

GIUSEPPE CATALANO

**LE UNITÀ MORFOLOGICHE DELLA ORGANIZZAZIONE
VEGETALE E LA TEORIA FOGLIARE**

INDICE DEI CAPITOLI

- 1) - Le unità viventi elementari e la organizzazione.
- 2) - Natura « fogliare » delle unità pluricellulari di organizzazione dei vegetali inferiori (« protofilli »).
- 3) - I fattori intrinseci della evoluzione dei protofilli in « metafilli » e le unità morfologiche di ordine superiore alla foglia.
- 4) - Teoria generale della ramificazione e della fogliazione.
- 5) - Fogliazione e ramificazione nelle Briofite.
- 6) - Fogliazione e ramificazione nelle Pteridofite.
- 7) - La teoria del teloma.
- 8) - Interpretazione « fogliare » del corpo delle Pteridofite arcaiche.
- 9) - Fogliazione e ramificazione nelle Fanerogame.
- 10) - Che cosa sono gli sporangi ed il teloma secondo la teoria fogliare.

Riassunto.

Summary.

LE UNITÀ MORFOLOGICHE DELLA ORGANIZZAZIONE VEGETALE E LA TEORIA FOGLIARE

1) - Le unità viventi elementari e la organizzazione.

Uno dei coefficienti più importanti della spiegazione razionale dei fatti biologici è, come è ovvio, la conoscenza della intima struttura dei corpi viventi che ne sono sede. Invero la Fisiologia volse decisamente i suoi passi verso l'attuale suo stato di Scienza sperimentale solo dopo la scoperta della *cellula*, dopo la recognizione cioè della unità di organizzazione microscopica del corpo vivente, che sembrò per molto tempo la più semplice ed elementare. Tuttavia, nei tempi a noi più vicini, la cellula è stata oggetto di ampie e minuziose osservazioni, scrutata nei suoi costituenti più intimi, che a loro volta sono oggi materia di attenta analisi sempre più minuta, coll'ausilio della Chimica e della Fisica, fino ai limiti consentiti dai mezzi che la tecnica moderna mette a disposizione dei ricercatori. La scoperta e l'individuazione di ogni nuova particella costitutiva della cellula, nel suo significato di costituente vivo di questa, come ad es. la scoperta dei condriosomi e più ancora quella delle particelle nucleari e lo studio del loro comportamento, come già a suo tempo la scoperta della cellula stessa, hanno stabilito sovente come delle pietre miliari nella storia della Biologia. (1)

Come risultato generale di questa incessante dissezione del corpo dei viventi si giunge alla constatazione che le proprietà del tutto si ritrovano e si ripetono nelle singole particelle costitutive, in modo che ciascuna di queste ci appare quasi come una unità bensì subordinata, ma simile, nelle sue proprietà fondamentali, al tutto di cui fa parte. Tuttavia, quanto più piccole sono le particelle che si considerano, tanto più la similitudine si palesa, per così dire, in modo sempre più riassuntivo o potenziale, in quanto ci appare tanto più dif-

(1) In argomento così vasto e generale non è possibile riportare qui della Bibliografia, che sarebbe necessariamente incompleta. Vedi tuttavia sull'argomento uno dei Trattati più moderni: A. GUILLIERMOND et G. MANGENOT, Précis de Biologie végétale, Paris, 1946.

ferente la ragion d'essere o meglio la *finalità* per la quale la parte sembra preordinata; fino a che nelle ultime e più piccole particelle fin'oggi distinte quali componenti della materia vivente ciò che si può riconoscere di comune e che sta alla base di tutto l'edificio è soltanto il « quid » misterioso della sua *specificità*. Tale può considerarsi la micella colloidale albuminoide, ossia la più piccola entità formale in cui si pensa possa scomporsi la materia vivente di una data specie (1); la micella sarebbe la vera unità vivente che ha in comune col tutto di cui fa parte la specificità, nella quale si riassume tutto ciò che è essenziale nella natura dell'organismo studiato e lo distingue dagli altri. E pur nondimeno, anche scrutata fino a questi estremi limiti dell'analisi formale e materiale, la vita si presenta ancora alla nostra avida bramosia di sapere esattamente coi medesimi attributi di mistero, coi quali essa si offre all'attenzione quando si studia l'organismo nel suo complesso. In altri termini, l'analisi materiale fisica, chimica e microscopica, mentre giova a rivelare la mirabile armonia e la collaborazione delle parti costitutive del tutto, secondo le loro particolari finalità fisiologiche, non serve a elucidare lo scopo supremo della ricerca, qual'è quello di appurare le cause efficienti della vita stessa, le quali pertanto sfuggono ai metodi di indagine positiva (2).

Nello studio dei singoli componenti dei corpi viventi quel che importa mettere in evidenza non è già tanto l'ordine di grandezza delle particelle (3), quanto piuttosto la loro costituzione chimica da una parte e, dall'altra, la loro forma, la loro struttura, finchè è possibile e più ancora i rapporti che esse hanno l'una coll'altra in relazione col differente ufficio che in ognuna di esse si svolge. Molte

(1) Cfr. A. GUILLIERMOND et G. MANGENOT. Op, cit., pp. 6,63, ecc.

(2) Cfr. ad es. COSANDEY, Les plantes et la vie, Lausanne, 1945, p. 140 e ss.

(3) Gli atomi e le molecole, come è noto, sono le particelle elementari costitutive di ogni materia, ma essi non sono considerati come particelle viventi; essi si misurano ad « Angstrom », ossia a decimilionesimi di millimetro ($1 \text{ \AA} = 1/10.000.000$ di mm.). L'ordine di grandezza delle micelle viventi si misura a millimicron ($1 \text{ millimicron} = 1/1.000.000$ di mm.) Sono micelle viventi, ad es., quelle dell'ovalbumina, dell'emoglobina, del batteriofago, dei diversi « virus », ecc., la cui grandezza sta al limite della visibilità microscopica (circa un decimo di micron o 100 millimicron). Immediatamente al di sopra si hanno i batteri, con dimensioni variabili, secondo le specie, da 1 a 6 micron, i globuli rossi, i leucociti, i cromosomi e via di seguito.

micelle ultramicroscopiche si uniscono in aggregati più voluminosi e questi in aggregati ancora più grandi, finchè diventano visibili al microscopio; aggregati così fatti sono ad es. i già menzionati condriosomi ed i granuli di cromatina nucleare. Talchè nella cellula noi rileviamo una dislocazione, un comportamento e certamente anche un giuoco di azioni e reazioni reciproche fra le varie particelle costituenti, che ci dimostrano l'esistenza di una differenziazione fisiologica in ciascuna di esse. Sicchè ciò che distingue i fenomeni biologici non è già o non è soltanto la composizione chimica e le proprietà fisiche delle singole particelle di materia vivente, ma ben anco il rapporto, la posizione reciproca, e quindi in ultima analisi la finalità dell'ufficio speciale, a ciascuna di esse demandato.

Tutte le particelle costitutive del corpo vivente hanno in comune, oltre alla specificità di cui sopra abbiamo parlato, anche una proprietà fisiologica fondamentale: quella di *accrecersi*. Noi possiamo rappresentarci materialmente questo processo dell'accrescimento come consistente in un afflusso di elementi inorganici provenienti dall'ambiente fisico circostante, e cioè soprattutto di acqua, la quale reca nel suo seno anche altri elementi inorganici necessari alla costruzione del corpo vivente. Possiamo pertanto immaginare ogni particella vivente come un centro di attrazione dell'acqua e degli elementi inorganici, quasi come un campo magnetico, in cui vengono attratte le molecole delle sostanze necessarie all'accrescimento. Quel che avviene dell'acqua e delle molecole di questi elementi inorganici, una volta entrate nell'orbita del centro vivente è in gran parte ancora oscuro; sappiamo però che questo centro o micella vivente non accumula meccanicamente le materie che affluiscono dall'ambiente, ma le *assimila*, le trasforma cioè in sostanza simile a quella da cui essa stessa è costituita e per conseguenza aumenta di volume, si accresce, e finalmente, raggiunto un certo grado non propriamente di volume, ma di quel che in biologia si dice *sviluppo*, essa si divide in due micelle simili. Questo processo di assimilazione sta alla base non solo della conservazione e rinnovazione della materia vivente nel mondo, ma ben anco di quello della stessa organizzazione e dello sviluppo del corpo vivente. Le due micelle sono, almeno da principio, eguali e noi pertanto vogliamo distinguere il processo per cui esse si generano colla denominazione di *divisione omogenea*, ossia ripetizione di un oggetto già esistente per mezzo di un oggetto simile che ne deriva. Ma quasi sempre il destino finale delle due micelle non è già quello di restare indefinitamente eguali, bensì di *differenziarsi* nell'ulteriore sviluppo proprio di ciascuna, ossia di cambiare costituzione chimica, forma, struttura, in relazione ad una determinata finalità, cui ciascuna è preordinata.

Quel che accade nella micella singola si ripete in grande nella cellula; l'accrescimento di questa è la risultante dell'accrescimento delle singole micelle che la costituiscono e quindi dipende dall'afflusso dall'ambiente di acqua ed elementi inorganici; tale processo, come è noto, nella cellula è controllabile e si può seguire quasi passo per passo. Il risultato finale, anche qui, è che la cellula, quale unità vivente multipla, ossia costituita da unità più semplici, si accresce a sua volta ed alla fine si divide in due (talora in più) cellule simili. Pertanto anche la divisione cellulare è, almeno da principio, *omeogena* e come quella delle micelle è veramente il fenomeno base non solo della conservazione e della propagazione della vita, ma anche il fenomeno base della organizzazione del corpo vivente.

Invero, molte specie di viventi, sia vegetali che animali, come è noto, sono *unicellulari*; vale a dire hanno il corpo costituito da una sola cellula. Ora gli strumenti necessari allo svolgimento delle funzioni vitali in questi organismi così semplici si differenziano, nel corso dello sviluppo, a spese delle stesse originarie micelle costitutive della cellula. Questi strumenti, nell'ambito della vita cellulare, hanno lo stesso significato degli *organi* nell'ambito della vita di un organismo complesso, onde si chiamano *organiti cellulari* e si considerano come *analoghi* degli organi propriamente detti. Per questo differenziamento delle micelle, per il loro differenziamento in organiti che collaborano armonicamente alla vita del tutto, la cellula non sarebbe quindi, a rigore, un multiplo di unità simili, omogenee, ma piuttosto, come si è detto, la risultante della associazione intima intesa ad una finalità specifica di ordine superiore, qual'è la vita della cellula, di tante unità più semplici differenziate. Ciò nondimeno ogni essere unicellulare è una unità morfologicamente e biologicamente autonoma ed i prodotti della sua divisione omeogena ripetono fedelmente, almeno da principio, l'organismo unicellulare di partenza, con tutti i suoi attributi specifici.

In un gran numero di altre specie di vegetali i prodotti della segmentazione omeogena cellulare rimangono invece stabilmente uniti l'uno all'altro: si hanno perciò specie di piante dal corpo pluricellulare. Le modalità della divisione che dà luogo a tali corpi pluricellulari, il destino ulteriore delle cellule così prodotte, la forma e l'orientazione che assumono nella loro stabile associazione e quindi l'assunzione di speciali uffici vitali, giovano a renderci ragione della infinita varietà della organizzazione che per tal modo prende origine nei vegetali pluricellulari sotto l'influenza plasmatrice dei fattori specifici ereditari e di quelli contingenti dell'ambiente. Accade, in altri termini, fra le cellule di un organismo pluricellulare qualche cosa di analogo a

quel che si verifica fra le micelle nell'ambito di un solo organismo unicellulare. Il fattore punto di partenza della organizzazione pluricellulare nei vegetali è la *localizzazione* dell'accrescimento in una cellula speciale; le cellule che traggono origine dalla segmentazione omeogena di essa non restano eguali a quella di partenza, ma subiscono modificazioni di forma, struttura, dimensioni e nella natura degli organiti che in seno a ciascuna si differenziano. Esse perciò diventano atte a compiere un determinato ufficio fisiologico nell'insieme di cui fanno parte; in una parola subiscono il *differenziamento*. Noi diciamo allora che la cellula da cui derivano le cellule destinate al differenziamento ed a restare saldamente unite fra loro è una *iniziale*. La segmentazione che, in modo elettivo, ha sede in una cellula iniziale mette capo alla formazione di un corpo organizzato pluricellulare e la sua presenza giova a individuare, almeno potenzialmente, una *unità vivente* complessa, una unità cellulare multipla, in quanto è formata da un numero indefinito di cellule; ma questa unità morfologica è, come già la cellula singola rispetto alle micelle, non già un multiplo di unità simili, omogenee, bensì una risultante di entità subordinate differenti, ma collaboranti ad una finalità determinata di grado superiore. La forma più semplice che può assumere questa unità morfologica fatta da una iniziale e da un numero indeterminato di cellule differenziate è quella di un filo uniseriato di cellule; quella forma che nella Morfologia vegetale corrente si dice di « tallo filamentoso », le cui cellule sono via via più vecchie, epperò sempre più differenti quanto più sono lontane dalla iniziale che le ha generate. Non occorre per altro dire che fra organismi unicellulari e piante dal corpo pluricellulare semplicemente costituito da un filo derivante da una iniziale vi sono delle forme di transizione, sulle quali qui non interessa insistere.

2) - Natura « fogliare » delle unità pluricellulari di organizzazione dei vegetali inferiori (« protofilli »).

L'utilità e più ancora la necessità di una concezione unitaria del piano di organizzazione dei vegetali pluricellulari balza evidente alla mente dello studioso quando si consideri la *finalità* immediata dei vegetali nella vita del mondo, che è invero molto chiaramente definita. Per quel che ci è dato dedurre, questa suprema finalità di ogni vegetale nel mondo è la fabbricazione della sostanza organica e questa fabbricazione ha le sue prime necessarie fasi nel processo

di organizzazione del carbonio, ossia nella *fotosintesi*. Nei vegetali autotrofi dal corpo costituito da una sola cellula non sussiste un problema di organizzazione formale rispetto al fattore luce; si ha soltanto quello chimico fisiologico del differenziamento degli organiti adatti, vale a dire dei *cloroplasti*, ciò che avviene a spese delle originarie micelle o anche di particelle viventi più voluminose. Invece nei vegetali pluricellulari, oltre alla caratteristica fondamentale presenza degli organiti adatti in ogni cellula, si ha che l'intera unità morfologica di organizzazione viene ineluttabilmente improntata, nella forma e nei caratteri, dalle necessità dell'adattamento alla luce. Perciò le cellule che si differenziano dalla segmentazione omeogena della cellula iniziale non solo sono provviste di cloroplasti, ma si dispongono rispetto ai raggi luminosi nel più semplice e primitivo modo adatto alla finalità in oggetto, qual'è appunto la serie lineare. Questa necessità fisiologica è, ripetiamo, del tutto universale nel Regno dei Vegetali autotrofi e se noi volessimo ricercare l'equivalente funzionale del tallo filamentoso verde negli ordini di piante superiori lo riconosceremmo agevolmente in quell'organo che parimenti si presenta improntato dalla medesima necessità; vale a dire nell'organo formato essenzialmente da cellule verdi, che si offrono alla luce assestandosi fra loro e nello spazio nel modo più confacente allo scopo. Tale organo delle piante superiori è universalmente noto sotto il nome di *foglia*; come tale va quindi considerato anche il tallo filamentoso pluricellulare a cellule dotate di clorofilla che, agli inizi della scala della organizzazione, risolve per la prima volta il problema formale inerente alla funzione fondamentale della vita vegetale, e quindi sviluppa il tema obbligato della organizzazione del corpo in modo conforme allo scopo. Per questa ragione è legittimo considerare il corpo filamentoso in questione come una foglia primordiale e denominarlo col termine di « protofillo ».

