

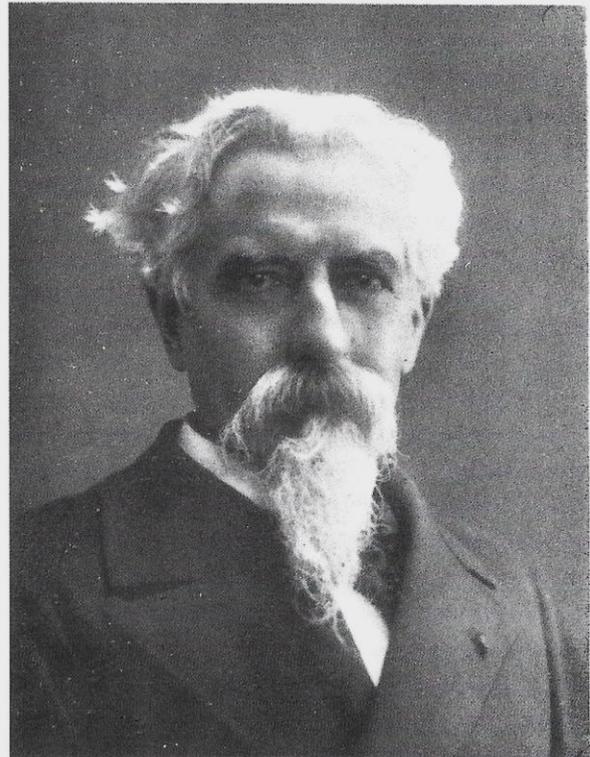
# Cento anni di teoria della stele

Donatella Serafini-Fracassini

## Da Malpighi alla «teoria della stele» di Van Tieghem.

Lo studio dell'anatomia delle cormofite prende le mosse dalle stupefacenti osservazioni al microscopio ottico di Marcello Malpighi: la fig. 1 mostra due pagine tratte dall'«*Anatome plantarum*» pubblicato a Londra nel 1675. Malpighi disegna i tessuti conduttori con precisione straordinaria: si noti ad es. il fascio bicollaterale di zucca (Fig. 1A) e i «*copiosi fasciculi lignei*» del «*filicis caulis*» (Fig. 1B). Alle ricerche di Malpighi segue un lungo periodo di stasi finché i più perfezionati microscopi dell'800 non consentirono ai botanici di descrivere in dettaglio l'anatomia di quasi tutti i tipi di piante. Julius von Sachs nel 1858, fra gli altri, ebbe il merito di aver compreso che il tessuto conduttore è continuo dalle radici alle foglie, ma si deve a Van Tieghem e Douliot (1886) la formulazione della «teoria della stele». Stele, secondo questi Autori, è «quella parte del fusto (o della radice) in struttura primaria costituita dal tessuto vascolare primario (xilema e floema) e dai tessuti ad esso associati (periciclo, midollo, regioni interfasciali e lacune fogliari)»; la stele è tale solamente quando è delimitata dal periciclo e dall'endoderma. Attualmente invece si intende per stele l'insieme dei tessuti conduttori primari e di ogni altro tessuto parenchimatico associato, indipendentemente dalla presenza del periciclo e dell'endoderma (che nei fusti delle Spermatofite sono per lo più assenti).

La stele è presente nello sporofito delle Cormofite (piante provviste di radice, fusto e foglie) che, appunto per la presenza di tessuti conduttori, vengono anche definite Tracheofite cioè piante portatrici di tracheidi; a questo gruppo appartengono le Pteridofite e le Spermatofite (Fig. 2). Le Briofite, che comprendono i muschi e le epatiche, secondo taluni autori avrebbero in qualche modo precorso evolutivamente le Tracheofite per la presenza di una «preprotosteale», (così denominata da Lemoigne) costituita da un sistema di cellule parenchimatiche o meccaniche particolarmente allungate secondo



Ph. van Tieghem (1839-1914).

l'asse maggiore dell'organo cui appartengono (Fig. 3). In realtà questi non sono veri tessuti conduttori e non ci sono evidenze fra i reperti fossili per poter asserire che le più antiche Pteridofite provviste di protosteale, cioè del tipo di organizzazione più semplice, quali ad es. *Rhynia* o *Asteroxylon*, possano essere derivate dalle Briofite (Fig. 4A, B, C e D). La teoria della stele ha il merito di avere chiarito come il sistema vascolare nel suo insieme vada inteso come un'unità fondamentale, per cui il piccolissimo fascio singolo che troviamo per esempio in *Psilotum* è equivalente (omologo) al complesso sistema di fasci, ad esempio del rizoma di *Pteridium* (Fig. 5A e B). Questi studi sono anche importanti per l'incidenza che la morfologia stelare può avere, quale carattere sistematico, sugli studi della

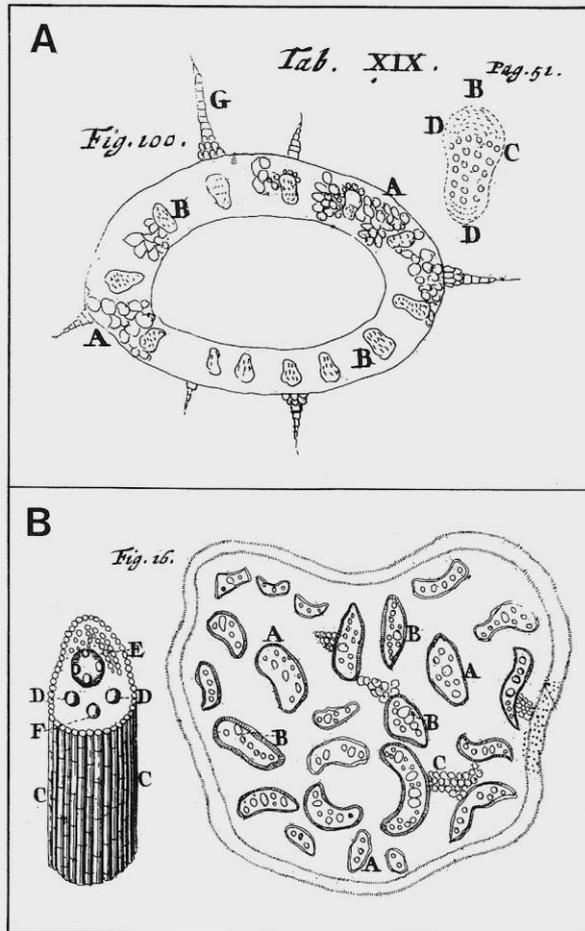


Fig. 1 - (A) Sezione trasversale del fusto di zucca; il particolare rappresenta il fascio bicollaterale con la guaina sclerenchimatosa incompleta (D = «lignis fibris»), xilema al centro (C = «tracheis») e floema ai due lati (non indicato), (B) Sezione trasversale del fusto di felce con i numerosi fasci (di tipo perifloematico) uno dei quali è ingrandito a lato. (Illustrazioni tratte da M. Malpighi (1675).

filogenesi delle piante vascolari.

