

Oreste Pellegrini

**Esperimenti sul determinismo morfogenetico  
della gemma ascellare in *Phaseolus vulgaris* L.**

SOMMARIO

PREMESSA

I. Origine e differenziamento delle « iniziali ascellari ».

II. Risultati sperimentali

1) Tecnica operativa

2) Effetti delle operazioni microchirurgiche

a) *Tentativi di dissociazione della foglia dalla propria gemma ascellare.*

b) *Effetti della soppressione dei primordi fogliari sulla formazione della gemma ascellare.*

III. Interpretazione dei risultati

Riassunto

Summary

Bibliografia

## P R E M E S S A

La natura dei rapporti che intercorrono fra foglia e gemma ascellare nella morfogenesi del germoglio delle Spermatofite, è ancora oggi quasi del tutto sconosciuta.

SNOW M. e SNOW R. (1942), sperimentando su alcune dicotiledoni (*Stachys tuberifera*, *S. silvatica*, *Salvia coccinea*, *Epilobium hirsutum*), notarono che la soppressione di un giovane primordio fogliare nello stadio P<sub>1</sub>, talora impediva lo sviluppo della relativa gemma ascellare. La parte basale della foglia, se lasciata in sito, si dimostrava spesso da sola sufficiente alla formazione di tale gemma. In seguito a tali risultati SNOW M. e SNOW R. conclusero che nelle specie studiate « la determinazione di una gemma ascellare dipende da qualche influenza esercitata dalla foglia ascellante o da qualche parte di essa ».

Anche recentemente NEVILLE (1961) perviene ad una tale conclusione, osservando che la distruzione di giovani abbozzi fogliari in plantule di *Gleditschia triacanthos* conduce all'aborto più o meno completo dei corrispondenti germogli ascellari seriatati.

In una precedente nota (PELLEGRINI, 1962) facevo rilevare come in *Phaseolus vulgaris* gli effetti della soppressione del primordio fogliare sulla formazione della relativa gemma ascellare siano diversi in dipendenza dello stadio di sviluppo del primordio al momento dell'operazione. Tali esperimenti mi permisero di concludere che l'importanza del primordio fogliare nella genesi della gemma ascellare riguarderebbe il processo di determinazione delle « iniziali ascellari ».

Nel presente lavoro vengono presentati *in extenso* e discussi i risultati delle ricerche già parzialmente comunicate. In una prima parte viene descritta l'origine istogenetica della gemma ascellare in rapporto allo sviluppo della foglia ascellante, con il precipuo intento di stabilire il momento della determinazione delle iniziali ascellari. Segue la parte sperimentale nella quale

vengono analizzati gli effetti di varie operazioni micro-chirurgiche — compiute su primordi fogliari prima e dopo la formazione delle iniziali gemmali — sulla determinazione e sviluppo delle corrispondenti gemme ascellari.

## I. - ORIGINE E DIFFERENZIAMENTO DELLE INIZIALI DELLA GEMMA ASCELLARE

Uno sguardo alla letteratura relativa agli studi sulla gemma ascellare delle dicotiledoni, indica che sull'argomento, almeno per quel che si riferisce all'origine della gemma ascellare, esiste ancora oggi un evidente disaccordo.

KOCH (1893) riferisce che in *Syringa* il primo inizio della gemma è riconoscibile da cellule vacuolizzate del primordio fogliare, le quali diventano nuovamente meristematiche segmentandosi attivamente. Secondo GOEBEL (1905) invece il germoglio ascellare deriva da gruppi di cellule dell'asse del germoglio principale situate immediatamente al disopra dell'inserzione della foglia. Questi gruppi di cellule, derivate dal tessuto embrionale dell'apice vegetativo, conservano il loro carattere embrionale e solo in un periodo tardivo vengono indotte a svilupparsi in una nuova formazione, della quale possono far parte anche cellule più basse e già differenziate.

LOUIS (1935) afferma che in *Ranunculus repens* il meristema della gemma ascellare è meristematico fin dall'inizio e non si origina dallo sdifferenziamento di cellule vacuolizzate. Le ricerche di MAJUMDAR e DATTA (1946) concordano con quelle di KOCH circa l'origine fogliare della gemma ascellare. Questi AA. infatti trovano che in *Heracleum spondylium* e in *Leonurus sibiricus* la gemma ascellare si origina dall'attività segmentativa di cellule vacuolizzate dell'epidermide adassiale della foglia ascellante. Secondo GIFFORD (1951) invece in *Drymis winteri* var. *chilensis*, la gemma ha un'origine assile. Il lavoro di GARRISON (1955) sulla gemma ascellare di alcune dicotiledoni, riguarda in particolare stadi avanzati dello sviluppo; per quel che riguarda la sua origine l'Autore osserva che la gemma ascellare deriva da regioni di meristema residuo.

Le mie osservazioni sulla gemma ascellare di *Phaseolus vulgaris* riguardano in particolare il momento e le modalità della formazione delle iniziali gemmali, in stretto rapporto alla morfogenesi della foglia.

Com'è noto in tale specie le foglie si succedono seguendo la fillotassi distica. Un primordio fogliare in un precoce stadio di sviluppo, immediatamente prima della comparsa della gobba fogliare (stadio I<sub>1</sub>) presenta già degli importanti differenzamenti istologici, come la formazione del cordone procambiale. Nulla si può ancora riconoscere riguardo alle iniziali della gemma ascellare. In uno stadio successivo un'attività segmentativa delle cellule del « corpus » determina il sollevamento del primordio sotto forma di gobba fogliare (fig. 1 a). Le iniziali della gemma ascellare incominciano ad apparire quando il primordio fogliare sta per formare la caratteristica insenatura ascellare. È proprio in corrispondenza di questa regione che nello stadio intermedio del primordio P<sub>1</sub> incomincia a notarsi la presenza delle iniziali gemmali. Queste cellule, localizzate sia nello strato esterno che in alcuni strati sottostanti dell'ascella fogliare si dividono soprattutto in direzione anticlinale (fig. 1 b) dando origine successivamente alla caratteristica « shell zone » di SCHMIDT (fig. 1 c).

Dal solo esame istologico è difficile dire se le iniziali gemmali derivino dall'attività del primordio fogliare o da elementi meristemati apicali. Si può solo affermare che la loro determinazione si compie in una precisa fase dello sviluppo della foglia, corrispondente a P<sub>1</sub> nello stadio intermedio del plastocrono.

## II. - RISULTATI SPERIMENTALI

### 1) TECNICA OPERATIVA.

Gli esperimenti di microchirurgia eseguiti con l'intento di studiare l'influenza morfogenetica della foglia sulla determinazione della gemma ascellare consistono nella seguente procedura operativa:

I) Tentativi di dissociare il centro di sviluppo fogliare da quello della gemma ascellare in stadi più o meno precoci del differenziamento. Le operazioni consistevano in tagli longitudinali tangenti, in modo da cercare di isolare un primordio fogliare molto giovane dalle iniziali della gemma o addirittura dall'area presuntiva di queste iniziali (fig. 2).

II) Operazioni tendenti a sopprimere il centro di sviluppo della foglia lasciando integro quello della gemma ascellare.

