

Aldo Merola

**Osservazioni sulla lunghezza dell'internodio calice-
rollino nei fiori maschili e femminili di *Melandrium
album* (Miller) Garcke parassitato da *Ustilago viola-
cea* (Pers.) Roussel e sul suo significato.**

PREMESSA

Ustilago violacea (1) è specie parassita di diverse cariofil-
lacee e che produce clamidospore soltanto nelle antere dell'o-
spite (donde il suo sinonimo *Ustilago antherarum* Fries).

Questo suo spiccato organotropismo risulta soddisfatto
allorquando sono parassitate specie a fiori ermafroditi. Ma se
sono parassitate specie dioiche sarebbe da prevedere che la pro-
duzione di spore possa verificarsi soltanto negli individui sta-
miniferi nei quali solo si trova il substrato (antera) adatto per
tale processo. Invece è ben noto, pare sin da LINNEO, che gli in-
dividui femminili di specie dioiche come *Melandrium album*, se
parassitati da *Ustilago violacea*, presentano fiori, oltre che con
pistilli, anche con stami nelle cui antere il fungo sporifica; cioè
fiori che, almeno all'apparenza, si rivelano ermafroditi. In altri
termini questo parassita induce la formazione di stami nei fiori

(1) *Ustilago violacea* (Pers.) Roussel è una grossa specie parassita di
varie cariofillacee e suscettibile di essere suddivisa in più specie (v.
p. es. CIPERRI, 1938; LINDBERG, 1959) soprattutto in base alla specializza-
zione nei confronti dell'ospite. In questo lavoro prescindo da tale
questione biologico-tassonomica ed uso il binomio *Ustilago violacea* sen-
su lato.

femminili quasi a volersi preparare ad ogni costo l'organo nel quale poi andare a sporificare (1).

A questo proposito è bene far rilevare che da vari A.A. è stata osservata solo questa azione mascolinizante (sviluppo di stami) nei fiori femminili e non una azione femminilizzante (sviluppo di pistilli) nei fiori maschili (2). Tale fatto appare ancora più singolare se si considera, come suggerisce SCHOPFER, (1940), che in *Melandrium album* il sesso femminile è omozigote mentre quello maschile è eterozigote digametico; quindi sarebbe da aspettarsi una maggiore stabilità del sesso femminile. Ed invece, sotto lo stimolo del fungo, quello che si altera, almeno più vistosamente, è proprio il sesso femminile.

Addirittura vi sono stati A.A. (ERLENMEYER & GEIGER-HUBER, 1935) i quali hanno pensato ad una produzione di ormoni androgeni da parte di *U. v.* ed hanno tentato, invano, di dimostrarlo inoculando ad animali estratti di questo fungo.

Un tale fenomeno ha destato l'interesse non solo dei botanici ma anche dei biologi in genere e quindi non sono mancati studi sull'argomento. SCHOPFER (1940) e BLUMER (1941) fanno notare che, mentre si conosce molto sull'aspetto morfologico della

(1) Un caso analogo a quello sopra descritto è rappresentato dallo sviluppo di stami nei fiori femminili di *Knautia arvensis* e *K. sylvatica* sotto lo stimolo di *Ustilago scabiosae* (BRAUN, 1959). Casi opposti ai precedenti sono quelli rappresentati da Ustilaginales ovaricoli i quali stimolano la produzione di ovari nei fiori maschili dell'ospite. Ad esempio MAGNIN (1891) a questo proposito cita il caso di *Sphacelotheca andropogonis* (sub *Ustilago andropogonis*) su *Andropogon provincialis* e *A. halli* e inoltre di *Cintractia caricis* (sub *Ustilago caricis*) in *Carex praecox*. Anche FISCHER & HOLTÖNN (1957) ricordano che *Tilletia buchloeana* e *Sorosporium everhartii* stimolano lo sviluppo di ovari nei fiori maschili dei rispettivi ospiti.

(2) SCHOPFER, (1940, 1941, 1943) nota di frequente in fiori staminiferi parassitati da *Ustilago violacea* un pistillodio più o meno sviluppato con ovario ingrossato. Egli però pensa che in tali individui, per costituzione genetica, sussista già una tendenza all'ermafroditismo e quindi non si può parlare in generale di una azione femminilizzante esercitata dal fungo nei fiori maschili. Al più *Ustilago violacea* esalta una tendenza femminile latente negli individui maschili. Questa tesi viene suffragata dal fatto che si possono avere anche individui maschili con ovario sviluppato in assenza del fungo.

questione per lavori classici, si è ancora nel campo delle supposizioni circa il meccanismo d'azione del fungo. Tale affermazione è valida ancora oggi e BRAUN (1959) recentemente, alludendo al fenomeno che ci interessa, scrive: « La natura dello stimolo morfogeno che determina lo sviluppo degli stami rudimentali è del tutto sconosciuta ».

A mio avviso i dati attualmente in nostro possesso sono ancora troppo scarsi per poter spiegare, fin nei particolari, il meccanismo d'azione del fungo ed in special modo l'azione androgena da esso esercitata nei fiori femminili. Tuttavia esistono nella letteratura acquisizioni recenti le quali, anche se condotte con fini alquanto diversi, possono servire utilmente al nostro caso. Anticipando sin da ora un concetto che sarà poi trattato più estesamente nella discussione, possiamo affermare che tali acquisizioni lasciano pensare ad una azione esercitata dal fungo sull'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita.

D'altra parte in un precedente lavoro (MEROLA, 1952 a) io stesso avevo rilevato, negli individui di *Melandrium album* parassitati da *Ustilago violacea*, alterazioni di caratteri (lunghezza del peduncolo florale e grado di inibizione delle gemme fiorali sottostanti al fiore) notoriamente dipendenti dalle sostanze di crescita. In tale occasione fu messo in evidenza che, almeno per questi caratteri, era rilevabile anche, oltre alla ben nota azione mascolinizzante del fungo nei fiori femminili, una azione femminilizzante nei fiori maschili. Quest'ultimo fatto nuovo, specialmente se ulteriormente confermato, induce a rivedere le premesse dalle quali partire per interpretare il tipo di stimolo determinato dal fungo, poichè altro è considerare la sua azione esclusivamente androgena altro è considerare tale azione genericamente disturbatrice della sessualità.

