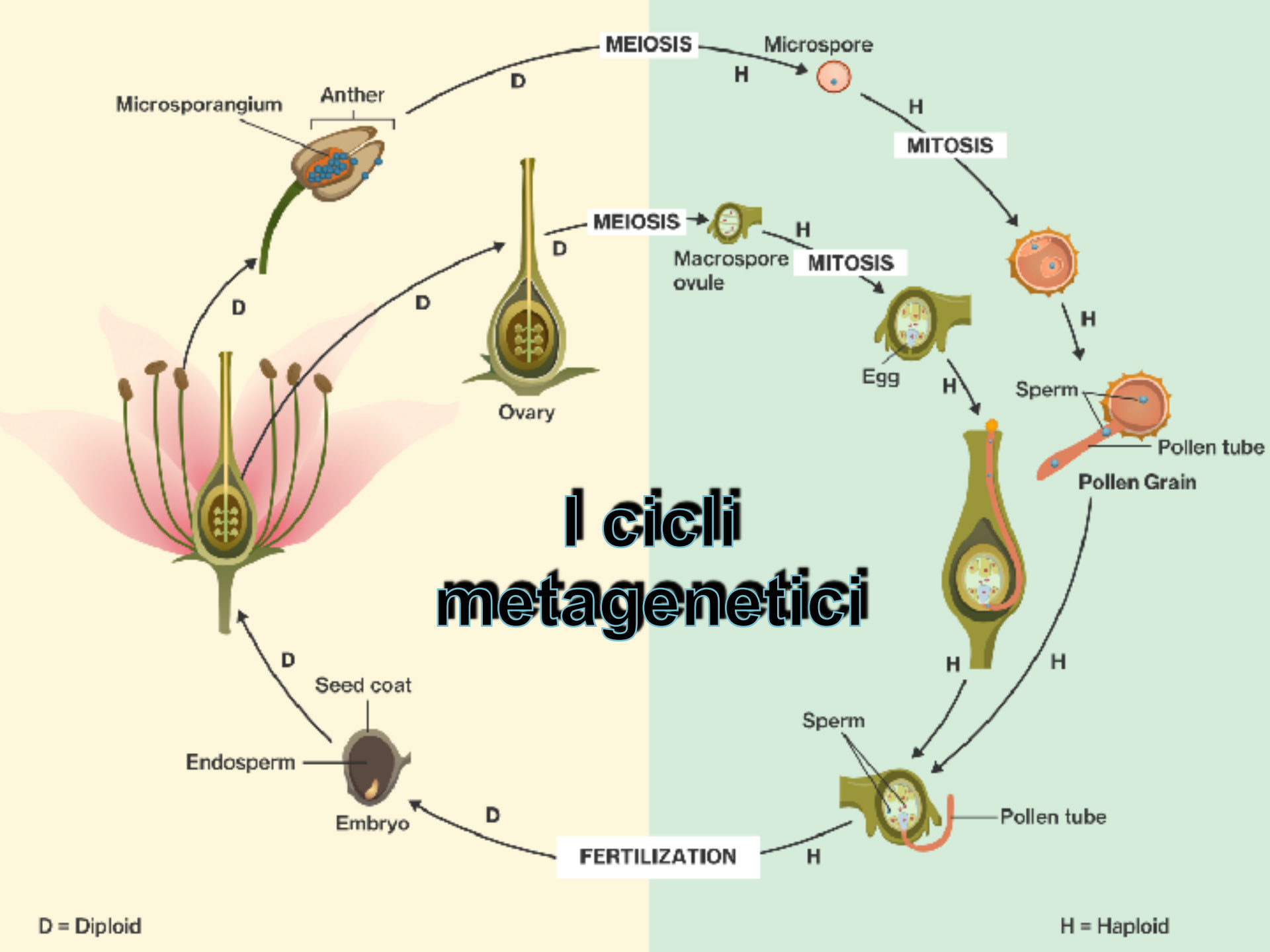
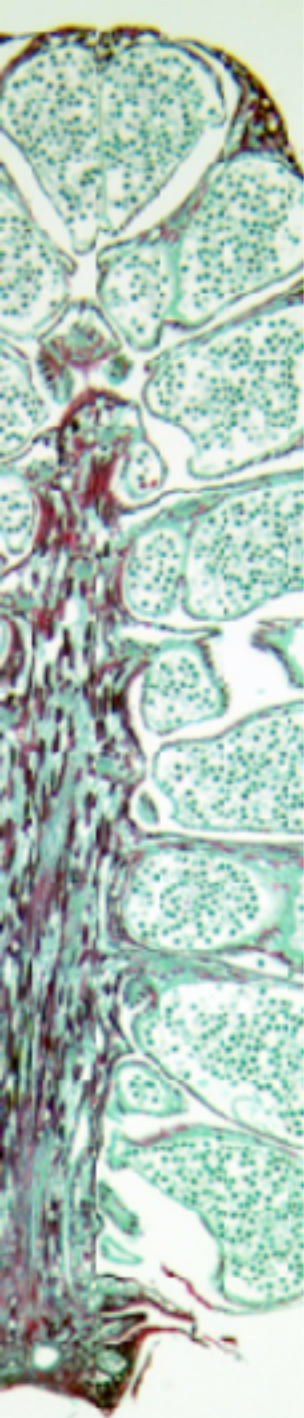




I cicli metagenetici



Spirogyra è un genere che prende il nome dalla forma dei cloroplasti, che si dispongono a spirale all'interno delle cellule. *Spirogyra* forma filamenti che possono essere presenti come masse galleggianti nei corpi d'acqua dolce.

La riproduzione vegetativa avviene per divisione mitotica e frammentazione del tallo.

In questo genere non esistono stati del ciclo vitale flagellati. Infatti, non sono nemmeno presenti gameti maschili o femminili flagellati nella riproduzione sessuale.

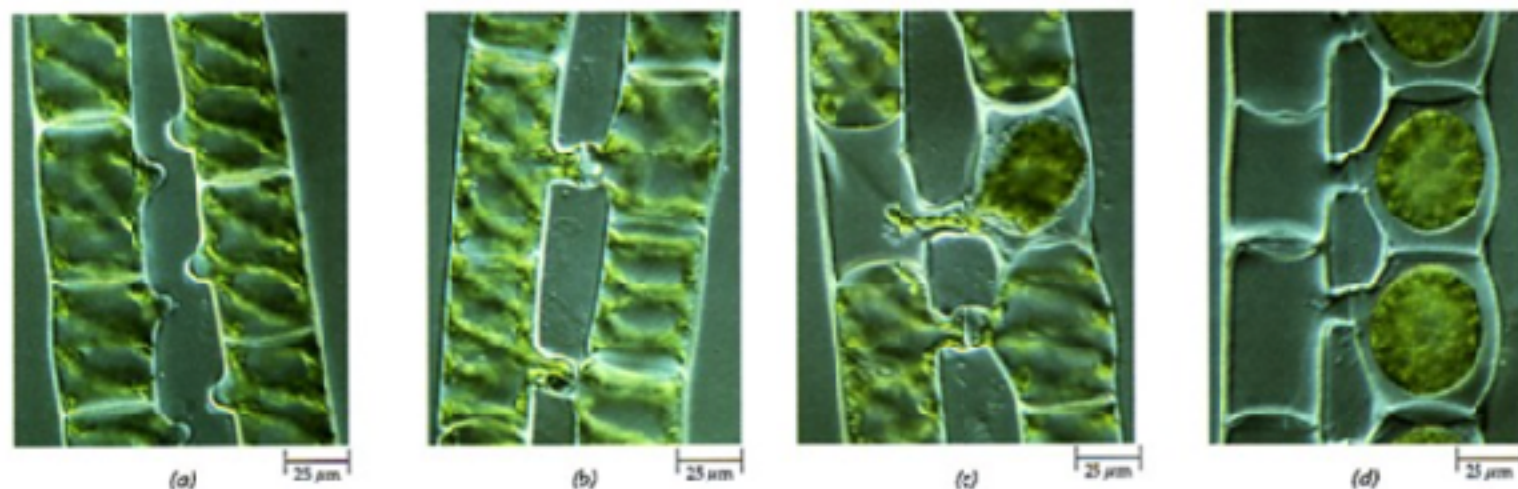
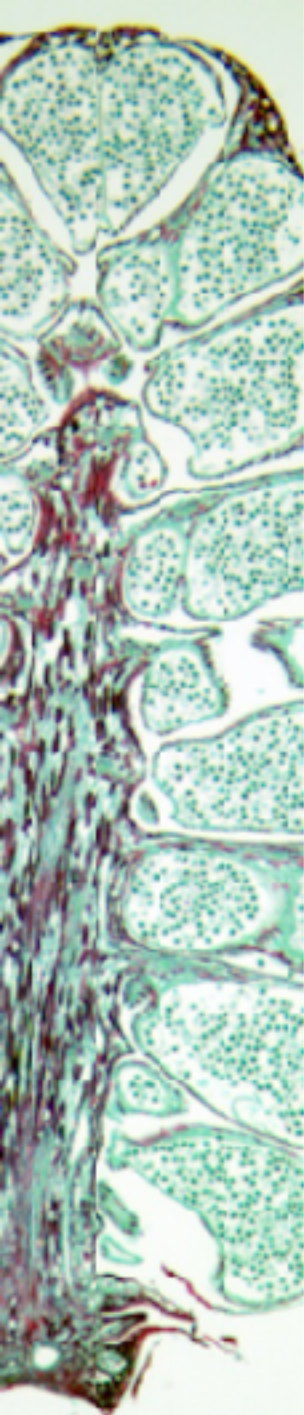
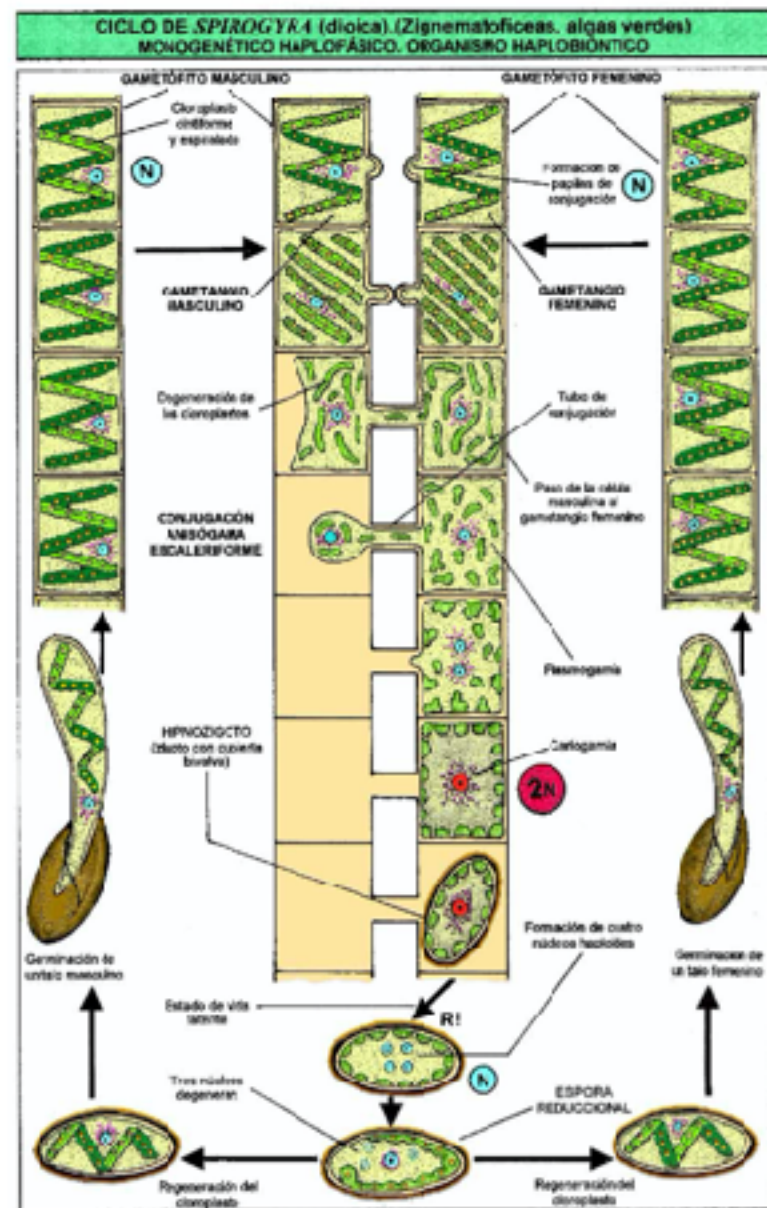


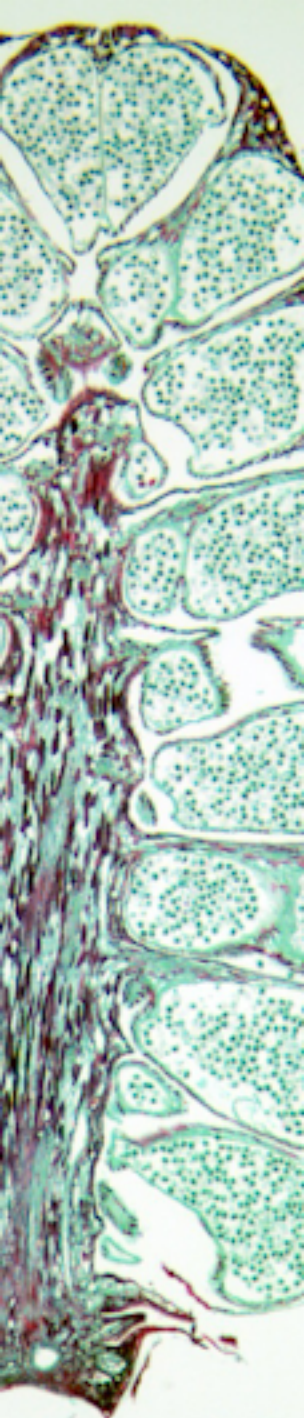
Figura 17.34 Riproduzione sessuale in *Spirogyra*. (a), (b) Formazione di tubi di coniugazione tra cellule di filamenti adiacenti. (c) Il contenuto delle cellule del ceppo - (a sinistra) passa attraverso questi tubi nelle cellule del ceppo +. (d) La fecondazione avviene

dentro queste cellule. Lo zigote che si forma, la zigospora, sviluppa una parete cellulare spessa e resistente. I filamenti vegetativi di *Spirogyra* sono aploidi, e la meiosi avviene durante la germinazione delle zigospore, come in tutte le altre *Charophyceae*.



