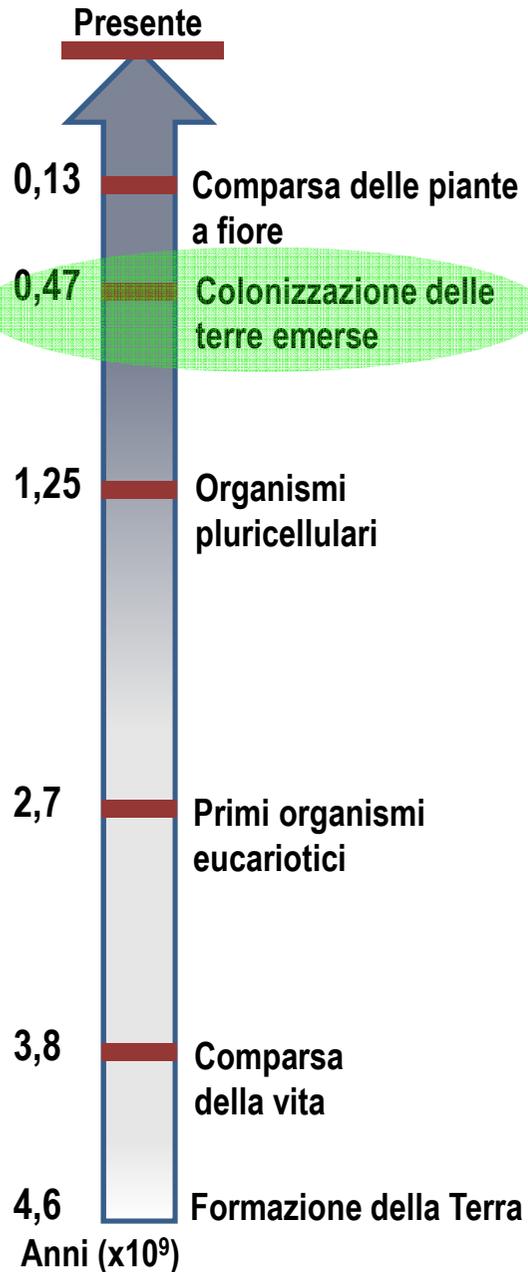

3. Colonizzazione delle terre emerse da parte delle piante

Colonizzazione delle terre emerse

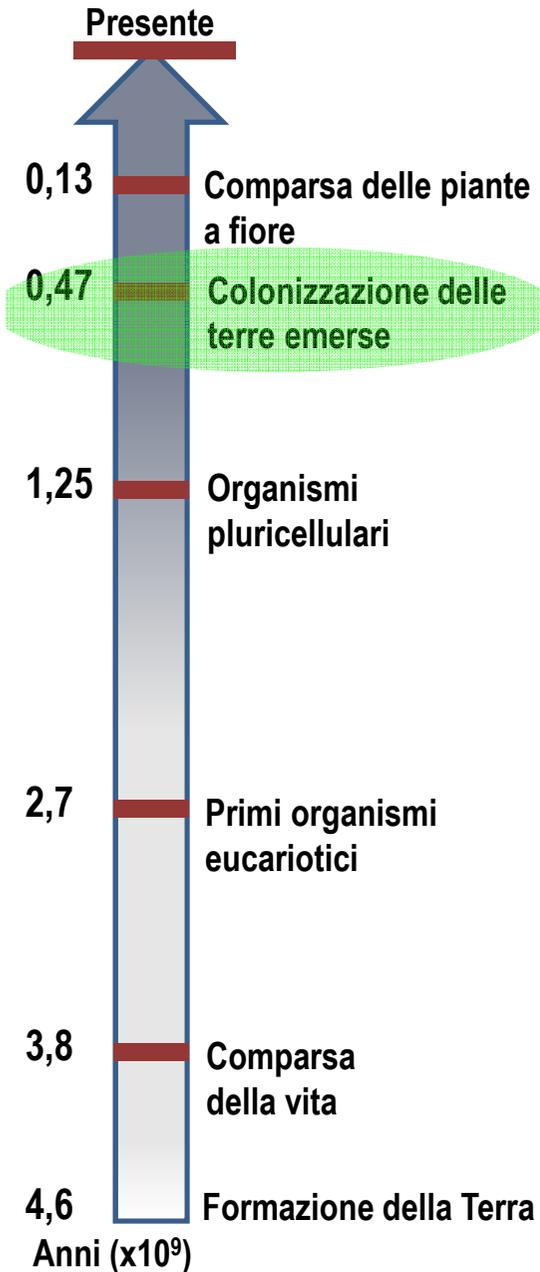


Fattori principali che favorirono la colonizzazione delle terre emerse:

- Arricchimento di O_2 in atmosfera grazie alla fotosintesi ossigenica effettuata dai cianobatteri e dalle alghe
- Formazione dello strato di ozono → schermo nei confronti dei raggi UVB
- Organismi vegetali (ancora acquatici) in competizione per i nutrienti e lo spazio fisico su cui insediarsi

Alcune alghe verdi si adattarono a vivere in stagni di acqua dolce dove erano esposte ad occasionali periodi di siccità → pressione selettiva favorisce gli organismi più resistenti alla perdita d'acqua

