

Oreste Pellegrini

Esperimenti microchirurgici sul funzionamento del meristema apicale dei germogli di *Phaseolus vulgaris* L.

INTRODUZIONE

Il trattamento chirurgico dei meristemi apicali rappresenta un metodo d'indagine sperimentale che aiuta a risolvere importanti questioni morfogenetiche che non potrebbero in alcun modo essere chiarite con uno studio morfologico puramente descrittivo. Per quanto riguarda gli apici vegetativi dei germogli, con tale tecnica, talora associata ad altri metodi d'indagine, sono stati raggiunti notevoli risultati, sebbene molti fatti riguardanti il funzionamento del meristema apicale siano tuttora molto discussi.

Riguardo alle capacità rigenerative di tale meristema, era già noto fin dal tempo di LOPRIORE (1898) che, spaccando un apice vegetativo longitudinalmente, è possibile ottenere dalle due metà due apici i quali si rigenerano completamente. Analoghi risultati furono ottenuti da KARZEL nel 1909 (lavoro pubblicato nel 1924) e da LINSBAUER (1917). Quest'ultimo, sottoponendo a punture, a decapitazioni ed a spacchi longitudinali apici vegetativi di germogli di *Phaseolus coccineus*, *Polygonatum officinale* ed *Helianthus annuus*, trovò che i nuovi apici non si formano mai dalla superficie di ferita, ma dalla parte non danneggiata del meristema che giace al disopra o fra i più giovani primordi fogliari. A risultati completamente opposti pervenne MIRSKAJA (1926) spaccando in due le gemme ascellari di *Tradescantia guianensis*: ciascuna delle due metà, secondo questo Autore, riformerebbe la parte mancante, con procedimento analogo a quello della rigenerazione degli apici radicali. Successivamente PILKINGTON (1929) con la medesima procedura opera-

tiva adottata da LINSBAUER, potè confermare su apici vegetativi di *Lupinus albus* e *Vicia faba* i reperti di quest'ultimo, concludendo per di più che la rigenerazione dipende dalla presenza di un'area meristemica dell'apice originario sufficientemente ampia, compresa fra la ferita e le più giovani foglie. Più recentemente BALL (1946, 1948, 1952) è riuscito a frammentare l'apice dei germogli di *Lupinus albus* dapprima in quattro e poi in sei parti, ottenendo da ciascun frammento un piccolo germoglio normale. Egli giunge alla conclusione che il meristema apicale dei germogli è una regione autodeterminante e che la rigenerazione dipende dalla presenza di un certo numero minimo di cellule.

Lo studio della frammentazione sperimentale dei germogli, oltre a permettere di comprendere le capacità rigenerative del meristema apicale, investe anche una quantità di altri problemi più o meno correlati, alcuni dei quali tuttora molto controversi e che pure sono suscettibili di essere chiariti mediante opportune tecniche microchirurgiche.

Uno di tali problemi è quello relativo ai fattori determinanti l'insorgere dei primordi fogliari secondo la loro posizione caratteristica. Molte teorie del determinismo fogliare sono basate sulla famosa osservazione di HOFMEISTER (1868) secondo la quale ciascuna nuova foglia si forma nel più ampio spazio fra le precedenti foglie o altri membri della stessa natura.

Per cercare di comprendere le cause che determinano la posizione dei nuovi primordi fogliari secondo la regola enunciata da HOFMEISTER, alcuni Autori ritengono che lo sviluppo di un primordio fogliare è condizionato dalla presenza sul meristema apicale di un'area libera avente i seguenti due requisiti: una certa minima ampiezza ed una certa minima distanza dalla sommità apicale. Questa teoria, che è implicita nel lavoro di VAN ITERSON (1907), fu in seguito battezzata con l'espressione di « primo spazio disponibile » (« first available space ») da SNOW M. e SNOW R. (1931). Questi Autori, in una serie di esperimenti (1931, 1933, 1935) si adoperarono a dimostrare la suddetta teoria, riuscendo con opportune tecniche chirurgiche a modificare la fillotassi di alcune specie di dicotiledoni. Per altri Autori, il problema può essere spiegato in termini fisiologici. Così WARDLAW (1949) nei suoi esperimenti sulle felci, rifacendosi all'idea

di SCHOUTE (1913), pensa che tanto la sommità apicale, quanto i primordi fogliari, siano sede di elaborazione di qualche sostanza ad azione inibitrice che, diffondendo verso il basso, determini tutt'intorno un campo inibitorio. Pertanto i nuovi abbozzi fogliari potrebbero svilupparsi soltanto nelle aree del meristema apicale giacente al di fuori di tale sfera d'inibizione. I risultati di SNOW sarebbero perfettamente compatibili con il concetto di campo d'inibizione (WETMORE e WARDLAW, 1951).

Una teoria del determinismo fogliare completamente discordante dalle precedenti è quella dei « sinfilli elementari » (CATALANO, 1941; CATALANO-MEROLA-PELLEGRINI, 1951). Secondo questa teoria, contrariamente alla spirale generatrice unica, l'apice vegetativo dei germogli sarebbe formato da più serie lineari di unità morfologiche tipicamente verticali, coincidenti con le ortostiche della morfologia classica. Queste serie, dotate di accrescimento acropeto, sono dette « sinfilli elementari », perchè formate dall'associazione di unità morfologiche elementari che sono le foglie.

Affine a quella di CATALANO è la concezione delle « hélices foliaires » di PLANTEFOL (1946, 1947), con la differenza che in questo caso le serie fogliari sono tipicamente curve a spirale anzichè verticali. Secondo PLANTEFOL le « hélices foliaires », di solito in numero minore rispetto ai « sinfilli elementari », verrebbero costruite ciascuna da un « centro generatore » situato sull'apice vegetativo. Più centri generatori formerebbero la zona organogena dell'apice, la quale non sarebbe sommitale ma laterale, costituendo quello che PLANTEFOL chiama l'« anneau initial ». Prove sperimentali dell'esistenza delle spirali fogliari sarebbero state già in precedenza fornite da CUENOD (1942) nelle sue ricerche sul « filloma ». Più recentemente LOISEAU (1954), distruggendo un « centro generatore » sull'apice vegetativo di *Impatiens roylei*, sarebbe riuscito ad eliminare una « hélice foliaire », riducendone il numero da tre a due. Infine lo stesso PLANTEFOL (1958) avrebbe ottenuto nell'edera, in seguito a spacchi dell'apice vegetativo, l'isolamento di una delle due « spirali raddrizzate in ortostiche ». Quest'ultimo è uno degli esempi in cui le « hélices foliaires » di PLANTEFOL, coincidendo con le ortostiche, sono perfettamente identiche ai « sinfilli elementari » di CATALANO.

Da questo breve sguardo della letteratura appare chiaro che sul funzionamento dell'apice vegetativo nel processo formativo delle foglie, esistono sostanziali divergenze di vedute e risultati apparentemente contraddittori. Per questi motivi ed anche per il fatto che gli effetti istogenetici determinati dalle operazioni sul meristema apicale in vista di chiarire il problema del determinismo fogliare sono relativamente poco conosciuti, abbiamo ritenuto opportuno approfondire tali ricerche, estendendole ad una pianta a fillotassi distica, una condizione che essendo sotto questo profilo la più semplice, potrebbe forse portare maggiori delucidazioni sull'interessante argomento.

La scelta del materiale, caduta su piante di *Phaseolus vulgaris*, è stata determinata sia dal tipo di fillotassi desiderato, sia dalla facilità di avere questo materiale in coltura tutto l'anno. Si è preferito operare nei primi stadi della germinazione per il fatto che in tale fase dello sviluppo, come si dirà più avanti, le dimensioni del meristema apicale sono molto più cospicue rispetto a quelle degli apici adulti.

DESCRIZIONE DEL MATERIALE SPERIMENTALE.

All'inizio della germinazione dell'embrione, la piumetta di *Phaseolus vulgaris* consta delle due foglioline primordiali formatesi durante l'embriogenesi, le quali sono opposte fra di loro ed alterne con i cotiledoni. Le due successive foglie che cominciano a formarsi all'atto della germinazione in forma di abbozzi, sono disposte in un piano ortogonale a quello delle foglie precedenti ma non allo stesso livello, interponendosi fra lo sviluppo dei due primordi un notevole intervallo di tempo che determina una regolare fillotassi distica (fig. 1).

Il meristema apicale presenta la caratteristica forma a cupola ed è piuttosto voluminoso nelle prime fasi della germinazione, misurando un diametro di circa duecento micron; in seguito tale diametro tende a diminuire notevolmente. A parte le dimensioni però, la sua struttura non differisce fundamentalmente da quella di un apice adulto, mostrando già la caratteristica stratificazione in un'assisa cellulare esterna corrispondente alla « tunica », le cui cellule si segmentano soltanto se-

condo piani anticlinali. Al disotto di questo strato si può riconoscere un « corpus » formato da quattro o cinque strati di cellule che incappucciano il midollo.