La riproduzione sessuale avviene in modo caratteristico. Due gametofiti di segno opposto, maschile e femminile, vengono a contatto. Si forma tra questi un ponte citoplasmatico, il **tubo di congiunzione**. Le due cellule che entrano a contatto con il tubo servono da **isogameti**. La fecondazione può avvenire all'interno del tubo, o il contenuto di uno dei due isolamenti può confluire nell'altro. Lo **zigote** così formato viene circondato da una parete ricca di **sporopolleina** (la stessa sostanza presente nei pollini delle piante vascolari). Lo zigote è l'unica fase diploide del ciclo, che presenta meiosi zigotica, dando quindi origine a nuovi individui aploidi. Questo è un aspetto comune a tutti i gruppi di Charophyceae.



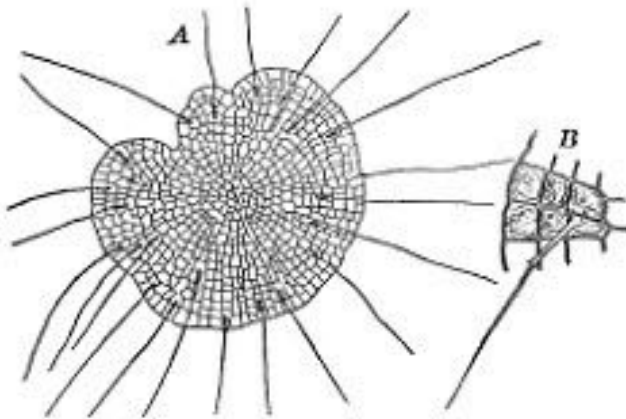


Le **Coleochaetales** comprendono solo una ventina di specie, con generi filamentosi ramificati o discoidali.

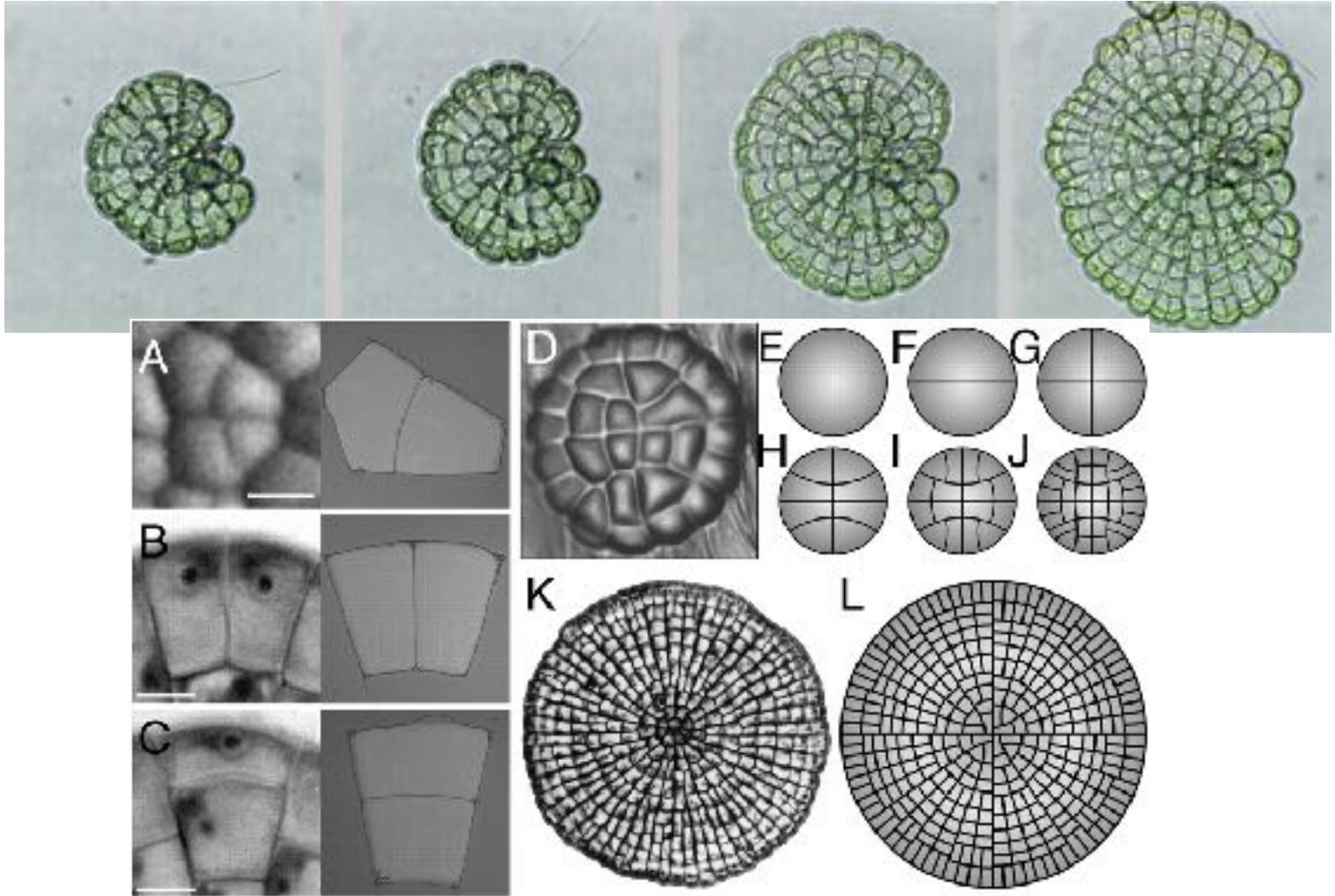
Coleochaete vive in acqua dolce, sulle rocce o sulle piante sommerse.

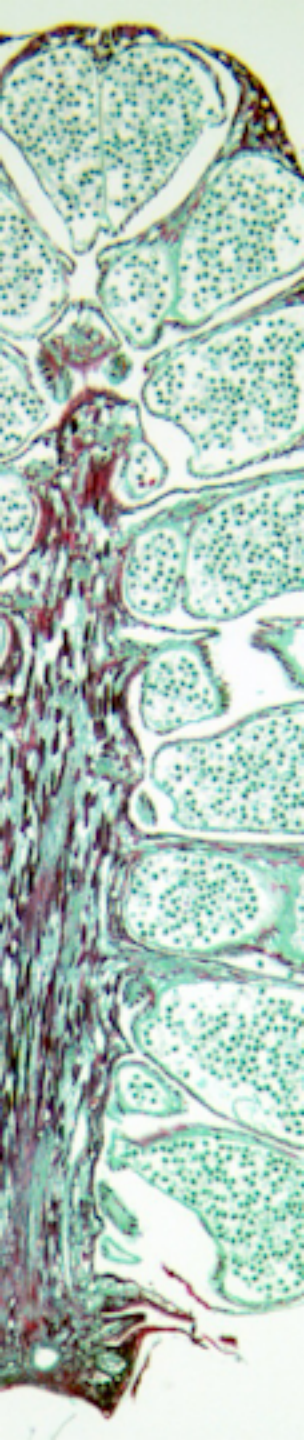
Si caratterizza per formare talli sottili, alcuni di forma discoidale, con curiosi peli pluricellulari che si protrudono da uno strato di cellule basali, e presenza di plasmodesmi.

Coleochaete growing on edge of Elodea leaf



I rappresentanti di questo genere sono facili da coltivare in acquario e sono diventati pertanto un modello di studio a cui applicare tutte le tecniche molecolari già sviluppate nella pianta vascolare *Arabidopsis thaliana*.

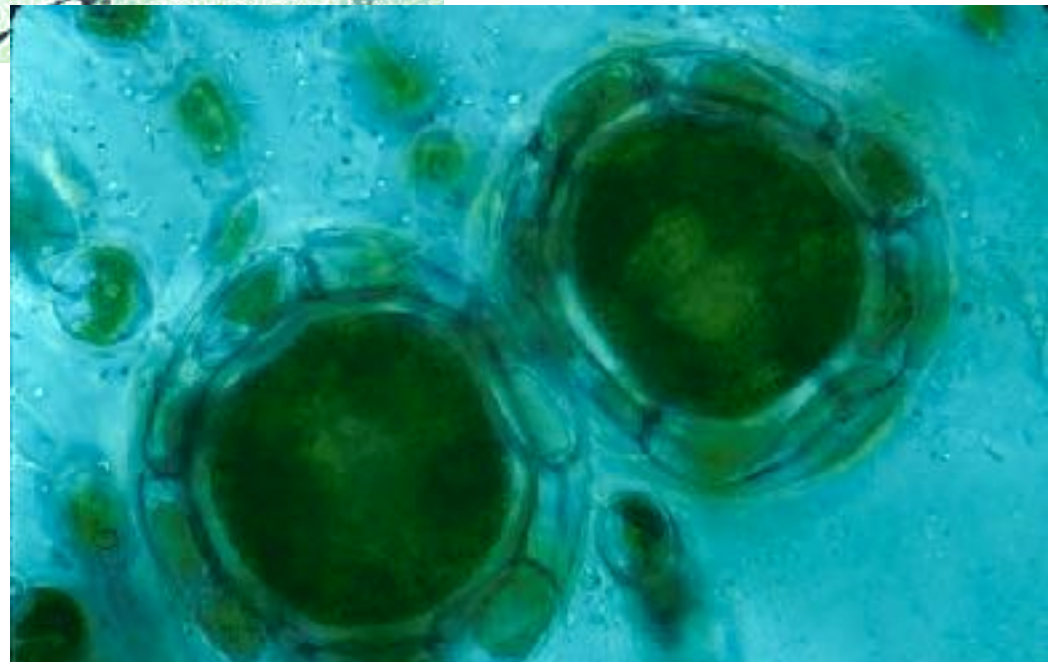
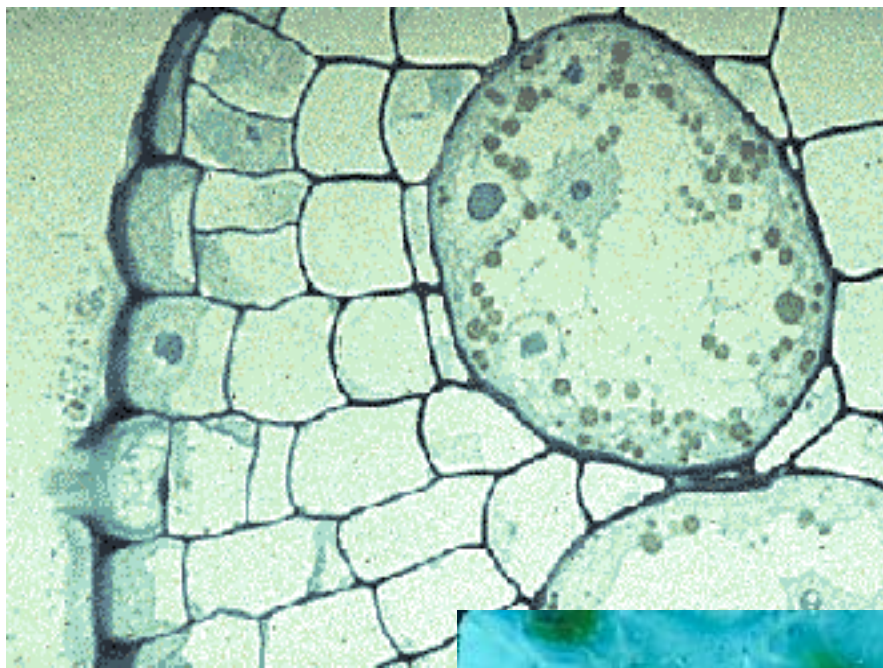
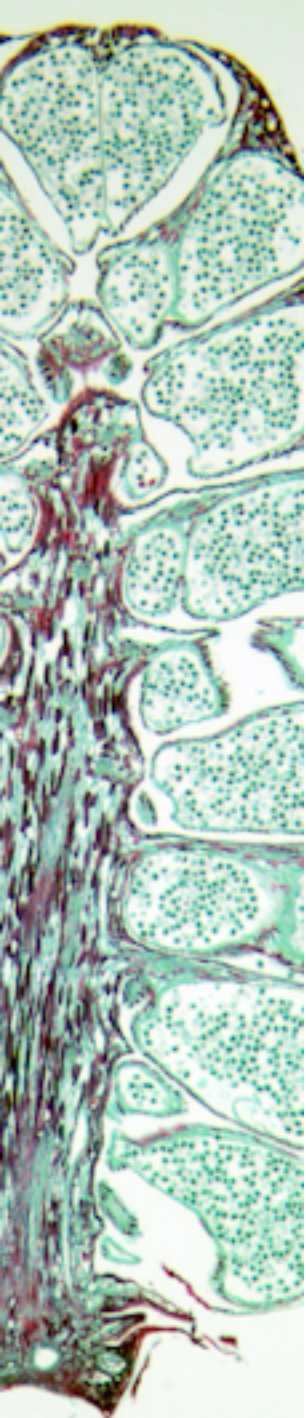


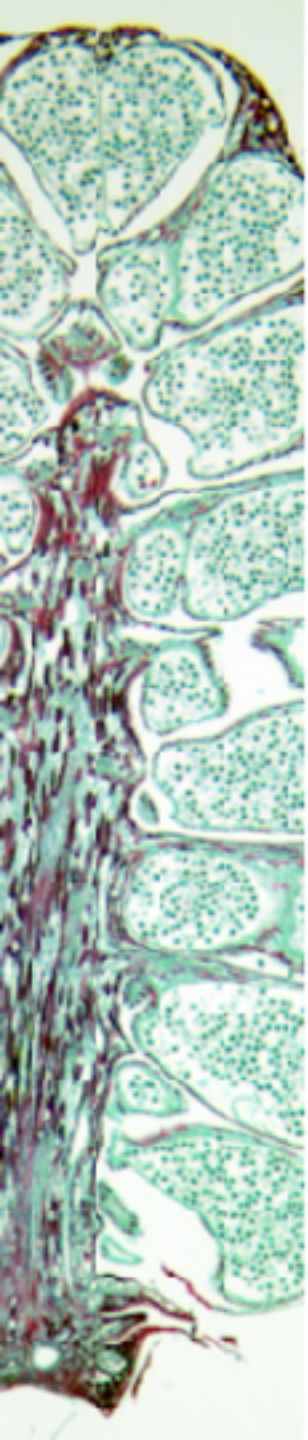


I caratteri interessanti sono:

