G. Catalano e E. Giuliano

ORIGINE E DETERMINAZIONE DELLA RIPRODUZIONE E DEL « SESSO » NEI VEGETALI

SOMMARIO

Introduzione . . . . . Pag. 175

Cap. I - Analisi morfologica dell'accrescimento vegetativo di *Papaver somniferum* . . . . . » 178

Cap .II - Costituzione dell'apice vegetativo di *Papaver somniferum* nella fase riproduttiva (fiorale) . . . . . » 184

Cap. III - Cause naturali del differenziamento del plasma riproduttore in due plasmi « sessuali » . . . . . » 193

Cap. IV - Origine dei gameti da conidi vegetativi . . . » 204

Cap. V - La generazione alternante . . . . . » 211

Cap. VI - Le forme primordiali della riproduzione . . » 220

Cap. VII - Realtà naturale del « sesso » nei Vegetali . . » 225

Riassunto . . . . . » 230

Summary . . . . . » 232

INTRODUZIONE

Il presente lavoro fu ispirato originariamente dal desiderio di osservare le modalità con le quali nei fiori ermafroditi, al momento opportuno dello sviluppo, avviene la separazione delle iniziali degli organi sessuali. Le non molte ricerche di tal genere che è dato reperire nella letteratura concernono a preferenza la formazione degli stami e dei carpelli nell'ontogenesi del fiore e ce la presentano, generalmente, come procedente da gobbe od abbozzi non dissimili da quelli delle foglie vegetative ordinarie, salvo le importanti modificazioni che si riscontrano nell'assetto reciproco e nell'ulteriore sviluppo di ciascuno di essi, rispetto a quelli vegetativi. Le gobbe, tuttavia, non sono certamente le vere iniziali cellulari, le quali invero dovrebbero essere cercate molto più indietro nell'ontogenesi del fiore. In questa ontogenesi deve esservi, evidentemente, un momento in cui da una cellula o da un gruppo di cellule del meristema apicale si separano le iniziali degli organi in questione; tale separazione a buon diritto potrebbe essere distinta da tutte le altre ed essere denominata *divisione sessogenica* o con espressione consimile. Infatti le gobbe androceali o gineceali che procedono da queste iniziali sono formate da cellule perfettamente definite in quanto concerne la loro specifica destinazione al servizio della riproduzione, evidentemente per l'influenza esercitata dal plasma riproduttore in esse contenuto del sesso rispettivo. Ed è proprio sulla evoluzione e sulla finale messa in evidenza di questo plasma riproduttore in seno allo stame od al carpello, che abbondono invece gli studi, moltiplicatisi specialmente negli ultimi decenni, comprendenti sopratutto i processi della sporogenesi e della gametogenesi.

I risultati delle apposite ricerche da noi intraprese nel senso anzidetto su una pianta superiore a fiore emafrodito ci portarono ben presto a una indagine d'insieme sull'intero problema della origine e della evoluzione degli organi e delle funzioni, per le quali i viventi vegetali si perpetuano nel tempo ed invadono lo spazio. A cominciare dal puro e semplice accrescimento vegeta-

tivo dell'organismo fisiologico, fino alle più complesse modalità della riproduzione, così detta « sessuale », ci si imbatte in organi e funzioni inquadrabili in uno schema generale filo- ed ontogenetico, che abbraccia tutte le specie vegetali conosciute.

Ora la ricognizione che anche la riproduzione sessuale, cioè la forma più alta e complessa assunta dalla funzione di perpetuazione dei viventi vegetali nel tempo e nello spazio, procede da organi e funzioni analoghe reperibili fin negl'infimi fra gli organismi vegetali è una convincente applicazione dell'idea di « determinazione ». Con questa parola abbiamo designato, in altra occasione (1) un modo d'intendere l'evoluzione, in cui si attribuisce una parte essenziale all'ambiente. Col termine di « determinazione » intendiamo, in sostanza il processo per cui si mettono in evidenza, mediante lo sviluppo, caratteri e strutture, partendo da caratteri e strutture comunque già esistenti in un vivente precedente; epperò qualsiasi organo definitivo e qualsiasi funzione ha il suo presupposto in un altro organo o in un'altra funzione precedente, più o meno riconoscibili come tali o allo stato di abbozzo, di iniziale, di gene o magari allo stato potenziale. Ovviamente tale riconoscimento è tanto più facile quanto meno lontani sono, nell'ordine filo- ed ontogenetico, gli organi o le funzioni che si confrontano. Le difficoltà aumentano quando si tenta di spingere l'indagine ai viventi vegetali più bassi e pertanto l'indagine delle origini prime non può che essere un tentativo, in cui vengono utilizzati ed interpretati dati di fatto più o meno certamente acquisiti. E poichè, come abbiamo sopra accennato, lo spunto a questa ricognizione della origine e della evoluzione della funzione riproduttiva nei viventi vegetali ci venne dallo studio di una pianta superiore, la ricostruzione sintetica a cui esso ci ha condotti procederà, per così dire, a ritroso.

Ragioni di semplicità ed evidenza fecero cadere la scelta del materiale da studio su una pianta erbacea annuale, non ramificata, a fiore ermafrodito solitario. Il *Papaver somniferum* realizzava perfettamente queste condizioni ideali. Nella prima-

---

(1) Catalano G., Ricordi di Filosofia agraria; III, La Filosofia naturale dell'Agricoltura e l'evoluzione dei viventi, capo VII. *Delpinoa*, V, 1952.

vera del 1953 vennero prelevati dalle colture di questa pianta a intervalli di 10 giorni, dalla nascita fino alla manifesta presenza del bocciuolo fiorale, gruppi di una dozzina di individui ciascuno. Private accuratamente delle frondi e di ogni altra parte superflua, le piantine vennero imparaffinate e sezionate trasversalmente in serie a partire dall'alto fino a incontrare l'apice vegetativo e scendendo ancora fino ad una opportuna distanza lungo il fusto. Questa parte del lavoro, così come la colorazione ed il montaggio dei preparati fu curata impeccabilmente da uno di noi (Giuliano).

CAPITOLO I

Analisi morfologica dell'accrescimento vegetativo di *Papaver somniferum*

Una ragguardevole parte della storia dello sviluppo della specie di pianta da noi scelta, quella che va dallo zigote alla piantina germinata dal seme, qui non entra in considerazione per i fini propostici. Dal punto di vista morfologico la piantina appena nata dal seme è ancora assai semplicemente costituita; fatta astrazione della radicetta, tutto il piano di costruzione del giovanissimo organismo è improntato dalla presenza dei due cotiledoni e degli abbozzi delle foglie successive.

Poichè, grazie all'imparaffinamento, anche le più piccole frondi libere non asportate preventivamente rimangono in sito, riesce facile riconoscere in sezioni trasversali dell'apice vegetativo la posizione degli abbozzi fogliari in base all'ordine fillotassico, che in questa pianta è quello quinconciale. Pertanto, osservando sezioni in serie procedenti dal basso verso l'alto, si riconosce a un certo punto che, a livello dell'ultima più giovane fronda, rappresentata da un piccolo gruppo libero di cellule meristematiche uniformi (Tav. I, fig. 1, 7), la sezione trasversale dell'apice vegetativo più che una forma circolare ha quella quasi di un triangolo scaleno, nei cui tre angoli e tre lati sono realmente individuabili le ultime foglie nascenti. Di esse la più avanzata nel differenziamento è quella contrassegnata col n. *8* (Tav. I, fig. 2) situata sulla medesima ortostica della fronda *3*, leggermente girata verso la destra di quest'ultima; questa foglia n. *8* infatti in questo stadio dello sviluppo è rappresentata dalla *gobba fillopodiale*, per la quale l'apice vegetativo si deforma protendendosi verso una direzione. Osservando infatti sezioni praticate ad un livello più alto si constata che l'apice vegetativo si esaurisce in un cappuccio di cellule situato sul prolungamento di quelle centrali e non aventi altro significato se non quello di una caliptra apicale analoga a quella radicale. Seguendo l'ordine fillotassico quinconciale si riconosce che all'angolo meno acuto della sezione trasversale dell'apice vegetativo corrispondono le iniziali della ulteriore foglia n. *9* e, similmente, in cor-

rispondenza dell'angolo ottuso giacciono le iniziali della foglia n. *10*. Del pari è ovvio che fra la gobba fillopodiale *8* e le iniziali della foglia *9* si troveranno le iniziali della foglia *11*, così come fra *9* e *10* si troveranno quelle della foglia *12* e finalmente all'interno della gobba *8* (spostate verso destra) si troveranno le iniziali della foglia *13*.

Dal punto di vista istologico l'apice vegetativo propriamente detto non presenta alcun chiaro differenziamento, potendosi soltanto distinguere, ma unicamente per la loro posizione, le cellule dermatogeniche e, all'interno, quelle che sfumano gradualmente nel ricordato cappuccio apicale, per la loro minore attitudine ad assorbire la colorazione, mentre verso il basso trapassano nelle cellule del futuro midollo. Fra il dermatogeno e le cellule centrali s'interpongono dunque al livello considerato, sei o sette strati di cellule meristematiche, uniformi, costituenti il « corpus » dell'apice vegetativo (Tav. I, fig. 2); tali strati rappresentano ovviamente la parte più significativa dell'apice vegetativo, dal punto di vista morfologico, almeno potenziale. Se si osservano piani trasversali situati a livelli ancora più alti di quello individuato dalla presenza dell'ultima fronda libera, si rileva che la forma della sezione trasversale dell'apice vegetativo propriamente detto cambia, da quella deformata per la presenza delle gobbe, cioè oscuramente triangolare, a quella regolarmente circolare, ma di diametro rapidamente decrescente; la qual cosa dimostra che tutta la parte organogenetica dell'apice vegetativo forma come un mantello alla periferia di un cono irregolare, la cui anima è occupata dal midollo.

La possibilità di individuare chiaramente nei vari settori della sezione trasversale dell'apice vegetativo le foglie nascenti allo stato di cellule meristematiche tutte congenitamente aderenti, in questo stadio dello sviluppo, dimostra che nell'apice vegetativo si trovano le estremità delle cinque ortostiche fogliari. Sono, con altre parole, le estremità dei cinque sinfilli elementari esistenti in questa specie di pianta (1). Ovviamente, nel piano

(1) Sulla interpretazione della costituzione morfologica del corpo delle piante vascolari ad opera di « sinfilli elementari » associati nell'ordine fillotassico si vegga: Catalano G., Merola A., Pellegrini O., La genesi dei rami laterali studiata alla luce della teoria fogliare, *Delpinoa*, IV, 1951. Quivi anche l'ampia bibliografia sulla teoria fogliare.

contrassegnato dalla presenza dell'ultima fronda le cellule dei cinque sinfilli, ancorchè apparentemente tutte eguali, hanno in realtà una diversa età relativa; invero, secondo il settore fillotassico che occupano, esse sono scalarmente più o meno vicine al differenziamento morfologico. Così sulla medesima ortostica della gobba fillopodiale *8* (leggermente spostata, con andamento elicoidale, quale è realmente indicato dalla successione delle frondi adulte precedenti), troviamo la più giovane foglia nascente che sia dato di individuare con sicurezza; essa è costituita, in questo stadio dello sviluppo, unicamente dalle iniziali del suo fillopodio profondo facenti parte del « corpus » dell'apice vegetativo.

Ripetiamo che nessun differenziamento istologico permette, in questo stadio dello sviluppo, di distinguere le cellule meristematiche di pertinenza di ciascuno dei cinque sinfilli elementari, ancorchè sia manifesta la differenza di età relativa, per il semplice fatto della loro disposizione fillotassica. Con altre parole, in tale stadio dello sviluppo le differenze istologiche non sono ancora proporzionate al sia pure ancora minimo differenziamento morfologico. E' chiaro nondimeno che le cinque estremità sinfillari riconoscibili all'apice vegetativo a livello del più giovane nodo, qual'è quello rappresentato dalla presenza della gobba fillopodiale (*8*), sono nè più nè meno che cinque entità morfologiche embrionali o potenziali e che nelle loro cellule debbono ravvisarsi le iniziali delle varie parti che compongono tali entità allo stato adulto. Queste entità morfologiche non sono altro che le foglie e le parti più evidentemente riconoscibili sono i rispettivi fillopodi, primi a differenziarsi.

Secondo una interpretazione recente (1), i gruppi di cellule iniziali di cui si può chiaramente riconoscere il futuro destino morfologico, sono chiamati *telomi*. Si tratta di complessi pluricellulari, i quali tuttavia si comportano come unità cellulari singole; la costituzione pluricellulare dei telomi si può considerare come una prorogativa dei centri di accrescimento delle Fanerogame, in confronto a quelli delle Crittogame. Come un teloma unicellulare, tuttavia, il teloma pluricellulare, rag-

---

(1) Vedi in proposito: CATALANO G., - Le unità morfologiche della organizzazione vegetale e la teoria fogliare, *Delpinoa*, I (1948).

giunta che abbia una data composizione, subisce una divisione simile, almeno per i suoi risultati, ad una dicotomia. Da questa divisione dicotomica del teloma terminale di ciascun sinfillo elementare traggono origine, verso l'interno, le iniziali telomiche di una nuova foglia e precisamente della sua parte fillopodica (Tav. I, fig. 2, all'interno di *8*), mentre il ramo esterno della dicotomia continua per mezzo di cellule somatiche (allontanandosi però dalla direzione verticale) il teloma originario dando origine a quella parte della foglia tutt'ora concresciuta, ma già nettamente distinta, che è la *gobba fillopodiale* (*8*). Questa parte della foglia corrisponde, allo stato adulto, al *fillopodio distale,* vale a dire al prolungamento inferiore nodale di ogni foglia dove decorrono i fasci della così detta *traccia fogliare;* mentre in alto essa si emancipa dalla concrescenza con gli altri fillopodi, prolungandosi nell'abbozzo della fronda libera. Perciò in ogni sinfillo elementare ogni foglia nasce dalla foglia precedente (sottostante) per una dicotomia, almeno apparente, del teloma terminale; e più precisamente, la fronda di questa, col relativo fillopodio distale è il ramo esterno (periferico) della dicotomia, mentre il ramo interno (centrale) è costituito dalle iniziali fillopodiali profonde di una nuova foglia.

Sarebbe tuttavia inesatto pensare che questa dicotomia dei telomi fogliari avvenga precisamente in un piano orizzontale. Anzi, dato che un teloma è un complesso pluricellulare di iniziali, la dicotomia in realtà è solo - ripetiamo - un'apparenza finale, in quanto cioè si mettono in evidenza, a sviluppo ultimato, un ramo esterno costituito dalla fronda libera ed uno interno, costituito dal fillopodio della foglia superiore. Ma, analizzato alla sua origine, questo finale risultato dipende dalle segmentazioni periclinе che subiscono le iniziali componenti ciascun teloma fogliare, le quali segmentazioni non sono mai simultanee, bensì procedono da un margine all'altro, seguendo una linea elicoidale. La segmentazione periclina di ogni cellula del teloma separa all'esterno una cellula del fillopodio distale o gobba fillopodiale, che ulteriormente si prolunga in fronda libera, ed all'interno una cellula del fillopodio profondo di una nuova foglia soprastante. La profondità cui avvengono le segmentazioni periclinе corrisponde alla futura zona di separazione della fronda, tenuto conto, bene inteso, dell'accrescimento che intanto subiscono i relativi

tessuti; ma, dato l'andamento elicoidale delle segmentazioni questa zona di separazione è anch'essa una linea elicoidale, il che val quanto dire che l'attacco della fronda nella regione nodale ha luogo a differente altezza.

La ramificazione ascellare, come fu ampiamente dimostrato in altro lavoro (1), trae origine, in ogni sinfillo elementare, da una ulteriore divisione dicotomica delle iniziali telomiche del fillopodio di ogni nuova foglia; il ramo interno di questa nuova dicotomia dà luogo alla prima foglia (« protofillo ») della ramificazione laterale, che sarà anch'essa costituita da sinfilli elementari. Per questo essa sorge al confine fra una fronda e il fillopodio della foglia omostica successiva (« ascella fogliare »). Tuttavia l'effettivo sviluppo dei nuovi telomi ascellari si dimostra largamente dipendente dalle condizioni trofiche dell' ambiente ed anzi si può considerare come un adattamento specifico a tali condizioni. Invero, in taluni casi, pur esistendo la divisione dicotomica generatrice della ramificazione ascellare, lo sviluppo del ramo ascellare può mancare sistematicamente, come accade appunto nella pianta da noi qui studiata.

La fronda pertanto è nulla più che la continuazione del fillopodio, dovuta al differenziamento del ramo periferico di iniziali telomiche che continuano acropetamente il loro accrescimento, esaurendosi infine nei tessuti definitivi delle parti libere, così dette appendicolari, della foglia (base, picciuolo e lamina). Il fillopodio distale di ogni foglia che precede la fronda è già riconoscibile nei più giovanili stadi dello sviluppo, grazie al protendersi del « corpus » dell'apice vegetativo come in una gobba verso una delle cinque direzioni, nel caso della fillotassi quinconciale. La linea lungo la quale, in ciascun sinfillo elementare avviene la divisione del teloma in fronda e fillopodio della foglia superiore si riconosce per la presenza di alcuni strati di cellule rettangolari di separazione, in seno alle quali si individuano, al punto giusto, le due epidermidi combacianti della fronda libera e del fillopodio più giovane sovrastante. Con altre parole, si ha che in ciascun sinfillo elementare la materiale separazione della fronda libera dal giovane fil-

(1) La genesi dei rami laterali, etc., *Delpinoa*, IV (1951).

lopodio della nuova foglia sovrastante è annunziata da una chiara distinzione dei tessuti della foglia considerata, che ne costituiscono il fillopodio distale ancora aderente; epperò gli strati di separazione sono l'espressione finale della originaria dicotomia verificatasi nel teloma.

Va infine ricordato che nella pianta da noi qui studiata ogni *nodo* dei cinque sinfilli elementari (ossia ogni piano in cui avviene la dicotomia del teloma generatore delle foglie) è distanziato grazie ad un vistoso accrescimento dei tessuti fillopodiali congenitamente aderenti, per la qual cosa si formano dei lunghi internodi fra un nodo e l'altro situato a 2/5 di circonferenza.

In conclusione, l'analisi del centro di accrescimento apicale della pianta di *Papaver somniferum* permette di scomporre tale centro in tanti settori morfologici quante sono le ortostiche fillotassiche, cioè cinque, e di attribuire a ciascuno di essi il valore di un *sinfillo elementare,* che in ultima analisi non è che una serie lineare di unità morfologiche - le foglie - che nascono l'una dall'altra per un processo di divisione dicotomica delle iniziali telomiche apicali. Il corpo vegetativo della pianta risulta dalla associazione di questi cinque sinfilli elementari, i cui telomi subiscono il differenziamento (divisione dicotomica ed accrescimento) secondo il ritmo e la simmetria quinconciale.

