

4 Origine ed evoluzione delle piante vascolari terrestri

Uno dei momenti più significativi nell'evoluzione del regno vegetale è stata la migrazione delle piante verdi dall'ambiente acquatico a quello terrestre. Non è noto se questa migrazione sia avvenuta una sola volta o più di una volta; comunque, anche se non è possibile dimostrarlo, gli studiosi di morfologia delle piante sono generalmente d'accordo nel ritenere che le piante acquatiche ancestrali che hanno dato origine alle piante terrestri appartenevano al gruppo delle alghe verdi.

Le alghe verdi come possibili precursori delle piante terrestri.

Se esaminiamo le caratteristiche delle piante vascolari terrestri ci sembra che tra le alghe ancora esistenti non ci sia nessun gruppo eccetto quello delle alghe verdi che possa essere considerato un candidato adatto al titolo di precursore delle piante terrestri. Le piante terrestri per esempio contengono clorofilla (clorofilla *a* e *b*): ebbene, la combinazione e proporzione di pigmenti verdi e non verdi (carotene e xantofilla) presenti nei plastidi si avvicinano a quelle delle alghe verdi, inoltre il prodotto usuale della fotosintesi, sia nelle alghe verdi che nelle piante terrestri verdi, è un semplice amido. Sulla base dei pigmenti e dei metaboliti prodotti le alghe verdi sembrano perciò le favorite come possibili precursori. Oltre a questa stretta corrispondenza di fattori chimici esiste anche un'analoga somiglianza di caratteristiche strutturali tra i due gruppi di piante? Le piante terrestri quasi universalmente hanno una struttura corporea massiccia e tridimensionale: la maggior parte delle alghe verdi no. Vi sono però alcune forme tra le alghe verdi (per esempio la *Fritschiella*, fig. 2-5E) che hanno tendenza a costruire un corpo tridimensionale e carnoso. Le piante terrestri verdi hanno un tipo di riproduzione sessuale e oogamo, in cui una cellula uovo immobile viene fecondata da una piccola cellula spermatica che deve essere in qualche modo trasportata sulla cellula uovo. Dato che la riproduzione sessuale nelle alghe verdi avviene come abbiamo

visto secondo una gamma di modalità che vanno dalla isogamia all'oogamia specializzata non esistono problemi per quanto riguarda questa caratteristica. Un ultimo punto da ricordare è questo: le piante terrestri hanno un'alternanza di fasi citologiche, cioè una fase diploide produttrice di spore è sempre seguita da una fase aploide produttrice di gameti. Ebbene, anche se tra le alghe verdi coesistono molti tipi di cicli vitali, molte forme hanno proprio questa alternanza di fasi aploide e diploide.

Anche se molti altri gruppi di alghe in base a numerose caratteristiche sembrerebbero qualificarsi come precursori delle piante terrestri, sono solo le alghe verdi quelle in cui si trova la combinazione appropriata di requisiti atti a farle considerare precursori delle piante terrestri. Sfortunatamente i fossili al momento presente sono di scarso aiuto perché anche trovando un possibile tipo di alga ancestrale non si avrebbero a disposizione mezzi adatti per stabilirne l'appartenenza a un determinato gruppo di alghe. Molte volte la natura biochimica di un organismo viene conservata in gran parte ma non abbastanza da permetterci di determinare se l'antica alga fosse verde oppure no. I paleobotanici d'altro canto stanno fornendo contributi positivi per la soluzione del problema. Anche se non è possibile riconoscere un'alga ancestrale, la forma di certi fossili primitivi di piante vascolari ha molte cose in comune con certe strutture corporee delle alghe. Inoltre i fossili costituiscono una prova che permette di stabilire la data di comparsa delle piante sulla superficie terrestre. Nel periodo Devoniano esisteva una grande varietà di piante terrestri e tra esse piante affini ai licopodi, agli equiseti, alle felci e ad altre piante vascolari primitive. I resti di piante vascolari nei periodi antecedenti al Devoniano sono però scarsi e questo suggerisce che vi può essere stata un'improvvisa fioritura di piante terrestri verso la fine del periodo Siluriano, tempo questo che risale a circa 450 milioni di anni fa.

Problemi che le antiche piante terrestri hanno dovuto affrontare.

La grandezza dei processi evolutivi legati al passaggio delle piante dall'ambiente acquatico a quello terrestre può essere apprezzata solo se si considerano i tipi di modificazioni necessarie affinché una pianta, abituata a vivere normalmente in un ambiente acquatico, diventi capace di sopravvivere sulla terra emersa. I problemi più gravi sono quelli relativi alla disponibilità d'acqua. Una pianta

acquatica come l'alga verde ha una disponibilità d'acqua praticamente illimitata se vive sommersa nell'acqua. L'acqua e i minerali in essa disciolti entrano nella pianta letteralmente da ogni parte del corpo: essi diffondono semplicemente attraverso le membrane esterne delle cellule esposte all'acqua. Invece una pianta che viva sulla terra emersa non ha questa facile disponibilità d'acqua e di minerali. L'unica fonte sicura è il suolo su cui la pianta cresce ma, dato che il suolo ha poca o niente acqua vicino alla superficie, l'acqua deve essere cercata più sotto. Perciò è ovvio che una pianta per avere successo sulla terra deve disporre di qualche meccanismo per procurarsi continuamente dal suolo l'acqua e i minerali in essa disciolti in modo da poterli trasportare nella pianta.

L'acqua, una volta ottenuta, deve poter essere trattenuta dalla pianta. Dato che le alghe non hanno mezzi per trattenere l'acqua, il porre un'alga sulla terraferma avrebbe come risultato il suo immediato essiccamento: l'aria asciutta provocherebbe un'evaporazione d'acqua dalle superfici cellulari e in pochi minuti la maggior parte delle alghe verdi si essicherebbe e morirebbe. Per proteggere una pianta dal severo ambiente terrestre tendente ad essicarla, specialmente nei periodi in cui non c'è acqua a disposizione, è stato necessario da parte della pianta sviluppare mezzi atti a prevenire una perdita eccessiva d'acqua dalle parti aeree, in modo da averne sempre una quantità necessaria allo svolgimento di certe funzioni della pianta.

Un altro problema è quello relativo al sistema di sostegno. Le alghe verdi, essendo sommerse, vengono mantenute in sospensione dal mezzo acquoso che le circonda: una pianta di questo tipo, posta sulla terraferma, non farebbe altro che appiattirsi contro il suolo. Le piante terrestri hanno perciò avuto bisogno di evolvere un tipo di corpo più rigido.

Questi sono i problemi principali che bisogna tenere presenti quando si tenta di dimostrare in quale modo le alghe verdi, quali presunti precursori, si sono modificate in un lungo periodo di tempo, per divenire piante vascolari, capaci di vivere sulla terra emersa.

Evoluzione delle radici.

Il sistema radicale è una caratteristica delle piante terrestri, che non si trova in nessun tipo di alga, ed è ovviamente una specializzazione derivante dall'adattamento al nuovo tipo di ambiente in cui la pianta si è trovata. Molte alghe hanno dei « rizoidi » per fissare il corpo

della pianta a qualche struttura rigida del fondo; questi « rizoidi » tuttavia non sono organi preposti all'assorbimento, come le radici delle piante superiori, e non hanno la stessa funzione di ancoraggio che un robusto sistema di radici svolge per le parti aeree spesso

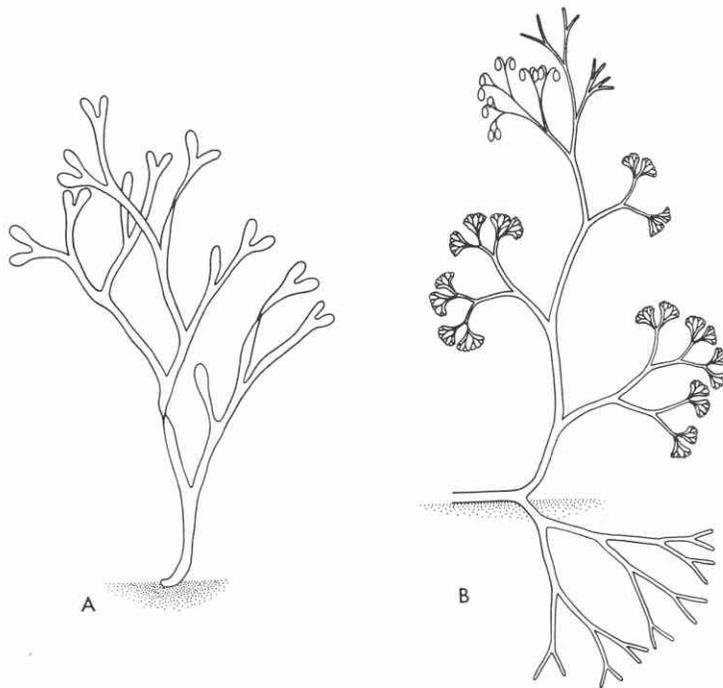


Fig. 4-1. Origine del corpo di una pianta vascolare terrestre secondo l'ipotesi di Lignier. (A) Alga verde precursore dicotomizzante. (B) Semplice pianta vascolare.

massicce di una pianta vascolare. Inoltre, con lo sviluppo delle radici, le piante terrestri hanno avuto a disposizione un mezzo facile, per estrarre l'acqua e i minerali dal suolo, e per convogliarli dentro la pianta.

È interessante speculare sull'origine delle radici nel Regno vegetale. Ovviamente esse hanno avuto un'origine successiva a quella delle alghe ancestrali, però debbono essere derivate da qualche tipo

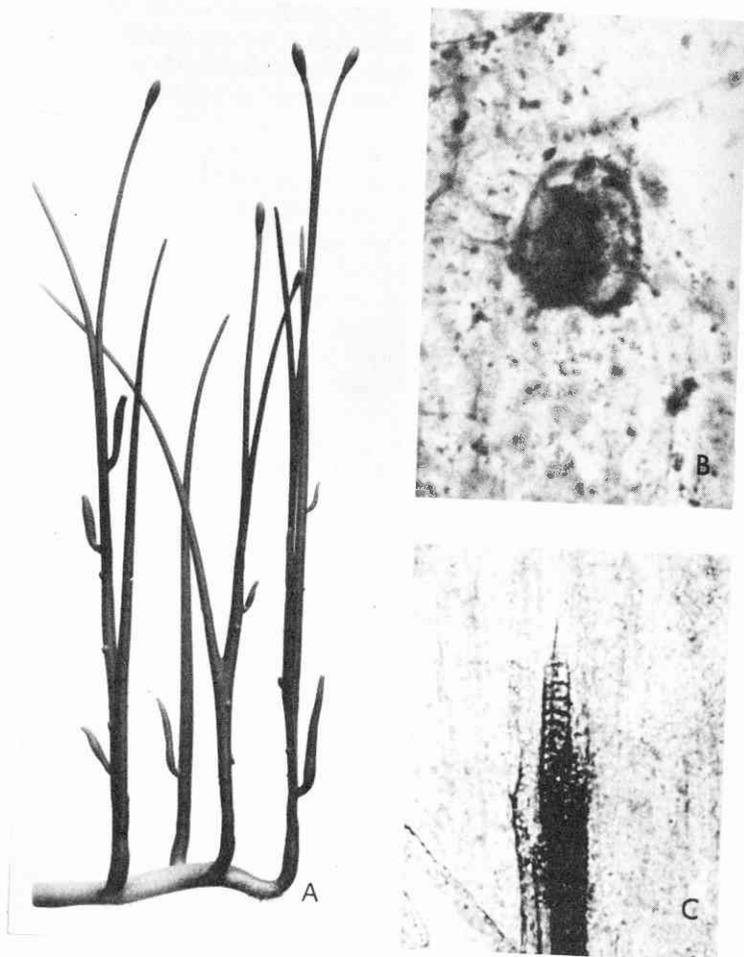


Fig. 4-2. *Rhynia Gwynne-Vaughani*. (A) Ricostruzione della pianta (x 0,8). (Con il permesso del Museo di Storia Naturale di Chicago). (B) Sezione longitudinale dell'epidermide mostrante uno stoma e le sue cellule d'accompagnamento (x 240). (C) Sezione longitudinale di una stele con tracheidi anulari (x 250).

di condizione ancestrale presente tra le alghe. Nella prima parte di questo secolo un famoso botanico francese, chiamato Lignier, pubblicò le sue opinioni sull'origine delle radici nelle piante vascolari. Egli avanzò l'ipotesi che il corpo vegetale delle alghe verdi, precursori delle piante terrestri, fosse tridimensionale, con sistema di ramificazione dicotomico (fig. 4-1A).

Nel corso dell'evoluzione delle radici uno dei sistemi di rami laterali si piegò, penetrò alla fine nel suolo e si ramificò sottoterra (fig. 4-1B). In altre parole il sistema radicale sarebbe omologo a parte del sistema di rami aerei. Se questa ipotesi fosse vera ci si aspetterebbe di trovare tra i fossili alcune piante terrestri primitive senza vere radici, ma con un sistema di ancoraggio e di assorbimento leggermente modificato rispetto al sistema di rami. In effetti si conoscono dozzine di piante terrestri primitive di questo tipo, vissute nei periodi Siluriano e Devoniano (v. per esempio fig. 4-2A). Queste piante erano costituite da un sistema di fusti orizzontali; alcuni di essi apparentemente penetravano nel suolo, mentre altri ascendevano diventando le porzioni fotosintetiche della pianta. In periodi geologici successivi la radice, trovandosi in un ambiente del tutto differente da quello del resto della pianta, divenne considerevolmente più specializzata e progressivamente più distinta dal punto di vista strutturale; cosicché nella maggior parte delle piante vascolari che vivono al tempo presente le radici hanno un certo numero di caratteristiche che le differenziano in modo marcato dai fusti. Quindi le radici nelle piante vascolari terrestri si sono sviluppate in modo da servire alla doppia funzione di ancorare la pianta al suolo e di assorbire dal suolo stesso l'acqua e i minerali disciolti che non circondavano più l'intero corpo della pianta.

La cuticola.

Benché le parti aeree della pianta abbiano a disposizione l'acqua assorbita dal suolo, l'atmosfera relativamente secca della Terra provocherebbe una rapida evaporazione della maggior parte dell'acqua dalle parti aeree se non ci fosse modo di trattenerla nelle cellule durante i periodi di siccità. Questo problema è stato risolto mediante un rivestimento caratteristico tipico di tutte le parti aeree delle piante vascolari terrestri: la *cuticola*, uno strato sottile di materiale ceroso che forma uno strato impermeabile sulle superfici. Essa non è uno strato di cellule ma solo una sottile pellicola stratificata sulle strutture epidermiche esterne delle piante. Questa cu-

ticola è estremamente efficace come meccanismo per aiutare la pianta a trattenere l'acqua negli organi esposti all'aria.

Nelle foglie delle piante vascolari avviene una considerevole perdita d'acqua attraverso pori chiamati *stomi* che rimangono aperti per lo scambio dei gas tra foglie e ambiente. La quantità d'acqua che evapora dalle foglie esercita un'influenza diretta su quella assorbita dalle radici; quando l'assorbimento non riesce a tener dietro alle perdite gli stomi si chiudono impedendo un'ulteriore evaporazione. In questo caso, dato che la cuticola copre il resto della superficie fogliare, l'equilibrio idrico viene ristabilito. (Le implicazioni relative alle perdite di vapore acqueo dalle parti aeree della pianta sono discusse nel volume *La vita delle piante*, in questa serie).

La cuticola è estremamente resistente alla putrefazione e molte volte, quando tutte le caratteristiche strutturali delle piante fossili sono quasi scomparse, la cuticola resta intatta e può essere studiata per ottenere indicazioni sull'epidermide dei vari organi della pianta. Anche le spore e i granuli di polline sono coperti esternamente da una sostanza simile alla cuticola, la quale permette a questi corpiccioli di conservarsi nei sedimenti e di essere studiati dai paleobotanici specializzati in quel particolare ramo del loro campo di studi chiamato *palinologia*.

Le piante con cuticola sono geologicamente molto antiche ed è possibile avanzare certe ipotesi sull'ambiente in cui vivevano piante di questo tipo. Benché le antiche piante con cuticola non possano con assoluta certezza essere considerate terrestri si può dire con sufficiente sicurezza che in qualche momento del loro ciclo vitale le parti ricoperte di cuticola di queste piante devono essere rimaste esposte all'aria. Sarebbe molto probabile che i precursori delle piante terrestri abbiano occupato a un certo punto della loro storia evolutiva una posizione nelle zone soggette alle ondate di marea dove si trovavano ad essere alternativamente bagnate e asciutte.

Origine dei sistemi conduttori.

Ora noi sappiamo che le piante terrestri di recente evoluzione avevano un sistema di radici che ancorava la pianta al suolo e che serviva da organo di assorbimento e una cuticola impermeabile che copriva le parti aeree e che serviva a conservare l'acqua. Se le parti aeree della pianta si trovavano a una certa distanza dal suolo era tuttavia necessario che si sviluppasse un qualche mezzo per trasportare fino ad esse l'acqua e i sali disciolti. Il mezzo per

trasportare le sostanze solubili e l'acqua dalle radici a tutte le altre parti della pianta è stato realizzato mediante un sistema conduttore specializzato. È stata l'evoluzione di questo sistema quella che ha permesso alle piante terrestri di raggiungere grandi dimensioni e di trasportare le sostanze alimentari sintetizzate nelle parti aeree delle piante verdi a tutte le altre regioni non fotosintetiche della pianta. È vero che certe piante terrestri (per esempio i muschi e le epatiche) non hanno sistemi conduttori come quelli che si trovano tra le piante terrestri superiori. Quasi sempre queste piante sono però piuttosto piccole e le sostanze solubili e l'acqua non hanno grandi distanze da percorrere; inoltre esse crescono frequentemente in un *habitat* piuttosto umido, dove la maggior parte dell'acqua può essere assorbita attraverso le superfici delle parti aeree della pianta.

