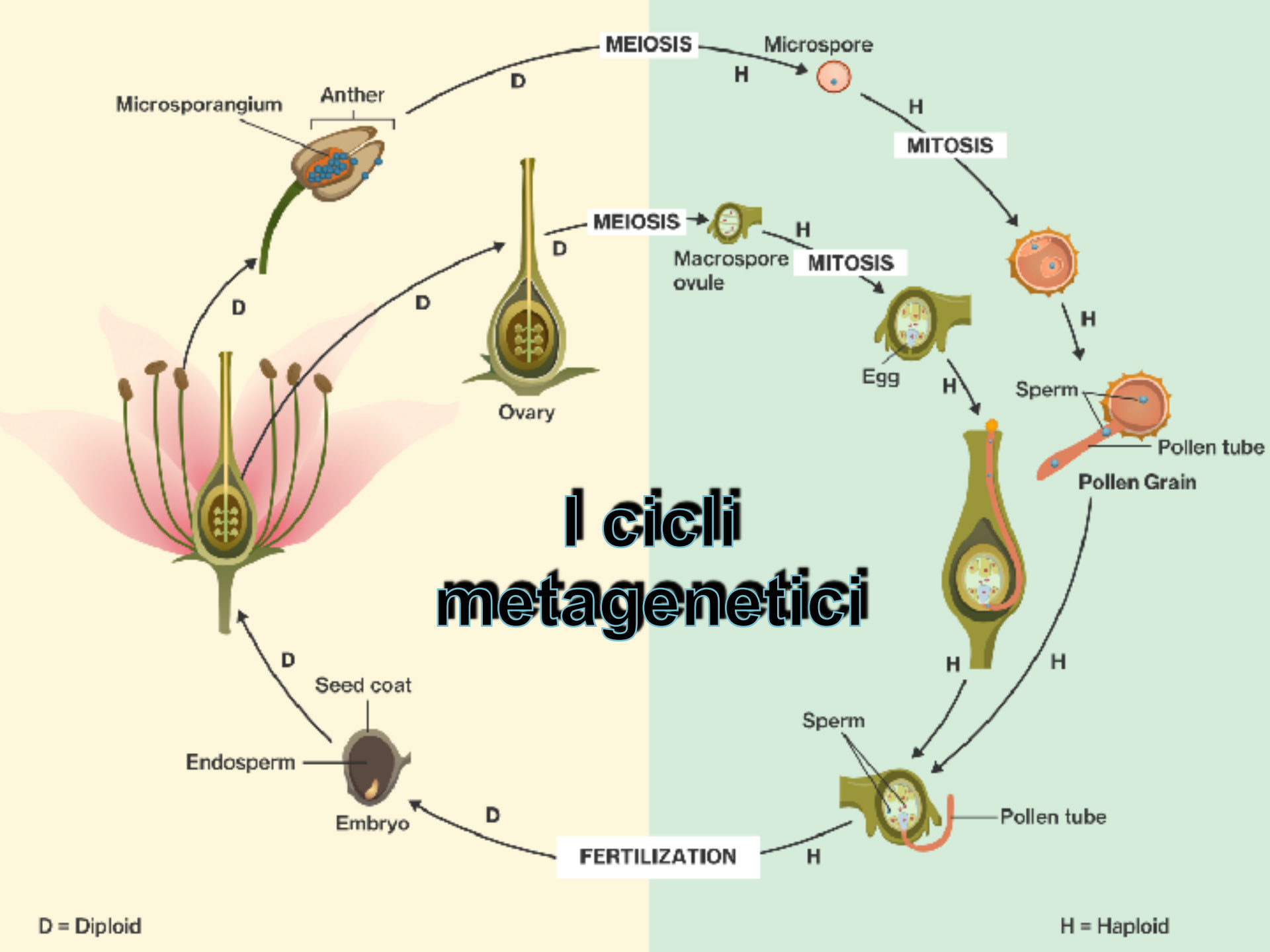
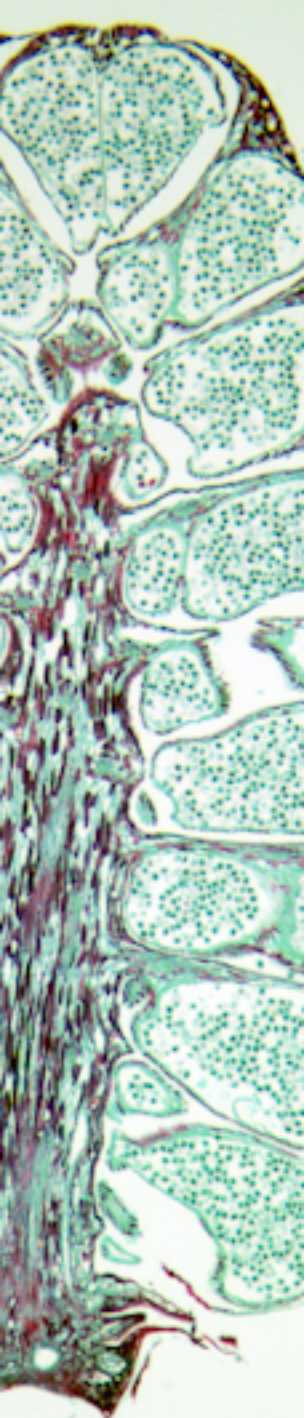
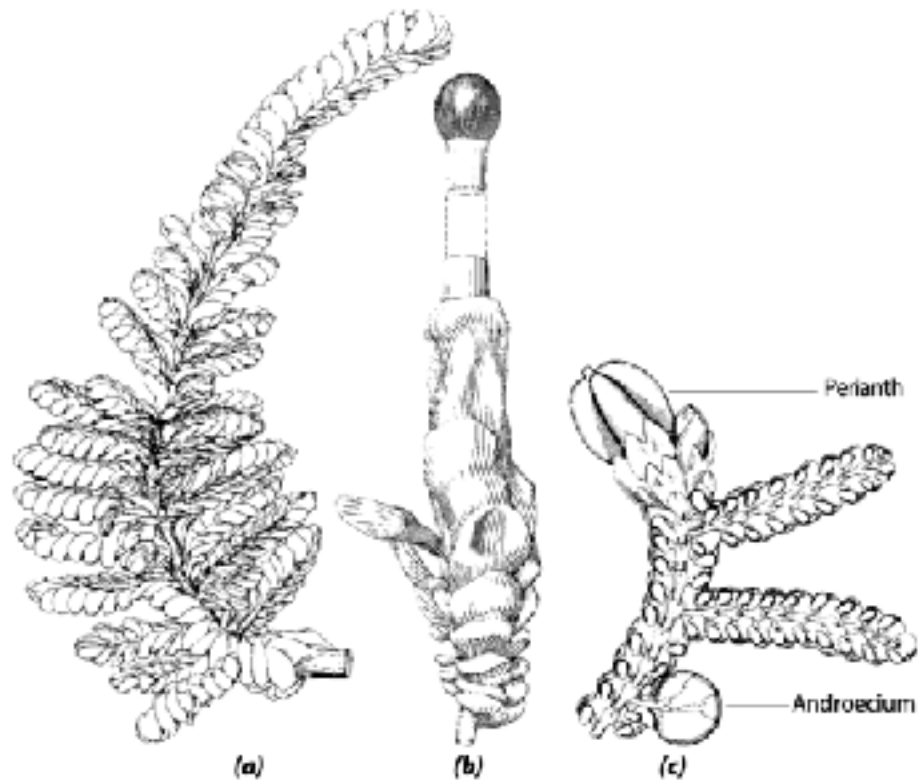




# I cicli metagenetici



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



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

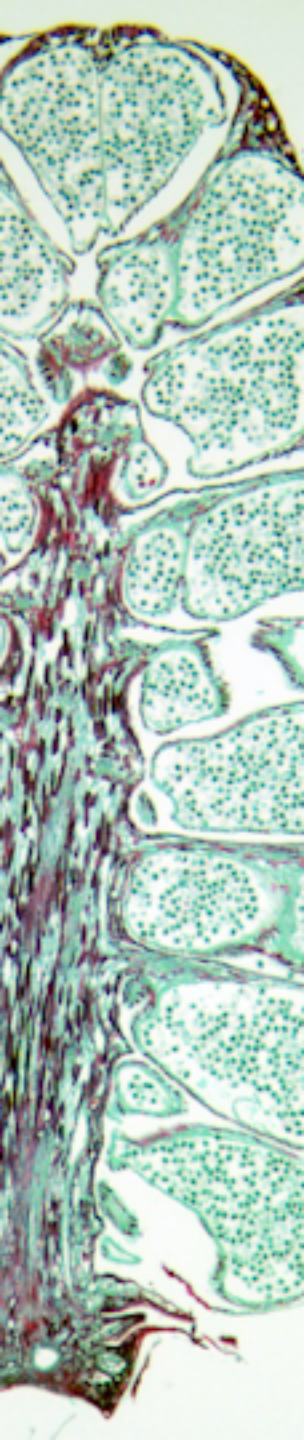
# Phylum Bryophyta

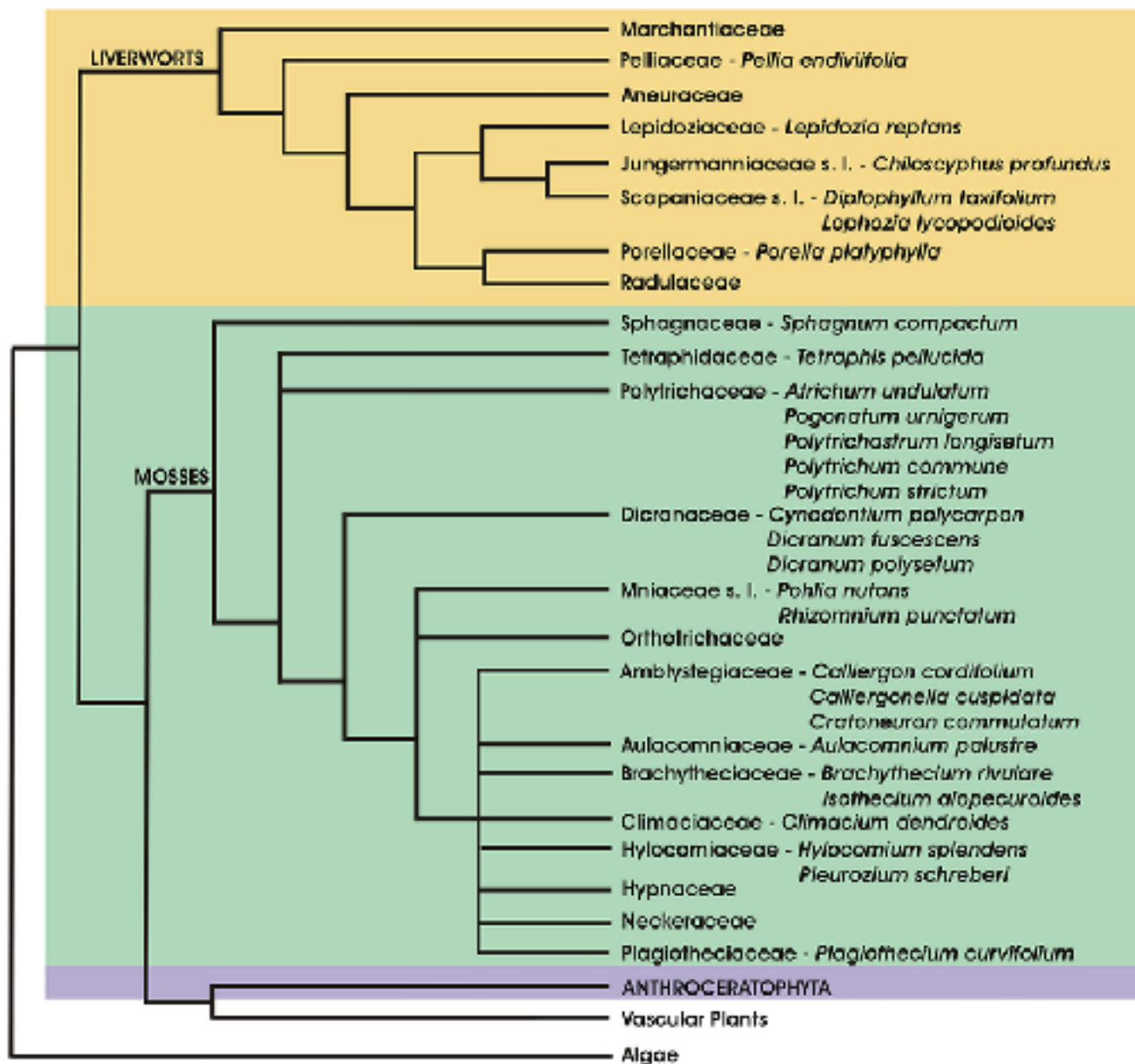
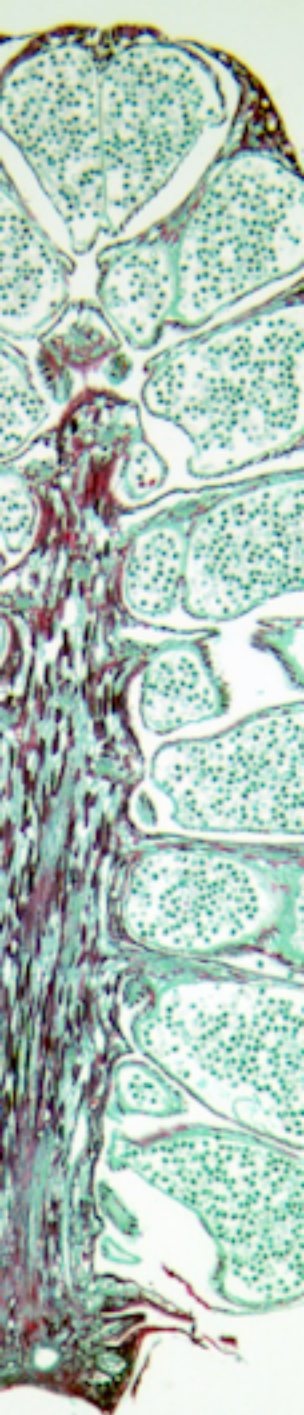
Il nome comune “muschi” è spesso usato anche per organismi che con gli organismi del phylum **Bryophyta** nulla hanno a che fare, come licheni, alghe, o piante vascolari.

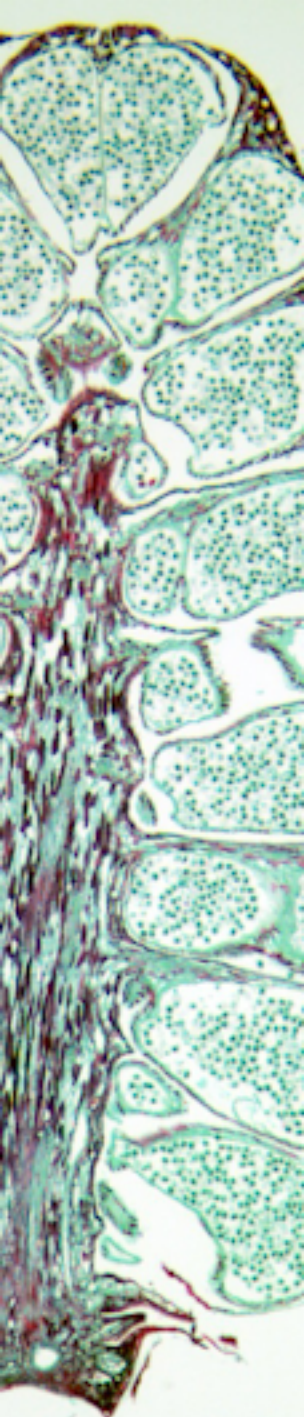
I muschi veri e propri si dividono in diverse classi, a seconda dell'interpretazione della loro filogenesi data da diversi esperti. La suddivisione più recente vede otto classi. Le più importanti sono gli sfagni (**Sphagnidae**), i muschi del granito (**Andreaeidae**) e i veri muschi (**Bryidae**), che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

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

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







(a)

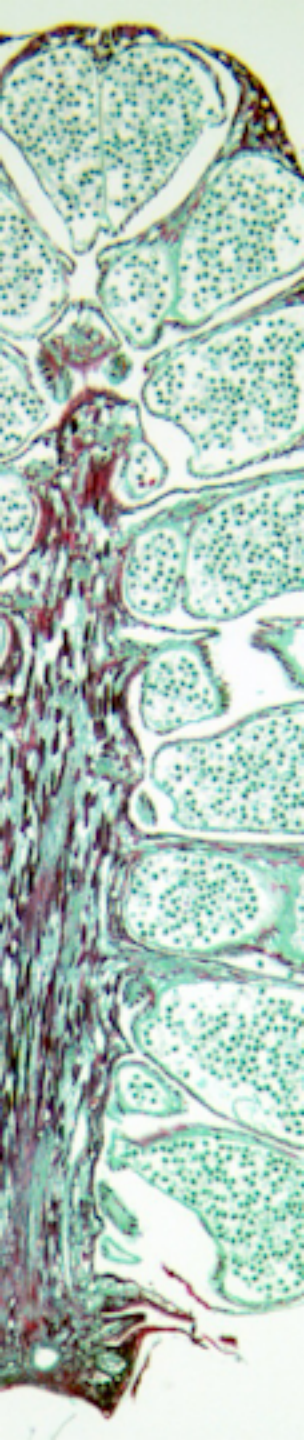


(b)



(c)

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



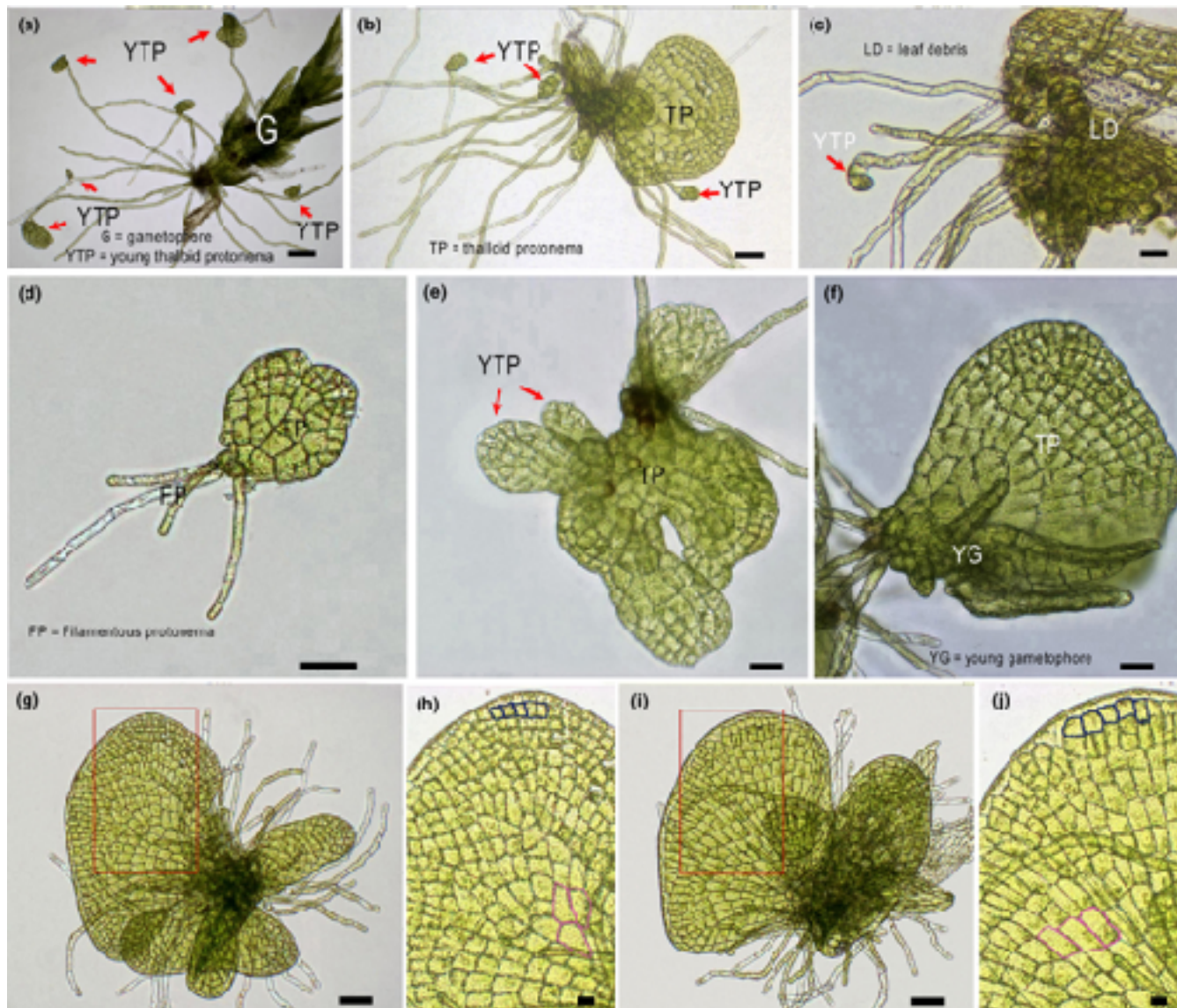
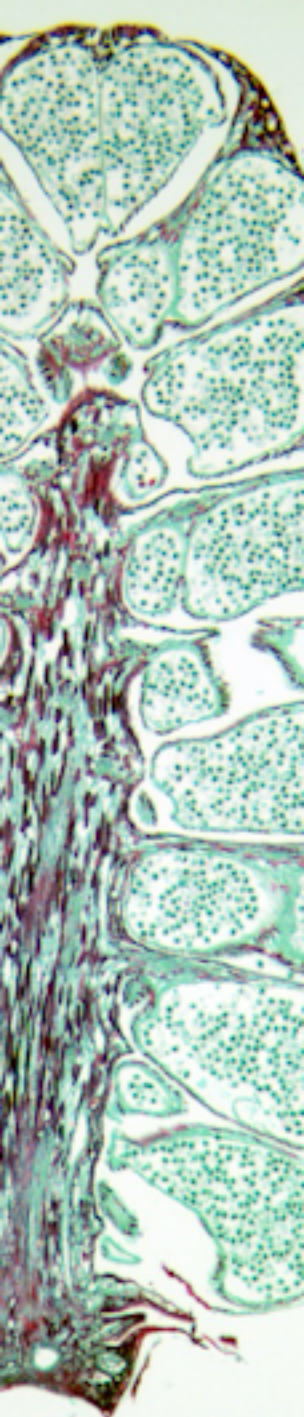
Lo sporofito degli sfagni è caratteristico. Quella che sembra la seta in realtà è una porzione del gametofito, detta **pseudopodio**. La seta in realtà è brevissima. La **capsula** è tondeggiante, di colore rossastro, chiusa da un **opercolo** delimitato da una scanalatura.

