

LA GENESI DEI RAMI LATERALI STUDIATA ALLA LUCE  
DELLA TEORIA FOGLIARE

INDICE DEI CAPITOLI

- 1) - INTRODUZIONE E BIBLIOGRAFIA
- 2) - ANALISI DEL PROCESSO DI FOGLIAZIONE NELLE FANEROGAME
  - A) La struttura dell'apice vegetativo dei germogli, quale risulta dallo studio di sezioni trasversali in serie.
  - B) I « sinfilli elementari ».
  - C) Il protofillo afronde e la sua caliptra.
- 3) - ESEMPI ILLUSTRATIVI DEL PROCESSO DI FOGLIAZIONE
  - A) *Iris germanica*
  - B) *Rosa polyantha*
  - C) *Teucrium fruticans*
  - D) *Casuarina equisetifolia*
  - E) *Juniperus communis*
  - F) *Equisetum Telmateja*
- 4) - GENESI DEI RAMI LATERALI NELLE PIANTE SUPERIORI
  - A) Primordi, protofilli e protogemme.
  - B) Esempi illustrativi di primordi, protofilli e protogemme.
    - a) *Iris germanica*; b) *Rosa polyantha*; c) *Teucrium fruticans*;
    - d) *Juniperus communis*; e) *Equisetum Telmateja*.
  - C) Confronto fra protogemme ed embrioni.
- 5) - SUL SIGNIFICATO DEI TERMINI DI INIZIALE E DI PRIMORDIO NELLA ONTOGENESI DEI VEGETALI
  - Conclusioni riassuntive.
  - Summary.



G. CATALANO — A. MEROLA — O. PELLEGRINI

## LA GENESI DEI RAMI LATERALI STUDIATA ALLA LUCE DELLA TEORIA FOGLIARE

### CAPITOLO I

#### Introduzione e Bibliografia

Intorno alla genesi dei rami laterali nelle piante superiori tutto quanto può attingersi dalla vecchia Bibliografia - fatta astrazione dagli studi abbastanza numerosi che concernono la struttura e la disposizione delle gemme ed i rapporti anatomo-fisiologici dei rami coll'asse principale allo stato adulto - è che ogni primordio di tali gemme discende da una particolare attività dell'apice vegetativo del fusto principale.

Questa affermazione ribadisce implicitamente la vecchia concezione che ci rappresenta il corpo delle piante superiori come consistente essenzialmente in un « asse », da cui dipendono sia le foglie, quali propulsioni laterali appendicolari, sia i rami stessi; l'idea cioè del « cormo », che è stata, com'è noto, alla base di tutta la Morfologia vegetale ed è valsa a dare appunto alle piante superiori il nome che allude a siffatta organizzazione, il nome cioè di « Cormofite ».

Un gran numero di studi moderni, dei quali diamo conto più avanti, che hanno avuto per oggetto la struttura dell'apice vegetativo e il modo di originarsi delle gemme laterali, non ha tuttavia sostanzialmente modificato queste vecchie idee. Ad esse si oppongono, com'è noto, le concezioni che fanno capo alla così detta « teoria fogliare », anche se fino ad oggi hanno preso le mosse da tutt'altri studi e ricerche. La teoria fogliare, riaffermata e sviluppata recentemente da uno di noi soprattutto nel campo anatomico (1), nega la

---

(1) Vedi più avanti la Bibliografia.

esistenza dell'asse o caule quale organo per se stante, ma ammette l'esistenza del fusto quale organo derivato dalla congenita concrenza delle parti inferiori delle foglie o « fillopodi ». Sviluppando tale concetto si viene alla conclusione che l'accrescimento così detto primario delle piante superiori consiste essenzialmente in un processo di ripetizione e di particolare modo di associazione di unità morfologiche elementari e che tali unità sono precisamente le foglie. Queste si generano l'una dall'altra e tal processo, detto appunto « fogliazione », mette capo ad una prima parte semplice del corpo organizzato, il così detto « germoglio », formato dal fusto e dalle « frondi »; le parti che nella costruzione del germoglio si ripetono e si associano con particolare modalità sono precisamente le unità morfologiche elementari, ossia le foglie, coi loro fillopodi e le loro frondi. E' noto tuttavia che nelle piante superiori, accanto a questo processo che mette capo alla costruzione del germoglio semplice, vi è anche il processo di ramificazione, che è anch'esso un processo di ripetizione e di particolare associazione di unità più complesse, cioè di interi germogli. Per conseguenza, mentre un germoglio semplice è un multiplo di unità elementari, le foglie, il corpo vegetativo della pianta adulta, almeno nella maggior parte dei casi, risulta essere a sua volta un multiplo di germogli.

Poichè adunque le unità fondamentali che compongono il corpo dei vegetali sono foglie e non assi o cauli, tutte le piante, dal punto di vista morfologico, debbono chiamarsi « Fillofite » e non già Cormofite. Avuto riguardo al grado di differenziamento, sia delle singole unità o delle loro parti, sia di interi germogli per l'esercizio delle varie funzioni vitali, le Fillofite possono distinguersi in « Protofillofite », ossia le piante inferiori, ed in « Metafillofite », le superiori.

La ramificazione è forse il tratto caratteristico che, dal punto di vista morfologico, distingue il corpo vivente dei vegetali da quello degli animali, almeno superiori. E se nelle piante, specialmente Metafillofite, accade che uno dei rami, ossia generalmente il primo germoglio, acquista il ruolo di fusto principale, a cui sembrano subordinati tutti gli altri e le stesse foglie, ciò dipende da ragioni fisiologiche e particolarmente da necessità meccaniche e statiche conseguenti all'adattamento di tali piante alla vita terrestre.

Partendo da queste basi, è chiaro che lo studio del meccanismo sia della fogliazione che della ramificazione presuppone una adeguata conoscenza dei centri di accrescimento dei germogli, vale a dire degli apici vegetativi, nei quali è localizzato, com'è noto, l'accrescimento primario. Da questo studio invero deve scaturire la dimostrazione che non esiste alcun caule od asse, neppure nei primordi dello sviluppo

di qualsiasi specie di piante, ma anzi, al contrario, la recognizione della prima unità morfologica, cioè della prima foglia, da cui l'accrescimento primario prende le mosse.

Delle vecchie conoscenze sulla struttura di questi apici vegetativi noi qui ricorderemo soltanto quanto è necessario per opportunità di riferimenti. Non è superfluo rilevare che quasi sempre queste vecchie conoscenze concernono la costituzione istologica e topografica degli apici vegetativi. Noi invece sosteniamo che l'apice vegetativo dei germogli delle Metafillofite va innanzi tutto considerato nella sua essenza morfologica e quindi analizzato allo scopo di metterne in evidenza le parti, ond'è composto, alla luce della teoria fogliare. Esporremo qui di seguito pertanto lo stato attuale delle nostre conoscenze desunto dallo spoglio della Bibliografia più recente, non senza mettere in particolare risalto quanto ci sembra utile alla dimostrazione della nostra tesi.

Le ricerche sull'apice vegetativo e sulle strutture che da esso derivano, dopo l'asserto ben noto di HANSTEIN, sono state per lungo tempo trascurate. Ed anche quando alcuni AA. si sono soffermati sulla costituzione di questo meristema primario, lo hanno fatto quasi sempre incidentalmente ed in funzione di altri scopi. Comunque, essi sono partiti dal presupposto che quanto fu detto dall'anatomico tedesco corrispondesse alla realtà. In tale lungo periodo raramente si trova qualche lavoro che si dimostra scettico di fronte alla concezione Hansteiniana. E' solo negli ultimi tempi, soprattutto ad opera di studiosi americani, che si è risvegliato l'interesse per lo studio degli apici vegetativi, e le ricerche sin'ora pubblicate in proposito sono già abbastanza numerose. Di tutta questa mole bibliografica noi ci limiteremo a passare in rassegna soltanto quei lavori degli ultimi anni che qui direttamente ci interessano rimandando, per la rimanente letteratura, a recenti lavori di sintesi storica sull'argomento da noi riportati.

Una volta messa su l'idea della « tunica » e del « corpus », una grande schiera di studiosi ha studiato, nei più minuti particolari, la struttura degli apici vegetativi quasi esclusivamente alla luce di questa teoria. Però, come la teoria dei tre istogeni di HANSTEIN, dopo moltissimi anni, si è dimostrata insufficiente a spiegare molti fatti della ontogenesi vegetale, così la teoria della tunica e del corpus, di durata molto più breve, ha anch'essa rivelate ben presto le sue deficienze, specialmente quando la si è voluta estendere alle più svariate specie. Una tale impossibilità di generalizzazione di quanto si osserva solo in certi gruppi, ci palesa sempre più il bisogno di seguire altra via se

si vuole dare una interpretazione ognora valida della struttura e delle potenzialità morfogeniche dell'apice vegetativo. Ed una via che ci sembra più felice sotto questo aspetto è, per l'appunto, la teoria fogliare.

Questa teoria, la cui rielaborazione su basi anatomo-ontogenetiche, dopo la primitiva formulazione fatta dal Delpino, rimonta al 1932 (1),

---

(1) Ricordiamo, per la storia, che la « teoria fogliare » prese le mosse dalla dimostrazione, data da uno di noi (CATALANO), su basi anatomiche, della vecchia concezione di F. DELPINO scaturita dalla meditazione sulla fillostassi, ossia della inesistenza, nelle piante così dette Cormofite, del fusto, come organo fondamentale e dalla sua interpretazione, invece, quale organo derivato dalla congenita concrescenza delle parti inferiori delle foglie, da Lui dette « fillopodi ». Da ciò il nome di « Fillofite », dato alle piante vascolari, in sostituzione di Cormofite. La recognizione delle foglie quali vere unità morfologiche formate costantemente da un *fillopodio*, in cui si afferma la funzione di sostegno, e da una *fronda libera*, in cui si specializza la funzione della fotosintesi, poté poi estendersi a tutto il Regno vegetale (fatta astrazione, naturalmente, dalle piane cellulari), contrariamente a quanto pensava lo stesso DELPINO. I concetti così acquisiti furono poi applicati, ad opera di alcuni Allievi del CATALANO, allo studio dei germogli metamorfici (fiori, tuberi, spine, frutti, ecc.), i quali non meno dei germogli vegetativi normali, si rivelano essere aggregati di foglie o *sinfilli*. Finalmente la teoria fogliare si è affermata con l'analisi morfologica degli apici vegetativi e con lo studio della genesi dei rami laterali; questa analisi morfologica ha permesso di riconoscere negli apici vegetativi nulla più che il luogo di convergenza di tanti *sinfilli elementari*, quanti ne comporta la fillostassi della specie considerata. Diamo pertanto qui di seguito un elenco completo dei lavori pubblicati sui detti argomenti dal 1930 ad oggi dal CATALANO e dalla sua scuola: CATALANO G. - Fillopodi ed antopodi nel genere *Oxalis*. Comunicaz. fatta alla XXI Riunione della Società Ital. per il Progresso delle Scienze, Roma 1932; *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, n. s., vol. XXXIX, n. 4, 1932. ID. La struttura delle *Oxalis* alla luce della dottrina del fillopodio. *Lavori del R. Istituto Botanico di Palermo*, Vol. IV, 1933, con 12 figure nel testo. PAOLILLO G., La struttura delle foglie di *Opuntia* alla luce della dottrina del fillopodio. *Annali del R. Istituto Superiore Agrario di Portici*, serie III, vol. VI, 1933. CATALANO G., Sulla morfologia delle foglie di *Acacia*. *Atti della R. Accademia di Scienze, Lettere e Belle Arti di Palermo*, Vol. XVIII, 1934, fasc. III, con 3 figg. nel testo. - ID. Contributo alla morfologia della foglia. Comunicazione fatta alla XXIII Riunione della Società Ital. per il Progresso delle Scienze, Napoli 1934, In *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, n. s., Vol. XLI, n. 4, 1934. - ID., Contributo alla morfologia della foglia. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*

purtroppo non è stata presa in considerazione da tutti quelli che, in epoca recente, si sono occupati sia pure con scopi diversi, della struttura dell'apice vegetativo.

---

n. s., Vol. XLII, Firenze 1935, pagg. 483-496. - ID. Sul diverso valore morfologico dell'apice della lamina. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, n.s., XLIII, Firenze 1945, n. 4 e negli *Atti della Società Italiana per il progresso delle Scienze*, XXIV Riunione in Palermo, 1935, Vol. 4-PAOLILLO G., Il concetto di « fillofita » e la funzione di riserva nell'*Euphorbia laurifolia* Lam. *Annali del R. Istituto Superiore Agrario di Portici*, serie III Vol. VIII, 1935-CATALANO G., Nuovo orientamento nello studio della morfologia della foglia. In *Atti della Società Italiana per il progresso delle Scienze*, Riunione XXVI, Venezia 1937-CATALANO G., La natura morfologica dell'apice vegetativo dei germogli alla luce della dottrina del fillopodio. Comunicazione fatta alla XXVII Riunione della Società Italiana per il progresso delle Scienze, Bologna 1938. In *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, n. s., Vol. XLV, n. 4, 1938-ID., Osservazioni sull'ontogenesi delle Felci. Comunicazione fatta alla Riunione straord. della Società Botanica Italiana in occasione della celebrazione di L. Spallanzani, Pavia 1939. In *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, Vol. XLVI, 1939-ID., Teoria generale della foglia. In *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, n. s., Vol. XLVII, n. 2, 1940-ID., Teoria generale della foglia. In *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, Vol. XII, 1941, con 68 disegni originali (Cfr. « *Scienza e Tecnica* », Vol. IV, fasc. 10, Ottobre 1940, pag. 537; « *Botanisches Centralblatt* », N. F., Bd. 34, Heft 13-14, 1941, pag. 390)-ID., La natura « fogliare » del corpo dei vegetali. In *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, Vol. XIV, 1942; (Cfr. « *Scienza e Tecnica* », Vol. VI, fasc. 9, settembre 1942; « *Botanisches Centralblatt* », Bd. 36, Heft 3, pag. 67, 1942) - ID., Valore morfologico comparato delle ramificazioni. Comunicazione fatta alla Riunione straordinaria in Roma della Società Botanica Italiana nei giorni 28 e 29 settembre 1942. In *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, n. s., Vol. XLIX, n. 3-4, 1942-VITTORIA A., La struttura fillopodiale del talamo e la natura morfologica delle frondi fiorali nel gen. *Rosa*. *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, Vol. XIV, 1942-COCCHIA G., Contributo allo studio della morfologia del frutto delle « Pomoideae ». *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, Vol. XV, 1943-VITTORIA A., Il differenziamento del talamo in *Rosa Vichuraiana*, Crép., con riferimento alla teoria delle pseudanzia. In *Rivista di Biologia*, Vol. XXXVIII, 1946-ID., La natura delle spine delle Aurantiaceae, studiata in relazione all'ontogenesi. *Ibidem*, 1947-ID., La natura morfologica del fiore di *Rosa*, con accenno sulla possibilità di sviluppo nel campo applicativo agrario di alcune osservazioni rilevate. In *Annali della Facoltà di Agraria dell'Università di Napoli*, serie III, Vol. XVI, 1947 ID., L'e-

Cominciamo da CUÉNOD (1938-1942-1943) (1) i cui lavori assumono per noi un particolare interesse in quanto che questo Autore è forse quello, tra gli Studiosi degli ultimi tempi, che più si avvicina alla teoria fogliare pur ignorandola. Ma questa sua ignoranza é maggiormente confortevole per noi e, crediamo, anche per lui, in considerazione della grande rassomiglianza di concetti maturati indipendentemente.

CUÉNOD dice che il « filloma » è l'organo fondamentale dei vegetali distinguendo in esso tre parti: la foglia, la base e la parte caulinizzante. Quest'ultima corrisponde esattamente al fillopodio, mentre la prima è la nostra fronda. E' l'associazione di queste parti caulinizzanti (= fillopodi), aggiunge CUÉNOD, che, nell'«engendrement successif des feuilles les unes des autres», porta alla formazione di quello che si chiama caule. L'accrescimento in spessore di tale organo, già ritenuto indipendente, è un fatto secondario che non infirma le idee precedentemente esposte. « La tige à l'origine n'aurait pas d'existence propre en dehors des feuilles qui président à sa formation » e, continua CUÉNOD, in quanto all'accrescimento « du système libéro-ligneux qui la caractérise,.... il s'agit là d'une évolution essentiellement secondaire ».

Un altro punto interessante dell'opera di CUÉNOD è il riconoscimento, nel « fusto », di più serie di foglie che si sviluppano indipendentemente, anche se associate. Egli, infatti, giunge alla conclusione che nell'apice vegetativo, inteso nel senso comune, esistono più apici vegetativi ognuno dei quali corrisponde all'estremo di una serie. Ora, da quanto sarà esposto in seguito, noi siamo giunti, indipendentemente da lui, a conclusioni molto simili riconoscendo in ogni serie un *sinfillo elementare*. Questi sinfilli elementari convergono nel

---

poca del differenziamento del talamo in *Prunus domestica* L. ricercata in base agli ulteriori sviluppi della teoria di DELPINO-CATALANO. *Ibidem*, serie III, Vol. XVI, 1947-CATALANO G., Le unità morfologiche della organizzazione vegetale e la teoria fogliare; In *Delpinoa*, Vol. II, 1948-RICCARDO C., Sulla natura sinfillare dei tuberi di patata, *Ibidem*-VITTORIA A. Il differenziamento del talamo in *Solanum Lycopersicum* L. *Delpinoa*, Vol. II, 1949-ID., Ricerche e note critiche sul differenziamento delle gemme a fiori nel mandarino, *Delpinoa*, Vol. III, 1950.

(1) CUÉNOD A. - Le phyllome et son rôle dans l'architecture des végétaux. *Bull. Soc. Bot. Fr.* T. 85, pag. 698, 1938. - Premières recherches expérimentales sur le phyllome *Ibid.* T. 89, pag. 47, 1942. - Hypothèse et théorie du phyllome. *Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord*, T. XXXIV, pag. 168, 1943.



così detto cono vegetativo, giungendo a diverse altezze. Solo per CUÉNOD le serie sono spirali mentre per noi esse sono rettilinee, o quasi, coincidendo con le ortostiche. Inoltre il numero di serie riconosciute da questo Autore è inferiore a quello da noi riscontrato nelle singole specie. Così, a mò di esempio, in alcune Monocotiledoni da noi studiate, dimostreremo l'esistenza di due serie di foglie mentre CUÉNOD ne vede una (monofilloma); nelle Labiate si osservano quattro serie mentre CUÉNOD ne riconosce due (difilloma) ecc. Nelle Equisetaceae Egli, senza precisazione di numero, vede più serie (polifilloma), che senza dubbio sono inferiori a quelle da noi ammesse.

Tali divergenze tra le nostre conclusioni e quelle di CUÉNOD si spiegano facilmente considerando che questo Autore ha condotto le sue osservazioni quasi esclusivamente su rami completamente sviluppati senza una estesa indagine di apici vegetativi di numerose specie sezionati in serie. Così, per esempio, se egli avesse osservato sezioni in serie di apici di Labiate, non avrebbe asserito che le due foglie di ciascuna coppia sono simultanee, essendo molto palese, in tali stadi, lo scarto esistente tra di esse.

Comunque, l'interesse delle sue asserzioni sta, per noi, nell'aver riconosciuto più serie di foglie.

Per dimostrare queste serie egli è ricorso anche all'indagine sperimentale cercando di sopprimere, con tecnica molto delicata, l'estremità di qualcuna di esse. Però, tali ricerche, senza dubbio encomiabili, dovranno ancora essere di molto estese, prima di permettere esatte interpretazioni dei fatti che si osservano.

FOSTER (1) è, tra gli Autori americani, quello che più ha contribuito allo studio degli apici vegetativi, sia conducendo direttamente ricerche, sia dirigendo indagini di allievi. Qui ricordiamo in modo particolare due suoi lavori (1939-1941), nei quali è discussa ampiamente la struttura degli apici vegetativi. In essi ci preme far rilevare come l'Autore, fra i più competenti in questo campo, dichiara che è impossibile distinguere chiaramente nell'apice di tutte le specie una tunica ed un corpus. Egli, quindi, ammette implicitamente l'insufficienza di un tal modo di vedere.

Altro tratto interessante di questi due lavori di FOSTER è il riconoscimento, in seguito riferito anche da altri AA., della mancanza

---

(1) FOSTER A. S. Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev.* 5, pag. 454, 1939 - Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 68, pag. 339, 1941.

di meristemicità nell'estrema punta dell'apice vegetativo e della lateralità dei meristemi così detti apicali. Infatti egli ha proceduto ad una distinzione dell'apice vegetativo in zone in base alla densità citoplasmatica, giungendo alla conclusione che le cellule centrali del meristema apicale sono più grandi e con citoplasma poco denso o addirittura vacuolizzato. Tale carattere, prima ritenuto esclusivo degli apici delle Gimnosperme, è stato poi esteso da questo Autore anche alle Angiosperme.

BAIN (1940) (1) indaga l'origine di gemme laterali avventizie in plantule decapitate di *Oxycoccus*, interessandosi in modo particolare alla formazione del sistema vascolare di questi germogli. Egli conclude così che il differenziamento di tali fasci è basipeto e quindi il raccordo tra il ramo laterale e quello principale si stabilisce in un secondo momento.

BOKE (1940-1941-1944) (2) studiando gli apici vegetativi di *Acacia*, riconosce che la vera zona meristemica è situata un pò al di sotto della estrema punta, senza che quest'ultima assuma un reale valore morfogenetico. Più tardi, però, egli studiando gli apici di *Trichocereus* e di *Opuntia*, non dà più importanza a questo fatto.

SNOW M. e SNOW R. (1942) (3) studiano anch'essi il modo di formarsi dei rami ascellari; ma soprattutto vogliamo qui ricordare alcune loro importanti ricerche sperimentali sulla fillotassi, anche se sono in buona parte anteriori al periodo che qui consideriamo (1931-1933-1935-1942). Questi AA, ricorrendo all'ablazione parziale di apici vegetativi, hanno ottenuto disturbi della fillotassi. Tali deviazioni sono da essi interpretate come prova della esistenza del fusto. Ma PLANTEFOL vede in esse una conferma della esistenza di due spirali generatrici nelle piante con foglie opposte decussate, mentre noi vi

---

(1) BAIN H. F. Origin of adventitious shoot in decapitated cranberry seedlings *Bot. Gaz.* 101, pag. 872, 1940.

(2) BOKE N. H. Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *Amer. Journ. Bot.*, 27, pag. 73, 1940 - Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. *Ibid.* 28, pag. 656, 1941. - Histogenesis of the leaf and areole in *Opuntia cylindrica*. *Ibid.* 31, pag. 299, 1944.

(3) SNOW M. e SNOW R. Experiments on phyllotaxis. The effect of isolating a primordium. *Philos. Trans. B.*, 221, 1. 1931 - Experiments on phyllotaxis. The effect of displacing a primordium. *Ibid.* B. 222, 353. 1933 - Experiments on phyllotaxis. Diagonal splits through decussate apices *Phil. Trans. B.*, 225, 63 1935. - The determination of the axillary buds. *New Phytol.* 41, 109, 1942.

potremmo trovare una prova della esistenza, in tale tipo di fillotassi, di quattro sinfilli elementari.

SHARMAN (1942) (1) si sofferma sulla genesi dei rami laterali di *Zea mays* e riprende la questione della origine dei meristemi che portano alla formazione di gemme ascellari. Ne conclude che, per lo meno in questa specie, tali gemme si formano da nodi meristemati i quali si originano, a loro volta, per sdifferenziamento di tessuti già adulti.

