

# **Le tracheofite**



TRACHEOFITE

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

BRIOFITE



SPERMATOFITE

*“piante con seme”*



PTERIDOFITE

*crittogame vascolari*



Gimnosperme

*“a seme nudo”*



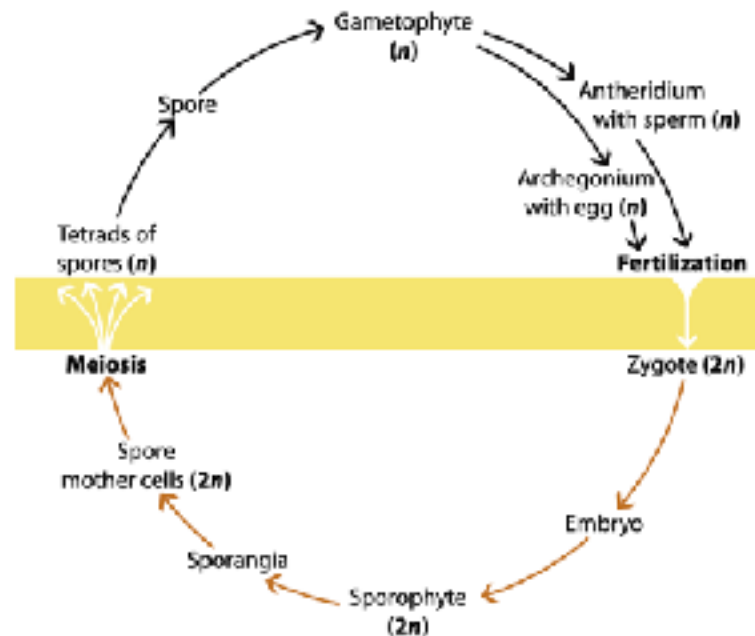
Angiosperme

*“a seme protetto”*



Le 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**.

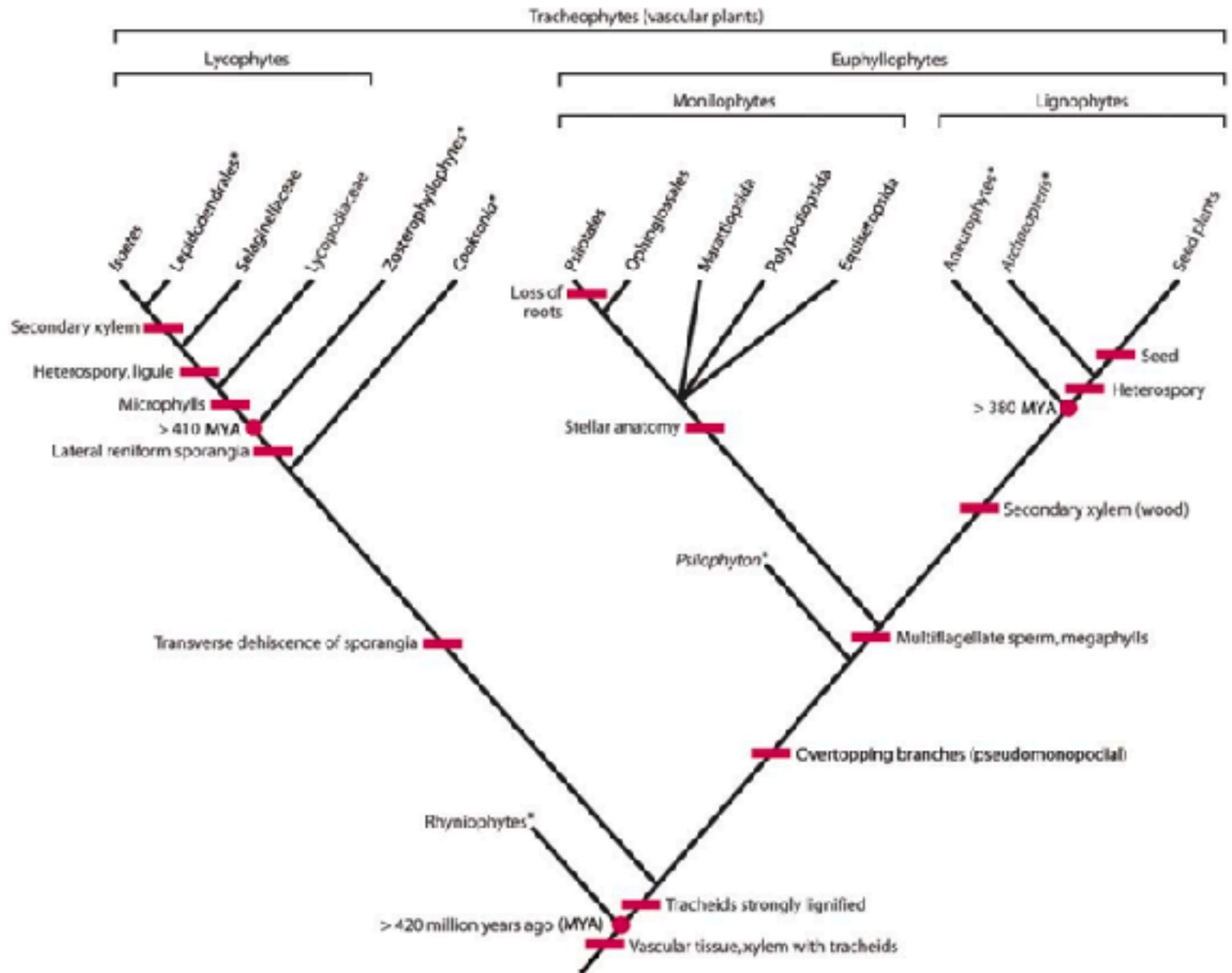
Tradizionalmente, le tracheofite erano divise in due gruppi, le **pteridofite** (piante che si riproducono per spore), o **crittogame vascolari**, e le **spermatofite** (piante che si riproducono per semi), o **fanerogame**.

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.

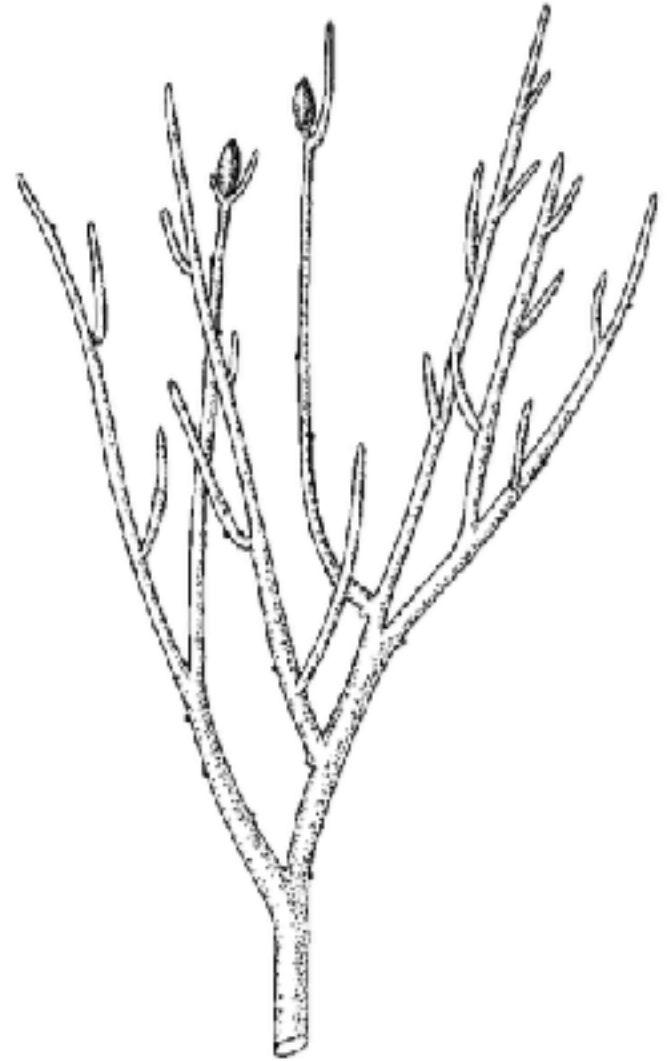
2. Monilofite, licofite e progimnosperme, gruppi che dominano dal tardo Devoniano attraverso il Carbonifero, da circa 375 a circa 290 milioni di anni fa.

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.

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.

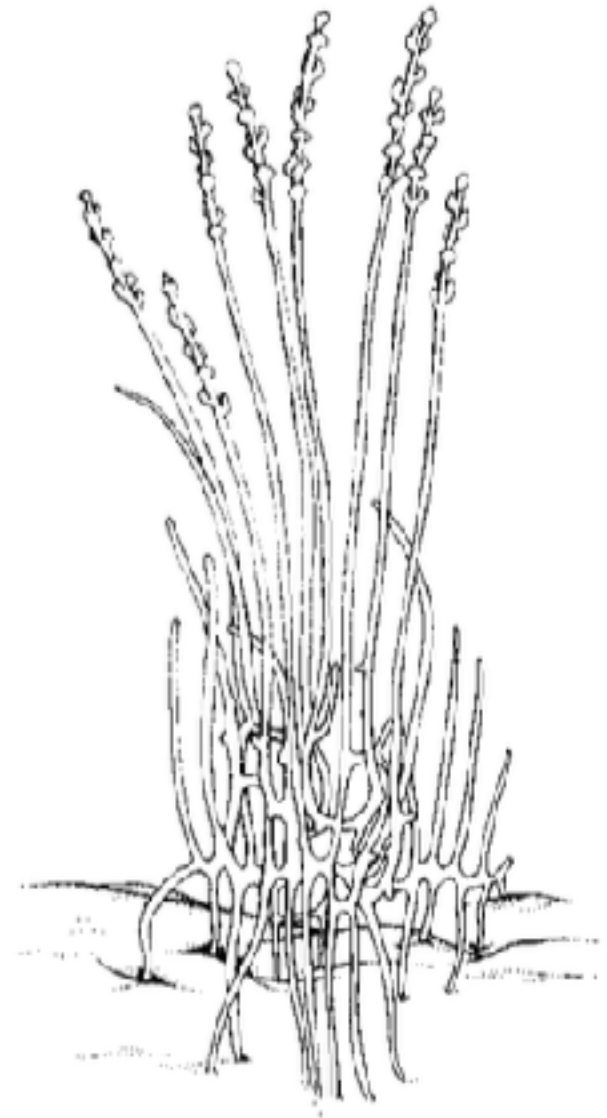


**(a) Rhyniophyte**

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.



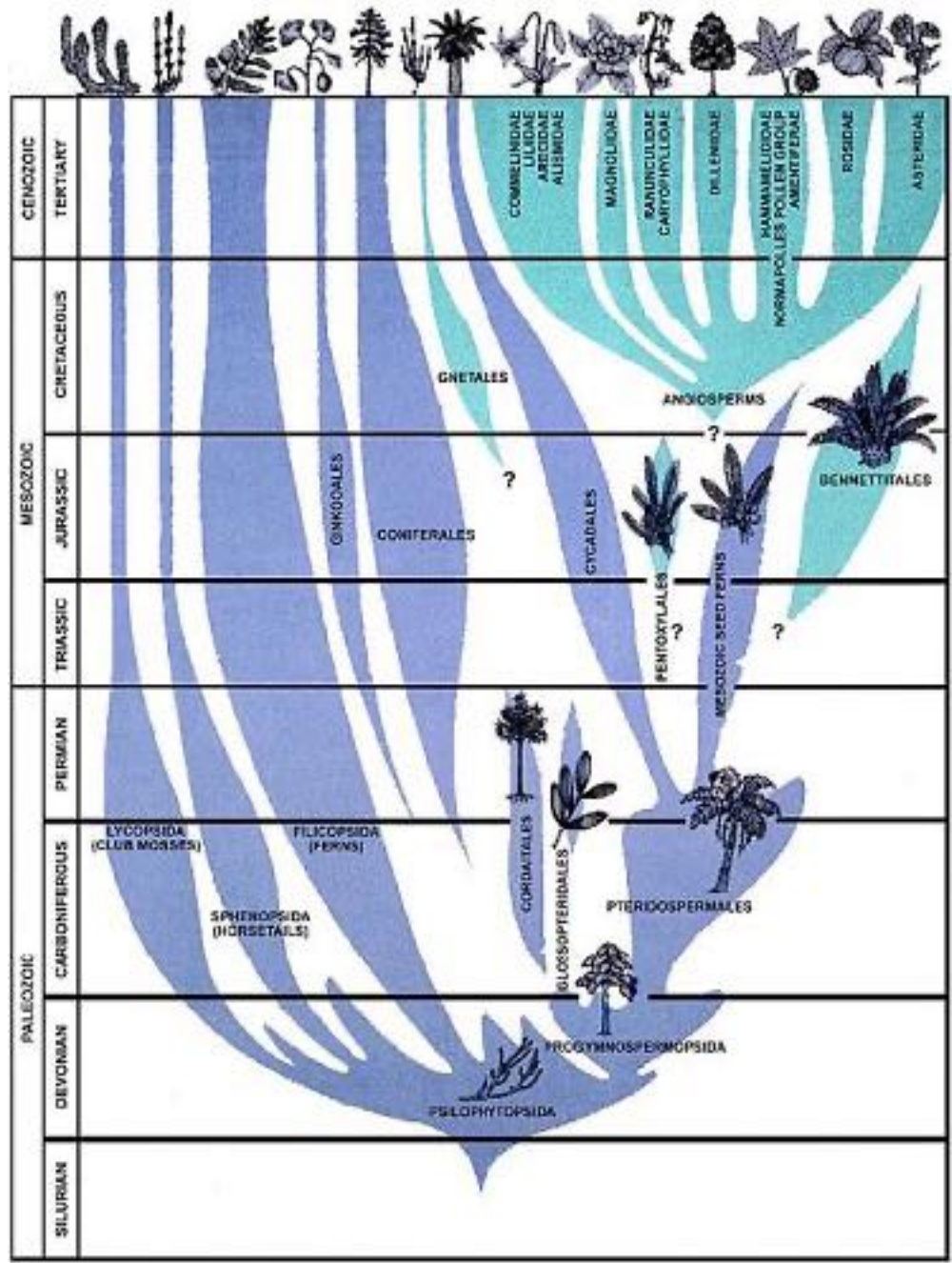
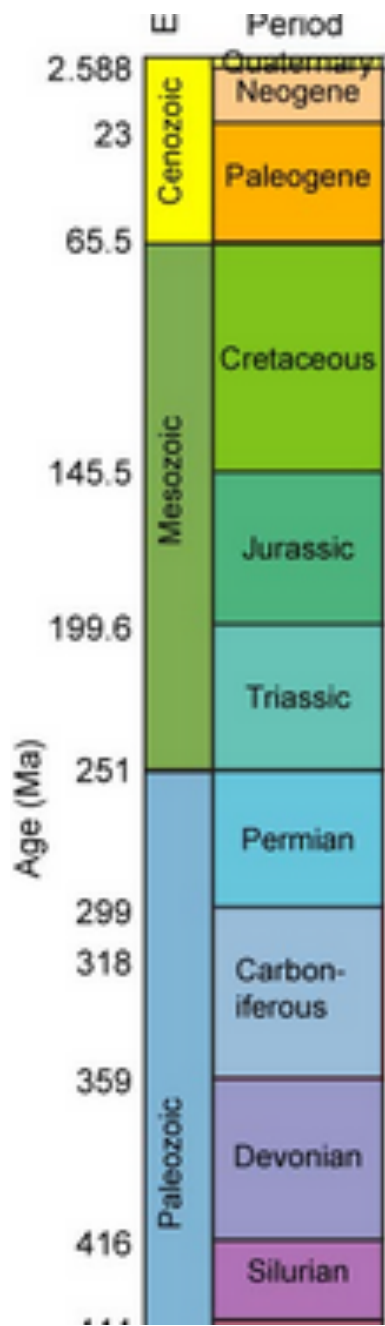
**(b) Zosterophyllophyte**