Le considerazioni esposte in precedenza mi hanno spinto a prendere in esame un altro carattere che rispondesse ai due seguenti requisiti: A) comportamento di carattere sessuale secondario cioè diverso nei fiori maschili sani e nei fiori femminili sani; B) dipendenza di esso dalle sostanze di crescita. Ciò onde rilevare rispettivamente: A) eventuale femminilizzazione dei fiori maschili, oltre alla mascolinizzazione dei fiori femminili, sotto lo stimolo del fungo; B) eventuale alterazione di esso, in presenza del fungo, attribuibile a sostanze di crescita.

Per questo scopo è stato scelto l'internodio compreso tra il verticillo di sepali ed il verticillo di petali da altri detto anche androforo e che io preferisco chiamare internodio calice-corollino. Questo internodio è praticamente nullo nei fiori femminili mentre risulta molto sviluppato (sino a 12 mm.) nei fiori maschili.

L'internodio calice-corollino, come fu già messo in evidenza da MAGNIN (1889, 1893), nei fiori femminili di *M. a.* parassitati da *U. v.* subisce un evidente allungamento che si associa alla produzione di stami e ad una atrofia parziale e più o meno lieve del pistillo (1). Nei fiori maschili parassitati invece, a causa della variabilità della sua lunghezza, non è possibile rilevare un accorciamento di tale internodio se non a mezzo della indagine statistica, come sarà riferito in seguito.

La presente indagine, ovviamente, non pretende di risolvere la questione relativa al meccanismo d'azione del fungo, ma rappresenta soltanto un contributo alla soluzione di tale problema che qui risulta impostato in termini diversi dal solito: *Ustilago violacea*, parassitando *Melandrium album* e alterando l'equilibrio delle sostanze di crescita, induce tendenza maschile nei fiori femminili e tendenza femminile nei fiori maschili.

OSSERVAZIONI

Nei fiori di *Melandrium album* l'internodio calice-corollino è cortissimo e praticamente nullo nei fiori femminili; esso invece raggiunge la lunghezza di diversi mm. (sino a 12) nei fiori maschili. Tale fatto si rileva chiaramente nelle fotografie A e D della tavola I (i = internodio).

Se questi fiori sono parassitati da *Ustilago violacea* tale

(1) MAGNIN sin dal 1889, riassume così le alterazioni indotte da *Ustilago violacea* nei fiori di *Melandrium album*: nei fiori maschili si ha leggera deformazione delle antere, aumentata frequenza della meso — e della brachistemonia; nei fiori femminili si ha comparsa degli stami, atrofia dello stilo e della parte superiore dell'ovario, allungamento più o meno marcato dell'internodio calice-corollino.

internodio subisce delle notevoli variazioni di lunghezza come si vede dalle fotografie B (fiore femminile parassitato) e C (fiore maschile parassitato). In sostanza, sotto l'azione di *Ustilago violacea*, nel fiore femminile si ha allungamento dell'internodio calice-corollino mentre nel fiore maschile si ha accorciamento di tale internodio.

Questo fatto si rileva anche dalle fotografie E, F, G, H rappresentanti rispettivamente fiore femminile sano (E), fiore femminile parassitato (F), fiore maschile parassitato (G), fiore maschile sano (H). In queste fotografie i fiori sono ingranditi e privati del calice e della corolla onde mettere in evidenza l'internodio calice-corollino.

L'allungamento di tale internodio dei fiori femminili parassitati, rispetto ai fiori femminili sani, è un fenomeno assolutamente costante, ben evidente e che pertanto è stato rilevato anche da altri A.A.

Non si può dire lo stesso invece per i fiori maschili parassitati nei quali l'accorciamento dell'internodio calice-corollino rappresenta un fenomeno non sempre ben evidente. Questa minore evidenza dipende dal fatto che l'internodio in questione, già nei fiori maschili sani, ha una lunghezza alquanto variabile. Tuttavia se si compara un lotto di fiori maschili sani con un lotto di fiori maschili parassitati si ha l'impressione che in questi ultimi effettivamente sussista un raccorciamento dell'internodio compreso tra il calice e la corolla. Una risposta precisa a questo riguardo può essere fornita soltanto dalla indagine statistica.

I dati riportati nelle tabelle I, II e III, nonchè nella figura 1, si riferiscono per l'appunto a tale tipo di indagine. Da notare che non sono stati presi in considerazione i fiori femminili sani perchè in essi l'internodio calice-corollino è praticamente assente.

Nella tabella I sono riportate le distribuzioni delle frequenze assolute, frequenze % e frequenze % cumulate relative al carattere lunghezza dell'internodio calice-corollino. Da tale tabella e dai grafici della fig. 1 si deduce che la lunghezza dell'internodio calice-corollino, nei fiori femminili parassitati, varia da un minimo di mm. 1 ad un massimo di mm. 7,5 con valore modale in corrispondenza di mm. 4; nei fiori maschili parassitati tale variazione oscilla tra mm. 2,5 e mm. 9 con valore modale di

