

## Importanti esperimenti inediti sul plagiotropismo effettuati dal prof. Aldo Merola.

GIOVANNI ALIOTTA E AMODIO FUGGI

Istituto Botanico dell'Università, Via Foria 223, Napoli.

### Summary

The paper reports some unpublished studies of prof. Merola concerning the effect of light on stem plagiotropism in several angiosperms (*Trifolium pratense* L., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Polygonum aviculare* L., *Neptunia oleracea* Lour., *Geranium robertianum* L., *Polycarpon tetraphyllum* L., *Euphorbia maculata* L. and *Portulaca oleracea* L.).

It is shown that stems of the studied plants grew orthotropic in the dark. By contrast, plagiotropic response of the same stems, was strictly dependent on light dose which plants were exposed to. In fact, the transition from an orthotropic to a plagiotropic condition depends on the intensity of light and on the photoperiodic exposure time according to a reciprocity law.

Prof. Merola's experiments suggest that plagiotropic response depending on light is a particular example of phototropic response which can be called plagiophototropism.

Plagiophototropic response, like phototropic response, depends on light dose stimuli; it is determined by a balanced interaction between negative geotropic stimulus and light stimuli; the photoreceptor is located in the apical area; its features suggest a phytochrome-like system.

### INTRODUZIONE

In occasione della pubblicazione del fascicolo commemorativo di Delpinoa dedicato al prof. Aldo Merola, abbiamo sentito l'esigenza di pubblicare i risultati di esperimenti sul plagiotropismo da lui condotti negli anni 1963-64. Di quegli esperi-

menti il prof. Merola ha lasciato soltanto un'ampia e dettagliata documentazione fotografica. E' molto difficile e può sembrare presuntuoso tentare di fornire a posteriori sulla base dei soli dati sperimentali una interpretazione che rispecchi in pieno le idee del prof. Merola. Tuttavia, il fatto che ancora oggi i meccanismi che presiedono alla reazione plagiotropica risultano virtualmente inesplorati (WILKINS, 1979) ci ha spinto a presentare questa documentazione che più volte il prof. Merola ci aveva mostrato nei momenti di maggiore serenità e che a distanza di venti anni conserva intatta sia l'importanza sia l'attualità.

Lo studio mirava ad investigare i fattori che determinano il portamento plagiotropo del fusto in alcune angiosperme (*Trifolium pratense* L., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Polygonum aviculare* L., *Neptunia oleracea* Lour., *Geranium robertianum* L., *Polycarpon tetraphyllum* L., *Euphorbia maculata* L. e *Portulaca oleracea* L.). Precedentemente il prof. Merola aveva condotto ricerche sul plagiotropismo radicale indotto dalla temperatura in piante che crescono su terreni fumarolici (MEROLA, 1957a, 1957b, 1959a, 1959b, 1960). In esse dimostrava che il normale geotropismo positivo della radice si trasforma in plagiotropismo in corrispondenza di un valore soglia di temperatura del terreno.

Il prof. Merola, come era suo solito, studiò il plagiotropismo del fusto sotto molteplici aspetti che andavano dall'osservazione e documentazione fotografica in natura, delle specie plagiotrope, allo studio di laboratorio fatto in modo sistematico e scrupoloso come si evidenzia dalla documentazione fotografica, da lui assemblata in maniera del tutto originale. Nel lavoro di laboratorio venivano studiati gli effetti della intensità luminosa e del fotoperiodo, a temperatura ambiente (25-30 °C), sul comportamento plagiotropo delle specie sopra menzionate.

Una considerazione che possiamo fare a posteriori è che l'osservazione in natura, a lui tanto cara, è stata probabilmente il 'primum movens' del suo successivo lavoro sperimentale. Infatti, le specie plagiotrope come tali, in natura, non hanno sempre portamento plagiotropo ma possono crescere ortotrope in particolari condizioni.

## RISULTATI E DISCUSSIONE

La Fig. 1 (A e B) mostra piante spontanee di *Trifolium pratense* L. con fusti differientemente illuminati, ed evidenzia come l'intensità di luce che investe le piante sia particolarmente importante nel determinare il portamento plagiotropo. Così fusti che si trovano in posizioni illuminate in modo diverso risultano differientemente inclinati, passando da una situazione di completo plagiotropismo in piena luce [Fig. 1 A (c) e B (c)] ad un portamento ortotropo per le parti in ombra (Fig. 1 A (a) e B (a)), attraverso situazioni intermedie con portamento obliquo [Fig. 1 A (b) e B (c)]. Come si evidenzia dalla stessa figura il plagiotropismo è una risposta fisiologica plastica ad una serie di stimoli ambientali, come la luce, e quindi non è casuale la tappa successiva del lavoro sperimentale del prof. Merola che cerca di scoprire se esiste una correlazione tra intensità di luce che investe la pianta, durata delle ore di luce (fotoperiodo) e portamento plagiotropo.

