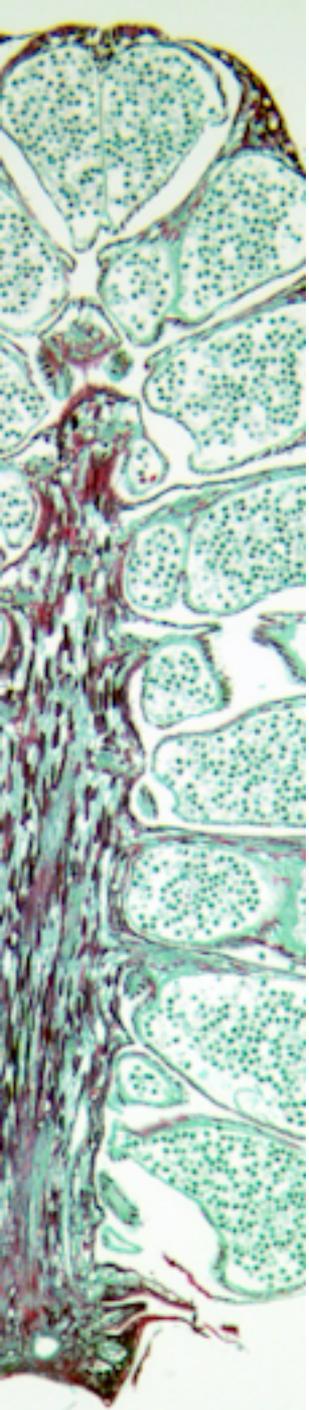


I cicli metagenetici

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

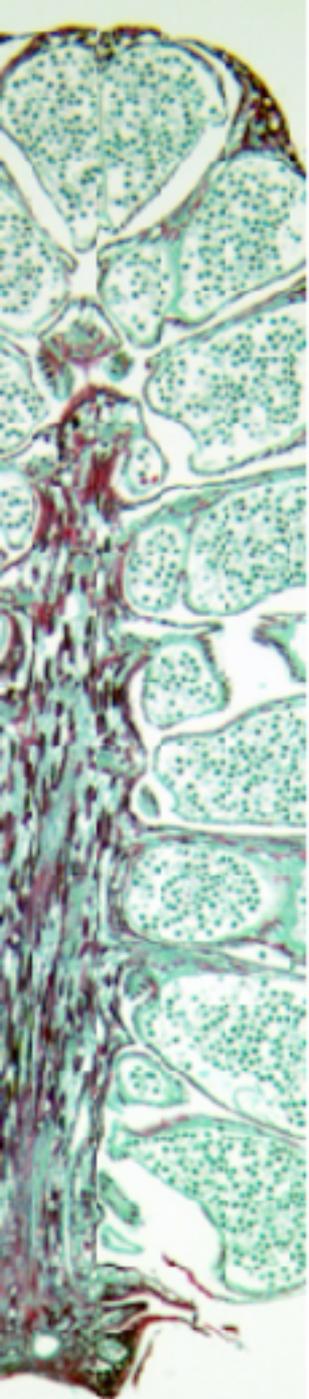
“a seme nudo”



Angiosperme

“a seme protetto”





Alge verdi

sono presenti tutti i cicli:
aplonte, aplodiplonte
(con generazioni iso- o
eteromorfe), diplonte

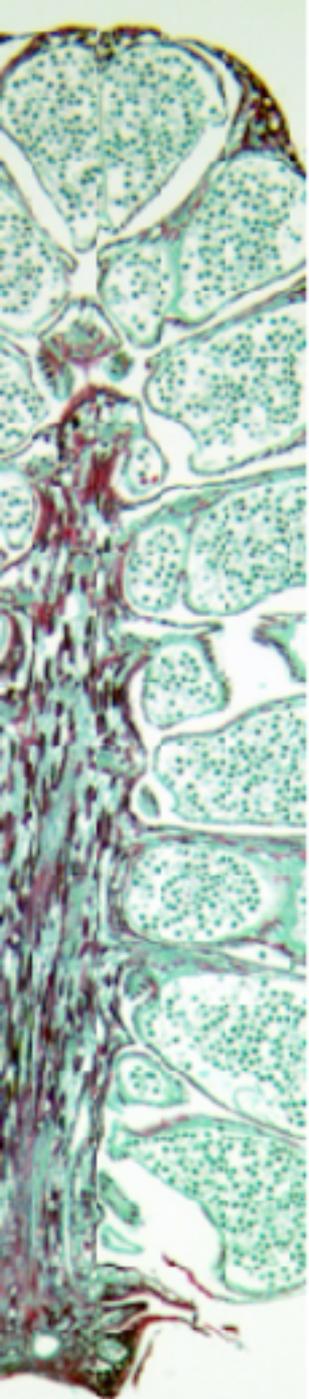


Gli organismi vegetali "superiori" si sono evoluti a partire da un progenitore APLODIPLONTE oogamo.

Briofite (muschi, epatiche, antocere)

predominanza del gametofito (aploide), con sporofito troficamente dipendente dal gametofito.





Pteridofite (felci, equiseti, licopodi)

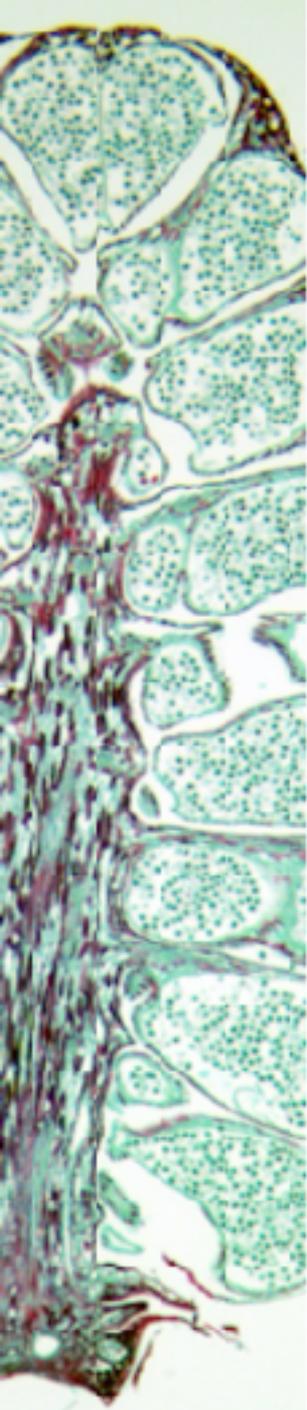
predominanza dello sporofito (diploide),
che solo all'inizio è troficamente
dipendente dal gametofito; quest'ultimo in
alcuni casi si riduce di dimensioni e non
è fotosinteticamente attivo.



Spermatofite (gimno- e angiosperme): **piante con seme!**

netta predominanza dello
sporofito, con gametofiti
maschili e femminili sempre
più ridotti (fino a contare
poche cellule).

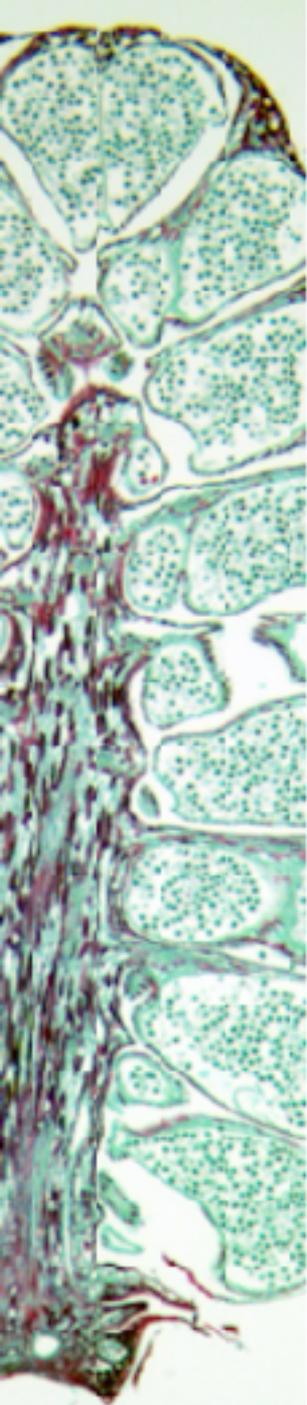




I passaggi evolutivi fondamentali che porteranno alle piante vascolari sono:

- progressivo svincolo dall'acqua come mezzo in cui far spostare i gameti maschili: è l'intero (micro-) gametofito maschile ad essere disperso (**granulo di polline**);
- inclusione del (mega-)gametofito femminile nei tessuti dello sporofito, con formazione di tessuti di riserva e di protezione intorno al nuovo embrione (**seme**).
- Progressiva specializzazione dei processi di trasporto del polline tramite vettori biotici (**impollinazione biotica**) grazie a meccanismi di attrazione tramite specializzazione degli elementi florali, e quindi meccanismi di **dispersione** del seme.





Le briofite viventi mancano di alcune caratteristiche proprie delle piante vascolari.

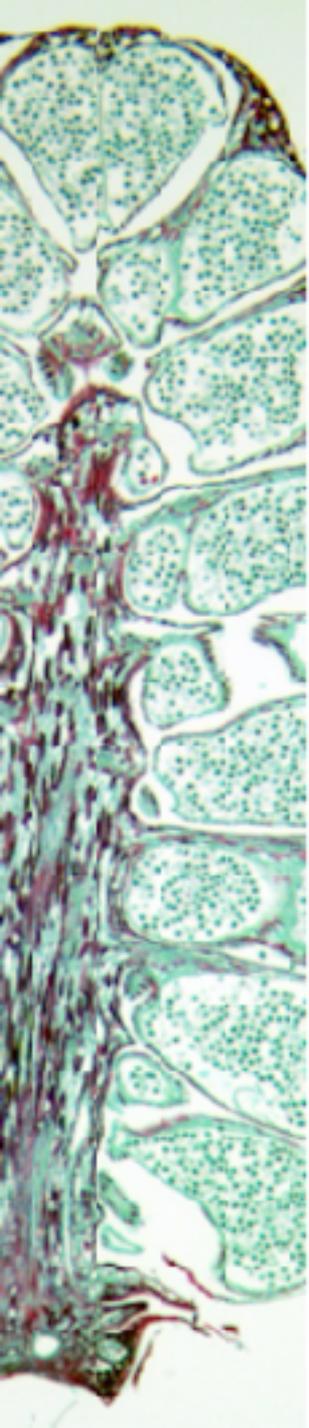
In primo luogo, non presentano fasci vascolari organizzati e specializzati come xilema e floema. Alcune briofite hanno dei fasci conduttori, ma le loro cellule non presentano pareti lignificate come quelli delle piante vascolari.

In secondo luogo, anche se sia nelle briofite che nelle piante vascolari presentano un ciclo vitale con alternanza di generazione sporofito - gametofito, nelle briofite la generazione prevalente è il gametofito aploide. Questo ha vita libera e indipendente dallo sporofito, mentre lo sporofito non ha vita libera, e cresce sul gametofito.

Vedremo che nelle piante vascolari succede esattamente il contrario, con una evoluzione che ha portato alla progressiva riduzione del gametofito.

Inoltre, lo sporofito delle briofite non è mai ramificato, e porta un solo sporangio, mentre quello delle piante vascolari porta molti sporangi, ed è quindi più efficace nel produrre e disperdere le spore.





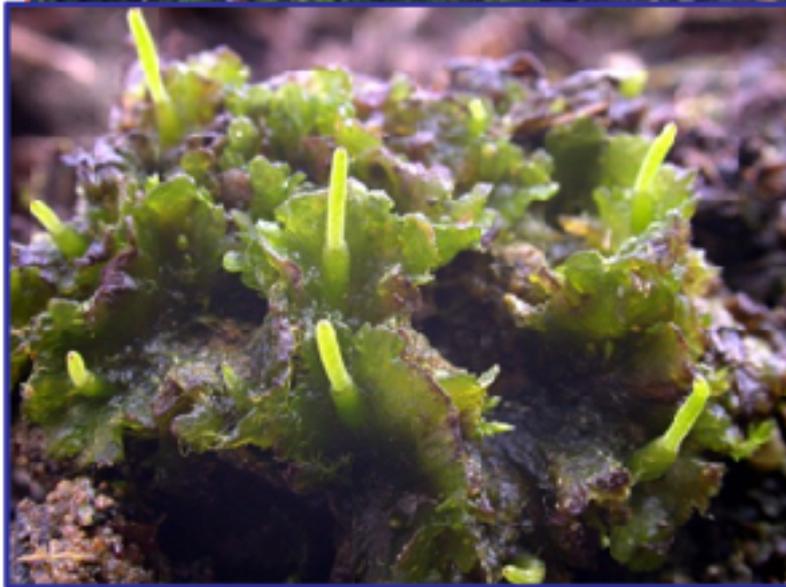
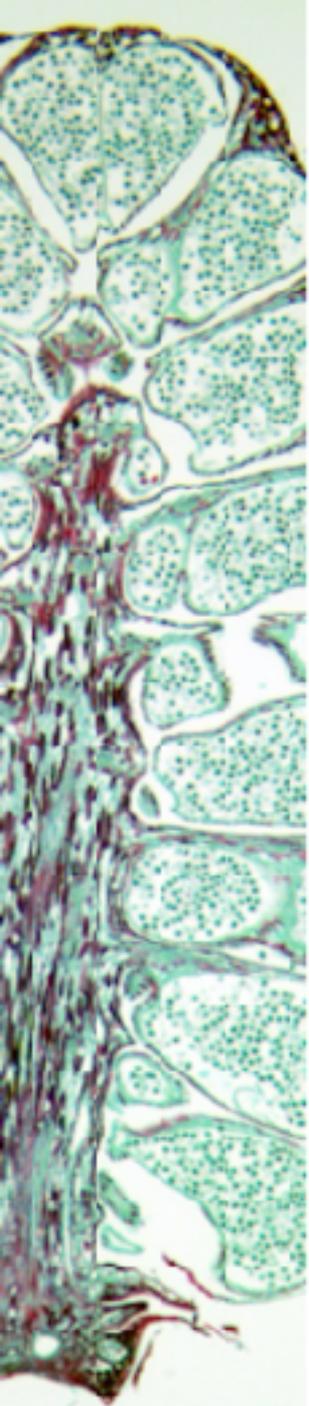
Le “BRYOPHYTA” si dividono in tre cladi

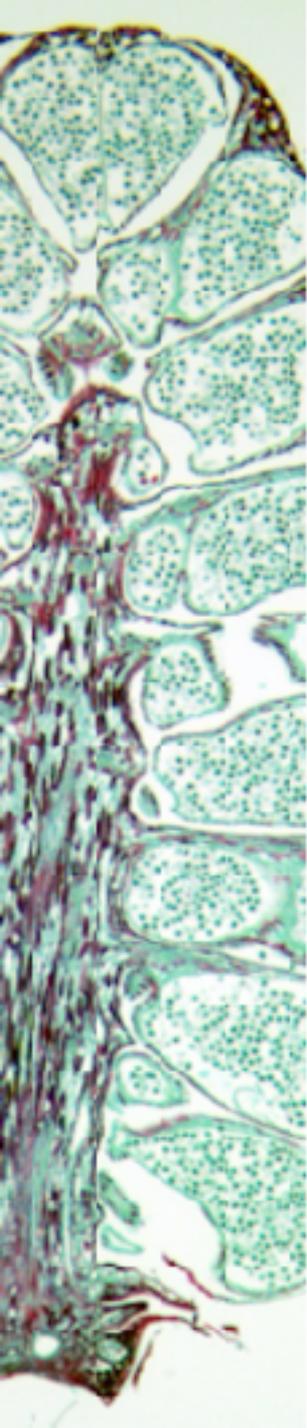
Anthocerotopsida c. 100 spp.

Marchantiopsida (=Hepaticae, epatiche), **8.000** spp.

Bryopsida (=Musci, muschi), **16.000** spp.



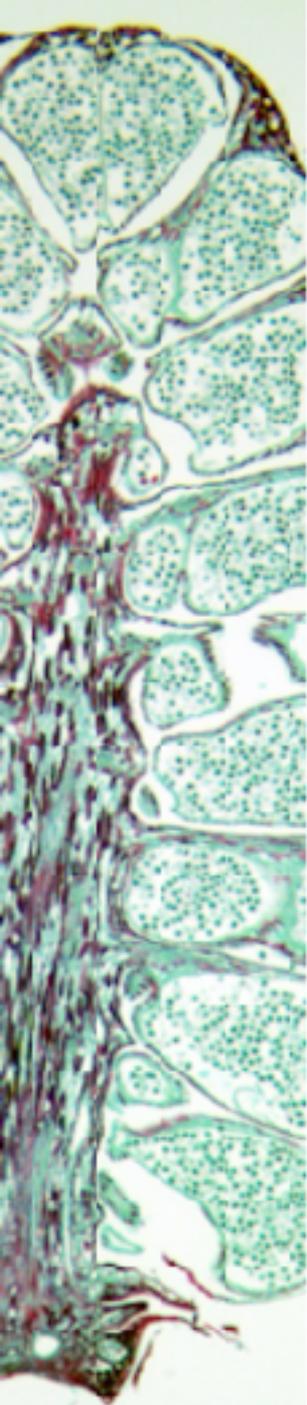




Nelle briofite compaiono per la prima volta alcuni caratteri che saranno fondamentali per la conquista delle terre emerse da parte delle piante vascolari:

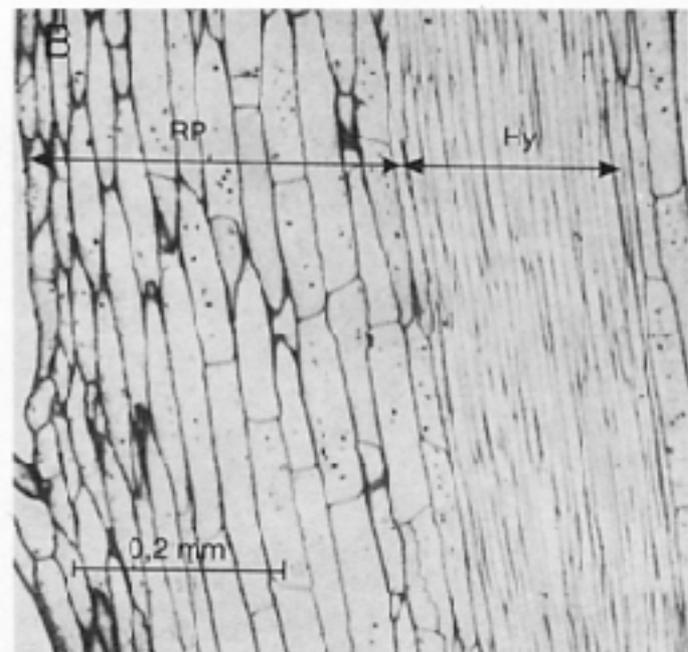
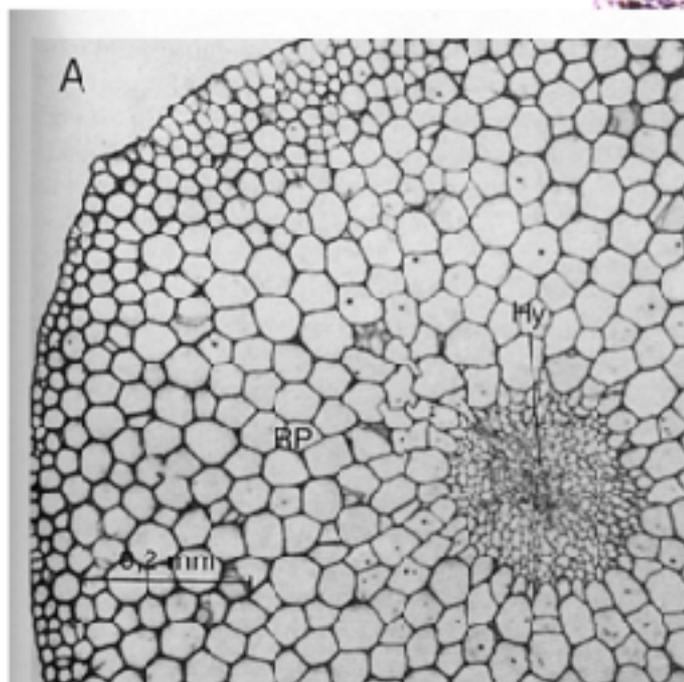
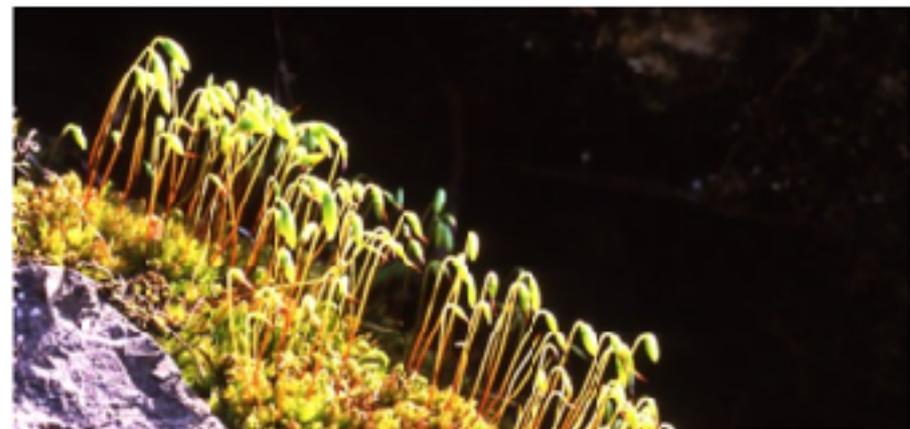
- 1) la comparsa di una cuticula, sebbene non ancora con funzione impermeabilizzante;
- 2) il primo cenno di tessuti di trasporto dell'acqua;
- 3) la lignina, nello sporofito di alcuni muschi;
- 4) gli stomi, nello sporofito di muschi e antocerote.





Idroidi = trasporto dell'acqua

Leptoidi = trasporto degli elaborati

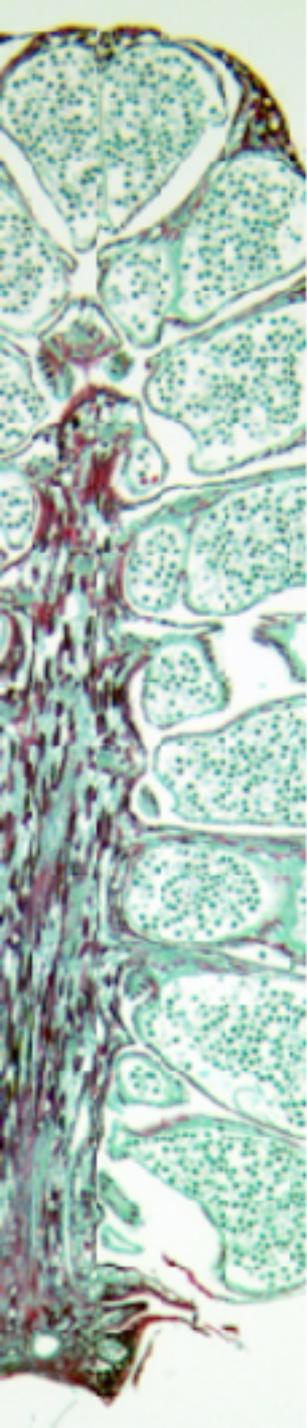


Idroidi. (A) Sezione di un fusticino appartenente a uno sporofito di un muschio (*Plagiomnium undulatum*). Al centro gli idroidi (Hy) forma-

no un fascio conduttore. Il fascio è circondato da un parenchima corticale (RP). (B) Sezione longitudinale dello stesso. Gli idroidi presentano un lume

stretto ma sono molto più lunghi delle cellule parenchimatiche corticali. I leptoidi non sono visibili nel campione (foto di R. LIORONE).





La briofite possono avere un tallo dorsiventrare, piatto e ramificato dicotomicamente, oppure una struttura più complessa, tridimensionale, in cui si possono distinguere strutture che assomigliano a fusto e foglie.

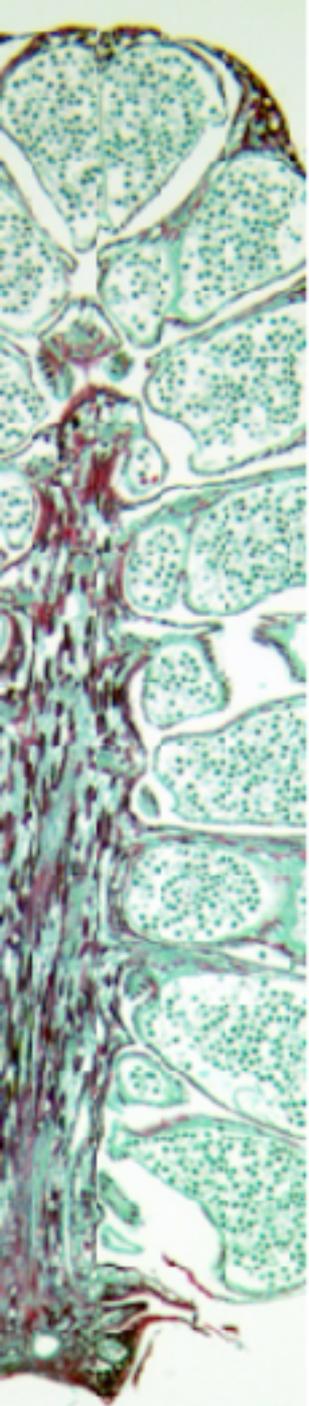
Tuttavia, non si tratta di veri fusti e foglie, in quanto:

- a) mancano di tessuti vascolari per il trasporto dell'acqua e degli elaborati
- b) non si originano dallo sporofito, ma dal gametofito.

È comunque uso comune chiamare fusto e foglia anche le strutture delle briofite.

Le forme a tallo appiattito sono tutte le antocerote, e una parte delle epatiche. Le restanti epatiche e tutti i muschi hanno talli con fusticini e foglioline.



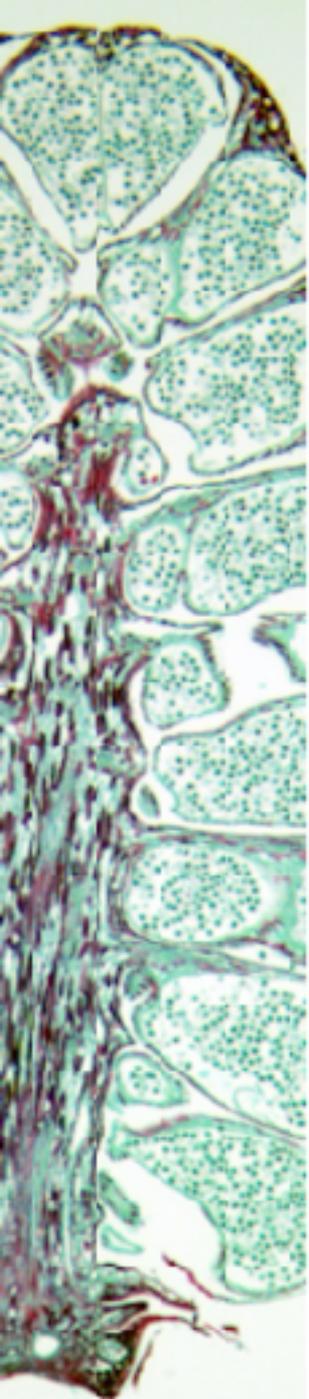


Lunularia cruciata (L.) Dumort. ex Lind.

