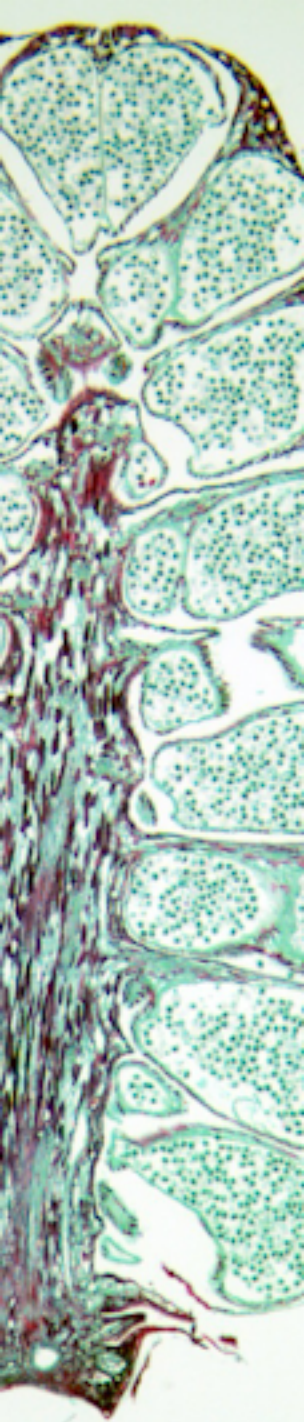


D = Diploid

H = Haploid



TRACHEOFITE

o cormofite (struttura a corno, formato da vere foglie, caule e radici)

BRIOFITE



SPERMATOFITE

“piante con seme”



PTERIDOFITE

crittogame vascolari



Gimnosperme

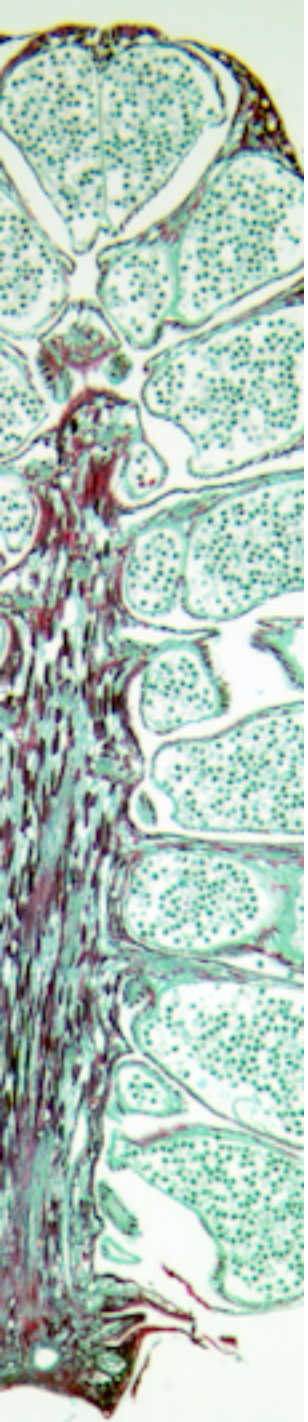
“a seme nudo”



Angiosperme

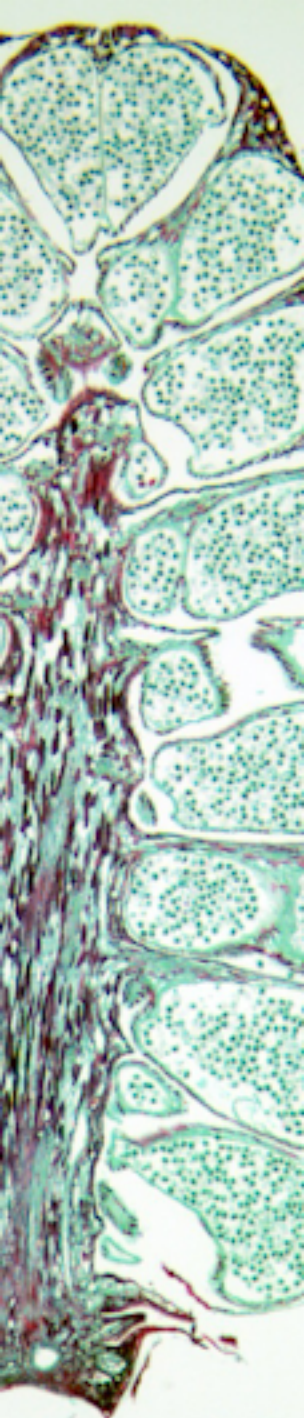
“a seme protetto”





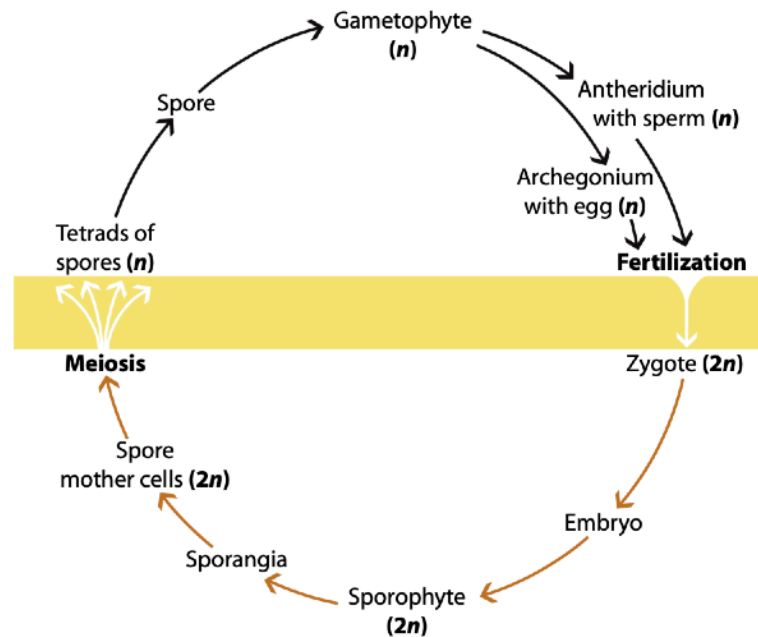
Le tracheofite, o piante vascolari

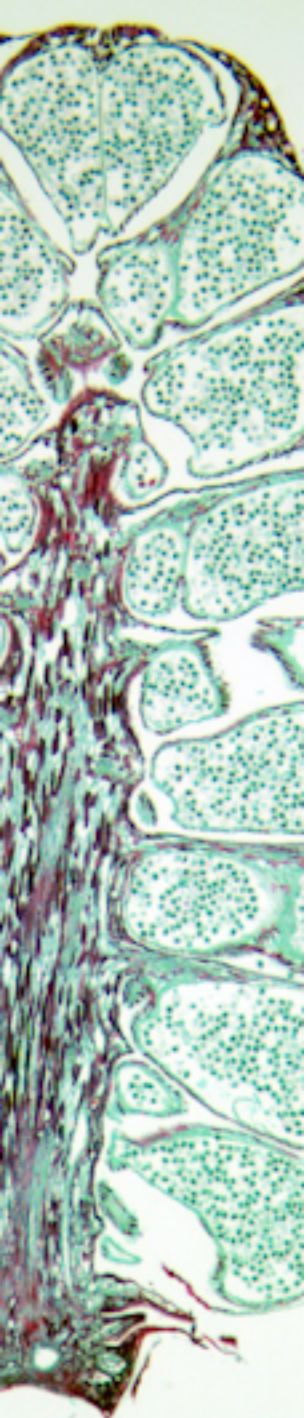




Le piante vascolari, o tracheofite, sono un gruppo monofiletico che ha come caratteristica comune la presenza di tessuti conduttori e di sostegno con pareti lignificate.

Inoltre, tutte le tracheofite hanno un ciclo biologico aplodiplonte, con alternanza di generazione tra una fase diploide e una aploide. Quest'ultima, il gametofito, al contrario di quanto accade nelle briofite, è la fase più ridotta. Nelle spermatofite (angio- e gimnosperme) questo addirittura diventa dipendente completamente dallo sporofito, ed è incapace di vita libera.





Lo sporofito, che diventa la generazione dominante, è ramificato, a differenza di quanto accade nelle briofite, ed è diviso in tre parti ben differenziate: radice, fusto e foglia. Questa organizzazione fa sì che non si parli più di tallo, ma di cormo.

Tradizionalmente, le tracheofite erano divise in due gruppi, le **pteridofite** (piante che si riproducono per spore), o **crittogame vascolari**, e le **spermatofite** (piante che si riproducono per semi), o **fanerogame**.

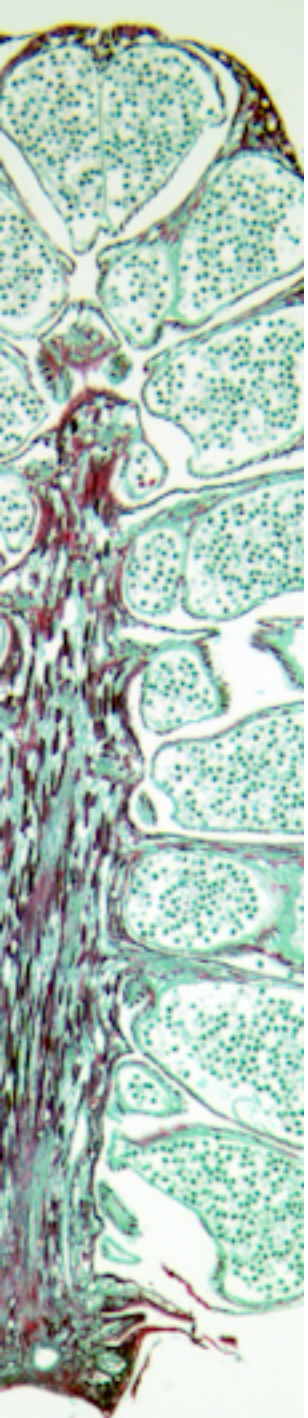
Tra le pteridofite si annoveravano licopodi, psiloti, equiseti e felci, mentre tra le spermatofite le cicadee, ginkgo, conifere, gnetofite e angiosperme.

Tuttavia, recenti studi hanno evidenziato che la filogenesi di questo gruppo ha visto prima la separazione delle **licofite** (i licopodi e le selaginelle), circa 400 milioni di anni fa, dal restante gruppo di tracheofite, dette **eufillofite**.

Le licofite si caratterizzano per le foglie con una unica venatura centrale (microfillia) e meristemi intercalari.

Le eupillofite hanno tutte foglie con venature ramificate, con meristemi apicali o marginali.

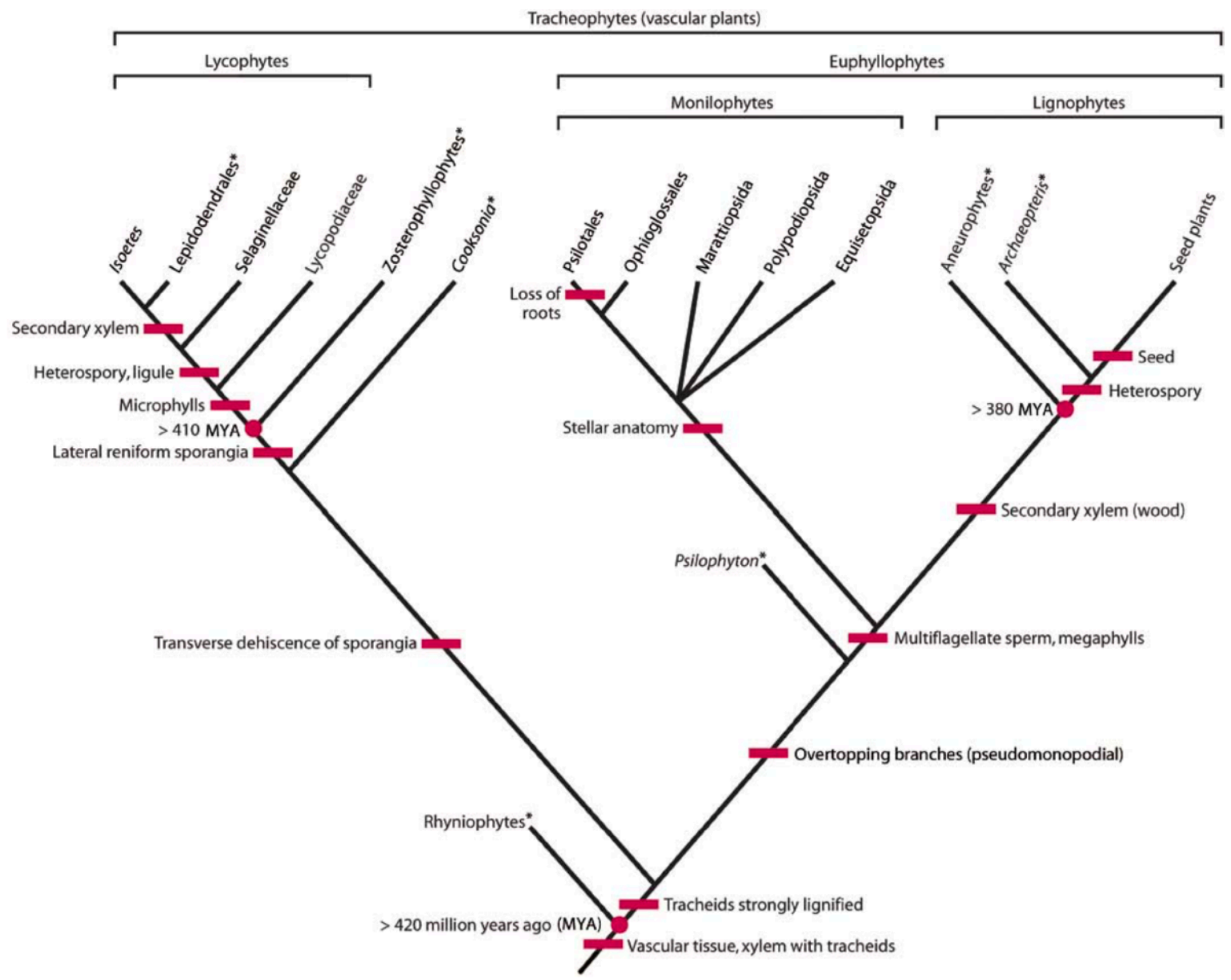
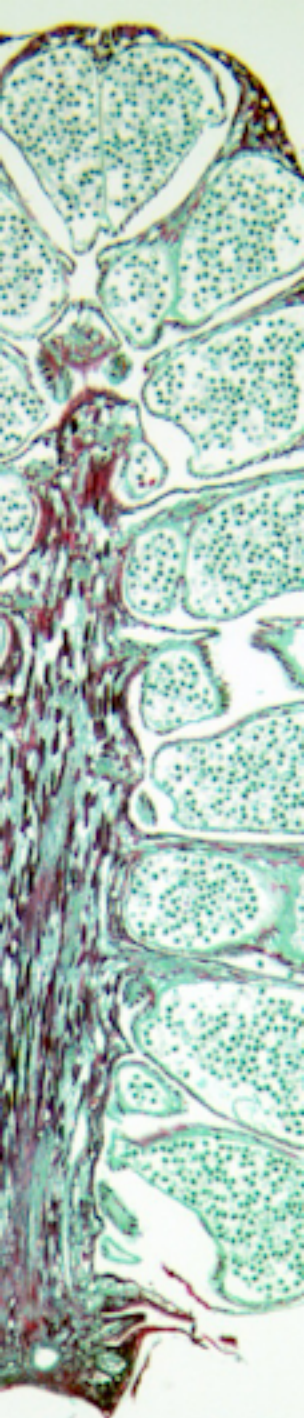


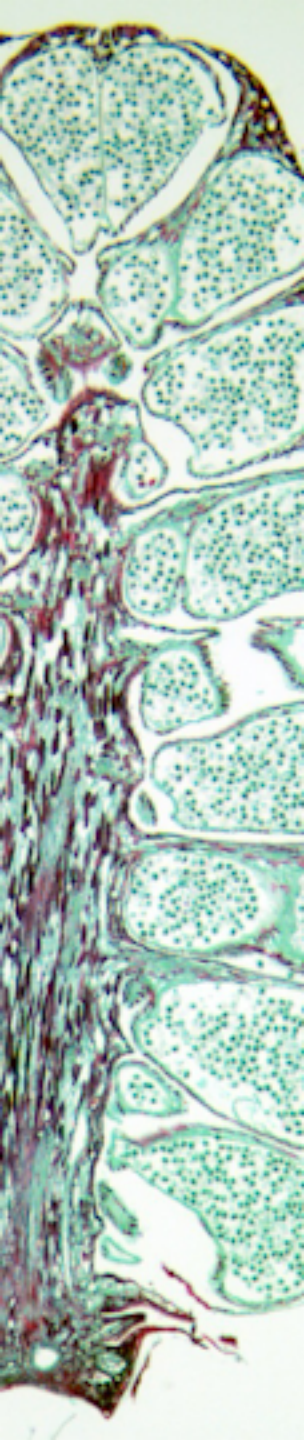


Il modello generale di diversificazione delle piante può essere interpretato in termini della successiva ascesa al dominio di quattro grandi gruppi di piante che in gran parte hanno sostituito i gruppi che erano dominanti in precedenza:

1. Piante vascolari primitive, caratterizzate da una dimensioni relativamente piccole, e morfologia semplice. Queste piante includevano rinofite, zosterofillofite, e trimerofite, dominanti dal Siluriano medio al Devoniano medio, da 425 a 370 milioni di anni fa.
2. Monilofite, licofite e progimnosperme, gruppi che dominano dal tardo Devoniano attraverso il Carbonifero, da circa 375 a circa 290 milioni di anni fa.
3. Le piante a seme, che cominciano a evolversi dal tardo Devoniano, 380 milioni di anni fa, e hanno un elevato differenziamento nel Permiano. Le gimnosperme in particolare hanno dominato la flora terrestre per la maggior parte dell'era Mesozoica, fino a circa 100 milioni di anni fa.
4. Piante con fiori (angiosperme), apparse nella documentazione fossile almeno 135 milioni di anni fa. Questo phylum è diventato abbondante nella maggior parte del pianeta in 30-40 milioni di anni, ed è rimasto dominante da allora.

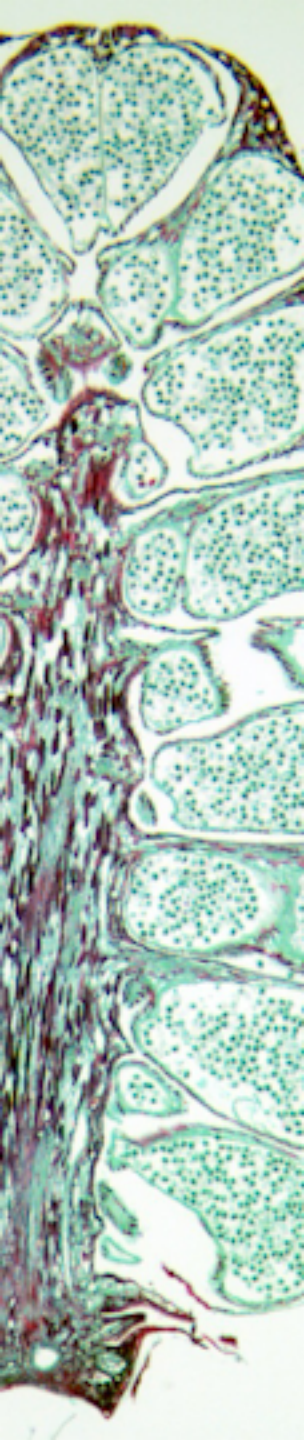






Le “pteridofite”, crittogame vascolari Licofite, equiseti, psiloti e felci





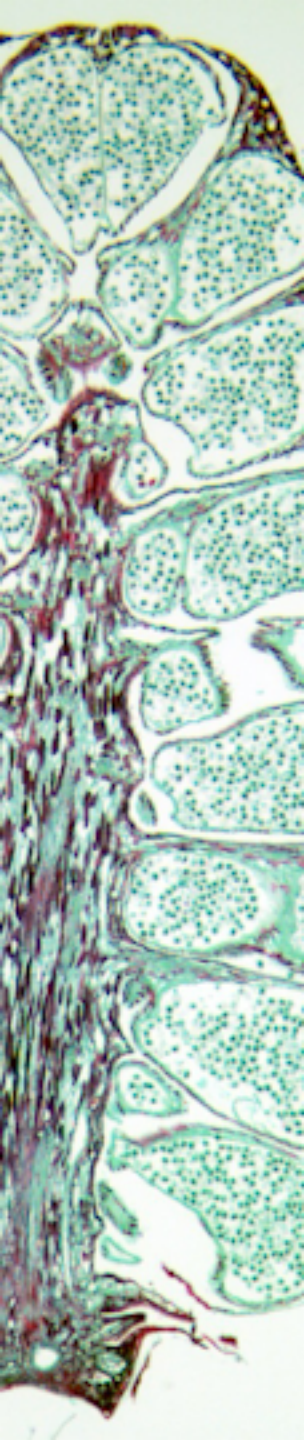
Le “pteridofite” erano un gruppo parafiletico, che è stato ri-arrangiato, come successo per le briofite.

