

---

4. Evoluzione delle piante a seme come  
adattamento delle piante all'ambiente subaereo I:  
Gimnosperme

# Evoluzione delle piante a seme

~ 350 milioni di anni fa: comparsa dei primi gruppi di SPERMATOFITE

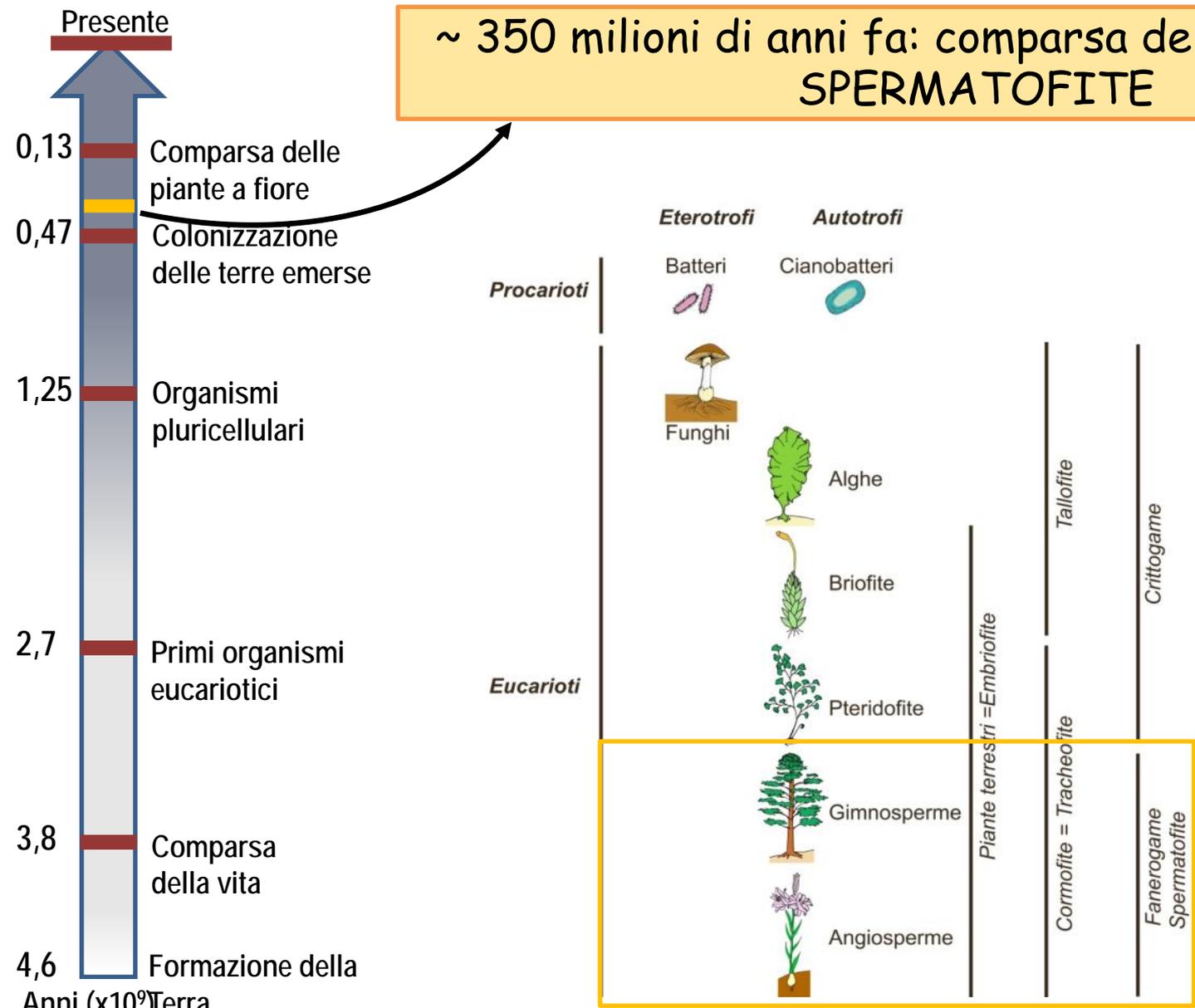


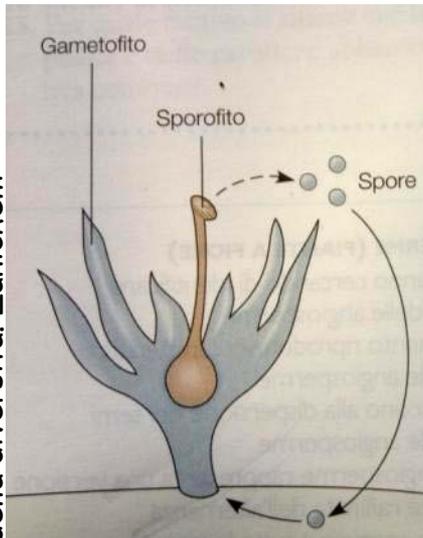
Immagine modificata da Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. Mc Graw-Hill

# Evoluzione delle piante a seme

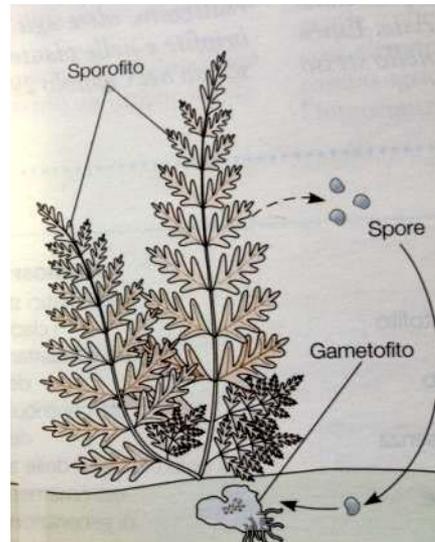
Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme:

1. Progressiva riduzione del gametofito e contemporaneo aumento della complessità dello sporofito

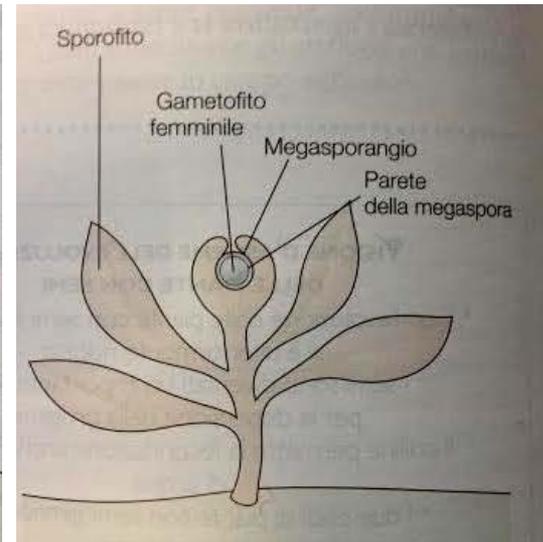
Da Campbell e Reece, Biologia -  
Meccanismi dell'evoluzione e origini  
della diversità. Zanichelli



Briofite



Pteridofite



Spermatofite

Vantaggi di questo tipo di sviluppo:

- maggior resistenza a stress ambientali quali siccità e radiazioni UV
- dipendenza del gametofito dallo sporofito per la nutrizione, senza la necessità di provvedere autonomamente al nutrimento

Tuttavia...

