

ATTI  
DELLA  
REALE ACCADEMIA NAZIONALE  
DEI LINCEI

ANNO CCCXXI

1924

---

SERIE QUINTA

---

RENDICONTI

---

Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali.

---

VOLUME XXXIII.

2° SEMESTRE.



ROMA

TIPOGRAFIA DELLA R. ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
PROPRIETÀ DEL DOTT. PIO BEFANI

---

1924

Lord Rayleigh, nella memoria citata al n. 3, introdusse ipotesi preventive sull'ordine di grandezza di certi coefficienti  $\beta, \gamma, \delta, \varepsilon$ , e, in base a tali ipotesi, spinse il suo calcolo fino al 6° ordine. Per il confronto colle nostre formule, bisognerebbe prima di tutto verificare in modo preciso che le ipotesi suddette si accordano effettivamente cogli ordini di grandezza risultanti dal teorema di esistenza. Va comunque rilevato che se, anche senza precisare l'ordine di grandezza dei coefficienti  $\gamma, \delta, \varepsilon$  del Rayleigh, si ammette unicamente che siano d'ordine superiore al suo  $\beta$ , si ha un controllo per il nostro calcolo numerico, potendosi constatare (fatte le debite riduzioni e sostituzioni) che dalle formule del Rayleigh seguono relazioni, fra gli elementi caratteristici, coincidenti colle precedenti fino al 5° ordine incluso.

Noterò infine che la discussione concernente l'ordine di grandezza di quei tali coefficienti presenterebbe interesse, non soltanto, dirò così, storicocritico, ma anche algoritmico, poichè il procedimento del Rayleigh, pur essendo meno sistematico, riesce, all'atto pratico, alquanto più spedito, almeno pel calcolo dei primi termini.

**Botanica.** — *Osservazioni sul meccanismo di divisione della cellula madre del sacco embrionale nelle piante apogame.* Nota del Corrisp. E. CARANO (1).

I numerosi contributi finora apportati allo studio dell'apogamia nelle Angiosperme sono, specialmente dal punto di vista citologico, di un grande interesse, in quanto ci mostrano che l'importante processo può essere al microscopio non solo controllato ma anche svelato, com'è avvenuto per parecchie piante apogame, la cui caratteristica ci è stata messa in evidenza, prima che dall'osservazione in natura e dall'esperimento, dallo studio citologico accurato. Non è quindi ingiustificata la speranza di poter risalire mediante l'esatta conoscenza del meccanismo citologico dell'apogamia alle cause che la determinano ed anche al modo di provocarla sperimentalmente (2).

Tempo addietro anch'io illustrai in *Erigeron Karwinskianus* var. *micronatus* un caso di apogamia parziale, avendo osservato nella medesima calatide sacchi embrionali con oosfera diploide e sacchi embrionali con oosfera

(1) Pervenuta all'Accademia il 9 agosto 1924.

(2) Per citare uno degli esempi più recenti, è capitato al Ljungdahl, nelle sue esperienze d'ibridazione sui Papaveri, di osservare nella produzione del polline di uno degli ibridi, fenomeni perfettamente corrispondenti a quelli illustrati dal Rosenberg in alcune specie apogame del sottogen. *Archieracium* (*Zur Zytologie der Gattung Papaver*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 16, 1922, pag. 108).

aploide, i primi in grande prevalenza (<sup>1</sup>). Nella costruzione dell'uno come dell'altro tipo di sacco la cellula madre divide il nucleo, ma non il citoplasma. In seguito a tale divisione, nel tipo apogamo si forma una cellula con due nuclei diploidi, i primi due nuclei del sacco, che per due divisioni successive generano il sacco adulto 8-nucleato; nel tipo normale invece si produce una cellula con quattro nuclei aploidi, i nuclei megasporiali, partecipanti tutti, alcuni o uno soltanto alla formazione del sacco adulto.

Rimaneva però, nel caso dei sacchi apogami, una questione per me poco chiarita, quella cioè riguardante il meccanismo di divisione del nucleo della cellula madre per la conservazione nei nuclei figli del numero diploide dei cromosomi.

Risulta in generale dalle ricerche finora eseguite su altre piante apogame che il numero diploide nel passaggio dallo sporofito al gametofito è conservato, in quanto il nucleo della cellula madre del sacco non segue il processo meiotico, ma subisce una divisione che, con lievi differenze, è paragonabile ad una ordinaria divisione equazionale.

Nelle mie preparazioni invece io osservavo che i cromosomi del nucleo in divisione non si mostravano mai raccolti in una regolare piastra equatoriale, nè tanto meno divisi per il lungo e con le metà migranti verso i poli opposti, bensì sparsi più o meno irregolarmente nelle fibre del fuso, alcuni perfino poco discosti dai poli, e in numero di 32-34, quale appunto mi risultava il numero diploide per *Erigeron Karwinskianus*, calcolato nelle cellule in divisione del giovane tegumento dell'ovulo.

