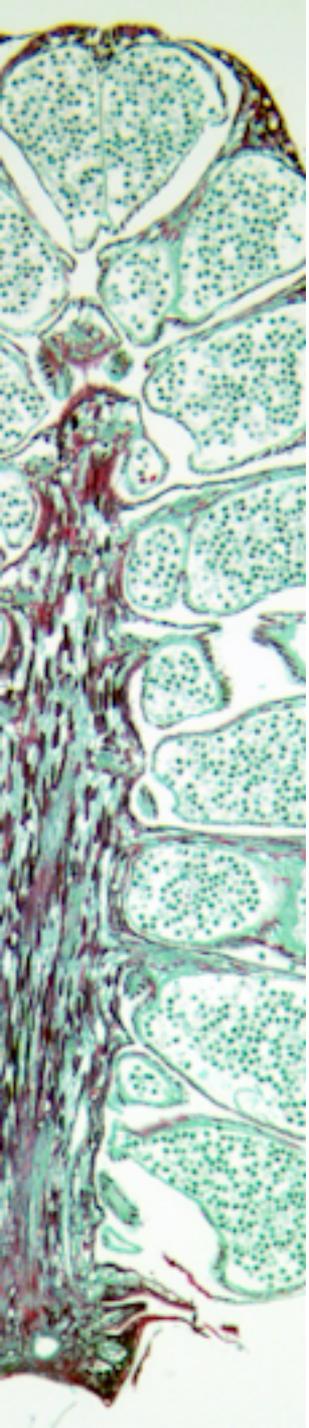


I cicli metagenetici

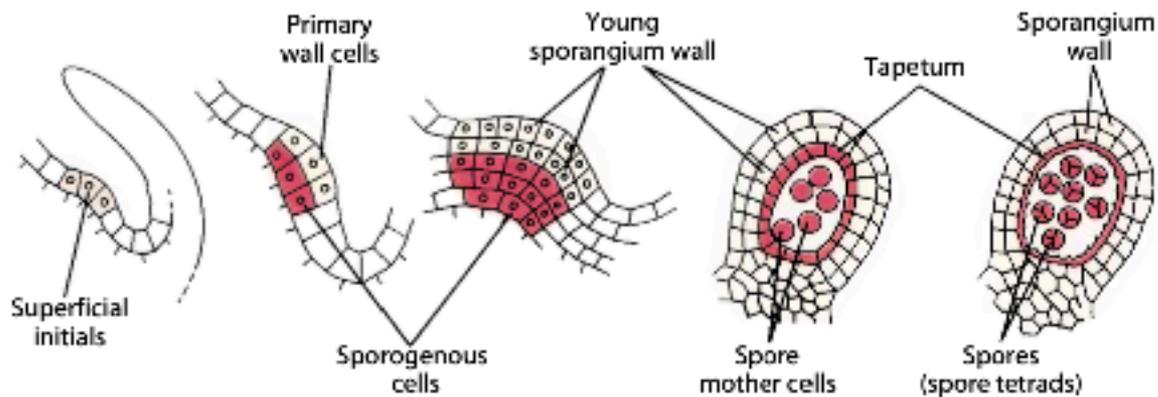
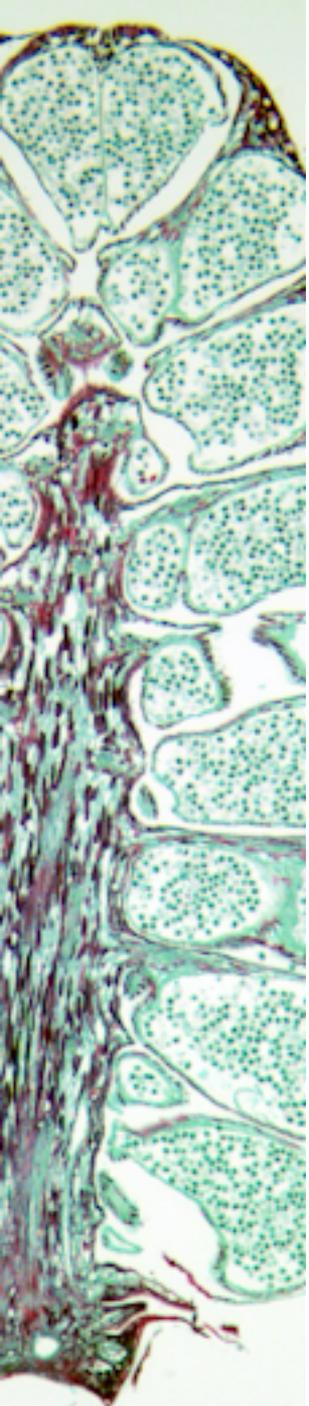
D = Diploid

H = Haploid

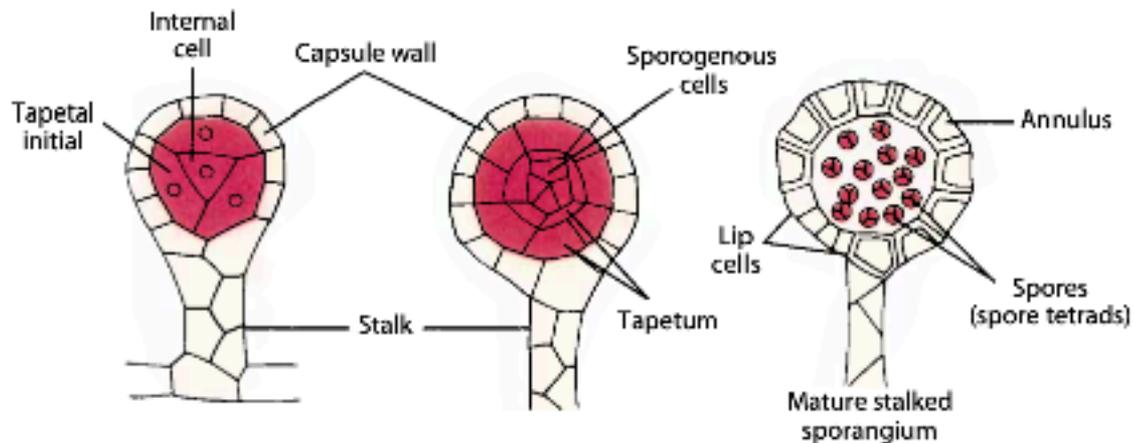
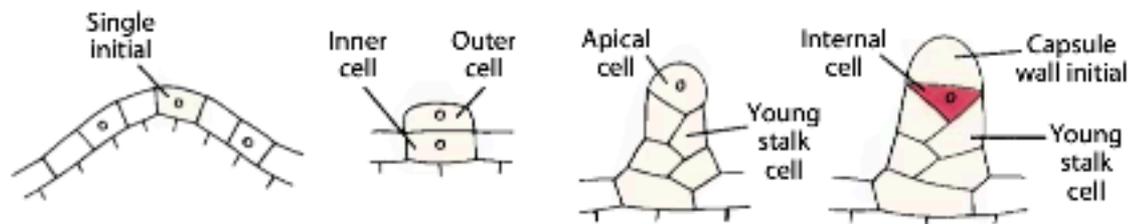


La classe **Polypodiopsida** comprende circa 10.500 specie, divise in 35 famiglie e 320 generi. Differiscono da Psilotopsida e Marattiopsida per essere **leptosporangiate**, e dalle felci acquatiche per essere isosporee. I gametofiti inoltre sono solitamente fotosintetizzanti, e quasi mai sotterranei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



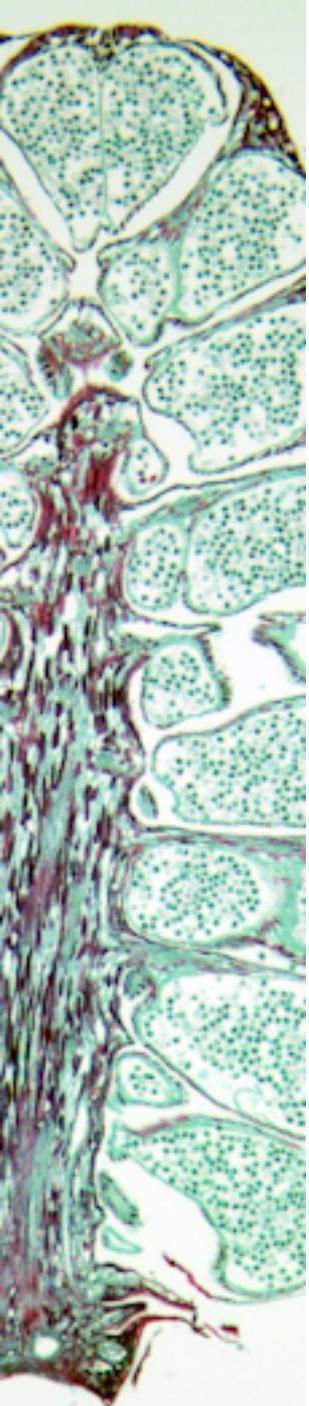


(a) Eusporangium development



(b) Leptosporangium development





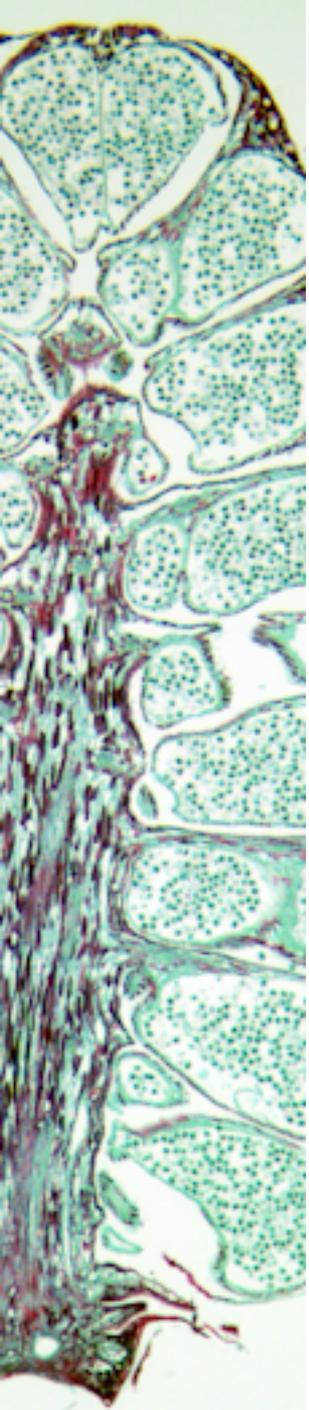
La maggior parte delle felci delle regioni temperate hanno rizomi sifonostelici che producono nuove serie di foglie ogni anno.

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.

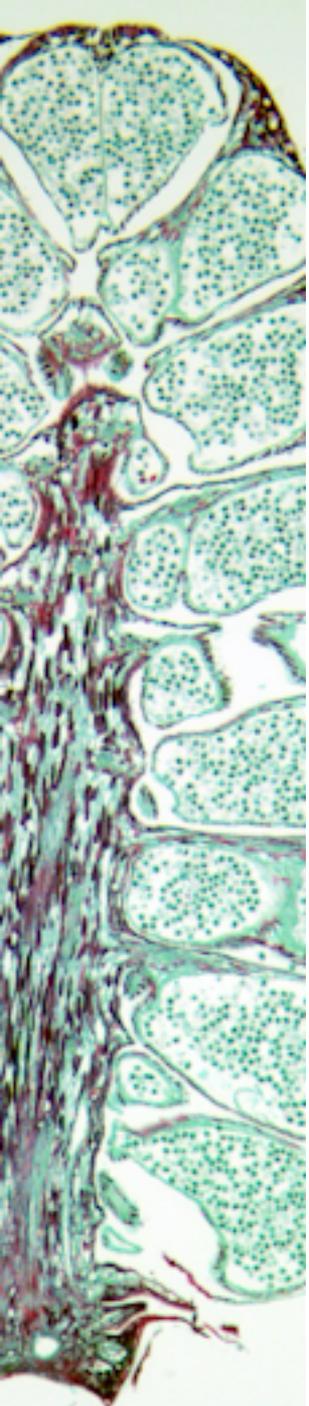
Comunemente, le fronde sono composte, con **lamina** divisa in **pinne**, che sono attaccate al **rachide**, estensione del picciolo.





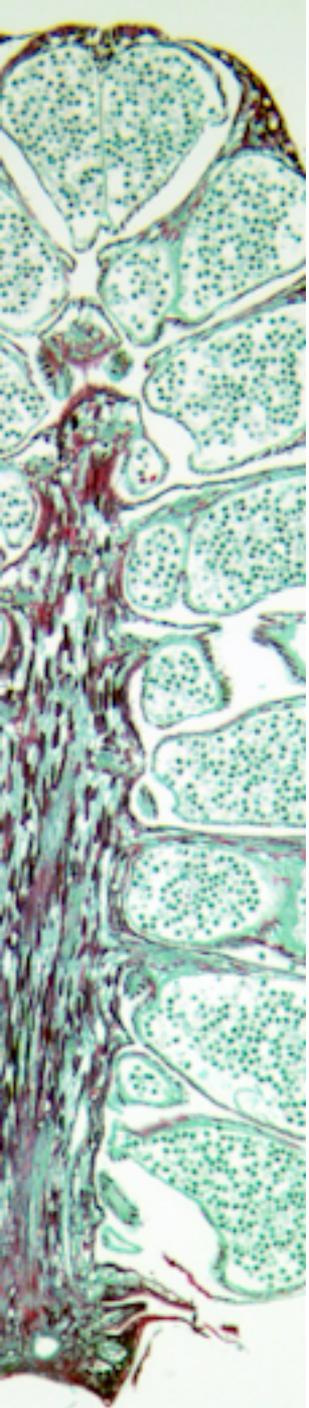
Fronde in *Polypodium vulgare* L.