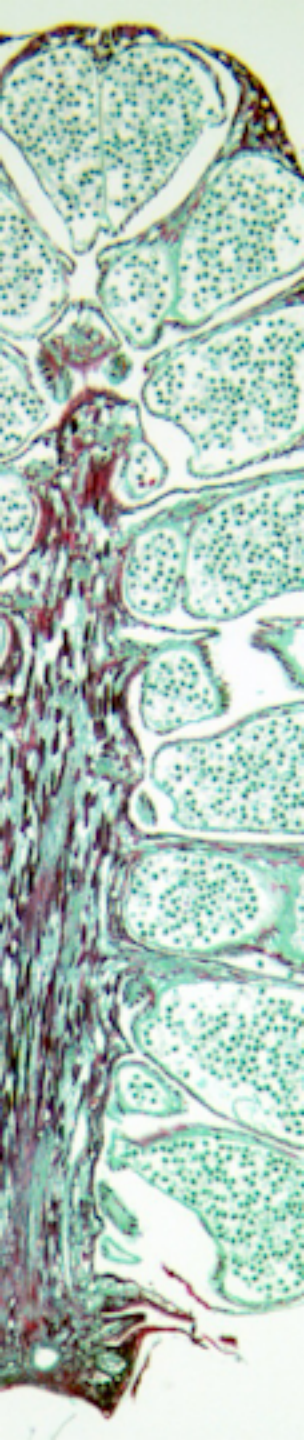
Le cellule della capsula, con il disseccamento, collassano lateralmente, restringendo la capsula e aumentano la pressione interna. Quando questa raggiunge la pressione di circa 5 atmosfere, l'opercolo "salta" via, con un caratteristico scoppiettio. Grazie alla pressione dei gas interni alla capsula,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

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

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

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

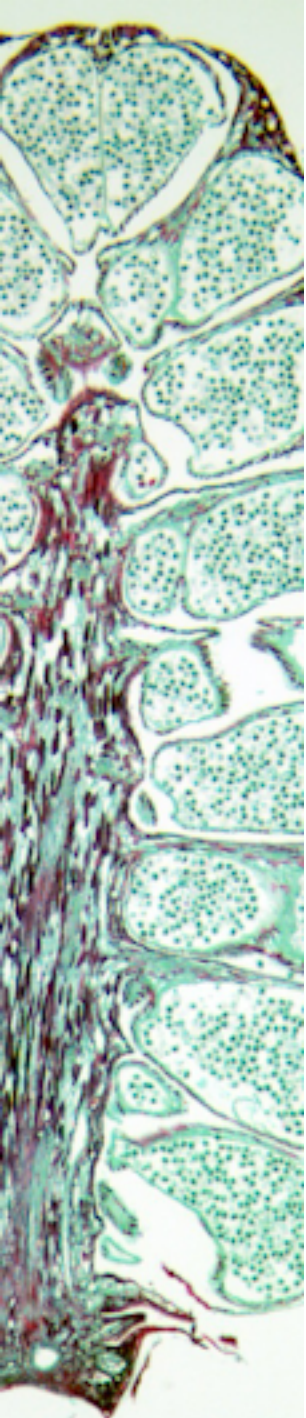




Le **torbiere** dominate dagli sfagni occupano dall'1% al 3% della superficie terrestre, un'area enorme, pari a circa la metà di quella degli Stati Uniti. Lo sfagno è quindi una delle piante più abbondanti al mondo.

Le torbiere sono di particolare importanza nel ciclo globale del carbonio perché la torba immagazzina quantità molto grandi (circa 400 gigatonnelate, o 400 miliardi di tonnellate, su base globale) di carbonio organico che non viene immediatamente degradato in CO<sub>2</sub> dai microrganismi. La torba si forma dall'accumulo e dalla compressione dei muschi stessi, e degli altri organismi vegetali che crescono tra di loro, in ambiente acquatico, anossico e acido, ove la decomposizione è ridotta al minimo. In Irlanda e in alcune altre regioni settentrionali, la torba essiccata viene bruciata e utilizzata ampiamente come combustibile industriale, oltre che per il riscaldamento domestico.

Gli ecologi temono che il riscaldamento globale provocato da quantità crescenti di CO<sub>2</sub> e di altri gas nell'atmosfera - dovute in gran parte alle attività umane - potrebbe velocizzare l'ossidazione del carbonio delle torbiere. Ciò potrebbe aumentare ulteriormente i livelli di CO<sub>2</sub> e le temperature globali.



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

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

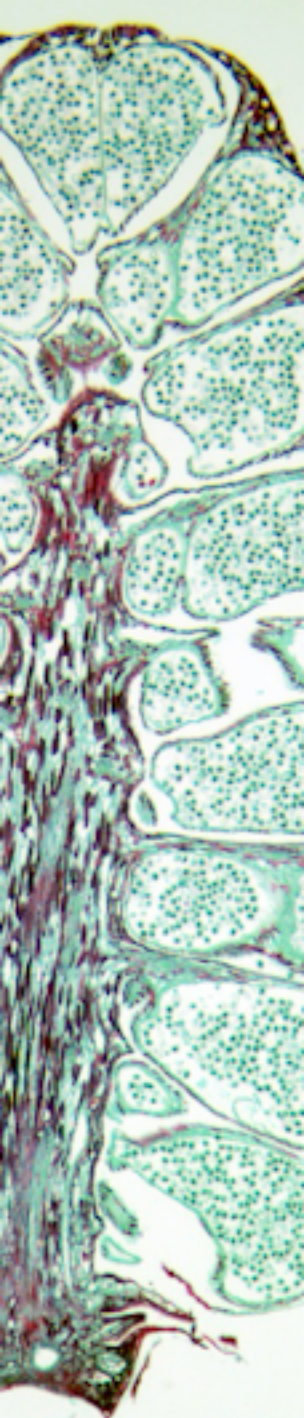


(a)



(b)

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



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

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

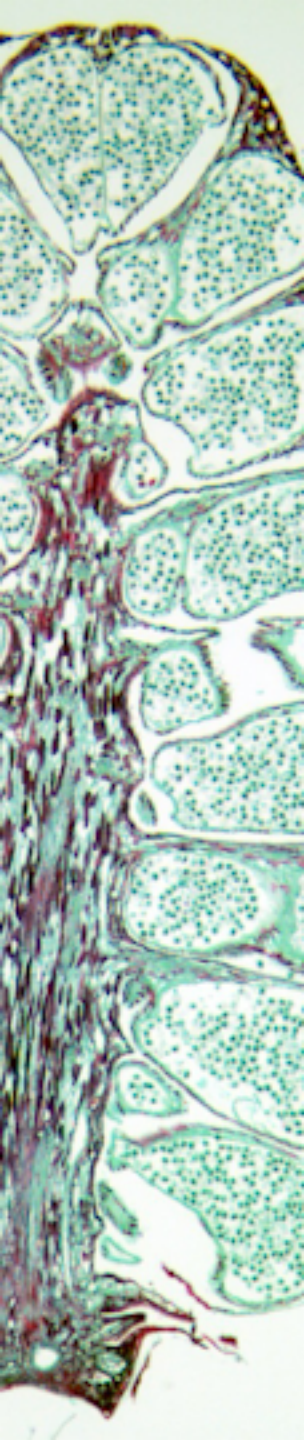


(a)



(b)

A) protonema  
B) gametofito

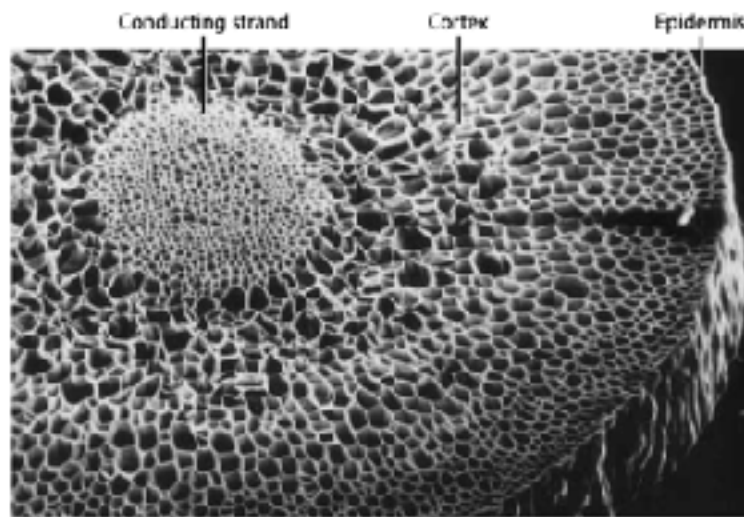
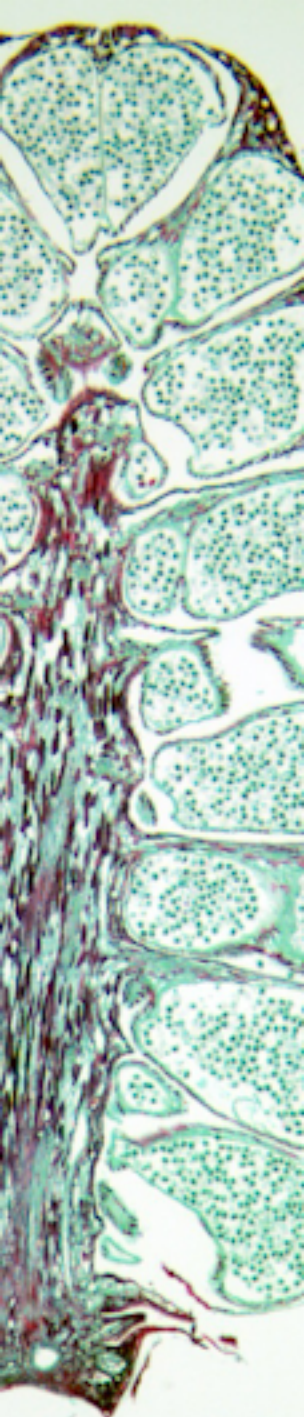


Una caratteristica importante di molte specie di muschi è la comparsa, nei gametofiti e negli sporofiti, di elementi deputati alla conduzione dell'acqua e dei nutrienti.

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

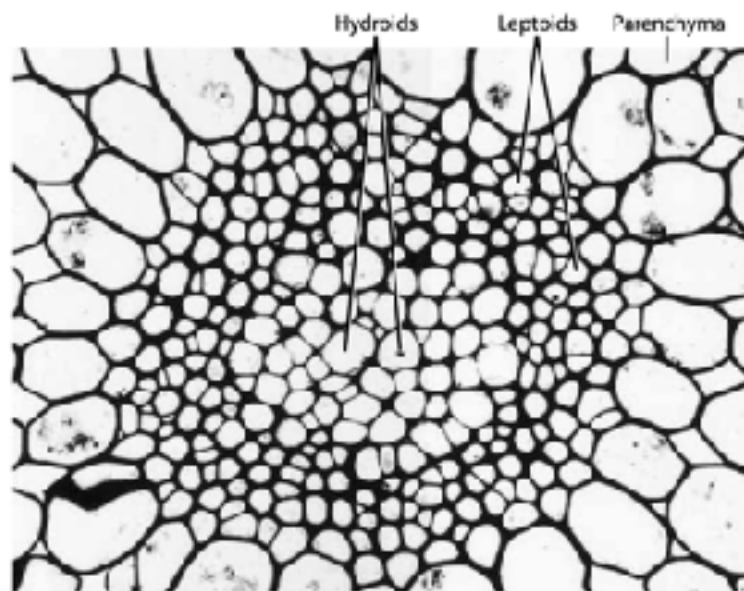
Le cellule specializzate nella conduzione dei nutrienti sono dette **leptoidi**. Queste hanno forti similarità con le cellule deputate alla conduzione dei nutrienti nelle piante vascolari senza semi. A differenza degli idroidi, mantengono i protoplasti per l'intero ciclo vitale.

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



(a)

100 μm



(b)

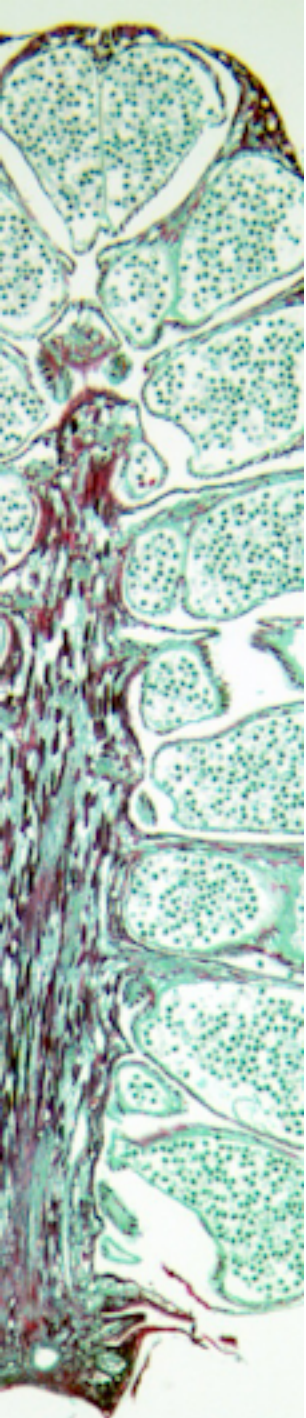
50 μm



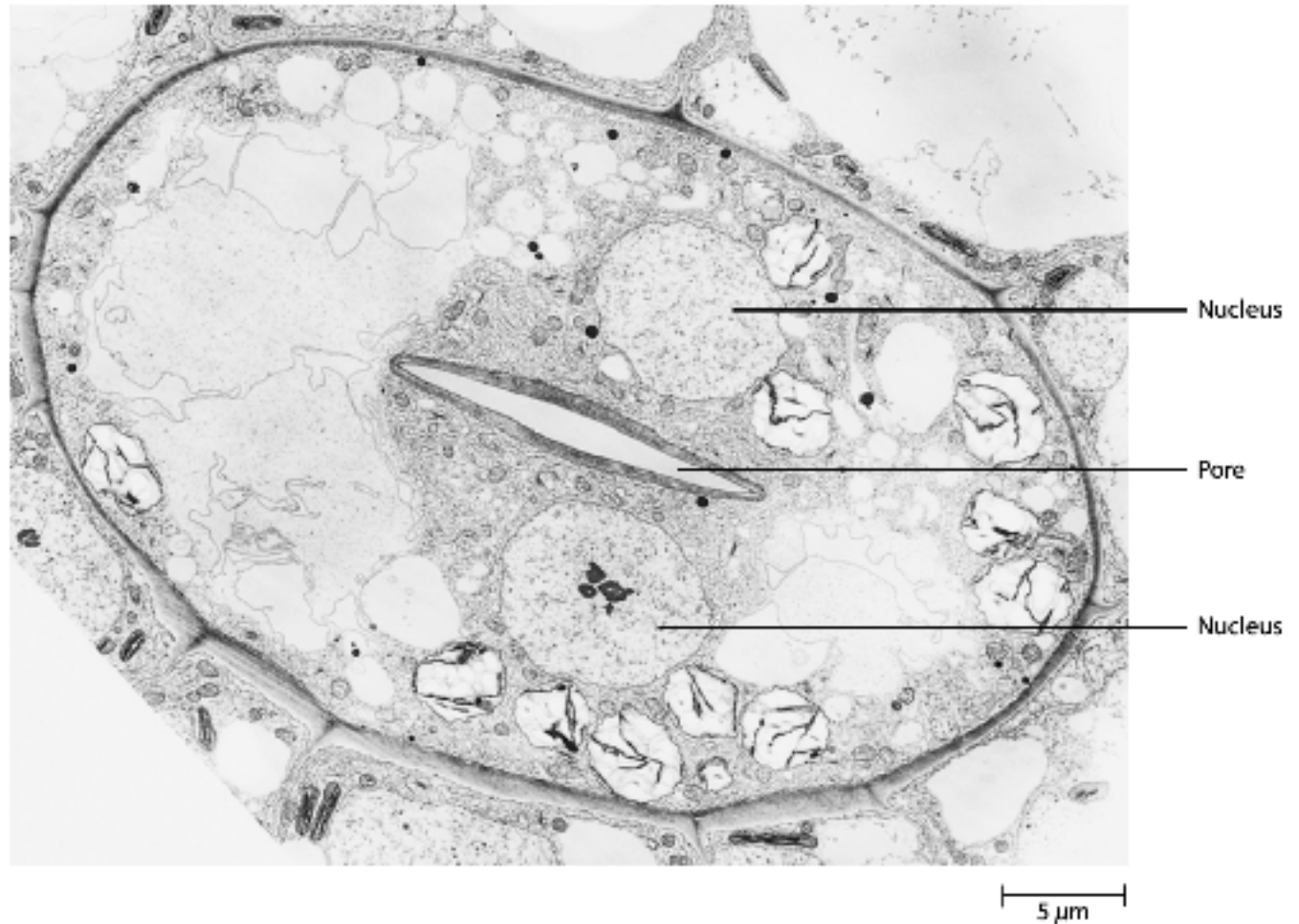
(c)

20 μm

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



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



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



(a)

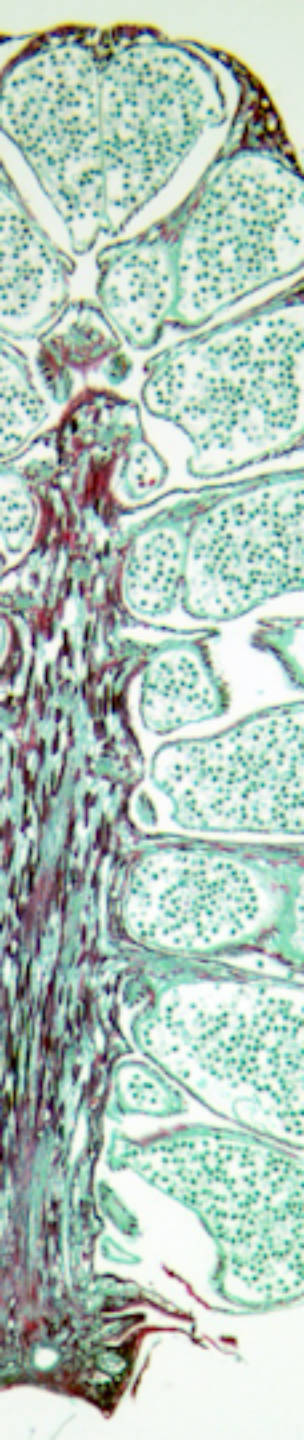
200 μm



(b)

200 μm

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



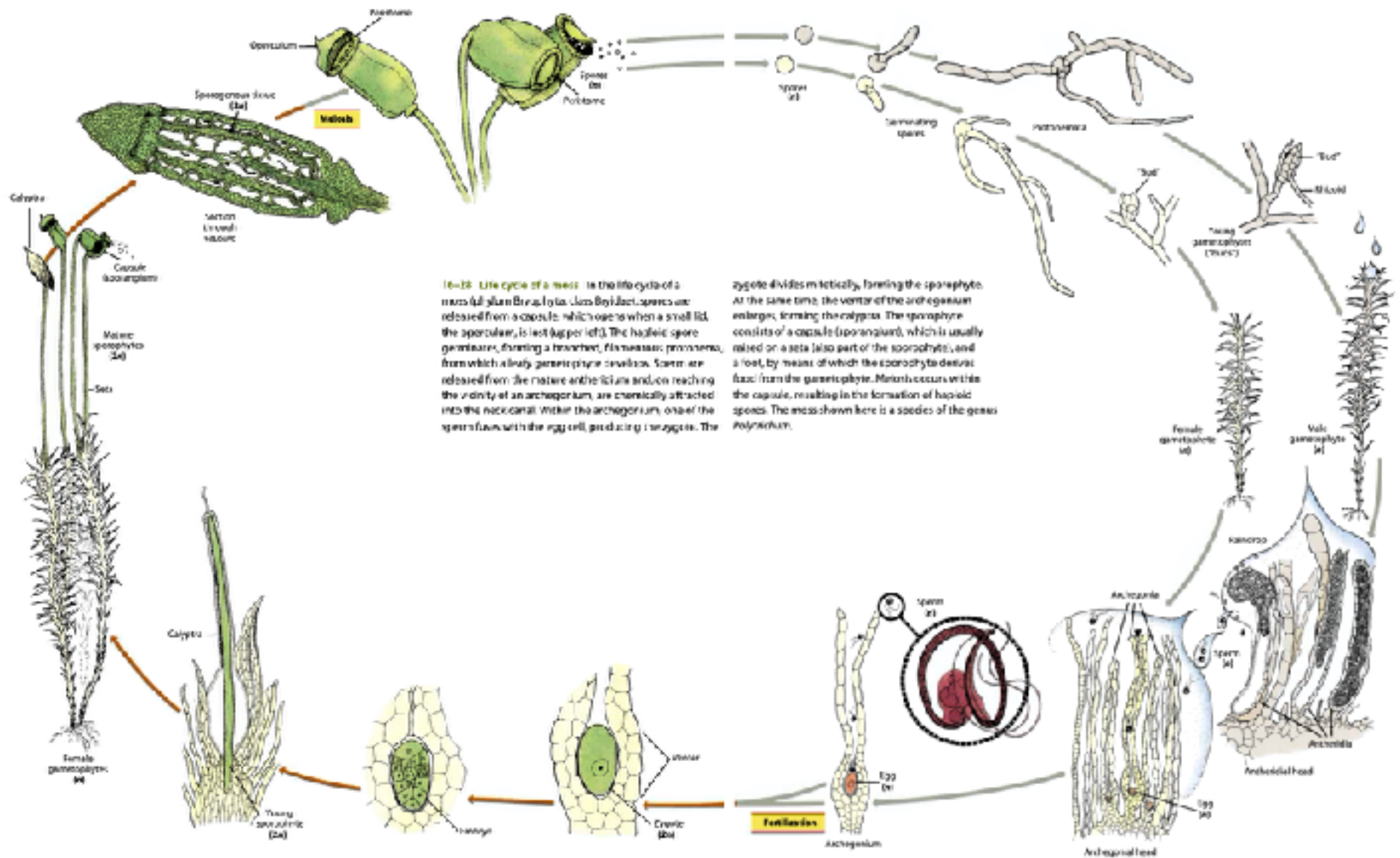
I termini monoico e dioico derivano dal greco.

