

ORESTE PELLEGRINI

**Il differenziamento del procambio
e l'organizzazione dell'epicotile nell'embriogenesi
di alcune dicotiledoni.**

SOMMARIO

<i>Premessa</i>	Pag.	98
I. — <i>Comparsa e differenziamento del procambio, origine del meristema apicale e sviluppo dei primi abbozzi fogliari</i>	»	101
A) <i>Cassia acutifolia</i>	»	101
B) <i>Koelreuteria paniculata</i>	»	108
C) <i>Cardiospermum hirsutum</i>	»	112
II. — <i>Discussione ed interpretazione dei risultati</i>	»	114
A) <i>Il procambio ed il differenziamento acro- peto dell'embrione</i>	»	114
B) <i>L'apice vegetativo dell'epicotile</i>	»	116
C) <i>Importanza dei precoci rapporti esistenti fra iniziali epicotilari e procambio del- l'ipocotile</i>	»	120
<i>Riassunto</i>	»	122
<i>Summary</i>	»	124
<i>Bibliografia</i>	»	125

INTRODUZIONE

Sullo sviluppo embrionale delle piante vascolari esiste, com'è noto, una copiosa bibliografia. Tuttavia moltissimi dei lavori pubblicati riguardano solo le prime fasi dell'embriogenesi arrestandosi ad uno stadio in cui incominciano ad attuarsi i primi differenziamenti. Tali lavori, tenendo conto di alcune modalità dello sviluppo embrionale, quali direzione delle prime membrane di segmentazione, prospettive di sviluppo di definite regioni proembrionali, hanno come scopo principale di ricercare le affinità esistenti fra i diversi tipi embrionali, inquadrando in speciali sistemi di classificazione oggi in uso (SOUÈGES 1939, JOHANSEN 1950) e di rilevare quindi, su tale base, i rapporti di parentela fra le specie vegetali.

Numerosi altri lavori, nei quali viene indagata l'organizzazione dei fasci libero-legnosi con particolare riguardo alla regione di transizione per spiegarne la loro diversa disposizione nella radice e nelle parti aeree delle piante, hanno preso in considerazione l'embrione maturo quando, nella generalità dei casi, ogni sua struttura ha già subito un marcato differenziamento.

E' stata invece alquanto trascurata una fase intermedia ma indubbiamente molto importante dell'ontogenesi che riguarda la comparsa ed il differenziamento dei primordi embrionali. In particolare molto poco si conosce circa l'instaurarsi del meristema epicotilare e sulla differenziazione nel suo interno di strati e zone che sono stati descritti per gli apici adulti.

Secondo SOUÈGES fin da uno stadio proembrionale talora molto precoce è possibile distinguere le cellule che daranno origine alla piumetta da quelle che formeranno i cotiledoni. In *Myosotis hispidus* (1921) egli trovò che alla sommità del proembrione si differenzia una cellula dalla quale per successive segmentazioni si originano le iniziali dell'epidermide e della corteccia del fusto. Sia questa cellula che quelle da essa derivate vengono denominate « epifisi ». Una cellula epifisaria fu trovata in *Geum urbanum* (1922) ed in *Trifolium minus* (1927) ed in seguito (1934) SOUÈGES estese il termine di epifisi così con-

cepito agli embrioni di tutte le dicotiledoni, potendo tale regione essere in partenza unicellulare o pluricellulare. Questo Autore però non prende in considerazione l'origine del tessuto vascolare dell'epicotile che in pochi casi. Così in *Sedum acre* (1925) ed in *Sagina procumbens* (1924) nell'embrione ancora a simmetria assile al di sotto dell'epifisi vengono riconosciute le iniziali del « cilindro centrale del fusto ».

Tali affermazioni, a mio avviso, sono da ritenersi assolutamente gratuite, non essendo mai stato seguito l'ulteriore differenziamento delle suddette presunte iniziali.

MILLER e WETMORE (1945), d'accordo con SOUÈGES riferiscono molto vagamente che in *Phlox drummondii* l'epifisi dà origine, nella parte terminale del proembrione, a cellule iniziali sia del dermatogeno che della corteccia. Ma questi Autori non considerano bene gli attributi dati da SOUÈGES al termine « epifisi ». Da questo complesso secondo SOUÈGES prenderebbero origine le iniziali della epidermide e della corteccia del « cono vegetativo del fusto » e non semplicemente delle « upper parts of the embryo » come affermano MILLER e WETMORE.

NAST (1941) studiando l'embriogenesi di *Juglans regia* asserisce che in tale specie non si forma un'epifisi ma le iniziali dell'epicotile sorgono all'apice dell'embrione come un gruppo di cellule che trattengono il loro denso protoplasma quando comincia e differenziarsi il midollo dell'ipocotile. Queste cellule sono disposte in due strati di cui quello esterno incomincia a segmentarsi in direzione periclinale quando compaiono le gobbe cotiledonari. Successivamente dall'attività di queste iniziali si sviluppa un piccolo epicotile sferico distinto in un promeristema ed un piccolo nodulo centrale di cellule vacuolizzate. Il promeristema, distinto in una « tunica » esterna bistratificata ed un « corpus », procede a formare i primordi fogliari.

LANGDON (1934) in *Carya glabra* illustra un epicotile formato da tre gruppi di iniziali disposti orizzontalmente; lo strato esterno rappresenterebbe la tunica e i due interni il corpus. Secondo NAST invece i tre gruppi di iniziali corrisponderebbero alla tunica tristratificata del promeristema.

REEVE (1948) afferma che in *Pisum sativum* il meristema epicotilare è formato all'inizio da due strati esterni nei quali si possono notare delle segmentazioni periclinali. Quando compare

il primo primordio fogliare le segmentazioni sono solo occasionali nello strato esterno.

Riguardo al differenziamento procambiale un aspetto quasi completamente sconosciuto è rappresentato dai rapporti che il procambio dell'epicotile contrae con quello dell'ipocotile. Dai lavori di NAST (1941) MILLER e WETMORE (1945 a, 1945 b) e REEVE (1948) sembrerebbe che il meristema dell'epicotile sia in un primo momento completamente isolato dal procambio dell'ipocotile per mezzo delle cellule midollari e che il raccordo vascolare si realizzi in un secondo momento. VAROSSIEAU (1940) d'altra parte afferma che in *Coffea robusta* il meristema apicale è connesso con il procambio dell'ipocotile mediante fasci meristemati disposti ad angolo retto con i cotiledoni. Tali osservazioni sono però basate su embrioni maturi per cui si potrebbe pensare, come afferma PHILIPSON (1949), che questa sia una condizione secondaria e che l'ipocotile anche in questa specie sia rappresentato in partenza da un meristema isolato.

D'altra parte nessuno dei precedenti Autori riferisce in che maniera si realizzano i rapporti suaccennati. Solo REEVE riporta che quando l'epicotile incomincia a formare l'asse del fusto il procambio si origina dal meristema stelare in corrispondenza del nodo cotiledonare e si sviluppa nell'apice dell'epicotile non appena emerge il primo primordio fogliare.

Per cercare di chiarire la suddetta questione nonchè per approfondire le attuali conoscenze sul differenziamento procambiale e sulla organizzazione della piumetta ho preso in considerazione alcune specie di dicotiledoni delle quali già studiai le prime fasi embriogenetiche (PELLEGRINI 1954, 1955). In particolare per studiare la struttura del meristema apicale del germoglio mi è sembrato l'ideale seguirne il differenziamento fin dal suo inizio, dal momento in cui esso è assolutamente sfornito di gobbe fogliari.

Gli embrioni delle specie studiate (*Cassia acutifolia*, *Koeleruteria paniculata*, *Cardiospermum hirsutum*) sono stati seguiti da uno stadio indifferenziato fino al termine della loro vita intraseminale. Al fine di conoscere l'esatto decorso del tessuto procambiale ed i rapporti che questo tessuto stabilisce nelle primissime fasi fra epicotile ed ipocotile, sono stati praticati

tre tipi di sezioni: trasversali, longitudinali normali e longitudinali parallele ad uno dei due piani di simmetria dell'embrione.

I. — Comparsa e differenziamento del procambio, origine del meristema apicale e sviluppo dei primi abbozzi fogliari.

A) CASSIA ACUTIFOLIA.

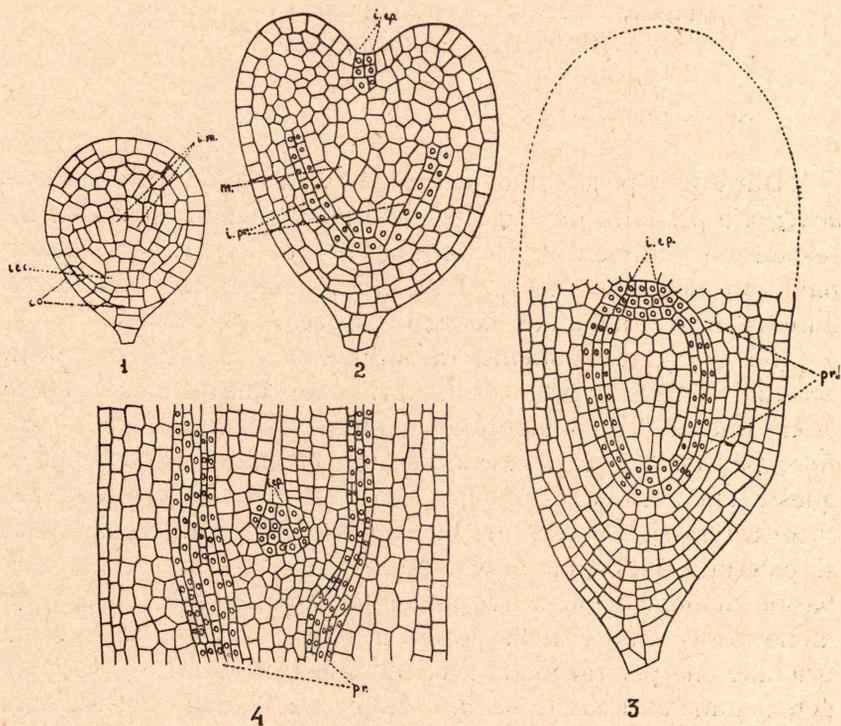
Durante i primi stadi dello sviluppo l'embrione di *Cassia acutifolia* presenta un aspetto piriforme. Facendo astrazione dal sospensore rudimentale, le cellule costituenti il corpo embrionale non mostrano ancora alcun differenziamento, come forma, dimensioni ed anche per elettività rispetto ai coloranti.

Ad un certo momento incominciano a delinearci i primi accenni differenziativi consistenti dapprima in determinati orientamenti delle membrane di segmentazione di alcune cellule, per cui si rende evidente una ordinata disposizione di queste, che annuncia la prima comparsa di un determinato tessuto. Interessante osservare che questi precoci differenziamenti si palesano dapprima in vicinanza del sospensore, nella zona basale dell'embrione, corrispondente a quella della futura radichetta (1). Infatti nella specie in esame il primo tessuto embrionale che per tal modo accenna a manifestarsi è il caliptrogeno, immediatamente seguito dalle iniziali della corteccia radicale (fig. 1).

