

FILIPPO M. GEROLA (*)

ALCUNI ASPETTI DELLA FILOGENESI DEI VEGETALI (**)

I problemi che riguardano la filogenesi dei vegetali sono talmente numerosi da costringermi a contenere la mia esposizione solo ad alcuni dei momenti più significativi dell'evoluzione delle piante. Ho pensato così di limitarmi ad alcune considerazioni su ognuno di questi quattro punti: l'evoluzione delle forme acquatiche dei Procarioti precambriani; il passaggio da Procarioti ad Eucarioti; l'emersione dall'acqua; e, infine, l'interesse della coevoluzione nella revisione di alcuni schemi filogenetici delle Angiosperme. Naturalmente, uno solo di questi argomenti sarebbe già di per sé sufficiente per un ciclo di seminari e quindi dovrò limitarmi a porre in risalto solo alcuni punti di ogni tema, dando per scontato che ormai sono abbastanza diffuse le conoscenze generali sull'evoluzione delle piante.

I primi organismi cellulari sembra che siano comparsi circa 3.5 miliardi di anni fa, in quanto a tale periodo sono stati datati i giacimenti più antichi, nei quali si ritiene di avere individuato la presenza di batteri.

Secondo alcuni questi batteri possedevano fin dall'inizio dei pigmenti porfirinici fotosinteticamente attivi, capaci di captare l'energia luminosa. Si sarebbe quindi trattato di batteri autotrofi fotosintetizzati dai quali poi, per perdita di pigmenti, si sarebbe passati alle forme eterotrofe. Da notare che Racker è riuscito a pre-disporre una miscela di enzimi e di sostanze ad elevato potere energetico capace di sintesi di esosi al buio. In base a tale constatazio-

(*) Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Milano, Sezione Botanica Sistematica, Via Celoria, 26 - 20133 Milano.

(**) Relazione tenuta il 26 marzo 1982, nell'ambito del ciclo di conferenze organizzate dall'Orto Botanico dell'Università di Pisa sul tema: « Evoluzione biologica ed evoluzione scientifica », nel 1° Centenario della morte di Charles Darwin (1809-1882).

ne Calvin ritiene che « la sequenza di reazioni che vengono sfruttate attualmente dalle piante verdi per la riduzione della CO_2 , venissero sviluppate originariamente in modo indipendente da ogni apparato fotosintetizzante, che si sarebbe invece sviluppato solo in un secondo tempo ». Più logiche sembrano invece le ipotesi secondo le quali sia la fosforilazione, che la riduzione di nucleotidi avrebbero preceduto la comparsa di processi fotosintetici. Pertanto gli organismi più antichi, dato anche il carattere anaerobico della biosfera primordiale, dovevano essere batteri anaerobi ed eterotrofi, che ricavano energia sufficiente per la loro vita dalle sostanze organiche del brodo primordiale, mediante processi fermentativi o di glicolisi. Questi batteri non necessariamente dovevano essere identici a quelli attualmente viventi. Essi, infatti, avrebbero potuto avere una organizzazione morfologico-ultrastrutturale e un biochimismo anche notevolmente diversi. E' noto infatti che SIEGEL e GIUMARRO isolarono da terreni dell'Alaska organismi anaerobici (che essi riuscirono anche a coltivare) talmente differenti da quelli noti finora, da non rendere note le loro osservazioni se non dopo che in alcune rocce molto antiche non furono osservati organismi con caratteristiche in parte simili.

L'utilizzazione da parte di questi batteri eterotrofi primordiali delle sostanze organiche che si erano formate durante 1 miliardo di anni circa (tale è la valutazione più attendibile della lunghezza del periodo prebiotico), determinò un progressivo impoverimento delle sostanze organiche presenti nell'ambiente, dato che la sintesi dei nuovi materiali organici doveva essere molto più lenta del loro consumo da parte dei primi organismi eterotrofi. CALVIN, in accordo con HOROWITZ, ritiene che a mano a mano si sarebbe verificata la carenza di questo o di quel composto organico essenziale, per cui solo quei batteri che fossero divenuti capaci della sintesi di tali composti avrebbero potuto sopravvivere. Il progressivo impoverimento nell'ambiente di sostanze essenziali portò progressivamente allo sviluppo di Batteri capaci via via di sintetizzare molecole di dimensioni maggiori, fino a che si arrivò agli enzimi e ai pigmenti fotosintetizzanti. Si comprende quindi come un evento di enorme importanza deve essere stata la sintesi delle batterioclorofille nelle quali i gruppi porfirinici non sono più legati al ferro ma al magnesio (BLUMER). Infatti le porfirine con ferro non sarebbero state adatte per la fotosintesi, come conseguenza della loro facile denaturazione se illuminate a lungo, specialmente in presenza anche dei raggi UV. Il legame dei gruppi porfirinici col magnesio rese invece

possibile al composto porfirinico di assorbire energia luminosa senza essere demolito (RAGAN e CHAPMAN). Si differenziarono così i primi organismi fotosintetizzanti, autotrofi per la sintesi dei composti del carbonio. In realtà doveva trattarsi, almeno inizialmente, di forme mixotrofe che, pur sfruttando l'energia luminosa per le loro biosintesi, ricorrevano a composti organici semplici sia come donatori di elettroni, sia come fonte di carbonio. In un secondo tempo, si sarebbero poi sviluppate le forme completamente autotrofe, che utilizzarono l' H_2S come fonte di elettroni e la CO_2 come fonte di carbonio. Non si può escludere, inoltre, che siano esistiti anche batteri, sconosciuti oggi, capaci di utilizzare per la loro fotosintesi, come donatori di idrogeno, altri composti largamente diffusi nella biosfera precambriana. Alcuni (KELLY) ritengono ciò molto probabile pensando alla utilizzazione di ammoniaca o di fosfine che, dal punto di vista chimico-fisico, avrebbero potuto fornire vantaggi pari se non maggiori di quelli ottenuti con l'utilizzazione dell' H_2S .

Da tener presente, inoltre, che i Batteri fotosintetizzanti sono in grado anche di fissare l'azoto atmosferico, ciò che li sottrae dalla necessità di trovare nell'ambiente composti azotati. Non si deve dimenticare, infatti, che in quei lontani periodi i raggi UV erano particolarmente intensi e che l' NH_3 viene decomposta da tali raggi.

Importante appare pure il fatto che i batteri fotosintetizzanti appartengono a più taxa e che la separazione tra tali taxa viene effettuata in base sia al tipo di pigmenti in essi contenuti, sia all'ultrastruttura del loro apparato fotosintetizzante. Sono presi in considerazione cioè, due dei più importanti parametri che sono utilizzati anche per la suddivisione in stipiti delle Alghe Eucariote.

E' noto, infine, che la fotosintesi batterica è anossigenica, non libera cioè ossigeno nell'ambiente (e viene effettuata in anaerobiosi), a differenza di quanto avviene per le piante provviste di clorofilla. E' stato accertato anche che alcuni batteri in caso di eccesso di ossigeno nell'ambiente possono divenire chemiolitotrofi, ricavando energia dall'ossidazione di composti ridotti dello zolfo qualora non siano illuminati, oppure comportarsi come eterotrofi, se illuminati.

Schematicamente — e in modo del tutto generale — sappiamo che per la fotosintesi vi è la necessità, innanzi tutto, di pigmenti antenna che captino l'energia luminosa, dalla quale vengano eccitati; in secondo luogo è indispensabile che tale eccitazione venga trasmessa ai « centri di reazione », costituiti da un pigmento particolare, capace nello stadio eccitato di ridurre un accettore di elet-

troni e, una volta ossidato, di ritornare allo stato normale strappando l'elettrone a un donatore di elettroni. I pigmenti antenna possono essere strettamente connessi al centro di reazione a formare il « fotosistema » oppure possono costituire un complesso proteine-clorofilla distinto, che poi trasferisce la eccitazione al fotosistema. Nei Batteri è presente un solo fotosistema che non è in grado di compiere né la fotolisi dell'acqua, né la riduzione del NAD. Pertanto il trasporto di elettroni connesso con tale fotosistema serve solo per la fotofosforilazione, che porta alla sintesi dell'ATP. Questa si ritiene che nei batteri venga utilizzata anche per provocare un flusso « inverso » di elettroni, che porta alla riduzione dell'NAD.