Una vastissima gamma di forme del corpo pluricellulare, improntato sempre alla necessità funzionale della fotosintesi deriva da diverse modalità della segmentazione della cellula iniziale, così come da quelle dello sviluppo delle singole cellule somatiche stesse, dalla loro orientazione e posizione finale nel corpo e così via. Così il passaggio dal filo semplice uniseriato, che può distinguersi opportunamente col termine di « nematofillo », al nastro di cellule biseriate o multiseriate e da questo alle forme del corpo a lamina espansa in superficie uni- o multistratificata, che potrebbero chiamarsi « platifilli » o infine addirittura alle forme massicce cilindroidi o « stereofilli », è cosa che si intende agevolmente e che dipende, ripetiamo, dalle modalità della segmentazione della cellula iniziale. La conseguenza più notevole in tutte queste svariate forme di protofilli è l'accentua-

zione della tendenza al differenziamento delle cellule somatiche, specialmente di quelle che vengono a trovarsi disposte meno opportunamente rispetto al fattore luce e comunque in relazione agli altri fattori dell'ambiente e del substrato solido. Così anzitutto le cellule fornite di clorofilla, impegnate quindi nella funzione fotosintetica devono necessariamente restare alla superficie, mentre quelle più lontane o sottostanti alle prime tendono ad assumere tutt'altra funzione nell'interesse del corpo unitario. Fra queste segnatamente si afferma la funzione di conduzione dell'acqua o quella di distribuzione delle sostanze organiche elaborate dalle cellule verdi o ancora quella di temporanee ricettatrici di tali sostanze. Questo importante preludio filogenetico della divisione del lavoro vitale fra le varie cellule, che si trova poi decisamente attuata nelle foglie delle piante superiori, obbliga quindi ad una distinzione di varie categorie di protofilli. E' accaduto anzi che, specialmente in quelli di forma massiccia che sopra abbiamo chiamato « stereofilli », la forma cilindroide del corpo abbia dato l'impressione che gli equivalenti di tali corpi nelle piante superiori fossero non già le foglie, ma piuttosto i fusti o cauli. Molti Morfologi vedono infatti in questi talli cilindroidi massicci delle Alghe un cauloma primordiale che considerano quindi come l'organo filogeneticamente fondamentale delle piante. Questa interpretazione sta alla base della concezione così detta *caulomistica* della Morfologia vegetale (1). Noi insistiamo invece nel concetto che la forma cilindroide massiccia non è originaria, ma derivata, dal punto di vista filogenetico, da forme filamentose e che la disposizione superficiale delle cellule assimilatrici è in ogni caso un criterio sufficiente per estendere anche a questi corpi il concetto di foglia che scaturisce dallo studio delle piante superiori. Senza dubbio gli stereofilli costituiscono una importante tappa nella evoluzione filogenetica dei protofilli a causa della accentuazione della differenziazione delle cellule, cui si aggiunge anche un incipiente differenziamento formale e funzionale delle varie regioni del protofillo stesso.

Se si accetta, comunque, il concetto che il corpo pluricellulare dei vegetali inferiori è equivalente alla foglia dei vegetali superiori, la vastissima categoria di Vegetali che fin'ora nella Morfologia tradizionale è stata distinta sotto il nome di Tallofite meriterà piuttosto di essere designata col nome di *Protofillofite*. E nel dir ciò noi non facciamo che

(1) Vedi in proposito la Bibliografia riportata nei miei due lavori : Teoria generale della foglia, in *Annali della Facoltà di Agraria della Università di Napoli*, 1940 e : La natura « fogliare » del corpo dei vegetali, *Ibidem*, 1942.

estendere ed applicare alle piante inferiori un'idea già espressa da FEDERICO DELPINO relativa alle piante superiori, che Egli chiamò «Fillofite».

E' noto che nella Morfologia tradizionale fino a non molto tempo fa le specie aventi il corpo formato da una sola cellula si consideravano parimenti come Tallofite e si distinguevano appunto coll'appellativo di Tallofite unicellulari. Ma oggi si hanno molte buone ragioni per distinguere assai più naturalmente tali vegetali unicellulari, i quali vengono raggruppati in parecchi stipiti differenti, in base alla interpretazione dei loro organiti cellulari e per i quali si ammette quindi una origine filetica nettamente distinta (1). Questa distinzione si palesa evidente altresì se si tien conto anche dei criteri che scaturiscono dallo studio della organizzazione dei corpi pluricellulari. Epperò la parola « tallo » non dovrebbe più aver ragione di sussistere. Nella organizzazione del corpo dei vegetali non esiste che la cellula o un'associazione di più cellule. Non vi sono quindi Tallofite unicellulari, ma soltanto piante unicellulari (« Monoblastofite ») e piante dal corpo pluricellulare improntato a « foglia », in quella vasta gamma di forme che ha il suo punto di partenza nel protofillo filamentoso. Epperò torna necessario distinguere le piante superiori (le « Cormofite » della vecchia Morfologia o le « Embryophyta siphonogama » di ENGLER e DIELS) col termine di « Metafillofite », completando con ciò e perfezionando l'idea primitivamente espressa dal DELPINO.

Il passaggio dalle Protofillofite alle Metafillofite comporta invero la necessità di un'accurata analisi che valga a dimostrare la gradualità dell'evoluzione del corpo vivente vegetale, considerato qui soltanto come un aggregato di unità morfologiche di natura fogliare. Poiché non tutti accettano ancora questa teoria, ci proponiamo nelle pagine seguenti di illustrarla debitamente, sulla base delle più recenti concezioni proposte sull'argomento.

3) - I fattori intrinseci della evoluzione dei protofilli in metafilli e le unità morfologiche di ordine superiore alla foglia.

Come fattore principale dell'evoluzione morfologica dei protofilli e specialmente di quelli che per la forma massiccia abbiamo chiamato « stereofilli » in foglie propriamente dette, ossia nelle omologhe unità

(1) Non meno di 6 o 7 degli stipiti modernamente distinti da ENGLER e DIELS sono formati esclusivamente da forme unicellulari, mentre numerose altre forme, costituenti interi ordini e famiglie, trovano posto in altri stipiti accanto a forme dal corpo pluricellulare (Cfr. : GOLA, NEGRI, CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, II ed., 1946, Torino).

proprie delle piante superiori che abbiamo chiamato « metafilli », possiamo considerare il modo di associarsi a costituire il corpo delle piante superiori, per cui diventano stabilmente unite fra loro secondo una regola ben determinata nota sotto il nome di « fillotassi ».

Invero nelle varie specie di Protofillofite il corpo può essere formato da un solo protofillo libero o da pochi o molti protofilli semplicemente concatenati l'uno all'altro, ma in modo che ciascun di essi conserva largamente una propria autonomia biologica e funzionale potendo, come l'esperienza insegna, separarsi l'uno dall'altro e condurre vita autonoma. La segmentazione della cellula iniziale o del gruppo di cellule iniziali che mette capo alla ripetizione dei protofilli nel corpo sviluppato ha luogo senza una regola determinata; essa conduce pertanto alla formazione di corpi variamente conformati, anche voluminosi, senza differenziamento cellulare o talora solo con un differenziamento limitato e primordiale.

Invece nelle Metafillofite le unità di costituzione del corpo sorgenti dalla attività delle iniziali si associano, come abbiamo detto, secondo una regola determinata che è la fillotassi, ed esse non sono più semplicemente concatenate l'una all'altra, ma intimamente associate, così che ciascuna di esse perde la sua autonomia funzionale, non può più staccarsi e condurre vita autonoma, ma diventa invece parte di un tutto; diventa in una parola un *metafillo*.

Come causa intrinseca dell'evoluzione fogliare nello stesso ordine di idee dobbiamo inoltre considerare la necessità della funzione di sostegno e del trasporto dell'acqua che insorge a causa del passaggio dalla vita nell'ambiente acquatico, proprio di tutte le Protofillofite, a quella nell'ambiente terrestre che invece è quello proprio della maggior parte delle Metafillofite. La parte che si differenzia per queste fondamentali necessità funzionali è il *fillopodio*, che è anche sempre la prima a svilupparsi nell'ontogenesi dell'unità.

Ora accade che le iniziali, dalla cui segmentazione traggono origine le nuove unità morfologiche, restano localizzate appunto nel fillopodio; talchè i fillopodii delle foglie successivamente generate sono le parti che finiscono per restare congenitamente associate a formare il *fusto*, mentre tutto l'insieme formato dalle foglie così regolarmente associate costituisce il *sinfillo*.

Così definiti, adunque, sono « metafilli » o foglie propriamente dette le unità di costituzione del corpo delle piante superiori, a cominciare dalle Crittogame vascolari, mentre non mancano nelle Briofite delle evidenti forme di transizione fra protofilli e metafilli. In tutte le piante superiori le foglie costantemente mostrano il differenziamento morfologico delle due parti, del *fillopodio* e della *fronda*,

Epperò in tali piante i metafilli sono non già delle entità autonome fisiologicamente, bensì parti cooperanti alla vita del tutto, cioè del sinfillo, il quale è un corpo unitario multiplo di unità morfologiche, divenute per evoluzione subordinate, analogamente a quel che può concepirsi al riguardo della costituzione delle singole cellule ad opera delle micelle e delle stesse foglie ad opera delle cellule. Come in queste unità minori, anche nel sinfillo ogni membro od unità di costituzione deriva da un membro od unità simile precedente per mezzo della segmentazione delle sue iniziali. L'accrescimento del sinfillo consiste infatti pur esso, materialmente, in un'aggiunta di nuove unità simili, che si associano nell'ordine fillotassico, acquistando ben tosto il differenziamento in ordine all'età, alla grandezza, alla posizione che hanno nell'insieme, ecc. La fronda generalmente ha una durata più breve del fillopodio, epperò nel sinfillo sussistono solo le parti fillopodiali delle unità più vecchie, le quali costituiscono la parte più vecchia del fusto, che giova pur sempre al sostegno ed alle relazioni col substrato delle unità più giovani. E' noto a questo proposito che il corpo vegetativo di molte specie di piante superiori è appunto formato da un sinfillo semplice, ossia da un numero indeterminato di unità fogliari, di cui le più vecchie sussistono solo colla loro parte fillopodiale e sostengono le più recenti; tali sono le Palme, le *Cycas*, ed anche alcune specie di Dicotiledoni.

Ma la costruzione del corpo organizzato dei Vegetali superiori si complica altresì, come é noto, mediante la *ramificazione*. L'osservazione ad occhio nudo, che un tempo bastava da sola ad alimentare la scienza morfologica dei viventi, ci rivela che, nella maggior parte dei casi, il corpo vivente si può dire in ogni ordine e tipo di piante solo raramente si palesa formato da un solo sinfillo, ma risulta invece dall'associazione di più sinfilli; noi distinguiamo in tal caso nel corpo organizzato del vegetale i *rami*. La ramificazione è anzi forse il tratto più caratteristico della organizzazione vegetale, in contrapposto a quella animale o almeno a quella degli animali superiori. Anche i rami derivano, visibilmente, l'uno dall'altro e si associano stabilmente secondo una norma determinata che ripete talora la fillotassi (« cladotassi »). Essi pertanto sono delle unità di composizione del corpo vivente, ma di un ordine più elevato delle foglie e mostrano, come queste nel sinfillo, un reciproco adattamento nella forma, nello sviluppo, nelle dimensioni, nella orientazione e sovente anche delle metamorfosi parziali o totali, in modo da rendere altamente fondata l'idea che fra i rami vi sia quella stessa interdipendenza che lega le foglie di un medesimo sinfillo e le cellule di una medesima foglia. Vi è dunque anche fra i rami divisione di lavoro e differenziamento

e quindi funzioni diverse, secondo l'età, lo sviluppo, gli adattamenti. Qui noi ci limitiamo a ricordare l'esempio più cospicuo del differenziamento dei rami; quello che ha luogo nella pianta che ha raggiunto la fase riproduttiva della sua vita. I rami che allora si aggiungono al corpo organizzato sono nettamente differenti dai precedenti che caratterizzavano la fase vegetativa; così differenti, per forma, sviluppo relativo delle frondi e dei fillopodii, per le loro metamorfosi, ecc. che ciascun di essi si distingue agevolmente e prende il nome di *fiore*. Una pianta superiore fiorita si presenta adunque all'analisi macroscopica quale un insieme di rami distinti nettamente per il tempo e per le funzioni; vale a dire è costituita ancora da sinfilli propri della fase vegetativa e dai nuovi sinfilli della fase riproduttiva o fiori. Però anche al riguardo di tali unità di ordine superiore che sono i rami resta comune il carattere della derivazione e della modalità dell'accrescimento, nonché quello della divisione del lavoro fisiologico, che sta alla base di ogni associazione di unità morfologiche.

Analoghe osservazioni potrebbero farsi al riguardo della parte del corpo vivo delle piante superiori terrestri che si affonda nel suolo e adempie le funzioni di ancoraggio del corpo stesso al substrato solido e di ricerca dell'acqua. La *radice*, invero, è una parte dell'organismo formata anch'essa da unità morfologiche più semplici, ciascuna individuata dal proprio centro localizzato di accrescimento ed associate per solito più a norma delle necessità bio-fisiologiche delle loro funzioni anziché da una norma determinata, quale la fillotassi negli organi aerei. La cellula o il gruppo di cellule iniziali di ogni radice dà luogo per segmentazione all'organo funzionale formato da cellule differenziate all'uopo, fra le quali anzitutto quelle destinate all'assorbimento; tuttavia alcuni segmenti più interni, provenienti da questa attività delle iniziali non subiscono alcun differenziamento e rimangono raccolti nel così detto « periciclo » per dar luogo a nuove iniziali di unità morfologiche simili che restano associate alla precedente sotto forma di rami laterali. Talchè anche l'apparato radicale è in realtà un multiplo complesso di unità morfologiche più o meno simili fra loro e più o meno interdipendenti, salvo particolari adattamenti contingenti.

Quanto più complessa e multipla è l'unità morfologica che si considera nello studio analitico della organizzazione dei vegetali, tanto più fondamentale diventa la funzione biologica che in essa si trova realizzata. Così ogni pianta, in molti casi, coi suoi molti rami o sinfilli vegetativi, che, come è noto, possono anche diventare altrettante piante fisiologicamente autonome sviluppando radici proprie, può a sua volta considerarsi come una unità corporea componente di una unità di ordine ancora più elevato, quale può concepirsi l'*indi-*

viduo. E' chiaro che con questa parola noi vogliamo alludere non già alla pianta fisiologicamente autonoma, bensì all'entità biologica, nata dal seme, provvista di un corredo di attributi specifici ereditati per la funzione di riproduzione sessuale. Ora questa entità biologica, qual'è l'individuo, in molti casi, almeno nel regno vegetale, è rappresentata materialmente non già da una sola pianta, ma da un numero più o meno grande di piante autonome, che oggi si denominano *cloni*. La funzione che spetta ai cloni, quali parti autonome di un medesimo individuo, che specialmente gli agricoltori allevano, separandoli da un determinato individuo pregiato, è ancora più fondamentale; essi servono a propagare l'individuo e, nelle piante coltivate giovano coll'intero loro corpo o con una parte di questo, alla nutrizione animale ed umana. Così che è lecito affermare che, se gl'individui utili all'alimentazione umana non fossero dotati di questa mirabile proprietà di frammentare oltre ogni limite, specialmente ad opera dell'uomo, il loro corpo organizzato, e se non fosse possibile l'omogamia nelle piante annuali, non avrebbe potuto sorgere l'Agricoltura!

