

ORESTE PELLEGRINI

Rapporti fra cotiledoni e disposizione delle prime foglie dell'epicotile

PREMESSA

In un precedente lavoro su alcune anomalie cotiledonari di *Dianthus cariophyllus* (PELLEGRINI 1957) notai fra l'altro che nei casi di plantule con cotiledoni aberranti la disposizione delle prime foglie dell'epicotile era diversa da quella decussata normale. Così ad esempio nelle plantule tricotili si formava un primo verticillo di tre foglie anzichè di due, mentre nei casi di monocotilia si sviluppava una prima foglia in posizione opposta al cotiledone.

Fatti del genere furono segnalati da vari Autori che si occuparono di plantule con numero di cotiledoni diverso dalla norma (LUTZ in *Anagallis arvensis*, 1911; HOLDEN e BEXON in *Cheiranthus Cheiri*, 1918; BEXON in *Sinapis alba*, 1925). Nessuno si è però, a quanto io sappia, soffermato ad indagare il fenomeno che certamente riveste un particolare interesse, potendo essere inquadrato nel problema molto più generale che concerne le cause determinanti la disposizione delle foglie sull'apice dei germogli.

Per tale motivo ho creduto interessante riportare e discutere i vari casi da me osservati in *Dianthus cariophyllus*, onde cercare di chiarire i rapporti esistenti fra cotiledoni e disposizione delle prime foglie epicotilari. Ho inoltre seguito in tali casi il successivo andamento della fillotassi per vedere se le suddette anomalie persistono o se, viceversa, si ha un ritorno alla fillotassi normale ed in quest'ultima eventualità, in che modo si realizza questo ritorno.

OSSERVAZIONI ED INTERPRETAZIONE
DEI RAPPORTI ESISTENTI FRA COTILEDONI
E DISPOSIZIONE DELLE PRIME FOGLIE
NELLA PLANTULA DI *DIANTHUS CARIOPHYLLUS* L.