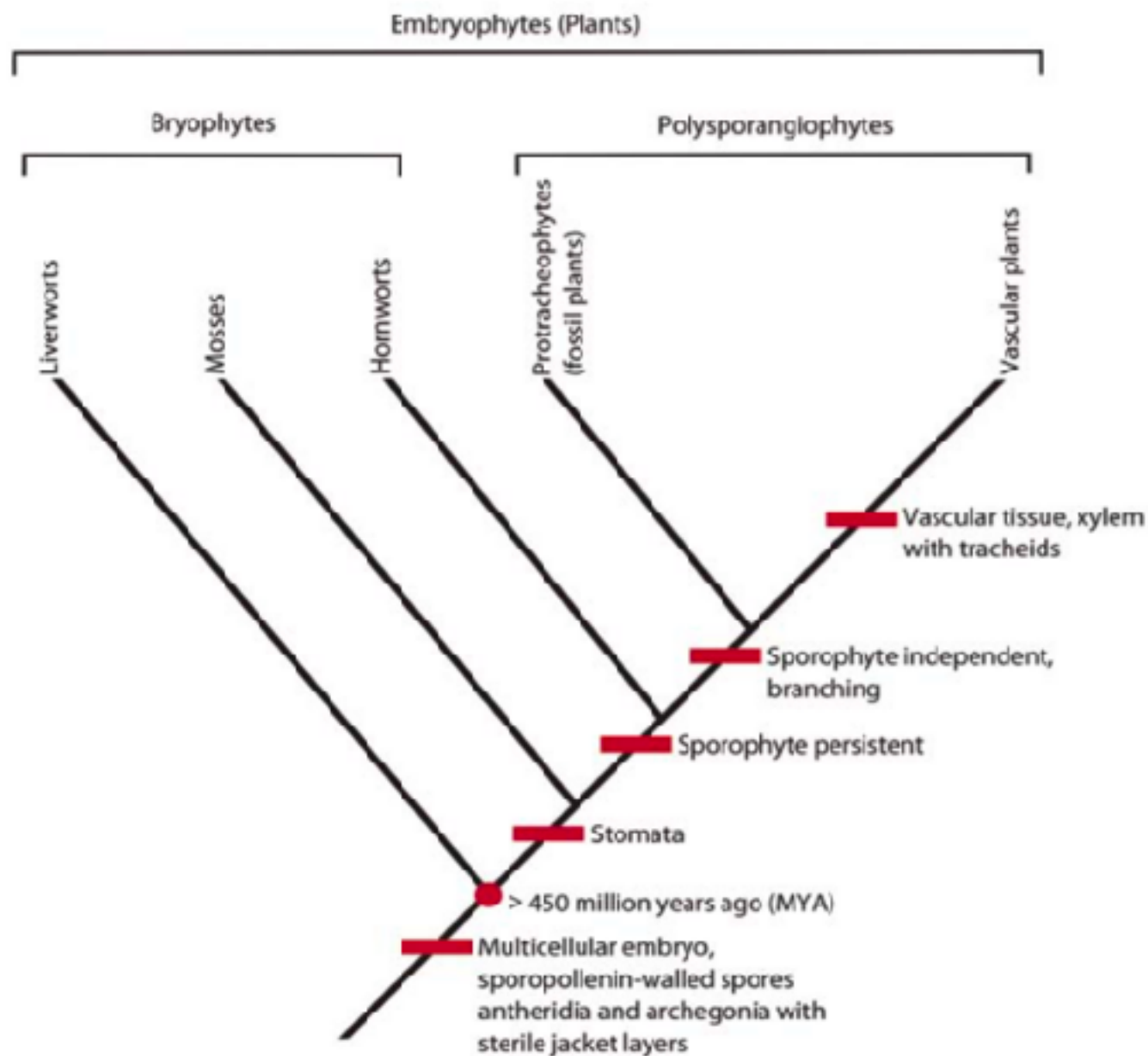
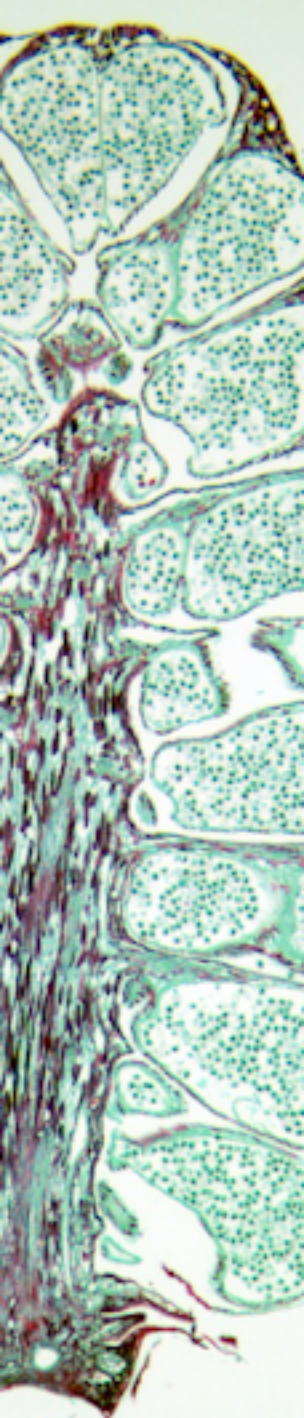
- la riproduzione sessuale oogama, con cellule-uovo che vengono trattenute, cioè non sono liberate nell'ambiente;
- la presenza di uno strato di cellule che si sviluppa a protezione dello zigote, in seguito alla fecondazione delle singole grandi cellule-uovo (la struttura può essere interpretata come un passaggio all'evoluzione di un vero e proprio **archegonio a partire da un oogonio**, presente nei suoi parenti più prossimi);
- lo sviluppo in queste cellule di protezioni di invaginazioni parietali per incrementare l'efficienza dello scambio con lo zigote.

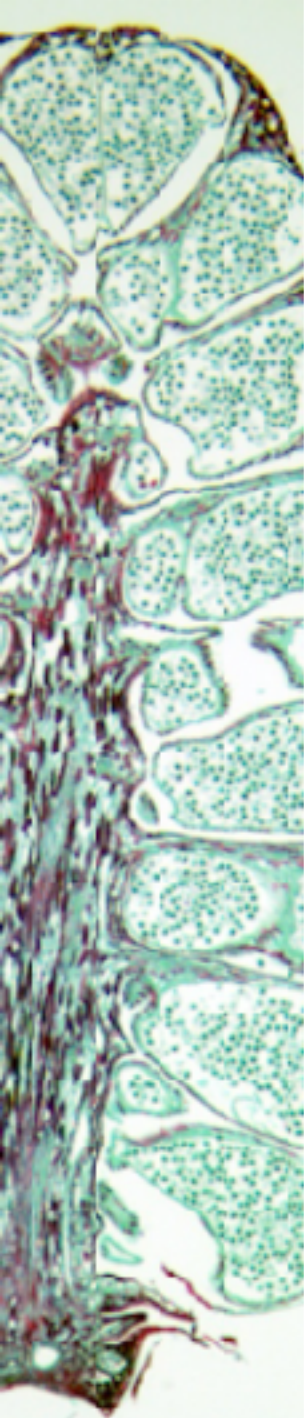
Tuttavia, *Coleochaete* non può essere considerato il diretto progenitore vivente delle piante vascolari ("embriofite"), quanto piuttosto il membro di un gruppo strettamente affine, in quanto presenta meiosi zigotica (quindi il suo tallo è aploide!).





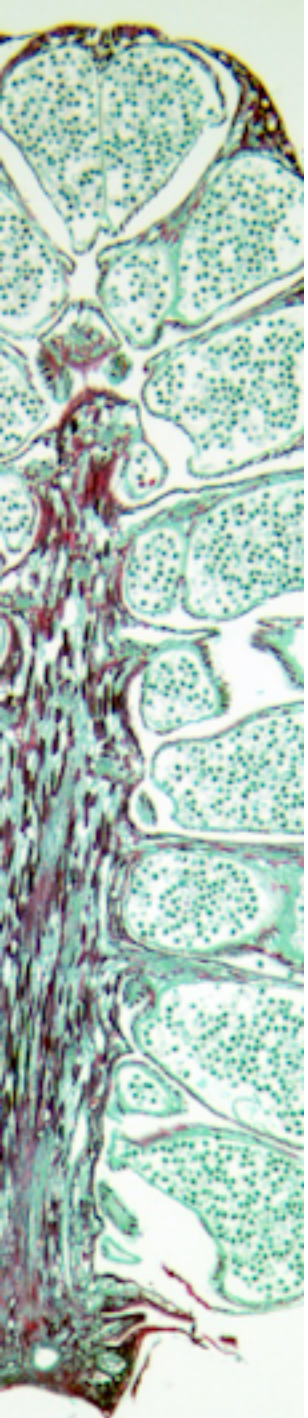
Le briofite





Vi sono diverse caratteristiche che sono comuni a briofite e piante vascolari, e che contraddistinguono questi due gruppi dalle alghe in genere, e in parte dalle Charales, probabilmente il gruppo a loro più affine evolutivamente. Queste caratteristiche sono:

- 1) la presenza di gametangi maschili e femminili, anteridi e archegoni, che presentano uno strato protettivo di cellule sterili
- 2) Mantenimento dello zigote, e dell'embrione (giovane sporofito) all'interno dell'archegonio
- 3) Presenza di uno sporofito multicellulare, che amplifica il numero di spore che possono essere prodotte da un singolo evento fecondativo
- 4) Sporangî multicellulari, anch'essi rivestiti da uno strato protettivo, con all'interno il tessuto sporigeno
- 5) Meiospore con pareti ricche in sporopollina, capaci di resistere al disseccamento e all'attacco di agenti patogeni
- 6) Crescita per meristemi apicali



TRACHEOFITE

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

BRIOFITE



SPERMATOFITE

“piante con seme”



Gimnosperme

“a seme nudo”



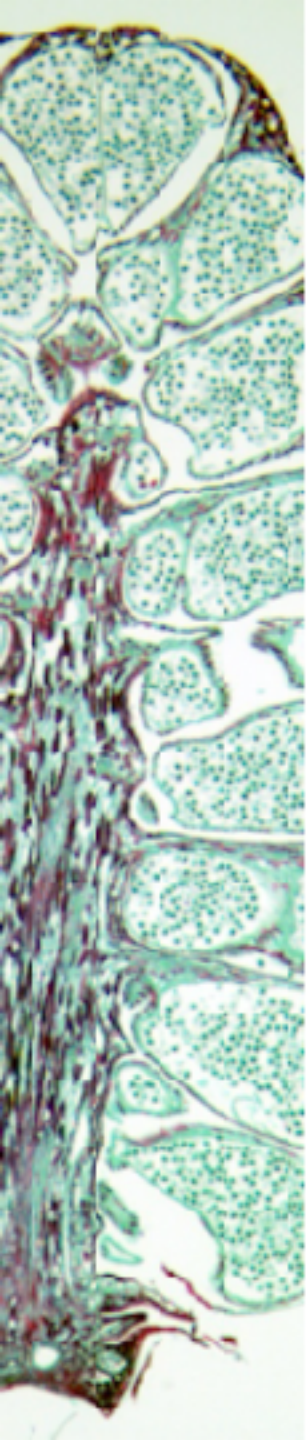
Angiosperme

“a seme protetto”



PTERIDOFITE

crittogame vascolari



Alghe verdi

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

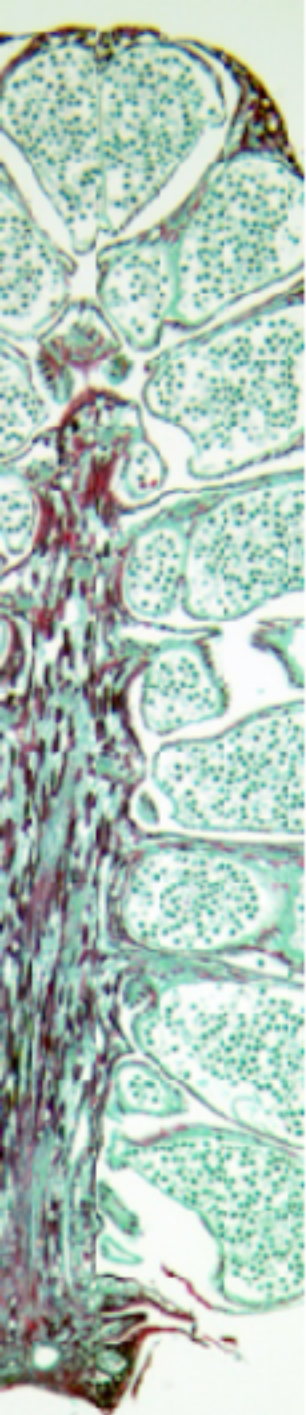


Gli organismi vegetali "superiori" si sono evoluti a
partire da un progenitore **APLODIPLONTE** oogamo.