Nella fotosintesi ossigenica, invece, esistono due fotosistemi (I e II), che portano a sintesi di ATP e di NADPH.

Nei Rodobatteri sia i pigmenti antenna sia i centri di reazione sono situati nel plasmalemma (STANIER e coll.), ciò che ha portato, nei processi evolutivi, ad un progressivo aumento di tale membrana mediante la sua invaginazione. Si raggiungono così complicazioni notevoli con invaginazioni che tendono ad essere avvolte dallo stesso plasmalemma, in una specie di plastidio primordiale. In tal modo viene assicurato un aumento sia del numero dei centri di reazione sia dei pigmenti antenna e, di conseguenza, l'organismo raggiunge una maggiore produttività fotosintetica. Nelle Clorobacteriacee, invece, i centri di reazione si trovano nel plasmalemma, ma i pigmenti antenna sono localizzati in membrane (denominate clorosomi) poste al suo interno, e quindi il plasmalemma non si introflette, mentre aumenta il numero dei clorosomi.

Queste differenze morfologiche, insieme con quelle riguardanti il tipo di batterio-clorofille e il tipo di composti usati come donatori di H ha fatto presupporre due linee filogenetiche ben distinte, una che porta ai clorobatteri e l'altra, precocemente biforcata, che porta invece ai solfobatteri.

Per lungo tempo (cioè circa 1 miliardo di anni) gli unici organismi fotosintetizzanti devono essere stati i Batteri, in quanto i fossili più antichi delle prime alghe procariote (Cianobatteri o Cianofite) sembrano risalire, con le stromatoliti, a circa 2.5 miliardi di anni fa.

E' noto che i Cianobatteri posseggono numerosi caratteri intermedi tra Batteri ed Alghe Eucariote e che essi si differenziano dai Batteri fotosintetizzanti sia per il tipo di pigmenti e per l'ultrastruttura delle membrane fotosintetizzanti, sia per le dimensioni. Per

quanto riguarda le dimensioni, i Cianobatteri sono decisamente più grandi della generalità dei Batteri. Prendendo lo spunto da queste differenti grandezze mi sembra interessante ricordare brevemente un reperto fatto nel nostro Istituto (GEROLA, GRILLI e PELLEGRINI), durante lo studio della fioritura di *Microcystis* nel lago di Varese. L'esame al microscopio elettronico degli organismi frammisti a *Microcystis* ha svelato, tra l'altro la presenza di strane forme con strutture peculiari. Si tratta di organismi più piccoli della *Microcystis* e in generale, delle Alghe azzurre, ma di dimensioni molto maggiori dei Batteri, che nell'interno presentano dei gruppi di lamelle orientate perpendicolarmente al plasmalemma e in connessione con tale membrana, così da ricordare un po' quanto descritto per *Chroococcoides*. Purtroppo non si è riusciti ad isolare questi organismi e quindi non si conosce né la composizione delle lamelle (se si tratti cioè di tilacoidi contenenti clorofilla), né il metabolismo di queste cellule, che potrebbe essere anche quello di organismi nitrificanti, favoriti nel loro sviluppo dall'accumulo di NH_3 , derivante dalla demolizione delle cellule di *Microcystis* da parte di altri Batteri. E' noto infatti che sia *Nitrosomonas* che *Nitrobacter* sono provvisti nel loro interno di un ben sviluppato sistema di lamelle. Tuttavia, per le dimensioni e per l'ultrastruttura, queste strane forme da noi osservate potrebbero anche far pensare ad organismi intermedi tra Batteri e Cianobatteri.

Per quanto riguarda l'apparato fotosintetizzante dei Cianobatteri viventi, si sa che le membrane fotosintetizzanti formano dei sacculi appiattiti, denominati « tilacoidi » che contengono clorofilla *a*, carotenoidi (alcuni esclusivi dei Cianobatteri) e lipidi. Nella maggior parte dei Cianobatteri, una volta si pensava in tutti, sono presenti inoltre delle biliproteine, riunite in granuli particolari, detti ficobilisomi, aderenti ai tilacoidi.

La sintesi di queste sostanze, circa 2.5 miliardi di anni fa, sarebbe stata abbastanza facile, data la notevole somiglianza con quelle sintetizzate dai batteri fotosintetizzanti. Infatti, per la sintesi della clorofilla *a* non vi sarebbero state grosse difficoltà, in quanto essa viene sintetizzata da un composto dal quale si formano anche le batterioclorofille. Basta infatti la formazione di un solo enzima per formare clorofilla *a*, a partire dai precursori delle batterioclorofille. Questo discorso può valere anche per le ficobiline, che si trovano su una linea laterale molto più a monte della sintesi di clorofilla *a*. I carotenoidi sarebbero pure derivati da quelli batterici. Per quanto infine riguarda i lipidi, è da tener presente che

nei tilacoidi dei Cianobatteri sono presenti dei fosfatidigliceridi ai quali sembra sia da attribuire notevole importanza, in quanto senza tali composti non vi sarebbe la possibilità di funzionamento del fotosistema che porta alla fotolisi dell'acqua e alla conseguente liberazione di ossigeno. Le uniche perplessità riguardano il fatto che la sintesi della clorofilla a appare legata alla presenza di ossigeno libero, e che la biosfera era allora riducente. Infatti, di norma, viene sostenuto che la presenza di ossigeno libero nella biosfera ebbe inizio solo con l'avvento dei Cianobatteri. Pare quindi logico ammettere invece, come ritiene anche CALVIN, che l'atmosfera anaerobica primitiva potesse contenere anche un po' di ossigeno. Sarebbe stata in tal modo possibile la sintesi delle prime molecole di clorofilla a che, generando altro ossigeno con la fotosintesi, avrebbero dato inizio a tutta una catena di reazioni favorevoli all'affermarsi dei Cianobatteri.

Da notare che molti Cianobatteri viventi, posseggono ancora numerosi caratteri ancestrali, che a quei tempi devono averne facilitata l'affermazione. Tra tali caratteri possiamo innanzi ricordare, oltre alla notevole resistenza agli UV, la capacità di fotosintesi anossigenica, in presenza di H_2S , similmente a quanto fanno i solfobatteri. Questa capacità è stata riconosciuta recentemente anche per l'Oscillatoria limnetica (COHENZ e coll.) un Cianobatterio filamentoso (e quindi ormai evoluto) che al margine del deserto del golfo di Eilat dà origine ad una forte fioritura in uno strato immediatamente inferiore a due strati di batteri solfurei fotosintetizzanti e quindi sicuramente anaerobi e che utilizzano H_2S . Questo composto viene utilizzato dall'Oscillatoria limnetica come donatore di idrogeno.

Da tener presente, inoltre, che nei Cianobatteri la luce assorbita dalla clorofilla a serve quasi esclusivamente all'eccitazione del centro di reazione del fotosistema I, mentre quella assorbita dai ficobilisomi è trasmessa ad ambedue i fotosistemi e che l' H_2S è un potente inibitore del fotosistema II per cui non viene effettuata la fotolisi dell'acqua se non in ambiente aerobico nel quale l'Oscillatoria limnetica è però in grado di effettuare una normale fotosintesi ossigenica.

Probabilmente, quindi, in ambienti poveri di H_2S la possibilità di effettuare la fotolisi di un composto diffusissimo quale è l'acqua avrà favorito enormemente questo gruppo di nuovi organismi, che sfruttavano per la prima volta la nicchia biochimica della utilizzazione dell'acqua per la sintesi dei loro composti organici. Recente-

mente sono state scoperte negli Oceani dei soffioni con emissione di « venti » di H_2S . Questi soffioni hanno però una durata di poche settimane e poi si spostano, ponendo in crisi gli organismi (come meglio verrà specificato in seguito) capaci di utilizzare l' H_2S . Qualora un evento analogo si fosse manifestato in ambiente illuminato, i Cianobatteri sviluppatasi dapprima attorno ai « venti » di H_2S , grazie alla loro capacità di utilizzare con la fotosintesi un tale composto, sarebbero poi riusciti essi soli a sopravvivere quando, cessato il vento di H_2S , essi fossero stati capaci di compiere una fotosintesi ossigenica. Da notare, però, che l'ossigeno così liberato poteva essere sopportato solo da quegli organismi che avessero posseduto nelle loro cellule delle superossido dismutasi, capaci di neutralizzare i superossidi derivati dall'ossigeno intracellulare. I Cianobatteri sono naturalmente provvisti di tali enzimi che sono stati trovati anche nei Batteri facoltativamente anaerobi, che forse precedettero i batteri aerobi, che seguirono la diffusione dei Cianobatteri.