Dopo la separazione delle licofite, la rimanente porzione di quelle che erano le pteridofite si è separata dalle spermatofite, costituendo il clade delle **monilofite**. Queste sono caratterizzate dalla riproduzione tramite spore, mancanza di semi, protoxilema confinato nei lobi dei fasci xilematici. Le **spermatofite** hanno semi, megasporangi circondati da tegumenti, presenza di un meristema secondario (cambio).

In generale si dividono oggi le tracheofite in tre divisioni, **Lycopodiophytina**, **Polypodiophytina**, e **Spermatophytina**.

Le vecchie “pteridofite” si dividevano in **leptosporangiate** e **eusporangiate**, a seconda dell’origine degli sporangi nello sporofito. Nel primo caso, questi originano a una unica cellula iniziale, e sono provvisti di una parete monostratificata. Nelle specie eusporangiate, l’origine dello sporangio è multicellulare, e la parete è pluristratificata. Tra le pteridofite, solo le felci terrestri sono leptosporangiate, e costituiscono un gruppo monofiletico, mentre gli altri gruppi delle vecchie pteridofite sono eusporangiati.



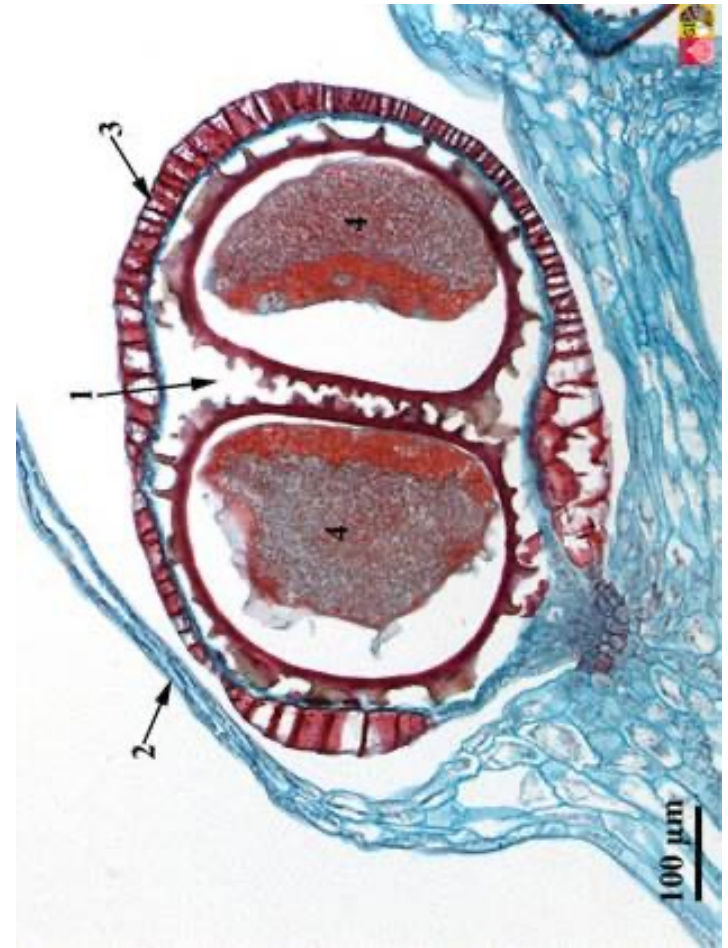
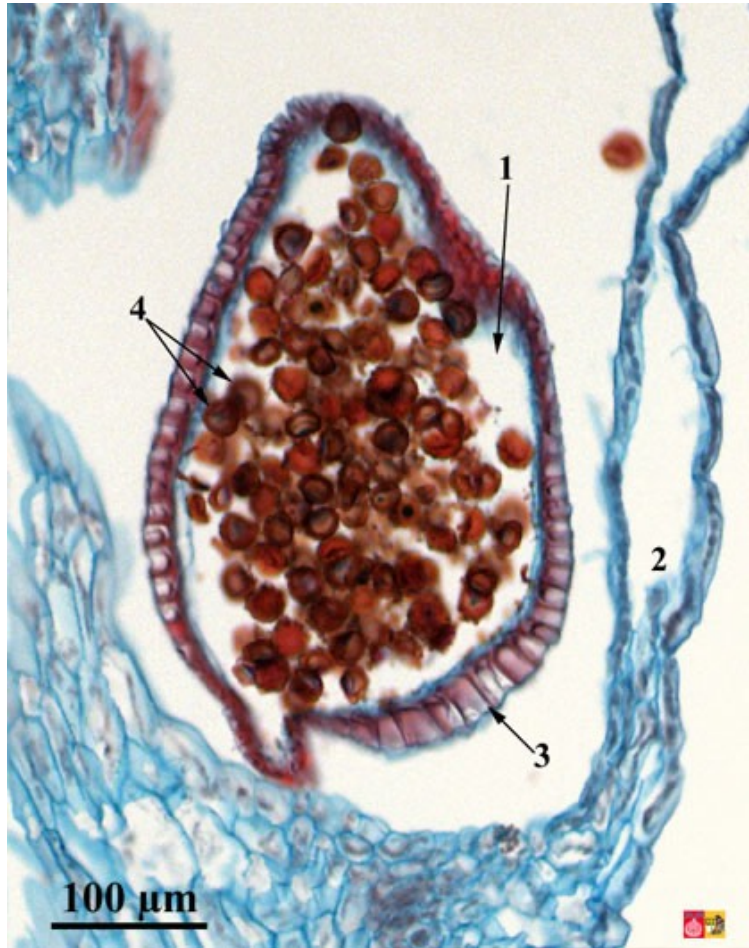
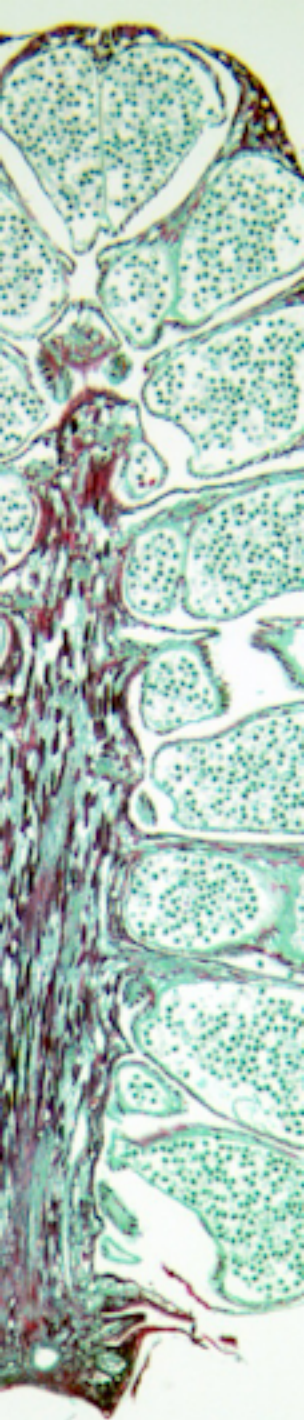


Licofite e felci hanno anche la caratteristica di avere **gametofiti** indipendenti dagli **sporofiti**, capaci generalmente di fotosintesi, o anche micorizzati. In ogni caso, sono in grado di sopravvivere senza il supporto trofico da parte dello sporofito. Questa caratteristica verrà persa nelle spermatofite. Quando sono verdi e laminari, come nelle felci, i gametofiti vengono chiamati **protalli**. In pochi casi, i gametofiti sono così ridotti da essere contenuti nella parete della spora che li ha generati.

La maggior parte delle specie sono **isosporee** (spore tutte uguali), e solo poche famiglie sono **eterosporee**, con una differenziazione in **macro-** e **microspore**, che originano **macro-** e **microgametofiti**. Questa caratteristica invece è la norma nelle spermatofite. L'eterosporia è un carattere che si è evoluto indipendentemente in diversi cladi.

La diversità maggiore si osserva nelle zone tropicali, ove alcune specie raggiungono anche dimensioni arboree, ma sono comunque diffuse in tutto il pianeta, e in alcuni casi vivono anche in ambienti aridi, nonostante la loro riproduzione sia legata all'acqua liquida.

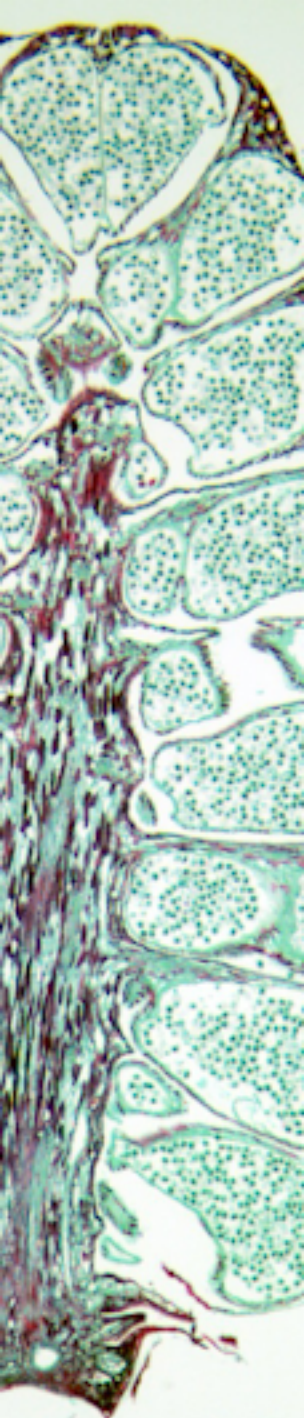




Micro- e macrosporofito, contenenti micro- e macrospore

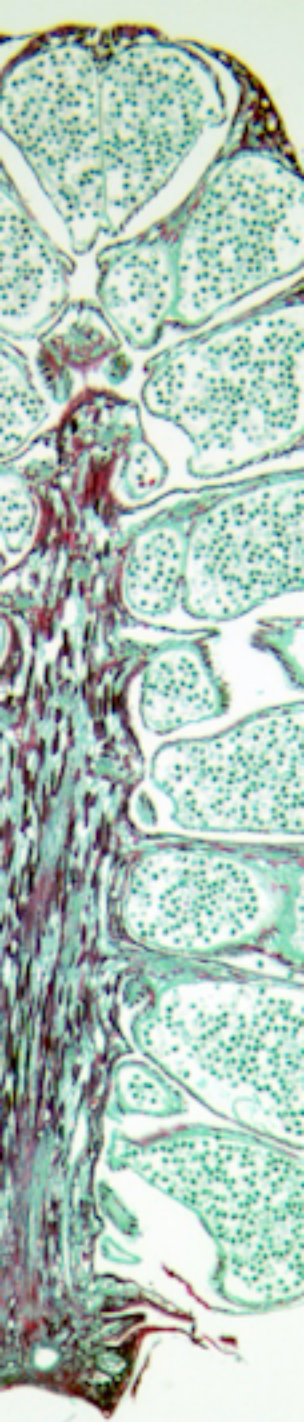


Piante vascolari senza semi

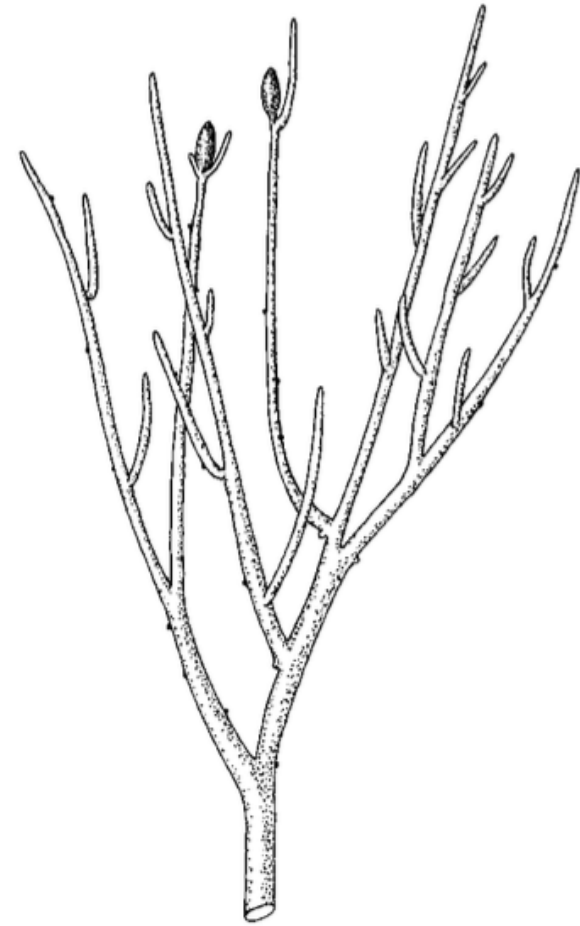


PHYLUM	HOMOSPOROUS OR HETEROSPOROUS	TYPE OF LEAVES	TYPE OF STELE	SPORANGIA	MISCELLANEOUS CHARACTERISTICS
Rhyniophyta (rhyniophytes)	Homosporous	None	Protostele	Terminal	Exclusively fossils; likely ancestors of trimerophytes
Zosterophyllophyta (zosterophyllophytes)	Many homosporous; some heterosporous	None	Protostele	Lateral	Exclusively fossils; closely related to lycophytes
Trimerophytophyta (trimerophytes)	Homosporous	None	Protostele	Terminal on ultimate dichotomies	Exclusively fossils; likely ancestors of ferns, progymnosperms, and perhaps horsetails
Lycopodiophyta (lycophytes)	Lycopodiaceae homosporous; Selaginellaceae and Isoetaceae heterosporous	Microphyll	Most with protostele or modified protostele	On or in the axils of sporophylls	Members of the Selaginellaceae and Isoetaceae have ligules; many extinct representatives
Monilophyta					
Psilotopsida	Homosporous	Megaphyll or absent through reduction	Protostele or more complex	Lateral; eusporangiate	Diverse in structure and anatomy; gametophytes subterranean, mycorrhizal
Marattiopsida	Homosporous	Megaphyll	Siphonostele or more complex	On sporophylls; eusporangiate	Large plants with complex leaves; gametophytes on soil surface, photosynthetic
Polypodiopsida (leptosporangiate ferns)	All homosporous except for Marsileales and Salviniiales, which are heterosporous	Megaphyll	Protostele in some; siphonostele or more complex types in others	On sporophylls; clustered in sori; leptosporangiate	Diverse in habit and habitat; gametophytes on soil surface, photosynthetic
Equisetopsida (equisetophytes)	Homosporous; some fossils heterosporous	Microphyll-like through reduction	Eustele-like siphonostele	On sporangiophores in strobili	Represented today by single genus, Equisetum, the horsetails



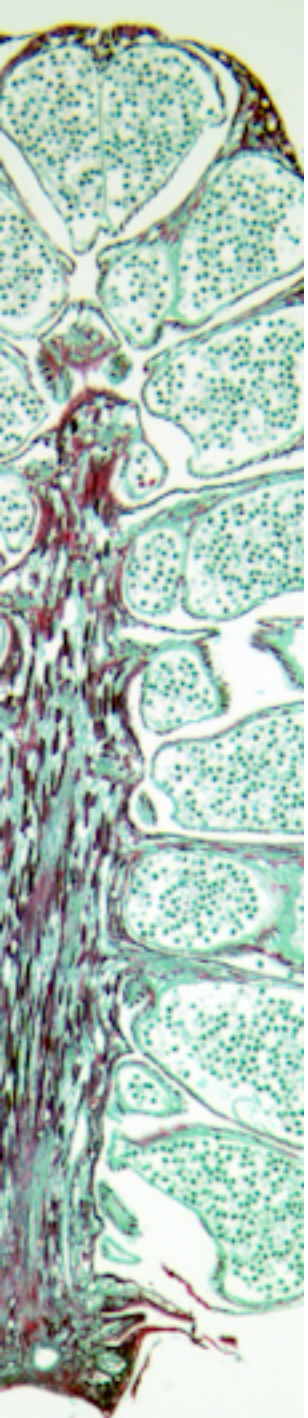


Le specie del phylum **Rhyniophyta** sono note solo per reperti fossili, in quanto estinte 380 milioni di anni fa. Non erano differenziate in radici, fusto e foglie. Lo sporofito aveva ramificazione dicotoma, e presentavano omosporia. Il fusto sotterraneo (rizoma) presentava rizoidi, e dava origine ai fusti aerei. La fotosintesi era fatta da tutto insisteva aereo della pianta, che era rivestito da una cuticola e presentava stomi. Sono stati ritrovati esemplari alti fino a 18 centimetri. I tessuti conduttori avevano più in comune con quelli dei muschi che con quelli delle successive tracheofite. I gametofiti erano probabilmente di grandi dimensioni, e sembra da alcuni reperti che fossero dotati di tessuti conduttori.

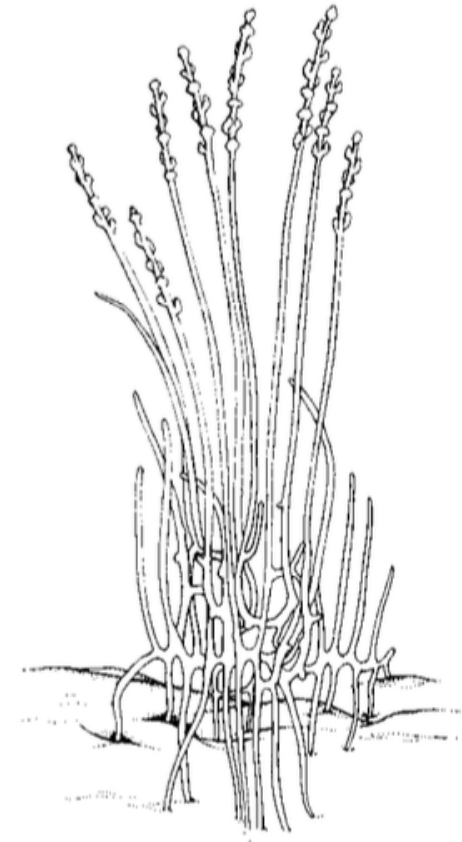


(a) **Rhyniophyte**



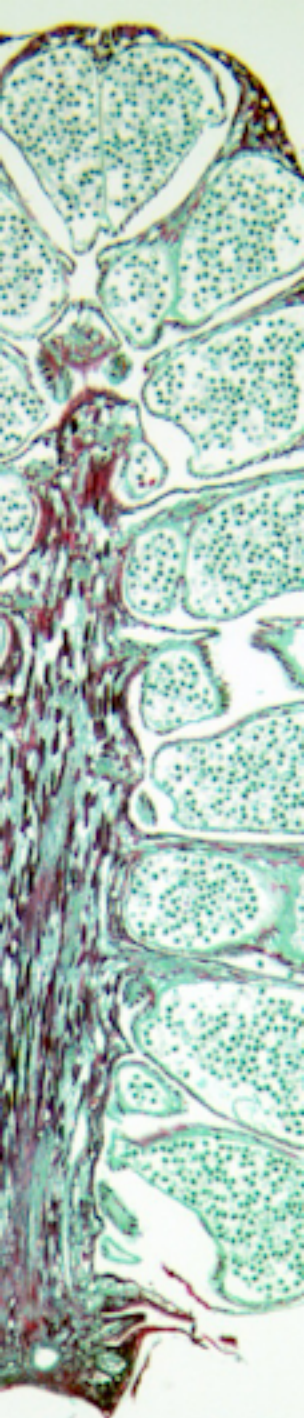


Anche le specie del phylum **Zosterophyllophyta** sono note solo per reperti fossili. Non erano differenziate in radici, fusto e foglie, e avevano ramificazione dicotomica. Gli stomi erano presenti solo nelle parti superiori, indicando che probabilmente quelle inferiori erano immerse in fanghi o in acque poco profonde. A differenza delle Rinofite, gli sporangi erano portati non all'apice dei fusticini, ma lateralmente. Presentavano isosporia. I tessuti conduttori erano simili a quelli delle Rinofite ma la maturazione delle trachee era centripeta (maturavano prima quelle più vicine all'epidermide del fusticino, poi quelle più interne). Questa caratteristica, assieme alla somiglianza degli sporofiti, fa pensare che delle zosterofillofite primitive siano anche le progenitrici delle Licofite.