Lo sporofito continua a dipendere, durante i primissimi stadi di sviluppo, dai tessuti del gametofito materno, che hanno un ruolo trofico nei suoi confronti

# Evoluzione delle piante a seme

Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme:

## 2. Sviluppo del seme come importante mezzo per la dispersione della progenie

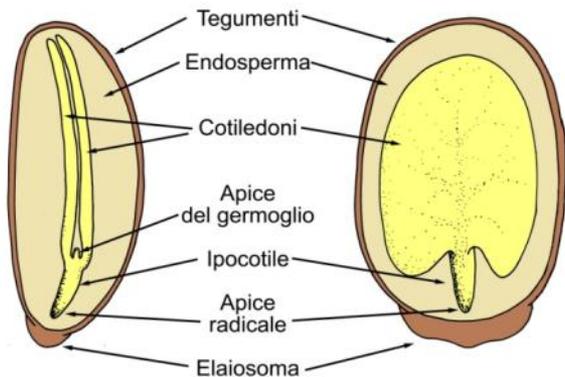
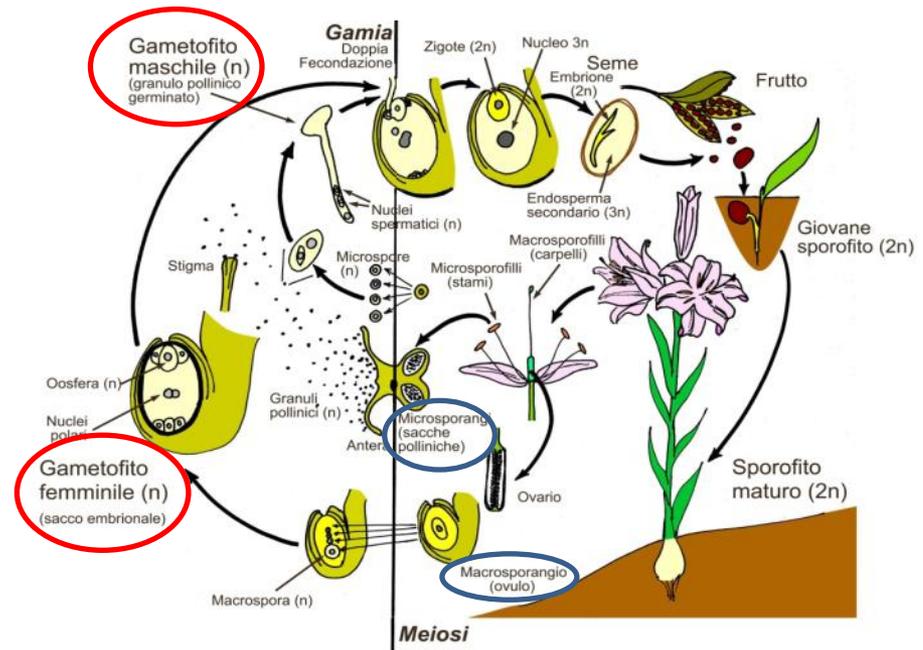
Tutte le piante a seme sono eterosporee:

Megasporangi con megaspore

→ Gametofito femminile racchiuso nello sporofito femminile: approvvigionamento di nutrienti dalla pianta madre, maggiore protezione

Microsporangio con microspore

→ Gametofito maschile liberato nell'aria (polline): minor dipendenza dalla disponibilità di acqua



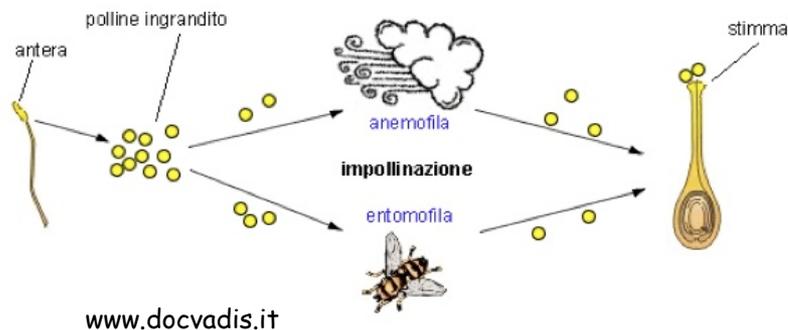
Il **seme** presenta una struttura pluricellulare resistente, decisamente più complessa rispetto alle spore liberate dalle embriofite e dalle pteridofite:

- capacità di QUIESCENZA anche per molti anni
- garantisce efficace DISSEMINAZIONE
- dispositivo di sopravvivenza della specie in condizioni ambientali sfavorevoli

# Evoluzione delle piante a seme

Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme:

## 3. Il polline permette la fecondazione anche in assenza di acqua



I granuli pollinici possono essere trasportati dal vento o dagli animali impollinatori in seguito al loro rilascio dal microsporangio

La germinazione del granulo pollinico (gametofito maschile) avviene nella maggior parte dei casi solo in seguito al contatto con il macrosporangio, al cui interno è contenuto il gametofito femminile