Per quanto riguarda il tessuto vascolare a questo stadio non è possibile riconoscere una zona centrale con distinti caratteri citologici e corrispondente al cilindro centrale, come è stato spesso osservato in altre specie. Nella regione corrispondente al futuro asse ipocotile si può invece osservare che alcune cellule

(1) Riguardo allo strato periferico che comunemente si interpreta come dermatogeno, già in un precedente lavoro (1954) feci rilevare che segmentazioni periclinali si osservano in esso anche in stadi avanzati dell'embrione. Le presenti ricerche mi hanno convinto che questo strato è ben lontano dal rappresentare il precursore dell'epidermide, tessuto che, almeno nella regione apicale dell'embrione, come si vedrà in seguito, si forma molto tardivamente.

centrali incominciano a vacuolizzarsi differenziando in tal modo i primi elementi midollari (Tav. I, 1). Tale differenziamento è molto bene evidente non appena incominciano ad abbozzarsi i lobi cotiledonari ed in questo stadio si possono anche indivi-



FIGG. 1-4

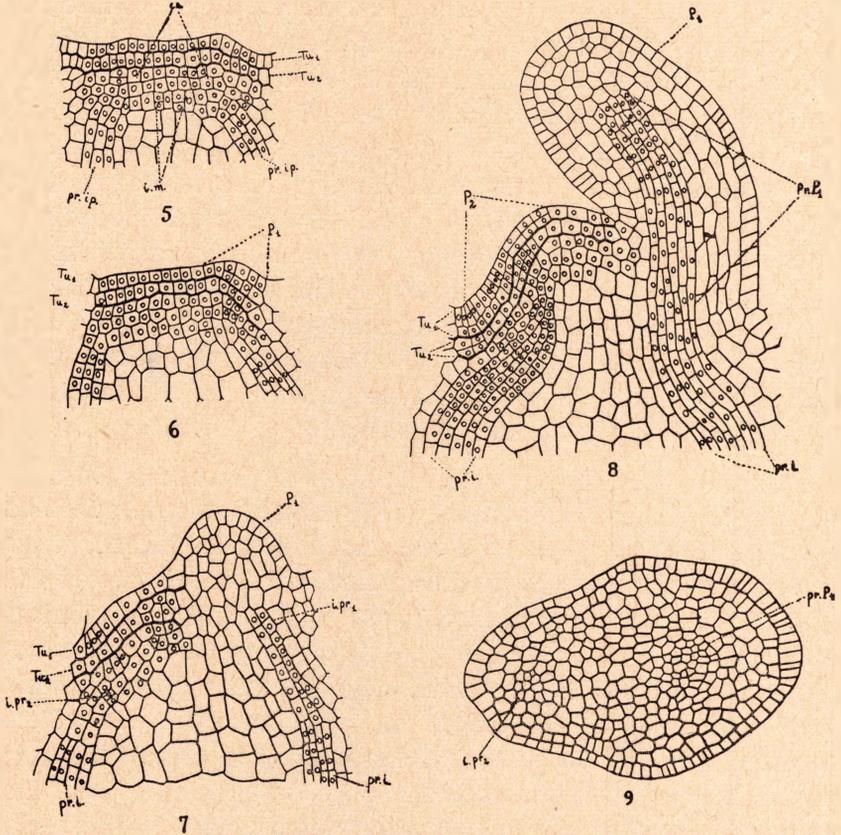
Il differenziamento embrionale in *Cassia acutifolia* fino alla comparsa delle iniziali dell'epicotile. Le figg. 1, 2, 4 rappresentano sezioni longitudinali eseguite nel piano cotiledonare dell'embrione, mentre la fig. 3 riproduce una sezione longitudinale eseguita nel piano intercotiledonare. Si osservino, in quest'ultima figura, i precoci rapporti fra il procambio dell'ipocotile e le iniziali dell'epicotile. *co*, cuffia; *iec*, iniziali della corteccia radicale; *im*, iniziali del midollo; *m*, midollo; *i.pr.*, iniziali procambiali; *iep*, iniziali dell'epicotile.

duare i primi elementi procambiali, sia perchè più vivacemente colorati, sia per la loro forma allungata (fig. 2; Tav. I, 2). In sezione longitudinale il procambio presenta la forma di una V con il certice rivolto in basso e con i due rami rivolti in alto e

confinanti con le due gobbe cotiledonari in piena attività meristemica. Ad uno stadio più avanzato, quando i cotiledoni sono in via di differenziamento, il procambio appare ancora più vivacemente colorato rispetto alle regioni corticale e midollare e si estende senza soluzione di continuità nei cotiledoni (fig. 4; Tav. I, 3). Nelle sezioni trasversali in serie è possibile seguire e ricostruire spazialmente il percorso del procambio a questo stadio. Nella regione assile esso forma una lamina cilindroconica incorporante il midollo e con il vertice rivolto verso la radichetta (Tav. I, 5, 6, 7). A livello superiore dell'ipocotile la lamina procambiale si apre in due semicerchi che penetrano nei cotiledoni e ne percorrono un certo tratto basale (Tav. II, 8, 9). Procedendo verso l'alto, il procambio appare limitato alla zona mediale di ciascun cotiledone (Tav. II, 10): questa regione si differenzia difatti più precocemente di quelle marginali, che in figura appaiono ancora meristematiche.

Successivamente ha inizio, in seno al procambio, la separazione degli elementi destinati a divenire xilema da quelli destinati a divenire floema. La distinzione di tali elementi si può fare grazie alle più piccole dimensioni delle cellule madri floematiche rispetto a quelle xilematiche. Queste ultime presentano anche i nuclei più voluminosi ed il citoplasma alquanto contratto. Il processo differenziativo degli elementi libero-legnosi è molto più rapido nei cotiledoni che nella regione assile dell'embrione. In questa il primo differenziamento si osserva in corrispondenza della regione radicale, dove, verso la fine della fase embriogenetica, si possono notare quattro fasci di procambio floemico che si alternano con altrettanti fasci di procambio xilemico (fig. 9 a) preannunciando una struttura tetraarca della radice. A livello basale dell'ipocotile si osservano ancora i quattro fasci floemici; gli elementi xilemici sono disposti alcuni in posizione alterna ed altri in posizione intermedia (fig. 9 b). Procedendo verso il livello superiore dell'ipocotile si rileva che il procambio, specie quello floemico, è più indietro nel processo differenziativo (fig. 9 c, d). Un poco al disotto dell'apice epicotilare, alla base dei cotiledoni il procambio appare differenziato in due grossi fasci potenziali libero-legnosi a disposizione collaterale (fig. 9 e). Tali fasci, penetrando ciascuno in un cotiledone, ne percorrono un certo tratto basale per poi suddividersi

in cinque fasci più piccoli, di cui i due marginali sono esclusi dalla figura (fig. 9 f. g). A livello del nodo cotiledonare le due



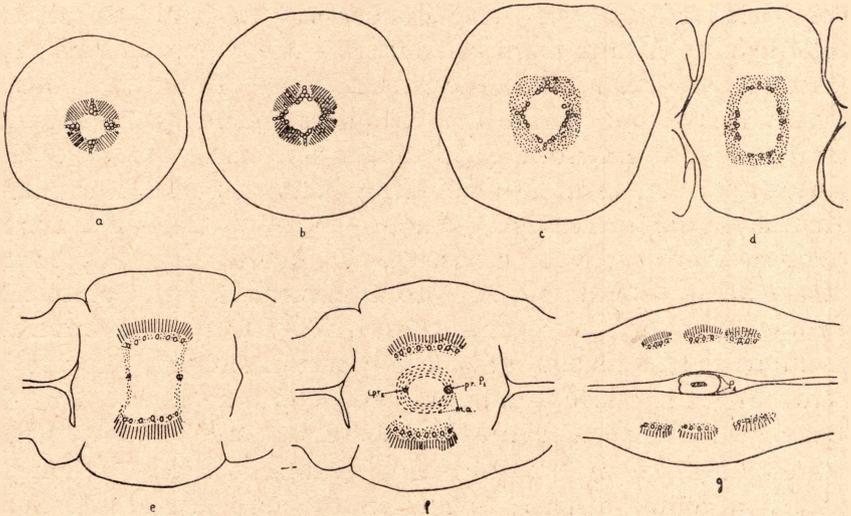
FIGG. 5-9

Il primo differenziamento dell'epicotile in *Cassia acutifolia*. Le figg. 5, 6, 7, 8, riproducono, in sezioni longitudinali intercotiledonari, quattro stadi successivi dell'apice epicotilare. Lo stadio della fig. 8 può osservarsi anche in una sezione trasversale (fig. 9) eseguita a livello basale dell'apice. Tu_1 e Tu_2 , i due strati della tunica; cs , corpus; $pr. ip.$, procambio dell'ipocotile; $i.pr_1$ e $i.pr_2$, iniziali dei fasci procambiali dei primi due abbozzi fogliari; prP_1 , fascio procambiale del primo abbozzo fogliare; P_1 , primordio della prima foglia.

regioni procambiali comprese fra i fasci cotiledonari sono del tutto indifferenziate ed in rapporto, come si vedrà meglio più avanti, con il meristema dell'epicotile.

Per quanto riguarda l'apice vegetativo dell'epicotile, durante la fase a simmetria assile tutta la regione apicale dell'embrione, destinata a dare origine ai cotiledoni ed al meristema apicale, appare intensamente colorata ma con cellule ancora tutte uniformi (Tav. I, 1). Nessun carattere che permetta di riconoscere in essa la regione destinata ad evolversi nell'epicotile. Soltanto quando incominciano a delinearci i primi abbozzi dei cotiledoni, fra questi si può osservare un gruppetto di cellule disposte in due piani orizzontali e che rappresentano manifestamente le iniziali del meristema apicale. In figura 2 e nella tavola I, 2 si può notare che di queste iniziali quelle superficiali si sono segmentate in direzione periclinale. Anche quelle sottostanti non tardano a dividersi nella medesima direzione. In uno stadio successivo, quando i cotiledoni incominciano a perdere il loro carattere meristemato, queste iniziali appaiono vivacemente colorate sia rispetto ai cotiledoni che rispetto alle cellule midollari sottostanti (fig. 4; Tav. I, 3, 4). L'ulteriore sviluppo del meristema apicale è caratterizzato da una prevalenza di segmentazioni anticline che determina l'accrescimento della regione specialmente in superficie. Tale regione, prima di dar luogo al caratteristico cono, risulta costituita da cinque strati di cellule disposti in altrettanti piani orizzontali. Nella figura 5 già si può notare una incipiente differenziazione che lascia riconoscere fin da questo momento due distinti territori interpretabili come « tunica » e « corpus ». Nei due strati esterni infatti si notano esclusivamente segmentazioni anticlinali a differenza di quelli sottostanti che mostrano anche qualche segmentazione periclinale. Dall'attività segmentativa di questi strati ha luogo il sollevamento dell'apice in forma di cupola ed è interessante osservare che tale processo è contemporaneo a quello della formazione del primo primordio fogliare (figg. 6, 7, 8). Nel corpus le segmentazioni incominciano ad effettuarsi secondo vari piani mentre le cellule centrali subiscono una graduale vacuolizzazione denotando i primi elementi midollari (Tav. III, 11, 12). Le segmentazioni negli strati della tunica continuano a compiersi secondo piani anticlinali, tranne però in una determinata area, dove esse hanno luogo anche in direzione periclinale. Tale area è quella relativa al primo primordio fogliare ancora invisibile e che tuttavia si preannuncia fin da

questo momento proprio per questa diversità nelle segmentazioni degli strati della tunica (fig. 6, p₁). E' quindi possibile distinguere nel meristema apicale una regione meristemica propriamente detta, priva di qualsiasi differenziamento, da altre regioni le cui cellule sono più o meno in atto di differenziamento. E' chiaro quindi che solamente nella prima regione



FIGG. 9a-9g

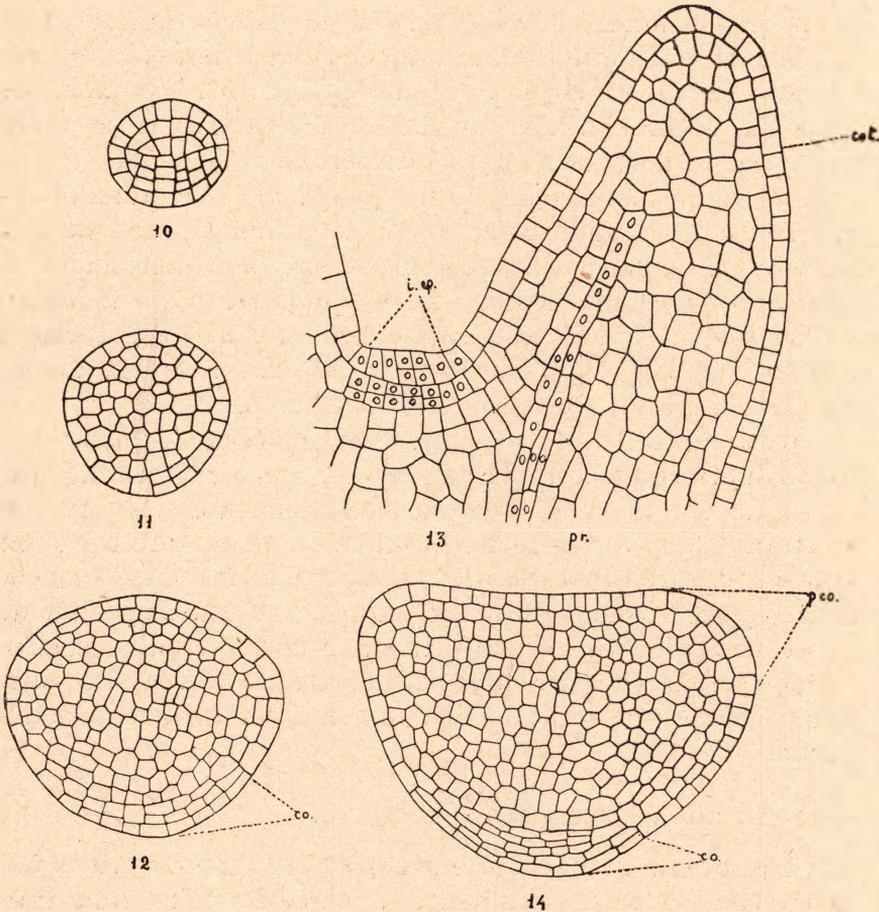
Sezioni trasversali in serie riproducenti schematicamente, dal livello radicale verso quello apicale, il differenziamento degli elementi libero-legnosi in seno al procambio, nell'embrione maturo di *Cassia acutifolia*. *ma*, meristema apicale. Zone tratteggiate = procambio floemico; zone a cerchietti = procambio xilemico; zone punteggiate = procambio indifferenziato.