Così io venivo a trovarmi nell'alternativa, o di ammettere che anche nella mia pianta i cromosomi si portassero nel piano equatoriale del fuso e si sdoppiassero, stadio dunque che mi sarebbe fino allora sfuggito, oppure di ritenere che il comportamento della mia pianta fosse differente dagli esempi precedentemente studiati.

A togliermi dal dubbio, molto contribuì la lettura dell'interessante lavoro del Rosenberg sui *Hieracium* (<sup>2</sup>). L'illustre citologo svedese ha osservato in *Hieracium laevigatum* e *H. lacerum* che, fra le diverse modalità di divisione del nucleo delle cellule madri del polline, una ve n'è, molto caratteristica e interessante: nel fuso nucleare i cromosomi, conservandosi isolati e sparsi fra le fibre, si distribuiscono in parte ad un polo, in parte all'altro del fuso, dimodochè può anche accadere, ciò che dall'autore è stato accertato, che ad un polo ne vadano di più e all'altro di meno, sebbene in generale la distribuzione sia uniforme. A questa divisione il Rosenberg ha dato giustamente il nome di *semieterotipica*, per indicare che anch'essa

(<sup>1</sup>) Carano E., *Nuove ricerche sulla embriologia delle Asteracee*. Ann. di Botanica, vol. XV, 1921, pag. 60.

(<sup>2</sup>) Rosenberg O., *Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 11, 1917, pag. 145.

opera una riduzione dei cromosomi, sebbene non così regolare come la divisione eterotipica nella normale meiosi. Di solito alla divisione semieterotipica ne segue un'altra « che si compie interamente secondo lo schema omeotipico ».

Naturalmente i risultati del Rosenberg sulla divisione delle cellule madri del polline in *Hieracium* m'inducevano ad approfondire le indagini sulla divisione delle cellule madri del sacco embrionale in *Erig. Karwinskianus*, perchè già intravedevo fra i due processi un'analogia di comportamento. All'abbondante materiale che già possedevo ne aggiunsi altro, sezionando calatidi intere di piante che allevai da acheni prodotti da infiorescenze precedentemente castrate, quindi da acheni con embrione apogamo<sup>(1)</sup>. Ed ora sono in grado di confermare le mie precedenti ricerche e di descrivere un nuovo meccanismo per la conservazione del numero diploide nel sacco apogamo.

Per ragione di brevità accennerò soltanto alle tappe più caratteristiche del processo di divisione della cellula madre del sacco embrionale.

1. La sinapsi, con relativa contrazione del reticolo cromatico, nella nostra pianta ricorre con molta frequenza.

2. Ugualmente frequente è la diacinesi, caratteristica per la forma del nucleo, molto allungata, quasi tubolosa e per i cromosomi manifestamente univalenti, dapprima lunghi, poscia tozzi, quasi quadrangolari in sezione ottica, distribuiti uniformemente nella cavità nucleare e perciò facilmente numerabili. Dai ripetuti conteggi ho stabilito con sicurezza che il loro numero è 32.

3. Come stadio successivo alla diacinesi ho incontrato in numerosi ovuli il fuso nucleare, per me specialmente interessante, perchè chiaramente dimostra che il processo in *Erigeron Karwinskianus* per la formazione del sacco embrionale diploide è diverso da quello finora descritto in altre specie apogame. Nei nuovi preparati, come in quelli che già possedevo, ho costantemente osservato i cromosomi sparsi fra le fibre del fuso (fig. 1), e anche nei rari casi in cui parecchi di essi mostravansi addensati verso un piano equatoriale, molti altri ne erano discosti e avvicinati invece ai poli. Ora, se ad un certo momento della divisione realmente intervenisse una regolare metafasi, fra le tante figure di fuso incontrate, non mi sarebbe sfuggita, anche perchè io ho potuto seguire tutti gli stadi fino alla formazione dei nuovi nuclei<sup>(2)</sup>. Si aggiunga anche che se i cromosomi si portassero in

(1) Debbo qui rilevare che l'aver allevato le piante da embrioni apogami non contribuì ad aumentare nelle calatidi la percentuale dei fiori apogami, quindi il nuovo materiale sotto questo riguardo si mostrò uguale al vecchio. Piuttosto sarebbe stato interessante allevare piante dagli acheni con embrioni normali e studiarne le calatidi, ma io, per quanto tentai, non riuscii a separare questi ultimi acheni da quelli apogami.

(2) Nei diversi tentativi fatti, le ore migliori per la raccolta del materiale, per ottenere il maggior numero di figure cariocinetiche, sono state dalle 8 alle 10 ant.

una piastra equatoriale e si sdoppiassero, durante l'anafasi si dovrebbero contare complessivamente 64 cromosomi, mentre io in qualsiasi stadio del fuso non ho mai calcolato un simile numero.

