UNIVERSITÀ POLITECNICA DELLE MARCHE

DIPARTIMENTO DI SCIENZE DELLA VITA E DELL'AMBIENTE

Corso di Laurea in Scienze Biologiche

Colonizzazione e fasi iniziali di evoluzione della vita vegetale in ambiente terrestre

Colonization and early evolution of plant life on land

Laureanda

Claudia Serafini

Relatore

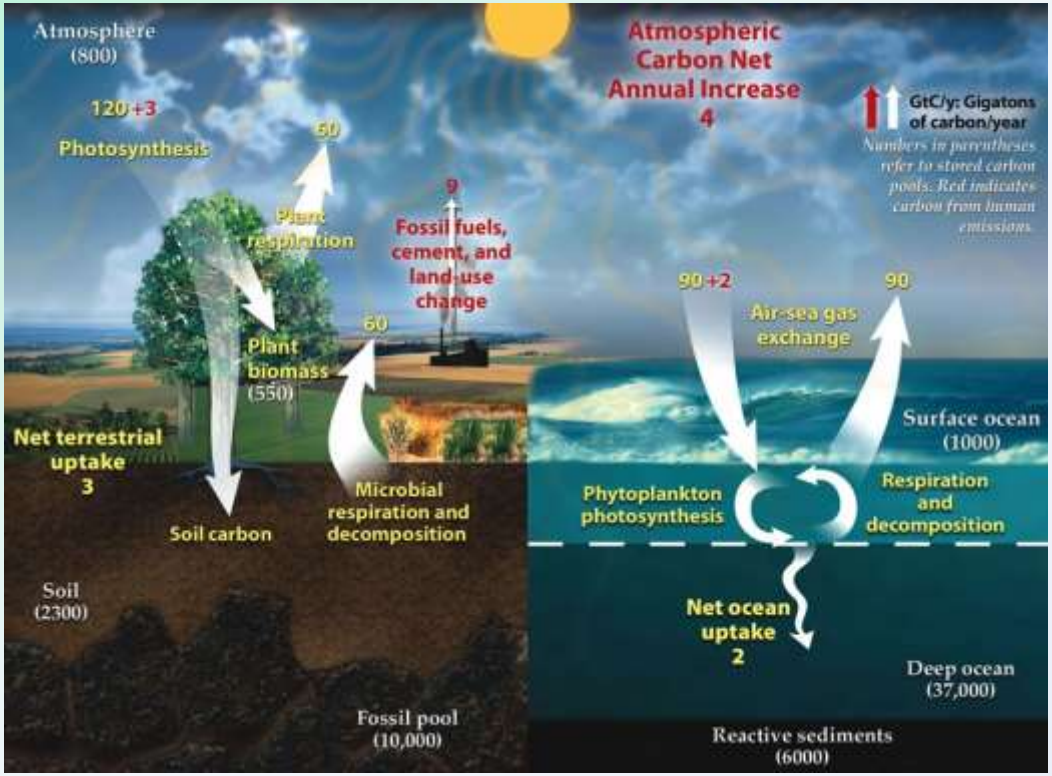
Fabio Rindi

Anno Accademico 2019 - 2020

Poiché la colonizzazione delle terre emerse da parte delle piante
fu un passo evolutivo cruciale per lo sviluppo della vita in ambienti terrestri,
l'approfondimento di questa fondamentale tappa della storia del pianeta
appare oggi quanto mai importante per comprendere lo stretto legame,
coevolutivo ed esistenziale,
tra la vita vegetale e quel sistema Terra di cui noi stessi facciamo parte.