Le aree corrispondenti ai primordi fogliari sono riconoscibili nelle regioni periferiche di questo meristema fin da stadi molto precoci del loro differenziamento. Quando i primordi fogliari non sono ancora visibili in forma di abbozzi, al disotto

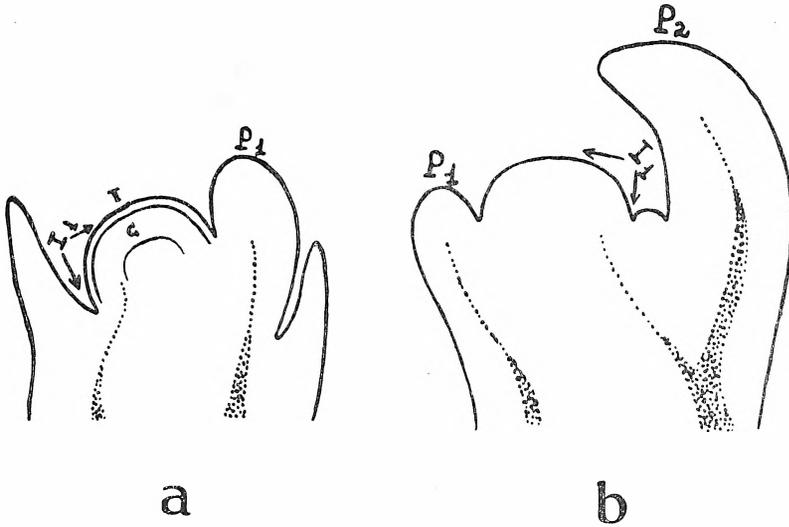


FIG. 1

Sezioni longitudinali mediane di due apici vegetativi di *Phaseolus vulgaris* negli stadi in cui furono operati.

P₂, P₁, = primordi fogliari visibili. I₁ = primordio fogliare ancora invisibile. T = tunica. C = corpus. Zona punteggiata = procambio.

della tunica si possono infatti osservare delle regolari segmentazioni periclinali che determinano gradualmente il sollevamento dell'abbozzo. Un altro differenziamento importante è dato dalla presenza delle iniziali procambiali al disotto del primordio ancora invisibile I₁ (1).

(1) Seguendo una terminologia adottata da SNOW M. e SNOW R. (1931), con I₁, I₂, I₃, ecc. vengono indicati i primordi fogliari ancora invisibili nel loro ordine decrescente di sviluppo e con P₁, P₂, P₃, ecc. gli abbozzi fogliari visibili nell'ordine crescente di sviluppo.

TECNICA SEGUITA.

Gli embrioni in germinazione venivano operati non appena la radichetta incominciava a rompere il tegumento seminale. Il meristema dell'epicotile, esposto a binoculare con la rimozione delle due foglie primordiali, mostra uno o due abbozzi fogliari il cui piano si identifica con quello delle successive foglie. Nella figura 2 sono rappresentati schematicamente i vari tipi di operazioni eseguiti sugli apici vegetativi nello stadio della figura 1a.

In una prima serie di operazioni, l'apice veniva spaccato in due parti uguali mediante tagli longitudinali mediani. In alcuni casi questi tagli vennero eseguiti in un piano ortogonale a quello delle foglie. Questo piano si identifica con quello delle

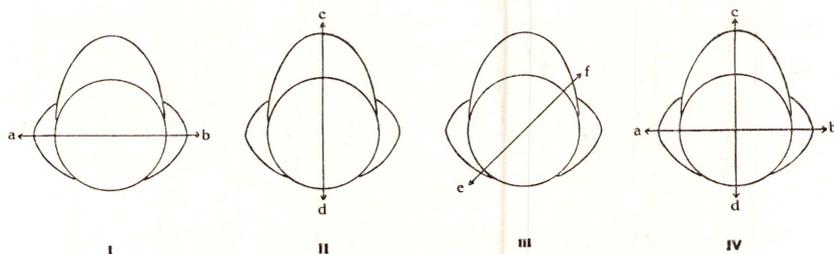


FIG. 2

Disegno schematico illustrativo dei vari tagli effettuati sull'apice vegetativo. ab = piano delle stipole; cd = piano dei primordi fogliari.

stipole (fig. 2, I); in altri casi i tagli furono praticati nel piano delle foglie (fig. 2, II); in altri ancora vennero eseguiti tagli in un piano diagonale, ossia a 45° rispetto ai piani delle stipole e delle foglie (fig. 2, III). In una seconda serie di operazioni l'apice veniva spaccato in quattro parti mediante due tagli longitudinali mediani ad angolo retto (fig. 2, IV).

Tutte le operazioni anzidette vennero eseguite a binoculare da dissezione ad un ingrandimento di 50x ed adoperando adatti microscalpelli montati su microdissettori SINGER. L'effetto delle operazioni veniva seguito giornalmente a binoculare e ad intervalli di tempo regolari gli apici fissati e sezionati per lo

studio istologico. I preparati vennero colorati in parte con l'ematossilina Delafield, in parte con la tecnica di SHARMAN.

EFFETTI ISTOGENETICI E MORFOGENETICI
CONSEQUENTI ALLE OPERAZIONI

I. — *Spacchi longitudinali nel piano delle stipole.*

Il taglio longitudinale mediano normale al piano dei primordi fogliari passa per il piano delle stipole, ma non divide l'apice in due metà rigorosamente simmetriche. Ciò deriva dalla disuniforme attività delle due aree meristematiche che si intendono separare e dal conseguente divario di tempo che s'interpone fra l'insorgere di due successivi primordi disposti a 180°. Ciononostante i due frammenti, qualora il taglio sia molto preciso, danno luogo a due apici completi, i quali però non si accrescono simultaneamente.

Seguendo a binoculare la rigenerazione dei due nuovi germogli, dopo due giorni dalla operazione si può notare che ciascun mezzo apice va riacquistando la forma a cupola dell'apice originario. Nessun nuovo primordio si è ancora sviluppato se si eccettuano quelli preesistenti al taglio e che adesso appaiono più differenziati. Osservando a microscopio uno di questi casi in una sezione longitudinale mediana normale al piano del taglio, si può rilevare che le cellule situate in prossimità della ferita sono in attiva segmentazione, con direzione parallela alla superficie di taglio (Tav. I; 1, 2, 3). Questo fenomeno interessa in un primo tempo soltanto gli elementi meristematici, ma in seguito si estende alle cellule parenchimatiche midollari eventualmente interessate da un taglio piuttosto profondo. In questa regione si forma un vero periderma cicatriziale, che determina la concrescenza più o meno completa delle due parti. Nella fotografia 6 (Tav. II) si può osservare questo fenomeno in un apice spaccato nel piano delle foglie, dopo tre giorni dal taglio.

Mentre si susseguono questi fatti, in ciascun mezzo apice, in corrispondenza di un'area situata fra la ferita ed il meristema periferico, si instaura un'attività segmentativa che determina

la formazione di una nuova sommità apicale, che appare come un centro intorno al quale si va organizzando il nuovo apice vegetativo. Nelle fotografie 1, 3 (Tav. I) si può osservare che in questa attività segmentativa è interessato tanto lo strato della tunica, che si segmenta soltanto in direzione anticlinale, quanto gli elementi sottostanti del corpus, che si segmentano in direzioni varie.

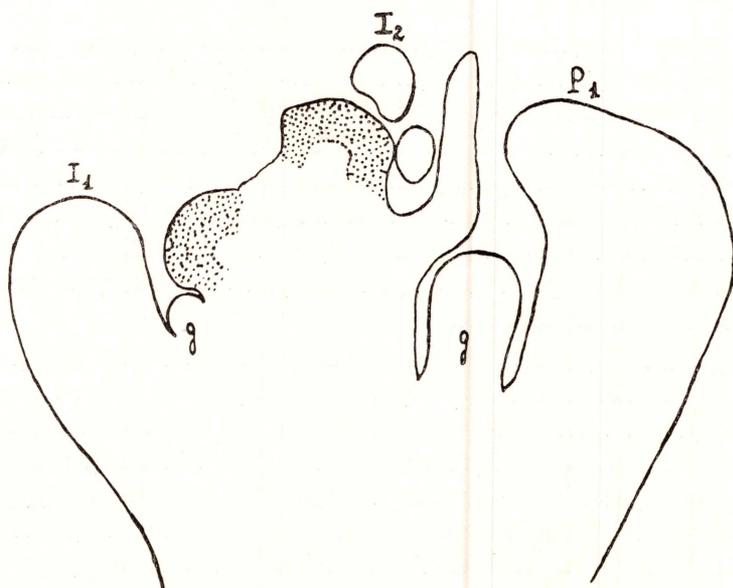


FIG. 3

Apice vegetativo dopo tre giorni dallo spacco longitudinale mediano eseguito nel piano delle stipole. Dai due mezzi apici si stanno per rigenerare due germogli. Si noti che sul germoglio di destra il primordio I_2 non si è sviluppato nella posizione attesa, cioè sulla stessa ortostica di P_1 , ma fa con questa foglia un angolo di circa 90° (v. anche Tav. II, 5). g = gemme ascellari.

Nella figura 3 e nella fotografia 5 (Tav. II) è rappresentata una sezione longitudinale di un apice dopo tre giorni dalla operazione, quando sui nuovi apici incominciano a differenziarsi i primi abbozzi fogliari. Si può osservare che I_1 , il quale al momento del taglio probabilmente era già determinato, si è sviluppato in posizione normale, cioè a 180° rispetto a P_1 . Non così

accade per quanto riguarda I_2 , che al momento del taglio era molto probabilmente del tutto indeterminato e che adesso rappresenta il primo abbozzo fogliare di uno dei due apici rigeneratisi. Questo primordio, che normalmente si sarebbe sviluppato sulla stessa ortostica di P_1 , giace in un piano quasi ortogonale rispetto a quello delle foglie precedenti P_1 e I_1 . Questo risultato è importante ai fini della interpretazione del determinismo fogliare, perchè dimostra che la posizione delle foglie sui nuovi apici è indipendente da quella delle foglie dell'apice originario.