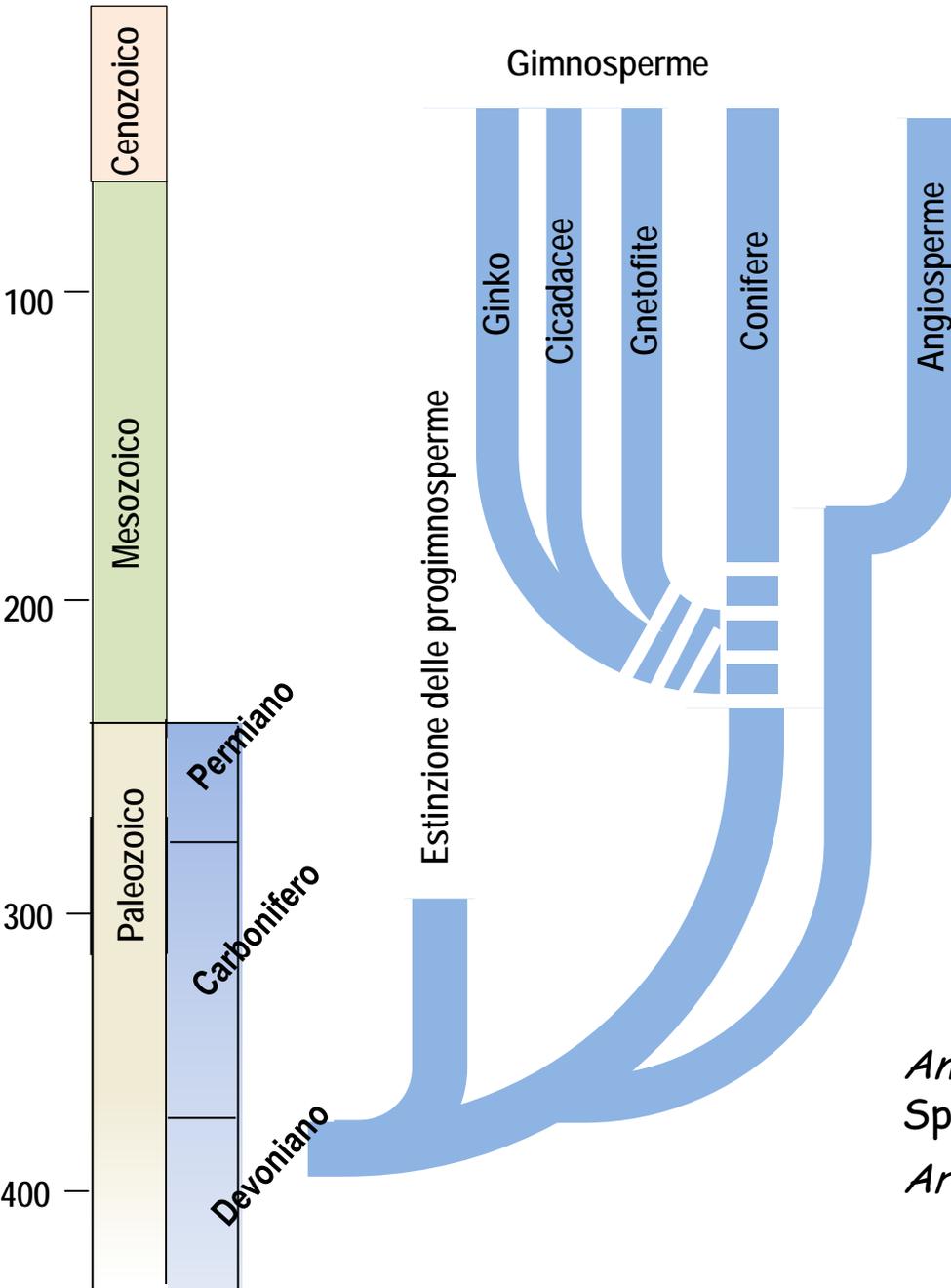


Briofite e pteridofite → i gameti maschili, flagellati, raggiungono direttamente le cellule uovo contenuti negli archegoni femminili.  
Distanze potenzialmente percorribili: alcuni centimetri

Nella maggior parte delle piante a seme, invece, i gameti sono privi di flagelli e sono trasportati all'interno delle spore.  
Grandi distanze potenzialmente percorribili.

→ Forte aumento della biodiversità

# Evoluzione delle piante a seme



Gimnosperme e Angiosperme si sono probabilmente evolute da un antenato comune, le **PROGIMNOSPERME**

Sono piante di collegamento tra le pteridofite più primitive e le prime spermatofite

- Evolutesi nel Devoniano ed estinte nel Carbonifero inferiore
- Piante alte fino a 15 m, foglie con lamina espansa, **possibilità di accrescimento secondario in spessore (cambio cribro-vascolare)**, alcune possedevano anche un cambio subero-fellodermico.
- **Prive di semi, produzione di spore**

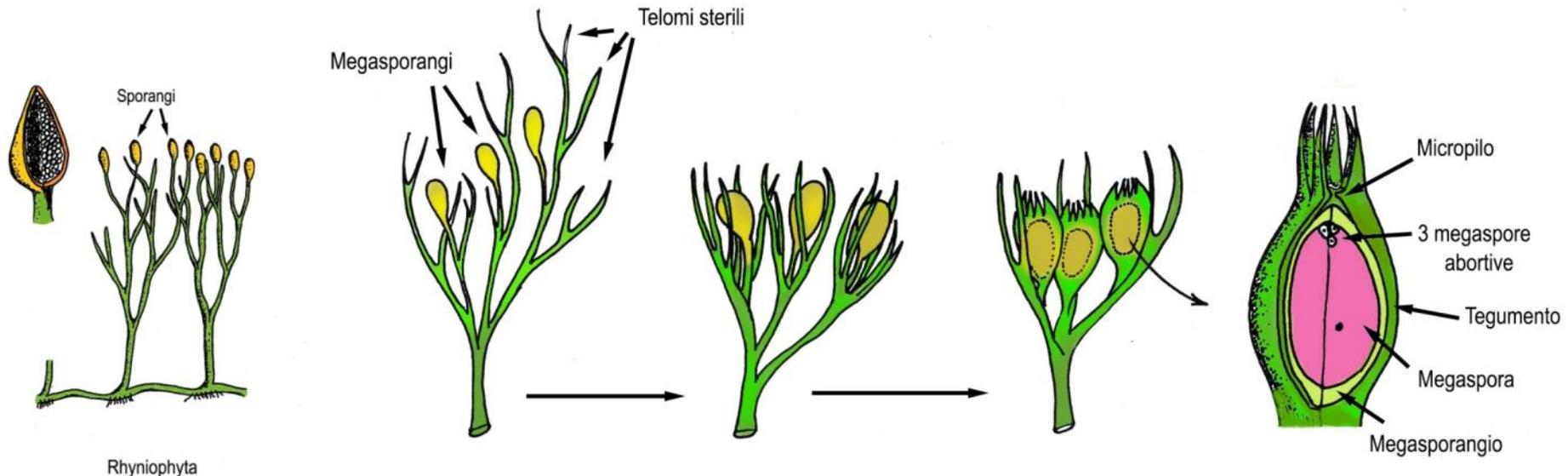
*Aneurophytales* → Progimnosperme più antiche. Sporanghi contenenti microspore e macrospore

*Archeopteridales* → Progimnosperme più recenti. Eterosporee

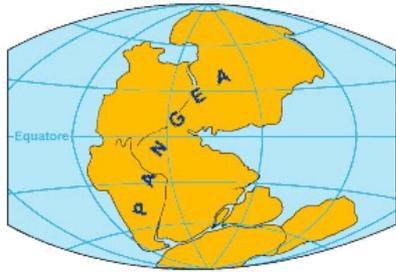
## Evoluzione del seme dalle PROGIMNOSPERME alle Spermatofite: Origine telomica degli ovuli

La formazione dell'ovulo sarebbe avvenuta attraverso le seguenti tappe:

1. Raccorciamento dei rami apicali fertili e sterili
2. Prevalente sviluppo di un solo sporangio apicale
3. "Sterilizzazione" degli altri rami apicali circostanti
4. Appiattimento e concrescimento dei rami apicali sterili con formazione del tegumento, che protegge il megasporangio (nocella). La parte superiore del tegumento si interrompe a formare il micropilo



