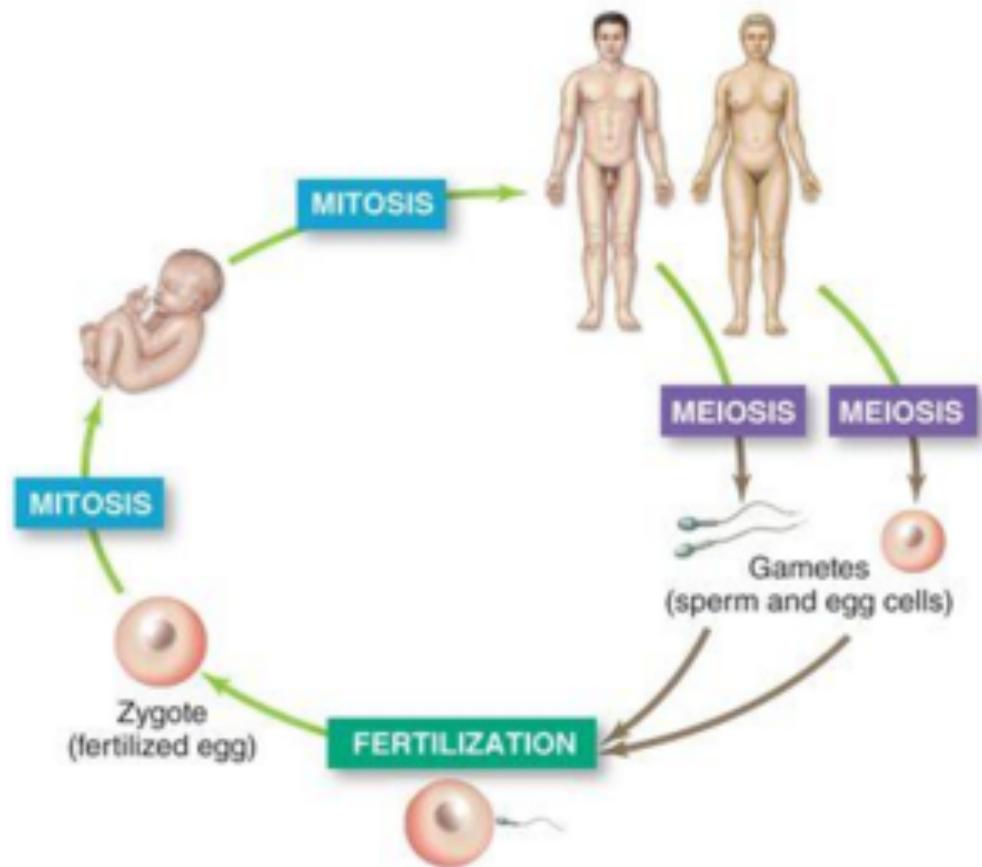
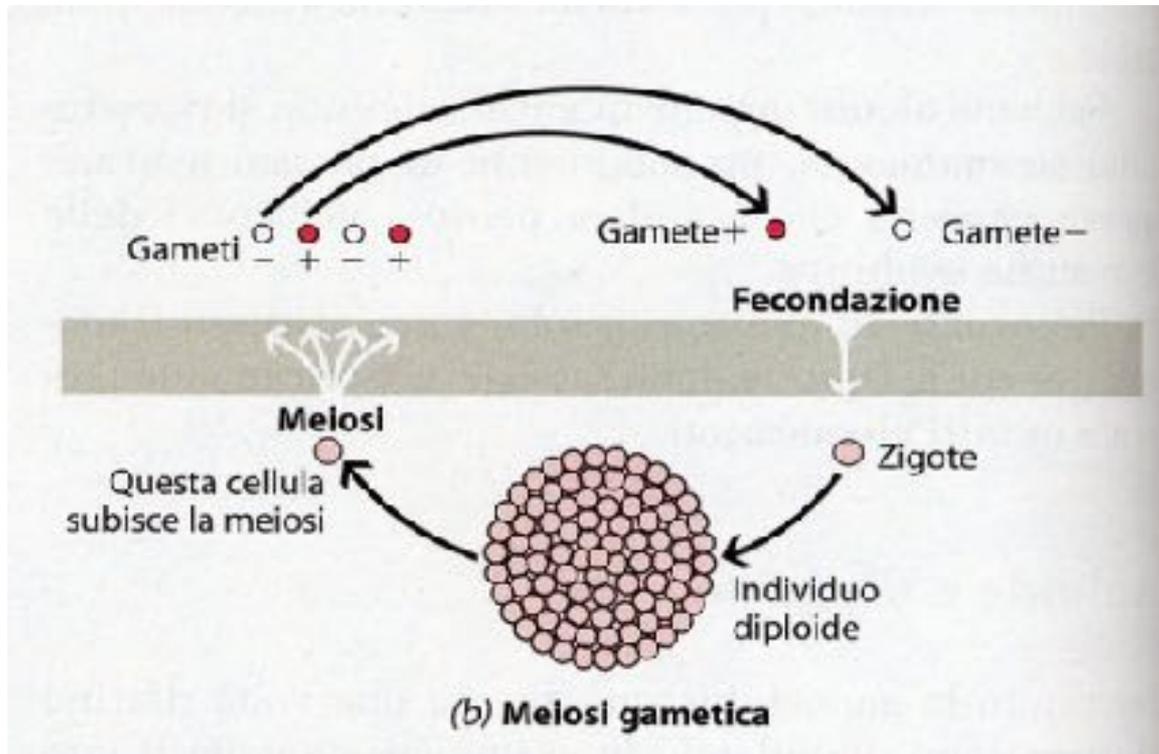


# **Evoluzione dei cicli metagenetici**



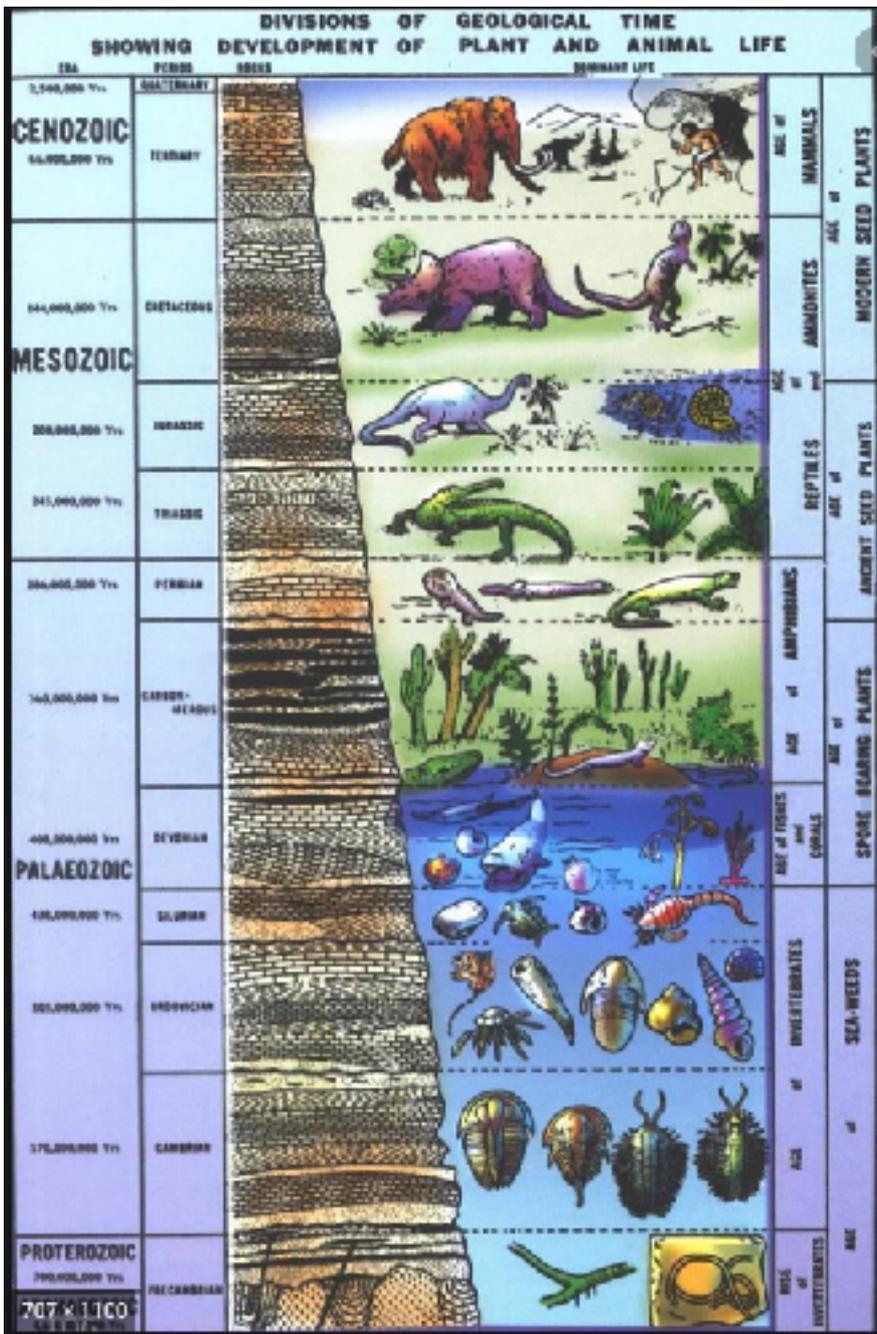


# Organismi diplonti, con meiosi gametica



n,  
aploidia

2 n,  
diploidia



La vita si è evoluta nell'acqua per milioni di anni.

Solo più recentemente è stata colonizzata la terraferma.

Tuttavia l'evoluzione non è stato un processo continuo, ed è stato interrotto spesso da grandi estinzioni di massa.

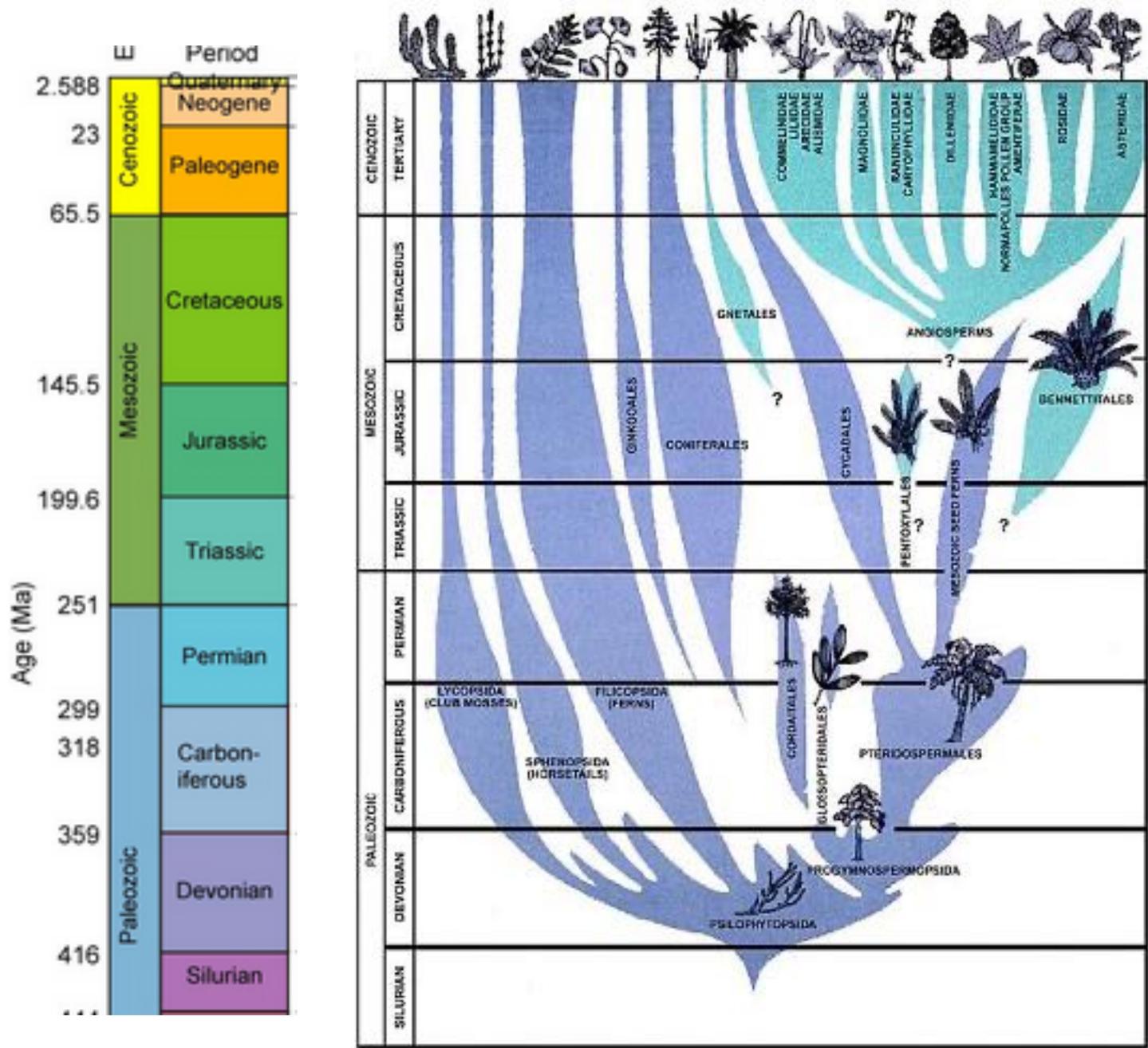
End Ordovician, 444 million years ago, 86% of species lost - Graptolite 2-3 cm length ¶

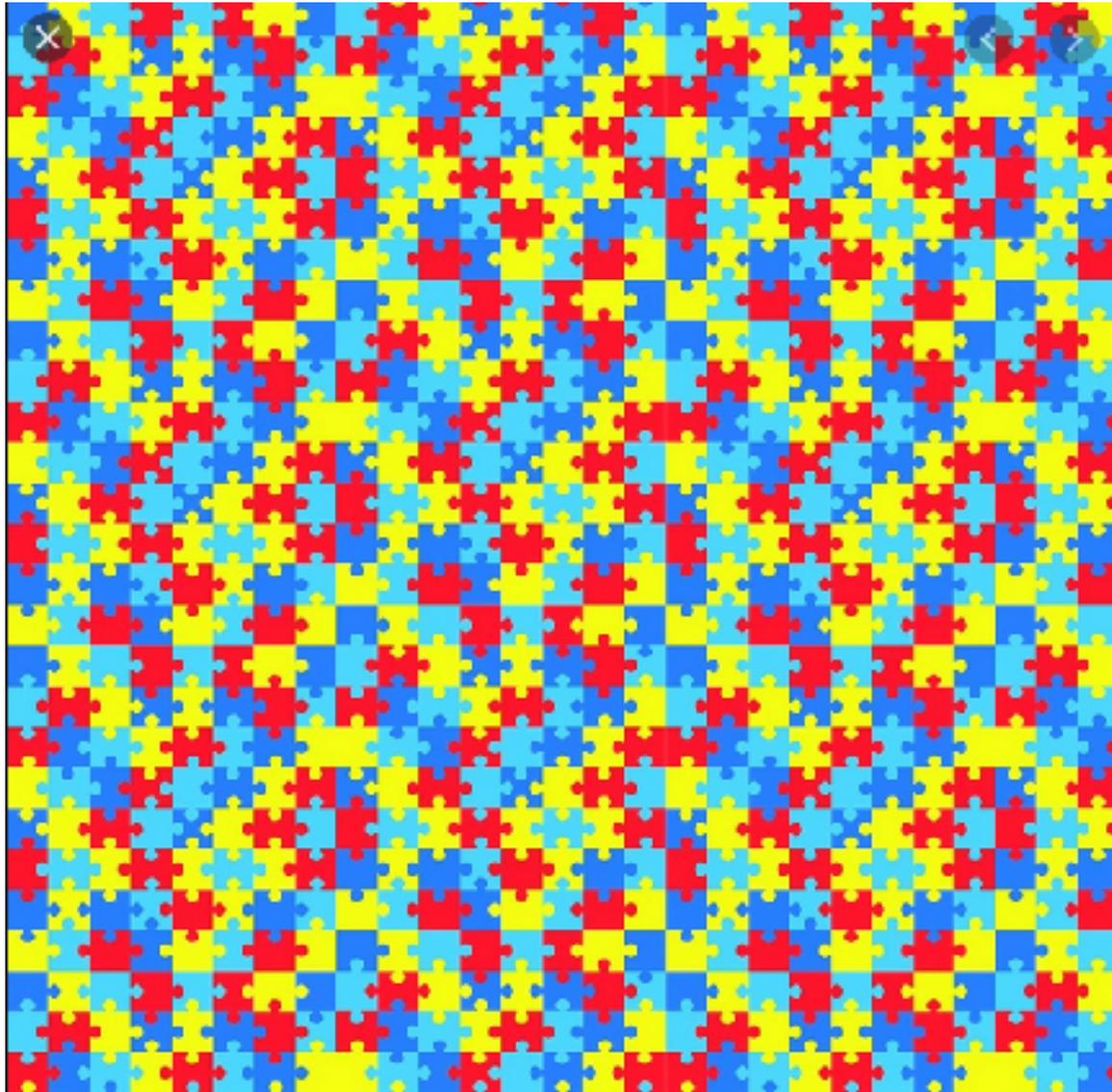
Late Devonian, 375 million years ago, 75% of species lost - Trilobite, 5 cm length ¶

**End Permian, 251 million years ago, 96% of species lost - A cataclysmic eruption near Siberia blasted CO<sub>2</sub> into the atmosphere. Methanogenic bacteria responded by belching out methane, a potent greenhouse gas. Global temperatures surged while oceans acidified and stagnated, belching poisonous hydrogen sulfide. ¶**

**End Triassic, 200 million years ago, 80% of species lost - Of all the great extinctions, the one that ended the Triassic is the most enigmatic. No clear cause has been found. ¶**

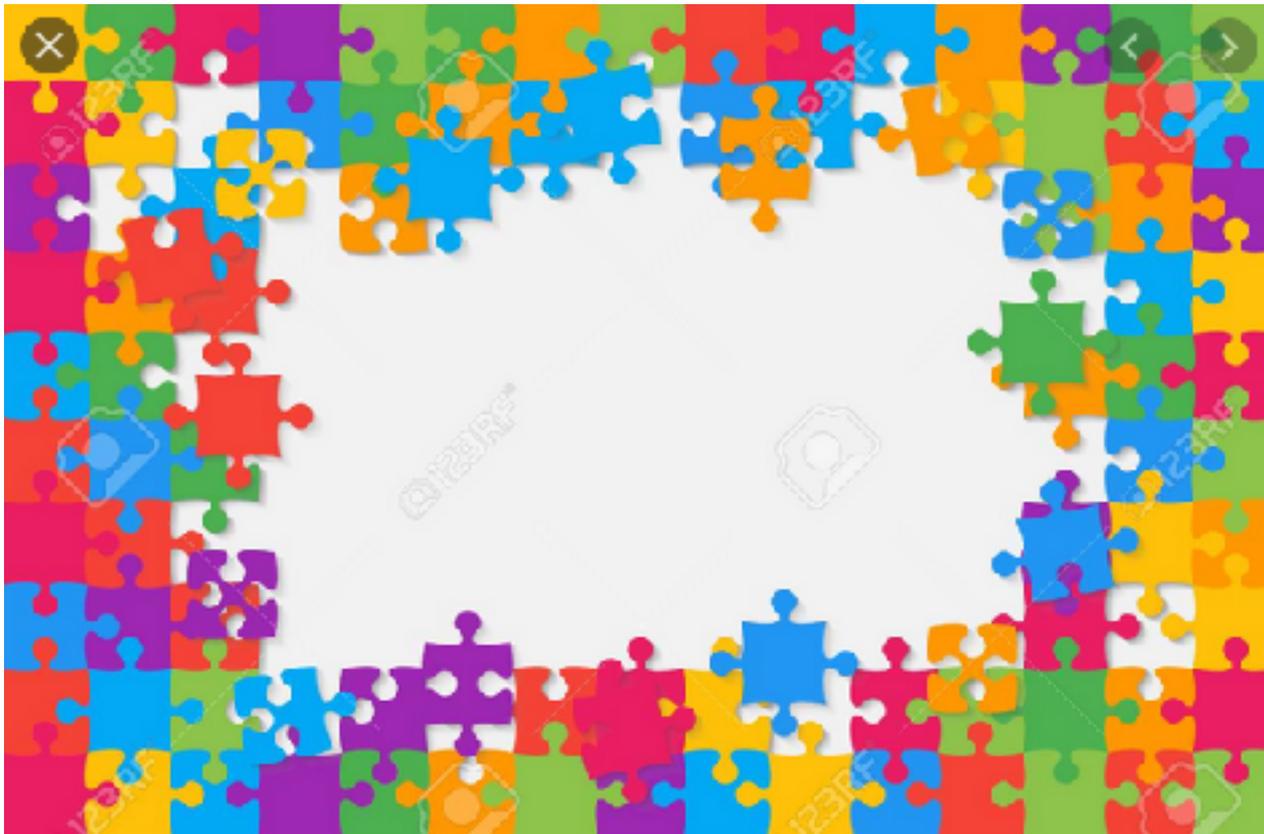
**End Cretaceous, 66 million years ago, 76% of all species lost - volcanic activity and climate change already placed the ammonites under stress. The asteroid impact that ended the dinosaurs' reign provided the final blow. ¶**

