

Il modello architettonico di *Spartium junceum* L.

V. Ballerini¹, D. Neri², F. Zucconi² & E. Biondi¹

¹ Dipartimento di Biotecnologie Agrarie ed Ambientali, Università degli Studi di Ancona, Via Brezze Bianche, I-60132 Ancona; e-mail: biondi@popcsi.unian.it

² Dipartimento di Energetica, Università degli Studi di Ancona, Via Brezze Bianche, I-60132 Ancona; e-mail: neri@unian.it

Abstract

The architectural model of Spartium junceum L. The architectural model of *Spartium junceum* L. was studied stressing its diversity in plants of different physiological age. The first part of the study describes the phyllotaxis and the different types of shoots that are produced by the broom plants. The second part discusses the bud growth (vegetative or reproductive) in relation to the type of shoot and to the position along the axis, and finally the bud break organization. In the third part, the elongation rate and the total growth of the shoots are related to the architectural model, the physiological age, and the adaptive value. The leaves are opposite in all types of shoots or plant ages, being distances between leaves in a pair much smaller than that between pairs. Each successive pair of opposite leaves is arranged at a right angle to the previous pair. The distance between pairs of leaves is higher in the middle part of the shoot, so as inside the pair. Young individuals elongate more the primary shoots, producing a higher amount of sylleptic shoots, than older plants, while the latter have a higher percentage of bud break. Too many shoots in expanding young plants, each of which would be singly disadvantaged, could lead to a dilution of resources. Such a behavior can give to young broom plants architecture an adaptive value to compete with herbs in the early stages of the colonization of abandoned fields. Under these conditions, broom plants assume a soaring shape with an ovoid canopy. On the contrary, in senescent or adult individuals the proliferation of short shoots is favored in comparison with sylleptic growth and shoot elongation (low and uniform). Therefore, during the maturity the plant tends to assume an expanded shape with an external crown of short reproductive branches and an internal cavity whose dimensions increase with years.

Key-words: adaptive value, broom, bud break, phyllotaxis, plant canopy, sylleptic shoots.

Riassunto

Lo studio del modello architettonico di *Spartium junceum* L. viene presentato in relazione alla sua evoluzione nelle diverse età fisiologiche della pianta. La prima parte del lavoro descrive la fillotassi e i diversi tipi di ramo prodotti dalla ginestra. La seconda discute la diversa attitudine riproduttiva delle gemme in funzione del tipo di ramo e della posizione lungo l'asse, e il modello di germogliamento. Nella terza parte, la crescita dei germogli, intesa come velocità e allungamento totale, viene quantificata e discussa in funzione del modello architettonico, dell'età fisiologica e della capacità adattativa. La fillotassi è opposta in tutte le categorie di germogli ed età della pianta, essendo la distanza fra foglie all'interno del singolo palco costantemente molto inferiore rispetto a quella fra palchi successivi. Ogni coppia di foglie opposte è ruotata di 90° rispetto alla coppia precedente. Individui giovani privilegiano l'allungamento dei rami rispetto ad un elevato numero di gemme schiuse che diluirebbe le risorse su troppi centri di crescita, ciascuno dei quali risulterebbe singolarmente svantaggiato. Tale comportamento sembra vantaggioso per aumentare la competitività rispetto alle piante erbacee nelle prime fasi della colonizzazione di terreni abbandonati. In queste condizioni la ginestra assume una forma slanciata ed una chioma ovoidale. Al contrario gli individui adulti o senescenti privilegiano la formazione di un numero elevato di rami rispetto al loro allungamento che risulta ridotto ed uniforme. La pianta tende perciò a conseguire in maturità una forma architettonica espansa con una corona esterna di corti rami fioriferi e una cavità interna crescente negli anni.

Parole chiave: adattamento, chioma, fillotassi, germogli sillettici, germogliamento, ginestra.

Introduzione

Lo studio del modello architettonico della ginestra (*Spartium junceum* L.) viene affrontato in tre parti. La prima descrive i tipi di ramo e la fillotassi in piante di età fisiologica diversa (giovanile e matura) per verificarne l'evoluzione durante lo sviluppo ontogenetico. La seconda descrive il germogliamento e la diversa attitudine delle gemme in funzione del tipo di ramo e della posizione del nodo lungo l'asse in piante di diversa età fisiologica. La terza rappresenta la crescita dei germogli, intesa come crescita totale e velocità di allungamento, in piante di età fisiologica diversa.

Pur non affrontando direttamente il problema della formazione dello scheletro e della sua evoluzione nel ciclo vitale, il presente lavoro si propone, infine, di caratterizzare la crescita della parte aerea evidenziando alcuni vantaggi adattativi del modello architettonico di ginestra.

Tipi di ramo e fillotassi

Il modello architettonico di un albero rappresenta la dinamica di crescita ereditaria, determinata dall'attività programmata dei meristemi. Esso descrive morfologicamente l'allungamento degli assi e la disposizione dei meristemi e dei rispettivi organi derivati (Oldeman, 1979). Il modello architettonico può essere mantenuto dall'individuo per tutta la vita oppure subire grosse variazioni ed adattamenti, diventando la sua durata e il suo ruolo fonte di adattamento essi stessi (Oldeman, 1990).

Nel presente lavoro, il modello architettonico di ginestra, viene descritto a partire dall'unità di accrescimento (u.a.), ovvero dalle strutture, semplici o complesse, prodotte da un meristema primario in un unico periodo continuo di crescita. Comprende pertanto la crescita degli assi primari e secondari, e la ramificazio-

ne sillettica derivata da meristemi in grado di levare durante lo stesso ciclo di crescita in cui è avvenuta la loro formazione (Lauri, 1991).

Nella ginestra possono essere individuati tre diversi tipi di ramo (Fig. 1), indicati come "categorie":

a) RAMI PRIMARI - originati da gemme che hanno superato il periodo invernale, assimilabili ai rami prolettici come descritti da Oldeman (1979), ovvero ai rami che si originano dopo un riposo del meristema terminale;

b) RAMI SECONDARI BASALI - prodotti da gemme non visibili ad occhio nudo, poste alla base del germoglio primario in posizione dorsale (esterna) e protetti dalla parte persistente del picciolo fogliare alla cui ascella si trova il ramo primario;

c) RAMI SECONDARI SILLETTICI - prodotti lungo l'asse dei germogli primari, in posizione distale rispetto ai secondari basali, da meristemi ascellari delle foglie di nuova formazione (sillettici o anticipati veri; Champagnat, 1947). I rami sillettici presentano talora ordine superiore, potendosi formare anche a partire da meristemi ascellari di germogli secondari sillettici.

