cellule spermatiche flagellate e sono generalmente in ambienti umidi.

Origine e caratteristiche adattive delle piante vascolari

- Le prime piante vascolari avevano sporofiti ramificati e nutritivamente indipendenti dai gametofiti
- Le piante vascolari viventi sono caratterizzate da cicli vitali con sporofito dominante
- Tessuti vascolari (xilema e floema)
- Radici e foglie ben sviluppate

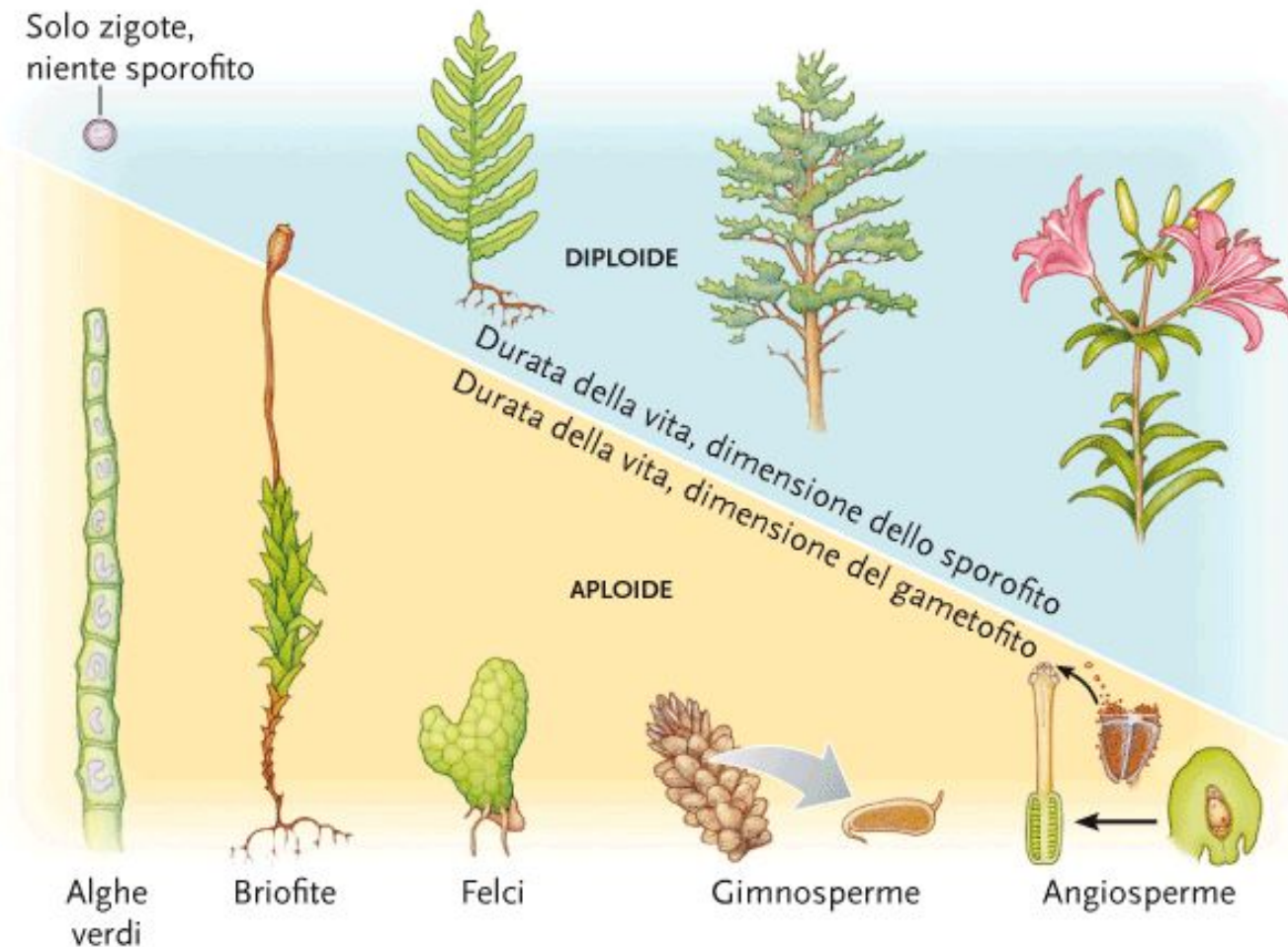


Figura 27.7

Andamento dell'evoluzione dalla dominanza della generazione gametofitica (aploide) alla dominanza della generazione sporofitica (diploide), qui rappresentato da specie esistenti che vanno da un'alga verde (*Ulothrix*) ad una pianta a fiore. Questo andamento si sviluppò non appena le piante colonizzarono zone sulla terra. In generale, gli sporofiti delle piante vascolari sono più grandi e più complessi di quelli delle briofite e i loro gametofiti sono ridotti in dimensioni e complessità. In questo diagramma la felce rappresenta le piante vascolari senza semi.

