

GIUSEPPE CATALANO

La teoria fogliare e l'evoluzione dell'apice vegetativo.

INDICE

INTRODUZIONE

CAP. I - <i>Il corpo vegetativo delle Tallofite considerato come un archeofillo o un'associazione di archeofilli</i>	Pag. 12
1) Spore e zigoti quali iniziali di nuovi individui	» 12
2) Le iniziali di accrescimento primarie e secondarie, la « prospettiva ontogenetica » e l'archeofillo filamentoso	» 17
3) La ramificazione elementare, l'apice vegetativo «emimonoblastico» e la corticizzazione	» 21
4) La congenita concrenscenza e la ramificazione propriamente detta	» 25
5) La fogliazione	» 29
CAP. II - <i>L'apice vegetativo nello stadio embrionale dello sviluppo</i>	» 36
1) Il proembrione e l'embrione delle Embriofite zoogame	» 36
2) Natura della iniziale del « fusto » nel proembrione delle Pteridofite	» 39
3) Il proembrione delle Embriofite sifonogame (Spermatofite)	» 44
4) L'embrione delle Spermatofite definito dal suo costituente essenziale: il cotiledone	» 49

5) Origine e costituzione dell'asse ipocotile e della piumetta (« sticogenesi »)	Pag. 54
<i>CAP. III - L'apice vegetativo delle piante vascolari nello stadio sinfillare</i>	» 59
1) Fogliazione e fillotassi nelle Pteridofite a microfrondi	» 59
2) Fogliazione e fillotassi nelle Pteridofite a macrofrondi e nelle Gimnosperme	» 68
3) Sticogenesi e fillotassi studiate nell'apice vegetativo delle Angiosperme	» 73
4) La fogliazione e la ramificazione studiate nei sinfilli elementari delle Angiosperme	» 83
<i>Conclusioni</i>	» 87
<i>Riassunto</i>	» 90
<i>Summary</i>	» 92

I N T R O D U Z I O N E

Nel progresso delle conoscenze umane si osserva qualche cosa di simile a quel che accade nello sviluppo delle applicazioni pratiche. Raramente un nuovo ritrovato più perfetto o più vantaggioso per la vita pratica sostituisce totalmente i mezzi simili precedenti meno perfetti, ma quasi sempre si aggiunge a questi, instaurando una sorta di pacifica coesistenza. Analogamente, ogni nuova dottrina scientifica quasi mai accantona del tutto le antiche interpretazioni; queste invero sembrano talora eclissate, per un periodo più o meno lungo di tempo dalle nuove vedute, ma bene spesso tornano a ripresentarsi all'attenzione degli uomini, nella ansiosa ricerca che questi fanno della verità. Forse ciò dipende dal fatto che la verità è certamente qualche cosa di più complesso di quel che a primo acchito non sia dato di vedere; gli uomini di scienza possono sollevare solo una parte, grande o piccola che sia, del velo che la nasconde e quindi di averne una rivelazione solo più o meno parziale e frammentaria.

Queste riflessioni si fanno allorchè si considera, fra l'altro, la sorte che hanno avuto, nel corso di parecchi decenni, le dottrine relative alla costituzione morfologica del corpo dei vegetali. Ovvie ragioni non ci consentono di riesporle qui, neppure sinteticamente, ma semplicemente di enunciarle: una è la dottrina che presume la costituzione del corpo dei Vegetali come dovuta all'esistenza ed all'associazione di tre organi fondamentali, cioè del fusto, della radice e della foglia; l'altra è la così detta dottrina «fogliare», che ammette invece l'esistenza di un solo organo fondamentale e considera il fusto e la radice come organi derivati o adattamenti di parti di quest'unico organo fondamentale, che sarebbe invece la foglia, in senso lato.

Ancora ai nostri giorni ardua cosa sarebbe precisare quale di queste due dottrine offre un maggior numero di squarci nel velo che nasconde la verità. Le idee di fusto, di radice e di foglia si fondano sulla immediata evidenza ed i Trattati generali così come le ricerche speciali di Morfologia vegetale continuano generalmente a parlare ed a trattare di tali organi come se fossero delle categorie assolute, come vuole appunto la loro

tradizionale distinzione. Non si può nascondere, per altro, che in questo nostro tempo, così marcatamente contrassegnato dalla specializzazione degli studi, polverizzata e quasi esasperata nella ricerca del microscopico e dell'ultramicroscopico, il riproporre simili problemi desta quasi un senso di anacronismo. Sta però di fatto che, malgrado tutto, sempre frequenti sono anche oggi i contributi allo studio della Morfologia classica; la qual cosa dimostra che vi è ancora molto da studiare e da scoprire al livello anche semplicemente organografico. E questi contributi risultano tanto più efficienti, quanto più si va allargando a mano a mano il campo delle ricerche analitiche utili allo scopo. Così, dalle intuizioni di Goethe e di Gaudichaud, dalle antiche osservazioni macroscopiche di Delpino sulla filotassi, nel corso di parecchi decenni si è passati alle dimostrazioni anatomiche, alla Morfologia comparata fra Tallofite e Cormofite, all'ontogenesi, all'analisi e recognizione di complessi metamorfici e così via, sempre nello sforzo di ricondurre la costituzione del corpo delle piante ad una fondamentale unità fogliare (1).

Nel presente lavoro, pertanto, intendiamo portare un ulteriore contributo alla interpretazione « fogliare » del corpo delle piante, mediante lo studio comparato dell'apice vegetativo. Tale studio ci ha condotto a riconoscere la foglia quale l'organo veramente fondamentale e quale unità di costruzione, tanto nei primi stadi della formazione ontogenetica del corpo, quanto nei primi passi della evoluzione delle specie. Epperò l'apice vegetativo è oggetto di una interessante evoluzione, dalle Tallofite alle Cormofite. La comparazione nei vari ordini e gradi di viventi vegetali della struttura del centro, in cui è localizzato l'accrescimento, costringe in primo luogo a far giustizia della vecchia idea, che cioè esso sia il generatore del « fusto » e che da questo protrudano le « gobbe fogliari ». Tale interpretazione è irrealistica ed è tempo che sia sostituita con altra che prospetti meglio la realtà. L'apice vegetativo è il punto dove si elaboranc

(1) Si veda, per la parte più antica della storia di tale argomento: SACHS, *Geschichte der Botanik* e traduzioni; per la storia più recente: CATALANO G., *Teoria generale della foglia*, in *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, vol. XII, 1941; CATALANO G., MEROLA A., PELLEGRINI O., *La genesi dei rami laterali studiata alla luce della teoria fogliare*, *Delpinoa*, Vol. IV, 1951.

le unità di costruzione del corpo, destinate ad aggiungersi alle precedenti. Queste unità sono appunto le foglie; pertanto il meccanismo dell'accrescimento primario dei Vegetali espresso in termini organogenetici, consiste in un processo di formazione di foglie l'una dall'altra. La qual cosa permette di estendere alle unità morfologiche più complesse il vecchio aforisma biologico, dicendo esplicitamente, sempre in termini organogenetici: « *Omnis folia e folia* » (1).

Se tuttavia si prova una certa difficoltà alla immediata intuizione del principio dianzi espresso, ciò dipende dal fatto che fino ad oggi è sfuggita l'esistenza di termini intermedi che assicurano la continuità della architettura morfologica e quindi la validità del principio. Inoltre, molto spesso, la immediatezza della verità è ostacolata da fenomeni di metamorfosi e di adattamento sopravvenuti. Le ricerche comparative sugli apici vegetativi nei vari ordini e classi di Vegetali hanno messo in evidenza l'esistenza di questi termini intermedi, vere e proprie unità morfologiche fra la cellula e l'organo, colmando pertanto ogni soluzione di continuità.

Pertanto, mentre la ricerca macroscopica, appoggiata dall'anatomia e anche dalla minuta Citologia, i cui servizi, anche in questo campo sono preziosi, porta a riconoscere nella foglia l'organo fondamentale del corpo vegetativo, che si ripete col l'accrescimento, dando luogo ad associazioni di foglie o « *sinfilli* », la comparazione filogenetica e l'ontogenesi rintracciano l'equivalente di quest'organo fondamentale e delle sue parti all'origine primitiva e nella sua più semplice espressione cellulare. « *Foglia* » è il termine generale di immediata comprensione, che scaturisce dalla osservazione delle piante superiori. L'adozione di questo termine per indicare l'organo fondamentale in ogni ordine e classe di Vegetali è pertanto giustificata dalla identità di funzioni che si svolgono in esso e quindi da un criterio analogico. Queste funzioni sono la fotosintesi, l'accrescimento vegetativo o propagativo e la riproduzione. Perciò in ogni foglia vi sono sempre, sostanzialmente, cellule o parti destinate all'una e cellule o parti destinate alle altre funzioni

(1) FRY-WISSLING chiude il suo libro sulla struttura submicroscopica del protoplasma coll'aforisma: « *Omnis structura e structura* ».

sopra indicate; ma la loro ubicazione nel complesso dell'organo è quanto di più variabile e diverso si possa immaginare. Inoltre, in ogni foglia vi è una parte destinata all'appoggio al substrato o a contrarre rapporto con la parte corrispondente di altre foglie simili, nella formazione delle associazioni fogliari o sinfilli.

La grande varietà di forme e di strutture che in tutto il Regno dei Vegetali presenta l'organo fondamentale, in rapporto alla distribuzione delle funzioni sopra indicate rende difficile l'estensione della idea morfologica di « foglia » per indicare appunto quest'organo fondamentale. Ma è ben per questo che si può dire che *l'evoluzione morfologica delle specie è precisamente l'evoluzione della foglia.*

Richiamandoci ai lavori citati precedentemente, in cui sono state gettate le basi della teoria fogliare, noi qui ci limitiamo a ricordare la terminologia che è necessario adottare per distinguere i vari casi, obbligati in questo da ovvie ragioni di chiarezza. Ricordiamo perciò che ogni foglia è tipicamente costituita da un « fillopodio » e da una « fronda », che sono le parti corrispondenti alle due funzioni fondamentali sopra indicate. Il fillopodio precisamente è la parte specializzata nella funzione dell'appoggio al substrato o anche del contatto e del rapporto con le altre parti simili nelle associazioni di foglie; la fronda è la parte in cui si conclama la funzione fotosintetica.

Dal punto di vista filogenetico è anzitutto necessario distinguere le foglie delle Spermatofite in quanto sono rappresentative del termine più recente e più perfezionato della storia dell'organo che, per di più, presenta, in dette piante, una norma ben determinata di associazione (« fillotassi »). Pertanto le foglie delle Spermatofite vanno distinte col termine di « metafilli » col quale, in accordo colla corrente accezione etimologica, si vuole alludere appunto alla loro natura di organi filogeneticamente più recenti e perfezionati. Il primo gradino di questa evoluzione si trova nelle Tallofite; epperò chiameremo « archeofilli » le unità morfologiche che compongono il corpo di queste piante, nelle quali si può riconoscere la fondamentale natura fogliare (1). Nelle Briofite continua la serie degli archeofilli, pur

(1) CATALANO G., La natura « fogliare » del corpo dei Vegetali, in *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, serie III, vol. XIV, 1942.

presentando un maggiore perfezionamento, specialmente nelle modalità dell'associazione. Quanto alle Pteridofite, le foglie in tali piante sono ancora lontane dalla organizzazione dei metafilli, ma d'altra parte si distinguono nettamente dagli archeofilli per la presenza del tessuto vascolare. Le foglie delle Pteridofite vanno pertanto opportunamente tenute distinte dalle une e dalle altre chiamandole « protofilli ».

Questa terminologia è un ampliamento ed un perfezionamento di concetti analoghi da noi già esposti in altra occasione (1) colla sola differenza della introduzione del nuovo termine di « archeofillo » (e quindi di « Archeofillofite » come termine attribuibile alle Tallofite) per quel che riguarda le unità morfologiche delle Tallofite, mentre il termine di protofillo rimane attribuito al gruppo intermedio delle Crittogame vascolari.

(1) CATALANO G., Le unità morfologiche della organizzazione vegetale e la teoria fogliare, *Delpinoa*, Vol. I, 1948.

CAPITOLO I

Il corpo vegetativo delle Tallofite considerato come un « archeofillo » o un'associazione di « archeofilli »

1. — SPORE E ZIGOTI QUALI INIZIALI DI NUOVI INDIVIDUI.

Come tutti sanno, ogni specie di vivente si esprime ontologicamente mediante un corpo organizzato, un « organismo », adatto alle condizioni di un suo particolare ambiente. Fra i viventi vegetali, come fra quelli animali, moltissime specie hanno un corpo organizzato consistente in una sola cellula; un gran numero di altre hanno invece un corpo consistente in un aggregato di poche, molte o moltissime cellule; in quest'ultimo caso tali cellule possono essere simili, diverse o profondamente modificate. Ciò malgrado, un carattere veramente universale, comune a tutte le specie di viventi vegetali è quello che riguarda la modalità di formazione e di accrescimento di questo corpo; infatti esso trae sempre origine da una cellula (generata da altro vivente precedente della stessa specie), che pertanto vien detta *cellula iniziale*. Nel caso degli organismi unicellulari la cellula iniziale è, di regola, simile a quella che costituisce il corpo adulto, ma più piccola, e lo sviluppo consiste nell'aumento di volume, nel cambiamento di forma e certamente anche in molteplici intimi mutamenti della materia vivente interna che fra l'altro, genera gli strumenti della vita trofica e di relazione (« organiti cellulari »). Nel caso degli organismi pluricellulari lo sviluppo consiste nella formazione di *cellule somatiche*, per mezzo dell'accrescimento e della segmentazione della cellula iniziale.

Iniziali degli organismi che, nell'ambito di una determinata

specie vegetale sorgono per la funzione di riproduzione possono essere, come è noto, le *spore* e gli *zigoti*. Le une e gli altri sono i prodotti finali della riproduzione, coi quali s'inizia la formazione dei nuovi individui; si può dire anzi che tutta la vita dell'organismo specifico s'impenna nella finalità di produrre e diffondere nell'ambiente queste iniziali, nell'interesse della conservazione della specie. Sono *spore*, come è noto, talune particolari cellule che, in condizioni di ambiente non adatte allo sviluppo possono passare periodi anche lunghi di vita latente ed entrare in attività di accrescimento solo al ritorno di condizioni favorevoli; sono *zigoti* altre cellule iniziali particolari, che si comportano similmente, ma che differiscono dalle prime per la composizione del nucleo. Infatti essi provengono dal processo di gamia che è l'atto essenziale della riproduzione, consistente nella intima associazione dei cromosomi di due gameti; e quindi il loro nucleo contiene un numero di cromosomi doppio di quello delle spore. Gli organismi provenienti dallo sviluppo delle spore vengono perciò detti « *Aplonti* »; quelli provenienti dallo sviluppo degli zigoti sono chiamati « *Diplonti* ». La sussistenza nell'ambiente di condizioni fisico-chimiche favorevoli, necessarie affinché si abbia lo sviluppo di una iniziale, spora o zigote che sia, è l'espressione stessa della vita attiva e dell'accrescimento.

Qui preme mettere in evidenza che in un gran numero di Vegetali spore e zigoti concorrono in egual misura alla formazione degli organismi propri della specie; ossia che, in altri termini, *Aplonti* e *Diplonti*, coi caratteri propri della specie cui appartengono, concorrono in egual misura a rappresentarla. In molti casi anzi gli organismi provenienti dallo sviluppo delle spore sono più o meno conformi a quelli provenienti dallo sviluppo degli zigoti. Più spesso però si osserva che, nell'ambito di qualche grande gruppo sistematico vi siano gruppi subordinati costituiti esclusivamente da *Aplonti* e gruppi costituiti esclusivamente da *Diplonti*. Ad esempio, fra le *Rhodophyta*, le *Bangyales* e le *Nemalionales* sono gruppi costituiti da individui *aplonti*; tutte le altre *Rhodophyta* hanno organismi dotati di due fasi diploidalì (quella delle carospore e quella dei tetrasporangi). Fra le *Phaeophyta*, le *Laminariaceae* sono *diplonti*, laddove gli altri ordini sono prevalentemente rappresentati da

FIG. 1 — 1, *Ulothrix zonata*, tallo filamentoso; *a*, iniziale primaria di accrescimento; *r*, cellula rizoidale (sec. DODÉL). 2, *Cladophora* sp.; *a'*, *a'*, *a'* iniziali secondarie di rami sorgenti per protrusione laterale (sec. SCHENCK). 3, *Cladostephus verticillatus* Ag., parte superiore della sezione longitudinale apicale di un tallo; *a*, iniziale primaria di accrescimento, che si segmenta per setti paralleli alla base. Da ogni segmento traggono origine i due piani *n* ed *i* di iniziali secondarie, per divisioni a mezzo di setti verticali. Le cellule periferiche dei piani *n* (nodali) diventano iniziali di rami laterali (per protrusione laterale); le cellule dei piani *i* (internodali) sono a prospett. ontogenetica più limitata. *a'*, iniziale secondaria di accrescimento limitato (sec. SOUVAGEAU). 4, *Chara fragilis* Desv., *a*, iniziale primaria di accrescimento; *s*, segmento sorgente per divisione trasversale; *n*, *i*, segmenti rispettivamente nodali e internodali provenienti dalla segmentazione di *s*; il segmento *n* si divide ripetutamente mediante setti verticali; i segmenti *i* restano indivisi. Le cellule periferiche dei piani *n* sono iniziali secondarie a prospett. ontogenetica limitata, da cui traggono origine i fili laterali *a'*, egualmente costituiti da piani di cellule nodali e da cellule internodali. *c*, fili della corticazione (sec. SACHS). 5, *Taonia atomaria* J. Ag., Apice del tallo in sezione; *a*, iniziale primaria di accrescimento; *s*, segmento sorgente per divisione trasversale, che si divide verticalmente una sola volta; *ch*, cromatofori (sec. SENN). 6, 7, 8, *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour; 6, apice vegetativo visto in superficie; *a*, iniziale primaria di accrescimento; *s*, segmento trasversale; *c*, segmentazioni ulteriori per mezzo di setti verticali, con formazione dello strato esterno con cromatofori (corticazione). 7, sezione trasversale del tallo nastriforme in prossimità dell'apice vegetativo; *m*, cellula midollare; *c*, cellule periferiche fornite di cromatofori (corticazione). 8, divisione della iniziale primaria di accrescimento per mezzo di un setto verticale (dicotomia) (sec. CONE). 9, *Gelidium cartilagineum* Gaill., sezione long. dell'apice del tallo uniasiale; *α*, iniziale primaria di accrescimento; *a*, *a'*, filo od asse centrale; *s*, iniziali secondarie laterali della corticazione; *p*, cellule pericentrali (sec. KYLIN). 10, *Cryptosiphonia Woodii* J. Ag., sezione long. dell'apice vegetativo del tallo; *a*, iniziale primaria di accrescimento; *s*, iniziali secondarie laterali della corticazione; *f*, segmenti sorgenti da queste; *p*, cellule pericentrali; *m*, cellule midollari (sec. KYLIN). 11, *Dictyota dichotoma*. Huds., Lamour, sezione trasversale del tallo nastriforme a distanza dell'apice vegetativo; *m*, cellule periferiche con cromatofori della corticazione; *c*, cellule midollari (sec. THURET, modific.) (1 e 2, da STRASBURGER, Trattato di Botanica, V ediz. ital.; 3 a 11 da FRITSCH, The Structure and Reproduction of the Algae).

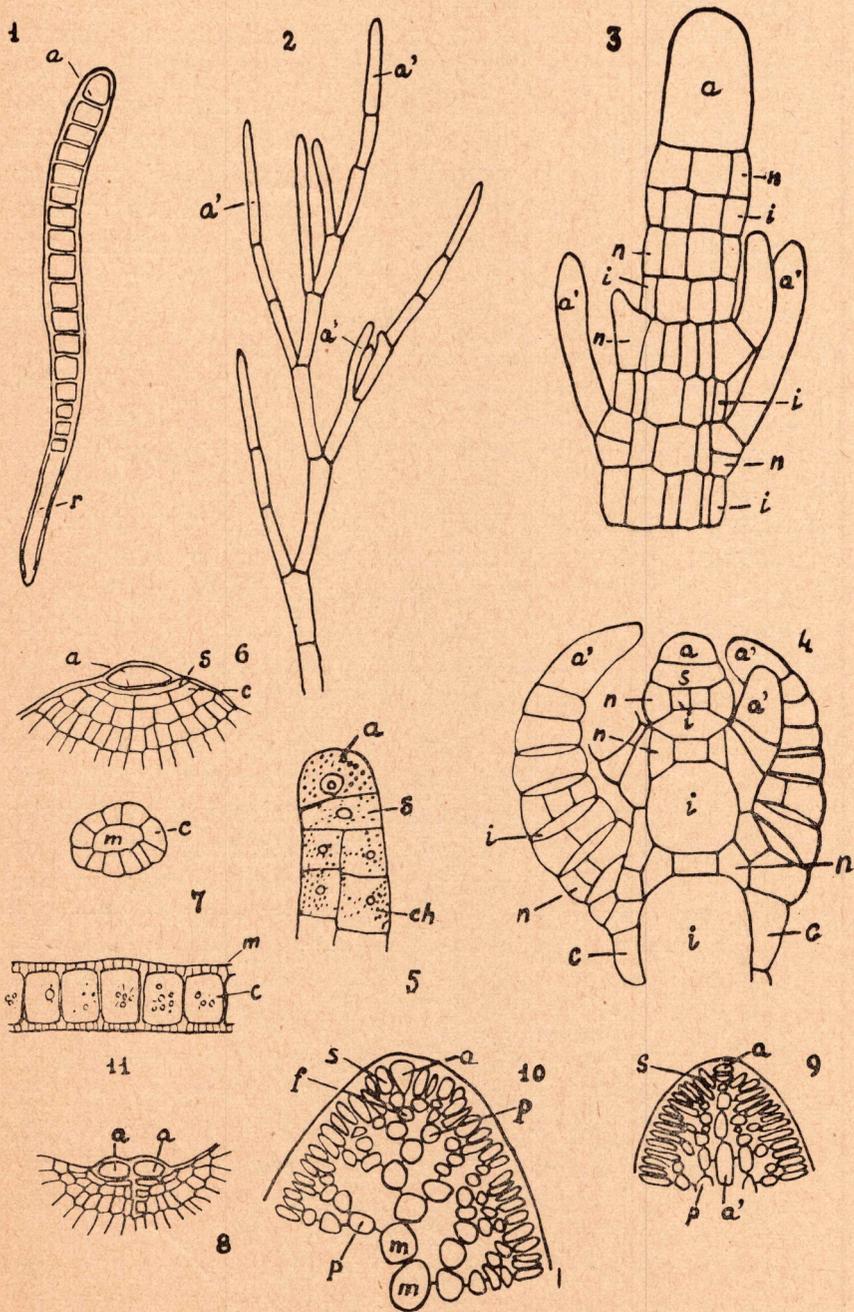


FIG. 1

organismi aplonti. Fra i Funghi, gli Ascomiceti sono per eccellenza organismi aplonti, mentre i Basidiomiceti sono diplonti. Nella maggior parte dei casi che riguardano le Tallofite, anche quando nel ciclo vitale degl'individui si alternano equilibratamente fasi od organismi aplonti con fasi od organismi diplonti, questi sono morfologicamente simili, se non identici, ai primi. In tutto il resto del Regno vegetale le specie sono rappresentate da individui dotati di una delle costituzioni nucleari, mentre l'altra compare soltanto in una fase od organizzazione ridotta al semplice ruolo di una struttura subordinata alla prima e destinata al completamento della riproduzione. Da questo carattere è sorta la distinzione — come tutti sanno — dei Vegetali *Aplodontali* e dei *Diplodontali*; distinzione che, in fondo, non fa che prospettare l'andamento della funzione di riproduzione e la parte che hanno, nella costituzione delle specie, gli organismi precedenti e quelli seguenti la gamia. Le Tallofite, come si è visto, sono promiscuamente rappresentate da Aplonti e da Diplonti; le Briophyta sono costantemente rappresentate da organismi aplonti (Aplodontalia); le specie di Pteridophyta e di Spermaphyta sono invece rappresentate da organismi diploidalali (Diplodontalia).

Quali siano state le ragioni di questa definitiva affermazione degli organismi diploidalali nell'evoluzione, quali corpi adatti alla vita nell'ambiente terrestre è forse argomento degno di indagine; ma per ora esso non ci distoglierà dal nostro compito che è quello invece di mettere in buona evidenza le eventuali differenze di costituzione morfologica degli apici vegetativi sia degli organismi aplonti che dei diplonti e di pervenire comunque alla ricostruzione delle tappe seguite da tale evoluzione del centro di accrescimento del corpo vegetativo.

L'atto per cui una spora od uno zigote, col favore delle condizioni dell'ambiente, inizia la sua attività di sviluppo, si chiama comunemente « germinazione ». Con quest'atto si mette in evidenza, per la prima volta, il centro di accrescimento del nuovo individuo che in molti casi è unicellulare; questa cellula noi chiamiamo *iniziale primaria di accrescimento* (fig. 1, 1, a). Appare ovvio che la iniziale primaria di accrescimento del nuovo individuo non sia esattamente la stessa cosa della iniziale individuale. Vi è anche una differenza ontologica che, specialmente

nello sviluppo dei Diplonti da zigoti è senz'altro palese, in quanto la iniziale primaria di accrescimento non si mette in evidenza prima che dallo zigote non si siano separati determinati elementi. Da ciò il concetto di « prospettiva ontogenetica », di cui sono dotate tutte le iniziali, ma in misura molto diversa. Invero la prospettiva ontogenetica va determinandosi con lo sviluppo, fino all'esaurimento, nella cellula o nel tessuto definito somaticamente. Di ciò tratteremo più dettagliatamente nel § seguente.

2. — LE INIZIALI DI ACCRESCIMENTO PRIMARIE E SECONDARIE, LA « PROSPETTIVA ONTOGENETICA » E L'ARCHEOFILLO FILAMENTOSO.

Come « apice vegetativo » in senso stretto si intende generalmente il centro di accrescimento, costituito da una o più cellule meristematiche, localizzato all'estremità del corpo vegetativo. È però noto che esistono parecchi esempi di piante nelle quali l'attività di accrescimento si svolge ad opera di un meristema non precisamente localizzato all'estremità del corpo, ma piuttosto in qualche zona del corpo stesso, intercalata fra le parti già cresciute; in altri casi il meristema occupa tutto o una parte determinata del margine del corpo laminare, ecc. Questi ed altri casi simili vengono abitualmente tenuti distinti, parlando con maggiore proprietà di *punti vegetativi*, anzichè di apici. In tutti gli altri casi la posizione terminale del meristema di accrescimento costituisce la regola generale. La struttura di questi *apici vegetativi* presenta nelle varie specie di piante delle notevoli differenze, che riguardano il numero delle cellule che li costituiscono, la loro forma, il loro comportamento, la direzione dei setti di segmentazione, il destino dei segmenti prodotti, le cellule accessorie da cui sono accompagnate, e così via. Da ciò la eventuale possibilità di coordinare tali caratteri con quelli dei gruppi sistematici, almeno dei più grandi, tanto nella categoria dei Vegetali aploidali che in quella dei diploidali.