Tutti questi rami possono a loro volta presentarsi come vegetativi o fioriferi.

Materiali e metodi

La distribuzione delle gemme lungo l'asse (fillotassi) è stata analizzata separatamente nelle tre categorie di ramo. Inoltre, i rami sono stati prelevati in piante giovanili che non avevano ancora raggiunto la maturità sessuale e in piante mature. Questa distinzione ha permesso di studiare le differenze morfologiche tra i rami primari, secondari basali e sillettici in funzione del ciclo vitale della pianta, ovvero la presenza di un dimorfismo legato all'età fisiologica come riportato in numerose piante arboree ed arbustive (Neri, 1990). I rami fioriferi della ginestra producono fiori raggruppati in un racemo terminale.

Il lavoro è stato realizzato su due piante "giovanili"⁽¹⁾, intendendo con questo termine individui non ancora in grado di produrre stabilmente fiori (stadio giovanile; Zucconi, 1996) e su due piante "mature"⁽²⁾, in cui la

maggior parte dei rami produce fiori (stadio maturo). Per ogni tipo di pianta sono stati considerati almeno 15 rami primari, 15 secondari basali e 15 sillettici.

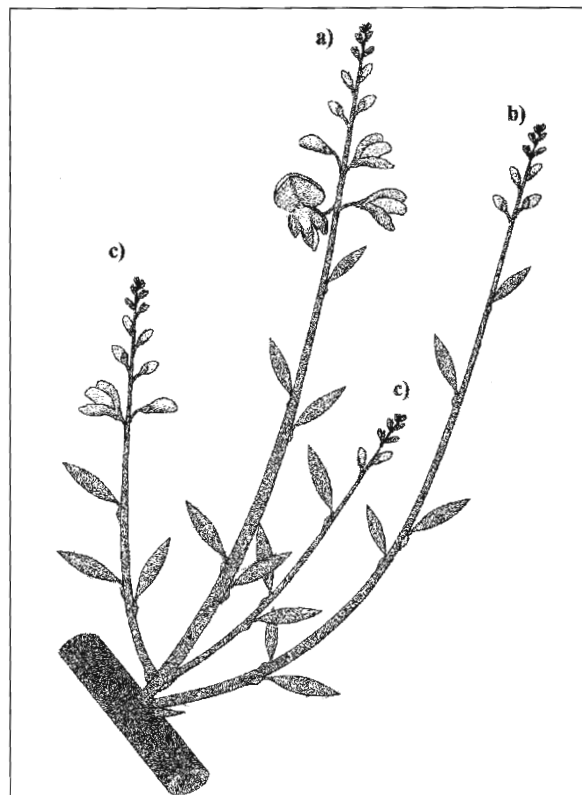


Fig. 1 - Esempio di unità di accrescimento (u.a.) complessa di ginestra che presenta tutte e tre le categorie di ramo; a) primario, b) secondario basale, c) sillettico

Durante il periodo di riposo vegetativo sono stati misurati i seguenti parametri:

- lunghezza totale per ogni categoria di ramo (in cm);
- distanza delle gemme dalla base del ramo (in cm);
- angolo di rotazione di ogni gemma intorno all'asse costituito dal ramo, considerando come zero la direzione del ramo di origine.

Le gemme sono state numerate a partire dalla base di ciascun ramo.

Osservazioni preliminari avevano evidenziato che la ginestra, pur avendo una disposizione delle gemme di tipo alterno, presenta una tendenza delle stesse a riunirsi a coppie, non senza una certa libertà, in "palchi" ruotati di 90° lungo l'asse. In effetti, gli angoli tra gemme di uno stesso palco hanno mostrato una tendenza a raggrupparsi intorno a 90° e 270° rispetto all'asse del palco precedente. Nel calcolo dell'aberrazione dell'angolo si è proceduto a sottrarre un angolo piatto da tutti i valori superiori a 180°.

⁽¹⁾ Le osservazioni sono state condotte nel 1994 all'interno di un'area permanente di studio situata a 755 m s.l.m sul monte Serra Santa a Fabriano (Ballerini, Biondi Calandra, 1997) sulle piante censite con i numeri 9 e 20 di età stimata in 5 e 4 anni rispettivamente, al termine della stagione vegetativa.

⁽²⁾ Queste piante sono comprese nella medesima area permanente di studio e catalogate con i numeri 31 e 33, di età stimata in 13 e 11 anni rispettivamente.

Per ciascuna delle 6 classi di ramo (primari vegetativi, primari fioriferi, secondari basali vegetativi, secondari basali fioriferi, sillettici vegetativi e sillettici fioriferi) sono stati calcolati:

- media e deviazione standard delle lunghezze totali;
- media e deviazione standard delle distanza dalla base della gemma vegetativa terminale;
- media e deviazione standard delle distanze tra le gemme;
- media e deviazione standard degli angoli di rotazione della prima gemma e delle successive;
- test F (analisi della varianza) per ognuna delle grandezze precedentemente indicate tra i rami vegetativi e fioriferi all'interno di ogni categoria di ramo.

Descrizione quali-quantitativa della filotassi

In Tab. 1 vengono presentati i dati riferiti alle lunghezze totali dei rami e della loro parte vegetativa. La disposizione delle gemme sui rami primari viene riportata nella Fig. 2, comprensiva degli angoli di rotazione fra palchi e nel palco.

Struttura del ramo

La misura delle distanze fra le gemme ha confermato l'esistenza di un'alternanza di internodi lunghi alcuni

centimetri (fra palchi) e brevi di alcuni millimetri (nel palco). E' interessante osservare che lungo l'asse del ramo, le distanze fra gemme nel palco presentano valori prima crescenti poi decrescenti a partire dalla base. Ciò potrebbe essere collegato alla variazione della velocità di accrescimento del germoglio durante la stagione vegetativa, a seguito della normale ciclicità di crescita.