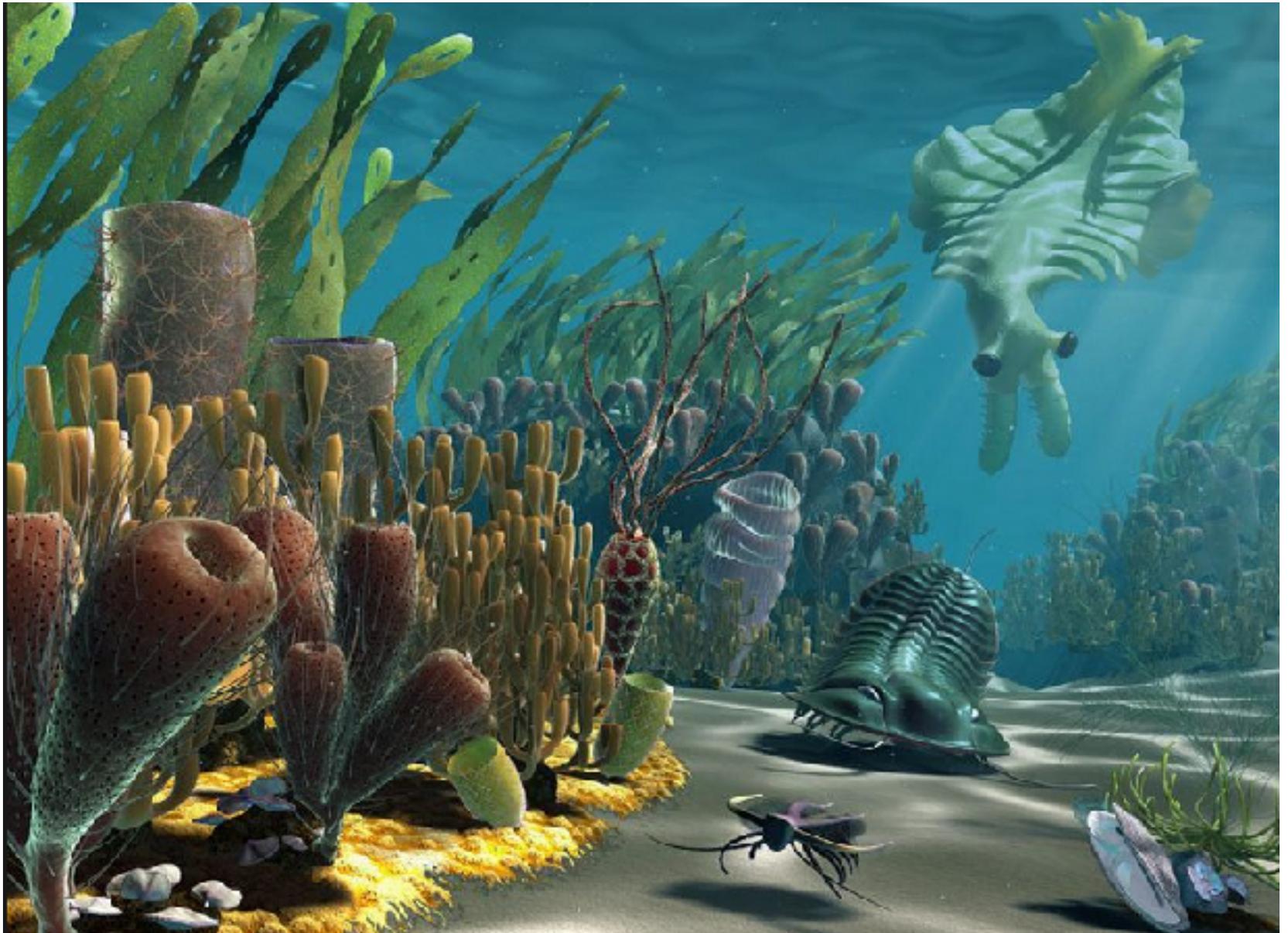




Se immaginiamo lo spazio ecologico (n-dimensionale) come un puzzle, ogni tessera rappresenta una nicchia ecologica.

Quando avviene una estinzione, molte nicchie si liberano, e portano alla formazione di nuove specie che vanno a occupare lo spazio ecologico libero. Questo avviene solitamente in modo relativamente rapido, in particolare nelle piante, che hanno meccanismi, come la poliploidia, che consentono una speciazione molto rapida.





Le terre emerse fino al Carbonifero, erano praticamente sterili.



Le alghe, evolute in varie forme, con sistemi fotosintetici e pigmenti diversi, non erano adatte a colonizzare le terre emerse, vista la loro dipendenza dall'ambiente acquatico. Tuttavia, il primo organismo a essere "uscito dall'acqua" fu un'alga verde.





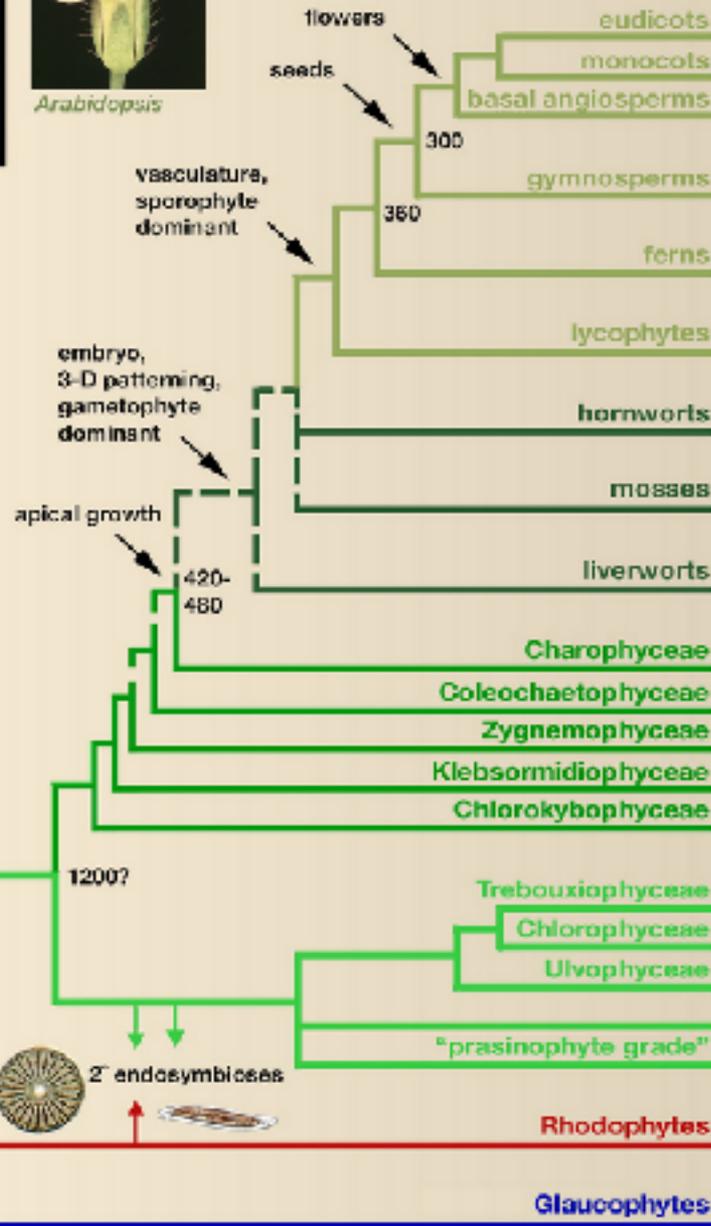
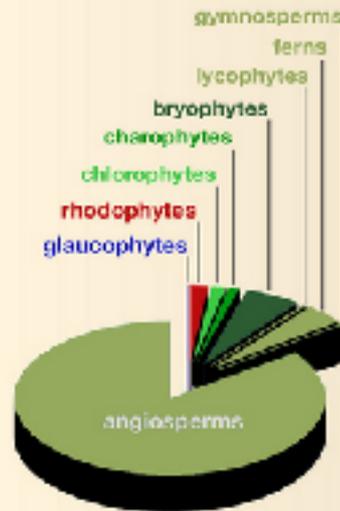
Populus



Oryza



Arabidopsis



**vascular plants**

- Opuntia
- Arabidopsis
- Populus
- Oryza
- Ginkgo
- Selaginella

**bryophytes**

- hornworts
- mosses
- liverworts
- Physcomitrella
- Marchantia

**charophytes**

- Charophyceae
- Coleochaetophyceae
- Zygnemophyceae
- Klebsormidiophyceae
- Chlorokybophyceae
- Chara
- Coleochaete

**chlorophytes**

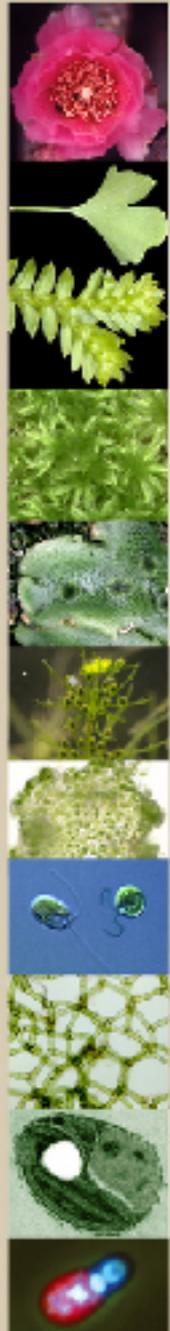
- Trebouxiophyceae
- Chlorophyceae
- Ulvophyceae
- "prasinophyte grade"
- Chlamydomonas
- Hydrocoleum
- Coleoclester
- Cyanidioschyzon

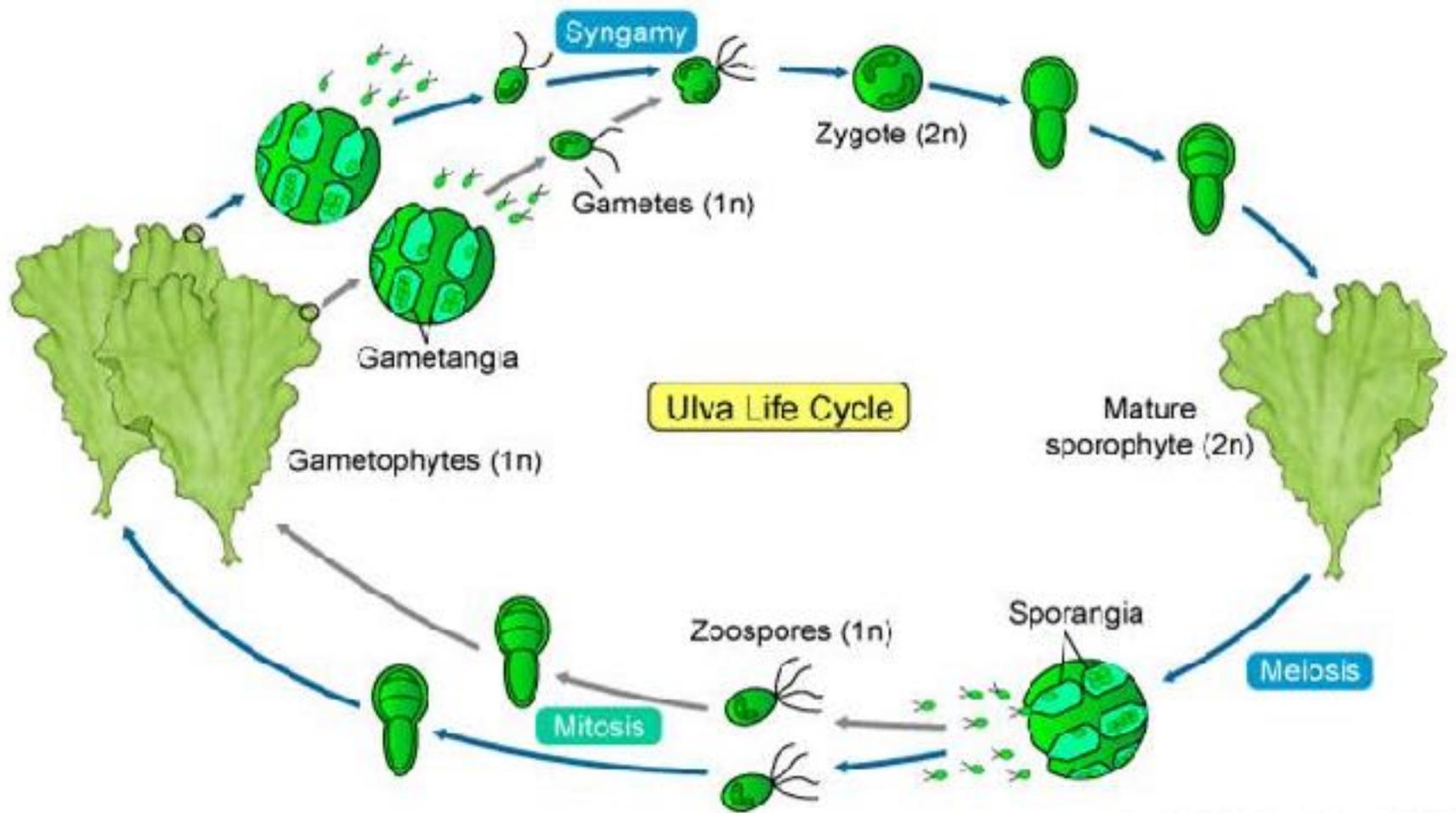
**rhodophytes**

- Rhodophytes

**glaucophytes**

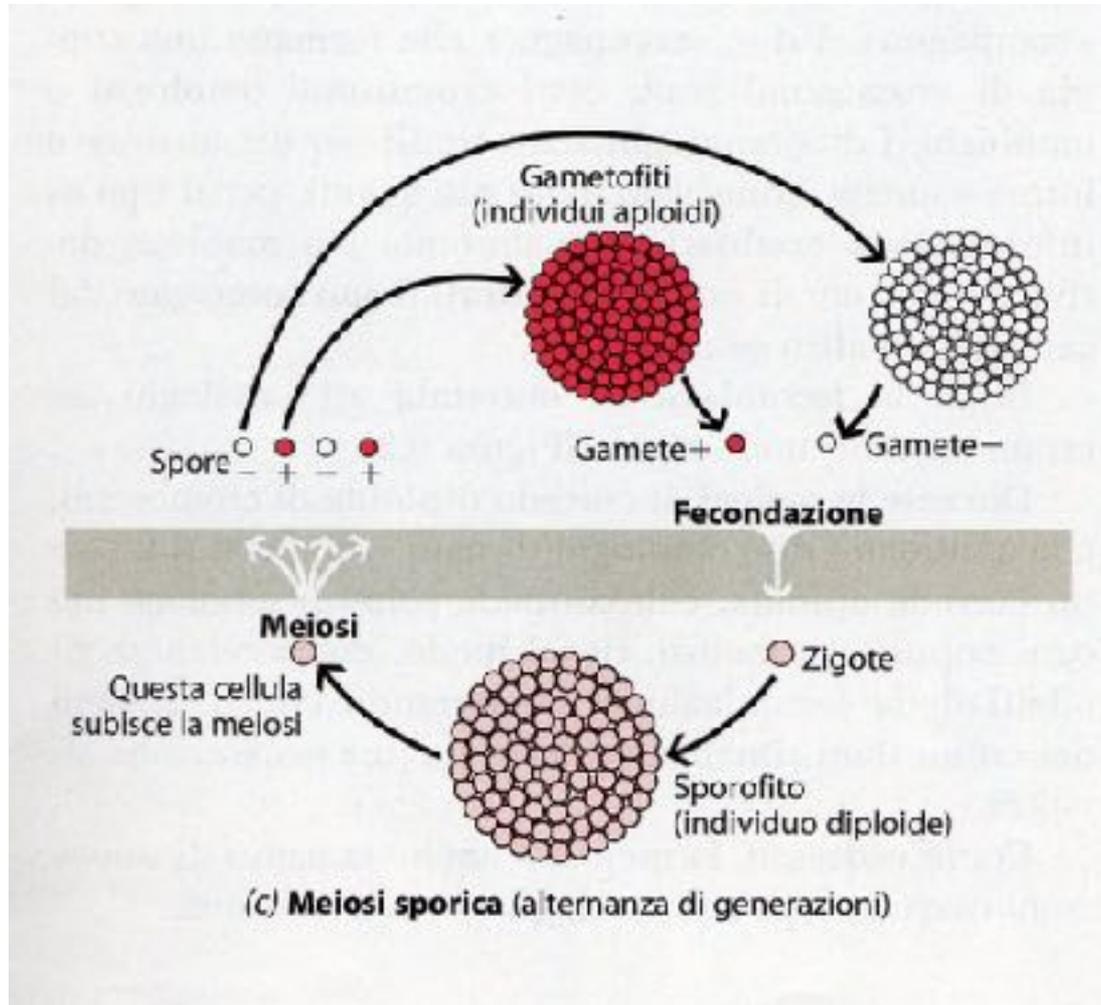
- Glaucophytes





**Ulva Life Cycle**

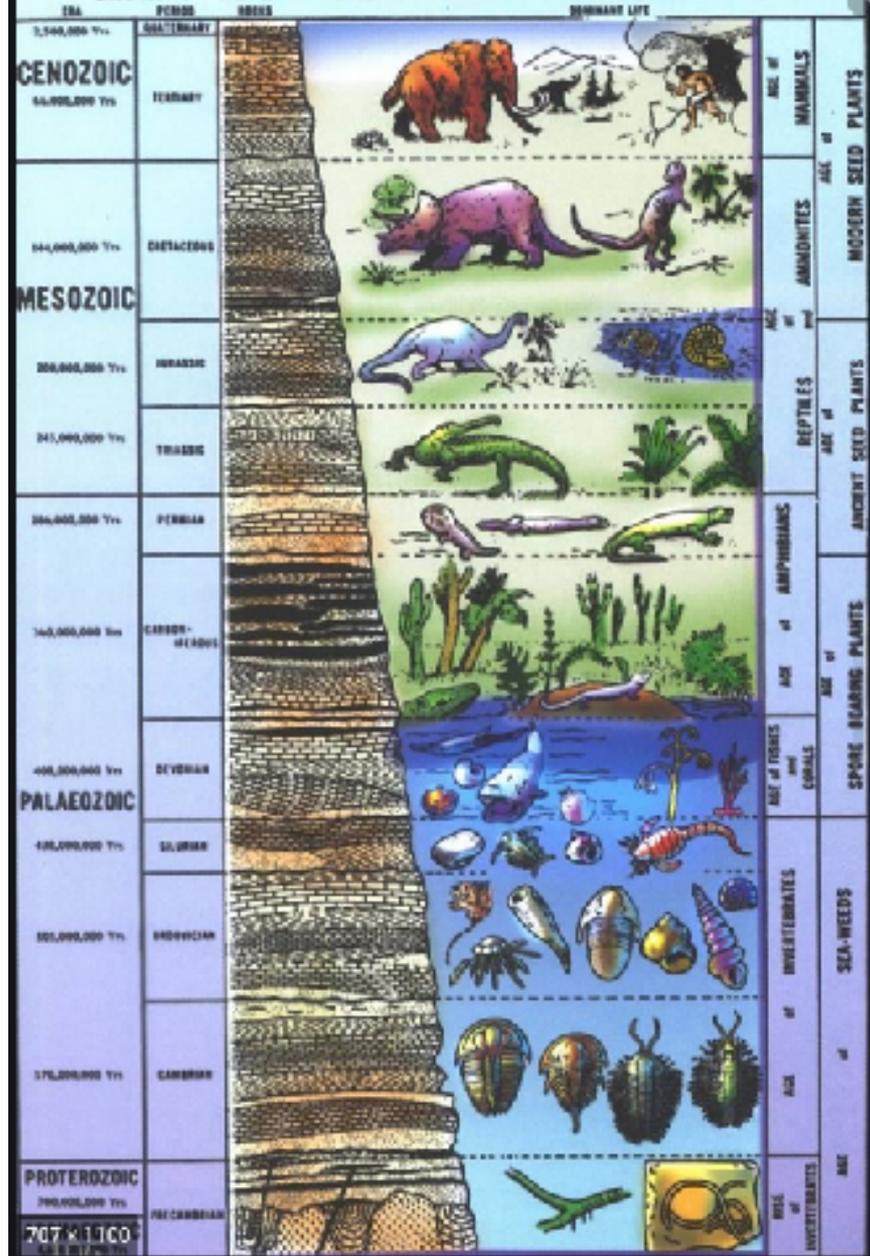
# Organismi aplodiplonti, con meiosi sporica



$n$ ,  
aploidia

$2n$ ,  
diploidia

**DIVISIONS OF GEOLOGICAL TIME  
SHOWING DEVELOPMENT OF PLANT AND ANIMAL LIFE**

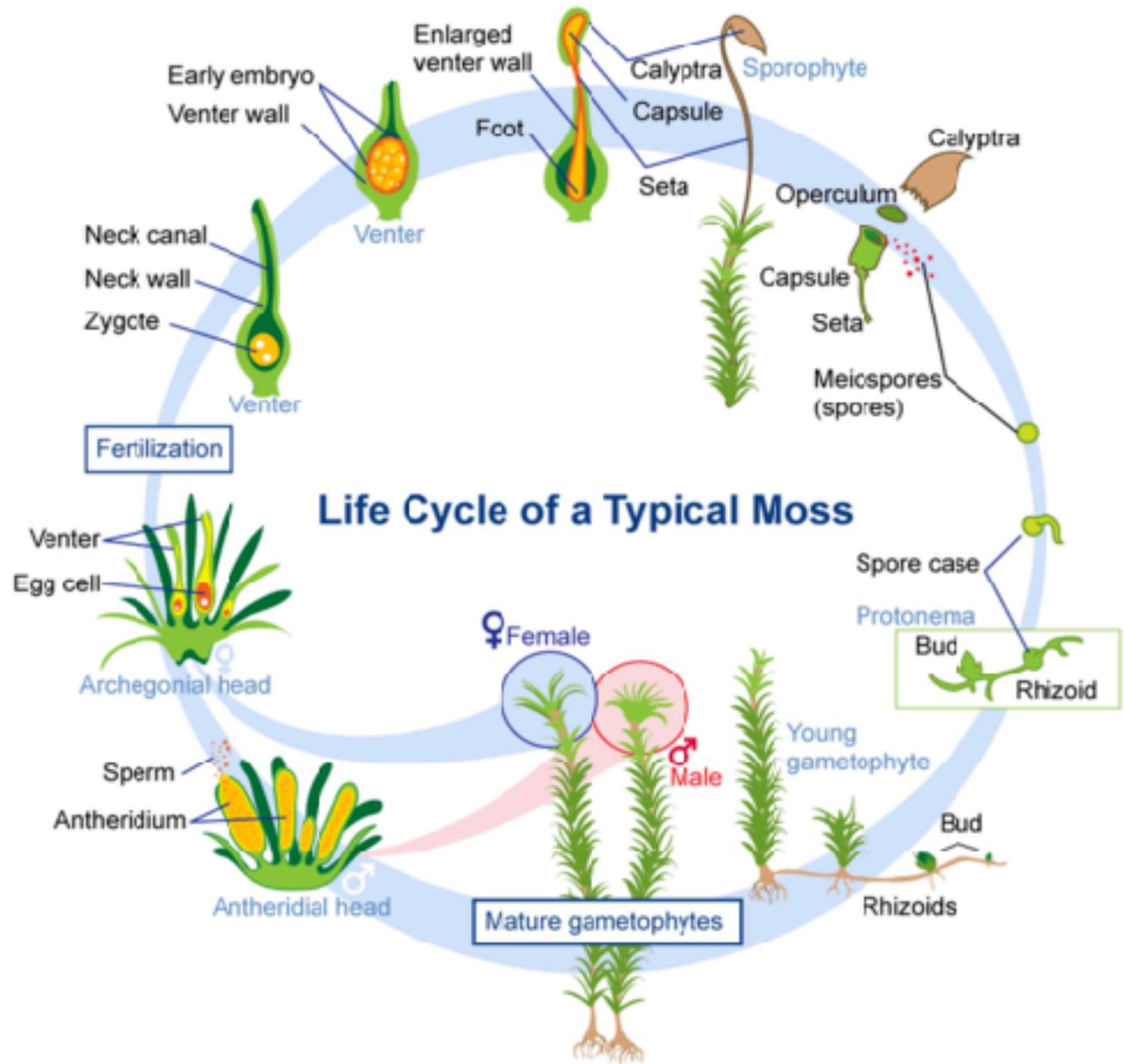


Per uscire dall'acqua, le alghe dovevano prevenire il disseccamento, e produrre dei sistemi di sostegno. All'inizio erano piantine di piccole dimensioni, adatte solo a ambienti formante umidi, con molta acqua liquida.