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**

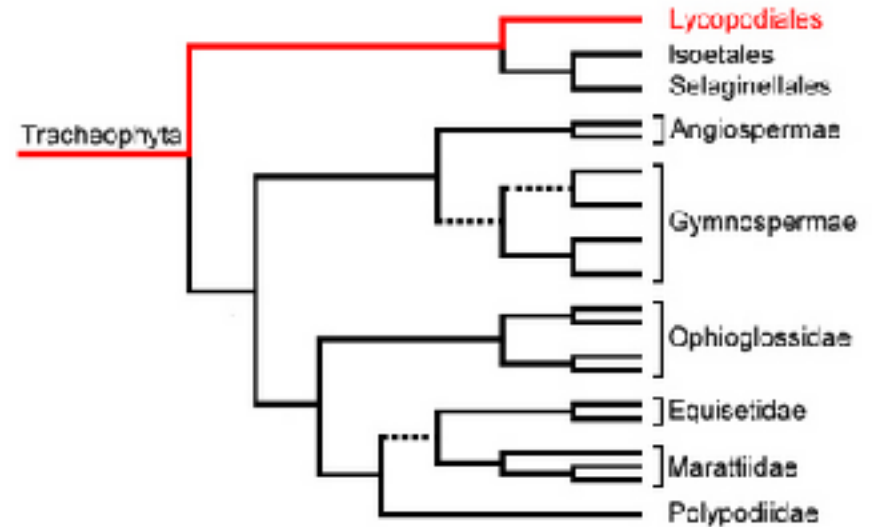
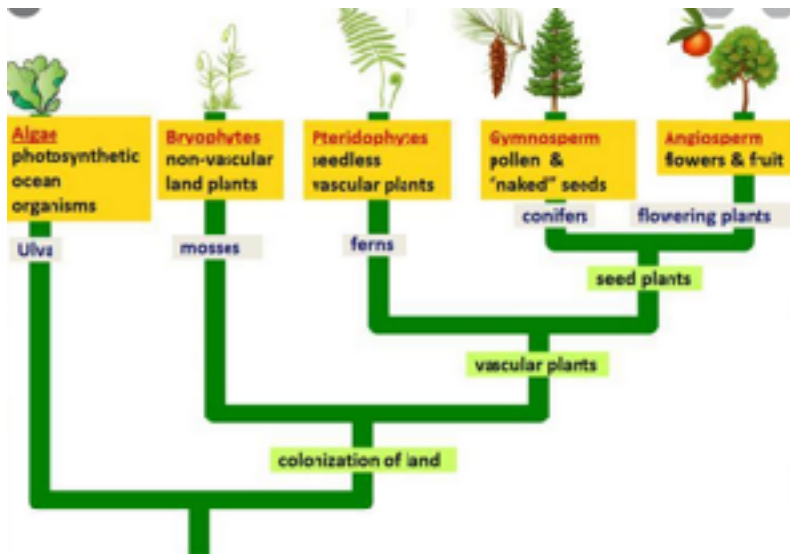
**Licopodi, Selaginelle,  
Equiseti e Felci  
("Pteridofite")**





Il gruppo che chiamiamo pteridofite è molto antico, probabilmente risale al Siluriano, ed ha costituito la componente principale della vegetazione del pianeta del Carbonifero, prima dell'evoluzione delle Gimnosperme, tra Permiano e Triassico.

Furono le prime piante vascolari, capaci quindi di sviluppare grandi biomasse.



Le considerazioni fatte sulla parafilia delle “briofite” vie anche per le “pteridofite”. Se fino a qualche decennio fa venivano trattate come un gruppo monofiletico, evidenze recenti stanno a indicare una parafilia, con licopodi e selaginelle che si sono separati dalle restanti tracheofite molto prima di equiseti e felci, che quindi formano un gruppo monofiletico con Angio- e Gimnosperme.

# **Licopodi e selaginelle**

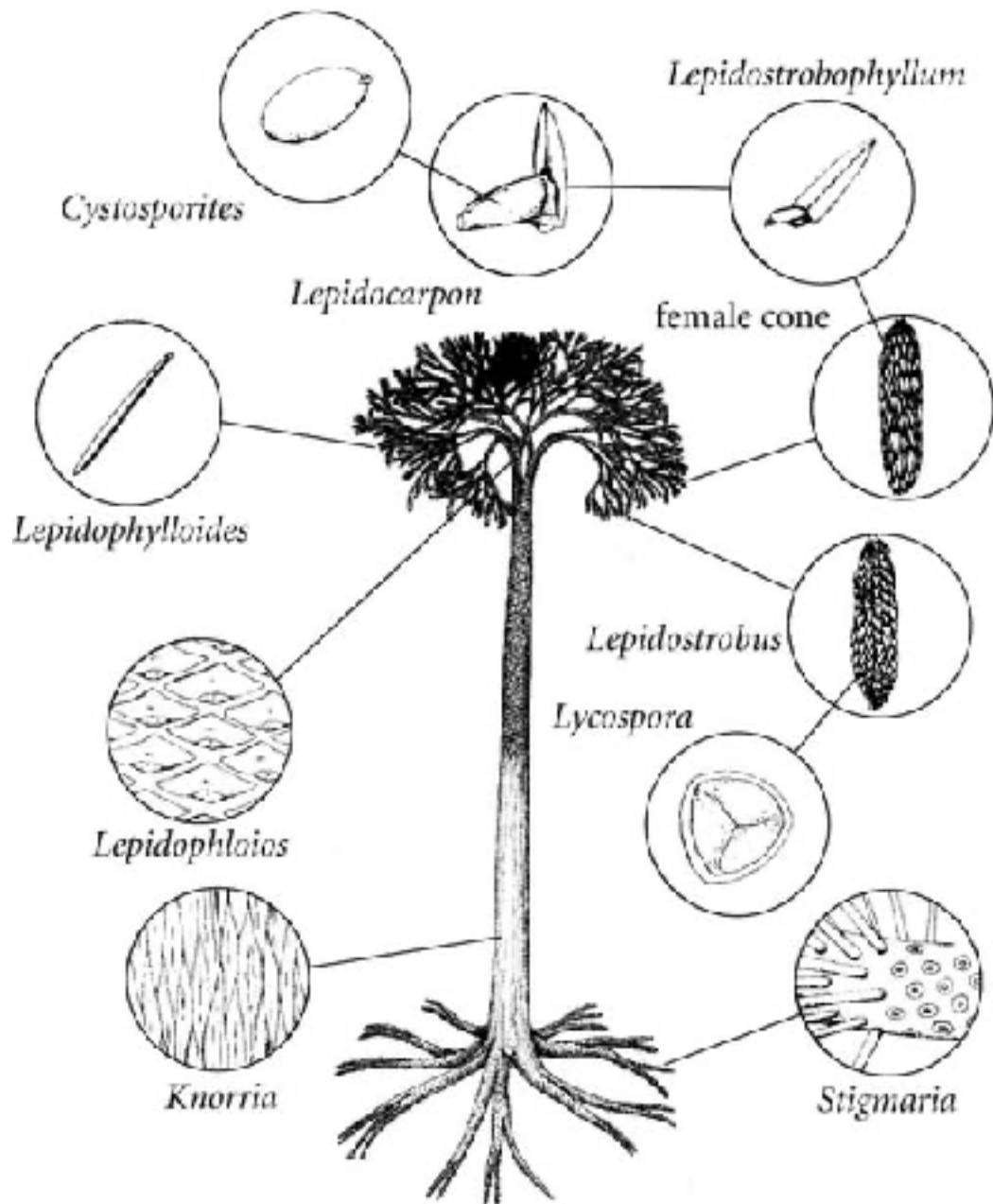
Licopodi: isosporei

Selaginelle: eterosporee

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.

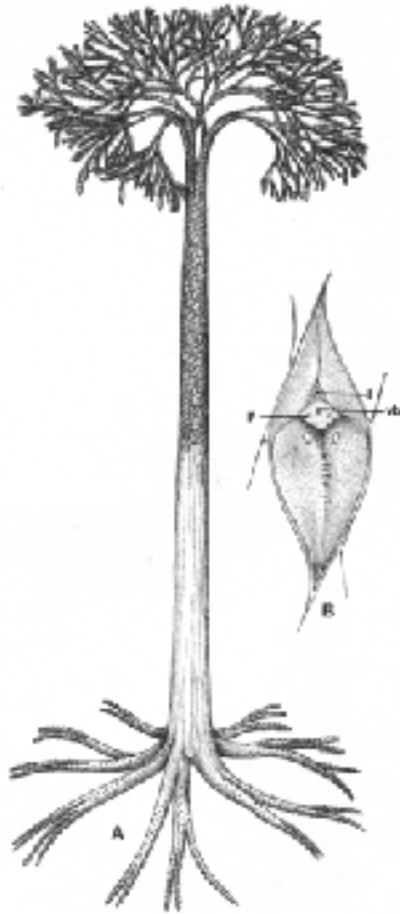
Tutte le licofite viventi e fossili possiedono microfilli, tipologia di foglia altamente caratteristica del phylum. Inoltre, tutte le licofite sono eusporangiate. Le licofite arboree, come il *Lepidodendron*, erano tra le piante dominanti delle foreste carbonifere.

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.

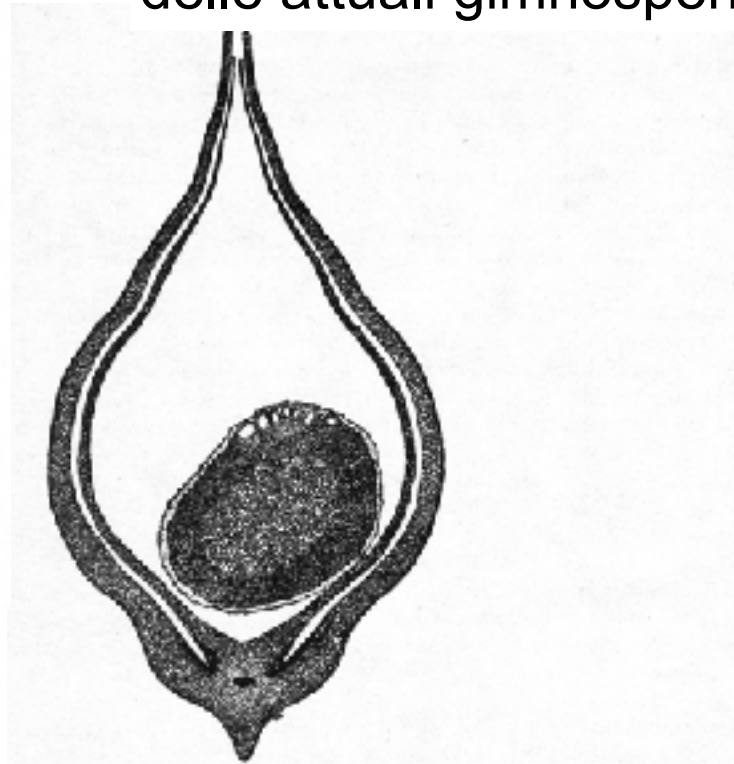


Ricostruzione di *Lepidodendron*, licofta arborecente, alto anche 50 m, dalle foreste del carbonifero dell'Europa e del Nord America. Non è mai stato trovato alcun campione completo, ma i sistemi di radici e i tronchi sono relativamente comuni. I dettagli della trama di corteccia, rami, foglie, coni,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

Reconstruction of *Lepidodendron* sp.  
 B. Leaf cushion of *L. aculeatum*. Ligule (l);  
 vascular bundle (v); petichose (p). Carboniferous.