Briofite (muschi, epatiche, antocere)

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





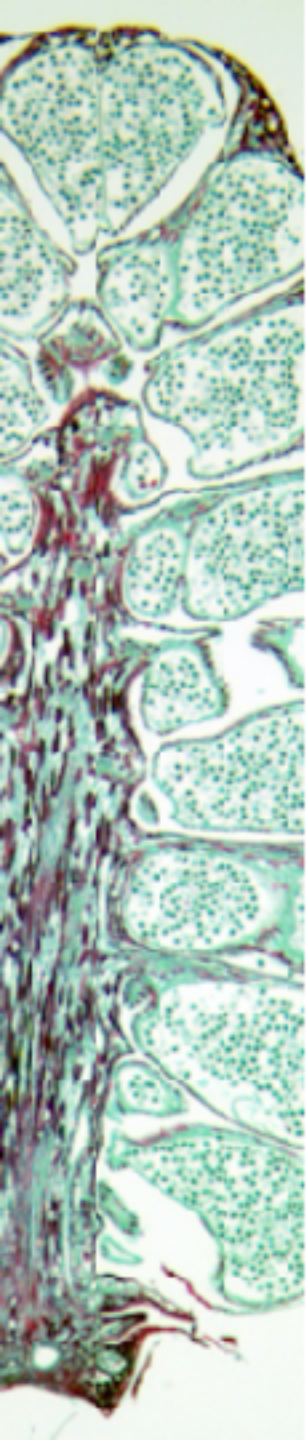
Pteridofite (felci, equiseti, licopodi)

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.



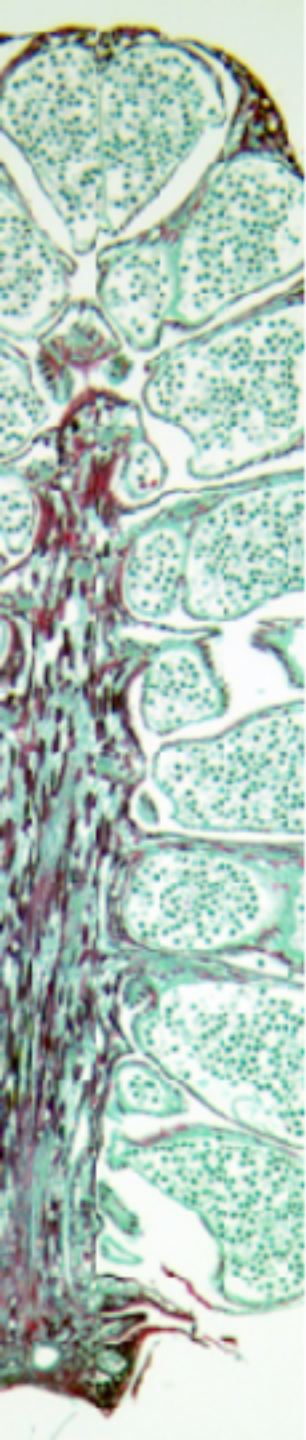
Spermatofite (gimno- e angiosperme): **piante con seme!**

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.



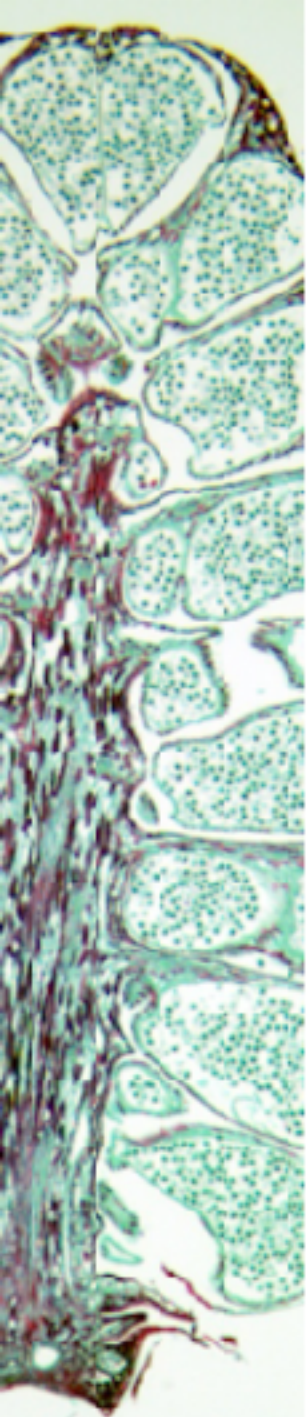
Le briofite viventi mancano di alcune caratteristiche proprie delle piante vascolari.

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 quelle 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.



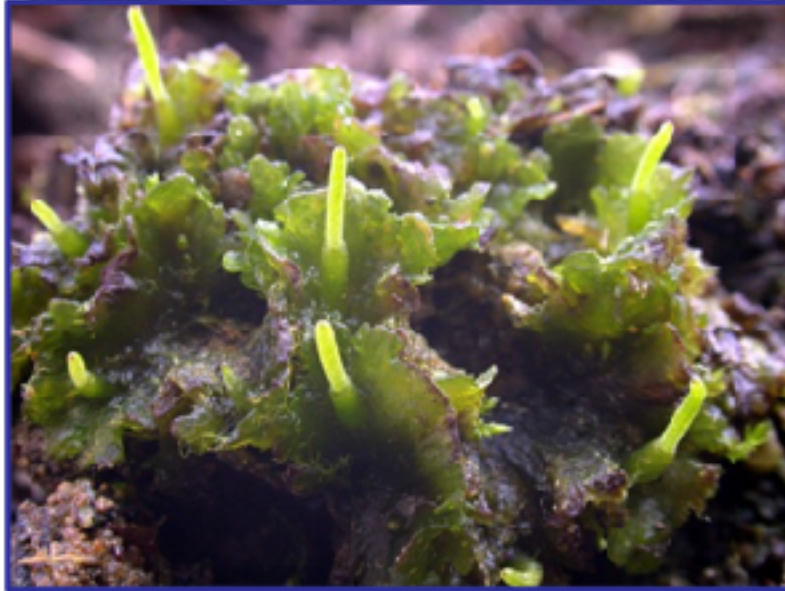
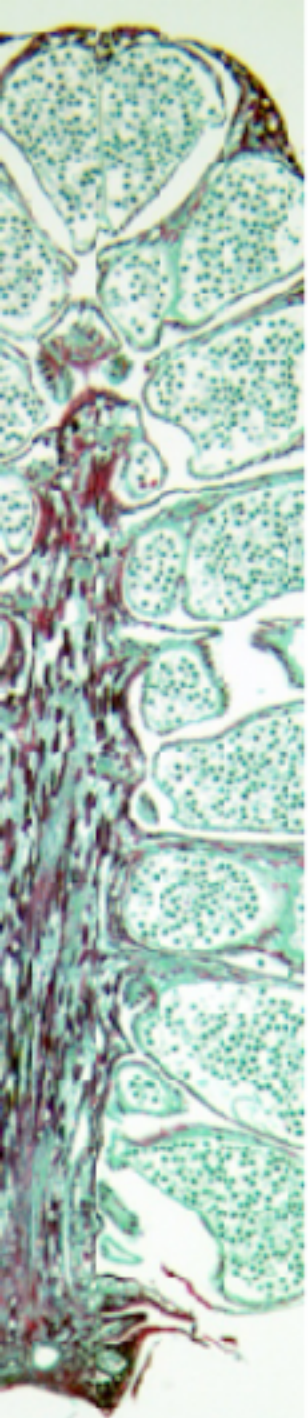
Le “**BRYOPHYTA**” si dividono in tre cladi

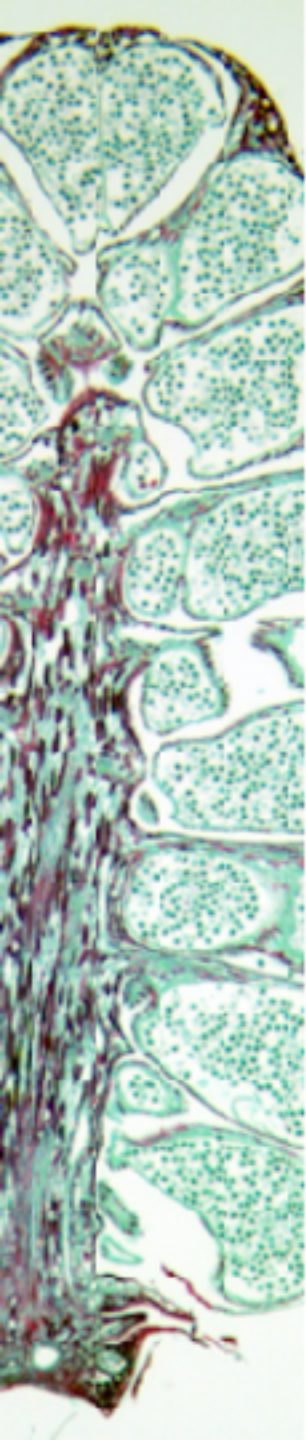
Anthocerotopsida c. 100 spp.

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

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

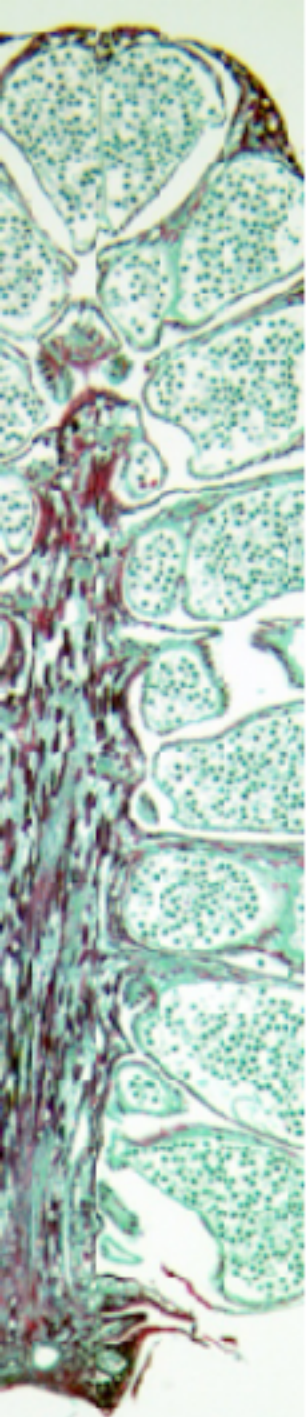






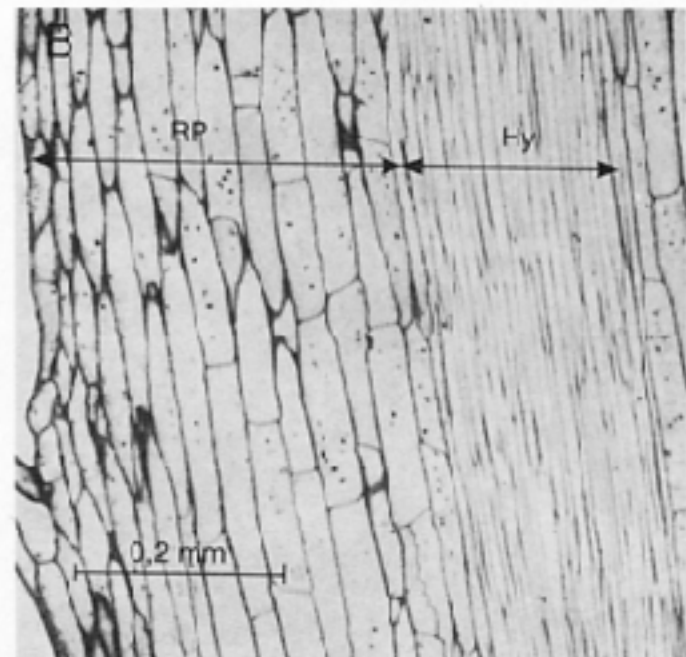
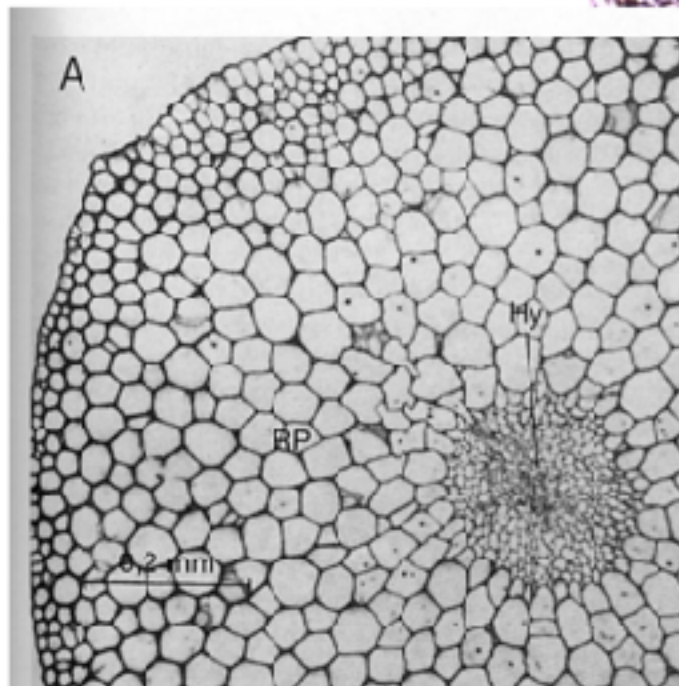
Nelle briofite compaiono per la prima volta alcuni caratteri che saranno fondamentali per la conquista delle terre emerse da parte delle piante vascolari:

- 1) la comparsa di una cuticola, 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

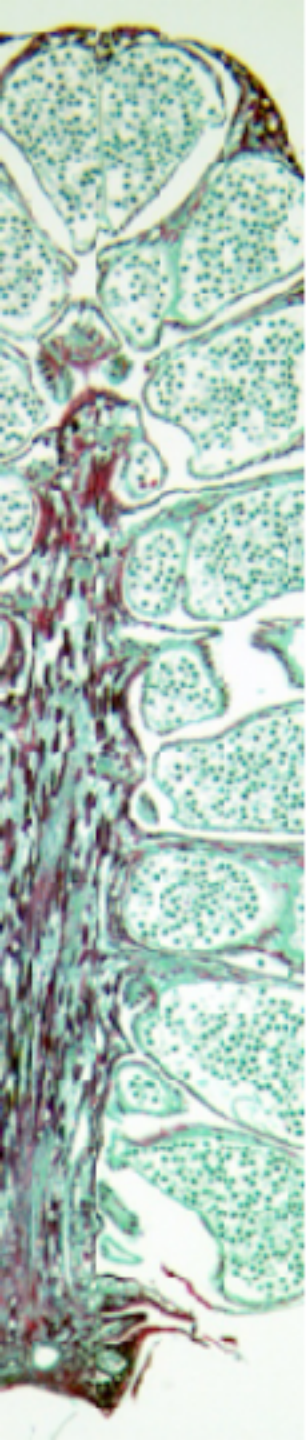
Leptoidi = trasporto degli elaborati



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. LIGORNE).