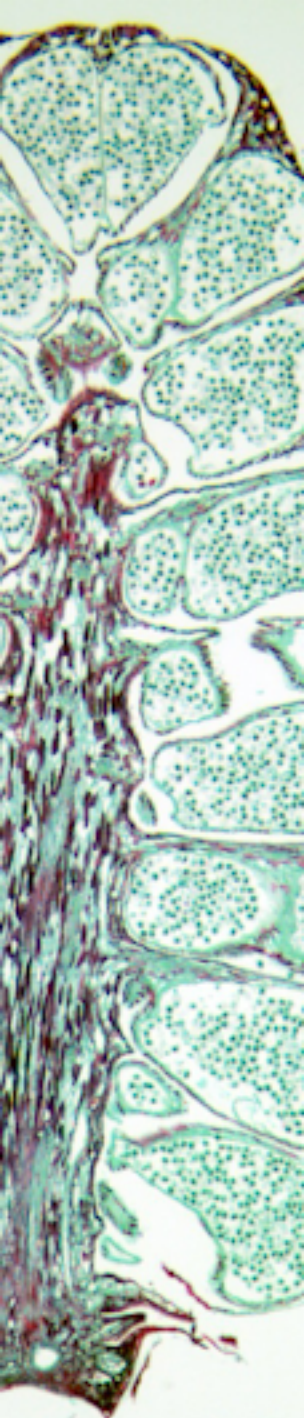
**μόνος** (mónos), significa **singolo**

**δι-** (di-), significa **doppio**

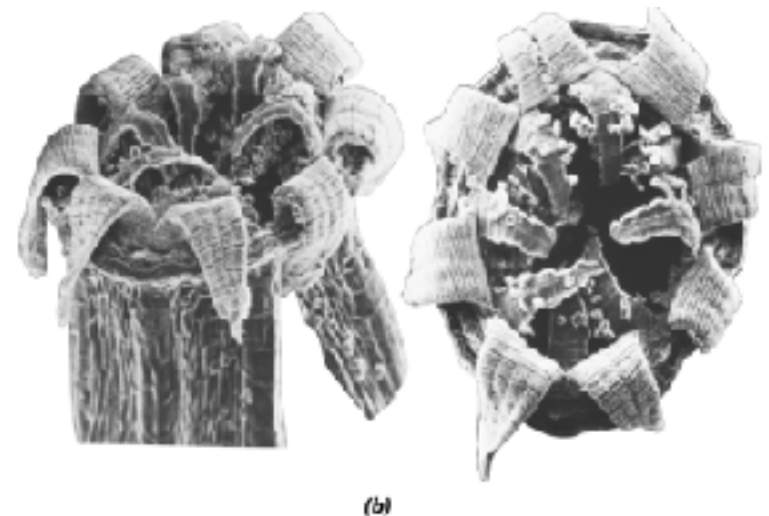
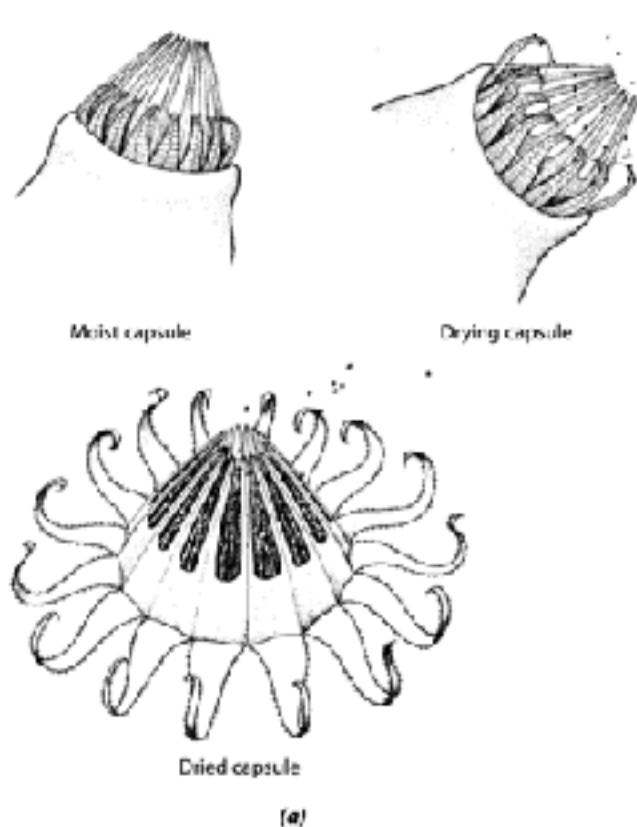
**οἶκος** (oîkos) o οἰκία (oikía), significa **casa**

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

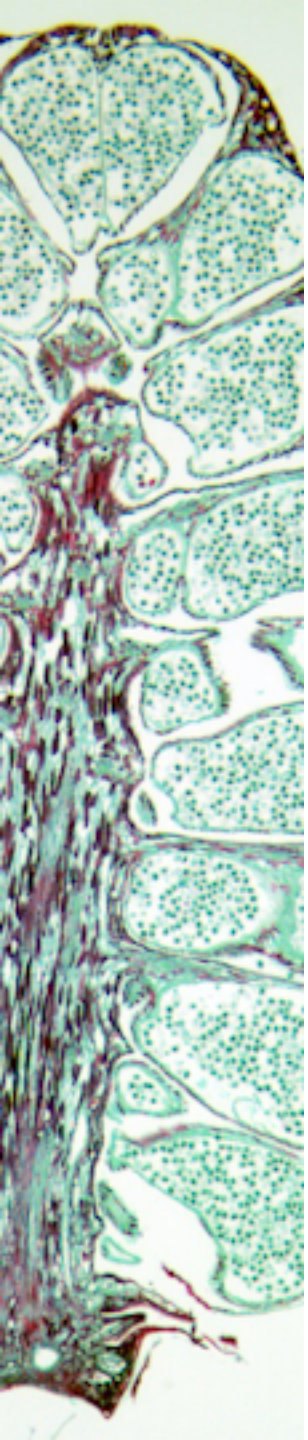




La capsula ha un meccanismo di apertura caratteristico. Dopo la caduta della **caliptra** (derivante dalla parte superiore dell'archegonio), l'**opercolo** si stacca, rivelando un **peristomio** dentato che circonda l'apertura della capsula. I “denti” sono in molte specie sensibili all'umidità e si muovono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



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



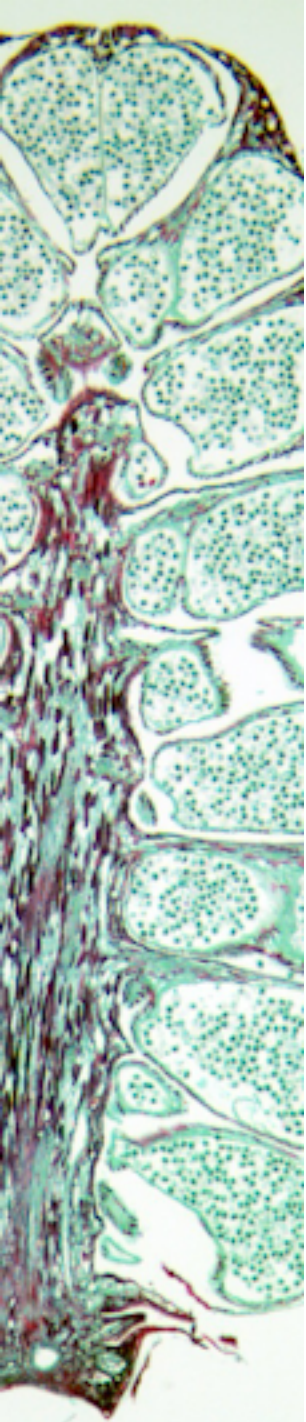
Il **peristomio** è una caratteristica della classe Bryidae.

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

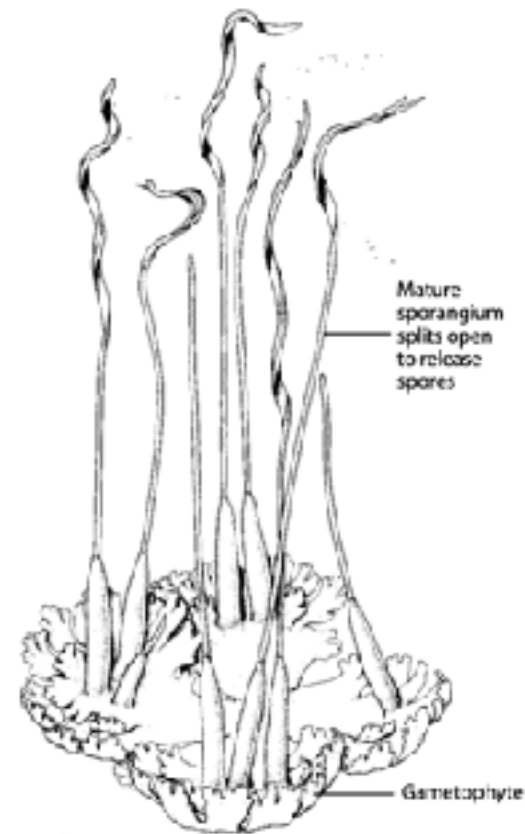
La riproduzione vegetativa avviene normalmente per frammentazione del tallo, in quanto ogni sua porzione è virtualmente in grado di riprodurre un gametofito completo.

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

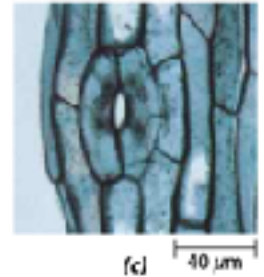
# Phylum Anthocerotophyta



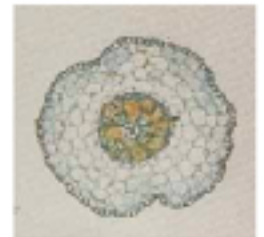
(a)



(b)



(c) 40 μm

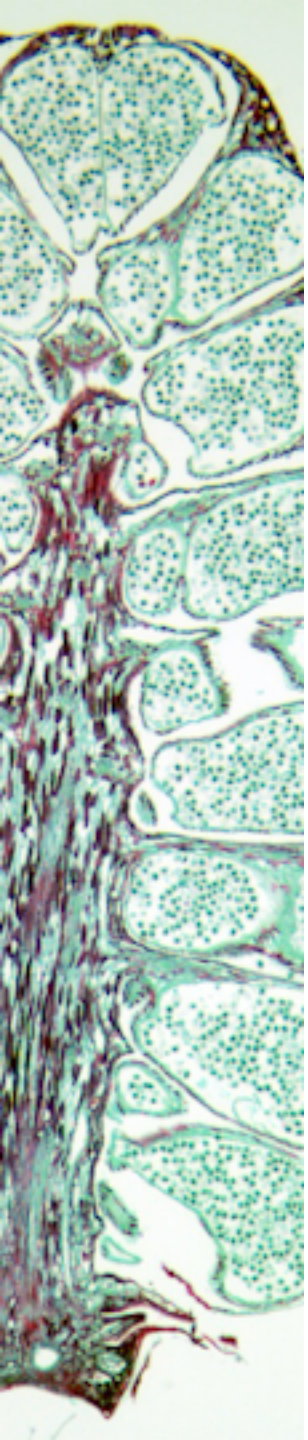


(d)



(e)

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

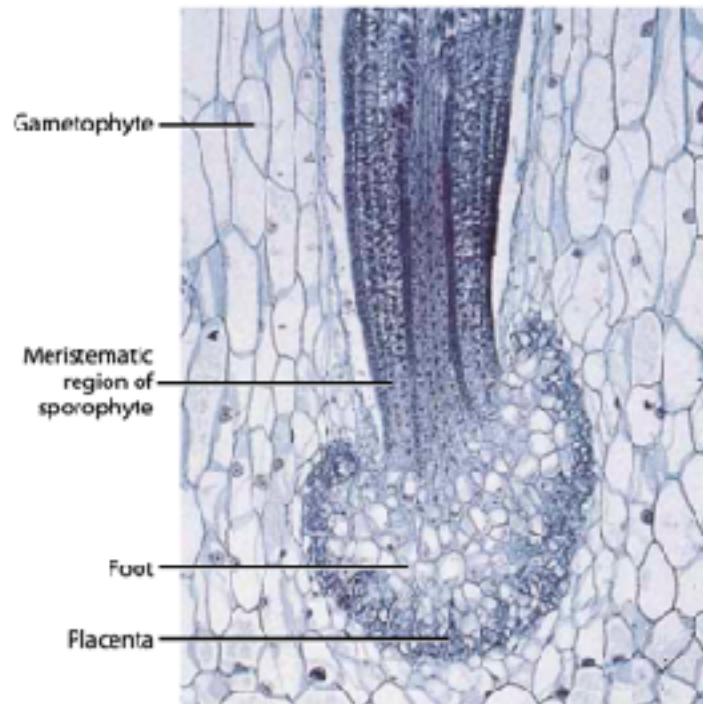
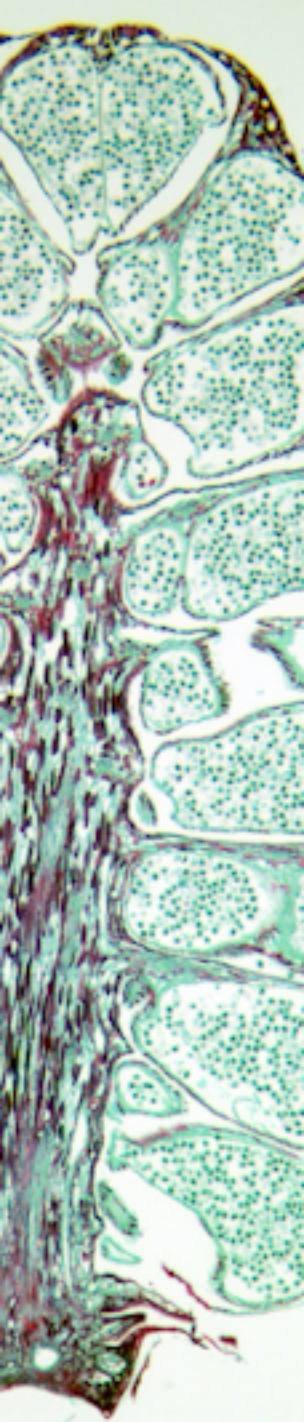


Le antocerote sono circa 300 specie. I loro gametofiti assomigliano a quelli delle epatiche tallose, e hanno ramificazione sempre dicotoma, ma le cellule di molte specie hanno un solo cloroplasto e un pirenoide, e assomigliano a quelle di *Coleochaete*. In altri casi le cellule sono molto grandi, e contengono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

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

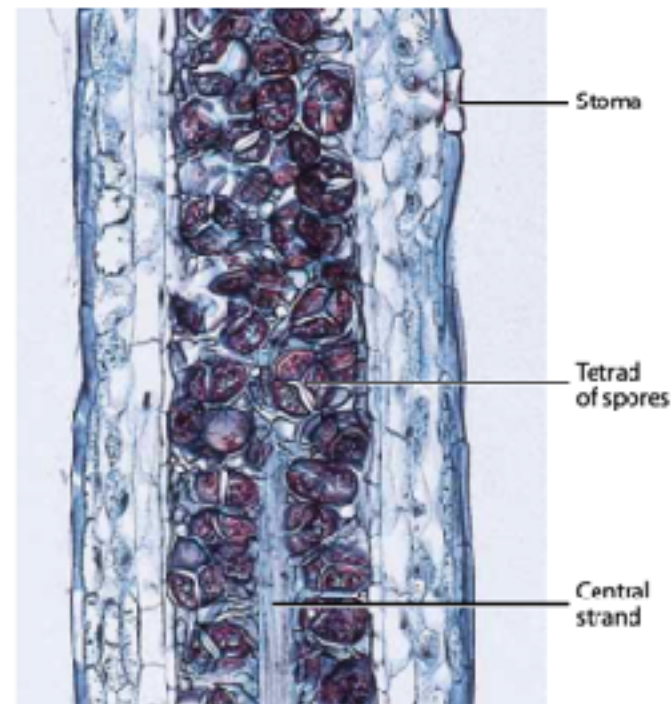
Il **gametofito** non presenta differenziazione interna, fatta salvo la presenza di camere in cui vivono in simbiosi batteri filamentosi del genere *Nostoc*, capaci di fissare l'azoto.

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



(a)

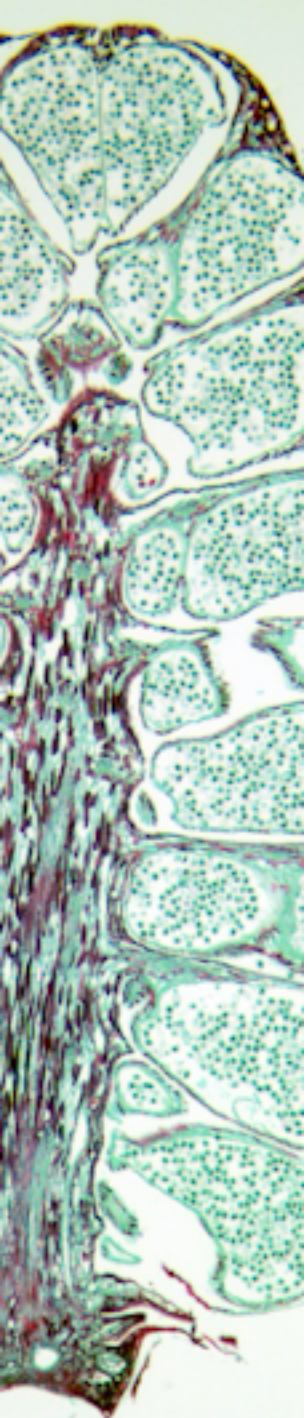
250  $\mu\text{m}$



(b)

100  $\mu\text{m}$

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



## TRACHEOFITE

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

## BRIOFITE



## SPERMATOFITE

*“piante con seme”*



### Gimnosperme

*“a seme nudo”*



## PTERIDOFITE

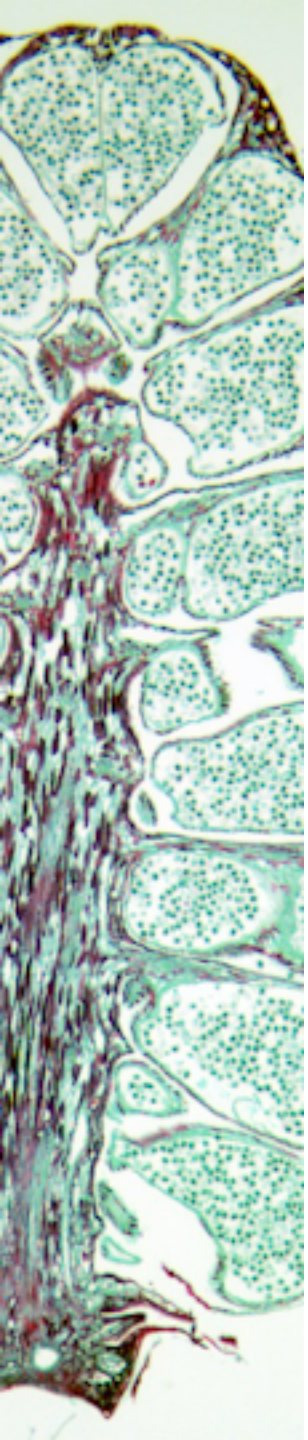
*crittogame vascolari*



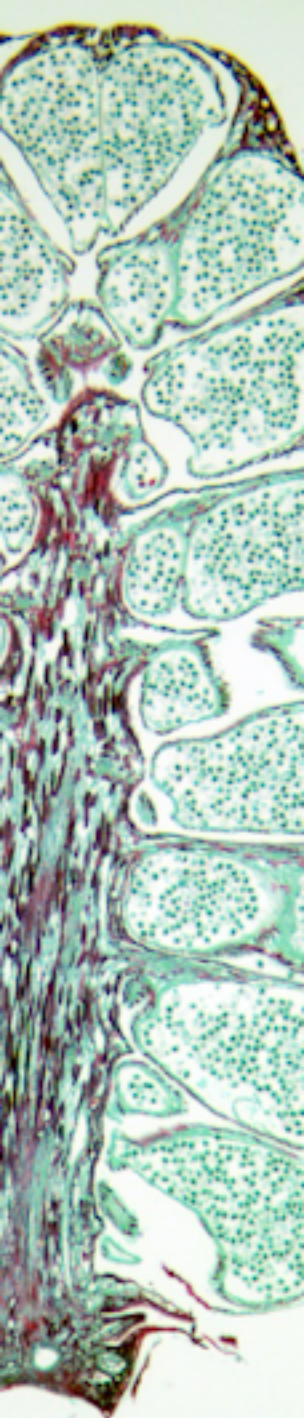
### Angiosperme

*“a seme protetto”*



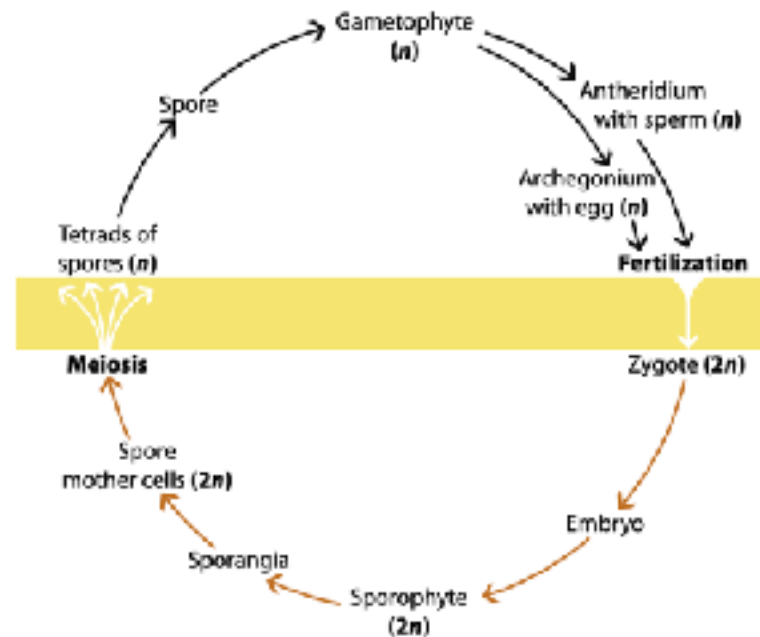


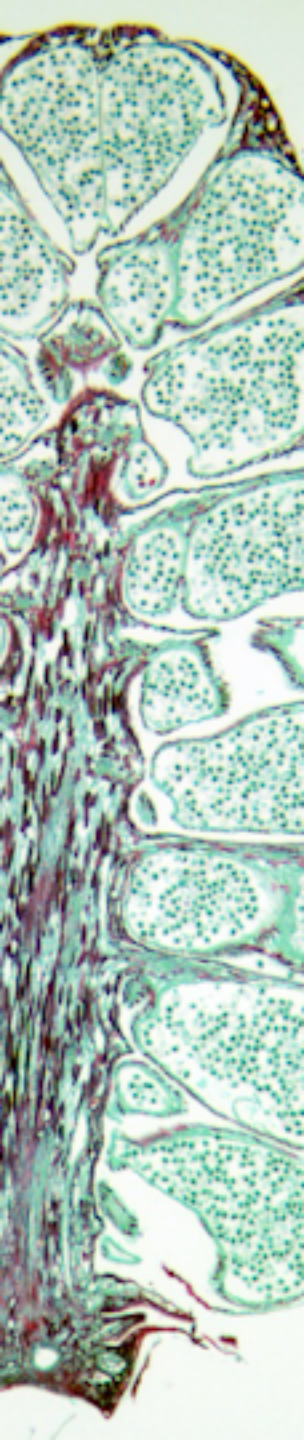
## **Le tracheofite, o piante vascolari**



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

Inoltre, tutte le tracheofite hanno un **ciclo biologico aplodiplonte**, con alternanza di generazione tra una fase diploide e una aploide. Quest'ultima, il gametofito, al contrario di quanto accade nelle briofite, è la fase più ridotta. Nelle spermatofite (angio- e gimnosperme) questo addirittura diventa dipendente completamente dallo sporofito, ed è incapace di vita libera.