# Evoluzione delle piante a seme



PERMIANO  
225 milioni di anni

Zone continentali  
progressivamente  
calde e aride



Colonizzazione da  
parte delle  
gimnosperme, più  
resistenti alla siccità  
rispetto alle  
pteridofite:

1. Ciclo riproduttivo  
NON dipendente  
dalla disponibilità  
di acqua
2. Sistema di  
conduzione evoluto
3. Anatomia fogliare  
resistente alla  
siccità

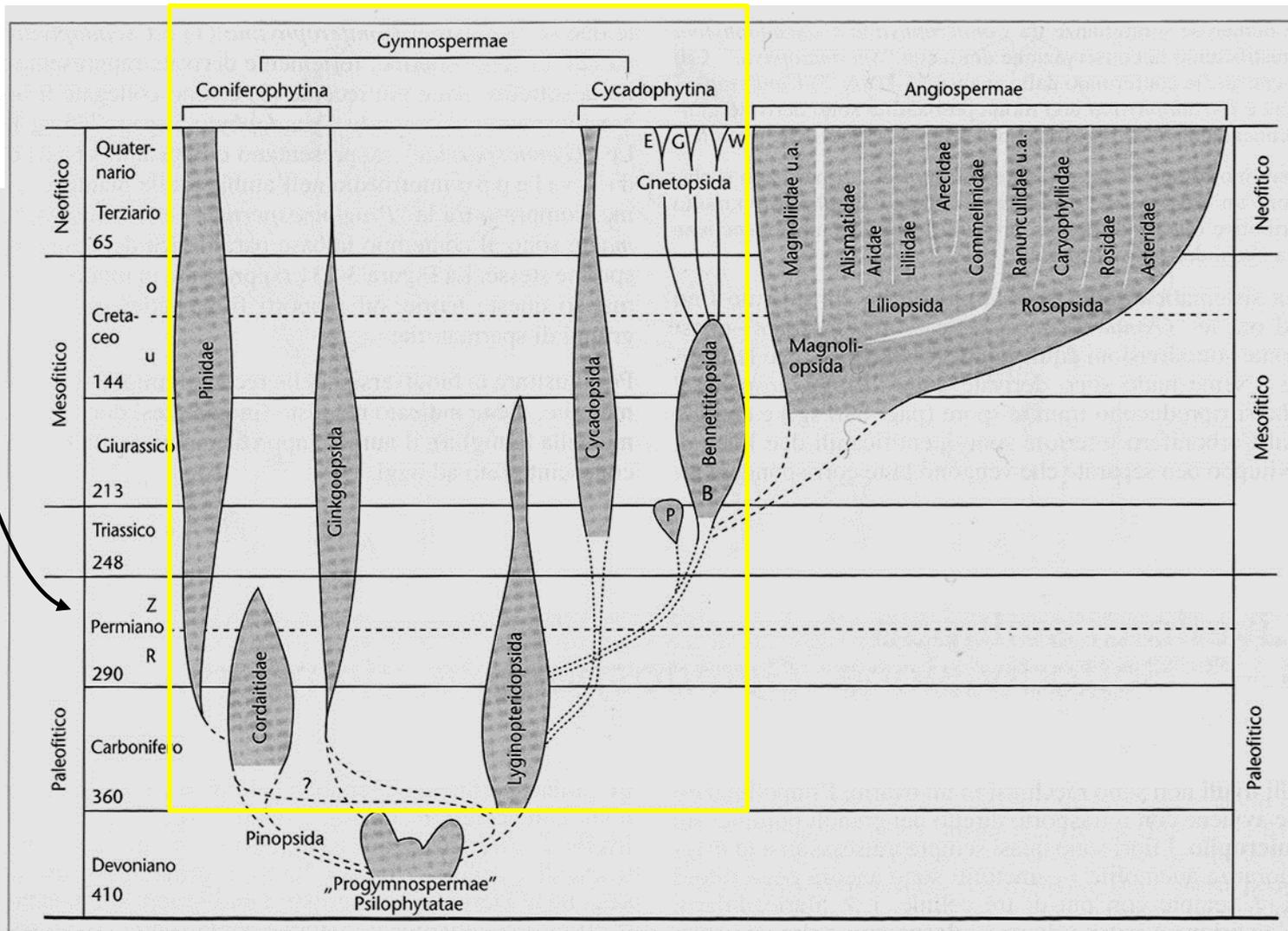


Figura 3-231: Rapporti filogenetici presenti tra i gruppi di *Spermatophyta* e loro sviluppo nelle varie ere geologiche (i numeri vicini alle ere geologiche indicano milioni di anni). I rapporti incerti e non documentati da reperti fossili sono tratteggiati e lasciati in bianco. R = Rotliegendes, Z = Zechstein; B = *Bennettitidae*, P = *Pentoxylidae*, E = *Ephedriidae*, G = *Gnetidae*, W = *Welwitschiidae*. (Orig.).

# Evoluzione delle piante a seme



La caduta di un meteorite e l'intensa attività vulcanica hanno contribuito a raffreddare il clima della Terra



Sopravvivenza delle gimnosperme, che tutt'ora costituiscono un'importante componente della flora terrestre

