

Oreste Pellegrini

## **Esperimenti sulla determinazione del procambio nei meristemi apicali dei germogli**

Le modalità relative all'origine ed al differenziamento del procambio in seno al meristema apicale dei germogli sono ancora oggi per diversi aspetti oggetto di discussione. Una delle questioni attualmente più dibattute concerne i rapporti di interdipendenza esistenti fra il primordio fogliare ed il procambio nel corso dell'ontogenesi.

Alcuni Autori ritengono che la formazione della foglia e quindi la sua posizione sull'asse possa essere determinata dalla presenza del giovane tessuto vascolare sottostante. Questa idea si basa principalmente su due osservazioni: 1) il procambio fa la sua prima comparsa nella regione presuntiva del primordio fogliare prima ancora che questo si renda visibile sotto forma di abbozzo; 2) il procambio si differenzia continuamente ed in direzione acropeta dalla regione assile dove è a contatto con il procambio più vecchio sottostante, verso il giovane primordio in via di sviluppo (v. ESAU, 1954).

Alcuni risultati sperimentali riferiti da SOMA (1958) potrebbero avallare la tesi che il procambio determini la comparsa del primordio fogliare. Quest'Autore infatti, in seguito ad operazioni microchirurgiche eseguite sul meristema apicale di *Euphorbia lathyris*, ottenne lo sviluppo di un primordio fogliare in posizione diversa da quella normale. Le osservazioni istologiche rivelarono che il procambio sottostante già differenziato cambiava il suo corso verso la regione del nuovo primordio, prima che questo diventasse visibile in forma di prominenza fogliare.

Altri Autori giungono invece alla conclusione opposta, che il primordio fogliare sia responsabile o per lo meno regoli il differenziamento della relativa traccia fogliare. Così HELM (1932) in *Ricinus* e *Lysimachia* trovò che la rimozione di un primordio fogliare, talora il più giovane visibile, causava lo sdifferenziamento del tessuto procambiabile sottostante. Analogamente YOUNG in *Lupinus albus* (1954), in seguito all'asportazione di giovani primordi fogliari, notò che il procambio della regione sottostante al primordio operato si tramutava in cellule parenchimatiche.

Gli esperimenti di SNOW M. e SNOW R. in *Lupinus albus* (1947) e di WARDLAW in *Dryopteris aristata* (1949) farebbero ritenere che i primordi fogliari si sviluppano indipendentemente dalle relative tracce fogliari. Questi Autori, infatti, praticando dei tagli trasversali al disotto dell'area presuntiva di giovanissimi primordi fogliari in modo da separare la regione del primordio dalla sua incipiente traccia fogliare, dimostrarono che questa separazione non pregiudicava lo sviluppo della foglia, che si formava quindi indipendentemente dal procambio sottostante.

Da quanto brevemente esposto sorge per lo meno il sospetto che l'una e l'altra di queste tesi contrastanti partano dal presupposto che il primordio fogliare e la sua traccia procambiabile siano due formazioni distinte, se ammettono che l'una delle due possa in qualche modo dipendere dall'altra.

È noto invece da numerosi studi istogenetici, per quanto non tutti gli Autori siano d'accordo, che la formazione del procambio negli apici vegetativi dei germogli è strettamente correlata allo sviluppo dei primordi fogliari (PHILIPSON, 1949; ESAU, 1954; MC GAHAN, 1955; PELLEGRINI, 1959). Sembra pertanto più verosimile ammettere che i due processi morfogenetici siano intimamente connessi, presumibilmente entrambi dipendenti da qualche altro fattore. Di questa idea sono anche PHILIPSON e MC GAHAN.

In questo lavoro vengono riferiti i risultati di alcune operazioni di microchirurgia compiute sul meristema apicale del germoglio di *Phaseolus vulgaris*. L'interpretazione di tali risultati può forse portare un valido contributo al problema.