Le piú antiche piante vascolari

Figura 27.4

Fossile di una delle prime piante vascolari, la *Cooksonia*, datato circa 420 milioni di anni. La *Cooksonia* era piccola e, come mostra l'immagine, il suo fusto mancava di foglie e probabilmente era lungo meno di 3 cm. Le strutture a forma di coppa all'apice del fusto producevano le spore riproduttive.



Evoluzione delle piante terrestri

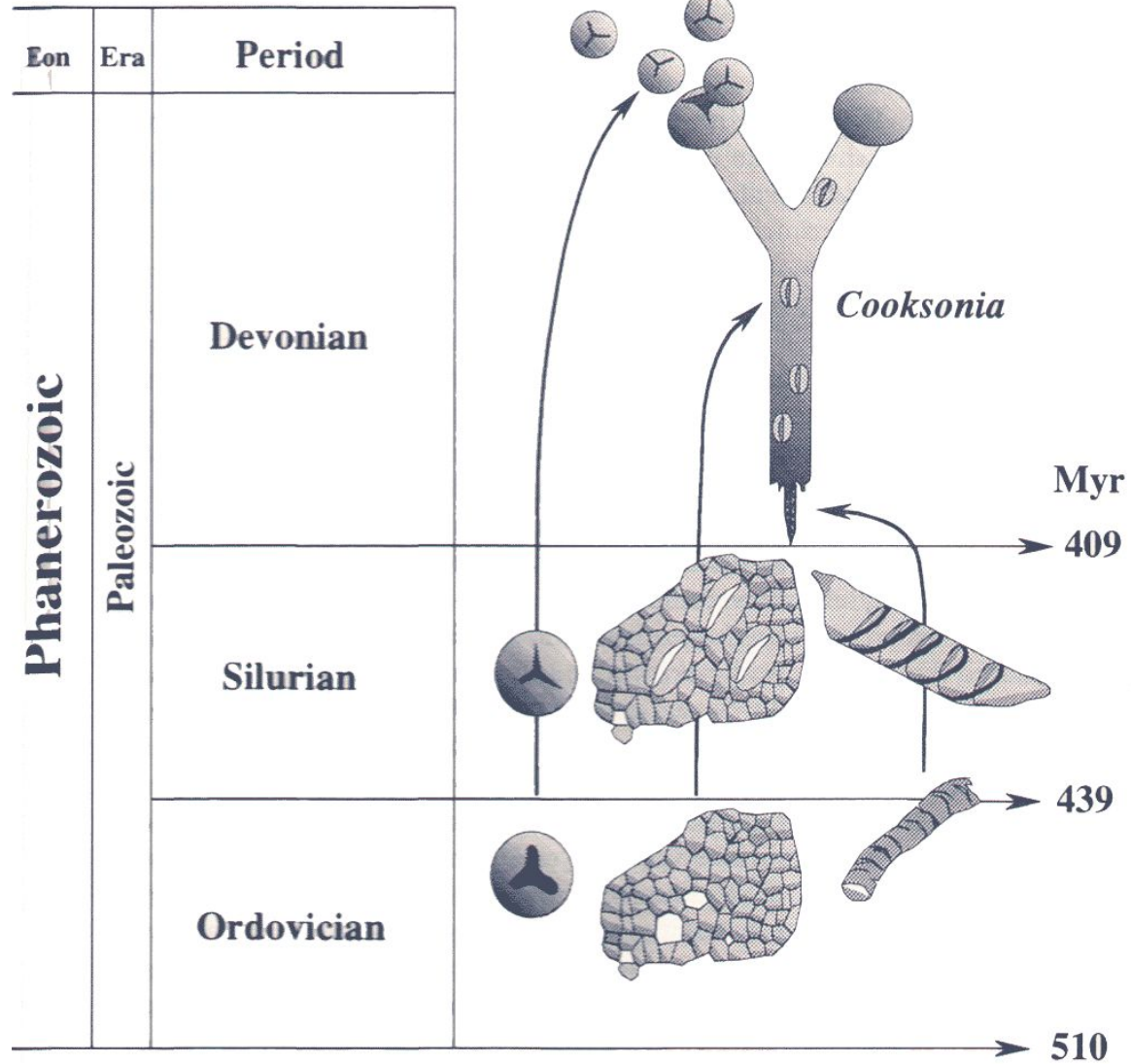


Figure 4.3. Chronology of appearance of various micro- and megafossils pertaining to the evolution of vascular land plants. Spores, cuticular membranous sheets, and banded tubes appear in the Ordovician. Spores with trilete markings, plant cuticles bearing the impressions of guard cells, and tracheids appear in the Silurian. *Cooksonia*-like megafossils with sporangia containing trilete spores, cuticles with stomata, and axes containing water-conducting cells appear in the Upper Silurian and Lower Devonian.