CAPITOLO II

Costituzione dell'apice vegetativo di *Papaver somniferum* nella fase riproduttiva

Piantine di pochi centimetri di altezza, raccolte ai primi di maggio del 1953, presentavano già manifesto il bocciuolo fiorale all'estremità del fusto, sotto forma di un ingrossamento non più grande della testina di uno spillo. La presenza di questo bocciuolo denotava ovviamente che il processo di differenziamento delle foglie vegetative a quella data era finito, pur essendo ancora la maggior parte di queste allo stato di piccole frondi libere o addirittura di sole gobbe fillopodiali molto ravvicinate l'una all'altra. Grazie allo studio di molti esemplari raccolti fra la fine di Aprile ed i primi di Maggio di quell'anno siamo riusciti a sorprendere il momento critico - per così esprimerci - del passaggio dalla struttura e dall'ordinamento delle foglie vegetative alla struttura ed all'ordinamento delle foglie fiorali (1).

E' noto che i mutamenti morfologici che si riscontrano nel fiore rispetto alla fase vegetativa consistono essenzialmente nella disposizione fillotassica delle foglie fiorali, che è sempre verticillata, almeno osservando ad occhio nudo, e inoltre nel profondo cambiamento dei caratteri delle frondi relative, che si intonano sopratutto alla necessità della vita di relazione con l'ambiente, ai fini della staurogamia. Tuttavia i rapporti della fillotassi verticillata con la disposizione e le funzioni delle foglie della fase vegetativa sono tali che non sarebbe lecito alcun dubbio sul graduale trapasso di queste a quelle.

---

(1) Sulla morfologia dei fiori delle Papaveraceae si vegga: Joshi A. C., Some abnormal flowers of *Argemone mexicana* and their bearing on the morphology of the gynaecoeum of Papaveraceae, *Ann. of Botany*, X, 1939; Arber A., Studies in flower structure. IV, On the gynaeceum of *Papaver* and related genera, *Ib.*, 1938; Dickson J., Studies in floral anatomy. II, The floral anatomy of *Glaucium flavum*, with reference to other members of the Papaveraceae, *Journ. Linn. Soc.*, London, 1935.

Nella pianta da noi studiata la composizione dei telomi fillopodiali calicini ad opera degli stessi cinque telomi dei sinfilli elementari che sono palesi nella fase vegetativa è cosa che risulta manifesta dallo studio del differenziamento delle frondi sepaline. Sono queste, come è noto, nel *Papaver,* in numero di due; la loro base d'inserzione è una semicirconferenza; oltre a ciò si riconosce un evidente dislivello fra l'una e l'altra ed una differenza di ampiezza abbastanza palese. A tutto ciò va aggiunto che il sepalo inferiore, che è appunto il più ampio, è situato, leggermente spostato verso destra, nella posizione fillotassica che in base all'ordine quinconciale spetterebbe a una ulteriore foglia vegetativa (Tav. I, fig. 3, *7* sopra *2*). A sua volta il sepalo superiore, *8*, situato a 180° rispetto al primo, corrisponde, ma con un più accentuato spostamento nello stesso senso del primo, ancora a una foglia vegetativa situata sulla ortostica della foglia *3* (fig. 3 della Tav. I). La contrazione dei telomi, la forte riduzione dell'accrescimento internodale e lo spostamento elicoidale, per cui in realtà le ortostiche non sono esattamente verticali, sono fatti sufficienti a spiegare il passaggio dalla disposizione alterna quinconciale a quella verticillata. Tenuto conto di queste modifiche, si può ritenere che il differenziamento delle foglie calicine proceda secondo uno schema analogo a quello delle foglie vegetative. Invero le tre ultime foglie vegetative (Tav. I, fig. 3, *4, 5* e *6*) si possono considerare, nel loro complesso, come il ramo esterno dell'apparente dicotomia delle iniziale telomiche contratte in un unico anello olociclico, il cui ramo interno è invece costituito dalle iniziali indistinte del fillopodio profondo calicino pure olociclico. Infatti i fillopodi distali delle tre ultime foglie vegetative *4, 5* e *6* (visibili nei piani sottostanti a quello della fig. 3) occupano ciascuno, al massimo, un arco di 144°; si ha quindi, al livello in cui comincia a differenziarsi il calice, una contrazione dei telomi di almeno 72°. Ma a sua volta lo spazio occupato dai fillopodi delle tre ultime foglie vegetative rappresenta indubbiamente una tappa della contrazione dei cinque telomi sinfillari vegetativi che occupano invece due circonferenze, epperò non è da pensare affatto che i telomi olociclici dell'apice vegetativo nella fase fiorale corrispondano soltanto a due o a tre dei telomi vegetativi come potrebbe far credere a primo acchito l'andamento fillotas-

sico, ma sono costituiti da tutti e cinque i telomi vegetativi stessi che vi sono - per così dire - rappresentati dalle loro iniziali o da una parte di esse ristrette in più piccolo spazio.

Con altre parole, si può concludere affermando che le due foglie calicine di questa pianta e tutte le altre foglie fiorali che ne derivano non sono già, come potrebbe far credere l'andamento fillotassico, due unità morfologiche di due soli sinfilli elementari; bensì che alla loro costituzione concorrono i telomi di tutti e cinque i sinfilli elementari.

Colla costituzione di telomi olociclici e colla forte riduzione dell'accrescimento internodale è connesso l'insorgere della disposizione verticillata, la quale, per quel che si è detto, è soltanto un'apparenza microscopica, mentre in realtà lo studio ontogenetico dimostra che anche nella regione fiorale vige l'andamento alterno ed elicoidale del differenziamento. La separazione delle ultime frondi vegetative dal fillopodio profondo calicino, che somiglia, per i suoi effetti finali, ad una dicotomia, in realtà è dovuta alle segmentazioni pericline delle iniziali che compongono i telomi relativi a forma di arco, segmentazioni che non hanno mai luogo simultaneamente allo stesso livello, ma procedono da un estremo all'altro dell'arco. Tenuto conto di ciò anche i fillopodi delle foglie fiorali sono alterni, così come lo sono i rispettivi prolungamenti frondeali liberi (sepali, petali e stami), nei quali anzi l'alternanza e l'andamento elicoidale sono quasi visibili ad occhio nudo.

Lo stesso andamento si osserva per quanto concerne la separazione dei fillopodi distali calicini e dei loro prolungamenti frondeali liberi o sepali, dal fillopodio profondo del 1° verticillo corollino. Nelle figure 3 e 4 della Tav. I si osservano due stadi successivi molto giovanili di questa dicotomia e del suo reale andamento elicoidale che lascia all'interno, ripetiamo, le iniziali del fillopodio profondo del 1° verticillo corollino ed ha come ramo esterno le due gobbe fillopodiali sepaline, ossia i due fillopodi distali che ben presto trapassano, sempre con andamento elicoidale, nei piani superiori, nelle due frondi (sepali). Nella fig. 4, che rappresenta sempre uno stadio molto giovanile, questo passaggio è quasi del tutto attuato. Notevole è che il differenziamento comincia per entrambi i sepali dallo stesso punto.

Dopo l'abbozzo delle frondi sepaline si osserva una lunga fase di riposo nell'apice vegetativo, in cui all'interno sono soltanto distinguibili, dal punto di vista istologico, gli strati delle iniziali meristematiche degli ulteriori verticilli fiorali, senza però alcun contrassegno che denoti la loro futura destinazione. Soltanto per lo strato o gli strati immediatamente in contatto con gli abbozzi sepalini e delimitati dal dermatogeno si può affermare, grazie al criterio topografico, che certamente rappresentano il punto di partenza del 1° verticillo corollino. Tutto quel che si può dire, in questo stadio dello sviluppo, è che queste iniziali telomiche dei successivi verticilli fiorali constano di parecchi strati olociclici concentrici indistinti l'uno dall'altro, ma tuttavia ben distinti dalle cellule centrali che anche in questa fase dello sviluppo sono diverse da quelle dal « corpus » periferico (Tav. II, fig. 5). Gli strati olociclici di iniziali telomiche che costituiscono questo « corpus » aumentano di numero, e con ciò aumenta il diametro dell'apice vegetativo, prima che si renda manifesto, coll'effettivo abbozzo almeno delle gobbe fillopodiali, la loro reale appartenenza ai singoli verticilli. La funzione di vita di relazione delle frondi fiorali (petali, stami e carpelli) esige una maggiore libertà di sviluppo ed una autonomia che certo non compete ai rispettivi fillopodi. In questo senso riesce ben comprensibile come da iniziali telomiche olocicliche si sviluppino fillopodi profondi egualmente olociclici, mentre questi invece si prolungano in fillopodi distali emiciclici o anche meno ampi e finalmente in frondi divise ed alterne.

Nella Tav. II la fig. 6 rappresenta una sezione trasversale dell'apice vegetativo nella fase fiorale a un livello pressocchè corrispondente a quello rappresentato dalla fig. 3 della Tav. I, ma ad uno stadio di sviluppo notevolmente più avanzato. Si riconosce sempre che alle cinque frondi vegetative seguono, nell'ordine fillotassico, i due fillopodi calicini, il sottostante (*6*) più sporgente del successivo (*7*), all'interno dei quali si osserva il fillopodio profondo olociclico, già abbastanza differenziato dei successivi verticilli fiorali. La fig. 7 della stessa Tav. II mostra uno stadio di sviluppo ancora più avanzato, sempre tuttavia a livello del fillopodio distale calicino, con incipiente inizio del margine di uno dei sepali (a sinistra), lasciante all'interno il fillopodio profondo dei rimanenti verticilli fiorali indistinti. La

fig. 8 mostra invece la sezione dell'apice vegetativo fiorale ricinta dalle due frondi sepaline completamente libere (*1* e *2*), mostrante quattro gobbe fillopodiali corolline ed androceali. Le due più grandi, alterne coi sepali (*3* e *4*), corrispondono al 1° verticillo di petali ed al corrispondente verticillo androceale opposto (il 1°). Nella gobba di sinistra, più adulta, a norma dell'andamento elicoidale del differenziamento, si delineano chiaramente all'esterno gli strati pertinenti alla gobba fillopodiale del 1° petalo. Le altre due gobbe più piccole opposte ai sepali contengono indistintamente il fillopodio distale del 2° verticillo corollino e del 2° verticillo androceale.

Secondo l'analisi morfologica il fillopodio olociclico del 1° verticillo corollino sorge da una apparente dicotomia, di cui il ramo esterno sarebbe l'insieme dei due sepali. L'andamento scalare del differenziamento di tutti gli organi fiorali, a cominciare dai sepali stessi, dipende evidentemente dalla già ricordata origine dei telomi fiorali, ossia dalla contrazione dei cinque telomi vegetativi, per la qual cosa si può pensare che le iniziali che compongono il teloma olociclico non sono tutte della stessa età o, per meglio dire, non sono tutte egualmente prossime al differenziamento.

A sua volta il teloma olociclico del 1° verticillo corollino, nel dividersi dicotomicamente, separa all'esterno le gobbe fillopodiali distali emicicliche dei due primi petali (Tav. II, fig. 8, *3*) non però contemporaneamente e lascia come ramo interno della stessa dicotomia il fillopodio profondo del 1° verticillo androceale; ed analogamente, il teloma olociclico del 2° verticillo corollino (Tav. II, fig. 8, *5* e *6*) separa all'esterno le due gobbe fillopodiali distali emicicliche o anche più ristrette del 2° verticillo di petali ed all'interno il fillopodio profondo del 2° verticillo androceale.

La fig. 9 della Tav. III rappresenta un piano più elevato di quello della fig. 8 della Tav. II; vi si osserva, a sinistra, il 1° petalo (fronda) del 1° verticillo corollino, mentre il corrispondente opposto (a destra) è, a questo livello, aderente e confuso col fillopodio distale del 1° verticillo androceale. Similmente, sotto al petalo a sinistra nella stessa fig. 9 si osservano i primi stami del 1° verticillo androceale, mentre i corrispondenti opposti si rendono manifesti solo in un piano superiore. Le altre due

gobbe fillopodiali alterne della fig. 9 sono costituite da fillopodi corollini ed androceali tutt'ora indistinti, a questo livello. La fig. 10 mostra il 2° petalo (fronda) del 1° verticillo corollino (a destra) e tutto il 1° verticillo di frondi (stami) androceali.

Con andamento analogo si separano un 2° e un 3° verticillo androceali. Gli stami corrispondono a petali a base assai ristretta. Già nel 2° verticillo corollino la base dei petali, specialmente di quello superiore, eguaglia quasi quella degli stami. Si hanno quindi un fillopodio androceale profondo emiciclico per parte (opposti), che si prolungano in alto in tante gobbe fillopodiali distali più ristrette che continuano a loro volta ciascuna in uno stame libero con differenziamento scalare elicoidale, a partire dal petalo più alto del 2° verticillo corollino.

L'ultima dicotomia apparente separa dai fillopodi distali emiciclici del 3° verticillo androceale un emiciclo di iniziali carpellari per parte, le quali si differenziano pure con andamento scalare elicoidale, ma estremamente ridotto, così che il differenziamento può considerarsi simultaneo. Le iniziali telomiche gineceali si esauriscono colla formazione delle foglie carpellari che sono in numero di 8, almeno in origine, e congenitamente concresciute per i margini lasciando all'interno il gruppo delle cellule midolligene, che ancora si prolunga in alto per qualche tratto, a guisa di una caliptra apicale. (Tav. III, fig. 12).

Che l'androceo di *Papaver somniferum* sia ordinato in tre verticilli alterni è cosa che si rende palese solo grazie allo studio ontogenetico. L'accennato principio della libertà della fronda, resa necessaria dalla natura particolare della sua funzione di vita di relazione, raggiunge appunto nelle foglie androceali (stami) la massima espressione. Quando infatti noi parliamo di verticilli androceali nel Papavero ci riferiamo appunto all'esistenza di tre piani di fillopodi androceali olociclici; ma le frondi di ciascuno di essi dimostrano tuttavia una chiara disposizione verticillata alterna e scalare, raggiungendo mediante la divisione e suddivisione della parte libera in numerose lacinie (stami) una grande complessità di organizzazione.

Ripetiamo che sussiste un rapporto di derivazione fra un verticillo fiorale e l'altro, grazie alla divisione dei telomi che separa, in ogni caso, come in una dicotomia, all'interno le ini-

ziali del fillopodio profondo del verticillo seguente, lasciando invece all'esterno il fillopodio distale del verticillo precedente omostico, che più in alto si prolunga nelle frondi libere corrispondenti. L'alternanza è un fatto che riguarda le frondi; è riconoscibile ancora nei fillopodi distali aderenti, ma nelle frondi è certamente in relazione con la necessaria libertà connessa alla loro peculiare funzione di vita di relazione.

Se è vero che i telomi fiorali derivano da una contrazione dei cinque telomi vegetativi, con grande riduzione dello sviluppo internodale fra l'uno e l'altro, risulta che tutti e cinque i sinfilli elementari presenti nella costituzione morfologica della pianta di Papavero prendono parte alla formazione del fiore, dando luogo, ciascuno, a una parte dei relativi verticilli. Ciò ci sembra importante e razionale. Invero in ogni sinfillo elementare deve vedersi non già un settore della pianta cui è affidata la formazione di alcuni organi, ma tutta la pianta stessa, ed ogni sinfillo elementare è depositario virtuale di tutti gli organi e di tutti i caratteri specifici. Perciò non sarebbe assurdo pensare, per ipotesi, ad una possibile autonomia funzionale di ciascuno dei sinfilli elementari; forse anzi, sperimentando opportunamente si potrebbe raggiungere la dimostrazione di siffatta autonomia, prevedibile in linea teorica. Tuttavia appare certo che questa autonomia è assai più ridotta o forse anche annullata nella regione fiorale, dove pertanto l'organizzazione più evidentemente presenta un carattere ancora più decisamente unitario. Questa perdita di autonomia si palesa in quanto le estremità telomiche dei sinfilli elementari nella regione fiorale invece di dar luogo, ciascuna, ad un organo definito, cioè ad una foglia, si fondono in telomi più complessi; inoltre si ha un cambiamento nel ritmo dell'accrescimento internodale, una forte riduzione dello stesso e finalmente una esaltazione della autonomia della parte frondeale di ciascun filloma fiorale, in rapporto con la sua diversa funzione.

Ciò nondimeno, anche nella regione fiorale rimangono indizi sufficienti a dimostrare la derivazione di essa da quella vegetativa; fra questi indizi ricordiamo l'andamento scalare del differenziamento dei due sepali, dei quattro petali e delle sei frondi androceali, ciascuna divisa in molte lacinie che sono appunto gli stami; ordine scalare che si palesa altresì attraverso

la chiara successione spiralata delle frondi rispettive o delle loro lacinie, laddove i rispettivi fillopodi olociclici sono contratti in piccolo spazio per la soppressione dell'accrescimento internodale.

Col profondo cambiamento dei caratteri della organizzazione morfologica nella regione fiorale della pianta, che tuttavia discendono da quelli in atto nella regione vegetativa, va messo in rapporto il cambiamento della funzione, cioè l'instaurarsi della funzione riproduttiva; ma per questa tuttavia può postularsi, analogamente, una derivazione dalle funzioni trofiche che hanno avuto sede nella precedente fase vegetativa. Invero nella regione fiorale si attuano i fenomeni precursori e di accompagnamento della separazione del « plasma riproduttore » dal plasma vegetativo. E' precisamente questa separazione che giustifica la distinzione, nella storia dello sviluppo della pianta, di due periodi, come già abbiamo detto, ossia uno trofico e l'altro riproduttivo. Quest'ultimo consegue al precedente quasi come una sorta di maturità intervenuta nella fase precedente, che ne rappresenta la premessa necessaria; e nelle Fanerogame, quale segno morfologico del passaggio dall'una all'altra fase può prendersi l'abbozzo delle foglie calicine.