Né qui finisce la possibilità dell'analisi delle unità biologiche, in quanto invero ogni individuo è, a sua volta, una unità costitutiva di un organismo ancora più complesso, qual'è la specie naturale, in senso lato. La funzione che spetta a ciascun individuo nell'ambito della specie si può anch'essa pensare come alcunchè di superiore e di trascendente, cioè senza che sia possibile indicarla con termini precisi. Se pensiamo, per es., alle variazioni che affettano certi individui nell'ambito della specie, variazioni che sarebbero il punto di partenza della formazione di specie nuove; se pensiamo, in particolare, agl'individui della specie umana colle loro differenze morali ed intellettuali, ecc., potremo vagamente intendere quale possa essere la funzione che spetta agl'individui; una funzione che indica quali artefici inconsapevoli della evoluzione, del divenire cioè della vita organizzata per mezzo della riproduzione sessuale. Ma qui noi ci fermiamo, pur essendo convinti che la ricerca di unità di organizzazione ancora più vaste al di sopra delle specie ed anche oltre non conoscerebbe praticamente limiti; solo che si uscirebbe allora dal campo rigorosamente morfologico-biologico, cioè scientifico.

Interessante in ogni caso appare la ricerca dei rapporti e lo studio delle influenze che ha la funzione della unità più vasta sulla funzione ed il differenziamento delle unità ad essa subordinate. Poichè, come rilevammo a suo luogo, è lecito aspettarsi dallo studio delle particelle minori la spiegazione delle proprietà del tutto, così reciprocamente si può ammettere che la conoscenza delle proprietà e degli attributi dell'unità più complessa possa essere utile alla conoscenza di quelli

delle unità in essa contenute e ad essa subordinate. La difficoltà di questa analisi e di questo studio non diminuiscono, come a primo acchito potrebbe sembrare, quanto più si procede verso le più grandi unità; magari si tratterà di difficoltà di altro genere, ma certamente i problemi che si offrono all'attenzione del Biologo nella macroanalisi sono altrettanto suggestivi di quelli che sorgono dallo studio delle piccole e delle piccolissime unità viventi ossia dalla microanalisi. Misteriosi sono ancora, nel campo biologico, i problemi della specie e dell'evoluzione dei viventi altrettanto quanto quelli della microbiologia e della microorganizzazione; arduo è lo studio degli astri quanto quello degli atomi.

4) — Teoria generale della ramificazione e della «fogliazione».

In ogni cellula vegetale, originariamente, il protoplasma vivente è dotato della facoltà di segmentarsi, ciò che è il mezzo per cui esso si continua, sia ripetendosi e moltiplicandosi tale e quale vegetativamente, sia rinnovandosi indefinitamente, con modalità diverse secondo le specie, per mezzo della riproduzione. Non così può dirsi del *soma* o corpo che in ogni cellula si differenzia grazie all'accrescimento e che rappresenta quasi lo strumento o l'*organite* necessario all'esecuzione delle funzioni trofiche e di quelle della vita di relazione coll'ambiente. Esso infatti è destinato ad esaurirsi dopo compiuto il ciclo della sua attività fisio-biologica; per conseguenza si si rende necessario distinguere nettamente il plasma vivente capace di continuarsi da quello destinato ad esaurirsi; e così del pari la segmentazione, a seconda che serve a separare il plasma capace di continuarsi da quello destinato ad esaurirsi. Ora l'esperienza, come è noto, dimostra che è sempre necessario che trascorra un periodo di tempo più o meno lungo di vita fisiologica ed ecologica somatica, prima che il plasma capace di continuarsi si possa mettere in evidenza per mezzo della segmentazione. Possiamo ammettere che questo periodo di vita fisiologica consista in un accumulo di particelle somatiche differenziate per la vita trofica e per quella di relazione. Giunto che sia, comunque, il momento opportuno, in ogni organismo unicellulare autonomo si separa il plasma destinato alla continuazione della specie da quello che è servito fino allora alla vita trofica e di relazione e la cellula diventa perciò una *iniziale*.

Negli organismi unicellulari autonomi questa segmentazione di continuazione, come è noto, può assumere la forma della semplice bipartizione eguale, della gemmazione, quella della formazione libera

e così via. Questi prodotti della moltiplicazione protoplasmatica, comunque, possono separarsi o anche talora restano temporaneamente uniti, conservando però ciascuno la propria individualità e ciascuno può ricominciare in tal caso per conto proprio il processo di costruzione di un nuovo soma mediante la nutrizione ed il differenziamento delle proprie particelle viventi in organiti fisiologici. Abbiamo già rilevato che la segmentazione delle cellule isolate, per mezzo della quale si ripete esattamente la cellula originaria corrisponde alla *divisione omeogena* delle micelle viventi e può quindi anch'essa chiamarsi *segmentazione omeogena*. L'osservazione della segmentazione cellulare ci porge il destro di supporre che anche il processo di accrescimento che precede la segmentazione omeogena di una micella vivente consista in un accumulo di molecole somatiche, che si separano al momento della ripetizione della unità vivente elementare. E' questa naturalmente una congettura che si fa per analogia, in quanto nessuna osservazione può confermare di fatto questo ipotetico differenziamento di molecole somatiche in seno alla micella vivente.

Dal punto di vista filogenetico la segmentazione omeogena è il punto di partenza di ogni altra segmentazione che ha luogo nelle cellule delle piante superiori dal corpo pluricellulare. In queste i prodotti della segmentazione della cellula iniziale non si separano, ma rimangono stabilmente uniti; e ciò è causa di una differente distribuzione di attività fisiologiche e di uffici biologici nelle varie cellule che costituiscono il complesso. Invero, in uno dei segmenti rimane prevalentemente il carattere di cellula iniziale, cioè dotata prevalentemente del plasma capace di continuarsi, mentre gli altri segmenti diventano elettivamente cellule somatiche, cioè strumenti od organi della vita trofica o della vita di relazione dell'insieme pluricellulare e quindi sono formate principalmente da materia vivente destinata ad esaurirsi. Con altre parole il differenziamento in strumenti fisiologici riguarda qui non più singole molecole o particelle, ma addirittura intere cellule o anche gruppi di cellule, le quali rimangono perciò saldamente unite alla cellula iniziale e subordinate a questa. Naturalmente la formazione di segmenti così prevalentemente differenziati in organi fisiologici può continuare indefinitamente; il corpo pluricellulare che ne deriva può assumere la forma più semplice di una serie lineare di cellule somatiche, quella forma cioè che abbiamo interpretato come quella della foglia più primordiale, ossia la forma del profillo filamentoso o *nematofillo*, mentre la cellula iniziale rimane all'estremità della serie. La segmentazione originariamente omeogena di questa iniziale diventa adunque nelle piante pluricellulari, a causa del differenziamento fisio-biologico, una *segmentazione somatogena* o di *sviluppo*.

In determinate condizioni favorevoli o sotto l'influenza di particolari condizioni dell'ambiente in un segmento somatico qualsiasi della serie lineare del nematofillo può ridestarsi l'attitudine segmentativa di quell'aliquota di plasma capace di continuarsi, trasmessogli dalla iniziale mediante la segmentazione omeogena e rimastovi latente. Non bisogna dimenticare infatti, che la segmentazione somatogena degli organismi pluricellulari deriva filogeneticamente dalla segmentazione omeogena degli organismi unicellulari. Questo plasma può quindi individuarsi e separarsi dal seno di una cellula somatica e mettersi in evidenza, grazie alla nutrizione, sotto forma di una nuova cellula iniziale capace a sua volta di segmentazioni somatogene; sorge così l'iniziale di un ramo laterale, in quella forma che fu detta *monopodiale*. E' più facile, naturalmente, che questo ridestarsi dell'attitudine segmentativa in un segmento somatico abbia luogo appunto in segmenti non ancora totalmente differenziati, ancor giovani, ossia più vicini alla cellula iniziale originaria del nematofillo; come caso limite si può avere la segmentazione che mette capo ad una nuova iniziale proprio nella stessa cellula iniziale primitiva, situata all'estremità del nematofillo. Allora, per la segmentazione somatogena o di sviluppo di questa nuova iniziale si ha una biforcazione della serie, ossia una ramificazione *dicotomica* e quindi la formazione di due nematofilli lineari paralleli o più o meno convergenti nel punto di origine, sempre che la segmentazione somatogena o di sviluppo proceda in entrambe le iniziali con lo stesso ritmo. Pertanto la segmentazione per mezzo della quale si separa una nuova iniziale, sia che abbia luogo in una cellula somatica più o meno lontana, sia che si verifichi, come caso limite, nella iniziale preesistente, ha come conseguenza, nell'uno e nell'altro caso, la costruzione di una unità organizzata simile a quella da cui proviene e con cui resta unita e va quindi opportunamente distinta sotto il nome di *segmentazione di ripetizione*.

La ramificazione dicotomica, per questo modo di concepirne la genesi, dunque deriva dalla ramificazione monopodiale che sarebbe invece la forma più primitiva e semplice della ramificazione; e ripetiamo che può considerarsi come il caso limite della ramificazione laterale, in quanto ha luogo nel più giovane segmento della serie, vale a dire nella stessa cellula iniziale originaria. Sappiamo però che la segmentazione di ripetizione che si verifica nella stessa cellula iniziale dopo un certo numero di segmentazioni somatogene in molte specie di piante inferiori si è stabilmente affermata nella sua forma tipica dicotomica; nelle stesse piante, per altro, può anche sussistere una ramificazione monopodiale ad opera di analoghe segmentazioni

più o meno tardive di cellule somatiche. La ramificazione dicotomica, a sua volta, può presentare modificazioni più o meno profonde nel ritmo dello sviluppo dei due protofilli gemelli e nel rispettivo accrescimento somatico, fino a modificazioni tali da dare l'impressione che la ramificazione dicotomica trapassi in una ramificazione apparentemente monopodiale. Comunque, la ramificazione dicotomica, tipica o più o meno profondamente modificata, giustamente, secondo l'opinione della maggior parte dei Morfologi, viene considerata come il punto di partenza filogenetico di tutta l'organizzazione vegetale.

Pertanto, dal punto di vista delle conseguenze morfologiche, diventa necessario distinguere nel processo di sviluppo del corpo vegetale la *ramificazione*, ossia quel processo che mette capo ad una ripetizione laterale di unità morfologiche fogliari per mezzo di segmentazioni che hanno luogo, saltuariamente o regolarmente, in cellule somatiche più o meno lontane dalla cellula iniziale; ed un processo di *fogliazione*, che sarebbe invece quello che mette capo alla formazione di unità morfologiche fogliari, per mezzo di regolari segmentazioni di ripetizione della iniziale, in forma dicotomica tipica o modificata, seguite da segmentazioni somatogene o di sviluppo, in modo da dar luogo ad unità morfologiche fogliari che si associano stabilmente in un ordine determinato; il processo insomma di formazione dei *sinfilli*. La *fogliazione* è quindi, filogeneticamente, un caso particolare della ramificazione laterale; essa si afferma stabilmente soprattutto nelle Fanerogame, grazie all'ordine ben determinato di associazione delle unità, qual'è la fillotassi, ed anche in alcune Crittogame, vascolari; ma nelle une e nelle altre sussiste la *ramificazione*, quale attività dipendente dalla persistente attitudine alla segmentazione di ripetizione in cellule somatiche più o meno lontane dalla iniziale originaria.

E' necessario qui illustrare coi debiti esempi i concetti esposti in modo soprattutto da porre in evidenza i rapporti genetici che corrono fra ramificazione e fogliazione; e ciò noi faremo servendoci in primo luogo delle Protofillofite, a cominciare dalle più primitive.

Esempi di protofilli molto primitivi, formati da una serie lineare di cellule, che formano transizione fra l'organizzazione unicellulare e quella nettamente pluricellulare porgono talune specie di *Chaetomorpha* e di *Clodophora* (1). In queste specie il corpo vegetativo è un nematofillo, in cui, per altro, la specializzazione dell'accrescimento

(1) J. P. LORSY, Vortrage uber Botanische Stammesgeschichte, Jena, 1907, pag. 104.

in una distinta cellula apicale non è ancora ben chiara. Infatti tutti segmenti del filo (ad eccezione di quello basale, trasformato in rizoido) sono nelle specie in parola capaci di segmentazione omeogena, come nelle specie unicellulari, per la qual cosa il filo si allunga per aumento numerico intercalare dei seguenti somatici più o meno differenziati che lo costituiscono. Questo carattere, ripetiamo, si può interpretare quale una transizione fra la condizione del corpo vegetativo unicellulare autonomo e la condizione del corpo filamentoso formato da cellule somatiche saldamente unite e decisamente differenziate e perciò incapaci di segmentazioni omeogene, ma solo suscettibili di sporadiche segmentazioni di ripetizione, specialmente sotto l'influenza di particolari stimoli o di condizioni esterne. La segmentazione somatogena o di sviluppo in questo caso rimane la prerogativa della cellula iniziale, situata generalmente all'estremità della serie.

Quest'ultima modalità dell'accrescimento si osserva già in altre specie relativamente più evolute dello stesso genere *Cladophora* e diventa poi regola generale in tutti i talli filamentosi, nei quali l'accrescimento si attua solo per l'attività di una cellula iniziale o talora di un gruppo di cellule iniziali terminali ed al tempo stesso si ha altresì formazione ed aggiunta, senza alcun ordine determinato, di altri profilli consimili sotto forma di rami laterali. Questi possono trarre origine sia da segmentazioni di ripetizione sporadiche delle cellule somatiche più o meno lontane dalla cellula iniziale, sia da saltuarie o regolari segmentazioni consimili della stessa cellula iniziale.

Nello stesso senso può interpretarsi la costituzione del corpo delle Alghe relativamente superiori, formato da unità appiattite, nastroformi o laminari. In alcuni casi questi profilli laminari o nastroformi (« platifilli ») sono solitari; più spesso sono riuniti in pochi o molti, concatenati fra loro in un corpo multiplo più o meno complicato, formato però sempre da unità morfologiche biologicamente equivalenti. Ne porgono esempio molte specie di Alghe verdi, di Phaeophyceae, di Rhodophyceae, appartenenti spesso alle stesse famiglie che comprendono forme ad organizzazione più primitiva filamentosa, di cui sopra abbiamo parlato. Così nelle specie di *Caulerpa*, *Enteromorpha*, *Ulva*, *Laminaria*, *Chondrus*, ecc. si hanno generalmente profilli nastroformi o espansi a lamina, nei quali il punto vegetativo, ossia la sede localizzata dell'accrescimento per mezzo delle segmentazioni somatogene non sempre si trova all'estremità del corpo, ma talora si sposta ai margini di questo, come in *Padina*, o in una zona intercalare fra la parte destinata all'appoggio o fillopodio e la parte assimilante o fronda, come nelle *Laminaria*. Per mezzo di que-

ste segmentazioni somatogene, seguite da più o meno profondo differenziamento dei segmenti stessi, specialmente in rapporto alla posizione di essi nel complesso del corpo, ha luogo l'accrescimento delle singole unità fogliari. Accanto a questo, nella maggior parte dei casi, si ha altresì una ramificazione, cioè un'aggiunta di membri od unità morfologiche simili che si associano, conservando però ciascuna una relativa indipendenza fisiologica o talora differenziandosi appena, e ciò ad opera di segmentazioni di ripetizione che avvengono in cellule somatiche distinte più o meno vicine alle iniziali principali, e mettono capo alla formazione di nuove iniziali capaci a loro volta di segmentazioni somatogene o di sviluppo.

