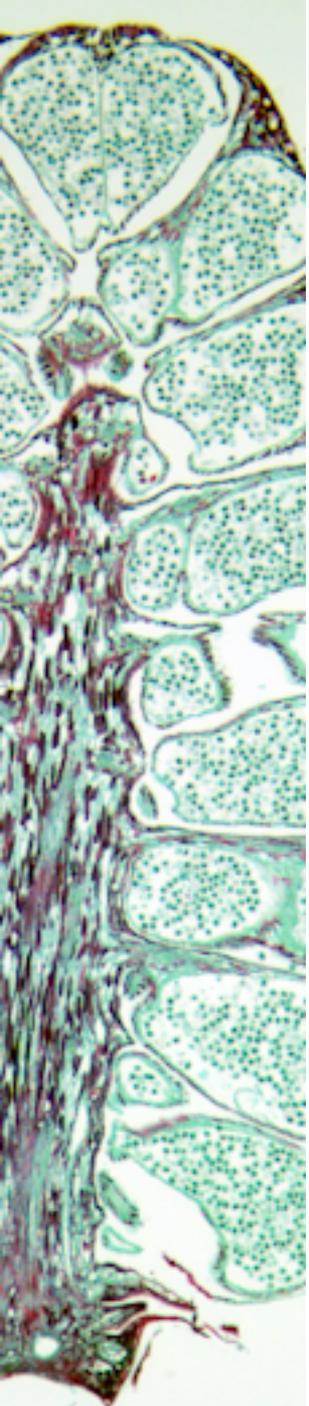


I cicli metagenetici

D = Diploid

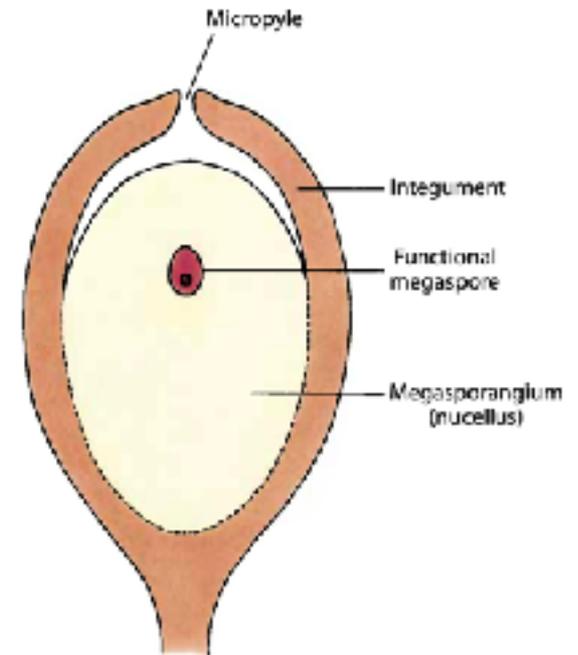
H = Haploid



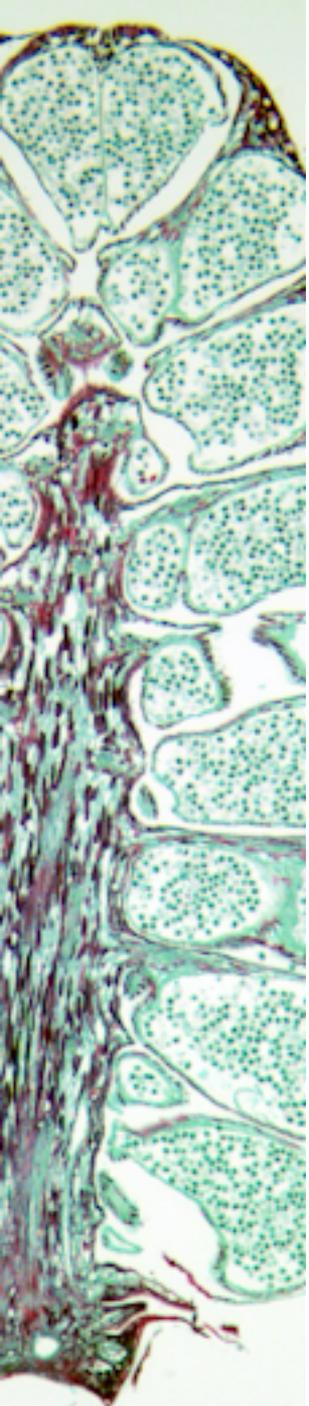
Tutte le **spermatofite** sono **eterosporee**, e producono mega- e micropore, che germinano in mega- e microgametofiti.

La produzione di semi è, tuttavia, una forma estrema di eterosporia.

Un **seme** è un **ovulo maturo** che contiene un **embrione**. L'**ovulo immaturo** è un **megasporangio**, la struttura in cui vengono prodotte le megaspore, circondato da uno o due strati aggiuntivi di tessuto, i **tegumenti**.



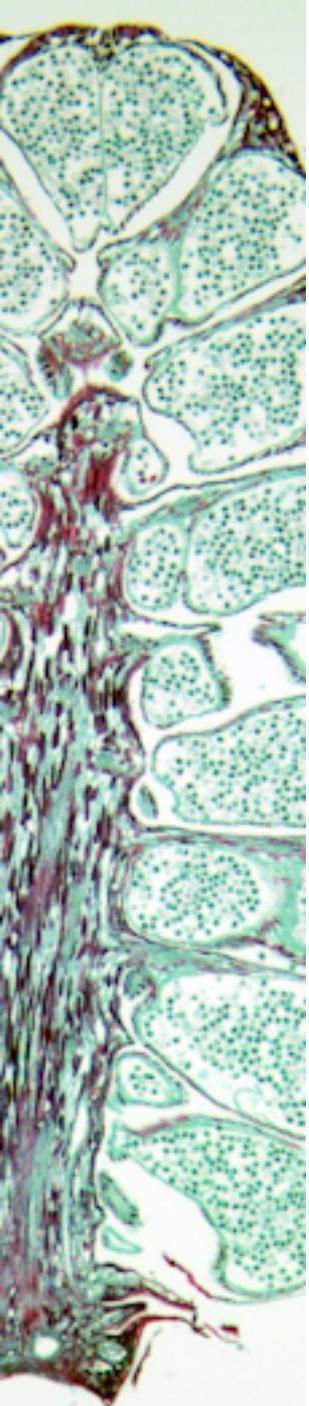
18-1 Longitudinal section of an ovule The ovule consists of a megasporangium (nucellus) enveloped by an integument with an opening, the micropyle, at its apical end. A single functional megaspore is retained within the megasporangium and will give rise to a megagametophyte that is retained within the megasporangium. Following fertilization, the ovule matures into a seed, which becomes the unit of dispersal. Gymnosperm ovules have a single integument, whereas angiosperm ovules typically have two.



Numerosi eventi hanno portato all'evoluzione dell'ovulo, tra cui:

1. Ritenzione delle megaspore all'interno del megasporangio carnoso, chiamato **nocella** nelle piante da seme. NB: il megasporangio non rilascia le spore.
2. Riduzione del numero di **cellule madri** delle megaspore in ciascun megasporangio a una.
3. Sopravvivenza di solo una **megaspora funzionale** delle quattro prodotte dalla cellula madre.
4. Formazione di un gametofito femminile all'interno della sola megaspore funzionale (**gametofito femminile endosporico**) che viene protetto all'interno del megasporangio.
5. Sviluppo dell'**embrione** all'interno del gametofito femminile.
6. Formazione di un **tegumento** che avvolge il megasporangio, ad eccezione di un'apertura al suo apice chiamata **micropilo**.
7. Modifica dell'apice del megasporangio per ricevere microspore o granuli pollinici.

A questi eventi è associato uno spostamento dell'unità di dispersione dalla megaspore al seme.

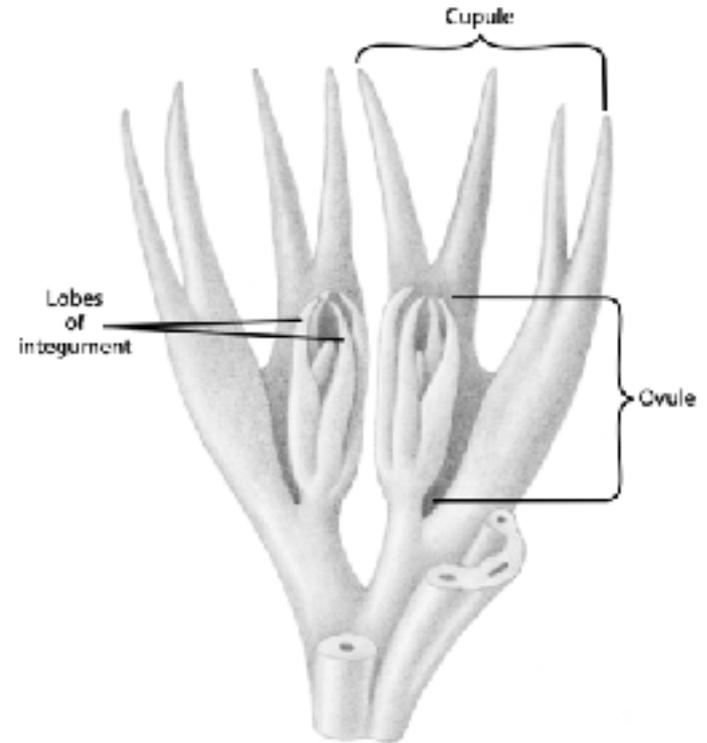


L'ordine esatto in cui sono comparse/i queste evoluzioni/adattamenti è sconosciuto. Sappiamo che si sono verificati abbastanza presto nella storia delle piante vascolari, perché gli ovuli o i semi più antichi sono del tardo Devoniano (circa 365 milioni di anni fa).

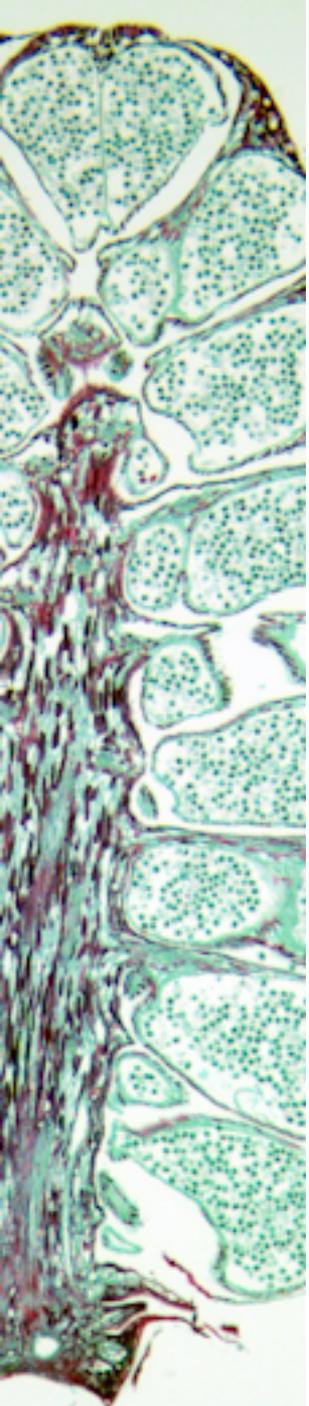
Una delle prime piante a seme è stata *Elkinsia polymorpha*.

L'ovulo era costituito da una nocella e quattro o cinque lobi tegumentari non fusi tra di loro. I lobi si curvavano verso l'interno in corrispondenza dell'apice.

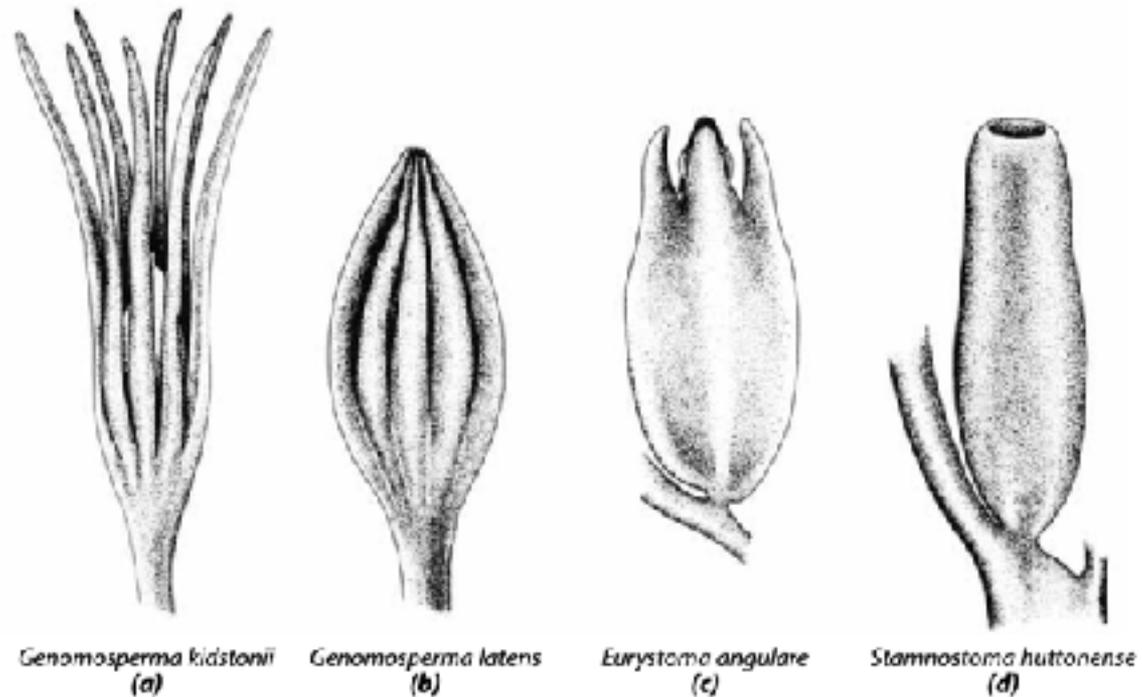
Gli ovuli erano circondati da strutture sterili ramificate dicotomicamente.



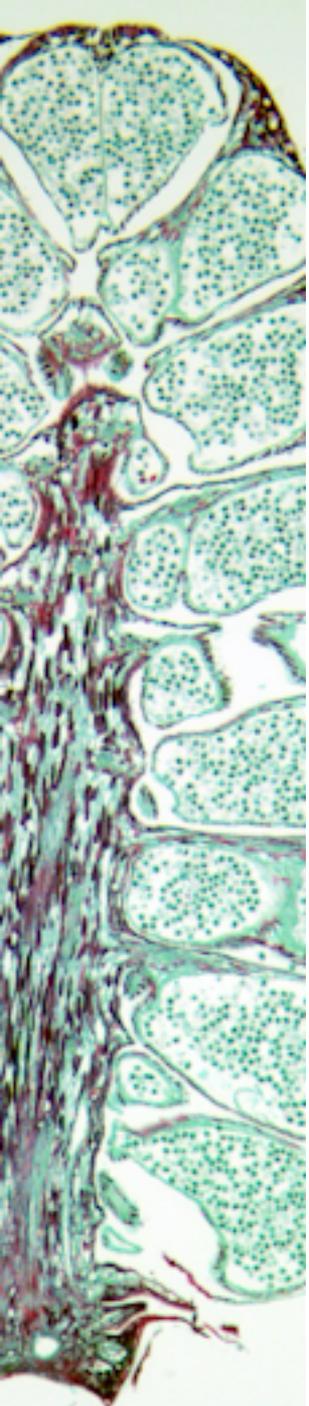
18-2 *Elkinsia polymorpha* Reconstruction of a fertile branch of the Late Devonian plant *Elkinsia polymorpha*, showing its ovules. Each ovule was overtopped by a dichotomously branched, sterile structure called a cupule. Note the more or less free lobes of the integument.



I tegumenti degli ovuli apparentemente si sono evoluti attraverso la graduale fusione dei lobi tegumentari, fino a che l'unica apertura rimasta era il micropilo.



18-3 Evolution of integuments Seedlike structures in several Paleozoic plants, showing some potential stages in the evolution of the integument. (a) In *Genomosperma kidstonii* (Gk. *genomein*, "to become," and *sperma*, "seed"), eight fingerlike projections arise at the base of the megasporangium and are separate for their entire length. (b) In *Genomosperma latens*, the integumentary lobes are fused from the base of the megasporangium for about a third of their length. (c) In *Eurystoma angulare*, fusion is almost complete, and (d) in *Stamnostoma huttonense*, it is complete, with only the micropyle remaining open at the top.



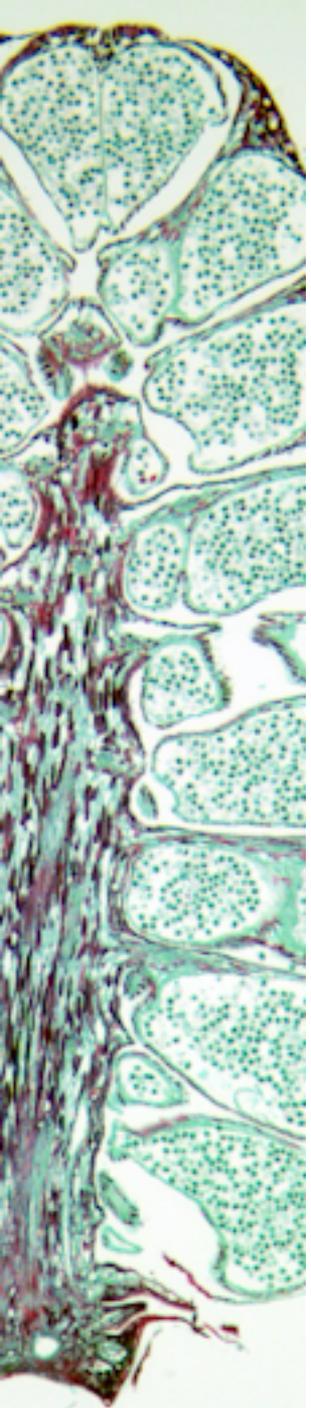
Nelle moderne piante a seme, l'ovulo è costituito da una **nocella** avvolta da uno o due **tegumenti** con un **micropilo**.

Nelle gimnosperme, quando gli ovuli sono pronti per la fecondazione, la nocella contiene un **megagametofito** composto da tessuto nutritivo e **archegoni**. Dopo la fecondazione, i tegumenti divengono il rivestimento del seme.

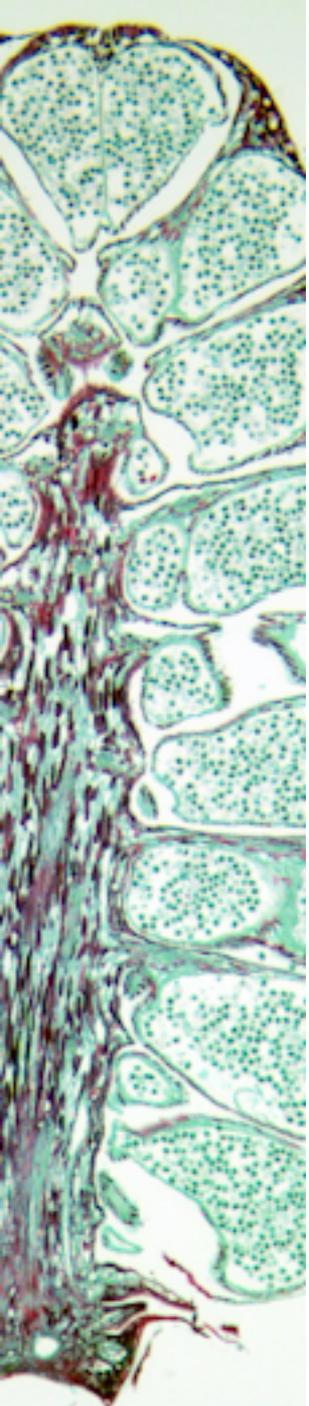
Nella maggior parte delle moderne spermatofite, un **embrione** si sviluppa all'interno del seme prima della dispersione. Vi sono eccezioni come *Ginkgo* e molte specie del phylum Cycadophyta. Tutti i semi contengono riserve nutritive per l'embrione.

Le spermatofite comparvero nel tardo Devoniano (ca. 365 mln di anni fa). Diverse delle linee evolutive sono scomparse, come le felci a seme, mentre altre sono giunte fino a noi, come le conifere. Tutte le spermatofite possiedono **megafilli**, che possono essere modificati in aghi o squame, in particolare nelle gimnosperme.

Oggi le spermatofite viventi vengono divise in cinque phyla: Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta e Anthophyta. Le Anthophyta sono le angiosperme; i restanti quattro phyla sono comunemente indicati come gimnosperme.