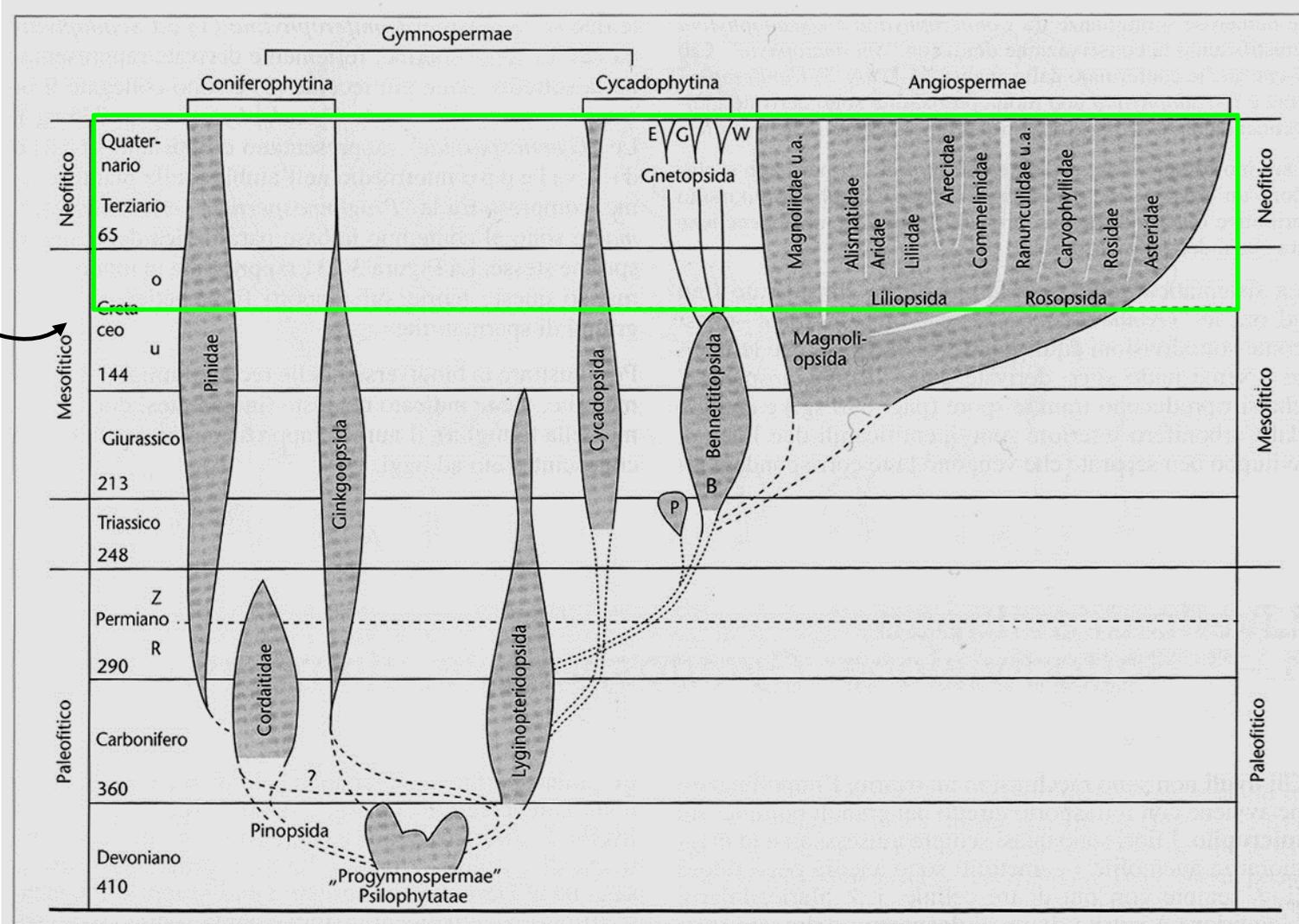


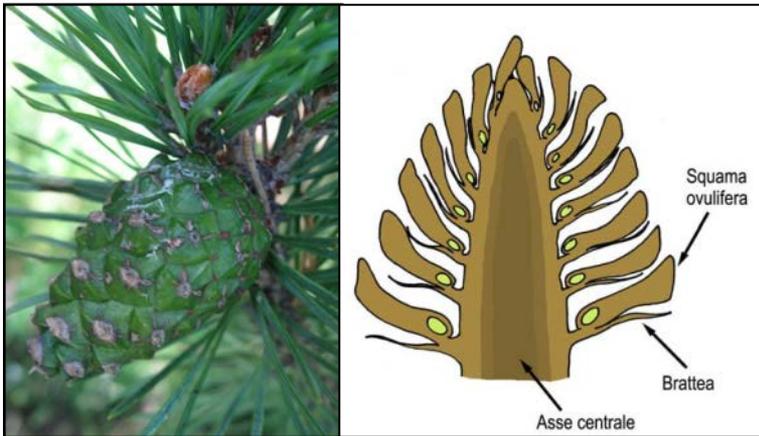
Figura 3-231: Rapporti filogenetici presunti tra i gruppi di *Spermatophyta* e loro sviluppo nelle varie ere geologiche (i numeri vicini alle ere geologiche indicano milioni di anni). I rapporti incerti e non documentati da reperti fossili sono tratteggiati e lasciati in bianco. R = Rotliegendes, Z = Zechstein; B = *Bennettitidae*, P = *Pentoxylidae*, E = *Ephedridae*, G = *Gnetidae*, W = *Welwitschiidae*. (Orig.).

# Evoluzione delle piante a seme

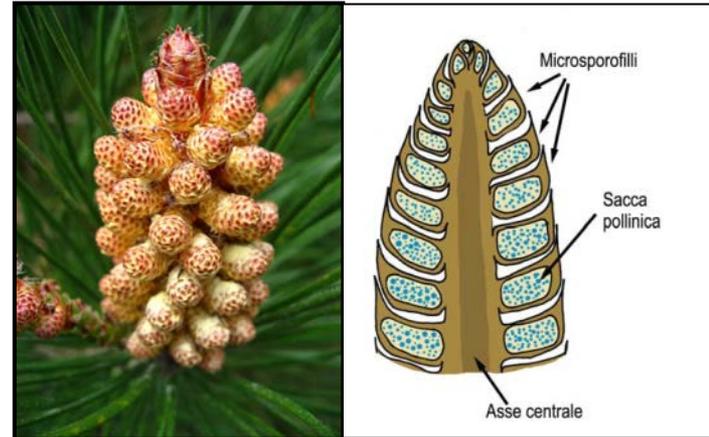
## 1. Ciclo riproduttivo NON dipendente dalla disponibilità di acqua

**Gimnosperme = semi nudi**

i semi sono liberi sulla superficie degli sporofilli, questi ultimi spesso riuniti in *strobili* o *coni*



Strobilo femminile  
in *Pinus* sp.



Strobilo maschile  
in *Pinus* sp.

Esistono 4 Divisioni di gimnosperme esistenti:

- *Coniferophyta*
- *Cycadophyta*
- *Ginkophyta*
- *Gnetophyta*



*Pinus mugo*  
Conifera



*Cycas revoluta*  
Cicadea



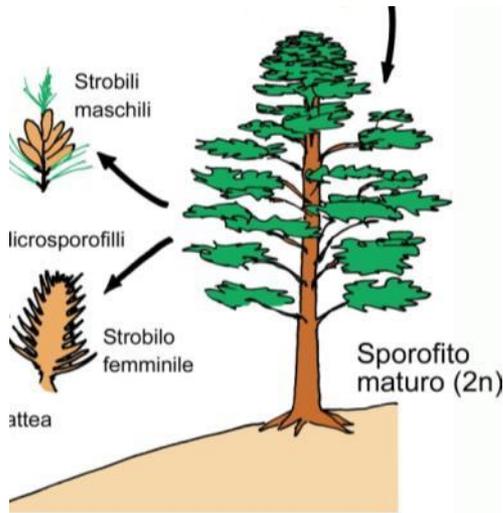
*Ginkgo biloba*  
Unica specie vivente  
tra le Ginkofite