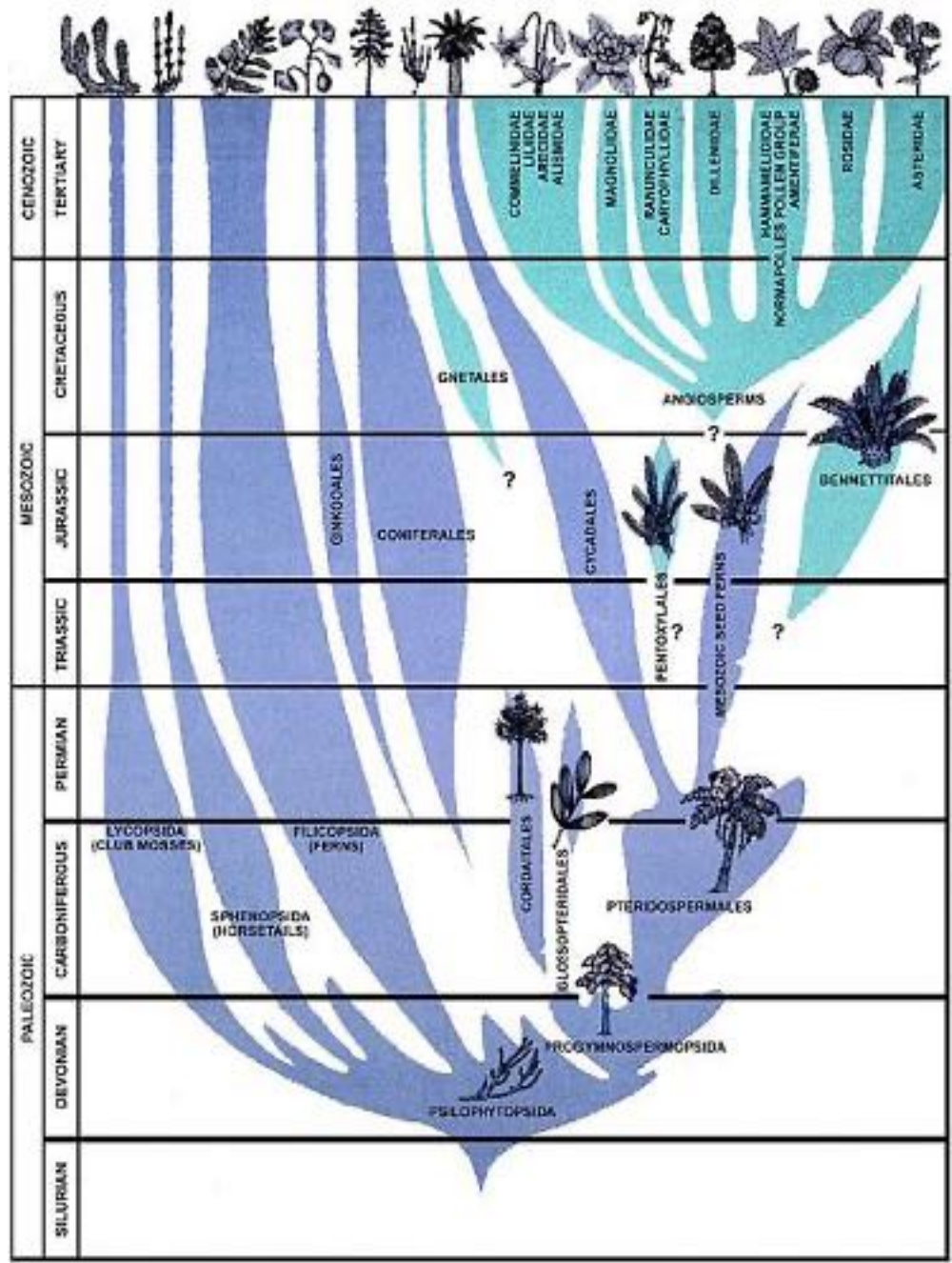
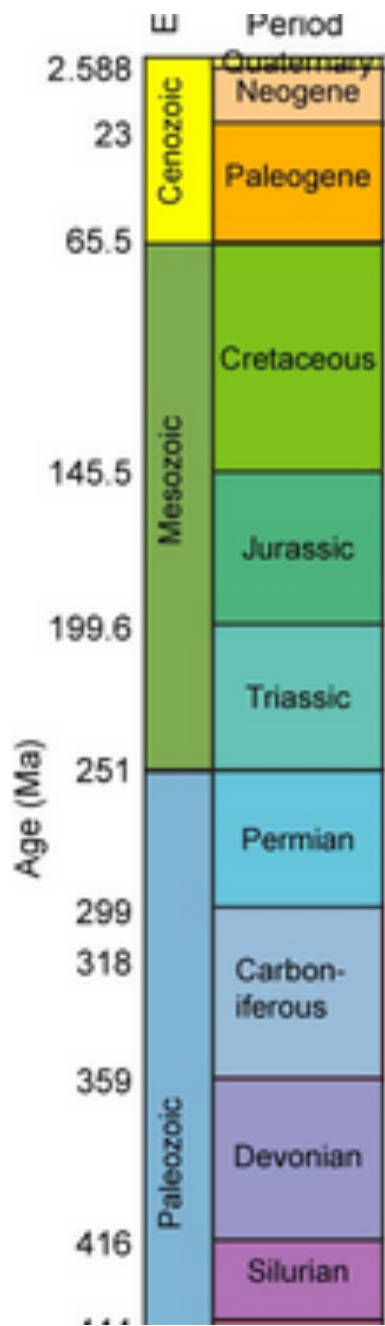


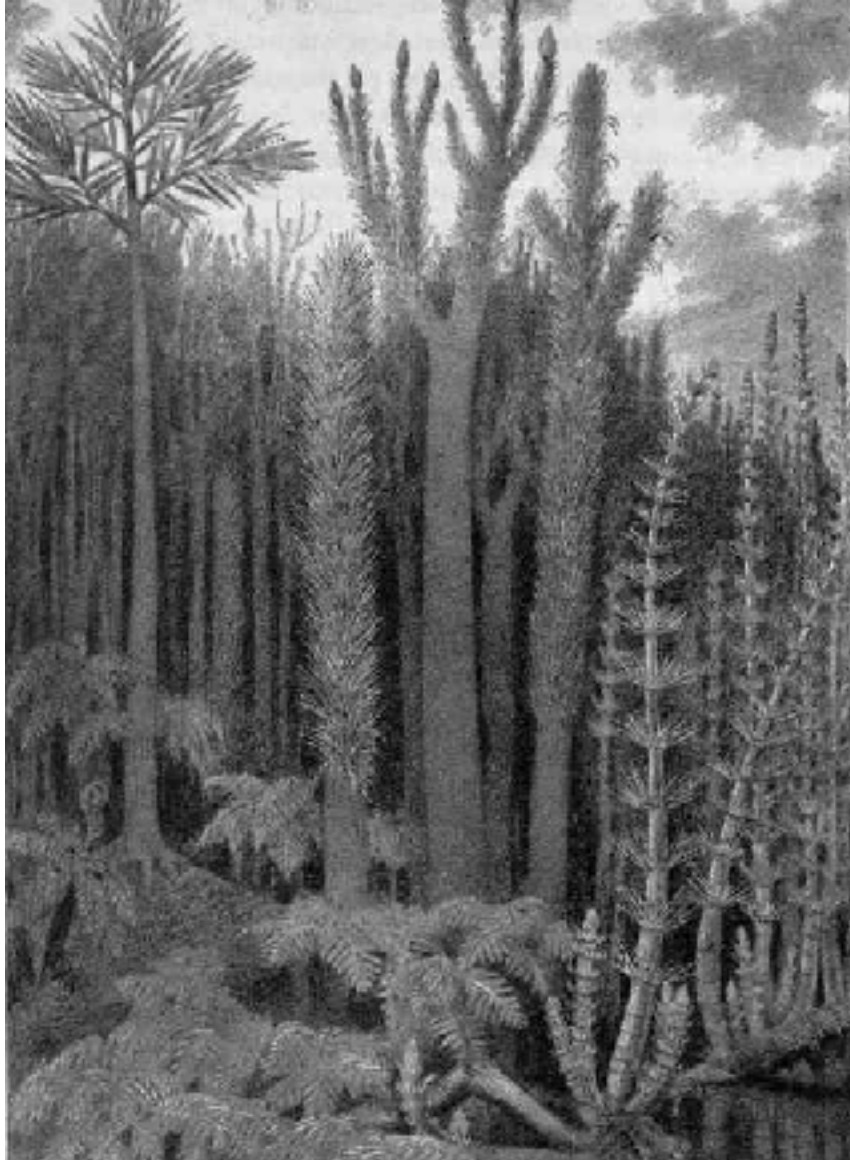
Nei *Lepidodendron*, l'intero organo formato da megaspora + megasporofillo racchiuso su sé stesso rimaneva attaccato alla pianta fino alla formazione dell'embrione, per essere poi disperso (protoseme!). I megasporofilli erano disposti in coni, che assomigliavano a quelli delle attuali gimnosperme.



*Lepidocarpon magnificum*. Sezione press. attraverso uno sporangio ovoidale 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)].

# LICOPODI





Ricostruzione di lycopodi e  
selaginelle arborei nel periodo  
Carbonifero

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*

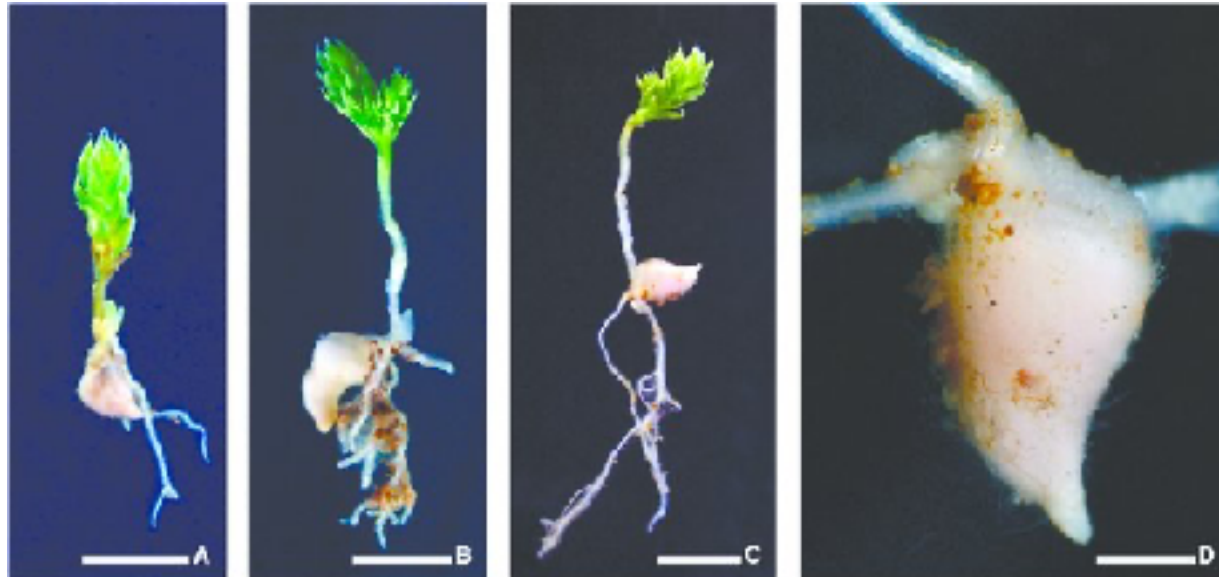


Sporofilli riuniti in strobili terminali in *Lycopodium clavatum*

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





*Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.



*Lycopodium annotinum*, ora *Spinulum annotinum* (L.) A.Haines subsp. *annotinum*



*Diphasium* e *Diphasiastrum* hanno fronde squamiformi.

Fronde squamiformi: *Diphasium* o *Diphasiastrum*

Fronde aghiformi: *Huperzia* e *Lycopodium*





In *Huperzia* le spore vengono prodotte in sporangi disposti all'ascella delle foglie superiori. Gli pteridologi a dire il vero parlano di fronde invece che di foglie. Gli sporofilli (foglie che portano gli sporangi) sono uguali a tutte le altre foglioline.

In *Lycopodium*, invece, gli sporangi sono raggruppati in spighe apicali, con gli sporofilli che sono ridotti e molto diversi dalle altre foglioline.

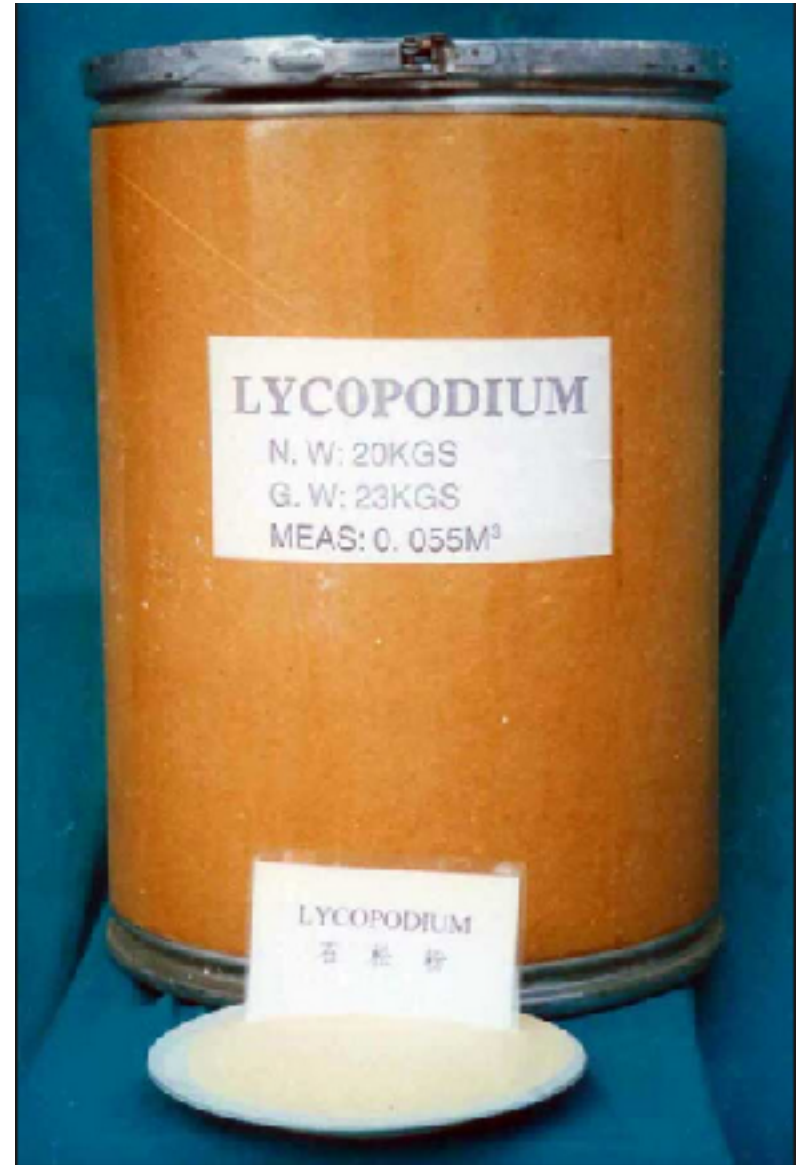


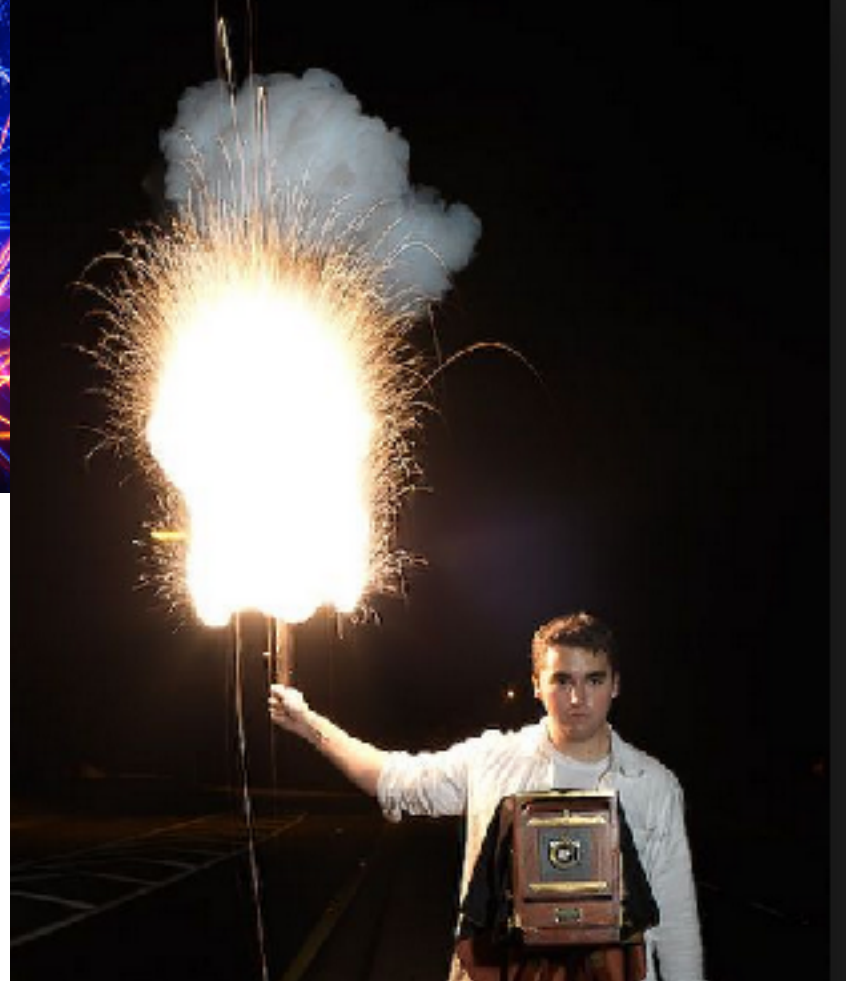
I lycopodi crescono nei boschi, su suoli umidi.