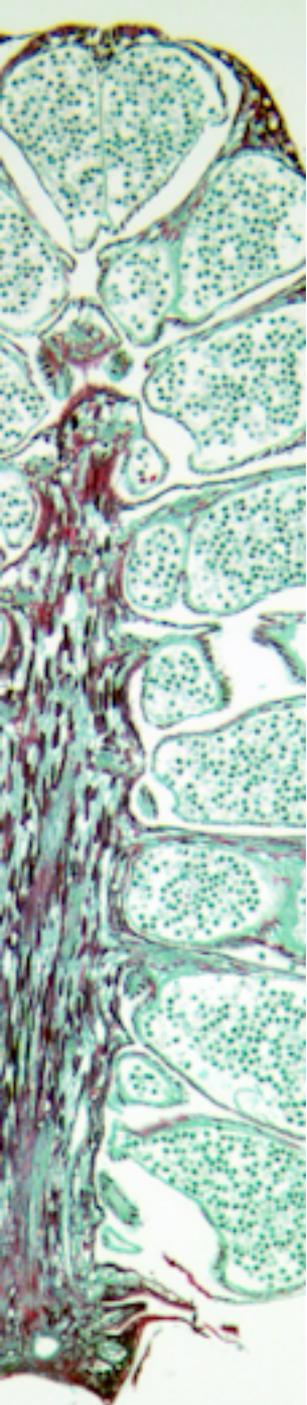
Le gymnosperme



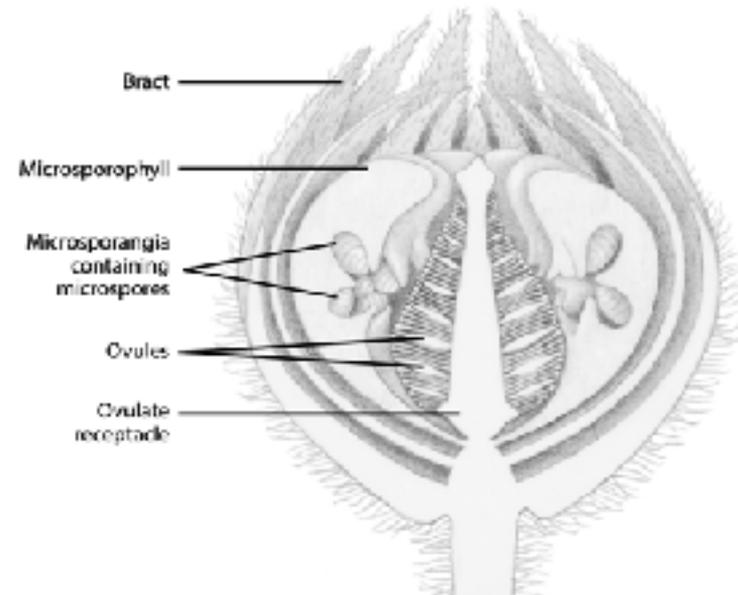
I termini **gimnosperme** e **angiosperme** derivano dal greco. La desinenza **-sperma** vuol dire **seme**, mentre **gimno-** e **angio-** significano rispettivamente “**nudo**” e “**inscatolato**”, o “**vestito**” (ovvero, racchiuso in un **ovario**). Le gimnosperme viventi sono tutte arboree o arbustive.

Tra le gimnosperme estinte, le pteridosperme (felci a seme), sono un gruppo artificiale molto vario, che annovera rappresentanti fossili dal devoniano al giurassico. La loro forma variava da piante sottili e ramificate a piante con l'aspetto di felci arboree. Rimane incerto il modo esatto in cui i diversi gruppi di pteridosperme siano collegati alle gimnosperme viventi.

Un altro gruppo di gimnosperme estinte, le Bennettitales, consisteva in piante con foglie simili a palme. Queste sono un gruppo enigmatico, che scompare dai reperti fossili durante il Cretaceo. Alcuni paleobotanici ritengono che possano essere state parte della stessa linea evolutiva delle angiosperme, ma la loro filogenesi non è ancora chiara. Si caratterizzavano per le strutture riproduttive simili a fiori, in alcune specie anche bisessuali, a differenza delle strutture riproduttive unisessuali delle gimnosperme.

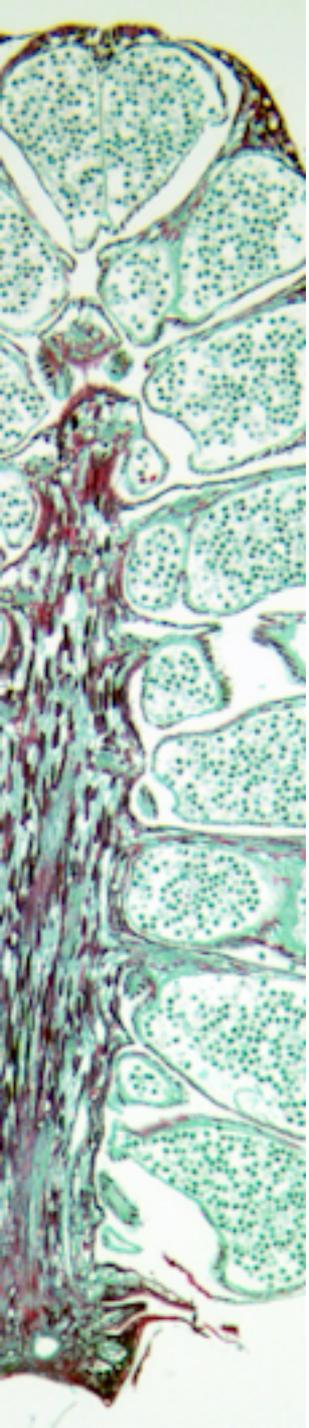


(a)



(b)

18-9 Bennettitales (a) Reconstruction of *Wielandiella*, an extinct gymnosperm from the Triassic. *Wielandiella* has a forked branching pattern. A single strobilus, or cone, is borne at each fork. (b) Diagrammatic reconstruction of the bisporangiate, or bisexual, strobilus of *Williamsonella coronata* from the Jurassic. The strobilus consists of a central ovulate receptacle surrounded by a whorl of microsporophylls bearing microsporangia containing microspores, which develop into microgametophytes (pollen grains). Hairy bracts enclose the reproductive parts.



Importanza delle gimnosperme:

Sono fonte fondamentale di legno di buona/ottima qualità; polpa per carta; sostanze resinose (es. trementina);

Forniscono biomasse per la combustione;

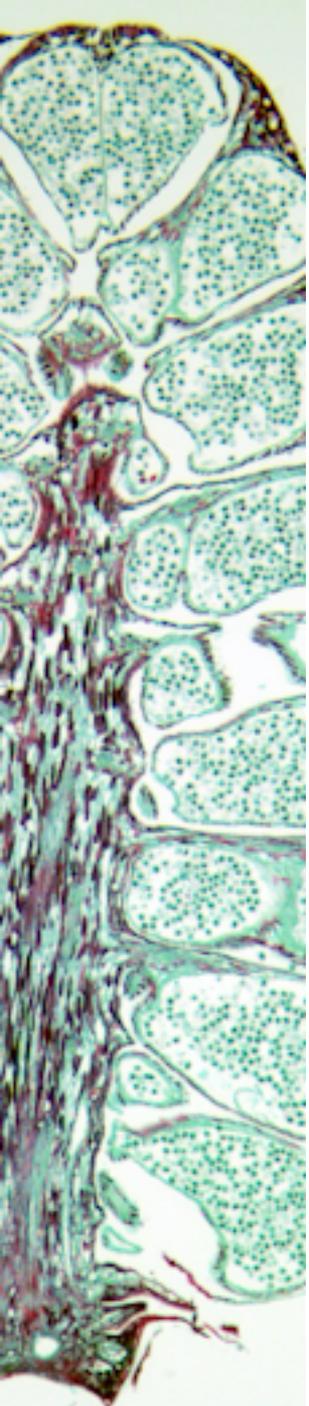
Alcuni sono fonti di farmaci anche molto potenti (es. taxolo; principi attivi del *Ginkgo*);

Sono fonte di cibo per molti animali (es. insetti, uccelli, piccoli, mammiferi);

Sono importanti edificatori ecologici;

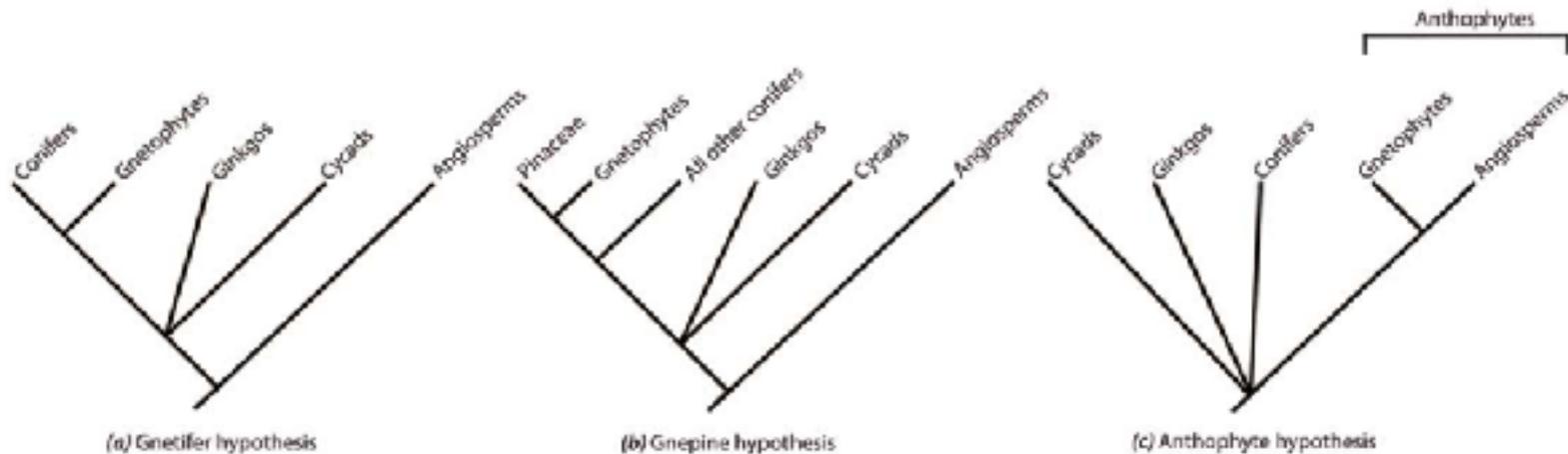
Sono largamente impiegati nei giardini e parchi;

Alcuni rappresentanti sono tra i più longevi patriarchi dei nostri boschi.

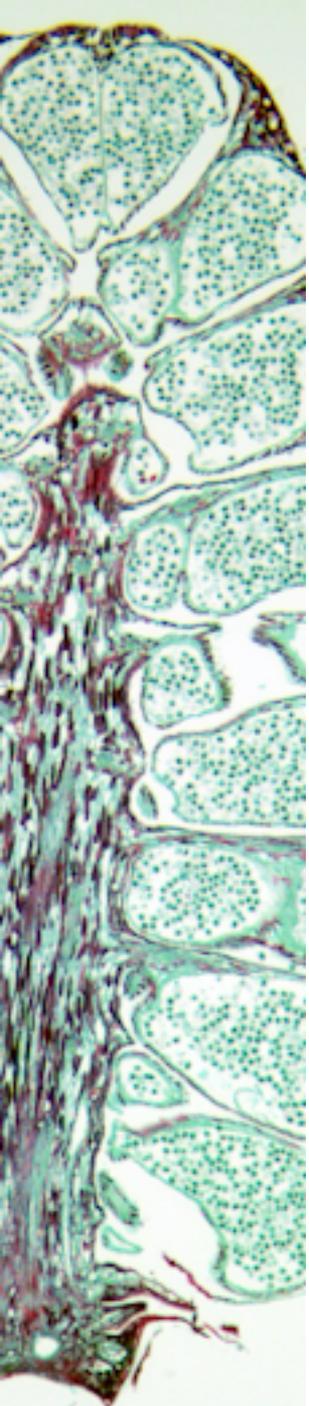


Le gimnosperme rappresentano una serie di linee evolutive diverse. Ne esistono circa 840, a fronte di ca. 300.000 angiosperme, ma alcune gimnosperme sono spesso dominanti su ampie aree.

Diverse sono le ipotesi sui rapporti filogenetici tra i diversi gruppi di gimnosperme e le angiosperme. Due delle più supportate vedono le gimnosperme come un gruppo monofiletico, mentre una ipotesi, diffusa ma probabilmente da scartare, le vede con un raggruppamento parafiletico, in quanto le Gnetophytes sarebbero un sister group delle angiosperme.



18-10 Alternative hypotheses of relationships among the five major extant lineages of seed plants (a) The gnetifer hypothesis proposes that the gnetophytes are most closely related to conifers. (b) The gnepine hypothesis proposes that the gnetophytes are nested within the conifers as the sister group of the Pinaceae. (c) According to the anthophyte hypothesis, the gnetophytes are most closely related to angiosperms.



Nelle felci e in altre piante vascolari senza semi, è necessaria l'acqua affinché lo sperma mobile, flagellato, raggiunga e fertilizzi le uova.

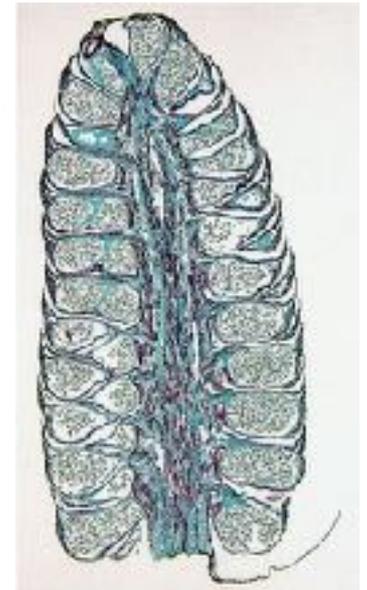
Nelle gimnosperme, tuttavia, l'acqua non è più necessaria, grazie alla comparsa dei **granuli pollinici**. Il granulo pollinico, struttura aploide paucicellulare, viene trasportato - di solito passivamente, dal vento - in prossimità di un megagametofito, all'interno di un ovulo. Questo processo si chiama **impollinazione**.

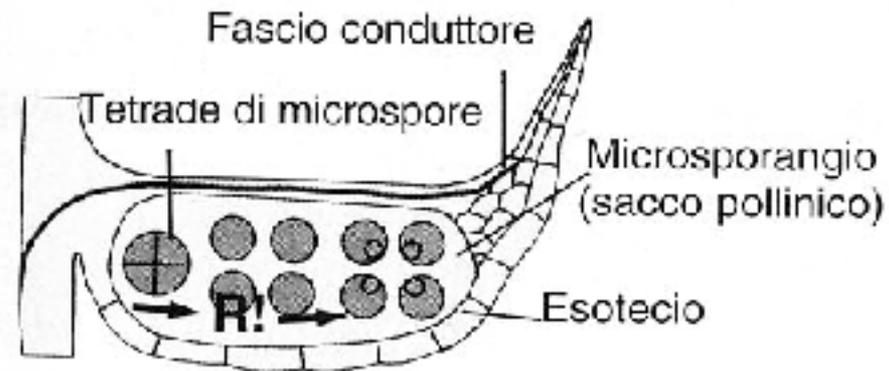
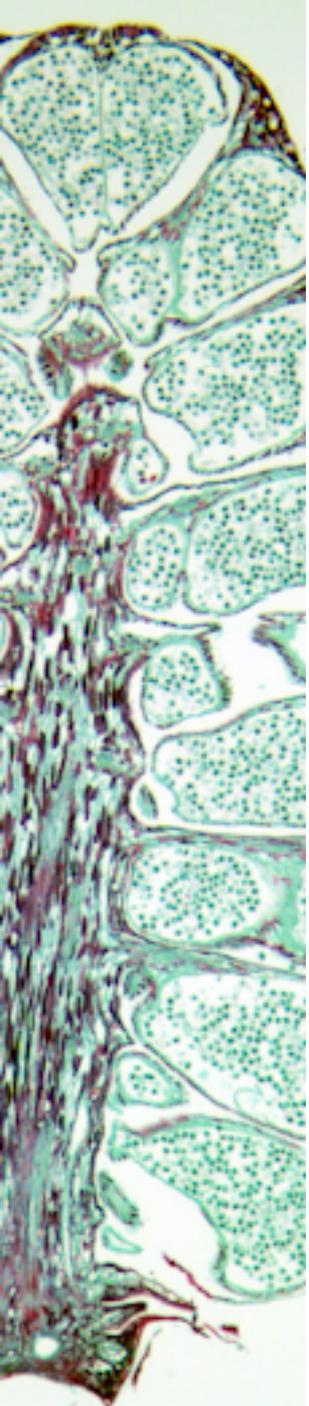


Perianzio

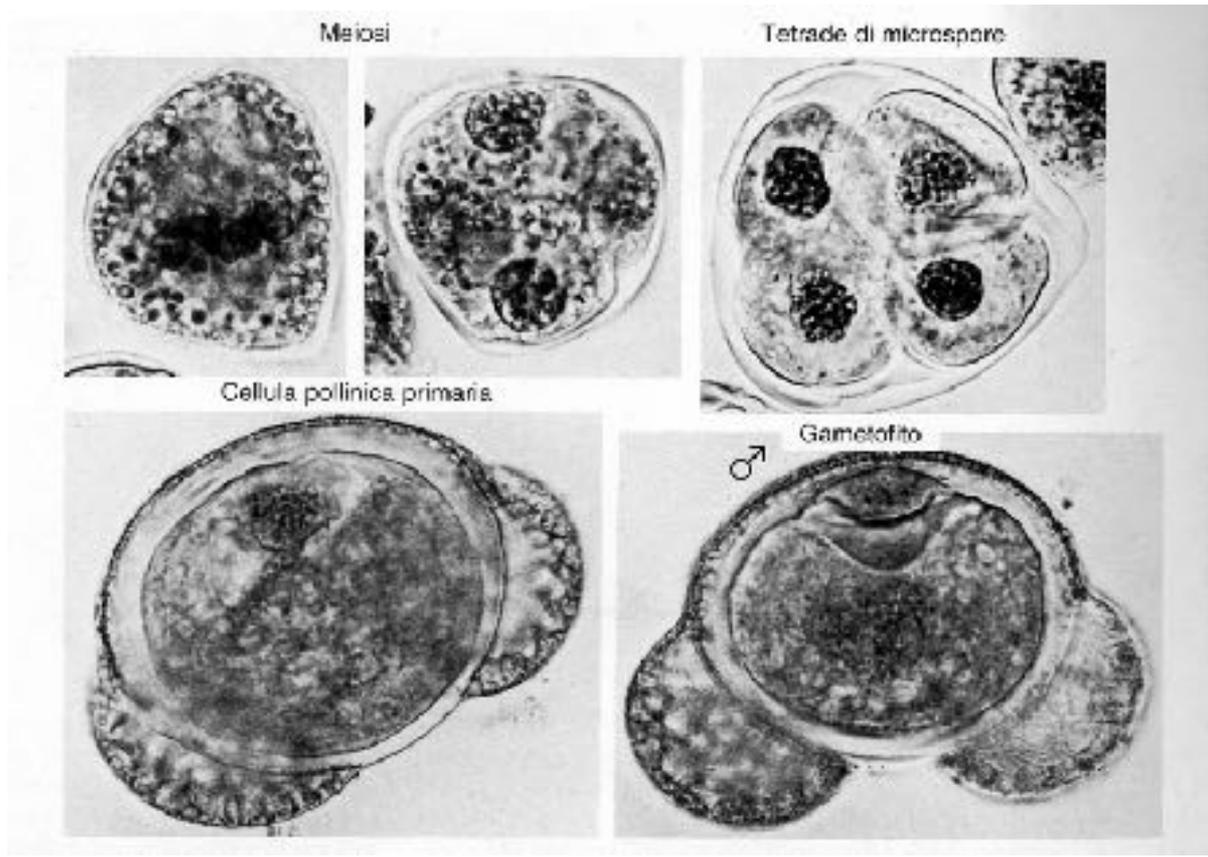
**Cono di
microsporofilli
(fiore ♂)**

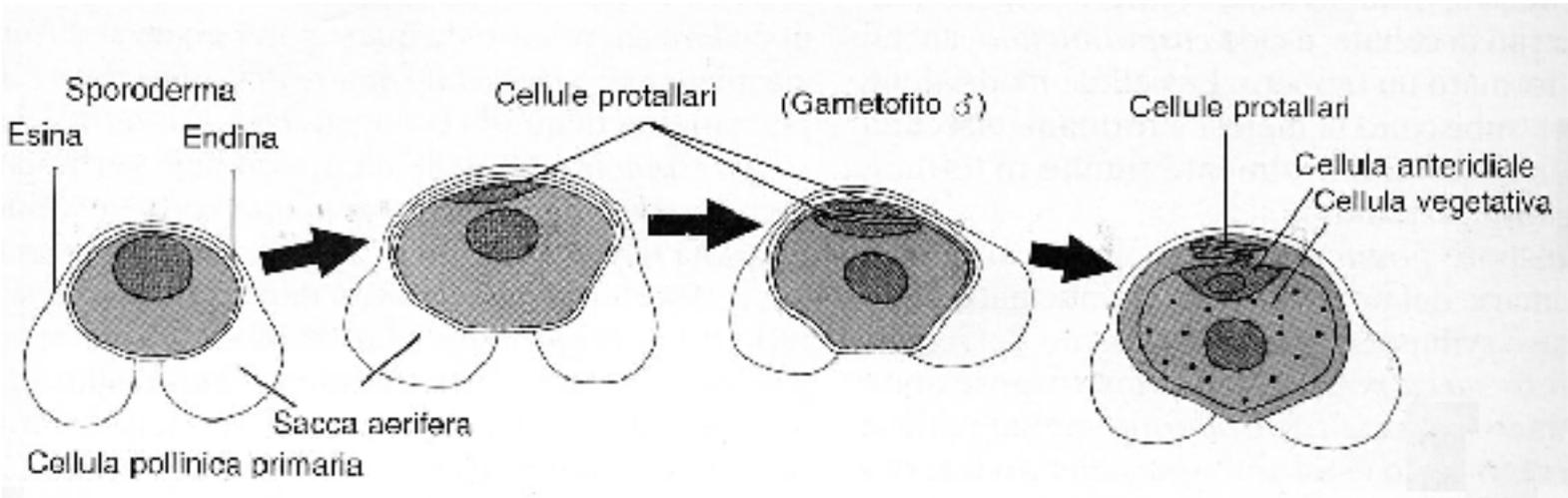
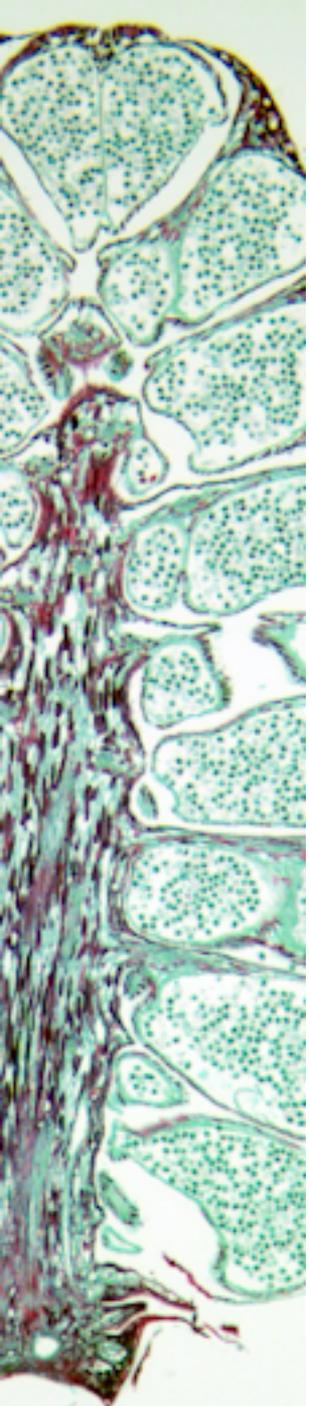
Strobilo maschile
in *Pinus*





