

Oreste Pellegrini

**Origine ed organizzazione del meristema
della radice primaria nell'organogenesi
di *Laurus nobilis* L. (*)**

L'origine dei meristemi primari nel corso dell'organogenesi embrionale delle piante vascolari è un argomento piuttosto trascurato e tuttavia di estremo interesse per l'apporto che il suo studio può dare alla comprensione di quei meccanismi che stanno alla base di ogni processo morfogenetico. Per ciò che riguarda l'origine del meristema radicale in precedenti ricerche su alcune dicotiledoni (PELLEGRINI & ROSSO, 1964-65, 1968-69) è stata postulata la sua derivazione da un precoce *centro morfogenetico* responsabile dei primi differenziamenti strutturali dell'asse ipocotile; l'attività di tale centro morfogenetico sarebbe limitata alla fase embrionale, negli stadi più avanzati dell'embriogenesi esso si modificherebbe gradualmente in un nuovo centro meristemato, dalla cui attività dipenderebbe l'organizzazione della radice primaria.

Nel presente lavoro verranno illustrate le modificazioni strutturali che hanno luogo in seno al centro morfogenetico dell'ipocotile di *Laurus nobilis*, modificazioni che dovrebbero condurre alla individuazione del meristema della radice primaria.

Le osservazioni sono state compiute su embrioni provenienti da un individuo pistillifero di *Laurus* dell'Orto Botanico di Messina. La regione dell'asse ipocotile è stata studiata sia nelle ultime fasi dell'embriogenesi, sia in quelle iniziali della germinazione del seme, fino alla formazione completa della

(*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Botanica dell'Università di Messina.

radice primaria. L'intero asse ipocotile è stato sezionato longitudinalmente sia nel piano cotiledonare che in quello intercotiledonare. Le sezioni, di circa 6 micron, sono state colorate con la tecnica Sharman.

Sviluppo embriogenetico. — L'embrione nello stadio della figura 1 (Tav. I) presenta un ipocotile di forma subconica con il maggior diametro trasversale misurato a livello di attacco dei cotiledoni (micron 680) più ampio rispetto all'asse verticale, ancora piuttosto corto (micron 450). Si tratta della sezione longitudinale eseguita nel piano cotiledonare; essa lascia distinguere i seguenti differenziamenti istologici: ad una distanza di circa 200 micron dalla punta dell'ipocotile una regione meristemica disposta intorno all'asse verticale in un piano orizzontale costituisce il centro morfogenetico dell'ipocotile. Questa regione presenta in sezione la forma di un emiciclo la cui parte convessa rivolta in alto è in rapporto con i vari tessuti disposti in serie radiali e che si vanno differenziando in direzione acrofuga. La base dell'emiciclo poggia su elementi cellulari in corso di vacuolizzazione disposti in serie verticali e discretamente distinti dalle cellule laterali. Queste serie di cellule verticali rappresentano la *columella* allo stato embrionale (Tav. II, 2).

Il centro morfogenetico è costituito da cellule che si distinguono chiaramente dalle altre per i loro caratteri altamente meristemici. In esso non si notano iniziali istogenetiche distinte se non per i rapporti di posizione che i suoi costituenti presentano rispetto ai tessuti in via di differenziazione. Nelle figure 1 (Tav. I) e 2 (Tav. II) si può facilmente notare che il giovane procambio è distinto dagli elementi centrali parenchimatici che contribuiscono alla formazione del midollo dell'ipocotile. Non vi è quindi una stele centrale indifferenziata come si osserva nell'embriogenesi di molte altre specie di dicotiledoni. Il parenchima corticale, ancora poco rappresentato nello stadio considerato, appare anch'esso distinto e sembra avere origine da elementi laterali basali del centro morfogenetico. Al disopra di questi elementi basali alcune cellule meristematiche sono in contatto lateral-

mente verso l'alto con i più giovani fasci procambiali dell'embrione. Questi fasci attraversano obliquamente il corto asse ipocotile e si spingono nei cotiledoni dove sono già avanti nel differenziamento. In questa fase dello sviluppo embrionale, quando il meristema della piumetta è già ben strutturato ma ancora privo di abbozzi fogliari, il centro morfogenetico dell'ipocotile ha una base che misura circa 80 micron. A tale livello il diametro trasversale dell'ipocotile è di 525 micron.