Lo sporofito, che diventa la generazione dominante, è ramificato, a differenza di quanto accade nelle briofite, ed è diviso in tre parti ben differenziate: radice, fusto e foglia. Questa organizzazione fa sì che non si parli più di **tallo**, ma di **cormo**.

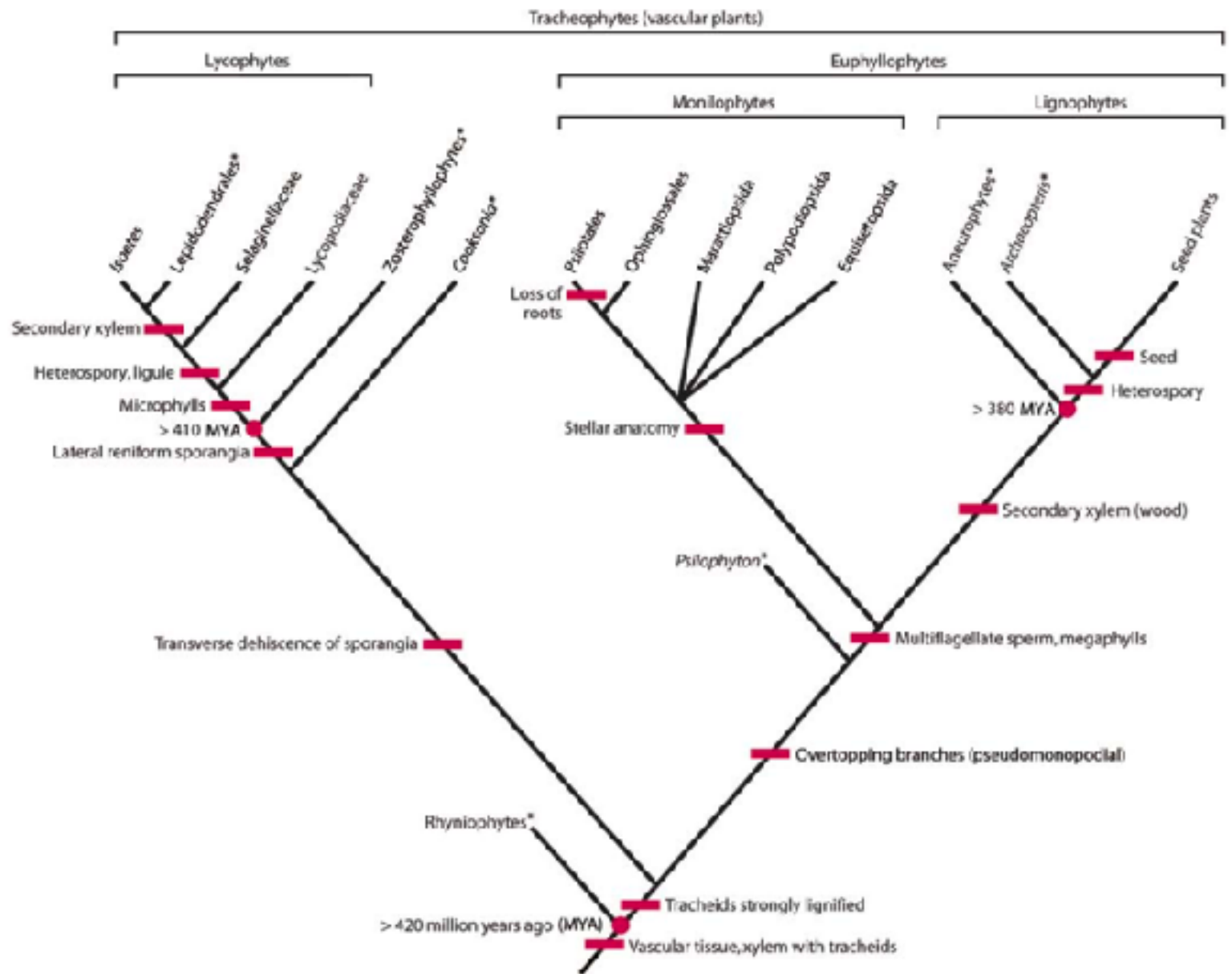
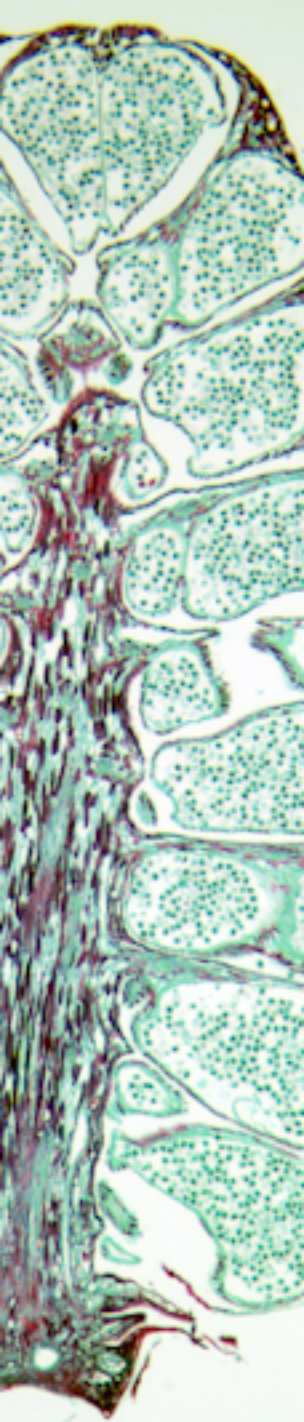
Tradizionalmente, le tracheofite erano divise in due gruppi, le **pteridofite** (piante che si riproducono per spore), o **crittogame vascolari**, e le **spermatofite** (piante che si riproducono per semi), o **fanerogame**.

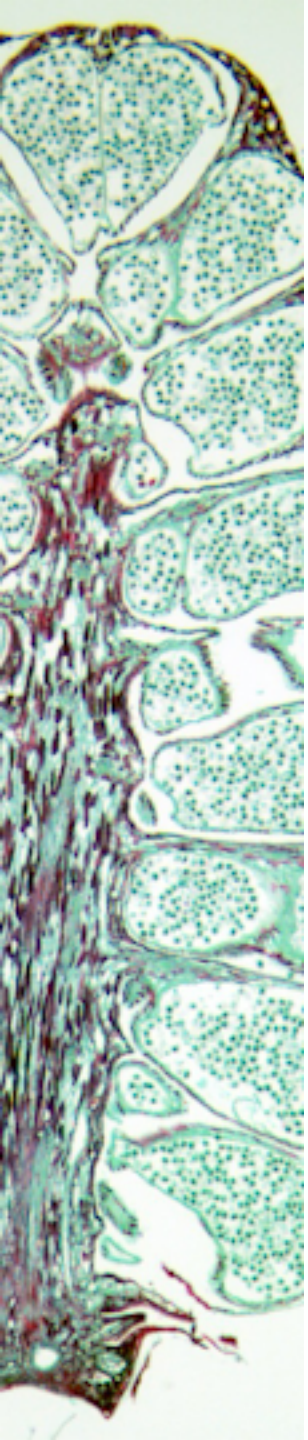
Tra le pteridofite si annoveravano lycopodi, psiloti, equiseti e felci, mentre tra le spermatofite le cicadee, ginkgo, conifere, gnetofite e angiosperme.

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

Le licofite si caratterizzano per le foglie con una unica venatura centrale (microfillia) e meristemi intercalari.

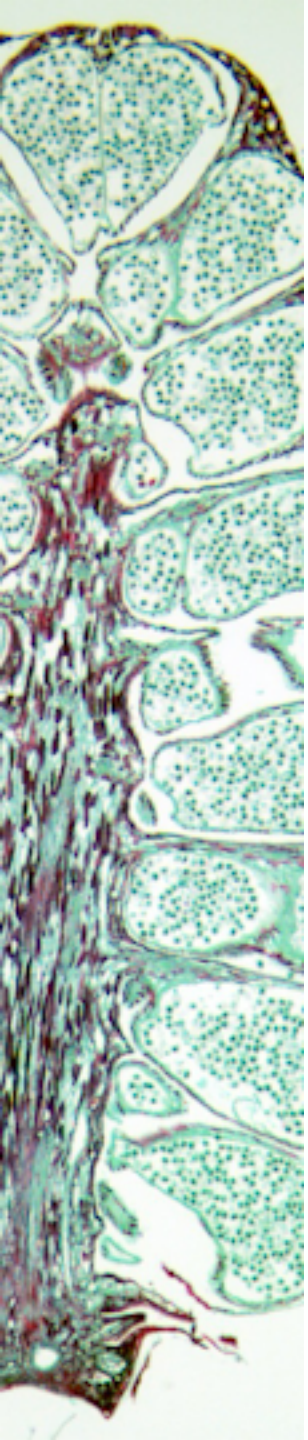
Le eupillofite hanno tutte foglie con venature ramificate, con meristemi apicali o marginali.





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

1. Piante vascolari primitive, caratterizzate da una dimensioni relativamente piccole, e morfologia semplice. Queste piante includevano rinofite, zosterofillofite, e trimerofite, dominanti dal Siluriano medio al Devoniano medio, da 425 a 370 milioni di anni fa.
2. Monilofite, licofite e progimnosperme, gruppi che dominano dal tardo Devoniano attraverso il Carbonifero, da circa 375 a circa 290 milioni di anni fa.
3. Le piante a seme, che cominciano a evolversi dal tardo Devoniano, 380 milioni di anni fa, e hanno un elevato differenziamento nel Permiano. Le gimnosperme in particolare hanno dominato la flora terrestre per la maggior parte dell'era Mesozoica, fino a circa 100 milioni di anni fa.
4. Piante con fiori (angiosperme), apparse nella documentazione fossile almeno 135 milioni di anni fa. Questo gruppo è diventato abbondante nella maggior parte del pianeta in 30-40 milioni di anni, ed è rimasto dominante da allora.



## TRACHEOFITE

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

## BRIOFITE



## SPERMATOFITE

*“piante con seme”*



### Gimnosperme

*“a seme nudo”*



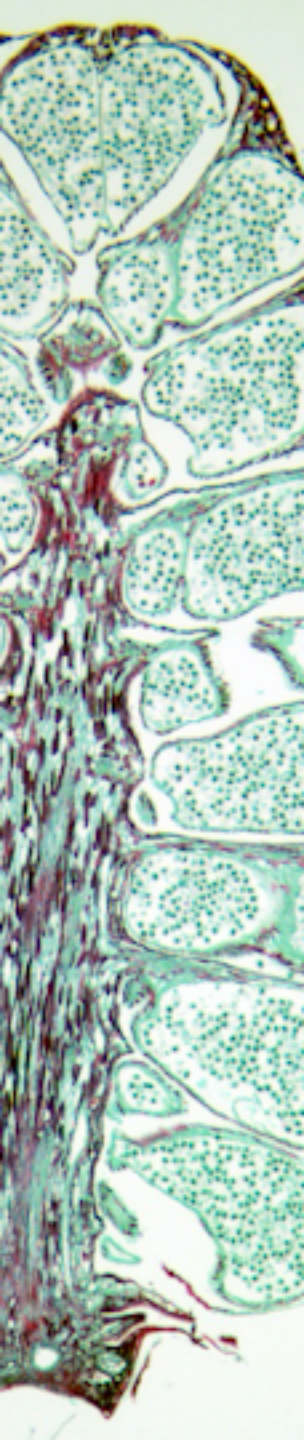
### Angiosperme

*“a seme protetto”*



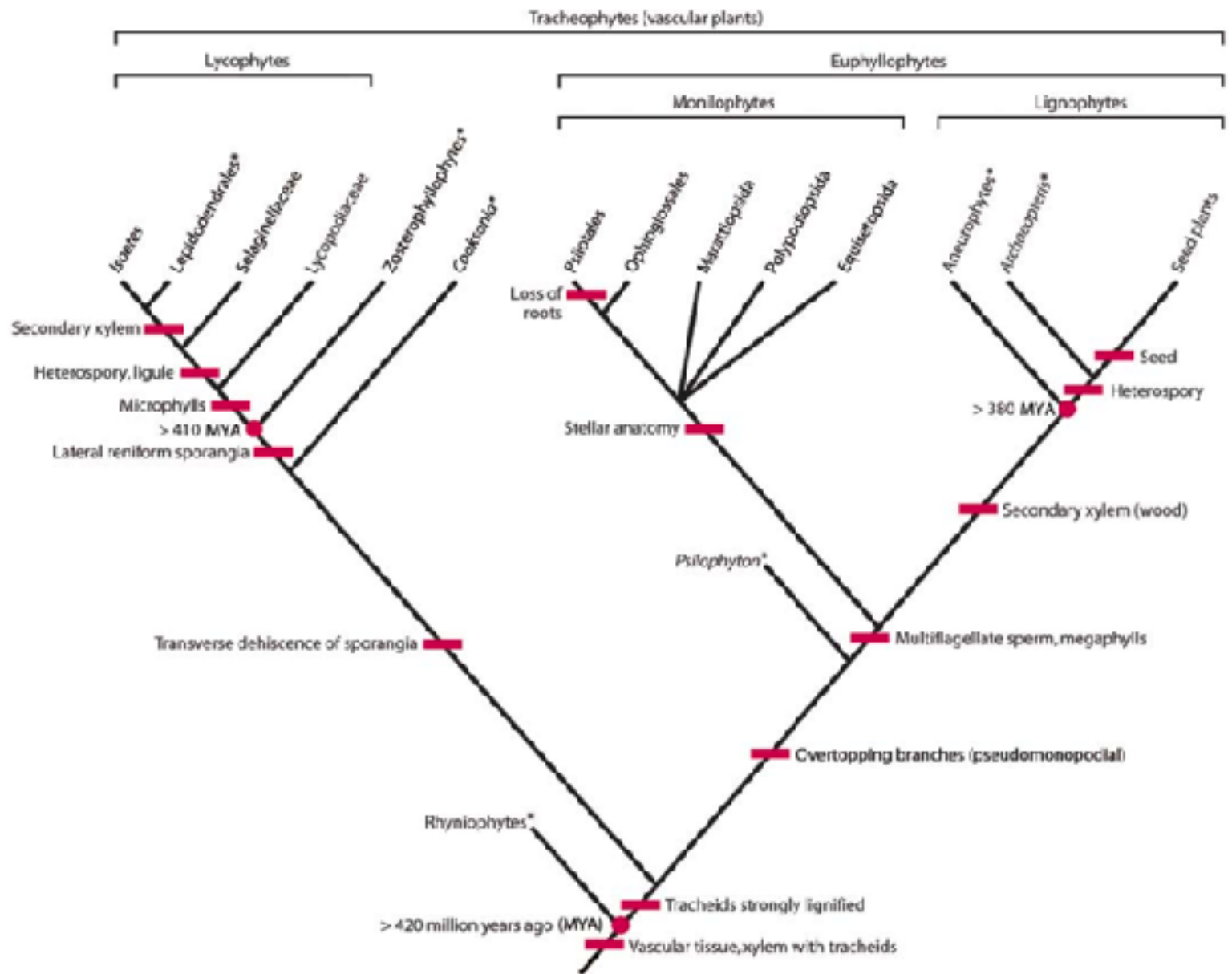
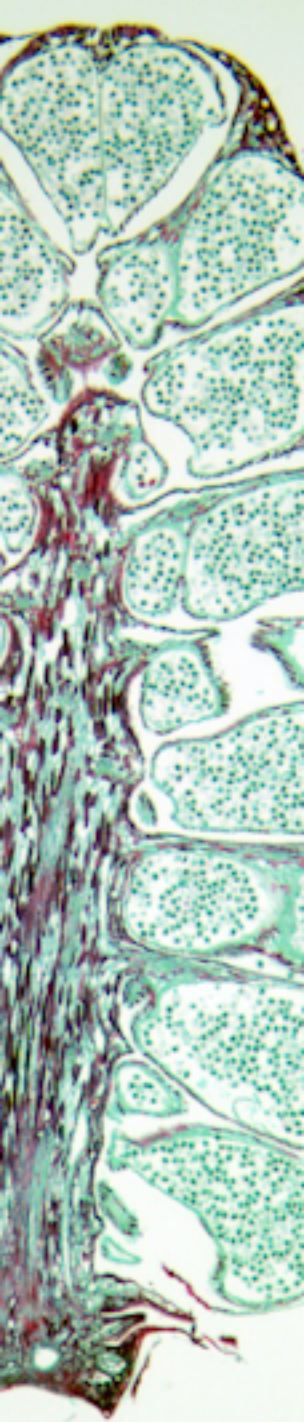
## PTERIDOFITE

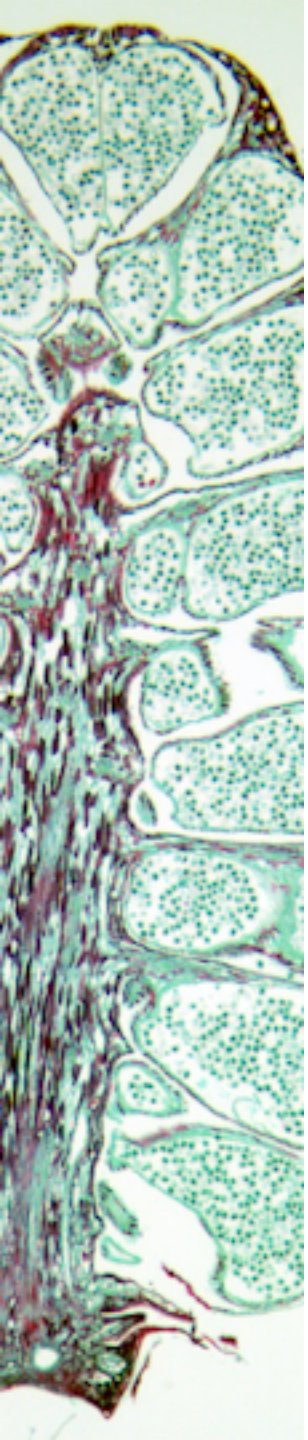
*crittogame vascolari*



**Le “pteridofite”, crittogame vascolari**

**Licofite, equiseti, psiloti e felci**



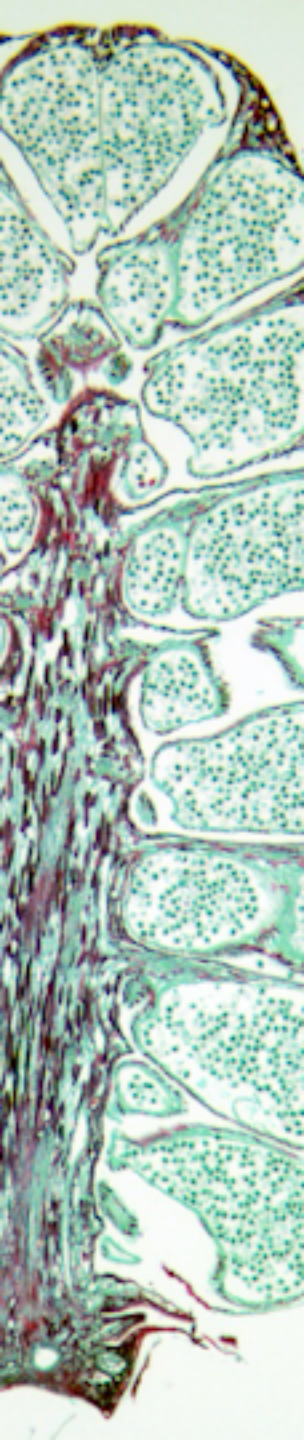


Le “pteridofite” erano un gruppo parafiletico, che è stato riarrangiato, come successo per le briofite.

Dopo la separazione delle **licofite**, la rimanente porzione di quelle che erano le pteridofite si è separata dalle **spermatofite**, costituendo il clade delle **monilofite**. Queste sono caratterizzate dalla riproduzione tramite spore, mancanza di semi, protoxilema confinato nei lobi dei fasci xilematici. Le **spermatofite** hanno semi, megasporangi circondati da tegumenti, presenza di un meristema secondario (cambio).