Il primordio fogliare successivo (I_3) tende in ogni caso a disporsi in posizione opposta a I_2 ed a ripristinare in tal modo la fillotassi distica normale.

Quando negli esperimenti di questo tipo il taglio non cadeva nel piano mediano, i risultati potevano essere vari. Se il taglio isolava l'area del primordio I_1 , questo si sviluppava in una foglia isolata più o meno completa, talvolta mancante di una o di tutte e due le stipole. Questa foglia isolata restava indietro nello sviluppo, mentre il primordio successivo I_2 che si sviluppava sul germoglio rigenerato presentava generalmente una posizione diversa dall'abituale. Nella fotografia 9 (Tav. III) si può osservare uno di questi casi: l'abbozzo fogliare I_2 fa un angolo di circa 90° rispetto a quello delle foglie precedenti. Va notato però che I_1 in seguito al suo isolamento ha subito un certo spostamento rispetto a questo piano. Il successivo primordio I_3 tende a ristabilire la fillotassi distica, disponendosi quasi in posizione opposta a I_2 .

Il cambiamento di posizione del primordio I_2 rispetto al piano delle foglie precedenti si verificava nella generalità dei casi. Talora però abbiamo potuto rilevare che questo primordio si sviluppava come di norma sulla stessa ortostica di P_1 .

Se il taglio isolava l'area meristemica corrispondente al primordio I_2 , non si otteneva mai lo sviluppo di una foglia, ma il frammento meristemico isolato o restava atrofico, oppure dava origine ad un piccolo organo a simmetria raggiata, la cui natura non era nè quella di foglia nè quella di germoglio (Tav. II, 7). Quest'organo, formato da cellule parenchimatoidi, presentava talora verso la base ed in posizione centrale un rudimentale fascio procambiaie collegato con il tessuto vascolare sot-

tostante. In questi casi la gemma ascellare di P_1 si sviluppava con lo stesso vigore del germoglio terminale. Ciò era evidentemente dovuto alla rimozione, in conseguenza del taglio, della ben nota azione inibitrice esercitata dall'apice terminale e diretta sulla gemma ascellare sottostante la quale diventava in tal modo libera di svilupparsi.

Il caso della fotografia 3 (Tav. I) fu fissato dopo due giorni dall'esperimento. L'apice fu diviso in un piano piuttosto spostato verso I_2 . Si può osservare che il frammento di sinistra si è rigenerato in un apice normale, sebbene ancora sprovvisto di abbozzi fogliari. Per quanto riguarda il frammento di destra, non si può dire se esso avrebbe dato luogo ad un apice normale.

II. — *Spacchi longitudinali nel piano dei primordi fogliari.*

Lo spacco longitudinale nel piano dei primordi fogliari (fig. 2, II) divide il meristema apicale in due regioni simmetriche, per cui da queste due aree isolate si rigenerano due germogli che si accrescono simultaneamente. I processi rigenerativi sono gli stessi di quelli descritti negli esperimenti precedenti. Dopo tre giorni dalla operazione i due frammenti hanno già ricostituito dal meristema integro due apici completi (fig. 4; Tav. IV, 11, 12). Le due superfici di ferita, dopo aver prodotto un abbondante periderma cicatriziale in corrispondenza della regione midollare, quivi concregono quasi completamente (Tav. II, 6), mentre nella regione meristemica non si verifica concrenza e i due apici possono svilupparsi indipendentemente.

Questi esperimenti dimostrano fra l'altro le capacità regenerative dei singoli primordi fogliari che si trovano ancora ad uno stadio precoce del loro differenziamento. Nell'esperimento della figura 4 gli abbozzi fogliari P_1 , I_1 , I_2 furono spaccati nel loro piano mediano. Se si seguono le sezioni in serie, si può comprendere che mentre per P_1 che al momento del taglio si trovava già in avanzato stadio di differenziamento, le due metà non sono state capaci di rigenerarsi in una foglia completa, per quanto riguarda i primordi ancora invisibili I_1 e I_2 , da ciascuna delle due metà si ricostituisce una foglia completa.

Nelle figure di cui sopra si può inoltre osservare che in

ciascuno dei due nuovi apici le prime foglie che si sviluppano in ordine distico assumono una posizione tale che il loro piano risulta parallelo alla superficie di taglio e quindi al piano delle

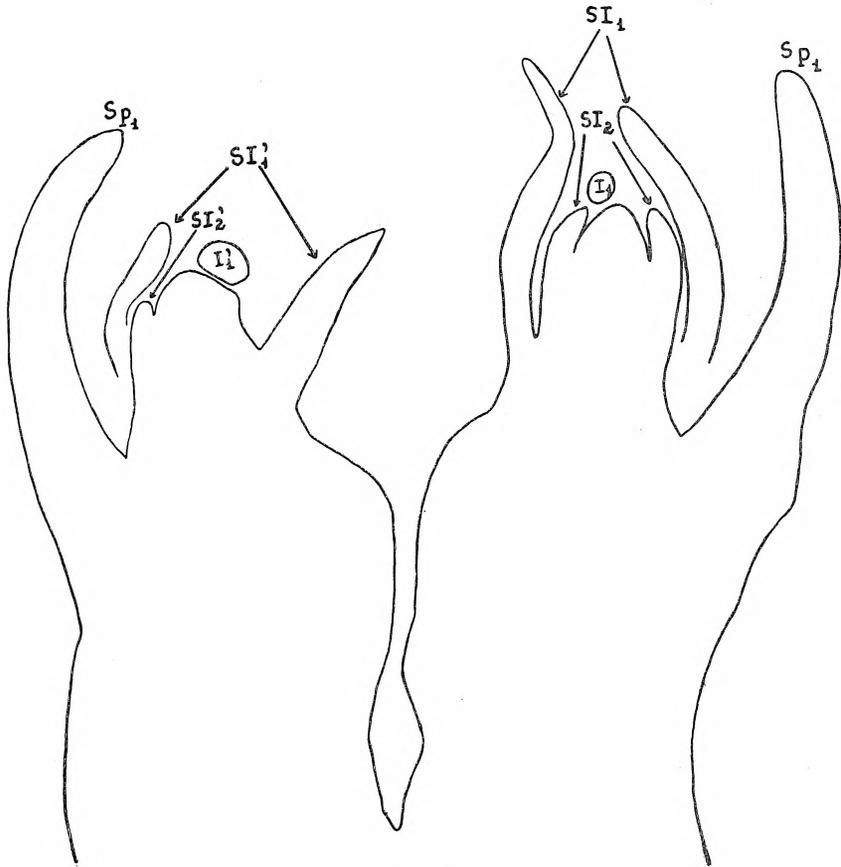


FIG. 4

Due germogli completi rigeneratisi dalle due metà di un apice vegetativo spaccato nel piano dei primordi fogliari, dopo tre giorni dal taglio. La sezione fu eseguita nel piano delle stipole. SP_1 , SI_1 , SI_2 = stipole dei primordi fogliari P_1 , I_1 , I_2 (v. anche Tav. IV, 11, 12).

foglie dell'apice originario. Questo reperto è, come vedremo, importante ai fini della comprensione del processo formativo delle foglie.

Per quanto riguarda il differenziamento del procambio nei due apici rigenerati, si può rilevare che esso è in rapporto con il tessuto vascolare dell'apice originario, tranne nella regione concresciuta e corrispondente al midollo del germoglio originario, dove il procambio proveniente dai due apici appare isolato dal tessuto conduttore sottostante e come sospeso nel parenchima midollare (Tav. II, 8). Queste osservazioni dimostrerebbero che il procambio si differenzia indipendentemente dal tessuto vascolare preesistente.

Questi esperimenti danno anche modo di osservare come gli elementi meristemati dell'apice vegetativo non hanno prospettive istogenetiche predeterminate, ma in condizioni particolari, come ad esempio per effetto di tagli, possono cambiare il loro orientamento differenziativo. Ciò è rilevabile dalle fotografie 11 e 12 (Tav. III), dove si può ritenere come molto probabile che gli elementi procambiali situati dalla parte della ferita si siano differenziati da cellule che normalmente per la loro posizione avrebbero generato parenchima midollare.

In queste operazioni venivano spesso incidentalmente spaccate in due anche le gemme ascellari dei primordi fogliari, in uno stadio molto precoce del loro sviluppo. Queste gemme al momento del taglio erano rappresentate da piccole aree a sezione trasversale ellittica, avente diametri di circa 90x45 micron. In tutti i casi studiati, nonostante le dimensioni estremamente piccole, le due mezze gemme si sviluppavano in due germogli normali (Tav. III, 10). I risultati della rigenerazione di questi piccoli frammenti di meristema sono alquanto diversi da quelli ottenuti in seguito alla bipartizione degli apici terminali. Lo sviluppo dei primi due abbozzi fogliari in ciascuna mezza gemma in via di rigenerazione avviene in un piano che è ortogonale a quello della ferita. Ciò è probabilmente dovuto al fatto che le cellule delle gemme ascellari al momento del taglio erano in uno stadio totalmente indifferenziato e non si era ancora realizzata nessuna determinazione nella posizione dei primi abbozzi fogliari. E' anche probabile che la rigenerazione delle due gemme si compia a partire da pochi elementi meristemati periferici, come proverebbe la fotografia 10, nella quale il meristema centrale intorno alla ferita mostra scarsi segni di rigenerazione.