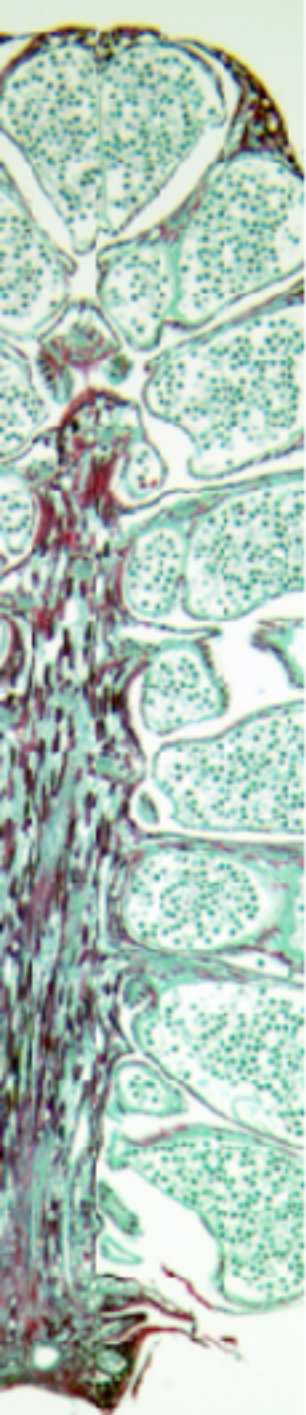
La briofite possono avere un tallo dorsiventrare, piatto e ramificato dicotomicamente, oppure una struttura più complessa, tridimensionale, in cui si possono distinguere strutture che assomigliano a fusto e foglie.

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.

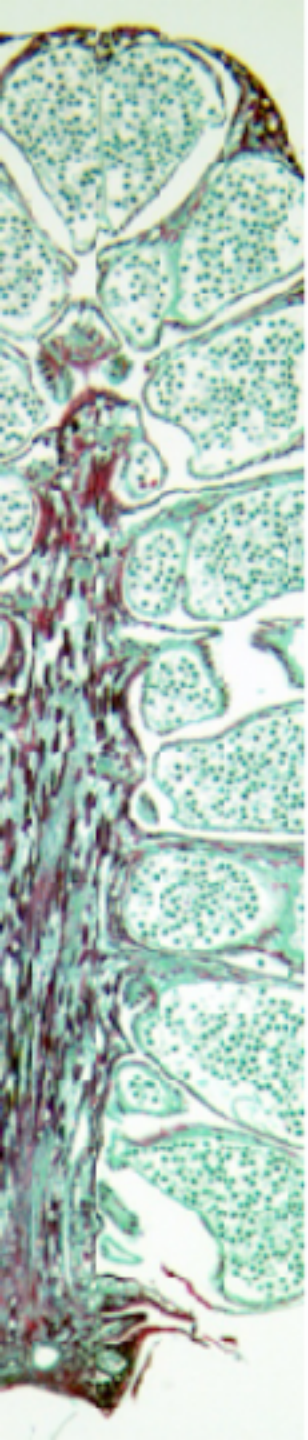
Le forme a tallo appiattito sono tutte le antocerote, e una parte delle epatiche. Le restanti epatiche e tutti i muschi hanno talli con fusticini e foglioline.



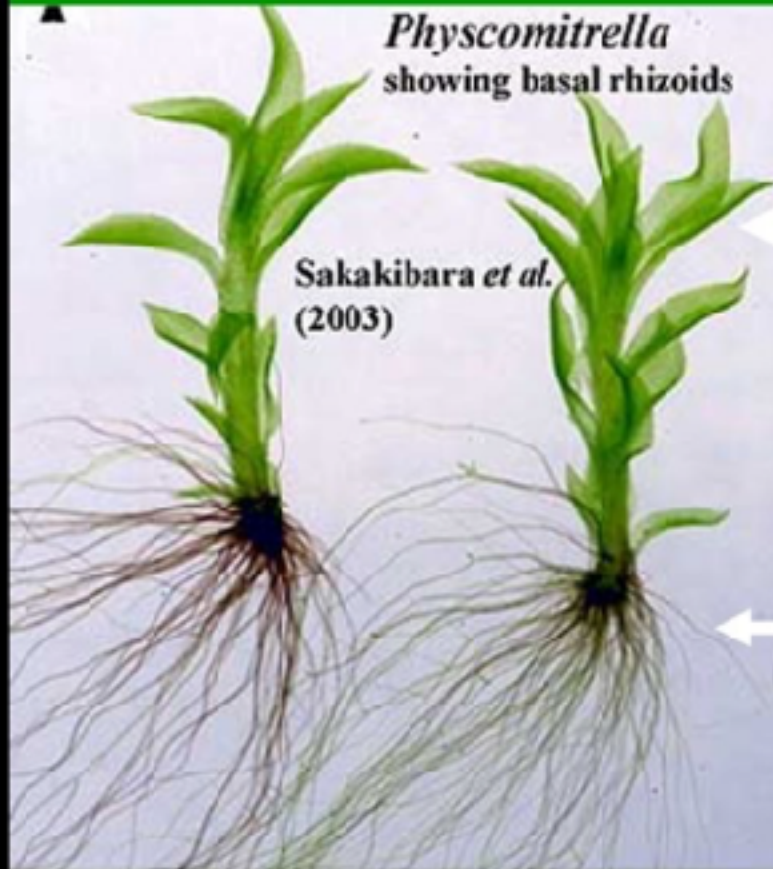
Lunularia cruciata (L.) Dumort. ex Lind.



Tallo capovolto con rizoidi in evidenza

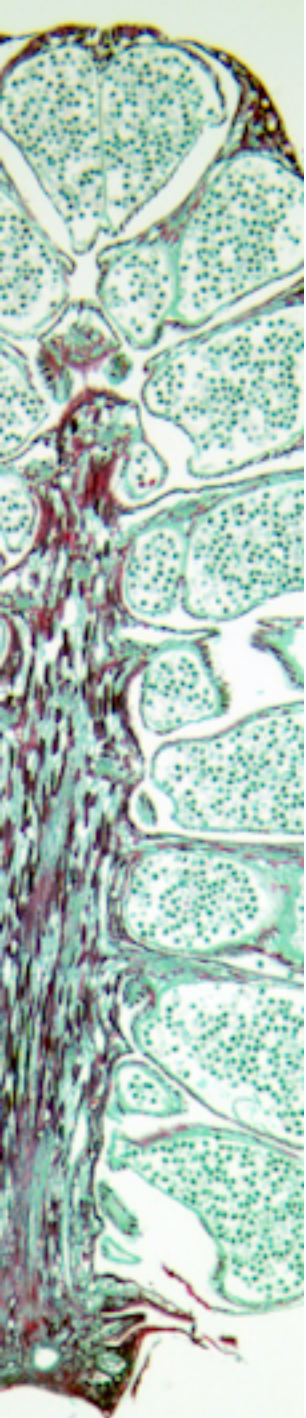


Bryophyte Anatomy



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

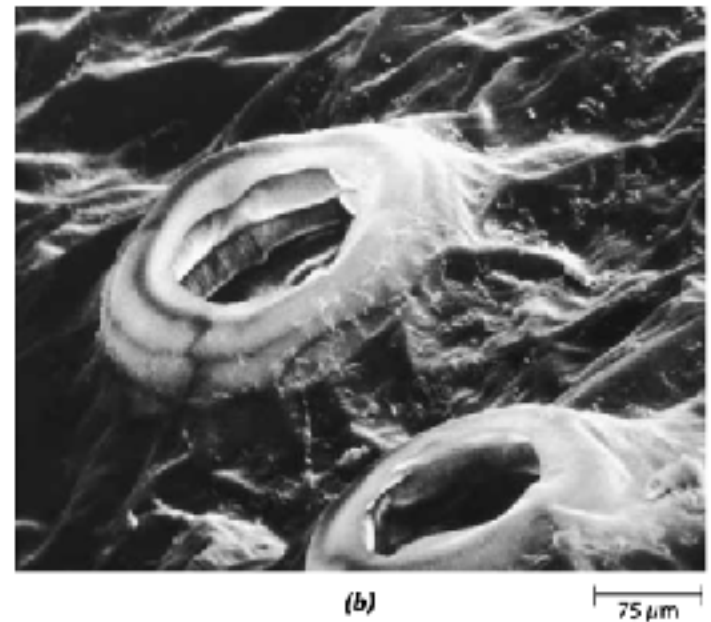
Rhizoids, haploid

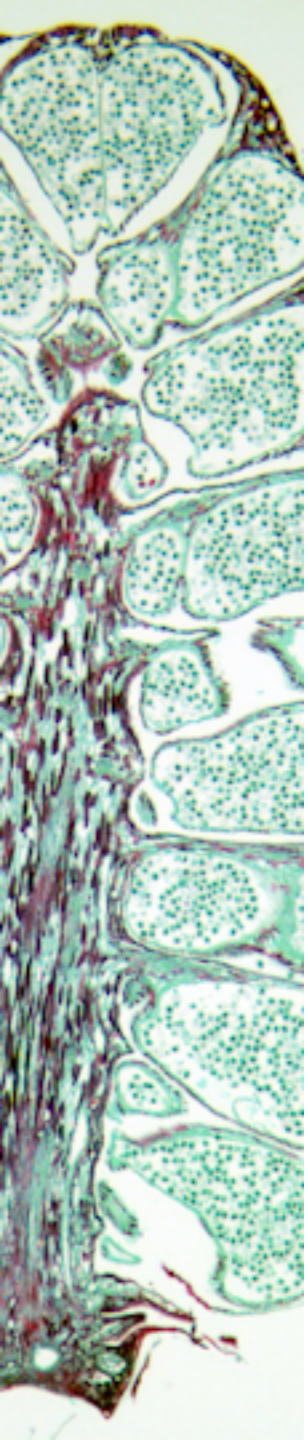


Il **tallo** delle briofite è solitamente sottile, per facilitare gli scambi di acqua e di anidride carbonica con l'ambiente.

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.





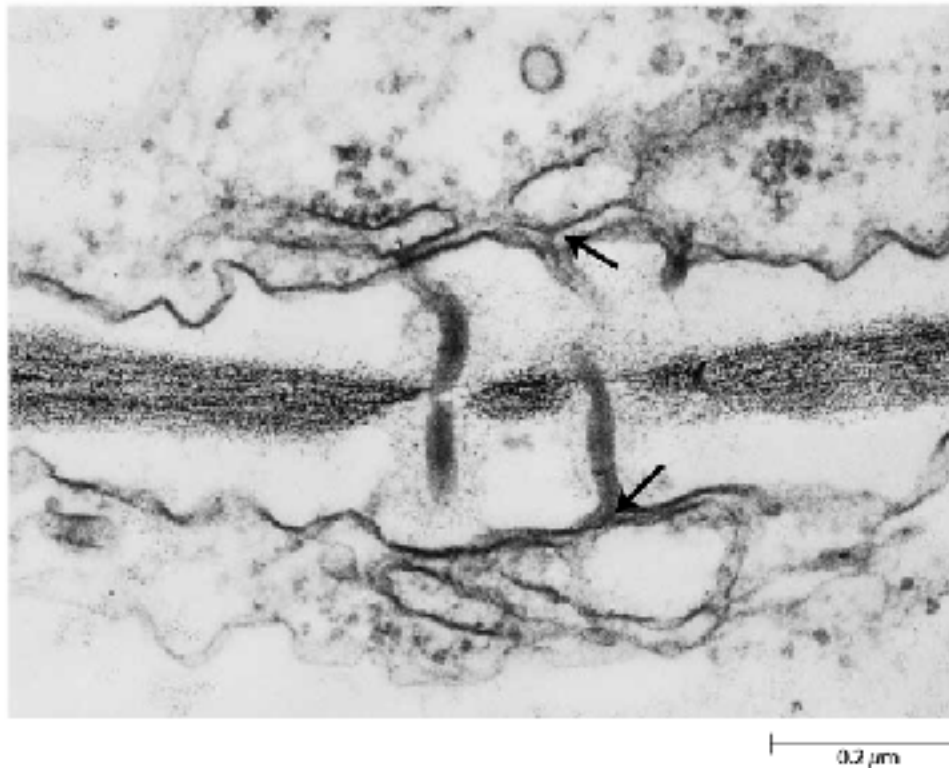
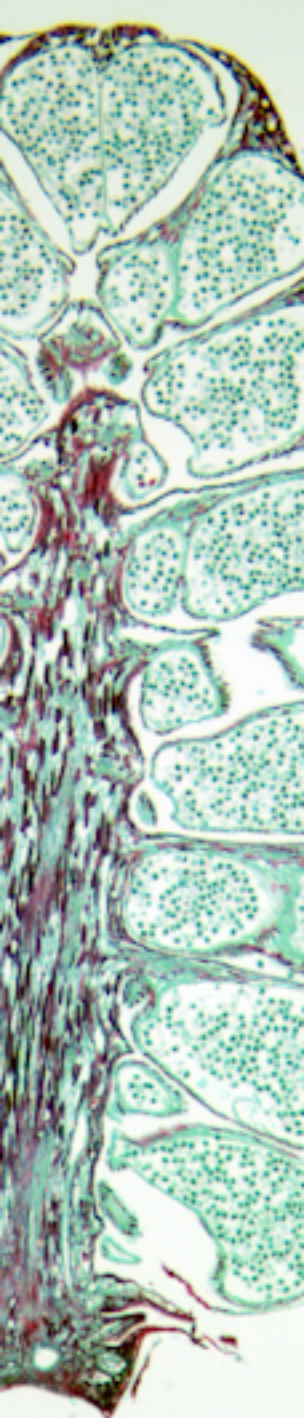
Il **tallo** in questo caso è strutturato in modo dorsoventrale con cellule ricche di cloroplasti nella parte superiore, e cellule ialine in quella inferiore. La superficie inferiore è ancorata al substrato da **rizoidi** unicellulari allungati, e protetta da scaglie pluricellulari.