La considerazione di queste forme ancora relativamente basse ci porge adunque il destro di chiarire le relazioni esistenti fra *ramificazione* e *fogliazione*, in quanto l'uno e l'altro processo si rivelano distinti, in tali piante, e non così strettamente interdipendenti da renderne difficile l'analisi, come nelle piante superiori. Ad esempio, vi sono specie di Alghe nelle quali l'intero accrescimento consiste nella formazione di una sola unità fogliare, vale a dire si hanno solo segmentazioni somatogene; la ramificazione si presenta come un fenomeno del tutto accidentale e sporadico. In questi casi s'intuì « ab antiquo » che doveva esservi un nesso fra l'attività delle iniziali costruttrici del corpo e la comparsa delle nuove iniziali occasionalmente ramogene. Epperò si ritenne regola generale che non soltanto nelle specie nelle quali l'apice si sdoppia dicotomicamente in due rami, come in *Himanthalia lorea*, ma anche in quelle nelle quali sorgono rami a posizione chiaramente laterale sul corpo principale, tali rami non prendono origine da punti sottostanti all'apice e più o meno lontani da esso, bensì procedono da una divisione della regione apicale del ramo principale. Ad es. in *Fucus vesiculosus* ed in *F. chondrophyllus* vengono a sviluppo anche numerosi rami avventizi particolarmente su punti lesionati dei vecchi talli; secondo REINKE la loro origine è senza eccezioni, endogena (1). Nelle *Halopteris* la separazione delle cellule dei rami laterali si compie già nella cellula apicale del punto vegetativo. Adunque, secondo la vecchia letteratura si ammette in generale che la genesi dei rami laterali nelle Tallofite dipende da qualche indeterminata modalità della ramificazione dicotomica dell'apice principale, come per es. dal fatto che qualche cellula embrionale separatasi dalle segmentazioni resti tale molto più

(1) Cfr. REINKE, Beiträge zur Kenntniss der Tange, *Jahrb. f. n. Bot.*, X, p. 345 e ss. (in KNY, *Wandtafeln*, p. 128)

a lungo, latente in qualche parte del corpo principale e che a sua volta entri in attività segmentativa separando una nuova iniziale solo in un secondo tempo e magari solo sotto l'influenza di condizioni trofiche particolarmente favorevoli o di ambiente o sotto l'azione di stimoli traumatici, ecc.

Nella *Dyctiota dichotoma* il corpo è dapprima cilindrico e diventa in seguito nastriforme; la cellula iniziale é apicale e capace sia di segmentazioni somatogene che di segmentazioni di ripetizione; queste ultime assumono, come è noto, la forma prettamente dicotomica. Per questa attività dell'apice vegetativo si realizza una fogliazione e tale pianta, come le specie di *Fucus* sopra ricordate e certamente molte altre specie di Alghe, possono citarsi come esempi della modalità più primitiva con cui nell'intero Regno vegetale ha luogo la organizzazione del corpo a mezzo del processo di fogliazione. Secondo la teoria fogliare infatti, il corpo originario nastriforme in cui avviene la dicotomia è già di per sé stesso un profillo con fillopodio e fronda ancora confusi e per conseguenza ciò che si sviluppa dalla dicotomia è un sinfillo. Ma anche in queste specie per altro, accanto a questo processo di fogliazione, esiste la pretta ramificazione, quella cioè dovuta alle segmentazioni di ripetizione che si verificano in cellule somatiche lontane dalla iniziale apicale.

Dal punto di vista morfologico più importanti sono però le conseguenze delle alterazioni delle modalità della dicotomia, le quali naturalmente si ripercuotono sulle modalità della fogliazione. Tali alterazioni, come è noto, possono consistere nel non simultaneo sviluppo delle due unità fogliari, a causa di disuguale attività di segmentazione somatogena delle due iniziali, ovvero a differenza nella forma e nel differenziamento delle cellule somatiche che derivano dall'una e dall'altra, ecc. A causa adunque di siffatte modificazioni della dicotomia che frequentemente si possono osservare negli stessi gruppi inferiori di Alghe, prendono origine dei sinfilli ad unità fogliari differentemente conformate. Più spesso accade che una delle unità morfologiche gemelle si foggia, per la forma delle sue cellule, per la disposizione centrale, ecc. come un asse centrale, mentre l'altra assume l'aspetto di un organo appendicolare laterale del primo. Nella realizzazione di questo tipo di costruzione del corpo vegetativo, che finisce per essere poi di gran lunga il più comune in tutti gli ordini di vegetali, certamente hanno un grande peso stimoli e necessità di natura meccanica. Fra le Alghe ciò si osserva molto bene ad es. nelle specie di *Sargassum*, di *Delesseria*, ecc., nelle quali una delle unità fogliari nascenti dalla segmentazione di ripetizione in forma prettamente dicotomica della cellula iniziale assume costantemente il ruolo quasi

di un membro di appoggio o sostegno dell'altro, nel quale si concluda invece la forma laminare epperò quindi la funzione fotosintetica, senza per altro che tal funzione sia tassativamente esclusa dalla prima. Tanto è vero che in altri casi questa unità laterale gemella a forma laminare può ridursi o mancare del tutto ed il corpo vegetativo allora può rimanere costituito esclusivamente da unità morfologiche fogliari di forma cilindroide, massiccia, nelle quali la funzione fotosintetica si compie nelle cellule superficiali, mentre quelle più interne sottratte alla luce servono alla conduzione degli assimilati. Sono queste le foglie che noi abbiamo chiamato *stereofilli*, nelle quali adunque la prevalente forma cilindroide massiccia non può certamente infirmare il concetto fondamentale della loro natura fogliare. Nelle stesse piante, accanto a questo preminente processo di fogliazione, se ne ha anche uno di ramificazione. Così nei *Sargassum*, già ricordati, secondo quando si legge nella vecchia letteratura, i rami sorgono dalla faccia della base fogliare rivolta verso l'apice del ramo principale, fatto questo che richiama alla mente la posizione dei rami ascellari delle piante superiori (1). In *Delesseria alata* la ramificazione è sempre laterale e quindi inconfondibile col processo di fogliazione che avviene per l'attività dell'apice vegetativo principale. E' noto che in queste piante i rami laterali possono staccarsi e condurre vita autonoma, almeno in molti casi.

Rimane adunque fermo il concetto che la formazione di ogni unità morfologica fogliare dipende dalla segmentazione di una iniziale; tale segmentazione, omeogena in origine, trapassa nelle forme pluricellulari nella segmentazione somatogena, pur trasmettendosi in ogni segmento somatico differenziato un'aliquota del plasma stesso iniziale che vi rimane allo stato latente. *Ramificazione* è il processo primordiale di ripetizione dell'unità morfologica fogliare ad opera di unità simili, mentre *fogliazione* è un processo derivato dal primo e pur stabilmente affermatosi e perfezionatosi mediante la fillotassi come fu già accennato e come avremo meglio occasione di mostrare nelle pagine seguenti. Ogni ramo laterale trae origine da una iniziale separatasi per segmentazione di ripetizione di una cellula somatica più o meno lontana dall'apice principale e mette capo ad una foglia o ad un sinfillo laterali, mentre la fogliazione dipende dalla analoga segmentazione di ripetizione che avviene stabilmente nella stessa iniziale principale, sia in forma dicotomica, sia in forma modificata più o meno profondamente. La segmentazione di ripetizione pertanto

(1) KNY, Op. cit. pp. 126-127.

si distingue chiaramente a seconda dei prodotti cui dà luogo : quando questo prodotto è un ramo laterale, la segmentazione che si verifica in una cellula somatica più o meno lontana dalla iniziale originaria e più o meno differenziata fisiologicamente, può chiamarsi *segmentazione cladogena* ; laddove quella che ha luogo nella stessa iniziale originaria in forma dicotomica tipica o più o meno modificata e che mette capo alla fogliazione, può chiamarsi *segmentazione fillogena*. Come sopra è stato chiarito, la segmentazione fillogena filogeneticamente deve considerarsi come derivata dalla segmentazione cladogena, potendosi considerare come il caso limite di questa, che si afferma stabilmente nella maggior parte delle piante, rappresentando il meccanismo con cui procede appunto la costruzione dei sinfilli.

5) — Fogliazione e ramificazione nelle Briofite

Il processo di « fogliazione » (ossia di formazione dei sinfilli) prende decisamente il sopravvento in una parte delle Briofite e delle stesse Crittogame vascolari e diventa finalmente la regola generale nelle Fanerogame, ragione per cui diventa la forma più appariscente in cui si concreta l'accrescimento, mentre la ramificazione del corpo, che pur sempre sussiste, si presenta però quasi come un'attività secondaria, spesso occasionale e comunque in apparenza conseguente alla prima. Per questa ragione riteniamo opportuno delineare per prima la interpretazione che spetta, in base alla teoria fogliare, al processo di genesi dei così detti fusticini dei Muschi o del corpo vegetativo appiattito delle Epatiche e trattare successivamente di quello della ramificazione.

Nelle Epatiche troviamo un andamento dell'accrescimento del corpo che ricorda molto da vicino quello delle Alghe dal corpo vegetativo foggato a platifillo od a stereofillo ; vale a dire esso procede da una segmentazione fillogena che ha luogo nella cellula iniziale (o nel gruppo di cellule iniziali), sia in forma dicotomica tipica, che in forme più o meno modificate.

Questa segmentazione fillogena apicale è divenuta decisamente predominante sulla vera ramificazione monopodiale, la quale invero non manca mai in tutti i rappresentanti delle Epatiche, se pure rara ed occasionale, a testimonianza della sua natura di processo più primitivo. Ma nelle Epatiche la persistente forma dicotomica della segmentazione fillogena dell'unica cellula iniziale o del gruppo di cellule iniziali è certamente in correlazione, come nelle Alghe, con la indecisa ed imperfetta differenziazione od addirittura con la man-

canza delle parti frondeali assimilanti e sovente anche con l'adattamento delle unità morfologiche alla posizione strisciante nel substrato, ciò che determina l'insorgere di una struttura dorso-ventrale nel corpo vegetativo adulto. Dalla letteratura apprendiamo infatti che la costruzione del corpo vegetativo delle Epatiche procede durevolmente o almeno da principio dall'attività di una cellula iniziale, la quale dà segmenti secondo due, tre e fin quattro direzioni (1). Come risultato di questa attività segmentativa si ha un processo di fogliazione, cioè un'associazione di unità morfologiche nelle quali si sviluppa prevalentemente la parte destinata al sostegno ed alla conduzione dell'acqua, in rapporto alla stazione terrestre. Le frondi destinate tipicamente alla funzione fotosintetica o non esistono o sono molto semplificate o rudimentali e la funzione relativa si compie nelle cellule stesse della parte fillopodiale. Nella iniziale pertanto ha avuto luogo una soppressione od una estrema riduzione di quella parte dell'attività segmentativa che serve alla formazione della fronda, ossia di una parte notevole della segmentazione somatogena. Ciò si osserva per es. nelle Marchantiaceae, nelle quali, come è noto, la formazione dei membri del corpo procede da una pretta ramificazione dicotomica. Ciò permette di intendere più facilmente come si passi dalla segmentazione in forma prettamente dicotomica della iniziale di queste piante a quella modificata che mette capo a membri forniti di frondi; si tratta in ogni caso di modificazioni nel ritmo e nella direzione della segmentazione fillogena. Nel caso adunque di unità morfologiche fornite di fronda (« fogliolina ») questa trae origine dalla segmentazione somatogena di una cellula laterale dell'unità generata dall'iniziale; questa cellula laterale resta per breve tempo allo stato embrionale e dà luogo a poche cellule secondo una sola direzione. Tali frondi ridotte, quali si vedono ad es. nelle Jungermanniaceae, sono per lo più formate da un solo strato di cellule e senza costola mediana. Nella disposizione di queste frondi tuttavia si può riconoscere un ordine distico o tristico, corrispondente alla direzione secondo la quale procede ulteriormente la segmentazione fillogena della iniziale. Siffatto ordine distico o tristico può considerarsi come una modificazione della originaria dicotomia. Naturalmente si ha da fare con unità morfologiche fogliari ancora molto elementari, ma tuttavia più evolute di quelle delle Marchantiaceae, le quali sono ridotte alla sola parte fillopodiale. La modificazione della dicotomia nelle Junger-

(1) Cfr. WETTSTEIN, Handbuch der Systematischen Botanik, 1924, p. 308.

manniaceae rispetto alla Marchantiaceae consiste in ciò che delle due cellule iniziali una è capace soltanto di segmentazioni somatogene, con differenziamento del soma in fillopodio e fronda e con finale esaurimento, mentre l'altro non possiede tale facoltà somatogena, ma conserva solo il carattere di vera cellula iniziale, capace cioè solo delle segmentazioni fillogene, ed acquista per di più, per ragioni di equilibrio meccanico, una posizione apicale e centrale nell'intero corpo.

Siffatta specializzazione dei segmenti che si generano da una originaria dicotomia si stabilizza e si rinviene costantemente nello studio della genesi del corpo vegetativo dei Muschi, differenziato, come è noto, in fusticino e foglioline. Questo differenziamento è indubbiamente correlato colla scomparsa della segmentazione dicotomica (esistente ancora nel protonema), la quale viene sostituita dalla specializzazione dei due segmenti nel modo anzidetto e con l'affermarsi dello sviluppo, nel corpo dell'unità fogliare, di una parte frondeale. Anche qui pertanto si ha una iniziale fillogena apicale, in forma di una cellula piramidale trigona, la quale dà segmenti secondo due o più spesso tre direzioni (1) e questi segmenti hanno perduto le qualità fillogene proprie dei segmenti dicotomici, per specializzarsi nella segmentazione somatogena, esaurendosi dopo costruita l'unità fogliare.

Al riguardo della genesi delle ramificazioni laterali, rileviamo per quanto riguarda le Epatiche che, secondo LEITGEB, vi è una ramificazione «avventizia», sulla quale però non si conoscono dettagli (2). Evidentemente questa ramificazione avventizia è dovuta a segmentazioni di ripetizione le quali, come fu già detto, avvenendo in cellule somatiche lontane dalla iniziale possono a buon diritto chiamarsi segmentazioni « cladogene ». Ma queste segmentazioni cladogene avvengono in modo sporadico ed occasionale; epperò la fogliazione, dovuta alla segmentazione della iniziale principale che mette capo al sinfillo frondoso od afronde quasi assorbe ed annulla, per così dire, ogni altra attività incrementativa.

La ramificazione laterale nei Muschi, secondo quanto si rileva dalla Bibliografia (3) non è mai ascellare; i rami laterali sorgono al di sotto delle foglioline, insieme colle quali essi provengono da un segmento della cellula iniziale apicale. In altri termini, mentre gli elementi cellulari interni, primi a formarsi per le segmentazioni somatogene del segmento laterale sono propriamente fillopodici (cioè fan-

(1) Cfr. GOLA, NEGRI, CAPPELLETTI, Trattato di Botanica, 2° ed., p. 673.

(2) KNY, Op. cit., p. 375.

(3) Cfr. GOEBEL, Organographie, p. 352.

no più propriamente parte del fusticino) quelli esterni più giovani possono in parte dar luogo ad abbozzi di rami laterali, mentre in maggior parte costituiscono invece i primordi delle frondi (« foglioline ») (1). Epperò, come si vede, si tratta delle stesse cellule somatiche fogliari, fra le quali a un certo momento una cellula particolare subisce una segmentazione cladogena, per cui si separa l'iniziale di un ramo laterale (di un « sinfillo » laterale). Evidentemente ciò può aver luogo solo dopo la costruzione di una certa porzione somatica della foglia; sovente la separazione della nuova iniziale cladogena ha luogo al momento del passaggio del differenziamento delle cellule somatiche dalla parte fillopodiale alla parte frondeale di ciascuna unità fogliare o solo di talune determinate unità fogliari, secondo un certo ordine o anche senza questo. Dalla relativa vicinanza di siffatto differenziamento con la cellula apicale del fusticino principale può insorgere l'idea che questa cellula apicale possa avere una parte nel processo di ramificazione; per quel che si è detto questa parte è solo molto indiretta.