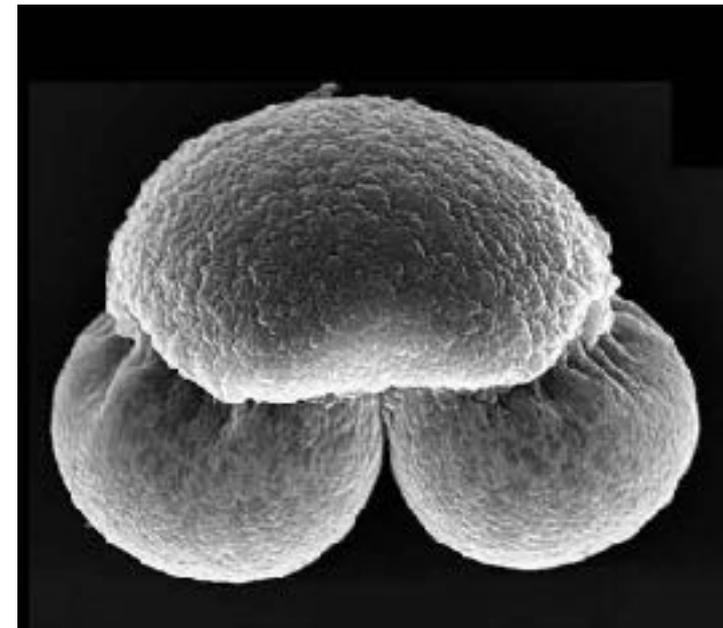
Microsporofillo

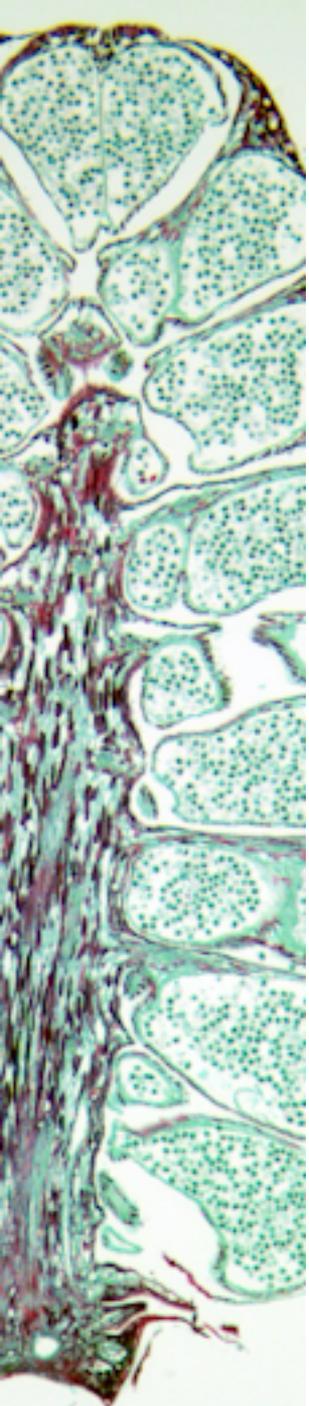




Il microgametofito è protetto da una doppia parete, formata da uno strato interno detto **endina**, principalmente **cellulosico**, e uno strato esterno di **esina**, ricco in **sporopolleina**.

Le **sacche aerifere** sono tipiche delle gimnosperme, e non sono presenti nei pollini delle angiosperme.





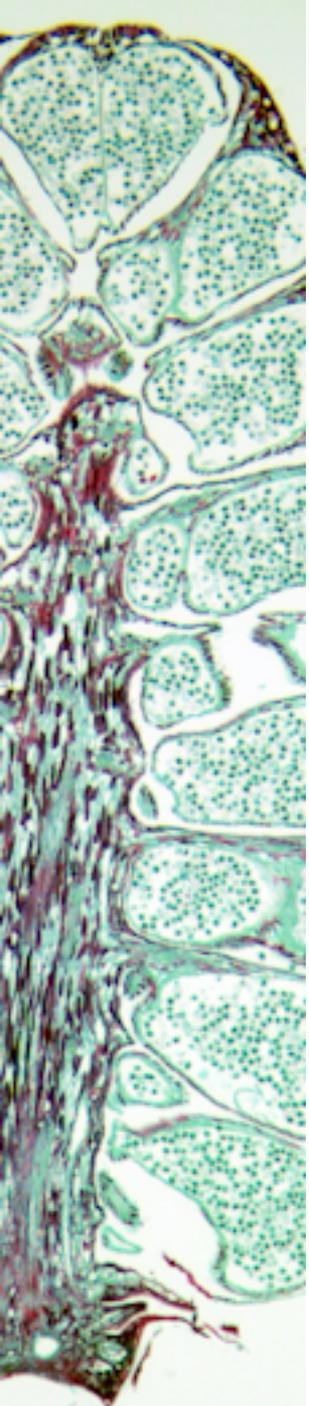
In gran parte delle gimnosperme e nelle angiosperme, gli spermatozoi non sono mobili e i tubetti pollinici trasportano lo sperma direttamente nelle vicinanze della cellula uovo.

Con questa innovazione, le piante da seme non dipendono più dalla presenza di acqua libera per garantire la fertilizzazione, una necessità per tutte le piante senza semi.

La presenza di tubetti pollinici con funzione di austori in *Ginkgo* e nelle Cycadaceae suggerisce che, in origine, il tubetto pollinico si è evoluto per assorbire i nutrienti per la produzione di spermatozoi da parte del microgametofito durante la sua crescita all'interno dell'ovulo.

Da questa prospettiva, il trasporto di spermatozoi non mobili da un tubetto pollinico che cresce direttamente nell'ovulo può essere visto come una successiva modifica evolutiva di una struttura inizialmente sviluppata per un altro scopo.

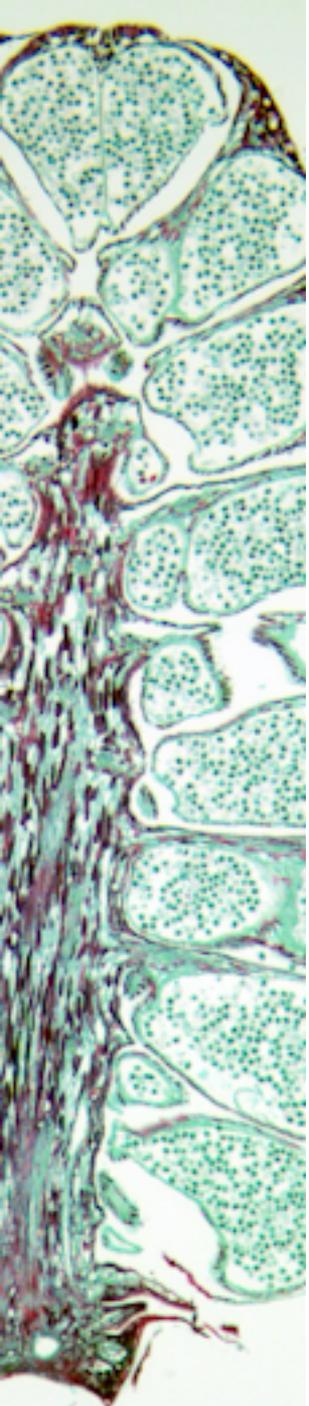
Tra strobili maschili e femminili vi sono delle differenze notevoli. I primi sono generalmente minuti, e perdurano il tempo necessario a liberare il polline, per poi cadere dalla pianta. Quelli femminili, al contrario, hanno una “vita” molto più lunga, spesso anni.



**STROBILO
FEMMINILE**

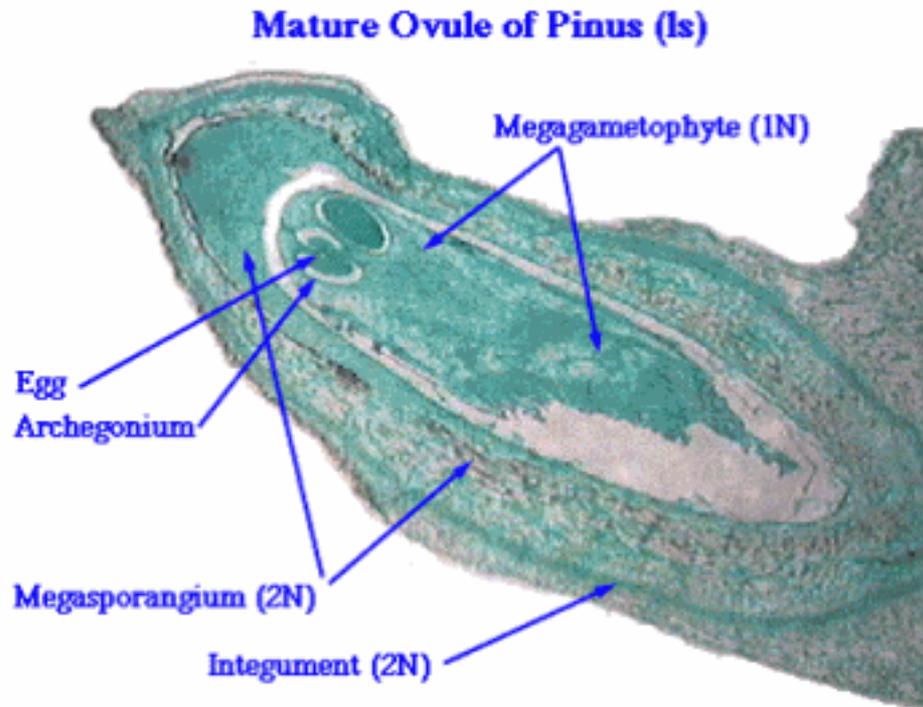


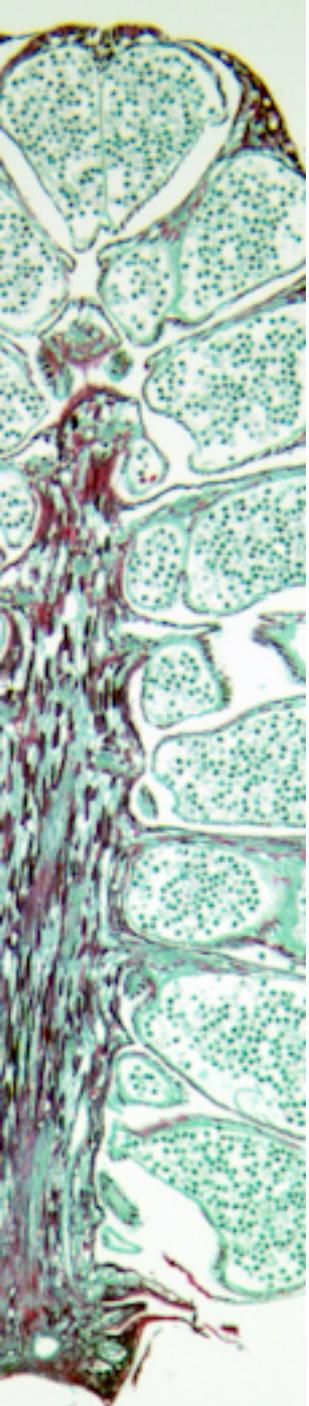
**STROBILI
MASCHILI**



Inoltre, con poche eccezioni, il **megagametofito** delle ginnosperme produce diversi **archegoni**, mentre il **microgametofito** non produce **anteridi**.

Più di un uovo può essere fecondato in ogni ovulo, e diversi embrioni possono iniziare a svilupparsi all'interno di un singolo ovulo, un fenomeno noto come **poliembrionia**. Nella maggior parte dei casi, tuttavia, sopravvive solo un embrione.





Vi è inoltre una grande varietà di forme per gli strobili, che a volte assumono aspetti molto diversi da quello che comunemente indichiamo con il nome “pigna”.

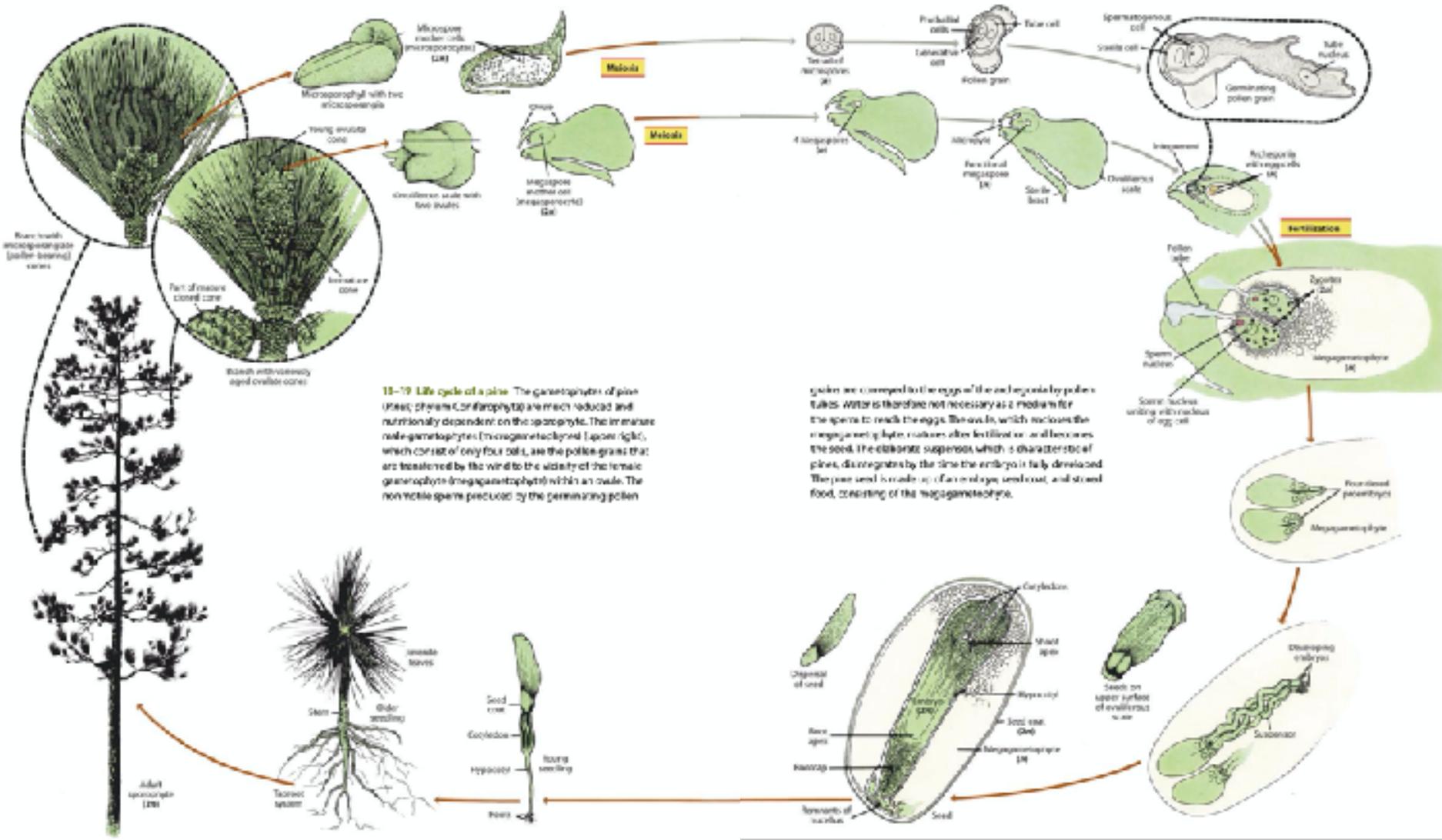
Ginkgo biloba



Taxus baccata



Juniperus communis



18-19 Life cycle of a pine The gametophytes of pine (and other gymnosperms) are much reduced and nutritionally dependent on the sporophyte. The immense male gametophyte (microgametophyte) (upper right), which consist of only four cells, are the pollen grains that are transferred by the wind to the vicinity of the female gametophyte (megagametophyte) within an ovule. The non-viable spores produced by the germinating pollen

grains are converted to the eggs of the seed by pollen tubes. Water is therefore not necessary as a medium for the sperm to reach the eggs. The ovule, which encloses the megagametophyte, remains after fertilization and becomes the seed. The diatomic suspension, which is characteristic of pines, disintegrates by the time the embryo is fully developed. The pine seed is made up of an embryo, endosperm, and stored food, consisting of the megagametophyte.

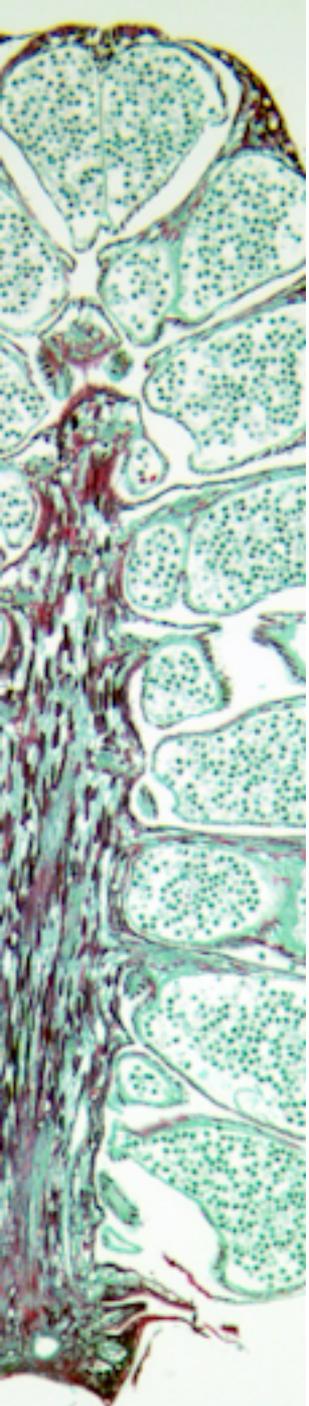
Phylum Coniferophyta

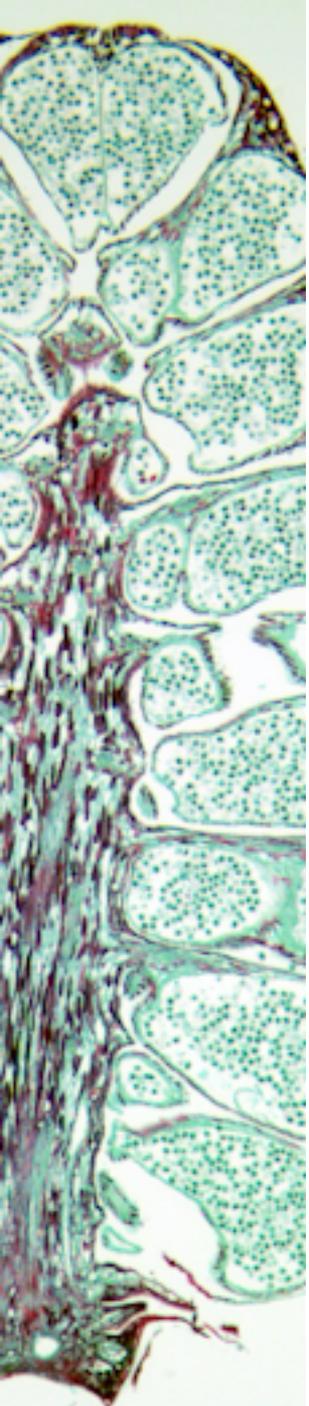
Il più numeroso, diffuso e ecologicamente importante dei phyla viventi di gimnosperme, circa 70 generi e 630 specie.

La sequoia (*Sequoia sempervirens*) è una conifera che può raggiungere i 120 metri, con tronchi del diametro di oltre 11 metri.