è possibile distinguere i territori della tunica e del corpus con tutti i loro caratteri.

Riguardo al valore morfologico della tunica posso con sicurezza affermare che lo strato esterno di essa dà origine alla epidermide e contribuisce insieme a quello interno alla formazione del parenchima (figg. 6, 7, 8).

Circa i rapporti che il meristema apicale contrae con il procambio dell'ipocotile e dei cotiledoni, bisogna subito osservare che se si fanno delle sezioni longitudinali mediane ma ese-

guita, come si fa solitamente, nel piano cotiledonare dell'embrione, ossia normale alla superficie dei cotiledoni, il meristema dell'epicotile appare isolato dal procambio per mezzo di cellule



FIGG. 10-14

Il differenziamento dell'embrione di *Koelreuteria paniculata* fino allo stadio in cui entrano in attività le iniziali dell'epicotile. Si noti che in sezione longitudinale (fig. 13) eseguita nel piano cotiledonare il procambio appare isolato dalle iniziali epicotilari.

parenchimatice già vacuolizzate e questo isolamento si osserva durante tutta la fase embriogenetica (fig. 4; Tav. IV, 14). Se, al contrario, le sezioni longitudinali, anziché nel piano cotiledonare si fanno in quello intercotiledonare, ossia normale al

primo, allora si può chiaramente osservare che fin dal primo apparire delle iniziali epicotilari queste sono in continuità con il procambio dell'ipocotile (fig. 3; Tav. III, 11). Si può anzi dire che nelle due regioni comprese fra i fasci che vanno ai cotiledoni il procambio converge verso il meristema apicale. Tali rapporti di continuità, limitati, almeno per il momento, a queste due zone, sono da mettersi in relazione alla comparsa dei primi due abbozzi fogliari, i quali sorgono proprio in posizione alterna ai cotiledoni ed opposti fra loro (fig. 9).

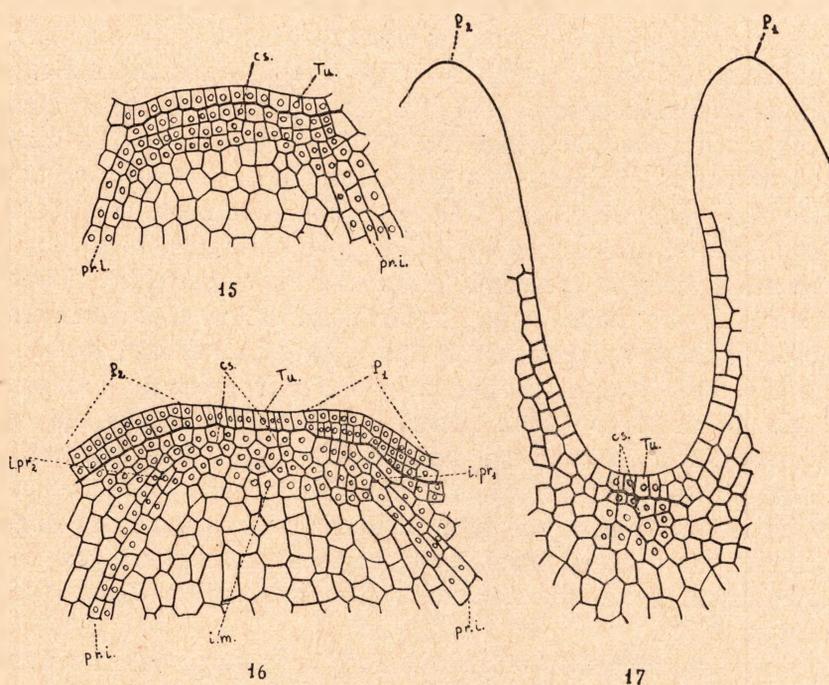
Riguardo alla formazione del procambio nei primordi fogliari esso fa la sua prima comparsa prima ancora che tali primordi si rendano palesi. Le iniziali dei fasci procambiali si originano da cellule meristematiche profonde poste in continuità con il procambio dell'ipocotile, ossia alla base degli abbozzi fogliari (fig. 7, *ipr*₁). L'ulteriore differenziamento del procambio procede in tali abbozzi in direzione acropeta.

L'attività dell'apice vegetativo nell'embrione di *Cassia acutifolia* si arresta dopo la formazione del primo abbozzo fogliare. La figura 8 e la microfotografia corrispondente (Tav. IV, 13) mostrano un apice vegetativo di un embrione maturo nel quale si può osservare l'abbozzo della prima foglia (*P*₁), mentre quello della seconda foglia è ancora potenziale. Il territorio pertinente al secondo primordio si può tuttavia riconoscere dalle segmentazioni periclinali osservabili nei due strati della tunica, oltre che dalla presenza delle iniziali vascolari corrispondenti a tale primordio.

B) KOELREUTERIA PANICULATA.

L'embrione di *Koelreuteria paniculata*, in una prima fase dello sviluppo, presenta un aspetto sferoidale con cellule tutte uniformi (fig. 10). I primi segni di differenziamento si palesano alquanto tempo prima della comparsa degli abbozzi cotiledonari ed anche in questa specie nella regione basale dell'embrione, dove è possibile individuare le iniziali del caliptrogeno e della corteccia radicale (figg. 11, 12). Nello stadio della figura 12 nessun segno può ancora notarsi riguardo al tessuto procambiale. La regione centrale mostra cellule in via di vacuolizzazione che denotano il primo accenno di midollo, mentre quella apicale si presenta attivamente meristemica. In seguito a tale attività

la superficie apicale da convessa diventa appiattita prima e quindi leggermente concava (fig. 14). Incomincia così a palesarsi il primo accenno dei primordi cotiledonari, mentre fra questi lo strato cellulare superficiale e quello sottostante appaiono intensamente colorati, così come i primordi dei cotiledoni. Da questi due strati, per mezzo di divisioni anticline, si separano, in prossimità dell'asse embrionale, le iniziali del-



FIGG. 15-17

Tre stadi successivi dell'apice epicotilare di *Koelreuteria paniculata* fino alla comparsa dei primi due abbozzi fogliari (P_1 e P_2).

l'epicotile, le quali non sono ancora riconoscibili, non essendo definibili i limiti della regione intercotiledonare. Anche per quel che riguarda la comparsa del procambio, si può osservare che le cellule delimitanti lungo i fianchi ed inferiormente la regione midollare, diventata adesso più distinta, appaiono intensamente colorate, ma non è riconoscibile la forma caratteristica degli elementi procambiali.

Successivamente, quando incominciano a svilupparsi i co-

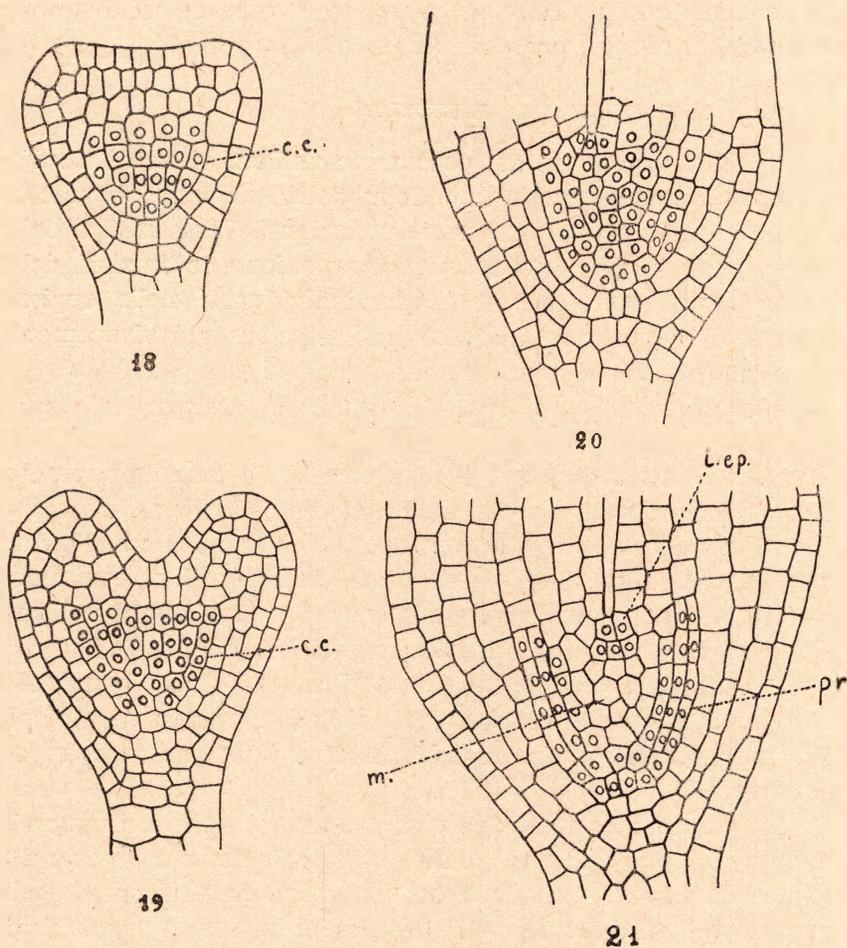
tiledoni, viene anche a delimitarsi la regione intercotiledonare, la quale mostra quindi ben definiti i limiti superficiali dei due piani di iniziali epicotilari (fig. 13; Tav. V, 15). Nelle figure citate si può osservare che questi due piani subiscono entrambi segmentazioni pericline. In questo stadio si rende anche palese il procambio, che dalla regione radicale, attraverso l'ipocotile, si sviluppa acropetamente nei cotiledoni.

L'ulteriore differenziamento del meristema apicale è caratterizzato da segmentazioni regolari periclinali e specialmente anticlinali. In seguito a tale attività la regione meristemica si accresce specialmente in superficie ed appare costituita da quattro o cinque piani cellulari (fig. 15). Successivamente ha inizio la curvatura dell'apice e da questo momento si assiste ad una diversità nella direzione delle segmentazioni negli strati suddetti. Difatti, procedendo dallo strato più interno verso quello esterno si ha una crescente prevalenza in segmentazioni anticlinali, finchè nello strato superficiale si ha esclusivamente questo tipo di segmentazioni. Tale strato può quindi interpretarsi come « tunica »; bisogna però tener presente che esso, come già notato in *Cassia*, non presenta iniziali proprie, ma rappresenta uno dei derivati dello strato superficiale intercotiledonare, il quale contribuisce anche alla formazione del corpus. E' da notare inoltre che tutto il meristema assume una disposizione più o meno stratificata inglobando una regione centrale fatta di cellule midollari e che derivano da elementi del corpus.

Anche in *Koelreuteria paniculata* lo sviluppo del meristema apicale in forma di cupola è contemporaneo al processo di differenziazione del primo primordio fogliare. Come già osservato nella specie precedente, il primo accenno di tale differenziamento si palesa con divisioni periclinali nella tunica, in corrispondenza dell'area relativa all'abbozzo della prima foglia; questo fatto si osserva fin dall'inizio del sollevamento dell'apice (fig. 16, P_1 ; Tav. V, 16). Lo strato della tunica dà quindi origine sia all'epidermide che ad elementi parenchimatici sottostanti. Segmentazioni periclinali si riscontrano anche nello strato periferico del primordio fogliare in pieno sviluppo; ciò dimostra che l'epidermide si forma molto tardivamente. Il primordio della seconda foglia sorge in posizione opposta al primo e con

un intervallo di tempo molto breve (figg. 16, 17, P_2). Dopo che l'apice ha prodotto due abbozzi fogliari tutto l'embrione arresta la sua attività.