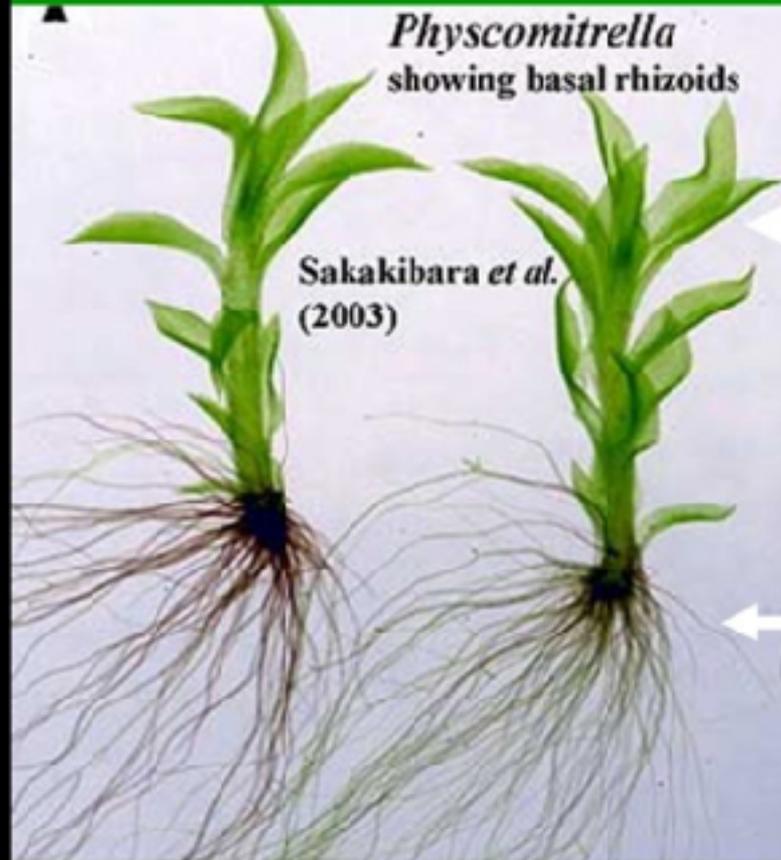


Tallo capovolto con rizoidi in evidenza





Bryophyte Anatomy



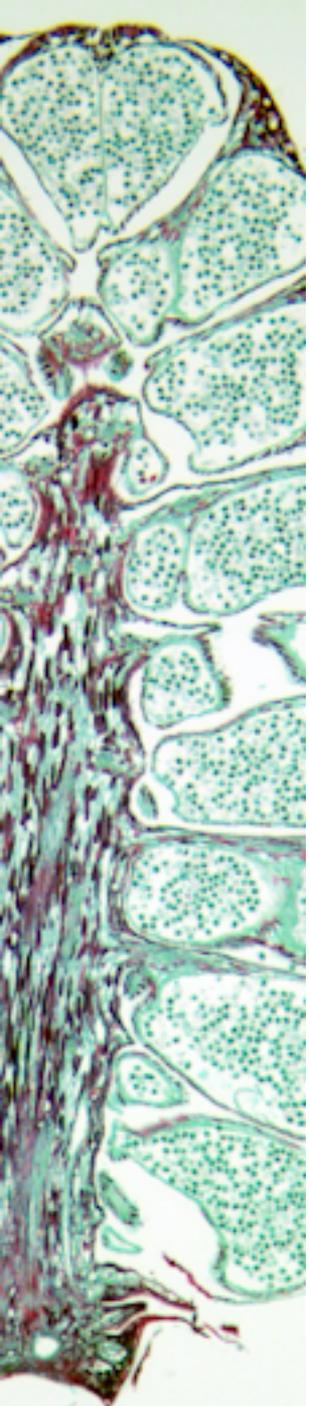
Physcomitrella
showing basal rhizoids

Sakakibara *et al.*
(2003)

Gametophyte
(main plant body,
"leaves"),
haploid

Rhizoids, haploid

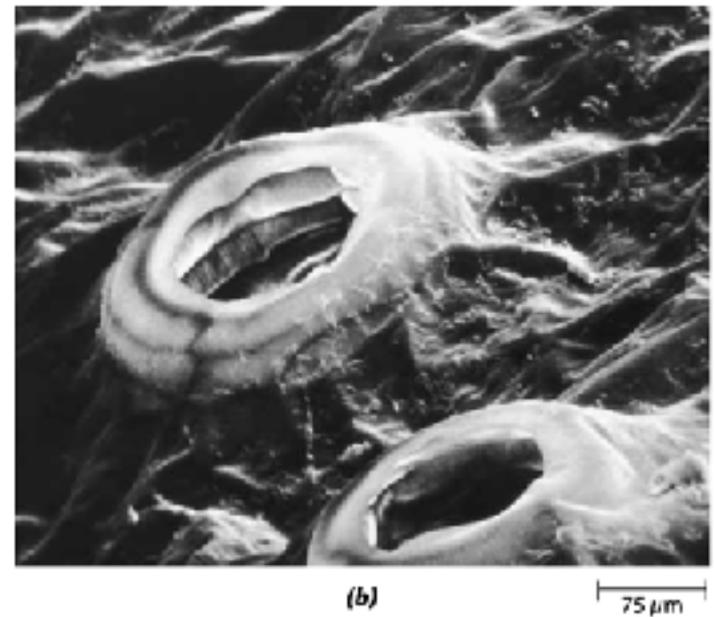


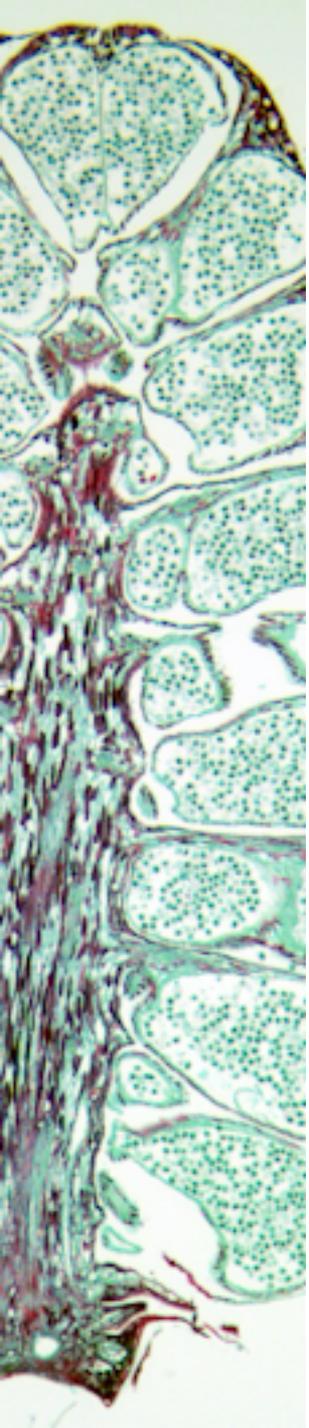


Il **tallo** delle briofite è solitamente sottile, per facilitare gli scambi di acqua e di anidride carbonica con l'ambiente.

Tuttavia, in molti casi sono presenti strutture complesse che consentono di limitare la perdita d'acqua, favorendo al contempo gli scambi gassosi.

In particolare in alcune specie del genere *Marcanthia* (epatiche) esistono dei pori con funzioni simili a quelle degli stomi nelle piante vascolari.





Il **tallo** in questo caso è strutturato in modo dorsoventrale con cellule ricche di cloroplasti nella parte superiore, e cellule ialine in quella inferiore. La superficie inferiore è ancorata al substrato da **rizoidi** unicellulari allungati, e protetta da scaglie pluricellulari.

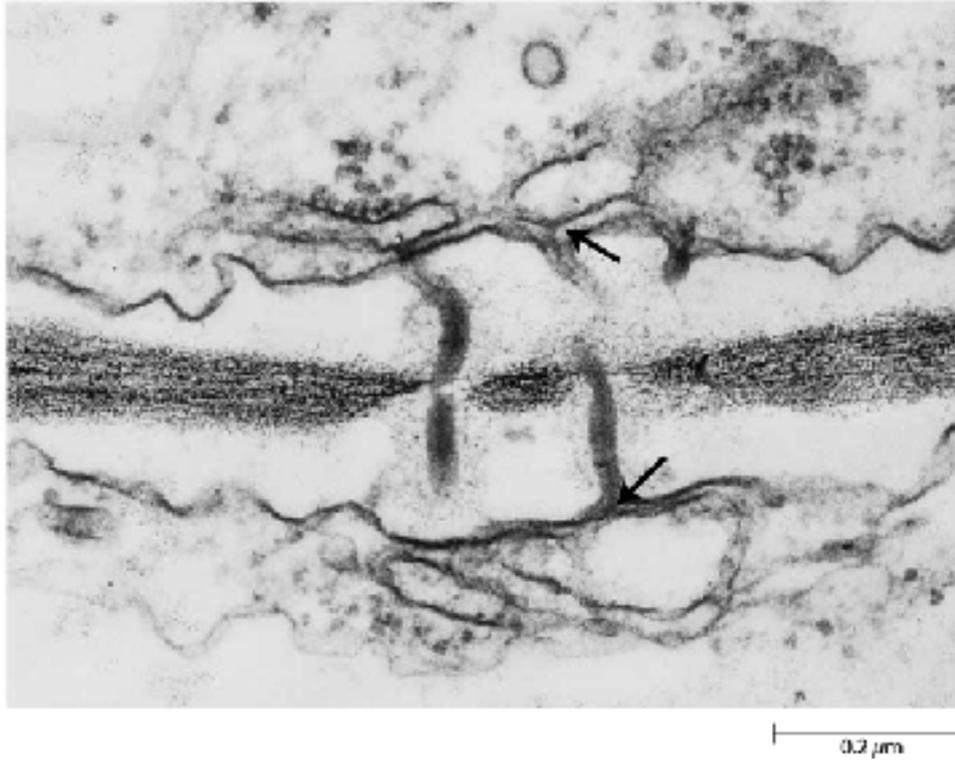
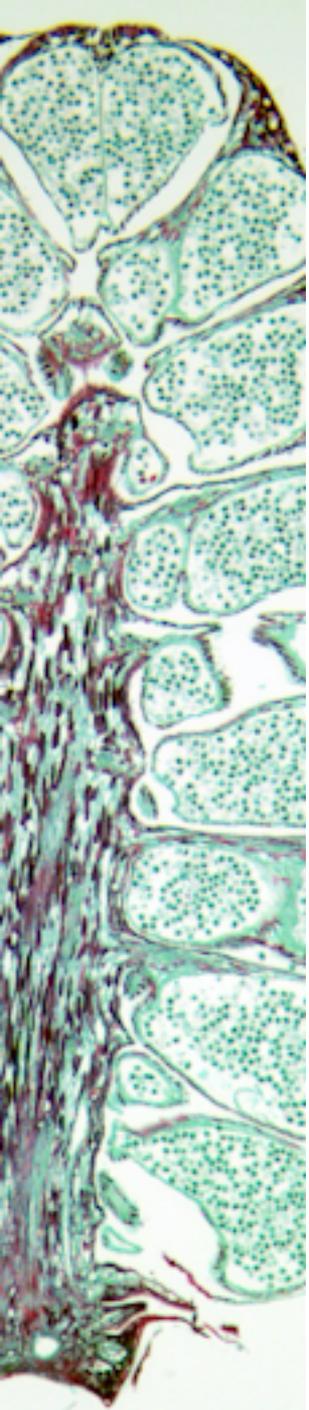
Le cellule che circondano ogni poro creano una struttura a forma di botte, con 4-5 strati sovrapposti. Questi pori permettono un efficiente scambio gassoso con circolazione dell'aria esterna nelle camere areifere ricche di cellule fotosintetizzanti.

In condizioni di aridità le cellule che compongono lo strato inferiore tendono a serrare l'apertura del poro, limitando così gli scambi, e la potenziale perdita d'acqua.

Come detto, in alcune specie si possono invece avere dei primordi di elementi conduttori che potrebbero essere dei primi tentativi dell'evoluzione di produrre fasci vascolari veri e propri.

Inoltre, in alcune specie vi sono cuticole simili a quelle delle foglie delle piante vascolari.

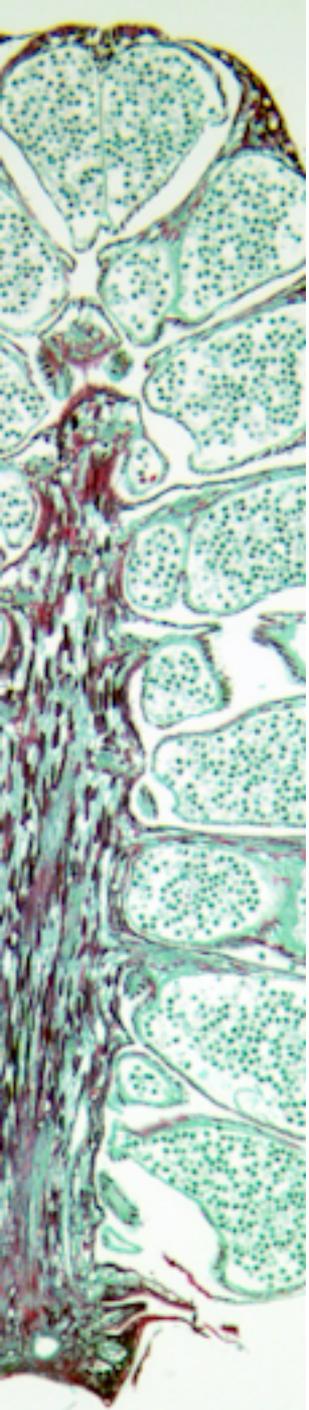




16-5 Bryophyte plasmodesmata Longitudinal view of plasmodesmata in the liverwort *Monoclea gottschei*. Note that the desmotubule in the plasmodesma on the right (arrows) is continuous with the endoplasmic reticulum in the cytosol.

Nelle briofite, così come nelle piante vascolari, sono presenti plasmodesmi che mettono in comunicazione cellule adiacenti. I desmotubuli mettono in comunicazione i reticoli endoplasmatici delle due cellule.





Le riproduzione vegetativa può avvenire per **frammentazione del tallo**, o - in alcune specie - tramite diaspore pluricellulari, le **gemme**.

Queste vengono prodotte in strutture specializzate dette **concettacoli**, o **coppe**.

Le gemme vengono disperse efficacemente dall'azione della pioggia, in quanto le gocce d'acqua che colpiscono l'interno della coppa hanno l'effetto di proiettare le gemme all'esterno.



(a)

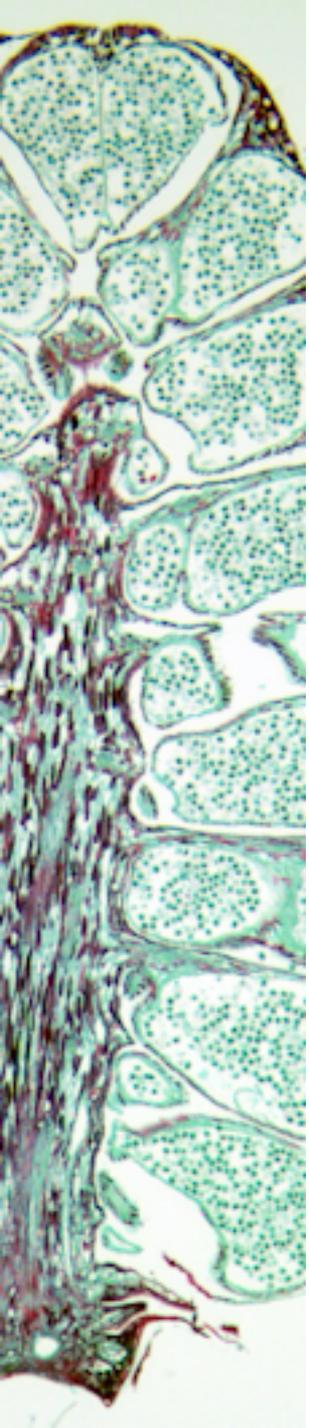


(b)

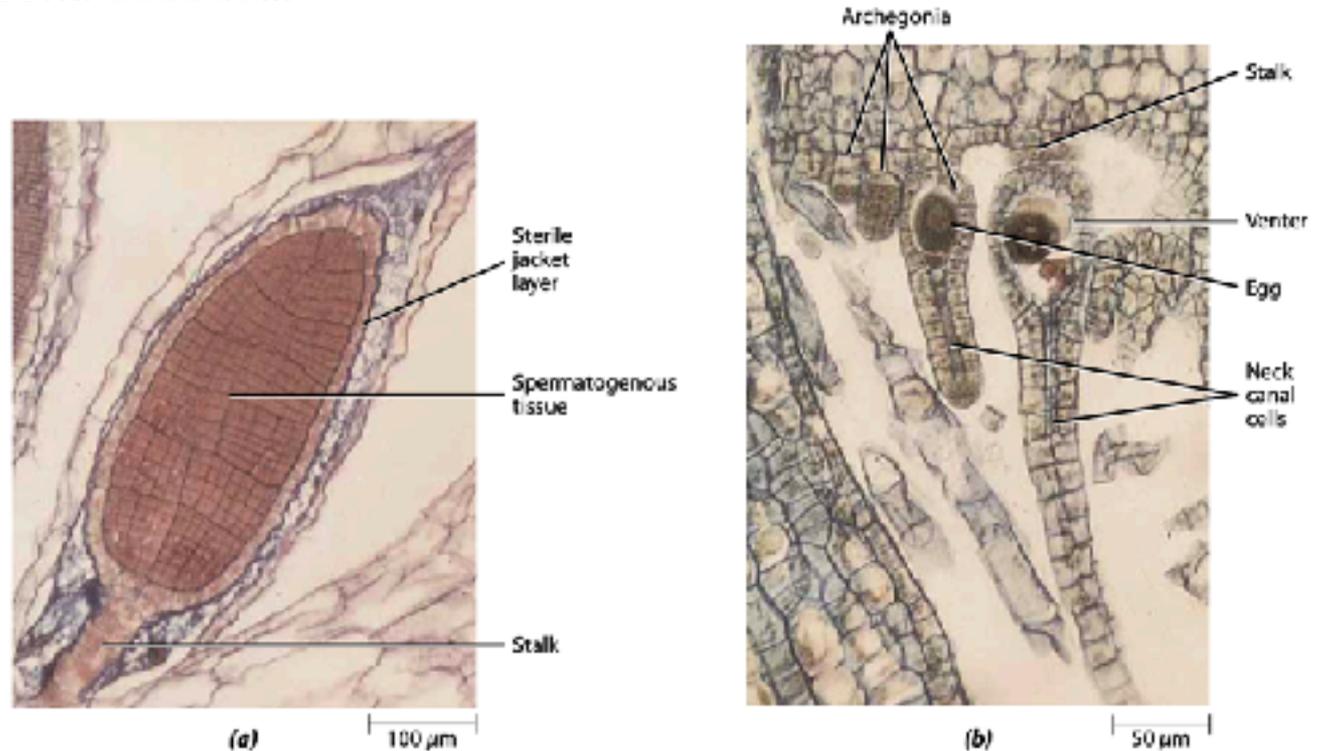
0.5 mm

Concettacoli e gemme in *Marchantia*



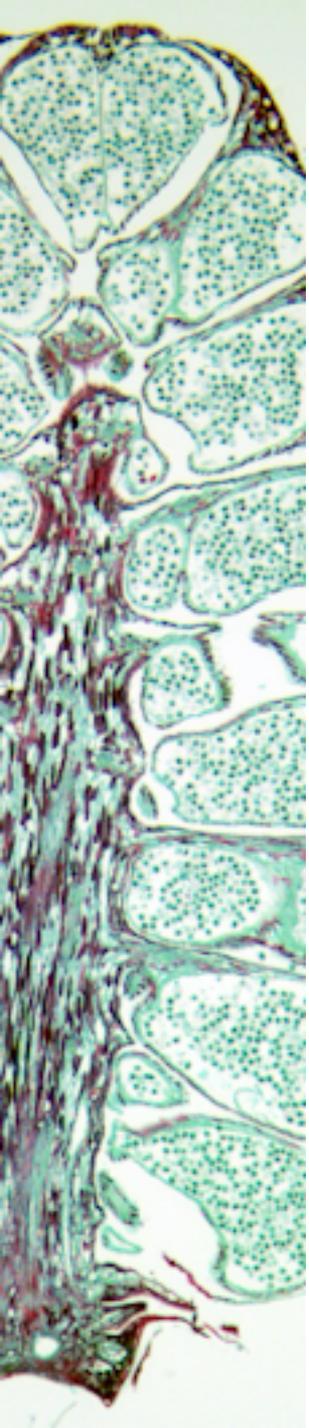


La riproduzione sessuale prevede la formazione di **anteridi** e **archegoni**, a volte anche su gametofiti diversi, maschili e femminili. La suddivisione nei due generi può essere governata da cromosomi sessuali.



16-6 Gametangia of *Marchantia*, a liverwort (a) A developing antheridium, consisting of a stalk and a sterile—that is, non-sperm-forming—jacket layer enclosing spermatogenous tissue. The spermatogenous tissue develops into spermatogenous cells, each of which forms a single sperm propelled by two flagella. (b) Several archegonia at different stages of development. An egg is contained in the venter, a swollen portion at the base of each flask-shaped archegonium. When the egg is mature, the neck canal cells disintegrate, creating a fluid-filled tube through which the biflagellated sperm swim to the egg in response to chemical attractants. In *Marchantia*, the archegonia and antheridia are borne on different gametophytes.





Dopo la fecondazione lo **zigote** permane nell'archegonio.

Qui viene nutrito dal gametofito, che gli fornisce zuccheri, amminoacidi, e ogni altra sostanza nutritiva di cui questo ha bisogno. Lo zigote quindi va incontro a diverse divisioni mitotiche, generando un **embrione**, da cui poi si genererà lo sporofito.

Non vi sono plasmodesmi che collegano lo sporofito e il gametofito, per cui la circolazione di nutrienti è **apoplastica** (attraversa le pareti cellulari).

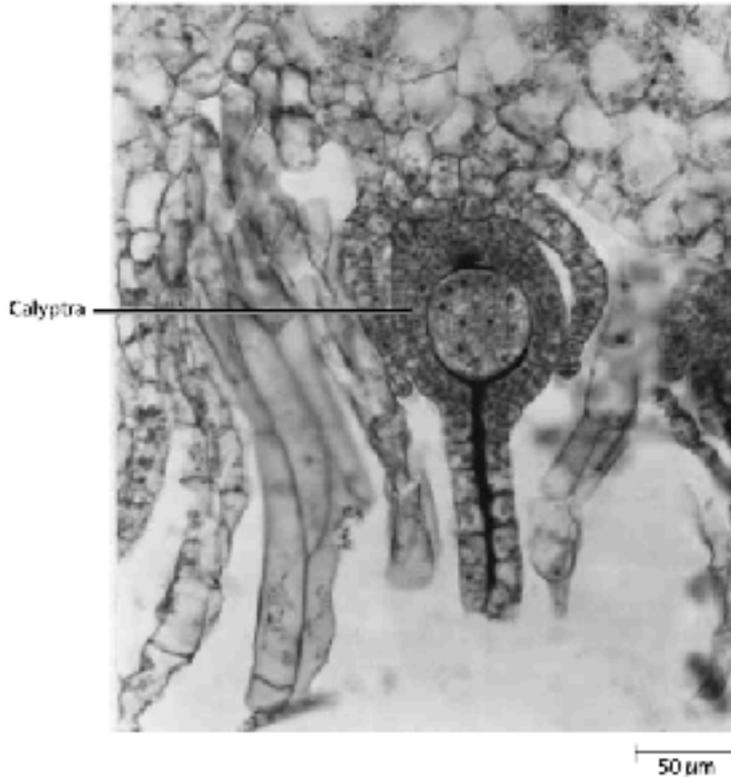
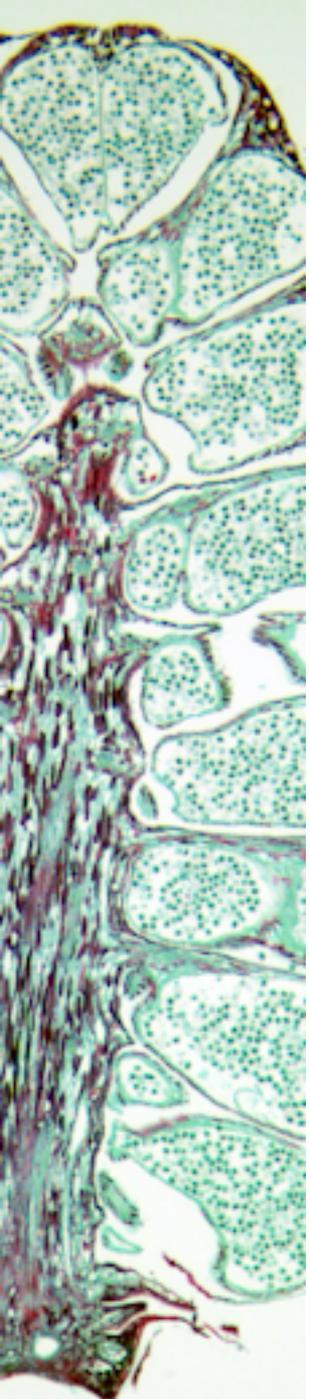
Lo scambio è facilitato da una **placenta**, situata alla congiunzione tra sporofito e gametofito. Questa è costituita da cellule specializzate con una parete ricca in invaginazioni, cosa che aumenta enormemente la superficie disponibile allo scambio di sostanze nutritive.

La **caliptra** deriva dal ventre dell'archegonio, che si sviluppa tenendo il passo dell'embrione.

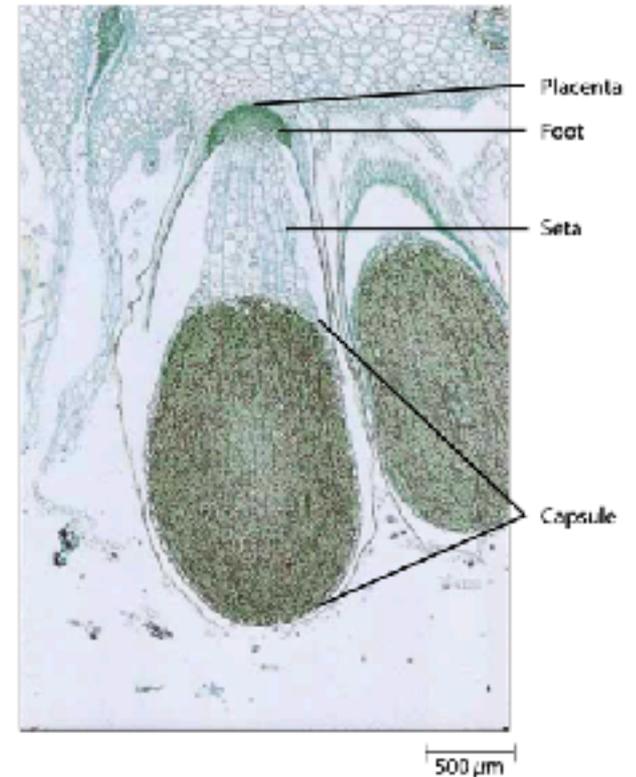
Alla maturità, lo sporofito è generalmente diviso in un **piede**, una seta, e una **capsula** o **sporangio**.



Gli sperm sono le uniche cellule flagellate nel ciclo vitale delle briofite. La fecondazione da origine a un embrione, da cui si sviluppa lo sporofito.