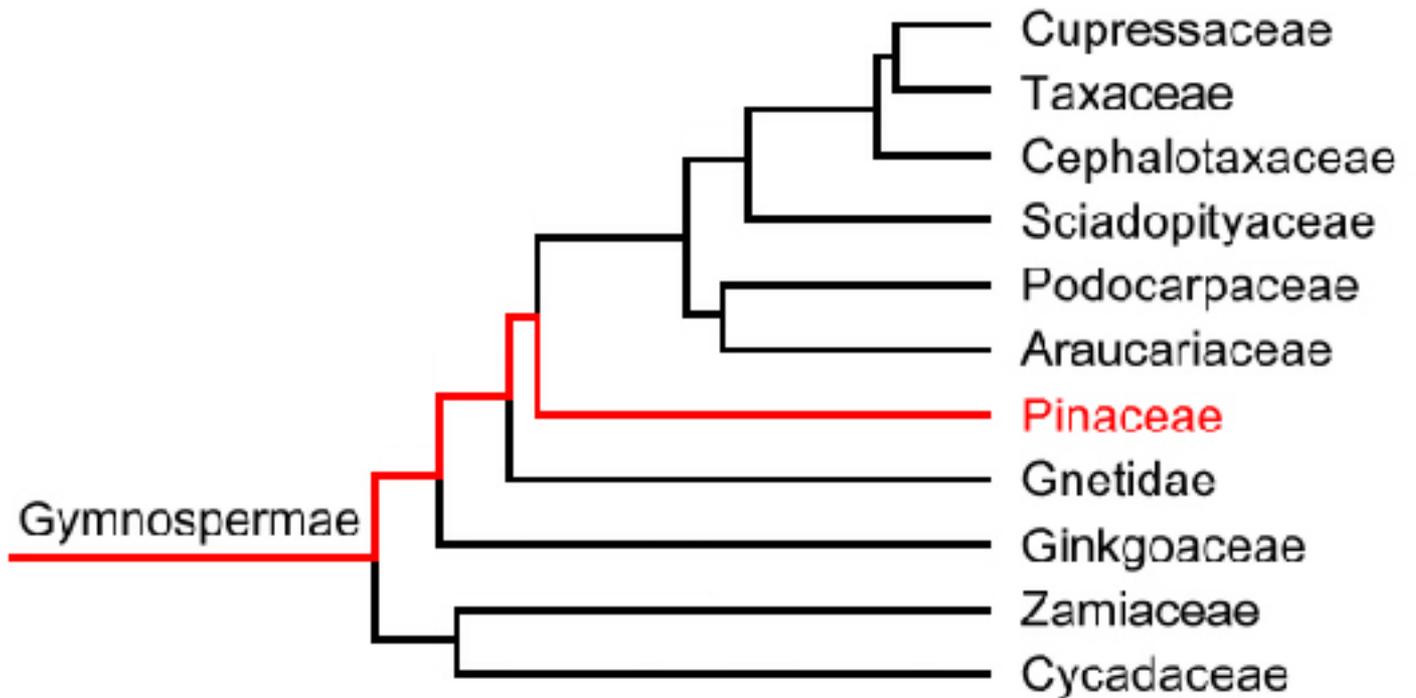
Le conifere, che includono anche pini, abeti e abeti rossi, hanno un grande valore commerciale. Le loro foreste sono una delle risorse naturali più importanti nelle vaste regioni temperate dell'emisfero nord. La storia delle conifere risale almeno al tardo Carbonifero, circa 300 milioni di anni fa.

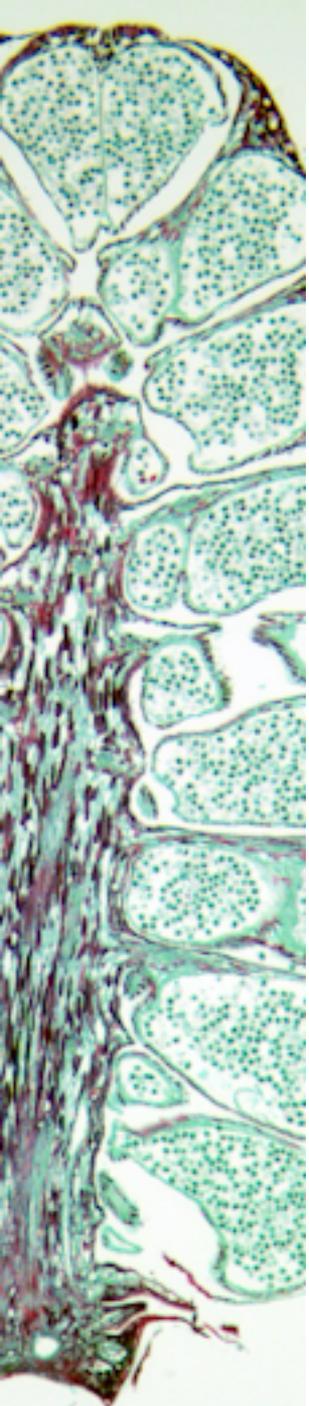
Le foglie aghiformi delle conifere moderne hanno molti adattamenti per resistere alla siccità, che possono essere correlate alla loro diversificazione durante il periodo Permiano, relativamente secco e freddo (da 290 a 245 milioni di anni fa).





I dati molecolari indicano che il phylum si è evoluto con una prima divisione che ha separato la famiglia delle Pinaceae da un clade che include tutte le altre conifere.



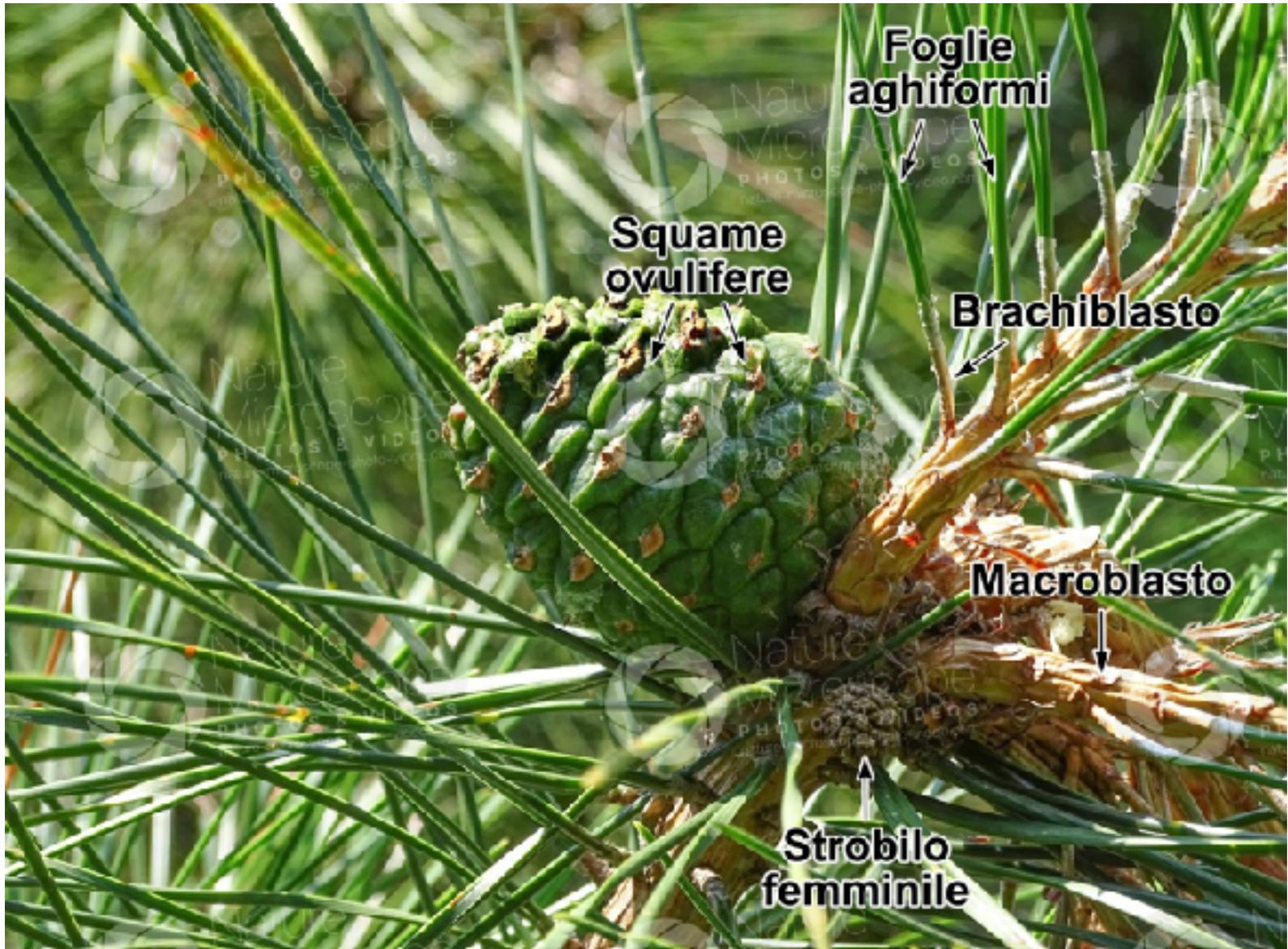
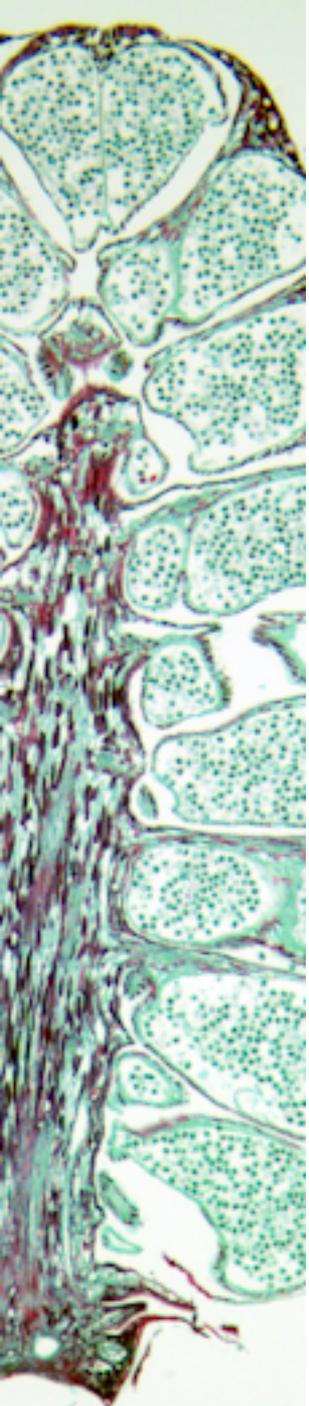


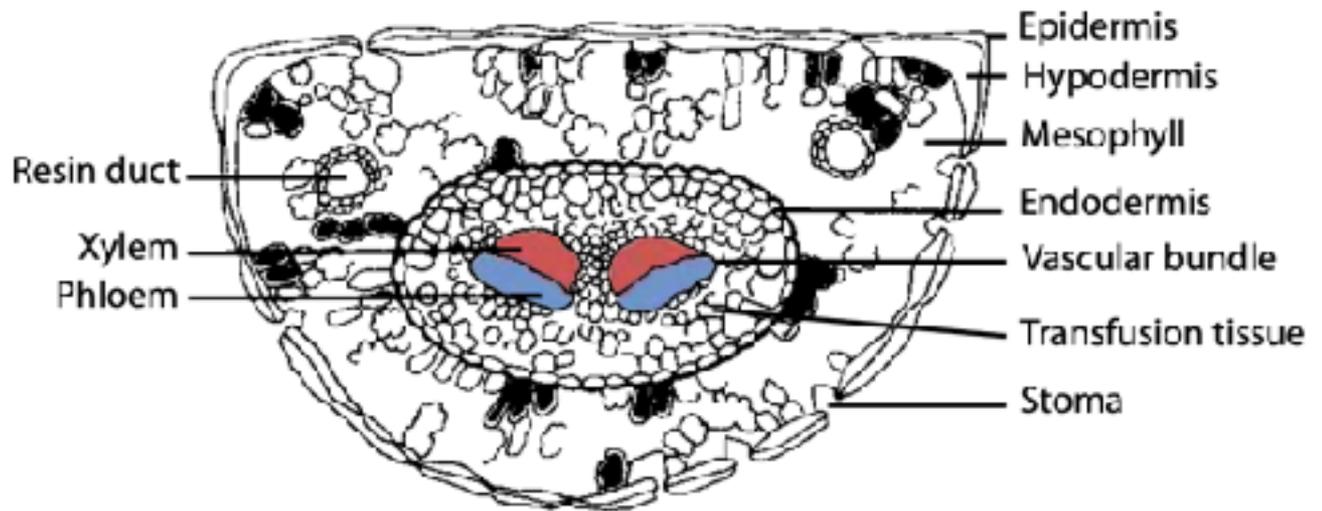
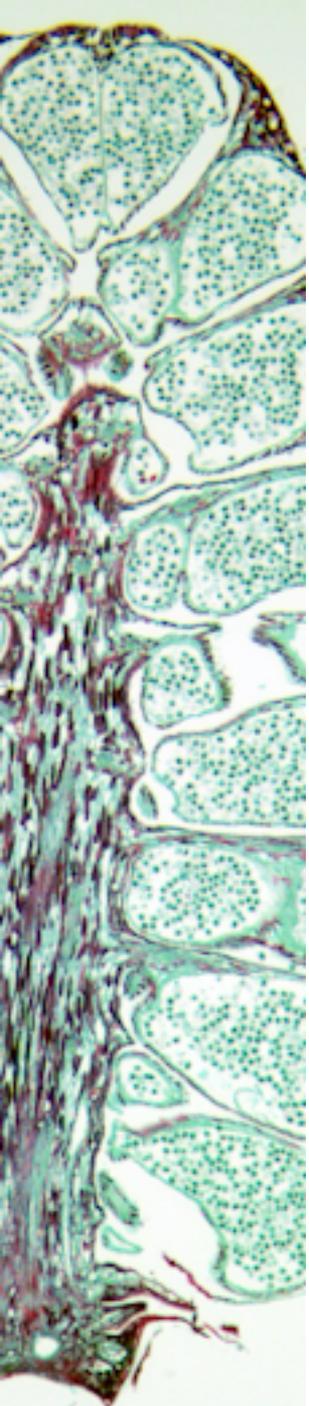
I pini (genere *Pinus*), dominano ampi tratti del Nord America e dell'Eurasia. Esistono circa 100 specie, tutte caratterizzate da una disposizione delle foglie unica tra le conifere viventi. Nelle piantine di pino, le foglie simili ad aghi sono disposte a spirale lungo il fusticino. Dopo un anno o due di crescita, le nuove foglie sono invece portate in mazzetti fascicolati, ciascuno con da uno a otto foglie o aghi, a seconda della specie.

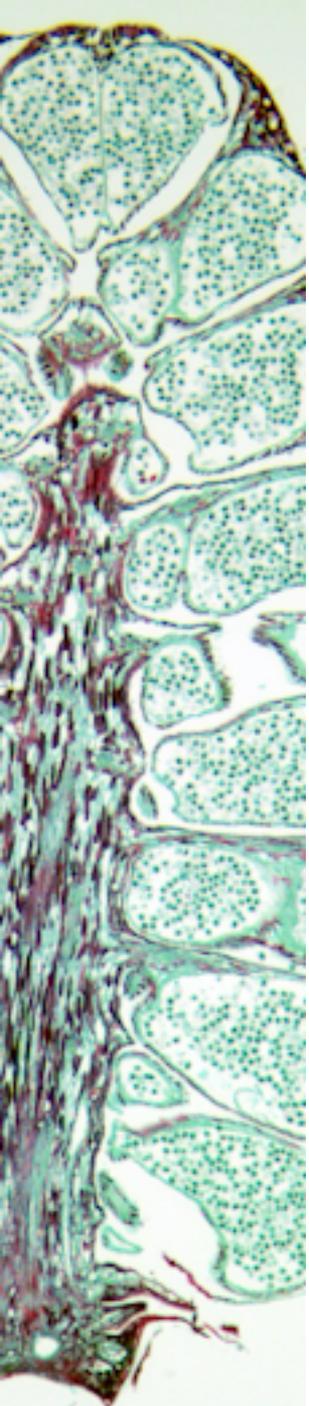
Questi mazzetti fascicolati, avvolti alla base da una serie di piccole foglie simili a scaglie, sono in realtà corti germogli in cui l'attività del meristema apicale è sospesa. Pertanto, un mazzetto fascicolato di aghi in un pino è morfologicamente un ramo ad accrescimento interrotto, detto **brachiblasto**.

Le foglie dei pini, come quelle di molte altre conifere, sono adatte alla crescita in condizioni di limitata disponibilità idrica. Queste presentano, in particolare, una spessa cuticola e stomi infossati.

Comunemente, il mesofillo è attraversato da due o più condotti resiniferi. I fasci vascolari si trovano al centro della foglia, e sono circondati da **tessuto trasfusionale**, composto da cellule parenchimatiche vive e corte tracheidi morte. Il tessuto di trasfusione serve a trasportare materiali tra mesofillo e fasci vascolari. Li separa un singolo strato di cellule noto come endoderma.



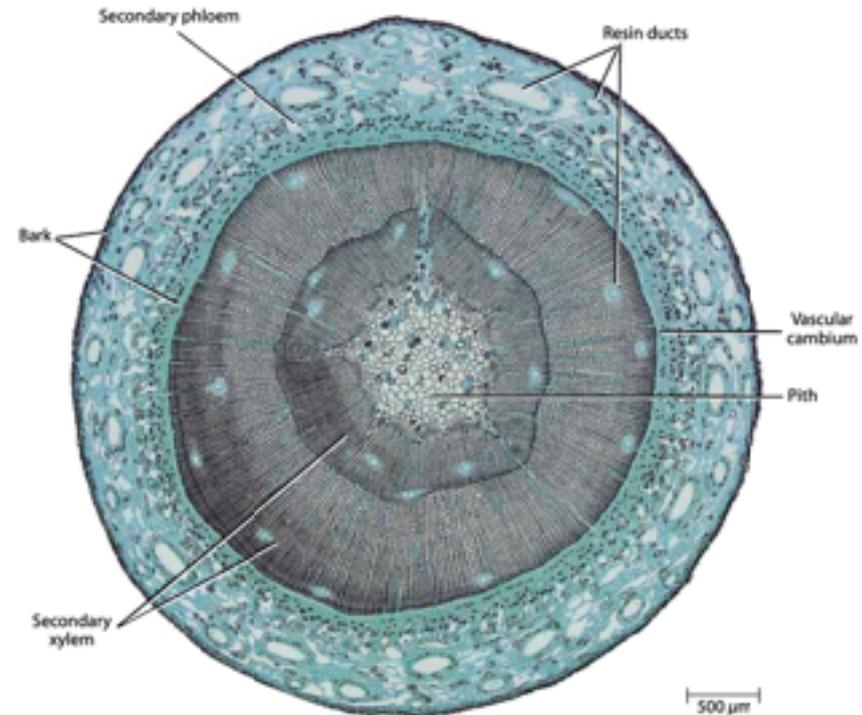


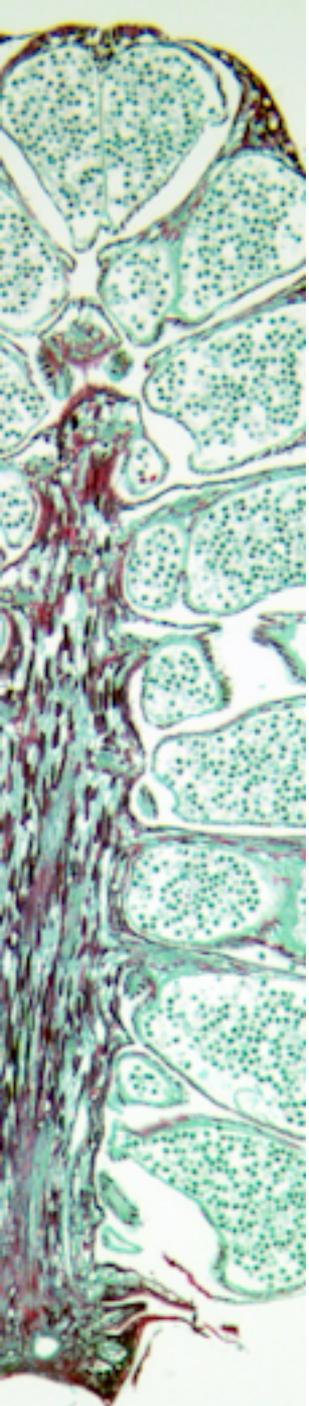


La maggior parte delle specie di pini mantiene i loro aghi per 2-4 anni. In *Pinus longaeva* gli aghi permangono sulla pianta circa 45 anni, e sono sempre fotosinteticamente attivi.

L'accrescimento secondario inizia precocemente, con la formazione di xilema secondario o legno, costituito da tracheidi, verso l'interno, e di floema secondario, costituito di cellule cribrose, verso l'esterno, per l'attività del cambio vascolare. Questi tessuti sono attraversati radialmente da raggi midollari.

Con l'inizio della crescita secondaria, l'epidermide viene infine sostituita con un periderma, prodotto per attiva divisione cellulare dagli strati più profondi della corteccia.



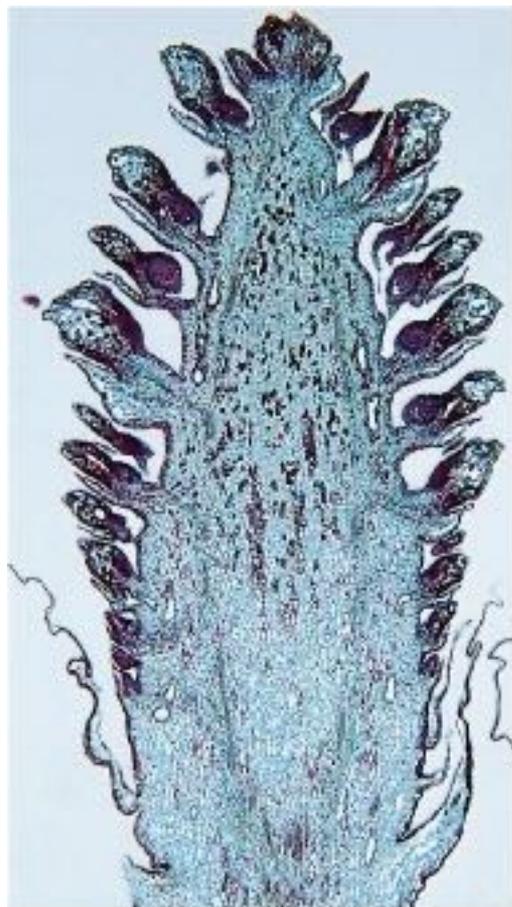
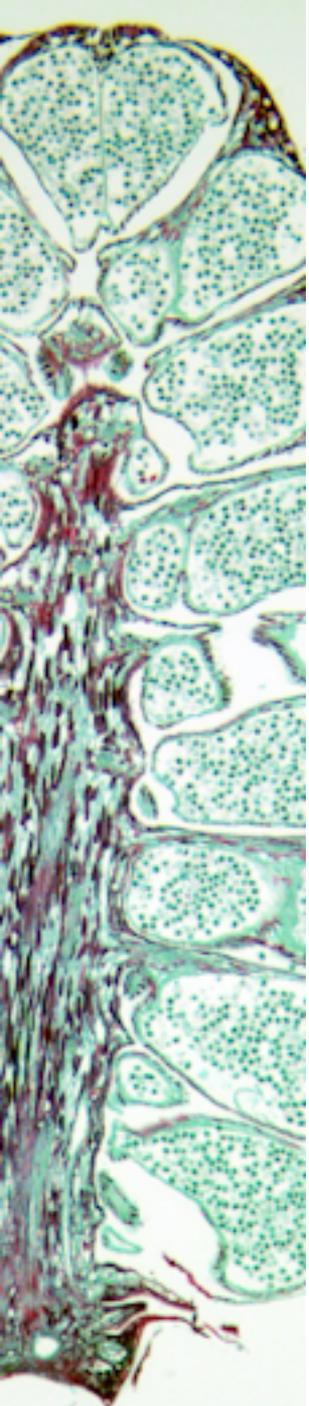


I microsporangia e i megasporangia della maggior parte delle conifere sono portati in strobili diversi sullo stesso albero. Di solito, i coni microsporangiatati sono portati sui rami inferiori e i coni megasporangiatati su quelli superiori. In alcuni pini sono portati sullo stesso ramo, con i coni femminili all'apice.