Gli sporofiti producono enormi quantitativi di spore. Queste facevano parte della farmacopea italiana, come talco o affini.

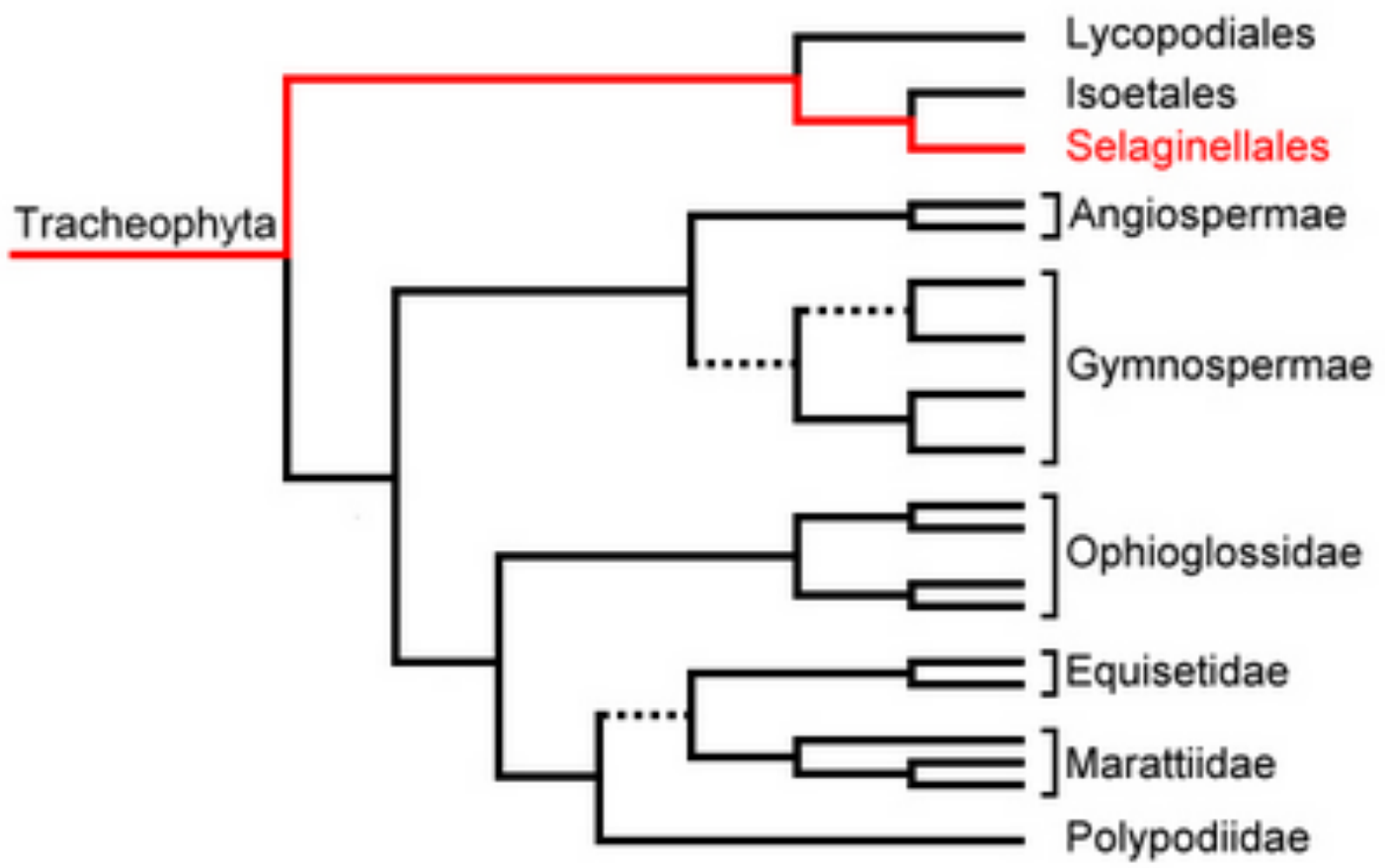
Hanno la caratteristica di essere completamente idrorepellenti.

Inoltre sono facilmente infiammabili. I primi fuochi artificiali erano fatti usando spore di licopodio. Erano usate anche per i primi flash fotografici, grazie al fatto che bruciano rapidamente producendo molta luce.





**SELAGINELLE**





Come i lycopodi, sono specie di piccole dimensioni, anche se esistono specie un po' lignificate alla base, ma comunque non di dimensioni arboree. In Italia sono specie tutte di piccole dimensioni. Sono tutte eterosporee, con le macrospore prodotte alla base e microspore all'apice dei rami sporigeni.

Sono principalmente tropicali, pur essendo rappresentate anche nelle regioni temperate.

Lo sporofito è simile a quello di alcune Lycopodiaceae, con microfilli e sporofilli disposti in strobili, ma è sempre presente una ligula alla base della porzione superiore di ogni microfillo e sporofillo.

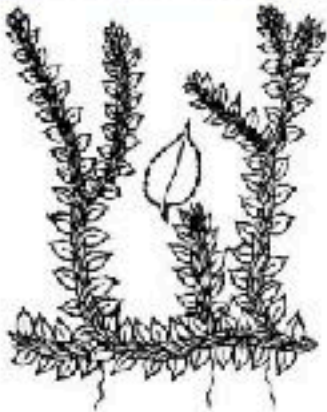
Le selaginelle sono **eterospore**, con **gametofiti** maschili e femminili. Ogni sporofillo porta un singolo sporangio. I **megasporangi** sono portati da **megasporofilli**, i **microsporangio** da **microsporofilli**, tutti raggruppati nello stesso strobilo.