(b) Zosterophyllophyte



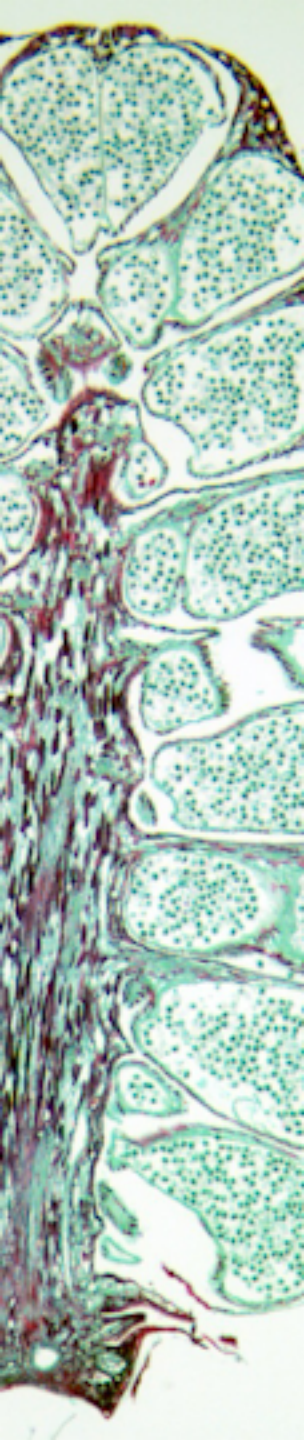


Il phylum **Trimerophytophyta**, che probabilmente si è evoluto direttamente dalle Rinofite, sembra rappresentare il gruppo ancestrale sia delle felci che delle progimnosperme. Piante più grandi e più complesse di rinofite o zosterofilofite, apparvero circa 395 milioni di anni fa e si estinsero circa 20 milioni di anni dopo. Mancavano ancora le foglie. La ramificazione era complessa, con l'asse principale che formava sistemi di diramazione laterali che dicotomizzavano più volte. Alcuni rami più piccoli terminavano in sporangi allungati, mentre altri erano interamente vegetativi. Il tessuto vascolare era probabilmente in grado di sostenere piante abbastanza grandi, oltre un metro di altezza. Come nelle Rinofite, lo xilema si differenziava in senso centrifugo.



(c) **Trimerophyte**





Phylum Lycopodiophyta

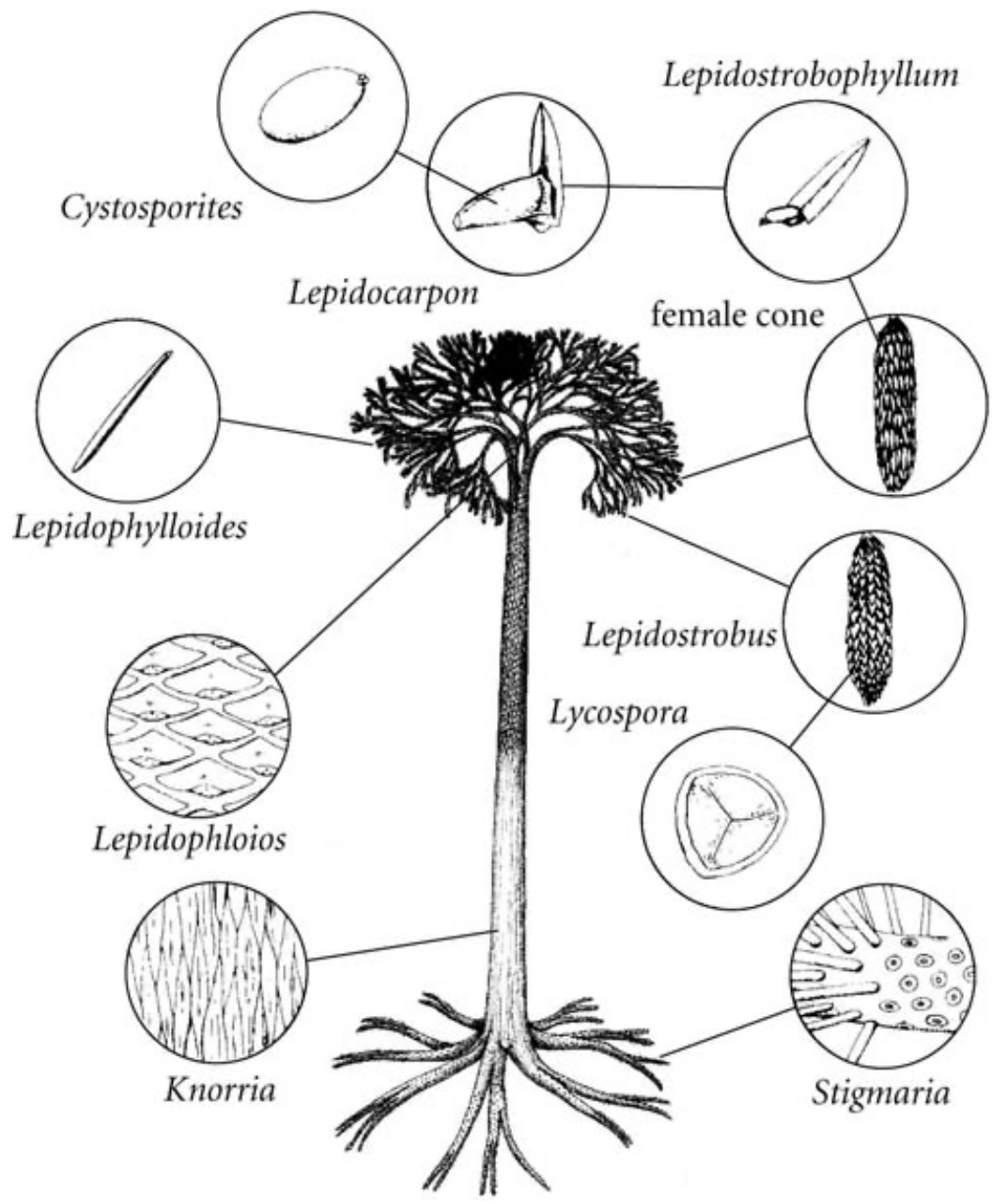
Le circa 1200 specie viventi del phylum Lycopodiophyta rappresentano una linea evolutiva che risale al periodo devoniano. Circa 400 milioni di anni fa si verificò la separazione di un clade di licofite che include le specie attuali da un clade delle Euphyllophytes, comprende tutti gli altri lignaggi di piante vascolari viventi: le monilofite (felci e equiseti) e le spermatofite.

Esistono numerosi ordini di licofite e almeno tre di quelli estinti includevano piante a portamento arboreo. I tre ordini viventi consistono interamente di piante erbacee; ogni ordine include una sola famiglia.

Tutte le licofite viventi e fossili possiedono microfilli, tipologia di foglia altamente caratteristica del phylum. Inoltre, tutte le licofite sono eusporangiate. Le licofite arboree, come il *Lepidodendron*, erano tra le piante dominanti delle foreste carbonifere.

La maggior parte delle linee di licofite legnose - quelle che mostravano una crescita secondaria - si estinsero prima della fine dell'era paleozoica, 248 milioni di anni fa.



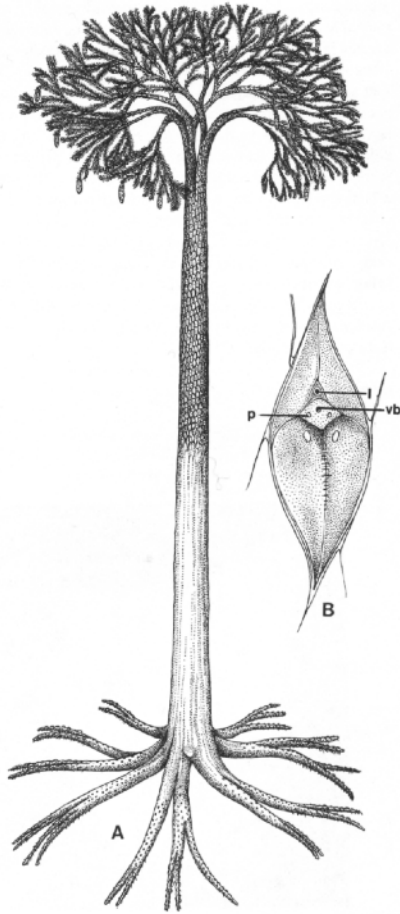


Ricostruzione di *Lepidodendron*, licofta arborescente, alto anche 50 m, dalle foreste del carbonifero dell'Europa e del Nord America. Non è mai stato trovato alcun campione completo, ma i sistemi di radici e i tronchi sono relativamente comuni. I dettagli della trama di corteccia, rami, foglie, coni, spore e semi sono dedotti da ritrovamenti isolati.

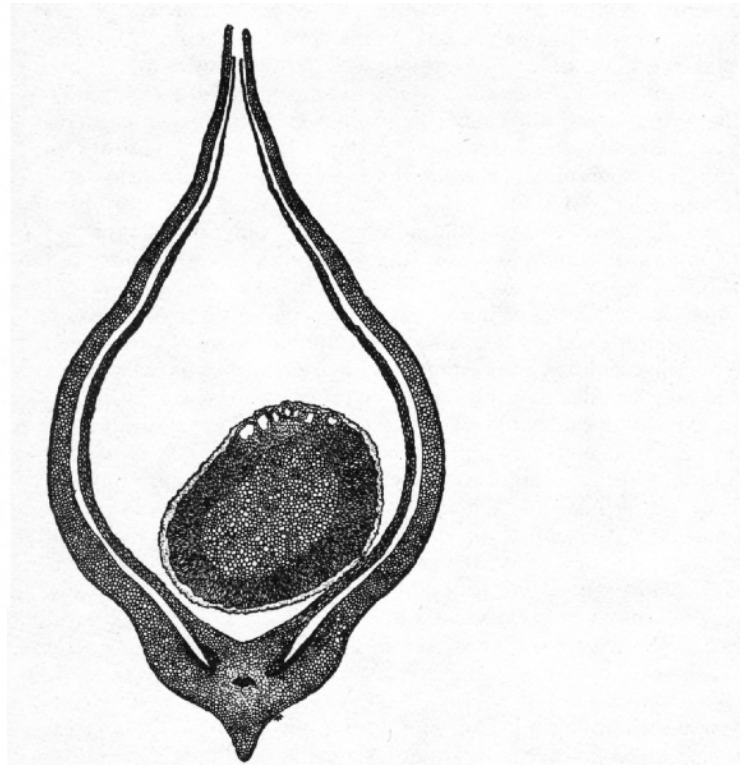




Reconstruction of *Lepidodendron* sp.
B. Leaf cushion of *L. aculeatum*. Ligule pit (l);
vascular bundle (vb); parichnose (p). Carboniferous.

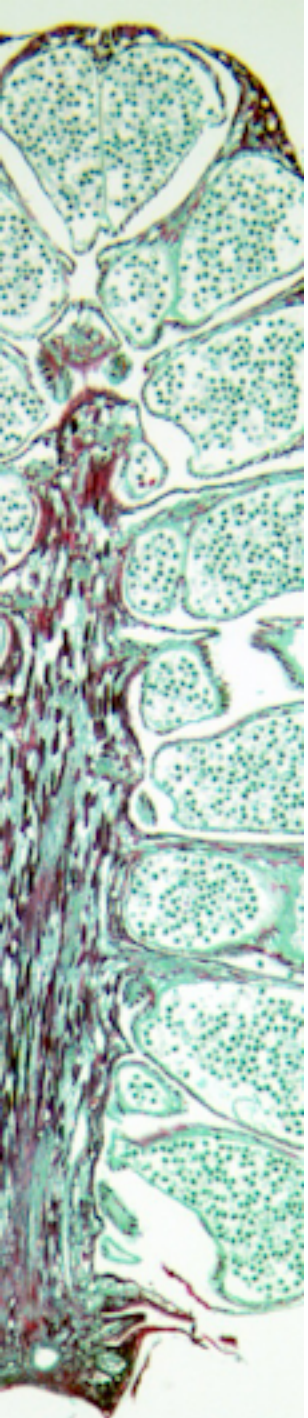


Nei *Lepidodendron*, l'intero organo formato da megaspora + megasporofillo racchiuso su sé stesso rimaneva attaccato alla pianta fino alla formazione dell'embrione, per essere poi disperso (protoseme!). I megasporofilli erano disposti in coni, che assomigliavano a quelli delle attuali gimnosperme.



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)].





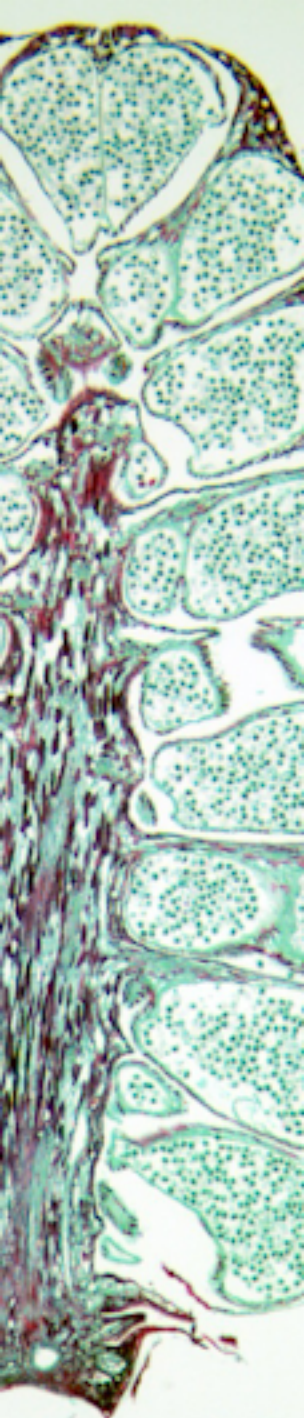
La famiglia **Lycopodiaceae** è la più importante del phylum. Una volta comprendeva il solo genere *Lycopodium*, ma ora è divisa in circa 15 generi.

Gli sporofiti consistono solitamente in un rizoma ramificato da cui derivano rami e radici aeree, con **microfilli** generalmente disposte a spirale. Le Lycopodiaceae sono **isosporee**; gli sporangi si presentano singolarmente sulla superficie superiore di microfilli fertili chiamati **sporofilli**, che possono essere intervallati a microfilli sterili, o raggruppati in strobili o coni all'apice dei rami aerei.



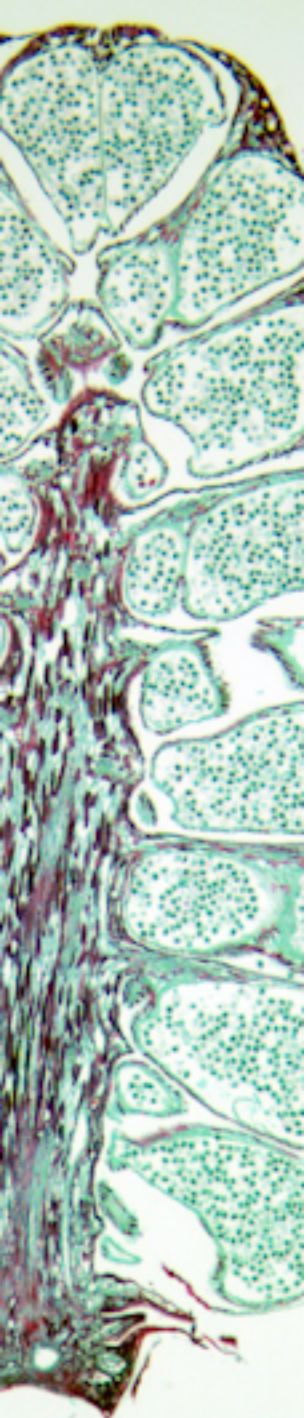
Nelle immagini: rami aerei e sporofilli in *Huperzia selago*





Sporofilli riuniti in strobili terminali in *Lycopodium clavatum*

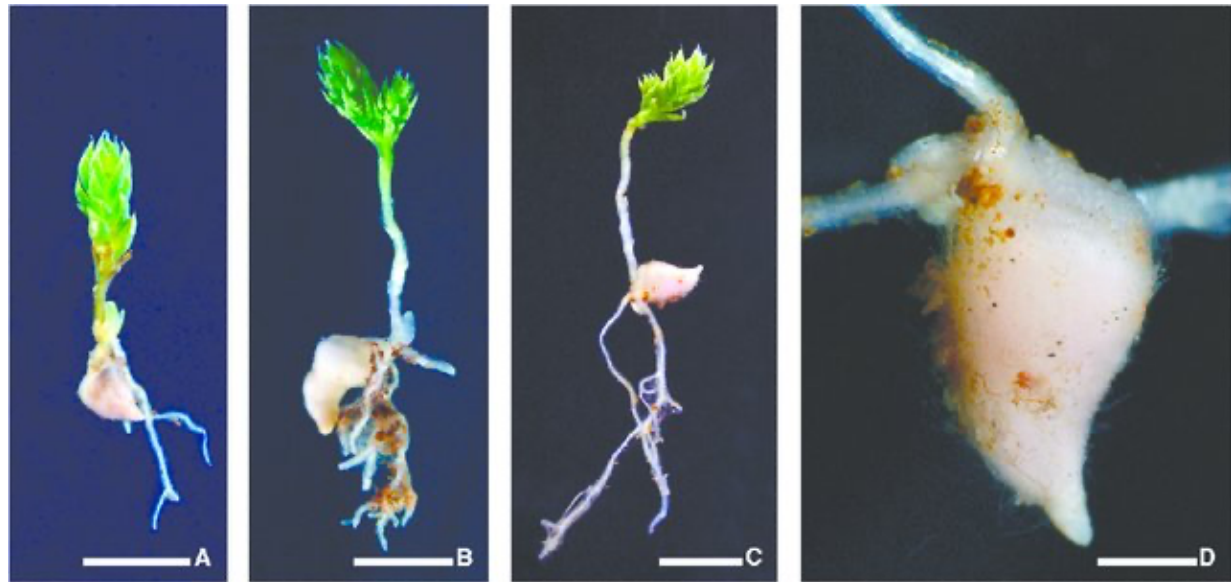




Le spore delle Lycopodiaceae germinano in **gametofiti** bisessuali che possono essere verdi, o sotterranei e non fotosintetici, ma **micorizzati**. Sviluppo e maturazione di **archegoni** e **anteridi** possono richiedere dai 6 ai 15 anni. I tassi di auto-fecondazione sono molto bassi, nonostante sia anteridi che archegoni siano portati sullo stesso gametofito.

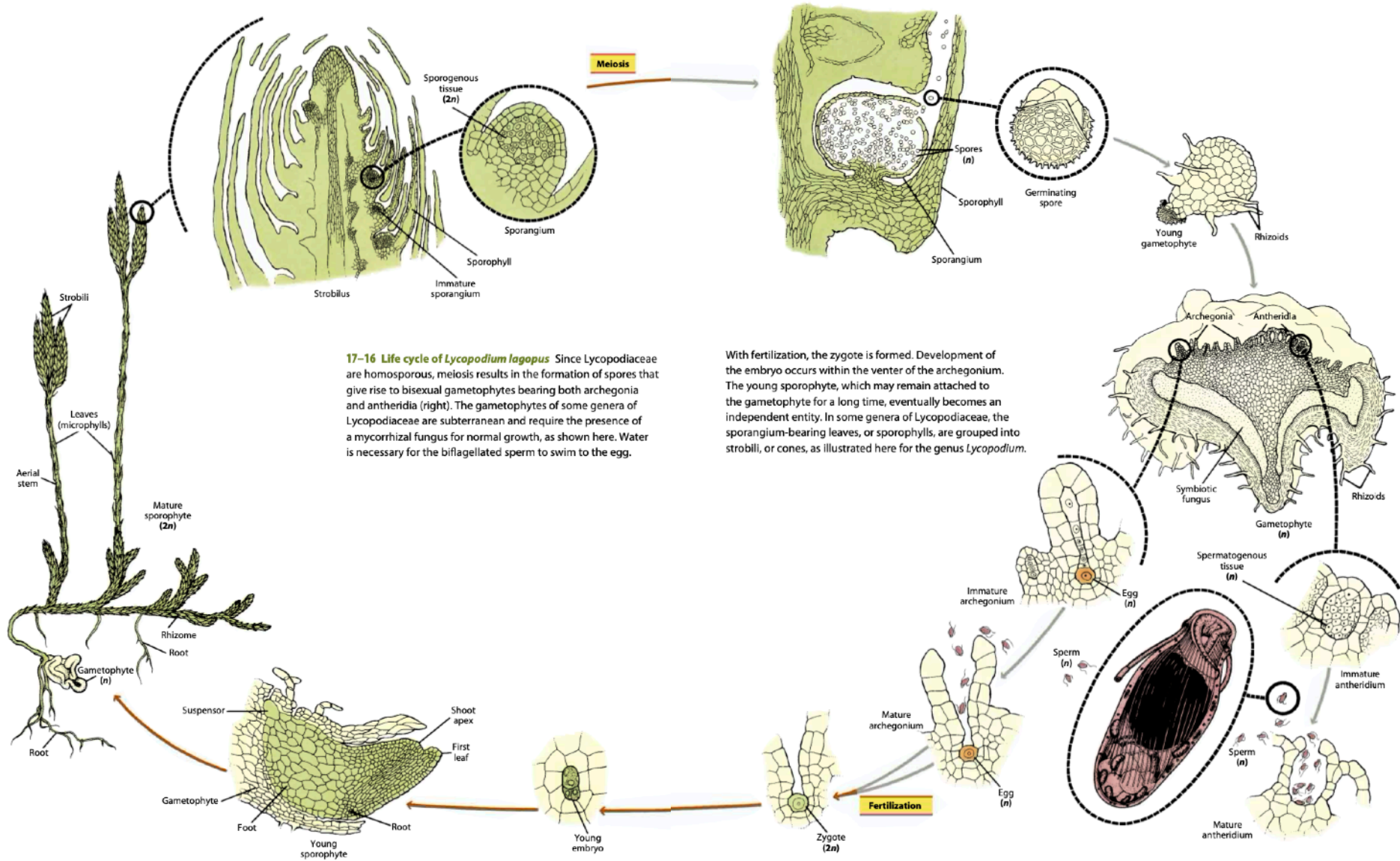
Lo **zigote** si sviluppa in un **embrione**, che cresce all'interno del ventre dell'archegonio.