La Fig. 2 è un collage originale di una serie di fotografie che evidenziano gli effetti combinati dell'intensità luminosa e del fotoperiodo nel determinare il portamento plagiotropo in *Neptunia oleracea* Lour. Le fotografie furono effettuate dopo un periodo di quattro settimane nelle quali le piante studiate venivano sottoposte come indicato in figura ad una data intensità di luce con un corrispondente fotoperiodo. I risultati indicano chiaramente che per questo fenomeno vale la legge della reciprocità (legge dell'equivalenza fotochimica o di Roscoe-Bunsen) valida per altri fenomeni fototropici. Infatti, la linea tracciata in figura che interpola i valori soglia di intensità luminosa e relativo fotoperiodo necessari per indurre la transizione da portamento ortotropo a portamento plagiotropo rappresenta un braccio di iperbole equilatera che si confonde con una retta. Ne risulta che il prodotto tra intensità luminosa ed il relativo fotoperiodo corrisponde al valore soglia di 'dose di radiazioni luminose' necessaria per indurre la transizione.

La Fig. 3 (a, b, c, d) mostra che la 'dose di radiazioni luminose' oltre a condizionare strettamente il portamento della pianta, ha effetto sullo sviluppo dei rami laterali. Infatti, piante



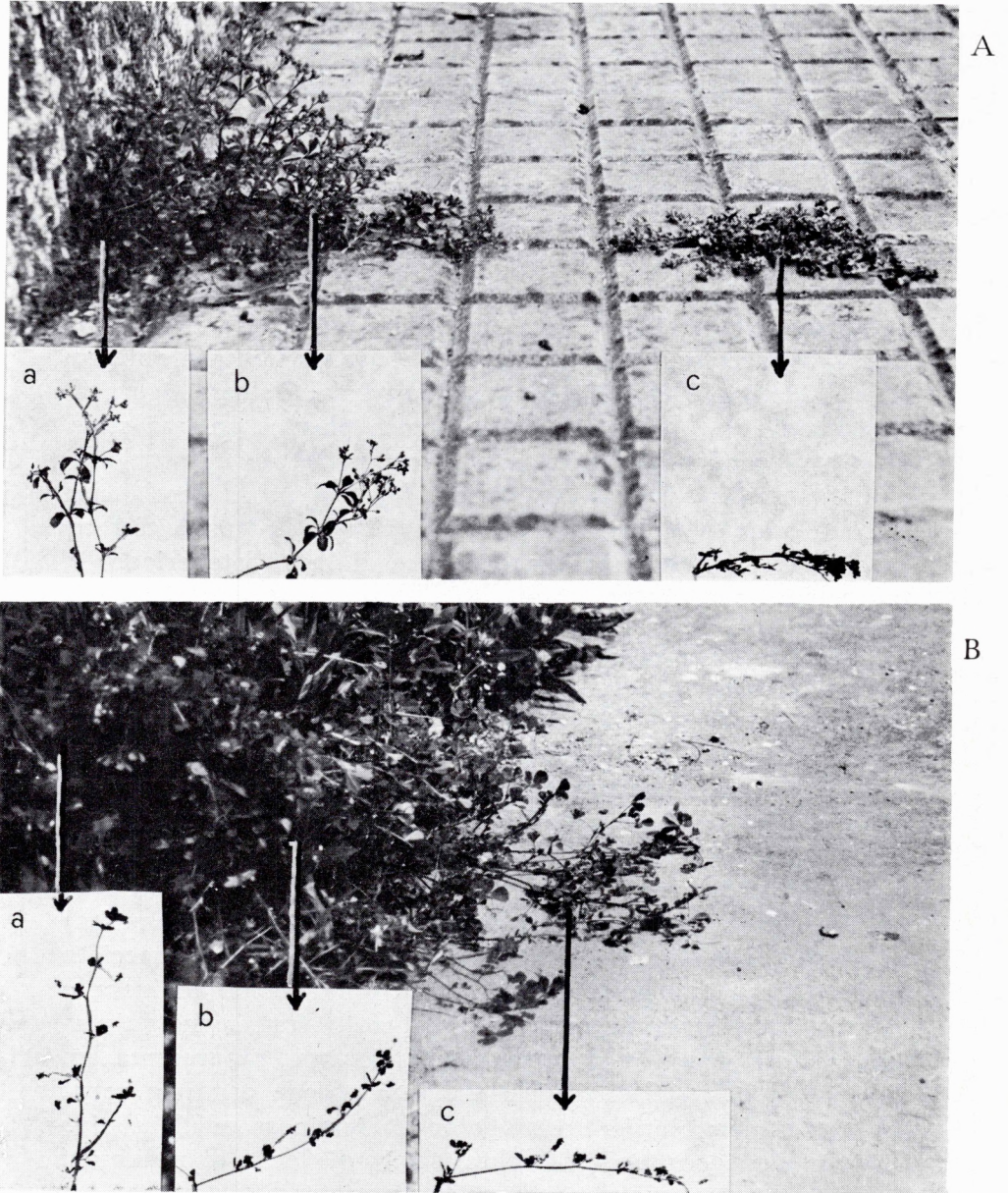


Fig. 1. - Piante di *Trifolium pratense* L. cresciute spontanee nei pressi dell'Istituto di Botanica di Napoli: a ridosso di un muro (A), in cespuglio (B). Nei riquadri (a, b, c) si evidenzia il portamento di fusti diversamente esposti alla luce per l'ombra prodotta dal muro (A), o dal cespuglio stesso (B). L'intensità di luce aumenta da (a) verso (c).

