

Aldo Merola

Osservazioni sulla ecologia e sulla biologia dei vegetali viventi presso le fumarole

III - Gradienti termici del terreno e plagiotropismo della radice primaria in *Plantago bellardi* All. dei terreni fumarolici di Pantelleria.

In precedenti lavori ho illustrato i casi di specie arbustive come *Erica arborea* e *Mirtus communis* (MEROLA, 1957 a, 1957 b) le quali, vivendo su terreni fumarolici riscaldati da vapore acqueo, avevano sviluppato un apparato radicale molto superficiale; ciò onde sfuggire alle temperature relativamente elevate presenti a limitate profondità del terreno. Questo fatto fu da me interpretato come il risultato di un termotropismo delle radici.

L'evidenza di tale fenomeno nei terreni fumarolici della Campania (Ischia e Campi flegrei) mi ha spinto a cercarlo altrove onde sincerarmi della sua generalità. Ed infatti una visita alle fumarole dell'isola di Pantelleria, spesso situate lontano dai campi coltivati e quindi non manomesse dall'uomo, mi ha permesso di riscontrare numerosi altri casi del genere sui quali mi riservo di riferire in seguito avvalendomi anche di ricerche sperimentali da tempo allestite a tal fine.

Sin da ora, però, mi preme far rilevare che nelle zone fumaroliche di Pantelleria a termalità non eccessivamente elevata spesso si trovano alcune di quelle specie microfittiche dei pratelli erbosi, così caratteristiche per la loro precoce fioritura e per il loro raccorciato ciclo biologico. Una di esse è per l'appunto *Plantago bellardi* della quale ho potuto raccogliere numerosi individui, tutti con plagiotropismo radicale molto marcato. Tale specie, infatti, presenta un fittone munito soltanto di poche corte radici

secondarie e quindi, rispetto ai casi da me illustrati in passato, presenta il vantaggio di rendere più evidente il fenomeno della curvatura o plagiotropica. Pertanto lo studio di esso risulta più agevole di quanto non lo sia in apparati radicali complessi ed abbondantemente ramificati come sono quelli di specie arbustive (erica e mirto).

Inoltre, l'uso di elementi termometrici (termistori) con parte sensibile di dimensioni ridottissime rispetto al bulbo di un normale termometro a mercurio mi ha permesso di rilevare, con intervalli di pochi millimetri, temperature dentro e presso la rizosfera di una piccola specie erbacea annuale quale è *Plantago bellardi*. In questa nota dunque, ancora più che nei casi da me illustrati in precedenza, mi è possibile definire meglio i rapporti esistenti tra gradiente termico di un terreno fumarolico e sviluppo superficiale dell'apparato radicale.

L'apparato radicale è stato studiato sia in piante fresche che in piante secche. Perchè in queste ultime venisse conservata forma e disposizione delle radici, si è avuta cura di fare essiccare le piante con tutta la zolla di terra e senza compressione. Quindi si è asportata la terra, ormai polverulenta, dapprima con una spazzolatura grossolana e poi completando l'operazione con pennellini rigidi.

*

* *

Tutti gli individui di *Plantago bellardi* prelevati laddove il terreno si rivela caldo o anche appena tiepido presentano un apparato radicale sviluppato in modo nettamente orizzontale dopo un decorso verticale più o meno breve. In altri termini tutto l'apparato radicale assume una forma tale da far pensare che esso, ad un certo livello del terreno, abbia incontrato una superficie orizzontale compatta ed insuperabile contro la quale esso si sia sviluppato. In realtà tale superficie solida non esiste ed il terreno al disotto della rizosfera di tali piante appare soffice e molto facilmente penetrabile dagli strumenti usati per il rilievo delle temperature.

Se si confrontano siffatti apparati radicali con quelli di altri individui di *Plantago bellardi* sviluppatasi non molto lontano