Il più giovane primordio fogliare localizzabile sul meristema apicale di *Phaseolus vulgaris* è  $I_2$  (fig. 1 b). Quest'area em-

brionale è da ritenere ancora completamente indifferenziata, essendo formata dallo strato della « tunica » esterno e da alcuni strati interni di « corpus » nei quali non si scorgono ancora le iniziali procambiali. È da notare che il meristema da cui si formerà il procambio appare fin da questo momento in contatto con il procambio già differenziato del primordio sottostante  $P_1$ . In una fase avanzata del plastocrono in questo primordio incominciano a notarsi in seno agli elementi del corpus, in posizione basale, delle segmentazioni longitudinali che preludono alla formazione del cordone procambiale.

Il successivo primordio fogliare ( $I_1$ ) che sorge in posizione opposta rispetto al precedente, presenta il procambio già abbastanza evidente sebbene non accenni ancora a sollevarsi in forma di abbozzo.

Le operazioni microchirurgiche compiute su questi due giovani primordi fogliari, consistevano nel loro isolamento morfogenetico dalla regione meristemica apicale, mediante un opportuno taglio verticale (figg. 1 a e 1 b). Ciò per studiare l'effetto di tale isolamento sulle possibilità di sviluppo del primordio fogliare, specialmente nei riguardi del tessuto vascolare.

L'isolamento di un primordio nello stadio  $I_1$  conduce allo sviluppo di una foglia isolata (figg. 1 a e 2). Talora la foglia può risultare accompagnata dalla gemma ascellare (PELLEGRINI, 1962). In ogni caso essa è sempre normale, più o meno completa e con tessuto vascolare ben differenziato. Solo quando questo primordio viene colpito in pieno dal taglio esso abortisce ed il procambio, che al momento dell'operazione era già presente, arresta il suo differenziamento, mostrando anzi talora manifesti segni di regressione.

Risultati diversi si ottengono in seguito agli isolamenti di un primordio fogliare ancora più giovane, nello stadio  $I_2$  (fig. 1b). Dai numerosi isolamenti di questo primordio (v. anche PELLEGRINI, 1960, 1961) non si riesce mai ad ottenere lo sviluppo della foglia. La figura 3 mostra una sezione longitudinale di un apice dopo due giorni dall'isolamento della regione presuntiva di  $I_2$ . Tale regione è completamente abortita, presentando cellule che hanno perduto i caratteri meristemici divenendo vacuolizzate. Nessun accenno di elementi procambiali è possibile osservare, neppure allo stato rudimentale. È da notare che nel caso illu-

strato dalla figura 3 la regione isolata è piuttosto ampia; se la regione di  $I_2$  che si isola supera un certa area, comprendendo cioè anche elementi delle iniziali apicali, si ottiene la formazione di un piccolo germoglio.

La figura 4 rappresenta un risultato analogo a quello illustrato dalla figura 3. La regione del primordio  $I_2$  isolata ha arrestato il suo sviluppo dando luogo a cellule parenchimatoidi assolutamente prive di procambio. Dal lato opposto si sta sviluppando il primordio  $I_1$ , mentre il meristema apicale sta per dar luogo ad un nuovo primordio fogliare  $I_3$ , che si sviluppa in posizione diversa da quella normale, ossia a  $90^\circ$  rispetto al piano delle due ortostiche. Nella figura 5 è rappresentato lo stesso apice della figura 4, in una sezione parallela a quella precedente, la quale passa per un piano tangente del primordio  $I_3$ . Si può osservare che questo giovane primordio mostra già i primi elementi procambiali (*pr*) in rapporto con il tessuto vascolare del primordio  $I_1$ . Il raccordo vascolare con il primordio più vecchio  $P_1$  situato sull'altra ortostica si compie in un secondo momento, come può dedursi dalla figura 6. Questa figura rappresenta infatti una sezione eseguita in un piano tangente del primordio  $I_3$ , in materiale fissato dopo 4 giorni dalla operazione sul primordio  $I_2$  (in questo caso colpito in pieno). Si può osservare che fra il procambio del nuovo primordio  $I_3$  e l'abbozzo fogliare sottostante  $P_1$  si è stabilito un lieve raccordo vascolare (*pr*) formatosi secondariamente in seno al parenchima. Non è possibile stabilire se tale raccordo si è realizzato in seguito a differenziamento basipeto od acropeto.