Poiché normalmente il vento sulla corta distanza trasporta il polline lateralmente più che verso l'alto, questo tende a prevenire l'auto-impollinazione.

I coni microsporangiatati hanno microsporofilli disposti a spirale e più o meno membranosi, ognuno portante due microsporangia sulla superficie inferiore. Ogni microsporangio contiene molte cellule madri delle microspore. Queste subiscono meiosi all'inizio della primavera, producendo quattro micropore aploidi. È a questo punto che i granuli di polline vengono liberati in quantità enormi.

I coni femminili sono molto più grandi e più complessi. Le squame che portano gli ovuli, non sono semplici megasporofilli, ma interi sistemi modificati di ramificazione a crescita limitata, noti come **complesso della squama ovulifera**, costituiti dalla squama ovulifera - che porta due ovuli nella sua superficie superiore - e da una brattea sterile. Il cono femminile è, quindi, una struttura composta, mentre il cono maschile è una struttura semplice, con i microsporangia direttamente attaccati ai microsporofilli.



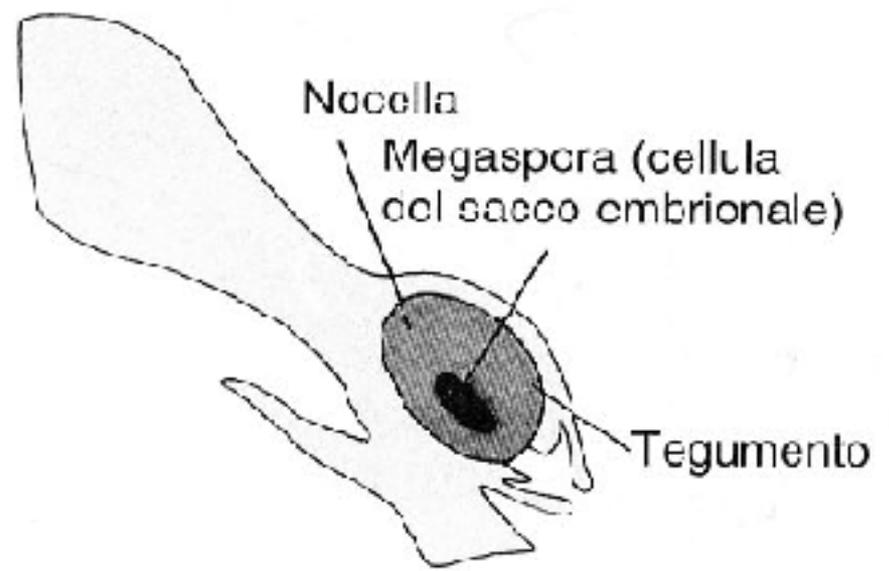
(a)



Cono ♀



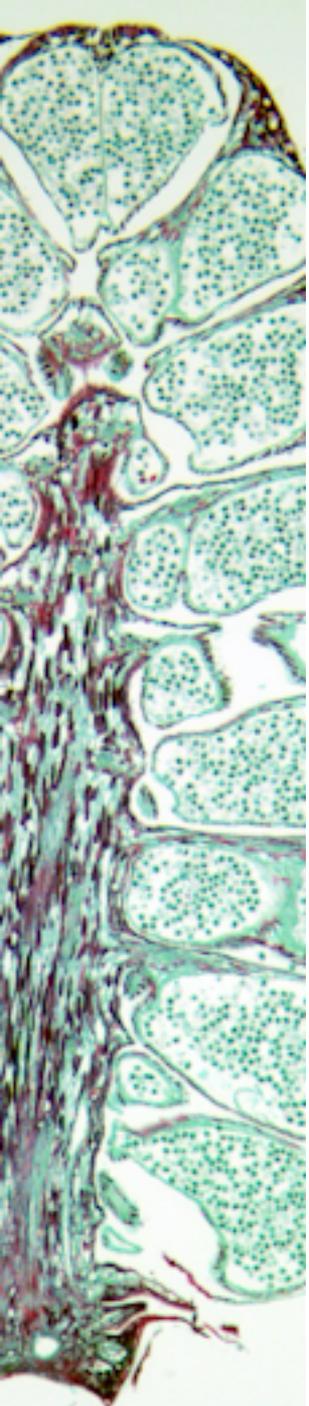
(b)



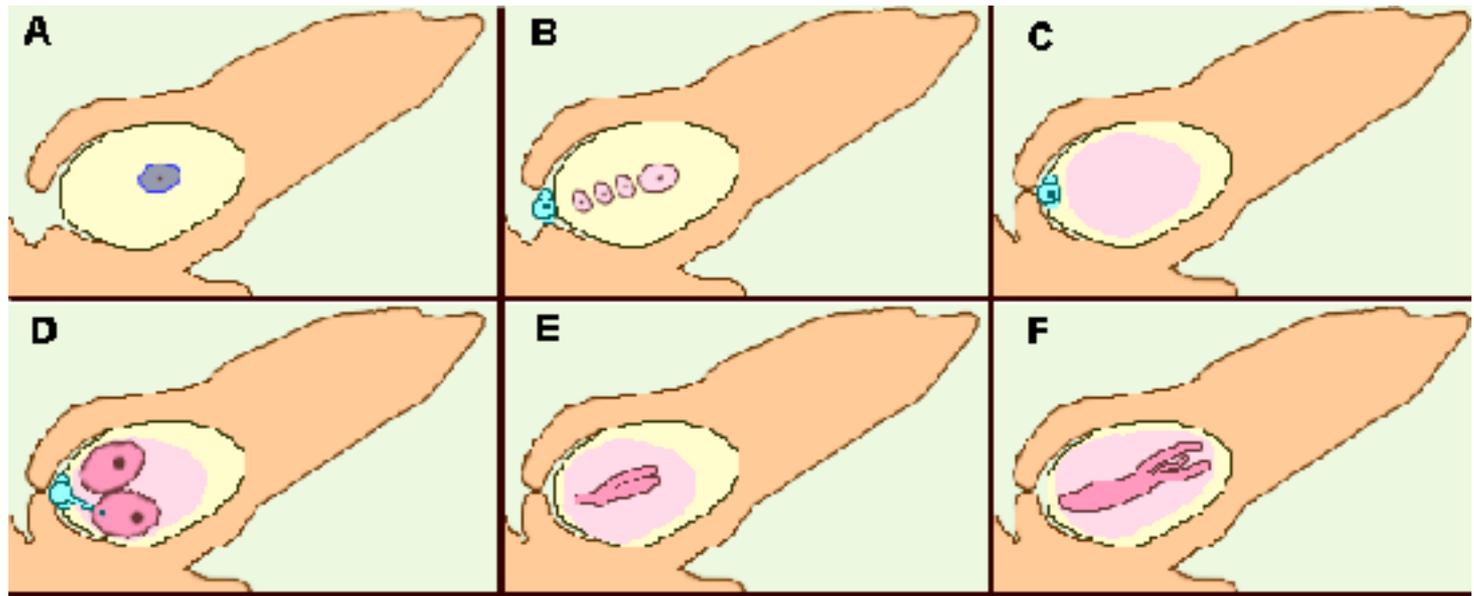
Nocella

Megaspora (cellula del sacco embrionale)

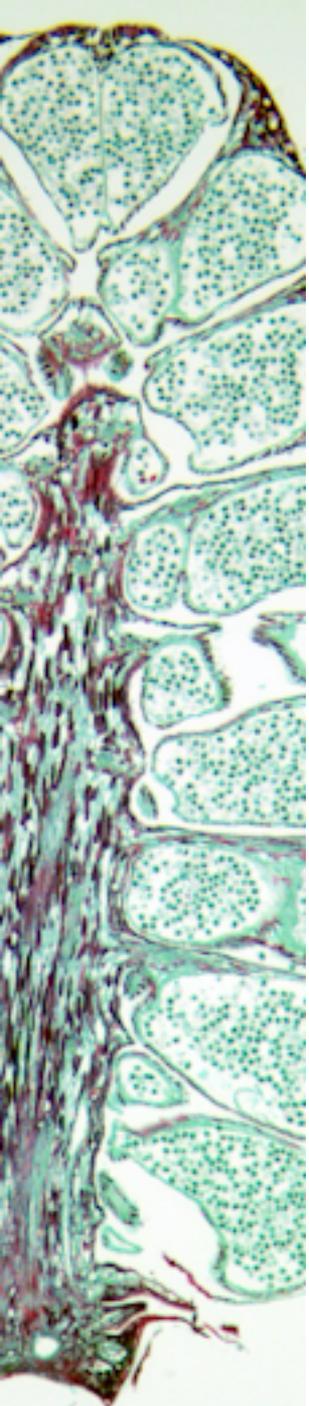
Tegumento



Ogni ovulo contiene una nocella multicellulare (il megasporangio) circondata da un tegumento con un micropilo, rivolto verso l'asse dello strobilo. Ogni megasporangio contiene una cellula madre, che per meiosi da origine a una serie lineare di quattro megaspore, una delle quali - quella distale rispetto al micropilo - è funzionale.



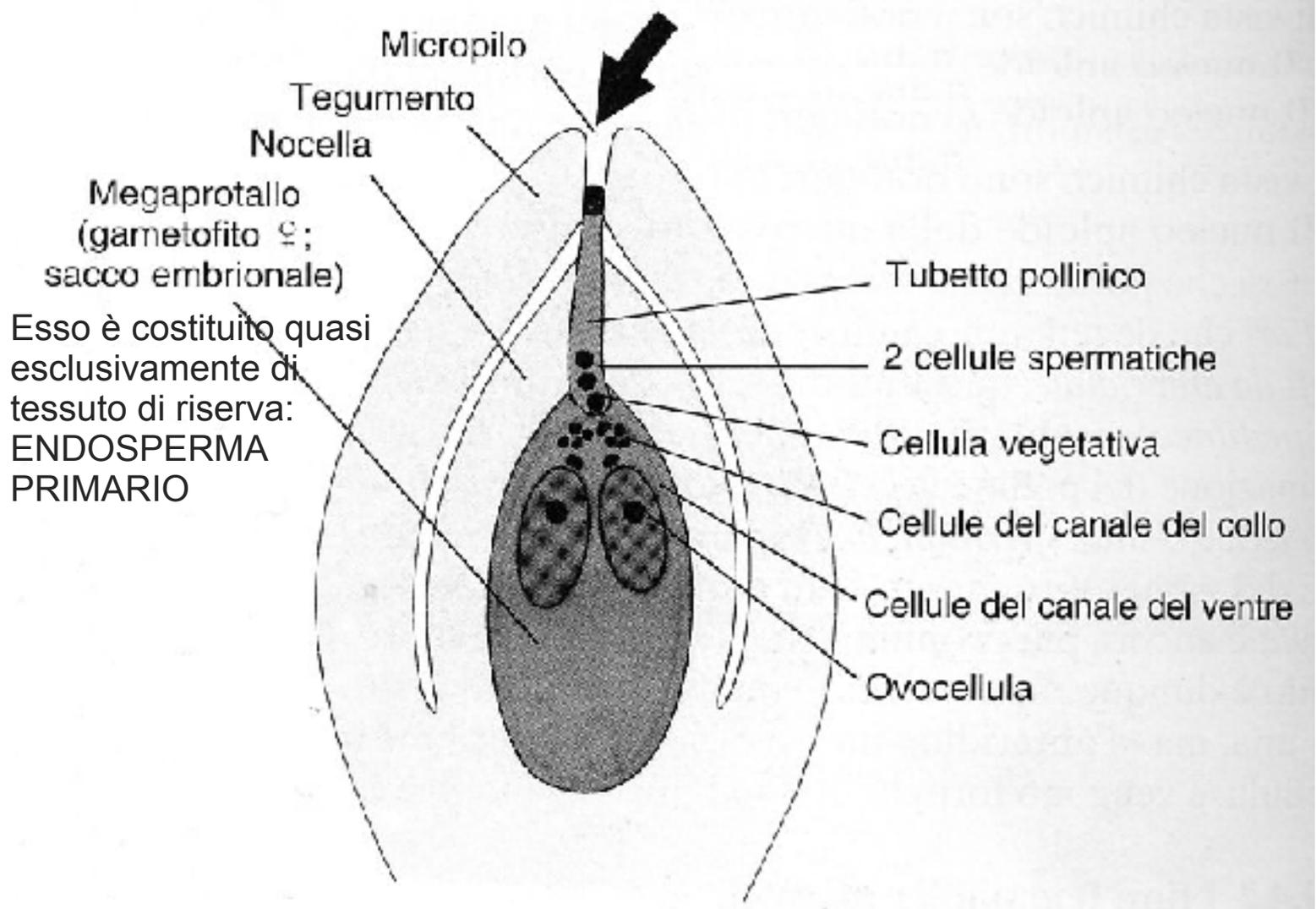
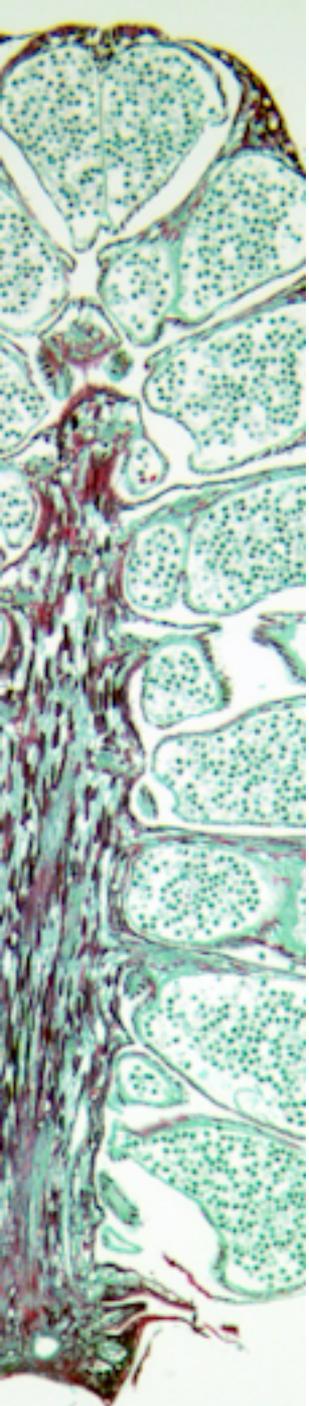
Megasporangium nucleus, $2n$
 Megaspore mother cell ($2n$)
 Megaspore (n)
 Megagametophyte (n)
 Archegonium (n)
 Egg cell (n)
 Young embryo ($2n$)
 Polar grain
 Nucleus (n) of generative cell/sperm cell
 Megasporophyll

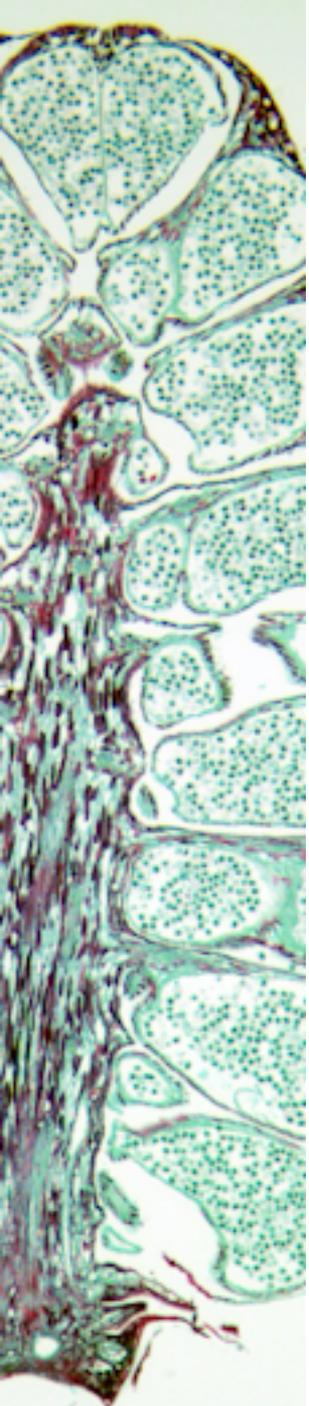


L'impollinazione si verifica in primavera. I granuli pollinici portati dal vento aderiscono al liquido che fuoriesce dal micropilo alla estremità aperta degli ovuli. Queste **gocce di impollinazione** contengono, oltre a zuccheri, amminoacidi e acidi organici, diverse proteine che si ritiene abbiano un ruolo sia nella difesa dai patogeni che nello sviluppo del polline.

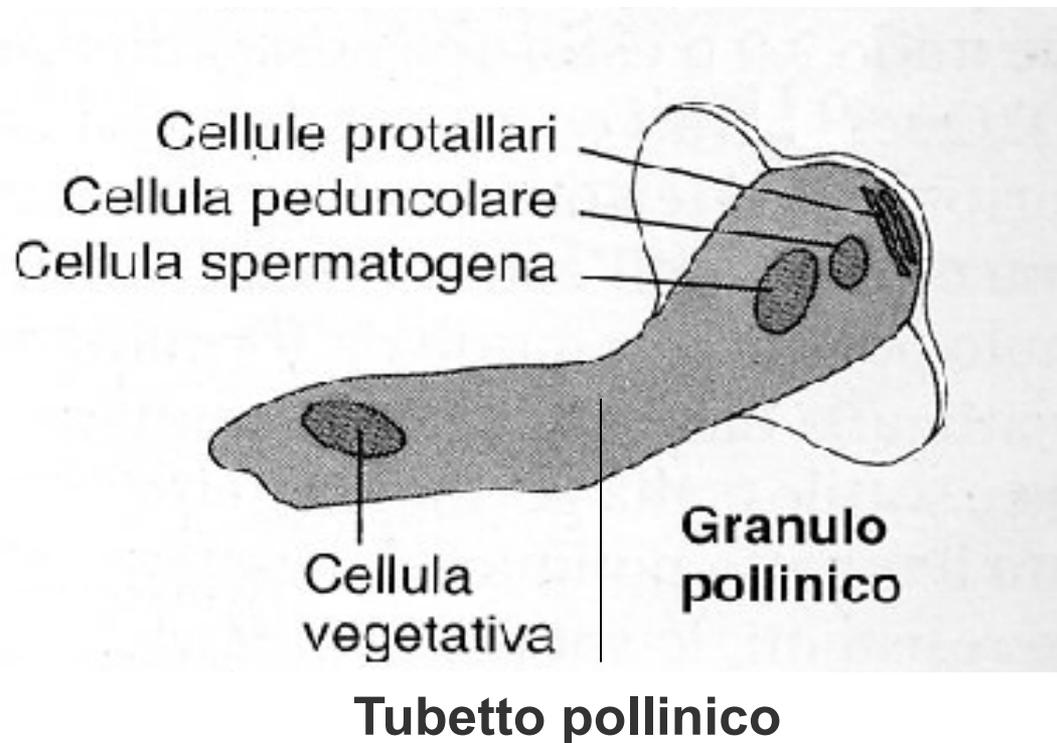
Quando per disseccamento le gocce di impollinazione si contraggono, trasportano i granuli di polline attraverso il canale micropilico, li mettono in contatto con la nocella. I granuli pollinici si depositano nella leggera depressione all'estremità micropilare della nocella. Dopo l'impollinazione, le squame concregono a proteggere gli ovuli in via di sviluppo. Poco dopo essere entrato in contatto con la nocella, il granulo pollinico germina formando il tubulo pollinico.

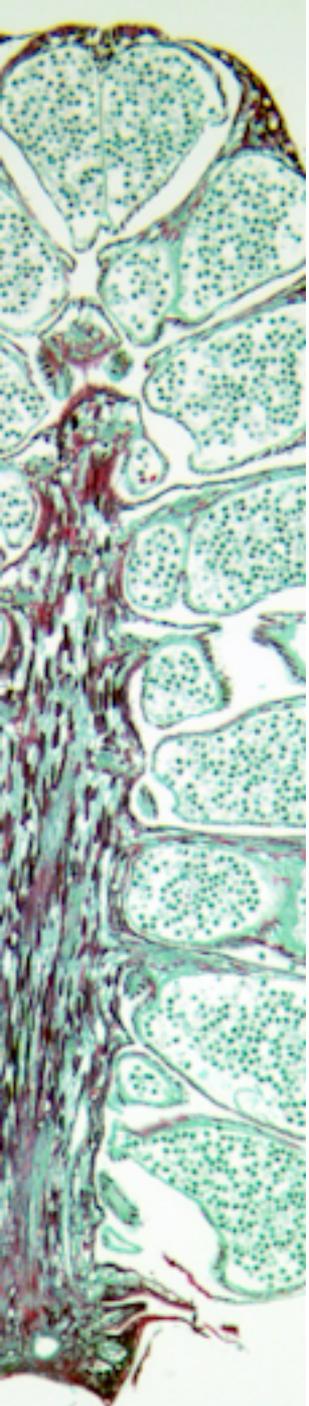
Circa un mese dopo l'impollinazione, vengono prodotte le quattro megaspore. Lo sviluppo del megagametofito è lento, e spesso non inizia che sei mesi dopo l'impollinazione. Nelle prime fasi dello sviluppo del megagametofito, la mitosi procede senza formazione immediata della parete cellulare. Circa 13 mesi dopo l'impollinazione, quando il megagametofito contiene circa 2000 nuclei liberi, inizia la formazione delle pareti cellulari. Circa 15 mesi dopo l'impollinazione gli archegoni si differenziano all'estremità micropilare.



