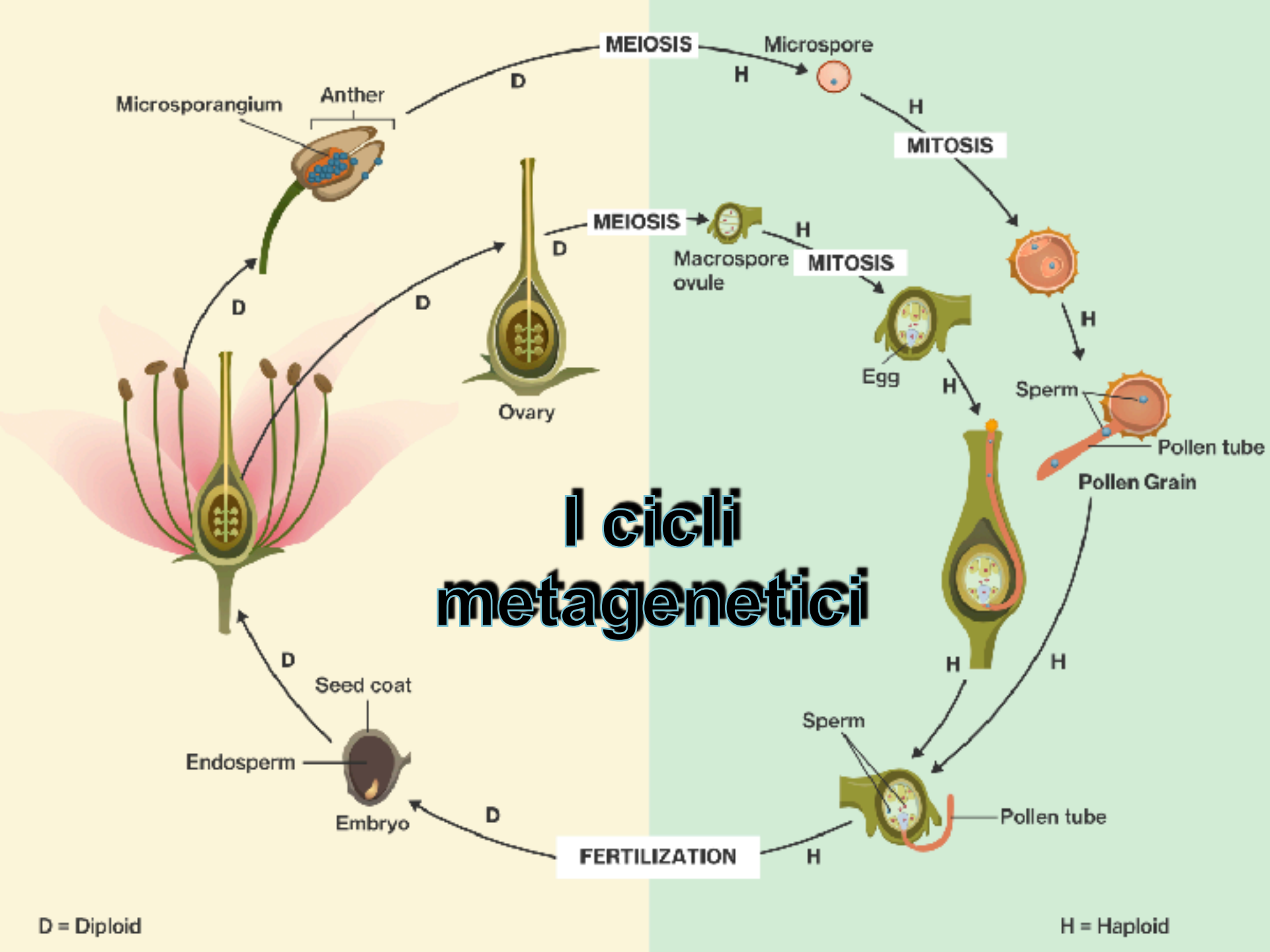
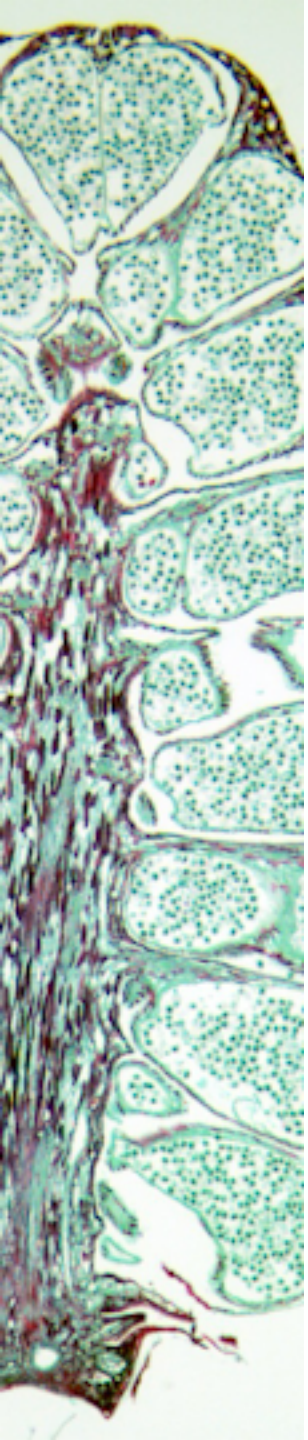
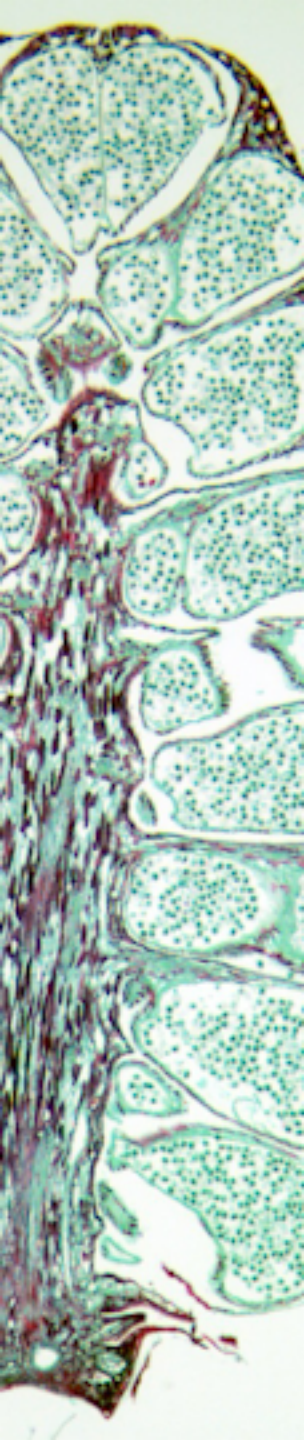

MEIOSIS
Microspore
H
H
MITOSIS
Microsporangium
Anther
D
MEIOSIS
H
Macrospore
ovule
MITOSIS
D
D
D
Ovary
Egg
H
H
Sperm
Pollen tube
Pollen Grain
I cicli metagenetici
H
H
D
Seed coat
Endosperm
Embryo
Sperm
Pollen tube
D
FERTILIZATION
H
D = Diploid
H = Haploid

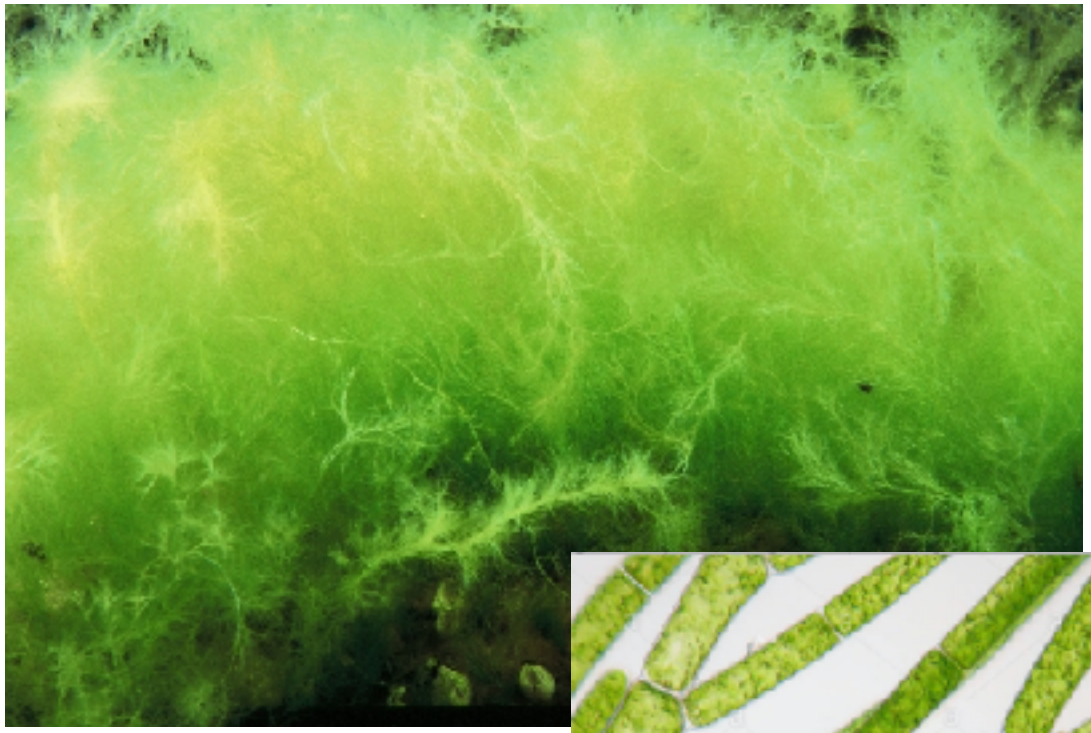


Classe Ulvophyceae

Si tratta di specie prevalentemente marine, con alcuni rappresentanti dulciacquicoli.
Possono essere filamentose o laminari, composte da molte cellule, o multinucleate.
Come nelle Chloropyceae, i flagelli possono essere due o quattro.
Sono il solo gruppo di alghe verdi in cui sono presenti specie con alternanza di generazione con meiosi sporica, o anche meiosi gametica, con prevalenza della fase diploide.

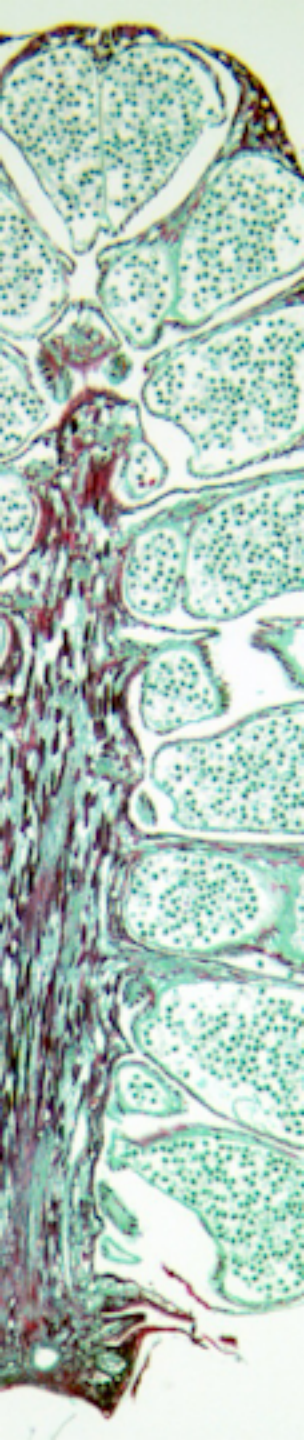
Vi sono diverse linee evolutive nelle Ulvophyceae. Una ha portato a specie con grandi cellule multinucleate, che formano talli filamentosi. Le specie del genere *Cladophora* sono tipici rappresentanti di questo gruppo. Si tratta di alghe sia marine (e allora con ciclo aplodiplonte con alternanza di generazione isomorfa) che dulciacquicole (la maggior parte con ciclo principalmente diploide). Possono vivere ancorate al substrato, o essere flottanti.







Cladophora glomerata
(Linnaeus) Kuetzing 1843

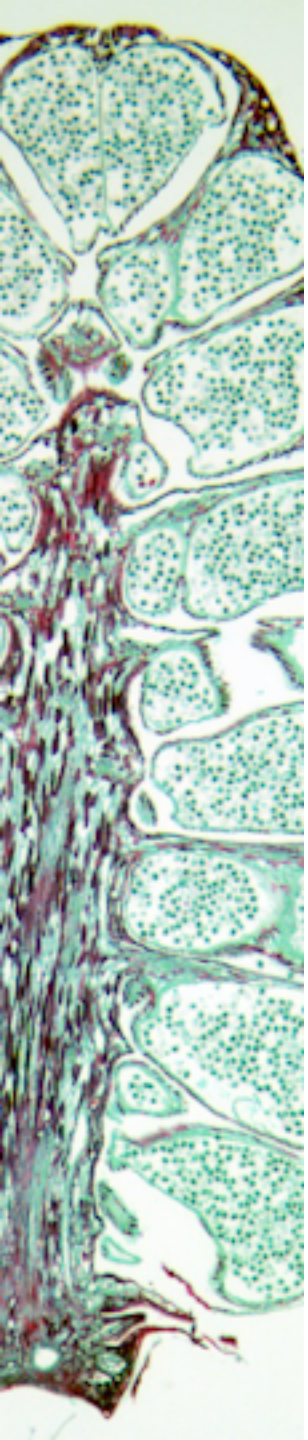


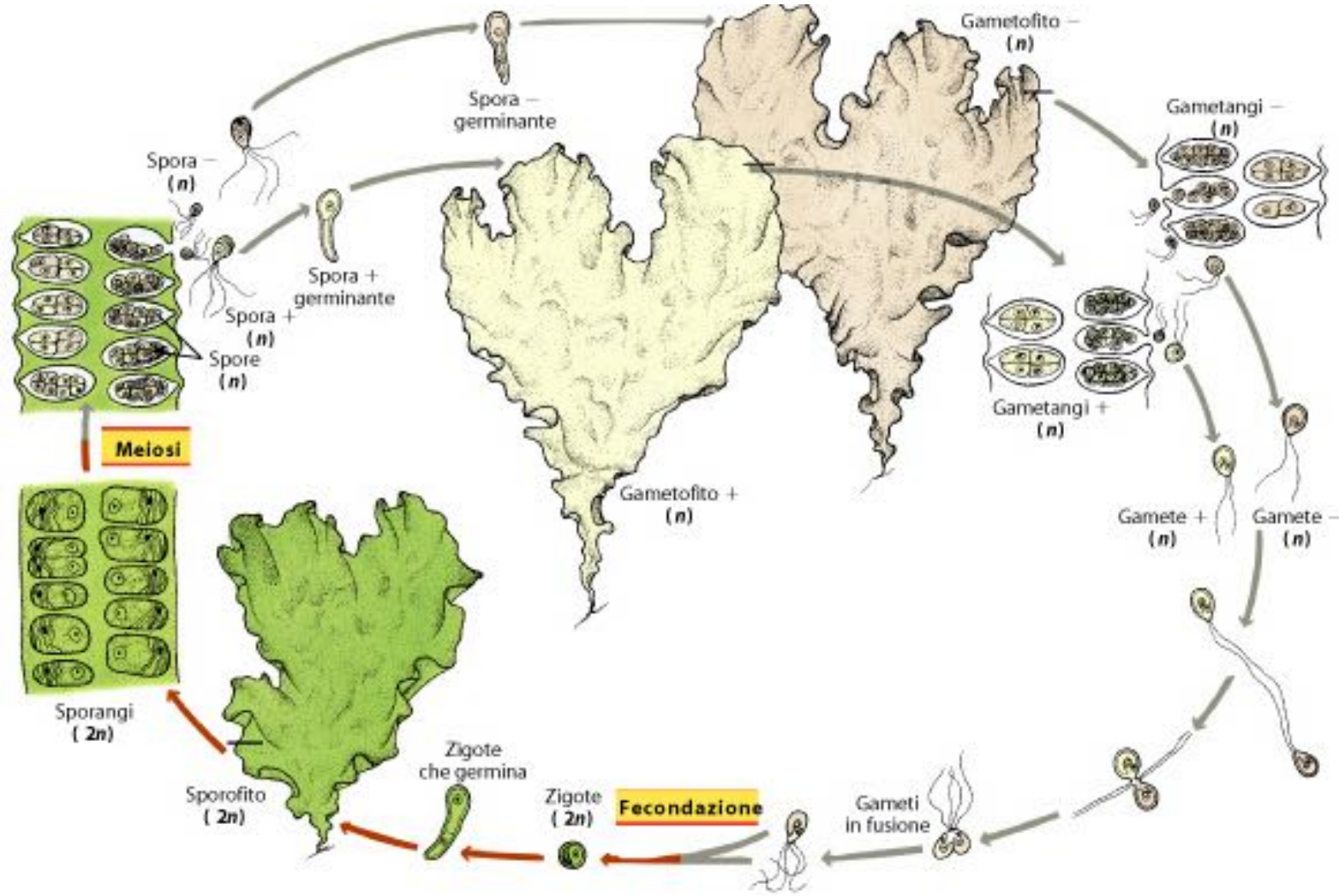
La seconda linea evolutiva è ben rappresentata dal genere **Ulva**.
Il tallo è laminare, dello spessore di due cellule, e può raggiungere anche dimensioni notevoli, fino e a volte anche oltre il metro. Il tallo è ancorato al substrato da un piede. Le cellule sono tutte uninucleate, e contengono un solo cloroplasto. L'alternanza di generazione è isomorfa.

Ulva lactuca L., 1753

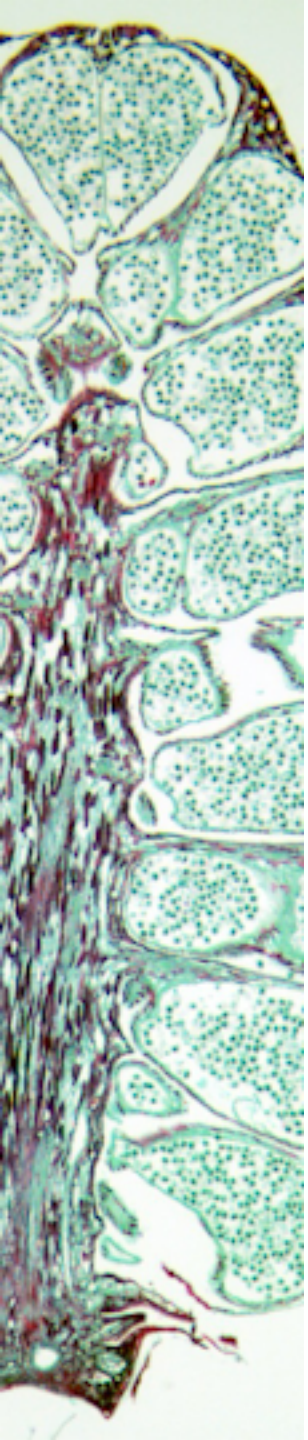








Alternanza di generazione in ***Ulva***. A eccezione delle strutture riproduttive, gametofito e sporofito sono morfologicamente identici.



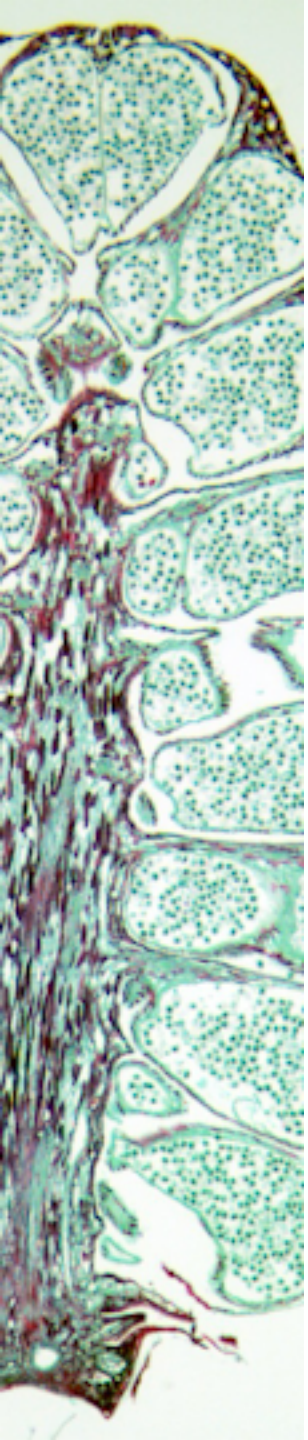
Un’altra linea evolutiva è quella che porta a forme sifonali, con cellule **cenocitiche** di grandi dimensioni, ramificate, a volte settate. Il tallo si forma per ripetute divisioni nucleari, di solito senza la comparsa di setti. Le pareti cellulari compaiono solo durante la fase riproduttiva. Un esempio di questo gruppo sono le specie dei generi *Codium* o *Ventricaria*. In questo gruppo il ciclo è solitamente diplonte, con meiosi gametica.



Codium fragile (Suringar) Hariot

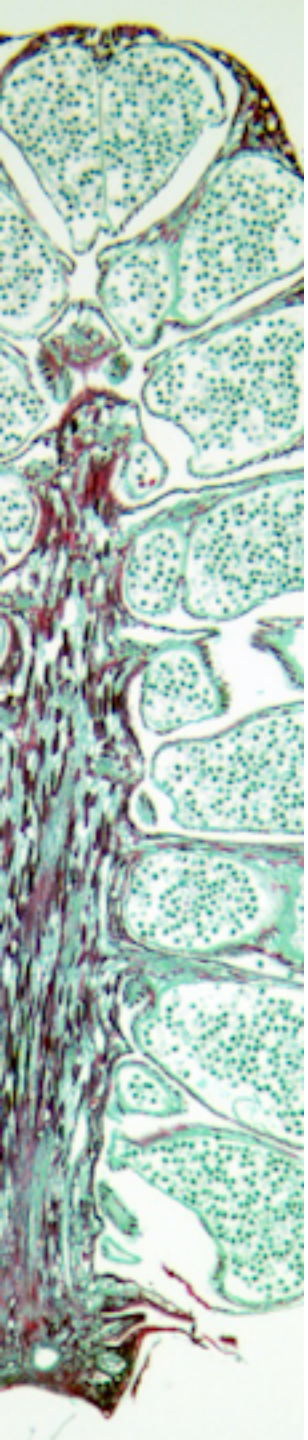


Ventricaria ventricosa J.Agardh, 1887



Interessante in questo gruppo è lo strano rapporto con alcuni molluschi nudibranchi, come *Plakobranchus ocellatus* (van Hasselt, 1824). Questi molluschi si nutrono di specie sifonacee delle Ulvophyceae, ma non ne digeriscono i cloroplasti. Questi invece vengono inglobati nelle cellule che delimitano la camera respiratoria dell'animale. In presenza di luce questi fotosintetizzano così efficacemente che spesso l'ossigeno prodotto è superiore a quello consumato dall'animale.



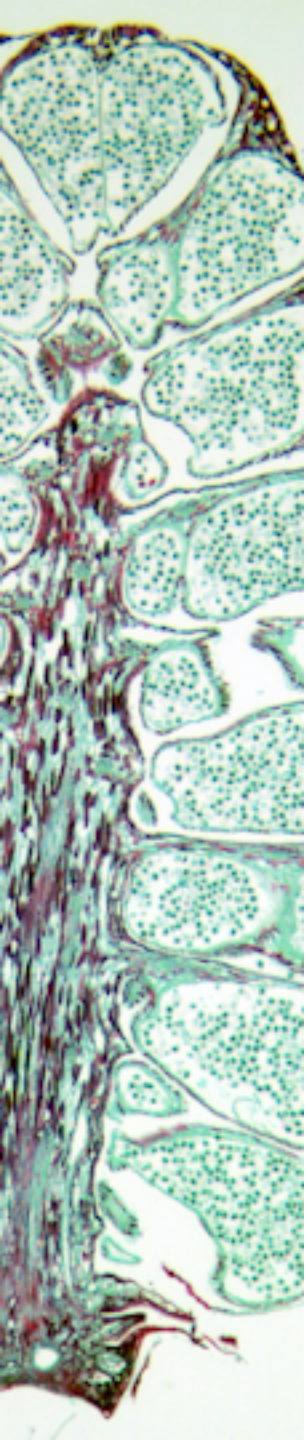


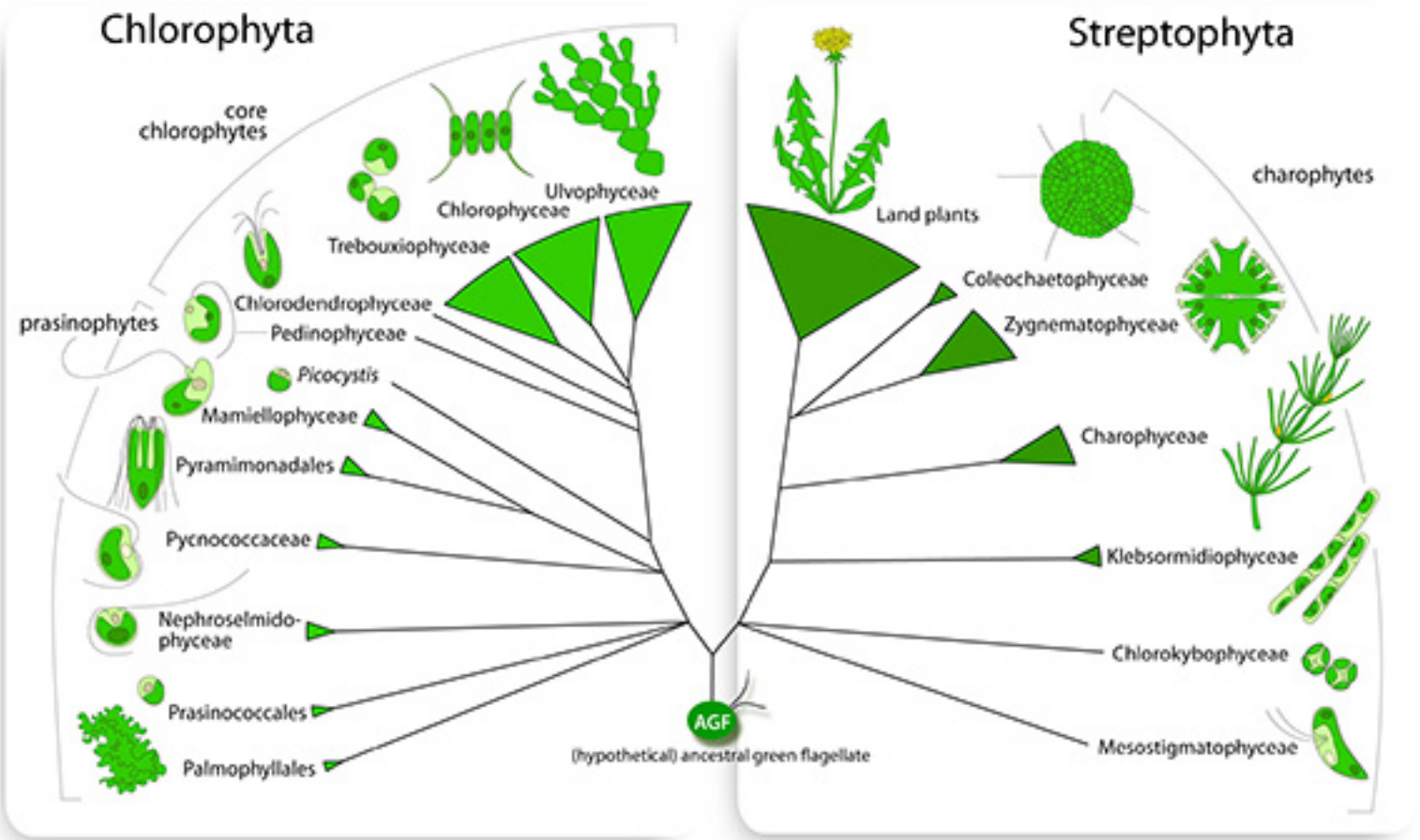
Classe Charophyceae

Si tratta del gruppo di alghe verdi che tra gli ultimi si è differenziato da un progenitore comune alle piante. Possono essere unicellulari, coloniali, filamentose, o parenchimatose.