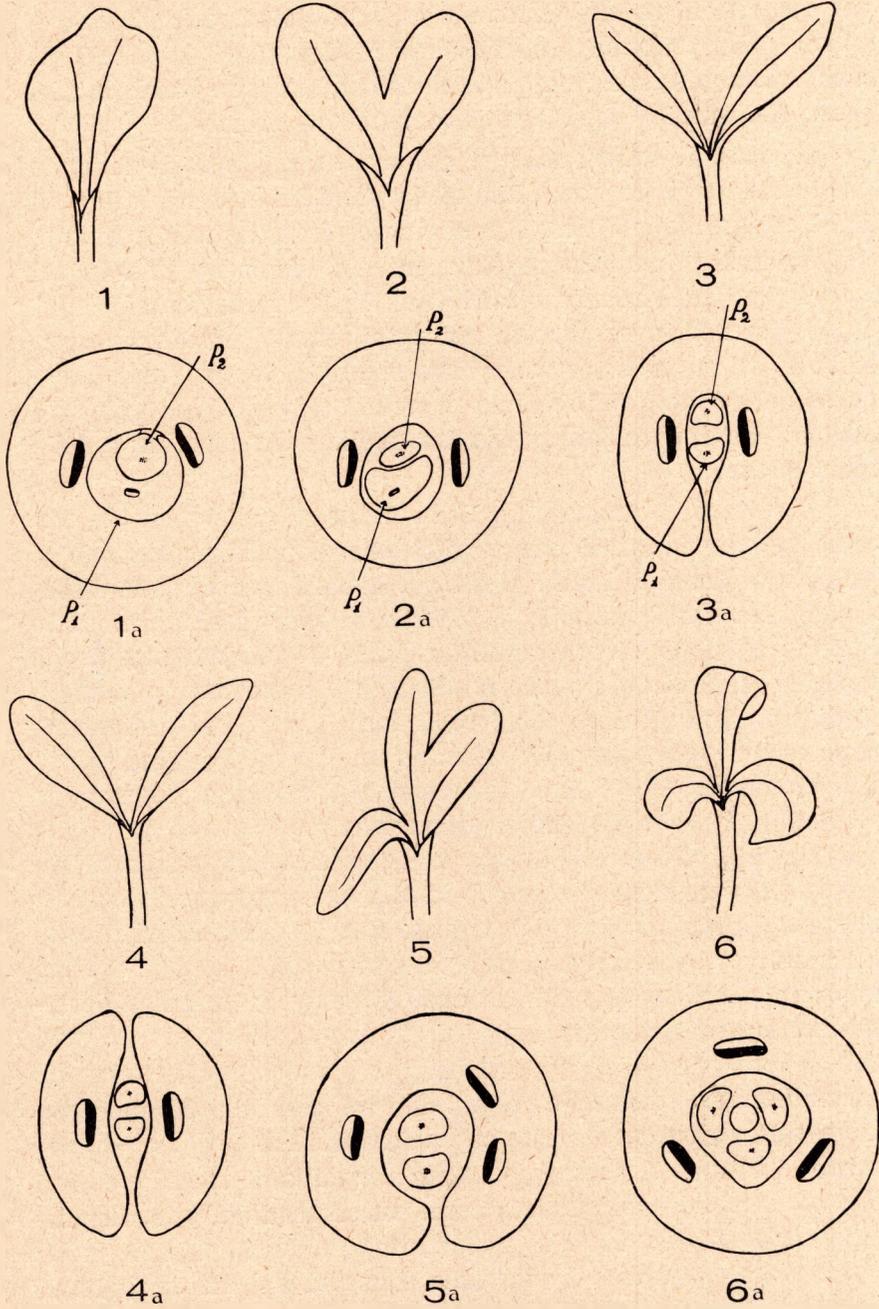
La plantula di *Dianthus cariophyllus* presenta varie anomalie cotiledonari. Oltre ai casi di tricotilia e di monocotilia, questi ultimi molto meno frequenti dei primi, si osservano plantule cosiddette emitricotili, nelle quali cioè uno dei cotiledoni è normale mentre l'altro presenta una fissurazione longitudinale mediana più o meno profonda; in altre specie, che chiamai emidicotili (PELLEGRINI l.c.), i cotiledoni presentano una unione unimarginale basale più o meno pronunciata, in modo da dare l'impressione di un solo cotiledone più o meno fissurato lungo la costola mediana. In tutti questi vari casi la disposizione delle prime foglie assume caratteri diversi.

Nelle plantule dicotili normali le prime due foglie sorgono allo stesso livello ed in posizione alterna con i due cotiledoni (figg. 4, 4a), formando con le seguenti coppie una regolare fillo-tassi decussata. Nelle plantule tricotili generalmente il primo verticillo è formato da tre foglie disposte in alternanza con i tre cotiledoni (figg. 6, 6a). Ciascuna di esse presenta un fascio vascolare mediano che si continua nell'ipocotile alternandosi con i fasci provenienti dai cotiledoni. Anche nella regione dell'ipocotile si ha quindi una struttura diversa da quella normale.

Nelle plantule monocotili la piumetta si fa strada attraverso il tubo cotiledonare che è molto ben rappresentato. In un primo momento essa consta del primordio della prima foglia che si sviluppa in posizione opposta al cotiledone. Quello della

Disegni dei vari tipi di plantule di *Dianthus cariophyllus* (figg. 1, 2, 3, ecc.) ciascuno accompagnato da una sezione trasversale eseguita a livello della piumetta (figg. 1a, 2a, 3a, ecc.), per mostrare i rapporti fra cotiledoni e disposizione delle prime foglie.

Spiegazioni dettagliate nel testo.



seconda foglia sorge dopo un notevole intervallo di tempo ed a 180° rispetto al primo, formando quindi, almeno nello stadio iniziale dello sviluppo, una fillostasi distica (figg. 1, 1a). Il secondo primordio si sviluppa a stretto contatto con i margini del primo dai quali è quasi completamente inguainato.