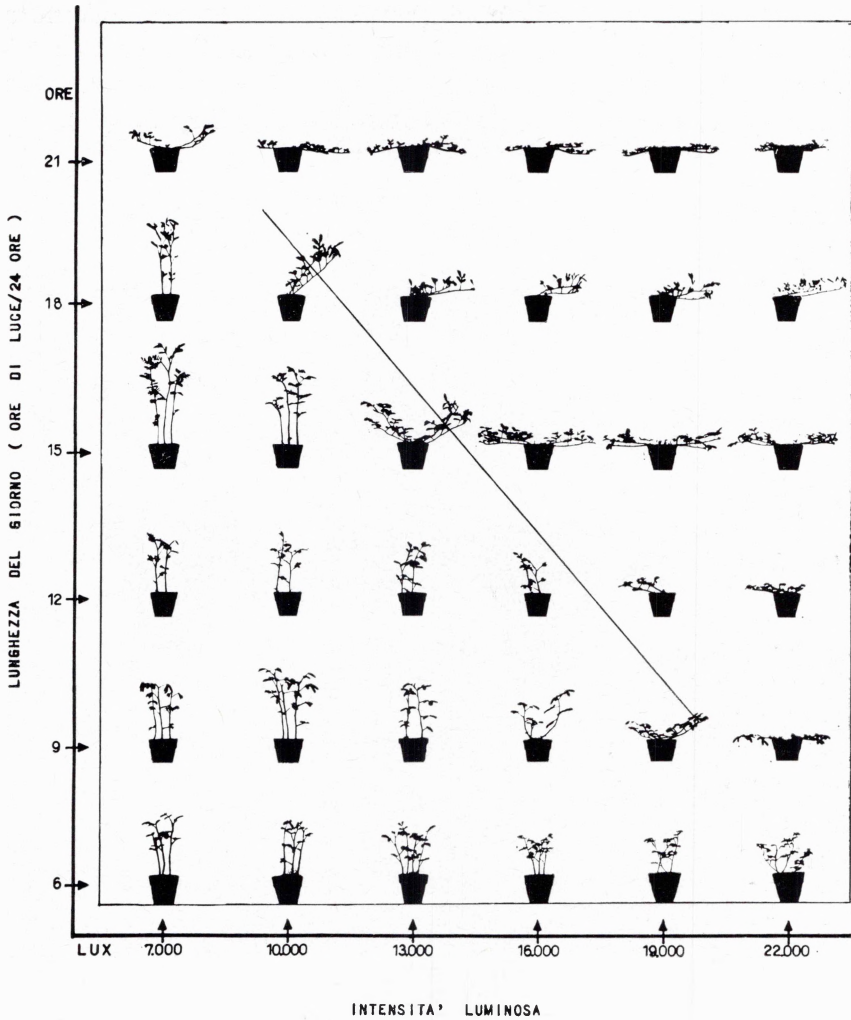


Fig. 2. - Effetto dell'intensità di luce e del fotoperiodo sul portamento del fusto in *Neptunia oleracea* Lour. Ciascuna pianta è stata fotografata dopo quattro settimane di trattamento all'intensità di luce e fotoperiodo indicati.

di *N. oleracea* ortotrope perché cresciute all'ombra (Fig. 3) (b) non mostrano sviluppo di rami laterali a differenza delle piante cresciute in piena luce (Fig. 3) (a). D'altra parte, in piante cresciute all'ombra, illuminando solamente la parte basale del fusto si osservava uno sviluppo di rami laterali che assumono porta-



mento plagiotropo, mentre la parte apicale tenuta all'ombra cresce ortotropa e senza rami laterali. Esponendo alla luce anche la parte cresciuta in ombra, si osserva la curvatura della regione apicale e lo sviluppo dei rami laterali (Fig. 3) (cd).