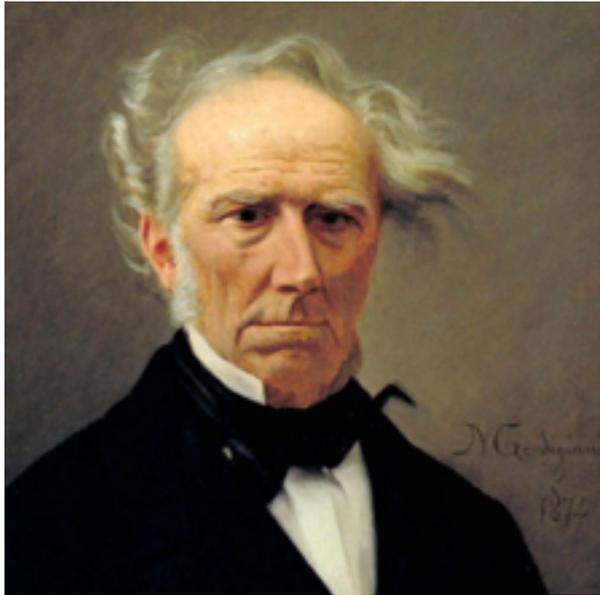


Circa 12 mesi prima, il granulo pollinico aveva prodotto il tubetto pollinico che per digestione entra nei tessuti della nocella verso il megagametofito in sviluppo. Circa un anno dopo l'impollinazione, la cellula germinativa del gametofito maschile va incontro a divisione, producendo una **cellula sterile (cellula peduncolare)** e una cellula **spermatogena**. Successivamente, prima che il tubetto pollinico raggiunga il megagametofito, la cellula spermatogena si divide per produrre due spermatozoi.

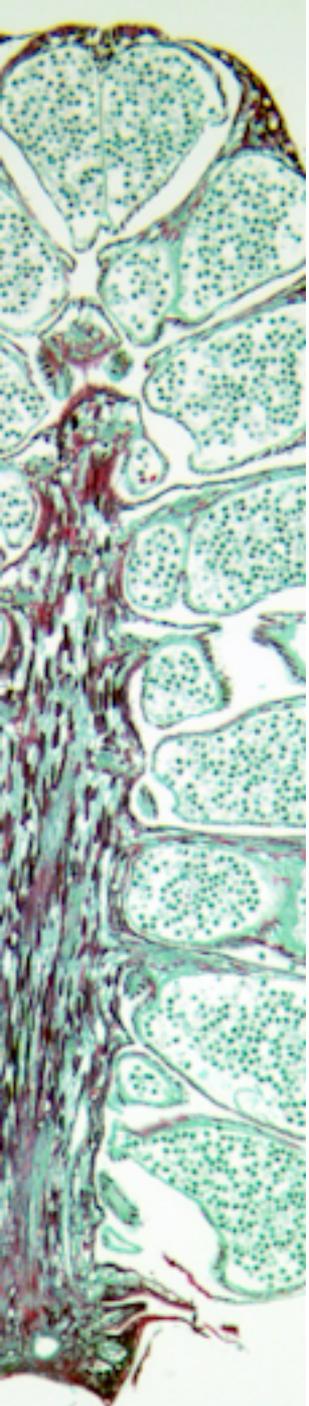




La scoperta di questa struttura si deve a un ingegnere, matematico e fisico italiano dell'800, **G.B. Amici**, pioniere della microscopia ottica, che descrisse tutto il processo della fecondazione.

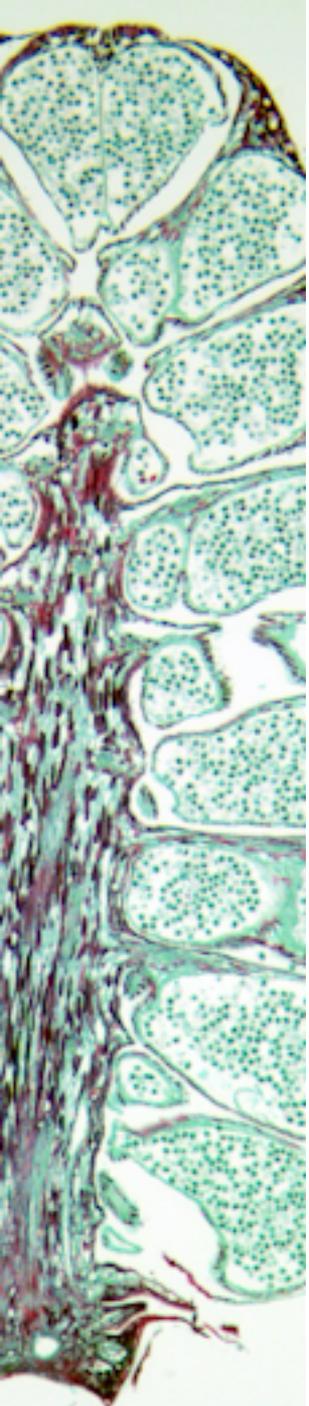


**Amici Achromatic
Microscope
(circa 1850)**

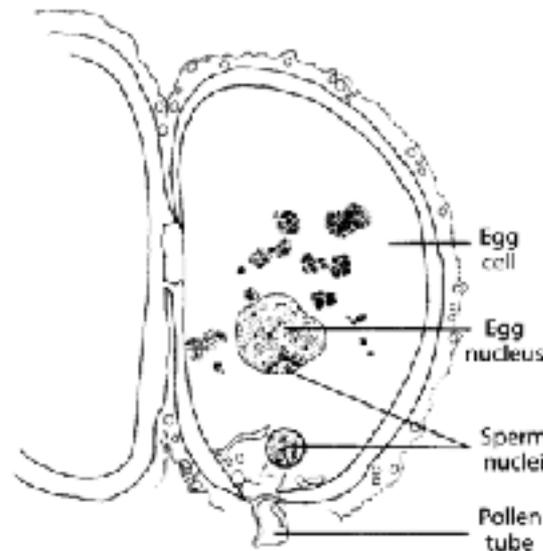


Il tubetto pollinico può essere lungo da qualche decina di micron fino a 2-3 centimetri in alcune specie di angiosperme.
I tubetti pollinici hanno un citoscheletro molto dinamico e reattivo, mentre la parete è formata prevalentemente da pectine e callosio.





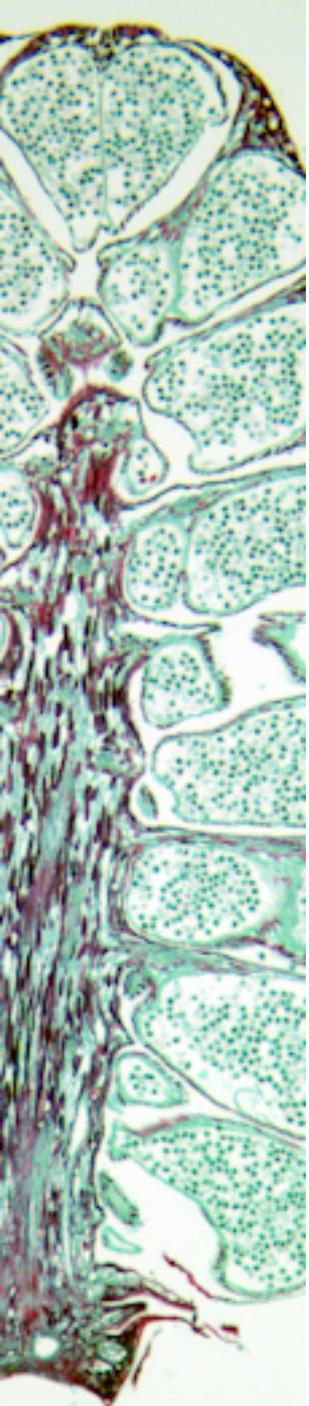
Circa 15 mesi dopo l'impollinazione, il tubetto pollinico raggiunge la cellula uovo di un archegonio, dove scarica gran parte del suo citoplasma e entrambi gli spermatozoi. Il nucleo di uno spermatozoo si unisce al nucleo di una cellula uovo, mentre l'altro degenera.



18–23 Fertilization in *Pinus* Fertilization occurs as a sperm nucleus unites with the egg nucleus. The second sperm nucleus (below) is nonfunctional and will eventually disintegrate.

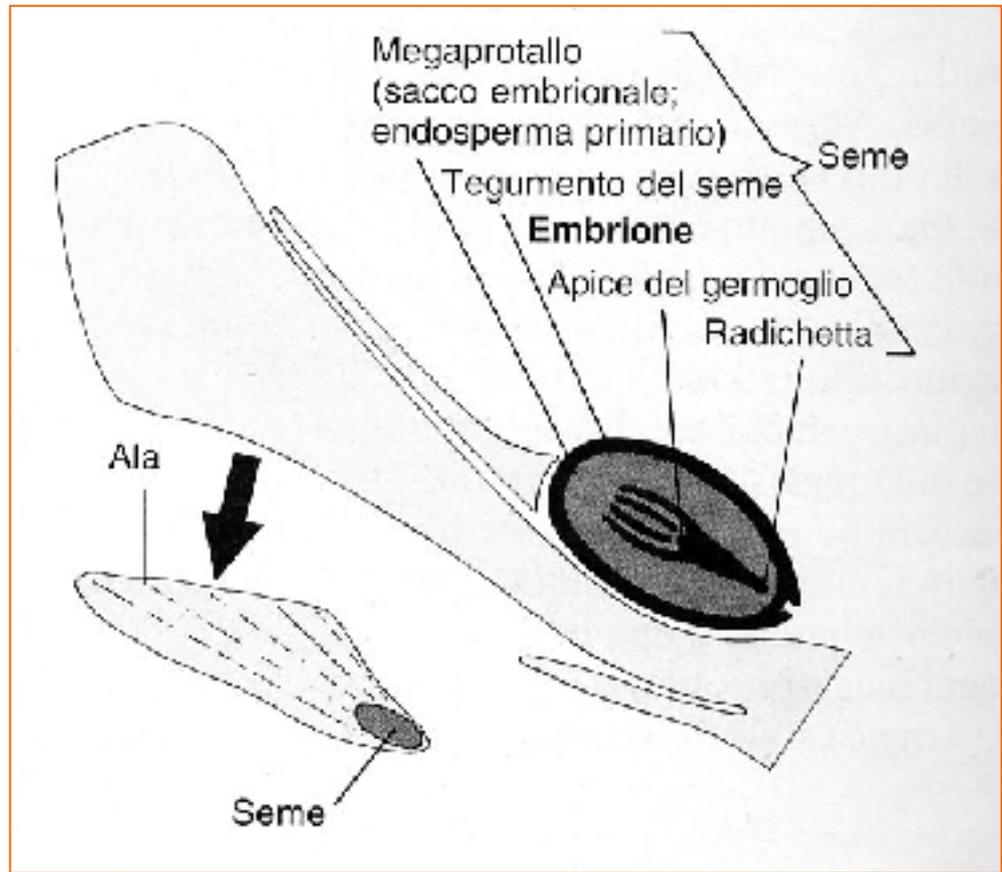


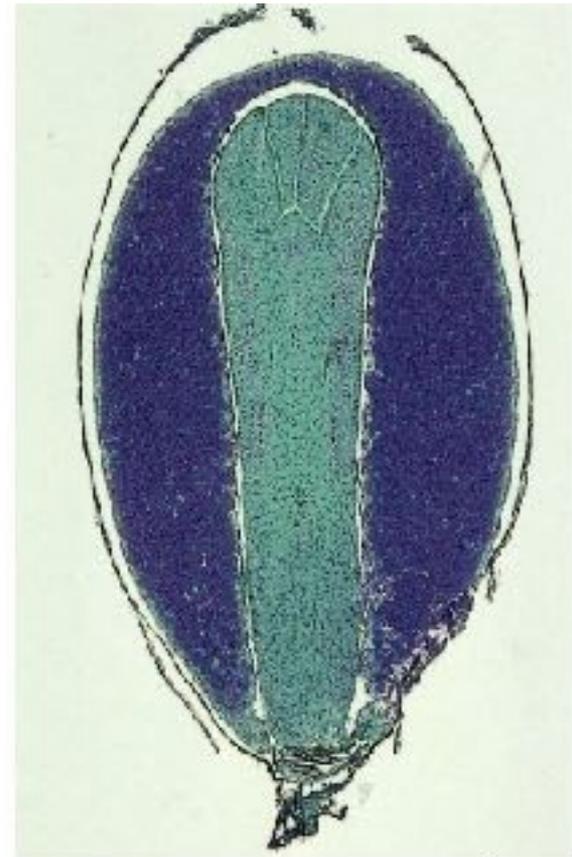
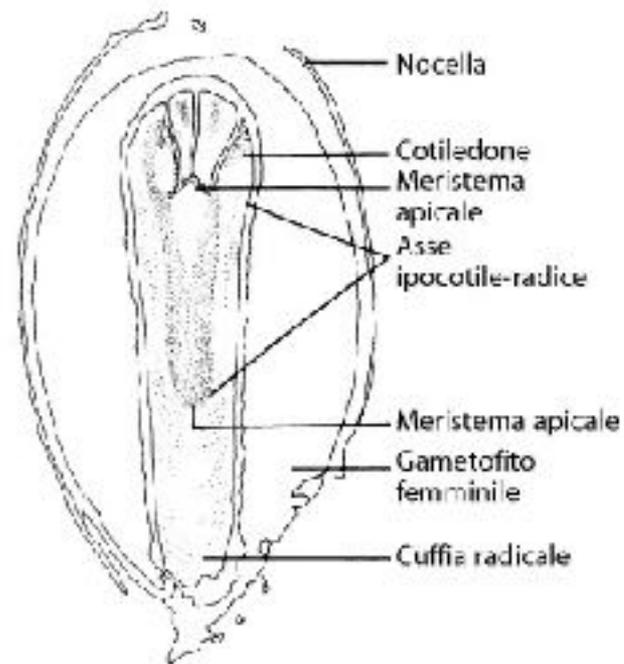
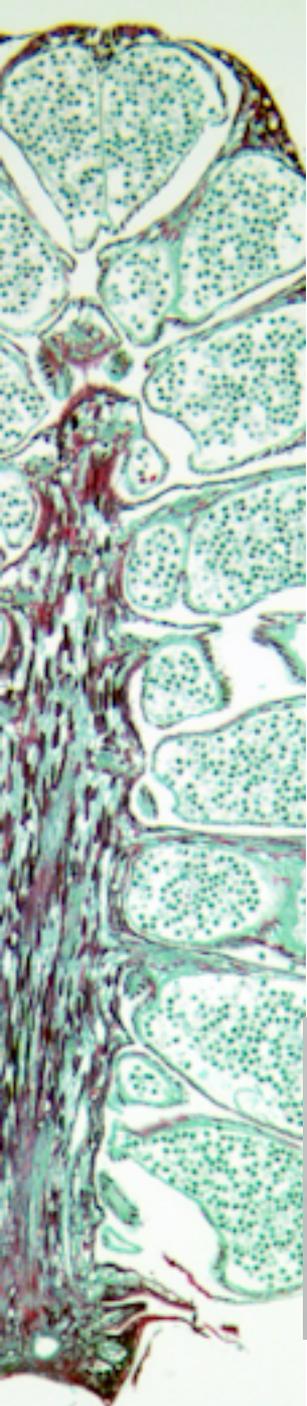
100 μm



Durante lo sviluppo iniziale dell'embrione, sono prodotte quattro serie di cellule vicino all'estremità inferiore dell'archegonio. Le quattro cellule distali rispetto al micropilo iniziano a svilupparsi in embrioni, mentre quelle immediatamente sottostanti, dette cellule del sospensore, si allungano spingendo gli embrioni in profondità nel megagametofito. Dei quattro embrioni, solo uno si svilupperà completamente.

Il seme di una conifera consiste quindi in una combinazione di due diverse generazioni di sporofiti diploidi - tegumento e nocella, e l'embrione - e una generazione aploide, il gametofito, che funge da tessuto di riserva.

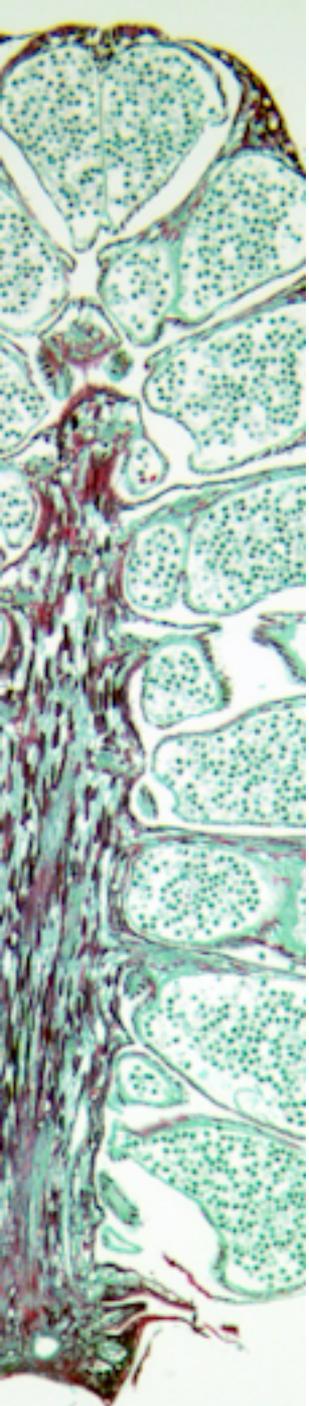




500 μ m

■ *Semi delle conifere*

- Involucro del seme originato dal tegumento (tessuto diploide appartenente allo sporofito genitore).
- Residui della nocella (megasporangio; tessuto diploide appartenente allo sporofito genitore).
- Endosperma primario (megaprotallo aploide).
- Embrione (sporofito figlio diploide).



L'embrione è costituito da un asse ipocotile-radice, con una cuffia radicale e un meristema apicale ad un'estremità, e un meristema apicale e diversi (generalmente otto) cotiledoni dall'altra. Il tegumento è costituito da tre strati, di cui lo strato intermedio diventa duro e funge involucre del seme.

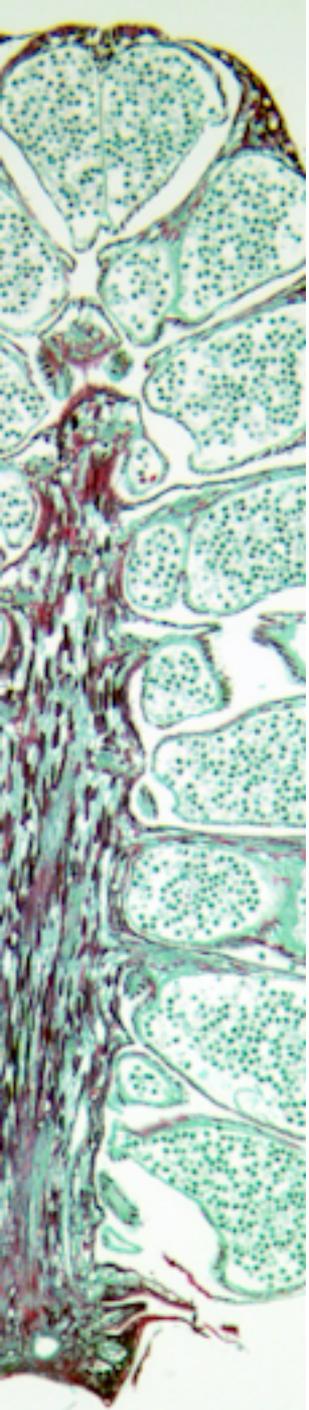
I semi dei pini vengono spesso disseminati dai coni durante l'autunno del secondo anno successivo alla comparsa dei coni e all'impollinazione.

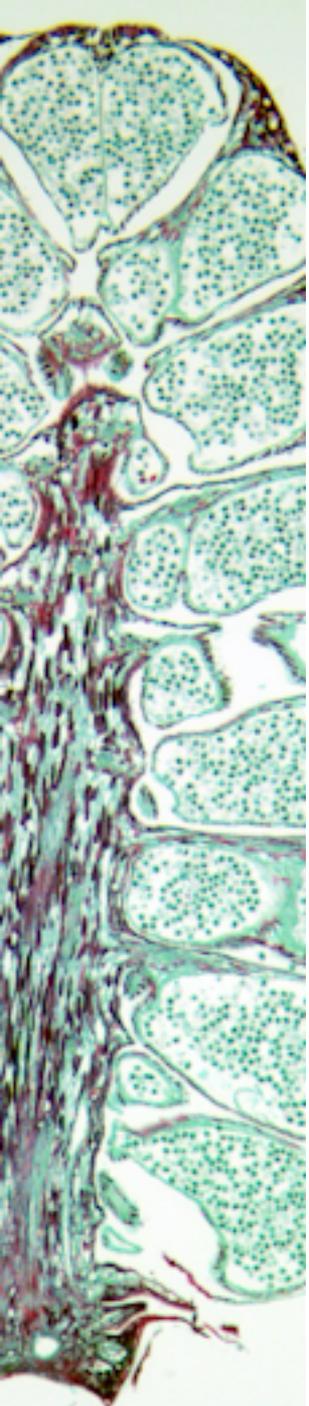
Alla maturità, le squame del cono si aprono, e i semi alati della maggior parte delle specie vengono portati dal vento, spesso anche a grandi distanze.

