

IL GERMOGLIO

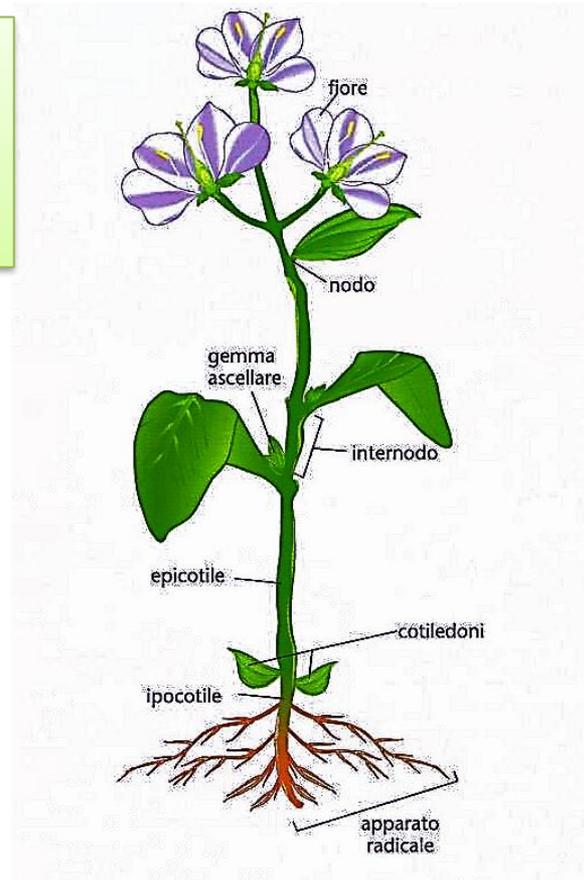


Cos'è il germoglio?

È l'insieme del **fusto**
e delle sue
appendici laterali



Bulbi

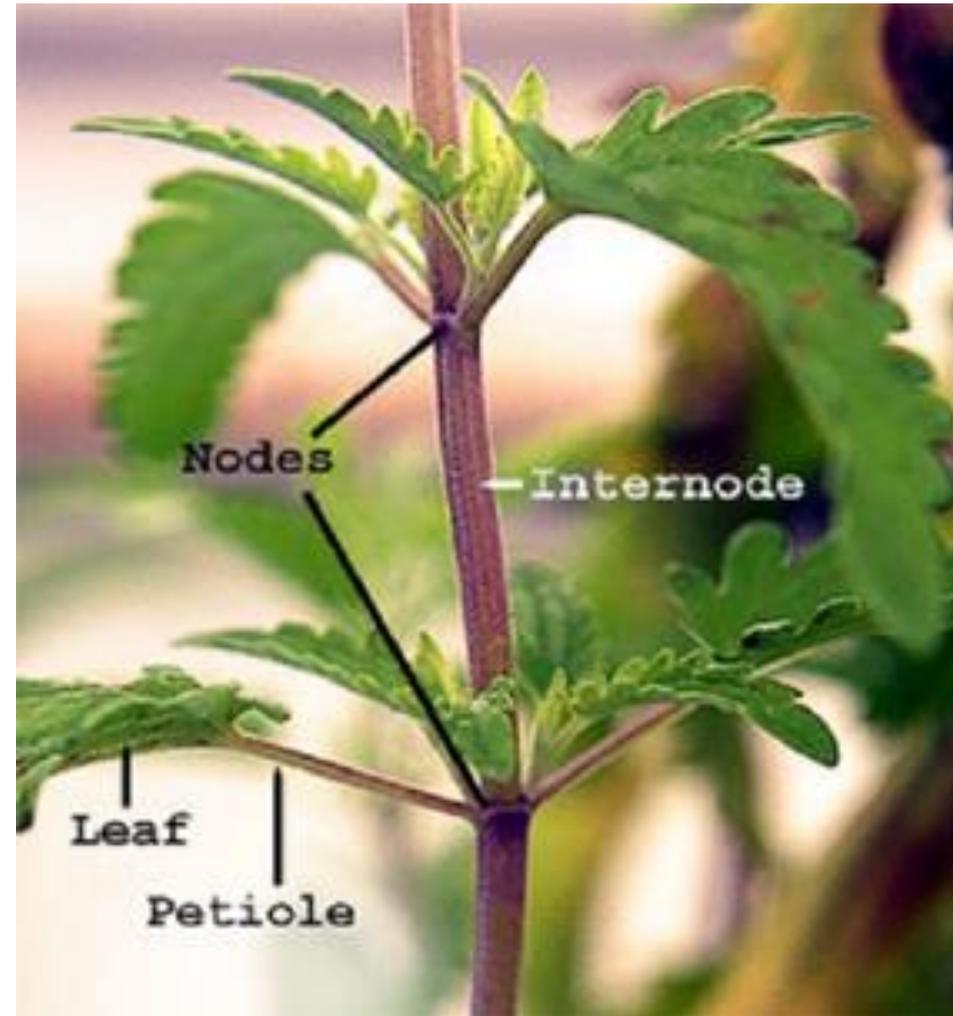
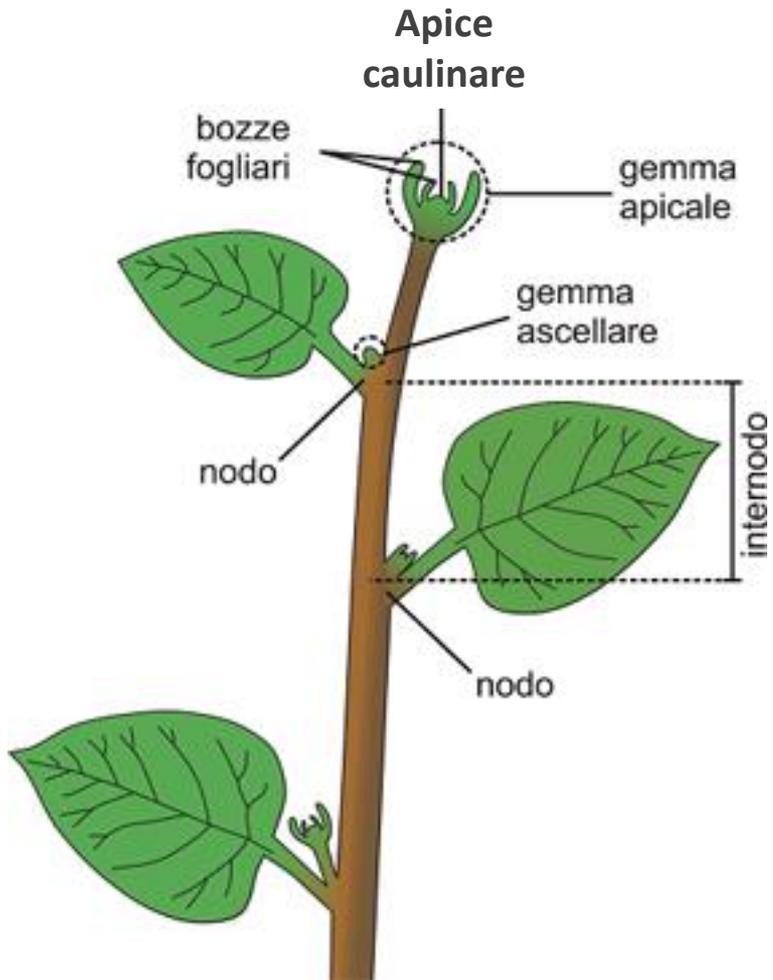


È la porzione
generalmente aerea
della pianta

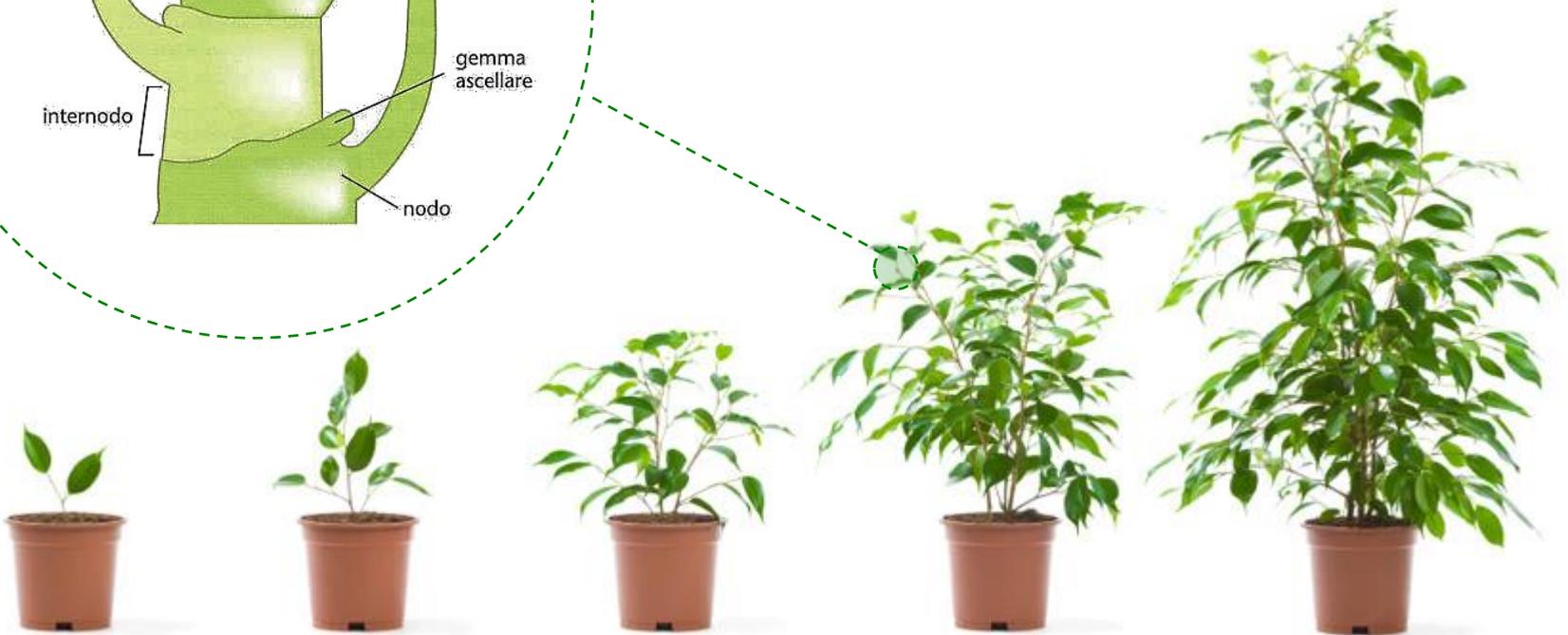
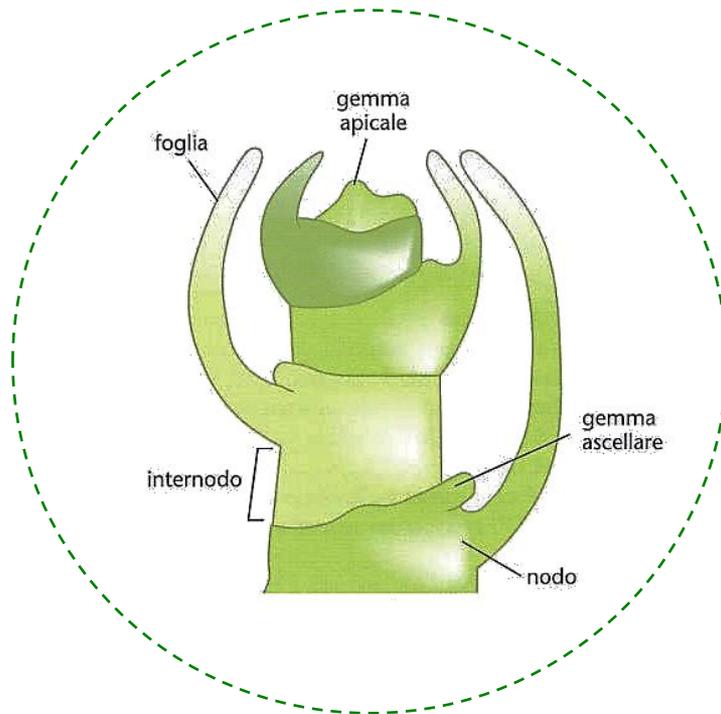