Cambiamenti dell'ecosistema e modelli biogeochimici

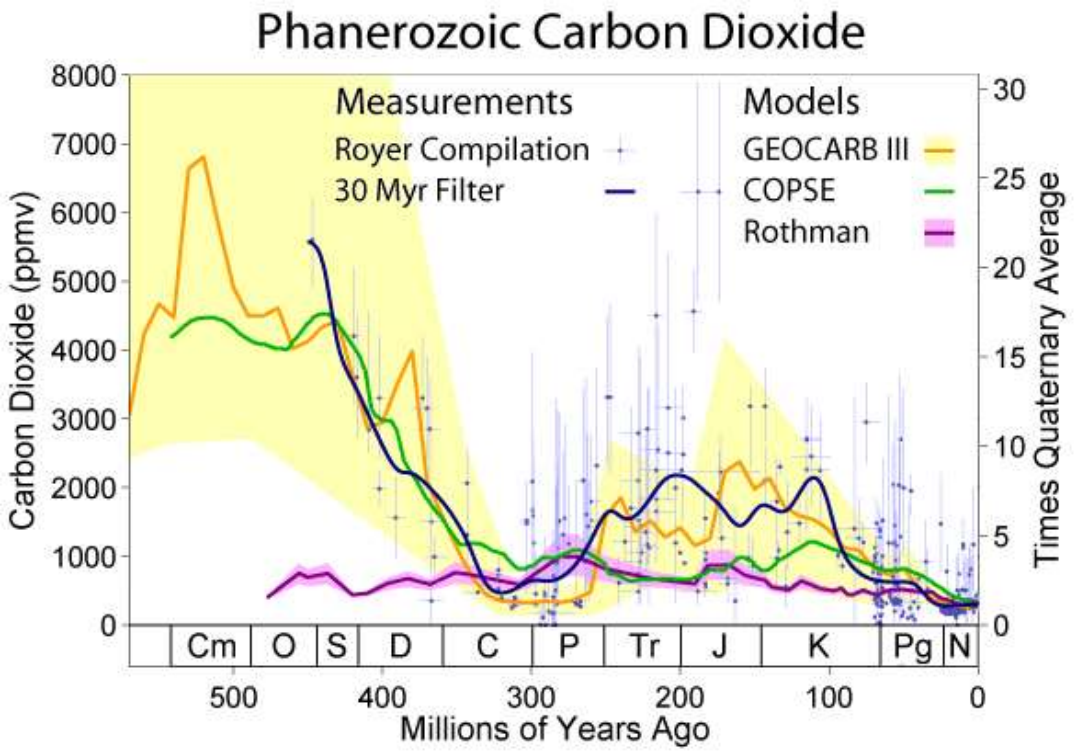
Circa 600 milioni di anni fa, durante l'Ediacarano, l'ambiente terrestre era un luogo sterile e inospitale. Tuttavia, proprio in questo periodo, l'attività fotosintetica di cianobatteri ed alghe eucariote iniziò a saturare le acque degli oceani di quell'ossigeno che, spostandosi poi nell'atmosfera, per azione dei raggi solari dette origine all'ozono (O_3), un gas la cui azione schermante nei confronti dei raggi UV rese possibile l'emersione dall'acqua dei primi semplici organismi vegetali, probabilmente alghe verdi d'acqua dolce (Charophyta, o Streptophyta).



Chlorophyta: divisione di alghe verdi che possiede molte caratteristiche in comune con le embriofite

L'evoluzione e diffusione delle Embriofite nel corso del Paleozoico causò importanti cambiamenti nel ciclo a lungo termine del carbonio

I modelli biogeochimici GEOCARB e COPSE mostrano una significativa riduzione dei livelli di CO_2 atmosferica nel Devoniano (da circa 16x a circa 3x) e l'aumento dei livelli di O_2 a 1,5 × PAL alla fine del Carbonifero.



GeoCarb Mission

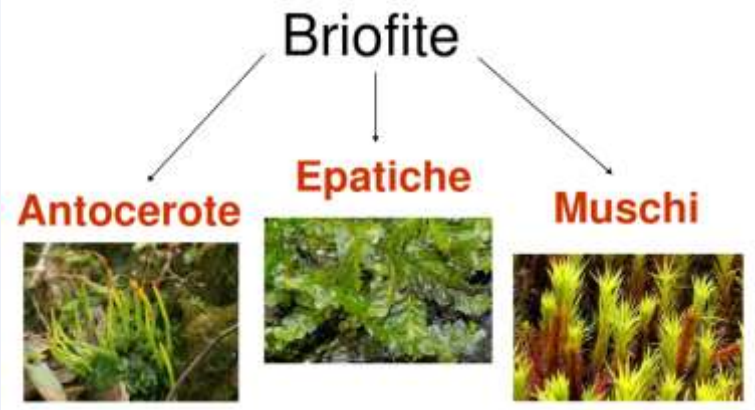
(Osservatorio sul carbonio geostazionario): missione della Nasa che ha l'obiettivo di misurare dallo spazio i principali gas serra e la salute della vegetazione per migliorare la nostra comprensione degli scambi naturali di carbonio della Terra, atmosfera, terra e oceano (ciclo del carbonio), così da comprendere come e perché il ciclo globale del carbonio sta cambiando.