L'apice vegetativo più semplice è quello formato dalla sola iniziale primaria di accrescimento. Questa si mette in evidenza all'atto della germinazione della spora o dello zigote; la sua attività consiste nella segmentazione per mezzo di setti trasver-

sali, per cui traggono origine delle cellule che si dispongono in serie o filo semplice, in ordine di età (fig. 1, 1). La iniziale primaria di accrescimento occupa l'estremità del filo (e vien perciò detta anche cellula apicale o terminale) e si distingue dalle altre, oltre che per la posizione anche per la forma, la grandezza, per l'aspetto della materia vivente in essa contenuta, ecc. Con termine di ovvia comprensione un apice vegetativo così costituito può chiamarsi « monoblastico ».

L'organismo pluricellulare che deriva da un apice vegetativo monoblastico presenta una delle più semplici costituzioni conosciute, qual'è quella filamentosa; e pur tuttavia la struttura del corpo filamentoso a una sola fila di cellule è, a sua volta, certamente un punto di arrivo di una lunga serie evolutiva di forme, che ha il suo punto di partenza in organismi unicellulari. Questi dapprima si riuniscono in colonie instabili, conservando ciascuna cellula la sua individualità, per cui può comportarsi ancora come iniziale; ma nelle forme più vicine al filamento vero e proprio le cellule diventano più o meno « somatiche » cioè si differenziano quali parti dotate di funzioni bio-fisiologiche al servizio del tutto. Il filo pluricellulare pertanto si può interpretare morfologicamente quale un organismo abbastanza complesso, ma sostanzialmente simile a un organismo unicellulare. Invero la differenza con quest'ultimo sta nel fatto che l'ufficio degli organiti cellulari si trasferisce a intere unità cellulari appositamente differenziate; e pertanto il filo è anch'esso una unità morfo-biologica come un organismo unicellulare, ma di un grado superiore. La organizzazione pluricellulare filamentosa ha certamente un significato fondamentale e la sua importanza risulta dal fatto che essa compare nei primissimi stadi dello sviluppo ontogenetico di tutti i gruppi di Piante, fino alle Spermatofite, in modo da potersi considerare come una tappa obbligata della storia dello sviluppo del corpo di tutti i Vegetali pluricellulari.

Il ritmo della segmentazione della iniziale di accrescimento, le modalità per cui i segmenti diventano cellule somatiche, la disposizione e numerose altre circostanze rendono infinitamente varia anche la costituzione del corpo filamentoso. La più importante e frequente di queste variazioni è quella che dipende dall'ulteriore comportamento dei segmenti separatisi dalla iniziale

di accrescimento. Molto spesso infatti questi segmenti non diventano direttamente cellule somatiche definitive, ma conservano un carattere meristemico e pertanto possono dar luogo a cellule somatiche definitive solo in un secondo tempo, previa ulteriore segmentazione. Si è in tal caso in presenza di *iniziali di accrescimento secondarie*: dalle modalità della loro attività dipende la definitiva struttura dell'organismo, secondo la specie cui appartiene.

In generale, dalle iniziali di accrescimento secondarie traggono origine unità *simili* a quella prodotta dalla iniziale primaria; esse per altro possono rimanere unite a questa o possono staccarsene e condurre vita fisiologica autonoma. La differenza fra una iniziale primaria di accrescimento ed una iniziale secondaria è pertanto di ordine biologico. La prima rappresenta potenzialmente l'organismo specifico proprio dell'individuo sorto per la riproduzione; la seconda, pure potenzialmente, è soltanto un membro di questo individuo, talora necessariamente costretto ad una vita fisiologica subordinata all'organismo individuale che l'ha prodotta, talora invece così simile a questo da poter condurre, come si è detto, vita fisiologica autonoma. Si possono perciò distinguere le iniziali secondarie, secondo questa loro destinazione, in iniziali vegetative o di rami ed in iniziali propagative, « conidi », e simili. È questo un secondo grado della « prospettiva ontogenetica », a cui abbiamo accennato nel § precedente. La prospettiva ontogenetica della spora o dello zigote è quella di dar luogo ad un individuo della specie, è cioè la più vasta possibile; quella di una iniziale primaria di accrescimento è certamente più limitata, potendo da essa trarre origine, al massimo, l'organismo fisiologicamente autonomo, che non è certo *tutto* l'individuo. La prospettiva ontogenetica è più limitata o definita nelle iniziali secondarie, specialmente quando da esse trae origine un membro subordinato dell'individuo (un ramo) o addirittura si esaurisce differenziandosi in una cellula o in un gruppo di cellule somatiche.

In un organismo filamentoso la prospettiva ontogenetica si esaurisce totalmente forse solo nei primi segmenti prodotti. Invero in molte specie che presentano siffatta costituzione del corpo, i primi segmenti hanno l'ufficio di fissare il corpo vivente al substrato, costituendo le cellule rizoidali o del piede o

formazioni simili; tali cellule hanno un differenziamento formale e chimico-biologico adatto a questo particolare ufficio e non sono ulteriormente capaci di segmentazioni (fig.1, 1 r). Un differenziamento altrettanto definitivo non esiste forse mai nelle cellule intermedie del filo, nelle quali si svolgono funzioni diverse, quali quella della fotosintesi o anche, più o meno confusamente, secondo le specie, si separano iniziali secondarie di accrescimento o propagative o riproduttive. Quasi sempre l'esaurimento della prospettiva ontogenetica di una cellula del filo è pertanto accompagnata o preceduta da segmentazioni, con setti variamente orientati.

Non è superfluo qui rilevare che l'idea empirica di «prospettiva ontogenetica» poggia certamente su una realtà concreta; e questa non potrebbe essere altra che la costituzione del nucleo, e particolarmente dei cromosomi considerati quali catene di geni. Le divisioni cellulari mettono capo alla ripartizione delle qualità e delle quantità di geni; una idea delle modalità di ripartizione può essere data dalla direzione del setto di segmentazione. Il setto di segmentazione trasversale di una iniziale è sempre indice di una ripartizione assai ineguale delle prospettive ontogenetiche; il setto più o meno verticale è proprio invece di una ripartizione eguale, come nel caso massimo delle cellule che provengono da una segmentazione « dicotomica ». Insomma, la segmentazione può metter capo ad una cellula somatica e ad una che continua ad essere una iniziale; ovvero a due cellule che diventano entrambe somatiche anche se diverse di forma e di funzione; o infine a due cellule dotate delle intere prospettive ontogenetiche specifiche (dicotomia).

Dal punto di vista morfologico, finalmente, l'organismo formato da un filo di cellule, in quanto espressione di una organizzazione fisiologicamente autonoma, ha il suo equivalente morfologico proprio nella unità fogliare. Poichè però qui siamo ai primi passi della evoluzione, questa unità fogliare così semplicemente costituita ben opportunamente potrà chiamarsi « archeofillo ». Come ogni altra foglia, l'archofillo filamentoso ha il suo apice vegetativo e nelle cellule somatiche che lo compongono si riconosce lo svolgimento delle funzioni fondamentali della foglia, talora confusamente, talora anche più o meno ben distintamente. E non manca la parte di ogni foglia che si dif-

ferenza in radice ovvero che serve a contrarre aderenza con le parti simili nella costituzione dei sinfilli; a tale parte negli archeofilli corrisponde il rizoide, che come abbiamo detto è una cellula o una struttura pluricellulare più o meno complessa, ma sempre a prospettiva ontogenetica definita.

3. — LA RAMIFICAZIONE ELEMENTARE, L'APICE VEGETATIVO EMI-MONOBLASTICO E LA CORTICAZIONE.

La ramificazione è forse il carattere più squisitamente « vegetale » fra quanti ne offre all'attenzione degli studiosi la morfologia del corpo vivente; vogliamo dire, quello che più manifestamente distingue la costituzione del corpo delle Piante, di ogni classe e specie. Questo carattere discende dalla possibilità, cui sopra abbiamo fatto cenno, che dalle cellule iniziali di un determinato individuo si formino altre cellule che, senza staccarsi, conservano in buona parte le prospettive ontogenetiche della iniziale primaria di accrescimento, e si sviluppano accanto a questa o anche solo in un secondo tempo. Si hanno perciò delle iniziali « secondarie » o « vegetative »; dalla loro attività, di concerto con quella della iniziale primaria, procede la costruzione di un corpo più complesso, secondo un piano determinato specifico e sempre col favore delle condizioni dell'ambiente. Nel caso di talli filamentosi uniseriati la ramificazione può procedere ad opera di una cellula qualunque del filo, che si accresce sporgendo lateralmente, in modo da formare, dapprima in forma di una semplice emergenza (protrusione), in seguito mediante una segmentazione trasversale una iniziale secondaria (fig. 1, 2, 3, a'). In altri casi l'attività di una iniziale secondaria comincia in una cellula determinata del filo con una segmentazione, il cui setto è più o meno parallelo all'asse longitudinale del filo stesso; essa mette capo ad una cellula somatica, che rimane intercalata fra le altre della serie e ad una iniziale laterale, che sporge più o meno. Quest'ultima continua generalmente le sue segmentazioni per mezzo di setti trasversali. Con queste ed altre modalità il filo semplice originario si ramifica; e poichè il processo può ripetersi negli stessi rami, trae

origine una forma molto comune di tallo filamentoso, a rami intrecciantisi variamente.

In analogia col concetto generale della ramificazione il punto in cui ebbe origine il ramo può chiamarsi «nodo» ed «internodio» pertanto può denominarsi il tratto di filo semplice interposto fra due nodi (fig. 1, 3, 4, n, i). È ovvio che la configurazione generale del tallo dipende dal numero dei nodi, dalla lunghezza degl'internodi, dalla regolarità o meno con cui si susseguono e così via. Nei talli filamentosi ramificati le iniziali secondarie da cui provengono i rami posseggono visibilmente le stesse prospettive ontogenetiche della iniziale primaria di accrescimento. Infatti, come è noto, la massa filamentosa del tallo può frazionarsi ed anche singoli fili possono staccarsi e spostarsi nell'ambiente, comportandosi come moltiplicazioni vegetative dell'individuo sorto originariamente per la funzione riproduttiva.

Tutto ciò è però pur sempre una ramificazione *simile*, cioè che mette capo ad una ripetizione di unità equivalenti biologicamente. Le modalità della sua attuazione sembrano dipendere esclusivamente dal favore delle condizioni di accrescimento esistenti nell'ambiente esterno, in quanto non vi è ancora, negli apici vegetativi monoblastici, una determinazione, bensì le prospettive ontogenetiche sono, per così dire, disperse nelle cellule del filo.

Osservando tuttavia anche a larghi tratti il vastissimo mondo delle Tallofite, si nota una tendenza ad una *localizzazione* delle iniziali secondarie da cui procede la ramificazione. O, per dir meglio, si osserva nell'apice vegetativo una modalità di funzionamento predisposta, che ha per risultato la formazione di ramificazioni a carattere morfologicamente determinato. Questa modalità di funzionamento consiste nel particolare ritmo delle segmentazioni e nel carattere delle cellule che si separano in ognuna di queste. Infatti in molti casi si tratta appunto di iniziali secondarie, che rimangono così vicine alla iniziale primaria, da dar luogo ad un apice vegetativo costituito da più cellule meristematiche. Poichè però persiste sempre ben distinta per forma e posizione la iniziale primaria, tali apici vegetativi non sono gran che differenti da quelli monoblastici fin qui considerati; sarà sufficiente tenerli distinti col termine di apici vegetativi *emimonoblastici*. In questi, la iniziale primaria

di accrescimento si limita a generare ogni volta, per mezzo di segmentazioni variamente orientate, le iniziali secondarie; naturalmente questa varia orientazione e l'ulteriore comportamento delle iniziali secondarie così formate rendono quanto mai diversa la struttura dell'apice vegetativo. Nel caso più semplice si ha la formazione di una sola iniziale secondaria, a mezzo di una segmentazione parallela alla base; da questo segmento procede ulteriormente il differenziamento del corpo, come diremo un pò più avanti. Ma la più importante conseguenza morfologica della costituzione emimonoblastica dell'apice vegetativo è che le ramificazioni filamentose non sono più entità biologiche autonome, ma tendono a diventare membri subordinati di un tutto più complesso. Difatti esse si associano col filo primario e fra di loro, ed il tallo che ne risulta finisce per essere più o meno massiccio, se pure di forma esterna complessivamente assai varia, ma in cui è sempre possibile distinguere uno o più strati di fili cellulari periferici da uno o più strati di fili centrali. Le cellule dei primi sono generalmente piccole e ricche di clorofilla, ossia differenziate per la funzione fotosintetica; le cellule dei fili interni sono invece grandi e povere o prive di clorofilla; esse, per tale carattere ricordano il midollo. Il risultato di questa modalità della ramificazione elementare, che discende dalla costituzione dell'apice vegetativo emimonoblastico, prende il nome di « corticazione » (fig. 1, 3 a 10).

È tuttavia opportuno mettere in buona evidenza che fra l'apice vegetativo prettamente monoblastico e l'apice vegetativo emimonoblastico vi sono forme di transizione. Per es. nel tallo delle specie di *Sphacelaria* si ha una sola grossa cellula apicale, che corrisponde alla iniziale primaria di accrescimento, la quale si segmenta trasversalmente e non genera iniziali secondarie se non ad una certa distanza. Pur nondimeno il tallo dotato di ramificazione elementare, finisce per essere corticato nelle parti più lontane dalla iniziale, con una incipiente differenziazione degli strati cellulari, come sopra accennato.

Uno dei più caratteristici esempi di « corticazione », procedente da ramificazione elementare subordinata è offerto dalle specie di *Chara*. La formazione del corpo vegetativo di queste piante procede, come è noto, dalla germinazione di uno zigote che però, in tale occasione, subisce la cariocinesi riduzionale;

perciò la iniziale primaria di accrescimento è in realtà aploide. È questa una cellula a forma di cupola, che costituisce dapprima un apice vegetativo monoblastico. Infatti, come prima espressione della sua attività si ha la formazione di un filo di cellule somatiche, fra le quali alcune delle prime hanno funzione di rizoidi. In seguito i segmenti separantisi dalla iniziale primaria per setti trasversali, dividendosi a loro volta sempre per mezzo di setti trasversali, danno luogo a due cellule, in una delle quali si esaurisce completamente ogni prospettiva ontogenetica in quanto si differenzia in una cellula grande, detta « internodale » (fig. 1, 4, *i*), vacuolizzata, povera o priva di clorofilla, mentre nell'altra passano prospettive ontogenetiche più o meno integrali (fig. 1, 4, *n*). Infatti essa dà luogo, mediante segmentazioni per setti più o meno verticali, ad uno strato di cellule piccole, che si distinguono secondo la loro posizione, in interne e periferiche. Il complesso di queste cellule costituisce un nodo (fig. 1, 4, *n*). Le cellule periferiche di ogni nodo, generalmente in numero di 6 o più, formano una sorta di verticillo e si comportano come iniziali secondarie. L'apice vegetativo di *Chara* è pertanto, malgrado l'apparenza, emimonoblastico o almeno tale diventa dopo lo stadio dello sviluppo postzigotico. Dalle iniziali secondarie nodali prende origine un verticillo di rami corti, ognuno dei quali è costituito egualmente da cellule nodali e da cellule internodali grandi; ogni iniziale secondaria con ciò si esaurisce (fig. 1, 4, *a'*). A loro volta le prime cellule nodali di questi rami corti si dividono in modo simile a quello delle cellule nodali del filo principale, dando luogo a un verticillo basale di iniziali di terz'ordine, da ciascuna delle quali prende origine parimenti un filo di cellule distinte in nodali e internodali; questi fili però crescono strettamente aderenti alla grossa cellula internodale del filo primario, di cui seguono l'allungamento, rivestendolo tutt'all'intorno, formandovi una « corticizzazione » (fig. 1, 4, *c*). I fili della corticizzazione sorgenti dalle iniziali di due nodi basali successivi s'incontrano a metà strada. È ovvio che la prospettiva ontogenetica delle cellule nodali di questi fili di terz'ordine destinati alla corticizzazione del filo principale è massimamente ridotta per la evidente subordinazione delle unità che da esse derivano al servizio del tutto.

La corticizzazione è quindi espressione di una più alta orga-

nizzazione che tuttavia nelle piante qui studiate si attua per mezzo di unità che sarebbero, per la loro origine, autonome, ma che perdono questo carattere diventando parti al servizio di un tutto. Il corpo vegetativo delle specie di *Chara* e di altri generi affini è pertanto un'associazione di archeofilli filamentosi subordinati, generanti una corticazione. Il complesso che essi formano associandosi è a sua volta suscettibile di ramificazione, ma si tratta di una ramificazione di un ordine più elevato, come diremo meglio nel paragrafo seguente.

In molte altre specie di Vegetali aploidalì o diploidalì le iniziali secondarie generatrici di rami subordinati palesano più evidentemente i loro rapporti con la iniziale primaria. In particolare, quando oltre alle segmentazioni trasversali questa subisce anche segmentazioni laterali o anche verticali variamente ritmate con le trasversali, prende origine un apice vegetativo, in cui il carattere monoblastico è fortemente modificato più ancora che nelle *Sphacelaria* e nelle *Chara*, per la presenza di iniziali secondarie stabilmente associate alla iniziale primaria. Si ha quindi una più chiara conclamazione del carattere emimonoblastico dell'apice vegetativo. Sono tali ad es. gli apici vegetativi delle Floridee, dal tallo uniassiale, cioè formato dall'associazione dei rami di un asse filamentoso, in modo da formare uno pseudoparenchima, in cui comunque si può distinguere una corteccia periferica assimilante ed un midollo interno a grandi cellule (fig. 1, 9 e 10).

4. — LA CONGENITA CONCRESCENZA E LA RAMIFICAZIONE PROPRIAMENTE DETTA.

La congenita concrescenza fra unità elementari filamentose è una ulteriore importante tappa nella evoluzione della organizzazione del corpo pluricellulare dipendente dalla struttura dell'apice vegetativo. È un perfezionamento della corticazione per semplice associazione di fili elementari e comporta una più completa subordinazione reciproca delle unità. Dal punto di vista filogenetico si può affermare che alla congenita concrescenza si perviene passando per tappe simili a quelle per cui si arriva agli organismi filamentosi e di cui fu fatto cenno a pag. 18.

Si parte cioè da fili dapprima semplicemente in contatto, che quindi conservano, in tutto o in parte, una certa autonomia; si passa poi per altre forme nelle quali il contatto è reso più intimo dalla presenza di qualche sostanza cementante, come gelatina e simili, per arrivare alla aderenza indissolubile, qual'è quella dovuta alla comunanza dell'originario setto divisorio delle cellule madri delle unità associate. Esempi di questi gradi intermedi dell'associazione fra unità filamentose possono attingersi largamente nei vari gruppi di Alghe dal tallo più o meno complicato esternamente, ma dotato di una struttura riportabile sempre ad una associazione di fili cellulari.

La congenita concrescenza vera e propria discende, come si è detto, dalla localizzazione nell'apice vegetativo delle apposite iniziali secondarie proprie delle unità filamentose; il che è causa della costituzione dell'apice vegetativo che abbiamo chiamato emimonoblastico. Il più semplice caso di congenita concrescenza è quello costituito da un tallo filamentoso formato da due serie di cellule aderenti longitudinalmente (figure 1, 5). Malgrado tale semplicità si può anche in tal caso ravvisare la corticazione naturalmente anch'essa nella sua più primitiva espressione; infatti è ovvio che le porzioni delle cellule che stanno in contatto per la concrescenza si trovano in condizioni meno idonee alla funzione fotosintetica che non la parte delle stesse cellule rimasta libera ed in contatto con l'ambiente esterno. Avviene pertanto che in quest'ultima parte delle cellule si addensano a preferenza i cloroplasti e quindi si concluda la funzione fotosintetica, mentre la prima diviene più adatta a servire come magazzino di riserva delle sostanze assimilate (fig. 1, 5). Anche negli organismi unicellulari è probabilmente in atto una simile divisione di lavoro fra le parti di una stessa cellula; ma negli organismi pluricellulari la definitiva divisione di lavoro nel senso anzidetto avviene precisamente fra fili distinti, generati da iniziali secondarie determinate dell'apice emimonoblastico; e si ha pertanto una corticazione bensì simile negli effetti fisiologici a quella di *Chara* e delle *Floridee* dal tallo filamentoso uniassiale, ma decisamente affermata dal punto di vista istologico, grazie alla congenita concrescenza.

Così, ad es., in *Dictyota dichotoma* si osserva, come è noto,

un tallo nastriforme formato da tre strati di cellule: due periferici, a cellule piccole, clorofillate ed uno interno, a cellule grandi, pressochè incolori (fig. 1, 11). Il tallo di questa pianta ha origine dall'attività di un apice vegetativo formato da una grossa iniziale primaria di accrescimento che si segmenta trasversalmente (fig. 1, 6) ma i segmenti separati sono a loro volta iniziali secondarie che generano mediante segmentazioni verticali i tre strati sopra indicati, non prima però che dalla iniziale primaria non si sia separata una nuova iniziale secondaria. Quest'alga porge quindi esempio di apice vegetativo emimonoblastico ancora abbastanza semplice.

In generale le cellule del tallo che rimangono all'interno si distinguono, oltre che per la scarsezza o mancanza di plastidi verdi, per la forma e le maggiori dimensioni e spesso anche per l'insorgere in esse di una funzione di riserva. Per questi caratteri esse destano l'idea del midollo delle piante superiori e sono appunto chiamate spesso cellule midollari (fig. 1, 7, 11). Ma più che questo è interessante rilevare che nelle cellule midollari è generalmente perduta ogni prospettiva ontogenetica. Al contrario le cellule degli strati esterni, oltre che per la presenza della clorofilla si distinguono sovente per qualche particolare carattere della membrana esterna in contatto col mezzo ambiente, che accenna ad un adattamento ad una funzione di regolazione dei rapporti con questo. Oltre a ciò fra di esse si trovano le cellule a prospettiva ontogenetica integrale, vale a dire quelle dovolute alle funzioni riproduttiva e moltiplicativa. Infine è da rilevare che la corticazione per congenita concrescenza dipendente dalla costituzione dell'apice vegetativo conduce ad uno più o meno completo mascheramento della originaria seriazione filamentosa delle cellule, che diventano allora parti subordinate di un tutto più complesso.

Sempre come espressione di un carattere squisitamente proprio della organizzazione dei Vegetali vediamo insorgere nei talli formati da unità elementari congenitamente concrescute la *ramificazione propriamente detta*, vale a dire la formazione di membri simili ad opera di iniziali secondarie, che restano stabilmente associati col membro primario, formando talli ramificati. Come nella ramificazione elementare, i rami di organismi più complessi possono emanciparsi in tutto o in parte, in quan-

to sono realmente organismi conformi, o meglio, ripetizioni di quello da cui sorgono; epperò essi servono molto spesso alla moltiplicazione vegetativa. In altri casi, al contrario, il ramo assume una funzione subordinata rispetto al tutto, differenziando i suoi elementi costitutivi; ma fra l'una e l'altra possibilità estrema esistono possibilità intermedie, che si spiegano col giuoco delle prospettive ontogenetiche che passano in varia misura nelle iniziali secondarie. Così ad es. nelle specie di *Chara* la prospettiva ontogenetica delle cellule iniziali dei fili di terz'ordine destinati alla corticazione è massimamente determinata e si può considerare esaurita; ciò malgrado, in determinate condizioni favorevoli di accrescimento vegetativo, da qualcuna di queste iniziali può trarre origine un ramo vero e proprio, ossia un filo in tutto simile al filo principale. In tal caso la cellula che diventa iniziale di un ramo vero e proprio è quella situata dal lato adaxiale del ramo corto laterale: sicchè il ramo vero e proprio simula una posizione ascellare rispetto al ramo corto e questo potrebbe essere considerato come equivalente a una foglia ascellante. Benchè al livello filogenetico in cui si trovano le *Charales* tali formazioni laterali che abbiamo chiamato rami corti non abbiano raggiunto ancora il valore di frondi, ma siano soltanto archeofilli indifferenziati, la analogia, come si vede, è notevole. Quando la cellula adaxiale del nodo basale di un ramo corto diventa iniziale di un ramo propriamente detto, resta naturalmente soppressa la corticazione acropeta che avrebbe dovuto svilupparsi da quella. Nelle specie di *Chara* un ramo propriamente detto può surrogare il filo principale, quando l'apice di quest'ultimo è accidentalmente danneggiato; la cellula apicale di un ramo corto, invece, non è capace di surrogare, di regola, la iniziale primaria.

Caso del tutto particolare di ramificazione propriamente detta è quello in cui la formazione della iniziale del ramo avviene direttamente ad opera della stessa iniziale primaria di accrescimento. Un esempio del genere ci porge la *Dictyota dichotoma*, di cui sopra abbiamo parlato. Traggono origine, in tal modo due cellule apicali conformi, a prospettiva ontogenetica eguale, situate nello stesso piano (fig. 1, 8). Dalla loro successiva attività di segmentazione in tutto conforme e simultanea, discende la formazione di due apici vegetativi emimonoblastici

e quindi lo sviluppo di due rami del tutto conformi. Il tallo nastriforme di quest'alga è pertanto ramificato dicotomicamente, la qual cosa non permette la distinzione, nel tallo medesimo, di un membro principale o centrale e di membri laterali, come nel caso della ramificazione laterale o simpodiale di *Chara*. Ma anche fra la pretta ramificazione dicotomica e la ramificazione simpodiale esistono numerose possibilità intermedie, delle quali avremo occasione di intrattenerci più avanti. I due esempi qui riportati ci sembrano per il momento sufficienti a dimostrare che la ramificazione propriamente detta in organismi strutturalmente complessi per la congenita concrenscenza delle unità morfologiche elementari, dipende dalle modalità di costituzione e di funzionamento dell'apice vegetativo.

5. — LA FOGLIAZIONE.

Con questo nome abbiamo in altra occasione (1) indicato il processo di formazione delle foglie, che è in ultima analisi il processo stesso dell'accrescimento primario, espresso in termini organogenetici. Nelle piante superiori ogni foglia è nettamente individuata dalla fronda; epperò lo studio del processo di fogliazione consiste nella ricerca e nella osservazione delle modalità di sviluppo della fronda nell'apice vegetativo. Nelle piante inferiori le unità morfologiche di composizione del corpo sono, come si è visto nelle pagine precedenti, organi corticati cui si può attribuire la natura di foglie arcaiche, cioè di archeofilli; in essi la fronda e il fillopodio sono ancora confusi e pur non di meno lo studio dell'apice vegetativo conduce a riconoscere anche nel corpo talliforme una composizione dovuta all'associazione di archeofilli. Egualmente dallo studio dell'apice vegetativo di tutte le altre piante diverse dalle Tallofite si viene alla conclusione che il corpo vivente è sempre un'associazione di foglie più o meno evolute o perfezionate, specialmente quando si può nettamente riconoscere l'esistenza di una parte nella quale si conclama la funzione della fotosintesi, che è appunto la fronda.

(1) CATALANO G., Le unità morfologiche, etc., pag. 21.

Punto di partenza filogenetico della formazione della fronda è, negli archeofilli corticati, la tendenza ad esaltare la funzione che si svolge nella corticazione, mediante la formazione di emergenze di cellule assimilatrici. È probabile che in qualche gruppo di Tallofite maggiormente evolute si osservi questa tendenza degli strati della corticazione; ma per trovare una prima autentica espressione di questa tendenza e della parte che vi ha l'apice vegetativo bisogna arrivare alle Briofite.