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.

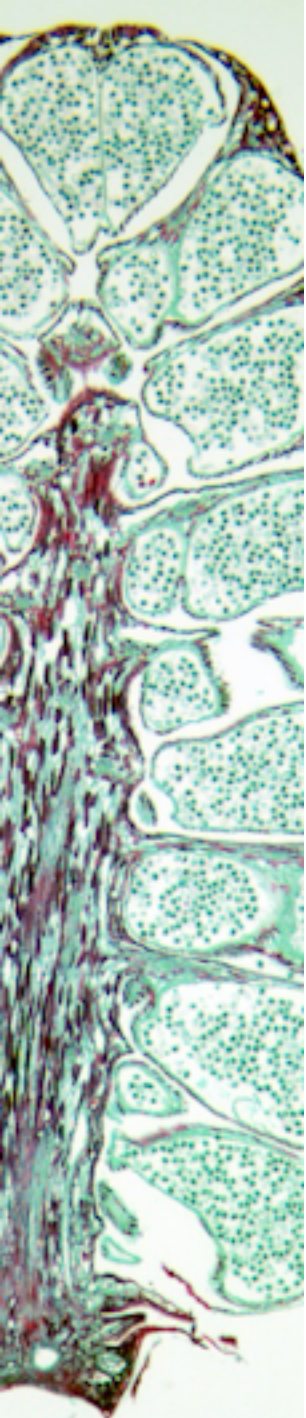
Come detto, in alcune specie si possono invece avere dei primordi di elementi conduttori che potrebbero essere dei primi tentativi dell'evoluzione di produrre fasci vascolari veri e propri.

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 goettschei*. 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)

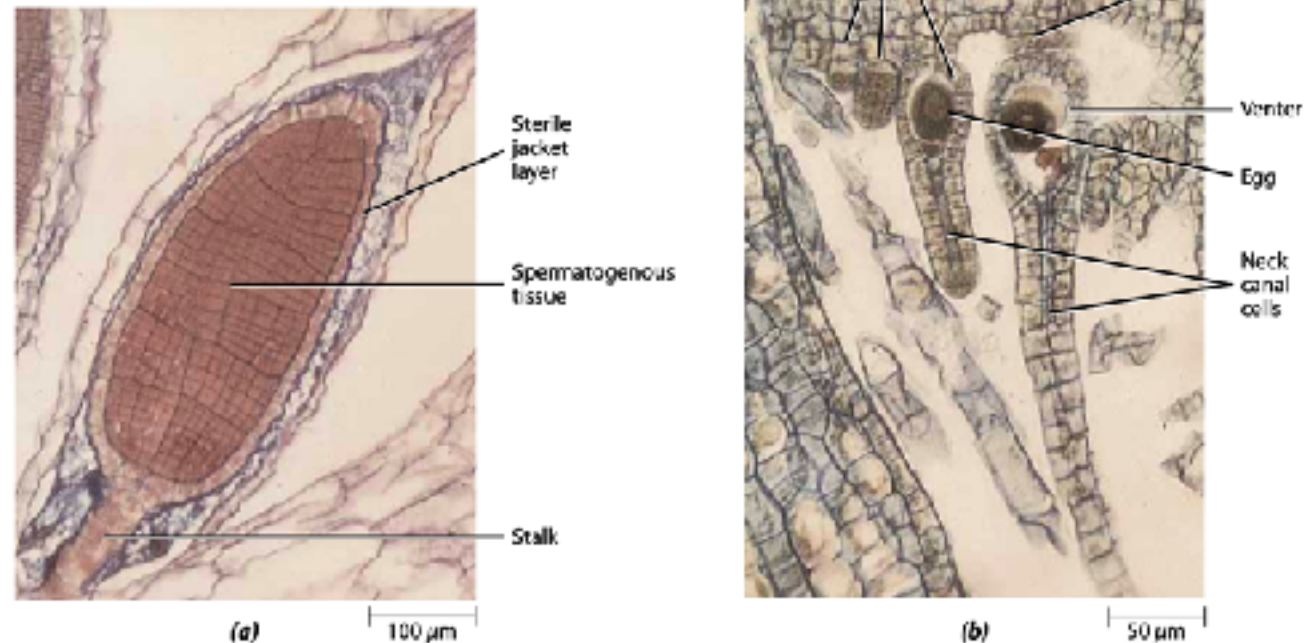


(b)

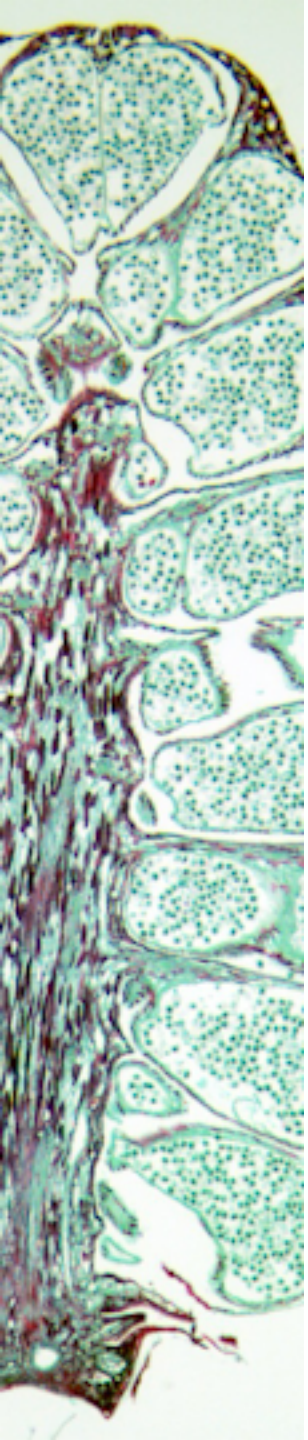
0.5 mm

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.

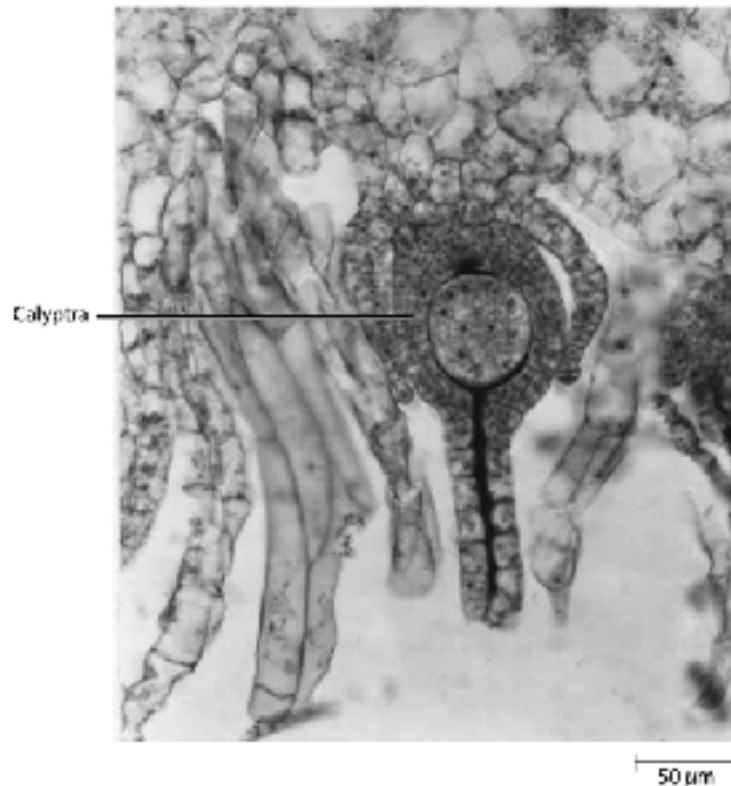
Non vi sono plasmodesmi che collegano lo sporofito e il gametofito, per cui la circolazione di nutrienti è **apoplastica** (attraversa le pareti cellulari).

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.

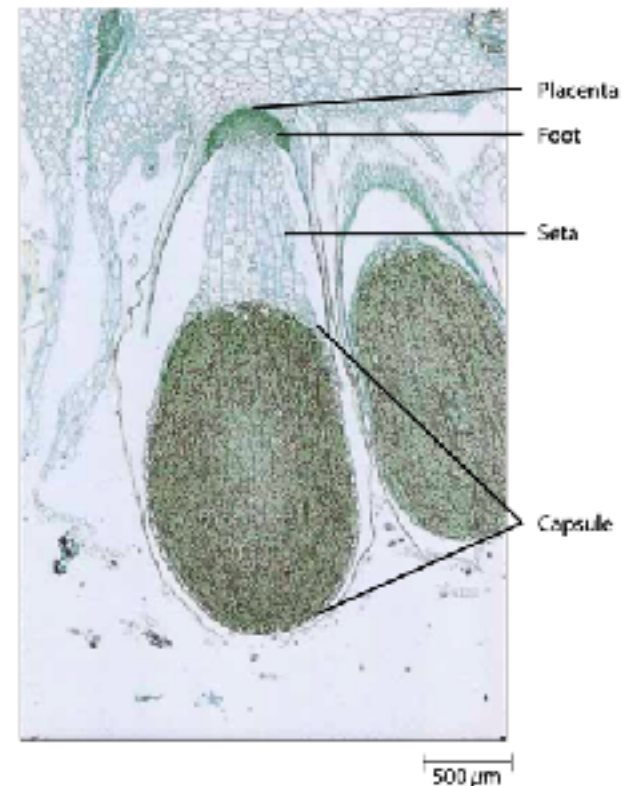
La **caliptra** deriva dal ventre dell'archegonio, che si sviluppa tenendo il passo dell'embrione.

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

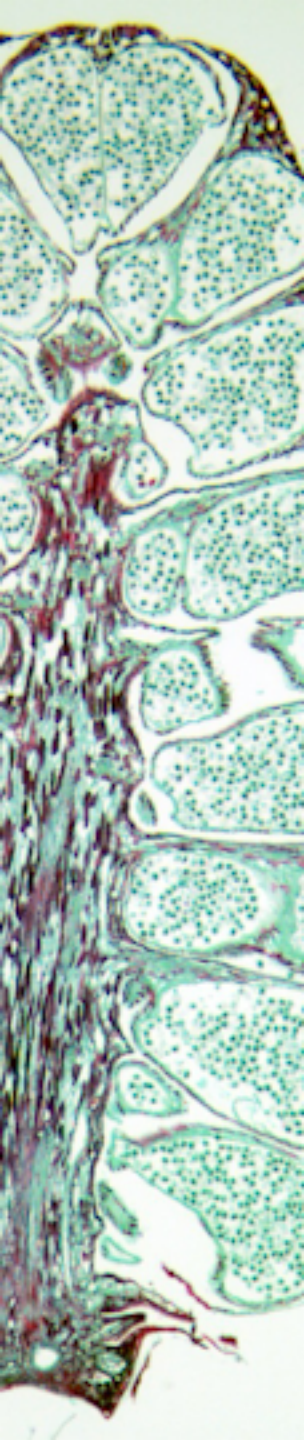
Gli sperm sono le uniche cellule flagellate nel ciclo vitale delle briofite. La fecondazione da origine a un embrione, da cui si sviluppa lo sporofito.



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.

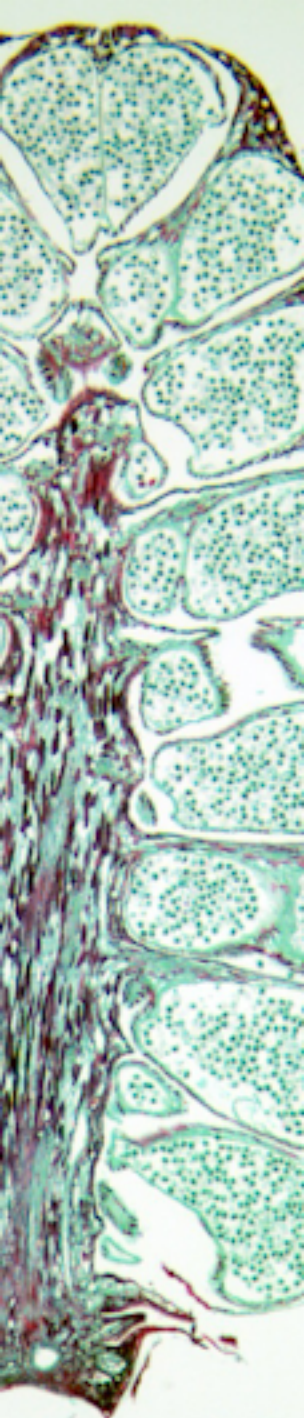


Lo sviluppo di un **embrione**, ovvero di un nucleo di cellule diploidi dallo zigote, il cui approvvigionamento di nutrienti dipende dal gametofito femminile, tramite una placenta, è una caratteristica che accomuna tutti gli organismi vegetali nella linea evolutiva dalle briofite alle angiosperme. Questo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

Siccome la meiosi zigotica 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.