Colonizzazione delle terre emerse



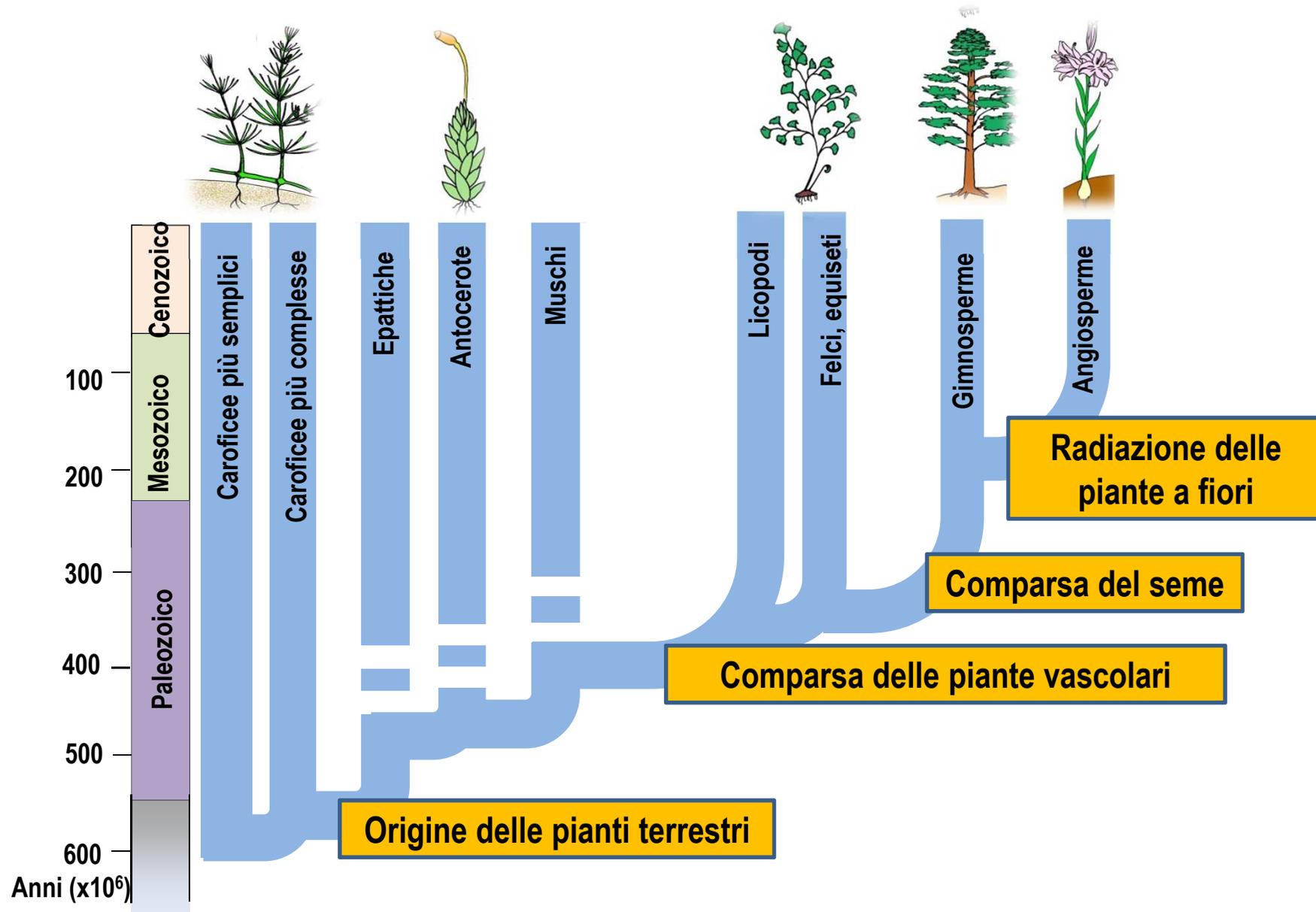
SVANTAGGI nel vivere sulla terraferma:

- Inospitalità del substrato
- Necessità di recuperare e risparmiare acqua, evitando il disseccamento

VANTAGGI nel vivere sulla terraferma:

- Ottimo rifornimento di luce
- Ricambio di CO_2 più rapido che in acqua
- Assenza di competizione con altri vegetali
→ enorme potenzialità di diffusione

Colonizzazione delle terre emerse



Colonizzazione delle terre emerse

Le piante terrestri si sono evolute circa 500 milioni di anni fa da alghe caroficee (Div. Chlorophyta)

OMOLOGIE CON LE PIANTE TERRESTRI:

1. Cloroplasti

- clorofilla *b* e β -carotene come pigmenti accessori
- differenziamento dei tilacoidi in granali e stromatici
- DNA plastidiale più somigliante a quello delle piante terrestri

2. Pareti cellulari

- 20-26 % costituite da cellulosa in entrambi i casi
- Disposizione a **rosetta** dei complessi della celluloso-sintetasi

3. Peroxisomi coinvolti nel processo fotorespiratorio

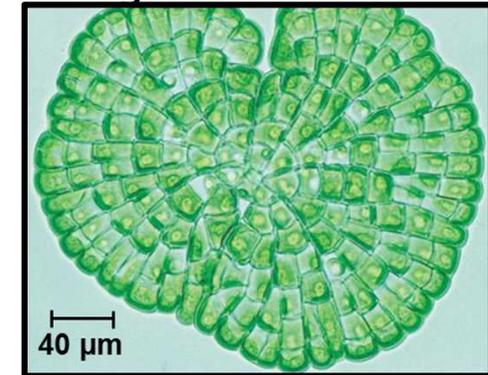
4. Fragmoplasto in contrapposizione al ficoplasto, durante la citodieresi

5. Gameti maschili

molte piante possiedono cellule spermatiche flagellate, che dal punto di vista ultrastrutturale somigliano a quelli delle caroficee

6. Sistematica molecolare

geni codificanti per l'RNA ribosomale e per alcune proteine del citoscheletro omologhe



Coleochaete orbicularis

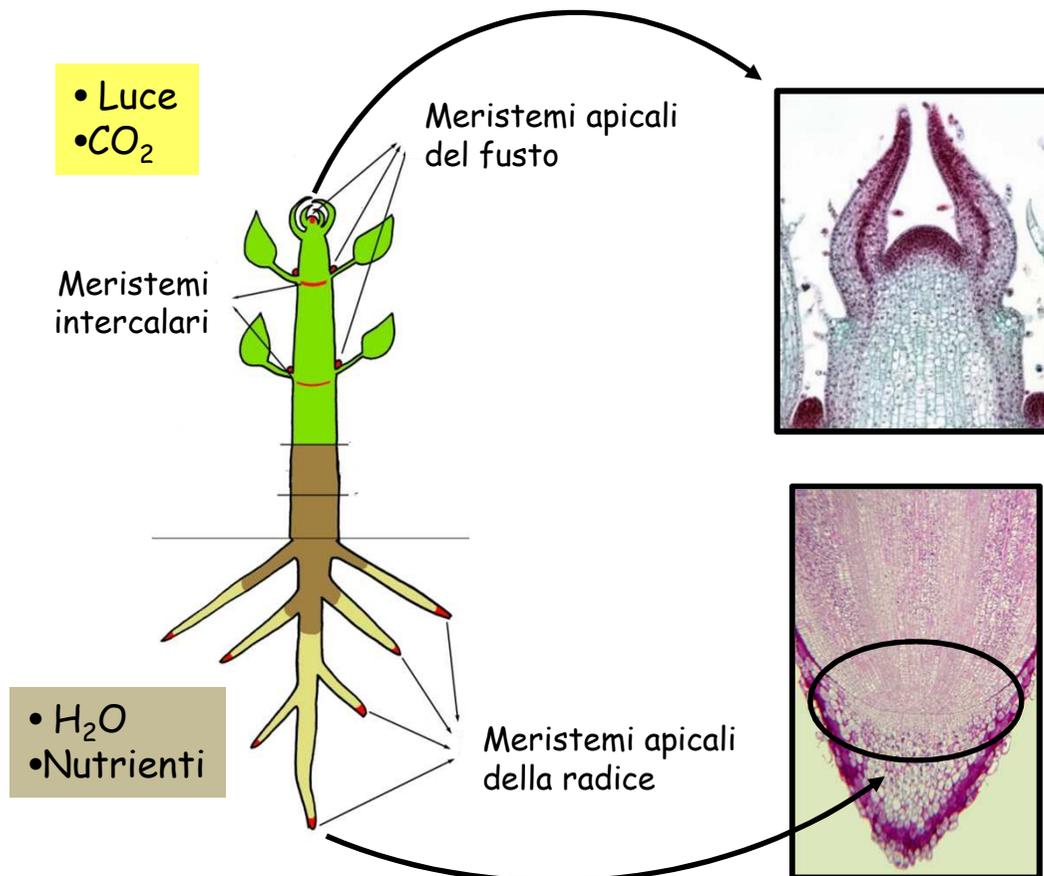


Chara sp.