Tuberi

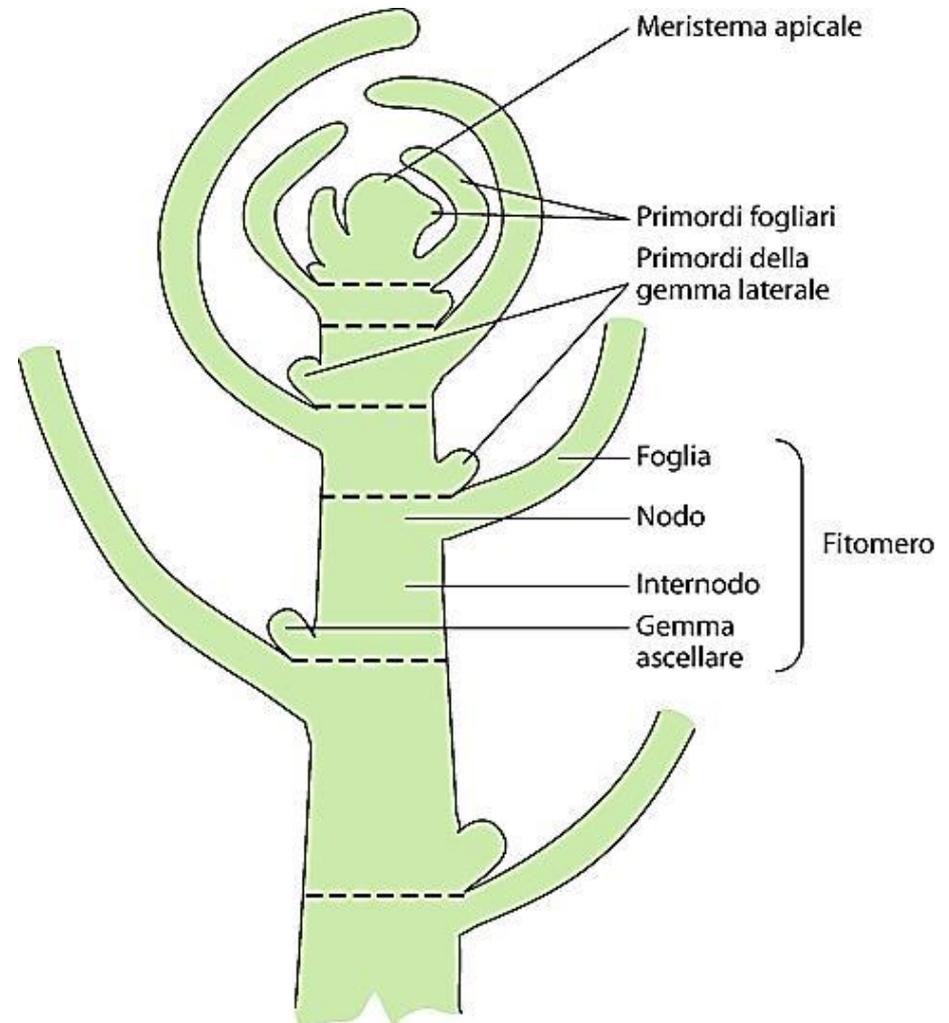
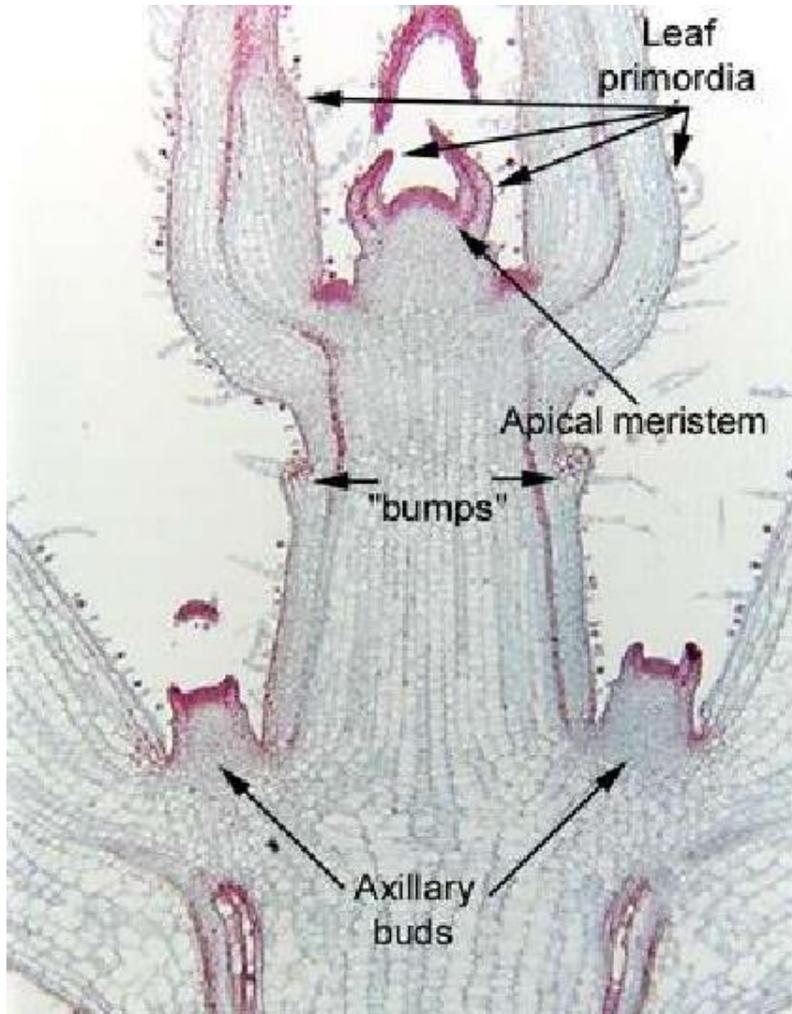
La morfologia del germoglio