Ora, poichè la divisione del teloma di ciascun sinfillo elementare in fronda e fillopodio di una ulteriore foglia è una forma di accrescimento strettamente condizionata dal favore delle condizioni dell'ambiente, risulta che, almeno teoricamente, essa potrebbe essere ritardata o magari potrebbe mancare del tutto qualora le condizioni dell'ambiente decorressero, per ipotesi, indefinitamente favorevoli alla vita vegetativa dello individuo specifico considerato. E' una correlazione di fatti analoga a quella che abbiamo messa in rilievo a proposito della ramificazione ascellare, ma tuttavia avente un carattere più fondamentale, laddove l'insorgere delle ramificazioni laterali sotto l'influenza del favore dell'ambiente appare un fatto subordinato. Pertanto non potrebbe sussistere alcun dubbio sul concetto che la funzione della riproduzione sia strettamente interdipendente dall'azione dell'ambiente e quindi ci appaia, come abbiamo detto, quasi come la conseguenza di una sorta di esperienza attuatasi durante la vita somatica o vegetativa. La conseguenza di questa esperienza, ossia, ripetiamo, la separa-

zione del plasma riproduttore dal plasma vegetativo nelle varie specie di viventi vegetali è divenuta un fatto automatico a causa del ritmo automatico con cui variano le condizioni dell'ambiente favorevoli alla vita vegetativa. E' ovvio, per altro, che per ogni specie di Vegetali si tratta piuttosto di un complesso di fattori biologici esterni, di cui l'organismo attua la esperienza; ma non è difficile concepire che vi possono essere anche dei fattori determinanti interni che rendono automatico il cambiamento di fase. Tuttavia è anche vero che la causa prima di questo automatismo è ecologica, risiede cioè nella necessità dell'adattamento all'ambiente, epperò anche la funzione di riproduzione, per la quale si rinnovano gli individui rappresentativi delle diverse specie vegetali, ci appare in ultima analisi quale un grandioso adattamente delle funzioni trofiche e di conservazione degli organismi (1).

---

(1) L'intero argomento della interdipendenza delle funzioni vegetative e di quelle riproduttive nei Vegetali, queste ultime manifestantisi colla fioritura, dalle condizioni dell'ambiente e in modo particolare dalla durata relativa del giorno e della notte, forma oggetto, com'è noto, della dottrina del *fotoperiodismo*, che oggi ha avuto larghissimo sviluppo, specialmente per le importanti sue applicazioni. Si vegga, per tutte, l'opera sintetica di MURNEEK A. E. and WHYTE R. O., Vernalization and Photoperiodism (symposium), *Chronica Botanica*, Waltham, 1948. Numerose ricerche han dimostrato che se specie longidiurne vengono tenute costantemente a giorno breve esse persistono nella fase vegetativa. Lo stesso si è dimostrato per specie brevidiurne tenute a giorno costantemente lungo. Tuttavia questo passaggio dalla fase vegetativa a quella riproduttiva, per quanto grandemente influenzato dall'ambiente, sembra essere anche subordinato ad un certo « ritmo endogeno » delle diverse specie, come BUNNING e la sua scuola avrebbero dimostrato (BUNNING E., Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, Springer, Berlin, 1953). Ma tale ritmo endogeno non limita per nulla l'affermazione testè fatta perchè esso stesso può essere interpretato come instauratosi sotto l'azione di determinate condizioni ambientali.

CAPITOLO III

Cause del differenziamento del plasma riproduttore in due plasmi « sessuali »

Abbiamo sopra accennato che, come primo segno morfologico del passaggio dalla fase trofica dell'ontogenesi alla fase riproduttiva può assumersi l'abbozzo delle foglie calicine. Queste foglie tuttavia sono ancora abbastanza simili alle foglie vegetative, specialmente per il fatto che il plasma delle cellule che compongono i telomi, da cui esse discendono, si esaurisce totalmente nella loro costruzione (fillopodi e frondi sepaline). Lo stesso può dirsi al riguardo della formazione delle foglie corolline, ancorchè il differenziamento di queste ai fini della riproduzione sia certamente più spinto. Ma alla formazione delle successive foglie fiorali prende parte anche un plasma inesistente nelle foglie vegetative e in quelle calicine e corolline; questo plasma è precisamente il « plasma riproduttore », ed è contenuto in cellule provenienti da segmentazioni di iniziali situate nel « corpus » del teloma e disposte, come sopra fu rilevato, in serie concentriche olocicliche (Tav. II, fig. 5). Sarebbe una ricerca oltremodo interessante quella che si proponesse di seguire le segmentazioni di queste cellule del « corpus », attraverso l'abbozzo frondeale di uno stame o di un carpello in cui si separano gradatamente le cellule somatiche del filamento, del connettivo, etc. o rispettivamente della placenta, del tegumento o della nocella, ecc., fino a che si rendono finalmente manifeste le cellule depositarie del plasma riproduttore, ossia le cellule madri del polline o del sacco embrionale. Tale modalità di sviluppo fa pensare quasi ad un processo di epurazione che si svolge durante la segmentazione delle iniziali telomiche delle foglie androceali o gineceali, per cui tutto il plasma somatico viene utilizzato per la formazione degli organi rispettivi, fino all'isolamento del plasma riproduttore.

Per meglio fissare le idee sarà utile rivolgere la nostra attenzione all'ultima dicotomia che ha luogo nei telomi fiorali

olociclici di *Papaver*, per la quale si separa, all'interno, il fillopodio olociclico gineceale dalle frondi del terzo verticillo androceale (Tav. III, figg. 11 e 12). Per quel che si è detto alla fine del cap. precedente questa divisione di fatto consegue manifestamente ad una segmentazione cellulare periclina che avviene nelle iniziali rimaste per ultime a costituire il « corpus » dell'apice vegetativo, delimitate all'interno dal gruppo delle cellule midolligene, che in alto trapassano in una sorta di caliptra a punta ed, all'esterno, dallo strato dermatogenico. Il fillopodio olociclico gineceale si prolunga direttamente nelle frondi carpellari; queste sono, nella pianta da noi studiata, in numero di otto, almeno in origine, collegate congenitamente per i margini in un'unica cerchia (Tav. III, fig. 12). Tuttavia è pur sempre riconoscibile la loro distribuzione in due gruppi di quattro e la posizione alterna dei due gruppi stessi rispetto alle due ultime frondi del terzo verticillo androceale. Tutto ciò ci permette di affermare che fra androceo e gineceo vi è lo stesso rapporto di parentela che si può rilevare fra i precedenti verticilli alterni del fiore; ossia, in altri termini, che l'intero fillopodio olociclico gineceale è fratello delle frondi androceali dell'ultimo verticillo. È per questo che, in omaggio alla prassi ed alla terminologia corrente, noi parliamo di divisione *sessigena* a proposito dell'ultima divisione dicotomica del teloma fiorale.

Invero, per questa ultima divisione si mettono in evidenza gli organi della riproduzione così detta « sessuale »; questo attributo agli organi in questione deriva, come è noto, dal fatto che in essi si differenziano le eterospore dalle cellule madri, e nelle eterospore stesse è, per così dire, anticipata la natura sessuale, che si manifesta poi in seguito all'epoca della gametogenesi. La divisione telomica per la quale si separa il complesso degli organi androgineceali dalle altre foglie fiorali precedenti e dalle foglie vegetative corrisponde, come abbiamo rilevato, alla messa in evidenza del plasma riproduttore rispetto al plasma somatico. Ma poichè il gineceo trae origine dall'ultima dicotomia dei sinfilli elementari si può affermare che la sessogenesi non sia altro che la finale espressione di un ulteriore differenziamento nell'ambito del plasma riproduttore già interamente separatosi e che già mediante precedenti dicotomie si è ripetutamente manifestato in unica forma (androceale). È ben

noto però che fenomeni secondari di sviluppo possono modificare apparentemente questo andamento generale; per es., colla riduzione o soppressione dell'uno o dell'altro dei rami dell'ultima dicotomia. A noi qui basterà soltanto far cenno di queste possibilità, da cui discendono, si può dire, le illimitate modalità di composizione del fiore delle Fanerogame; e ribadire che alle origini la divisione del plasma riproduttore in due plasmi « sessuali » è opera dell'ultima dicotomia dei telomi dell'organismo, il quale è pertanto intrinsecamente ermafrodito (omotallico).

Ma la più importante circostanza che caratterizza, e per noi dà la vera impronta ed il vero significato naturale alla sessogenesi, ossia al differenziamento del plasma riproduttore, è precisamente quella dipendente dal fatto che la dicotomia per la quale si separano i carpelli è sempre l'ultima. Ciò infatti comporta non solo una distinzione cronologica nel differenziamento del plasma riproduttore, ma anche una topografica. Dopo la separazione del complesso del plasma riproduttore da quello somatico, ossia dopo l'abbozzo dei sepali, si ha, come fu già accennato, un lungo periodo di riposo nel centro apicale di accrescimento della pianta, periodo in cui evidentemente vengono elaborati gli organi devoluti alla reale attuazione della riproduzione, la quale comporta, nelle Fanerogame, una vita di relazione con l'ambiente.

Sotto questa luce debbono essere considerati non soltanto i petali ai fini della staurogamia, ma ben anco gli stessi stami ed i carpelli. La sessogenesi ha essenzialmente questa finalità ecologica. Chiameremo il principio naturale che sta alla base di questo differenziamento - per cui, ripetiamo, si conclama la divisione del plasma riproduttore in due plasmi « sessuali », - col termine di *allotopismo,* concetto che include la costante differenza di tempo che intercorre nella genesi dei due plasmi stessi.

Consegue da questo modo di concepire l'origine degli organi fiorali, che il plasma riproduttore è in realtà unico e terminale; esso cioè si mette in evidenza solo dopo un contatto più o meno lungo dell'organismo coll'ambiente mediante gli organi della vita vegetativa, necessario a produrre nel plasma riproduttore stesso quelle impercettibili modificazioni che lo rendono

veramente nuovo, rispetto al plasma riproduttore da cui si è sviluppato originariamente l'organismo stesso. Tale nuovo plasma riproduttore risulta sempre dalla somma degli stessi due plasmi genitori che originariamente contrassero la convivenza nello zigote mediante la gamia; e, trasmesso di teloma in teloma durante lo sviluppo dell'organismo, si raccolse infine nelle cellule madri, che sono pertanto anch'esse uniche, ma sulle quali agisce per ultimo la sessogenesi. Si hanno pertanto, come è noto, cellule madri del polline e cellule madri di sacchi embrionali. In ognuna di queste cellule madri, a parte il loro differenziamento « sessuale », si rivede l'originario zigote da cui si è sviluppato l'organismo, *modificato però, in quanto è stato oggetto di una nuova esperienza biologica durante la vita somatica dell'organismo medesimo* (1).

Pertanto ogni cellula madre, di polline o di sacco embrionale, deve essere considerata, al pari di uno zigote, come la iniziale di un organismo figlio diplonte; e ciò almeno virtualmente, poichè, come è noto, giammai essa si comporta veramente come uno zigote. Un fatto di questo genere, pensabile in linea teorica, potrebbe ascriversi fra gli altri numerosi casi di

---

(1) Il differenziamento del plasma riproduttore in due plasmi « sessuali » oltre che essere una conseguenza inevitabile della loro successione nel tempo cui segue necessariamente anche una loro diversa collocazione nello spazio (« allotopismo ») è anche accompagnato assai spesso da intrinseci caratteri formali e biologici. Così, ad es., secondo quanto ha osservato la PASTRANA in *Begonia Schmidtiana,* lo sporofito ha 13 cromosomi; però se si procede alla conta dei cromosomi nelle cellule di un qualsiasi tessuto di pertinenza del fiore staminifero, si osservano 12 cromosomi; all'opposto, nel fiore pistillifero vi sono sempre 13 cromosomi. Esisterebbe, dunque, un eterocromosoma cui sarebbe legato il sesso femminile. Ciò è particolarmente interessante se si considera che, in questa specie di *Begonia,* l'ontogenesi fiorale dimostra che il fiore maschile e quello femminile si formano a coppia quasi in seguito a dicotomia. Tale singolare fatto, del resto, trova appoggio nella concezione di ACQUA il quale, su base esclusivamente speculativa, aveva già pensato alla possibilità di separazione per una specie di dicotomia del plasma maschile da quello femminile nella genesi degli stami e dei carpelli dei fiori ermafroditi. Si vegga: PASTRANA M. D., Sporogenesis and sex determination in *Begonia Schmidtiana. Amer. Jour. Bot.,* XIX, 1932, p. 365; ACQUA C., La determinazione del sesso nei vegetali. *Boll. R. Staz. di Gels. e Bachicoltura di Ascoli Piceno,* 1924, III, p. 235.

aberrazione della riproduzione, come l'apogamia nelle sue varie forme; ma, pur ammettendone la possibilità in via eccezionale, a noi qui interessa mettere in evidenza le ragioni biologiche per le quali, per quanto consta, non si verifica mai. Esso sarebbe infatti contradittorio con la organizzazione di pianta superiore; le formazioni derivate dalle cellule madri, ossia le spore, i gametofiti ed i gameti sono destinate ad una particolare vita di relazione strettamente connessa con la essenza stessa della riproduzione, che tende al rinnovamento degl'individui mediante la gamia fra plasmi riproduttori estranei, allotopici. Epperò lo sviluppo diretto di una cellula madre di polline o sacco embrionale in un organismo, come fosse uno zigote, equivarrebbe a fare a meno di tali disposizioni proprie delle piante superiori onde assicurare tale risultato; e l'organismo derivante dallo sviluppo diretto di una cellula madre non godrebbe che delle modificazioni utili indotte dalla esperienza della vita fatta nel medesimo ambiente (1).

Ora il significato del differenziamento « sessuale » dei plasmi riproduttori, per cui alcuni di essi sono prodotti dal ramo esterno della dicotomia finale, altri invece sono prodotti dal ramo interno e terminale della stessa dicotomia - e quindi anche il significato della eterosporia - è quello che intende assicurare la gamia fra plasmi riproduttori allotopici, cioè *per lo meno* fra quelli che si mettono in evidenza dopo lo sviluppo de-

---

(1) Non ho potuto trovare in letteratura casi nei quali si ha sviluppo dell'embrione direttamente da una cellula madre (e credo che realmente non siano stati riscontrati, perchè riviste sintetiche sull'argomento, fatte da specialisti, non ne fanno cenno). I fatti noti più vicini ad una tale supposizione sono quelli che si riferiscono a quel gruppo di fenomeni che vanno sotto il nome di *partenogenesi diploide* ed *apogamia diploide*. Così HOLMGREN (HOLMGREN J., Zytologische Studien uber Fortpflanzung bei der Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium K., Svenska Vet. - Akad. Handl.*, 1919, LIX, p. 1) in *Eupatorium glandulosum* e ESAU (ESAU K., Morphology of reproduction in guayule and certain other species of *Parthenium. Hildgardia,* 1946, XVII, p. 61) in *Parthenium virginicum* a 2n = 72 trovarono che la cellula madre della megaspora, comportandosi come una normale megaspora, dà origine direttamente e senza meiosi ad un gametofito femminile che perciò ha tutti i nuclei diploidi. Dall'oosfera di tale gametofito si può sviluppare, senza fecondazione, un embrione diploide.

gli organi rispettivi, ossia degli stami e dei carpelli in un fiore ermafrodito. Questa possibilità è largamente attuabile ed è nota sotto la denominazione di « omogamia ». Ma è pure ben noto che, grazie all'adattamento degli organi stessi, si realizza invece, nella maggior parte dei casi, la « staurogamia », cioè la unione fra plasmi riproduttori prodotti da organismi clonali o anche da organismi in vario grado sistematicamente diversi, fino all'ibridismo. Tutto questo, ripetiamo, è prerogativa della organizzazione superiore propria delle Fanerogame e più specialmente delle Angiosperme; ed il differenziamento « sessuale » del plasma riproduttore è precisamente uno dei più importanti caratteri di questa superiorità, in quanto non è altro che lo strumento per cui si attua il contatto coi fattori dell'ambiente necessario alla gamia allotopica.

L'ermafroditismo (omotallismo od espressioni analoghe colle quali si indica nei vari ordini e gradi sistematici di vegetali la simultanea presenza del plasma riproduttore differenziato in due sessi) è veramente la condizione primordiale alla quale si attua la funzione di riproduzione. Ma simultanea presenza non vuol dire nascita simultanea. I sessi in cui si distingue, alla fine, il plasma riproduttore sono sempre *allocronici,* nascono cioè sempre in due tempi successivi, pur potendosi trovare insieme riuniti alla fine del differenziamento. Ridotto alla sua più primordiale espressione l'ermafroditismo consiste nella simultanea presenza dei due plasmi sessuali, ma tuttavia in punti sempre più o meno distanti dell'organismo, o magari in cellule appena contigue o perfino nell'interno di una stessa cellula. Quest'ultima possibilità si può considerare come il primo gradino dell'allotopismo che quindi si potrebbe chiamare *intracellulare,* mentre quello in atto in organismi pluricellulari si potrebbe chiamare allotopismo *di organizzazione*. Ciò potrebbe essere sufficiente alla integrazione della esperienza dell'ambiente mediante la gamia (omogamia); ma a questa possibilità fa riscontro quella per cui il gamete di un organismo ermafrodito serve alla gamia mediante un gamete di altro organismo pure ermafrodito, ma lontano dal primo. Epperò ciò che conta è lo sforzo inteso al contatto coll'ambiente, per sfruttare quei fattori dell'ambiente che permettono di superare la distanza alla quale vivono gli organismi che si riproducono,

siano questi omotallici od eterotallici; uno sforzo di carattere ecologico che sta quindi alla base della vera natura del sesso. Pertanto il differenziamento del plasma riproduttore in gameti maschili e femminili ha il solo scopo di rendere possibile l'appulso reciproco; appulso che, nelle specie più evolute, diventa invece viaggio dell'uno, mobile e periferico, verso l'altro, fermo e centrale. Spermatozoidi ed oosfere non sono perciò due plasmi sessuali, ma un solo e medesimo plasma riproduttore prodotto da due organismi lontani, nei quali si è raccolta l'esperienza dell'ambiente durante la vita somatica da essi vissuta. Il differenziamento formale e più ancora quello biologico hanno lo scopo di attuare l'avvicinamento e finalmente la intima mescolanza, per un processo che ricorda quasi il fenomeno dell'attrazione di corpi caricati di elettricità di segno contrario.