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

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



*Selaginella selaginoides*

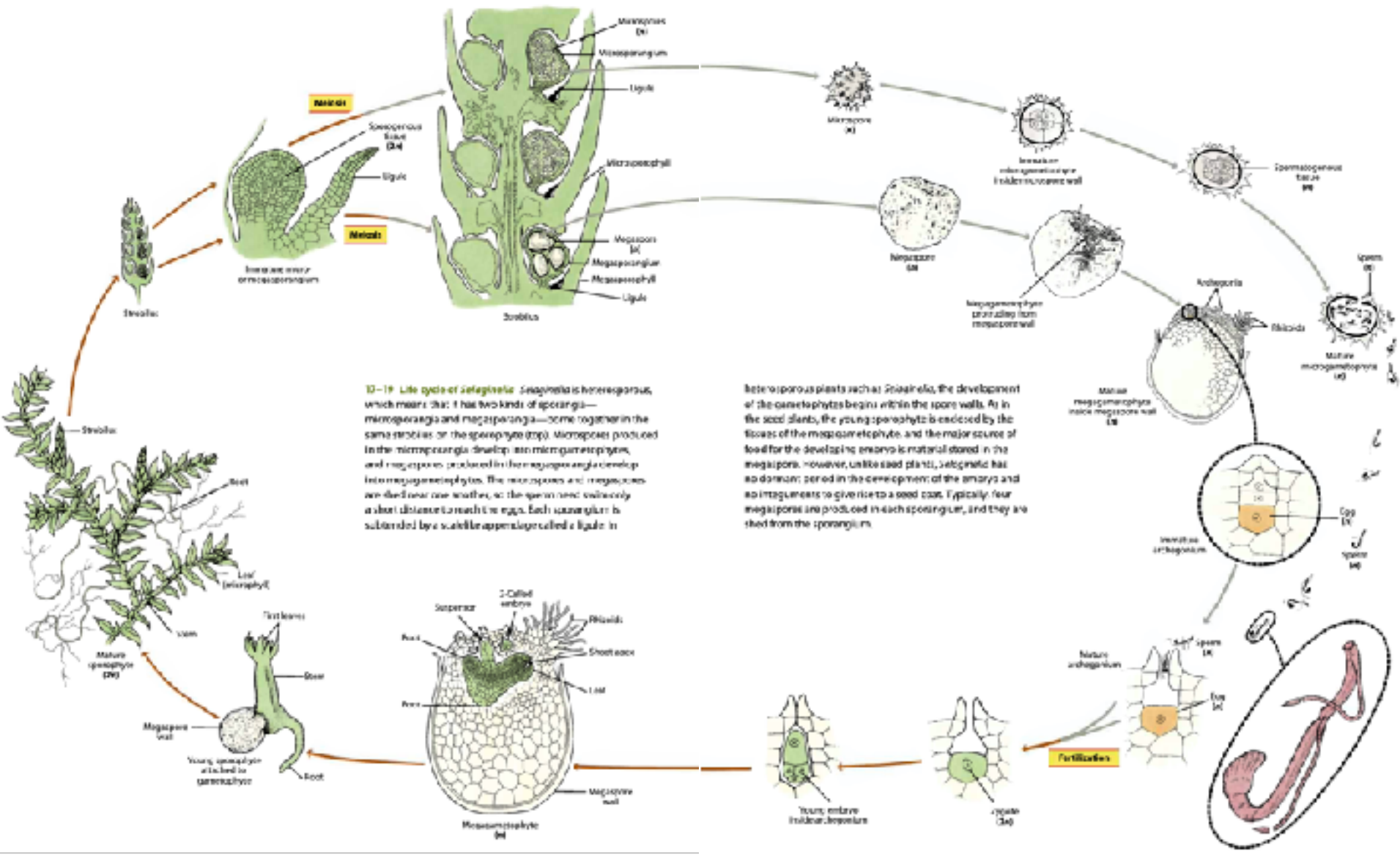


*Selaginella denticulata*



*Selaginella helvetica* (L.) Spring

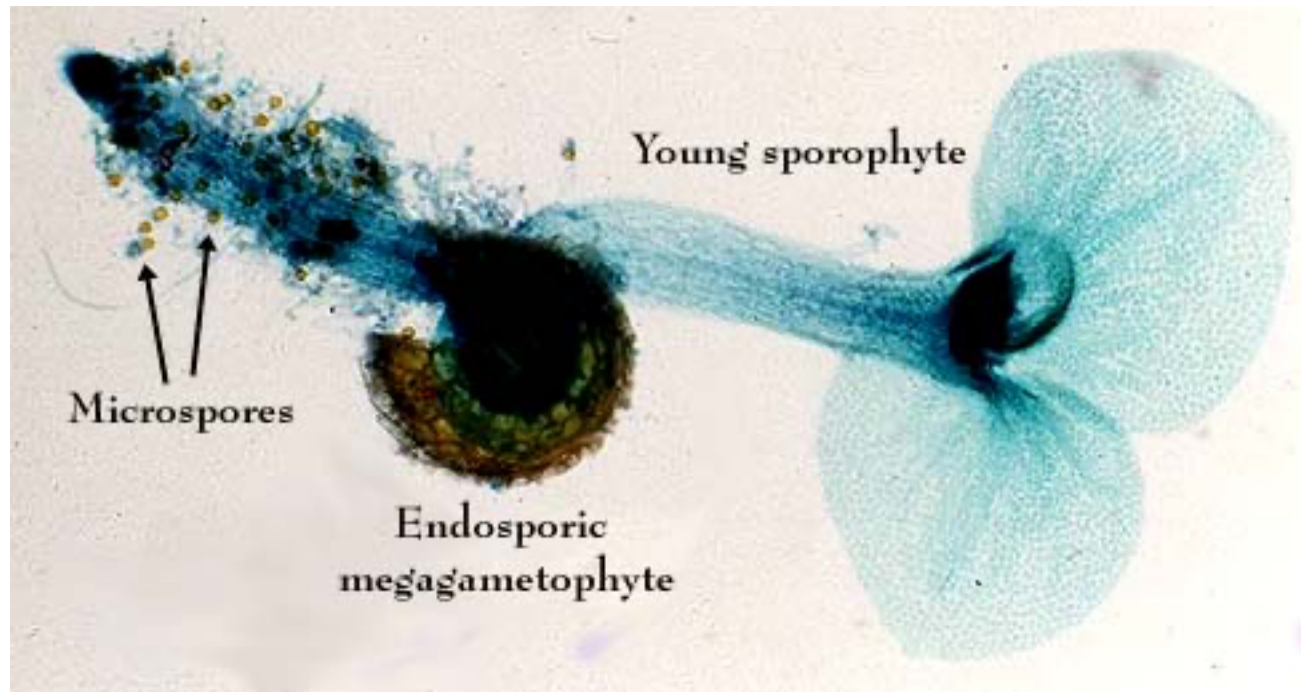


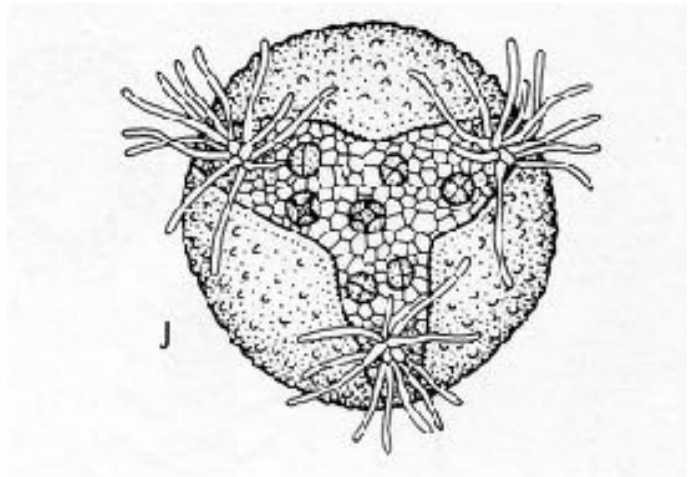
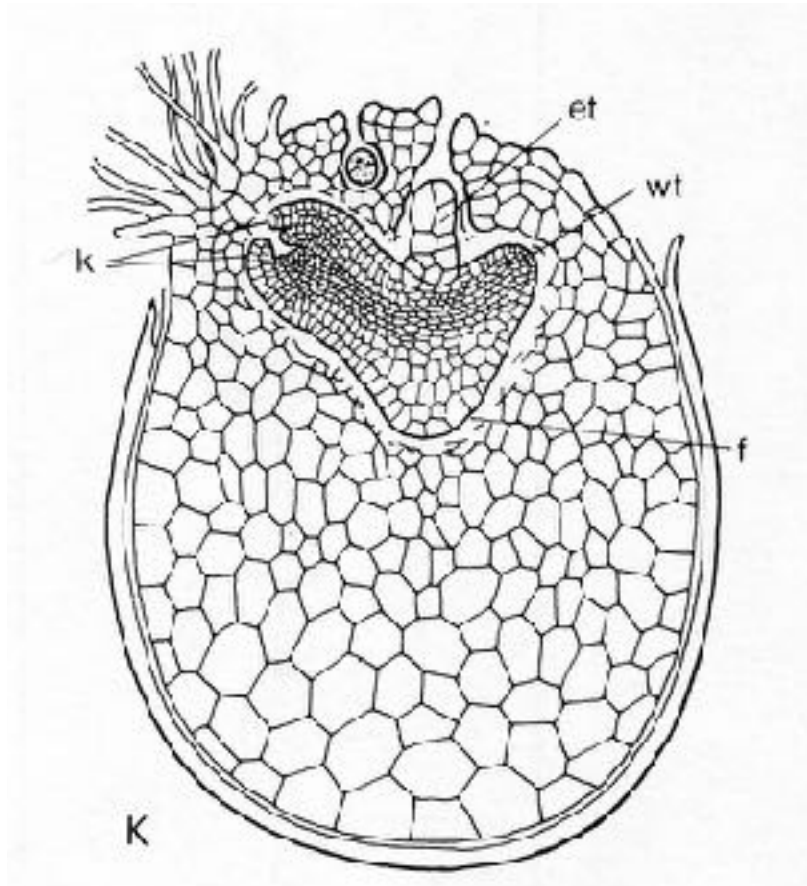


13-19 Life cycle of *Selaginella*. *Selaginella* is heterosporous, which means that it has two kinds of spores—microspores and megaspores—some together in the same sporangia or the sporophyte (top). Microspores produced in the microsporangia develop into microgametophytes, and megaspores produced in the megasporangia develop into megagametophytes. The microspores and megaspores are shed near one another, so the sperm need only travel a short distance to reach the eggs. Each sporangium is subtended by a scale-like appendage called a ligule.

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

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.



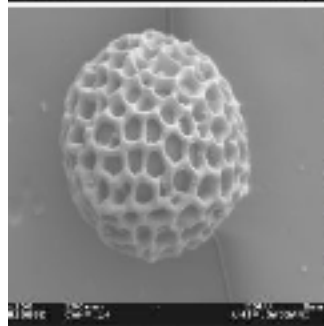


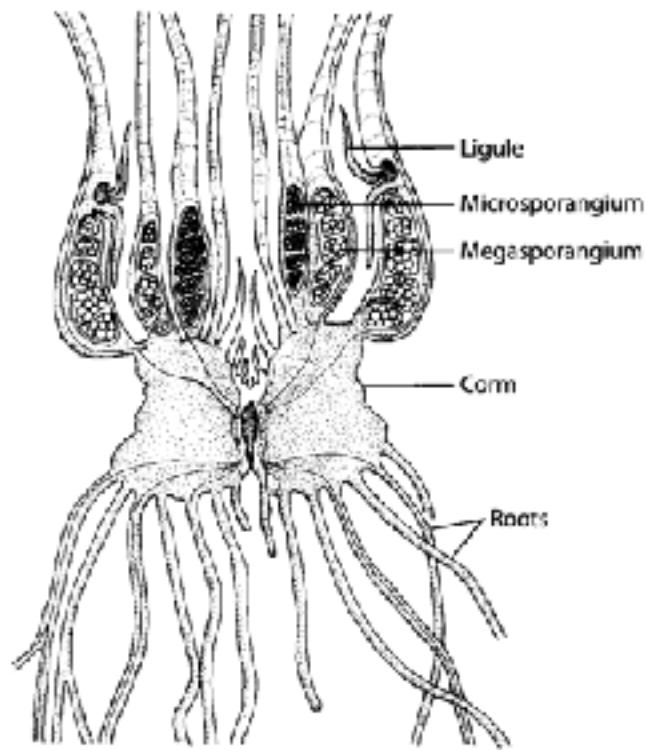
**ISOETES**

***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.

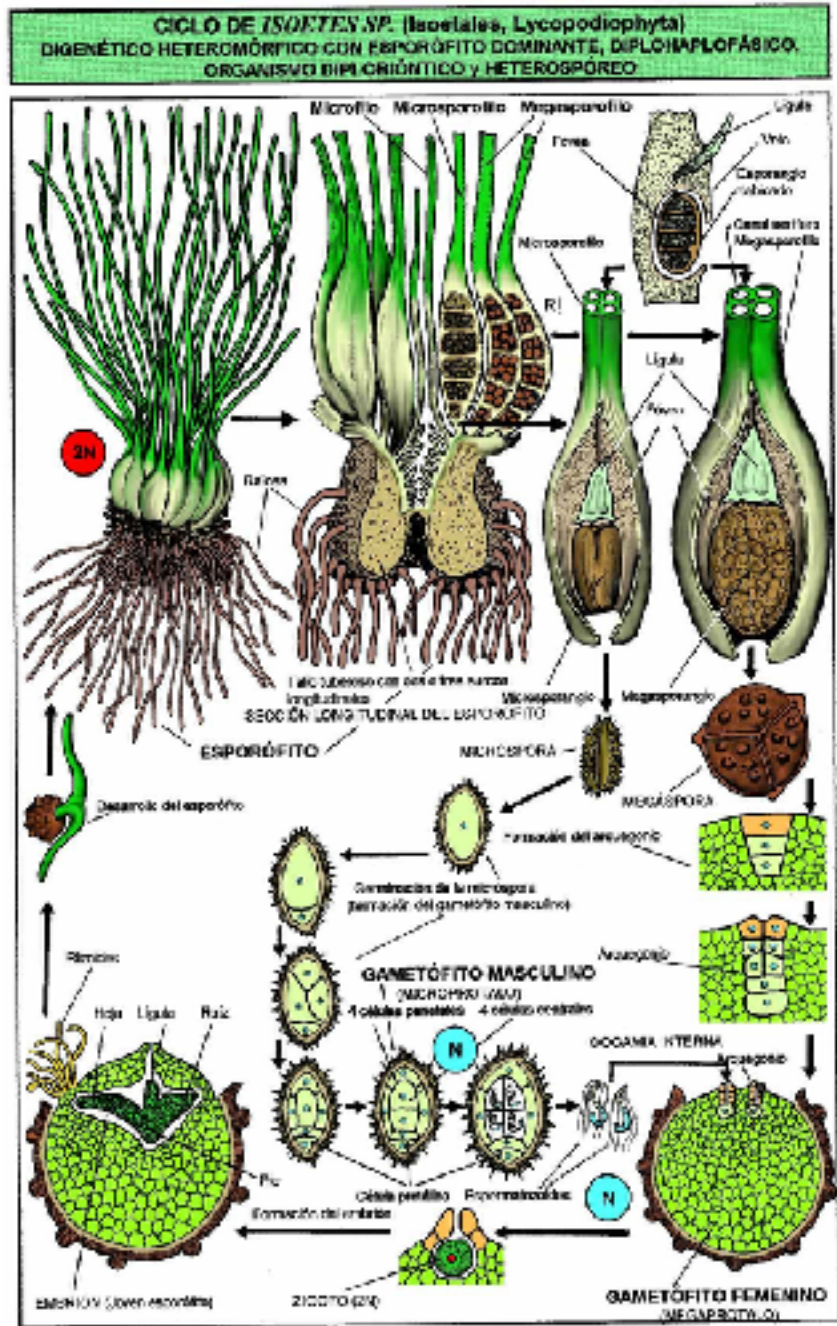


*Isoëtes durieui* Bory





**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.



Come Selaginella, le specie di *Isoetes* sono **eterosporee**. I megasporangi si sviluppano alla base di megasporofilli, mentre i microsporangii 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.

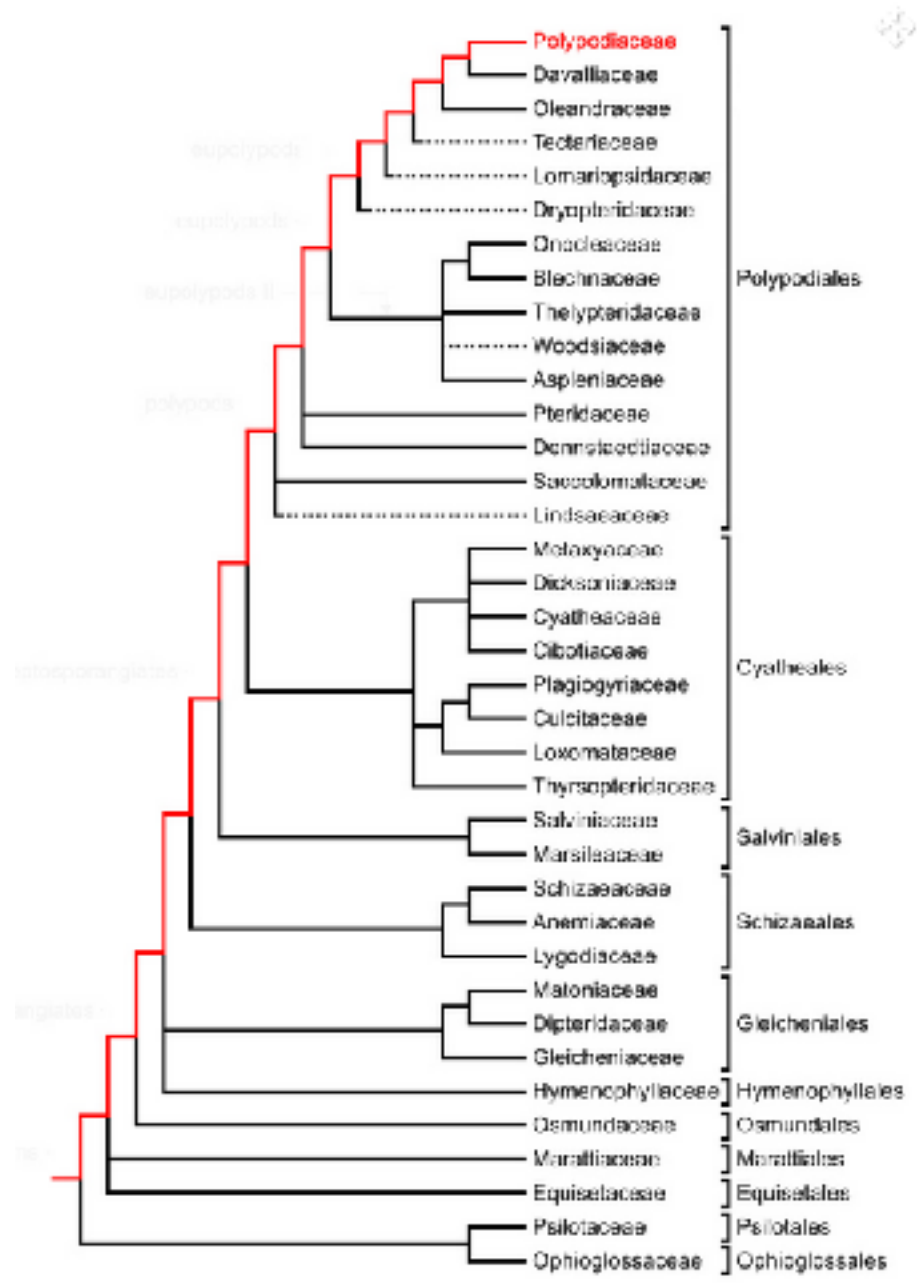
**EQUISETI**

Gli equiseti, come le felci, fanno parte del clade **Monilophyta**.

Si tratta di un clade che viene ora considerato monofiletico, mentre precedentemente felci e equiseti erano 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.



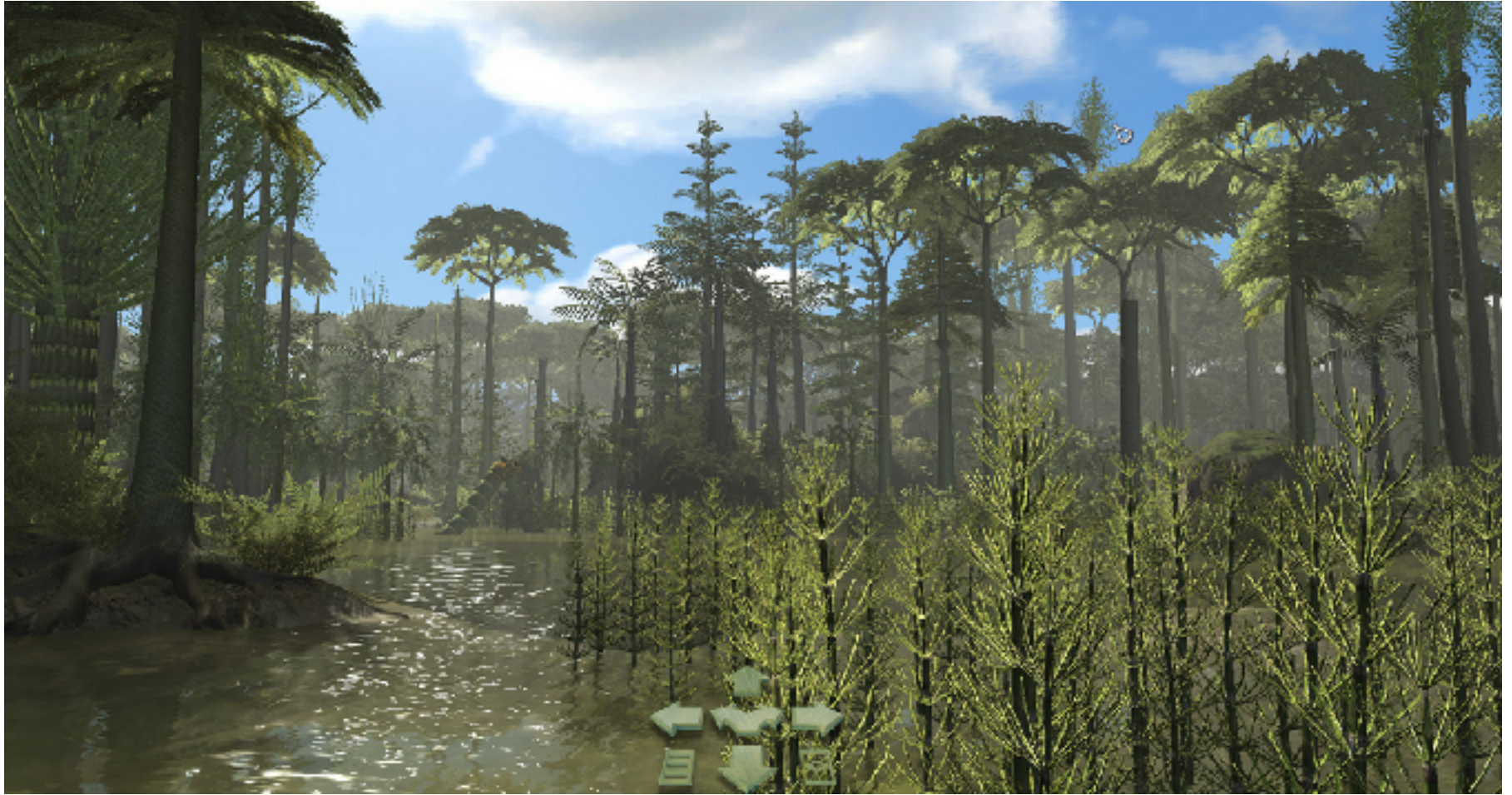
Gli **equiseti**, come le licofite, risalgono al periodo Devoniano. Raggiunsero la massima abbondanza e diversità nell'era Paleozoica, circa 300 milioni di anni fa. Durante il tardo periodo Devoniano e Carbonifero, i loro rappresentanti erano specie arboree che raggiungevano 18 metri o più di altezza,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