Van Tieghem usò una terminologia che ha principalmente un'importanza storica (v. riquadro nella pagina a fianco). La sua «Teoria della stele» ha il merito di aver posto le basi per la formulazione dell'importante principio che la protosteles è ancestrale rispetto agli altri tipi più complessi, in particolare la sifonosteles.

### L'origine del midollo.

La teoria della stele è stata rielaborata specialmente da Jeffrey alla fine del secolo scorso e all'inizio di questo. Jeffrey ha particolarmente studiato le relazioni della stele del fusto col sistema vascolare delle foglie e l'origine del midollo che compare nella sifonosteles; ha inoltre proposto la «Teoria della

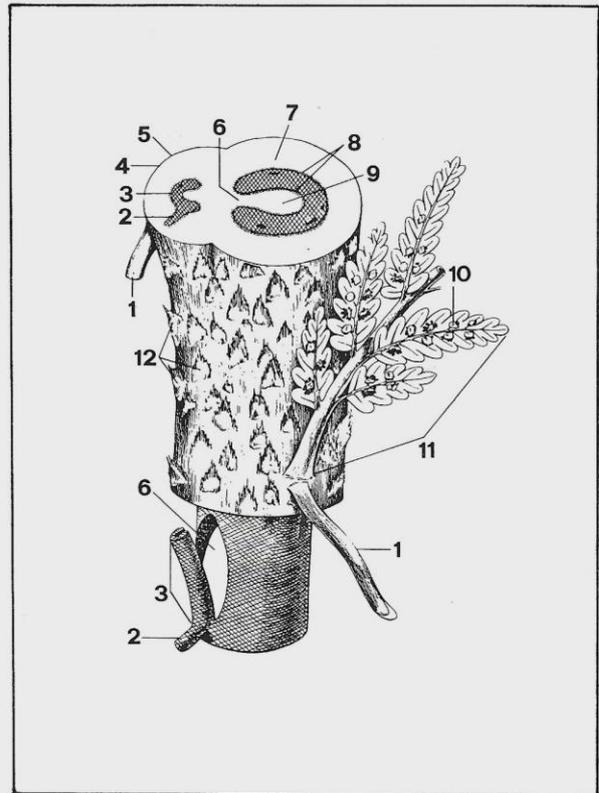


Fig. 2 - Organografia e anatomia di un segmento di fusto di Pteridofita a struttura solenostelica. 1 = radice; 2 = traccia radicale; 3 = traccia fogliare; 4 = base della foglia; 5 = epidermide; 6 = lacuna fogliare; 7 = corteccia; 8 = cilindro vascolare; 9 = midollo (8 + 9 = stele); 10 = soro; 11 = macrofilla; 12 = scaglie epidermiche. (Da E.C. Jeffrey (1917).

riduzione» per cui da stele più complesse (ad esempio, dalla sifonosteles anfifloica) può aver preso origine una stele più semplice (per esempio la sifonosteles ectofloica) per riduzione del floema interno ed eventualmente anche dell'endoderma.

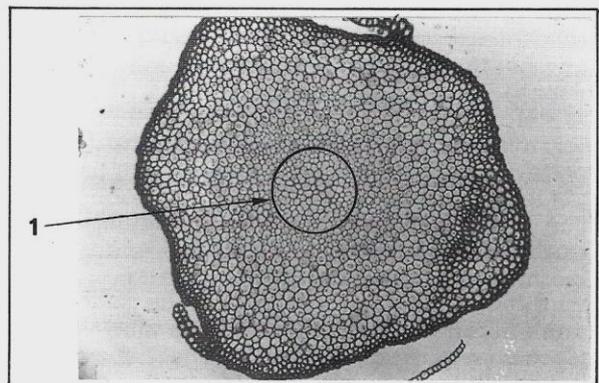


Fig. 3 - Sezione trasversale del fusto di *Polytrichum* con al centro cellule parenchimatose allungate e con la parete ispessita (preprotosteles di Lemoigne) (1).

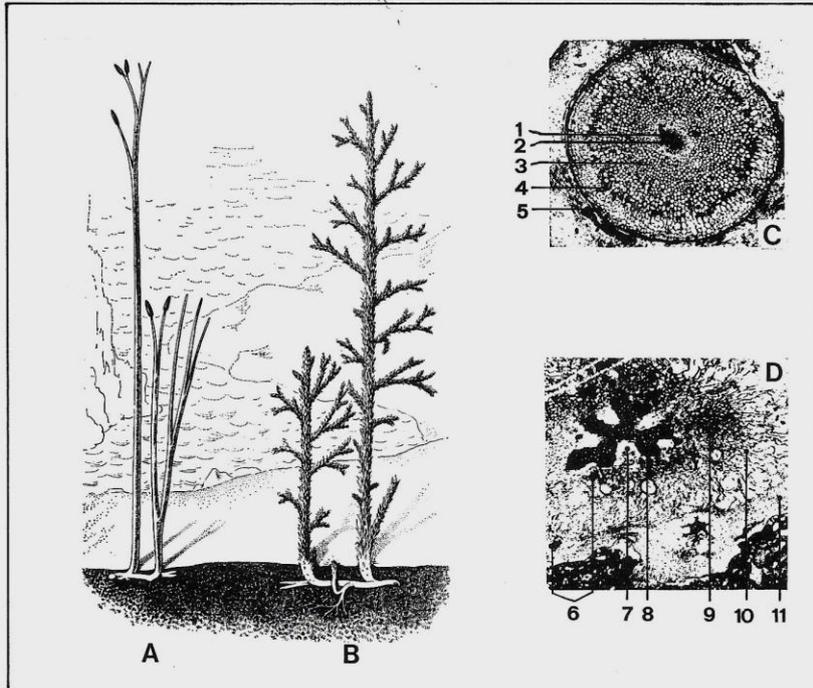
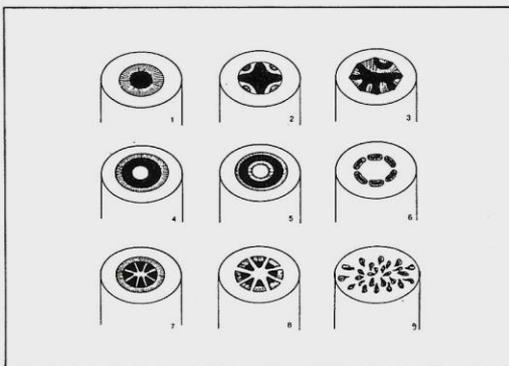


Fig. 4 - Ricostruzione dell'organografia di *Rhynia* (A) e *Asteroxylon* (B). Sezione trasversale del fusto fossile a struttura protostelica primitiva di *Rhynia* (C) e *Asteroxylon* (D).  
 (C) 1 = xilema; 2 = floema; 3 = corteccia interna; 4 = corteccia esterna; 5 = epidermide. (D) 6 = traccia fogliare; 7 = floema; 8 = xilema; 9 = corteccia interna; 10 = corteccia intermedia; 11 = corteccia esterna.  
 (Da A.S. Foster e F.M. Gifford (1959).