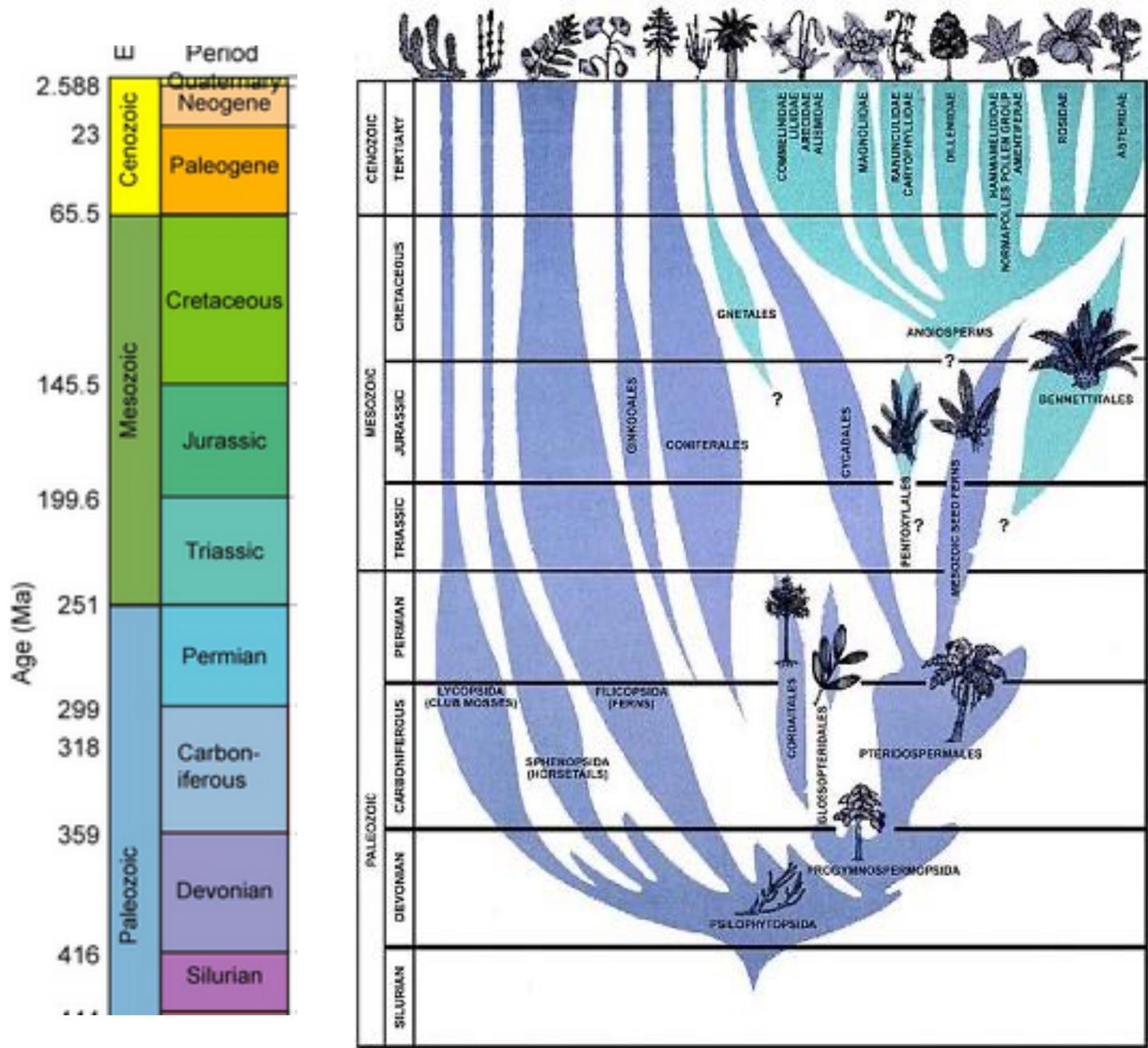
I primi organismi a uscire dall'acqua furono probabilmente organismi simili ai muschi moderni, con dominanza del gametofito. I loro sistemi riproduttivi sono ancora fortemente dipendenti dall'acqua. Ma lo sporofito non ha vita libera e indipendente, e vive da parassita sul gametofito.

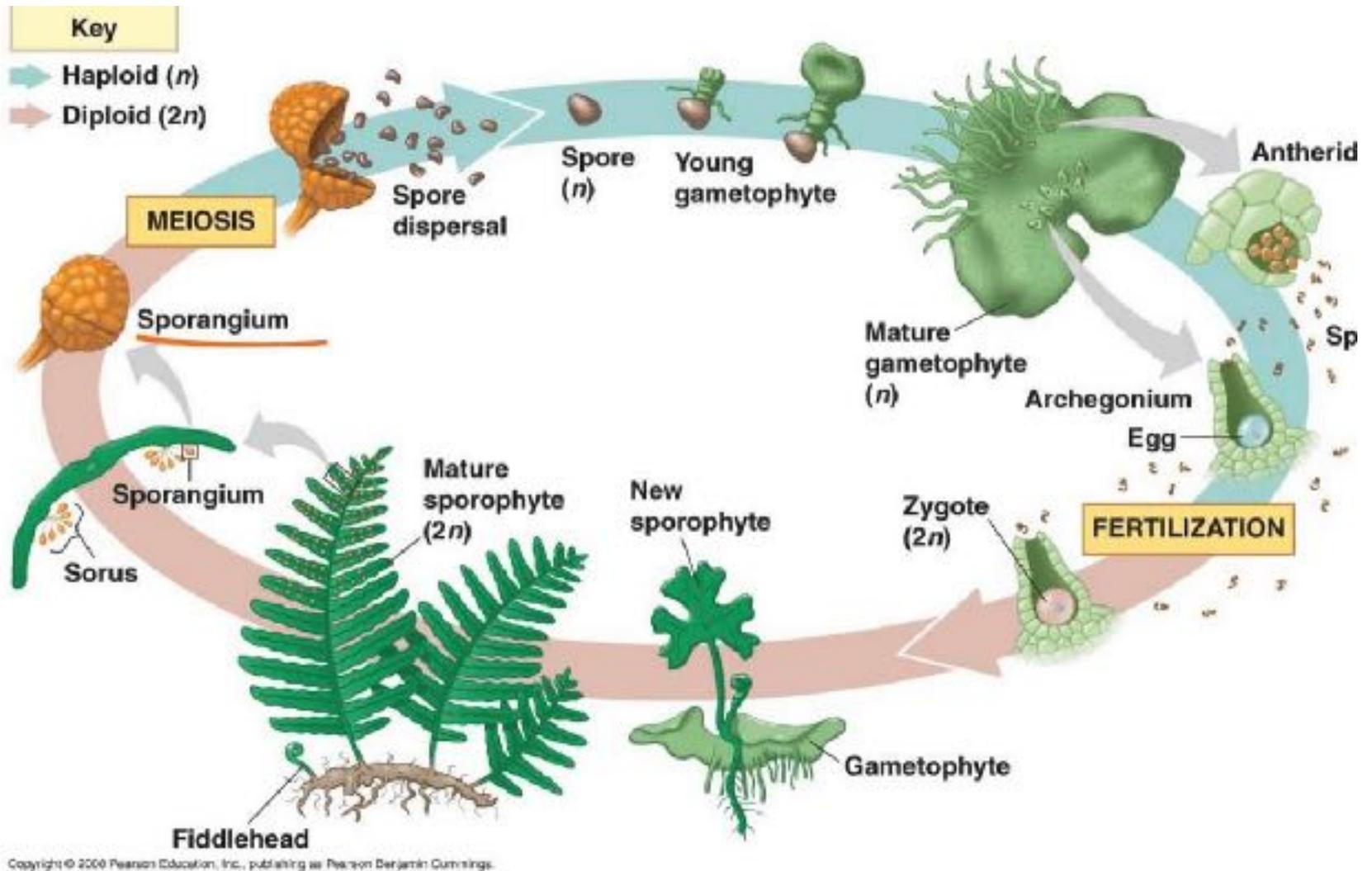
Tutte le altre piante terrestri, al contrario, hanno dominanza sporofitica.



Dal Devoniano al Permiano la terra è dominata dalle “pteridofite”. Queste a differenza dei muschi hanno evoluto sistemi vascolari, e quindi scatenato la lotta per la luce, con la crescita in altezza. Questo ha formato le grandi biomasse che oggi danno all’uomo i combustibili fossili. Anche queste piante però erano vincolate a luoghi umidi, a causa della loro strategia riproduttiva.





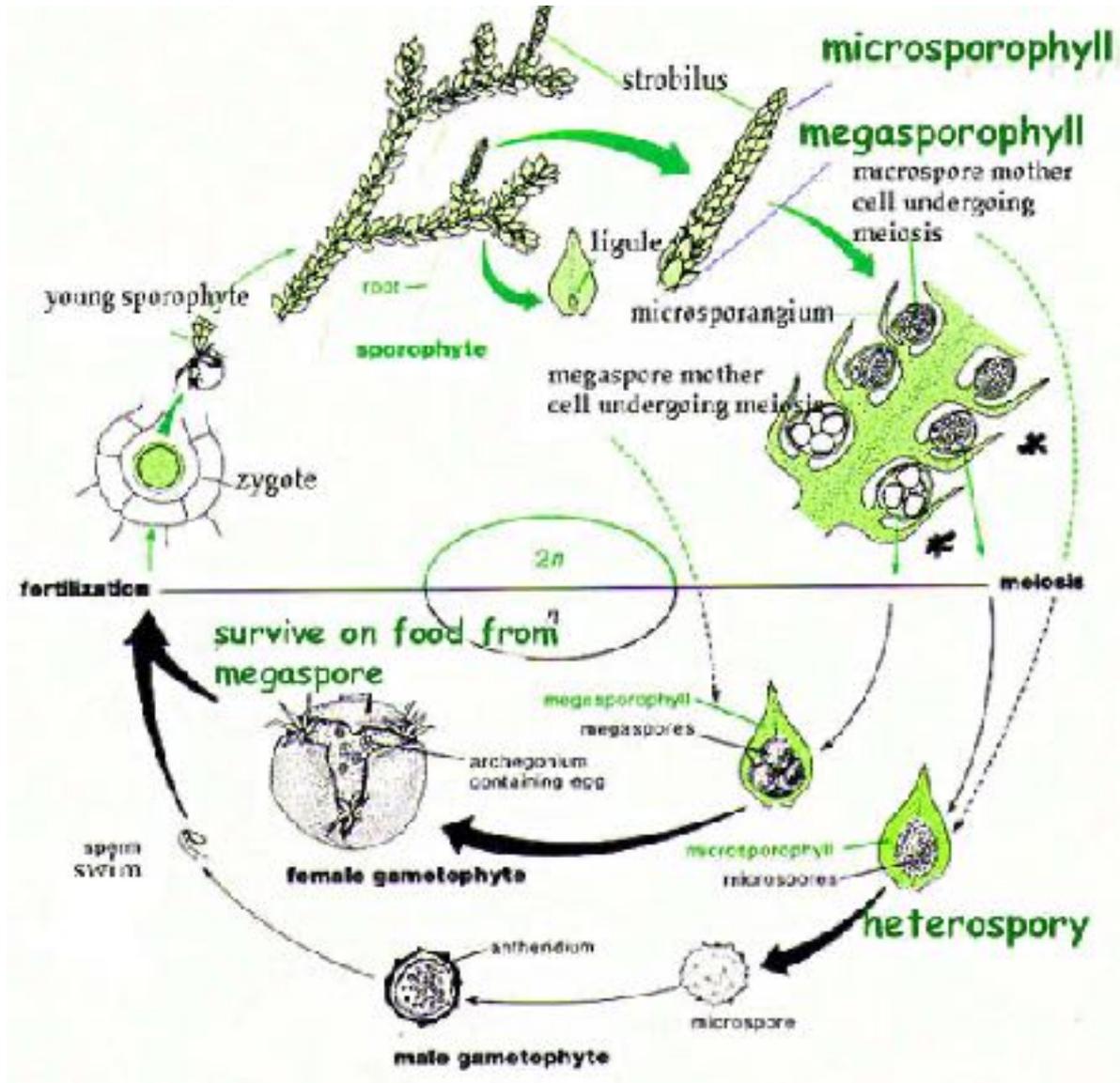


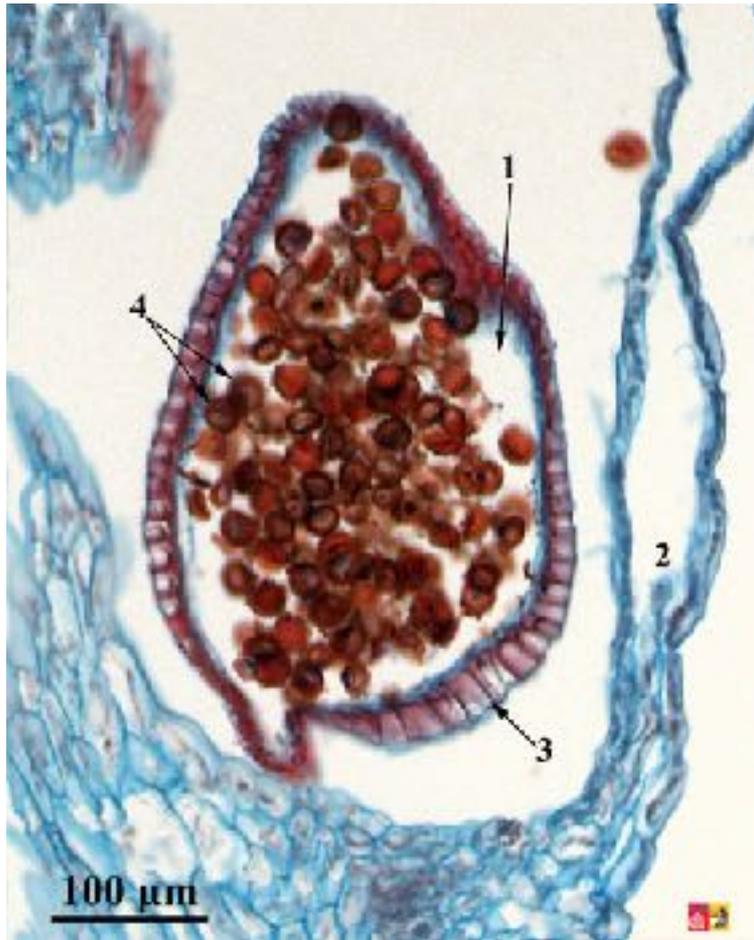
Si noti che gli sperm, liberati dall'anteridio, hanno bisogno di acqua liquida per raggiungere il collo dell'archegonio.

Nelle selaginella, però, le cose cambiano molto. Qui vi è eterosporia. Inoltre, in molte specie il gametofito endosporico cresce (poco) sullo sporofito, e solo lo zigote viene liberato.



*Selaginella selaginoides*





Micro- e macrosporofito, contenenti micro- e macrospore

## 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 MICROgametofito è un  
unico anteridio; il  
MEGAgametofito produce  
più archegoni

Le riserve del  
MEGAgametofito  
derivano in parte dalla  
sporofito materno

Acqua liquida: sì

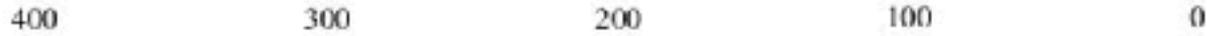
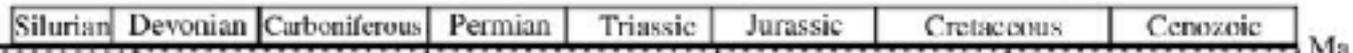
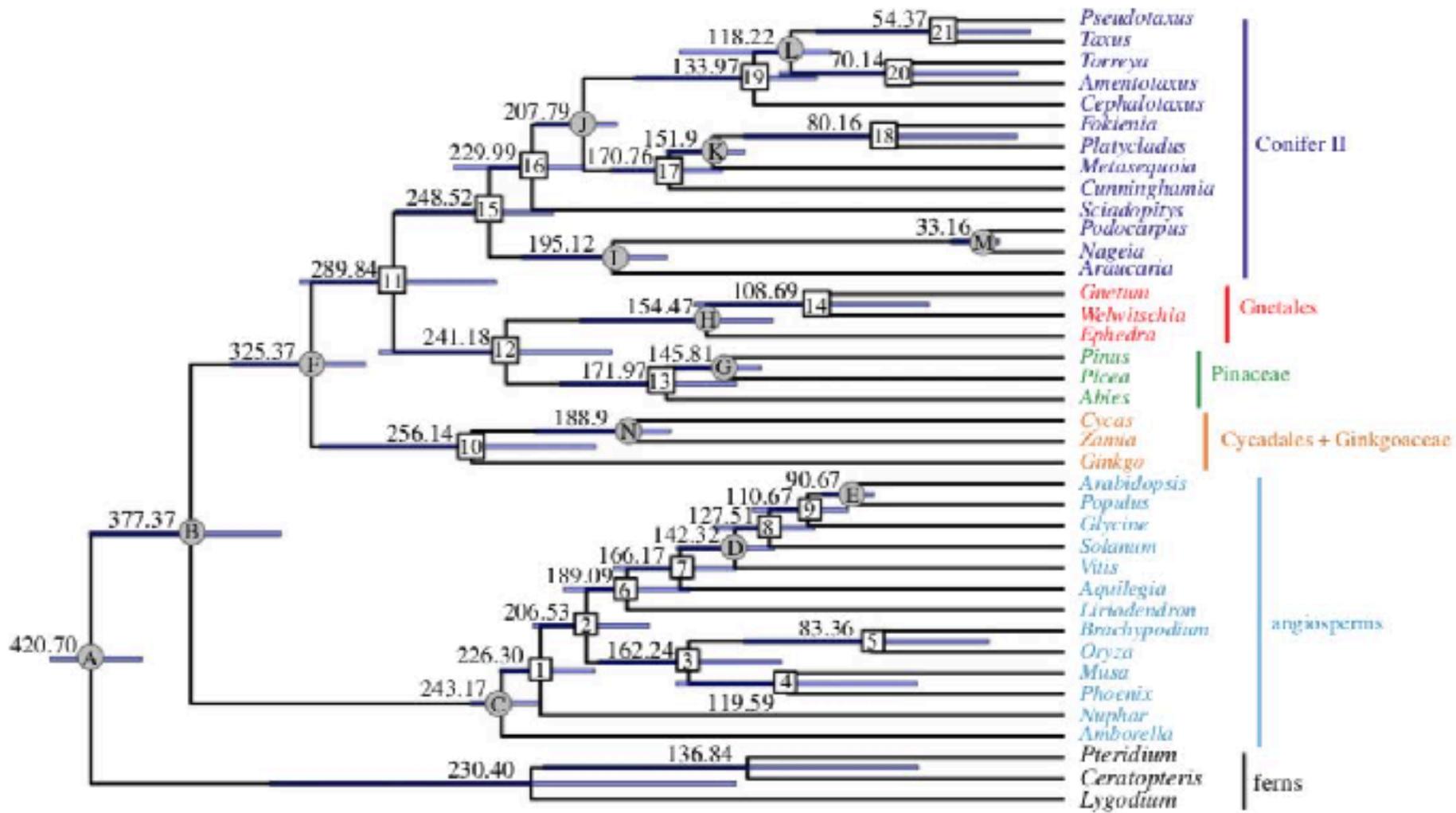
Avviene quindi la grande estinzione del Triassico, che lascia campo libero all'evoluzione delle gimnosperme, che si svincolano per prime dall'acqua liquida, con i gameti maschili privi di flagelli.