La soppressione dei primordi fogliari in diversi stadi di sviluppo fu ottenuta nei seguenti modi (fig. 3):

a) mediante tagli longitudinali tangenti in modo da colpire il giovane primordio nel suo futuro piano dorso-ventrale.

b) mediante asportazione parziale o completa del primordio fogliare, eseguendo un taglio longitudinale tangente ed un taglio orizzontale a livello della base fogliare.

Tutte queste operazioni furono realizzate a binoculare da dissezione ad un ingrandimento di circa 100x ed adoperando adatti microbisturi montati su micromanipolatore Leitz. L'effetto delle operazioni venne seguito giornalmente a binoculare. Il materiale, dopo un certo periodo di tempo dalle operazioni, variabile da 2 a 7 giorni, veniva fissato e sezionato a microtomo per lo studio istologico.

## 2) EFFETTI DELLE OPERAZIONI MICROCHIRURGICHE.

a) *Tentativi di dissociazione della foglia dalla propria gemma ascellare nel corso dell'ontogenesi.*

Il tentativo di dissociare il centro di sviluppo della foglia da quello della corrispondente gemma ascellare fu fatto su primordi fogliari in 5 diversi stadi di sviluppo (fig. 2). Gli effetti di queste operazioni furono diversi a seconda dello stadio di differenziamento del primordio operato (tab. I).

TABELLA I

*Effetti dei tagli verticali eseguiti con lo scopo di dissociare il centro morfogenetico della foglia da quello della sua gemma ascellare.*

primordi operati	N. di casi	foglia sviluppata unita alla gemma ascellare	foglia sviluppata; gemma ascellare abortita	foglia sviluppata; gemma ascellare assente	foglia abortita o rudimentale; gemma ascellare assente	foglia abortita o rudimentale; gemma ascellare sviluppata	foglia sviluppata isolata dalla gemma ascellare
I <sub>1</sub>	51	14	0	25	12	0	0
P <sub>1</sub> (i)	24	4	0	16	4	0	0
P <sub>1</sub> (m)	5	0	2	0	0	2	1
P <sub>1</sub> (f)	3	0	0	0	0	0	3
P <sub>2</sub>	5	0	0	0	0	0	5

Il tentativo di isolare la regione presuntiva di I<sub>2</sub> fu già fatto in precedenza con risultati negativi (PELLEGRINI, 1960). Infatti in questo precocissimo stadio del primordio isolato non si ottenne mai nè una foglia isolata, nè la sua gemma ascellare.

Il taglio verticale tangente eseguito con l'intento di separare il primordio I<sub>1</sub> dalla sua gemma ascellare, produce effetti diversi e ciò è verosimilmente dovuto alla diversa localizzazione del taglio.

Su 51 isolamenti di I<sub>1</sub>, infatti, in 14 casi dalla regione isolata si sviluppò una foglia completa accompagnata dalla propria gemma ascellare (fig. 4 b). In questi casi è evidente che il taglio aveva isolato l'area fogliare comprensiva della regione presuntiva della gemma ascellare. In 25 casi dalla regione isolata si ottenne una foglia isolata normale, talora più o meno incompleta di stipole, ma sempre priva di gemma ascellare (fig. 4 a; Tav. I, 1). Il taglio dovette isolare la sola regione fogliare. Il mancato sviluppo della gemma ascellare poteva essere attribuito

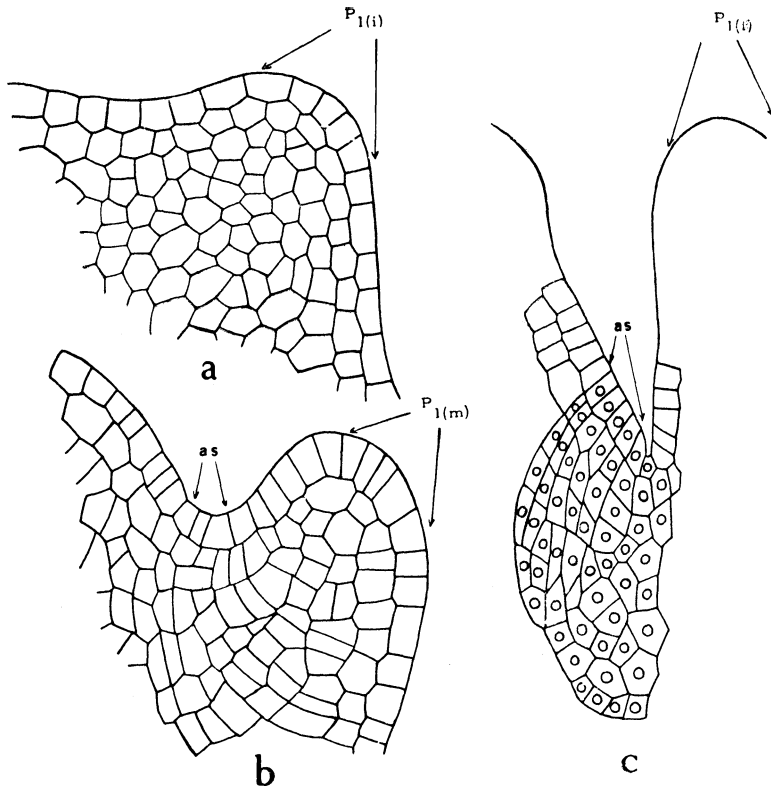
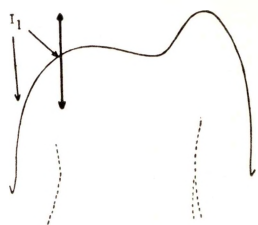
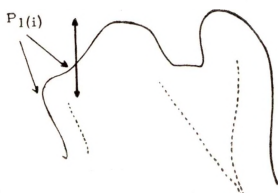


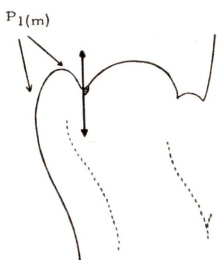
Fig. 1 - Origine delle iniziali ascellari (as) in *Phaseolus vulgaris*. Le iniziali della gemma ascellare incominciano a formarsi quando il primordio fogliare si trova nella fase  $P_1$ , nello stadio intermedio del plastocrono (b).



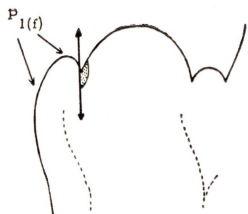
**A** Isolamento di un primordio fogliare in uno stadio non ancora visibile in forma di abbozzo ( $I_1$ ).



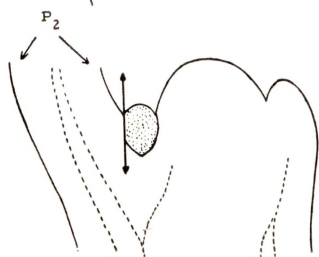
**B** Isolamento del più giovane primordio fogliare visibile in forma di abbozzo ( $P_1$ ), nello stadio iniziale del plastocrono (i).