Per quel che concerne, finalmente, la fase sporofitica del ciclo vitale delle Briofite, noi abbiamo avuto altrove occasione (2) di indicare la natura morfologica degli sporogoni, considerando lo sporogonio appunto come la prima unità fogliare propria di detta fase, incapace però di ripetersi mediante segmentazione di alcuna sua cellula, sia cladogena che fillogena. Lo sporogonio dei Muschi e delle Epatiche sarebbe adunque una foglia (un « talloma », secondo Naegele) unica, incompleta, cioè senza fronda sporgente, ma fornita bensì di tessuto assimilatore periferico come negli stereofilli delle Alghe superiori. Questa foglia deriva, come è noto, da uno zigote che ne rappresenta la iniziale capace solo di limitate segmentazioni somatogene. Questa foglia adunque è ridotta al solo tessuto fillopodiale e serve prevalentemente alla riproduzione e perciò è foggata ad urna sporifera. Ontogeneticamente lo sporogonio delle Briofite corrisponde all'embrione che si sviluppa dall'uovo fecondato delle piante superiori. Gli embrioni posseggono però una cellula iniziale o un gruppo di cellule iniziali capaci, a differenza degli sporogoni, di segmentazioni di ripetizione fillogene e cladogene, per la qual cosa il corpo vegetativo si ripete mediante una fogliazione, dando quindi luogo a un sinfillo, dove si svolge per lungo tempo una funzione trofica. La riproduzione, ossia la formazione delle spore, è rimandata

(1) GOLA, NEGRI, CAPPELLETTI, Op. cit., p. 673

(2) CATALANO, La natura « fogliare » del corpo dei vegetali, *Annali della Facoltà di Agraria dell'Università di Napoli*. s. III, vol. XIV, p. 28

a uno stadio di sviluppo molto più avanzato; laddove lo sporogonio delle Briofite si può intendere anche come una foglia nella quale assai precocemente si separa il plasma riproduttivo.

6) - Fogliazione e ramificazione nelle Pteridofite.

Anche nelle Pteridofite ha decisamente il sopravvento nella costruzione del corpo sporofitico il processo di fogliazione, che si attua grazie alla segmentazione fillogena della iniziale principale e mette capo alla formazione dei sinfilli, mentre la ramificazione sussiste solo sporadicamente.

Nelle Pteridofite, come è noto, l'embrione è costituito essenzialmente dalla prima foglia (cotiledone). Durante lo sviluppo di questa prima foglia, ad opera delle segmentazioni somatogene dello zigote, si separa a un certo momento mediante una segmentazione di ripetizione una nuova iniziale, dalla quale trae origine una seconda unità fogliare. Analogamente in questa seconda foglia, a un certo stadio dello sviluppo, si separa la iniziale di una terza e così via. Secondo il punto della foglia in cui è localizzata la iniziale fillogena e secondo il ritmo rispettivo della segmentazione somatogena che mette capo allo sviluppo delle singole unità, si hanno varie modalità di associazione delle medesime in un sinfillo. Secondo i gruppi di Pteridofite che si considerano, in questo sinfillo si può riconoscere anche una fillostassi; così ad es. nelle Felci così dette caulescenti della famiglia delle Osmundaceae, nelle quali si riconosce una fillostassi di 8/12 trapassante nella fillostassi spirata, mentre nelle Felci a fusto ipogeo della nostra Flora manca qualsiasi ordinamento fillostassico. Negli Equiseti, come è noto, la segmentazione fillogena dell'unica cellula iniziale tetraedrica procede in modo da dar luogo ad una fillostassi verticillata; in quanto ai Licopodi diremo più avanti.

La segmentazione di ripetizione fillogena corrisponde ad una dicotomia modificata, con specializzazione dei due segmenti, così come abbiamo già illustrato a proposito dei Muschi. Dei due segmenti uno infatti rappresenta l'iniziale delle cellule somatiche, capace quindi solo delle segmentazioni somatogene e destinato ad esaurirsi, mentre l'altro segmento conserva integralmente il carattere di cellula iniziale, capace cioè di ulteriori segmentazioni di ripetizione e cioè di rinnovarsi. Oltre a ciò i due segmenti si distinguono non solo per la posizione rispettiva, ma anche per la forma; il segmento laterale capace solo di segmentazioni somatogene si può ancora riconoscere all'apice delle frondi in corso di sviluppo; quello capace di segmen-

tazione fillogena rimane localizzato al vertice del sinfillo negli Equiseti (apice vegetativo con iniziale tetraedrica) ovvero, nelle Felci, localizzato in qualche punto del tessuto fillopodiale della foglia precedente, che di gran lunga si sviluppa di più rispetto alla successiva.

Per quel che concerne la pretta ramificazione laterale nelle Pteridofite dovuta, secondo la nostra interpretazione, a segmentazioni di ripetizione cladogene, cioè di cellule somatiche già più o meno differenziate e lontane dall'apice vegetativo, dobbiamo rilevare che nei Licopodi essa si confonde con la fogliazione, ossia con la genesi stessa delle unità morfologiche costituenti il sinfillo, almeno in un primo tempo. La stessa cosa abbiamo messo in evidenza nelle Briofite e più precisamente nelle Epatiche. Sappiamo che nei Licopodi, nelle Selaginelle (come anche nei rizomi di *Pteris aquilina*) si ha una ramificazione dicotomica. In nessun caso tale ramificazione dicotomica del fusto si rivela essere un processo indipendente da quello dell'accrescimento dovuto alla fogliazione per l'attività dell'apice vegetativo principale. Nei Licopodi la ramificazione laterale del fusto è tutt'una cosa con la genesi delle ramificazioni dicotomiche dell'apice; tuttavia in queste piante, secondo GOEBEL (1), si hanno tutti i passaggi dalla divisione dicotomica dell'apice fino alla formazione di germogli laterali. Questi invero sono situati vicino all'apice, ma sono più piccoli della punta dell'asse principale. Oltre a ciò è da rilevare che i primordi dei rami non stanno all'ascella di una squama, poiché essi superano considerevolmente questa in grandezza, ma stanno invece al di sopra di un certo numero di queste squame, come per es. si osserva in *L. clavatum*. Queste osservazioni dimostrano che non una squama, ma un numero indeterminato di squame rappresenta la parte frondeale di ogni unità fogliare; in altri termini, la fronda in queste piante si risolve in un certo numero di squame verdi, vascolarizzate, sorgenti direttamente dal fillopodio in ordine spirale.

In tutti i casi di ramificazione dicotomica si sa che il sistema vascolare che decorre nell'asse originario si biforca a livello della dicotomia in due sistemi che continuano nei due rami, essenzialmente eguali fra loro come a quello sottostante. La ramificazione del corpo in queste piante si attua adunque mediante lo stesso processo di fogliazione per cui si generano le unità elementari di costruzione del corpo sinfillare.

Tuttavia, accanto a questa ramificazione, che trapassa manifestamente dalla fogliazione, si ha una ramificazione così detta «av-

(1) GOEBEL, Organographie, p. 617

ventizia», che si verifica in punti lontani dall'apice vegetativo sotto determinate condizioni favorevoli alla vegetazione e già ricordata a proposito delle Alghe a platifilli o stereofilli e delle Epatiche; sono cioè dovute a segmentazioni di ripetizione tardive di cellule somatiche rimaste a lungo latenti fra le altre del corpo differenziato e sono vere e proprie segmentazioni cladogene.

Negli Equiseti le ramificazioni del fusto non sono mai ascellari, ma s'impiantano per lo più all'esterno ed alla base di ciascun segmento del verticillo di frondi squamiformi ed alternano con esse (1). La genesi dei rami laterali è descritta dettagliatamente in STRASBURGER (2) e noi qui non abbiamo bisogno di riportarla; ci basterà ricordare soltanto che essa ha origine da una cellula somatica superficiale del sinfillo, che subisce la segmentazione cladogena, per cui si genera una nuova iniziale tetraedrica laterale.

Per quel che riguarda finalmente l'origine dei rami laterali nelle Felci tutto ciò che si può attingere dalla vecchia letteratura sull'argomento è qualche notizia sui rapporti fra il tessuto vascolare dei rami laterali con quello dell'asse principale; tali studi però in ogni caso riguardano piante adulte e poco o nulla è dato rilevare intorno alle modalità della genesi di questi rami ed ai primi stadi del loro sviluppo. Si sa, ad es. che nelle Marsiliaceae, nelle Salviniacee ed in talune Felci terrestri, secondo DE BARY (3), si ha una ramificazione monopodiale e che forse anche altre specie di Felci presentano egualmente una tale ramificazione. Questa, in ogni caso, come negli Equiseti, non è mai ascellare, ma sorge da punti differenti e indipendenti dalla inserzione delle foglie; può cioè sorgere o dal fusto o dalla costola fogliare o ancora da entrambi i lati della base del picciuolo. Lo studio anatomico di giovani piantine di Felci è quanto mai istruttivo non solo per la dimostrazione della natura simpodiale del loro fusto, ma ben anco per quel che riguarda la genesi delle ramificazioni laterali (4). Queste infatti, in origine, non sono che una foglia, cioè una unità morfologica simile alle altre del sinfillo, con la sola differenza che sorge fuori posto e cioè ad opera di una iniziale separatasi per segmentazione di ripetizione di una cellula somatica. Questa cellula somatica, a sua volta, si trova localizzata nello strato limite della così detta «stela» fillopodiale ed è omologa ad una cellula

(1) GOEBEL, Op. cit., p. 617

(2) STRASBURGER - KOERNICKE, Das Botanische Praktikum, p. 307.

(3) DE BARY, Vergleichende Anatomie, 1877, p. 296 e segg.

(4) Cfr. CATALANO, Teoria gen. della foglia, p. 23 e segg.

periciclica del fusto delle Fanerogame. Ma anche nelle Fanerogame, per altro, il cilindro assile non è che il luogo dove convergono e si assestano i fasci fillopodiali costituendovi una struttura polistelica, secondo il concetto originario di VAN TIEGHEM, e quindi alla periferia di esso si riuniscono le cellule pericicliche capaci di segmentazioni di ripetizione più o meno tardive, a seconda anche di influenze favorevoli esterne.

7) - La teoria del « teloma »

Il concetto di « teloma » è sorto soprattutto dalla necessità di dare una interpretazione morfologica del corpo vegetativo delle più antiche Crittogame vascolari, ossia delle Psilophytales, che a buon diritto si pongono alla base dell'evoluzione filogenetica delle piante superiori. Esso fu per primo introdotto dallo ZIMMERMANN nel 1930 in un grosso lavoro che ha per oggetto appunto la filogenia delle piante (1). Vi si tratta della costituzione e della membratura del corpo delle Cormofite, del differenziamento esterno degli organi, della struttura del corpo legnoso in base alla teoria della stela e finalmente della riproduzione. La membratura del corpo vegetativo, ossia il modo di concatenarsi dei vari organi discende originariamente dalla posizione terminale e dalla biforcazione del corpo primigenio. Le ultime formazioni, che sarebbero quindi le unità morfologiche dei germogli cormofiti, sono dallo ZIMMERMANN chiamate « telomi »; esse possono essere fertili (ossia dar luogo agli sporangi) o sterili (ossia dar luogo a filloidi). Il valore morfologico di queste terminazioni o « telomi » è chiaramente riconoscibile nelle Psilophytali primitive del Devoniano, dalle quali si possono far derivare i tre principali gruppi di piante superiori, ossia le « Lycopside » (che comprende le Lycopodiales), le « Articulatae » (che comprende le « Sphenopsida » e le attuali Equisetales) e le « Pteropsida » (che comprende le Felci e le piante a fiori attuali). Le foglie di queste ultime vengono interpretate come sistemi di ramificazioni di telomi, ossia come *telomesoenze* sterili. Ad esse sono equivalenti le foglie delle Lycopodineae (« aghifoglie » o « microfoglie »), la qual cosa per altro solo a stento potrebbe trovare un generale riconoscimento (2).

(1) ZIMMERMANN, W., Die Phylogenie der Pflanzen, ecc. Jena 1930

(2) Tale è l'opinione del Referante del Botanisches Centralblatt, Bd. 17, p. 361.

Recentemente l'EMBERGER (1) ha rimesso in voga queste idee, sempre in base a studi di Paleomorfologia, identificando, però, il teloma col caule. E' noto che i membri elementari del corpo vegetativo delle Psilophytine furono interpretati dal LIGNIER e da molti altri Autori della sua scuola quali dei « cauloidi », a causa della loro struttura, che ricorda quella dei fusti, in quanto che sono provvisti di un cordone di tessuto vascolare centrale, cioè di una « stela », secondo l'antica terminologia di VAN TIEGHEM, e mancano inoltre di « foglie », nel senso comunemente dato a questa parola. L'EMBERGER adopera il termine di teloma come sinonimo di cauloido od asse. Secondo quest'Autore pertanto sussiste sempre un problema della origine della foglia, in quanto quest'organo appare quale una prerogativa di gruppi relativamente evoluti, e la sua origine filogenetica andrebbe appunto ricercata fra i rappresentanti più bassi delle piante vascolari, quali appunto le Psilophytine. Egli difatti discute tale problema in più punti dell'opera (2).

Le foglie, adunque, secondo i dati forniti dalla Paleomorfologia e la interpretazione telomistica (o caulomistica, secondo l'EMBERGER) possono risultare dall'*appiattimento* di assi o telomi; ovvero dalla *specializzazione* di appendici, come si vede, ad es., nelle *Asteroxylon*; o anche dalla *fusione* di parecchi telomi, come farebbe credere lo studio delle *Sigillarie* e di taluni *Lepidodendron*; o ancora possono derivare per un processo di *palmazone*, ossia di riempimento a mezzo di tessuti di neoformazione, degli spazi interposti fra i rami di telomi dicotomici preventivamente « fogliarizzati », come fra le dita di un Palmipede. Secondo l'EMBERGER, partendo da qualcuna di queste origini, la foglia nel corso della filogenesi acquista mano a mano una individualità morfologica, di cui invero all'origine essa é sprovvista.

A noi non sembra verisimile che un organo, dove si compie una funzione così fondamentale, qual'è la foglia, possa avere avuto origine diversa, come se si trattasse di uno strumento qualsiasi di adattamento all'ambiente. Per questo abbiamo attentamente meditato queste idee sorte dallo studio oltremodo interessante delle piante arcaiche e le abbiamo messe in relazione con la nostra teoria fogliare, quale abbiamo brevemente riesposto nelle pagine precedenti.

Qui è d'uopo aggiungere che il concetto di teloma si rende soprattutto necessario per lo studio della genesi degli organi della riproduzione, ossia dei macro-e dei microsporangî e per stabilire i

(1) EMBERGER, LOUIS: Les plantes fossiles, etc., Paris, 1944

(2) Op. cit., p. 133, 169, 193, ecc.

rapporti che tali organi hanno con quelli della fase vegetativa nella vita della pianta. In proposito non occorre quasi dire che sulla natura morfologica dei macro-e dei microsporangi ben poco di preciso è dato attingere dalla vecchia letteratura. Per quel che riguarda le Spermatofite attuali, secondo quando si rileva da GOEBEL (1), solamente la nocella dovrebbe riguardarsi quale un macrosporangio, mentre il funicolo sarebbe una parte dello sporofillo sul quale il macrosporangio sorge quale una neoformazione terminale; formazione che di fatto si osserva in *Azolla*. Tale interpretazione, a quanto riferisce GOEBEL, fu sostenuta primieramente dal WARMING e confermata dallo SCOTT mediante lo studio di una Licopodiacea fossile. In questa pianta si osserva che gli sporangi sono avvolti da uno spesso integumento, il quale proviene dallo sporofillo. Anche i microsporangi presentano un consimile integumento; ed è lecito quindi argomentare che anche nelle piante a semi le formazioni integumentative provengano dallo sporofillo. Secondo i dati più recenti della Paleormorfologia accuratamente collezionati e studiati dall'EMBERGER è emerso che gli sporangi sarebbero nient'altro che estremità di telomi che hanno perduto la facoltà di biforcarsi; così infatti si presentano gli sporangi nelle Psilophytinee. Poichè l'A., come già abbiamo rilevato, identifica teloma con cauloma, gli sporangi morfologicamente corrisponderebbero a parti o a estremità di cauli (2).