Da *The Evolutionary Biology of Plants*.
K. J. Niklas (1997)

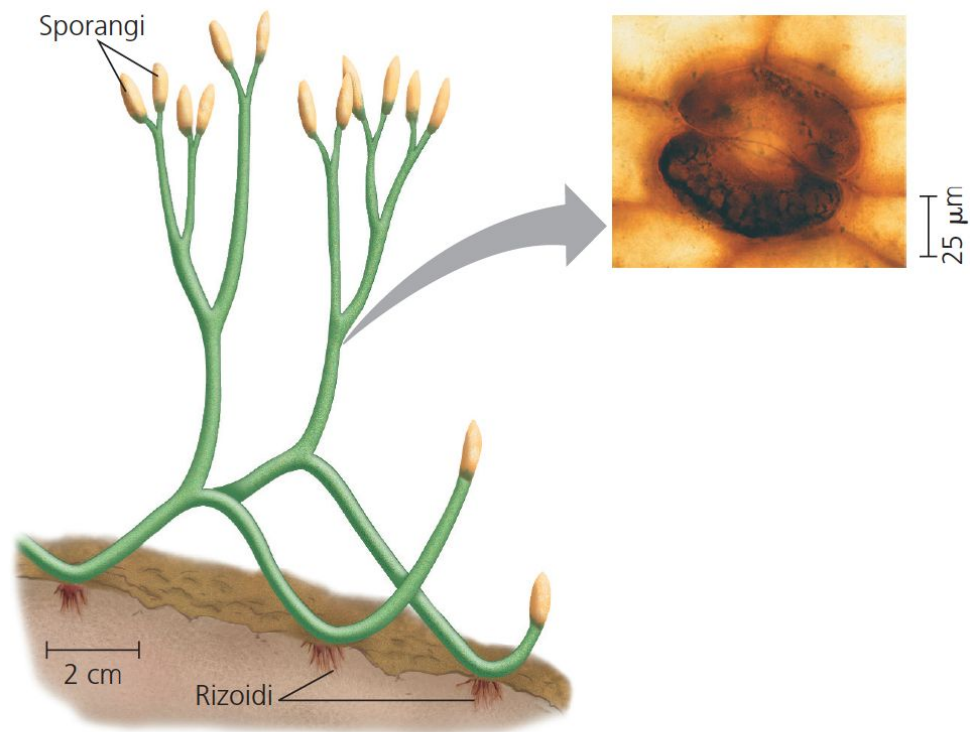


Figura 8.9 Sporofiti di *Aglaophyton major*, un antenato delle piante vascolarizzate attualmente esistenti. Questa ricostruzione basata su fossili risalenti a 405 milioni di anni fa mostra una ramificazione dicotomica (a Y) con sporangi alle estremità. La ramificazione dello sporofito caratterizza le piante vascolarizzate odierne ma è assente nelle piante non vascolarizzate attualmente esistenti (briofite). *Aglaophyton* era dotato di rizoidi che lo ancoravano al suolo. Nel dettaglio si può osservare uno stoma fossilizzato di *A. major* (immagine ottenuta con LM e successivamente colorata).