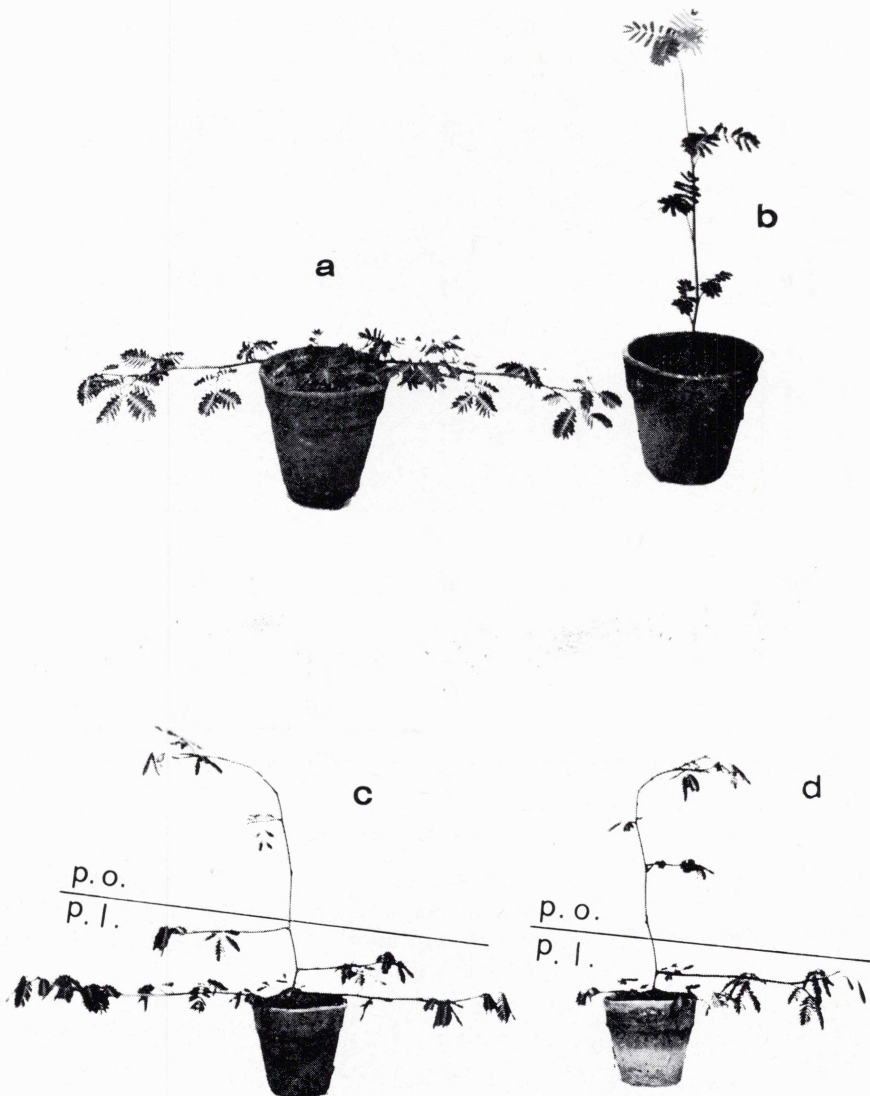


Fig. 3. - Portamento di *Neptunia oleracea* Lour. cresciuta in varie condizioni di luce: a) pianta cresciuta alla luce; b) pianta cresciuta all'ombra; cd) piante cresciute con le parti basali alla luce (p.l.) e parti apicali all'ombra (p.o.), le quali successivamente vengono esposte alla luce.