Nell'ulteriore corso dello sviluppo l'ipocotile si accresce considerevolmente fino a raggiungere nello stadio quiescente dell'embrione un diametro trasversale misurato a livello del centro morfogenetico di mm 1,5, mentre l'asse verticale è di mm 1,6. Tale aumento è dovuto soprattutto all'incremento cellulare cui partecipa in notevole misura il centro meristemico basale, che in seguito a segmentazioni verticali e trasversali si è esso stesso accresciuto. La figura 3 (Tav. II) presenta in sezione longitudinale mediana la regione del centro morfogenetico di un embrione in fase quiescente ed i rapporti che esso contrae con i tessuti in via di differenziazione. Si può notare che le iniziali dei due cordoni procambiali sono sempre basalmente a diretto contatto con gli elementi laterali del meristema e delimitano al centro le iniziali midollari; i due fasci procambiali hanno un andamento meno obliquo rispetto agli stadi precedenti, quasi parallelo all'asse verticale dell'embrione. Nel piano mediano intercotiledonare altri due cordoni procambiali si continuano senza interruzione nelle prime due foglie. Il parenchima corticale ha assunto un notevole sviluppo ed è formato da cellule allungate verticalmente, mentre il midollo presenta cellule appiattite trasversalmente; entrambi i parenchimi sono ricchi di amido di riserva.

Sviluppo post-germinale. — Le più importanti modificazioni strutturali dell'ipocotile nei riguardi della formazione del meristema radicale si compiono nel corso iniziale della germinazione. In un primo tempo il diametro trasversale dell'apice, così come quello del centro morfogenetico continuano ad accrescersi. Successivamente, quando l'asse ipocotile ha raggiunto circa 3 mm di lunghezza, s'incomincia ad osservare un gra-

duale assottigliamento dell'apice. Parallelamente anche il centro morfogenetico subisce una diminuzione del diametro.

È nel corso iniziale della germinazione che si va configurando il promeristema della radice primaria. Nella microfotografia 4 (Tav. III) si può osservare in sezione longitudinale mediana l'estremità di un ipocotile di 3 mm di lunghezza. La regione più evidente di tutto il meristema è un corpo centrale fatto da cellule appiattite e stratificate; si tratta della columella (*cl*) da cui prendono origine gli elementi centrali della cuffia. Essa deriva presumibilmente dalla columella embrionale ed ha le proprie iniziali superiormente ad intimo contatto con quelle del cilindro centrale (Tav. III, 6). Ai lati della columella e basalmente molte segmentazioni periclinali che procedono in direzione acrofuga indicano gli elementi del dermo-caliptrogeno (Tav. III, 4, *dc*). Le iniziali del parenchima corticale sono infine riconoscibili lateralmente a quelle della columella. Occorre notare che non vi è una netta demarcazione fra i vari tipi di iniziali come si può meglio notare nel promeristema a forte ingrandimento (Tav. III, 6). Esse tuttavia si riconoscono bene soprattutto in base alla direzione delle segmentazioni cellulari. In quelle del cilindro centrale (*icc*) le mitosi si compiono sia in direzione trasversale che verticale, mentre in quelle della columella (*icl*) le segmentazioni sono prevalentemente trasversali. Nel meristema del cilindro centrale non si notano ancora iniziali procambiali recenti, mentre è possibile scorgere ad una certa distanza dalla base il procambio derivato dall'attività precedente del centro morfogenetico dell'ipocotile. Nella fig. 5 (Tav. III) si può osservare l'estremità basale di uno dei due cordoni procambiali embrionali. Questo procambio non ha rapporti di derivazione con il meristema sottostante, ma si è originato dalla precedente attività del meristema dell'ipocotile.