È vero che alcune di queste piante, chiamate briofite, crescono in regioni più asciutte, ma generalmente nei periodi di siccità prolungata esse non crescono attivamente, al contrario assumono un aspetto raggrinzito e secco finché non vengono inumidite di nuovo e allora cominciano a crescere attivamente, assumendo un colore verde e un aspetto lussureggiante e sano. In altre briofite esistono accenni di un sistema conduttore lungo l'asse principale delle parti aeree della pianta, ma esso non è esattamente omologo con quello delle piante vascolari perché le cellule che lo compongono hanno una struttura completamente differente; nelle briofite queste cellule specializzate per il trasporto hanno però la stessa funzione.

Nelle piante vascolari il primo sistema conduttore era estremamente semplice e in molti casi consisteva di un filamento compatto se pur molto sottile di cellule allungate, posto al centro dell'asse del fusto. Questi semplici filamenti adibiti al trasporto compaiono nelle piante fossili vascolari più antiche trovate nelle rocce siluriane e devoniane. Le cellule di tipo più primitivo adibite al trasporto dell'acqua e dei minerali differiscono poco dalle normali cellule a parete sottile del resto della pianta: i sistemi conduttori più complicati e più elaborati si sono evoluti nelle ere geologiche successive. I particolari concernenti l'evoluzione dei sistemi conduttori saranno trattati più oltre.

Oggi i sistemi conduttori presenti nella maggior parte delle piante vascolari sono molto complessi e negli alberi costituiscono in pratica l'intera massa delle radici, del tronco e dei rami. Con sistemi conduttori più elaborati le piante sono divenute capaci di crescere maggiormente in altezza e di avere le parti distali considerevolmente lontane dalla sorgente d'acqua; nello stesso tempo esse hanno sviluppato un sistema di sostegno più rigido.

Modificazioni che hanno permesso la sopravvivenza delle piante terrestri.

Le parti aeree delle piante terrestri si possono estendere a buona distanza dal suolo. Esse sono inoltre caratterizzate da un sistema di vasi che trasporta l'acqua e i materiali disciolti attraverso la pianta, da un sistema di radici che ancora la pianta al suolo, e dalla cuticola che impedisce un'eccessiva perdita d'acqua dalla superficie esposta all'aria. Dato che la fotosintesi avviene nelle cellule che si trovano all'interno delle foglie (la maggior parte delle cellule dell'epidermide manca di plastidi) si dovettero sviluppare meccanismi che permettessero un facile passaggio di gas attraverso la superficie della pianta, onde permettere l'ingresso dell'aria e con essa dell'anidride carbonica. Nelle piante terrestri si svilupparono perciò dei pori specializzati, chiamati stomi, che si trovano sulle foglie e sugli steli delle parti aeree. Attraverso questi pori l'anidride carbonica entra all'interno della foglia dove si trova in stretto contatto con le cellule fotosintetizzanti.

Come ultimo punto ricordiamo che per quanto il fusto e la superficie delle foglie siano coperti da una cuticola, è un fatto familiare che molte piante vascolari, specialmente legnose, aumentino di diametro man mano che internamente vengono prodotti nuovi tessuti conduttori; è naturale che questo aumento di massa dei tessuti adibito al trasporto provochi un aumento di pressione interna che alla fine fa scoppiare i tessuti esterni e la cuticola. È a questo stadio che nella parte esterna del tronco vengono prodotte le cellule del sughero che diventa lo strato limitante esterno. Le cellule del sughero a maturità, non sono cellule viventi ed hanno pareti spesse e impermeabili. La natura impermeabile delle cellule del sughero viene facilmente notata se si considera che gli ordinari tappi delle bottiglie sono fatti con lo strato di sughero di certe specie di querce.

A questo punto dovrebbe essere ovvio che l'evoluzione di un tipo di pianta come l'alga verde acquatica in pianta legnosa ha comportato un certo numero di modificazioni strutturali. Queste modificazioni che debbono essere avvenute in un periodo di tempo molto lungo hanno permesso la sopravvivenza delle piante terrestri in un ambiente più rigido e meno costante di quello in cui si trovava la maggior parte delle alghe. I resti fossili hanno fornito la prova di alcune di queste modificazioni, e così i botanici sono in grado di verificare le loro ipotesi evolutive in modo definito e indiscutibile.

Alternanza di fasi citologiche nelle piante vascolari terrestri.

È stato detto precedentemente che le piante terrestri hanno cicli vitali caratterizzati da una tipica alternanza di fasi, che consiste in un cambiamento ritmico da una fase diploide, che produce solo spore, a una fase aploide che è la parte del ciclo vitale della pianta che si riproduce sessualmente. In alcune piante terrestri (per esempio nelle felci) le due fasi sono ben distinte e sono rappresentate da due piante verdi indipendenti. In altre piante (per esempio nelle piante con fiore) solo una fase, quella diploide, è cospicua, mentre l'altra è estremamente ridotta e non facilmente visibile. D'altra parte, nelle Briofite, la fase aploide sessuata è quella dominante e la fase diploide produttrice di spore è ridotta e dipende in realtà da quella aploide. Questa alternanza di fasi, caratterizzata sia da cambiamenti cromosomici che da differenze funzionali è spesso chiamata *alternanza di generazioni*; dato che entrambe le fasi sono in realtà parte dello stesso ciclo vitale è forse più appropriato riferirsi ad esse come a una alternanza di « fasi » o di « stadi » piuttosto che come a una alternanza di « generazioni ».

La nostra breve rassegna sulle alghe ha dimostrato che tra esse vi sono alcune forme che in pratica sono in fase aploide per tutto il loro ciclo vitale. Solo quando i due gameti si fondono si ha una fase diploide e questa è confinata a una sola cellula, lo zigote, che si divide per via meiotica dopo la germinazione per restaurare la fase aploide. Altre alghe hanno sia la fase aploide che quella diploide, spesso ugualmente sviluppate. In queste forme la pianta aploide produce solo gameti che si fondono per iniziare la fase diploide; alla germinazione lo zigote per mezzo di una serie di divisioni mitotiche dà origine a un corpo pluricellulare diploide, che a maturità produce spore. Queste spore sono il risultato di un processo meiotico e sono aploidi: dopo germinazione esse producono una nuova fase aploide.

L'alternanza di fasi nelle piante terrestri è molto simile a quest'ultimo tipo di ciclo vitale nelle alghe; tuttavia le due fasi non hanno struttura identica in nessuna delle piante terrestri conosciute, mentre in alcune alghe caratterizzate dallo stesso tipo di alternanza tale identità sussiste. La differenza tra i due stadi, nelle piante terrestri, è stata fonte di notevoli speculazioni da parte di molti botanici. Alcuni considerano questa differenza come il risultato di condizioni ambientali diverse in cui vennero a trovarsi le due fasi, le quali, pur essendo identiche in origine, reagirono con differenti modifi-

cazioni strutturali. Alcuni suggeriscono che il tipo di alga precursore che dette origine alle piante terrestri aveva solo una fase aploide (eccetto per lo zigote che era diploide) e che la parte diploide del ciclo vitale sorse in seguito a un ritardo dell'inizio della meiosi, la quale ebbe luogo solo dopo un certo numero di divisioni mitotiche che seguirono la germinazione dello zigote. A questo ritardo nella meiosi dovrebbe attribuirsi la responsabilità della produzione di una fase pluricellulare diploide prima dell'evento della produzione delle spore, momento in cui avviene la meiosi nelle cellule produttrici di spore. La teoria che suggerisce l'esistenza di una alternanza originale di due fasi probabilmente identiche nell'alga ancestrale è chiamata teoria « omologa » dell'alternanza. La teoria che propone un'origine più tardiva della fase diploide è chiamata teoria « antitetica » o dell'« interpolazione » (in altre parole una nuova fase, quella diploide, è « interpolata » in un ciclo aploide).

Evoluzione dello sporofito.

Come si è detto nel paragrafo precedente, in quasi tutte le piante vascolari lo stadio diploide, o sporofito, è la fase più cospicua del ciclo vitale e lo stadio aploide, o gametofito, è quello meno prominente. Infatti la parte del ciclo vitale delle piante vascolari che vediamo quando ci giriamo attorno è lo sporofito: l'olmo, la pianta del granturco, l'abete, il muschio, o la felce per esempio, ci risultano evidenti attraverso lo stadio sporofito. Tutte queste piante, nell'aspetto conosciuto dalla gente comune, si trovano nella fase produttrice di spore del loro ciclo vitale. Dato che lo sporofito è così familiare a tutti e dato che è una parte così cospicua del ciclo vitale di queste piante, dedicheremo molta attenzione alla sua evoluzione; la discussione sull'evoluzione del gametofito verrà trattata nel paragrafo che riguarda la riproduzione delle piante terrestri.

Le più semplici piante vascolari.

Se a qualcuno fosse dato il compito di immaginare il tipo più semplice di pianta vascolare, cioè quello che somigli maggiormente a un possibile precursore del tipo delle alghe verdi, l'immagine che ne verrebbe fuori sarebbe quella di un tenue filamento verde ramificato, probabilmente senza appendici e senza sistema radicale. È stato proprio questo tipo di pianta quello che Lignier ha considerato rappresentativo delle piante vascolari più primitive. Se

l'idea è corretta dovrebbe essere possibile dimostrarla basandosi sui resti fossili. Nelle rocce si trovano in effetti semplici piante terrestri di questo tipo risalenti ai periodi Siluriano e Devoniano. Una di queste piante, il ben noto genere *Rhynia*, ritrovato nelle rocce devoniane dell'Aberdeenshire, in Scozia, non è altro che un asse nudo ramificato (fig. 4-2A) senza foglie e senza radici e con ramificazione di tipo dicotomico. Parte del fusto è orizzontale e ciuffi di esili estrusioni capelliformi (che *non* sono radici) servono ad assorbire l'acqua e i minerali dal suolo. I rami aerei si estendono verso l'alto e alcuni fusti terminano con piccoli sacchi rigonfi portatori di spore o sporangi.

L'assenza di foglie starebbe a suggerire che l'intero sistema aereo era fotosintetico. Non c'è modo di sapere oggi di che colore fosse la pianta, ma la presenza di stomi nell'epidermide dei fusti aerei (fig. 4-2B) sembrerebbe indicare che le cellule vicino alla superficie del fusto erano impegnate nella fotosintesi.

Un piccolo cordone cilindrico, chiamato *stela*, corre lungo la parte centrale del fusto. Esso consiste di una colonna di cellule cilindriche, sottili e allungate il cui spessore ammonta a poche cellule (vedi il frontespizio). Queste cellule centrali, chiamate *tracheidi*, costituiscono il legno o *xilema* e sono i più semplici tipi di cellule legnose conosciute. Esse somigliano alle cellule dei tessuti circostanti, fatta eccezione per i cospicui anelli di ispessimento che si trovano all'interno delle loro sottili pareti, le quali presumibilmente sono di natura cellulosa (fig. 4-2C). Dato che gli ispessimenti sono a forma di anello, questo tipo di tracheide viene chiamato *anulare*. Si presume che la stretta zona di cellule leggere che circonda da presso lo xilema rappresenti quella parte della stela adibita al trasporto delle sostanze nutritive o *floema* (vedi frontespizio). Questo semplicissimo tipo di stela cilindrica, con una parte centrale solida di xilema, è considerato dagli studiosi di anatomia vegetale il tipo di stela più primitivo.

In questa pianta gli sporangi, che si trovano all'estremità di alcuni rami, sono poco specializzati. Infatti sia il fusto che lo sporangio hanno in comune la stessa epidermide e la stessa corteccia esterna. Frequentemente all'interno dello sporangio si trovano conservate numerose spore, spesso in gruppi di quattro (tetradi). Questa caratteristica è la prova che la parte conosciuta della pianta è lo sporofito e che la meiosi è avvenuta negli sporangi delle piante diploidi.

La *Rhynia* è soltanto una delle numerose piante estremamente semplici che sono esistite nei periodi Siluriano e Devoniano. La

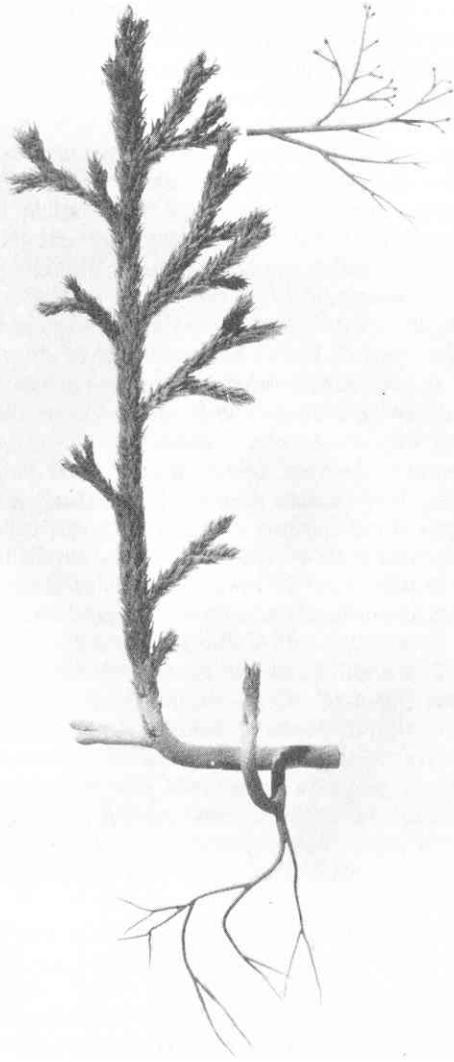


Fig. 4-3. *Asteroxylon Mackiei*, ricostruzione (x 0,5). [Con il permesso dei Trustees del British Museum (Storia Naturale)].

sua struttura in realtà è la più semplice che si conosca tra le piante vascolari, con l'eccezione di certe piante d'oggi, come per esempio la lente palustre, che sono semplici come conseguenza di una estrema involuzione avvenuta successivamente.

Negli stessi letti fossili che hanno fornito i resti della *Rhynia* vi sono altre piante vascolari; una di queste, l'*Asteroxylon* (fig. 4-3), mostra una struttura corporea che è ancora relativamente semplice ma più complessa di quella della *Rhynia*. Da fusti orizzontali e nudi emergevano rami aerei coperti da numerose e fitte strutture a forma di foglia. Queste « foglie » apparentemente non erano vascolarizzate e per questa ragione i botanici esitano a chiamarle vere foglie. Dall'asse orizzontale emergevano altri rami che penetravano nel suolo e che non erano vere radici, nel senso che diamo oggi a questa parola, ma assai simili ai fusti con funzione di radice. Recenti ricerche condotte su questo genere di pianta suggeriscono che lungo i fusti si formavano piccoli sporangi reniformi.

L'*Asteroxylon* è più complessa di una pianta come la *Rhynia* non solo esternamente, ma anche internamente in quanto la struttura mostra una maggiore elaborazione. La stele è ancora di tipo semplice ma è più grossa che nella *Rhynia* e lo xilema, visto in sezione trasversale, ha un margine fortemente lobato (fig. 4-4). Anche le tracheidi dello xilema di *Asteroxylon* sono di tipo più progredito. Sulle facce interne delle pareti delle tracheidi vi sono ispessimenti secondari a forma di eliche, con spirali molto vicine (fig. 4-5A): per questa ragione queste tracheidi vengono spesso chiamate tracheidi elicoidali o spiraliformi.

È significativo il fatto che i sottili fasci vascolari o conduttori originino dalle ramificazioni della stele e si dirigano all'infuori e verso l'alto, attraverso la corteccia, in direzione delle scaglie fogliiformi. Questi fasci vascolari tuttavia terminano nella corteccia esterna e in realtà non entrano mai nelle scaglie. I paleobotanici hanno interpretato questa situazione come un'indicazione di un precoce stadio di evoluzione di certi tipi di foglie. È chiaro che le scaglie dell'*Asteroxylon* rappresentano delle semplici escrescenze della parte esterna del fusto con il possibile scopo di aumentarne la superficie fotosintetica. Lo stadio che si trova rappresentato nell'*Asteroxylon* potrebbe essere così precoce per quanto riguarda l'evoluzione delle foglie, che il fascio vascolare non aveva ancora formato la nervatura della foglia.