Colonizzazione delle terre emerse

Tuttavia, l'adattamento alla vita nell'ambiente subaereo ha promosso l'evoluzione di numerosi caratteri che trovano massima espressione nelle tracheofite

1. I meristemi apicali producono i tessuti vegetali



Le complesse strutture vegetali manifestano vari gradi di specializzazione strutturale a livello degli organi sotterranei e subaerei

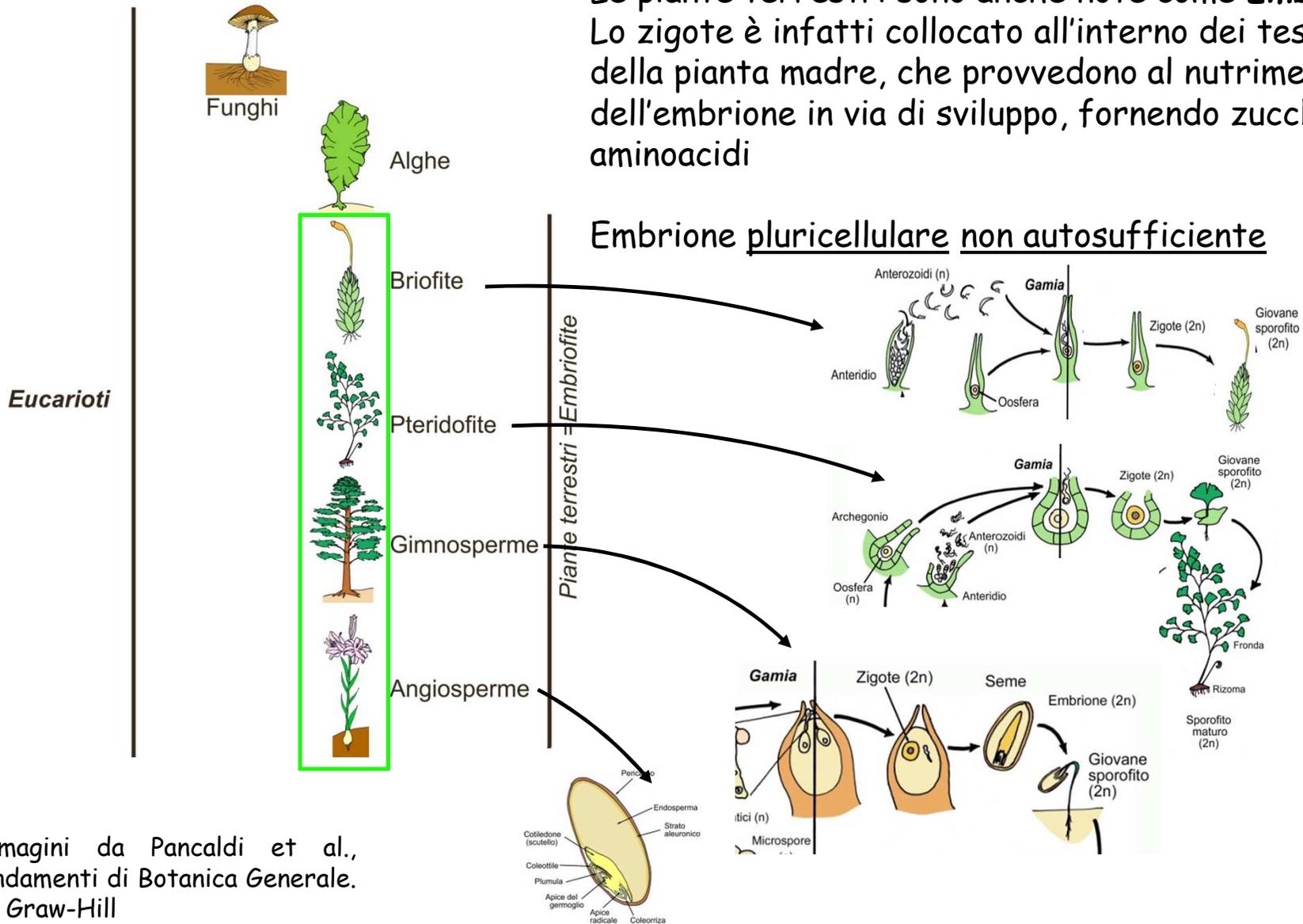
Le piante sono incapaci di muoversi da un luogo all'altro → allungamento e ramificazione di fusti e radici, permettendo di massimizzare l'esposizione alle risorse ambientali

Meristemi apicali: principali responsabili dell'accrescimento in lunghezza della pianta

Colonizzazione delle terre emerse

2. Embrioni pluricellulari e dipendenti dalla pianta madre

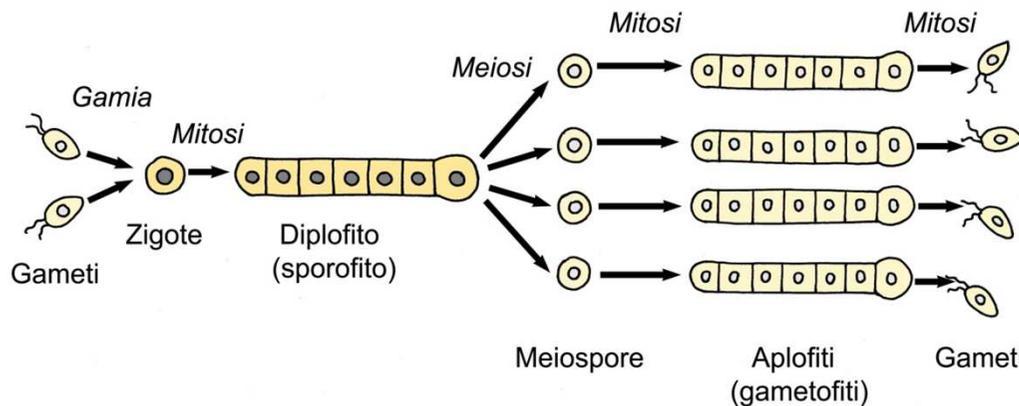
Le piante terrestri sono anche note come **Embriofite**.
 Lo zigote è infatti collocato all'interno dei tessuti della pianta madre, che provvedono al nutrimento dell'embrione in via di sviluppo, fornendo zuccheri e aminoacidi.



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

Colonizzazione delle terre emerse

3. Alternanza di generazione: ciclo aplodiplonte



Le caroficee presentano un ciclo aplonte → l'alternanza di generazione si è evoluta indipendentemente come carattere derivato nelle piante terrestri e non era presente nel comune antenato

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



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

Tra le ipotesi sull'origine dello sporofite, la più ragionevole sostiene che, a causa di mutazioni, la meiosi sia stata posticipata e preceduta da una o più divisioni mitotiche, portando alla formazione di uno sporofite diploide pluricellulare.