**C** Isolamento di  $P_1$  nello stadio intermedio del plastocrono (m). Incominciano ad individuarsi le iniziali gemmali.



**D** Isolamento di  $P_1$  nello stadio finale del plastocrono.



**E** Isolamento di  $P_2$  (è bene evidente l'abbozzo della gemma ascellare).

Fig. 2 - Disegno schematico per mostrare il taglio verticale tangente eseguito allo scopo di isolare nei vari stadi dello sviluppo il primordio fogliare dalla sua gemma ascellare.



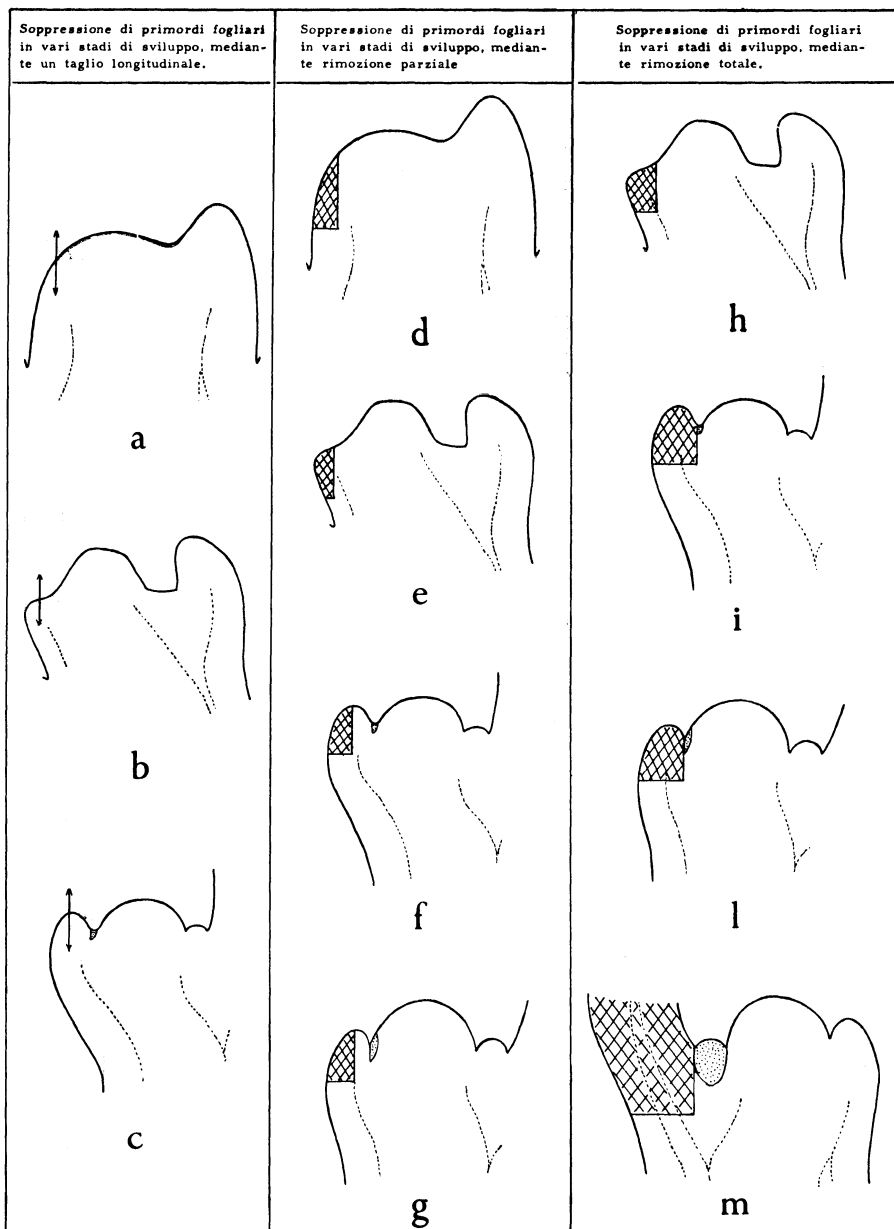


Fig. 3 - Disegno schematico per mostrare le varie operazioni di soppressione eseguite su primordi fogliari in vari stadi di differenziamento.

ad un possibile danneggiamento della sua regione presuntiva. Ma è significativo il fatto che nei rimanenti 12 casi si ottenne una foglia abortiva o rudimentale, e mancanza assoluta di gemma ascellare. Ciò capitava ovviamente ogni qualvolta il taglio isolava un'area parziale del primordio fogliare, quella abaxiale, compromettendo quindi lo sviluppo della foglia. La gemma ascellare non si sviluppava, nonostante la sua area presuntiva fosse stata lasciata integra. Questi 12 casi rientrano negli esperimenti di soppressione del primordio fogliare, i cui effetti saranno illustrati più avanti (v. fig. 5 e tav. II).

L'isolamento di un primordio fogliare nello stadio  $P_1$  dà luogo ad effetti diversi in dipendenza dello stadio del plastocrono nel quale si opera. In uno stadio iniziale ( $P_{1(i)}$ ) i risultati sono analoghi a quelli ottenuti in seguito alle operazioni su  $I_1$ . Su 24 esperimenti, in 4 casi si ebbe una foglia sviluppata unita alla gemma ascellare, in 16 casi si ebbe una foglia priva di gemma ascellare, in altri 4 casi una foglia abortiva e gemma assente. Come si vede, tanto in questo stadio, quanto in quello precedente, in nessun caso il taglio riesce a dissociare lo sviluppo della foglia da quello della gemma ascellare. Questa analogia di comportamento è comprensibile, se si pensa che i primordi  $I_1$  e  $P_{1(i)}$ , pur essendo diversamente differenziati, entrambi non hanno ancora iniziali gemmali.

I risultati delle operazioni incominciano ad essere diversi a partire dal primordio  $P_1$  nello stadio intermedio del plastocrono, proprio quando incominciano ad individuarsi le iniziali della gemma. Su 5 isolamenti, in 2 casi si ottenne una foglia sviluppata ed una gemma abortita. Dalla figura 4 c risulta chiaro che le iniziali della gemma dovettero essere colpite in pieno dal taglio. In altri 2 casi si ebbe una foglia rudimentale perchè danneggiata dal taglio; la gemma ascellare poté svilupparsi liberamente. In un altro caso infine il taglio cadde proprio al limite fra le iniziali incipienti ed il primordio fogliare, per cui si ottenne la separazione della foglia dalla sua gemma ascellare (fig. 4 d; tav. I, 2). Questa separazione è ancora più facilmente realizzabile, com'è comprensibile, quando si opera su primordi in stadi più avanzati. Infatti su 3 isolamenti di  $P_1$  nello stadio finale e su 5 isolamenti di  $P_2$ , si ottenne sempre una foglia separata dalla gemma.