Schema semplificato dei principali tipi di stele (modificata, Gerola, 1988).



- 1 Protostele (Aplostele)
- 2 Protostele (Actinostele)
- 3 Protostele (Plectostele)
- 4 Sifonostele Ectofloica
- 5 Sifonostele Anfifloica (Solenostele)
- 6 Dictiostele (1 fascio = meristele)
- 7 Sifono - Eustele
- 8 Eustele
- 9 Atactostele

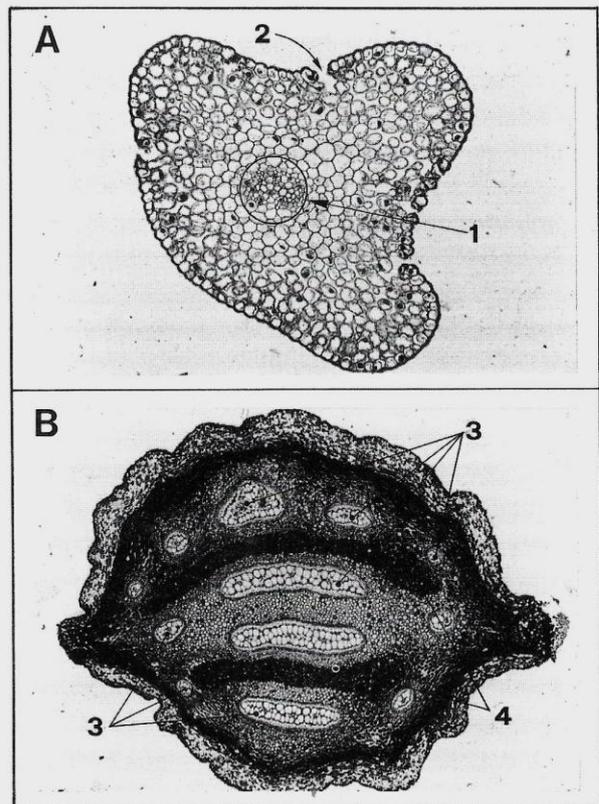


Fig. 5 - (A) Sezione trasversale di fusto di *Psilotum nudum* con struttura protostelica; 1 = stele; 2 = stoma. (B) Sezione trasversale di rizoma di *Pteridium aquilinum* con stele diciclica di tipo dictiostelico. 3 = meristele. Le zone scure sono formate da sclerenchima parenchimatico bruno per la presenza di flobafeni (4). L'epidermide è caduta durante l'accrescimento del rizoma.

Uno dei punti focali degli studi di Jeffrey è la teoria dell'origine extrastelare del midollo. Il problema più complesso per spiegare il passaggio dalla protosteles alla sifonosteles consiste infatti nel comprendere le modalità con cui si è formato questo tessuto parenchimatico interno.

Jeffrey riteneva che, anche nel corso dell'evoluzione dal tipo protostelico a quello sifonostelico, il tessuto parenchimatico della corteccia (e con esso anche l'endoderma) venisse incorporato a formare il midollo passando attraverso la lacuna fogliare (Fig. 6A). Egli basava essenzialmente questa teoria sulla somiglianza e sulla continuità della corteccia col midollo che riteneva omologhi. Molte ricerche di anatomia comparata sono state condotte solo su organi adulti ma parecchie Pteridofite, durante i primi stadi della loro ontogenesi, presentano una struttura vascolare molto diversa e talvolta più primitiva di quella della pianta adulta. Lo schema di Fig. 7 tratto da Ogura (1972), mostra un esempio di tale sviluppo ontogenetico. Esaminando la figura dal basso verso l'alto, ossia passando dalla forma giovanile, caratterizzata dalla presenza di una protosteles, a quella adulta, provvista di una sifonosteles anfilloica, si vede comparire un piccolo ammasso di midollo (1) al centro della protosteles che non ha connessioni con la corteccia poiché a livello del nodo non c'è lacuna fogliare (2). Poi, salendo, nel midollo compaiono dei tubi cribrosi (floema interno) (3) e in seguito l'endoderma interno (4). Durante lo sviluppo il parenchima corticale sembra «voler entrare» nel cilindro centrale attraverso una tasca di invaginazione dell'endoderma (5), che può interessare anche il floema (6), e infine il parenchima attraversa completamente la lacuna fogliare già presente a questo livello (7). Questo sviluppo è stato interpretato da alcuni morfologi come una ricapitolazione della filogenesi della steles.

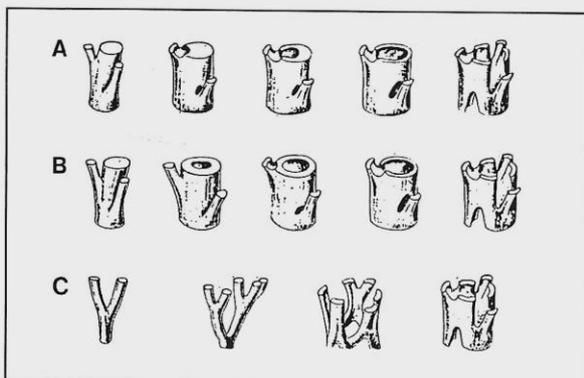


Fig. 6 - Le tre principali teorie sulla comparsa del midollo. (A) Invaginazione del parenchima corticale (Jeffrey). (B) Trasformazione in midollo (Kidston e Gwynne-Vaughan). (C) Spostamento basipeto della ramificazione della steles (Zimmermann).

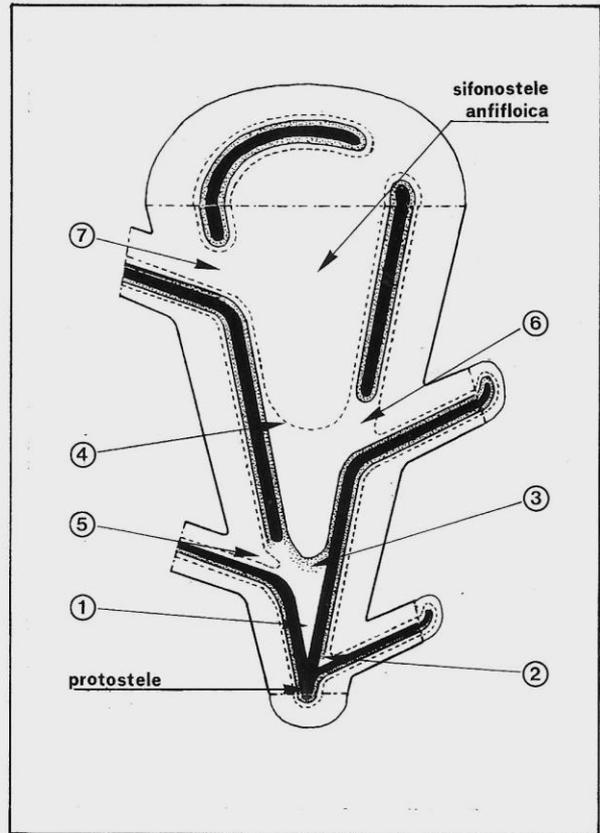


Fig. 7 - Diagramma dell'ontogenesi stelare di una felce. Nella porzione basale la protosteles, nella regione più distale la sifonosteles anfilloica o solenosteles. (vedere nel testo il significato dei numeri). (Da Y. Ogura (1972).