In un embrione con ipocotile di 10-12 mm l'apice radicale è in piena attività funzionale. In seno al meristema del cilindro centrale è incominciata la differenziazione del procambio, i cui primi elementi riconoscibili per la loro forma allungata e per i nuclei ellissoidali, si notano a circa 200 micron dalla base (Tav. IV, 7). La distribuzione del procambio derivato dal meristema radicale è diversa da quella dei cordoni procambiali originatisi dalla precedente attività dell'ipocotile.

Per ciò che riguarda la presenza di un centro quiescente, c'è da osservare che fino a questo stadio di sviluppo il meristema presenta una pressoché uniformità di caratteri. Successivamente incomincia a notarsi alla base del cilindro centrale, al limite con la columella, una regione con cellule a citoplasma meno denso e a nucleoli più piccoli rispetto alle cellule meristematiche circostanti; tale diversità di caratteri che si accentua in embrioni con ipocotile di 30 mm parla in favore della presenza di un centro quiescente, da intendersi come una zona non completamente inattiva, ma sicuramente ad attività metabolica ridotta. Nella fig. 8 (Tav. IV) si può osservare la regione meristemica di un ipocotile di 35 mm di lunghezza, dove è possibile riconoscere questa diversità di caratteri meristematici.

In embrioni con asse ipocotile di 40-42 mm lo spessore dell'estrema punta si riduce a 420 micron, quello della columella a soli 115 micron. Il meristema è molto attivo specialmente quello laterale della corteccia e del dermo-caliptrogeno, le cui cellule presentano nuclei e nucleoli molto voluminosi. Il dermocaliptrogeno forma con la columella quasi un tutto continuo per il medesimo allineamento delle segmentazioni cellulari. Ai lati del cilindro centrale si distingue chiaramente un periciclo (Tav. IV, 9).

* * *

In seguito ai risultati delle precedenti ricerche si può affermare che il meristema della radice primaria di *Laurus nobilis* ha origine dalla regione meristemica situata alla base dell'ipocotile del giovane embrione e che noi abbiamo chiamato *centro morfogenetico dell'ipocotile*. Questo centro morfogenetico, che nel corso dell'embriogenesi ha la duplice funzione di produrre nuovi elementi cellulari che si aggiungono a quelli preesistenti dell'ipocotile e di dirigerne il differenziamento, verso la fine dell'embriogenesi va incontro ad una nuova attività segmentativa che si continua nelle prime fasi della germinazione e conduce alla individuazione del promeristema radicale.

Il promeristema radicale ha una distribuzione che ricorda quella descritta da CLOWES per *Fagus* (1950) e recentemente da BYRNE e HEIMSCH per *Malva* (1970): due strati di cellule alla base del cilindro centrale, quello superiore dà origine agli elementi del pleroma, quello sottostante agli elementi della *columella*. Lateralmente questi due piani sono circondati in alto dalle iniziali della corteccia e basalmente da quelle del dermo-caliptrogeno. In *Laurus* non vi sono netti confini fra i diversi tipi di iniziali.

Il differenziamento del rizoderma si compie gradualmente dal basso in alto in seno ad elementi che non presentano speciali caratteri meristemati. Ciò lascia pensare ad uno stimolo differenziativo acrofulgo di cui sarebbe responsabile l'intero complesso promeristemato che funzionerebbe come *centro morfogenetico radicale*.

Il centro morfogenetico dell'ipocotile è presente e funziona soltanto nella fase embrionale; il tessuto vascolare che esso forma è limitato ai due fasci procambiali che attraversano l'asse e penetrano nei cotiledoni, più due fasci in posizione alterna che prendono rapporti con le prime due foglie. È solo in un secondo tempo che entra in funzione il centro morfogenetico della radice primaria e gli elementi vascolari che si formano in seguito alla sua attività si distinguono molto bene dai precedenti sia per l'origine che per la posizione.