Finalmente il FAGERLIND, fondandosi su ricerche eseguite sulla ontogenesi del fiore di *Gnetum*, adopera anch'esso il concetto di teloma e giunge parimenti alla conclusione che la nocella dell'ovulo di *Gnetum* è l'estremità di un fusto fermato nell'attività incrementale e che il relativo tegumento sia di natura fogliare (3). L'A. per altro va più lontano e cerca di dare una definizione più completa ed anzi un ampliamento del concetto, allo scopo di renderlo adattabile ai fatti che si rivelano dallo studio della morfologia delle piante attualmente viventi. Secondo il FAGERLIND, tanto il fusto che le foglie delle Cormofite sarebbero costituite da telomi o da un sistema di questi. Un teloma è una formazione di cellule che possiede la facoltà di biforcarsi dicotomicamente all'apice, ciò che porta alla formazione di due telomi figli. Mediante ripetute bitorcazioni sorge una « telomescenza ». Il fusto consisterebbe in una formazione simpodiale che si

(1) GOEBEL, Organ., 1898, p. 786.

(2) EMBERGER, op. cit., p. 110.

(3) FAGERLIND, F., Strobilus and Blute von *Gnetum*, ecc. *Arkiv for Botanik*, Bd. 33, A, N° 8 Stockholm, 1947.

attua all'interno delle telomescenze, mentre le foglie sorgerebbero mediante appiattimento di telomi o di telomescenze che in base alla formazione simpodiale, acquistano il carattere di appendici assili. Mediante « tessitura », in quest'ultimo caso, i telomi delle telomescenze laterali si riuniscono in una apparente formazione unitaria, cioè in un « sinteloma ». Gli sporangi in particolare si formano all'apice dei telomi, sia che questi si presentino come organi caulini, sia come organi fogliari.

La più importante conseguenza, implicita in questo modo di concepire il teloma, quale cioè una unità elementare di costruzione del corpo vegetativo è che, tanto il fusto come la foglia, sono organi derivati e non organi proterotipi originari. Il fusto sarebbe un simpodio di rami dicotomici di telomescenze, mentre la foglia risulterebbe dall'aggregato e dall'appiattimento di rami gemelli delle stesse formazioni primordiali; finalmente gli sporangi in ultima analisi non sarebbero che le formazioni cellulari che accompagnano e proteggono ed eventualmente concorrono alla dispersione delle spore e possono provenire — secondo la interpretazioni degli AA. che ne hanno trattato — sia da telomi evolutisi come fusti che da telomi evolutisi come foglie.

Rimane da identificare materialmente il teloma nel corpo dei vari tipi di piante, poichè, a dire il vero, dalle opere degli Autori ciò non emerge chiaramente: tutto quel che si può dire è che anche esso deve essere una unità di organizzazione morfologica propria dei vegetali pluricellulari, intuita però piuttosto in linea ipotetica anziché individuata in linea di fatto. Noi cercheremo nelle pagine che seguono di procedere a questa identificazione di fatto, sempre alla luce della nostra teoria fogliare.

8) - Interpretazione « fogliare » del corpo delle Pteridofite arcaiche.

A nostro avviso i dati offerti dallo studio delle Pteridofite arcaiche e specialmente delle Psilophytinee rendono tutt'altro che insostenibile l'interpretazione della unità primordiale morfologica di questi vegetali come organo fogliare proterotipo, anzi la perfezionano offrendo particolari interessantissimi sulla gradualità colla quale si è compiuta l'evoluzione della foglia. I vari modi di evoluzione della foglia indicati dall'EMBERGER appunto in base allo studio delle Pteridofite arcaiche si lasciano agevolmente interpretare tutti sulla base della teoria fogliare.

In primo luogo è da osservare che l'opinione di LIGNIER e degli altri Paleomorfologi caulomisti che ne seguono le idee fino all'EMBERGER, si fonda sul puro e semplice criterio della forma esterna cilindroide dei membri vegetativi delle Psilophytinee e sul preconetto della struttura «stelare». Abbiamo già esposto le ragioni per le quali la forma cilindroide del corpo vegetativo delle Alghe superiori non ci sembra incompatibile con la natura fogliare; noi pensiamo che si tratta bensì di « protofilli », cioè di unità fogliari ancora assai primitive, mancanti di differenziamento e ridotte ai soli fillopodii, in quella forma ancora molto primitiva che appunto per la forma cilindroide abbiamo chiamato «stereofilli». Essi nondimeno rappresentano il punto di arrivo di un'evoluzione che prende le mosse dai protofilli filamentosi e laminari, propri delle stirpi di Alghe più primitive, a regime di vita più prettamente acquatico; la forma di « stereofillo », pur non mancando fra i rappresentanti degli stessi gruppi inferiori, è però caratteristicamente dovuta all'adattamento alla vita terrestre e quindi all'insorgere delle funzioni di sostegno in un substrato solido e di quella della ricerca e della conduzione dell'acqua. Ma al tempo stesso gli stereofilli delle Psilophytinee sono il punto di partenza della evoluzione delle foglie delle piante così dette Cormofite, nelle quali si afferma decisamente l'adattamento alla vita terrestre e quindi nell'unità morfologica fogliare vediamo stabilmente differenziarsi la parte destinata alla funzione di sostegno e della conduzione, ossia il fillopodio, dalla parte in cui invece si specializza la organizzazione ossia la fronda. Così concepiti, adunque, gli stereofilli delle Psilophytinee corrispondono a fillopodii primordiali, cioè a foglie nelle quali la fronda non si è per anco differenziata e l'organizzazione si compie nelle cellule degli strati superficiali, come nei talli massicci delle Alghe superiori e negli sporogoni delle Briofite.

L'appiattimento dei telomi che, secondo uno dei processi ammessi dall'EMBERGER, mette capo alla « fogliarizzazione », comincia talora dall'estremità, come si vede per es. in *Pseudosporochnus* (1) e guadagna successivamente tutto il membro; è un processo — come si esprime l'EMBERGER — di graduale, basipeta invasione dell'organismo cauloide da parte della struttura fogliare. Noi pensiamo invece, più semplicemente, che l'appiattimento degli stereofilli di dette piante non sia che un perfezionamento formale e quindi funzionale di un organo che non cambia perciò nella sua natura fondamentale. L'appiattimento degli stereofilli corrisponde, in altri termini, a un pro-

(1) EMBERGER, op. cit. p. 117.

cesso di fotomorfofi, tal quale noi osserviamo nei fillopodii di molte specie di piante attuali per adattamento, epperò esso non va confuso col processo di differenziamento della fronda. L'affermazione definitiva di questo differenziamento è legata allo speciale modo di associarsi delle unità fogliari nel corpo, alla fillostassi insomma, che nelle Psilophytinee manca ancora.

L'esistenza negli stereofilli di alcune specie di Psilophytali, come ad es. nelle *Asteroxylacee*, di emergenze di parenchima verde sulla superficie cilindrica non vascolarizzate o incompletamente vascolarizzate da ramuscoli di tessuto conduttore che partendo apparentemente dalla stela centrale si arrestano alla base di quelle, ha fatto pensare ad una seconda modalità di genesi delle foglie delle Cormofite, quella cioè dovuta ad un processo di «specializzazione» di tali appendici. Tal processo è sicuramente avvenuto e non osta affatto con l'interpretazione dei membri delle Psilophytinee quali stereofilli, solo se si concepisce il prodotto finale di questa specializzazione non già come una foglia intera nel senso corrente, bensì quale *la sola parte frondeale*. Invero, secondo la nostra interpretazione, le emergenze superficiali dei membri delle Psilophytinee sono effettivamente i precursori filogenetici della fronda. Nelle piante in questione esse tuttavia non hanno ancora alcuna individualità morfologica, ma solo il significato biologico di un adattamento del tessuto assimilatore dovuto ad un processo inteso anch'esso ad un perfezionamento funzionale mediante l'aumento della superficie assimilante. Viste sotto questa luce, le squame delle Lycopodiales ed in genere i così detti «microfilli» delle Lycoposida in realtà non sono foglie, ma semplici emergenze, più o meno completamente vascolarizzate. Le Lycopodiales attuali segnano veramente il punto di passaggio fra le Psilophytinee e le Cormofite per la modalità ancora assai primitiva della membratura del corpo, dipendente dalla mancanza di un ritmo o di una regola determinata nella segmentazione di ripetizione fillogena del meristema apicale. Tale segmentazione invero si compie nei Licopodi ancora nella forma primitiva prettamente dicotomica e ciò che si sviluppa da ogni biforcazione dicotomica è una unità simile a quella di partenza, di forma cilindroide, ossia un vero stereofillo. Le squame si sviluppano da gobbe laterali del meristema apicale in un ordine spirale o senza alcuna regola e non raggiungono la individualità morfologica delle vere frondi. Ciò è dimostrato, fra l'altro, dalla mancanza della ramificazione ascellare; come fu già detto a suo luogo, i rami nei Licopodi non nascono mai all'ascella di una squama, ma si identificano con le stesse unità morfologiche che nascono dalla dicotomia, cioè cogli stessi stereofilli. Abbiamo già rilevato che, secondo GOEBEL, non una

sola squama, ma un certo numero di esse corrisponderebbe ad una «foglia» nel senso della vecchia morfologia.

Come da queste emergenze superficiali degli stereofilli, interpretabili come i precursori della fronda, si passi alla fronda propriamente detta, si può intendere pensando ad un processo di regolarizzazione intervenuto nell'attività segmentativa dell'apice vegetativo e cioè ad un ricorrere con un ritmo costante della segmentazione fillogena e soprattutto con la modificazione dello sviluppo, per cui dalla dicotomia si passa alla fogliazione in forma monopodiale. Le emergenze di tessuto assimilatore degli stereofilli infatti si riducono di numero, o meglio, si uniscono in unico organo fino ad assumere l'aspetto di un unico lembo di parenchima. La fronda pertanto rimane definita soprattutto in quanto nel corpo di cui fa parte è destinata a restar libera per adattarsi al fattore luce, mentre il rimanente dello stereofillo primordiale si specializza nella funzione del trasporto dell'acqua e in quella del sostegno, ossia nelle funzioni proprie dei fillopodi, differenziando all'uopo i tessuti appositi. Il tessuto vascolare proprio della fronda si differenzia localmente e finisce naturalmente per mettersi in rapporto con quello dello stereofillo consistente in una stela assile, e quindi si prolunga basipetamente fino ad incontrare quello della stela, col quale può anche sovrapporsi parzialmente alla periferia, alla maniera di un pericauloma. Tutto ciò si vede, ad es., in *Asteroxylon Machiei* (1). Non dunque dalla stela si partono ramificazioni di tessuto vascolare dirette alle squame, bensì, al contrario, da ognuna di queste si prolunga il proprio tessuto vascolare fino alla stela del fillopodio. La sovrapposizione o il rivestimento alla periferia di questa, alla maniera di un pericauloma, sono comprensibili in piante arcaiche come le Psilophytali, nelle quali fronda e fillopodio non sono ancora nettamente differenziati. Nelle Spermatofite il ritmo regolare definitivamente acquisito nella formazione delle unità morfologiche porta alla unificazione dello sviluppo dei tessuti fogliari; e pur nondimeno il differenziamento delle due parti fondamentali della foglia avviene sempre in due tempi distinti, in quanto che precede sempre la formazione del fillopodio. Anche nelle Spermatofite vi è perciò sempre una fase dello sviluppo in cui le unità morfologiche constano soltanto di fillopodio, mentre la fronda si sviluppa in un secondo tempo da un meristema laterale unificato (la così detta « gobba » od « abbozzo fogliare »). E sempre nelle medesime piante il tessuto vascolare della fronda s'innesta sul tessuto vascolare del fillopodio in modo che ne sembra la continuazione, senza però

(1) secondo EMBERGER, op. cit. pag. 121.

sovrapporsi nè decorrere inferiormente per tratti più o meno lunghi.

In conclusione, non è necessario ammettere una duplice fonte filogenetica per le foglie delle Spermatofite, quella cioè dai macrofilli e quella dai microfilli (1); invero, secondo la interpretazione fogliare, ogni foglia sorge da una segmentazione di ripetizione della cellula iniziale, in forma dicotomica tipica o più o meno modificata, mentre le emergenze delle Psilophytinee e le squame delle Lycopodiales, ossia i pretesi microfilli, non sono che i precursori filogenetici della sola parte frondeale di ogni foglia.

La terza ipotesi relativa all'origine delle foglie, come fu già accennato, sorgente dallo studio dei fatti offerti dalla Paleomorfologia, è quella che ammette un processo di fusione di più telomi, idea a cui si perviene dallo studio delle *Sigillarie* e di taluni *Lepidodendron*. Se questa ipotesi si svincola dal preconetto che teloma sia sinonimo di cauloma od asse, essa rientra facilmente nella interpretazione generale fogliare, in quanto che anche nei tipi arcaici sopra menzionati l'organo fondamentale può essere interpretato come uno stereofillo e nulla vieta di pensare che nel corso della evoluzione di determinati tipi possano essere intervenuti fenomeni di concrecenza fra stereofilli, secondo particolari piani di costruzione.

Per quel che riguarda infine la modalità di genesi fogliare, a cui fa pensare specialmente lo studio delle Felci fossili, quello cioè che fu detto per « palmazione » dello spazio interposto fra le ramificazioni dicotomiche di più telomi, ossia per un processo di riempimento per mezzo di nuovi tessuti dello spazio delle telomesenze, osserviamo che questo processo corrisponde a quello già da noi studiato della genesi dei tessuti fogliari di neoformazione (2); tali tessuti, che costituiscono l'« epifillo », si formano da meristemi rimasti su parti fogliari ontogeneticamente più primitive e quindi anche filogeneticamente più arcaiche, ossia sulle basi fogliari. Lo sviluppo di un epifillo pur sempre in varia forma, è la regola in tutte le Angiosperme; mentre nelle Gimnosperme predominano frondi più semplici, formate solamente da basi fogliari senza epifillo; tuttavia non potrebbe stupire se almeno un primordio del medesimo processo si vede attuato in forme antiche e si ripete nelle Felci attuali.

Riassumendo, adunque, possiamo affermare che il corpo vegetativo delle Psilophytinee e delle Lycopodiales è formato da stereofilli dotati di cellula iniziale apicale o di un meristema apicale pluricellulare, in cui si localizza l'accrescimento; questa cellula o questo

(1) Cfr. WETTSTEIN, Handbuch der Systematischen Botanik, 1924, p. 323.

(2) CATALANO, Teoria gen. della foglia, pag. 181 e segg.

meristema dà luogo, per la normale segmentazione somatogena, al corpo pluricellulare più o meno differenziato, mentre grazie a saltuarie segmentazioni di ripetizione, per lo più nella forma più primordiale dicotomica, traggono origine membri simili che si ripetono e si associano senza una vera filloassi. Negli stessi gruppi primordiali vediamo insorgere il primo precursore della fronda, sotto l'aspetto di emergenze superficiali degli sterofilli, vascolarizzate o no. Mediante la regolarizzazione ritmica delle segmentazioni di ripetizione fillogene e le differenze di sviluppo dei rami della originaria dicotomia si passa ai sinfilli formati da unità differenziate regolarmente in fillo-podi e frondi; i primi congenitamente concresciuti a formare i fusti, le seconde costantemente libere. Questa regolarità della segmentazione di ripetizione fillogena del centro iniziale di accrescimento mette capo alla fogliazione, ossia alla formazione dei sinfilli e si osserva, fra le piante più basse, nelle Briofite e, fra le Crittogome vascolari, per la prima volta nelle «Articulatae» rappresentate fra le piante attualmente viventi, dalle Equisetinae; ma anche fra le Felci si afferma, per es. nella famiglia delle Osmundaceae. Tutte queste piante porgono esempio della organizzazione del corpo vegetativo in sinfilli costituiti da unità fogliari costantemente associate in ordine filloassico, differenziate in fillopodio e frondi. I muschi, le Equisetales le Osmundaceae e molte altre specie di Felci hanno il fusto chiaramente destituito di stela centrale; il suo tessuto vascolare è formato esclusivamente dai fasci fogliari, i quali vi determinano quella struttura che fu detta da VAN THIEGHEM «polistelica». In altre Felci, nelle Lycopodiales e nelle Psilophytinee invece, come abbiamo detto, le unità di organizzazione del corpo sono ancora relativamente autonome, almeno fisiologicamente, l'una dall'altra; hanno una stela centrale e spesso delle emergenze di parenchima periferico dotate di tessuto vascolare proprio, che nei casi più conclamati decorre basipetamente, in modo da avvolgere la stela dello stereofillo a mò di pericauloma. Ma la presenza di una stela centrale non può essere argomento capace di escludere la natura fogliare del membro proterotipo di queste piante; di conseguenza i fusti delle piante superiori, essendo dei sinfilli di unità fogliari collegate per i fillo-podi, sono sempre necessariamente polistelici, se si vuole seguire il concetto di VAN THIEGHEM.