Così, ad es., fra le Epatiche si trovano specie dal corpo vegetativo interpretabile come un'associazione di archeofilli filamentosi ovvero corticati (fig. 3, 1), delimitati l'uno dall'altro da piani nodali o da dicotomie; tali sono, ad es., le Ricciacee e le Marchantiacee. Altre specie hanno invece un corpo corticato e frondato: tali sono le Jungermanniaceae così dette « foliosae ». Come esempi di queste ultime si possono ricordare le specie di *Fossombronia*. Queste piante hanno generalmente un corpo vegetativo appiattito, aderente al terreno e ad esso abbarbicato per mezzo di rizine, costituito essenzialmente da una parte midollare inferiore e da una corteccia di alcuni strati di cellule verdi. Ciò che distingue queste piante, per la prima volta nella serie evolutiva, è la presenza di espansioni laterali laminari verdi, comunemente chiamate appunto « foglie ». Sono queste formate da un solo strato di cellule verdi, salvo che nel punto di attacco al corpo centrale, e costituiscono due serie ai margini del corpo oscuramente alternanti, spesso anche in parte sovrapposte. L'apice vegetativo di queste piante è costituito da una iniziale primaria cuneiforme, che quindi appare di forma semicircolare se osservata in sezione longitudinale verticale o di forma strettamente triangolare se osservata in sezione longitudinale orizzontale, e finalmente di forma rettangolare se vista in sezione trasversale normale al terreno. Questa iniziale primaria si segmenta per mezzo di setti paralleli alle facce laterali; ogni volta pertanto si rinnova una cellula cuneiforme e si ha un segmento laterale più o meno semicilindrico. Quest'ultimo si comporta come una iniziale secondaria; infatti esso si segmenta per un setto orizzontale, per cui si separano una cellula ventrale, cioè aderente al terreno, povera o priva di clorofilla (« midollare ») ed una cellula dorsale. Quest'ultima è a sua volta una iniziale di terz'ordine che genera, sempre median-

te un setto orizzontale, una cellula superiore, che fa parte della corticizzazione, ed un'altra che rimane intercalata fra questa e la ventrale; questa è la cellula iniziale della « foglia » laterale (fig. 2).

È chiaro pertanto che queste così dette « foglie » sono nulla più che prolungamenti laterali della corticizzazione, che si ef-

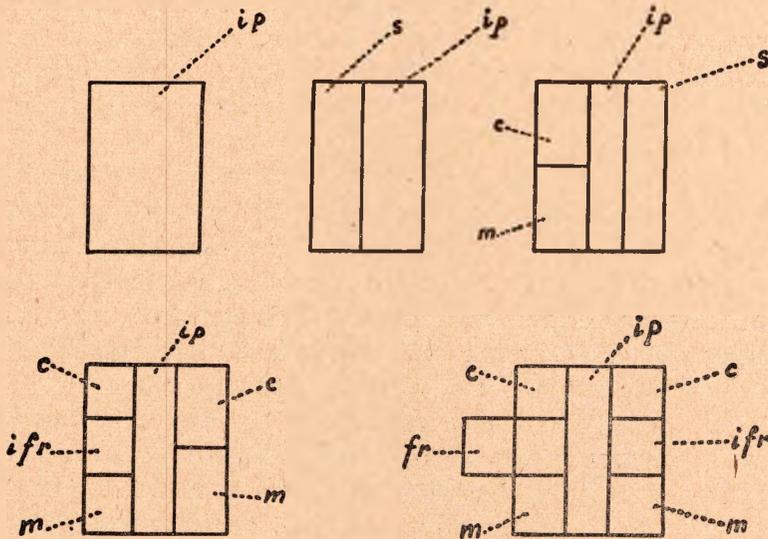


FIG. 2

Schema dell'andamento della fogliazione in *Fossombronia* sp., ricostruito in sezioni trasversali verticali dell'apice vegetativo. *ip*, iniziale primaria di accrescimento; *s*, segmenti separantisi alternativamente a sinistra e a destra; *m*, cellula somatica ventrale (midollare); *c*, cellula somatica corticale; *ifr*, iniziale terziaria frondeale (proveniente da segmentazione di *c*); *fr*, cellula somatica frondeale.

fettuano a mezzo di unità filamentose, di cui la cellula intercalata rappresenta l'iniziale. Nelle specie di *Fossombronia* ed altre affini il processo di formazione di frondi così semplici avviene secondo due direzioni a 180° che sono appunto le direzioni dei setti di segmentazione della iniziale primaria. Si ha quindi un ordinamento distico delle foglie, ancorchè allo stato adulto esso venga più o meno mascherato e si palesi piuttosto come una conseguenza meccanica dell'adattamento diageotropico del

corpo vegetativo. Più interessante è il fatto che da ogni segmento laterale deriva un settore completo del corpo della pianta, costituito da una porzione centrale corticata midollata e da una fronda laterale. Questo settore è stato chiamato *merofito* (1); appare evidente che il corpo intero della pianta è una associazione di merofiti che si aggiungono per l'accrescimento dell'apice vegetativo. Per noi il merofito coincide con l'archeofillo, che nelle *Fossombronia* ed in altre Jungermanniaceae presenta per la prima volta il perfezionamento dovuto alla presenza della fronda ed inoltre presentano una disposizione abbastanza ben determinata che si può considerare come un preludio di fillostassi.

Nell'apice vegetativo dei Muschi, come già in alcune specie fra le stesse Epatiche ad accrescimento ortogeotropico, si ha invece una iniziale primaria tetraedrica, che si segmenta per mezzo di setti paralleli alle tre facce laterali. In conseguenza i prodotti che ne derivano sono disposti secondo un ordinamento tristico, particolarmente evidente perchè ogni merofito è costantemente individuato da una fronda («fogliolina» fig. 3, 2, 3, 4). Ogni segmento laterale formato dalla iniziale primaria è una iniziale secondaria che a sua volta dà luogo a iniziali di terzo e ulteriore ordine, generatrici di unità elementari filamentose congenitamente concresciute, le quali concorrono a formare la corticazione e la fogliazione. Infatti anche nei Muschi ogni fogliolina si sviluppa per l'attività di una iniziale a forma di parallelopipedo, che si segmenta secondo due direzioni, formando serie filamentose di cellule verdi (fig. 3, 3, *fr.*); si tratta di una iniziale a prospettiva ontogenetica definita, che difatti si esaurisce colla formazione della fronda. Alla base di essa tuttavia persiste qualche cellula proveniente dalle prime segmentazioni della iniziale secondaria, la quale conserva prospettive ontogenetiche più integrali e può dare origine a un ramo laterale o a un propagulo di moltiplicazione vegetativa (fig. 3, 3, *R*).

Queste modalità della formazione degli archeofilli ordinati in serie longitudinali si possono facilmente osservare nelle specie di *Sphagnum*, di *Funaria*, di *Polythricum*, in cui le analogie con le modalità di accrescimento del corpo delle piante supe-

(1) SMITH G. M., *Chryptogamic Botany*, II (Bryophytes a. Pteridophytes), New York, 1955, pa. 71.

riori raggiungono un alto grado, anche se l'ordinamento degli archeofilli secondo ortostiche non sempre sia chiaro ed anzi sia più manifesto un ordinamento a spirale. Anche nei Muschi, ad onta della maggiore complessità della struttura dell'apice vegetativo emimonoblastico, nei primi stadi dell'ontogenesi compare un filo primordiale in ciascuna delle tre direzioni di segmentazione: tale filo è formato in ogni caso dalla iniziale primaria stessa e dal primo o dai primi segmenti separati a prospettiva ontogenetica più o meno definita.

Le Briofite, come fu detto, costituiscono una serie di specie di piante rappresentate da organismi aploidali. Passando infatti alle Pteridofite si osserva una brusca semplificazione della struttura dell'aplonte e colle stesse piante comincia invece la serie delle specie vegetali rappresentate sempre da organismi diploidali. Più precisamente anzi fra le Pteridofite soltanto le Filicales hanno ancora un aplonte dotato di vita di relazione e di funzioni trofiche al servizio della riproduzione (protallo); in tutte le altre, pur colle debite graduali transizioni, l'aplonte si riduce al ruolo di una struttura, per lo più microscopica, intesa unicamente al completamento della funzione di riproduzione, strettamente subordinata dal punto di vista fisiobiologico alla vita del diplonte.

Il protallo delle Felci trae origine, come è noto, da una spora che, al momento in cui germina, separa una iniziale primaria di accrescimento cuneiforme come nelle Epatiche (fig. 3, 5, A) ad attività segmentativa bifacciale. I segmenti così formati da una faccia e dall'altra sono iniziali secondarie di unità filamentose congenitamente concresciute lateralmente, le quali assumono il carattere somatico di cellule assimilatrici e di rizine (fig. 3, 5, B). Fra queste cellule somatiche sono però inframezzati particolari segmenti che ereditano le prospettive ontogenetiche integrali della specie, esistenti nella spora; sono queste le cellule iniziali degli anteridi e degli archegoni. L'apice vegetativo del protallo delle Felci ricorda per la sua semplicità quello prettamente monoblastico delle più semplici Tallofite.

Come si è visto, l'organizzazione del corpo delle piante aploidali esistente potenzialmente nell'apice vegetativo, raggiunge un certo grado di complicazione soltanto nei Muschi, nei quali si riscontrano le maggiori e più significative analogie

con la organizzazione del corpo delle piante vascolari. Ciò è in buona parte correlato con l'acquisizione dell'adattamento ortotropico, proprio dei gametofiti dei Muschi. Malgrado ciò il corpo vegetativo dei Muschi come quello delle Epatiche è costituito da unità elementari, alle quali si può ancora riconoscere il valore filogenetico di archeofilli corticati e per lo più anche arricchiti di frondi verdi (fig. 3, 4). La differenza fra le foglioline delle Briofite e le frondi delle piante vascolari è molto più sostanziale di quel che non appaia considerando le sole analogie; invero le associazioni di archeofilli nelle Briofite provengono sempre dalla ramificazione elementare, che si può esaltare fino ad assumere l'importanza di una moltiplicazione vegetativa, ma che non assume mai una coordinazione ed una subordinazione delle singole unità merofitiche paragonabile a quelle delle piante vascolari. Prima di giungere a queste l'evoluzione della foglia passa attraverso un'altra tappa: quella di « protofillo » egualmente corticato e arricchito o no di fronda, ma soprattutto dotato di tessuto vascolare, e pur nondimeno non ancora definitivamente ordinato secondo una filotassi vera e propria. Pertanto i protofilli, come fu già avvertito a suo luogo, costituiscono una tappa dell'evoluzione della foglia intermedia fra gli archeofilli ed i metafilli.

FIG. 3 — Organizzazioni aponti di unità elementari filamentose. 1, *Riccia glauca* L., sezione longitudinale verticale dell'apice vegetativo. A, iniziale primaria di accrescimento a due facce di segmentazione; D, iniziale secondaria dorsale; V, iniziale secondaria della faccia ventrale. 2, *Amblystegium riparium* Bruch a. Schimp., gametofito tristico, visto in sezione longitud. mediana dell'apice; A, iniziale primaria di accrescimento a tre facce di segmentazione; ifr, iniziale secondaria frondigena; fr, frondi; fr', fronda vista diagonalmente. 3, *Sphagnum subsecundum* Nees., sezione longit. dell'apice vegetativo del gametofito; A, iniziale primaria di accrescimento a tre facce di segmentazione; ifr, iniziale secondaria frondigena; fr, fronda adulta di un solo strato di cellule; R, primordio di un ramo laterale. 4, *Funaria hygrometrica* Hedw., sezione trasversale di un sinfillo tristico adulto, a livello di una fronda fr parzialmente aderente; fp, fp, fillopodì distali delle altre due stiche del sinfillo. 5, *Struthiopteris filicastrum*; A, giovanissimo protallo proveniente dalla germinazione di una spora sp.; a, iniziale primaria di accrescimento; 1, 2, 3, iniziali secondarie di unità filamentose; B, lo stesso in uno stadio più avanzato di sviluppo; 4-7 iniziali secondarie successivamente formatesi. (1 a 4 da SMITH, Chrypt. Bot., 5, da STRASBURGER, Tratt. di Bot., V. ediz. ital.).

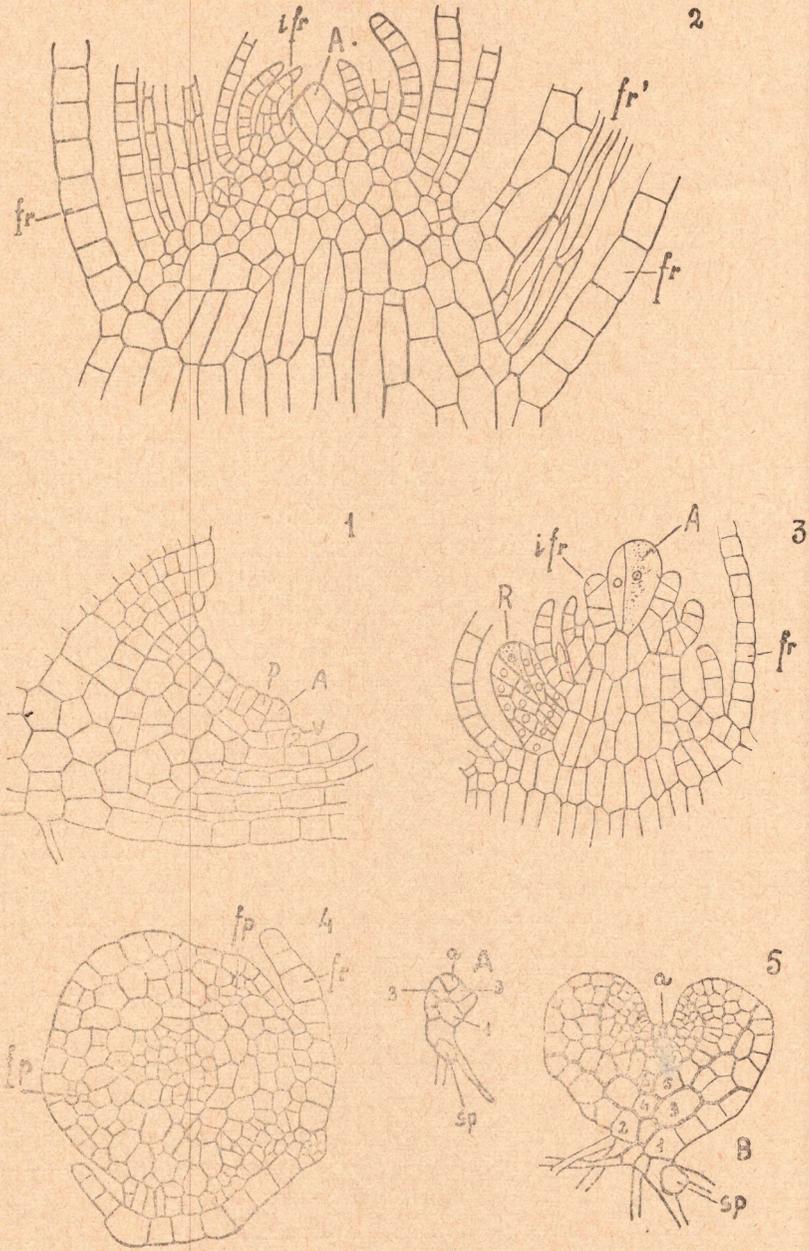


FIG. 3

CAPITOLO II

L'apice vegetativo nello stadio embrionale dello sviluppo

1. — IL PROEMBRIONE E L'EMBRIONE DELLE EMBRIOFITE ZOOGAME.

« Embriofite », come è noto, si dicono le piante nelle quali ogni nuovo individuo che nasce per la riproduzione presenta una prima organizzazione del corpo, in cui il carattere più saliente è lo stato di indifferenziamento delle sue cellule, pur essendo palese la loro prospettiva ontogenetica. A questa prima organizzazione del corpo si dà appunto il nome di « embrione ». Le Embriofite sono sempre diploidi, vale a dire provengono dalla germinazione di uno zigote; questo è perciò la prima cellula dell'embrione; epperò « embriofite », a rigore, dovrebbero chiamarsi tutte le piante nelle quali si conosce un processo di riproduzione culminante in una unione di gameti, con formazione di zigote diploide; infatti questo si potrebbe considerare come un embrione massimamente ridotto. Nondimeno qui entrano in considerazione solamente quelle categorie di piante nelle quali vi è un embrione pluricellulare, dotato di una organizzazione più o meno complessa.

La più importante differenza fra le categorie di piante, nel cui sviluppo esiste una fase ad embrione, nel senso sopra indicato, è quella che concerne appunto il comportamento di questo, e cioè se questo ha, o no, una fase quiescente. Invero, mentre in alcuni gruppi sistematici lo sviluppo, a partire dallo zigote, attraverso la fase embrionale si continua direttamente senza interruzioni nell'organismo adulto, in altri lo sviluppo si arresta invece a un determinato momento e l'organismo embrionale entra in uno stato di vita sospesa. In queste ultime categorie di piante la interruzione dello sviluppo è in rapporto ad una importante funzione biologica; quella della conquista dello

spazio, da parte del nuovo individuo. Poichè l'embrione è racchiuso in una formazione speciale, adatta per tale funzione, qual'è il seme, la funzione stessa si dice « disseminazione » e Spermatofite si chiamano le piante in cui si riscontra tale adattamento. Per altro, la continuità dello sviluppo, senza formazione di seme e la interruzione di esso coincidono colle modalità della gamia note sotto il nome di « zoogamia » e di « sifonogamia ». Le Embriofite zoogame hanno sviluppo continuo, cioè, come abbiamo detto, si passa direttamente dalla fase embrionale alla fase adulta; le Embriofite sifonogame hanno invece sviluppo interrotto da una fase quiescente durante la quale si attua la disseminazione.

Fra le Embriofite zoogame gli esempi di organismi diploidali più semplicemente costituiti ci sono offerti dalle Briofite. Nelle Epatiche lo zigote, all'atto della germinazione, mette in evidenza una iniziale primaria di accrescimento che da sola costituisce un apice vegetativo monoblastico. La prima organizzazione del diplonte in queste piante consiste nella formazione di una o più cellule somatiche disposte in serie filamentosa; tale struttura si può interpretare evidentemente come la ripresentazione del carattere atavico del filo primordiale delle Tallofite. Le cellule del filo — fino a 4 o più — hanno prospettiva ontogenetica definita; non così la cellula apicale o terminale, dalla quale prende origine l'organismo diploide vero e proprio, attraverso una fase embrionale molto fugace e pressochè indistinta; tale organismo, come è noto, è lo « sporogonio ».

Nelle Anthocerotae la prima divisione dello zigote avviene generalmente secondo un piano verticale. Le due cellule così formatesi subiscono successivamente una divisione secondo un piano trasversale; si formano pertanto quattro cellule disposte a quadranti. Successivamente, mediante divisioni secondo setti orizzontali si perviene ad un embrione di otto cellule, distribuite in due piani. Quelle del piano inferiore hanno prospettiva ontogenetica definita, in quanto da esse deriva il piede dell'organismo in via di sviluppo, cioè un organo che ha funzione di stabilire i rapporti trofici col tessuto del gametofito; mentre dalle quattro cellule del piano superiore si sviluppa lo sporogonio propriamente detto. È interessante l'analisi delle segmentazioni di queste 4 cellule del piano superiore e lo studio dei prodotti che

ne derivano. Per esse si formano due zone del corpo sporogonico; una esterna, detta «anfitecio»; l'altra interna, detta «endotecio». Le cellule che costituiscono la prima zona sono prettamente somatiche, cioè a prospettiva ontogenetica definita; fra le cellule dell'endotecio invece ve ne sono alcune alle quali vengono trasmesse le prospettive ontogenetiche proprie della specie; sono queste le cellule madri delle spore, ossia delle iniziali di riproduzione. Ciò accade assai di buon'ora, cioè a uno stadio dello sviluppo assai giovanile dell'organismo diploide; epperò questo si riduce in fondo ad una semplice struttura destinata al completamento della funzione di riproduzione, con la quale si ritorna alla formazione di nuovi individui aploidi.

Nei Muschi la prima divisione dello zigote ha luogo generalmente mediante un setto trasversale; trae perciò origine un filo primordiale formato da due cellule soltanto. La cellula inferiore (detta «ipobasale») dà origine ulteriormente a cellule somatiche di natura austoriale; la cellula superiore (detta «epibasale») invece funziona come iniziale primaria, cioè come un apice vegetativo monoblastico. Ciascun segmento separantesi dalla iniziale primaria si divide in seguito verticalmente; la cellula figlia esterna è una iniziale di terz'ordine da cui prendono origine gli strati esterni dello sporogonio, cioè l'«anfitecio»; la cellula interna dà origine all'«endotecio», fra cui vi sono le cellule a prospettiva ontogenetica specifica, destinate alla riproduzione. Anfitecio ed endotecio, per la loro origine e per la loro struttura, possono considerarsi come organizzazioni elementari filamentose congenitamente concresciute; e con esse si esaurisce l'attività della iniziale primaria.

Come si vede, anche nei Muschi la fase embrionale del diplonte è assai fugace e dallo zigote si passa subito all'organismo adulto definitivo, cioè allo sporogonio. Dal punto di vista morfologico, questo è un organismo solamente corticato, ma con un ulteriore differenziamento dello strato più esterno della corticazione in «epidermide», che tuttavia contiene anch'essa clorofilla. Per altro questo diplonte non presenta nè ramificazione, nè fogliazione. Ciò malgrado, la presenza delle cellule somatiche differenziate per la funzione assimilatrice e delle cellule devolute alla riproduzione fanno dello sporogonio un organismo completo, la cui natura fondamentale non potrebbe

essere diversa da quella fogliare. Emerge infatti dai raffronti che lo sporogonio, ancorchè privo di autonomia biofisiologica, è una foglia solitaria, in cui con grande precocità si attua il processo di formazione delle nuove iniziali di riproduzione per mezzo della cariocinesi riduzionale di cellule che ereditano la prospettiva ontogenetica integrale della specie. In tutte le altre specie di Vegetali diploidalì la prima foglia che vien fuori dallo sviluppo dello zigote è invece bio-fisiologicamente autonoma, cioè indipendente dal gametofito; inoltre essa non genera mai le cellule riproduttrici, ma fra di essa e le foglie produttrici delle spore s'interpone una lunga serie di foglie sterili o vegetative.

Passando invero alle Pteridofite, che, come è noto, sono anch'esse Embriofite zoogame, si osserva generalmente una più lunga fase embrionale; per cui le prime strutture che si presentano subito dopo la germinazione dello zigote vanno tenute distinte, costituendo esse una fase dello sviluppo che vien detta « proembrionale ». L'embrione delle Pteridofite, certamente in relazione alla parte ben più importante che in dette piante assume il diplonte nel rappresentare la specie, è un organismo più complesso, non solo corticato, ma anche membrato e ramificato, in cui si possono distinguere almeno quattro categorie di cellule a prospettiva ontogenetica definita: sono queste il *cotiledone*, la *radicetta*, il *pie*de ed il *fusto*. Le iniziali di queste quattro parti per lo più si possono riconoscere fin dallo stadio proembrionale (fig. 4, 1, 2).

2. — NATURA DELLA INIZIALE DEL « FUSTO » NEL PROEMBRIONE DELLE PTERIDOFITE.

Nelle Pteridofite la prima divisione dello zigote può avvenire sia per mezzo di un setto trasversale, sia per mezzo di un setto verticale. Nel primo caso si ha una cellula inferiore a carattere interamente somatico, rizoidale, ed una cellula superiore, che è la iniziale primaria di accrescimento. Per tal modo compare anche nella ontogenesi delle Pteridofite, per l'insieme di queste due cellule, la costituzione atavica filamentosa del corpo, con un apice vegetativo monoblastico.

Le ulteriori segmentazioni di questo apice vegetativo mo-

noblastico mettono capo, come fu detto alla fine del § precedente, alle iniziali del cotiledone, della radice primaria, del piede e del fusto. A noi qui interessa mettere in rilievo la esi-

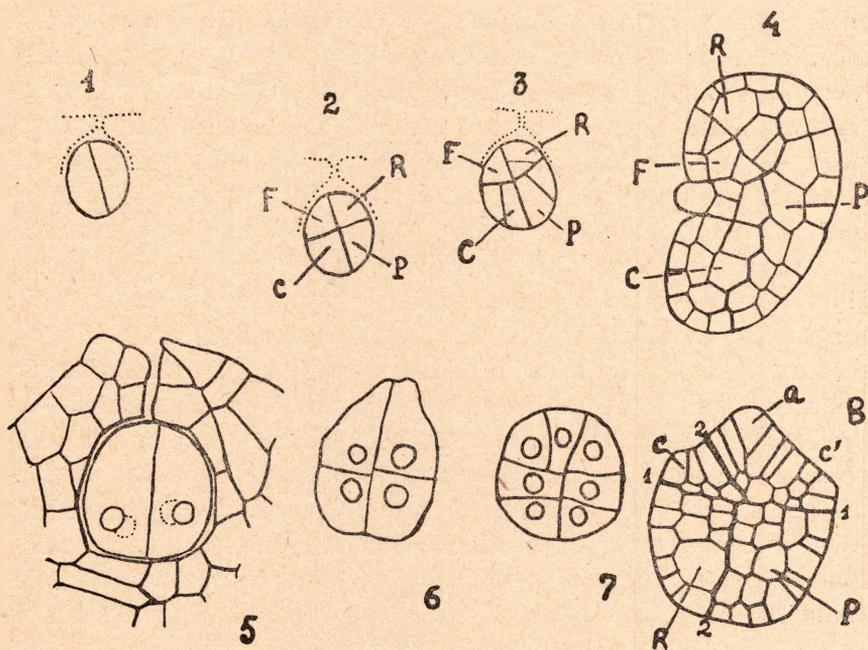


FIG. 4

1-4, *Isoetes lithophyla* Pfeiffer; 1, divisione verticale-diagonale dello zigote (superiormente il contorno del collo dell'archegonio); 2, proembrione quadricellulare; 3, stadio più avanzato; 4, embrione pluricellulare; *c*, cotiledone; *F*, iniziale della foglia successiva; *R*, radice; *P*, piede (sec. LA MOTTE). 5, 6, 7, *Osmunda claytoniana* L.; Tre stadi di sviluppo dell'embrione; 5, tetrade di iniziali verticali (quadranti); 6, il piano anteriore dell'embrione ottozellulare; 7, embrione pluricellulare. 8, *Equisetum arvense*, embrione; 1-1, 2-2, pareti dei quadranti; *p*, quadrante del piede; *R*, quadrante della radice; *a*, iniziale primaria di accrescimento; *c*, cotiledone; *c'*, una delle due foglie seguenti conformi al cotiledone, formanti con questo la prima guaina frondale (sec. SADEBECK) (1 a 7, da SMITH, Chrypt. Bot.; 8, da STRASBURGER, Tratt. di Bot., 5. ediz. ital.).

stenza di una cellula iniziale dell'organo precursore delle foglie sporifere; tale organo precursore è appunto il « cotiledone », denominazione che fu applicata al caso che qui c'interessa dai

primi Morfologi dello scorso secolo (HOFMEISTER e sua scuola). La presenza del cotiledone, unitamente agli altri tre organi caratterizza nelle Pteridofite una fase embrionale abbastanza ben conclamata, che tuttavia non subisce interruzione e continua direttamente nell'organismo adulto.