La diversa attività dei due centri morfogenetici è anche dimostrata dal fatto che mentre nel cilindro centrale dell'ipocotile c'è una netta differenziazione fin dalla base in elementi procambiali laterali e parenchima midollare centrale, nel giovane cilindro centrale della radice primaria c'è solo un meristema indifferenziato in seno al quale si differenziano ad una certa distanza dalla base le iniziali procambiali e quelle parenchimatice. Un'importante testimonianza della successione nel tempo dell'attività funzionale dei due centri morfogenetici si ha osservando un ipocotile alla cui estremità si sta organizzando il meristema della radice primaria; nella regione del cilindro centrale vi è un meristema indifferenziato ancora privo di iniziali procambiali, ma ad una certa distanza da questo meristema si possono scorgere i cordoni procambiali derivati

dalla precedente attività del centro morfogenetico dell'ipocotile e che sono come sospesi e senza rapporto alcuno con il meristema radicale.

Dalle presenti ricerche è anche risultato che l'estremità dell'ipocotile nel corso dell'embriogenesi ed in una prima fase della germinazione si accresce trasversalmente, mentre a partire da un certo stadio iniziale dello sviluppo post-germinale il suo diametro trasversale incomincia a diminuire gradualmente. È possibile mettere in evidenza che parallelamente a queste oscillazioni del diametro trasversale dell'ipocotile, varia in proporzione quello del corrispondente centro meristemato.

RIASSUNTO

Lo studio delle modificazioni strutturali che hanno luogo nell'ipocotile di *Laurus nobilis* nelle ultime fasi dell'embriogenesi e all'inizio della germinazione ha permesso di trarre le seguenti principali conclusioni:

1) Il meristema della radice primaria si origina dalla regione meristemata situata alla base dell'ipocotile del giovane embrione, regione definita in precedenza *centro morfogenetico dell'ipocotile* per la sua particolare attività.

2) Tale attività, limitata alla fase embrionale, verso la fine dell'embriogenesi conduce alla individuazione del promeristema radicale.

3) Il promeristema radicale, di cui sono illustrati la distribuzione ed il differenziamento, funzionerebbe come *centro morfogenetico della radice primaria* per le sue proprietà induttive. Le nuove strutture che da esso si differenziano, in particolare il giovane tessuto conduttore, si aggiungono a quelle precedentemente formate dal centro morfogenetico dell'ipocotile.

SUMMARY

The study of the structural modification taking place in the hypocotyl of *Laurus nobilis* leads to main following conclusions:

1) The meristem of primary root arises from the meristematic region placed at hypocotyl base of the young embryo; that region for its special activity was previously named *morphogenetic centre of hypocotyl*.

2) Such an activity is limited to embryonal phase and at end of the embryogenesis leads to the formation of the root promeristem.

3) The root promeristem, whose distribution and differentiation are illustrated in following the first phases of germination, would function as *morphogenetic centre of primary root* for its inductive properties.

The new structures differentiated from such centre, particularly the young vascular tissue, are added to that precedently formed from the morphogenetic centre of hypocotyl.

BIBLIOGRAFIA

- CLOWES F. A. L., 1950. *Root apical meristems of Fagus silvatica*. New Phytol., **49**: 248-268.
- BYRNE, J. M. & C. HEIMSCH, 1970. *The root apex of Malva sylvestris*. I. *Structural development*. Amer. J. Bot., **57**: 1170-1178.
- PELLEGRINI, O. & R. ROSSO, 1964-65. *Origine dei centri morfogenetici nel corso del differenziamento embrionale delle dicotiledoni*. Delpinoa, n.s., **6-7**: 25-34.
- —, 1968-69. *Origine e sviluppo dei centri morfogenetici nell'embriogenesi di Laurus nobilis L.* Delpinoa, n.s., **10-11**: 49-54.