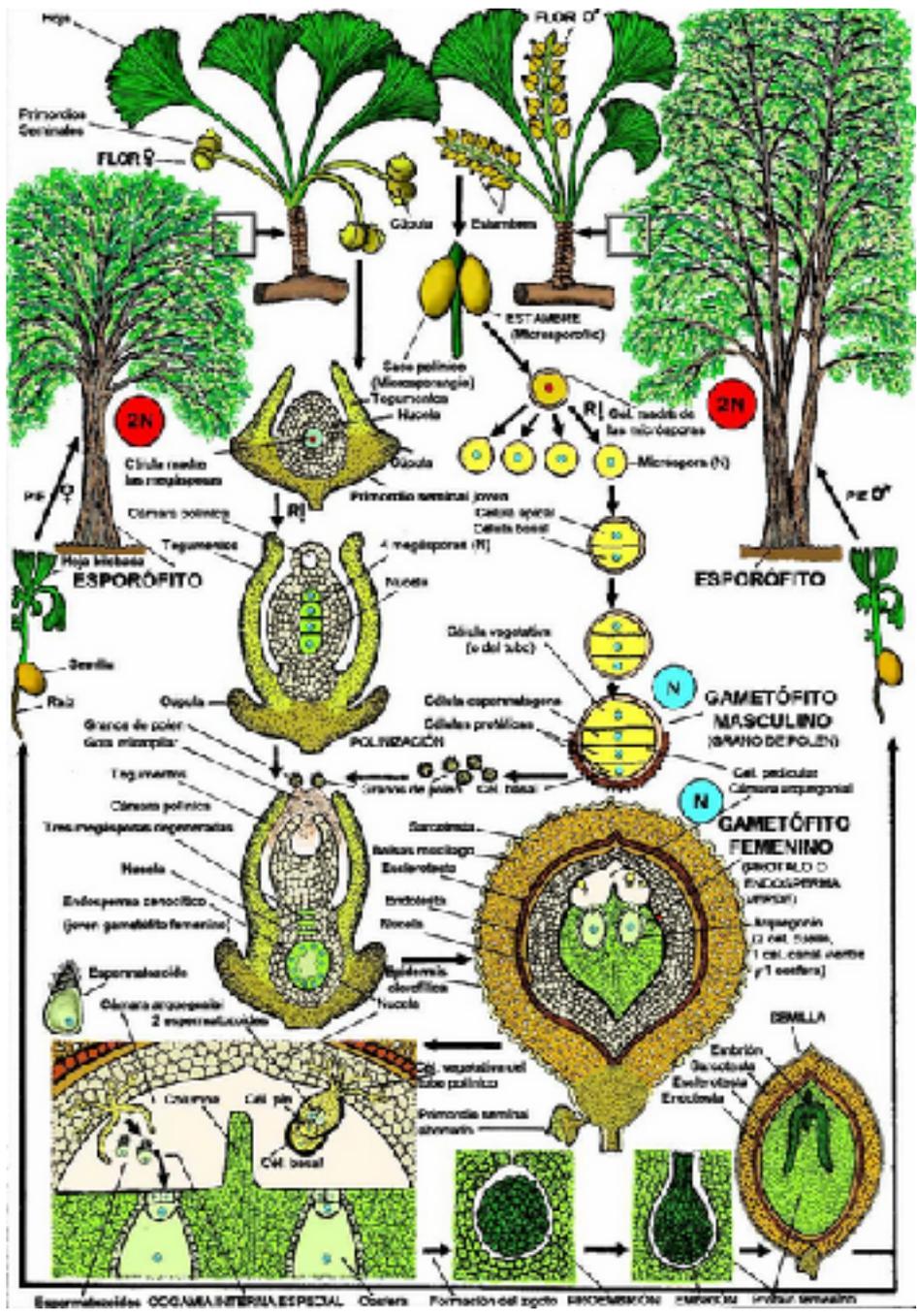


Tra le gimnosperme più primitive vi sono le specie del genere *Cycas* (unico genere della famiglia Cycadaceae), che assomigliano a delle palme, e il *Ginkgo biloba* L., unica specie sopravvissuta del genere e della famiglia Ginkgoaceae.

Fermo restando che tutte le gimnosperme, come vedremo, riducono di molto la fase aploide, questo clade differisce in un particolare molto importante da quello delle altre gimnosperme, ovvero la funzione del tubetto pollinico. Inoltre, sono le uniche ad avere ancora i gameti mobili (ciliati). Di fatto, sono le uniche tra gimno- e angiosperme a essere ancora, limitatamente, vincolate al mezzo liquido per la fecondazione.

Tutte le altre linee evolutive portano a uno svincolamento completo dall'acqua per la fecondazione.





Espermatocitos: OOCARÍOTIPAS ESPECIALES. Ovario: Formación del cigoto. FERTILIZACIÓN. ESPERMATOCITOS: INTRAR SEMINAL.

Le gimnosperme (e le angiosperme) non disseminano più le spore (microspore) come le felci o le selaginelle, ma l'intero gametofito maschile (il granulo pollinico), ridotto a poche cellule (2-3 nelle angiosperme)

Questo produrrà i gameti maschili solo una volta raggiunto il gametofito femminile, che produce archegoni contenenti i gameti femminili.

Di fatto, quindi, le spore (macro e micro) non sono liberate, ma restano sullo sporofito, ove germinano, producendo i gametofiti. Il macrogametofito permane sullo sporofito in attesa di ricevere i gameti maschili dal microgametofito, che nelle gimnosperme è di solito trasportato dal vento sotto forma di polline.



Strutture riproduttive femminili (in alto) e maschili in Ginkgo, con ingrandimento della struttura femminile che evidenzia il macrogametofito e il micropilo.



Granuli pollinici, ovvero individui apolidi (microgametofiti). Essi genereranno i gameti maschili una volta raggiunta la camera pollinica. Non producono però anteridi. Devono essere piccoli e prodotti in gran quantità, quindi hanno pochissime sostanze di riserva.

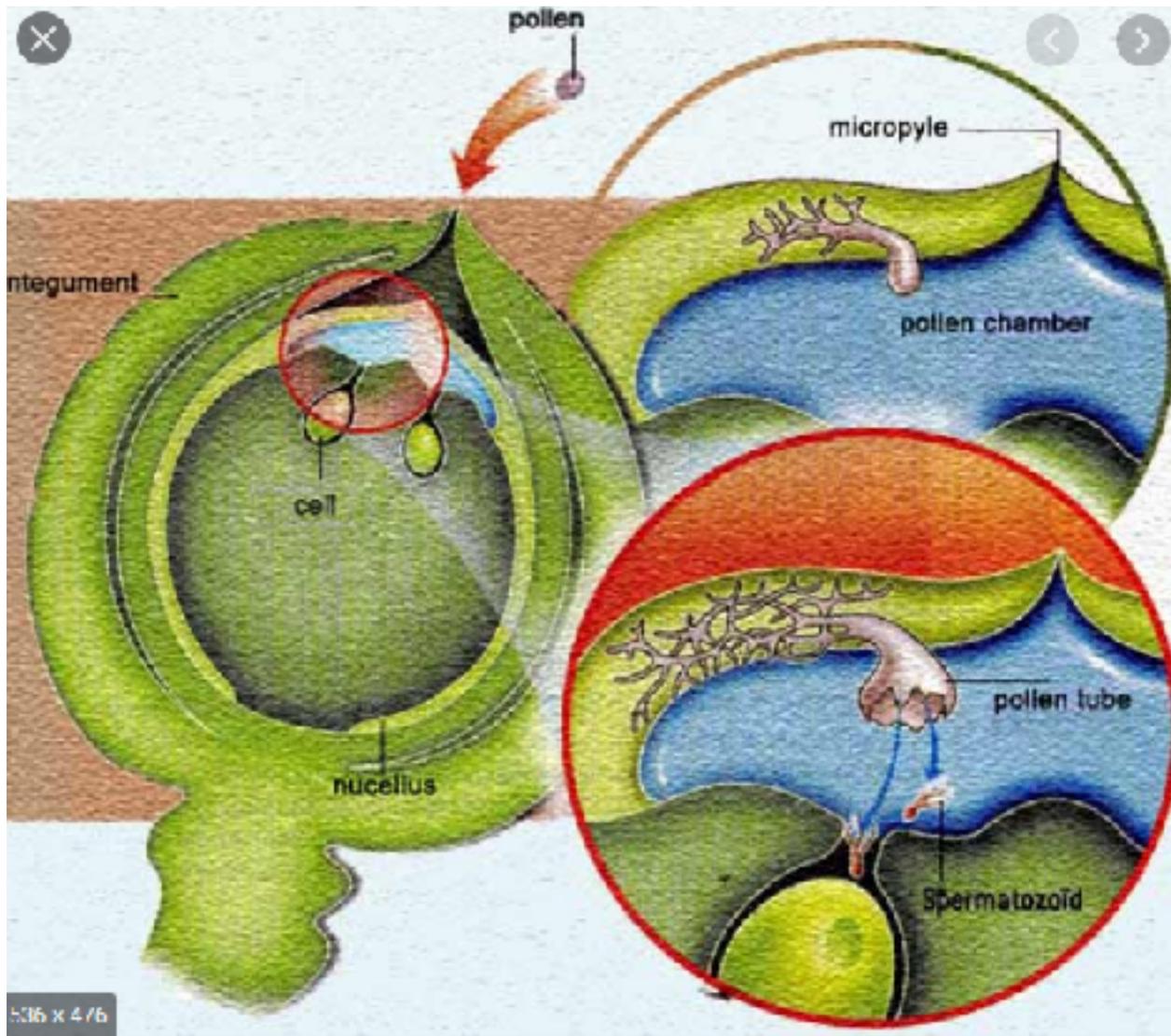
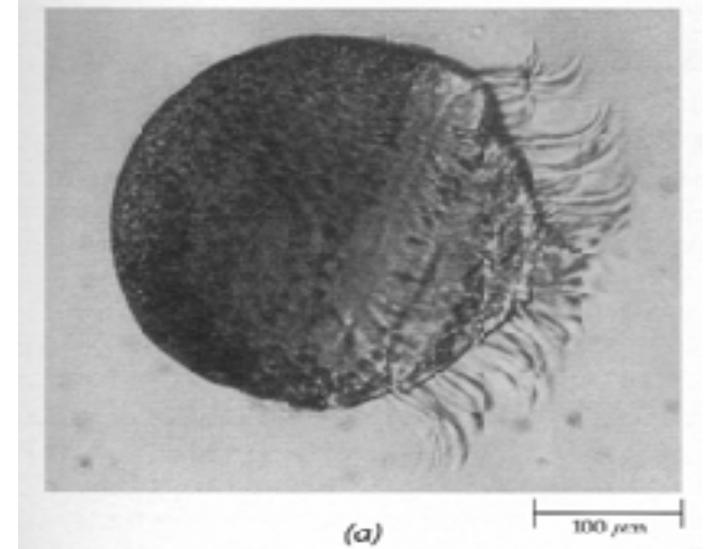
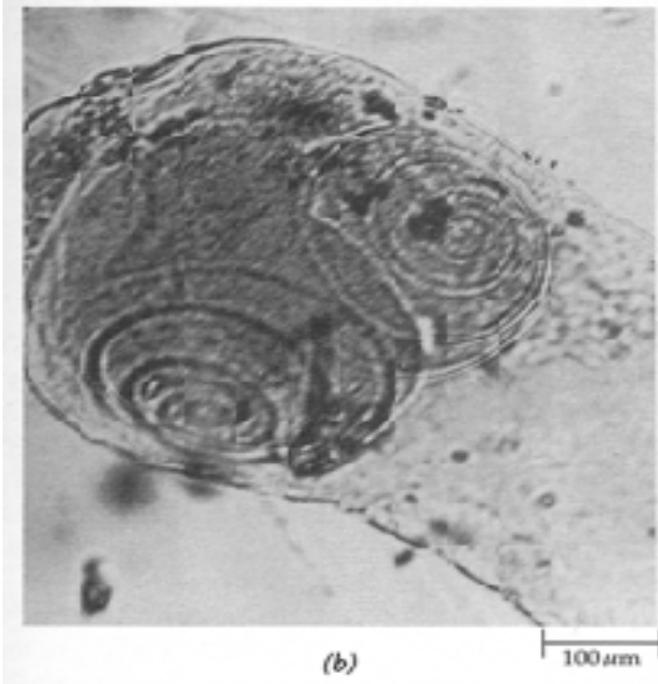
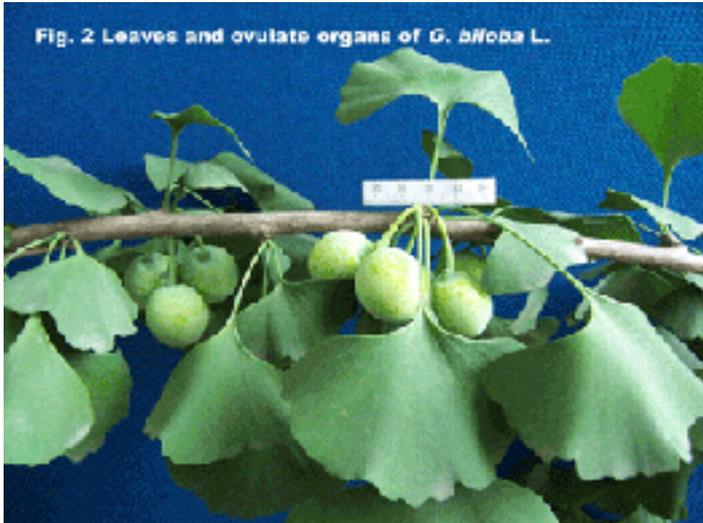


Fig. 2 Leaves and ovulate organs of *G. biloba* L.







Le altre gimnosperme normalmente sono monoiche. Inoltre, non presentano gameti flagellati o ciliati, che quindi devono essere fisicamente trasportati alla cellula uovo per poter compiere la fecondazione. Cambia quindi la funzione del tubetto pollinico.