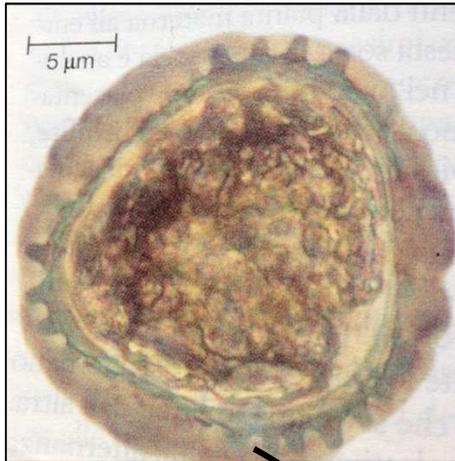
- Aumento del numero di cellule che possono dividersi per meiosi
- Aumento del numero di spore prodotte dallo zigote
- massimizzazione del risultato della riproduzione sessuata di uno zigote in un ambiente in cui la scarsa disponibilità di acqua riduce la probabilità di incontri tra gameti

IMPORTANTE ADATTAMENTO ALLA VITA NELL'AMBIENTE SUBAEREO

Colonizzazione delle terre emerse

4. Spore provviste di parete e prodotte all'interno di sporangi pluricellulari

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



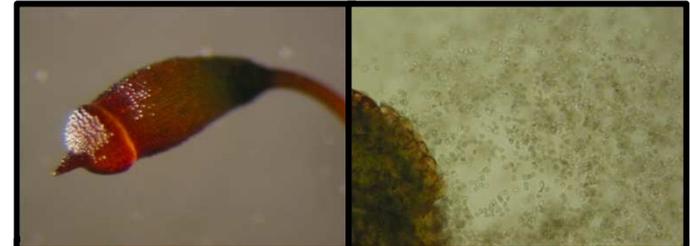
Parete cellulare rigida e resistente costituita da sporopollenina

Grazie a questo adattamento chimico la dispersione anemofila è favorita

Polisporangiofite

Esempi di sporangi Esempi di spore

Briofite



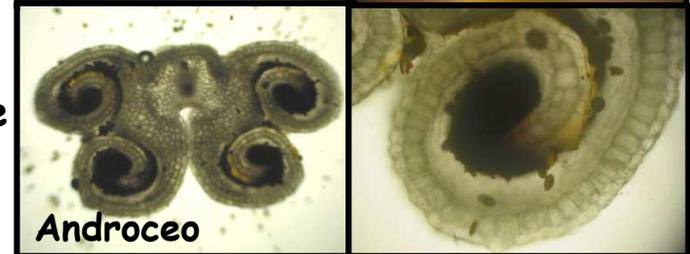
Pteridofite



Gimnosperme



Angiosperme

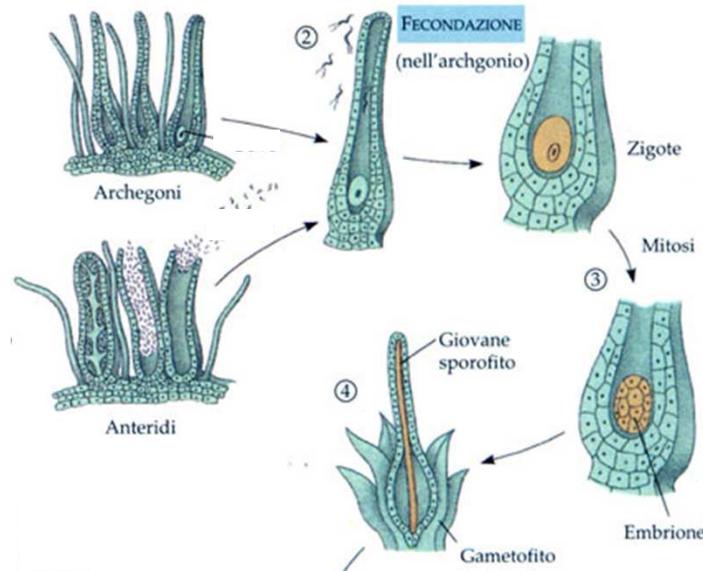
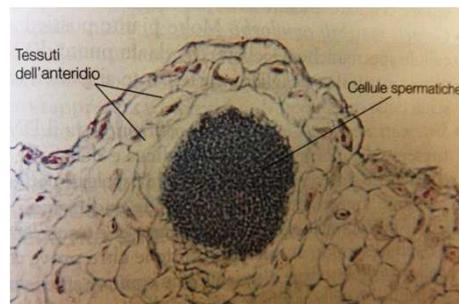
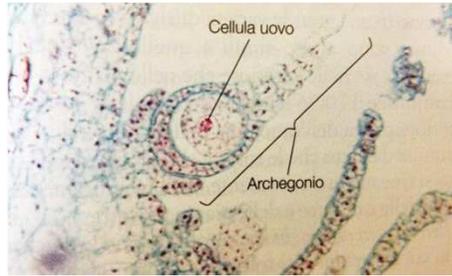


Immagini da Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. Mc Graw-Hill

Colonizzazione delle terre emerse

5. Gametangi pluricellulari

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



I gameti delle briofite, pteridofite e gimnosperme sono prodotti all'interno di strutture pluricellulari del gametofito , i **gametangi**.

Archegoni → gametangi femminili al cui interno è prodotta una singola cellula uovo (gamete femminile)

Anteridi → gametangi maschili al cui interno sono prodotte numerose cellule spermatiche chiamate anterozoidi (gameti maschili). In briofite, pteridofite e in alcune gimnosperme sono flagellati ed in grado di essere trasportati attivamente in presenza di acqua.

La fecondazione avviene all'interno degli archegoni.

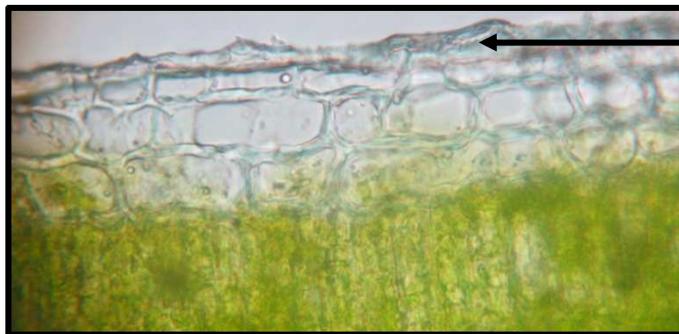
Colonizzazione delle terre emerse

6. Adattamenti per la conservazione dell'acqua

- EPIDERMIDE

limita la perdita di acqua nelle piante terrestri

il numero di strati di cellule aumenta in funzione dell'aridità dell'ambiente

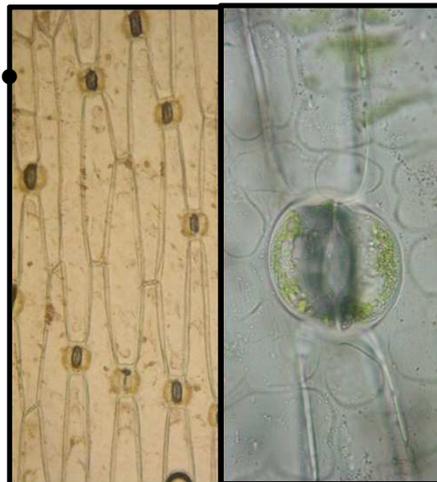


Le cellule epidermiche sono spesso rivestite tangenzialmente da uno strato di cuticola (poliesteri e cere)