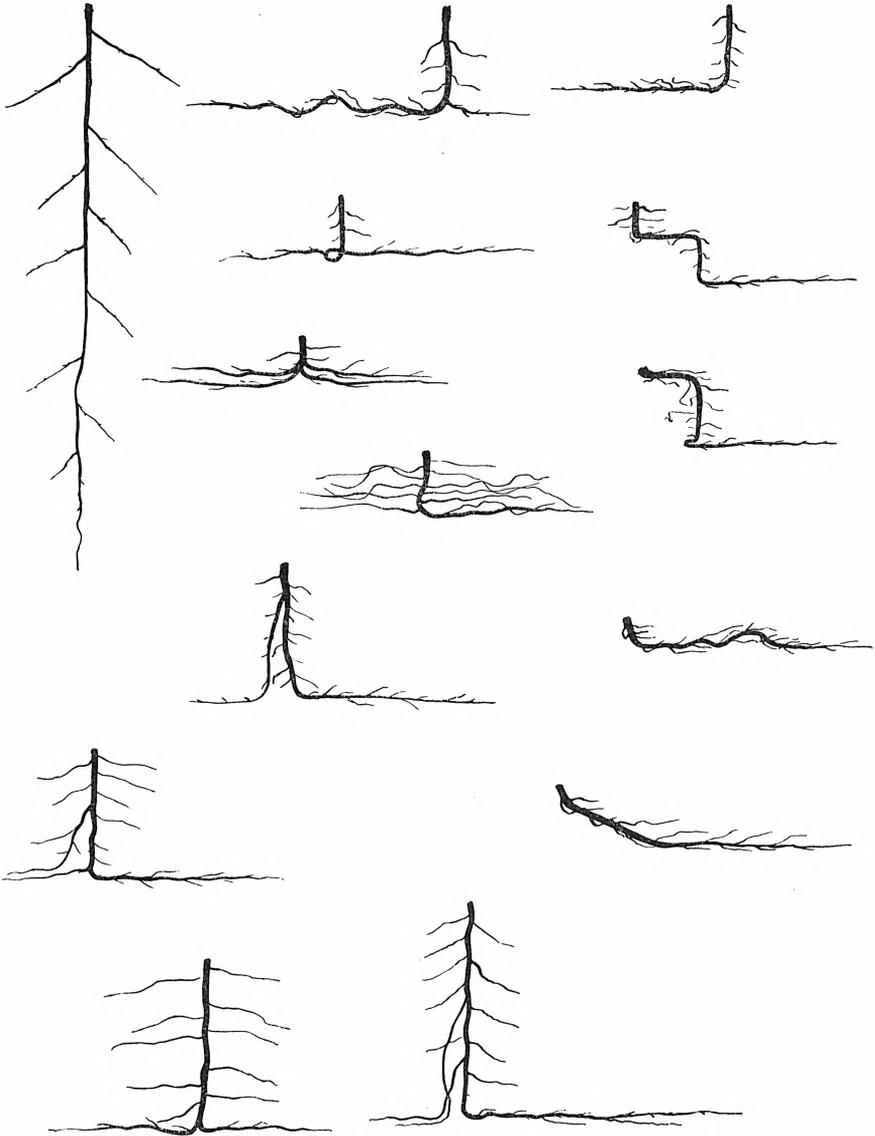


FIGURA 1

In alto a sinistra: apparato radicale di *Plantago bellardi* cresciuto in terreno normale (non caldo). Tutte le altre figure: apparati radicali di individui di *P.b.* cresciuti su terreni fumarolici. Il vapore acqueo caldo proveniente dal basso è causa della curvatura e del plagiotropismo del fittone. Da notare che talora alcune radici laterali, dopo la curvatura del fittone, si sviluppano notevolmente e si dirigono verso il basso nel tentativo di sostituirsi ad esso; ma poi tutte si piegano allo stesso livello e si accrescono orizzontalmente.

dai precedenti, ma laddove il terreno non è caldo, si constata che in essi il fittone è normalmente allungato in senso verticale.

Tutto ciò risulta evidente dai disegni (fig. 1 del testo) e dalle fotografie (tav. I e II) riportate. Da tali illustrazioni si rileva che il fenomeno risulta particolarmente evidente per il fittone la posizione del quale, a causa della rigidità, corrisponde senz'altro a quella che esso aveva nel terreno. Non si può dire lo stesso per le radici secondarie, più flaccide, la cui posizione è solo orientativa in conseguenza degli spostamenti subiti da esse durante l'essiccamento o, nel caso delle piante fresche, dopo la asportazione della terra.

E' quindi al fittone che bisogna prestare particolare attenzione per lo studio del fenomeno che ci interessa. Esso risulta ripiegato quasi ad angolo retto per una brusca curvatura a raggio molto stretto. Il livello al quale si verifica tale curvatura corrisponde al livello della soglia termica insuperabile da parte delle radici. Dopo la curvatura il fittone si allunga orizzontalmente e di solito in modo alquanto regolare.

In alcuni casi tuttavia, dopo la prima curvatura e un primo decorso orizzontale, si verificano ancora uno o due curvature (tavola II, figg. 5, 6, 10) le quali fanno assumere al fittone stesso un decorso a gradinate. In tali casi è lecito pensare che la termalità del terreno, inizialmente più elevata, sia poi diminuita più o meno rapidamente in modo da permettere al fittone di allungarsi verticalmente, almeno per un tratto, cioè fin quando esso non incontra nuovamente quella soglia termica che non riesce a superare. Allora esso si curva nuovamente e nuovamente si sviluppa orizzontalmente. In questo modo il fittone presenta, a livelli diversi, due tratti orizzontali tra i quali si interpone un tratto verticale. Sono per l'appunto questi due tratti orizzontali che indicano i due diversi livelli raggiunti, in due momenti diversi, dalla temperatura ottimale, o lievemente superottimale, per l'accrescimento della radice.

Questa interpretazione risulta verosimile se si considera che nei terreni fumarolici variazioni del gradiente termico sono possibili sia in dipendenza di condizioni ambientali, sia per peculiarità intrinseche a tal sorta di manifestazioni endogene. Altrimenti bisognerebbe ricercare la causa di tale conformazione a gradini del fittone in netti scarti di livello della soglia ter-

mica esistenti a piccole distanze; sebbene questo fenomeno sia possibile nei terreni fumarolici, non sono propenso per quest'ultima interpretazione poichè bisognerebbe ammettere che nel nostro caso siffatti scarti si siano realizzati nello spazio di qualche centimetro o addirittura di frazioni di centimetro.

Non è improbabile che alcune variazioni del decorso orizzontale dei fittoni, meno rilevanti delle precedenti, ma sempre notevoli (tav. II, fig. 7), siano attribuibili a variazioni di livello della soglia termica realizzatesi in momenti successivi. Tuttavia, in tali ultimi casi, riesce difficile escludere che il decorso orizzontale del fittone sia stato disturbato più semplicemente da ostacoli meccanici incontrati dall'apice radicale durante il suo allungamento.

In altri casi ancora si osserva che il fittone, dopo la curvatura, non ha un decorso perfettamente orizzontale ma piuttosto obliquo risultando esso inclinato rispetto alla superficie del terreno. E' lecito supporre allora che anche la soglia termica abbia un decorso analogo.

Deviazioni del tipo di quelle ora descritte si osservano, oltre che nel fittone, anche in radici secondarie e quindi anche per esse vale quanto è stato detto a proposito del fittone.