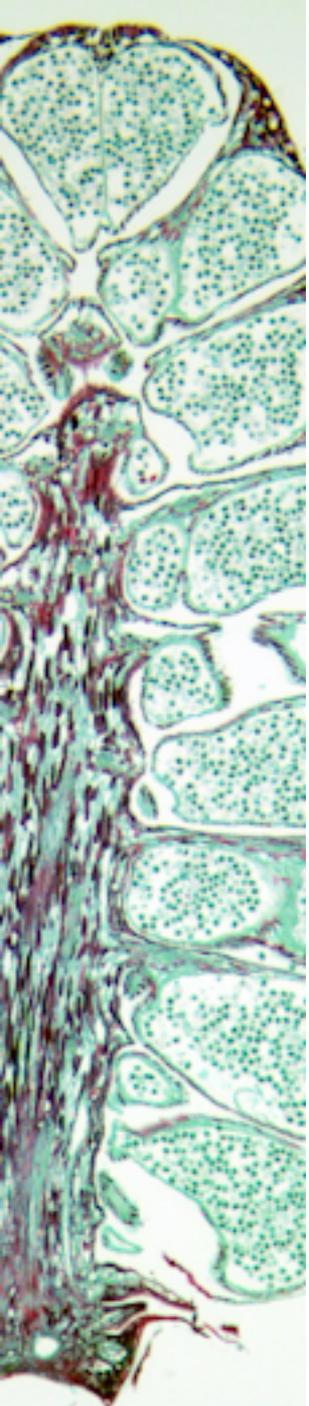




In quasi tutte le felci, le foglie giovani sono arrotolate (**circinnate**), e il tipo di sviluppo fogliare è noto come vernazione circinnata. Lo srotolamento consegue a una crescita più rapida sulla superficie interna rispetto alla superficie esterna, mediata dall'ormone auxina prodotto dalle giovani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

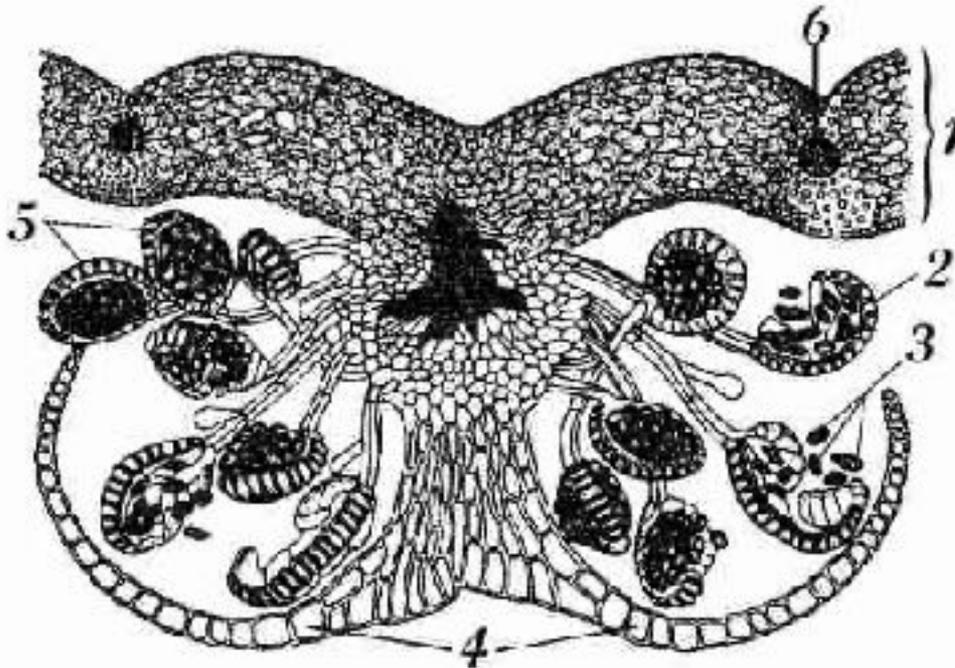
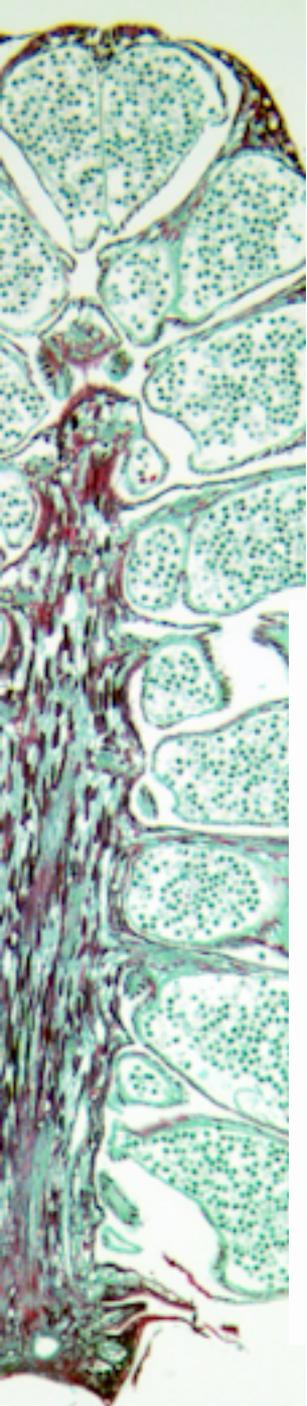


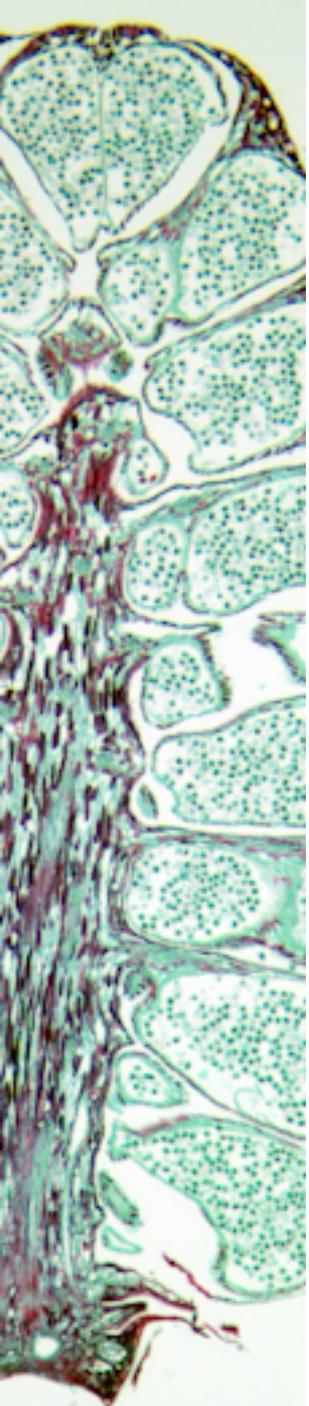




Gli **sporangia** si sviluppano ai margini, o sulla superficie inferiore delle foglie, su foglie appositamente modificate, o su steli separati. Si sviluppano comunemente in gruppi chiamati **sori**.
In molti generi, i giovani sori sono coperti da escrescenze specializzate della foglia, gli **indusi**.





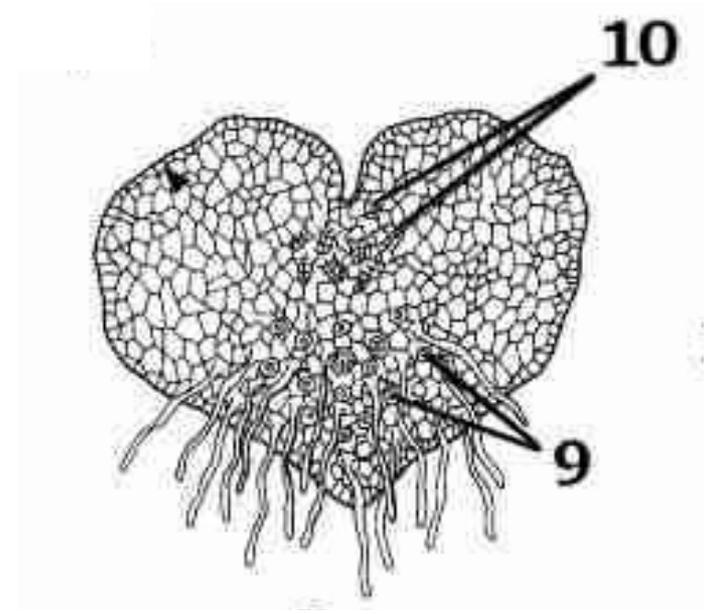
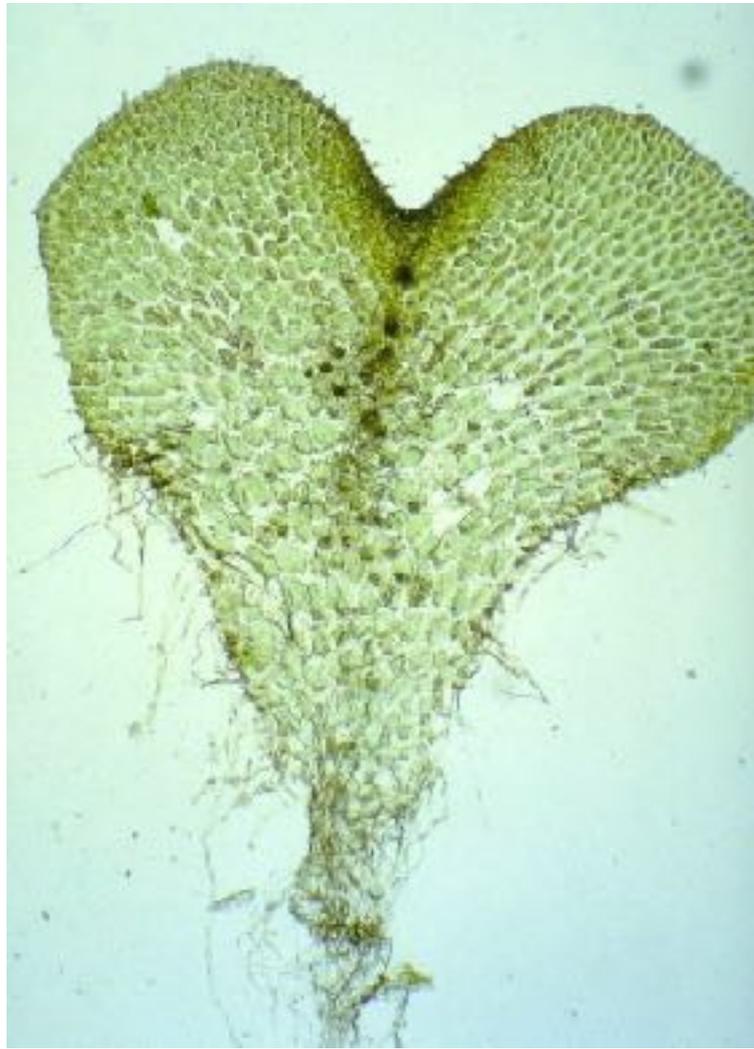
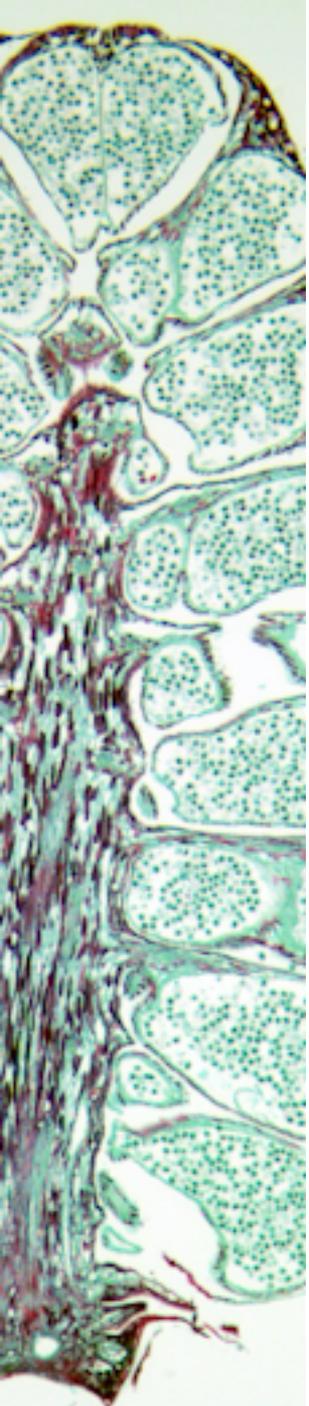


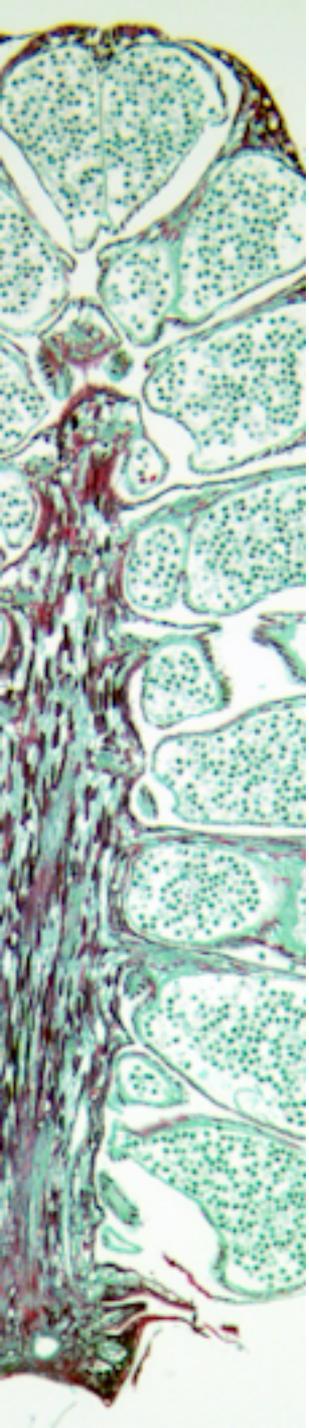
Le spore germinano in gametofiti a vita libera, potenzialmente bisessuali. Questi si sviluppano in genere rapidamente in un **protallo**, che ha numerosi rizoidi sulla superficie inferiore. **Anteridi** e **archegoni** si sviluppano sulla superficie ventrale del protallo.

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 spermatozoi 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.





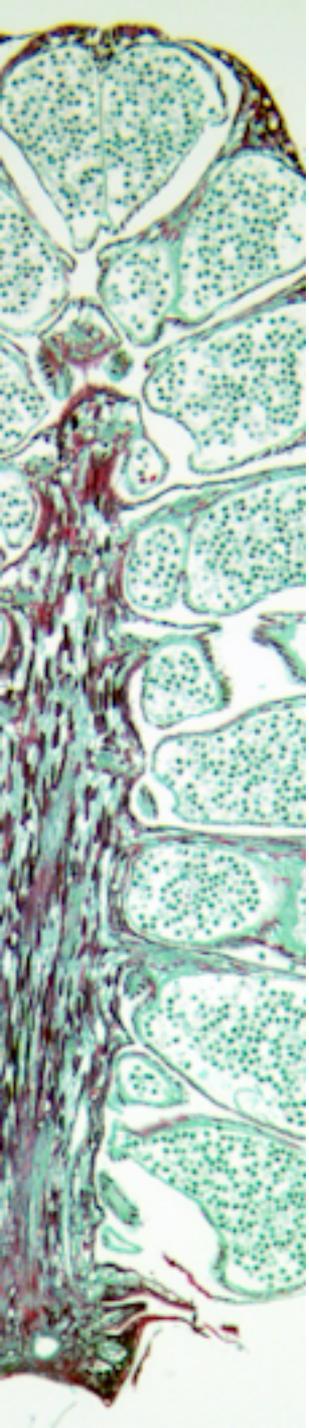


I gametofiti di alcune specie di felci, tra cui poche specie tropicali, persistono indefinitamente senza mai produrre sporofiti. Queste specie si riproducono per escrescenze vegetative chiamate gemme, che cadono e vengono spazzate via per fondare nuove colonie.