In generale si dividono oggi le tracheofite in tre divisioni, **Lycopodiophytina**, **Polypodiophytina**, e **Spermatophytina**.

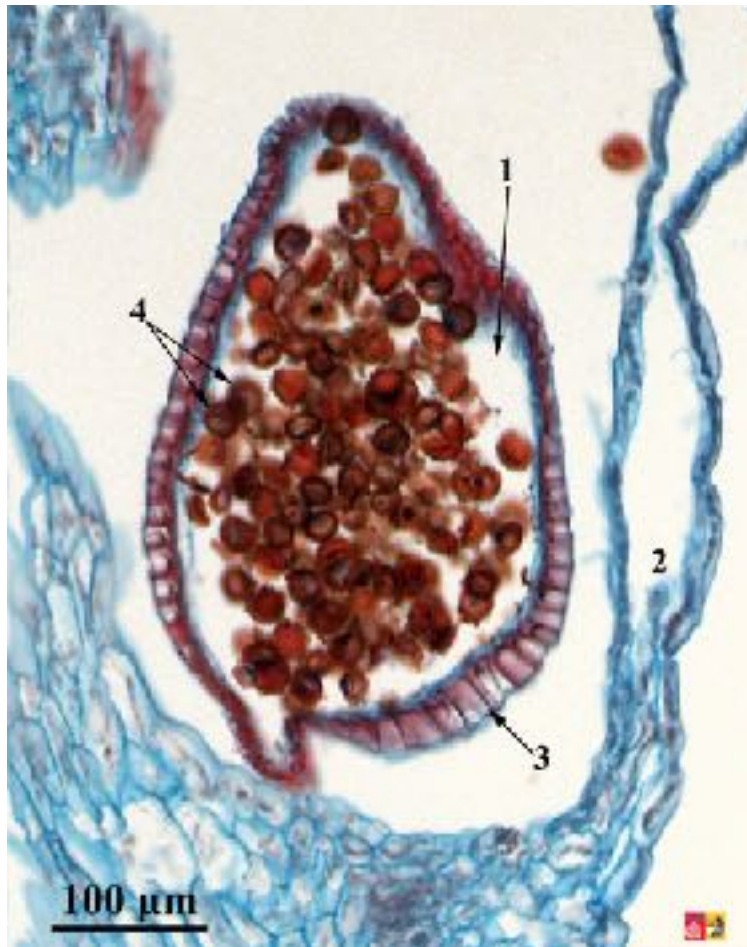
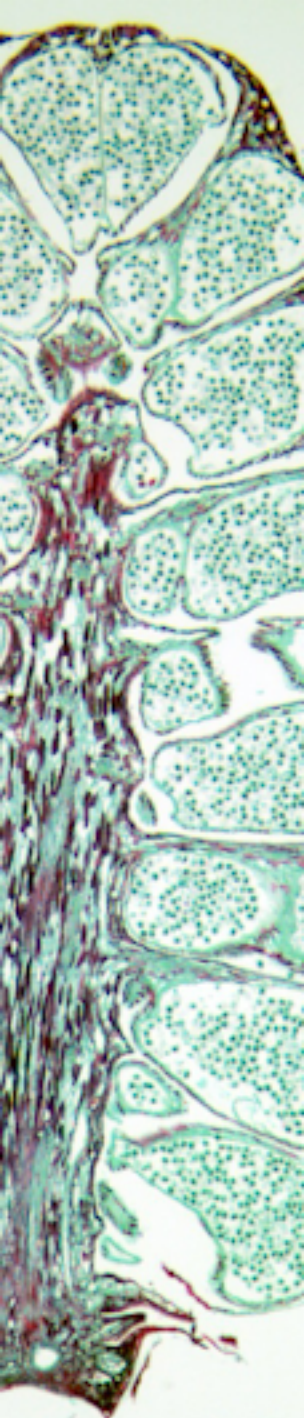
Le vecchie “pteridofite” si dividevano in **leptosporangiate** e **eusporangiate**, a seconda dell’origine degli sporangi nello sporofito. Nel primo caso, questi originano a una unica cellula iniziale, e sono provvisti di una parete monostratificata. Nelle specie eusporangiate, l’origine dello sporangio è multicellulare, e la parete è pluristratificata. Tra le pteridofite, solo le felci terrestri sono leptosporangiate, e costituiscono un gruppo monofiletico, mentre gli altri gruppi delle vecchie pteridofite sono eusporangiate.



Licofite e felci hanno anche la caratteristica di avere **gametofiti** indipendenti dagli **sporofiti**, capaci generalmente di fotosintesi, o anche micorizzati. In ogni caso, sono in grado di sopravvivere senza il supporto trofico da parte dello sporofito. Questa caratteristica verrà persa nelle spermatofite. Quando sono verdi e laminari, come nelle felci, i gametofiti vengono chiamati **protalli**. In pochi casi, i gametofiti sono così ridotti da essere contenuti nella parete della spora che li ha generati.

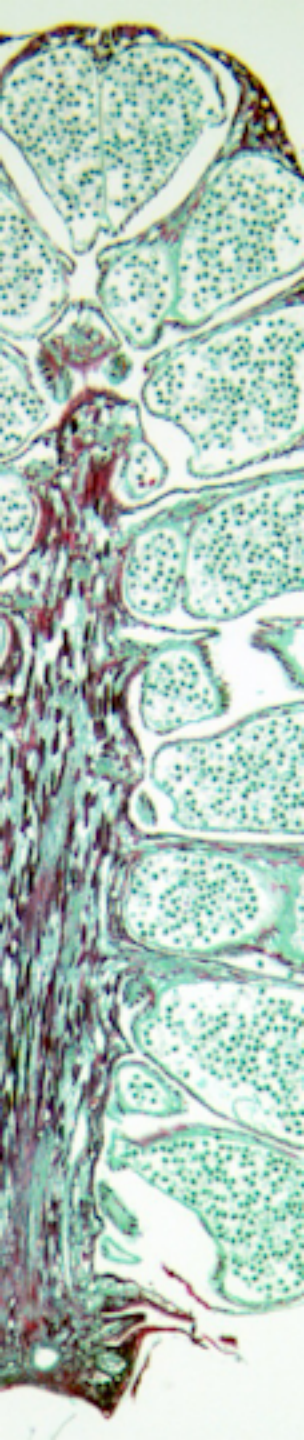
La maggior parte delle specie sono **isosporee** (spore tutte uguali), e solo poche famiglie sono **eterosporee**, con una differenziazione in **macro-** e **microspore**, che originano **macro-** e **microgametofiti**. Questa caratteristica invece è la norma nelle spermatofite. L'eterosporia è un carattere che si è evoluto indipendentemente in diversi cladi.

La diversità maggiore si osserva nelle zone tropicali, ove alcune specie raggiungono anche dimensioni arboree, ma sono comunque diffuse in tutto il pianeta, e in alcuni casi vivono anche in ambienti aridi, nonostante la loro riproduzione sia legata all'acqua liquida.

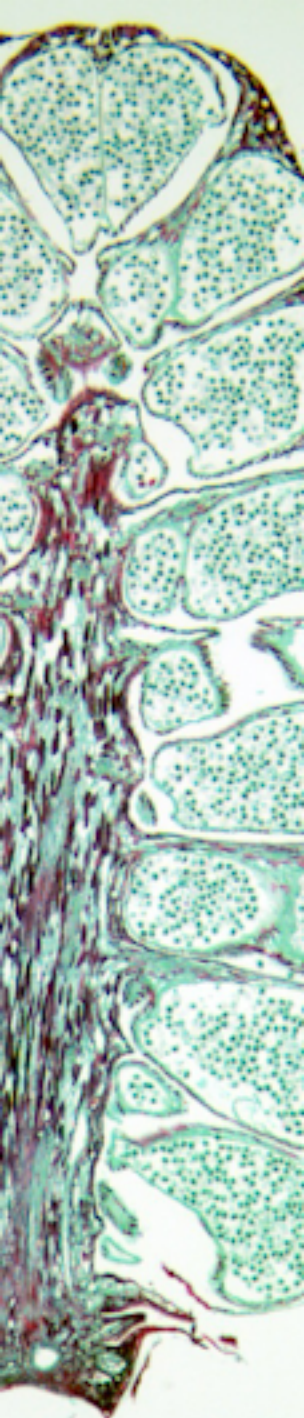


Micro- e macrosporofito, contenenti micro- e macrospore

## Piante vascolari senza semi

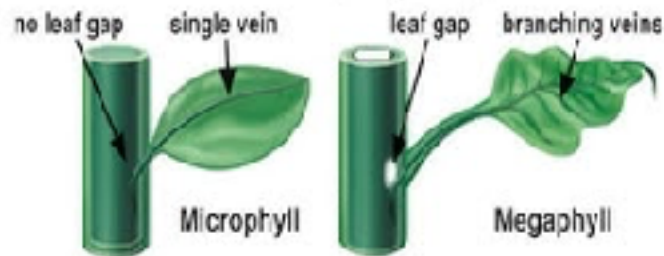


| PHYLUM                                    | HOMOSPOROUS OR HETEROSPOROUS                                                     | TYPE OF LEAVES                        | TYPE OF STELE                                                    | SPORANGIA                                           | MISCELLANEOUS CHARACTERISTICS                                                            |
|-------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| Rhyniophyta (rhyniophytes)                | Homosporous                                                                      | None                                  | Protostele                                                       | Terminal                                            | Exclusively fossils; likely ancestors of trimerophytes                                   |
| Zosterophyllophyta (zosterophylliophytes) | Many homosporous; some heterosporous                                             | None                                  | Protostele                                                       | Lateral                                             | Exclusively fossils; closely related to lycophytes                                       |
| Trimerophytrophyta (trimerophytes)        | Homosporous                                                                      | None                                  | Protostele                                                       | Terminal on ultimate dichotomies                    | Exclusively fossils; likely ancestors of ferns, progymnosperms, and perhaps horsetails   |
| Lycopodiophyta (lycophytes)               | Lycopodiaceae homosporous; Selaginellaceae and Isoetaceae heterosporous          | Microphyll                            | Most with protostele or modified protostele                      | On or in the axils of sporophylls                   | Members of the Selaginellaceae and Isoetaceae have ligules; many extinct representatives |
| <b>Monilophyta</b>                        |                                                                                  |                                       |                                                                  |                                                     |                                                                                          |
| Psilotopsida                              | Homosporous                                                                      | Megaphyll or absent through reduction | Protostele or more complex                                       | Lateral; eusporangiate                              | Diverse in structure and anatomy; gametophytes subterranean, mycorrhizal                 |
| Marattiopsida                             | Homosporous                                                                      | Megaphyll                             | Siphonostele or more complex                                     | On sporophylls; eusporangiate                       | Large plants with complex leaves; gametophytes on soil surface; photosynthetic           |
| Polypodiopsida (leptosporangiate ferns)   | All homosporous except for Marsileales and Salviniaceae, which are heterosporous | Megaphyll                             | Protostele in some; siphonostele or more complex types in others | On sporophylls; clustered in sort; leptosporangiate | Diverse in habit and habitat; gametophytes on soil surface, photosynthetic               |
| Equisetopsida (equisetophytes)            | Homosporous; some fossils heterosporous                                          | Microphyll-like through reduction     | Eustele-like siphonostele                                        | On sporangiolephores in strobili                    | Represented today by single genus, Equisetum, the horsetails                             |

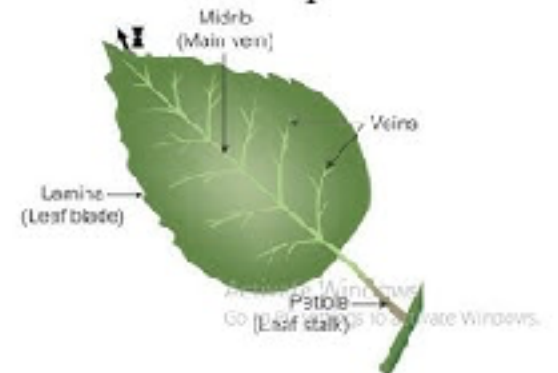


## Kinds of leaves

- There are two kinds of leaves found in vascular plants.
- **Microphylls:**
  - These are small scale like leaves having single vein or midrib
  - These are also called single veined leaves e.g. Lycopodium.



- **Megaphylls:**
  - These leaves are large in size with a broad lamina having many veins and veinlets.
  - These are also known as multiple veined leaves. Such leaves are found in ferns and seed plants



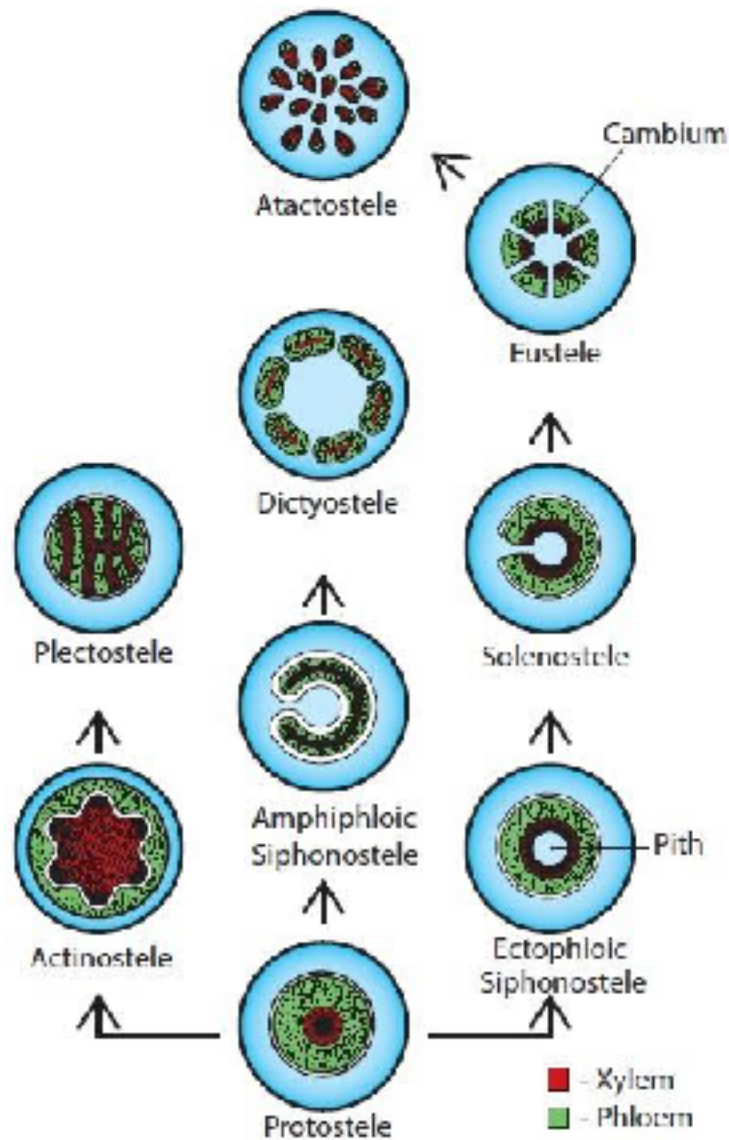
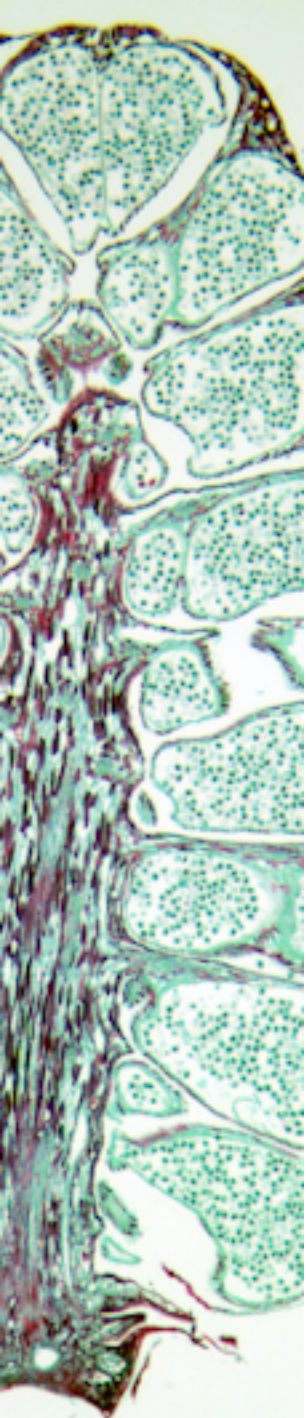
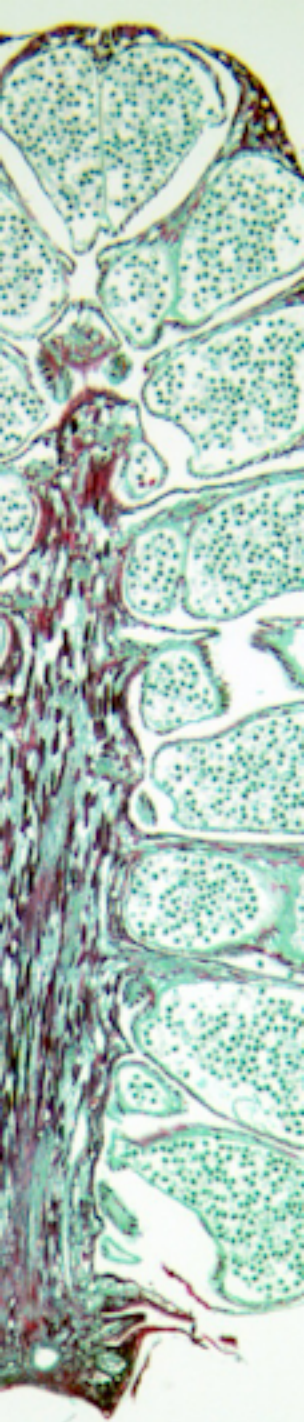


Figure 2.37: Types of Stele

Secondo la **teoria della stele**, l'insieme costituito dai fasci conduttori e dai tessuti parenchimatici e meccanici a essi associati rappresenta un'entità unitaria distinta dai tessuti a essa esterni e facenti invece parte del cilindro corticale. Tale entità è detta **stele** ed è soprattutto ben individuabile nella radice.



## Types of Protostele



haplostele

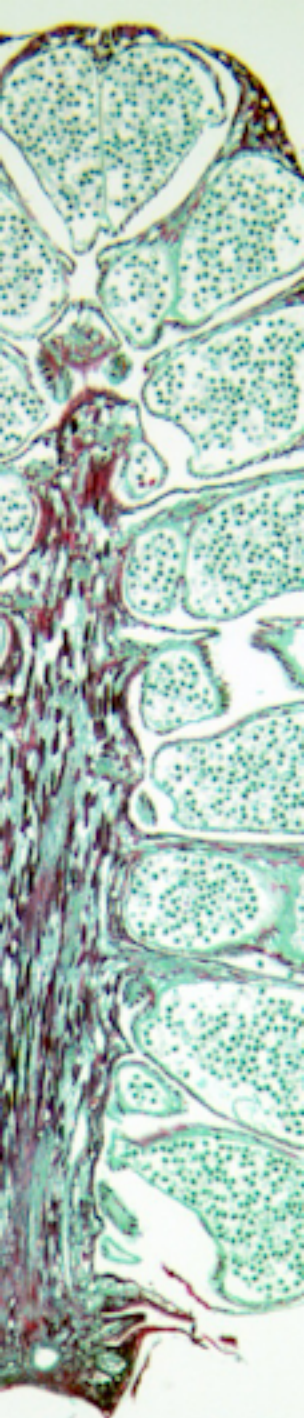


actinostele



plectostele

La **protostele** è un sistema di conduzione organizzato in un singolo fascio centrale concentrico. Vi sono casi in cui lo xilema (tessuto conduttore della linfa grezza) è interno, e casi in cui è esterno al flora (tessuto di conduzione della linfa elaborata). Struttura verosimilmente primitiva, tipica delle prime tracheofite, che è oggi presente solo in alcuni gruppi di licofite e monilofite.



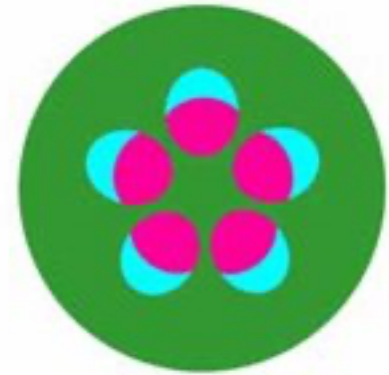
## Types of Siphonostele



solenostele



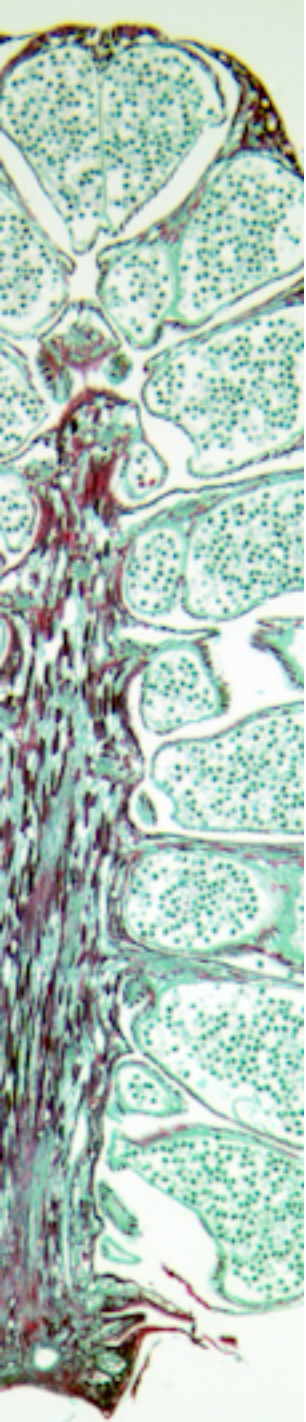
dictyostele



eustele

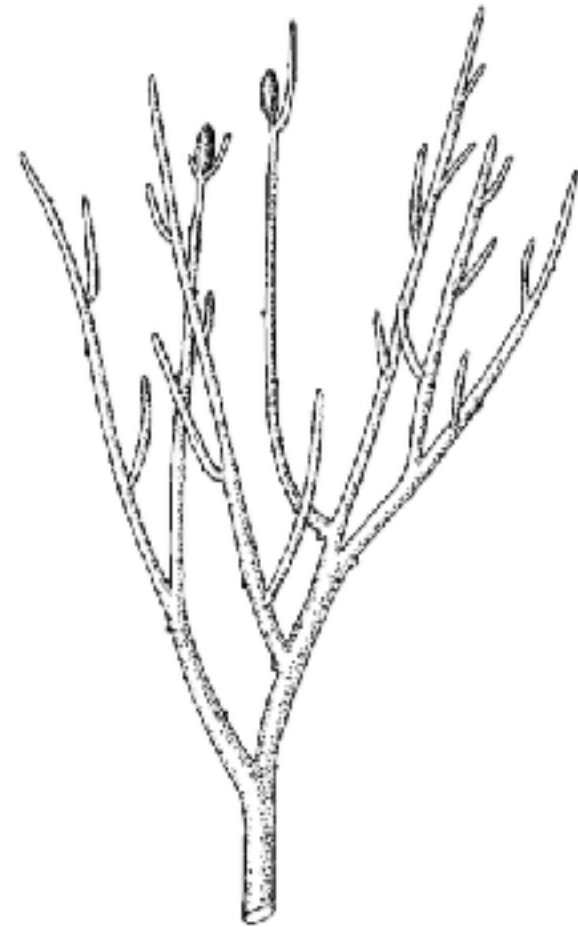
Nella **sifonostele**, nell'unico fascio centrale compare il midollo. Si trova solo nelle Marattiopsida. Se il floema è esterno, è detta ectofloica, se si trova su entrambi i lati dello xilema è detta anfifloica.