La teoria dell'origine extrastelare del midollo fu però fortemente contrastata da vari Autori inglesi, fra cui primeggiano Boodle, Kidston e Gwynne-Vaughan, che le contrapponevano la teoria dell'origine intrastelare del midollo (Fig. 6B). Il midollo, secondo tali Autori, sarebbe derivato fileticamente da tessuto potenzialmente tracheale per cambio della determinazione degli elementi procambiali oppure per differenziamento incompleto della massa xilematica, dando così origine in ogni caso a una protosteles a midollo misto o «protosteles vitalizzata» (Fig. 8). Questa trasformazione sarebbe derivata da un aumento numerico dei fasci fogliari con conseguente aumento del diametro della steles oltre le dimensioni richieste per la conduzione della linfa e quindi la parte centrale si sarebbe trasformata in parenchima o altri tessuti e solo successivamente si sarebbe stabilita la connessione fra midollo e corteccia tramite le lacune.

Zimmermann (1956), in conformità con i principi della sua teoria del Teloma, ritiene invece che, in seguito a successive divisioni dicotomiche della protosteles e alla disposizione su un anello

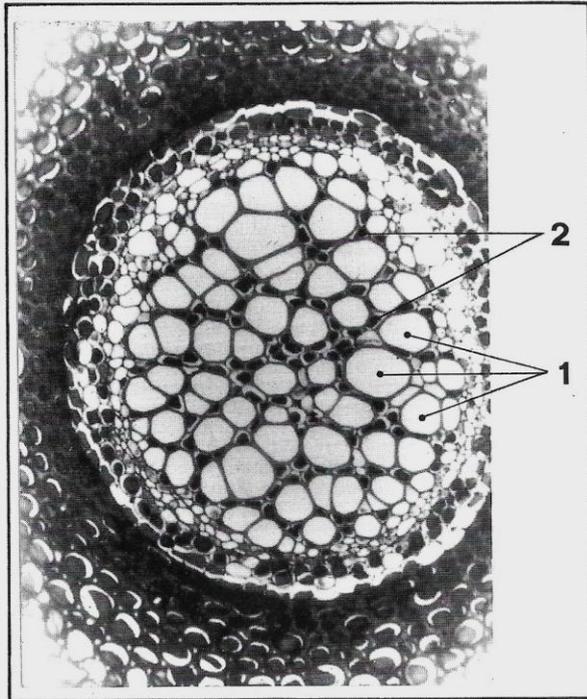


Fig. 8 - Cilindro centrale del rizoma di *Lygodium japonicum* (Thumb) Swartz; dettaglio della «protostele a midollo misto» in cui i vasi (1) sono frammisti a cellule parenchimatiche contenenti amido (2).

delle stele separate, si origina un cilindro cavo (Fig. 6C).

Ogura (1972), in accordo con lo schema riportato in Fig. 7, ritiene che la presenza del midollo in zone sottostanti (e quindi filogeneticamente più antiche) all'apertura delle lacune fogliari, sia un dato a favore dell'origine intrastelare del midollo. Inoltre il ritrovamento a livelli basali di isole di endoderma completamente separate dall'endoderma interno continuo, proprio di zone più distali, fa ritenere vera l'ipotesi dell'origine intrastelare (cioè per diverso differenziamento delle cellule derivate dal procambio) anche dell'endoderma. Altri ricercatori moderni ritengono che possano essersi verificati entrambi i casi: sia il diverso differenziamento di derivate da iniziali meristematiche comuni che l'invaginazione del parenchima esterno.

#### Alcune ipotesi sulla evoluzione della stele.

Un modello classico, riportato da molti libri di testo, è quello proposto da Zimmermann secondo cui la stele ha seguito tre principali linee filetiche (Fig. 9). La linea attinostelica sarebbe derivata per fessurazione approssimativamente radiale dello xilema per

cui dalla protostele si forma l'attinostele e poi la plectostele. La linea eustelica prenderebbe invece origine da una sifonostele ectofloica (formatasi per comparsa del midollo nella protostele) e successivamente, (per penetrazione di raggi parenchimatici a formare i raggi midollari) questa darebbe origine alla sifono-eustele, poi alla eustele e infine all'atactostele. La linea polistelica si distingue da quella eustelica poiché si forma una porzione floematica e anche uno strato endodermico non solo verso l'esterno ma anche verso il centro del fusto, dando così origine prima alla sifonostele ambifloica e poi, per frammentazione, alla polistele.

Lo schema di Zimmermann, è stato piuttosto criticato da Posthumus (1924), Namboodiri e Beck (1968) per esempio su aspetti quali l'origine dell'eustele dalla sifonostele. Questi Autori ritengono che l'eustele delle Spermatofite sia derivata direttamente per frammentazione della protostele. Questa teoria sarebbe confermata dal ritrovamento di spermatofite fossili a struttura eustelica precedenti alla comparsa di peridofite sifonosteliche e inoltre dalla presenza di strutture protosteliche in spermatofite presumibilmente molto primitive (Beck et al., 1982).

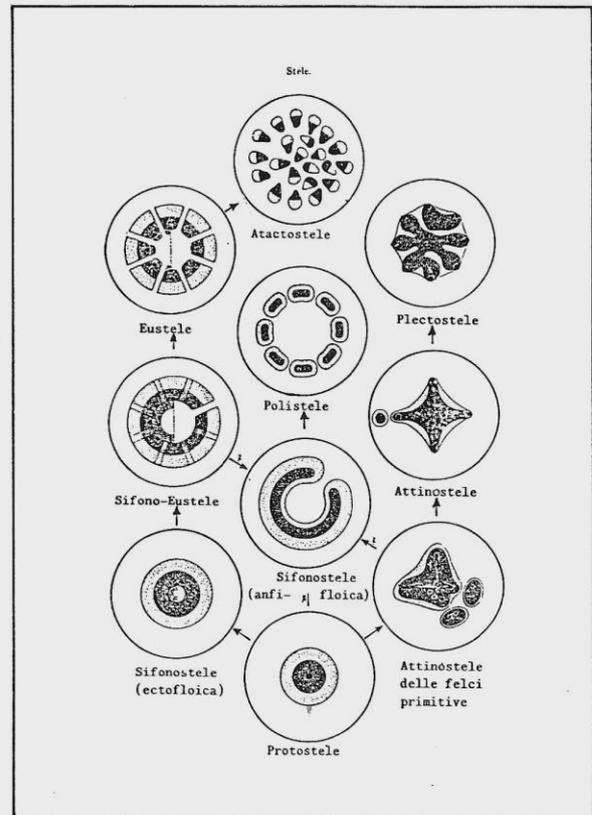


Fig. 9 - I principali tipi stelari e loro evoluzione in tre linee filetiche, secondo Zimmermann. (da W. Zimmermann (1956).