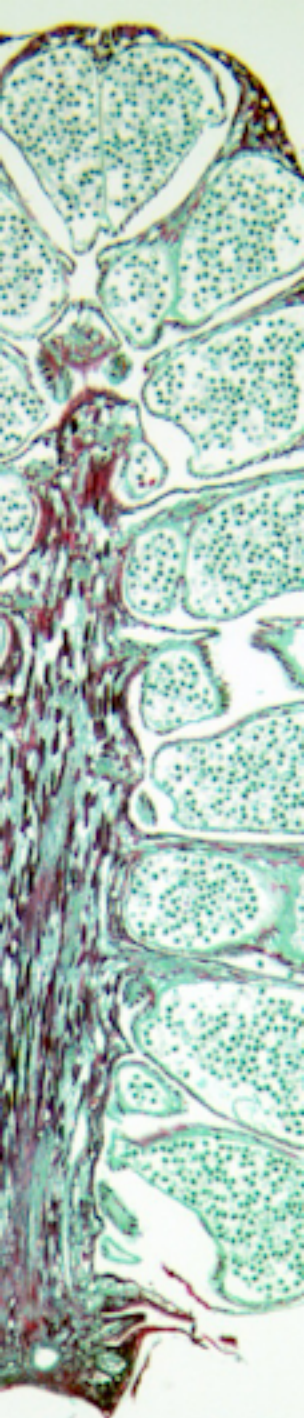
Il giovane **sporofito** può rimanere attaccato per molto tempo al gametofito, ma alla fine diventa indipendente.



Gametofiti non fotosintetizzanti di *Diaphysastrum alpinum* con attaccati giovani sporofiti







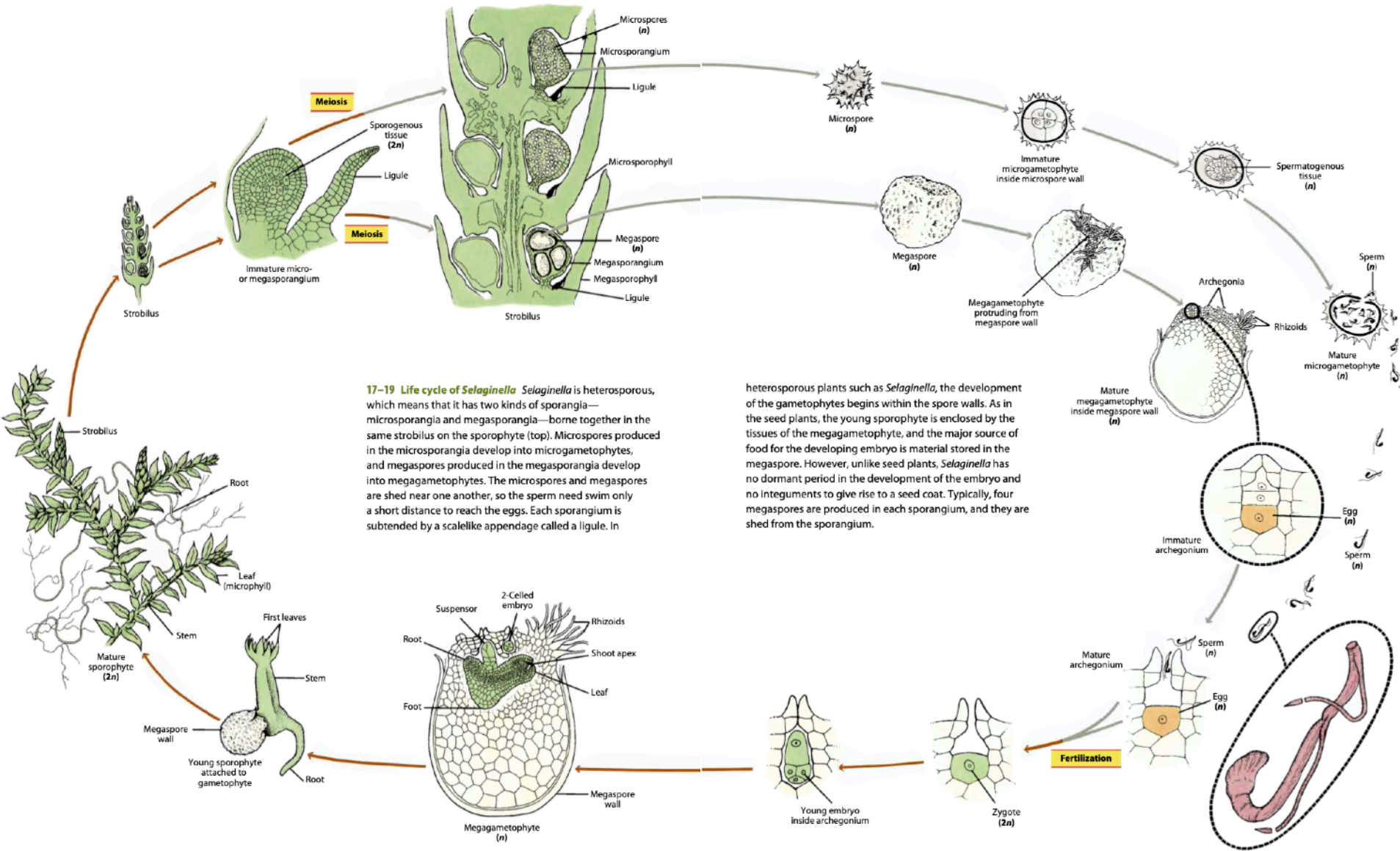
Le specie della famiglia **Selaginellaceae** sono principalmente tropicali, pur essendo rappresentate anche nelle regioni temperate. Lo sporofito è sostanzialmente simile a quello di alcune Lycopodiaceae, con microfilli e sporofilli disposti in strobili. Tuttavia le selaginelle hanno una ligula alla base della porzione superiore di ogni microfillo e sporofillo.

Le selaginelle sono **eterospore**, con **gametofiti** maschili e femminili. Ogni sporofillo porta un singolo sporangio. I **megasporangi** sono portati da **megasporofilli**, i **microsporangio** da **microsporofilli**, tutti raggruppati nello stesso strobilo.

I **microgametofiti** si sviluppano all'interno del microspore e mancano di clorofilla. Alla maturità, il gametofita maschile è costituito da una singola cellula vegetativa, e da un **anteridio**, che dà origine a molti spermatozoi biflagellati.

Durante lo sviluppo del gametofito femminile (**megagametofito**), la parete della megaspore si rompe e la porzione in cui si sviluppa l'**archegonio** sporge verso l'esterno. A volte i macrogametofiti hanno cloroplasti, sebbene la maggior parte traggano i nutrienti necessari dalle megaspore.



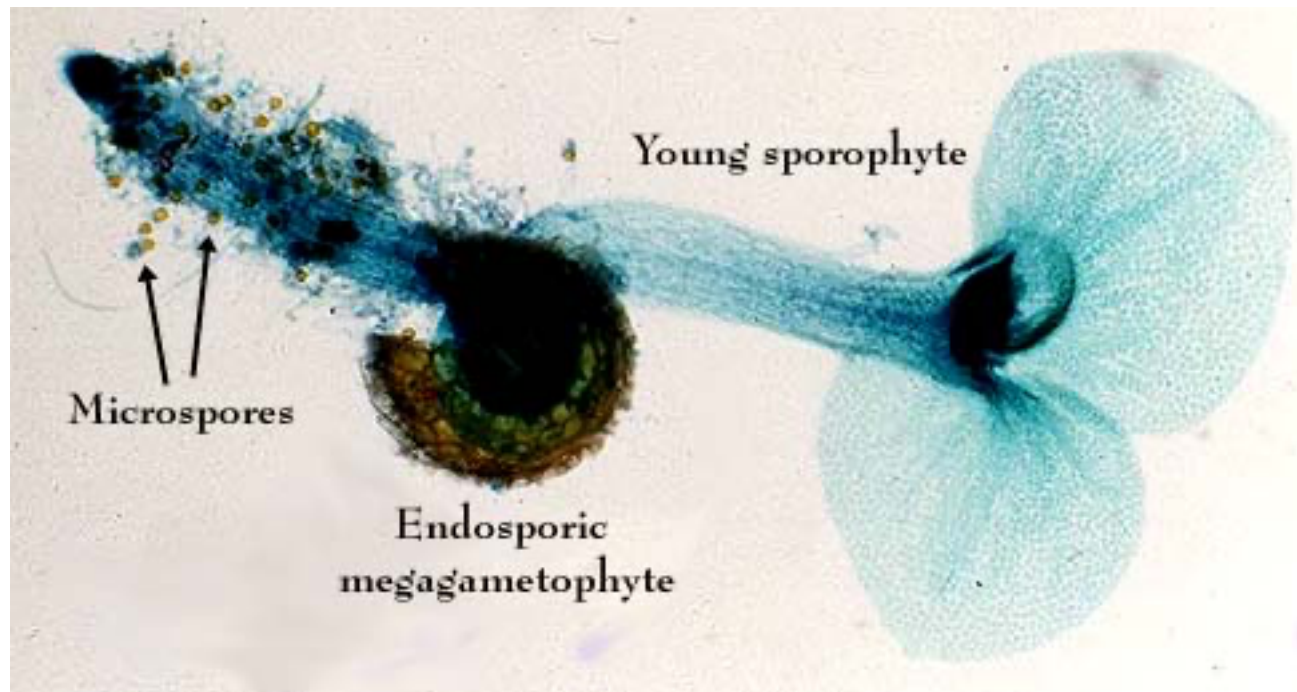


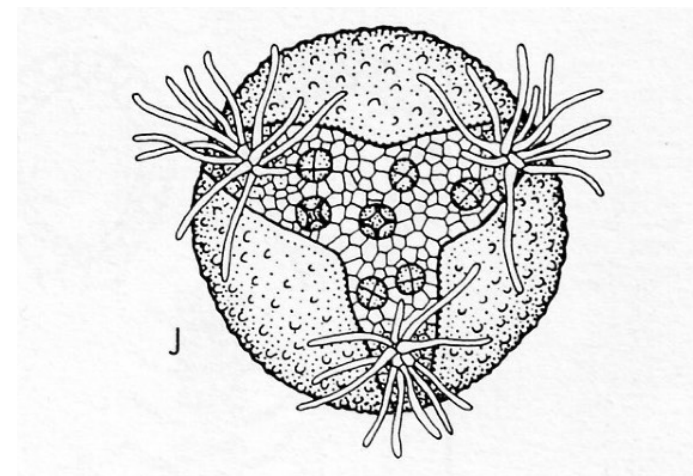
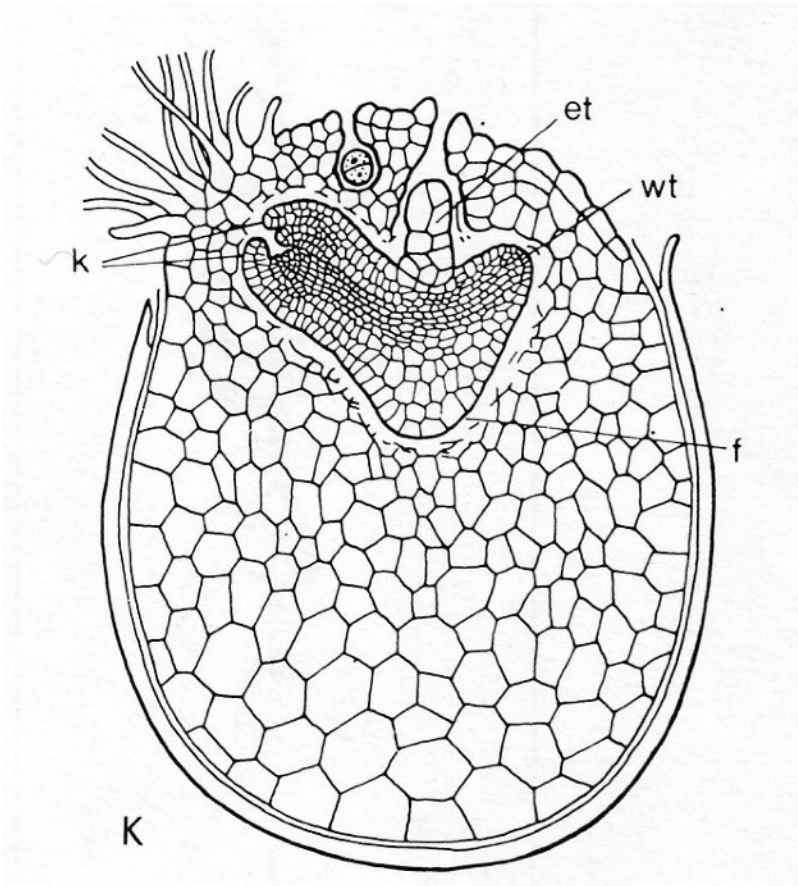
17-19 Life cycle of *Selaginella* *Selaginella* is heterosporous, which means that it has two kinds of sporangia—microsporangia and megasporangia—borne together in the same strobilus on the sporophyte (top). Microspores produced in the microsporangia develop into microgametophytes, and megaspores produced in the megasporangia develop into megagametophytes. The microspores and megaspores are shed near one another, so the sperm need swim only a short distance to reach the eggs. Each sporangium is subtended by a scalelike appendage called a ligule. In

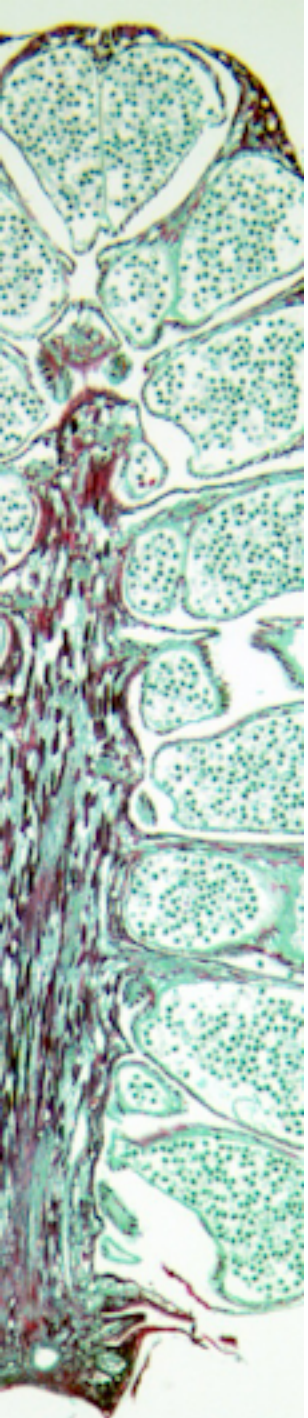
heterosporous plants such as *Selaginella*, the development of the gametophytes begins within the spore walls. As in the seed plants, the young sporophyte is enclosed by the tissues of the megagametophyte, and the major source of food for the developing embryo is material stored in the megaspore. However, unlike seed plants, *Selaginella* has no dormant period in the development of the embryo and no integuments to give rise to a seed coat. Typically, four megaspores are produced in each sporangium, and they are shed from the sporangium.



Durante lo sviluppo degli embrioni, sia nelle Lycopodiaceae che nelle Selaginellaceae, si forma una struttura chiamata **sospensore**. Sebbene inattivo nelle Lycopodiaceae e in alcune specie di Selaginella, in altre il sospensore serve a spingere l'embrione in via di sviluppo in profondità all'interno del tessuto ricco di nutrienti del gametofito femminile.

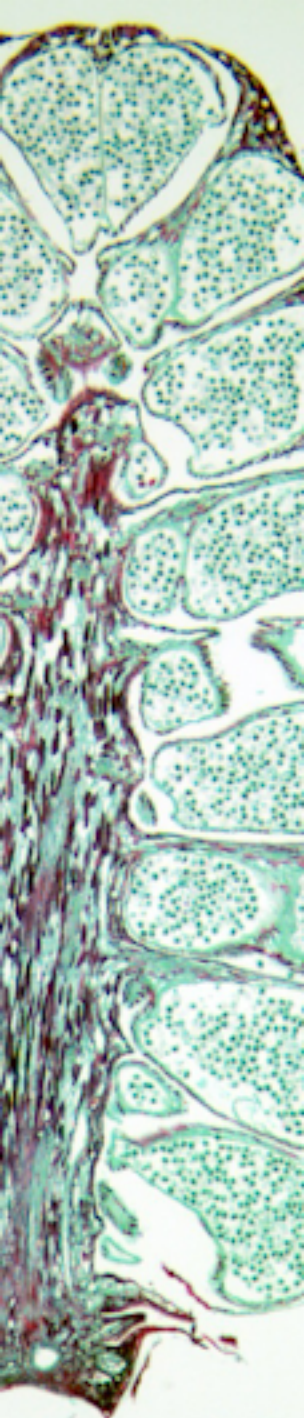






Selaginella helvetica (L.) Spring



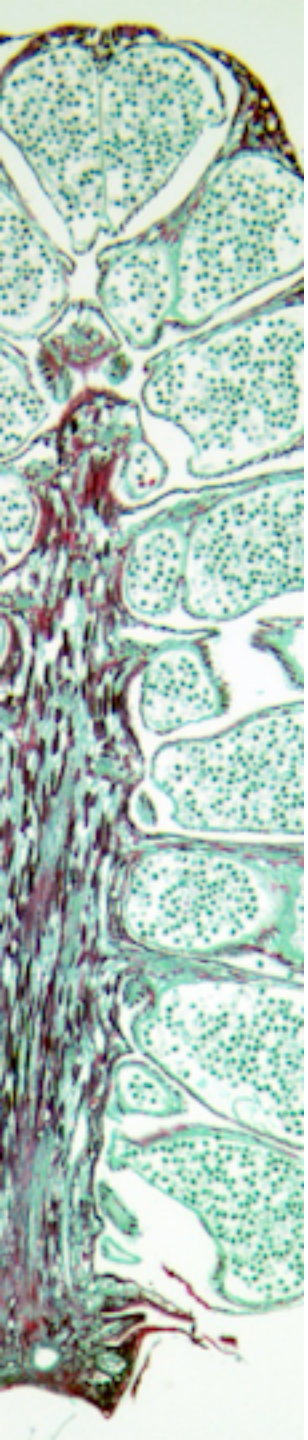


Isoetes (ca. 150 specie) è l'unico genere della famiglia delle **Isoetaceae**, ed è il discendente più prossimo delle antiche licofite arboree. Gli *Isoetes* possono essere acquatici, o crescere in pozze che stagionalmente si seccano. Lo sporofito è costituito da un breve, carnoso gambo sotterraneo che porta microfilli sulla sua superficie superiore e radici su quella inferiore. Ogni foglia è un potenziale sporofillo.



Isoëtes durieui Bory



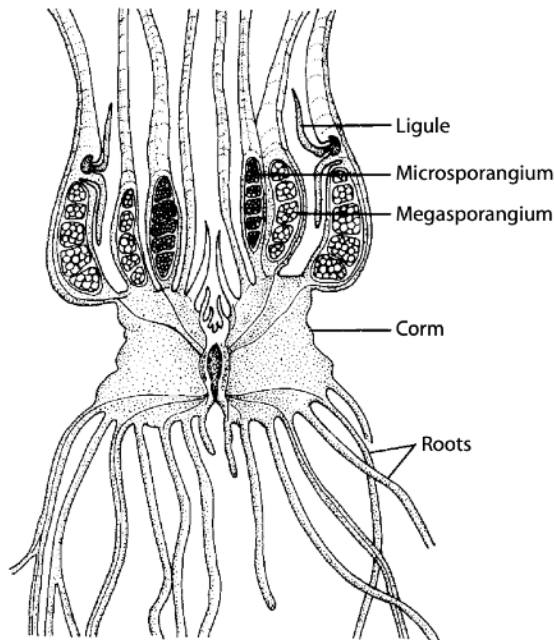
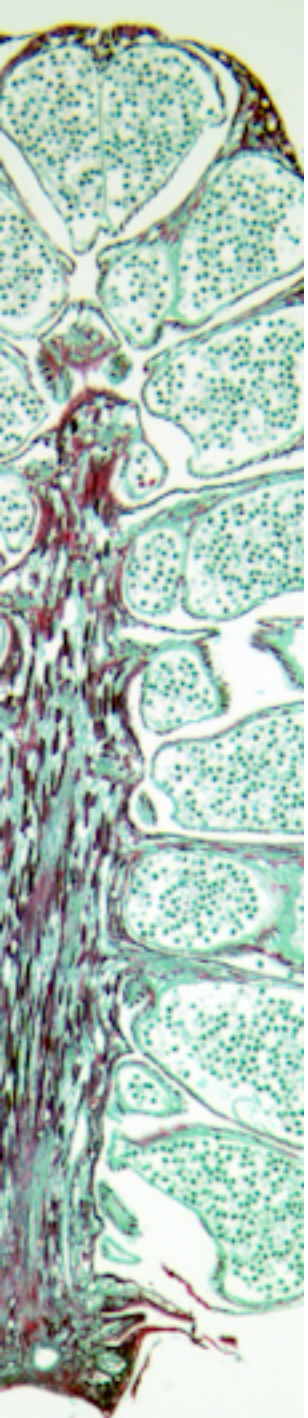


Come *Selaginella*, le specie di *Isoetes* sono **eterosporee**. I megasporangi si sviluppano alla base di megasporofilli, mentre i microsporangi si sviluppano alla base di microsporofilli, simili ai megasporofilli, ma situati più vicino al centro della pianta. Una ligula è presente appena sopra lo sporangio di ogni sporofillo.