Una ricostruzione del probabile aspetto dell'ambiente terrestre durante il Devoniano (419 – 358 Ma)

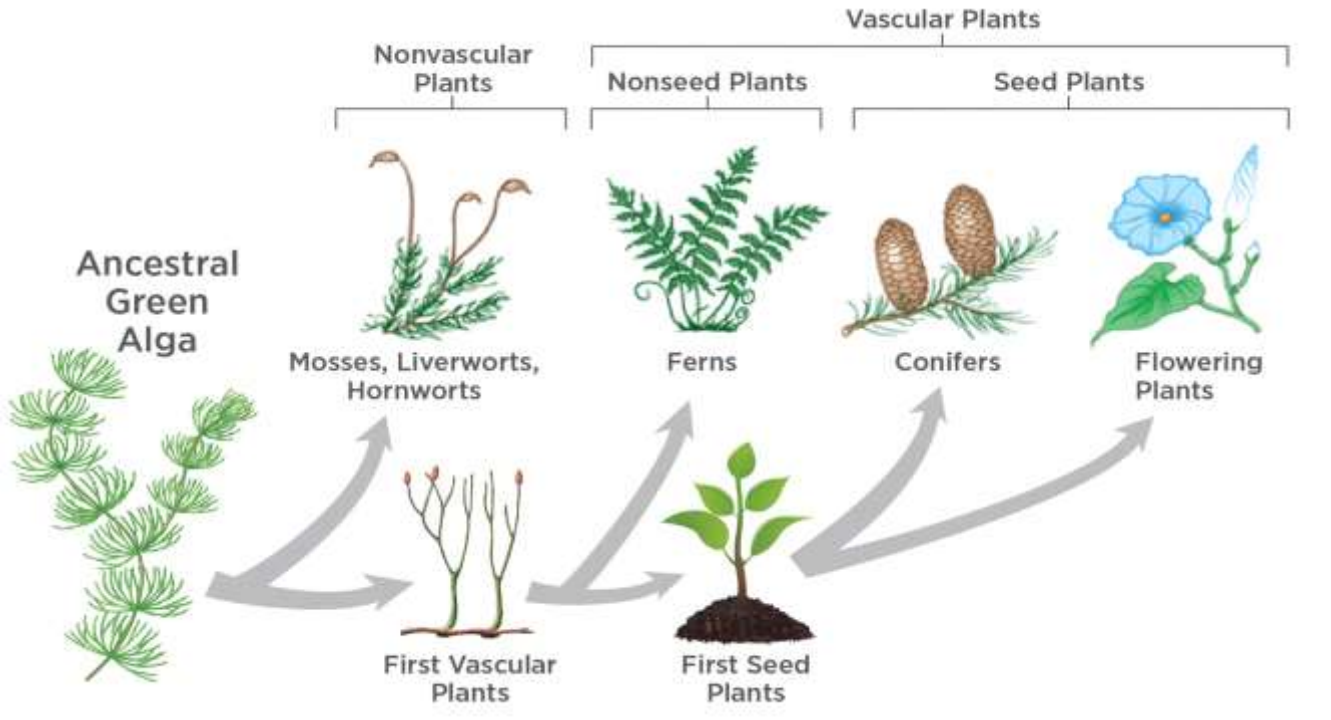
Alghe ed Embriofite

Per comprendere come sono evolute le piante terrestri è perciò necessario studiare quei gruppi vegetali d'acqua dolce, attualmente esistenti, che presentano il maggior grado di parentela con le piante terrestri, ovvero le alghe alla base del clade Charophyta, così come i discendenti delle famiglie di piante non vascolarizzate, le briofite.