III. — *Spacchi longitudinali in un piano diagonale.*

La rigenerazione di apici vegetativi a partire da frammenti di meristema apicale spaccato in un piano diagonale (fig. 2, III) si presenta estremamente interessante ai fini della interpretazione del determinismo fogliare. Gli apici al momento della operazione erano nello stadio della figura 1a. Dopo appena ventiquattr'ore dal taglio si può osservare che i due mezzi apici

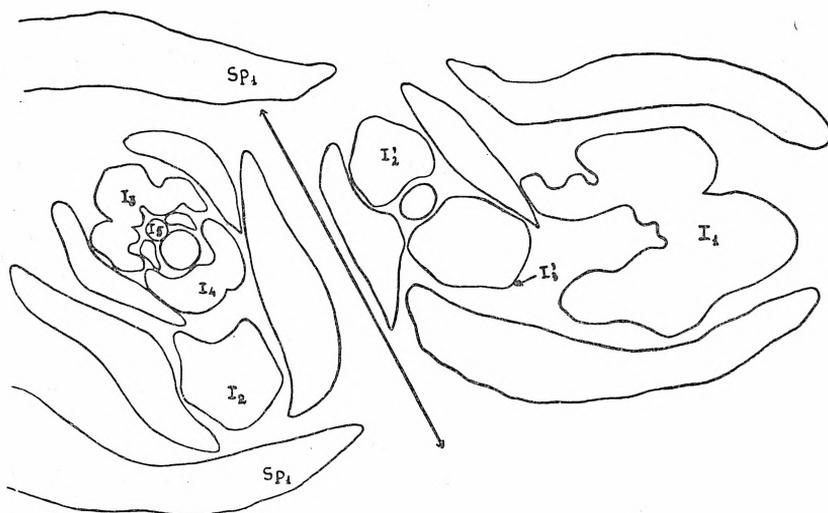


FIG. 5

Due germogli completamente ricostituiti dalle due metà del meristema apicale spaccato secondo un piano diagonale. SP_1 = stipole di P_1 (spiegazione dettagliata nel testo; v. anche Tav. V).

vanno riacquistando la forma mammellonare, mentre il primordio I_1 che non era stato danneggiato, diventa un abbozzo visibile destinato a svilupparsi in una foglia normale nella posizione attesa. Nella figura 5 e nelle fotografie 13, 14, 15 si possono osservare delle sezioni trasversali di due germogli completamente rigenerati dopo tre giorni dal taglio diagonale. E' interessante seguire su ciascuno dei due apici la posizione assunta dai primordi fogliari successivi a I_1 , i quali molto probabilmente si sono sviluppati da meristema dell'apice originario assolutamente-

te indifferenziato. Il germoglio di destra si presenta meno sviluppato rispetto all'altro. In ogni caso si può osservare che il primo abbozzo fogliare che si forma su ciascuno dei due apici (I_2 e I'_2) si sviluppa su un'area situata fra la superficie di taglio ed il piano delle foglie precedenti (P_1 e I_1). Successivamente il primordio fogliare I_3 tende a disporsi in posizione opposta a I_2 ed analogamente I'_3 rispetto a I'_2 , ma non avendo sufficiente spazio, I_3 e I'_3 risulteranno alquanto spostati verso il piano delle foglie dell'apice originario. Solo a partire dal primordio I_4 si ristabilisce la fillotassi distica normale.

Questi risultati, come si vedrà meglio nella discussione, sono interpretabili secondo la teoria del « primo spazio disponibile ».

Per quanto riguarda il tessuto vascolare si può osservare che il primo differenziamento del procambio negli apici rigenerati è palesemente in rapporto alla formazione dei primordi fogliari. Esso infatti accompagna la foglia nei cambiamenti di posizione più sopra descritti.

IV. — *Doppio spacco longitudinale secondo piani ortogonali.*

Frammentando l'apice vegetativo in quattro parti, mediante due tagli longitudinali mediani ad angolo retto (fig. 2, IV) si può osservare che ciascuna di queste parti è capace di dare origine ad un piccolo apice che si sviluppa in un germoglio con fillotassi distica normale.

Un gran numero di questi esperimenti diede però esito negativo e ciò capitava quando il meristema apicale veniva eccessivamente danneggiato dalla intersecazione dei due tagli. In tutti questi casi tutto il meristema abortiva completamente e ad esso si sostituivano le gemme ascellari delle foglie P_1 e I_1 .

Su 36 casi appartenenti a questo tipo di esperimento soltanto in 1 potemmo osservare tutti i quattro frammenti svilupparsi in quattro germogli. Meno raramente si sviluppavano solo tre germogli, mentre il quarto abortiva. Più spesso invece si sviluppavano quattro apici, di cui soltanto due avevano origine da frammenti isolati del meristema apicale, mentre gli altri due derivavano da una gemma ascellare di P_1 incidentalmente divisa dal taglio nel piano delle foglie. Que-

sti due piccoli germogli si sostituivano in questi casi ai due mancati germogli che avrebbero dovuto svilupparsi da due dei quattro frammenti dell'apice terminale e che invece abortirono, probabilmente per essere rappresentati da un numero troppo esiguo di cellule.

Riguardo alle modalità rigenerative di questi apici parziali, già dopo due giorni il meristema isolato riacquista quasi completamente la forma mammellonare dell'apice originario. Dopo tre giorni incominciano a formarsi i primordi fogliari. L'attività istogenetica iniziale di questi apici può osservarsi nella fotografia 4 (Tav. I). In questi esperimenti non abbiamo potuto seguire il differenziamento del procambio.

DISCUSSIONE ED INTERPRETAZIONE DEI RISULTATI.

I. — *Rigenerazione e ricostituzione degli apici vegetativi dei germogli.*

I risultati riportati nel capitolo precedente dimostrano che il meristema apicale dei germogli di *Phaseolus vulgaris*, qualora venga diviso in due porzioni uguali mediante taglio longitudinale, è capace di dar luogo a due germogli normali, qualunque sia la direzione del taglio: nel piano delle stipole, nel piano dei primordi fogliari, in un piano diagonale. Dividendo inoltre detto meristema in quattro parti mediante due tagli longitudinali ad angolo retto, solo raramente tutti i quattro frammenti danno origine ciascuno ad un germoglio normale. Talora tre di questi, più spesso due soltanto danno risultato positivo, mentre i rimanenti risultano troppo piccoli per potersi rigenerare normalmente. Una buona parte di questi esperimenti fallisce completamente per eccessivo danneggiamento del meristema apicale.

Da questi risultati appare chiaro che la rigenerazione di germogli a partire da frammenti di meristema apicale è condizionata dalla presenza di un certo numero minimo di cellule, analogamente a quanto dimostrato da BALL in *Lupinus albus* (1952) ed è presumibile, in considerazione dei fatti suesposti, che questo limite minimo sia rappresentato per il meristema

dei germogli terminali di *Phaseolus vulgaris* da un'area corrispondente ad un quarto di quella dell'apice originario.

A questo proposito va notato che gemme ascellari, rappresentate da piccole aree meristematiche (90x45 micron circa), spaccate longitudinalmente, davano origine in ogni caso a due germogli normali.

Alcuni esperimenti dimostrano che nei casi di isolamento di frammenti meristematici insufficienti allo sviluppo di un germoglio, questi o restano atrofici, o danno luogo ad un piccolo organo rudimentale a simmetria raggiata (Tav. II, 7). Questo organo presenta una struttura parenchimatoide e talora un rudimentale procambio centrale collegato basalmente con il tessuto vascolare del germoglio originario.

Organi anormali ottenuti in seguito ad incisioni del meristema apicale sono stati descritti da vari Autori. SNOW M. e SNOW R. osservarono una « radial leaf » in seguito a spacchi diagonali su apici di *Epilobium hirsutum* (1935) ed una foglia parzialmente tubulare in *Solanum tuberosum* (1954); SUSSEX (1951, 1955) ottenne un « centric organ » dall'isolamento del primordio I_1 negli apici di *Solanum tuberosum*; HANAWA e HISHIZAKI (1953) in *Sesamum indicum* osservarono organi aventi varia forma di « ascidia »; recentemente SOMA (1958) descrive un « centric organ » ottenuto in seguito ad operazioni sull'apice vegetativo di *Euphorbia lathyris*.

Le cause della formazione di questi organi ed il loro significato non sono ben chiari. Alcuni Autori ritengono che lo sviluppo del « centric organ » può essere dovuto ad esempio alle dimensioni troppo piccole dell'area isolata ed alle sue particolari condizioni di nutrizione (SNOW 1954, SOMA 1958); secondo SUSSEX (1954) invece lo sviluppo di un organo aberrante a simmetria assile o quello di una foglia dorsoventrale a partire dal primordio isolato I_1 sarebbero condizionati dalla sommità apicale.

I risultati ottenuti dai nostri esperimenti dimostrano che un organo centrico non si sviluppa mai dal primordio I_1 isolato, il quale dà origine sempre ad una foglia più o meno completa. Esso si sviluppa invece dall'area meristematica presuntiva di I_2 , la quale non dà mai origine ad una foglia neppure incompleta. Questi fatti dimostrano che al momento del taglio

la regione di I_1 era già orientata come foglia, mentre non lo era I_2 . L'organo centrico si svilupperebbe quindi soltanto da aree meristematiche troppo piccole per potersi sviluppare in germogli ed aventi prospettive morfogenetiche non ancora determinate come foglie. Occorrono peraltro ricerche più estese ed approfondite per cercare di chiarire l'interessante questione.