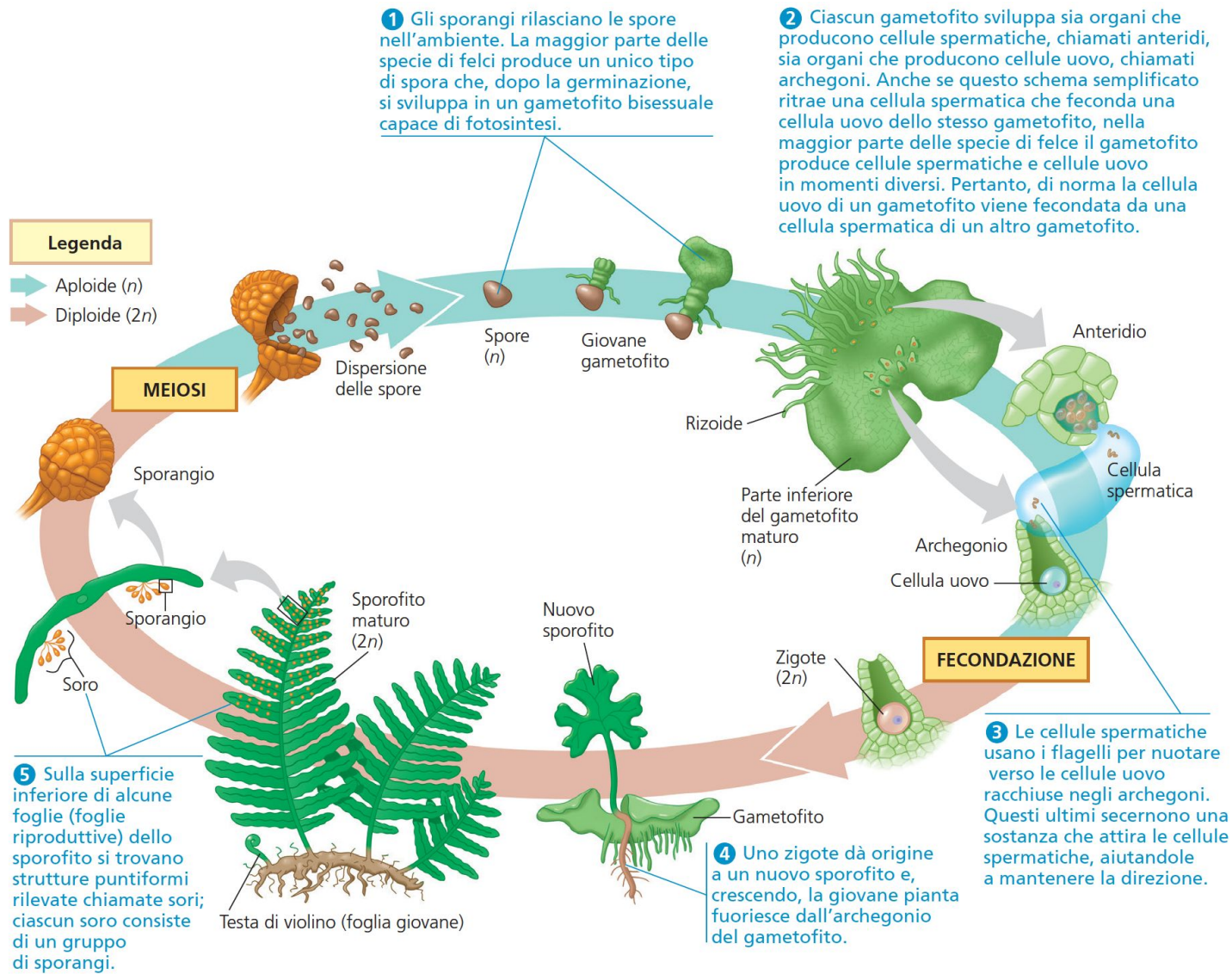


Figura 8.10 Il ciclo vitale di una felce.

E SE...

Se la dispersione anemofila delle cellule spermatiche si fosse evoluta in una felce, in che modo ne avrebbe influenzato il ciclo vitale?

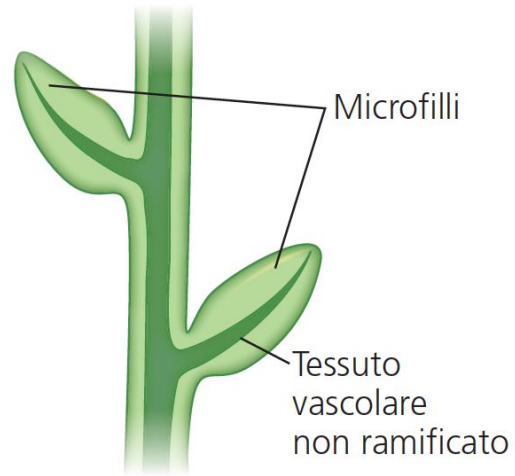
Evoluzione delle radici

- Le **radici** sono organi che ancorano le piante al suolo permettendo anche l'assorbimento di acqua e nutrienti dal suolo
- Le radici si sono probabilmente evolute dalla modificazione di fusti sotterranei

Evoluzione delle foglie

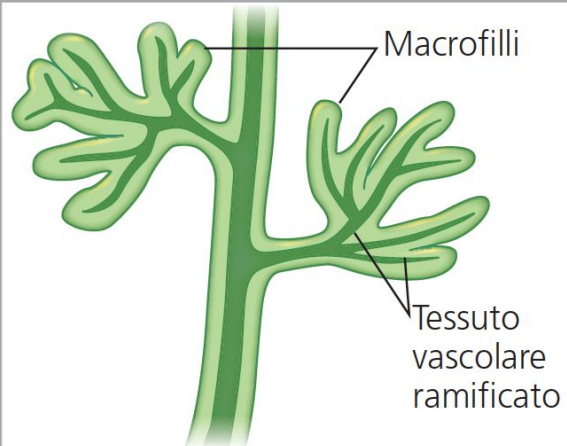
- Le **foglie** sono organi che aumentano l'area superficiale delle piante vascolari, permettendo la cattura di piú energia solare utilizzata per la fotosintesi
- Le foglie possono essere distinte secondo la loro origine in
- **Microfilli**, foglie con singola venature derivanti da riduzione di telomi o enazioni (licopodi)
- **Megafille**, foglie derivate dall'unione di diversi telomi e con tessuto vascolare ramificato

Microfilli



Selaginella kraussiana
(muschio a spiga di Krauss)

Macrofilli

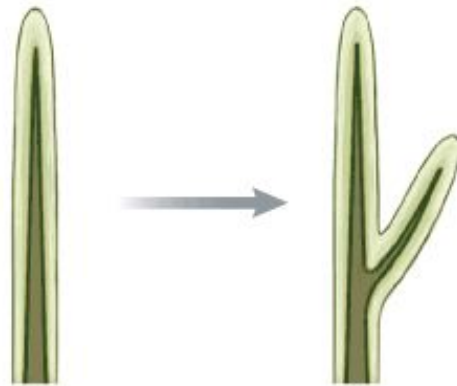


Hymenophyllum tunbrigense
(felce apuana)

