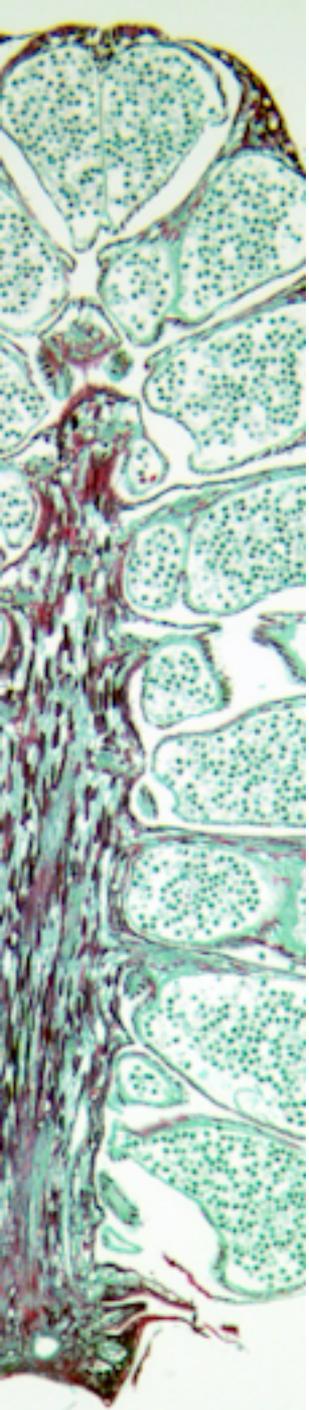


# I cicli metagenetici

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**

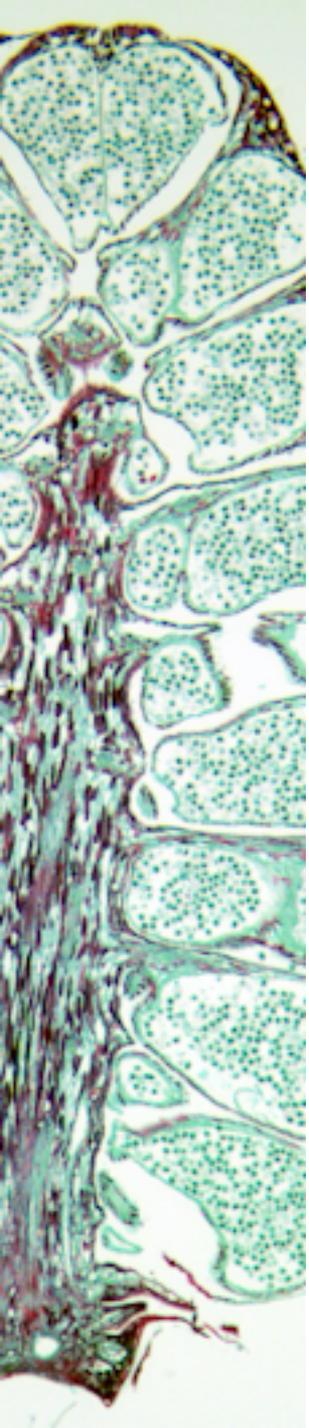
*“a seme nudo”*



**Angiosperme**

*“a seme protetto”*





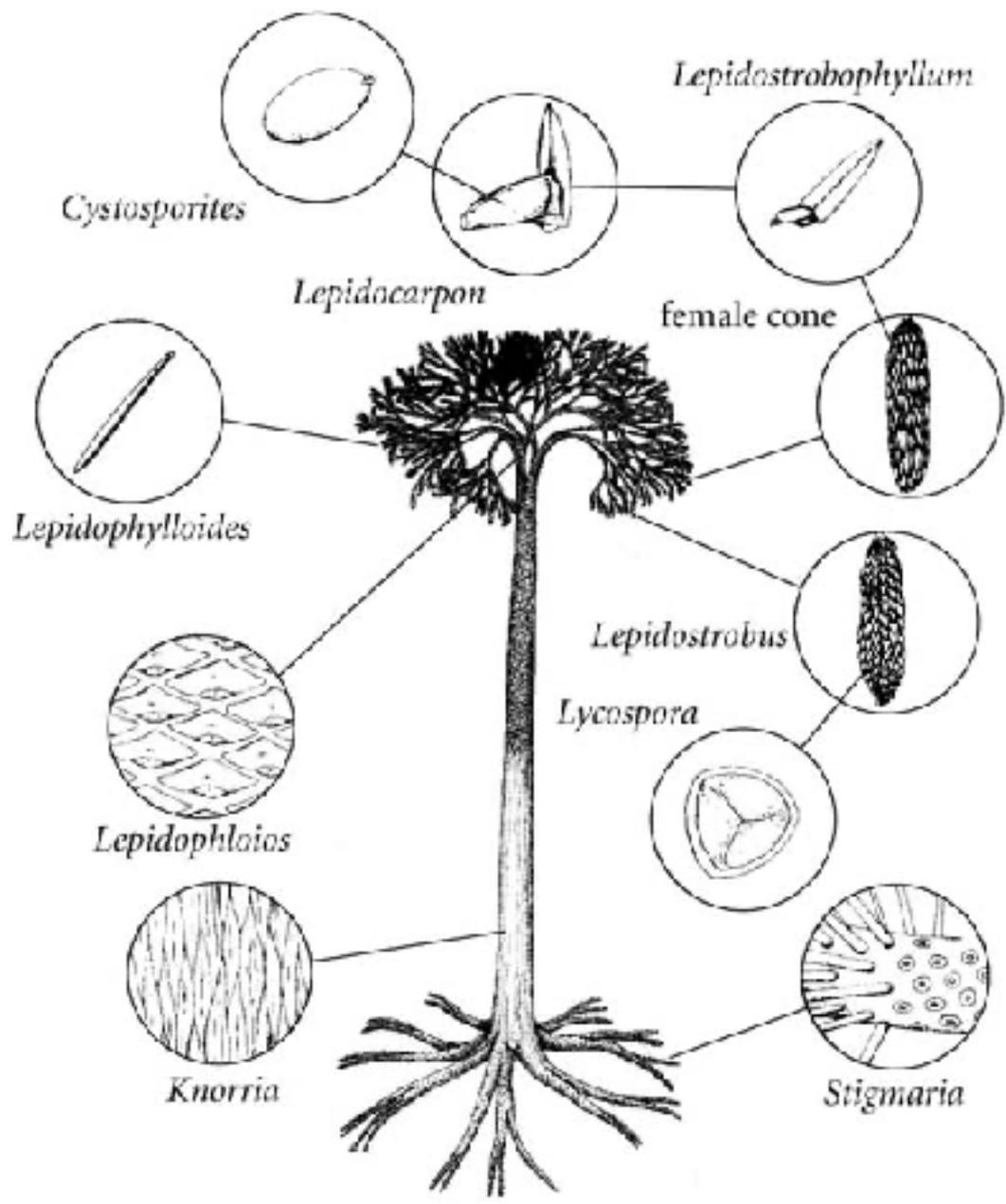
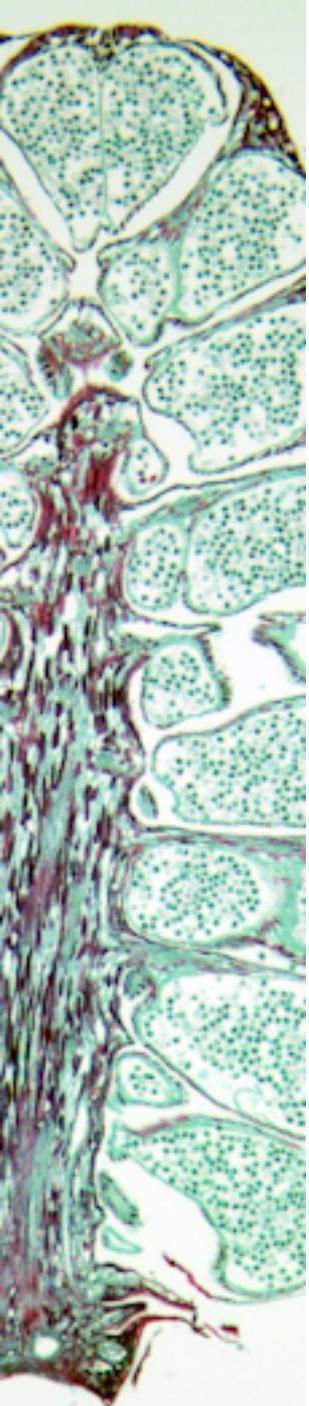
## Phylum Lycopodiophyta

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.

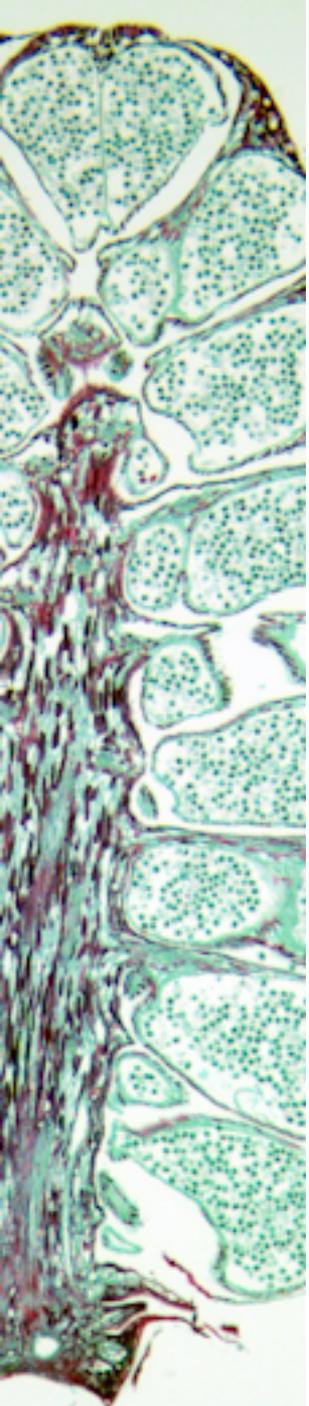
Esistono numerosi ordini di licofite e almeno tre di quelli estinti includevano piante a portamento arboreo. I tre ordini viventi consistono interamente di piante erbacee; ogni ordine include una sola famiglia.

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.

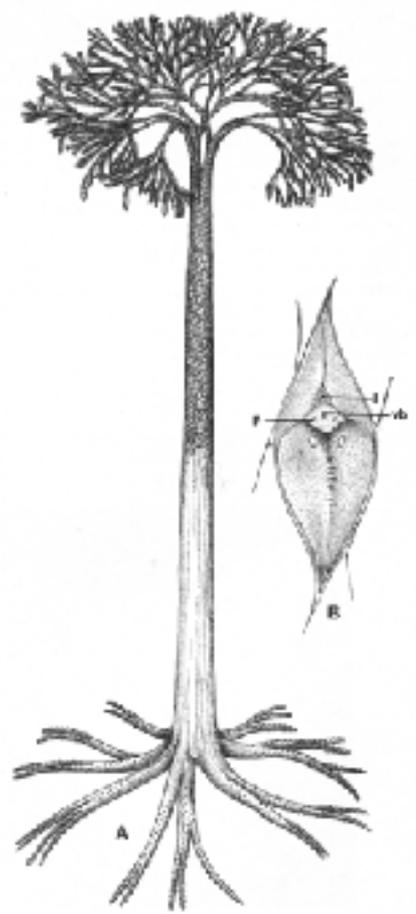
La maggior parte delle linee di licofite legnose - quelle che mostravano una crescita secondaria - si estinsero prima della fine dell'era paleozoica, 248 milioni di anni fa.



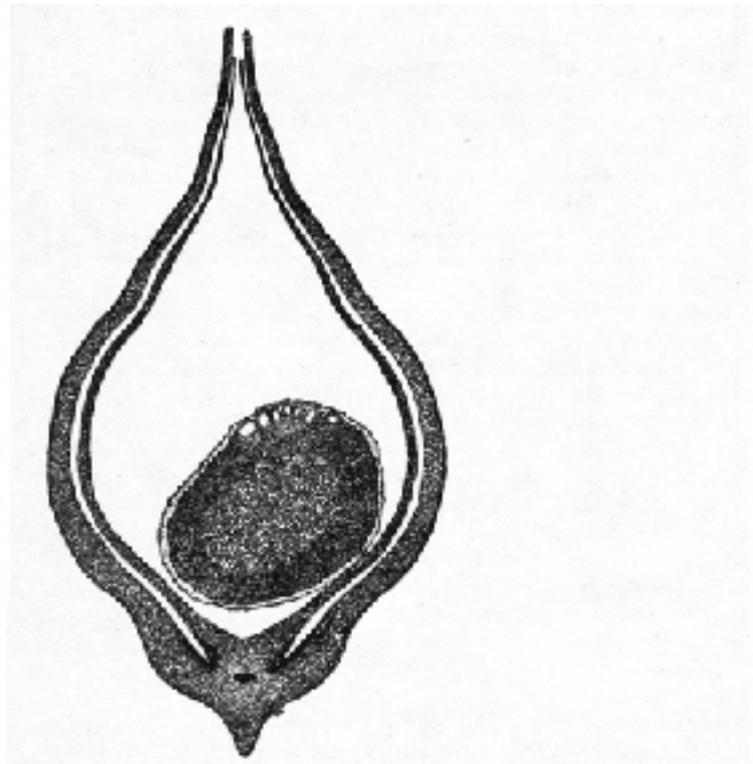
Ricostruzione di Lepidodendron, licofta arborescente, alto anche 50 m, dalle foreste del carbonifero dell'Europa e del Nord America. Non è mai stato trovato alcun campione completo, ma i sistemi di radici e i tronchi sono relativamente comuni. I dettagli della trama di corteccia, rami, foglie, con, spore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



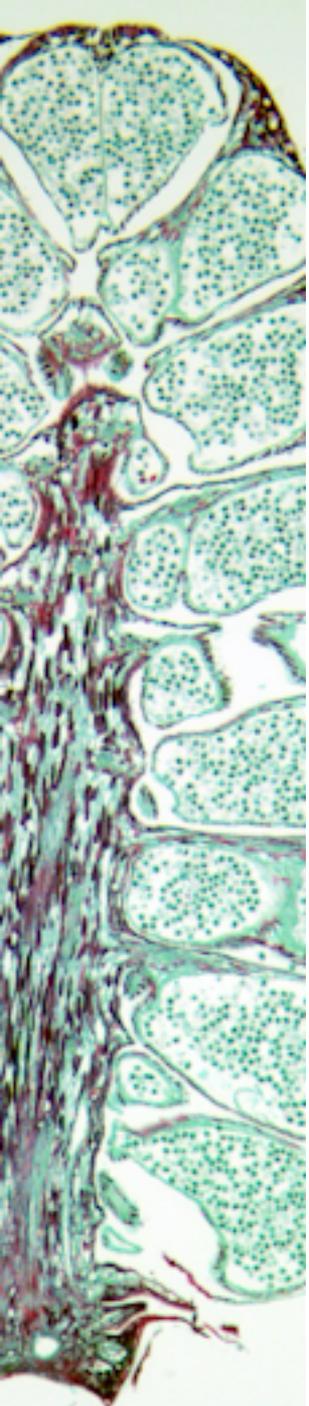
Reconstruction of *Lepidodendron* sp.  
 B. Leaf cushion of *L. aculeatum*. Ligule pt (L);  
 vascular bundle (vb); pithchase (pc). Carboniferous.



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)].

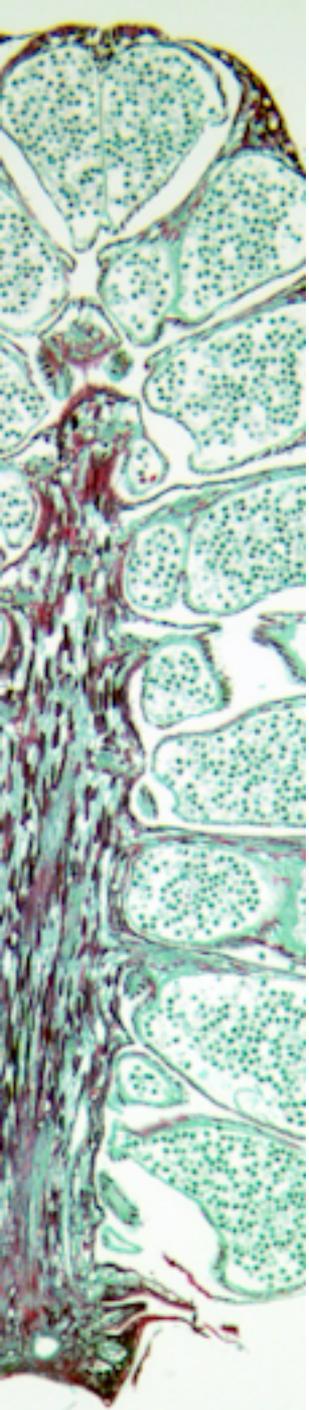


La famiglia **Lycopodiaceae** è la più importante del phylum. Una volta comprendeva il solo genere *Lycopodium*, ma ora è divisa in circa 15 generi.

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.