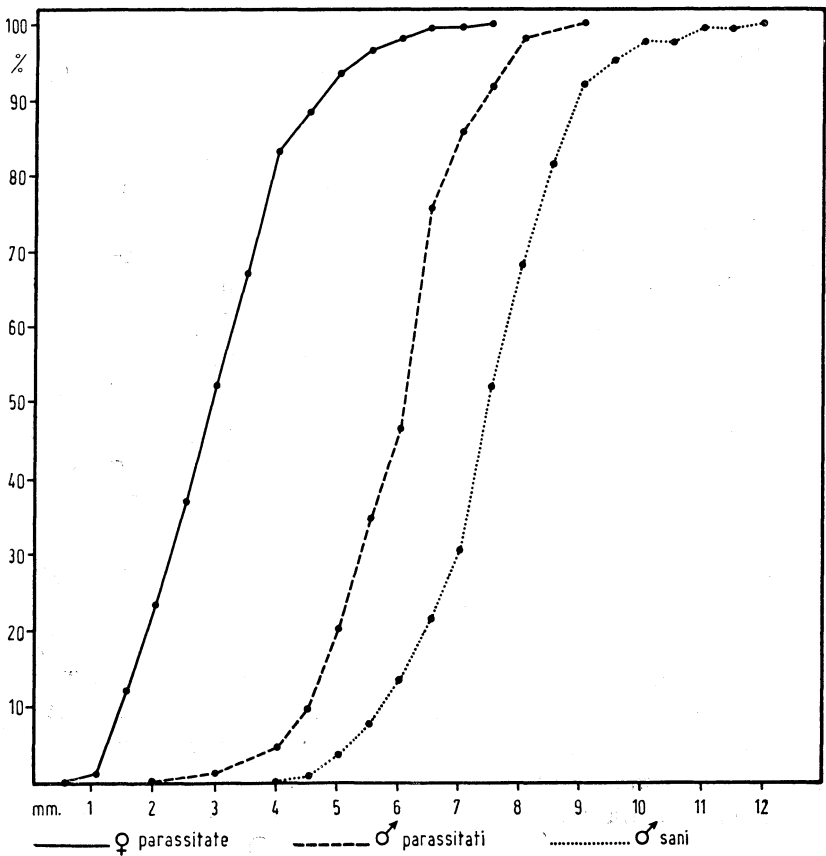
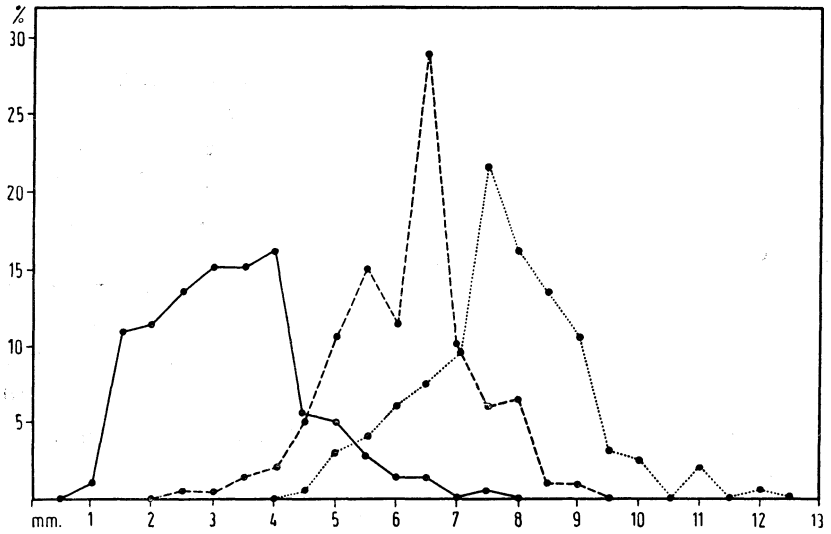


Figura 1

Lunghezza dell'internodio calice-corollino in fiori di *Melandrium album* sani e parassitati da *Ustilago violacea*. In alto frequenze %, in basso frequenze % cumulate.

TABELLA I

Distribuzione delle frequenze assolute, frequenze % e frequenze % cumulate relative al carattere « lunghezza dell'internodio calice corollino » in fiori di *Melandrium album* sani e parassitati.

Valori centrali delle classi mm.	♂ sani			♂ parassitati			♀ parassitate		
	frequenze assolute	frequenze %	frequenze % cumulate	frequenze assolute	frequenze %	frequenze % cumulate	frequenze assolute	frequenze %	frequenze % cumulate
0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	—	—	2	1	1
1,5	—	—	—	—	—	—	22	11	12
2	—	—	—	—	—	—	23	11,5	23,5
2,5	—	—	—	1	0,5	0,5	27	13,5	37
3	—	—	—	1	0,5	1	30	15	52
3,5	—	—	—	3	1,5	2,5	30	15	67
4	—	—	—	4	2	4,5	32	16	83
4,5	1	0,5	0,5	10	5	9,5	11	5,5	88,5
5	6	3	3,5	21	10,5	20	10	5	93,5
5,5	8	4	7,5	30	15	35	6	3	96,5
6	12	6	13,5	23	11,5	46,5	3	1,5	98
6,5	15	7,5	21	58	29	75,5	3	1,5	99,5
7	19	9,5	30,5	20	10	85,5	0	0	99,5
7,5	43	21,5	52	12	6	91,5	1	0,5	100
8	32	16	68	13	6,5	98	—	—	—
8,5	27	13,5	81,5	2	1	99	—	—	—
9	21	10,5	92	2	1	100	—	—	—
9,5	6	3	95	—	—	—	—	—	—
10	5	2,5	97,5	—	—	—	—	—	—
10,5	0	0	97,5	—	—	—	—	—	—
11	4	2	99,5	—	—	—	—	—	—
11,5	0	0	99,5	—	—	—	—	—	—
12	1	0,5	100	—	—	—	—	—	—

mm. 6,5; nei fiori maschili sani la lunghezza degli internodi è compresa tra mm. 4,5 e mm. 12 con valore modale di mm. 7,5. La distribuzione delle frequenze, nei fiori maschili parassitati, risulta dunque intermedia tra quella dei fiori femminili parassitati e quella dei fiori maschili sani.

Anche nella tabella II si vede che nei fiori maschili parassitati la lunghezza media dell'internodio calice-corollino è intermedia tra la lunghezza dello stesso internodio nei fiori femminili parassitati e quella dei fiori maschili sani.

TABELLA II

Lunghezza media degli internodi calice-corollini in fiori di *Melandrium album* sani e parassitati.

Fiori	Media	Errore standard ϵ	Dispersione dalla media σ
♂ sani	7,70	0,089	1,27
♂ parassitati . .	6,10	0,078	1,10
♀ parassitate . .	3,24	0,086	1,22

TABELLA III

Confronto tra le lunghezze medie degli internodi calice-corollini in fiori di *Melandrium album* sani e parassitati.

Fiori confrontati	Differenza delle medie DM	Errore standard diff. medie ES _{DM}	Rapporto DM/ES _{DM}	Livello di probabilità
♂ sani . ♂ parassitati	1,60	0,118	13,56	P < 0,001
♂ parassitati . ♀ parassitate	2,86	0,116	24,74	P < 0,001
♂ sani . ♀ parassitate	3,86	0,123	31,38	P < 0,001

Nella tabella III, infine, è riportato il confronto tra le medie suddette. Da essa si deduce che la probabilità che tali differenze non siano significative è molto bassa.

Pertanto si può concludere che sotto lo stimolo di *Ustilago violacea* effettivamente l'internodio calice-corollino nei fiori femminili si allunga mentre nei fiori maschili si accorcia. Si tenga presente, tuttavia, che allungamento e accorciamento sono relativi e si riferiscono al confronto eseguito con fiori sani dello stesso sesso.