- Il clade monofiletico delle alghe carofite (Charophyta, o Streptophyta; *aplonti, a differenza delle piante terrestri embriofite aplodiplonti*), appartiene alle Viridiplantae e comprende le classi Charophyceae, Coleochaetophyceae e Zygnematophyceae, molto probabilmente le parenti più prossime delle piante terrestri.
- Le Briofite, le più antiche e semplici piante terrestri, evolutesi a partire da un'alga verde primitiva, oggi comprendono poco meno di 24.000 specie diffuse in ambienti diversi ma per lo più umidi, poiché non possedendo strutture specializzate per l'assorbimento dell'acqua devono assumere questa fondamentale sostanza direttamente dall'ambiente, per osmosi. Principale caratteristica delle Briofite è infatti quella di essere piante non vascolari, ovvero prive di tessuti specializzati per il trasporto dell'acqua e delle sostanze nutritive.



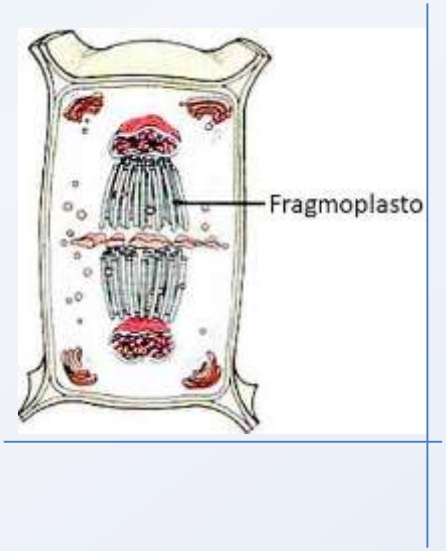
- Dopo le Briofite si sono poi evolute le Tracheofite, piante terrestri caratterizzate dalla presenza di un sistema vascolare e da un corpo vegetale differenziato in radice, fusto e foglie che, grazie alla presenza di stomi e di una spessa cuticola cerosa, può regolare e prevenire la perdita d'acqua, così da permettere l'adattamento ad una maggior varietà di ambienti (asciutti e umidi).



Le tappe fondamentali nell'evoluzione del regno vegetale.

Nuovi adattamenti

L'adattamento a un habitat diverso da quello acquatico ha comportato lo sviluppo di una serie di importanti adattamenti, come:



- Una parete cellulare rigida abbastanza forte da permettere una maggior stabilità e protezione dagli stress abiotici (*caratteristica resa possibile dall'azione del fragmoplasto, matrice microtubulare presente nelle classi Coleochetophyceae, Charophyceae e Zygnematophyceae, per questo unite nel gruppo monofiletico Phragmoplastophyta o Streptophytina*).

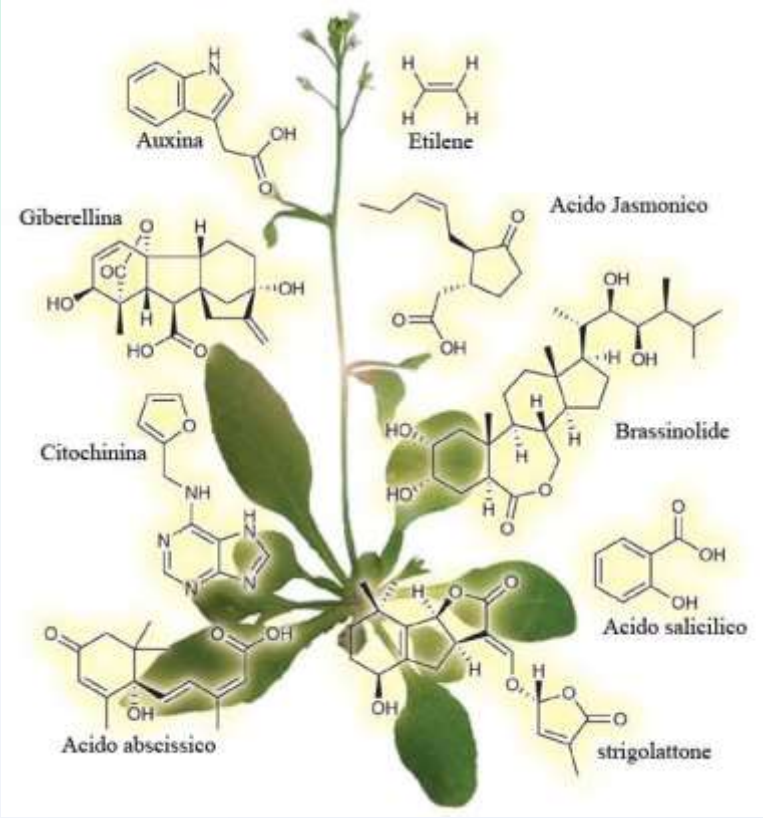
- Il trasferimento di alcuni geni dal plastidio al nucleo, passaggio ritenuto fondamentale nella costituzione dell'Embrioplasto, un tipo di plastidio che ha reso possibile la successiva evoluzione della poliplastidia e la subfunzionalizzazione dei plastidi in tipologie specializzate, come quelli noti tra le piante da fiore (*ad esempio amiloplasti e cromoplasti*).