Abbiamo sopra rilevato che l'eterosporia nelle Fanerogame permette di translare l'attributo di sessuale alle spore, agli organi che le producono e perfino agli organismi che portano gli organi stessi. Vi sono tuttavia dei Vegetali, come è noto, in cui i plasmi riproduttori sono contenuti in spore eguali, almeno esteriormente; sono la maggior parte delle Pteridofite e le Briofite. In queste piante, in altri termini, non esiste un processo di separazione delle cellule madri delle spore paragonabile alla sessogenesi delle Fanerogame; epperò ad una felce provvista di sori indifferenziati o ad uno sporogonio di muschio non si potrebbe in alcun modo attribuire una qualifica sessuale. Il sesso invece compare, come è noto, nei prodotti dello sviluppo delle spore, cioè nei protalli; con altre parole, il differenziamento del plasma riproduttore si ha soltanto durante la vita di relazione di questi protalli, che perciò son chiamati « gametofiti ». La eterosporia, rispetto alla omosporia delle Pteridofite e delle Briofite, può essere intesa come una anticipazione, mediante un carattere esteriore (la grandezza) di questo differenziamento. Ciò che è essenziale è però che i gametofiti in questa categoria di Vegetali sono veri e propri organismi autonomi fisiologicamente ed ecologicamente, cioè capaci di prolungare la vita di relazione dell'individuo coll'ambiente mediante un organismo, non solo per quanto riguarda strettamente il compimento della funzione di riproduzione, come nelle Fanerogame, ma anche per quanto ha attinenza ad una vita trofica vegetativa, che

nelle Briofite è particolarmente vistosa e lunga. La omosporia è al tempo stesso la dimostrazione della originaria condizione di ermafroditismo od omotallismo che affetta tutti gli organismi capaci di riprodursi: infatti la eterosporia può intendersi come derivata da una originaria omosporia omotallica (di cui si ha esempio nelle Felci) per un ritmico arresto intercalare del differenziamento del plasma riproduttore in essa virtualmente esistente, combinato coll'accrescimento dell'organismo, per la qual cosa in definitiva i plasmi sessuali vengono effettivamente separati in punti diversi dell'organismo stesso, secondo il principio già enunciato dell'allotopismo (1).

Come si vede, la causa fondamentale cronologica del differenziamento, in rapporto all'influenza dell'ambiente, si traduce sempre in una manifestazione di allotopismo. Così è anche se si considera il processo di separazione dell'intero plasma riproduttore dal plasma somatico; il fiore infatti nelle Fanerogame e qualsiasi altro organo di riproduzione conosciuto in ogni altro ordine e grado sistematico di Vegetali, conseguono sempre ad un periodo di vita vegetativa. La qual cosa chiarisce abbastanza bene, secondo il nostro modo di intendere la natura della riproduzione, in che cosa consista questo plasma riproduttore e in che cosa differisca dal plasma somatico. È, in sostanza, lo stesso plasma iniziale genitore dell'organismo specifico, un idioplasma, che si mette in evidenza dopo una esperienza dell'ambiente attuata per tramite del plasma somatico e quindi impercettibilmente modificato. L'efficienza di questa modificazione sarà ovviamente tanto più alta quanto più lunga è stata questa esperienza dell'ambiente, ma anche quanto più diverso è stato l'ambiente che la provoca. Ora il ritmo del tempo non è mutabile; esso è uno dei fattori ineluttabili dell'adattamento del corpo. Pertanto la durata dell'esperienza dell'ambiente è perentoriamente stabilita dall'adattamento al ritmo delle condizioni ambientali; e quindi per l'efficienza della riproduzione non rimane che l'allotopismo. Ora il sesso è il differenziamento di due plasmi riproduttori allotopici, che integrano mediante la

---

(1) Nei protalli delle filicinae si ha, in qualche caso, dioicismo costante (Czaja A. T., Zur Frage der habituellen Diocie bei *Onoclea Struthiopteris*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, XLII, 1924, p. 300).

gamia la rispettiva esperienza dell'ambiente diverso in cui si sono sviluppati.

La gamia è pertanto il punto centrale e culminante della riproduzione. È una convivenza dei due plasmi riproduttori allotopi, che ripristina le energie vitali e la facoltà di adattamento all'ambiente. Questa convivenza può essere breve o di lunga durata, ma in ogni caso ad essa segue la separazione delle nuove iniziali vegetative degli organismi riprodotti (figli) mediante la cariocinesi riduzionale.

Una tale origine ecologica del sesso, mentre conferma la sua realtà ed immanenza naturale, comporta ovviamente il concetto che il differenziamento dei plasmi riproduttori sia improntato precisamente alle necessità ecologiche. Come abbiamo già accennato, questa necessità ecologica si riassume essenzialmente nel superare le distanze che s'interpongono fra i plasmi destinati alla gamia. Per questo si ha anche un differenziamento formale e fisiologico che permette di distinguere i plasmi riproduttori stessi in gameti *maschile* e *femminile*: quest'ultimo contradistinto dalla immobilità e dalla disponibilità di sostanze alimentari; il primo invece insignito essenzialmente dalla facoltà di movimento. Questi attributi della mascolinità e della femminilità si attuano esclusivamente per mezzo del plasma somatico, che sempre accompagna i gameti stessi.

Recenti ricerche nondimeno hanno messo in luce il fatto che l'idioplasma riproduttore può presentare dei caratteri formali correlati col differenziamento sessuale. Così ad es. nelle Fanerogame è stata scoperta l'esistenza nel corredo cromosomico di un buon numero di specie, di una coppia di cromosomi eteromorfi; scoperta che è stata messa in relazione con un meccanismo cromosomico di determinazione del sesso dei genitori (1). Lo schema meglio conosciuto di questo meccanismo è quello di cui porge esempio una specie di *Melandrium* (*M. album*), nel cui corredo cromosomico esiste una coppia di cromo-

(1) Lindsay (Lindsay R. H., The chromosomes of some dioecious angiosperms. *Amer. Jour. Bot.*, 1930, XVII, p. 152) ha esaminato oltre 60 angiosperme dioiche, delle quali ben 43 avrebbero eterocromosomi. Una trattazione sintetica dell'intero argomento si trova in Tischler, Allgemeine Pflanzenkariologie, 1953. Vedi anche la nota a pag. 196.

somi eteromorfi, che vengono distinti colle lettere X, Y, ai quali indubbiamente, secondo quanto è stato ripetutamente constatato, è connesso il sesso della specie dioica (1). Per questa ragione tali cromosomi sono distinti dagli altri sotto il nome di « gonosomi », mentre si dicono « autosomi » tutti gli altri. Nella specie di *Melandrium* sopra menzionata vi sono 20 autosomi ed una coppia di gonosomi X Y. In particolare si sa che il gonosoma Y, più grosso, è correlato col sesso maschile, mentre il gonosoma X, più piccolo, è il determinante del sesso femminile.

Ad onta di numerose incertezze e di osservazioni contraddittorie si è oggi fortemente orientati verso l'idea della possibilità di materializzare il carattere sessuale in qualche cosa di sostanziale e di concreto, che si cerca di mettere in evidenza nella struttura più intima del plasma riproduttore. Ma è ovvio che quanto più si discende nella scala della organizzazione dei viventi tanto meno percettibile appare formalmente il carattere in questione. Ad es., non si potrebbe escludere a priori che intimamente connessi col sesso siano gli stessi autosomi, in quanto contengono il gene relativo, senza che esso sia materialmente riconoscibile (2). Ciò va detto per le moltissime specie di piante, nelle quali ancora non si è trovato nulla di paragonabile a quanto esiste in *Melandrium*. Pertanto la causa ecologica del sesso finisce per avere un correlato materiale in qualche cosa di ancora più minuto, qual'è il gene, che tuttavia potrebbe ancora essere morfologicamente individuato. Ma a sua volta l'idea del gene sorge in quanto la sua presenza si suppone sia in relazione con la produzione di ormoni, che sarebbero in realtà i veri determinanti del carattere sessuale o meglio del comportamento sessuale; e quindi la realtà naturale del sesso

---

(1) Ciò è stato messo in evidenza specialmente in seguito alla analisi cariologica di poliploidi ottenuti sperimentalmente. Si vedano, per esempio: KUHN E., Polyploidie und Geschlechtsbestimmung in zweihausigen Blutenpflanzen, *Naturwiss.*, 1942, p. 189; WESTERGAARD M., The relation between chromosome constitution and sex in the offspring of triploid *Melandrium*. *Hereditas*, XXXIV, 1948, p. 257, etc.

(2) Per molte specie vegetali dioiche, dalle Briofite alle Angiosperme, l'analisi genetica ha dimostrato l'esistenza di geni sessuali negli autosomi. Si veda in proposito: ALLEN G. E., The genotypic basis of sex-expression in Angiosperms. *Bot. Rew.*, 1940, VI, p; 227.

si trasferisce da un oggetto concreto ad un fenomeno chimico. Perveniamo così al limite della indagine scientifica, almeno per quanto è dato vedere cogli attuali mezzi di ricerca; poichè al di là di questo fenomeno chimico non c'è altro che la materia vivente in contatto con l'ambiente per mezzo delle sue facoltà fondamentali. Che anche il sesso abbia le sue radici primordiali nella necessità dell'adattamento all'ambiente è una dottrina dimostrata anche sperimentalmente dalla possibilità di suscitare l'uno o l'altro sesso modificando appunto le condizioni dell'ambiente o agendo sulla materia vivente con fattori chimici. Ben s'intende che questo fin'ora è stato possibile realizzare sperimentando su organismi infimi, nei quali cioè la determinazione del carattere « sesso » è soltanto ai suoi primi passi. Solo nelle specie di viventi altamente determinati, vegetali od animali, il sesso si conclama in quella espressione biologica massima che è *l'individuo;* nondimeno, anche in queste un gran numero di fatti dimostra la palese influenzabilità del carattere « sesso » da parte di forze particolari dell'ambiente (1). Epperò alle origini non troviamo che il disegno o l'idea di una funzione, per la quale viene sodisfatta la necessità del contatto e della esperienza dell'ambiente.

---

(1) Oltre che negli organismi inferiori, (Raper R. J., Chemical regulation of sexual processes in the thallophytes, *Bot. Rew.,* 1952, XVIII, p. 447) è dimostrato che variazioni ambientali di diversa natura possono influenzare parzialmente (con produzione di intersessuati) o totalmente (con conseguente inversione del sesso) le normali manifestazioni sessuali di numerose angiosperme. Così, tanto per limitarci a pochi dei moltissimi esempi riportati in letteratura, l'innalzamento di temperatura porta, in *Hyacinthus orientalis,* alla formazione di gametofiti femminili dalle microspore (Stow I., Experimental studies on the formation of the Embryosac-like giant polle grain in the anther of *Hyacinthus orientalis, Cytologia,* I, 1930, p. 417); così modificazioni del normale fotoperiodo possono determinare una certa inversione sessuale nella canapa (Breslavetz L., Ricerche sullo sviluppo dei fiori della canapa in relazione alla inversione sessuale sotto l'influenza del fotoperiodismo. *Bull. Soc. Nat. Moscow.,* XLIV, 1936, p. 182); lo stesso si è osservato in alcune cucurbitacee (Nitsch J. P., Kurtz E. B., Liverman J. L., and Went F. W., The development of sex expression in cucurbit flowers. *Amer. Journ. Bot.,* XXXIX, 1952, p. 32). Lo stesso si dica dell'azione di parassiti animali e vegetali. (Si veda su tutto l'argomento: Loehwing W. F., Physiological aspect of sex in angiosperm, *Bot. Rew.,* 1938, IV, p. 581).

CAPITOLO IV

Origine dei gameti da conidi vegetativi (*)

Come l'analisi morfologica dello sviluppo degli organi riproduttori nelle Fanerogame porta a concludere che essi derivano da quelli della vita vegetativa, così un'analisi delle funzioni riproduttive potrebbe analogamente portare alla dimostrazione che anch'esse discendono da una particolare evoluzione delle funzioni di accrescimento e di moltiplicazione vegetativa. Naturalmente questa recognizione sarà tanto più facile quanto meno spinta sarà la determinazione, nel senso espresso già nei precedenti capitoli; e pertanto ci si potrà aspettare che un'analisi del genere potrà essere feconda di risultati se fatta in primo luogo su vegetali inferiori.

È noto che nel comportamento dei conidi di molte Tallofite inferiori sono state osservate svariate possibilità (1). Ad es. due conidi cigliati (zoospore) vagando nell'ambiente acqueo comune possono casualmente incontrarsi; ma se si tratta di veri conidi, vale a dire di due vere e proprie iniziali vegetative di cloni fisiologicamente indipendenti, il contatto sarà meramente casuale e ad esso seguirà il distacco, conservando ciascuno le prerogative di iniziali vegetative di due organismi di uno stesso individuo specifico. Si possono pure osservare contatti più prolungati, non seguiti da distacco e con sviluppo di due organismi indipendenti ed autonomi; o ancora un contatto più intimo e irreversibile, cui segue sempre lo sviluppo di due organismi fisiologicamente autonomi; o infine un fatto di vera e propria fusione dei due conidi venuti previamente in contatto e quindi la formazione di una cellula doppia, dalla quale si svi-

---

(*) Questa idea traspare anche dal lavoro di MARTENS (MARTENS P., Cycle de development et séxualité des Ascomycètes. *La cellula*, L, 1946, p. 123).

(1) Per le generalità su questo argomento si vedano: KNIEP H., Die Sexualitat der niederen Pflanzen, Fischer, Jena, 1928. MOEWUS F., Zur Sexualitat der niederen Organismen; I, Flagellaten und Algen, *Ergeb. d. Biol.*, XVIII, 1941, p. 287.

luppa un solo organismo, pure formato da cellule doppie. Con questo schema brevemente abbiamo voluto accennare al cambiamento di natura che interviene evidentemente nei conidi; poichè, specialmente nell'ultimo dei casi considerati, è chiaro che non si tratta più di iniziali vegetative di cloni individuali; qualche cosa deve essere intervenuta a modificare la intima struttura del plasma moltiplicatore del conidio per cui questo non è più capace di dar luogo direttamente a un organismo di continuazione individuale (1). Epperò il contatto, dapprima, e poi la intima mescolanza e la convivenza più o meno lunga dei due plasmi in una cellula doppia, hanno il significato di restaurare le condizioni biologiche e biochimiche originarie, affinchè possa comunque attuarsi una continuazione della specie. Quando i conidi sono utili a questa continuazione solo se si fondono a due a due essi diventano *gameti;* in caso contrario essi sono destinati a perire. Abbiamo in altra occasione (2) opinato che le modificazioni che intervengono in questo cambiamento di ufficio dei conidi consistano nello sfasamento delle due funzioni fondamentali della vita, che sono la *percezione* e la *nutrizione* in senso lato; qui pertanto vogliamo brevemente ritornare sull'argomento, con le necessarie delucidazioni.

La vita di un qualsiasi organismo consiste, in ultima analisi, in una successione continua di atti della nutrizione. Nella sua più elementare espressione tale processo si svolge grazie ad un continuo passaggio di acqua e di particolari sostanze in essa disciolte dall'ambiente nel seno dell'organismo, dove finiscono per far parte della sua stessa materia vivente specifica, determinandone l'accrescimento. Le materie necessarie a questo processo di nutrizione sono, in ogni caso, come è noto, sostanze organiche; la maggior parte dei vegetali fabbricano da sè stessi la sostanza organica necessaria al loro accrescimento

---

(1) Anche la frequente constatazione di partenogenesi dei gameti delle alghe, almeno secondo la interpretazione data al fenomeno, sta a dimostrare come in essi sia ancora molto palese l'origine conidica. Si veda per esempio, Moewus F., Die sexualitat und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen uber die Partenogenese der Gameten. *Arch. f. Protistenkde,* XCI, 1931, p. 357.

(2) Catalano G., Ricordi di Filosofia agraria; III, La Filosofia naturale dell'Agricoltura e l'evoluzione dei viventi, *Delpinoa,* V (1952).

per un preliminare processo che si dice « organicazione ». Ora l'esperienza insegna che in tutti i viventi la nutrizione è subordinata non solo alla effettiva esistenza di acqua allo stato liquido e delle materie organiche necessarie nell'ambiente o previamente fabbricate mediante l'organicazione; ma anche al sussistere in questo di condizioni fisiche adatte a ciascuna specie di viventi stessi.

Ciò presume ovviamente nell'organismo l'esistenza di una facoltà di « percezione », senza della quale non sarebbe possile pensare alla sussistenza di quell'equilibrio fra la struttura e le proprietà del corpo vivo e le condizioni fisico-chimiche dello ambiente, per cui il corpo stesso risulta adatto e perfetto per il suo particolare ambiente. La percezione e la nutrizione sono adunque le due funzioni fondamentali di ogni materia vivente elementare, funzioni che vanno pensate strettamente interdipendenti; infatti la inesistenza o la perdita della facoltà di percezione corrisponde alla condizione di un qualsiasi corpo estraneo e senza rapporti coll'ambiente, come è quella di un corpo non vivente qualunque; e similmente la mancanza di nutrizione (o, nei vegetali, la mancanza di organicazione) condurrebbe prima o poi alla medesima condizione.

Fin quando adunque col favore delle condizioni dell'ambiente, le due funzioni discendenti dalle facoltà fondamentali del vivente sono presenti ed operanti in un organismo, questo si continua nel tempo, almeno accrescendo il suo corpo; ma tale accrescimento in tutti i Vegetali, assume la forma di una vera e propria invasione dello spazio, sempre che vi sussistano condizioni tali da costituirvi l'ambiente specificamente adatto. Infatti nei Vegetali il corpo vivente, raggiunto un certo stadio di accrescimento, si divide in porzioni simili più piccole che si accrescono a loro volta, dopo essersi staccate e propagate nello spazio. Sono tali porzioni evidentemente segmenti biologicamente identici a quella da cui si sono staccate, ma capaci tuttavia di una vita fisiologica autonoma; sono dei *cloni vegetativi* di un dato individuo specifico. Quando in particolare le porzioni che si staccano sono singole cellule si dà loro il nome di *conidi,* vere e proprie *iniziali* di accrescimento vegetativo. In questa attitudine alla invasione dello spazio mediante cloni o semplici iniziali vegetative va ravvisato il punto di partenza della riproduzione, che è pure una funzione di continuazione degli organismi viventi, ma anche di rinnovamento coll'adatta-

mento all'ambiente e quindi nell'interesse della specie e della sua evoluzione.

Ora il mutare delle condizioni dell'ambiente, nel senso che diventano improprie ad un indefinito accrescimento dell'individuo trova in questo le facoltà che consentono un immediato adattamento delle funzioni fondamentali. Può avvenire, ad es. che a seguito della percezione del subentrare nell'ambiente di condizioni inadatte all'accrescimento individuale la funzione di nutrizione cada in uno stato paragonabile a quello della *recessività,* restando tuttavia operante e presente la funzione della percezione e quindi in uno stato di *dominanza,* rispetto alla prima; ovvero, reciprocamente, che dopo un vistoso processo di nutrizione e di accrescimento la facoltà di percezione si attutisca o si addormenti cadendo in uno stato di recessività, restando tuttavia la funzione di nutrizione dominante. In nessun caso potrebbe pensarsi ad un annullamento dell'una o dell'altra facoltà; ciò equivarrebbe, come sopra abbiamo rilevato, alla morte dell'organismo. Al contrario, si deve concepire questo sfasamento delle funzioni fondamentali come una condizione transitoria, cui segue la ripresa armonica e simultanea delle facoltà e quindi delle funzioni corrispondenti e di tutte le altre che ne derivano. Questa restaurazione, tuttavia, non potrebbe che essere provocata da una integrazione reciproca dei plasmi così modificati. È chiaro pertanto che la dominanza e la recessività delle funzioni vitali fondamentali in due porzioni di plasma destinate alla continuazione ci si presentino non solo come la conseguenza della « esperienza dell'ambiente » fatta dall'organismo che vi è stato in contatto per un tempo più o meno lungo; ma anche quasi come la forza motrice che ne provoca l'integrazione. La porzione di materia vivente che si stacca per continuare l'organismo non è più capace da sola di continuare la vita individuale del corpo da cui si è staccata, in quanto porta seco le impercettibili modificazioni intervenute appunto nella compagine del plasma in seguito alla esperienza dell'ambiente; ma è destinata a perire se non integra, mediante la gamia, tali impercettibili modificazioni con quelle intervenute in un'altra porzione simile staccatasi da un organismo allotopo.