Ho creduto opportuno studiare la questione anche a livello istologico onde stabilire se tali variazioni di lunghezza costituis-

sero l'espressione macroscopica di un fenomeno che si attua nelle singole cellule. Le microfotografie riportate nella tavola f. t. confermano una tale supposizione. Infatti le cellule epidermiche e del parenchima corticale degli internodi calice-corollini presentano lunghezze diverse nei quattro tipi di fiori. Nel fiore femminile parassitato (F 1) le cellule sono più lunghe di quelle del fiore femminile sano (E 1); nel fiore maschile parassitato (G 1) le cellule sono più corte di quelle del fiore maschile sano (H 1).

Tuttavia, anche a livello istologico, si ripete quanto già osservato macroscopicamente e cioè che il raccorciamento delle cellule nei fiori maschili parassitati, nei confronti dei fiori maschili sani, non è subito evidente. Ma un esame accurato di più sezioni di internodi mostra che effettivamente sussiste una tale differenza.

Difficoltà tecniche mi hanno impedito di rilevare se le variazioni di lunghezza delle cellule sono accompagnate anche da variazioni numeriche. Qualche tentativo effettuato in questo senso non ha fornito dati utilizzabili. Tuttavia, come meglio vedremo nella discussione, per i fini propostimi era già sufficiente rilevare variazioni della distensione cellulare.

Dalle osservazioni sopra riferite si può dunque concludere quanto segue:

- 1) nei fiori parassitati da *Ustilago violacea* si hanno variazioni di lunghezza dell'internodio calice-corollino;
- 2) nei fiori femminili parassitati, rispetto ai fiori femminili sani, si ha allungamento di detto internodio;
- 3) nei fiori maschili parassitati, rispetto ai fiori maschili sani, si ha accorciamento di detto internodio;
- 4) le variazioni di lunghezza dell'internodio calice-corollino sono l'espressione macroscopica di variazioni della distensione cellulare.

DISCUSSIONE

Le osservazioni riferite dimostrano che, quando un fiore di *Meladrium album* è parassitato da *Ustilago violacea*, oltre alle ben note alterazioni della sessualità primaria, risulta modi-

ficata anche la lunghezza dell'internodio calice-corollino. Infatti la distensione delle cellule di quest'ultimo è diversa da quella che si riscontra negli internodi di fiori non parassitati.

In ricerche precedenti (MEROLA, 1952 a) ho messo in evidenza notevoli alterazioni di altri due caratteri: lunghezza del peduncolo florale e grado di inibizione delle due gemme immediatamente sottostanti al fiore (quest'ultimo carattere espresso come « numero di fiori prodotti dalle infiorescenze »).

Si può dunque affermare che, se un fiore di *Melandrium album* è invaso da *Ustilago violacea* ed è pertanto sessualmente distrofico, risultano alterati i seguenti tre caratteri: lunghezza dell'internodio calice-corollino, lunghezza del peduncolo florale, grado di inibizione di certe gemme. Poichè questi tre caratteri sono notoriamente influenzati dalle sostanze di crescita, si pone subito il problema dei rapporti che intercorrono tra questa categoria di sostanze nell'ospite ed il fungo parassita.

Molti fatti già noti fanno pensare che *Ustilago violacea* possa influenzare l'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita nei tessuti dell'ospite. Infatti BALDACCI (1952) fa rilevare che in fitopatologia si riscontrano molti fenomeni anatomo-fisiologici che si identificano con reazioni di tipo auxinico (allungamento cellulare, emissione di nuove radici, etc.); egli suppone che gli agenti patogeni viventi — quali i funghi ed i batteri — o producono direttamente sostanze di tipo auxinico ovvero essi, con il loro metabolismo, disturbano la normale produzione di sostanze auxiniche da parte della pianta ospite. BRIAN (1957) cita un'ampia casistica dalla quale si deduce che, in seguito al parassitamento da parte di funghi, la pianta ospite presenta disturbi dell'accrescimento dello stesso tipo di quelli determinati dalla somministrazione di sostanze di crescita; in certi casi si è stabilito che il fungo patogeno produce sostanze di questo tipo mentre in altri casi non è chiaro se sia il patogeno a produrre tali sostanze ovvero se esso, più semplicemente, ne stimoli la iperproduzione da parte dei tessuti ospiti. Analoghe affermazioni fa più recentemente BRAUN (1959).

A conferma di quanto esposto mi limito a citare solo due esempi più vicini al nostro caso. Le galle di *Ustilago maydis* risultano ricche di auxine; MOULTON (1942) dimostrò che questo

fungo in coltura produce auxine, successivamente identificate da WOLF (1952) come IAA. *Ustilago hypodytes* induce in *Bromus erectus* l'allungamento degli internodi (BRAUN 1959).

Per la nostra tesi può essere significativo anche il fatto che BLUMER (1941) riscontrò alterazione dei tropismi in *Melandrium album* parassitato da *Ustilago violacea*. Inoltre va sottolineato che SCHOPFER, nei suoi diversi lavori, pensò sempre ad una azione ormonale del fungo in questione rilevando, nelle piante da esso parassitate, stimolazione della crescita (1940 b, 1941). Egli tuttavia non poté andare oltre questa affermazione a causa delle scarse conoscenze che in quell'epoca si avevano sulle sostanze di crescita.

Dopo aver dimostrato che *Ustilago violacea* può alterare, nell'ospite l'equilibrio delle sostanze che regolano l'accrescimento, prendiamo in esame i rapporti che sussistono tra tale disturbo ormonico e la sessualità del germoglio florale parassitato.

Diversi dati esistenti in letteratura dimostrano che le sostanze regolatrici della crescita sono responsabili dell'orientamento sessuale durante il differenziamento dei fiori unisessuali. Infatti LAIBACH & KRIBBEN (1949, 1950 a, b, c, d) e LAIBACH (1950) hanno ottenuto fiori femminili al posto di fiori maschili trattando gli apici vegetativi di cucurbitacee con sostanze di crescita sintetiche. Il medesimo risultato è stato ottenuto con tecnica analoga da NITSCH, KURTZ, LIVERMAN e WENT (1952). Io stesso (MEROLA, 1952) ho ottenuto femminilizzazione di fiori potenzialmente maschili in *Urtica caudata* trattata con acido naftilacetico e con sale sodico dell'acido paraclorofenossiacetico. Anche WITWER e MILLER (1954) ottennero con la stessa categoria di composti femminilizzazione nelle cucurbitacee.