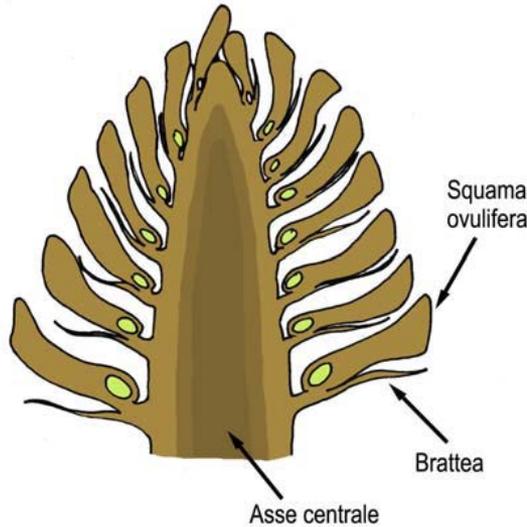
*Ephedra fragilis*  
Gnetofita

# Evoluzione delle piante a seme

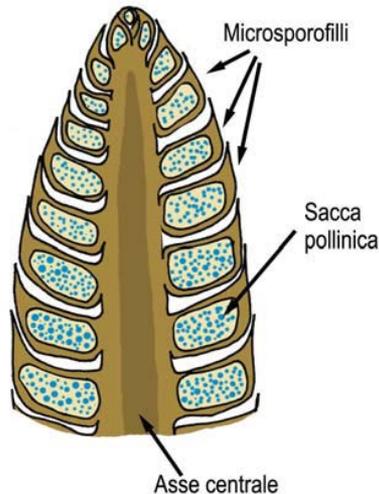
Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme illustrati nel ciclo biologico del pino:  
a) Eterosporia, con produzione di microspore e macrospore in strutture differenti



Gli sporangi delle conifere sono localizzati su sporofilli modificati riuniti in strobili



Nello strobilo femminile, l'asse centrale porta delle brattee (sporofilli) provviste ciascuna di una gemma ascellare microscopica con macrosporofilli fusi a formare le *squame ovulifere*. Alla base di ciascuna squama vi è una coppia di ovuli.



Gli strobili maschili sono invece costituiti da un'asse centrale sul quale sono inseriti, a spirale, i *microsporofilli* che portano i microsporangi o sacche polliniche.

# Evoluzione delle piante a seme

Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme illustrati nel ciclo biologico del pino:  
b) Il gametofito femminile si sviluppa dalla macrospora, che permane all'interno dello sporofito

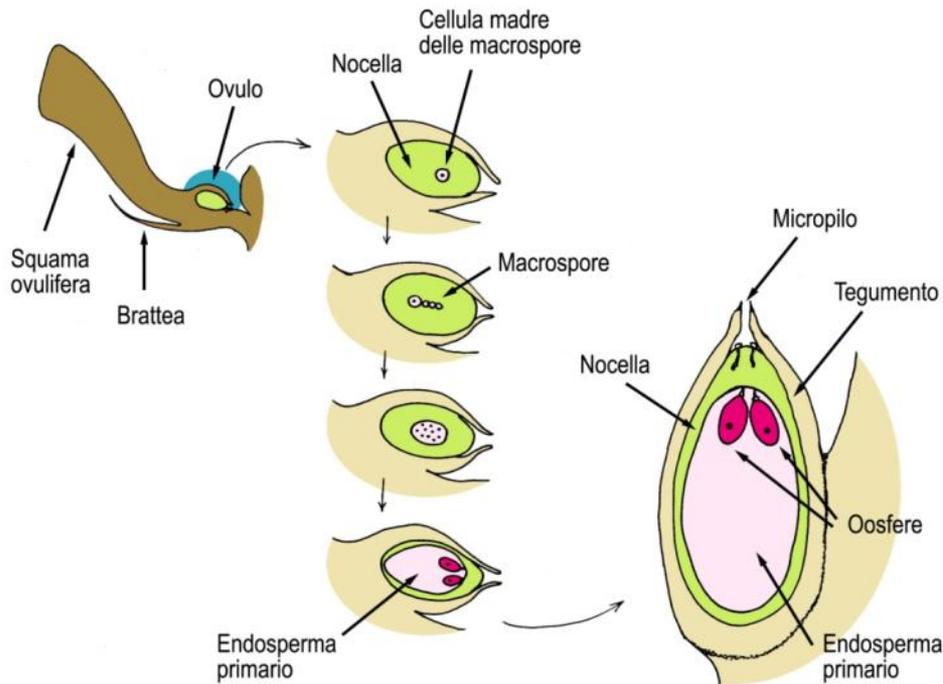


Immagine da Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. Mc Graw-Hill

Ciascun ovulo porta un *macrosporangio*, la *nocella* ( $2n$ ), circondato e racchiuso da uno spesso *tegumento* ( $2n$ ) interrotto apicalmente dal *micropilo*.

Nella *nocella*, una *cellula madre delle macrospore* ( $2n$ ) subisce *meiosi* formando quattro *macrospore* ( $n$ ), di cui tre degenerano. La rimanente aumenta di volume, va incontro a diverse *mitosi* senza subire *citodieresi* (*polienergide*) → formazione dell' "*endosperma primario*" (*gametofito femminile*).

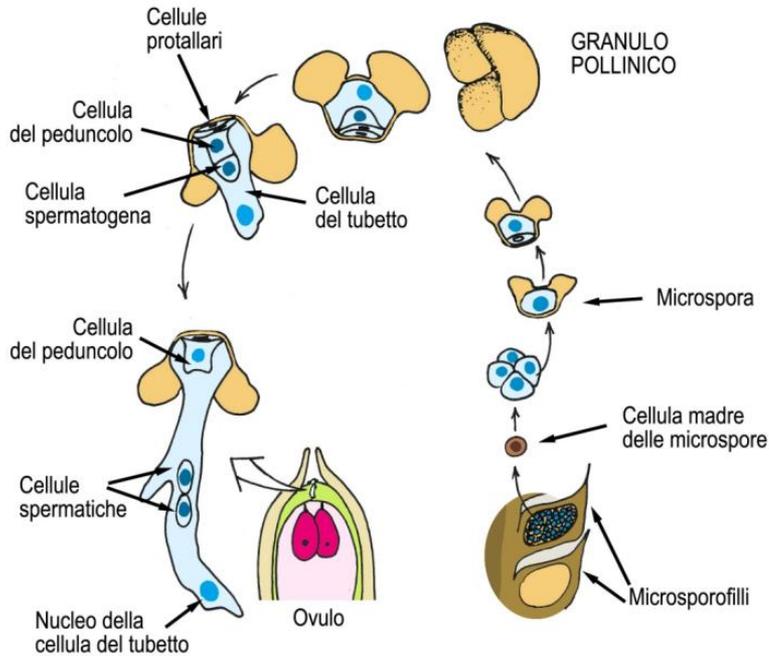
L'*endosperma primario* viene successivamente *cellularizzato* e risulta così formato da migliaia di *cellule uninucleate* ( $n$ ).

In corrispondenza del *micropilo* si sviluppano uno o più *archegoni* che, a differenza di quelli presenti nelle *Briofite* e nelle *Pteridofite*, sono privi delle pareti del collo e del ventre, in quanto ora la protezione dell'*oosfera* è assicurata dallo stesso ovulo. Alla base di ogni *archegonio* si differenzia una voluminosa *oosfera* (*gamete femminile*)

# Evoluzione delle piante a seme

Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme illustrati nel ciclo biologico del pino:

c) Dispersione del granulo pollinico per via anemofila, con capacità di percorrere lunghe distanze



Nei microsporangi, le cellule madri delle microspore ( $2n$ ) producono per meiosi le microspore ( $n$ ).