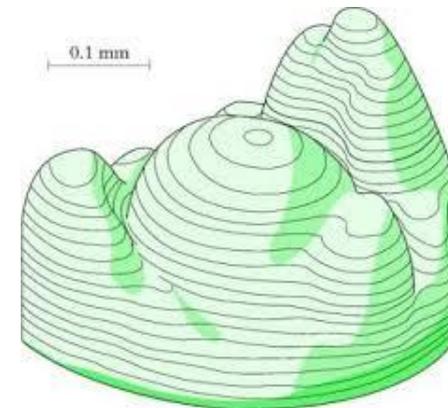
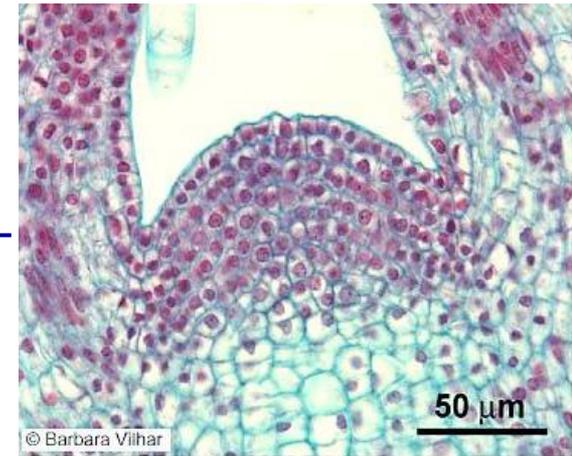
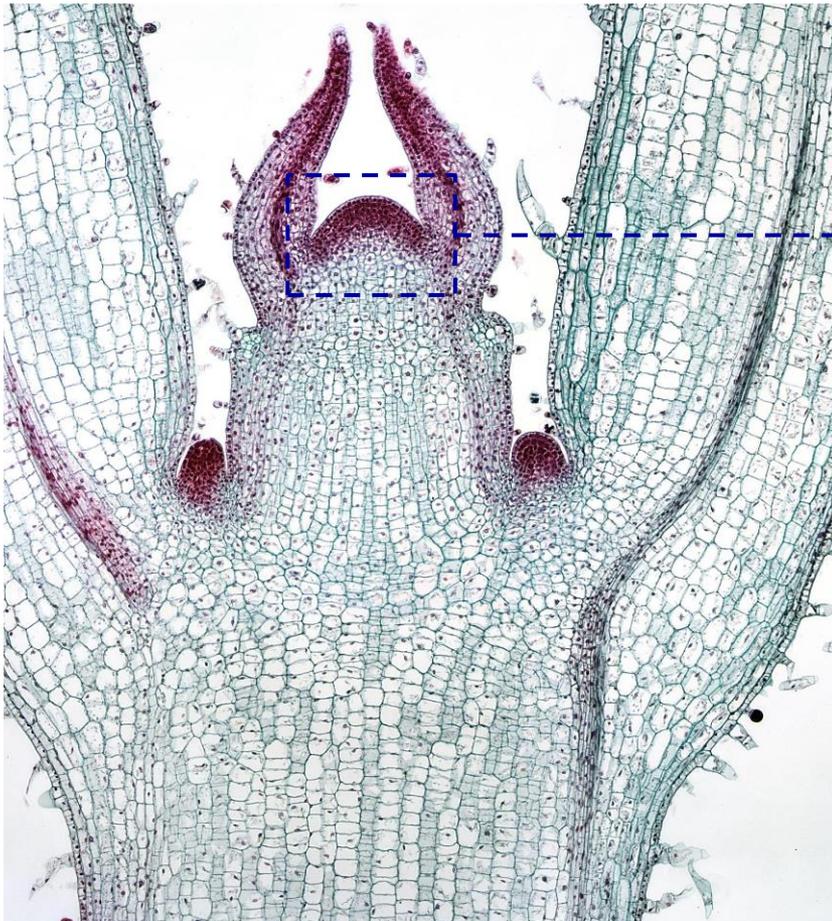
Il germoglio presenta crescita **continua**



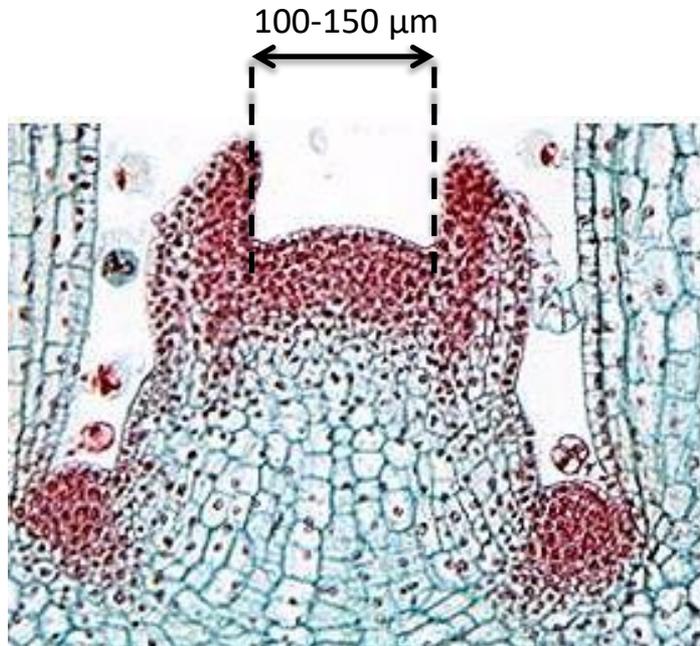
Il germoglio presenta crescita modulare



La crescita continua e modulare è legata all'attività mitotica delle cellule del meristema apicale



Il meristema apicale caulinare non è visibile ad occhio nudo



Perché ha **dimensioni micrometriche**

Perché è **protetto da bozze fogliari** (foglie in via di sviluppo)



L'apice caulinare è formato da due
tipologie di **cellule meristematiche**

Iniziali

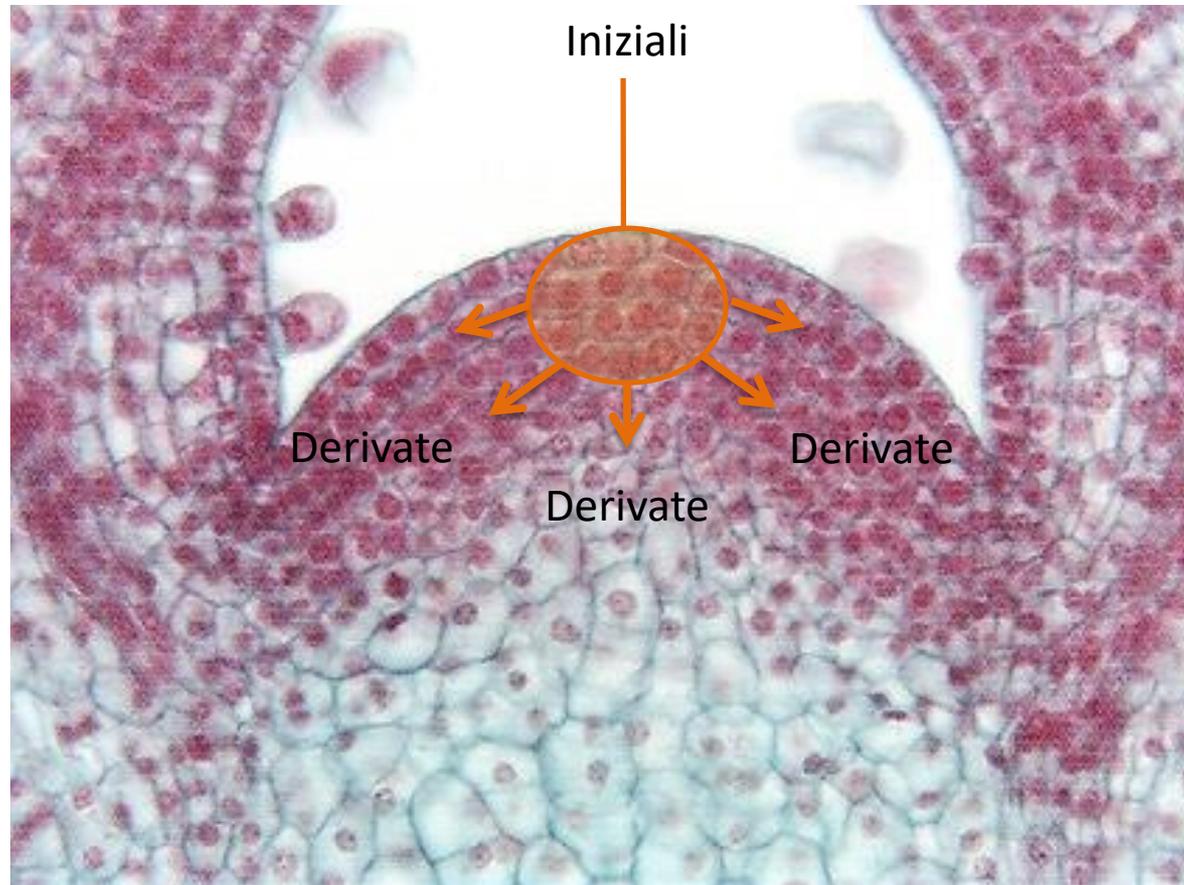
Destinate a rimanere meristematiche per tutta la loro esistenza
Lenta proliferazione



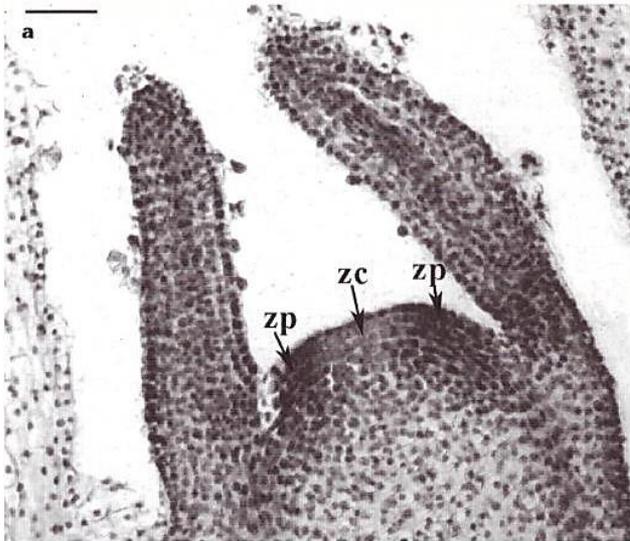
Derivate

Capaci di dividersi ma destinate al differenziamento cellulare
Veloce proliferazione

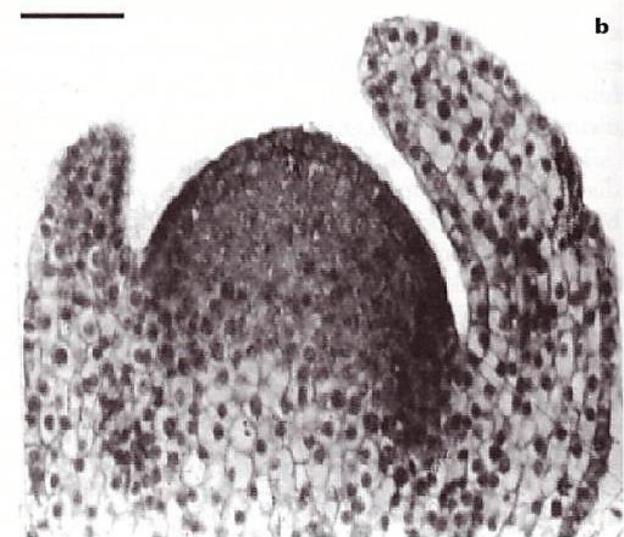
Le **cellule iniziali** e le **derivate** si distinguono per 1) posizione; 2) destino differenziativo; 3) velocità di divisione



Le differenze citologiche tra zona centrale e zona periferica scompaiono a seguito della transizione fiorale