Una delle caratteristiche distintive di *Isoetes* è la presenza di un cambio specializzato che aggiunge tessuti secondari al corno. Esternamente il cambio produce solo parenchima, mentre internamente produce un tessuto vascolare costituito da elementi cribrosi, cellule parenchimatiche e tracheidi in proporzioni variabili.

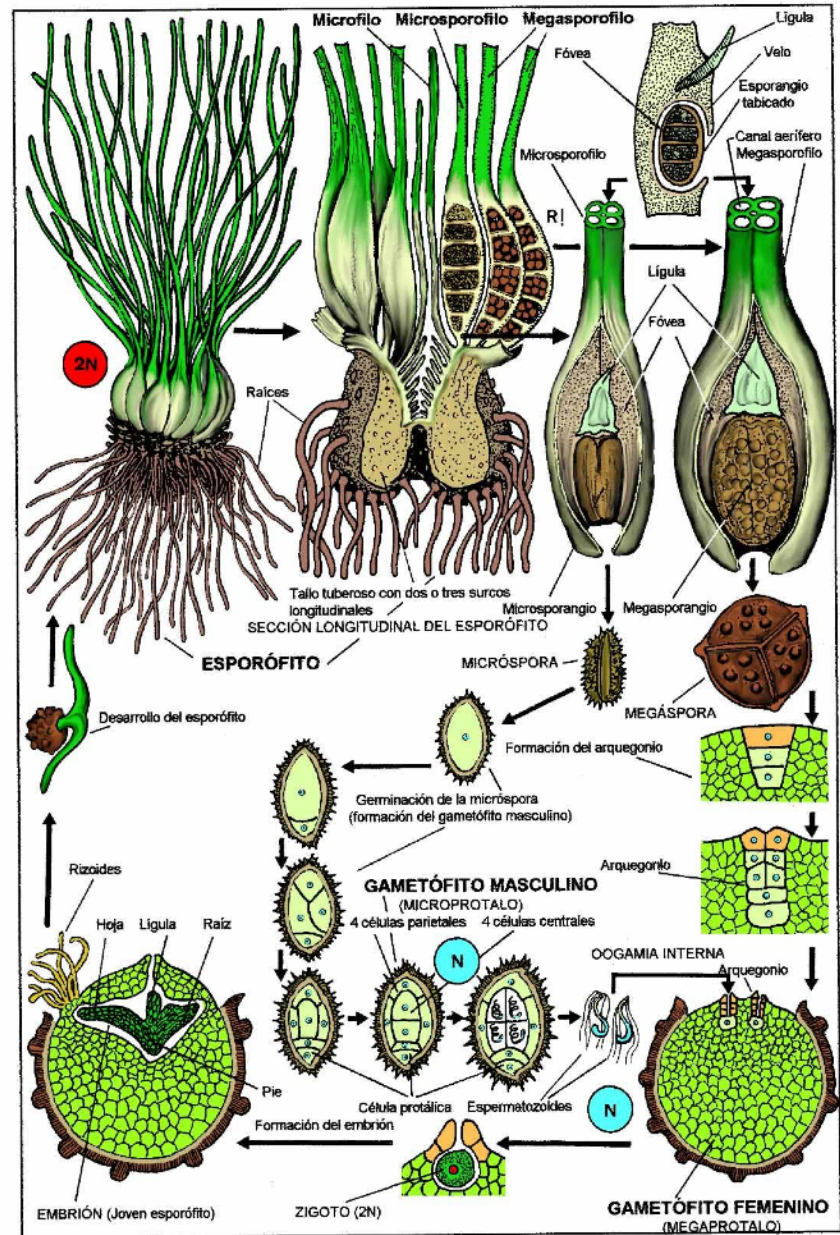
Alcune specie di *Isoetes* che crescono ad alte quote nei tropici hanno la caratteristica unica di ottenere il loro carbonio per la fotosintesi dai sedimenti in cui crescono, piuttosto che dall'atmosfera. Le foglie di queste piante mancano di stomi, hanno una cuticola spessa e non svolgono praticamente scambio di gas con l'atmosfera. Come altre specie di *Isoetes* in cui le piante si seccano per una parte dell'anno, queste specie hanno fotosintesi CAM.

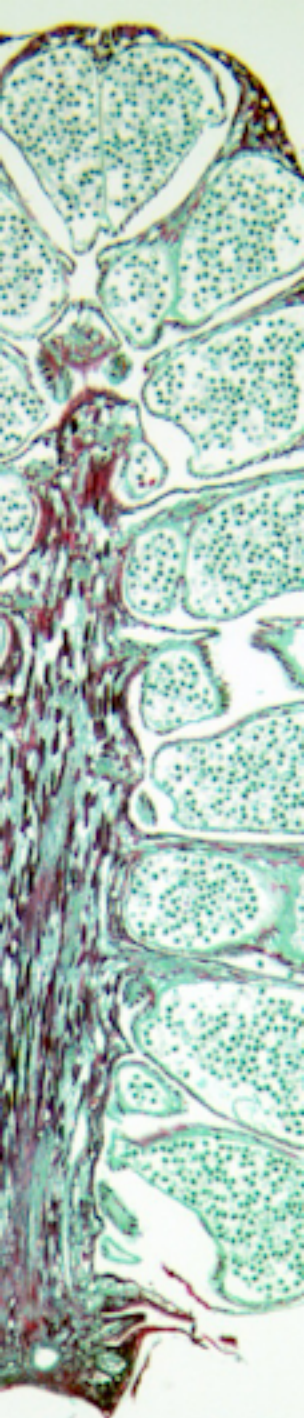




17–22 Vertical section of an *Isoetes* plant Leaves are borne on the upper surface, and roots on the lower surface, of a short, fleshy underground stem, or corm. Some leaves (megasporophylls) bear megasporangia, and others (the microsporophylls), which are located nearer the center of the plant, bear microsporangia.

**CICLO DE *ISOETES SP.* (Isoetales, Lycopodiophyta)
DIGENÉTICO HETEROMÓRFICO CON ESPORÓFITO DOMINANTE, DIPLOHAPLOFÁSICO.
ORGANISMO DIPLOBIÓNTICO y HETEROSPOREO**



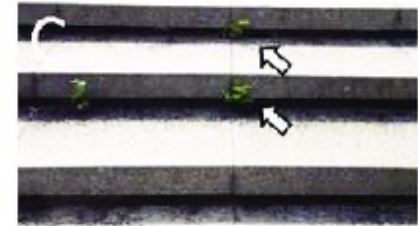


Le **Monilophyta** sono un clade monofiletico che comprende felci e equiseti, che erano precedentemente considerati phyla distinti. Le Monilophyta si dividono in quattro principali linee evolutive: (1) Psilotopsida, (2) Marattiopsida, (3) Polypodiopsida e (4) Equisetopsida. Il nome comune "felci" etichetta un raggruppamento parafiletico, essendo applicato ai membri dei lignaggi Psilotopsida, Marattiopsida e Polypodiopsida.

Le **felci** sono relativamente abbondanti nei reperti fossili dal periodo carbonifero ad oggi. Esistono più di 12.000 specie viventi, il che fa delle felci il gruppo più grande e diversificato di piante non angiosperme. Sembra probabile che la differenziazione delle felci moderne abbia avuto luogo nel periodo del Cretaceo Superiore, dopo che la formazione di diverse foreste di angiosperme ha aumentato la gamma di habitat in cui le felci potevano diffondersi. La loro diversità delle felci è maggiore ai tropici, dove si trovano circa i tre quarti delle specie. Circa un terzo di tutte le specie di felci tropicali crescono sui tronchi o sui rami degli alberi come epifite.



Lygodium, una felce rampicante, ha foglie con un lungo rachide attorcigliato che può essere lungo fino a 30 metri.



Lygodium japonicum





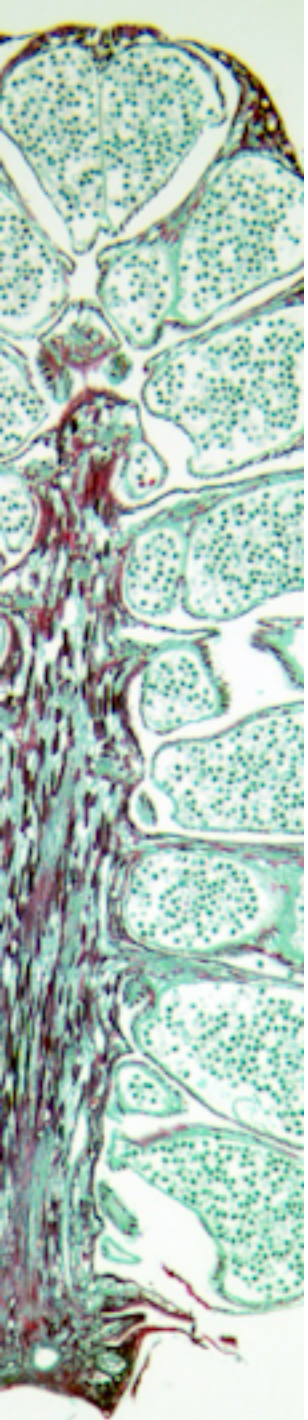
Alcune felci arboree, come quelle del genere *Cyathea*, raggiungono altezze superiori a 24 metri, con foglie lunghe 5 metri. Sebbene i tronchi di tali felci possano essere spessi anche più di 30 centimetri, i loro tessuti hanno origine completamente primaria. Gran parte di questo spessore è il mantello fibroso della radice; il vero gambo ha solo 4-6 centimetri di diametro.



Cyathea lepifera

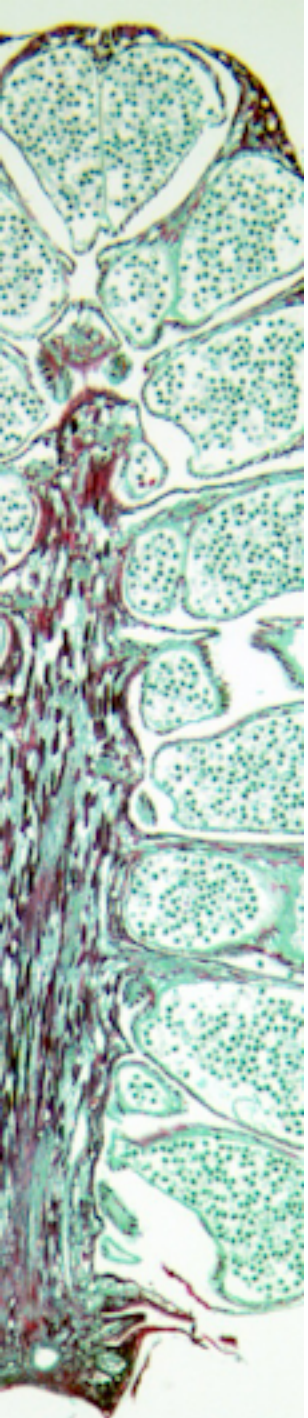


Il genere erbaceo *Botrychium* (Ophioglossaceae) è stato a lungo considerato come l'unica felce vivente con cambio vascolare, ma questa ipotesi è stata di recente messa in discussione.



Botrychium lunaria (L.) Sw.

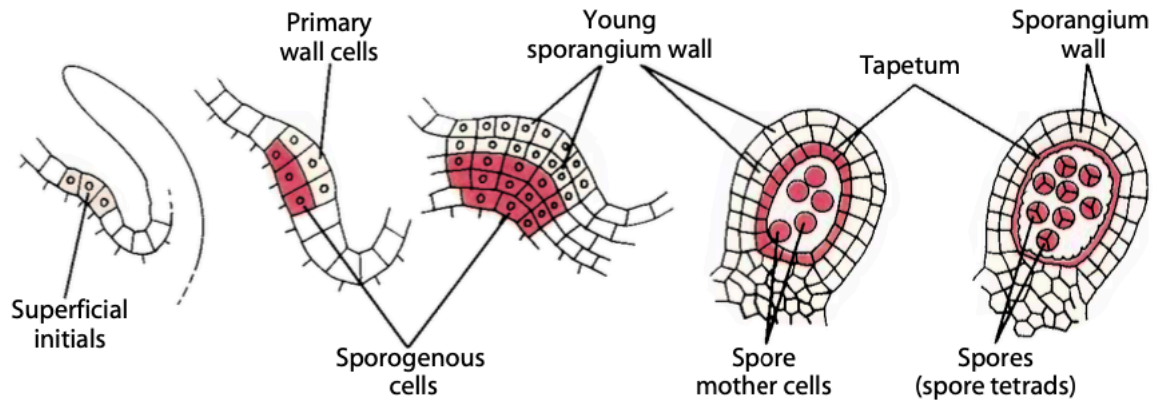
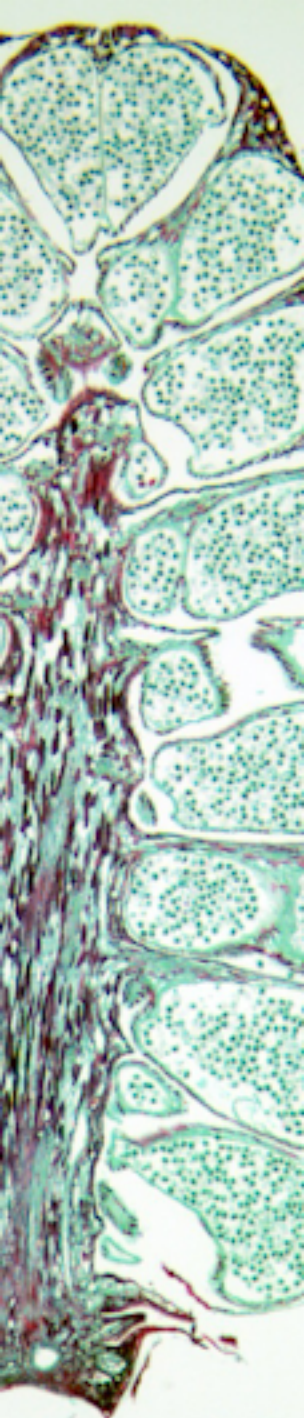




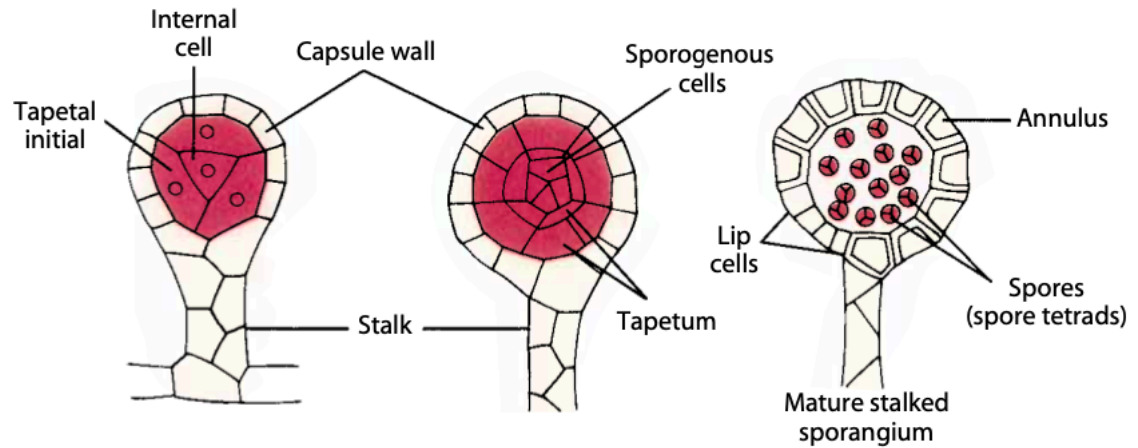
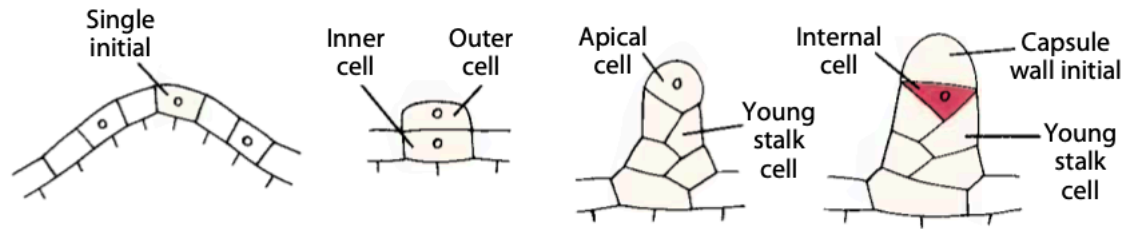
Come già detto, felci possono essere **eusporangiate** o **leptosporangiate**, ma i leptosporangi sono presenti solo nelle felci.

In un **eusporangio**, le cellule iniziali si trovano sulla superficie del tessuto da cui viene prodotto lo sporangio. Queste si dividono per la formazione di pareti parallele alla superficie, producendo una serie interna e una esterna. Lo strato cellulare esterno, con ulteriori divisioni in entrambi i piani, costruisce la parete a più strati dello sporangio. Lo strato interno dà origine a una massa di cellule orientate in modo irregolare da cui alla fine si differenziano le cellule madri delle spore. Lo strato più interno della parete comprende il **tapetum**, che probabilmente fornisce nutrimento alle spore in via di sviluppo. In molti eusporangi, gli strati delle pareti interne sono allungati e compressi nel corso dello sviluppo, in modo che le pareti possano apparentemente essere costituite da un singolo strato di cellule alla maturità. Gli eusporangi, che sono più grandi dei leptosporangi e contengono molte più spore, sono caratteristici di tutte le piante vascolari, compresi i licofiti, ad eccezione delle felci leptosporangiate.