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 della classe **Polypodiopsida**. 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.

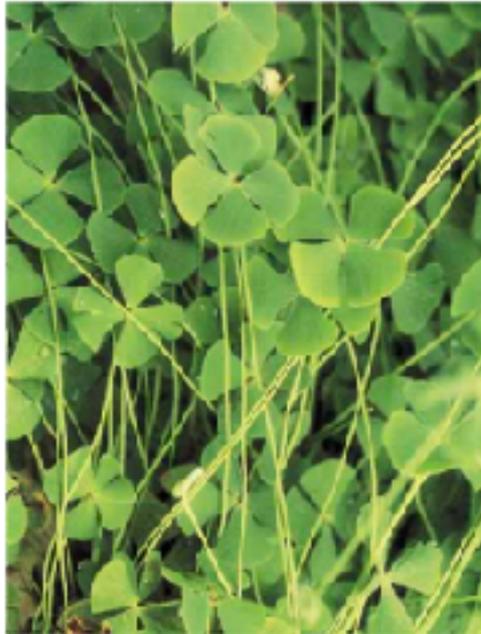
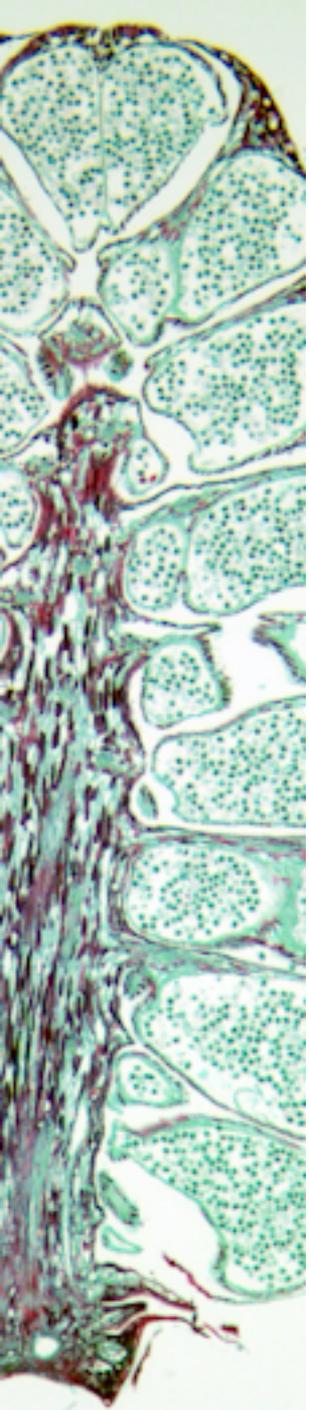
In *Azolla*, le foglie piccole e bilobate sono portate su steli sottili. Una sacca che si forma sul lobo superiore fotosintetico di ogni foglia è abitata da colonie del cianobatterio *Anabaena azollae*.

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.

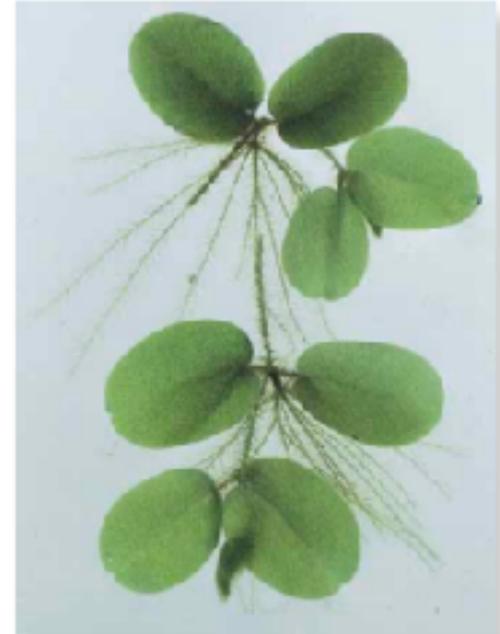




(a)



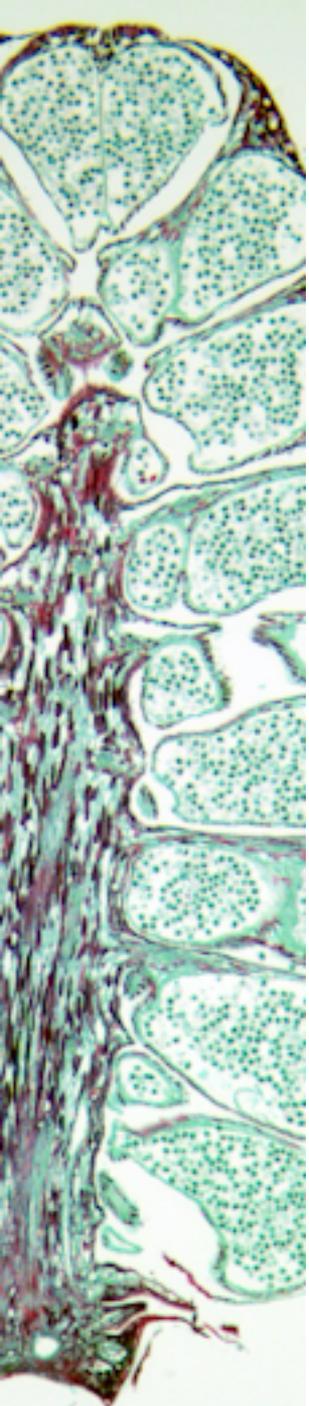
(b)



(c)

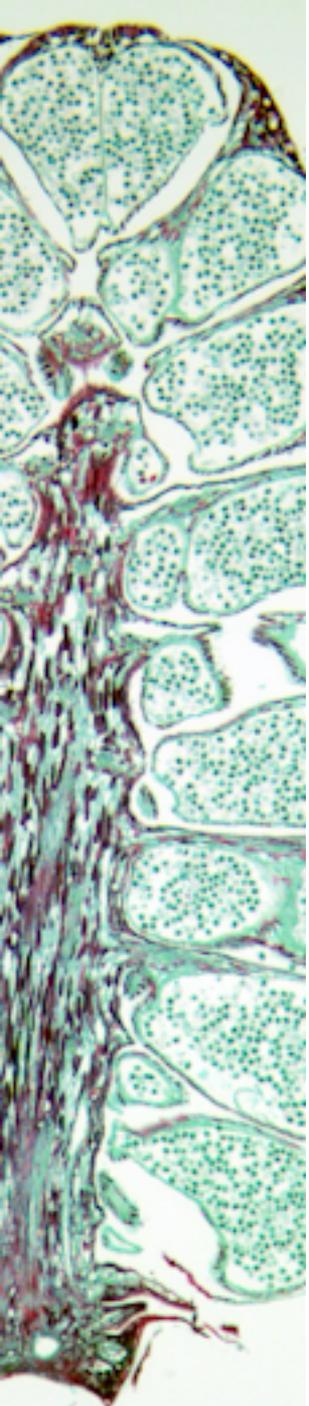
17-36 Water ferns The two very distinct orders of water ferns are the only living heterosporous ferns. (a) *Marsilea polycarpa*, with its leaves floating on the surface of the water, photographed in Venezuela. (b) *Marsilea*, showing the germination of a sporocarp, with chains of sori. Each sorus contains 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 rappresentanti erano specie arboree che raggiungevano 18 metri o più di altezza, con un tronco che poteva avere uno spessore di oltre 45 centimetri.

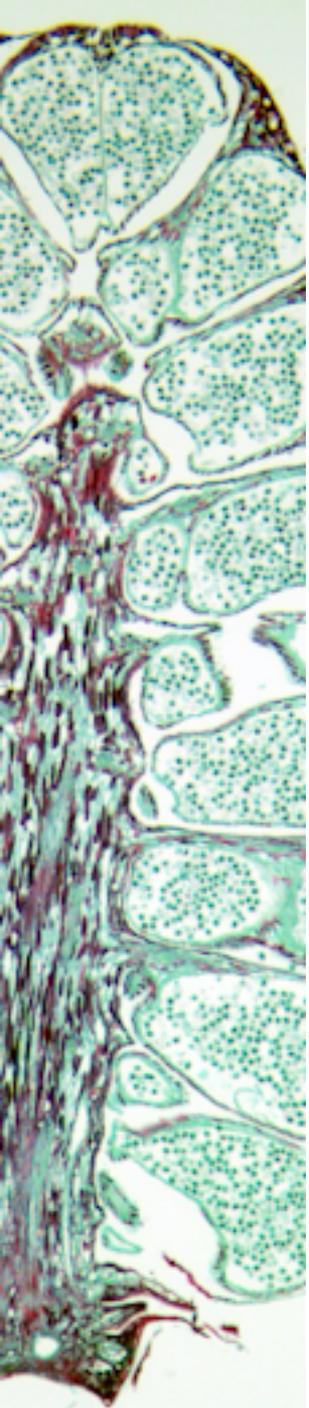
Oggi esiste un unico genere erbaceo, *Equisetum*, con 15 specie. *Equisetum* potrebbe essere il genere di piante più antico a essere sopravvissuto inalterato o quasi fino ai tempi moderni.

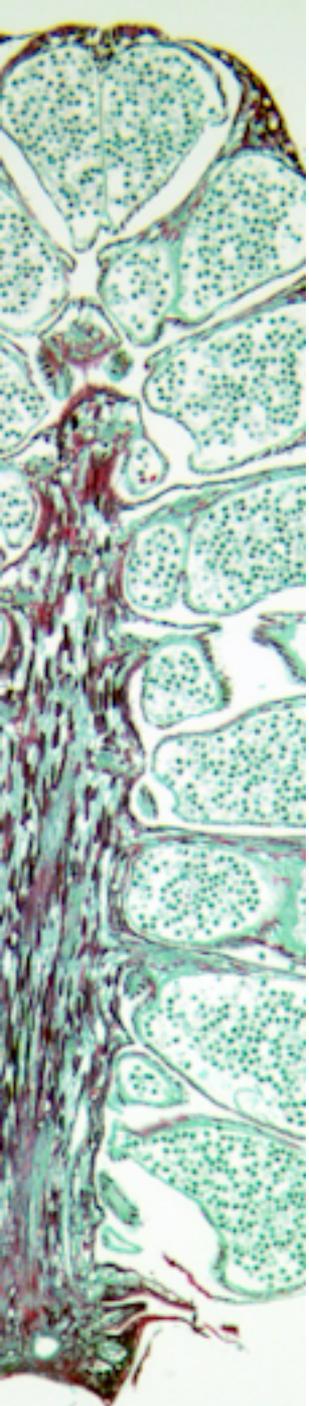
Le specie di *Equisetum* sono diffuse in luoghi umidi, corsi d'acqua e lungo il margine di boschi. Sono facilmente riconoscibili per gli steli ben visibili e la consistenza ruvida.

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.

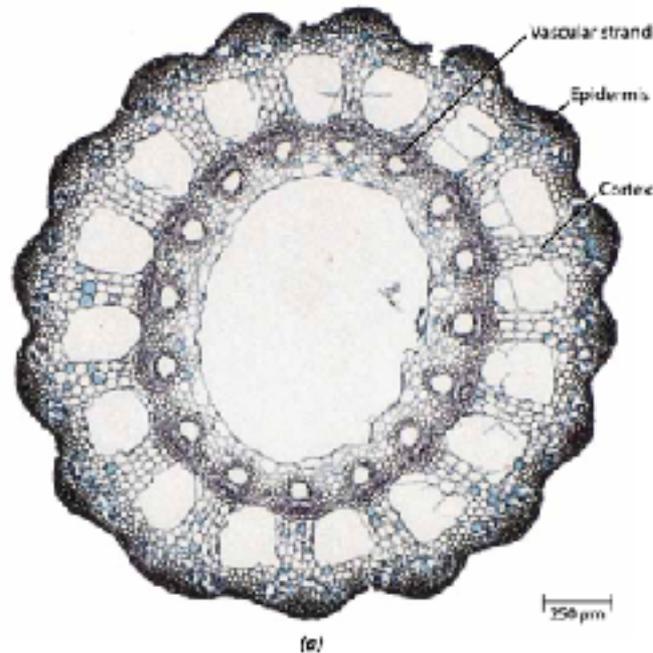




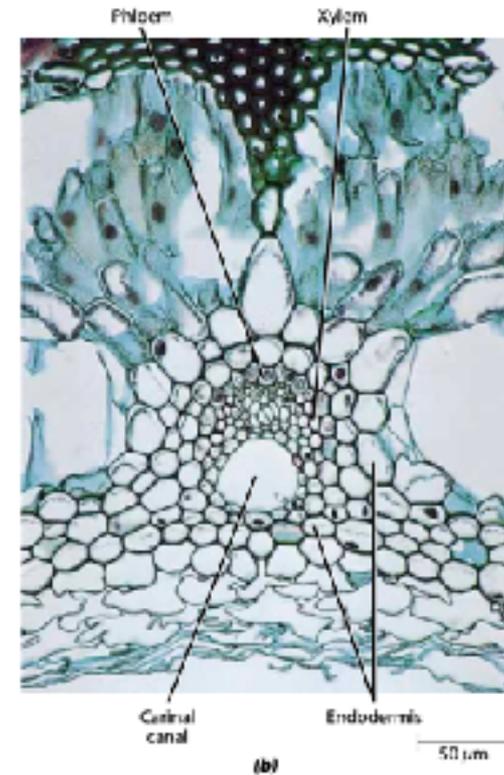


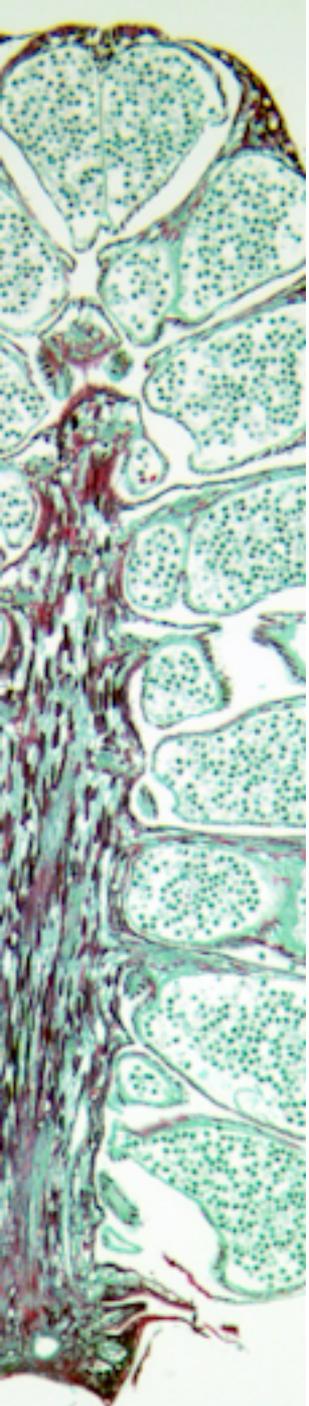
Gli steli aerei di *Equisetum* derivano dalla ramificazione di rizomi sotterranei e, sebbene le parti aeree possano morire durante le stagioni sfavorevoli, i rizomi sono perenni.