9). - **Fogliazione e ramificazione nelle Fanerogame.**

Tutto quanto precede sulla genesi delle ramificazioni laterali del corpo delle piante inferiori giova in modo assai cospicuo a rischiarare l'analogo problema che riguarda la Fanerogame, nelle quali esso in-

vero è stato studiato da più antica data, senza per questo che esso possa dirsi meglio risolto che nelle prime.

Anche per quel che riguarda l'origine dei rami laterali nelle Fanerogame si è sempre pensato che una relazione diretta o indiretta dovesse pur sempre sussistere tra di essa e l'attività dell'apice vegetativo principale. Le più antiche notizie sull'argomento risalgono al PRINGSHEIM, il quale opina che in dette piante la ramificazione in molti casi, e forse in tutti i casi, è da attribuire ad una persistente divisione della punta dell'asse principale. Non ha luogo una biforcazione, bensì uno sviluppo prevalente di una metà della punta, laddove l'altra metà viene « spinta » lateralmente verso l'ascella della foglia sottostante e per conseguenza diventa una gemma ascellare.

Anche l'HOFMEISTER afferma che rami laterali, foglie e tricomi, in relazione alla loro *dignità morfologica*, debbono originarsi dal punto vegetativo e che anzi i rami, a causa della loro più alta dignità morfologica, sono abbozzati più precocemente nel punto vegetativo principale che non le gobbe fogliari.

Il SACHS, al contrario, ritiene come regola generale che i germogli normali laterali compaiono più tardi delle più giovani foglie.

Il KOCH (1), da cui attingiamo queste antiche notizie, rivolse la sua attenzione su alcune questioni interessanti anche dal nostro punto di vista sopra accennato, fra cui quello di sapere fino a qual punto il germoglio sia da considerare soltanto come una formazione dell'apice vegetativo, così come anche quella dei rapporti antitetici fra foglie e germogli laterali. I risultati più significativi delle ricerche di questo Autore si possono riassumere dicendo che quasi tutti i germogli ascellari degli alberi e dei frutici hanno origine da complessi isolati di tessuto embrionale che ancora si possono far derivare dall'apice vegetativo principale. Il primordio di un germoglio laterale ha luogo per lo più da parti della pianta già istologicamente differenziate o che si trovano in corso di differenziamento, le quali derivano a loro volta dall'attività precedente dell'apice vegetativo principale. In conclusione, sempre secondo il KOCH, le gemme ascellari sarebbero un prodotto dell'asse principale, che ulteriormente viene « spinto » verso la base della foglia.

Il GOEBEL (2) osserva in proposito che non si vede la ragione per la quale abbozzi di germogli non dovrebbero nascere sulla base fogliare; ciò invero è quel che vediamo in molte Felci e nelle *Isoë-*

(1) KOCH, L. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse, *Jahrb. für wissenschaftl. Botanik*, 25 Bd., 1893 (Just's, 1893, 2, p. 297.)

(2) *Organographie*, p. 620 e 415.

tes. In *Bryophyllum calicinum* si vedono nascere perfino sulla superficie fogliare e sempre da un tessuto tutt'ora embrionale, mentre la formazione di germogli avventizi da vecchie foglie separate è un fenomeno non frequente. Per conseguenza un netto limite fra base fogliare e asse del germoglio non sussiste affatto. La teoria fogliare e in modo particolare la concezione del fusto quale un aggregato congenito di fillopodi dà pienamente ragione a questo antico modo di vedere dell'insigne Morfologo tedesco, come da noi è stato già altrove illustrato (1).

Non risulta che il problema della genesi dei rami laterali sia stato ulteriormente sviscerato, dopo il KOCH ed il GOEBEL, almeno nei suoi termini più fondamentali e non può negarsi quindi che molta confusione regna al riguardo, specialmente per quel che concerne i rapporti che ha la genesi dei rami laterali con la formazione delle foglie e l'accrescimento primario. Da queste antiche ricerche si può acquisire semplicemente che la soluzione del problema debba attendersi dallo studio accurato degli stessi apici vegetativi principali, nei quali si concreta appunto l'accrescimento primario e la formazione delle foglie, ossia quel processo che abbiamo chiamato « fogliazione » ed interpretato come derivante da un meccanismo di ramificazione dicotomica profondamente modificato.

Nelle piante superiori ogni ramo laterale, così come il sinfillo principale, ha sempre uno stadio iniziale dello sviluppo in cui esso consta di una sola foglia o anche di una sola coppia di foglie e quindi di un solo fillopodio o di due fillopodi generati simultaneamente, costituenti il primo nucleo del fusto laterale, mentre le frondi o mancano del tutto o sono profondamente ridotte e metamorfiche. Il reperimento e lo studio di questo primordio del ramo laterale e più ancora quello degli stadi ulteriori dello sviluppo, nei quali il ramo si palesa alla osservazione macroscopica sotto la forma di « gemma » non offrono particolari difficoltà; ciò tuttavia non significa studiare la genesi vera e propria del ramo laterale, in quanto che ovviamente rimane da determinare precisamente l'origine di questa prima foglia o di questa prima coppia di foglie.

Le numerose ricerche sulla genesi delle foglie dall'apice vegetativo dei germogli in tutti gli ordini di piante superiori, che servirono di base alla teoria fogliare, mi diedero anche l'opportunità di accertare che la genesi delle prime foglie di ogni ramo laterale nelle medesime piante procede solo assai indirettamente dalla stessa attività segmentativa delle iniziali dell'apice vegetativo primario, contraria-

(1) Teoria gen. della foglia, p. 165 e segg.

mente a quanto era stato intuito ed affermato dagli antichi ricercatori. Qui vogliamo ricordare brevemente i principi che, scaturendo dalla concezione del corpo vegetale quale un multiplo di unità morfologiche di natura fogliare, giovano a elucidare singolarmente anche il problema della genesi dei rami laterali. Riserbando ad apposite ricerche di dettaglio l'analisi caso per caso delle modalità di origine della prima foglia o della prima coppia di foglie, i cui fillopodii costituiscono il primo nucleo del ramo laterale, noi siamo per ora in grado di enunciare semplicemente in linea generale che punto di partenza di questa genesi è, in ogni caso, una cellula somatica, situata secondo le specie a varia profondità negli strati di tessuti del sinfillo, ma per lo più in quello periferico al cilindro vascolare che vien detto comunemente *periciclo*; questa cellula non subisce un differenziamento somatico totale, ma rimane depositaria in massima parte del plasma di continuazione vegetativa e del plasma riproduttivo ed è quindi capace di segmentazioni di ripetizione cladogena. Siffatta facoltà rimane latente in questa cellula, ovvero si manifesta di fatto, mettendo capo a una nuova iniziale o a un gruppo di nuove iniziali organizzate in apice vegetativo, a seconda delle condizioni trofiche esterne o talora sotto l'azione di stimoli traumatici od ormonici. Non è necessario ricordare che questa cellula deriva da una segmentazione omeogena della cellula iniziale apicale o dal gruppo di iniziali equivalenti, dalle quali essa riceve appunto il plasma di continuazione, senza subire un differenziamento somatico fisiologico vero e proprio.

Che nelle piante superiori e in particolar modo nelle Angiosperme il punto da cui, di regola, emerge un ramo laterale sia la così detta «ascella fogliare» (vale a dire il punto di trapasso dal fillopodio alla fronda di ogni foglia) è una circostanza non già indicativa di una qualsiasi causa o ragione morfologica, ma semplicemente del fatto fisico che l'ascella fogliare è il punto donde più facilmente il nuovo sinfillo può emergere alla luce e rappresenta la strada più breve e certamente il punto donde arriva alle sottostanti iniziali in segmentazione l'azione vivificante dell'aria. Si direbbe quasi che la direzione dell'ascella che prende una gemma in via di accrescimento verso l'esterno sia quasi un fenomeno di aerotattismo. A queste ragioni bisogna aggiungere l'azione protettrice che la fronda ascillante esercita sui giovani organi in via di sviluppo. La ramificazione adunque è ascellare solo nelle piante superiori a costituzione morfologica altamente complessa; nelle Felci, negli Equiseti, nei Muschi, come fu già detto, essa è indipendente dall'ascella fogliare. Ma nelle stesse Angiosperme non mancano esempi di ramificazioni laterali sorgenti da punti affatto indipendenti dalle ascelle fogliari, come provano gli

esempi citati da GOEBEL e più sopra riportati. Potremmo qui aggiungere tutti gli altri esempi noti della così detta « ramificazione avventizia », nei quali i primordi dei rami laterali si differenziano in seno ai tessuti adulti di vecchi tronchi o di radici. Secondo la nostra concezione è sufficiente che esista in un punto qualsiasi del corpo vivente vegetale, anche in mezzo a cellule totalmente differenziate per le più svariate funzioni, una cellula somatica che conservi latente un'aliquota del plasma di continuazione trasmessole per mezzo della più o meno remota segmentazione omeogena della iniziale principale; e che determinate condizioni o determinati fattori esterni eccitino il ritorno di questo plasma alla segmentazione di ripetizione. Per tal modo si mette in evidenza una iniziale di ramo laterale, indipendentemente dal luogo in cui essa è rimasta latente e che, secondo i casi, può farsi strada attraverso i tessuti adulti che la circondano, sia per pura azione meccanica, sia per azione meccanica accompagnata da processi di dissoluzione dei tessuti stessi ad opera di particolari fermenti. Sono tali le gemme avventizie endogene che, secondo RACIBORSKI, si producono indipendentemente dalle foglie sulle radici, come ad es. in *Sonchus*, *Cirsium arvense*, *Prunus domestica*, *Rumex acetosella*, ecc.

Riteniamo perciò che l'antica espressione del PRINGSHEIM, ripetuta poi dal KOCH, che le gemme cioè siano « spinte » verso l'ascella fogliare, non rispecchi la realtà dei fatti, in quanto che il primordio di un ramo laterale può in realtà differenziarsi in un punto qualunque del corpo vegetativo e quando affiora da una ascella fogliare, ciò è un puro e semplice effetto meccanico-fisiologico.

La ramificazione laterale delle radici procede sempre, come è forse meglio noto, dal differenziamento in iniziale somatogena di una cellula periciclica. Le cellule del periciclo, per le quali non si conosce altra funzione, si possono intendere come segmenti derivati dalla iniziale apicale o dal gruppo di iniziali apicali che non subiscono un vero e proprio differenziamento somatico, ma restano depositarie del plasma di continuazione, pur cambiando forma e dimensioni; esse perciò sono essenzialmente insignite della facoltà della segmentazione di ripetizione, grazie alla quale si separa una nuova iniziale ovvero (nelle Famerogame) un gruppo di nuove iniziali di una radice laterale. Anche per le radici si può affermare che ciò accade sotto l'azione di uno stimolo esterno, trofico o anche traumatico. Dalla segmentazione somatogena delle iniziali radicali traggono origine sia le cellule destinate a subire il differenziamento totale somatico funzionale, sia quelle che conservano il plasma di continuazione e cioè sono capaci, in un secondo tempo, della segmentazione di ripetizione.

10) - **Che cosa sono gli sporangi ed il teloma, secondo la teoria fogliare.**

Rimane da elucidare la interpretazione che si può dare, in base alla teoria fogliare, del valore morfologico degli sporangi ed il vero significato che compete alla parola « teloma ».

Nelle piante unicellulari lo sporangio nient'altro potrebbe essere se non la medesima cellula somatica, in cui, a un dato momento, si separa il plasma riproduttivo dal plasma somatico, che ha esaurito le sue funzioni trofiche dopo un periodo più o meno lungo di attività. Nelle specie dotate di corpo pluricellulare, con cellule stabilmente unite e con accrescimento localizzato in una iniziale o in un gruppo di cellule iniziali, gli sporangi sarebbero, analogamente, cellule o gruppi di cellule somatiche che accompagnano e proteggono quelle nelle quali si separa il plasma riproduttivo, ossia le spore. Nelle piante dal corpo formato da più unità fogliari stabilmente associate in sinfilli e nelle quali ogni foglia è completa di fillopodio e di fronda, le cellule contenenti il plasma riproduttivo da separare finalmente nelle spore possono trovarsi in qualsiasi punto della foglia stessa, e cioè tanto sul fillopodio che sulla fronda; in quest'ultimo caso la fronda diventa la così detta « foglia fruttifera » (macrosporofillo) ovvero la foglia pollinifera (microsporofillo). In ogni caso le cellule che accompagnano e proteggono quelle in cui avviene il processo in parola sono sempre manifestamente cellule somatiche e cioè cellule fogliari.

Occorre per altro notare che quel che si dice al riguardo della separazione del plasma riproduttivo sporiale può applicarsi anche al caso della separazione del plasma riproduttivo sessuale o gamico da quello somatico fogliare. In altri termini il processo di separazione del plasma riproduttivo si verifica tanto nella fase sporifera quanto nella fase sessifera della vita dell'individuo; ciò che avviene con quest'atto di separazione è formalmente identico nei due casi. Così ad es. nelle Briofite, come fu già illustrato a suo luogo, si ha una lunga attività trofica durante la fase aploide, che mette capo infine alla separazione del plasma riproduttivo, che in questo caso è precisamente il plasma sessuale. Nelle stesse piante si ha, per contro, una ridotta fase diploide, ma pur sempre accompagnata da cellule somatiche assimilatrici e da altre cellule a funzioni accessorie, la quale mette capo parimenti alla separazione del plasma riproduttivo che in questo caso è invece il plasma sporiale.

L'inverso accade nelle Pteridofite e nelle Antofite. In queste con la riduzione ai minimi termini della fase aploide e col prevalere

di gran lunga della fase diploide, si attua precisamente in quest'ultima una imponente funzione trofica, nella quale sono impegnate un gran numero di unità morfologiche fogliari, le quali contengono e trasmettono mediante la segmentazione di ripetizione il plasma riproduttivo sporiale. La separazione di quest'ultimo pertanto ha luogo sempre in seno ad un tessuto fogliare. Ma anche nelle formazioni aploidi ridottissime delle stesse piante, ossia nei gametofiti, ha luogo di fatto un processo di separazione del plasma riproduttivo sessuale propriamente detto o idioplasma specifico da quello somatico pur esso aploide e ridotto ai minimi termini. Tuttavia ciò non illumina, se non per analogia, la questione che ci siamo proposta del valore morfologico degli sporangi; epperò rimane in ogni caso fermo il concetto che agli sporangi non compete alcuna particolare individualità morfologica propria; e che essi sono soltanto gruppi di cellule fogliari, fillopodiali o frondeali, che accompagnano e proteggono quella cellula o quelle cellule nelle quali si separa finalmente il plasma riproduttivo sporiale.