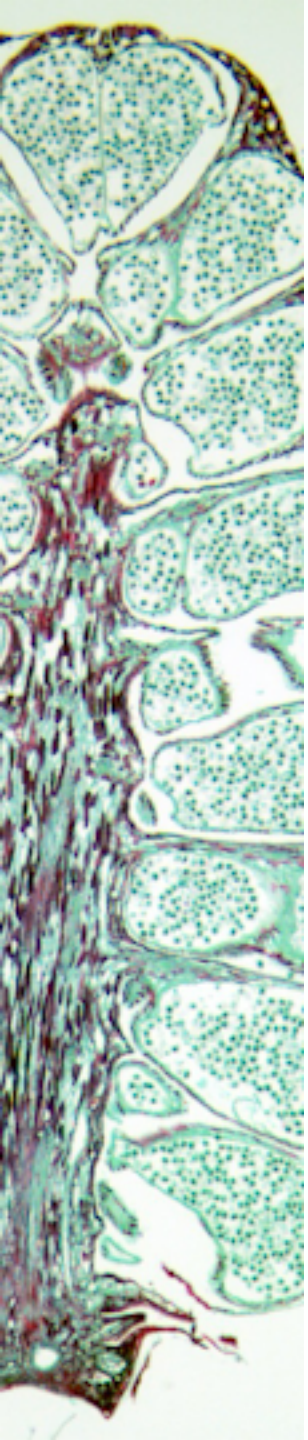
Mitosi aperta, persistenza del fuso mitotico, presenza del fragmoplasto nella divisione cellulare, presenza di citocromo, flavonoidi, e i precursori chimici delle cuticole, oltre a altre caratteristiche biochimiche, e la presenza di flagelli asimmetrici, le rendono molto vicine alle briofite e alle piante vascolari.
Sono tutte specie di acqua dolce.

Due ordini in particolare sembrano essere i più vicini alle briofite e alle piante vascolari, e sono gli ordini **Coleochaetales** e **Charales**. Le alghe di questi ordini sono tutte oogame, e gli spermi sono simili a quelli delle briofite.





Modified from Leliaert *et al.*, *Crit. Rev. Plant Sci.* 31:1-46 (2012)
updated 25 Oct 2013



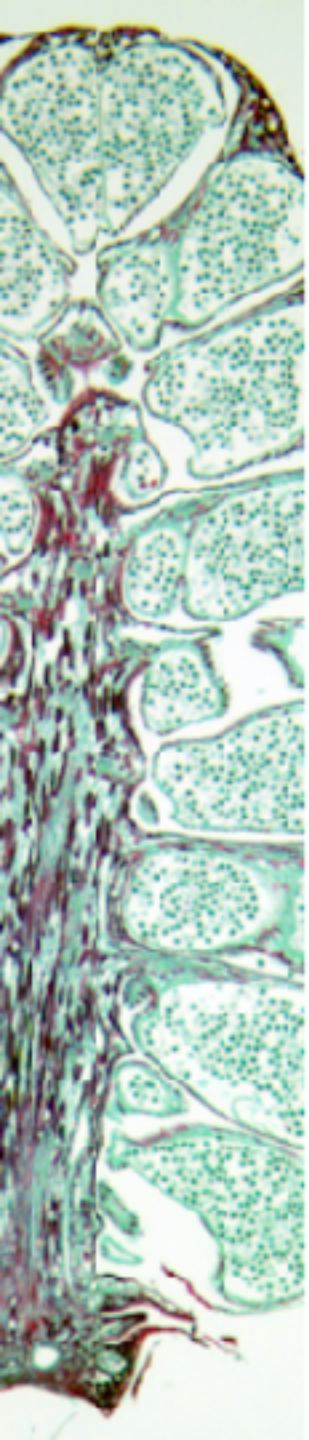
L'ordine delle **Charales** comprende, a seconda dell'opinione dei diversi tassonomi, da 80 a 400 specie di acqua dolce o salmastra.

Le Charales, così come Coleochaete, le briofite e le piante vascolari, presentano crescita apicale. I talli sono divisi in nodi e internodi. I tessuti dei nodi assomigliano ai parenchimi delle piante. Grande somiglianza vi è anche tra i plasmodesmi.

Da ogni nodo si dipartono verticilli di rametti. Le uniche cellule flagellata del ciclo vitale delle Charales sono gli spermi, che vengono prodotti da anteridi muticellulari, molto più complessi di ogni altra alga. Le cellule uovo sono prodotte in oogoni protetti da diverse lunghe cellule tubolari, avvolte a formare caratteristiche strutture.

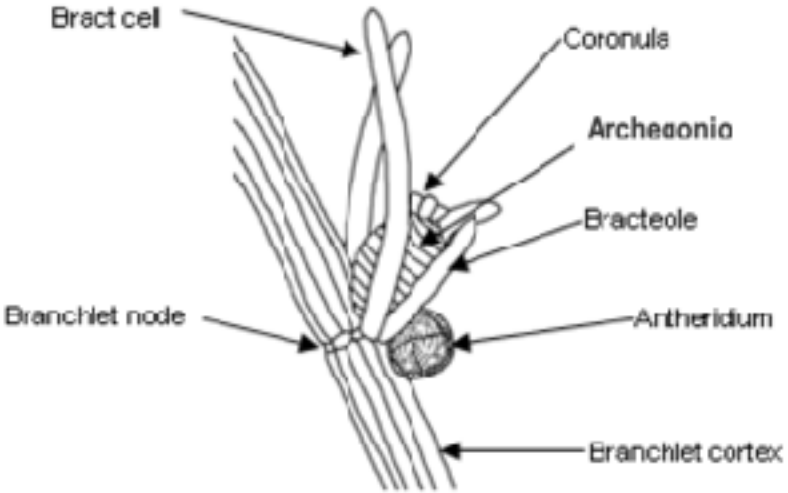
La meiosi è molto probabilmente zigotica, anche se la robusta parete in sporopolleina non consente di verificarlo in vivo.

Le specie del genere *Chara* vivono in acque dolci poco profonde. Alcune specie presentano ricche calcificazioni sulle pareti cellulari, che hanno consentito la conservazione di reperti fossili - in particolare le strutture riproduttive - di antenati di questo genere a partire da oltre 400 milioni di anni fa, nel tardo Siluriano.

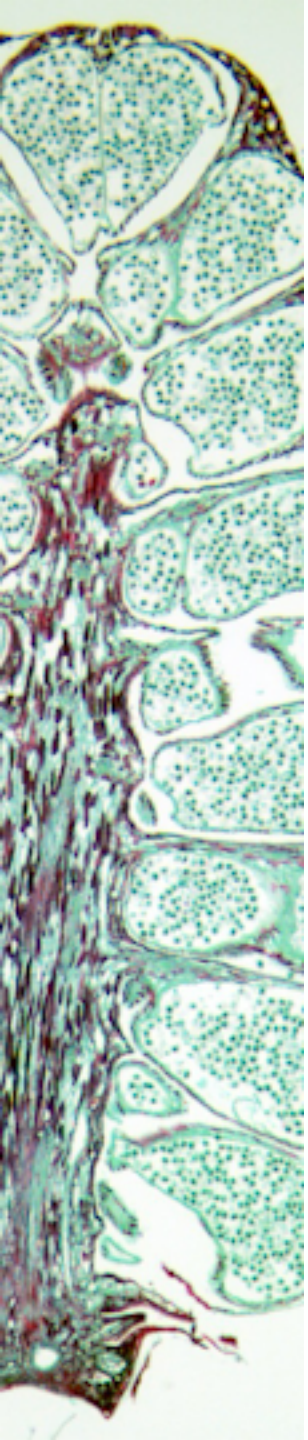


Chara si riproduce sia vegetativamente che sessualmente.

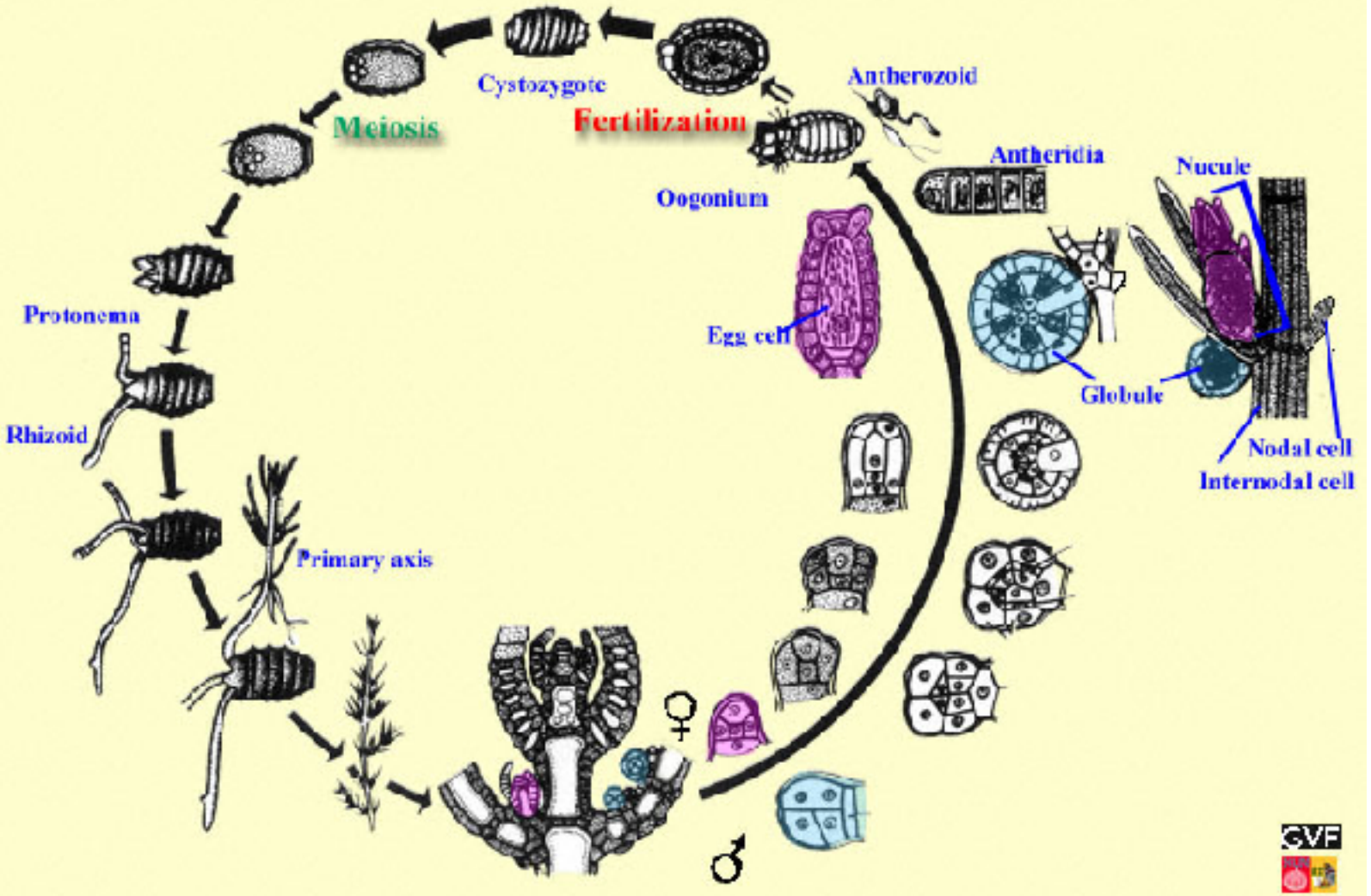
Le cellule sessuali maschili sono prodotte in organi pluricellulari, i **globuli**, mentre quelle femminili si formano nelle **nocule**, strutture protette da cellule tubulari sterili disposte a spirale. Essi sono interpretati, rispettivamente, come veri anteridi e veri archegoni.

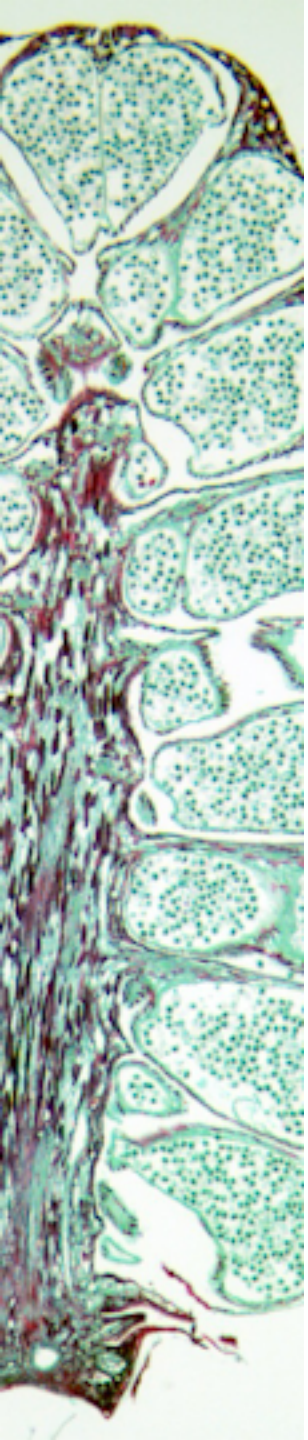






LIFE CYCLE OF CHARA (GIANT GREEN ALGA)





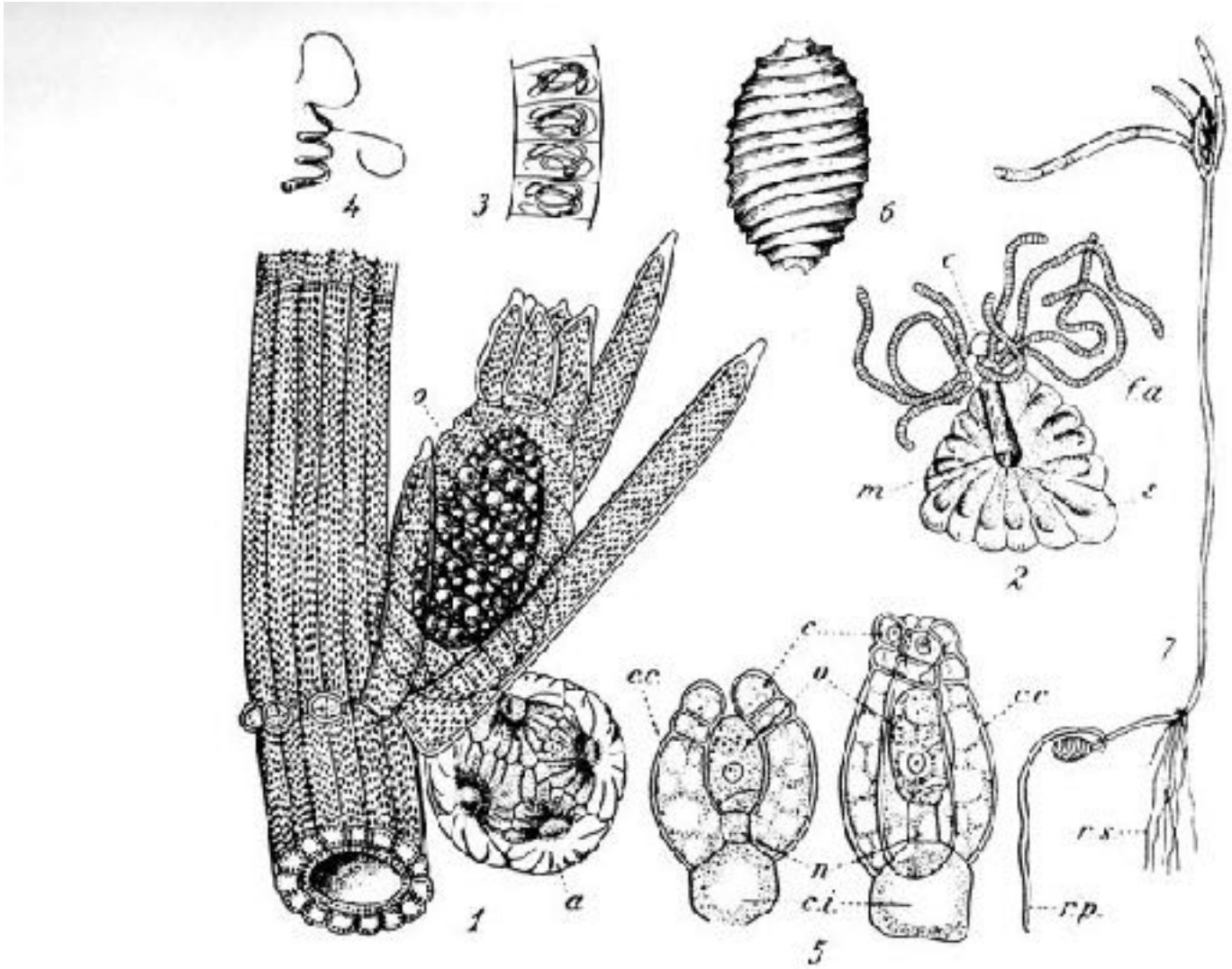
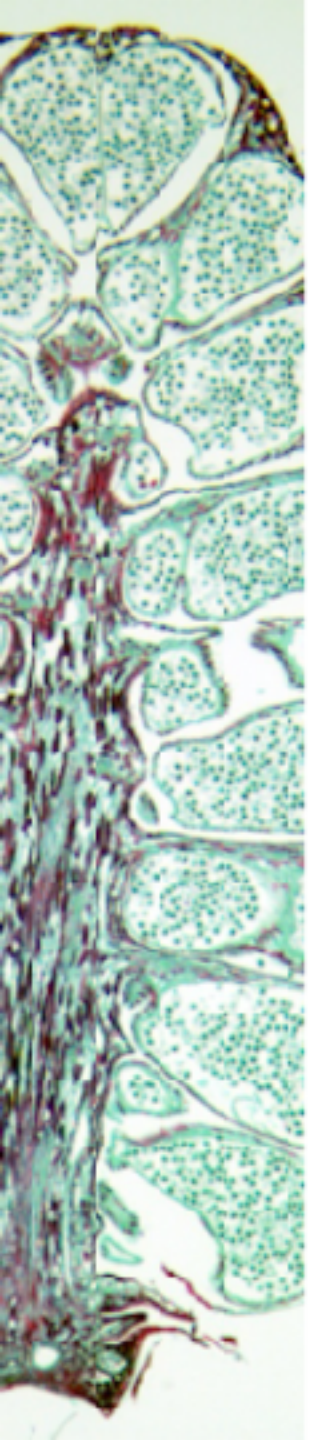


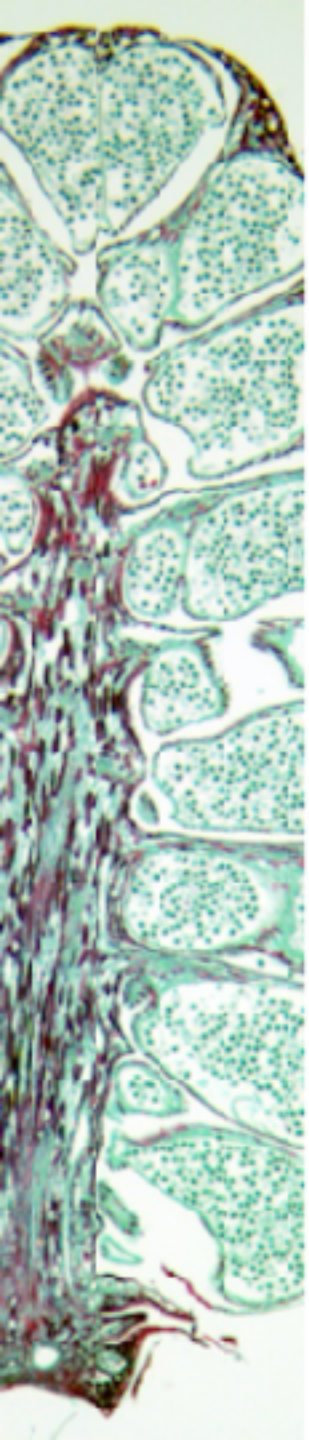
FIG. 92 — CHARA FRAGILIS. 1. Porzione di tallo con boccioli, o, ed anteridio a; 2. scudetto anteridiale, s, col manubrio m, il capitulum c, ed i filamenti anteridiali f.a; 3. cellule anteridiali; 4. anterozoidi; 5. oogoni in formazione: c.i., cellula internodale, n, cellula nodale, o, oogonio propriamente detto con cellule sterili di sostegno alla base, c.c, cellule corticali, c, corona; 6. zigote quiescente; 7. giovane plantula: r.p., rizoide primario, r.s., rizoide secondario.