Pur essendo stato rilevato un comportamento abbastanza costante nelle tre categorie di ramo, i sillettici si sono distinti per una distanza internodale molto elevata fin dal primo internodo, e per una distanza fra gemme del primo palco maggiore di quella delle altre categorie. Questo comportamento potrebbe essere collegato al fatto che i sillettici vengono generalmente a formarsi quando la velocità di crescita del primario è molto elevata (Neri *et al.*, 2001) e massima la distanza internodale. Questa coincidenza potrebbe essere anche causa della maggiore distanza tra le gemme del secondo palco nei rami secondari basali, la cui formazione è probabilmente contemporanea a quella del primo nodo dei rami sillettici.

La misura degli angoli di rotazione fra gemme ha confermato l'alternanza di valori attorno a 90° fra palchi e a 180° sul palco. Tale alternanza non è giustificabile con una distribuzione casuale dei dati, e le deviazioni standard non molto elevate fanno pensare che questa disposizione sia tipica della pianta. Solo i valori di rotazione della prima gemma mostrano una elevata

Tab. 1 - Lunghezza dei rami vegetativi e fioriferi: primari, secondari basali e sillettici

	Numero di rami		Lunghezza (cm)			Confronto p. F-test (*)
	vegetativi	riproduttivi	vegetativi	riproduttivi	media	
Ramo primario						
totale ramo	15	16	25,2 ± 13,0	25,1 ± 8,3	25,2	0,97
zona con gemme	15	16	22,4 ± 13,8	10,0 ± 3,5		
Ramo secondario basale						
totale ramo	15	15	19,2 ± 7,4	17,1 ± 7,8	18,2	0,46
zona con gemme	15	15	16,0 ± 7,6	10,2 ± 3,8		
Ramo sillettico						
totale ramo	15	30	20,6 ± 10,3	14,6 ± 6,1	17,6	0,02
zona con gemme	15	30	16,7 ± 11,0	7,4 ± 2,5		

* p.F-test = probabilità associata al test F dell'analisi della varianza.

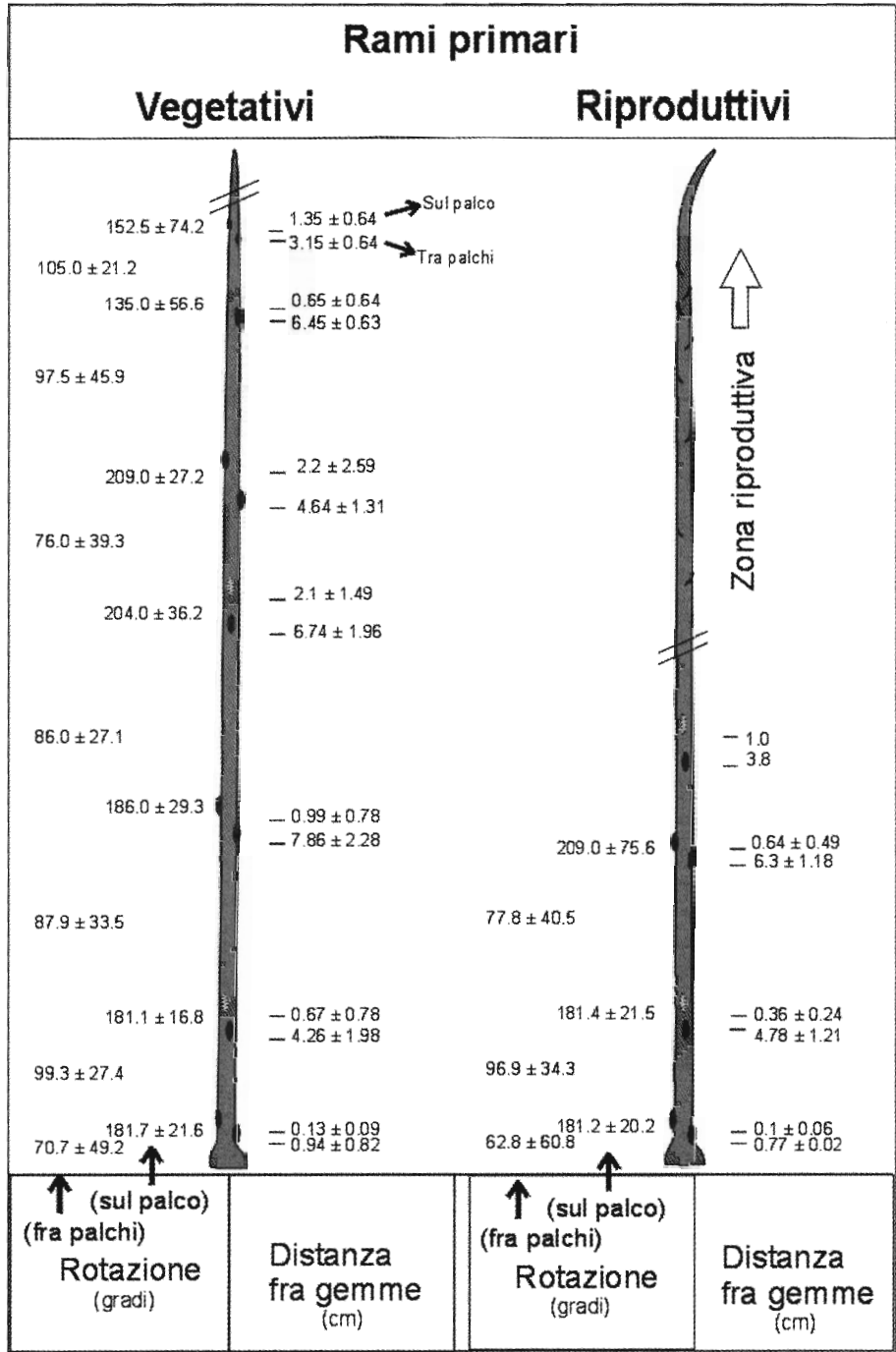


Fig. 2 - Modelli di rami primari vegetativi e riproduttivi

deviazione standard e valori piuttosto lontani dai 90°. Tuttavia questa aberrazione è probabilmente dovuta al sistema di misurazione. Infatti, tale ramo risulta spesso inclinato e ciò può aver generato la maggiore variabilità della misura di questo primo parametro.