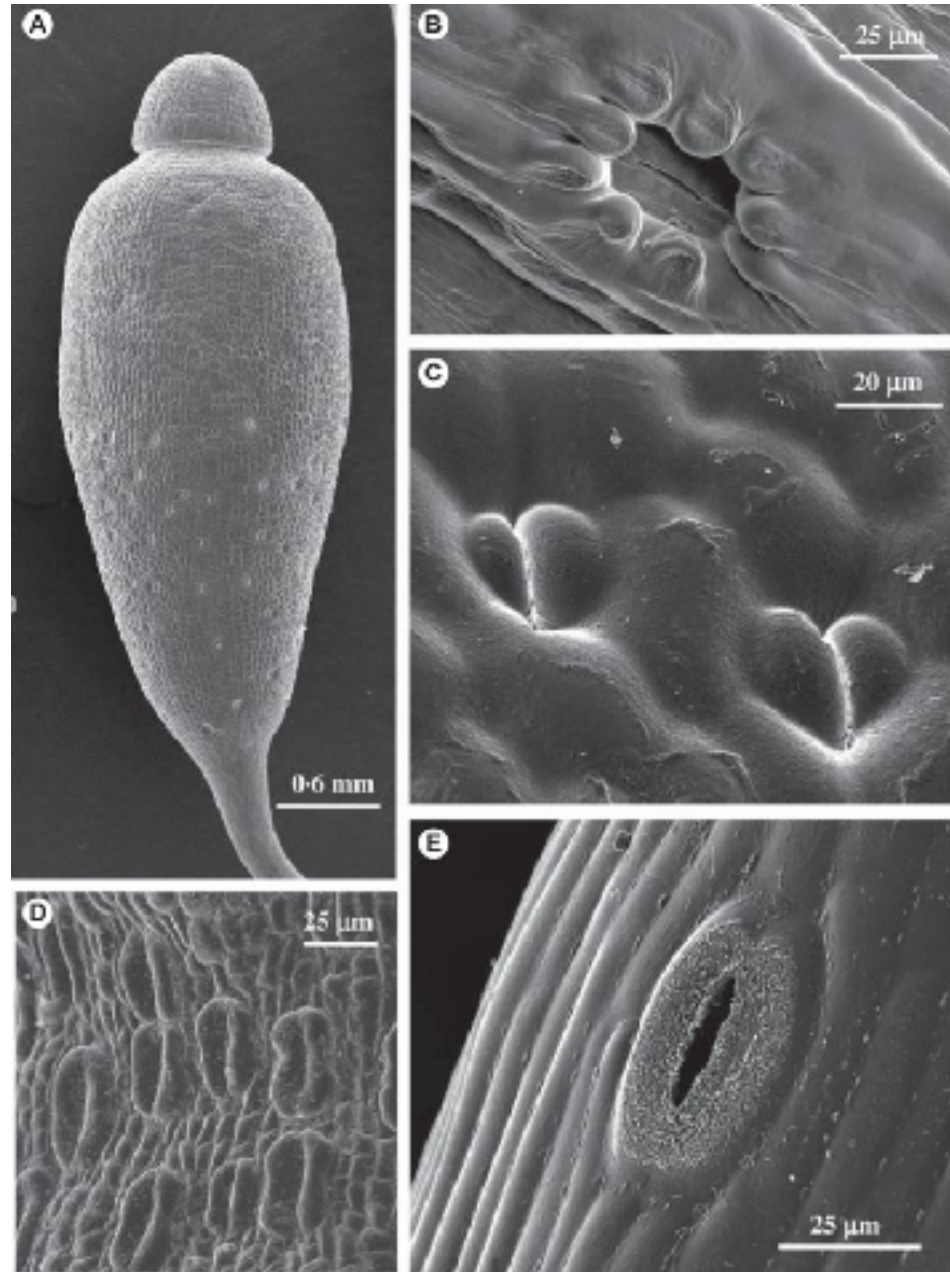
La linea evolutiva che porta alle angiosperme vedrà uno sviluppo sempre maggiore dello sporofito, con un aumento quindi delle spore prodotte, massimizzando il successo riproduttivo, altrimenti limitato dalla vita in ambiente privo, o con quantità limitate, di acqua liquida.

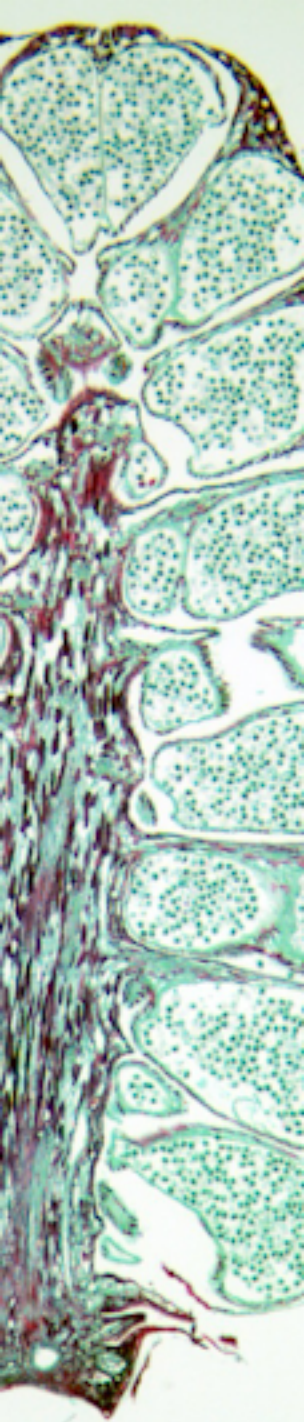


Un discorso a parte va fatto sugli **stomi** nelle briofite. Vere e proprie strutture identiche a quelle delle piante vascolari sono presenti negli sporofiti di muschi e antocerote.

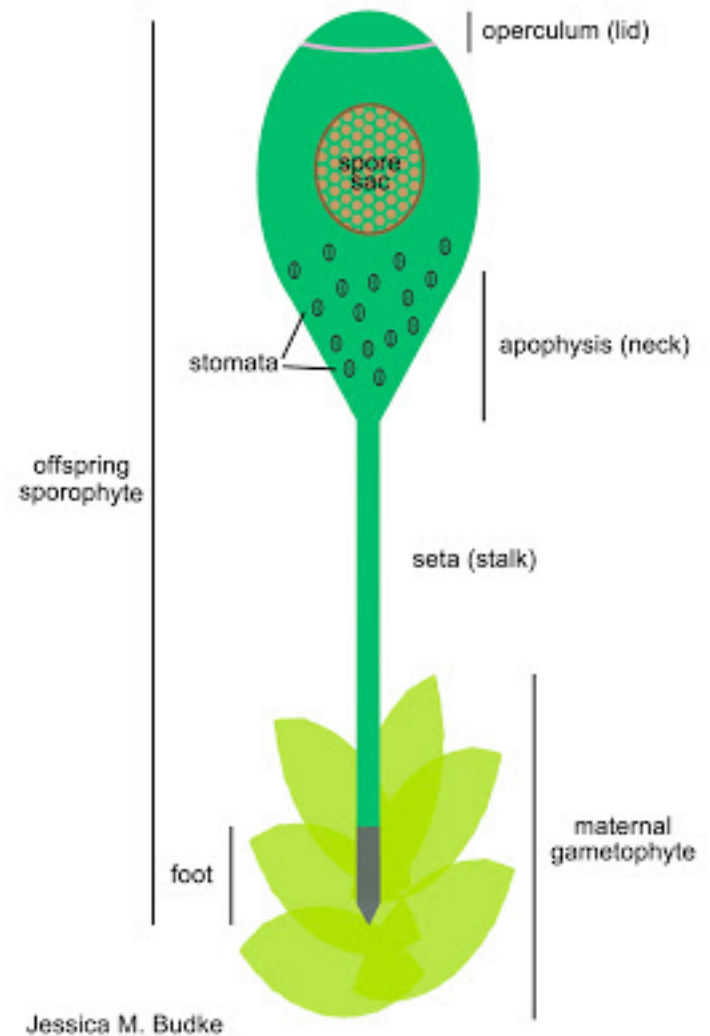
Nei muschi questi stomi sono perfettamente funzionanti, capaci di aprirsi e chiudersi, almeno nelle prime fasi di sviluppo dello sporofito. Successivamente tendono a perdere la loro funzionalità e restano perennemente aperti.

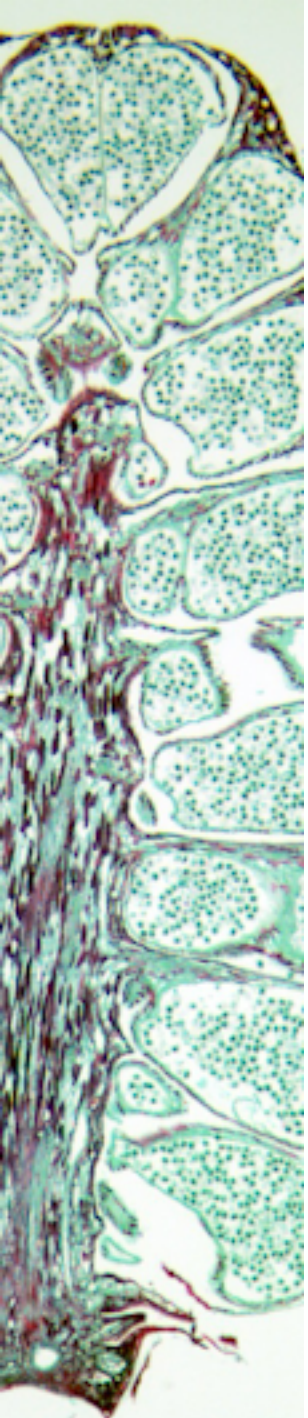
A, B, C, D stomi di muschi; E stoma di antocerote



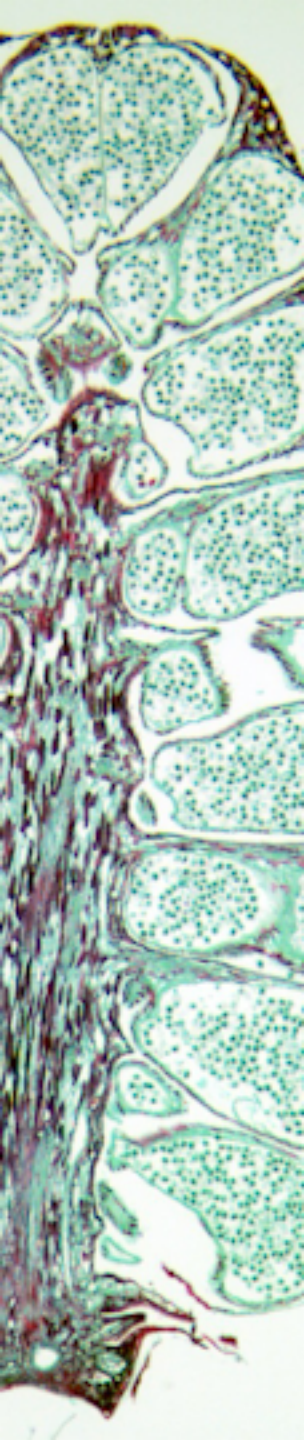


La funzione di questi stomi non è ancora del tutto chiarita, anche se si pensa che questi facilitino il flusso di nutrienti tra gametofito e sporofito. Nel caso dei muschi, dopo la loro prima parentesi funzionale, restano aperti, e causano quindi una perdita d'acqua da parte della porzione apicale dello 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.



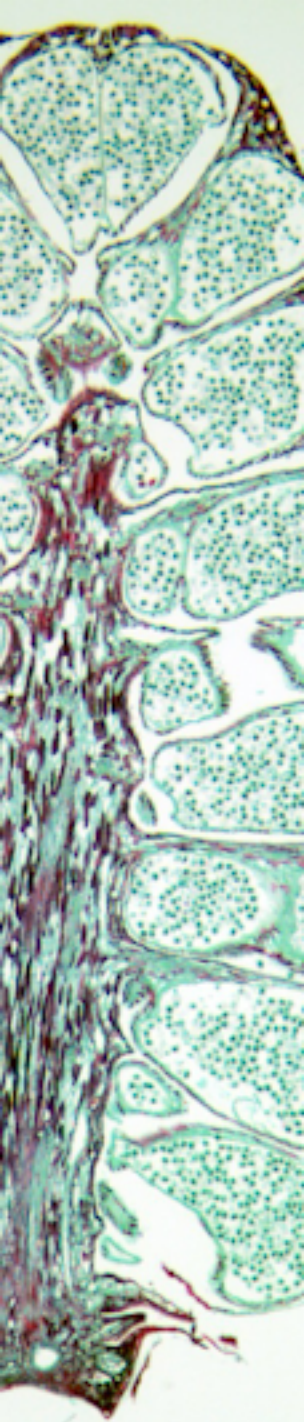


Nelle briofite, le spore sono rivestite di un involucro ricco di **sporopolleina**. Abbiamo già visto questa sostanza nelle caroficee, ove rivestiva lo zigote. Si ritiene che il passaggio dallo zigote alle spore sia evoluto per un ritardo nella produzione della sporopolleina.



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 gametophytes; 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)	12,800	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 gametophytes; 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 gametophytes; unbranched; consists of foot and long, cylindrical sporangium, with a meristem between foot and sporangium; cuticle; stomata; no specialized conducting tissues	Moist temperate and tropical

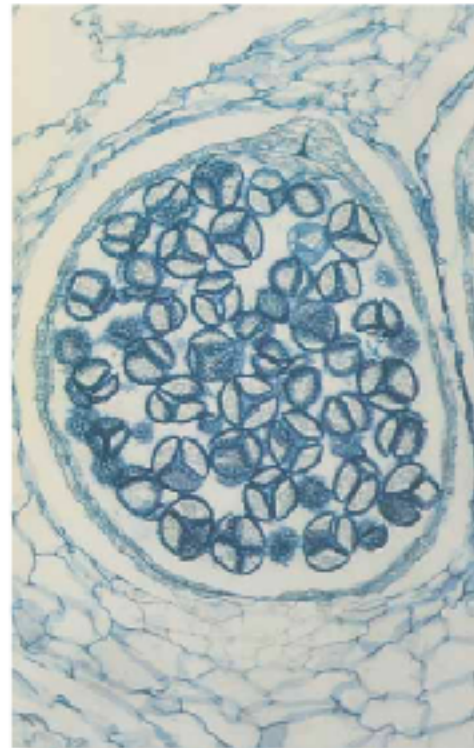


Phylum Marchantiophyta

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.