Riguardo alla comparsa dei fasci procambiali in tali pri-



FIGG. 18-21

Il differenziamento dell'embrione in *Cardiospermum hirsutum* fino alla individuazione delle iniziali dell'epicotile.

mordi si possono fare osservazioni analoghe a quelle fatte per *Cassia acutifolia*. Il meristema apicale, fin dal suo primo apparire, presenta rapporti con il procambio dell'ipocotile in corrispondenza delle due regioni dove sorgeranno i primi due ab-

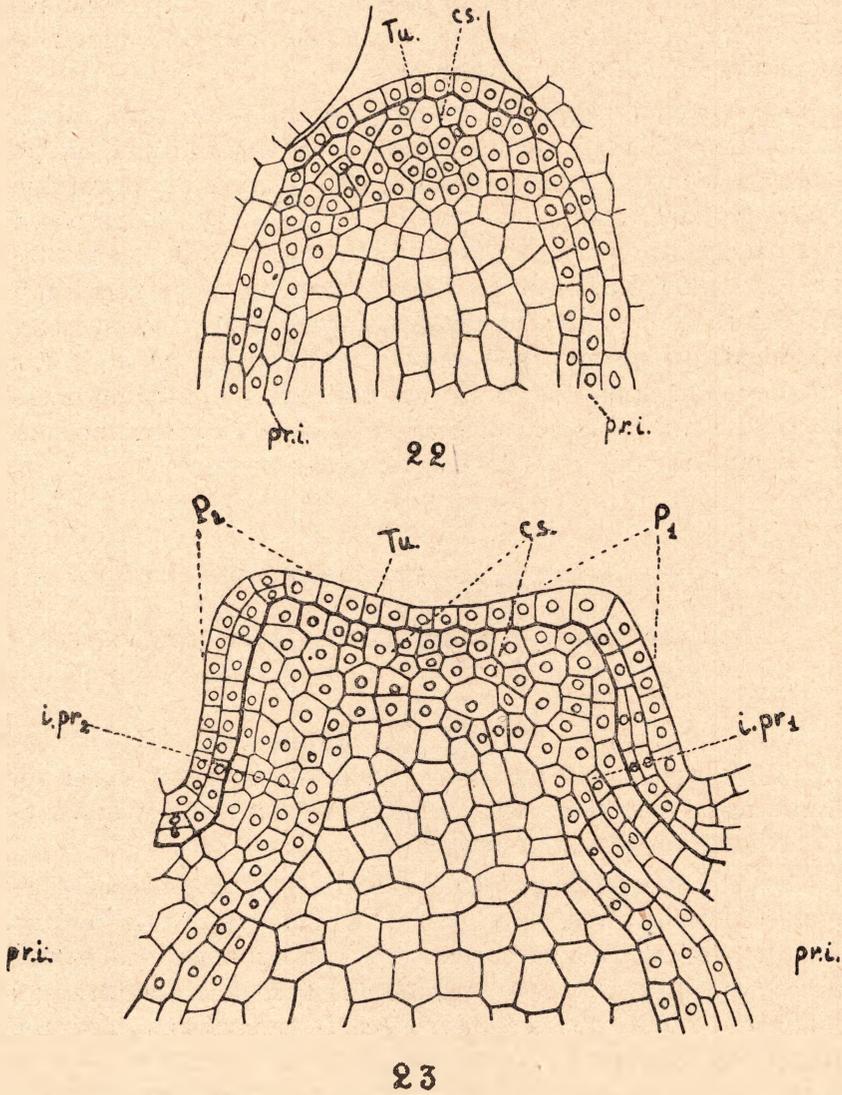
bozzi fogliari (figg. 15, 16; Tav. V, 16). Quando questi non sono ancora palesi già possono notarsi le iniziali dei loro fasci procambiali, i quali si formano da elementi del corpus posti in continuità con il procambio dell'ipocotile (fig. 16, *ipr*₁, *ipr*₂). Il differenziamento ulteriore di questi fasci procede in direzione acropeta nei relativi primordi in via di sviluppo.

C) CARDIOSPERMUM HIRSUTUM.

Il differenziamento del procambio nell'embrione di *Cardiospermum hirsutum* presenta delle modalità alquanto diverse da quelle descritte per le due specie precedenti. Verso la fine dello stadio a simmetria assile, quando appaiono le iniziali della corteccia radicale, incomincia ad individuarsi nella regione centrale dell'embrione una zona che si colora più vivamente e che rappresenta il primo accenno del cilindro centrale radicale-ipocotilare (fig. 18; Tav. VI, 18). Successivamente, quando incominciano ad abbozzarsi i cotiledoni, questa regione si distingue ancora meglio per la sua spiccata colorazione rispetto al tessuto corticale che la delimita (fig. 19). Quest'ultimo si differenzia difatti più precocemente del cilindro centrale. Successivamente (fig. 20) il parenchima corticale, differenziandosi in direzione acropeta, incomincia a manifestarsi anche nella regione basale dei cotiledoni, mentre il cilindro centrale è ancora rappresentato da cellule meristematiche uniformi. Queste ultime sono in rapporto in alto con le iniziali del meristema apicale, già individuatesi nella regione intercotiledonare, ma ancora inattive.

E' soltanto in uno stadio più avanzato dello sviluppo che nella regione del cilindro centrale incominciano a separarsi al centro le iniziali midollari ed in posizione periferica quelle procambiali (fig. 21; Tav. VI, 19). Anche in questa specie il differenziamento del procambio procede in direzione acropeta. Con la separazione delle cellule midollari il procambio, in corrispondenza delle regioni cotiledonari, risulta isolato dal meristema apicale incipiente, mentre conserva i rapporti con questo in corrispondenza delle due zone intercotiledonari (figg. 21, 22; Tav. VI, 20; Tav. VII, 21, 22).

L'epicotile è l'ultima regione embrionale che si differenzia. Le sue iniziali si individuano dopo la formazione dei lobi coti-



FIGG. 22-23

Due stadi successivi del primo differenziamento epicotilare in *Cardiospermum hirsutum*, visti in sezione longitudinale intercotiledonare.

ledonari ed entrano in attività segmentativa quando nella regione assile il meristema del cilindro centrale incomincia a differenziarsi in midollo e procambio.

Il meristema apicale si sviluppa fin dall'inizio nella forma di un cono tipico nel quale è possibile distinguere una tunica uniseriata, come in *Koelreuteria* (fig. 22). L'inizio dei primi due abbozzi fogliari ha luogo con un lievissimo scarto di tempo ed è caratterizzato, così come nelle altre specie, dalle segmentazioni periclinali nella tunica. Queste segmentazioni periclinali nello strato della tunica individuano in tal modo due aree corrispondenti ai primi due abbozzi fogliari (fig. 23, P_1 e P_2). L'ulteriore sviluppo di questi procede quasi contemporaneamente ed i due fasci procambiali relativi si differenziano, anche in questo caso, secondo una direzione acropeta.

II. — Discussione ed interpretazione dei risultati.

A) IL PROCAMBIO ED IL DIFFERENZIAMENTO ACROPETO DELL'EMBRIONE.

Dalle osservazioni compiute sul differenziamento embrionale di tre specie di dicotiledoni, un punto in primo luogo mi sembra opportuno chiarire ed è quello relativo alla prima manifestazione del tessuto procambiale.

A tale riguardo va notato che non è sempre possibile riconoscere in stadi più o meno precoci dell'embrione una regione centrale più intensamente colorabile corrispondente al futuro cilindro centrale dell'asse embrionale. Questo si verifica nei casi in cui, come in *Cardiospermum*, il parenchima corticale, differenziandosi più precocemente di quello midollare, viene a delimitare con la sua minore intensità di colorazione inerente alla vacuolizzazione, la regione centrale ancora indifferenziata. In questa regione, corrispondente al « pleroma » della terminologia classica, si differenziano in un secondo momento in posizione periferica le iniziali procambiali, ed al centro quelle midollari. In *Cardiospermum* si è visto che questo differenziamento avviene quando i cotiledoni sono già in pieno sviluppo.

In altri casi invece (*Cassia*, *Koelreuteria*) il differenzia-

mento degli elementi midollari è piuttosto precoce e comunque contemporaneo a quello degli elementi corticali, per cui, talora già nell'embrione a simmetria assile, la regione centrale appare vacuolizzata. In tal modo, al limite fra le due zone, midollare e corticale, si rendono evidenti, perchè più vivacemente colorate ed anche per la loro caratteristica forma allungata, le iniziali procambiali.

Un altro fatto che si può sempre osservare seguendo lo sviluppo embrionale e che mi sembra interessante mettere in rilievo, è una evidente tendenza da parte dell'embrione a differenziarsi in senso acropeto. A tale conclusione si perviene specialmente se si segue il differenziamento del procambio, che compare dapprima nella regione radicale o tutt'al più in questa ed in quella ipocotilare ad un tempo, per estendersi successivamente alla regione apicale. Nelle tre specie studiate ho sempre osservato che i primordi cotiledonari sono appena abbozzati e presentano cellule ancora tutte uniformi quando già nell'asse embrionale il procambio ha fatto la sua comparsa (fig. 2; Tav. I, 2). In un secondo momento questo si estende senza soluzione di continuità nei cotiledoni in via di sviluppo (Tav. I, 3, 4). Una analoga considerazione può farsi seguendo lo sviluppo del parenchima corticale che dalla regione radicale si differenzia gradualmente nell'ipocotile e quindi nei cotiledoni. A questo stadio l'epicotile è rappresentato da poche cellule assolutamente prive di differenziamenti ed effettivamente tale regione è l'ultima a differenziarsi. Anche in *Pisum sativum* (REEVE 1948) fu trovato che il procambio dalla regione assile si differenzia acropetamente nei cotiledoni ed ancora in *Phlox drummondii* MILLER e WETMORE (1945 a) affermano che nel giovane embrione i cambiamenti dello sviluppo « ...extend as a wave from the proembryo below... ».

Il differenziamento acropeto, beninteso, appare chiaro soltanto in una prima fase dello sviluppo, perchè, com'è facile intendere, successivamente le cose si complicano. Con la comparsa del meristema epicotilare si viene infatti a stabilire nell'embrione una bipolarità differenziativa, senza contare che, più o meno a questo stadio, nei cotiledoni, organi a prospettiva limitata, il differenziamento ulteriore procede molto più rapidamente che nell'asse radicale-ipocotilare. Peraltro, lungo quest'ultima

regione un primo differenziamento degli elementi libero-legnosi in seno al procambio ha inizio proprio nella regione radicale ed è più tardivo in quella dell'ipocotile.

In conclusione si può affermare che, almeno in una prima fase, il differenziamento istologico lungo l'asse dell'embrione non è simultaneo ma procede gradualmente dalla regione radicale verso quella apicale. Tale osservazione ha certamente il suo significato fisiologico denotando una sorta di « gradiente di differenziamento » esistente lungo l'asse embrionale. Non è improbabile che il fatto possa mettersi in relazione alla presenza di speciali sostanze organizzatrici distribuite secondo un gradiente assiale.

B) L'APICE VEGETATIVO DELL'EPICOTILÈ.

Riguardo all'origine dell'apice vegetativo dell'epicotile, le presenti ricerche portano alla conclusione, come ho dianzi accennato, che le cellule da cui esso prende origine si separano piuttosto tardivamente, quando già si è reso evidente il procambio dell'ipocotile e stanno per abbozzarsi i lobi cotiledonari. In *Cardiospermum* questi sono già in pieno sviluppo quando si separano le iniziali epicotilari (fig. 21).

A questo proposito non posso essere d'accordo con **SOUÈGES** il quale negli embrioni delle dicotiledoni arriverebbe a riconoscere, talora fin da stadi molto precoci del proembrione, le iniziali della epidermide, della corteccia e del cilindro centrale del fusto.

In primo luogo durante la fase a simmetria assile la regione apicale dell'embrione si presenta attivamente ed uniformemente meristemica ed in essa non è possibile individuare delle cellule così predeterminate ed altamente specializzate come vorrebbe **SOUÈGES**. Le microfotografie 2, 15, 19, mostrano invece chiaramente che le iniziali dell'apice epicotilare si individuano ed entrano in attività segmentativa soltanto quando incomincia a definirsi la regione intercotiledonare. Queste iniziali, formate da poche cellule superficiali e da uno strato sottostante, subiscono segmentazioni periclinali e quindi anticlinali dando luogo ad un meristema che per un certo tempo non mostra alcun differenziamento. In particolare l'epidermide si determina piuttosto tardivamente, come si può dedurre dalle

segmentazioni tangenziali che hanno luogo nello strato esterno dell'apice vegetativo in pieno sviluppo.