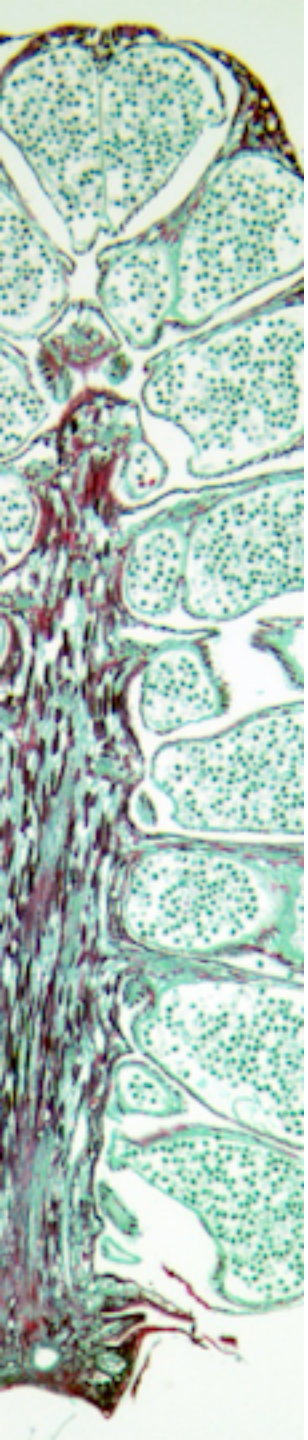


(a) Eusporangium development



(b) Leptosporangium development



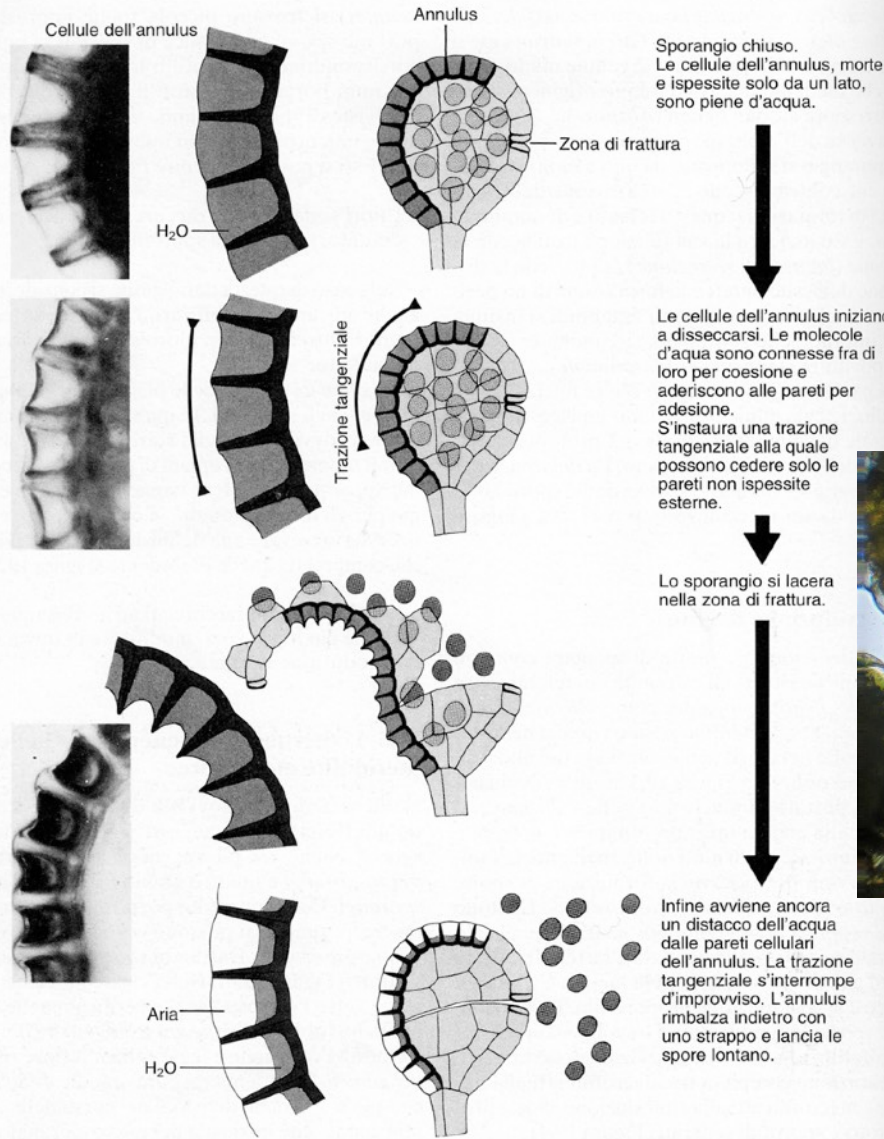
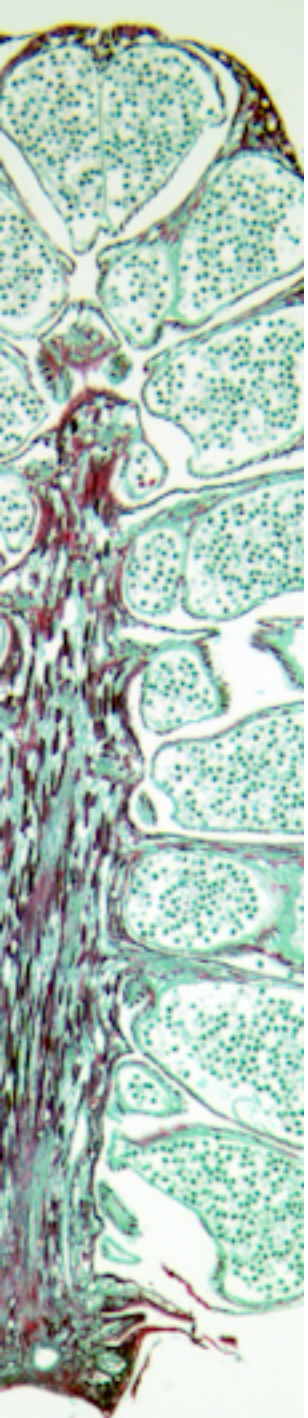


Contrariamente all'origine multicellulare degli eusporangi, i **leposporangi** derivano da una singola cellula iniziale superficiale, che si divide trasversalmente o obliquamente. La cellula più interna può contribuire a produrre cellule del gambo sporangiale, o, più comunemente, rimanere inattiva e non svolgere alcun ruolo nell'ulteriore sviluppo dello sporangio. Con uno schema preciso di divisioni, la cellula esterna alla fine dà origine a uno sporangio con una capsula sferica, avente una parete dello spessore di una cellula. All'interno di questa parete si trova un **tapetum** a due strati, caratteristico dei leptosporangi. La massa interna del leptosporangio si differenzia in cellule madri delle spore, che subiscono la meiosi per produrre quattro spore ciascuna.

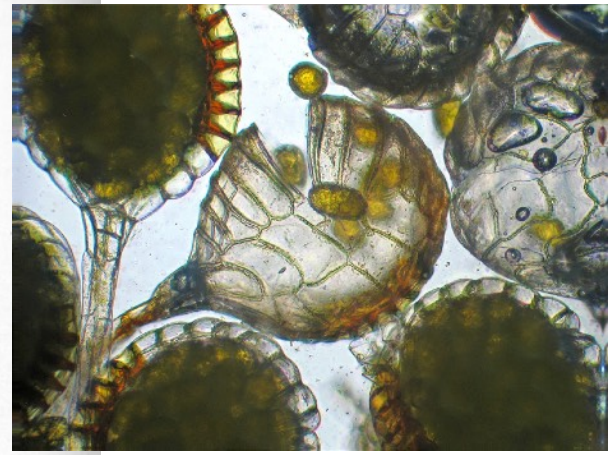
Dopo aver nutrito le giovani cellule che si dividono all'interno dello sporangio, materiale proveniente dal tapetum si deposita attorno alle spore, creando creste, spine e altri tipi di decorazioni superficiali.

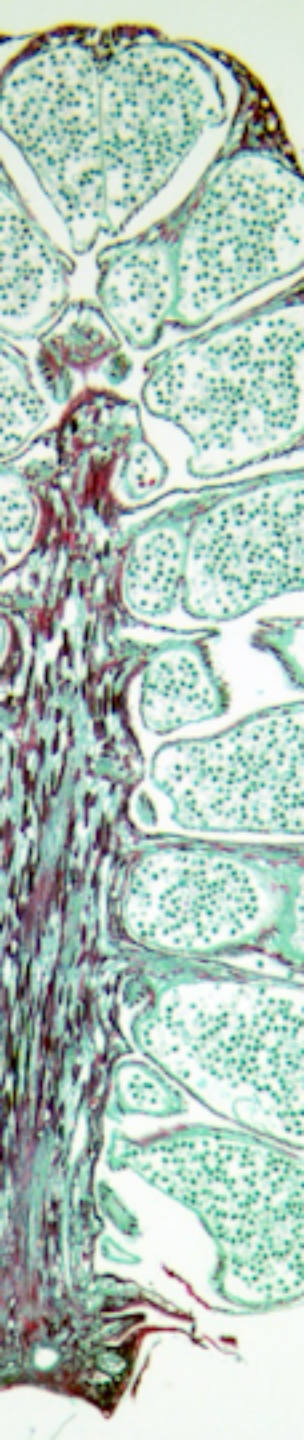
Le spore sono liberate a seguito dello sviluppo di una crepa nelle cosiddette cellule del labbro dello sporangio. Gli sporangi sono peduncolati, e ciascuno contiene uno speciale strato di cellule con ispessimenti parietali irregolari chiamato un **anulus**.





Il meccanismo di deiscenza nello sporangio di una felce.





Quando lo sporangio si asciuga, la contrazione dell'annulus provoca uno strappo nella capsula. L'improvvisa esplosione e il ritorno dell'annulus nella sua posizione originale si traducono quindi in una scarica di spore simile a una catapulta. Negli eusporangia, sebbene possano esserci linee di deiscenza preformate, non vi è alcun annulus, e nessuna scarica simile a catapulta delle spore.

La maggior parte delle felci viventi sono **isosporee**. L'**eterosporia** è limitata alle felci d'acqua. Alcune felci estinte erano anche eterospore.

La classe **Psilotopsida** è composta da due ordini di felci isosporee, Ophioglossales e Psilotales. Dei quattro generi di Ophioglossales, *Botrychium* e *Ophioglossum* sono diffuse nelle regioni temperate. In entrambi questi generi, una singola foglia viene in genere prodotta ogni anno. Ogni foglia è composta da due parti: una porzione vegetativa, o **lama**, che è profondamente sezionata in *Botrychium* e indivisa nella maggior parte delle specie di *Ophioglossum*, e un segmento fertile.



In *Botrychium* (a, *B. dissectum*), il segmento fertile è diviso al pari della porzione vegetativa. In *Ophioglossum* (b, *O. vulgatum*), la parte fertile è indivisa.



(a)

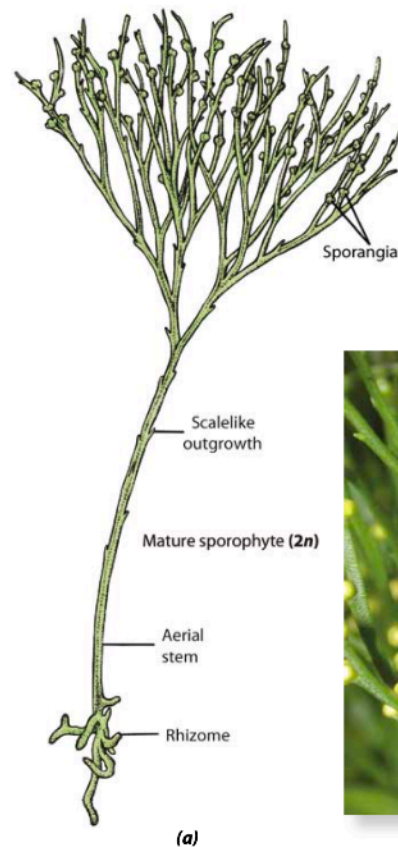


(b)





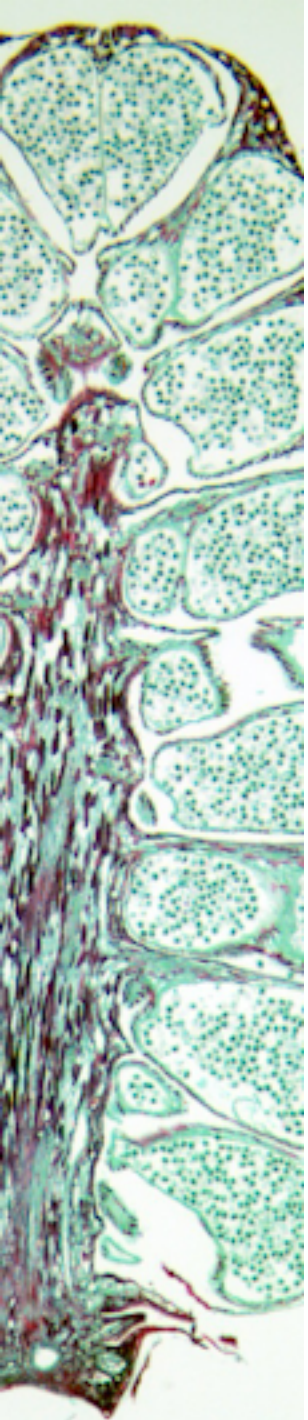
Le specie della classe Psilotales comprende due generi viventi, *Psilotum* e *Tmesipteris*. *Psilotum* è un genere a distribuzione tropicale e subtropicale. *Tmesipteris* è limitato a Australia, Nuova Caledonia, Nuova Zelanda e altre regioni del Pacifico Meridionale. La struttura semplice - foglie minuscole e assenza di radici - di queste specie sembra essere una condizione derivata.



17-27 *Psilotum nudum*

sporophyte (a) In *Psilotum*, the sporophyte consists of a dichotomously branching aerial portion, with small scalelike outgrowths, and a system of rhizomes. Sporangia are borne in united groups of three in the axils of some scalelike outgrowths. **(b)** The dichotomously branching aerial portion of the sporophyte with numerous yellow sporangia.





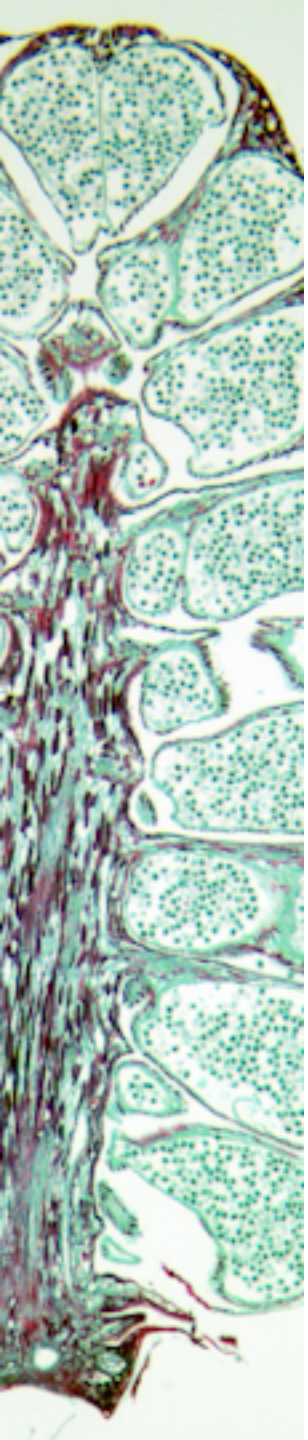
(a)



(b)

17–28 *Tmesipteris* (a) *Tmesipteris parva* is seen here growing on the trunk of the tree fern *Cyathea australis* in New South Wales, Australia. (b) *Tmesipteris lanceolata*, in New Caledonia, an island of the southwest Pacific. The leaves contain a single unbranched vascular bundle.





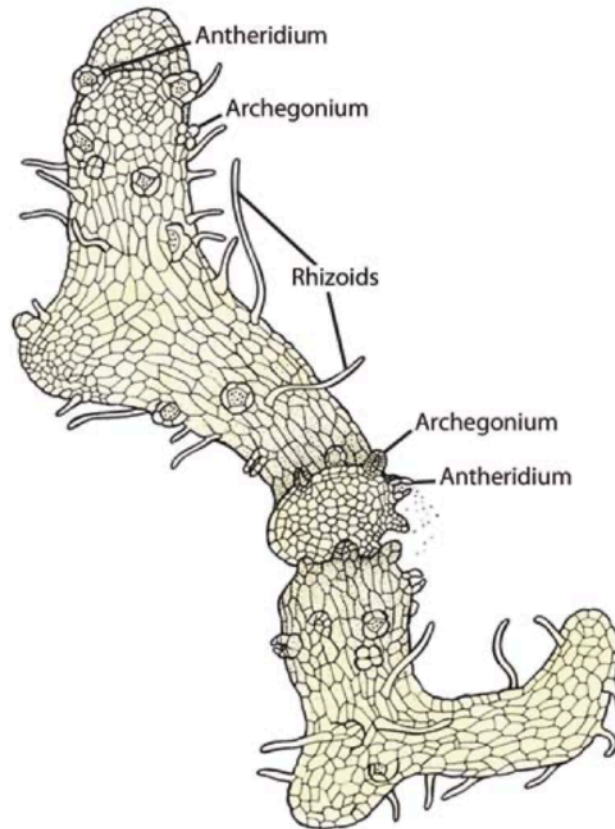
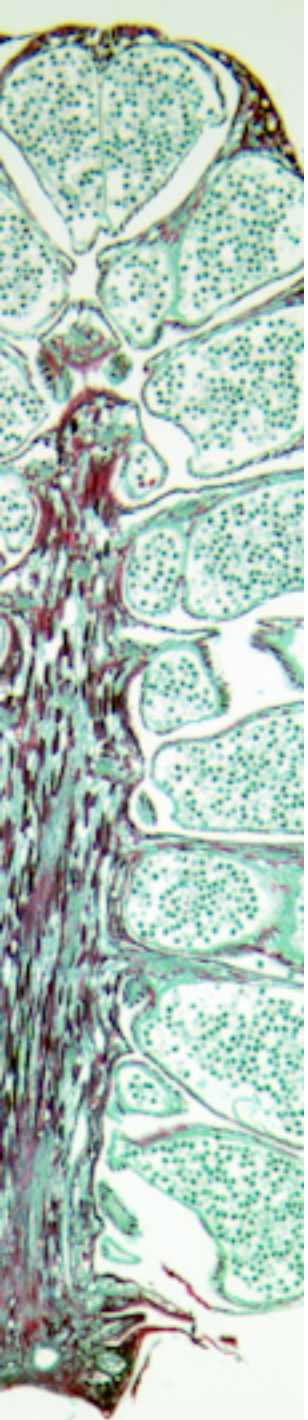
Nelle specie di *Psilotum* lo sporofito è costituito da una porzione aerea dicotomicamente ramificata, con piccole strutture "fogliari" simili a squame e una porzione sotterranea ramificata, o un sistema di rizomi con molti rizoidi. Un fungo simbiotico - un glomeromicete endomicorrizico - è presente nelle cellule corticali esterne dei rizomi. Gli sporangi sono generalmente aggregati in gruppi di tre alle estremità di rami corti e laterali.

Le specie del genere *Tmesipteris* crescono come epifite su felci e altre piante, o nelle fessure rocciose. Le foglie di *Tmesipteris*, che sono più grandi delle strutture di *Psilotum*, sono fornite di un singolo fascio vascolare non ramificato. Per altri aspetti, *Tmesipteris* è essenzialmente simile a *Psilotum*.

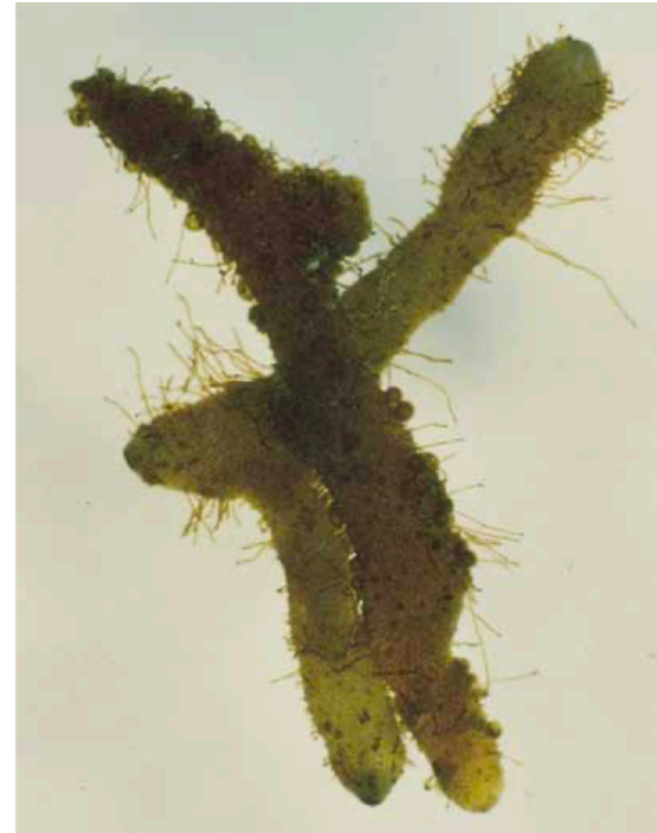
I gametofiti di *Botrychium*, *Ophioglossum* e *Psilotum* sono strutture sotterranee, tuberose, allungate con numerosi rizoidi, e contengono funghi simbiotici. Alcuni gametofiti di *Psilotum* contengono tessuto vascolare.

I gametofiti sono bisessuali e recano sia **anteridi** che **archegoni**. Gli spermatozoi sono multiflagellati e richiedono acqua per nuotare verso le uova.





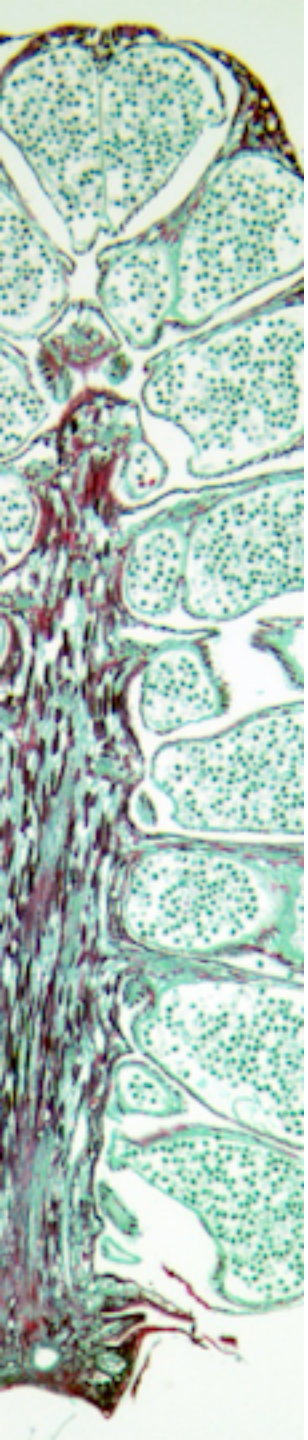
(a)



(b)

17–29 *Psilotum nudum* gametophyte (a) The *Psilotum* gametophyte is bisexual, bearing both antheridia and archegonia. (b) The gametophytes, which are subterranean, resemble portions of the rhizome.