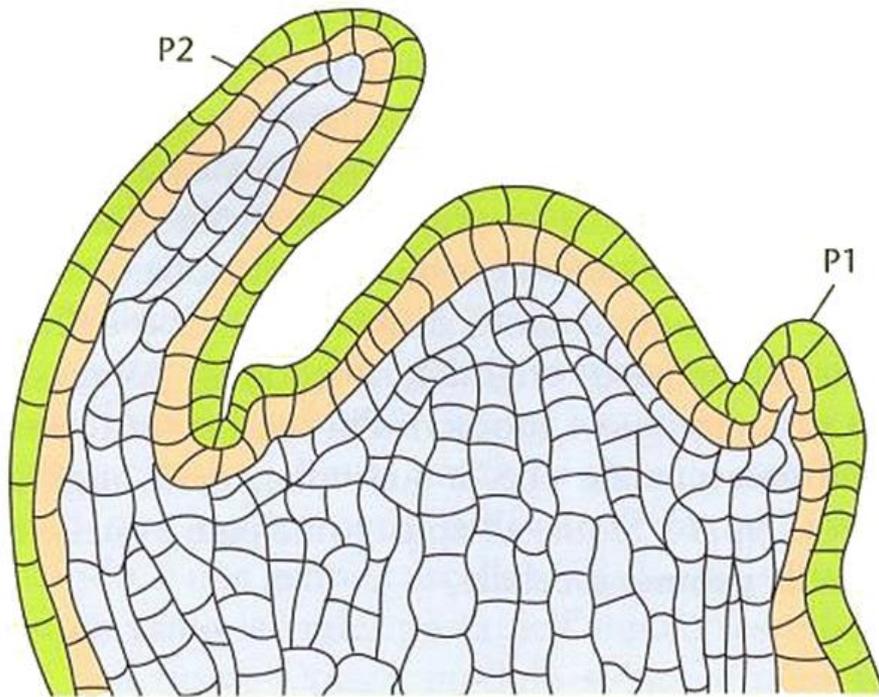
Apice vegetativo



Apice florale

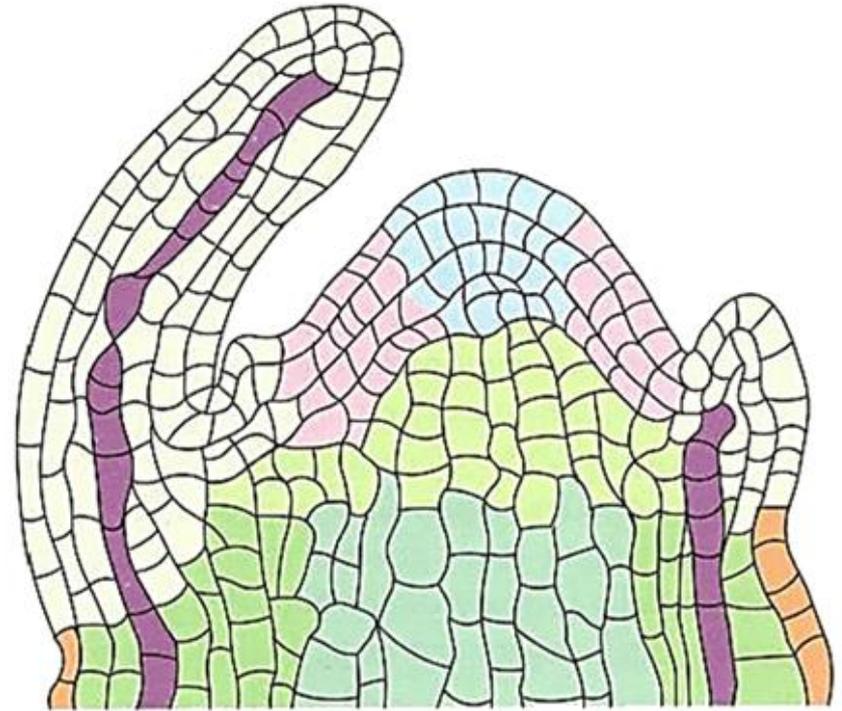


Organizzazione longitudinale e radiale



Longitudinale:

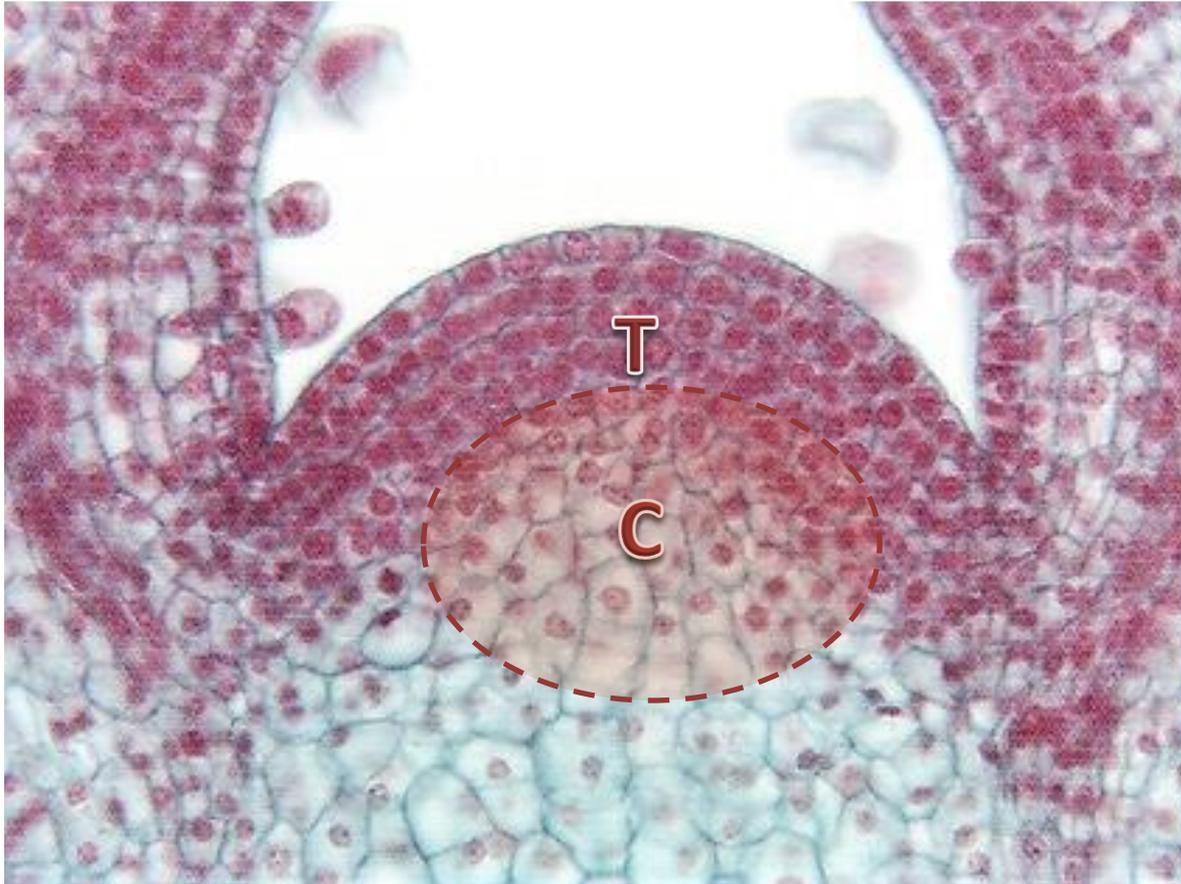
Diverse zone funzionali lungo l'asse verticale



Radiale:

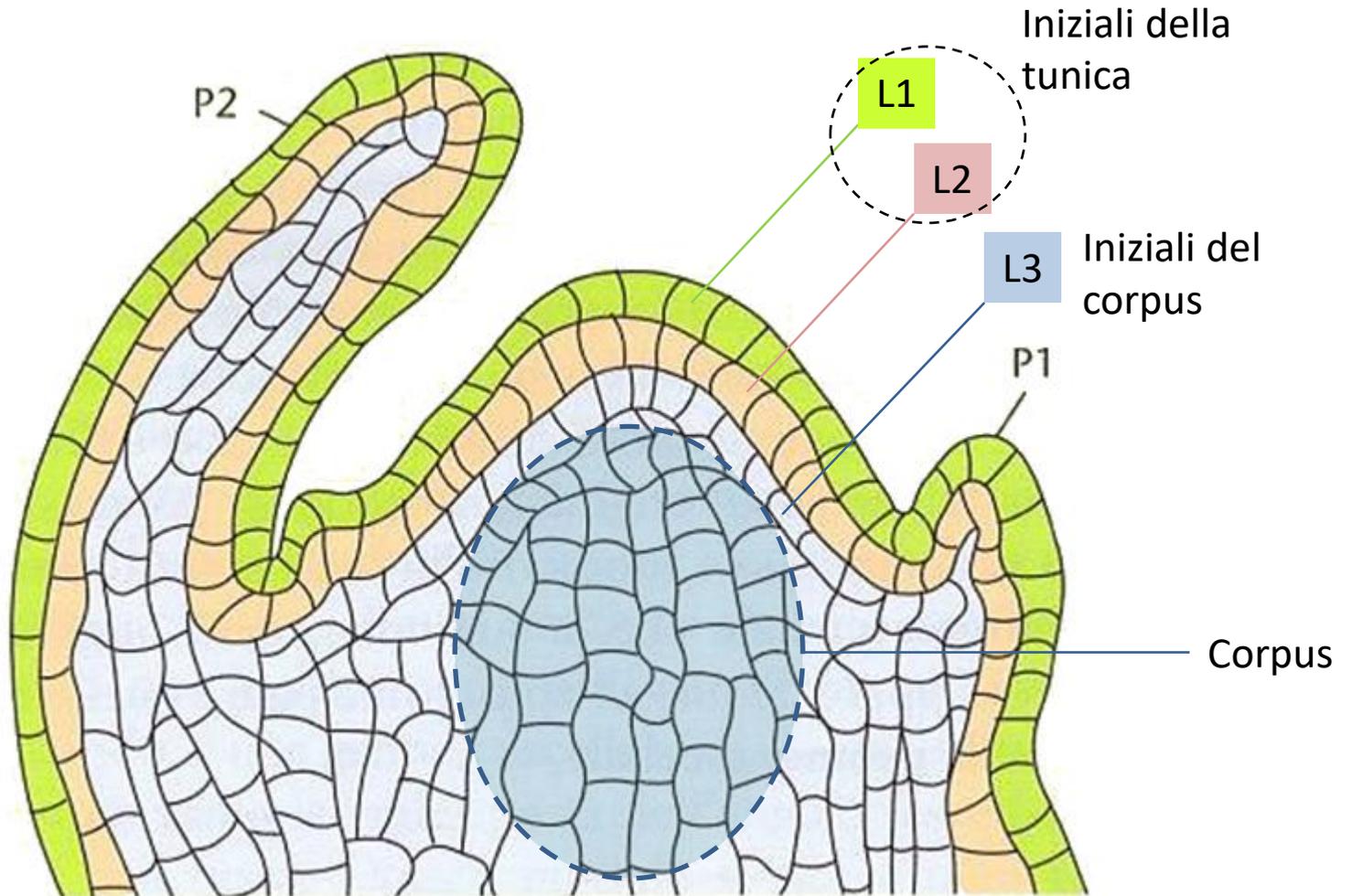
Diverse zone funzionali concentriche

Organizzazione longitudinale: Modello tunica-corpus

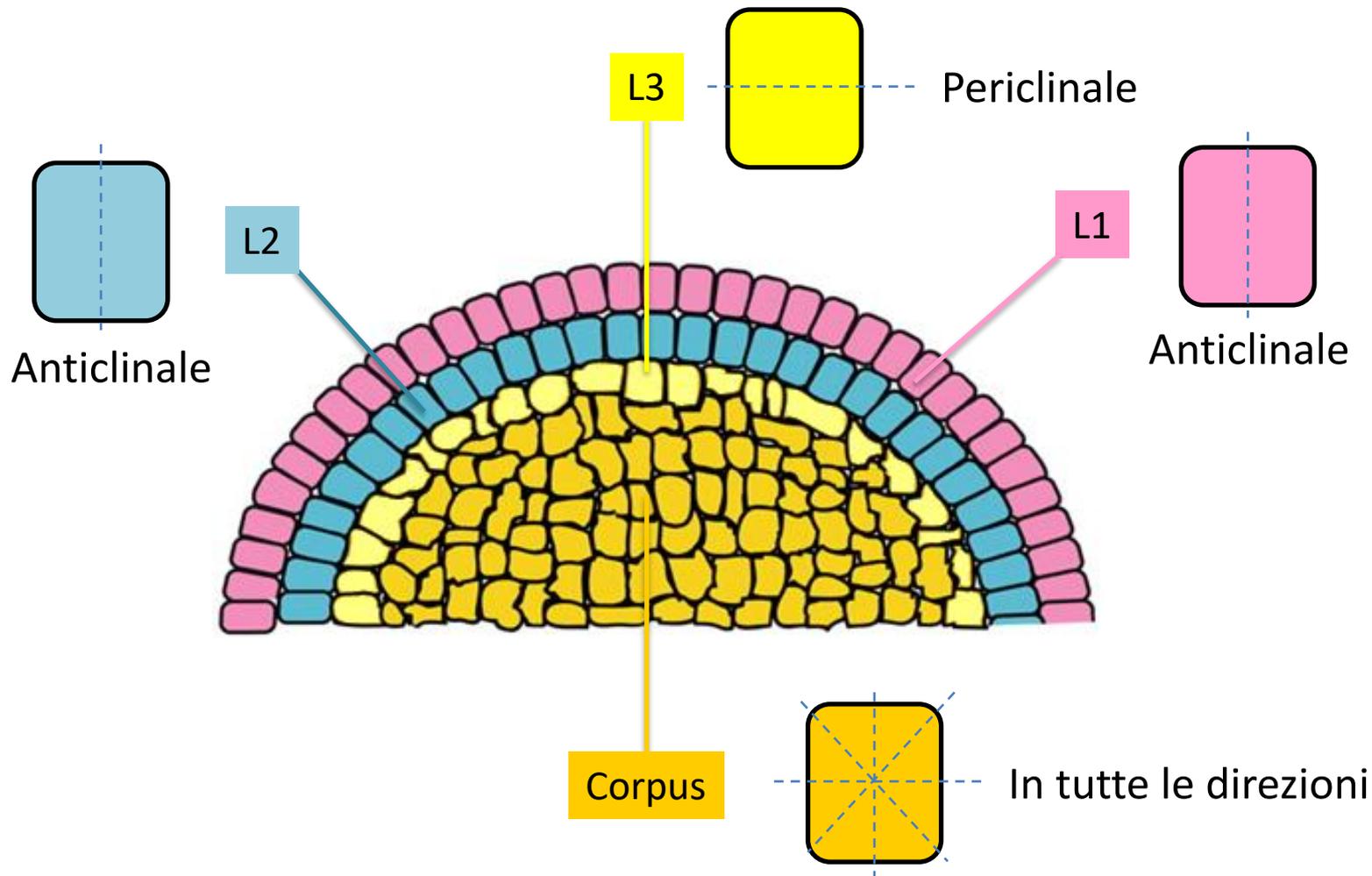


La tunica è costituita dagli strati più esterni di cellule meristematiche, mentre il **corpus** è rappresentato dai numerosi strati sottostanti.

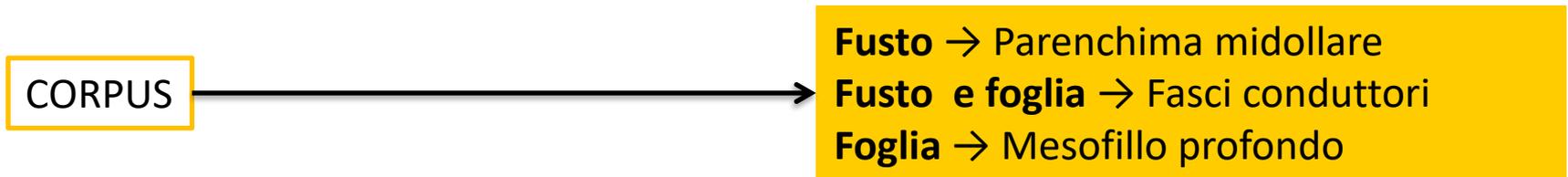
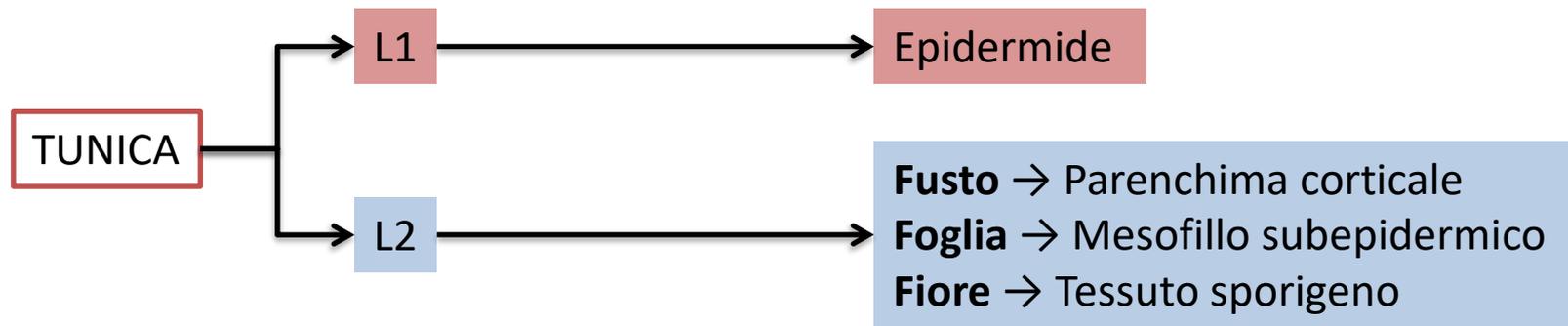
Organizzazione longitudinale: Modello tunica-corpus



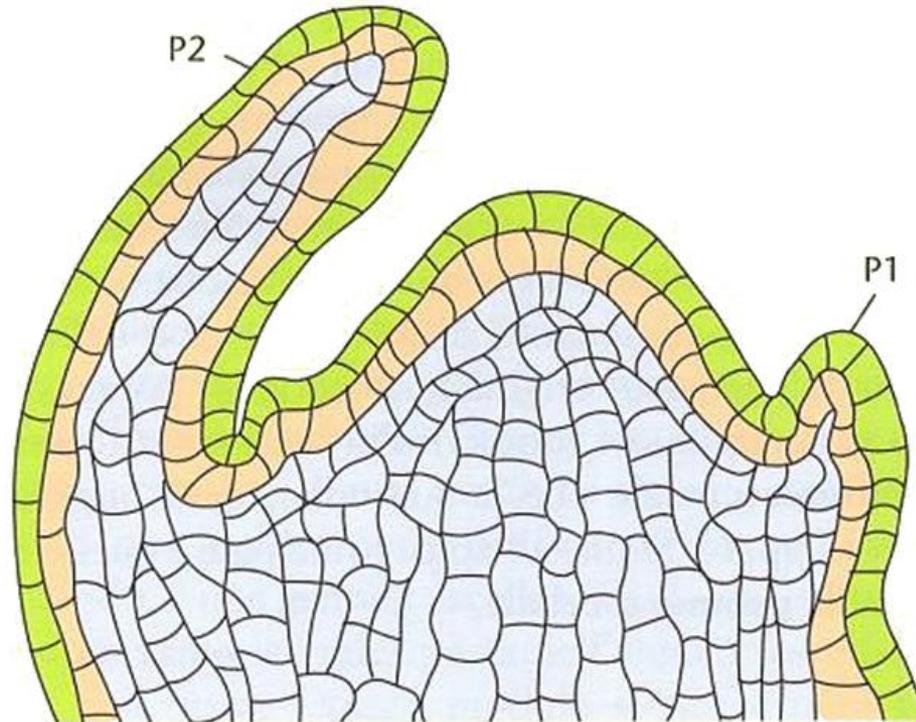
Le iniziali della **tunica**, le iniziali del **corpus**, e le **cellule del corpus** si dividono secondo piani diversi