L'**eustele** è la forma tipica delle spermatofite dicotiledoni, con fasci conduttori collaterali, distribuiti secondo una circonferenza, separati dal cambio.

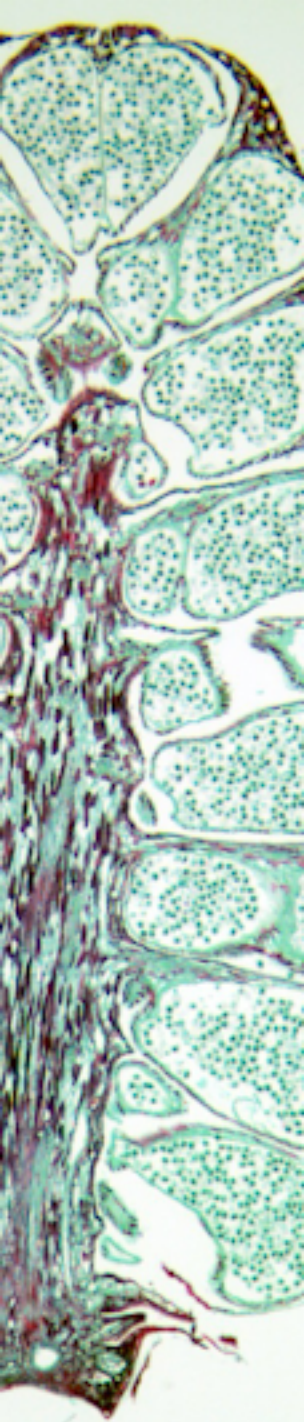


Le specie del phylum **Rhyniophyta** sono note solo per reperti fossili, in quanto estinte 380 milioni di anni fa. Non erano differenziate in radici, fusto e foglie. Lo sporofito aveva ramificazione dicotoma, e presentavano omosporia. Il fusto sotterraneo (rizoma) presentava rizoidi, e dava origine ai fusti aerei. La fotosintesi era fatta da tutto il sistema aereo della pianta, che era rivestito da una cuticola e presentava stomi. Sono stati ritrovati esemplari alti fino a 18 centimetri.

I tessuti conduttori avevano più in comune con quelli dei muschi che con quelli delle successive tracheofite. I gametofiti erano probabilmente di grandi dimensioni, e sembra da alcuni reperti che fossero dotati di tessuti conduttori.



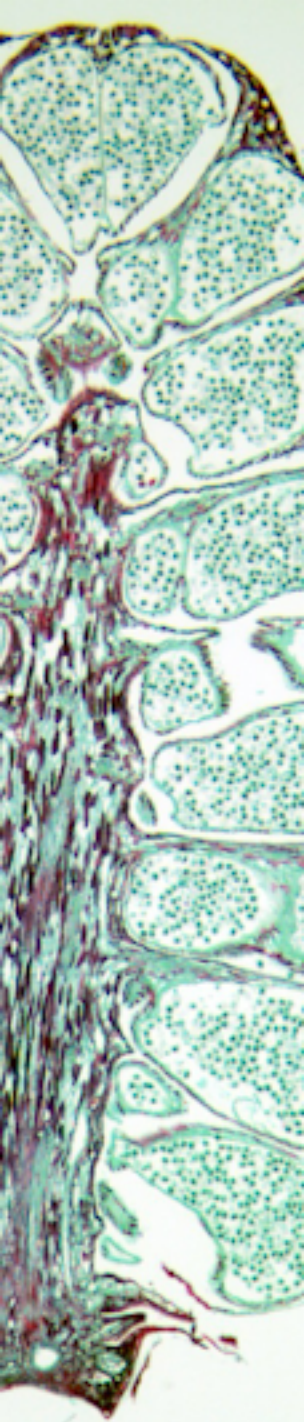
(a) **Rhyniophyte**



Anche le specie del phylum **Zosterophyllophyta** sono note solo per reperti fossili. Non erano differenziate in radici, fusto e foglie, e avevano ramificazione dicotomica. Gli stomi erano presenti solo nelle parti superiori, indicando che probabilmente quelle inferiori erano immerse in fanghi o in acque poco profonde. A differenza delle Rinofite, gli sporangi erano portati non all'apice dei fusticini, ma lateralmente. Presentavano isosporia. I tessuti conduttori erano simili a quelli delle Rinofite ma la maturazione delle trachee era centripeta (maturavano prima quelle più vicine all'epidermide del fusticino, poi quelle più interne. Questa caratteristica, assieme alla somiglianza degli sporofiti, fa pensare che delle zosterofillofite primitive siano anche le progenitrici delle Licofite.



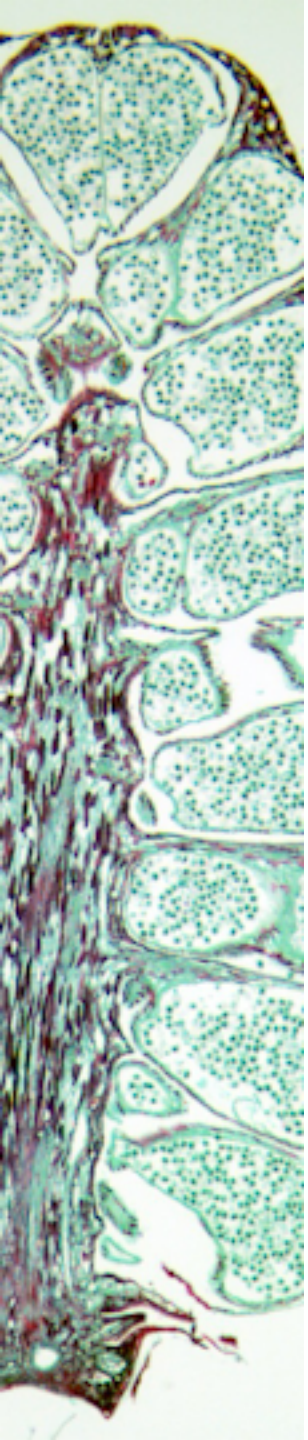
(b) **Zosterophyllophyte**



Il phylum **Trimerophytophyta**, che probabilmente si è evoluto direttamente dalle Rinofite, sembra rappresentare il gruppo ancestrale sia delle felci che delle progimnosperme. Piante più grandi e più complesse di rinofite o zosterofilofite, apparvero circa 395 milioni di anni fa e si estinsero circa 20 milioni di anni dopo. Mancavano ancora le foglie. La ramificazione era complessa, con l'asse principale che formava sistemi di diramazione laterali che dicotomizzavano più volte. Alcuni rami più piccoli terminavano in sporangi allungati, mentre altri erano interamente vegetativi. Il tessuto vascolare era probabilmente in grado di sostenere piante abbastanza grandi, oltre un metro di altezza. Come nelle Rinofite, lo xilema si differenziava in senso centrifugo.



(c) Trimerophyte



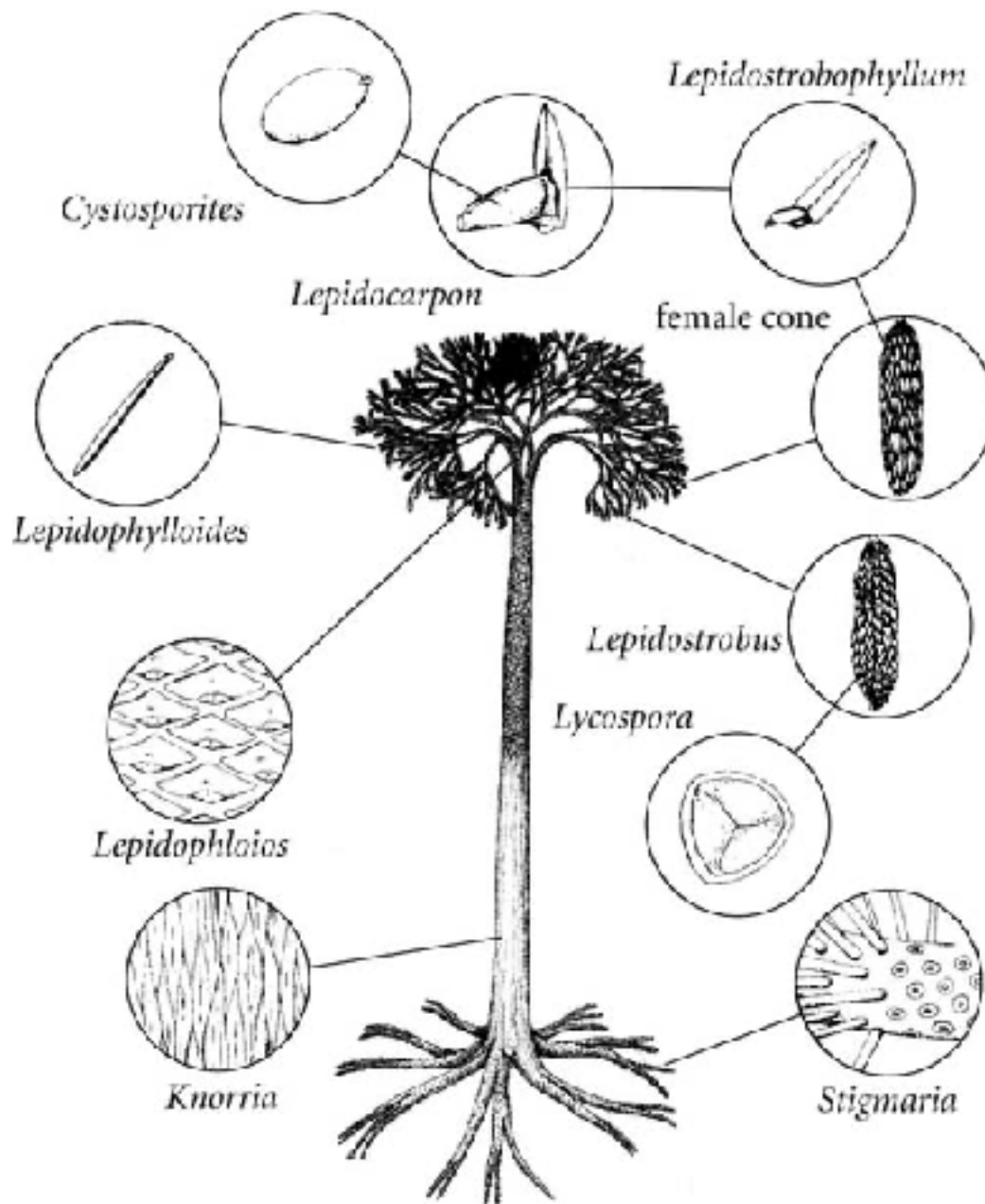
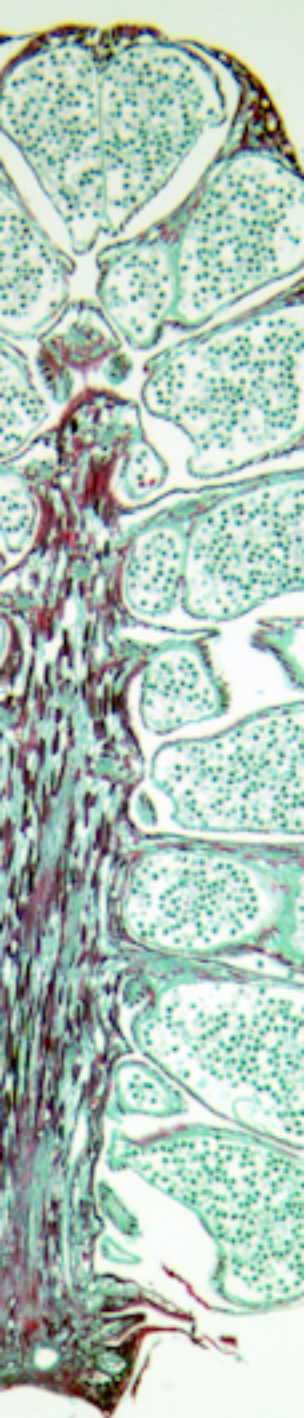
## Phylum Lycopodiophyta

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

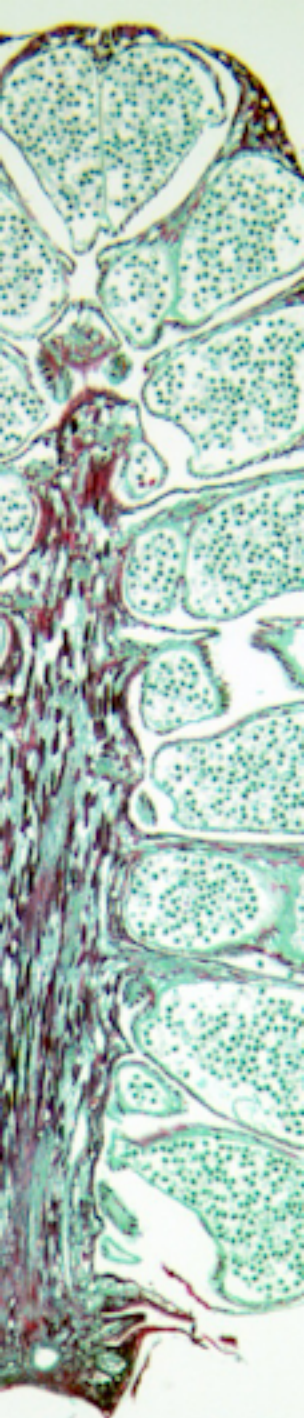
Esistono numerosi ordini di licofite e almeno tre di quelli estinti includevano piante a portamento arboreo. I tre ordini viventi consistono interamente di piante erbacee; ogni ordine include una sola famiglia.

Tutte le licofite viventi e fossili possiedono microfilli, tipologia di foglia altamente caratteristica del phylum. Inoltre, tutte le licofite sono eusporangiate. Le licofite arboree, come il *Lepidodendron*, erano tra le piante dominanti delle foreste carbonifere.

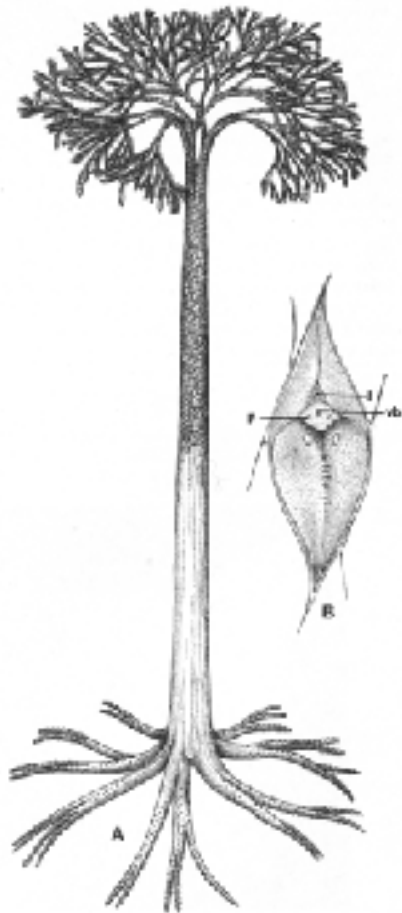
La maggior parte delle linee di licofite legnose - quelle che mostravano una crescita secondaria - si estinsero prima della fine dell'era paleozoica, 248 milioni di anni fa.



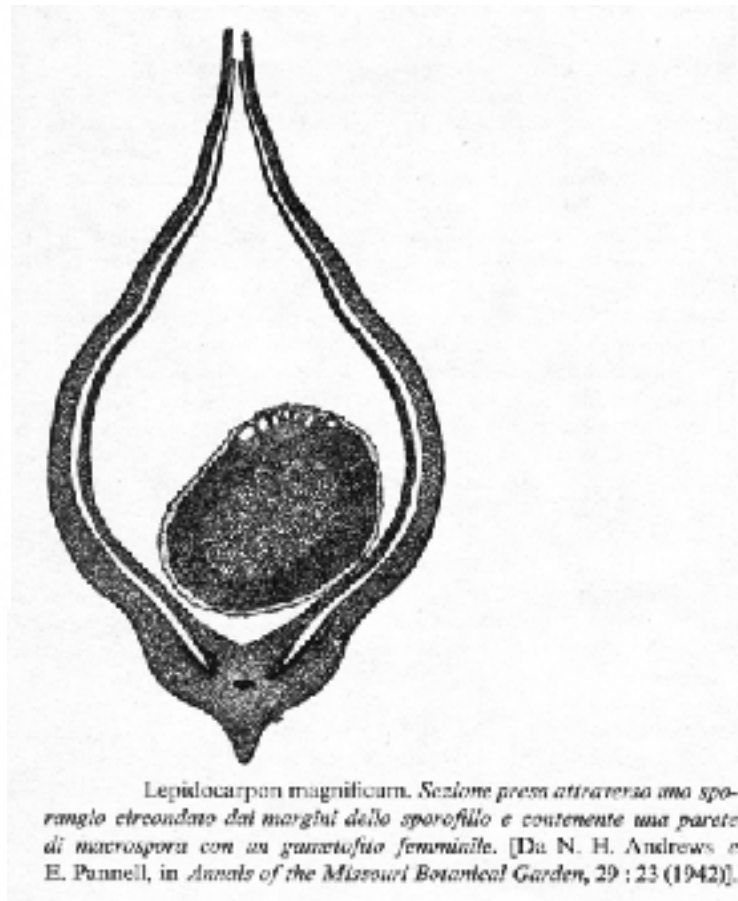
Ricostruzione di *Lepidodendron*, licofta arborescente, alto anche 50 m, dalle foreste del carbonifero dell'Europa e del Nord America. Non è mai stato trovato alcun campione completo, ma i sistemi di radici e i tronchi sono relativamente comuni. I dettagli della trama di corteccia, rami, foglie, coni,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



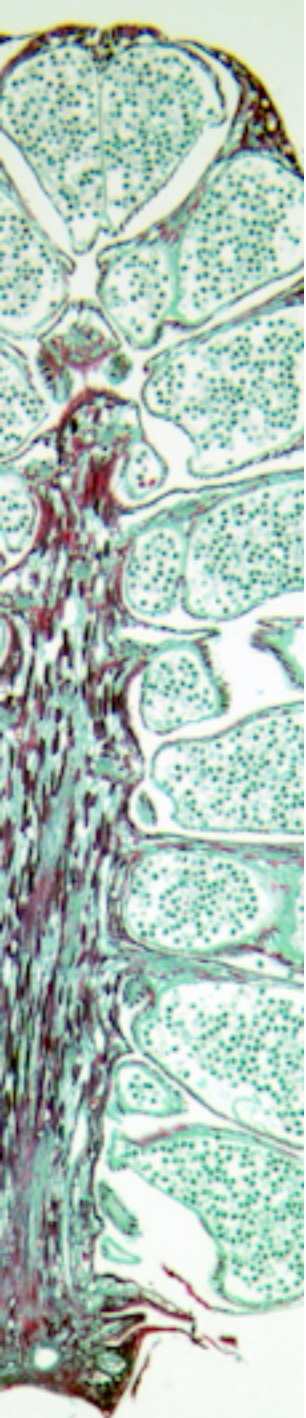
Reconstruction of *Lepidodendron* sp.  
B. Leaf cushion of *L. aculeatum*. Ligule pt (l);  
vascular bundle (vb); petiole (pt). Carbonaceous.



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 presa attraverso uno sporangio circondato dai margini dello sporofillo e contenente una parete di megaspora con un gametofito femminile. [Da N. H. Andrews e E. Pannell, in *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 29 : 23 (1942)].