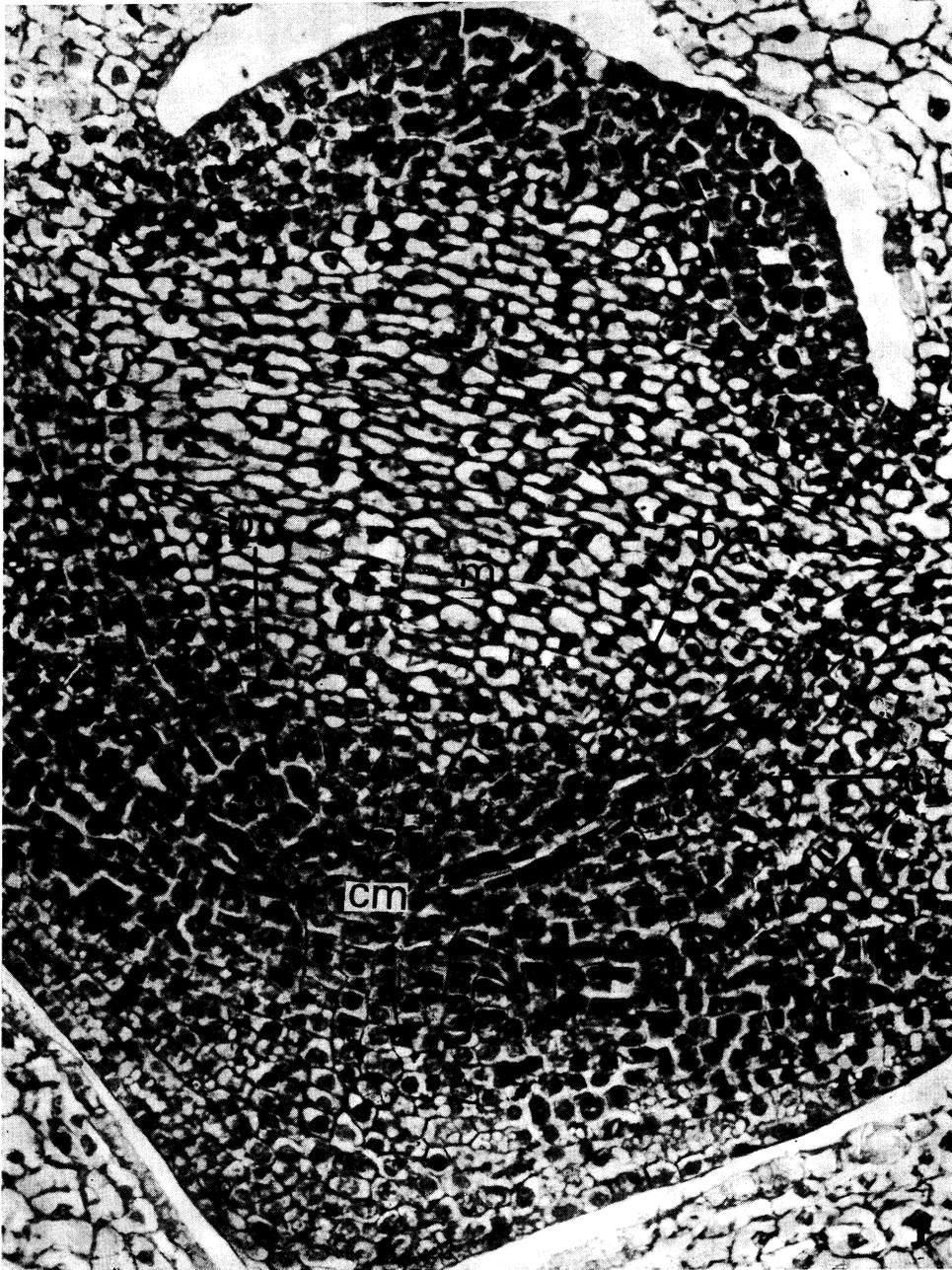


Fig. 1: sezione longitudinale mediana di un embrione immaturo che mostra i rapporti fra *centro morfogenetico dell'ipocotile* (cm) e i giovani tessuti dell'asse ipocotile, che si differenziano in senso acrofugo.
cr: corteccia; m: midollo; pr: procambio.