In tutti i gruppi sistematici di Pteridofite è stata ravvisata la presenza del cotiledone durante la fase embrionale; ma un particolare interesse presentano a questo riguardo le specie del gen. *Equisetum*. In queste la prima divisione dello zigote avviene egualmente per mezzo di un setto trasversale ed è seguita da altra divisione delle due cellule così formatesi mediante un setto ad angolo retto col precedente. Malgrado la somiglianza di questa prima tappa del processo di sviluppo con quella che presentano le altre Pteridofite, non si possono riconoscere le quattro cellule in parola provenienti dallo zigote come iniziali del piede, del fusto, della radice e del cotiledone. Spesso le due cellule del piano ipobasale dànno confusamente origine al piede, oppure al piede insieme colla radice. Piuttosto precoce è invece il differenziamento della cellula apicale del fusto della metà epibasale del proembrione; dalle cellule laterali separantisi da essa prende origine la prima guaina fogliare del giovane fusto, in cui tipicamente si possono distinguere tre squame libere, del tutto insignificanti dal punto di vista funzionale. È quindi presumibile che nel gen. *Equisetum* il cotiledone sia indistinto perchè immediatamente seguito dagli abbozzi delle foglie successive. Invero tutte le cellule del piano epibasale del proembrione di *Equisetum*, ad eccezione di quella che si differenzia in cellula apicale del fusto, sono manifestamente cellule meristematiche a prospettiva ontogenetica definita; tali sono appunto le cellule che costituiscono il cotiledone proprio degli altri gruppi di Pteridofite. Ma negli Equiseti la forma che acquista per ultimo questa parte dell'embrione è notevolmente diversa; anzichè un organo dorso-ventrale, si tratta di una guaina olociclica. Nondimeno la presenza di due, tre o anche quattro lobi o punte dimostra chiaramente che si tratta di un organo multiplo, formato cioè da altrettante unità strettamente conformi; di questi tre o quattro lobi uno sicuramente precede gli altri nella ontogenesi ed è quello cui spetta il significato di cotiledone; gli altri sono foglie immediatamente

successive e strettamente conformi al cotiledone e con questo concesiuti a formare la guaina (fig. 4, 8).

Che l'organo designato come « cotiledone » nella embriogenesi di tutte le specie di Filicales, di Lycopodiales e delle stesse Equisetales sia una foglia non è stato messo in dubbio fin'ora da alcun Autore. Qui sarà sufficiente precisare che il cotiledone è una foglia primordiale che si distingue dagli archeofilli delle Tallofite per la presenza del tessuto vascolare. Per la stessa ragione, si distingue anche dallo sporogonio delle Briofite, ancorchè quest'ultimo anch'esso sia un organismo diploide. Per questo importante carattere della presenza del tessuto vascolare torna opportuno distinguere il cotiledone delle Pteridofite col termine di « protofillo », mentre allo sporogonio delle Briofite rimane il valore di termine intermedio fra un archeofillo ed un protofillo.

Come fu già avvertito, l'ontogenesi delle Pteridofite è continua e cioè si passa dalla fase embrionale dello sviluppo direttamente a quella dell'adulto; o ancora, che al cotiledone segue più o meno immediatamente la formazione delle altre foglie. Per questa ragione sono protofilli anche tutte le foglie successive che compongono il corpo vegetativo delle Pteridofite, comprese quelle colle quali si conclude il ciclo ontogenetico, ossia le foglie sporifere. La conformità fondamentale di tutte le foglie con la foglia cotiledonare, a parte le dimensioni e la funzione, è cosa che è stata altre volte osservata e che qui noi ci limitiamo a ricordare perchè sia messa nella debita evidenza.

Non occorrono molte parole per elucidare la natura della iniziale del piede, che è un organo ben definito proprio della vita embrionale, e neppure di quella della radice, che è un membro subordinato del cotiledone. Si tratta insomma di iniziali a prospettiva ontogenetica perfettamente definita. Merita invece maggiore attenzione, da questo punto di vista, la iniziale così detta del « fusto ». A questo proposito va ricordato che l'apice vegetativo monoblastico del filo primordiale prima o poi subisce una divisione per mezzo di un setto verticale. Questa divisione è equivalente a una dicotomia, i cui rami tuttavia non si sviluppano simultaneamente come nella *Dictyota*; bensì accade che uno di essi va molto più avanti nello sviluppo. Questo ramo della dicotomia è precisamente costituito dal cotiledone; l'altro

ramo che resta indietro è nulla più che la seconda foglia. L'apice vegetativo monoblastico ricompare sotto forma di iniziale primaria di accrescimento della parte congenitamente concresciuta della seconda foglia colla prima (cotiledone); per questo essa intuitivamente è stata chiamata iniziale del «fusto», in quanto «fusto» è precisamente l'insieme dei fillopodì di almeno due foglie. La formazione del nuovo individuo continua esclusivamente grazie all'attività di questa iniziale. L'apice vegetativo dell'embrione delle Pteridofite risulta per tal modo costituito dalla cellula iniziale primaria di ogni foglia associata alle cellule aventi valore di iniziali secondarie; epperò essa è talora ben distinta da queste come forma e posizione (*Equisetum*), ma spesso è anzi del tutto confusa con queste (*Isoëtes*, *Lycopodium*, etc.). L'attività di segmentazione della iniziale del «fusto» può procedere, al massimo, di pari passo con quella del cotiledone, come si osserva per es. in *Azolla*; giammai però anticipa rispetto a questa. La natura fogliare della iniziale del fusto così come quella della iniziale del cotiledone emerge anche da altre circostanze; ad es., che entrambe sono sempre *contigue* e giammai opposte, cioè disposte diagonalmente nella tetraedre. In alcuni casi (*Osmunda*) cotiledone, radice e fusto nascono indistintamente da una metà del proembrione mentre dall'altra metà si sviluppa il piede (fig. 4, 5, 6, 7).

I casi in cui la prima divisione dello zigote ha luogo mediante un setto verticale si possono interpretare come un'accelerazione dello sviluppo ontogenetico, con riduzione o soppressione della fase filamentosa ancestrale.

Nell'embrione propriamente detto il carattere più saliente discende dalla natura fogliare del cotiledone, di un organo cioè a simmetria dorso-ventrale; l'asse di simmetria è materialmente indicato dal cordone procambiale (protostela, fig. 5). E' proprio in un punto determinato di questo cordone procambiale corrispondente ad una protostela, che resta localizzata la iniziale primaria di accrescimento che costituisce l'apice vegetativo emimonoblastico del nuovo individuo. Le nuove foglie infatti che si sviluppano da questa iniziale contraggono relazione istologica colle precedenti soprattutto per mezzo del tessuto vascolare.

Negli embrioni della maggior parte delle Spermatofite — come vedremo più avanti — sono presenti i primordi della terza,

della quarta e anche di ulteriori foglie; ma il loro sviluppo, come fu già avvertito, si arresta a un determinato stadio scolare ed esse nell'insieme formano la così detta « piumetta ». E' ovvio, pertanto, che nelle Pteridofite non esiste una piumetta. Comunque, mentre lo sporogonio delle Briofite è la foglia che serve da culla alle spore e anzi espressamente alla loro disper-

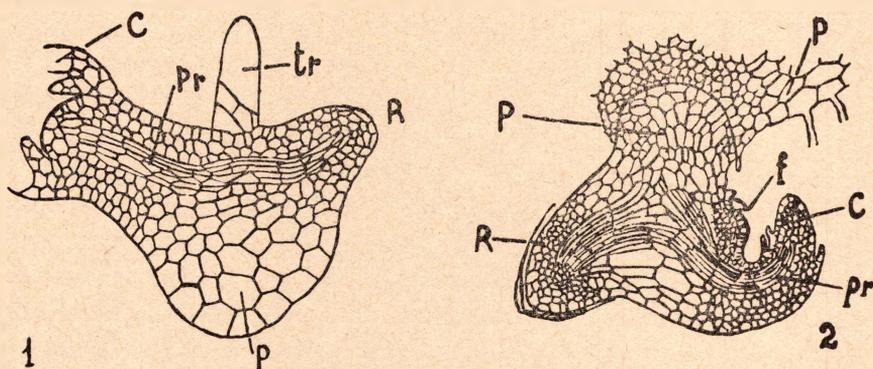


FIG. 5

1, *Selaginella selaginoides*, sezione longitud. mediana dell'embrione; *tr*, sospensore; *p*, piede; *R*, radice; *C*, cotiledone; *pr*, protostela del fillopodio cotiledonare (sec. PFEFFER, modif.). 2, *Pteridium aquilinum*, sezione long. dell'embrione; *C*, cotiledone; *f*, primordio della seconda foglia; *R*, radice; *p*, protallo cui è attaccato l'embrione per mezzo del piede *p*; *pr*, protostela del fillopodio cotiledonare (modif. sec. HOFMEISTER) (da WETTSTEIN, Handbuch d. Syst. Bot.).

sione, il cotiledone delle Pteridofite e più ancora quello delle Spermatofite — come vedremo più avanti — è la culla o meglio la matrice di una lunga serie di organi simili che s'interpongono fra di esso e le foglie sporifere. L'associazione di tali foglie forma un organismo complesso che rappresenta ecologicamente e fisiologicamente la specie, in sostituzione degli organismi aplonti definitivamente decaduti.

3. — IL PROEMBRIONE DELLE EMBRIOFITE SIFONOGAME (SPERMATOFITE).

Anche nella ontogenesi delle Spermatofite si osserva generalmente uno stadio iniziale in cui il corpo ripresenta la costi-

tuzione filamentosa delle Tallofite più semplici. In quasi tutti i tipi di sviluppo proembrionale noti fino ad oggi lo zigote si divide dapprima mediante un setto trasversale in una cellula basale o inferiore ed una cellula apicale o superiore (1). La cellula basale è quasi sempre una cellula a prospettiva ontogenetica definita, in quanto da essa prende origine, in tutto o in parte, il sospenditore. La cellula apicale invece ha il valore di un apice vegetativo monoblastico; essa è l'iniziale dell'embrione propriamente detto, e cioè una cellula dotata delle prospettive ontogenetiche specifiche. In molti casi la fase ancestrale della costituzione filamentosa si riduce al filo bicellulare; in altri invece essa si prolunga, sia che la cellula basale si segmenti ulteriormente, dando luogo ad un sospenditore pluricellulare (come in *Capsella Bursa pastoris*, fig. 6, 1 s), sia che la cellula apicale inizi la sua ulteriore attività ancora con una segmentazione trasversale, come accade nei tipi di sviluppo embrionale Caryophyllaceo, Solanaceo, e Chenopodiaceo. Prima o poi però interviene sempre una segmentazione della cellula apicale mediante un setto verticale, che corrisponde ad una dicotomia. Si ha allora (come già nei casi in cui la segmentazione verticale avviene precocemente) la scomparsa della iniziale primaria. A questa segmentazione verticale ne segue un'altra, con setto verticale ortogonale al precedente e quindi con formazione di 4 cellule disposte come i quadranti di una sfera; successivamente si ha la formazione degli ottanti mediante una segmentazione delle quattro cellule, più o meno simultanea, mediante setti trasversali.

E' ben noto che le cellule dello stadio di quadranti del proembrione delle Spermatofite non sempre possono riconoscersi chiaramente come iniziali delle varie parti del corpo adulto. Qualche cosa di simile accade, come fu detto a suo luogo, in *Equisetum*, a differenza delle altre Pteridofite. La prospettiva ontogenetica integrale della specie, che rimane per lo più nella cellula apicale, dopo le segmentazioni che mettono capo ai quadranti ed agli ottanti deve evidentemente essere trasmessa in qualcuna o in più di una delle cellule che compongono il proembrione. Nondimeno, prima di poter riconoscere organi morfologicamente

(1) JOHANSEN D. A., Plant Embryology, Waltham (U.S.A.).

definiti derivanti dalle cellule proembrionali, nelle Embriofite sifonogame si presentano strutture e formazioni intermedie; epperò il compito essenziale della ricerca embriologica, di riconoscere il destino finale di una cellula o di un gruppo di cellule meristematiche, rimane sostanzialmente lo stesso, anche se, prima ancora di condurci a riconoscere i primordi dei vari organi embrionali, ci dimostra l'esistenza di entità morfologiche pluricellulari di passaggio aventi un chiaro significato filogenetico.

Queste unità elementari sono, come sempre, fili di cellule od aggregati più complessi, laminari o di varia foggia formati dalla loro associazione. Dallo stadio di ottante, che si può interpretare come un corpo formato da due strati di fili verticali di due cellule ciascuno, si passa ad uno stadio di corticizzazione ben più conclamato, cioè formato da due o più strati di tali fili senza che ancora si abbia il minimo accenno ad una vera e propria differenziazione funzionale fra di essi. La parte veramente significativa, dal punto di vista morfologico, di questo corpo massiccio pluristratificato qual'è il proembrione delle Spermatofite in questo stadio dello sviluppo è soltanto quella costituita dai primi due o tre strati. A uno stadio dello sviluppo simile interviene nelle Spermatofite anche un processo di « dermazione »; vale a dire la messa in evidenza dello strato di cellule epidermiche mediante segmentazione con setti periclini. Il fatto che la formazione dell'epidermide può avvenire più o meno tardivamente è una chiara dimostrazione della acquisizione recente, dal punto di vista filogenetico, del tessuto in questione (fig. 6, 2).

E' noto che la distinzione di unità elementari filamentose è possibile con maggiore chiarezza nella parte dell'embrione destinata ad evolversi in radice. Quivi infatti, oltre al primordio dell'epidermide, è possibile distinguere i fili più interni della corticizzazione e quelli che rimangono interposti fra questi e l'epidermide stessa. Si tratta, come è noto, degli strati distinti da tempo sotto i nomi di « pleroma », « periblema » e « dermatogeno ». Non sono mancati tentativi di rintracciare gli stessi strati nella parte massiccia del proembrione, dalla quale si sviluppano i cotiledoni ed il fusto; ma tali tentativi hanno urtato contro gravi difficoltà. Dermatogeno, periblema e pleroma sono

comunque la prerogativa dello stadio proembrionale dello sviluppo delle Spermatofite che nella radice persiste anche nello stadio adulto dell'organo; e la possibilità della loro distinzione in queste piante è ancora una bella dimostrazione della legge biogenetica fondamentale, in quanto questi così già chiamati

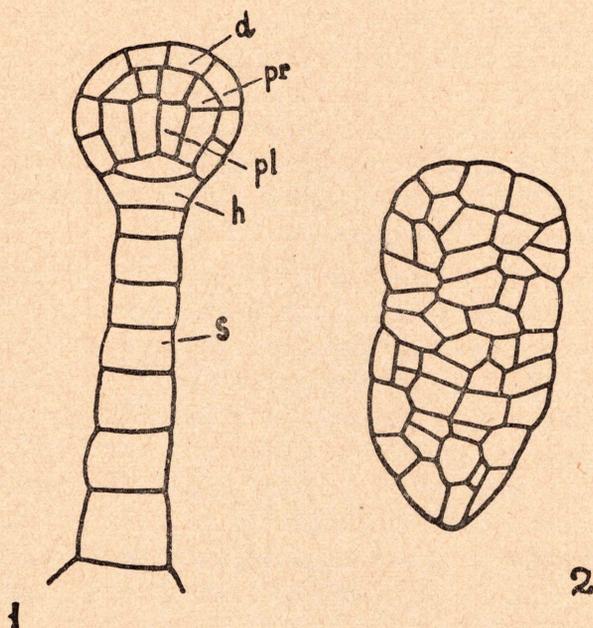


FIG. 6

1, *Capsella Bursa Pastoris*, proembrione; s, sospenditore; h, ipofisi ancora indivisa; d, dermatogeno; pr, periblema; pl, pleroma (sec. SOUEGES). 2. *Moringa oleifera*, giovane embrione a epidermide tutt'ora indistinta (da JOHANSEN, Plant Embr.).

« foglietti » embrionali sono gli equivalenti dei fili della corticizzazione del corpo delle Tallofite più evolute (fig. 6, 1 e fig. 7).

Lo stadio di proembrione delle Spermatofite finisce non appena è possibile riconoscere le iniziali degli organi morfologicamente definibili. Così ad es. in *Capsella Bursa pastoris* le quattro cellule del piano superiore dello stadio di ottante sono le

iniziali a prospettiva ontogenetica definita dei cotiledoni e costituiscono nulla più che una gobba frondeale, in posizione apparentemente terminale, ma in realtà sublaterale, rispetto alle altre cellule a prospettiva più vasta, dalle quali procede la formazione degli organi fogliari successivi (fig. 6, 1, d, pr.). Quanto alle quattro cellule del piano inferiore, in contatto col sospensore, esse danno origine all'asse ipocotile ed alla piumetta. La radice proviene in parte da cellule appartenenti a questo piano, in parte (la zona corticale) proviene dalla cellula estrema del sospensore in contatto con quelle (« ipofisi ») (fig. 6, 1, h). La struttura dell'organismo embrionale da questo momento non è più determinata dalla presenza dei tre foglietti, bensì da quella degli abbozzi degli organi morfologicamente definiti e dalla orientazione delle rispettive iniziali.

Consegue da quanto si è detto che nelle Spermatofite dopo lo stadio proembrionale si instaura un *accrescimento per addizione di organi*. Se noi consideriamo l'accrescimento della parte aerea della pianta, questo processo di accrescimento si può chiamare, come già fu accennato, « fogliazione », in quanto che nella parte aerea gli organi che si addizionano sono appunto foglie. Ciò accade in quanto, a un momento determinato dello sviluppo, si mettono in evidenza la iniziale o le iniziali della fronda, epperò implicitamente la parte dell'organismo su cui si verifica tale possibilità di individuazione è già virtualmente essa stessa una parte della foglia, è precisamente il suo « fillopodio », mentre l'insieme è l'equivalente del « merofito ». Così nell'esempio sopra riportato della *Capsella Bursa pastoris*, dal momento in cui è possibile individuare la gobba cotiledonare subterminale si individua implicitamente la parte sottostante fillopodiale (fig. 6, 1, pl.). Vi è ordinariamente una fase dell'ontogenesi che corrisponde a quella dell'embrione unicotiledonato delle Pteridofite e delle stesse Spermatofite gimnosperme; in queste ultime essa viene presto superata dall'aggiunta di una o più foglie conformi successive, i cui fillopodi, unitamente a quello cotiledonare, entrano a far parte della struttura dell'asse ipocotile. Nelle Spermatofite angiosperme avviene sostanzialmente la medesima cosa, salvo la difformità delle foglie successive al cotiledone, che nell'embrione sono riunite in un primordio unico quiescente che è precisamente la « piumetta ».

Questo meccanismo di accrescimento per addizione di « foglie » per quanto attiene alla parte aerea dell'organismo vegetale mette ancora una volta in luce la natura veramente fondamentale dal punto di vista morfologico, spettante alla foglia, a cominciare dal cotiledone. Anche questo è una foglia, ancor-

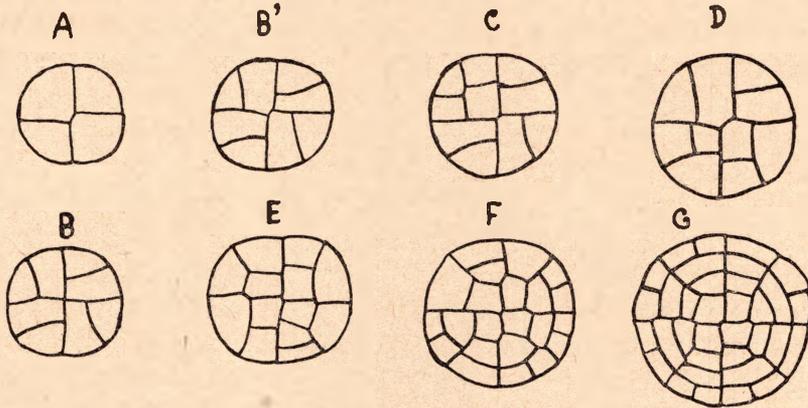


FIG. 7

Myosurus minimus: A, sezione trasversale del proembrione otocellulare (stadio di ottante), mostrante uno dei piani di 4 cellule; B, B', divisione di queste 8 cellule, ciascuna in un segmento triangolare ed uno quadrangolare; C, D, E, inizio del processo di corticizzazione mediante segmentazioni pericline sia dei segmenti triangolari che dei segmenti quadrangolari; F, G, individuazione delle cellule interne (pleroma), del dermatogeno e degli strati intermedi (periblema) (da JOHANSEN, Plant Embryology).

chè modificata, specialmente nelle Angiosperme, per servire a necessità biologiche; e pertanto la presenza di una foglia fin dai primi passi dell'ontogenesi si aggiunge a tutti gli altri criteri che anche in modo indipendente l'uno dall'altro permettono di ripetere l'aforisma: « Omnis folia e folia ».

4. — L'EMBRIONE DELLE SPERMATOFITE DEFINITO DAL SUO COSTITUENTE ESSENZIALE: IL COTILEDONE.

L'embrione normale delle Spermatofite, come è noto, consta tipicamente della « radicetta », dell'« asse ipocotile », del « cotiledone », o dei « cotiledoni » e della « piumetta ». Questa finale

costituzione dell'embrione viene raggiunta generalmente colla maturazione del seme ed il suo distacco dal frutto; dopo di che lo sviluppo dell'individuo sorto per la riproduzione si arresta, per riprendere, presto o tardi, colla germinazione.

Quanto sopra detto è naturalmente solo uno schema dell'andamento dei primi passi dello sviluppo, nelle Spermatofite, giacchè invero vi sono parecchie importanti varianti. Per noi sarà qui sufficiente ricordare i casi, abbastanza numerosi, in cui lo stadio proembrionale si prolunga; o, ciò che è lo stesso, che l'arresto dello sviluppo del nuovo individuo si verifica prima che nell'organismo possa comunque distinguersi alcuno dei quattro organi sopra menzionati. Tali casi anzi si possono distinguere in due categorie (1): nell'una di esse la condizione proembrionale si conserva poco, in quanto il differenziamento continua nel seme staccatosi dalla pianta, avendosi quasi una maturazione dell'embrione fuori del corpo materno; nell'altra invece tale condizione si conserva fino alla germinazione e solo con questa si rende veramente palese nel nuovo individuo la distinzione dei primi organi. Esempi di quest'ultima categoria porgono molte specie di piante parassite come *Orobanche*, *Rafflesia*, *Cuscuta*, *Pirola*, nonchè molte specie della famiglia delle Orchidacee; in tutte queste piante l'embrione nel seme già staccato è piccolo, formato da poche cellule somatiche, fra le quali stanno confusamente intercalate le iniziali degli organi. Per converso si conoscono esempi opposti, nei quali cioè lo sviluppo dell'embrione va oltre lo schema abituale, quasi sempre per una accelerazione che avviene nella regione della piumetta; per cui, nell'embrione, ancor prima della germinazione, sono presenti parecchie foglie in diversi stadi di sviluppo. Esempi di questo genere porgono molte specie di Papilionaceae, di Graminaceae; le specie di *Nelumbium*, di *Ceratophyllum*, etc. Come caso estremo di accelerazione dello sviluppo, che trascende addirittura nelle Teratologia, si ha la germinazione endocarpica del seme, di cui sono stati descritti molti esempi.

La piumetta è sicuramente l'ultima parte dell'embrione a comparire, mentre il tentativo di stabilire un ordine rigoroso di successione degli altri organi embrionali urta contro qualche

(1) GOEBEL K., Organographie der Pflanzen, Jena, 1932.

difficoltà. E' probabile che ciò dipenda dalla influenza di fattori particolari, variabili da specie a specie; ma nelle piante vascolari domina su tutti gli altri il fattore adattamento alla vita terrestre e perciò la necessità della formazione di un organo adibito alla ricerca ed all'assorbimento dell'acqua. E' per questo che, nella generalità dei casi, le prime iniziali di cui sicuramente si riesce a riconoscere il destino ontogenetico sono quelle della radicetta. Ma è ovvio che la radicetta non è la parte essenziale del nuovo organismo, anche se talora essa si rende manifesta per prima.

Che la radicetta sia un organo derivato dal cotiledone per l'adattamento alla vita nell'ambiente terrestre è una tesi che filogeneticamente ha una bella dimostrazione nel fatto che nelle più primordiali fra le piante vascolari adattatesi a quell'ambiente, ossia nelle Psilophyta, essa manca ancora. In tutte le altre piante vascolari terrestri la sua comparsa durante l'embriogenesi aiuta a riconoscere qual'è la vera parte essenziale del nascente organismo, per essere situata sul suo diretto prolungamento; tale parte, come si è già visto nelle Pteridofite, è stata chiamata « cotiledone » (fig. 5, 1, 2, R, pr.).