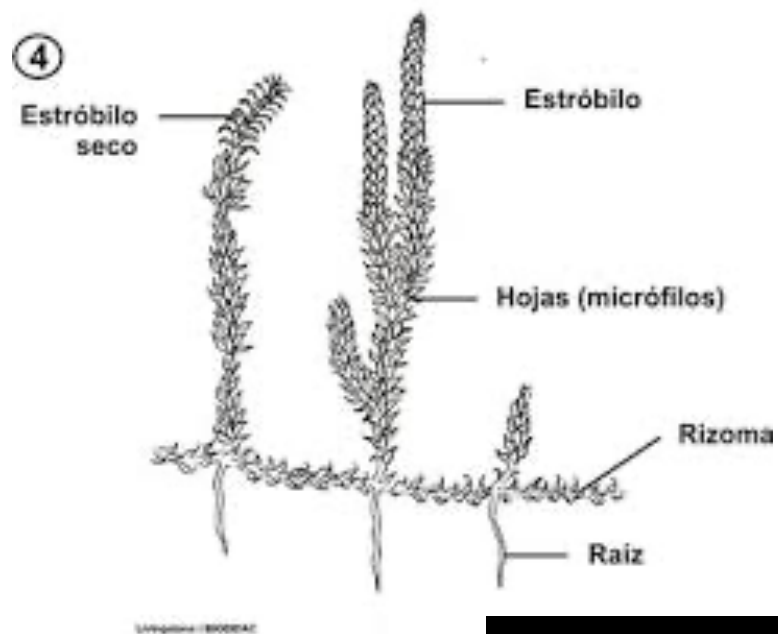
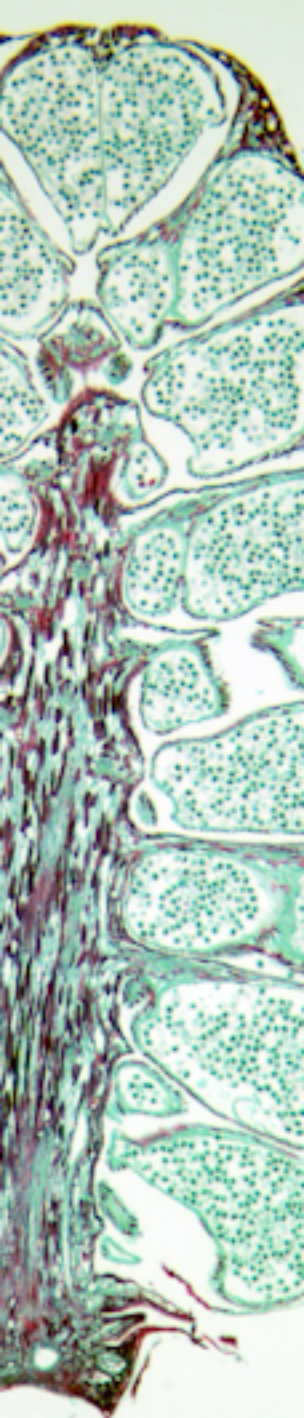


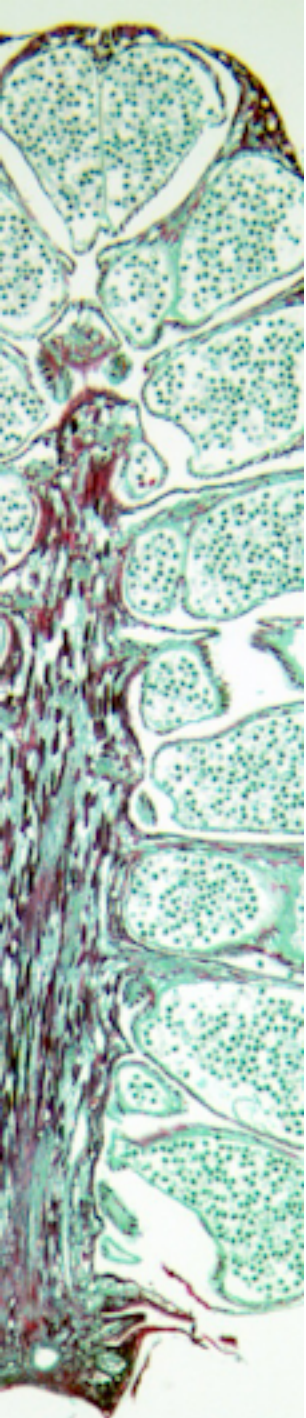
La famiglia **Lycopodiaceae** è la più importante del phylum. Una volta comprendeva il solo genere *Lycopodium*, ma ora è divisa in circa 15 generi.

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.

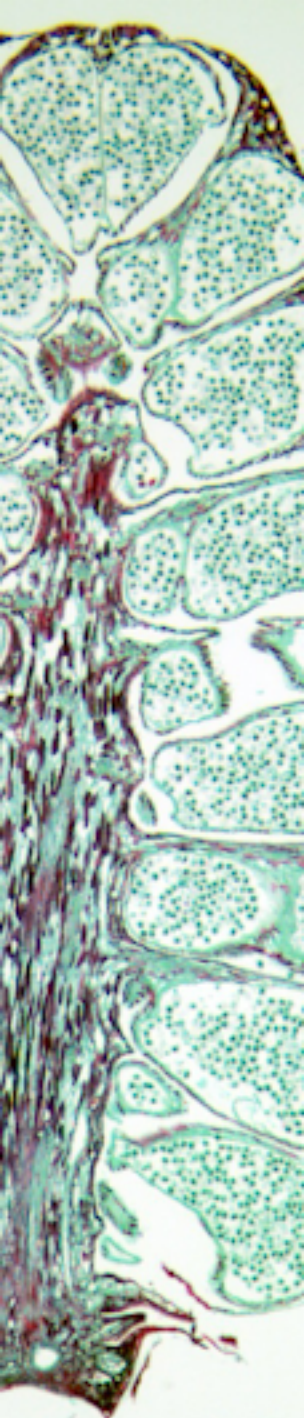


Nelle immagini: rami aerei e sporofilli in *Huperzia selago*





Sporofilli riuniti in strobili terminali in *Lycopodium clavatum*



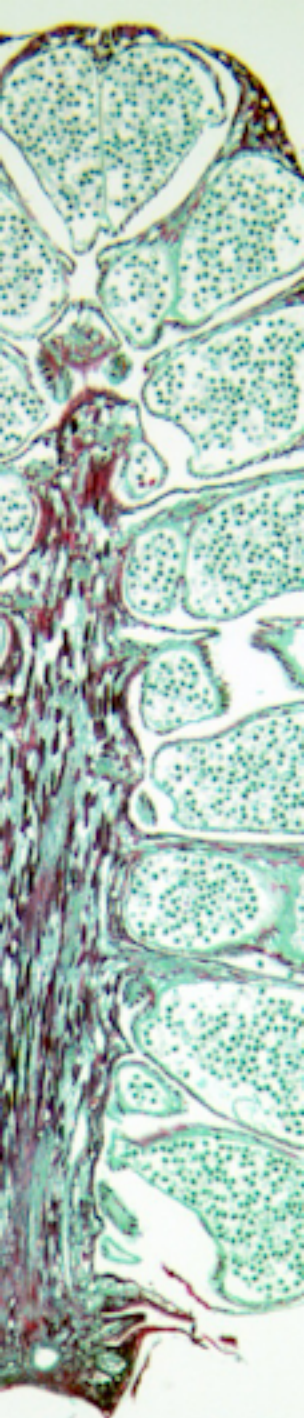
Le spore delle Lycopodiaceae germinano in **gametofiti** bisessuali che possono essere verdi, o sotterranei e non fotosintetici, ma **micorizzati**. Sviluppo e maturazione di **archegoni** e **anteridi** possono richiedere dai 6 ai 15 anni. I tassi di auto-fecondazione sono molto bassi, nonostante sia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

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

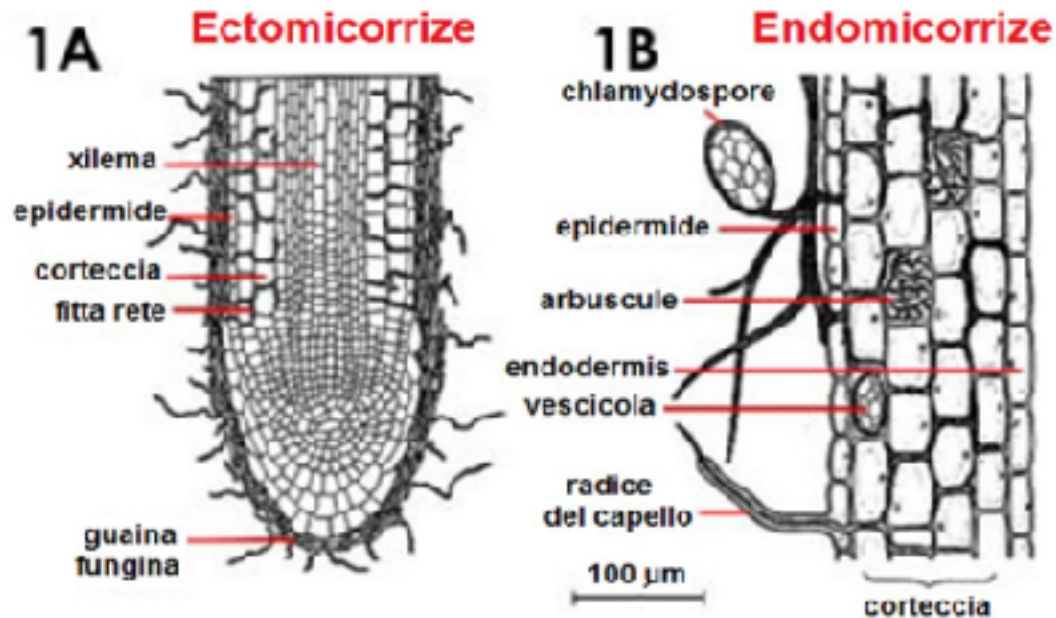
Il giovane **sporofito** può rimanere attaccato per molto tempo al gametofito, ma alla fine diventa indipendente.

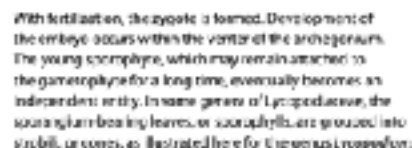


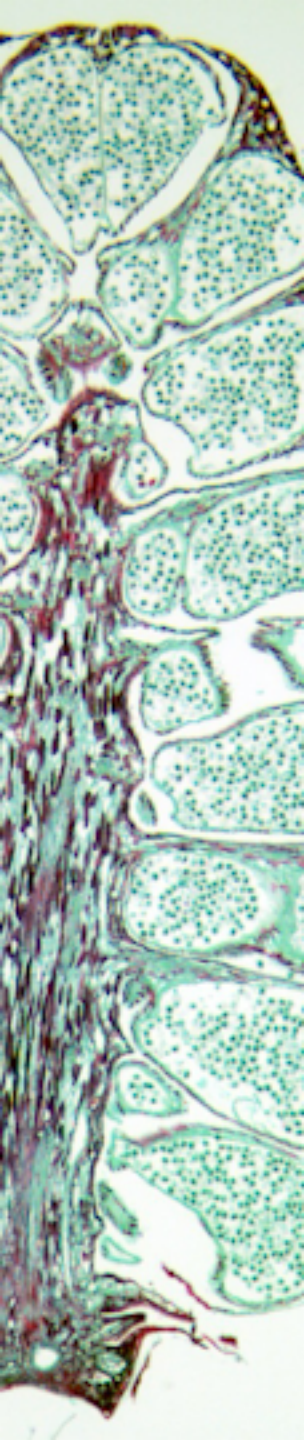
Gametofiti non fotosintetizzanti di *Diaphasatrum alpinum* con attaccati giovani sporofiti



Per **micorriza** si intende un rapporto simbiotico tra un fungo e una pianta. Questo rapporto avviene a livello dell'apparato radicale della pianta, e può essere di tipo **ecto-** (poca o nulla penetrazione cellulare) o **endo-micorrizico** (ife fungine penetrano nelle cellule dalla radice). Per la pianta il vantaggio è un'espansione dell'apparato radicale, per il fungo una fornitura di carbonio organico.





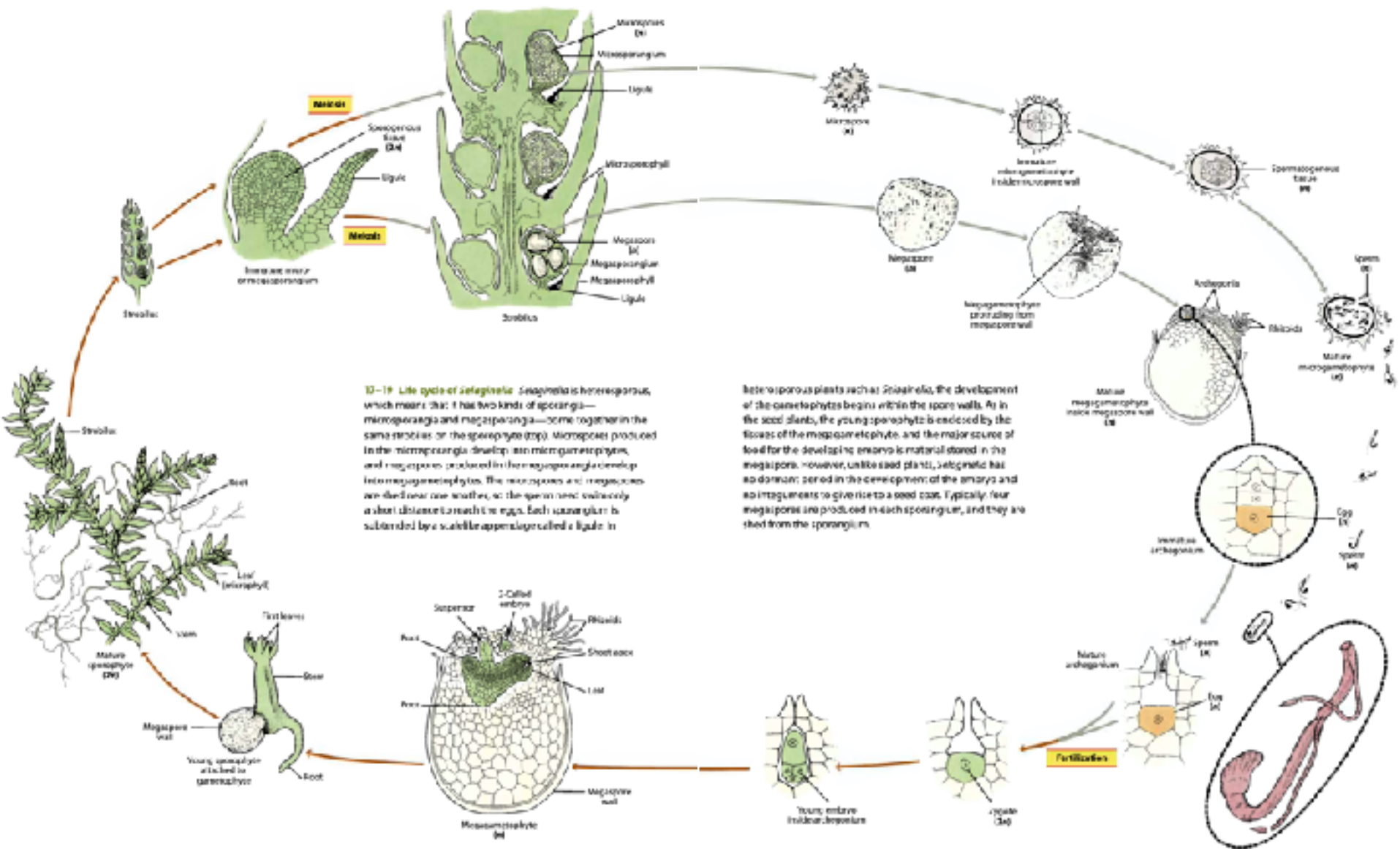


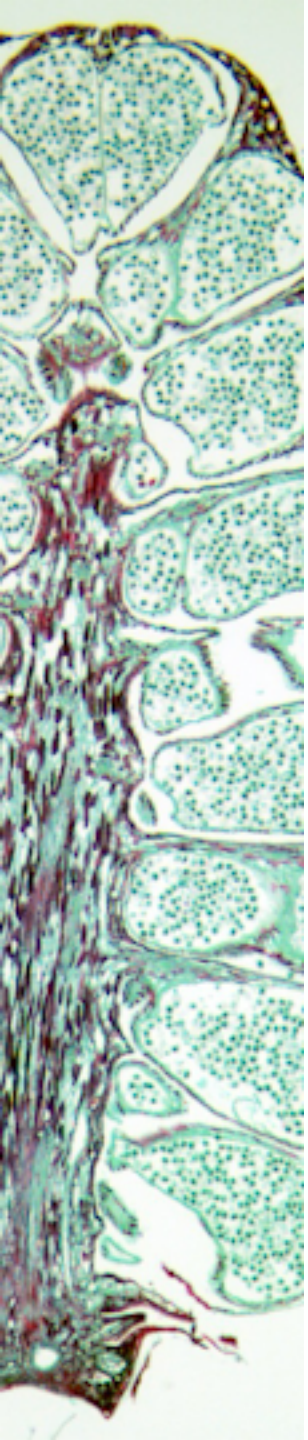
Le specie della famiglia **Selaginellaceae** sono principalmente tropicali, pur essendo rappresentate anche nelle regioni temperate. Lo sporofito è sostanzialmente simile a quello di alcune Lycopodiaceae, con microfilli e sporofilli disposti in strobili. Tuttavia le selaginelle hanno una ligula alla 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 **microsporang**i da **microsporofilli**, tutti raggruppati nello stesso strobilo.

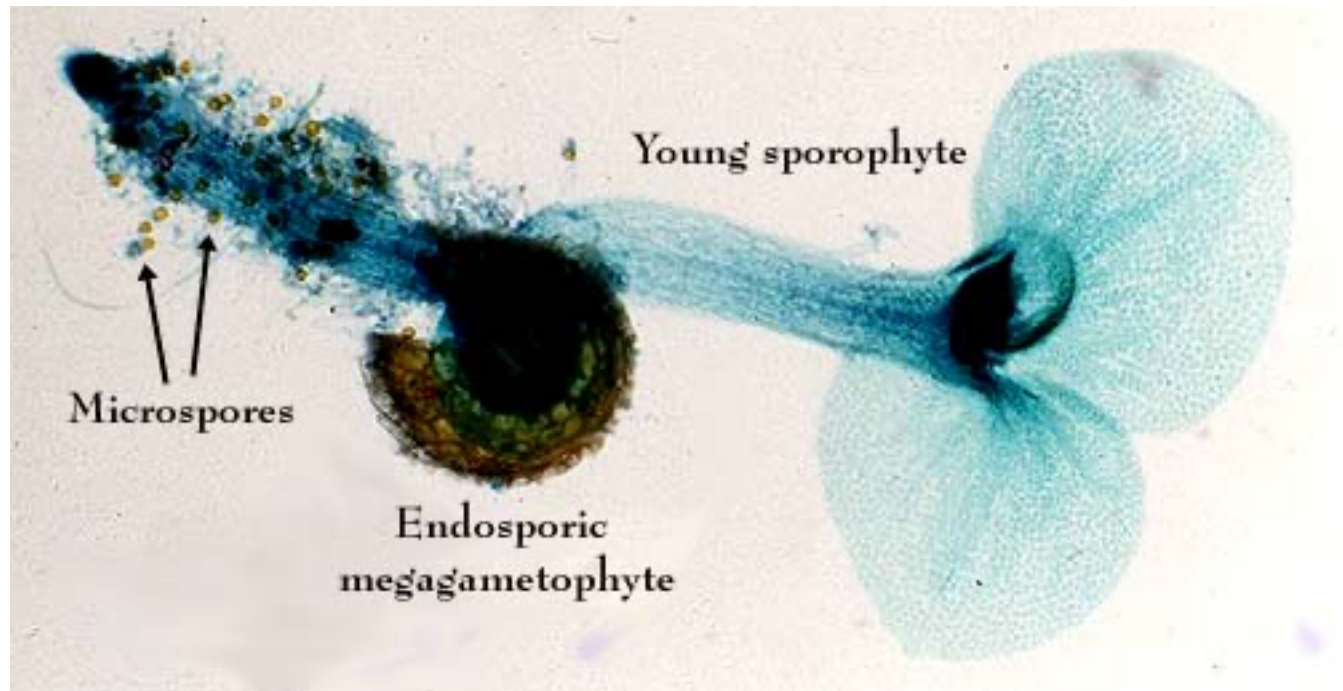
I **microgametofiti** si sviluppano all'interno delle microspore e mancano di clorofilla. Alla maturità, il gametofito maschile è costituito da una singola cellula vegetativa, e da un **anteridio**, che dà origine a molti spermatozoi biflagellati.

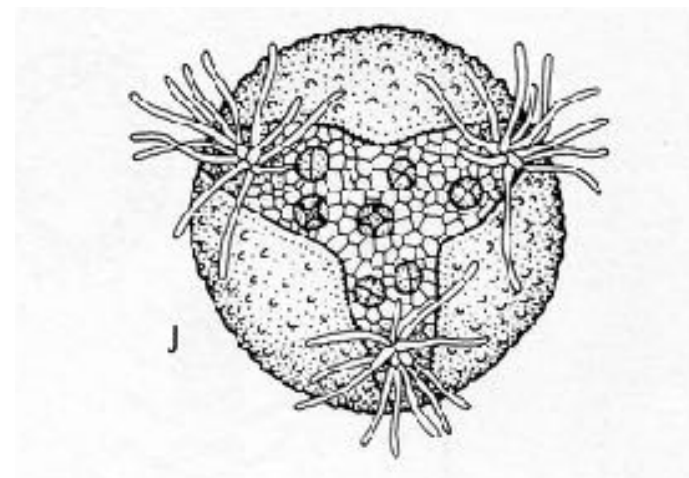
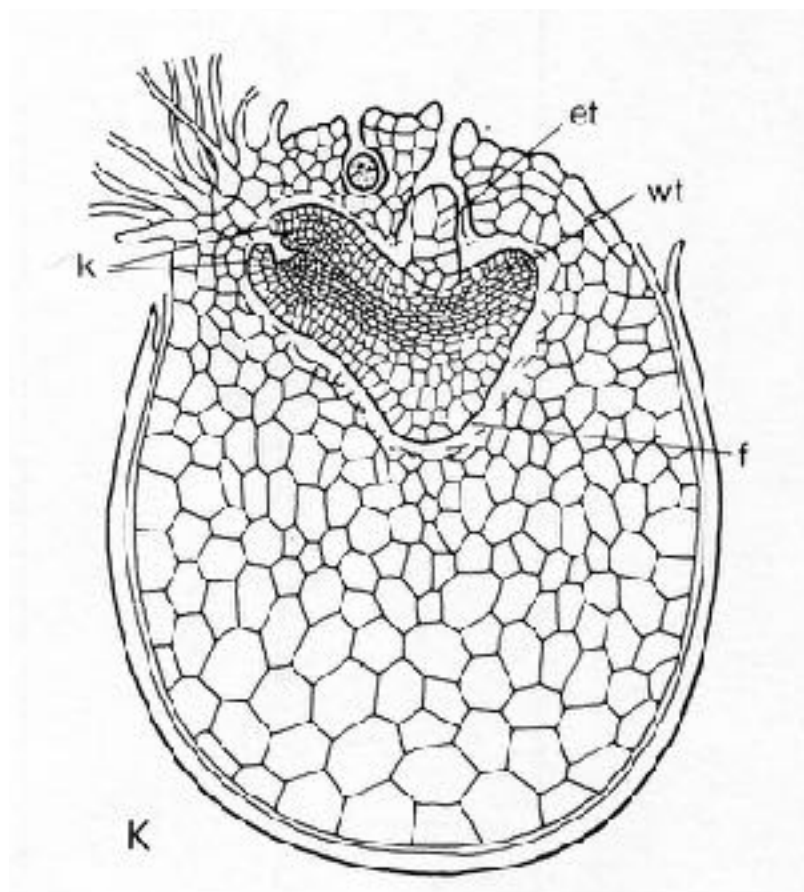
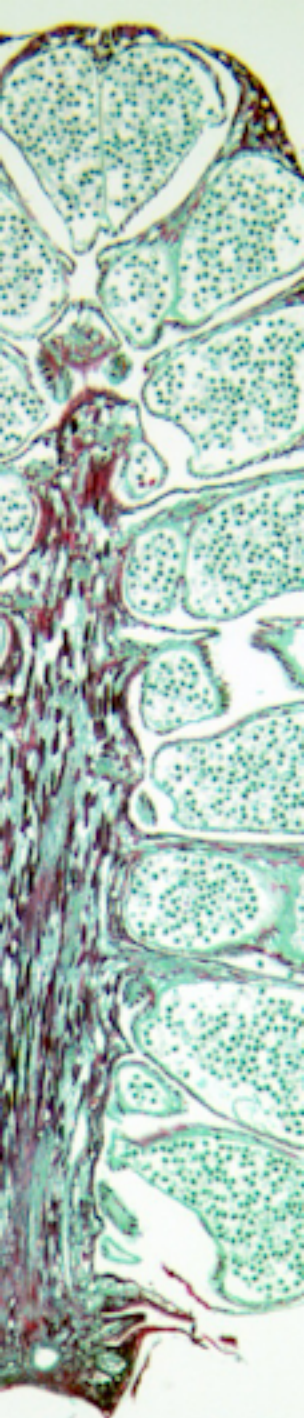
Durante lo sviluppo del gametofito femminile (**megagametofito**), la parete della megaspore si rompe e la porzione in cui si sviluppa l'**archegonio** sporge verso l'esterno. A volte i macrogametofiti hanno cloroplasti, sebbene la maggior parte traggano i nutrienti necessari dalle megaspore.