Con ciò noi abbiamo semplicemente parafrasato quanto è

già genericamente noto sul destino dell'organismo individuale nato dal seno di un organismo genitore: cioè la impossibilità della indefinita continuazione della sua nutrizione e del suo accrescimento e l'ineluttabile finale distruzione dell'organismo stesso, non prima però che, sotto lo stimolo dell'ambiente non sia insorta la funzione riproduttiva quale modificazione delle stesse funzioni generali della nutrizione e dell'accrescimento, che tende a fare dell'individuo nuovamente un *genitore,* cioè un organismo capace di separare plasmi riproduttori allotopi.

Per mezzo di simboli daremo ora una sintesi schematica di questa dottrina, che fa discendere i gameti dai conidi vegetativi e spiega il loro comportamento biologico. Nei conidi autentici, ossia nelle pure e semplici iniziali vegetative di un organismo clonale, debbono sussistere integralmente, come fu già rilevato, tutte le funzioni della vita vegetativa e della vita di relazione, mentre nessun criterio appoggia l'idea del sesso. Chiamando n l'idioplasma specifico di un dato organismo, *P* la sua facoltà fondamentale di percezione ed *N* quella della nutrizione, in un conidio vero e proprio avremo lo schema

$$nPN$$

finchè le condizioni dell'ambiente sono favorevoli alla vita vegetativa. Quando queste condizioni diventano improprie alla continuazione dell'organismo fisiologico, ovvero quando fattori interni agiscono secondo un ritmo determinato ed acquisito stabilmente in particolar modo negli organismi più altamente organizzati, i conidi moltiplicatori che se ne distaccano sono differenti, in quanto non sono più adatti alla diretta continuazione vegetativa, per lo sfasamento delle funzioni fondamentali. Ora vi sono tre possibili modificazioni conseguenti a questo sfasamento delle funzioni fondamentali, nel senso sopra espresso:

1) Conidi nei quali la facoltà di nutrizione diventa recessiva, restando dominante quella di percezione;

2) Conidi nei quali la facoltà di percezione diventa recessiva, restando dominante quella di nutrizione;

3) Conidi nei quali entrambe le funzioni riventano recessive.

Indicando con *p* ed *n* le stesse facoltà *P* ed *N* allo stato di

recessività, le modificazioni dei conidi iniziali possono essere simbolicamente rappresentate come segue:

n.*Pn*

n.*Np*

n.*pn*

Ora le svariate possibilità di comportamento osservate nei gruppi più bassi di Tallofite, nei quali non è ancora chiaramente affermato il differenziamento dei gameti dai conidi vegetativi si spiegano in base a questo schema. Può avvenire infatti che s'incontrino a caso nello stesso ambiente acqueo due plasmi iniziali (ad es. due zoospore di Chlorophyceae) aventi lo stesso schema n*PN;* ma in tal caso si tratterà di autentici conidi ed il contatto sarà puramente casuale e ad esso seguirà il distacco, e la possibilità di sviluppo di un organismo da ciascuno di essi. Così pure possono incontrarsi plasmi dello schema n*PN* ed n*pn;* in tal caso potrà aver luogo un semplice contatto più o meno prolungato o anche una parziale fusione, ma nascerà sempre un solo organismo. Vi è poi la possibilità d'incontro fra due plasmi aventi entrambi lo schema n*pn;* ad essa corrispondono i casi di mancato sviluppo di qualsiasi organismo, in quanto il contatto o magari la unione intima dei plasmi è del tutto fatua. È chiaro che in questi casi non si tratta di veri gameti, in quanto manca la integrazione reciproca delle facoltà da cui conseguono le funzioni e quindi manca la possibilità della integrazione delle impercettibili modificazioni necessarie al rinnovamento dell'individuo. Diventano veri gameti invece i conidi nei quali le funzioni si sfasano secondo lo schema n*Pn* ed n*pN,* nei quali l'attributo della mascolinità dipende dalla condizioni di dominanza della funzione di percezione e di recessività di quella della nutrizione, mentre l'attributo della femminilità dipende, al contrario, dalla condizione di dominanza della funzione di nutrizione e di recessività di quella della percezione. Insistiamo in ogni modo nel concetto che questo sfasamento delle facoltà fondamentali e quindi delle funzioni che ne derivano non può in alcun caso intendersi come separazione delle stesse; deve anzi intendersi come una condizione transitoria dell'organismo riproduttore che ha il suo sbocco naturale nella integrazione mediante la gamia, ovvero

finisce con la morte dei plasmi stessi, qualora per qualsiasi motivo fosse impossibile la gamia.

È stato già rilevato che, fatta astrazione delle infime specie di Vegetali, nelle quali la possibilità di attribuire un sesso ad un plasma riproduttore è molto problematica e discutibile, in ogni altro ordine e grado sistematico di Vegetali è ben possibile riconoscere nei gameti stessi che le rispettive attitudini biologiche discendono dalla dominanza o dalla recessività delle funzioni fondamentali loro attribuite. Ben s'intende che sede di queste attitudini biologiche è sempre il plasma somatico che sempre accompagna i gameti stessi pur potendosi intendere quali reazioni all'influenza direttiva del rispettivo plasma riproduttore. Così è, ad es. per quanto riguarda la forma ed il comportamento tipico di *spermatozoide* che assume il gamete maschile e per quel che concerne la forma ed il comportamento dell'*oosfera;* l'una e l'altra cosa rispettivamente determinate dalla dominanza della funzione percettiva o di quella di nutrizione. E pertanto non potrebbe sorprendere se gli stessi attributi e le stesse attitudini biologiche si ritrovano anche negli organi e perfino negli organismi che producono i rispettivi gameti. Pertanto, che l'androceo sia il complesso delle foglie nelle quali il plasma riproduttore si differenzia nel senso che la funzione fondamentale della nutrizione diventa recessiva e resta dominante invece quella della percezione ci sembra un fatto che emerge dallo studio dei caratteri di questa parte del fiore. Tutti questi caratteri sono invero intesi ad effettuare un contatto con fattori dell'ambiente utili alla staurogamia. Nelle Angiosperme la genesi dell'androceo è tutt'una cosa con quella della corolla, alla quale, come è noto, spetta quella squisita funzione di vita di relazione che è la funzione vessillare. Inoltre la posizione dell'androceo sempre periferica denota lo stesso sforzo di mettersi in contatto con l'ambiente e la stessa priorità del differenziamento non si potrebbe spiegare altrimenti che come la testimonianza della priorità che spetta alla funzione fondamentale della percezione rispetto a quella della nutrizione. A loro volta i caratteri del gineceo denotano la preminenza della funzione di nutrizione; la sua posizione sempre centrale e terminale nel fiore delle Angiosperme è precisamente la più adatta ad un accentramento della funzione trofica, nell'interesse del nuovo individuo che in esso ha la sua culla.

CAPITOLO V

La «generazione alternante»

La « gamia », come è già stato rilevato, è il punto centrale e culminante del processo di riproduzione. Ridotta alla sua più schematica espressione, essa ha un significato eguale ed inverso della sessogenesi, cioè la ricostituzione di un plasma iniziale di un organismo specifico, che però, poichè si attua mediante la unione di due « sessi » o meglio di due plasmi riproduttori allotopi, è manifestamente diverso, è un nuovo organismo, è un organismo « figlio ». Durante la gamia, vale a dire durante la intima convivenza dei due plasmi riproduttori ha luogo la restaurazione delle funzione fondamentali della materia vivente, alterate dalla esperienza dell'ambiente effettuata dagli organismi che si riproducono (genitori); la rimessa in evidenza dell'organismo rinnovato (figlio) ha luogo mediante la cariocinesi riduzionale, che prima o poi, secondo le specie, ne separa per l'appunto le iniziali vegetative (spore).

In tutto questo processo ciò che conta è il contatto con l'ambiente; contatto necessario a farne l'esperienza ed a conseguirne l'adattamente, nell'interesse della conservazione della specie. Ora è precisamente nella realizzazione di questa necessità biologica del contatto con l'ambiente che è dato rilevare la più grande varietà di mezzi da parte dei viventi vegetali; questi mezzi sono appunto gli organismi fisiologici in cui si concreta l'individuo specifico e la più importante espressione di questa varietà è quella che consiste nel prolungamento della convivenza dei plasmi riproduttori iniziatasi nello zigote, per la quale, come abbiamo detto, si rimettono in evidenza le inimatiche doppie. Questo prolungarsi della convivenza ha dato origine alla dottrina della generazione alternante.

Invero, in molte specie di vegetali il prolungarsi della convivenza è tale che fra lo zigote e la cariocinesi riduzionale per la quale, come abbiamo detto, si rimettono in evidenza le iniziali vegetative dei nuovi individui figli (spore), s'interpone un organismo somatico altamente organizzato. A tale organismo, come è noto, si dà il nome di « diplobionte »; esso, ripetiamo,

si può interpretare come una simbiosi somatica originatasi per l'accrescimento vegetativo dello zigote. Talchè in questi Vegetali il ciclo vitale di un individuo specifico si compone di un organismo normale, che inizia l'esperienza dell'ambiente, moltiplicandosi anche per mezzo di conidi ed invadendo lo spazio, finchè non si producono quei conidi modificati nel senso già illustrato, destinati alla riproduzione per mezzo della gamia. Questi conidi, come già sappiamo, sono i gameti e l'organismo è pertanto detto *gametofito*. Ma l'individuo specifico non finisce con ciò, ma continua ancora la sua esperienza dell'ambiente mediante il contatto, che si attua grazie all'organismo diplobionte che sorge dallo zigote, e che dopo una vita fisiologica più o meno lunga, mette capo comunque, mediante la cariocinesi riduzionale, alle iniziali vegetative dei nuovi individui figli, cioè alle spore. Per questa ragione tale organismo diplobionte è chiamato *sporofito*.

Quanto più ci si avvicina, procedendo a ritroso nella scala della organizzazione delle specie vegetali, verso le categorie inferiori, tanto più si palesa evidente il principio dianzi già accennato, che il corpo organizzato, qualunque ne sia la composizione idioplasmatica, ha sempre il significato di rappresentare il mezzo per cui l'individuo specifico realizza il contatto con l'ambiente e ne fa l'esperienza. Così nelle *Coniugatae* che, come è noto, fra le Tallofite pluricellulari sono certamente quelle nelle quali il carattere « sessuale » della riproduzione si riconosce a stento, si ha una gamia fra plasmi riproduttori eguali, non differenziati. Questi possono mettersi in evidenza, al momento opportuno, in tutte le cellule di un filo; la gamia (« coniugazione ») può aver luogo non solo fra cellule vicine di due fili differenti, ma anche fra cellule contigue di uno stesso filo (« copulazione laterale »). L'individuo specifico è dunque rappresentato da un organismo a cellule normali, che attua la sua esperienza dell'ambiente, sufficiente a metter capo ad una riproduzione ridotta al solo fatto essenziale, cioè la gamia, al termine della quale lo stesso zigote si comporta come una cellula madre (1).

---

(1) Si veda in proposito: Czurda V., Zur kentnis der Kopulationsvorgange bei *Spirogyra*. *Arch. f. Protistenkunde*, LI, 1925, p. 439.

Czurda V., Experimentelle Untersuchungen uber die Sexualitatsverhaltnisse des Zygnemalen. *Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt.*, I, 47, 1930, p. 15.

Nelle numerose classi di Alghe verdi si conosce tutta una gamma di fenomeni riproduttori nettamente distinti o confusamente interferenti coi processi della moltiplicazione conidica, come abbiamo già accennato precedentemente; la qual cosa dimostra che in queste piante siamo per l'appunto alle origini del differenziamento della riproduzione dalla moltiplicazione vegetativa conidica. Vi è nota, infatti, una moltiplicazione vegetativa per mezzo di conidi cigliati (zoospore) o anche di conidi immobili (acineti) o di aplanospore, ma anche un processo di vera riproduzione per gamia fra cellule sciamanti simili a zoospore eguali o disuguali. Zoospore e gameti possono formarsi senza distinzione in tutte le cellule del tallo e copularsi fra loro dando luogo ad omogamia; ma in altri casi (*Enteromorpha*) la copulazione avviene solo fra gameti formatisi su individui diversi. Nelle Vaucheriales il differenziamento dei gameti destinati alla copulazione avviene esclusivamente nell'ambito di un medesimo organismo. La generazione alternante, che pure si vuole ancora riconoscere in questi gruppi di Vegetali inferiori, è controdistinta dal forte prevalere della fase gametofitica, essendo la fase sporofitica rappresentata soltanto dagli zigoti, come già nelle *Coniugatae* (1).

Nelle *Phaeophyceae* avviene invece tutto il contrario. L'organismo che effettua l'esperienza dell'ambiente proviene, come è noto, dallo sviluppo di uno zigote e rappresenta quindi un prolungamento della convivenza iniziatasi originariamente colla gamia fra due plasmi riproduttori. Da questo organismo diplonte si separa a suo tempo nuovamente il plasma riproduttore sotto forma di zoospore aploidi morfologicamente eguali, che tuttavia si comportano come gameti. In altri casi queste zoospore morfologicamente eguali non si copulano direttamente, ma dànno prima origine a delle propulsioni vegetative simili a protalli, da cui si separano effettivamente i gameti destinati alla copulazione, sia di entrambi i sessi, sia soltanto dell'uno o dell'altro. Epperò in questi casi la generazione alternante si palesa più chiaramente, grazie all'esistenza di organismi a cellule

(1) Si veda, in particolare, fra la ricca bibliografia sull'argomento: KYLIN H., Uber Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.*, XLVIII, 1931, p. 458; KLEBS G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena, 1896.

normali fisiologicamente autonomi come protalli; alla necessità fondamentale dell'esperienza dell'ambiente, come si vede, si può provvedere in queste specie di Vegetali con mezzi diametralmente opposti.

Pure diametralmente opposta è la costituzione delle cellule che compongono l'organismo specifico nelle due più grandi classi di Tallofite eterotrofe, nelle quali i fatti della riproduzione sono stati descritti secondo il classico schema della generazione alternante. Invero negli Ascomiceti il contatto con l'ambiente da parte degl'individui specifici si attua mediante organismi (miceli) a cellule normali (aploidi) che si moltiplicano abbondantemente per mezzo di conidi. Nelle specie nelle quali si conosce sicuramente una riproduzione il micelio appunto produce i gameti, secondo le specie, ora di entrambi i sessi (omotallismo) ora di uno soltanto (eterotallismo). I gameti stessi sono talora distinguibili morfologicamente, altre volte invece no, possedendo soltanto la struttura di semplici nuclei. È noto poi che il punto centrale della riproduzione, ossia la fusione dei plasmi riproduttori (cariogamia) non ha luogo subito dopo lo accoppiamento dei plasmi stessi dentro l'apposita ifa, ma è notevolmente ritardato, per la qual cosa si presentano ife binucleate o a « dicarion ». Nondimeno alla cariogamia segue subito la ricostituzione delle cellule iniziali normali (ascopore) del nuovo individuo figlio, mediante una cariocinesi riduzionale. Pertanto la generazione alternante che pure si attribuisce agli Ascomiceti, sussiste in quanto vi è una breve fase diplobionte, rappresentata dalle sole ife ascogene a dicarion. Nei Basidiomiceti invece l'organismo specifico che realizza l'esperienza dell'ambiente è formato da ife a dicarion (diplonti), provenienti, come è noto, da fusioni di miceli primari aploidi di breve durata. Anche il corpo fruttifero è diplobionte fino alla cariogamia, che avviene dentro le estremità delle ife destinate a diventar basidi; ed alla cariogamia segue, come negli Ascomiceti, la cariocinesi riduzionale per la quale si generano le iniziali normali (basidiospore) dei nuovi individui figli.

La grande semplificazione dei processi della riproduzione nei Funghi è certamente connessa con l'adattamento di queste piante alla vita eterotrofa, la qual cosa dimostra chiaramente che anche la riproduzione è una funzione largamente in-

fluenzata dalle condizioni dell'ambiente. La indifferente occorrenza dell'omotallismo o dell'eterotallismo, anche in gruppi molto vicini, il mancato differenziamento dei gameti che almeno nella maggior parte dei casi sono semplici nuclei, la semplificazione delle cellule che li separano, semplificazione che giunge fino alla scomparsa di qualsiasi differenziamento di organi sessuali, sono fatti che rendono oltremodo ardua l'idea del sesso in questi Vegetali (1); ma al tempo stesso sono la palese dimostrazione che quel che conta, nella funzione riproduttiva, è il contatto dell'organismo con l'ambiente. Che questo contatto con l'ambiente sia fatto mediante organismi distinti a cellule normali che separano a tempo debito i plasmi riproduttori, ovvero, al contrario, sia fatto mediante organismi risultanti dalla prolungata convivenza dei plasmi riproduttori in un organismo diplobionte è una circostanza che, dal punto di vista biologico, appare di scarso rilievo, come dimostra la mancanza di una regola costante nella così detta generazione alternante, nelle piante inferiori.

Ma la inconsistenza di questa dottrina riceve la sua più chiara dimostrazione allorchè, passando dalle Tallofite alle Cormofite, si constata che nel ciclo vitale degl'individui specifici vi è ben più che un'alternanza di fasi, addirittura la preminenza dell'organismo diplobionte, che rimane il solo a contrarre la esperienza dell'ambiente. Le Briofite si considerano comunemente come piante nelle quali la generazione alternante è equilibrata nelle due fasi aploide e diploide; secondo il nostro punto di vista in queste piante si hanno individui specifici che stanno in contatto coll'ambiente per mezzo di organismi normali, che tuttavia prolungano questo contatto e questa esperienza anche per mezzo di un organismo somatico, lo sporogonio, che s'interpone fra lo zigote e le spore, cioè le nuove iniziali vegetative degl'individui figli. Le cellule madri delle spore sono nulla più che le cellule terminali della convivenza, dalle quali, mediante la cariocinesi riduzionale, traggono origine le iniziali dei nuovi individui normali.