→ Protezione dall'attacco di agenti patogeni

→ Limitazione della traspirazione e della perdita di acqua

- STOMI



→ Regolano gli scambi gassosi tra la pianta e l'ambiente esterno

→ Favoriscono l'evapotraspirazione

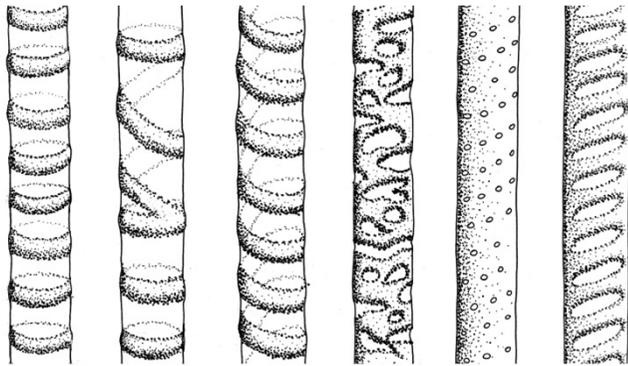
→ Limitano, in seguito a chiusura, la perdita di acqua negli ambienti aridi e caldi

Colonizzazione delle terre emerse

7. Adattamenti per il trasporto dell'acqua e dei fotosintati

Ad eccezione delle briofite, le piante terrestri sviluppano un cormo, caratterizzato dalla presenza di tessuti di conduzione.

TESSUTO VASCOLARE



Evoluzione del tessuto vascolare:
tipi differenti di vasi

Trachee e tracheidi hanno seguito un rapido cammino evolutivo, dovuto alla forte spinta evolutiva da parte del nuovo ambiente in cui le piante cercavano di insediarsi.

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

TESSUTO CRIBROSO

Tubi cribrosi



Immagini da Mauseth, *Botanica, biodiversità*. Idelson-Gnocchi

Cellule cribrose

La necessità di trasportare fotosintetati lungo la pianta ha permesso la differenziazione di elementi adibiti a questa funzione. Le cellule cribrose, presenti nelle Gimnosperme, hanno lasciato il posto ai tubi cribrosi nelle Angiosperme, con migliore meccanismo di conduzione e, quindi, maggiore efficienza.

Nelle Briofite, in quanto tallofite, non vi sono dei tessuti di conduzione veri propri. Tuttavia, alcuni muschi hanno sviluppato cellule parenchimatiche allungate e modificate (idroidi e leptoidi) con funzione di conduzione

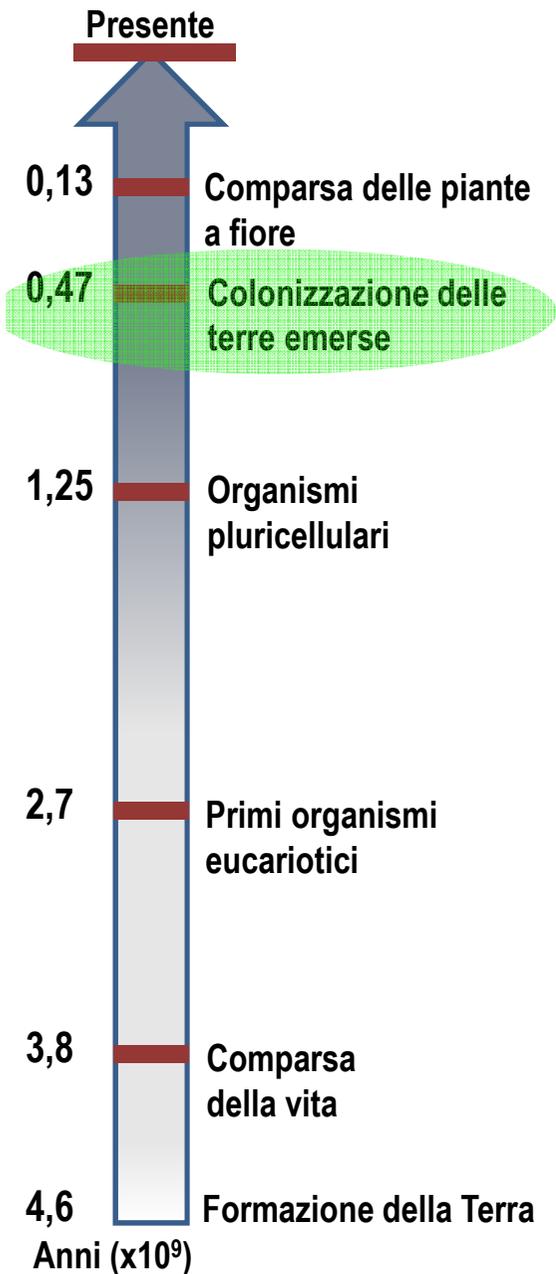
Colonizzazione delle terre emerse

8. Produzione di composti secondari come adattamenti alla vita nell'ambiente subaereo

I metaboliti secondari assicurano un vantaggio per la sopravvivenza e la diffusione della specie.

- contribuiscono alla difesa nei confronti di erbivori (alcaloidi, terpeni, tannini, fenoli)
- proteggono dalle radiazioni UV, assorbendole (flavonoidi)
- svolgono funzioni segnale nei rapporti simbiotici con alcuni microrganismi del suolo (flavonoidi)
- Svolgono un ruolo strutturale (fenoli-lignina)

Colonizzazione delle terre emerse



I primi organismi che hanno colonizzato le terre emerse erano **Briofite**, probabilmente molto simili alle epatiche attuali



Lunularia crociata

Marchantia polymorpha

I ritrovamenti fossili confermano che i primi organismi terrestri presentavano:

- spore disperse nell'ambiente in tetradi
- sporangi semplici, contenenti spore
- rizoidi

Inoltre, l'assenza di altre parti del corpo suggeriscono che le prime piante fossero tallofite

Colonizzazione delle terre emerse

Generalità sulle Briofite

Divisioni: Hepatophyta → epatiche
Anthocerophyta → antocerote
Briophyta → muschi

La vita delle Briofite resta tutt'oggi vincolata alla disponibilità di buone quantità di acqua, necessaria per la crescita e lo sviluppo del gametofito:

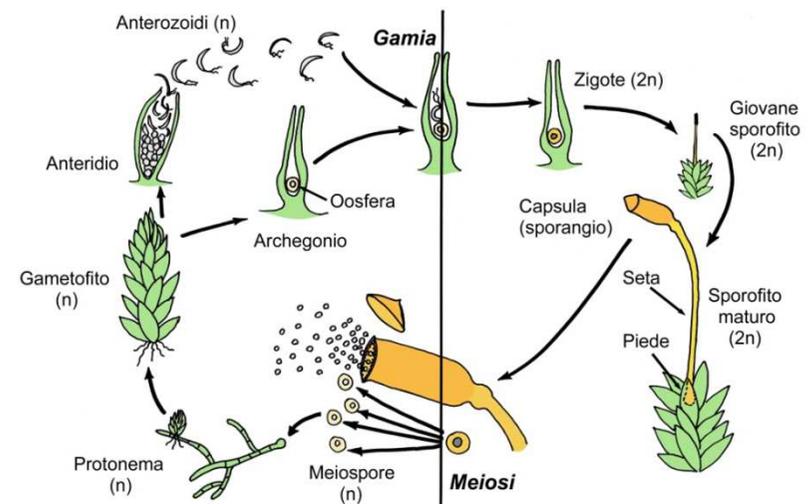
- Presenza di anterozoidi flagellati
- Mancanza di tessuti di conduzione
→ altezza limitata