Figura 8.11 Foglie: microfilli e macrofilli.

a. Sviluppo della foglia come diramazione dell'asse verticale principale

Microfilli
(teoria delle enazioni)
Bower 1935



b. Sviluppo delle foglie in un modello ramificato

Macrofilli
(teoria telomica)
Zimmerman 1938

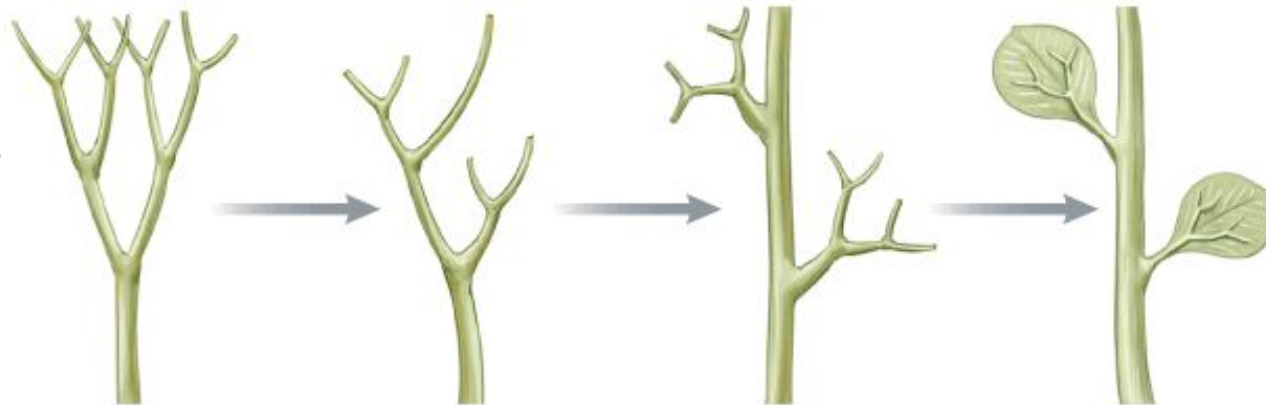


Figura 27.5

Evoluzione delle foglie. (a) Strutture primordiali simili a foglie di un certo tipo potrebbero essersi evolute come diramazioni dell'asse verticale principale della pianta; c'era una sola nervatura (vaso di trasporto) in ogni foglia. Oggi, le piante vascolari senza seme, come le licofite (苔蘚類植物), hanno questo tipo di foglie. **(b)** In altri gruppi di piante vascolari senza seme, le foglie derivarono da una serie di fasi che incominciarono quando il fusto principale evolvette un modello di crescita ramificata. Piccoli rami laterali si aprirono a ventaglio e del tessuto fotosintetico riempì gli spazi tra di loro, diventando la lamina fogliare. Col tempo i rametti si modificarono in nervature.

Gli sporofilli e la diversificazione delle spore

- Gli **sporofilli** sono foglie modificate con sporangi
- I **sori** sono grappoli di sporangi sulla superficie inferiore degli sporofilli (felci)
- Gli **strobili** sono strutture a forma di cono formate da gruppi di sporofilli (licofite)
- La maggior parte delle piante vascolari senza semi sono **omosporee** producendo un solo tipo di spore che si sviluppano in gametofiti bisessuali
- Tutte le piante con semi e alcune piante vascolari senza semi sono **eterosporee**
- Le specie eterosporee producono **megaspore**, che danno origine a gametofiti femminili, e **microspore**, che danno origine a gametofiti maschili



Fig. 3.36 → I sori privi di indusio di *Polipodium vulgare*.



Fig. 3.20 → *Lycopodium clavatum* con sporofilli all'apice dei rami.

PEARSON

Classificazione

- La divisione **Lycophyta** include lycopodi, *Selaginella* e *Isoëtes*
- La divisione **Monilophyta** include felci, equiseti, *Psilotum* e loro parenti

Licopodi (phylum Lycophyta)

Molte specie di licopodi crescono sugli alberi tropicali come *epifite*, ovvero piante che utilizzano altre piante come supporto ma senza parassitarle. Altri licopodi crescono in prossimità del suolo delle foreste temperate. In alcune specie, i piccoli gametofiti vivono sul terreno e presentano capacità fotosintetiche, mentre altre specie vivono sotto terra e si nutrono grazie alla simbiosi con funghi. Gli sporofiti possono presentare fusti eretti che producono numerose piccole foglie verdi oppure fusti che si accrescono orizzontalmente in prossimità del terreno e da cui partono radici ramificate a forma di Y.