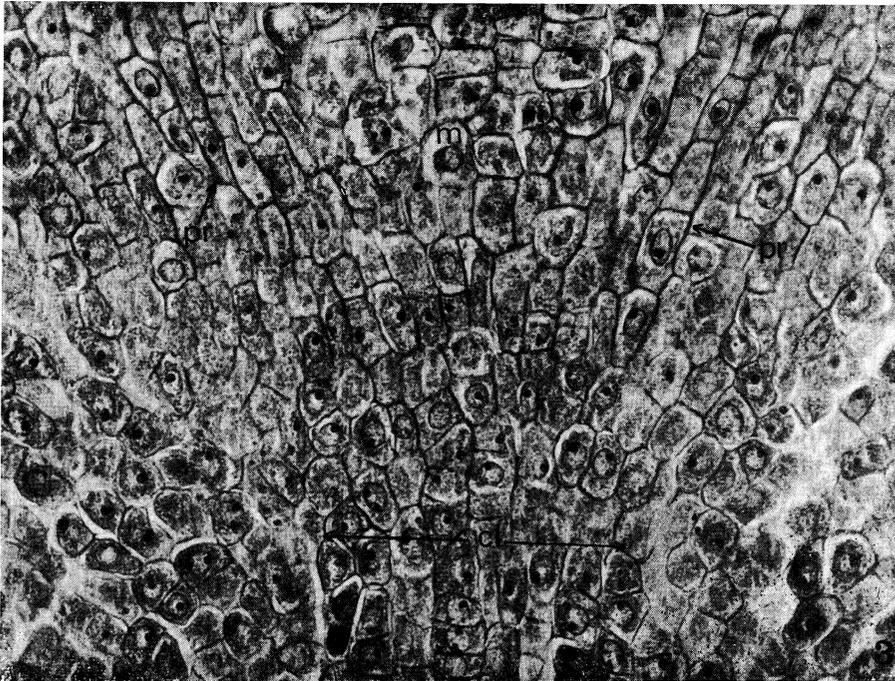
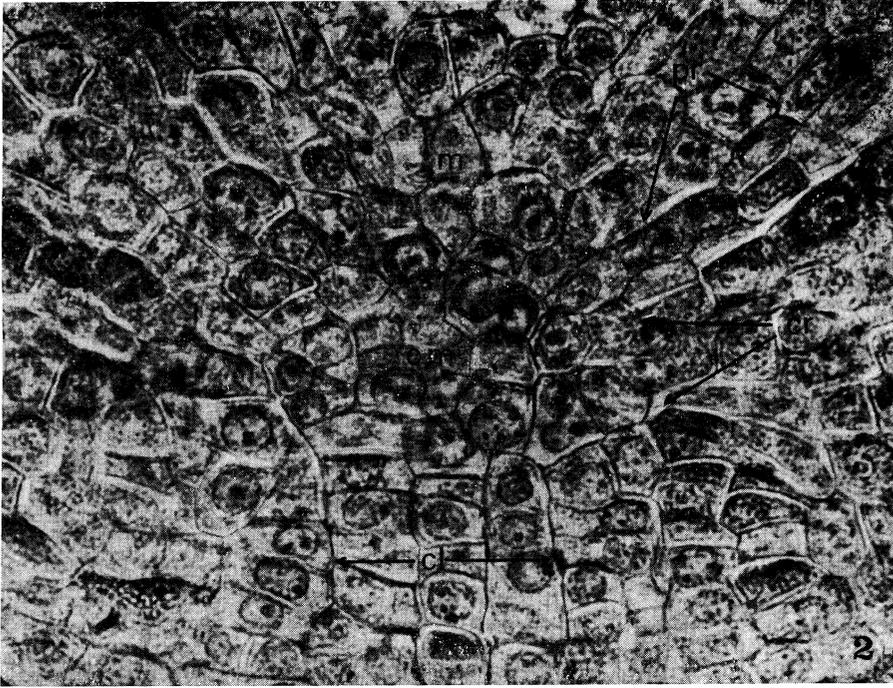


Fig. 2: particolare del *centro morfogenetico dell'ipocotile* della fig. 1.

Fig. 3: la stessa regione in un *embrione quiescente*.

cl: columella; cr: corteccia; m: midollo; pr: procambio.