FRANCINI (1942) (2) paragonando la struttura dell'apice del fusto aereo con quello del rizoma in *Equisetum ramosissimum*, incidentalmente parla di « comparsa del primo cerchio fogliare » senza punto accennare alla scalarità che sussiste nella formazione delle diverse foglie di uno stesso verticillo.

MAJUMDAR e MAJUMDAR DATTA (1942-1946) (3) si sono occupati della struttura dell'apice vegetativo e della origine dei rami laterali in *Heracleum* ed in *Leonurus*. Essi asseriscono che questi si formano da un nucleo di cellule meristematiche formatesi ex novo per sdifferenziamento di cellule già differenziate, concordando in ciò con SHARMAN, ma allontanandosi da quelle che sono le vedute della maggior parte degli AA.

REEVE (1942-1943-1948), (4) al contrario di MAJUMDAR e DATTA, asserisce che in *Garrya elliptica* i rami laterali si formano da cellule meristematiche derivate direttamente dall'apice vegetativo. Tali cambiamenti sono in relazione con la formazione di organi, vale a dire delle foglie (e non è il solo ad asserire ciò). Questo costituisce una prova della teoria fogliare, ed in particolare della fogliazione, così come la esponiamo in questo lavoro. Infatti è il successivo originarsi

---

(1) SHARMAN B. C. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. *Ann. of Bot.* 6, pag. 245, 1942.

(2) FRANCINI E. La struttura dell'apice del rizoma in confronto alla struttura dell'apice del fusto aereo in *Equisetum ramosissimum* Desf. *Nuovo Giorn. Botan. Ital. N. S.*, XLIX, pag. 337, 1942.

(3) MAJUMDAR G. P. The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development. *Ann. of Bot.* 6, pag. 49, 1942. - MAJUMDAR G. P. e A. DATTA Developmental studies: 1 Origin and development of axillary buds with special reference to two dicotyledons *Proc. Indian Acad. Sci.* 23, pag. 249, 1946.

(4) REEVE R. M. Structures and growth of the vegetative shoot apex of *Garrya elliptica* Dougl. *Amer. Journ. Bot.* 29, pag. 697, 1942. - Comparative ontogeny of the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. *Ibid.* 30, pag. 609, 1943. - The tunica-carpus concept and development of shoot apices in certain dicotyledons. *Ibid.* 35, pag. 65, 1948.

delle foglie l'una dall'altra, all'estremità di ciascun sinfillo elementare, che determina la struttura dell'apice.

Per quanto concerne la costituzione istologica dell'apice, egli dapprima (1942) asserisce che gli strati della tunica non debbono essere considerati come meristemi ad importanza morfogenetica, ma poi (1948) si ricrede asserendo che è meglio ritenere gli strati sovrastanti al corpus come vero meristema. Però ciò non toglie che, in generale, per lo meno per lo strato più esterno della tunica, esistono caratteri tutt'altro che meristematici, riscontrandovisi rarissime divisioni. Del resto lo stesso REEVE (1948) ci dà una prova indiretta della possibilità che il meristema apicale non giaccia esattamente alla sommità dell'apice quando dice che in *Myrica californica* ed in alcune specie di *Salix* il meristema primordiale (che per lui si identifica con l'estrema punta dell'apice vegetativo) si colora molto meno intensamente di alcune zone situate un pò più lateralmente. Ed è noto che le zone meristematiche si colorano molto più intensamente di qualsiasi altro tessuto.

WARDLAW (1943-1946) (1) ha studiato in modo particolare la genesi dei rami laterali in alcune Pteridofite (*Matteuccia*, *Onoclea*, *Dryopteris*) e giunge alla conclusione che questi si originano da noduli meristematici distaccatisi dal meristema apicale.

ESAU (1943) (2), in uno studio sulla origine e sul differenziamento del tessuto vascolare nelle Spermatofite, si intrattiene sulla struttura dell'apice vegetativo facendo notare come questa cambi in dipendenza della formazione delle foglie. Vale anche qui, dunque, la discussione fatta precedentemente a proposito di osservazioni analoghe riferite da REEVE.

STERLING (1945-1947-1949) (3) ha affrontato anch'egli la questione della origine dei rami laterali in *Sequoia* e *Pseudotsuga* facen-

---

(1) WARDLAW C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. I Preliminary observations of the rhizomes of the ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris*). *Ann. of Bot.* 7, pag. 171, 1943. - Experimental and analytical studies of pteridophytes. II Experimental observations on the development of buds in *Onoclea sensibilis* and in species of *Dryopteris*. *Ibid.*, 7, pag. 357, 1943. - Experimental and analytical studies of pteridophytes. VIII Further observations on bud development in *Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, and species of *Dryopteris*, *Ibid.* 10, p. 117, 1946.

(2) ESAU K. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants *Bot. Rev.* 9, pag. 125, 1943.

(3) STERLING G. Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens*. I Structure and growth of the shoot apex. *Amer. Journ. Bot.* 32, pag. 118, 1945. - Growth and vascular development in

do rilevare come essi si formino da un ammasso di cellule embrionali provenienti direttamente dal meristema dell'apice vegetativo. In uno studio successivo egli riprende l'argomento in *Dianthera americana* giungendo alle stesse conclusioni. Infatti anche in questa specie i rami laterali si formano da un nodulo meristemato giacente alla ascella di ciascuna delle due foglie della più giovane coppia e rimosso dai fianchi del cono apicale. Inoltre, sempre in questa specie, egli nota che, nella zona più intensamente colorata dell'apice vegetativo, si differenziano i cordoni procambiali, i primordi fogliari, la corteccia, ecc. E particolare importanza ha il fatto che il cordone procambiale precede il primordio fogliare delineandosi molto prima che questo si palesi. Quindi, implicitamente egli ammette che il fillopodio si forma molto prima della corrispondente fronda. Infine ricorderemo che, sempre in *Dianthera americana*, STERLING trova un periodico cambiamento di struttura dell'apice in dipendenza della formazione delle foglie.

LINK e EGGERS (1946) (1) studiano l'origine dei germogli laterali nell'asse ipocotile di *Linum usitatissimum* e stabiliscono, come già BAIN, che il raccordo con il sistema vascolare dell'asse ipocotile si determina in un secondo momento per differenziamento basipeto.

BUSCALIONI (1946) (2) riesamina le possibili interpretazioni del reale valore morfologico del caule e si schiera dalla parte dei caulini.

BALL (1946) (3) si interessa del valore morfogenetico delle diverse parti dell'apice vegetativo. Egli pensa che quel gruppo di cellule situate alla sommità del corpus non abbia importanza per l'accrescimento del « fusto ».

---

the shoot apex of *Sequoia sempervirens*. II Vascular development in relation to phyllotaxis. *Ibid.* 32, pag. 380, 1945. - Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* II *Ibid.* 34, pag. 272, 1947. - The primary body of the shoot of *Dianthera americana*. I *Ibid.*, 36, pag. 184, 1949.

(1) LINK G. K. and EGGERS V. Mode and time of initiation of hypocotyledonary bud primordia in *Linum usitatissimum*. *Bot. Gaz.* 107, pag. 441, 1946. - The effect of indolacetic acid upon initiation and development of hypocotyledonary bud primordia in flax. *Ibid.* 108, pag. 114, 1946.

(2) BUSCALIONI L. Esiste il caule? *Mem. Acc. delle Scienze di Bologna*. Serie X, T. III, 1945-46.

(3) BALL E. Segmentation in the shoot apex. *Amer. Journ. Bot.* 33, pag. 817, 1946.

MILLER e WETMORE (1946) (1), sottoponendo ad una accurata indagine il *Phlox Drummondii*, si interessano, però senza troppi particolari, delle gemme ascellari di questa specie. Anche essi aderiscono all'idea dei più, secondo la quale l'origine di queste debba ricercarsi in noduli di meristema provenienti direttamente dall'apice.

In particolare considerazione va presa l'opera di LUCIEN PLANTEFOL (1946 - 1947 - 1948 - 1951) (2) che meriterebbe una discussione molto più ampia, in confronto dei pochi riferimenti che qui ne possiamo fare. Tuttavia stralceremo i punti più notevoli che più direttamente ci riguardano.

Se prima abbiamo detto che CUÉNOD è lo studioso recente che più si avvicina alla teoria fogliare in tutta la sua vastità, qui dobbiamo aggiungere che PLANTEFOL è il Morfologo che più si avvicina a quello sviluppo della teoria fogliare che in questo lavoro consideriamo, cioè alla concezione dei sinfilli elementari. Egli, infatti, riprendendo l'idea di CUÉNOD della molteplicità delle spirali generatrici, la sviluppa enormemente, giungendo così alla « *Théorie des helices foliaires multiples* » che senza dubbio lascerà tracce nella storia della morfologia vegetale. Queste spirali fogliari multiple sono serie di foglie che coesistono, talvolta in numero considerevole, in uno stesso ramo e sono, tipicamente, curve. Però talora, aggiunge PLANTEFOL, esse possono raddrizzarsi e coincidere con le ortostiche: « *distichie, tristichie, pentastichie manifestent la presence de deux, trois, cinq helices foliaires redressées en orthostiques* ». E' a questo punto che c'è perfetta identità tra i nostri sinfilli elementari e le spirali raddrizzate di PLANTEFOL. Come si vede, però, questo autore non considera qui il caso delle piante con foglie opposte decussate che ha prese in esame in altra parte del suo lavoro. Egli si è soffermato in particolare su *Syringa vulgaris* e si sforza di vedervi due spirali che confessa, non sono molto evidenti; e mette subito da parte l'idea delle quattro serie, che pur gli viene, e che, invece, le nostre osser-

---

(1) MILLER H. A. and R. H. WETMORE. Studies in the developmental anatomy of *Phlox Drummondii* Hook. III. The apices of mature plant. *Amer. Journ. Bot.* 33, pag. 1, 1946.

(2) PLANTEFOL L. Fondaments d'une théorie phyllotaxique nouvelle. *Ann. Sc. Nat. Bot. Sér.* 11, T. VIII, 1946 e 1947. - La théorie des helices foliaires multiples, Masson, Paris, 1948. - Helices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotyledones. *Rev. Gén. de Bot.* T. LIV, pag. 49, 1947. - L'ontogénie de la fleur *Ann. Sc. Nat. Bot.*, Sér. 11, T. IX, 1948, (V. anche Masson, Paris, 1949). - Phyllotaxie et point végétatif. *Scientia*, Anno XLV, Vol. LXXXVI, pag. 91, 1951.

vazioni sulle Labiate ci hanno dimostrato essere la più verosimile in tali casi.

Inoltre un'altro punto del pensiero di PLANTEFOL concorda esattamente con quanto noi, indipendentemente da lui, andavamo osservando. Infatti questo Morfologo, in un lavoro comparso recentissimamente (1951), a proposito di certe cellule differenziate che esistono all'estremità dell'apice vegetativo dice: « cette pointe joue pour la tige un role qui n'est pas sans analogie avec celui de la coiffe de la racine ». e noi per l'appunto interpretiamo qui queste cellule come una formazione molto vicina alla cuffia radicale.

Per contro non siamo d'accordo con PLANTEFOL per quanto concerne la struttura dell'apice vegetativo. Egli infatti pensa alla esistenza di un centro organizzatore, situato all'estremità del fusto tra le terminazioni delle diverse serie di foglie, il cui funzionamento sarebbe da esso regolato. Questa sua interpretazione, a nostro avviso inesatta, gli deriva dall'averla congetturata semplicemente su base speculativa senza una diretta recognizione dell'oggetto del suo ragionamento: gli apici vegetativi.

GUNCKEL e WETMORE (1948) (1) osservano che anche in *Ginkgo* il cordone procambiale si forma prima del delinearci dell'abbozzo fogliare, E' questo il concetto già espresso da uno di noi (CATALANO), che, in ogni foglia, il fillopodio si forma prima della fronda ripetendo così, nella ontogenesi, quanto si è verificato nella fillogenesi.

GOLUB e WETMORE (1948) (2) hanno portato le loro ricerche su *Equisetum arvense*. Essi notano che tanti fatti morfologici di queste piante, come la fillostassi verticillata, la disposizione alternata delle foglie di due nodi successivi, ecc. non si possono spiegare con la disposizione delle cellule nel cono e bisogna ricorrere ad altri fattori se si vuole avere una spiegazione morfologica verosimile.

---

(1) GUNCKEL J. E. and WETMORE R. H. Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I The origin and pattern of the development of cortex, pith and procambium. *Amer. Journ. Bot.*, 33, pag. 285, 1946. - Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. II, Phyllotaxis and the organization of the primary vascular system, primary phloem and primary xilem. *Ibid.* 33, pag. 532, 1946.

(2) GOLUB S. J. and R. H. WETMORE. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I The shoot apex. *Amer. Journ. Bot.* 35, pag. 755, 1948. - Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II, The mature shoot. *Ibid.* 35, pag. 767, 1948.

PHILIPSON (1949) (1) ha pubblicato recentemente un pregevole lavoro sull'ontogenesi dell'apice vegetativo delle Dicotiledoni nel quale discute molti problemi relativi a questo argomento su ampia base bibliografica. Egli mette in risalto diversi punti. Tra di essi ricordiamo in primo luogo il suo avvertimento di essere molto cauti nell'applicazione del concetto di tunica e di corpus. Questo studioso, inoltre, dice che il differenziamento del midollo, della corteccia, dei raggi primari ecc. sembra essere subordinato alla evoluzione del primordio fogliare. Ora, aggiungiamo noi, se le foglie fossero veramente appendici del fusto, questo dovrebbe differenziare i suoi tessuti indipendentemente dalle sue parti appendicolari.

GARRISON (1949) (2) ha studiato in particolare l'origine dei germogli ascellari in *Syringa vulgaris*, *Betula papyrifera* ed *Euptelea polyandra*. Nella prima specie egli ha concluso che il germoglio ascellare si origina da un nodo meristemato situato all'ascella di un primordio fogliare. Tale nodulo si è distaccato dal meristema apicale, rimanendo, in un primo tempo, indifferenziato; è nella nuova sede che si inizierà il differenziamento, il quale, dice l'Autore, porterà alla formazione di un'apice vegetativo simile a quello dell'asse principale. Come si vede, dunque, GARRISON, conformemente alla maggior parte degli AA. precedenti, si lascia sfuggire gli stadi, sia pure brevissimi in alcune specie, che attraversa il germoglio ascellare prima di raggiungere il definitivo assetto morfologico. Tuttavia ci sembra interessante un fatto cui l'Autore non dà peso: GARRISON dice più volte che nella giovanissima gemma, prima ancora che si formino i primi due « leaf primordia » (= primordi della fronda), si vedono due « bud traces » che in seguito, pur sviluppandosi e differenziandosi, non aumentano di numero. Sono esattamente i due giovani fillopodii delle prime due foglie del potenziale ramo laterale che ci si palesa agli inizi di quella fase che, come si vedrà, qui è stata chiamata distica. Nelle altre due specie (*Betula papyrifera* e *Euptelea polyandra*) giunge a conclusioni presso a poco analoghe. In *Betula papyrifera* dice che le tracce del germoglio ascellare non sono, in fondo, che l'aggregazione delle tracce fogliari del germoglio. E' questa un'asserzione che prova inequivocabilmente la teoria fogliare. Eppure l'Autore non vi pensa neppure. Numerosissimi esempi del genere si potrebbero citare

---

(1) PHILIPSON W. R. The ontogeny of shoot apex in Dicotyledons Biol. Rev., 24(1), pag. 21, 1949.

(2) GARRISON R. Origin and development of axillary buds: *Syringa vulgaris* L. Amer. Journ. of Bot., pag. 205, 1949. - Origin and development of the axillary buds: *Betula papyrifera* Marsch. and *Euptelea polyandra* Sieb and Zucc. *Ibid.* pag. 379, 1949.



tra le ricerche pubblicate in questi ultimi tempi; tuttavia gli AA., mirando ad altri scopi, non si chiedono minimamente il perchè di certe strutture che essi pur notano e riportano nei loro lavori.

Vogliamo infine ricordare due recentissimi lavori di BUVAT e collab. (marzo-aprile 1951) (1), dei quali uno riguarda le modificazioni che intervengono nelle cellule differenziate e senescenti della estrema punta dell'apice vegetativo le quali, secondo l'Autore, si sdifferenzierrebbero periodicamente; l'altro lavoro riguarda la struttura dell'apice radicale ed, in verità, qui non ci interessa direttamente. Però, ci piace segnalarlo perchè da esso risulta che la schematizzazione dei tre istogeni dell'apice radicale è un fatto tutt'altro che corrispondente alla realtà. Così la classica concezione della istogenesi della radice, dogmatizzata specialmente dalla scuola di VAN THIEGFEM, comincia anch'essa a vacillare come già da tempo è accaduto per l'apice vegetativo del fusto, nei confronti della concezione di HANSTEIN.

---

(1) BUVAT R. Evolution cytologique du meristème apical de *Myosurus minimus* L. au cours de la phase végétative *C. R. Ac. Sc.*, Paris, T. 232, pag. 1233, marzo 1951. - BUVAT R. et GÈNEVES L. Sur l'inexistence des initiales axiales dans la racine d'*Allium cepa* L. *Ibid.* T. 232, pag. 1579, aprile 1951.

## CAPITOLO II

### Analisi del processo di fogliazione delle Fanerogame

#### A) - LA STRUTTURA DELL'APICE VEGETATIVO DEI GERMOGLI, QUALE VIENE RIVELATA DALLO STUDIO DI SEZIONI TRASVERSALI IN SERIE.

L'apice vegetativo dei germogli, secondo le vecchie concezioni, sarebbe nient'altro che lo stadio meristemático dell'asse o caule. Esso è stato fino ad oggi studiato prevalentemente a mezzo di sezioni longitudinali mediane praticate all'estremità dei germogli e con tale metodo di studio esso si presenta sotto forma di un triangolo, in sezione, che permette di ricostruire una forma conica che ha nello spazio, da cui è venuto anche l'appellativo di « cono di vegetazione ». Alla base di questo cono appaiono le così dette « gobbe fogliari », vale a dire i primordi delle foglie, che sarebbero pertanto solo delle proliferazioni del meristema, mentre il vertice del cono sarebbe occupato dalle « iniziali », dalla cui attività segmentativa dipende l'accrescimento.

Lo studio di sezioni trasversali in serie dell'apice vegetativo di un gran numero di specie di germogli ci ha dimostrato costantemente l'erroneità di due opinioni; quella della posizione « apicale » delle iniziali meristemáticas, e quella della importanza che avrebbe la parte interna del cono di vegetazione nella genesi dei tessuti. Ora dallo

FIG. 1 - A - Schema di una serie lineare di unità morfologiche fogliari (« sinfillo elementare »). All'estremità superiore la divisione dicotomica delle iniziali mette capo, ogni volta, a una fronda laterale (a sinistra), colla quale si completa la unità morfologica in corso di sviluppo, ed alle iniziali fillopodiali di una ulteriore unità, sul prolungamento del fillopodio sottostante. Queste iniziali sono sormontate da un rivestimento di cellule caliptrali. B, Schema di un germoglio a due sinfilli elementari disposti a 180° (germoglio « distico »), a frondi alterne (tipo *Bambusa*). Le loro estremità superiori convergono a formare l'apice vegetativo del germoglio, sormontato dal rivestimento caliptrale, non però in modo da portare le rispettive iniziali esattamente allo stesso livello, e quindi lasciando all'estremo vertice le iniziali dell'ultima foglia (« protofillo » afronde caliptrato) di uno dei sinfilli. C, Schema di un germoglio a quattro sinfilli elementari, disposti a 90°, a frondi decussate (tipo *Labiata*). Le quattro estremità superiori convergendo come in B, formano l'apice vegetativo caliptrato, permettendo sempre di distinguere al vertice estremo le iniziali della ultima foglia (« protofillo afronde caliptrato » di uno dei quattro sinfilli).

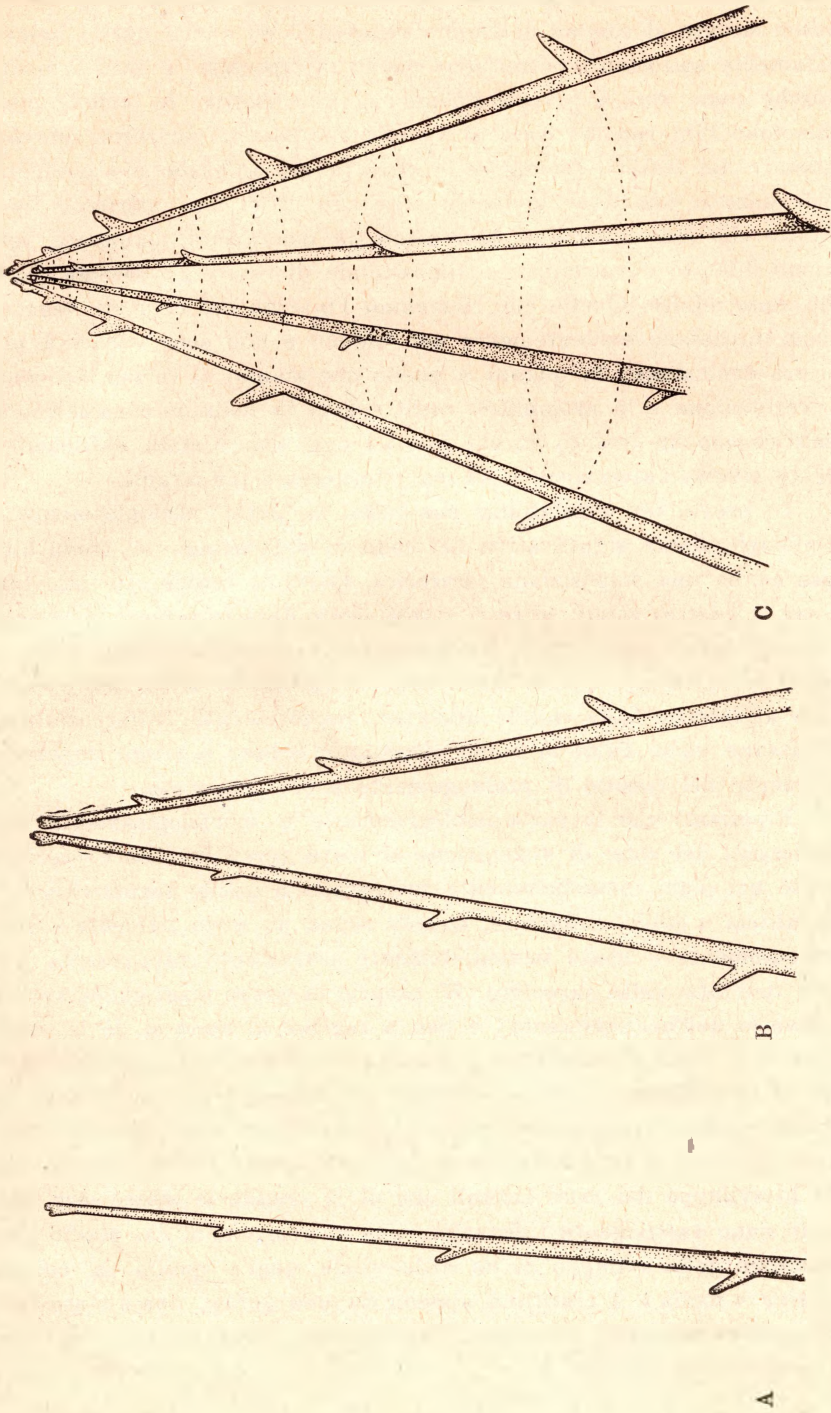


FIG. 1

studio da noi condotto abbiamo ricevuto sempre l'impressione che le cellule situate al sommo dell'apice vegetativo ed anche quelle immediatamente sottostanti potrebbero essere interpretate in tutti i modi, fuorchè come vere e proprie iniziali; e che inoltre le cellule che riempiono l'interno del cono di vegetazione possono far tutto, fuorchè generare dei tessuti. Le une e le altre invero palesano una evidente irrilevanza o comunque la inettitudine agli uffici loro attribuiti per il fatto che esse assorbono debolmente le colorazioni adoperate, appaiono dilatate o vacualizzate dimostrando di essere già passate quasi allo stato adulto. Quelle che riempiono l'interno del cono di vegetazione trapassano evidentemente nel midollo e non sono capaci di ulteriore evoluzione; in quanto a quelle che stanno al vertice del cono di vegetazione e lo prolungano assai spesso in maniera considerevole costituiscono un tessuto su cui fino ad oggi non è stata sufficientemente rivolta l'attenzione e su cui ritorneremo più avanti.