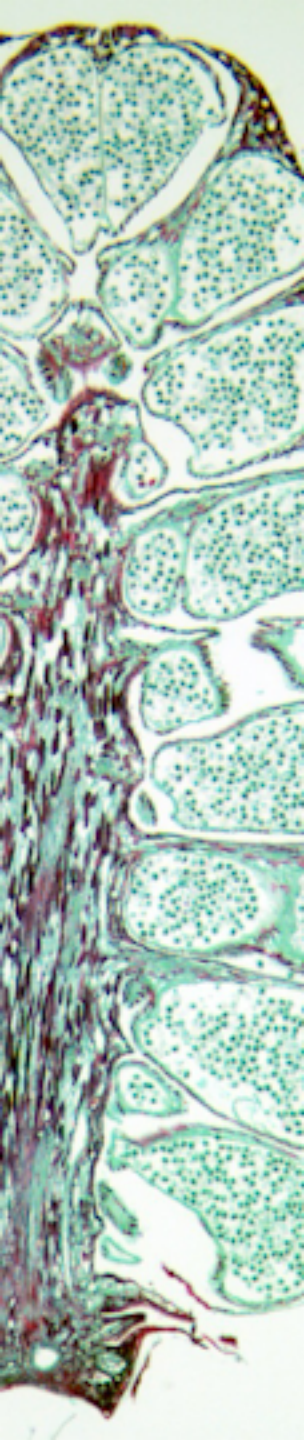


(a)



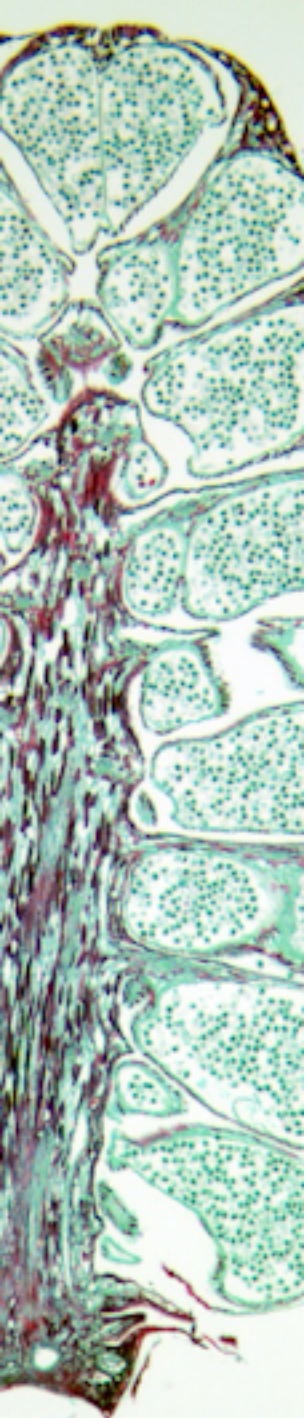
(b)

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.



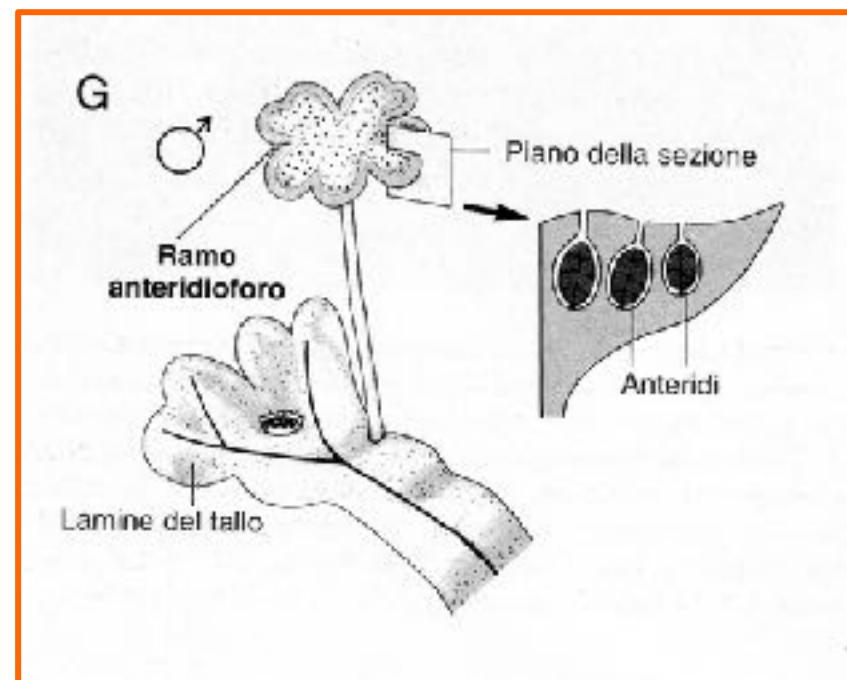
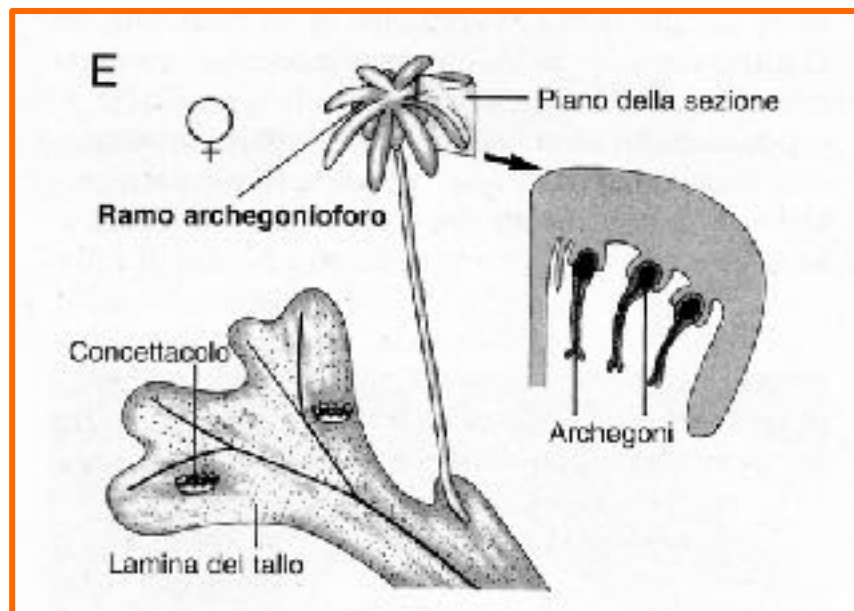
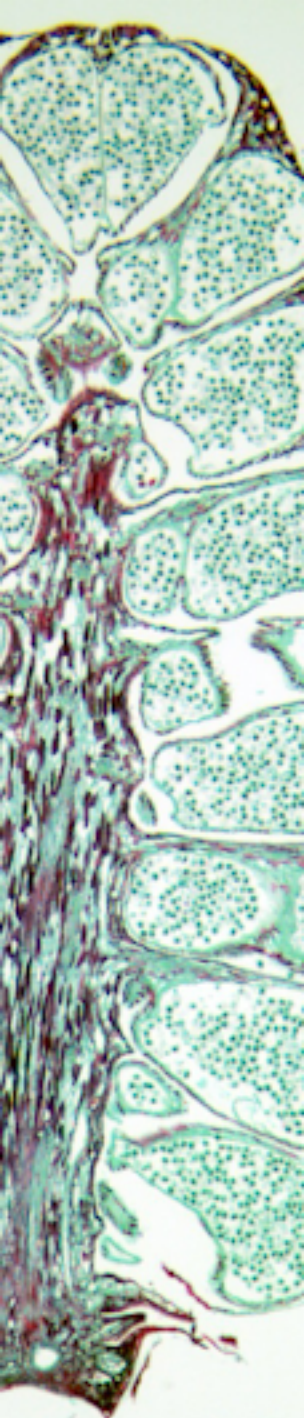
Gli anteridi e archegoni in *Marchantia* sono elevati dal tallo tramite strutture peduncolate dette anteridiofori (a) e archegoniofori (b).

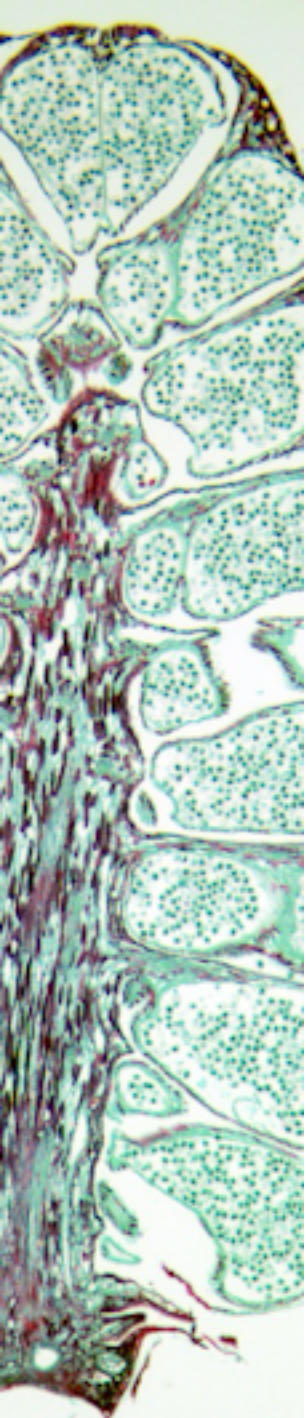


(a)



(b)



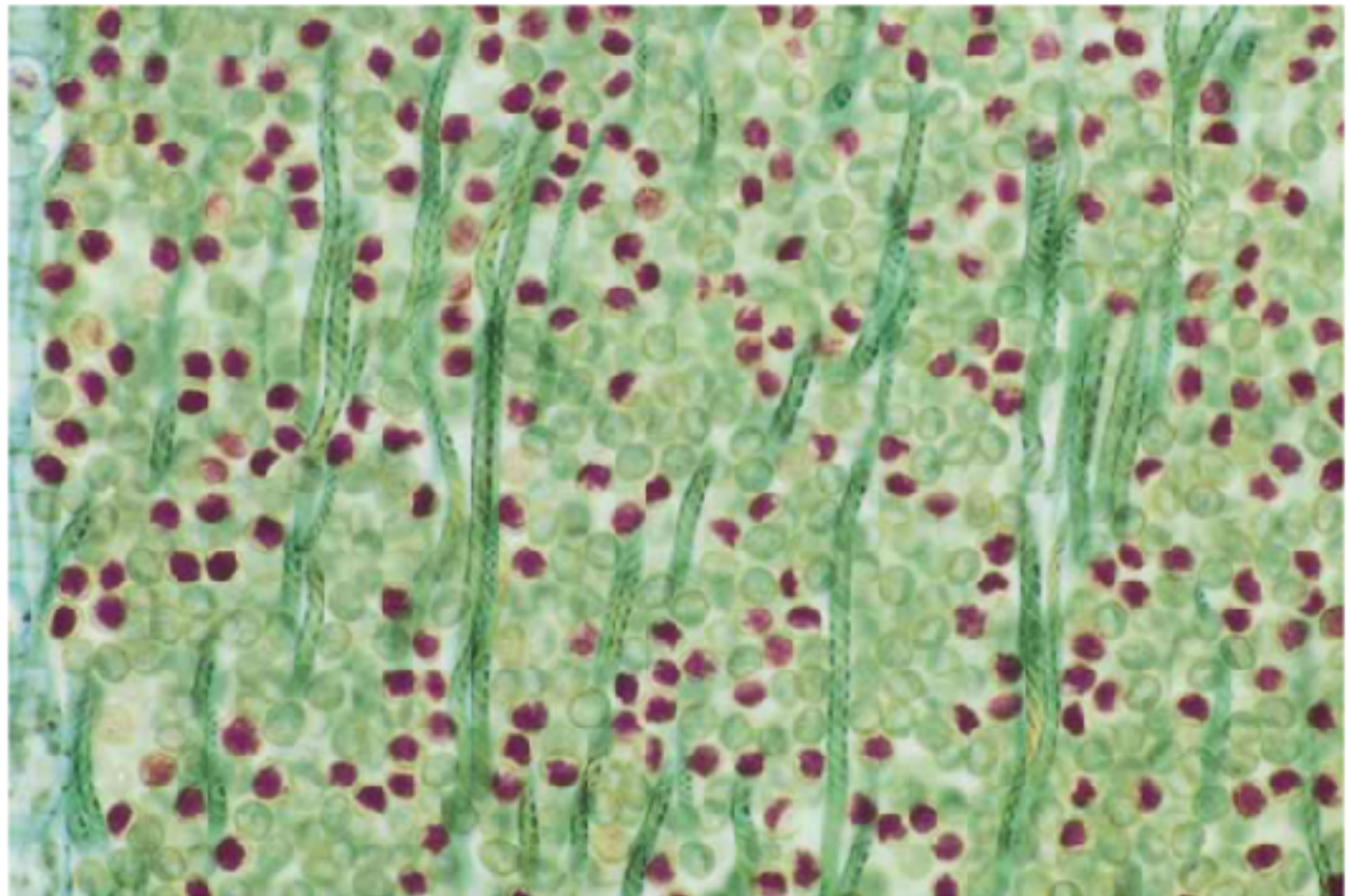


Tallo di *Marchantia polymorpha*
con coppe

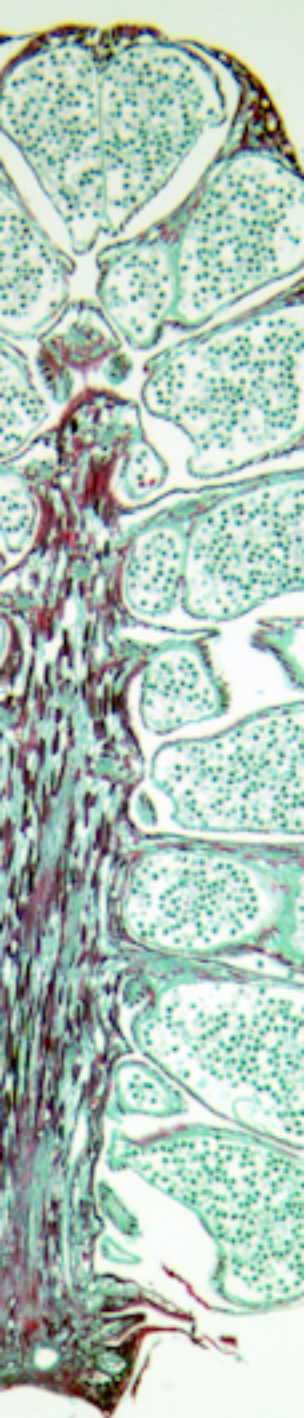
Sporofiti di *Marchantia*
a vari stadi di sviluppo



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.

200 µm