Sotto la stessa luce debbono venir considerati i così detti sporofiti diploidi delle Crittogame vascolari e delle Fanerogame,

---

(1) Martens P., l. cit.

che, a differenza di quelli delle Briofite, sono organismi fisiologicamente autonomi, altamente organizzati e capaci quindi di una intensa vita di relazione. Già nelle prime si accentua enormemente la parte che prende l'organismo formato da cellule doppie alla esperienza dell'ambiente; nondimeno la fase finale della vita di relazione e di esperienza dell'ambiente e precisamente quella nella quale si prepara e finalmente si attua l'atto culminante della riproduzione si svolge nuovamente nell'organismo a cellule normali, il protallo, con cui realmente s'inizia la vita di un nuovo individuo figlio. Le impercettibili modificazioni nella compagine dell'idioplasma specifico sono già intervenute durante la maggior parte della vita fisiologica svoltasi in un organismo diplonte; e le spore sono pur sempre le iniziali dei nuovi individui che sorgono per la riproduzione, che nel loro corpo posseggono il plasma riproduttore, dell'uno o dell'altro sesso o di entrambi. La vita fisiologica di questa parte iniziale del nuovo individuo figlio, qual'è il protallo a cellule normali, si riduce a quel che basta per attuare il contatto con quei fattori dell'ambiente che intervengono ad assicurare la gamia allotopica; tutto il resto della vita fisiologica, compresa la moltiplicazione vegetativa dell'individuo si trasferisce nell'organismo diplobionte che s'interpone fra lo zigote e le nuove cellule terminali della simbiosi. Tuttavia anche nelle *Pteridofite,* come è noto, si parla di generazione alternante; e tal concetto riappare anche a proposito del ciclo vitale delle *Fanerogame,* come è noto, ad onta della estrema riduzione della fase aploide e della decisa prevalenza che in esse prende il diplobionte. La spiegazione è però sempre la stessa e sempre di preciso carattere ecologico. Ogni organismo è perfetto per l'ambiente in cui è destinato a vivere secondo la sua natura specifica; si tratta soltanto di determinare l'ampiezza dell'ambiente e più specialmente il numero e la qualità dei fattori di questo ambiente che intervengono quali fattori della vita di relazione degli organismi. Sotto questo punto di vista è chiaro che precisamente nelle *Fanerogame* debbono ricercarsi le piante più evolute, in quanto che nelle specie di tale categoria di Vegetali vengono utilizzati ai fini della riproduzione fattori dell'ambiente che sono preclusi alle specie inferiori; alludiamo in modo particolare ai fattori che dominano nell'ambiente terrestre, per i quali un organismo diplo-

bionte è certamente un più possente strumento di vita di relazioni. Anche nelle Fanerogame e più ancora che nelle *Pteridofite* tutti gli atti della vita fisiologica vera e propria si trasferiscono in quella parte dell'individuo specifico che è rappresentata dalla simbiosi dei due plasmi originari genitori; la moltiplicazione vegetativa si attua a mezzo di formazioni analoghe più perfezionate, quali sono le gemme; e pertanto i gametofiti non generano più conidi moltiplicatori, ma separano un solo conidio modificato, un gamete, destinato alla gamia o a perire. A questi gametofiti nelle Fanerogame e più ancora alle spore rispettive ed addirittura agli organi diploidi che li producono spetta il compito finale di attuare la gamia allotopica.

D'altronde, l'idea di generazione alternante è sorta e si è potuta affermare esclusivamente per la considerazione dei fatti della riproduzione che si osservano nelle piante superiori. Solo in queste piante esistono in realtà sporofiti; nelle piante, cioè, nelle quali vi è un diplobionte nel ciclo vitale dell'individuo specifico; diplobionte che termina colle cellule madri. Dalle cellule madri, come è noto, traggono origine le spore e da ciò la denominazione di sporofito. Ma nelle specie di vegetali nelle quali non esiste un diplobionte non esistono del pari spore, e conseguentemente la denominazione di gametofito non ha e non può avere alcun significato di generazione antitetica alternante, ma solo un significato letterale di organismo che porta i gameti. I concetti di sporofito e di gametofito vengono superati da quello di strumenti della esperienza dell'ambiente, che sono naturalmente più o meno perfetti secondo la specie in cui vengono considerati.

Abbiamo già rilevato che la gamia, punto centrale della riproduzione, è il fenomeno eguale ed inverso della sessogenesi. Nelle Fanerogame in particolare, come fu già accennato, è la ricostituzione di una cellula (e successivamente di un teloma e di un apice vegetativo) capace di funzionare come iniziale fisiologica dell'organismo diplobionte destinato a rinnovare un'esperienza dell'ambiente da parte della specie. Si tratta dei due plasmi copulatisi nello zigote i quali ,anzichè condurre una vita di relazione indipendente quali organismi normali, entrano subito dopo separatisi in simbiosi e prolungano questa simbiosi in un grandioso organismo altamente organizzato. In ogni cellula

madre di spore, differenziata o no in uno dei due sessi, si trova il plasma riproduttore di partenza, cioè genitore; ma la ragione fondamentale della riproduzione sta nella copulazione allotopica, la sola capace di addurre l'esperienza dell'ambiente necessaria alla rinnovazione degl'individui; ed il differenziamento sessuale, come fu detto, non è che la forza motrice necessaria a superare l'allotopismo. Contradittoria, ma pur sempre possibile è la gamia fra plasmi riproduttori che si separano per la medesima dicotomia, nella sessogenesi della Fanerogame; tale gamia (omogamia) si può considerare come il primo gradino dell'allotopismo e come tale essa può essere la regola nelle piante inferiori; ma nelle Fanerogame sarebbe un fatto contradittorio colla superiore organizzazione del corpo che comporta la possibilità di contatti e di esperienza di più vasti ambienti e di più possenti fattori. Ora la differenziazione delle cellule madri, nelle quali si raccoglie il plasma riproduttore e di conseguenza delle spore che ne derivano per la cariocinesi riduzionale, ha esclusivamente il significato di assicurare la gamia allotopica. Il principo che comunemente si enuncia colla frase: la Natura rifugge dalle nozze consanguinee, nei Vegetali va parafrasato dicendo che *la Natura rifugge dalla integrazione omotopica dell'esperienza dell'ambiente,* cioè evita la gamia fra plasmi riproduttori prodotti da organismi vissuti nello stesso luogo.

Si può enunciare, in sintesi, il principio che *la riproduzione tende al rinnovamento degl'individui della specie, grazie alla esperienza dell' ambiente effettuata dagli organismi genitori.* Ogni nuovo individuo figlio della specie, sorgente per la riproduzione, ha sempre come iniziale una spora ed è costituito da cellule aventi un numero normale specifico di cromosomi. In molte specie di piante quest'organismo è sufficiente da solo a ripetere per suo conto l'esperienza dell'ambiente e quindi a divenire a sua volta un organismo genitore mediante la separazione di plasmi riproduttori; ma in altre l'esperienza si continua in un organismo formato da cellule a numero doppio di cromosomi che s'interpone fra lo zigote e le cellule madri delle iniziali; in altre infine tutta l'esperienza dell'ambiente si attua mediante la vita fisiologica di un diplobionte. Le spore esistono se ed in quanto esiste un diplobionte, la qual cosa sta alla base della dottrina della generazione alternante. Ma in realtà le spore sono soltanto le

iniziali dei nuovi organismi figli e l'attributo di spora deriva dal carattere squisitamente ecologico inerente alla necessità dell'allotopismo, cioè della dispersione nello spazio di tali iniziali. Consegue pertanto che i gametofiti sono in ogni caso i nuovi individui rinnovati della specie che sorgono per la riproduzione; e ciò naturalmente anche nelle Fanerogame, nelle quali essi però sono destituiti di qualsiasi vita fisiologica e di relazione coll'ambiente e dotati solo dell'ufficio di separare i gameti destinati alla copulazione e ad iniziare la simbiosi, mediante la quale si concreta, in tali piante, la vita fisiologica e di relazione dell'individuo specifico.

CAPITOLO VI

Le forme primordiali della riproduzione

È d'uopo ora considerare le categorie di Vegetali nelle quali, per quanto è noto, la riproduzione si compie senza alcun fatto che possa mettersi a fondamento della idea del sesso. Per questa mancanza dell'attributo della sessualità da molti si ritiene che tali categorie di Vegetali siano in realtà sprovviste di una vera funzione di riproduzione e si attribuisce loro soltanto la facoltà di moltiplicarsi vegetativamente. Però anche nei più bassi fra i viventi vegetali, accanto ai processi di accrescimento e di continuazione dell'individuo e della sua propagazione nell'ambiente, si conoscono altri processi che effettivamente mettono capo al *rinnovamento* degl'individui, con distruzione di una parte del corpo originario; tali categorie sono quelle che comprendono le specie di Vegetali unicellulari, anche se i caratteri somatici di questo corpo unicellulare sono così vari da comportare la suddivisione di questo vastissimo mondo in un gran numero di classi e perfino di stipiti naturali (1). Infatti la struttura unicellulare dell'organismo rende più difficile la recognizione degli strumenti e delle modalità della riproduzione, la distinzione del plasma riproduttore da quello somatico e più problematica ancora quella delle fasi della generazione alternante; e pur nondimeno possiamo essere sicuri che ai processi di rinnovamento degl'individui nell'ambito delle singole specie si perviene per graduale passaggio da quelli ben noti, che nelle specie pluricellulari fanno parte del vero e proprio processo riproduttivo, e nei quali per lo meno riconosciamo in atto i medesimi principi fondamentali della riproduzione, quali sono l'allotopismo e l'integrazione dell'esperienza dell'ambiente mediante la gamia.

---

(1) Si vegga, sull'argomento: Geitler L., Die Reduktionsteilung, Kopulation von *Cymbella lanceolata*. *Arch. f. Protistenkde*, LVIII, 1927, p. 465; Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Kopulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula*. *Ibidem*, LIX (1927, p. 506; Kopulation und Geshlechtsverteilung bei einiger *Nitzschia-Art*. Ibidem, LXI, 1928, p. 419, etc.).

Così, ad es., nella classe delle Bacillariophyta e più precisamente nel gruppo delle Pennate si ha ancora un processo di riproduzione che ricorda la zigosi delle Coniugatae pluricellulari. Si osserva la formazione di un tubo copulatore fra due individui unicellulari incontratisi, ed uno scambio di plasma riproduttore. E' manifesto qui che questo plasma riproduttore è intimamente confuso col plasma somatico che ha effettuato la esperienza dell'ambiente; la copulazione fra due individui unicellulari incontratisi a caso nello stesso ambiente acqueo è un chiaro esempio di allotopismo ecologico, in quanto che i due individui sono vissuti in spazi vitali distinti o almeno ognuno è vissuto in modo fisiologicamente autonomo in ambienti diversi, sia pure impercettibilmente. L'idea di gamete maschile e di gamete femmineo qui fa totalmente difetto, sopratutto per la promiscuità del comportamento durante l'atto della gamia. Tutto il ciclo di sviluppo degl'individui specifici si concreta in un organismo diplonte, essendo soltanto il plasma riproduttore aplonte; la vita vegetativa si compendia in un attivo accrescimento e nella divisione dell'organismo unicellulare in una moltitudine di cloni intesi alla conquista dello spazio. Processi consimili si hanno nelle altre Bacillariophyta e nelle Eterocontae, nelle quali la moltiplicazione vegetativa per divisione eguale del corpo unicellulare e la riproduzione mediante copulazione fra individui o anche fra cellule aploidi da essi separati è appena distinguibile.

Giungiamo così agl'infimi fra gli esseri vegetali, dal corpo unicellulare molto semplificato, nei quali si conosce la moltiplicazione vegetativa mediante divisione longitudinale o trasversale del corpo cellulare quale unica attività vegetativa e continuativa dell'organismo, fin tanto almeno che le condizioni dell'ambiente decorrono favorevolmente per la vita individuale; ma si conosce anche la formazione di cisti quiescenti, a spese dell'intero contenuto vivente della cellula, quando queste condizioni diventano sfavorevoli. Tali fatti, sempre con graduali passaggi, si osservano ad es. nelle Peridineae, nei Flagellati e nelle Schyzophyta. Esaminando da vicino l'essenza di questo processo di incistamento per cui si producono, come è noto, delle *endospore* suscettibili di sviluppo al ritorno di condizioni favorevoli nell'ambiente, non possiamo non riconoscere in siffatto proces-

so una riproduzione, nel senso già ripetutamente elucidato. Esso invero è sempre in rapporto con un mutamento delle condizioni di vita dell'ambiente; consiste essenzialmente in un rimaneggiamento del plasma; comporta la distruzione almeno di una parte o di alcune parti della cellula precedente (per es. della membrana); e finalmente, ciò che più conta, si ha il fatto che ciò che si sviluppa da una endospora non è certamente un organismo perfettamente eguale al precedente, come accade invece nella schizogenesi. Pertanto nelle sconosciute modificazioni che avvengono nel plasma incistato delle endospore è lecito ravvisare l'equivalente di una integrazione di esperienza dell'ambiente avvenuta fra le parti del plasma stesso unicellulare. E' un processo molto simile a quello della gamia, colla sola differenza che i plasmi riproduttori si trovano già nell'interno della stessa cellula, epperò è opportuno tener distinto questo processo da tutti gli altri noti, col termine di *endogamia*.

Ora come potrebbe pensarsi questo plasma riproduttore interno, ad es. di una cellula batterica, che a un momento determinato dalle condizioni dell'ambiente va soggetto ad un rimescolamento e quindi ad una integrazione di qualità perdute? E' possibile ritrovare in questi plasmi un equivalente del sesso? A noi sembra che la sola cosa riconoscibile nei plasmi riproduttori che attuano l'endogamia sia la loro natura allotopica, la vera causa determinante del differenziamento, che discende dalla indiscutibile influenza del tempo e del luogo sulle intime funzioni fondamentali della materia vivente. Si tratterebbe, se si vuole, di un *sesso intracellulare;* una tale interpretazione è appoggiata dall'esistenza del « dicarion » degli Eumiceti, salvo, si intende ,le proporzioni, nel senso che il « dicarion » sarebbe, se mai, il gradino evolutivo immediatamente superiore, pur restando ai due nuclei del « dicarion » l'essenziale significato di due plasmi riproduttori allotopi, come possiamo affermare per il fatto che ne conosciamo esattamente la provenienza.

Consegue da ciò che la cellula, per piccola che sia, ed apparentemente molto semplificata, è pur sempre una organizzazione vivente multipla; e rimane pertanto sempre aperta la possibilità di spingere l'analisi fino a riconoscere le vere unità elementari di questa organizzazione.

In tal tentativo di riconoscere le vere unità elementari del-

la organizzazione, almeno per quel che concerne le caratteristiche biologiche, unico metodo possibile di indagine è quello largito dal criterio analogico; il confronto cioè con quanto è dato rilevare in organismi multipli, quali possono essere precisamente le cellule stesse. Infatti la cellula è a sua volta una unità di organizzazione di un organismo più vasto e come tale essa può essere differenziata, fino ad assumere una funzione elementare; ma dal punto di vista biologico essa rimane certamente un multiplo analogo o simile formato da entità od unità elementari più piccole, nelle quali tuttavia insorgono gli stessi analoghi e simili fatti di associazione e di differenziamento che insorgono fra le cellule di un organismo pluricellulare.

In base a questo criterio la vera unità di organizzazione elementare sarebbe una micella vivente, un aggregato di macromolecole di sostanza organica, in cui l'attributo fondamentale della vita è dato dalle facoltà stesse fondamentali della percezione e della nutrizione. Ora, come già nella cellula batterica, la manifestazione esteriore più cospicua dell'accrescimento della micella vivente, grazie alle funzioni fondamentali è la sua divisione in due parti eguali: processo, ripetiamo, analogo alla schizogenesi della cellula batterica che tuttavia è opportuno tener da questa distinto col termine di *segmentazione omeogena* a causa della sua primordiale occorrenza. Nella segmentazione omeogena delle micelle è lecito vedere la causa prima di ogni conservazione degli organismi e della intera evoluzione dei viventi; essa è l'espressione di quel principio naturale che si potrebbe dire di « ripetizione » od « iterazione », che si trova alla base di tutti i fenomeni biologici fondamentali o derivati.

Ma la iterazione non potrebbe in alcun modo pensarsi quale un processo indefinito, almeno nella natura vivente; esso ha invece il suo limite equilibratore in un processo di rinnovamento, con finale sostituzione della materia vivente originaria. Così va intesa la riproduzione, funzione che discende dall'accrescimento e dalla moltiplicazione vegetativa, sotto l'influenza dei fattori biologici dell'ambiente. Così le micelle si associano in organismi multipli (cellule), restando tutte eguali, provenendo dalla segmentazione omeogena, fin tanto che i fattori biologici dell'ambiente consentono l'iterazione in questa forma e quindi

l'accrescimento e la moltiplicazione vegetativa; ma alla fine subentra il differenziamento delle funzioni fondamentali necessario al rinnovamento, per cui in un aggregato multiplo unicellulare in alcune micelle diventa dominante la funzione di percezione e recessiva quella della nutrizione, mentre in altre si verifica l'inverso. L'equilibrio non potrebbe ristabilirsi se non a patto di una integrazione delle funzioni in questione, mediante la mescolanza delle micelle di materia vivente così differenziatesi.

CAPITOLO VII

Realtà naturale del sesso nei vegetali

La complessità degli strumenti per mezzo dei quali gl'individui delle svariate specie di viventi vegetali si mettono in contatto con l'ambiente o, in altri termini, la struttura e la costituzione degli organismi fisiologici rappresentativi degl'individui stessi, sono l'indizio dell'attitudine alla percezione ed all'adattamento ai più svariati fattori biologici in esso operanti. Ciò evidentemente sta alla base dell'idea di perfezionamento organico ed illumina la distinzione che si fa fra piante inferiori e piante superiori. Abbiamo anche rilevato nelle pagine precedenti che anche il sesso è un carattere che contribuisce, per suo conto, a dar fondamento alla distinzione in questione.