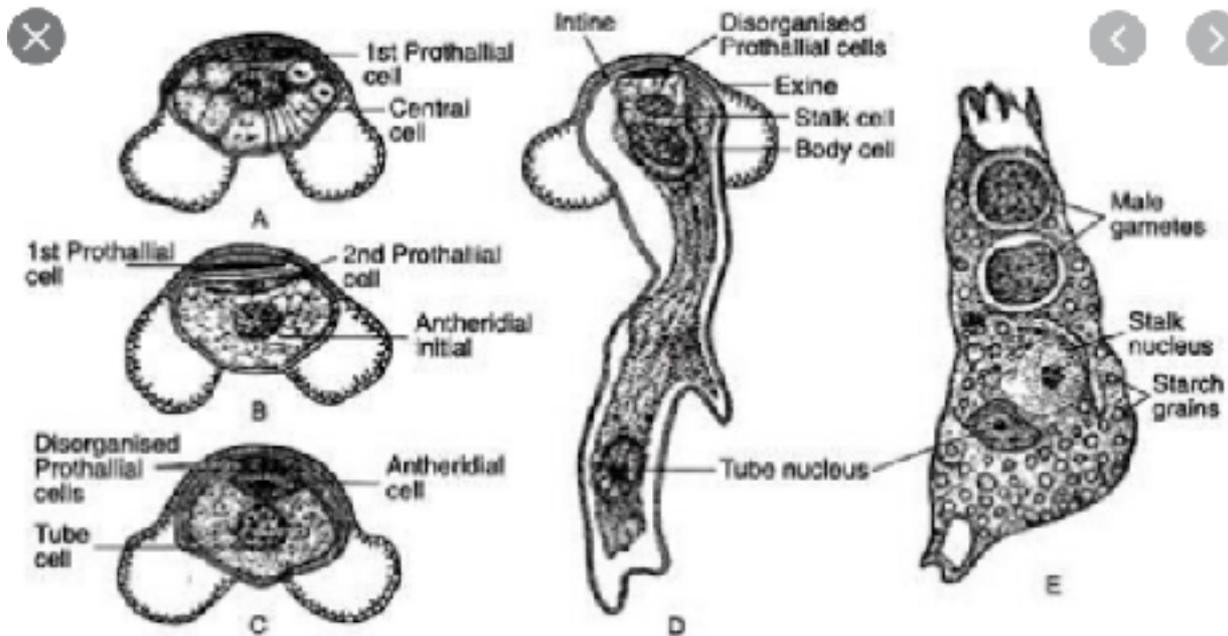


Fig. 1.66 : *Pinus* : A-E. The stages in the development of male gametophyte

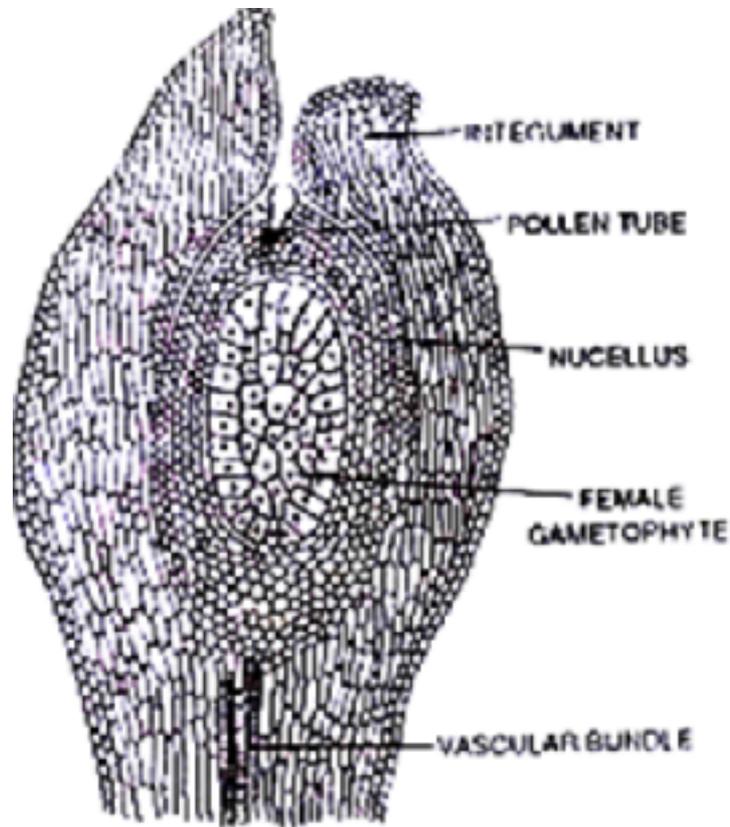
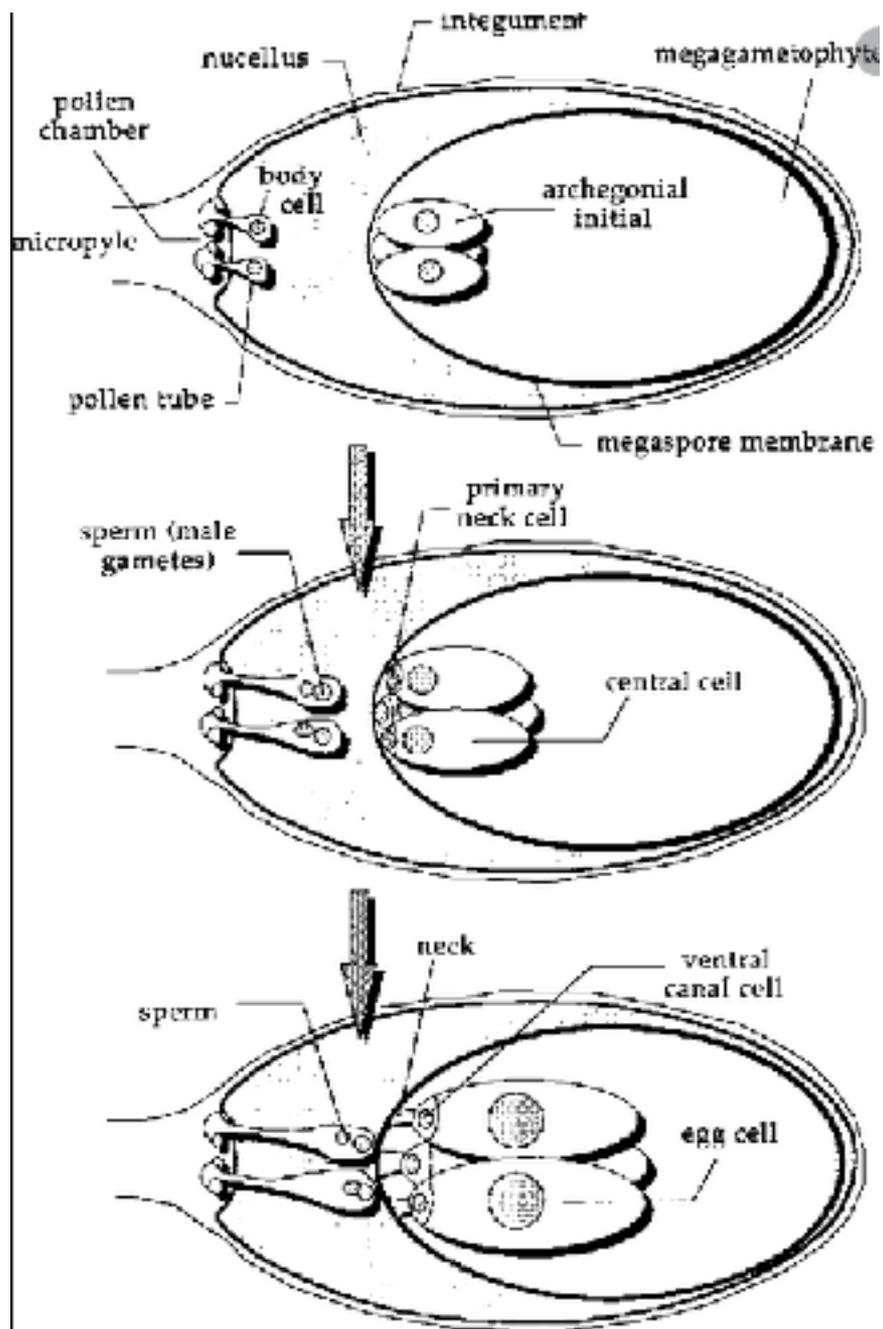
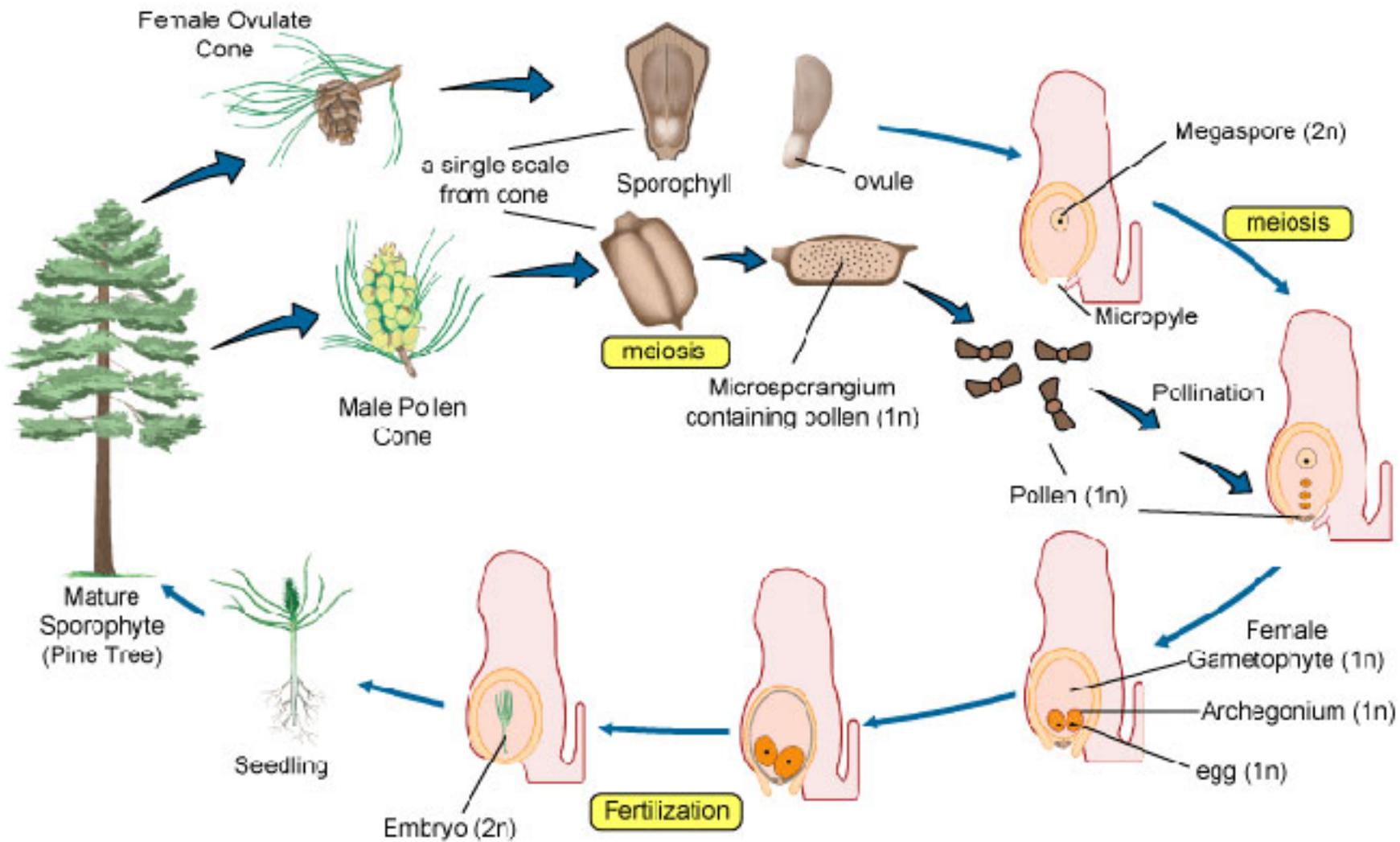


Fig. 4.46. *Pinus roxburghii*. V.S. ovule with young cellular female gametophyte.





End-Ordovician, 444 million years ago, 86% of species lost -- Graptolite 2-3 cm length ¶

Late-Devonian, 375 million years ago, 75% of species lost -- Trilobite, 5 cm length ¶

**End-Permian, 251 million years ago, 96% of species lost -- A cataclysmic eruption near Siberia blasted CO<sub>2</sub> into the atmosphere. Methanogenic bacteria responded by belching out methane, a potent greenhouse gas. Global temperatures surged while oceans acidified and stagnated, belching poisonous hydrogen sulfide. ¶**

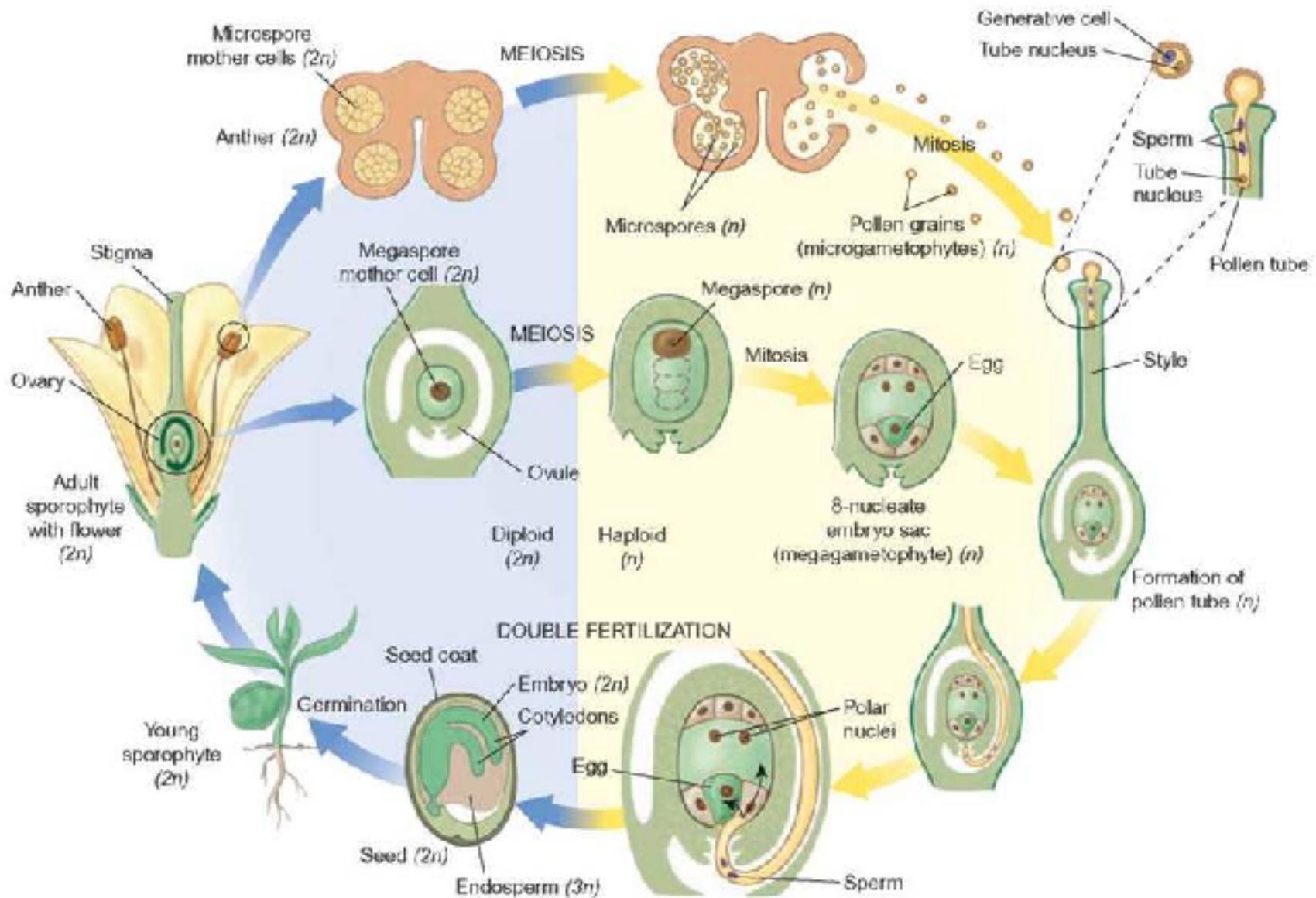
**End-Triassic, 200 million years ago, 80% of species lost -- Of all the great extinctions, the one that ended the Triassic is the most enigmatic. No clear cause has been found. ¶**

**End-Cretaceous, 66 million years ago, 76% of all species lost -- volcanic activity and climate change already placed the ammonites under stress. The asteroid impact that ended the dinosaurs' reign provided the final blow. ¶**





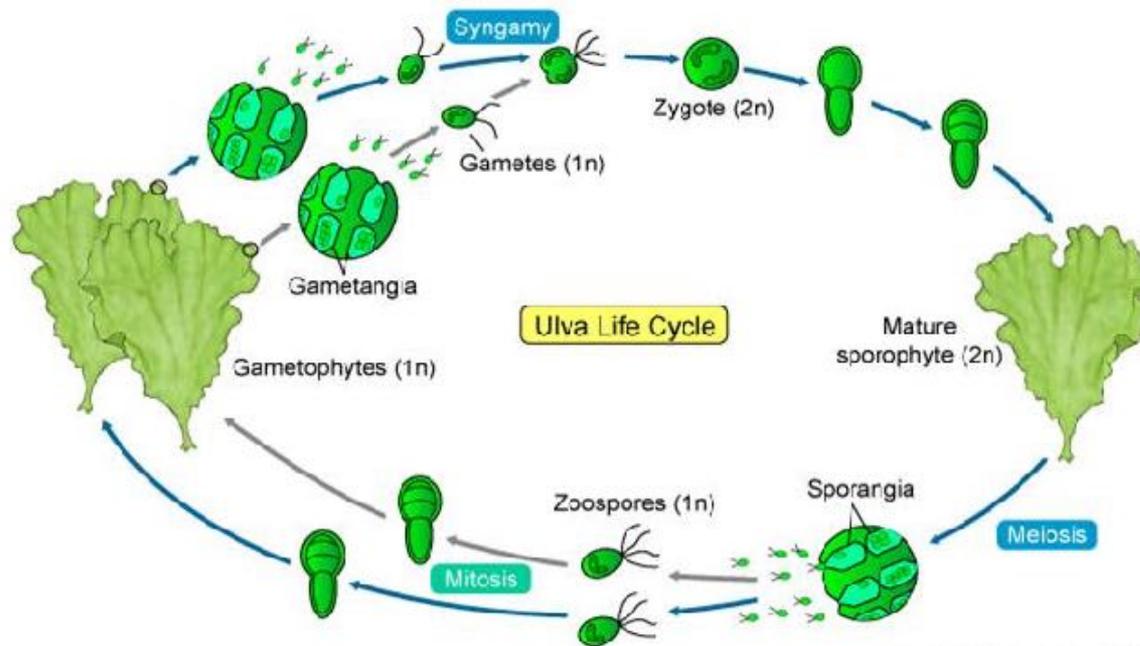
*John Muir*  
2013



Ciclo delle angiosperme. Si noti la comparsa del fiore, e la scomparsa degli archegoni.

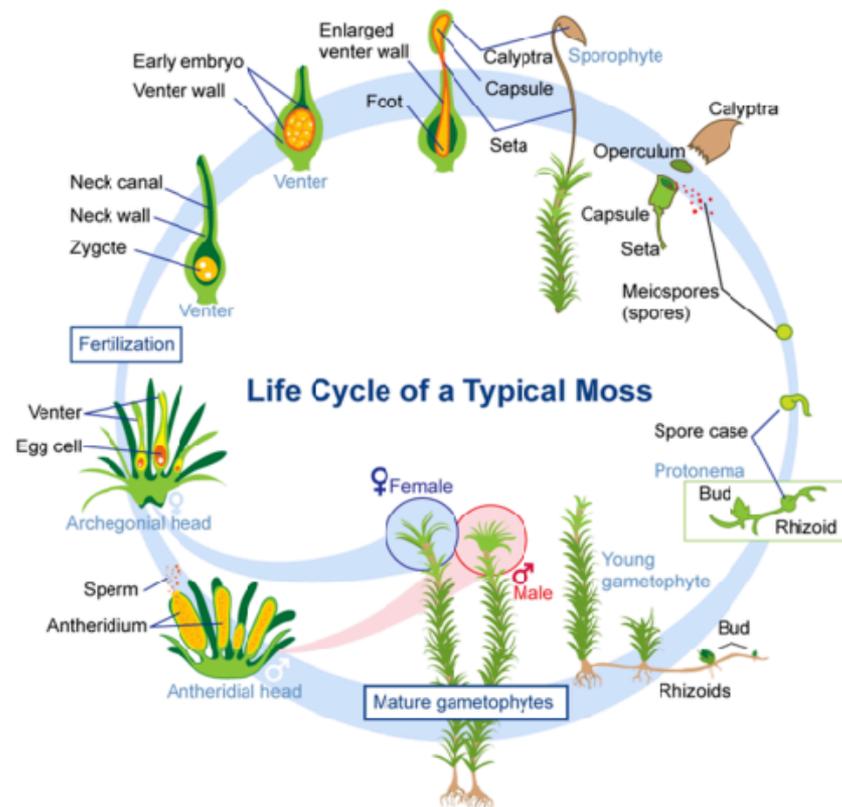
## RIASSUMENDO

1) Nelle piante si ha un'alternanza tra SPOROFITI diploidi che per meiosi producono spore e GAMETOFITI aploidi che per mitosi producono gameti



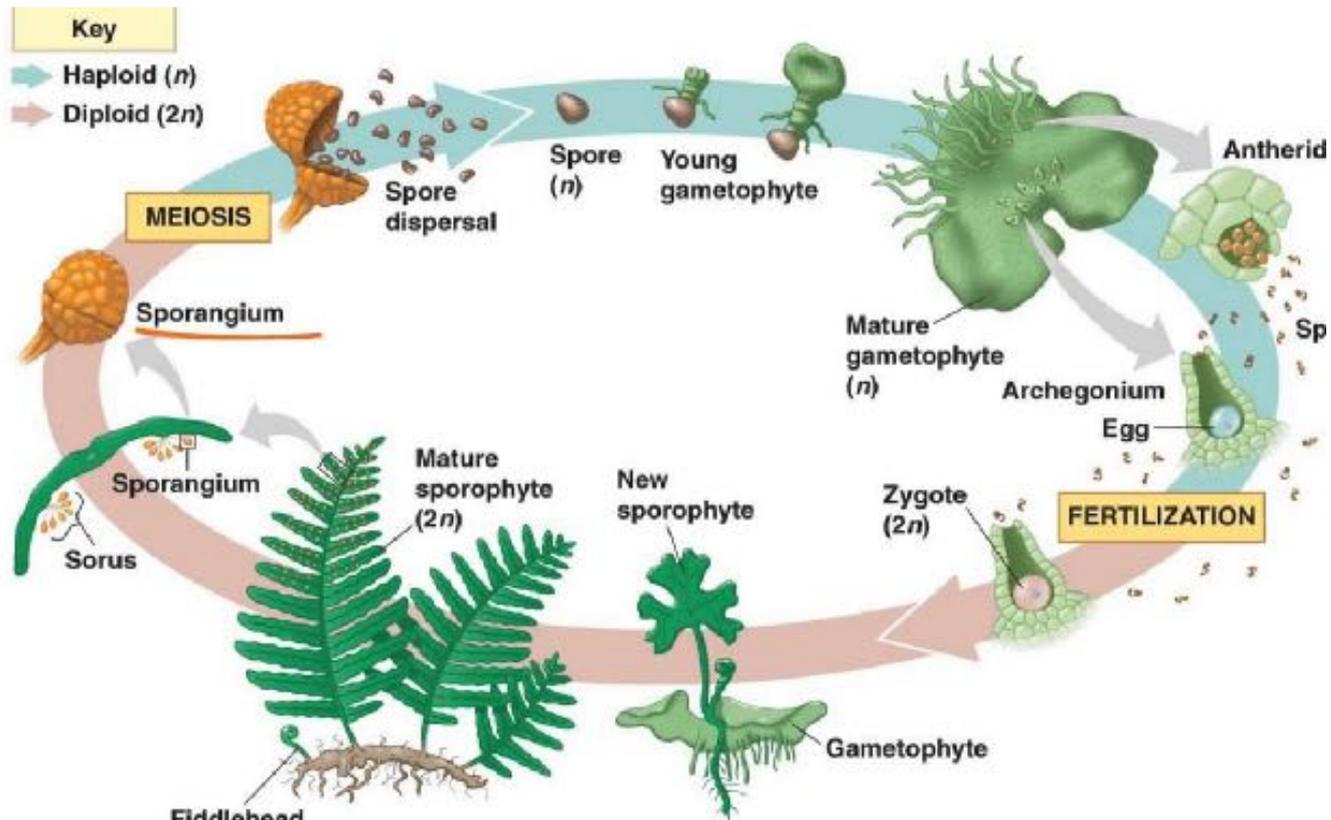
## RIASSUMENDO

2) In muschi ed epatiche il Gametofito è prevalente per biomassa e durata, mentre lo sporofito perde la capacità di fare fotosintesi e vive a spese del Gametofito



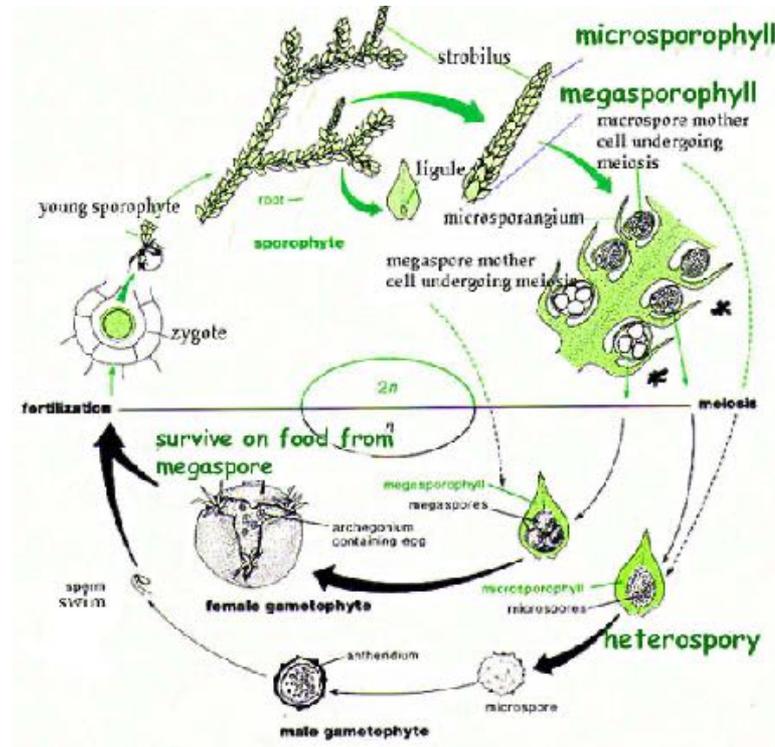
## RIASSUMENDO

3) Nelle Pteridofite lo Sporofito è prevalente per biomassa e durata, mentre il Gametofito (che ha vita indipendente) ha biomassa e durata molto brevi



## RIASSUMENDO

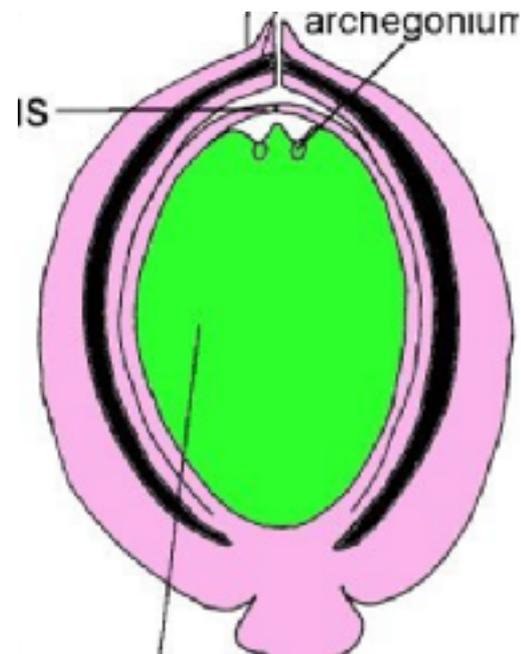
4) Nelle Selaginelle (“Pteridofite”) lo Sporofito presenta eterosporia: produce macrospore da cui originano gametofiti femminili, e microspore da cui originano gametofiti maschili.