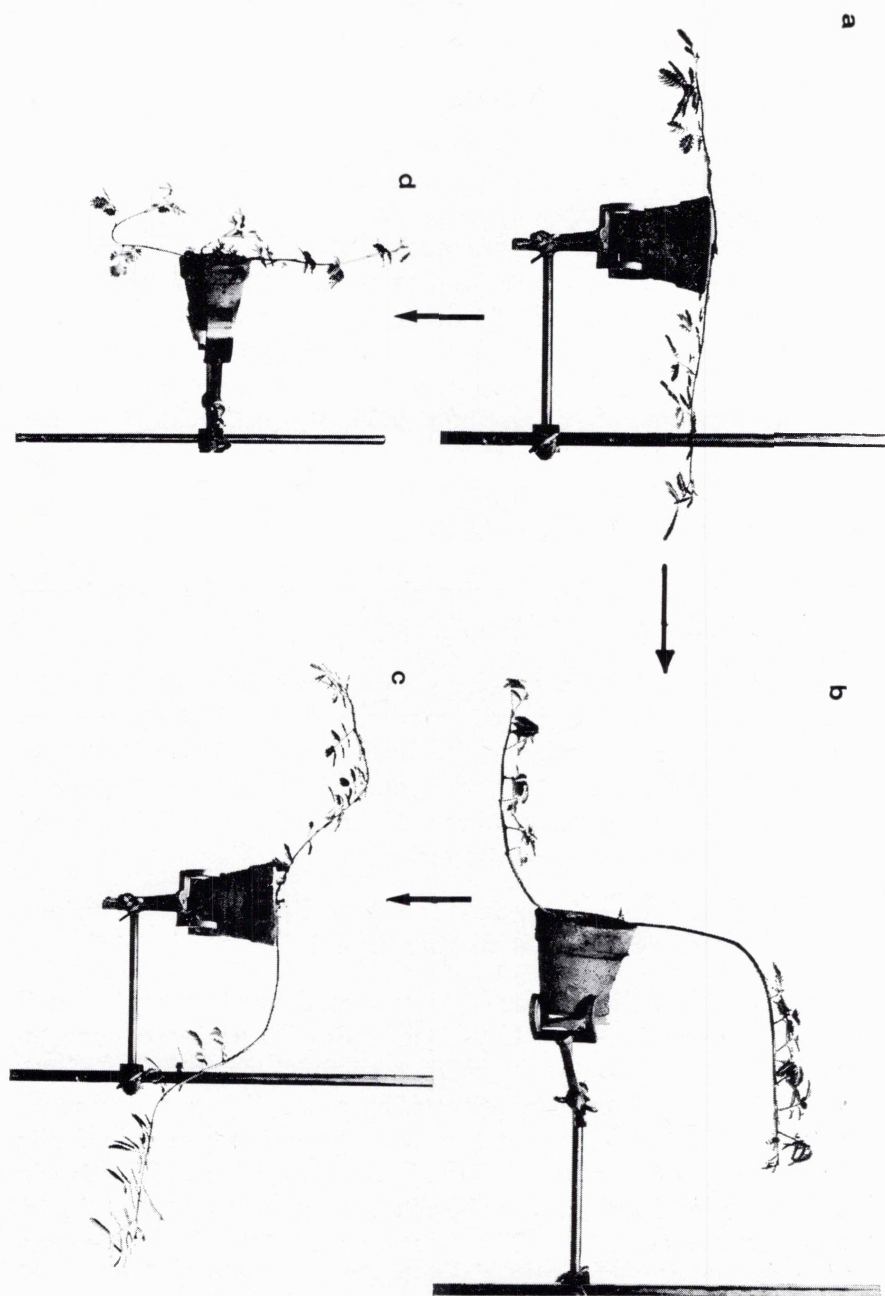


Fig. 4. - Sviluppo dei rami laterali di *Neptunia oleracea* Lour. al variare della posizione originaria del vaso: a) pianta cresciuta al sole plagiotropa in vaso tenuto in posizione normale; b) pianta come in (a), ma con vaso ruotato in modo da fare assumere ai rami della pianta una posizione verticale. La foto è stata scattata dopo 15 giorni; c) pianta riportata nella posizione originaria (a) e fotografata dopo 15 giorni; d) pianta cresciuta al sole, posta al buio come in (b) e fotografata dopo 15 giorni.

La Fig. 4 (a, b, c, d) mostra, come con opportuni accorgimenti tecnici si possa seguire lo sviluppo di rami di *N. oleracea* al variare della posizione originaria del vaso. Nella Fig. 4 (a): pianta a portamento plagiotropo con rami orizzontali; nella Fig. 4 (b): la stessa pianta ruotata in modo tale che i rami inizialmente assumevano una posizione verticale. Come si può osservare, i rami si curvano in modo tale da portarsi di nuovo in posizione plagiotropo. Per contro, riportando il vaso nella posizione originaria [Fig. 4 (c)], le parti dei rami che avevano assunto un portamento orizzontale nella Fig. 4 (b) si ritrovano verticali. Così, sottoposte allo stimolo plagiotropico, sviluppano ulteriori tratti formando una struttura a gradino. Nella Fig. 4 (d) la pianta cresciuta al sole viene posta al buio con rami verticali. Dopo 15 giorni, la pianta mostra uno sviluppo strettamente ortotropo per cui anche il ramo che era rivolto verso il basso manifesta il tipico geotropismo negativo.

Le Figg. 3 e 4 indicano che la curvatura dei rami è localizzata essenzialmente alle parti prossimali degli apici. Questa osservazione non poteva sfuggire al prof. Merola che realizzò una serie di esperimenti che tendevano ad evidenziare se vi erano e quali erano le regioni della pianta che contenevano il 'sensore' dello stimolo luminoso e fotoperiodico.

Nella Fig. 5 (a, b, c, d) viene mostrato l'effetto sull'induzione del portamento plagiotropo di vari organi (foglie ed apici).

Il risultato saliente che si ricava dall'esperimento è che il presunto 'sensore-trasduttore' dello stimolo luminoso deve essere localizzato a livello di foglie e di apici principali. Infatti, i rami senza foglie o senza apice mantengono il loro portamento ortotropo (Fig. 5) (d), mentre, invece, i rami o con sole foglie (Fig. 5) (c) o con solo apice (Fig. 5) (b) rispondono allo stimolo luminoso e fotoperiodico, sviluppando un portamento plagiotropo come il controllo. C'è ancora da notare che la risposta non è facilmente trasdotta dalla regione apicale o fogliare al resto del fusto e quindi della pianta in toto. Ciò spiega come la curvatura dei rami rimane localizzata nella zona prossimale dell'apice (o trasmessa molto lentamente) e che parti della pianta differentemente esposte hanno portamento diverso.