In alcune specie di pini, come *Pinus contorta*, le squame non si separano fino a quando i coni non vengono sottoposti a un calore estremo. Dopo che un incendio attraversa una pineta, la maggior parte dei coni di questa specie, che sono resistenti al fuoco, si aprono, rilasciando i semi accumulati per molti anni.

In altre specie, tra *Pinus flexilis* e *Pinus albicaulis*, i grandi semi senza ali vengono raccolti e trasportati da grandi uccelli come i corvi.

Pinus nigra J.F.Arnold



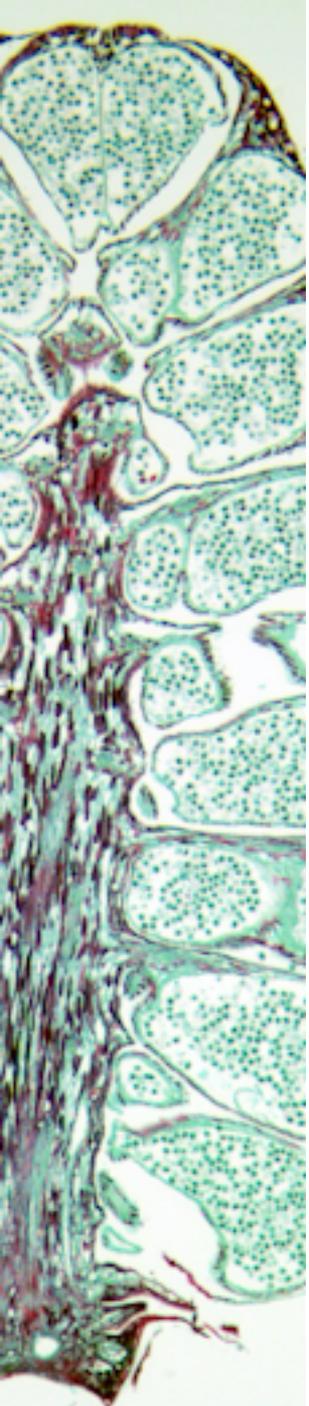


Larix decidua



Pinus halepensis

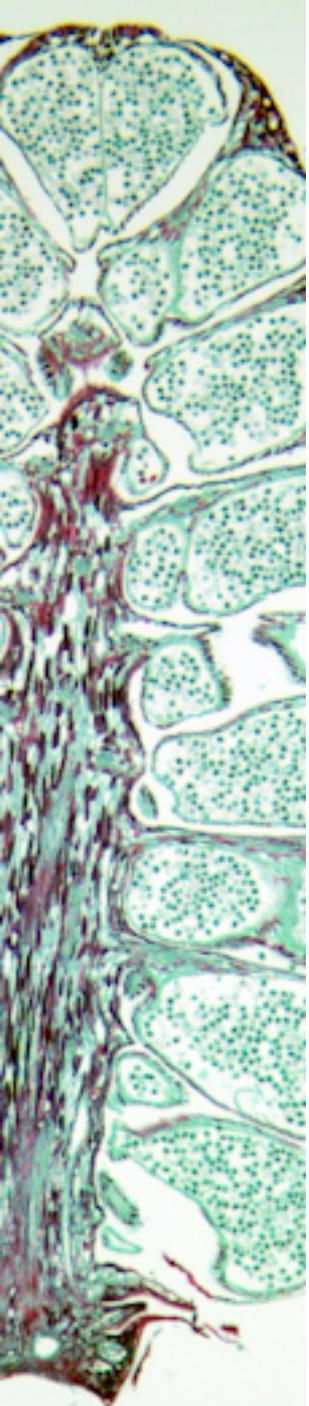




Le altre conifere si differenziano dai rappresentanti del genere *Pinus* principalmente per la disposizione delle foglie, non raggruppate su brachiblasti. Inoltre, vi sono delle differenze nei cicli riproduttivi. Nonostante ciò si può dire che le conifere costituiscano un gruppo relativamente omogeneo. Tuttavia, esistono diverse variazioni sulla forma e la dimensione degli strobili, con adattamenti che hanno reso i semi di alcune conifere adatti alla disseminazione tramite vettori animali.

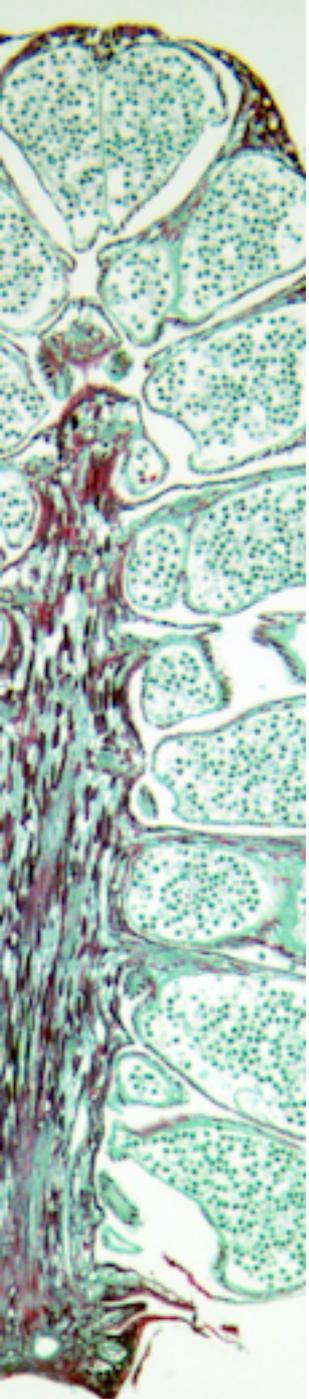
Nella maggior parte delle conifere diverse dalle Pinaceae, il ciclo riproduttivo dura però un anno; i semi vengono prodotti nella stessa stagione in cui gli ovuli vengono impollinati. Il tempo tra l'impollinazione e la fecondazione in queste specie varia da tre giorni a tre o quattro settimane, invece che circa 15 mesi.

Tra i generi importanti di conifere diverse da *Pinus* ci sono altre Pinaceae, come gli abeti (*Abies*), i larici (*Larix*), gli abeti rossi (*Picea*), gli abeti canadesi (*Tsuga*), gli abeti di Douglas (*Pseudotsuga*), e altre Cupressaceae come i cipressi (*Cupressus*) e i ginepri (*Juniperus*).



Nei tassi (famiglia Taxaceae), un ovulo solitario è portato in un cono fortemente ridotto e circondato da una struttura carnosa, simile a una coppa, l'**arillo**. In questo cono, la brattea ovulifera diventa l'arillo, commestibile, e porta un unico seme, estremamente velenoso. Questo adattamento si è sviluppato per favorire la disseminazione a opera degli uccelli.





In queste specie è lo strobilo modificato a essere portato su un brachiblasto, o getto secondario.

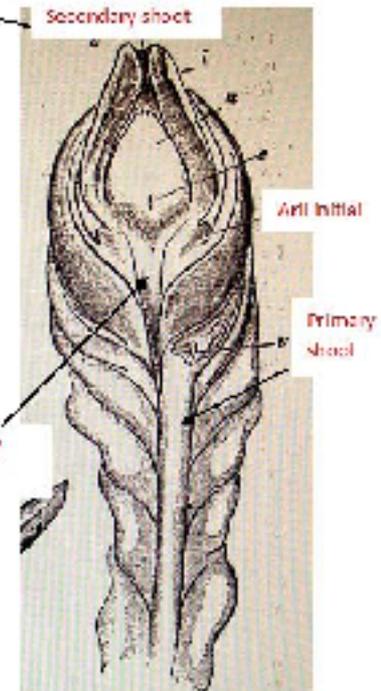
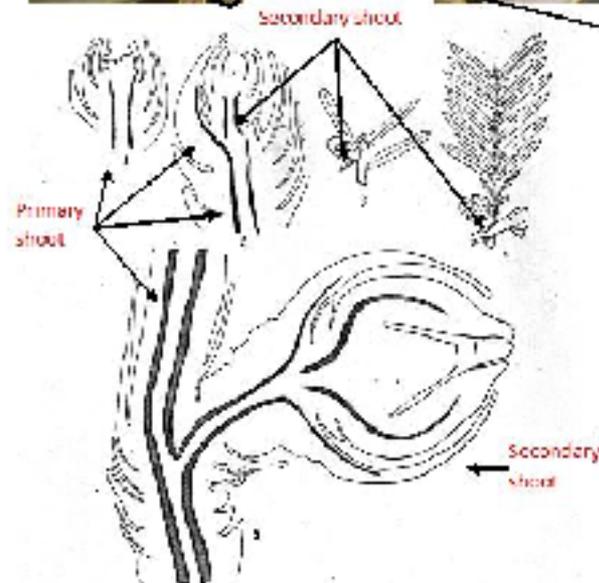
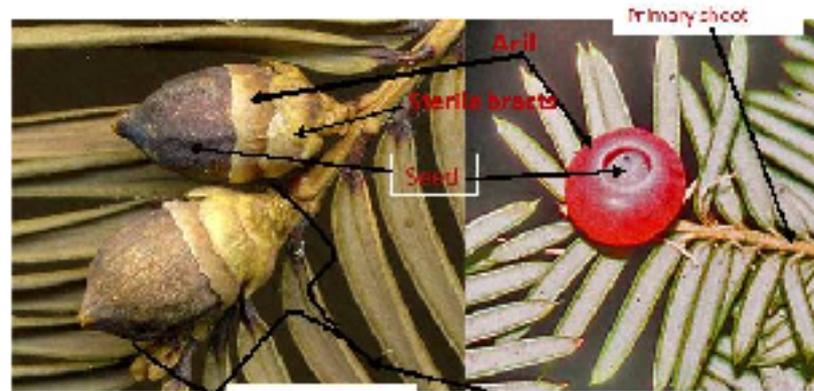
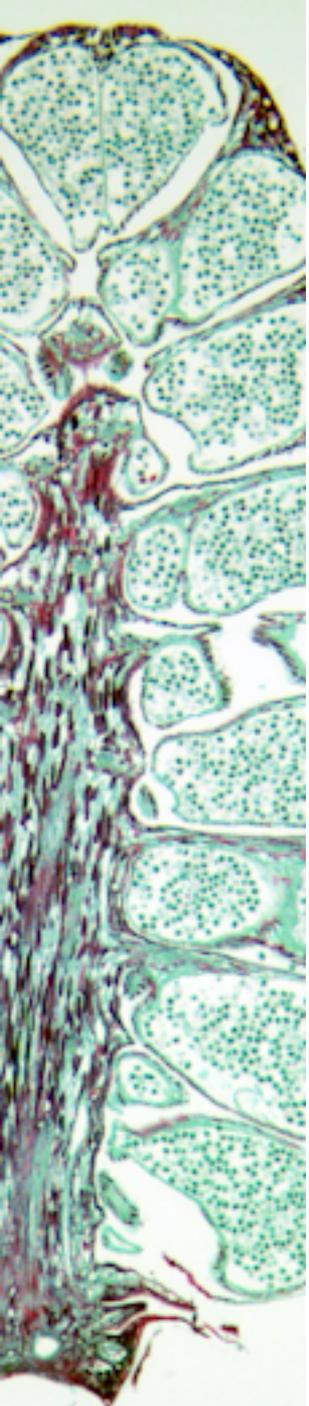


Fig. 1. - The long axis of primary shoot (development of secondary shoot, fig. 2), secondary shoot with young sterile and primary shoot (fig. 3), primary shoot with the developed secondary shoot (fig. 4), primary shoot with the primary shoot (fig. 5), primary shoot with the secondary shoot (fig. 6), primary shoot with the secondary shoot (fig. 7), primary shoot with the secondary shoot (fig. 8), primary shoot with the secondary shoot (fig. 9), primary shoot with the secondary shoot (fig. 10).

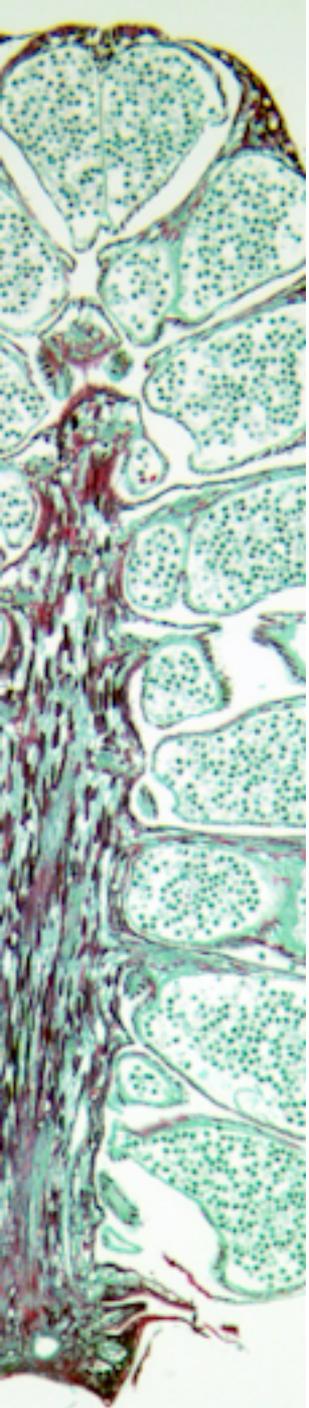


Uno dei gruppi più interessanti di conifere è la famiglia delle Araucariaceae, che raggiunse la sua più grande diversità nel giurassico e cretaceo, tra 200 e 65 milioni di anni fa, ma si estinse nell'emisfero settentrionale nel tardo Cretaceo. *Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia* sono i generi viventi dell'emisfero australe. *Wollemia nobilis* è la specie vegetale più rara al mondo, visto che quando fu scoperta nel 1994 in un canyon a circa 150 chilometri a nord-ovest di Sydney, in Australia vi erano meno di 40 alberi.



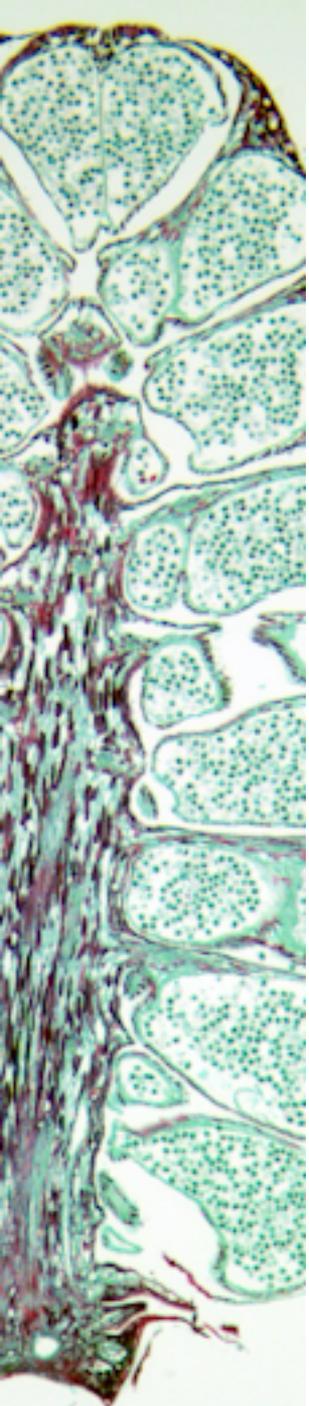
Wollemia nobilis W.G.Jones,
K.D.Hill & J.M.Allen





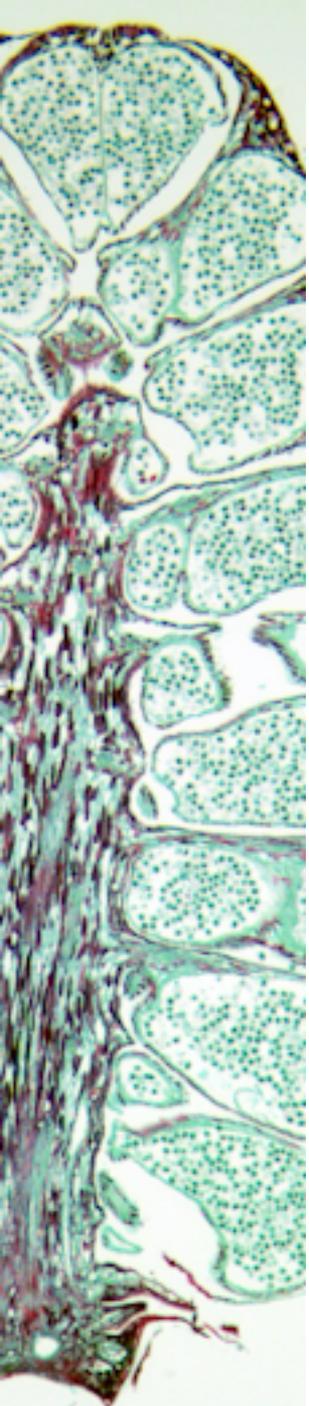
Una specie di *Araucaria* chiamata pino di Panama è uno degli alberi da legname più costosi del Sud America. Alcune specie, come *Araucaria araucana* e *Araucaria heterophylla*, sono frequentemente coltivate, la seconda anche come pianta d'appartamento.





Nelle Aracauriaceae lo strobilo è sferico, e la brattea è completamente fuse alla squama ovulifera. Questo è un carattere che ritroveremo anche nelle Cupressaceae, come *Cupressus* e *Juniperus*.



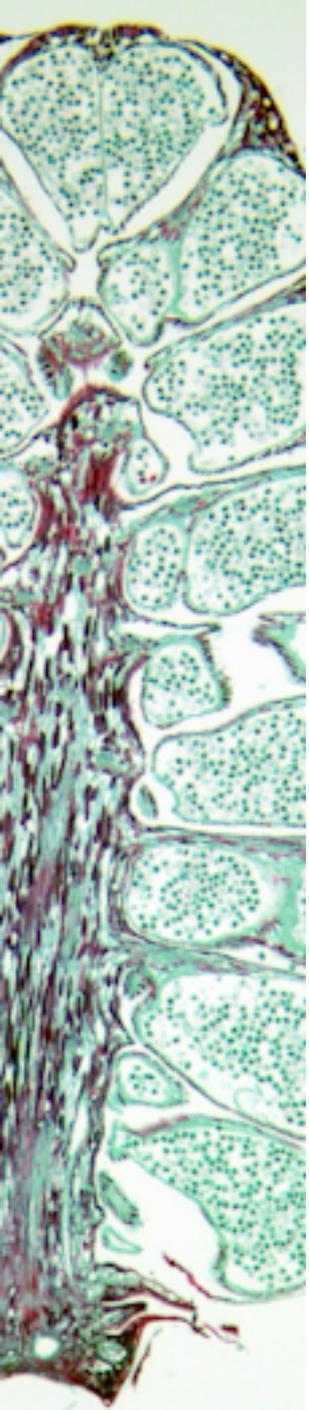


Nelle *Cupressaceae*, gli strobili sono spesso sferoidali. Le brattee sono completamente fuse alle squame ovulifere, e sono visibili solo come piccole sporgenze.



Strobili e semi in *Cupressus sempervirens*, unica spontanea del genere in Italia.

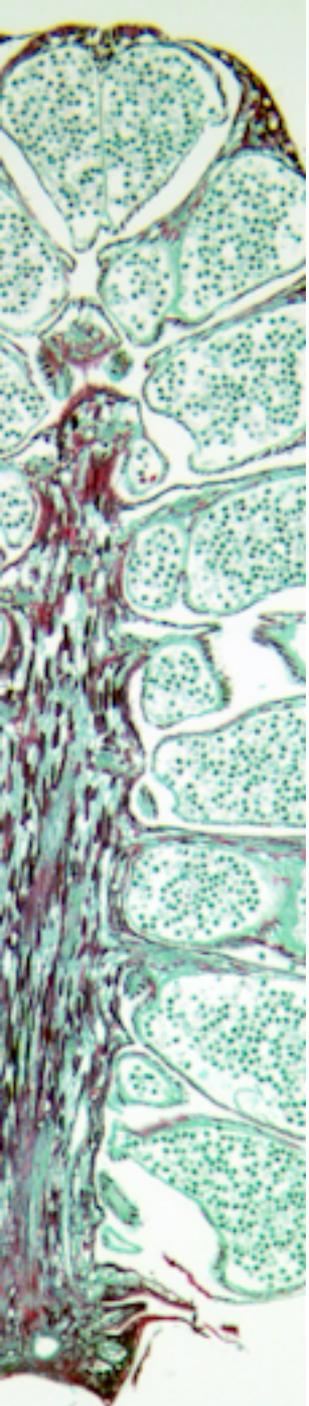




In *Juniperus*, gli strobili sono carnosì, e sono detti galbuli. Vengono usati per svariati usi alimentari, e nella distillazione di alcolici.



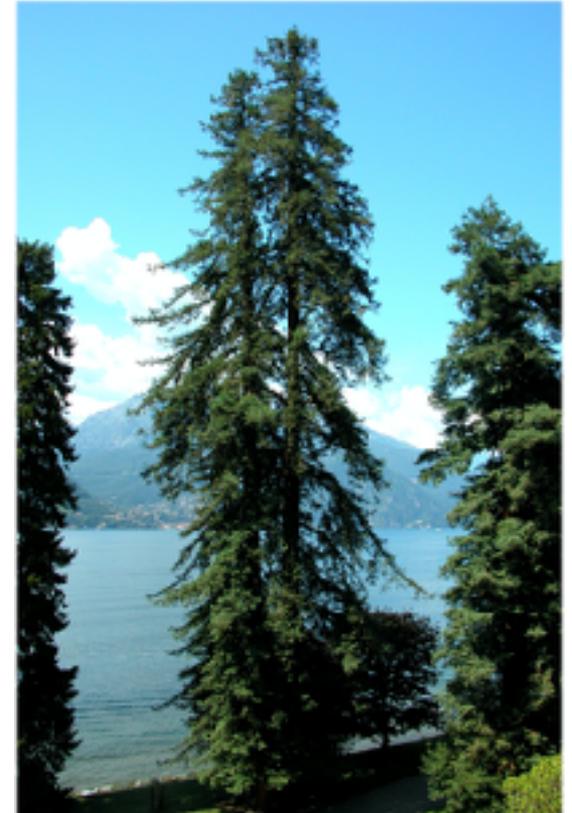
Galbuli in *Juniperus communis*.