## RIASSUMENDO

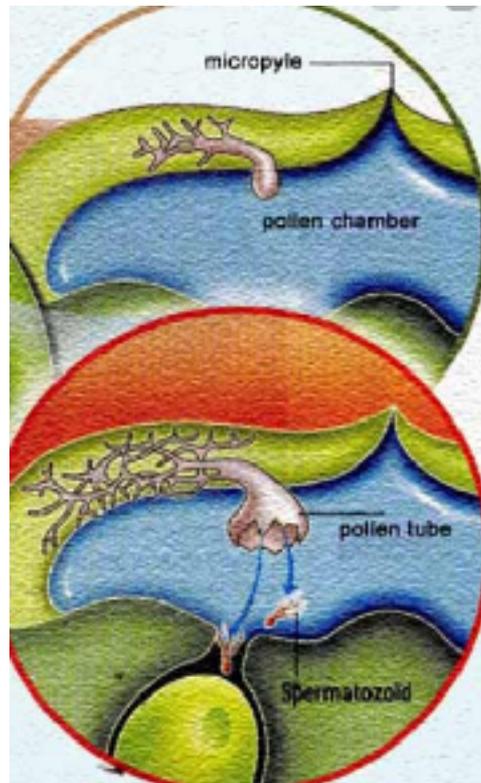
5) Nelle Gimnosperme:

- A) le spore non vengono trasportate dal vento, ma germinano direttamente sullo sporofito.
- B) i gametofiti maschili (granuli di polline) vengono trasportati dal vento,
- C) i gametofiti femminili sono rinchiusi in una struttura (la nocella) prodotta dallo sporofito, che ha un' apertura verso l'esterno (micropilo)



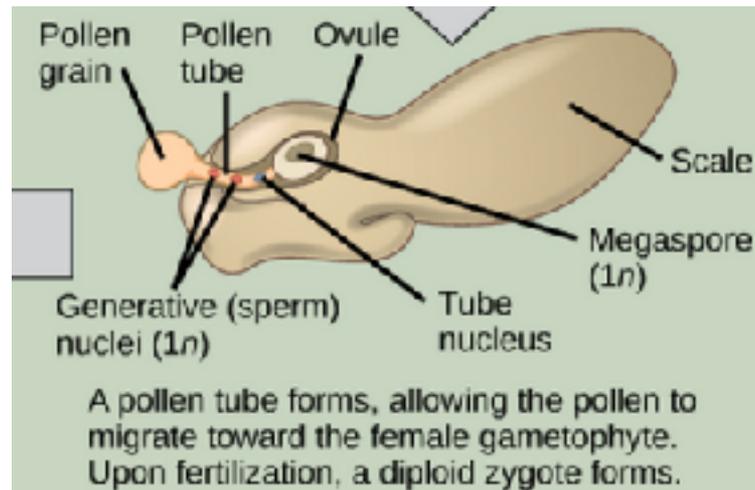
## RIASSUMENDO

6) Nelle Gimnosperme più primitive (*Cycas* e *Ginkgo*) i gametofiti maschili producono un tubetto pollinico che ha principalmente funzione trofica, e successivamente gameti cigliati che nuotano nel liquido della camera micropilare per raggiungere il gamete femminile. La fecondazione è ancora legata alla presenza di acqua esterna.



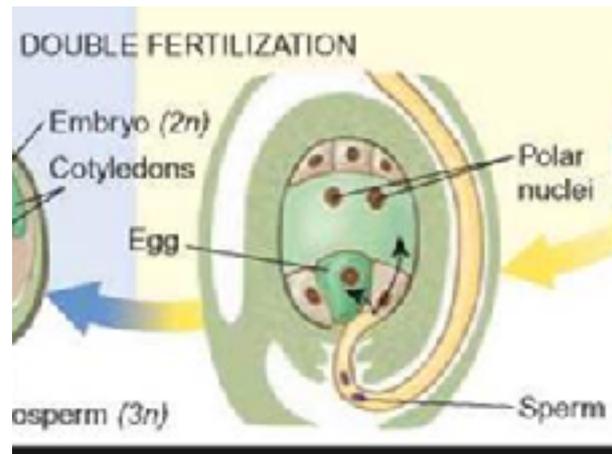
## RIASSUMENDO

7) Nelle Gimnosperme più evolute (ad es. Pini e Abeti) i gametofiti maschili producono un tubetto pollinico che raggiunge direttamente il gamete femminile. I gameti maschili perdono le ciglia (sono trasportati da correnti citoplasmatiche all'interno del tubetto) e la fecondazione si svincola per la prima volta dall'acqua esterna.



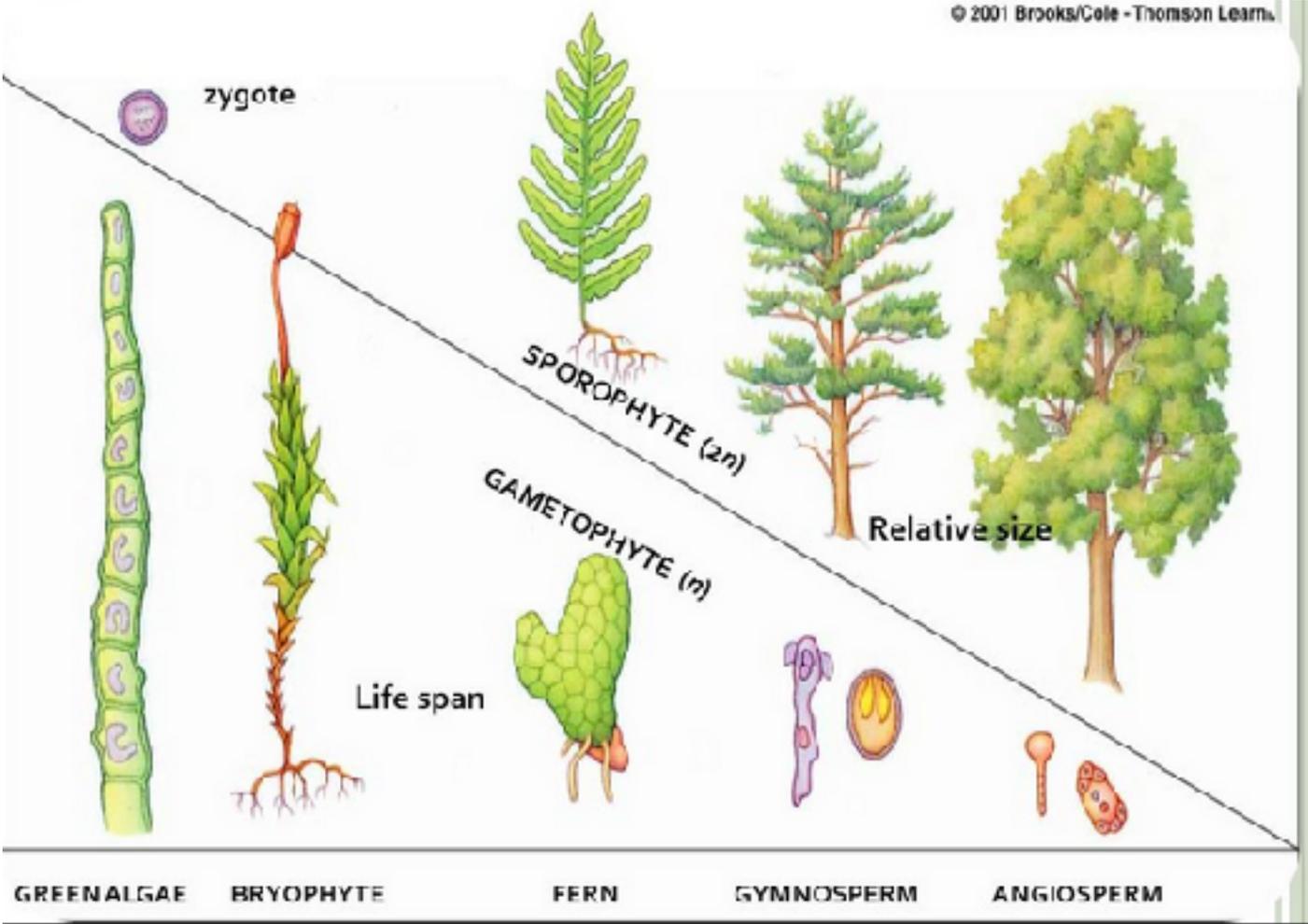
## RIASSUMENDO

8) Nelle Angiosperme il Gametofito femminile è completamente rinchiuso in una struttura diploide formata dallo sporofito (l'ovario). Il tubetto pollinico trasporta 2 gameti aploidi, uno dei quali feconda la cellula uovo, l'altro un nucleo diploide derivante dalla fusione dei 2 nuclei polari (formando un tessuto di riserva triploide detto endosperma secondario)



# IN SINTESI

© 2001 Brooks/Cole - Thomson Learning



**Muschi, Epatiche e  
Antocerote  
("Briofite")**



**“Briofite” – c. 20.000 specie**



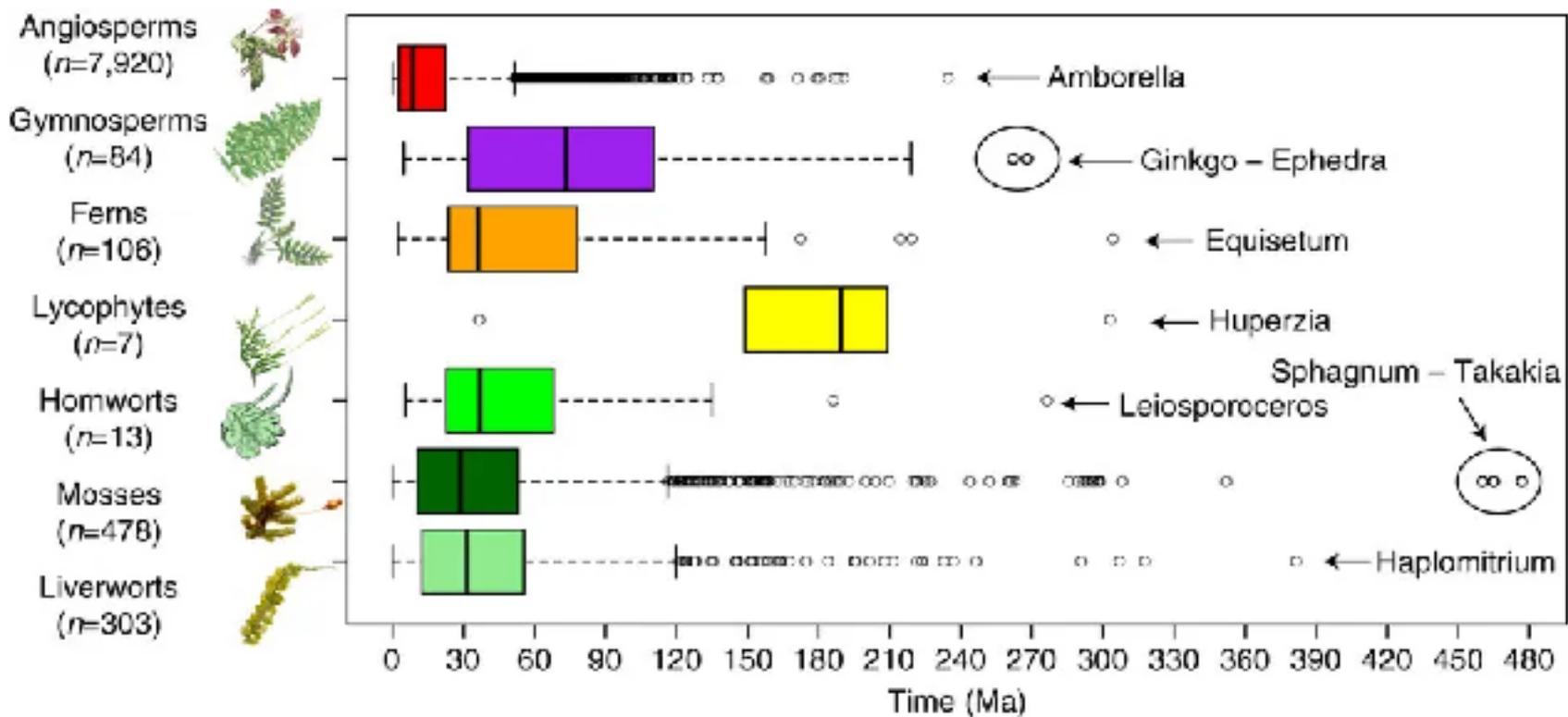
**Muschi (Bryophyta s.str.): circa 12.000 specie**