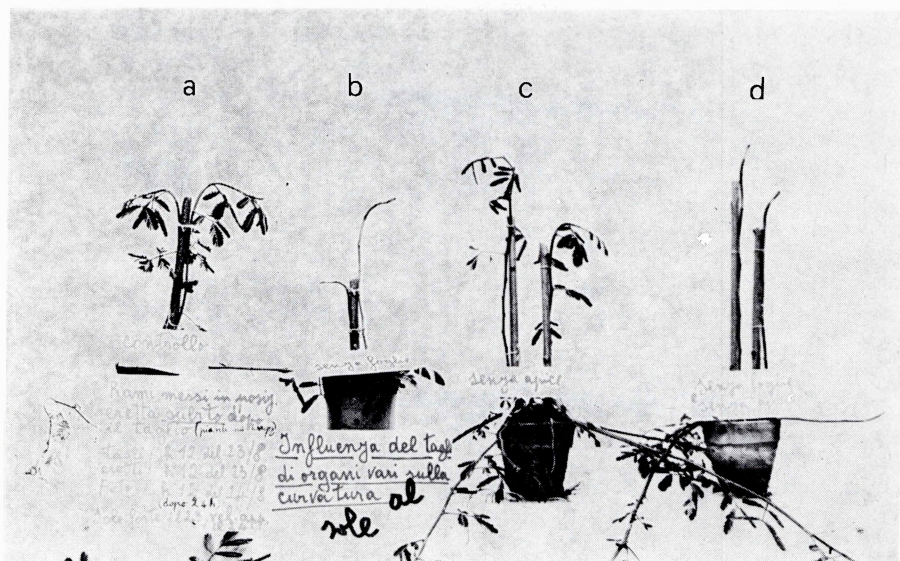


Fig. 5. - Effetto dell'asportazione di vari organi (foglie e apici principali) sulla curvatura dei rami di *Neptunia oleracea* Lour. cresciuti al buio ed esposti al sole: a) controllo; b) pianta senza foglie; c) pianta senza apici; d) pianta senza foglie e senza apici.

La Fig. 6 (a, b) mostra l'effetto della temperatura al buio sul cambiamento della posizione dei rami di *Neptunia oleracea*. I rami delle piante poste al buio, la sera, alla temperatura di 25 °C conservano il portamento plagiotropo per circa 10 ore, dopodiché, iniziando dalla regione apicale si attiva la transizione al portamento ortotropo (Fig. 6) (a). Ciò spiega perché in natura i rami di tale pianta non cambiano di posizione durante la notte. Tuttavia, questo evento si può verificare se la temperatura notturna aumenta poiché si riduce il tempo necessario per attivare la transizione dei rami verso il portamento ortotropo. A 30 °C tale fenomeno si manifesta già dopo 6 ore di buio (Fig. 6) (b). Questi esperimenti suggeriscono che alla base della risposta plagiotropica esiste un 'orologio biologico' che richiama il fitocromo. A temperatura inferiore l'orologio rallenta!

Le osservazioni sul plagiotropismo riportate per *Neptunia oleracea* Lour. vanno estese anche alle altre specie plagiotrope studiate (*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Polygonum aviculare* L., *Geranium robertianum* L., *Polycarpon tetraphyllum* L., *Eu-*

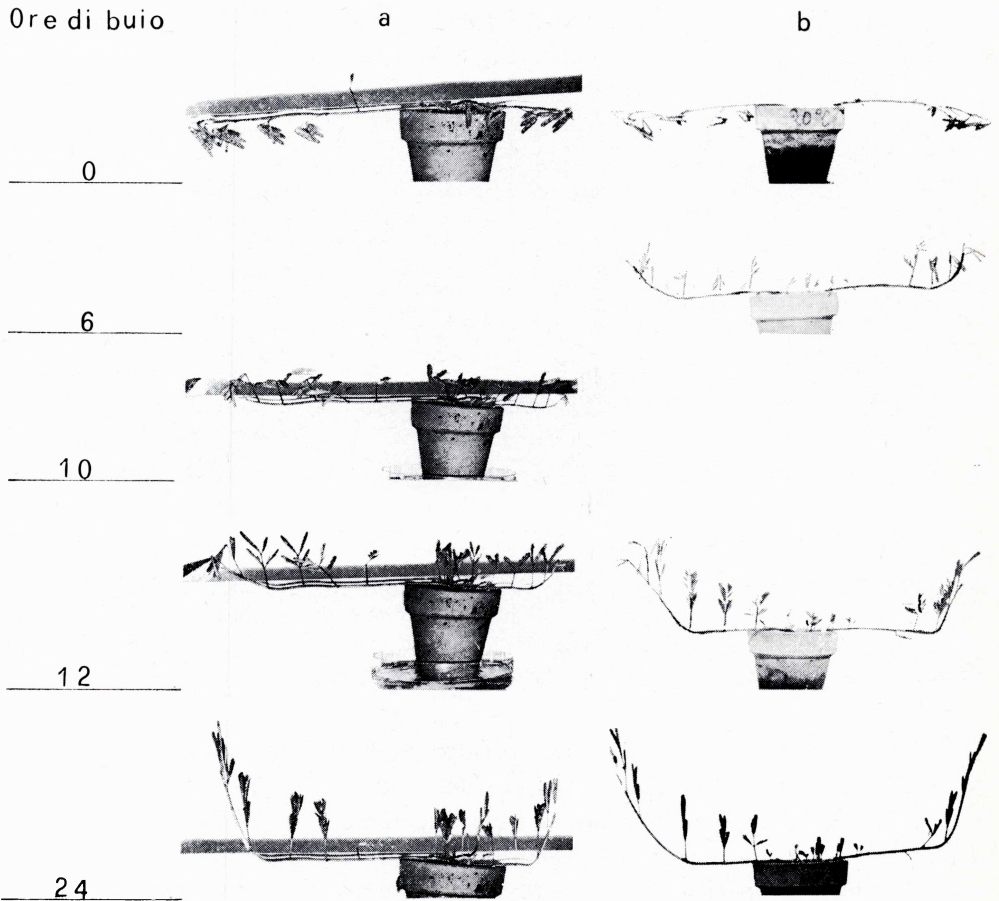


Fig. 6. - Effetto della temperatura al buio sulla perdita della risposta plagiotropica in *Neptunia oleracea* Lour. Le piante sono poste al buio la sera alla temperatura di 25 °C (a) e 30 °C (b), dopo una giornata in piena luce.