In breve, noi constatiamo che tutta la parte istologicamente e morfologicamente significativa del cono di vegetazione si trova alla base ed ha una disposizione periferica. Quivi le cellule, in non più di tre o quattro strati, oltre il rivestimento dermatogenico, assorbono e trattengono elettivamente le colorazioni e mostrano assai spesso i nuclei in divisione. Questi strati sono delimitati in modo talora assai netto all'interno dalle cellule midollari precocemente differenziate e trapassano verso l'alto in modo altrettanto brusco o talora impercettibilmente nel tessuto di prolungamento sopra accennato.

Ripetiamo che la parte istologicamente e morfologicamente significativa del cono di vegetazione si trova verso la base e precisamente nei piani immediatamente sovrastanti a quello segnato almeno dall'ultima « gobba » fogliare. Questa segna un nodo nascente e conseguentemente il tratto immediatamente sovrastante rappresenta l'inizio dell'internodio superiore. E' proprio in questi piani che si svolge il lavoro dell'accrescimento; e ben a ragione al nodo si dà la qualifica di « vitale », alludendo appunto ai processi di accrescimento che vi si svolgono e che si palesano poi allo stato adulto, sia per le strutture che ivi si osservano, per il fatto che si sono stabiliti rapporti istologici e funzionali fra le foglie e il resto della pianta, sia per lo sviluppo dei rami laterali che di là prende le mosse, ecc. Ma quali siano esattamente i fenomeni che si svolgono in uno stadio giovanissimo dello sviluppo di un nodo vitale, qual'è quello in cui la relativa « foglia » è costituita appena da una gobba, non è stato finora sufficientemente studiato e cercheremo perciò di darne ora per la prima volta un'idea.

B) - I « SINFILLI ELEMENTARI ».

La gobba fogliare, ossia, secondo la nostra concezione, l'abbozzo della fronda, indica esattamente in ogni apice vegetativo il punto terminale di una serie lineare tipicamente verticale di unità fogliari; quello che nella vecchia terminologia fillostassica si chiama una « ortostica ». L'accrescimento di questa serie è acropeto; vale a dire, nel punto terminale dell'ortostica considerata esiste solo il tessuto embrionale (meristema) dell'ultima unità fogliare, mentre il differenziamento di esso procede, come si sa, in senso basipeto. Noi identifichiamo ogni ortostica di un germoglio, qualunque sia la sua fillostassi, quale un « sinfillo elementare », vale a dire una serie lineare di foglie (fig. 1, A); qualche cosa di intermedio adunque, fra la foglia ed il germoglio e quindi una unità morfologica più semplice del germoglio stesso, che sarebbe invece un « sinfillo composto », dotato di fillostassi (fig. 1, B, C) e come tale lo abbiamo definito anche in precedenti lavori (1). Supponendo adunque scomposto ogni germoglio in tanti sinfilli elementari quanti ne comporta la sua fillostassi, la successione delle unità morfologiche nella serie lineare del sinfillo elementare è chiaramente indicata dalla successione delle frondi distanziate dai rispettivi internodi, che in tal caso coincidono coi fillopedi stessi, fino alle più giovani, gradatamente più piccole e più ravvicinate ed all'ultima, rappresentata solamente dal primordio (fig. 1, A, B, C).

Questa semplice analisi ci aiuta a comprendere il meccanismo dell'accrescimento primario, analizzando quel che avviene in ciascuna ortostica del germoglio. Tenendo altresì presente quanto risulta dallo studio dell'adulto e specialmente che i tessuti della fronda sono realmente la continuazione diretta di quelli del proprio fillopedio sottostante e che la fronda stessa non è mai sede, di regola, di ulteriore accrescimento, si viene alla constatazione che è proprio al confine della fronda col proprio fillopedio che si trovano le cellule essenziali dell'accrescimento, ossia della continuazione acropeta del sinfillo elementare. Queste cellule sono quindi le *iniziali* del sinfillo stesso e stanno naturalmente associate coi segmenti che da esse derivano, distinguendosi tuttavia di solito assai bene per la loro orientazione, o per la loro forma e grandezza, o perchè assorbono più energicamente le colorazioni e per il fatto di mostrare sovente i nuclei in divisione, ecc.

Seguendo pertanto l'accrescimento del basso verso l'alto, ossia osservando le fasi dello sviluppo di un sinfillo di  $n$  foglie nello stesso

---

(1) CATALANO G. Teoria generale della foglia. In *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, Vol. XII, 1941.

ordine in cui esse si sono realmente succedute, otteniamo il seguente schema :

fillopodio-fronda laterale della I foglia (a tessuti adulti) ;  
fillopodio-fronda laterale della II foglia (a tessuti più giovani) ;  
.....  
fillopodio-abbozzo frondeale («gobba fogliare») della foglia n- 1  
(allo stadio merist.)  
iniziali della foglia n. (fig. 1, A).

Queste iniziali rappresentano adunque virtualmente l'ultima unità morfologica non ancora individuata da un abbozzo frondeale, ma tuttavia sufficientemente definita ed identificabile, soprattutto in quanto che quasi sempre colle iniziali si possono scorgere anche le prime cellule meristematiche che da esse derivano ; ed in primo luogo si distinguono quelle generate per una preliminare segmentazione basipeta delle iniziali stesse, che mette capo ad un prolungamento apicale, in forma di un'appendice o cappuccio. E' questa, per noi, una formazione analoga alla caliptra radicale. Essa rimane la cosa più caratteristica della prima unità morfologica fogliare che si delinea nell'ontogenesi ancorchè tutt'ora incompleta ; noi pensiamo quindi che questa prima unità vada opportunamente tenuta distinta sotto il nome di « protofillo afronde caliptrato » (fig. 1, B, C). Il protofillo afronde caliptrato si ritrova all'inizio dello sviluppo tanto negli embrioni che nei rami laterali e conseguentemente anche nell'apice vegetativo dei germogli e sarà debitamente illustrato più avanti.

Concepiamo pertanto la costruzione del sinfillo elementare come dovuta all'attività di un gruppo di cellule iniziali le quali, per la segmentazione somatogena, generano in direzione lineare basipeta la prima parte della unità fogliare, ossia il fillopodio. Quando questa prima parte ha raggiunto il suo specifico sviluppo e in ogni caso, di regola, prima ancora che questo sviluppo sia completato a mezzo di ulteriori segmentazioni somatogene sporadiche e della distensione delle cellule, il gruppo delle iniziali subisce una divisione omeogena o di ripetizione (1). Grazie a questa divisione omeogena si ha una dicotomia, a prodotti tuttavia disuguali ; infatti uno dei gruppi di nuove iniziali continua la segmentazione somatogena e si esaurisce colla costruzione della fronda, deviando lateralmente dalla direzione verticale ; l'altro gruppo rimane latente, ovvero riprende subito per suo conto l'attività segmentativa somatogena, rinnovando il protofillo afronde,

---

(1) Cfr. CATALANO G., Le unità morfologiche della organizzazione vegetale e la teoria fogliare, già citato.

vale a dire dando origine al primordio di un nuovo fillopodio che si dispone sul prolungamento del precedente. Il gruppo delle iniziali si comporta, più tardi, analogamente. Il fillopodio di ogni nuova foglia è, per conseguenza, fratello della fronda della foglia precedente.

Da questa concezione del meccanismo dell'accrescimento primario che noi abbiamo già in altra occasione chiamato « fogliazione », tenuto conto della realtà morfologica in cui consiste, scaturiscono i seguenti principi, che lo studio ontogenetico delle piante superiori pienamente conferma :

I - Ogni foglia nasce da una foglia precedente omostica (cioè appartenente allo stesso sinfillo elementare), ad opera di iniziali proprie, portate da questa. La natura del rapporto tra foglia e foglia che si stabilisce nel sinfillo elementare lineare si chiarisce collo studio della maniera di generarsi sopra indicato. I tessuti parenchimatico, epidermico e vascolare di ogni nuova unità *si aggiungono* a quelli dell'unità precedente, rappresentandone semplicemente la continuazione, per la qual cosa il punto in cui avviene questa aggiunta non è facilmente rivelabile nell'adulto. Per quanto riguarda il tessuto vascolare in particolare, la recognizione di tal punto di saldatura è forse più facile, poichè si tratta, in ultima analisi, della realizzazione di un intimo contatto fra elementi conduttori nuovi e vecchi, che ricorda quello già lungamente studiato negli innesti.

II - Nei germogli, costituiti da uno o più sinfilli elementari, ognuno di questi si accresce acropetamente in modo virtualmente indipendente dagli altri ; tuttavia, fin nell'apice vegetativo si palesa ovviamente una maggiore complessità di rapporti fra foglia e foglia, anzitutto per il fatto che ogni foglia sembra attaccata o portata dalla foglia precedente eterostica, cioè appartenente al sinfillo elementare contiguo. Ciò accade sia per la congenita concrescenza dei fillopodii, sia perchè le caliptré fillopodiali dei sinfilli elementari nel germoglio si compenetrano l'una nell'altra. Ciò, ripetiamo, è il punto di partenza della maggiore complessità di rapporti che sussiste nel germoglio fra foglia e foglia allo stato adulto ; tali rapporti infatti dipendono strettamente dalla fillostassi propria della specie cui appartiene il germoglio, ossia dal numero dei sinfilli elementari che lo costituiscono e soprattutto dal *ritmo* reciproco del relativo accrescimento indipendente. Perciò, secondo i casi, i tessuti allo stato adulto di ogni foglia non sono semplicemente *aggiunti* od in continuazione, ma sono addossati od intercalati o addirittura compenetrati, secondo la fillostassi, con quelli delle foglie degli altri sinfilli. La fillostassi per tal modo si rivela il mezzo per cui si realizza un più intimo contatto, sempre per mezzo dei fillopodii, fra le unità fogliari nelle piante superiori ; per

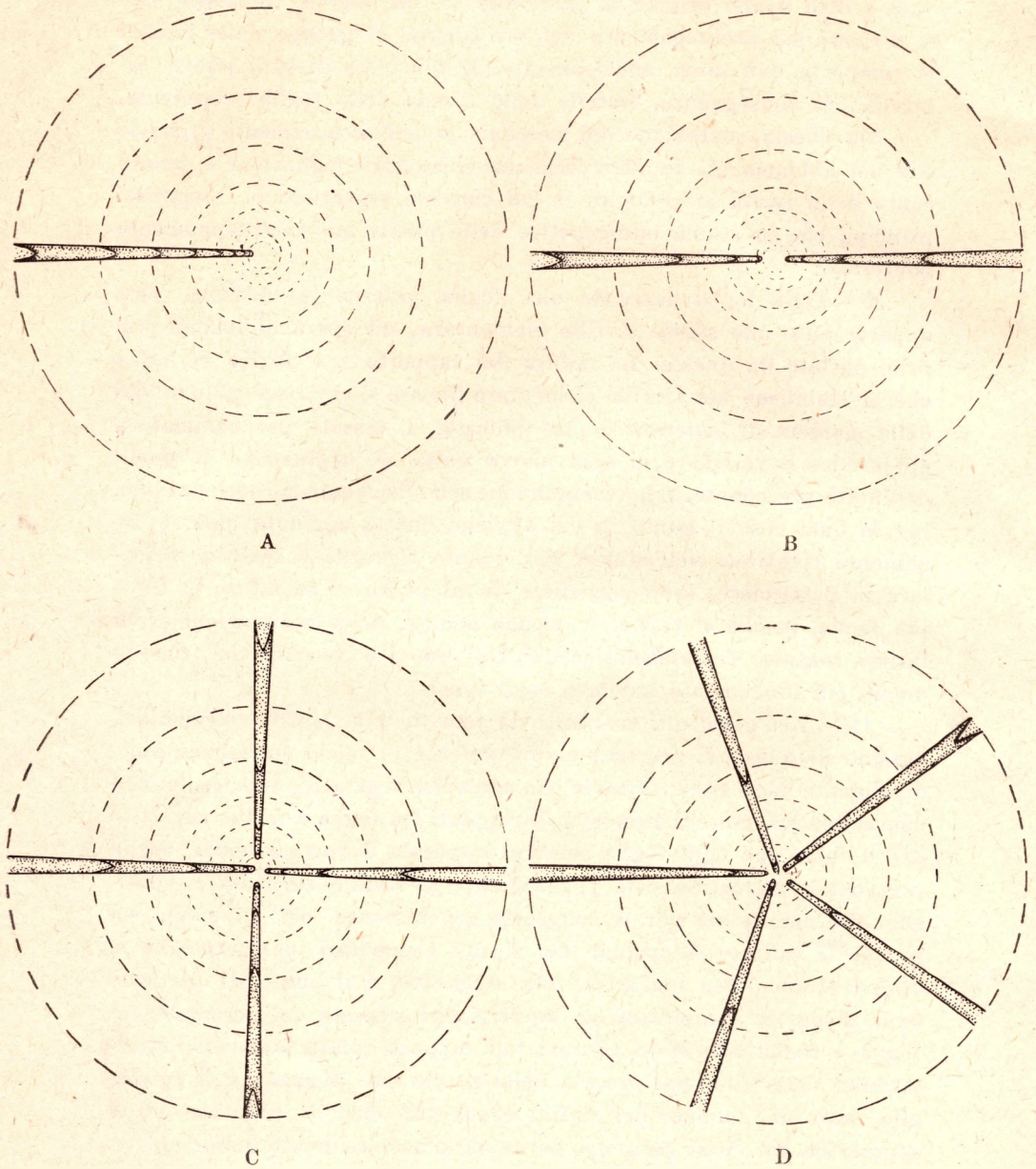


FIG. 2 - A, B, C, proiezione in piano degli schemi A, B, C, della fig. 1. D, proiezione in piano dello Schema di un germoglio a cinque sinfilli elementari disposti a  $2/5$  (tipo «Rosa»). In tutte le figure: il non contatto delle estremità dei sinfilli elementari al vertice, occupato dal rivestimento caliptrale, vuole indicare la loro virtuale autonomia.



la qual cosa tali unità perdono molto della loro relativa autonomia per diventare parti subordinate di un tutto, che è appunto il germoglio.

Analogamente, quando noi consideriamo i germogli o rami quali parti costitutive dell'intero corpo vegetante degli individui di una data specie vegetale, constatiamo sovente che, in alcuni di essi, predisposti e determinati, ha luogo una decadenza o addirittura la perdita totale della originaria relativa autonomia, in correlazione con metamorfosi anche profonde, in causa dell'assunzione di particolari funzioni al servizio del tutto.

Per queste ragioni i sinfilli elementari, di cui fin qui abbiamo parlato, sono soltanto una concezione teorica. Invero la disposizione in unica serie lineare di unità fogliari non si riscontra in nessuna Fanerogama, salvo le apparenze, che ci presentano talora disposizioni similari, che riguardano però le sole frondi e che si attuano per torsione degli organi motori e di orientamento, dovute per lo più all'azione della luce. La disposizione delle unità morfologiche fogliari in serie lineari semplici, anche se di fatto esistente in natura probabilmente nelle Protofillofite, non sarebbe in ogni caso una vera fillotassi. Questa si ha quando il germoglio è costituito da almeno due sinfilli elementari accoppiati congenitamente, quali ad es. quelli che si osservano nelle piante a fillotassi distica, nelle quali appunto si può pensare che ogni germoglio sia formato da due sinfilli elementari accoppiati in posizione obversa e saldati per i margini. Si ha per tal modo la più semplice fillotassi conosciuta, a due ortostiche. E' noto che, a seconda del ritmo di attività delle iniziali rispettive, la fillotassi distica può assumere la forma a frondi alterne o quella a frondi opposte; quest'ultima disposizione tuttavia è solo un'apparenza macroscopica, in quanto che un'osservazione accurata, meglio se fatta coll'aiuto del microscopio, dimostra che anche nel caso di fillotassi oppositifolia esiste un internodio fra le foglie dell'apparente verticillo, solo che è più corto del precedente o seguente.

Oltre alla fillotassi distica esistono, com'è noto, altre disposizioni fogliari più complesse, sulle quali peraltro qui non è mestieri insistere. Abbiamo rilevato tutto ciò per ricordare come l'interpretazione del meccanismo dell'accrescimento di un germoglio, qualunque sia la sua fillofassi, sulla base di quella già data nel caso di un sinfillo elementare ipoteticamente isolato, non offre difficoltà, sol che si tengano presenti le debite conseguenze che l'associazione comporta. In primo luogo va ricordato che nei germogli delle piante superiori ogni sinfillo elementare è materialmente individuato e reso riconoscibile dal fascio di tessuto vascolare che decorre nella costola mediana delle foglie che lo compongono, tanto nella parte libera frondeale, quanto

nella sottostante parte congenitamente concresciuta con le omologhe, cioè nel fillopodio. E' noto tuttavia che in molti casi, allo stato adulto, le foglie hanno più di un fascio vascolare che decorre nella parte fillopodiale; ma fra di essi ve n'ha sempre uno, precisamente il mediano, di solito più grosso degli altri, che rappresenta l'asse di figura dell'unità ed è il primo a differenziarsi nell'ontogenesi.

Per quel che riguarda invece le estremità apicali dei singoli sinfilli elementari, dove appunto essi terminano con le rispettive iniziali, la loro recognizione negli apici vegetativi dei germogli dipende dal ritmo dello accrescimento e naturalmente anche dalla tecnica di studio. In proposito è da osservare che nei germogli questo accrescimento dei singoli sinfilli può essere simultaneo o quasi, o invece alternato. Nel primo caso nell'apice vegetativo del germoglio si avrebbero le iniziali di tutti i sinfilli ond'è costituito, convergenti e terminanti quasi allo stesso livello ed il differenziamento simultaneo o quasi porterebbe alla costruzione di verticilli di frondi e di fillopodi egualmente lunghi. Questa condizione di cose si verifica di fatto nelle piante a fillotassi verticillata. Tuttavia, anche nei casi più conclamati vi è sempre un dislivello fra le frondi di uno stesso verticillo, come abbiamo rilevato già a proposito della fillotassi cosiddetta oppositifolia (fig. 2, B, C, D). Il caso più comune è invece che l'accrescimento dei sinfilli elementari di uno stesso germoglio *non sia simultaneo*, la qual cosa, fra l'altro, e prova di quella certa autonomia dei singoli sinfilli elementari l'uno rispetto all'altro, cui sopra abbiamo fatto cenno. Le conseguenze di questa non simultaneità dell'accrescimento dei singoli sinfilli elementari sono parecchie e vogliamo qui brevemente enumerarle: 1), l'età relativamente diversa dei sinfilli elementari di uno stesso germoglio (fig. 4); 2), la disposizione alterna delle frondi e quindi la formazione di nodi unifrontati e di internodi costituiti da fillopodi di differente età e lunghezza; 3), per quel che riguarda la struttura interna, la chiara distribuzione dei fasci vascolari che costituiscono il cosiddetto cilindro assile del fusto, in settori fillotassici e quindi la loro assegnabilità a fillopodi disposti nell'ordine fillotassico proprio della specie, pur senza che sia percettibile alcuna soluzione di continuità nei tessuti ai margini di ciascun fillopodio (Tav. V, fig. 29); 4), il fatto che nell'apice vegetativo le iniziali dei sinfilli giacciono a livelli differenti, per la qual cosa anche nell'apice vegetativo è ancora possibile la chiara assegnabilità delle iniziali stesse ai singoli sinfilli, a cominciare dal primo nucleo di fusto formato dai più giovani fillopodi con tessuti in corso di differenziamento (fig. 3); e finalmente 5), che in tal caso nell'apice vegetativo è realmente presente soltanto il primordio di *una sola foglia*, primordio tutt'ora non individuato da una fronda e che noi pertanto

abbiamo chiamato *protofillo afronde*. Di esso ci occupiamo coi dovuti dettagli nel capitolo seguente.

C) - IL PROTOFILLO AFRONDE E LA SUA CALIPTRA.

Rimane appunto da dimostrare che il primordio meristemico esistente al di sopra del piano indicato dall'ultima gobba fogliare, che implicitamente quindi corrisponde ad un ulteriore incipiente internodio, è di natura fogliare.

Siffatta natura fogliare, invero, non si palesa affatto a chi studia sezioni longitudinali più o meno mediane di apici vegetativi e neppure, a primo acchito, a chi, studiando sezioni trasversali seriate dell'apice vegetativo di un germoglio di qualsiasi specie di pianta superiore, rileva al centro del mosaico formato dalle frondi, ciascuna a chiara struttura dorso-ventrale, la presenza di un disco di cellule meristematiche, a simmetria, almeno apparentemente, actinomorfa (Tav. I, figg. 4, 5). Ma alla precisa determinazione della natura fogliare di questa formazione centrale si arriva senza difficoltà a seguito delle considerazioni seguenti.

Ricordiamo, in primo luogo, che la gobba fogliare o, in termini più precisi, l'abbozzo della fronda, indica il centro di figura o meglio l'asse di simmetria della unità fogliare che si sta sviluppando, la cui simmetria e struttura sono rispettivamente bilaterale e dorsoventrale; e che inoltre la gobba fogliare, come fu già detto, corrisponde nell'organo adulto alla costola mediana di tale unità. Perciò la costola mediana, in quanto è la prima parte a comparire nell'ontogenesi, si può considerare per ciò anche come la parte più rappresentativa ed essenziale dell'intera unità fogliare, il cui sviluppo si completa solo ulteriormente a mezzo di focolari meristematici debitamente localizzati nel primordio frondeale, mentre il fillopodio rimane più semplicemente costituito dal parenchima corticale e da uno o più fasci vascolari. Quando pertanto noi osserviamo l'andamento della struttura del fusto in sezioni trasversali precedenti da un nodo verso l'internodio superiore, constatiamo che quest'ultimo ripete la struttura dell'internodio precedente, costituita essenzialmente dai fasci fillopodiali raccolti nel così detto cilindro assile, *impoverita*, però dei tessuti pertinenti alla foglia attaccata al nodo considerato, i quali hanno cambiato direzione e si esauriscono appunto nella fronda libera. Ciò che rimane è dunque il complesso dei tessuti fillopodiali appartenenti alle foglie tutt'ora esistenti dal nodo considerato fino all'apice.