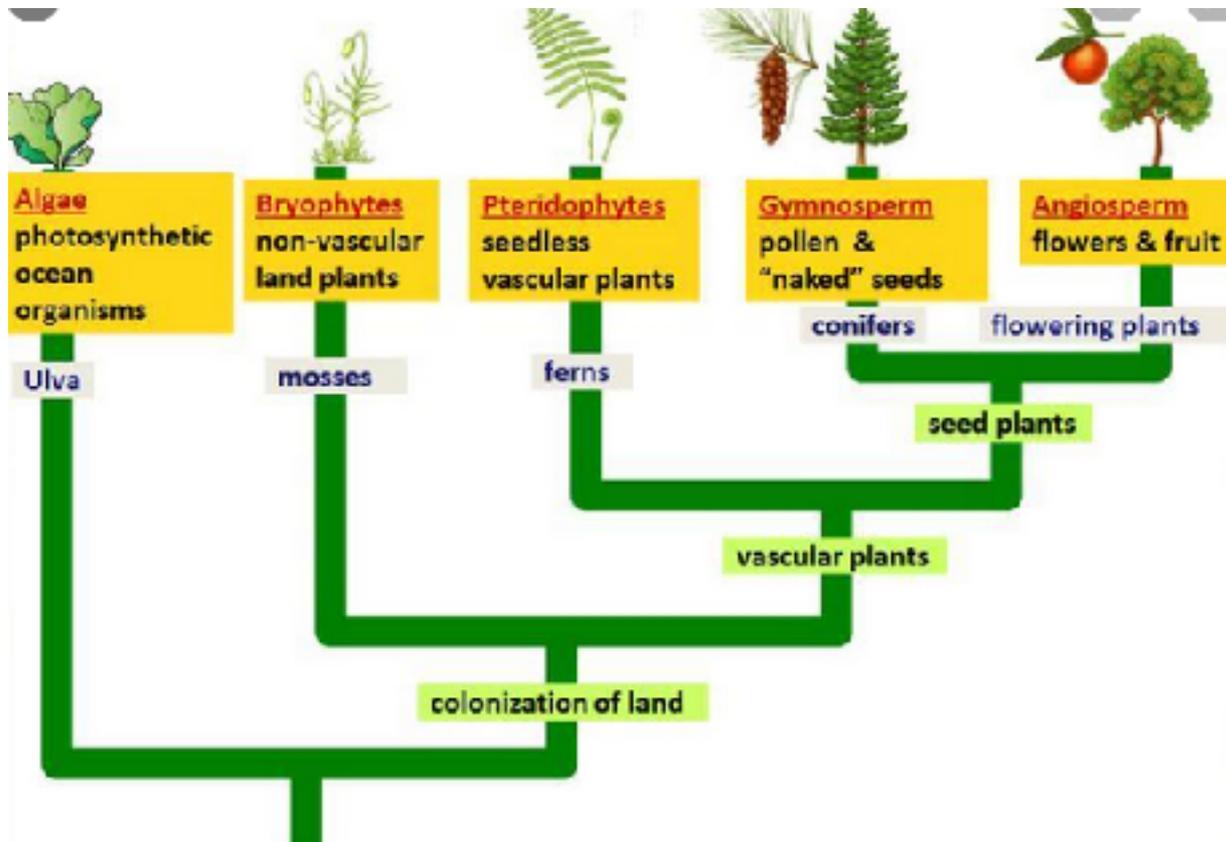


**Epatiche (Marchantiophyta): circa 7500 specie**

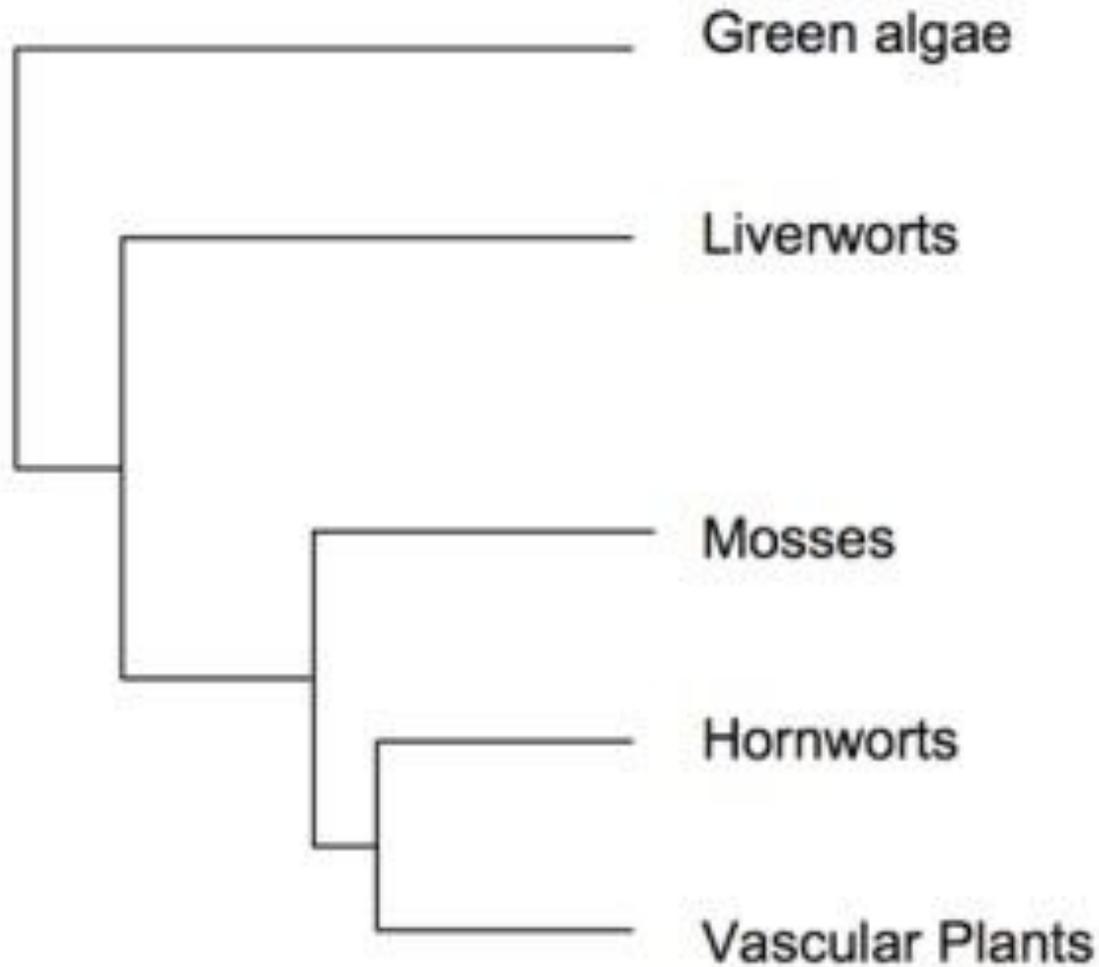


**Anthocerotota: c. 100-150 specie**

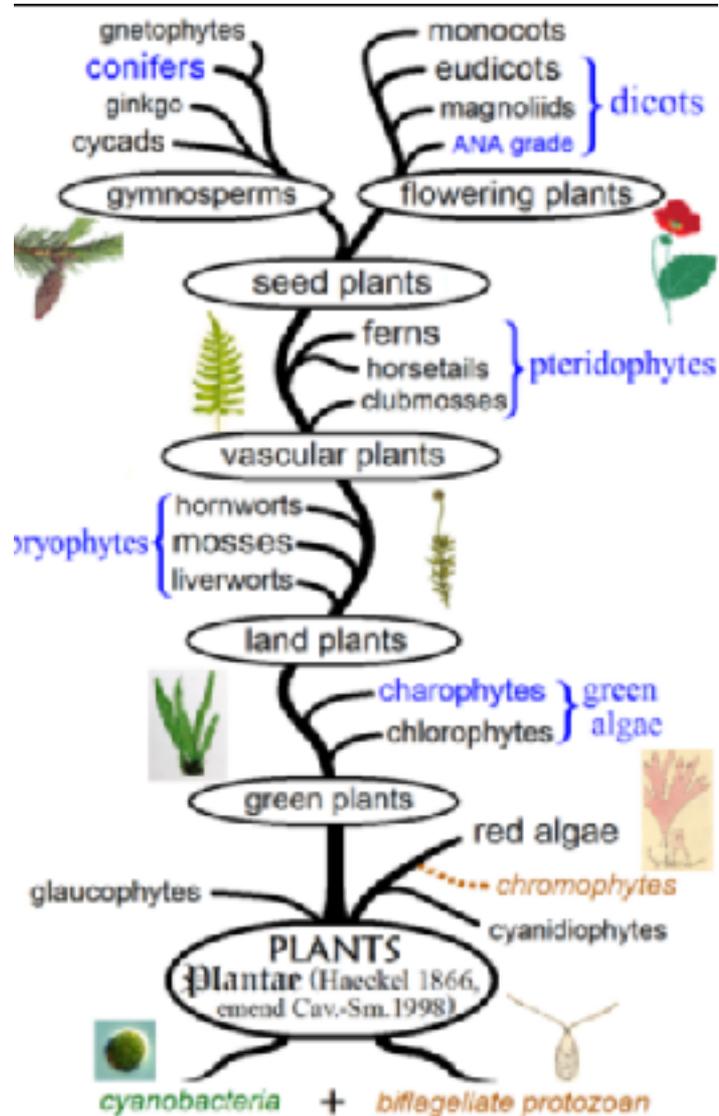


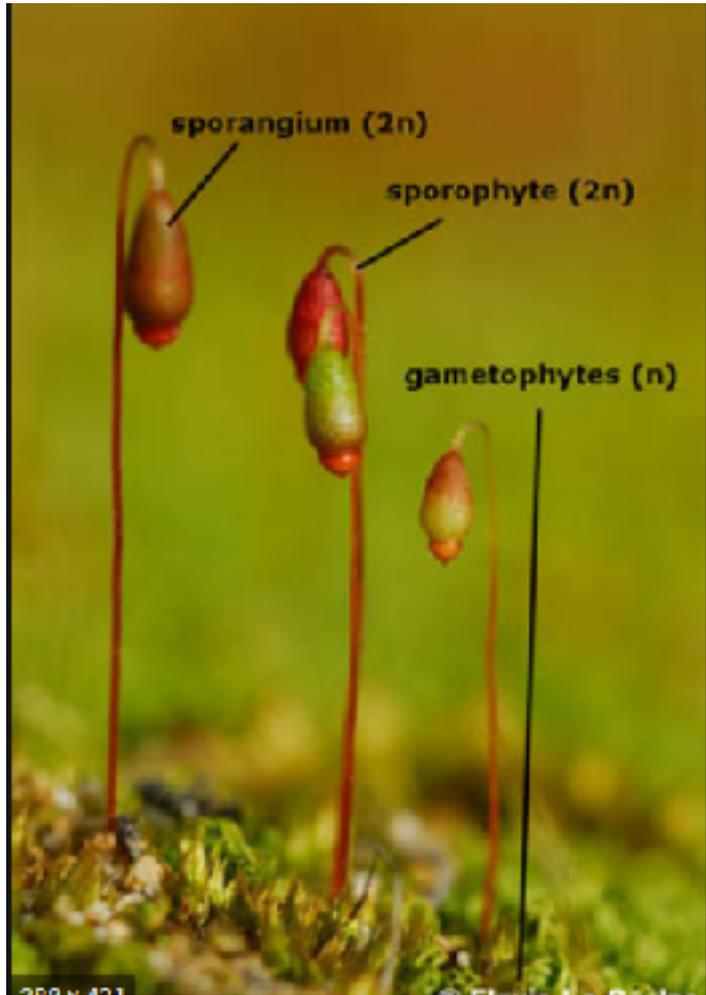


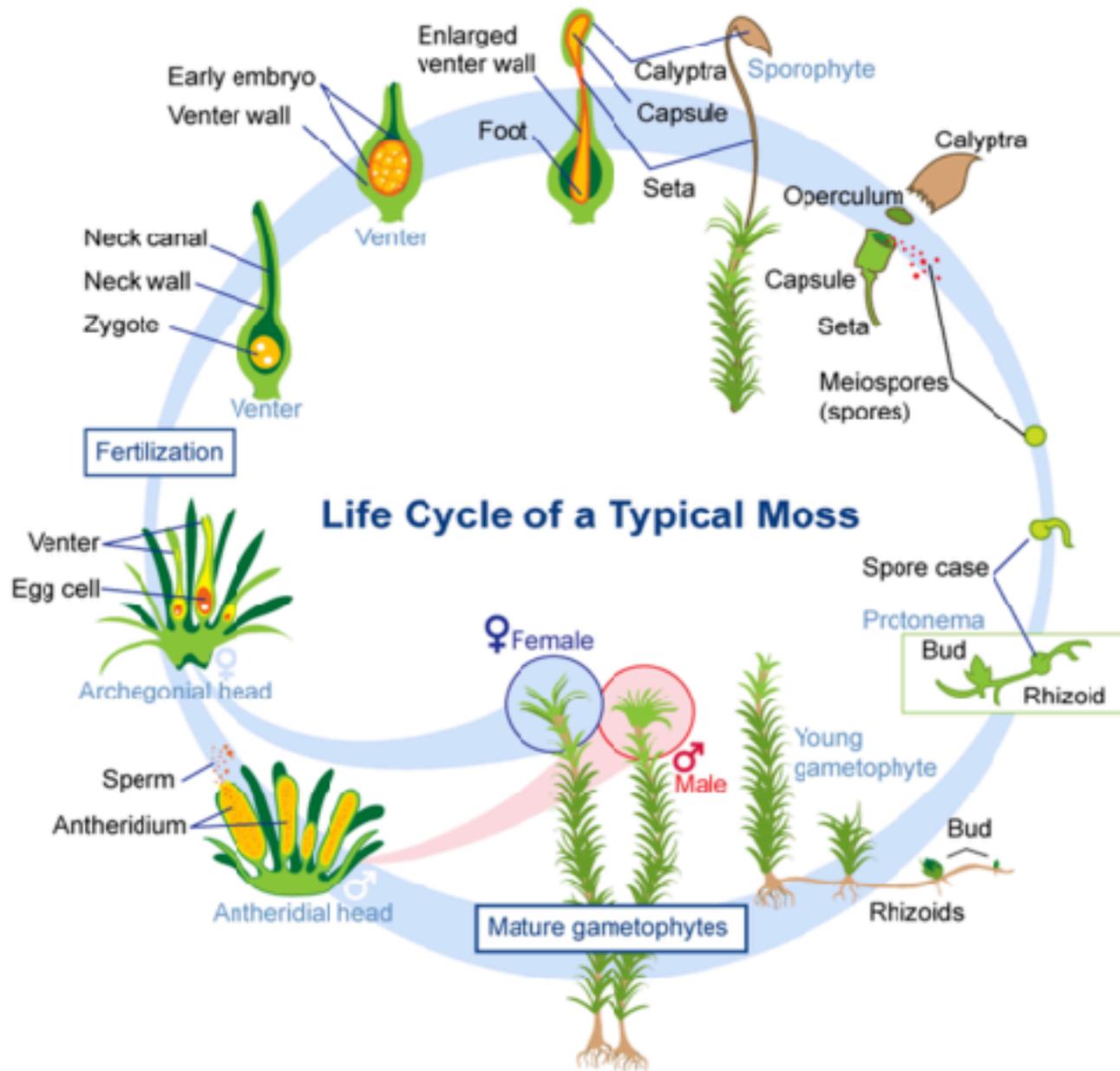
Originariamente le “briofite” erano considerate un gruppo monofiletico, caratterizzato dalla dominanza della generazione aploide.

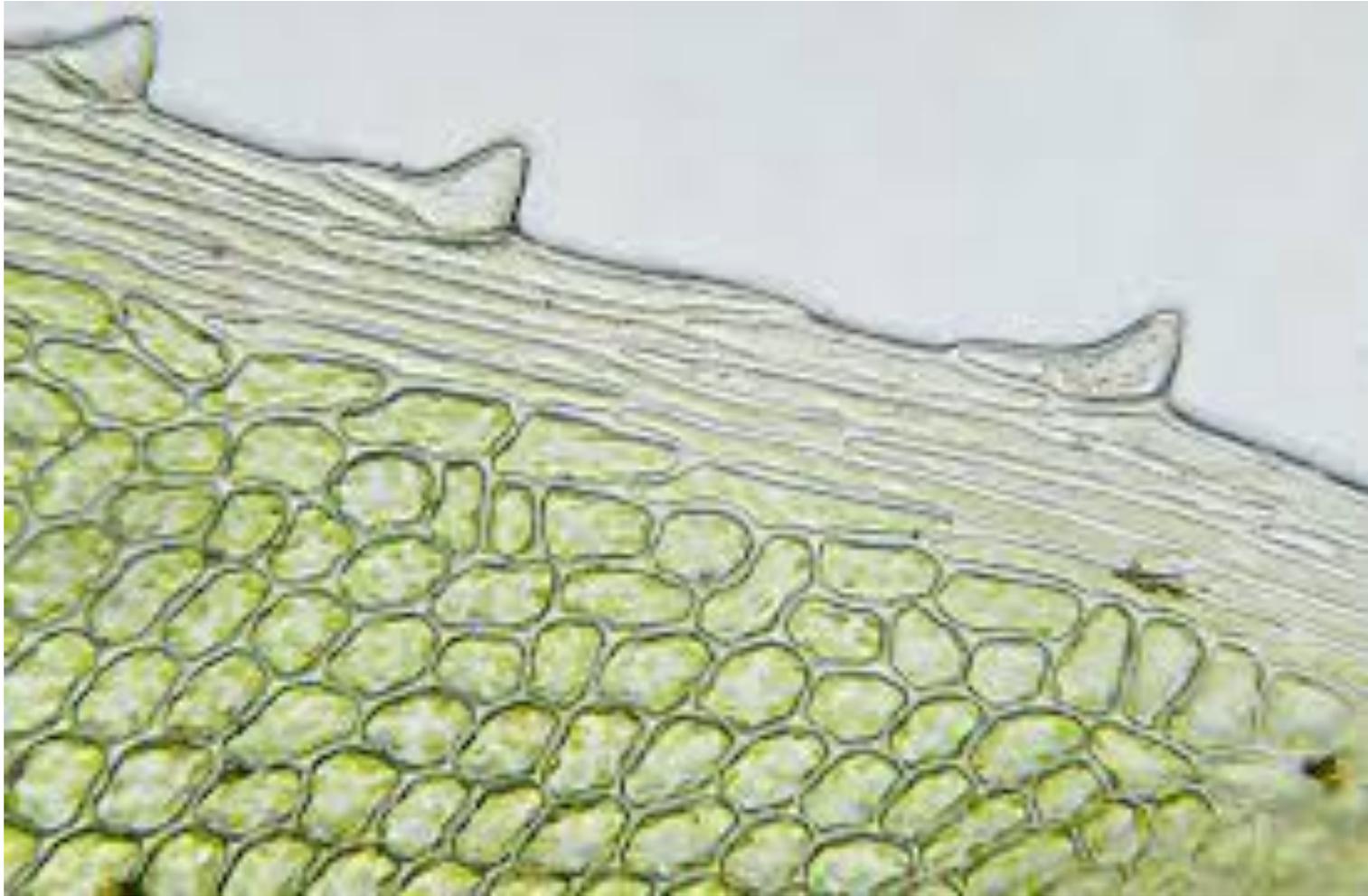


Le conoscenze moderne stanno a indicare che in realtà si tratta di un gruppo non monofiletico, ma parafiletico. Non vi è però unanimità su questa ipotesi.

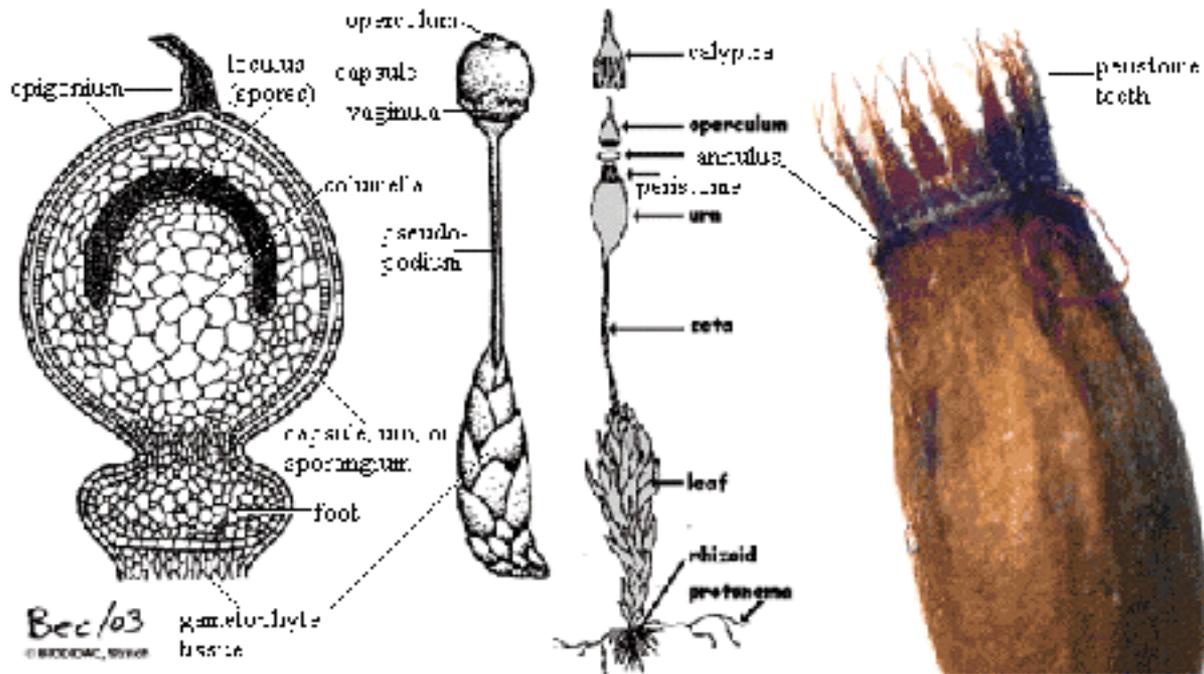








Le porzioni dei gametofiti che simulano le foglie (ma non sono vere foglie) sono solitamente composte da cellule disposte su un unico strato. La forma di queste cellule è in alcuni casi importante per l'identificazione.

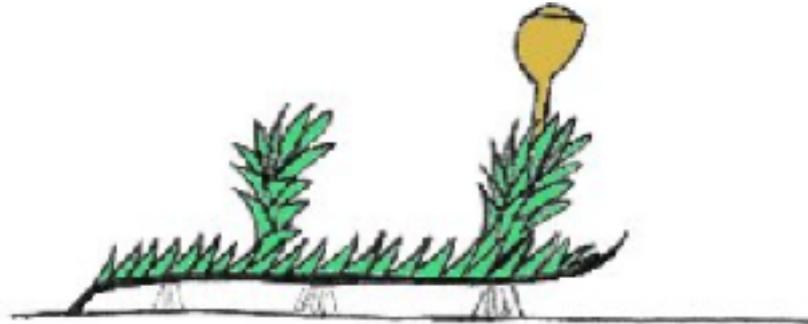


Development of the moss sporophyte. Left two images are of *Sphagnum*. Right two images reflect development of the sporophyte in *Polytrichales*

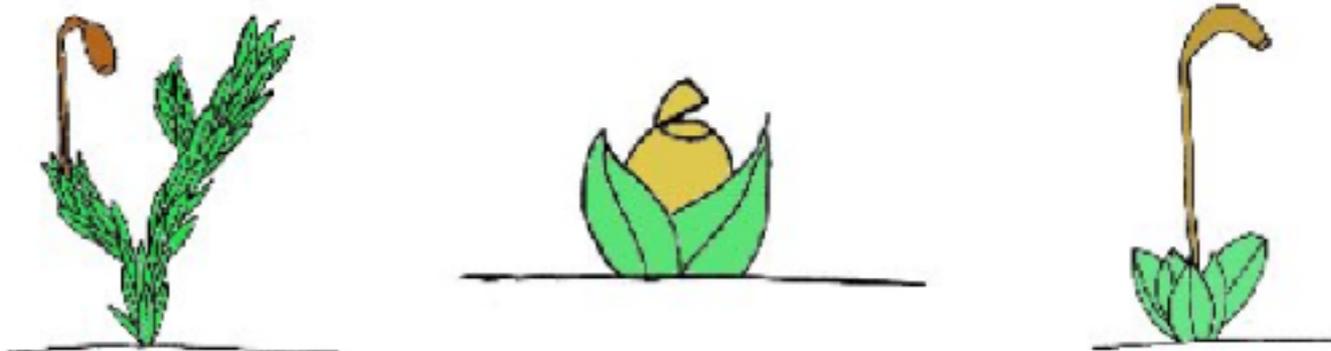
La caliptra è una porzione di archegonio, ovvero uno strato aploide. In molti muschi, il peristilio presenta una serie di “denti” igroscopici, che facilitano la dispersione delle spore. Sono fatti di una sostanza simile alla lignina.



Il primo carattere che tutte le chiavi di identificazione chiedono è se il muschio sia pleuro- o acrocarpico. Nei muschi pleurocarpici lo sporofito si origina all'ascella delle ramificazioni, mentre negli acrocarpici si forma all'apice dei rami del gametofito.



Pianta pleurocarpica: piante prostrate, che formano feltri aderenti al substrato mediante rizoidi distribuiti lungo il fusticino



Pianta acrocarpica: pianta più o meno eretta, che forma tappeti, ciuffi o cuscinetti piuttosto che feltri, con rizoidi raccolti alla base del fusticino



Nei muschi acrocarpici molti fusticini eretti si ammassano uno accanto all'altro, formando una sorta di cuscino continuo.





Nei muschi pleurocarpici i fusti sono invece prostrati. Sono i più adatti per composizioni tipo il presepe, visto che quando sono rimossi dal substrato vengono via come una specie di tappeto continuo.

Gli sfagni sono abbastanza diversi dagli altri muschi. Innanzitutto manca la caliptra, e quella che sembra la seta in realtà è una porzione del gametofito (aploide). La seta è brevissima, alla base dell'urna.



*Sphagnum* moss with sporophytes. Note the extended pseudopodia.



Gli sfagni sono molto difficili da identificare a livello di specie.

Il loro fusto ha una crescita indefinita verso l'alto, con la parte alla base che muore, per assenza di luce.

La crescita porta le parti vive sempre più in alto, anche per decine di metri.

Gli sfagni sono particolarmente diffusi nella zona boreale, ove costituiscono un elemento molto importante degli ecosistemi, formando le cosiddette **torbiere**, che possono avere dimensioni enormi. Le torbiere si formano su substrati silicei, acidi. L'acqua delle torbiere è molto acida, tanto che è quasi sterile.

La torbiera è molto povera di nutrienti, e questo la rende un ambiente elettivo per le piante carnivore.

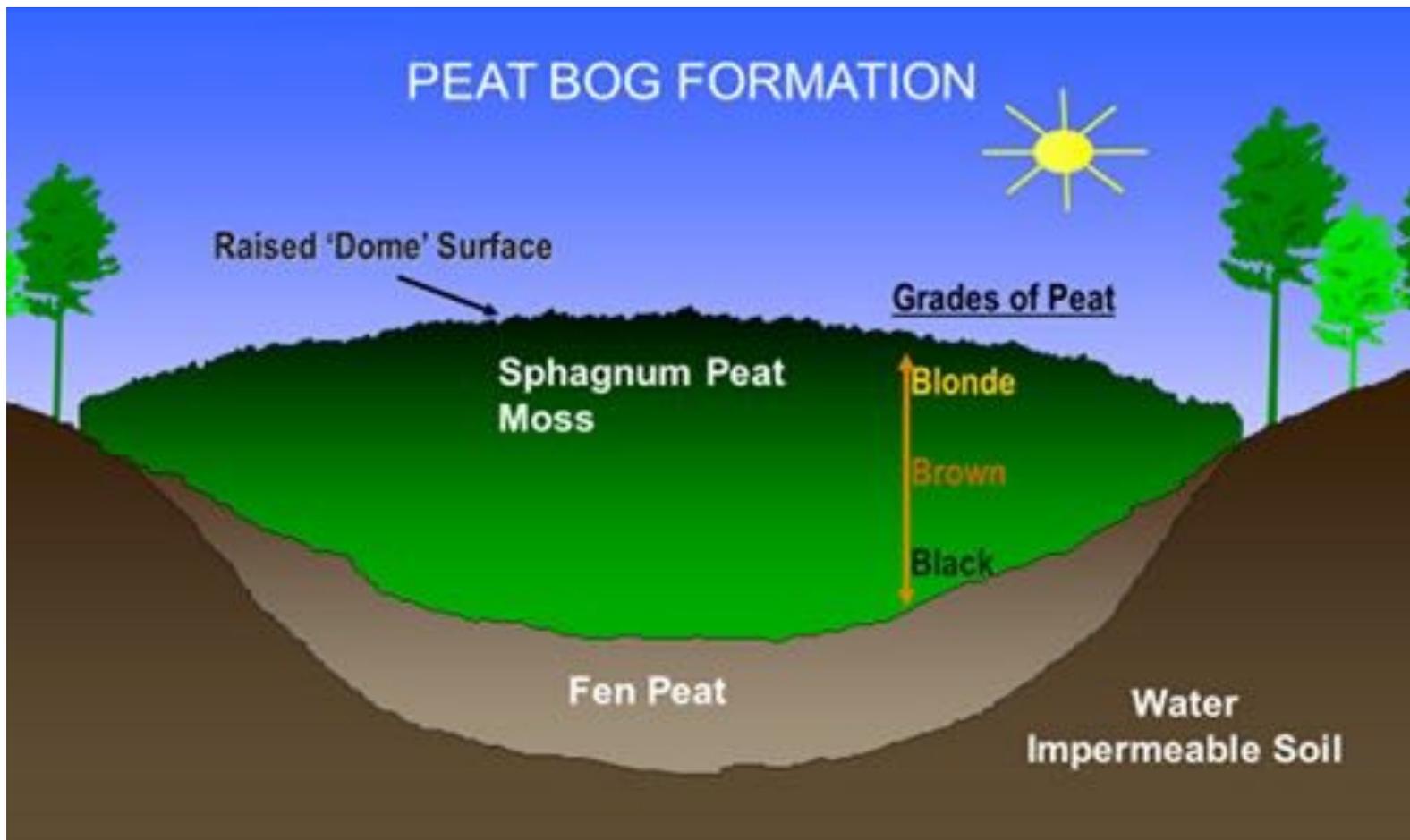




*Drosera* sp.