Le selaginelle sono in genere relativamente piccole e crescono parallelamente al suolo. In molti licopodi e Selaginelle gli sporofilli sono raggruppati a formare coni allungati (strobili). Le piante del genere *Isoetes*,

costituiscono un unico genere che vive in zone paludose o come piante acquatiche sommerse. Tutti i licopodi sono piante omsporee, mentre Selaginella e Isoetes sono piante eterosporee. Le spore dei licopodi, che vengono rilasciate in gruppo, sono particolarmente ricche di oli e quindi infiammabili, tanto che, in passato, stregoni e fotografi le incendiavano per ottenere fumo o flash.

Isoetes gunnii,
~~un muschio a penna~~

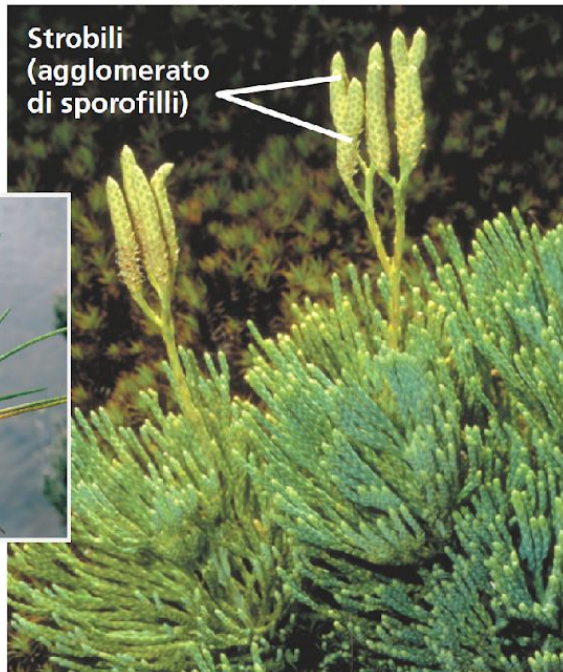


Selaginella moellendorffii,
~~un muschio a spiga~~



1 cm

2,5 cm



Diphasiastrum tristachyum,
~~un muschio clavato~~

Antenati di grandi dimensioni

Monilofite (phylum Monilophyta)



Athyrium filix femina, felce femmina

25 cm



Equisetum telmateia, un equisetto gigante

Strobilo su un fusto fertile

Fusto vegetativo

3 cm



Psilotum nudum

4 cm

Le felci

A differenza dei licopodi, le felci possiedono macrofilli (Figura 8.11). Gli sporofiti hanno tipiche ramificazioni orizzontali che danno origine a grandi foglie chiamate fronde, spesso suddivise in numerose foglioline più piccole. La fronda si accresce man mano che l'apice, ripiegato su sé stesso a testa di violino, si distende.

Quasi tutte le specie sono omosporee.

In alcune, il gametofito si raggrinzisce e muore dopo che il giovane sporofito si è distaccato. Nella maggior parte delle specie, gli sporofiti presentano sporangi dotati di peduncoli e forniti di dispositivi a molla che permettono di proiettare le spore a una distanza di diversi metri. Una volta disperse, le spore possono essere trasportate dal vento percorrendo notevoli distanze. Alcune specie producono durante tutto l'arco della loro vita più di mille miliardi di spore.

Gli equiseti

Il nome di questo gruppo di piante si riferisce all'aspetto a pennello dei loro fusti, che presentano una superficie abrasiva che le rendeva utili storicamente per la pulitura di pentole e tegami. Alcune specie possiedono fusti fertili (portatori di coni) e fusti vegetativi separati. Gli equiseti sono piante omosporee con spore che, dopo essere state rilasciate dai coni, danno origine a tipici gameti bisessuati.