In quanto al « teloma » di ZIMMERMANN, variamente definito, come si è visto, dai diversi Autori, rileviamo che la sola proposizione di questo nome nuovo prova manifestamente il bisogno di indicare qualche cosa che realmente esiste nella organizzazione dei vegetali e si mette in evidenza soprattutto collo studio delle piante arcaiche, ma che tutt'ora è solo confusamente riconoscibile nelle piante viventi superiori, come dimostra appunto la disparità di interpretazioni che tal termine ha avuto fin'ora. D'altra parte, se teloma dovesse essere semplicemente sinonimo di cauloma, come vuole l'EMBERGER, esso sarebbe semplicemente un neologismo e quindi per lo meno superfluo. Secondo la teoria fogliare invece il « teloma » altro non potrebbe essere se non la stessa cellula apicale od il meristema apicale dei germogli, ossia le iniziali da cui procede la costruzione dell'organo fondamentale della pianta. La necessità del nome nuovo deriva dal fatto che le iniziali non sono nè il fusto, nè la foglia, né lo sporangio allo stato giovanile, in quanto che ciò che avviene di dette iniziali non è già una totale metamorfosi nell'oggetto adulto, bensì un processo di derivazione che si compie mediante le varie sorta di segmentazioni. Teloma quindi non è nè il caule, nè la foglia nascente, nè lo sporangio, ma ciò che può dar luogo all'uno o all'altro organo secondo i casi e gli stadi della vita; è il punto di partenza, il centro verso cui convergono i materiali plastici della costruzione organizzata grazie al processo di nutrizione e di moltiplicazione del plasma. Il teloma può essere unicellulare, come nelle Tallofite, nelle Briofite e nelle Pteridofite o pluricellulare, come

nelle Fanerogame, mostrando però in ogni caso una organizzazione che è qualche cosa di più che la singola cellula, ma non é ancora il corpo pluricellulare organizzato in unità morfologica; è infine l'unità di organizzazione vivente intermedia tra la cellula e la foglia delle piante pluricellulari.

Dobbiamo perciò pensare che dopo un processo più o meno lungo di costruzione del corpo vegetativo secondo un piano specifico in seno al teloma si separa il plasma riproduttivo, che può essere il plasma sessuale o quello sporiale o ancora un plasma di ripetizione vegetativa capace di segmentazioni somatogene. In seno all'ultima foglia differenziatasi dal teloma la fronda è metamorfica o ridotta o soppressa del tutto, così come si vede nelle prime foglie dell'embrione o del ramo laterale, colle quali s'inizia il processo di costruzione del corpo vegetativo. In punti determinati di questa foglia terminale esistono le cellule nelle quali avviene la separazione del plasma riproduttivo, mentre altre cellule somatiche fogliari circostanti o ben anco intere unità fogliari viciniori o lontane si sviluppano in organi necessari alla custodia ed alla dispersione delle cellule riproduttive stesse, spore o gameti che siano, o comunque al servizio diretto o indiretto della funzione riproduttiva.

R I A S S U N T O

Le manifestazioni fenomeniche della materia vivente sono essenzialmente improntate e guidate da una finalità fondamentale: quella della sua *continuazione* nel tempo. Questa necessità viene soddisfatta mediante un processo di divisione della materia stessa che, in origine, è sempre *omeogena*, cioè generatrice di alcunché di simile a sè stessa. La divisione omeogena interviene sempre al termine di un processo di accrescimento, in cui ogni particella vivente funziona quasi come un centro di richiamo della materia inorganica proveniente dall'ambiente, che in seno a quella viene, per un processo che sfugge totalmente all'analisi, *assimilata*, cioè resa simile alla sostanza vivente stessa. La divisione è, comunque, il solo mezzo conosciuto di continuazione della vita nel tempo, in quanto, per quel che sappiamo, ogni materia viva procede da una materia viva simile precedente. Tale regola si attua fin nelle più piccole particelle di materia vivente quali le micelle albuminoidi, i virus filtrabili, i più piccoli fra i batteri, ecc., ognuna delle quali è costituzionalmente libera ed indipen-

dente dalle altre. Inoltre in queste particelle non è riconoscibile alcuna forma o struttura di carattere biologico, ma si ammette in via ipotetica l'esistenza di una struttura fisica dipendente dalla disposizione degli atomi e delle molecole, le quali di per sè stesse non sono viventi.

Dalla sodisfazione della necessità della continuazione mediante la divisione nasce la possibilità della *organizzazione*. Questa si ha tutte le volte che alla divisione omeogena segue un'*associazione* dei prodotti della divisione stessa in un complesso vivente *multiplo* ed il differenziamento dei prodotti stessi per servire a finalità fisiologiche differenti in seno al complesso vivente. Prendono allora origine, per tale associazione e differenziazione, delle unità viventi multiple, che si possono chiamare *unità di organizzazione*. Esse presentano una struttura e cioè una forma esterna ed una costituzione interna improntate a un carattere di finalità fisiologica, in relazione anche alla natura chimica dei costituenti elementari. La più semplice di siffatte unità di organizzazione è la *cellula*; la quale è costituita adunque da unità viventi elementari subordinate, quali le micelle, i condriosomi, i plastidi, i cromosomi, stabilmente associate fra loro e dotate di differenziamento fisico, chimico e morfologico, in vista della esecuzione di determinati uffici vitali (*organiti cellulari*).

La cellula, considerata sotto questo punto di vista, obbedisce a sua volta alla necessità fondamentale della continuazione; ciò in essa si attua mediante la *segmentazione*, la quale corrisponde esattamente al processo di *divisione* delle unità minori. La segmentazione delle cellule è parimenti *omeogena* in origine, ossia nei vegetali unicellulari più primitivi, i cui prodotti si rendono liberi ed indipendenti l'uno dall'altro, e, come è noto, può assumere svariate forme: bipartizione uguale, gemmazione, formazione libera (endogenesi), ecc. Ma anche le cellule, considerate come unità viventi, possono, a loro volta, associarsi stabilmente fra loro e differenziarsi; nasce per tal modo una unità di organizzazione pluricellulare, in cui l'accrescimento dipende appunto dalla segmentazione delle cellule.

Ora la segmentazione nelle piante pluricellulari più primitive rimane ancora prerogativa di *tutte* le cellule che compongono il corpo; ben presto però — e cioè in tipi ancora relativamente molto bassi — essa si localizza in una cellula determinata, la così detta *iniziale*, dalla quale derivano dunque le cellule che subiscono il differenziamento somatico; epperò la segmentazione della iniziale che le genera può ben chiamarsi *segmentazione somatogena*. Non pertanto, il differenziamento somatico delle cellule può essere *totale*, ossia tali cellule non sono più suscettibili di ulteriori segmentazioni, e può essere

solo *parziale*, vale a dire che nei segmenti somatici rimane latente la prerogativa fondamentale della segmentazione, a testimonianza della loro origine filogenetica da una segmentazione omeogena. Sicchè, accanto alla segmentazione somatogena della iniziale, nei vegetali pluricellulari sussiste sempre la possibilità della segmentazione da parte delle cellule somatiche, che mette capo alla separazione di nuove iniziali; tale segmentazione perciò si può chiamare *segmentazione di ripetizione*, in quanto che dalle nuove iniziali traggono origine membri simili, che sono altrettante unità di una organizzazione multipla più complessa.

La segmentazione di ripetizione può dunque verificarsi in una cellula somatica non completamente differenziata; essa mette capo allora alla *ramificazione*, e la sua segmentazione può dirsi allora *cladogena*. Come caso limite essa può anche aver luogo nella stessa cellula iniziale, dopo un certo numero di segmentazioni somatogene, saltuariamente o con un ritmo regolare. La segmentazione di ripetizione che ha luogo nella iniziale ha per effetto la *fogliazione*. La forma più semplice in cui procede la segmentazione di ripetizione della iniziale e cioè la fogliazione, è la dicotomia. Fra *ramificazione* e *fogliazione*, come si vede, vi è solo la differenza che dipende dalla posizione che hanno nel corpo le cellule che subiscono la relativa segmentazione di ripetizione; l'una trapassa visibilmente nell'altra, come si verifica nelle Alghe superiori e nelle Briofite; ma la *ramificazione* filogeneticamente deve intendersi come un processo più primitivo che non la fogliazione. Quest'ultima si afferma nelle piante superiori soprattutto grazie alla fillotassi, ossia alla norma colla quale procede la costruzione dei sinfilli ad opera della segmentazione di ripetizione che si verifica nella iniziale, la quale non è che una dicotomia più o meno profondamente modificata.

Quanto sopra è stato sommariamente abbozzato è il meccanismo con cui procede indefinitamente la ripetizione e la organizzazione del corpo dei vegetali. Dalla unità vivente ultramicroscopica che si ripete e rinnova per divisione omeogena si passa per gradi agli aggregati di unità viventi più complessi, attraverso alla cellula, fino alla *foglia*, che è l'unità morfologica elementare delle Metafite pluricellulari. In queste piante la foglia presenta filogeneticamente vari gradi di evoluzione: dal protofillo filamentoso nastriforme o laminare e dagli stereofilli delle Alghe e delle Psilophytali, fino ai metafilli chiaramente differenziati in fillopodio e fronda delle Briofite, delle Pteridofite più evolute e delle Fanerogame, nelle quali, come si è detto, subentra una regola costante nella fogliazione, ossia la *fillotassi*. In tutte queste piante per altro persiste la *ramificazione*,

più o meno regolarizzata, quale effetto della segmentazione di ripetizione persistente nelle cellule somatiche più o meno differenziate e più o meno lontane dalla iniziale somatogena principale.

Il *teloma* è una unità di organizzazione vegetale intermedia fra la cellula e la foglia; così infatti può intendersi l'iniziale del corpo pluricellulare differenziato dei vegetali. Essa può essere unicellulare, come nelle Briofite e in una parte delle Crittogame vascolari, o pluricellulare, come nei Licopodi e nelle Fanerogame. Nel teloma è contenuto il plasma di continuazione, che si può considerare come qualche cosa di antitetico rispetto al plasma somatico; ques'ultimo si esaurisce colla segmentazione somatogena e viene rinnovato colla segmentazione di ripetizione, colla quale viene trasmesso altresì il *plasma generativo* sessuale o sporiale, secondo la fase che si considera del ciclo vitale degl'individui, il quale plasma generativo è destinato alla *rinnoiazione* degl'individui rappresentativi della specie.

S U M M A R Y

The phenomenal manifestations of living matter are essentially characterized and directed by a fundamental finality: that is its *continuation* in time. This necessity is satisfied by means of a process of division of the matter itself which is, in origin, always *omeogenous*, *i. e.* generative of something like itself. The omeogenous division intervenes always at the end of a growing process, in which each living particle functions like a recalling centre of inorganic matter coming from the environment, matter which is, in its utmost part, assimilated, that is rendered like the living matter itself, by means of a process which at all escapes control of the analysis. The division is however, the only known mean of continuation of life in time, because, for what we know, every living matter derives from a similar living, preceeding matter. Such a rule is effected even in the smallest particles of living matter, as albuminoid mycells, filterable viruses, the smallest microorganisms, etc., each one of them being constitutionally free and independent from the others. Moreover, no biological form or structure is easily recognized in these particles, but the existence of a physical structure depending upon the disposition of atoms and molecules, which by themselves are not living, is hypothetically admitted.

The possibility of *organization* is born by satisfaction of the necessity of continuation by means of division. Organization takes place every time that an association of the products of the omeogenous division in a multiple, living complex and the differentiation of the same products in order to serve to different physiological ends in the inner of living complex, follows to omeogenous division itself. Then multiple living units which we can call *organization units*, are originated by such an association and differentiation. They have a structure, *i. e.* external form and inner constitution impressed with a character of physiological ends, in relation also with chemical nature of elementary constituents. The simplest unit among such organization is the *cell*, which is then constituted by living, elementary subordinate units as mycells, chondriosomes, plasts, chromosomes, perpetually associated among themselves and furnished with physical, chemical and morphological differentiation, in view of the execution of given, vital functions (*cellular organites*).

The cell, considered under this point of view, obeys, to its turn, the fundamental necessity of continuation, what in it is actuated by means of *segmentation*, which exactly corresponds to the process of division of the lowest units. In the origin the segmentation of the cells is equally omeogenous (« fission »), that is in the most primitive unicellular plants, which products become free and independent one from the other, and, as we know, can assume different forms: equal bipartition, budding, free formation (« endogenesis »), ecc. But also cells, considered as living units, can closely to their turn, associate themselves and become distinguished; in such a way a pluricellular organization unit, in which the growth depends exactly on the cell segmentation, is born.

Now the segmentation in the lowest pluricellular plants still remains the prerogative of all the cells constituting the body; but pretty soon — that is in groups which are still relatively very low — it becomes localised in a determined cell, the so called *initial cell*, from which therefore the cells enduring the somatic differentiation derive; for this reason the division of the initial cell which produce them can be aptly called *somatogenous division*. Nevertheless the somatic differentiation of the cells can be *total*, that is these cells are no more susceptible to further divisions, and can only be *partial*, *viz.* in somatic segments remains latent the fundamental prerogative of segmentation, testifying their philogenetic origin from an omeogenous division. So that, near the somatogenous division of the initial cell, in pluricellular plants always persists the possibility of segmentation from the somatic cells, which causes the segregation

of new initial cells; for this reason such a division can be called *repetition division*, because from the new initial cells are originated similar members, which are as many units of a multiple and more complex organization.

The repetition segmentation can therefore develop into a non-completely differentiated somatic cell; then this segmentation originates a ramification, and its segmentation can be called *cladogenous*. As a limit case it can also take place in the initial cell itself, after a certain number of somatic segmentations, irregularly or with regular rhythm. The repetition segmentation which takes place in the initial cell has *foliation* as an effect. The simplest form of repetition segmentation of the initial cell, that is foliation, is the dichotomy. It is evident that the only difference occurring between ramification and foliation is that one depending upon position of the cells in which relative repetition segmentation takes place; the one manifestly transgresses into the other, as it happens in the superior Algae or in the Bryophytes; but ramification philogenetically has to be intended as a more primitive process than foliation one. The latter becomes established in the superior plants chiefly by means of phyllotaxis, *viz.* the rule consisting in the modalities with which proceeds construction of the *symphylls* by means of repetition segmentation occurring in the initial cell, which is nothing else but a plus or minus modified dichotomy.

The above briefly outlined is the mechanism of vegetable indefinite repetition and organization. We can gradually pass, from the ultramicroscopic living unit repeating and restoring itself by means of omeogenous division, to aggregates of more complex living units, through the cell, as far as the *leaf*, which is the elementary, morphological unit of pluricellular Metaphytae. The leaf presents philogenetically in these plants different evolution degrees: from the filamentous, ribbonlike or plate-like protophylls and from stereophylls in the Algae and Psilophytales, as far as metaphylls clearly differentiated into a « fillopodio » and a « fronda » in the Bryophytes, in the most evolved Pteridophytes and Phanerogams, in which, as we said, a constant rule in the foliation succeeds, *viz.* phyllotaxis.

In all these plants, moreover, the ramification persists, more or less regularized, as an effect of the repetition segmentation persisting in the somatic cells more or less differentiated and more or less far from the principal somatogenous initial cell.

The *thelom* is a unit in the vegetal organization which is intermediate between the cell and the leaf; we can, in this way, really intend the initial cell or the initial group of cells of the pluricellular

differentiated vegetal body. Then the thelom can be unicellular, as in the Bryophytes and in a part of the vascular Chryptogams, or pluricellular, as in Lycopodiales and Phanerogams. The thelom preserves the continuation plasm, which can also be considered as something antithetic to the somatic plasm; the latter becomes exhausted by somatogenous segmentation and is renewed by means of repetition segmentation, with which generative plasm, sexual or sporial, according to the phasis in the vital cycle of individuals, is transmitted; this generative plasm is destined to the renewal of individuals representative of species.