*Sarracenia* sp.



Le porzioni di sfagni morti sul fondo delle torbiere carbonizzano e divengono torba, che può essere usata come combustibile.



In Friuli, durante il periodo glaciale, nell'area delle morene dei ghiacciai, si erano formate estese torbiere, che, durante le due guerre mondiali, sono state sfruttate per il riscaldamento domestico.



Non è il migliore dei combustibili, ma in assenza di meglio....



# Sphagnum Peat Moss

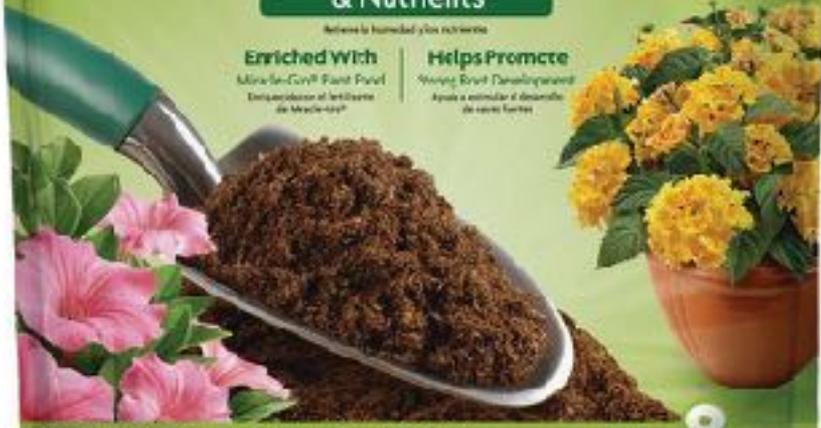
Turfa de musg sphagnum

Retains Moisture & Nutrients

Mantiene la humedad y los nutrientes

**Enriched With**  
Mirac-Gro® Plant Power  
Enriquecido con el fertilizante  
de Mirac-Gro®

**Helps Promote**  
Young Seed Development  
Ayuda a estimular el desarrollo  
de nuevas plantas



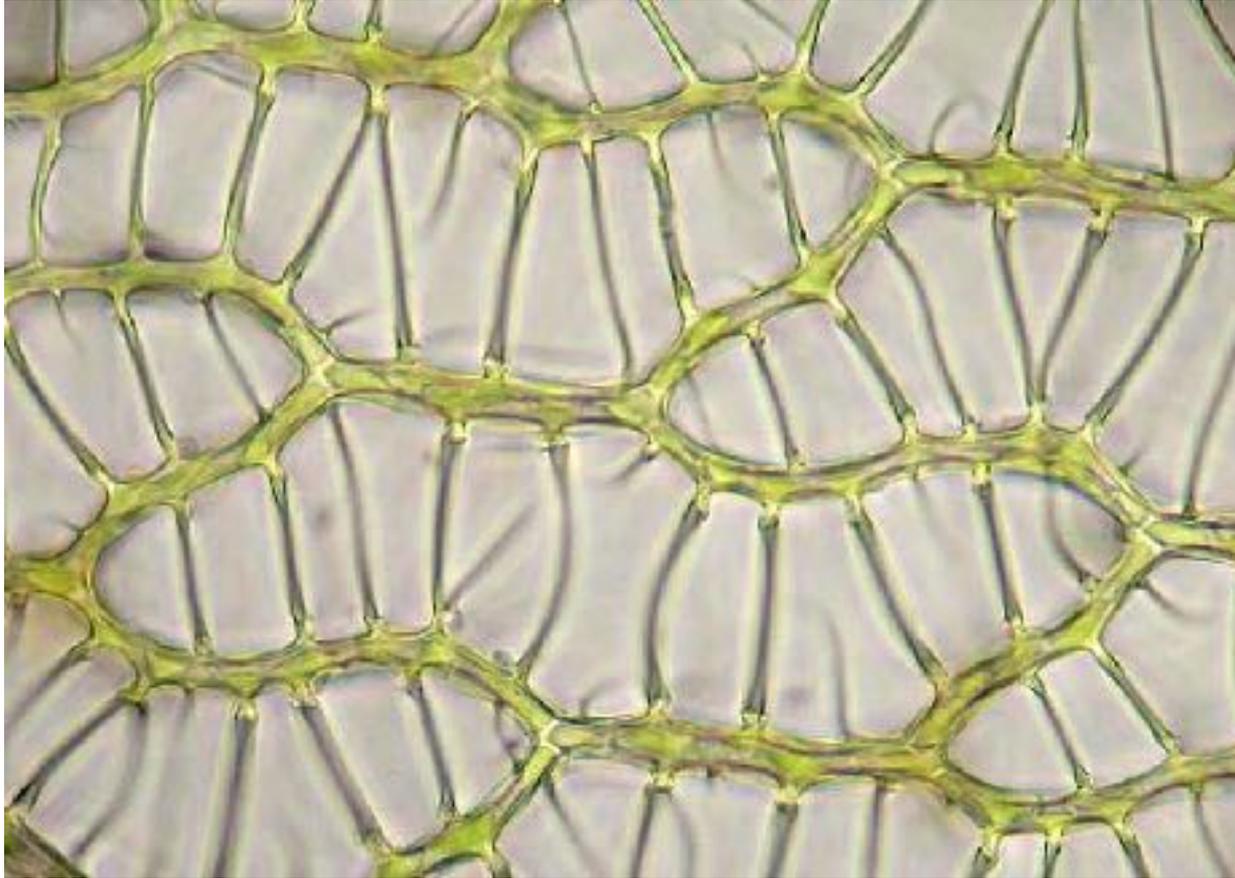
Use to enrich container plants

NET CONTENTS/CONTENIDO (VET) 8 dry qt./cuarenta y ocho (8.8 l)

8



Torbiera a sfagno sfruttata per combustibile o per altri usi nell'area boreale.



Le foglioline degli sfagni sono piene di cellule morte, che garantiscono loro una funzione simile alle spugne. Quando si prelevano sfagni, basta strizzarli per fare uscire l'acqua di cui sono abbondantemente imbibiti (fino a 10 volte il loro peso).



Grazie al loro potere assorbente e all'acidità dell'ambiente in cui vivono, che li rende praticamente sterili, gli sfagni si prestano in alcune culture anche a usi per l'igiene personale.





Colonne e facciata della basilica di S. Pietro sono fatte in travertino (dal latino tibutinus, ovvero legato al Tevere). Anche le scale dell'edificio M sono fatte della stessa roccia calcarea, che si forma anche grazie al ruolo di un genere di muschi acquatici.



**Cratoneuron filicinum**

Nelle acque calcaree, ricche di carbonato di calcio, i muschi acquatici “prelevano” l’anidride carbonica dall’acqua, causando acidificazione e precipitazione del calcio, che ne incrosta i fustini, che poi lasciano i fiorellini che notiamo nel travertino.



Le “Sorgenti Pietrificanti” – Habitat Prioritario EU



Il ruolo ecologico dei muschi è di trattenere acqua dopo episodi di forte piovosità. Questo previene la rapida perdita d'acqua da parte degli ecosistemi, e previene anche le piene eccessive di torrenti e di fiumi.



I muschi acrocarpi poi hanno anche un ruolo (in piccolo) simile ai pulvini di *Cotinus coggygria* nel Carso. Tuttavia sono capaci di svolgere questo ruolo nei primi stadi della successione primaria, crescendo sulla roccia nuda.

# **LE EPATICHE**



**Epatiche fogliose (Jungermannopsida)**

**Epatiche tallose (Marchantiopsida)**

Nelle epatiche fogliose vi sono due differenze principali con i muschi:

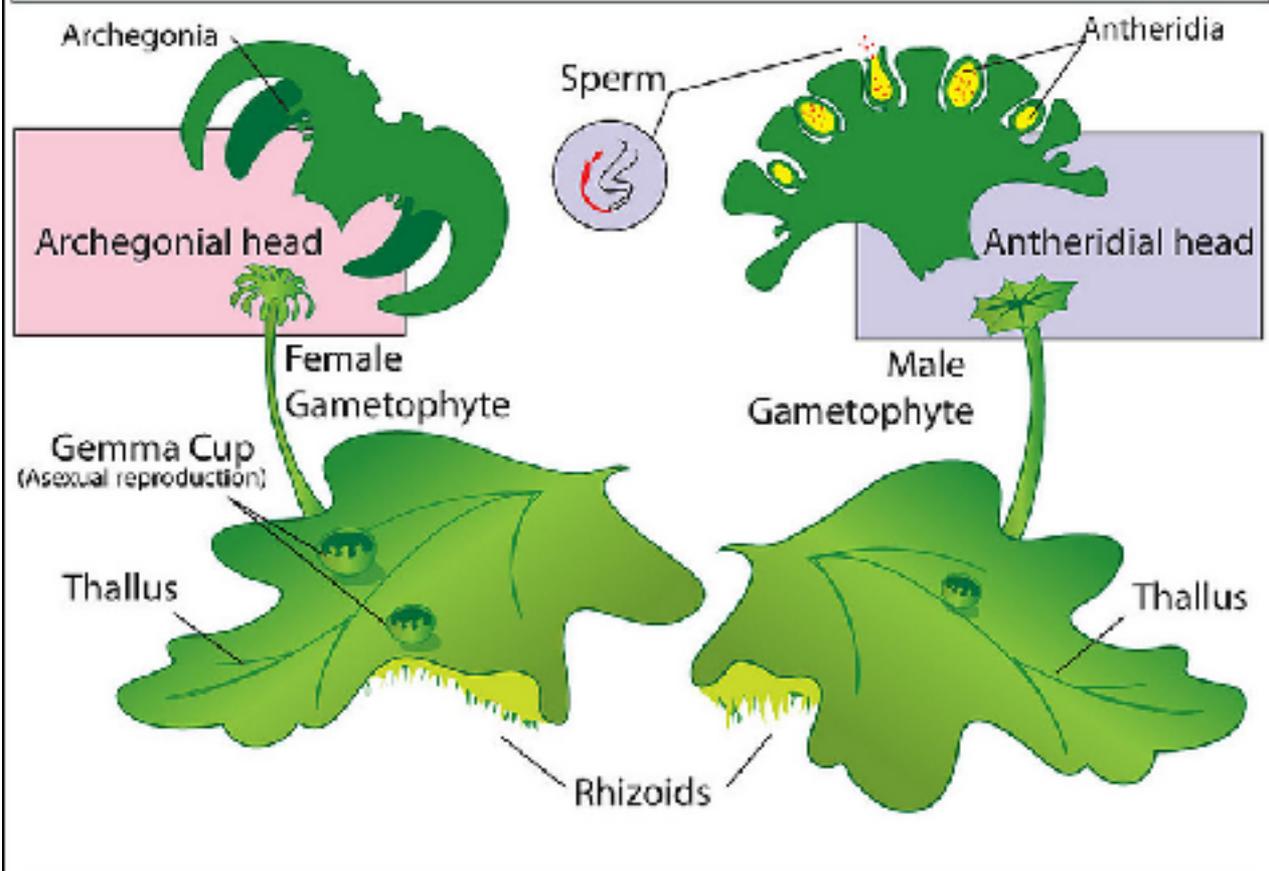
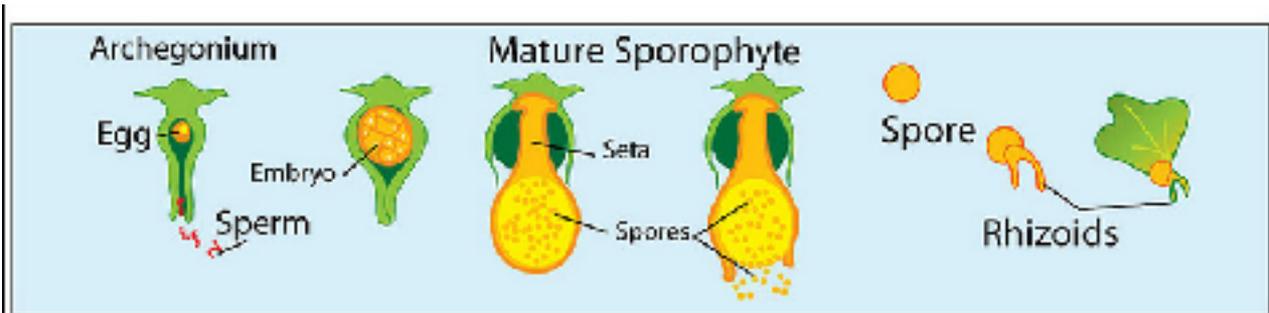
1. Le foglioline sono disposte a “pettine” ai lati dei fusticini, e non a spirale attorno ad essi
2. Le foglioline non hanno mai un abbozzo di nervatura centrale come nei muschi.

Le epatiche tallose non hanno foglie, ma hanno un aspetto simile a quello di alcune alghe o di alcuni licheni.

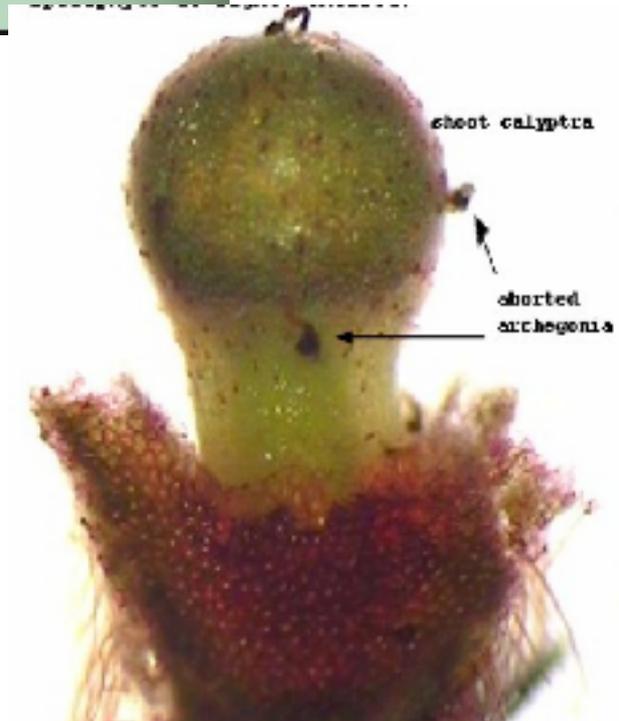
Le epatiche sono prive di stomi, che nei muschi sono presenti negli sporofiti (anche se con funzione particolare). Hanno invece una sorta di pori.

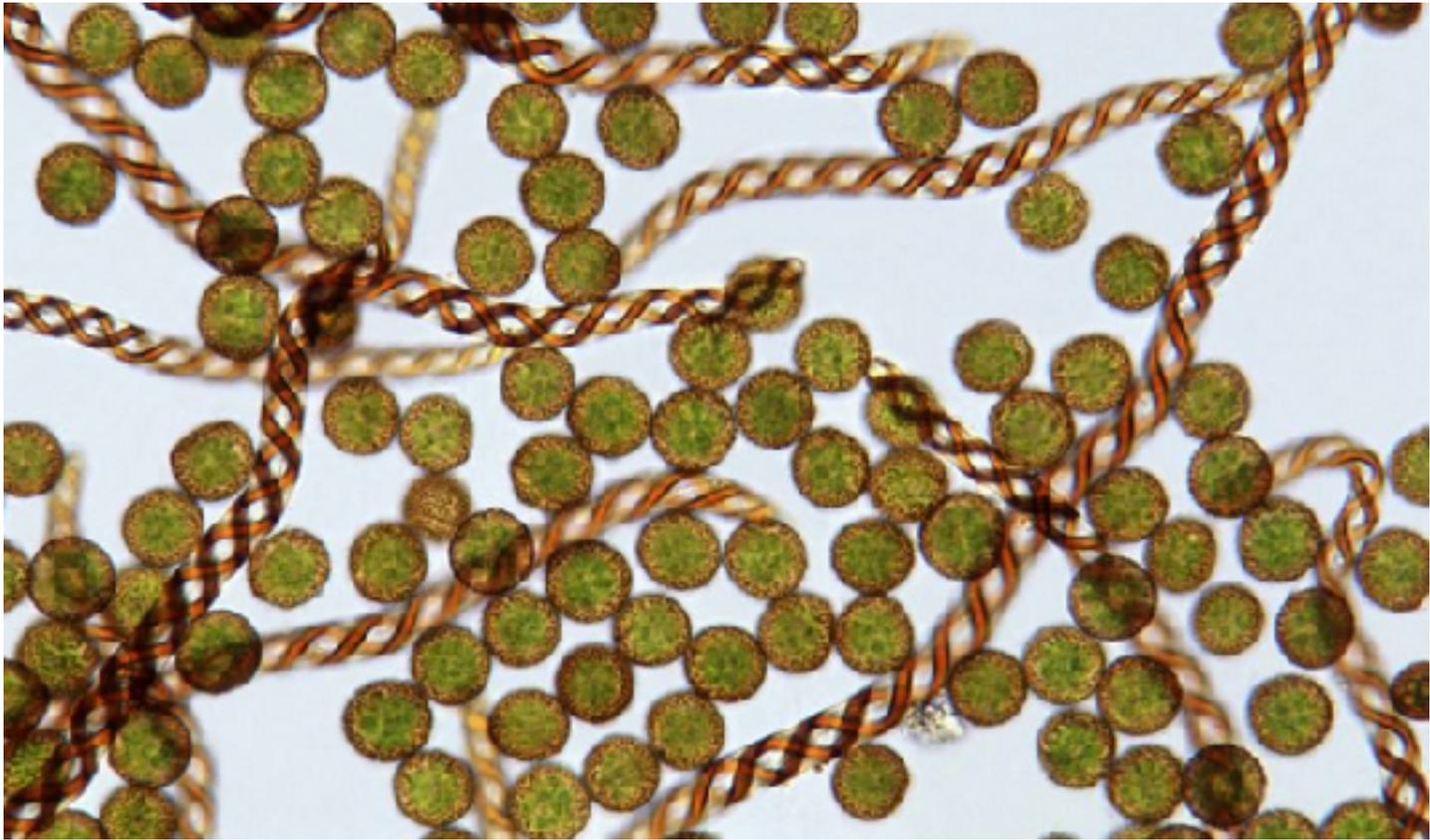
Alcune epatiche talloidi hanno gametofiti maschili e gametofiti femminili. In tutti i casi comunque i gametofiti producono strutture, dette rami archegoniofori e rami anteridiofori. I gameti maschili vengono proiettati dalle gocce di pioggia e raggiungono i gameti femminili.

Lo sporofito normalmente è molto ridotto, con una seta corta e assenza di peristomio. Le spore vengono espulse grazie a stutture igroscopiche dette elateri.



Liverwort Life Cycle









*Frullania dilatata*, comune anche da noi.







Cupule per la riproduzione vegetativa.



Alcune epatiche talloidi si sono evolute per sopravvivere in ambienti difficili come quello mediterraneo, essendo capaci di sopravvivere anche a un intenso e perdurante disseccamento.

## Mosses and Liverworts of Italy / Muschi ed Epatiche d'Italia

This database was produced in the framework of a national project for the development of the Italian National Biodiversity Network, by Project Dryades (Department of Life Sciences, University of Trieste). Data were collected by Roberto Tacchi, Botanical Garden "Carmela Corini", and Michele Aleff, School of Environmental Sciences, University of Camerino (Camerino, Marche).

Click on "Mosses / Muschi" or on "Liverworts / Epatiche" on the top of this page to continue.

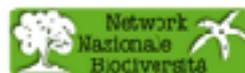
Questo database è stato sviluppato, nell'ambito del progetto per la creazione del Network Nazionale per la Biodiversità, dal progetto Dryades (Dipartimento di Scienze della Vita, Università degli Studi di Trieste). I dati sono stati raccolti da Roberto Tacchi, Orto botanico "Carmela Corini" e Michele Aleff, Scuola di Scienze Ambientali, Università di Camerino (Camerino, Marche).

Click on "Mosses / Muschi" or on "Liverworts / Epatiche" at the top of the page to continue.

### Credits

- Roberto Tacchi - Orto botanico "Carmela Corini" - Università di Camerino ([roberto.tacchi@unicam.it](mailto:roberto.tacchi@unicam.it))
- Michele Aleff - Scuola di Scienze Ambientali - Università di Camerino ([michele.aleff@unicam.it](mailto:michele.aleff@unicam.it))

Banner images by / Le immagini dei banner sono di L. Nisoreni.



<http://dryades.units.it/briofite/index.php>

## **ITALIA**

**MUSCHI: 912 specie**

**EPATICHE: 302 specie**

**TOTALE: 1204 specie**