Per quanto riguarda il preteso riconoscimento delle iniziali del « cilindro centrale del fusto », è già stato dimostrato in molte specie di Cormofite (CATALANO 1939) che il particolare assetto del tessuto vascolare nel fusto rappresenta una condizione secondaria che si realizza soltanto nell'organo già formato mentre nella fase giovanile di questo non è individuabile un « cilindro centrale » ma si hanno solo fasci fogliari. A conferma di ciò, le mie osservazioni dimostrano che anche nella fase embrionale la struttura dell'apice vegetativo non rivela un cilindro centrale, sia pure sotto forma di iniziali, ma in essa riusciamo piuttosto ad individuare i fasci procambiali appartenenti ai primi abbozzi fogliari. A questa conclusione si perviene comparando le sezioni trasversali con quelle longitudinali dell'apice vegetativo (figg. 8, 9).

Per tali motivi non possiamo parlare di iniziali del cilindro centrale del fusto, bensì di iniziali dei fasci vascolari fogliari. Peraltro tali iniziali si palesano quando già il meristema dell'epicotile è molto ben rappresentato.

Per quanto riguarda la struttura e la differenziazione citologica del meristema apicale embrionale, si può osservare che questo assume una disposizione periferica formando come un mantello intorno ad una regione centrale midollare. Nel meristema apicale è possibile distinguere uno o più strati esterni (uno in *Koelreuteria* e in *Cardiospermum*, due in *Cassia*) nei quali le segmentazioni hanno luogo prevalentemente ad angolo retto con la superficie, ed alcuni strati interni nei quali le segmentazioni avvengono secondo varie direzioni. Il primo territorio interpretabile come « tunica », dà luogo all'accrescimento in superficie, mentre il secondo corrispondente al « corpus » determina soprattutto l'accrescimento in volume. Queste due zone non presentano però delle iniziali proprie. Così nelle tre specie esaminate, la tunica rappresenta uno dei derivati dello strato superficiale intercotiledonare, mentre il corpus deriva da questo strato e da quello sottostante. La struttura di queste due regioni meristematiche presenta inoltre dei cambiamenti in relazione al processo di formazione delle foglie. Così la tunica si segmenta esclusivamente in direzione anticlinale soltanto dove

il meristema è assolutamente indifferenziato. Nelle aree corrispondenti a quelle dei primordi fogliari le segmentazioni sono anche periclinali. Si può anzi dire che la regione meristematica corrispondente ad un primordio ancora invisibile è caratterizzata proprio da queste modifiche negli strati della tunica. Nel corpus i principali cambiamenti sono dati dalla comparsa delle iniziali del fascio procambiale appartenente a tale primordio.

Dal punto di vista morfologico ho osservato che la tunica, anche quando è monostratificata, si segmenta tangenzialmente dando origine oltre alla epidermide, anche ed in misura varia ad elementi parenchimatici.

REEVE (1948) afferma che in *Pisum sativum* lo strato esterno della tunica bistratificata, essendo continuo con l'epidermide della foglia e dell'asse, può interpretarsi come « protoderma » (1) e che questa interpretazione potrebbe convenire a molte dicotiledoni. In *Cassia acutifolia* invece ambedue gli strati della tunica si segmentano in direzione periclinale e soltanto lo strato superficiale derivante da tale attività rappresenta quello che dal punto di vista istogenetico potrebbe giustamente chiamarsi « dermatogeno ». Gli strati sottostanti concorrono alla formazione del parenchima. Gli elementi procambiali e quelli midollari prendono origine dal corpus.

Per quanto riguarda la validità del concetto tunica-corporis, alcune recenti ricerche sulle chimere periclinali hanno dimostrato delle variazioni nell'istogenesi degli organi fogliari e floreali (BAIN e DERMEN 1944; DERMEN 1945, 1947; DERMEN e BAIN 1944; SATINA 1944, 1945; SATINA e BLAKESLEE 1941, 1943; SATINA e AVERARY 1940). DERMEN suggerisce che i termini tunica e corpus possono meglio essere sostituiti dall'espressione più generica di « primary histogenetic layers ». Egli ha mostrato che in *Oxycoccus* i tessuti che possono derivare da uno di questi strati apicali sono molto variabili per cui non è possibile riferire i sistemi di organi e tessuti a particolari strati apicali. An-

(1) E' evidente che REEVE, riferendosi al destino di questo strato meristemato, usa tale termine nel senso di « dermatogeno » e non nel senso dato da HABERLANDT. Com'è noto il « protoderma » nel suo significato originario non tiene conto del valore istogenetico, potendo dare origine oltre alla epidermide anche ad elementi sottoepidermici.

che SATINA e collaboratori riferiscono che il meristema apicale consiste di « germ layers ».

Effettivamente è possibile che gli strati della túnica e del corpus non abbiano, anche in una stessa specie, un preciso significato istogenetico. Si potrebbe anche pensare che la diversità nella direzione delle segmentazioni che caratterizza le due regioni meristematiche rappresenti un fenomeno semplicemente legato alla particolare forma tipicamente emisferoidale assunta dal meristema apicale, per cui lo strato o gli strati periferici, dove l'incremento superficiale è massimo, sarebbero indotti a segmentarsi prevalentemente in direzione anticlinale, mentre quelli centrali, dove è massimo l'accrescimento in volume, si segmenterebbero secondo direzioni varie, senza che per questo esista una corrispondenza univoca fra determinati strati apicali e tessuti sottostanti.

Tuttavia, pur esprimendo tali riserve sulla validità della teoria in questione, le mie osservazioni non mi autorizzano, almeno per il momento, ad abbandonarla. In base ad esse posso invece concludere che l'apice vegetativo embrionale mostra una regione meristemica propriamente detta, corrispondente a quella che negli apici adulti viene denominata « residual meristem ». In tale regione i territori della « tunica » e del « corpus » sono riconoscibili con tutti i loro attributi: la tunica ad esempio subisce soltanto segmentazioni anticlinali determinando un incremento della superficie fino a portarla alla cosiddetta « area massimale ». Nelle altre regioni il meristema apicale è più o meno in via di differenziamento ed i territori della tunica e del corpus presentano in vario grado quelle modifiche suaccennate, le quali conducono alla individuazione di un primordio fogliare.

E' interessante notare che queste differenze nel meristema apicale sono rilevabili fin dall'inizio del suo sviluppo, quando non ha avuto ancora luogo il sollevamento dell'apice nella sua forma caratteristica. Ciò dimostra effettivamente che la struttura e l'organizzazione dell'apice vegetativo sono strettamente legate al processo di formazione delle foglie. Questa osservazione concorda pienamente con la teoria fogliare di CATALANO, la quale trova in tal modo una conferma anche su basi embriogenetiche.

C) IMPORTANZA DEI PRECOCI RAPPORTI ESISTENTI FRA INIZIALI EPICOTILARI E PROCAMBIO DELL'EPICOTILE.

Una questione riguardante le ultime fasi del differenziamento embrionale fino ad oggi poco chiara è rappresentata dai rapporti che il procambio dei primi abbozzi fogliari stabilisce con quello dell'ipocotile.

NAST (1941) afferma che in *Juglans regia* si forma dapprima un piccolo epicotile sferico con un midollo centrale ed un meristema da cui prendono origine i primordi fogliari. In un secondo momento le tracce dei primi due abbozzi fogliari si mostrano in continuazione con il procambio dell'ipocotile. NAST non dice però in che modo si realizzano questi rapporti. MILLER e WETMORE (1945 a) descrivendo le ultime fasi embriogenetiche del *Phlox drummondii* stabiliscono che il meristema dell'epicotile è isolato dal procambio dell'ipocotile per mezzo delle cellule midollari. In un secondo lavoro (1945 b) i detti AA. descrivono come i primordi delle foglie si uniscono con il tessuto vascolare dell'ipocotile, ma anche in questo caso non è descritta l'origine dei fasci vascolari. Anche le osservazioni di REEVE (1948) sull'embrione di *Pisum sativum*, in cui si afferma che il procambio sorge dal meristema stelare in corrispondenza del nodo cotiledonare e si sviluppa acropetamente nell'epicotile quando questo incomincia a formare l'asse del fusto e si è avuta l'insorgenza del primo abbozzo fogliare, lasciano intendere che inizialmente il meristema apicale è isolato dal procambio dell'ipocotile.

In realtà le presenti ricerche dimostrano chiaramente che i rapporti fra epicotile e procambio dell'ipocotile sussistono fin dal primo apparire delle iniziali epicotilari (fig. 3; Tav. III, 11; Tav. V, 16). Se ciò non è stato mai rilevato fino ad oggi, il fatto si spiega considerando che tutti gli studiosi di embriogenesi hanno basato le loro osservazioni prevalentemente su sezioni longitudinali eseguite nel piano mediano cotiledonare dell'embrione, ossia nel piano normale alla superficie dei cotiledoni. Effettivamente osservando queste sezioni il meristema dell'epicotile si mostra isolato dal procambio dell'ipocotile anche in stadi relativamente avanzati dello sviluppo (Tav. IV, 14; Tav. VII, 22). Se invece le sezioni longitudinali sono eseguite

nel piano mediano intercotiledonare ossia parallelo alla superficie dei cotiledoni, si osserva che fin dall'inizio le iniziali dell'epicotile sono in rapporto con il procambio dell'ipocotile in corrispondenza di due regioni opposte fra loro ed alterne ai cotiledoni, proprio là dove si formeranno i primi due abbozzi fogliari.

Successivamente le iniziali del fascio procambiales appartenente al primo primordio fogliare si palesano in una di queste regioni. Le cellule di uno degli strati profondi del meristema apicale confinanti inferiormente con il procambio dell'ipocotile subiscono delle segmentazioni longitudinali dando luogo ad elementi allungati. E' da notare che le iniziali del fascio procambiales compaiono prima ancora che il rispettivo primordio fogliare si renda palese e l'ulteriore differenziamento di tale fascio procede in senso acropeto.

Il fascio procambiales corrispondente al secondo abbozzo fogliare, che si sviluppa in posizione opposta al primo, segue a questo con le medesime modalità differenzialive, talora a brevissimo intervallo di tempo.

E' quindi chiaro che fra il procambio dell'ipocotile in atto di differenziamento e quello insorgente successivamente nell'epicotile (almeno quello dei primi due abbozzi fogliari) non vi è discontinuità iniziale e che l'ulteriore differenziamento del procambio procede acropetamente nei primi due primordi fogliari appena incipienti.

Tali osservazioni non sono certo prive di interesse e si sarebbe tentati di pensare che la comparsa del procambio nel meristema apicale embrionale possa essere in qualche modo determinata dalla presenza del procambio dell'ipocotile.

Negli apici vegetativi adulti di alcune dicotiledoni e conifere è stato dimostrato che il procambio delle tracce fogliari si differenzia continuamente ed acropetamente dal punto in cui esso è associato con il tessuto vascolare del fusto verso l'apice dove stanno per iniziarsi i primordi associati con queste tracce (ESAU 1942; GUNCKEL e WETMORE 1946 a; MILLER e WETMORE 1946; STERLING 1945, 1947). Alcuni di tali AA., basandosi sulle precedenti osservazioni, hanno avanzato l'ipotesi che il procambio, sviluppandosi acropetamente, possa avere qualche ruolo nella organizzazione dell'apice.

D'altra parte esistono prove sperimentali le quali fanno ritenere che l'apice vegetativo sia come un centro autodifferenziante che controlla lo sviluppo delle parti derivate da esso. Così è stato dimostrato che l'apice può continuare ad accrescersi ed a formare primordi fogliari dopo che sono state interrotte le connessioni procambiali con le regioni sottostanti (BALL 1948; SNOW e SNOW 1947; WARDLAW 1947).

Tuttavia bisogna considerare che fra l'apice vegetativo embrionale e quello adulto esistono indubbiamente delle profonde differenze soprattutto dal punto di vista fisiologico ed è possibilissimo che questi ultimi abbiano raggiunto un alto grado di autonomia.

Non è quindi escluso che il meristema apicale nello stadio embrionale, quando è privo di qualsiasi differenziamento, possa essere riguardato come una regione differenziantesi sotto il controllo di tessuti sottostanti con i quali è in rapporto diretto (procambio dell'ipocotile) ed il cui differenziamento è già in atto.

RIASSUNTO

E' stato studiato il differenziamento embrionale di tre specie di dicotiledoni, con particolare riguardo al tessuto procambiale ed all'apice epicotilare. In tutti i casi è stato osservato che il procambio fa la sua prima comparsa nella regione radicale dell'embrione per estendersi successivamente all'ipocotile e quindi ai cotiledoni. Anche il parenchima corticale presenta tali modalità differenziate.