Per quanto riguarda gli effetti istogenetici dei tagli e le modalità rigenerative degli apici, le presenti ricerche dimostrano che in *Phaseolus vulgaris* i primi segni di un'attività rigenerativa sono ben individuabili dopo due giorni dalle operazioni. Nei casi di bipartizione dell'apice, i più studiati a tale riguardo, oltre alle ben conosciute segmentazioni periclinali nelle cellule prospicienti alla superficie di taglio, si osserva un inizio di attività segmentativa alla quale prende parte sia la tunica con segmentazioni esclusivamente anticlinali, sia il corpus, con segmentazioni secondo varie direzioni. BALL (1955) ha trovato che durante la rigenerazione del meristema apicale di *Lupinus albus* le cellule del secondo strato della tunica contribuiscono alla formazione del corpus per mezzo di segmentazioni pericline. Nei nostri esperimenti la tunica monostratificata non si segmenta mai secondo tale direzione. Secondo LINSBAUER (1917), BALL (1952), SOMA (1958) i nuovi apici si rigenerano a partire da nuove iniziali apicali, mentre gli esperimenti di LOISEAU su *Impatiens roylei* (1959) dimostrerebbero che le cellule sommitali non hanno nessuna attività nella ripresa dell'accrescimento, che avverrebbe specialmente nella regione periferica della tunica. Dal nostro canto abbiamo sempre notato nel processo rigenerativo un'attività segmentativa molto precoce localizzata come si è detto nella tunica e nel corpus, la quale conduce al sollevamento del meristema in una regione situata fra la ferita ed il meristema periferico. Si viene quindi ad individuare una *nuova* sommità apicale, che appare come un centro intorno al quale si va organizzando il nuovo apice vegetativo.

II. — *Differenziamento dei primordi fogliari sugli apici in via di rigenerazione.*

In tutti i casi nei quali il meristema apicale isolato era capace di rigenerarsi in un germoglio normale, si è visto che la

disposizione delle foglie sui nuovi apici seguiva sempre l'ordine distico tipico dell'apice originario. Tuttavia l'insorgere dei primi abbozzi fogliari sugli apici in via di rigenerazione presentava delle diversità nei vari tipi di operazioni effettuate, le quali offrono lo spunto ad alcune considerazioni interessanti ai fini del problema della determinazione fogliare. Queste diversità riguardano la posizione che assume il primo abbozzo fogliare rispetto a quella delle foglie dell'apice originario. Abbiamo così messo in rilievo i seguenti fatti:

1) Nei casi di bipartizione dell'apice, quando lo spacco fu eseguito nel piano delle stipole (fig. 2, I) il primo abbozzo fogliare (I_2) che si sviluppa su ciascuno dei due apici fa generalmente un angolo di circa 90° rispetto al piano delle foglie precedenti P_1 e I_1 (fig. 3; Tav. II, 5). Allo stesso risultato si perviene quando il taglio, non cadendo nel piano mediano delle stipole isola due aree, una delle quali si dimostra insufficiente a dare origine ad un germoglio normale, mentre l'altra si rigenera in un germoglio che presenta solitamente analoghi cambiamenti nella posizione del primo abbozzo fogliare (Tav. III, 9). In tutti questi casi il primordio I_3 tende a disporsi in posizione opposta rispetto al precedente I_2 , ma non completamente. Con lo sviluppo dei primordi successivi sugli apici rigenerati si viene gradualmente a ristabilire la fillotassi distica normale, inizialmente lievemente alterata.

2) Quando l'apice fu diviso nel piano dei primordi fogliari (fig. 2, II), il primo abbozzo fogliare che si sviluppa su ciascuno dei due nuovi apici si presenta orientato in un piano all'incirca parallelo a quello del taglio e quindi a quello delle foglie precedenti (fig. 4; Tav. IV, 11, 12).

3) Quando gli apici furono divisi per mezzo di un taglio longitudinale diagonale (fig. 2, III) il primo abbozzo fogliare su ciascuno dei due germogli (I_1 e I'_1) si sviluppa su un'area situata fra la superficie di taglio ed il piano delle foglie P_1 e I_1 . Nella figura 5 e nelle fotografie 13, 14, 15 (Tav. V) si può notare che nel germoglio di destra a partire dalla foglia I_4 si ripristina la fillotassi distica ed il nuovo piano fogliare appare orientato, come la superficie di taglio, a circa 45° rispetto a quello delle foglie dell'apice originario.

Questi risultati dimostrano in primo luogo che la posizione nella quale si differenzia il primo abbozzo fogliare sui nuovi apici è indipendente da quella delle foglie dell'apice originario ed è invece palesemente in rapporto alla natura delle operazioni eseguite. La « contiguità » degli abbozzi fogliari lungo ciascuna delle due ortostiche del germoglio di *Phaseolus vulgaris* non sembra avere, come si desume dalla teoria delle « hélices foliaires » di PLANTEFOL, un significato causale nella successione acropeta delle foglie. Questa contiguità, se pure dimostrabile con osservazioni morfologiche ed istologiche, non regge alla prova dell'esperimento, potendo facilmente essere interrotta, anche quando i « centri generatori » delle due ortostiche non vengono danneggiati dalle operazioni. Di tutti i risultati da noi messi in rilievo il solo interpretabile secondo la teoria di PLANTEFOL, è quello ottenuto in seguito agli spacchi nel piano delle foglie. Questi casi si potrebbero infatti spiegare ammettendo che il taglio abbia sdoppiato ciascuno dei due « centri generatori » e che quindi ogni mezzo apice sia rappresentato dalle due metà di detti centri, i quali si rigenerano. Ma non si riescono a spiegare i risultati ottenuti in seguito ai tagli ortogonali al piano delle foglie, i quali dovrebbero aver provocato la separazione dei due « centri generatori » con conseguente isolamento delle due ortostiche. PLANTEFOL (1958) sarebbe riuscito ad ottenere questo risultato nell'edera; in seguito alla divisione dell'apice in due metà, una di queste si sviluppa in un germoglio provvisto di foglie situate su una sola ortostica. Nei nostri esperimenti non abbiamo mai ottenuto casi di questo genere.

I risultati ottenuti in seguito alle operazioni sul meristema apicale dei germogli di *Phaseolus vulgaris* dimostrano invece che la posizione del primo abbozzo fogliare sui nuovi apici dipende dalla natura del taglio effettuato, il quale isola nei vari casi delle aree meristematiche geometricamente diverse. Detti risultati sarebbero quindi interpretabili in base alla teoria del « primo spazio disponibile » di SNOW M. e SNOW R.

Nella rigenerazione del meristema isolato abbiamo dimostrato che su ciascun frammento si forma una nuova sommità apicale, che rappresenta il centro di sviluppo intorno al quale si organizza il nuovo apice. Secondo la teoria del primo spazio disponibile, nel nostro caso, la prima foglia si svilupperebbe in una

regione del meristema sufficientemente ampia e situata ad una certa minima distanza dalla nuova sommità apicale. Siccome questi due nuovi centri si formano in zone diverse del meristema apicale originario, a seconda della direzione del taglio, si potrebbe pensare che la « distanza minima sufficiente » fra la nuova sommità apicale e la regione « sufficientemente ampia » per lo sviluppo del primo abbozzo fogliare, si realizzi nei vari esperimenti in settori meristemati che presentano rapporti di posizione diversi con le foglie dell'apice originario.

In tutti i casi studiati nei quali sui nuovi apici si avevano cambiamenti nella posizione del primo abbozzo fogliare, è stato rilevato che il successivo primordio tende a disporsi in posizione opposta al precedente, ma, per ragioni spaziali, non completamente. Ne consegue quindi che la fillotassi dei nuovi apici vegetativi risulta all'inizio lievemente alterata. Con lo sviluppo dei successivi primordi si ha gradualmente il ritorno alla fillotassi distica normale. Questo risultato rappresenta una dimostrazione delle capacità autoregolatrici del meristema apicale dei germogli; questo meristema, anche se disturbato nel suo regolare processo organogenetico, è capace di ristabilire presto o tardi la fillotassi tipica della specie.

Per quanto riguarda il differenziamento del procambio nei frammenti di meristema apicale destinati a svilupparsi in germogli normali, abbiamo notato che esso è sempre correlato alla formazione dei primordi fogliari. Dai risultati ottenuti in seguito ai vari esperimenti di bipartizione degli apici vegetativi, nei quali fu constatato un cambiamento di posizione nei primordi fogliari, abbiamo messo in evidenza che il procambio cambia anche esso di posizione, precedendo la foglia nella sua comparsa. Per la sua caratteristica distribuzione che si osserva tanto nei germogli normali quanto in quelli rigenerati, il tessuto vascolare sembra avere esclusivamente natura fogliare. Questi rilievi appoggerebbero la tesi di quegli Autori (come DELPINO e CATALANO), i quali negando l'esistenza del fusto come organo fondamentale, vedono nei germogli un complesso morfologico costituito essenzialmente da foglie.

Circa i rapporti che si stabiliscono fra procambio degli apici rigenerati e quello del germoglio originario, in alcuni casi è stato osservato che il procambio proveniente dai primordi fogliari

sviluppatasi sui nuovi apici, appariva come sospeso nel parenchima midollare ed isolato quindi dal tessuto vascolare sottostante (Tav. II, 8). In un caso tale procambio proveniente dal primordio I_3 si continuava in basso deviando al disotto della ferita e prendendo rapporti con il tessuto vascolare già differenziato di I_1 . Questo collegamento sembrava essersi realizzato secondariamente.