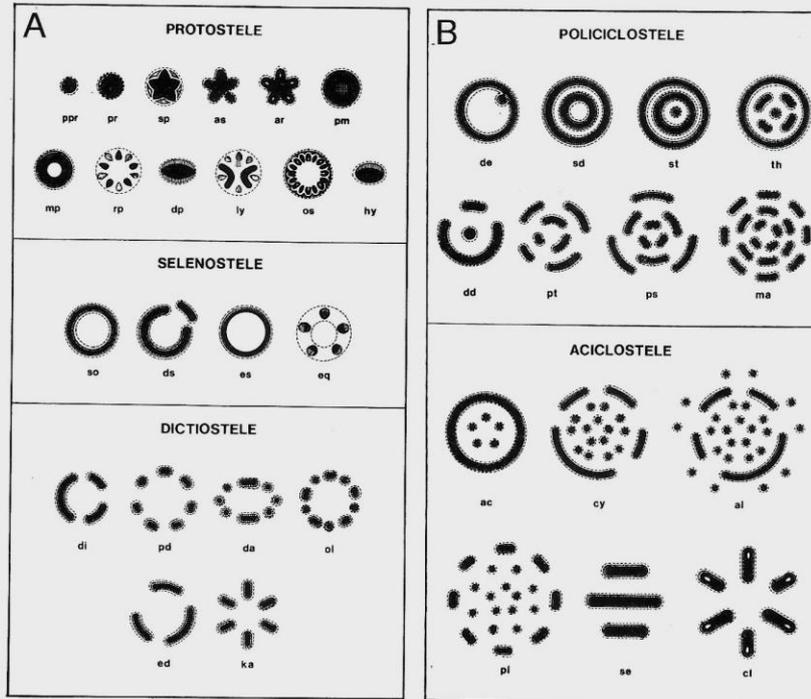


Fig. 10 - Diagramma dei tipi di stele delle Pteridofite. In nero: xilema, rigato: floema, tratteggiato: endoderma (A) e (B).

Abbreviazioni: ppr = protosteles primitiva, pr = protosteles tipica, pm = protosteles a midollo misto, mp = protosteles midollata, sp = protosteles stellata, as = tipo Asteroxylon, ar = tipo Arachnoxylon, dp = protosteles dorso-ventrale, hy = tipo Hymenophyllaceae, rp = protosteles radiale, ly = tipo Lycopodium, os = tipo Osmunda; so = solenosteles tipica, ds = solenosteles dorso-ventrale, es = solenosteles ectofloica, eq = tipo Equisetum; di = dictiosteles tipica, da = tipo Davallia, ka = tipo Kalymma, ed = dictiosteles ectofloica, pd = dictiosteles perforata, ol = tipo Oleandra; dd = dictio-diciclosteles, sd = soleno-diciclosteles, pt = tipo Pteridium, de = tipo Dennstaedtia, st = soleno-triciclosteles, th = tipo Thyrsopteris, ps = tipo Psaronius, ma = tipo Marattiaceae; cy = tipo Cythea, ai = tipo Alsophila, pl = tipo Platycerium, cl = tipo Cladoxylon, se = tipo Selaginella, ac = tipo Acrostichum. (da Y. Ogura (1972).

Tuttavia i modelli evolutivi sopra descritti, come pure altri non riportati, non considerano la presenza fra le pteridofite di molti altri tipi di stele che invece sono stati accuratamente classificati prima da Ogura, nel corso delle sue ricerche pubblicate dal 1930 al 1972, e più recentemente anche da Schmid (1982).

Ogura, riferendosi solo alle pteridofite, riconosce 5 principali tipi di stele (Fig. 10):

- 1) protosteles - fascio vascolare concentrico circondato da endoderma, caratteristico delle pteridofite primitive; si trova universalmente negli stadi più giovanili di tutti i tipi di pteridofite;
- 2) solenosteles - struttura cilindrica con midollo, interrotta da una o, al massimo, due lacune fogliari;
- 3) dictiosteles - struttura cilindrica interrotta da più di due lacune fogliari determinatasi per l'allungamento delle lacune fogliari e accorciamento degli internodi; i singoli fasci prendono il nome di meristeles;
- 4) policiclosteles - più stele concentriche di tipo dictio o solenostelico;
- 5) aciclosteles - oltre alla solenosteles o dictiosteles principale compaiono, disposte in modo non circolare, più meristeles nel midollo o nella corteccia.

Ogura ipotizza un'evoluzione filogenetica secondo la teoria del «Tipo stelare primitivo» (Fig. 11). La midollazione, secondo l'ipotesi intrastelare, ha luogo in uno stadio ontogenetico molto primitivo, a carico di una protosteles primitiva che si potrà poi sviluppare direttamente in una protosteles tipica adulta oppure evolversi in un primo stadio di

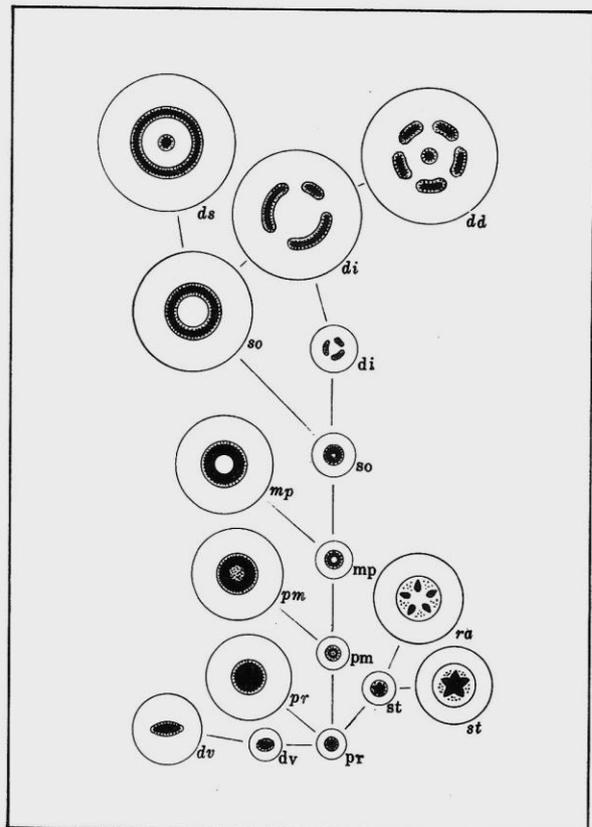


Fig. 11 - Evoluzione della stele secondo la teoria del «tipo stelare primitivo» di Y. Ogura (1972). Le abbreviazioni in grassetto si riferiscono alle forme primitive, quelle in corsivo alle forme adulte. Per il significato consultare le didascalie della Fig. 10. In nero lo xilema, punteggiato il floema. (da Y. Ogura (1972).