In conclusione questi tentativi di separazione del primordio fogliare dalla regione gemmale, ci permettono di affermare che la dissociazione della foglia dalla gemma ascellare nel corso dell'ontogenesi è possibile soltanto a partire dal momento in cui si sono formate le iniziali della gemma.

b) *Effetti della soppressione dei primordi fogliari sulla formazione della gemma ascellare.*

Nella tabella II sono schematicamente riportati gli effetti della soppressione dei primordi fogliari sullo sviluppo della gemma ascellare. I primordi figurano distinti in due gruppi: da una parte quelli molto giovani ( $I_1$  e  $P_{1(i)}$ ) che non presentano ancora le iniziali gemmali; dall'altra i primordi più avanzati ( $P_{1(m)}$ ,  $P_{1(f)}$ ,  $P_2$ ) che già presentano le iniziali della gemma ascellare.

Da un primo esame della tabella appare chiaro che, analogamente a quanto si verifica per gli esperimenti di isolamento, gli effetti della soppressione dei primordi sulla formazione della gemma ascellare sono diversi, a seconda degli stadi di sviluppo dei primordi stessi. In particolare si rileva una differenza netta fra il comportamento dei primordi privi di iniziali ascellari e quello de primordi in stadi più avanzati che già presentano tali iniziali.

Per quanto riguarda gli esperimenti sul primordio  $I_1$ , su ben 91 soppressioni, ottenute sia mediante asportazione parziale, sia mediante spacco verticale, non si ottenne mai lo sviluppo della gemma ascellare. Analogamente per il primordio  $P_1$  nello stadio iniziale, su 12 esperimenti di soppressione, in nessun caso si ebbe lo sviluppo della gemma.

L'esame istologico dimostra che in seguito a tutti questi esperimenti la gemma ascellare non si forma proprio perchè non riescono a formarsi le relative iniziali.

Nella figura 5 a si può osservare un germoglio in sezione longitudinale dopo 4 giorni dal taglio verticale tangente eseguito sul primordio  $I_1$ . Il taglio, risultato alquanto obliquo, ha provocato l'aborto di  $I_1$ ; come conseguenza la gemma ascellare di questo primordio non si è sviluppata, mentre quella del primordio  $P_1$  è in via di sviluppo. Nella microfotografia corrispondente

TABELLA II

*Effetti della soppressione dei primordi fogliari in vari stadi di differenziamento sullo sviluppo della gemma ascellare.*

primordi operati		N. di casi	Natura delle operazioni eseguite sul primordio fogliare			Effetti delle operazioni			
			asportazione		spacco verticale tangente	sulla foglia		sulla gemma ascell.	
			parziale	totale		abortita o rudim.	completamente assente	gemma assente	gemma presente
senza iniziali ascellari	I <sub>1</sub>	19	4	—	—	4	0	4	0
			—	—	—	—	—	—	—
			—	—	15	15	0	15	0
senza iniziali ascellari	P <sub>1</sub> (i)	12	1	—	—	1	0	1	0
			—	2	—	0	2	2	0
			—	—	9	9	0	9	0
con iniziali ascellari	P <sub>1</sub> (m)	10	3	—	—	3	0	0	3
			—	3	—	0	3	3	0
			—	—	4	4	0	0	4
con iniziali ascellari	P <sub>1</sub> (f)	5	2	—	—	2	0	0	2
			—	3	—	0	3	1	2
			—	—	—	—	—	—	—
con iniziali ascellari	P <sub>2</sub>	10	1	—	—	1	0	0	1
			—	9	—	0	9	0	9
			—	—	—	—	—	—	—

(Tav. II, 2) si possono notare, lungo la superficie di ferita, i segni di una certa attività segmentativa, caratteristica dell'effetto traumatico. Questa attività è però limitata ad alcuni strati di cellule adiacenti al taglio, non tale quindi da interessare la regione presuntiva della gemma ascellare. In questa regione, piuttosto distante dal taglio, non si nota nessun accenno di iniziali gemmali. Casi analoghi sono illustrati dalle figure 5 b e 5 c, che rappresentano due germogli rispettivamente dopo 4 giorni e dopo 5 giorni dal taglio tangente del primordio  $I_1$ . In un altro caso simile (Tav. II, 4) si può osservare che il taglio sul primordio  $I_1$  fu molto marginale; cionondimeno il primordio, soltanto lievemente colpito, è abortito e le iniziali ascellari non si sono formate affatto.

In tutti i casi la regione fogliare colpita (v. specialmente Tav. II, 1) perde i caratteri meristemati, mentre il procambio sottostante arresta il suo differenziamento talora regredendo.

Nella figura 5 d (corrispondente alla microfot. 3 della tav. II) si può osservare l'effetto di un taglio verticale eseguito sul primordio  $P_1$  iniziale. Dopo 5 giorni dalla operazione il primordio è completamente abortito; nessun segno delle iniziali gemmali.

Dall'esame della tabella II si rileva anche che gli esperimenti di soppressione del primordio fogliare incominciano a non avere più effetto sulla gemma, a cominciare dal primordio  $P_{1(m)}$ , ossia dal momento in cui si individuano le iniziali ascellari. Su 10 esperimenti effettuati su tale primordio fogliare, in 7 casi la sua soppressione non pregiudicò lo sviluppo della gemma. È da osservare che nei 3 casi nei quali la gemma non si formò, la soppressione del primordio fu ottenuta per mezzo di una rimozione totale, fatto che molto probabilmente dovette danneggiare od asportare insieme al primordio anche le giovani iniziali della gemma.

Nello stadio finale di  $P_1$ , quando le iniziali gemmali incominciano ad essere bene evidenti, furono eseguite 5 soppressioni, 2 mediante rimozione parziale, 3 mediante rimozione totale. In 4 casi la gemma si sviluppò regolarmente.

Infine negli esperimenti di soppressione di  $P_2$ , su 10 asportazioni del primordio (9 delle quali totali), in nessun caso l'operazione pregiudicò lo sviluppo della gemma.