Le osservazioni esposte suggeriscono per la ginestra il seguente modello: la fillotassi è di tipo alterno, ma la

pianta si comporta come se avesse gemme con disposizione opposta. Infatti, esse sono accoppiate a due a due, con una rotazione reciproca di 180°, in palchi a loro volta ruotati di 90°. L'uniformità di questi dati ci porta a ritenere questo modello valido per tutte le categorie di ramo esaminate, in piante giovani e mature. La pianta lascia comunque margini di variabilità alla propria fillotassi.

Categorie di ramo

Alcune differenze fra categorie di ramo sono risultate particolarmente significative: la lunghezza totale è generalmente maggiore nei rami primari, mentre le altre due categorie sono equivalenti; nei rami primari anche la zona dotata di gemme vegetative è risultata più lunga, in misura assoluta e in percentuale, rispetto a quella dei secondari basali e dei sillettici; la posizione del primo palco nei rami sillettici è risultata più lontana dalla base rispetto alle altre due categorie; i rami sillettici hanno mostrato le due gemme del primo palco più distanziate fra loro rispetto a quelle della stessa posizione delle altre due categorie; infine, la distanza tra le gemme all'interno del secondo palco è risultata maggiore nei rami secondari basali rispetto ai sillettici e in questi rispetto ai primari.

La porzione basale dei singoli rami ha mostrato evidenti diversità morfologiche nelle tre categorie, indicando una differente origine oltre che un diverso ritmo di crescita. In particolare, i rami secondari sillettici hanno mostrato il primo palco distanziato dalla base mentre le altre categorie no. Questo comportamento è da mettere in relazione all'origine dei rami sillettici che levano dal meristema ascellare prima della formazione dei nuovi meristemi ascellari del primo palco lungo il loro asse. Il meristema primario trascina quindi nella sua levata anche gli ascellari in formazione, allontanandoli dalla base di alcuni centimetri.

Al contrario l'origine dei rami primari e dei secondari basali è da attribuire in entrambi i casi a gemme ibernanti dotate di abbozzi fogliari, e relativi meristemi ascellari, preformati al momento della chiusura. In questo caso la distanza dalla base del primo palco risulta di pochi millimetri.

Si ritiene importante fare alcune considerazioni sulla lunghezza dei rami sillettici, in relazione alla loro

posizione sul ramo (Tab. 2). Infatti, in posizione basale i sillettici sono cresciuti maggiormente, mentre spostandosi verso l'apice la loro capacità di allungamento è diminuita. La parte terminale di ogni ramo vegetativo ha presentato solo abbozzi di gemme disposti in modo irregolare e con internodi raccorciati. E' stato infine riscontrato un processo di necrosi estiva dell'apice sui rami vegetativi per una lunghezza di alcuni centimetri.

Rami vegetativi e rami fioriferi

La lunghezza totale dei rami primari è risultata maggiore rispetto alle altre tipologie, indipendentemente dalla capacità riproduttiva. Per questo parametro, i rami vegetativi sono risultati molto simili a quelli fioriferi. Mentre, le piante giovanili hanno presentato rami secondari basali e sillettici più lunghi degli analoghi rami riproduttivi delle piante mature ed in numero maggiore (dato non rilevato). Questo maggiore vigore viene evidenziato anche dalla posizione del primo palco nei rami sillettici vegetativi, più distante dalla base del ramo primario rispetto a quella dei rami fioriferi (Tab. 1).

Nella Tab. 3 viene riportata la porzione di ramo fiorita in piante mature, espressa in percentuale della lunghezza totale nei diversi tipi di ramo.

Le piante mature hanno mediamente destinato alla produzione dei fiori circa la metà della lunghezza dei rami. Nei rami primari la porzione destinata al racemo terminale ha raggiunto il 60%. I rami secondari basali, che crescono solo in condizioni di elevato vigore o almeno di maggior vigore rispetto ai rami primari singoli, hanno presentato invece una minore propensione alla fioritura come ci si può aspettare in condizioni di forte vegetatività (Zucconi, 1996a, b; Zucconi, 2001). Una condizione intermedia è stata

Tab. 2 - Lunghezza totale dei rami e della porzione con gemme vegetative nei rami sillettici

	Posizione del sillettico sul ramo (1 = palco basale e 6 = palco apicale)					
	1	2	3	4	5	6
Numero rami secondari sillettici	21	16	3	3	1	1
Lunghezza media dei sillettici (cm)	19,0±8,9	15,7±8,0	13,5±5,9	11,9±3,3	10,6	10,9
Zona del ramo con gemme (cm)	12,6±9,4	9,5±7,1	6,7±2,2	6,1±1,4	6,7	6,0

Tab. 3 - Porzione del ramo fiorita, espressa come percentuale della lunghezza totale

		PORZIONE DEL RAMO FIORITA
CATEGORIA DI RAMO		(%)
rami primari		60,1
rami secondari basali		40,5
rami sillettici		50,5
MEDIA		50,3

riscontrata nei rami secondari sillettici che, se differenziati a fiore, hanno presentato solo un paio di gemme vegetative (Tab. 4).

I rami primari vegetativi hanno presentato il massimo carico di gemme e una distanza internodale intermedia. Distanza che si è ridotta fortemente nei rami primari fioriferi, così come il carico di gemme. I rami sillettici hanno mostrato la tipica conformazione di rami cresciuti in condizioni di notevole vigore: scarso numero di gemme, notevole lunghezza degli internodi e bassa efficienza riproduttiva. I rami secondari basali hanno mostrato caratteristiche intermedie fra i sillettici e i rami primari, denunciando una propria originalità e riconoscibilità che giustifica l'uso di un termine (secondario basale) specifico.

Germogliamento e crescita del ramo

Dopo aver analizzato la fillotassi e descritto la posizione delle gemme lungo l'asse, è stato affrontato

lo studio del potenziale di schiusura delle gemme e l'effettiva capacità di dare origine ad un germoglio in relazione alla forma della pianta.