Analogamente, quando noi osserviamo l'andamento della struttura del fusto (in serie di sezioni adeguatamente sottili e coll'aiuto del microtomo) dal nodo rappresentato dall'ultima gobba verso l'internodio

superiore, rileviamo che ciò che rimane al di sopra di questo piano nodale dovrebbe essere egualmente un fusto impoverito al massimo grado possibile, cioè ridotto ai tessuti di una sola foglia. In altri termini, non si constata affatto che ciò che si trova al di sopra dell'ultima gobba é ancora il fusto stesso con tutte le sue peculiarità mor-

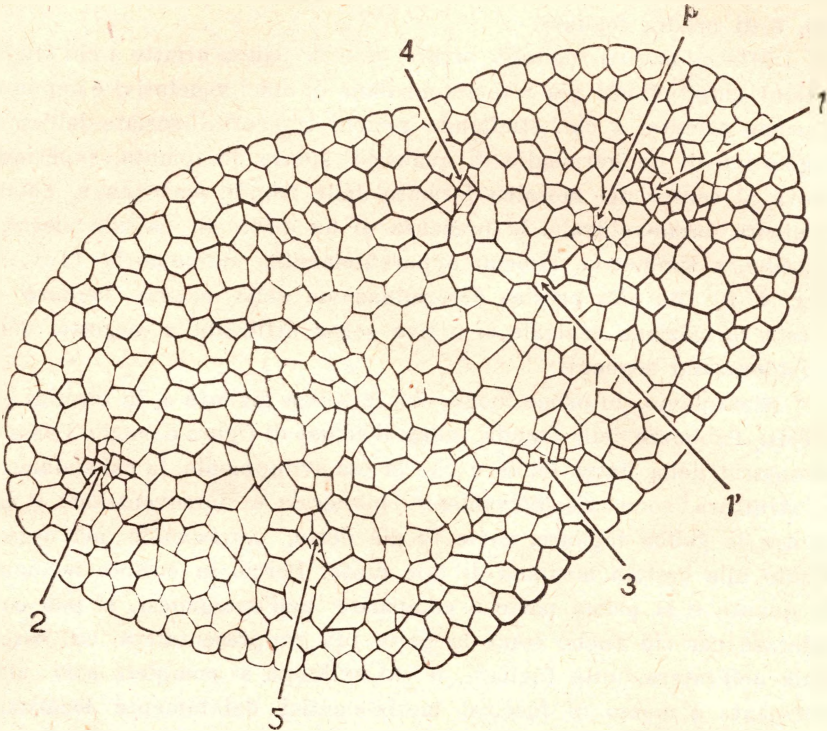


FIG. 3 - *Rosa polyantha*. Sezione trasversale di un apice vegetativo. 1, il più vecchio dei cinque sinfilli elementari, visto nel piano in cui é avvenuta la divisione omeogena delle relative iniziali, che ha dato luogo alla gobba frondeale 1, alle iniziali del fillopodio 1' e ad un primordio di gemma laterale P. 2, iniziali del secondo sinfillio elementare in corso di differenziamento; 3, 4, 5, iniziali del terzo, quarto, quinto sinfillio elementare, tagliate a livelli differenti, mostranti i primordi dei rispettivi cordoni procambiali. Al centro il midollo, prolungantesi in alto nella caliptra.

fologiche allo stato embrionale, bensì che è il primo elemento morfologico che compone il fusto stesso. (Tav. I, figg. 1 - 3; Tav. II, etc.).

Il criterio analogico ci persuade poi che siffatta formazione embrionale apicale non potrebbe essere una cosa diversa da quelle che si sono sviluppate precedentemente; ci convince cioè che è la parte fillopodiale della costola mediana di una ulteriore foglia. Ad onta di tutte le apparenze quindi la formazione terminale centrale a sezione cir-

colare di tessuto embrionale, ha simmetria e struttura dorsoventrale e non assile, e rappresenta, ripetiamo, *il primordio della parte fillopodiale della costola mediana dell'ultima foglia nascente*. Con altre parole, noi siamo qui in presenza dell'estremità di uno dei sinfilli elementari che compongono il germoglio considerato.

Sempre in base ad un criterio analogico, siamo sicuri che l'accrescimento ulteriore di questo meristema terminale non potrebbe essere diverso di quello che si osserva già avvenuto nelle foglie sottostanti; ossia la comparsa, dapprima di un solo cordone procambiale (il futuro fascio mediano) e l'allargamento dei margini alla base, in un, naturalmente, coll'incremento in altezza ed in grossezza. Quando questo accrescimento ha raggiunto un certo stadio, vale a dire, in sostanza quando l'organo è morfologicamente definito e non rimane da compiersi che l'accrescimento intercalare, interviene, come fu già illustrato nel cap. I, una divisione omeogena delle iniziali, che mette capo ad una dicotomia: il ramo di questa, in cui è in corso il differenziamento, lo continua, generando la fronda divergente lateralmente, ma sempre come continuazione diretta del fillopodio; l'altro ramo consiste in un gruppo di nuove iniziali le quali resteranno latenti, ovvero riprendono per conto loro la costruzione di un nuovo fillopodio sul prolungamento verticale del precedente, secondo il ritmo dello accrescimento proprio della specie.

E' evidente adunque che la formazione meristemica terminale di ogni germoglio è una cosa morfologicamente ben definita. A questa netta individuazione morfologica concorre assai bene la presenza, come fu rilevato nelle pagine precedenti, di alcuni strati di cellule che sormontano le iniziali del sinfillo elementare, provenienti da una segmentazione basipeta delle stesse e costituenti una sorta di cappuccio o caliptra. Per questa netta definizione morfologica, per il fatto che nel primordio non è per anco abbozzata la fronda e per la presenza della caliptra noi abbiamo designato la formazione meristemica terminale di ogni germoglio coll'espressione di « protofillo afronde caliptrato » (Tav. I, figg. 1 - 6).

Ovviamente, per noi un solo fillopodio non costituisce ancora un fusto; a questo estremo livello del germoglio quindi il fusto non esiste. Per osservare il più giovane fusto possibile, occorre scendere alquanto, fino ad incontrare almeno il fillopodio della foglia cui appartiene l'ultima gobba effettivamente presente; sicchè il più giovane fusto possibile (il « primo nucleo di fusto », come fu chiamato da uno di noi in precedenti lavori) è formato da questo fillopodio e dal protofillo afronde caliptrato (Tav. I, fig. 3; 2°, 1°). E' chiaro che, dato il ritmo diverso dell'accrescimento e la conseguente relativa autonomia dei sinfilli ele-

mentari, di cui abbiamo parlato precedentemente, si può ammettere che a livello del piano nodale segnato dall'ultima gobba, arrivino e si vedano praticamente le estremità di tutti i sinfilli elementari che compongono il germoglio *solo nei casi di conclamata fillotassi verticillare*

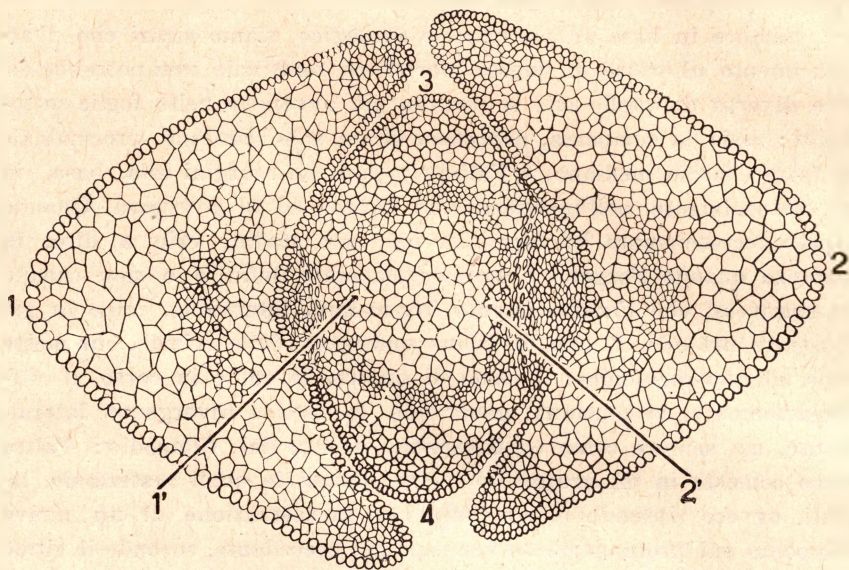


FIG. 4 - *Teucrium fruticans*. Sezione trasversale di un germoglio, in prossimità dell'apice vegetativo. 1, 2, le due frondi dell'ultimo apparente verticillo (1 è manifestamente più vecchia, mostrando nel fascio dei vasi ben conclamati che mancano ancora in 2); 1' 2', iniziali delle foglie ulteriori dei rispettivi sinfilli; 3, 4, gobbe fogliari dell'apparente verticillo decussato successivo a 1, 2. All'ascella di 1, l'estremità superiore di una protogemma; all'ascella di 2, una protogemma sezionata quasi a metà lunghezza; entrambe in contatto, mediante strati di separazione, con le iniziali 1', 2'.

(fig. 4). Ma nei germogli dotati di chiara fillotassi alternifolia (fig. 3), vale a dire nei casi in cui l'accrescimento dei sinfilli elementari non procede di conserva, è evidente che a livello del piano nodale indicato dalla ultima gobba arrivano solo le estremità di un solo sinfillo elementare; mentre le iniziali di tutti gli altri sinfilli che compongono il germoglio saranno tagliate a livelli differenti. Questa estremità, attaccata lateralmente, sotto l'angolo di divergenza proprio della specie considerata al fillopodio della foglia eterostica precedente, sembra invero che sia generata da questa, quasi per un processo di proliferazione, e potrebbe per conseguenza indurre nell'erronea interpretazione che ogni foglia nasca dalla foglia precedente eterostica; ma si tratta di una semplice apparenza. Invero la posizione di ogni foglia nel germoglio è predeterminata anche nell'apice vegetativo per la predeterminata posizione dei sinfilli elementari cui appartengono. L'apice vegetativo è in sostanza semplicemente il punto di conver-

genza delle iniziali dei singoli sinfilli elementari (fig. 3); l'orientamento di questi ultimi è tale da formare un angolo costante coll'asse ideale del germoglio, angolo che dipende unicamente dal loro numero. A sua volta la disposizione reciproca delle foglie dei vari sinfilli dipende unicamente dalla simultaneità ovvero dal diverso ritmo dello accrescimento di questi.

Sarebbe tuttavia un errore pensare che i sinfilli elementari siano semplicemente concresciuti per i margini a formare il germoglio e che nell'apice vegetativo le iniziali dei sinfilli stessi siano collegate solamente dalle ricordate cellule caliptrali comuni. Al contrario, la filotassi, in un'olla più complessa organizzazione dei tessuti delle singole unità fogliari, fa sì che i sinfilli siano piuttosto sovrapposti e compenetrati lungo le rispettive regioni marginali, anzichè semplicemente collegati.

Insistiamo adunque nell'affermare che l'estrema formazione apicale meristemica dell'apice vegetativo è il protofillo caliptrato di uno dei sinfilli elementari del germoglio, *seguito* verso il basso, a breve o brevissima distanza, secondo i casi, da quelli degli altri. Non è quindi un organo cilindrico o conico, ma un organo dorsoventrale e come tale occupa un settore del corpo in via di sviluppo e non costituisce affatto l'unità centrale di questo corpo. Nulla infatti noi vediamo nell'adulto che possa far sorgere l'idea di una siffatta formazione assile o alcunchè di organizzato, attorno a cui si sono disposti i tessuti fogliari. La sola realtà istologica che occupa l'asse ideale del corpo vivente vegetale nelle piante superiori è il midollo; ma la sua genesi va concepita non già quale un tutto centrale, bensì a mezzo di una associazione di tessuti settoriali, ossia di tante porzioni merocicliche, quante sono le unità fogliari che si associano per la filotassi. Infatti nel primordio di ogni unità, cioè nel protofillo, sia nell'embrione che nella gemma apicale principale, come anche nelle gemme laterali, non manca mai almeno una cellula iniziale del midollo.

D'altra parte sappiamo che nell'adulto il midollo può regredire e talora scomparire del tutto; la sua importanza sta soprattutto nelle funzioni che occasionalmente può assumere (specialmente la funzione di riserva). La presenza dei raggi midollari è, a sua volta, una prova della relativa individualità dei tessuti fogliari e degli stessi sinfilli elementari. Possiamo anche ammettere che il midollo coi suoi raggi midollari abbia una funzione connettivale; ma più che per questo, la congenita concrescenza dei fillopodì nell'ordine filotassico a formare germogli si spiega, come sopra abbiamo detto, colla sovrapposizione e compenetrazione delle unità fogliari per mezzo dei margini rispettivi, senza che sia assolutamente necessario ammettere l'esistenza di un asse centrale.

## CAPITOLO III

### Esempi illustrativi del processo di fogliazione

Alla esposizione teorica cui abbiamo dedicato le pagine precedenti, facciamo ora seguire la debita documentazione mediante la descrizione e la figurazione delle strutture che si rivelano in alcuni esempi di piante superiori. Questi sono stati scelti da un cospicuo materiale da noi studiato in modo da prospettare i casi più tipici, non senza rilevare che nell'ambito di uno stesso tipo si osserva una significativa uniformità nell'andamento dei fatti, che dispensa dall'obbligo di illustrare più di uno o due esempi al massimo. Questi adunque serviranno ad illustrare l'andamento della fogliazione nei germogli a filotassi alternifolia, distica e quinquonciale ed in germogli a filotassi verticillata tristica, tetrastica (decussata) e polistica, includendo in quest'ultima categoria anche il caso offerto dalle specie di *Equisetum* che, per molti riguardi, presenta un interesse speciale. Le medesime specie di piante serviranno inoltre per illustrare la genesi dei rami laterali.

#### A) IRIS GERMANICA

Questa pianta, astrazion fatta dall'adattamento del fusto alla funzione di riserva, porge uno splendido esempio di filotassi distica, nella quale pertanto lo studio da noi perseguito conduce a risultati di una particolare evidenza. Il corpo vegetativo di questa pianta risulta costituito da due sinfilli elementari, accoppiati a  $180^{\circ}$ , in posizione obversa, saldati per i margini fogliari; la saldatura tuttavia nel corpo adulto si palesa assai più estesa, a causa del persistente accrescimento dei margini fogliari, i quali raggiungono la costola mediana della foglia precedente o seguente. Ne risulta nell'adulto, uno sviluppo olociclico di ciascuna unità fogliare, il cui piano tuttavia è fortemente inclinato, rispetto all'asse ideale del germoglio (1).

---

(1) Una particolarità del rizoma di questa pianta è, com'è noto, la sua simmetria dorso-ventrale; esso cioè, è più o meno compresso e presenta quindi una faccia ventrale inferiore, donde sorgono le radici, ed una



La punta estrema del profillo si presenta, in sezioni trasversali, come un dischetto di cellule debolmente colorate, vacuolizzate e non chiaramente delimitate (Tav. I, fig. 1, al centro); corrispondono tali cellule al cappuccio caliptrale, che continua a vedersi cogli stessi caratteri per alcune sezioni sottostanti, vale a dire per la lunghezza di alcuni centesimi di mm., fino ad incontrare il piano dell'ultima gobba fogliare. Questa si presenta come un arco di tre-quattro strati di cellule fortemente colorantisi, che bruscamente s'interrompe (a causa dell'obliquità del piano fogliare) (Tav. I, fig. 3, 2°). Nel piano segnato dalla gobba la regione diametralmente opposta (1°) è occupata da cellule vivacemente colorate, con nuclei grossi spesso in divisione. Siamo qui ovviamente in presenza di quel che abbiamo chiamato il *primo nucleo di fusto*, il quale risulta quindi costituito dal fillopodio cui appartiene la gobba e dalle iniziali cui abbiamo fatto cenno; manifestamente la gobba indica uno dei sinfilli, le iniziali indicano l'altro. Nel primo si è verificata la divisione omeogena generatrice della fronda (di cui si vede appunto l'abbozzo) e della continuazione del fillopodio omostico (2°); le iniziali situate a 180° costituiscono, insieme con le cellule caliptrali e con le prime cellule meristematiche della loro segmentazione somatogena precisamente il profillo tuttora afronde. Malgrado la sua posizione centrale e la forma rotonda, in sezione, questa parte estrema dell'apice vegetativo di *Iris* è dunque una foglia nascente rappresentata dal solo fillopodio; è, in altri termini, il profillo afronde caliptrato. Sotto di esso nello stesso sinfillo, si osserva una fronda chiaramente individuata (fig. 3, 1°). Lo sviluppo del germoglio di *Iris* avviene quindi per accrescimento a ritmo alternato dei due sinfilli, i quali sono alternativamente rappresentati, all'apice, da una gobba (fig. 3, 2°) o da un fillopodio caliptrato (fig. 3, 1°).

#### B) ROSA POLIANTHA

Questa specie, come è noto, porge un chiaro esempio di fillostassi quinquonciale, con nodi unifrondati regolarmente distanziati da inter-

superiore dove si notano le cicatrici delle foglie più vecchie. Le costole mediane dei due sinfilli decorrono lateralmente, cioè lungo gli spigoli (per così dire) del rizoma; l'obliquità del piano olociclico di ciascuna foglia rispetto all'asse ideale del germoglio si manifesta col fatto che quando si studiano sezioni trasversali del rizoma procedenti dal basso verso l'alto (o meglio, dall'adulto verso il giovane) si rileva che in ciascuna foglia il passaggio dal fillopodio alla fronda avviene assai prima nella ragione corrispondente al margine superiore. La differenza si attenua, ma sempre sussiste quanto più ci si avvicina alla parte giovane del germoglio, vale a dire alla parte che emerge diritta dal suolo.

nodi: la lunghezza di questi tuttavia si riduce notevolmente nelle parti giovani apicali del germoglio.

Quando si osserva una sezione trasversale di quest'ultimo comprendente anche le fronti, si rileva che queste formano come un mosaico e possono distribuirsi in cicli di cinque foglie ciascuno (tav. I, fig. 5, 1, 2, 3, 4, 5; 1, 2, 3, 4, 5'). Ovviamente in una stessa sezione trasversale le cinque foglie di un ciclo sono tagliate a differenti livelli, il che è indicativo della loro relativa differenza di età: la più vecchia è la più grande, tagliata nella parte più alta e presenta perciò lateralmente anche porzioni della lamina; inoltre è la più lontana dal centro. Quando le sezioni sono fatte in vicinanza dell'apice vegetativo, le foglie di uno stesso ciclo possono per conseguenza essere tutt'ora rappresentate da frondi, ovvero addirittura da fillopodi; finalmente all'apice propriamente detto le foglie si riducono a gobbe ed i fillopodi a sole iniziali (tav. II, figure 7 e seguenti).

Al di sopra dell'ultima gobba la sezione trasversale dell'apice vegetativo ha forma ellittica, chiaramente delimitata all'esterno da un'epidermide giovane (tav. I, fig. 5). A questo punto noi siamo in presenza del luogo di convergenza delle iniziali dei cinque sinfilli che compongono il germoglio (fig. 3, nel testo); tuttavia le rispettive iniziali non terminano nel medesimo piano. Se infatti si studiano sezioni sufficientemente sottili eseguite al di sopra ancora dell'ultima gobba, si rileva chiaramente che le cellule iniziali continuano ancora, ed è possibile riconoscere la loro pertinenza ai cinque sinfilli, data la loro orientazione fillotassica (fig. 3, 1, 2, 3, 4, 5); tuttavia esse non formano più un ciclo intero pentastico, ma si esauriscono gradatamente e vengono sostituite da cellule caliptrali, finchè non rimane che un solo gruppetto di iniziali in posizione omostica colla gobba da cui si è iniziata l'osservazione. (fig. 3, 1'). Quest'ultima formazione corrisponde manifestamente al profillo la cui caliptra continua ancora in alto per alcuni centesimi di mm. (tav. I, figg. 5 e 4).

### C) TEUCRIUM FRUTICANS

Abbiamo rivolta la nostra attenzione anche ad alcune specie di Labiate, che ci sono sembrate molto istruttive dal punto di vista da noi qui perseguito, per la loro fillotassi oppositifolia decussata; scegliamo fra di esse questa specie di *Teucrium*.

In ogni caso ci si è palesato, con palmare evidenza, che la disposizione opposta delle frondi è solo un'apparenza macroscopica; fra le due foglie di ciascun verticillo sussiste sempre una sia pur lieve differenza di livello e quindi di età (tav. III, figg. 13-16).

Le sezioni trasversali di apici vegetativi procedenti dall'alto verso il basso, nell'incontrare il protofillo centrale, asportano dapprima forse un solo strato o due di cellule caliptrali dall'aspetto irrilevante; subito dopo si passa alla parte essenziale dell'apice stesso, in cui si distingue un midollo centrale a cellule vacuolizzate e un arco di cellule iniziali alla periferia, ben riconoscibili alla colorazione intensa ed allo stato dei nuclei (tav. III, fig. 18, 3, 4). Ma quasi simultaneamente si palesa un arco di cellule consimili a  $90^\circ$  (1, 2); l'uno e l'altro costituiscono i lati di un rettangolo, ch  tale   la forma della sezione trasversale dell'apice vegetativo di *Teucrium*, essendo i due lati pi  corti corrispondenti ai punti di emergenza quasi simultanea di due abbozzi frondeali (tav. III, fig. 18, 1, 2). Il protofillo afronde di queste piante   quindi seguito a brevissima distanza da un'altra foglia, il che equivale a dire che fra il protofillo e la foglia successiva vi   solo un brevissimo internodio. Gli internodi invece si sviluppano in lunghezza fra una coppia e l'altra di foglie cos  ravvicinate e risultano manifestamente costituiti da tessuti delle due foglie stesse quasi coevi.

Lo scarso sviluppo della caliptra apicale   certamente in relazione con il particolare ritmo all'accrescimento dei sinfilli che porta alla fillostassi verticillata, avendo noi osservata la stessa cosa in tutti gli esempi studiati.

Ripetiamo che la disposizione a foglie opposte decussate di queste piante   solo un'apparenza macroscopica; in realt  il germoglio   formato da quattro sinfilli elementari a  $1/4$  di circonferenza l'uno dall'altro (angolo di divergenza  $90^\circ$ ), ovvero, ci  che   lo stesso, da due coppie di sinfilli elementari disposti a  $180^\circ$ . In ciascuna coppia il differenziamento delle unit  morfologiche fogliari dei due sinfilli procede alternativamente, come nell'*Iris*, e quindi le due foglie della coppia sono effettivamente distanziate, in ordine alla loro relativa differente et  (cfr. fig. 4 nel testo, 1, 2); tuttavia l'ulteriore sviluppo delle due foglie della coppia procede successivamente di conserva, talch  si formano due frondi apparentemente eguali, almeno allo stato adulto, le quali hanno il loro punto d'inserzione in due nodi molto ravvicinati, cui segue, verso il basso, un internodio destinato ad allungarsi pi  considerevolmente e formato dai tessuti fillopodiali delle due foglie crescenti di conserva. La stessa cosa accade nei riguardi delle due foglie dell'altra coppia di sinfilli ortogonali, talch  all'internodio segue verso il basso il nodo della foglia che si sviluppa per prima, seguito a breve distanza da quello dell'altra foglia della stessa coppia. Si ha cos  l'apparenza dei germogli formati, se osservati ad occhio nudo e nell'adulto, da nodi con frondi opposte, separati da internodi allungati. La lunghezza di questi internodi fra una coppia e l'altra

nell'apice vegetativo si riduce fino al punto da eguagliare o quasi lo scarto che c'è fra lo sviluppo di una foglia e l'altra della stessa coppia di sinfilli. Va da sè che, essendo tale scarto molto piccolo nell'apice vegetativo, la possibilità della distinzione morfologica delle unità fogliari dipende molto dalla sottigliezza e dalla esatta seriazione delle sezioni che si fanno al microtomo; per cui non di rado nello stesso piano di sezione possono scorgersi contemporaneamente elementi morfologici appartenenti alla stessa coppia di sinfilli elementari o anche a più di una coppia.