Il rapidissimo sviluppo delle Cianofite è derivato probabilmente anche dalla loro capacità di fissare l'azoto atmosferico per le loro sintesi proteiche. Infatti, i composti di massima ossidazione (NO_3) sono comparsi solo dopo la presenza nell'ambiente di ossigeno libero e quelli ridotti, come l'ammoniaca, erano continuamente demoliti dalle radiazioni UV, molto intense in quel periodo, per cui l'azoto elementare era pressoché l'unica fonte veramente abbondante di tale elemento.

Come è noto, l'azotofissazione è un processo che può avvenire solo in anaerobiosi, in quanto la nitrogenasi (cioè l'enzima indispensabile per tale fissazione) è inattivata già a concentrazioni di ossigeno di 0,1% ed è addirittura distrutta a concentrazioni del 5% di ossigeno. I primi Cianobatteri, probabilmente unicellulari, effettuavano in prevalenza una fotosintesi anossigenica e potevano quindi contemporaneamente fissare l'azoto atmosferico. Essi, successivamente, devono avere sviluppati dei meccanismi di rapido sequestro dell' O_2 libero, simili a quelli attualmente usati dai batteri azotofissatori (GORDON). E' anche probabile che il progressivo aumento di ossigeno nella biosfera sia stata una delle cause che ha favorito alcune modifiche nell'organizzazione dei Cianobatteri. I più antichi, infatti, erano unicellulari ed avevano forma coccoide, mentre in seguito si sarebbero differenziati quelli filamentosi, con cellule specializzate (le eterocisti) per la fissazione dell'N. Queste eterocisti, infatti, non sono state trovate nei più antichi depositi conte-

menti *Cianobatteri*, ma solo in quelli a partire da circa 2.2 miliardi di anni fa. La loro presenza indica che già allora vi era nell'acqua una certa quantità di ossigeno libero. E' noto, infatti, che le eterocisti possono svolgere la loro azione azotofissatrice innanzi tutto perché sono isolate dall'ambiente da una spessa parete che impedisce il passaggio dell'ossigeno, e, in secondo luogo, per il motivo che le loro citomembrane non contengono fosfatil-digliceridi, per cui esse non sono capaci di fotolisi dell'acqua, mancando del fotosistema II. Le eterocisti però hanno la necessità di venire continuamente rifornite di carboidrati, senza i quali non è possibile la fissazione dell'azoto. Per tale motivo, esse risultano comunicanti con le cellule vicine fotosintetizzanti, dalle quali ricevono i carboidrati.

A questo proposito mi sembra interessante fare una piccola parentesi per quanto riguarda tali connessioni. E' noto che solo negli Eucarioti esiste sicuramente un'organizzazione pluricellulare, mentre per i Procarioti è discussa l'esistenza di una tale organizzazione, anche se si sa che essi possono raggiungere forme coloniali abbastanza complesse. E' noto, inoltre, che nei vegetali eucarioti pluricellulari si possono osservare, con l'ausilio del microscopio, dei minutissimi canalicoli nella parete (i cosiddetti porocanali) nei quali penetrano sia delle sottili briglie plasmatiche (i plasmodesmi) sia il plasmalemma. Nei *Cianobatteri* si discute se si formino o meno organizzazioni pluricellulari. Si sapeva che alcuni hanno movimenti oscillatori e che tali movimenti sono probabilmente dovuti all'emissione di mucillagini, che sono sempre abbondanti attorno a questi organismi. La microscopia elettronica ha consentito di evidenziare verso la punta dei filamenti di *Oscillatoria* e di altri *Cianobatteri* dei minutissimi pori della parete, probabilmente collegati all'emissione di queste mucillagini e al movimento del filamento. Ma recenti osservazioni hanno consentito di evidenziare analoghi minuscoli pori anche nelle pareti divisorie tra cellule (GIDDINGS e STAEHELIN). Sembra pertanto valido ritenere che i *Cianobatteri* più evoluti possono aver raggiunto una primordiale organizzazione pluricellulare, che non sarebbe tuttavia identica a quella degli Eucarioti, in quanto nei *Cianobatteri* il plasmalemma non penetra mai nei poro-canali che pongono in comunicazione cellule vicine.

La microscopia elettronica ha consentito, inoltre, di porre in evidenza altre strutture tra i *Cianobatteri* di grande importanza filogenetica. Ho già ricordato, in generale, che in queste alghe procariote è presente un sistema fotosintetizzante costituito da tilacoidi

isolati, aderenti ai quali si trovano dei ficobilisomi, così denominati perché in essi sono situate le ficobiline, che costituiscono i pigmenti antenna che captano la luce. Essi, infatti, trasmettono l'eccitazione ai centri di reazione che sono invece situati nei tilacoidi. Questi con il loro ampio sviluppo, consentono un aumento eccezionale del numero di tali centri. Tale organizzazione è molto simile a quella delle Rodofite, con l'unica differenza, però, che tilacoidi e ficobilisomi nelle Rodofite sono riuniti nei cromatofori. Questa somiglianza di struttura aveva fatto pensare che le Rodofite fossero le uniche Alghe Eucariote, direttamente derivate dai Cianobatteri o da progenitori comuni ad essi. Ma l'estensione delle osservazioni al microscopio elettronico ad un numero sempre maggiore di Procarioti fotosintetizzanti, provvisti di clorofilla, ha posto in evidenza due altre organizzazioni molto differenti. Una è quella osservata in *Gloeobacter* (un nuovo genere di Cianobatteri, isolato di recente da RIPPKA e coll. dalla superficie umida di calcescisti in Svizzera) nel quale i centri reattivi sono localizzati nel plasmalemma (come si è già visto nei Rodobatteri), mentre i pigmenti di ficobiline sono distribuiti in una fascia poco strutturata, immediatamente interna al plasmalemma. Si potrebbe quindi, per ipotesi, pensare ad una origine dei Cianobatteri dai Rodobatteri, con qualche forma simile a *Gloeobacter*. Ciò sembra verosimile in quanto le ficobiline, pur essendo molto importanti come pigmenti antenna, non costituiscono mai dei centri di reazione. E' stato poi accertato che illuminando dei Cianobatteri in presenza di CO₂ ma in ambiente privo di azoto, i ficobilisomi vengono demoliti, ma viene ugualmente effettuato, una sintesi ossigenica. Un fatto identico d'altra parte è stato osservato anche per le Alghe rosse e precisamente nel *Cyanidium caldarium*. La fotolisi dell'acqua, infatti, sembra dipendere dalla presenza di fosfatidilgliceridi nelle membrane tilacoidali, composti questi che mancano ai Batteri. Da un Cianobatterio del tipo di *Gloeobacter* con le ficobiline poco addensate in ficobilisomi, avrebbe potuto distaccarsi una linea evolutiva verso le Criptofcee, nelle quali le ficobiline non sono addensate in ficobilisomi ma distribuite uniformemente nell'interno dei tilacoidi. Da tener presente, inoltre, che le biliproteine delle Criptofcee sono immunologicamente differenti tanto da quelle dei Cianobatteri quanto da quelle delle Rodofite. Sarebbe molto interessante conoscere se esista o meno una certa analogia tra le biliproteine delle Criptofcee e quelle di *Gloeobacter*.