protosteles midollate primitive, di solenosteles primitive e dictiosteles primitive e successivamente svilupparsi nei rispettivi stadi adulti. Una protostele primitiva che permane anche negli stadi adulti si ha in *Rhynia* e *Horneophyton* (Fig. 4). La protostele primitiva può derivare, per trasformazione radiale, nel tipo stellato e in quello radiale, oppure, per trasformazione in senso dorso-ventrale, nel tipo dorso-ventrale adulto quale si trova in certe specie di *Selaginella* (Fig. 12A e B). Le forme più complesse policicliche sarebbero derivate dalla solenostele o dalla dictiostele. Questa suggestiva ipotesi sulla filogenesi della stele non è condivisa da un altro autore moderno, Schmid (1982), il quale osserva che non solo il tipo di stele varia con lo stadio di sviluppo, ma esso può essere influenzato anche da fattori ambientali o fisiologici. Pertanto Schmid si limita a proporre una classificazione dei tipi stelari basata principalmente su criteri morfologici. Egli riconosce però che la sifonostele è probabilmente derivata filogeneticamente dalla protostele mentre l'eustele, tipica delle Spermatofite, non sarebbe

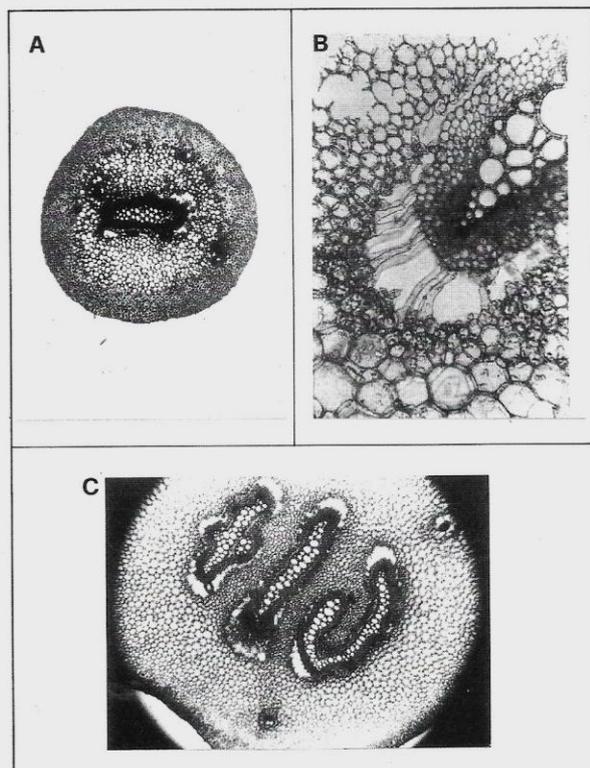


Fig. 12 - Sezione trasversale del fusto di *Selaginella* (A) struttura protostelica: con una sola protostele dorso-ventrale (formata da un fascio perifloematico) sospesa dalle trabecole (modificazione delle cellule endodermiche) nella lacuna, dettaglio in figura (B); la porzione più esterna della corteccia ha funzione meccanica. (C) a struttura aciclostelica, con tre stele che possono essere sospese in un'unica lacuna o in tre lacune separate, come in questo caso. Si notino ai margini le due tracce fogliari (foto originali).

Van Tieghem nel suo «Botanique générale» del 1898 individua i seguenti tipi di stele nelle piante vascolari:

**Tipo monostelico centroxilematico:** una stele in cui i fasci legnosi sono apposti all'interno dei fasci liberiani sullo stesso raggio. (Fanerogame).

**Tipo monostelico perixilematico:** un certo numero di fasci liberiani centripeti e dei fasci legnosi pure centripeti che si alternano ai liberiani e che possono saldarsi al centro se manca il midollo. *Lycopodium*, *Psilotum*, diverse Felci: (*Lygodium*, *Trichomanes*, *Hymenophyllum*, certe *Selaginella*, stoloni di *Nephrolepidae* etc. radici di Fanerogame).

**Tipo mesostelico:** un certo numero di meristeli corticali e una stele mediana. Nella meristele, il fascio libro-legnoso è circondato da una porzione di periciclo, di raggi midollari e midollo che, nell'insieme, prendono il nome di peridesma. All'esterno la meristele è delimitata dall'endoderma. (Alcune leguminose, Melastomaceae, Calicantaceae, etc.).

**Tipo schizostelico:** un certo numero di meristele disposte ordinatamente in cerchio nella corteccia, mentre la stele centrale, essendosi scomposta in esse, scompare. Le meristele possono fondere i loro peridesmi formando un cilindro cavo di libro e legno continui o separati in fasci, delimitato sia all'esterno che all'interno dall'endoderma che circonda ciascuna meristele. La porzione centrale della corteccia simula così un midollo. Questo tipo può avere tre modifiche: dialimeristelico (*Ophioglossum*) gamomeristelico a fasci separati (*equiseti*) gamomeristelico a fasci confluenti (*Bothrychium*)

**Tipo polistelico:** la stele unica si appiattisce a nastro e si divide ripetutamente in più stele piatte prive di midollo ma provviste di periciclo ed endoderma. Esse possono fondersi o meno. Vi sono così stele libere o solamente reticolate (dialistele) o stele confluenti (gamosteles). Quest'ultimo tipo differisce dalla schizostele gamomeristelica a fasci confluenti avendo anche il libro interno. In un fusto polistelico, la stele può avere il legno centrifugo e apposto al libro (tipo polistelico centroxilematico, in *Auricola*) oppure centripeto e alterno al libro (tipo polistelico perixilematico, nelle Felci) la polistelia è molto frequente nelle crittogame vascolari e molto rara nelle fanerogame.

originata dalla frammentazione della sifonostele ectofloica secondo l'ipotesi di Zimmermann, ma avrebbe seguito una evoluzione indipendente dalla protostele, in analogia alla teoria di Posthumus, e di Namboodiri e Beck, e avrebbe perciò un rango comparabile a quello delle altre stele principali.