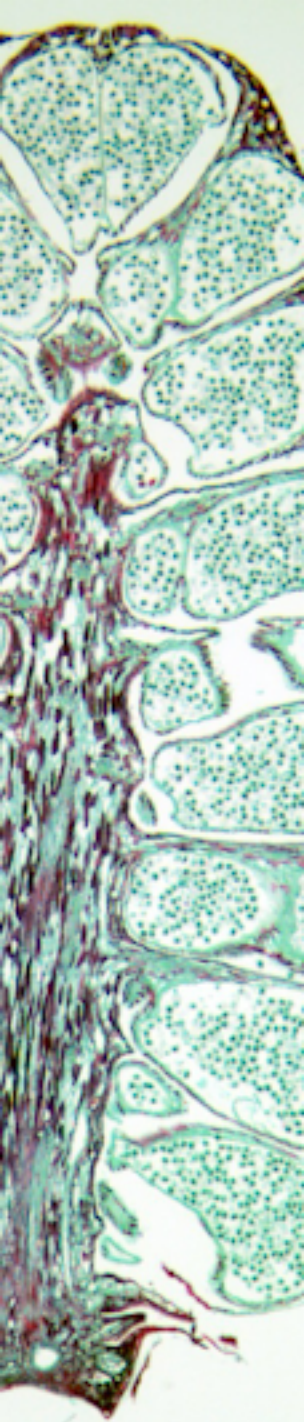


Nella natura dei loro gametofiti, nella struttura delle loro foglie e in molti altri dettagli anatomici, le Ophioglossales sono nettamente distinte dalle altre felci viventi, e si sono chiaramente separate nelle prime fasi della loro evoluzione. Sfortunatamente, il gruppo non ha precedenti fossili ben consolidati prima di circa 50 milioni di anni fa, mentre mancano completamente fossili di *Psilotum* e *Tmesipteris*.

L'unico altro gruppo di felci **eusporangiate**, l'ordine tropicale **Marattiopsida**, è un gruppo antico, con una documentazione fossile che risale al Carbonifero.

I membri di questo ordine assomigliano a gruppi di felci più di quanto non assomiglino ai membri della classe Ophioglossales. *Psaronius*, una felce estinta, era un membro di questo ordine. I sei generi viventi comprendono circa 200 specie.





La classe **Polypodiopsida** comprende circa 10.500 specie, divise in 35 famiglie e 320 generi. Differiscono da Psilotopsida e Marattiopsida per essere **leptosporangiate**, e dalle felci acquatiche per essere isosporee. I gametofiti inoltre sono solitamente fotosintetizzanti, e quasi mai sotterranei e micorizzati.

La maggior parte delle felci delle regioni temperate hanno rizomi sifonostelici che producono nuove serie di foglie ogni anno.

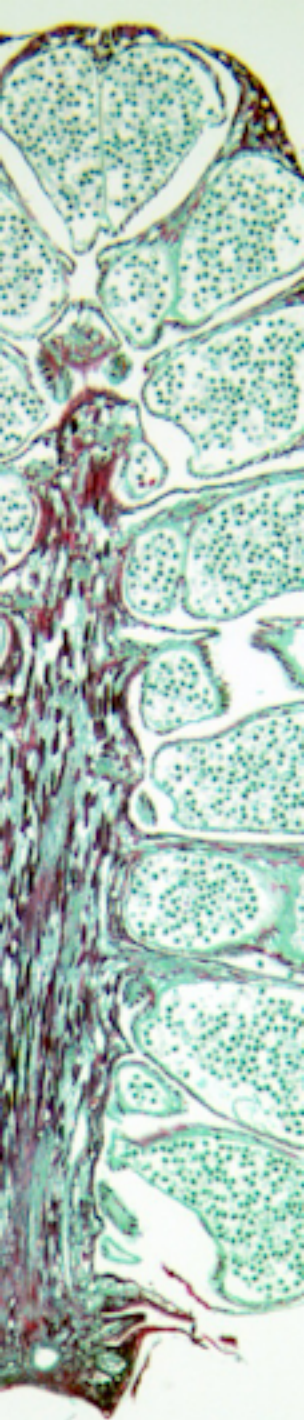
L'embrione di felce produce una vera radice, ma questa presto appassisce, e nuove radici derivano dai rizomi, vicino alle basi delle foglie.

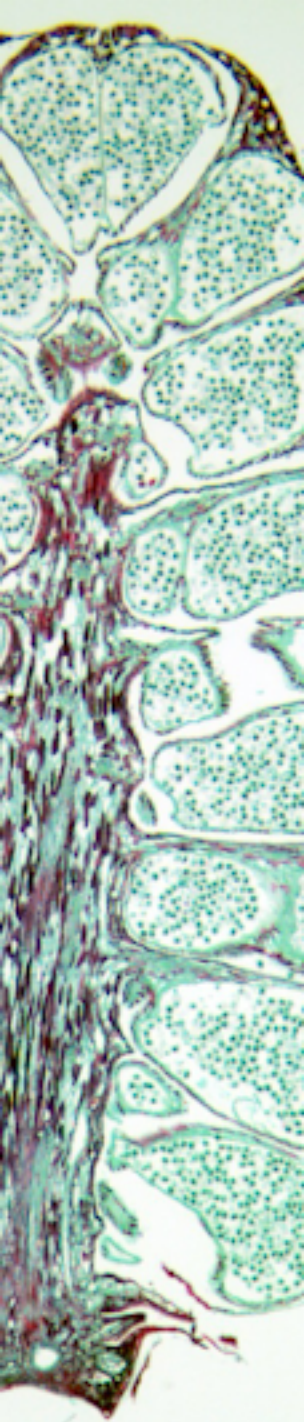
Le foglie, o **fronde**, sono **megafilli**, e rappresentano la parte più cospicua dello sporofito. Il loro elevato rapporto superficie-volume consente loro di catturare la luce solare in modo molto più efficace rispetto ai microfilli dei licofiti.

Comunemente, le fronde sono composte, con **lamina** divisa in **pinne**, che sono attaccate al **rachide**, estensione del picciolo.

In quasi tutte le felci, le foglie giovani sono arrotolate (**circinnate**), e il tipo di sviluppo fogliare è noto come vernazione circinnata. Lo srotolamento consegue a una crescita più rapida sulla superficie interna rispetto alla superficie esterna, mediata dall'ormone auxina prodotto dalle giovani pinne sul lato interno della testa di violino.







Gli **sporangji** si sviluppano ai margini, o sulla superficie inferiore delle foglie, su foglie appositamente modificate, o su steli separati. Si sviluppano comunemente in gruppi chiamati **sori**.

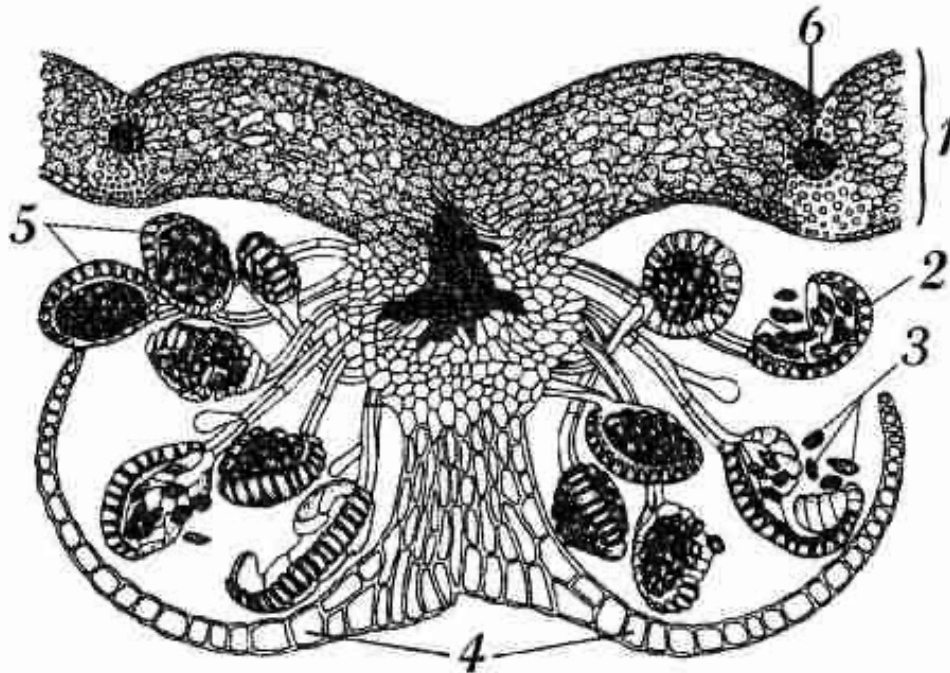
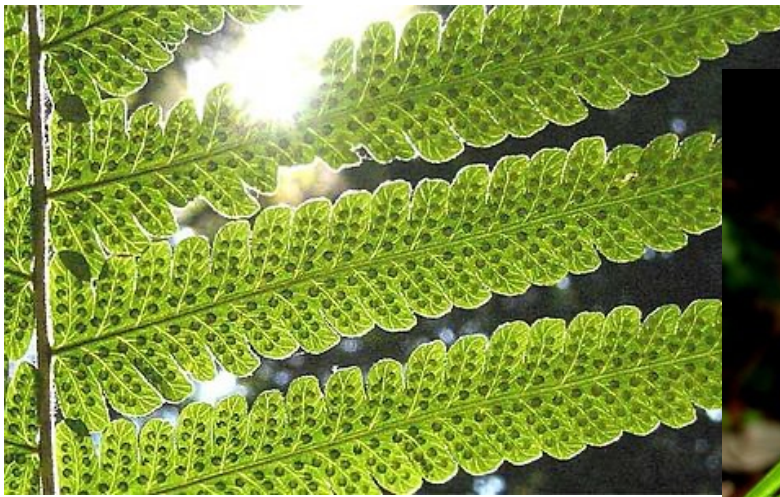
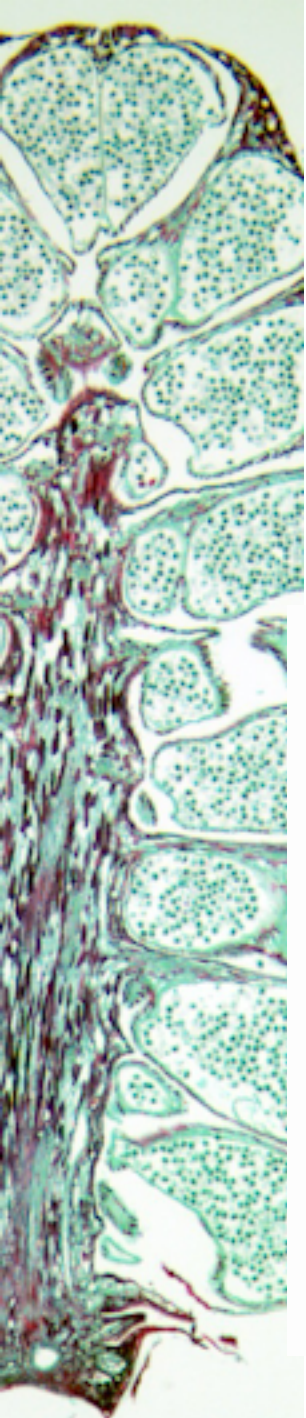
In molti generi, i giovani sori sono coperti da escrescenze specializzate della foglia, gli **indusi**.

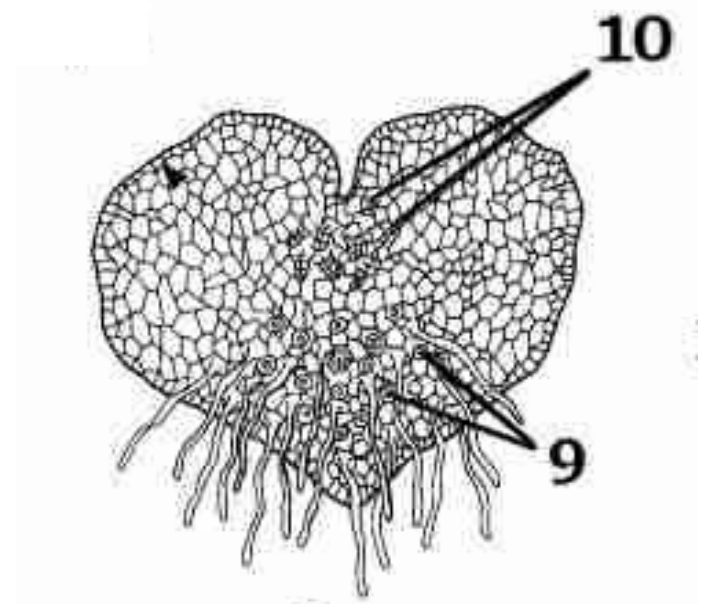
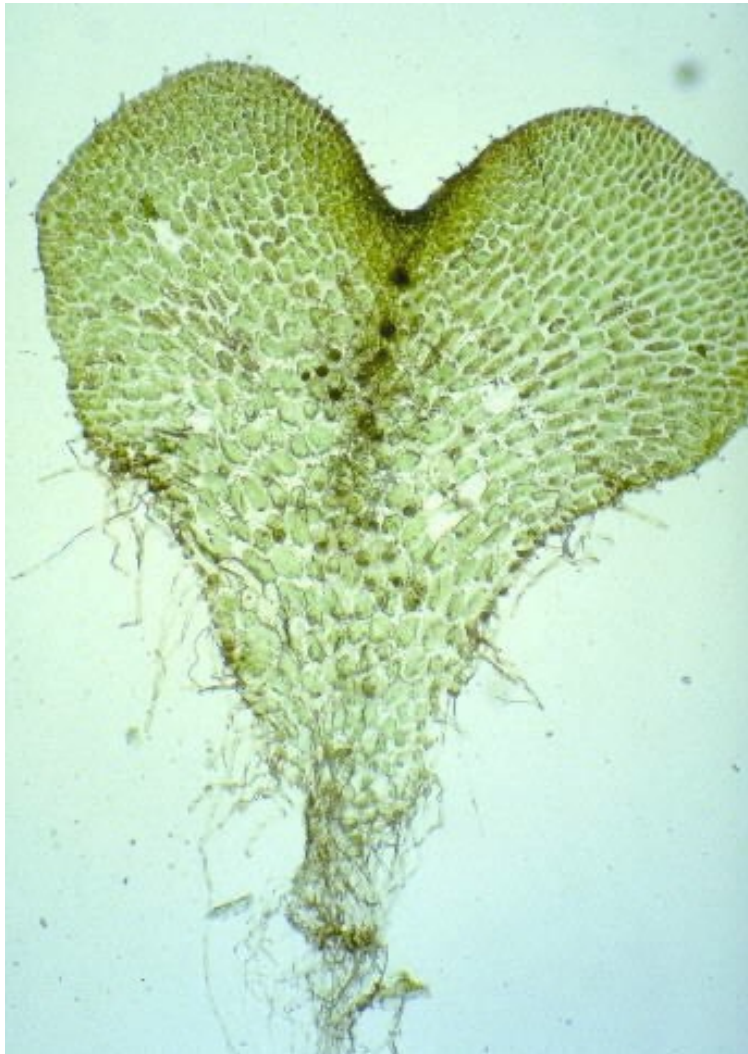
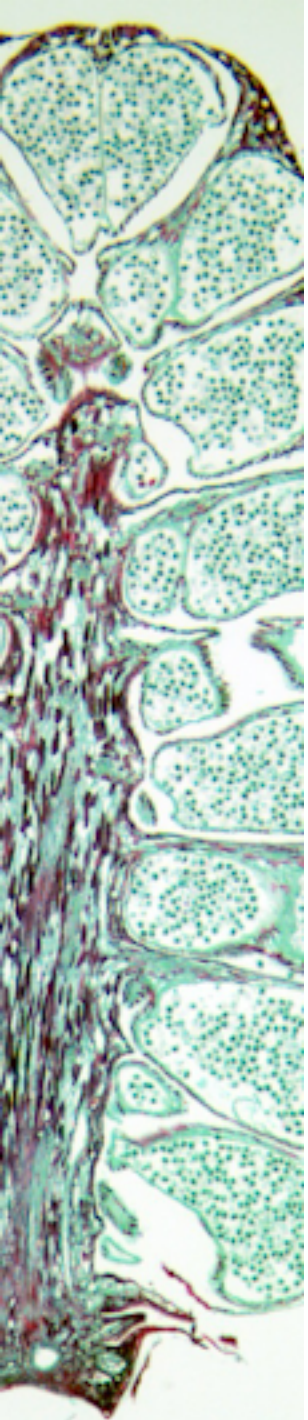
Le spore germinano in gametofiti a vita libera, potenzialmente bisessuali. Questi si sviluppano in genere rapidamente in un **protallo**, che ha numerosi rizoidi sulla superficie inferiore. **Anteridi** e **archegoni** si sviluppano sulla superficie ventrale del protallo.

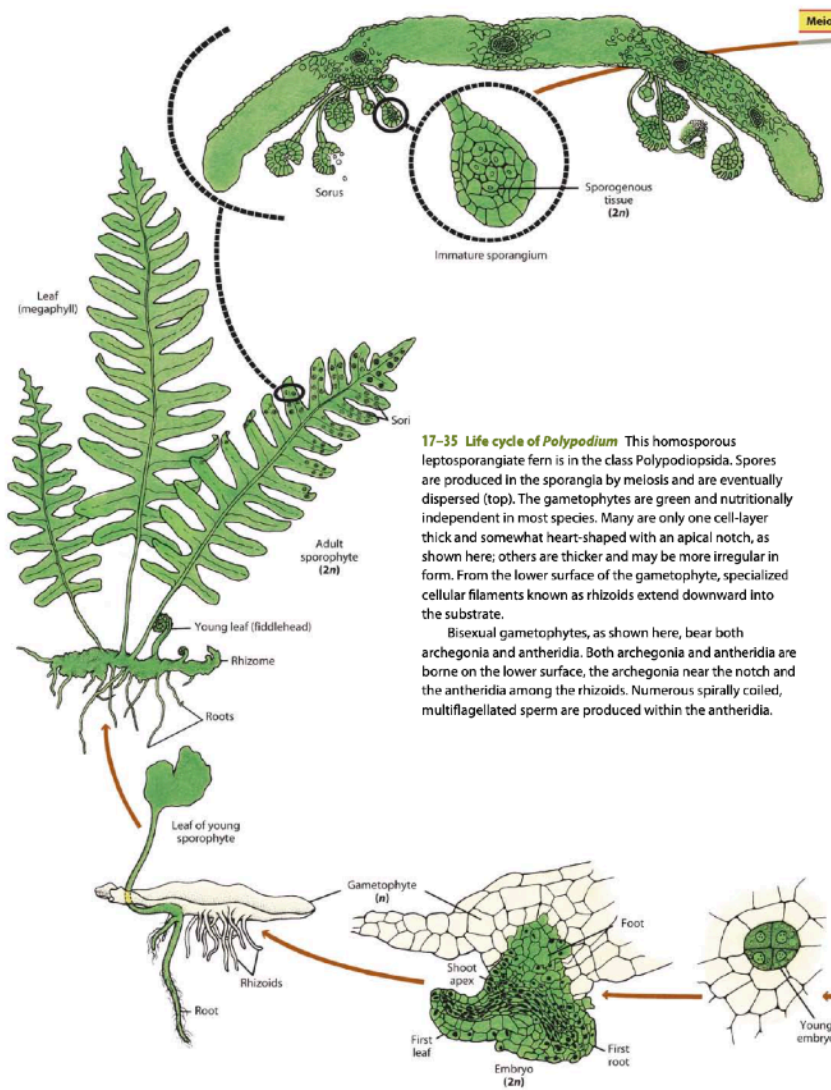
Gli anteridi si sviluppano tipicamente tra i rizoidi, mentre gli archegoni si formano vicino all'estremità anteriore del gametofito. L'ordine di sviluppo è controllato geneticamente e può essere mediato da speciali sostanze chimiche prodotte dai gametofiti. I tempi della maturazione di anteridi e archegoni possono determinare se si verifica autofecondazione, o fecondazione incrociata. L'acqua è necessaria affinché gli spermii multiflagellati nuotino verso le cellule uovo negli archegoni.

All'inizio del suo sviluppo, l'**embrione**, riceve nutrienti dal gametofito attraverso un piede. Lo sviluppo è rapido e lo **sporofito** diventa presto una pianta indipendente, e a quel punto normalmente il gametofito si disgrega.