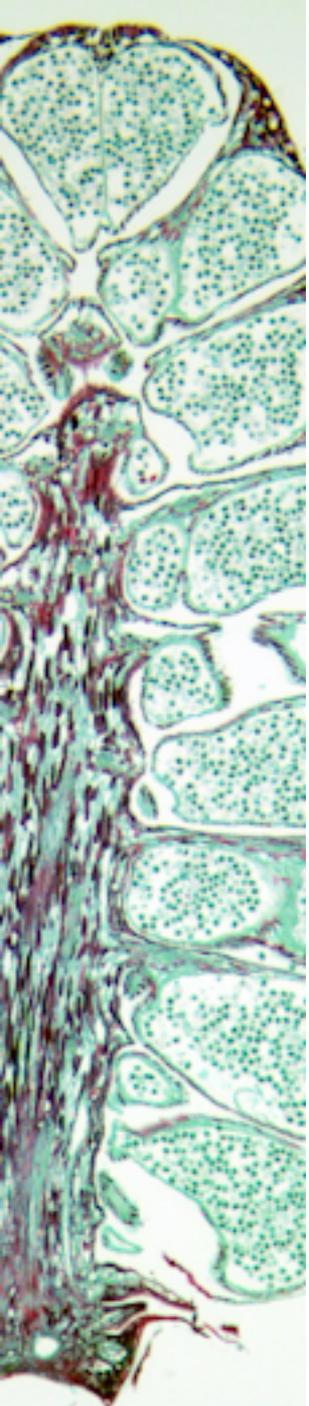


Nelle immagini: rami aerei e sporofilli in *Huperzia selago*



Sporofilli riuniti in strobili terminali in *Lycopodium clavatum*





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

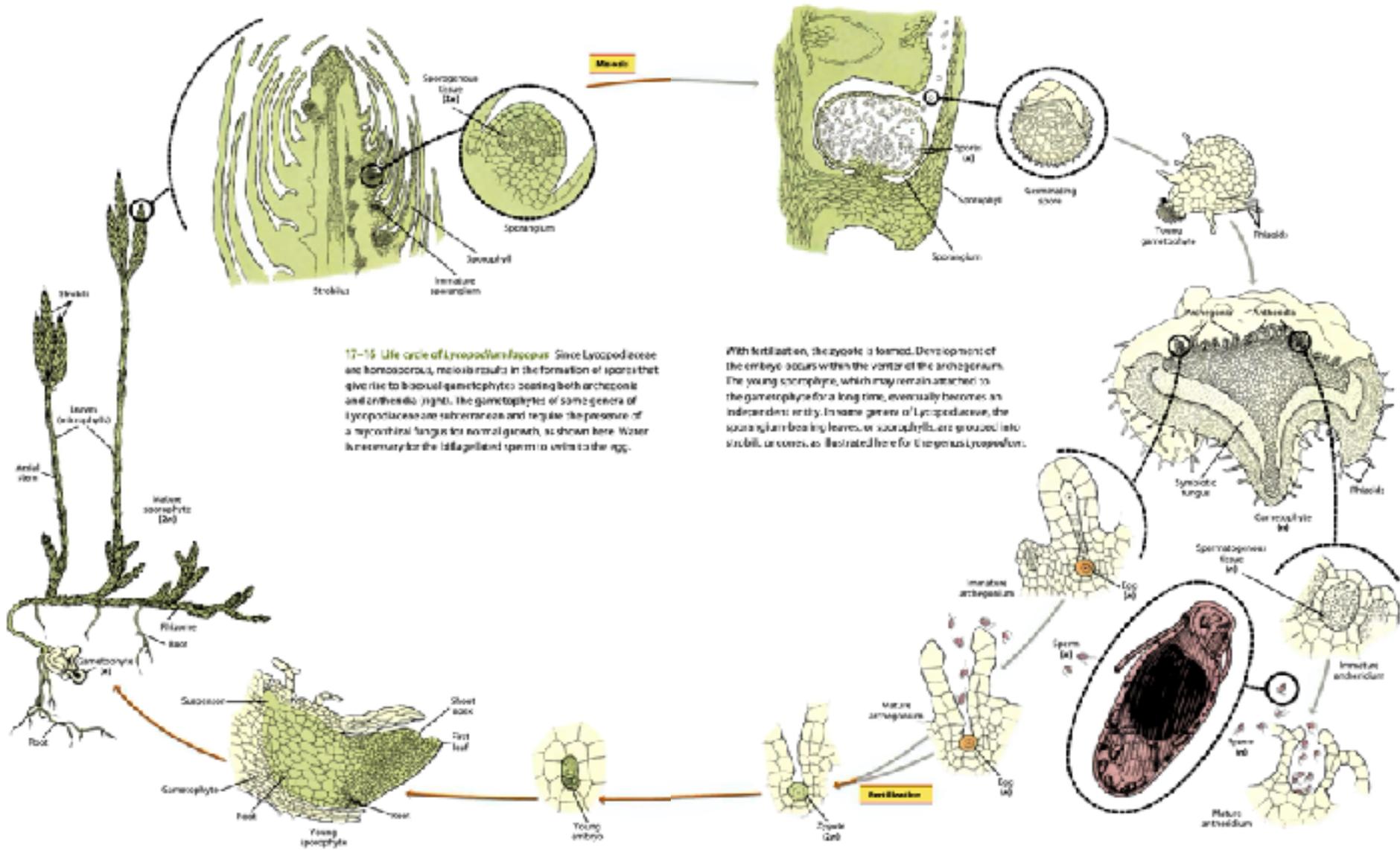
Lo **zigote** si sviluppa in un **embrione**, che cresce all'interno del ventre dell'archegonio.

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



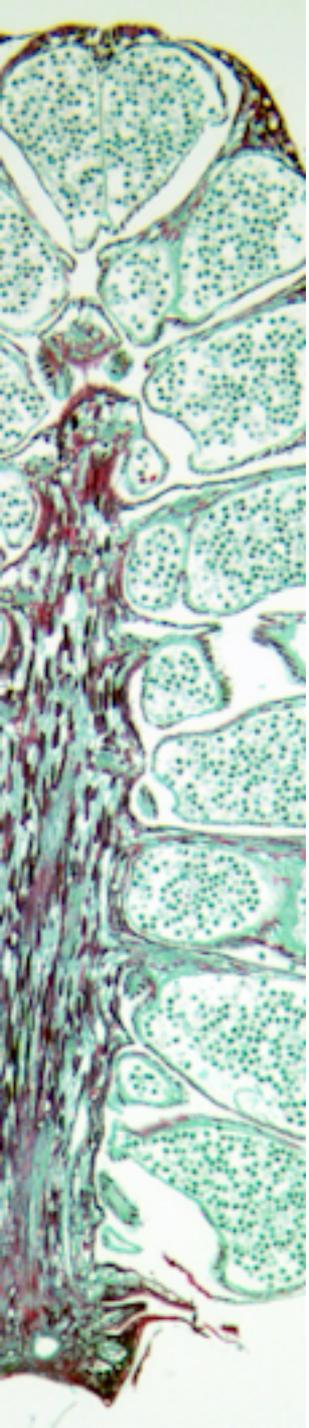
Gametofiti non fotosintetizzanti di *Diaphysastrum alpinum* con attaccati giovani sporofiti





**17-18 Life cycle of *Lycopodium fasciatus*** Since Lycopodiaceae are homosporous, meiosis results in the formation of spores that give rise to bisexual gametophytes bearing both archegonia and antheridia. In fact, the gametophytes of some genera of Lycopodiaceae are subterranean and require the presence of a mycorrhizal fungus for normal growth, as shown here. Water is necessary for the flagellated sperm to swim to the egg.

With fertilization, the zygote is formed. Development of the embryo occurs within the venter of the archegonium. The young sporophyte, which may remain attached to the gametophyte for a long time, eventually becomes an independent entity. In some genera of Lycopodiaceae, the sporangium bearing leaves or sporophylls are grouped into strobili, or cones, as illustrated here for *Utricularia Lycopodium*.

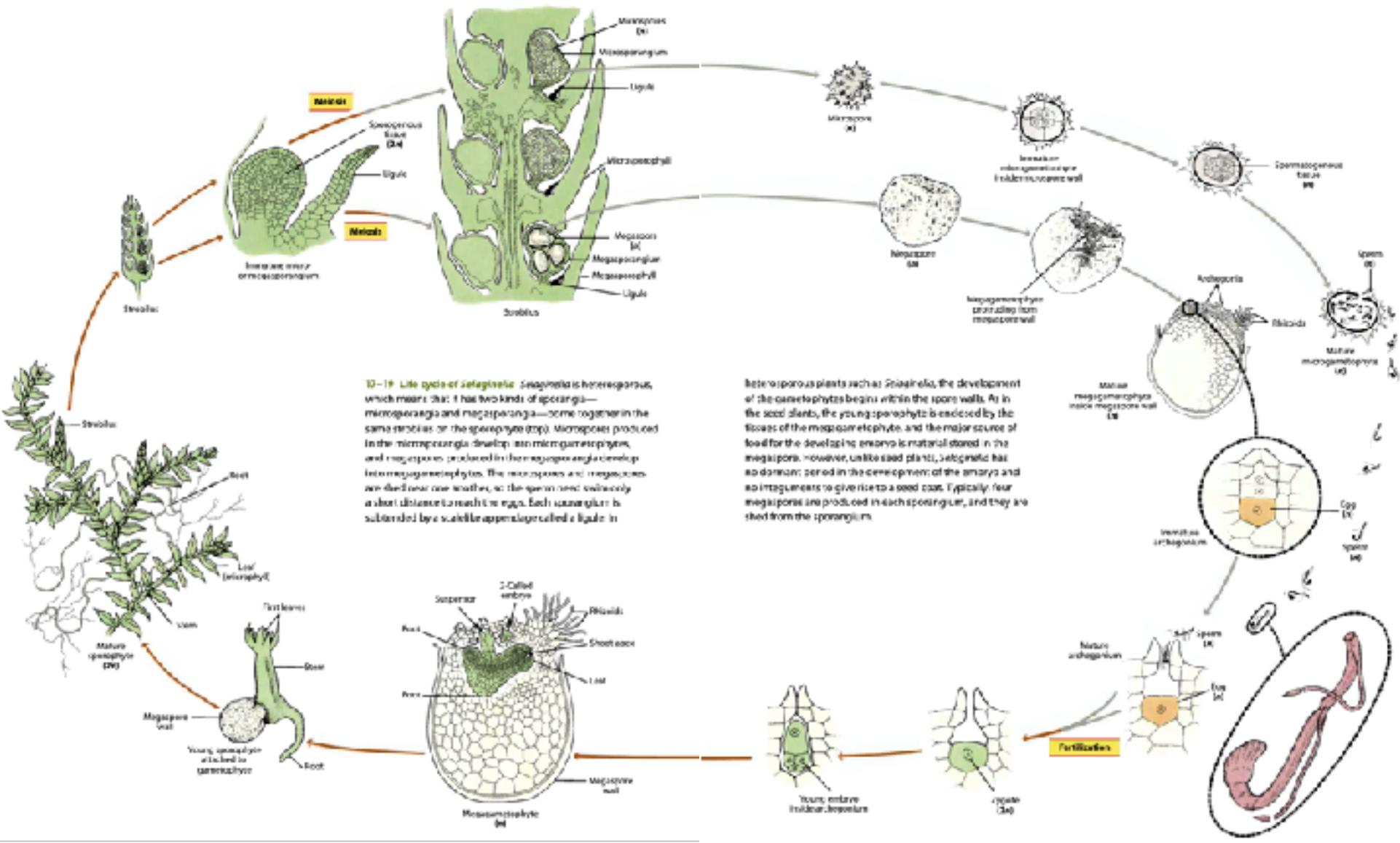


Le specie della famiglia **Selaginellaceae** sono principalmente tropicali, pur essendo rappresentate anche nelle regioni temperate. Lo sporofito è sostanzialmente simile a quello di alcune Lycopodiaceae, con microfilli e sporofilli disposti in strobili. Tuttavia le selaginelle hanno una ligula alla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

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

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

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



13-19 Life cycle of a heterosporous seed plant. *Spermatophytes* are heterosporous, which means that they have two kinds of spores—microspores and megaspores—some together in the same strobilus or the sporophyte (top). Microspores produced in the microsporangia develop into microgametophytes, and megaspores produced in the megasporangia develop into megagametophytes. The microspores and megaspores are shed near one another, so the sperm need not travel a short distance to reach the eggs. Each sporangium is subtended by a scale-like appendage called a ligule.

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

Microspores (N)

Megaspores (N)

Fertilization

Microspore (N)

Microsporangium

Ligule

Microsporophyll

Megaspore (N)

Megasporangium

Megasporophyll

Ligule

Strobilus

Microspore (N)

Megaspore (N)

Microgametophyte

Megagametophyte

Microgamete

Megagamete

Zygote (2N)

Young embryo

Suspensor

Integuments

Foot

Megaspore (N)

Megagametophyte (N)

Young sporophyte

Mature sporophyte (2N)

Strobilus

Leaf (microphyll)

Stem

Root

Young sporophyte attached to sporophyte

Testes

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

Stamen

Megaspore (N)

Young sporophyte attached to sporophyte

Root

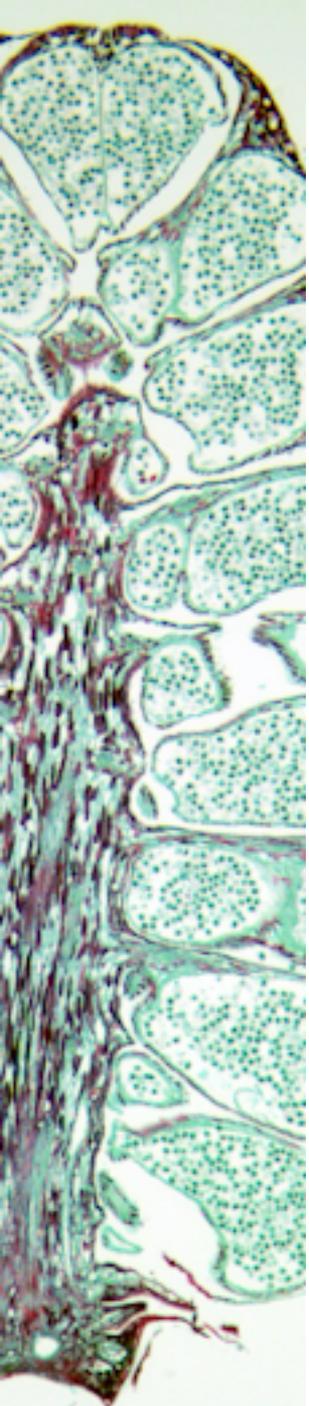
Stamen

Megaspore (N)

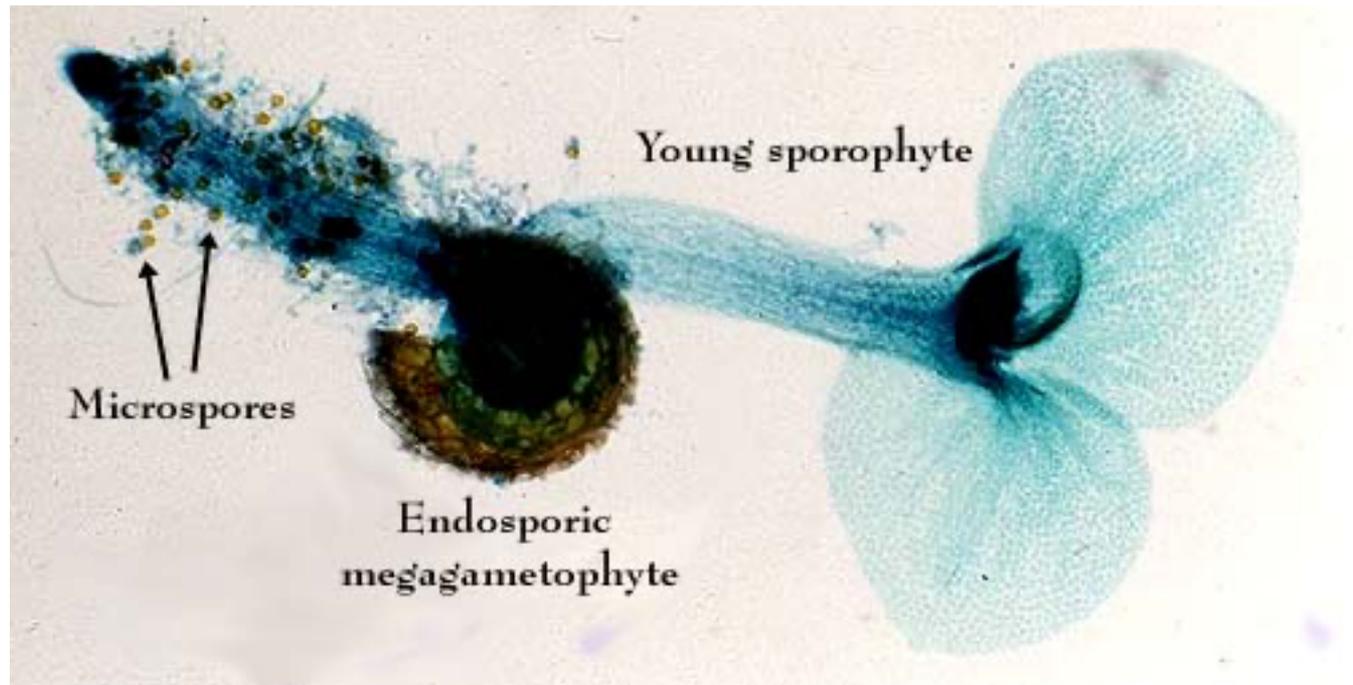
Young sporophyte attached to sporophyte

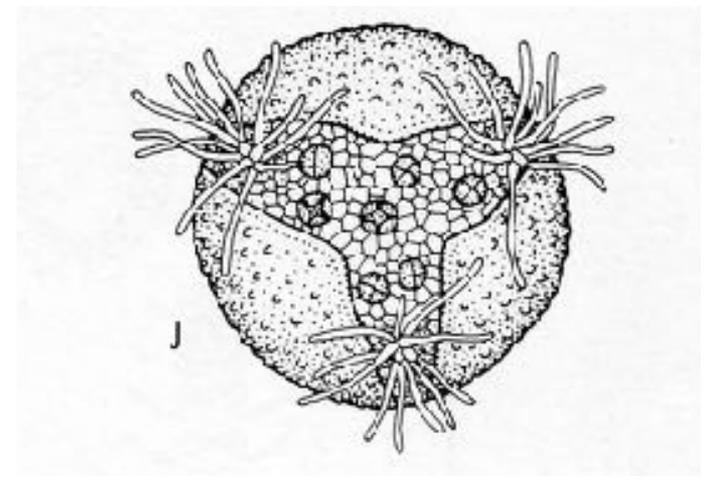
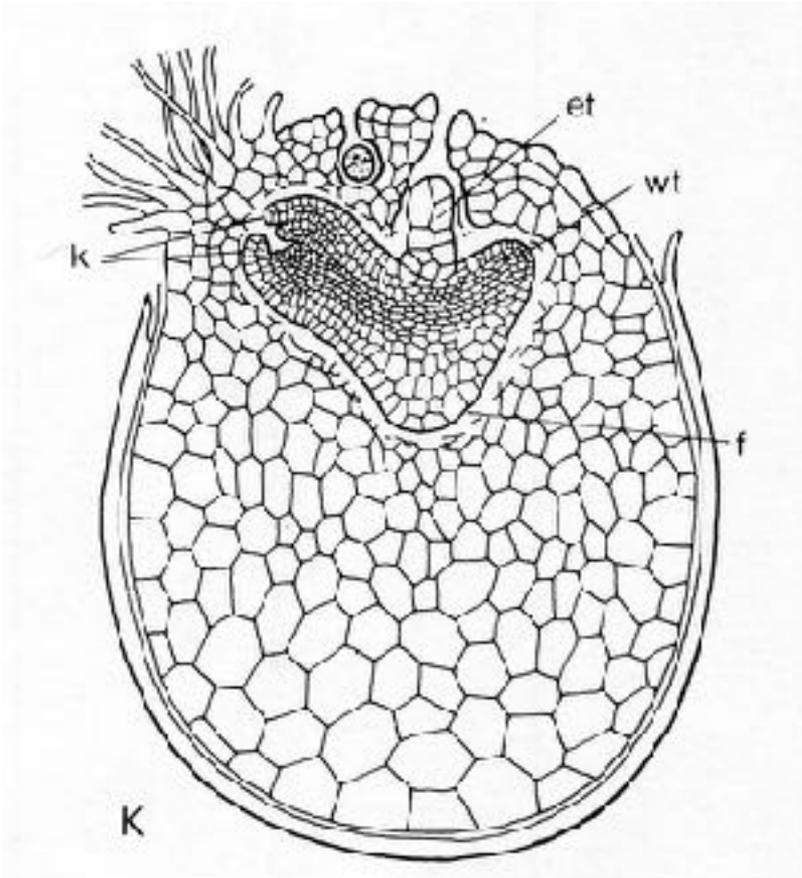
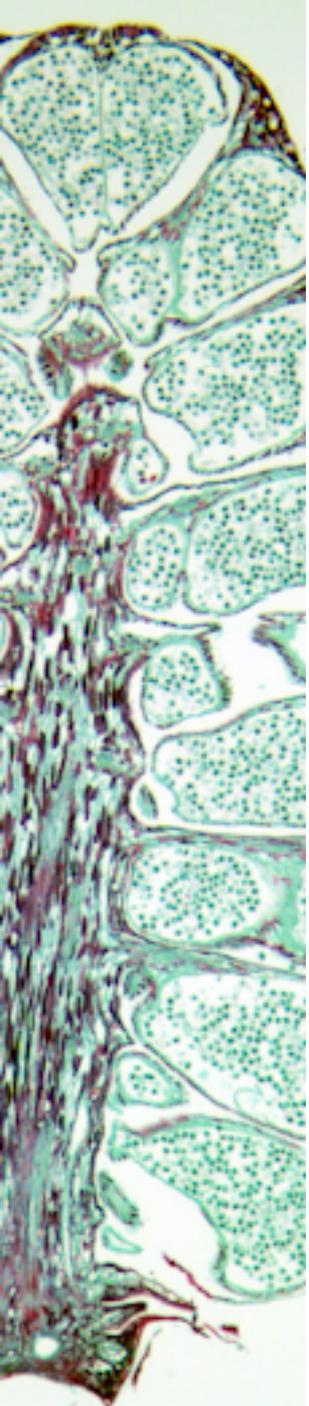
Root