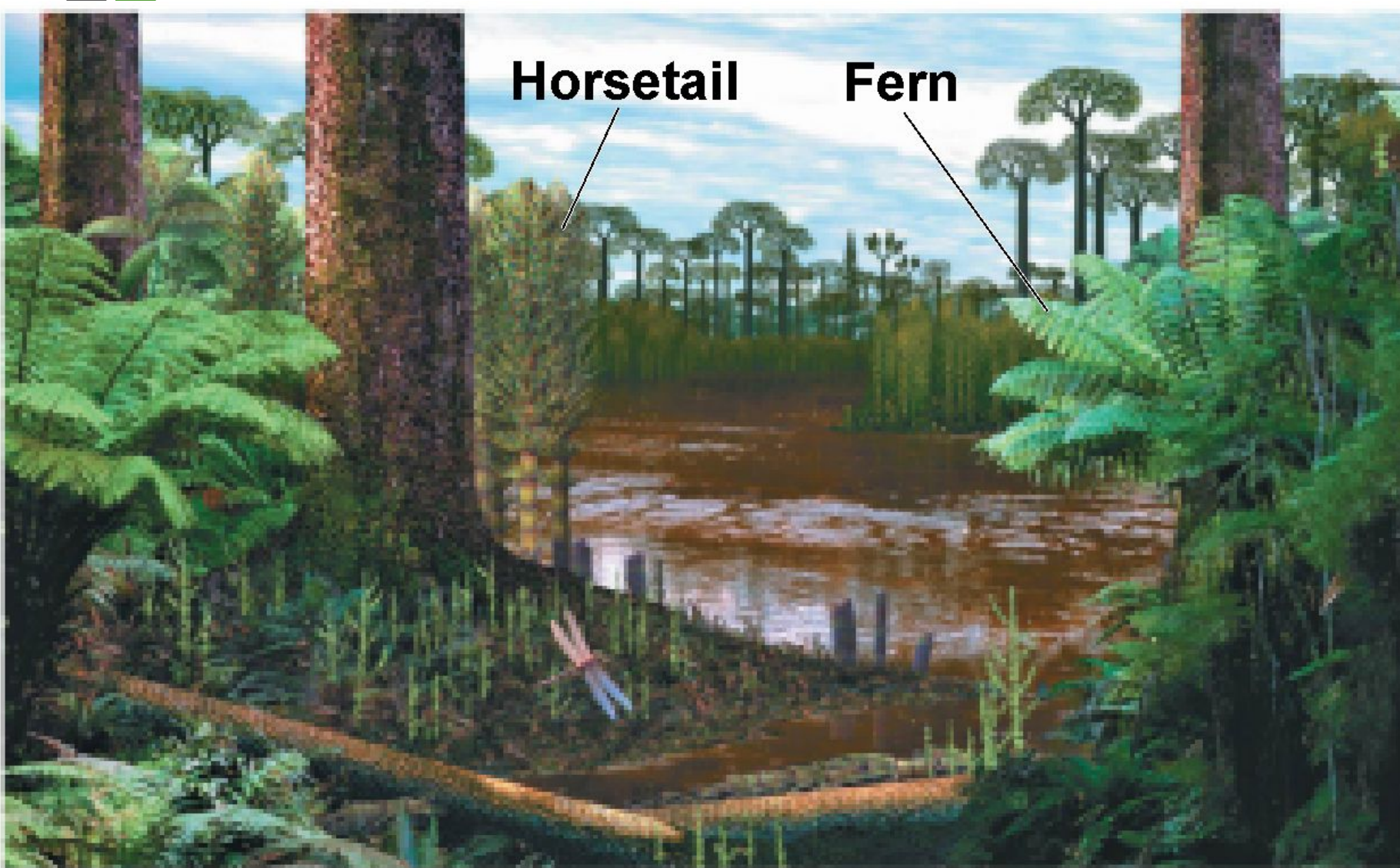
Gli equiseti vengono definiti anche artrofiti ("piante articolate") poiché presentano fusti con giunture da cui emergono anelli di piccole foglie o di rami; il fusto verticale degli equiseti costituisce il principale organo fotosintetico. Quest'ultimo è attraversato da grandi canali aerei che permettono il trasporto dell'ossigeno fino alle radici, le quali spesso crescono in suoli saturi di acqua.

Psilotum e i suoi discendenti

Analogamente ai fossili delle primitive piante vascolarizzate, gli sporofiti di *Psilotum* presentano fusti ramificati a forma di Y e sono privi di vere radici. I fusti presentano escrescenze simili a scaglie che mancano del tessuto vascolare e potrebbero risultare da una riduzione evolutiva delle foglie. Ciascun rigonfiamento giallo lungo il fusto consiste di tre sporangi fusi insieme. Anche le specie del genere *Tmesipteris*, strettamente imparentate con *Psilotum* e ritrovate unicamente nel sud del Pacifico, sono prive di radici, ma presentano piccole escrescenze simili a foglie che partono dai loro fusti e rendono l'aspetto di queste piante simile a quello delle viti. Entrambi i generi sono omosporei, con spore che danno origine a gametofiti bisessuati che crescono al di sotto della superficie del suolo e sono lunghi soltanto circa un centimetro.

L'importanza delle piante vascolari senza semi

- Gli antenati delle moderne licofite, equiseti e felci si svilupparono notevolmente durante il Devoniano e il Carbonifero, formando le prime foreste
- L'aumento della crescita e la fotosintesi rimossero CO₂ dall'atmosfera e possono aver contribuito al raffreddamento globale alla fine del Carbonifero
- Le piante in decomposizione delle foreste del Carbonifero divennero carbone

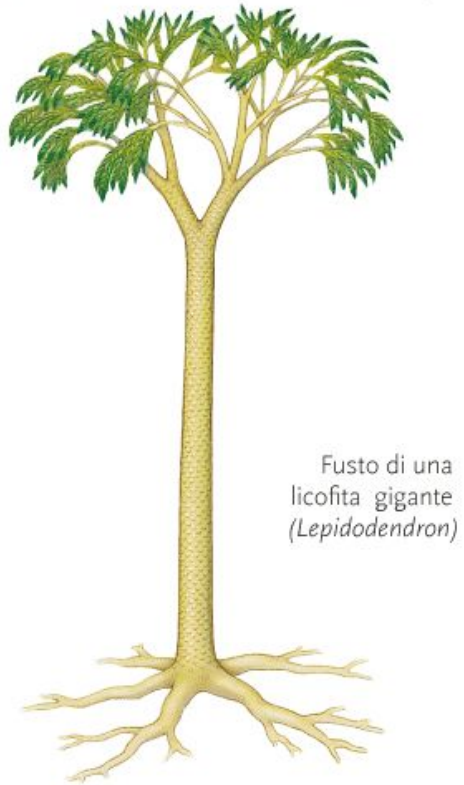


Horsetail

Fern

Fossili

a. Licofta arborea (*Lepidodendron*)