D'altra parte noti inibitori della crescita come l'idrazide maleica portano alla sterilità maschile. MOORE (1950) e NAYLOR & DAVIS (1950) trovarono che questa sostanza inibisce la formazione di fiori maschili funzionali in *Zea mays*; REHM (1952) riscontrò analogo effetto in *Solanum lycopersicum* e in *Citrullus vulgaris*.

Molto recentemente GALUN (1959) in una cucurbitacea trova

rapporti tra sostanze regolatrici della crescita, lunghezza degli internodi ed espressione sessuale.

Si aggiunga inoltre che i fattori ambientali possono influenzare la sessualità delle piante superiori proprio perchè influenzano le sostanze di crescita.

Questi fatti fanno dire a HELSOP - HARRISON (1957 a, b) che l'espressione sessuale nelle piante è regolata da quantità diverse delle sostanze di crescita e che vi sono due differenti optima, l'uno per la formazione dei fiori maschili e l'altro per la formazione dei fiori femminili. A conclusione analoga era giunto anche LAIBACH (1952).

Sulla scorta di tali considerazioni, la abnorme produzione di stami nei fiori femminili di *Melandrium album* parassitati da *Ustilago violacea* può spiegarsi nel seguente modo: il fungo altera nei tessuti ospiti il normale equilibrio delle sostanze di crescita; in conseguenza viene disturbato il normale differenziamento sessuale e si sviluppa un fiore pseudoermafrodita al posto di un fiore femminile.

Le stesse turbe ormoniche che sono responsabili delle distrofie sessuali di un fiore invaso da *Ustilago violacea* possono anche influenzare direttamente la lunghezza del peduncolo fiorale, la lunghezza dell'internodio calice-corollino, lo sviluppo delle gemme sottostanti al fiore. In altri termini si può supporre che l'alterato equilibrio delle sostanze di crescita influenzi direttamente ed indipendentemente sia la sessualità primaria, sia caratteri come la lunghezza dell'internodio calice-corollino o del peduncolo fiorale.

Tuttavia si può anche pensare che questi ultimi caratteri siano influenzati dal fungo solo indirettamente nel modo seguente: il fungo induce la formazione dei fiori anomali (fiori femminili con stami bene sviluppati anche se sterili, fiori maschili con stami ad antere sterili) e questi a loro volta, a mezzo di correlazioni ormonali, sono causa di variazioni di lunghezza dell'internodio calice-corollino, del peduncolo fiorale, etc.

In favore di questa seconda ipotesi militano alcuni fatti i quali dimostrano l'esistenza di correlazioni tra sporofilli e caratteri come la lunghezza del peduncolo fiorale; alterazioni dei

primi comportano alterazioni dei secondi. Azioni correlative tra gli sporofilli, nonchè tra questi ultimi ed altre parti del fiore sono state messe in evidenza più volte e per varie vie da ZANONI (1932-1957). La castrazione spontanea degli ovuli di *Prunus* spp. porta alla riduzione di lunghezza dei peduncoli fiorali e delle loro cellule (MARRÈ, 1946). L'esaurirsi della evoluzione degli stami e la scomparsa del tappeto segnano la cessazione di una inibizione esercitata dallo stesso stame sul peduncolo florale e sul sottostante internodio (ZANONI, 1953) (1). In *Akebia quinata* e in *Prunus caroliniana* (MEROLA, 1952 c, 1955), lungo la stessa infiorescenza, il passaggio da una condizione sessuale ad un'altra (dai fiori ermafroditi ai fiori maschili, oppure dai fiori femminili ai fiori maschili) è accompagnata da accorciamento del peduncolo florale.

I meccanismi di correlazione ai quali pensare sono molteplici e per giunta diversi e complessi a seconda che si tratti di fiore maschile o di fiore femminile. Si tenga presente infatti che, nel caso di *Melandrium album*, si tratta di fiori unisessuali nei quali, già in condizioni normali, le correlazioni inibitorie tra androceo e gineceo sono esaltate al massimo poichè, da una gemma florale originariamente ermafrodita, deve evolversi un fiore che presenta soppressione di uno dei due sessi (MEROLA non pubblicato).

Nel fiore femminile, ad esempio, si potrebbe pensare che sotto lo stimolo del fungo si sviluppino gli stami e che questi, a loro volta, influenzino la lunghezza dell'internodio calice-corollino e la lunghezza del peduncolo florale. Oppure tali caratteri potrebbero essere influenzati dall'ovario divenuto ipotrofico per lo sviluppo di stami indotti direttamente dal fungo.

Nel fiore maschile parassitato di *Melandrium album* l'allungamento del peduncolo florale potrebbe essere conseguenza della sterilizzazione dell'antera operata dal fungo.

(1) In tal modo potrebbe essere interpretata una vecchia osservazione di MAGNIN (1891). Questo A. infatti fece rilevare che, quando *Ustilago vaillantii* parassita *Muscari comosum*, gli staminodi dei fiori — normalmente sterili perchè a esclusiva funzione vessillare — danno luogo a stami quasi normali, anche se non possono formare polline. In tali fiori, contemporaneamente allo sviluppo degli stami, si ha accorciamento del peduncolo florale.

Analogamente si potrebbero spiegare su base correlativa altre alterazioni riscontrate nei fiori di *Melandrium album* parassitati da *Ustilago violacea*.

A questo proposito però va notato che anche nel determinismo di tali correlazioni sono in gioco sostanze regolatrici della crescita e che quindi si ricade sempre in una azione esercitata — direttamente o indirettamente, per via immediata o per via mediata — dal fungo su tale categoria di sostanze. Insomma, comunque si vogliano interpretare le alterazioni che *Ustilago violacea* induce nei fiori di *Melandrium album*, traspare sempre che la causa immediata di esse va ricercata a livello delle sostanze di crescita.

Lo studio della lunghezza dell'internodio calice-corollino, della lunghezza del peduncolo florale, del grado di inibizione delle gemme sottostanti al fiore mette in evidenza che, sotto l'azione dell'*Ustilago violacea*, le alterazioni di questi caratteri risultano opposte a seconda del sesso del fiore: l'internodio calice-corollino si allunga nel fiore femminile mentre si accorcia nel fiore maschile; il peduncolo florale si accorcia nel fiore femminile mentre si allunga nel fiore maschile; il grado di inibizione delle gemme sottostanti al fiore diminuisce se il fiore è femminile aumenta se il fiore è maschile (1).