Lo stadio di fuso coi cromosomi univalenti sparsi fra le fibre, è stato osservato e descritto, specialmente nella divisione delle cellule madri del polline, da parecchi altri autori, oltre che dal Rosenberg, ma diversamente interpretato; e cioè da alcuni come precedente ad uno stadio di metafasi, da altri come successivo. Per mia parte posso dire che esso non precede, nè segue una metafasi che non esiste, bensì rappresenta di per sè stesso uno stadio molto importante, che va dal primo apparire del fuso fino al momento in cui i cromosomi si raccolgono ai due poli opposti.

4. Infatti un altro stadio da me incontrato è quello di fuso con i cromosomi raccolti strettamente ai poli (fig. 2). Malgrado abbia più volte tentato di numerare con esattezza i cromosomi in questo stadio, non sono riuscito per l'eccessivo loro addensamento; tuttavia posso affermare che sono all'incirca 16 e non 32, quanti dovrebbero essere se derivassero da scissione longitudinale dei cromosomi univalenti.

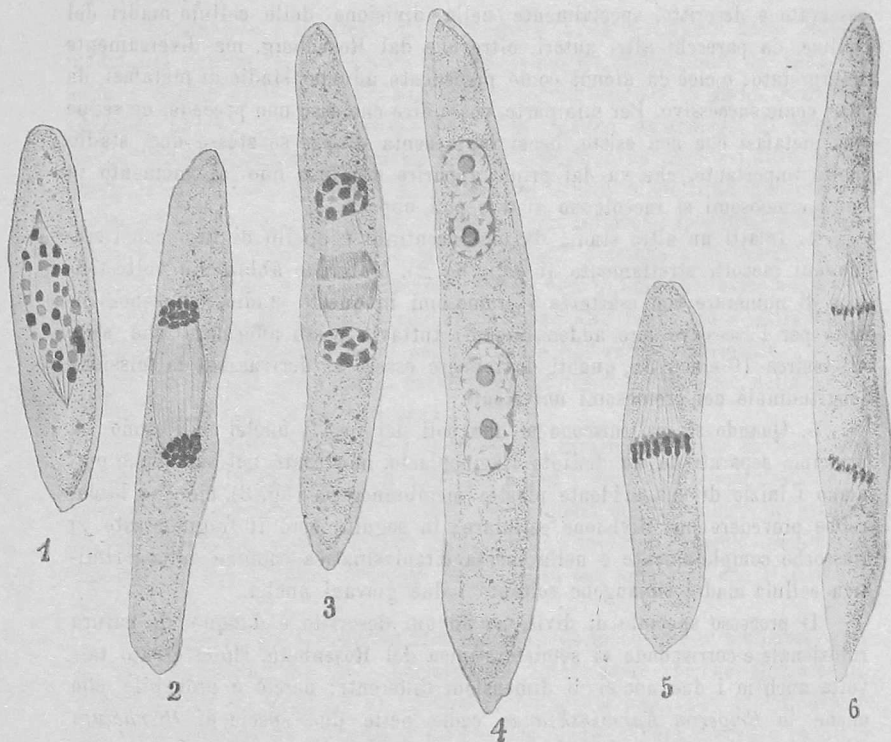
5. Quando si costituiscono ai due poli del fuso i nuclei figli, sono da principio separati da un distinto fragmoplasto, mostrante nel suo piano mediano l'inizio di una evidente piastra membranogena (fig. 3), ciò che lascerebbe prevedere una divisione cellulare; in seguito però il fragmoplasto si riassorbe completamente e nella massa citoplasmatica comune della primitiva cellula madre rimangono soltanto i due giovani nuclei.

Il processo speciale di divisione fin qui descritto è dunque di natura riduzionale e corrisponde al semieterotipico del Rosenberg. Ho osservato talvolta anch'io i due nuclei di dimensioni differenti; perciò è probabile che anche in *Erigeron Karwinskianus*, come nelle due specie di *Hieracium* sopra ricordate, si raccolgano talvolta ai due poli cromosomi in numero differente.

Il sacco embrionale nello stadio binucleato s'incontra facilmente nei preparati, donde si deduce che esso attraversa un lungo periodo di tempo in tali condizioni; però cambia di forma e di dimensioni, essendo da principio cilindrico, tuboloso, con piccoli vacuoli e coi giovani nuclei poco distanziati, poscia, al momento di diventare quadrinucleato, molto più voluminoso, claviforme, ingrossato superiormente, assottigliato inferiormente, coi due nuclei alle estremità ed un grande vacuolo nel centro. Questi due diversi aspetti, in rapporto con l'età del sacco binucleato, sono illustrati nelle figure 107 e 108 del mio precedente lavoro, ciò che mi dispensa dal riportarle qui; però sono importanti a conoscersi, essendo in relazione con mutamenti fondamentali che avvengono specialmente nei nuclei.