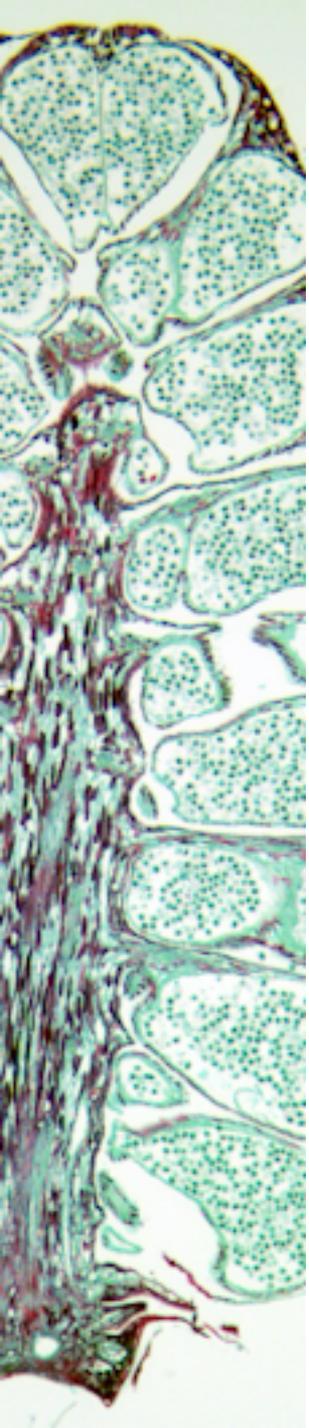


16-7 *Marchantia* embryo An early stage in development of the embryo, or young sporophyte, of *Marchantia*. Here the young sporophyte is nothing more than an undifferentiated spherical mass of cells within the enlarged venter, or calyptra.



16-8 *Marchantia* sporophyte A nearly mature sporophyte of *Marchantia*, with a distinct foot, seta, and capsule, or sporangium. The placenta is at the interface between the foot and gametophyte and consists of transfer cells of both sporophyte and gametophyte.





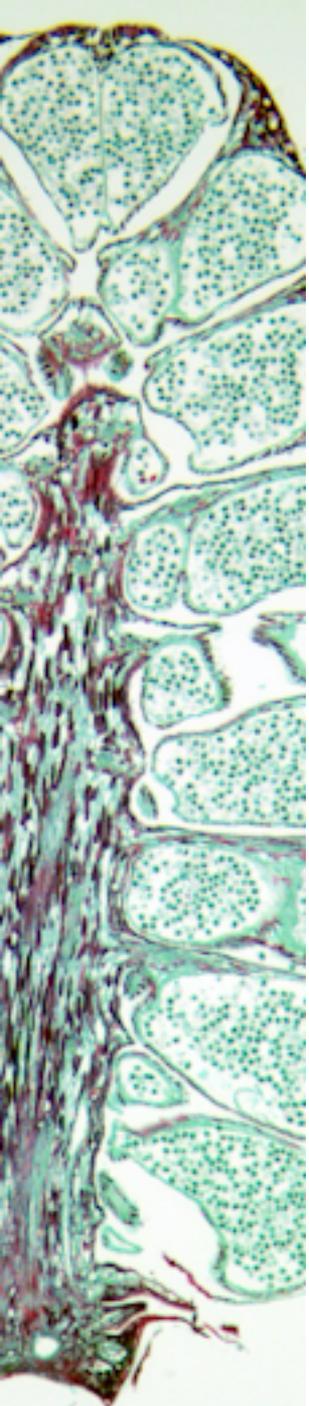
Lo sviluppo di un **embrione**, ovvero di un nucleo di cellule diploidi dallo zigote, il cui approvvigionamento di nutrienti dipende dal gametofito femminile, tramite una placenta, è una caratteristica che accomuna tutti gli organismi vegetali dalla briofite alle angiosperme. Questo è il motivo per cui vengono tutte definite **embriofite**.

Siccome la meiosi gametica, ovvero la meiosi dello zigote, forma un numero limitato di spore aploidi, lo sviluppo di uno **sporofito** è un evidente vantaggio evolutivo, in quanto ogni cellula dello sporofito, diploide, può potenzialmente generare spore aploidi, aumentando così il numero totale di diaspore prodotte da ogni singolo evento fecondativo.

Avendo le piante terrestri il limite dello svincolo dall'acqua liquida, che facilita enormemente la fecondazione, in quanto veicolo ideale per lo spostamento dei gameti maschili (specialmente se flagellati), questa strategia garantisce ulteriore possibilità di successo riproduttivo.

La linea evolutiva che porta alle angiosperme vedrà uno sviluppo sempre maggiore dello sporofito, con un aumento quindi delle spore prodotte, massimizzando il successo riproduttivo, altrimenti limitato dalla vita in ambiente privo, o con quantità limitate, di acqua liquida.

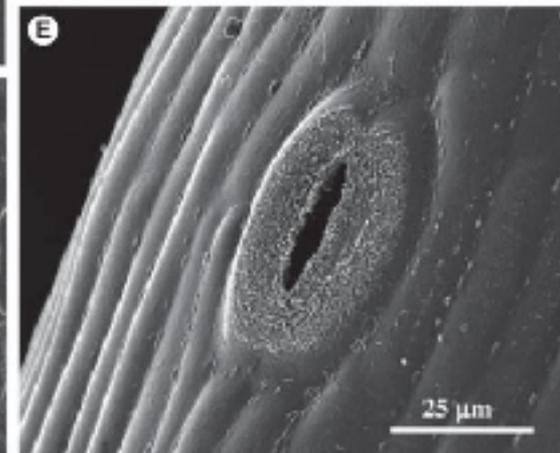
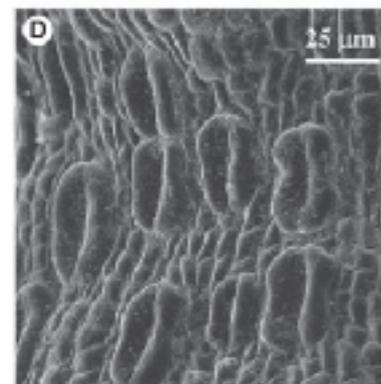
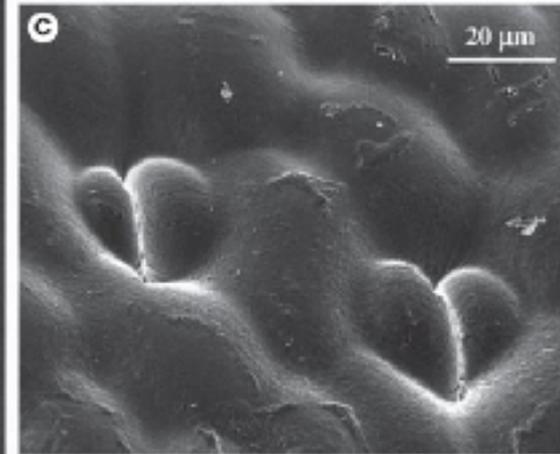
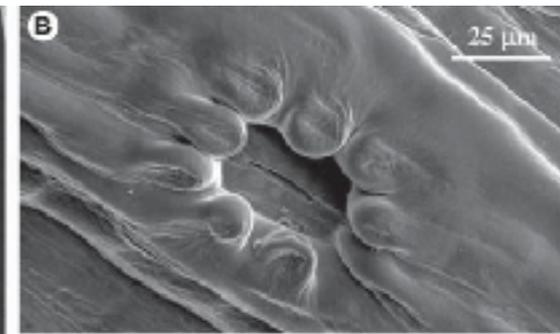
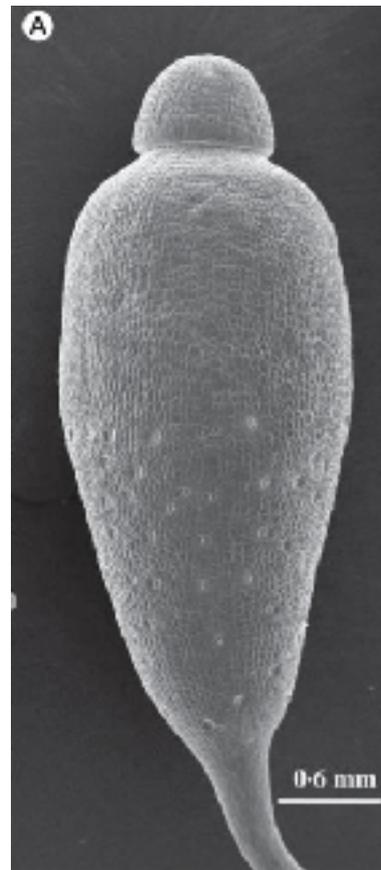


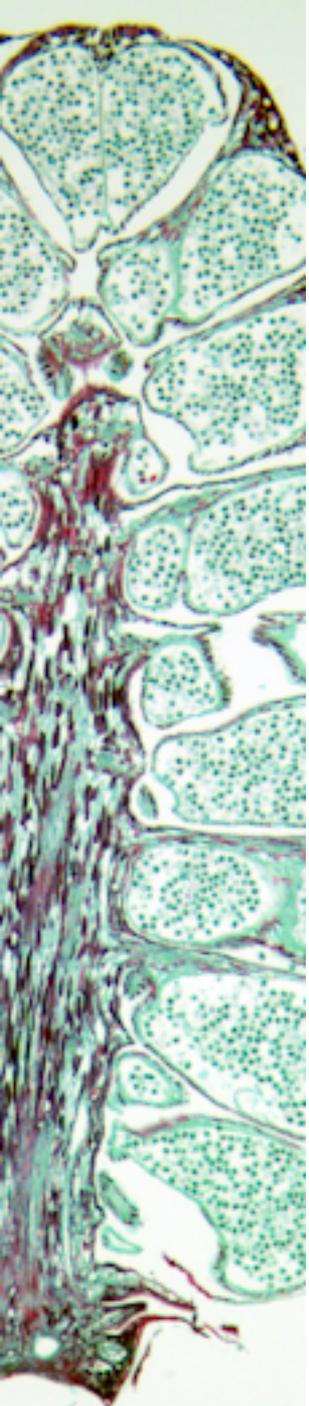


Un discorso a parte va fatto sugli **stomi** nelle briofite. Vere e proprie strutture identiche a quelle delle piante vascolari sono presenti negli sporofiti di muschi e antocerote.

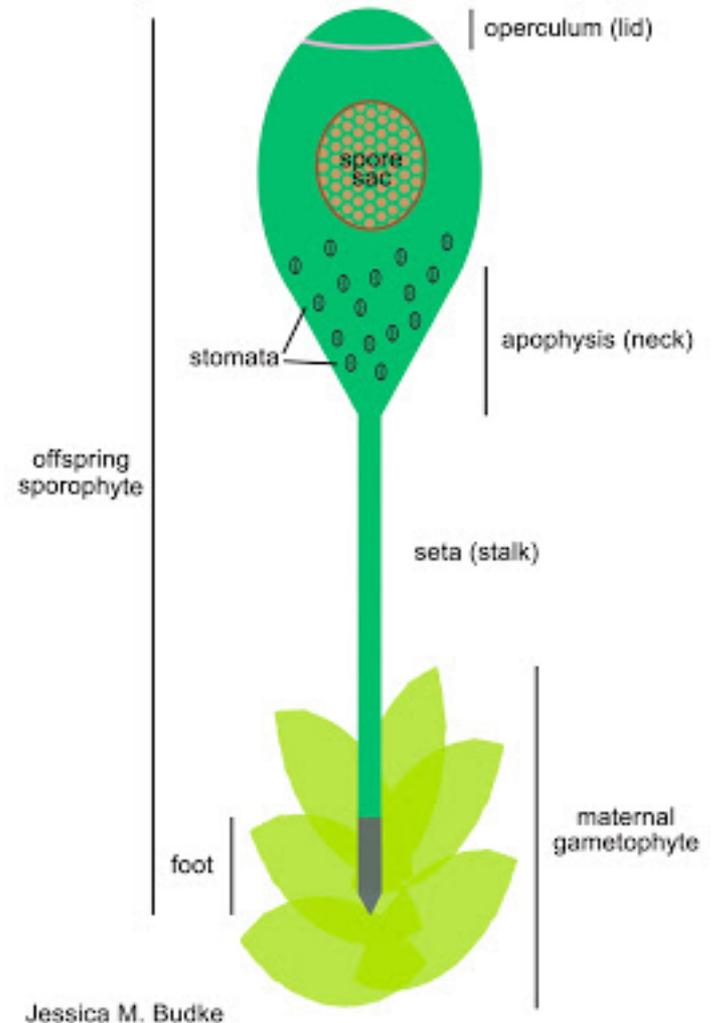
Nei muschi questi stomi sono perfettamente funzionanti, capaci di aprirsi e chiudersi, almeno nelle prime fasi di sviluppo dello sporofito. Successivamente tendono a perdere la loro funzionalità e restano perennemente aperti.

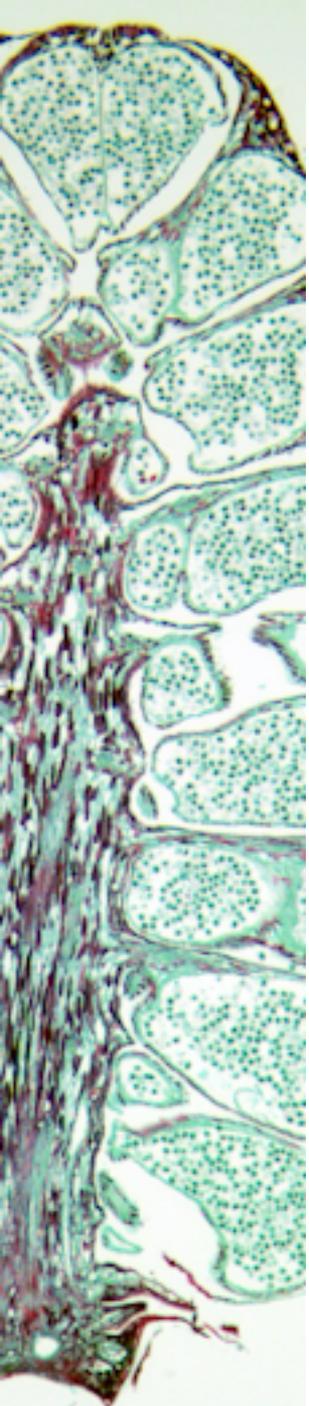
A, B, C, D stomi di muschi; E stoma di antocerote





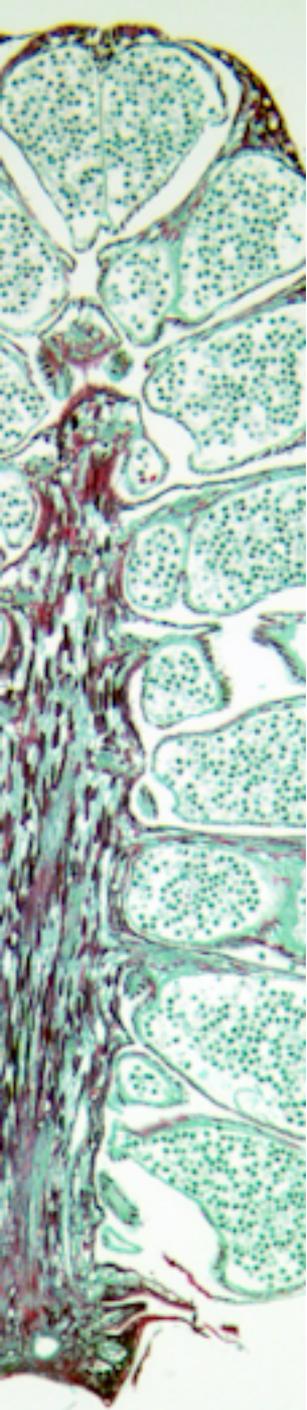
La funzione di questi stomi non è ancora del tutto chiarita, anche se si pensa che questi facilitino il flusso di nutrienti tra gametofito e sporofito. Nel caso dei muschi, dopo la loro prima parentesi funzionale, restano aperti, e causano quindi un perdita d'acqua da parte della porzione apicale dello sporofito (sono localizzati nel collo della capsula). Questo stimola il flusso di soluti attraverso la placenta lungo la seta. Nel caso delle antocerote, gli stomi sono non funzionali sin dal loro sviluppo. In questo caso sembra la loro funzione sia quella di stimolare il disseccamento dello sporofito, e la conseguente liberazione delle spore.





Nelle briofite, le spore sono rivestite di un involucro ricco di **sporopolleina**. Abbiamo già visto questa sostanza nelle caroficee, ove rivestiva lo zigote. Si ritiene che il passaggio dallo zigote alle spore sia evoluto per un ritardo nella produzione della sporopolleina.

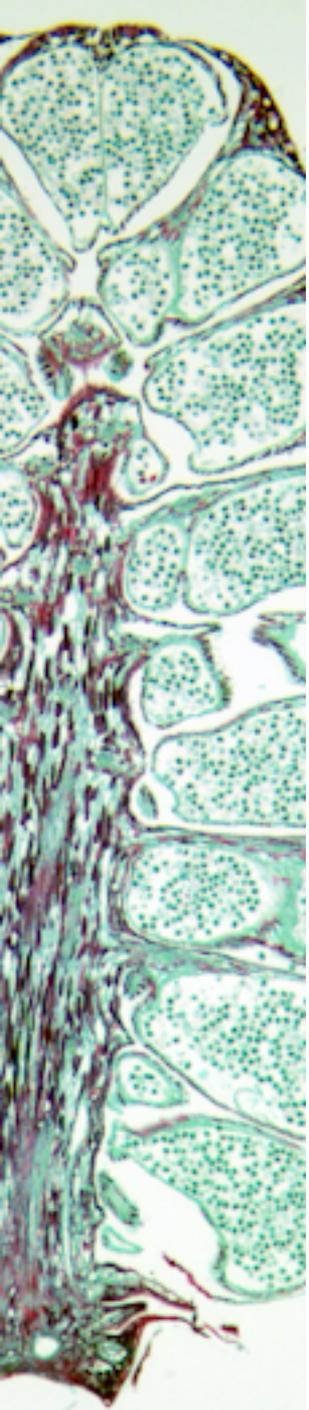




SUMMARY TABLE Comparative Summary of Characteristics of Bryophyte Phyla

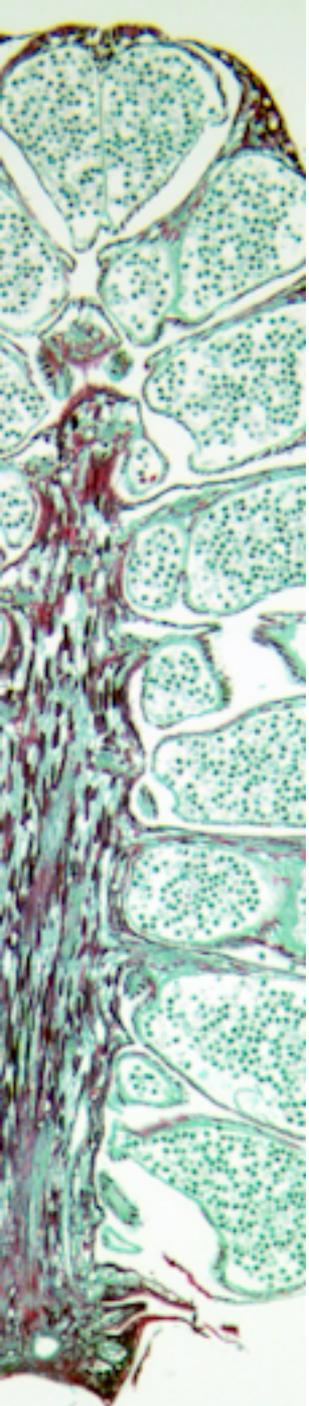
PHYLUM	NUMBER OF SPECIES	GENERAL CHARACTERISTICS OF GAMETOPHYTE	GENERAL CHARACTERISTICS OF SPOROPHYTE	HABITATS
Marchantiophyta (Liverworts)	5200	Free-living generation; both thalloid and leafy genera; pores in some thalloid types; unicellular rhizoids; most cells have numerous chloroplasts; many produce gemmae; protonema stage in some; growth from apical meristem	Small and nutritionally dependent on gametophyte; unbranched; consists of little more than sporangium in some genera, and of foot, short seta, and sporangium in others; phenolic materials in epidermal cell walls; lacks stomata	Mostly moist temperate and tropical; a few aquatic; often as epiphytes
Bryophyta (mosses)	12,600	Free-living generation; leafy; multicellular rhizoids; most cells have numerous chloroplasts; many produce gemmae; protonema stage that grows by marginal meristem followed by further growth from an apical meristem in <i>Sphagnum</i> ; growth by apical meristem only in Bryidae; some species have leptoids and nonlignified hydroids	Small and nutritionally dependent on gametophyte; unbranched; consists of foot, long seta, and sporangium in Bryidae; phenolic materials in epidermal cell walls; stomata; some species have leptoids and nonlignified hydroids	Mostly moist temperate and tropical; some Arctic and Antarctic; many in dry habitats; a few aquatic
Anthocerotophyta (hornworts)	300	Free-living generation; thalloid; unicellular rhizoids; most have single chloroplast per cell	Small and nutritionally dependent on gametophyte; unbranched; consists of foot and long, cylindrical sporangium, with a meristem between foot and sporangium; outside stomata; no specialized conducting tissues	Most temperate and tropical



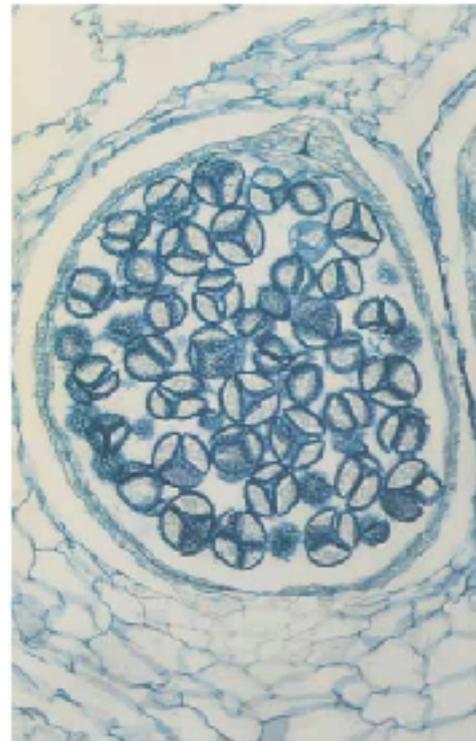


Phylum Marchantiophyta

Il nome comune inglese *liverwort* deriva da fegato (*liver*) e erba (*wyrt*). Nel Medioevo si credeva che la forma definisse le proprietà degli oggetti, e siccome alcune epatiche tallose avevano la forma del fegato si credeva fosse utili per la salute di questo organo.



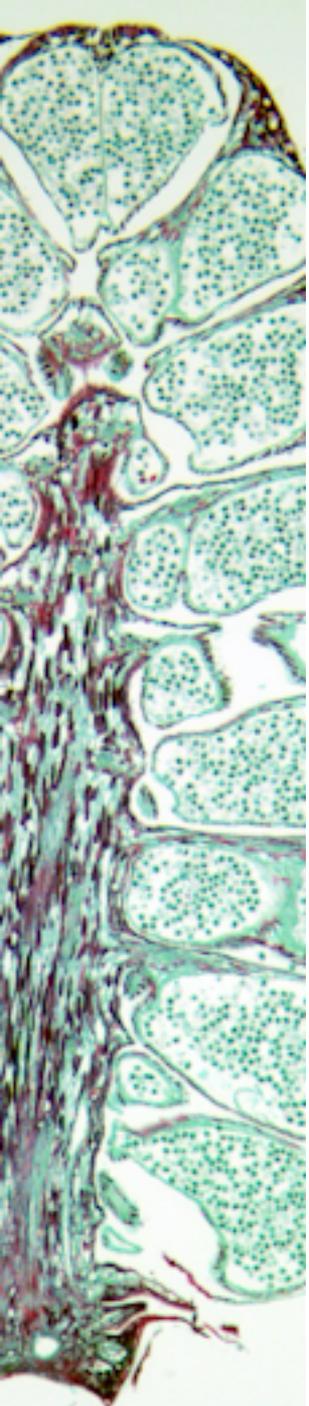
(a)



(b)

16–18 Riccia, one of the simplest liverworts (a) The system of branching of *Riccia* gametophytes is dichotomous, that is, the main and subsequent axes fork into two branches. (b) The sporophyte, which is embedded within the gametophyte, consists solely of a spherical capsule.

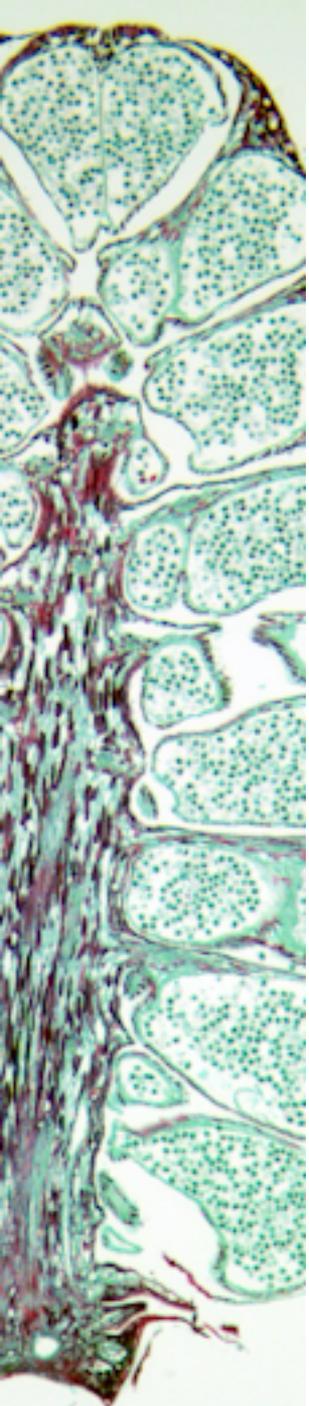




Le epatiche si dividono in due gruppi, uno che comprende le tallose complesse, e uno che comprende le tallose semplici e le “fogliose”. Le specie tallose complesse comprendono i generi *Riccia*, *Ricciocarpus* e *Marchantia*, hanno talli fortemente differenziati in senso **dorsiventrare**, con un sottile strato superiore di cellule fotosintetizzanti, e uno strato inferiore più spesso di cellule ialine. Lo spessore del tallo varia dalla zona della venatura centrale, spessa circa 30 cellule, alle porzioni periferiche, spesse una decina di cellule. Dalla faccia inferiore si dipartono rizoidi e scaglie. In *Riccia* e *Ricciocarpus* le spore vengono liberate per semplice decadimento della porzione del gametofito che porta gli sporofiti. In *Marchantia*, invece, vi sono dei meccanismi (**elateri**) che consentono la propulsione delle spore al di fuori della capsula dello sporofito quando questa si secca e si apre come i petali di un fiore. Gli elateri hanno ispessimenti parietali disposti a spirale e sensibili a cambiamenti anche minimi dell’umidità, cui reagiscono con improvvisi e repentini movimenti di torsione, che aiutano la dispersione delle spore.

Anteridiofori e **archegoniofori** sono strutture tipiche di *Marchantia*, e servono a elevare anteridi e archegoni dal tallo. In *Riccia* e *Ricciocarpus* questi sono invece immersi nel tallo.





Gli anteridi e archegoni in *Marchantia* sono elevati dal tallo tramite strutture peduncolate dette anteridiofori (a) e archegoniofori (b).