Nei casi di emitricotilia le prime due foglie si dispongono regolarmente in coppia come nella dicotilia normale (figg. 5, 5a). Le plantule emidicotili sono invece interessanti in quanto tali foglie si presentano regolarmente in coppia nei casi in cui i cotiledoni presentano soltanto una lieve unione basale (figg. 3, 3a). Quando invece questa unione si estende più o meno verso l'alto, allora si osserva un lieve scarto di tempo fra la comparsa del primo e del secondo primordio (figg. 2, 2a), una condizione che appare intermedia fra quelle della dicotilia e della monocotilia.

Il successivo andamento della fillostasi nelle plantule con varie anomalie cotiledonari mostra che, dopo la produzione di un certo numero di foglie, si ritorna in ogni caso verso la disposizione decussata normale. Lo studio di una plantula tricotile è molto istruttivo a tale riguardo perchè ci rende conto in che modo si realizza questo ritorno. Si forma dapprima un verticillo di tre foglie alterne con i cotiledoni, le quali si presentano concresciute alla base, dove formano una sorta di guaina aperta che circonda l'apice. Successivamente si sviluppa un secondo verticillo di tre foglie che si alternano con le prime tre. Nella fot. 2 si può notare che queste foglie, ancora allo stadio di abbozzi, sono anch'esse concresciute alla base, ma questo concrescimento interessa stavolta soltanto due di tali abbozzi, i quali risultano in tal modo spostati da una parte, lasciando il terzo quasi in posizione opposta ad essi. Si vengono quindi a determinare sul meristema apicale, fra il primordio isolato e quelli concresciuti, due spazi opposti fra loro o quasi, dove si formano le iniziali meristematiche del più giovane verticillo, il quale stavolta sarà costituito da due soli primordi (fot. 2, p). In questo modo si compie il passaggio da un verticillo di tre a quello di due ed è facile comprendere come successivamente la disposizione delle foglie segua la decussazione normale. Nella fot. 1, che è stata eseguita a livello della sommità apicale, le foglie di entrambi i verticilli risultano libere.

Dalle precedenti osservazioni appare evidente che fra assetto cotiledonare e disposizione delle prime foglie devono indubbiamente sussistere dei rapporti. Cercheremo adesso di vedere se questi rapporti hanno una qualche analogia con quelli esistenti fra foglie e foglie sull'apice dei germogli.

Già HOFMEISTER (1868) enunciò una famosa regola secondo cui una foglia sorge nel più ampio spazio o depressione fra le foglie preesistenti o fra altri membri che circondano l'apice, nel nostro caso i cotiledoni. Questo concetto fu in seguito sviluppato da VAN ITERSON (1907) il quale elaborò una sua teoria geometrica, che fu poi ripresa da SNOW M. e SNOW R.. Questi Autori, in una serie di esperimenti (1931, 1933, 1935) mediante tecniche chirurgiche, riuscirono a modificare la fillostasi di alcune specie, dimostrando, in accordo con la teoria di VAN ITERSON, che la disposizione di un primordio è influenzata da quella dei più vecchi. Essi formularono quindi una loro teoria chiamata dell'*available space*, secondo la quale un primordio si sviluppa nello spazio fra due primordi precedenti. Tale spazio per poter essere *utilizzabile* deve aver raggiunto le due seguenti condizioni: 1) deve possedere una certa minima ampiezza; 2) deve trovarsi ad una certa minima distanza dalla sommità apicale.

Secondo altri Autori il problema può essere spiegato in termini fisiologici. Così WARDLAW (1949), sviluppando il concetto di SCHOUTE (1913) dei campi fisiologici, ammette che sia la sommità apicale che i primordi fogliari determinino, per l'elaborazione di qualche sostanza diffusibile verso il basso, dei campi inibitori, per cui nuovi abbozzi fogliari possono sorgere soltanto nella regione del meristema apicale che giace al di là della sfera di inibizione. Come giustamente fanno rilevare WETMORE e WARDLAW (1951) i risultati di SNOW sono perfettamente compatibili con il concetto di campo di inibizione. Infatti anche secondo la teoria fisiologica un nuovo primordio si svilupperà fra due primordi più vecchi in uno spazio sufficientemente ampio e ad una determinata distanza dall'apice.