Dopo che il fittone si è incurvato ed ha iniziato ad accrescersi orizzontalmente tutte le radici secondarie presentano uno sviluppo maggiore di quello che avrebbero avuto se il fittone stesso si fosse allungato verticalmente. Talora questo maggiore sviluppo riguarda soltanto la lunghezza (tav. II, fig. 9); ma più spesso le radici secondarie, oltre ad allungarsi maggiormente, diventano anche più grosse. E' questo il caso delle radici laterali di primo ordine presenti sul lato convesso della curvatura le quali sovente si ispessiscono tanto da uguagliare il fittone precocemente incurvatosi e divenuto plagiotropico. L'allungamento di tale radice laterale di primo ordine può avvenire in senso opposto a quello del fittone in modo da dare l'impressione che il fittone stesso si sia biforcato in due rami divaricati a 180° (tav. II, fig. 8).

In diversi individui ho potuto osservare che alcune radici laterali di primo ordine (due, tre o quattro), dopo la curvatura del fittone, si ispessiscono e si allungano verticalmente in obbedienza al geotropismo positivo. Anche esse però,

una volta raggiunto il livello al quale il fittone si è incurvato, cambiano direzione e si dispongono orizzontalmente provando così che a quel livello esiste una soglia termica che le radici assolutamente non superano. Alcuni individui che presentano questi fenomeni addirittura danno l'impressione di essere forniti di più fittoni (tavola II, fig. 4) tutti plagiotropici allo stesso livello. Tuttavia un esame accurato di questi apparati radicali lascia riconoscere che si tratta di un fittone e di alcune radici laterali di primo ordine tutte ugualmente sviluppate.

Il fatto sopra ricordato che fittone e radici secondarie risultano plagiotropiche alla stessa profondità del terreno e la constatazione che due individui di *Plantago bellardi* sviluppatisi l'uno accanto all'altro presentano fittoni disposti orizzontalmente allo stesso livello dimostrano che le radici della nostra specie hanno una sensibilità ben precisa per una certa temperatura.

Gradienti termici del terreno in corrispondenza di individui di *Plantago bellardi* (15 marzo 1959; h 7; temperatura dell'aria 11 °C).

Profondità del terreno cm.	Temperature in °C		
	I rilievo	II rilievo	III rilievo
— 0,2	21,5	20,0	24
— 0,5	22,3	21,0	25
— 1,0	24,0	22,5	26,5
— 1,5	24,5	23,5	28
— 2,5	25,8	25,8	31
— 3,5	28,0	29,2	34
— 6,5	32,5	36,5	40,8
Livello raggiunto dalle radici cm.	1,3	1	0,4

Quanto sopra esposto ci dice che, allorquando il fittone diventa plagiotropico, una o poche radici laterali diventano positivamente geotropiche nel tentativo — successivamente annullato per l'instaurarsi di un nuovo plagiotropismo — di sostituirsi al fittone. Tale fatto è indice di un turbamento di quelle correlazioni ormonali esistenti tra radice principale e radici secondarie. In altri termini, nel nostro caso, pur avendosi un apice del fittone integro e solo costretto in posizione orizzontale,

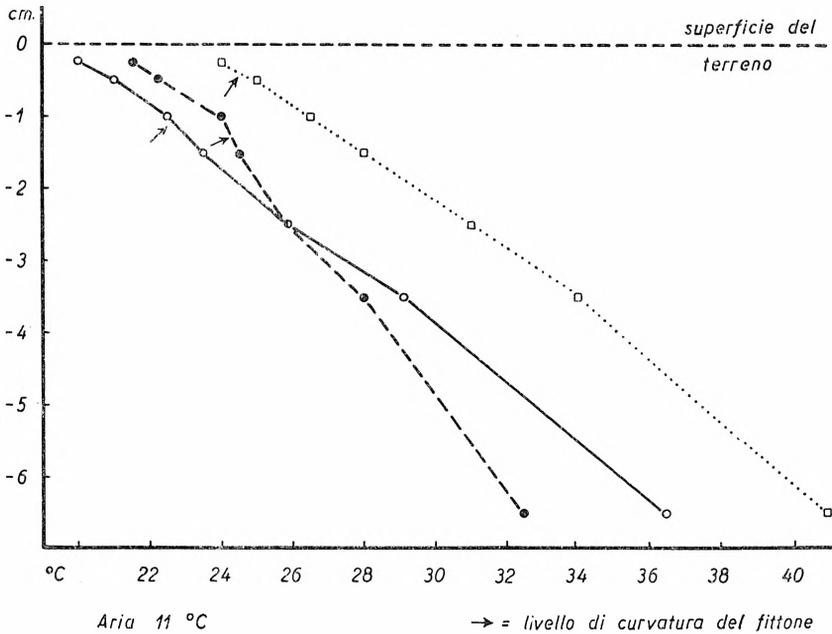


FIGURA 2

Gradienti termici dei terreni fumarolici in corrispondenza di individui di *Plantago bellardi*. E' evidente la superficialità dell'apparato radicale.

si instaurano turbe analoghe a quelle che si determinano allorquando si decapita una radice principale.

Rilievi dei gradienti termici del terreno eseguiti dentro e sotto la rizosfera di numerosi individui di *Plantago bellardi* hanno messo in evidenza che esiste un rapporto tra termalità del terreno e livello al quale le radici diventano plagiotropiche: più elevate sono le temperature del terreno più superficiali risultano le radici. Tanto si rileva sia dalla tavola I (nella quale sono

riportate le fotografie di quegli stessi individui al disotto dei quali sono stati eseguiti i rilievi termici), sia dall'acclusa tabella e dal relativo grafico della figura 2. Da quest'ultimo si rileva, tra l'altro, che ha importanza la temperatura del terreno ad una certa profondità. Infatti, se si confrontano le temperature a cm. 6,5 di profondità, si vede che i livelli di curvatura delle radici, misurati dal colletto, sono di cm. 1.3, 1, 0.4 per le temperature rispettivamente di °C 32.5, 36.5 e 40.8. Ciò anche se, nel caso del primo rilievo (curva tratteggiata), si sono realizzate condizioni particolari le quali, al momento del rilievo, hanno permesso una dispersione del calore temporaneamente più lenta rispetto agli altri due gradienti termici rilevati (curva a linea intera e curva a punti).