In realtà, tra un tipo di struttura corporea come quella dell'*Asteroxylon* e quella di un tipico muschio, intercorre un passo molto breve. Il *Lycopodium* è un genere ben conosciuto di muschio con-

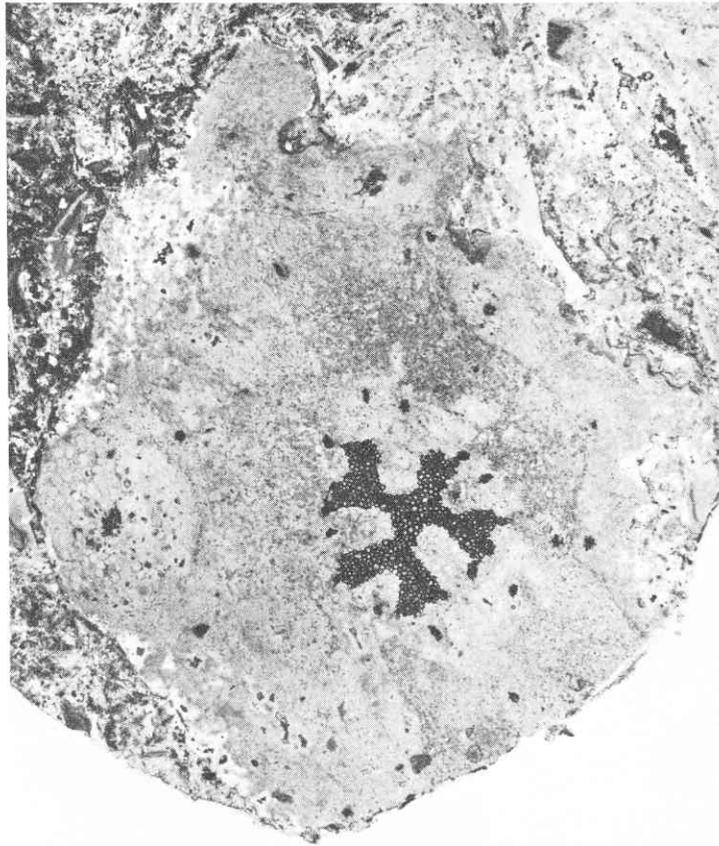


Fig. 4-4. *Asteroxylon Mackiei*, sezione trasversale del fusto con stele lobata (x 7,5).

temporaneo con aspetto variabile; in molti tipi vi è un sistema di ramificazione dicotomica e i rami sono coperti di piccole foglie a forma di scaglie: queste foglie in realtà sono vascolarizzate e quindi sono vere foglie. Da varie parti del fusto emergono piccole radici vascolarizzate che ancorano la pianta al suolo; queste strutture, al contrario dei sistemi d'ancoraggio dell'*Asteroxylon*, sono vere radici e non semplici ramificazioni del fusto. Sulla superficie

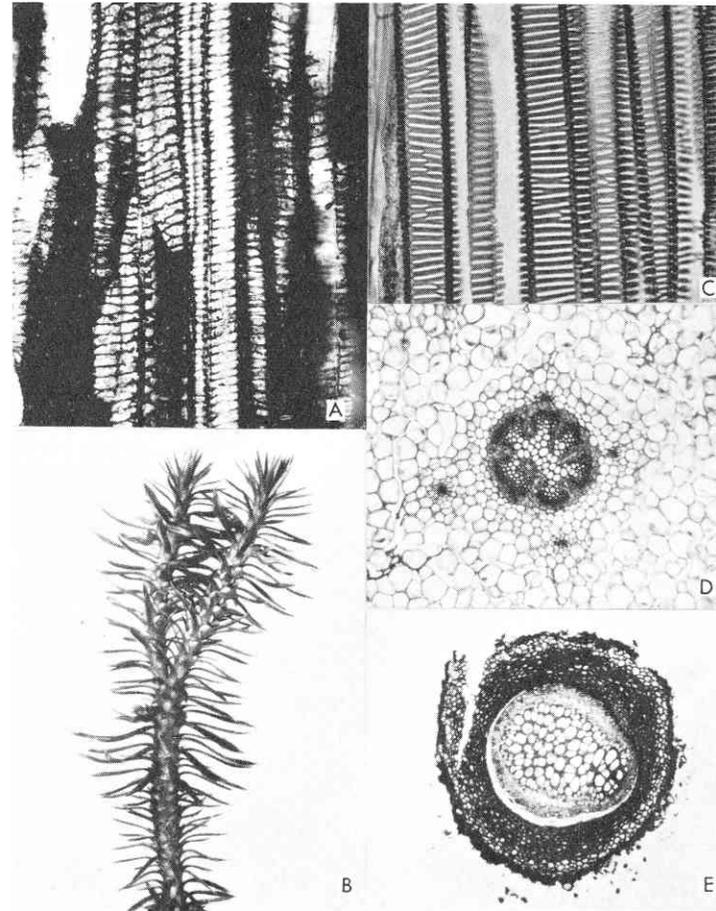


Fig. 4-5. (A) *Tracheidi elicoidali* di *Asteroxylon Mackiei* in sezione longitudinale (x 230). (B) *Lycopodium lucidulum*, punta della pianta. Notare gli sporangi sulla faccia superiore di alcune foglie (x 1,3). (C) *Tracheidi scalariformi* di *Lycopodium inundatum* in sezione longitudinale (x 330). (D) *Lycopodium lucidulum*, sezione trasversale di xilema lobato nella stele (x 68). (E) *Lygodium palmatum*, sezione trasversale del fusto con cilindro xilematico compatto nella stele (x 15,2).

superiore di alcune foglie si trovano piccoli sporangi a forma di rene.

Superficialmente vi è poca differenza tra l'aspetto generale dell'*Asteroxylon* di tipo devoniano e una specie di *Lycopodium* come *L. lucidulum*, che vive oggi, quattrocento milioni d'anni dopo il primo (fig. 4-5B). Perfino anatomicamente vi è una notevole somiglianza. In alcune specie di *Lycopodium* il fusto ha una stele, con xilema che in sezione trasversale appare lobato (fig. 4-5D); i fasci vascolari che riforniscono le foglie emergono dalle punte dei rami, come nell'*Asteroxylon*. Tuttavia, nel *Lycopodium*, i fasci entrano nelle foglie e costituiscono l'origine delle nervature fogliari: ogni foglia ha un singolo filamento di tessuto vascolare che si estende per tutta la lunghezza della foglia. Lo xilema del *Lycopodium* è di tipo alquanto più progredito, perché le tracheidi hanno molto più materiale secondario di ispessimento lungo le pareti; l'ispessimento continua anche agli angoli, con connessioni scalari tra le facce (fig. 4-5C). Queste tracheidi con ispessimenti secondari scalari vengono chiamate *scalariformi*.

In una serie come quella descritta per la *Rhynia*, per l'*Asteroxylon* (entrambe le piante appartengono alle Psilopsida) e per il *Lycopodium* (è importante sottolineare che questa serie non dovrebbe essere interpretata come una linea evolutiva diretta che comporti un rapporto tra i vari membri della serie) è possibile riconoscere il progressivo aumento di complessità dello sporofito, a partire da una pianta estremamente semplice senza foglie e senza radici, per terminare con una con strutture più elaborate e con vere radici e foglie. Tutte queste modificazioni molto probabilmente riflettono un progressivo adattamento all'ambiente terrestre dove la generazione sporofita esplica un ruolo sempre più importante, sia sotto l'aspetto vegetativo che sotto quello riproduttivo.

I membri della suddivisione dei licopodiali, tuttavia, avevano una struttura corporea che non era molto più complessa di quella, ancora relativamente semplice, esemplificata dal *Lycopodium*. Si ammette che alcuni licopodi antichi, come le forme arborescenti gigantesche che sono esistite 350-250 milioni d'anni fa durante i periodi Carbonifero e Permiano, erano più complessi del *Lycopodium*, ma essi deviavano solo leggermente dalla sua struttura di base.

In altri gruppi di piante vascolari l'evoluzione delle strutture corporee, nel senso di una maggiore complessità, seguì un corso differente, ma anche questi gruppi sono ben documentati nei resti fossili. Una pianta come la *Rhynia* potrebbe essere usata anche in questo

caso come punto di partenza. È forse necessario sottolineare ancora una volta che con ciò non si vuole suggerire che la *Rhynia* sia stata il vero precursore delle piante vascolari: essa era solo uno dei molti tipi di piante vascolari primitive, con lo stesso tipo di struttura semplice, esemplificata da un sistema assiale verde, nudo e ramificato in modo dicotomico.

Durante il periodo Devoniano coesistero anche certe piante vascolari prive di foglie le quali invece di essere ramificate in modo strettamente dicotomico avevano degli assi laterali spesso ineguali, con un membro che si sviluppava più robustamente di un altro. Questo tipo di ramificazione dette l'impressione di un asse più o meno « principale », con rami « laterali » meno bene sviluppati. Una ramificazione di questo genere viene chiamata spesso « a preponderanza laterale » o falsa dicotomia, il che sta a significare che un membro del sistema di rami predomina sugli altri.

Specializzazione progressiva delle foglie.

Durante il periodo Devoniano altre piante fecero progressi in qualche modo maggiori. Le punte dei rami minori di una pianta come il *Protopteridium* (fig. 4-6), una pianta primitiva del tipo delle felci, si appiattirono; inoltre, proprio alla punta dei rami si ebbe un inizio di formazione di tessuto tra i singoli assi ramificati; questo tessuto molto probabilmente era un tessuto fotosintetico e costituisce il primo indizio di tessuto fogliare. Ovviamente è difficile determinare esattamente quale parte del sistema di rami fosse fusto e quale foglia; in realtà l'uno e l'altro erano parti dello stesso sistema, con la porzione fogliare confinata alla punta. Altre piante vascolari fossili possedevano un'area fotosintetica sempre più estesa con grandi ed evidenti strutture fogliari. In piante come queste è ovvio che le foglie non fossero niente di più che parti di un sistema modificato di rami; i rami divennero planari e gli interstizi furono riempiti di tessuto laminare. Le foglie che si sono formate filogeneticamente in questo modo vengono chiamate *macrofilli* e le piante che le portano vengono chiamate *macrofillacee*. Le foglie delle felci sono eccellenti esempi di foglie che si sono formate filogeneticamente per preponderanza laterale, planazione e confluenza.

Queste foglie hanno un'origine considerevolmente differente da quella descritta precedentemente per il *Lycopodium*. Le foglie del Licopodio probabilmente derivarono da semplici accrescimenti dei tessuti esterni del fusto. Nei primissimi stadi evolutivi si avevano



Fig. 4-6. *Protopteridium hostimense*, pianta devoniana simile alle felci. [Disegno ripreso da R. Kräusel e H. Weyland, in *Palaeontographica*, 78B:4, 9 (1933). Con il permesso di E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung].

scaglie non vascolarizzate; negli stadi successivi un vaso scorreva nel senso della lunghezza della foglia. Le foglie derivate in questa maniera sono chiamate *microfilli* e le piante che le portano *microfillacee*. Sfortunatamente il termine «microfillo» implica piccolezza di dimensioni, ma certe piante «microfillacee», esattamente i licopodi dei periodi Carbonifero e Permiano, avevano in realtà foglie estremamente lunghe, alcune fino a un metro. Il termine «microfillo» si riferisce all'origine della foglia, piuttosto che alla sua dimensione; anzi, molti botanici pensano che per quanto le foglie di certi licopodi fossili possano essere state lunghe, la loro origine è identica a quella delle foglie di *Lycopodium*.

Benché i macrofilli e i microfilli possano aver avuto origini differenti, è chiaro che essi hanno una funzione simile e che il risultato finale della serie evolutiva che ha portato alle foglie vere e proprie è relativamente simile in entrambi i casi. Sia le piante macrofillacee che quelle microfillacee hanno avuto un tipo di evoluzione convergente. Il piano corporeo generalmente è lo stesso, con un sistema di fusti che portano appendici di natura differente, vale a dire le foglie; in entrambi i tipi di piante l'area fotosintetica è aumentata considerevolmente. Ovviamente l'aumentata capacità di sintetizzare sostanze nutritive permette alla pianta di raggiungere dimensioni maggiori e questo a sua volta può permettere, come si vedrà in una sezione successiva, un aumento del potenziale riproduttivo. Non tutte le macrofillacee hanno un aspetto simile alle felci. In effetti nel regno vegetale, la maggior parte delle foglie non è settata e frondosa, ma è intera e ininterrotta. L'evoluzione di questo tipo di foglie è interpretata come il risultato di un'ulteriore confluenza delle foglie settate, con unione delle singole parti in un'unica lamina. I vasi delle foglie intere, o non suddivise, vengono interpretati come vestigia degli assi dicotomizzanti di antichi precursori. La successiva evoluzione ha dato come risultato la fusione di alcuni di questi assi, con produzione di una rete di vasi anastomizzanti.

Altre specializzazioni dello sporofito.

Nelle piante vascolari, oltre a una progressiva specializzazione delle foglie, si verificarono altre specializzazioni dello sporofito. Con il continuo aumento dell'area fotosintetica e con una vascolarizzazione più elaborata lo sporofito divenne più grande. Alcune forme assunsero dimensioni arboree fin dal periodo Devoniano. Insieme a questo aumento di complessità dello sporofito si verificò una confluenza delle parti produttrici di spore. Nei licopodi, per

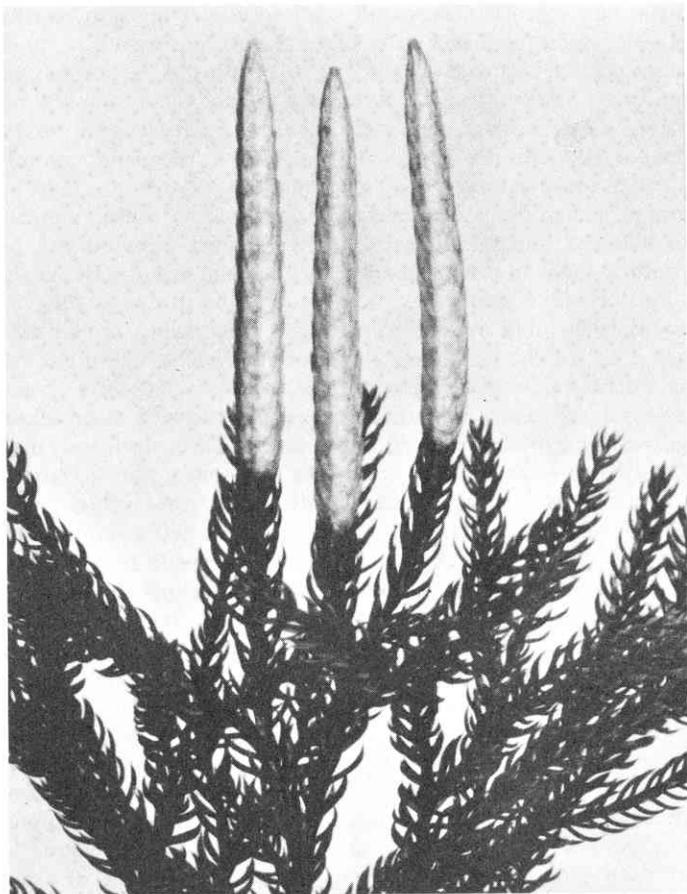


Fig. 4-7. *Lycopodium obscurum*, la punta di una pianta con foglie portatrici di sporangi aggregate a cono (x 1,2).

esempio, le foglie portatrici di sporangi si aggregarono a formare dei coni (fig. 4-7). Anche negli equiseti o articolate si verificò una disposizione simile dei rami portatori di sporangi. Nelle felci gli sporangi mostrarono una tendenza a raggrupparsi in piccoli ammassi sulla pagina inferiore delle foglie. Anche le piante con semi mostrarono una tendenza a produrre aggregati di membri produttori di spore.

La struttura arborea derivò ovviamente da una struttura nana, quasi erbacea, però molti gruppi di piante relativamente primitivi rimasero erbacei. Il *Lycopodium* per esempio differisce poco dai precursori dell'Era Paleozoica; tuttavia durante i periodi Carbonifero e Permiano alcuni lycopodi, che divennero considerevolmente più elaborati dei loro progenitori più primitivi, erano degli immensi alberi.

Molte felci invece hanno conservato una struttura apparentemente primitiva e non hanno mai raggiunto dimensioni arboree, al contrario di altre felci che un tempo erano arborescenti.

Le angiosperme erbacee, o piante con fiore, contrastano con i tipi erbacei persistenti delle piante vascolari. Queste piante, che formano una buona parte della copertura verde della Terra, si sono evolute in tempi relativamente recenti e sembra che abbiano avuto origine come risposta a un progressivo raffreddamento della superficie terrestre durante il tardo periodo Mesozoico e quello Terziario. Le implicazioni relative all'origine delle angiosperme erbacee risulteranno evidenti nel capitolo 5.

Evoluzione della stele.

L'aumento di complessità della fase sporofita delle piante vascolari è intimamente correlato con l'elaborazione del sistema vascolare. Il cilindro conduttore, o stele, delle sporofite cominciò dapprima come un semplice filamento compatto avente solo uno spessore di poche cellule (per esempio, *Rhynia*). Lo xilema centrale è circondato da una zona di tessuto chiamato floema, non particolarmente evidente in molti fossili, ma abbastanza evidente nelle piante viventi. La funzione principale dello xilema è il trasporto dell'acqua e dei minerali, mentre il floema funziona innanzi tutto nel trasporto di sostanze nutritive in soluzione, particolarmente carboidrati (vedi *La vita delle piante* in questa serie per una trattazione del trasporto delle sostanze nutritive nel floema). Questa stele primitiva compatta si trova non solo nelle piante antiche come la *Rhynia*, ma anche in alcuni fusti di lycopodi, in alcune felci (fig. 4-5E), in molti tipi di radici e anche in altre parti della pianta. Una stele compatta con un margine xilematico che in sezione trasversale appaia a forma stellata o lobata è di tipo alquanto più progredito; essa però si trova anche in molti tipi di piante primitive (per esempio nell'*Asteroxylon*, in certi lycopodi e in molte radici; vedi figg. 4-4, 4-5D). Spesso in questa stele lobata il floema

occupa lo spazio che si trova tra i lobi dello xilema ed esattamente nelle scanalature.

In questa stele semplice i principali elementi di trasporto dell'acqua e dei minerali sono rappresentati da cellule estremamente sottili e allungate, con estremità affusolate. Dopo che gli ispessimenti delle pareti secondarie vengono depositati sulle facce interne delle pareti primarie le cellule muoiono e funzionano come cellule non viventi per il trasporto dell'acqua e dei minerali. Alcuni botanici credono che queste cellule tracheidi morte debbano stare in stretta associazione con cellule viventi di qualche tipo. Benché non esista nessuna base fisiologica nota a sostegno della loro ipotesi questi botanici ritengono che esistendo una ben definita e stretta associazione tra cellule di trasporto non viventi e cellule viventi debba anche esistere tra di loro una relazione fisiologica non nota.