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

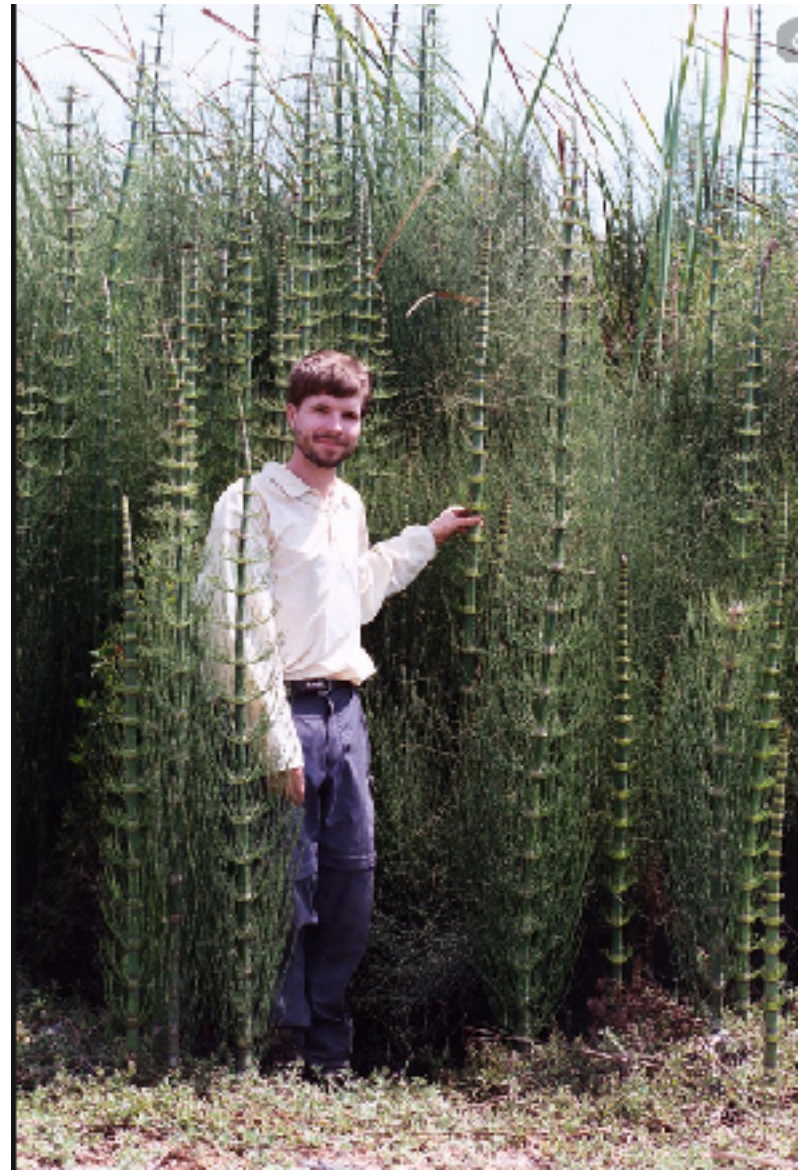
Le specie di *Equisetum* sono principalmente diffuse in luoghi umidi, corsi d'acqua e lungo il margine di boschi. Sono facilmente riconoscibili per gli steli ben visibili e la consistenza ruvida.

Le piccole foglie - simili a squame - sono avvolte in verticilli ai **nodi**. Quando presenti, i rami sorgono lateralmente ai nodi, e si alternano con le foglie.

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



Nelle foreste del Carbonifero c'erano equiseti di enormi dimensioni, mentre oggi le dimensioni sono più contenute, anche nel caso di *Equisetum giganteum* possono ancora raggiungere altezze superiori ai tre metri.



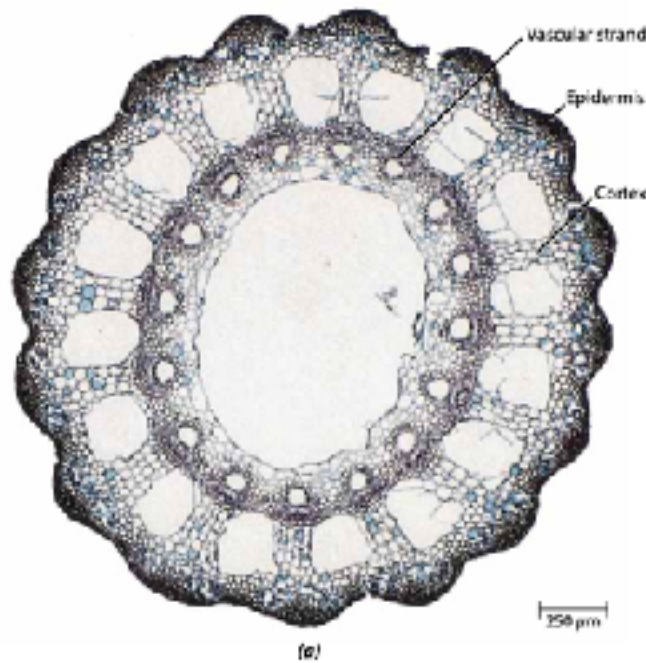
*Equisetum giganteum*



Gli equiseti vengono anche chiamati code di cavallo. Hanno un fusto scanalato, cavo all'interno, diviso in nodi e internodi. Alla base di ogni internodo vi è una guaina dentata, unico residuo di quelle che erano un tempo le foglie. All'apice dei fusti vi sono gli strobili, in cui vengono prodotte le spore.

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

Lo stelo è anatomicamente complesso. A maturità, i suoi internodi contengono un midollo cavo circondato da un anello di canali più piccoli chiamati canali carinali. Ognuno di questi canali più piccoli è associato a xilema e floema.



**17-38 Stem anatomy of *Equisetum*** (a) Transverse section of an *Equisetum* stem, showing mature tissues. (b) Detail of a vascular strand, showing xylem and phloem.





Gli equiseti non sono limitati a ambienti umidi. *Equisetum ramosissimum* ad esempio è comune anche in ambienti relativamente aridi, come le massicciate ferroviarie. In Italia ve ne sono 15-20 specie.



*Equisetum arvense* ed *E. telmateia* sono le sole due specie in Italia che producono prima fusti fertili (con sporangi) privi di clorofilla, seguiti da fusti sterili verdi. Tutte le altre specie hanno fusti verdi che portano anche gli strobili all'apice.

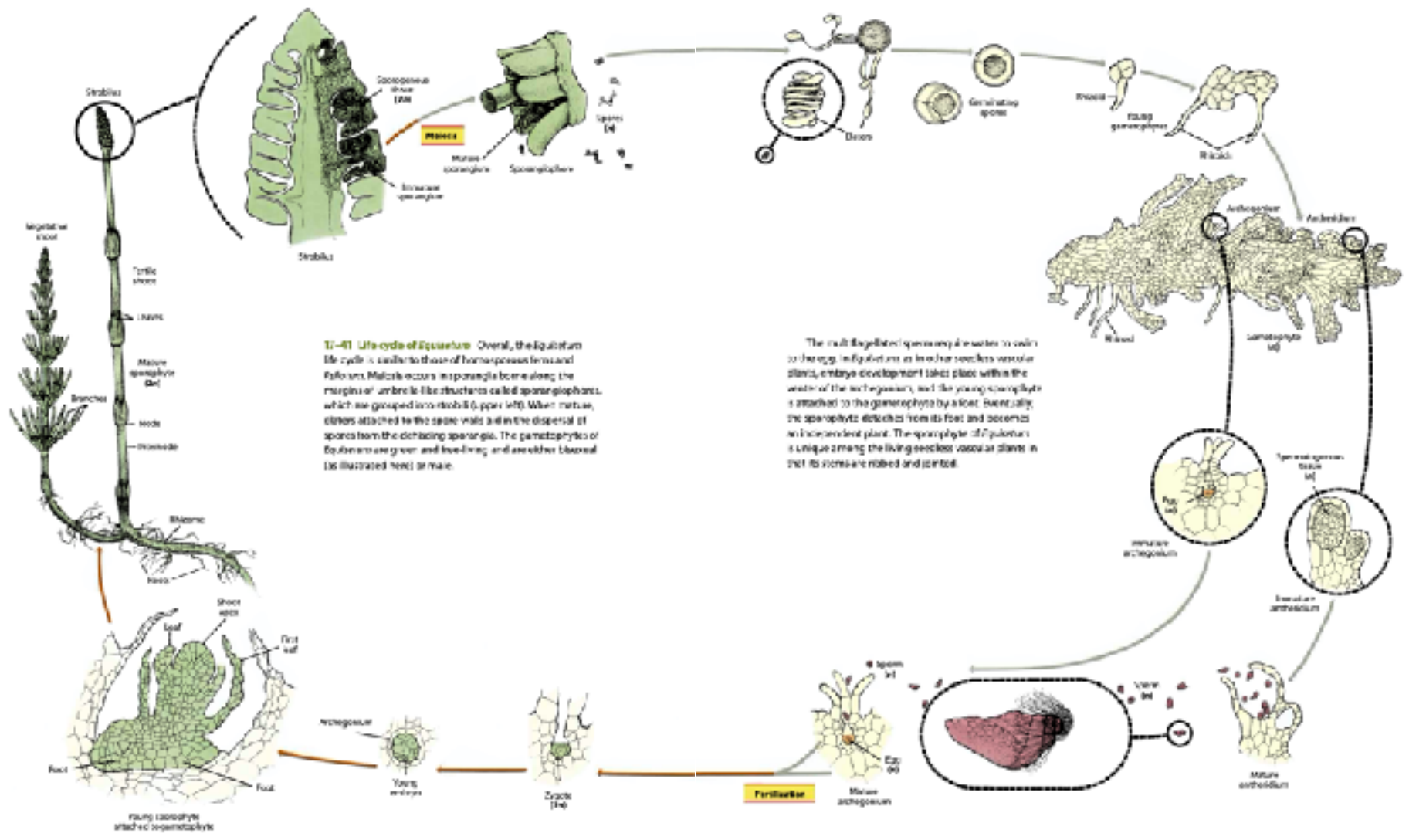
Gli **sporangii** sono portati in gruppi da 5 a 10 lungo i margini di piccole strutture a forma di ombrello note come sporangiofori, raggruppati in strobili all'apice dello stelo.

Gli steli fertili di alcune specie contengono poca clorofilla. In queste specie, gli steli fertili spesso appaiono prima di quelli vegetativi all'inizio della primavera. In altre specie di *Equisetum*, gli strobili sono portati alle punte di steli vegetativi.

Quando le spore sono mature, gli sporangii si contraggono e si aprono, rilasciandole. Gli elateri - bande ispessite che si sviluppano sullo strato esterno della parete della spora - svolgono un ruolo attivo nella dispersione.

I gametofiti di *Equisetum* sono verdi e a vita libera, e hanno un diametro che varia da pochi millimetri a 1-3 centimetri.

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

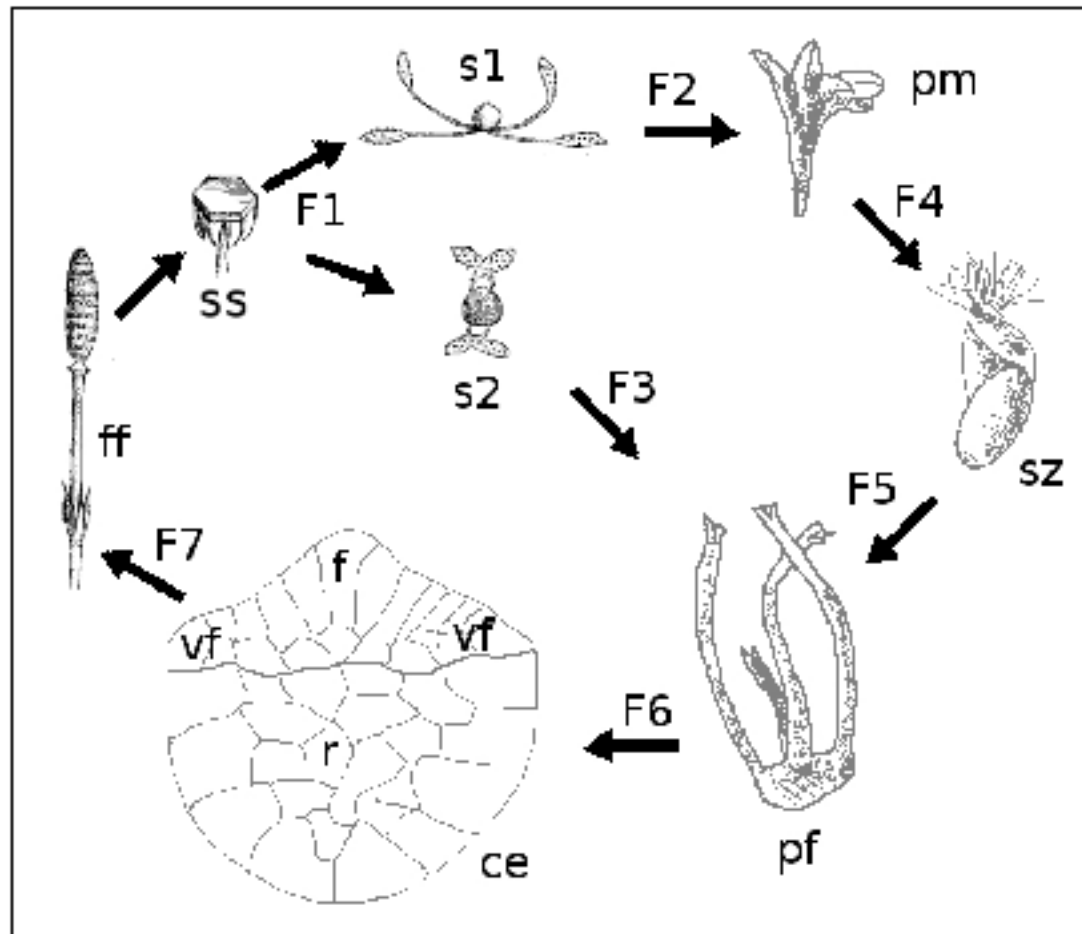


**11-41 Life cycle of Equisetum** Overall, the *Equisetum* life cycle is similar to those of ferns, mosses, and liverworts. Meiosis occurs in sporangia borne along the margins of umbrella-like structures called strobili, which are grouped into strobili (upper left). When mature, strobili attached to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

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

**Fertilization**

Nel caso di gametofiti unisessuali, le spore danno origine a gametofiti femminili o maschili. In questo caso vi è quindi **isosporia** con **eterotallia**.