La difficoltà che s'incontra a estendere il concetto di cotiledone così come questa parola è intesa nelle Pteridofite, al primo organo essenziale che compare nella ontogenesi di tutte le altre piante vascolari dipende dalla lunga abitudine contratta ad una impropria nomenclatura embriologica nei riguardi di queste ultime piante. Infatti il termine di « cotiledone » o di « cotiledoni » si applica, come è noto, esclusivamente alla prima foglia o alle prime due foglie effettivamente presenti nell'embrione delle Spermatofite; e per foglia, secondo l'uso corrente, s'intende solo la parte laminare, quella parte che noi invece chiamiamo « fronda ». Nell'ontogenesi delle Spermatofite, non meno che in quella delle Pteridofite, si mette dapprima in evidenza un organo unico; non vi è ragione che anche nelle Spermatofite quest'organo unico non si debba chiamare « cotiledone ». In conseguenza, *tutte le piante vascolari sono monocotiledoni.*

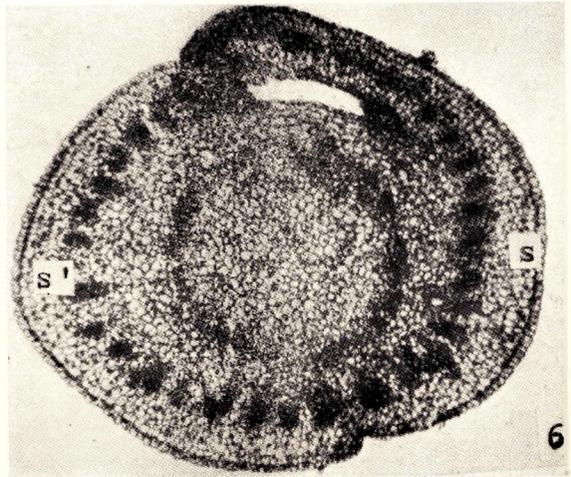
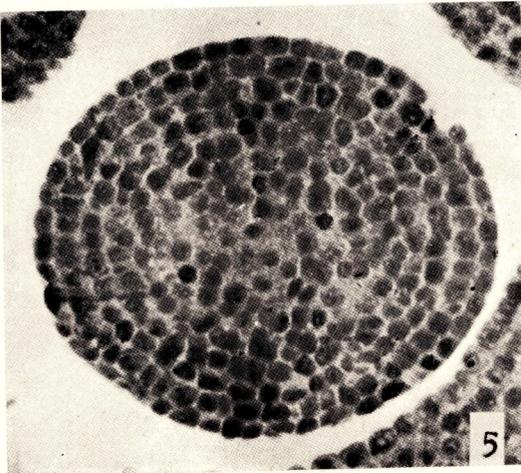
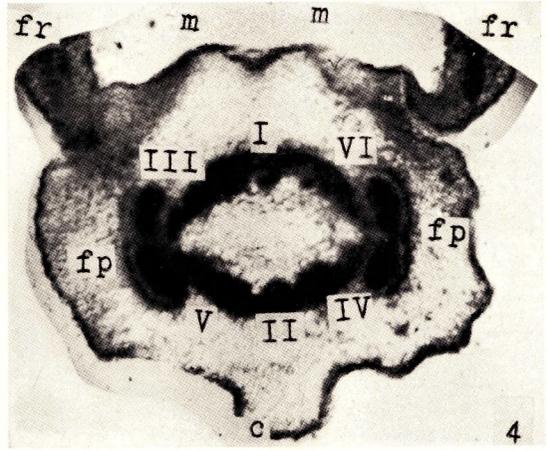
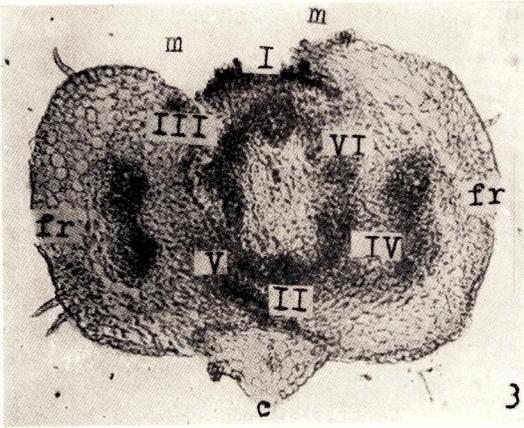
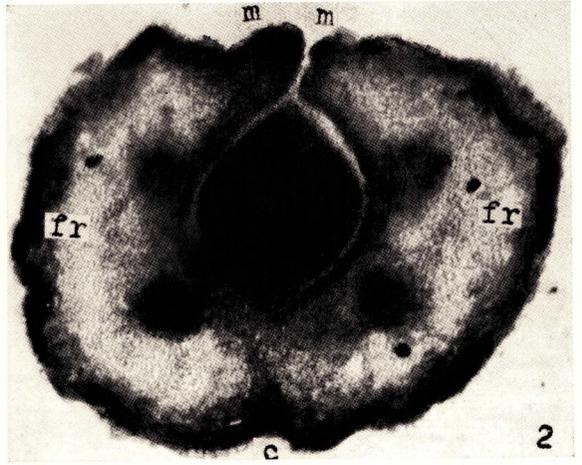
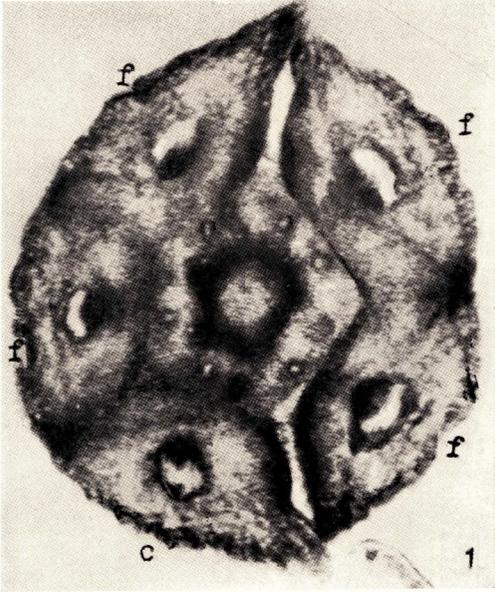
Da ciò la necessità di formulare una nuova definizione di «cotiledone». In origine questa parola servì a designare la cavità articolare nella quale sta racchiusa la gemmula dell'embrio-

ne (1). Secondo CARUEL il termine fu mal tolto ad prestito dall'anatomia umana, quando si vollero stabilire false analogie fra il feto e il seme vegetale con tutto quanto esso contiene. Invero l'analogia, istituita ab antiquo con le strutture conosciute dell'anatomia umana ed animale è perfettamente legittima, in quanto il cotiledone, ridotto alla sua natura essenziale, è precisamente il primo organo del nuovo individuo che racchiude, protegge e nutrice il primordio degli altri organi futuri, che costituiranno effettivamente l'individuo, cioè la piumetta. Questa è in realtà la parte cui spetta il valore essenziale di nuovo individuo rappresentativo della specie, laddove al cotiledone

TAVOLA I

1, *Abies numidica*, sezione trasversale di una piantina appena germinata, poco sotto l'apice vegetativo; *c*, cotiledone; *f, f, f, f*, quattro foglie conformi immediatamente seguenti, formanti col cotiledone una guaina, che al livello della sezione è quasi interamente libera (frondale). Al centro, il cilindro assile della piumetta. 2, *Partenocysus tricuspidata*, sezione trasversale di una piantina appena germinata poco al disotto dell'apice vegetativo; *c, m*, rispettivamente regione mediana e regione marginale del cotiledone; *fr, fr*, lembi marginali basali della fronda cotiledonare. 3, *Mimosa pudica*, sezione trasversale dell'ipocotile poco sotto l'apice vegetativo. *c, m*, rispettivamente regione mediana e regione marginale del cotiledone; *fr, fr*, lembi marginali basali della fronda cotiledonare; I, II, III, IV, V, VI, i primi fasci del « cilindro assile » dell'ipocotile a disposizione quinconciale. 4, *Gleditschia triacanthos*, sezione trasversale dell'ipocotile, lontana dall'apice vegetativo; *c, m*, rispettivamente regione mediana e regione marginale del cotiledone; *fr, fr*, monconi basali dei lobi della fronda cotiledonare, *fp, fp*, fillopodi distali degli stessi; I, II, III, IV, V, VI i primi fasci del « cilindro assile » della fillostassi quinconciale. 5, *Papaver somniferum*, sezione trasversale dell'apice vegetativo di un giovanissimo fiore al di sopra delle frondi calicine. Da rilevare la regolarissima disposizione delle iniziali, in anelli olociclici orizzontali dei verticilli corollino, androceale e gineceale. 6, *Papaver somniferum*, sezione trasversale dell'apice vegetativo di un fiore in uno stadio di sviluppo più avanzati di quello preced., eseguita a livello dei fillopodi distali sepali *s, s'*. All'interno, il fillopodio profondo dei successivi filomi florali.

(1) BILANCIONI, Dizionario di Botanica.



spetta il significato di organo transitorio della vita embrionale. Il netto distacco che nelle Spermatofite si osserva fra la struttura embrionale e la successiva struttura sinfillare dovuta allo sviluppo della piumetta dopo la germinazione giustifica pienamente la interpretazione. Sia come si voglia, cotiledone è un adattamento della prima foglia del nuovo individuo alla necessità biologica di fare da culla alla parte essenziale di questo nei primi passi della sua formazione (Tav. I, 1, 2, 3, 4).

Il cotiledone pertanto ha biologicamente lo stesso significato della parte denominata collo stesso nome nell'embriologia animale; e se un arbitrio è stato commesso, in Botanica, questo è consistito nel chiamare cotiledone o cotiledoni gli organi che accompagnano siffatta cavità, che hanno funzione essenzialmente trofica nell'interesse del primordio stesso e sono quindi ben altra cosa. Da ciò è conseguita una lunga serie di equivoci, di false interpretazioni, la necessità di ammettere parecchie eccezioni alla regola, sulle quali per altro qui non è necessario insistere.

Il cotiledone può essere *afronde*, o essere accompagnato o prolungato come qualsiasi altra foglia, in una parte libera, variamente conformata. In tutte le piante vascolari in primo luogo il cotiledone serve a contenere e proteggere le iniziali dei successivi organi del nascente individuo; ma nelle Spermatofite, nelle quali il cotiledone si prolunga sempre in fronda libera, a questa funzione fondamentale si aggiunge anche quella di fornire il nutrimento alle iniziali della piumetta, sia che la fronda cotiledonare funzioni come organo di assimilazione, sia che funzioni come organo di riserva, in occasione della ripresa dello sviluppo all'atto della germinazione del seme.

Dal punto di vista dell'ontogenesi è opportuno precisare che è appunto la possibilità che ci è data di individuare nel proembrione la cellula o il gruppo di cellule dalle quali procede la formazione del cotiledone il punto cardinale della morfologia dell'embrione e del futuro organismo allo stato adulto (fig. 6, 1, *d*, *pr.*). Il passaggio dallo stadio proembrionale allo stadio embrionale dello sviluppo è contraddistinto dal profondo cambiamento della simmetria del corpo. Infatti un corpo, almeno apparentemente, sferoidale, massiccio, pluricellulare, isotropo, quale è ordinariamente il proembrione, trapassa in uno a simmetria

dorso-ventrale; e ciò che delinea questa simmetria è precisamente la fronda cotiledonare. Questa infatti è generalmente di forma laminare, ma più o meno massiccia nella regione mediana percorsa longitudinalmente da un fascio vascolare, accartocciata a mò di cappa, appuntita od ottusa in cima; e finisce sempre per prendere il sopravvento, come sviluppo somatico, rispetto a tutto il rimanente corpo embrionale, pur conservando o acquistando successivamente una virtuale posizione laterale (Tav. I, 2, 3, 4). In alcuni casi questa fronda è integra per tutta la sua estensione e finisce in punta o è appena ottusa o lobata all'estremità superiore; ma in moltissimi altri casi i lobi sono soltanto due e acquistano un considerevole sviluppo autonomo, come se la fronda si fosse fenduta longitudinalmente lungo la regione mediana. Su questo carattere si è fondata la distinzione delle Angiosperme in Monocotiledoni e Dicotiledoni.

Senza porre minimamente in dubbio che i due grandi gruppi sistematici di Angiosperme così denominati siano gruppi naturali assai bene caratterizzati ciascuno per suo conto, non si può non rilevare che la loro distinzione si fonda su di un carattere del tutto esterno artificiale, qual'è la divisione longitudinale della fronda cotiledonare; e quindi assai più propriamente andrebbero designati colle espressioni: Angiosperme a *fronda cotiledonare indivisa* ed Angiosperme a *fronda cotiledonare divisa*.

5. — ORIGINE E COSTITUZIONE DELL'ASSE IPOCOTILE E DELLA PIUMETTA («STICOGENESI»).

Il punto centrale dell'evoluzione dell'apice vegetativo è certamente quello in cui esso passa dalla costituzione monoblastica a quella «poliblastica», in cui cioè non si distingue più una iniziale primaria di accrescimento, ma si ha un meristema di parecchie cellule del tutto uniformi. La costituzione monoblastica, come abbiamo visto, ricompare fugacemente nella fase proembrionale dell'ontogenesi, sia delle Pteridofite che nelle Spermatofite; la costituzione poliblastica è invece caratteristica della fase adulta dello sviluppo di quasi tutte le Spermatofite. Solo in poche Gimnosperme l'apice vegetativo ha ancora nella fase adulta dello sviluppo, una costituzione emimonoblastica.

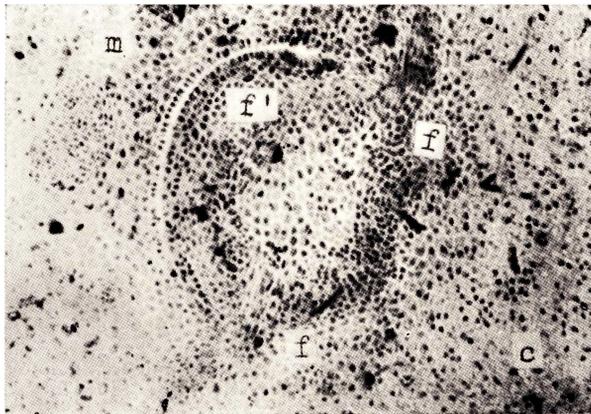
Questo passaggio dipende sostanzialmente dal fatto che le cellule del proembrione multicellulare massiccio, anche se apparentemente tutte molto simili fra loro, hanno in realtà prospettive ontogenetiche diverse. A un dato momento dell'ontogenesi si delinea all'interno, o più o meno eccentricamente verso un punto determinato della periferia la cellula o il gruppo di cellule destinate all'ulteriore accrescimento del nuovo individuo. Ciò in sostanza corrisponde, filogeneticamente, alla formazione della iniziale o delle iniziali di uno o più rami elementari. Da questo momento tutto il resto dell'embrione diventa definito, cioè formato da cellule somatiche, delle quali si può riconoscere la prospettiva ontogenetica. Infatti, oltre alle cellule della radice, a cominciare dal piano terminale dello stadio di ottante, si possono distinguere quelle che, moltiplicandosi, finiscono per delineare un organo a simmetria dorso-ventrale, dall'aspetto generalmente come di una cappa aperta da un lato, che racchiude il gruppo delle nuove iniziali; quest'organo, come fu detto alla fine del § precedente, è la « fronda cotiledonare ».

La possibilità di distinguere la fronda cotiledonare dipende adunque dalla individuazione, nel cotiledone, di un piano da cui prende le mosse l'ulteriore accrescimento del nuovo individuo. La ramificazione, a cui, come abbiamo detto, può filogeneticamente essere assimilato tale processo comincia con una cellula o con un gruppo di cellule meristematiche apparentemente molto simili a quelle che compongono il resto somatico del proembrione; ma non bisogna dimenticare che nelle Spermatofite il cotiledone è un organo corticato che va molto più celermente avanti nello sviluppo; epperò ben presto nella sua struttura si rende manifesto il tessuto vascolare, in forma di uno o più cordoni procambiali. Ora la ramificazione, che come abbiamo detto, comincia in forma parenchimatosa, in un secondo tempo diventa una ramificazione propriamente detta nel senso già chiarito nel § 4 del Cap. I, in quanto che sono precisamente il cordone o i cordoni procambiali che successivamente prendono parte all'accrescimento colle loro particolari iniziali a prospettiva ontogenetica determinata.

Il cotiledone è, in tutte le Spermatofite, una foglia guainante; ma la distinzione delle due parti caratteristiche di ogni foglia, ossia della fronda e del fillopodio, non è ovviamente possi-

bile nel cotiledone prima che ad esso non si sia associata almeno una seconda foglia. Questo precisamente avviene colla individuazione della iniziale o delle iniziali corrispondenti filogeneticamente a una ramificazione elementare. Infatti la presenza di questa o di queste iniziali nel piano di individuazione della fronda cotiledonare individua implicitamente anche il fillopodio (Tav. II, ff). Procedendo l'accrescimento, questa individuazione diventa una vera e propria separazione, grazie a segmentazioni pericline del cotiledone a cui sono attaccate. Così prende origine l'«asse ipocotile», che è il primo fusto del nascente organismo, mentre il resto del cotiledone — la fronda cotiledonare — si separa di fatto a mezzo delle segmentazioni pericline (Tav. II, f''), che tuttavia mai avvengono in piano orizzontale, ma sempre seguendo una linea più o meno marcatamente elicoidale. Il primo nucleo di fusto, in ogni specie di piante vascolari, in origine è distico; alla sua costituzione prende parte il tessuto vascolare del cotiledone, rappresentato sempre da una protostela centrale ed eventualmente da altri fasci laterali, da una parte, e il primo fascio della seconda foglia, dall'altra. Nel piano da cui da questo primo nucleo di fusto si diparte la radice la disposizione del tessuto conduttore passa dalla costituzione distica a quella diarca della radice stessa, che è essa pure una disposizione primordiale. Il resto del cotiledone è vascularizzato da fasci propri che contraggono ulteriormente relazione con quelli della nascente piumetta.

È pertanto nel punto nodale, segnato dal divergere laterale della fronda cotiledonare, rispetto al proprio fillopodio, che si organizza l'apice vegetativo poliblastico del nascente individuo (Tav. II, ff). Il cotiledone in questo punto nodale fa come da culla al nascente organismo e l'apice vegetativo, ossia in sostanza il complesso olociclico meristemático più o meno elicoidale si organizza secondo il tipo fillotassico proprio della specie, delineando le iniziali dei sinfilli elementari congenitamente concresciuti. Il numero di questi sinfilli elementari generalmente coincide col numero delle frondi o degli abbozzi di frondi che compongono la piumetta. Esso si può considerare come l'espressione di un raggiunto stato di equilibrio fra lo spazio angolare obbligato di una o più circonferenze e lo sviluppo somatico specifico proprio delle unità morfologiche della specie che si considera. Questo stato di



Phoenix canariensis, sezione trasversale dell'embrione; *c*, *m*, rispettivamente regione mediana e marginale del cotiledone; *f*, *f*, la parte più alta (apice vegetativo poliblastico) del filopodio da esso formato con la regione marginale in corso di differenziamento della prima foglia *f'*.

equilibrio finale è praticamente costante nelle singole specie ed il processo per cui viene raggiunto può ben chiamarsi «sticogenesi», poichè in sostanza i sinfilli elementari delineano appunto le « stiche » o serie longitudinali di unità fogliari (Tav. III). Si può anche precisare che la particolare forma di direzione di questa prima ramificazione elementare a cui, come abbiamo detto, si può filogeneticamente ricondurre la sticogenesi, è certamente una delle espressioni esteriori dell'adattamento della specie alla vita nell'ambiente terrestre e più precisamente una reazione alla forza di gravità.

Secondo lo stadio di sviluppo in cui si osserva, l'asse ipocotile può presentarsi costituito, oltre che dai tessuti cotiledonari, anche dai tessuti parenchimatici e vascolari di un numero variabile di foglie della piumetta. In stadi abbastanza avanzati, ad es. in piantine germinate, i tessuti cotiledonari vengono ricacciati all'esterno dall'ingrossarsi dei fillopoli della piumetta.

Nelle Angiosperme a fronda cotiledonare divisa la prima foglia della piumetta giace su un piano ortogonale ai lobi frondeali cotiledonari; il che val quanto dire che è opposta al cotiledone. La seconda foglia della piumetta è a sua volta opposta a questa e quindi aderente al cotiledone ed orientata come questo. Sono invece parallele ai due lobi cotiledonari la 3^a e la 4^a foglia della piumetta e successivamente la 5^a e la 6^a. Nelle figure 3 e 4 della Tav. I le foglie della piumetta sono rappresentate dai rispettivi fasci vascolari mediani, in ordine di età, da I a VI, disposte sempre in ordine scalare elicoidale, che tuttavia già nel cilindro assile dell'ipocotile lasciano riconoscere la futura disposizione fillostassica quinconciale.

Il concetto della funzione biologica del cotiledone, considerato come culla dell'organismo propriamente detto, rappresentato dalla piumetta, va opportunamente completato con quello sorgente dai dati biologici; ossia che in tutte le Spermatofite l'embrione è lo stadio dell'ontogenesi correlato alla importante funzione della disseminazione. La conquista dello spazio vitale necessario ad ogni nuovo organismo che nasce ad opera della riproduzione non è più funzione delle spore, come nei Vegetali aploidali e nelle stesse Pteridofite. Nelle Spermatofite la realtà ontologica della specie è costituita da organismi diploidali, lad-

dove gli aponti, come è noto, riducono il loro ruolo a quello di semplici strutture destinate al completamento della funzione riproduttiva. Epperò la immanente necessità biologica della conquista dello spazio viene soddisfatta mediante la interruzione dello sviluppo, durante la quale il nuovo organismo rimane racchiuso nel seme, in contatto colle strutture che gli assicureranno il muovere dei primi passi nell'ulteriore sviluppo.

CAPITOLO III

L'apice vegetativo delle piante vascolari nello stadio « sinfillare ».

1 — FOGLIAZIONE E FILLOTASSI NELLE PTERIDOFITE A MICROFRONDI

Lo stadio « sinfillare » dello sviluppo è nulla più che lo stadio adulto, seguente immediatamente quello embrionale. Nelle Spermatofite lo stadio sinfillare s'inizia colla germinazione del seme. La parola allude alla composizione morfologica del corpo che si instaura appunto coll'accrescimento post-cotiledonare, e precisamente alla presenza in questo corpo di tanti « sinfilli elementari » quanti ne genera la iniziale primaria di accrescimento nel processo di sticogenesi. L'apice vegetativo passa dalla costituzione emimonoblastica a quella poliblastica, con modalità tuttavia differenti, che obbligano ad una analisi separata del processo nei grandi gruppi sistematici.

Le « microfrondi » sono le forme filogeneticamente primordiali delle frondi delle piante vascolari; il termine contempla non soltanto la piccolezza di questi organi, ma anche la semplicità della loro costituzione. Come termine antitetico si ha nelle piante vascolari più evolute quello di « macrofrondi » col quale si allude allo stesso organo, in cui, oltre alle maggiori dimensioni si rileva una maggiore complessità di struttura. Non è necessario tuttavia ammettere l'esistenza di una soluzione di continuità fra micro- e macrofrondi; queste derivano da quelle; la differenza sta essenzialmente nella proporzione fra lo sviluppo che, nel complesso dell'organo fogliare assume la fronda rispetto alla parte fillopodiale; parti che, come i congegni di una macchina, sono largamente autonome l'una rispetto all'altra. Porgono

esempio di microfrondi le Equisetales (fig. 8) e le Lycopodiales; porgono esempio di macrofrondi le Filicales (1).

Nel § 5 del I Cap. abbiamo trattato della fogliazione delle piante aploidali, rilevando che la formazione della fronda nei gruppi di più elevata organizzazione di tali piante rappresenta certamente un perfezionamento generale del corpo vivente. Fra le Pteridofite, soltanto nelle Filicales si ha ancora un organismo aploide dotato di vita fisiologica autonoma, cioè il protallo verde; ma la organizzazione di questo protallo, come fu già detto, è molto semplice; non vi è fogliazione ed esso, nel suo complesso rappresenta un ritorno agli archeofilli delle Tallofite. Il medesimo argomento, lo studio cioè della fogliazione, si ripresenta ora all'inizio della serie dei Vegetali diploidali; l'interpretazione della struttura morfologica del corpo degli organismi diploidali è certamente aiutata dal criterio analogico dopo quanto si è visto nei Vegetali aploidali, in quanto si tratta, in ogni caso, di costruzioni e strutture strettamente in rapporto coll'adattamento alla vita nell'ambiente terrestre.

Punto di partenza dell'evoluzione morfologica del corpo dei Vegetali diploidali è sempre lo sporogonio delle Briofite. Non è difficile pensare come questa unità morfologica intermedia fra un archeofillo ed un protofillo possa diventare il punto di partenza di un'associazione di unità simili, con subordinazione e differenziamento di funzioni e di struttura. Si può pensare, ad es., che la iniziale primaria di accrescimento, che da sola costituisce l'apice vegetativo monoblastico dello sporogonio, prima di esaurirsi colla costruzione delle unità elementari, subisca una divisione di rinnovamento. Si hanno perciò due iniziali secondarie a prospettiva ontogenetica integrale, nelle quali la cosa più essenziale è la separazione delle funzioni trofica e riproduttiva,

(1) I due termini sopra indicati non vanno quindi confusi con quelli di micro- e macrofilli, in uso nella morfologia filogenetica corrente. Infatti per microfilli vanno intese le foglie, anche di notevole grandezza, che hanno una nervatura unica, non ramificata, decorrente dalla base all'apice. I macrofilli hanno invece un sistema di nervature molto ramificato e provengono da un ramo di una dicotomia modificata fino a divenire simpodiale; il ramo stesso è trasformato, passando per uno stadio appiattito a fillodio. (Cfr. SMITH, Op. cit., pag. 136).

che negli sporogoni delle Briofite sono invece presenti nella medesima unità.

Questa ipotesi emerge, ad es., dallo studio della morfologia e dell'accrescimento delle Psilophyta. Sono queste, come è noto, il gruppo più arcaico di Pteridofite, dotate di una organizzazione molto primordiale. Possedevano infatti un corpo vegetativo più o meno cilindrico, corticato, che si ramificava all'apice; l'apice vegetativo non è conosciuto, ma è probabile che fosse simile a quello delle specie di *Psilotum* e di *Tmesipteris*, attualmente viventi, cioè formato da una sola cellula tetraedrica che infine si esauriva dopo le segmentazioni; queste, per quel che si sa, mettevano capo ad una ramificazione dicotomica, i cui ultimi termini erano costituiti da sporangi. Non possedevano radici, ma solo rizine; e ancora, secondo la classica interpretazione corrente, erano piante anche prive di foglie.

La notevole conformità esistente fra gli sporangi delle Psilophyta e gli sporogoni delle Briofite ha fatto pensare che il corpo vegetativo almeno delle specie più primitive, quali ad es. quelle di *Rhinia*, discenda da un tipo di organismo molto simile ad uno sporogonio di Briofita divenuto capace di vita fisiologicamente autonoma; ciò specialmente grazie alle segmentazioni di rinnovo della iniziale primaria di accrescimento, per le quali si separò la funzione trofica che si esaltò nella maggior parte delle unità morfologiche rinnovatesi, da quella riproduttiva, che rimase localizzata nelle unità terminali.

Ma il carattere più importante, che fa delle Psilophyta una tappa veramente decisiva nella storia dell'evoluzione morfologica del corpo dei Vegetali è il differenziamento delle unità elementari filamentose più interne della corticazione, al servizio della funzione di conduzione dell'acqua. Infatti nell'asse del corpo più o meno cilindrico di queste piante si trova un cordone di cellule differenziate in tessuto vascolare, cioè una «stela».

La natura morfologica di ognuno dei segmenti del corpo vegetativo compreso fra due dicotomie emerge, in base alla teoria fogliare, ammettendo che ognuno di tali segmenti rappresenti un protofillo ancora molto primitivo, a simmetria raggiata e senza distinzione fra fillopodio e fronda. Tuttavia l'associazione fra molte così fatte unità vegetative conduceva necessariamente ad un certo differenziamento bio-fisiologico, in quanto,

ad es., alcune di esse crescevano dritte all'aria ed alla luce, sviluppando perciò il tessuto assimilatore, mentre altre restavano aderenti al suolo, da cui per mezzo delle rizine assorbivano la acqua, assumendo quindi un aspetto più o meno simile a rizomi. Anche nei *Psilotum* attualmente viventi rizomi e rami eretti verdi provengono da divisioni dell'apice vegetativo, con sviluppo dei rami in forma dicotomica, salvo i cambiamenti inerenti allo adattamento funzionale. Non possono essere certamente questi adattamenti, la posizione e la subordinazione relativa dei membri di siffatte divisioni fatti che possono persuadere di una natura morfologica diversa da ramo a ramo, epperò diversa da quella fogliare protofillare. Nelle Psilophyta si ha perciò una fogliazione per mezzo della ramificazione dell'apice vegetativo monoblastico. In queste piante fogliazione e ramificazione sono tutt'una cosa; le foglie, è bene insistere, sono protofilli actinomorfi, corticati, con strati interni differenziati in tessuto conduttore (protostela), senza distinzione fra fillopodio e fronda.