Quando una stele compatta è piccola ogni tracheide si trova non molto lontano da una cellula vivente che circonda lo xilema. Se la dimensione della stele compatta aumentasse con l'aggiunta di più cellule viventi, molte tracheidi si troverebbero però a una considerevole distanza da esse. Ciononostante mediante formazione di spigoli e di scanalature, come nella stele dell'*Asteroxylon*, o mediante un'intromissione di cellule viventi tra le tracheidi, può verificarsi un considerevole aumento delle dimensioni effettive della stele con molte più tracheidi presenti, senza che nessuna di esse si trovi molto distante da una cellula vivente. Una modificazione della stele che permetta una tale associazione di cellule non viventi e di cellule viventi, viene spesso chiamata « principio della dimensione e della forma ». Questo principio implica che la forma della stele sia influenzata dalla dimensione che raggiunge. Questo sottintende, per esempio, che una stele compatta non diventi mai troppo grande se lo xilema consiste solo di tracheidi (e, in realtà, non è stata mai trovata una stele di questo tipo). Con un aumento di dimensione la stele va incontro a certe modificazioni mediante le quali viene mantenuto un rapporto tra cellule viventi e non viventi.

La formazione di spigoli e di scanalature è solo un esempio di quelle modificazioni che accompagnano un aumento di dimensione della stele. Si conoscono certe piante la cui stele ha dei lobi così pronunciati che i seni dello xilema spesso si estendono completamente attraverso il cilindro xilematico (fig. 4-8A). In sezione trasversale la stele appare composta da una serie di segmenti piatti di xilema, con floema in mezzo. Ancora una volta è ovvio che non esistono tracheidi ad apprezzabile distanza da una cellula vivente.

Altri tipi di piante vascolari hanno elaborato mezzi diversi dalla

formazione di spigoli e di scanalature per mantenere nella stele il rapporto tra cellule viventi e non viventi. In alcune piante la stele è diventata grande (filogeneticamente parlando) e il centro della stele è rimasto di tipo vivente, senza modificarsi mai in tracheidi. Questo tessuto centrale viene chiamato *midollo* e si trova nella

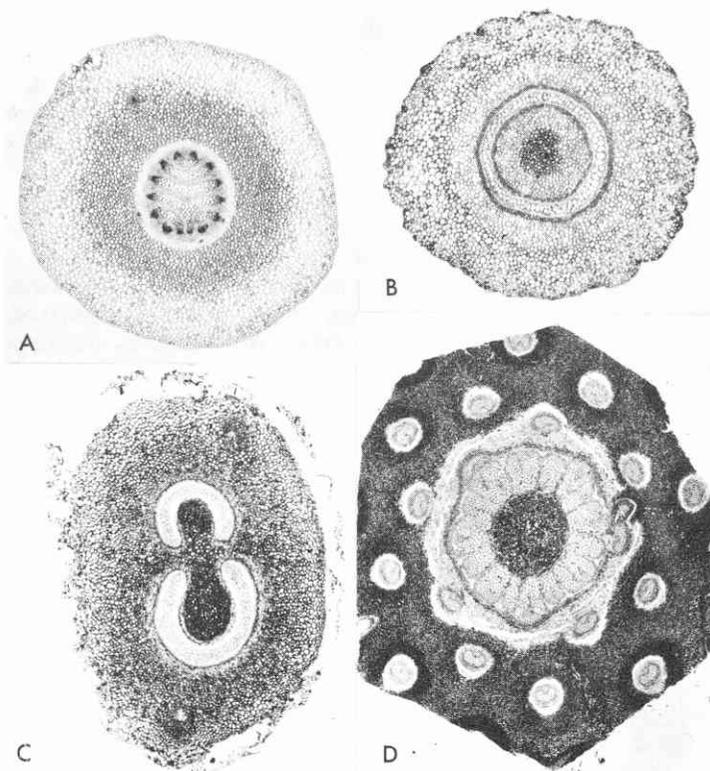


Fig. 4-8. (A) Sezione trasversale del fusto di *Lycopodium complanatum* (x 15,2). (B) Fusto di felce profumata *Dennstaedtia punctilobula*, in sezione trasversale, (x 14,4). (C) *Capelvenere*, *Adiantum pedatum*, fusto in sezione trasversale. Notare la lacuna a sinistra nella stele al di sopra del livello di separazione della traccia fogliare (parte superiore del disegno) (x 9,7). (D) *Leptopteris superba*, fusto in sezione trasversale. Lo xilema è suddiviso da molte lacune (x 5,6).

maggior parte delle piante vascolari superiori. Una stele con midollo centrale circondato da xilema a sua volta circondato esternamente da floema si trova comunemente in alcuni licopodi, in molte felci e nelle piante con seme. In certe piante vascolari, specialmente nelle felci, vi è una zona di floema, sia all'esterno che all'interno del cilindro di xilema (fig. 4-8B).

Effetto delle foglie sulla stele.

I tipi di stele, ricordati sopra, sono i principali tipi di cilindri conduttori esistenti nelle piante vascolari. Essi vanno però incontro a molte modificazioni dovute innanzi tutto all'effetto delle foglie sulla stele.

Nelle piante con stele compatta, come pure nei licopodi con stele contenente un cilindro, i filamenti di tessuto conduttore (fasci vascolari) che originano dalla stele e che si estendono in alto e lateralmente, attraverso la corteccia, fino alla base della foglia, non hanno effetto sulla stele. Questi fasci, o *tracce fogliari*, sono semplici estrusioni della stele e in realtà ne coinvolgono solo una piccola parte.

In altre piante, specialmente nelle felci e nelle piante con seme, le tracce fogliari sono in realtà costituite da una parte considerevole di stele e lo xilema e il floema risultano interrotti al di sopra del punto di separazione dalla stele (fig. 4-8C). L'interruzione è « chiusa » a un livello superiore, dove la stele diventa di nuovo un cilindro continuo. Quest'interruzione del cilindro stelare è chiamata *lacuna fogliare*, però va messo in rilievo che il termine « lacuna » non è sinonimo di « spazio ». La regione della lacuna fogliare in realtà è riempita di tessuto generalmente costituito da cellule a parete sottile che si estendono in maniera continua dal midollo alla corteccia che circonda la stele.

Se le foglie si trovano a una certa distanza l'una dall'altra, lungo il fusto, è ovvio che le lacune fogliari risultano distanziate e in ogni sezione trasversale è raro vedere più di una lacuna fogliare. Al contrario, in piante con numerose foglie ravvicinate tra di loro, vi sarà, a un dato livello, più di una lacuna, spesso parecchie, cosicché la stele vista in sezione trasversale appare composta da un numero di fasci vascolari distinti, disposti in modo cilindrico (fig. 4-8D; in questa pianta è sezionato solo lo xilema e il floema è ininterrotto). Dovrebbe essere ricordato, tuttavia, che queste lacune sono « chiuse » a livelli superiori e che la stele è sostanzialmente un cilindro con lacune risultanti dalla separazione delle tracce fogliari. Nelle piante

con seme vi sono steli considerevolmente suddivise, non solo dalle lacune fogliari, ma anche da altre interruzioni.

Le piante monocotiledoni hanno una forma che differisce considerevolmente, da quella di piante con stele del tipo descritto sopra. Nei fusti di queste piante (come graminacee, gigli, palme e orchidee) si trovano molti fasci sparsi in un tessuto soffice, senza midollo o corteccia riconoscibili (fig. 4-9A). I tipi di stele descritti sopra formano la struttura basilare di sostegno dei tessuti conduttori. Le cellule dei tessuti conduttori derivano semplicemente per maturazione da nuove cellule che vengono prodotte dall'apice vegetativo del germoglio o della radice. Lo xilema e il floema che si formano per maturazione di cellule prodotte all'apice si chiamano *xilema primario* e *floema primario*. La stele composta solo di tessuti primari diventa di rado grande e massiccia. La massa del legno e del floema delle grandi piante vascolari, come le piante erbacee vigorose, le piante arbustive e gli alberi, viene prodotta più tardi, dopo la maturazione dello xilema e del floema primario. (Vi sono poche e notevoli eccezioni di piante che raggiungono grandi dimensioni solo con tessuto primario: felci arboree e palme, per esempio). In queste piante, tra lo xilema e il floema primario, si trova una sottile zona di cellule a parete sottile, le quali hanno conservato la potenzialità di dividersi: essa viene chiamata *cambio vascolare*. Quando questo cambio si divide produce nuove cellule xilematiche sulla faccia interna e nuove cellule floematiche su quella esterna. La massa di un albero, perciò, è costituita da xilema prodotto dal cambio vascolare; il floema è prodotto in quantità minore all'esterno del cambio. Lo xilema e il floema prodotti dal cambio vascolare e chiamati *xilema secondario* e *floema secondario* spesso mascherano l'originale struttura stelare, rappresentata dallo xilema e dal floema primario.

Lo sviluppo dello xilema e del floema secondario è una caratteristica di molte piante vascolari. Generalmente è assente negli Psilopsida, è presente nei licopodi (specialmente tra le forme paleozoiche estinte), è presente negli equiseti (soltanto nelle forme paleozoiche estinte), è raro nelle felci (benché sia talvolta presente nei fossili paleozoici), è abbastanza comune nelle piante seminferi, sia viventi che fossili.

Evoluzione degli elementi xilematici.

L'evoluzione delle cellule di trasporto nello xilema è interessante e sembra essere in rapporto con gli stadi di sviluppo dei vari gruppi

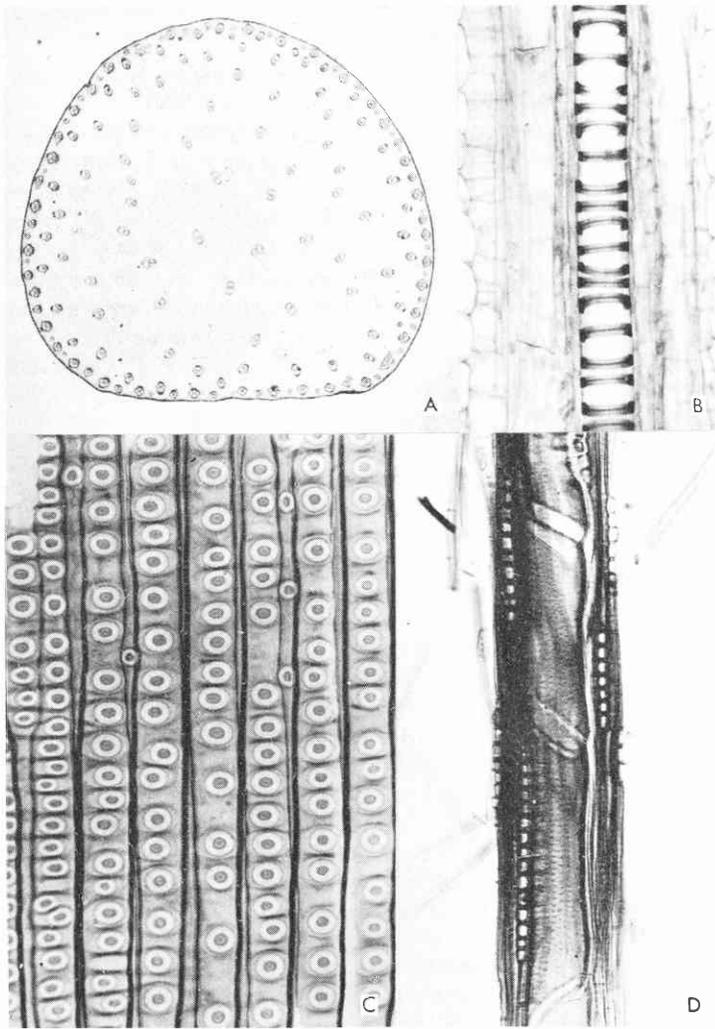


Fig. 4-9. (A) Sezione trasversale di un fusto di mais (*Zea Mays*) con molti fasci vascolari visibili (x 7,2). (B) Elementi xilematici anulari di un fusto di mais (x 220,5). (C) Punteggiature areolate viste di fronte nel legno secondario di pino bianco (*Pinus Strobus*) (x 203,5). (D) Vasi in legno di quercia (*Quercus coccinea*). Mediante trattamento chimico si è avuta parziale separazione di elementi vasali individuali (x 131,4).

di piante vascolari. Sono stati già nominati gli elementi anulari (fig. 4-9B), quelli elicoidali (fig. 4-5A) e quelli scalariformi (fig. 4-5C). Le tracheidi anulari si trovano, come unico tipo di elemento xilematico di trasporto, solo nelle piante vascolari più primitive come gli Psilopsida fossili. Le tracheidi elicoidali sono l'unico tipo di cellule xilematiche di trasporto solo in alcune piante, precisamente negli Psilopsida fossili. Le tracheidi scalariformi sono alquanto più specializzate e si trovano frequentemente nei licopodi e nelle felci. In una stessa pianta si possono tuttavia trovare tutti e tre i tipi di tracheidi; le prime cellule xilematiche che maturano sono anulari, quelle che maturano un po' più tardi sono elicoidali, le ultime a maturare sono scalariformi.

Un tipo di tracheide ancora più progredito è quello che possiede un considerevole ispessimento delle pareti secondarie sulla superficie interna delle pareti primarie. In certi punti questa parete secondaria si innalza a formare delle strutture a cupola che si incuneano nella cavità cellulare; ogni struttura a cupola ha un piccolo poro alla sommità. Queste strutture compaiono in coppia, cioè esse si sviluppano da due cellule adiacenti in punti corrispondenti. Queste modificazioni delle pareti sono chiamate *punteggiature areolate* (fig. 4-9C). Le cellule dello xilema con punteggiature areolate sono le più comuni nelle piante con semi e negli equisetali; esse si trovano anche in pochissime felci.

Persino in piante che hanno punteggiature areolate circolari, come tipo caratteristico, vi possono essere evidenze di tipi più primitivi di tracheidi. Frequentemente in un fusto le prime cellule dello xilema maturano prima che la regione in cui si trovano abbia cessato di allungarsi. La sottile parete primaria di cellulosa è capace di dilatarsi e l'ispessimento secondario, sotto forma di anelli di ispessimento, tende ad impedire che le pareti cellulari si afflaccino completamente. Un po' più tardi possono maturare cellule elicoidali ed anche queste tendono a dilatarsi nel senso che gli ispessimenti elicoidali si aprono semplicemente. Le cellule scalariformi e quelle con punteggiature areolate si formano solo quando l'allungamento di una data regione è cessato.

Nelle cosiddette piante vascolari inferiori le tipiche cellule conduttrici dello xilema sono le tracheidi; al contrario le angiosperme, o piante con fiori, hanno sviluppato un meccanismo di trasporto dell'acqua e dei minerali molto più efficiente.

Nel legno della maggior parte delle angiosperme vi sono delle strutture, chiamate *vasi*, composte da una serie di strutture tubulari disposte una in capo all'altra, la cui parete scompare nei punti

in cui cellule adiacenti si toccano (fig. 4-9D). I vasi perciò non sono singole cellule ma strutture tubulari costituite da una serie di cellule. Nei tipi più progrediti di vasi i singoli elementi sono corti e tozzi, con larghi pori circolari ad entrambe le estremità della cellula. Questi elementi vasali sono disposti in modo da assomigliare a una serie di tegole e formano un tubo continuo.

I vasi si trovano principalmente tra le angiosperme, però anche alcune gimnosperme (piante a semi nudi) e felci ne sono provviste. La *Selaginella*, uno dei Licopodi, possiede vasi, e talvolta ne possiede anche l'*Equisetum*, un'articolata.

Nonostante i vasi siano presenti in piante vascolari diverse dalle angiosperme, essi sono più spesso associati a quest'ultimo gruppo. La loro presenza quasi universale nelle piante con fiore costituisce un altro esempio delle numerose caratteristiche che rendono le angiosperme molto più specializzate di altri gruppi di piante vascolari. Certe angiosperme, tuttavia, mancano di vasi; alcune sono piante legnose appartenenti a famiglie considerate primitive tra le piante con fiore. Sembra probabile che in queste piante i vasi non si siano mai sviluppati e che esse appartengano a gruppi che sono sempre stati privi di vasi. In altre piante con fiore, prive di vasi, sembra molto probabile che l'assenza sia dovuta a una perdita e che i precursori di queste forme possedessero vasi. Certe piante acquatiche, per esempio, come pure alcune cactacee, sono forme in cui l'assenza di vasi può essere dovuta ad uno sviluppo secondario.

Evoluzione dei sistemi riproduttivi delle piante vascolari.

La discussione sulla specializzazione delle piante vascolari finora si è svolta soprattutto sugli aspetti vegetativi e i sistemi riproduttivi non sono stati quasi per niente nominati. Tra le piante vascolari esiste una vasta gamma di sistemi riproduttivi che molto spesso servono come base per la classificazione dei gruppi. Tuttavia, nonostante l'apparente diversità dei metodi riproduttivi esiste in realtà un sorprendente grado di uniformità. Le differenze sono puramente modificazioni di un tema di base, tuttavia considerate singolarmente sono estremamente interessanti e rappresentano vari gradi di specializzazione evolutiva.