Il differenziamento del plasma riproduttore in due plasmi sessuali è un dato di fatto reperibile in ogni ordine e grado sistematico di vegetali, se pure nei più bassi fra di essi con una certa difficoltà; la qual cosa in taluni casi fa sorgere perfino il dubbio se veramente esista una vera riproduzione o se questo processo sia ancora per lo meno sconosciuto, in tali piante. Invero l'idea del sesso e quindi quella della riproduzione nel senso di un rinnovamento degl'individui nell'interesse della specie sorge anzitutto in base alla considerazione dei caratteri degl'individui stessi. Ciò si dica specialmente per i viventi animali superiori, nei quali si può dire che il sesso coincide senz'altro coll'individuo; e si può anche aggiungere che (per es. nella specie umana), questa coincidenza rappresenta certamente la più alta espressione conosciuta del sesso stesso. Ma, dall'individuo maschio o femmina delle specie animali superiori al plasma allotopico intracellulare di una cellula batterica, che pure va soggetto, in condizioni speciali di ambiente, ad un rimescolamento che tien luogo della gamia (endogamia), vi è certamente un lunghissimo cammino, che è segnato da un gran numero di episodi, ognuno dei quali è una tappa del processo di determinazione. Anche nei Vegetali superiori, come è ben noto, le idee

di maschio e di femmina attribuibili agl'individui staminiferi o a quelli pistilliferi sembrano definitivamente acquisite da quando per la prima volta fu riconosciuta la funzione del polline e si ebbe contezza della possibilità di creare ibridi anche fra i viventi vegetali, non diversamente che fra quelli animali (1). Nondimeno alla elucidazione della vera natura del sesso anche nei vegetali superiori soccorre il confronto coi corrispondenti processi ed organi di riproduzione delle piante più semplici e porta alla constatazione dell'unicità di questa origine: una origine cioè *ecologica,* che si potrebbe riassumere dicendo che il *sesso nei Vegetali non è se non l'espressione dello sforzo di estendere il contatto coll'ambiente, e successivamente di integrare le intime modificazioni nella struttura della materia vivente così intervenute, allo scopo di renderla adatta al mutare delle condizioni nel tempo e nello spazio.* Siffatto sforzo si esprime grazie ad una certa indipendenza delle funzioni fondamentali, per le quali gli organismi stanno appunto in contatto con l'ambiente e ne ritraggono le influenze; e quindi grazie ad una specializzazione degli organismi relativi, per i quali il contatto con l'ambiente viene aumentato, in ciascun individuo della specie.

Questa originaria natura ecologica del sesso è dimostrabile pur sempre anche negli organismi più altamente organizzati, nei quali, come abbiamo detto, il sesso coincide coll'individuo. Nondimeno nei Vegetali l'importanza dell'individuo cede di gran lunga di fronte a qualsiasi altro strumento di organizzazione adatto allo scopo accennato; nei Vegetali infatti l'individuo non coincide con l'organismo fisiologicamente autonomo, effettivamente indivisibile in cui si concreta chiaramente anche il sesso, come negli Animali superiori. A questo assunto sembra che contradica l'esistenza delle piante dioiche, nelle quali, anche se meno evidentemente che negli Animali soccorre tuttavia il crite-

---

(1) Il concetto di sesso nelle piante, proprio così come lo si intende correntemente oggi, è una acquisizione abbastanza remota, che rimonta addirittura agli antichi greci. Ciò, ad esempio, si può rilevare dalla lettura dell'opera: Lo Forte Giacomo, La vita delle piante da Teofrasto a Darwin, Sandron, Palermo, 1902. Lo stesso si rileva anche da Saint-Lager, Recherches historiques sur les mots « plantes males et plantes femelles », Paris, Baillière, 1884.

rio dei così detti *caratteri secondari* (1). Le espressioni di pianta dioica, monoica ed anche la qualifica di fiore ermafrodito alludono agli organi della riproduzione nei quali si raccoglie e infine si separa il plasma riproduttore differenziato; epperò la qualifica di sessuale si dà solo *per estensione* all'organo, all'organismo e magari all'individuo. Quando esiste un organo « sessuale » differenziato è dato per lo più rilevare un differenziamento anche nei rispettivi plasmi riproduttori, sopratutto dal punto di vista del comportamento ecologico ed in molti casi anche come costituzione cariologica. Ma in molti altri casi l'organo « sessuale » o non esiste o non mostra alcun carattere esteriore che giustifichi in qualche modo l'attributo che gli si dà. In tali casi anche i gameti non offrono all'osservatore alcun appiglio su cui possa fondarsi l'idea del sesso, ferma restando la loro qualità di plasmi riproduttori. Esempi di queste condizioni di cose sono stati dati nel cap. IV. In tali casi si presume l'esistenza almeno di un « gene » quale responsabile o almeno come fatto materialmente correlato colla diversa natura sessuale. Ma il gene a sua volta agisce in quanto si suppone generatore di ormoni sessuali, i quali sarebbero i veri agenti del differenziamento del plasma riproduttore o almeno del suo comportamento biologico. Fu già riscontrato che mediante particolari azioni esterne di natura fisica o chimica si può sperimentalmente tramutare un plasma riproduttore da un sesso all'altro; dal che si vede chiaramente che la causa naturale del differenziamento sessuale sta, in ultima analisi, nell'azione dell'ambiente esterno. Questa analisi pertanto ci conduce per ultimo alla postulazione dell'esistenza di una duplice funzione in ogni materia vivente strettamente connessa colle influenze dell'ambiente biologico e che nei vari ordini e gradi sistematici di viventi vegetali si estrinseca molto variamente, fino a conclamarsi in due organismi distinti dello stesso individuo (rami o cloni), o se si vuole addirittura in due individui distinti della specie.

Una micella vivente, concepibile, come abbiamo illustrato nel cap. precedente, come una unità specifica, dotata delle facoltà fondamentali da cui discendono le funzioni della perce-

(1) I caratteri sessuali secondari nelle piante esistono. Solo che essi, in molti casi, si rivelano soltanto ad un esame molto accurato, come già ebbe a rilevare il Goebel (Goebel K., Uber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. *Biol. Centralbl.*, XXX, 1910, p. 657.

zione e della nutrizione, non potrebbe mai essere pensata come dotata dell'attributo sessuale, fin tanto che le condizioni dell'ambiente decorrono favorevolmente alla sua conservazione. Perchè possa pensarsi il sesso è necessario che nell'ambiente esistano almeno due micelle della stessa specie. In realtà per ogni specie di vivente ne esistono molte o moltissime, in origine tutte eguali, in quanto sorgono per la segmentazione omeogena, sempre fin tanto che le condizioni dell'ambiente sono favorevoli, e nelle quali quindi simultaneamente le funzioni fondamentali sono attuali ed operanti. Ma sotto l'azione di particolari mutamenti delle condizioni dell'ambiente in alcune micelle, libere od associate in complessi multipli quali le cellule, si esalta una delle facoltà colla conseguente dominanza della funzione corrispondente, mentre l'altra diventa recessiva. In un secondo tempo, sempre in micelle libere od associate, accade il fatto inverso; si ha pertanto il primo gradino del differenziamento funzionale della materia vivente che diventa plasma riproduttore, distinguendosi dalle altre micelle, che restano somatiche. L'azione del tempo si traduce inevitabilmente nella distinzione non solo delle micelle differenziate da quelle somatiche, ma anche fra quelle stesse nelle quali il differenziamento ha seguito le due direzioni possibili. Tale principio naturale, che comporta una distinzione spaziale, abbiamo chiamato *allotopismo*. In ogni caso, epilogo finale del differenziamento è la reintegrazione delle funzioni fondamentali, con che si ha un rinnovamento del plasma somatico. Il risultato finale è la rimessa in evidenza degli stessi plasmi riproduttori, dopo la distruzione del plasma somatico; ma i plasmi che si rimettono in evidenza sono evidentemente rinnovati. Quel che avvenga dal punto di vista chimico biologico durante la intima convivenza dei plasmi riproduttori nello zigote è oggi oggetto di delicate indagini; a noi però qui interessano i fondamenti ecologici da cui è condizionato il processo e sopratutto il suo significato generale, che non potrebbe non essere comune a tutti gli esseri vegetali, non ostante la grandiosa diversità di comportamento e di sviluppo dei corpi organizzati, nei quali il fenomeno si svolge od ha la sua culla. La separazione dei plasmi rinnovati ha luogo mediante una cariocinesi riduzionale, almeno nelle associazioni altamente complesse di micelle specifiche, quali sono le cellule dei vegetali; per essa si

rimettono in evidenza, come abbiamo detto, le iniziali di accrescimento vegetativo di due nuovi individui specifici figli.

In tal modo noi riconduciamo l'essenza originaria naturale del sesso alle facoltà fondamentali della materia vivente e la riproduzione ad un mutamento delle modalità di conservazione degli organismi, sotto l'imperio delle mutevoli condizioni dell'ambiente. Per la riproduzione gli organismi vengono rinnovati grazie all'esperienza dell'ambiente, che è il presupposto necessario dell'adattamento, e quindi della conservazione della specie. Il mancato differenziamento del plasma somatico in plasma riproduttore potrebbe dar luogo a individui longevi e capaci di conquistare anche lo spazio, ma in mancanza di adattabilità sarebbero fatalmente destinati a perire. Gli organismi individuali quindi, cioè direttamente in contatto con l'ambiente, ovvero uniti in simbiosi subito dopo la loro nascita dalle spore, ci appaiono quali gli strumenti dell'esperienza dell'ambiente e l'individuo di cui fanno parte è, a sua volta, un'attuazione biologica di un disegno specifico. Come tali, organismi ed individui sono temporanei e destinati ad esaurirsi, non prima però che si sia modificato il comportamento degli stessi organi della vita fisiologica, in modo da renderli atti a reincarnare una nuova esperienza biologica. In tale modificazione sta l'essenza della riproduzione sessuale; gli organismi somatici sono gl'intermediari per mezzo dei quali si attua l'esperienza dell'ambiente; gli organi rinnovatori sono precisamente i gameti, di cui abbiamo dimostrato l'origine da conidi moltiplicatori.

RIASSUNTO

Gli AA. hanno eseguito un'*analisi morfologica* dell'apice vegetativo di *Papaver somniferum,* tanto nella fase di accrescimento vegetativo quanto in quella di differenziamento fiorale. L'analisi morfologica consiste nella recognizione delle unità di costruzione del corpo vegetativo o del fiore allo stato di abbozzi, telomi od iniziali; essa permette di riconoscere che l'apice vegetativo, lungi dall'essere semplicemente un'espressione citoistologica, come è stato considerato prevalentemente fino ad oggi, è il punto del corpo della pianta formato dalle più giovani o addirittura dalle nascenti unità morfologiche, che sono le foglie. Gli AA. descrivono le modalità con le quali si individuano queste singole unità e quelle della loro associazione in complessi lineari semplici, che chiamano *sinfilli elementari,* e dell'associazione di questi ultimi nel corpo totale, secondo la fillotassi specifica; e dimostrano inoltre che la costruzione del fiore procede egualmente a mezzo di unità fogliari, con parecchie importanti modifiche nelle modalità, che consistono essenzialmente nella contrazione dei telomi, nella riduzione e cambiamento del ritmo dell'accrescimento internodale e nella maggiore autonomia che acquista la parte frondeale libera di ogni foglia fiorale, in rapporto con la sua specifica funzione di vita di relazione.

In analogia a questo evidente rapporto che sussiste fra la costruzione della parte vegetativa e della parte riproduttiva, gli AA. sostengono la possibilità di dimostrare la discendenza della stessa funzione di riproduzione dalle funzioni prettamente vegetative dell'accrescimento e della moltiplicazione. Nelle Fanerogame la riproduzione ha l'attributo di « sessuale » solamente per una estensione che di tale attributo si fa, quasi istintivamente, dal gamete al gametofito e da questo alla eterospora e ancora dall'eterospora all'organo che la produce e infine all'organismo e perfino all'individuo che, secondo i casi, viene qualificato come ermafrodito, maschile, femminile o monoico. Sessuale è pertanto solo il gamete; ma, come è ovvio, la ricerca della origine del sesso non può fermarsi al gamete, ma va oltre e porta alla constatazione che i gameti discendono da conidi di

moltiplicazione vegetativa. Gli AA. espongono quindi la teoria già enunciata precedentemente da uno di loro (Catalano), secondo la quale i conidi diventano gameti per il fatto che in essi le due funzioni fondamentali della vita e cioè la percezione e la nutrizione, in senso lato, passano da uno stato di simultanea attualità ed efficienza, qual'è quello in cui si trovano durante la vita vegetativa, ad uno di dominanza e rispettivamente di recessività, sotto l'influenza delle condizioni dell'ambiente, quando queste diventano improprie allo indefinito accrescimento vegetativo. La qual cosa comporta, nel plasma in cui è intervenuto questo sfasamento delle funzioni fondamentali, la necessità della integrazione, ovvero esso è destinato a perire. La integrazione delle funzioni fondamentali avviene a mezzo della gamia, cioè di una intima mescolanza e convivenza di due plasmi a funzioni sfasate; essa è il fatto centrale e culminante della riproduzione, cui segue presto o tardi la separazione dei plasmi copulatisi, che non sono più esattamente quelli di prima, ma rappresentano le iniziali di accrescimento vegetativo di due organismi della specie, che perciò risultano rinnovati (figli), laddove l'organismo che si sviluppa da un vero conidio è soltanto una continuazione vegetativa dello stesso individuo da cui si è staccato (clone).

Consegue da ciò che nella riproduzione quel che conta è la possibilità di trasmettere al plasma riproduttore le modificazioni indotte dalla vita vegetativa dell'organismo genitore, a seguito del contatto e dell'esperienza dell'ambiente; e pertanto la rinnovazione degl'individui è tanto più efficiente, ossia la riproduzione consegue tanto meglio il suo scopo fondamentale biologico nell'interesse della specie, quanto più vasto è stato questo contatto. Gli AA. chiamano « allotopismo » il principio che ne consegue, cioè lo sforzo di realizzare la gamia fra plasmi riproduttori separatisi da organismi lontani, mentre il differenziamento del plasma riproduttore in due gameti « sessuali » ha soltanto il significato di promuovere l'appulso reciproco o, più spesso, il viaggio dell'uno verso l'altro. In questo senso il carattere della percezione dominante si può attribuire al gamete maschile e, per estensione, ai relativi organi ed organismi, mentre il carattere della nutrizione dominante è la prerogativa dei gameti e degli organi femminei.

La generazione alternante si rivela, per questo modo di concepire la natura del sesso e la finalità della riproduzione, come una dottrina inconsistente, in quanto l'organismo che si riproduce (quasi sempre dopo una vistosa moltiplicazione vegetativa) è sempre il così detto « gametofito », in ogni ordine e grado sistematico di Vegetali; laddove lo « sporofito » non esiste se non quando la convivenza fra i plasmi riproduttori che si instaura colla gamia si prolunga in un altro organismo somatico più o meno altamente organizzato, in cui sono presenti i genitori in istato di simbiosi. Essi al momento opportuno separano nuovamente un plasma riproduttore rinnovato dalla esperienza dell'ambiente che intanto si è effettuata colla simbiosi. Le cellule madri sono appunto le formazioni in cui si raccoglie questo plasma riproduttore rinnovato e le spore, che da esse traggono origine, sono nulla più che le iniziali vegetative dei nuovi organismi figli, improntate essenzialmente alla necessità dell'allotopismo.

SUMMARY

The Authors have made a morphological analysis of the vegetative apex of *Papaver somniferum,* both in the phase of vegetative growth and in the differentiation of the flower. The analysis consists in the recognition of the units of construction of the vegetative body and the flower in the un-differentiated state (« teloms »), during growth, or at the initiation of development. It allows us to recognise trat the vegetal apex, far from being simply a cytohistological expression as it has for the most part been considered until today, is the point of the body of the plant formed from younger or more directly developing morphological units, than are the leaves. The Authors describe the method by which one distinguishes these individual units and their association into generally simple linear complexes, that are here called « sinfilli elements », and the inclusion of these in the whole body, following specific phyllotaxes; they also show that the construction of the flower proceeds in the same manner from the middle of the leaf units, with several important modifications in the mode of formation, that consist essentially of the contraction of the apical part, reduction and changing of the rhythm of internodal growth and in the grea-

ter autonomy that the free leafy part acquires, in accordance with its specific function in a connected life.

As an analogy to this evident connection that exists between the construction of the vegetative and reproductive parts, the Authors maintain the possibility of demonstrating the descent of this same function of reproduction from the purely vegetative functions of growth and multiplication. In the Phanerogams reproduction has the attribute of « sexual » solely by an extension of these attributes that one finds, as if instinctively, in the gamete of the gametophyte and from this to the heterospore and again from the heterospore to the organ that vely, from the gamete to the gametophyte and from this to the individual that, in this way, becomes qualified as an hermaphrodite, masculine, feminine or monoecious. Sexually it is therefore only the gamete; but, as is obvious, research on the origin of sex cannot stop at the gamete, but goes further and takes one to the observation that the gametes developed from the conidia of vegetative multiplication. The Authors here expand the theory already put forward by one of them (Catalano), by which the conidia become gametes because of the fact that within them the two fundamental functions of life, namely perception and nutrition, in the broad sense, pass from the state of simultaneous actuality and efficiency, as one finds during the vegetative life, to one of dominance and recessiveness respectively, under the influence of their surroundings when these become unsuitable for indefinite vegetative growth. A fact which supposes, in the plasma in which this collapse has intervened, the necessity for integration, or indeed it is destined to perish. The integration of the fundamental functions comes in the middle of sexual reproduction, namely in an intimate mixing and growing together of the two disorganised plasmas. This is the central fact and the culmination of reproduction which follows sooner or later the separation of the copulatory plasmas, that are no longer exactly the original materials, but represent the initial growth of two organisms of the species, that become thereby renewed whereas the organism that develops from the conidium itself is only a vegetative continuation of the same individual from which it is detached (clone).

It follows from this that in reproduction that which counts

is the possibility of transmitting to the reproductory plasma the modifications induced in the parent organism, as a result of contact with the environment; and therefore the renewal of the individual is so much more efficient, or rather the reproduction follows so much better its fundamental biological aim in the interests of the species, the greater has been this contact. The Authors call « allotopism » the principle that follows, namely the effort to produce fusion between reproductive plasmas separated from distant organisms, while the differentiation of the reproductive plasma into two « sexual » gametes has only importance inasmuch as it induces the inverse impulse or, more compactly, the journey of one towards the other. In this sense the characteristic of dominant perception can be attributed to the male gamete and, by extension, to the related organs and organisms, whilst the characteristic of dominant nutrition is the prerogative of the female gamete and female organs.