Da quanto sopra sembra evidente che il procambio che si differenzia nei primordi fogliari degli apici rigenerati, in un primo momento è isolato dal tessuto conduttore del germoglio originario, con il quale successivamente (nel nostro caso molto precocemente) contrae rapporti. Ma in virtù di quale meccanismo si realizzano questi rapporti non è ben chiaro ed anche le idee degli studiosi in proposito sono tutt'altro che d'accordo. Noi ci proponiamo di trattare la questione in altra sede ed in base a più concrete prove sperimentali.

RIASSUNTO E CONCLUSIONI.

I risultati ottenuti in seguito alle operazioni microchirurgiche sul meristema apicale dei germogli di *Phaseolus vulgaris* hanno portato alle seguenti principali conclusioni:

1) La rigenerazione di germogli a partire da frammenti di meristema apicale isolati, analogamente a quanto dimostrato da BALL in *Lupinus albus*, appare condizionata dalla presenza di un numero minimo di cellule, presumibilmente corrispondenti nella specie da noi studiata ad un quarto dell'area meristemica dell'apice originario.

2) In casi di isolamento di frammenti meristemati insufficienti allo sviluppo di un germoglio, questi o restano atrofici o si sviluppano in un piccolo organo a simmetria raggiata provvisto di rudimentale procambio. Il significato di questo organo aberrante è stato discusso in riferimento ad altri casi consimili descritti in letteratura.

3) Nel processo rigenerativo un'attività segmentativa molto precoce localizzata sia in cellule della tunica che in cellule del corpus porta al sollevamento del meristema apicale in una

regione situata fra la ferita ed il meristema periferico. Si viene ad individuare una nuova sommità apicale, che appare come un centro intorno al quale si va organizzando il nuovo apice vegetativo.

4) L'insorgere dei primi abbozzi fogliari sugli apici in via di rigenerazione presenta nei vari esperimenti delle diversità riguardanti la posizione che assume il primo abbozzo fogliare rispetto a quella delle foglie dell'apice originario. La posizione nella quale si differenzia questo primo abbozzo fogliare appare quindi indipendente da quella delle foglie dell'apice originario. Essa si dimostra invece manifestamente correlata alla natura del taglio effettuato, il quale isola nei vari casi delle aree meristematiche geometricamente diverse.

Questi risultati sono stati interpretati sulla base della teoria del « primo spazio disponibile » di SNOW M. e SNOW R.

5) Quando, come nei casi suesposti, si avevano cambiamenti nella posizione del primo abbozzo fogliare, fu sempre osservato che il successivo primordio tendeva a disporsi in posizione opposta al precedente, ma, per ragioni spaziali, non completamente. Ciò portava ad una lieve iniziale alterazione nella fillotassi dei germogli rigenerati, la quale però con lo sviluppo dei successivi primordi ritornava gradualmente a quella distica normale. Quest'ultimo risultato è una dimostrazione delle capacità autoregolative del meristema apicale dei germogli: questo meristema, anche se disturbato nel suo regolare processo organogenetico, è capace di ristabilire, presto o tardi, la fillotassi tipica della specie.

SUMMARY

The surgical operations on the shoot apex of *Phaseolus vulgaris* have led to the following conclusions:

1) The regeneration of apical meristem, as demonstrated by BALL in *Lupinus albus*, appears to be conditioned by the presence of a minimal number of cells. In *Phaseolus vulgaris* these minimal number of cells are presumably equivalent to a quarter of the meristematic area of the original apex.

2) The meristematic fragments inadequate to the development of

a normal shoot either remain atrophic or develop into a small radiate organ having central rudimentary procambium. The significance of this abnormal organ has been discussed with reference to other similar cases described in literature.

3) In the regenerative process a very precocious segmentative activity in both tunica and corpus cells leads to the individuation of a new apical summit, which appears as a new center around which organization of the new shoot apex takes place.

4) The development of the leaf primordia on the regenerating apices shows in different experiments variations regarding the position of the first primordium with respect to the leaves of the original apex. The position of the first primordium therefore appears to be independent of the subjacent shoot. It is instead clearly correlated with the nature of the incision which isolates in the various cases meristematic areas that are geometrically different.

These results have been interpreted on the ground of the « first available space » theory by M. SNOW and R. SNOW.

5) When, as in the above mentioned cases, changes occurred in the position of the first leaf primordium, it was always observed that the successive primordium inclined to place itself in opposition to the previous one, but not fully, owing to space reasons. This led to a slight starting alteration in the phyllotaxis of the regenerated shoots. Through the development of the successive primordia, however, the phyllotaxis in the regenerated shoots gradually returned to the normal distichous system. This last result is a proof of the autoregulating ability of the apical meristem of the shoot: this meristem, even though being disturbed in its normal organogenetic process, is able to restore, sooner or later, the typical phyllotaxis of the species.

BIBLIOGRAFIA

- BALL E. - Segmentation of the shoot apex. *Amer. Jour. Bot.* 1946, **33**, 817.
- BALL E. - Differentiation in the primary shoots of *Lupinus albus* L. and of *Tropaeolum majus* L. *Symposia Soc. Exp. Biol.*, 1948, **2**, 246.
- BALL E. - Experimental division of the shoot apex of *Lupinus albus* L. *Growth*, 1952, **16**, 151.
- BALL E. - On certain gradients in the shoot tip of *Lupinus albus*. *Amer. Jour. Bot.*, 1955, **42**, 509.
- CATALANO G. - Teoria generale della foglia. *Annali della Facoltà di Agraria della R. Università di Napoli*, 1941, **12**.

- CATALANO G. - MEROLA A. - PELLEGRINI O. - La genesi dei rami laterali studiata alla luce della teoria fogliare. *Delpinoa* (n. s. *Bull. Orto Bot. Univ. Napoli*), 1951, **4**, 1.
- CUENOD A. - Premières recherches expérimentales sur le phyllome. *Bull. Soc. Bot. France*, 1942, **89**, 47.
- HANAWA J. - ISHIZAKI M. - Malformation in *Sesamum indicum* L. caused by the operation on the embryo. *Sci. Rep. Fac. Lib. Arts et Educ. Gifu Univ.*, 1953, **1**, 56.
- HOFMEISTER W. - Allgemeine Morphologie der Gewächse. *Leipzig*, 1868.
- KARZEL R. - Untersuchungen über die Regeneration von Sprossspitzen. *Jahrbucher f. wiss. Bot.*, 1924, 111.
- LINSBAUER K. - Studien über die Regeneration des Sprossvegetationspunktes. *Denkschr. kais. Akad. der Wiss. in Wien. Math. - Nat. Klasse*, 1917, **93**, 107.
- LOISEAU M. J. - Suppression expérimentale d'une hélice foliaire chez *Impatiens roylei* Walp. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 1954a, **238**, 149.
- LOISEAU M. J. - Evolution morphologique de quelques tiges d'*Impatiens roylei* Walp. après suppression expérimentale d'une hélice foliaire. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 1954b, **238**, 385.
- LOISEAU M. J. - Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 1959, **20**, 1.
- LOPRIORE G. - Vorläufige Mitteilung über die Regeneration gespaltener stammspitzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1895, **13**, 410.
- MIRSKAJA L. - Über Regenerationvorgänge an vegetationspunkten von *Tradescantia guianensis*. *Planta*. 1928, **8**, 27.
- PILKINGTON M. - The regeneration of the stem apex. *New Phyt.* 1929, **28**, 38.
- SCHOUTE J. C. - Beiträge zur Blattstellungslehre. *Rec. Trav. Bot. Neerland.* 1913, **10**, 153.
- SNOW M. - SNOW R. - Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1931, B **221**, 1.
- SNOW M. - SNOW R. - Experiments on phyllotaxis. II. The effect of displacing a primordium. *Phyl. Trans. Roy. Soc. London*, 1933, B **222**, 353.
- SNOW M. - SNOW R. - Experiments on phyllotaxis. III. Diagonal splits through decussate apices. *Phyl. Trans. Roy. Soc. London*. 1935, B **225**, 63.
- SNOW M. - SNOW R. - Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. *Nature*, 1954a, **173**, 644.
- SNOW M. - SNOW R. - Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. *Nature* 1954b, **174**, 352.

- SOMA K. - Morphogenesis in the shoot apex of *Euphorbia lathyris* L. *Jour. of the Fac. of Science Univ. Tokyo*. 1958, Sect. III, 7, 199.
- SUSSEX I. M. - Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. *Nature* 1951, 167, 651.
- SUSSEX I. M. - Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. *Nature* 1954, 174, 351.
- SUSSEX I. M. - Morphogenesis in *Solanum tuberosum* L.: Experimental investigation of leaf dorsiventrality and orientation in the juvenile shoot. *Phytomorphology* 1955, 5, 286.
- VAN ITERSON G. - Mathematische und Mikroskopisch - Anatomische Studien über Blattstellungen. *Jena* 1907.
- WARDLAW C. W. - Experiments on organogenesis in Ferns. *Growth* 1949, 9, 93.
- WETMORE R. H. - WARDLAW C. W. - Experimental morphogenesis in vascular plants. *Ann. Rev. of Plant Phys.* 1951, 10, 153.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

TAV. I

- Fig. 1: sezione longitudinale mediana di un apice vegetativo spaccato longitudinalmente nel piano delle stipole, dopo due giorni dal taglio. Nel mezzo apice di sinistra è già individuabile una nuova sommità apicale determinata da segmentazioni localizzate in cellule della tunica e del corpus.
- Fig. 2: lo stesso caso della figura 1 in una sezione alquanto distante dalla regione mediana. Si notino le caratteristiche segmentazioni pericline nelle cellule meristematiche situate in prossimità della ferita. Inferiormente gli elementi midollari interessati dal taglio sono momentaneamente esclusi da questa attività segmentativa.
- Fig. 3: apice spaccato longitudinalmente nel piano delle stipole, dopo due giorni dall'esperimento. Il taglio non fu perfettamente mediano. Si noti nel frammento di sinistra la localizzazione dell'attività segmentativa che determina la formazione di una nuova sommità apicale.
- Fig. 4: sezione trasversale di un apice vegetativo frammentato in quattro parti mediante due tagli longitudinali mediani ad angolo retto, dopo un giorno dall'operazione.