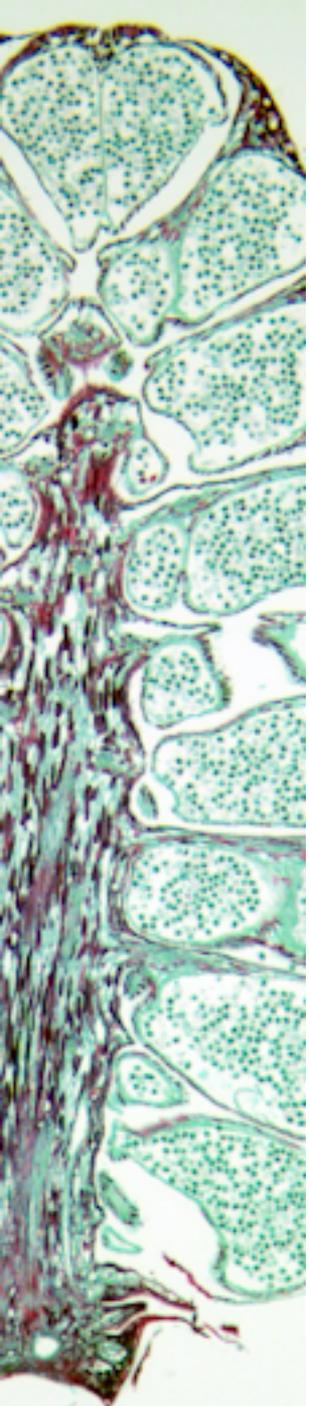
Stamen



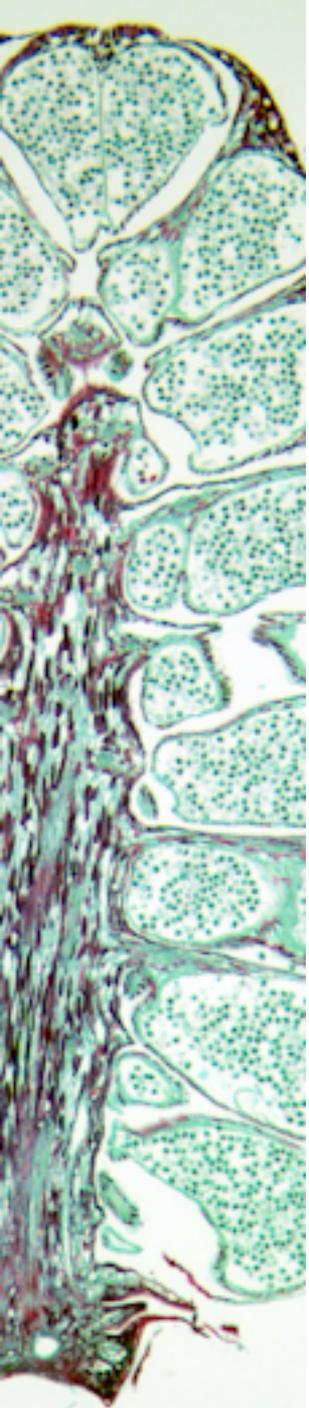
Durante lo sviluppo degli embrioni, sia nelle Lycopodiaceae che nelle Selaginellaceae, si forma una struttura chiamata **sospensore**. Sebbene inattivo nelle Lycopodiaceae e in alcune specie di Selaginella, in altre il sospensore serve a spingere l'embrione in via di sviluppo in profondità all'interno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







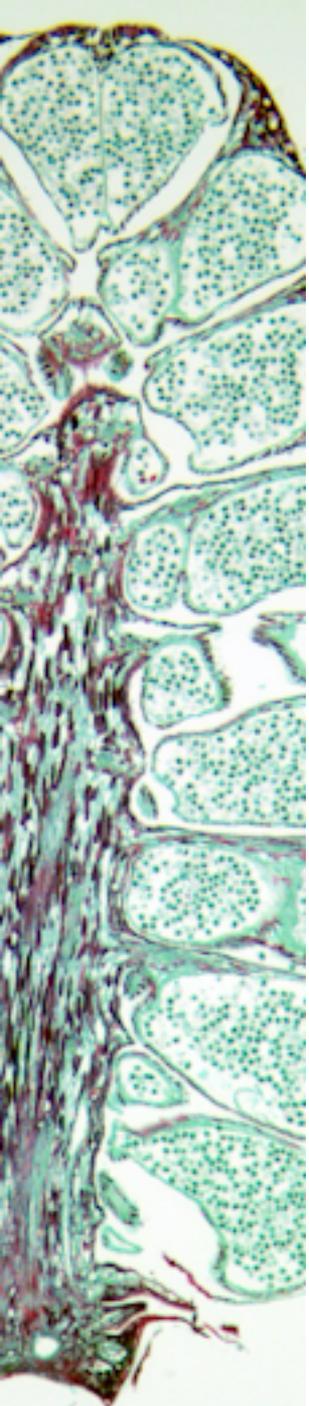
*Selaginella helvetica* (L.) Spring



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



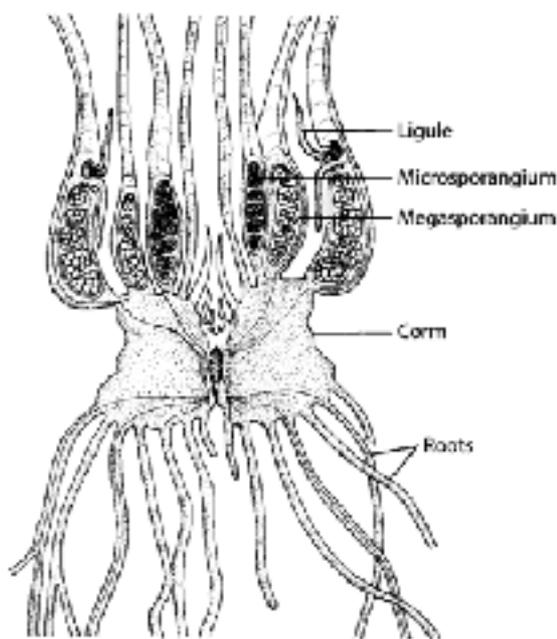
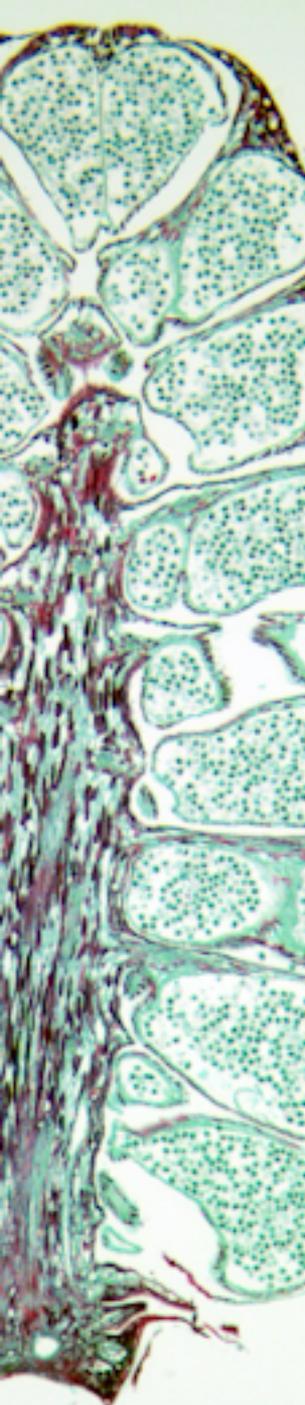
*Isoetes durieui* Bory



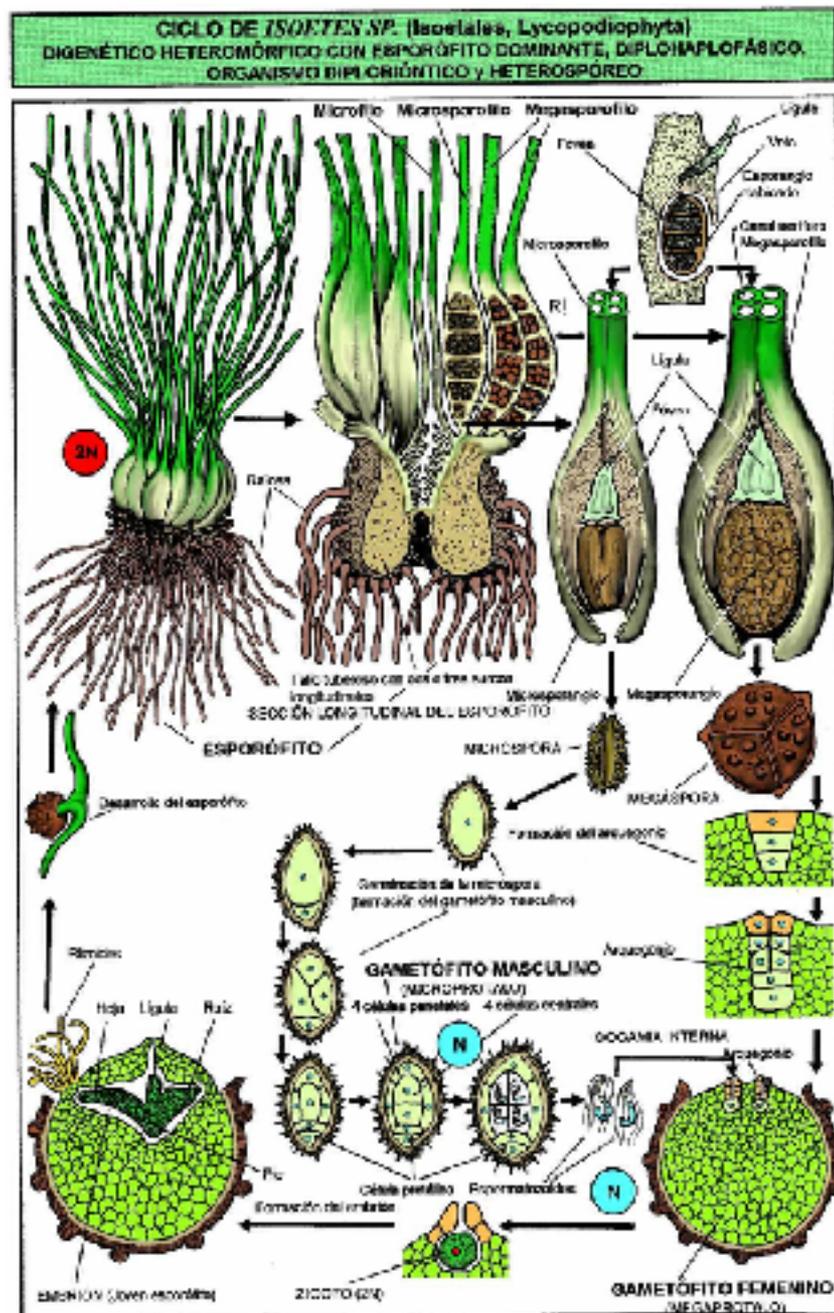
Come Selaginella, le specie di *Isoetes* sono **eterosporee**. I megasporangi si sviluppano alla base di megasporofilli, mentre i microsporangia si sviluppano alla base di microsporofilli, simili ai megasporofilli, ma situati più vicino al centro della pianta. Una ligula è presente appena sopra lo sporangio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

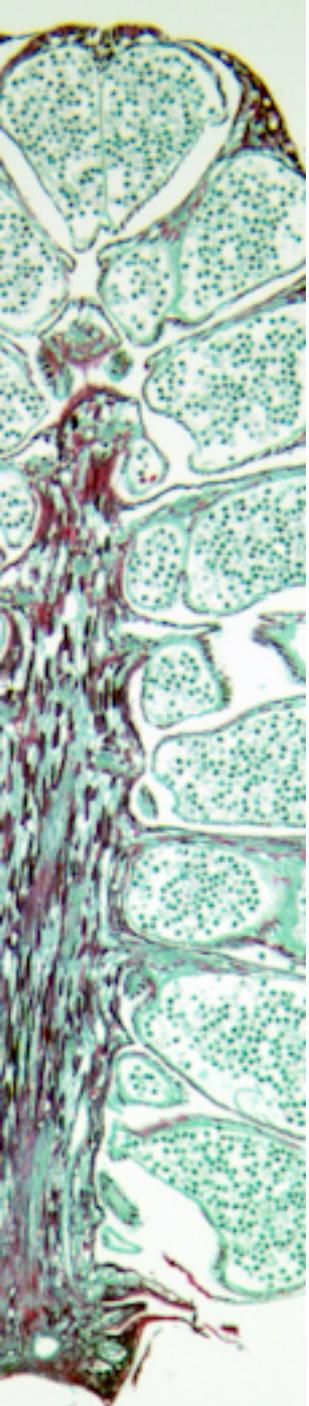
Una delle caratteristiche distintive di *Isoetes* è la presenza di un cambio specializzato che aggiunge tessuti secondari al corno. Esternamente il cambio produce solo parenchima, mentre internamente produce un tessuto vascolare costituito da elementi cribrosi, cellule parenchimatiche e tracheidi in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

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



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

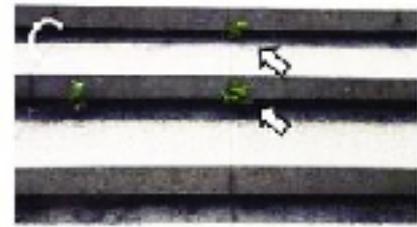




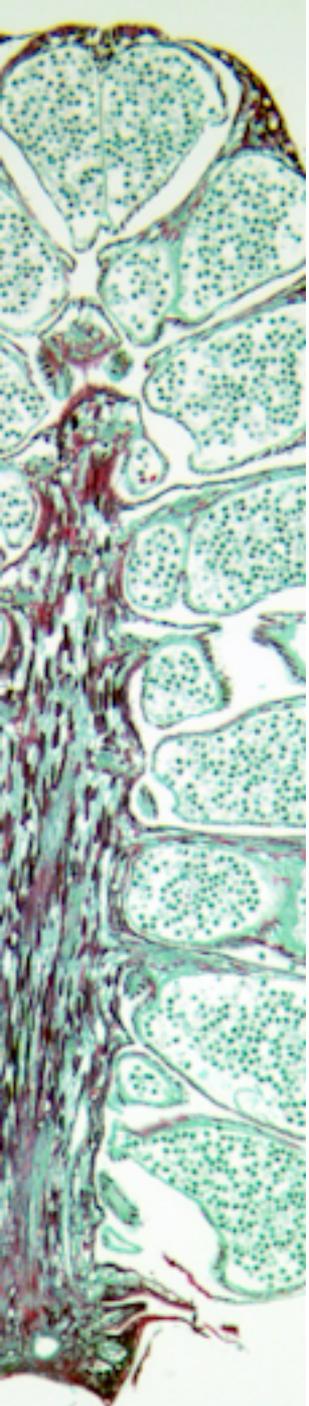
Le **Monilophyta** sono un clade monofiletico che comprende felci e equiseti, che erano precedentemente considerati phyla distinti. Le Monilophyta si dividono in quattro principali linee evolutive: (1) Psilotopsida, (2) Marattiopsida, (3) Polypodiopsida e (4) Equisetopsida. Il nome comune "felci" etichetta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

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

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



*Lygodium japonicum*

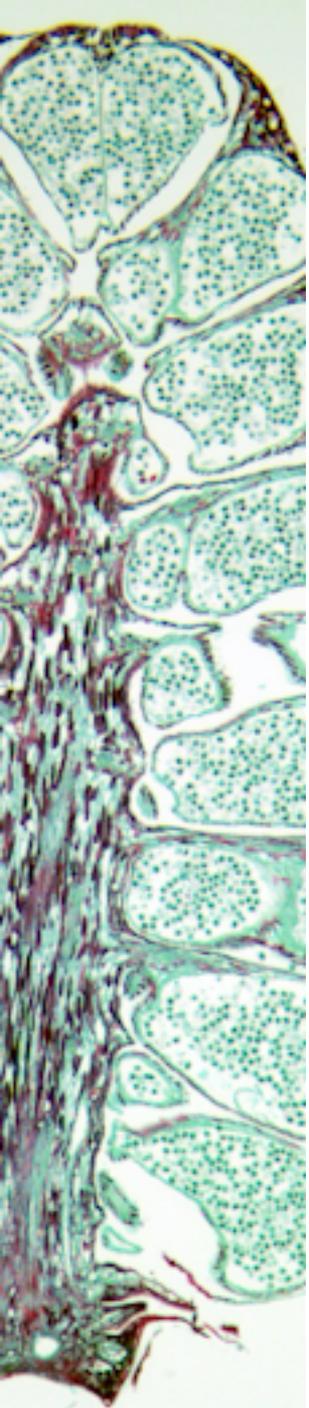


Alcune felci arboree, come quelle del genere *Cyathea*, raggiungono altezze superiori a 24 metri, con foglie lunghe 5 metri. Sebbene i tronchi di tali felci possano essere spessi anche più di 30 centimetri, i loro tessuti hanno origine completamente primaria. Gran parte di questo spessore è il mantello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