Allo stesso tempo, lo sporofito presenta caratteristiche di adattamento all'ambiente subaereo:

- in alcuni casi, sono rivestiti di cuticola
→ limitazione della perdita di acqua
- rilasciano le spore in maniera graduale, in circostanze climatiche di bassa umidità, per favorire la dispersione anemofila, anche su lunghe distanze



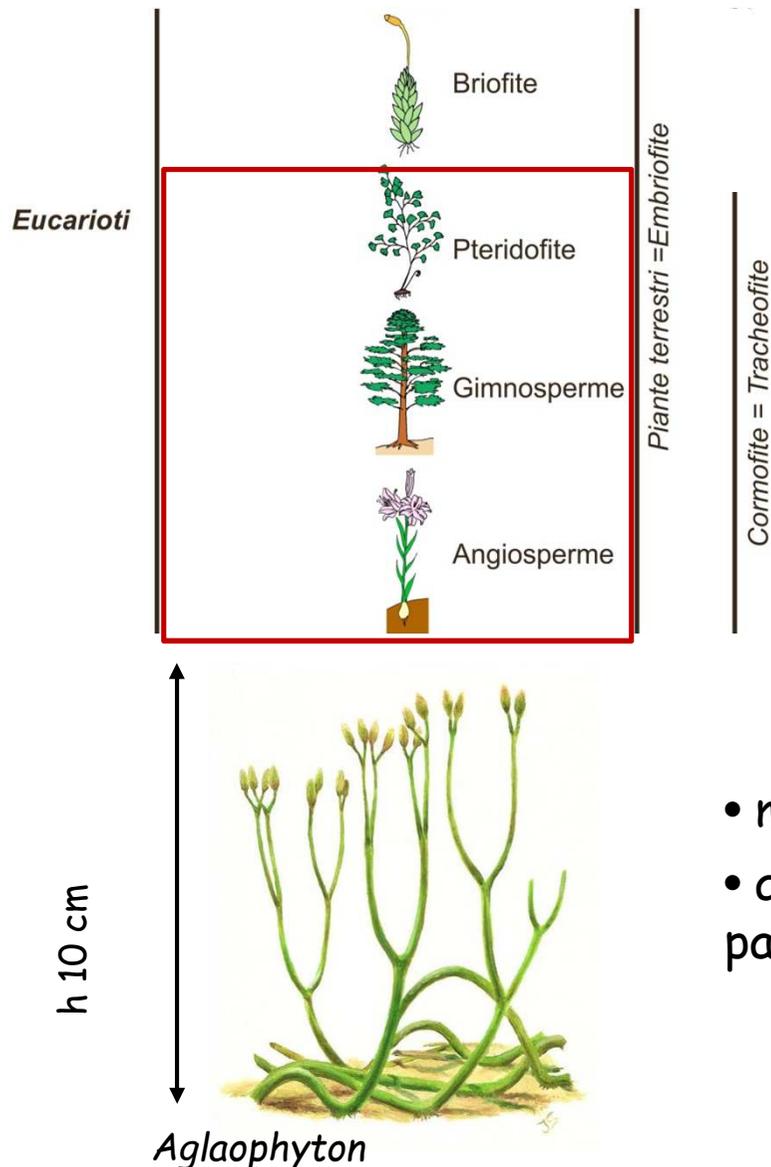
muschio



Ciclo aplo-diplonte del muschio

Colonizzazione delle terre emerse

~425 milioni di anni fa: ORIGINE DELLE PIANTE VASCOLARI



Evoluzione da piante

- **polisporangiofite**

→ più sporangi in un singolo sporofito, maggior grado di complessità rispetto alle briofite

- **protracheofite**

→ non possedevano tessuti vascolari veri e propri

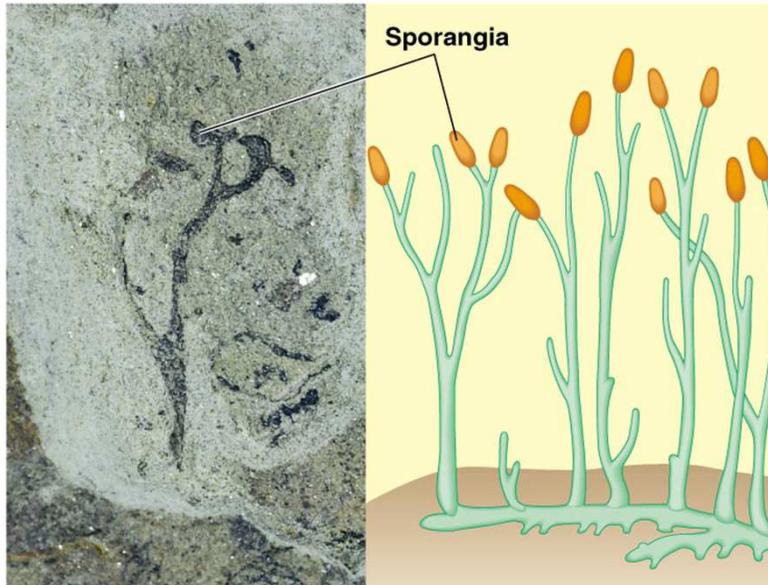
Queste piante presentavano sporofiti con ramificazioni dicotomiche, con sporangi terminali singoli. Le foglie erano assenti

• maggiore possibilità riproduttive

• aumentata possibilità di sopravvivenza se parte della pianta veniva danneggiata

Colonizzazione delle terre emerse

~425 milioni di anni fa: comparsa della LIGNINA nelle pareti cellulari



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Cooksonia sp.

prima pianta vascolare nota

h max: 50 cm

Comparsa di cellule **lignificate** con funzione di conduzione

Assenza di foglie e di vere radici, adesione al substrato mediante rizoidi

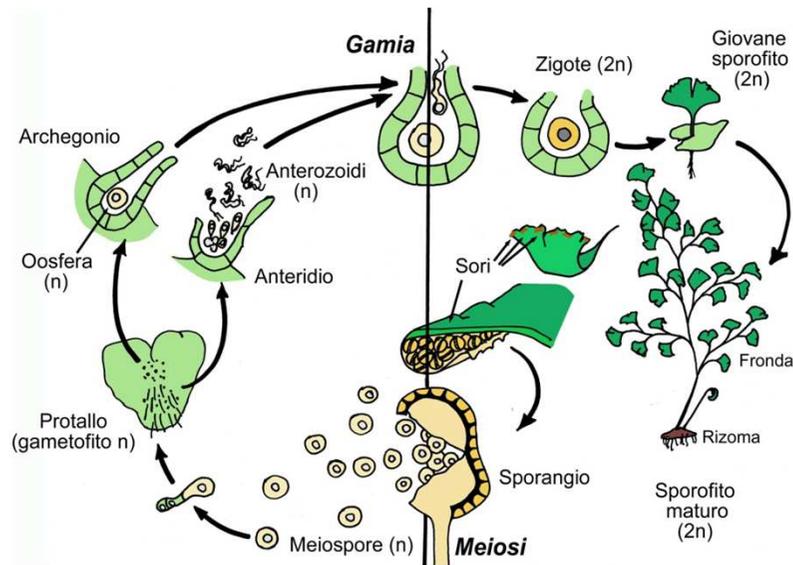
L'introduzione della lignina come polimero incrostante nella parete ha permesso lo sviluppo del tessuto vascolare