TAV. II

- Fig. 5: apice vegetativo dopo tre giorni dallo spacco longitudinale mediano nel piano delle stipole. Particolare della figura 3 del testo. La freccia indica la direzione del taglio.
- Fig. 6: regione del parenchima midollare raggiunta da un taglio piuttosto profondo. Si osservi la formazione del periderma cicatriziale (p) ed il quasi completo concrescimento delle due superfici di ferita, limitatamente alla zona midollare.
- Fig. 7: sezione trasversale di un germoglio dopo quattro giorni da un taglio longitudinale, con conseguente isolamento di un'area meristemica insufficiente allo sviluppo di un germoglio normale. Da essa si è avuta la formazione di un organo aberrante a simmetria radiata (o). gt = germoglio terminale; ga = gemma ascellare. La doppia freccia indica la direzione del taglio.
- Fig. 8: sezione longitudinale di un germoglio spaccato longitudinalmente nel piano dei primordi fogliari dopo tre giorni dal taglio. Il nuovo procambio, differenziatosi nei due apici rigenerativi, nella regione mediana corrispondente al midollo dell'apice originario dove si è avuto il concrescimento delle due superfici di ferita, appare come sospeso, senza stabilire rapporti con il tessuto vascolare sottostante.

TAV. III

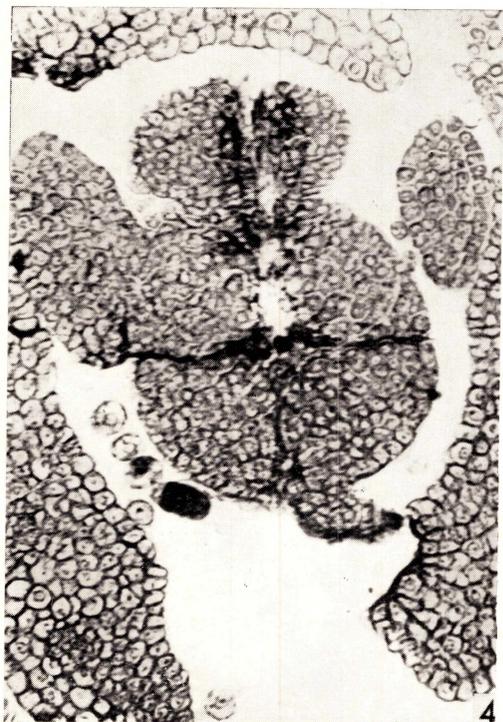
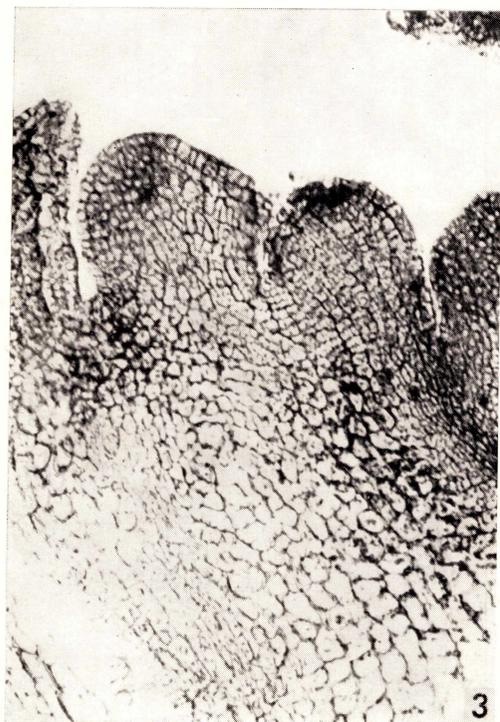
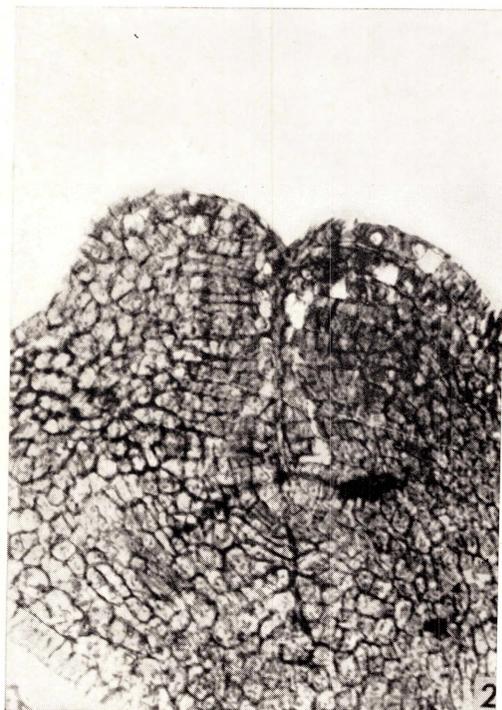
- Fig. 9: sezione trasversale di un germoglio dopo tre giorni da un taglio longitudinale, in seguito al quale fu isolato il primordio fogliare ancora visibile I_1 . Questo primordio si è differenziato in un abbozzo fogliare completo, sebbene poco sviluppato ed alquanto spostato rispetto al piano delle foglie precedenti P_2 - P_1 . Si osservi che il primordio fogliare successivo I_2 non si è sviluppato come di norma sulla stessa ortostica di P_1 , ma fa con questa foglia un angolo di circa 90° . Il successivo primordio I_3 tende a disporsi in posizione opposta a I_2 .
- Fig. 10: sezione longitudinale di due germogli rigeneratisi da una gemma ascellare spaccata in un piano longitudinale mediano. Al momento del taglio la gemma era rappresentata da elementi assolutamente indifferenziati.

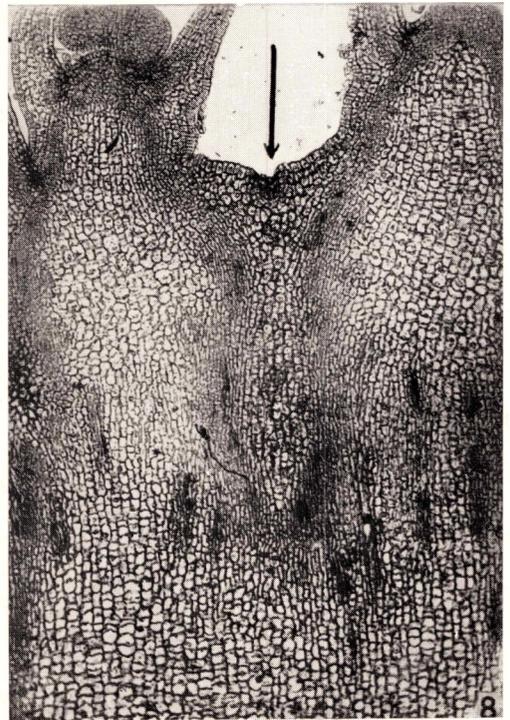
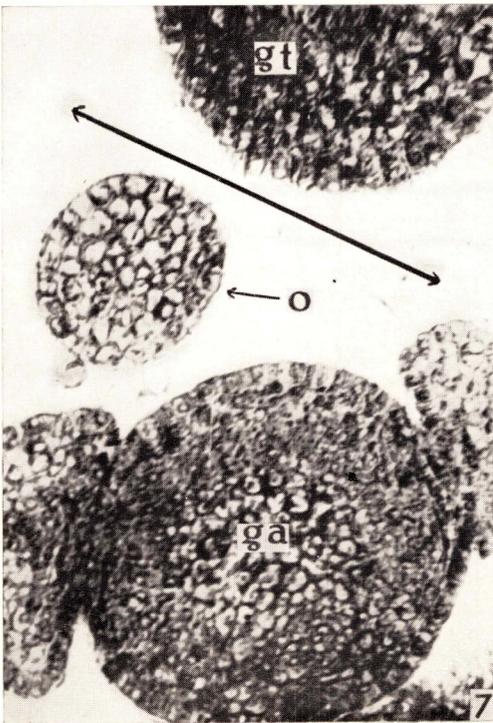
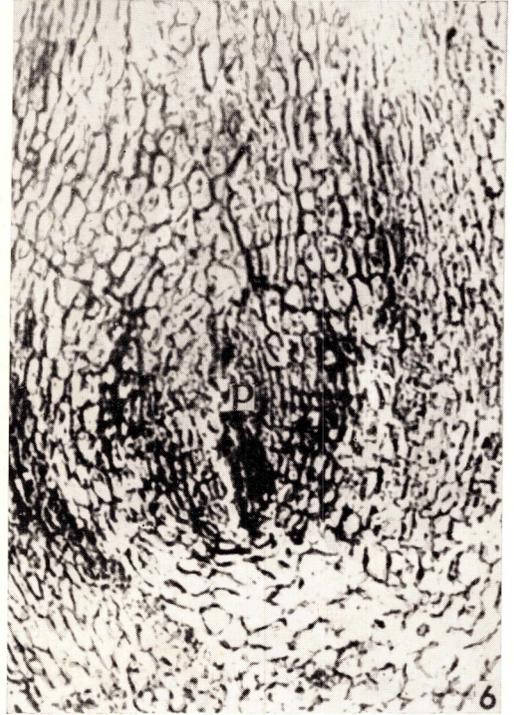
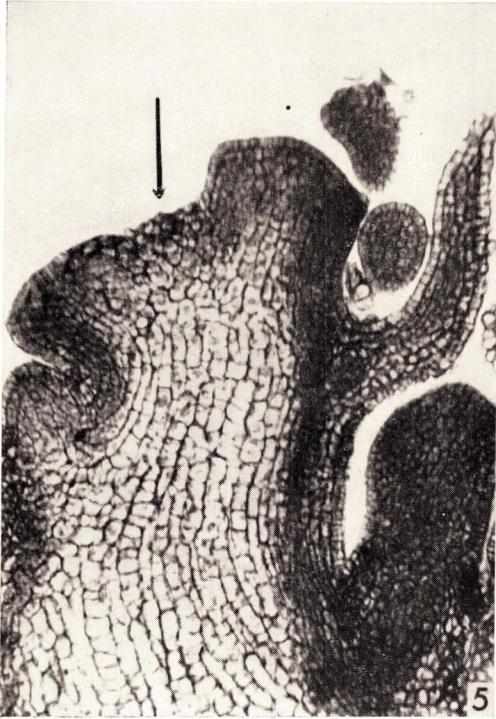
TAV. IV