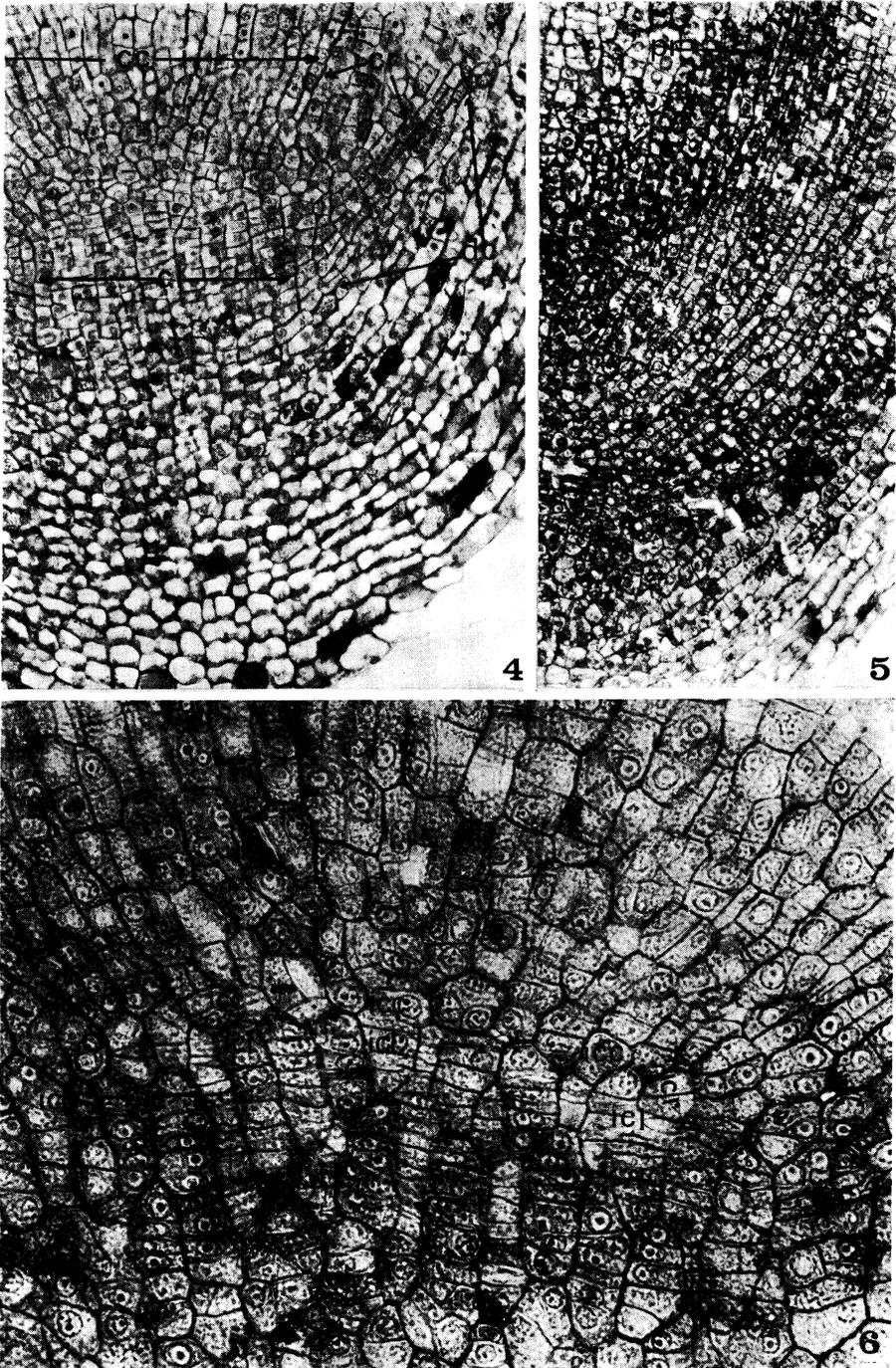


Fig. 4 e 5: due sezioni longitudinali dell'estremità di un ipocotile di 3 mm di lunghezza, nello stadio iniziale della germinazione; formazione del promeristema radicale e sua attività iniziale. Il procambio (pr) della fig. 5 deriva dalla precedente attività del *centro morfogenetico dell'ipocotile*.