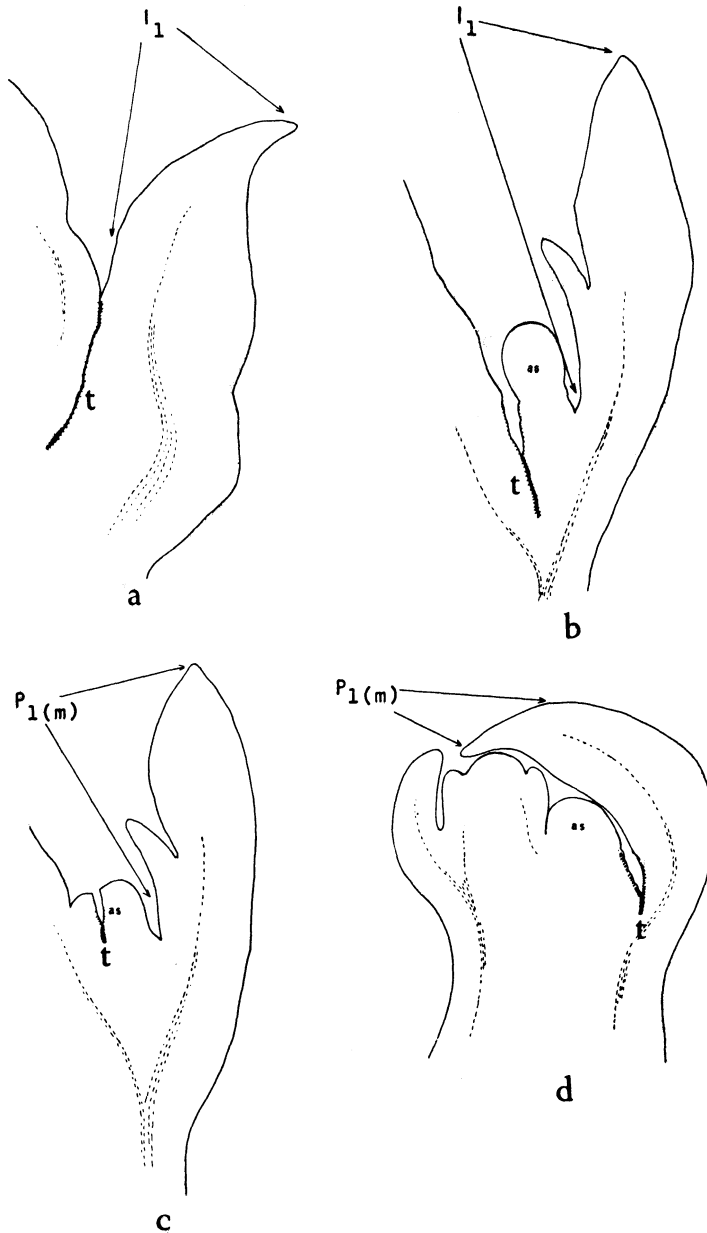


Fig. 4 - Effetti dell'isolamento morfogenetico dei primordi fogliari dalla regione della gemma ascellare. L'isolamento in *a* e in *b* fu eseguito prima della comparsa delle iniziali ascellari, in *c* e in *d* fu eseguito dopo (*as*, gemma ascellare; *t*, taglio, ulteriori spiegazioni nel testo).

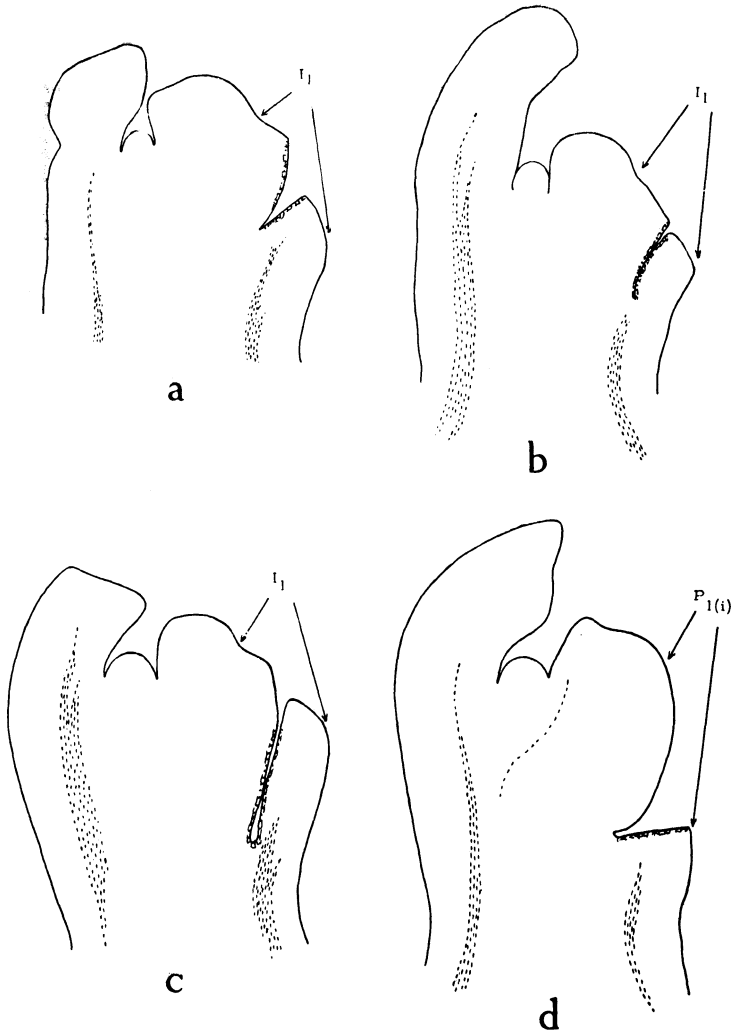


Fig. 5 - Effetti della soppressione dei primordi fogliari eseguita prima della formazione delle iniziali ascellari (ulteriori spiegazioni nel testo).

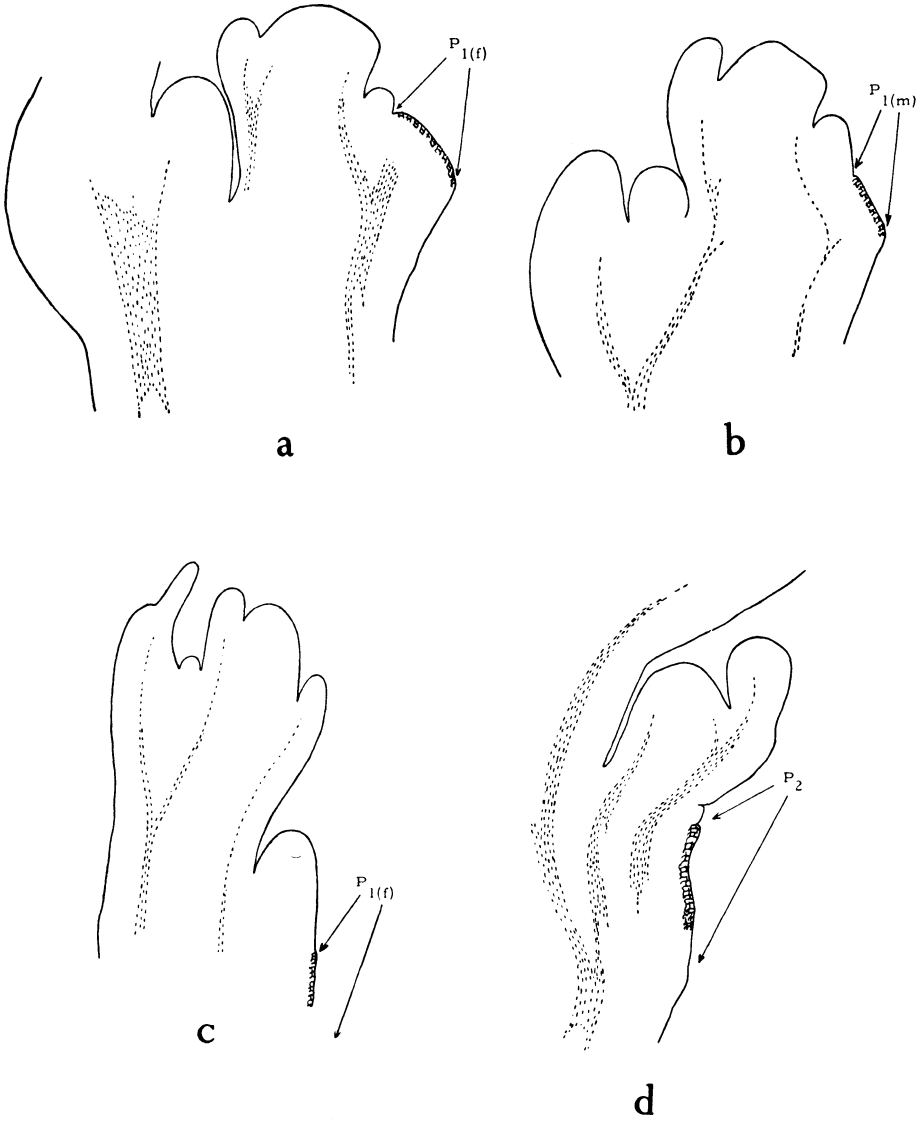


Fig. 6 - Effetti della soppressione dei primordi fogliari eseguita dopo la formazione delle iniziali ascellari (ulteriori spiegazioni nel testo).