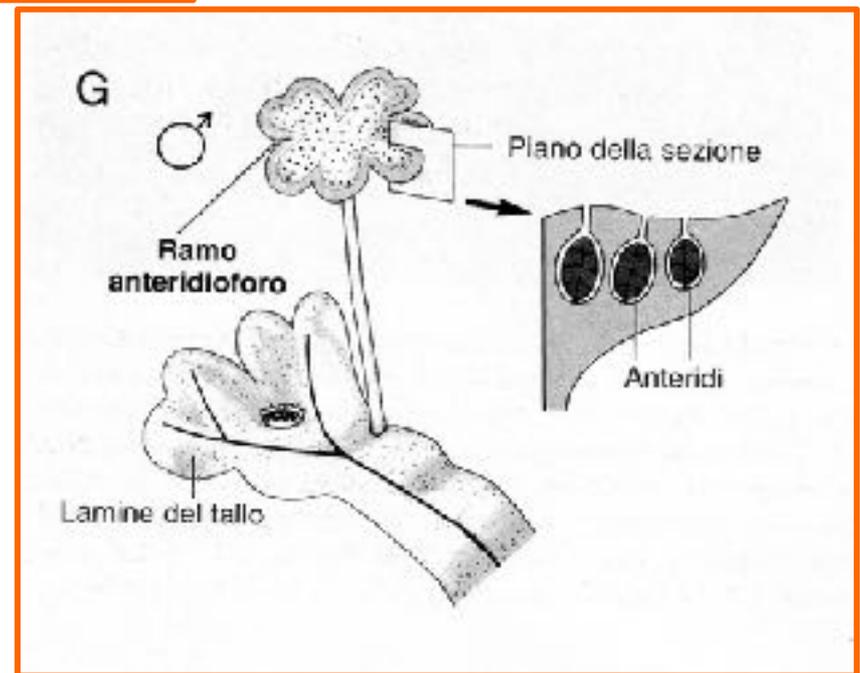
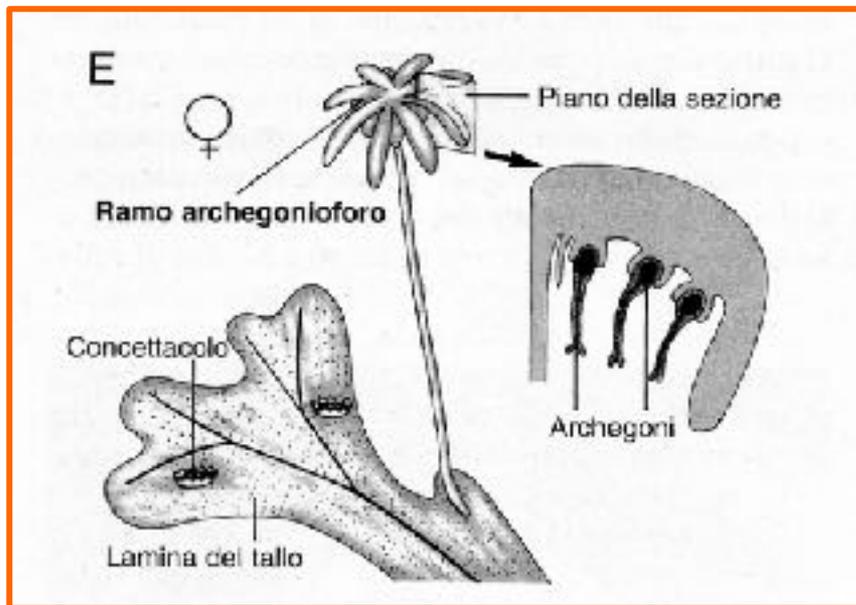
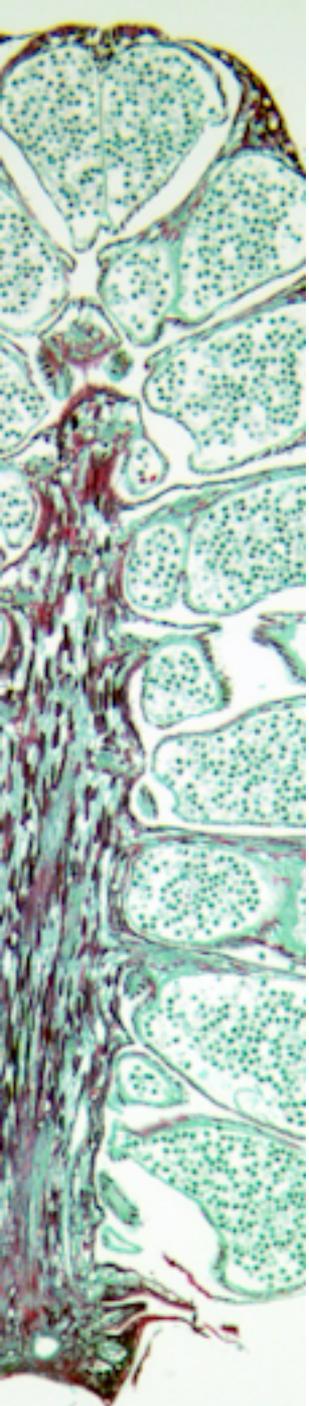


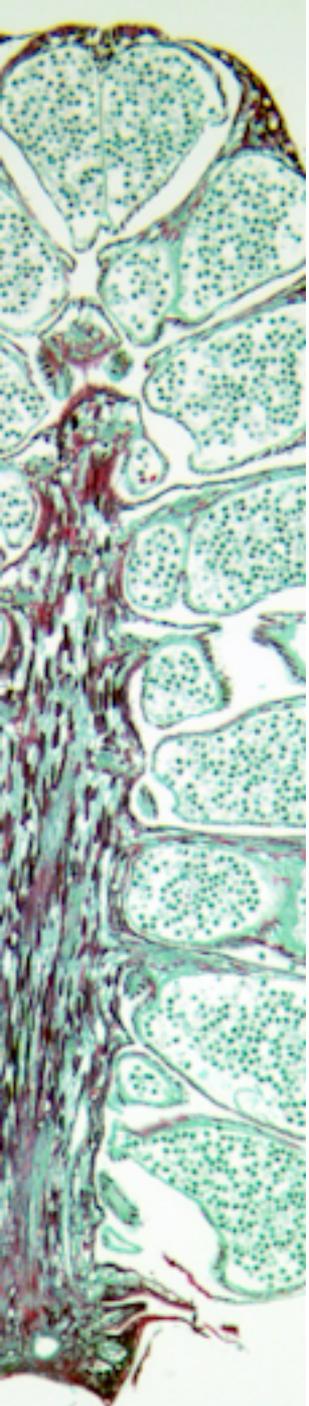
(a)



(b)



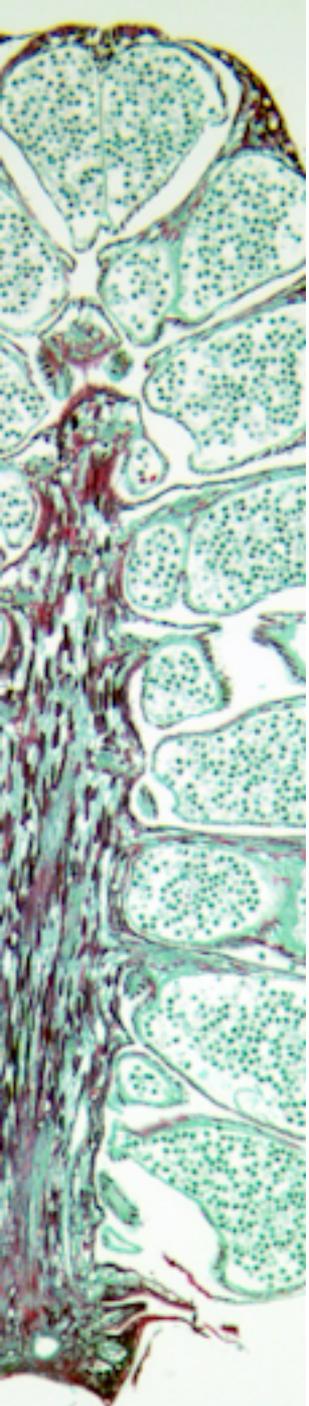




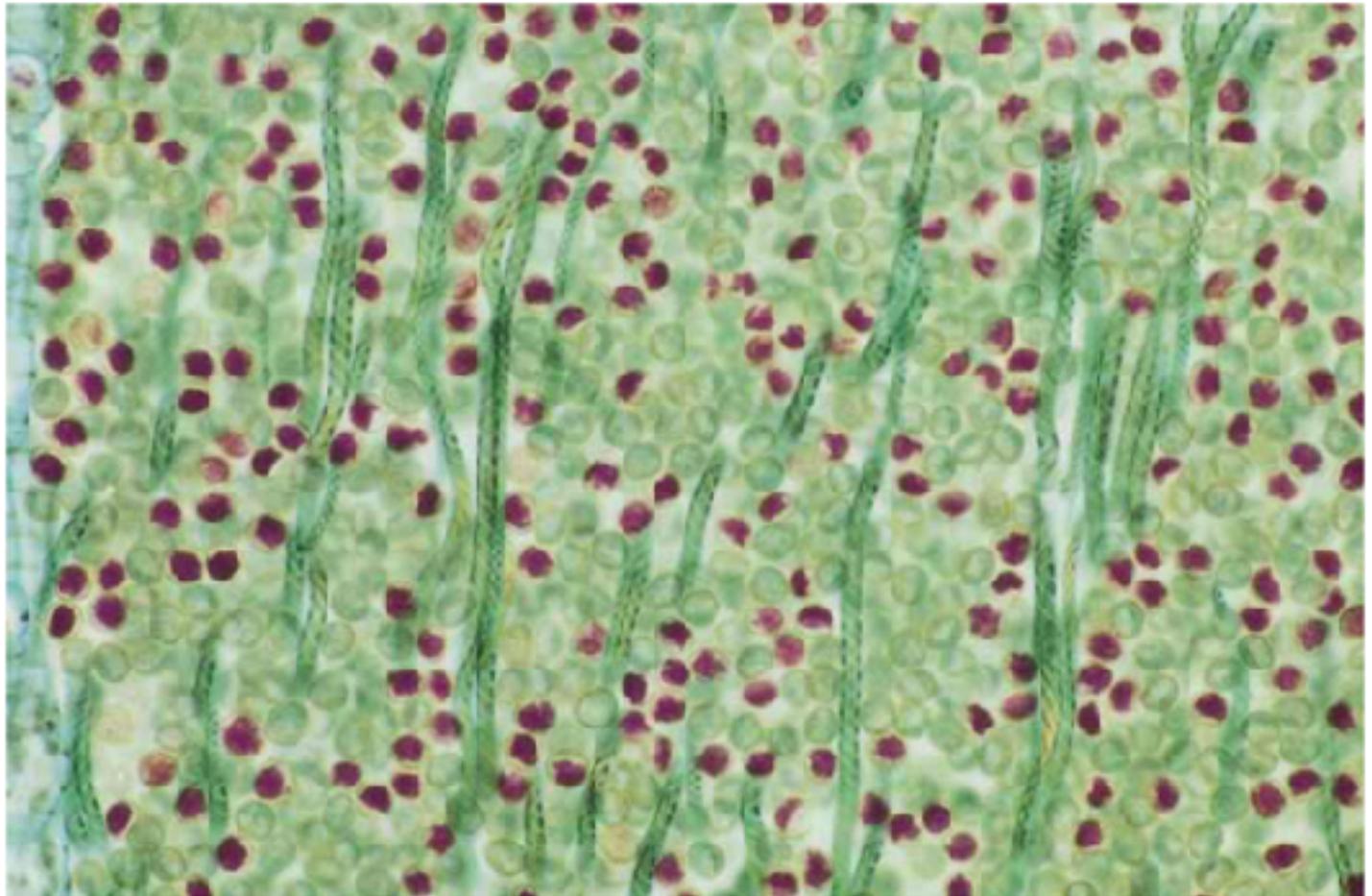
Tallo di *Marchantia polymorpha*
con coppe

Sporofiti di *Marchantia*
a vari stadi di sviluppo



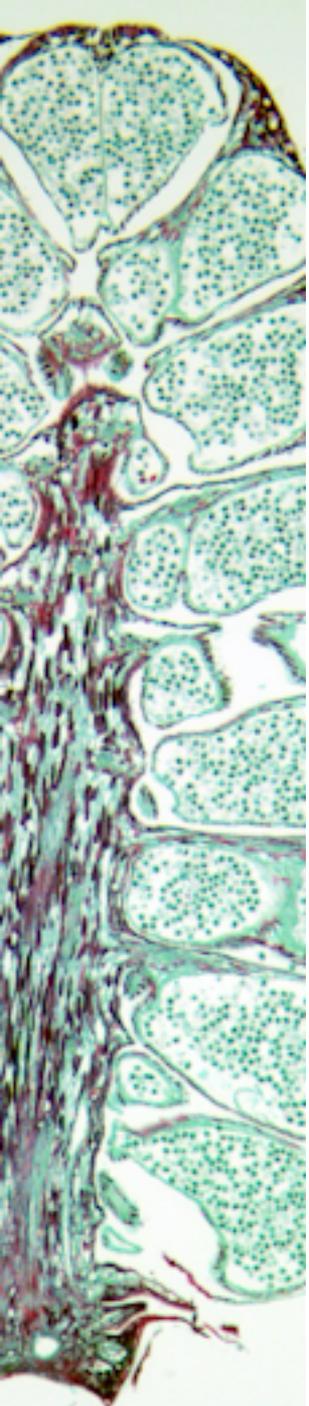


Spore mature (rosse) e elateri in una capsula di Marchantia



50 μ m



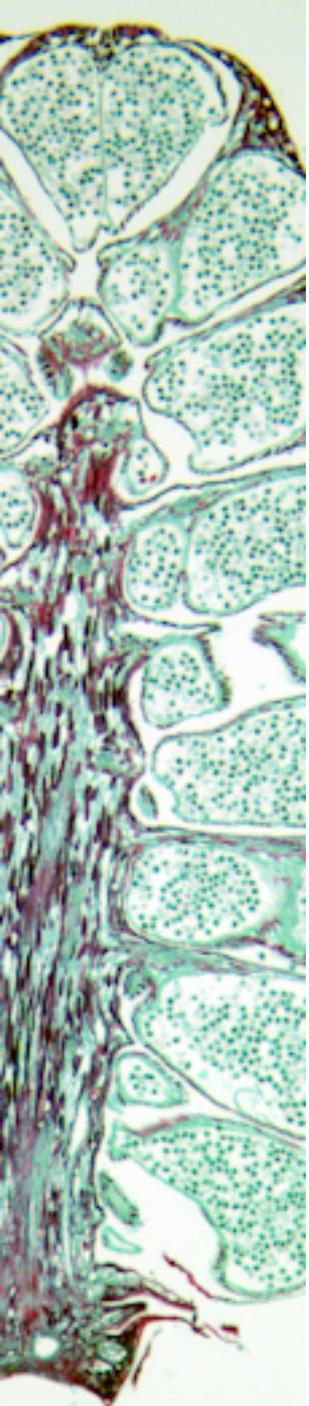


Frullania riparia, una epatica fogliosa

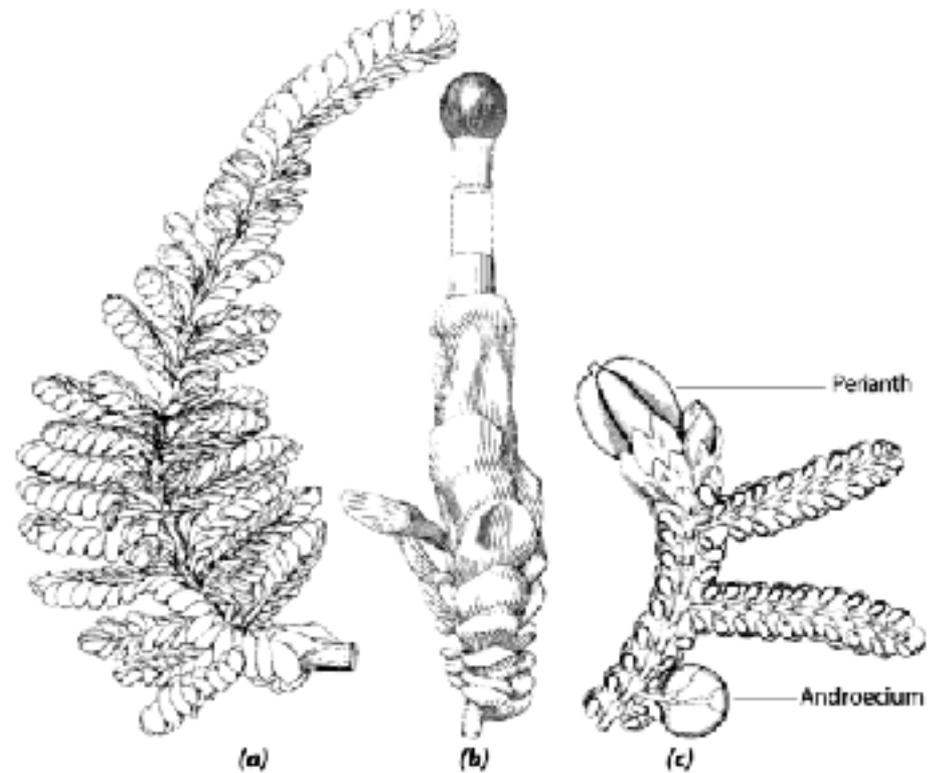
Le epatiche fogliose sono diffuse soprattutto nelle regioni tropicali, dove crescono epifite o epifille, ma alcune specie sono presenti anche in aree temperate.

Le foglioline sono composte da un unico strato di cellule indifferenziate. Vi sono due serie di foglioline opposte su ogni singolo rametto, con una terza fila sulla superficie inferiore dello stesso.





Nelle epatiche fogliose gli anteridi si sviluppano su brevi rametti laterali detti **androeci**, mentre gli archegoni si sviluppano all'apice dei rametti, e sono protetti da una guaina detta **perianzio**.



16-15 Leafy liverworts (a) *Clasmatocolea puccinana*, showing the characteristic arrangement of the leaves. (b) The end of a branch of *Clasmatocolea humilis*. The capsule and the long stalk of the sporophyte are visible. (c) A portion of a branch of *Frullania*, showing the characteristic arrangement of its leaves. The antheridia are contained within the androecium. The archegonium and developing sporophyte are contained within the perianth.



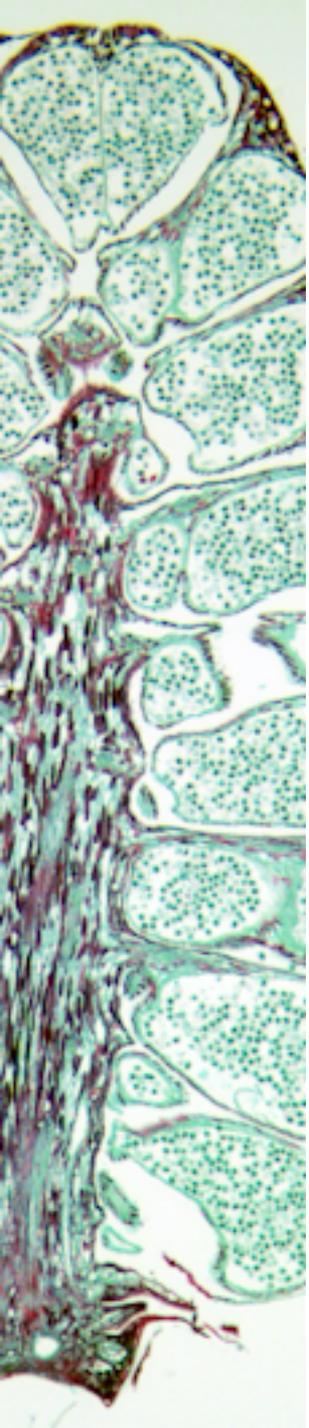
Phylum Bryophyta

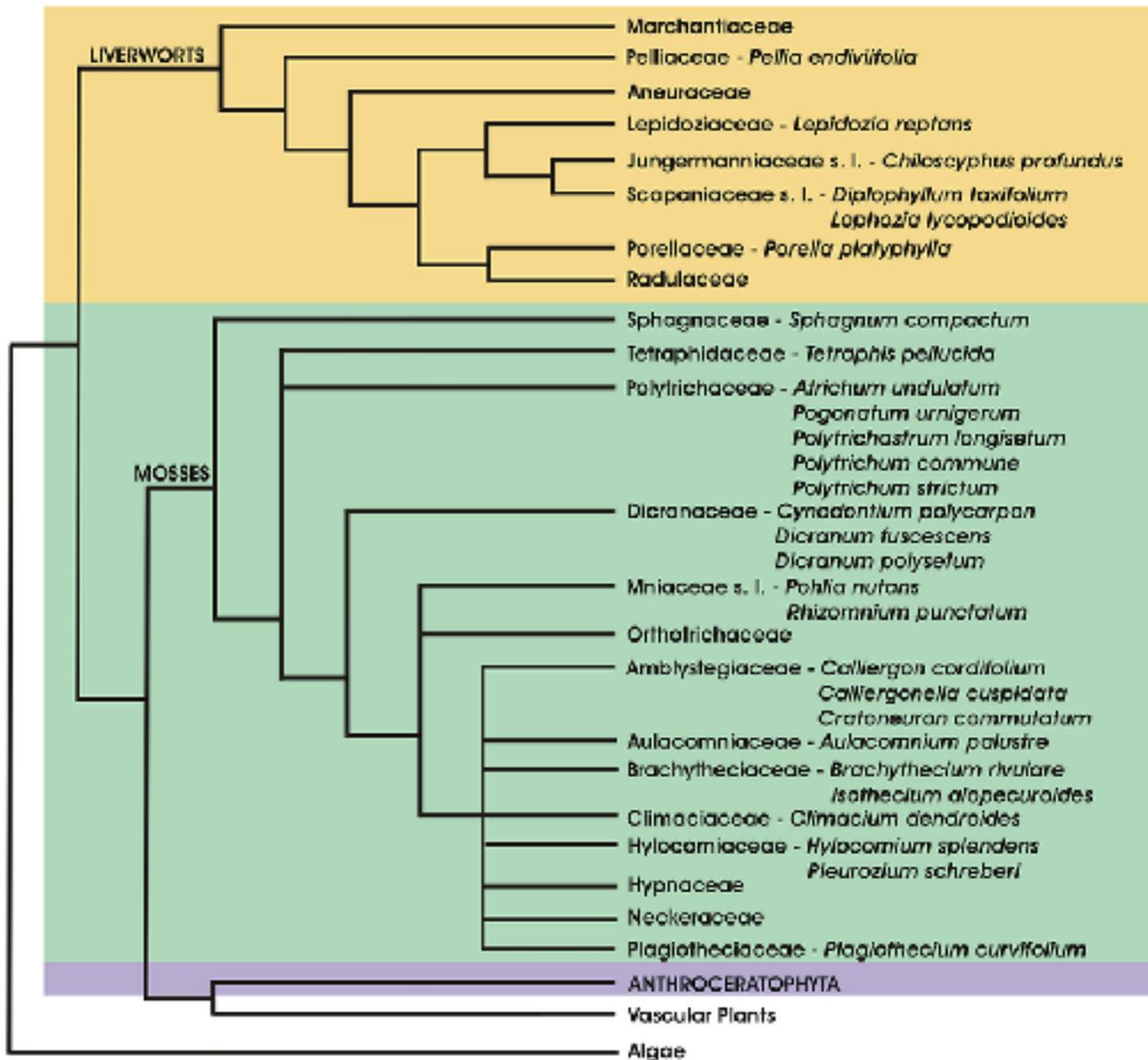
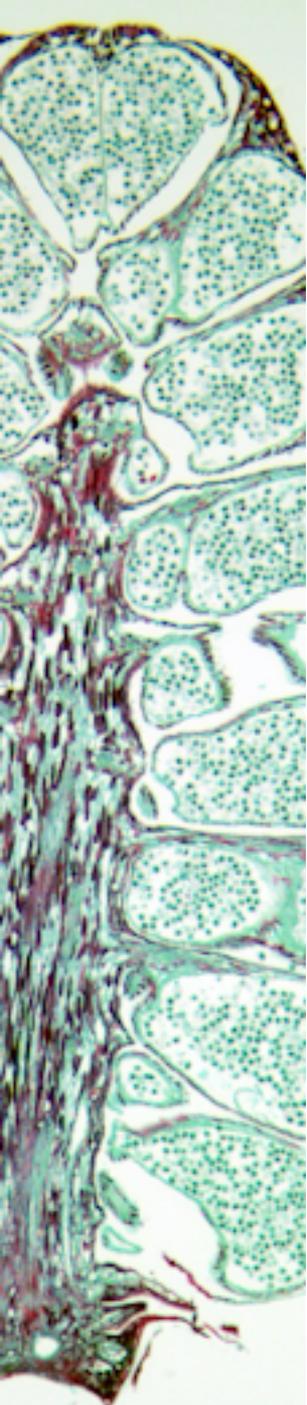
Il nome comune “muschi” è spesso usato anche per organismi che con gli organismi del phylum **Bryophyta** nulla hanno a che fare, come licheni, alghe, o piante vascolari.

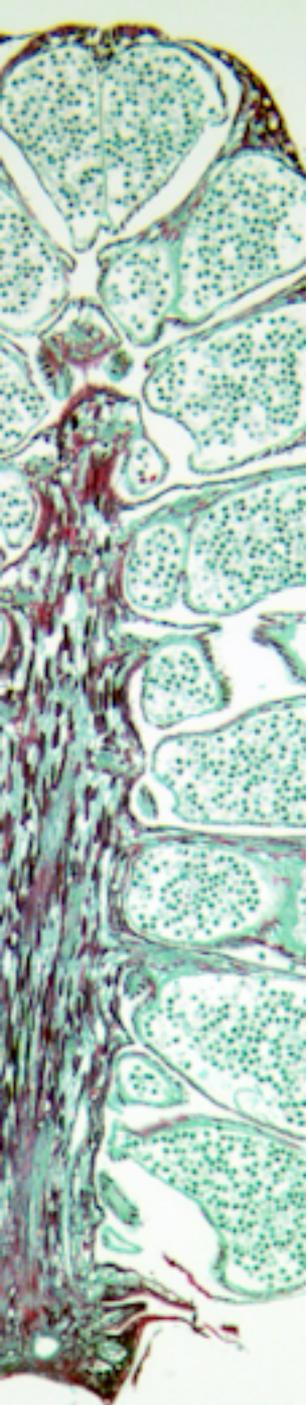
I muschi veri e propri si dividono in diverse classi, a seconda dell'interpretazione della loro filogenesi data da diversi esperti. La suddivisione più recente vede otto classi. Le più importanti sono gli sfagni (**Sphagnidae**), i muschi del granito (**Andreaeidae**) e i veri muschi (**Bryidae**), che da soli contano circa il 95% delle specie del phylum.

Gli **sfagni** sono il gruppo che probabilmente si è separato per primo, evolutivamente parlando, probabilmente nel Permiano (ca. 300 mln di anni fa). Sono organismi che vivono soprattutto in zone paludose, e hanno una rilevanza economica in quanto principale componente della torba.

Anteridi e archegoni si sviluppano all'apice dei gametofiti. La fertilizzazione avviene in tardo inverno, e le spore vengono liberate 4 mesi dopo.