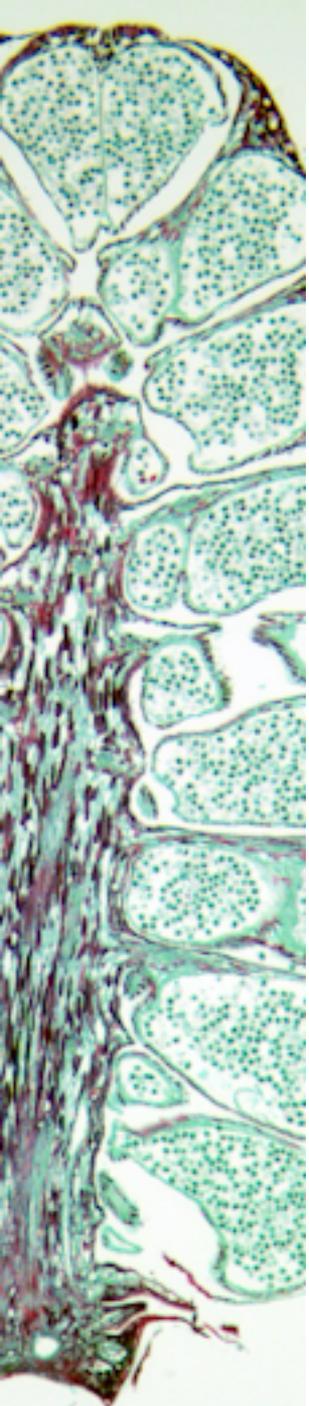


*Cyathea lepifera*

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

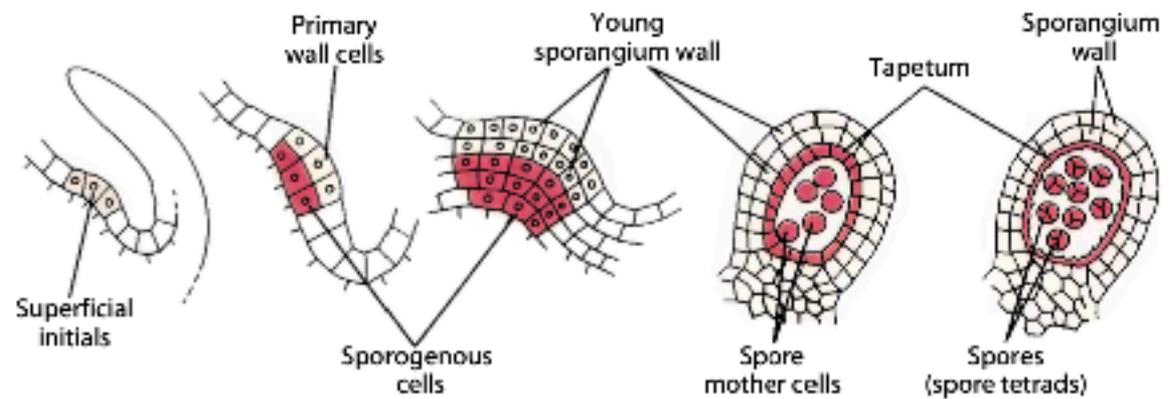
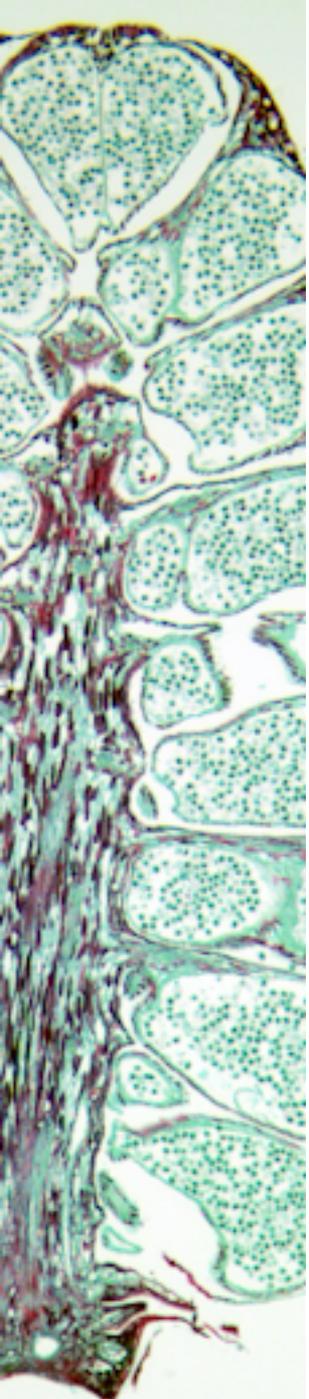


*Botrychium lunaria* (L.) Sw.

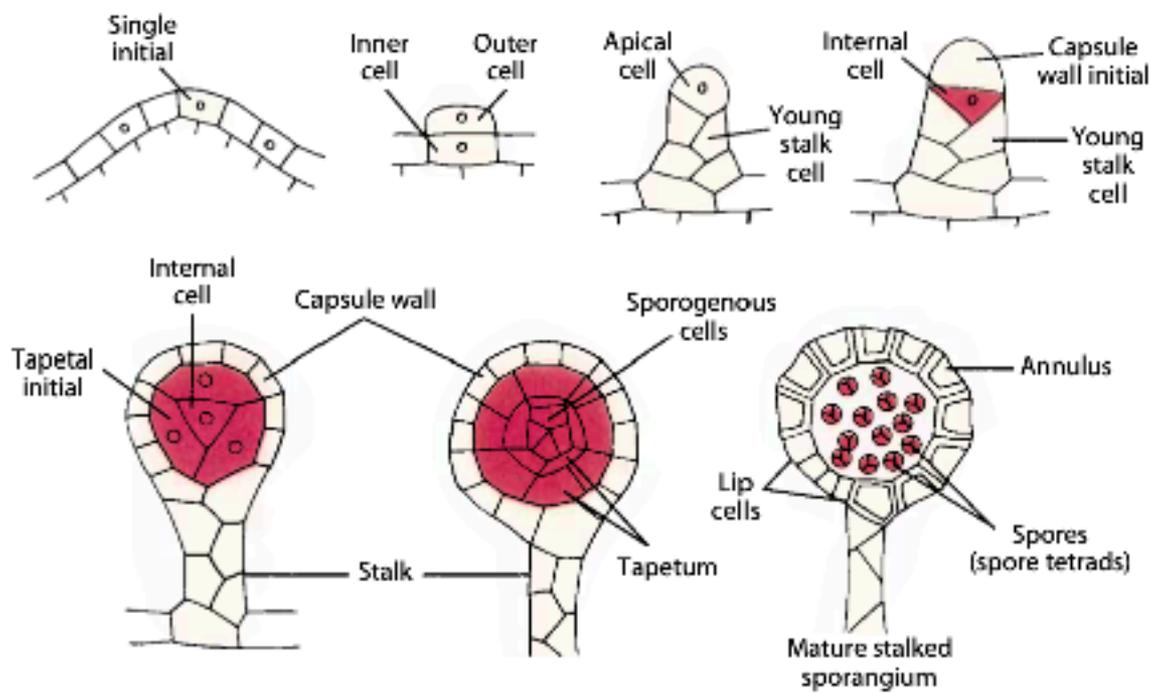


Come già detto, le monilofite possono essere **eusporangiate** o **leptosporangiate**, ma i leptosporangi sono presenti solo nelle felci.

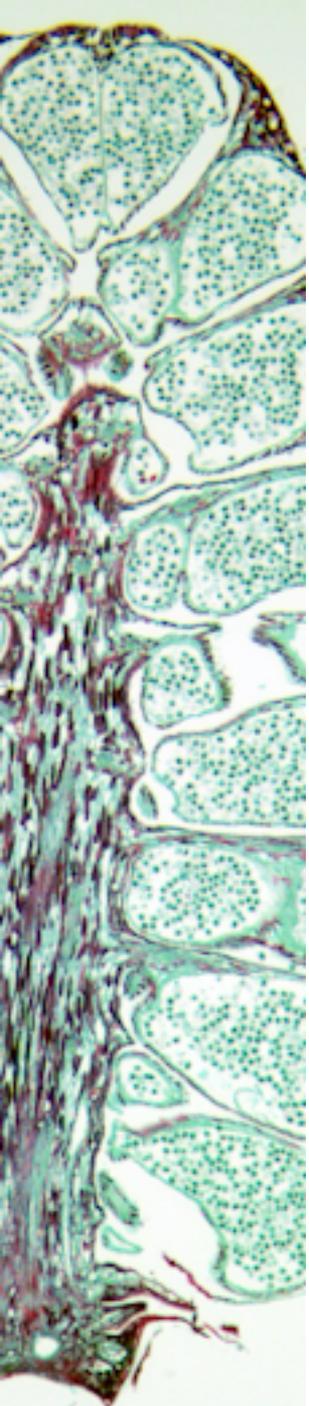
In un **eusporangio**, le cellule iniziali si trovano sulla superficie del tessuto da cui viene prodotto lo sporangio. Queste si dividono per la formazione di pareti parallele alla superficie, producendo una serie interna e una esterna. Lo strato cellulare esterno, con ulteriori divisioni in entrambi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



**(a) Eusporangium development**



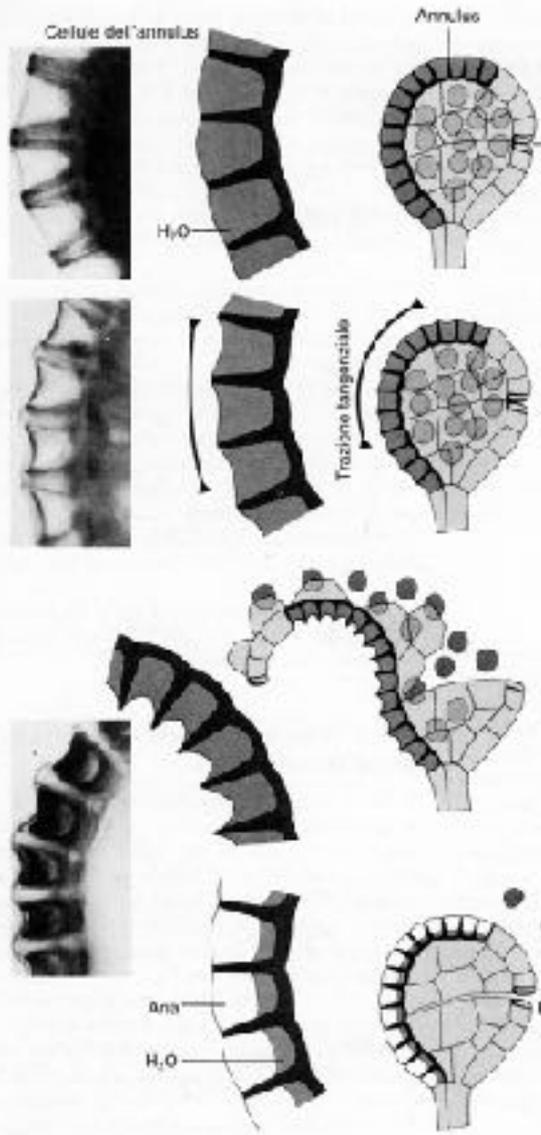
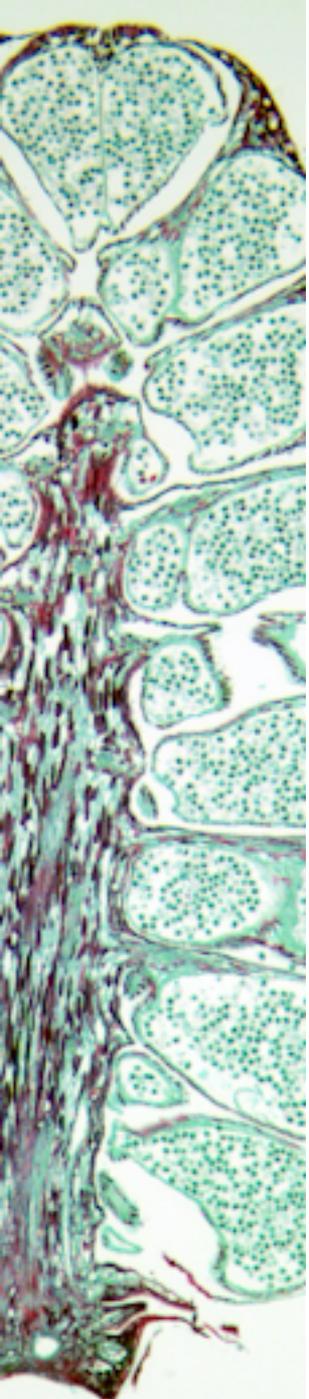
**(b) Leptosporangium development**



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

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

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

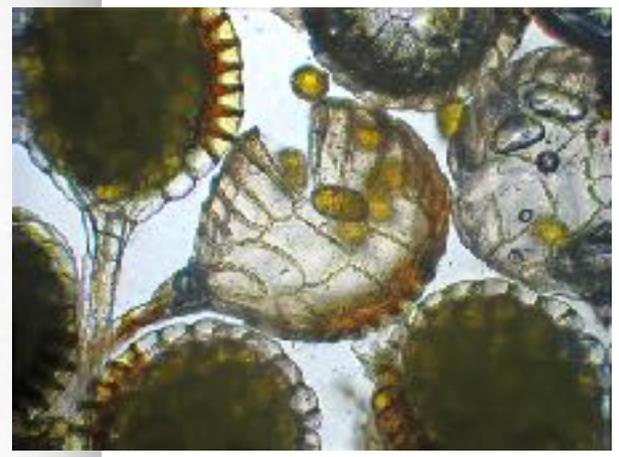


Sporangio chiuso.  
Le cellule dell'annulus, molto spesse solo da un lato, sono piene d'acqua.

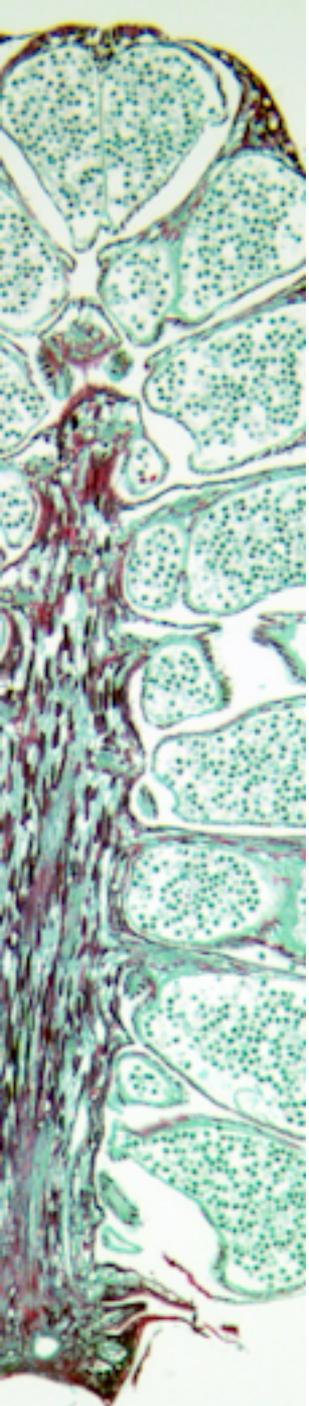
Le cellule dell'annulus iniziano a disseccarsi. Le molecole d'acqua sono connesse fra di loro per coesione o aderiscono alle pareti per adesione. Si instaura una trazione tangenziale alla quale possono cedere solo le pareti non ispessite esterne.

Lo sporangio si lacera nella zona di rottura.

Infine avviene anche un distacco dell'acqua dalle pareti cellulari dell'annulus. La trazione tangenziale si interrompe d'improvviso. L'annulus rimbalza indietro con uno strappo e lancia le spore lontano.



Il meccanismo di dispersione nella sporangio di una felce.

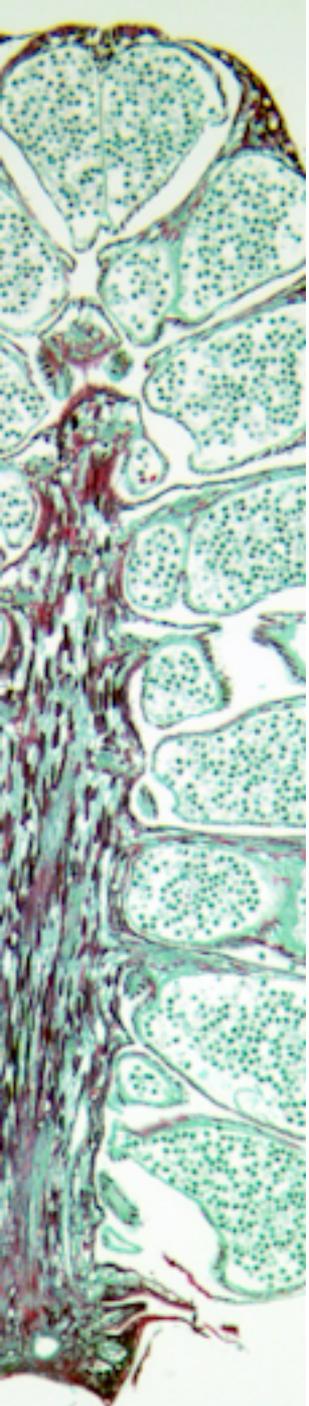


Quando lo sporangio si asciuga, la contrazione dell'annulus provoca uno strappo nella capsula. L'improvvisa esplosione e il ritorno dell'annulus nella sua posizione originale si traducono quindi in una scarica di spore simile a una catapulta. Negli eusporangi, sebbene possano esserci linee di deiscenza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

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

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

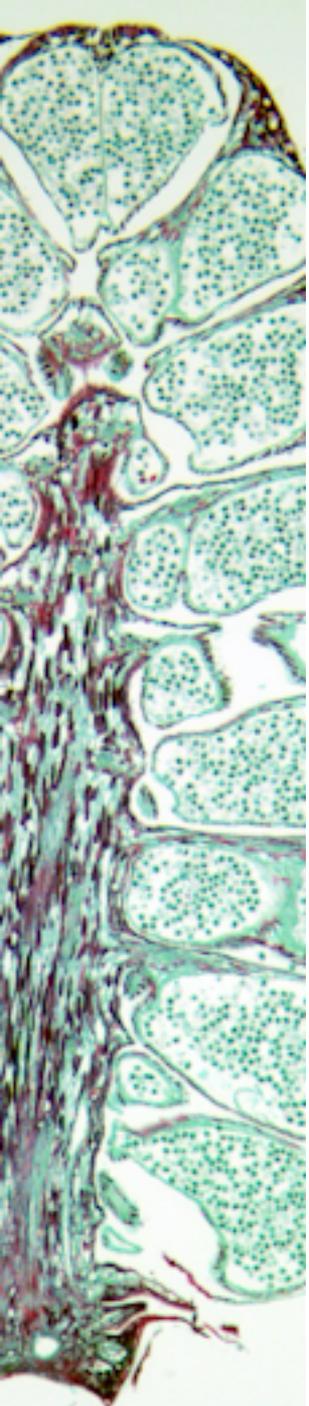
In *Botrychium* (a, *B. dissectum*), il segmento fertile è diviso al pari della porzione vegetativa. In *Ophioglossum* (b, *O. vulgatum*), la parte fertile è indivisa.