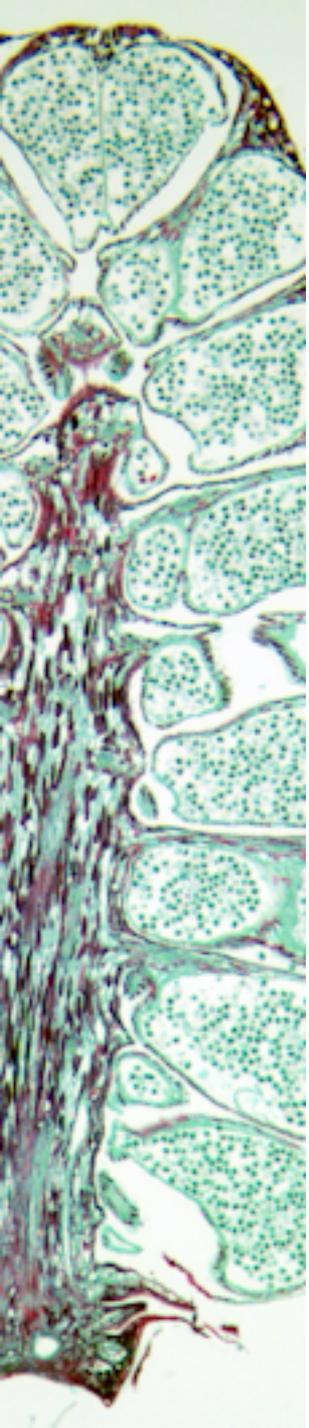
Un altro interessante gruppo di conifere sono le sequoie e le specie a esse più vicine, che risalgono al Giurassico medio (da 185 a 165 milioni di anni fa). Queste conifere sono rappresentate oggi da specie che sono i resti di popolazioni molto più numerose e diffuse durante il Terziario. Una delle specie più note è la *Sequoia sempervirens*, la pianta vivente più alta. Altra specie nota è, *Sequoiadendron giganteum*, presente lungo il versante occidentale della Sierra Nevada.



Sequoiadendron
e *Sequoia*,
coltivati in Italia



Phylum Cycadophyta

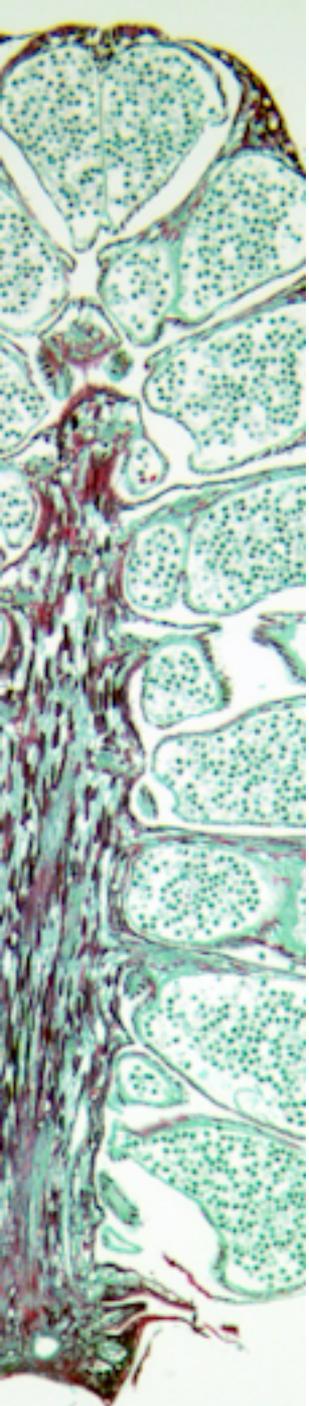


Le Cycadophyta sono piante palmiformi delle regioni tropicali e subtropicali. Apparvero 250 milioni di anni fa durante il Permiano e ebbero il loro massimo nel Mesozoico. Le cicadee viventi comprendono 11 generi e 300 specie.

Le foglie funzionali si presentano raggruppate nella parte superiore dello stelo, da cui la somiglianza alle palme. A differenza di queste, tuttavia, le cicadee hanno crescita secondaria, seppur lenta. Le cicadee sono spesso altamente tossiche e contengono abbondanti quantità di neurotossine e composti cancerogeni. Tutte le cicadee formano radici che crescono verso l'alto e si ramificano dicotomicamente vicino alla superficie del suolo. Le cellule corticali delle radici ospitano il cianobatterio *Anabaena cycadeae*, che fissa l'azoto atmosferico.

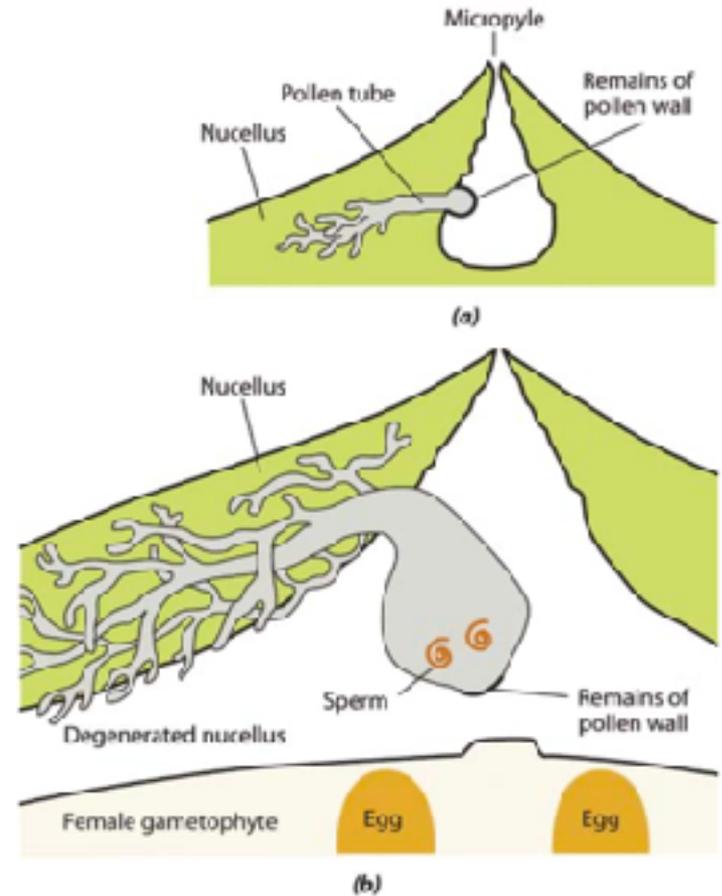
Le cicadee sono dioiche. Gli sporofilli sono foglie più o meno ridotte, spesso raggruppate in strutture coniformi all'apice della pianta.

I tubetti pollinici hanno in questo gruppo e in *Ginkgo* una caratteristica distintiva rispetto alle altre gimnosperme, ovvero una funzione **austoriale** verso la nocella dell'ovulo.

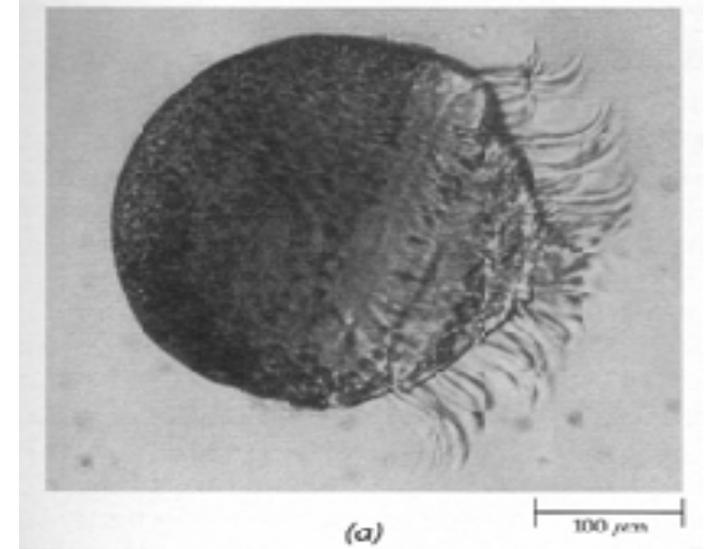
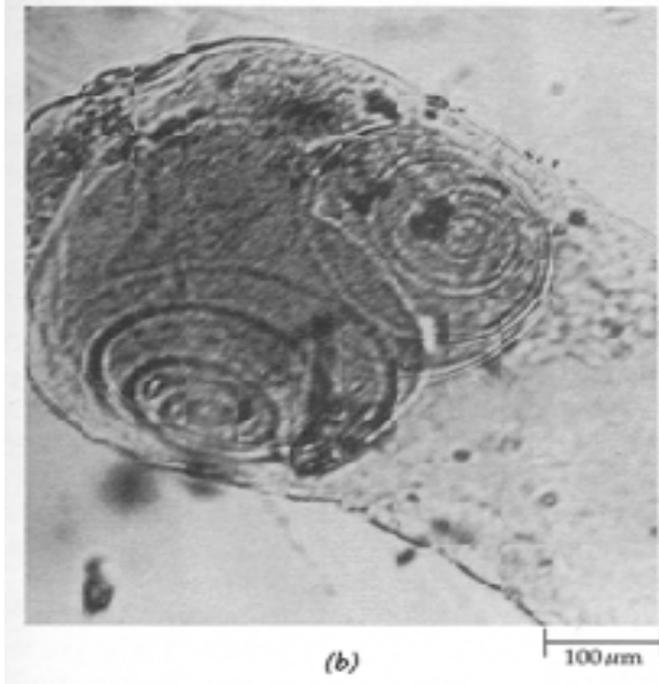
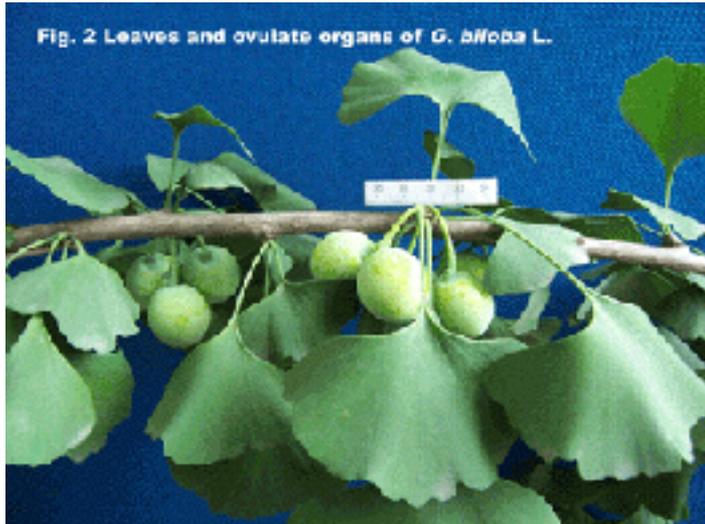
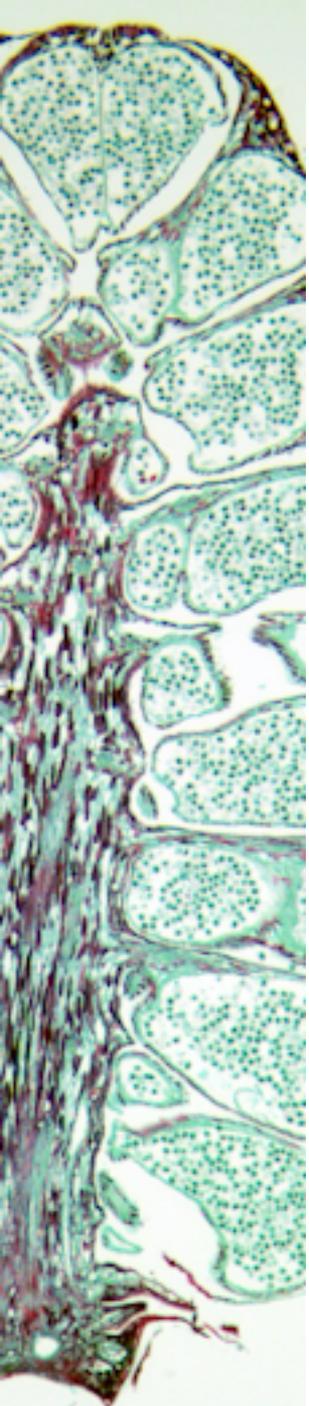


Nelle cicadee e in *Ginkgo*, la fecondazione è una transizione tra le piante senza semi, con spermatozoi che nuotano liberamente, e le altre spermatofite, con spermatozoi non mobili.

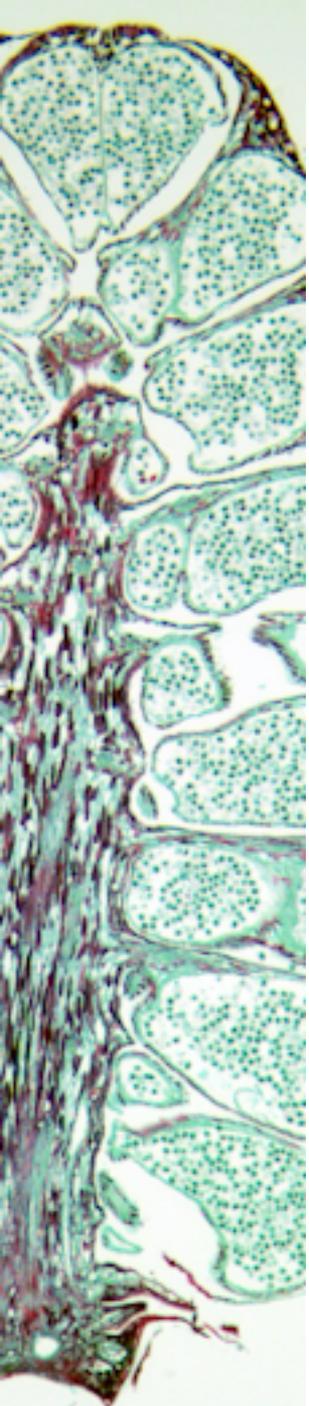
I microgametofiti di Cycads e *Ginkgo* producono un tubo pollinico, ma questo è un austorio che cresce nel tessuto della nocella, dove assorbe i nutrienti. Alla fine, la parte terminale del tubo pollinico libera due spermatozoi, che nuotano fino all'archegonio, e uno di loro fertilizza l'uovo.



18-11 Development of the microgametophyte of *Ginkgo biloba* (a) Early in its development, the pollen tube grows by tip growth and begins to form what will become a highly branched haustorial structure. The pollen tube in *Ginkgo* grows intercellularly in the nucellus. (b) Late in development, the basal end of the pollen tube enlarges into a sac-like structure that contains the two multiflagellated sperm. Subsequently, the basal end of the pollen tube ruptures, releasing the two sperm, which then swim to the eggs contained in the archegonia of the megagametophyte.



Nelle cicadee e in *Ginkgo* vengono mantenuti spermatozoidi flagellati all'interno del tubetto pollinico



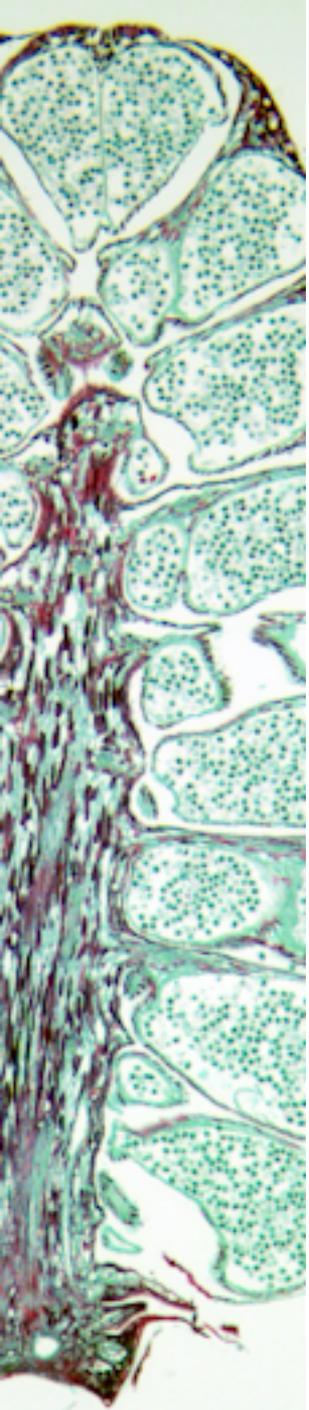
Scarabei di diversi gruppi sono stati frequentemente trovati associati ai coni maschili, e meno frequentemente ai coni femminili delle cicadee. I curculionidi del genere *Rhopalotria* svolgono il loro intero ciclo vitale su e nei coni maschili di *Zamia*, e visitano anche i coni femminili. Altri scarafaggi pollinofagi, sono stati sicuramente presenti nella storia delle cicadee. Le cicadee sono ora considerate prevalentemente, se non esclusivamente, a impollinazione entomofila.



Zamia floridana



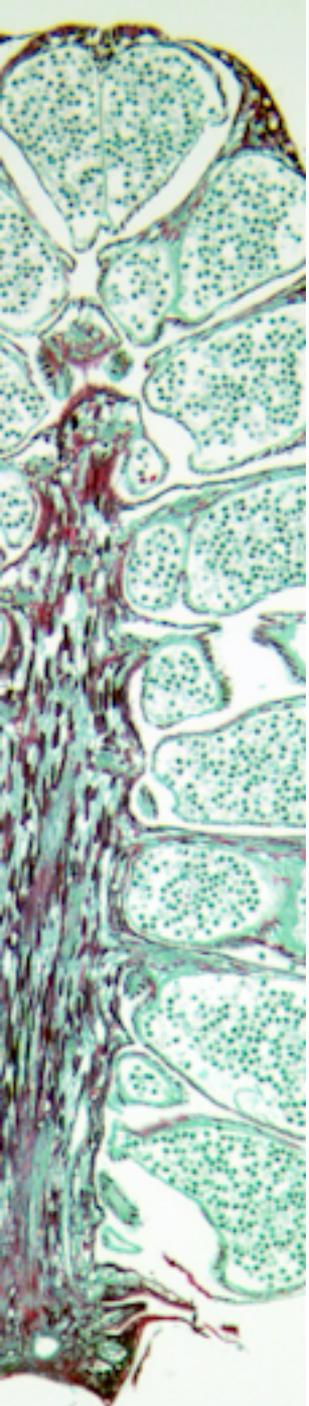
Rhopalotria furfuracea

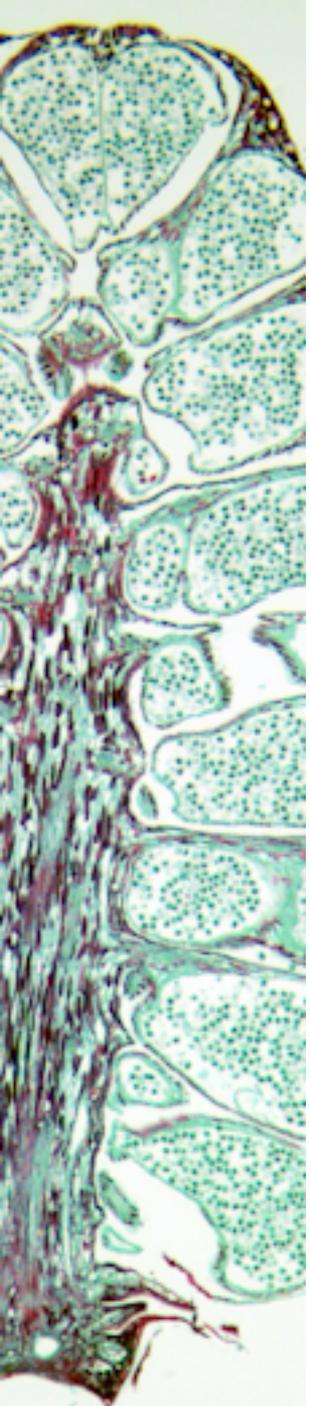


Cycas revoluta Thunb.

Phylum Ginkgophyta

Il *Ginkgo biloba*, facilmente riconoscibile dalle sue foglie a forma di ventaglio è l'unico sopravvissuto di un genere che è cambiato poco da oltre 150 milioni di anni, ed è l'unico membro vivente del phylum Ginkgophyta.





È un albero a crescita lenta che può raggiungere i 30 metri. A differenza della maggior parte delle altre ginnosperme, il *Ginkgo* è deciduo. Pur non esistendo più popolazioni selvatiche, a parte forse un caso in Cina, *Ginkgo* è stato conservato dalla coltivazione nei templi in Cina e Giappone. Come le cicadee, è una specie dioica.

Gli ovuli vengono portati in coppia all'estremità di corti peduncoli e producono semi rivestiti da un involucri carnoso. La decomposizione di questo rivestimento produce un forte odore di formaggio rancido, per la presenza di acidi butanoico e esanoico. Il nocciolo del seme (cioè il tessuto megagametofitico e l'embrione), tuttavia, ha un sapore simile al pesce ed è considerato una prelibatezza in Cina e Giappone.

In *Ginkgo*, la fecondazione non può avvenire fino a quando gli ovuli non si sono distaccati dalla pianta madre.