Grafici e tabella in discussione ci dimostrano inoltre che gli individui presi in considerazione vivevano su terreni a termalità elevata, ben diversa da quella di un normale terreno. Si consideri infatti che ad appena cm. 6,5 di profondità si avevano temperature comprese tra i 32,5 ed i 40,8 C°, nel mese di marzo, in terreni non colpiti dal sole da oltre 24 h e con temperatura dell'aria di 11 °C; quindi con notevole dispersione di calore da parte degli strati superficiali.

A questo punto viene spontaneo chiedersi quale sia la temperatura massima sopportata dalle radici ed a quale temperatura esse diventano plagiotropiche. La risposta sarebbe possibile solo se si avessero gradienti termici del terreno rilevati in diverse ore del giorno e nelle varie stagioni. Occorre tener presente infatti che le condizioni meteorologiche dell'aria influenzano la temperatura dei terreni fumarolici a termalità non troppo elevata (dove la termalità è elevata non vi sono cormofite), anche se il calore proviene dagli strati profondi del terreno. Pertanto i rilievi dei gradienti termici vanno circostanziati e comunque non hanno valore assoluto ma solo relativo, nel senso che servono meglio per il confronto tra più gradienti rilevati simultaneamente, come è stato fatto appunto nel caso della tavola I.

*

* *

Da quanto è stato esposto in precedenza si deduce, in primo luogo, che il fenomeno del plagiotropismo radicale che si

realizza nei terreni fumarolici è rilevabile in modo molto evidente non solo in specie con apparato radicale notevolmente lignificato ma anche in specie erbacee annuali a radice fittonante come *Plantago bellardi*. Ciò a causa della rigidità assunta dal fittone di individui adulti. La marcata curvatura ad angolo retto del fittone di tutti gli individui raccolti su terreni caldi è inequivocabilmente determinata da tale particolare substrato e non è assolutamente confondibile con deviazioni radicali causate da ostacoli meccanici che il fittone stesso può incontrare durante il suo allungamento nel terreno.

Tale fenomeno non è altrettanto evidente negli apparati radicali di monocotiledoni, in particolare graminacee e ciperacee, le quali pur spesso si sviluppano sui terreni caldi. Ne è causa la flaccidezza di questo tipo di radici le quali, una volta liberate dal terreno, non conservano quella posizione che in esso avevano. Infatti, se le osservazioni vengono eseguite in loco eseguendo sezioni dell'apparato radicale stesso e del substrato ad esso sottostante, parimenti si rileva plagiotropismo (MEROLA, 1957 c).

Altro fatto rilevabile dalle osservazioni precedentemente esposte è che quando il fittone viene costretto ad allungarsi orizzontalmente risultano alterati quei normali rapporti tra radice primaria e radici secondarie nel senso di un vantaggio per queste ultime. E' noto infatti che le radici laterali di primo ordine normalmente si presentano plagiogeotropiche in modo da permettere alla rizosfera il massimo sfruttamento del substrato. Ora, allorquando la radice primaria diventa plagiotropica, alcune radici laterali di primo ordine situate a livelli superiori a quello di curvatura del fittone si sostituiscono ad esso e diventano positivamente geotropiche. Solo successivamente anche in esse si instaura un plagiotropismo non per il ripristino di una loro peculiarità ma perchè esse incontrano quella stessa barriera termica che in precedenza ha indotto deviazione della radice principale.

Questi fatti sono l'espressione di turbe delle correlazioni ormonali normalmente esistenti tra radice primaria e radici secondarie; turbe analoghe a quelle che si instaurano allorquando viene decapitata la radice primaria. Se ne deduce che per disturbare le correlazioni radice primaria - radici secondarie non è

necessario sopprimere l'apice della radice primaria ma basta disporlo orizzontalmente e eventualmente indurlo ad accrescersi più lentamente. Si tenga presente infatti che nei nostri casi l'apice radicale, una volta incurvatosi di 90°, continua ad accrescersi orizzontalmente per un bel tratto anche se, a quanto pare, un po' più lentamente di quanto avverrebbe se esso fosse in posizione verticale.

C'è ancora da esaminare un terzo fatto che risulta alquanto palese dai dati riportati in precedenza e cioè che esiste un rapporto inequivocabile tra livello al quale si verifica il plagiotropismo radicale e gradiente termico del terreno: più elevata è la termalità del terreno più prossima alla superficie è la curvatura plagiotropica del fittone.

In questo modo non sussiste il pericolo che le radici raggiungano livelli ai quali esse morirebbero a causa della temperatura troppo elevata.

Tale fenomeno di adattamento, biologicamente così interessante, merita una interpretazione. Purtroppo, però, per questo scopo occorrerebbe una serie di dati sperimentali dei quali non siamo in possesso. Tuttavia oso prospettare interpretazioni, sia pure sulla scorta di poche ricerche di laboratorio, limitate nel tempo ed effettuate soltanto sulle plantule di poche specie.