Sulla base della teoria dell'*available space* potrebbero forse spiegarsi le variazioni che si osservano in *Dianthus carioophyllus* nella disposizione delle prime foglie in conseguenza delle

variazioni dell'assetto cotiledonare, considerando che queste ultime comportino delle modifiche nella determinazione del primo o dei primi *spazi utilizzabili* sul meristema apicale. Alcune considerazioni però sui rapporti esistenti fra tale meristema ed i cotiledoni — in particolare la base di questi — dimostrano chiaramente che tali rapporti sono diversi da quelli che si stabiliscono fra foglie e foglie sull'apice dei germogli e che essi non si lasciano spiegare con una teoria puramente spaziale.

In primo luogo i primordi cotiledonari non si inseriscono sull'apice dell'epicotile, ma circondano questa regione il cui differenziamento è ancora di là da venire, contraendo invece rapporti diretti con l'ipocotile. Bisogna inoltre considerare che in moltissimi casi, come ho dimostrato nelle plantule di *Dianthus cariophyllus*, il cotiledone o i cotiledoni formano alla loro base una guaina o un tubo cotiledonare, talora l'una e l'altro insieme, che circondano completamente la regione epicotilare ancora ad uno stadio meristemato del tutto indifferenziato. Per tale fatto non si saprebbe in tali casi dove localizzare lo spazio o gli spazi utili per la prima o le prime foglie. Lo stesso VAN ITERSON non sa spiegare, secondo la sua teoria geometrica, perchè in una plantula di *Asphodelus luteus* la prima foglia assume la posizione opposta al cotiledone, il quale presenta una guaina che circonda completamente l'epicotile.

Secondo CATALANO (1956) nel cotiledone, unico in tutte le Spermatofite, si distingue una parte libera o «fronda cotiledonare», la quale può subire tutte le variazioni possibili, ed una regione basale o «fillopodio cotiledonare» che stabilisce rapporti con i fillopodii delle prime foglie della piumetta. La fronda corrisponde a ciò che comunemente va sotto il nome di «cotiledone», mentre il fillopodio cotiledonare rappresenta la regione superiore dell'ipocotile. E' proprio la regione fillopodiale del cotiledone che influisce sulla posizione delle frondi successive.

Effettivamente in molti casi la disposizione delle prime foglie si dimostra correlata alla organizzazione che presenta il fillopodio cotiledonare per cui è da pensare che questa regione abbia una importanza non trascurabile nel determinare la struttura dell'epicotile. Nei casi di monocotilia però la regione fillopodiale non differisce strutturalmente da quella che si osserva nella dicotilia e ciò nondimeno nei due tipi di plantule si osser-

vano delle differenze nella disposizione delle prime due foglie. E' vero che anche nelle plantule monocotili le prime due foglie si dispongono in posizione alterna con i due fasci cotiledonari; non si spiega però perchè fra queste due foglie s'interponga un determinato intervallo di tempo che porta sempre allo sviluppo di una prima foglia in posizione opposta al cotiledone.

A tale proposito riesce istruttivo il caso di emidicotilia riportato nelle figg. 2 e 2a, nel quale i cotiledoni presentano l'unione unimarginale piuttosto pronunciata. In tale plantula l'intervallo di tempo fra le prime due foglie è anche rappresentato come nella monocotilia, ma in misura minore, ciò in accordo con la condizione di queste plantule che appare intermedia fra quelle della monocotilia e della dicotilia. Questo rilievo è molto interessante in quanto dimostrerebbe che i cotiledoni hanno effettivamente di per sè stessi un'azione nel determinare i caratteri della disposizione delle prime foglie e che tali caratteri non sono la conseguenza di particolari condizioni spaziali che si realizzano sul meristema epicotilare, le quali nel caso di emidicotilia riportato non si dimostrano certo diverse da quelle che si osservano in una plantula monocotile. Ciò nondimeno nei due tipi di plantule si verificano delle differenze nel valore dell'intervallo di tempo compreso fra lo sviluppo delle prime due foglie.