Il tipo comune di ciclo vitale di tutte le piante vascolari sarà qui presentato in modo generale e le deviazioni che si riscontrano nei gruppi specifici saranno interpretate come variazioni di questo

tema di base. Tutte le piante vascolari hanno una fase sporofita: questa è la fase diploide ed è anche quella parte del ciclo vitale in cui si sviluppa il tessuto vascolare. Essa è la parte dominante del ciclo vitale ed è anche la parte più cospicua. In qualche punto dello sporofito vengono prodotti gli sporangi; la posizione effettiva degli sporangi varia da gruppo a gruppo, ma essi si trovano sempre sullo sporofito. Negli sporangi vi sono cellule chiamate spore madri, o sporociti. Anche questi sporociti sono diploidi e il numero di essi, all'interno di uno sporangio, può variare considerevolmente tra i vari gruppi di piante. La meiosi, o divisione riduttiva, avviene all'interno dello sporangio, quando lo sporocita si divide. Come risultato della meiosi vengono prodotte le spore e queste iniziano la fase aploide del ciclo vitale. La germinazione delle spore provoca la formazione di un corpo pluricellulare, il gametofito, che produce gameti. Dai gametofiti vengono prodotti due tipi di gameti: piccole cellule spermatiche (gameti maschili) e cellule uovo più grandi (gameti femminili). La fecondazione avviene quando una cellula spermatica si unisce con un uovo per produrre uno zigote diploide che inizia una nuova fase sporofita. L'intero ciclo si ripete di nuovo, con le fasi aploide e diploide che si alternano regolarmente.

Questo ciclo vitale è quello normale; certi cicli « anormali » possono essere accantonati dopo averli brevemente ricordati. Per esempio, in certe felci, i gametofiti possono gemmare dagli sporofiti, senza che vengano prodotte spore. Questo fenomeno è chiamato *aposporia*. Ugualmente gli sporofiti possono gemmare direttamente dai gametofiti senza unione sessuale: questo fenomeno è chiamato *apogamia*. Generalmente parlando, in casi di apogamia o aposporia, la nuova fase prodotta per gemmazione ha la stessa condizione cromosomale della fase da cui è gemmata. La normale alternanza nel numero dei cromosomi è mancante. L'aposporia e l'apogamia, per quanto abbiano interessanti aspetti citologici e morfologici, non hanno implicazioni nelle considerazioni evolutive che vengono fatte in questo capitolo.

Piante isosporee.

In quella che possiamo considerare la situazione più primitiva tra le piante vascolari, lo sporofito e il gametofito sono piante indipendenti, ognuna capace di assorbire materiali dal substrato e di sintetizzare i propri carboidrati. Una pianta di felce è un buon esempio di tale situazione. Nella condizione primitiva tutte le spore pro-

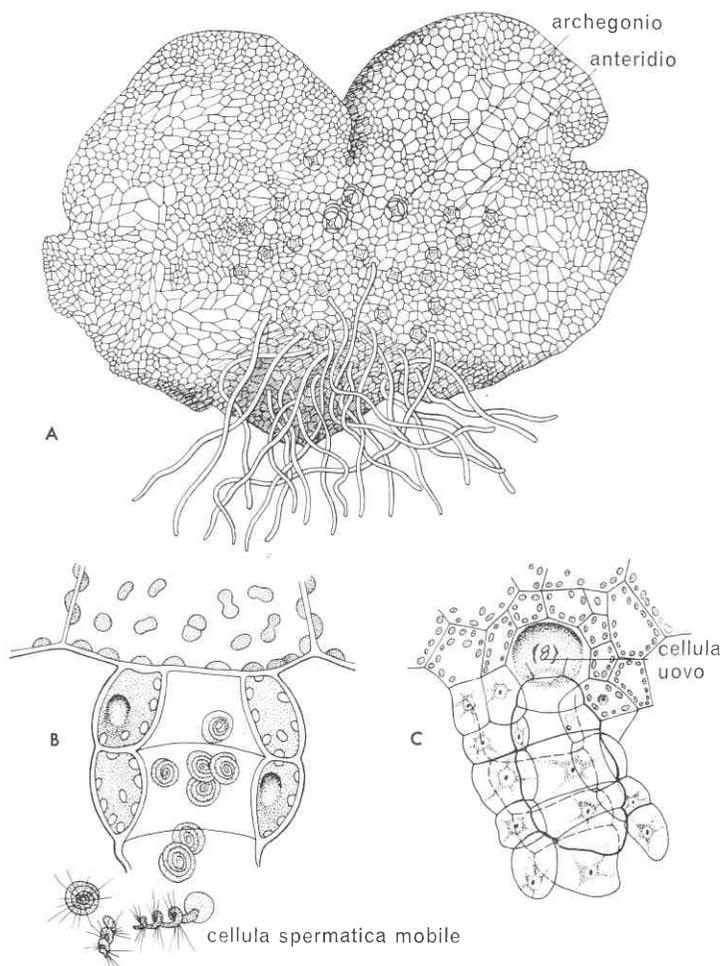


Fig. 4-10. (A) Fase gametofita di una felce. La superficie esposta che è quella inferiore, porta delle strutture assorbitive piliformi, anteridi sferici e archegoni, i cui colli sporgono dalla superficie. (B) Anteridio e cellule spermatiche mobili. (C) Archegonio e cellula uovo. (Disegno ripreso da W. H. Brown, *The plant kingdom*, 1935, per gentile concessione della Blaisdell Publishing Company, una divisione di Ginn and Company).

dotte dallo sporangio di uno sporofito sono dello stesso tipo; una pianta di questo genere viene chiamata *isosporea*. Molte felci sono un esempio di piante isosporee. Non solo tutte le spore sono simili per dimensione e struttura, ma dopo la germinazione tutte le spore di una data pianta producono lo stesso tipo di gametofito: questo gametofito porta sia organi di sesso maschile, che organi di sesso femminile (fig. 4-10A). In queste piante vascolari primitive gli spermatozoidi vengono prodotti dentro una struttura specializzata chiamata *anteridio* (fig. 4-10B). Generalmente all'interno di un anteridio vengono prodotti molti spermatozoidi. La cellula uovo (oosfera) di solito viene prodotta, come unica cellula, all'interno di una struttura specializzata chiamata *archegonio* (fig. 4-10C). Molti gametofiti di felci sono di questo tipo, cioè lo stesso gametofito produce sia anteridi, che archegoni.

Quando gli spermatozoidi sono maturi vengono messi in libertà; nelle piante vascolari primitive (le felci possono essere ancora usate come esempio) queste cellule sono mobili e hanno attaccati dei flagelli. Gli spermatozoidi nuotano verso gli archegoni e uno di essi feconda l'oosfera. Dato che gli spermatozoidi per raggiungere l'oosfera nell'archegonio dipendono dall'acqua, la pianta si trova sottoposta a una severa limitazione di *habitat*.

Benché la felce strettamente parlando, sia una pianta « terrestre » generalmente ha più successo in *habitat* dove sia disponibile acqua sotto forma di pioggia, di rugiada, o semplicemente di umidità accumulata sul terreno. Anche per questa ragione il gametofito non è mai troppo grande; generalmente esso cresce vicino al terreno e gli spermatozoidi vengono messi in libertà non lontano dal terreno (o su qualunque altro substrato su cui stia crescendo il gametofito). Benché le felci siano state usate qui come esempio di isosporia, dovrebbe essere ricordato che gli Psilopsida, certi licopodi, e gli equiseti viventi si trovano in un *habitat* simile. In tutte queste piante le spore sono di un solo tipo e i gametofiti hanno entrambi i tipi di organi sessuali.

Qualche volta le condizioni ambientali influenzano la produzione di organi sessuali nel gametofito e in certe condizioni possono essere prodotti solo anteridi, o solo archegoni. In tal caso si possono confondere le piante isosporee con tipi che hanno due tipi di spore, ognuna delle quali produce un differente tipo di gametofito.

In un certo numero di piante, particolarmente tra gli equiseti, tutte le spore possono essere morfologicamente simili, ma benché non vi siano differenze apparenti di dimensioni e di struttura alcune maturano in gametofiti che producono solo gameti maschili e altre

producono solo gameti femminili. Una situazione di questo genere non è di isosporia morfologica, ma di eterosporia funzionale.

Piante eterosporee.

Una condizione ancora più progredita è quella in cui gli sporofiti producono due tipi di spore in due tipi di sporangi. Certi sporangi producono un numero più piccolo di spore grandi (chiamate *macrospore*) e altri producono una quantità più grande di spore più piccole (chiamate *microspore*). In tali piante eterosporee ognuno dei due tipi di spore germinando dà origine a una differente fase gametofita. Le spore piccole producono il gametofito maschile, che produce solo spermatozoidi. Le macrospore producono gametofiti femminili più grandi, in cui vengono prodotte solo cellule sessuali femminili, le oosfere. La *Selaginella*, un licopode, è un esempio di pianta eterosporea di questo tipo (fig. 4-11A). In questa pianta, generalmente erbosa, e in tutti i licopodi, gli sporangi formatisi sulla parte superiore di foglie specializzate si aggregano a forma di cono; alcuni sporangi producono numerose microspore piccole e altri producono un numero più piccolo di macrospore (fig. 4-11B,C). Molto spesso in uno sporangio c'è solo un macrosporocito funzionale, in modo che dopo la divisione meiotica vengono prodotte solo quattro macrospore. Il numero fluttua, ma è raro che ci siano più di otto macrospore per sporangio.

Il gametofito maschile nella *Selaginella* è estremamente ridotto; infatti, quando la microspora germina, tutte le cellule prodotte vengono trattenute per un certo tempo nella parete della microspora. Il microgametofito in realtà non è altro che un singolo anteridio, con uno strato di cellule di copertura che circonda gli spermatozoidi (fig. 4-12B): del gametofito maschile è stato conservato solo l'aspetto riproduttivo e la parte vegetativa è stata completamente eliminata. Alla maturità gli spermatozoidi vengono messi in libertà, di solito sul terreno o vicino ad esso, comunque dove sono cadute le microspore (fig. 4-12C).

Anche il gametofito femminile della *Selaginella* è considerevolmente ridotto. Esso è un corpo aploide pluricellulare, che rimane nelle pareti della macrospora durante buona parte del suo sviluppo; alla fine però esso rompe il rivestimento della macrospora e parte del suo corpo può sporgere attraverso la rottura (fig. 4-12A).

La parte esposta del gametofito può perfino diventare verde e questo significa che vi si svolge un po' di attività fotosintetica.

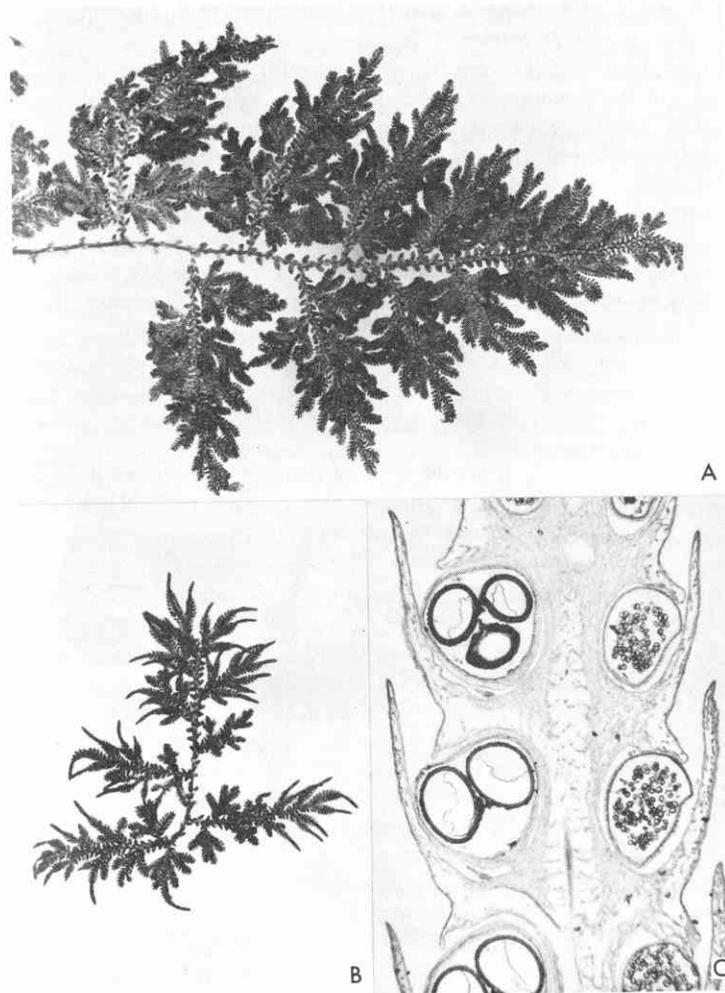


Fig. 4-11. *Selaginella Wildenovii*. (A) Parte di una pianta con piccole foglie attaccate a un asse ramificato (x 0,5). (B) Rami con coni sulle punte (x 0,5). (C) *Selaginella sp.* Sezione longitudinale di parte di un cono. I macrosporangia con le macrospore all'interno stanno a sinistra; i microsporangia con le microspore a destra (x 33,9).

Gli archegoni nascono in quella parte del gametofito che si estende oltre il punto di rottura della parete della spora.

Come avviene nelle felci, gli spermatozoidi nuotano nell'acqua ed entrano nell'archegonio dove le oosfere vengono fecondate. È ovvio, ancora una volta, che la fertilizzazione dipende in maniera considerevole dall'acqua e che le piante di *Selaginella* hanno perciò dei limiti imposti per quanto riguarda l'*habitat* su cui possono crescere: perché la riproduzione sessuale possa avvenire, l'acqua deve essere presente in qualche stadio del ciclo vitale.

La *Selaginella* ha un ciclo vitale considerevolmente più progredito anche se basilariamente segue lo stesso schema di tutte le altre piante

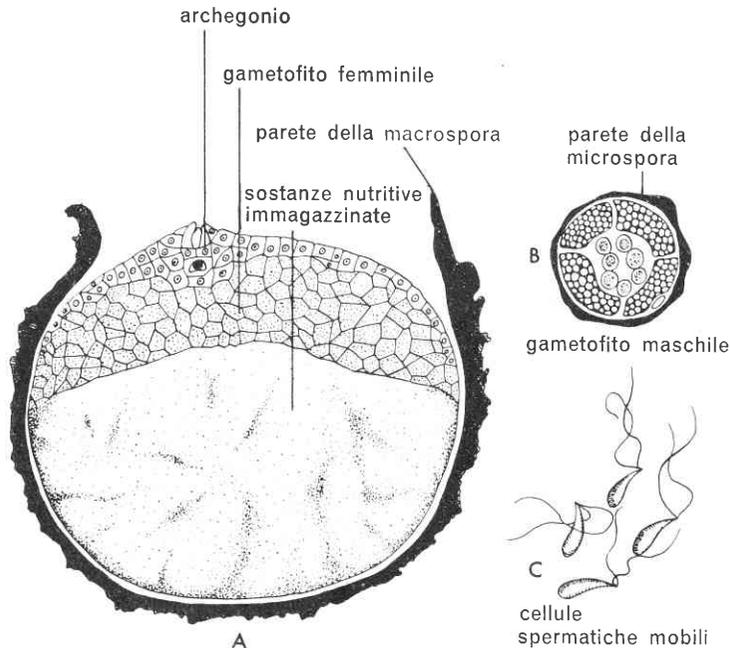


Fig. 4-12. (A) Sezione di gametofito femminile di *Selaginella* all'interno della parete della macrospora. (B) Sezione di microgametofito ridotto di *Selaginella* all'interno della parete delle microspora. (C) Cellule spermatiche mobili di *Selaginella* rilasciate dal gametofito maschile. (Disegno ripreso da W. H. Brown, *The plant kingdom*, 1935, per gentile concessione della Blaisdell Publishing Company, una divisione di Ginn and Company).

vascolari. Dato che lo sporofito è la fase del ciclo vitale più adatta alla sopravvivenza in ambiente terrestre, la fase gametofita è gradualmente ridotta al suo minimo essenziale e cioè a quelle parti che sono principalmente interessate alla produzione di gameti. Inoltre le riserve alimentari che originano dallo sporofito parentale vengono immagazzinate nelle macrospore; gli alimenti vengono poi utilizzati dall'embrione dello sporofito, il quale si sviluppa dalla oosfera che viene fecondata nell'archegonio. La fase vegetativa fotosintetica è quasi completamente eliminata, benché il macrogametofito possa sintetizzare una quantità molto piccola di sostanze nutritive. Riassumendo: la *Selaginella* è rappresentativa di un certo numero di piante vascolari in cui si ha eterosporia ed estrema riduzione della generazione corrispondente al gametofito.

Ogni tanto nella *Selaginella* avviene un fenomeno che è significativo alla luce di eventi più tipici nelle piante superiori. A volte le macrospore non vengono sparse sul terreno, ma trattenute nello sporangio; lo sporangio può fendersi a maturità e uno spermatozoide, nuotando in uno strato sottile d'acqua, o magari venendo proiettato sullo sporangio, o vicino ad esso, dalla pioggia, si porta fino all'oosfera, nell'archegonio di un macrogametofito, e si unisce con esso. Lo zigote germina e produce il nuovo sporofito, che si sviluppa nello sporangio e che alla fine emerge attraverso la fessura dello sporangio. Come vedremo nel capitolo 5, questo fenomeno si avvicina molto strettamente alla formazione del seme nelle piante e il suo significato verrà messo in evidenza in seguito.

La tendenza a cambiare dalla isosporia alla eterosporia, la riduzione nel numero di macrospore presenti in uno sporangio e infine l'estrema riduzione della generazione gametofita ha avuto sviluppi ulteriori in un genere fossile di licopodi arborescenti. Il nome *Lepidocarpon* è assegnato a insoliti corpi, simili a semi, che si presume siano nati su alberi del tipo generalmente chiamato *Lepidodendron*, un'importante pianta dei periodi Carbonifero e Permiano (fig. 4-13). (Dato che nel lavoro paleobotanico è spesso difficile dimostrare come i vari organi fossero connessi tra di loro, si conferisce ad ognuno degli organi conservati come fossili un nome individuale che viene mantenuto finché non si riesce a provare quale fosse la loro connessione morfologica). Come in tutti i Licopodi gli sporangii di *Lepidocarpon* nascevano sulla parte superiore degli sporofilli. Anche in questo genere gli sporofilli erano aggregati in forma di coni e venivano prodotte sia microspore che macrospore. I microsporangii erano grandi e ognuno produceva centinaia o forse migliaia di piccole spore; anche i macrosporangii erano grandi, ma ogni sporangio

produceva solo un macrosporocito funzionale. Come risultato della meiosi venivano prodotte quattro macrospore, ma tre di esse abortivano; la singola macrospora funzionale si ingrossava allora in maniera considerevole. In effetti è possibile dimostrare che nello sporangio era avvenuta la meiosi e che solo una macrospora su quattro rimaneva funzionale perché nel macrosporangio si possono frequentemente vedere le tre macrospore raggrinzite e abortite accanto a quella grande e funzionale.