Come spiegare questa reazione diversa ed opposta nel fiore staminifero ed in quello pistillifero se lo stimolo del patogeno è lo stesso? Se si ammette una azione più o meno diretta del

(1) Si tenga presente che questi tre caratteri, nelle piante sane non parassitate, sono ben distinti nei fiori maschili ed in quelli femminili tanto da costituire una sorta di caratteri sessuali secondari. In conseguenza, la opposta reazione riscontrata in essi sotto l'azione di *Ustilago violacea* può far dire che, sotto lo stimolo di questo fungo, il fiore femminile si sposta verso la mascolinità mentre il fiore maschile si sposta verso la femminilità. In quest'ultimo tipo di fiore, tuttavia, non è possibile rilevare femminilizzazione a livello del pistillodio il quale nei fiori maschili parassitati non appare più sviluppato del pistillodio dei fiori maschili sani (v. nota 2 a pag. 178). MAGNIN (1891) notò che nei fiori terminali sterili — perchè sforniti di stami e pistilli — di *Muscari comosum*, *Ustilago vaillantii* stimola lo sviluppo degli stami ma non dei carpelli.

fungo sui caratteri in questione, una spiegazione di tale fenomeno, apparentemente contraddittorio, può ricercarsi nel fatto che le gemme fiorali con diverso orientamento sessuale hanno un metabolismo differente e soprattutto un diverso equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita. Quindi lo stesso stimolo, turbando due equilibri diversi, produce anche due reazioni diverse. Tali reazioni risultano opposte perchè sono in gioco sostanze di crescita le cui variazioni quantitative, se oltrepassano certi limiti, producono effetti contrari (p. es. inibendo l'allungamento di un organo invece di stimolarlo). Così si può spiegare perchè, sotto lo stimolo del fungo, l'internodio calice-corollino si allunga nel fiore femminile mentre si accorcia nel fiore maschile.

Non mi pare che, in questo caso, si possa pensare ad una diversa sensibilità alle sostanze di crescita nella gemma fiorale maschile rispetto a quella femminile.

Se invece si ammette che l'azione del fungo su tali caratteri è solo mediata, cioè si attua attraverso gli sporofilli, allora le opposte reazioni in discussione possono farsi rientrare nel complesso quadro delle correlazioni ormonali le quali risulterebbero alterate e opposte perchè alterati sono gli organi che le determinano: nel fiore femminile si ha abnorme produzione di stami (anche se poi essi non formano polline) accanto ad un pistillo lievemente atrofico; nel fiore maschile si ha sterilizzazione dell'antera senza alcun apparente sviluppo del pistillodio.

Si potrebbe pensare, ad esempio, che lo stame durante tutto il suo sviluppo, controlli continuamente l'allungamento dell'internodio calice-corollino: nel fiore femminile parassitato, rispetto al fiore sano, si avrebbe allungamento di tale internodio perchè in esso si sviluppano gli stami; nel fiore maschile parassitato, rispetto al fiore sano, lo stesso internodio risulterebbe più corto perchè lo stame non riesce ad essere funzionale sino alla fine della sua esistenza in quanto, pur essendo quasi normalmente sviluppato, non differenzia polline.

In conclusione la discussione precedentemente fatta può essere sintetizzata nel modo seguente:

Dalle osservazioni riportate in questo lavoro e da ricerche

precedenti dell'A. si deduce che, nei fiori di *Melandrium album* parassitati da *Ustilago violacea*, le alterazioni della sessualità primaria (sterilizzazione dell'antera nel fiore maschile, riduzione del pistillo e sviluppo di stami sterili nel fiore femminile) sono accompagnate anche da alterazioni di altri caratteri (lunghezza dell'internodio calice-corollino, lunghezza del peduncolo fiorale, grado di inibizione delle gemme ascellari sottostanti al fiore) notoriamente dipendenti da sostanze di crescita. Le variazioni di lunghezza dell'internodio calice-corollino sono determinate da variazioni della distensione delle cellule.

Dalla letteratura è noto: A) che caratteri come la inibizione delle gemme ascellari e la lunghezza del peduncolo fiorale dipendono dalle sostanze di crescita; B) che un fungo patogeno altera nell'ospite l'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita; C) che in un germoglio fiorale in via di differenziamento disturbi dell'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita portano a disturbi della sessualità; D) che ablazione, sterilizzazione o comunque alterazioni degli sporofilli influenzano, per correlazione, la lunghezza del peduncolo fiorale.

In conseguenza è possibile fare teoricamente le due seguenti ipotesi:

1) *Ustilago violacea*, disturbando nell'ospite l'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita e invadendo le antere, altera direttamente e indipendentemente sia la sessualità primaria del fiore, sia caratteri come la lunghezza del peduncolo fiorale, la lunghezza dell'internodio calice-corollino, il grado di inibizione delle gemme ascellari sottostanti al fiore.

2) *Ustilago violacea*, disturbando nell'ospite l'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita e invadendo le antere, altera direttamente soltanto la sessualità primaria del fiore. Quindi le alterazioni degli sporofilli (sterilizzazione dell'antera nel fiore maschile, sviluppo di grossi stami ad antera sterile nel fiore femminile) alterano, a loro volta e per mezzo di correlazioni ormonali, caratteri come la lunghezza del peduncolo fiorale, la lunghezza dell'internodio calice-corollino, il grado di inibizione delle gemme ascellari sottostanti al fiore.

Le opposte reazioni di uno stesso organo in fiori parassitati di sesso diverso (p. es. l'internodio calice-corollino nei fiori femminili parassitati, rispetto ai fiori femminili sani, risulta più

lungo; al contrario tale internodio nei fiori maschili parassitati, rispetto ai fiori maschili sani, risulta più corto) può trovare due spiegazioni diverse a seconda che si accetti l'una o l'altra interpretazione. Nel primo caso si può pensare che *Ustilago violacea*, a seconda che parassiti un germoglio fiorale orientato in senso femminile oppure uno orientato in senso maschile, turba due diversi equilibri di sostanze regolatrici della crescita, di sostanze cioè le cui variazioni quantitative possono produrre effetti opposti (per esempio inibizione dell'allungamento invece di stimolazione). Con la seconda interpretazione, invece, la opposta reazione dell'internodio calice-corollino in dipendenza del sesso del fiore, va inquadrata anch'essa nei complessi fenomeni di correlazione.