Schmid propone quindi 3 principali categorie:

- 1) protostele - stele provvista di una colonna piena di tessuto vascolare (secondo la definizione di Jeffrey);
- 2) sifonostele - stele con un cilindro cavo di tessuto vascolare, presente nelle crittogame vascolari (secondo la definizione di Jeffrey);
- 3) eustele - stele con un cilindro cavo di tessuto vascolare (con o senza midollo definibile) e con simpodii in genere disposti su un cilindro

**Schema riassuntivo della classificazione stelare di Schmid (1982)**

**I. PROTOSTELE**

**A. Protostele ectofloica**

- 1) *Aplostele*
- 2) *Actinostele*
- 3) *Plectostele*
- 4) *Actino-plectostele*
- 5) *Protostele con xilema e floema mescolati*
- 6) *Protostele con «midollo misto»*
  - a) Protostele parenchimatizzata
  - b) Protostele superparenchimatizzata

**B. Protostele endofloica**

**C. Protostele anfifloica**

**II. SIFONOSTELE**

**A. Sifonostele ectofloica**

- 1) *Sifonostele ectofloica in senso stretto*
- 2) *Sifonostele ectofloica perforata*

**B. Sifonostele anfifloica**

- 1) *Solenostele*
  - a) Solenostele in senso stretto
  - b) Solenostele perforata
  - c) Solenostele policiclica
- 2) *Dictiostele*
  - a) Dictiostele in senso stretto
  - b) Dictiostele perforata
  - c) Dictiostele policiclica

**C. Sifonostele incertae sedis**

**III. EUSTELE**

**A. Eustele in senso stretto**

- 1) *Eustele con fasci collaterali*
- 2) *Eustele con fasci bicollaterali*
- 3) *Eustele con fasci anficribrosi*
- 4) *Eustele con fasci antifvasali*

**B. Pseudosifonostele**

**C. Eustele**

**D. Eustele policiclica**

discontinuo in modo sparso (secondo la definizione di Brebner (1902)).

Queste categorie principali presentano inoltre numerosi sottotipi, le cui denominazioni sono diverse da quelle di Ogura, che vengono riportati nel riquadro. Per la descrizione dei sottotipi si rimanda all'articolo di Schmid (1982). Gli Autori moderni quindi riconfermano che la protostele è più antica della sifonostele e riconoscono e classificano i tipi stelari più complessi ignorati dagli Autori precedenti. Tracciare chiaramente un'evoluzione della stele fin nei sottotipi più particolari appare però estremamente difficile e talora anche arbitrario.

**Ringraziamenti.**

Un particolare ringraziamento alla Dr. Anna Maria Morri per l'appassionato e paziente lavoro di ricerca portato a termine con la sua «tesina» di Laurea in Scienze Naturali. Per l'allestimento della parte iconografica, in parte ridisegnata, si ringrazia il Sig. N. Mele.

**Definizioni dei termini più comuni.**

**Aciclostele** (Ogura) = in aggiunta alla solenostele e dictiostele principale, vi sono alcune meristele nel midollo o talvolta nella corteccia, disposte più o meno irregolarmente.

**Actinostele** (Brebner) = stele con disposizione alterna di libro e legno.

**Aplostele** vedi protostele.

**Astelia** (Bertrand) = dissociazione completa della stele i cui elementi si disperdono nel tessuto fondamentale; la stele non ha più asse né centro.

**Atactostele** (Brebner) = stele con fasci vascolari sparsi.

**Dictiostele** (Van Tieghem) = stele cilindrica interrotta da numerose lacune fogliari o talvolta da una perforazione; in sezione trasversale appare divisa in più di due parti. Secondo Gwynne-Vaughan, si tratta di un tubo vascolare, costituito da una rete di tracce fogliari intersecantesi le une con le altre.

**Eustele** (Brebner) = cilindro centrale midollato a fasci collaterali (caratteristico delle Dicotiledoni).

**Fascio assiale** = fascio principale di un simpodio che continua senza interruzione per tutta la lunghezza di un segmento di fusto. Le tracce fogliari e rameali (vedi) possono derivare da esso. Altri termini: fascio del fusto, f. caulinare, f. comune, f. simpodiale, f. simpodiale del fusto, segmento simpodiale, fascio di riparazione.

**Isterosteale** = stele ridotta per adattamento all'ambiente.

**Lacune** = aree parenchimatice fra i fasci vascolari. Esistono lacune fogliari, rameali e radicali e inoltre lacune delle appendici fiorali.

Il termine lacuna fogliare è generalmente inteso come una zona di parenchima interfasciale corrispondente a una o più tracce fogliari (De Bary, Esau) che hanno abbandonato la stele a un livello immediatamente sottostante interrompendo così la continuità del tessuto conduttore. La lacuna è in genere breve essendo limitata in senso longitudinale distale dalla riunione del tessuto vascolare.

Analogamente la lacuna rameale e la lacuna delle appendici fiorali. Lacune radicali: poiché le radici laterali derivano dal periciclo o/e dall'endoderma non esistono lacune o regioni interfasciali. Si usa il termine lacune radicali nel caso di rizomi sifonostelici o eustelici che portano radici avventizie (sifonosteale ectofloica di *Ophioglossum pendulum* e solenosteale di *Dennstaedtia cicutaria*).

Le lacune si trovano nella sifonosteale mentre sono assenti nella protosteale poiché manca il midollo. Nelle pteridofite le lacune, se presenti, possono coinvolgere xilema e floema insieme, oppure solo lo xilema, oppure solo il floema.

**Meristeale** termine coniato da Van Tieghem (1891) originariamente applicato a un fascio o a fasci che entrano nella foglia poiché questi rappresentano una porzione separata di tessuto stelare del fusto (termine usato anche da Strasburger). Brebner (1902) ne modificò il significato: «fascio individuale di ogni sistema vascolare e che non include l'actino - e la aplo-stele» (come secondo De Bary 1877). Tansley (1907-8) la considera come un fascio vascolare individuale di una solenosteale perforata o di una dictiosteale. Quindi, secondo Brebner, meristeale è ogni tipo di fascio (collaterale, bicollaterale, anficribroso e anfigvasale) di qualsiasi organo, di qualsiasi tipo di pianta vascolare, mentre secondo Tansley si applica solo al fascio perifloematico delle Pteridofite (specialmente le felci).

Recenti libri di testo o monografici (Esau, 1977; Foster e Gifford, 1959-1974 e Fahn, 1974) definiscono meristeale il fascio perifloematico della dictiosteale; tuttavia altri autori autorevoli (Ogura, 1972; Smith, 1955; Sporne, 1975) intendono meristeale in senso Brebneriano. Beck et al. (1982) suggeriscono di non utilizzare correntemente questo termine che può essere meglio sostituito da «fascio vascolare» ma, se esso deve essere usato, dovrebbe esserlo nel senso definito da Tansley.