Ogni microspora possiede due grandi espansioni alari che favoriscono la dispersione anemofila al momento della loro liberazione dai microsporangi.

Il nucleo di ciascuna microspora si divide originando il gametofito maschile rivestito da una rigida parete (granulo pollinico) e formato da due cellule protallari (che degenerano successivamente), una cellula del tubetto pollinico, una cellula del peduncolo, una cellula spermatogena. Quest'ultima si divide e si ottengono due cellule spermatiche (gameti).

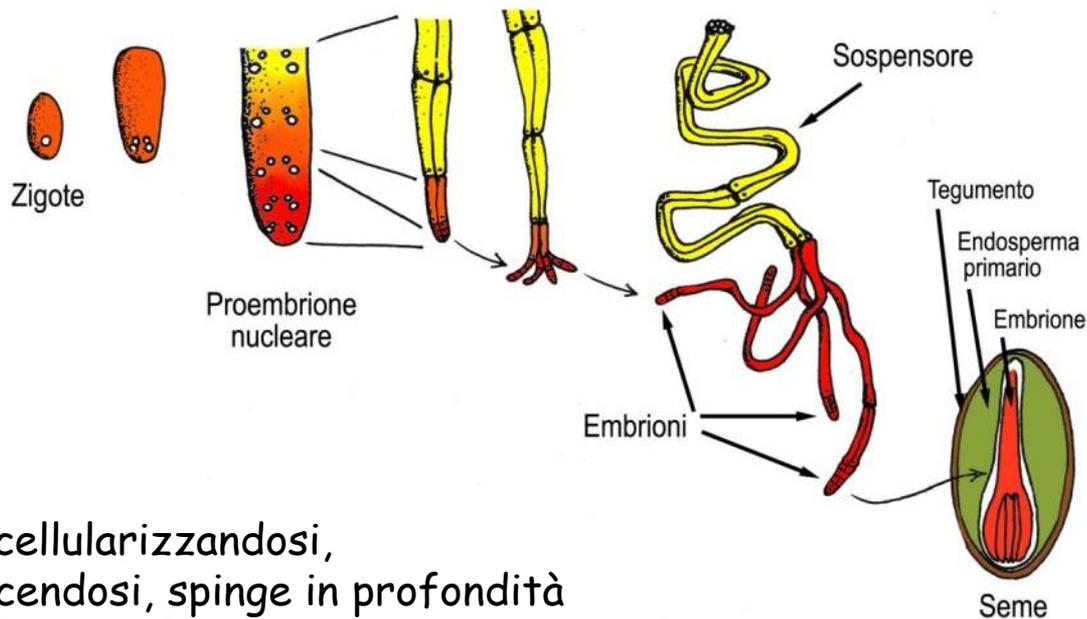
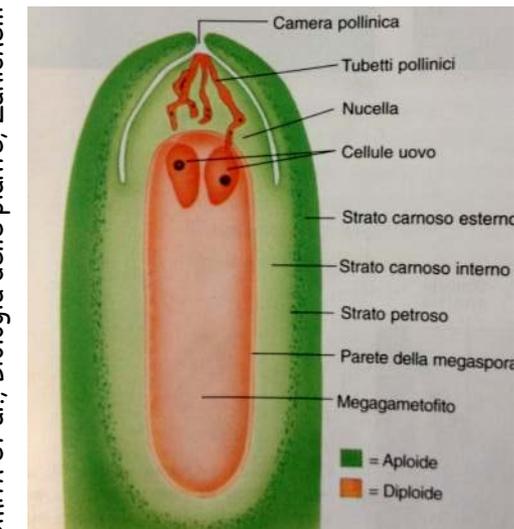
Immagine da Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. Mc Graw-Hill

Il polline delle conifere arriva sugli ovuli prima che le cellule uovo siano mature, quindi tra impollinazione e fecondazione possono passare diversi mesi (anche un anno). Il polline germina ed emette un tubetto pollinico che, digerendo i tessuti della nocella, lentamente raggiunge il gametofito mentre la cellula uovo è in corso di formazione. A quel punto avviene la fecondazione.

# Evoluzione delle piante a seme

Solo pochi granuli di polline arrivano allo strobilo femminile → trasferimento di geni poco efficiente. Questo metodo di impollinazione ha successo principalmente perché le conifere crescono in dense foreste, dove ogni individuo è circondato da potenziali partner.

Molti tubetti pollinici possono entrare attraverso il micropilo e raggiungere e fecondare le oosfere. Tuttavia, solo uno zigote continuerà lo sviluppo a embrione. Entrambi i nuclei spermatici vengono liberati, ma solo quello di dimensioni maggiori si fonde con l'oosfera.



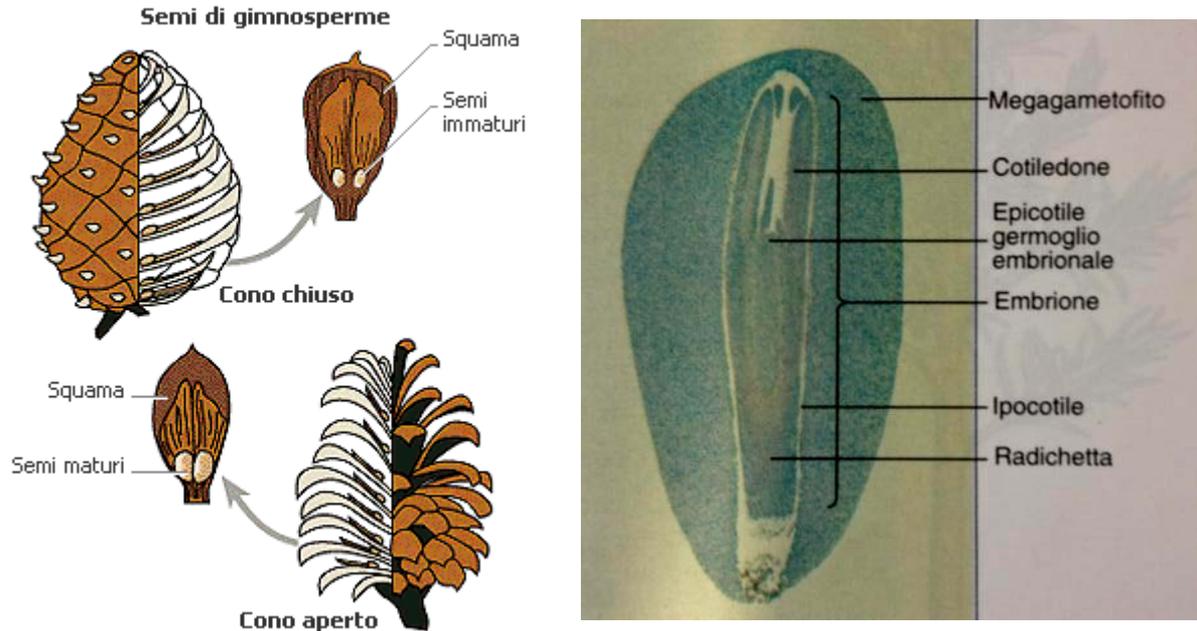
Nelle Conifere, lo zigote svolge un certo numero di mitosi, con divisione dei nuclei ma non delle pareti cellulari: si forma un *proembrione nucleare*.