Gli effetti morfo-istogenetici della soppressione dei primordi fogliari con iniziali ascellari sono illustrati nella figura 6 e nella tavola III. In due casi (fig. 6 a e Tav. III, 2) si può notare che del primordio fogliare (asportato parzialmente nella fase avanzata di  $P_1$ ) si è sviluppata la sola base fogliare, che porta all'ascella la gemma in via di sviluppo. Un risultato analogo è rappresentato dalla figura 6 c, con la sola differenza che il primordio fu asportato totalmente.

Molto istruttivo è il caso della figura 6 b (v. anche Tav. III, 1); il primordio fu asportato totalmente proprio all'inizio della comparsa delle iniziali della gemma (stadio  $P_{1(m)}$ ). Si può osservare che queste iniziali dopo 4 giorni dalla operazione, si stavano organizzando in una gemma completa, nonostante esse furono alquanto danneggiate.

La figura 6 d mostra infine il risultato dell'asportazione totale di  $P_2$ : la gemma si è completamente sviluppata avendo differenziato i primi abbozzi fogliari.

### III. - INTERPRETAZIONE DEI RISULTATI

I risultati ottenuti in seguito agli esperimenti microchirurgici su primordi fogliari ed iniziali ascellari di *Phaseolus vulgaris*, permettono di affermare che in una precoce fase dell'ontogenesi fra foglia e gemma ascellare devono intercorrere stretti rapporti morfogenetici.

È stato così dimostrato che l'isolamento morfogenetico della gemma dalla foglia ascellante è realizzabile soltanto in uno stadio già discretamente avanzato dello sviluppo, quando il primordio fogliare si trova per lo meno nello stadio  $P_1$  medio. In stadi più precoci tutti i tentativi di isolamento falliscono.

Le operazioni compiute sul primordio fogliare  $I_1$  dimostrano che questo primordio (non ancora visibile in forma di gobba fogliare), una volta isolato, è capace di differenziarsi in una foglia più o meno completa, ma in nessun caso (51 isolamenti) il taglio è capace di dissociare la foglia dalla sua gemma ascellare, perchè o le due formazioni si sviluppano associate all'esterno del taglio, o si sviluppa la sola foglia.

Analogo risultato fu ottenuto da SNOW M. e SNOW R. (1931): in seguito agli isolamenti di  $P_1$  in *Epilobium hirsutum* ed in seguito agli isolamenti di  $P_1$ ,  $I_1$  e  $I_2$  in *Lupinus albus*, la gemma ascellare talora risultava portata dalla foglia ascellante, ma non si sviluppava mai sull'asse.

Tuttavia in *Phaseolus vulgaris*, a partire da un certo stadio di sviluppo, è possibile che il taglio verticale separi lo sviluppo della foglia da quello della sua gemma ascellare ed è interessante notare che ciò si realizza quando si opera su primordi fogliari già provvisti di iniziali ascellari (da  $P_1$  medio in poi). Ciò lascerebbe pensare che in una precoce fase dell'ontogenesi la foglia sia in qualche modo responsabile della comparsa delle iniziali gemmali.

Questa tesi è avvalorata dai risultati ottenuti in seguito alla soppressione dei primordi fogliari in vari stadi di differenziamento. È significativo il fatto che la gemma ascellare non si sviluppa quando la soppressione riguarda primordi ancora privi di iniziali ascellari.

Il mancato sviluppo della gemma ascellare consecutivo alle operazioni di separazione o di soppressione dei più giovani primordi fogliari, potrebbe più semplicemente essere interpretato come un effetto del perturbamento che deriva alla regione presuntiva della gemma in conseguenza del trauma. È ben nota la attività cicatriziale che si instaura in prossimità della superficie di ferita anche in tessuti meristemati.

Bisogna però osservare che la gemma non si sviluppa anche quando uno dei giovani primordi venga soppresso mediante semplice incisione tangente marginale (v. Tav. II, 4). In questo caso il tessuto cicatriziale, formandosi molto distante dalla regione presuntiva della gemma, non dovrebbe comprometterne lo sviluppo.

Si potrebbe ammettere che la mancata formazione delle iniziali ascellari sia conseguenza di un'azione inibitrice esercitata a distanza da parte di ormoni da ferita. In tal caso però non si comprende perchè, quando in seguito alle operazioni di isolamento dei più giovani primordi fogliari si ottiene all'esterno del taglio verticale lo sviluppo della foglia accompagnata dalla gemma ascellare (fig. 4 b), tale azione inibitrice proveniente dall'at-

tività cicatriziale non comprometta esternamente al taglio la formazione della gemma, analogamente a quanto supposto per la parte interna.

Il fatto invece che la gemma ascellare possa svilupparsi in prossimità della ferita soltanto esternamente al taglio (ossia dalla parte della foglia) da un meristema assolutamente indifferenziato senza neppure accenno di iniziali ascellari, è chiaramente indicativo della importanza della foglia nella comparsa di queste iniziali.

Riguardo al meccanismo con il quale la foglia interverrebbe nella formazione delle iniziali gemmali, si possono fare le seguenti considerazioni:

Il mancato sviluppo della gemma in seguito alla soppressione del primordio ancora privo di iniziali gemmali, potrebbe far pensare che tali iniziali abbiano origine da elementi cellulari forniti proprio dal primordio fogliare, per cui non è possibile pretendere di separare il centro di sviluppo della gemma che non si è ancora formato e che si formerà a spese della foglia.

Ma altri risultati lasciano pensare che la regione presuntiva della ascella fogliare sia localizzabile sull'apice prima ancora che si formino le relative iniziali. Infatti, quando in seguito all'isolamento del primordio  $I_1$  si ottiene lo sviluppo della sola foglia, talora in corrispondenza del taglio si nota chiaramente la formazione dell'ascella fogliare, seppure priva di iniziali. Ciò farebbe pensare che la regione ascellare e quindi le iniziali gemmali si originino indipendentemente dal primordio fogliare.

In tal caso il ruolo della foglia nelle prime fasi del suo differenziamento dovrebbe essere quello di controllare fisiologicamente la formazione delle iniziali ascellari.