Una tale considerazione porterebbe a concludere che l'intervallo di tempo di cui sopra o *plastochron* (SCHMIDT 1924), nelle plantule di *Dianthus cariophyllus*, ha un certo valore nei casi di monocotilia, un valore inferiore — o forse anche tutta una gamma di valori inferiori — in quelli di emidicotilia, per raggiungere un valore nullo o quasi nella dicotilia.

Se ciò è vero, l'unica interpretazione che si potrebbe dare ai fatti esaminati è che alla loro base deve esserci un meccanismo fisiologico. Potrebbe darsi, in accordo con il concetto di campo inibitorio, che i cotiledoni rappresentino delle regioni che esercitano un'azione inibitrice sulle zone del meristema apicale situate nelle loro immediate vicinanze, quivi determinando altrettanti campi inibitori, i quali insieme a quello che si va determinando alla sommità apicale in via di differenziamento, fanno sì che le prime foglie possono formarsi soltanto in quelle zone che giacciono fuori del loro raggio d'azione.

In tal modo nella plantula dicotile la disposizione in coppia delle prime due foglie si spiegherebbe ammettendo che i due cotiledoni facciano sentire la loro azione inibitrice equamente su due regioni opposte del meristema apicale, per cui le prime due foglie si sviluppano senza un apprezzabile intervallo di tempo, in corrispondenza di due regioni, libere da tale influenza, ossia in posizione alterna ai cotiledoni. Nelle plantule monocotili, sul meristema apicale si determina una sola regione libera dall'azione del cotiledone; in questa regione, situata in posizione opposta al cotiledone, si sviluppa un primo abbozzo fogliare. Lo sviluppo del secondo primordio nella regione inibita, situata cioè in posizione opposta alla prima foglia, è reso possibile soltanto quando, per l'accrescimento, tale regione viene a trovarsi fuori dal controllo del cotiledone.

Soltanto su questa base può spiegarsi il caso di emidicotilia delle figg. 2 e 2a. In questa plantula i due cotiledoni, uniti parzialmente per uno dei loro margini, risultano ravvicinati e spostati da un solo lato dell'epicotile come un cotiledone unico e fissurato lungo la costola mediana. E' pensabile che i due campi inibitori determinati da questi cotiledoni risultino analogamente ravvicinati costituendo un campo unico con una regione mediana, quella di contatto, corrispondente alla linea di unione dei cotiledoni, dove l'inibizione è meno intensa. Di conseguenza, questa regione, dove si svilupperà il primordio della seconda foglia, si libererà dall'azione inibitrice relativamente presto, dando modo alla seconda foglia di svilupparsi in opposizione alla prima dopo un intervallo di tempo minore che nel caso delle plantule monocotili.

Analogamente i casi di tricotilia si spiegherebbero ammettendo che l'azione inibitrice proveniente dai tre cotiledoni determini sul meristema apicale tre campi inibitori, consentendo lo sviluppo di tre foglie nelle tre regioni che sono libere da tale azione, ossia in posizione alterna con i tre cotiledoni.

In seguito al suo differenziamento l'epicotile si libererebbe dal controllo dei cotiledoni per diventare autonomo, regolando quindi più o meno gradualmente la disposizione delle foglie successive secondo le leggi fillotassiche specifiche. Ciò sarebbe dimostrato dal fatto che in *Dianthus cariophyllus* le anomalie cotiledonari, in un primo momento fanno risentire il loro effetto

sulla disposizione delle prime foglie, ma successivamente, per una sorta di autoregolazione che si istituisce nell'apice, così come l'abbiamo illustrata in una plantula tricotile (v. Tavola), si ritorna alla fillostasi decussata normale.