*phorbia maculata* L. e *Portulaca oleracea* L.). La Fig. 7, per brevità, esemplifica solamente l'effetto dell'intensità di luce a fotoperiodo costante (16 h) sul portamento di tali piante.

In conclusione, dai risultati esposti si può osservare che nelle specie plagiotrope studiate il fusto manifesta a basse intensità di luce un tipico geotropismo negativo. Pertanto, il plagiotropismo si può considerare come una modifica di questo



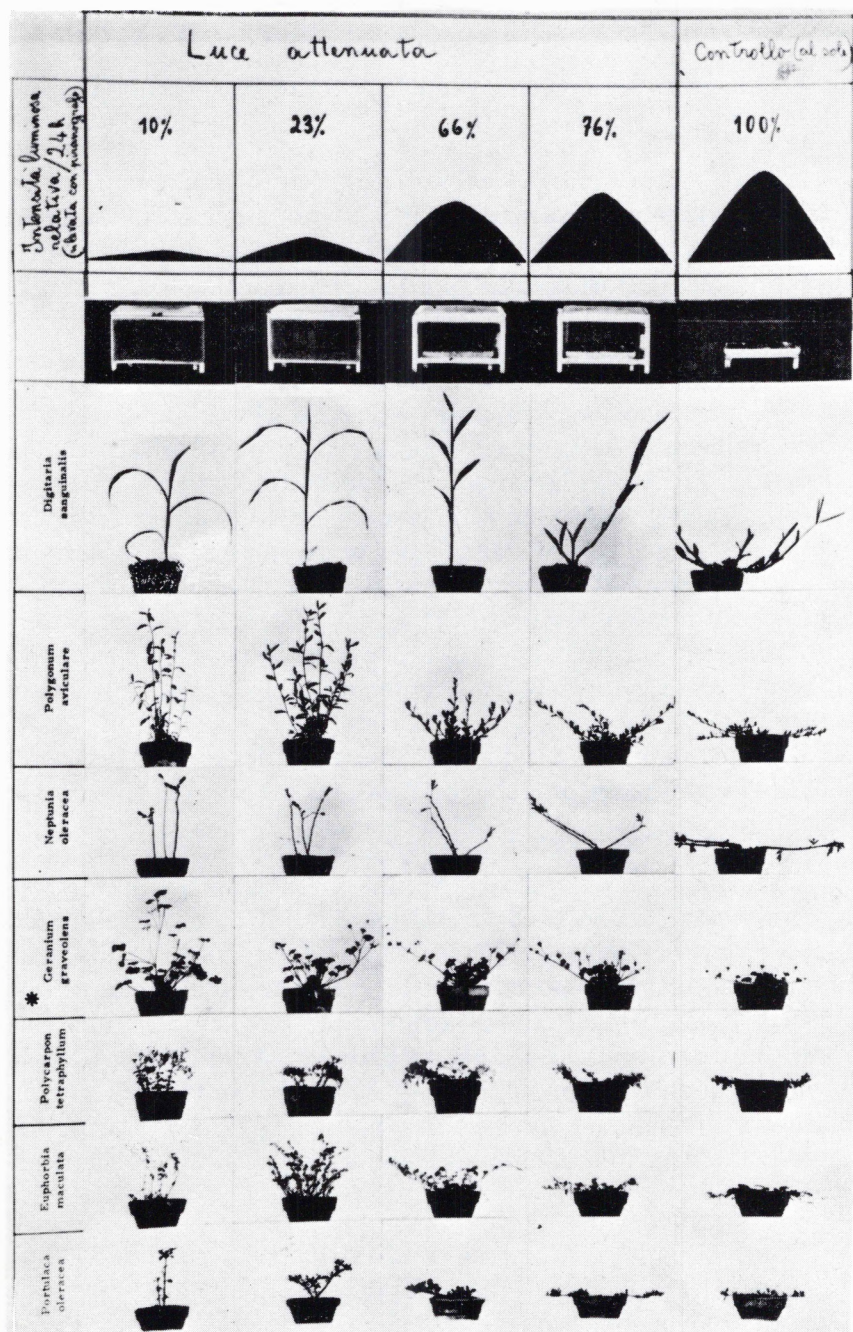


Fig. 7. - Figura riassuntiva sull'effetto dell'intensità di luce a fotoperiodo costante (16 h) sul plagiotropismo di: *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Polygonum aviculare* L., *Neptunia oleracea* Lour. *Geranium robertianum* L., *Polycarpon tetraphyllum* L., *Euphorbia maculata* L. e *Portulaca oleracea* L.

\* *Geranium robertianum*



comportamento fisiologico primario indotta dallo stimolo fototropico.

In analogia a quanto riportato per il fototropismo (CASTLE, 1965), il portamento risultante di una pianta plagiotropa dipende dall'interazione bilanciata tra i due stimoli: geotropico e fototropico. Così, il portamento obliquo del fusto in certe condizioni (Fig. 2), corrisponde ad una interazione in cui le intensità dei due stimoli sono paragonabili (BERGMAN et al., 1973).