SNOW M. e SNOW R. (1942) affermano che il determinismo della gemma ascellare sembra piuttosto un processo « all or nothing », avendo notato che l'asportazione di  $P_1$  in *Epilobium* ed i tagli tangenziali e radiali di  $P_1$  nelle Labiate, se non pregiudicavano lo sviluppo della gemma ascellare, questa era all'incirca delle stesse dimensioni della gemma dell'opposto primordio. Anche nei miei esperimenti ho potuto notare che la soppressione del primordio negli stadi in cui non pregiudica lo sviluppo della relativa gemma, non incide sulle dimensioni di que-

sta gemma. Al contrario, se le iniziali gemmali o anche la loro regione presuntiva vengono separate dal meristema apicale, la gemma ascellare che si sviluppa prende subito il sopravvento sulle altre meno giovani entrando in competizione con il germoglio terminale. Ciò è verosimilmente dovuto all'annullamento in conseguenza del taglio, della ben nota azione inibitrice proveniente dall'apice terminale.

È infine interessante rilevare che in *Phaseolus vulgaris*, in seguito alla soppressione di primordi fogliari con iniziali ascellari presenti, non è stato mai notato che queste iniziali fossero incapaci di differenziamento o dessero luogo a gemme abortive o rudimentali. È stato anzi osservato che in seguito a rimozione anche totale di primordi con iniziali ascellari appena formate, queste sono in grado di organizzarsi in una gemma normale.

Quest'ultimo risultato potrebbe costituire la prova che l'importanza del primordio fogliare nello sviluppo della gemma è limitata al determinismo delle iniziali, ma è senza effetto sul differenziamento di queste iniziali in gemma.

Questo comportamento appare in netto contrasto con quello messo in evidenza da NEVILLE (1961) in *Gleditschia triacanthos*. In questa specie infatti sembra che la soppressione di giovani primordi fogliari possa determinare un aborto dei meristemi ascellari, i quali regrediscono allo stato di parenchima banale, anche quando questi meristemi al momento delle operazioni erano relativamente sviluppati.

Questo risultato dimostrerebbe una vera e propria azione organizzatrice da parte della foglia sulla gemma ascellare, non certamente paragonabile, come vorrebbe NEVILLE, a quella messa in evidenza da CHAMPAGNAT ed allievi sulle foglie adulte. In questi casi infatti si tratterebbe di un'azione stimolatrice od inibitrice diretta dalla foglia adulta sull'*accrescimento* della gemma già organizzata.

## RIASSUNTO

Sono stati studiati con tecniche microchirurgiche i rapporti morfogenetici che intercorrono fra la foglia e la gemma ascellare nei precoci stadi dell'ontogenesi in *Phaseolus vulgaris*.

È stato dimostrato che la separazione della foglia dalla sua gemma ascellare è possibile soltanto a partire dal momento in cui si formano le iniziali gemmali. Ciò avviene quando il primordio fogliare si trova nella fase  $P_1$ , in uno stadio intermedio del plastocrono.

In stadi più precoci ( $I_1$  e  $P_1$ ) l'isolamento del primordio fogliare conduce allo sviluppo (esternamente al taglio) o della sola foglia o della foglia accompagnata dalla sua gemma ascellare; mai la gemma si sviluppa internamente al taglio.

Inoltre la soppressione di giovanissimi primordi fogliari ancora privi di iniziali ascellari impedisce la formazione di tali iniziali e quindi della relativa gemma ascellare, mentre la soppressione di primordi in stadi più avanzati (con iniziali ascellari già formate) non pregiudica lo sviluppo della gemma.

Questi risultati hanno permesso di concludere che in un precoce stadio dell'ontogenesi la foglia sarebbe responsabile della determinazione delle iniziali ascellari. Il differenziamento di tali iniziali in una gemma organizzata si è invece dimostrato indipendente dalla presenza del primordio fogliare.

Si discute sul probabile ruolo morfogenetico che la giovane foglia esplicherebbe nella determinazione delle iniziali ascellari.

## S U M M A R Y

The morphogenetic relations between a leaf primordium and the differentiation of the relative axillary bud in *Phaseolus vulgaris* are studied with surgical techniques.

It is demonstrated that dissociation of the leaf from its axillary bud is possible only when vertical splits are done after the formation of axillary initials (that is from the stage  $P_{1(m)}$ ).

In a more precocious stage ( $I_1$  or  $P_{1(i)}$ ) the isolation of the foliar primordium leads to the development, externally to the split, or of the sole leaf or of the leaf with its axillary bud; never axillary bud develops internally to the split.

Moreover the suppression of the very young foliar primordia without axillary initials prevents the formation of such initials and then of the relative axillary bud. The suppression of the foliar primordium in a more advanced stage ( $P_{1(m)}$ ,  $P_{1(t)}$ ,  $P_2$ ) don't prevent the formation of the axillary bud.

The results of the above experiments would show the importance of the young foliar primordium in determining the formation of the axillary initials. On the contrary the following differentiation of such initials in the axillary bud seems to be independent from the presence of the leaf primordium.

The probable mechanism of the morphogenetic process in the determination of the axillary initials is discussed.

BIBLIOGRAFIA

- GARRISON R.: *Studies in the development of axillary buds*. Amer. Jour. Bot., 42, 1955, p. 257-266.
- GIFFORD E. M.: *Ontogeny of the vegetative axillary bud in Drymis winteri var. chilensis*. Amer. Jour. Bot., 38, 1951, p. 234-243.
- GOEBEL K.: *Organography of plants* (Engl. Ed.). Oxford, 1905, p. II.
- KOCH L.: *Die vegetative Verzweigung der hoheren Gewachse*. Jahrb. Wiss. bot., 25, 1893, p. 380-488.
- LOUIS J.: *L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes*. Cellule, 44, 1935, p. 87-172.
- MAJUMDAR G. P. e DATTA A.: *Developmental studies. I. Origin and development of axillary buds with special reference to two dicotyledons*. Proc. Indian Acad. Sci., 23, 1946, p. 249-259.
- NEVILLE P.: *Influence de la feuille, à ses premiers stades, sur la morphogenèse végétative chez Gleditschia triacanthos L.* Bull. Soc. Bot. France, 1961, p. 120-127.
- PELEGRINI 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.
- PELEGRINI O.: *Influenza morfogenetica del primordio fogliare nella genesi della gemma ascellare*. Delpinoa, n. s., 4, 1962, p. 225-232.
- SNOW M. e SNOW R.: *Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium*. Phylot. Trans. Roy. Soc. London, 221, 1931, p. 1-43.
- SNOW M. e SNOW R.: *The determination of axillary buds*. The New Phyt., 41, 1942, p. 13-22.
- SCHMIDT A.: *Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten*. Bot. Arch., 8, 1924, p. 345-404.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

TAV. I

Fig. 1 — Effetti dell'isolamento del primordio  $I_1$ . Il primordio isolato si stava per sviluppare in una foglia normale senza gemma ascellare.

Fig. 2 — Effetti dell'isolamento del primordio  $P_1$  nello stadio intermedio del plastocrono. Il taglio ha separato lo sviluppo della foglia da quello della gemma ascellare.