**Monosteale** (Van Tieghem) = una singola stele per organo (protosteale, sifonosteale, eusteale).

**Perforazione** è una regione di parenchima interfasciale del cilindro vascolare non associata con tracce fogliari rameali o radicali, cioè una discontinuità nella stele che prende allora il nome di stele perforata ed è comune nei rizomi solenostelici e specialmente nelle felci dictio-steliche. Non esiste nella eusteale. Altri Autori la definiscono come una discontinuità del cilindro che non sia lacuna fogliare.

**Plectosteale** = protosteale raggiata modificata con xilema irregolarmente raggiato o disposto in bande più o meno parallele, talvolta unite fra loro, e alternato al floema.

**Policiclosteale** (deriv. da Tansley) = quando all'interno della solenosteale o dictiosteale principale vi sono diversi sistemi stelari disposti in due o più cilindri concentrici.

**Polisteale** = più di una stele per organo (intendendo per stele almeno due cilindri adiacenti di tessuto conduttore ma sempre delimitati da endoderma e periciclo); termine di Van Tieghem. Ogura (1972) invece intende solo la stele di certe particolari Pteridofite (vedi).

**Protosteale** (Jeffrey) = una monosteale sprovvista di midollo e formata da legno pieno circondato da libro. Secondo Bertrand (1881) è una massa di legno pieno composto da elementi tutti simili fra loro e prende allora il nome di aplosteale.

**Regione interfascicolare o interfasciale** = area parenchimatice fra i fasci vascolari. Può essere una lacuna (vedi) oppure una perforazione (vedi) e consiste di uno spazio occupato da parenchima in seguito a riduzione secondaria del tessuto vascolare. È caratteristica della dictiosteale e dell'eusteale. Secondo Beck (1982) è equivalente al termine raggio midollare che considera obsoleto.

**Schizostelia** (Strasburger) = frammentazione irregolare del sistema stelare senza relazione con la formazione di tracce fogliari (es. il «tipo *Selaginella*» di Ogura).

**Sifonosteale** (Jeffrey) = cilindro vascolare con midollo al centro connesso tramite le lacune fogliari con la corteccia; è costituito da un cilindro cavo di xilema circondato all'esterno da un cilindro di floema (S. ectofloica) o anche all'interno da un ulteriore cilindro di floema (S. anfigloica). Non vi sono più di due lacune fogliari per sezione trasversale.

La sifonosteale anfigloica di Gwynne-Vaughan corrisponde alla solenosteale di Van Tieghem. Secondo vari autori (es. Fahn, Foster e Gifford) la sifonosteale anfigloica può essere detta solenosteale, se le successive lacune

sono lontane l'una dall'altra in senso longitudinale, oppure dictiostele (solenostele frammentata) se le lacune sono quasi complanari su un piano trasversale. Foster e Gifford inoltre considerano, come Esau, l'eustele una modificazione della sifonostele e così pure l'atactostele.

**Solenostele** (Van Tieghem) = tubo vascolare, tappezzato di libro nella faccia interna ed esterna, che si apre solo dove c'è emissione di una traccia fogliare, permettendo la comunicazione fra midollo e corteccia e fra libro interno ed esterno (definizione di Gwynne-Vaughan) (v. sifonostele).

**Stele** (colonna) (Van Tieghem e Douliot) = parte del fusto in struttura primaria delimitata dall'endoderma e dal periciclo e costituita principalmente dai fasci vascolari; può essere presente anche del tessuto parenchimatico (regioni interfasciali, lacune, midollo) denominato tessuto fondamentale e di congiunzione. Secondo Ogura (vedi però definizione di meristele) è formata da una o più parti ognuna delle quali è una meristele, che, se sono più di due, possono essere disposte su uno, due o più anelli oppure irregolarmente.

Nella sua accezione più moderna si intende formata solo dai tessuti conduttori primari e da ogni altro tessuto parenchimatico ad essi associato, poiché nel fusto delle spermatofite in genere periciclo ed endoderma sono assenti.

**Stele policiclica** (vedi policiclostele).

**Traccia fogliare** è un fascio che diverge da un fascio assile e che si estende nella foglia. Questo termine si applica a quella parte del fascio che, nel fusto, decorre dal suo punto di distacco dalla stele fino al punto in cui entra nella base della foglia.

**Traccia rameale** idem come traccia fogliare ma questo fascio vascolarizza un ramo.

Jeffrey E.C., *The anatomy of woody plants*. Univ. Chicago Press, Illinois, 1917 (IV rist. 1930) pp. 137-173.

Malpighi M., *Anatome Plantarum*. J. Martyn, Regiae Societatis Typographi, Londini 1675.

Namboodiri K.K. e Beck C.N., *A comparative study of the primary vascular system of conifers*. I, II, III. Amer. J. Bot. 55: 447-472, 1968.

Ogura Y., «Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes», Encyclopedia of plant anatomy VII. Ed. Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart 1972.

Posthumus O., *On some principles of stelar morphology*. Rec. Trav. Bot. Néerl. 21: 111-296, 1924.

Schmid R., *The terminology and classification of steles: Historical perspective and the outlines of a system*. Bot. Rev. 48, (4): 817-931, 1982.

Van Tieghem P. e Douliot H., *Sur la polystélie*. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 7, 3: 275-322, 1886.

Van Tieghem P., *Elements de Botanique*. Botanique générale. Ed. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, 1898.

Zimmermann W., *On the Phylogeny of the stele*. Bot. Mag. (Tokyo) 69: 401-409, 1956.

#### Altre opere di carattere generale.

Bierhorst D.W., *Morphology of vascular plants*. The MacMillan Co., New York, 1971.

Eames A.J., *Morphology of vascular plants*. McGraw-Hill Book Company Inc., N.Y. e London, 1936.

Esau K., *Plant Anatomy*, (2 ed.). Ed. J. Wiley and Sons, New York, 1965.

Esau K., *The Phloem*. Encyclopedia of Plant Anatomy. Ed. Gebr. Borntraeger, Berlin, 1969, pp. 271-322.

Fahn A., *Plant Anatomy*, (2 ed.). Pergamon Press, Oxford, 1974.

Foster A.S. e Gifford E.M. Jr., *Comparative morphology of vascular plants*. Ed. W.H. Freeman e Co., San Francisco, 1959.

Messori A. e Scaramuzzi G., *Glossario internazionale dei termini usati in anatomia del legno*. Pubbl. Centro Sperimentazione Agricola e Forestale IV 165-209, 1960.

#### Letteratura citata.

Beck C.B., Schmid R. e Rothwell G.W., *Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants*. Bot. Rev. 48, (4): 692-815, 1982.

Brebner G., *On the anatomy of Danaea and other Marattiaceae*. Ann. Bot. 16, (63): 517-552, 1902.

Gerola F.M., *Biologia vegetale*. Sistematica fitogenetica - UTET Torino, 1988.

Jeffrey E.C., *Morphology and phylogeny*. Science N.S. 23, 582: 291-297, 1906.

---

#### L'Autrice:

Donatella Serafini-Fracassini  
Dipartimento di Biologia, Via Innerio 42, Bologna.

---