La terza struttura particolare di Alghe procariote è quella delle Prochlorofite, di cui finora si conosce un unico genere (*Prochloron*)

con una sola specie, che non si è riusciti a mantenere in coltura e che vive da simbionte su alcuni generi tropicali di Ascidie. Si tratta di organismi non compartimentati, e pertanto sicuramente Procarioti, che non hanno però ficobiline (per cui LEWIN, che per primo ha trovato questi organismi, non li colloca tra i Cianobatteri pur riconoscendo che si tratta di Procarioti con fotosintesi ossigenica) e che nei loro tilacoidi invece posseggono clorofilla a e b con i centri di reazione di grandezza corrispondenti a quelli delle Clorofite e delle piante superiori (GIDDINGS e coll.) I loro tilacoidi, inoltre, non sono singoli come nei Cianobatteri e nelle Rodofite, ma appaiati. Il nome stesso dato a questi organismi ricorda l'ipotesi che da essi siano derivate le Clorofite. Le ricerche di questi organismi non sono facili, sembra tuttavia che essi abbiano numerosi pigmenti accessori che si trovano anche nei Cianobatteri, mentre non hanno carotenoidi del tipo di quelli noti per le Clorofite. I Procarioti quindi avrebbero potuto essere il punto di partenza di almeno tre distinte linee fletiche, una che ha portato alle Rodofite, una alle Criptoficee e una terza alle Clorofite e alle Euglenoficee che hanno clorofilla a, un po' di clorofilla b e tilacoidi a gruppi. In questo caso però si ammetterebbe non un solo ma più passaggi da Procarioti ad Eucarioti.

La presenza via via in maggiori proporzioni di ossigeno esercitò una notevole pressione evolutiva anche sui batteri allora esistenti, che, come abbiamo detto, erano inizialmente tutti anaerobi. Da tener presente che l'utilizzazione dell'ossigeno per i processi respiratori, rispetto alla glicolisi, rappresenta un vantaggio di notevoli proporzioni. Ma essa, d'altra parte, determina la produzione di H_2O_2 e di superossidi fortemente tossici, per cui è possibile la sopravvivenza in questo ambiente solo ad organismi che posseggono superossidodismutasi, catalasi e perossidasi. Probabilmente, i primi batteri non obbligatoriamente anaerobici furono delle forme aertolleranti, simili a quelle ora viventi, nelle quali si trovano superossidodismutasi, ma non catalasi (GOTTSCHALK). Solo successivamente devono essere comparsi i Batteri aerobi. Tra questi sono da includere innanzi tutto quelli nitrificanti che non sono di norma capaci di ossidare l' NH_3 in anaerobiosi, in quanto la formazione di idrossilamina da NH_3 ha bisogno di O_2 elementare. Questi batteri sono probabilmente derivati da quelli metanossidanti o da batteri anaerobi che svolgevano una fotosintesi anossigenica utilizzando l' NH_3 come composto donatore di idrogeno (BRODA). Anche i ferrobatteri si possono far risalire a questo periodo, quando l'ossigeno

libero si accumulava nell'acqua, ma l'atmosfera era ancora riducente. Anch'essi, in via ipotetica, potrebbero essere derivati da forme anaerobiche fotosintetizzanti che utilizzavano i composti ferrosi, che non potevano autossidarsi nell'atmosfera pre-ossidata (KELLY). Il progressivo accumulo di ossigeno nell'ambiente deve aver favorito, inoltre, in questo periodo, la differenziazione di tutti quei batteri che sono largamente diffusi nell'acqua all'interfacies tra zone riducenti e zone ossidanti. Tali batteri potevano essere del tipo dei solfobatteri incolori (Athiorodacee), di alcuni alobatteri chemiorganotrofi, di alcuni ferrobatteri microaerofili, di *Hydrogenomonas* e di *Metanobatteri* capaci di utilizzare l' H_2 e il metano, ma solo in ambiente con ossigeno. Nel gruppo di questi Batteri si possono forse collocare anche quelli recentemente scoperti a notevoli profondità negli oceani e che sembra siano capaci di sfruttare energia geotermica. Essi sono stati rinvenuti sia in prossimità delle isole Galapagos, sia a sud della Baia della California (ORCOTT). Si tratta di reperti veramente eccezionali, che hanno stupito anche gli zoologi, in quanto sarebbero stati scoperti, per la prima volta, degli animali apparentemente autotrofi. In questi luoghi, sottoposti ad una enorme pressione idrostatica, dove dalla sottile crosta terrestre fuoriescono in continuità dei vapori caldi contenenti acido solfidrico, sono stati trovati tra l'altro strani esseri simili a vermi (*Vestimentifera*), lunghi anche alcuni metri e del diametro di una decina di centimetri, privi di bocca e di ano, e quindi incapaci di nutrirsi come qualsiasi altro animale. Nel loro interno però si trova una lunga cavità, denominata trofosoma, nella quale sono stati trovati vari enzimi già noti per le piante (come quelli del ciclo di CALVIN). Ci si è accorti anche che tutto il trofosoma è tappezzato da solfobatteri che utilizzano l'idrogeno solforato dell'ambiente e continuano a produrre sostanze organiche sufficienti non solo per se stessi, ma anche per la vita e la crescita dell'organismo vermiforme, che diviene così apparentemente autotrofo.

Il progressivo accumulo di ossigeno nell'acqua e la sua fuoriuscita nell'atmosfera determinava intanto sia la trasformazione di quest'ultima da anaerobica ad aerobica, sia la schermatura dei raggi ultravioletti, per la formazione di ozono, sia una migliore utilizzazione dei composti organici da parte dei batteri, che, divenuti aerobi potevano sfruttare completamente la catena dei citocromi. In questo ambiente, probabilmente verso 1.4 miliardi di anni fa (quindi dopo circa un miliardo di anni dall'inizio della produzione di ossigeno da parte dei Cianobatteri) si originarono nel-

l'acqua i primi Eucarioti. E' noto che alcuni Autori ritengono che almeno per quanto riguarda i flagelli, i mitocondri e i plastidi si sia trattato inizialmente di un semplice caso di simbiosi. D'altra parte già Aristotele considerava le piante come animali con la bocca immersa nel terreno e SCHIMPER e MERESCHKOWSKI, verso la fine del secolo scorso, avevano prospettato l'origine simbiotica dei plastidi (v. anche RIS e PLAUT). Si deve però prevalentemente alla MARGULIS il rilancio dell'origine simbiotica dei plastidi e dei mitocondri, facendoli derivare rispettivamente da Cianobatteri e da Batteri aerobi, che sarebbero stati fagocitati da un organismo tipo ameba. Anche i flagelli, secondo la Margulis si sarebbero progressivamente differenziati da originari organismi epiparassiti del tipo delle Spirochete. Uno degli argomenti delle ipotesi della Margulis che maggiormente lascia perplessi riguarda la differente natura del plasmalemma degli Eucarioti rispetto a quella dei Procarioti. Questi ultimi, infatti, non sono capaci di fagocitosi, per cui non si capisce come essi abbiano potuto inglobare Batteri e Alghe azzurre. A questo proposito mi sembra interessante quanto, mediante il microscopio elettronico, è stato possibile osservare (GRILLI e PELLEGRINI) durante uno studio pluriennale sui fenomeni che accompagnano le fioriture di Microcystis nel Lago di Varese. Un prelievo fatto al colmo della fioritura ha permesso di riconoscere fra l'altro una notevole presenza di batteri e, molto spesso, la penetrazione di questi batteri in Microcystis. Essi determinavano quasi sempre la progressiva digestione dell'Alga, ma, in alcuni casi si sono trovate cellule di Microcystis apparentemente normali contenenti Batteri. Si potrebbe quindi anche immaginare che con processi analoghi i Batteri penetrati nell'interno di altri organismi anziché determinarne la lisi siano poi divenuti simbiotici, in accordo con quanto suggerisce la Margulis e sorpassando l'handicap della fagocitosi che sembra poco probabile.

Ma lasciamo da parte questo problema dell'origine degli Eucarioti, e facciamo invece un salto di un altro miliardo di anni, considerando qualche aspetto riguardante la fuoriuscita delle piante dall'acqua che, come noto, si pensa sia avvenuta circa 400 milioni di anni fa. Possiamo chiederci, innanzi tutto, quali Alghe possano considerarsi come progenitrici delle piante terrestri.