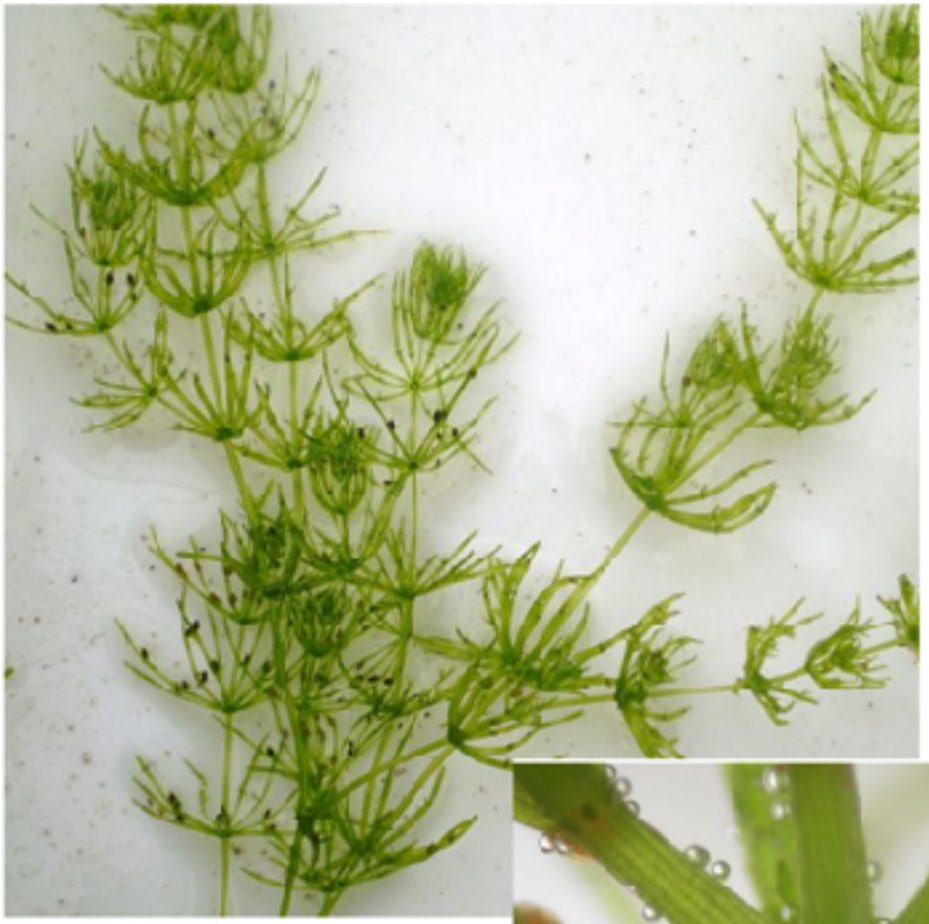




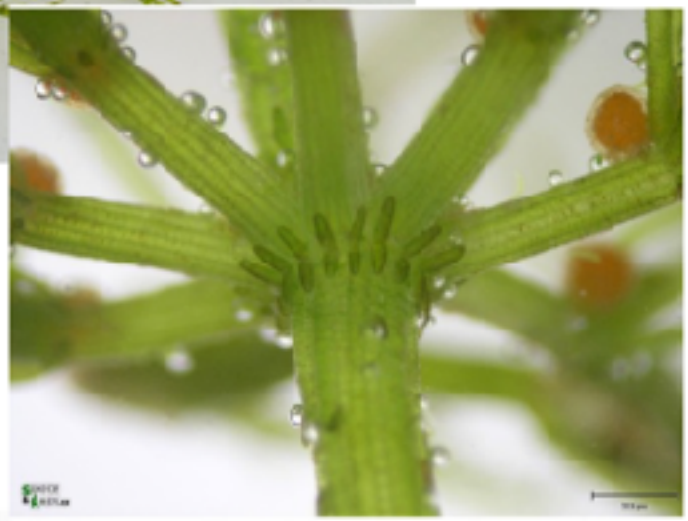
Le specie di *Chara* ricordano superficialmente alcune piante terrestri (es. Equiseti, nell'immagine in basso a destra)

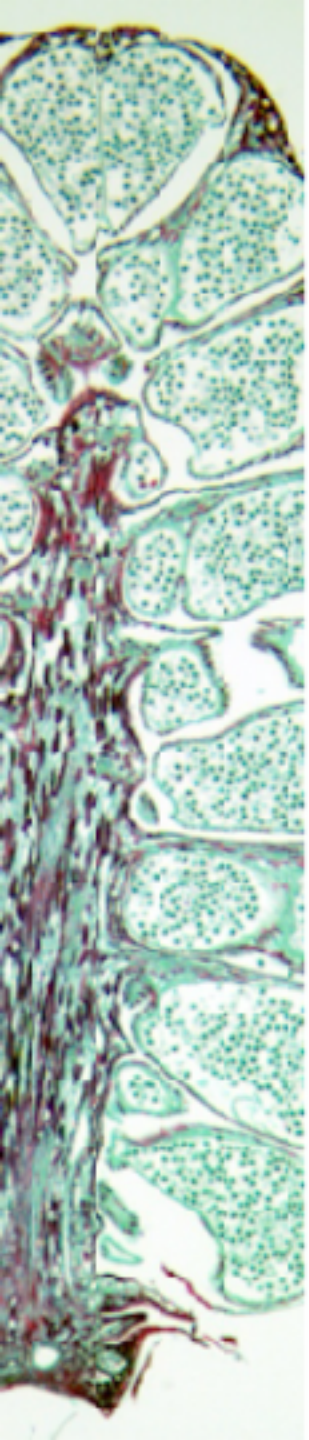








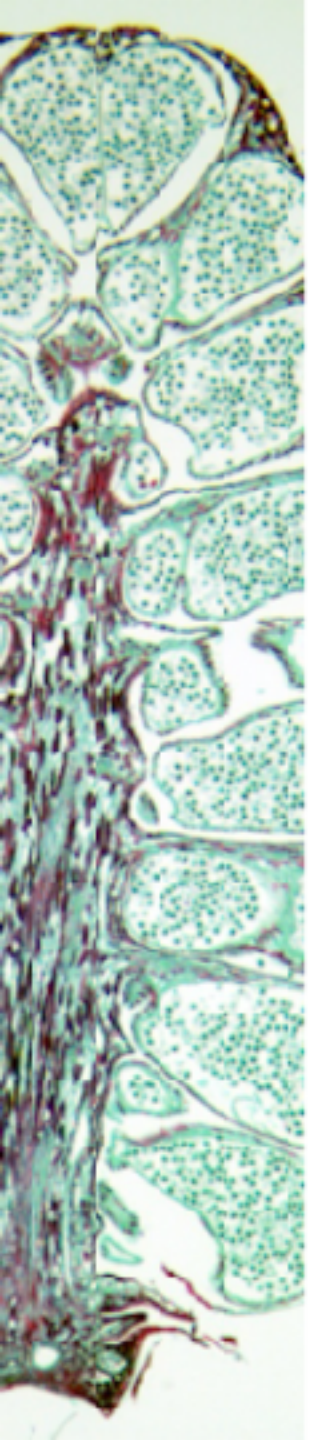




Dopo la fecondazione, lo zigote si differenzia in una oospora, dalla parete molto spessa e ricca in sporopolleina, che può fungere da organo di sopravvivenza alla stagione avversa.







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.

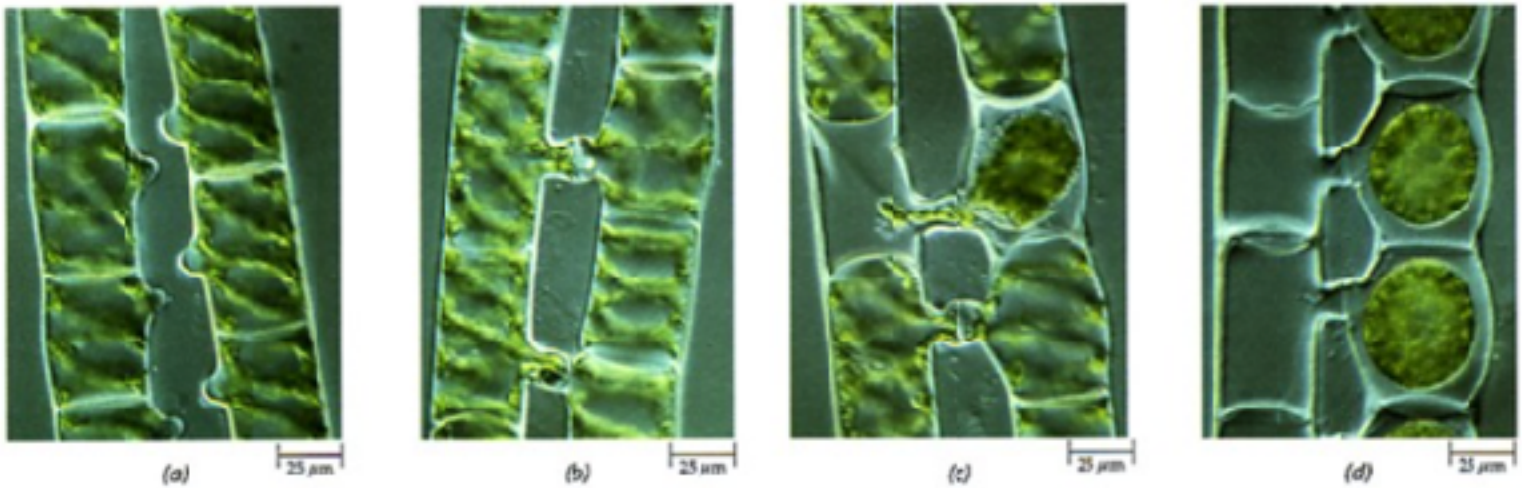
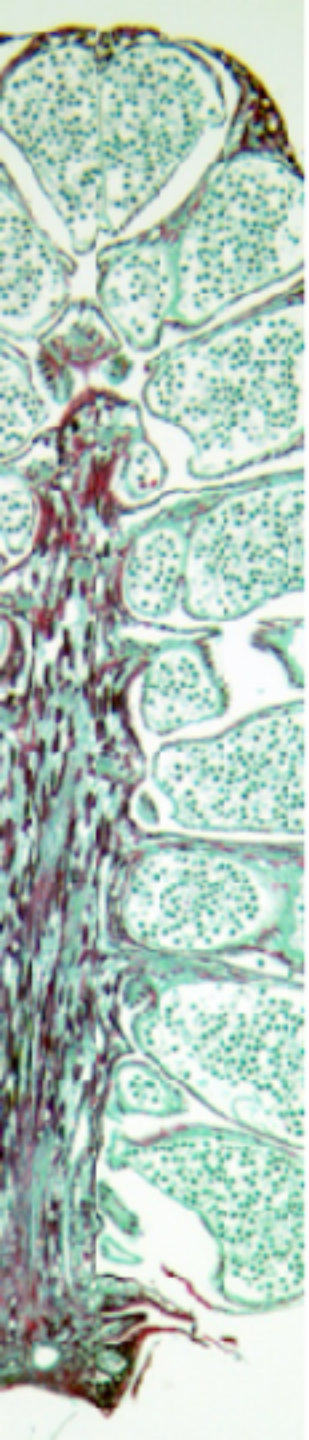
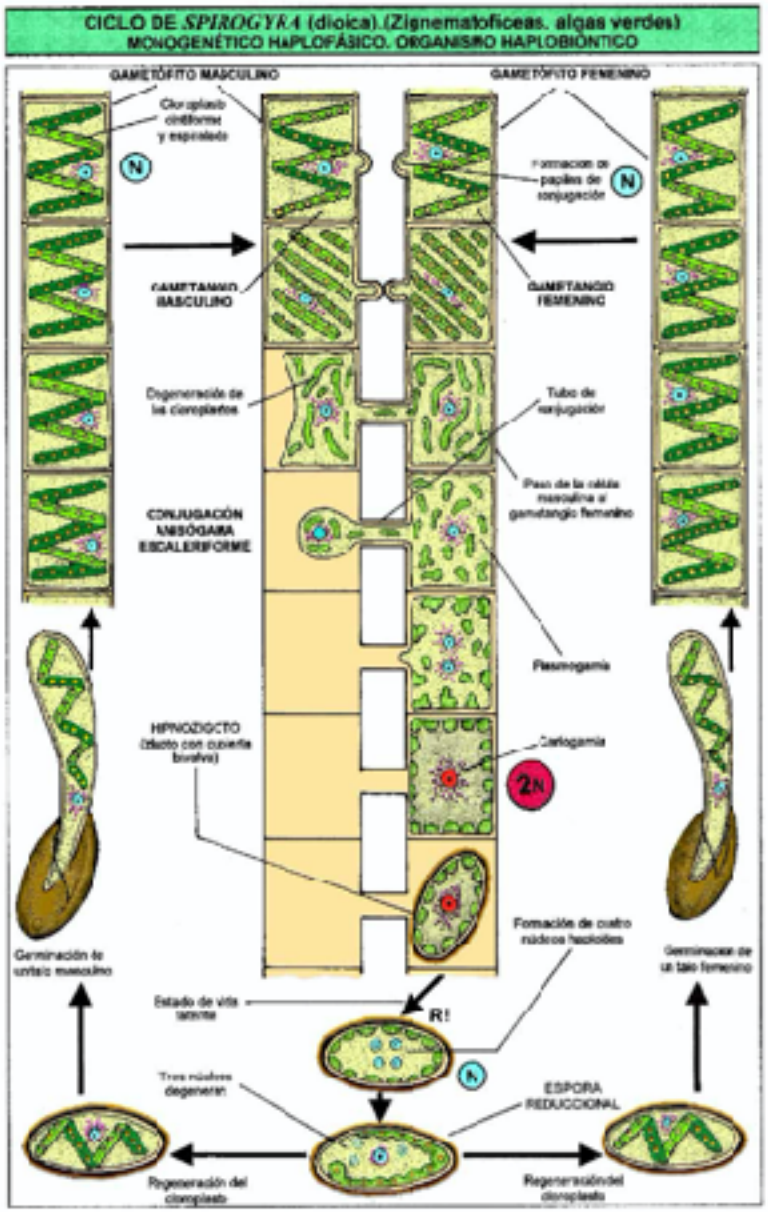
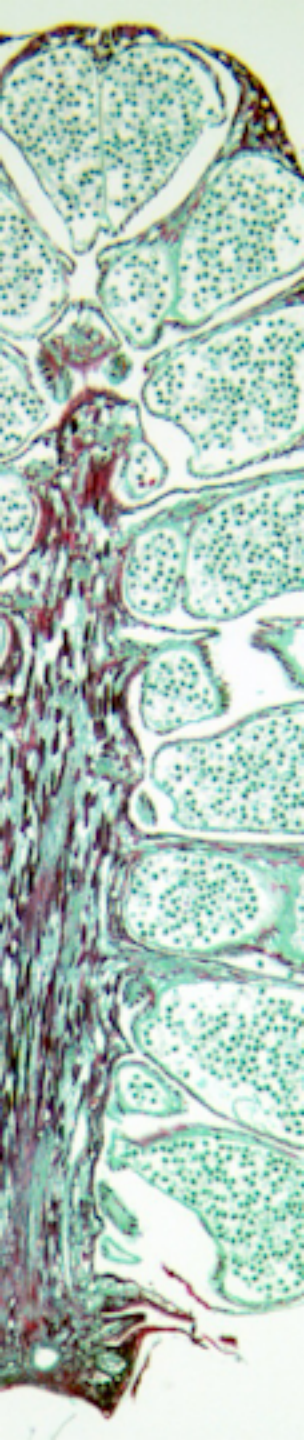


Figura 17.34 Riproduzione sessuale in *Spirogyra*. (*a*), (*b*) Formazione di tubi di coniugazione tra cellule di filamenti adiacenti. (*c*) Il contenuto delle cellule del ceppo – (a sinistra) passa attraverso questi tubi nelle cellule del ceppo +. (*d*) La fecondazione avviene dentro queste cellule.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

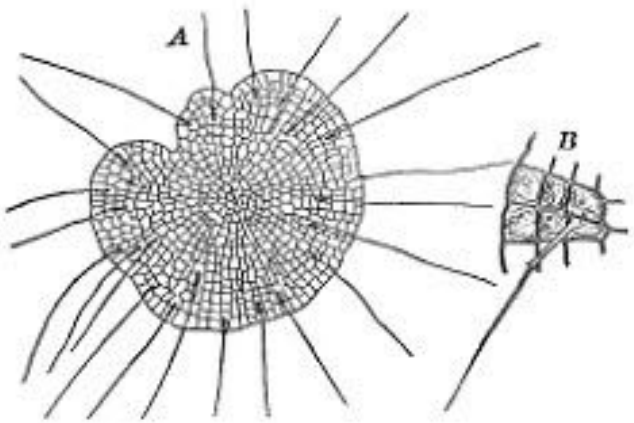




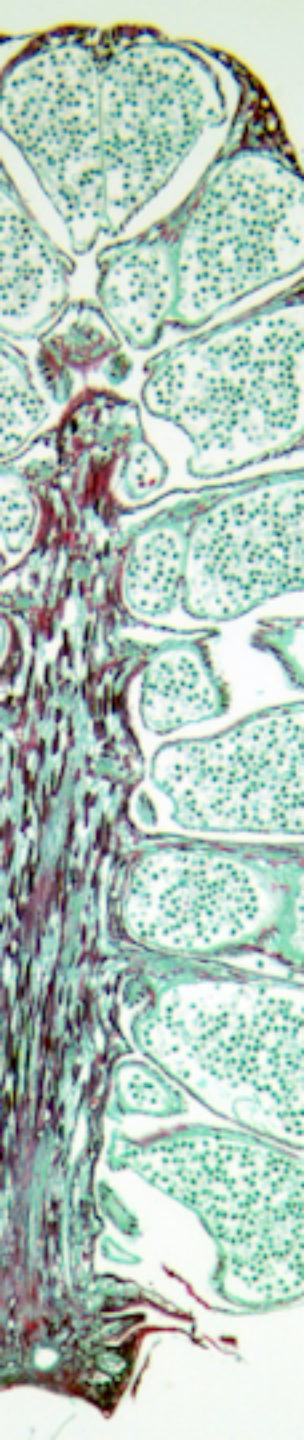
Le **Coleochaetales** comprendono solo una ventina di specie, con generi filamentosi ramificati o discoidali.

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

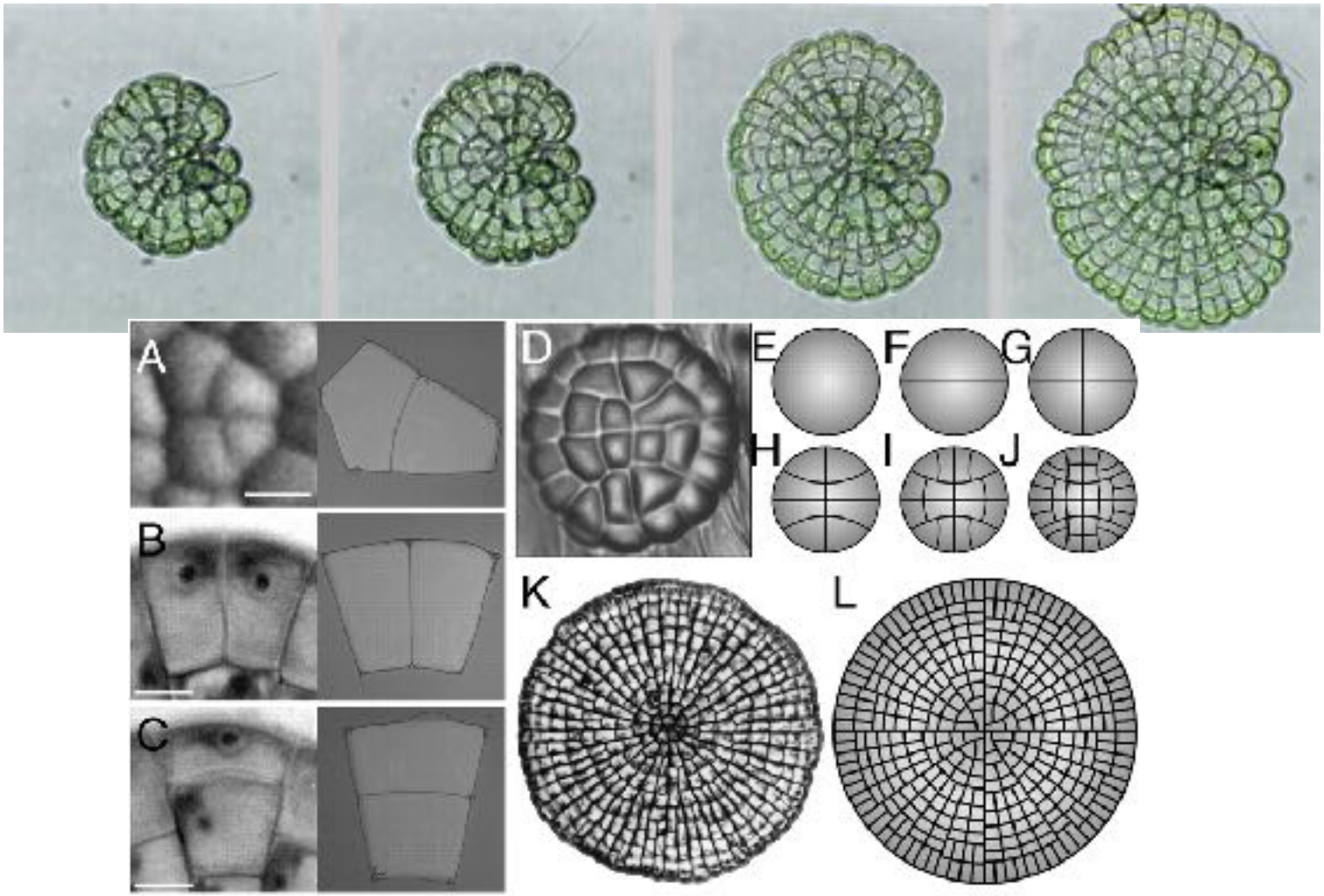
Si caratterizza per formare talli sottili, alcuni di forma discoidale, con curiosi peli pluricellulari che si protrudono da uno strato di cellule basali, e presenza di plasmodesmi.

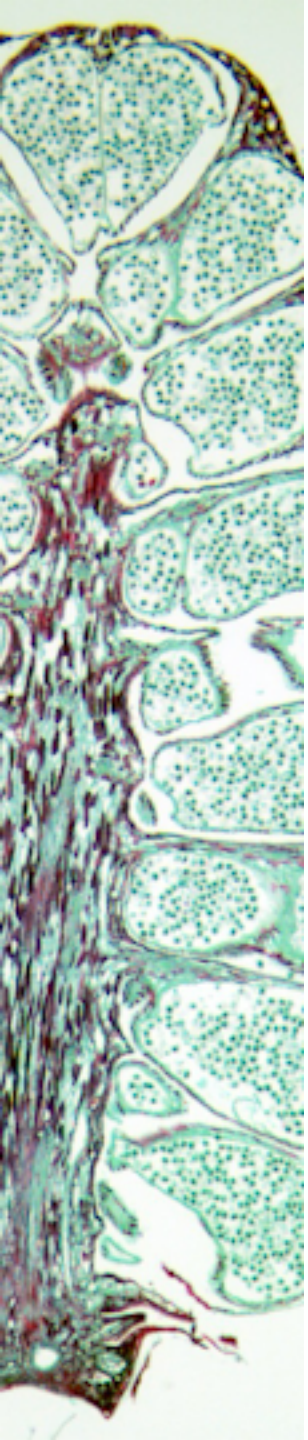






I rappresentanti di questo genere sono facili da coltivare in acquario e sono diventati pertanto un modello di studio a cui applicare tutte le tecniche molecolari già sviluppate nella pianta vascolare *Arabidopsis thaliana*.





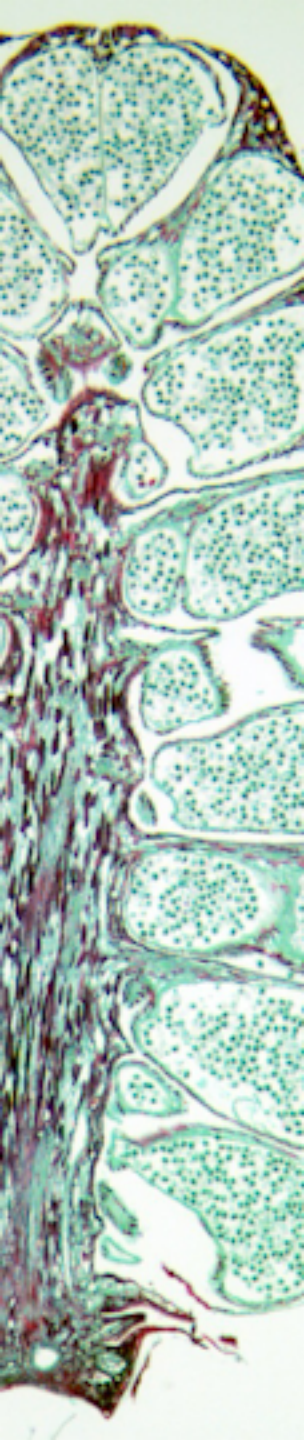
I caratteri interessanti sono:

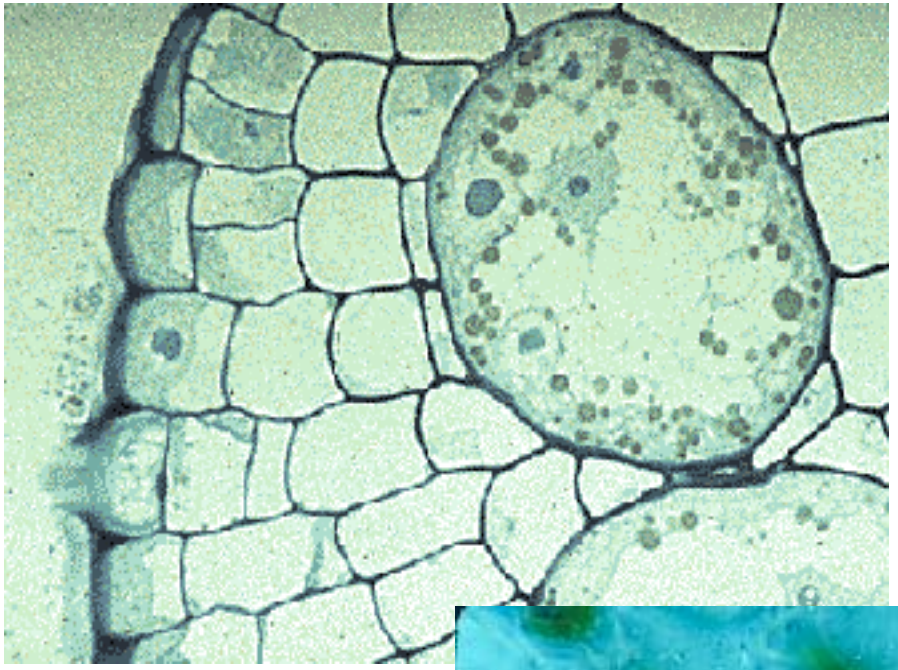
• la riproduzione sessuale oogama, con cellule-uovo che vengono trattenute, cioè non sono liberate nell'ambiente;

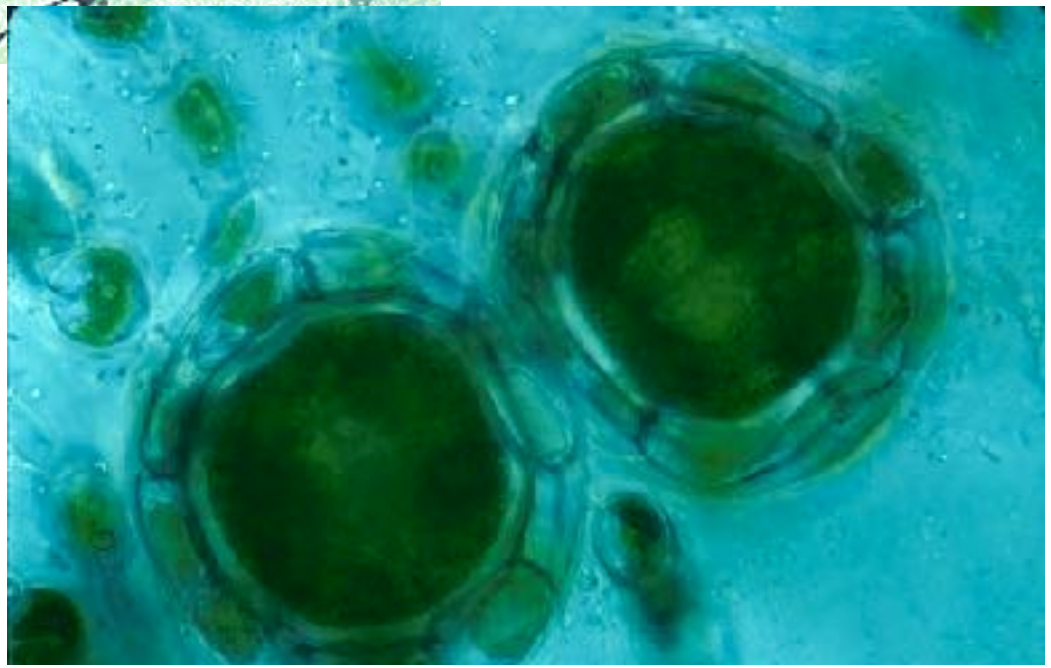
• la presenza di uno strato di cellule che si sviluppa a protezione dello zigote, in seguito alla fecondazione delle singole grandi cellule-uovo (la struttura può essere interpretata come un passaggio all'evoluzione di un vero e proprio archegonio a partire da un oogonio, presente nei suoi parenti più prossimi);

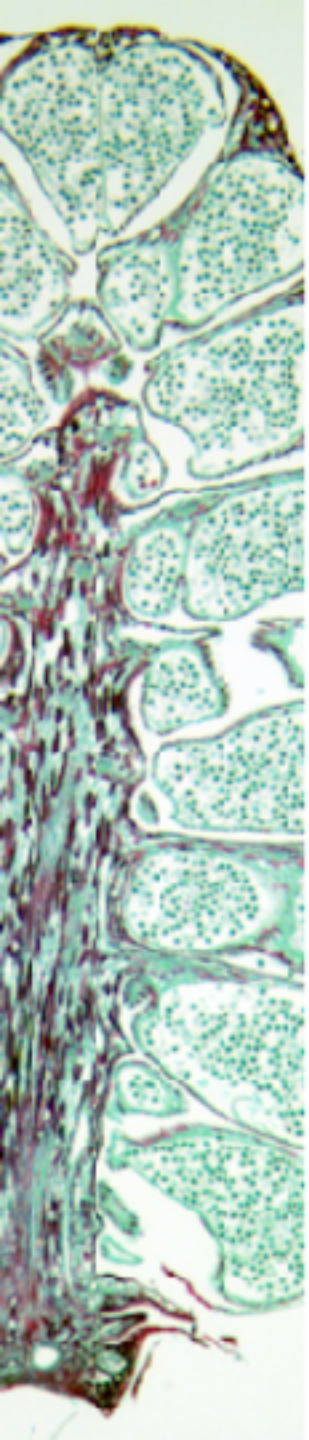
• lo sviluppo in queste cellule di protezione di invaginazioni parietali per incrementare l'efficienza dello scambio con lo zigote, formando una sorta di placenta.