RIASSUNTO E CONCLUSIONI

Le plantule di *Dianthus cariophyllus* mostrano, riguardo alla disposizione delle prime foglie epicotilari, caratteri manifestamente correlati al numero ed alla posizione dei cotiledoni. Così, mentre nelle plantule dicotili normali le prime due foglie formano una coppia che si alterna con i due cotiledoni, nelle tricotili si sviluppa un primo verticillo di tre foglie alterne con i tre cotiledoni, in quelle monocotili la prima foglia sorge in posizione opposta al cotiledone e la seconda dopo un certo intervallo di tempo, si sviluppa in posizione opposta alla prima. Nelle plantule emidicotili, che presentano cioè i due cotiledoni uniti basalmente per uno dei loro margini, la disposizione delle prime foglie è in tutto simile a quella delle plantule dicotili, nel caso che l'unione cotiledonare è poco manifesta; quando questa invece è piuttosto pronunciata, la disposizione delle prime due foglie appare intermedia fra quelle delle plantule monocotili e dicotili. In questi casi infatti fra lo sviluppo della prima e della seconda foglia s'interpone anche un intervallo di tempo come nelle plantule monocotili, ma esso è più breve. La conclusione sarebbe quindi che in *Dianthus cariophyllus* la differenza che si osserva nella disposizione delle prime due foglie nelle plantule monocotili, emidicotili e dicotili, starebbe unicamente nel valore di tale intervallo di tempo: notevole nel primo caso (figg. 1, 1a), inferiore nel secondo (figg. 2, 2a), nullo o quasi nel terzo (figg. 3, 3a, 4, 4a).

Questa ed altre considerazioni porterebbero ad affermare che i rapporti fra cotiledoni e disposizione delle prime foglie devono essere regolati da un meccanismo di natura fisiologica. La teoria di M. ed R. SNOW dell'«available space» non può essere invocata per spiegarli, soprattutto per il fatto che in moltissimi casi la presenza alla base del cotiledone o dei cotiledoni di una guaina o di un tubo cotiledonare prima ancora del differenzia-

mento del meristema apicale, non permette di localizzare su tale meristema lo spazio o gli spazi *utilizzabili* per lo sviluppo del primo o dei primi abbozzi fogliari. L'unica spiegazione possibile sarebbe invece quella che, in accordo con il concetto dei *campi fisiologici* (SCHOUTE 1913, WARDLAW 1949), i cotiledoni rappresentano delle regioni che esercitano un'azione inibitrice sulle zone del meristema apicale che giacciono nelle loro immediate vicinanze, quivi determinando altrettanti campi inibitori, i quali, insieme a quello che si va determinando alla sommità apicale in via di differenziamento, fanno sì che lo sviluppo delle prime foglie sia possibile solo in quelle regioni del meristema apicale che restano fuori dal loro raggio d'azione. Su questa base sono stati interpretati i vari casi presi in esame.

Il ritorno in ogni caso alla fillotassi decussata normale è la dimostrazione che, in seguito al suo differenziamento, l'apice dell'epicotile si libera dal controllo dei cotiledoni, diventando autonomo e regolando, così come abbiamo visto in una plantula tricotile (v. Tavola), la successiva disposizione delle foglie, secondo il tipo fillotassico specifico.

SUMMARY

The seedlings of *Dianthus Cariophyllus* show, regarding the disposition of the first epicotyl leaves, the characters clearly related to the numbers and position of the cotyledons. In the normal dicotyl seedlings a whorl of two leaves alternates with the two cotyledons; in the tricotyl seedlings a whorl of three leaves alternates with the three cotyledons; in those monocotyl the first leaf arises oppositely to the cotyledon and the second leaf after a certain interval of time, develops oppositely to the first. In the emidicotyl seedlings, which show that is the two cotyledons united basely by one of the margins, the disposition of first leaves, when the cotyledonary union is not strongly manifest, the disposition of first leaves is entirely resembling to those of the dicotyl seedling; when this union is rather manifested; the disposition of first two leaves appears intermediate between those of monocotyl and dicotyl seedlings. In these ca-

ses in fact between the development of the first and second leaf gets interposed also an interval of time, as well as in the monocotyl, but that is shorter.

The conclusion is therefore that in *Dianthus cariophyllus* the observable difference in the disposition of the first two leaves in the monocotyl, emidicotyl and dicotyl seedlings should be only in the value of such an interval of time: notable in the first case (figg. 1, 1a), less in the second case (figg. 2, 2a), nothing or almost nothing in the third case (figg. 3, 3a, 4, 4a).

This one and some other considerations would permit to state that the relations between cotyledons and the disposition of the first leaves must be regulated by a physiological mechanism.