Le cellule della **tunica** e del **corpus** si distinguono anche per il **diverso destino differenziativo** delle derivate che originano



Effetto posizione



Il destino differenziativo di una cellula non dipende dallo strato in cui originariamente si è formata, ma dalla sua posizione al momento della differenziazione cellulare

Organizzazione radiale

Zona centrale
Iniziali apicali

Zona periferica
Cellule derivate

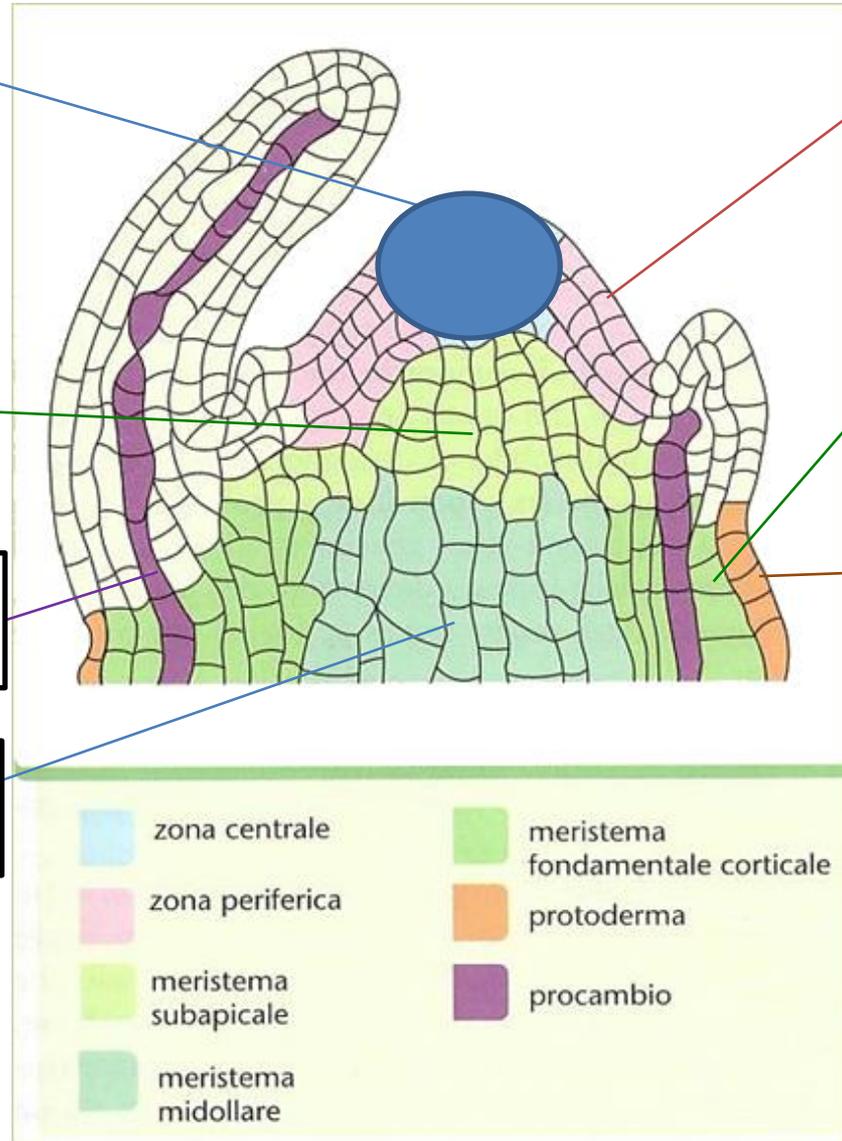
Meristema subapicale
Determ. protomeristemi
Cellule determinate

Procambio
Genera tessuti conduttori

Protomidollo
Genera il midollo

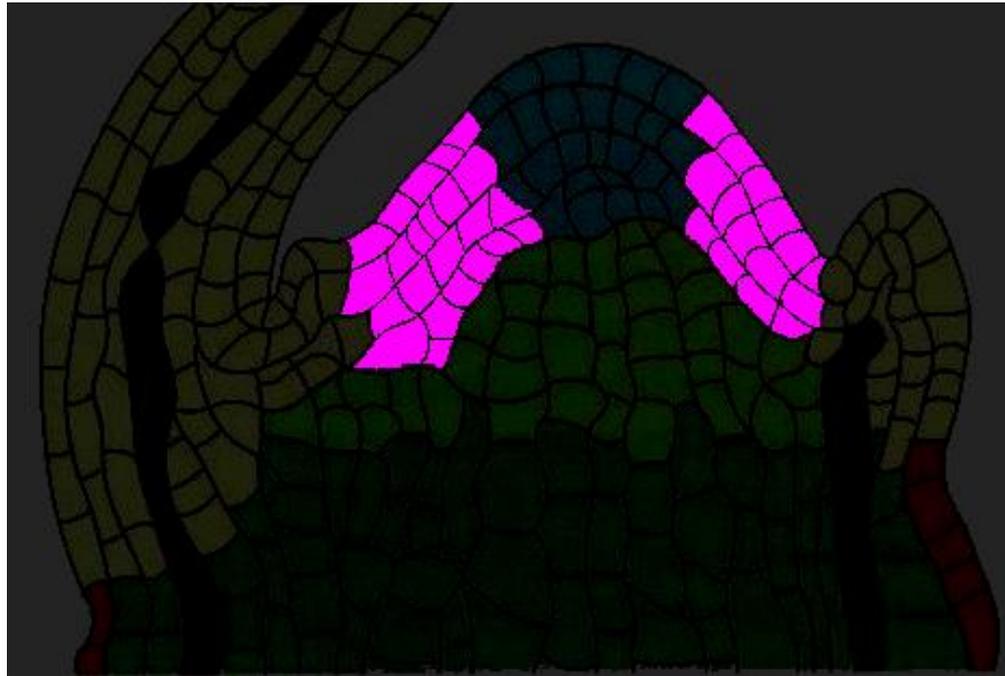
Protocorteccia
Genera il cortex

Protoderma
Genera l'epidermide



Le diverse zone costituiscono **domini simplastici**

INIETTANDO UN TRACCIANTE FLUORESCENTE



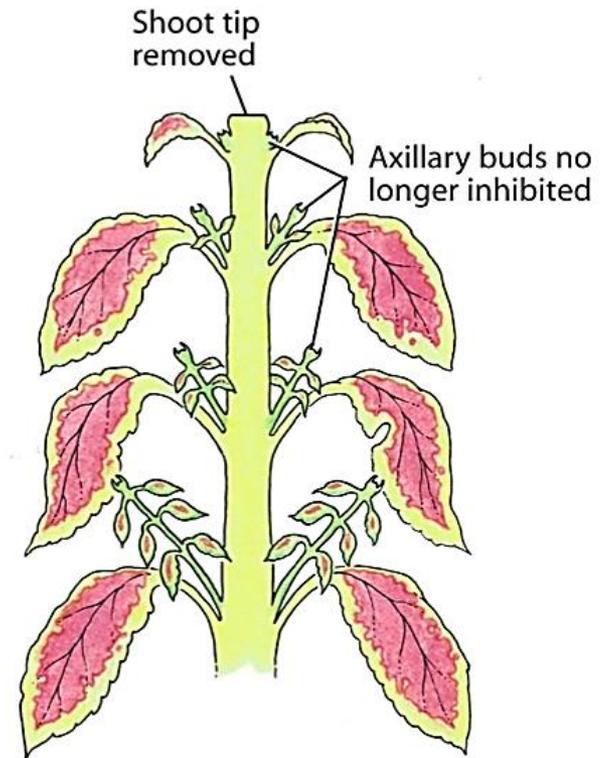
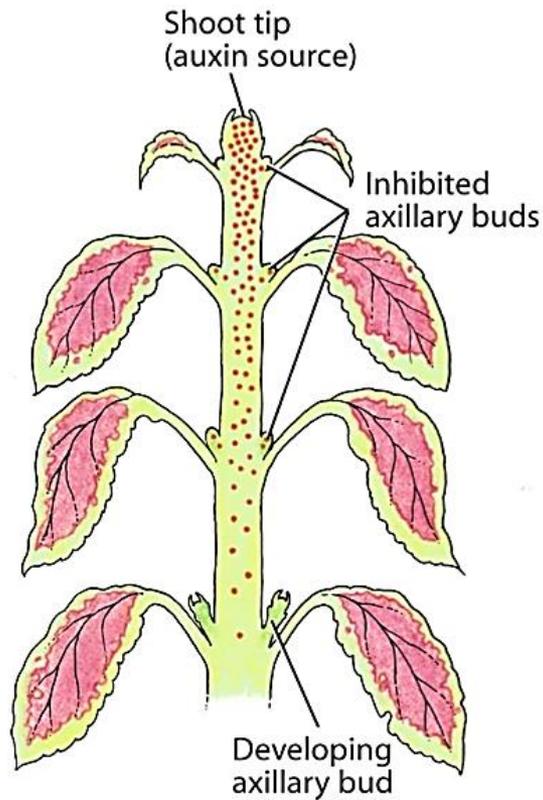
Le cellule dei diversi strati sono comunque capaci di comunicare per coordinare i processi proliferativi

L'apice caulinare possiede un certo grado di **autonomia....**



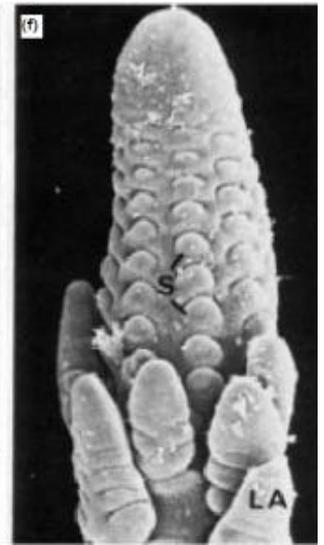
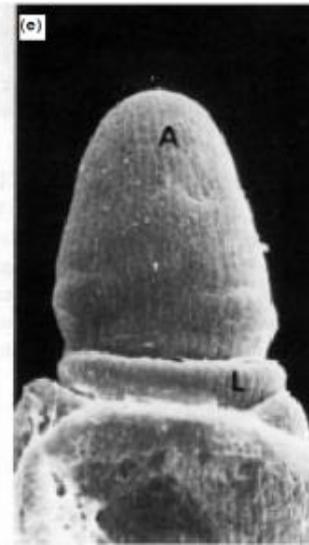
Un apice caulinare isolato dal resto della pianta è capace, in opportune condizioni colturali, di proseguire il suo sviluppo

...tuttavia l'apice influenza lo sviluppo delle zone più mature...