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!).

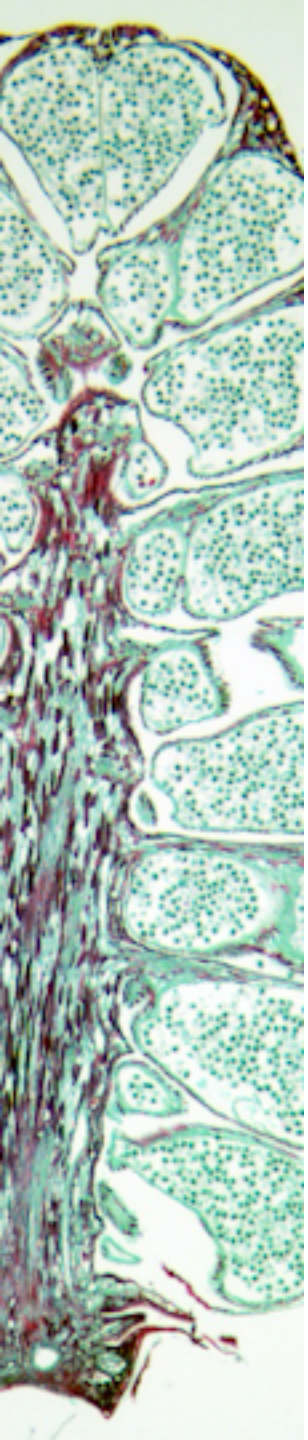


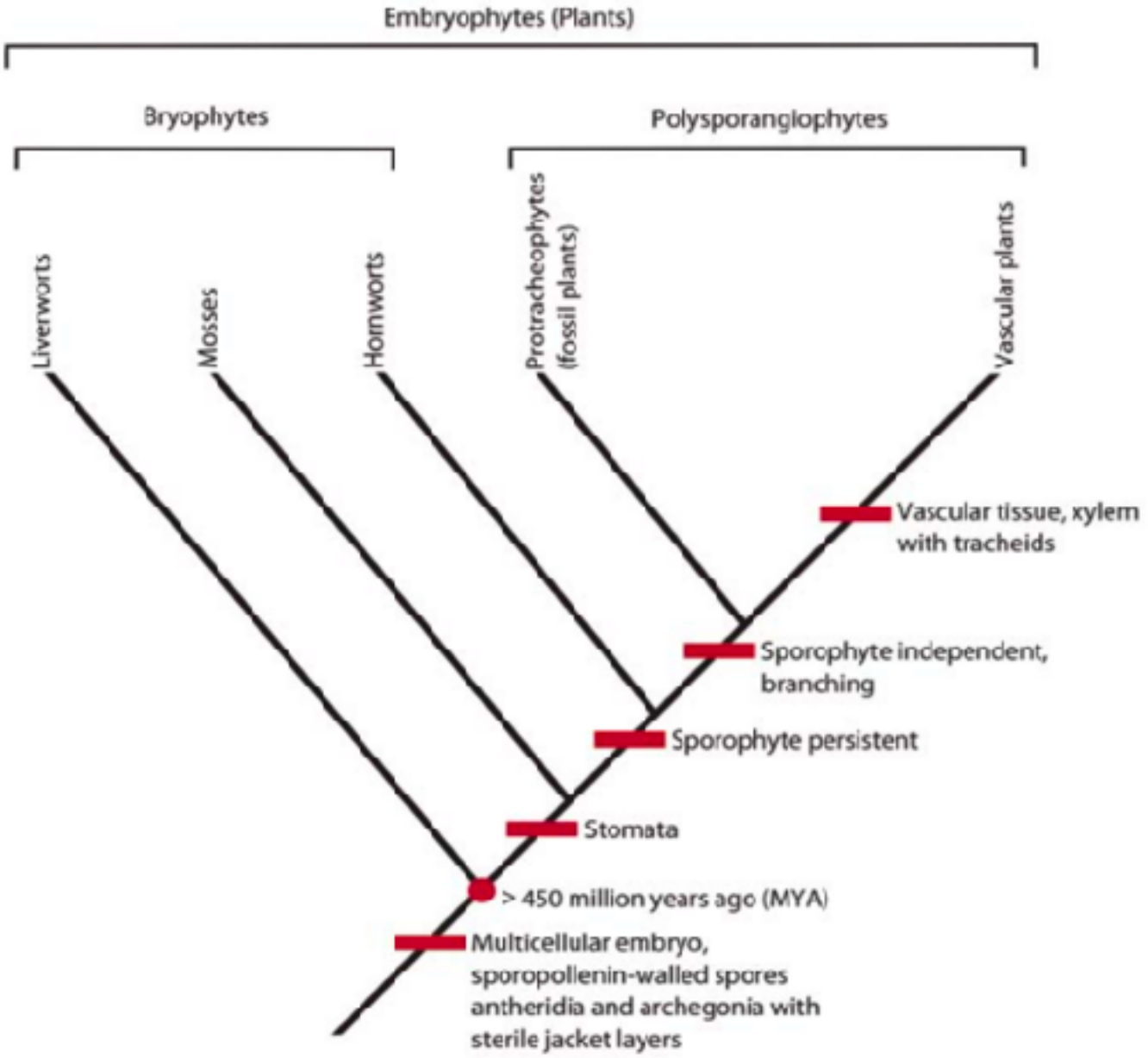


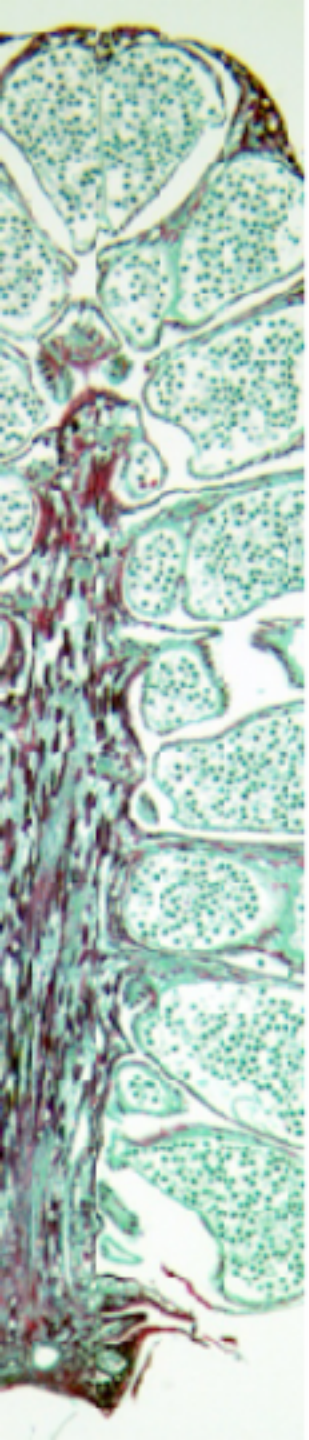




Le briofite

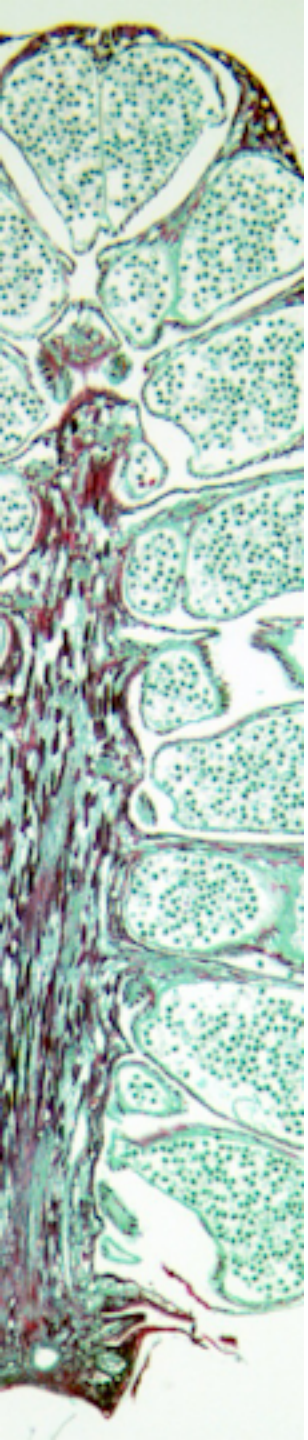



Embryophytes (Plants)
Bryophytes
Polysporangiophytes
Liverworts
Mosses
Hornworts
Protracheophytes (fossil plants)
Vascular plants
Vascular tissue, xylem with tracheids
Sporophyte independent, branching
Sporophyte persistent
Stomata
> 450 million years ago (MYA)
Multicellular embryo, sporopollenin-walled spores antheridia and archegonia with sterile jacket layers



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) Sporangi multicellulari, anch'essi rivestiti da uno strato protettivo, con all'interno il tessuto sporigeno
5) Meiospore con pareti ricche in sporopolleina, capaci di resistere al disseccamento e all'attacco di agenti patogeni
6) Crescita per meristemi apicali





TRACHEOFITE

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

BRIOFITE





PTERIDOFITE

crittogame vascolari



SPERMATOFITE

"piante con seme"

Gimnosperme

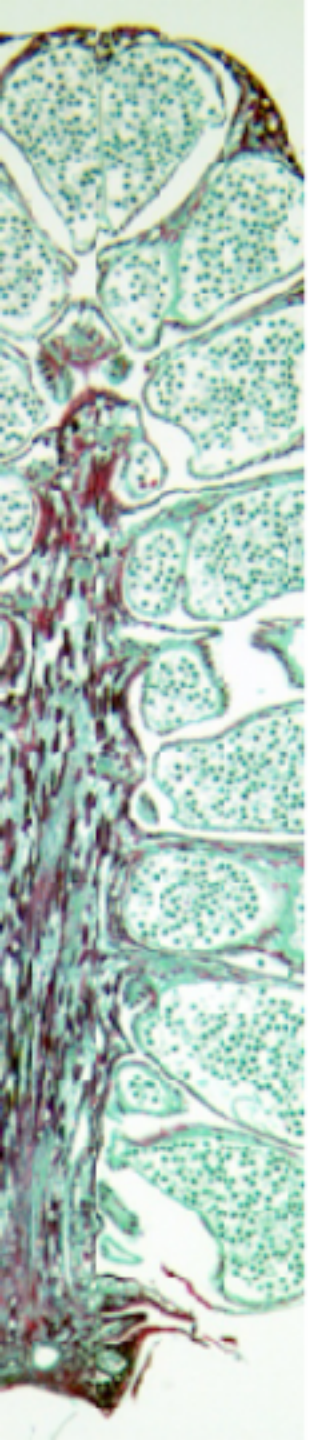
"a seme nudo"



Angiosperme

"a seme protetto"





Alghe verdi

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



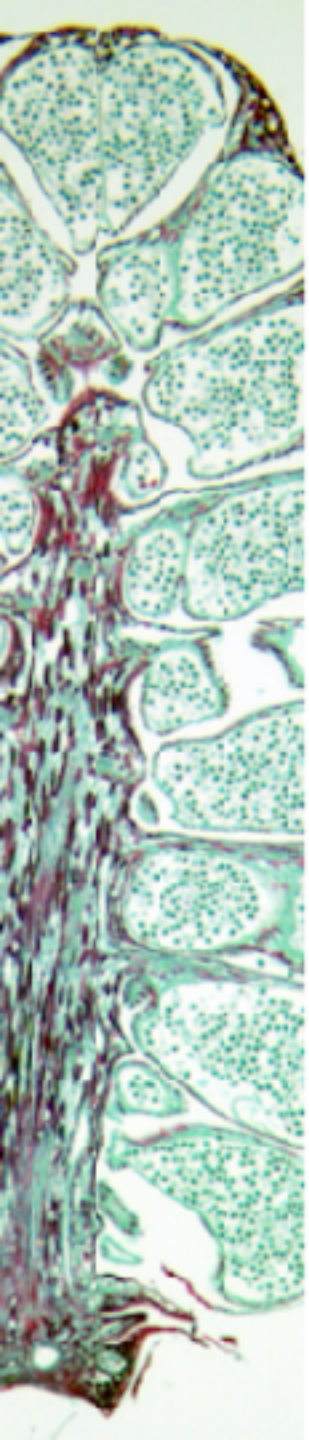
Gli organismi vegetali "superiori" si sono evoluti a partire da un progenitore APLODIPLONTE oogamo.

Briofite (muschi, epatiche, antocere)

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







Pteridofite (felci, equiseti, licopodi)

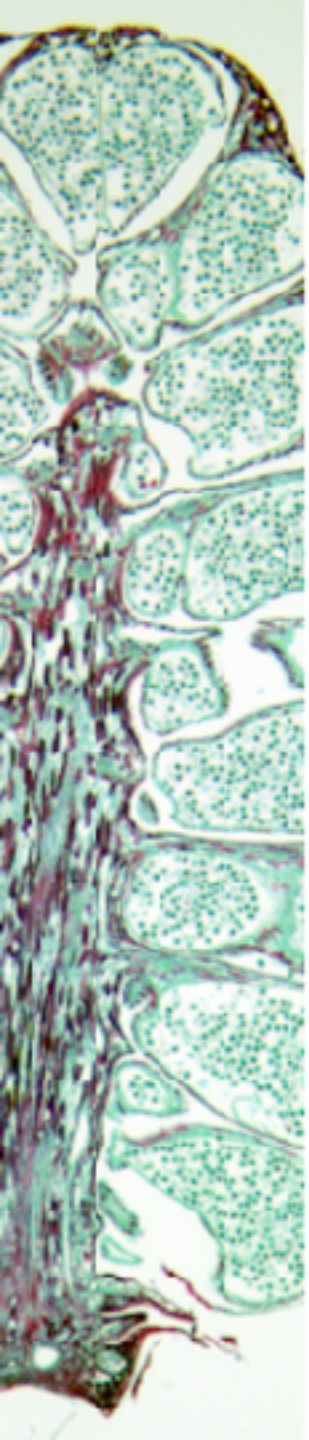
predominanza dello sporofito (diploide), che solo all'inizio è troficamente dipendente dal gametofito; quest'ultimo in alcuni casi si riduce di dimensioni e non è fotosinteticamente attivo.





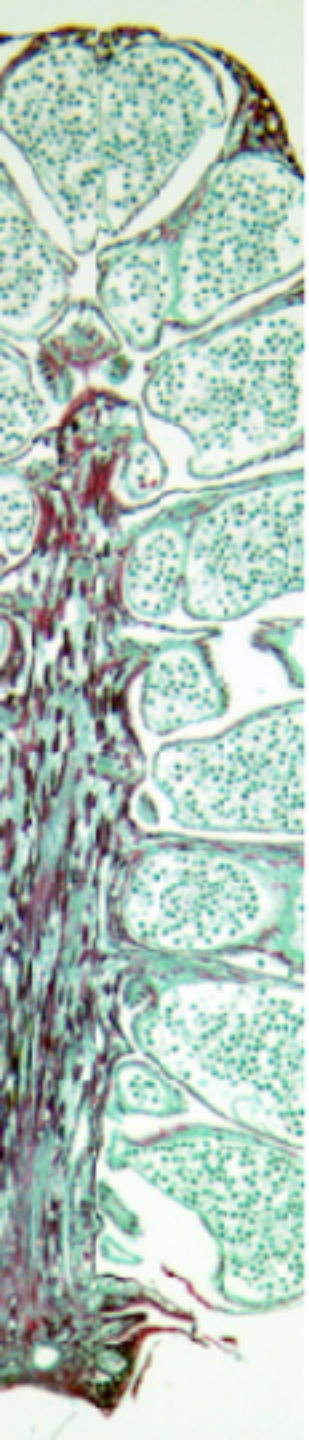
Spermatofite (gimno- e angiosperme): **piante con seme!**

netta predominanza dello sporofito, con gametofiti maschili e femminili sempre più ridotti (fino a contare poche cellule).

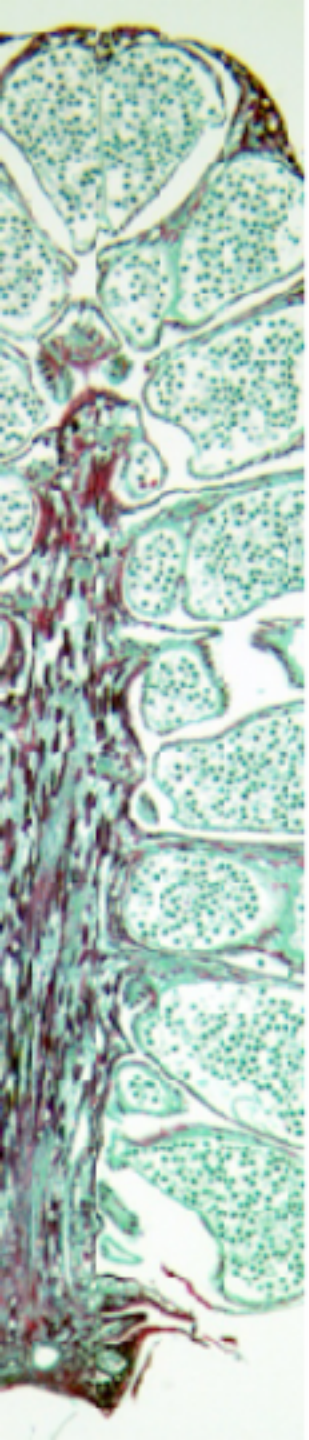


I passaggi evolutivi fondamentali che porteranno alle piante vascolari sono:

- 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 fiorali, e quindi meccanismi di **dispersione** del seme.



Le briofite viventi mancano di alcune caratteristiche proprie dell 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 quelli delle piante vascolari.
In secondo luogo, anche se sia le briofite che le 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

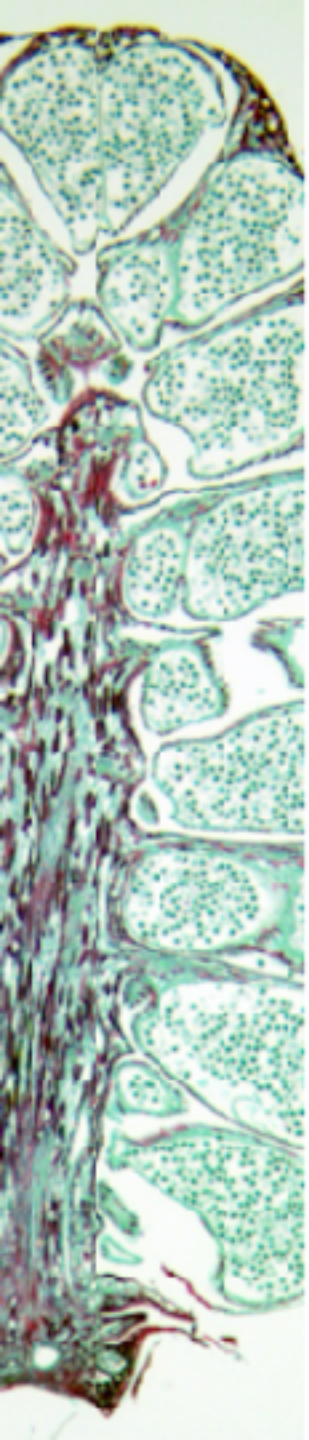
Anthocerotopsida c. 100 spp.

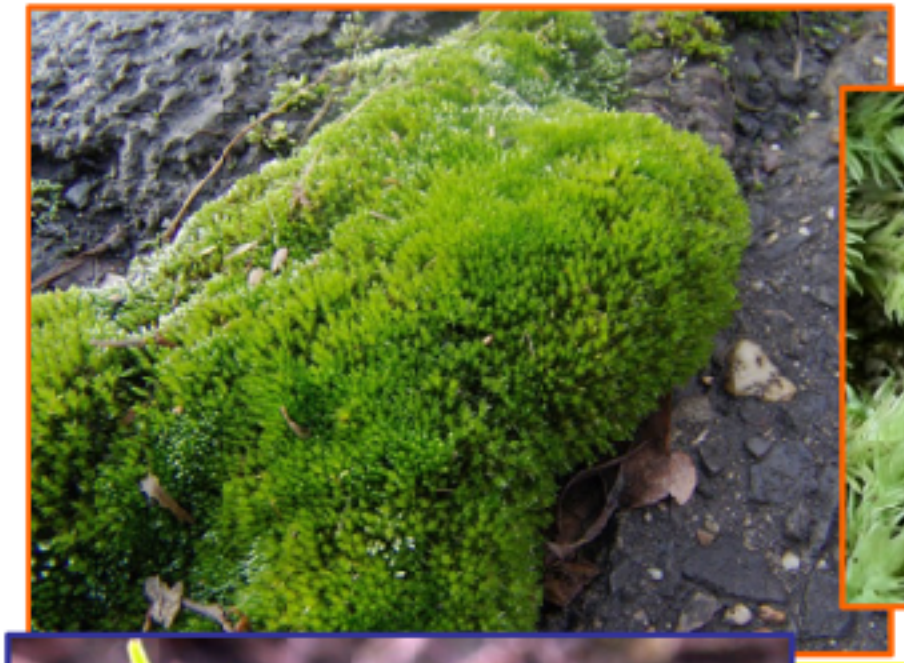
Marchantiopsida *(=Hepaticae, epatiche)*, **8.000** spp.