(a)



(b)

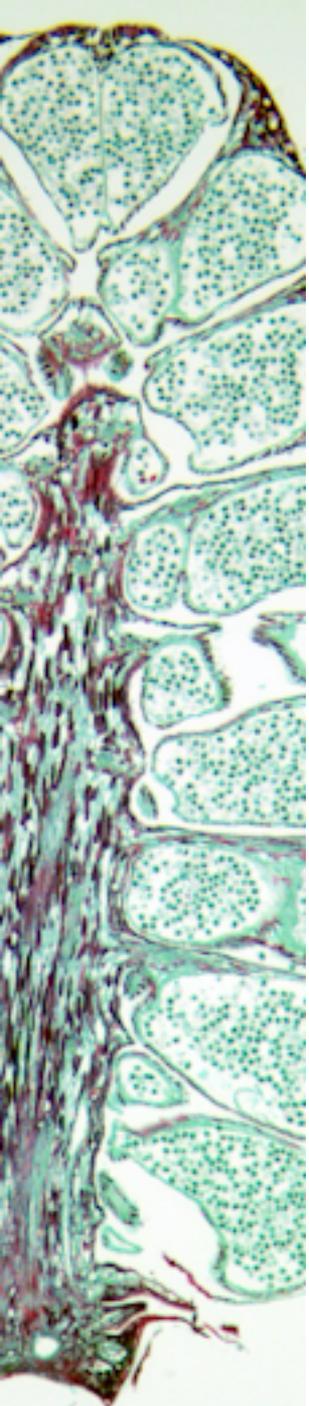


Le specie della classe Psilotales comprende due generi viventi, *Psilotum* e *Tmesipteris*. *Psilotum* è un genere a distribuzione tropicale e subtropicale. *Tmesipteris* è limitato a Australia, Nuova Caledonia, Nuova Zelanda e altre regioni del Pacifico Meridionale. La struttura semplice - foglie minuscole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



17-27 *Psilotum nudum* sporophyte (a) In *Psilotum*, the sporophyte consists of a dichotomously branching aerial portion, with small scalelike outgrowths, and a system of rhizomes. Sporangia are borne in united groups of three in the axils of some scalelike outgrowths. (b) The dichotomously branching aerial portion of the sporophyte with numerous yellow sporangia.



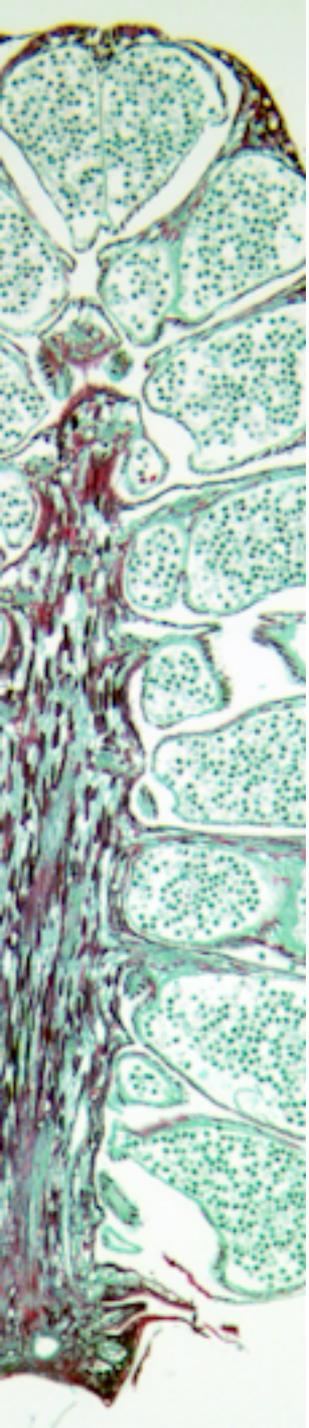


(a)



(b)

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

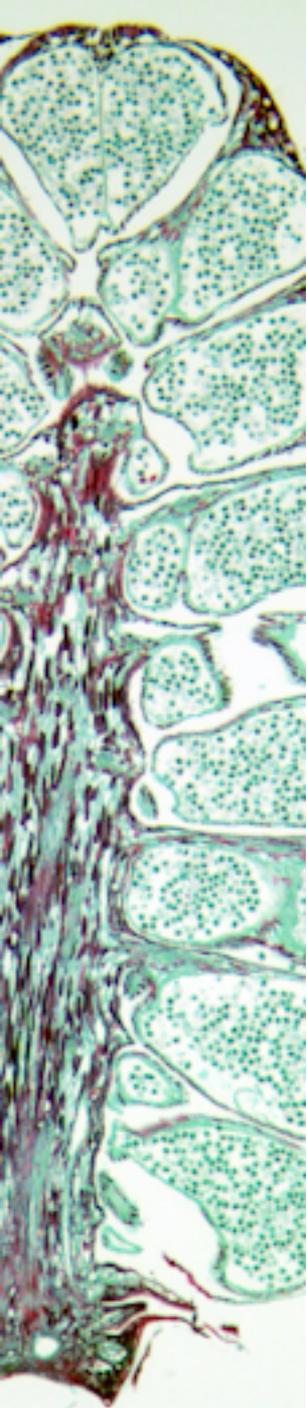


Nelle specie di *Psilotum* lo sporofito è costituito da una porzione aerea dicotomicamente ramificata, con piccole strutture "fogliari" simili a squame e una porzione sotterranea ramificata, o un sistema di rizomi con molti rizoidi. Un fungo simbiotico - un glomeromicete endomicorrizico - è presente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

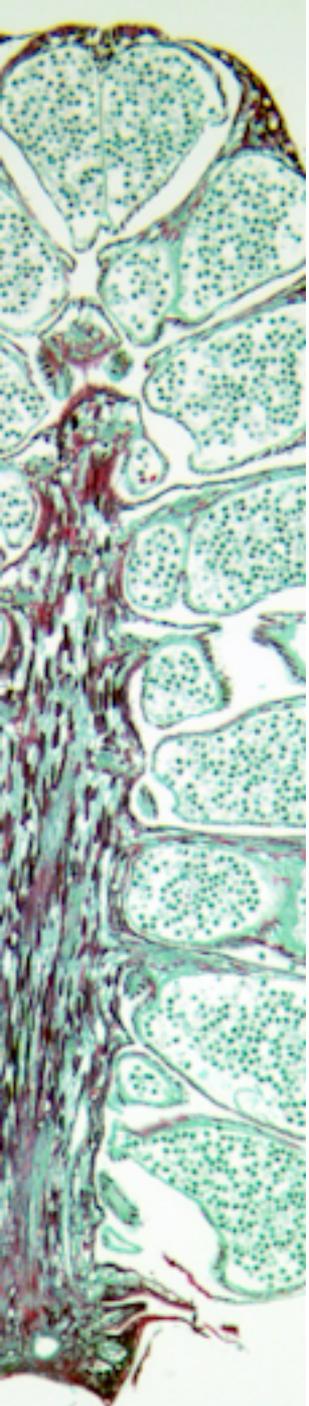
Le specie del genere *Tmesipteris* crescono come epifite su felci e altre piante, o nelle fessure rocciose. Le foglie di *Tmesipteris*, che sono più grandi delle strutture di *Psilotum*, sono fornite di un singolo fascio vascolare non ramificato. Per altri aspetti, *Tmesipteris* è essenzialmente simile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

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

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



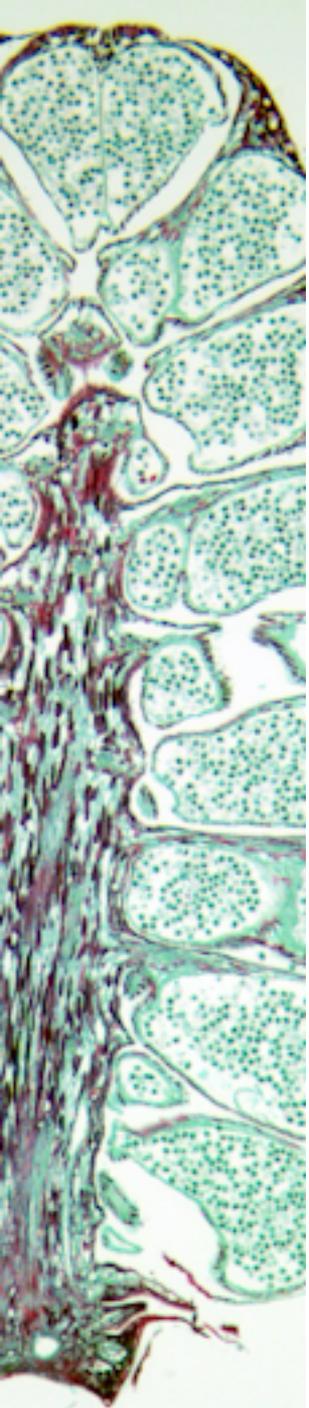
**17–29 *Psilotum nudum* gametophyte** (a) The *Psilotum* gametophyte is bisexual, bearing both antheridia and archegonia. (b) The gametophytes, which are subterranean, resemble portions of the rhizome.



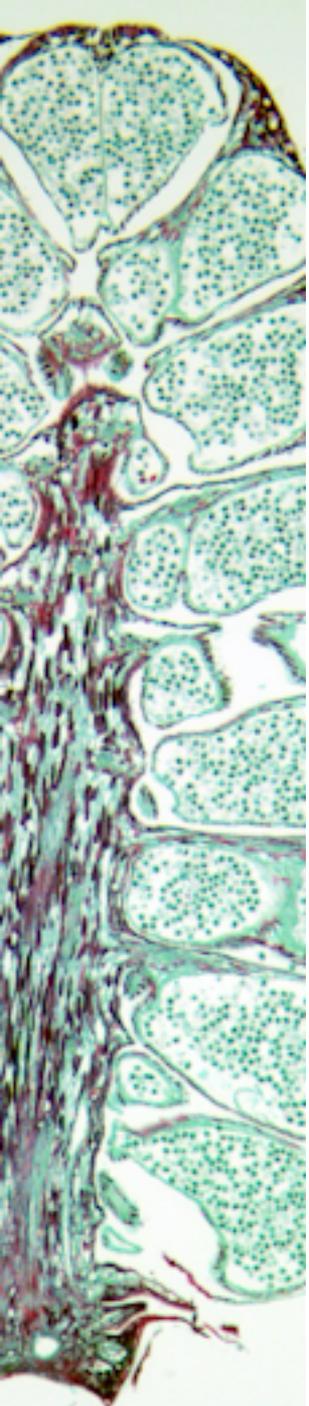
Nella natura dei loro gametofiti, nella struttura delle loro foglie e in molti altri dettagli anatomici, le Ophioglossales sono nettamente distinte dalle altre felci viventi, e si sono chiaramente separate nelle prime fasi della loro evoluzione. Sfortunatamente, il gruppo non ha precedenti fossili ben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

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

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



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

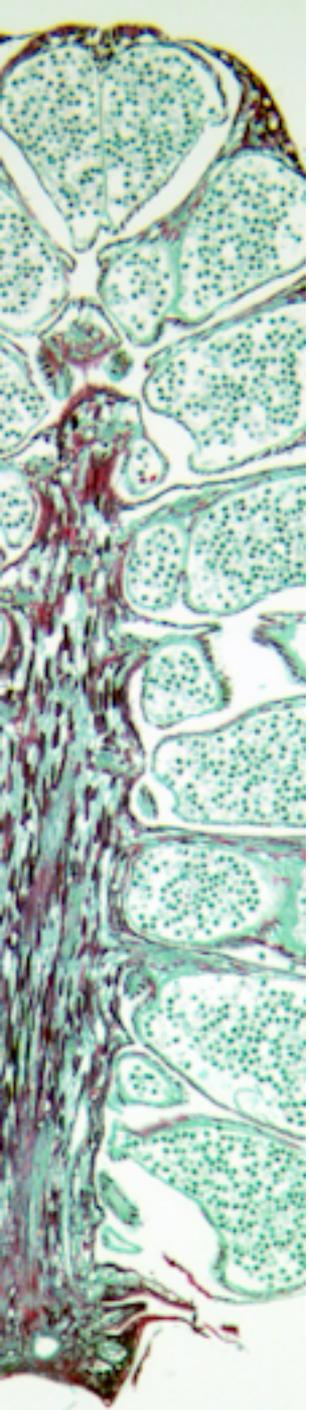


La maggior parte delle felci delle regioni temperate hanno rizomi sifonostelici che producono nuove serie di foglie ogni anno.

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

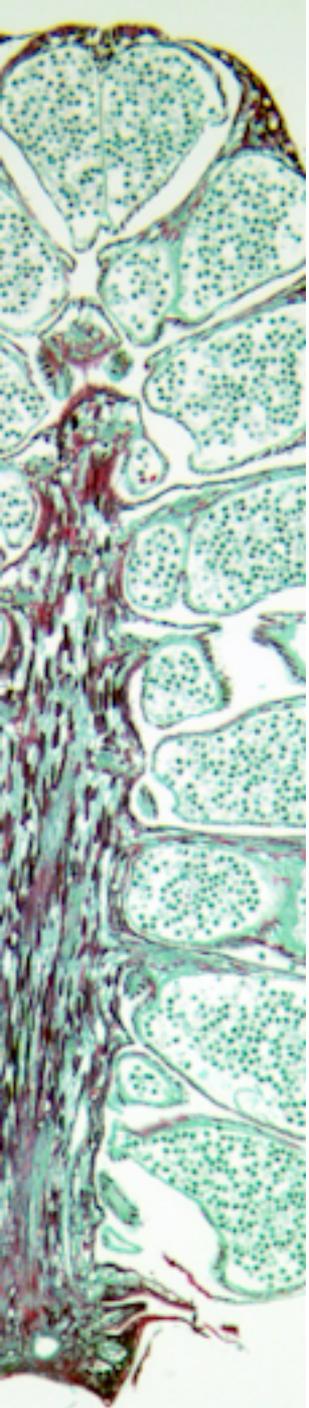
Le foglie, o **fronde**, sono **megafilli**, e rappresentano la parte più cospicua dello sporofito. Il loro elevato rapporto superficie-volume consente loro di catturare la luce solare in modo molto più efficace rispetto ai microfilli.

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

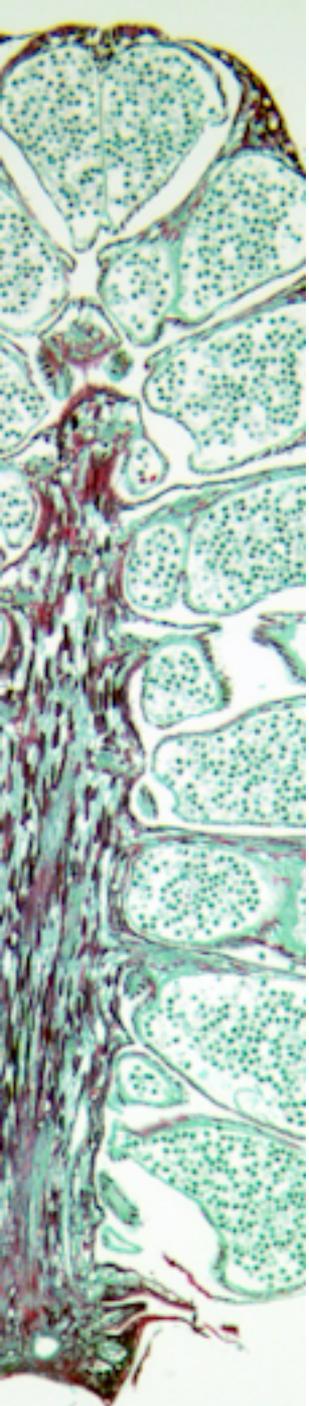


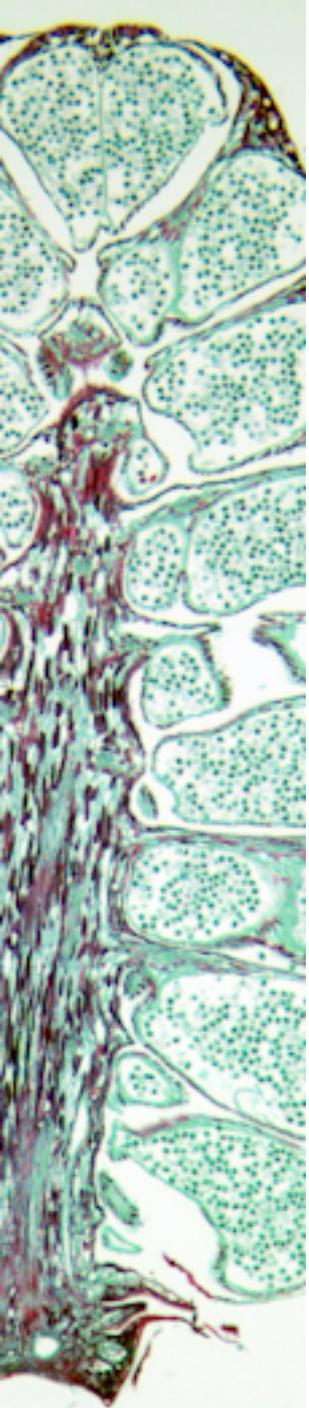
Fronde in *Polypodium vulgare* L.