In primo luogo si potrebbe supporre che la temperatura agisca indirettamente influenzando la distribuzione, secondo un gradiente, di qualche fattore del substrato capace di indurre tropismi della radice. Per esempio si potrebbe pensare che il gradiente termico determini nel terreno un gradiente di umidità il quale a sua volta sarebbe causa di un igrotropismo radicale (1). Anche la distribuzione di sostanze minerali potrebbe

(1) Secondo KRAMER (1949) l'igrotropismo radicale non è un fenomeno molto frequente in natura e comunque alquanto più debole del geotropismo. Questo A. infatti ricorda che in natura le radici di molte specie, obbedendo al geotropismo positivo, si allungano verticalmente portandosi dagli strati umidi più superficiali in quelli secchi più profondi; quivi le radici stesse muoiono senza che vi sia stata curvatura la quale abbia permesso loro di accrescersi soltanto negli strati umidi. Se è giusta tale affermazione del KRAMER, il plagiotropismo radicale osservato in piante dei terreni fumarolici difficilmente può essere interpretato come risultato diretto di igrotropismo causato dal gradiente termico.

essere influenzata dal gradiente termico con conseguente chemiotropismo delle radici. Nè va dimenticata l'azione che la temperatura può esercitare sui gas e sulla aereazione del terreno in genere (aerotropismi, etc.). Tutto ciò senza tener conto dei rapporti e delle reciproche influenze che possono sussistere tra questi diversi fattori: ad esempio la temperatura condiziona l'umidità del suolo e questa, a sua volta, condiziona l'aereazione del terreno; oppure ancora la temperatura condiziona la distribuzione della umidità e questa, a sua volta, condiziona la distribuzione nel terreno dei composti utili alle piante (secondo FARRIS (1934) nelle regioni umide le radici sono molto superficiali poichè in tali ambienti si ha un accumulo superficiale dei composti utili alle piante). Tali fattori, unitamente ad altri ancora da me non citati per brevità, possono influenzare la gravipercezione con conseguente disturbo della reazione geotropica positiva della radice.

Queste considerazioni dimostrerebbero, almeno in teoria, la possibilità di avere plagiotropismo radicale senza che la temperatura agisca direttamente sulla radice; in altri termini si dovrebbe ammettere che la temperatura eserciti la sua influenza sulla radice per interposto fattore, cioè per via mediata.

Tale interpretazione presenta l'inconveniente di non ammettere una azione diretta della temperatura sulla radice; ciò in contrasto con tutta una serie di dati sperimentali i quali dimostrano che le radici sono molto sensibili ad innalzamenti di temperatura. E' noto ad esempio che, anche se l'intervallo tra il minimum e l'optimum per l'accrescimento delle radici di una specie risulta abbastanza ampio (p. es. di 25°C), basta superare di pochi °C la temperatura ottimale perchè l'accrescimento cessi (ARNDT, 1945; RIETHMAN, 1933; WHITE, 1937 ed altri); d'altra parte sono anche noti i danni che derivano alle radici allorchè in natura le temperature del suolo raggiungono valori elevati. Ora, se esiste questa sensibilità radicale nei confronti della temperatura, non dovrebbe meravigliare la possibilità di una azione diretta di questo fattore sulla radice. Personalmente, sulla base delle attuali conoscenze, non so rinunciare all'idea che la temperatura, sia pure solo parzialmente, possa agire direttamente sulla radice inducendola a deviare e ad allontanarsi da quelle zone dove essa troverebbe sicura morte; e, fin quando

non verrà diversamente dimostrato, sono più propenso per una interpretazione che ammetta una azione diretta.

Una seconda interpretazione scaturisce dal precedente commento ed ammette che la temperatura agisca direttamente sulla radice stimolando in essa un movimento termotropico. In tal caso bisognerebbe pensare che la radice si allunghi verticalmente in un crescente gradiente termico — del quale supera i vari livelli con temperature subottimali — sino a raggiungere il livello al quale si ha una temperatura per essa ottimale. L'apice radicale, appena affacciatosi alla temperatura sovraottimale, percepisce l'intenso stimolo termico il quale, trasmesso alla zona di accrescimento, determina la curvatura. In conseguenza il fittone, accrescendosi, assume una posizione orizzontale la quale presumibilmente rappresenta una posizione di equilibrio tra lo stimolo termotropico e quello geotropico. In altri termini, ricordando che nel nostro caso la sorgente di calore è situata negli strati profondi del terreno, si può dire che fin quando l'apice radicale si trova a livelli del terreno alquanto superficiali laddove la temperatura è subottimale, stimolo termotropico e stimolo geotropico si sommano poichè essi hanno la medesima direzione e la radice reagisce positivamente ad entrambi. Ma quando l'apice raggiunge livelli del terreno più profondi dove la temperatura più elevata ha valori supraottimali, allora il termotropismo diventa negativo e si contrappone al geotropismo che continua ad essere positivo.

In tal modo il fenomeno in oggetto risulterebbe essere un plagiogeotermotropismo e le radici, accrescendosi orizzontalmente, vivrebbero ad una temperatura non molto diversa da quella ottimale.

La discussione ora fatta presuppone, nella radice, la facoltà di reagire ad uno stimolo termotropico. A questo proposito va rilevato che il termotropismo, mentre è accettato come fenomeno generale per le piante superiori ed inferiori, non è altrettanto ammesso da tutti gli AA. nel caso particolare delle radici (HOOKER, 1914 e 1915; TREITEL, 1924; STERP, 1919 e 1926). Fu dimostrato infatti che, ponendo radici in segatura bagnata nella quale era stato realizzato un gradiente termico in direzione perpendicolare all'asse longitudinale della radice, questa si orientava verso la sorgente di calore oppure se ne allonta-

nava a seconda che la temperatura raggiungeva valori subottimali o sovraottimali. Questo ed altri analoghi esperimenti, però, non furono interpretati come prova di un termotropismo radicale da alcuni AA. i quali pensarono che in realtà si trattasse di un idrotropismo in quanto un gradiente di temperatura condiziona, nel substrato, un gradiente di umidità; ed in tal caso si ricadrebbe nella prima interpretazione. A questa obiezione si potrebbe obiettare a sua volta che i dati sperimentali sui quali furono basate tali discussioni sono limitati a osservazioni fatte soltanto su radici di plantule e mai sono stati presi in considerazione casi del tipo di quelli descritti in questa nota e concernenti piante adulte con evidentissimo plagiotropismo delle radici strettamente in rapporto con il gradiente termico. Tuttavia sussiste il fatto che i termotropismi radicali da una parte non sono stati dimostrati inconfutabilmente in sede sperimentale, dall'altra essi non sono stati neanche esclusi in modo altrettanto inconfutabile.