Un tempo si era pensato alle Cromofite, e precisamente alle Feoficee, data la supposta origine di gametangi e sporangi delle Archegoniate dalle sporocisti pluricellulari di Ectocarpus, e data la complessità morfologica raggiunta da queste Alghe, che nei loro

cauloidi differenziano cellule specializzate per il trasporto delle soluzioni (leptoidi e idroidi). La mancanza di clorofilla b in queste Alghe e la presenza invece della clorofilla c, per la cui sintesi occorrono vari passaggi, oltre alla limitata importanza che è stata recentemente riconosciuta all'organizzazione del corpo di questi organismi dal punto di vista della loro filogenesi, ha indotto successivamente a ritenere che le piante terrestri siano derivate dalle Clorofite. Si pensava che la Fritschiella potesse essere presa come punto di partenza per la conquista successiva della terra ferma. La Fritschiella, infatti, presenta un certo sviluppo di una porzione incolore immersa nel fango (che ricorda i rizoidi dei gametofiti delle Archegoniate) e una parte sub-aerea fotosintetizzante. Anche in questo caso, tuttavia, l'analogia riguarda solo l'organizzazione del tallo, e, di nuovo sembra che tale ipotesi sia errata. Ancora una volta le osservazioni al microscopio elettronico hanno consentito di cambiare gli schemi filogenetici. E' stato visto, infatti, che l'ultrastruttura del fuso mitotico della Fritschiella è ben diversa da quella delle piante terrestri, che, per questi caratteri, assomigliano invece alle Coleochetales e alle Charales (STEWART e MATTOX). Nelle Carofite, inoltre, le gametocisti tendono ad essere protette da cellule sterili, per cui anche per questo carattere si potrebbero far derivare le Archegoniate dalle Caroficee. Inoltre, era stato osservato (RAGAN e CHATMAN) che in questi stessi ordini è largamente diffuso un enzima, la glicolato-ossidasi, che è presente di norma nelle piante terrestri e che manca sia in Fritschiella che nelle Ulotrachelles, ad eccezione di Klebsomidium. Questo fatto ha indotto Pickett-Heaps a pensare a Klebsomidium come al genere più primitivo della classe delle Caroficee dalla quale sarebbero poi derivate le piante terrestri fotosintetizzanti. Sembra tuttavia ancora prematuro accettare incondizionatamente l'ipotesi di Pickett-Heaps in quanto se è vero che la glicolato-ossidasi con i suoi rapporti con la fotorespirazione è un carattere biochimico di notevole interesse, che si trova solo in piante evolute, è anche vero che Tolbert ha potuto dimostrare che tale enzima manca addirittura in due monocotiledoni. A questo proposito mi sembra interessante ricordare alcune ricerche del gruppo di Marré per quanto riguarda l'azione della fusicoccina nel promuovere l'estruzione elettrogenica dell' H^+ e l'assorbimento di ioni K^+ . Tale azione è diffusa in tutte le Angiosperme esaminate e giù giù fino alle Briofite, ed è ancora rilevabile nella Chara, ma non nella Fritschiella e nemmeno nella Spirogira.

Una delle piante terrestri più antiche di cui sono rimasti resti fossili è sicuramente la Rhynia che, come è noto, non possedeva ancora né foglie, né radici, in quanto era formata da un fusto in parte epigeo, ramificato dicotomicamente. In queste prime piante terrestri, come poi in tutte quella da esse derivate, si sono verificate fin dall'inizio alcune fondamentali modifiche morfologiche degli apparati vegetativi, che riguardarono la natura della parete, sia in relazione alla protezione contro il pericolo di una eccessiva perdita di acqua e contro i danni degli animali erbivori, sia in riguardo alla necessità di sviluppare un sistema di cellule specializzate alla conduzione dell'acqua. Da notare che alcune modifiche della parete poterono essere sfruttate per risolvere contemporaneamente più di uno dei problemi ora ricordati. Questo sembra valere specialmente per quanto si riferisce ai composti fenolici e al processo di acilazione aromatica dei polisaccaridi della parete (SWAIN), cioè alla sostituzione del carbossile di un particolare composto organico con un ossidrile. SWAIN giustamente ricorda i composti fenolici in quanto tutte le Alghe e tutti i Funghi sono privi di flavonoidi, largamente diffusi, al contrario, nelle piante terrestri. Questi composti, che avrebbero costituito un valido schermo contro i raggi UV, avrebbero assunto probabilmente anche una importanza determinante antifungina. Ma il loro significato appare ancora maggiore se si tiene presente che processi di acilazione sono indispensabili anche per la biosintesi della lignina, cioè di una sostanza che compare appunto con l'emersione dall'acqua e che, sfruttata per la prima volta in modo improprio nei Muschi (che si limitarono ad utilizzarla per i movimenti igroscopici del peristoma in rapporto alla regolazione della fuoriuscita delle spore dalla capsula), venne poi utilizzata in tutte le Tracheofite per differenziare efficienti cellule conduttrici. Ed è noto quanta importanza dal punto di vista filogenetico sia da attribuire proprio al perfezionamento del sistema di conduzione dell'acqua.

Ma come avviene spesso nel campo evolutivo, la difesa dai parassiti fungini dovuta ai processi di acilazione venne a perdere importanza con la successiva formazione di una acil-idrolasi da parte dei patogeni (SWAIN). Fu a questo punto, probabilmente che le piante ricorsero, come protezione, alla introduzione di nuovi composti acilati, con la formazione dell'acido benzoico e metossi-benzoico, ai quali si riconosce una notevole capacità di inibire la crescita di microrganismi, ciò che deve aver sicuramente aumentato la capacità di difesa contro le specie patogene. Modifiche in parte

simili si verificarono naturalmente anche per le pareti lignificate. Queste, infatti, mentre nelle Psilofite contengono acido cinnamico, nelle Licofite hanno come componenti essenziali acidi metossilati, tra i quali possiamo ricordare l'acido ferulico e l'acido sinapico, quest'ultimo molto diffuso anche nelle Angiosperme (SWAIN). Altri composti acilati della parete, di notevole importanza, sono quelli formati per la prima volta nelle Sfenofite, che sono riuscite a sintetizzare composti fenolici con tre ossidrili, punto di partenza per la successiva sintesi dei tannini, tanto diffusi nelle Spermato-fite. Da notare che SWAIN ritiene giusta la collocazione delle Briofite tra le Tracheofite, considerandole come forme semplificate secondariamente, proprio per la loro capacità di sintetizzare fenoli con tre ossidrili.

La estrema riduzione delle Licofite e delle Sfenofite nel permiano sempre secondo SWAIN, sarebbe stata determinata dalla larga diffusione dei rettili erbivori, che rifiutavano invece le Gimnosperme per il loro contenuto di diterpeni. Lo stesso Autore spiega la scomparsa dei grandi rettili mesozoici con l'avvento delle Angiosperme ricche di composti molto più potenti, come sostanze deterrenti, di quelle presenti nelle Pteridofite, quali i tannini idrolizzabili e gli acidi tannici.

Un altro punto di particolare interesse per quanto riguarda l'evoluzione delle piante terrestri è stato recentemente riconosciuto ai rapporti che esse inizialmente instaurarono con altri organismi e soprattutto con Funghi ed insetti (MARFORNE e INGHAN). Viene cioè spesso posta in evidenza la stretta connessione evolutiva che lega questi gruppi di organismi tanto differenti tra di loro. A questo proposito mi sembra interessante qualche rapido accenno a due problemi; il primo riguardante il portamento delle piante terrestri, il secondo il rapporto filogenetico-tassonomico tra Funghi e pianta ospite.