Gli equiseti sono usati nella farmacopea tradizionale, anche se magari grandi evidenze di una loro efficacia, in particolare a supporto della diuresi, non sono propriamente comprovate dalla medicina moderna.



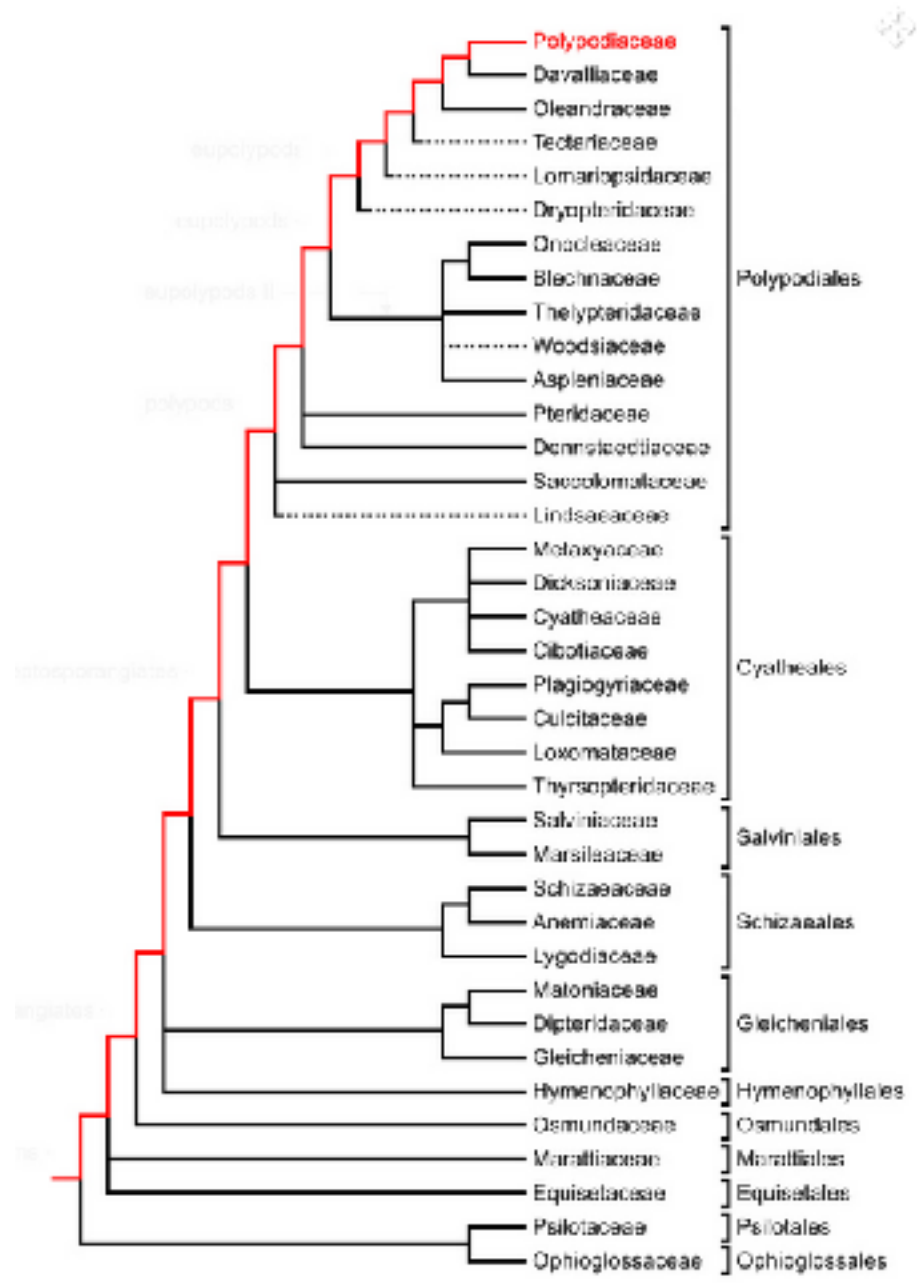
*Equisetum hiemale* in una aiuola a Kyoto

Gli internodi hanno costole dure e rinforzate da depositi di silice nelle cellule epidermiche. Per questa caratteristica, gli equiseti possono essere usati anche per pulire pentole e padelle.



Tips For Cleaning Camp Cookware

**FELCI**



Polypodiaceae

Davalliaceae

Oleandraceae

Tectariaceae

Lomaropsidaceae

Dryopteridaceae

Onocleaceae

Blechnaceae

Thelypteridaceae

Woodsiaceae

Asplenaceae

Pteridaceae

Dennstaedtiaceae

Saccolomataceae

Lindsaeaceae

Melastomaceae

Dicksoniaceae

Cyatheaceae

Cibotiaceae

Plagiogyriaceae

Culcitaceae

Loxomataceae

Thyrsopteridaceae

Salviniaceae

Marsileaceae

Schizaeaceae

Anemiaceae

Lygodiaceae

Matoniaceae

Dipteridaceae

Gleicheniaceae

Hymenophyllaceae

Osmundaceae

Marattiaceae

Equisetaceae

Psilotaceae

Ophioglossaceae

Polypodiales

Cyatheales

Salviniales

Schizaeales

Gleicheniales

Hymenophyllales

Osmundales

Marattiales

Equisetales

Psilotales

Ophioglossales

eupolypods

eupolypods II

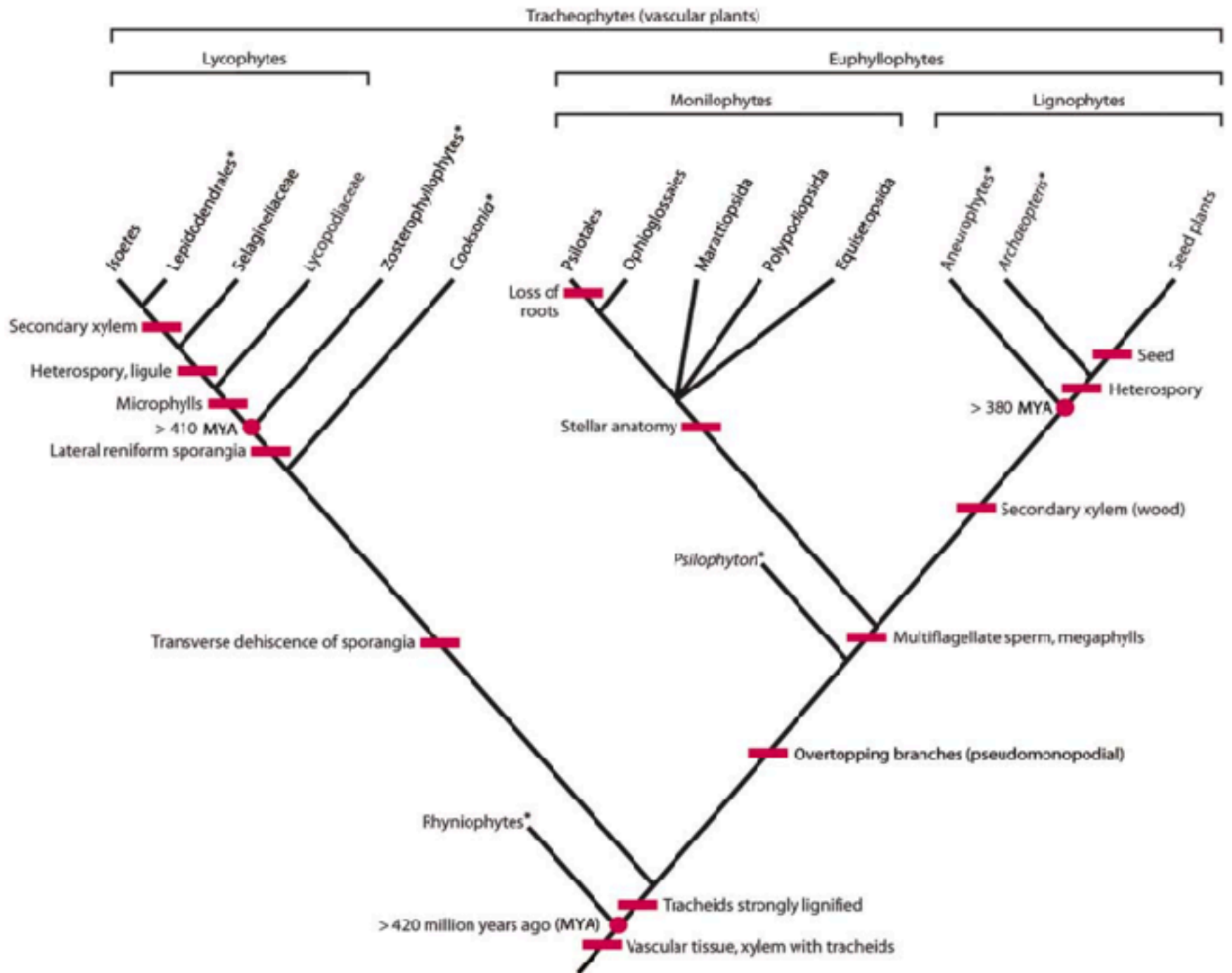
polypods

sphaerangiatae

angiosperms

ferns





Le **felci** sono relativamente abbondanti nei reperti fossili dal periodo carbonifero ad oggi.

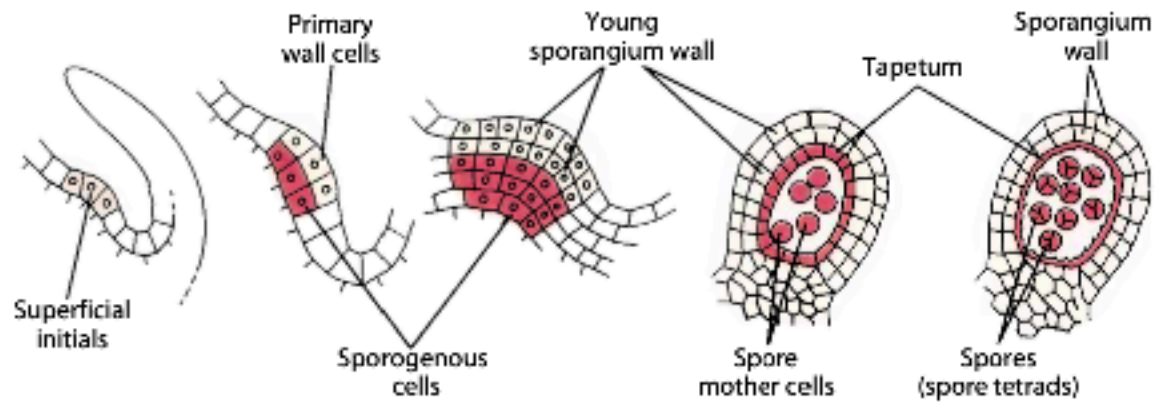
Esistono più di 12.000 specie viventi, il che fa delle felci il gruppo più grande e diversificato di piante che non siano angiosperme.

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.

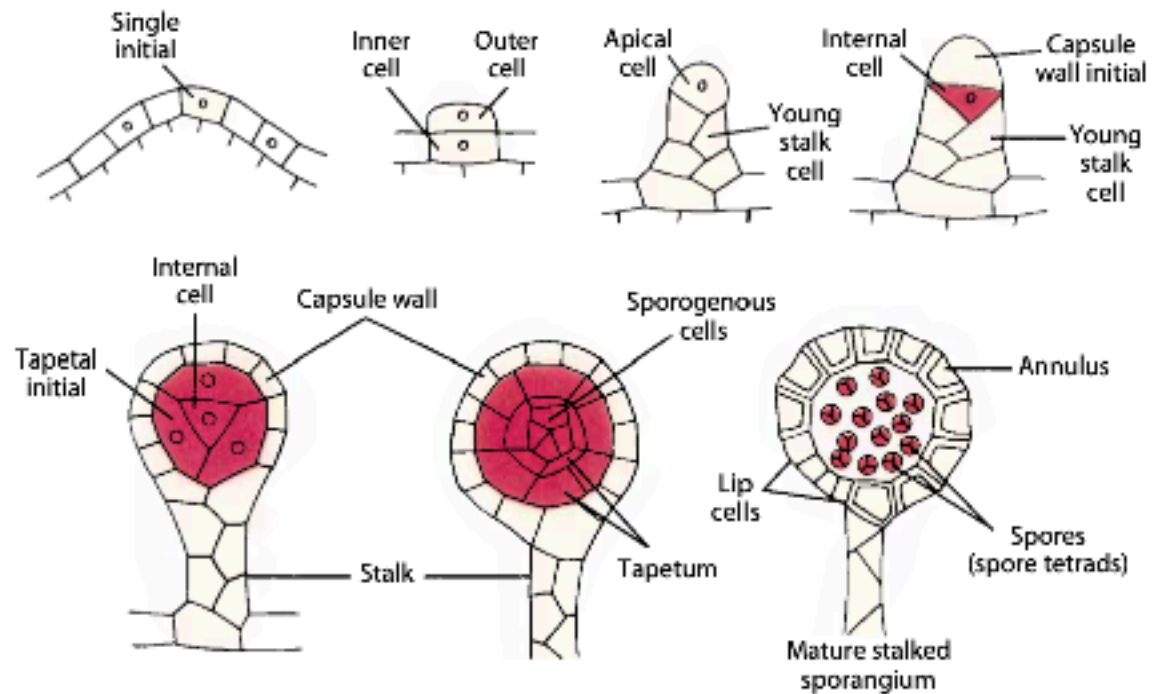
La diversità delle felci è maggiore ai tropici, dove si trovano circa i tre quarti delle specie. Circa un terzo di tutte le specie di felci tropicali crescono sui tronchi o sui rami degli alberi come epifite.