Fig. 6: particolare del promeristema radicale e suoi rapporti con le iniziali dei vari istogeni.

cc: cilindro centrale; dcc: dermocaliptrogeno; icc: iniz. cilindro centrale;
icl: iniz. columella; icr: iniz. corteccia.

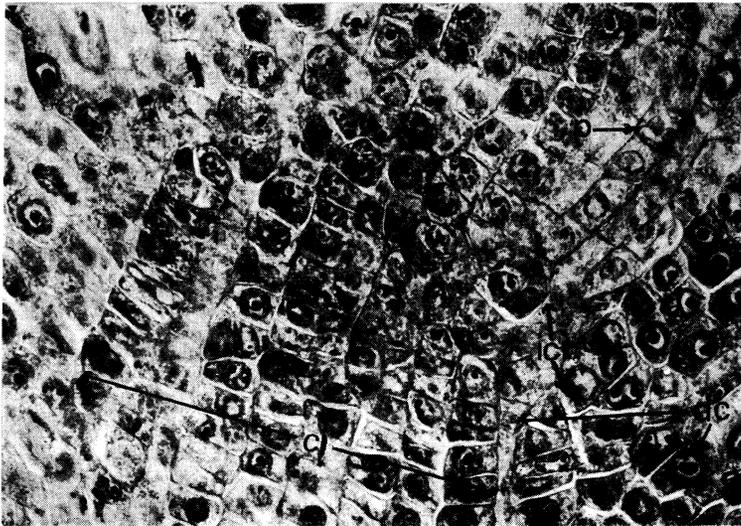
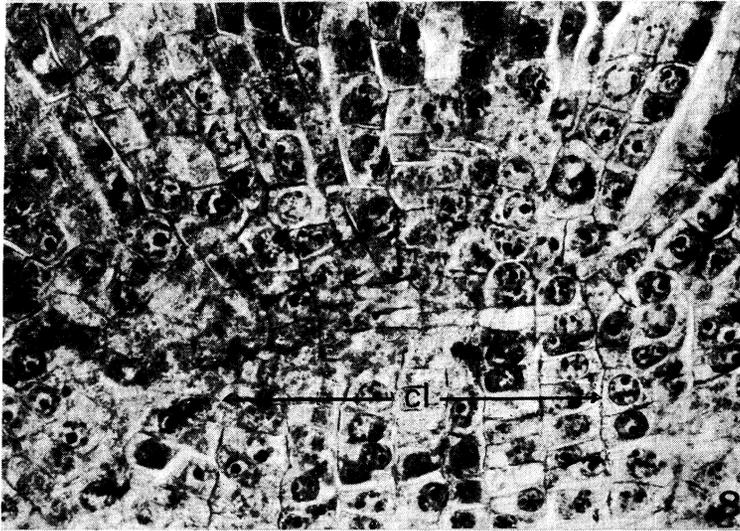
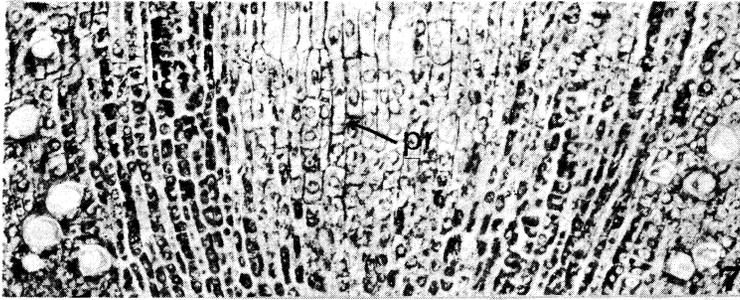


Fig. 7: iniziali procambiali (pr) della radice primaria a 200 μ dall'estremità di un ipocotile di 12 mm di lunghezza.

Figg. 8 e 9: struttura del *centro morfogenetico radicale* alle estremità di due ipocotili di 35 e 42 mm.

cl: columella; dc: dermocalliptrogeno; icr: iniz. corteccia; p: periciclo.