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 associato 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.

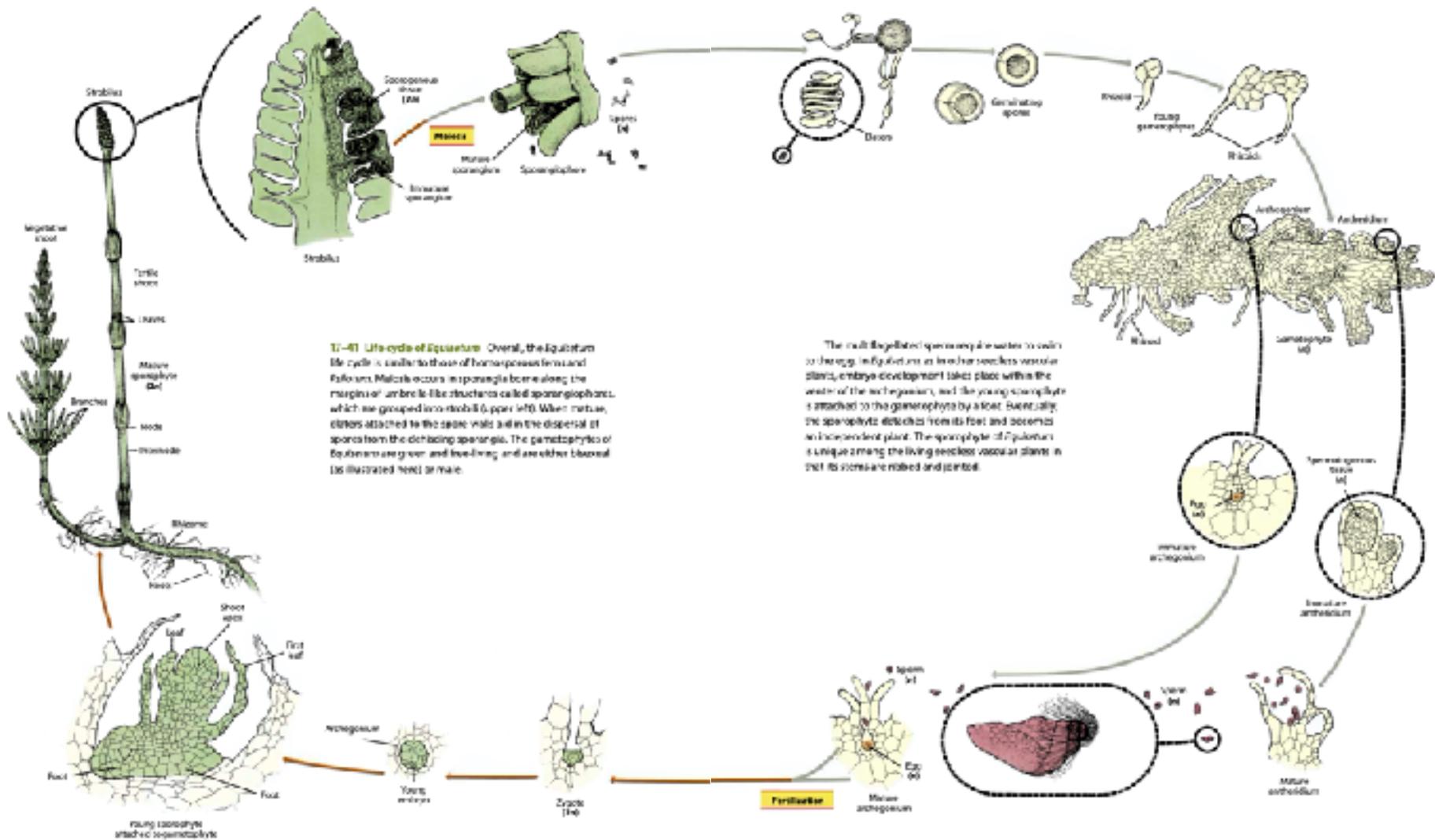
Gli steli fertili di alcune specie contengono poca clorofilla. In queste specie, gli steli fertili spesso appaiono prima di quelli vegetativi all'inizio della primavera. In altre specie di *Equisetum*, gli strobili sono portati alle punte di steli vegetativi.

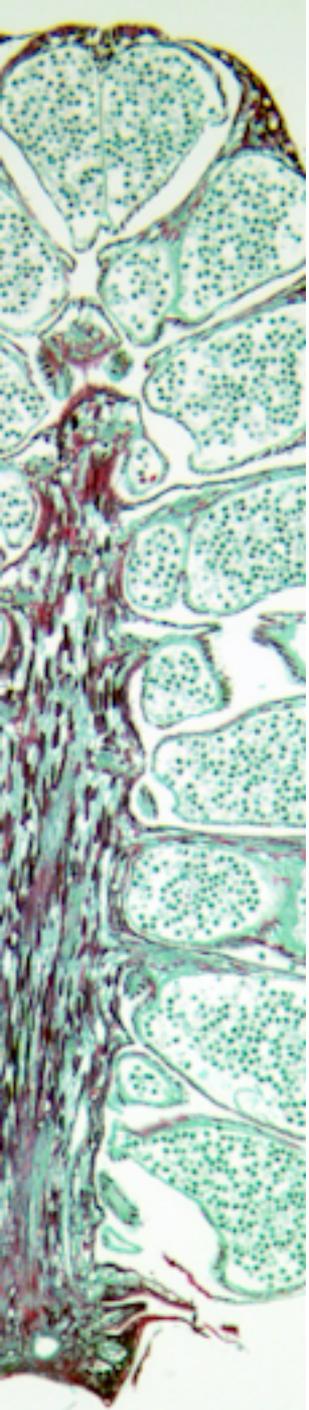
Quando le spore sono mature, gli sporangji si contraggono e si aprono, rilasciandole. Gli elateri - bande ispessite che si sviluppano sullo strato esterno della parete della spora - svolgono un ruolo attivo nella dispersione.

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.







TRACHEOFITE

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

BRIOFITE



SPERMATOFITE

“piante con seme”



PTERIDOFITE

crittogame vascolari



Gimnosperme

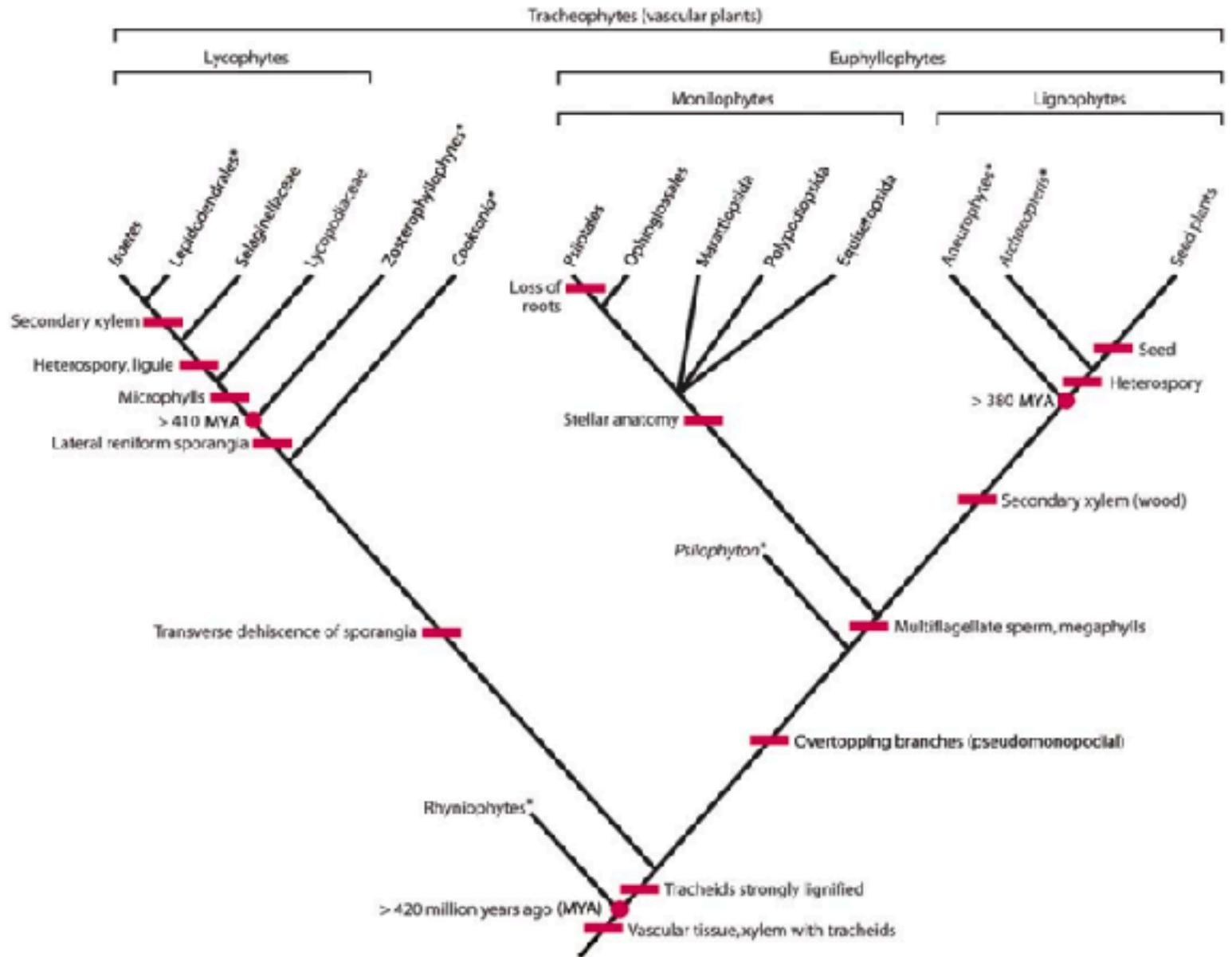
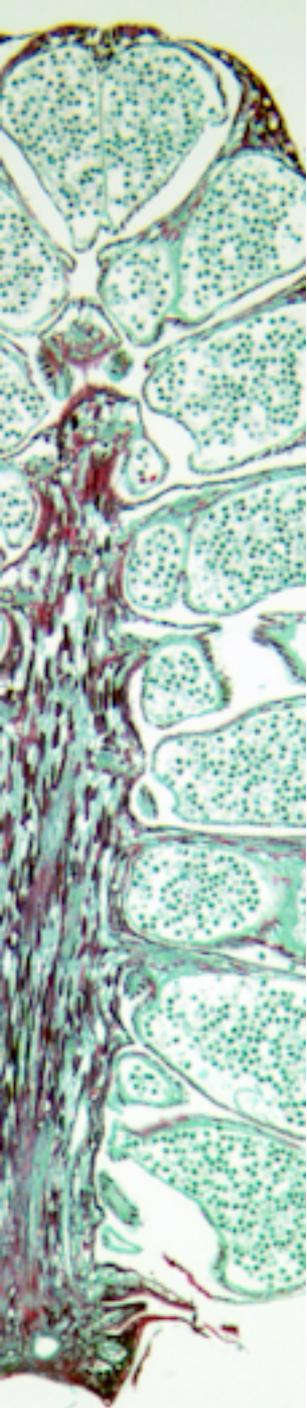
“a seme nudo”

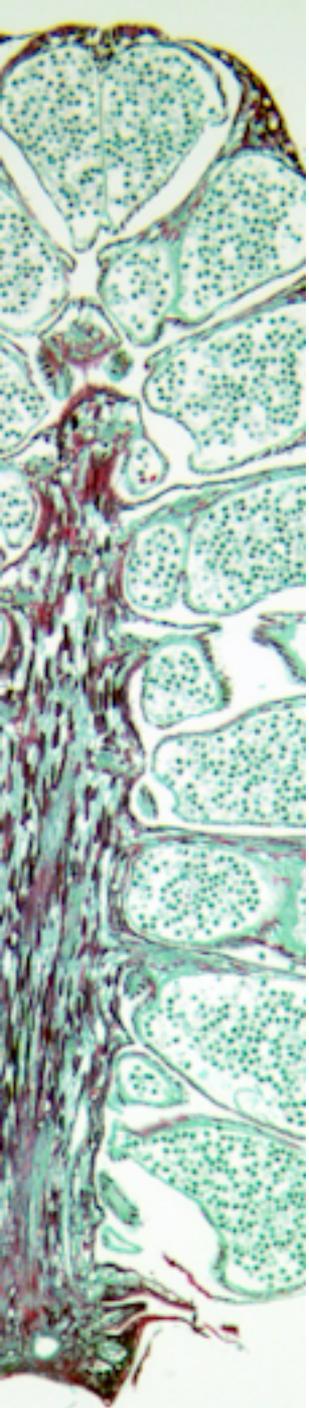


Angiosperme

“a seme protetto”

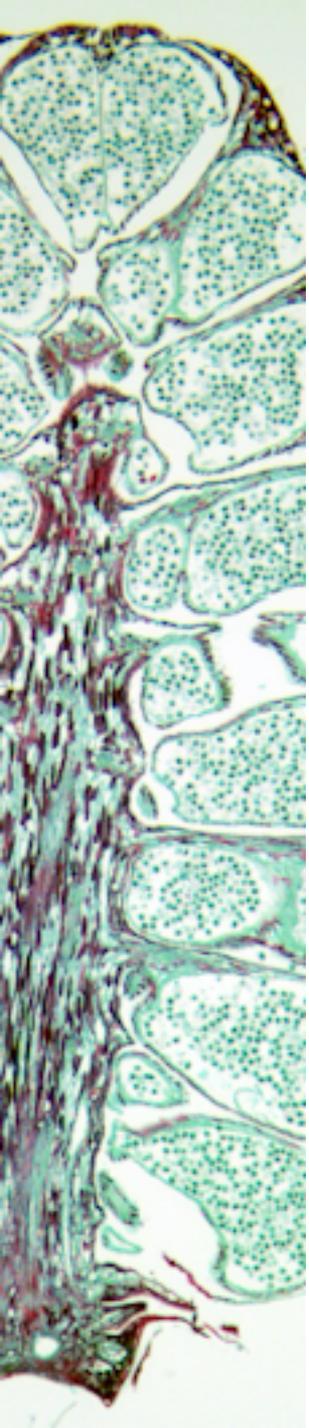






Le spermatofite





BRIOFITE

Dominanza del
GAMETOFITO

Dipendenza **TROFICA**
completa dello
sporofito dal gametofito

Un solo tipo di spore
e di gametofito

Ogni gametofito
produce tanti anteridi
e archegoni

Acqua liquida: sì

PTERIDOFITE ISOSPOREE

Dominanza dello
SPOROFITO

Dipendenza **TROFICA**
iniziale dello sporofito dal
gametofito

Un solo tipo di spore e di
gametofito (“protallo”)