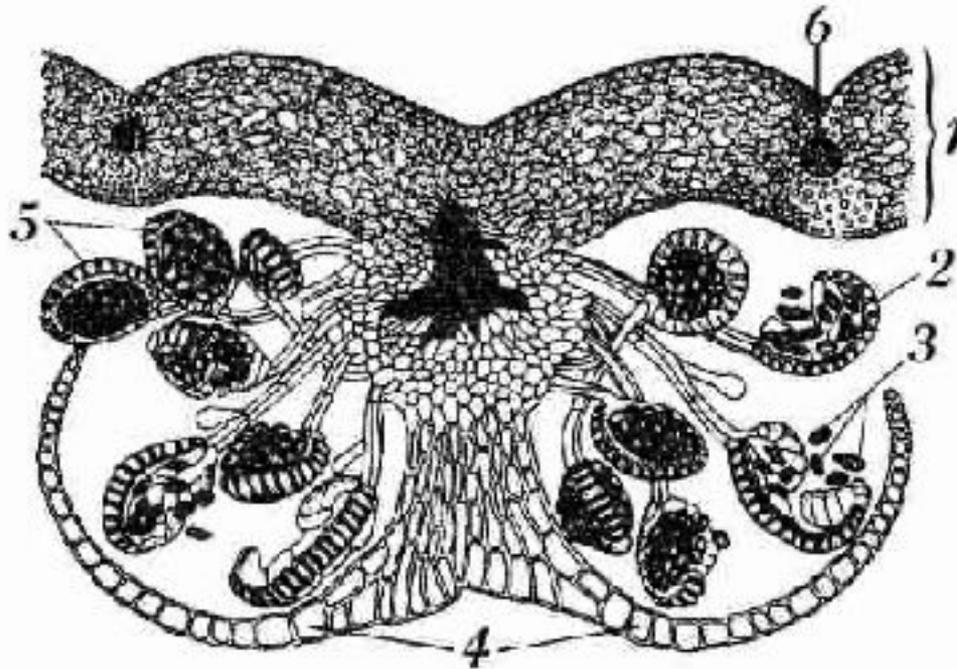
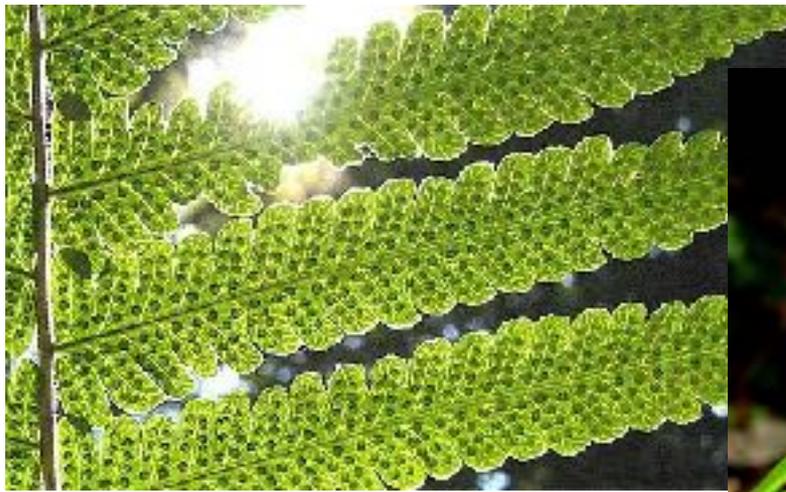
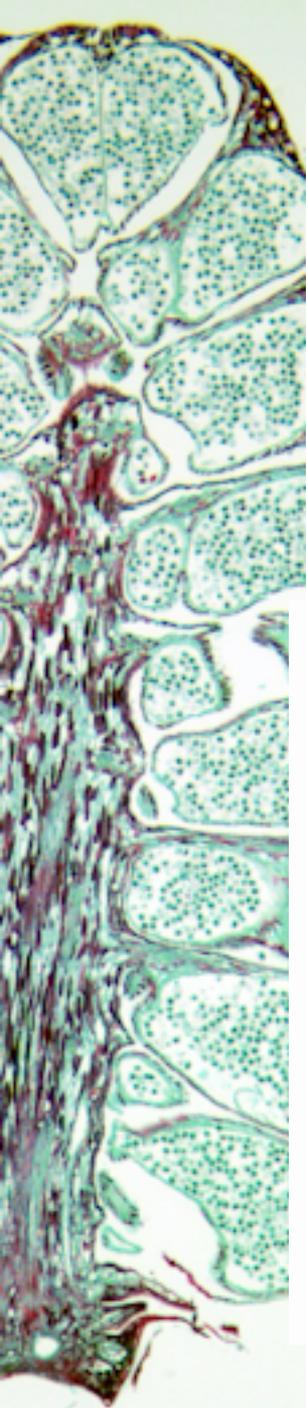


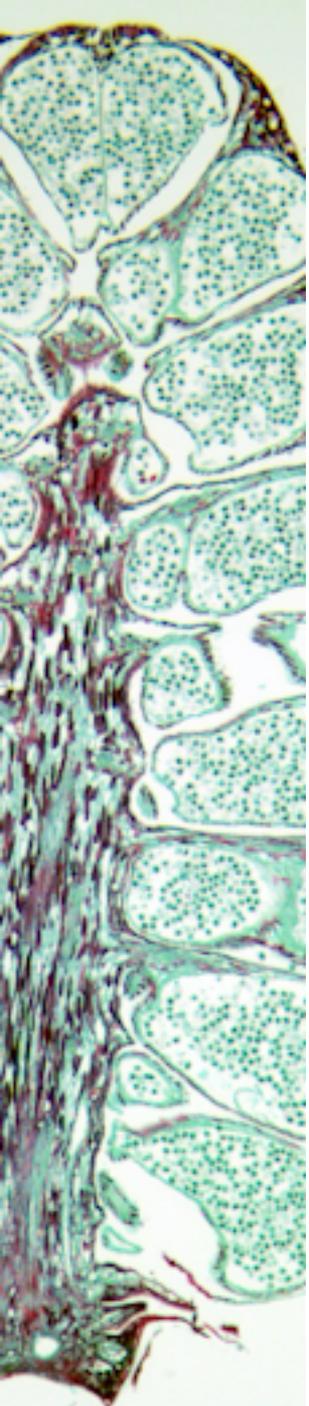
In quasi tutte le felci, le foglie giovani sono arrotolate (**circinnate**), e il tipo di sviluppo fogliare è noto come **vernazione circinnata**. Lo srotolamento consegue a una crescita più rapida sulla superficie interna rispetto alla superficie esterna, mediata dall'ormone auxina prodotto dalle giovani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

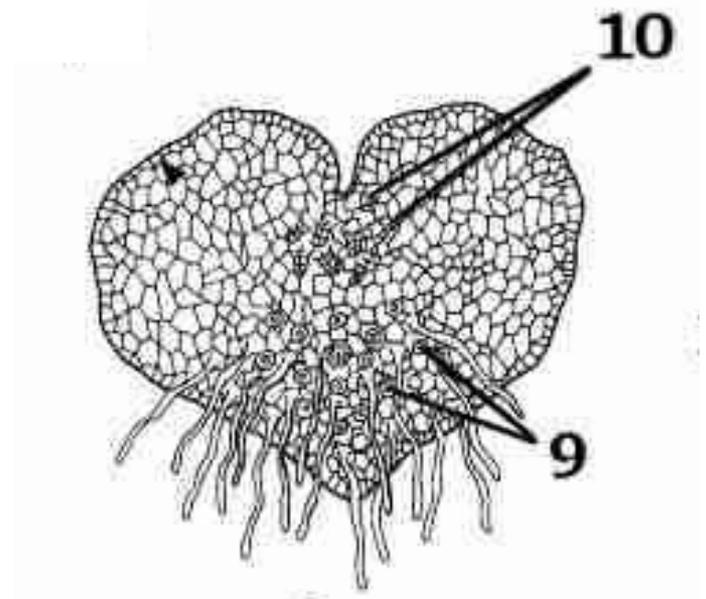
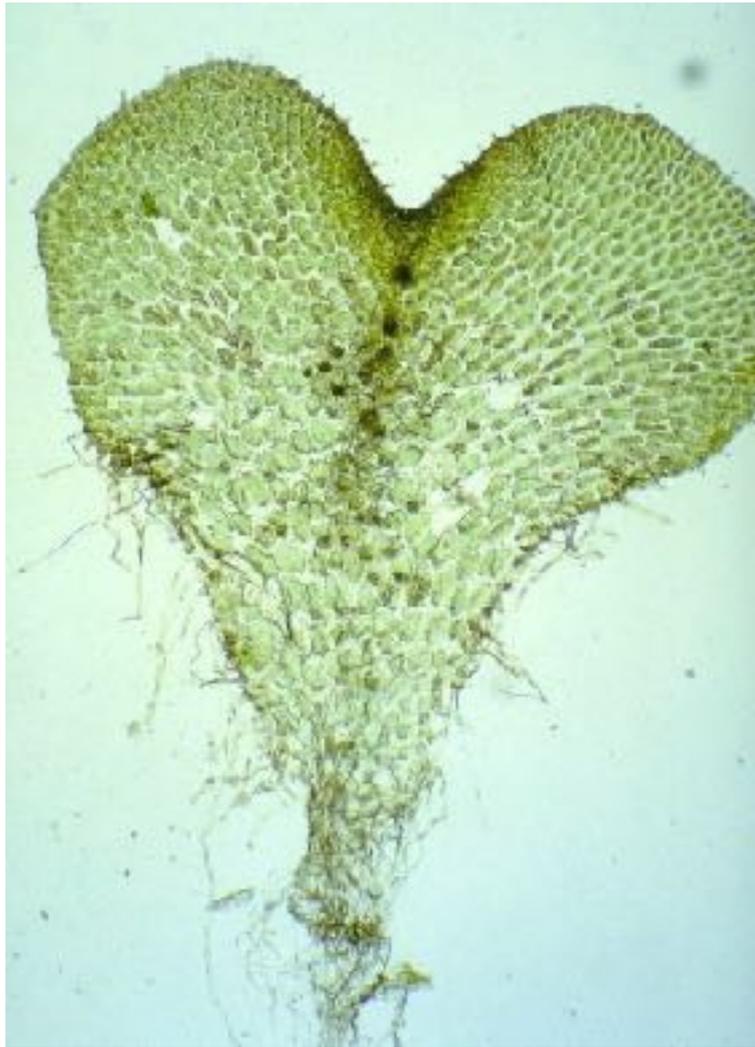
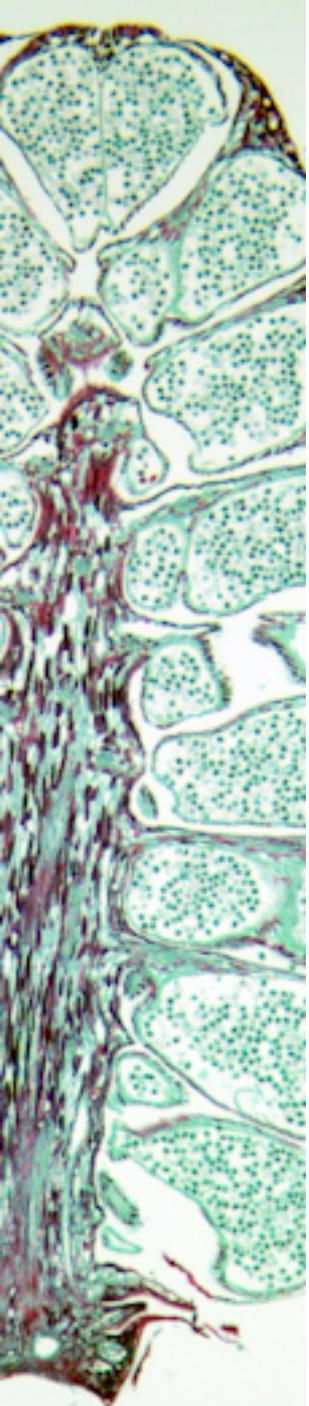


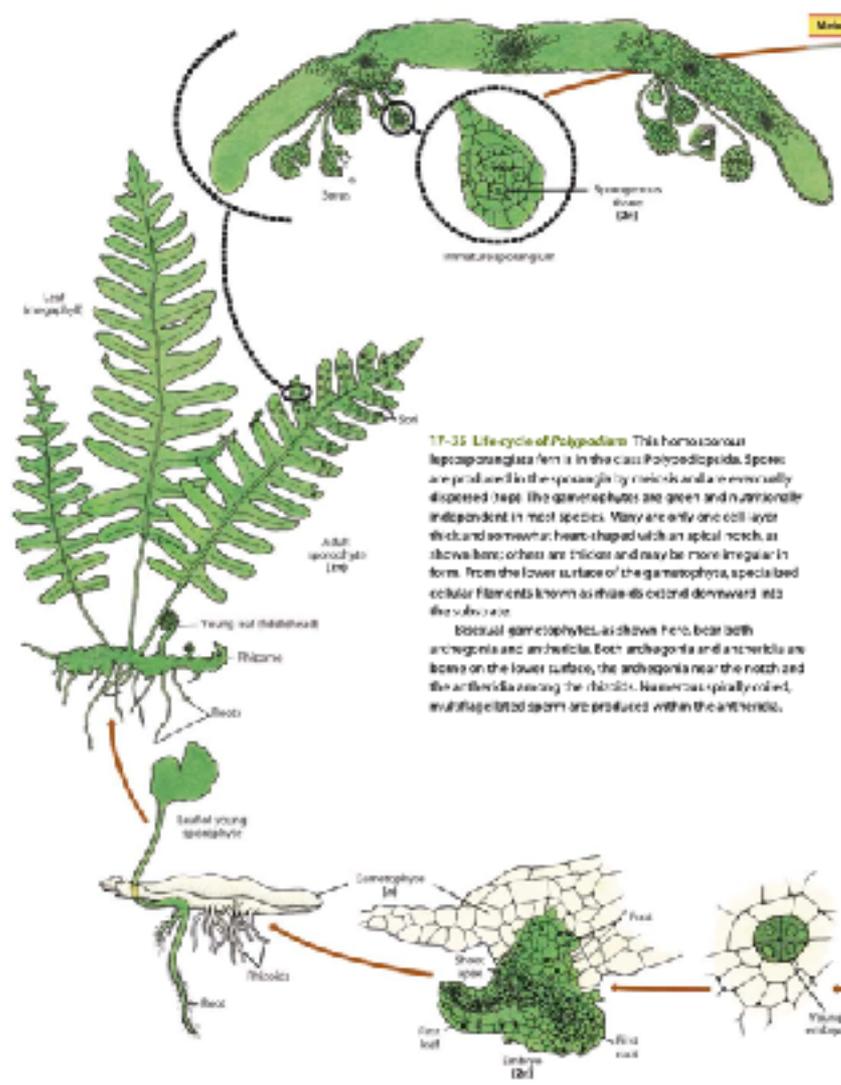


Le spore germinano in gametofiti a vita libera, potenzialmente bisessuali. Questi si sviluppano in genere rapidamente in un **protallo**, che ha numerosi rizoidi sulla superficie inferiore. **Anteridi** e **archegoni** si sviluppano sulla superficie ventrale del protallo.

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.

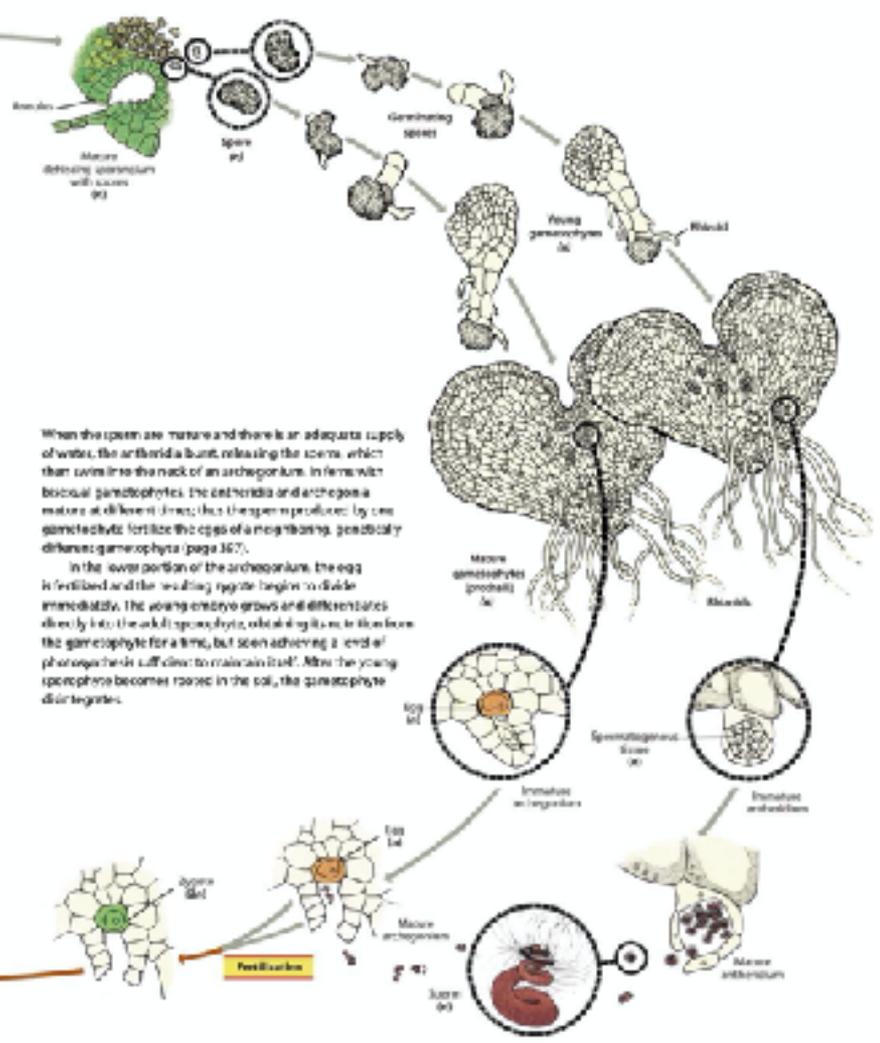
All'inizio del suo sviluppo, l'**embrione**, riceve nutrienti dal gametofito attraverso un piede. Lo sviluppo è rapido e lo **sporofito** diventa presto una pianta indipendente, e a quel punto normalmente il gametofito si disgrega.





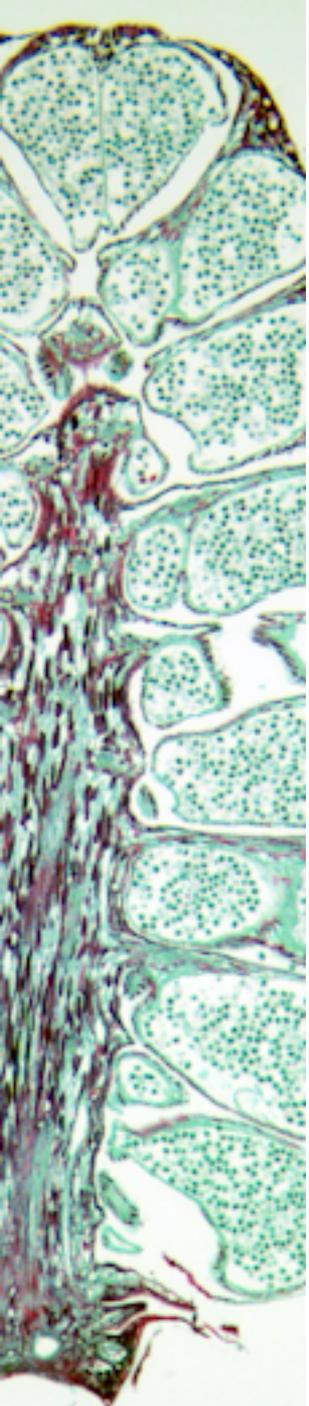
**17-35 Life cycle of *Polypodium*** This homosporous leptosporangiate fern is in the class Polypodiopsida. Spores are produced in the sporangia by meiosis and are evenly dispersed (see the gametophytes are green and numerically independent in most species. Many are only one cell layer thick and somewhat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

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



When the spores are mature and there is an adequate supply of water, the archegonia burst, releasing the sperm, which then swim into the neck of an archegonium. In ferns with bisexual gametophytes, the antheridia and archegonia mature at different times; thus the sperm produced by one gametophyte fertilize the eggs of a neighboring, genetically different gametophyte (page 357).