È infine da notare che in seguito ai numerosi tentativi di isolamento del primordio  $I_2$ , in un caso è stato ottenuto un piccolo organo infunzionale a simmetria assile, provvisto di un rudimentale cordone procambiale in posizione centrale (fig. 7).

Questi risultati permettono di concludere che il primordio fogliare non è in grado di svilupparsi se isolato dalla regione apicale in uno stadio molto precoce del suo differenziamento ( $I_2$ ). In queste condizioni anche il tessuto vascolare di tale primordio non è in grado di formarsi.

Soltanto a partire dallo stadio di sviluppo  $I_1$  il primordio è capace di svilupparsi indipendentemente dalla regione apicale in una foglia più o meno completa e provvista di una normale vascolarizzazione.

Queste osservazioni lasciano pensare che il determinismo del procambio in seno al meristema apicale del germoglio è strettamente connesso a quello della rispettiva foglia e che in questo processo di determinazione fundamentalmente unico, che si realizza in uno stadio precoce del differenziamento, un ruolo importante debba essere esplicito dalle iniziali apicali.

La formazione di un piccolo organo aberrante a simmetria assile che talora può risultare dal precoce isolamento di un primordio fogliare, si accorda con una tale interpretazione, solo se si ammette che il primordio venga isolato quando il processo della determinazione morfogenetica è ancora in atto e non interamente compiuto (nel nostro caso tale stadio corrisponderebbe a  $I_2$  in fase avanzata del plastocrono).

I risultati ottenuti in seguito al danneggiamento o alla rimozione dei primordi fogliari -- mancata formazione di procambio in seguito ad operazioni su  $I_2$ , arresto e regressione del differenziamento del procambio in seguito ad operazioni su  $I_1$  (v. anche lavori di HELM, 1932 e di YOUNG, 1954) — dimostrerebbero che la determinazione del procambio è tutt'al più legata alla costituzione del centro morfogenetico fogliare. Quando per qualche causa, come quelle traumatiche, la formazione di questo centro dello sviluppo venga impedita, il tessuto vascolare non può formarsi; quando questa causa agisce dopo la formazione del centro di sviluppo fogliare, è chiaro che il tessuto vascolare in corso di differenziamento debba arrestare il suo sviluppo o addirittura regredire, facendo esso parte integrante di tale centro morfogenetico.

È anche da notare che, negli esperimenti di danneggiamento e di isolamento del primordio  $I_2$ , in seguito ai quali non si formava procambio, il meristema procambiale di  $I_2$  al momento dell'operazione era in contatto con il procambio sottostante del primordio fogliare più vecchio  $P_1$ . Cionondimeno l'esame istologico dopo alcuni giorni dalle operazioni non ha mai mostrato al disotto del primordio operato tracce di procambio neppure abortivo in rapporto con il procambio più vecchio sottostante.

Questo conferma che la formazione del procambio si realizza indipendentemente da quello già formato in precedenza. Soltanto quando il materiale veniva fissato dopo parecchi giorni dall'esperimento, quando il primordio fogliare successivo a quello operato era piuttosto avanti nello sviluppo, si notava un debole raccordo vascolare fra la traccia procambiale del nuovo primordio ed il procambio sottostante più vecchio, raccordo che si era però realizzato secondariamente attraverso il parenchima.

#### RIASSUNTO

L'isolamento microchirurgico di giovanissimi primordi fogliari (in stadi non ancora visibili in forma di abbozzi) dalle cellule iniziali apicali in *Phaseolus vulgaris*, ha dimostrato che un primordio fogliare può svilupparsi in una foglia normale indipendentemente dalla regione apicale, soltanto a partire da un certo stadio di differenziamento (presumibilmente dopo che si è realizzata la determinazione del « centro morfogenetico fogliare »). In uno stadio più precoce, la regione presuntiva del primordio isolata, nella generalità dei casi abortisce e, correlativamente, anche il cordone procambiale non si sviluppa affatto.

Questi risultati hanno permesso di concludere che il determinismo del procambio è strettamente correlato a quello del centro morfogenetico fogliare; entrambi i processi dipenderebbero da qualche stimolo proveniente dal meristema apicale.