Ogni gametofito
 (“protallo”) produce tanti
anteridi e archegoni

Acqua liquida: sì

PTERIDOFITE ETEROSPOREE

Dominanza dello
SPOROFITO

Dipendenza **TROFICA**
iniziale dello sporofito dal
gametofito

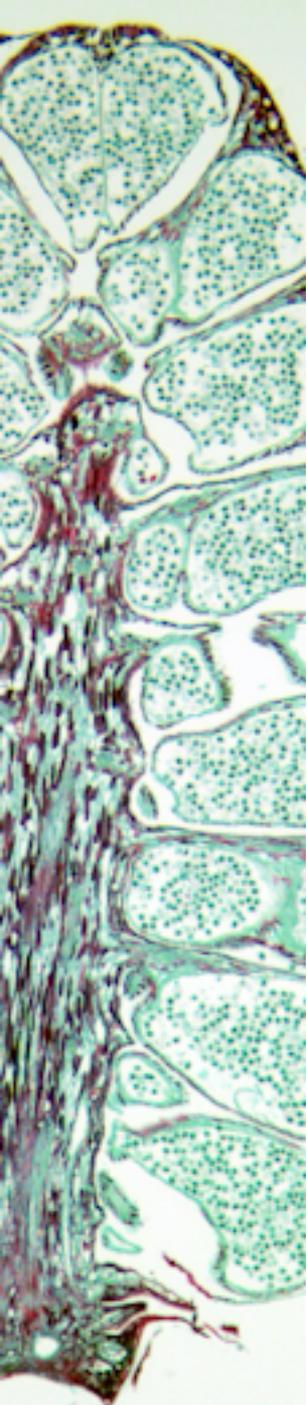
Due tipi di spore e di
gametofito (“micro- e
megasp.”)

Il **MICRO**gametofito è un
unico anteridio; il
MEGAgametofito produce
più archegoni

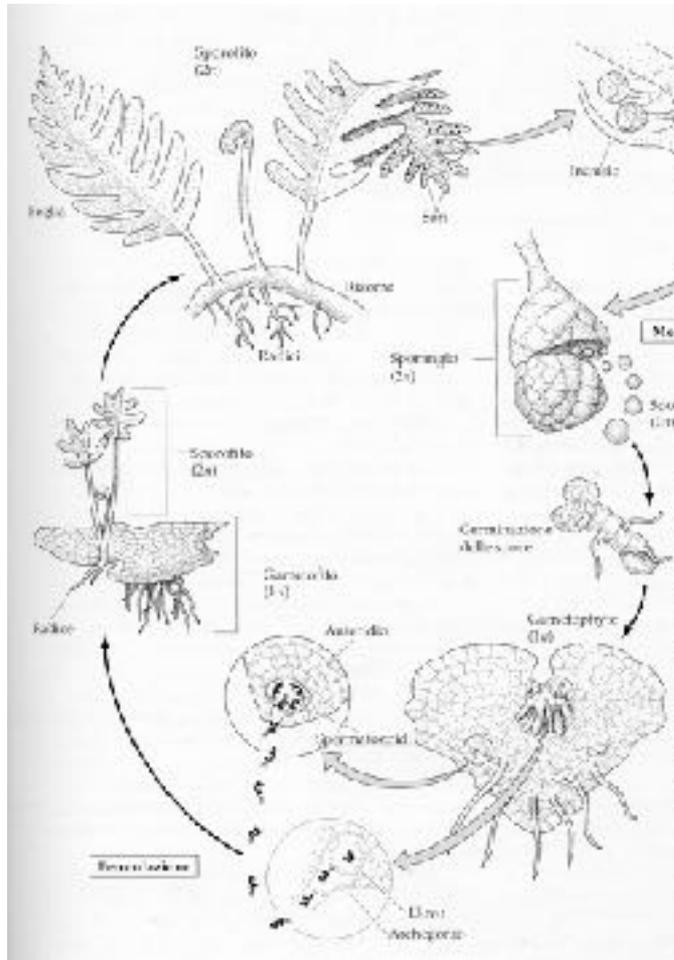
Le riserve del
MEGAgametofito
derivano in parte dalla
sporofito materno

Acqua liquida: sì

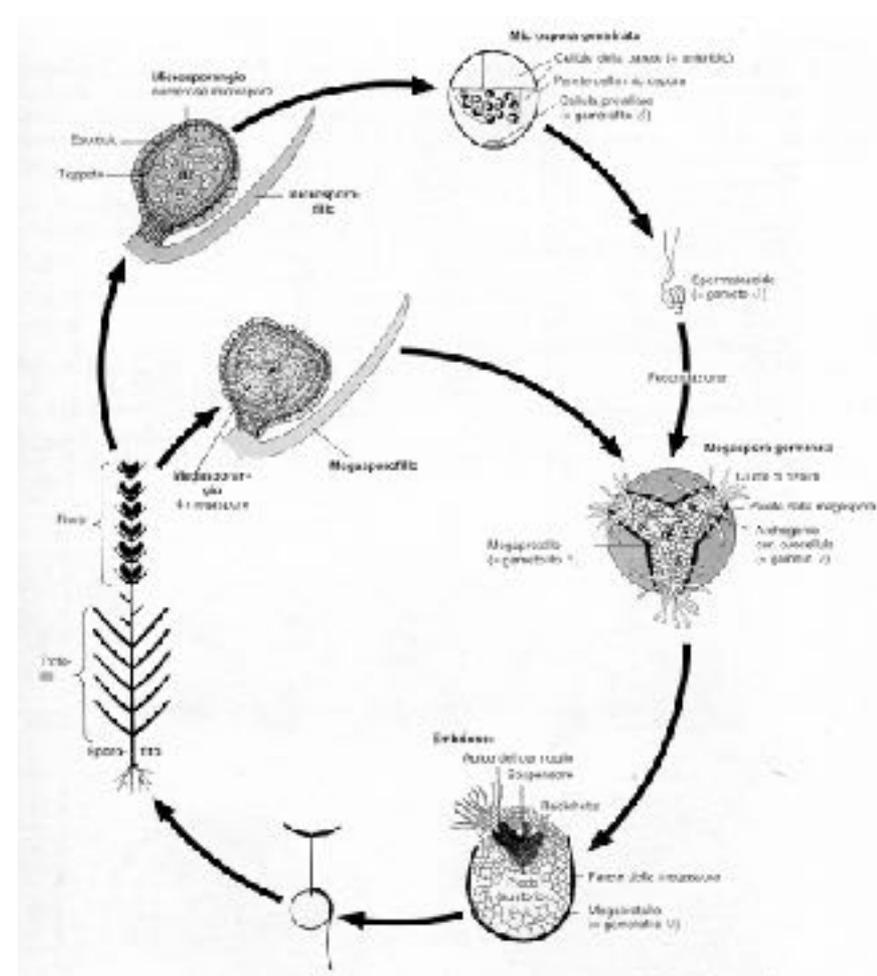


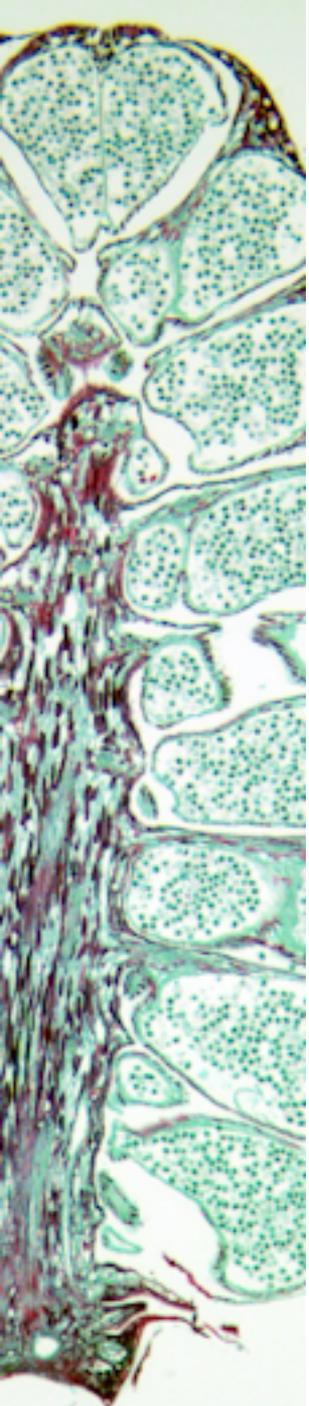


Pteridofite ISOSPOREE



Pteridofite ETEROSPOREE

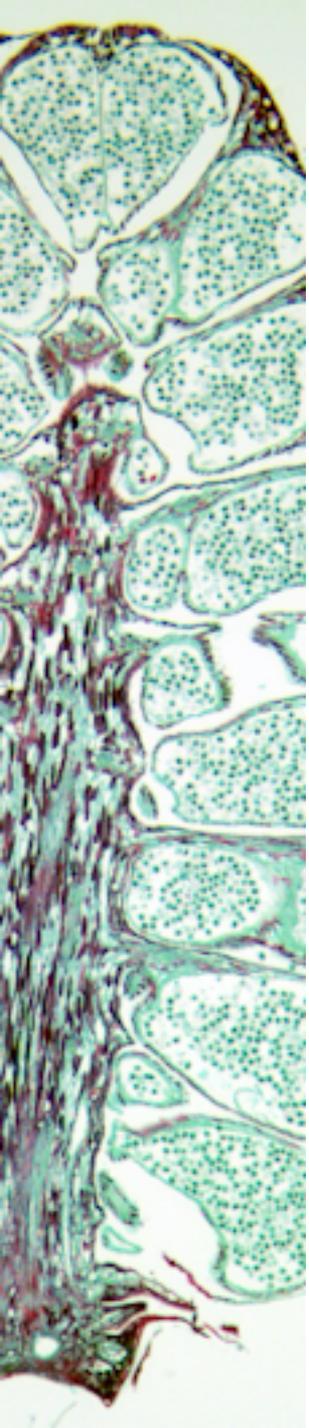




Nei gruppi successivi (**Spermatofite**) le novità più importanti saranno:

- 1) una ulteriore progressiva riduzione dei gametofiti, in particolare di quello maschile che, opportunamente protetto, viene trasferito da un vettore (biotico o abiotico) sui tessuti che contengono l'ovocellula (**indipendenza dall'acqua**).
- 2) evoluzione di meccanismi per aumentare l'efficienza del trasporto del (micro-)gametofito maschile (**impollinazione**)
- 3) sviluppo di tessuti di riserva intorno agli archegoni (gimnosperme) o allo zigote derivante dalla fecondazione della cellula uovo (angiosperme), e di tessuti di protezione (in entrambe, gimnosperme + angiosperme). In questo modo l'unità che ne deriva, contenente l'embrione, può essere dispersa nell'ambiente circostante (**seme**).

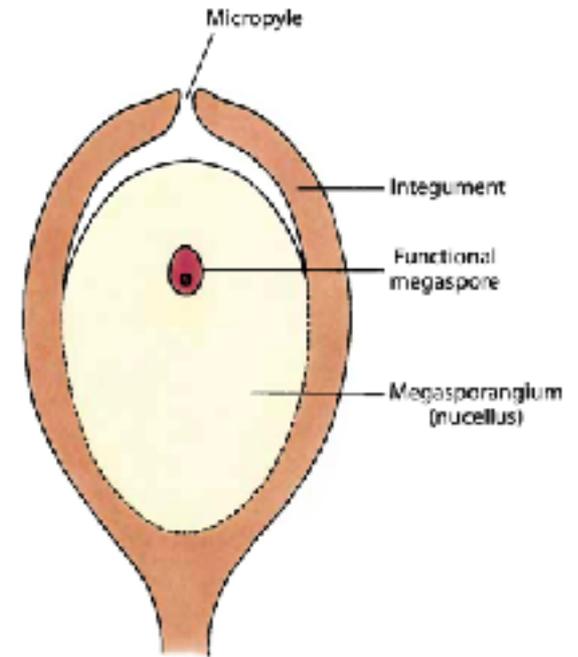




Tutte le **spermatofite** sono **eterosporee**, e producono mega- e micropore, che germinano in mega- e microgametofiti.

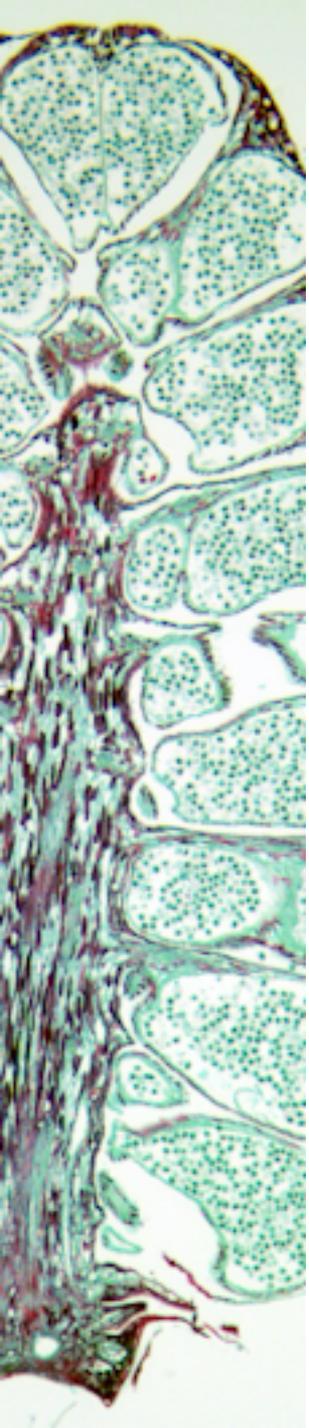
La produzione di semi è, tuttavia, una forma estrema di eterosporia.

Un **seme** è un **ovulo maturo** che contiene un **embrione**. L'**ovulo immaturo** è un **megasporangio**, la struttura in cui vengono prodotte le megaspore, circondato da uno o due strati aggiuntivi di tessuto, i **tegumenti**.