Per quanto riguarda il primo punto, KEVAN e coll. sostengono che l'evoluzione delle piante terrestri nel devoniano è collegata ai cambiamenti che si sono verificati anche nei funghi e negli animali terrestri che sono stati trovati in gran numero tra le Rinie, cioè tra le più antiche piante fossili terrestri. Tali Funghi, tutti Ficomyceti, dovevano essere simbionti e solo nel carbonifero, con lo sviluppo degli Ascomyceti e dei Basidiomiceti, la formazione di pareti di chitina avrebbe favorito una loro vita di semindipendenza. Gli animali terrestri erano miriapodi, aracnidi e collemboli. Mancavano ancora invece le forme alate. Le piante di Rinia sono state

spesso trovate lesionate dalle mandibole degli artropodi devoniani per cui appare plausibile l'ipotesi di una pressione selettiva che abbia agito da un lato su di una maggiore protezione delle cellule, probabilmente mediante un aumento della porzione chitinoso della parete, e dall'altro sull'allontanamento delle spore dal terreno, mediante la preferenziazione di quegli individui che presentavano una maggiore crescita in altezza. Tale fatto sarebbe risultato di notevole importanza oltre che per una migliore illuminazione che avrebbe favorito il processo fotosintetico, anche per l'allontanamento delle spore dalle lesioni prodotte dagli animali erbivori e per la più agevolata dispersione delle spore per mezzo del vento. E' noto che (KEVAN e coll.) mentre nelle Alghe la quantità di sporopollenina della parete delle spore raggiunge un massimo del 50%, nei Licopodi essa arriva addirittura al 90%. D'altra parte i rapporti evolutivi che si sarebbero instaurati tra le piante (gli unici produttori primari esistenti) e gli animali che vivevano sul terreno avrebbero fatto sì che in seguito al raggiungimento dei portamenti arborei delle più antiche Licofite e Sfenofite sarebbe stata favorita la comparsa di artropodi alati. Questi esercitarono a loro volta una pressione selettiva verso un ulteriore irrobustimento della parete delle spore, ciò che, secondo alcuni, avrebbe consentito, per la prima volta, di utilizzare gli artropodi alati come agenti della dispersione delle spore. Questo fatto, infine, avrebbe favorito la comparsa della eterosporia, con una sempre maggiore protezione delle macrospore, che divennero via via meno numerose nell'interno dei singoli sporangi. Questi finirono con lo sviluppare in alcune Pteridofite strutture protettive talmente avanzate da far riavvicinare gli sporangi agli ovuli delle Spermatofite, come nel caso della Miadesmia e del Lepidocarpon.

Questa crescita in altezza delle piante terrestri avrebbe provocato d'altra parte, indipendentemente da quanto supposto da KEVAN e SWAIN sui rapporti tra vegetali fotosintizzanti da un lato e funghi e artropodi dall'altro, anche la necessità di modificare profondamente il ciclo di queste piante. A questo riguardo è ben noto che quasi tutti gli animali sono diplonti, e che a questa regola fa eccezione solo un piccolo numero di protozoi. Questo ciclo, indipendentemente dai vantaggi che offre, è possibile negli animali, in quanto essi spostandosi non hanno difficoltà ad incontrarsi ed unirsi, così da far giungere i gameti maschili fino al gamete femminile. Nelle piante acquatiche esistono pure delle specie diplonti. Alcune di esse, essendo unicellulari e vivendo sospese nell'acqua hanno la possibilità di unirsi a due a due grazie al loro trasporto per mezzo delle correnti che ne facilitano così l'incontro. Altre, vivono

fissate ai fondali e allora devono necessariamente sostituire l'unione degli individui alla sola unione dei loro gameti, che dovranno essere dotati di movimenti autonomi, in modo da potersi incontrare e fecondarsi. Data questa facilità di giungere all'unione dei gameti nell'ambiente acquatico, nei vegetali nessun particolare ciclo è stato privilegiato dalla selezione. Infatti cicli evolutivi simili a quelli degli animali si trovano in taxa tutt'altro che evoluti. Ben diversa è stata invece l'azione della selezione sulle piante della terra ferma, in quanto per esse la soluzione del problema della riproduzione è stata ottenuta in altro modo.

Partiamo da una delle tante piante acquatiche aplodiplonti e immaginiamo ora che un'alga siffatta cerchi di conquistare la terra ferma. Se vuole dare origine a nuovi individui diploidi deve riuscire a far incontrare i gameti maschili con quelli femminili. La soluzione che si presentava alle prime piante terrestri era duplice: esse cioè potevano produrre individui ermafroditi sui quali differenziare vicini tra di loro gameti maschili e femminili, oppure contenere le proprie dimensioni, in modo che il gametofito fosse bagnato dall'acqua, alla quale, come avveniva nelle piante acquatiche potevano essere affidati i gameti maschili. La prima soluzione avrebbe necessariamente comportato la fusione fra gameti appartenenti al medesimo individuo, cioè una autofecondazione. Gli svantaggi di una tale fecondazione sono numerosi e sarebbe troppo lungo elencarli. D'altra parte le prime piante terrestri, derivando da specie nelle quali esistevano già dei meccanismi contro l'autofecondazione, non ricorsero a tale tipo di riproduzione sessuale, ma seguirono la seconda via sopra menzionata, produssero cioè dei gametofiti di piccole dimensioni che facilmente venivano inzuppatisi di acqua e che quindi potevano ancora affidare all'ambiente i loro gameti. Essi cioè mantenevano la dipendenza dall'acqua, almeno per quanto riguarda una delle due generazioni. Basti pensare ai Muschi che vengono facilmente inzuppatisi d'acqua e che quindi non hanno difficoltà a riprodursi sessualmente liberando i loro gameti nell'ambiente.

Ma l'emersione dall'acqua avrebbe avuto un senso se le piante avessero potuto utilizzare meglio la luce solare e, come abbiamo visto, sfuggire alla distruzione da parte degli animali che vivevano sul terreno. Divennero quindi favorite le piante che riuscirono a crescere in altezza più delle altre. Ciò venne raggiunto dalle Felci, nelle quali lo sporofito (che produce spore) si allunga verso l'alto, mentre dalle spore si forma un gametofito molto ridotto, che rimane aderente al terreno e che libera i gameti nell'acqua dell'am-

biente. Tuttavia anche in questi casi vi erano numerosi svantaggi per la pianta terrestre, soprattutto per il fatto che i loro gametofiti, erano ancora legati ad ambienti umidi e quindi solo in tali ambienti avveniva la fecondazione e poteva poi svilupparsi lo sporofito.

Per tali motivi vediamo che gran parte dell'evoluzione delle piante terrestri è legata alla necessità di far giungere i gameti maschili in prossimità di quelli femminili, senza dover ricorrere alla presenza dell'acqua. Sarebbe lungo elencare tutte le varie tappe di questo progressivo sganciamento dall'ambiente acquatico. Basti pensare che già nelle Pteridofite e poi in tutte le Spermatofite il problema è stato risolto, innanzi tutto, producendo due tipi di spore ben diverse (fenomeno dell'eterosporia). Alcune, germinando danno origine a gametofiti maschili che differenziavano gameti maschili, altre formavano invece gametofiti femminili e gameti femminili. In secondo luogo le Angiosperme provvidero a proteggere con foglie trasformate e con strati di cellule sterili le spore prodotte. Infine, anziché liberare le spore anticiparono la germinazione di queste, in modo che lo stesso sporofito si assunse il compito di nutrire le due generazioni gametofitiche, una (ridottissima) che alla fine forma il gamete femminile e una ancora più ridotta che produce i gameti maschili. E sempre i gameti femminili rimangono protetti dalle stesse foglie trasformate (il pistillo del fiore) che proteggono le spore femminili, quelli maschili, insieme con il microscopico gametofito maschile che li ha differenziati viene avvolto da pareti molto resistenti, impermeabili all'acqua e capaci di proteggerli dalle avverse condizioni ambientali. Nelle Angiosperme, cioè, non vengono liberati gameti (che sarebbero destinati ad una rapida morte), ma minuscoli gametofiti maschili ben protetti che tutti conoscono con il nome di polline. Per eliminare inoltre gli svantaggi della autofecondazione il polline prodotto da un individuo dovrà essere trasportato più o meno lontano, nel processo di impollinazione, in modo che possa raggiungere il pistillo di un fiore adatto così da ottenere la cosiddetta impollinazione incrociata. Ma qui giunto il polline non sarà ancora a contatto del gamete femminile, che si trova infatti nell'interno del fiore protetto da molti strati di cellule. Occorre infatti far giungere i gameti maschili fino alla cellula uovo, ciò che viene ottenuto nelle Angiosperme mediante la produzione, da parte del polline, del tubetto pollinico, che si approfonda nei tessuti che proteggono la cellula uovo e finisce col raggiungerla liberando a questo punto i gameti maschili. Ma ogni pianta deve