Alternation of generations is shown, by this method of looking at the nature of sex and the purpose of reproduction, to be an inconsistent doctrine, in which the reproductive individual (almost always after a considerable vegetative multiplication) is always the thing called the « gametophyte », in every order and systematic grade of plants; whilst the « sporophyte » does not exist if not when the growing together of the two reproductive plasmas that is begun in sexual reproduction, continues itself as a somatic organism more or less distinctly organised, in which are present the parents in a state of symbiosis. These at the right moment separate anew a reproductive plasma renewed by environmental experience that in the meantime has affected the symbiosis. The mother cells are correctly the formations in which one finds this reproductive plasma renewed and the spore, that traced to its origin, is nothing more than the initial vegetative growth of the new organisms, prepared essentially at the necessity for allotopism.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

TAVOLA I

Papaver somniferum - Fig. 1: Sezione trasversale dell'apice vegetativo di una piantina di poche settimane di età. 1-7, sette frondi nell'ordine quinconciale progressivamente più giovani; al centro, la sezione dell'apice vegetativo, di forma oscuramente triangolare. Fig. 2: l'apice vegetativo di cui alla fig. precedente più fortemente in grandito (un po' girato da destra verso sinistra); 3-7, le frondi della fig. precedente contrassegnate cogli stessi numeri; 8, gobba fillopodiale di una ulteriore foglia; 9, 10, telomi di due ulteriori foglie; fra 8 e 9, iniziali della foglia 11; fra 9 e 10, iniziali della foglia 12; fra 8 e 10, iniziali della foglia 13; al centro, cellule iniziali del midollo. Figg. 3 e 4, sezioni trasversali dell'apice vegetativo all'inizio della fase fiorale. 1-6, sei frondi vegetative; 7, il sepalo inferiore nella stessa posizione fillotassica della foglia 2, ma un po' spostata elicoidalmente verso destra; 8, il sepalo superiore nella stessa posizione fillotassica della foglia 3, ma ancora più sensibilmente spostata verso destra. Nella fig. 4 le due foglie calicine 7 ed 8 sono quasi del tutto « frondizzate » (sepali).

TAVOLA II

Papaver somniferum - Fig. 5: Apice vegetativo nella fase fiorale subito dopo la frondizzazione del calice, contenente i telomi olociclici dei successivi verticilli fiorali. Esternamente, frammenti di frondi sepaline e vegetative. Fig. 6: Sezione trasversale dell'apice vegetativo nella fase fiorale a un livello pressochè corrispondente a quello della fig. 3 della Tav. I. ma in uno stadio di sviluppo più avanzato; 1-5, cinque frondi vegetative; 6 e 7, fillopodi distali calicini, di cui 6 manifestamente più avanzato nello sviluppo, lascianti all'interno i fillopodi profondi degli ulteriori verticilli fiorali. Fig. 7: uno stadio di sviluppo ancora più avanzato del precedente; il sepalo superiore comincia a « frondizzare » dal margine a sinistra, lasciando all'interno i fillopodi distali corollini. Fig. 8: stadio di sviluppo ancora più avanzato; 1 e 2, frondi calicine (sepali); 3, 4, 5, 6, fillopodi distali corollini ed androceali confusi insieme, di cui tuttavia 3 più avanti nel differenziamento, e scalarmente meno gli altri.

TAVOLA III

Papaver somniferum - Fig. 9: Stadio di sviluppo più avanzato di quello della fig. 8; apice vegetativo nella fase fiorale racchiuso nei due sepali; a sinistra la fronda del 1° petalo del I verticillo corollino alterno; sotto di essa, fillopodi distali del I verticillo androceale. A destra; fillopodi distali corollini ed androceali confusi; sopra e sotto, fillopodi distali del II verticillo corollino (opposto ai sepali) confuso col fillo-

podio distale del II verticillo androceale, lascianti all'interno il fillopodio profondo gineceale. Fig. 10: un piano più elevato dello stesso stadio di sviluppo della fig. precedente; a destra, la 2ª fronda petalina (alterna coi sepali) del I verticillo corollino; sotto di essa, fillopodi distali staminali del I verticillo androceale, i cui corrispondenti nel resto del verticillo sono « frondizzati » e lasciano vedere, intercalati, i fillopodi distali staminali del II verticillo androceale (nella parte inferiore ed a sinistra della figura). All'interno, il fillopodio profondo gineceale, con ampio midollo centrale. Fig. 11: Sezione trasversale dello stesso apice vegetativo della fig. precedente a un livello superiore; esternamente, i due sepali; seguono tre verticilli di frondi androceali (stami) a disposizione intercalata alterna (del I verticillo esterno si vedono so'o poche e piccole sezioni di filamenti staminali, specialmente nella parte superiore e a destra, della figura. Al centro, il fillopodio profondo gineceale. Fig. 12: Sezione trasversale a livello delle giovani frondi carpellari congenitamente saldate per i margini, lascianti all'interno le cellule della caliptra apicale centrale; fuori, gli stami del III verticillo androceale e ancora qualche frammento del II e del I; il tutto avvolto dalle due frondi sepaline.

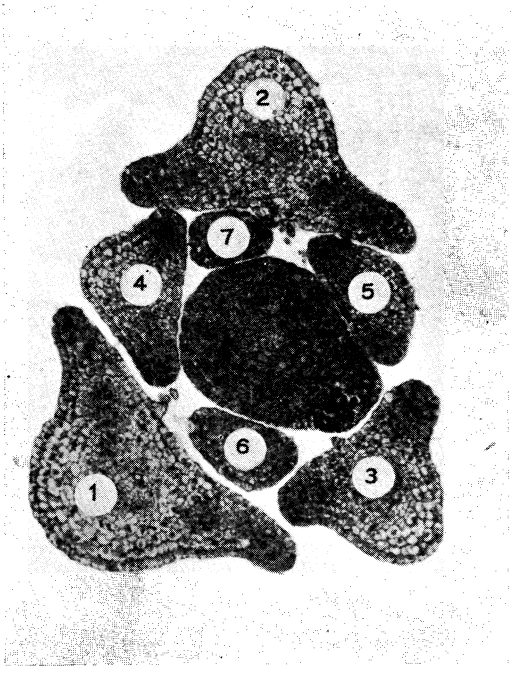

FIG. 1

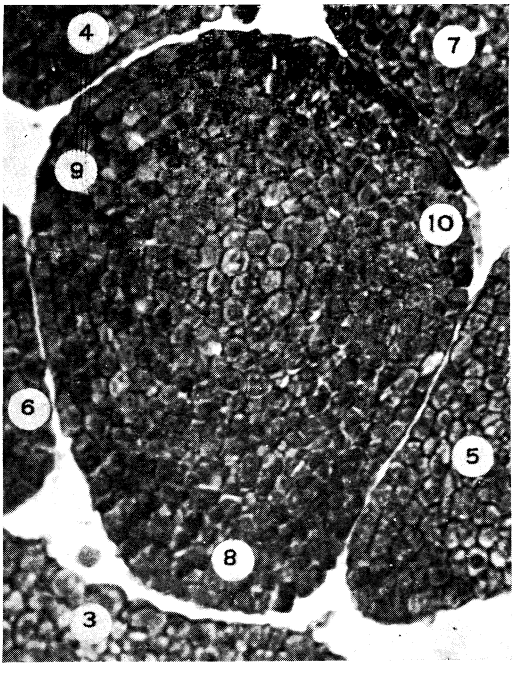

FIG. 2

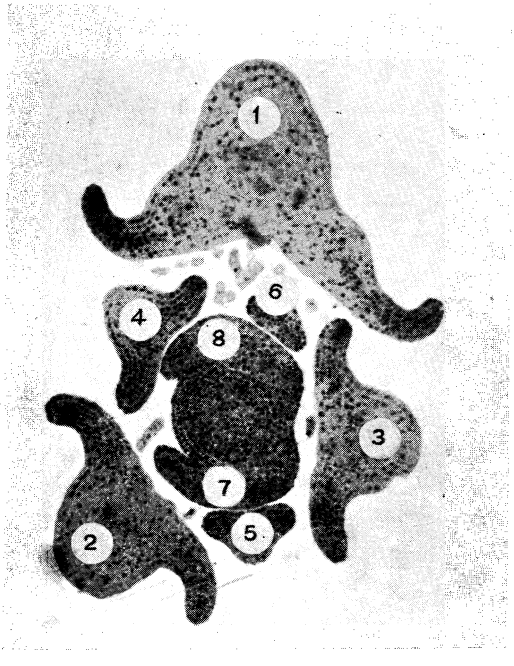

FIG. 3

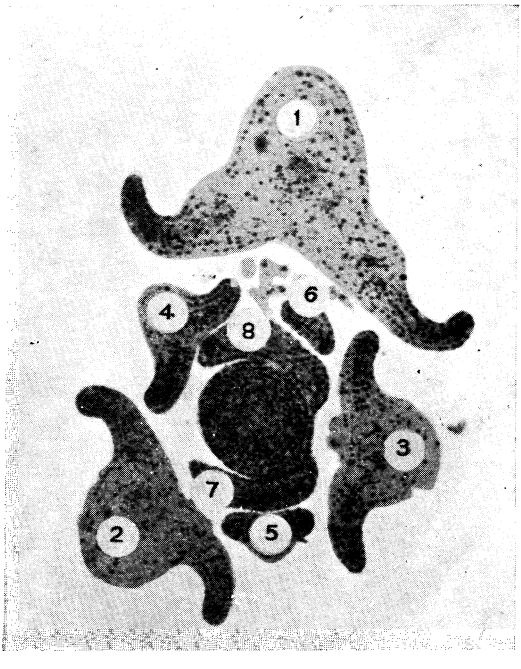

FIG. 4

G. CATALANO e E. GIULIANO - Origine e determinazione della riproduzione e del « sesso » nei vegetali.

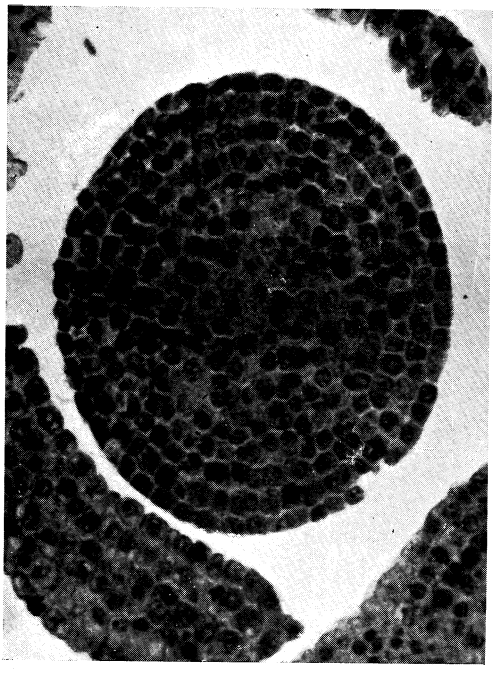

FIG. 5

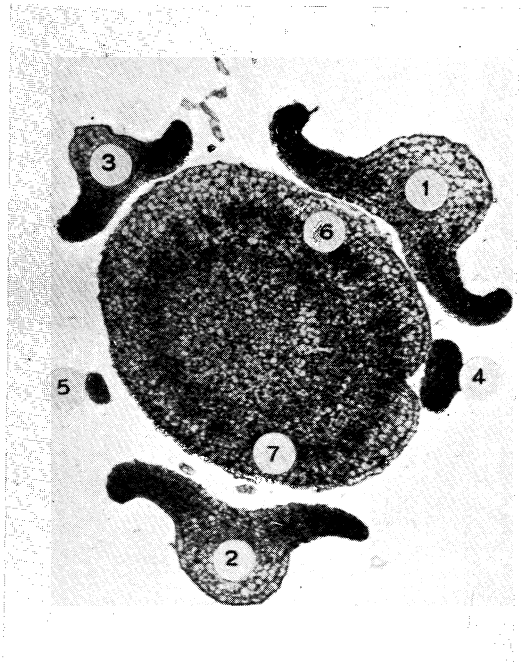

FIG. 6

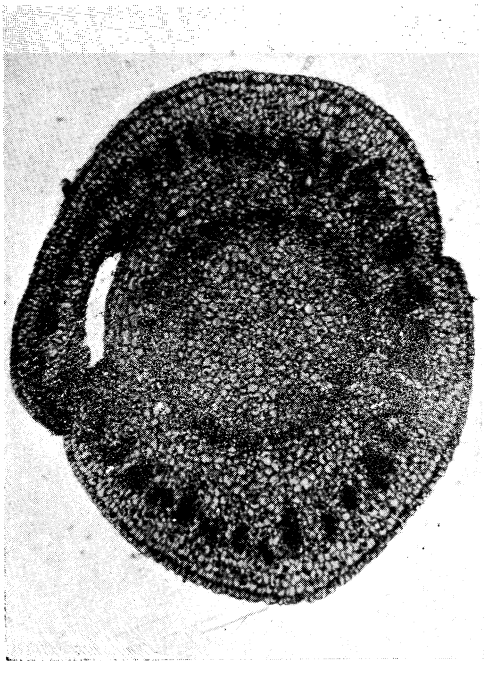

FIG. 7

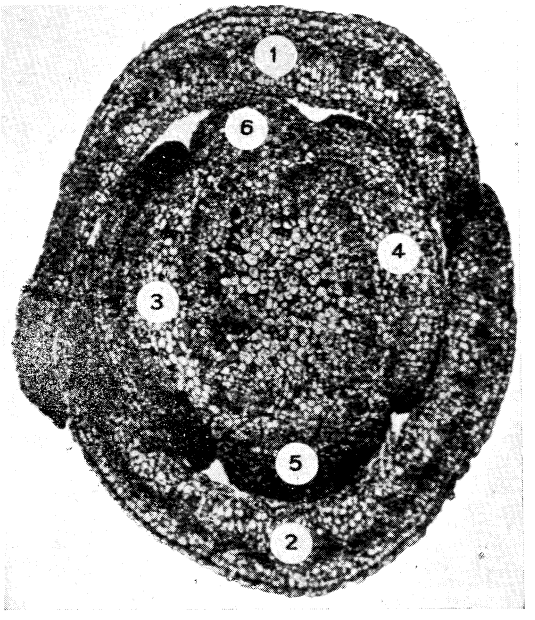

FIG. 8

G. CATALANO e E. GIULIANO - Origine e determinazione della riproduzione e del « sesso » nei vegetali.

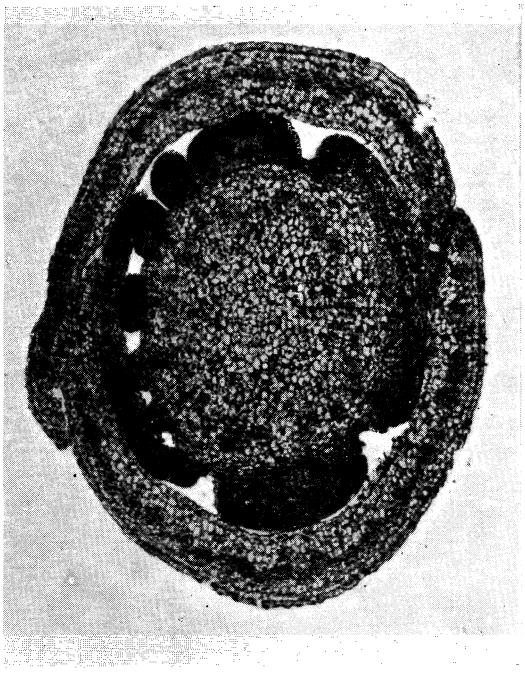

FIG. 9

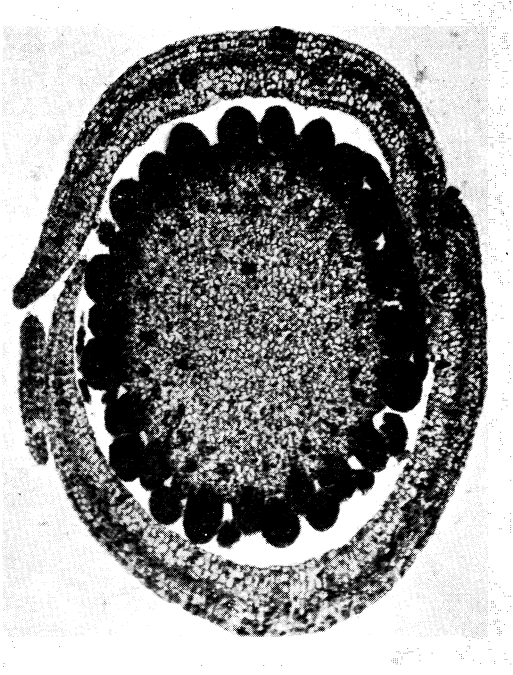

FIG. 10

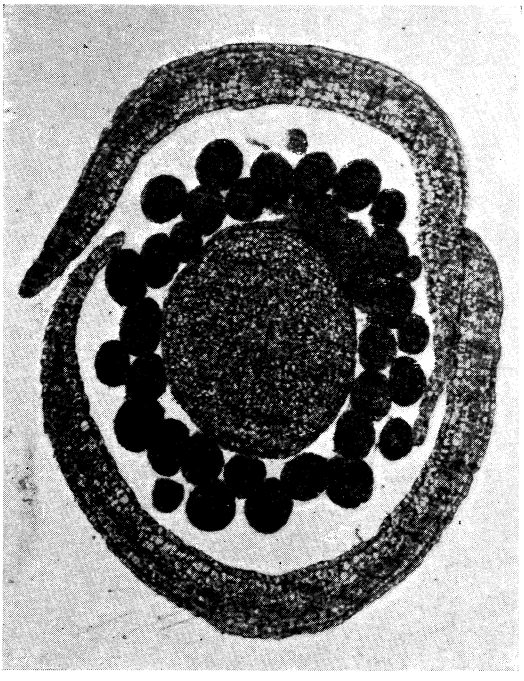

FIG. 11

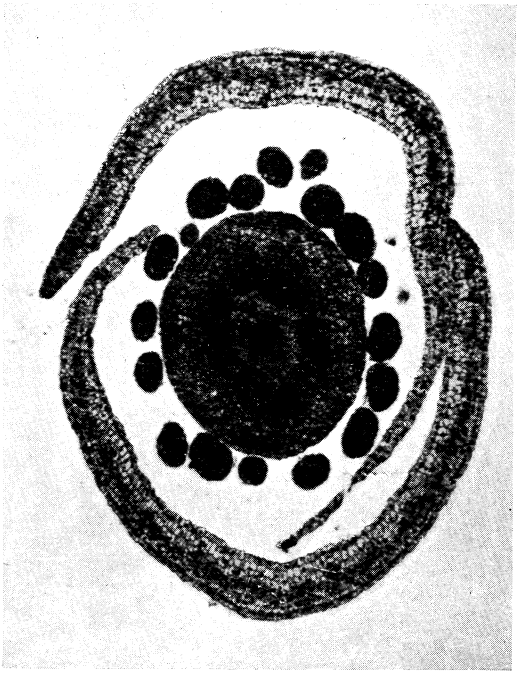

FIG. 12

G. CATALANO e E. GIULIANO - Origine e determinazione della riproduzione e del « sesso » nei vegetali.