#### E) CASUARINA EQUISETIFOLIA

Nelle specie di *Casuarina*, come è noto, si ha una conclamata fillostassi verticillata, ma le frondi visibili sono ridotte a brevissime squamucce che emergono da un numero determinato di costole longitudinali, lungo le quali decorre un fascio vascolare. Queste piante sono adunque interessanti, oltre che per tutto il resto, per il numero dei sinfilli elementari che compongono i singoli germogli, vario secondo la specie. Nella *C. equisetifolia* le 11 o 12 costole longitudinali corrispondono ad altrettanti sinfilli elementari che convergono all'apice, tutti praticamente in un medesimo piano, formando quivi un apice vegetativo di iniziali uniformi, a sezione circolare, che si prolunga nudo per alcuni centesimi di mm. (tav. III, fig. 19, al centro). Le cellule caliptrali sono quasi inesistenti; alla funzione di protezione di quest'apice vegetativo provvedono ciuffi di peli emergenti dalle giovani frondi vicine.

Ovviamente in questo cilindro di iniziali terminali, la divisione omeogena che mette capo alla separazione della squamuccia frondeale ed alla continuazione del fillopodio in ciascuno dei sinfilli deve essere pressochè simultanea; la *non assoluta* simultaneità tuttavia é chiaramente dimostrata dal fatto che il distacco delle 11 o 12 frondi non avviene esattamente nello stesso piano di sezione.

Il meccanismo della fogliazione in queste piante pertanto si può riassumere come segue: il cilindro di iniziali apicali (senza alcuna chiara possibilità di distribuirle in gruppi pertinenti ai singoli sinfilli) subisce la divisione omeogena, a seguito della quale si separa una massa centrale di nuove iniziali simili, che prosegue l'accrescimento in lunghezza e subisce il differenziamento, in quanto si formano in seno ad essa i procambi di 11 o 12 fasci, separati lateralmente da parenchima. Questi primi fasci costituiscono la parte fillopodiale profonda di altrettanti sinfilli elementari, riuniti in cilindro assile (Tav. III, fig. 22, *b*). La parte frondeale esterna che si separa per la segmentazione omeogena rimane concresciuta per un lungo tratto con la parte fillopodiale

interna e se ne libera più in alto, in forma di una guaina concentrica percorsa da 11 o 12 fasci lungo le così dette «fillicnie», ciascuna delle quali è come una costola, separata lateralmente da «vallecole» pelose (fig. 22, *g*, *g'*). In ciascuna di queste costole o fillicnie il fascio è formato dall'unione dei due mezzi fasci che si originano per biforcazione di ciascun fascio fillopodiale, che avviene a livello del piano nodale.

Con altre parole, il secondo anello di fasci esterno al cilindro assile non è altro che l'insieme dei fillopodi distali (le tracce fogliari secondo la vecchia terminologia, tav. III, fig. 22, *a*), quali si vedono in qualunque altra specie di pianta dicotiledone, in prossimità di un nodo; colla sola differenza che nelle specie di *Casuarina* essi decorrono tutti simultaneamente, a causa della conclamata disposizione verticillata, ed assai più a lungo parallelamente al cilindro assile (fillopodio profondo), e poi ancora lungo la guaina concentrica per finire per ultimo ciascuno nella propria squamuccia terminale.

Nella fig. 22 (tav. III) le fillicnie della prima guaina (la più esterna, *g*) sono omostiche con i fasci del fillopodio distale e con le iniziali (linea *a*); quelle della 2<sup>a</sup> guaina (più interna, *g'*) sono omostiche con i fasci del fillopodio profondo (cilindro assile, linea *b*). A livello dei nodi e solo per breve tratto nell'internodio seguente si contano 22 fasci (tav. III, fig. 21) quasi regolarmente allineati alla periferia, per l'accennato processo di biforcazione. I sinfilli sono sempre unifascicolati e, come si è detto, da un nodo all'altro si continuano ciascuno ad opera dei due mezzi fasci contigui provenienti dalla biforcazione dei due fasci fillopodiali sottostanti.

#### F) JUNIPERUS COMMUNIS

Nel fusto di questa pianta esistono sei sinfilli elementari unifascicolati che crescono acropetamente per mezzo delle rispettive iniziali a ritmo tuttavia alternato di due gruppi, ciascuno dei quali forma un apparente verticillo trimero. Ma anche l'accrescimento dei tre sinfilli di uno stesso apparente verticillo non è mai rigorosamente simultaneo. In una sezione trasversale del fusto adulto, pertanto, si vede un cilindro assile formato da un numero di fasci multiplo di tre separati da raggi midollari; nondimeno tali fasci non sono tutti egualmente differenziati, ma si presentano alternativamente adulti o più giovani o anche soltanto allo stato di procambio, a seconda dell'età del verticillo e della età della foglia dello stesso verticillo, cui appartengono.

In corrispondenza dei nodi, ogni fascio fillopodiale, deviando verso la rispettiva fronda, lascia all'interno il proprio prolungamento più

giovane o addirittura allo stato di procambio. L'apice vegetativo ha in conseguenza in sezione forma esagonale con 6 cordoni procambiali, di cui tre più vecchi e tre (alternati coi precedenti) più giovani (tav. IV, fig. 25 e 26). Nei piani delle gobbe fogliari abbastanza ravvicinati si vedono deviare i fasci verso le rispettive frondi in corso di sviluppo, lasciando all'interno, corrispondentemente, tre cordoni procambiali o tre gruppi di sole iniziali alternati coi primi. Il centro del fusto, anche nelle parti più giovani, è occupato da un chiaro midollo. Al disopra del piano dell'ultima gobba fogliare si vedono continuare per un pò i cordoni procambiali fillopodiali che trapassano infine anch'essi in gruppi di sole iniziali. A loro volta le iniziali sottostanti trapassano come le prime in cellule caliptrali (figg. 24 e 23). La sezione trasversale dell'apice vegetativo a questo punto ha forma circolare ed è formata soltanto da cellule che assorbono debolmente la colorazione e vacuolizzate. La caliptra continua così alquanto per alcuni centesimi di mm., fino ad esaurirsi in cellule irrilevanti. Manifestamente emerge da tutto ciò che, ad onta dell'apparente verticillarità, vi è un protofillo caliptrato: la disposizione verticillata, invero, è una disposizione macroscopica che si palesa nell'adulto; ma nell'apice vegetativo il fatto che i verticilli trimeri sono ravvicinati e che inoltre in ogni verticillo vi è una sensibile differenza di livello fra le foglie, porta in conclusione ad una disposizione alterna spirale esamera delle foglie stesse.

#### G) *EQUISETUM TELMATEJA*

Sulla morfologia esterna e sull'anatomia di queste piante sembra che da tempo sia stata detta ormai l'ultima parola; per questo ci è sembrato oltremodo interessante riconsiderare le nozioni acquisite e qualche altro dato emerso dallo studio che noi abbiamo fatto su piante di *Equisetum Telmateja* dal punto di vista della teoria fogliare.

La fillostassi degli *Equisetum* è polistica verticillata, simile dunque a quella delle *Casuarina*, colle quali altre volte gli Equiseti sono stati oggetto di interessanti raffronti. Un'altra concordanza si ha nel fatto che l'apice vegetativo è formato da iniziali assolutamente nude in *Equisetum*, dove, com'è noto, termina in una sola cellula tetraedrica (tav. V, fig. 34) e quasi altrettanto nudo in *Casuarina*, dove, tuttavia, non esiste una cellula unica tetraedrica. E' evidente il nesso esistente fra la fillostassi decisamente verticillare e la riduzione o l'assenza della caliptra, come è stato rilevato a proposito dei *Teucrium* e come dimostra, quasi come una controprova, l'apice vegetativo di *Juniperus*.

La quasi assoluta simultaneità dell'accrescimento dei sinfilli elementari (come è noto, secondo le specie di *Equisetum*, se ne contano da un minimo di cinque o quattro a un massimo di undici o dodici) fa sì che anche l'apice vegetativo di *Equisetum*, come quello di *Casuarina*, sia anch'esso, almeno virtualmente, polistico; nondimeno i sinfilli elementari, convergendo verso l'apice, si uniscono dapprima visibilmente a due a due, talchè all'apice giungono gruppi di iniziali riconoscibili in forma di lobi o costole che mano a mano si riducono a quattro, tre e finalmente due soltanto (tav. IV, fig. 27, *b* ed *a*).

Questa distinzione di lobi è la prima individuazione morfologica che può farsi studiando serie di sezioni trasversali dell'apice vegetativo di *Equisetum* procedenti dall'alto verso il basso. La costituzione dimera dell'apice è abbastanza fugace; quella trimera e quella tetramera in cui essa trapassa, è invece di abbastanza lunga durata; ma alla stessa disposizione primordiale distica si perviene da un protofillo afronde non caliptrato, come dimostra la leggera, ma reale differenza di livello e quindi precedenza di sviluppo delle gobbe frondeali che costituiscono i vari verticilli.

Con altre parole, ad onta delle apparenze, anche nell'ontogenesi di *Equisetum* vi è uno stadio primordiale monofillare, cioè un protofillo afronde che di fatto si può riconoscere nell'adulto appunto nel mammellone terminale di meristema con unica cellula iniziale tetraedrica, che si trova al di sopra del piano dell'ultima gobba fogliare. Quivi e nei piani sottostanti convergono le iniziali dei sinfilli elementari, le cui divisioni omeogene estreme tuttavia avvengono a livelli impercettibilmente diversi.

Il che equivale anche a dire che il mammellone terminale dell'apice vegetativo di *Equisetum* sovrastante al piano della gobba frondeale impercettibilmente più alto rispetto a quelli delle altre 11 o 12 gobbe che costituiscono l'apparente verticillo più giovane, non è altro che l'insieme dei fillopodî nascenti di un numero di sinfilli elementari che, a partire dal l'ultimo apparente verticillo di gobbe frondeali, dove sono tutti individuati, vanno terminando a differente livello, e la cellula tetraedrica terminale non è che l'iniziale del sinfillo più alto. (Tav. V, fig. 34).

## CAPITOLO IV

### Genesi dei rami laterali nelle piante superiori

#### A) PRIMORDI, PROTOFILLI E PROTOGEMME

Quanto è stato esposto nelle pagine precedenti sulla costituzione morfologica dell'apice vegetativo delle Fanerogame e sul meccanismo della costruzione dei germogli o fogliazione, costituisce in un certo modo la premessa indispensabile per una definitiva elucidazione scientifica del problema della genesi dei rami laterali. Alla luce della teoria della fogliazione, che sopra abbiamo esposta, la trattazione di questo argomento ci sembra che possa uscire finalmente da quel carattere vago e nebuloso, da cui fino ad oggi è rimasta pervasa. Pertanto enuncieremo qui senz'altro i concetti basilari che servono a dar ragione di questa genesi, riservandoci di dare più avanti le debite illustrazioni sulle stesse specie che ci sono servite per dar conto del meccanismo della fogliazione.

La costruzione formale di ogni ramo laterale nelle piante superiori passa per i seguenti stadi di sviluppo:

- a) Primordio;
- b) Protofillo afronde;
- c) Protogemma.

Allo stadio di protogemma segue quella di gemma e infine, a tempo debito, quello di germoglio o ramo laterale, ma di questi due stadi di sviluppo noi qui non ci occupiamo.

Il primordio di un ramo laterale, generalmente, si può osservare all'atto della divisione omeogena delle estremità delle iniziali che, in ogni sinfillo elementare, separa la fronda dalle iniziali del nuovo fillopodio superiore. Esso perciò va cercato nella regione di confine fra una gobba fogliare ed il gruppetto di cellule procambiali corrispondente al fascio fillopodiale mediano di questa stessa foglia, mentre la gobba stessa sarà la futura fronda ascellante. Con altre parole, il primordio del ramo laterale ha la sua culla nell'angolo formato dal divergere del fascio fillopodiale mediano della foglia ascellante per continuare, più in alto, nella fronda (fig. 3 nel testo, P).



Le cellule che costituiscono questo primordio sono quasi sempre ben distinguibili da quelle del procambio fillopodiale, con cui stanno in contatto. Una di esse, in posizione pressochè centrale, corrisponde all'iniziale del midollo; alcune altre che la circondano sono le effettive cellule iniziali della parte morfologicamente significativa del germoglio, vale a dire le iniziali della sua prima foglia, che abbiamo sopra chiamato « protofillo afronde ». Per la segmentazione somatogena di tali iniziali vediamo effettuarsi, per prima, la costruzione della parte basale del primordio, ossia della regione per la quale il futuro ramo starà in rapporto istologico col fusto che lo porta. Le zone di contatto rimangono le stesse anche allo stato adulto (salvo secondari fenomeni di concrecenza, in talune specie), subendo semplicemente l'ampliamento dovuto all'accrescimento ed al differenziamento istologico. Le zone di contatto del primordio del ramo laterale col fusto che lo porta, nelle quali si stabiliscono i rapporti isto-fisiologici in parola, sono generalmente le seguenti: in basso, esso si attacca sulla faccia interna del fillopodio della costola mediana della foglia ascellante (fig. 3 nel testo, 1); poco più in alto, si attacca ai margini dei fillopodii dei due sinfilli elementari contigui, da un lato e dall'altro (fig. 3 nel testo, 3,4). Occorre peraltro aggiungere che, dal lato interno, il primordio del ramo laterale è altresì in contatto colle iniziali del fillopodio della foglia sovrastante dello stesso sinfillo elementare (1), colle quali tuttavia non si stabiliscono rapporti istologici e funzionali, ma dalle quali anzi, crescendo acropetamente, il primordio si disimpegna di fatto, mediante strati di isolamento che fanno capo alle rispettive epidermidi combacianti. In tal modo, insensibilmente, vediamo individuarsi dal primordio, il *protofillo*, ossia la prima entità morfologica del futuro ramo laterale, che ha quindi il valore di una foglia tuttora incompleta, cioè sprovvista di fronda e perciò lo abbiamo chiamato « afronde ». La parte superiore di questo protofillo si emancipa, come abbiamo detto, dai tessuti circostanti, prolungandosi in alto in una appendice libera, formata da alcune cellule vacuolizzate, costituenti nel complesso una sorta di cappuccio analogo alla caliptra radicale.

Per l'accrescimento, adunque, si mette in evidenza ciò che del nuovo ramo deve restare in contatto istologico ed in relazione fisiologica col fusto, distinguendosi da ciò che, invece, se ne deve emancipare; e si può ammettere che l'una e l'altra parte siano già pre-determinate nel primordio. Tutte le parti del nuovo sinfillo laterale che dovranno separarsi sono parimenti virtualmente isolate nel protofillo, anche se appaiono materialmente in contatto coi prolungamenti superiori delle regioni del fusto per le quali esso si innesta a questo. Gli strati di separazione, a cellule rettangolari, dall'apparenza quasi

di un cambio, che vediamo apparire al di sopra di dette regioni, non sono altro che l'espressione del differenziarsi dei due nuovi epiteli, che per un certo tratto sono destinati a rimanere sempre in contatto, anche nell'adulto.

Il primordio della gemma laterale, pertanto, e tutto ciò che da esso deriverà per lo sviluppo, risulta quindi come « innestato » sul fusto che lo porta proprio per mezzo del fillopodio della foglia ascellante e per lo più anche per mezzo dei margini contigui dei fillopodi delle due foglie eterostiche immediatamente superiori. In una pianta a fillostassi quinquonciale, ad es., questa aderenza viene quindi realizzata oltre che per mezzo del fillopodio della foglia ascellante, che numeriamo come 1°, anche per mezzo dei margini contigui dei fillopodi immediatamente superiori 3° e 4°. In queste zone più tardi si sviluppano differenziamenti istologici di parenchima e tessuto conduttore e quindi rapporti fisiologici per i quali il nuovo ramo rimane collegato al fusto, dando la fondata impressione che il ramo laterale sia quasi come una formazione parassita che si aggiunge all'organismo precedente. A questa interpretazione concorre il fatto che lo sviluppo ulteriore del primordio dipende effettivamente dalla possibilità che ha l'organismo, che lo porta, di alimentarlo. Questa possibilità, a sua volta dipende largamente, se non esclusivamente, dalle influenze dell'ambiente trofico e climatico e, possiamo aggiungere, anche da quelle interne di natura ormonica. Tuttavia non è su questo che noi vogliamo qui insistere; ci preme piuttosto mettere in rilievo che tutti i tessuti che trarranno origine dalla base del primordio e serviranno a stabilire i rapporti trofici col fusto principale, corrispondono ai tessuti della radice primaria, che di fatto vediamo negli embrioni prolungare direttamente quelli della piumetta e del fillopodio cotiledonare, come sarà chiarito meglio più avanti e servono, com'è noto, alla vita fisiologica autonoma della nuova pianta.

Dallo stadio di protofillo afronde si passa, con l'ulteriore sviluppo del primordio a quello di *protogemma*. Con questa parola noi designiamo nell'ontogenesi del ramo laterale, uno stadio di sviluppo intermedio fra il protofillo e la gemma ascellare vera e propria visibile ad occhio nudo. La protogemma invece non è ancora visibile all'esterno del fusto, ma differisce dal protofillo perchè in essa vediamo iniziata la costruzione del germoglio plurifogliato, anche se ancora non è riconoscibile la fillostassi propria della specie allo stato adulto. Infatti allo stadio di protofillo, che è particolarmente evidente nelle Monocotiledoni, segue sempre una fase a due sinfilli elementari a disposizione distica, qualunque sia la fillostassi che la specie presenterà allo stato adulto. Come la fase del protofillo è particolarmente

evidente nelle Monocotiledoni, così la successiva fase distica, che caratterizza l'inizio della protogemma, è particolarmente evidente nelle Dicotiledoni; tuttavia anche nell'ontogenesi dei rami laterali di queste ultime piante è sempre osservabile chiaramente uno scarto nello sviluppo della prime due foglie della protogemma, nè più nè meno come si osserva nell'ordine di formazione dei due cotiledoni. Tale scarto è altrettanto evidente anche nelle Gimnosperme, qualunque sia la fillo-tassi della specie considerata allo stato adulto. La costituzione a due sinfilli distici della protogemma può anche durare a lungo, o passare a sua volta a una costituzione a più sinfilli elementari, sempre però in condizioni di vita latente, prima di sboccare finalmente nello stadio di gemma ascellare vera e propria, visibile esternamente all'ascella di una foglia (così si chiama la zona di confine tra il fillopodio e la fronda) fornita di frondi tuttavia ancora ridotte, a funzione protettiva (perule) e con fillo-tassi più o meno corrispondente a quella definitiva. In tale stadio il ramo laterale inizia la sua vita di relazione col mondo esterno, emergendo dall'ascella fogliare. Tuttavia può accadere in molti casi che la protogemma raggiunga precocemente la sua completa configurazione morfologico-fillo-tassica, senza ancora emergere all'esterno.

B) ESEMPI ILLUSTRATIVI DI PRIMORDI, PROTOFILLI E PROTOGEMME.

a) - *Iris germanica*

In questa pianta il primordio di una gemma ascellare si può osservare all'apice vegetativo di un germoglio principale ed assume lo aspetto di un arco di cellule, formato da tre-quattro strati, i quali si separano in occasione della stessa segmentazione da cui trae origine la gobba fogliare. Questi archi di cellule restano aderenti alla faccia ventrale, cioè interna, della gobba, restando ben distinti sia dalle cellule di questa che da quelle del protofillo centrale da cui ben presto si emancipano mediante la formazione di un epitelio di separazione (tav. I, fig. 3, virtualmente fra 2° e 2°).

I primi strati di cellule somatiche che si generano dalle iniziali di una gemma laterale sono quelli che mettono capo ad una formazione analoga, morfologicamente, alla radice primaria di un embrione, in quanto, come questa, serve a contrarre i rapporti trofici coll'ambiente che in questo caso è costituito dai tessuti vivi del fusto che si sta ramificando. Infatti nel fusto (rizoma) adulto di *Iris germanica* si osserva bene che il primordio della gemma laterale è attaccato alla regione mediana del fillopodio della foglia ascellante, tuttavia

non in posizione esattamente centrale, ed è altresì aderente alla regione marginale del fillopodio della foglia immediatamente seguente verso l'alto, appartenente all'altro sinfillo elementare (tav. I, fig. 3, 1<sup>a</sup>).

Il resto dello sviluppo ontogenetico del primordio della gemma laterale si svolge esattamente come nella fogliazione del germoglio principale, di cui ci siamo già occupati dettagliatamente. Si ha cioè la formazione di un protofillo ridotto dapprima al solo fillopodio prolungantesi verso l'alto in un cappuccio protettore caliptroide, che poi si completa mediante la separazione dell'abbozzo frondeale laterale dall'ulteriore prolungamento rettilineo del fillopodio stesso. La posizione di questa prima fronda della ramificazione laterale è, virtualmente, opposta a quella della fronda ascellante. Essa corrisponde ad un cotiledone. A questo stadio dello sviluppo, fatta astrazione da questa prima fronda, tutto ciò che rimane del primordio della gemma laterale appartiene al fillopodio della stessa ed al prolungamento omotico superiore; in tale stadio dello sviluppo siamo quindi in presenza di un sinfillo elementare costituito da una foglia completa e da un'altra foglia incipiente (cioè rappresentata dalle iniziali di un secondo fillopodio superiore); tuttavia dal lato opposto, cioè in posizione distica (a 180°) vediamo delinearsi le iniziali del primo fillopodio dell'altro sinfillo, sormontato dallo stesso cappuccio di cellule caliptrali colle quali si inizia il differenziamento del ramo laterale. In tal modo trae origine la protogemma distica, cioè con una disposizione fillotassica destinata a rimanere costante anche nell'adulto. Nondimeno il manifestarsi del secondo sinfillo elementare, in posizione obversa col primo (e quindi dal lato della foglia ascellante) mediante soprattutto una gobba frondeale, ritarda notevolmente, la qual cosa si può interpretare come una dimostrazione della relativa autonomia dei sinfilli elementari che compongono un germoglio. La relativa eccentricità della posizione del primo fillopodio della gemma ascellare rispetto alla foglia ascellante è il preludio della definitiva orientazione che la gemma ascellare avrà rispetto al fusto principale, quella cioè col piano dei suoi sinfilli distici in posizione ortogonale al piano dei sinfilli di quest'ultimo. Nella Tav. V, fig. 30, è stata fotografata una protogemma sezionata nella sua parte inferiore in relazione istologica coi tessuti della foglia ascellante (1); essa consta essenzialmente di una sola foglia (corrispondente al cotiledone), di cui si vede un margine in *m*, mentre al centro, in *p*, si vede il piano più profondo corrispondente alle iniziali dei due sinfilli elementari, di cui consta il futuro germoglio ascellare.

b) *Rosa poliantha*

Si riconosce quale primordio di una gemma laterale in questa pianta, una cellula o un gruppetto di poche cellule situate in contatto del procambio del fillopodio di una gobba fogliare (tav. II, fig. 7 all'ascella di 5; fig. 3 nel testo, P). Esse hanno una disposizione ad arco o anche ad anello completo, secondo lo stadio di sviluppo, attorno ad una o più di esse, che rappresentano le iniziali del midollo, che mostrano precocemente segni di senescenza. Siffatti primordi sono attaccati, in basso e verso l'esterno, come già detto, al procambio del fillopodio della foglia ascellante e verso l'interno, un po' più in alto, ai margini adiacenti dei fillopodii delle foglie 3° e 4°, contando come prima foglia del ciclo quella ascellante. Al di sopra di quest'ultima regione di aderenza, nella quale, come nella sottostante, si realizzano con lo sviluppo i rapporti istologici del futuro ramo laterale col fusto che lo porta, il primordio si prolunga e termina in una caliptra; tale prolungamento e la caliptra stessa sono semplicemente in contatto coi giovani tessuti dell'apice vegetativo, dai quali si emancipa effettivamente mediante strati di cellule rettangolari che delineano i rispettivi epiteli.