provvedere a riconoscere il polline adatto in modo che al gamete femminile giungano i gameti maschili appropriati. L'evoluzione ha raggiunto in questo campo una grande raffinatezza. Per molte piante, infatti, è stata riconosciuta la presenza nelle due pareti del polline e nelle cellule dei tessuti attornianti il gametofito femminile, che devono essere attraversate prima che il tubetto pollinico arrivi all'ovocellula, di sostanze particolari che si riconoscono tra di loro e che impediscono sia che il gamete femminile venga fecondato da gameti provenienti da pollini di piante appartenenti a specie differenti (in modo che venga resa impossibile la formazione di ibridi), sia la autofecondazione. Tra il polline e i pistilli dei fiori impollinati cioè, avviene un reciproco riconoscimento che può portare all'accettazione o al rifiuto del granulo pollinico. Naturalmente, raggiunta questa evoluzione degli organi ai quali è affidata la riproduzione sessuale, nelle Angiosperme si è scatenata con rapidità incredibile un'evoluzione tendente a rendere l'impollinazione sempre più sicura e meno dispendiosa possibile. L'evoluzione dell'impollinazione, a sua volta, ha portato all'evoluzione degli insetti pronubi. Questa coevoluzione è stata descritta da tempo ma solo recenti ricerche hanno messo meglio in evidenza le varie tappe. Purtroppo si tratta qui di tutto un capitolo evolutivo che meriterebbe una trattazione a sé, per cui sembra più opportuno, indugiare su alcune questioni riguardanti il più vasto problema della filogenesi delle Angiosperme.

Si tratta di un problema tutt'altro che risolto sia per quanto riguarda il gruppo o i gruppi sistematici dai quali si sarebbero distaccate le Angiosperme, sia per ciò che concerne il riconoscimento degli ordini e delle famiglie di Angiosperme da ritenersi più primitive, sia, infine, in riguardo alla successiva filogenesi dei vari ordini di Angiosperme. E' certamente utilissimo il confronto con il maggior numero possibile di reperti fossili, alcuni dei quali sono stati rinvenuti in condizioni di conservazione talmente ottimali, da consentirne addirittura l'esame ultrastrutturale al microscopio elettronico. L'importanza di questo confronto risiede nel fatto che se noi esaminiamo bene i vari schemi filogenetici proposti, possiamo constatare che quasi tutti si basano su semplici osservazioni fenetiche, che poi con estrapolazioni più o meno fortunate sono prese a pretesto per la ricostruzione di schemi filetici.

Per comprendere le difficoltà che si incontrano in questi studi e i motivi delle discordanze che ancora esistono tra Autori differenti, mi limiterò a considerare solo alcuni ordini di Angiosperme:

le Casuarinali, le Fagali, le Policarpiche e le Amamelidali, queste ultime con fiori morfologicamente intermedi tra quelli dei tre ordini sopra ricordati.

E' ben noto che per WETTSTEIN le Angiosperme più antiche sono quelle che posseggono un maggior numero di caratteri che le riavvicinano alle Gimnosperme, in quanto esse sarebbero derivate da queste attraverso le Gnetofite. WETTSTEIN così ritiene Casuarine e Fagali Angiosperme molto antiche, pur riconoscendo però una notevole arcaicità anche alle Magnoliali, che sarebbero forse derivate dalle Amamelidali. Si sarebbe così passati da piante ad impollinazione anemogama a piante ad impollinazione sempre più entomogama. L'anemogamia delle Fagali, sempre secondo WETTSTEIN, è in perfetto accordo con l'anemogamia delle Gimnosperme, da cui le Fagali sarebbero derivate. CRONQUIST e TAKHTAJAN, partendo invece prevalentemente dallo studio della struttura del legno, escludono che Casuarine e Fagali, per il loro legno eteroxilo, possano essere primitive e le ritengono derivate dalle Magnoliali, attraverso le Amamelidali. PHILIPSON, in base alla struttura degli ovuli pone su due linee filetiche che divergono da un ipotetico gruppo arcaico comune le Magnoliali da un lato e le Amamelidali-Dillentiali (che comprendono le Fagali) dall'altro.

Queste divergenze di opinione si basano su differenti valutazioni dell'importanza da attribuire a questo o a quel carattere dal punto di vista filogenetico, e sulla natura primaria o secondaria di tale carattere. Facciamo un esempio: per WETTSTEIN la impollinazione anemogama delle Fagali è primaria deriva cioè direttamente da altre piante ad impollinazione anemogama (Gimnosperme); per TAKHTAJAN, invece, nelle Fagali l'impollinazione anemogama è secondaria, è cioè derivata da piante che in precedenza avevano adottato l'entemogamia (Magnoliali). Chi ha ragione in questi casi? Le cose sono ancora più complesse se si tiene conto che nei vegetali l'evoluzione non è stata ugualmente rapida per tutte le strutture e che una data struttura che ha avuto una evoluzione lenta in un dato taxon può risultare invece notevolmente accelerata in un altro taxon. Per tale motivo caratteri ancestrali possono essere mescolati a caratteri evoluti.

Per quanto riguarda la reciproca posizione filogenetica degli ordini di Angiosperme ora ricordati appaiono di grande interesse le osservazioni di SAVILE e di LAUNDON sui rapporti tra alcuni Funghi (Uredinali e Ustilaginali) da un lato e Angiosperme dall'altro. Una serie di caratteri consentono di ricostruire con buona appros-

simazione la filogenesi delle Uredinales. Ora è stato accertato che Felci e Gimnosperme sono frequentemente parassitate da Uredinali arcaiche, probabilmente derivate da analoghe forme ancestrali. Interessante anche il fatto che Casuarinali e Fagali sono parassitate da forme arcaiche di Uredinali, mentre le Amamelidali sono parassitate da specie molto più recenti. Per SAVILE, pertanto si dovrebbe escludere una derivazione delle Fagali dalle Amamelidali, e pensare cioè, se mai, ad una derivazione delle Amamelidali dalle Fagali. D'altra parte le Magnoliali sono scarsamente infettate da Uredinali e quando lo sono non si riconosce bene la posizione sistematica e filogenetica del loro parassita, per cui si può pensare che anche le Magnoliali siano Angiosperme primitive (circa dello stesso periodo delle Fagali), che avrebbero occupato zone molto distanti (dal punto di vista geografico o da quello ecologico) sia da quelle su cui si erano sviluppate le Fagali, sia anche da quelle ove vi era vegetazione di Conifere e Felci. Con queste nuove osservazioni ritorniamo cioè a ritenere sia le Fagali che le Casuarinali molto antiche e non derivate dalle Amamelidali per un ritorno secondario alla anemofilia.

Una esauriente discussione sulle varie ipotesi tutt'ora esistenti per quanto riguarda la filogenesi delle Angiosperme (KRASSILOV; CROWFORD; DAHLGREN) e un esame sull'importanza di questo o quel carattere, pur essendo di grande interesse, non sono possibili ora, per cui ritengo utile semplicemente accennare ai risultati ottenuti in un recente simposio su questi argomenti (KUBITZKI), durante tale simposio, prendendo a base questo o quel carattere, non solo si sono ottenuti schemi spesso contrastanti, ma è stata anche più e più volte modificata la stessa composizione in famiglie dei vari ordini, quando questa o quella famiglia veniva ad occupare una posizione fastidiosa per lo stesso schema proposto.

Alla fine del recente Simposio di Amburgo, ora ricordato, la relazione conclusiva di MERXMÜLLER appare di grande interesse per la sua visione critica delle varie ipotesi sulla filogenesi delle Angiosperme. Egli infatti arriva alla conclusione che allo stato attuale delle nostre conoscenze, non è possibile proporre alcuna fedele tassonomia filetica delle Angiosperme (egli addirittura afferma che lo schema proposto da TAKHTAJAN e CRONQUIST può essere sicuramente considerato uno dei più validi... ma solo dal punto di vista didattico). Infatti nelle piante l'evoluzione di qualsiasi carattere avrebbe subito vicissitudini spesso inverse, con ritorno a processi o a strutture abbandonate in un primo tempo, cosicché non si sa mai se

un dato carattere è primario o secondario o addirittura terziario, e non si riesce in alcun modo a stabilire quali siano le somiglianze fenetiche, dovute al fatto che vari taxa hanno avuto linee evolutive parallele o convergenti, e quali siano invece le vere somiglianze patristiche. Anche caratteri che in campo animale sono molto validi, per esempio la comparazione della struttura dei citocromi, nelle piante si sono dimostrati senza alcun valore. In base a queste e ad altre numerose considerazioni molto acute, MERXMÜLLER arriva addirittura ad affermare, in accordo con i chimici che avevano studiato la distribuzione e la biosintesi di vari composti naturali nelle piante, che « non è possibile e non è serio unire assieme, come fanno gli attuali filogenetisti, la scienza con la fantasia e con l'arte ».