I nuclei in prossimità del micropilo, cellularizzandosi, originano un *sospensore* che, accrescendosi, spinge in profondità i nuclei più apicali. Da questi si formeranno altrettanti embrioni (*poliembrionia*), di cui uno solo si svilupperà.

# Evoluzione delle piante a seme

Principali adattamenti riproduttivi delle piante a seme illustrati nel ciclo biologico del pino:

## Il seme delle Conifere



Poiché nelle Conifere **non si ha doppia fecondazione**, quindi non si ha formazione di endosperma secondario con funzione trofica per l'embrione in sviluppo, è il gametofito femminile (*endosperma primario*) a funzionare come tessuto nutritivo per l'accrescimento dell'embrione. L'embrione maturo possiede sempre molti cotiledoni, per il resto è molto simile all'embrione delle Angiosperme.

# Evoluzione delle piante a seme

## 2. Tessuto conduttore nelle Gimnosperme

Presenza di **fibrotracheidi** per il trasporto di acqua e sali minerali

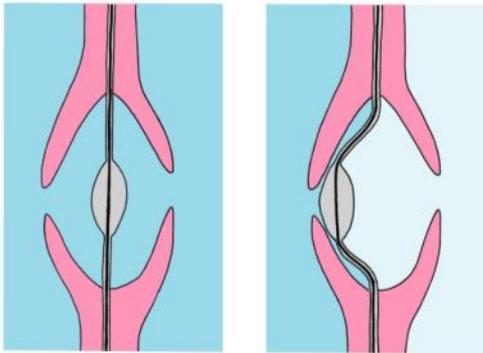


Sottili vasi di conduzione che svolgono contemporaneamente la funzione di conduzione e quella di sostegno.

Le fibrotracheidi presentano **punteggiature areolate con toro**

Due punteggiature adiacenti sono separate dalla membrana della punteggiatura (lamella mediana e due sottili strati di parete primaria). Questa presenta in corrispondenza della punteggiatura un ispessimento parietale e lenticolare di suberina (toro).

A causa del ridotto lume delle fibrotracheidi il trasporto di acqua e sali minerali dalle radici verso l'apparato fogliare è meno efficiente.



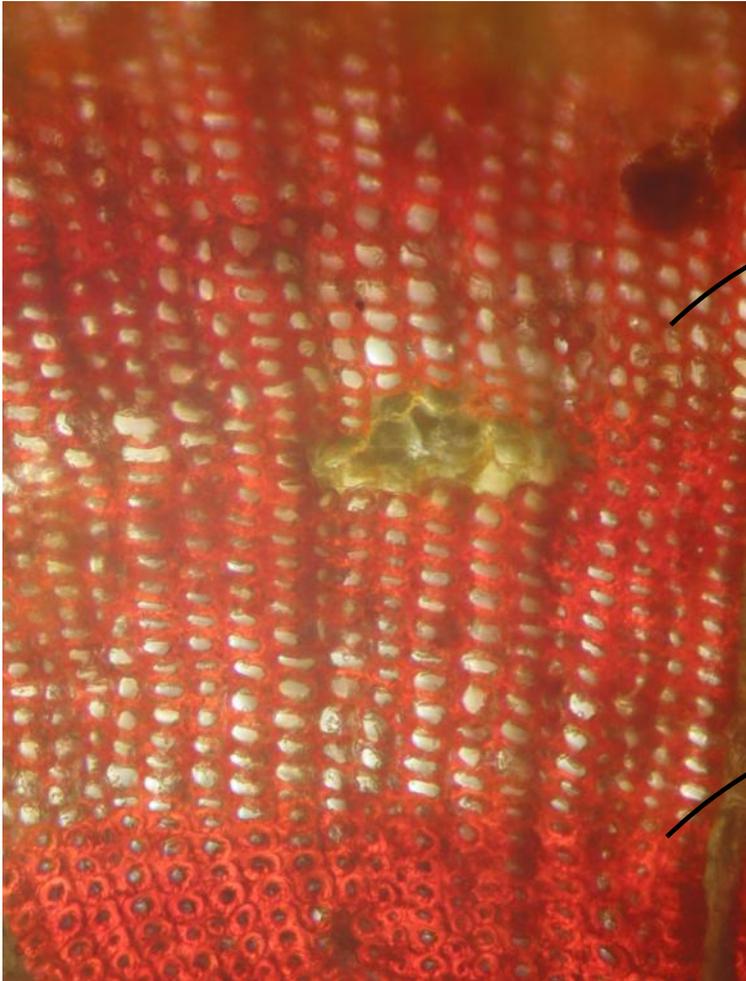
In caso di embolia per formazione di bolle d'aria che interrompono la cavitazione, il toro viene aspirato, così da occludere la punteggiatura e isolare la tracheide danneggiata.

Per questo motivo, le fibrotracheidi sono maggiormente resistenti ai danni causati da prolungate fasi di aridità, rendendo le Gimnosperme tolleranti a condizioni climatiche aride.

# Evoluzione delle piante a seme

## 2. Tessuto vascolare nelle Gimnosperme

Capacità di accrescimento secondario in spessore grazie alla presenza di cambio cribro-vascolare e cambio subero-fellodermico



Primavera: le tracheidi svolgono principalmente la funzione di conduzione → lume ampio

Inverno ed estate: flusso rallentato, le tracheidi hanno un lume ridotto, abbondanti ispessimenti parietali e svolgono principalmente funzione meccanica.

Infine, il fellogeno produce una corteccia spessa e resistente che assicura un'eccellente protezione contro gli incendi boschivi.

# Evoluzione delle piante a seme

## 3. Anatomia fogliare resistente alla siccità

Limitata evapotraspirazione per diminuire il fabbisogno di acqua. Le Gimnosperme hanno evoluto una serie di adattamenti evidenti soprattutto analizzando la loro struttura fogliare, spesso caratterizzata da:

- una ridotta superficie ed una spessa cuticola che ricopre (ed impermeabilizza) la pagina superiore della foglia (struttura aghiforme).
- gli stomi sono posizionati sulla pagina inferiore della foglia aghiforme, ordinati in linee stomatiche e infossati in cavità riempite da materiale ceroso.
- il mesofillo fogliare è estremamente compatto. Spazi intercellulari assenti
- il mesofillo è separato dalla nervatura centrale da uno strato di cellule che costituisce l'endoderma
- canali resiniferi che secernono resina densa e viscosa

Immagini da Pancaldi et al.,  
Fondamenti di Botanica Generale.  
Mc Graw-Hill