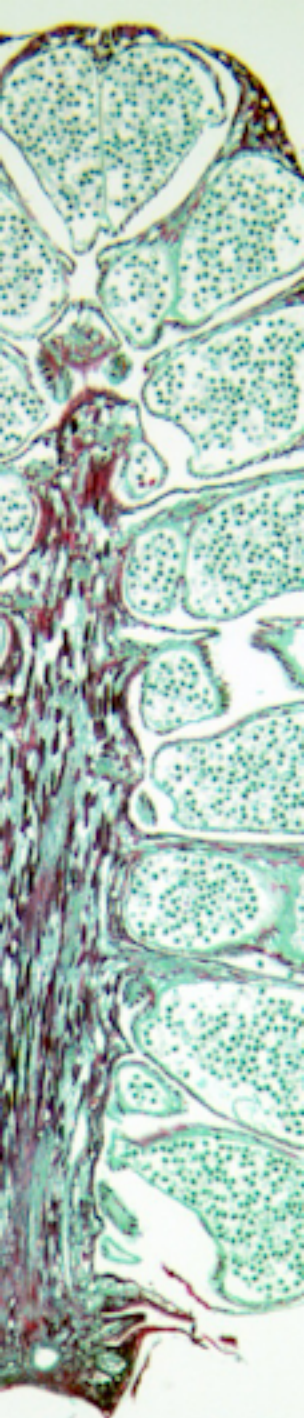




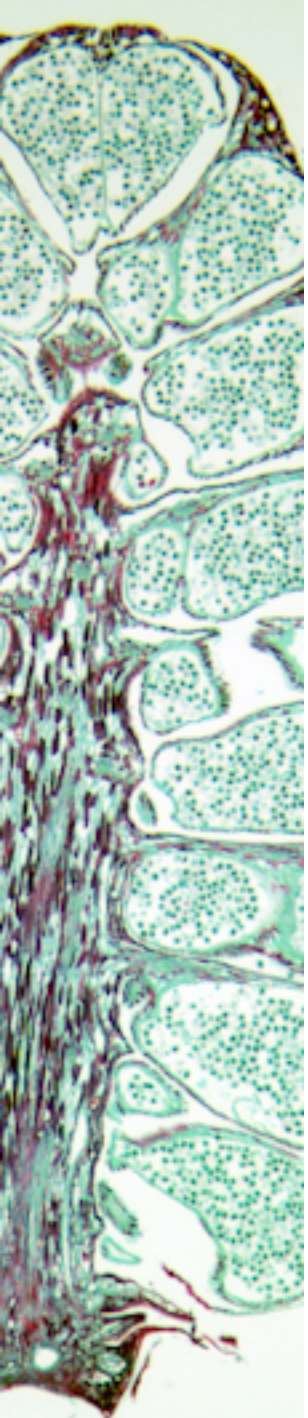
Durante lo sviluppo degli embrioni, sia nelle Lycopodiaceae che nelle Selaginellaceae, si forma una struttura chiamata **sospensore**. Sebbene inattivo nelle Lycopodiaceae e in alcune specie di Selaginella, in altre il sospensore serve a spingere l'embrione in via di sviluppo in profondità all'interno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







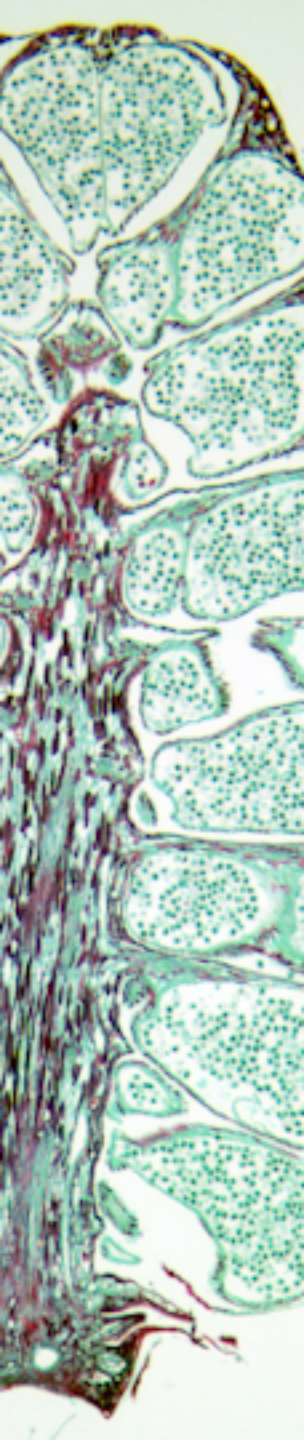
*Selaginella helvetica* (L.) Spring



***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.



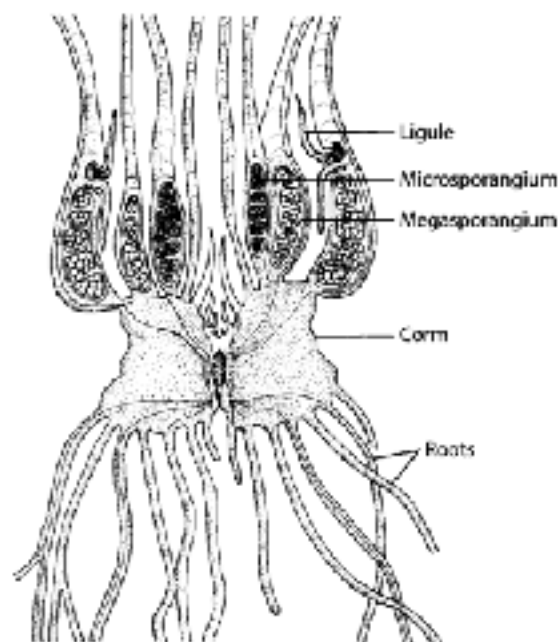
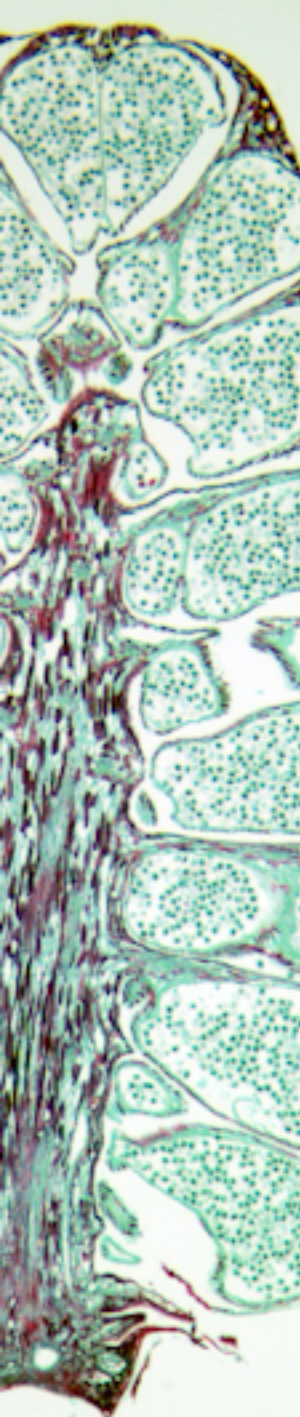
*Isoëtes durieui* Bory



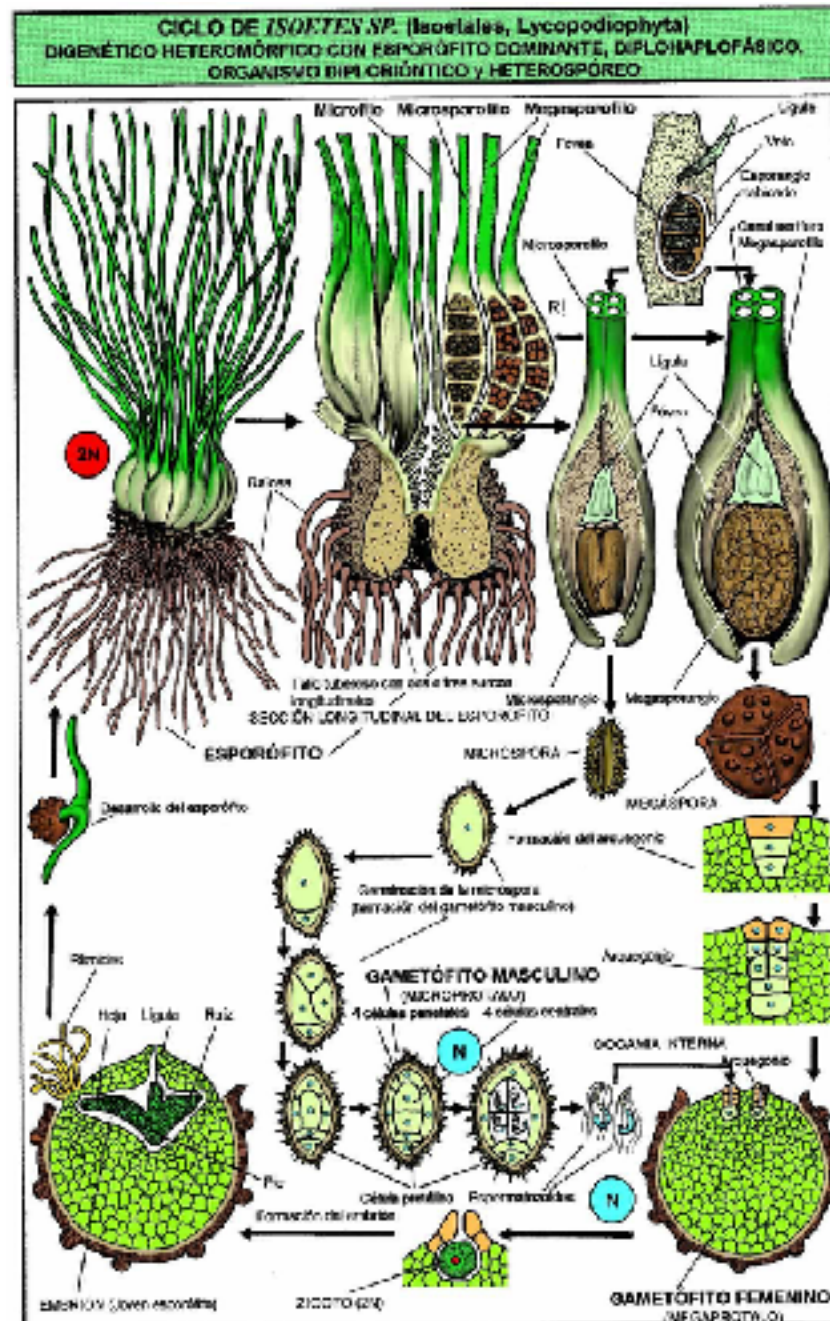
Come *Selaginella*, le specie di *Isoetes* sono **eterosporee**. I megasporangi si sviluppano alla base di megasporofilli, mentre i microsporangia si sviluppano alla base di microsporofilli, simili ai megasporofilli, ma situati più vicino al centro della pianta. Una ligula è presente appena sopra lo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

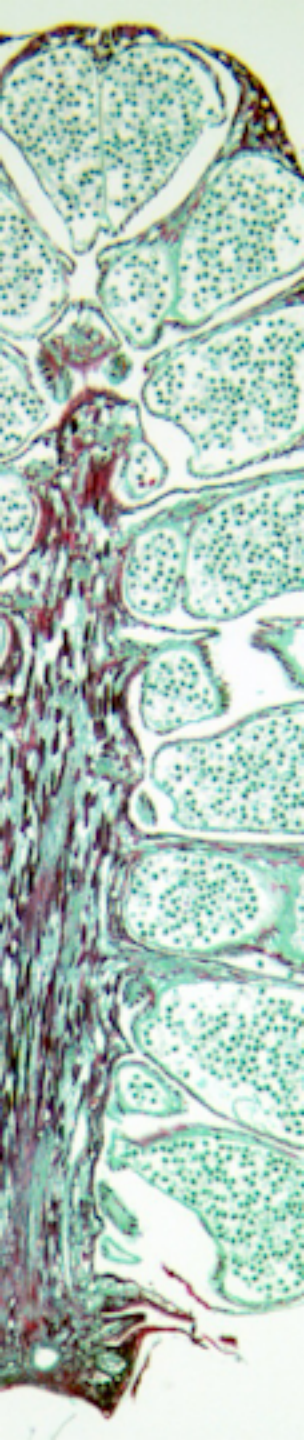
Una delle caratteristiche distintive di *Isoetes* è la presenza di un **cambio** che aggiunge tessuti secondari al corno. Esternamente il cambio produce solo parenchima, mentre internamente produce un tessuto vascolare costituito da elementi cribrosi, cellule parenchimatiche e tracheidi in proporzioni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

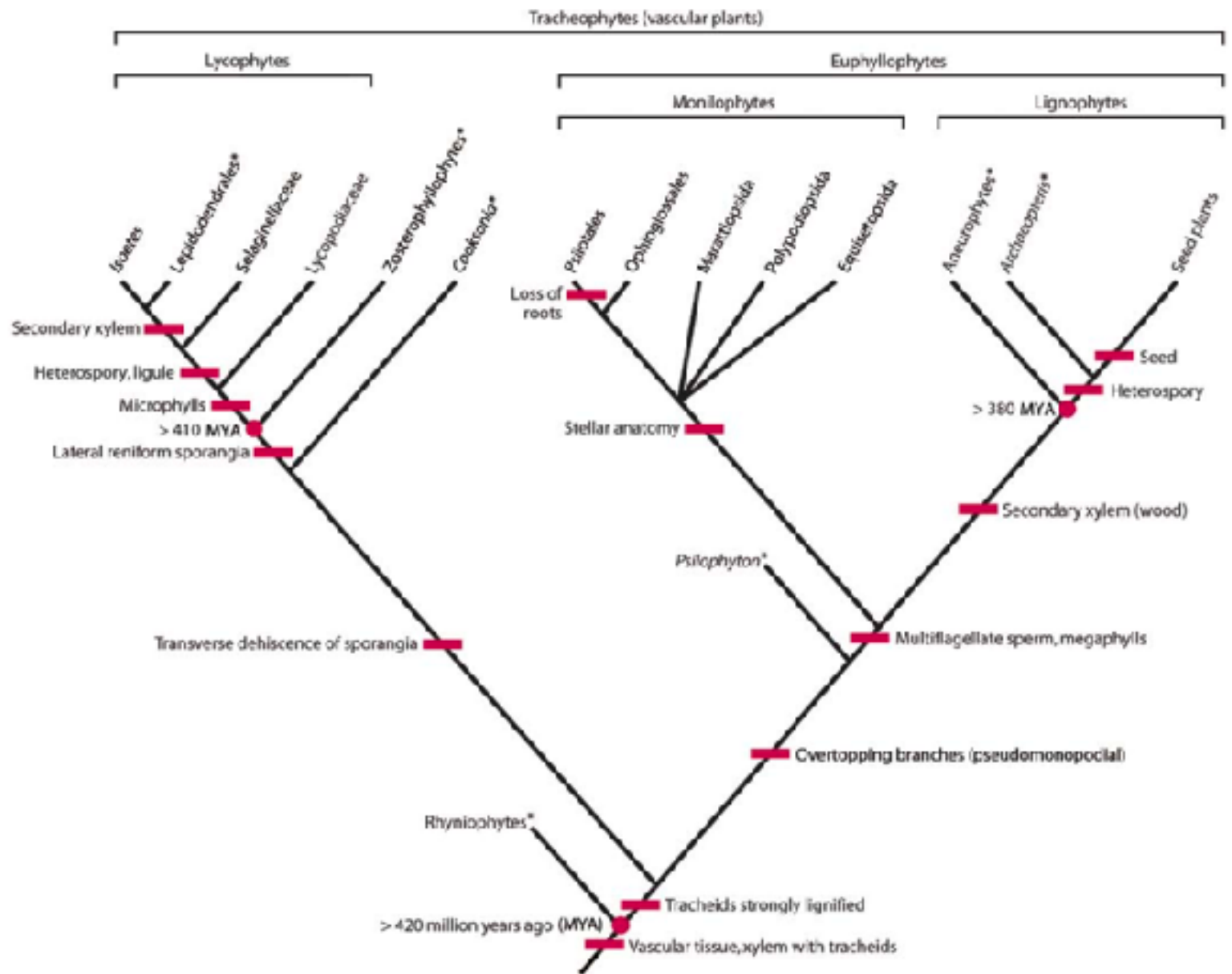
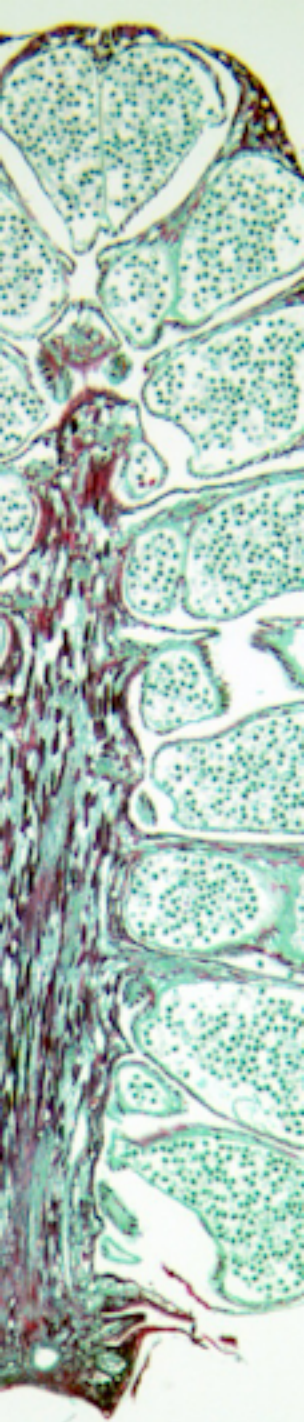




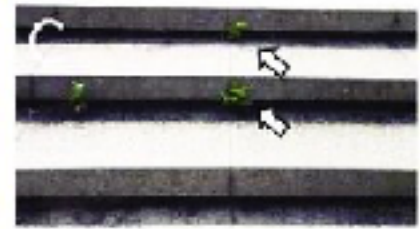
Le **Monilophyta** sono un clade monofiletico che comprende felci e equiseti, che erano precedentemente considerati phyla distinti. Le Monilophyta si dividono in quattro principali linee evolutive: (1) Psilotopsida, (2) Marattiopsida, (3) Polypodiopsida e (4) Equisetopsida. Il nome comune "felci" etichetta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

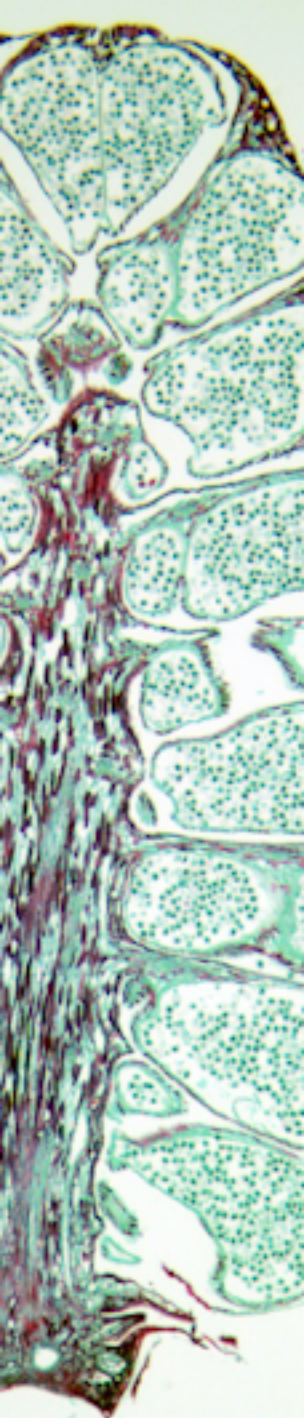
La diversità delle felci è maggiore ai tropici, dove si trovano circa i tre quarti delle specie. Circa un terzo di tutte le specie di felci tropicali crescono sui tronchi o sui rami degli alberi come epifite.



*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.