In base a tali osservazioni ed al fatto che il meristema apicale dell'epicotile è l'ultima regione a differenziarsi, si è concluso che, almeno in una prima fase, il differenziamento dell'embrione procede in senso acropeto. Si è sottolineata l'importanza di tale fatto, il quale denota una sorta di gradiente di differenziamento esistente lungo l'asse dell'embrione e si è pensato che tale gradiente possa essere la risultante di una analoga situazione biochimica.

Riguardo alla struttura ed alla differenziazione del meristema epicotilare è stato possibile concludere che fin dalle prime

fasi del suo sviluppo si può distinguere in esso una regione meristemica propriamente detta da altre regioni dove il meristema è più o meno in atto di differenziamento. Nella prima regione è possibile riconoscere una « tunica » monostratificata (*Koelreuteria*, *Cardiospermum*) o bistratificata (*Cassia*) ed un « corpus », con tutti gli attributi che vengono assegnati ai due territori meristemici in oggetto. Così la tunica di tale regione non presenta mai segmentazioni periclinali. Nelle altre regioni invece, dove il meristema è più o meno all'inizio del suo differenziamento, nella tunica e nel corpus hanno luogo delle modifiche che conducono alla individuazione di un determinato abbozzo fogliare. Tali modifiche consistono nelle segmentazioni periclinali riscontrabili nella tunica, le quali determinano un aumento del numero degli strati, di cui quello esterno è interpretabile come « dermatogeno ». E' stato notato che nella tunica bistratificata sia lo strato interno che quello esterno si segmentano secondo tale direzione. Il più importante cambiamento presentato dal corpus è dato dalla comparsa delle iniziali del fascio procambiale fogliare.

Riguardo ai rapporti che il procambio dell'epicotile stabilisce con quello della regione assile dell'embrione, è stato possibile dimostrare che fin dal primo apparire delle iniziali epicotilari queste sono in rapporto con il procambio dell'ipocotile in corrispondenza delle due regioni dove sorgeranno i primi due abbozzi fogliari, ossia in posizione alternà ai cotiledoni.

Successivamente le iniziali del fascio procambiale appartenente a ciascuno di questi due primi primordi si originano da elementi del corpus confinanti inferiormente con il procambio dell'ipocotile.

Il differenziamento di tale fascio procambiale ha inizio quando il primordio corrispondente è ancora invisibile e precede ulteriormente in senso acropeto nell'abbozzo fogliare in via di sviluppo.

E' stata discussa l'importanza di tali reperti tenendo presente quanto si conosce sugli apici vegetativi adulti. E' stata avanzata l'ipotesi che il meristema apicale, almeno nello stadio embrionale, possa rappresentare come un centro di sviluppo non ancora autonomo e suscettibile di risentire gli stimoli pro-

venienti da regioni sottostanti (tessuto procambiale ipocotilare) già in atto di differenziamento.

SUMMARY

The embryonic differentiation of three species of dicotyledons was studied with special reference to the procambial tissue and the epicotylous apices. In all cases it was observed that the procambium made its first appearance in the radical region of the embryo, extending successively to the hypocotyl and then to the cotyledons. The cortical parenchyma also shows this pattern of differentiation.

On the basis of these observations and the fact that the apical meristem of the epicotyl is the last region to become differentiated, it is concluded that, at least in the first phase, the differentiation of the embryo proceeds in an acropetalous direction. Thus the importance of this fact denoting the existence of a type of differentiation gradient along the embryonic axis is stressed, and it is thought that this gradient could be the result of an analogous biochemical situation.

With regard to the structure and differentiation of the epicotylous meristem, it is possible to conclude that, at the end of the first phases of its development, a meristematic region can be seen distinct from other regions where the meristem is more or less in the stages of differentiation. In the first region it is possible to recognise a single-layered «tunica» (*Koelreuteria*, *Cardiospermum*) or two-layered, and a «corpus» with all the attributes usually assigned to the true meristematic regions under discussion: the tunica of this region never shows periclinal segmentations. In the other regions, however, where the meristem is more or less at the start of its differentiation, in the tunica and in the corpus modifications take place which lead to the specification of a determined leaf primordium. These modifications consist of periclinal segmentations seen in the tunica determining the increase in the number of layers, of which the external can be interpreted as the dermatogenic layer. It was noted that in the two-layered tunica both the internal and external layers segment in this manner. The most important

change in the corpus is the appearance of the procambial leaf bundle.

With regard to the relation that the procambium of the epicotyl establishes with that of the axile region of the embryo, it was possible to demonstrate that, from the first appearance of the epicotyl initials, these are related to the procambium of the hypocotyl in correspondence with the two regions where the first two leaf primordia develop, or alternating in position with the cotyledons.

Subsequently the initials of the procambial bundle pertaining to each of these two primordia originate from the elements of the corpus bordering inferiorly on the procambium of the hypocotyl.

The differentiation of these procambial bundles is initiated when the corresponding primordium is still invisible, and then proceeds in an acropetalous direction in the developing leaf primordium.

The importance of these findings is discussed taking into account the knowledge of the adult vegetative apices. The hypothesis is put forward that the apical meristem, at least in the embryonic stage, can be represented as a developmental centre not yet autonomous and still susceptible to the differentiating stimuli coming from the underlying regions (hypocotylous procambial tissue) already in process of differentiation.

BIBLIOGRAFIA

- BALL E. - 1948 - Differentiation in the primary shoots of *Lupinus albus* L. and of *Tropaeolum majus* L. *Soc. Expt. Biol. Symposya*. No 2. *Growth*: 246.
- RAIN H. F. e DERMEN H. - 1944 - Sectorial polyploidy and phyllotaxy in the cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.). *Amer. Jour. Bot.* 31, 581.
- CATALANO G. - 1939 - Teoria generale della foglia. *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*.
- DERMEN H. - 1945 - The mechanism of colchicine-induced cytohistological changes in cranberry. *Amer. Jour. Bot.* 32, 387.

- DERMEN H. - 1947 - Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. *Amer. Jour. Bot.* 34, 32.
- DERMEN H. e BAIN H. F. - 1944 - A general cytohistological study of colchicine polyploidy in cranberry. *Amer. Jour. Bot.* 31, 451.
- ESAU K. - 1942 - Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. I. The procambium. *Amer. Jour. Bot.* 29, 738.
- FOSTER A.S. - 1941 - Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. *Bull. Torrey Bot. Cl.* 68, 339.
- GUNCKEL J. E. e WETMORE R. H. - 1946 - Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium. *Amer. Jour. Bot.* 33, 285.
- JOHANSEN D.A. - 1950 - Plant embryology. *The chronica Botanica Co., Waltham, Massachussets* (U.S.A.).
- LANGDON D. M. - 1934 - Embryogeny of *Carya* and *Juglans*; a comparative study. *Bot. Gaz.* 96, 93.
- LOOMIS W. E. - 1953 - Growth and differentiation in Plants. Ed. Walter E. Loomis. *The Iowa State Coll. Press. Ames, Iowa* (U.S.A.).
- MILLER H. A. e WETMORE R. H. - 1945a - Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. I. The embryo. *Amer. Jour. Bot.* 32, 588.
- MILLER H. A. e WETMORE R. H. - 1945b - Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. II. The seedling. *Amer. Jour. Bot.* 32, 628.
- MILLER H. A. e WETMORE R. H. - 1946 - Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. III. The apices of the mature plant. *Amer. Jour. Bot.* 33, 1.
- NAST C. G. - 1941 - The embryogeny and seedling morphology of *Juglans regia* L. *Lilloa* 6, 163.
- PELLEGRINI O. - 1954 - I primi stadi dello sviluppo embrionale in *Cardiospermum hirsutum* Willd. (Sapindaceae) *Delpinoa* (n. s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*) 7, I.
- PELLEGRINI O. - 1954 - Ricerche embriologiche sulla famiglia delle Caesalpiniaceae: lo sviluppo dell'endosperma e dell'embrione in *Cassia acutifolia* Del. *Delpinoa* (n. s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*), 7, 137.

- PELLEGRINI O. - 1955 - Le leggi dello sviluppo embrionale in *Cardiospermum hirsutum* Willd. (Sapindaceae). *Delpinoa* (n. s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*) 8, 11.
- PELLEGRINI O. - 1955 - Lo sviluppo embrionale in *Koelreuteria paniculata* Laxm. (Sapindaceae). *Delpinoa* (n. s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*) 8, 185.
- PHILIPSON W. R. - 1949 - The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 24 (1), 21.
- REEVE R. M. - 1948 - The tunica-carpus concept and development of shoot apices in certain dicotyledons. *Amer. Jour. Bot.* 35, 65.
- SATINA S. - 1944 - Periclinal chimeras in *Datura* in relation to development and structure (a) of the style and stigma (b) of calix and corolla. *Amer. Jour. Bot.* 31, 493.
- SATINA S. - 1945 - Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development and structure of the ovule. *Amer. Jour. Bot.* 32, 72.
- SATINA S. e AVERY A. G. - 1940 - Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. *Amer. Jour. Bot.* 27, 895.
- SATINA S. e BLAKESLEE - 1941 - Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower. *Amer. Jour. Bot.* 28, 862.
- SATINA S. e BLAKESLEE - 1943 - Periclinal chimeras in *Datura* in relation to development of the carpel. *Amer. Jour. Bot.* 30, 453.
- SNOW M. e SNOW R. - 1947 - On the determination of leaves. *New Phytol.* 46, 5.
- SOUÈGES R. - 1921 - Embryogénie des Boragacées. Les premiers termes du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida* Schlecht. *C. R. Acad. Sci. Paris* 173, 726.
- SOUÈGES - 1921 - Embryogénie des Boragacées. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida* Schlecht. *C. R. Acad. Sci. Paris* 173, 848.
- SOUÈGES R. - 1924 - Développement de l'embryon chez le *Sagina procumbens* L. *Bull. Soc. Bot. France* 71, 590.
- SOUÈGES R. 1927 - Embryogénie des Legumineuses. Développement du proembryon chez le *Trifolium minus* Rehl., *C. R. Acad. Sci. Paris* 184, 1018.

- SOUÈGES R. - 1927 - Embryogénie des Legumineuses. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Trifolium minus* Rehl. *C. R. Acad. Sci. Paris* 184, 1196.
- SOUÈGES R. - 1925 - Développement de l'embryon che le *Sedum acre* L. *C. R. Acad. Sci. Paris* 181, 521.
- SOUÈGES R. - 1934 - L'hypophyse et l'epiphyse; les problemes d'histogénèse qui leur sont liés. II. L'epiphyse; importance générale de cette notion chez les Dicotyledones. *Bull. Soc. Bot. France* 81. 769.
- SOUÈGES R. - 1939 - Embryogénie et Classification. Deuxième fasc., *Hermann et C. Edit. Paris*.
- STERLING C. - 1945 - Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. II. Vascular development in relation to phyllotaxis. *Amer. Jour. Bot.* 32, 380.
- STERLING C. - 1947 - Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. II. Vascularization. *Amer. Jour. Bot.* 34, 272,
- WARDLAW C. W. - 1947 - Experimental investigations of the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce. *Roy. Soc. London, Phil. Trans. Ser. B.* 232, 343.
- VAROSSIEAU W. W. - 1940 - On the development of the stem and the formation of leaves in *Coffea species*. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg.* 50, 115.

SPIEGAZIONI DELLE TAVOLE

TAVOLA I

Sezioni longitudinali dell'embrione di *Cassia acutifolia* riproducenti quattro stadi successivi del primo differenziamento procambiale. Nella figura 2 si possono notare, nella regione intercotiledonare, le iniziali dell'epicotile segmentatesi in direzione periclinale. E' evidente, in questa prima fase, il senso acropeto del differenziamento embrionale.

TAVOLA II

Sezioni trasversali in serie dell'embrione di *Cassia acutifolia*, nelle quali si può osservare l'andamento del procambio ancora indifferenziato, dall'estremità radicale (fig. 5) ai cotiledoni in via di sviluppo (figg. 8, 9, 10).

TAVOLA III

Sezioni longitudinali eseguite nel piano intercotiledonare dell'embrione di *Cassia acutifolia*, riproducenti due stadi successivi del differenziamento epicotilare. Si osservino i precoci rapporti esistenti fra procambio dell'ipocotile e meristema apicale, prima ancora che si sviluppi l'abbozzo della prima foglia.

TAVOLA IV

Fig. 13 — L'apice epicotilare dell'embrione maturo di *Cassia acutifolia* visto in sezione longitudinale intercotiledonare. Si osservino negli strati interno ed esterno della tunica le segmentazioni periclinali, le quali individuano l'area pertinente al primordio della prima foglia.