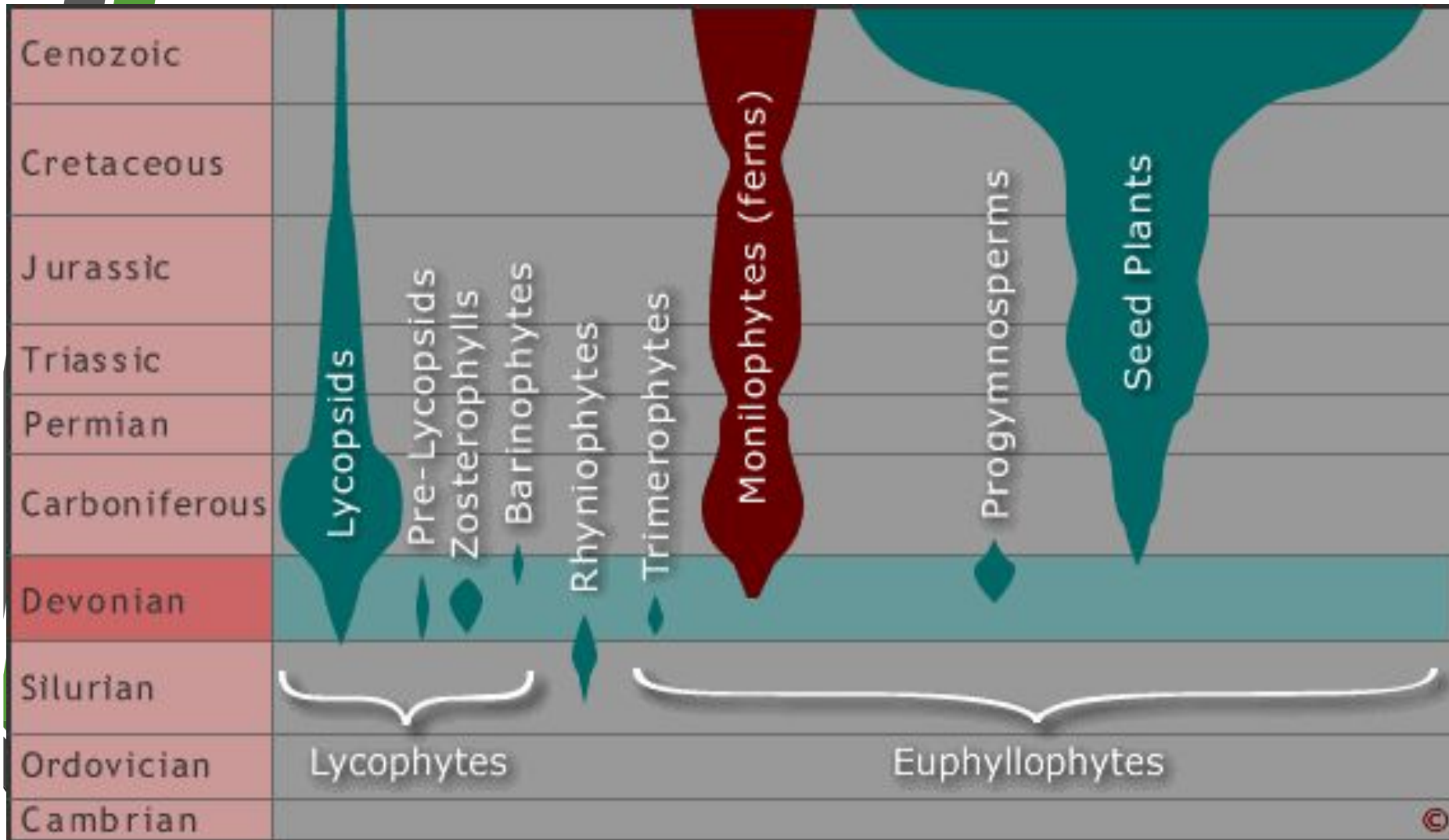


b. Ricostruzione di una foresta dell'Età del Carbone



Figura 27.14

Ricostruzione di una licofta arborea (*Lepidodendron*) e del suo ambiente. (a) Evidenze fossili suggeriscono che il *Lepidodendron* raggiunse 35 m di altezza con un tronco di 1 m di diametro. (b) Ricostruzione di una foresta dell'Età del Carbone.



© 2005, Dennis C. Murphy, www.devoniantimes.org

PEARSON