Questa seconda interpretazione, pertanto, presenta lo svantaggio di chiamare in causa un fenomeno — il termotropismo radicale — del quale non si è sicuri. Unico vantaggio è rappresentato dal fatto che tale interpretazione ammette una attendibile azione diretta della temperatura sulla radice. Per questo ultimo motivo in due miei precedenti lavori (Merola 1957 a, 1957 b) ammissi che il termotropismo potesse rappresentare la causa probabile della orizzontalità radicale nelle piante viventi sui terreni fumarolici. Ma in quell'epoca non ero a conoscenza — perchè pubblicate contemporaneamente — di alcune ricerche sulla influenza della temperatura sul geotropismo radicale. Esse oggi mi permettono l'interpretazione seguente.

La terza interpretazione è fondata sui risultati di recenti ricerche sperimentali, (RUFELT, 1957 a, 1957 b) le quali hanno dimostrato che la radice, a temperature elevate ed a pH bassi, non presenta curvatura geotropica positiva pur continuando ad accrescersi. RUFELT infatti ha riscontrato che le radici di grano diventano decisamente plagiotropiche allorché vengono allevate a 25°C ed a pH bassi. Questo A. asserisce che nella radice lo stimolo geotropico provoca normalmente una duplice reazione: prima una positiva e poi un'altra doppia reazione negativa. In condizioni normali la reazione ne-

gativa è debole e poco influenza la curvatura geotropica finale mentre a temperature elevate viene esaltata la curvatura negativa; in conseguenza la radice risulta plagiotropica. Del resto, anche prescindendo da questo meccanismo, gli esperimenti di RUFELT dimostrano chiaramente che quando la temperatura è elevata non è visibile curvatura geotropica positiva.

Applicando questi risultati al caso delle radici sviluppatasi su terreni fumarolici caldi, si può pensare che le radici si allungano verticalmente fin quando non incontrano una temperatura piuttosto elevata. A tale livello esse deviano dalla linea verticale e si accrescono orizzontalmente perchè la temperatura elevata non permette una curvatura geotropica positiva delle radici.

Quest'ultima interpretazione è quella che più mi convince perchè è più semplice in quanto chiama in causa un solo tropismo (il geotropismo) della cui esistenza si è sicuri: la temperatura elevata, se non supera certi valori, disturba la normale reazione geotropica positiva e quasi non influenza l'accrescimento. Ciò è avvalorato da risultati sperimentali abbastanza chiari.

In conclusione è possibile affermare che nei terreni fumarolici esiste un evidente rapporto tra gradiente termico del terreno e livello di curvatura del fittone. E la temperatura, direttamente o indirettamente, rappresenta la causa prima della orizzontalità delle radici, comunque si cerchi di interpretare il fenomeno: o che essa influenzi qualche fattore del substrato il quale determina a sua volta l'orientamento della radice (prima interpretazione), o che essa sia causa di un termotropismo radicale (seconda interpretazione), oppure che essa inibisca semplicemente la curvatura geotropica positiva (terza interpretazione).

Insomma, anche se queste interpretazioni presentano qualche lato criticabile, esiste un rapporto causale, magari mediato, tra gradiente termico del terreno e plagiotropismo radicale; in virtù di tale rapporto le radici evitano le temperature elevate e letali degli strati profondi.

Del resto analogo rapporto causale tra temperatura del terreno e superficialità delle radici è intravisto anche da FABER (1925, 1927) e da LÖTSCHERT (1956) i quali hanno compiuto in-

teressanti ricerche sulla vegetazione fanerogamica di terreni caldi per attività vulcanica secondaria (FABER a Giava e LÖTSCHERT nell'America Centrale, repubblica di El Salvador). Questi AA. sono gli unici, a quanto mi risulta, che in siffatti ambienti accennano all'apparato radicale, anche se molto di sfuggita, riscontrando in esso superficialità ed appiattimento. Purtroppo essi, maggiormente interessati ad altre questioni, non si soffermano su questo punto e prescindono da un esame particolareggiato che permetta confronti con quanto da me osservato.

Altro aspetto interessante è rappresentato dal fatto che la curvatura, causa del plagiotropismo in questione, è quasi sempre brusca e di 90°ca in modo che il fittone risulta piegato ad angolo retto. Tale constatazione lascia supporre l'esistenza di una soglia termica a livello della quale si determina la curvatura, indipendentemente dalle modalità di azione della temperatura.

Circa l'orientamento del fittone, dopo che in esso si è determinata la curvatura mi pare che nella maggioranza dei casi si possa parlare di una assoluta indifferenza. Infatti spesso si osserva che le radici secondarie, pur essendo curvate allo stesso livello del fittone, si accrescono in senso completamente opposto al fittone stesso. Tale constatazione trova la sua spiegazione nel fatto che il gradiente termico, nei terreni fumarolici, si realizza in direzione verticale, cioè secondo l'asse longitudinale della radice e non orizzontalmente; insomma questo gradiente non perpendicolare all'asse radicale fa sì che, ad uno stesso livello e nello spazio almeno di alcuni cm², la temperatura sia sufficientemente uniforme.