Il protofillo, colla sua caliptra, raggiunge proporzioni abbastanza vistose, pur essendo sempre formato da un corpo di cellule embrionali, raggiungendo la lunghezza di alcuni mm., senza alcuna membratura esterna, a sezione ellissoide o più o meno poligonale per la mutua compressione dei tessuti; l'asse maggiore della sezione ellissoideale è orientato trasversalmente o meglio tangenzialmente rispetto al fusto. Nella Tav. II le fig. 10, 11, 12 mostrano, ad es. all'ascella di 1, uno di tali protofilli visto a tre livelli successivi; nella fig. 12, che mostra il piano più profondo, si rileva il rapporto che il protofillo stesso contrae coi margini dei due fillopodii contigui eterostichi 3° e 4°. La stessa cosa si rileva nella fig. 29 della Tav. V, che rappresenta uno stadio di sviluppo più avanzato, al riguardo della gemma ascellare di 1, che è lateralmente in rapporto istologico coi margini di 3 e 4.

In questa pianta si possono osservare con tutti i dettagli desiderabili le fasi dell'ulteriore evoluzione del primordio non membrato in protofillo, protogemma distica e polistica, fino alla gemma ascellare vera e propria. Noi qui ci limitiamo a descrivere lo stadio di sviluppo che segue immediatamente e mette capo ad una protogemma distica. Si osserva che il primordio, per l'accrescimento, s'ingrossa alla base, immediatamente al di sopra delle zone di aderenza e più precisamente alle due estremità dell'ellisse, giammai però simultaneamente, bensì prima dall'una, poi, cioè più sopra, dall'altra. (Tav. II,

fig. 11, all'ascella di 5). Come manifestazione esteriore visibile di questo accrescimento, il primordio acquista una membratura morfologica, ossia la formazione di una gobba da un lato, restando in un primo tempo tutto il resto uniforme, poi anche dal lato opposto e ad un livello sensibilmente più alto. Si tratta, come ben si comprende, degli abbozzi delle prime due frondi di età differente, le quali sono comunque orientate a 180° e sono quindi indicatrici dei primi due sinfilli elementari del nuovo ramo che comincia così la sua costruzione con una architettura distica. Il resto del primordio colla sua caliptra apicale emerge, per così dire, dal seno formato da queste due prime frondi e rappresenta la continuazione dei rispettivi fillopodi (Tav. II, fig. 12, all'ascella di 4, fra le punte disuguali di due frondi).

Con questo stadio comincia la fase che abbiamo chiamato di protogemma, la quale dura a lungo, complicandosi mediante l'abbozzo delle ulteriori gobbe fogliari, indicatrici degli ulteriori sinfilli elementari che compongono il germoglio adulto, che, come abbiamo elucidato a proposito della fogliazione di questa stessa specie, danno luogo ad una fillotassi quinquonciale. Il terzo sinfillo elementare, ad es., compare, dal lato esterno, in posizione apparentemente ortogonale all'asse maggiore della protogemma; è chiaro che in questo stadio dello sviluppo non sono rigorosamente rispettati gli angoli di divergenza. Prima che la protogemma trapassi nella gemma propriamente detta, essa può acquistare la membratura morfologica corrispondente ad un intero ciclo fogliare ed anche a più di uno.

(c *Teucrium fruticos*)

In questa Labiata, di cui pure abbiamo studiato il meccanismo della fogliazione, il primordio di un ramo laterale si presenta sotto forma di un gruppo di cellule meristematiche chiaramente midollato, aderente al procambio della foglia ascellante e, poco più in alto e verso l'interno, anche ai margini dei fillopodi delle foglie della coppia superiore tutt'ora formati da sole cellule iniziali. Nella fig. 18, tav. III, si vedono, all'ascella delle frondi 1, 2, 3, 4 quattro protogemme sezionate a differente livello, in ragione nella loro differente età relativa e del diverso livello d'inserzione. La protogemma situata all'ascella di 1 è sezionata quasi all'apice ed è tutt'ora aderente alla gobba fogliare 1; quella dell'ascella di 4, la più giovane, è sezionata quasi alla base, a un livello in cui si stabiliranno i rapporti istologici coi margini contigui dei fillopodi 1, 2. Nella fig. 4 del testo (pag. 34) si vedono pure all'ascella di 1 e 2, due protogemme tagliate a diverso livello ed in contatto, mediante strati di separazione, con le iniziali delle foglie omostiche 1, 2 di quelle ascellanti; in basso esse sono,

per contro, in relazione istologica coi margini contigui dei fillopodii 3 e 4. Nella fig. 17 della tav. III, all'ascella della fronda 1 si vedono le punte delle due prime frondi di una protogemma distica, mentre in mezzo è stato sfiorato dal taglio l'apice del protofillo.

d) *Juniperus communis*

In *Juniperus communis* abbiamo osservato protogemme ascellari le quali hanno un evidente stadio a fillotassi distica. Il passaggio alla fillotassi tristica avviene per differenziamento di un terzo sinfillo elementare, in posizione ortogonale all'asse della prima coppia apparente (tav. V, fig. 31, p, all'ascella di 2), e solo coll'ulteriore emancipazione della parte libera della foglia dai tessuti del fusto, gli angoli di divergenza assumono il valore definitivo di  $1/3$ . Nella fig. 31, tav. V, all'ascella di 1 si vede una protogemma sezionata nel piano in cui mostra il passaggio della fillotassi distica a quella tristica. Vi si vedono, infatti, esternamente, due coppie di frondi più vecchie, in ordine distico; al centro, invece, p, indica l'apice vegetativo di questa protogemma, mostrando una gobba fillopodiale triangolare rivolta verso 1, un'altra gobba parzialmente staccantesi in fronda a sinistra ed una piccola fronda a destra, tutte disposte a  $1/3$  di circonferenza. Anche nel fusto principale rappresentato nella stessa figura nell'apparente verticillo 4, 5, 6, si osserva che 4, è una gobba fillopodiale, mentre 5 e 6 sono tagliate in un piano intermedio tra il fillopodio e la fronda rispettivi; in altri termini, la disposizione verticillata è solo un'apparenza macroscopica.

Abbiamo illustrato, a proposito del processo di fogliazione, che anche in questa pianta la disposizione verticillare trimerica ed alterna trapassa nell'apice vegetativo in una disposizione chiaramente alterna a sei sinfilli elementari con angolo di divergenza di  $1/6$ . (Tav. V, fig. 31, 1, 1', 2, 2', .... ecc.). Tale disposizione si osserva anche nell'ulteriore sviluppo delle protogemme laterali in gemme vere e proprie. Il protofillo presenta sempre una punta caliptride molto evidente. Un tratto caratteristico che differenzia le gemme ascellari di *Juniperus* da quelle fin'ora studiate è che esse sono aderenti e contraggono rapporti istologici *soltanto* col fillopodio della foglia ascellante.

e) *Equisetum Telmateja*

In *Equisetum Telmateja* il primordio di un ramo laterale si può reperire nell'interno del tessuto di una squamuccia frondeale, sicché è come incapsulato da questa (fig. 5). Lo sviluppo mette capo ad un pri-

mordio completamente nudo, cioè senza prolungamento caliptrale apicale e con iniziale unica, che assume l'aspetto della ben nota cellula apicale trigona. Questo primordio assume la forma di un mammellone

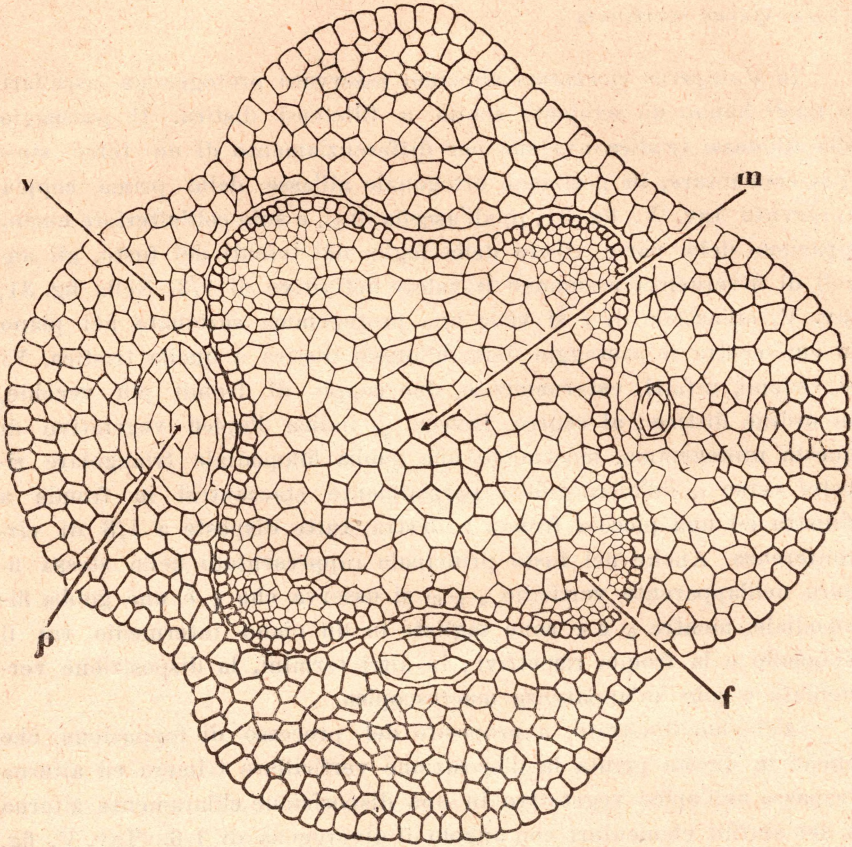


FIG. 5 - *Equisetum Telmateja*. Sezione trasversale dell'apice vegetativo del fusto, eseguita quasi nel piano nodale di un verticillo tetramero di squame frondeali (v); m, midollo; f, una delle quattro ulteriori foglie vista nel piano fillopodiale. All'interno delle squame frondeali esterne tre primordi di rami laterali con la cellula iniziale p. (un pò schematizzata).

conico assolutamente indifferenziato dal punto di vista morfologico, per alcune frazioni di mm. a partire dal vertice; il differenziamento morfologico, indicato dall'apparire delle gobbe frondeali, porta dapprima a una costituzione distica molto fugace, cui segue una trististica alquanto più lunga ed una tetrastica, per passare finalmente più in basso ancora alla fillostassi polistica propria della specie. Anche in questa pianta i rapporti istologici dei rami laterali col fusto princi-



pale si stabiliscono esclusivamente attraverso la foglia che ha dato il primordio, che non potrebbe a rigore chiamarsi ascellante.

#### (C) CONFRONTO PRA PROTOGEMME ED EMBRIONI

Un confronto fra embrioni e gemme ascellari laterali è stato altre volte fatto, ma con risultati incerti e, specialmente dal punto di vista morfologico, poco significativi; ciò perchè, a parer nostro, sono stati nella maggior parte dei casi male scelti i termini del raffronto.

Avendo voluto approfondire questo particolare argomento alla luce della teoria dei sinfilli elementari che ci ha fin qui guidati, vogliamo qui ricordare brevemente la costituzione morfologica di embrioni, quale si trova nello stadio di sviluppo in cui essi sono racchiusi nel seme in alcune specie Monocotiledoni (*Dasylirion* e *Phoenix*), di *Ginkgo* e di ricordare quella delle Dicotiledoni quale risulta dalle conoscenze acquisite.

Gli embrioni di *Dasylirion angustifolium*, ad es., estratti dai semi, sono lunghi alcuni mm. e in essi, in tale stadio dello sviluppo, la cosa più appariscente che è dato osservare è la fronda cotiledonare di forma cilindrica, per un buon tratto formata da un tessuto massiccio parenchimatico in cui si distinguono parecchi cordoni procambiali disposti in cerchio. Verso la metà della lunghezza si delinea una cavità, all'interno, che si apre da un lato mediante due margini (tav. 5, fig. 32, m); ovviamente questi individuano, nella zona diametralmente opposta, la costola mediana della fronda cotiledonare anche se quivi non esiste alcun contrassegno morfologico atto ad individuarla. Ciò permette di constatare che nell'interno della cavità frondeale, attaccata a questa regione mediana, si trova il complesso delle ulteriori foglie (piumetta). Analizzando accuratamente la costituzione di questo complesso coll'aiuto di sottili sezioni trasversali in serie, si riconosce che esso è in realtà formato da due foglie olocicliche, le quali presentano del pari una regione costolare mediana, 2, ed una regione marginale p, che permette di seguire la direzione fillostassica del differenziamento morfologico, che segue la foglia cotiledonare. Dopo la fronda della 3<sup>a</sup> foglia (contando come 1<sup>a</sup> foglia il cotiledone) si osserva ancora il protofillo afronde centrale, brevissimo, che finisce in alto in una punta di cellule irrilevanti. Nella fig. 32, tav. V, è fotografata una sezione di un embrione nel piano nodale del cotiledone (1, m), che lascia quindi al centro il primo nucleo di fusto formato dal fillopodio della seconda foglia (2) e della terza foglia, di cui si vede in p soltanto il piano basale delle iniziali. Questo complesso di tessuti che costituiscono la

piumetta, cui si aggiungono quelli del fillopodio cotiledonare che prevalgono di gran lunga come massa, si continua in basso direttamente nella radicetta primaria.

Una costituzione molto somigliante si osserva negli embrioni di *Phoenix canariensis* nello stadio di sviluppo che presentano durante la vita quiescente seminale, epperò rimandiamo il Lettore desideroso di maggiori dettagli alla descrizione fattane da uno di noi (1).

La fillostassi dei brachiblasti di *Ginkgo biloba* è polistica spirallata; nondimeno anch'essa prende le mosse da un primordio e passa per una fase nettamente distica, che si può osservare anche negli embrioni tutt'ora racchiusi nel seme. Per tale carattere anzi tale Gimnosperma arcaica, come del resto anche *Juniperus*, si accosta alle Dicotiledoni, che tanto nelle gemme ascellari quanto negli embrioni presentano sempre una durevole fase distica.

Gli embrioni di *Ginkgo*, allo stadio di sviluppo in cui si trovano nei semi, sono morfologicamente corrispondenti a protogemme con sei o sette foglie (è noto invece che nei brachiblasti adulti di questa specie si ha un numero variabile, ma sempre superiore di foglie, comprendendo naturalmente quelle che rimangono alla periferia allo stato di semplici squame con disposizione spirallata); le foglie che si trovano negli embrioni sono quindi lungi dal costituire un ciclo, ma rappresentano semplicemente altrettanti sinfilli elementari. I fillopodii di queste foglie nell'embrione, associandosi insieme, compongono un fusto a sezione ellittica con un cilindro assile formato da soli cordoni procambiali, due dei quali, più grossi, sono collocati in prossimità dei fuochi dell'ellisse. I territori parenchimatichi dominati, per così dire, da questi due cordoni procambiali più grossi, costituiscono, insieme con questi, i fillopodii delle due prime foglie, delle quali è quindi palese la disposizione distica. Tuttavia questi due fillopodii non sono rigorosamente coevi, vale a dire non cominciano il loro differenziamento esattamente nel medesimo piano; anzi si rileva, come fu già osservato in *Dasilyrion*, che il colletto vitale coincide precisamente col primo nodo, ossia colla zona di attacco della prima e più bassa fronda al fusto. Pertanto la differenza fra embrioni di *Dasilyrion* ed embrioni di *Ginkgo* sia in ciò che nei primi la prima fronda è assai vistosa e racchiude tutto il resto del germoglio nascente (la «piumetta») e pertanto viene pacificamente considerata come un cotiledone, mentre negli embrioni di *Ginkgo* la seconda foglia è solo di poco più giovane della prima e solo di poco situata più in alto, in modo quindi da presentarsi ai nostri occhi come conforme alla prima, vale

---

(1) CATALANO G. Teoria generale della foglia, già citato.

a dire come un secondo cotiledone conforme al primo. La differenza fra le due prime foglie che vediamo apparire nello sviluppo degli embrioni è, fra l'altro, denunziata dalle differenze di differenziamento dei relativi tessuti (tav. V, fig. 33).

Con altre parole, quindi, anche in *Ginkgo biloba* il differenziamento del primordio comincia con una sola foglia, con un protofillo, la cui prima fronda corrisponde ad un cotiledone, mentre la seconda, in posizione distica, la segue immediatamente con un nodo molto ravvicinato al primo, talchè il piano del colletto vitale si confonde praticamente col piano dei due primi nodi.

Al di sopra delle due prime frondi, nell'embrione di *Ginkgo* si osserva ancora una sezione trasversale di fusto notevolmente più piccola di forma ellittica, orientata però coll'asse maggiore in direzione ortogonale alla direzione precedente. Questo fusto è formato da quattro fillopodi, dei quali, procedendo verso l'alto, si osserva il passaggio alle rispettive frondi, giammai simultaneamente; passa cioè dapprima l'uno, poi, ossia più sopra, l'altro. Il piano di separazione di ciascuna fronda dal proprio fillopodio è sempre nettamente obliquo rispetto all'asse maggiore dell'ellisse. Lo stesso fatto si osserva ancora in sezioni più vicine all'apice vegetativo, fino ad incontrare una sola ed ultima fronda, allo stato di gobba laterale, che lascia al centro il protofillo afronde caliptrato. (tav. V fig. 33, 6, 7) Quest'ultima unica gobba frondeale non corrisponde fillotassicamente ad alcuna delle foglie sottostanti; il che val quanto dire che l'embrione di *Ginkgo*, come già quelli di *Dasilyrion*, non possiede un ciclo fillotassico completo e per questo carattere corrisponde quindi morfologicamente ad una protemma ascellare.

Questo richiamo alla costituzione morfologica degli embrioni, specialmente delle Monocoliledoni, è necessario alla ricostruzione dell'andamento che si verifica nello sviluppo, allo scopo di confrontarlo con quello delle gemme ascellari. Risulta che in entrambi i casi si parte da un primordio ad attività bipolare; dall'attività incrementativa di uno dei poli di questo primordio trae origine il primo organo morfologicamente definito, quello destinato a contrarre le relazioni del nuovo organismo con l'ambiente: organo che negli embrioni è la radice primaria, mentre nelle gemme ascellari è un tessuto corrispondente che si attacca ai tessuti del fusto ospite quasi come un parassita. Dall'altro polo del primordio vi sono invece le iniziali del primo degli organi destinati a svolgere la vita nell'ambiente aereo; tuttavia la prima attività di queste iniziali consiste nel generare, in direzione acropeta, una formazione di cellule in forma di un cappuccio analogo alla caliptra radicale, le cui cellule ben presto danno segni

di senescenza. Il primo organo vero e proprio, che deriva per segmentazione somatogena, in direzione basipeta, dalle iniziali in questione, è una foglia ridotta al solo fillopodio, che abbiamo chiamato « protofillo ». Il completamento morfologico di questa prima foglia mediante la formazione della fronda e con ciò la individuazione morfologica precisa della foglia stessa non tarda a seguire, e noi vediamo che la fronda stessa altro non è che la continuazione laterale del fillopodio protofillare ad opera di un meristema (la « gobba » od « abbozzo » fogliare) destinato ad esaurirsi in un organo definito qual'è appunto la fronda, mentre sul prolungamento del fillopodio protofillare stesso si continua, in direzione rettilinea, il fillopodio stesso mediante nuove iniziali, sempre sormontate dal cappuccio di cellule senescenti. S'inizia così la costruzione del primo sinfillo elementare; il piano in cui avviene la separazione della prima fronda dalla continuazione rettilinea del fillopodio non è che il primo nodo del sinfillo elementare; la fronda ed il nuovo fillopodio che continua superiormente il sinfillo, come fu già detto a suo luogo, provengono da una sorta di dicotomia e sono fratelli.

Nelle ramificazioni laterali delle Monocotiledoni l'unica gobba che si presenta dapprima e si sviluppa in seguito come fronda lateralmente al fillopodio protofillare è omologa al cotiledone, con la sola differenza che a quest'ultimo spetta per lo più una funzione protettiva rispetto al resto dell'embrione e quindi si sviluppa assai di più e finisce per avvolgere e racchiudere il protofillo, o meglio la piumetta, laddove nelle gemme laterali od apicali la prima fronda è molto meno sviluppata ed il protofillo rimane di regola sufficientemente libero e protetto dall'insieme delle altre frondi.

Tuttavia in nessuna Fanerogama, come è ben noto, il corpo adulto, sia che provenga da un embrione, sia che provenga da una ramificazione vegetativa, rimane morfologicamente costituito da un solo sinfillo elementare. Bensì ogni primordio di embrione, come ogni primordio di ramificazione vegetativa, possiede, accanto alle iniziali del primo sinfillo elementare, anche quelle di uno o più sinfilli destinati ad associarsi col primo, secondo una legge di contiguità. Invero tutte le Fanerogame posseggono un corpo formato, almeno nei primi stadi dello sviluppo ontogenetico, da due sinfilli elementari associati in quella posizione obversa a  $180^\circ$  che vien detta « distica ». Tale costituzione si trova di fatto, come abbiamo visto nelle pagine precedenti, costantemente quale fase successiva della fase di protofillo, tanto negli embrioni, che nelle ramificazioni laterali. Lo scarto del tempo e delle proporzioni nella membratura che talora si osserva in questo secondo sinfillo distico rispetto al primo, qualche volta è

assai notevole (Pteridofite, Monocotiledoni), talora è invece appena percettibile ma pur sempre esistente (Dicotiledoni, Gimnosperme).

Da questa distichia primordiale, che, ripetiamo, si ritrova nell'ontogenesi di tutte le Fanerogame, si passa alle varie disposizioni fillotassiche proprie di ciascuna specie, grazie allo sviluppo di tanti ulteriori sinfilli elementari, quante frondi si possono contare in un ciclo fogliare, fino a trovarne una che sicuramente si dimostra appartenente al primo sinfillo di partenza, ossia allo stesso sinfillo cui appartiene il cotiledone.

Come abbiamo rilevato nelle pagine precedenti il parallelismo fra embrioni e gemme vegetative risulta significativo a condizione di mettere a raffronto gli embrioni con le protogemme. Gli uni e le altre concordano fra l'altro anche perchè non hanno ancora iniziato la vita di relazione col mondo esterno. Ma il parallelismo può estendersi ancora dopo questo cambiamento di ambiente, sempre stando, ben'inteso, nel campo della costituzione morfologica e, quindi, fatta la debita astrazione del diverso valore biologico e genetico che spetta ad ogni nuovo individuo, qual'è quello che si sviluppa da un embrione e ad una continuazione vegetativa di un vecchio individuo, qual'è quella che prende le mosse da una gemma ascellare.