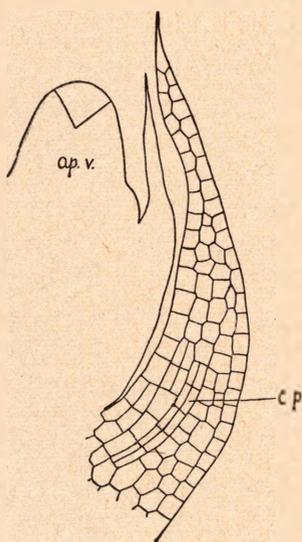
In tutte le altre Crittogame vascolari e nelle Spermatofite i rami elementari provenienti dalle divisioni della iniziale primaria di accrescimento concregono congenitamente; sicchè in tali rami si distingue una faccia longitudinale interna concresciuta da una esterna libera. Lungo la prima si differenzia il tessuto vascolare, corrispondente a una protostela per ciascun ramo concresciuto; lungo la faccia esterna si sviluppa invece il tessuto assimilatore. Come fu detto a proposito della genesi della piumetta nell'embrione delle Spermatofite, questo processo si chiama «sticogenesi» poichè rappresenta il punto di partenza della costruzione dei sinfilli elementari lungo linee longitudinali o «stiche». Conseguenza quasi meccanica della concrenza longitudinale di un certo numero di protofilli fu la necessità di integrare la funzione fotosintetica, venuta meno nella parte interna sottratta all'azione della luce. Ciò avvenne di fatto, mediante la formazione di emergenze sulle facce rimaste libere ed esposte alla luce dei protofilli. Altra conseguenza materiale fu il cambiamento della simmetria di ciascun protofillo; da actinomorfo divenne dorso-ventrale; e correlativamente con questo, la fogliazione divenne palese, grazie al differenziamento delle frondi.

Una perfetta analogia sussiste fra Vegetali aploidali e di-

ploidali per quel che riguarda i prodromi filogenetici della frondazione. Questi prodromi, per quel che riguarda i Vegetali diploidali, si possono ravvisare nelle emergenze di tessuto verde che sicuramente esistevano sui protofilli di alcune specie di Psilophyta, quali quelle di *Asteroxylon* e quali si vedono ancora nel corpo vegetativo degli odierni *Psilotum*. Queste emergenze di tessuto verde corticale, rivestite dall'epidermide, in alcune specie non erano vascolarizzate (*Psylophyton*); in tal caso non si potrebbero considerare altrimenti che come un perfezionamento della

FIG. 8

Equisetum Telmateja, sezione longitudinale di una giovane squama frondale; *cp*, cordone pro-cambiale; *ap. v.*, apice vegetativo, (schematico).



corticazione, quasi uno sforzo di aumentare la superficie assimilante, nell'interesse della fotosintesi; per la qual cosa tali formazioni ricordano molto da vicino le frondi degli archeofilli (Briofite). Il primo chiaro esempio di differenziamento di frondi e di associazione di sinfilli elementari per sticogenesi, con formazione di un germoglio complesso, si ha negli Equiseti. L'evoluzione del tipo di costituzione morfologica equisetaceo da un tipo psilophytaceo non offre difficoltà, ammettendo la derivazione delle squame fogliari degli Equiseti dalle emergenze delle Psilophyta definitivamente localizzate all'estremità di ogni protofillo e la loro costante vascolarizzazione a mezzo di un'esile nervatura mediana (fig. 8, *cp*).

L'apice vegetativo degli Equiseti è di tipo emimonoblastico; vi è infatti una iniziale primaria di accrescimento, di forma tetraedrica, che, come è noto, si segmenta con piani successivamente paralleli alle facce laterali. Per la ulteriore segmentazione in varia direzione di ciascuno di questi tre segmenti prendono origine tre gruppi di iniziali secondarie secondo tre direzioni radiali, che corrispondono alle iniziali di tre protofilli. In ciascuno di essi avviene la corticazione mediante ripetute segmentazioni periclinali delle cellule meristematiche, grazie alle quali si mette in evidenza, nella fila longitudinale più interna, un cordone vascolare corrispondente ad una protostela e quindi in tutto tre protosteles, almeno originariamente. Con questo si concreta la formazione di una prima porzione di germoglio ad opera di tre protofilli; questi sono congenitamente concresciuti per la maggior parte della loro lunghezza e quindi tale parte corrisponde ai rispettivi fillopodii; ma essi hanno anche una parte terminale libera, sotto forma di una brevissima squamuccia corrispondente quindi ad una fronda, in cui si prolunga e termina la protostela fillopodiale. L'ulteriore accrescimento dipende dall'attività di gruppi di iniziali simili intercalati coi precedenti, dai quali prendono origine similmente dei protofilli concresciuti longitudinalmente che si dispongono alternativamente coi primi; e quindi nel fusto che in tal modo prende origine si delineano costole e vallecole longitudinali (Tav. III, 1). Il piano in cui avviene la terminazione in fronda libera dei protofilli e la continuazione dell'accrescimento è un piano nodale; quivi la protostela di ciascun nuovo protofillo contrae rapporto con quelle dei due protofilli sottostanti contigui aprendosi in due cordoni vascolari divergenti lateralmente.

Nel nodo adunque il tessuto parenchimatico e vascolare dei tre o più protofilli si emancipa dall'aderenza con i protofilli seguenti ed emerge in forma di guaina frondeale; tuttavia questo piano non è mai perfettamente orizzontale; i tessuti protofillari che si emancipano dall'aderenza infatti non emergono tutti esattamente allo stesso livello; anzi fra l'una e l'altra squama frondeale vi è un impercettibile dislivello, corrispondente all'intervallo che passa fra una segmentazione laterale e l'altra della iniziale primaria di accrescimento. Nel verticillo, quindi solo apparente, formato dalle frondi nodali vi è

dunque in realtà un internodio intraverticillare fra una squama e l'altra. Al contrario, sono invece palesi e lunghi gl'internodi interverticillari, quelli cioè formati dal simultaneo allungamento dei tessuti fillopodiali dei tre o più protofilli concresciuti longitudinalmente.

Un simile ordinamento è già una «fillotassi», in quanto anche macroscopicamente si può osservare che le squame di ogni apparente verticillo alternano con quelle dei verticilli seguente e precedente; inoltre si attua, come si è visto, un intimo contatto fra le protosteie dei sinfilli elementari, per la qual cosa ogni protofillo non è più semplicemente giustapposto e concresciuto, ma più o meno compenetrato, specialmente per mezzo del tessuto vascolare l'uno coll'altro. Il cilindro assile nelle specie di *Equisetum* è cavo o provvisto di midollo; nei nodi le stele sono a contatto l'una coll'altra, formando un corpo legnoso unico, mentre lungo gl'internodi interverticillari esse decorrono isolatamente.

Malgrado questa relativa complicazione della struttura, il regolare andamento della fogliazione in ciascun sinfillo elementare permette di seguire anche negli Equiseti il destino ontogenetico delle cellule derivate dall'apice vegetativo e quindi di delineare anche in queste piante i «merofiti», almeno inizialmente (fig. 9). Il numero dei sinfilli elementari che si associano radialmente nelle varie specie di Equiseti originariamente è, di regola, di tre; questo numero può aumentare nello stesso individuo coll'ulteriore accrescimento, come sopra detto; ma può essere maggiore anche inizialmente, secondo le specie. La comparsa di sinfilli soprannumerari nello stesso individuo si deve, come fu sopra accennato, a gruppi di iniziali meristematiche secondarie che si intercalano fra i tre dovuti alle originarie divisioni della iniziale primaria. Si può ammettere facilmente che l'aumento del numero dei sinfilli elementari e perciò delle stiche longitudinali sia l'espressione dell'influenza di condizioni particolarmente favorevoli alla vita vegetativa, che determinano l'insorgere di un carattere che di regola diventa costante nelle varie specie. In ogni caso l'associazione delle protosteie conduce alla formazione di un «cilindro assile», in cui il numero dei fasci visibile negl'internodi interverticillari corrisponde al numero dei sinfilli elementari associatisi.

La più semplice struttura di cilindro assile che possa veri-

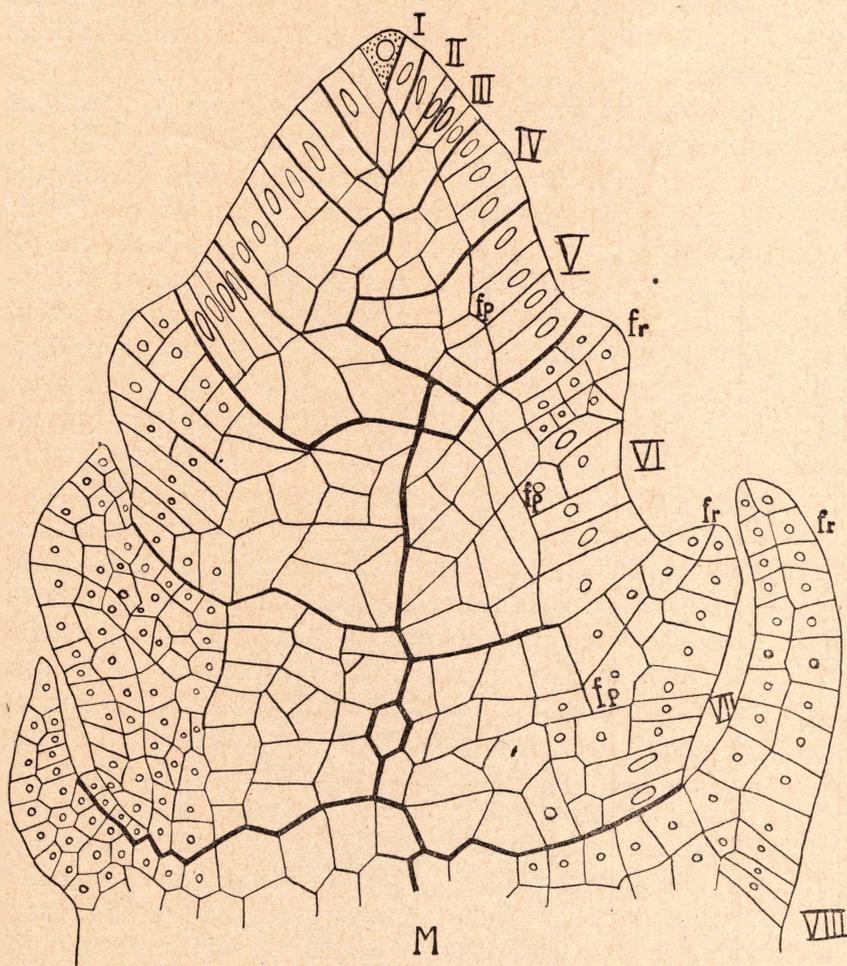


FIG. 9

Equisetum Telmateja Ehrh., un tratto apicale di un germoglio vegetativo in sezione longitudinale, in cui sono state delineate le giovani unità fogliari che lo compongono («merofiti»); I-VIII, otto di tali unità, di uno dei tre sinfilli elementari che costituiscono il germoglio; *fr*, fronda; *fp*, fillopodio; M, midollo. (rifatto da SMITH, Chrypt. Bot.).

ficarsi è quella che dipende dalla associazione di due soli profilli secondo due sole direzioni della circonferenza, cioè secondo un angolo di 180°. Questa costituzione corrisponde alla fillostassi distica. Essa, come è noto, è largamente reperibile anche nelle Spermatofite più evolute; ma solo in alcune Pteridofite si presenta nella sua più elementare espressione. Nelle specie di *Selaginella*, ad es., si hanno frondi verdi distribuite in quattro serie longitudinali; si tratta di frondi provviste di tessuto vascolare che si mette in rapporto con due sole protosteie per tramite di una traccia fogliare. L'apice vegetativo delle specie di *Selaginella* più frequentemente è formato da una singola cellula apicale ben definita; ma in qualche altra è poliblastico (1). La distichia delle protosteie, appena appena complicata dalla presenza talora di due serie di tracce fogliari, può ben considerarsi come l'espressione della natura veramente ancestrale della fillostassi distica, che compare sempre nei primi momenti della sticogenesi di tutte le piante vascolari (Tav. III, 3).

Nelle specie di *Lycopodium* (Tav. III, 2) il numero dei profilli che si associano è generalmente superiore a due; il cilindro assile è foggiato ad « actinostela », cioè ha la forma di una stella a più raggi, separati lateralmente da parenchima; ovviamente ogni raggio corrisponde ad una protostela. Le frondi dei *Lycopodium* sono piccole e fornite di un fascetto di tessuto vascolare non sempre per altro ben evidente; la loro disposizione sul fusto è a spirale. Questa disposizione dipende da una accentuazione del dislivello che si ha nelle frondi verticillate, quale si vede impercettibilmente negli Equiseti; si ha, in altri termini, un maggiore allungamento dell'internodio intraverticillare. Anche fra le specie di *Lycopodium* si conoscono per altro esempi di disposizione delle frondi a internodi accorciatissimi. La corteccia pertanto è intersecata da tracce fogliari che mettono in comunicazione il tessuto vascolare delle singole frondi con le protosteie del cilindro assile. Al di sopra delle tracce fogliari non vi è occhiello nella protostela, la qual cosa indica la originaria indipendenza del tessuto vascolare della fronda da quello che costituisce la stela.

Nell'apice vegetativo dei *Lycopodium* non vi è una iniziale

(1) SMITH G. M., Op. cit., pag. 197.

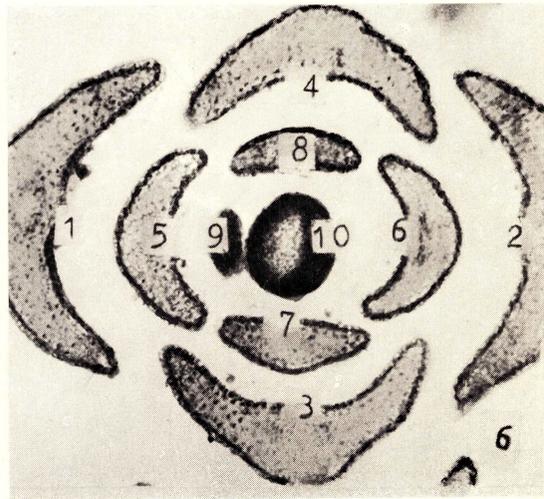
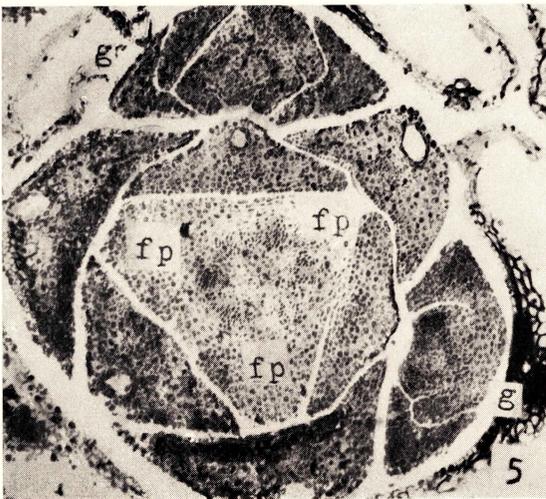
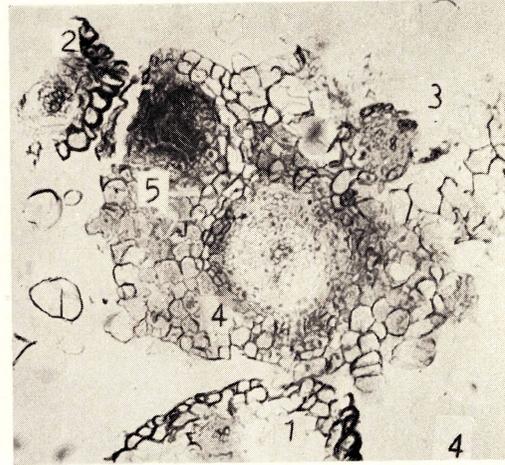
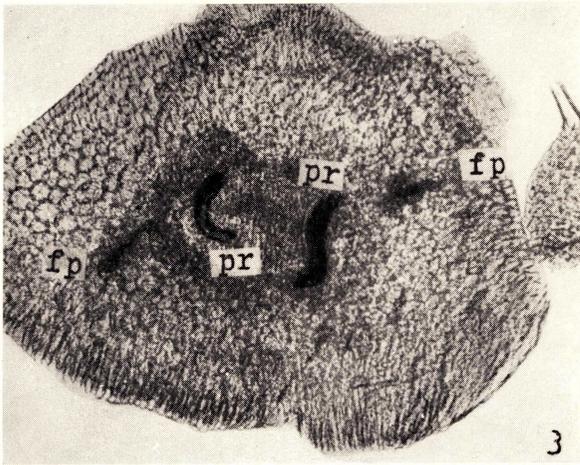
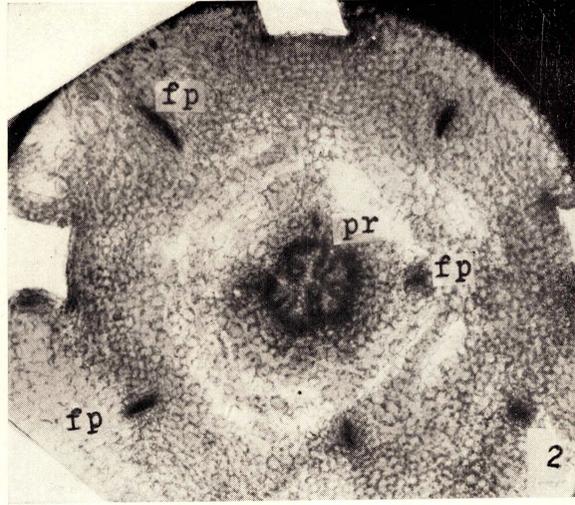
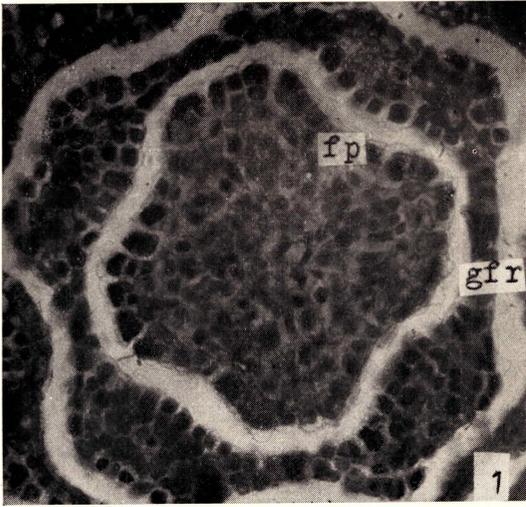
primaria di accrescimento, bensì un meristema di parecchie cellule uniformi, senza distinzione fra corpus e tunica; è quindi un apice vegetativo poliblastico. Il corpo adulto dei Lycopodi è quindi, come quello degli Equiseti, un'associazione radiale di sinfilli elementari, con fillostassi dipendente unicamente dalla modalità delle originarie divisioni sticogene della iniziale primaria di accrescimento; modalità sulle quali hanno una certa influenza le condizioni più o meno favorevoli dello sviluppo vegetativo, ma che finiscono per diventare sufficientemente costanti e specifiche.

2. — FOGLIAZIONE E FILLOTASSI NELLE PTERIDOFITE A MACROFRONDI E NELLE GIMNOSPERME.

Come fu accennato all'inizio del § precedente, in una parte delle Pteridofite e precisamente nelle Filicales le foglie si distinguono perchè in ciascuna lo sviluppo della fronda prende decisamente il sopravvento su quello del fillopodio. In conseguenza

TAVOLA III

1, sezione trasversale di un germoglio di *Equisetum Telmateja* poco al di sotto dell'apice vegetativo. Sono riconoscibili otto stiche longitudinali alterne, di cui 4 più adulte a livello frondeale guainante *gfr*, e 4 più giovani a livello fillopodiale *fp*. 2, sezione trasversale di *Lycopodium Selago*, in prossimità dell'apice vegetativo, mostrante al centro cinque protosteie protofillari *pr*, riunite in un «cilindro assile» con midollo centrale e raggi midollari; *fp*, *fp*, fasci fillopodiali distali («tracce fogliari») a diversa profondità. 3, *Selaginella Martensii*, sezione trasversale di germoglio poco sotto l'apice vegetativo, mostrante due frammenti di protosteie *pr* distiche; *fp*, *fp*, fasci fillopodiali distali («tracce fogliari»). 4, *Polypodium vulgare*, sezione trasversale di un giovane simpodio di foglie tagliate a diversi livelli; 1, 2, 3, a livello frondeale; 4, a livello fillopodiale; 5, a livello dell'apice vegetativo. 5, *Juniperus communis*, sezione trasversale di un germoglio a breve distanza dall'apice vegetativo; si riconoscono sei stiche longitudinali alterne; le foglie più interne a livello fillopodiale *fp*; *g*, *g*, gemme laterali distiche. 6, *Labiata* sp., sezione trasversale dell'apice vegetativo mostrante cinque verticelli di foglie disposte in quattro stiche decussate; i numeri indicano la successione di età delle foglie secondo la tetrastichogenesi; la foglia 10 è tagliata a livello di primordio fillopodiale.



i fusti, che risultano dalla congenita concrenscenza di questi fillopidi, finiscono per avere una parte relativamente subordinata nell'habitus esteriore degl'individui.

Per quel che concerne la struttura anatomica, l'affermarsi della macrofronda ha come correlato il declino delle protostele fillopidiali e l'evidenza, invece, delle tracce fogliari superficiali e quindi la formazione di cilindri assili formati dai loro prolungamenti inferiori. Nelle Felci così dette arborescenti il fusto assume la costituzione morfologica di uno *stipite*, ossia di una associazione di basi fogliari in ordine spirale ed una struttura anatomica improntata alla preminente importanza delle tracce fogliari. In tutte le altre Felci si hanno fusti molto modesti, ridotti più spesso a tuberì o rizomi, sempre rivestiti esternamente dalle basi fogliari.

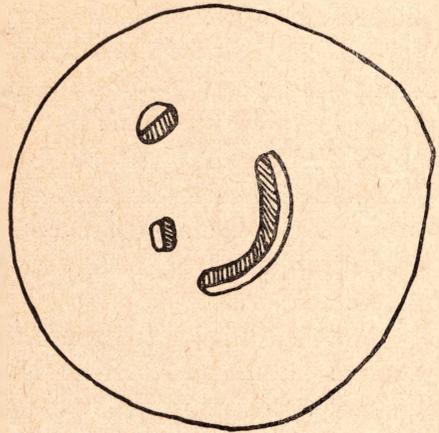
L'analisi del processo di accrescimento di queste piante conduce alla constatazione che i tre processi fondamentali della *ramificazione*, della *fogliazione* e della *sticogenesi* non sono ancora chiaramente distinti e si ha di conseguenza una fillostasi non ben definita.

Fra le Filicales in primo luogo le specie di *Ophioglossum* possono servire ad illustrare queste modalità della costruzione del corpo, dominata dal carattere delle macrofrondi sopra specificato. Le specie di *Ophioglossum*, come è noto, hanno una parte sotterranea tuberiforme ed una aerea verde, costituita da una o più frondi che si ramificano lateralmente in vario modo, secondo le specie, producendo la spiga sporangiofora. Ogni fronda si sviluppa da una cellula iniziale apicale a prospettiva ontogenetica definita; alla base di ogni fronda però persiste la iniziale primaria di accrescimento, in quanto essa si rinnova ad ogni divisione frondigena. Questa iniziale primaria ha forma piramidale e si segmenta per setti paralleli alle tre facce laterali; nondimeno il risultato di queste segmentazioni è la formazione di una sola unità fillopodiale. Questo avviene generalmente una volta all'anno ed ogni unità fillopodiale si aggiunge alle precedenti secondo una direzione elicoidale, costituendo un piccolo tubero, ricoperto dalle basi disseccate delle frondi precedenti. Per lo più gl'individui delle varie specie di *Ophioglossum* sono costituiti da un tubero così fatto e da una sola fronda; quando tuttavia nell'individuo adulto esistono

contemporaneamente due o più frondi il collegamento istologico fra l'una e l'altra ha luogo per tramite del tubero. Quivi la corticazione è molto ridotta e prendono decisamente la prevalenza le tracce fogliari che si differenziano nel piano nodale, ossia nel piano in cui avviene originariamente la separazione della iniziale frondigena. Le tracce fogliari sono direttamente collegate anche col tessuto vascolare delle radici, per la qual cosa ogni fronda è virtualmente indipendente dalle precedenti (fig. 10).

FIG. 10

Ophioglossum vulgatum L., sezione trasversale del fusto (schema), con tracce fogliari di tre foglie di diversa età. In ognuna il legno è tratteggiato, il libro lasciato in bianco (semplificato da SMITH, Chrypt. Bot.).



Anche nelle specie di Marattiales si hanno fusti tuberosi, talora allungati, dritti, con basi fogliari disposte senza una visibile filotassi e si constata parimenti nella struttura del corpo il declino della stela fillopodiale e la sua surrogazione colle tracce fogliari, che assumono il ruolo principale nella funzione di conduzione dell'acqua.

Nel grande ordine delle Leptosporangiate la costruzione del corpo vegetativo delle varie specie si attua essenzialmente sulle stesse basi generali sopra delineate; tuttavia la composizione morfologica e la struttura anatomica del corpo si complica per la simultanea presenza nell'individuo adulto di parecchie frondi funzionanti. Nella famiglia delle Osmundacee alcune specie hanno fusto eretto a stipite, altre lo hanno invece strisciante a rizoma; in entrambi i casi esso è rivestito dalle basi persistenti delle foglie più vecchie ordinate a spirale. Il tessuto vascolare in ogni foglia, in origine è rappresentato da una proto-

stela; ma nel fusto stipitifforme o rizomatoso si forma in seguito un cilindro assile dictiostelico, ossia con tracce fogliari a forma di C decorrenti nella corteccia. La fronda è percorsa longitudinalmente da un fascio vascolare proprio, formante una costola mediana.

Come conseguenza dell'affermarsi delle macrofrondi si ha nella generalità dei casi offerti dalle specie di Filicales una grande riduzione o soppressione della corteccia verde nei fusti. Nello stesso senso si può interpretare la scarsa importanza che ha la ramificazione nelle stesse piante. Quando si ha una ramificazione questa conserva ancora il carattere arcaico della dicotomia, come si osserva nei rizomi di *Pteridium* (1) o negli stipiti delle stesse Felci arborescenti, nelle quali il carattere in questione è senza dubbio in rapporto con l'esaltazione del vigore vegetativo dovuto all'ambiente tropicale e ricorda l'analogia divisione del fusto di certe Liliiflore arborescenti (*Dracaena*, *Dasilyrion* ecc.). Ciò non di meno anche nelle Filicales talora la ramificazione assume carattere simpodiale, per il fatto che uno dei segmenti della divisione dicotomica della iniziale primaria di accrescimento rimane a lungo latente (*Ophioglossum*, *Polypodium*) e dà luogo al ramo solo in un secondo tempo. Ma questo ramo in origine è nulla più che una nuova foglia fuoristica, talchè nelle Filicales fogliazione e ramificazione simpodiale sono tutt'una cosa. Infatti dalle iniziali di ogni foglia si generano dapprima le cellule fillopodiali, per mezzo delle quali essa contrae relazioni colle radici o con un'altra foglia precedente; epperò il fusto che ne risulta finisce per essere un simpodio di basi fogliari o meglio di fillopodii distali, fra le cui cellule possono anche intercalarsi segmenti a prospettiva ontogenetica integrale, ma destinate a rimanere latenti più o meno a lungo (Tav. III, 4).