In luoghi diversi con gradienti termici differenti si trovano radici di *Plantago bellardi* curvate e plagiotropiche a livelli diversi mentre radici di uno stesso individuo o di individui viventi vicinissimi risultano incurvate tutte allo stesso livello; questo fatto dimostra che la specie in esame presenta una sensibilità radicale ben definita nei confronti di una certa temperatura. Tuttavia definire tale temperatura esclusivamente sulla base dei rilievi fatti in campagna non è cosa agevole poichè, come è stato detto in precedenza, le temperature del terreno,

ed in particolare degli strati superficiali di esso, sono condizionate da fattori ambientali; quindi ogni rilievo va interpretato sulla base di dati climatici relativi al periodo immediatamente precedente e contemporaneo al rilievo stesso. Nei casi sopra descritti, ad esempio, si rileva che il livello al quale le radici risultano incurvate non è caratterizzato da temperature particolarmente elevate; si pensi però alle temperature che si realizzano a quello stesso livello in seguito ad una insolazione prolungata o, comunque, in seguito a condizioni ambientali che limitano fortemente la dispersione del calore da parte del terreno. Si aggiunga a ciò anche l'eventualità di una lieve e transitoria intensificazione della attività fumarolica. Pertanto si deve concludere che il livello al quale le radici presentano decorso orizzontale non coincide con il livello al quale costantemente si realizza una temperatura di poco sovraottimale per l'accrescimento radicale. Esso rappresenta invece il livello al quale non viene mai superata una certa temperatura massimale.

RIASSUNTO

L'A. descrive il comportamento plagiotropico delle radici di *Plantago bellardi* vivente sui terreni caldi delle fumarole dell'isola vulcanica di Pantelleria. In questi terreni si realizza un gradiente termico con temperature alte in profondità e basse in superficie.

La radice primaria (fittone) di tali individui presenta dapprima decorso verticale, poi, giunta ad un certo livello del terreno, essa si piega bruscamente ad angolo retto e si accresce in posizione orizzontale. In questo modo è evitata la temperatura elevata e letale degli strati profondi.

Viene studiato il gradiente termico del terreno sotto gli individui di *P. b.* e si riscontra uno stretto rapporto tra temperatura e livello di curvatura delle radici: più elevata è la termalità del terreno, più superficiale è l'apparato radicale (v. fotografia e grafico della tav. 1).

Inoltre le ricerche precedentemente esposte hanno messo in evidenza che l'accrescimento orizzontale del fittone disturba le correlazioni normalmente esistenti tra radice primaria e radici secondarie; si hanno allora turbe simili a quelle causate dalla asportazione dell'apice della radice principale.

L'A. discute le modalità di realizzazione dell'accrescimento orizzontale e prospetta tre interpretazioni:

1) La temperatura agisce indirettamente creando nel substrato uno o più gradienti di fattori (umidità, sostanze minerali, etc.) capaci di indur-

re tropismi (igrotropismi, chemiotropismi, etc.) che si oppongono al geotropismo positivo.

2) La temperatura agisce direttamente inducendo, a temperature elevate, un termotropismo negativo che si oppone al geotropismo positivo.

3) La temperatura agisce direttamente disturbando il normale geotropismo positivo.

L'A. è favorevole all'ultima interpretazione la quale è più semplice perchè si avvale di un solo tropismo; tale interpretazione applica al caso qui studiato i risultati di recenti ricerche (RUFELT, 1957) le quali hanno dimostrato che le radici di grano, a temperature relativamente elevate, non presentano curvature geotropiche positive, pur continuando ad accrescersi.

Le radici di *P. b.*, vivendo sui terreni fumarolici, si accrescono verticalmente fin quando una temperatura piuttosto elevata impedisce la curvatura geotropica positiva; a questo livello, pertanto, la radice si accresce orizzontalmente.

I fatti descritti sono anche interessanti poichè illustrano uno degli adattamenti che consentono ad alcune piante superiori di colonizzare terreni vergini con vulcanesimo ancora in atto.

SUMMARY

The A. describes the plagiotropic behavior of the roots of *Plantago bellardi* living in warm soils of fumaroles of the volcanic island Pantelleria. These soils have a thermal gradient running from the depth to the surface.

Main root grows vertically at the beginning; then at a certain level curves sharply at right angles and grows horizontally. In this way higher and lethal temperatures of deeper levels are avoided.

Thermal gradient in the soil under plants of *P. b.* was measured and a strong correlation was found between the temperatures and the level of root-curving (see pl. I).

The relation between primary and secondary roots is disturbed when the primary root grows horizontally.

The A. discusses three hypothesis:

1) The temperature acts indirectly by creating other gradients in the substrate (such as humidity or salt gradients) inducing tropism (hygro- or thermotropism) which are opposed to positive geotropism.

2) The temperature acts directly by inducing a thermotropism which at higher temperatures is opposed to the positive geotropism.

3) The temperature acts directly upon the geotropism disturbing normal positive reaction.

The last interpretation is favoured: it involves the assumption of only one tropism and is supported by recent laboratory researches (RUFELT, 1957) which are convincing, though performed on young stages of only one species and limited in time. The experiments demonstrate that at higher temperatures the root do not shows positive geotropic curvature. The A. therefore believes that the roots of *P. b.* in fumaroles grow vertically until rather high temperatures impede positive geotropic curvatures and cause horizontal growth.

The described facts are interesting because they demonstrate as some higher plants colonise virgin soils where there is still volcanic activity.

R E S U M É

L'Auteur décrit la plagiotropie radicale chez *Plantago bellardi* établie sur les terrains chauds des fumarolles de Pantelleria, île volcanique du canal de Sicile. Ces sols présentent un gradient thermique bien marqué, avec températures élevées en profondeur et basses en surface.

La racine primaire (en pivot) de ces individus suit d'abord un parcours vertical; ensuite, dès qu'elle atteint un certain niveau du sol, elle fléchit brusquement en angle droit et poursuit son accroissement en direction horizontale. Elle évite ainsi la température trop élevée et létale des couches profondes.