→ Possibilità di trasporto dell'acqua su lunghe distanze

→ Aumento delle dimensioni dello sporofito

Colonizzazione delle terre emerse

Evoluzione di un ciclo biologico in cui predomina la generazione sporofitica



- Riduzione delle dimensioni del gametofito, prevalenza dello sporofito, che a maturazione è indipendente dal gametofito
- Il gametofito è molto fragile e gli anterozoidi sono ancora flagellati
→ necessità di vivere in ambienti umidi, in cui la disponibilità di acqua non è limitante

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

OMOSPORIA

Sporofito → unico tipo di spore → gametofito bisessuale

→ archegoni: cellule uovo

→ anteridi: cellule spermatiche

ETEROSPORIA

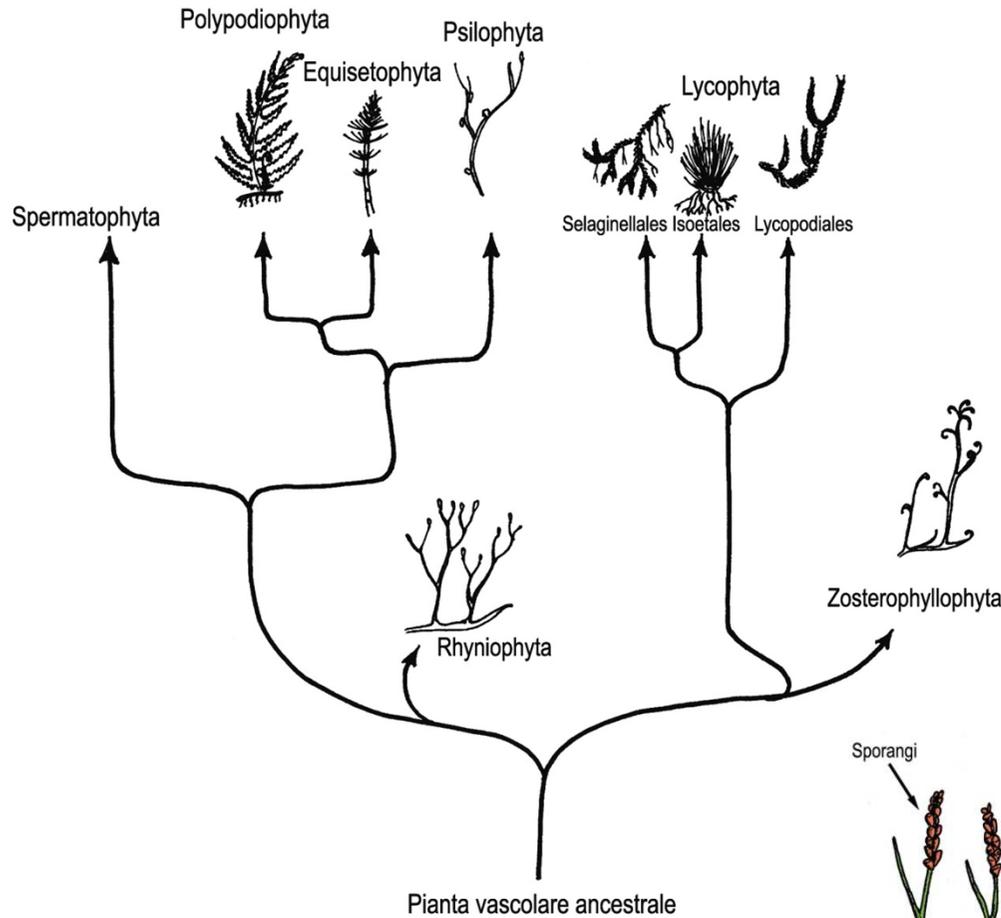
Sporofito → Megaspore → gametofito femminile → archegoni con cellule uovo

→ Microspore → gametofito maschile → anteridi con cellule spermatiche

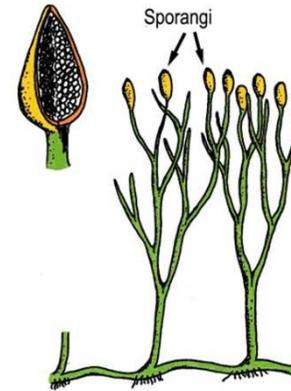
La condizione eterosporea fu alla base dell'evoluzione dei semi

Colonizzazione delle terre emerse

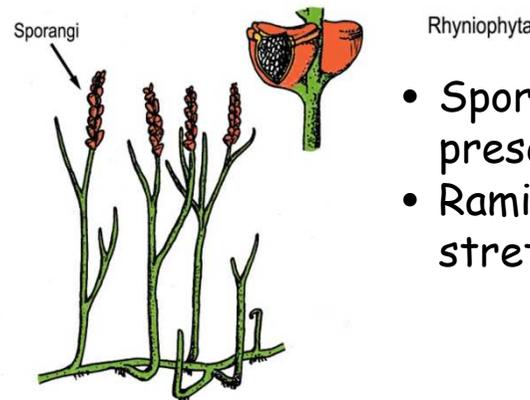
Piante vascolari arcaiche



- fusti privi di foglie
- fusti ramificati
- sporofito rivestito da cuticola
- isosporee



- Sporangia terminali
- Ramificazione dicotomica

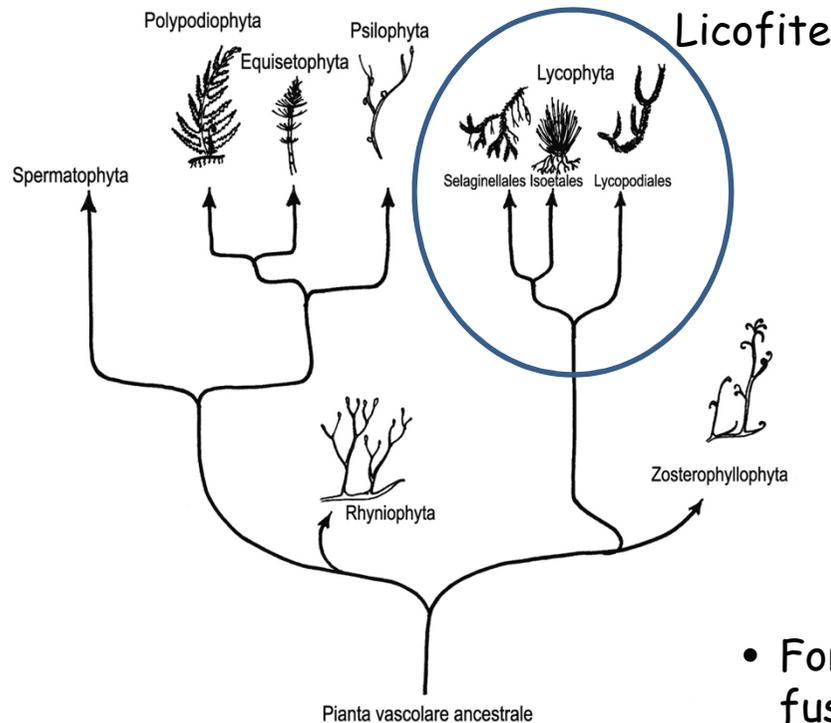


- Sporangia laterali e non presenti su tutti i fusti
- Ramificazione non strettamente dicotomica