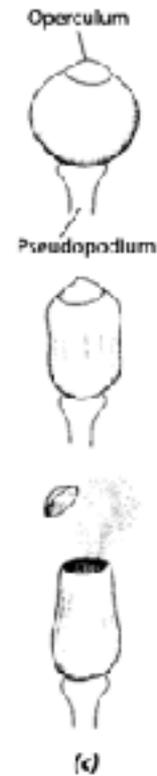




(a)

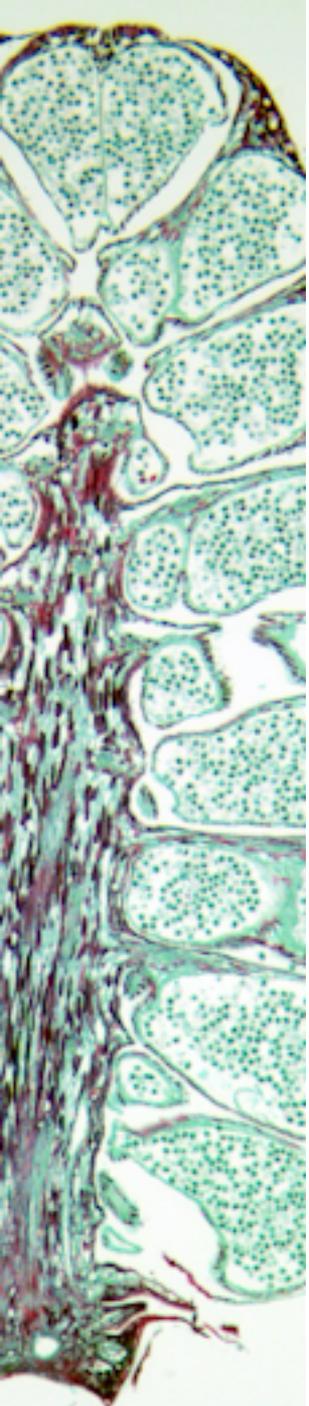


(b)



16–17 A peat moss, *Sphagnum* (a) A gametophyte, with many attached sporophytes. Some of the capsules, such as the two at the front, have already discharged their spores. (b) Structure of a leaf. Large, dead hyaline cells (pale blue), with ringlike or spiral wall thickenings, are surrounded by highly elongated, living cells (green), rich in chloroplasts. (c) Dehiscence of a capsule. As the capsule dries, it contracts, changing from a spherical to a cylindrical shape. This change in shape causes compression of trapped gas within the capsule. When the compressed gas reaches a pressure of about 5 bars, the pressure inside the capsule blows off the operculum, with the explosive release of a cloud of spores.





Lo sporofito degli sfagni è caratteristico. Quella che sembra la seta in realtà è una porzione del gametofito, detta **pseudopodio**. La seta in realtà è brevissima. La **capsula** è tondeggiante, di colore rossastro, chiusa da un **opercolo** delimitato da una scanalatura.

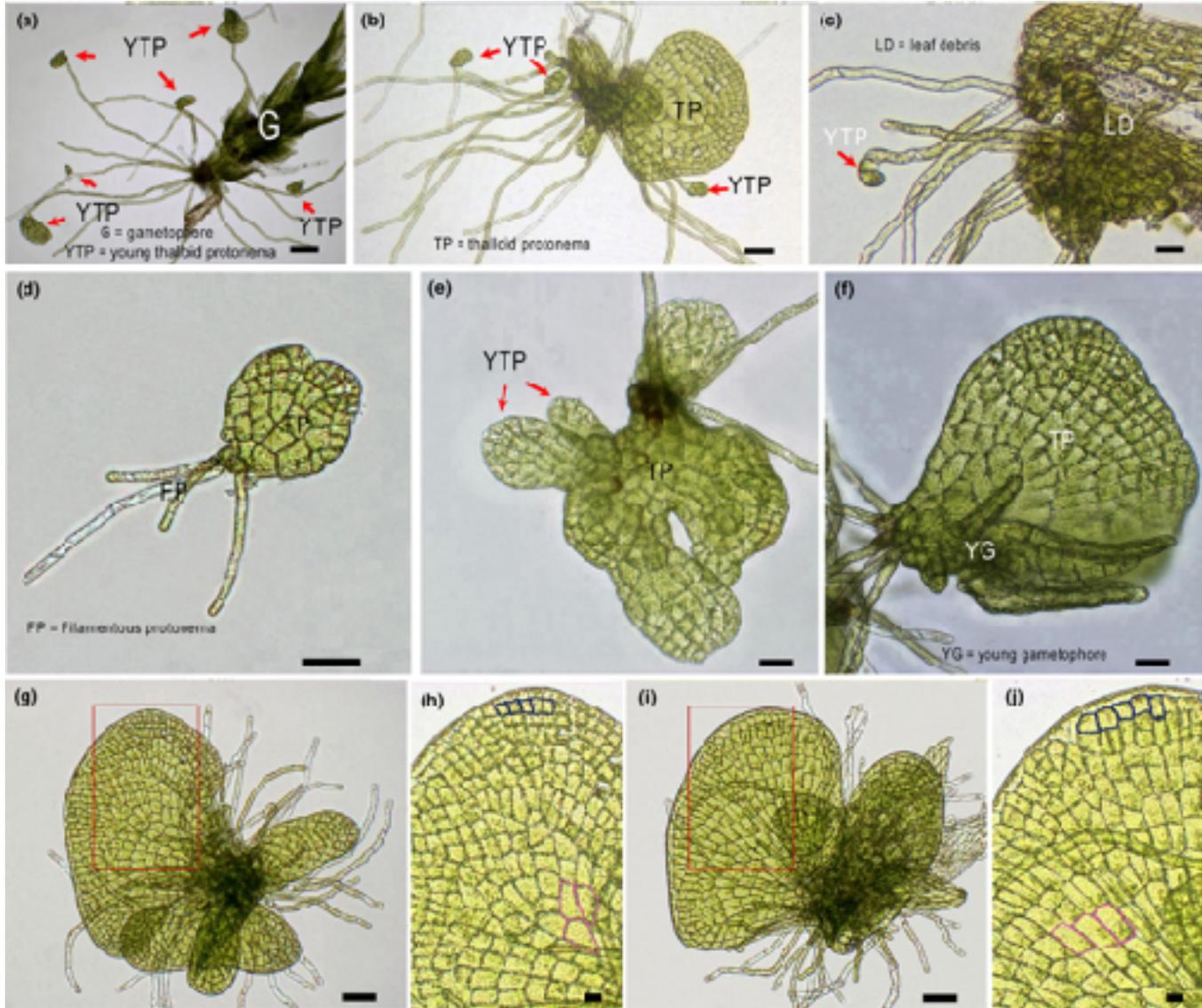
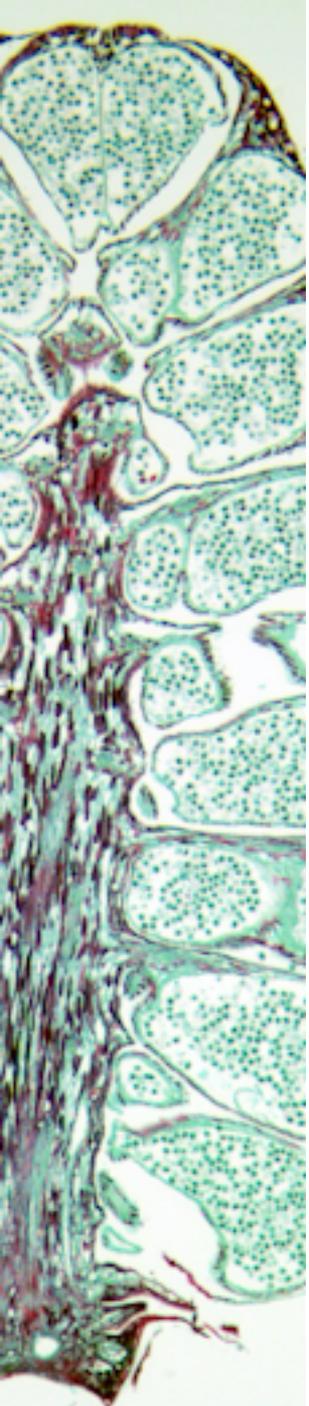
Le cellule della capsula, con il disseccamento, collassano lateralmente, restringendo la capsula e aumentano la pressione interna. Quando questa raggiunge la pressione di circa 5 atmosfere, l'opercolo "salta" via, con un caratteristico scoppiettio. Grazie alla pressione dei gas interni alla capsula, le spore vengono "sparate" lontano, a velocità anche superiori ai 20 metri al secondo.

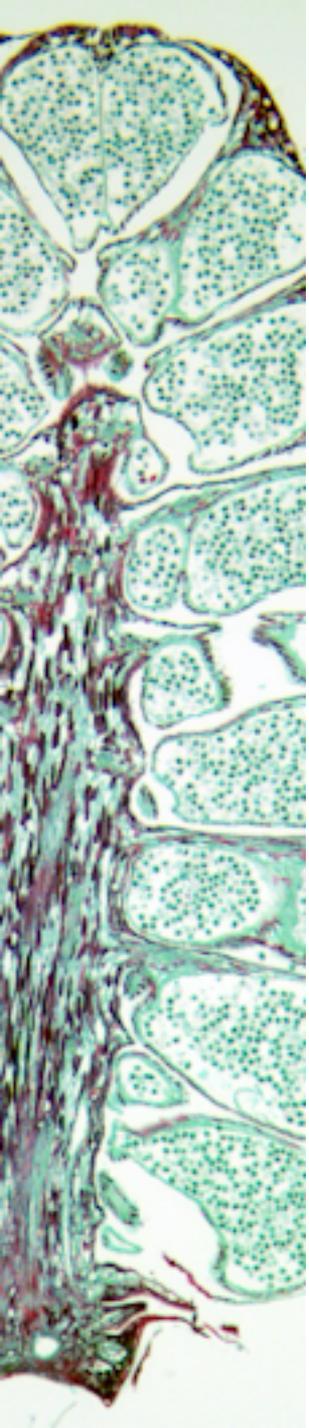
La riproduzione vegetativa è anche molto frequente, e avviene per frammentazione del tallo. Ogni singola porzione del gametofito, se separata, può rigenerare un nuovo gametofito completo.

Le tre caratteristiche che distinguono gli **sfagni** dagli altri muschi sono:

1. Il meccanismo esplosivo di apertura della capsula
2. Il **protonema**, che non è filamentoso, ma ricorda il tallo di *Coleochaete*, con crescita marginale. Il gametofito si origina da una "gemma" con crescita apicale in tre direzioni.
3. Le foglie ricche di cellule morte, capaci di trattenere enormi quantità d'acqua (20 volte il peso secco del muschio)





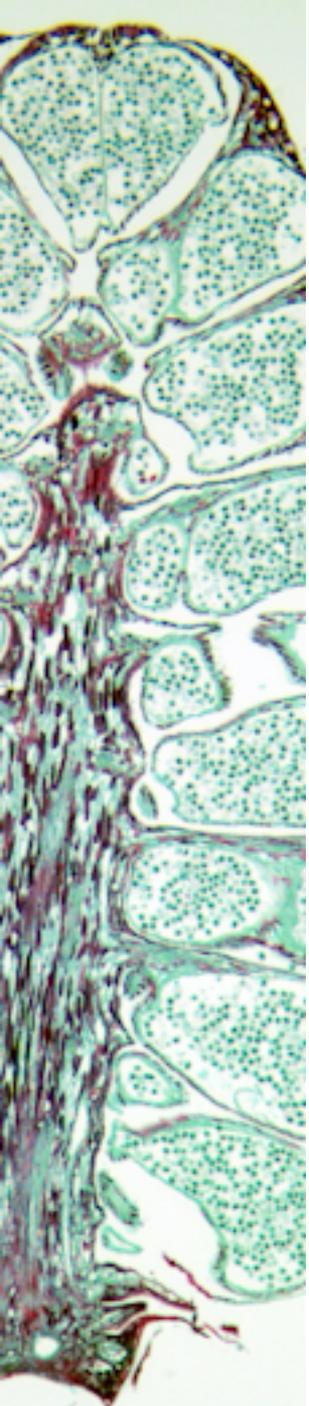


Le **torbiere** dominate dagli sfagni occupano dall'1% al 3% della superficie terrestre, un'area enorme, pari a circa la metà di quella degli Stati Uniti. Lo sfagno è quindi una delle piante più abbondanti al mondo.

Le torbiere sono di particolare importanza nel ciclo globale del carbonio perché la torba immagazzina quantità molto grandi (circa 400 gigatonnelate, o 400 miliardi di tonnellate, su base globale) di carbonio organico che non viene immediatamente degradato in CO₂ dai microrganismi. La torba si forma dall'accumulo e dalla compressione dei muschi stessi, e degli altri organismi vegetali che crescono tra di loro, in ambiente acquatico, anossico e acido, ove la decomposizione è ridotta al minimo. In Irlanda e in alcune altre regioni settentrionali, la torba essiccata viene bruciata e utilizzata ampiamente come combustibile industriale, oltre che per il riscaldamento domestico.

Gli ecologi temono che il riscaldamento globale provocato da quantità crescenti di CO₂ e di altri gas nell'atmosfera - dovute in gran parte alle attività umane - potrebbe velocizzare l'ossidazione del carbonio delle torbiere. Ciò potrebbe aumentare ulteriormente i livelli di CO₂ e le temperature globali.





Nel genere *Andraea* (Andreaeidae) **protonema** e **rizoidi**, a differenza di tutti gli altri muschi, sono composti da due strati di cellule. Le **capsule** inoltre si aprono tramite quattro linee di cellule, come i petali di un fiore. Le quattro valve possono anche richiudersi e riaprirsi, a seconda dell'umidità. Le spore vengono disseminate dal vento.

Si tratta di circa 100 specie diffuse in aree montane, o artiche.



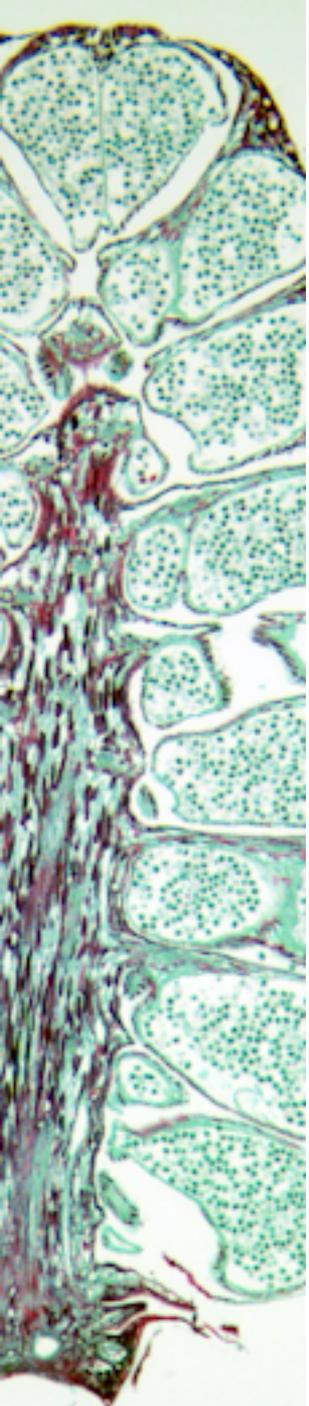
(a)



(b)

16–19 Granite moss (a) *Andraea* growing on an alpine rock, where the plants form dense, reddish-brown cushions. (b) Open sporangia (or capsules) of *Andraea rupestris*. As the capsule dries out, it contracts and opens by four lateral slits, allowing the spores to fall out.





La classe **Bryidae** contiene la maggior parte delle specie di muschi. In questo gruppo di muschi - i "veri muschi" - i filamenti ramificati del protonema sono composti da una singola fila di cellule e assomigliano ad alghe verdi filamentose.

I gametofiti frondosi si sviluppano da minuscole strutture simili a gemme sul protonema. In alcuni generi di muschi il protonema è persistente, e assume il ruolo fotosintetico principale, mentre i gametofiti sono minuscoli.



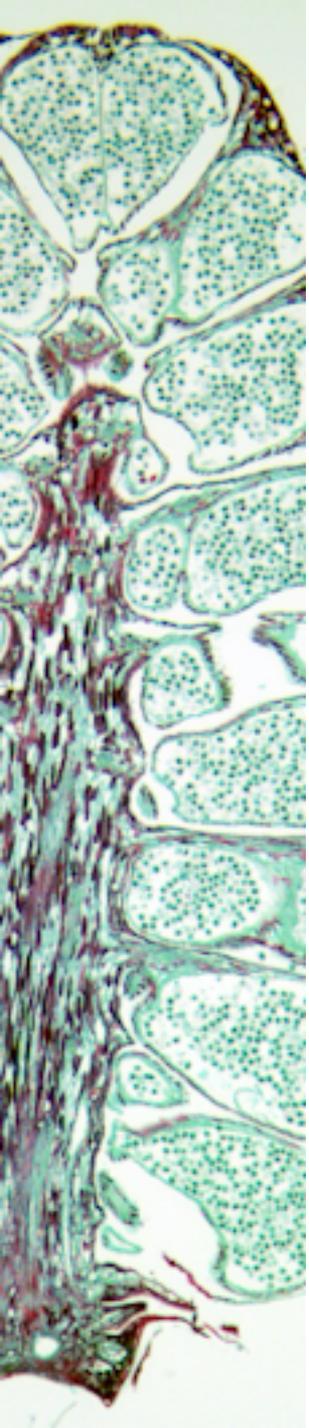
(a)



(b)

A) protonema
B) gametofito





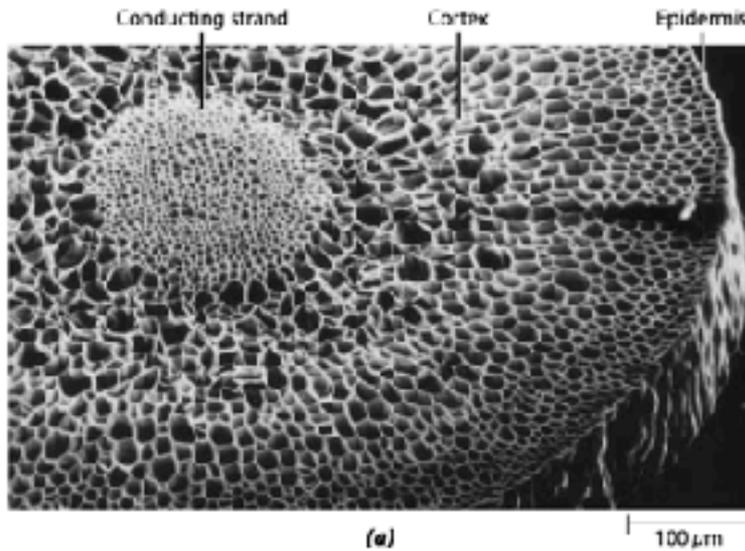
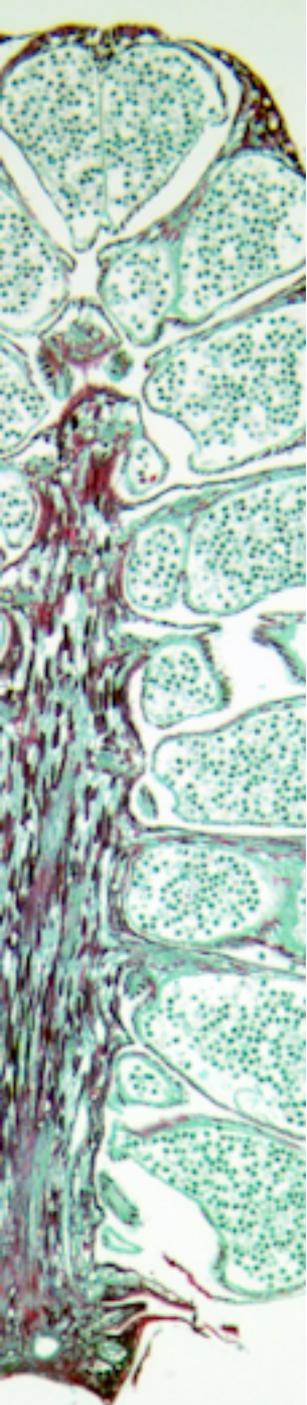
Una caratteristica importante di molte specie di muschi è la comparsa, nei gametofiti e negli sporofiti, di elementi deputati alla conduzione dell'acqua e dei nutrienti.

Le cellule deputate alla conduzione dell'acqua si chiamano **idroidi**, sono allungate e terminano con una parete sottile, fortemente inclinata, e altamente permeabile. A maturità sono spesso prive di protoplasto, ma mancano degli ispessimenti ricchi di lignina delle trachee delle piante vascolari.

Le cellule specializzate nella conduzione dei nutrienti sono dette **leptoidi**. Queste hanno forti similarità con le cellule deputate alla conduzione dei nutrienti nelle piante vascolari senza semi. A differenza degli idroidi, mantengono i protoplasti per l'intero ciclo vitale.

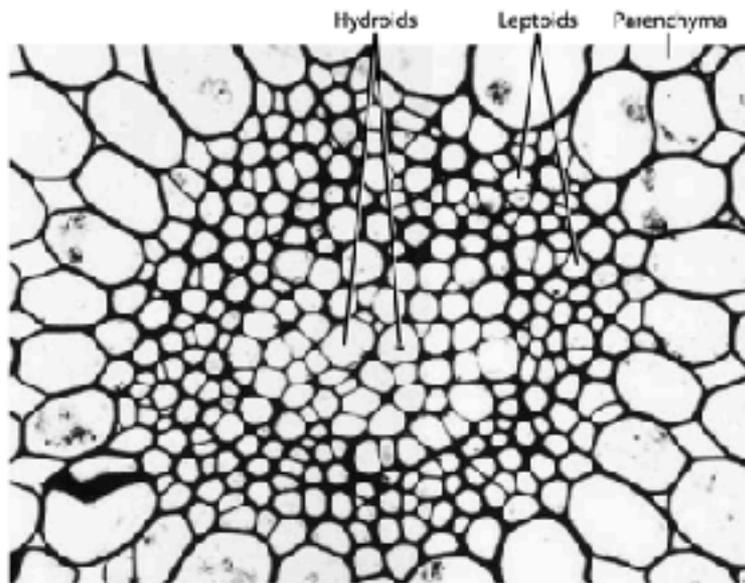
Queste cellule sembrano essere uno stadio intermedio nella evoluzione di veri e propri tessuti di conduzione, che ha poi portato alle tracheofite, o piante vascolari.





(a)

100 μm



(b)

50 μm

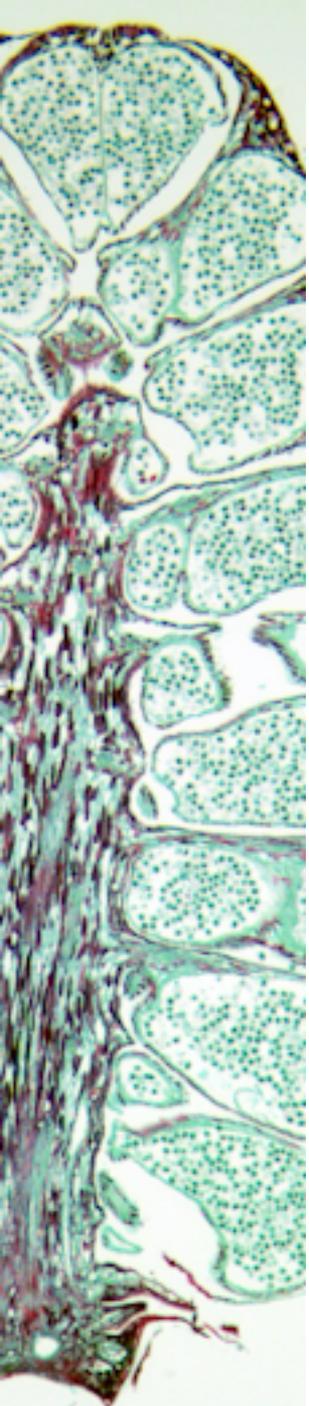


(c)

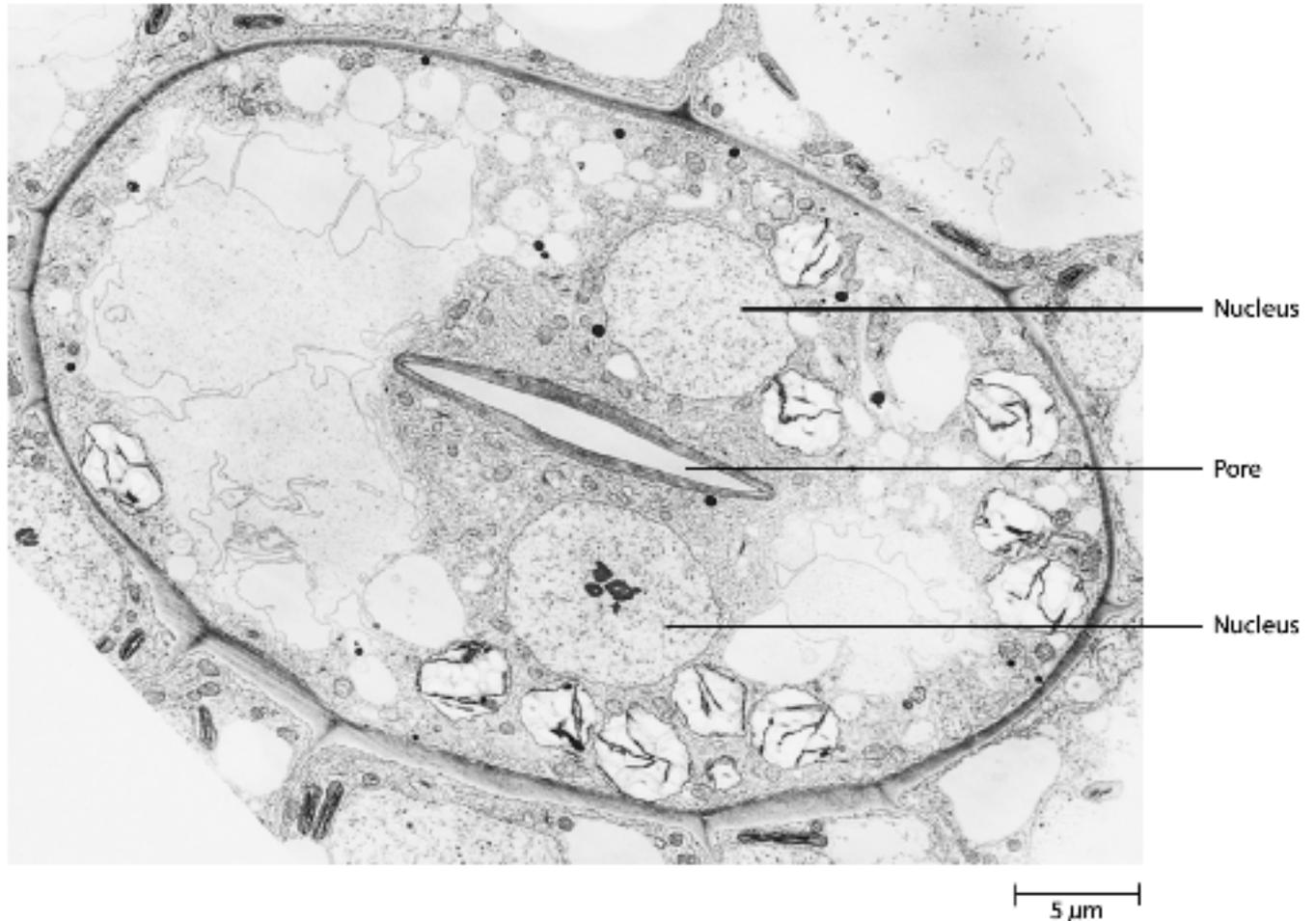
20 μm

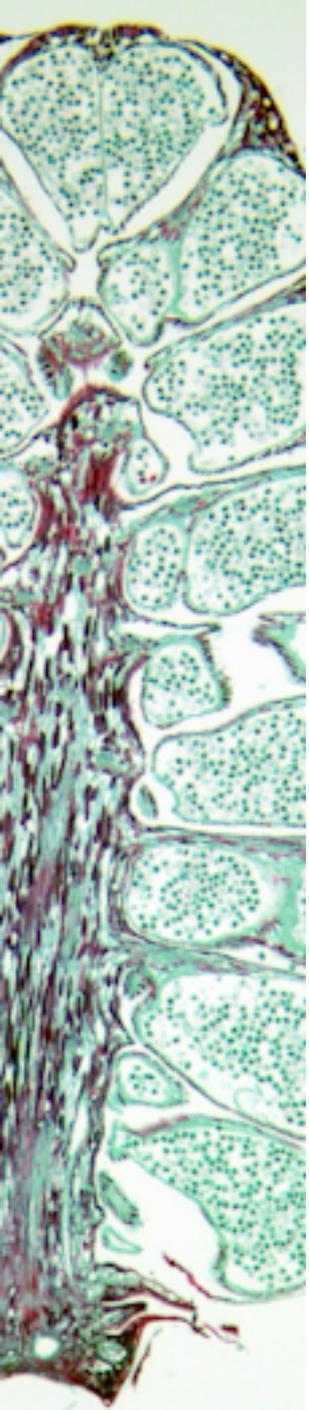
16–22 Hydroids and leptoids Conducting strands in the seta, or stalk, of a sporophyte of the moss *Dawsonia superba*. (a) General organization of the seta as seen in transverse section with the scanning electron microscope. (b) Transverse section showing the central column of water-conducting hydroids surrounded by a sheath of food-conducting leptoids and the parenchyma of the cortex. (c) Longitudinal section of a portion of the central strand, showing (from left to right) hydroids, leptoids, and parenchyma.