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

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



**(a) Eusporangium development**

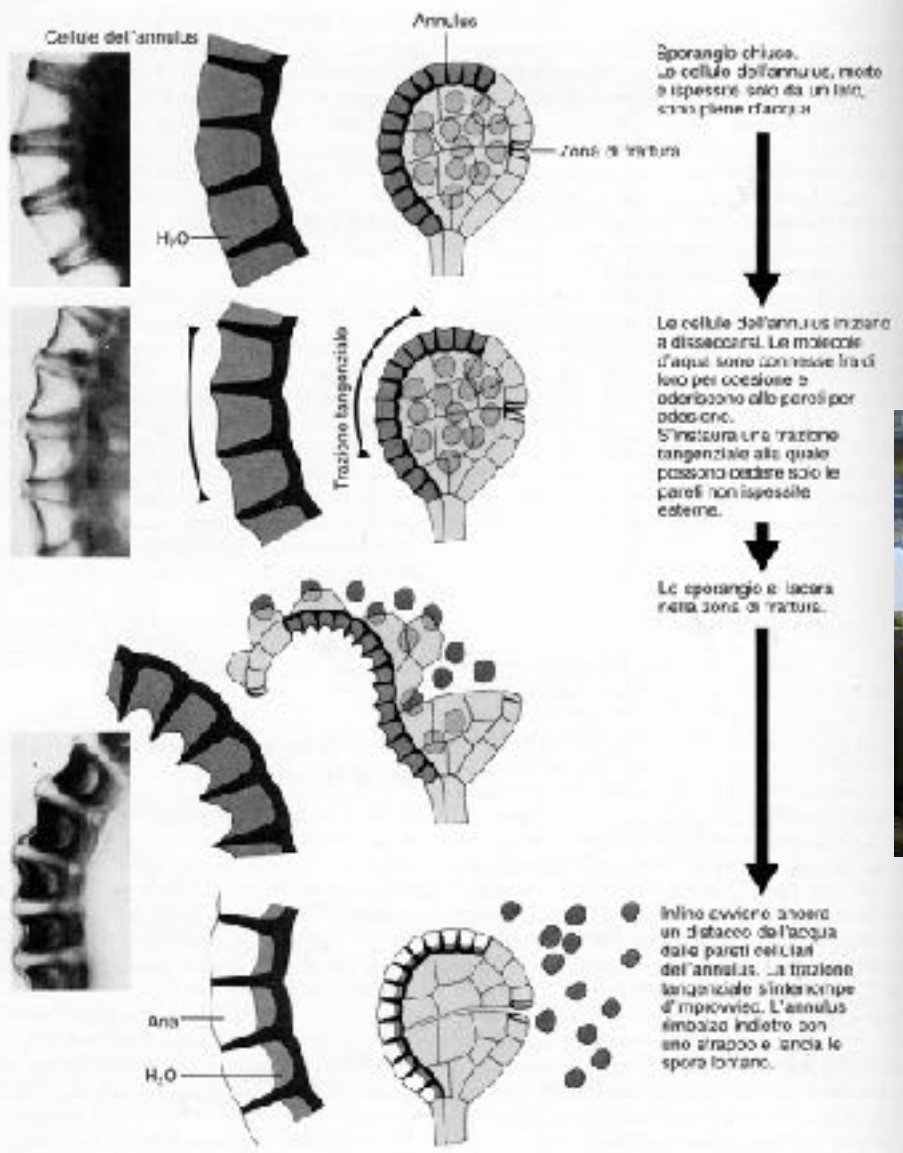


**(b) Leptosporangium development**

Contrariamente all'origine multicellulare degli eusporangi, i **leposporangi** derivano da una singola cellula iniziale superficiale, che si divide trasversalmente o obliquamente. La cellula più interna può contribuire a produrre cellule del gambo sporangiale, o rimanere inattiva. La cellula esterna dà origine a uno sporangio con una capsula sferica, avente una parete dello spessore di una cellula. All'interno di questa parete si trova un **tapetum** a due strati, caratteristico dei leptosporangi. La massa interna del leptosporangio si differenzia in cellule madri delle spore, ognuna delle quali produce quattro spore.

Materiale proveniente dal tapetum si deposita attorno alle spore, creando creste, spine e altri tipi di decorazioni superficiali.

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

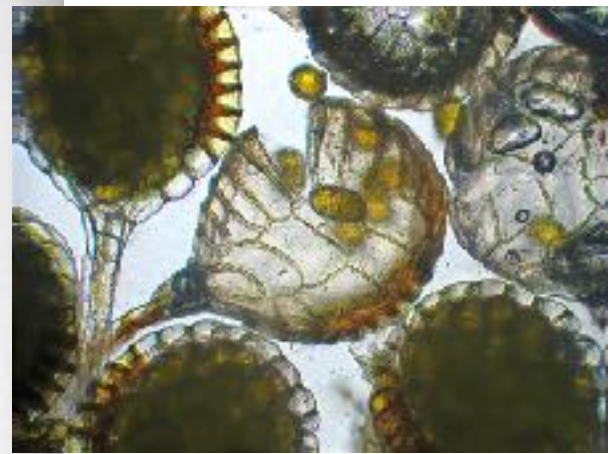


Sporangio chiuso.  
Le cellule dell'annulus, piene d'acqua, si ispessiscono solo da un lato, senza perdere l'acqua.

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

Lo sporangio si lacera nella zona di rottura.

Infine avviene ancora un distacco dell'acqua dalle pareti cellulari dell'annulus. La trazione tangenziale si indebolisce. L'annulus si ritrae indietro con uno strappo e lascia le spore libere.

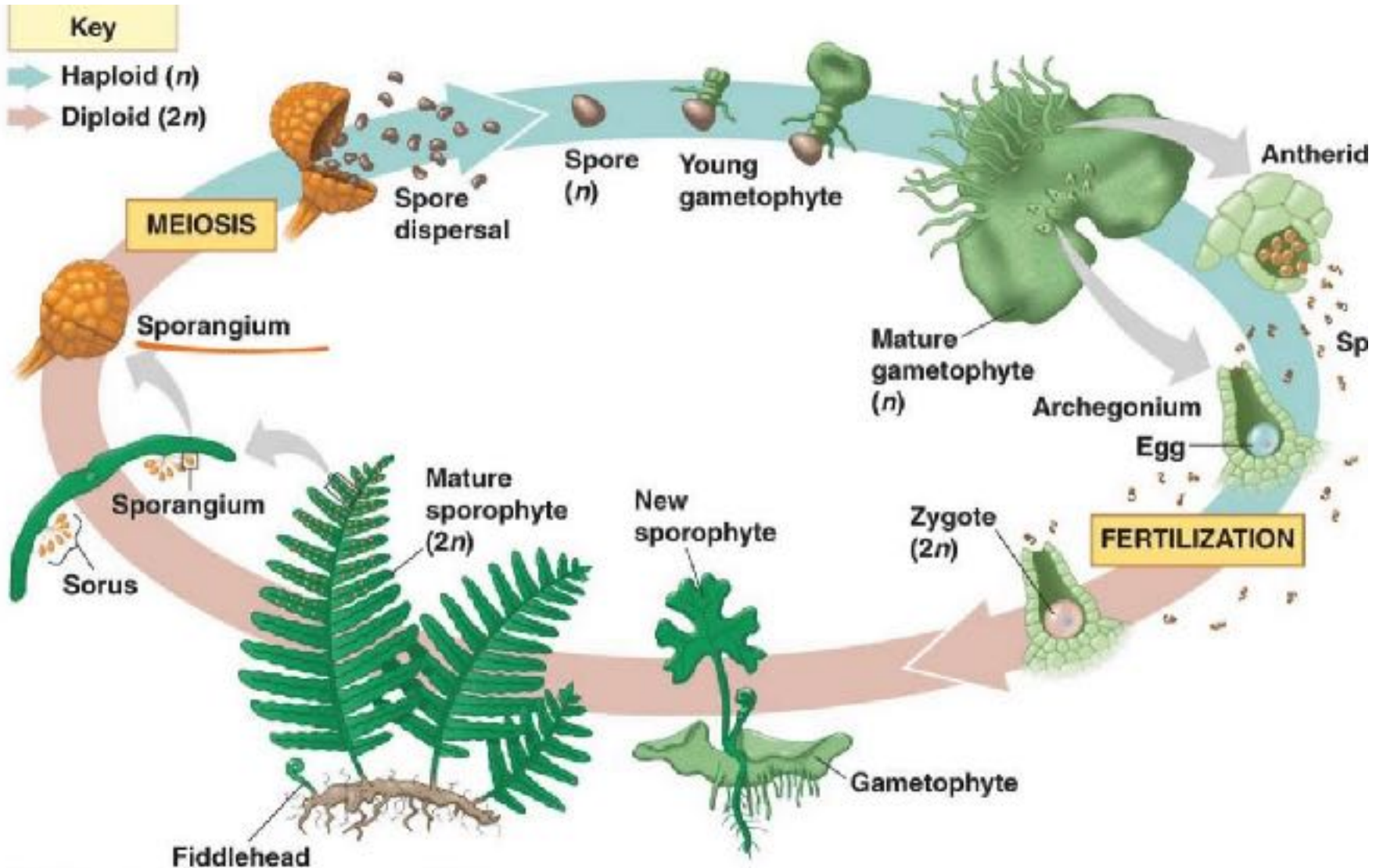


Il meccanismo di discesa nella sporangio di una felce.

Quando il leptosporangio si asciuga, la contrazione dell'annulus provoca uno strappo nella capsula. L'improvvisa esplosione e il ritorno dell'annulus nella sua posizione originale si traducono quindi in una scarica di spore simile a una catapulta.

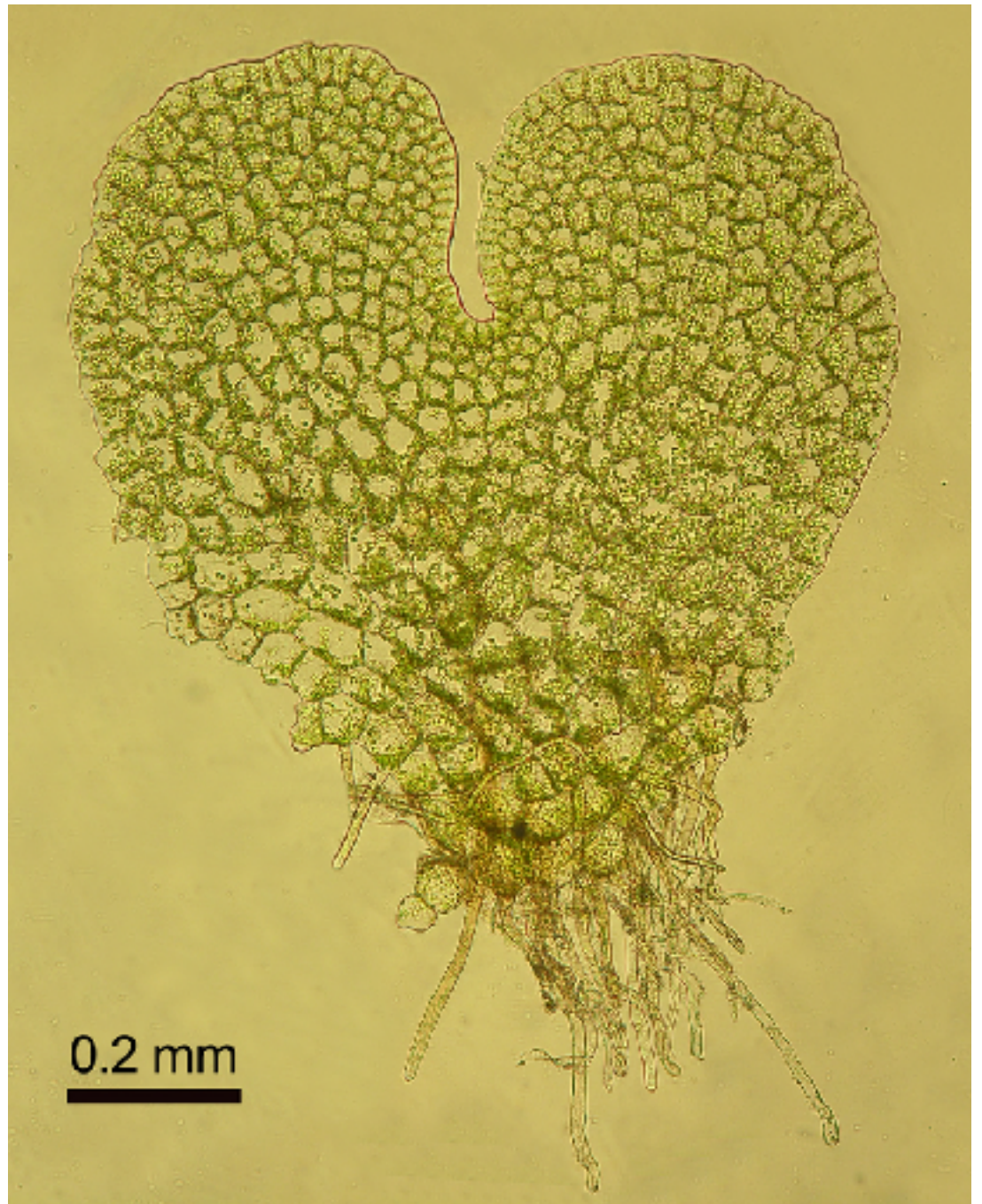
Negli eusporangi, sebbene possano esserci linee di deiscenza preformate, non vi è alcun annulus.

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





*Asplenium ceterach*  
Ancora oggi usato come  
diuretico per tradizione  
medioevale. Siccome  
rompe la roccia, si  
supponeva che rompesse  
anche i calcoli...







Sporofito in germinazione dal gametofito



La classe **Polypodiopsida** comprende circa 10.500 specie, divise in 35 famiglie e 320 generi.

Differiscono da Psilotopsida e Marattiopsida per essere **leptosporangiate**, e dalle felci acquatiche per essere isosporee.

I gametofiti inoltre sono solitamente fotosintetizzanti, e quasi mai sotterranei e micorizzati.

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

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

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

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

I botanici chiamano “fronde” le foglie delle felci. La loro forma è un carattere utile all’identificazione delle specie. Le fronde possono essere intere o pennate (semplicemente, bi-pennate o tre/quattro pennate).





Fronde in *Polypodium vulgare* L.



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