Fig. 14 — L'epicotile di *Cassia acutifolia* nello stadio della figura precedente, visto in sezione longitudinale cotiledonare. Si può osservare che il procambio dell'ipocotile e dei cotiledoni è isolato dal meristema apicale.

TAVOLA V

Fig. 15 — Sezione longitudinale riproducente la regione intercotiledonare dell'embrione di *Koelreuteria paniculata* all'inizio della segmentazione delle iniziali epicotilari.

Fig. 16 — Meristema apicale dell'embrione di *Koelreuteria paniculata* visto in sezione longitudinale intercotiledonare. Si possono osservare i precoci rapporti esistenti fra il detto meristema, ancora sprovvisto di abbozzi fogliari, ed il procambio dell'ipocotile.

Fig. 17 — Epicotile di *Koelreuteria paniculata* nell'embrione maturo con gli abbozzi delle prime due foglie.

TAVOLA VI

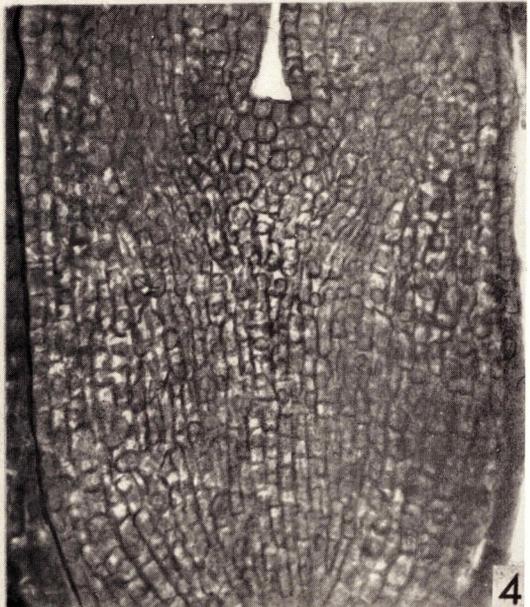
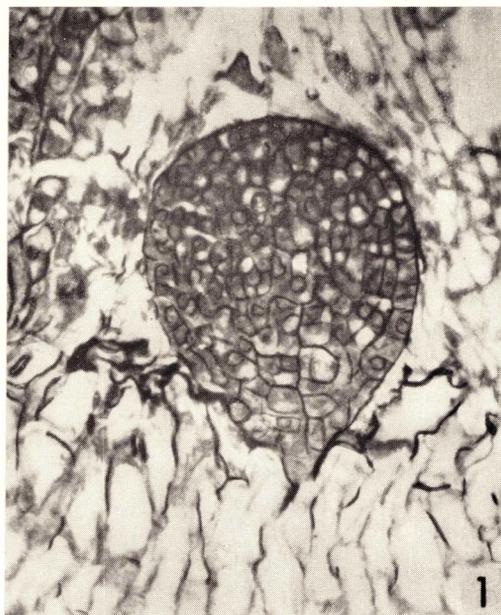
Fig. 18 — Embrione di *Cardiospermum hirsutum* ancora a simmetria assile, nel quale incomincia ad individuarsi la regione centrale da cui si differenzierà il cilindro centrale dell'asse radicale-ipocotilare. Si può osservare che questi precoci differenziamenti hanno inizio nella regione basale dell'embrione.

Fig. 19 — Embrione con i cotiledoni in pieno sviluppo, nel quale la regione centrale, ben distinta dal parenchima corticale, incomincia a differenziare in posizione periferica le iniziali procambiali.

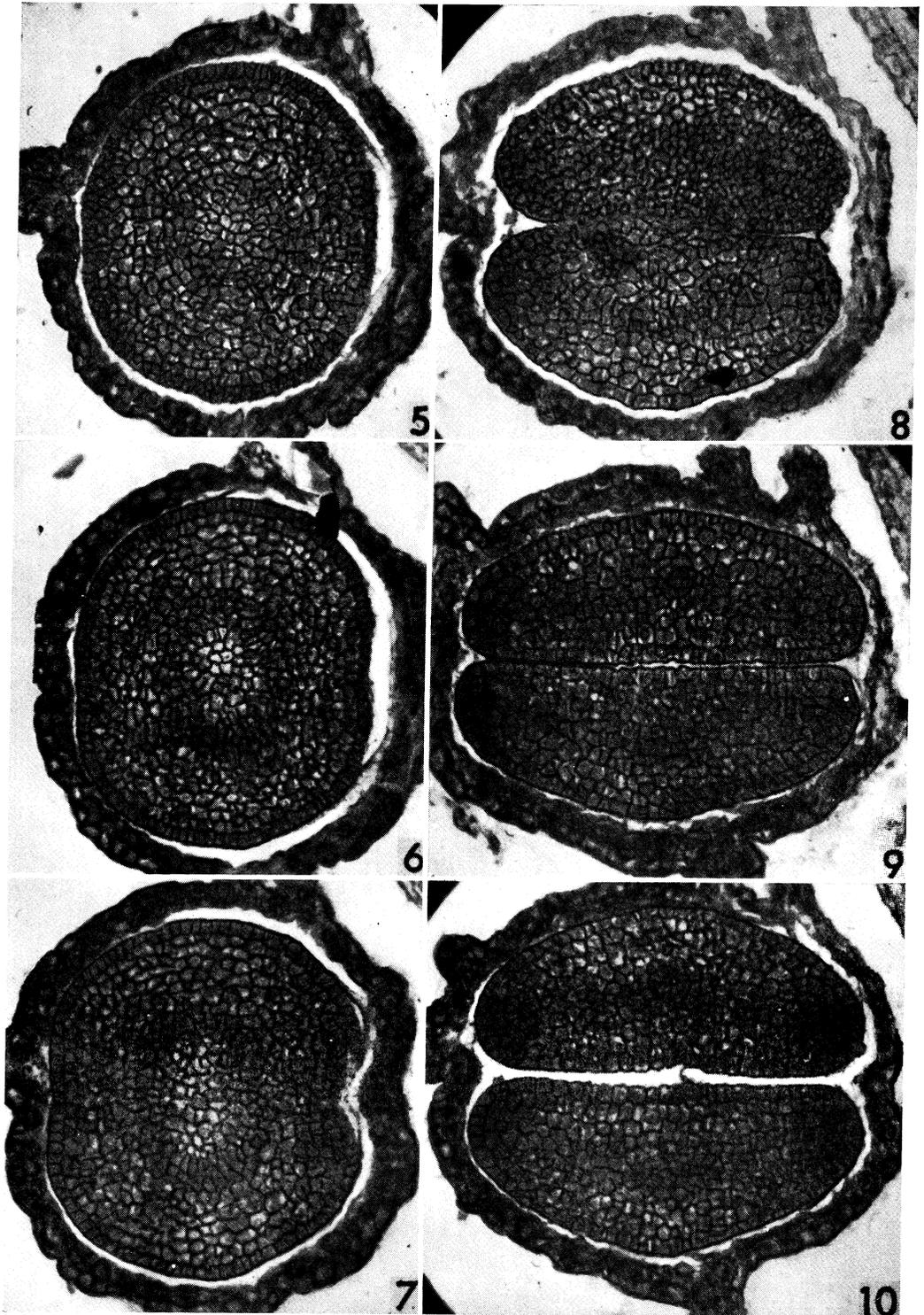
Fig. 20 — Meristema apicale epicotilare ancora indifferenziato in rapporto con il procambio dell'ipocotile.

TAVOLA VII

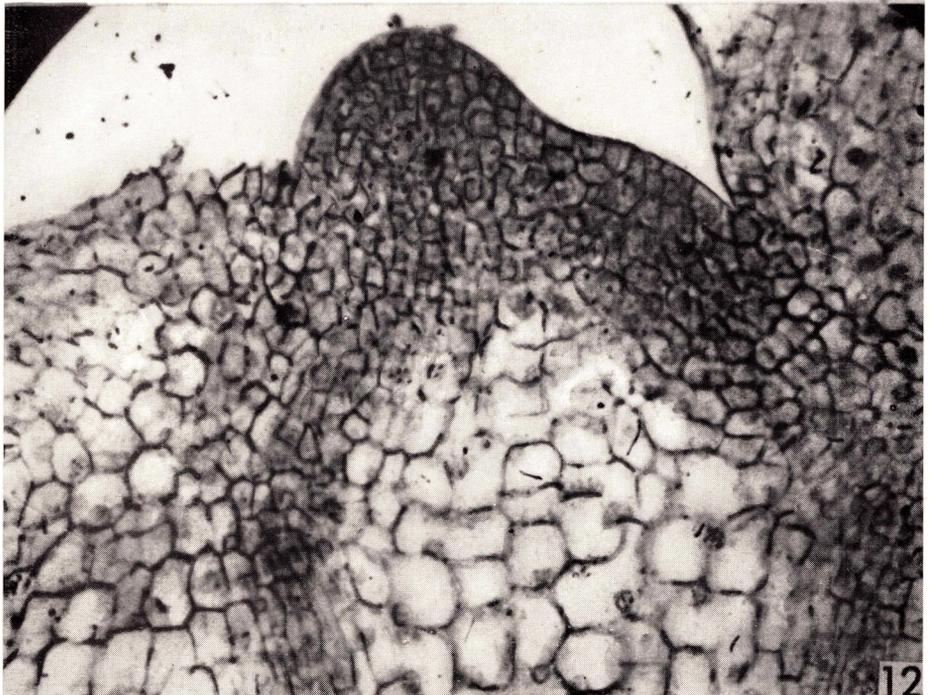
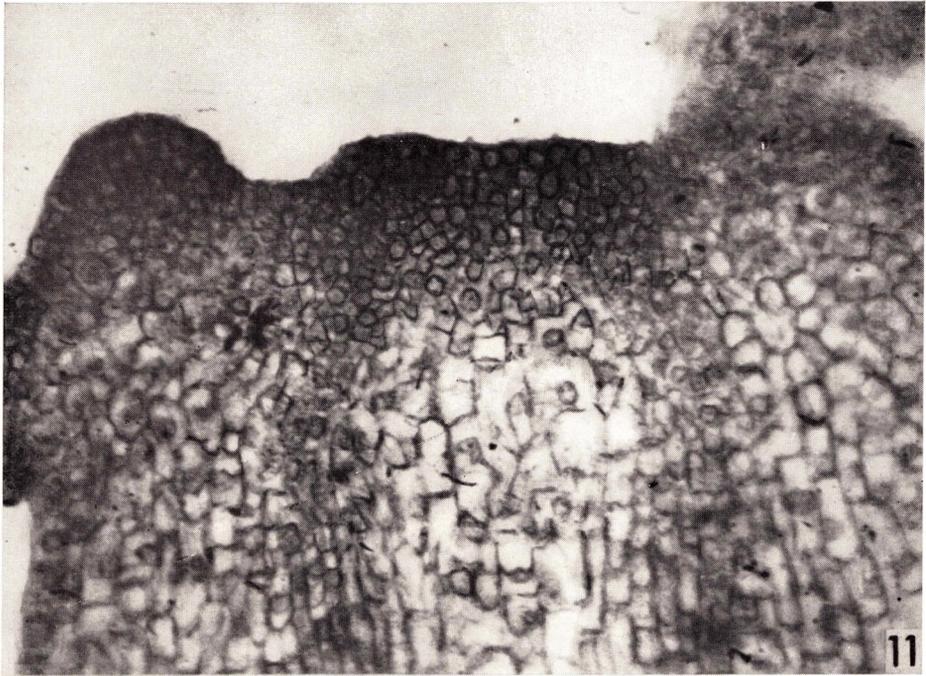
L'inizio del differenziamento dei primi due abbozzi fogliari nell'embrione di *Cardiospermum hirsutum*, visto in due sezioni longitudinali, eseguite nel piano intercotiledonare (fig. 21) ed in quello cotiledonare (fig. 22) dell'embrione.