18-1 Longitudinal section of an ovule The ovule consists of a megasporangium (nucellus) enveloped by an integument with an opening, the micropyle, at its apical end. A single functional megaspore is retained within the megasporangium and will give rise to a megagametophyte that is retained within the megasporangium. Following fertilization, the ovule matures into a seed, which becomes the unit of dispersal. Gymnosperm ovules have a single integument, whereas angiosperm ovules typically have two.



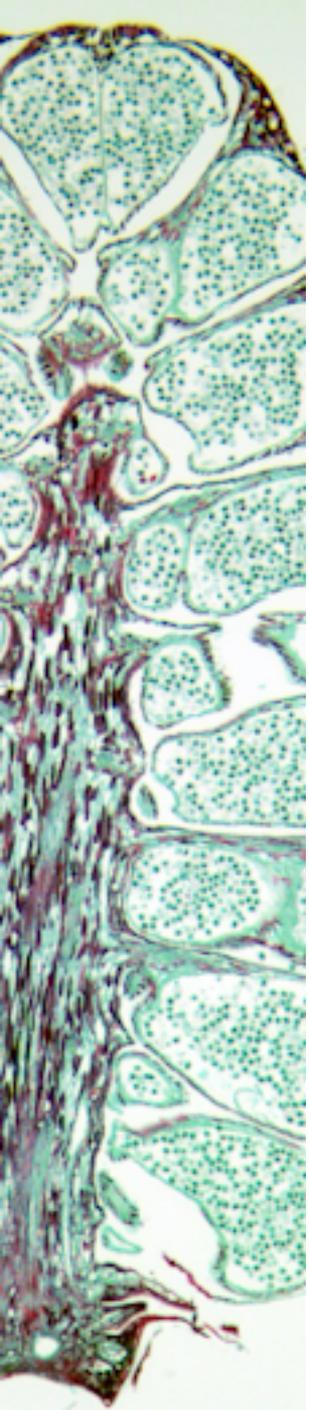


Numerosi eventi hanno portato all'evoluzione dell'ovulo, tra cui:

1. Ritenzione delle megaspore all'interno del megasporangio carnoso, chiamato **nocella** nelle piante da seme. NB: il megasporangio non rilascia le spore.
2. Riduzione del numero di **cellule madri** delle megaspore in ciascun megasporangio a una.
3. Sopravvivenza di solo una **megaspore funzionale** delle quattro prodotte dalla cellula madre.
4. Formazione di un gametofito femminile all'interno della sola megaspore funzionale (**gametofito femminile endosporico**) che viene protetto all'interno del megasporangio.
5. Sviluppo dell'**embrione** all'interno del gametofito femminile.
6. Formazione di un **tegumento** che avvolge il megasporangio, ad eccezione di un'apertura al suo apice chiamata **micropilo**.
7. Modifica dell'apice del megasporangio per ricevere microspore o granuli pollinici.

A questi eventi è associato uno spostamento dell'unità di dispersione dalla megaspore al seme.



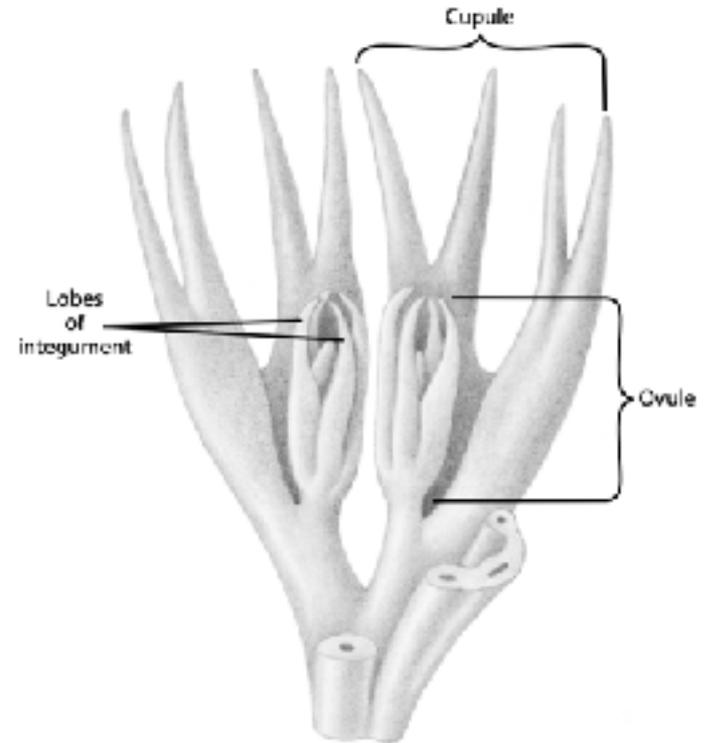


L'ordine esatto in cui sono comparse/i queste evoluzioni/ adattamenti è sconosciuto. Sappiamo che si sono verificati abbastanza presto nella storia delle piante vascolari, perché gli ovuli o i semi più antichi sono del tardo Devoniano (circa 365 milioni di anni fa).

Una delle prime piante a seme è stata *Elkinsia polymorpha*.

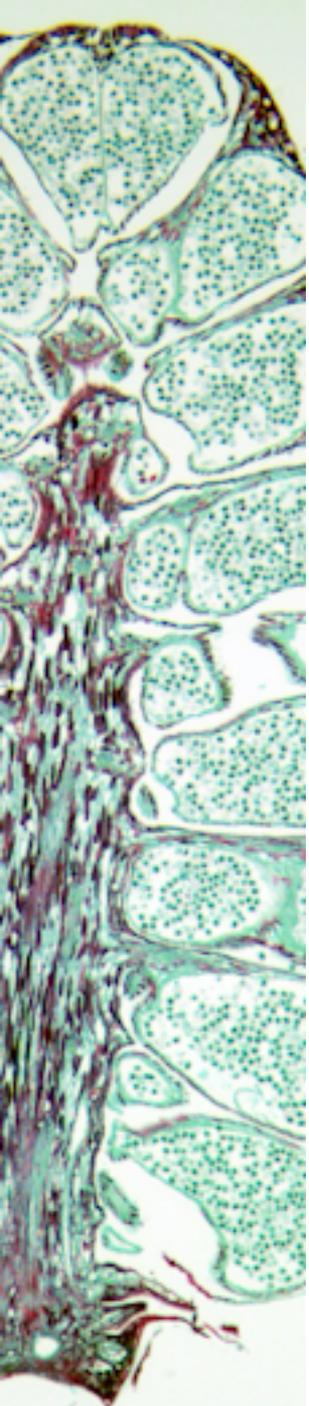
L'ovulo era costituito da una nocella e quattro o cinque lobi tegumentari non fusi tra di loro. I lobi si curvavano verso l'interno in corrispondenza dell'apice.

Gli ovuli erano circondati da strutture sterili ramificate dicotomicamente.

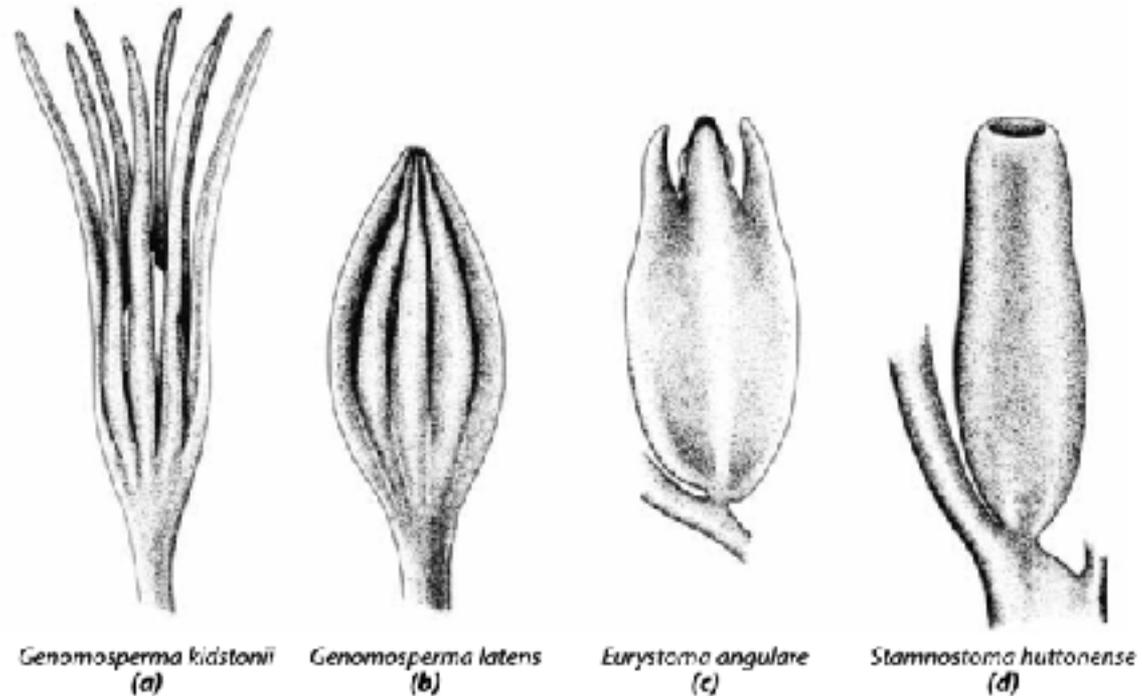


18-2 *Elkinsia polymorpha* Reconstruction of a fertile branch of the Late Devonian plant *Elkinsia polymorpha*, showing its ovules. Each ovule was overtopped by a dichotomously branched, sterile structure called a cupule. Note the more or less free lobes of the integument.



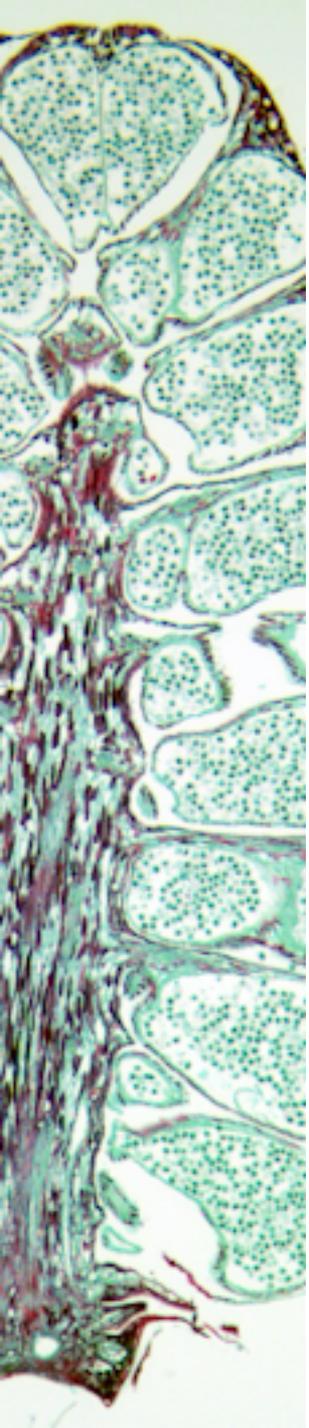


I tegumenti degli ovuli apparentemente si sono evoluti attraverso la graduale fusione dei lobi tegumentari, fino a che l'unica apertura rimasta era il micropilo.



18-3 Evolution of integuments Seedlike structures in several Paleozoic plants, showing some potential stages in the evolution of the integument. (a) In *Genomosperma kidstonii* (Gk. *genomein*, "to become," and *sperma*, "seed"), eight fingerlike projections arise at the base of the megasporangium and are separate for their entire length. (b) In *Genomosperma latens*, the integumentary lobes are fused from the base of the megasporangium for about a third of their length. (c) In *Eurystoma angulare*, fusion is almost complete, and (d) in *Stamnostoma huttonense*, it is complete, with only the micropyle remaining open at the top.





Nelle moderne piante a seme, l'ovulo è costituito da una **nocella** avvolta da uno o due **tegumenti** con un **micropilo**.

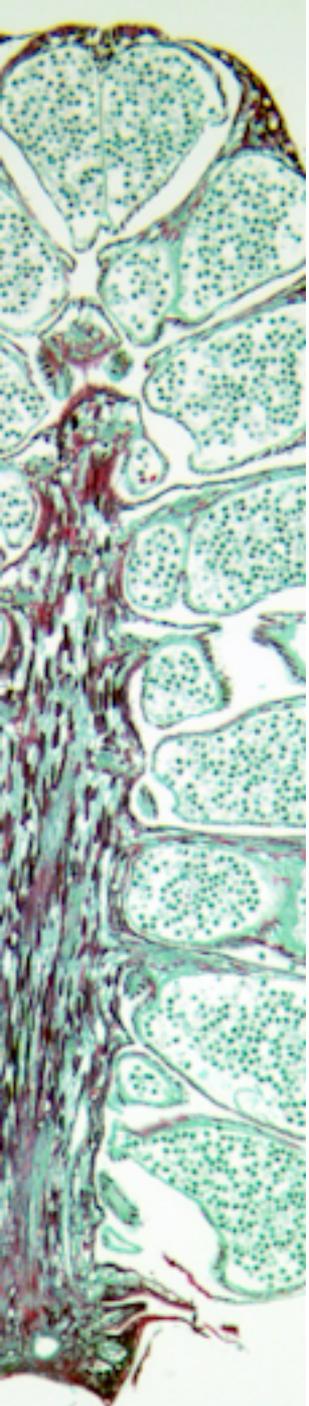
Nelle gimnosperme, quando gli ovuli sono pronti per la fecondazione, la nocella contiene un **megagametofito** composto da tessuto nutritivo e **archegoni**. Dopo la fecondazione, i tegumenti divengono il rivestimento del seme.

Nella maggior parte delle moderne spermatofite, un **embrione** si sviluppa all'interno del seme prima della dispersione. Vi sono eccezioni come *Ginkgo* e molte specie del phylum Cycadophyta. Tutti i semi contengono riserve nutritive per l'embrione.

Le spermatofite comparvero nel tardo Devoniano (ca. 365 mln di anni fa). Diverse delle linee evolutive sono scomparse, come le felci a seme, mentre altre sono giunte fino a noi, come le conifere. Tutte le spermatofite possiedono **megafilli**, che possono essere modificati in aghi o squame, in particolare nelle gimnosperme.