In mancanza di sufficienti dati sperimentali non è possibile escludere l'una e l'altra ipotesi sebbene la seconda sembri alquanto probabile. Tuttavia in entrambi i casi sussistono buoni motivi per ritenere che almeno certe alterazioni dei fiori di *Melandrium album* parassitati da *Ustilago violacea* dipendono, direttamente o indirettamente, da alterazioni dell'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita.

RIASSUNTO

In *Melandrium album* l'internodio tra il calice e la corolla è accorciatissimo nei fiori femminili mentre è molto lungo (sino a 12 mm) nei fiori maschili. Se questi fiori risultano parassitati da *Ustilago violacea*, l'internodio calice-corollino subisce variazioni di lunghezza rispetto ai fiori sani: nei fiori femminili parassitati si ha allungamento, nei fiori maschili parassitati si ha accorciamento. L'esame istologico dimostra che tali variazioni di lunghezza sono determinate da variazioni della distensione cellulare.

Il fungo, direttamente o indirettamente (attraverso correlazioni ormonali provenienti dagli sporofilli), altera nel fiore l'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita. In conseguenza si hanno variazioni di lunghezza dell'internodio calice-corollino.

Analogamente si può pensare che anche altre alterazioni riscontrate nei fiori parassitati di *Melandrium album* (compreso lo sviluppo di stami nei fiori femminili) siano determinate da disturbi che *Ustilago violacea* provoca nell'equilibrio delle sostanze regolatrici della crescita.

SUMMARY

In *Melandrium album* the internode between the calyx and the corolla is extremely short in the female flowers, while very long (up to 12 mm.) in male flowers. If these flowers should be afflicted by the pathogen *Ustilago violacea*, however, the internode calyx-corolla undergoes variations in length in comparison with healthy blooms: in female flowers thus affected a prolongation occurs there, in male affected flowers a shortening is produced.

The histology reveals that such variations of length are determined by variations in cell elongation.

The fungus, either directly or indirectly (through hormonal correlations derived from sporophylls) alters the balance of growth substances in the flowers. In consequence variations in the length of the calyx-corolla internode are produced.

Analogically it can be considered that changes otherwise found in *Melandrium album* blooms affected by this fungus (including the development of stamen in female flowers) may be determined by disturbances provoked by *Ustilago violacea* in the rate of growth substances.

BIBLIOGRAFIA

- BALDACCI, E. - *In merito alla relazione tra sostanze di crescita e fenomeni patologici dello sviluppo nei vegetali*. N. Gior. Bot. It., **59**: 500-503. 1952.
- BLUMER, S. - *Ueber Teilinfectionen beim Antherenbrand (Ustilago lychnis-dioicae (DC) Liro) auf Melandrium*. Phytopathol. Zeitschr., **13**: 375-400. 1941.
- BRAUN, A. C. - *Growth is affected*. In « HORSFALL J. G. & A. E. DIMOND: *Plant pathology* », **1**: 189-241, Academic Press, New York. 1959.
- BRIAN, P. W. - *The effect of some microbial metabolic products on plant growth*. In « *The biological action of growth substances* » (Symposia of the society for experimental Biology, N. 11), 166-182, University Press, Cambridge, 1957.
- CICCARONE, A. - *Reproduction is affected*. In « HORSFALL J. G. & A. E. DIMOND: *Plant pathology* », **1**: 249-272, Academic Press, New York, 1959.
- CIFERRI, R. - *Ustilaginales*, In « *Fl. Ital. Crypt.* », Pars I: Fungi. Fasc. 17, 433 pp., L. CAPPELLI, Rocca S. Casciano 1938.
- ERLENMEYER, H. & M. GEIGER-HUBER - *Notiz über die durch einen Brandpilz verursachte Geschlecht-umstimmung bei Melandrium album*. Helv. Chim. Acta, **18**: 921-923. 1935.

- FISCHER, G. W. - *The smut fungi. A guide to the literature, with bibliography.* New York. 1951.
- — & C. S. HOLTON - *Biology and control of smut fungi.* Ronald, New York. 1957.
- GALUN, E. - *Effect of seed treatment on sex expression in the cucumber.* *Experientia*, **12**: 218. 1956.
- — - *The role of auxin in the sex expression of the cucumber.* *Phys. Plant.*, **12**: 48-61. 1959.
- HELSOP-HARRISON, J. - *The experimental modification of sex expression in flowering plants.* *Biol. Rev.*, **32**: 38-90. 1957.
- — - *The sexuality of flowers.* *New Biology*, **23**: 9. 1957.
- LAIBACH, F. - *Über die neuesten Ergebnisse der mit F. J. Kribben durchgeführten Versuche über die Geschlechtsbestimmung von Gurkenblüten durch Wuchsstoff.* *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **63**: 32. 1950.
- — - *Wuchsstoff und Blütenbildung.* *Beitr. Biol. Pflanzen*, **29**: 129-141. 1952.
- — & F. J. KRIBBEN - *Der Einfluss von Wuchsstoff auf die Bildung männlicher und weiblicher Blüten bei einer monözischen Pflanze (Cucumis sativus).* *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **62**: 53-55. 1949.
- — & F. J. KRIBBEN - *Der Einfluss von Wuchsstoff auf das Geschlecht der Blüten bei einer monözischen pflanze.* *Beitr. Biol. Pflanzen*, **28**: 64-67. 1950a.
- — & F. J. KRIBBEN - *Der Einfluss von Wuchsstoff auf die Blütenbildung der Gurke.* *Naturwiss.*, **37**: 114-115. 1950b.
- — & K. J. KRIBBEN - *Die Bedeutung des Wuchsstoffs für die Bildung und Geschlechtsbestimmung der Blüten.* *Beitr. Biol. Pflanzen*, **28**: 131-144. 1950c.
- — & F. J. KRIBBEN - *Über die Bedeutung der β -Indolessigsäure für die Blütenbildung.* *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **63**: 119-120. 1950d.
- LINDBERG, B. - *Ustilaginales of Sweden.* *Symb. Bot. Upsal.*, **16** (2): 1-175. 1959.
- MAGNIN, M. A. - *Recherches sur le polymorphisme floral, la sexualité et l'hermaphroditisme parasitaire du Lychnis vespertina Sibth.* *Ann. Soc. Bot. de Lyon*, **16**: 203-232. 1889.
- — - *Sixieme note sur la castration parasitaire principalement sur la castration androgène du Muscari comosum.* *Ann. Soc. Bot. de Lyon*, **17**: 1-11. 1891.
- — - *Nouvelle observations sur la sexualité des Lychnis, notamment du Lychnis diurna Sibth.* *Ann. Soc. Bot. de Lyon*, **18**: 1-28. 1893.