The theory of SNOW M. and SNOW R. of the *available space* cannot be explain these relations above all for the fact that in a great number of cases the presence at the base of the cotyledons of a *sheat* or *cotyledonary tube* yet before of the differentiation of epicotyl meristem, does not allows to localise the «*available spaces*» on such a meristem.

The unique possible explanation might instead be, according with the concept of the *physiological fields* (SCHOUTÉ 1913, WARDLAW 1949), the cotyledons represent regions which exercise an inhibitory action on the zones of apical meristem which lay in there immediate neighbourhood. In these regions therefore inhibitory fields will be determinated, which together with that is determining to the apical top in way of differentiation, make out that the development of the first leaves might be possible only in that regions of the apical meristem which lay beyond the sphere of inhibition.

On this base have been interpreted the several cases examined.

The return in each case to the normal decussate phyllotaxis is the demonstration that, following its differentiation, the apex of the epicotyl gets freed of the control of the cotyledons, becoming autonome and ruling, just so as we have seen in a tricotyl seedling, the following disposition of the leaves, as the phyllotaxis of the species.

BIBLIOGRAFIA

- BEXON D. - 1925 - Observations on the anatomy of teratological seedlings. V. On the anatomy of some atypical seedlings of *Sinapis alba* and *Brassica oleracea*. *Ann. Bot.* **39**, 25.
- CATALANO G. - 1956 - La teoria fogliare e l'evoluzione dell'apice vegetativo. *Delpinoa* (n.s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*) **9**, 5.
- HOFMEISTER W. - 1868 - Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig.
- HOLDEN H.S. e BEXON D. - 1918 - Observations on the anatomy of teratological seedlings. I. On the anatomy of some polycotylous seedlings of *Cheiranthus Cheiri*. *Ann. Bot.* **32**, 513.
- LUTZ L. - 1911 - Germinations à trois cotyledons. *Bull. Soc. Bot. de France.* **58**, 488.
- PELLEGRINI O. - 1957 - Studio ed interpretazione di alcune anomalie cotiledonari in plantule di *Dianthus cariophyllus* L. *Delpinoa* (n.s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*) **10**, 121.
- SCHMIDT A. - 1924 - Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.* **8**, 345.
- SCHOUTE J.C. - 1913 - Beiträge zur Blattstellungslehre. *Rec. Trav. Bot. Neerland.* **10**, 153.
- SNOW M. e SNOW R. - 1931 - Experiments on phyllotaxis. I. - The effect of isolating a primordium. *Philosophical Trans.* **221**, 1.
- SNOW M. e SNOW R. - 1933 - Experiments on phyllotaxis. II. - The effect of displacing a primordium. *Philosophical Trans.* **222**, 353.
- SNOW M. e SNOW R. - 1935 - Experiments on phyllotaxis. III. - Diagonal splits through decussate apices. *Philosophical Trans.* **225**, 63.
- VAN ITERSON G. - 1907 - Mathematische und Mikroskopisch-Anatomische Studien über Blattstellungen. Jena.
- WARDLAW C.W. - 1949 - Experiments on organogenesis in Ferns. *Growth* **9**, 93.
- WETMORE R.H. e WARDLAW C.W. - 1951 - Experimental morphogenesis in vascular plants. *Ann. Rev. of Plant Phys.* **10**, 153.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA

Due sezioni trasversali eseguite a livello della piumetta in una plantula tricotile di *Dianthus cariophyllus*, per mostrare il passaggio da un verticillo di tre ad uno di due foglie.

Alla sommità apicale (fig. 1) le foglie dei primi due verticilli tri-

meri risultano completamente libere. Procedendo inferiormente (fig. 2), a livello nodale del verticillo più giovane, due degli abbozzi fogliari sono ravvicinati e concresciuti alla base ed appaiono quindi in posizione opposta all'altro abbozzo. Si sono quindi determinati sul meristema apicale, fra il primordio isolato e quelli concresciuti, due spazi opposti fra loro o quasi, dove si possono notare due giovanissimi primordi (*p*, *p*).



O. PELLEGRINI - Rapporti fra cotiledoni e disposizione delle prime foglie dell'epicotile