---

## CAPITOLO V

### **Sul significato dei termini di iniziale e di primordio nell'ontogenesi dei vegetali**

Non si può negare che una certa confusione esiste tutt'ora sul significato dei termini di *iniziale* e di *primordio* e sull'uso che si fa di tali termini nello studio della storia dello sviluppo dei vegetali, attribuendoli volta a volta all'apice vegetativo, in cui è localizzato l'accrescimento del germoglio o della radice, ovvero al propagulo, alla gemma, all'embrione, al conidio e allo stesso zigote. Iniziali e primordi possono essere singole cellule o gruppi di cellule eguali, almeno apparentemente, ma che hanno in comune la prerogativa della segmentabilità, dando luogo, secondo i casi, a cellule somatiche differenziate o a una ripetizione di cellule simili a sè stesse (rispettivamente seg-

mentazione somatogena od omeogena). La confusione dipende dal fatto che, a parer nostro, abitualmente non si tiene conto del *valore morfologico potenziale* che possiede ogni iniziale o primordio e che si rivela soltanto con lo sviluppo.

Le ricerche che hanno formato oggetto del presente lavoro, chiarendo la costituzione morfologica degli apici vegetativi delle Fanerogame ed il meccanismo del loro funzionamento, grazie alla introduzione del concetto di *fogliazione* e risalendo, d'altro canto, alle prime fonti del processo di *ramificazione*, che è la cosa più caratteristica della organizzazione dei vegetali, permettono ora di prendere in esame l'accennato problema e di proporre delle definizioni in accordo colle interpretazioni che abbiamo date e con tutti gli altri dati fondamentalmente acquisiti nella filo ed ontogenesi delle piante.

Lo studio da noi eseguito ci ha condotti, in primo luogo, alla recognizione di iniziali e di primordi, tanto all'inizio della fogliazione che all'inizio della ramificazione. Al principio di ogni sviluppo noi troviamo potenzialmente contenuto in un corpo uni- o pluricellulare capace di attività segmentativa tutto intero il futuro organismo complesso; tale corpo uni- o pluricellulare capace di attività segmentativa è il *primordio*, ossia è l'intero organismo stesso allo stato potenziale. Il differenziamento, com'è noto, fa sì che tutto ciò che deriva per l'accrescimento da questo primordio sia sempre più determinato, fino all'organo od anche ad un singolo tessuto o magari ad una sola cellula adulta, morfologicamente e fisiologicamente ben definiti. Ora la cellula o il gruppo di cellule capaci di segmentarsi, da cui prende le mosse lo sviluppo dell'uno o dell'altro organo o del singolo tessuto o della singola cellula differenziata, noi chiamiamo *l'iniziale* degli organi o dei tessuti stessi. Quante volte un organo si ripete nella costruzione dell'organismo durante lo sviluppo, altrettante volte si sono rinnovate, mediante la segmentazione omeogena, le relative iniziali.

Ma le iniziali di ogni organo possono contenere, virtualmente o realmente, le iniziali di organi o parti subordinate, nell'ambito dell'organo stesso; similmente, ogni iniziale di organo subordinato, prima di esaurirsi totalmente mediante le segmentazioni somatogene, può dar luogo ad iniziali di organi o strutture ancora più determinate e così via; il che vuol dire che ogni iniziale può essere a sua volta un primordio di un organo sempre più determinato. Con altre parole, mentre al termine di *iniziale* dovrebbe spettare, in genere, il significato letterale di cellule o gruppo di cellule da cui prende le mosse ogni sviluppo somatico definito, al termine di *primordio* si dovrebbe riservare un significato più morfologico, quello di un intero organismo

tutt'ora allo stato potenziale; talchè, mentre un primordio contiene, virtualmente o di fatto, le iniziali dei vari membri od organi, l'iniziale si esaurisce colla costruzione dell'organo o anche di un intero organismo, senza rinnovarsi. Questa precisazione ci sembra utile perchè nell'uso pratico, si chiama anche iniziale ogni primordio, mentre per quel che si è detto, non sempre ogni iniziale è un primordio.

Così ad es., lo zigote, com'è noto, è la cellula iniziale di un nuovo individuo della specie considerata e poichè contiene potenzialmente le iniziali di tutti i futuri organi, esso ne è anche il primordio. Dalla sua segmentazione traggono origine, infatti, per prime, le iniziali delle formazioni proprie della vita embrionale, le quali trapassano rapidamente nello stato definitivo (sospensore), e poi quelle dell'embrione propriamente detto. Poichè da queste ultime discendono parecchi sistemi di organi, esse costituiscono il primordio dell'organismo vero e proprio. Vediamo infatti differenziarsi anzitutto la iniziale della radice primaria e quella dei sinfilli elementari, destinata a costituire la parte aerea dell'organismo. Questa, poichè contiene potenzialmente quelle di tanti sinfilli elementari quanti ne comporta la filotassi della specie considerata, deve a sua volta riguardarsi come un primordio, precisamente il primordio del germoglio. Ma ogni iniziale di sinfillo è, a sua volta, un primordio, in quanto contiene potenzialmente le iniziali di organi unitari, le foglie, che si ripetono per la segmentazione omeogena tante volte, quante foglie si potranno infine contare nel sinfillo adulto stesso.

All'istesso modo, ogni iniziale di unità morfologica fogliare è un primordio, in quanto contiene le iniziali del fillopodio e quelle della fronda (la così detta « gobba fogliare »). Ciascuna di queste iniziali può essere considerata come il primordio dell'organo rispettivo, in quanto contiene potenzialmente le iniziali di organi o tessuti sempre più specifici o subordinati; ad es., l'iniziale della fronda contiene quelle del lembo o delle foglioline (nel caso delle lamine composte); e finalmente queste possono chiamarsi i primordi della parte morfologica considerata, poichè contengono le iniziali, ad es., degli stomi o degli idoblasti secretori o meccanici, cioè di organi definitivi, senza ulteriore prospettiva di differenziamento.

Analoghe considerazioni possono farsi per quel che concerne la iniziale della radice primaria, in quanto, ad es., essa contiene potenzialmente quelle delle radici laterali, ecc.

E' chiaro che le strutture morfologiche finali, cui si perviene collo sviluppo secondo lo schema sopra abbozzato, sono tanto più lontane, cioè la via che ad esse conduce è tanto più lunga quanto più elevata è la specie che noi prendiamo in considerazione. Mentre, ad

es., in una pianta unicellulare lo zigote od il conidio costituiscono l'iniziale e al tempo stesso il primordio che si esaurisce direttamente nella costruzione dell'organismo adulto, già nelle stesse Tallofite pluricellulari, ad es., nelle Alghe filamentose, lo zigote od il conidio iniziali contengono potenzialmente per lo meno le iniziali di cellule che si metteranno in evidenza, con lo sviluppo, destinate alla moltiplicazione vegetativa dell'individuo o alla riproduzione, ecc. Così la cellula apicale di un tallo filamentoso non può identificarsi con lo zigote o con il conidio originario, rappresentandone invece una derivazione morfologicamente distinta, con una prospettiva di sviluppo più limitata e subordinata a quello dello zigote o del conidio iniziale stesso.

Dalle specie di più bassa organizzazione si passa, per gradi intermedi, ai gruppi nei quali si può chiaramente assegnare una destinazione morfologica determinata ad ogni nuova iniziale che dalla cellula iniziale originaria si mette in evidenza per lo sviluppo. Finalmente nelle piante vascolari la composizione morfologica del corpo, per quanto complessa, permette sempre di rintracciare, nel corso dello sviluppo, la iniziale o le iniziali dei singoli organi o insiemi di organi o di singoli tessuti.

---

### CONCLUSIONI RIASSUNTIVE

Restando preferibilmente nel campo della morfologia delle piante vascolari, le conclusioni che ci sembrano definitivamente acquisite a seguito delle presenti ricerche sono le seguenti :

1) - In ogni specie di vegetali lo zigote rappresenta il primordio del corpo di ogni nuovo individuo, in quanto contiene in sé potenzialmente le iniziali od i primordi di tutti gli organi che si metteranno in evidenza per lo sviluppo, fra le quali quelle del germoglio.

2) - Il primordio del germoglio contiene, a sua volta, le iniziali di tanti sinfilli elementari quante foglie poi si potranno contare nell'adulto in ciascun ciclo fogliare. Da quanto è stato sopra esposto risulta che per *sinfillo elementare* deve intendersi *la serie lineare, tipicamente rettilinea e verticale, di unità morfologiche elementari che sono le foglie.*

3) - Al principio dello sviluppo del germoglio si ha un primordio da cui si mettono in evidenza due iniziali ; una è quella della prima unità fogliare, l'altra è quella della radice primaria. Come questa ultima è ricoperta, alla sua estremità inferiore, da cellule adulte di



protezione (la caliptra), così la prima unità fogliare del germoglio è munita in cima di un cappuccio di cellule adulte analoghe, che traggono origine da una segmentazione basipeta della iniziale relativa.

4) - In tutte le piante vascolari il germoglio comincia il suo sviluppo con un solo sinfillo, la cui prima unità fogliare (la prima foglia), secondo una denominazione della morfologia classica, vien detta « cotiledone ». Tutte le piante vascolari sono quindi, in un primo stadio del loro sviluppo « monocotiledoni ». Tuttavia, avuto riguardo al fatto che questa prima foglia è veramente il primo degli organi morfologicamente definiti che compare nella ontogenesi, noi chiamiamo questa prima foglia « protofillo ».

5) - In un gran numero di specie di piante vascolari questo primo stadio dello sviluppo, contrassegnato dalla presenza di un protofillo, è di assai breve durata, in quanto che nel primordio del germoglio si mette in evidenza quasi simultaneamente all'iniziale del primo sinfillo anche la iniziale di un secondo sinfillo, disposto a  $180^\circ$ , cioè in quella posizione che si dice distica. In queste piante si ha quindi l'apparenza di una primitiva costituzione del germoglio a due foglie primordiali o cotiledoni (Dicotiledoni). Nondimeno, anche in tutte le altre piante vascolari le iniziali del secondo sinfillo, in posizione sempre distica, si mettono in evidenza più o meno tardivamente, e sicchè in realtà tutte le piante vascolari presentano sempre una fase distica nell'ontogenesi del germoglio, salvo la differenza di età fra il protofillo e la prima foglia del 2° sinfillo distico, differenza che, da quel che si è detto, va da un minimo appena percettibile nelle Dicotiledoni, ad un massimo molto ben conclamato nelle Monocotiledoni e nelle Felci.

6) - Lo sviluppo di ciascun sinfillo consiste, formalmente, nella formazione di nuove unità morfologiche fogliari; ogni nuova foglia si genera dalla precedente dello stesso sinfillo, ossia della stessa serie lineare verticale; nello sviluppo di ogni foglia, il fillopodio precede sempre la fronda; la formazione di ogni nuova foglia di un sinfillo e cioè, in altri termini, il mettersi in evidenza delle iniziali del nuovo fillopodio, avviene in occasione del differenziarsi delle iniziali della fronda della foglia precedente (la « gobba » fogliare), in quella zona del sinfillo che si suol chiamare nodo.

7) - All'attività delle iniziali dei primi due sinfilli distici segue, di regola, nel primordio, quella di alcune altre iniziali sinfillari senza però costituirsi ancora nel germoglio nascente un intero ciclo fogliare, ossia l'intero sistema fillofittico che la specie presenta nell'adulto. A questo stadio lo sviluppo si ferma e si ha l'embrione.

8) - La ramificazione che, ripetiamo, è il tratto più caratteristico della organizzazione vegetale, prende le mosse da un primordio di germoglio che si mette in evidenza, in ogni sinfillo elementare, in occasione della divisione delle iniziali di ogni foglia che, come sopra detto, mette capo da un lato alla fronda e dall'altro al fillopodio di una nuova foglia, ossia in altri termini nella regione del nodo. Tale primordio presenta esattamente le medesime fasi dello sviluppo morfologico del germoglio di ogni nuovo individuo, con la sola differenza che in quest'ultimo lo sviluppo comincia, come si è detto, da uno zigote, mentre nella genesi della ramificazione si comincia direttamente da un primordio di germoglio. Pertanto anche nella storia dello sviluppo di un ramo laterale si ha dapprima una fase protofillare, costituita da un fillopodio prolungato in basso nei tessuti omologhi della radice primaria, per mezzo dei quali il ramo laterale istituirà i rapporti fisiologici - a mo' di un parassita - col germoglio che lo porta e munito, in alto, di un cappuccio di cellule adulte, analoghe alla caliptra radicale. Dalla fase protofillare (« monocotiledone ») si passa, anche nel caso dello sviluppo dei rami laterali, ad una fase distica che non manca mai in tutte le piante vascolari, e, di regola, anche ad ulteriori fasi a più sinfilli senza che il ramo laterale si palesi ancora all'esterno sotto forma di gemma. Tale stadio dello sviluppo del ramo laterale noi chiamiamo « protogemma » e corrisponde, per la costituzione morfologica, a quella dell'embrione racchiuso nel seme.

---

#### S U M M A R Y

Rather remaining in the field of the morphology of the vascular plants the conclusions, which, as we think, are definitively acquired owing to our researches, are following:

1) - In every species of the vegetables the zygote represents the primordium of the body of every new individual, as it potentially contains in itself the initials or the primordium of all the organs, which will be brought into evidence for the development, among which those of the sprout.

2) - The primordium of the sprout contains, in its turn, the initials of as many elementar symphils as many leaves we may afterwards count in the adult in each leaf cycle. It results from the above exposed things that for the elementar symphil we have to understand the linear series typically rectilinear and vertical of elementar morphological units, wat are the leaves.

3) - At the beginning of the development of the sprout we have a primordium, from which are put into evidence two initials; the one is that of the first leaf-unit and the other is that of the primary small root. The latter is covered at its lower extremity, with adult protective cells (the caliptra) and the first cellular unit of the sprout is provided, on the top, with a cowl of analogous adult cells, which have their origin from a basipetal segmentation of the relative initials.

4) - In every vascular plant the sprout begins its development with only a symphil, whose first foliar unit (the first leaf), according to a denomination of the classic morphology, is said cotyledon. Every vascular plant is, therefore, in the first stadium of its development, a monocotyledon. However, in regard of the fact that this first leaf is really the first organ morphologically determined, that appears in the ontogenesis, we call this first leaf protophyl.

5) - In a great number of species of vascular plants this first stadium of the development, countermarked by the presence of a protophyl, is of a very short time as in the primordium of the bud is put into evidence almost simultaneously, with the initials of the first symphil also the initial of a second symphil, disposed at  $180^{\circ}$ , that is in such a position, that is called distich. In these plants one has therefore the appearance of a primitive constitution of the sprout with two primordial leaves or cotyledons (Dicotyledons). Nevertheless, even in every other vascular plant the initials of the second symphil always in a distich position, are brought into evidence, more or less tardily, so that really every vascular plant always show a distich phase in the ontogenesis of the bud, except the difference of age between the protophyl and the first leaf of the second distich symphil, and this difference, wich, as it has been said, goes from a minimum scarcely perceivable in the Dicotyledons, to a maximum very much cheered in the Monocotiledons and in the Ferns.

6) The development of each symphil consists, formally in the formation of new foliar morphological units; every new leaf is generated from the preceding one of the same symphil, that from the same vertical linear series; in the development of every leaf, the phyllopod always precedes the foliar branch; the formation of every new leaf of a symphil and that is, in other words, the coming into evidence of the initials of the new phyllopod happens in the opportunity of the differentiation of the initials from the foliar branch of the preceding leaf (the leaf primordium) in the zone of the symphil, that is usually called knot.

7) - To the activity of the initials of the two first distich symphils follows, as a rule, in the primordium, that of some other symphyllar initials without however being constituted also in the rising bud a whole leafcycle, that is the whole phyllotaxic system, that the species presents in the adult. At this stadium the development stops and we have the embryo.

8) - The branching that, we say it again, is the most characteristic deed of the vegetable organization sets off from a primordium of sprout, that puts itself into evidence in every elementar symphil in the opportunity of the division of the initials of every leaf that ends, on one side, in the foliar-branch, and, on the other side, in the phyllopod of a new leaf that is, in other words, in the region of the knot. Such a primordium presents exactly the same phases of the morphological development of the sprout of every new individual, with only the difference that in the latter the development begins, as it has been said, from a zygote, while in the genesis of the branching one begins directly from a primordium of sprout. Therefore, also in the history of the development of a lateral branch we have at first a protophyllar phase, supplied with a phyllopod, lengthened out in the lower part in the homologous tissues of the primary small root through which the lateral branch is going to institute the physiological relations-like a parasite - with the sprout that carries it and provided, on the top, with a cowl of adult cells, similar to the radical caliptra. From the protophyllar phase (monocotyledonar) we pass, also in the case of development of the lateral branches, to a distich phase, which never fails in every vascular plant and, as rule, also to further phases, to more symphils; nevertheless the lateral branch still does not reveal itself outside in bud shape. Such a stadium of development of the lateral branch we call « protogemma » and it corresponds, as regards the morphological constitution, to that of the embryo closed in the seed.