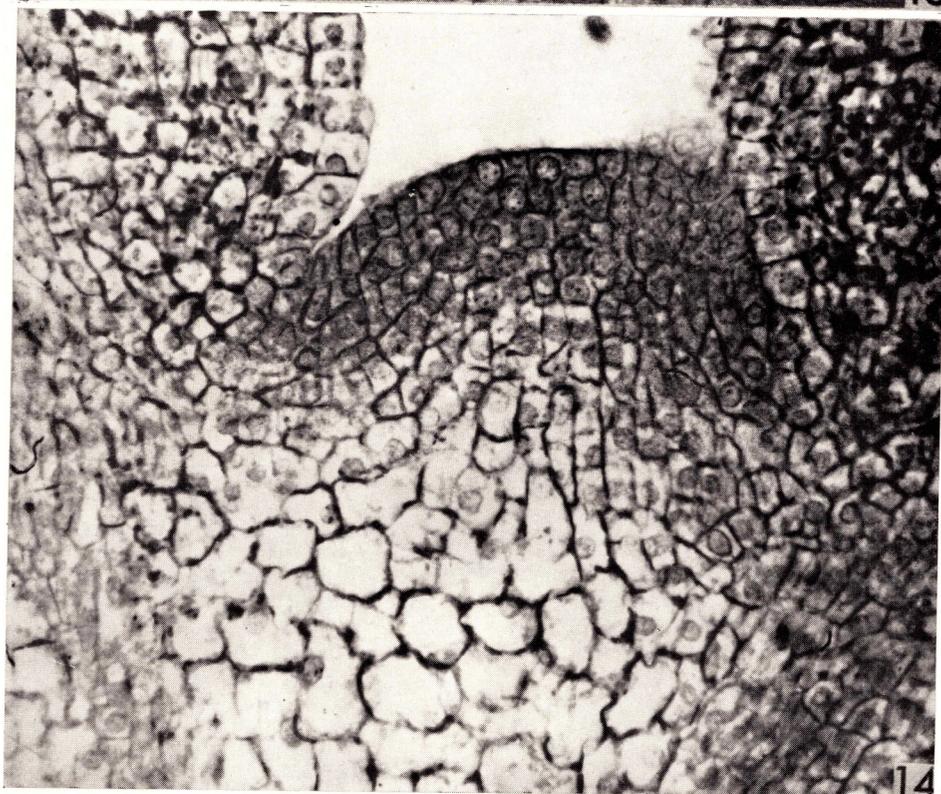
O. PELLEGRINI - Il differenziamento del procambio ecc.

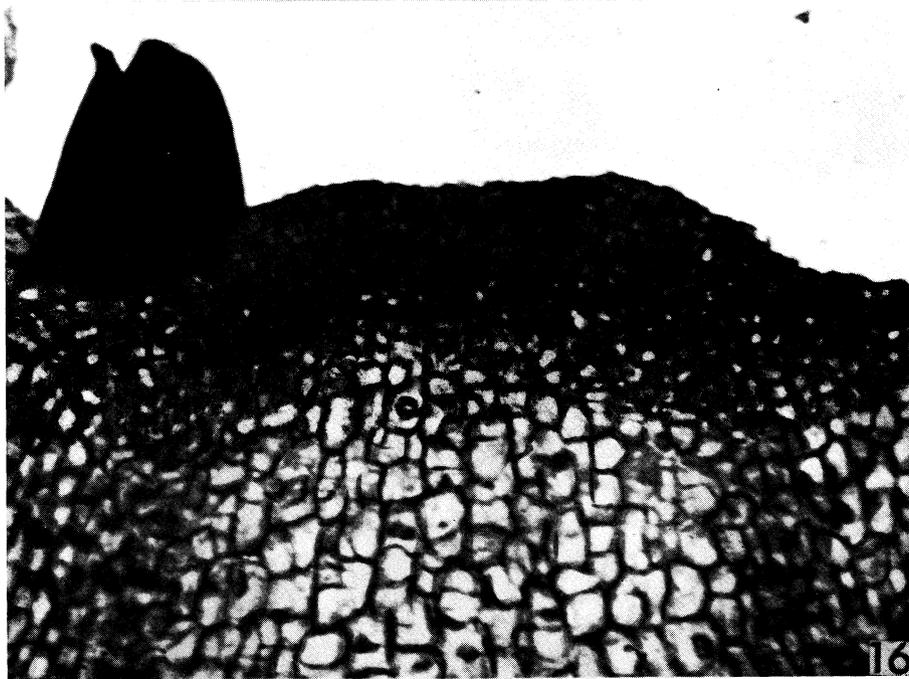


O. PELLEGRINI - Il differenziamento del procambio ecc.

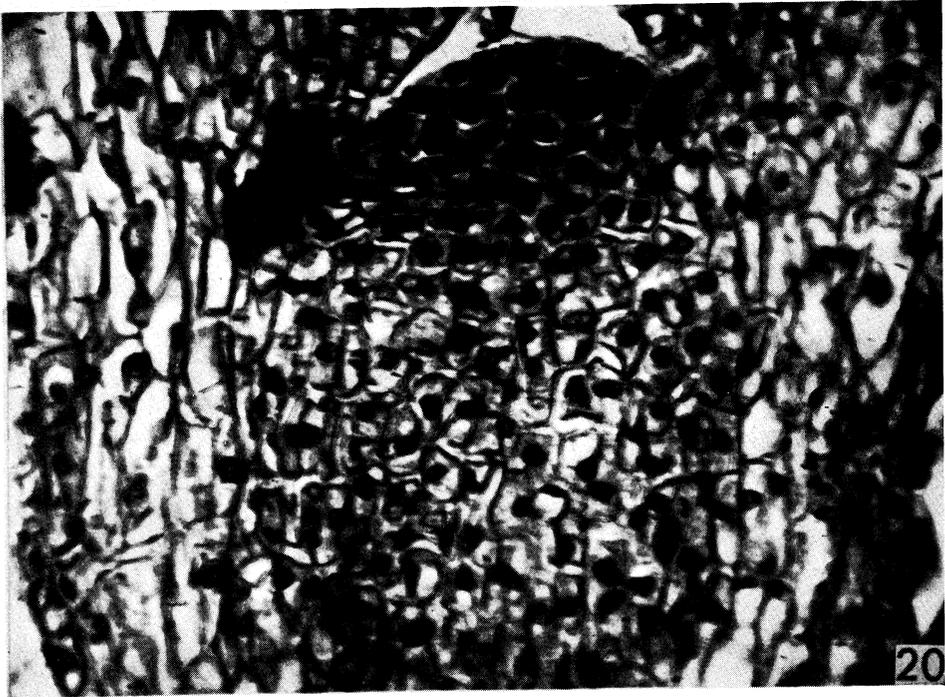
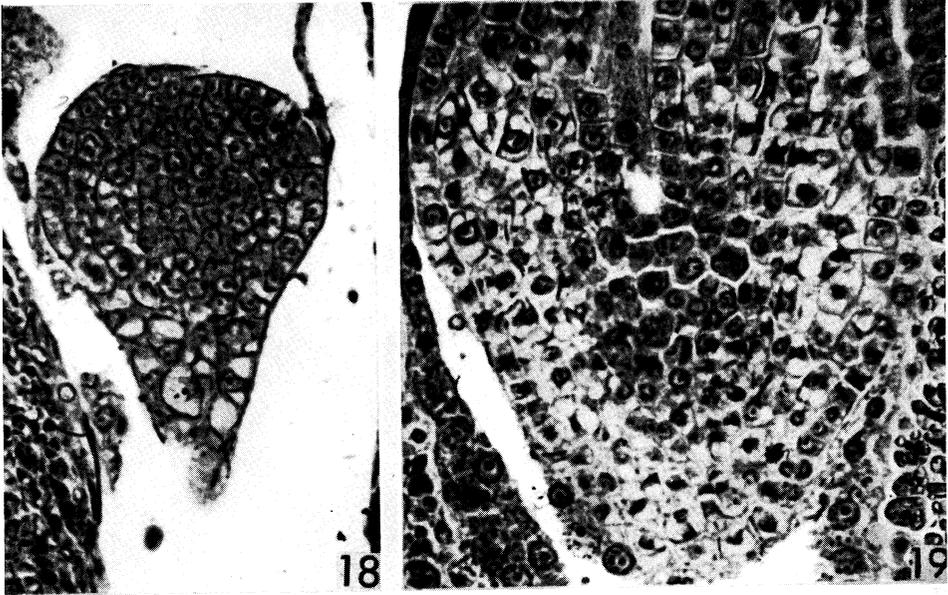


O. PELLEGRINI - Il differenziamento del procambio ecc.

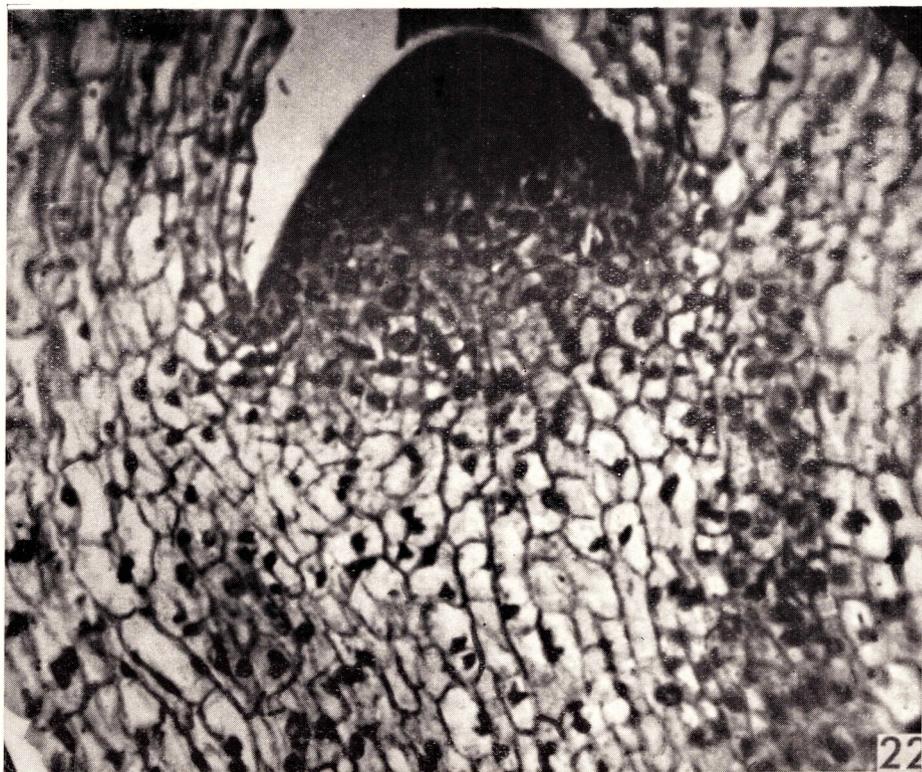
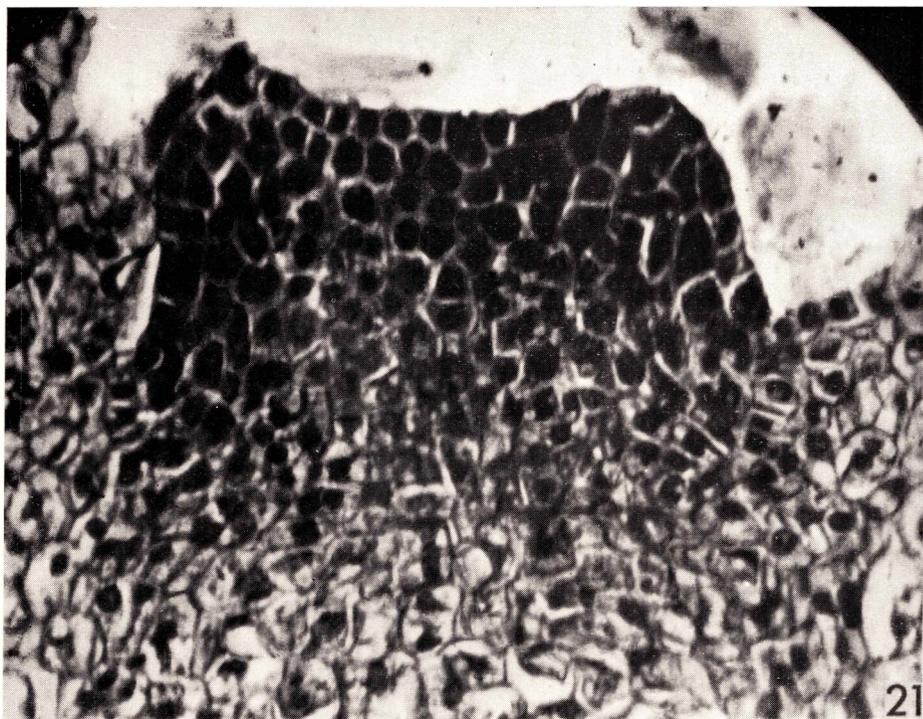




O. PELLEGRINI - Il differenziamento del procambio ecc.



O. PELLEGRINI - Il differenziamento del procambio ecc.



O. PELLEGRINI - Il differenziamento del procambio ecc.