- Fenilpropanoidi per la protezione dalle radiazioni UV-B.

- La sporopollenina importante composto protettivo delle spore e dei granuli pollinici.

- Il precursore della lignina per la formazione di cuticole che proteggono dalla siccità.

- Sistemi di segnalazione cellulare più elaborati e fitormoni per il controllo dei programmi di sviluppo; le vie di segnalazione di citochinina, auxina e strigolattoni si sono evolute nell'ultimo antenato comune delle Charophyta, mentre le vie di segnalazione dell'acido abscissico, dello jasmonato e dell'acido salicilico sono evolute nell'ultimo antenato comune delle piante terrestri. Auxina e citochinina sono tra i fitormoni più antichi, mentre gli strigolattoni, probabilmente sviluppatisi con il passaggio dall'acqua dolce alla terra, sono presenti nelle Charophyceae dove stimolano lo sviluppo dei rizoidi, così come nei muschi e nelle epatiche, suggerendo un'evoluzione nel comune antenato delle Phragmoplastophyta.



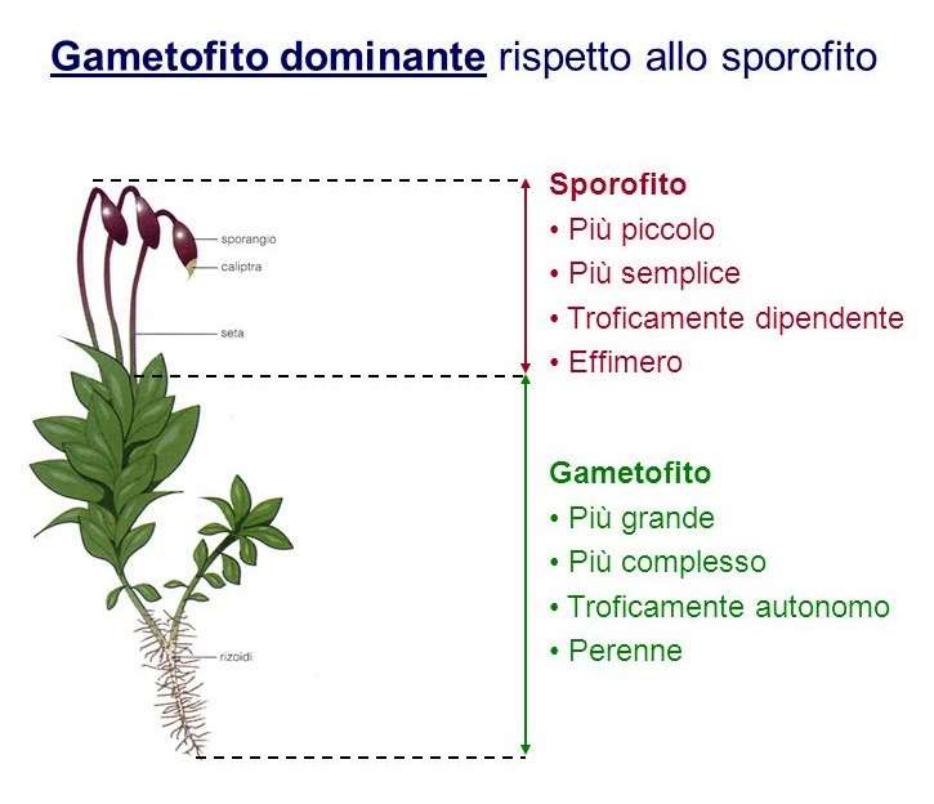
- L'interazione mutualistica con i funghi (Mucoromycotina) per favorire l'assorbimento dei nutrienti inorganici. Gli strigolattoni emessi nel suolo dall'apparato radicale di alcune piante stimolano la formazione di micorrize. Curiosamente, sebbene i muschi esistenti non siano noti per delle interazioni di tipo mutualistico con i funghi micorrizici, essi conservano la maggior parte degli strumenti genetici utili per tali interazioni.