TAV. II

Effetti della soppressione di primordi fogliari eseguita in una fase antecedente alla comparsa delle iniziali ascellari. In tutti i casi la soppressione della foglia ha impedito la formazione delle iniziali ascellari.

TAV. III

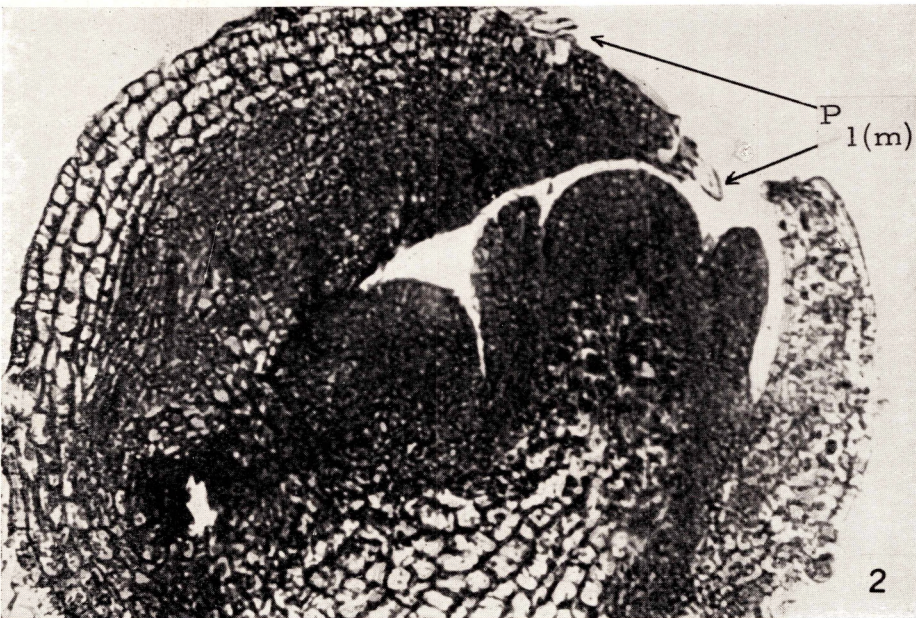
Fig. 7 — Effetti della rimozione totale di un primordio  $P_1$  nello stadio intermedio del plastocrono, ossia all'inizio della formazione delle iniziali ascellari. L'asportazione della foglia anche totale non ha impedito la formazione della gemma ascellare.

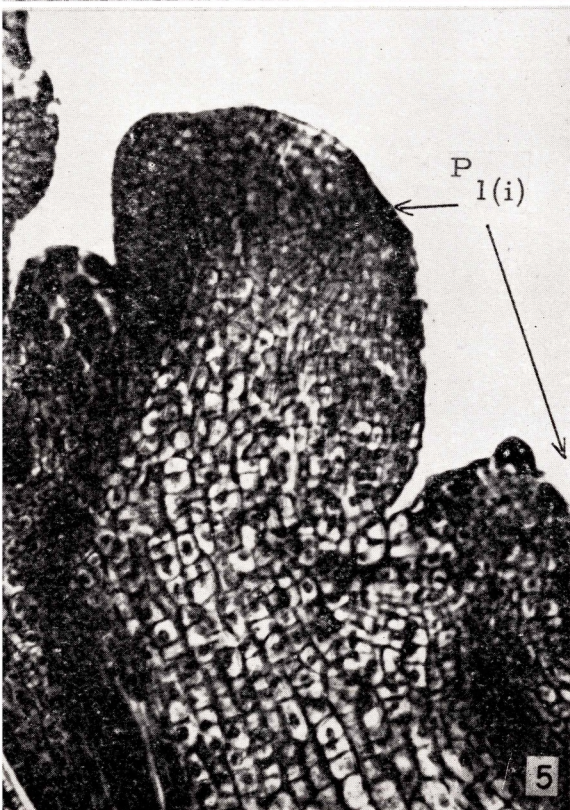
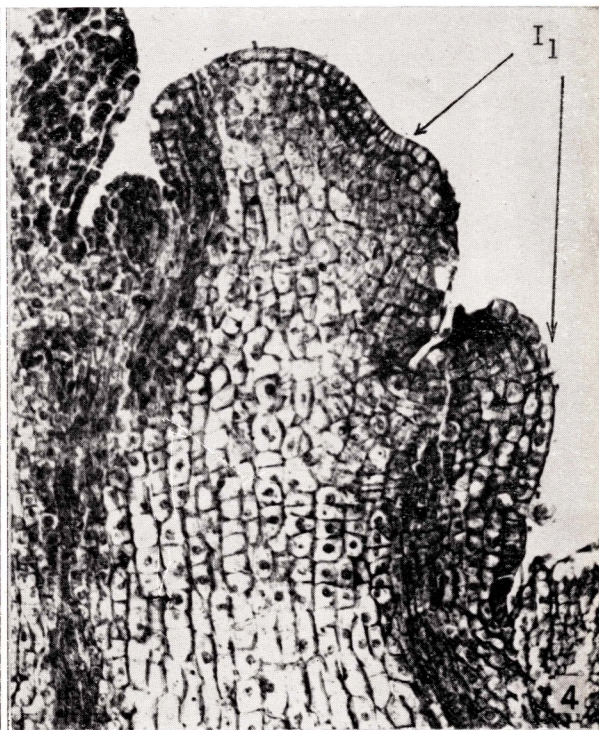
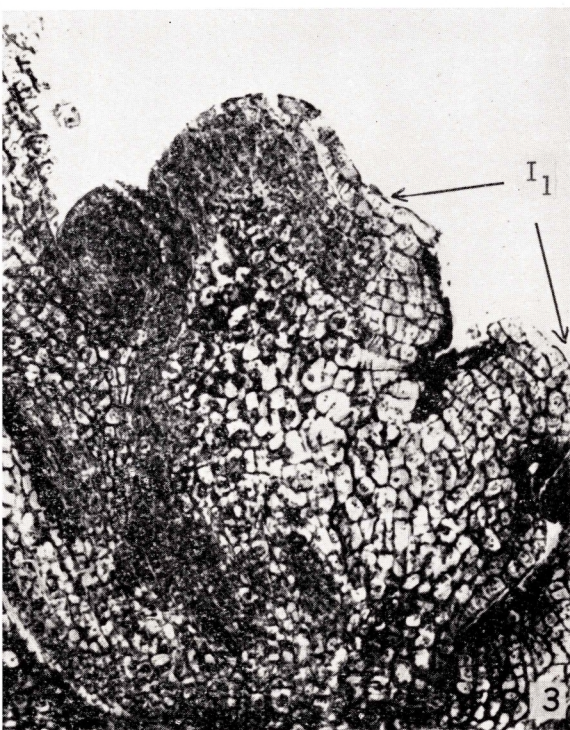
Fig. 8 — Effetti della rimozione parziale di un primordio fogliare nello stadio  $P_1$  finale. La gemma si sviluppa normalmente.





O. PELLEGRINI: *Esperimenti sul determinismo morfogenetico della gemma ascellare.*





O. PELLEGRINI: *Esperimenti sul determinismo morfogenetico della gemma ascellare.*