Nel *Lepidocarpon* si ebbe un'ulteriore specializzazione dello sporofillo, che è la foglia su cui poggia lo sporangio. I margini laterali

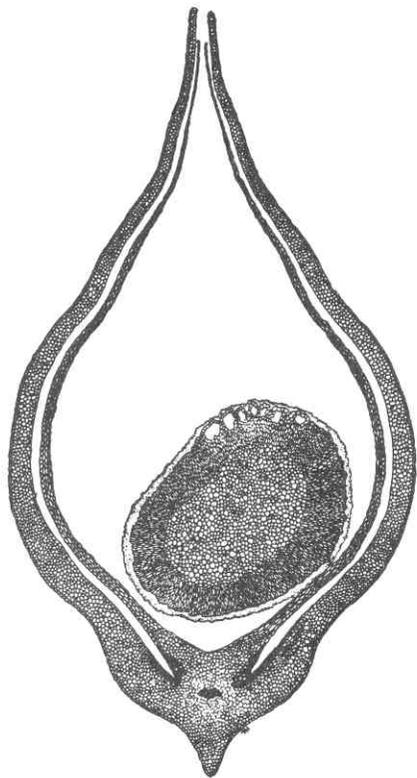


Fig. 4-13. *Lepidocarpon magnificum*. Sezione presa attraverso uno sporangio circondato dai margini dello sporofillo e contenente una parete di macrospora con un gametofito femminile. [Da N. H. Andrews e E. Pannell, in *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 29 : 23 (1942)].

dello sporofillo divennero considerevolmente estesi, e arrivarono a coprire lo sporangio da entrambi i lati, lasciando una lunga e stretta fessura in cima. Quello che rimane è uno sporangio con una macrospora funzionale quasi completamente circondata da un sistema tegumentario costituito in questo caso dai margini laterali dello sporofillo.

Si sa anche dai documenti fossili che il gametofito si sviluppava all'interno della macrospora che produceva gli archegoni. Quello che non si sa, ma che si presume da ciò che conosciamo delle piante d'oggi, è che gli spermatozoidi venivano prodotti nelle microspore in un microgametofito estremamente ridotto (molto simile a quello della *Selaginella*) e venivano messi in libertà a maturità, momento in cui scivolavano nel macrosporangio, e fecondevano le oosfere negli archegoni che erano esposti per rottura della macrospora (ancora una situazione analoga a quella della *Selaginella*, dove le spore vengono trattenute nel macrosporangio). Questo poteva essere facilmente possibile perché i singoli sporofilli di *Lepidocarpon*, con i loro macrosporangii, apparentemente cadevano dall'albero come unità e la fecondazione poteva avvenire sul terreno o nelle paludi, dove si suppone che questi alberi crescessero. L'intera unità macrosporofillea del *Lepidocarpon* funzionava perciò come un seme. Presumibilmente nel macrogametofito veniva prodotto un embrione, insieme a una massa di tessuto per l'immagazzinamento degli alimenti, e l'intera struttura era circondata da qualcosa di analogo al rivestimento di un seme (i lembi dello sporofillo che circondavano lo sporangio).

Nonostante questa estrema specializzazione del *Lepidocarpon* (e di certe piante paleozoiche) è ancora discernibile il ciclo basilare delle piante vascolari. Uno sporofito (il grande albero) produceva molti sporangii (i micro e i macrosporangii del *Lepidocarpon*) i quali producevano spore, dopo divisione riduttiva (le numerose microspore nel microsporangio, e la sola spora funzionale con le tre spore abortite nel macrosporangio). Dopo la germinazione le spore producevano una nuova fase della pianta, il gametofito (estremamente ridotto nel microgametofito e con il macrogametofito trattenuto nella spora). Gli spermatozoidi fecondevano le oosfere e gli zigoti iniziavano le nuove fasi sporofite.

Specializzazione riproduttiva nelle piante con seme.

Le piante con seme possono essere prese come esempio per continuare la storia dell'estrema specializzazione del ciclo riproduttivo.

La *Ginkgo* (classe delle ginkgoine) può servire a illustrare una situazione abbastanza primitiva tra le piante con seme, e il pino (classe delle conifere) una situazione evolutiva successiva.

La *Ginkgo*, l'albero che vediamo coltivato nei parchi e nei giardini o lungo i margini delle strade, rappresenta lo stadio sporofito diploide. È una pianta legnosa con peculiari foglie a forma di ventaglio che possiedono venature ramificate in modo dicotomico (fig. 4-14). La maggior parte delle foglie nasce su rami nani che emergono da rami assiali allungati. Queste piante sono decidue e l'albero di *Ginkgo* in autunno e in inverno è privo di foglie. In primavera si formano nuove foglie sulla punta dei rami nani e in

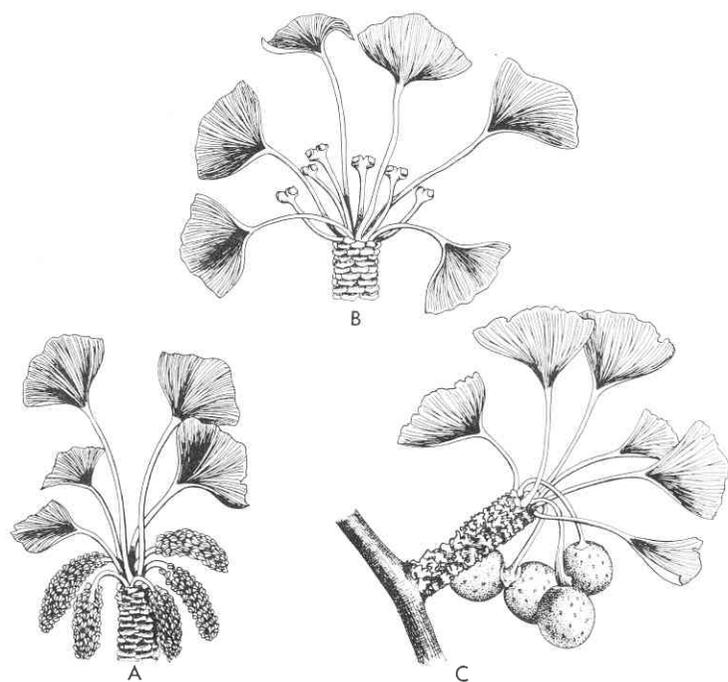


Fig. 4-14. *Ginkgo biloba*. (A) Ramo corto con ciuffo di foglie a ventaglio e coni portatori di polline. (B) Ramo nano con giovani ovuli. (C) Ramo con semi maturi. (Disegno ripreso da W. H. Brown, *The plant kingdom*, 1935, per gentile concessione della Blaisdell Publishing Company, una divisione di Ginn and Company).

alcuni alberi, quelli che producono solo polline, vengono prodotti degli esili coni portatori di polline (fig. 4-14A). Questi sono assi allungati che portano appendici disposte in modo elicoidale; da ognuna di esse penzola un paio di microsporangii, o sacchi del polline. In ogni microsporangio vengono prodotti numerosi microsporociti e, dopo la meiosi, numerose microspore aploidi. Queste spore tuttavia non rimangono uninucleate e prima di venir diffuse subiscono una divisione mitotica che produce in ognuna di esse due cellule. A questo stadio esse vengono chiamate *granuli di polline* e in realtà rappresentano uno stadio precoce nello sviluppo del microgametofito. I granuli di polline vengono diffusi dalle fessure del microsporangio quando sono nello stato binucleato.

Gli assi portatori di semi vengono prodotti su altri alberi. Anche questi assi nascono tra le foglie sui rami nani; un asse portatore di ovulo è una struttura allungata con due giovani ovuli sulla punta (fig. 4-14B). Ogni ovulo in realtà è un macrosporangio incassato in un sistema tegumentario, cioè è una modificazione dello sporofito su cui si forma lo sporangio. Sarebbe inesatto dire che questo tegumento è l'equivalente strutturale del cosiddetto tegumento del *Lepidocarpon*, ma entrambi sembrano avere la stessa funzione. Maggiori notizie sulla possibile origine dei tegumenti dei semi delle piante verranno date successivamente in questo capitolo. Ogni sporangio (a questo punto vi è un cambiamento di terminologia e il macrosporangio nelle piante con seme viene chiamato *nocella*) ha solo un macrosporocito (fig. 4-15) e dopo la meiosi vengono prodotte quattro spore aploidi, in disposizione lineare. Le tre che si trovano verso la parte distale dello sporangio abortiscono, lasciando solo una macrospora funzionale (ancora una situazione parallela a quella del *Lepidocarpon*). Questa singola macrospora poi germina producendo al suo interno il gametofito femminile. L'intero ovulo s'ingrandisce e alla fine all'interno della membrana della macrospora viene prodotto un gametofito voluminoso, con una considerevole quantità di sostanze nutritive immagazzinate. Alla terminazione distale si sviluppano parecchi archeconi allungati, immersi nel gametofito. In ognuno vi è una grande oosfera. A questo stadio il tegumento ha quasi completamente circondato la nocella (macrosporangio), lasciando aperto solo un minuscolo canalino, il *micropilo*.

Nella *Ginkgo* e in altre piante con seme non vengono messi in libertà spermatozoidi che possano aprirsi in modo indipendente una via verso le cellule uovo: è invece l'intero granulo di polline che viene trasportato dall'albero che produce il polline a quello che pro-

duce le cellule uovo e alcuni di tali granuli atterrano sulla punta di un ovulo. Dal micropilo di molte piante seminferie gimnosperme essuda una gocciolina mucillaginosa sulla quale aderiscono i granuli di polline; quando la gocciolina si essicca il granulo di polline viene trascinato nel micropilo contro la nocella, dove avviene l'ulteriore sviluppo del microgametofito: la parete del granulo di polline si rompe e il microgametofito sviluppa una struttura tubulare, il budello pollinico, che si fa strada nella nocella, in direzione del macrogametofito. Il numero di cellule del microgametofito aumenta a sei e tra esse vi sono due spermatozoidi mobili con una fila di cilia spiraliformi a un'estremità della cellula. Quando vengono messi in libertà si trovano molto vicini all'archegonio e uno entra a fecon-

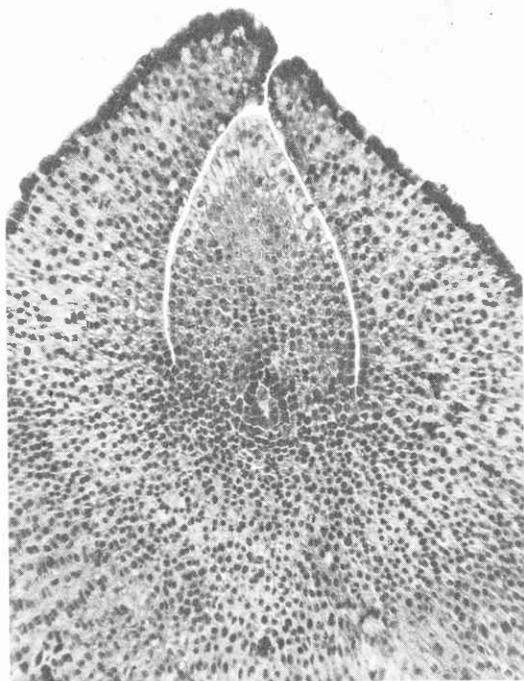


Fig. 4-15. Sezione longitudinale di un giovane ovulo di *Ginkgo biloba* con una cellula macrospora madre (grande cellula vicino al centro) entro la nocella carnosa non completamente circondata dal tegumento (x 75). (Fotografia cortesemente concessa da C. L. Lee).

dare la cellula uovo. Lo zigote germina e produce l'embrione dello sporofito; questi interrompe temporaneamente il suo sviluppo dopo un certo stadio, rimanendo in condizione di quiescenza fino a che l'ambiente non è favorevole alla germinazione del seme.

È interessante notare che nella *Ginkgo* si è sviluppata una nuova modalità di trasporto dello sperma sulle cellule uovo. Il granulo di polline (cioè il giovanissimo microgametofito) è portato nella sua interezza sull'ovulo e si dispone vicino al macrosporangio; esso non dipende assolutamente dall'acqua per portarsi sulla cellula uovo: è il vento che trasporta l'intero gametofito sotto forma di granulo di polline. Nella *Ginkgo* gli spermatozoidi sono portati direttamente sull'archegonio per mezzo del tubulo pollinico, però sono state conservate le vestigia di un meccanismo precedente di motilità: le cilia.

Tra le piante con seme, spermatozoidi mobili sono stati conservati solo nella *Ginkgo* e in membri dell'ordine delle cicadali; in altre piante con seme ogni traccia di adattamento a precedenti ambienti acquatici è andata perduta: le cellule sessuali maschili, in tali piante, sono completamente immobili.

Nel riassumere il ciclo vitale della *Ginkgo* può essere utile paragonarlo ancora una volta al ciclo vitale generalizzato esposto per tutte le piante vascolari. Uno sporofito (nell'albero di *Ginkgo*, due sporofiti) produce sporangi (sacchi del polline, o microsporangi, nell'albero produttore di polline; macrosporangi, all'interno di *tegumenti*, nell'albero produttore di cellule uovo). Dentro gli sporangi dopo la meiosi vengono prodotte le spore (molte nei microsporangi; quattro e solo una funzionale nel macrosporangio). Le spore dopo la germinazione producono i gametofiti (il granulo di polline rappresenta uno stadio precoce nello sviluppo del microgametofito e l'ulteriore sviluppo avviene all'interno dell'ovulo, dove il granulo di polline produce un tubulo pollinico e sei cellule; il gametofito femminile si sviluppa all'interno della macrospora). I gametofiti producono i gameti (solo due spermatozoidi, il microgametofito; parecchie cellule uovo, il macrogametofito) e uno spermatozoide si unisce con una cellula uovo per produrre uno zigote diploide che inizia una nuova fase sporofita.

Riproduzione nelle conifere.

La riproduzione nei pini e in altre conifere affini è generalmente simile a quella della *Ginkgo*, ma sotto alcuni aspetti è un po' più specializzata. Al contrario di quanto accade nella *Ginkgo*, la mag-

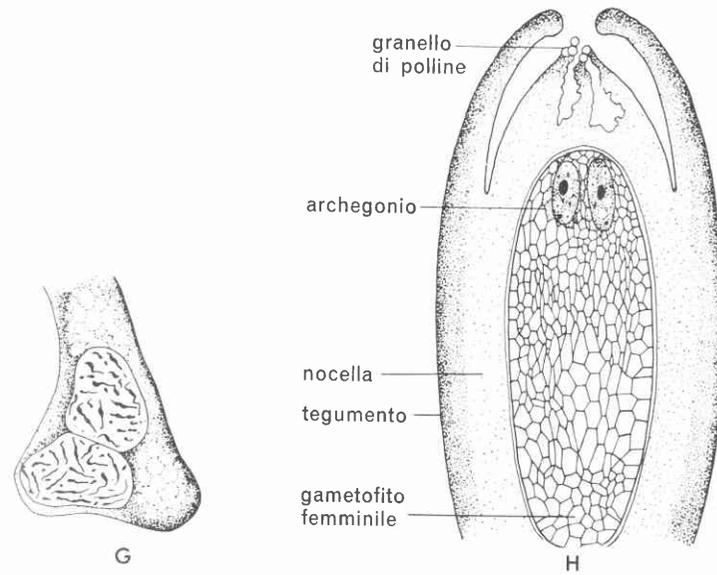
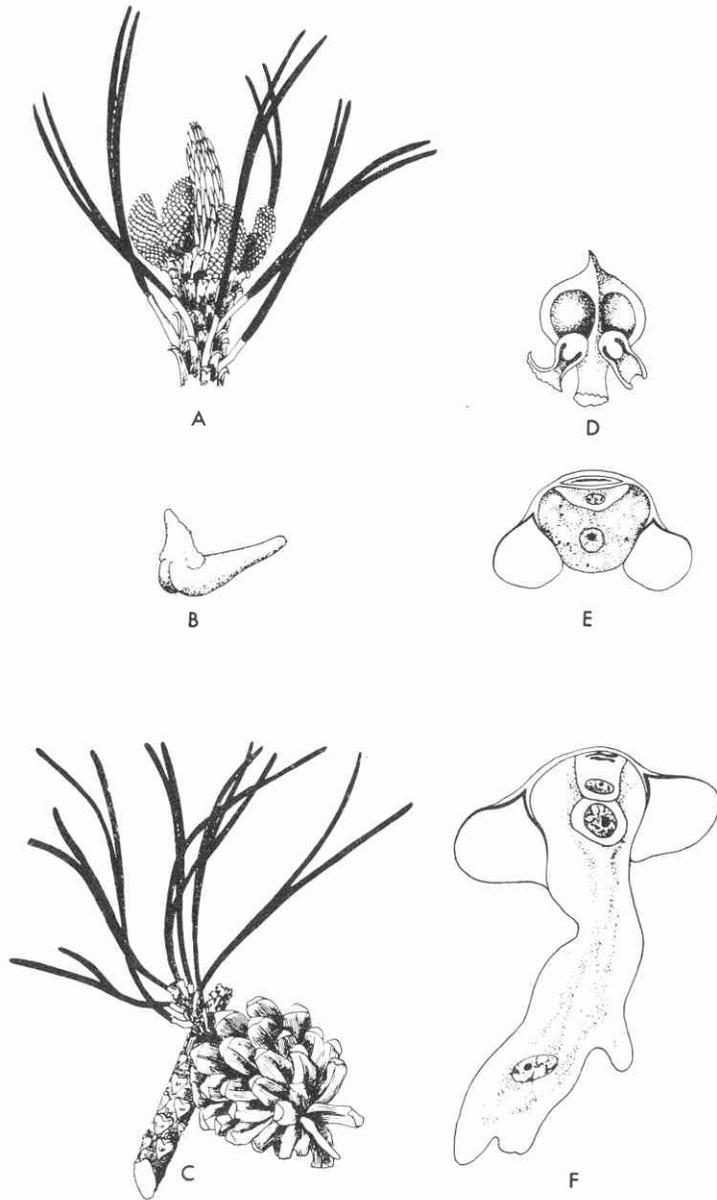