I tessuti di conduzione, e in particolare gli idroidi, possono continuare nello sporofito. Questo presenta anche degli stomi, che a volte sono protetti non da due, ma da una unica cellula di guardia binucleata.





I muschi possono essere **monoici** o **dioici**, ovvero portare anteridi e archegoni sullo stesso o su diversi gametofiti.



(a)

200 μ m

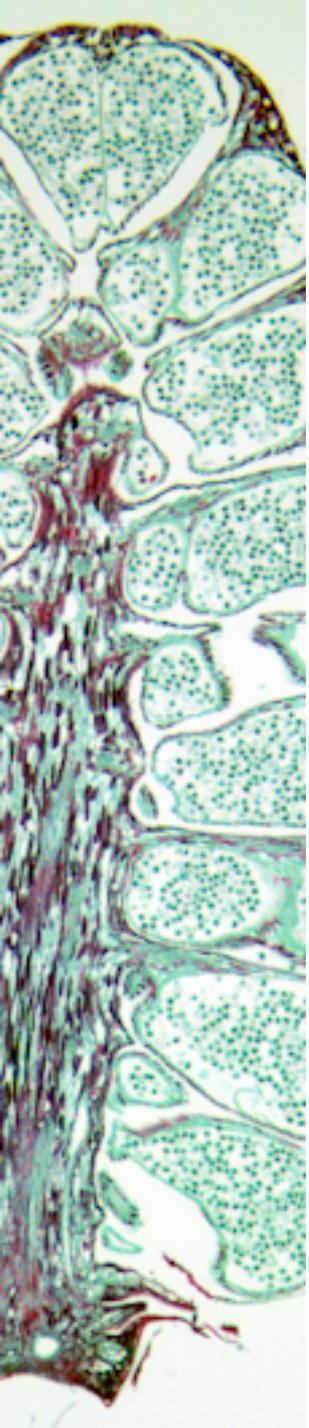


(b)

200 μ m

16–23 Gametangia of *Mnium*, a unisexual moss (a) Longitudinal section through an archegonial head, showing the pink-stained archegonia surrounded by sterile structures called paraphyses. (b) Longitudinal section through an antheridial head, showing antheridia surrounded by paraphyses.





I termini monoico e dioico derivano dal greco.

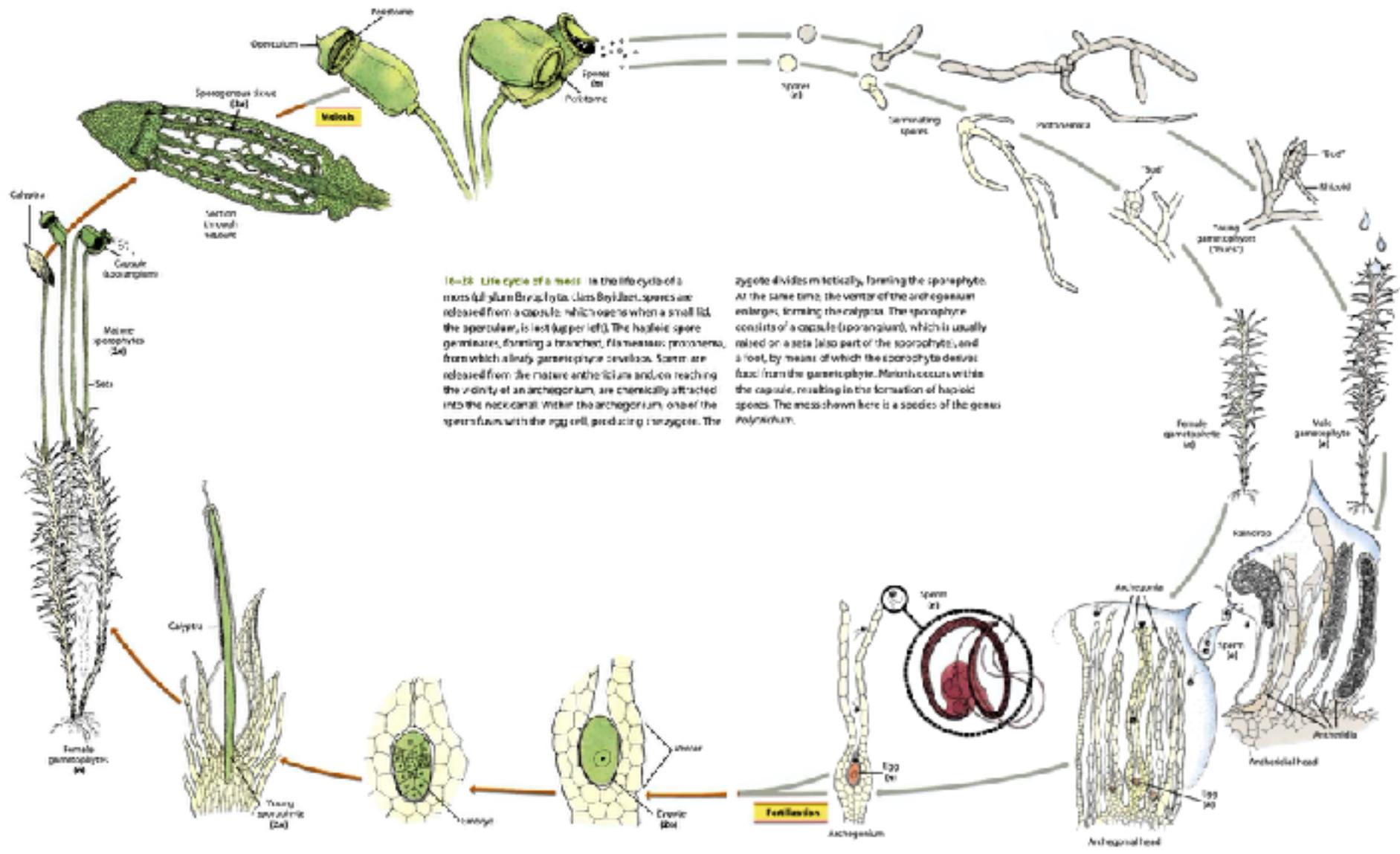
μόνος (mónos), significa **singolo**

δι- (di-), significa **doppio**

οἶκος (oîkos) o οἰκία (oikía), significa **casa**

Si noti che anche le parole Ecologia e economia derivano dal termine **οἶκος**, mentre le due desinenze **λογία** e **νέμομαι** significano rispettivamente “**studio**” e “**gestione**”.

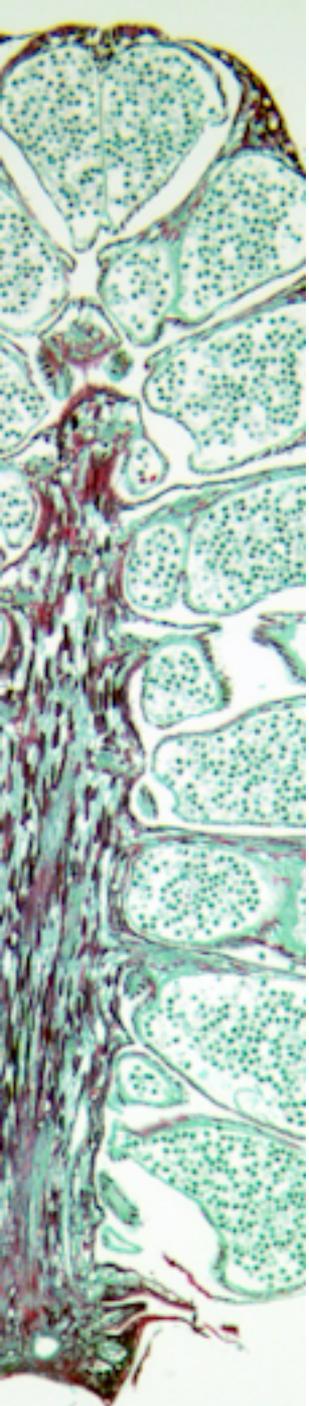




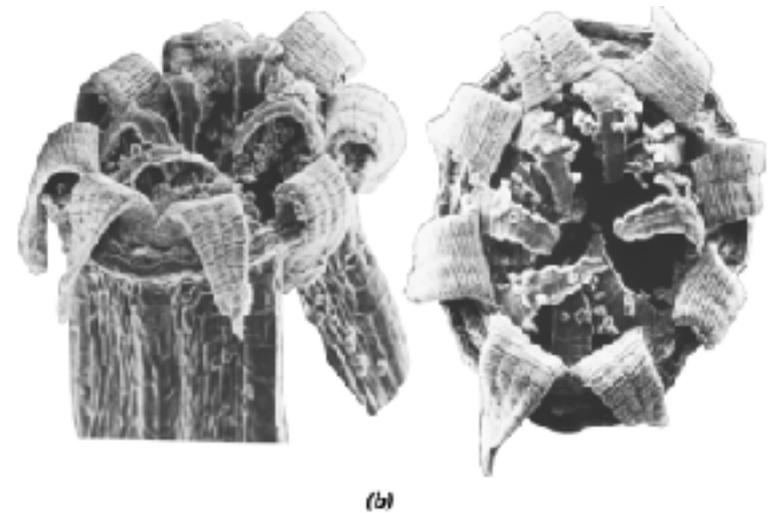
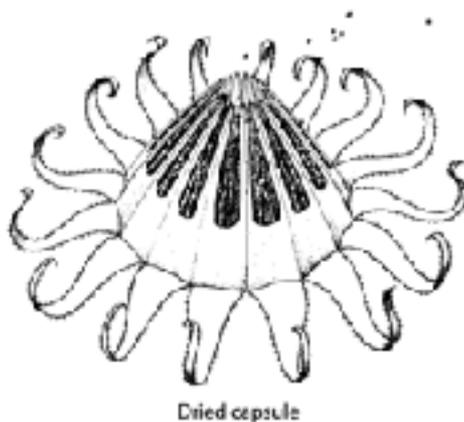
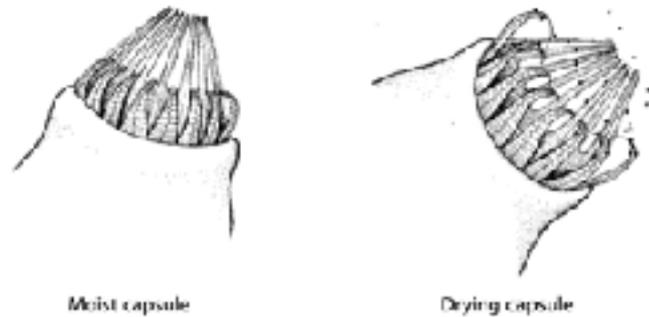
16-18 Life cycle of a moss is the life cycle of a moss (Bryophyta, class Bryales). Spores are released from a capsule, which opens when a small lid, the operculum, is lost (upper left). The haploid spore germinates, forming a branched, filamentous protonema, from which a young gametophyte develops. Spores are released from the mature antheridium and, on reaching the vicinity of an archegonium, are chemically attracted into the neck canal within the archegonium, on which the sperm fuses with the egg cell, producing 1 n zygote. The

zygote divides mitotically, forming the sporophyte. At the same time, the venter of the archegonium enlarges, forming the calyptra. The sporophyte consists of a capsule (sporogonium), which is usually raised on a seta (also part of the sporophyte), and a foot, by means of which the sporophyte derives food from the gametophyte. Meiosis occurs within the capsule, resulting in the formation of haploid spores. The moss shown here is a species of the genus Polytrichum.



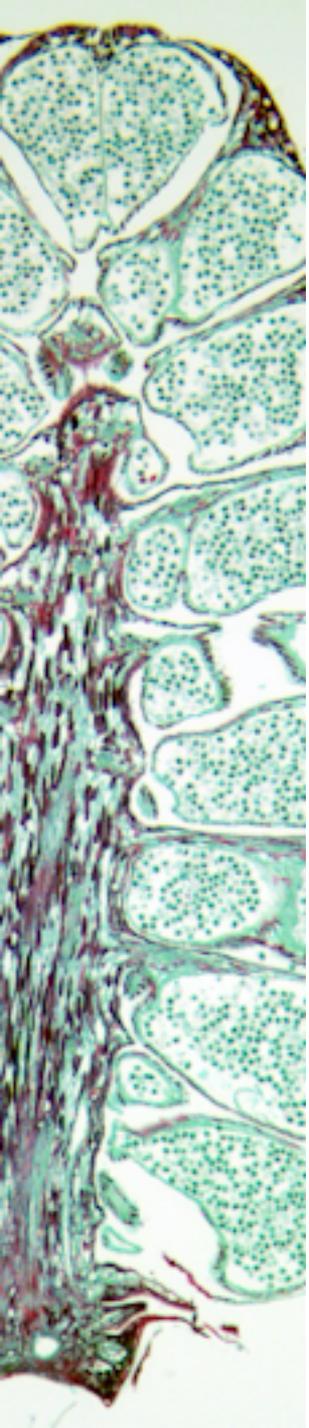


La capsula ha un meccanismo di apertura caratteristico. Dopo la caduta della **caliptra** (derivante dalla parte superiore dell'archegonio), l'**opercolo** si stacca, rivelando un **peristomio** dentato che circonda l'apertura della capsula. I "denti" sono in molte specie sensibili all'umidità e si muovono a seconda di questa, esponendo le spore al vento.



16-26 Peristome teeth in mosses of the class Bryidae
(a) *Brachythecium* has a peristome consisting of two rings of teeth, which open to release the spores in response to changes in moisture. The outer set of peristome teeth interlocks with the inner set under damp conditions. As the capsule dries out, the outer teeth pull away, allowing the dispersal of spores by the wind.
(b) Scanning electron micrographs of the peristome teeth of two capsules of *Orthotrichum*, showing the inner teeth curved inward and the outer teeth curved outward in dry conditions.





Il **peristomio** è una caratteristica della classe Bryidaea.

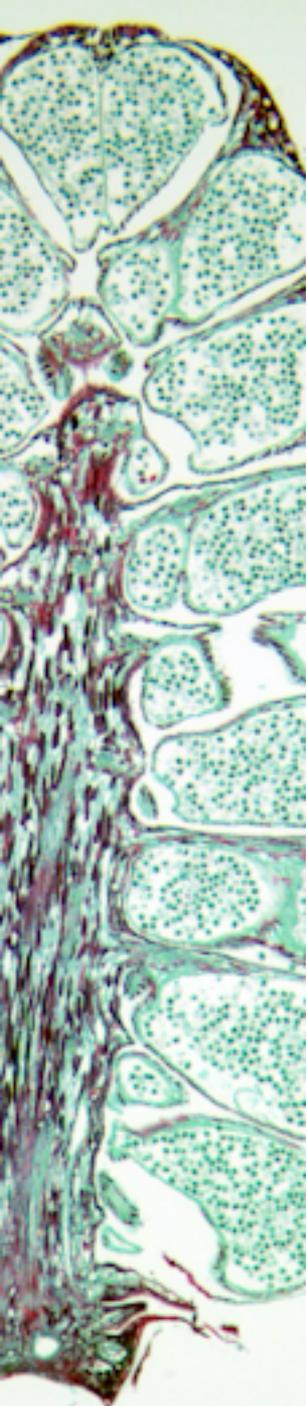
Lo **sporofito**, in molte specie, è in grado, almeno nei primi stadi di sviluppo, di fotosintetizzare. Perde questa capacità da maturo. Le sue dimensioni possono variare da pochi millimetri a oltre 20 centimetri seconda della specie. Ogni capsula è in grado di produrre e disseminare milioni di spore aploidi.

La riproduzione vegetativa avviene normalmente per frammentazione del tallo, in quanto ogni sua porzione è virtualmente in grado di riprodurre un gametofito completo.

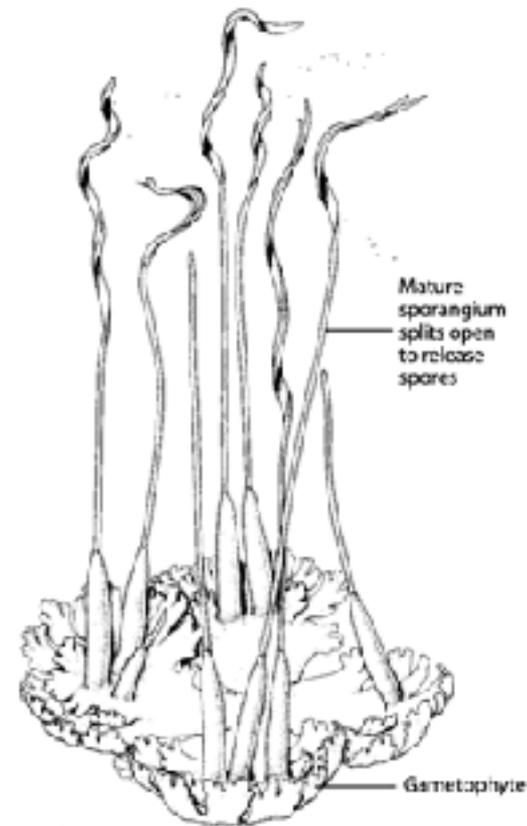
Esistono comunque anche delle specie che sviluppano strutture e propaguli specifici per la riproduzione vegetativa.



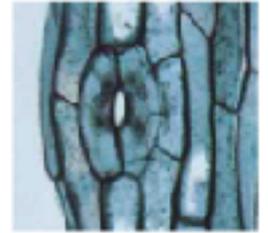
Phylum Anthocerotophyta



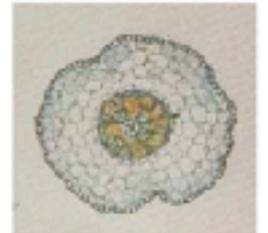
(a)



(b)



(c) 40 μm



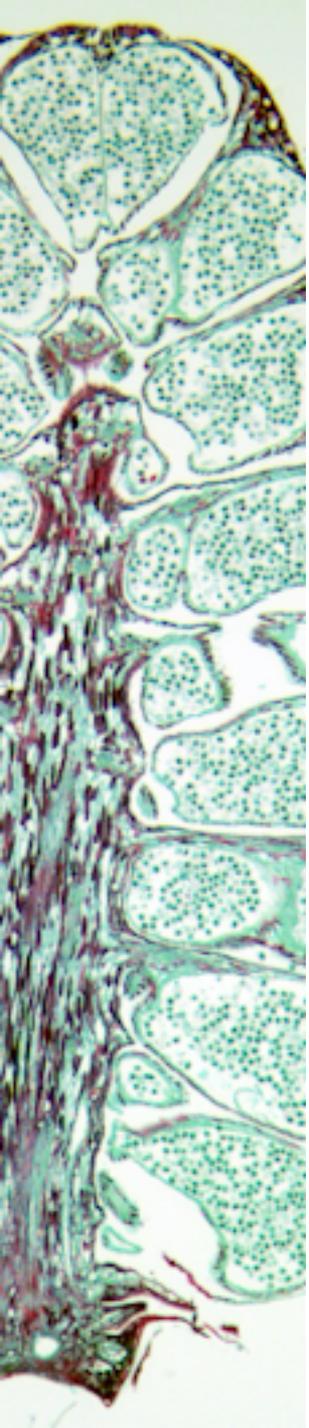
(d)



(e)

16-29 Anthoceros, a hornwort (a) A dark green gametophyte with attached (elongated) sporophytes. (b) When mature, the sporangium splits, and the spores are released. (c) Stomata are abundant on the sporophytes of the hornworts, which are green and photosynthetic. (d) Developing spores, visible in the center of this cross section of a sporangium, and (e) mature spores still held in a tetrad, a group of four spores—three of which are visible here—formed from a spore mother cell by meiosis.





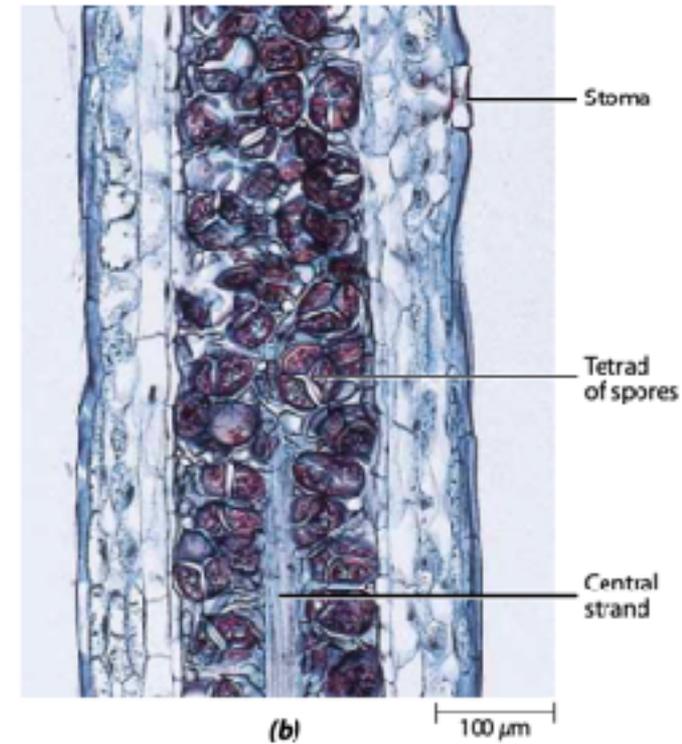
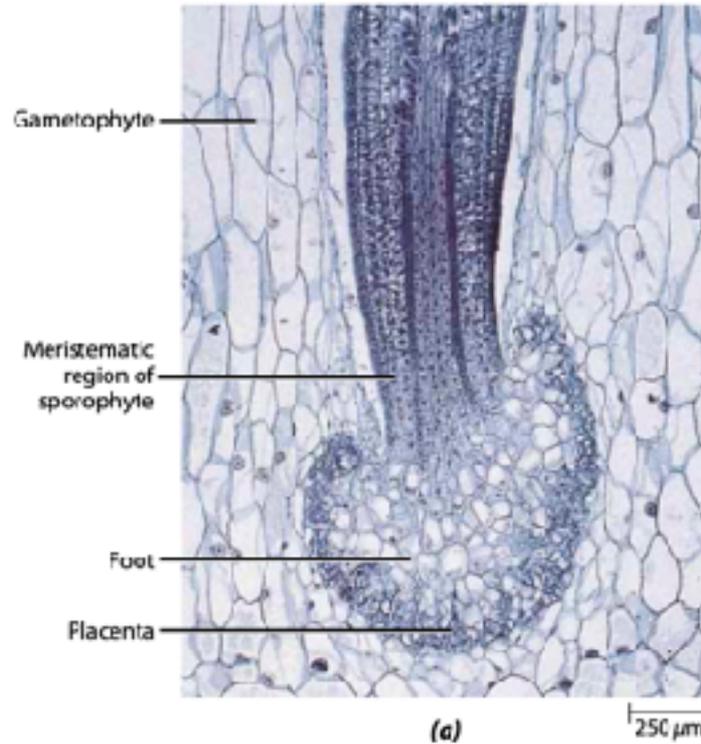
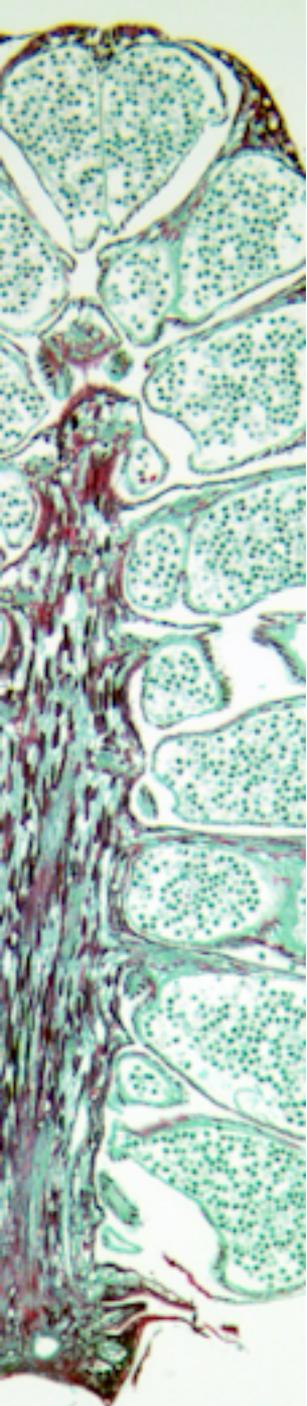
Le antocerote sono circa 300 specie. I loro gametofiti assomigliano a quelli delle epatiche tallose, e hanno ramificazione sempre dicotoma, ma le cellule di molte specie hanno un solo cloroplasto e un pirenoide, e assomigliano a quelle di *Coleochaete*. In altri casi le cellule sono molto grandi, e contengono molti cloroplasti, ma in questa specie le cellule apicali hanno sempre un solo plastidio.

Gli **sporofiti** sono caratteristici in quanto la seta è brevissima, e la capsula è allungata. Il tessuto sporigeno è presente al centro della capsula, per tutta la sua lunghezza. L'apertura avviene longitudinalmente, dall'alto verso il basso. La maturazione delle spore avviene infatti prima nella parte apicale della capsula, poi in quelle inferiori. La presenza di **pseudoelateri** facilita la dispersione delle spore. Lo sporofito è fotosintetizzante per tutta la sua vita.

Il **gametofito** non presenta differenziazione interna, fatta salvo la presenza di camere in cui vivono in simbiosi batteri filamentosi del genere *Nostoc*, capaci di fissare l'azoto.

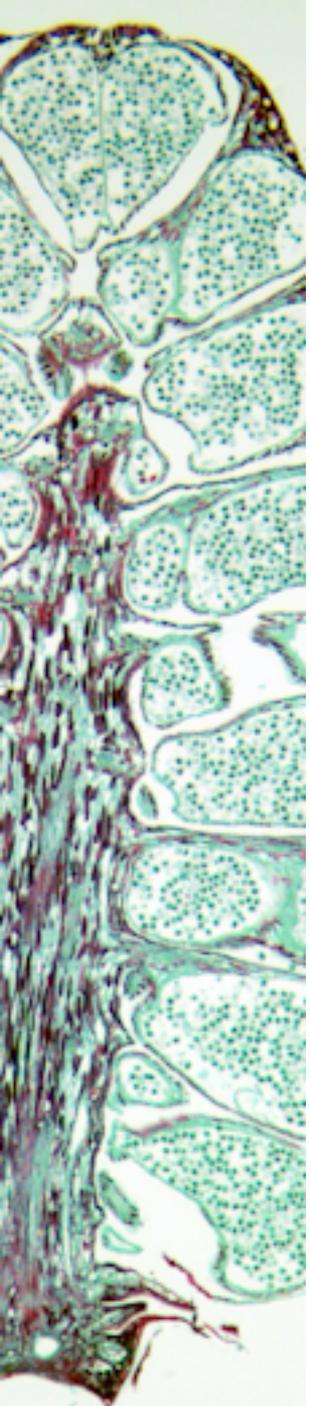
Esistono specie monoiche e dioiche. In quelle monoiche, di solito gli anteridi si sviluppano prima degli archegoni.