Nella ginestra sono ricorrenti tre forme tipiche. La prima è caratterizzata da una o, raramente, più branche che originano una chioma ovoidale allungata verso l'alto (assurgente). La chioma ovoidale è riconducibile allo stadio giovanile del ciclo vitale, mentre la chioma più espansa è tipica della maturità (Zucconi, 1996b). Questa seconda presenta una chioma più ampia, espansa, con un maggiore numero di branche che sorreggono una fascia esterna di rami brevi, simile a una corona internamente cava. Una terza forma si riscontra in individui senescenti la cui chioma risulta spesso aperta e discontinua, probabilmente a seguito di schianti di alcune delle branche principali provocati dal vento o dalla neve. Le ramificazioni in questo caso sono terminali, corte e con un tipico aspetto a scopazzo.

Nella presente analisi sono stati presi in considerazione individui rappresentativi delle prime due forme, giovanile e matura. Non è stata analizzata la terza, in realtà in transizione verso la morte.

Metodologia di studio della schiusura delle gemme

L'indagine è stata condotta su rami prodotti da tre piante: la prima (ginestra 1) presentava una struttura tipicamente giovanile, fino all'estate precedente incapace di produrre fiori. La seconda (ginestra 2) presentava una forma ovoidale, ma con rami fioriferi, essendo una pianta già matura ma ancora fortemente vegetativa. La terza (ginestra 3) era sessualmente matura con la tipica struttura espansa degli individui di età avanzata (Tab. 5). Le osservazioni sono state condotte nel medesimo transetto permanente oggetto della prima parte di questo lavoro sperimentale.

Le tre categorie di ramo (primari, secondari basali e

Tab. 4 - Lunghezza degli internodi e numero di gemme nei diversi rami

	Lunghezza media dell'internodo (cm)		Numero medio di gemme	
	fra palchi	sul palco		
primari vegetativi	4,66	0,98	primari vegetativi	8,0
primari fioriferi	3,56	0,30	primari fioriferi	4,9
basali vegetativi	4,48	1,55	basali vegetativi	5,1
basali fioriferi	3,91	1,27	basali fioriferi	3,9
sillettici vegetativi	5,96	0,86	sillettici vegetativi	4,8
sillettici fioriferi	6,55	0,49	sillettici fioriferi	2,0

sillettici) sono state studiate separatamente. Si è ritenuta superflua la distinzione tra rami vegetativi e fioriferi, effettuata nel capitolo precedente, poiché al primo gruppo appartengono i dati riferiti all'individuo giovanile (1), mentre all'altro appartengono i dati riferiti agli individui maturi (2 e 3).

Su ciascuna pianta, all'inizio della stagione vegetativa del primo anno di osservazioni, sono stati contrassegnati sette germogli. Al termine del primo e del secondo anno, è stato rilevato il numero di meristemi che avevano prodotto un ramo. In tal modo sono stati distinti gli accrescimenti sillettici del primo anno da quelli prolettici del secondo anno. E' stata registrata anche la categoria del ramo originato da ogni meristema. Infine, è stato contato il numero medio di gemme per ramo su un campione di 6 rami per ogni categoria e in ogni pianta.

Risultati e discussione

Unità di accrescimento (u.a.) presenti nella pianta

Prima di affrontare il tema della schiusura delle gemme, viene mostrata la frequenza rilevata per ciascun tipo di unità di accrescimento e le diverse categorie di ramo presenti sulla pianta (Fig. 3).

L'unità di accrescimento più frequente è risultata composta dal solo ramo primario (60% di "a"). Solo una gemma su cinque ha prodotto tutte e tre le categorie di ramo nello stesso anno ("abc"). E' rilevante il fatto che esistono u.a. composte dal primario e dai secondari sillettici ("ac"), mentre non sono presenti u.a. con i primari uniti ai secondari basali, senza sillettici ("ab").

Nel capitolo precedente è stato suggerito che i rami secondari basali e i sillettici si sviluppano in condizioni di elevata crescita, possiamo ora aggiungere che i sillettici si sviluppano sempre quando il vigore è sufficiente a far levare i secondari basali. Il contrario non è vero, per cui la crescita dei secondari basali potrebbe richiedere in effetti un vigore iniziale maggiore rispetto a quello richiesto dai sillettici, e questo potrebbe giustificare la loro minore potenzialità riproduttiva.

Germogliamento nelle diverse categorie di ramo

Nelle Tab. 6 e 7 vengono confrontati il numero medio di gemme e le percentuali di germogliamento nei due anni nelle diverse categorie di ramo.

Il raggiungimento della maturità sessuale ha causato un brusco calo del numero di gemme formate per ramo, mediamente anche più corto, un fenomeno che diventa progressivamente più evidente durante l'invecchiamento dell'individuo. Passando con l'invecchiamento dalla forma architettonica ovoidale (individui 1 e 2) a quella espansa (individuo 3) è aumentata invece la percentuale di germogliamento.

In particolare, la pianta matura 2 che aveva da minor tempo superato la fase giovanile (chioma ancora ovoidale) si è differenziata nettamente dalla 3 (più vecchia) per numero di gemme portate dai rami primari, ma non per quello portato dalle altre due categorie, risultato di pari entità. Ciò sembra indicare che nella prima fase di maturità è maggiore l'investimento in gemme sul ramo primario, la categoria di ramo che risulta più efficiente nella fioritura.

In sintesi, i rami primari possiedono il maggior nu-

Tab. 5 - Caratteristiche degli individui osservati. L'età è riferita al termine della stagione vegetativa del 1994

Individuo	Forma della chioma	Maturità sessuale	Stadio fisiologico	Età stimata
1	ovoidale	non presente	giovanile	4
2	ovoidale	presente	matturo	11
3	semisferica	presente	matturo	13

Tab. 6 - Numero medio di gemme per ramo in individui e categorie diverse

NUMERO MEDIO DI GEMME PER RAMO				
Individuo	Primario	Secondario basale	Sillettico	Media per individuo
Giovanile (forma ovoidale)	9,0	5,5	3,8	6,1
Matturo (forma ovoidale)	6,0	3,8	2,0	3,9
Matturo (forma espansa)	3,8	3,7	2,0	3,2
Media categoria di ramo	6,3	4,3	2,6	