Dominanza apicale

l'attività dell'apice è a sua volta influenzato da segnali provenienti dai tessuti ed organi già formati



In **mais**, la **transizione florale** avviene quando il fusto ha raggiunto un **preciso numero di nodi**

anche in bocca di leone l'attività dell'apice è influenzata dai tessuti differenziati

Nei mutanti *phantastica* lo sviluppo dell'apice è bloccato dovuto all'interruzione dell'attività meristemica dell'apice



Bocca di leone
(*Antirrhinum majus*)



wild-type



phan

Nel wild type PHAN è espresso nei primordi fogliari, ma non nell'apice



Antirrhinum majus

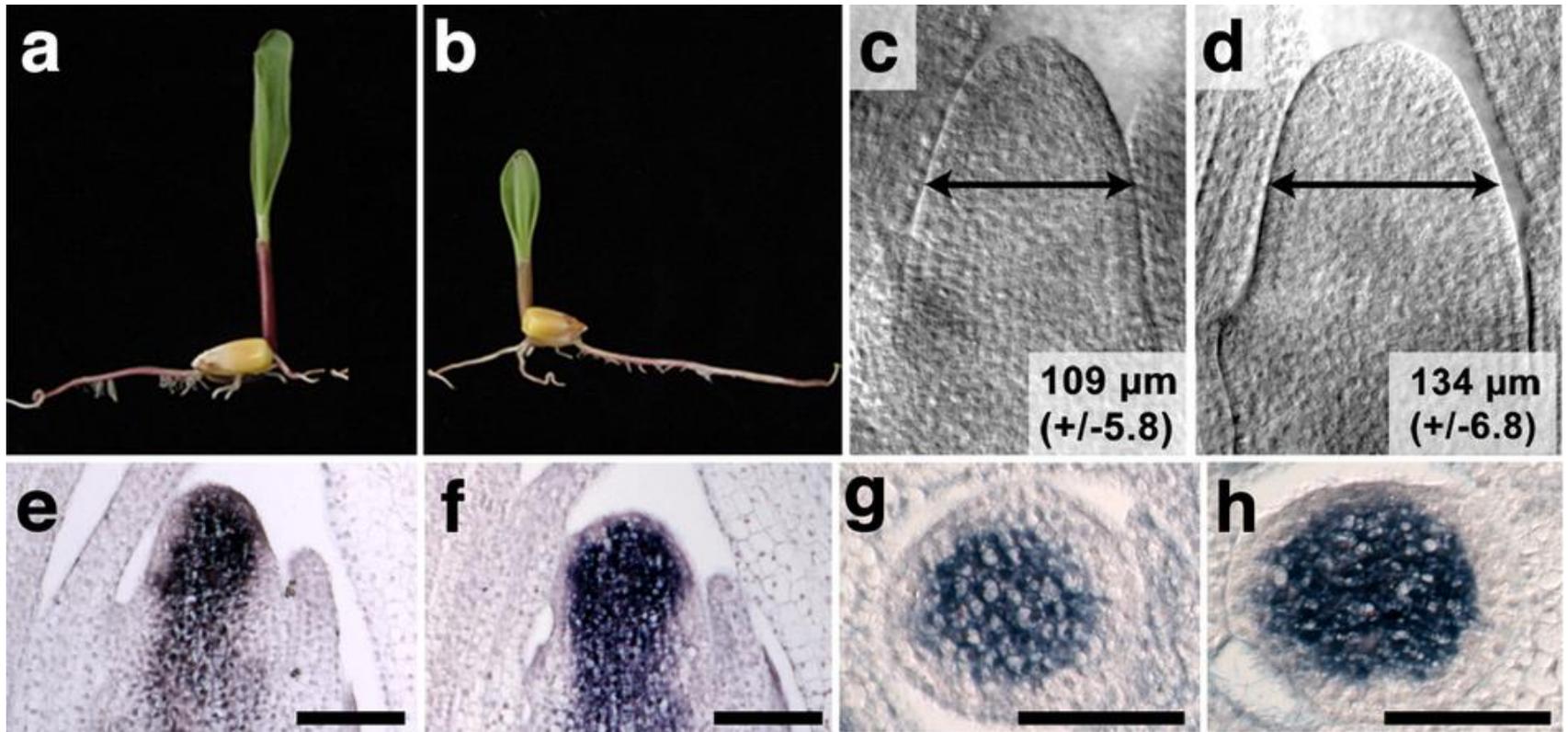
Si ipotizza che **PHAN** codifichi per una **molecola segnale** che viene traslocato dal sito di produzione (**foglia**) al sito di azione (**apice meristemato**) dove **IMPEDISCE IL DIFFERENZIAMENTO DELLE CELLULE INIZIALI**

KNOTTED1 è coinvolto nel **mantenimento** del meristema apicale caulinare



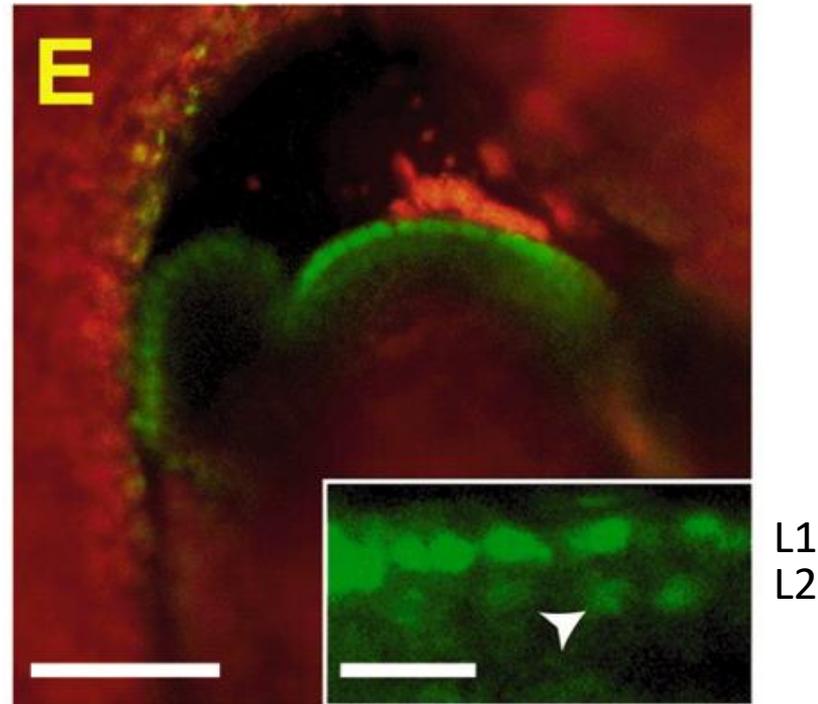
Nei mutanti *knotted* il gene *KN1* si esprime ectopicamente nei fasci conduttori della foglia rendendola nodosa (*knot* = nodo)

KNOTTED1 è specificamente espresso nelle cellule dell'apice meristematico



Nel WT KN1 si esprime nell'apice caulinare ma non nei primordi fogliari

La proteina **KNOTTED1** è accumulata negli strati L1 e L2 (tunica)



Mentre il gene si esprime nel corpus, la proteina è accumulata nella tunica → traslocazione della proteina via plasmodesmi

Geni omologhi a **KNOTTED1 (KNOX)** sono stati identificati in diverse specie



Anche in orzo (*Hordeum vulgare*) l'omologo di KN1 si esprime solo nel meristema e non negli organi

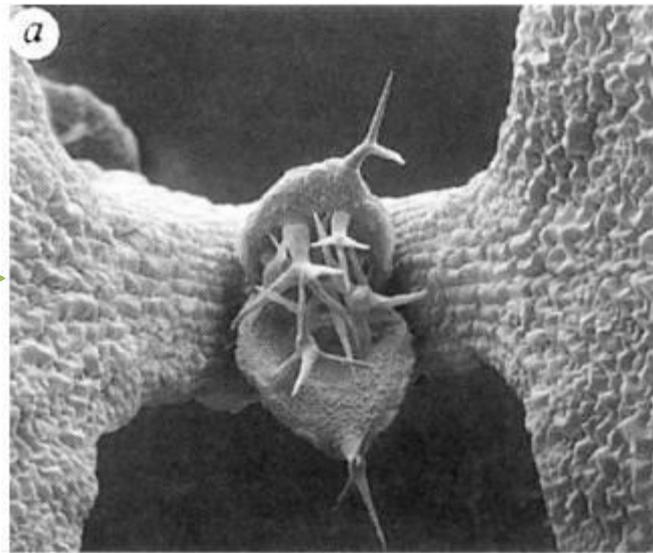


In riso (*Oryza sativa*) 6 geni knotted-like (KNOX) sono localizzati nel meristema apicale caulinare dell'embrione