Le gradient thermique du sol a été étudié au dessous des *P. b.*, et l'on a pu établir une relation étroite entre la température et le niveau de courbure des racines: l'appareil radical est d'autant plus superficiel que la thermalité du sol est élevée (voir la photographie et le graphique de la planche no. 1).

Ces recherches ont également permis de mettre en évidence que l'accroissement horizontal du pivot trouble les corrélations normalement établies entre la racine primaire et les racines secondaires: des troubles se vérifient alors, semblables aux troubles provoquées par l'ablation de l'apex de la racine principale.

L'Auteur discute enfin sur les modalités d'après lesquelles l'accroissement horizontal pourrait se réaliser, en proposant trois interprétations:

1) la température exerce une action indirecte en déterminant dans le substratum un gradient — ou plusieurs gradients — de facteurs (humidité, concentration de substances minérales, etc.) capables d'induire des tropismes (hygrotropismes, chemiotropismes, etc.) s'opposant au géotropisme positif radical;

2) la température agit d'une façon directe, des température élevées pouvant induire un thermotropisme négatif opposé au géotropisme positif;

3) la température agit en troublant tout simplement le géotropisme positif normal.

L'Auteur considère cette dernière hypothèse comme la plus probable; c'est la possibilité la plus simple car elle ne fait recours qu'à un seul tropisme; elle applique au cas de *P.b.* les résultats des recherches récentes de RUFELT (1957) qui ont pu démontrer, chez le blé, que les racines, à des température relativement élevées, continuent à s'accroître mais ne présentent pas la courbure géotropique positive.

Les racines des *P.b.* vivantes sur des sols des fumerolles, poussent verticalement jusqu'à ce que des températures élevées, n'en empêchent la courbure géotropique positive; à ce niveau, pourtant, la racine suit une direction horizontale.

Les faits analysés dans ce travail ont une signification écologique générale car ils illustrent une importante adaptation qui permet à certaines plantes supérieures de coloniser des sols vierges où le volcanisme est encore actif.

BIBLIOGRAFIA

- ARNDT, C. H. - *Temperature-growth relations of the roots and hypocotyls of cotton seedlings* Plant Physiol., **20**: 200-220. 1945.
- FABER, F. C. von - *Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfataren-Pflanzen*. Flora, **118-119**: 89-110. 1925.
- — - *Die Kraterenpflanzen Javas in physiologisch-ökologischer Beziehung*. Arbeiten aus dem Treub-Laboratorium ('s Lands Plantentuin-Botanischer Garten-Buitenzorg), **1**: 1-119. 1927.
- FARRIS, N. F. - *Root habits of certain crop plants as observed in the humid soils of New Jersey*. Soil Sci., **38**: 87-111. 1934.
- HOOKE, H. - *Thermotropism in Roots*. Plant World, **17**: 238-243. 1914.
- — - *Hydrotropism in Roots of Lupinus albus*. Ann. of Bot., **29**: 265-283. 1915.
- KRAMER, P. J. - *Plant and Soil Water Relationships*. McGraw-Hill, New York, p. 142 et passim. 1949.
- LÖTSCHERT, W. - *Temperatur- und pHstudien in salvadorensischen Solfataren und Thermen*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., **69**: 21-31. 1956.
- MEROLA, A. - *Osservazioni sulla ecologia e sulla biologia dei vegetali viventi presso le fumarole*. Nota. I. *Thermotropismo radicale e riscaldamento del terreno in Erica arborea L.* Delpinoa, **10**: 5-20. 1957a.
- — - *Osservazioni sulla ecologia etc.* Nota. II. *Lo sviluppo dell'apparato radicale in Mirtus communis L. cresciuto su terreno fumarolico*. Boll. Soc. Naturalisti in Napoli, **66**: 31-34. 1957b.
- — - *Ecologia del Cyperus polystachyus Rottb. nelle sue stazioni eterotopiche dell'Isola d'Ischia*. Delpinoa, **10**: 22-92. 1957c.
- PORODKO, TH. - *Verg. Untersuchungen über Tropismen II: Thermotropismus des Pflanzenwurzeln*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., **30**: 305-313. 1912.

- RIETHMAN, O. - *Der Einfluss der Bodentemperatur auf das Wachstum und Reifezeit der Tomaten*. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., **42**: 152-168. 1933.
- RUFELT, H. - *The Course of the Geotropic Reaction of Wheat Roots*. *Physiol. Plant.*, **10**: 231-247. 1957a.
- — - *Influence of Temperature on Geotropic Reactions of Wheat Roots*. *Physiol. Plant.*, **10**: 485-499. 1957b.
- SIERP, H. - *Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von Pisum sativum*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., **37**: 502-511. 1919.
- — - *Untersuchungen über die von Keimwurzeln in einem Wärmegefälle ausgeführten Krümmungen*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., **44**: 40-47. 1926.
- TREITEL, O. - *Thermotropismus bei Wurzeln*. Bot. Archiv, **7**: 375-388. 1924.
- WHITE, P. R. - *Seasonal fluctuations in growth rates of excised tomato root tips*. *Plant Physiol.*, **12**: 183-190. 1937.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

TAV. I

Fotografie di quattro individui di *Plantago bellardi* allineati onde mostrare lo sviluppo dell'apparato radicale rispetto alla superficie del terreno. A: individuo cresciuto su terreno normale (non caldo); B, C, D: individui cresciuti su terreni fumarolici a termalità diverse. In basso: Gradienti termici del terreno rilevati dentro e sotto la rizosfera dei quattro individui fotografati. Dove la termalità è più elevata, l'apparato radicale è più superficiale.

TAV. II

Figg. 1-6: individui di *Plantago bellardi* raccolti su terreni fumarolici in vario grado caldi. Nelle figure 5 e 6 notare la conformazione a « gradini » del fittone. Figure 7-10: apparati radicali di *P.b.* sviluppati in terreni caldi. Risultano evidenti le curvature del fittone.