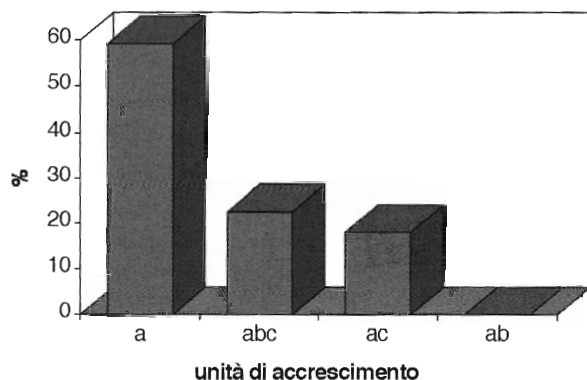


Fig. 3 - Unità di accrescimento, semplici o complesse, riscontrate sui 3 individui osservati. Le lettere identificano le diverse categorie di ramo: a) primari, b) secondari basali, c) sillettici

mero di gemme, la più elevata potenzialità di schiusura e sono gli unici a produrre sillettici nelle condizioni osservate. Il maggior numero di gemme dei rami secondari basali rispetto a quello dei sillettici, a parità di lunghezza, ne conferma la diversità di origine.

Inoltre, va notato che la percentuale di germogliamento più elevata in assoluto è stata quella dei rami primari dell'individuo più vecchio, che schiude la quasi totalità delle sue gemme, mostrando anche una certa capacità di emettere rami sillettici. Queste osservazioni suggeriscono per la ginestra un meccanismo di controllo della formazione dei sillettici con una soglia di vigore de-

crescente durante la vita dell'individuo. I rami secondari basali sono comunque più numerosi nelle piante giovani rispetto a quelle mature, confermando un comportamento indipendente da quello dei sillettici.

Germogliamento nelle diverse posizioni lungo il ramo

Il germogliamento viene riportato in figura 4, in base alla posizione dei meristemi e delle gemme lungo un ramo primario con numerazione progressiva a partire dalla base.

La posizione basale è risultata in grado di originare il germoglio secondario solo nella stagione di schiusura della gemma che origina il ramo primario; negli altri casi la gemma secondaria è rimasta latente senza schiudere nell'anno successivo. I secondari basali non hanno mai dato origine a secondari basali di ordine superiore e a sillettici.

Essendo i rami primari gli unici in grado di originare rami sillettici, viene riportato solo il loro andamento del germogliamento lungo l'asse. Questo studio ha confermato che nella porzione basale del ramo si ha la più alta percentuale di levata di meristemi in grado di originare i rami sillettici. Le percentuali di germogliamento sillettico sono risultate simili all'interno di ogni palco con andamento decrescente lungo il ramo. Ed infatti dal quarto palco non si è avuta generazione di secondari sillettici (Fig. 5).

Tab. 7 - Percentuali di germogliamento

RAMI		Pianta giovanile	Pianta matura (ovoidale)	Pianta matura (espansa)	Media per pianta
		%	%	%	%
Primari	I° anno	18,8	13,9	46,2	30,7
	II° anno	44,9	38,9	46,2	39,5
	totale	63,8	52,8	92,3	70,2
Secondari basali	I° anno	0,0	0,0	0,0	0,0
	II° anno	50,0	50,0	50,0	50,0
	totale	50,0	50,0	50,0	50,0
Sillettici	I° anno	0,0	0,0	0,0	0,0
	II° anno	44,1	53,8	81,0	53,8
	totale	44,1	53,8	81,0	53,8
Media per categoria di ramo	I° anno	8,1	11,0	21,1	
	II° anno	45,3	48,1	59,6	
	totale	53,4	59,1	80,7	

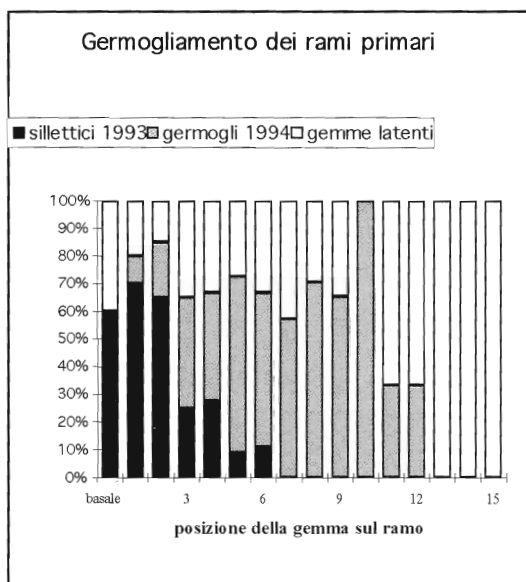


Fig. 4 - Germogliamento dei rami primari in funzione della posizione sul ramo

Una caratteristica comune a tutte le categorie di ramo è l'andamento sinusoidale della percentuale di gemme che rimangono latenti: si verificano tre massimi di latenza in corrispondenza della posizione basale, della parte centrale e di quella distale dei rami. Va ricordato che, nella loro parte terminale, tutti i germogli sono estremamente deboli, di consistenza erbacea, e nel periodo di siccità estiva i loro apici seccano e cadono. Nella parte distale sottostante l'apice le gemme spesso risultano appena abbozzate.

Questa alternanza fra zone caratterizzate da debole ed elevato potenziale di schiusura lungo il ramo richiama comportamenti simili rilevati sul pesco, dove esiste un'attitudine a germogliare "ad onde", probabilmente legata ad una differente dormienza delle gemme nelle varie posizioni (Sabbatini *et al.*, 1994).

Il fatto di avere una zona con elevato potenziale di schiusura delle gemme nella parte basale il primo anno

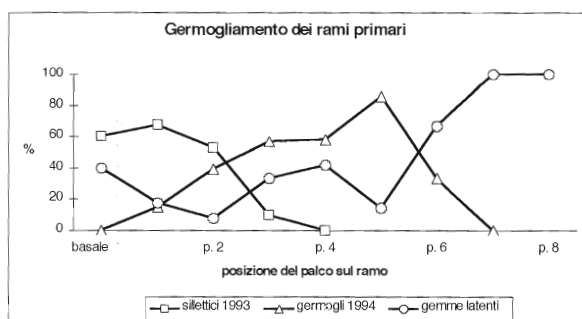


Fig. 5 - Germogliamento dei rami primari in funzione della posizione sul ramo

e un'altra nella parte medio-distale (il secondo), induce a pensare che la specie possa avvantaggiarsi di due diverse modalità di crescita. Può innalzarsi alla ricerca della luce sfruttando le gemme medio distali dei rami primari se si verifica una forte competizione tra gli individui con una riduzione di vigore (forma a corona ed infine a scopazzo); oppure occupa la maggiore superficie possibile, allargandosi, se gli individui sono isolati e nello stadio di espansione, con il germogliamento sillettico delle gemme prossimali e assumendo la forma ad ogiva.