I due nuclei, prodotti, come ho indicato, in seguito ad uno speciale processo di riduzione, allorchè si dividono per dar luogo allo stadio 4-nucleato, mo-

strano chiaramente nelle loro figure cariocinetiche ciascuno un complesso di 32 e non di 16 cromosomi come si sarebbe atteso. Il passaggio dallo stato aploide a quello diploide è determinato nei nuclei molto giovani da una scissione lon-



*Erigeron Karvinskianus* var. *mucronatus*. — 1. Divisione semiterotipica della cellula madre del sacco embrionale. — 2. Fuso nucleare al termine dell'anafasi. — 3. Nuclei figli separati dal fragmoplasto. — 4. Stadio binucleato del sacco con nuclei bilobi. — 5. Fuso nucleare eterotipico. — 6. Fusi omeotipici.

gitudinale dei cromosomi non seguita da divisione nucleare. Tale sorta di divisione interna, che segue alla divisione semiterotipica e sostituisce la omeotipica, ha dunque per effetto di ripristinare nei nuclei il numero diploide dei cromosomi ed è frequentemente accompagnata da un tentativo di frammentazione del nucleo, come si rileva dalla forma fortemente biloba assunta dal nucleo stesso e dalla presenza in ciascuno dei lobi di un distinto nucleolo (fig. 4). Non è improbabile che in alcuni casi la frammentazione si effettui, perchè s'incontrano delle figure che non si possono in altro modo spiegare se non ammettendo l'esistenza di un tale processo, fra le altre delle tetradi nucleari con nuclei di dimensioni molto differenti e spesso non perfettamente isolati l'un dall'altro (v. fig. 120 del mio precedente lavoro).

Oltre ai fusi semieterotipici caratteristici dello sviluppo apogamo del sacco embrionale, s'incontrano nella stessa calatide, sebbene meno frequentemente, i fusi eterotipici dello sviluppo normale del sacco. Questi si distinguono da quelli sia per il numero (16), sia per la disposizione dei gemini in una regolare piastra equatoriale (fig. 5).

Alla divisione eterotipica segue una divisione omeotipica, nei cui fusi si lasciano contare con eguale esattezza 16 cromosomi. Questo stadio, molto raro e da me osservato soltanto nei nuovi preparati (fig. 6), mi permette di colmare una lacuna esistente nel mio precedente lavoro fra fuso eterotipico e tetrade di nuclei megasporiali.

Fra il fuso eterotipico e quello semieterotipico ho notato una categoria intermedia molto interessante di fusi con cromosomi isolati e gemini insieme, i quali evidentemente segnano un passaggio dal processo di costruzione normale del sacco a quello di costruzione apogama.

Per concludere, se si tien conto di quanto finora è stato messo in evidenza dallo studio citologico delle Angiosperme apogame, risulta che l'apogamia è un processo che si manifesta con intensità e modalità differenti da pianta a pianta. Limitandoci alle sole Asteracee, forse le meglio conosciute sotto questo riguardo, in alcune specie il fenomeno è radicale e sostituisce interamente la gamia. In *Antennaria alpina*, rappresentante uno di questi casi estremi, non si riscontrano che individui apogami, gl'individui maschili essendo estremamente rari e sterili. In questa pianta il numero diploide è conservato perchè nella cellula madre del sacco il processo meiotico è completamente soppresso e sostituito da una ordinaria divisione equazionale. In altre piante invece l'apogamia si mostra come un fenomeno parziale e coesistente nello stesso individuo col processo gamico. A questa seconda categoria di piante mi sembra possa ascriversi l'*Erigeron Karwinskianus*. Depongono in favore di questa mia opinione: 1°) la persistenza di granuli pollinici perfettamente normali e mostranti nell'interno, a completo loro sviluppo, i due nuclei, generativo e vegetativo, del gametofito maschile; 2°) la presenza di sacchi embrionali normali, oltre agli apogami, nella medesima calatide; 3°) il modo stesso come viene conseguita la diploidia nei sacchi apogami, modo che si discosta poco dal tipico processo meiotico, o per lo meno gli si assomiglia molto più che la semplice divisione equazionale di *Antennaria*. Infatti si compie dapprima la divisione semieterotipica, rappresentante anch'essa un processo di riduzione come la eterotipica, ed una seconda divisione interna, che si può ben interpretare come una divisione omeotipica incompleta, inquantochè ognuno dei nuclei diventati diploidi in seguito alla divisione interna corrisponderebbe alla somma di due nuclei aploidi di una divisione omeotipica normale.