Nelle Gimnosperme, ad onta della interruzione dello sviluppo, con formazione di una fase embrionale racchiusa in un seme, le foglie che compongono il corpo anche allo stato adulto hanno la costituzione morfologica e la struttura dei protofilli. Parecchi altri criteri, del resto, quali quelli che discendono dalla struttura dell'apice vegetativo, della fillotassi, del comporta-

(1) SMITH G. M., Op. cit., pag. 347.

mento dell'embrione, ecc. persuadono che le Gimnosperme sono più vicine alle Crittogame vascolari che non alle altre Spermatofite. Ad es., nelle specie di *Cycas*, *Macrozamia* e *Ceratozamia* la disseminazione avviene prima che il cotiledone si sia sviluppato; la qual cosa ricorda la continuità dello sviluppo propria delle Pteridofite. Secondo l'opinione corrente degli Autori (1), nelle Gimnosperme si avrebbero spesso da due a molti cotiledoni, per lo più disuguali; in *Zamia* e *Bowenia*, ad es., essi sono saldati l'uno coll'altro dapprima lungo la metà superiore; in *Encephalartos* essi sono saldati lungo l'intera lunghezza a entrambi i margini alla base, ovvero soltanto a uno dei margini o a entrambi presso l'apice. Sempre secondo la interpretazione corrente, nelle Ginkgoineae si avrebbero normalmente due cotiledoni, ma spesso se ne vedono anche tre, ognuno dei quali si accresce a mezzo di un meristema apicale proprio; una delle foglie cotiledonari è di solito più lunga delle altre. Nelle specie di *Pinus* il numero medio di cotiledoni è di otto; alcune specie ne hanno da 3 a 6, altre da 12 a 18. *Juniperus communis* ha normalmente un embrione maturo provvisto di due cotiledoni.

L'apice vegetativo nelle Pinaceae è sormontato da una iniziale primaria di accrescimento di forma semisferica, somigliante a quella di *Chara*; questa iniziale successivamente diventa tetraedrica, con tre facce di segmentazione, simile quindi a quella di un *Equisetum*. In altre Gimnosperme la iniziale primaria scompare e l'apice vegetativo appare formato da un meristema uniforme, in cui si può delineare una tunica bi- o pluristratificata.

Naturalmente in rapporto a questa varia costituzione dell'apice vegetativo variano anche notevolmente, nelle Gimnosperme, le modalità della sticogenesi, della fogliazione e quindi della fillotassi. Si va, per es. dalla costituzione distica, oppositifolia o decussata delle Cupressaceae a quella polistica spirallata delle Cycadaceae e degli strobili delle Abietaceae. La organizzazione del corpo vegetativo di alcune specie di questa ultima famiglia presenta vari punti di contatto con quella degli Equiseti, astrazione fatta dal particolare ritmo dell'accresci-

(1) JOHANSEN D. A., Op. cit., pagg. 17 e segg.

mento intercalare, che negli Equiseti conduce, come abbiamo visto a suo luogo, alla formazione di apparenti verticilli fogliari e di lunghi internodi interverticillari. Ad es., nella formazione dell'embrione delle Pinaceae si verifica il medesimo processo che si osserva negli Equiseti; ossia che alla formazione del cotiledone segue immediatamente quella di alcune foglie strettamente conformi, concresciute lateralmente fra loro e col cotiledone stesso in una guaina aperta da un lato (Tav. I, 1). Ciò corrisponde ad una sticogenesi, in quanto la iniziale primaria di accrescimento del proembrione si segmenta a formare tante iniziali di sinfilli elementari quante sono le foglie embrionali. Nondimeno, la stretta conformità delle foglie successive col cotiledone spiega sufficientemente come queste piante continuino ad essere abitualmente considerate come policotiledonate.

La piumetta delle Pinaceae è pertanto formata da altrettanti protofilli forniti di protosteie alternanti con quelle delle foglie embrionali ed arricchiti da tracce fogliari che si mettono in contatto con le due protosteie embrionali sottostanti contigue. A differenza che negli Equiseti, l'impercettibile originario dislivello esistente fra una foglia e l'altra coll'accrescimento intercalare successivo si accentua, talchè nell'adulto si ha generalmente una filotassi spiralata.

3. — STICOGENESI E FILLOTASSI STUDIATE NELL'APICE VEGETATIVO DELLE ANGIOSPERME.

Il primo organo morfologicamente definito che compare nell'ontogenesi degl'individui nelle Angiosperme è parimenti un cotiledone. Fu già detto che questo è un organo unico, sempre prolungato o provvisto lateralmente di fronda laminare. Questa a sua volta può rimanere unica o può dividersi longitudinalmente in due lobi più o meno eguali; su questo carattere, come abbiamo rilevato, si fonda la distinzione delle Angiosperme in Monocotiledoni e Dicotiledoni, rilevando pure che, più correttamente, queste due denominazioni dovrebbero essere sostituite, rispettivamente, da *Angiosperme a fronda cotiledonare indivisa* ed *Angiosperme a fronda cotiledonare divisa*.

Avuto riguardo alla costante presenza della fronda e in particolar modo alla struttura anatomica, specialmente per quel che riguarda il tessuto vascolare, il cotiledone delle Angiosperme non è paragonabile a quello delle Gimnosperme e tanto meno a quello delle Crittogame vascolari. Nella fronda cotiledonare delle Angiosperme vi è sempre un tessuto vascolare distinto in parecchi fasci, uno dei quali, anche se non sempre presente e distinguibile dagli altri, assume il ruolo di asse longitudinale di simmetria dell'organo. Le foglie successive al cotiledone sono sempre più o meno profondamente difformi dal cotiledone stesso; da ciò l'opportunità di distinguerle col termine di *metafilli*, avuto riguardo alla loro natura di organi fogliari di piante filogeneticamente più recenti. Infine in tutte le Angiosperme, dopo la fase proembrionale dell'ontogenesi, caratterizzata dalla presenza di un apice vegetativo monoblastico, la iniziale primaria di accrescimento cede il posto ad un meristema pluricellulare formato dalle iniziali secondarie dei singoli membri del nascente organismo.

In un primo tempo l'attività di accrescimento di questo si accentra nel « colletto » che, come è noto, è il piano in cui sono in contatto le iniziali del cotiledone, della radicetta primaria e della piumetta. Subito dopo, durante la stessa vita intraseminale, per accrescimento intercalare, si distanzia il piano da cui emerge la fronda cotiledonare in cui giacciono anche gli abbozzi della piumetta, dal piano del colletto, che rimane caratterizzato dalla struttura dipendente dal reciproco assetto fra i tessuti del cotiledone e della radicetta. In tal modo si forma il primo internodio, cioè l'asse ipocotile, alla cui struttura dunque prendono parte, in primo luogo, i tessuti vascolari e parenchimatici del cotiledone, questi ultimi in diretta continuazione con quelli che decorrono nella fronda cotiledonare stessa.

Ben presto però, coll'allungarsi dell'asse ipocotile e insieme coll'abbozzarsi delle unità della piumetta, la struttura di esso finisce per essere improntata prevalentemente dalla presenza dei tessuti propri di queste ultime, laddove quelli del cotiledone, che non aumentano nè si rinnovano, ma anzi invecchiano, sono respinti perifericamente e finiscono per distruggersi. Negli embrioni delle Angiosperme vi è un collegamento fra cotiledone e piumetta imposto dalle necessità trofiche del nascente

organismo sinfillare, di cui la piumetta rappresenta l'abbozzo. Generalmente questi rapporti consistono materialmente in due o più cordoni vascolari che mettono in comunicazione i cordoni procambiali delle giovanissime unità della piumetta colla fronda cotiledonare, unica o divisa che sia. I fasci vascolari della fronda cotiledonare sono in realtà tracce fogliari a differenziamento autonomo locale, che ricordano quelle che mettono in comunicazione le frondi di *Selaginella* o di *Lycopodium* colle rispettive protosteie.

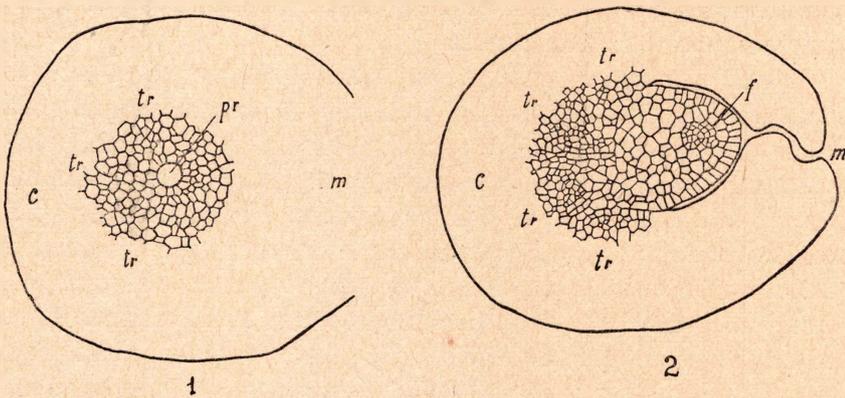


FIG. 11

Dasyllirion angustifolium, sezioni trasversali dell'embrione. 1, in prossimità del colletto; *c*, *m*, rispettivamente regione mediana e marginale del cotiledone; *pr*, un elemento della protostela rudimentale del cotiledone; *tr*, *tr*, *tr*, tracce fogliari procambiali. 2, sezione a un livello sottostante a quello della fig. 13, mostrante la parte più alta del filopodio, formato dal cotiledone con la seconda foglia *f*; *c*, *m*, *tr*, come in 1.

Anche nel cotiledone delle Angiosperme, in rapporto alla sua natura protofillare, vi è, in origine, una protostela; ma questa fase della struttura è assai fugace e gli elementi che la costituiscono non si differenziano neppure. Nell'embrione di *Dasyllirion angustifolium*, ad es., si vede alla base del cotiledone quiescente, nelle immediate vicinanze del colletto, un gruppetto di elementi, di cui uno più grosso centrale, che si possono interpretare come i residui della protostela ancestrale (fig. 11, 1, *pr*). Analoga struttura si osserva negli embrioni

quiescenti di *Phoenix canariensis*. In entrambi i casi questa struttura centrale è circondata da gruppi procambiali disposti a C aperta verso il primordio della piumetta. Infatti, pochi centesimi di mm. più sopra, il rudimento della protostela cotiledonare scompare, sostituito dalla struttura dipendente dalla presenza dei fasci della traccia fogliare della fronda cotiledonare, che fanno corona al primordio della piumetta (fig. 11, 2, *tr*). Insomma la protostela cotiledonare rappresenta il primo « cilindro assile » da cui apparentemente si dipartono, a livello del nodo frondeale, le tracce fogliari destinate a creare il sistema fillopodiale del nascente organismo, necessario per il suo sviluppo futuro extraseminale.

Nella piumetta delle Angiosperme non sempre si può riconoscere la presenza di tutti i sinfilli elementari propri della specie cui appartiene il soggetto studiato. Così, ad es., negli embrioni di *Phoenix canariensis* (fig. 12, *f*, *f'*, *f''*) la piumetta non ha che tre foglie, le quali delineano i corrispondenti primi tre sinfilli della fillotassi polistica spiralata propria di quella specie. Negli embrioni di *Dasyllirion angustifolium* la piumetta consta di solo due foglie, che nella figura 13 si vedono tagliate ad un livello superiore a quello della figura 11, 2 e cioè nel piano fillopodiale proprio, indipendente dal cotiledone. In tutti i casi però si osserva dapprima la distichia, ossia la disposizione a 180° di divergenza delle due prime foglie; essa ricorda l'analoga costituzione ancestrale di *Selaginella* e di altre Crittogame vascolari e rappresenta uno stadio di transizione obbligato dell'ontogenesi. La distichia si attua per la prima divisione sticogena della iniziale primaria di accrescimento del proembrione, in tutte le Spermatofite, secondo un piano parallelo al piano cotiledonare (fig. 14, 3). Si formano perciò due gruppi di iniziali meristematiche sticogene uno dei quali è opposto al cotiledone (I), mentre l'altro è aderente al cotiledone stesso (II). Le cellule meristematiche che costituiscono questo primordio non giacciono mai in un piano orizzontale, ma sono dislocate lungo una linea elicoidale all'interno del tessuto cotiledonare; il loro differenziamento avviene per « intusapposizione », ma non è manifesto prima che in ciascuno di essi non s'inizi la formazione della fronda, sotto forma di una gobba sporgente. Così la prima foglia della distichia emerge, sotto l'aspetto

di una gobba situata fra i margini della fronda cotiledonare. In molte specie di Angiosperme la distichia rimane la filotassi propria anche dello stato adulto dell'individuo; il che significa

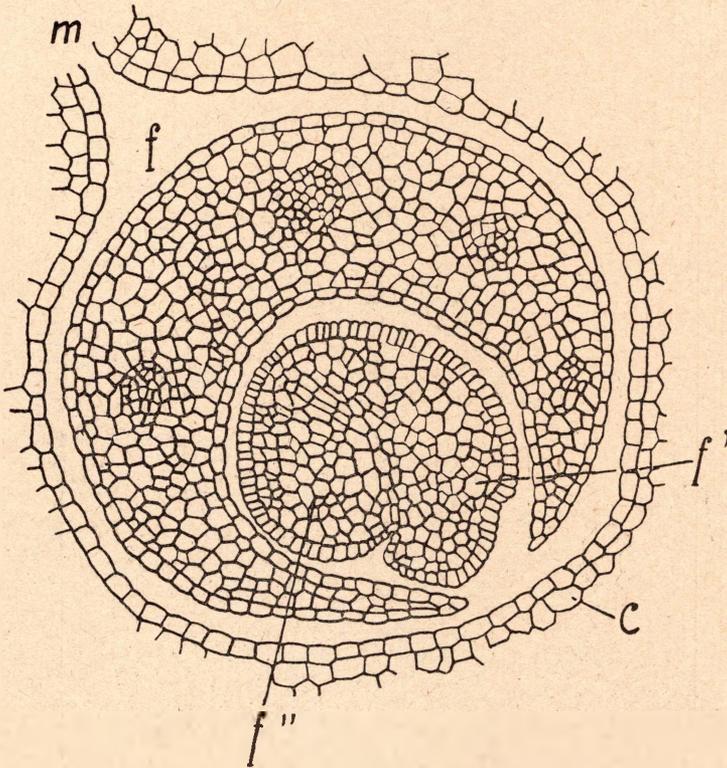


FIG. 12

Phoenix canariensis, sezione trasversale dell'embrione a un livello più alto di quello della Tav. II, ma orientata egualmente. *c*, *m*, rispettivamente regione mediana e marginale del cotiledone; *f*, prima foglia (corrispondente ad *f'* della Tav. II); *f'*, *f''*, apice vegetativo formato dalla seconda foglia *f'* (di cui si delinea un margine in basso e dal primordio filopodiale *f''* della terza foglia).

che il gruppo di iniziali aderente al cotiledone — che è sempre il più lento — non subisce ulteriori divisioni sticogene, ma entra senz'altro in attività di fogliazione, come il suo compagno opposto.

Tutte le fillotassi specifiche note hanno sempre come punto di partenza la distichia. La fillotassi tristica, per es., si può considerare derivata da quella distica, in quanto il gruppo più

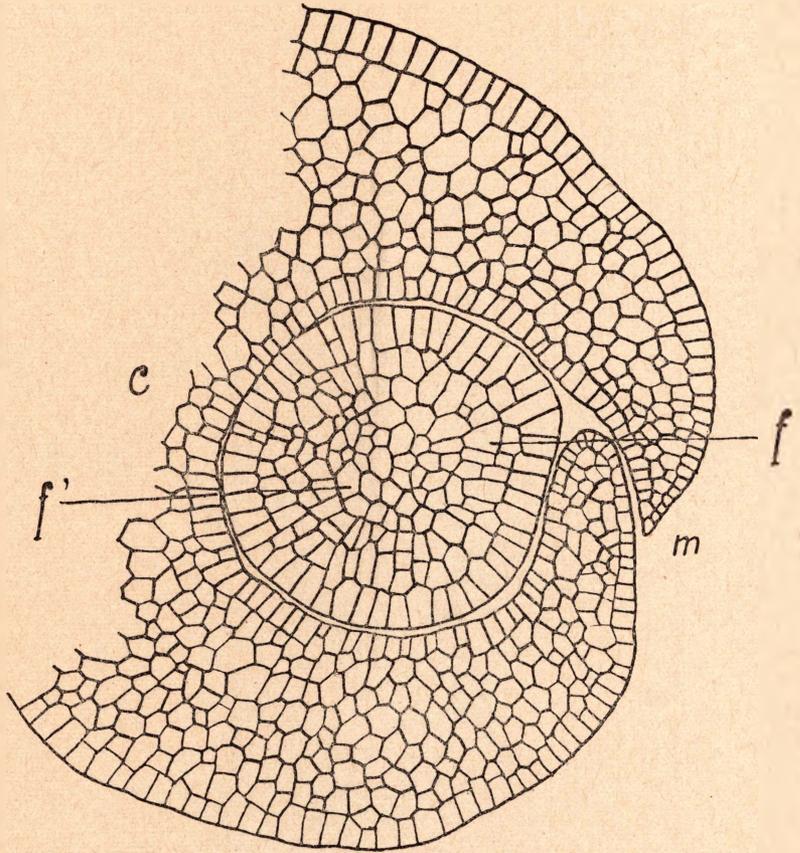


FIG. 13

Dasyliirion angustifolium, sezione trasversale dell'embrione; *c*, *m*, rispettivamente regione mediana e marginale del cotiledone; *f*, *f'*, apice formato dalla prima foglia *f*, nella cui regione marginale (opposta a quella del cotiledone) si delinea la regione mediana *f'* della seconda foglia.

lento di iniziali, prima di entrare in attività di fogliazione subisce una divisione sticogena secondo un piano ortogonale al cotiledone (fig. 14, 4, 2-2). Si hanno quindi tre iniziali di al-

trettanti sinfilli elementari, di cui le due ultime formate hanno un angolo di divergenza di 180° , mentre ciascuna di esse fa un angolo di divergenza colla stica opposta al cotiledone di 90° . L'ulteriore accrescimento però corregge la divergenza dei sinfilli elementari, portandone gli angoli di divergenza tutti a 120° . La stessa cosa si osserva fra le prime foglie che si sviluppano nelle gemme laterali, ad es. in *Juniperus communis* (Tav. III, 5, g, g).

L'origine della fillotassi tetrastica e delle altre si può ricostruire partendo sempre dalla distichia, ammettendo che il gruppo di iniziali più lento subisca una divisione sticogena secondo un piano nuovamente parallelo al piano cotiledonare (fig. 14, 5, 2-2). Dei due nuovi gruppi di iniziali uno, situato distalmente, subisce una divisione secondo un piano ortogonale al precedente (3-3), dando origine a due nuove stiche, cioè la III e la IV; l'altro, rimasto aderente al cotiledone costituisce il primordio della II stica.

A loro volta i gruppi di iniziali più giovani, prima di entrare in attività di fogliazione, possono subire divisioni sticogene secondo piani che risulteranno più o meno inclinati rispetto al piano cotiledonare; pertanto possono trarre origine iniziali sticogene che s'intercalano lateralmente ai precedenti, sempre però secondo una direzione elicoidale manifesta anche nelle fillotassi polistiche più complesse.

Il numero delle stiche fillotassiche si può considerare come una funzione dello spazio angolare della circonferenza e dipende naturalmente dallo sviluppo somatico specifico dei fillopodii. Questo sviluppo ha sempre per risultato la « saturazione » di questo spazio e quindi la instaurazione di uno stato di equilibrio. Dato ciò, si spiegano le possibilità di deviazioni dalla norma e perfino il passaggio da una fillotassi all'altra in individui della stessa specie o magari nello stesso individuo, probabilmente sotto l'influsso di fattori fisici che incidono sulla vita vegetativa e sull'accrescimento dei fillopodii. Non esattamente lo stesso si potrebbe dire per quel che riguarda l'assetto delle frondi libere, che emergono da livelli differenti anche di più di una circonferenza, nelle fillotassi polistiche più complesse.

Fu già anche rilevato, a proposito della disposizione delle foglie nelle Pteridofite, che i tessuti delle unità che compongono

i sinfilli elementari non sono semplicemente in contatto laterale, ma piuttosto sono intimamente « compenetrati », per mezzo specialmente dei rispettivi tessuti vascolari. La stessa cosa, e con maggiore perfezione, si osserva nelle Angiosperme. Invero le foglie delle varie stiche, come fu già osservato descrivendo la disticogenesi primitiva, nascono sempre per *intusapposizione*: vale a dire che il primordio di una foglia di una stica è sempre racchiuso nel tessuto di una foglia appartenente ad una stica diversa. Ciò emerge anche dallo schema della fig. 14. Il che significa che vi sono iniziali secondarie o anche di ordine ulteriore, fra le quali specialmente quelle che danno origine ai cordoni procambiali, comuni a due o più foglie eterostiche, anche in stadi di sviluppo rispettivo differente. Con altre parole si può dire che la formazione delle varie parti di uno stesso metafillo non è mai simultanea come negli archeofilli e nei profilli; ma si attua in più tempi e viene a mano a mano completata dal differenziamento di unità morfologiche elementari, parenchimatiche e vascolari, ad opera di iniziali comuni con una o più foglie successive. Ad es., nel caso più semplice della distichia, che in molte Angiosperme rimane come fillotassi definitiva anche allo stato adulto, la foglia della prima stica, molto più avanti nello sviluppo somatico, avvolge e racchiude gli abbozzi della foglia dell'altra stica; questi abbozzi consistono anche in iniziali secondarie o di ulteriore ordine di unità elementari della prima foglia rimaste fin'allora inattive e che entrano in attività unitamente a quelle proprie della seconda foglia, realizzando per tal modo quell'intima compenetrazione dei tessuti che si osserva allo stato adulto. Per esempio, P (figura 14, 2) contiene iniziali comuni a I e II (fig. 14, 3) e così questi rispetto ai successivi. Per questo praticamente qualsiasi foglia di una qualsiasi stica è in comunicazione con tutte le altre, epperò l'organismo più complicato e apparentemente scomponibile in unità elementari è in realtà un organismo unitario.

La distinzione delle iniziali stichiche nel meristema apicale è possibile per il fatto che esse non giacciono tutte simultaneamente nello stesso piano orizzontale. In generale in piante a fillotassi polistica le iniziali delle stiche sono scaglionate a livelli differenti; ciò è specialmente palese nella parte inferiore di ogni apice vegetativo, dove emergono le gobbe fogliari. In-

fatti ognuna di queste contraddistingue un nodo nascente e conseguentemente la distanza fra una gobba e l'altra indica un internodio in via di sviluppo. Il limite massimo di accorciamento delle distanze internodali, fino cioè a portare due o più gobbe fogliari pressochè nello stesso piano orizzontale conduce alla così detta fillotassi « verticillata ». E' ovvio pertanto che questo tipo di fillotassi è soltanto un'apparenza macrosco-

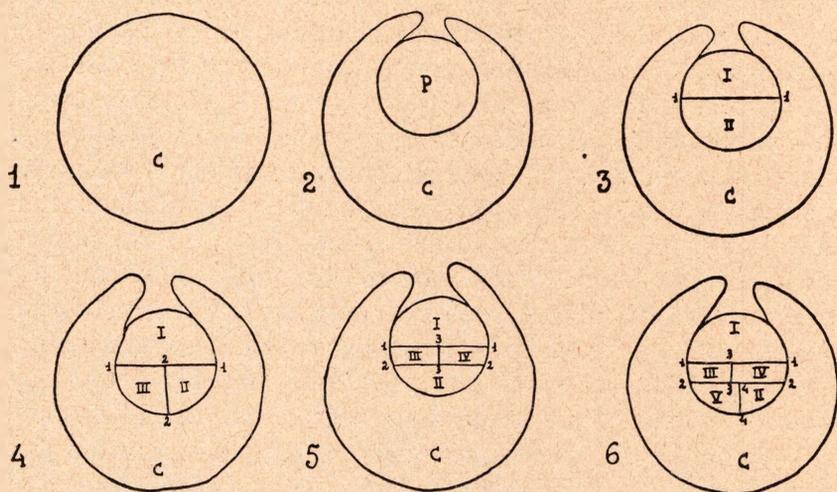


FIG. 14

Schema della sticogenesi. 1, cotiledone; 2, individuazione della fronda cotiledonare *c* e del primordio della piumetta *P*. 3, divisione disticogena del primordio della piumetta con piano 1-1 parallelo al cotiledone; I e II, le due stiche. 4, divisione tristicogena della stica più lenta II, con piano 2-2 ortogonale al cotiledone. 5, divisione tetrasticogena, con successivi piani 2-2 parallelo e 3-3 ortogonale al cotiledone. 6, divisione pentasticogena, con piani 2-2 parallelo e 3-3, 4-4 ortogonali al cotiledone.

pica, dovuta alla forte riduzione delle distanze internodali, che però non sono mai soppresse. Nelle stesse piante a fillotassi alternifolia si osserva egualmente la forte riduzione delle distanze internodali al passaggio dalla regione vegetativa alla regione florale dello stesso germoglio (Tav. I, 5 e 6). Infatti nei fiori i settori occupati dalle iniziali delle stiche sono contratti in una zona olociclica pressochè orizzontale che appare come

una matrice da cui emergono i vari verticilli florali; giammai però in modo da non permettere di riconoscere fra l'uno e l'altro filloma florale dello stesso verticillo l'esistenza di un brevissimo internodio (1).

Questa analisi della composizione del corpo vegetativo ad opera di sinfilli elementari che delineano delle stiche longitudinali di foglie permette di renderci conto della composizione istologica degl'internodi, che varia secondo i vari tipi di fillostassi. In un solo caso l'internodio s'identifica col fillopodio, almeno inizialmente, e cioè nei primi passi dello sviluppo embrionale, quando nella piantina si possono osservare il cotiledone e il primo metafillò della stica aderente al cotiledone. Queste due prime foglie della piantina sono isoverse (egualmente orientate) e nell'insieme formano un organismo unistico o per lo meno formato da tessuti differenziati appartenenti a due sole unità omostiche, essendo tutti gli altri tutt'ora allo stato di abbozzi. In tal caso il tratto del corpo vivente compreso fra la fronda cotiledonare e la prima fronda metafillare è realmente occupato da tessuti appartenenti a una sola foglia. Ma ben tosto s'instaura la struttura dovuta alla presenza di due sinfilli elementari (distica) e allora ogni tratto del corpo delimitato da due frondi successive, e cioè ogni internodio, si può considerare come formato da due settori semicircolari, ognuno dei quali è composto da tessuti (parenchimatico e vascolare) di due fillopodi di diversa età. Similmente, nelle piante a fillotassi tristica ogni internodio è formato da tre settori a 120° di divergenza, in ciascuno dei quali decorrono tessuti di tre foglie di differente età, e così similmente negli altri casi. Insomma nelle piantine delle Angiosperme, prima di potersi riconoscere la struttura conseguente alla presenza di tutti i sinfilli elementari che compongono la fillotassi specifica, la struttura passa per gli stadi ancestrali della monostichia e della distichia; e la possibilità di distinguere chiaramente queste originarie strutture dipende dal non simultaneo sviluppo delle unità che compongono i sinfilli stessi, fatto questo che chiaramente depone a favore della relativa aborigena individualità indipendente. Solamente nel caso

(1) CATALANO G. e GIULIANO E. - Origine e determinazione della riproduzione e del « sesso » nei Vegetali, *Delpinoa*, vol. VI, 1953.

in cui la differenza di età di ogni foglia di tutti i sinfilli che compongono il germoglio si riduce al minimo, come accade nella fillostasi verticillata, si hanno internodi interverticillari, cioè formati da tessuti pertinenti a parecchie foglie eterostiche, che si accrescono pressochè simultaneamente. Non sarà superfluo infine qui mettere in rilievo che una siffatta interpretazione della composizione morfologica e della struttura anatomica del corpo vegetale nei primi stadi dello sviluppo ontogenetico emerge così chiaramente solo grazie alla teoria fogliare che noi qui stiamo illustrando.