La logica degli esperimenti suggerisce che il prof. Merola, aveva intuito che nelle specie studiate la risposta plagiotropica del fusto è un particolare tipo di risposta fototropica. I due fenomeni, infatti, risultano strettamente correlabili perché entrambi: 1) sono regolati dalla legge di reciprocità; 2) risultano da una interazione bilanciata tra stimolo geotropico negativo del fusto e stimolo luminoso; 3) hanno il fotorecettore localizzato nella regione apicale; inoltre, tale fotorecettore, mediando anche la durata della risposta plagiotropica (Fig. 6) sembra avere le proprietà di un sistema di tipo fitocromico (DENNISON, 1979). Pertanto, il fenomeno studiato si può considerare un caso particolare di fototropismo che può essere meglio definito come plagiofototropismo.

Lo stimolo fototropico e lo stimolo geotropico interagiscono perché controllano la distribuzione differenziale di auxine (ed altri ormoni) (DENNISON, 1979; WILKINS, 1979). Poiché anche nelle piante plagiotrope il portamento è determinato da interazione tra stimolo geotropico e stimolo luminoso possiamo arguire che il mediatore chimico sia ancora l'auxina. A tal proposito, la curvatura indotta dalla luce [Fig. 3 (c, d)] suggerisce che la concentrazione di auxina assume valori maggiori nelle regioni più esposte alla luce simulando una risposta fototropica negativa.

Come si è detto all'inizio, studi sistematici sul plagiotropismo, sono rari e riferiti essenzialmente all'apparato radicale (MEROLA, 1957a, 1957b, 1959a, 1959b; SHAW & WILKINS, 1973). D'altra parte in letteratura non sono riportati lavori sistematici sul portamento del fusto in specie plagiotrope. Di qui l'importanza e l'attualità del lavoro del prof. Merola.

## RINGRAZIAMENTI

Si ringrazia il prof Giuseppe Caputo Direttore dell'Istituto di Botanica di Napoli per l'incoraggiamento e la messa a disposizione del materiale lasciato dal prof. Aldo Merola. Un ringraziamento anche ai Colleghi dell'Istituto per i proficui suggerimenti.

## RIASSUNTO

Il lavoro discute una serie di esperimenti inediti effettuati dal prof. Aldo Merola, riguardanti l'effetto della luce sul portamento plagiotropo del fusto in alcune angiosperme (*Trifolium pratense* L., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Polygonum aviculare* L., *Neptunia oleracea* Lour., *Geranium robertianum* L., *Polycarpon tetraphyllum* L., *Euphorbia maculata* L. e *Portulaca oleracea* L.).

Al buio, il fusto di tali piante ha portamento ortotropo, mentre assume portamento plagiotropo alla luce. La risposta plagiotropica è strettamente dipendente dalla dose di radiazioni luminose.

Gli esperimenti indicano che il plagiotropismo del fusto dipendente da luce rappresenta un particolare caso di fototropismo, meglio definito come plagiofototropismo.

## BIBLIOGRAFIA

- BERGMAN K., A. P. ESLAVA & E. CERDÀ-OLMEDO, 1973. *Mutants of Phycomyces with abnormal phototropism*. Mol. Gen. Genet., 123: 1-16.
- CASTLE E. S., 1965. *Differential growth and phototropic bending in Phycomyces*. J. Gen. Physiol., 48: 409-423.
- DENNISON D. S., 1979. *Phototropism*. In: *Encyclopedia of plant Physiology. Physiology of movements*, pp. 506-566. HAUPT W. & M. B. FEINLEIB, Springer Verlag, Berlin.
- MEROLA A., 1957a. *Osservazioni sulla biologia e sulla ecologia dei vegetali viventi presso le fumarole*. Nota 1. *Termotropismo radicale e riscaldamento del terreno in Erica arborea* L. Delpinoa, 10: 5-20.
- 1957b. *Idem*. Nota II. *Lo sviluppo dell'apparato radicale in Myrtus communis cresciuto su terreno fumarolico*. Boll. Soc. Naturalisti in Napoli, 66: 31-34.

- 1959a. Idem. Nota III. *Gradienti termici del terreno e plagiotropismo della radice primaria in Plantago bellardi All.* dei terreni fumarolisi di Pantelleria. *Delpinoa*, n.s., 1: 3-22.
  - 1959b. *Ricerche sperimentali sui rapporti tra temperature del suolo e vegetazione nei terreni riscaldati.* *Delpinoa*, n.s., 1: 99-128.
  - 1960. *Plagiotropismo sperimentale nelle radici di Plantago psyllium L. coltivata su terreni riscaldati artificialmente negli strati profondi.* *Delpinoa*, n.s., 2: 21-25.
- SHAW S. & M. B. WILKINS, 1973. *The source and lateral transport of growth inhibitors in geotropically stimulated roots of Zea mays and Pisum sativum.* *Planta*, 109: 11-26.
- WILKINS M. B., 1979. *Growth-control mechanisms in gravitropism.* In: *Encyclopedia of Plant Physiology - Physiology of movements*, pp. 601-626, HAUPT W. & M. B. FEINLEIB, Springer Verlag, Berlin.