- MARRÈ, E. - *Castrazione ovulare spontanea e sviluppo fiorale*. Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., **22** (estr. 3 pp.). 1946.
- MEROLA, A. - *L'azione di Ustilago violacea (Pers.) Rousset sui caratteri sessuali secondari di Melandrium album (Miller) Garcke*. Ann. di Botanica, **24**: 71-96. 1952a.
- MEROLA, A. - *L'azione di alcune sostanze di crescita sintetiche sul gradiente sessuale di Urtica caudata Vhal*. Annali Istituto Superiore di Scienze e Lettere « S. Chiara » di Napoli, **5**: 367-372, 1952b.
- — - *Il gradiente femminile nelle infiorescenze di Akebia quinata Decne*. Annali Istituto Superiore di Scienze e Lettere « S. Chiara » di Napoli, **5**: 275-289. 1952c.
- — - *Ricerche sull'andromonoicismo di Prunus caroliniana Ait*. Delphinio, **8**: 109-154. 1955.
- MOORE, R. H. - *Effects of maleic hydrazide on plants*. Science, **112**: 52. 1950.
- MOULTON, J. E. - Bot. Gaz., **103**: 725. 1942 (Cit. da BRIAN).
- NAYLOR, A. W. & E. A. DAVIS - *Maleic hydrazide as a plant growth inhibitor*. Bot. Gaz., **112**: 112. 1950.
- NITSCH, J. P., E. B. KURTZ, J. L. LIVERMANN & F. W. WENT - *The development of sex expression in cucurbit flowers*. Amer. J. Bot., **39**: 32-43. 1952.
- REHM, S. - *Male sterile plants by chemical treatment*. Nature (London), **170**: 38. 1952.
- SCHOPFER, W. H. - *Recherches sur l'hérédité de l'hermaphroditisme mâle chez Melandrium*. Actes Soc. Helv. Sc. Nat., 159-160. 1940a.
- — - *Recherches sur la phénologie de Melandrium album (Mill.) Garcke parasité par Ustilago violacea (Pers.) Fuck*. C. R. Ac. Paris, **210**: 703-705. 1940b.
- — - *Recherches sur les plantes mâles de Melandrium album (Miller) Garcke et dioecum (L.) Schinz et Tellung. L'action du parasite Ustilago violacea*. C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, **58**: 112-116. 1941.
- — - *Recherches sur les greffes sexuelles chez Melandrium entre especes hermaphrodites et dioiques*. Boissiera, **7**: 219-234. 1943.
- SHIFRISS, O. & E. GALUN - *Sex expression in the cucumber*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., **67**: 479. 1956.
- VIENNOT-BOURGIN, G. - *Les déformations parasitaires provoquées par les Ustilaginées*. Paris (Diss. Univ., Fac. Sci., A344, N° d'ordre 368). 1937.
- WITTWER, S. H. & J. G. HILLYER - *Chemical induction of male sterility*. Science, **120**: 893. 1954.

- WOLF, F. T. - *The production of indole acetic acid by Ustilago zaeae and its possible significance in tumor formation*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., **38**: 106-111. 1952.
- ZANONI, G. (1) - *Sui fenomeni di correlazione sessuale nelle piante superiori*. Boll. Musei e Laboratori Zoologia e Anatomia comparata Università di Genova, **12** (estr. 7 pp.). 1932.
- — - *Ricerche sulle correlazioni dovute agli elementi riproduttivi del fiore*. Boll. Musei e Laboratori Zoologia e Anatomia comparata Università di Genova, **13** (estr. 21 pp.). 1933.
- — - *Livello metabolico e correlazioni dovute agli elementi riproduttivi nel germoglio florale*. Archivio Botanico, **10**: 189-209. 1934.
- — - *Espressioni differenziali di sessualità nelle correlazioni d'origine germinativa in fiori monoclini dicogami*. Archivio Botanico, **13**: 302-320. 1937.
- — - *Aspetti istoembriologici delle correlazioni intragerminative nel germoglio florale*. Archivio Botanico, **15**: 12-32. 1939.
- — - *Entrata in attività della cellula madre delle megaspore e probabili influenze ormoniche di origine staminale*. Atti Acc. Ligure di Scienze e Lettere, **5**: 264-273. 1948.
- — - *Crisi ormoniche nella curva di crescita della gemma florale*. Atti Acc. Ligure di Scienze e Lettere, **10** (estr. 17 pp.). 1953.
- — - *Studi su Nicotiana longiflora. Nota II: correlazione germinale e autonomia corollina*. Atti Acc. Ligure di Scienze e Lettere, **14** (estr. 12 pp.). 1957.
- ZUNDEL, G. L. - *The Ustilaginales of the World*. Pennsylvania State Coll., Contr. **176**. 1953.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA

Fiori di *Melandrium album* sani e parassitati da *Ustilago violacea*

A-B-C-D: fiori privati di alcuni sepalì e petalì onde mettere in evidenza la diversa lunghezza dell'internodio (i) calice-corollino. A: fiore femminile sano; B: fiore femminile parassitato; C: fiore maschile parassitato; D: fiore maschile sano.

(1) Questo A., recentemente deceduto, ha pubblicato numerosi lavori sulle correlazioni ormonali esistenti nei fiori. Le citazioni qui fatte sono limitate ai lavori più strettamente pertinenti all'argomento trattato.

E-F-G-H: fiori ingranditi e privati del calice e della corolla. E: fiore femminile sano; E1: cellule dell'internodio calice-corollino di fiore femminile sano; F: fiore femminile parassitato (si noti lo sviluppo degli stami e la riduzione del pistillo); F1: cellule dell'internodio calice-corollino di fiore femminile parassitato; G: fiore maschile parassitato; G1 cellule dell'internodio calice-corollino di fiore maschile parassitato; H: fiore maschile sano; H1: cellule dell'internodio calice-corollino di fiore maschile sano.

Si deduce che, in presenza di *Ustilago violacea*, l'internodio calice-corollino e le corrispondenti cellule si allungano nel fiore femminile e si accorciano nel fiore maschile.