Fig. 4-16. Vari aspetti della storia vitale del pino. (A) Punta di germoglio con ciuffo di foglie e coni di polline. (B) Microsporofilli con sacchi del polline allungati sul lato inferiore. (C) Germoglio con attaccato un cono legnoso di semi. (D) Giovane scaglia del cono seminifero con due ovuli (sezionati longitudinalmente) sulla superficie superiore. (E) Granello di polline. (F) Granello di polline in germinazione; giovane gametofito maschile. (G) Punta di budello pollinico con incluse due cellule spermatiche. (H) Sezione longitudinale schematica di un ovulo prima della fecondazione. [Da (A) fino a (C) e (H) disegni ripresi da *General Botany for colleges* di Ray E. Torrey. Copyright 1922, 1925, 1932 di R. E. Torrey. Riprodotti con il permesso di Appleton-Century-Crofts. (E) e (G) disegni ripresi da J. M. Coulter e C. J. Chamberlain, *Morphology of gymnosperms*, 1910. (D) adattato da varie fonti].

gior parte degli alberi di pino hanno sulla stessa pianta sia strutture portatrici di polline che coni di semi. I coni di polline consistono di un asse su cui sono disposti piccoli microsporofilli strettamente ravvicinati (i microsporofilli sono foglie modificate che portano i microsporangii) secondo una disposizione elicoidale (fig. 4-16A). Ogni microsporofillo ha sulla sua parte inferiore due sacchi allungati in cui i microsporociti vanno incontro a meiosi, producendo centinaia di microspore (fig. 4-16B). Come nella *Ginkgo*, il nucleo della microspora si divide prima che il polline venga diffuso e alla fine viene messo in libertà quando è già binucleato. I granuli di polline del pino e quelli di certe altre conifere sono insoliti, in quanto possiedono due vesciche cave attaccate al corpo del granulo (fig. 4-16E). Queste indubbiamente aumentano la capacità del granulo di stare sospeso nelle correnti d'aria. Il polline del pino viene prodotto con abbondanza eccessiva: ne viene prodotto più di quanto riesca mai a raggiungere gli ovuli. C'è da aspettarsi questa situazione nelle piante impollinate dal vento, perché non è possibile essere sicuri che i granuli di polline prendano una data direzione quando vengono trasportati dal vento.

I macrosporangii, nel pino, vengono prodotti a coppie sulle parti superiori delle scaglie legnose dei coni seminiferi. La familiare pigna, con scaglie legnose disposte elicoidalmente intorno a un asse centrale, rappresenta la parte dello sporofito che porta i semi (fig. 4-16C, D). I macrosporangii sono circondati da un tegumento, con il micropilo alla terminazione dell'ovulo, diretto verso l'asse del cono (fig. 4-16D). All'interno della nocella (macrosporangio) vi è un macrosporocito: dopo meiosi di questa cellula vengono prodotte quattro microspore aploidi, tre delle quali abortiscono. La microspora sopravvissuta si ingrandisce e il gametofito si sviluppa al suo interno. Gli archegoni vengono prodotti all'estremità del gametofito più prossima al micropilo (fig. 4-16H).

I granuli di polline vengono trasportati dal vento sugli ovuli e aderiscono a una gocciolina gommosa di impollinazione, all'estremità del micropilo. Quando la goccia si essicca i granuli di polline vengono trascinati nel micropilo, vicino alla nocella. Qui il granulo di polline germina; il tubulo pollinico penetra nella nocella e cresce verso il macrogametofito (fig. 4-16F). Di sei cellule prodotte dal gametofito maschile due sono cellule spermatiche (fig. 4-16G); una di queste fertilizza la cellula uovo posta in un archegonio per iniziare la nuova fase sporofita. L'embrione che ne risulta entra in riposo dopo un certo grado di sviluppo. La struttura che si sviluppa dopo la fecondazione consiste di un tegumento (parte della

fase sporofita) contenente il macrogametofito carnoso (fase gametofita aploide); all'interno di esso il nuovo embrione (nuova fase sporofita) è un seme. Si vedrà più tardi, in questo capitolo, che l'origine del seme è abbastanza differente da quella dell'endosperma nelle angiosperme.

Nel pino le cellule sessuali maschili non mostrano traccia della fase ancestrale acquatica. Di nuovo, come nella *Ginkgo*, l'acqua non esplica nessun ruolo nel trasportare lo sperma alla cellula uovo, invece il microgametofito è estremamente ridotto e viene trasportato nella sua interezza sul macrosporangio con altri mezzi, in questo caso particolare da correnti d'aria. Inoltre, la fase sporofita del ciclo vitale è estremamente ben adattata all'ambiente terrestre e mentre da un macrogametofito viene prodotto generalmente un solo embrione, la massiccia fase sporofita, cioè l'albero di pino, produce un numero notevolmente alto di gametofiti. È semplice mostrare come lo schema del ciclo vitale di una conifera non sia altro che una modificazione del ciclo vitale basilare di tutte le piante vascolari. Un albero di pino rappresenta la fase sporofita diploide. Su di esso vengono prodotti sporangii (microsporangii nei coni di polline; macrosporangii, racchiusi in tegumenti, sulle scaglie legnose dei coni di semi). La divisione riduttiva degli sporociti, all'interno degli sporangii, ha come risultato la formazione di spore aploidi (microspore nei sacchi del polline; microspore, solo una delle quali rimane funzionale, in ogni nocella). Le spore germinano e producono la fase gametofita; le microspore diventano granuli di polline e, dopo il trasporto sull'ovulo, il microgametofito continua lo sviluppo sotto forma di un tubo che cresce attraverso la nocella; una microspora produce un gametofito carnoso all'interno della membrana della microspora della nocella e del tegumento. I gametofiti producono cellule sessuali (due cellule spermatiche in ogni tubulo pollinico; parecchi archegoni, ognuno con una cellula uovo, nel macrogametofito). La fecondazione avviene quando due gameti si uniscono per formare uno zigote diploide, che segna l'inizio di una nuova fase sporofita.

Origine della formazione del seme nelle piante vascolari.

La serie tracciata nelle pagine precedenti in cui si è visto un progressivo aumento di riduzione del ruolo esplicito dalla fase gametofita e un'estrema evoluzione dell'eterosporia (con una sola grande

spora funzionale prodotta dal macrosporangio) comprende passaggi che sono legati all'origine del seme. Gli stadi evolutivi che hanno portato allo sviluppo del seme, a partire dalle piante senza seme, sono i seguenti: 1) evoluzione dell'eterosporia, o di spore di due tipi (forse all'inizio può non esservi stata una reale differenza di dimensione e struttura tra una microspora matura e una macrospora matura, ma certamente c'è stata una differenza funzionale); 2) riduzione fino al numero di uno del numero di spore in un macrosporangio; 3) sviluppo del macrogametofito dentro la macrospora; 4) ritenzione della macrospora nello sporangio; 5) avvolgimento dello sporangio con qualche tipo di sistema tegumentale (tegumento seminale).

L'eterosporia, nelle piante vascolari, è in realtà molto antica; compare anche in un certo numero di piante devoniane. Perfino in queste piante il numero di macrospore nello sporangio è minore del numero di microspore nel microsporangio. Un'ulteriore riduzione nel numero delle macrospore è nota anche nelle piante fossili, come pure nella *Selaginella* odierna, in cui sono frequenti quattro macrospore per sporangio e, in qualche caso, anche meno di quattro. Certe piante vascolari del Carbonifero e del Permiano, compresi i membri dei licopodi e degli equisetali, hanno sporangi con solo una macrospora funzionale.

Nella *Selaginella* il macrogametofito si sviluppa quasi interamente dentro le pareti della spora, benché vi sia rottura della membrana della spora; sembra che nelle macrospore fossili, or ora menzionate, lo sviluppo del gametofito avvenisse quasi completamente, se non interamente, all'interno della membrana della macrospora.

La ritenzione della macrospora all'interno dello sporangio è una caratteristica che deve aver preceduto il seme. È stato messo in evidenza che nella *Selaginella* le macrospore talvolta vengono tratteneute all'interno dello sporangio, anche dopo che lo sporangio si è fessurato e dopo che gli spermatozoidi vi sono arrivati, per fecondare le oosfere negli archegoni rimasti esposti in seguito a rottura della membrana della macrospora. Questa certamente non è una caratteristica tipica della *Selaginella*, ma vi è un interessante parallelismo di passaggi che precedono la formazione del seme.

Per quanto riguarda i macrosporangi fossili ricordati precedentemente (quelli dei licopodi e degli equiseti, in cui vi è solo una macrospora funzionale per macrosporangio), si hanno buone prove indicanti che i macrogametofiti si sviluppavano all'interno delle macrospore, ma si è meno sicuri che essi non venissero diffusi. Nel carbone si trovano membrane isolate di macrospore, ma è concepibile che il resto

dello sporangio si sia decomposto e che la spessa e cutinizzata membrana si sia conservata; inoltre si trovano molti campioni isolati di sporofilli di *Lepidocarpon* intatti e con le spore ancora dentro lo sporangio, il che suggerisce che veniva diffuso l'intero sporofillo come unità, anziché le macrospore.

Nelle vere piante con seme le spore sono tuttavia sempre trattenute dentro la nocella; inoltre i gametofiti sono sempre confinati all'interno della membrana della macrospora.

Il problema dell'evoluzione del tegumento intorno allo sporangio ha destato perplessità. Nel *Lepidocarpon*, ricordato precedentemente, è stato realizzato un sistema tegumentale di un certo tipo circondando il macrosporangio con i due margini laterali dello sporofillo. Benché questo fosse un sistema tegumentale che funzionava in modo protettivo, come fanno i tipici tegumenti seminali, si è generalmente d'accordo nel ritenere che i tegumenti dei semi, nelle piante con seme, originassero in qualche altra maniera.

Recenti scoperte nelle rocce della bassa età Carbonifera, in Scozia, hanno gettato considerevole luce sul problema e hanno rivelato certi corpi simili a semi in uno stadio di evoluzione immediatamente precedente a quello di seme nettamente definito. Uno di questi corpi simili a semi, il *Genomosperma Kidstoni*, non è altro che una piccola, esile e allungata nocella (macrosporangio), con modificazioni all'apice, per ricevere il polline (fig. 4-17A). Alla base dello sporangio, nel suo punto d'attacco a un esile gambo, vi sono otto processi allungati a forma di dito, che circondano vagamente la nocella. Essi non possono essere chiamati veri tegumenti nel senso che diamo oggi a questa parola, perché lo sporangio non è veramente coperto da essi. Inoltre il polline si deposita direttamente sulla nocella, cosa che non avviene nei semi tipici. Eppure non sarebbe difficile considerare questi processi digitiformi come precursori dei tegumenti. Una seconda specie di *Genomosperma*, la *G. Latens*, mostra infatti una parziale fusione di questi otto processi alla base, il che è indicativo di uno stadio successivo nell'evoluzione del tegumento (fig. 4-17B). Altri corpiccioli simili a semi, provenienti dallo stesso deposito o da depositi simili, mostrano un tegumento quasi completamente fuso e involupante, con le parti componenti originali diventate evidentemente solo lobi all'apice del seme (fig. 4-17C-E). Nella maggior parte dei sistemi tegumentali altamente sviluppati non vi sono vestigia di punte digitiformi (fig. 4-17F); in molti semi, perciò, il tegumento può essere interpretato come il prodotto della fusione di un certo numero di esili

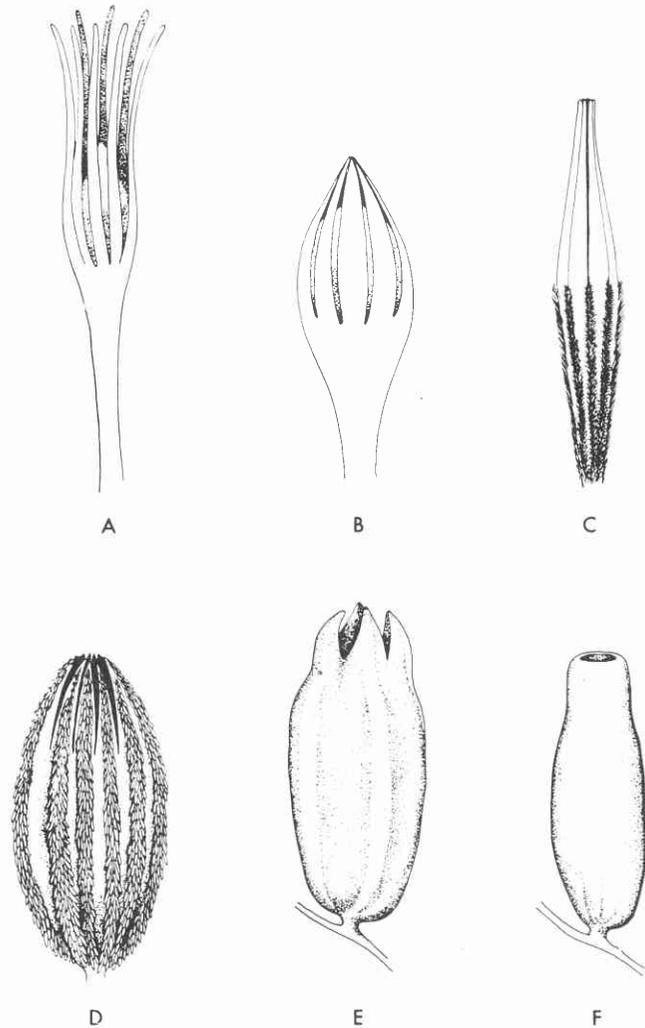


Fig. 4-17. Semi fossili o strutture simili a semi dell'Era Paleozoica. (A) Genomosperma Kidstoni. (B) *G. latens*. (C) *Salpingostoma dasu*. (D) *Physostoma elegans*. (E) *Eurystoma angulare*. (F) *Staminostoma huttonense*. [Disegni ripresi da H. N. Andrews, in *Science*, 142 : 927 (1963) con il permesso di *Science*].

ramificazioni emergenti dalla base della nocella ed estendentesi al di sopra di essa.

La funzione e il valore adattativo di un tegumento seminale appaiono ovvi. Nei semi della maggior parte delle piante dotate di seme lo zigote germina per produrre un embrione che entra in stato di quiescenza. La germinazione avviene solo dopo che sono state soddisfatte certe condizioni nel seme e nell'ambiente. Queste condizioni variano nei differenti tipi di semi. Il tegumento serve come strumento protettivo e funziona in gran parte per la protezione meccanica dell'embrione. In alcuni semi sembra che il tegumento abbia anche un'efficiente funzione di impermeabilità ai gas, il che impedisce all'ossigeno di entrare. In effetti la funzione protettiva di alcuni tegumenti seminali è stata spinta a un tale estremo che i semi normalmente germinano solo se il tegumento è stato in qualche modo indebolito, meccanicamente o chimicamente.

In alcune piante con fiore, come vedremo nella prossima sezione, vi è stato un rinforzo della copertura protettiva del seme per fusione di una parete del frutto con il tegumento seminale.

Riproduzione delle angiosperme.

Nel processo riproduttivo delle piante con fiore vi è stata un'estrema riduzione della fase gametofita e una corrispondente elaborazione della fase sporofita. Nelle angiosperme i semi non nascono nudi, ma racchiusi in una struttura specializzata chiamata *carpello* o *pistillo*, che a maturità diventa la parete del frutto. Il numero di semi che nascono in un carpello varia considerevolmente nelle varie specie di piante con fiore e può andare da uno a centinaia di semi. (In alcune piante con semi nudi, come certe conifere, risulta che i semi non sono nudi, ma sono strettamente circondati dalle parti che compongono il cono; il fatto che il polline si depositi direttamente sugli ovuli rende però queste piante delle tipiche gimnosperme. Questo ovviamente suggerisce che in qualche stadio dello sviluppo del cono gli ovuli non erano completamente circondati ed erano facilmente esposti ai granuli di polline). Il polline nelle piante con fiore non si deposita direttamente sull'ovulo, ma su uno speciale organo del carpello adatto a ricevere il polline e chiamato *stigma*.