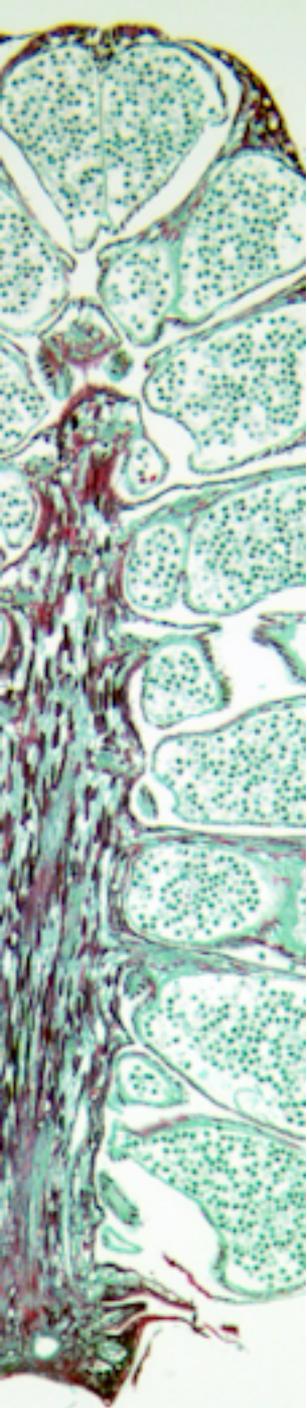
In the lower portion of the archegonium, the egg is fertilized and the resulting zygote begins to divide immediately. The young embryo grows and differentiates directly into the adult sporophyte, which begins to photosynthesize for the gametophyte for a time, but soon achieving a level of photosynthesis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



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

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

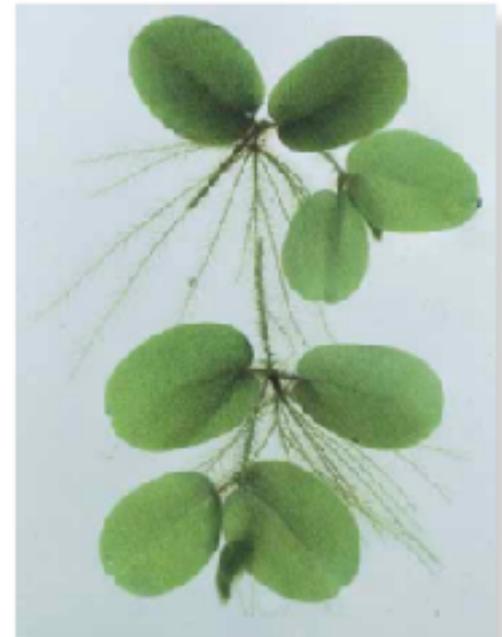
Le felci d'acqua (ordine **Salviniales**) si dividono in due famiglie, **Marsileaceae** e **Salviniaceae**, che derivano da un antenato terrestre comune. Sono le uniche felci eterospore viventi della classe **Polypodiopsida**. I sottili rizomi delle Marsileaceae crescono nel fango o su terreno umido, 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.



(a)

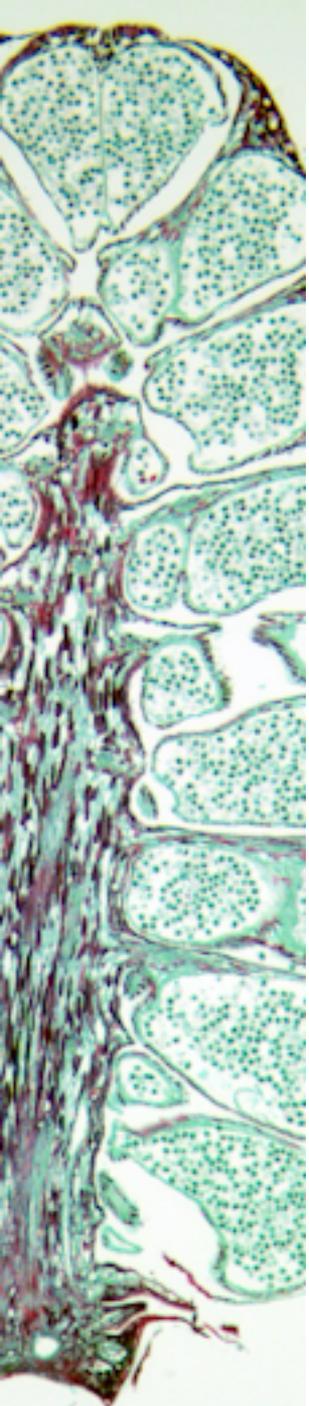


(b)



(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.



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

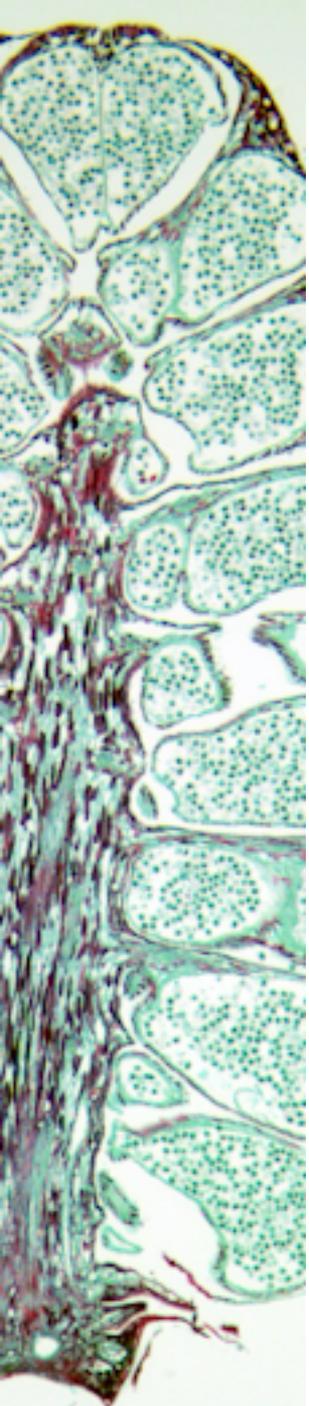
Entrambi i generi *Azolla* e *Salvinia* producono i loro sporangi in sporocarpi diversi da quelli delle Marsileaceae.

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*.

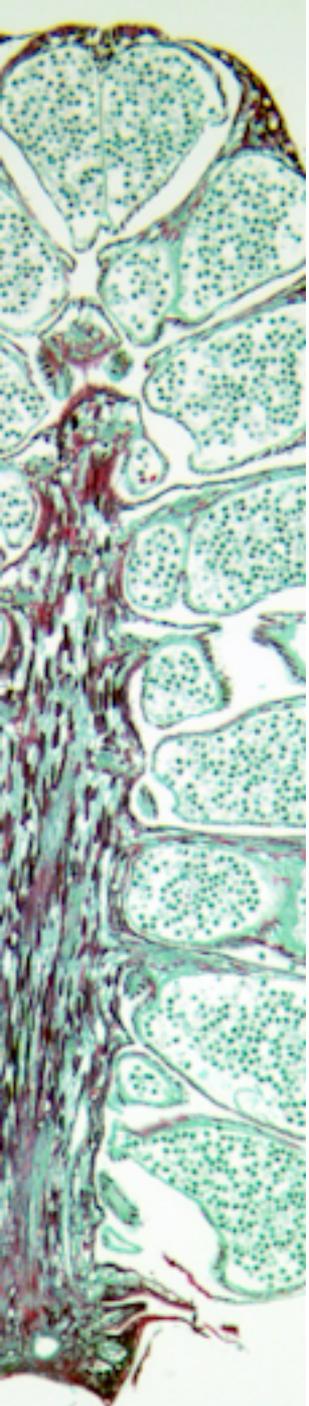
A causa delle capacità di fissaggio dell'azoto di *Anabaena*, *Azolla* è stata utilizzata per mantenere la fertilità delle risaie e di alcuni ecosistemi naturali.

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.



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



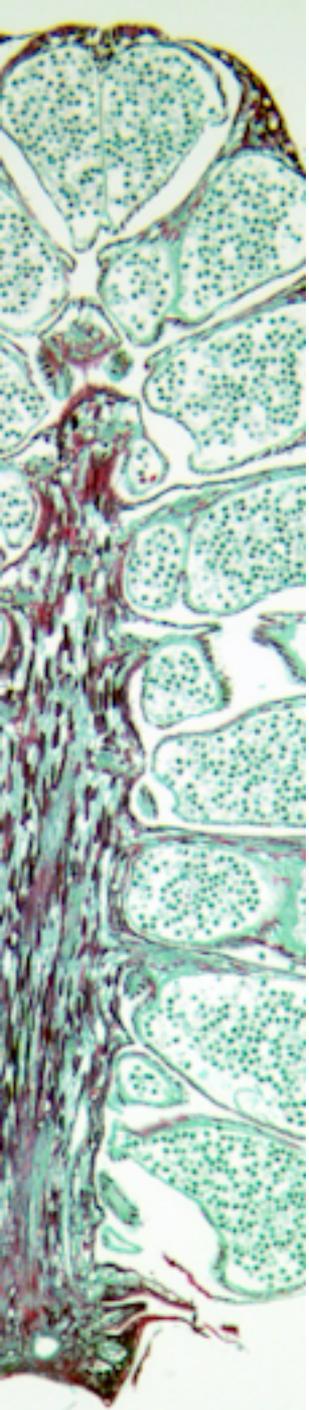
Gli **equiseti**, come le licofite, risalgono al periodo Devoniano. Raggiunsero la massima abbondanza e diversità nell'era Paleozoica, circa 300 milioni di anni fa. Durante il tardo periodo Devoniano e Carbonifero, i loro rappresentanti erano specie arboree che raggiungevano 18 metri o più di altezza,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

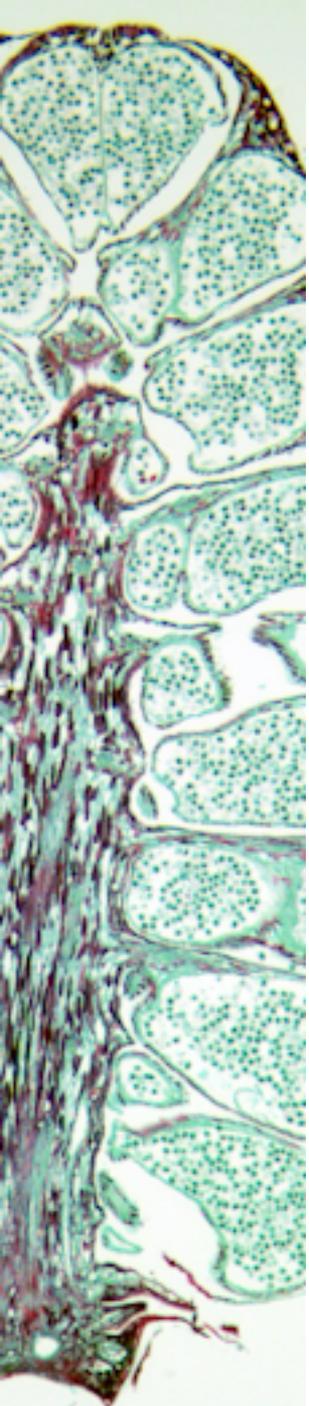
Oggi esiste un unico genere erbaceo, *Equisetum*, con 15 specie. *Equisetum* potrebbe essere il genere di piante più antico a essere sopravvissuto inalterato o quasi fino ai tempi moderni.

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.

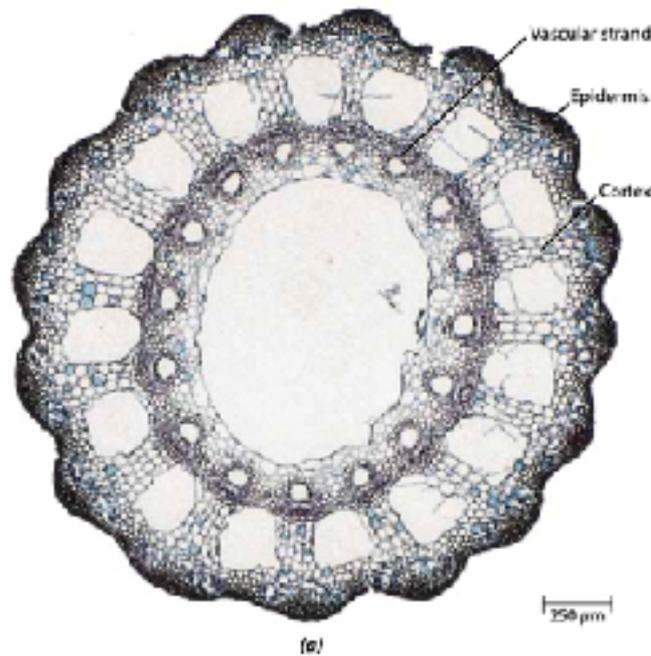
Le radici hanno origine nei nodi dei rizomi, che sono importanti nella propagazione vegetativa.



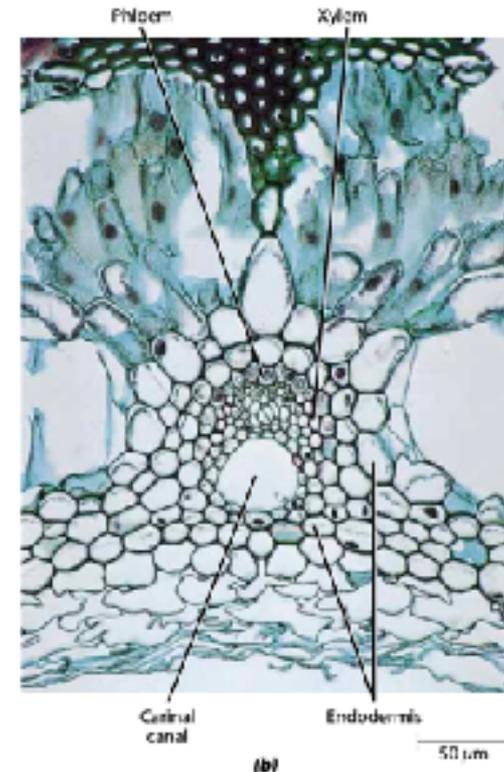


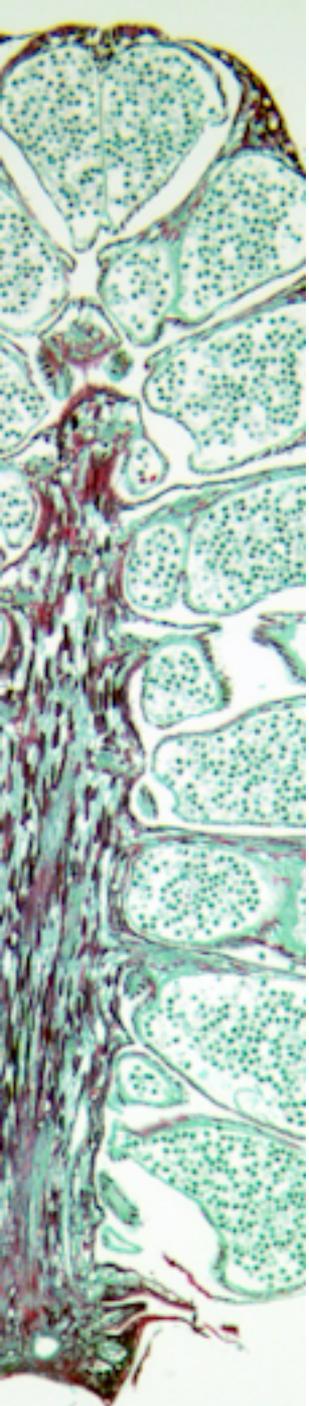
Gli steli aerei di *Equisetum* derivano dalla ramificazione di rizomi sotterranei e, sebbene le parti aeree possano morire durante le stagioni sfavorevoli, i rizomi sono perenni.

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.





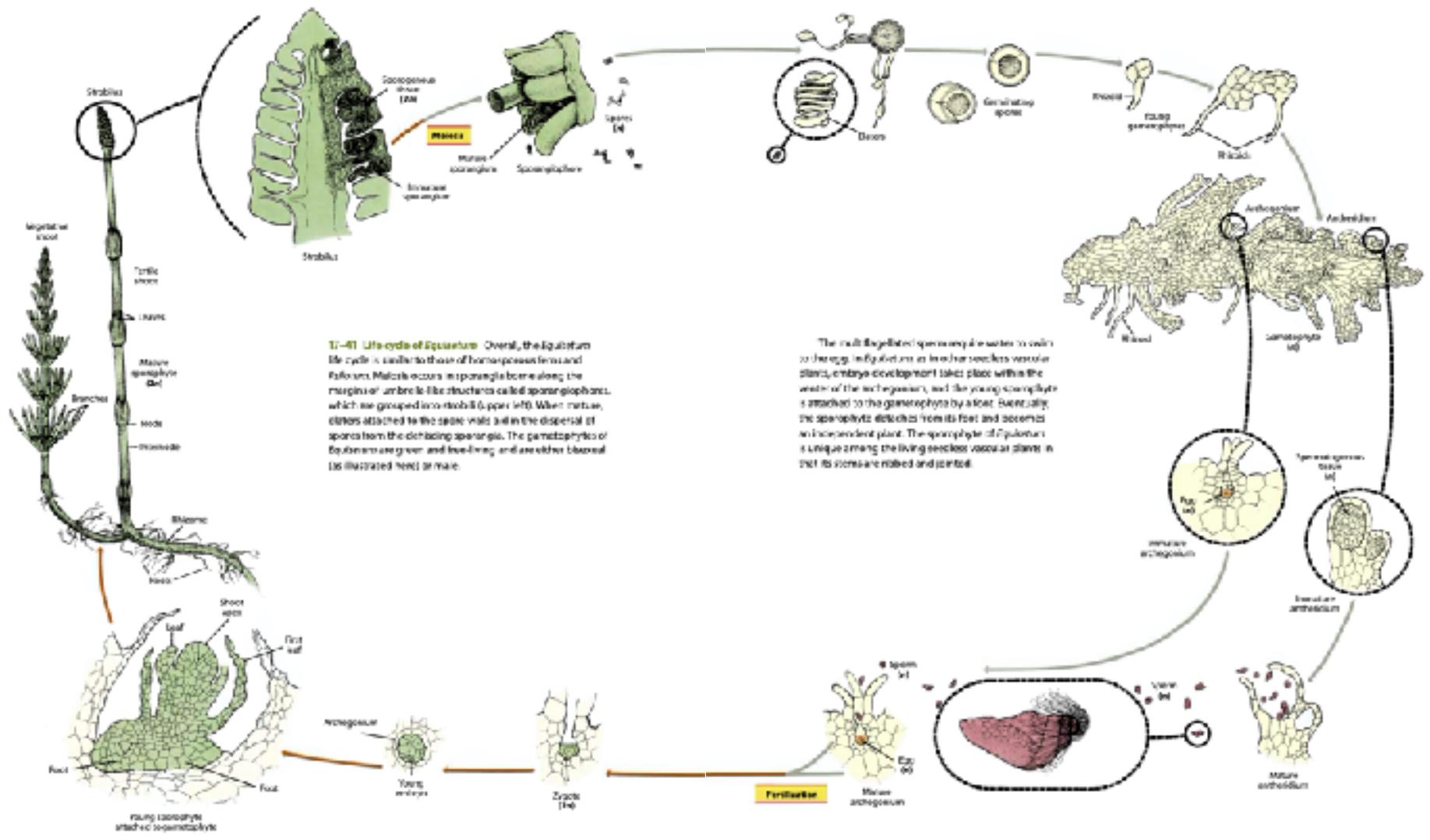
Gli **sporangji** sono portati in gruppi da 5 a 10 lungo i margini di piccole strutture a forma di ombrello note come sporangiofori, raggruppati in strobili all'apice dello stelo.

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.