Differenza tra apparati con e senza micorrizia

- Complessi cellulosa sintasi

Di recente è stato ipotizzato che molti di questi adattamenti si siano evoluti attraverso la subfunzionalizzazione e neofunzionalizzazione di processi di biosintesi già esistenti; ne sono un esempio i geni e sistemi di regolazione genica che si ritiene siano stati reclutati al servizio dello sporofito durante l'evoluzione delle piante vascolari.
Le Briofite tutt'oggi esistenti infatti hanno un gametofito dominante, mentre nelle piante da seme ad essere dominante è lo sporofito.

Sporofito e gametofito nelle briofite



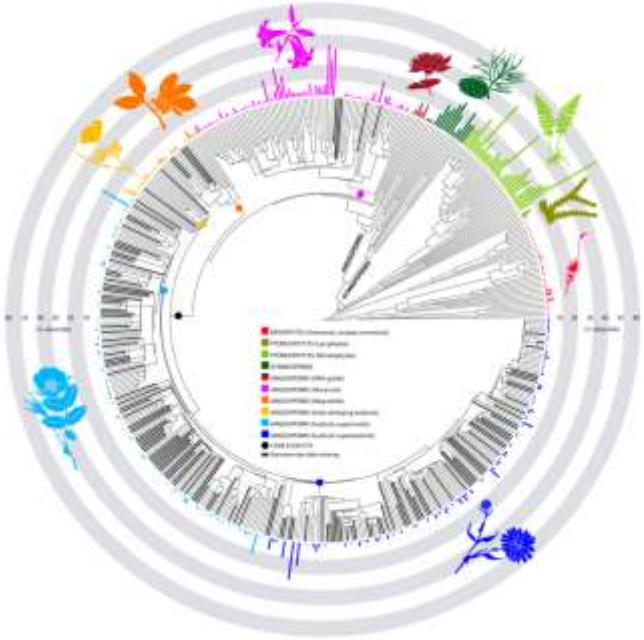
Metodi e strumenti utili alla ricerca

Attraverso l'uso della genomica comparativa e della biologia evoluzionistica la nostra comprensione delle piante primitive è migliorata notevolmente. Studiando il genoma delle piante moderne ed esaminando i caratteri di alcuni fossili è stato infatti possibile:

- ricostruire l'albero filogenetico di molti gruppi vegetali
- spostare all'indietro nel tempo la data in cui i primi organismi capaci di svolgere la fotosintesi si adattarono alla terraferma

Nel tentativo di ricavare una scala temporale della fitoterrestrializzazione del pianeta inoltre abbiamo fatto ricorso alla metodologia dell'orologio molecolare, impiegando la documentazione fossile per calibrare e definire l'evoluzione molecolare. Tuttavia l'applicazione di questo strumento è messa a dura prova da una parte dalla difficoltà nel chiarire le relazioni evolutive tra Briofite e Tracheofite e dall'altra dai limiti della documentazione fossile.

***Orologio molecolare*: tecnica utilizzata in evoluzione molecolare per stimare il tempo trascorso dalla separazione tra due specie**



Vantaggi e svantaggi della documentazione fossile

Il ritrovamento di reperti fossili permette di comprovare l'esistenza in un dato periodo di un certo esemplare e di ridurre l'incertezza analitica sulle stime della sua età.

A sinistra la ricostruzione di una *Cooksonia*, in basso un esemplare fossile

- Il più antico fossile embriofita (*Cooksonia*) risale al medio Siluriano.

- Gli sporangi sono rari e significativi frammenti di anatomia vegetale recuperati da rocce non marine dell'Oman risalenti al Tardo Ordoviciano.

- Le spesse sequenze rocciose contenenti solo palinomorfi marini, precedendo dal punto vista stratigrafico i fossili delle Embriofite, sono una testimonianza del fatto che a quel tempo le piante terrestri non erano presenti.