Nonostante le avvenute specializzazioni il ciclo vitale delle angiosperme è sostanzialmente identico a quello di ogni altra pianta vascolare. Lo sporofito, che è la fase cospicua e familiare del ciclo vitale (per esempio, un albero di magnolia, una pianta di girasole,

una pianta di mais, un cespuglio di lillà, un albero di pioppo), porta fiori in cui vengono prodotti gli sporangi. Gli organi che producono le microspore vengono chiamati *stami*, strutture che tipicamente consistono di un *filamento* esile e di una *antera* rigonfia che pro-

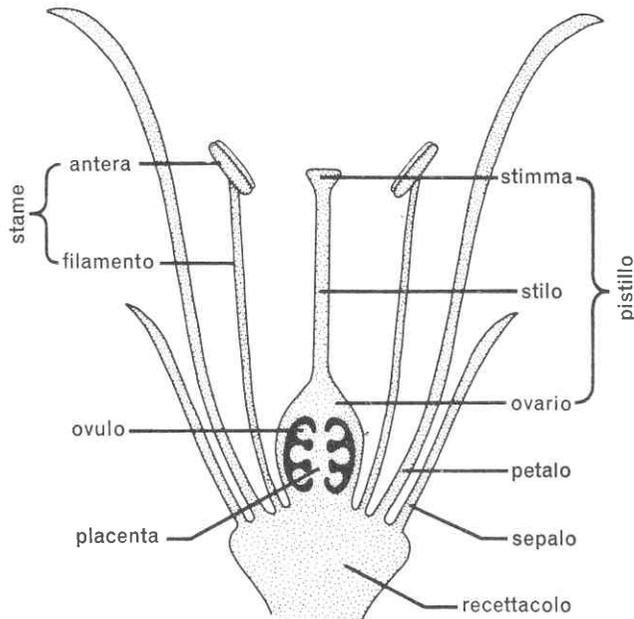


Fig. 4-18. Sezione longitudinale schematica di un fiore di angiosperma. (Da C. L. Wilson e W. E. Loomis, *Botany*, 1962, pubblicato da Holt, Rinehart and Winston, Inc.).

duce il polline (fig. 4-18). Dentro l'antera vi sono dei microsporociti che vanno incontro a meiosi e producono microspore aploidi e mononucleate (fig. 4-19). Poco tempo dopo la produzione delle microspore inizia la fase pluricellulare del microgametofito, per divisione mitotica del nucleo della microspora. Si formano due cellule: una cellula tubiforme e una cellula generativa. A questo stadio il piccolo corpicciolo, simile a una spora, viene chiamato granulo di polline e viene diffuso.

Nei casi tipici i carpelli entro cui si trovano gli ovuli (fig. 4-18) vengono prodotti nello stesso fiore, ma non è necessario che vengano prodotti nello stesso fiore (o addirittura nella stessa pianta). Ogni ovulo naturalmente consiste di una nocella (macrosporangio) fornita di un sistema tegumentale. Uno sporocito all'interno di ogni nocella va incontro a meiosi e produce quattro macrospore aploidi (fig. 4-19). Gli eventi che succedono a questo stadio variano considerevolmente nelle differenti angiosperme. Nei casi tipici solo una macrospora diventa funzionale e le altre tre abortiscono; in altre piante diventa funzionale più di una macrospora, tuttavia, qualunque sia la situazione, viene prodotto solo un macrogametofito. In questa situazione «tipica», in cui solo una macrospora è funzionale, gli ulteriori eventi che seguono comprendono una divisione del contenuto della macrospora, con produzione finale di otto cellule all'interno della membrana della macrospora (fig. 4-19): questo gametofito femminile pluricellulare viene chiamato nelle angiosperme, *sacco embrionale*. Generalmente queste otto cellule si dispongono in modo che tre di trovano ad ogni estremità del sacco embrionale e due nel mezzo. Una di queste tre, all'estremità situata verso il micropilo, è la cellula uovo; le due nel mezzo alla fine si fondono e producono una cellula di fusione (fig. 4-20).

Al tempo dell'apertura dell'antera (microsporangio), il polline viene messo in libertà e viene in qualche modo trasferito su quel punto della superficie del carpello che è recettivo per il polline, nello stesso fiore o in un fiore differente. Il vento è il vettore usuale tra le gimnosperme e in gran parte anche tra le angiosperme. Più importante, tuttavia, è l'influenza degli insetti impollinatori, i quali hanno sviluppato sistemi di impollinazione estremamente raffinati. Dato che il granulo di polline viene trasferito sul carpello del fiore, piuttosto che direttamente sugli ovuli come nelle gimnosperme, esiste di solito una considerevole distanza tra la cellula uovo del gametofito femminile e il punto del carpello su cui il granulo si deposita. Il granulo di polline, tuttavia, germina e cresce attraverso il tessuto carpellare sotto forma di budello (fig. 4-19). Il budello si accresce in direzione degli ovuli e alla fine penetra nel micropilo dell'ovulo. Mentre il budello cresce, la cellula generativa si divide in due cellule spermatiche; il numero totale di cellule, in un microgametofito, è tre (fig. 4-19).

Le cellule spermatiche vengono messe in libertà alla punta del tubulo e una di esse si unisce con la cellula uovo per formare lo zigote diploide, l'inizio della nuova fase sporofita (fig. 4-19). Anche la seconda cellula spermatica è funzionale: essa si unisce con la cellula

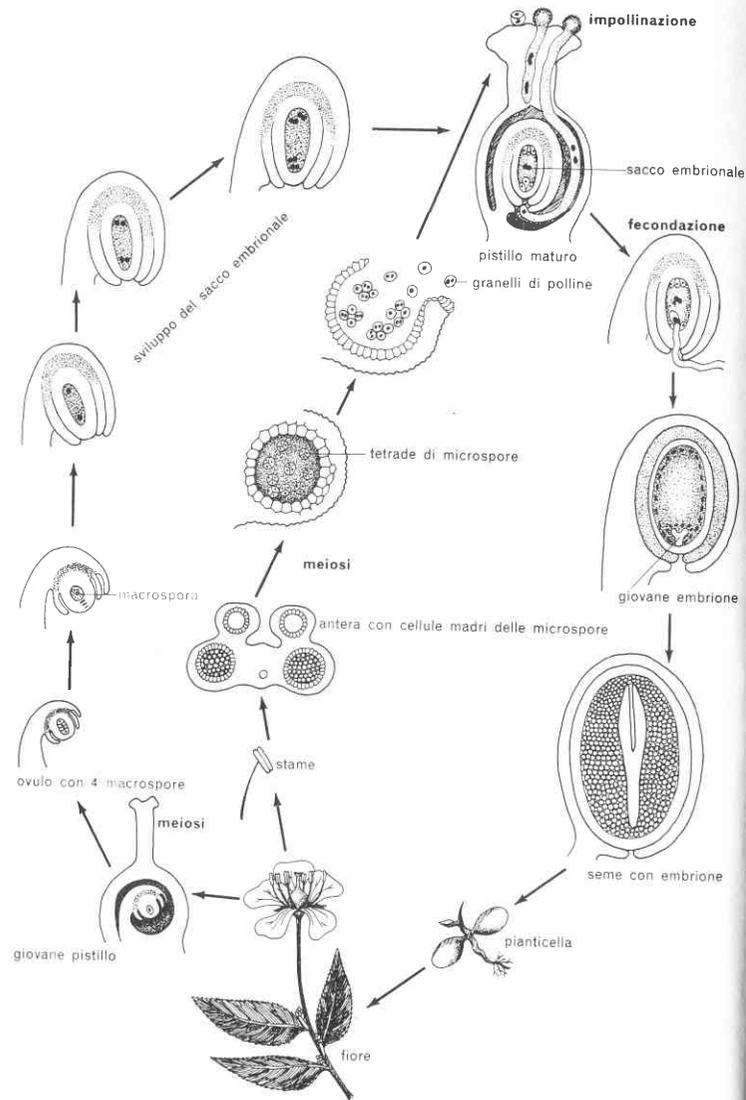


Fig. 4-19. Schema del ciclo vitale di una tipica pianta con fiore. (Disegni ripresi da E. W. Sinnott e K. S. Wilson, *Botany, principles and problems*, 1963, con il permesso di McGraw-Hill, Inc.).

di fusione, nel mezzo del sacco embrionale. In un « normale » sacco embrionale, come quello descritto sopra, questa cellula di fusione dopo la fecondazione è *triploide*. Dopo molte divisioni questa cellula forma il tessuto di immagazzinamento delle sostanze alimentari, l'endosperma, che si trova frequentemente nei semi. Quindi a maturità un seme consiste di un tegumento seminale esterno, di un embrione (nuova fase sporofita), di un endosperma (alimenti immagazzinati). La nocella, come avviene nella maggior parte dei semi maturi, rimane schiacciata e non è più riconoscibile. L'endosperma delle angiosperme benché abbia un'origine abbastanza differente, ha la stessa funzione di tessuto per l'immagazzi-

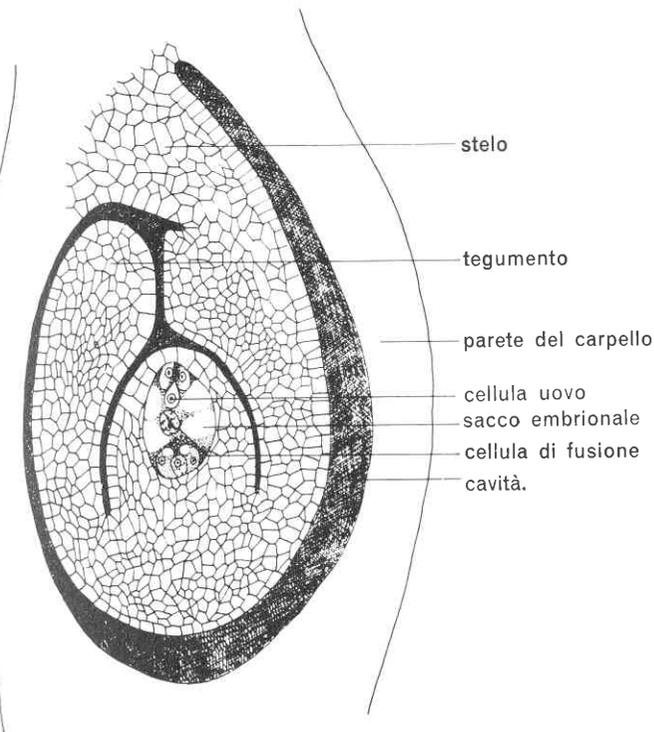


Fig. 4-20. Sezione longitudinale di parte di un carpello di *Anemone patens* con incluso un ovulo. (Disegno ripreso da A. W. Haupt, *Plant morphology*, 1953, con il permesso di McGraw-Hill, Inc.).

namento degli alimenti che ha nelle gimnosperme. Il tessuto per l'immagazzinamento degli alimenti, nelle gimnosperme, è semplicemente il gametofito femminile rigonfiato in cui vengono deposte le sostanze alimentari; nelle angiosperme deriva dalle divisioni di una cellula, formatasi per fusione di due cellule del gametofito femminile con una cellula spermatica. Questo fenomeno che si verifica nelle piante con fiore in cui una cellula spermatica si unisce con un uovo e una seconda si unisce con altre due cellule del gametofito femminile, si chiama *doppia fecondazione*. La doppia fecondazione avviene solo nelle angiosperme ed è un criterio costante che distingue le piante con fiore da tutte le altre piante vascolari.

Nella precedente esposizione degli eventi riproduttivi delle angiosperme (riassunti nella fig. 4-19), è ancora possibile vedere che, per quanto progrediti, essi sono delle semplici modificazioni del ciclo di vita basilare di tutte le piante vascolari. Sulla fase sporofita (l'albero, il cespuglio, l'erba, e così via) vengono prodotti gli sporangi (microsporangi, sotto forma di antere; macrosporangi, circondati da tegumenti e contenenti un carpello). La meiosi degli sporociti, negli sporangi, dà come risultato la formazione di spore aploidi (microspore nelle antere; macrospore, generalmente con una sola macrospora funzionale, nella nocella). Le spore germinano e producono una fase gametofita aploide (prima i granuli di polline binucleati, poi il tubo pollinico con tre cellule a maturità, e finalmente otto cellule del gametofito femminile: il sacco embrionale). I gameti prodotti dalla fase gametofita si uniscono (una cellula spermatica si unisce con una cellula uovo) per produrre uno zigote diploide, l'inizio di una nuova fase sporofita.

Riassunto.

Nel corso di questa esposizione sulla riproduzione delle piante vascolari sono stati presentati cicli vitali differenti l'uno dall'altro, ma è stato fatto anche uno sforzo per indicare come tutta questa diversità consista semplicemente in una serie di elaborazioni sullo stesso tema. Benché vi siano ovvie differenze nei particolari, diventa una questione relativamente semplice ricordare e capire questi cicli vitali se si tiene a mente il tema che sta alla base.

Nei cicli vitali che sono stati appena discussi si è avuto un certo numero di modificazioni evolutive. La prima è stata un aumento di specializzazione dello sporofito. Nelle piante vascolari più primitive gli sporangi si trovano a contatto dell'aria e viene prodotto

un solo tipo di spore. Progressivamente si sviluppa una eterosporia più progredita, mentre il numero delle macrospore viene ridotto. Nello stesso tempo viene aumentata la capacità di immagazzinare sostanze alimentari dentro la macrospora. Il risultato finale è una riduzione a una sola macrospora funzionale, mentre tre delle spore che vengono prodotte come risultato della divisione meiotica del singolo macrosporocito abortiscono. Alla fine si sono sviluppati sistemi tegumentali protettivi intorno al macrosporangio, consistenti in parte dello sporofillo nel *Lepidocarpon*, e in rami sterili e digitiformi in alcune delle vere piante con seme. Questi rami sterili si fusero progressivamente, sempre di più, fino a formare un tegumento. Infine, nelle angiosperme, questo tipo di ovuli (macrosporangi tegumentati) vennero racchiusi in un'altra struttura, il carpello. Contemporaneamente a una progressiva specializzazione della fase sporofita è avvenuta una corrispondente progressiva diminuzione della dimensione e del grado di sviluppo della fase gametofita. Le piante terrestri primitive avevano dei gametofiti liberi e viventi, che spesso erano fotosintetici; questi gametofiti si attaccavano al suolo per mezzo di peli assorbenti e producevano sia anteridi che archegoni. Man mano che nella fase sporofita si sviluppò l'eterosporia, si formarono due tipi di gametofiti come risultato della germinazione di due tipi di spore. In questi casi il gametofito restava in gran parte nella spora e in certi macrogametofiti rimaneva esposta solo una parte di esso. Il gametofito maschile veniva ridotto essenzialmente a un solo anteridio, composto di una parete circondante un certo numero di cellule spermatiche. Perfino in alcuni macrogametofiti ridotti avveniva un po' di fotosintesi, perché la parte esposta del gametofito talvolta diventava verde, a causa di pigmenti clorofilliani presenti. Un'ulteriore evoluzione ha portato a una riduzione ancora più pronunciata e a un inviluppo completo del macrogametofito, all'interno della parete della spora. Anche il numero delle cellule, all'interno del gametofito maschile, veniva progressivamente ridotto; infatti nel microgametofito delle gimnosperme, costituito da parecchie cellule non si può riconoscere nemmeno un anteridio, mentre nelle angiosperme l'intera fase microgametofita è costituita da un totale di tre cellule. Anche i macrogametofiti delle angiosperme sono estremamente ridotti, in quanto vi si trovano generalmente solo otto cellule.

La generazione gametofita, tra le piante vascolari più altamente evolute, è stata ridotta quasi fino ai suoi elementi essenziali minimi, i gameti; inoltre non vi è assolutamente nessuna dipendenza dall'acqua per il trasporto dello sperma alla cellula uovo. Praticamente

tutto lo sviluppo del gametofito maschile ha luogo nella vicinanza dell'ovulo (con il suo macrosporangio, la spora in esso contenuta e il macrogametofito). L'intero gametofito maschile viene trasportato vicino all'ovulo dal vento, dagli insetti, da altri animali e, qualche volta, dall'acqua (tuttavia non sono le cellule spermatiche da sole a essere trasportate, ma l'intero microgametofito) e le cellule spermatiche vengono portate ancora piú vicino, mediante lo sviluppo di un budello che si prolunga praticamente fino alla cellula uovo.

Tutte queste modificazioni servono come meccanismi di adattamento a un ambiente terrestre. Il gametofito di una pianta vascolare primitiva è legato a un'esistenza acquatica; le progressive modificazioni dello sporofito servono per un migliore adattamento all'ambiente terrestre. Avviene inoltre una concomitante riduzione del gametofito fino a che esso diventa la piú insignificante delle due fasi nelle piante terrestri piú altamente specializzate.

È ovvio che nonostante le migliori caratteristiche adattative delle piante vascolari superiori, in particolare delle piante con seme, le piante vascolari piú primitive e perfino le piante terrestri non vascolari (briofite) vivono con abbastanza successo in ambienti dominati dalle piante terrestri piú altamente specializzate. La ragione è che esse occupano nicchie a cui i loro mezzi di riproduzione meno specializzati si sono abbastanza ben adattati; inoltre queste piante vivono spesso in ambienti umidi e ombrosi, probabilmente perché tollerano meglio una minore intensità di luce della maggior parte delle piante con seme. Le felci e i lycopodi hanno abbastanza successo nei loro rispettivi *habitat* e probabilmente continueranno ad esistere in futuro nonostante la preponderanza delle piante con seme. D'altra parte esse non potrebbero aver successo, nel loro stato presente, in tipi di ambienti così diversificati come quelli in cui prosperano le piante con seme.

Lecture consigliate.

ANDREWS, H. N. «Early seed plants», *Science*, vol. 142 (1963), pp. 925-937.

BOLD, H. C., *Morphology of plants*, New York, Harper & Row, Publishers, 1957.

DELEVORYAS, T., *Morphology and evolution of fossil plants*, New York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. 1962.

FOSTER, A. S., e GIFFORD, E. M., JR., *Comparative morphology of vascular plants*, San Francisco, W. H. Freeman and Company, 1959.

SMITH, G. M., *Cryptogamic botany*, vol. 2, New York, McGraw-Hill, Inc., 1955.

TIME, INC., «The pageant of life», In *The world we live in*, parte, 5 (1955), pp. 88-106.