#### S U M M A R Y

Surgical isolation of very young foliar primordia ( $I_1$  and  $I_2$ ) from apical meristem in *Phaseolus vulgaris* show that a foliar primordium can develop in a normal leaf independently from the apical meristem only after a certain stage of differentiation (presumably after the determination of « morphogenetic center » of the leaf). In a more precocious stage, the presumptive region of the primordium isolated generally fails and correlatively also the procambium don't develop at all.

These results would demonstrate that determination of procambium is strictly correlated to determination of foliar morphogenetic center; both the process would depend on the same stimulus exerted from the apical meristem

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ESAU K.: *Primary vascular differentiation in plants*. Biological Review, 29, 1, 1954, p. 46-48.
- HELM J.: *Über die Beeinflussung der Sprossgewebe-Differenzierung durch Entfernen junger Blattanlagen*. Planta, 16, 1932, p. 607-621.
- MC GAHAN M. W.: *Vascular differentiation in the vegetative shoot of Xanthium chinense*. Am. Journ. Bot., 42, 1955, p. 132-140.
- PELLEGRINI O.: *Esperimenti microchirurgici sul funzionamento del meristema apicale dei germogli di Phaseolus vulgaris L.* Delpinoa, n. s. 1, 1959, p. 205-230.
- PELLEGRINI O.: *Sviluppo di germogli sperimentalmente indotto in primordi fogliari indifferenziati*. Annali Pont. Istituto Sup. Scienze e Lettere « S. Chiara » di Napoli, 10, 1960, p. 271-274.
- PELLEGRINI O.: *Modificazione delle prospettive morfogenetiche in primordi fogliari chirurgicamente isolati dal meristema apicale del germoglio*. Delpinoa, n. s., 3, 1961, p. 1-2.
- PELLEGRINI O.: *Influenza morfogenetica del primordio fogliare nella genesi della gemma ascellare*. Delpinoa, n. s., 4, 1962, p. 225-232.
- PHILIPSON W. R.: *The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons*. Biol. Rev., 24, 1949, p. 21-50.
- SNOW M. e SNOW R.: *On the determination of leaves*. The New Phyt., 46, 1947, pp. 5-19.
- SOMA K.: *Morphogenesis in the shoot apex of Euphorbia lathyris L.* Journ. of Fac. of Science Univ. Tokyo, III, 7(4), 1958, p. 199-256.
- WARDLAW C. W.: *Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XIV. Leaf formation and phyllotaxis in Dryopteris aristata Druce*. Ann. Bot., 13, 1949, p. 163-198.
- YOUNG B. S.: *The effects of leaf primordia on differentiation in the stem*. The New Phyt., 53, 3, 1954, p. 445-460.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

TAV. I

- Fig. 1 a e 1 b — Apice vegetativo del germoglio di *Phaseolus vulgaris* in sezione longitudinale per mostrare i due isolamenti compiuti su  $I_1$  e su  $I_2$ .
- Fig. 2 — Apice vegetativo dopo 3 giorni dall'isolamento del primordio  $I_1$ . Tale primordio sta per svilupparsi in una foglia normale.
- Fig. 3 — Effetto dell'isolamento di  $I_2$  dopo 2 giorni dalla operazione. La regione isolata è completamente abortita ed è assolutamente priva di procambio.

TAV. II

- Fig. 4 — Effetti dell'isolamento di  $I_2$  dopo 3 giorni dall'isolamento di  $I_1$ . Come nel caso precedente la regione isolata ha arrestato il suo sviluppo dando luogo a cellule parenchimatoidi. Non si nota traccia di procambio.
- Fig. 5 — Lo stesso caso rappresentato nella figura 4, in una sezione parallela a quella precedente e che passa per il piano tangente del primordio  $I_3$ .
- Fig. 6 — Effetti del danneggiamento del primordio  $I_2$  dopo 4 giorni dalla operazione. La sezione è stata eseguita come nel caso precedente, in un piano tangente rispetto al primordio  $I_3$  (ulteriori spiegazioni nel testo).
- Fig. 7 — Sezione trasversale di un apice dopo 5 giorni dall'isolamento di  $I_2$ . Si può notare in sezione trasversa l'organo aberrante a simmetria assile derivato dalla regione isolata.