BIBLIOGRAFIA

- BLUMER M. (1965) - Organic pigments: their long term fate. *Science*, **149**, 723-726.
- BRODA E. (1977) - The position of nitrate respiration in evolution. *Organisms of Life*, **8**, 173-174.
- BRODA E. (1977) - Two kinds of lithotrophs in nature. *Zeitsch. f. Allg. Mikrobiol.*, **17**, 491-493.
- CALVIN M. (1959) - Evolution of enzymes and the photosynthetic apparatus. *Science*, **130**, 1170-1174.
- COHEN Y., JORGENSEN B. B., PADAN E., SHILO M. (1975) - Sulphid-dependent anoxygenic photosynthesis in the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*. *Nature*, **257**, 489-492.
- CRAWFORD D. J. (1978) - Flavonoid chemistry and angiosperm evolution. *Bot. Rev.*, **44**, 431-456.
- CRONQUIST A. (1970) - The evolution and classification of flowering plants. Nelson and Sous Ltd, London.
- DAHLGREN R. - A commentary on a diagrammatic presentation of the Angiosperms in relation to the distribution of character states, pp. 253-284. In: Kubitzki K. « Flowering plants. Evolution and classification of higher categories ». *Plant Systematics and Evolution*, suppl. 1 (1977).
- GEROLA F. M., GRILLI-CAIOLA M., PELLEGRINI S. (1982) - Aspects of natural populations of *Microcystis*. Poster al « First International Phycological Congress », St. John's, Newfoundland.
- GIDDINGS T. H., WITHERS N. W., STAEHELIN L. A. (1980) - Supramolecular structure of stacked and unstacked regions of the photosynthetic membranes of *Prochloron* sp., a prokaryote. *Proc. Natn. Acad. Sci., U.S.A.*, **77**, 352-356.
- GIDDINGS T. H., STAEHELIN L. A. (1978) - Plasma membrane architecture of *Anabaena cylindrica*: occurrence of microplasmodesmata and changes associated with heterocyst development and the cell cycle. *Cytobiologie*, **16**, 235-249.
- GORDON J. K. (1981) - Introduction to be nitrogen-fixing prokaryotes, pp. 781-794, vol. 1 - In: Starr M. P., Stolp H., Trüper H. G., Balows A., Schlegel H. G. « The Prokaryotes ». Springer Verlag, Berlino.
- GOTTSCHALK G. (1981) - The anaerobic way of life of prokaryotes, pp. 1421-1424, vol. 2°

- In: Starr M. P., Stolp H., Trüper H. G., Balows A., Schlegel H. G. « The Prokaryotes ». Springer Verlag, Berlino.
- GRILLI CAIOLA M., PELLEGRINI S. (1980) - Aspetti ultrastrutturali dell'ingiallimento e rinverdimento di *Microcystis aeruginosa* Kütz. *Caryologia*, **33**, 133-134.
- HARBORNE J. B., INGHAM J. L. (1978) - Biochemical aspects of the coevolution of higher plants with their fungal parasites, pp. 343-406. In: Harborne J. B. « Biochemical aspects of plant and animal coevolution ». Academic Press, London.
- HOROWITZ N. (1945) - Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **31**, 153.
- KELLY D.P. (1981) - Introduction to the chemolithotrophic bacteria, pp. 997-1004 vol. 1 - In: Starr M. P., Stolp H., Trüper H. G., Balows A., Schlegel H. G. « The Prokaryotes ». Springer Verlag, Berlino.
- KEVAN P. G., CHALONER W. G., SAVILE D. B. O. (1975) - Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Paleontology*, **18**, 391-417.
- KRASSILOV V. A. (1977) - The origin of Angiosperms. *Bot. Rev.*, **43**, 143-176.
- KUBITZKI K. (1977) - Flowering plants. Evolution and classification of higher categories. *Plant Systematics and Evolution*, suppl. 1.
- KUBITZKI K. (1977) - Some aspects of the classification and evolution of higher taxa, pp. 21-32. In: Kubitzki K. « Flowering plants. Evolution and classification of higher categories ». *Plant Systematics and Evolution*, suppl. 1.
- LAUNDON G. F. (1973) - Uredinales, pp. 247-280 - vol. IVB - In: Ainsworth G. C., Starrow F. K., Sussman A. S. « The Fungi ». Academic Press, N.Y.
- LEWIN R. A. (1976) - Prochlorophyta as a proposed new division of algae. *Nature*, **261**, 697-698.
- LEWIN R. A. (1977) - Prochloron, type genus of the Prochlorophyta. *Phycologia*, **16**, 217.
- MARGULIS L. (1970) - Origin of Eukariotic cells. Yale University Press.
- MARRÈ E. (1978) - Membrane activities as regulating factors for plant cell functions. *Biol. Cellulaire*, **32**, 19-24.
- MERESCHKOWSKI O. (1905) - Biol. Zentrbl., **25**, 593-602.
- MERXMÜLLER H. (1977) - Summary lecture. In: Kubitzki K. « Flowering plants. Evolution and classification of higher categories ». *Plant Systematics and Evolution*, suppl. 1.
- ORCOTT J. (1981) - Geology of the deep-sea vents. *New Scientist*, pp. 743-747.
- PHILIPSON W. R. (1977) - Ovular morphology and the classification of Dicotyledons, pp. 123-140. In: Kubitzki K. « Flowering plants. Evolution and classification of higher categories ». *Plant Systematics and Evolution*, suppl. 1.
- PICKETT-HEAPS J. D. (1955) - Green algae. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.
- RACKER E. (1955) - *Nature*, **175**, 249.
- RAGAN M. A., CHAPMAN D. J. (1978) - A biochemical phylogeny of the protists. Academic Press, London.
- RIPPKA R., WATERBURY J. B., COHEN-BAZIRE G. (1974) - A cyanobacterium with lacks thylakoids. *Arch. of Microbiol.*, **100**, 419-436.
- RIS H., PLAUT W. (1962) - Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.*, **13**, 393-391.
- SAVILE D. B. O. (1979) - Fungi as aids in higher plant classification. *Bot. Rev.*, **45**, 377-503.
- SCHIMPER A. F. W. (1885) - *Jarhb. Wiss. Bot.*, **16**, 1-247.
- SIEGEL S. M., GIUMARRO C. (1966) - On the culture of a microorganism similar to the precambrian microfossil *Kakabekia umbellata* Barghoorn in NH₃-rich atmospheres. *Proc. Natn. Acad. Sci., U.S.A.*, **55**, 349-353.
- STANIER R. Y., PFENNING N., TRUPER H. G. (1981) - Introduction to be phototrophic

- prokaryotes, pp. 197-211 - vol. 1 - Starr M. P., Stolp H., Trüper H. G., Balows A., Schlegel H. G. « The Prokaryotes ». Springer Verlag, Berlino.
- STEWART K. D., MATTOX K. R. (1975) - Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. *Bot. Rev.*, **41**, 104-135.
- SWAIN T. (1978) - Plant-animal coevolution: a synoptic view of the paleozoic and mesozoic, pp. 3-20. In: Horborne J. B. « Biochemical aspects of plant and animal coevolution ». Academic Press, London.
- TAKHTAJAN A. L. (1980) - Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.*, **46**, 225-359.
- TOLBERT N. E. (1980) - The plant cell. In: Stumpf P. K., Conn E. E. « The biochemistry of plants » - vol. 1 - Academic Press, N.Y.
- WETTSTEIN R. (1926) - *Botanica Sistematica*. Torino.