4. — LA FOGLIAZIONE E LA RAMIFICAZIONE STUDIATE NEI SINFILLI ELEMENTARI DELLE ANGIOSPERME.

Una volta costituitosi nell'embrione, e più precisamente nella piumetta, l'apice vegetativo poliblastico proprio della fase sinfillare e quindi attuata la saturazione dello spazio angolare, le iniziali rimangono effettivamente separate l'una dall'altra dal midollo e dai raggi midollari, anche se le rispettive iniziali non sono ancora riconoscibili. Lo sviluppo continua esclusivamente per l'attività di ogni gruppo estremo di ciascuna stica fillostasica, in direzione verticale. Su questo processo di accrescimento apicale, che incidentalmente nelle pagine precedenti abbiamo ricordato col termine di « fogliazione », abbiamo trattato diffusamente in altro lavoro (1) e perciò qui ci limitiamo a ricordare quanto attiene alla parte che ha, nel processo, l'apice vegetativo (fig. 15).

La « fogliazione », pur essendo un processo sostanzialmente identico in tutte le piante, assume tuttavia apparenze diverse, secondo la costituzione dell'apice vegetativo. Negli apici vegetativi emimonoblastici, caratteristici delle specie di *Equisetum* e di alcune Gimnosperme, la iniziale primaria di accrescimento, sempre ben evidente per posizione e forma, si rivela essere come è noto, la matrice della parte fillopodiale di ciascuna unità fogliare, in ciascuna delle quali successivamente si sviluppa la fronda per l'attività di una iniziale secondaria late-

(1) CATALANO G., Le unità morfologiche, ecc.

rale. Colla scomparsa della iniziale primaria di accrescimento, che si verifica negli apici vegetativi poliblastici, caratteristici di tutte le Angiosperme, evidentemente non scompare la matrice della parte fillopodiale delle foglie; bensì questa matrice cambia solo struttura e posizione. Ciò molto verisimilmente è in correlazione con la preminenza che, dal punto di vista morfologico e fisiologico, assumono le frondi nelle Angiosperme. Il meccanismo della fogliazione in queste piante è quindi diverso, sebbene non sostanzialmente, in quanto in ogni gruppo di iniziali secondarie fillogene il delinearci di ogni nuova unità fogliare sotto forma di un primordio fillopodiale, avviene contemporaneamente all'abbozzarsi della fronda della foglia precedente, in forma di una gobba laterale (fig. 15). Per questo la fogliazione nelle Angiosperme è un processo di differenziamento acropeto, in cui ogni gruppo di iniziali fogliari è portato dalla foglia omostica precedente sottostante, in occasione del differenziamento delle due parti di essa, cioè della fronda e del fillopodio. La differenza del meccanismo della fogliazione in

FIG. 15

1, *Arundo Donax*, apice vegetativo distico; sezione trasversale a livello del fillopodio dell'ultima foglia intusapposta. *f*, regione marginale di questo primordio opposta ai margini *m*, *m'* della foglia precedente (di cui *m'* a livello frondeale). Esternamente, *c*, gobba mediana di una terz'ultima foglia (indicata dal solo contorno). 2, *Magnolia grandiflora*, apice vegetativo; sezione trasversale a livello dell'ultima foglia. *c*, *m*, rispettivamente gobba mediana e margine della terz'ultima foglia. *f'*, *f*, *f*, tre cordoni procambiali del fillopodio dell'ultima foglia, di cui *f'* mediano; esternamente, fasci del fillopodio della penultima foglia, formanti coi tre precedenti il primo nucleo di fusto; *c'*, fascio mediano della penultima foglia; *c*, *c'*, *f'*, orientamento terminale degli ultimi tre elementi della filotassi quinconciale. 3, *Ricinus communis*, apice vegetativo; sezione trasversale a livello del primordio dell'ultima foglia, *c*, *m*, rispettivamente gobba mediana e margine della penultima foglia; *c'*, *m'*, *m'*, rispettivamente gobba mediana e margini del primordio dell'ultima foglia. *c*, *c'*, orientamento distico degli ultimi due elementi della filotassi quinconciale. Fra *m'*, *m'* e *c*, congenita concrescenza fillopodiale (primo nucleo di fusto); fra *m* e *c'*, zona di emergenza frondeale della penultima foglia (da CATALANO, Teoria gen. d. foglia).

apici vegetativi emimonoblastici ed in apici vegetativi poli-
blastici sta quindi essenzialmente in ciò che nei primi la ini-
ziale primaria di accrescimento genera i fillopodì basipetamente,

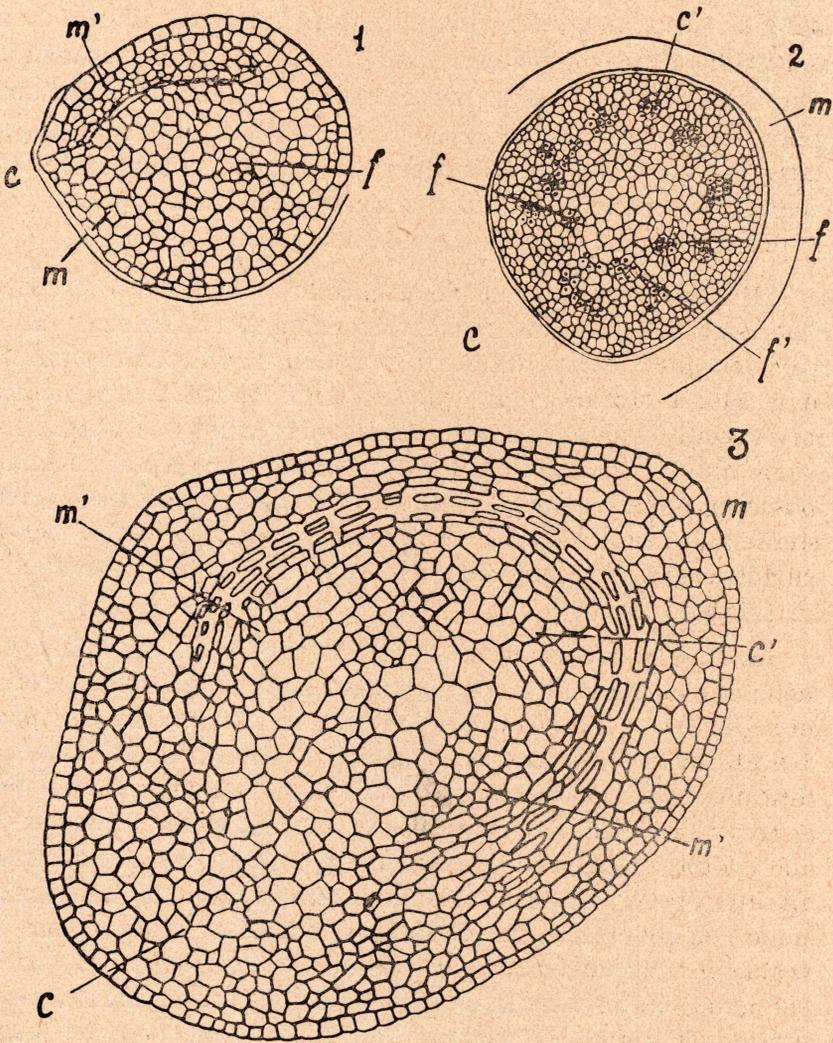


FIG. 15

mentre nei secondi questa matrice è già incorporata nel gruppo
di iniziali e sono pertanto i fillopodì che separano acropetamente
l'equivalente della iniziale primaria di accrescimento.

Per tal modo ogni nuova foglia di pianta angiosperma, per il meccanismo combinato della sticogenesi originaria e della fogliazione, finisce per essere una parte strettamente subordinata al tutto, in quanto essa è istologicamente collegata non solo colle altre foglie eterostiche, ma colle foglie sottostanti della stica di cui essa fa parte. L'andamento della fogliazione può agevolmente osservarsi in sezioni seriate dell'apice vegetativo eseguite nella parte provvista di gobbe frondeali ed integrata dall'osservazione di sezioni longitudinali passanti per il piano mediano sagittale di ciascuna gobba stessa.

Il processo di costruzione del sinfillo elementare acropeto non segue mai una direzione perfettamente rettilinea e verticale, ma piuttosto una linea più o meno marcatamente elicoidale. Questa forma si può dire anzi che sia un fatto generale nei Vegetali superiori ed è certamente l'espressione di una reazione allo stimolo della gravità, in quanto per essa si attua la possibilità che le costruzioni stesse rimangano erette e resistenti alle azioni flettenti. Tale forma assumono anche spesso singoli organi semplici, come le frondi lineari di molte specie di *Liliiflorae*, ecc.

La fogliazione consiste, in ultima analisi, nella divisione delle iniziali stichiche in due gruppi a diversa prospettiva ontogenetica. Da quello esterno si sviluppa la fronda, cioè la parte definita della foglia con cui le iniziali si esauriscono; da quello interno si sviluppa il fillopodio della nuova foglia omostica superiore. Fra le iniziali di questo gruppo interno si trovano accanto alle cellule a prospettiva ontogenetica definita quelle destinate all'ulteriore accrescimento ed alla riproduzione. Il differenziamento degli organi che contengono queste cellule avviene di regola in seno alla parte fillopodiale; ma qualche volta essi si spingono più distalmente e possono comparire in qualche parte basale della fronda o magari lungo la costola mediana. Generalmente le foglie che contengono il plasma riproduttore sono le ultime, dopo una serie più o meno lunga di foglie solamente dotate di plasma vegetativo; ma non di rado questo plasma compare altresì nei rami laterali simpodiali. Nelle piante perenni i rami laterali possono comportarsi lungamente come rami vegetativi ed anche servire, come è noto, alla moltiplica-

zione vegetativa. La ramificazione nelle Angiosperme è costantemente simpodiale; riguarda originariamente un singolo sinfillo elementare. Il primordio di ogni ramo laterale è formato da una cellula o da un gruppo di cellule iniziali soprannumerarie, che si separano verso l'esterno dallo stesso gruppo di iniziali fillopodiali colle quali ha luogo l'accrescimento acropeto di ciascun sinfillo. Si può facilmente presumere che lo sviluppo di queste iniziali soprannumerarie sia largamente influenzato dal favore delle condizioni ambientali. Quando tuttavia queste condizioni non sono favorevoli alla vita vegetativa le iniziali soprannumerarie mettono senz'altro in evidenza il plasma riproduttore, dando luogo perciò a fiori o infiorescenze. Da ciò deriva la condizione di pianta annuale, cioè di un organismo sfornito di gemme vegetative.

Ogni sinfillo elementare, in conclusione, nelle Angiosperme è un « merofito » fisiologicamente e strutturalmente subordinato agli altri in maniera forse più conclamata che negli altri gruppi di piante vascolari; e pur tuttavia si tratta anche nelle Angiosperme di una subordinazione conseguente alla intima associazione. Dallo studio filogenetico comparativo emerge che ad ogni merofito spetta originariamente il valore di una organizzazione autonoma, che a sua volta risulta composta da unità morfologiche definite, che sono le foglie. I merofiti sono multipli di foglie incapaci di vita autonoma, ma tuttavia distinguibili e che si integrano a vicenda a formare l'individuo, che si può pensare sia la organizzazione massima possibile, che si può attuare allo stato attuale dell'evoluzione della specie.

CONCLUSIONI

E' ben noto che l'apice vegetativo delle radici si distingue per la presenza della caliptra e per la facilità di scomporre il meristema che lo costituisce in tre strati o foglietti istogeni: dermatogeno, periblema e pleroma. L'apice vegetativo del germoglio aereo, invece, è caratterizzato dalla presenza delle gobbe fogliari; ma i tentativi di riconoscere, in sezioni longitudinali,

gli stessi istogeni che si vedono nelle radici urtano nella maggior parte dei casi in gravi difficoltà. Recentemente si è creduto di poter distinguere nell'apice vegetativo del germoglio aereo soltanto la massa delle cellule meristematiche interne da uno strato o da alcuni strati periferici, e si è dato il nome di « corpus » alla prima e di « tunica » ai secondi.

Queste conoscenze, ancorate, come si vede, esclusivamente su un criterio istologico e sul presupposto che l'apice vegetativo del germoglio sia la fase giovanile dello sviluppo del « fusto », mentre le gobbe rappresentano il primordio delle « foglie », non hanno fatto ulteriori progressi, se si eccettuano maggiori precisazioni sul numero degli strati della tunica e la distinzione di zone o tipi di stratificazioni corrispondenti a gruppi sistematici (Pteridofite, Gimnosperme, Angiosperme ecc.). Un notevole interesse hanno anche le recenti ricerche sperimentali sugli apici vegetativi, istituite nel quadro degli studi di morfogenesi sperimentale; ma ad una conoscenza completa di questa parte dell'organismo vegetale è mancata fin'ora una base morfologica. Questa è ora emersa dallo studio filogenetico comparato che abbiamo fatto nel presente lavoro dell'apice vegetativo, ai lumi della teoria fogliare.

E' emerso, invero, che l'apice vegetativo delle piante vascolari, oltre che un prezioso materiale da studio per ricerche citologiche, è anche una chiara realtà morfologica. Sotto questo punto di vista la parte veramente significativa dell'apice vegetativo è precisamente la « tunica ». Il corpus è generalmente un tessuto di natura connettivale, che si continua inferiormente nel midollo; le sue cellule passano precocemente allo stato adulto senza differenziarsi, mentre dalla tunica, mediante segmentazioni pericline, traggono origine tutti i tessuti essenziali; questi si mettono in evidenza per il processo originario della corticazione, che nelle piante superiori si complica per il numero e il differenziamento dei vari strati. Lo studio dell'apice vegetativo consiste pertanto non solo nel riconoscere le iniziali dei vari tessuti, ma anche quelle dei membri del corpo adulto. L'analisi morfologica dimostra che all'estremità dell'apice vegetativo vi è il primordio dell'ultima foglia nascente, localizzabile in un settore della tunica; questo primordio è per altro accompagnato e rivestito superiormente da cellule soma-

tiche di protezione, corrispondenti alla caliptra dell'apice vegetativo radicale. Dallo svolgimento di questo primordio emerge lateralmente la gobba fogliare, che è una iniziale a prospettiva ontogenetica definita, da cui prende origine la « fronda » ed un nuovo primordio di rinnovamento acropeto. Il processo nell'insieme ricorda una dicotomia, nell'ambito di ciascun sinfillo elementare, i cui rami sono la fronda e il fillopodio della foglia omostica immediatamente seguente. Il processo si ripete per tutti i sinfilli elementari che compongono il germoglio o sinfillo multiplo, secondo la fillotassi specifica, tenuto conto della comunanza di una parte delle iniziali secondarie, specialmente del tessuto vascolare, che determina la congenita concrenscenza e la intima compenetrazione dei sinfilli elementari stessi. Ne consegue che la fillotassi è già predisposta nell'apice vegetativo, virtualmente anche nella porzione terminale sprovvista di gobbe, in quanto in tale porzione terminale vi sono almeno le parti fillopodiali delle foglie nascenti congenitamente concrenscute.

Queste conclusioni si applicano agli apici vegetativi delle Angiosperme, che, per essere fornite di un meristema uniforme pluricellulare possono ben dirsi « poliblastici ». In queste piante la « fogliazione » è un processo ben distinto dalla ramificazione, la quale assume sempre il carattere simpodiale e si attua nell'ambito di ciascun sinfillo elementare in occasione della dicotomia frondigena, ad opera di un primordio fillopodiale soprannumerario. Lo stesso accade nelle altre Spermatofite anche ad apice vegetativo poliblastico od emimonoblastico, mentre nelle Crittogame vascolari le iniziali che costituiscono il primordio di ogni foglia si esauriscono con la formazione di questa e la continuazione dell'accrescimento è affidata alla ramificazione, che quindi si confonde colla fogliazione stessa. La conseguenza è che la disposizione delle foglie nel sinfillo obbedisce soltanto alla necessità della esposizione degli organi assimilanti alla luce e quindi si ha una disposizione a spirale, che non è ancora una vera e propria fillotassi.

Tenuto conto dei criteri che emergono dalla teoria fogliare, che, come fu già rilevato, giovano a dar ragione di tutti i fatti di struttura e di sviluppo che si osservano nei vari ordini e gradi sistematici dei Vegetali, si può addivenire ad una clas-

sificazione morfologica degli apici vegetativi secondo lo schema seguente:

MONOBLASTICI — formati da una iniziale primaria di accrescimento, che si segmenta per setti trasversali, dando luogo a segmenti, che possono a loro volta dar luogo a iniziali secondarie indipendenti. Esempi: Tallofite filamentose; protalli; sporogoni; proembrioni, ecc.

EMIMONOBLASTICI — formati da una iniziale primaria di accrescimento associata a iniziali secondarie provenienti, sia da segmentazioni trasversali che da segmentazioni più o meno laterali della iniziale primaria, dalle quali traggono origine unità morfologiche sempre più o meno subordinate. Esempi: Gametofiti di Briofite, Sporofiti di Pteridofite; Gimnosperme (in parte).

POLIBLASTICI — formati soltanto da iniziali secondarie più o meno uniformi, derivate da segmentazioni in tutte le direzioni della iniziale primaria di accrescimento, non più distinguibile; dette iniziali secondarie si individuano in primordi di stiche fillotassiche o iniziali di sinfilli elementari (Angiosperme).

RIASSUNTO

L'A., dopo aver nella Introduzione illustrato lo scopo del lavoro, che è quello di portare un nuovo contributo alla teoria fogliare mediante lo studio comparativo dell'apice vegetativo di tutti i Vegetali, definisce i concetti di « iniziale primaria di accrescimento », di « iniziale secondaria » di « prospettiva ontogenetica » e dà la interpretazione della più semplice organizzazione pluricellulare che si osserva nelle piante, che è quella del filo di cellule uniseriato accrescentesi apicalmente. La progressiva complicazione della struttura morfologica del corpo, che discende da un processo fondamentale che l'A. chiama « ramificazione elementare », procede parallelamente a un cambiamento della configurazione dell'apice vegetativo. Questa, dalla costituzione più semplice che è quella dovuta alla sola presenza della iniziale primaria di accrescimento (apice vege-

tativo « monoblastico »), passa alla costituzione « emimonoblastica », cioè quella dovuta alla presenza, oltre che della iniziale primaria di accrescimento, anche di un numero maggiore o minore di iniziali secondarie. Tappe e perfezionamenti della correlata complicazione della struttura del corpo sono la « corticazione », la « congenita concrecenza » delle unità morfologiche elementari e la « ramificazione » propriamente detta, quella cioè che interviene in organismi strutturalmente già complessi, considerabili come multipli di organismi elementari. Finalmente, la comparsa della « fronda », a livello delle Briofite, permette di individuare le unità morfologiche che compongono il corpo come « foglie »; e poichè fino a quel livello si tratta di Vegetali primitivi l'A. chiama queste foglie « archeofilli », che per altro solo nelle Briofite presentano una prima determinata norma di associazione o « filotassi ».

L'A. passa successivamente allo studio dell'apice vegetativo dei Vegetali diploidali, a cominciare dalle Embriofite zoogame. Nello sporogonio delle Briofite si ha ancora un apice vegetativo monoblastico e la struttura del corpo si può ricondurre ad una associazione di unità filamentose elementari congenitamente concrescute, senza tuttavia fogliazione, nè ramificazione. A cominciare dalle Pteridofite il primo organo morfologicamente definito che compare nella ontogenesi è il « cotiledone », organo di cui l'A. dimostra la natura fogliare. Esso si distingue dagli archeofilli dei Vegetali aploidali per la presenza del tessuto vascolare; perciò l'A. distingue tale prima foglia col nome di « profillo ». Lo sporogonio delle Briofite, tenuto conto della sua natura di organismo diploidale, va considerato come una formazione filogeneticamente intermedia fra un archeofillo ed un profillo. Nelle Pteridofite, per altro, tutte le foglie successive al cotiledone sono profilli e compongono gl'individui rappresentativi delle specie.

Nelle Spermatofite lo sviluppo di ogni nuovo individuo presenta una prima fase « proembrionale », caratterizzata dalla fugace ricomparsa della struttura ancestrale del filo di cellule uniseriato, con apice vegetativo monoblastico; ad essa segue una fase « embrionale », in cui l'organo costituente essenziale è pur sempre un « cotiledone ». L'A. dimostra l'unicità di questo primo organo caratteristico della fase embrionale di tutte le Piante

vascolari e quindi la necessità di formulare una nuova definizione di esso in base alla sua natura fogliare e più precisamente protofillare, in quanto che l'organo o gli organi che comunemente si denominano cotiledone o cotiledoni corrispondono soltanto alla « fronda » del protofillo cotiledonare; tale fronda può essere unica o divisa longitudinalmente in due lobi o lacinie.

Il passaggio dalla fase proembrionale a quella embrionale nelle Spermatofite è contraddistinta dal cambiamento di costituzione dell'apice vegetativo, che da emimonoblastico diventa « poliblastico », nel maggior numero dei casi (Angiosperme ed una parte delle Gimnosperme). Il processo consiste nella scomparsa della iniziale primaria di accrescimento e nella preminenza di gruppi di iniziali secondarie uniformi, che tuttavia si possono distinguere quali punti di partenza di « sinfilli elementari », che delineano le stiche fillostiche. Tale processo è detto dall'A. « sticogenesi »; esso è già palese in parte nella « piumetta » dell'embrione e spesso si completa successivamente dopo la germinazione.

Nell'ambito di ciascun sinfillo elementare ha luogo infine la « fogliazione », che consiste nella divisione del gruppo delle iniziali meristematiche uniformi in due rami, uno dei quali si esaurisce generalmente colla produzione della fronda, mentre l'altro serve a continuare l'accrescimento acropeto colla formazione di una foglia successiva. Pertanto la configurazione morfologica generale del corpo dei Vegetali dipende da tre processi fondamentali che hanno sede nell'apice vegetativo; essi sono la ramificazione, la fogliazione e la sticogenesi, enunciati nell'ordine stesso in cui in Natura si presentano; ma tali processi vanno intesi l'uno come un perfezionamento dell'altro, che tuttavia nelle Piante superiori coesistono, dando il fondamento e la giustificazione di questo concetto di superiorità, assai meglio di quanto non emerga in base alla teoria morfologica dei tre organi fondamentali.

SUMMARY

The A., after having illustrated the purpose of the work in the Introduction, which is that to bring a new contribution to the theory of leaves through the comparative study of the vege-

tative apex of all the Vegetals, defines the thoughts of « primary initial of growt », of « secondary initial », of « ontogenetic perspective », and gives the interpretation of the most simple pluricellular organization, which can be observed in the plants, which is that of the row uniseriate of cells, increasing apically. The progressive complication of the morphological structure of the body which descends from a fundamental process, which the A. calls « elementary ramification », is proceeding parallelly to a change of the configuration of the apex vegetative. This one, from the most simple constitution which is that due only to the presence of the initial primary of growt, or vegetative apex « monoblastic », passing to the constitution « emimonoblastic », i. e. that due to the presence besides of the initial primary of growt also of a greater or lower number of secondary initials. Halting places and perfectings of the correlative complication of the structure of the body are the « cortication », the « congenital congrowth of the morphologic unity elementary and the « branching » told properly, i. e. that which intervenes in organs structurally already complex, considerable as multipla of elementary organisms. Finally, the compeer of the leafy-frond, at level with the Briophyta, allows to individualize the morphological unity which compose the body like « leaves »; and therefore till the level in question the primitive Vegetals, the A. calls those leaves « archeophylls », which only for others in the Briophyta present a first determined rule of association, or « phyllotaxis ».

The A. afterwards is passing to the study of the apex vegetative of the Vegetables diploidal, beginning with the Embryophyta zoogam. In the sporogon of the Briophyta re-appears the vegetative apex monoblastic and the structure of the body is possible to bring back to an unity filamentose elementary congenitally withgrown, without still any foliation neither branching. Beginning with the Pteridophyta the first organ definitive morphologically, which appears in the ontogenes is the « cotyledon », of which the A. demonstrates the leafy natur. It is shown through the archeophylls of the aploidal Vegetables for the presence of the vascular tissue; therefore the A. calls this first leaf with the name of « protophyll ». The sporogon of the Briophyta, on account of its nature of diploidal organism,

has been considered as a formation philogenetically intermediary between a archeophyll and a protophyll. In the Pteridophyta however all the succeeding leaves on the cotyledon are protophylls they compose the individual representative of the species.

In the Spermatophyta the growth of each new individual presents a first phase « pro-embryonal », characterized through the fugaceous re-appearance of the ancestral structure of the row of small cells uniseriates, with monoblastic vegetative apex, following an embryonal phase, in which the essential constituent is only always a cotyledon. The A. demonstrates the unity of this first organ characterized of the embryonal phase of all the vascular plants and therefore the necessity to formulate a new definition of thereof, upon the base of its leafy nature, and more precisely, of « protophyllar » one, as for the organ or the organs which commonly are called cotyledon or cotyledons, corresponding only to the « leafy-frond » of the cotyledonar protophyll; such a « leafy-frond » may be unique or divided longitudinally in two lobes or lacinies.

The passage from the pro-embryonal phase to that embryonal in the Spermatophyta is counterdistinguished by the change of constitution of the apex vegetative, which from emimonoblastic will become « polyblastic » in many cases (Angiosperms and one part of the Gymnosperms). The proceeding consists in the disappearance of the primary initial of the growth and in the preminence of groups of secondary initials uniform, which yet can be distinguished which points of departure of elementary « symphylls », which delineate the phyllotaxicalsticha. The proceeding is said by the A. « sticogenesis », which has been known already partly in the « piometta » of the embryo and often will become complete afterwards after the germination.

In the ambit of each elementary symphyll will arrive finally the « foliation », which consists in the division of the group of the initials uniform meristemetic in two branches: one of them will exhaust itself generally with the production of the leafy-frond, while the otherone serves to continue the growth acropetal, with the formation of one new leaf. Therefore the morpholo-

gical general configuration of the body of the Vegetables depend upon three fundamental proceedings, which have seats in the vegetative apex; they are the « branching », the « foliation » and the « stichogenesis », enunciated in their order themselves, in which in nature they appear. However these proceedings are to be understood the first one as a perfecting of the other one, which yet in the superior plants coexist, giving the foundation and the justification of this idea of superiority, much better than which may appear upon the base of the morphological theory of the three fundamentals organs.