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

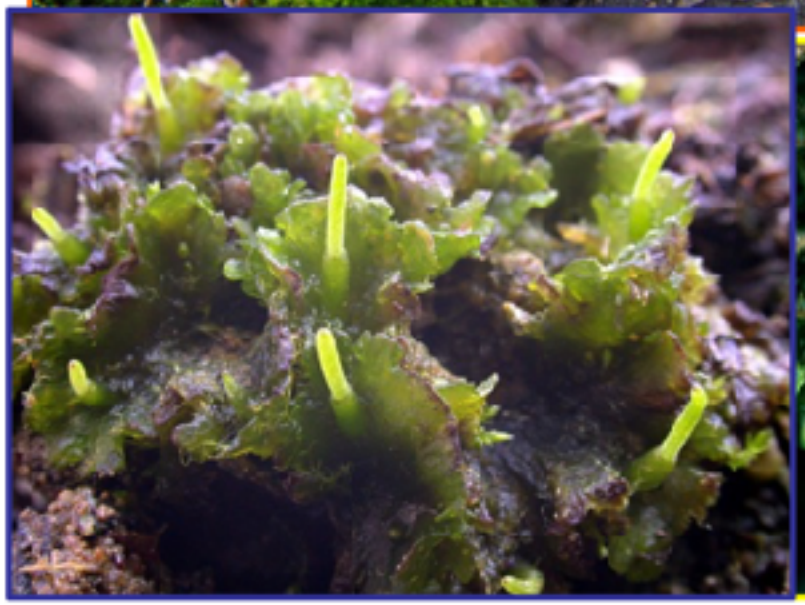




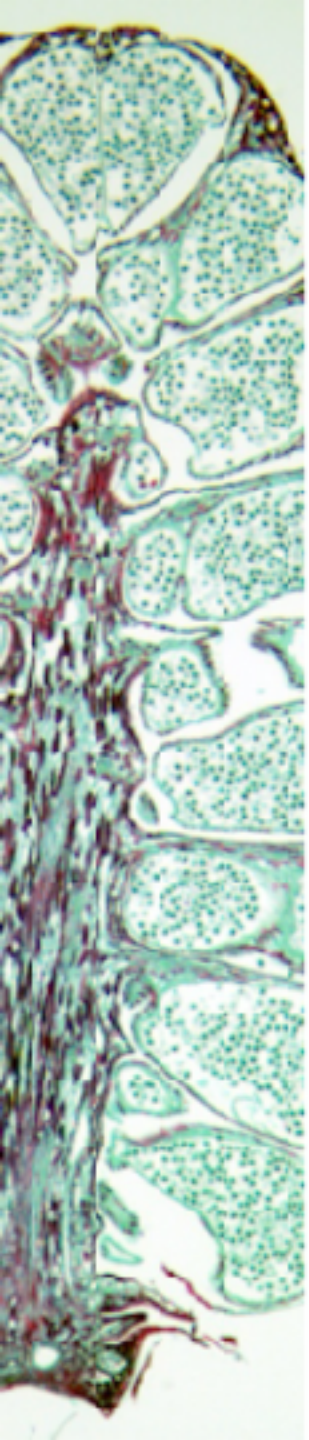












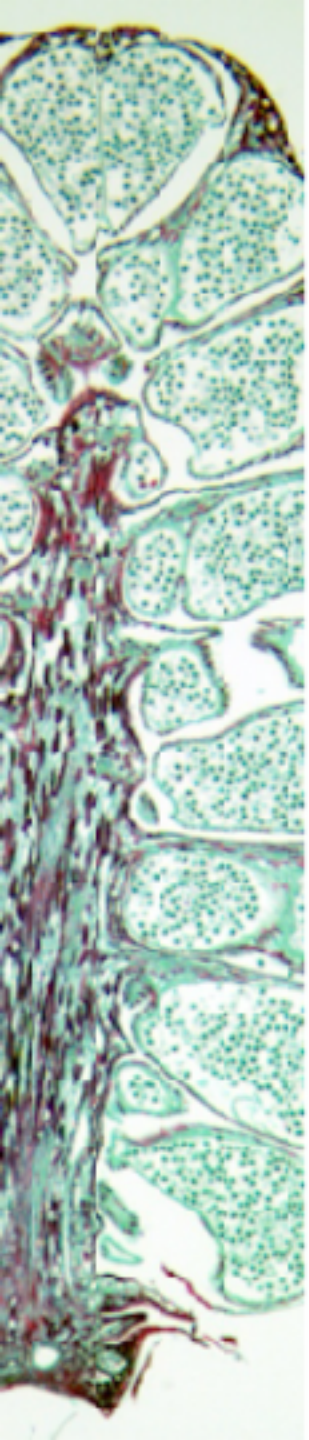
Nelle briofite compaiono per la prima volta alcuni caratteri che saranno fondamentali per la conquista delle terre emerse da parte delle piante vascolari:

1) la comparsa di una cuticula, sebbene non ancora con funzione impermeabilizzante;

2) il primo cenno di tessuti di trasporto dell'acqua;

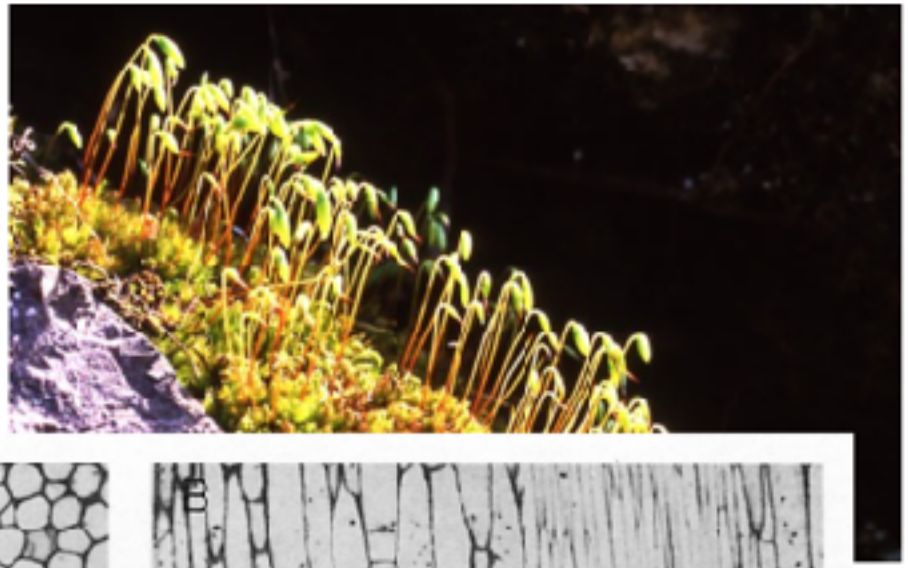
3) la lignina, nello sporofito di alcuni muschi;

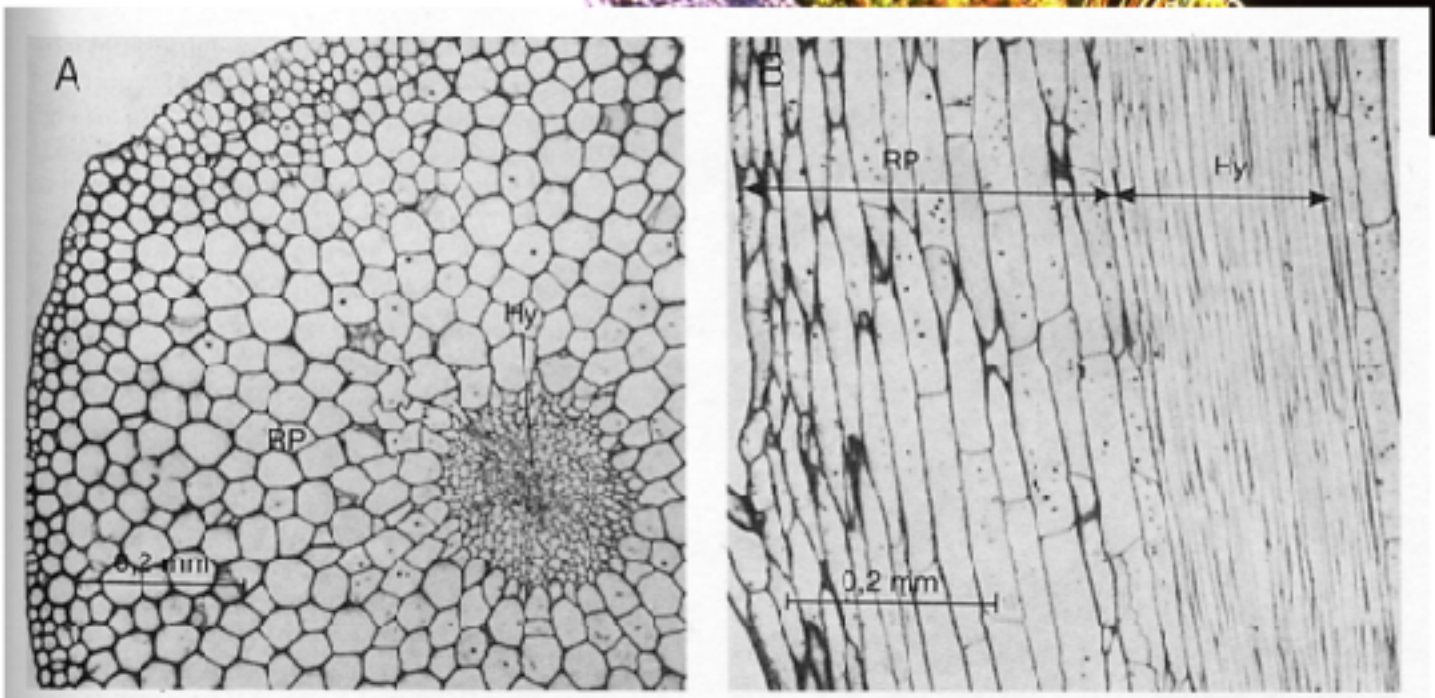
4) gli stomi, nello sporofito di muschi e antocerote.



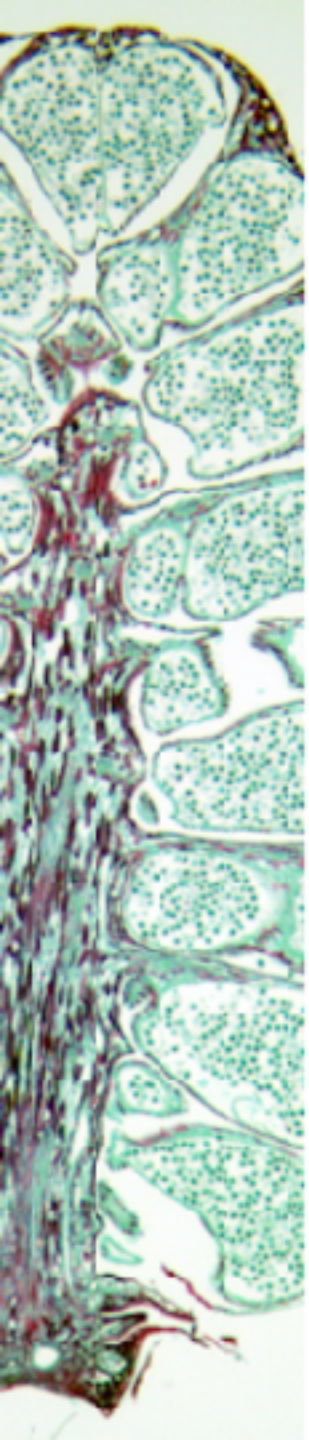
Idroidi = trasporto dell'acqua

Leptoidi = trasporto degli elaborati





Idroidi. (A) Sezione di un fusticino appartenente a uno sporofito di un muschio (*Plagiomnium undulatum*). Al centro gli idroidi (Hy) formano 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. LIGRONE).

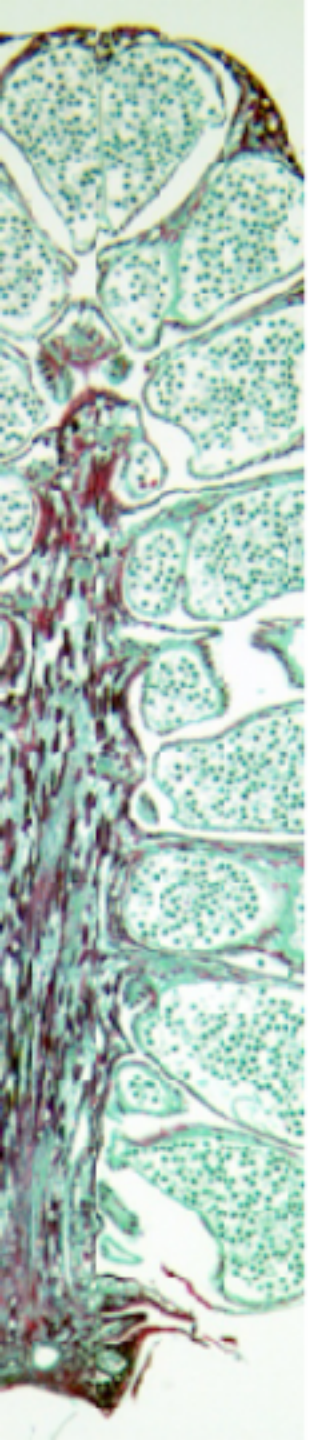


La briofite possono avere un tallo dorsiventrale, piatto e ramificato dicotomicamente, oppure una struttura più complessa, tridimensionale, in cui si possono distinguere strutture che assomigliano a fusto e foglie.

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.

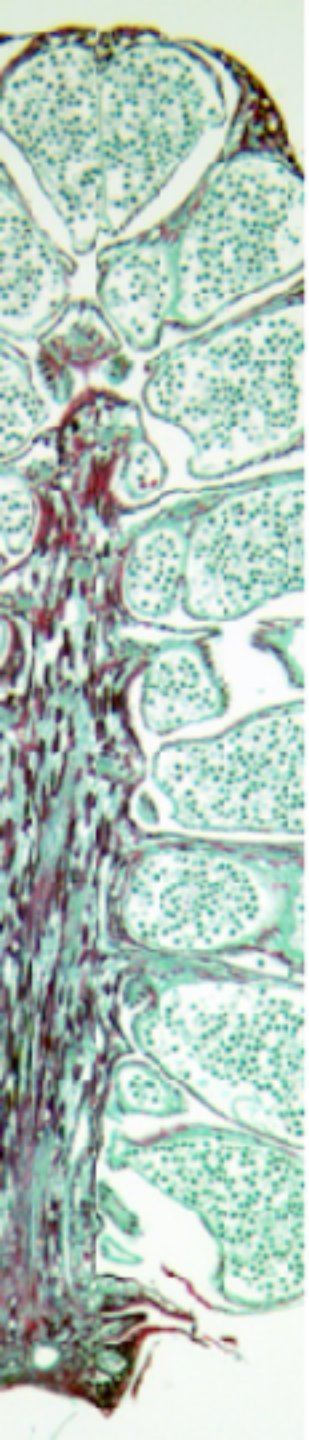




Lunularia cruciata (L.) Dumort. ex Lind.



Tallo capovolto con rizoidi in evidenza

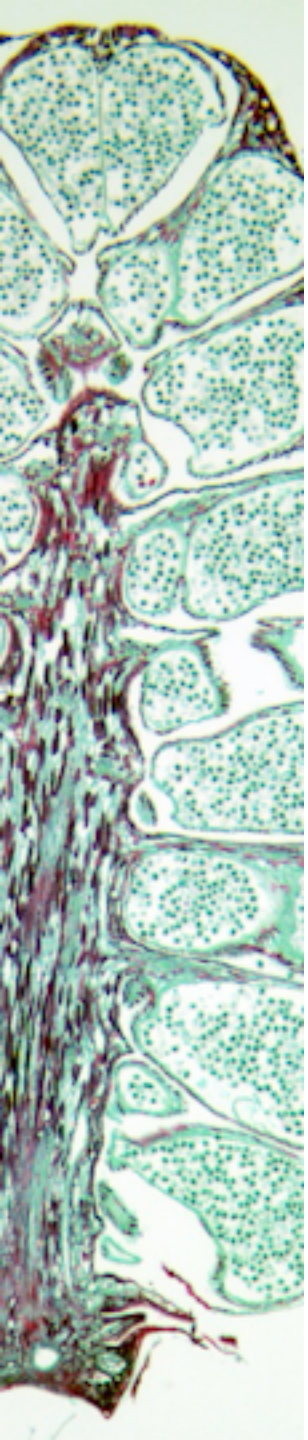


Bryophyte Anatomy

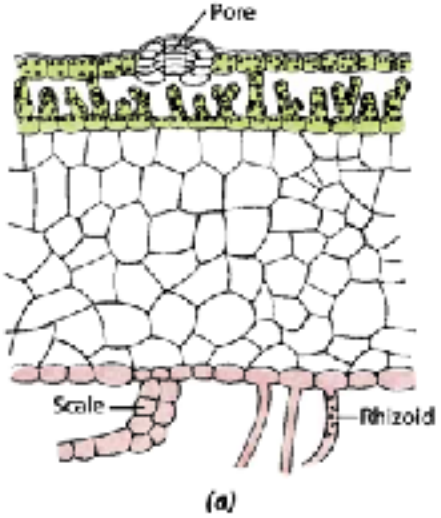


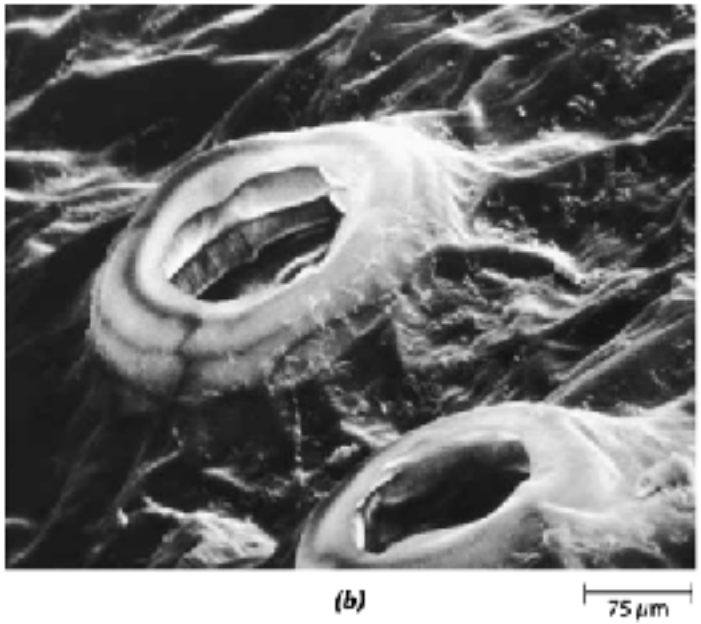
Gametophyte (main plant body, "leaves"), haploid

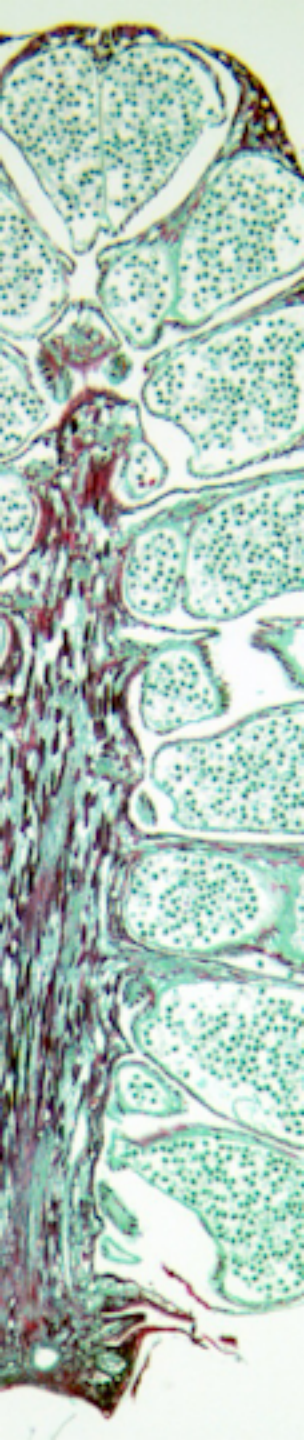
Rhizoids, haploid



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.





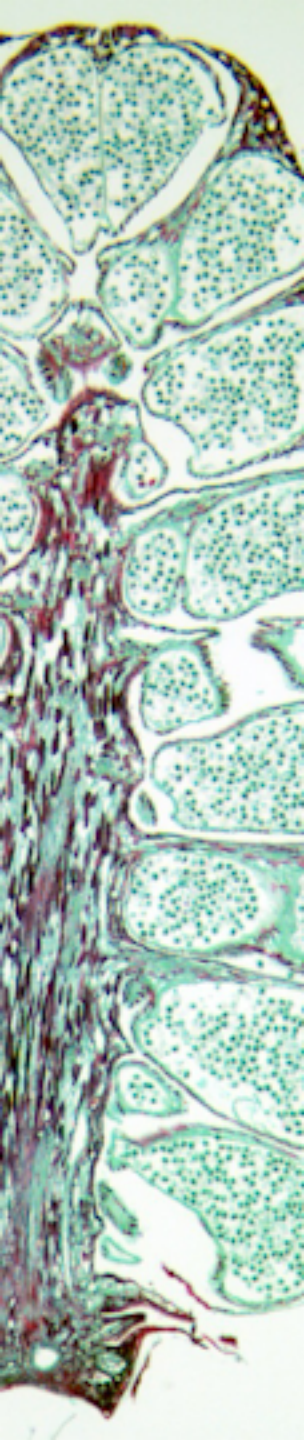


Il **tallo** in questo caso è strutturato in modo dorsoventrale con cellule ricche di cloroplasti nella parte superiore, e cellule ialine in quella inferiore. La superficie inferiore è ancorata al substrato da **rizoidi** unicellulari allungati, e protetta da scaglie pluricellulari.

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.

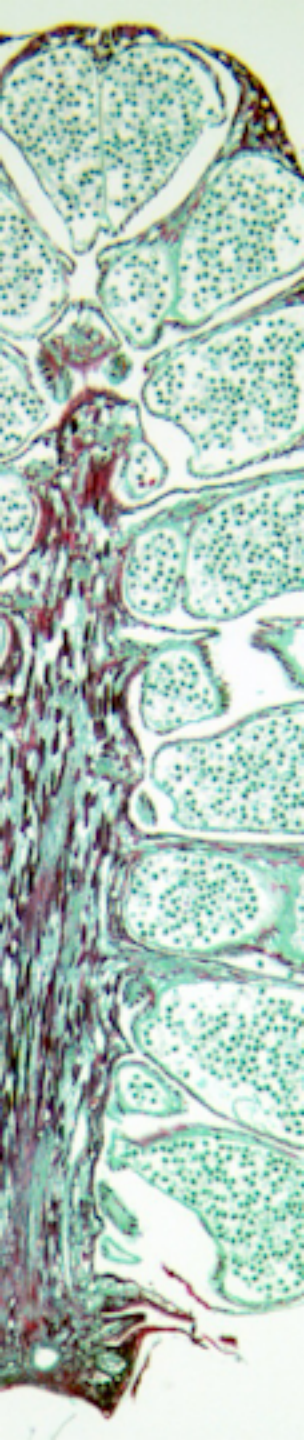
Inoltre, in alcune specie vi sono cuticole simili a quelle delle foglie delle piante vascolari.





16–5 Bryophyte plasmodesmata Longitudinal view of plasmodesmata in the liverwort *Monoclea gottschei*. Note that the desmotubule in the plasmodesma on the right (arrows) is continuous with the endoplasmic reticulum in the cytosol.

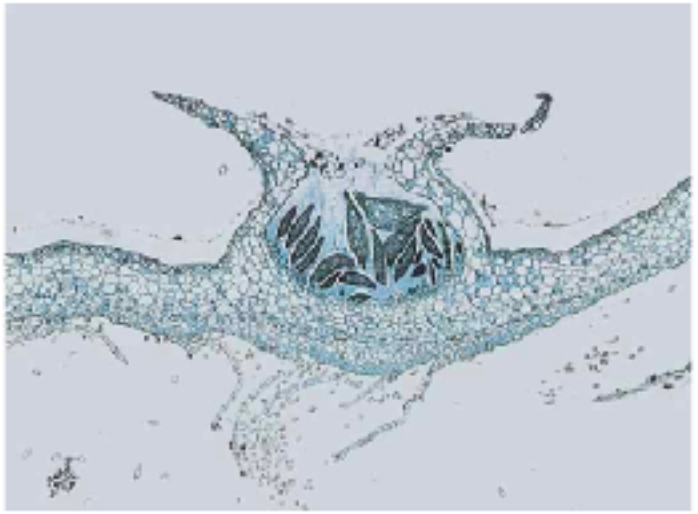
Nelle briofite, così come nelle piante vascolari, sono presenti plasmodesmi che mettono in comunicazione cellule adiacenti. I desmotubuli mettono in comunicazione i reticoli endoplasmatici delle due cellule.



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.