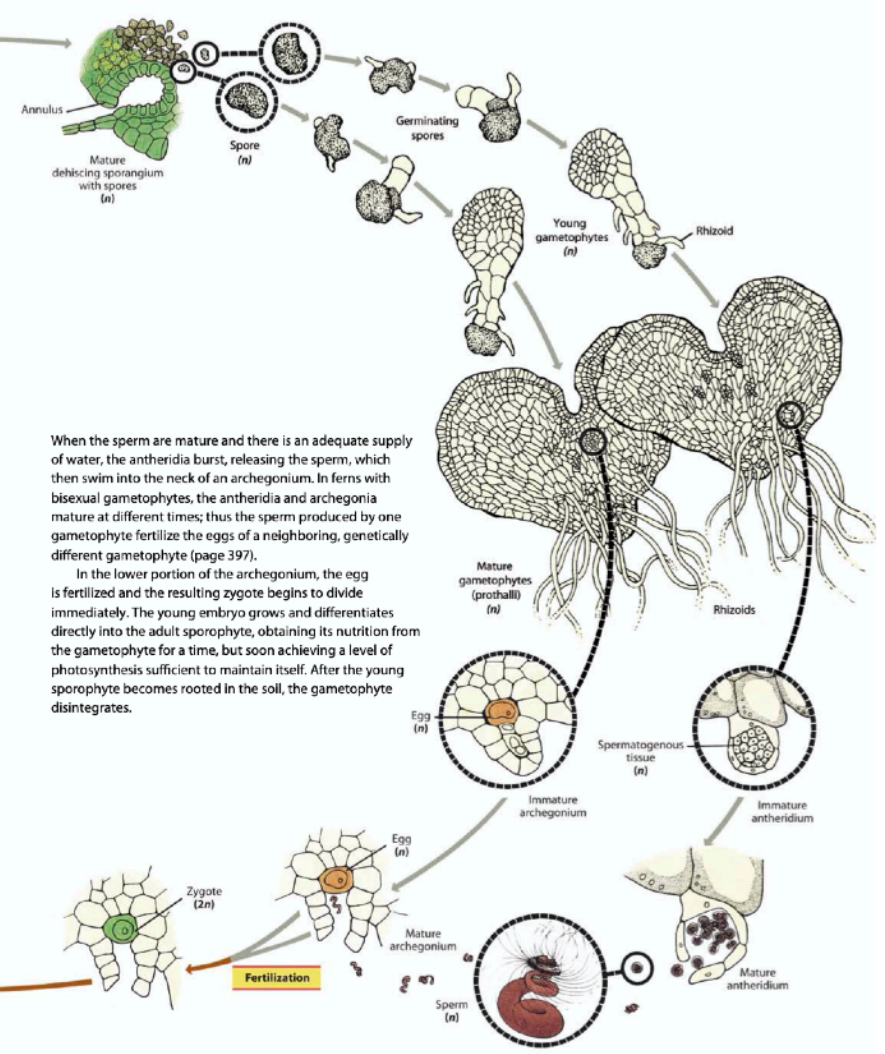






17-35 Life cycle of *Polypodium* This homosporous leptosporangiate fern is in the class Polypodiopsida. Spores are produced in the sporangia by meiosis and are eventually dispersed (top). The gametophytes are green and nutritionally independent in most species. Many are only one cell-layer thick and somewhat heart-shaped with an apical notch, as shown here; others are thicker and may be more irregular in form. From the lower surface of the gametophyte, specialized cellular filaments known as rhizoids extend downward into the substrate.

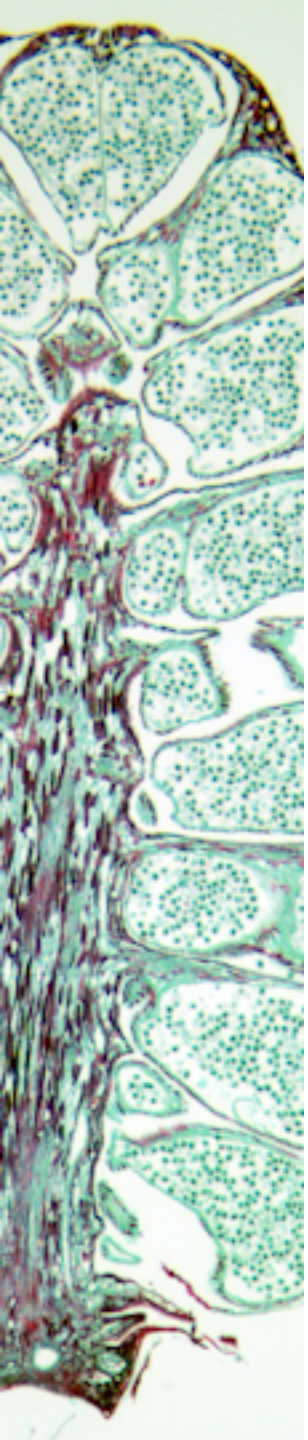
Bisexual gametophytes, as shown here, bear both archegonia and antheridia. Both archegonia and antheridia are borne on the lower surface, the archegonia near the notch and the antheridia among the rhizoids. Numerous spirally coiled, multiflagellated sperm are produced within the antheridia.



When the sperm are mature and there is an adequate supply of water, the antheridia burst, releasing the sperm, which then swim into the neck of an archegonium. In ferns with bisexual gametophytes, the antheridia and archegonia mature at different times; thus the sperm produced by one gametophyte fertilize the eggs of a neighboring, genetically different gametophyte (page 397).

In the lower portion of the archegonium, the egg is fertilized and the resulting zygote begins to divide immediately. The young embryo grows and differentiates directly into the adult sporophyte, obtaining its nutrition from the gametophyte for a time, but soon achieving a level of photosynthesis sufficient to maintain itself. After the young sporophyte becomes rooted in the soil, the gametophyte disintegrates.



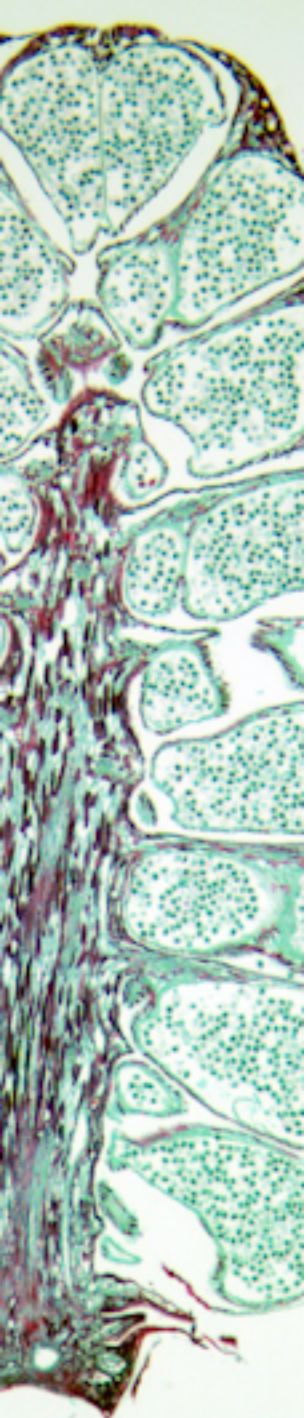


I gametofiti di alcune specie di felci, tra cui poche specie tropicali, persistono indefinitamente senza mai produrre sporofiti. Queste specie si riproducono per escrescenze vegetative chiamate gemme, che cadono e vengono spazzate via per fondare nuove colonie.

Si stima che le popolazioni di gametofiti perenni e viventi di specie di *Trichomanes*, scoperti in una catena montuosa condivisa da Germania e Repubblica Ceca, abbiano più di 1000 anni.

Le felci d'acqua (ordine **Salviniales**) si dividono in due famiglie, **Marsileaceae** e **Salviniaceae**, che derivano da un antenato terrestre comune. Sono le uniche felci eterospore viventi. I sottili rizomi delle Marsileaceae crescono nel fango o su terreno umido, o sono subacquei con le foglie (simili a un quadrifoglio) che galleggiano sulla superficie dell'acqua. Gli sporocarpi possono rimanere vitali anche dopo 100 anni di conservazione a secco, producono catene di sori, ciascuno con una serie di megasporangi e microsporangi.





Le Salviniaceae sono piccole piante che galleggiano sulla superficie dell'acqua.

Entrambi i generi *Azolla* e *Salvinia* producono i loro sporangi in sporocarpi diversi da quelli delle Marsileaceae.

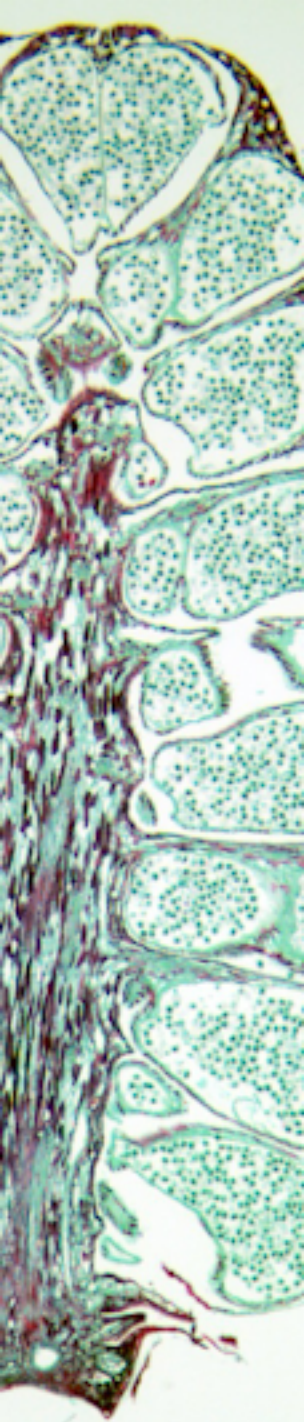
In *Azolla*, le foglie piccole e bilobate sono portate su steli sottili. Una sacca che si forma sul lobo superiore fotosintetico di ogni foglia è abitata da colonie del cianobatterio *Anabaena azollae*.

A causa delle capacità di fissaggio dell'azoto di *Anabaena*, *Azolla* è stata utilizzata per mantenere la fertilità delle risaie e di alcuni ecosistemi naturali.

Le foglie indivise di *Salvinia*, lunghe fino a 2 centimetri, sono portate in spirali di tre sul rizoma galleggiante. Una delle tre foglie pende sotto la superficie dell'acqua ed è altamente sezionata, simile a una massa di radici biancastre. Queste "radici", tuttavia, portano sporangi, il che rivela che in realtà sono foglie.

Le due foglie superiori, che galleggiano sull'acqua, sono coperte da peli che impediscono alla loro superficie di bagnarsi, e le foglie tornano di nuovo in superficie se vengono temporaneamente sommerse.

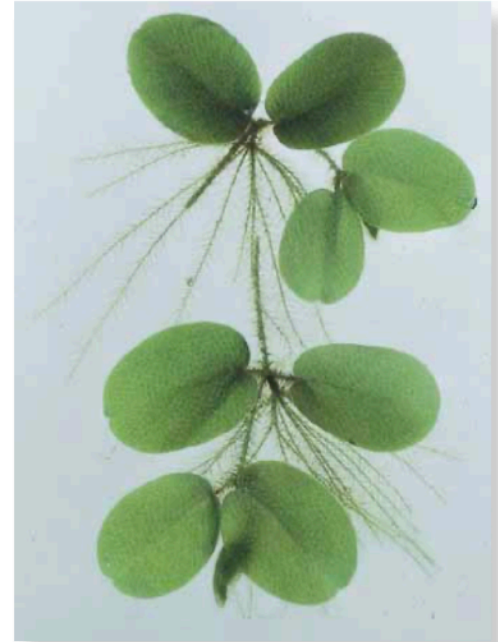




(a)



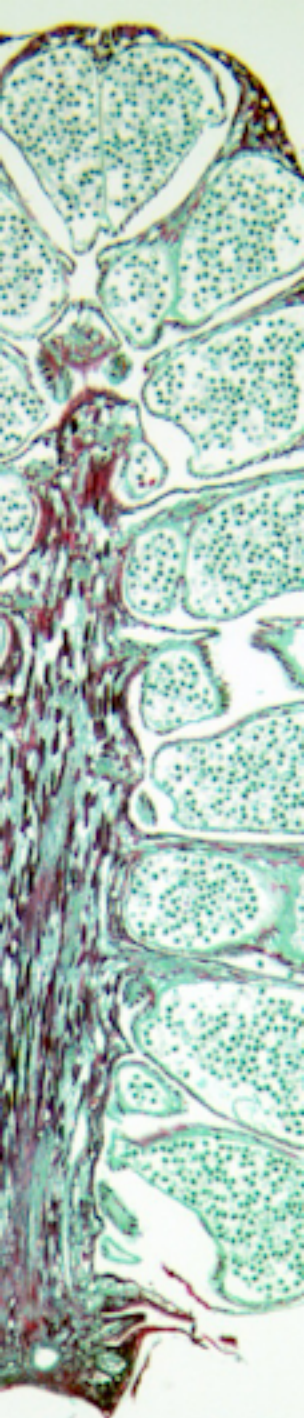
(b)



(c)

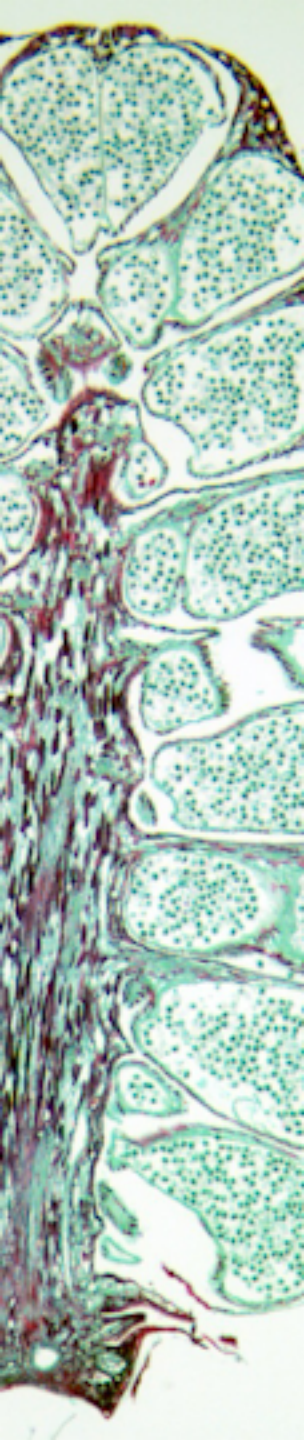
17–36 Water ferns The two very distinct orders of water ferns are the only living heterosporous ferns. (a) *Marsilea polycarpa*, with its leaves floating on the surface of the water, photographed in Venezuela. (b) *Marsilea*, showing the germination of a sporocarp, with chains of sori. Each sorus contains a series of megasporangia and microsporangia. (c) *Salvinia*, with two floating leaves and one feathery dissected submerged leaf at each node. These two genera are representatives of the order Salviniales.





Salvinia adnata Desv. (Syn: *Salvinia molesta* D.S.Mitch.)





Gli **equiseti**, come le licofite, risalgono al periodo Devoniano. Raggiunsero la massima abbondanza e diversità nell'era Paleozoica, circa 300 milioni di anni fa. Durante il tardo periodo Devoniano e Carbonifero, i loro rappresentati erano specie arboree che raggiungevano 18 metri o più di altezza, con un tronco che poteva avere uno spessore di oltre 45 centimetri.

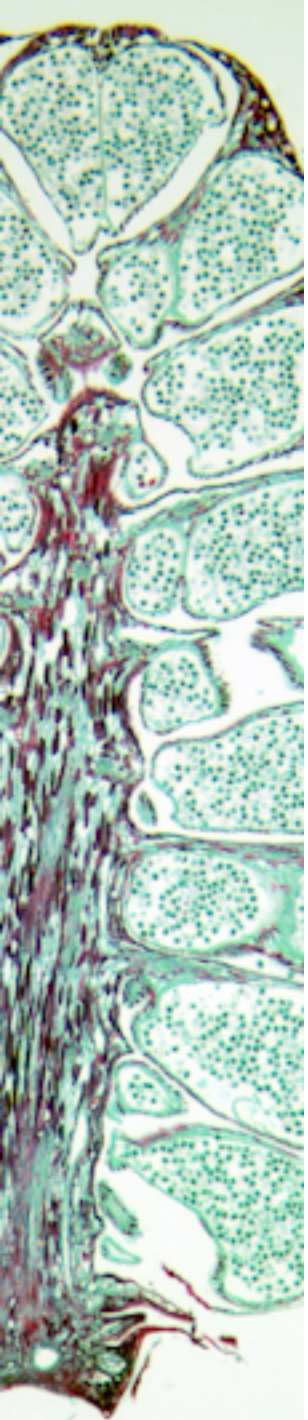
Oggi esiste un unico genere erbaceo, *Equisetum*, con 15 specie. *Equisetum* potrebbe essere il genere di piante più antico a essere sopravvissuto inalterato o quasi fino ai tempi moderni.

Le specie di *Equisetum* sono diffuse in luoghi umidi, corsi d'acqua e lungo il margine di boschi. Sono facilmente riconoscibili per gli steli ben visibili e la consistenza ruvida.

Le piccole foglie - simili a squame - sono avvolte in verticilli ai **nodi**. Quando presenti, i rami sorgono lateralmente ai nodi, e si alternano con le foglie. Gli **internodi** (le porzioni degli steli tra i nodi successivi) hanno costole dure e rinforzate da depositi di silice nelle cellule epidermiche. Per questa caratteristica, gli equiseti sono stati usati per pulire pentole e padelle.

Le radici hanno origine nei nodi dei rizomi, che sono importanti nella propagazione vegetativa.

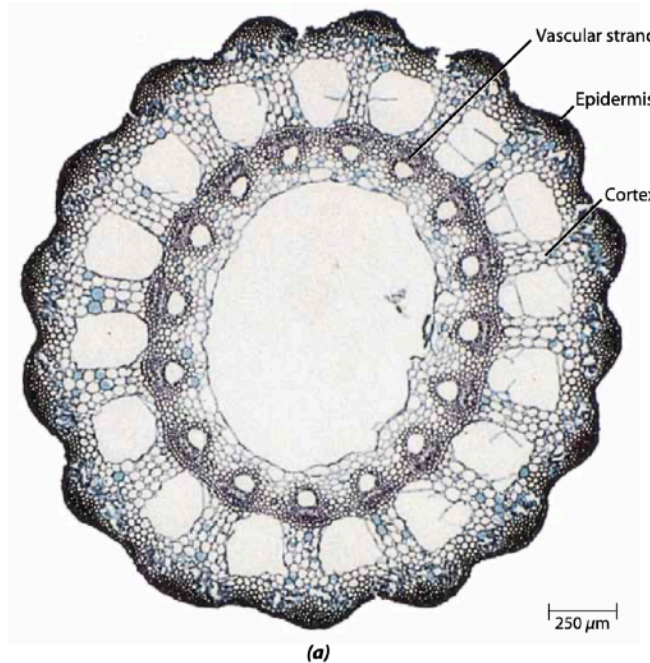






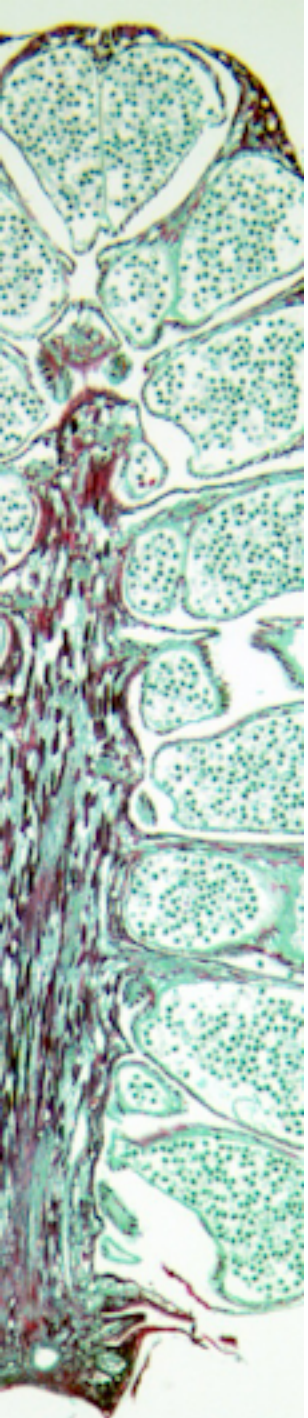
Gli steli aerei di *Equisetum* derivano dalla ramificazione di rizomi sotterranei e, sebbene le parti aeree possano morire durante le stagioni sfavorevoli, i rizomi sono perenni.

Lo **stelo** è anatomicamente complesso. A maturità, i suoi internodi contengono un midollo cavo circondato da un anello di canali più piccoli chiamati **canali carinali**. Ognuno di questi canali più piccoli è associati a xilema e floema.



17–38 Stem anatomy of *Equisetum* (a) Transverse section of an *Equisetum* stem, showing mature tissues. (b) Detail of a vascular strand, showing xylem and phloem.





Gli **sporangji** sono portati in gruppi da 5 a 10 lungo i margini di piccole strutture a forma di ombrello note come sporangiofori, raggruppati in strobili all'apice dello stelo.

Gli steli fertili di alcune specie contengono poca clorofilla. In queste specie, gli steli fertili spesso appaiono prima di quelli vegetativi all'inizio della primavera. In altre specie di *Equisetum*, gli strobili sono portati alle punte di steli vegetativi.

Quando le spore sono mature, gli sporangji si contraggono e si aprono, rilasciandole. Gli elateri - bande ispessite che si sviluppano sullo strato esterno della parete della spora - svolgono un ruolo attivo nella dispersione.

I gametofiti di *Equisetum* sono verdi e a vita libera, e hanno un diametro che varia da pochi millimetri a 1-3 centimetri.

I gametofiti, che raggiungono la maturità sessuale in 3-5 settimane, sono bisessuali. Nei gametofiti bisessuali gli archegoni si sviluppano prima degli anteridi, un modello di sviluppo che aumenta la probabilità di fecondazione incrociata. Gli spermatozoi sono multiflagellati e richiedono acqua per nuotare verso le uova. Le cellule uovo di diversi archegoni su un singolo gametofito possono essere fecondate e svilupparsi in diversi embrioni.