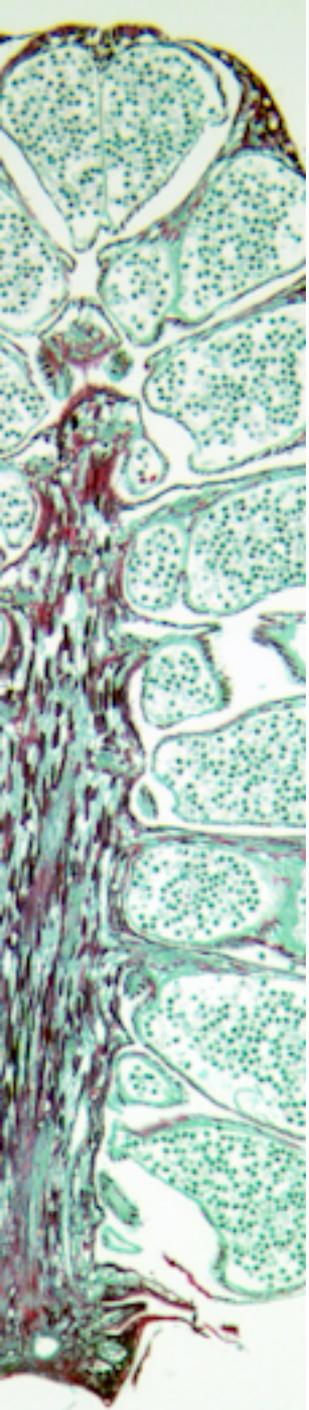
I gametofiti, che raggiungono la maturità sessuale in 3-5 settimane, sono bisessuali. Nei gametofiti bisessuali gli archegoni si sviluppano prima degli anteridi, un modello di sviluppo che aumenta la probabilità di fecondazione incrociata. Gli spermatozoi sono multiflagellati e richiedono acqua per nuotare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



**11-41 Life cycle of Equisetum** Overall, the *Equisetum* life cycle is similar to those of ferns, mosses, and liverworts. Meiosis occurs in sporangia borne along the margins of umbrella-like structures called strobili, which are grouped into strobili (upper left). When mature, strobili attached to the same axis aid in the dispersal of spores from the dehiscing sporangia. The gametophytes of *Equisetum* are green and live-free, and are either bisexual (as illustrated here) or male.

The multi-flagellated sperm require water to swim to the egg in flagellates as in other seedless vascular plants, embryo development takes place within the walls of the archegonium, and the young sporophyte is attached to the gametophyte by a foot. Essentially, the sporophyte detaches from its foot and becomes an independent plant. The sporophyte of *Equisetum* is unique among the living seedless vascular plants in that its stems are ribbed and jointed.

**Fertilization**



TRACHEOFITE

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

BRIOFITE



SPERMATOFITE

*“piante con seme”*



PTERIDOFITE

*crittogame vascolari*



Gimnosperme

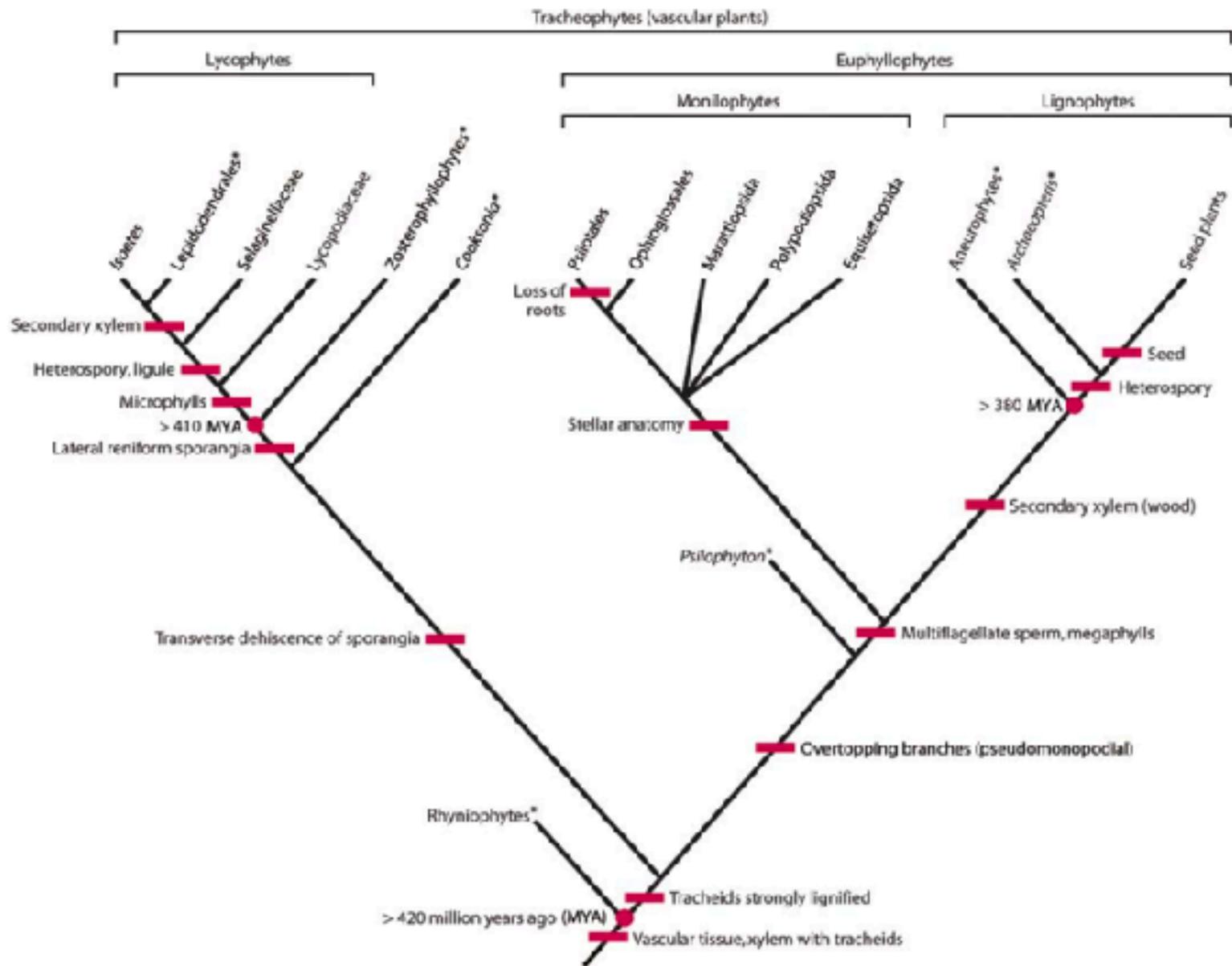
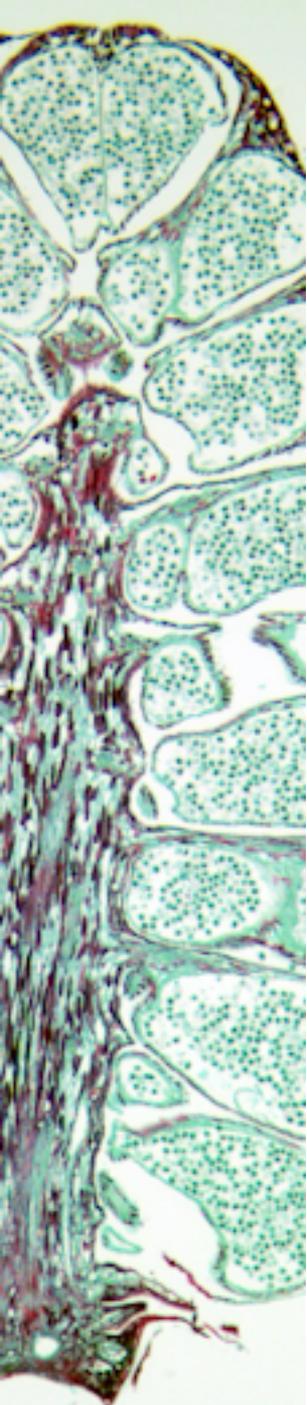
*“a seme nudo”*

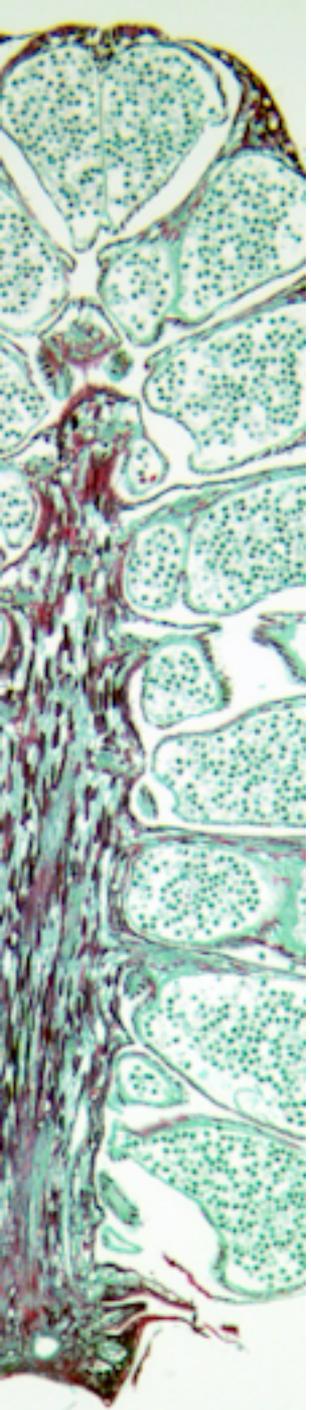


Angiosperme

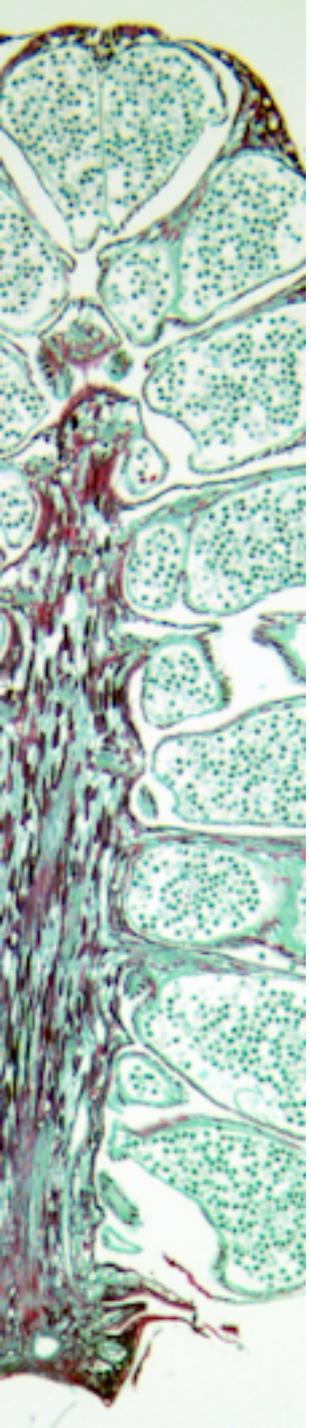
*“a seme protetto”*







## 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**

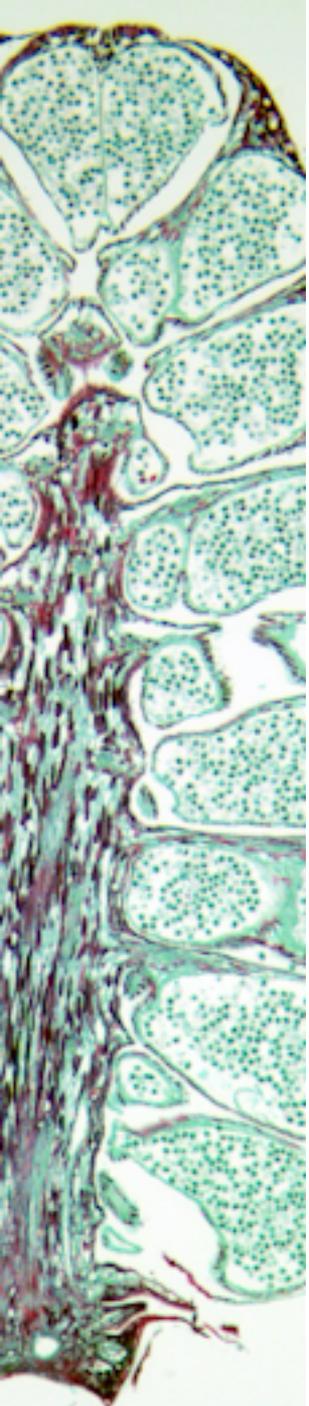
Dipendenza **TROFICA**  
iniziale dello sporofito dal  
gametofito

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

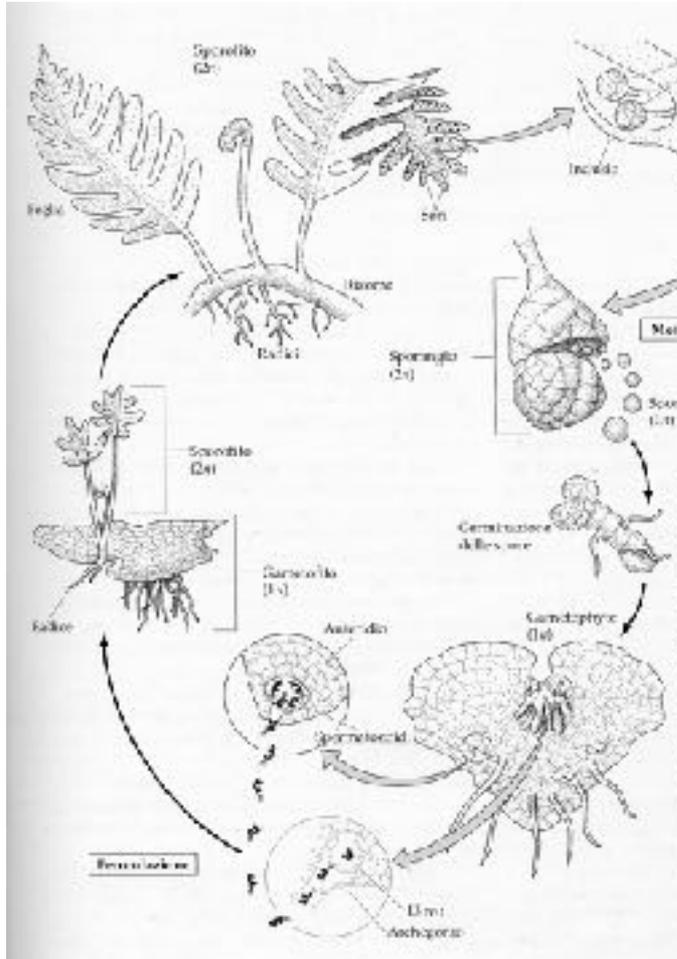
Il **MICRO**gametofito è un  
unico anteridio; il  
**MEGA**gametofito produce  
più archegoni

Le riserve del  
**MEGA**gametofito  
derivano in parte dalla  
sporofito materno

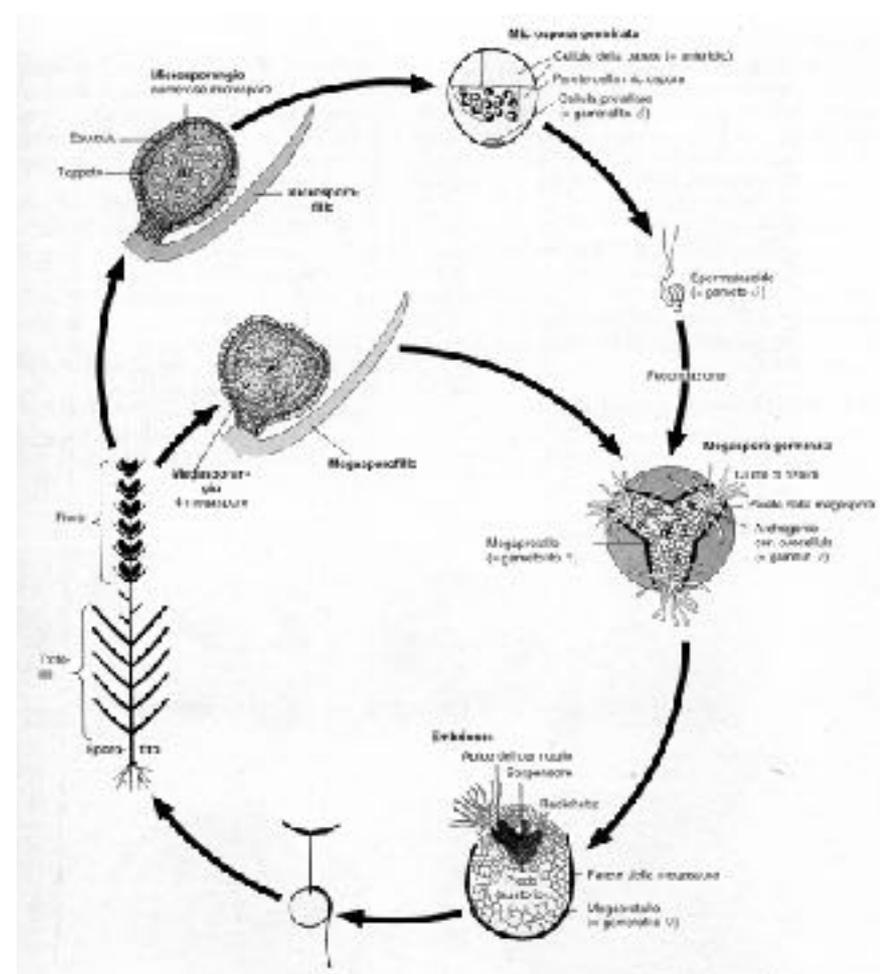
Acqua liquida: sì

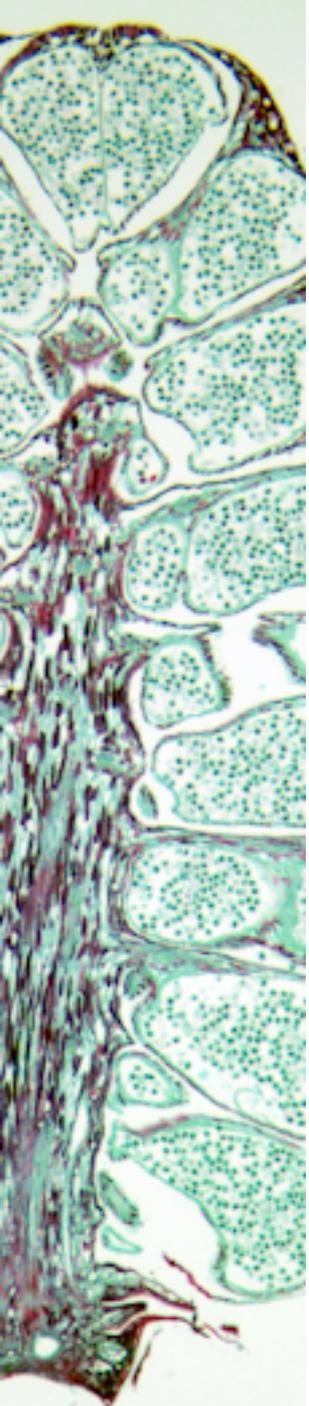


## Pteridofite ISOSPOREE



## 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**).