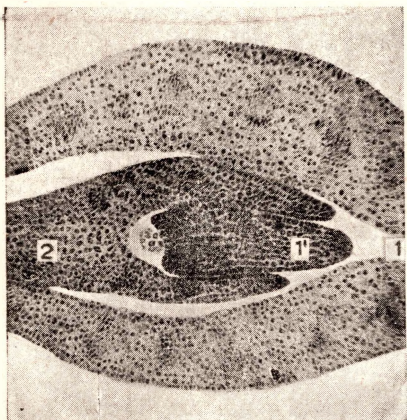


Fig. 1

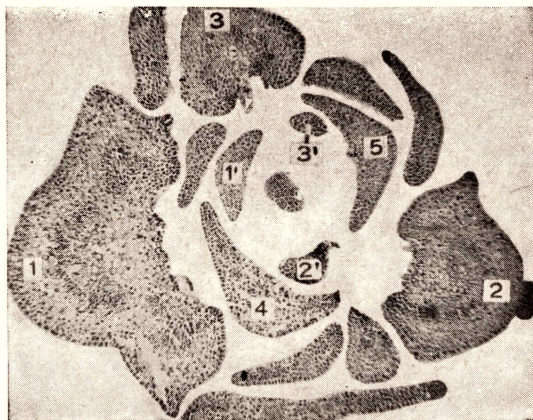


Fig. 4

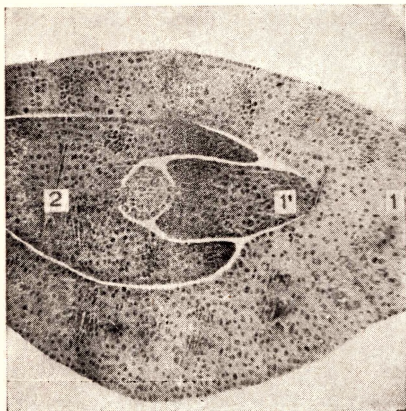


Fig. 2

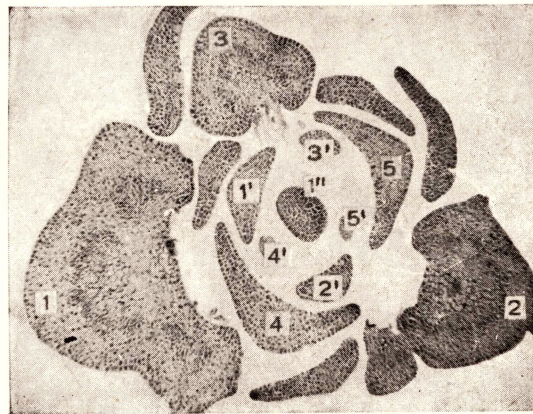


Fig. 5

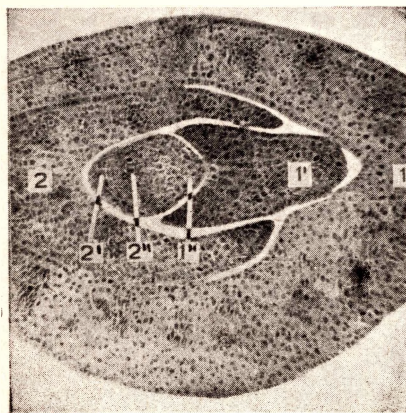


Fig. 3

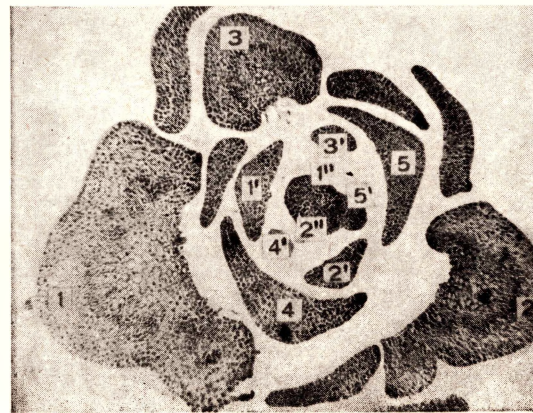


Fig. 6



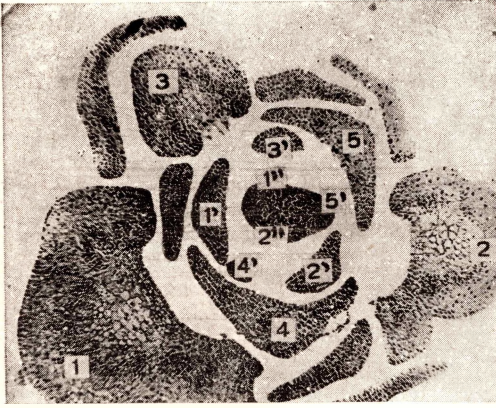


Fig. 7

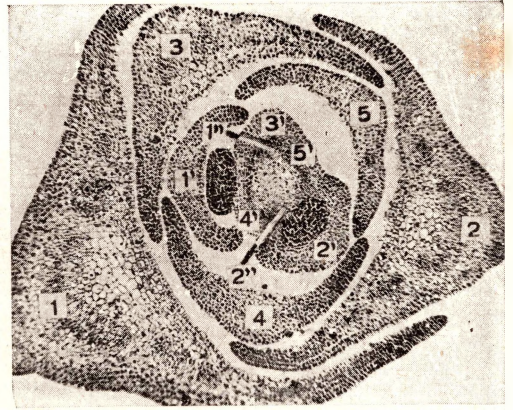


Fig. 10

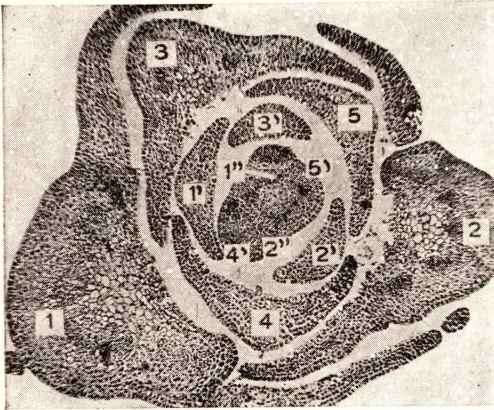


Fig. 8

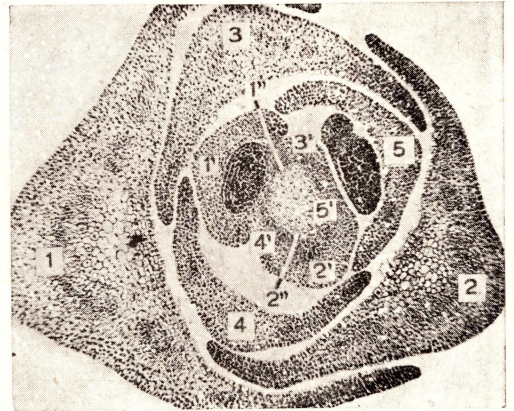


Fig. 11

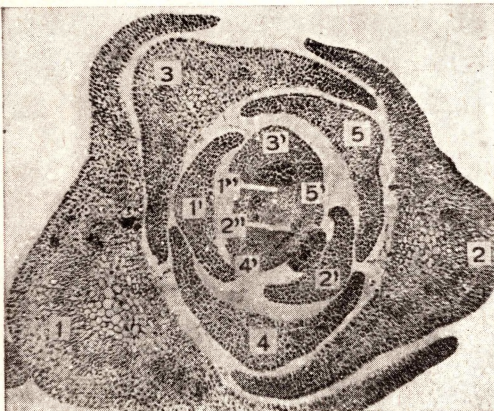


Fig. 9

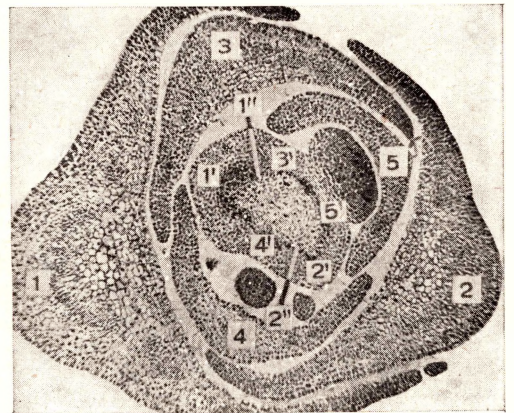


Fig. 12





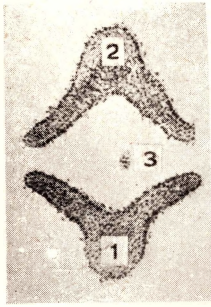


Fig. 13

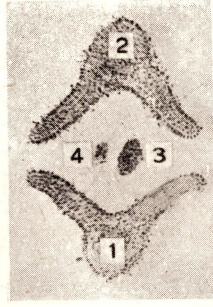


Fig. 14

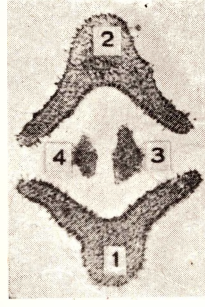


Fig. 15

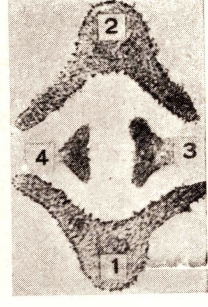


Fig. 16

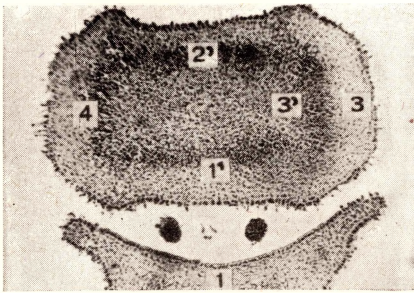


Fig. 17

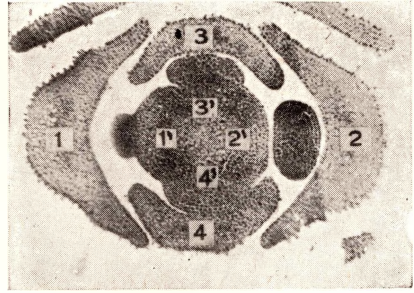


Fig. 18

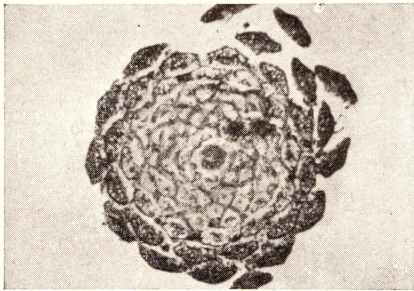


Fig. 19

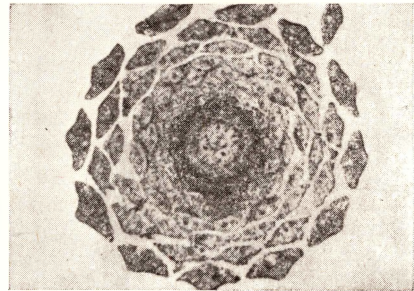


Fig. 20

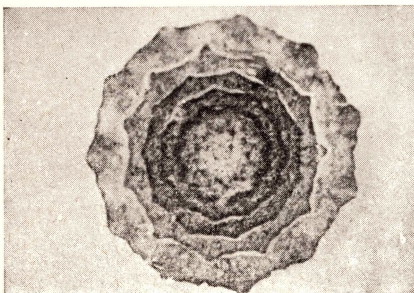


Fig. 21

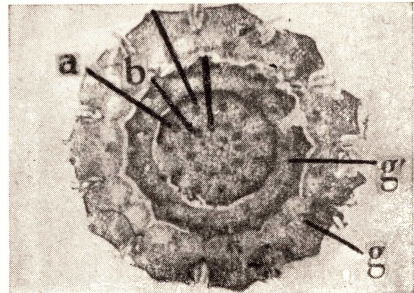
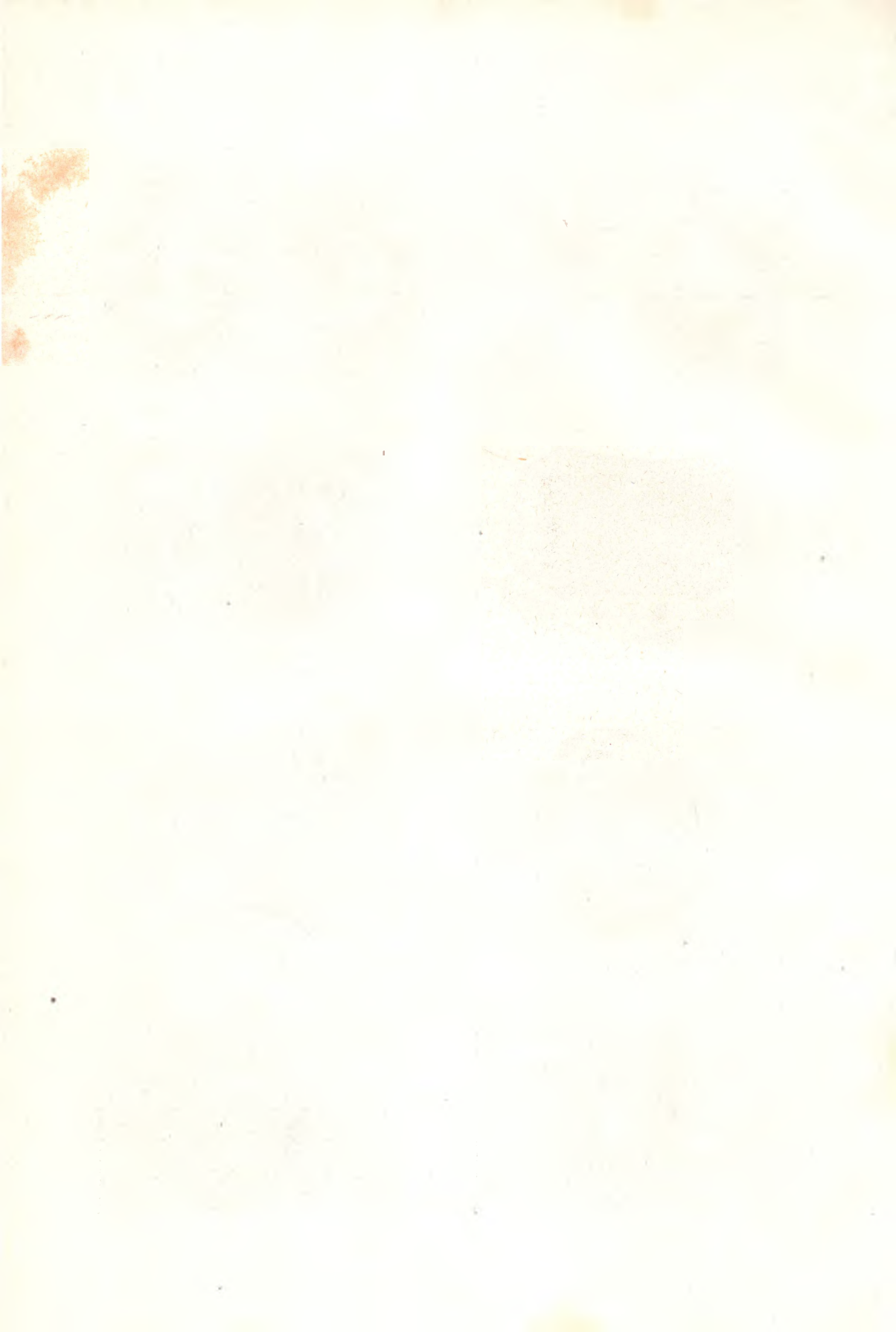


Fig. 22



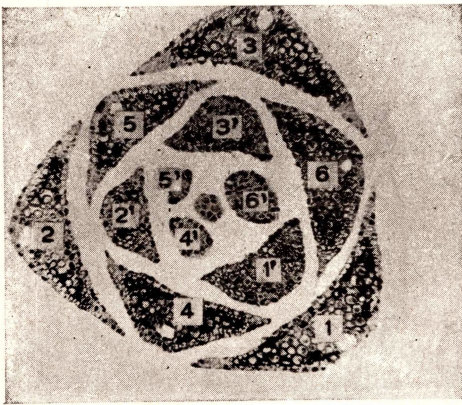


Fig. 23

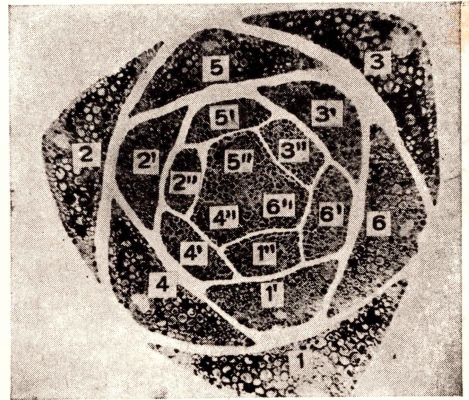


Fig. 25

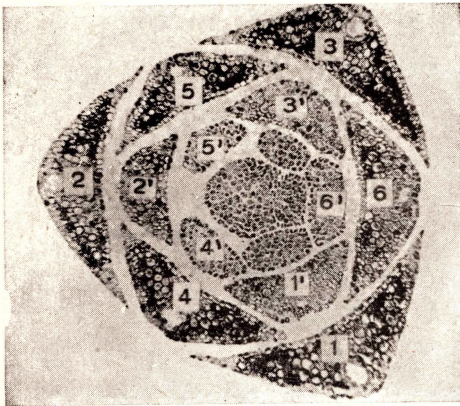


Fig. 24

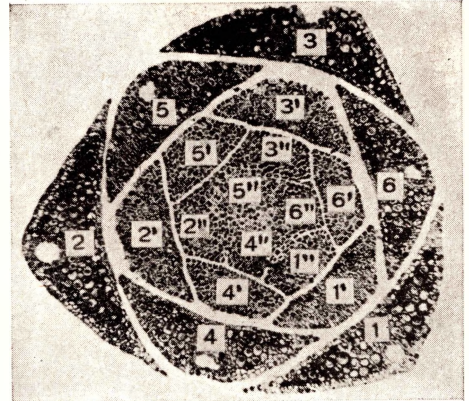


Fig. 26

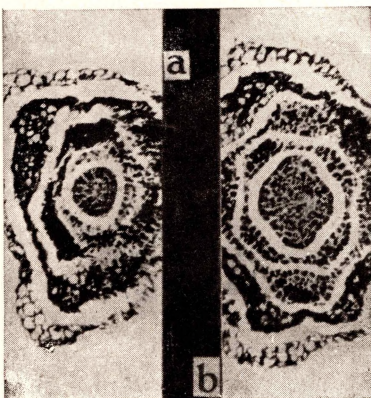


Fig. 27

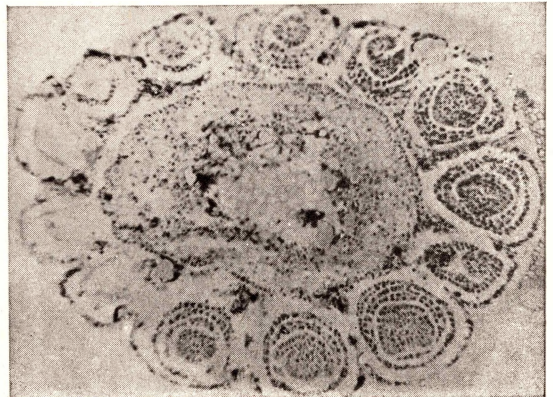


Fig. 28



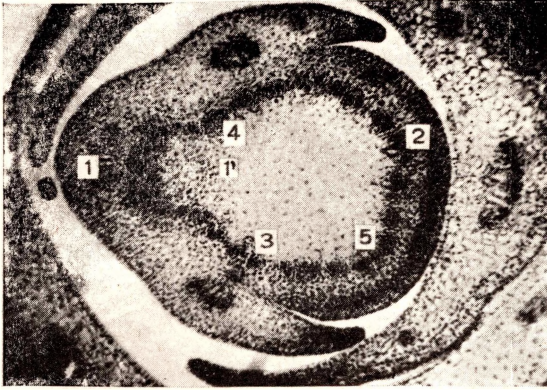


Fig. 29

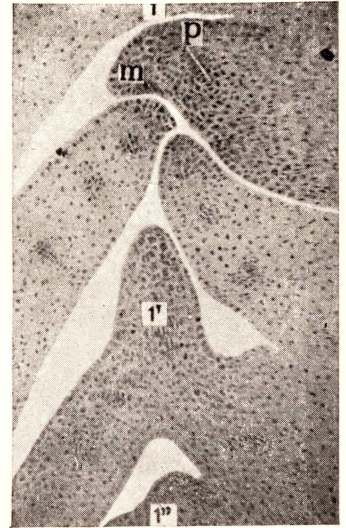


Fig. 30

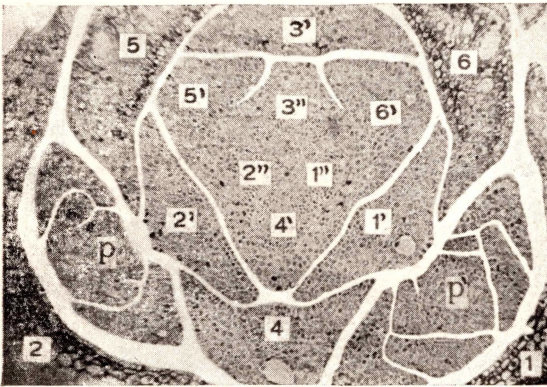


Fig. 31

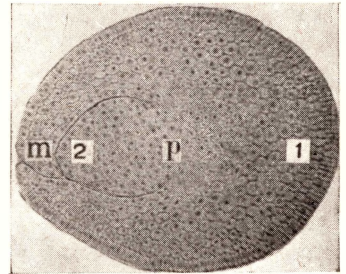


Fig. 32

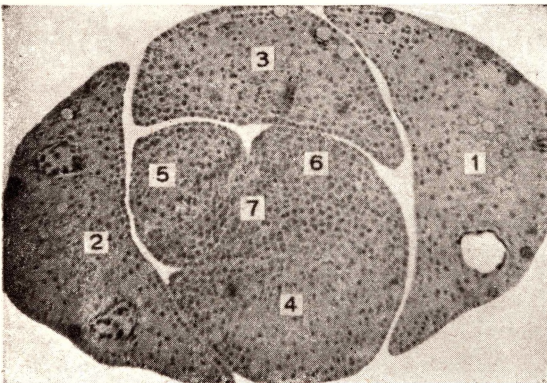


Fig. 33

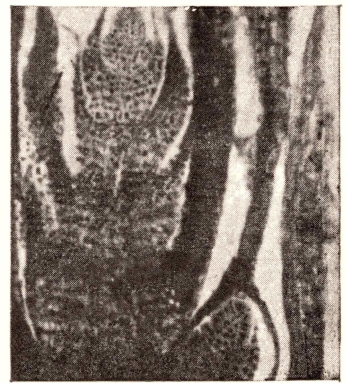


Fig. 34



## SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

### TAVOLA I

Figure 1 a 3: *Iris germanica*. Tre sezioni trasversali dell'apice vegetativo di un germoglio susseguentisi dall'alto verso il basso, mostrandoti le frondi dei due sinfilli distici 1, 1', 1'' e 2, 2', 2''. In ogni fronda il numero è collocato nella regione della costola mediana. Al centro (fig. 1): la caliptra apicale del protofillo che trapassa (nella fig. 3) nel primo nucleo di fusto, formato dalla gobba fogliare 2', dalle iniziali del fillopodio 2'' e dal fillopodio della foglia 1''.

Figure 4 a 6: *Rosa polyantha*. Tre sezioni dell'apice vegetativo di un germoglio, precedenti dall'alto verso il basso, mostrandoti il mosaico formato delle frondi dei cinque sinfilli elementari a disposizione quinquonciale. (Le più vecchie esterne mostrano anche, lateralmente, segmenti della lamina; le più giovani interne sono rappresentate solo dalla regione della costola mediana). Al centro, la caliptra apicale del protofillo, che trapassa dapprima nel gruppo delle iniziali (fig. 5) e poi nel primo nucleo di fusto. 1, 1', 1'', ...2, 2', 2'' ...3, 3', 3'' ecc. le frondi dei singoli sinfilli elementari. Nella fig. 5 il sinfillo 1', 1'', 1''' mostra in 1'' le iniziali di una terza foglia inglobate dalle cellule della caliptra apicale, e così pure nella fig. 6. In 2'', le iniziali di una terza foglia del sinfillo 2, 2'; in 5', una gobba frondeale del sinfillo 5, 5', ecc.

### TAVOLA II

Fig. 7 a 12: *Rosa polyantha*. Sei sezioni seriate con le precedenti dall'alto verso il basso. 1, 1', 1'' ...2, 2', 2'' ...3, 3'', ecc. come sopra. In ciascuna figura le più giovani foglie di ogni sinfillo elementare sono rappresentate da gobbe frondeali, da fillopodi o da iniziali. Secondo lo stadio di sviluppo, all'ascella di ogni foglia così rappresentata si riconosce una ramificazione laterale allo stato di protogemma o di protofillo.

### TAVOLA III

Figure 13 a 16: *Teucrium fruticans*. Sezioni trasversali seriate dell'apice vegetativo di un germoglio, mostrandoti quattro frondi distribuite in due verticilli decussati. Nel verticillo interno è manifesta la differenza di età delle due frondi 3 e 4.

Fig. 17: *Teucrium fruticans*. Sezione trasversale di un giovane fusto con quattro sinfilli elementari 1, 2, 3, 4 (la fronda 2 è stata tagliata fuori). All'ascella della fronda 1 emergono le punte di due frondi di una protogemma laterale e al centro la sezione sfiora le cellule della caliptra apicale del relativo protofillo. 1', 2', fillopodi profondi (« cilindro assile») delle foglie successive omostiche di 1 e 2. In 3 si osserva il fillopodio distale (la «traccia fogliare») della foglia più vecchia del verticillo superiore decussato; in 3' si vede un piano profondo delle iniziali del fillopodio di una ulteriore foglia del sinfillo 3. In 4 si osserva il fillopodio profondo (« cilindro assile») della foglia del quarto sinfillo elementare manifestamente più giovane di 3.

Fig. 18: *Teucrium fruticans*. Sezione trasversale dell'apice vegetativo di un germoglio. 1, 2, 3, 4, i quattro sinfilli elementari rappresentati da frondi. 1', 2', due gobbe frondeali che seguono alle frondi omostiche 1, 2; 3', 4', iniziali dei fillopodi delle foglie omostiche di 3 e 4. All'ascella delle frondi 1, 2, 3 e 4 si vedono quattro protogemme tagliate a differenti livelli (a causa del diverso livello a cui sono inserite nel fusto; quella all'ascella di 1 è tagliata quasi all'estremità superiore, tutt'ora aderente al giovane fusto centrale; quella all'ascella di 4 è tagliata quasi alla base.

Figure 19 a 22: *Casuarina equisetifolia*. Quattro sezioni trasversali seriate all'apice vegetativo di un germoglio, mostranti il mosaico delle squamuce trapassanti, dall'esterno verso l'interno, nelle guaine frondeali formate da fillicnie saldate per i margini ( $g, g'$ ), nel fillopodio distale ( $a$ ) e nel fillopodio profondo ( $b$ ). Al centro della fig. 19: il gruppo uniforme delle iniziali degli 11 sinfilli elementari che costituiscono l'esemplare. Ogni sinfillo elementare è individuabile, in basso (fig. 22), da altrettanti fasci vascolari.

#### TAVOLA IV

Figure 23 a 26: *Juniperus communis*. Quattro sezioni dell'apice vegetativo seriate dall'alto verso il basso. 1, 1', 1'' ..., 2, 2', 2'' ..., 3, 3', 3'' ecc. i sinfilli elementari le cui foglie più giovani (nelle figure 25 e 26) sono rappresentate da gobbe frondeali o da iniziali.

Figura 27: *Equisetum Telmateja*. Due sezioni trasversali dell'apice vegetativo involucreto dalle guaine frondeali di squame verticillate. In  $a$ : piano a tre lobi sinfillari; in  $b$ : un piano poco sottostante a quattro lobi sinfillari. Le guaine frondeali sono tanto più vecchie quanto più esterne.



Fig. 28 : *Equisetum Telmateja*. Sezione trasversale del fusto adulto poco al di sopra di un nodo verticillare formato da 13 squame, ognuna delle quali incapsula un giovane ramo laterale involucreto, a sua volta, dalle proprie guaine frondeali.

#### TAVOLA V

Fig. 29 : *Rosa polyantha*. Sezione trasversale di un germoglio in un punto relativamente adulto. 1, fillopodio distale; 2, 3, 4, 5, fillopodio profondo (« cilindro assile ») dello stesso ciclo fogliare. 1', piano profondo del fillopodio della prima foglia omostica di 1 di un nuovo ciclo. All'ascella di 1 si osserva un piano profondo di una protogemma in relazione istologica coi margini contigui dei fillopodii eterostichi 3 e 4 (i numeri sono collocati nel centro di figura di ciascuna unità fogliare, corrispondente alla costola mediana).

Fig. 30 : *Iris germanica*. m, p, protogemma ascellare vista in un piano profondo, cioè nella zona in cui essa contrae rapporto istologico col fillopodio della foglia ascellante 1. m, uno dei margini fillopodiali della sua prima foglia corrispondente a un cotiledone. Al centro, in p, un piano profondo delle iniziali sinfillari. 1', 1'', le costole mediane di due altre foglie dello stesso sinfillo; fra 1 ed 1', si vedono i margini di una foglia dell'altro sinfillo.

Fig. 31 : *Juniperus communis*. Sezione trasversale di un fusto in prossimità dell'apice vegetativo, con due protogemme ascellari p, p' di età diversa mostranti una disposizione distica delle foglie (nella più giovane, p) e le modalità del passaggio alla disposizione tristica (nella più vecchia, p').

Fig. 32 : *Dasilyrion serratifolium*. Sezione trasversale di un embrione mostrante i margini m del cotiledone e la relativa regione della costola mediana 1, la costola mediana della seconda foglia 2 in posizione obversa colla precedente ed il piano profondo delle iniziali del protofillo p.

Fig. 33 : *Ginkgo biloba*. Sezione trasversale di un embrione a livello delle iniziali del protofillo, indicate colla cifra 7. Le sei foglie precedenti formano tre apparenti coppie e sono indicate in ordine decrescente di età.

Fig. 34 : *Equisetum Telmateja*. Sezione longitudinale di un apice vegetativo, mostrante (a destra) una gemma laterale incapsulata nel tessuto di una squama. Si contano, a partire dall'apice, sei apparenti verticilli di frondi (compreso il verticillo più alto di sole gobbe).