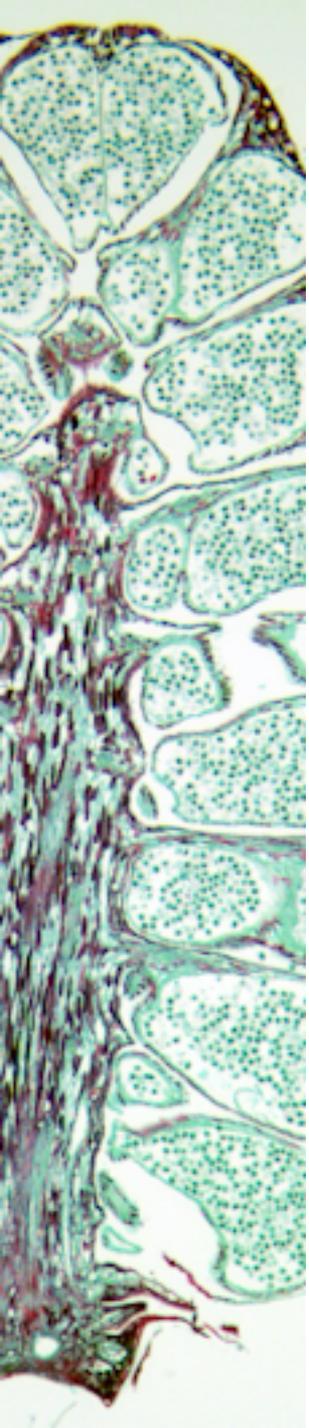
Oggi le spermatofite viventi vengono divise in cinque phyla: Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta e Anthophyta. Le Anthophyta sono le angiosperme; i restanti quattro phyla sono comunemente indicati come gimnosperme.





Le gimnosperme



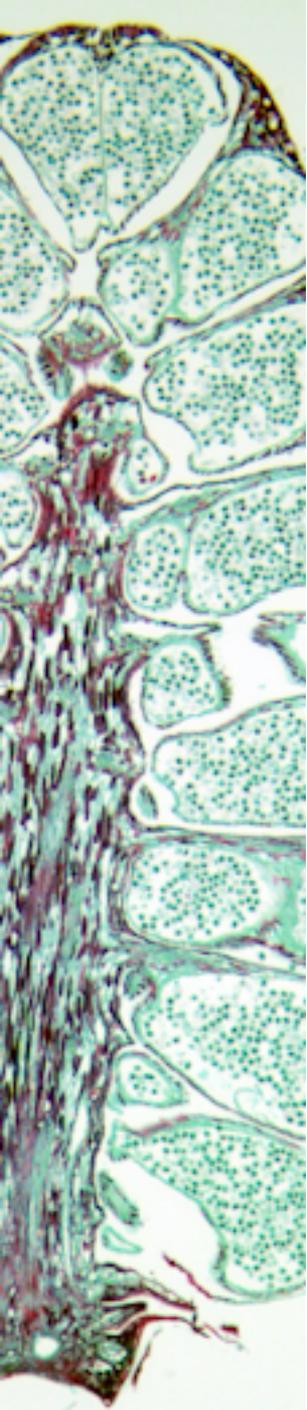


I termini **gimnosperme** e **angiosperme** derivano dal greco. La desinenza **-sperma** vuol dire **seme**, mentre **gimno-** e **angio-** significano rispettivamente “**nudo**” e “**in scatolato**”, o “**vestito**” (ovvero, racchiuso in un **ovario**). Le gimnosperme viventi sono tutte arboree o arbustive.

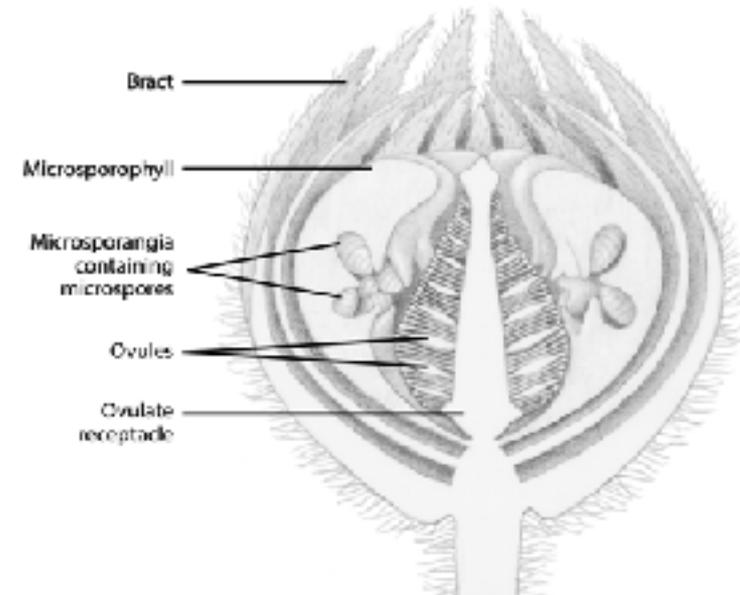
Tra le gimnosperme estinte, le pteridosperme (felci a seme), sono un gruppo artificiale molto vario, che annovera rappresentanti fossili dal devoniano al giurassico. La loro forma variava da piante sottili e ramificate a piante con l'aspetto di felci arboree. Rimane incerto il modo esatto in cui i diversi gruppi di pteridosperme siano collegati alle gimnosperme viventi.

Un altro gruppo di gimnosperme estinte, le Bennettitales, consisteva in piante con foglie simili a palme. Queste sono un gruppo enigmatico, che scompare dai reperti fossili durante il Cretaceo. Alcuni paleobotanici ritengono che possano essere state parte della stessa linea evolutiva delle angiosperme, ma la loro filogenesi non è ancora chiara. Si caratterizzavano per le strutture riproduttive simili a fiori, in alcune specie anche bisessuali, a differenza delle strutture riproduttive unisessuali delle gimnosperme.





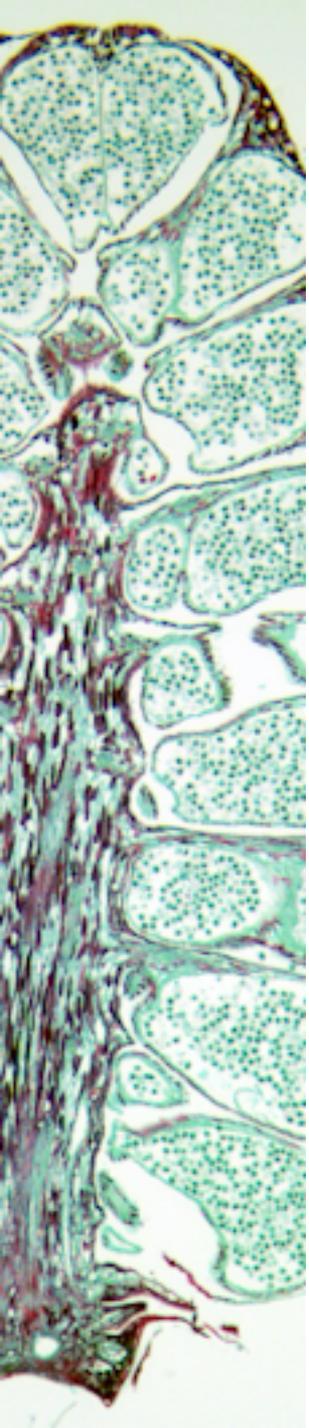
(a)



(b)

18–9 Bennettitales (a) Reconstruction of *Wielandiella*, an extinct gymnosperm from the Triassic. *Wielandiella* has a forked branching pattern. A single strobilus, or cone, is borne at each fork. (b) Diagrammatic reconstruction of the bisporangiate, or bisexual, strobilus of *Williamsonella coronata* from the Jurassic. The strobilus consists of a central ovulate receptacle surrounded by a whorl of microsporophylls bearing microsporangia containing microspores, which develop into microgametophytes (pollen grains). Hairy bracts enclose the reproductive parts.





Importanza delle gimnosperme:

Sono fonte fondamentale di legno di buona/ottima qualità; polpa per carta; sostanze resinose (es. trementina);

Forniscono biomasse per la combustione;

Alcuni sono fonti di farmaci anche molto potenti (es. taxolo; principi attivi del *Ginkgo*);

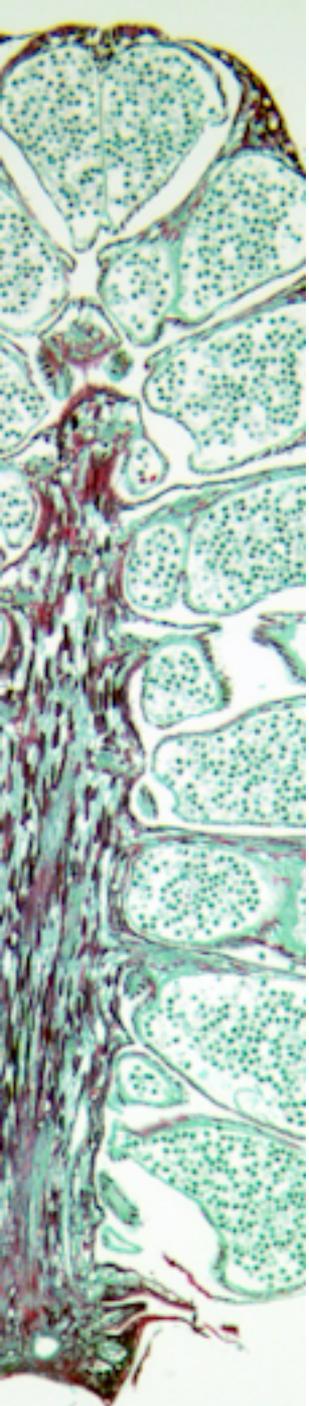
Sono fonte di cibo per molti animali superiori (es. insetti, uccelli, piccoli, mammiferi);

Sono importanti edificatori ecologici;

Sono largamente impiegati nei giardini e parchi;

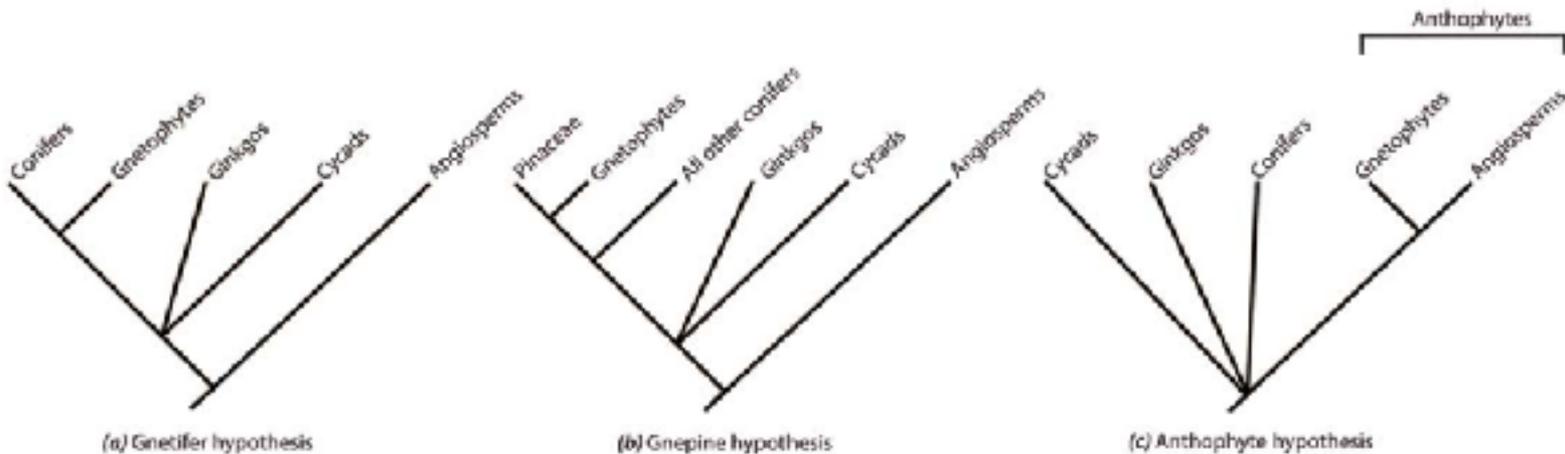
Alcuni rappresentanti sono tra i più longevi patriarchi dei nostri boschi.





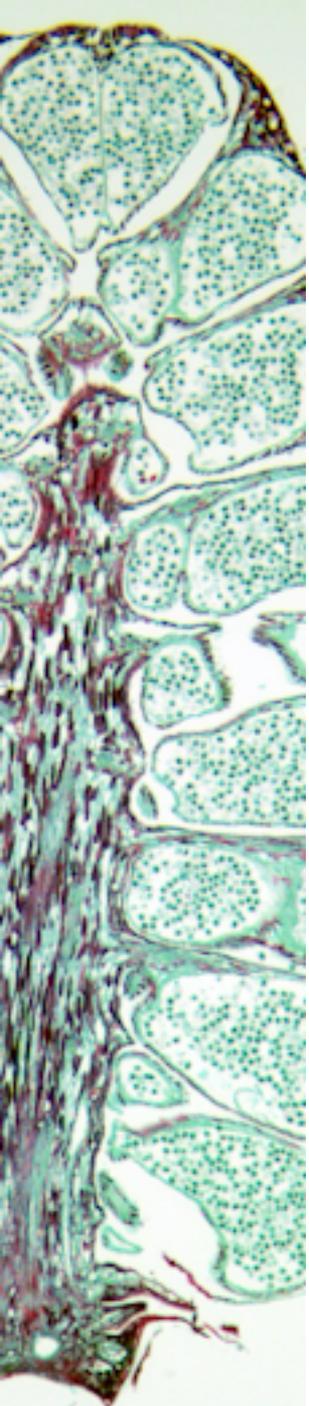
Le gimnosperme rappresentano una serie di linee evolutive diverse. Ne esistono circa 840, a fronte di ca. 300.000 angiosperme, ma alcune gimnosperme sono spesso dominanti su ampie aree.

Diverse sono le ipotesi sui rapporti filogenetici tra i diversi gruppi di gimnosperme e le angiosperme. Due delle più supportate vedono le gimnosperme come un gruppo monofiletico, mentre una ipotesi, diffusa ma probabilmente da scartare, le vede con un raggruppamento parafiletico, in quanto le Gnetophytes sarebbero un sister group delle angiosperme.



18–10 Alternative hypotheses of relationships among the five major extant lineages of seed plants (a) The gnetifer hypothesis proposes that the gnetophytes are most closely related to conifers. (b) The gnepine hypothesis proposes that the gnetophytes are nested within the conifers as the sister group of the Pinaceae. (c) According to the anthophyte hypothesis, the gnetophytes are most closely related to angiosperms.





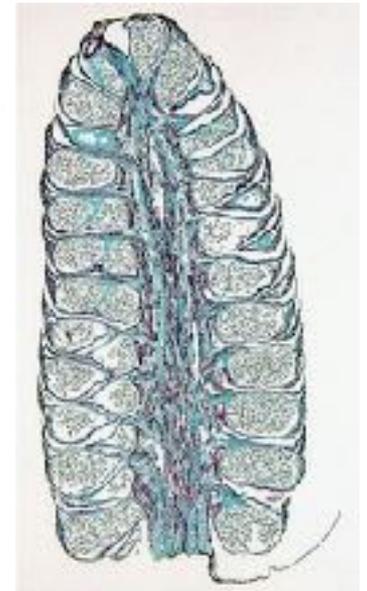
Nelle felci e in altre piante vascolari senza semi, è necessaria l'acqua affinché lo sperma mobile, flagellato, raggiunga e fertilizzi le uova.