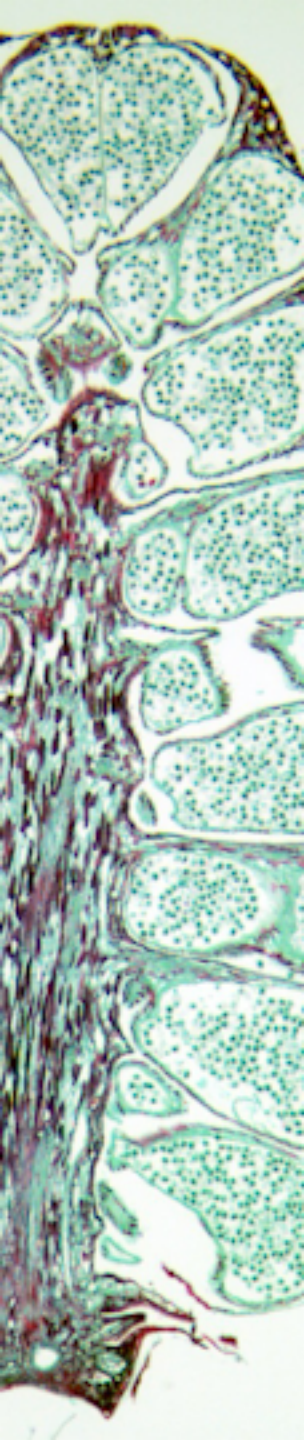


(a)

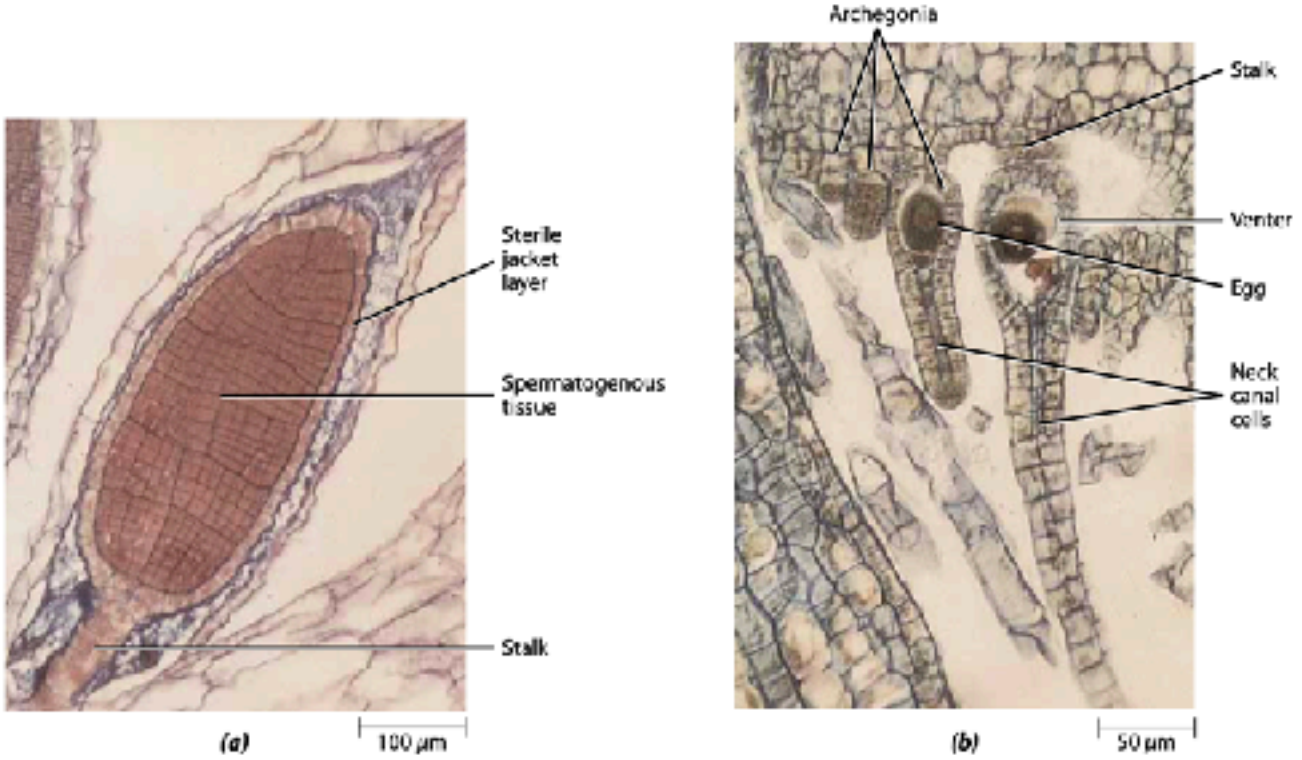


(b)

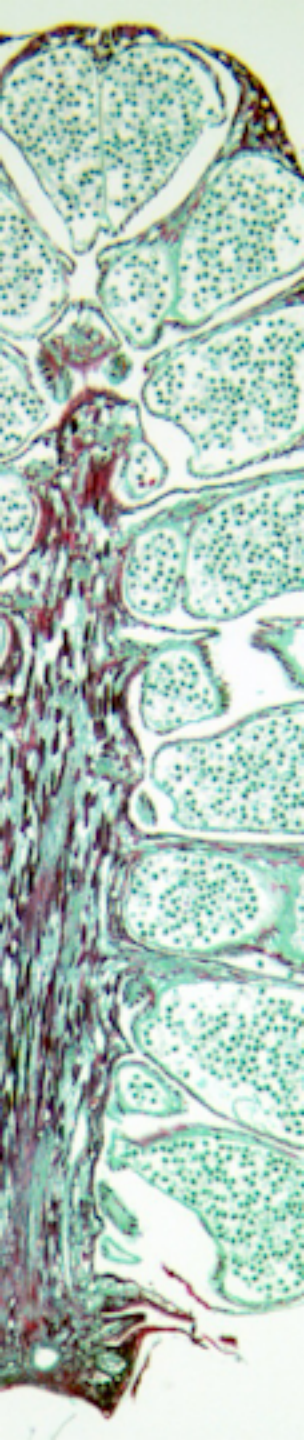
Concettacoli e gemme in *Marchantia*



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.



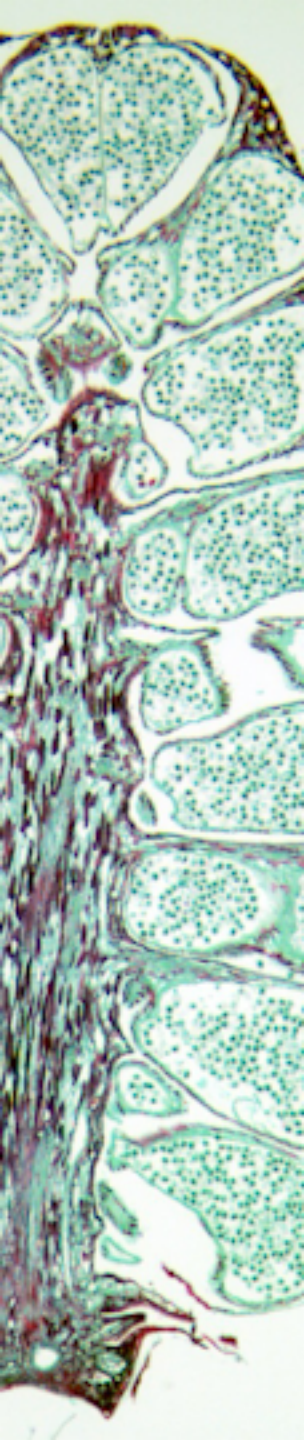
16–6 Gametangia of *Marchantia*, a liverwort ***(a)*** A developing antheridium, consisting of a stalk and a sterile—that is, non-sperm-forming—jacket layer enclosing spermatogenous tissue. The spermatogenous tissue develops into spermatogenous cells, each of which forms a single sperm propelled by two 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.



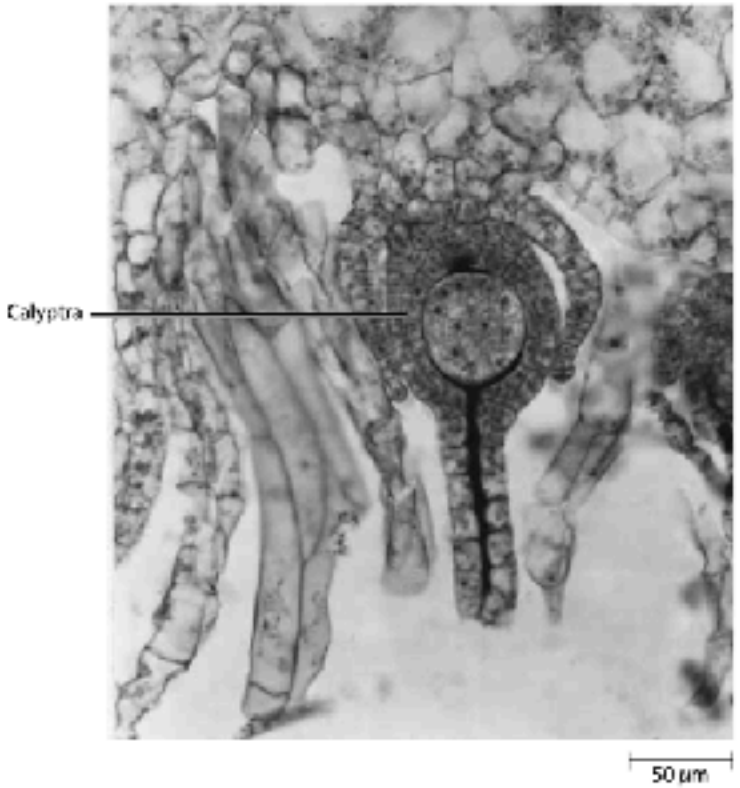
Dopo la fecondazione lo **zigote** permane nell'archegonio.
Qui viene nutrito dal gametofito, che gli fornisce zuccheri, amminoacidi, e ogni altra sostanza nutritiva di cui questo ha bisogno. Lo zigote quindi va incontro a diverse divisioni mitotiche, generando un **embrione**, da cui poi si genererà 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.

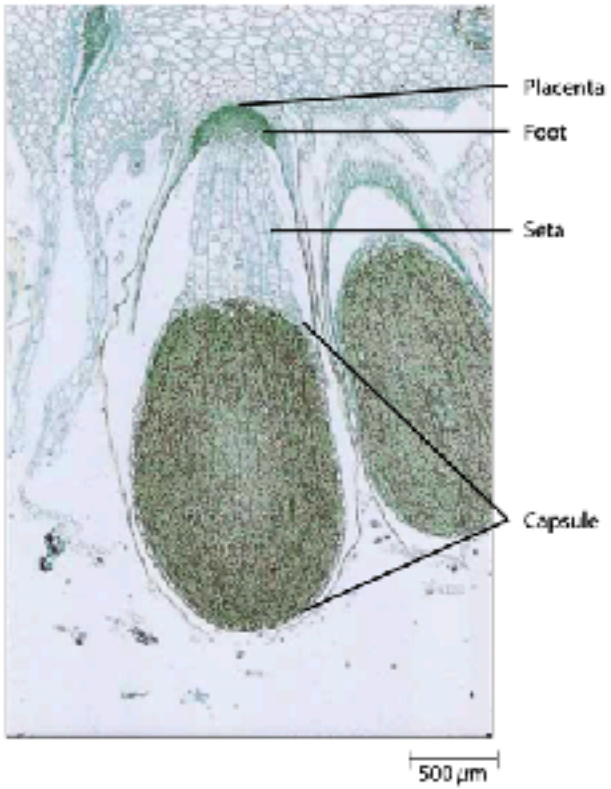
Alla maturità, lo sporofito è generalmente diviso in un **piede**, una seta, e una **capsula** o **sporangio**.



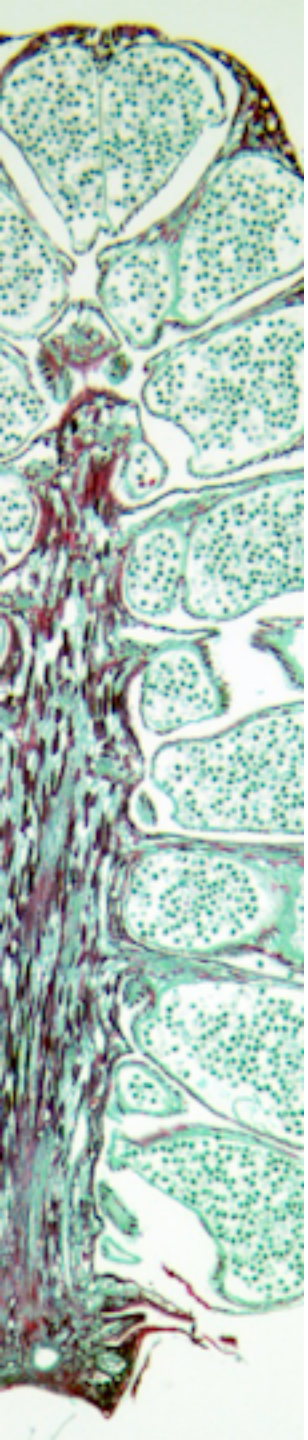
Gli spermi sono le uniche cellule flagellate nel ciclo vitale delle briofite. La fecondazione da origine a un embrione, da cui si sviluppa lo sporofito.



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.

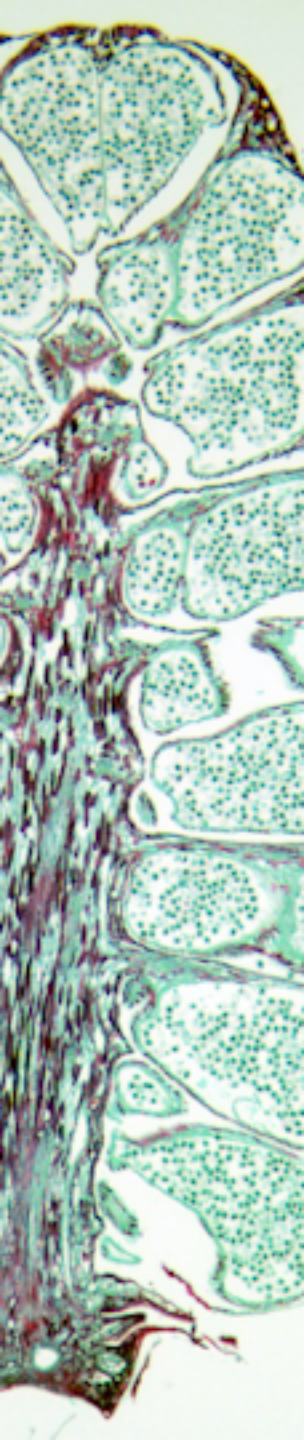


Lo sviluppo di un **embrione**, ovvero di un nucleo di cellule diploidi dallo zigote, il cui approvvigionamento di nutrienti dipende dal gametofito femminile, tramite una placenta, è una caratteristica che accomuna tutti gli organismi vegetali nella linea evolutiva dalle briofite alle angiosperme. Questo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

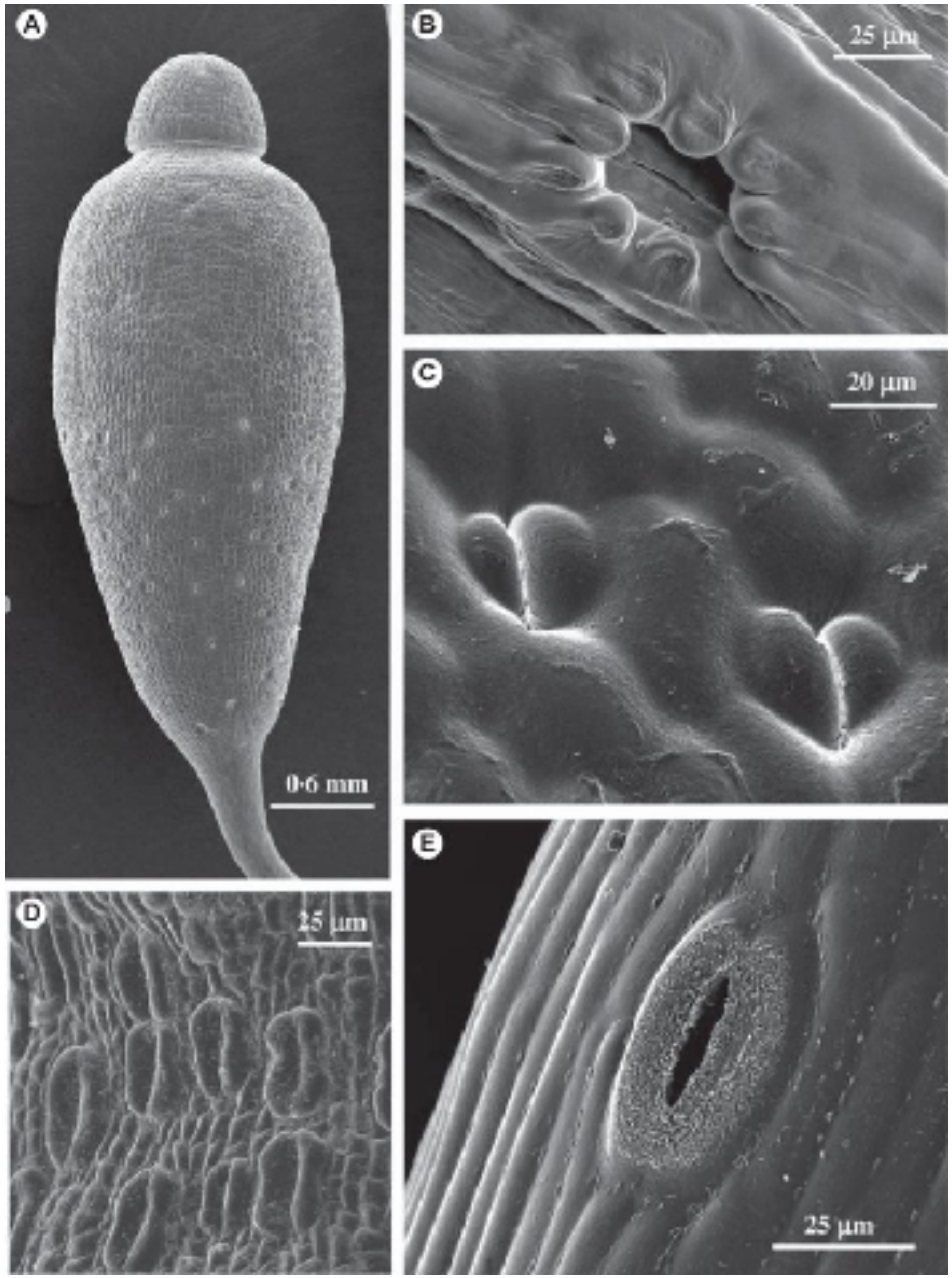
Siccome la meiosi zigotica forma un numero limitato di spore aploidi, lo sviluppo di uno **sporofito** è un evidente vantaggio evolutivo, in quanto ogni cellula dello sporofito, diploide, può potenzialmente generare spore aploidi, aumentando così il numero totale di diaspore prodotte da ogni singolo 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), questo strategia garantisce ulteriore possibilità di successo riproduttivo.

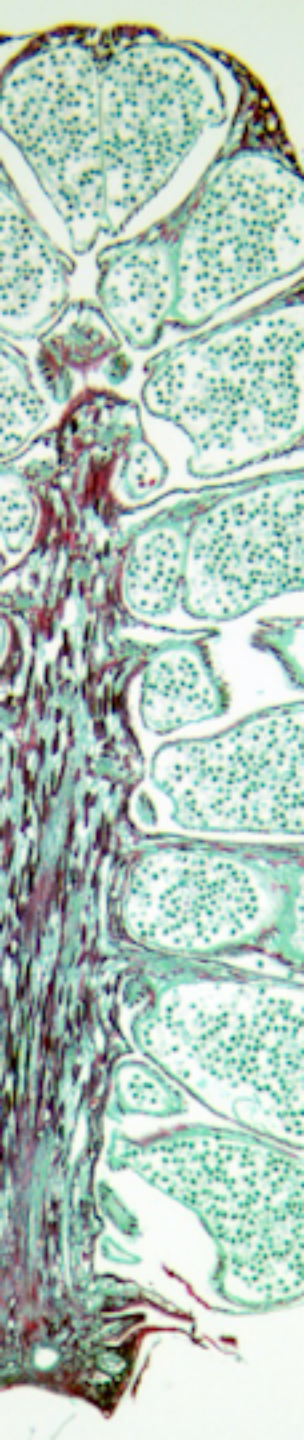
La linea evolutiva che porta alle angiosperme vedrà uno sviluppo sempre maggiore dello sporofito, con un aumento quindi delle spore prodotte, massimizzando il successo riproduttivo, altrimenti limitato dalla vita in ambiente privo, o con quantità limitate, di acqua liquida.



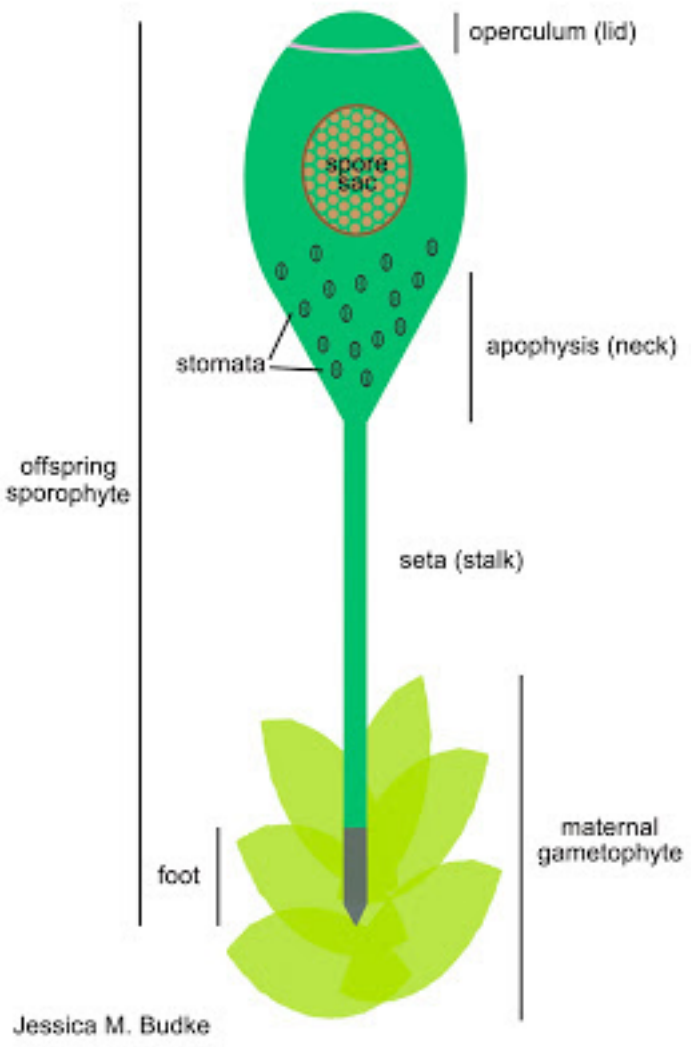
Un discorso a parte va fatto sugli **stomi** nelle briofite. Vere e proprie strutture identiche a quelle delle piante vascolari sono presenti negli sporofiti di muschi e antocerote.
Nei muschi questi stomi sono perfettamente funzionanti, capaci di aprirsi e chiudersi, almeno nelle prime fasi di sviluppo dello sporofito. Successivamente tendono a perdere la loro funzionalità e restano perennemente aperti.

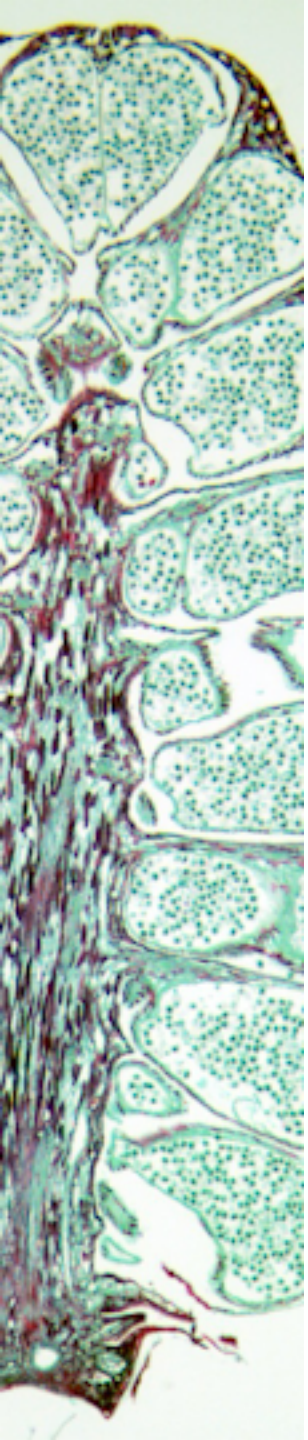


A, B, C, D stomi di muschi; E stoma di antocerote



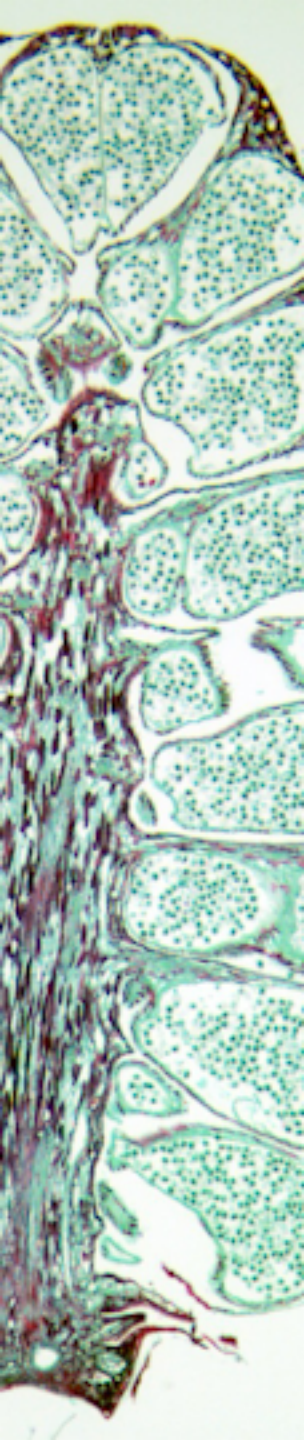
La funzione di questi stomi non è ancora del tutto chiarita, anche se si pensa che questi facilitino il flusso di nutrienti tra gametofito e sporofito. Nel caso dei muschi, dopo la loro prima parentesi funzionale, restano aperti, e causano quindi un perdita d'acqua da parte della porzione apicale dello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





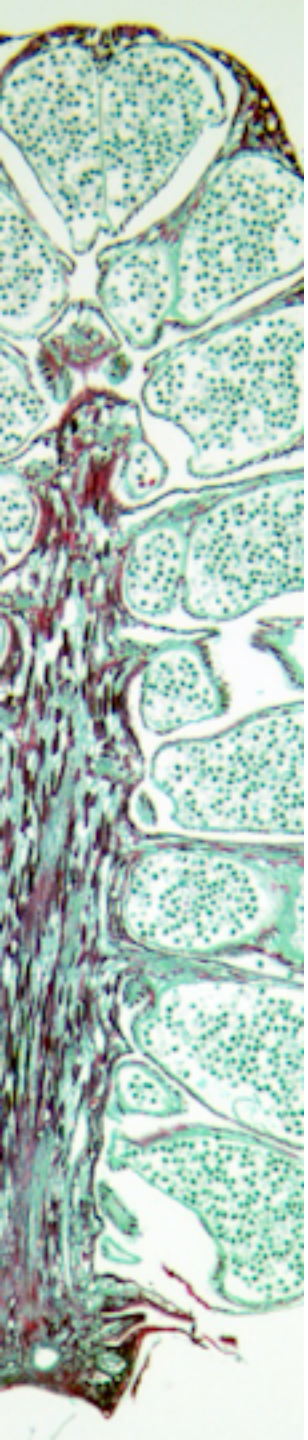


Nelle briofite, le spore sono rivestite di un involucro ricco di **sporopolleina**.
Abbiamo già visto questa sostanza nelle caroficee, ove rivestiva lo zigote.
Si ritiene che il passaggio dallo zigote alle spore sia evoluto per un ritardo nella produzione della sporopolleina.