Accrescimento dei rami

Si completa lo studio dell'individuo descrivendo il ciclo annuale di accrescimento dei rami. Obiettivo particolare è stato quello di determinare i rapporti di forza all'interno dell'unità di accrescimento e la loro variazione nel tempo, allo scopo di verificarne l'influenza sull'architettura della pianta.

Materiali e metodi

Questa parte della ricerca è stata realizzata sugli stessi individui considerati nella prova precedente (capitolo 2). Prima dell'inizio della stagione vegetativa 1993 su ogni pianta sono state contrassegnate 7 gemme rappresentative delle diverse posizioni sulla chioma. Nel periodo compreso tra metà febbraio e fine ottobre, su ciascun germoglio originato dalle gemme osservate è stata misurata la lunghezza in centimetri, ad intervalli variabili tra i 7 ed i 25 giorni. Gli intervalli più brevi sono stati utilizzati quando la velocità di accrescimento della pianta era più elevata (da marzo a giugno).

Anche in questo caso sono stati considerati separatamente i dati relativi alle tre piante (giovani e mature) ed alle diverse categorie di ramo. I rami sillettici sono stati distinti a seconda della posizione della gemma da cui erano originati; sillettici 1 e sillettici 2 sono stati denominati i rami formati dal primo palco di gemme, sillettici 3 quelli formati da tutti i palchi successivi, in quanto presenti in numero limitato.

Risultati e discussione

La Fig. 6 mostra l'andamento degli allungamenti delle diverse categorie di ramo nel tempo, indipendentemente dal tipo di pianta. Sono evidenti tre ritmi di accrescimento diversi. Il più precoce è quello del ramo prima-

rio, seguito dopo 7-8 giorni da quello del secondario basale e poi dai sillettici 1 e 2 originatisi dal primo palco. Un accrescimento più tardivo ha caratterizzato lo sviluppo dei sillettici provenienti da posizioni maggiormente distali (sillettici 3). Quest'ultimo accrescimento è avvenuto mediamente 20 giorni dopo l'inizio della crescita dei primari.

Essendo molto diverse le epoche di germogliamento che hanno originato le tre categorie di ramo, i ritmi di crescita dei rispettivi germogli sono stati influenzati in modo diverso dalle condizioni ambientali nei due successivi anni di studio.

Si può notare che i rami primari nel 1993 hanno raggiunto una lunghezza maggiore di quelli del 1994, mentre è stato rilevato un fenomeno inverso per i rami sillettici. Questi ultimi nel 1994 hanno superato in lunghezza addirittura i rami primari (Tab. 8). In questo secondo anno, il mese di marzo è stato caratterizzato da una notevole siccità nell'area di studio, con 2 mm di pioggia in totale, mentre in aprile si sono avute precipitazioni elevate, pari a 109,2 mm⁽³⁾.

Evidentemente i rami primari, che si sono sviluppati per primi, hanno risentito in modo maggiore della scarsità di pioggia, mentre i rami sillettici hanno potuto godere delle abbondanti precipitazioni riscontrate nel mese di aprile, cioè nel periodo immediatamente precedente la loro massima crescita. Questo andamento ha permesso loro di esercitare una forte competizione con i primari, e impedito a questi ultimi di raggiungere una posizione dominante nell'unità di accrescimento.

Nel 1993, anno in cui le precipitazioni sono state di 51,6 mm in marzo e 77 mm in aprile, questo fenomeno non si è verificato e il ramo primario ha potuto estrinsecare al meglio la sua funzione di controllo all'interno dell'unità di accrescimento. Ciò ha determinato un notevole livello di competizione e gerarchie fra i rami in accrescimento, in cui hanno prevalso i primari avvantaggiati dall'aver iniziato il ciclo di crescita prima delle altre categorie.

Va ricordato che, essendo la crescita di tipo determinato in tutte le categorie di ramo della ginestra, l'apice non può attuare un forte e costante controllo sui meristemi sottostanti per tutta la stagione vegetativa. Il ramo primario può riuscire a dominare le altre categorie solo per un breve periodo, dopo di che i sillettici e i basali possono prendere il sopravvento, essendo maggiori di numero. Ciò è evidente in particolare nel caso in cui i primari vengano danneggiati da condizioni cli-

matiche sfavorevoli o da altre cause biotiche e abiotiche.

I due sillettici del primo palco (1 e 2) sono cresciuti con lo stesso ritmo dimostrando ancora una volta di essere fisiologicamente equivalenti.

Nelle Fig. 8, 9 e 10 sono stati riportati i comportamenti dei rami di ogni singola categoria nelle tre piante.

La pianta giovanile (pianta 1) ha presentato una maggiore lunghezza finale e un periodo di crescita più esteso di 1-2 settimane in tutte le categorie di ramo. Le due ginestre mature si sono comportate in modo piuttosto simile fra loro, anche se l'individuo 3, che possiede una chioma espansa, ha dimostrato una maggiore uniformità fra le diverse categorie di ramo.

Sembra quindi che gli individui giovani privilegino l'allungamento dei rami rispetto ad un germogliamento elevato che potrebbe diluire le risorse su troppi centri di crescita, ciascuno dei quali singolarmente svantaggiato. Tale comportamento può risultare indispensabile per aumentare la competitività rispetto alle piante erbacee nelle prime fasi della colonizzazione di terreni abbandonati. In queste condizioni la ginestra assume una forma architetonica slanciata ed una chioma ovoidale.

Al contrario gli individui adulti o senescenti privilegiano la formazione di un numero elevato di rami rispetto al loro allungamento che risulta uniforme nelle diverse categorie. La pianta tende perciò a conseguire in maturità una forma architetonica espansa con una corona esterna di corti rami fioriferi e una cavità interna crescente negli anni.