Nelle gimnosperme, tuttavia, l'acqua non è più necessaria, grazie alla comparsa dei **granuli pollinici**. Il granulo pollinico, struttura aploide paucicellulare, viene trasportato - di solito passivamente, dal vento - in prossimità di un megagametofito, all'interno di un ovulo. Questo processo si chiama **impollinazione**.



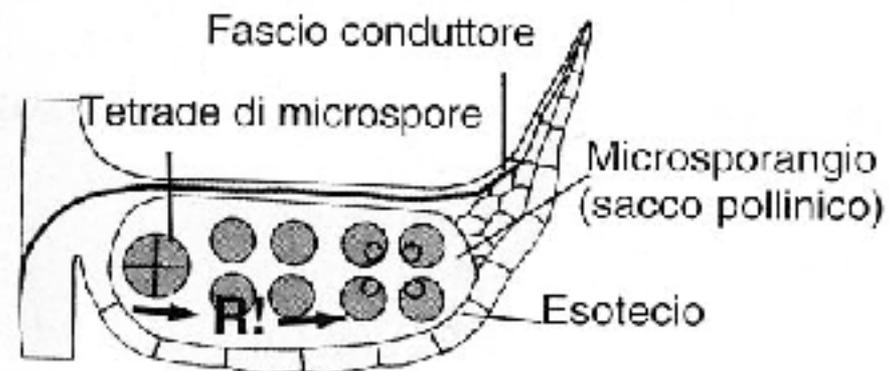
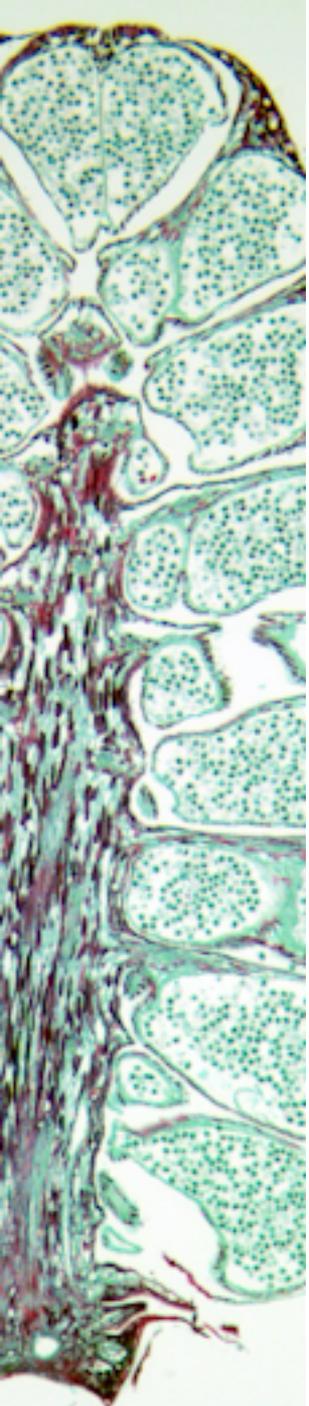
Perianzio

**Cono di
microsporofilli
(fiore ♂)**

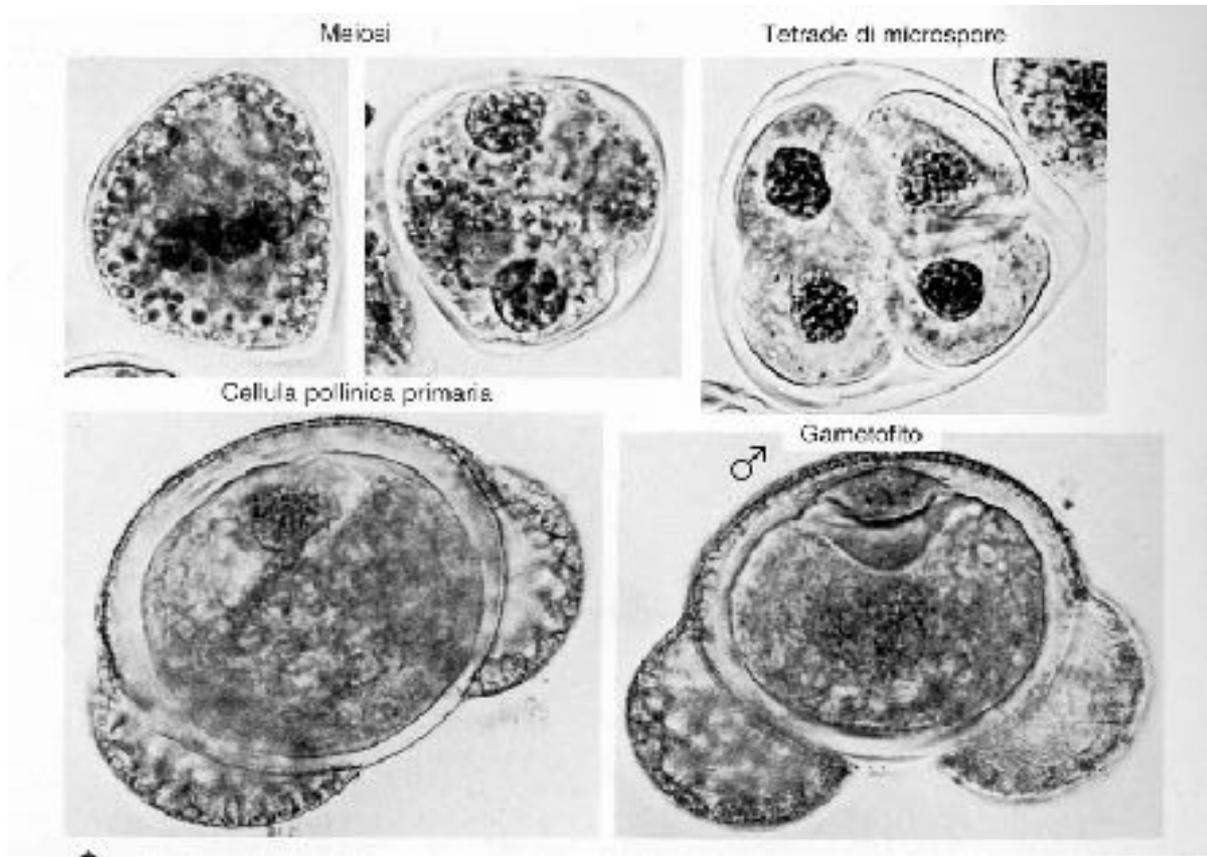


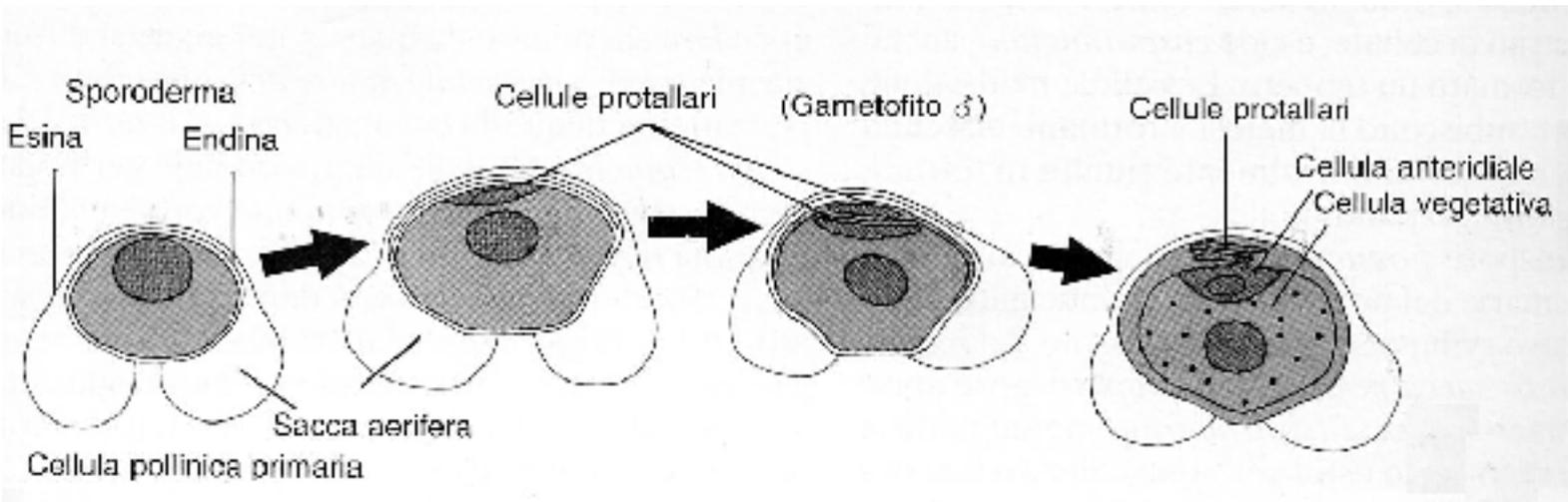
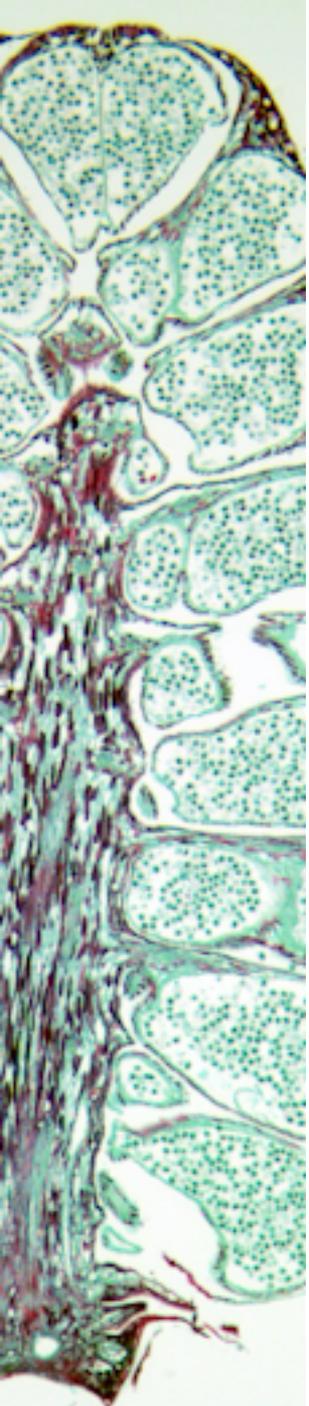
Strobilo maschile
in *Pinus*





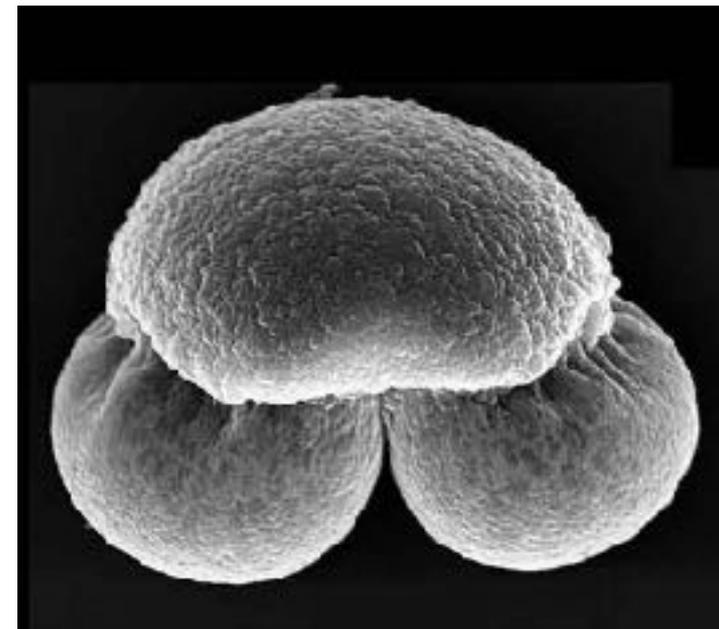
Microsporofillo

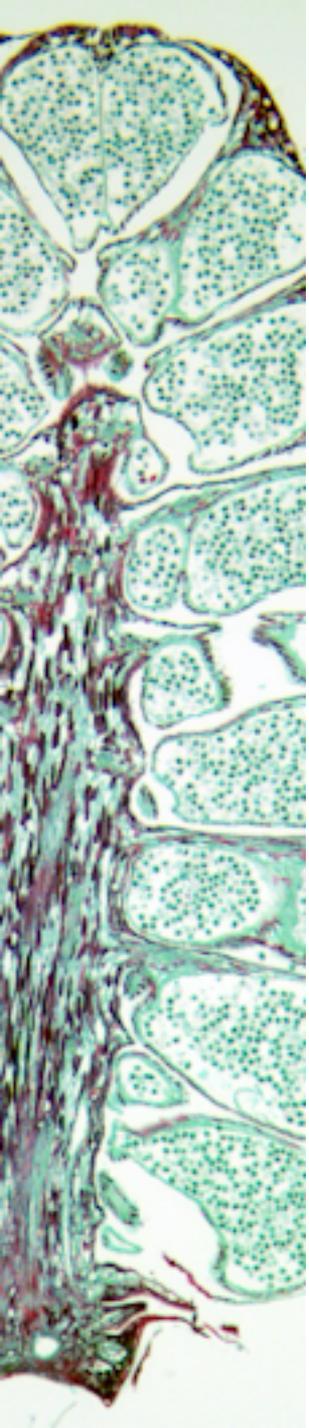




Il microgametofito è protetto da una doppia parete, formata da uno strato interno detto **endina**, principalmente **cellulosico**, e uno strato esterno di **esina**, ricco in **sporopolleina**.

Le **sacche aerifere** sono tipiche delle gimnosperme, e non sono presenti nei pollini delle angiosperme.





In gran parte delle gimnosperme e nelle angiosperme, gli spermi non sono mobili e i tubetti pollinici trasportano lo sperma direttamente nelle vicinanze della cellula uovo.

Con questa innovazione, le piante da seme non dipendono più dalla presenza di acqua libera per garantire la fertilizzazione, una necessità per tutte le piante senza semi.

La presenza di tubetti pollinici con funzione di austori in *Ginkgo* e nelle Cycadaceae suggerisce che, in origine, il tubetto pollinico si è evoluto per assorbire i nutrienti per la produzione di spermatozoi da parte del microgametofito durante la sua crescita all'interno dell'ovulo.

Da questa prospettiva, il trasporto di spermatozoi non mobili da un tubetto pollinico che cresce direttamente nell'ovulo può essere visto come una successiva modifica evolutiva di una struttura inizialmente sviluppata per un altro scopo.