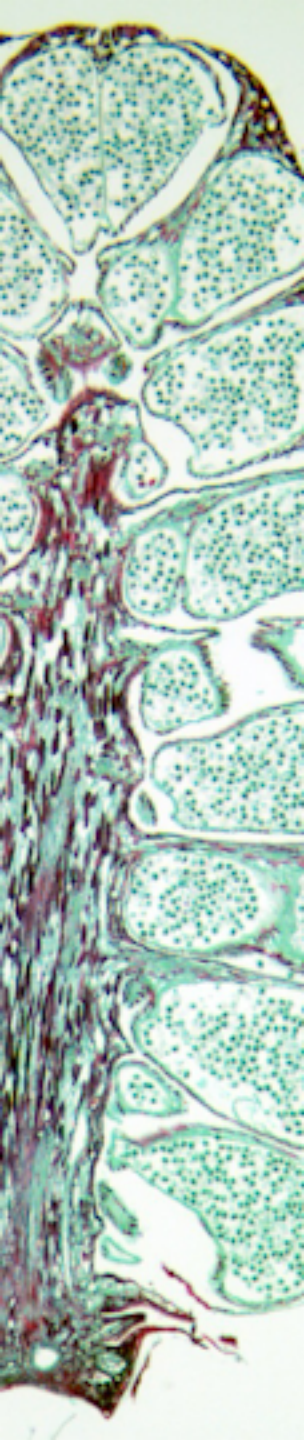


SUMMARY TABLE Comparative Summary of Characteristics of Bryophyte Phyla

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 gametophyte; 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 *Sphagnum*; growth by apical meristem only in Bryidae; some species have leptoids and nonlignified hydroids	Small and nutritionally dependent on gametophyte; 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 gametophyte; 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





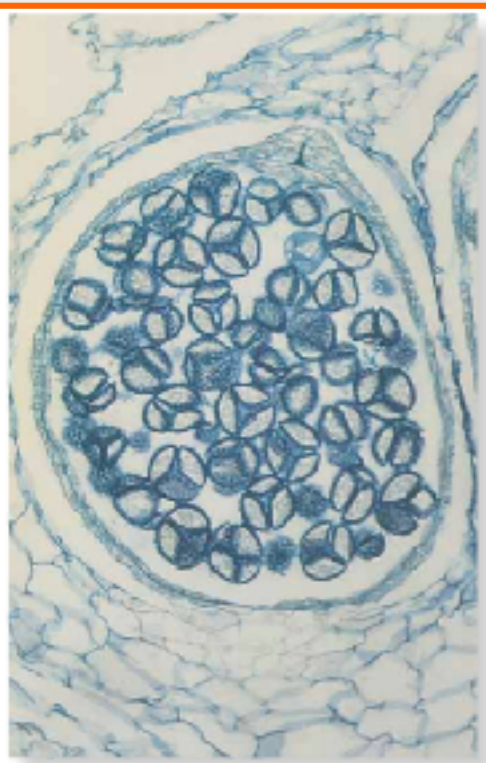


Phylum Marchantiophyta

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.

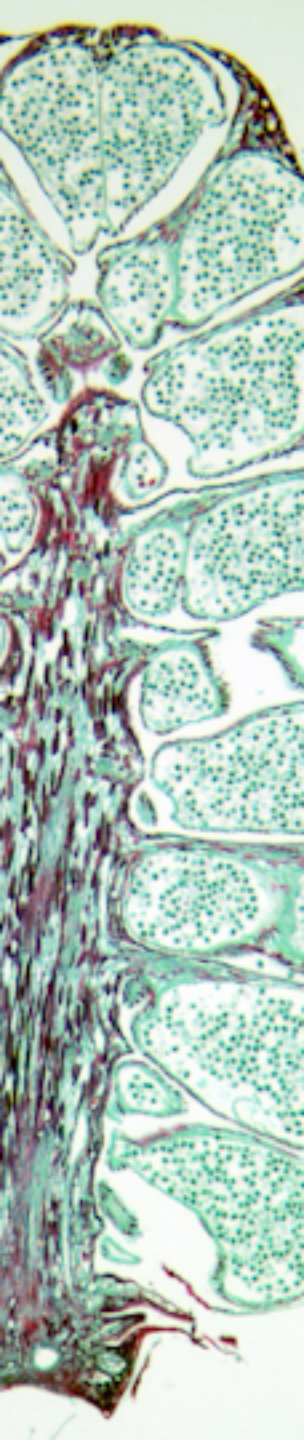


(a)

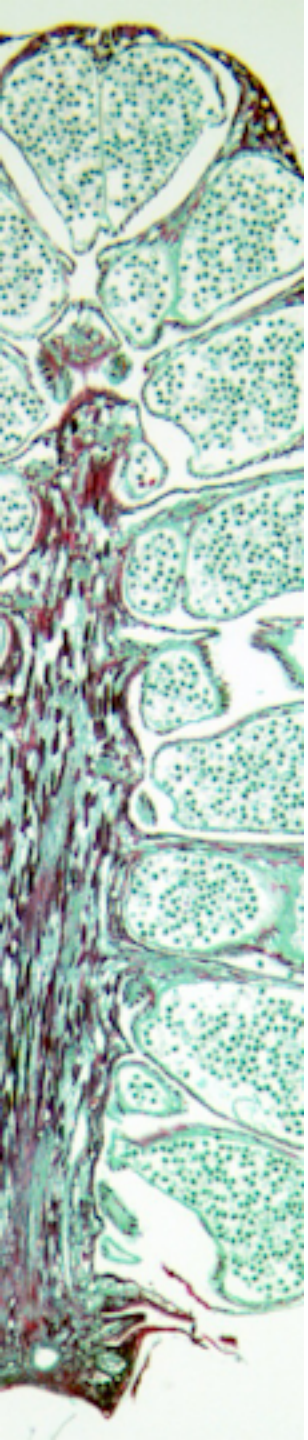


(b)

16–10 *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 **dorsiventrale**, 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, allo 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.



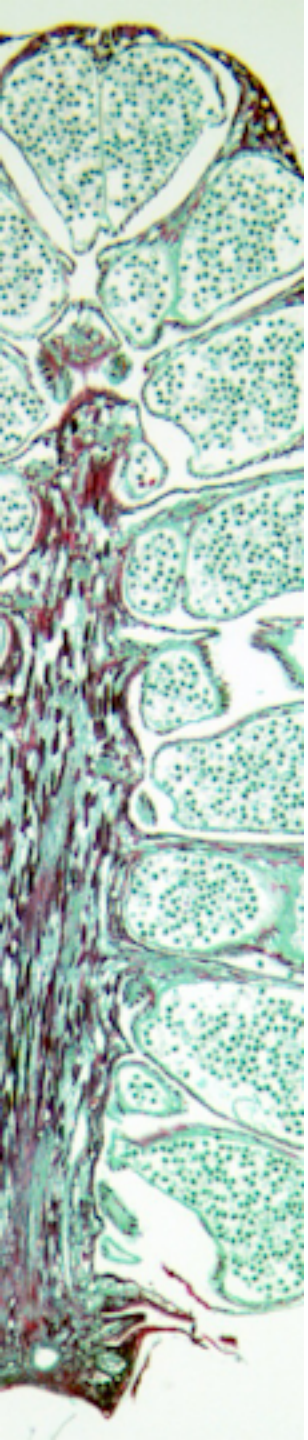
Gli anteridi e archegoni in *Marchantia* sono elevati dal tallo tramite strutture peduncolate dette anteridiofori (a) e archegoniofori (b).

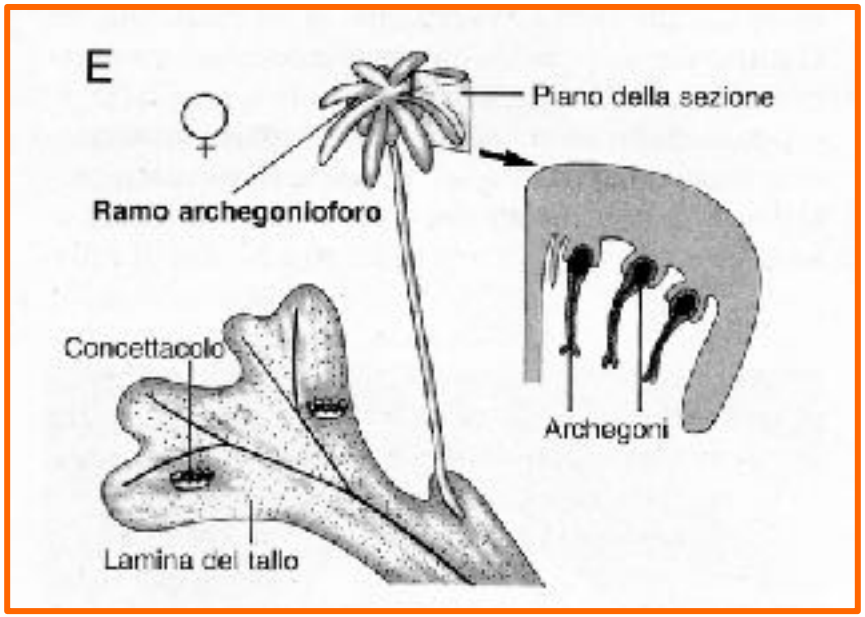


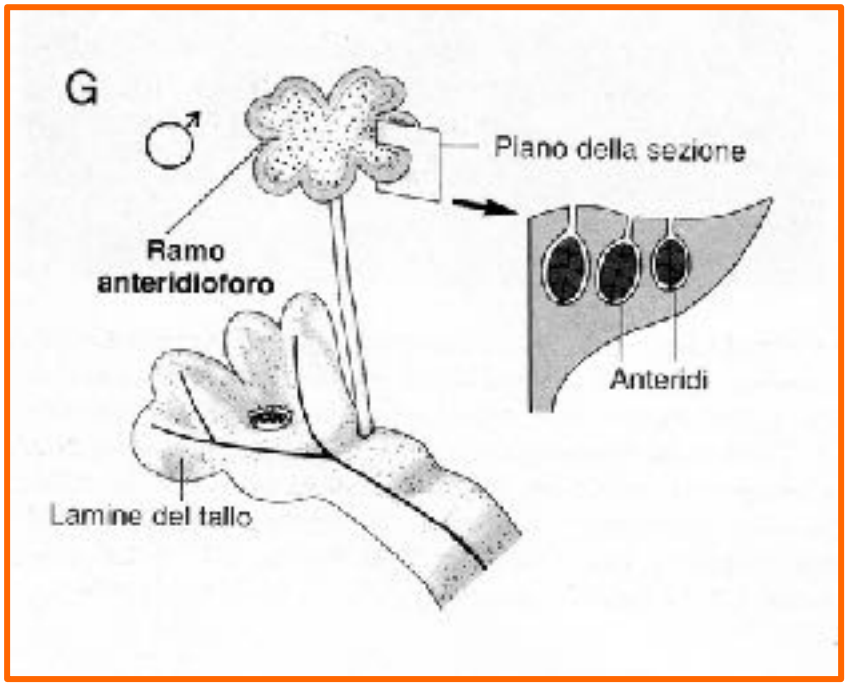
(a)

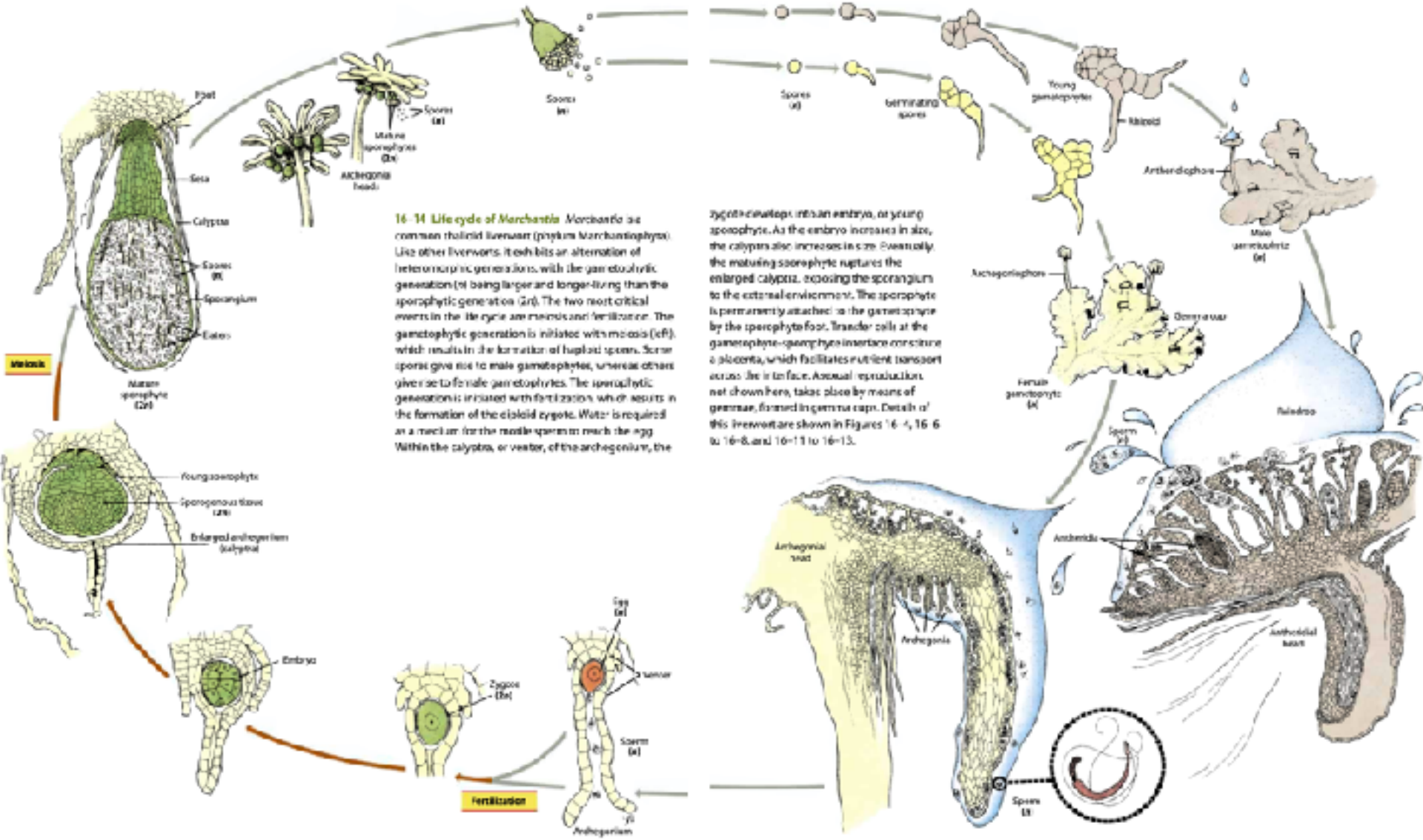


(b)

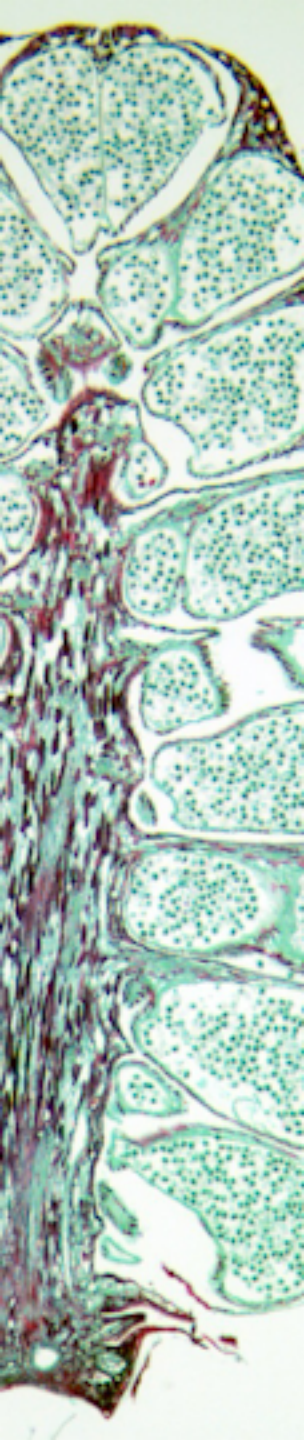



E
♀
Piano della sezione
Ramo archegonioforo
Concettacolo
Archegoni
Lamina del tallo


G
♂
Piano della sezione
Ramo
anteridioforo
Anteridi
Lamine del tallo



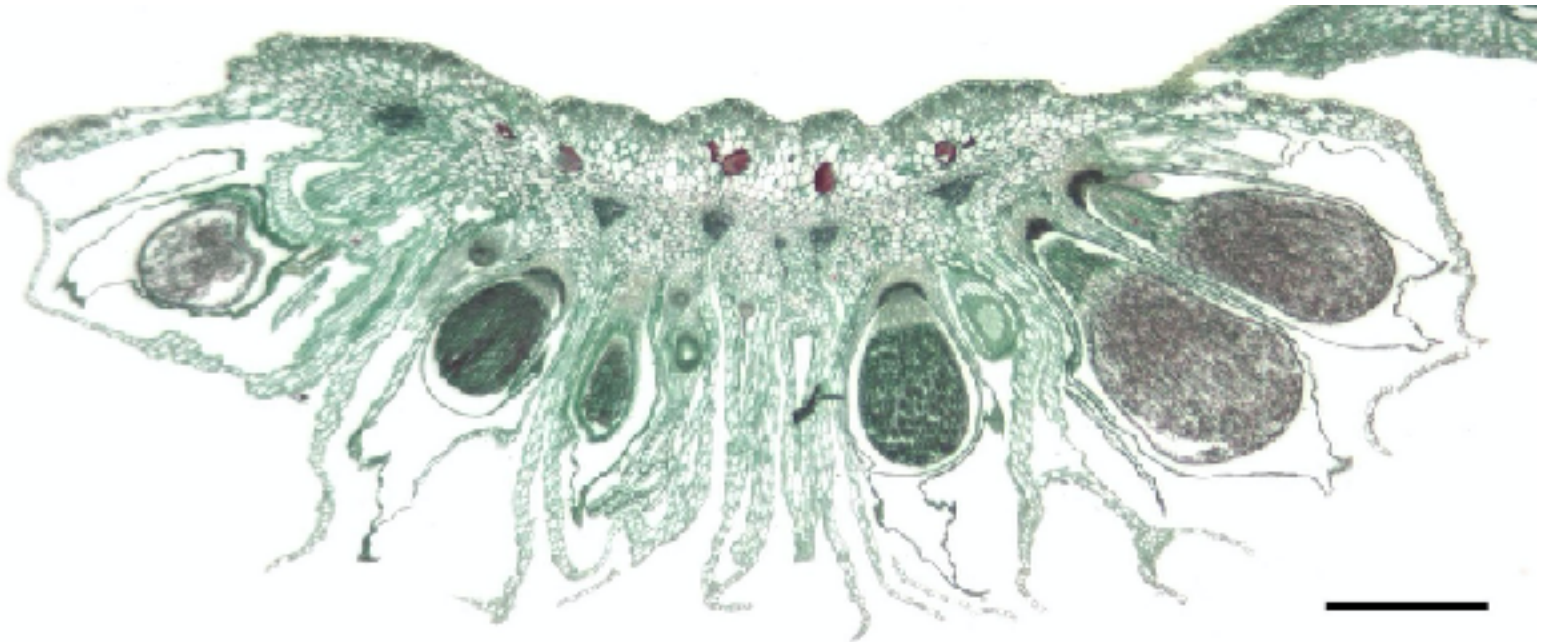
16-14 Life cycle of *Marchantia*. *Marchantia* is a common thalloid liverwort (phylum Marchantiophyta). Like other liverworts, it exhibits an alternation of heteromorphic generations, with the gametophytic generation (n) being larger and longer-living than the sporophytic generation (2n). The two most critical events in the life cycle are meiosis and fertilization. The gametophytic generation is initiated with meiosis (left), which results in the formation of haploid spores. Some spores give rise to male gametophytes, whereas others give rise to female gametophytes. The sporophytic generation is initiated with fertilization, which results in the formation of the diploid zygote. Water is required as a medium for the motile sperm to reach the egg. Within the calyptra, or venter, of the archegonium, the zygote develops into an embryo, or young sporophyte. As the embryo increases in size, the calyptra also increases in size. Eventually the maturing sporophyte ruptures the enlarged calyptra, exposing the sporangium to the external environment. The sporophyte is permanently attached to the gametophyte by the sporophyte foot. Transfer cells at the gametophyte–sporophyte interface constitute a placenta, which facilitates nutrient transport across the interface. Asexual reproduction, not shown here, takes place by means of gemmae, formed in gemma cups. Details of this liverwort are shown in Figures 16-4, 16-6 to 16-8, and 16-11 to 16-13.

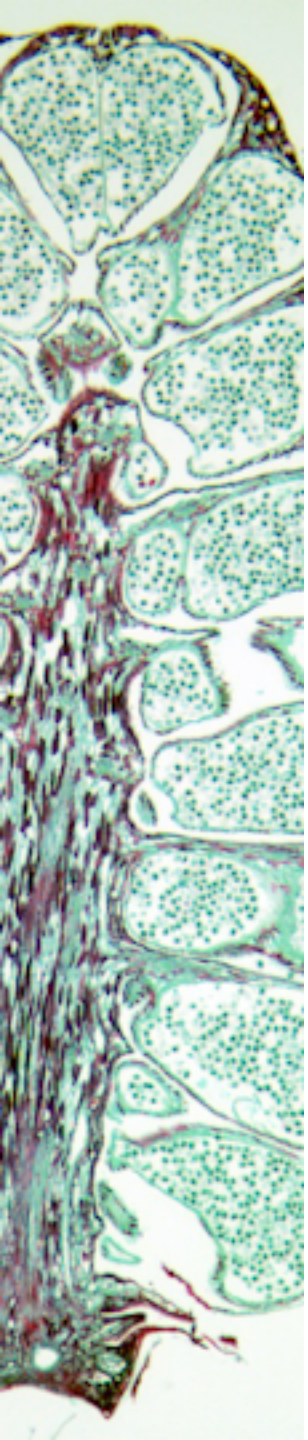




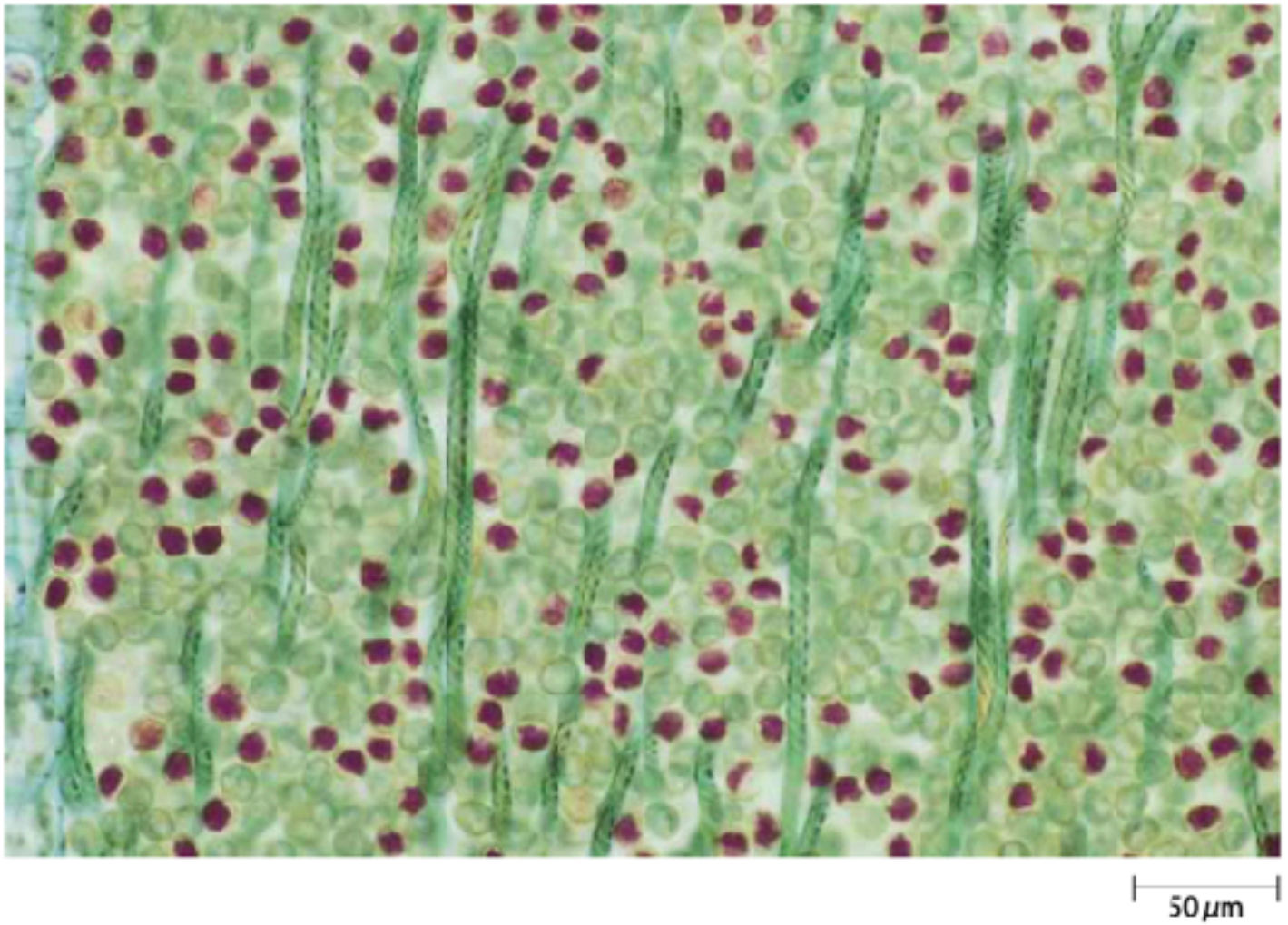
Tallo di *Marchantia polymorpha*
con coppe