A sinistra gli sporangi del muschio, in basso quelli di una felce

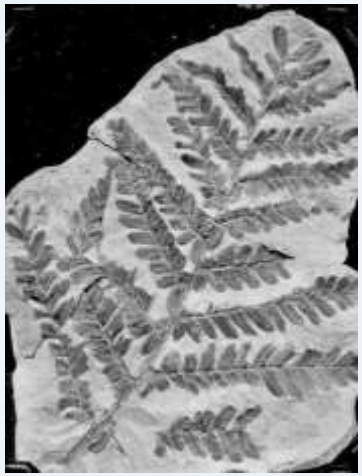
Tuttavia la documentazione fossile è una guida inattendibile per i seguenti motivi:

- I megafossili delle piante terrestri primitive forniscono l'evidenza della vita di antiche piante sulla terra ma sono estremamente rari.

- La scarsità di litofacies continentale precedente al tardo Siluriano-primo Devoniano e i mutamenti delle formazioni rocciose limitano la validità dei controlli stratigrafici.

- Discrepanza tra l'età stimate delle Briofite e i ritrovamenti fossili; non biosintetizzando la lignina, questi organismi hanno un basso potenziale di fossilizzazione e quindi sono scarsamente presenti nei sedimenti.

- Facendo riferimento alla sola documentazione fossile si direbbe che le prime piante abbiano colonizzato la terraferma 420-430 Ma fa, oggi tuttavia sappiamo che le prime specie vegetali emersero dall'acqua circa 100 Ma prima di quanto si pensasse.



In alto un megafossile di *Neuropteris*; una felce vissuta nel carbonifero.

In basso un esempio di rocce sedimentarie.

Dubbi e certezze della filogenesi

- Stimiamo che il clade delle piante terrestri sia emerso nel medio Cambriano - primo Ordoviciano e che il clade delle piante vascolari sia apparso tra il tardo Ordoviciano e il primo Siluriano.
- Datiamo il primo nodo delle briofite tra 496,5 Ma e 456,2 Ma (tardo Cambriano - tardo Ordoviciano) e il secondo nodo tra 478,7 Ma e 438,0 Ma (primo Ordoviciano - primo Siluriano).
- Dal primo Siluriano le 4 maggiori linee evolutive delle piante terrestri si erano già separate e molte specie presentavano adattamenti chiave per la proliferazione sulla terraferma.
- Tra Siluriano e Devoniano si verificò un importante aumento della biodiversità.

Nonostante i numerosi passi avanti compiuti nell'ultimo decennio, i tentativi di verificare l'ipotesi della coevoluzione di Embriofite e Sistema Terra sono stati ridimensionati poiché:

- Le relazioni tra le 4 principali linee evolutive delle piante terrestri (Antocerote, Epatiche, Muschi e Tracheofite) non sono state ancora del tutto comprese.
- Originariamente i primi tre cladi (Antocerote, Epatiche, Muschi) erano considerati appartenere all'unica divisione Bryophyta, mentre oggi sulla base di recenti studi filogenetici sembrerebbe che le Briofite costituiscano un gruppo polifiletico.
- A causa della breve successione temporale delle divergenze di clade tra Embriofite e dell'incompleta linea di discendenza, non si è in grado di attestare con sicurezza tempistiche e sequenze dello sviluppo delle caratteristiche anatomiche e funzionali delle piante terrestri.

CONCLUSIONI

- La conoscenza di origine ed evoluzione delle piante terrestri è compromessa dai limiti della documentazione fossile e dalla mancanza di un quadro completo delle relazioni evolutive tra i gruppi delle Embriofite.
- Per dedurre ulteriori dettagli sulla transizione dall'acqua alla terra dei primi organismi abbiamo bisogno di sequenze genomiche che completino i rami primordiali del clade Phragmoplastophyta.
- Un approccio Total-Evidence, capace di integrare informazioni sulle specie viventi e sui fossili, come dati morfologici, filogenetici e molecolari, potrebbe essere l'unico strumento utile a comprendere un tema complesso come la colonizzazione delle terre emerse e le prime fasi evolutive delle piante terrestri.

Bibliografia:

- Rensing S. A 2018. Great moments in evolution: the conquest of land by plants. Current Opinion in Plant Biology 42 : 49 – 54.

- Jennifer L. Morris, Mark N. Puttick, James W. Clark, Dianne Edwardsc, Paul Kenrick, Silvia Pressel, Charles H. Wellman, Ziheng Yang, Harald Schneider and Philip C. J. Donoghue. The timescale of early land plant evolution. Proceedings of the National Academy of Sciennces of the United States 115: E2274-E2238.