Zosterophyllophyta

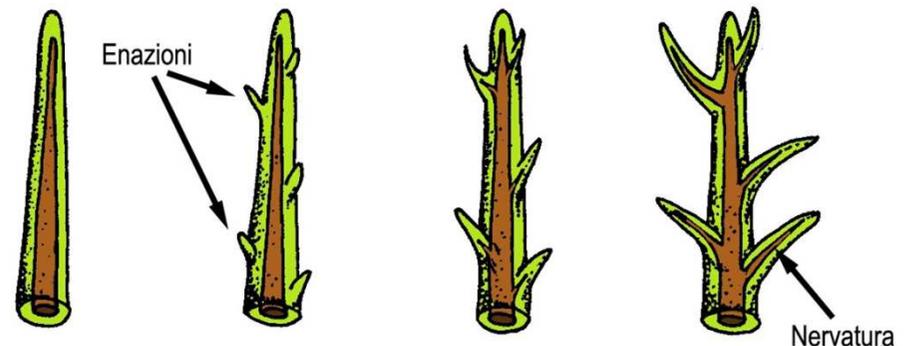
Colonizzazione delle terre emerse

Evoluzione di foglie come adattamento all'ambiente subaereo



Licofite attuali: presentano **microfille**, foglie di piccole dimensioni che attraversate da una sola nervatura

L'origine delle microfille segue la TEORIA DELLE ENAZIONI

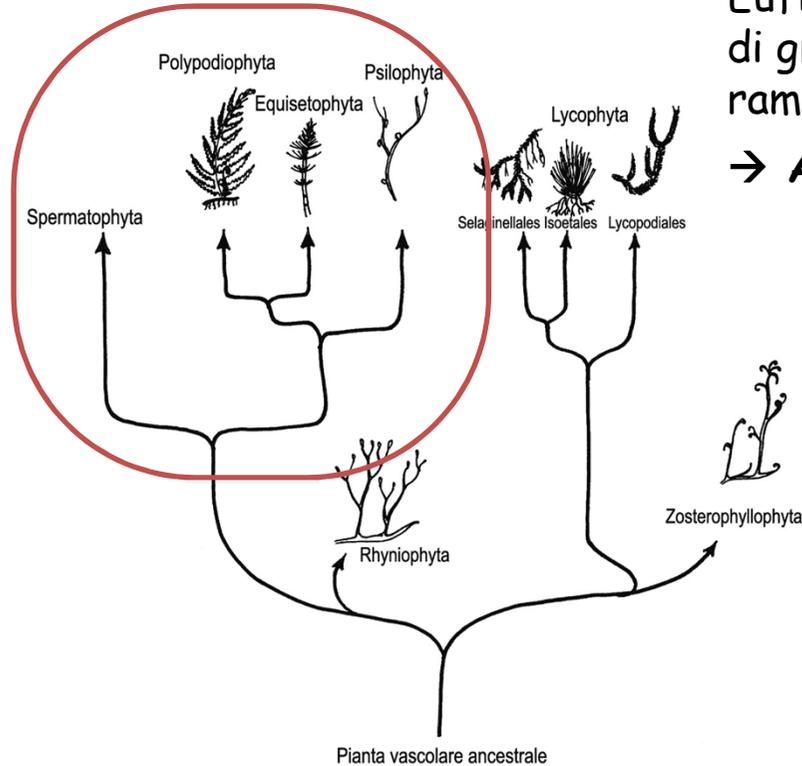


- Formazione di emergenze, dette enazioni, lungo il fusto
- Inizio della vascularizzazione delle enazioni per divergenza di tessuti conduttori dalla stele del fusto
- Ogni microfilla possiede una singola nervatura percorsa da un fascio cribro-vascolare.

Colonizzazione delle terre emerse

Evoluzione di radici e foglie come adattamento all'ambiente subaereo

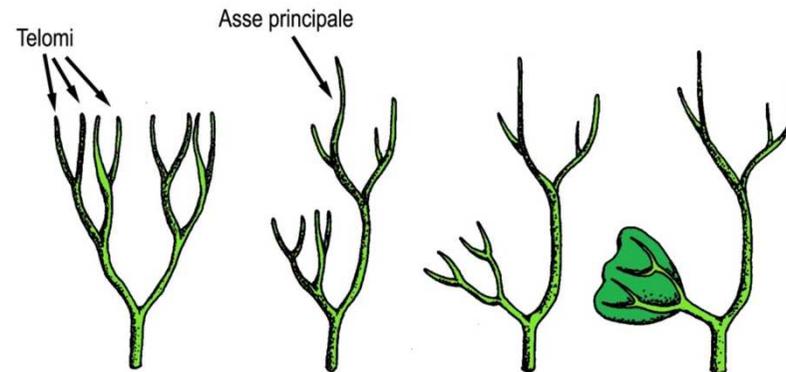
Eufillofite



Eufillofite: sono caratterizzate da **megafille**, foglie anche di grandi dimensioni, attraversate da un sistema vascolare ramificato

→ **Aumentata produttività fotosintetica**

Teoria sull'evoluzione delle megafille TEORIA TELOMICA



1. Sopravanzamento di un teloma e formazione di un asse principale
→ **RAMIFICAZIONE MONOPODIALE**
2. Appiattimento dei telomi più corti sullo stesso piano
3. Formazione di nuovo tessuto parenchimatico tra i telomi corti
→ i vecchi assi dei telomi vanno a costituire le nervature

Colonizzazione delle terre emerse

Evoluzione di foglie come adattamento all'ambiente subaereo



Immagine che illustra una foresta del Carbonifero, basata su testimonianze fossili
<http://daltonsinima.altervista.org/>

Le licofite erano le piante maggiormente diffuse nelle foreste del Carbonifero, circa 310 milioni di anni fa

Presenza di specie alte anche 30 m:

→ Ulteriore sviluppo del trasporto dell'acqua e di strutture di supporto meccanico

→ Capacità di effettuare accrescimento secondario in spessore

→ Ancoraggio al suolo mediante sviluppo di fusti modificati atti a svolgere la funzione di radicamento

→ Elevata CO_2 nell'aria limitava lo sviluppo di foglie con grandi dimensioni, che tendevano più facilmente a surriscaldarsi

L'attività fotosintetica svolta dalle licofite portò ad una progressiva diminuzione della CO_2 nell'aria. Ne consegue che piante con megafille cominciarono ad essere avvantaggiate rispetto a quelle con microfille:

- incremento del numero degli stomi
- maggiore capacità di traspirazione
- maggiore capacità di raffreddamento della lamina fogliare
- incrementata capacità fotosintetica

↪ **Le piante con megafille prevalsero nel tempo rispetto alle licofite**