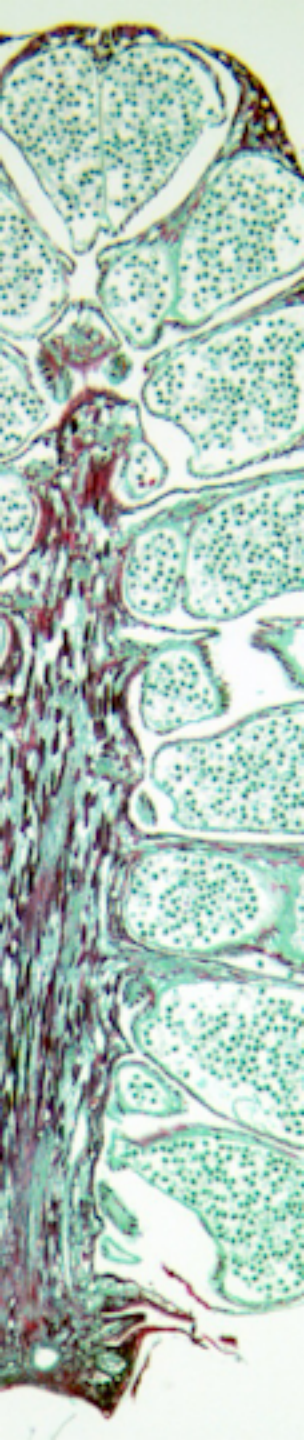
Sporofiti di *Marchantia*
a vari stadi di sviluppo





Spore mature (rosse) e elateri in una capsula di Marchantia

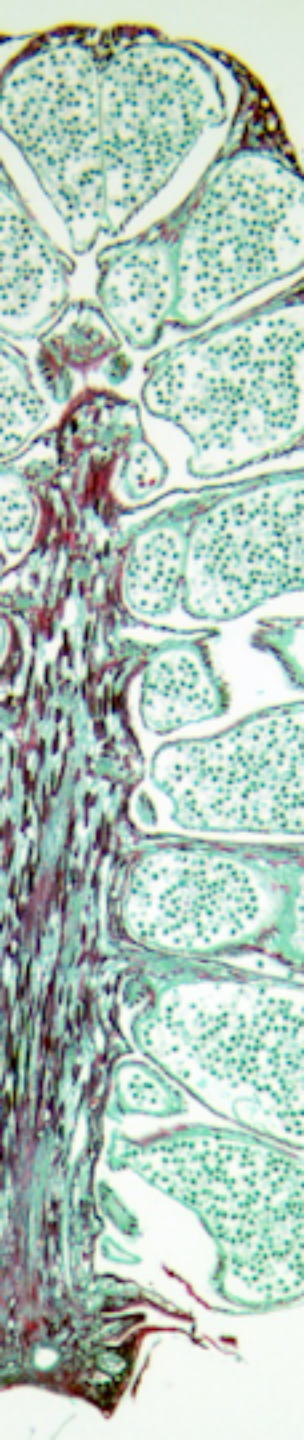




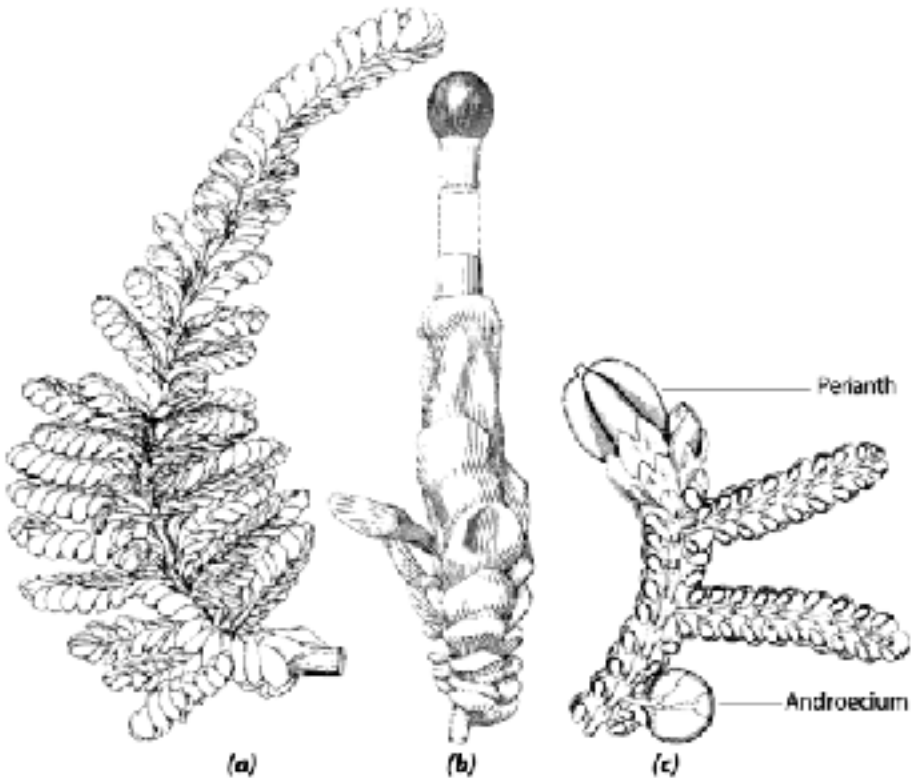


Frullania riparia, una epatica fogliosa

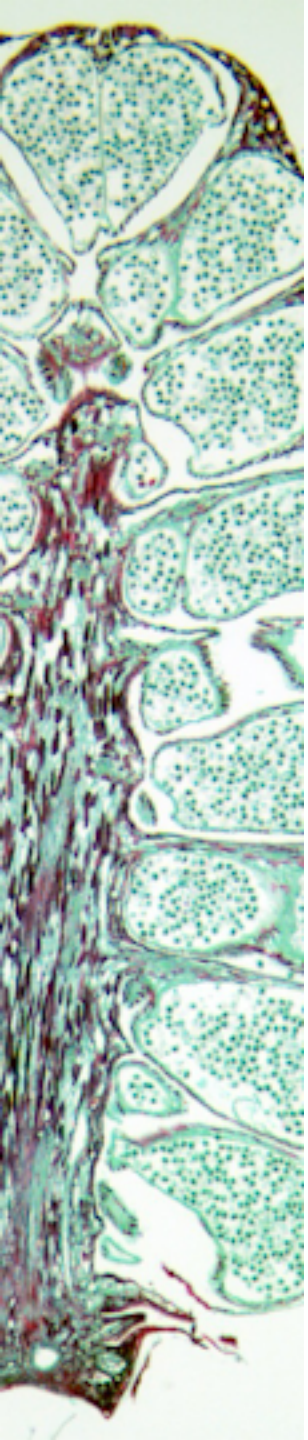
Le epatiche fogliose sono diffuse soprattutto nelle regioni tropicali, dove crescono epifite o epifille, ma alcune specie sono presenti anche in aree temperate.
Le foglioline sono composte da un unico strato di cellule indifferenziate. Vi sono due serie di foglioline opposte su ogni singolo rametto, con una terza fila sulla superficie inferiore dello stesso.



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**.



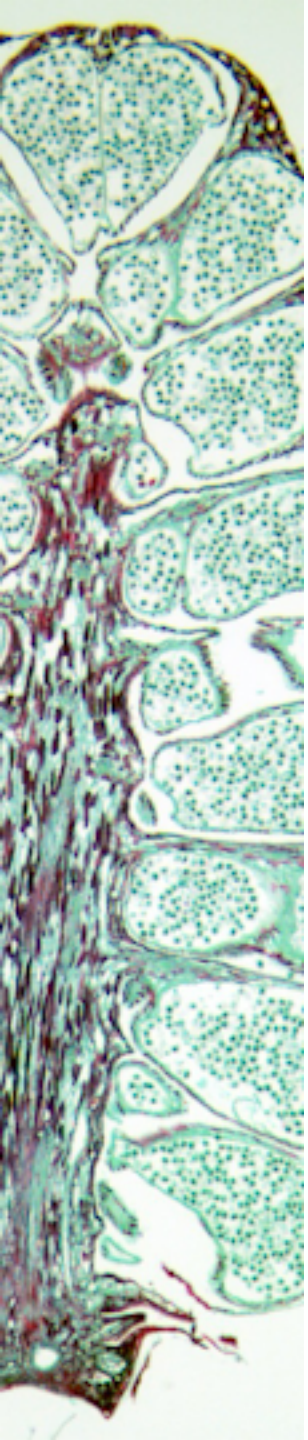
16–15 Leafy liverworts ***(a)*** *Clasmatocolea puccionana*, showing the characteristic arrangement of the leaves. ***(b)*** The end of a branch of *Clasmatocolea humilis*. The capsule and the long stalk of the sporophyte are visible. ***(c)*** A portion of a branch of *Frullania*, showing the characteristic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

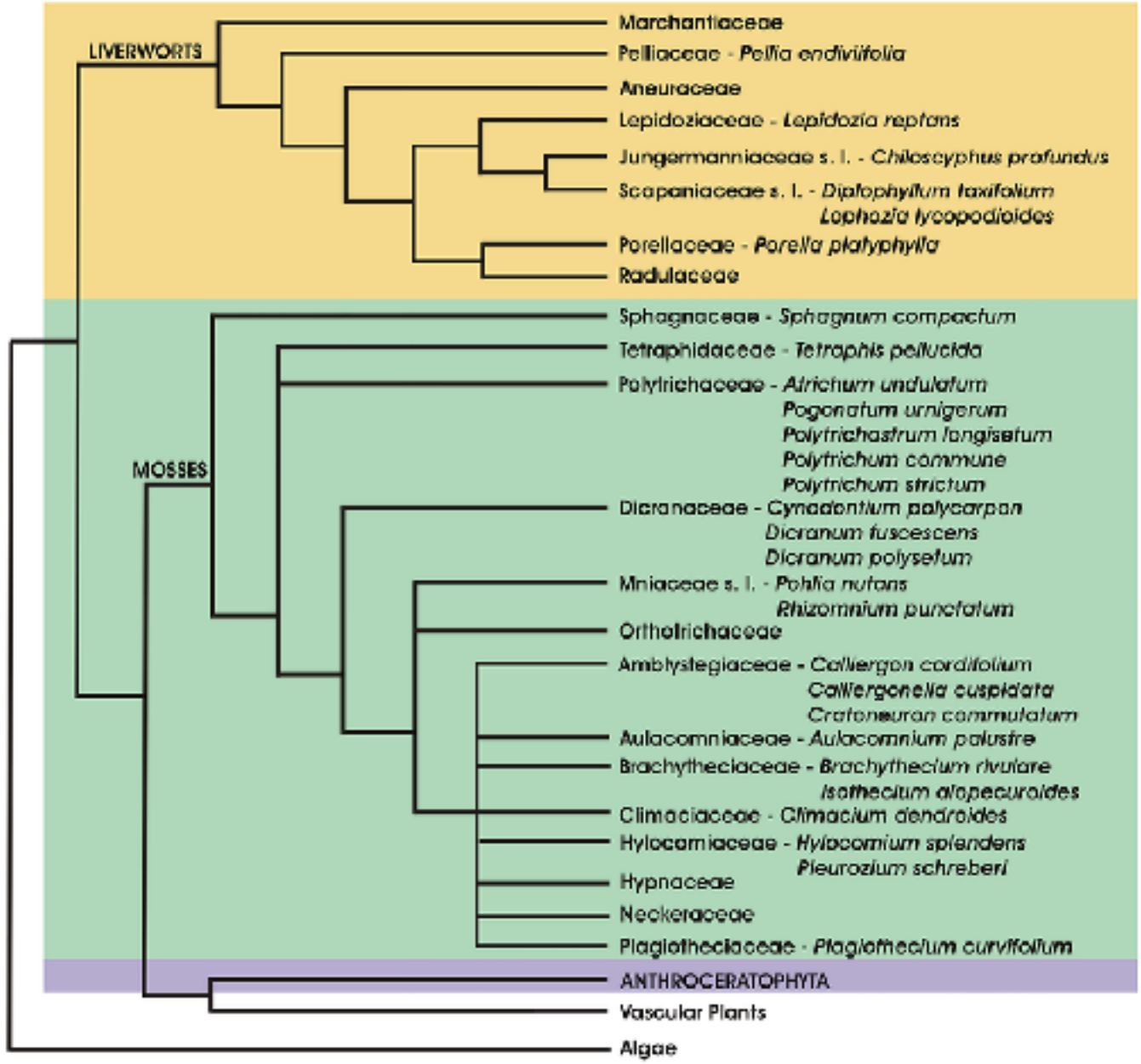


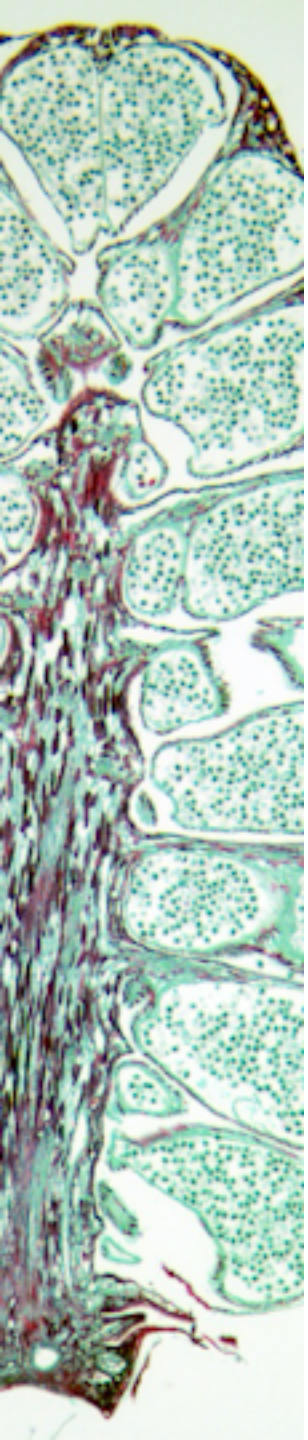
Phylum Bryophyta

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.




LIVERWORTS
MOSSES
Marchantiaceae
Pelliaceae - Pellia endiviifolia
Aneuraceae
Lepidoziaceae - Lepidozia reptans
Jungermanniaceae s. l. - Chiloscyphus profundus
Scapaniaceae s. l. - Diplophyllum taxifolium
Lophozia lycopodioides
Porellaceae - Porella platyphylla
Radulaceae
Sphagnaceae - Sphagnum compactum
Tetraphidaceae - Tetraphis pellucida
Polytrichaceae - Atrichum undulatum
Pogonatum urnigerum
Polytrichastrum longisetum
Polytrichum commune
Polytrichum strictum
Dicranaceae - Cynodontium polycarpon
Dicranum fuscescens
Dicranum polysetum
Mniaceae s. l. - Pohlia nutans
Rhizomnium punctatum
Orthotrichaceae
Amblystegiaceae - Calliergon cordifolium
Calliergonella cuspidata
Cratoneuron commutatum
Aulacomniaceae - Aulacomnium palustre
Brachytheciaceae - Brachythecium rivulare
Isothecium alopecuroides
Climaciaceae - Climacium dendroides
Hylocomiaceae - Hylocomium splendens
Pleurozium schreberi
Hypnaceae
Neckeraceae
Plagiotheciaceae - Plagiothecium curvifolium
ANTHROCEROTOPHYTA
Vascular Plants
Algae

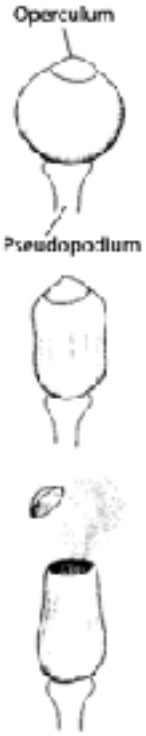




(a)

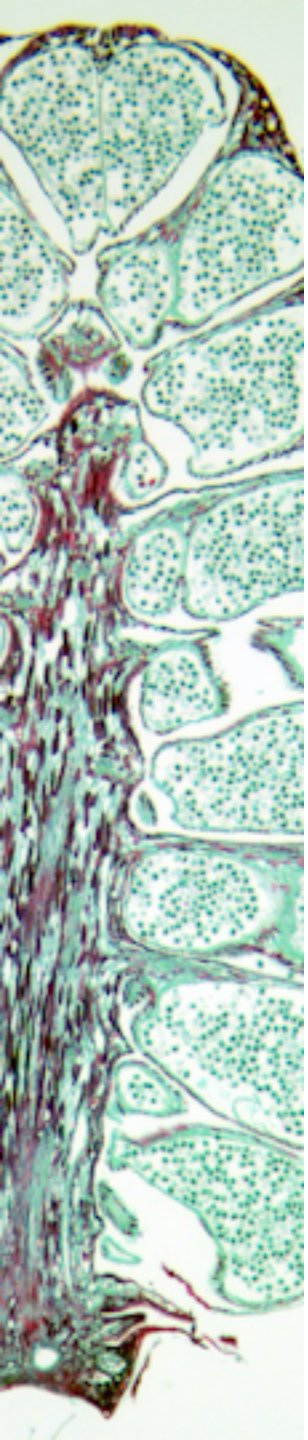


(b)



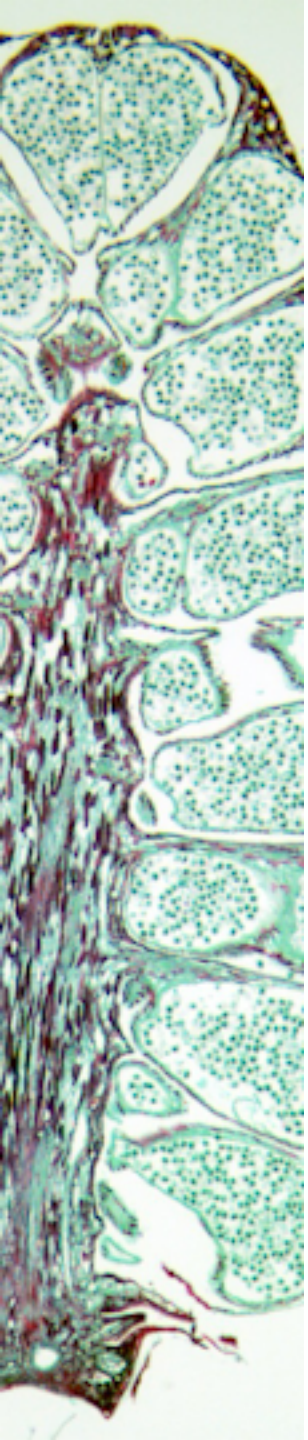
(c)

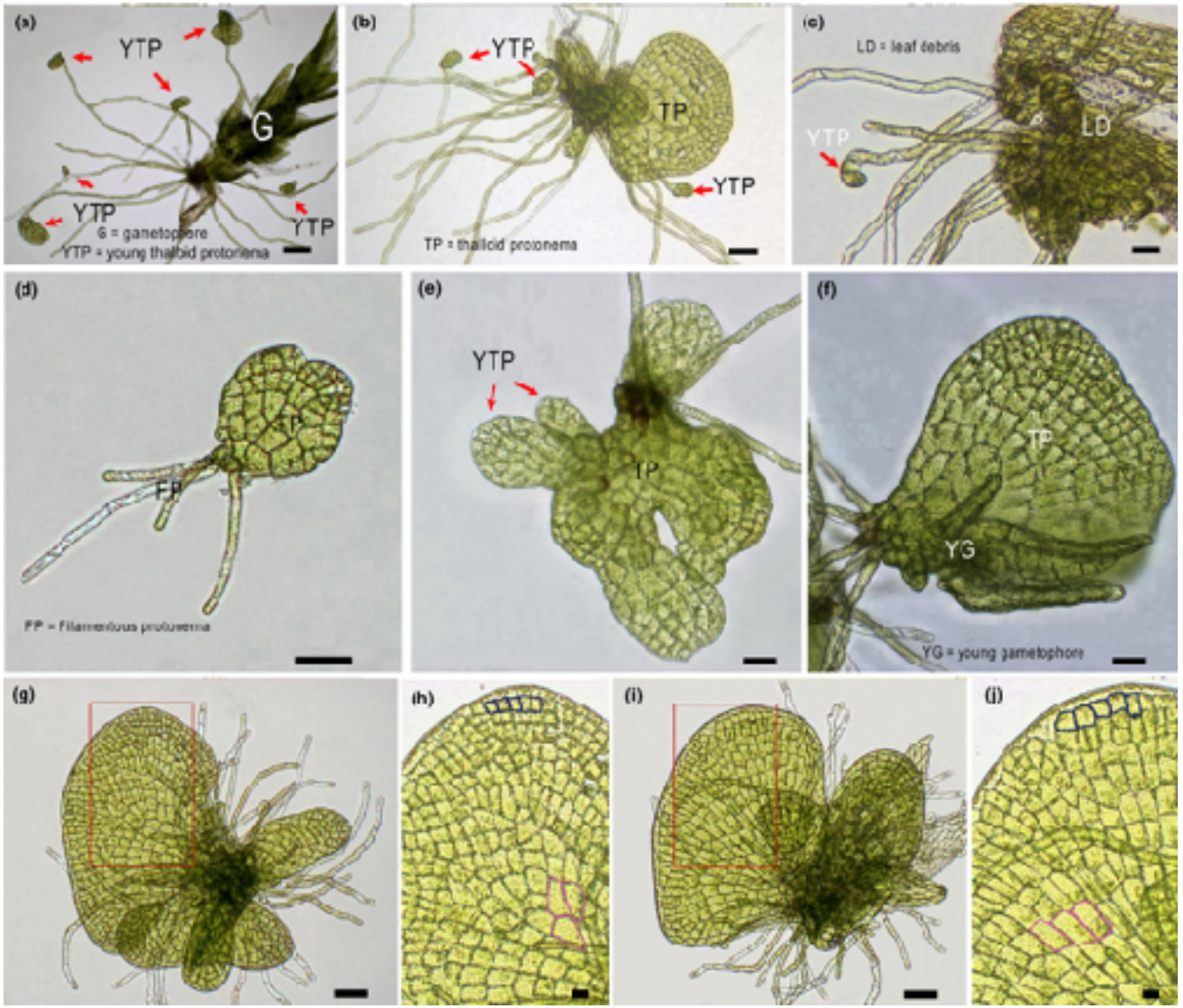
16–17 A peat moss, *Sphagnum* ***(a)*** A gametophyte, with many attached sporophytes. Some of the capsules, such as the two at the front, have already discharged their spores. ***(b)*** Structure of a leaf. Large, dead hyaline cells (pale blue), with ringlike or spiral wall thickenings, are surrounded 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.

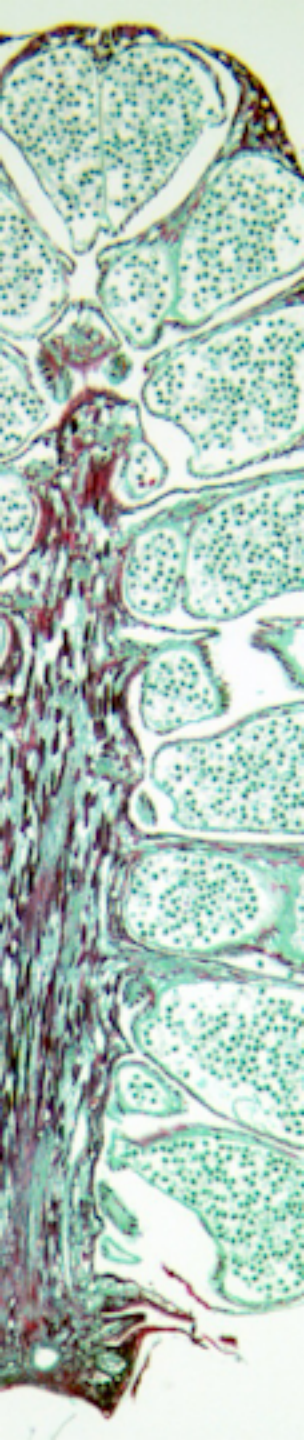


Lo sporofito degli sfagni è caratteristico. Quella che sembra la seta in realtà è una porzione del gametofito, detta **pseudopodio**. La seta in realtà è brevissima. La **capsula** è tondeggiante, di colore rossastro, chiusa da un **opercolo** delimitato da una scanalatura.
Le cellule della capsula,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




(a)
YTP
G
YTP
YTP
G = gametophore
YTP = young thallloid protonema
(b)
YTP
TP
YTP
TP = thalloid protonema
(c)
LD = leaf debris
YTP
LD
(d)
TP
FP
FP = Filamentous protonema
(e)
YTP
TP
(f)
TP
YG
YG = young gamelophore
(g)
(h)
(i)
(j)



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_2 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_2 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_2 e le temperature globali.