Tab. 8 - Confronto tra la lunghezza dei rami in due anni consecutivi

LUNGHEZZA DEI RAMI		
	1993	1994
Primari	25,2	16,0
Secondari basali	18,2	15,3
Secondari sillettici	11,5	17,3

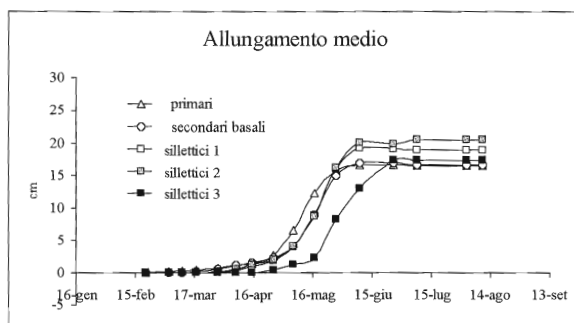


Fig. 6 - Allungamenti, velocità ed accelerazioni nelle categorie di ramo osservate nel 1994

⁽³⁾ I dati pluviometrici sono riferiti alla stazione di Fabriano, la più vicina all'area permanente di studio.

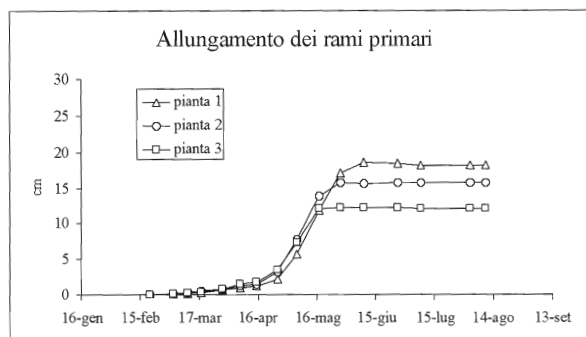


Fig. 7 - Descrizione dell'accrescimento dei rami primari nelle tre piante nel 1994: pianta 1= giovanile, pianta 2=matura ovoidale, pianta 3= matura espansa

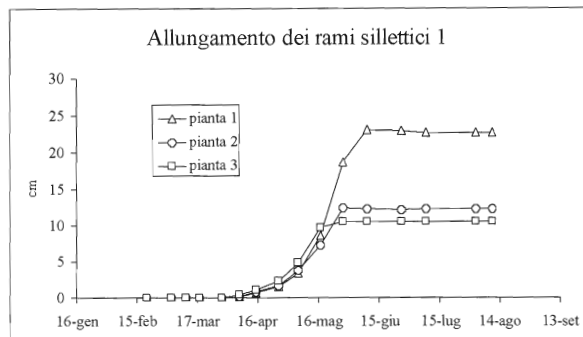


Fig. 9 - Descrizione dell'accrescimento dei rami sillettici sviluppati dalla prima posizione del primo nodo di rami primari nel 1994

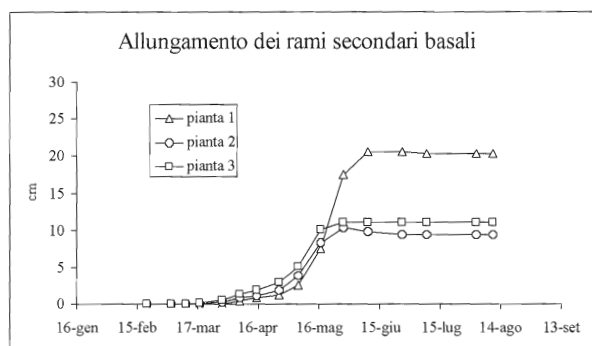


Fig. 8 - Descrizione dell'accrescimento dei rami secondari basali nelle tre piante nel 1994

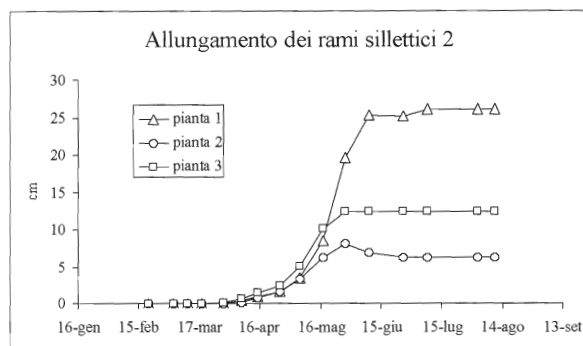


Fig. 10 - Descrizione dell'accrescimento dei rami sillettici sviluppati dalla seconda posizione del primo nodo di rami primari nel 1994

Bibliografia

- Ballerini V., Biondi E. & Calandra R., 1997. Structure and dynamic of *Spartium Junceum* L. population in central Apennines (Italy). Coll. Phytosoc. XXVII: 1072-1096.
- Champagnat, 1947. Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. Rev. Hort. 30: 335-341.
- Lauri P. E., 1991. Données sur l'évolution de la ramification et de la floraison du pêcher (*Prunus persicola* (L.) Batsch) au cours de sa croissance. Ann. Sc. Naturelles, Botanique, Paris, 13^e série (11): 95-103.
- Neri D., 1990. Giovanilità e ringiovanimento delle piante arboree. Frutticoltura 12: 69-73.
- Neri D., Papachatzis G., Sabbatini P. & Zucconi F., 2001. Formazione dei rami anticipati nel melo. Frutticoltura 5: 31-36.

- Oldeman R. A. A., 1979. Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. Ecol. Plant. 14 (3): 289-312.
- Oldeman R. A. A., 1990. Forest: elements of silvology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: pp 605.
- Sabbatini P., Neri D. & Zucconi F., 1994. Dinamica della dormienza nel ramo. Atti delle II Giornate Scientifiche SOI, San Benedetto: 11-12.
- Zucconi F., 1996a. Fisiologia sistemica della pianta - In: "Metodi innovativi di allevamento dei fruttiferi a ridotta richiesta di manodopera". Spazio Verde, Padova: 11-54.
- Zucconi F., 1996b. Formazione dello scheletro nelle piante arboree. In: "Metodi innovativi di allevamento dei fruttiferi a ridotta richiesta di manodopera". Spazio Verde, Padova: 55-95.
- Zucconi F., 2001. Fundaments of plant cybernetics. Rivista di Biologia / Biology Forum 94: 161-176.