16-30 *Anthoceros* (a) Longitudinal section of the lower portion of a sporophyte, showing its foot embedded in the tissue of the gametophyte. (b) Longitudinal section of a portion of a sporangium, showing tetrads of spores with elater-like structures among them. The central strand of tissue in the lower part of the sporangium consists of tissue that may function to conduct water and nutrients.





TRACHEOFITE

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

BRIOFITE



SPERMATOFITE

“piante con seme”



PTERIDOFITE

crittogame vascolari



Gimnosperme

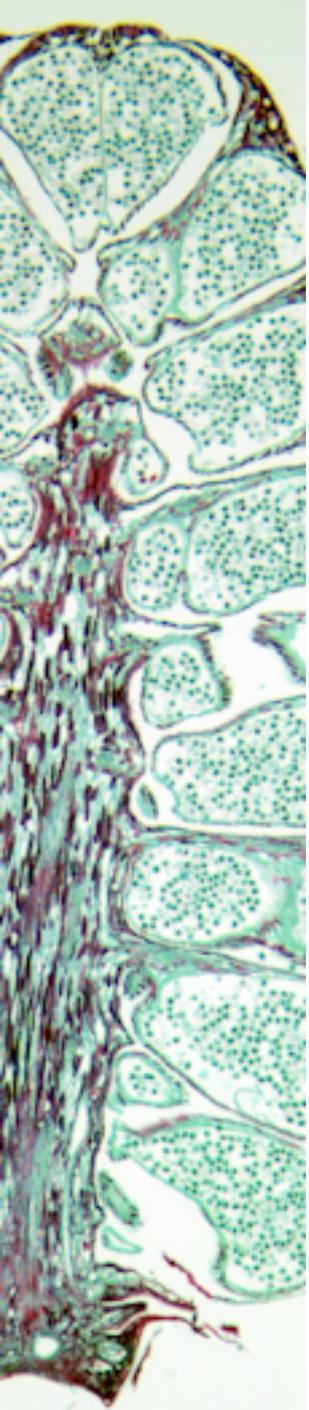
“a seme nudo”



Angiosperme

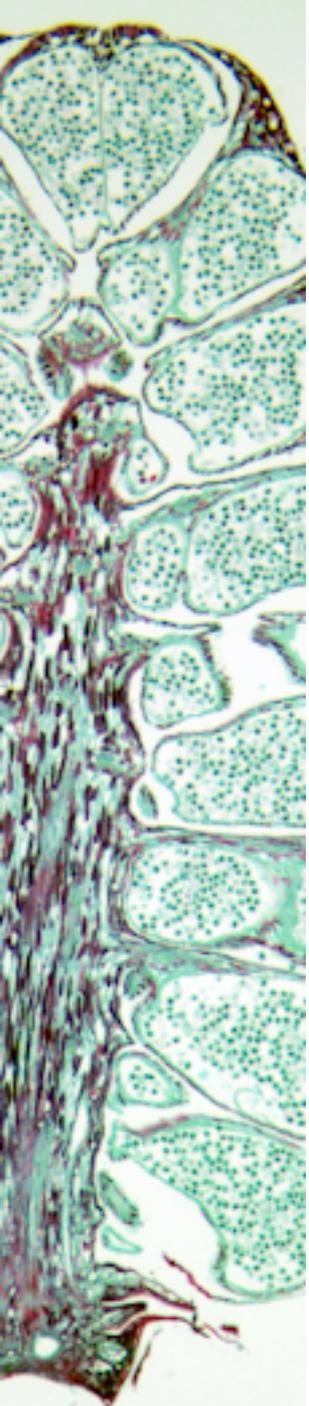
“a seme protetto”





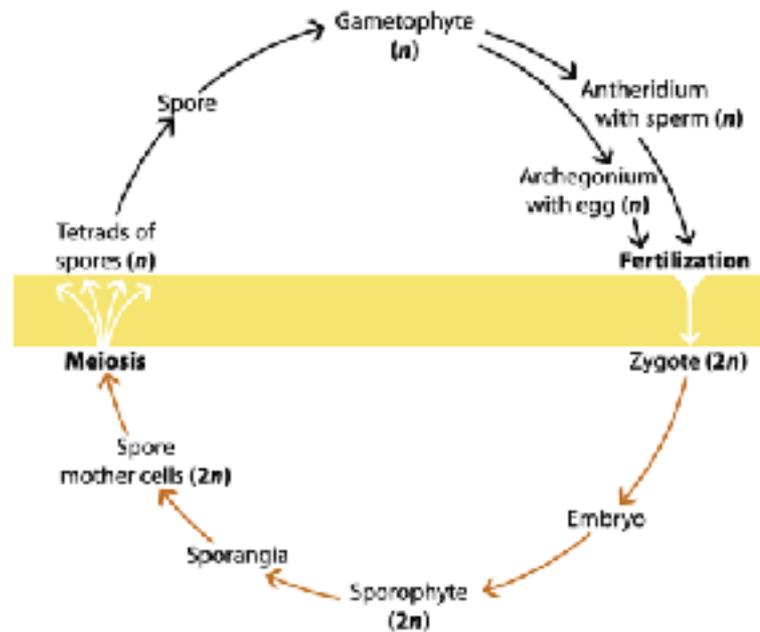
Le tracheofite, o piante vascolari

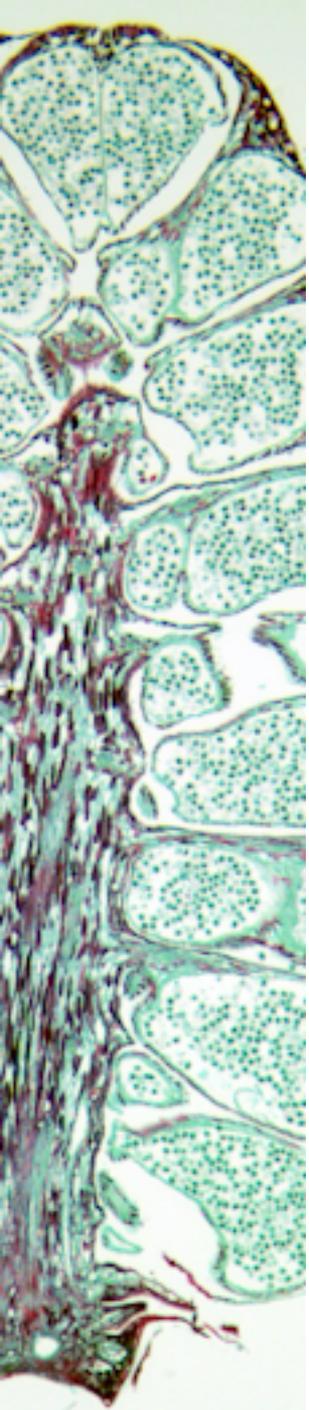




Le piante vascolari, o tracheofite, sono un gruppo monofiletico che ha come caratteristica comune la presenza di **tessuti conduttori e di sostegno con pareti lignificate**.

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**.

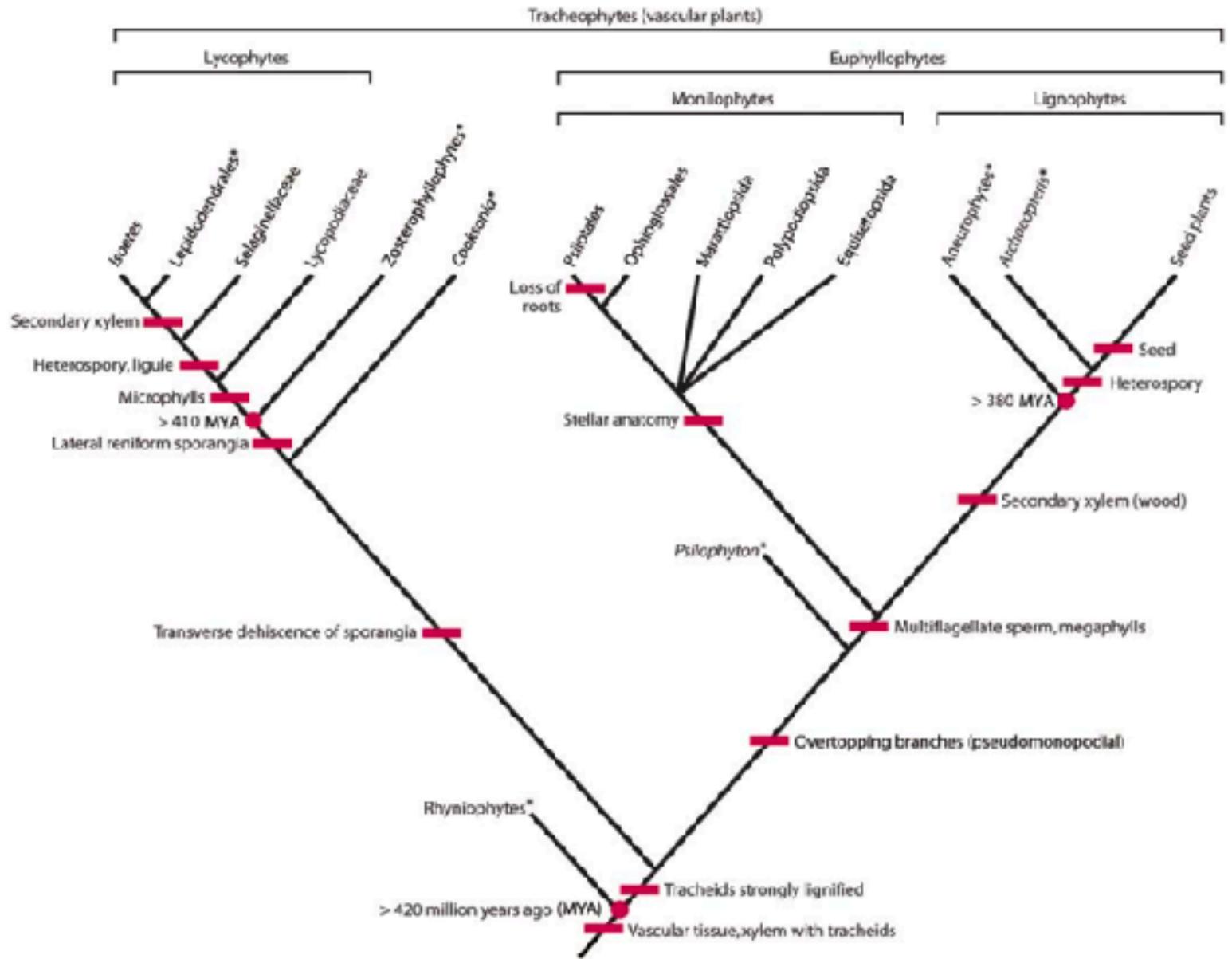
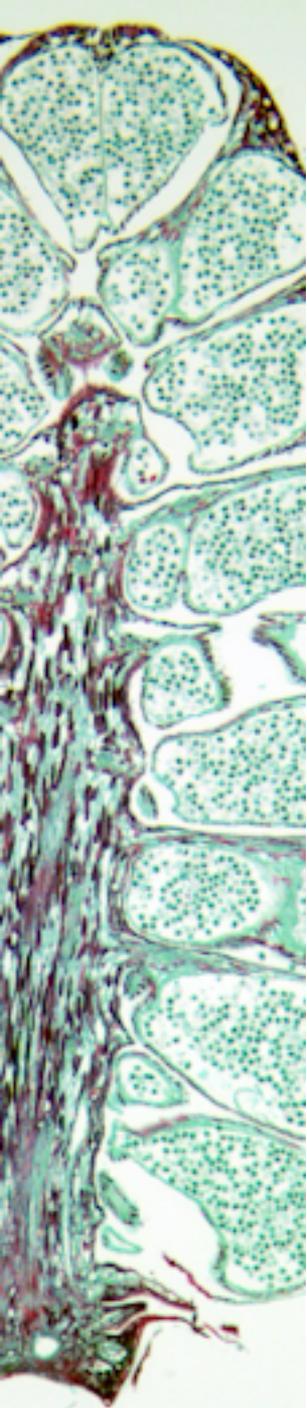
Tra le pteridofite si annoveravano licopodi, psiloti, equiseti e felci, mentre tra le spermatofite le cicadee, ginkgo, conifere, gnetofite e angiosperme.

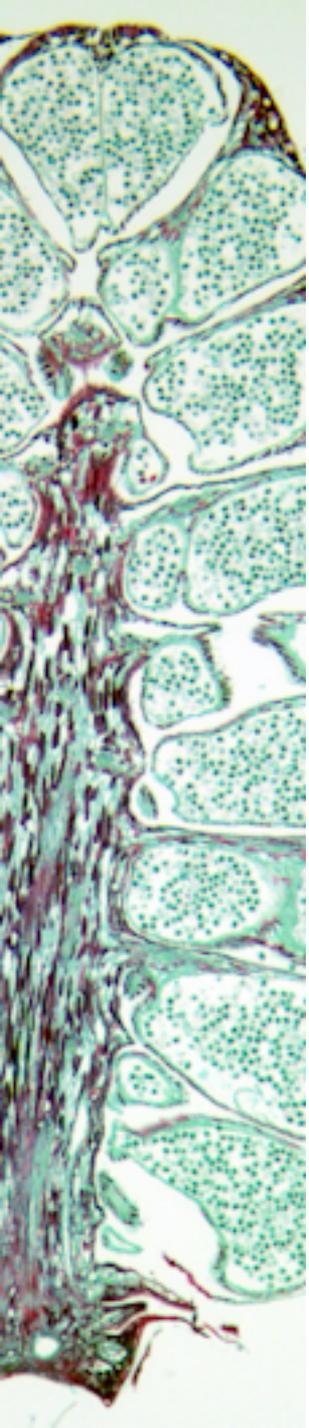
Tuttavia, recenti studi hanno evidenziato che la filogenesi di questo gruppo ha visto prima la separazione delle **licofite** (i licopodi e le selaginelle), circa 400 milioni di anni fa, dal restante gruppo di tracheofite, dette **eufillofite**.

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.



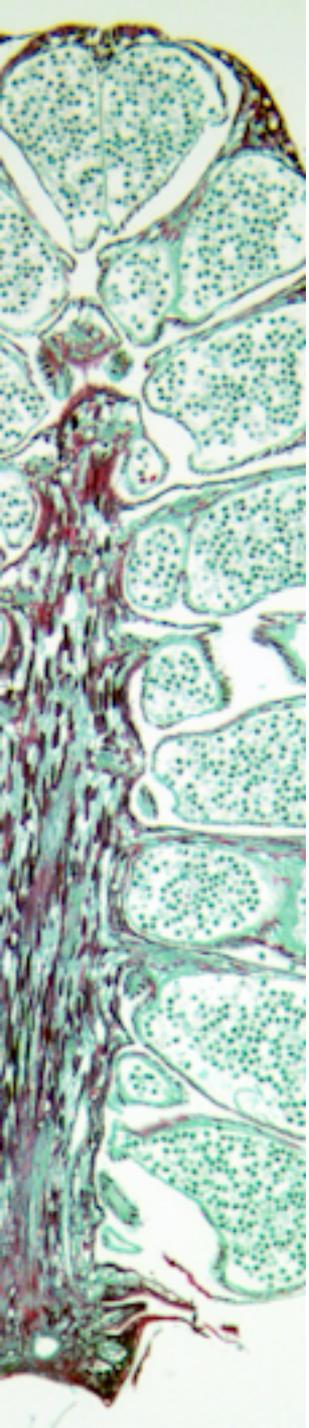




Il modello generale di diversificazione delle piante può essere interpretato in termini della successiva ascesa di quattro grandi gruppi di piante che in gran parte hanno sostituito i gruppi che erano dominanti in precedenza:

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 gruppo è diventato abbondante nella maggior parte del pianeta in 30-40 milioni di anni, ed è rimasto dominante da allora.

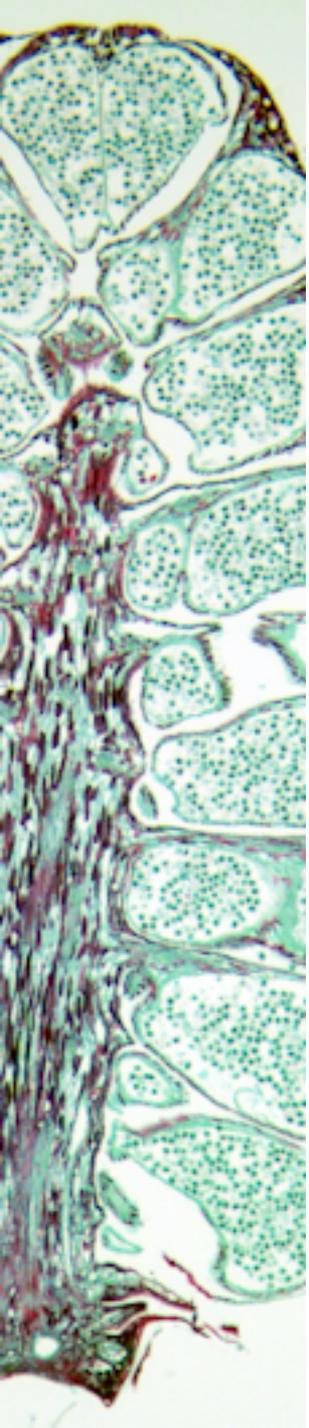




Le “pteridofite”, crittogame vascolari

Licofite, equiseti, psiloti e felci





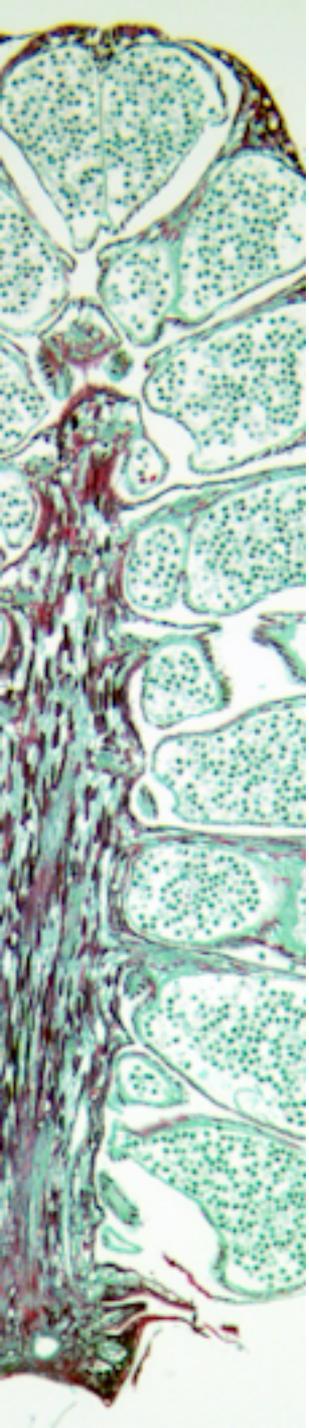
Le “pteridofite” erano un gruppo parafiletico, che è stato riarrangiato, come successo per le briofite.

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.



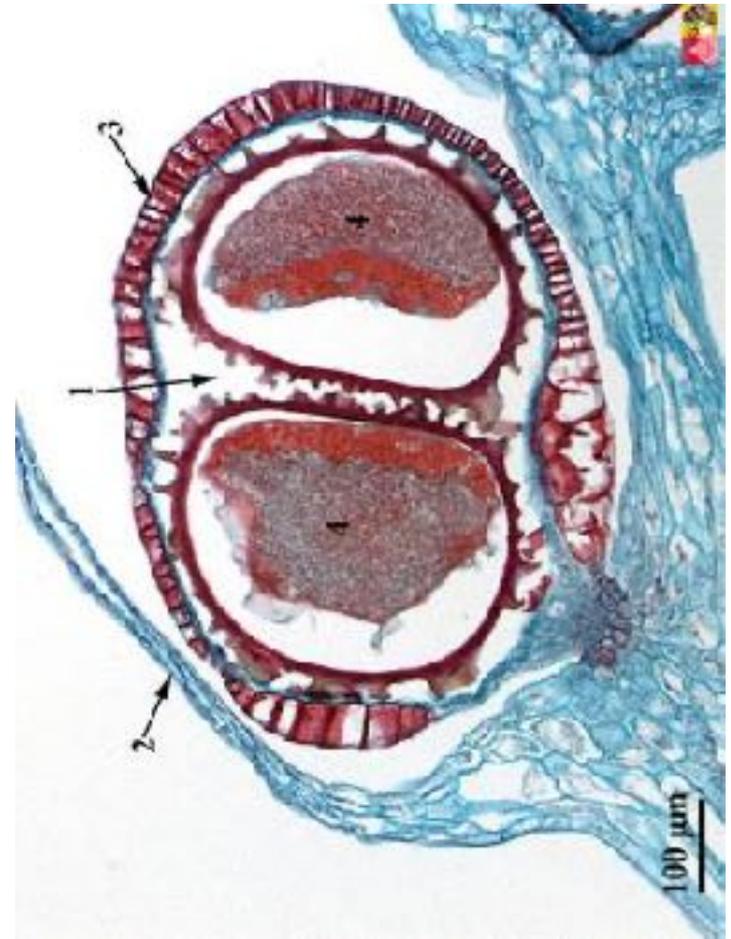
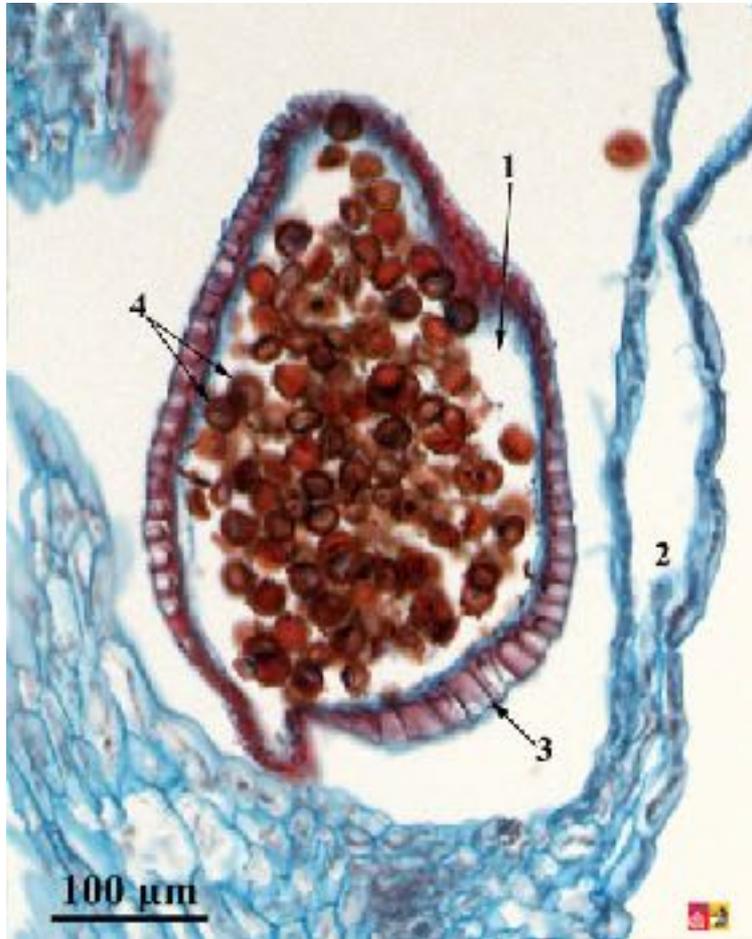
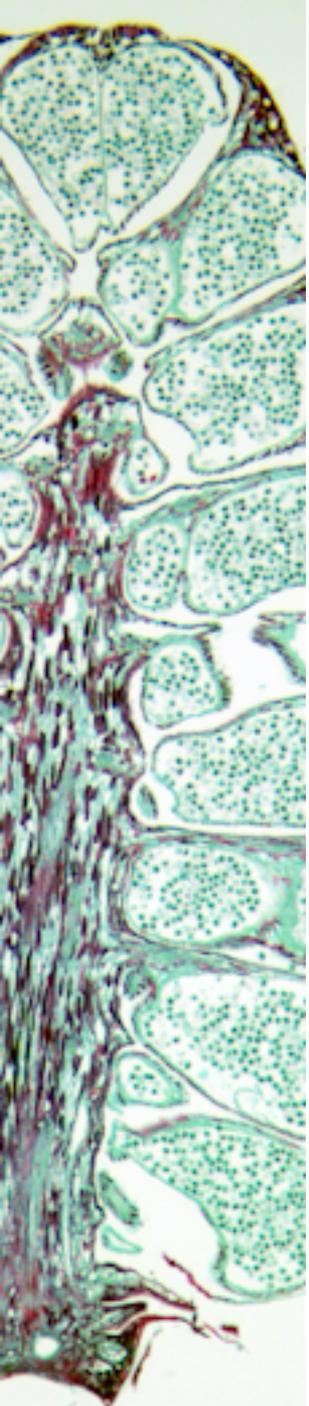


Licofite e felci hanno anche la caratteristica di avere **gametofiti** indipendenti dagli **sporofiti**, capaci generalmente di fotosintesi, o anche micorizzati. In ogni caso, sono in grado di sopravvivere senza il supporto trofico da parte dello sporofito. Questa caratteristica verrà persa nelle spermatofite. 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.