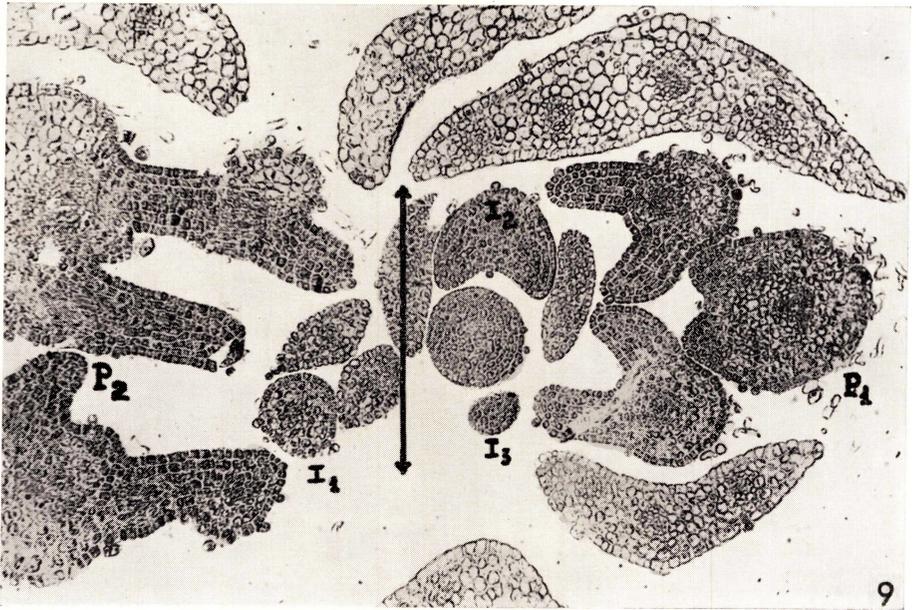
- Fig. 11 e 12: due germogli rigeneratisi da un apice vegetativo dopo tre giorni dallo spacco longitudinale nel piano dei primordi fogliari. Le due fotografie mostrano due sezioni eseguite secondo piani ortogonali a quello dei primordi fogliari (v. anche fig. 4 del testo).

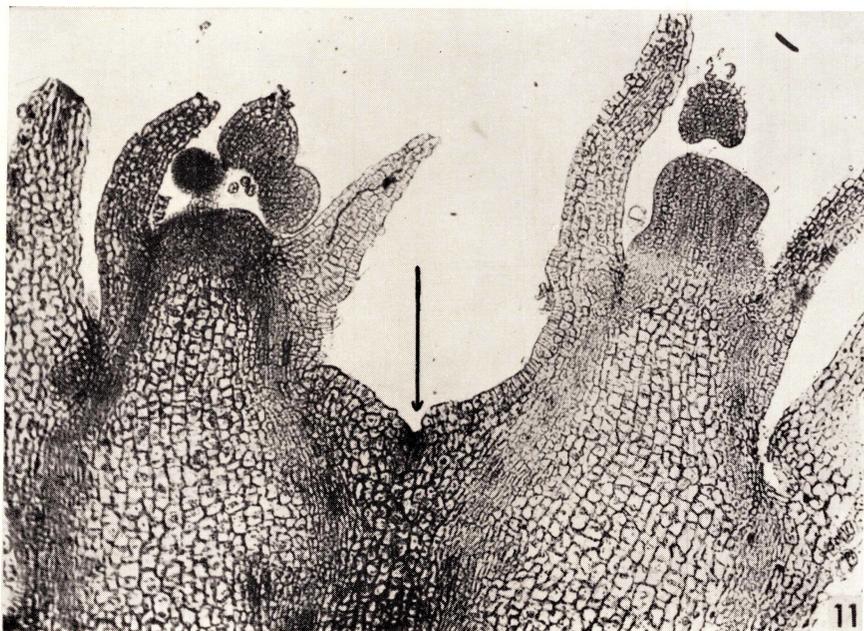
TAV. V

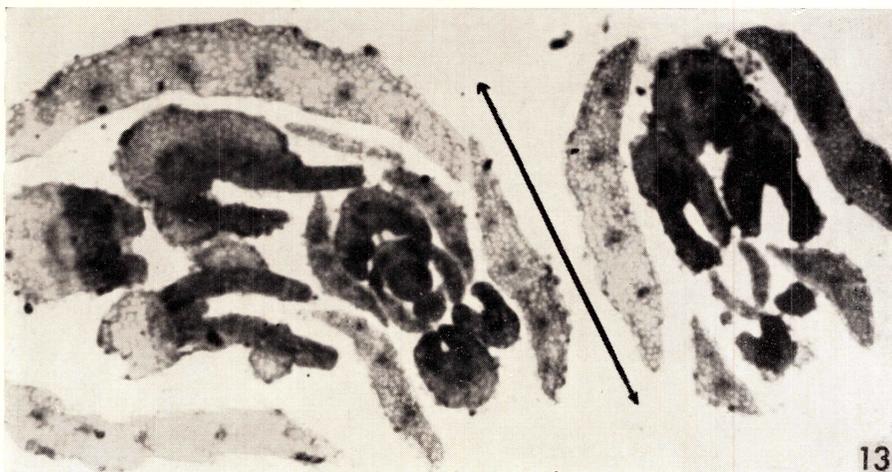
- Fig. 13, 14, 15: sezioni trasversali in serie di due germogli rigeneratisi da un apice vegetativo spaccato in un piano longitudinale diagonale. La doppia freccia indica la direzione del taglio (v. anche la fig. 5 del testo).



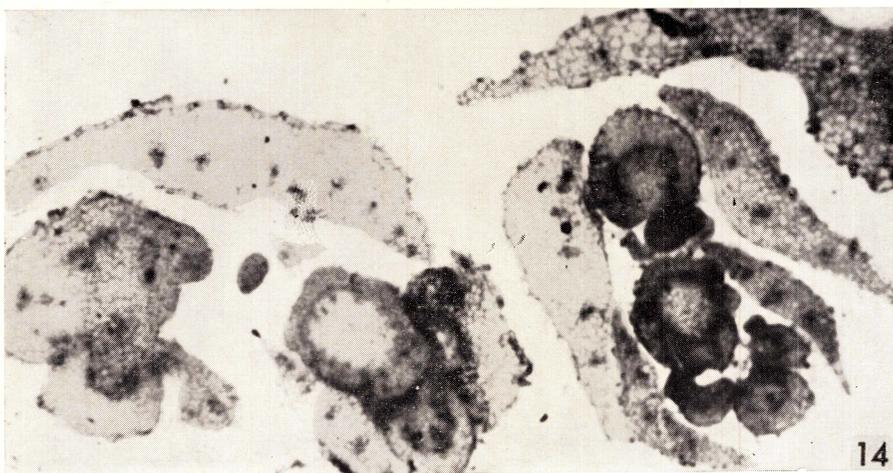




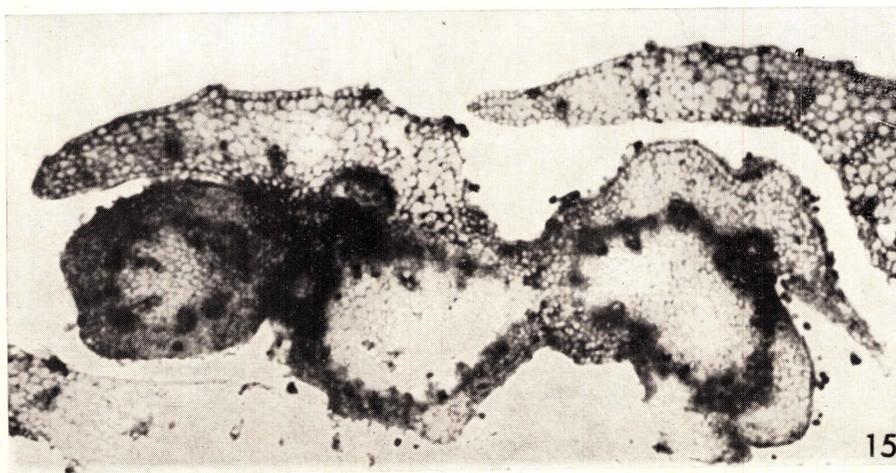




13



14



15