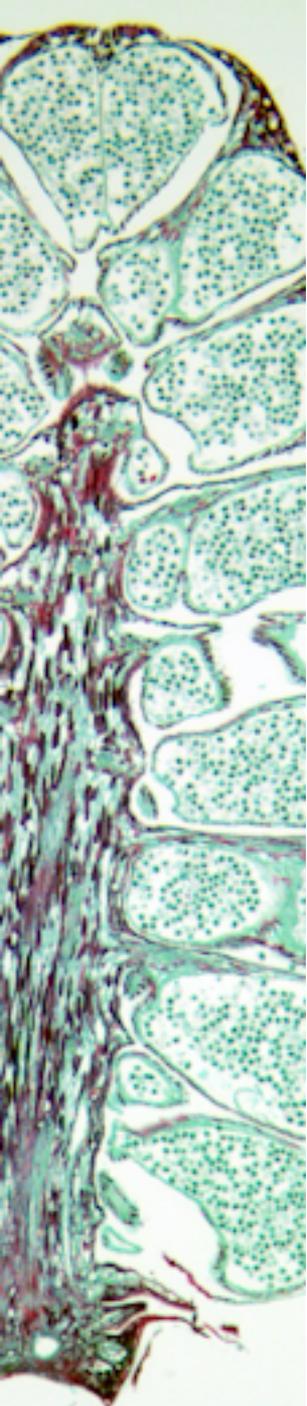




Micro- e macrosporofito, contenenti micro- e macrospore

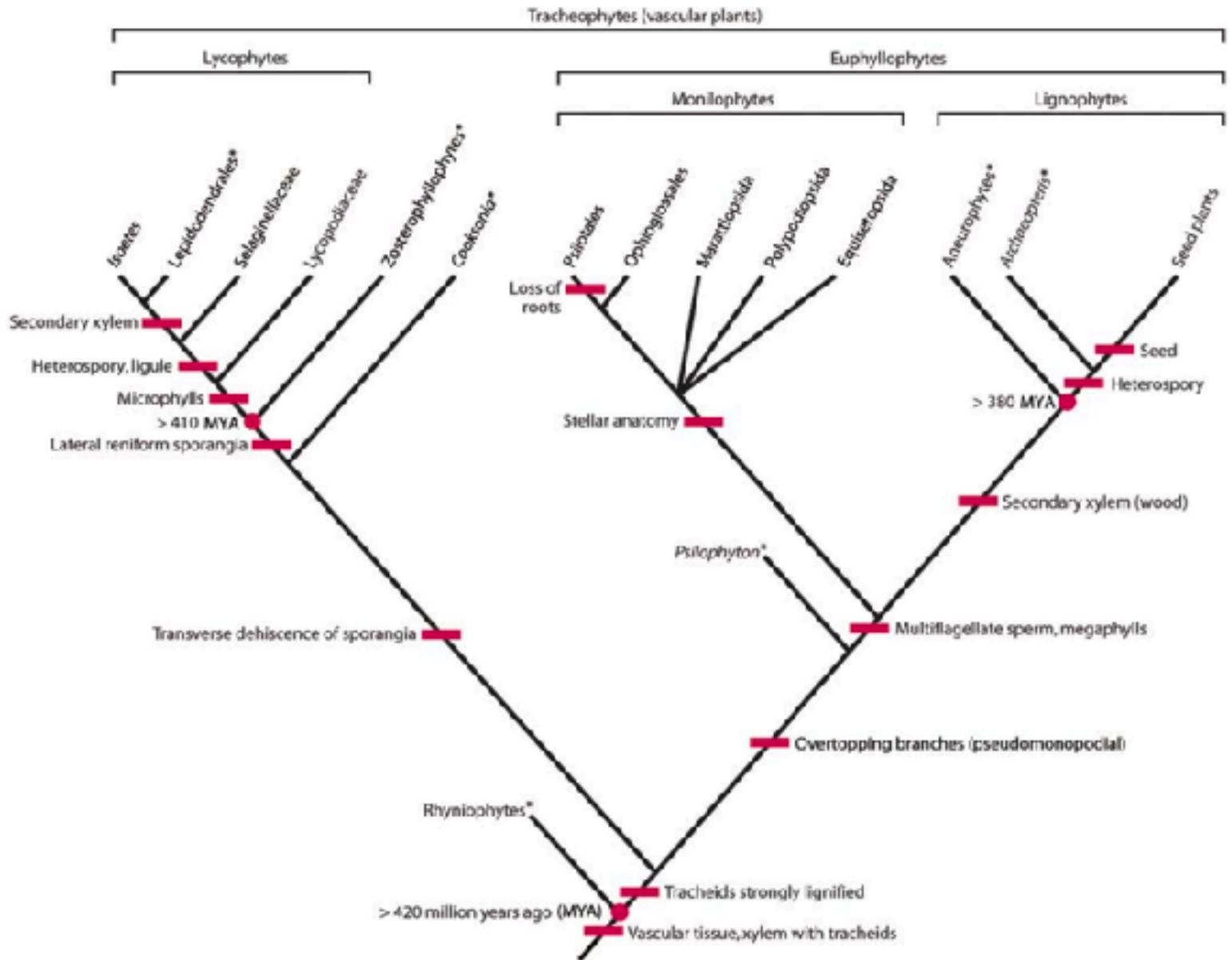
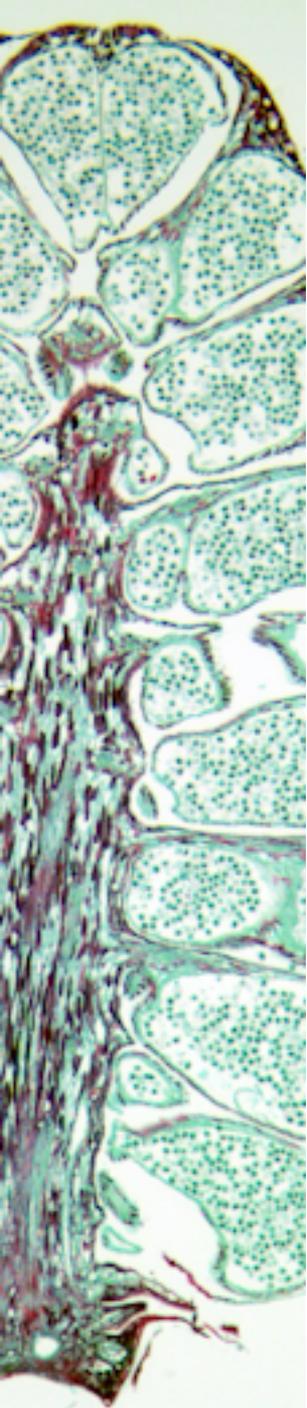


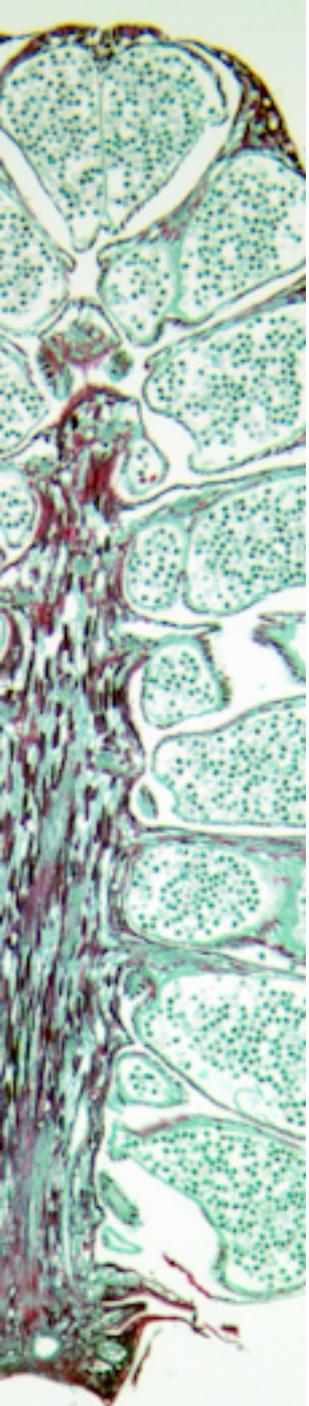
Piante vascolari senza semi



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	Vegaphyll or absent through reduction	Protostele or more complex	Lateral; eusporangiate	Diverse in structure and anatomy; gametophytes subterranean, mycorrhizal
Marattiopsida	Homosporous	Vegaphyll	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 Salviniaceae, which are heterosporous	Vegaphyll	Protostele in some; siphonostele or more complex types in others	On sporophylls; clustered in sort 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

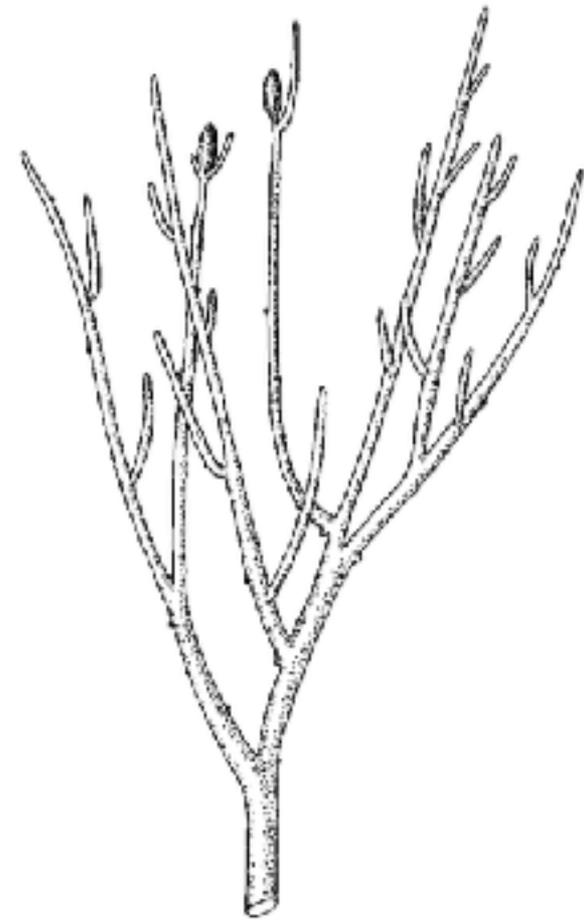






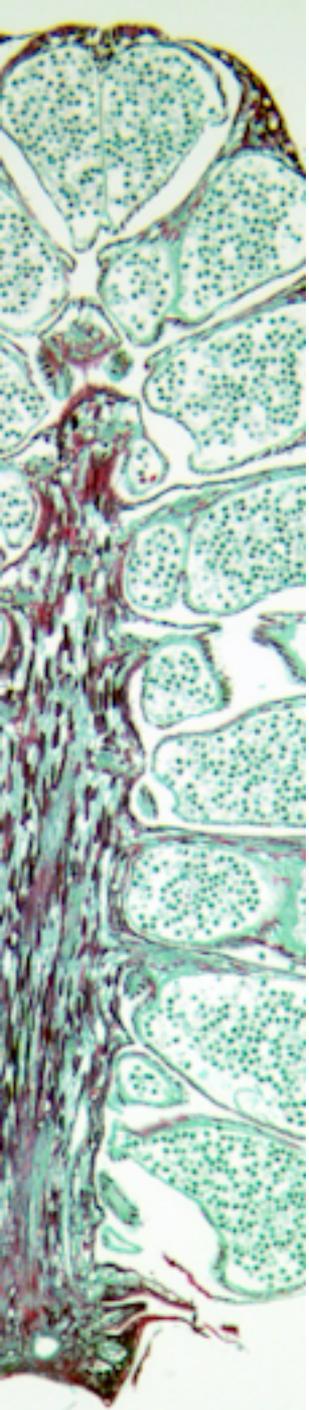
Le specie del phylum **Rhyniophyta** sono note solo per reperti fossili, in quanto estinte 380 milioni di anni fa. Non erano differenziate in radici, fusto e foglie. Lo sporofito aveva ramificazione dicotoma, e presentavano omosporia. Il fusto sotterraneo (rizoma) presentava rizoidi, e dava origine ai 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**



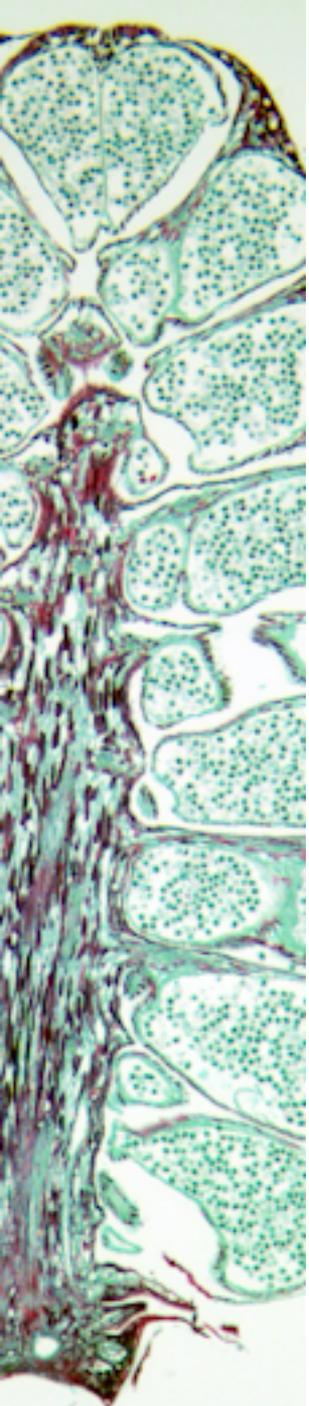


Anche le specie del phylum **Zosterophyllophyta** sono note solo per reperti fossili. Non erano differenziate in radici, fusto e foglie, e avevano ramificazione dicotomica. Gli stomi erano presenti solo nelle parti superiori, indicando che probabilmente quelle inferiori erano immerse in fanghi o in acque 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**



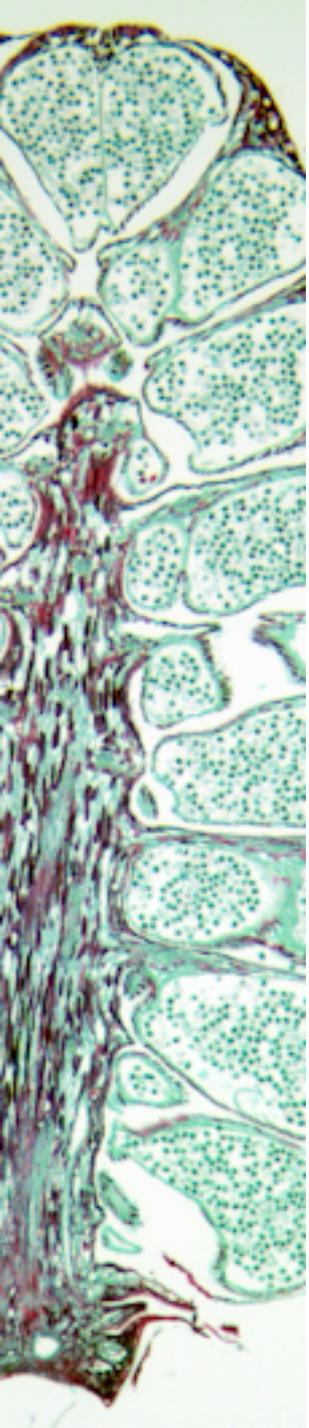


Il phylum **Trimerophytophyta**, che probabilmente si è evoluto direttamente dalle Rinofite, sembra rappresentare il gruppo ancestrale sia delle felci che delle progimnosperme. Piante più grandi e più complesse di rinofite o zosterofilofite, apparvero circa 395 milioni di anni fa e si estinsero circa 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

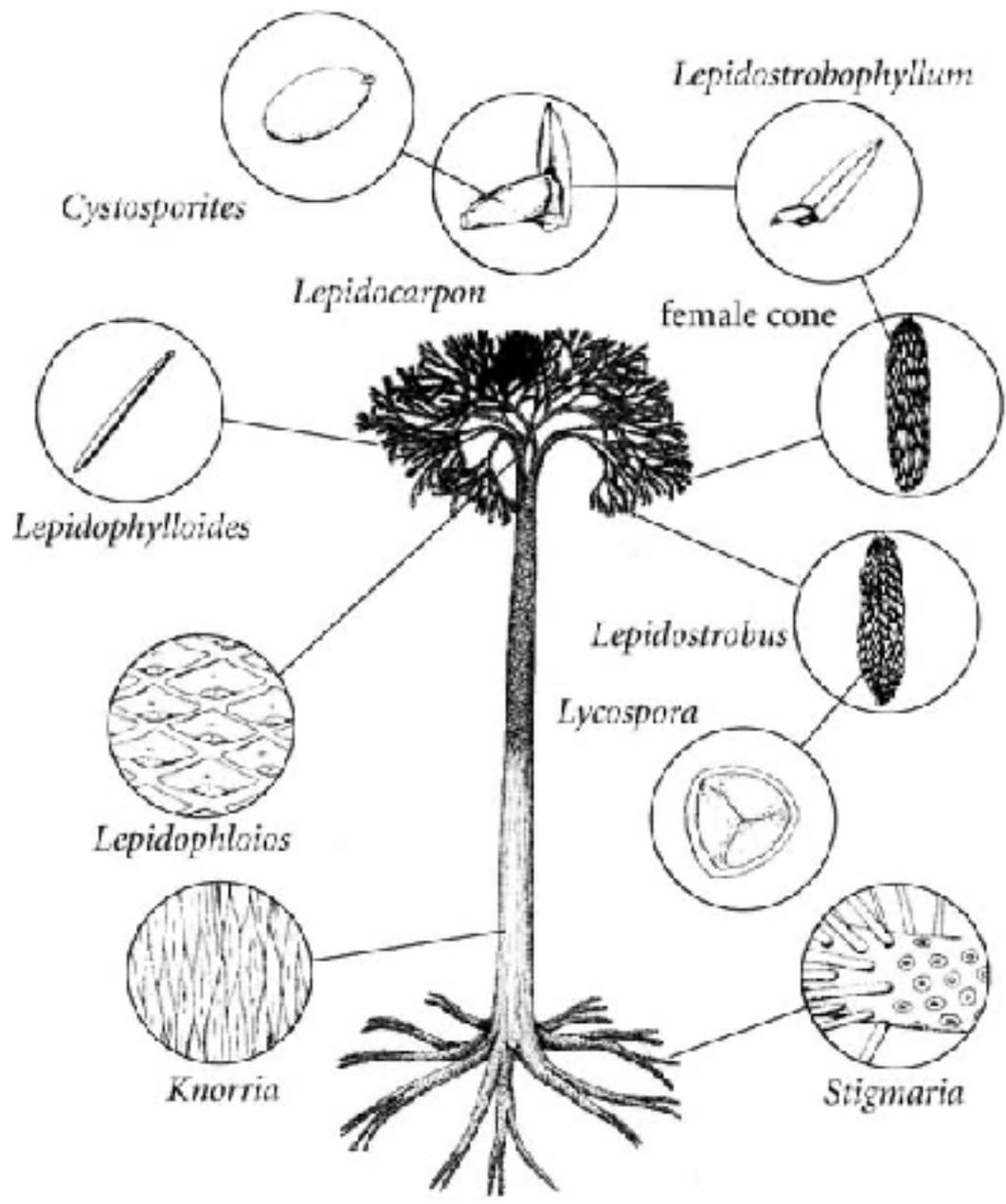
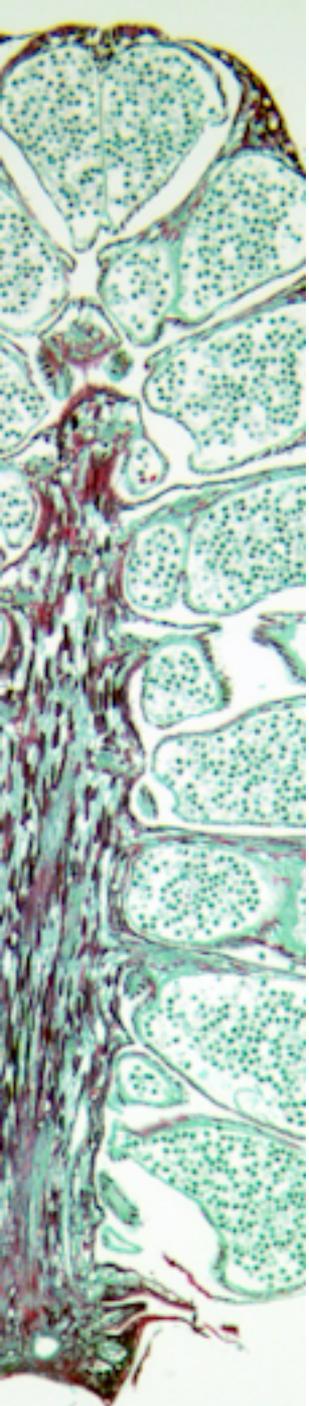
Le circa 1200 specie viventi del phylum Lycopodiophyta rappresentano una linea evolutiva che risale al periodo devoniano. Circa 400 milioni di anni fa si verificò la separazione di un clade di licofite che include le specie attuali da un clade delle Euphyllophytes, comprende tutti gli altri lignaggi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

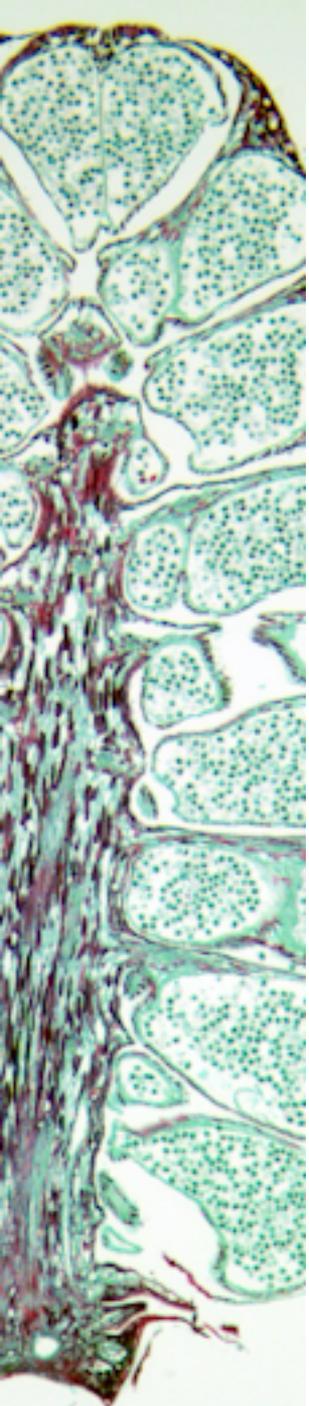
La maggior parte delle linee di licofite legnose - quelle che mostravano una crescita secondaria - si estinsero prima della fine dell'era paleozoica, 248 milioni di anni fa.



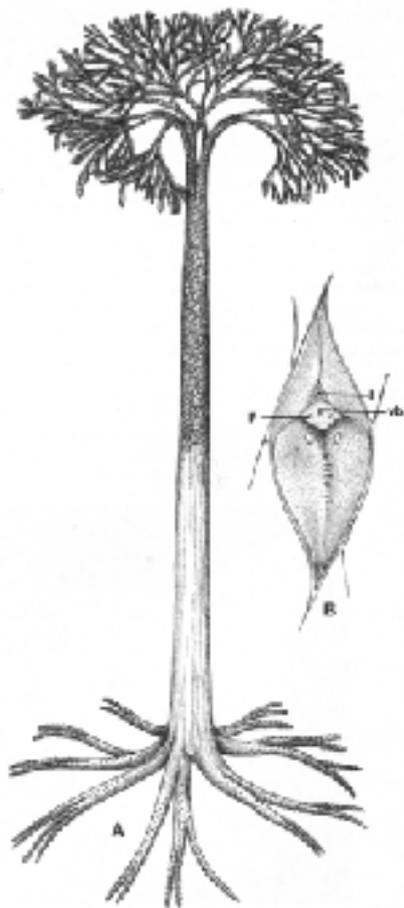


Ricostruzione di Lepidodendron, licofta arborescente, alto anche 50 m, dalle foreste del carbonifero dell'Europa e del Nord America. Non è mai stato trovato alcun campione completo, ma i sistemi di radici e i tronchi sono relativamente comuni. I dettagli della trama di corteccia, rami, foglie, coni,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

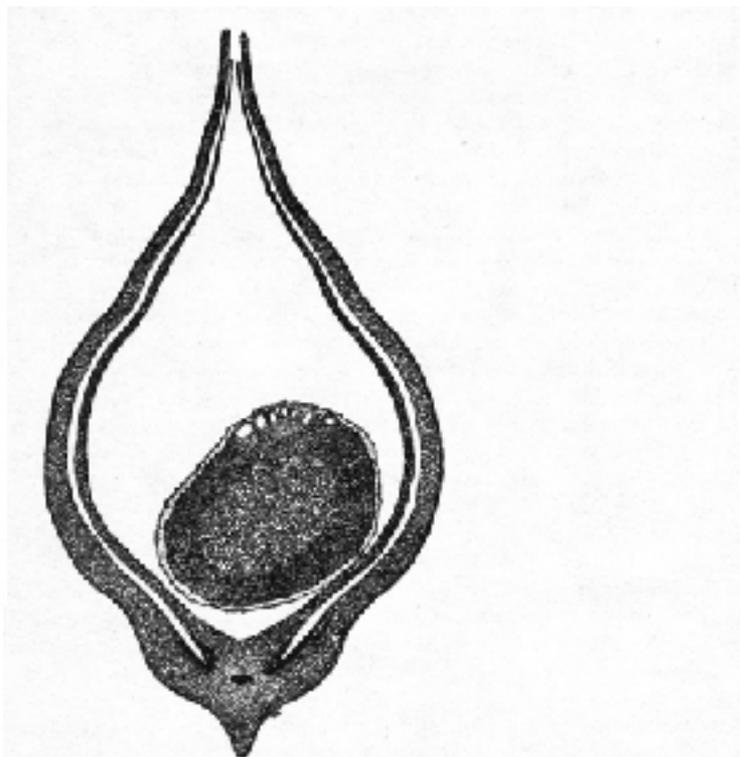




Reconstruction of *Lepidodendron* sp.
 B. Leaf cushion of *L. aculeatum*; Ligule pt (L);
 vascular bundle (vb); pithchase (pc). Carboniferous.

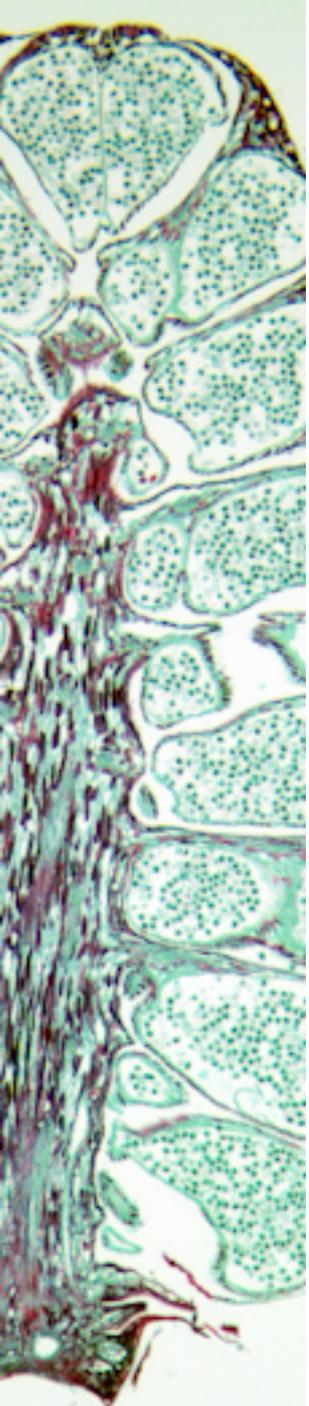


Nei *Lepidodendron*, l'intero organo formato da megaspora + megasporofillo racchiuso su sé stesso rimaneva attaccato alla pianta fino alla formazione dell'embrione, per essere poi disperso (protoseme!). I megasporofilli erano disposti in coni, che assomigliavano a quelli delle attuali gimnosperme.



Lepidocarpon magnificum. Sezione press 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)].





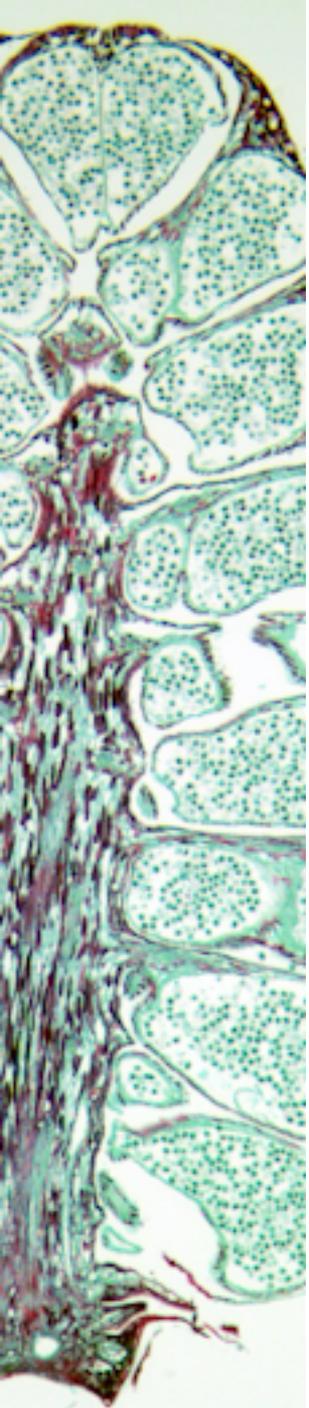
La famiglia **Lycopodiaceae** è la più importante del phylum. Una volta comprendeva il solo genere *Lycopodium*, ma ora è divisa in circa 15 generi.

Gli sporofiti consistono solitamente in un rizoma ramificato da cui derivano rami e radici aeree, con **microfilli** generalmente disposti 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*