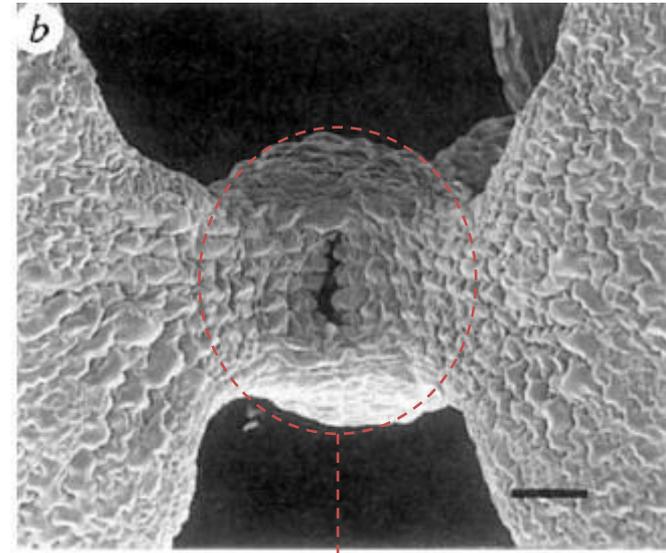
SHOOT MERISTEMLESS (STM) è un gene KNOX coinvolto nel mantenimento del meristema apicale



Wild Type



Wild Type

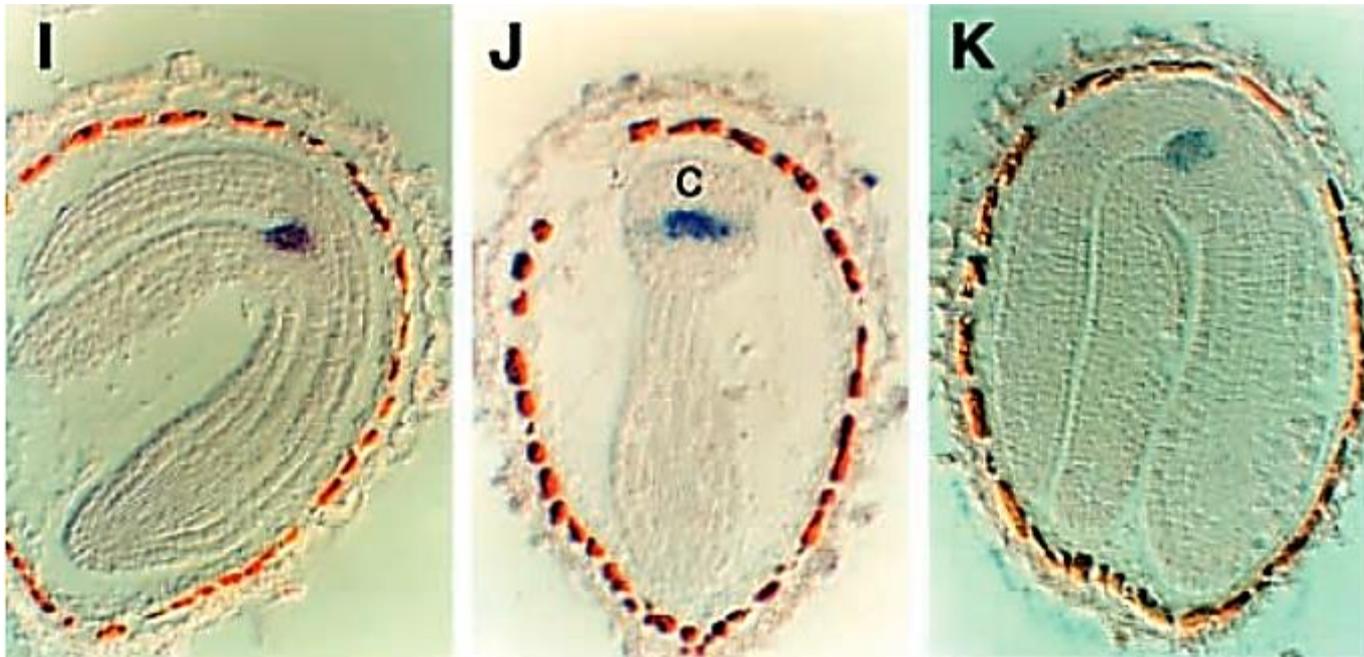


Mutante STM: manca l'apice meristemático

Nei mutanti STM di *Arabidopsis*:

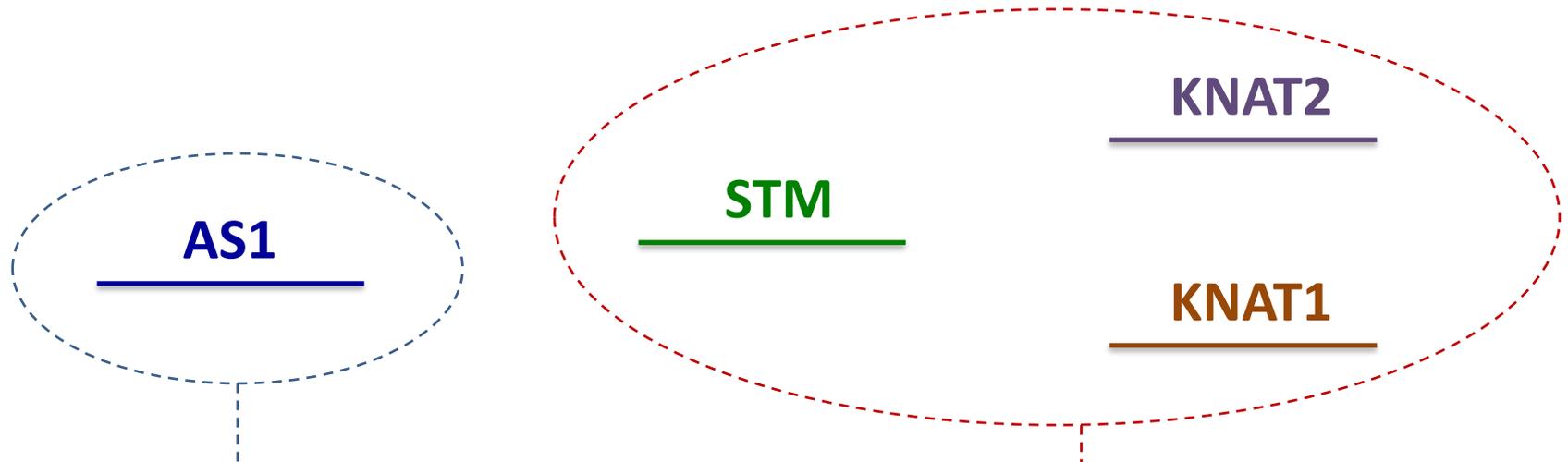
- radice, l'ipocotile e i cotiledoni si sviluppano normalmente
- fusto e foglie non si formano

SHOOT MERISTEMLESS si esprime
specificamente nell'apice meristemato



Si suppone che impedisca l'organogenesi

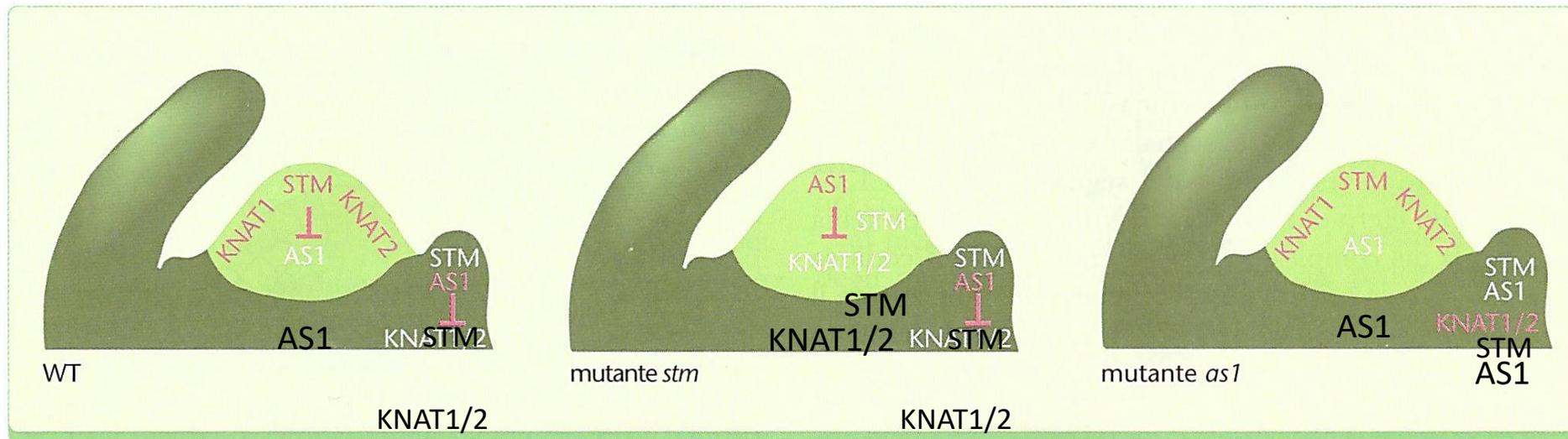
In *Arabidopsis* è stata dimostrata una interazione tra **ASYMMETRIC LEAVES 1** e alcuni geni **KNOX** (knotted-like)



ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1) di *Arabidopsis* è omologo a PHANTASTICA (PHAN) di *Antirrhinum*

In *Arabidopsis* sono presenti diversi geni KNOX, tra cui SHOOT MERISTEMLESS (STM), KNAT1, KNAT2

Interazione tra **ASYMMETRIC LEAVES 1** e alcuni geni KNOX (knotted-like) regola l'attività del meristema caulinare



In rosa geni espressi in bianco non espressi. Nel wt l'espressione di STM nel doma inibisce AS1 consentendo l'espressione di KNAT. Viceversa nel primordio, STM non si esprime e permette l'espressione di AS1 bloccando KNAT. Nel mutante *As1* si esprime nel doma dove inibisce KNAT causando il blocco del meristema. Mutante *AS1* la sua mancata espressione anche nei primordi permette l'espressione di KNAT.

Il rapporto antagonistico tra STM ed AS1 serve a separare l'attività del doma dallo sviluppo dei primordi fogliari.

Il gene **WUSCHEL (WUS)** impedisce il differenziamento della **zona centrale**



Wild-Type



Mutante wus

MUTANTI WUS:

L'apice principale va inizialmente incontro ad organogenesi, poi arresta il suo sviluppo



Altri apici si formano in modo disordinato, ma anch'essi vanno presto incontro ad organogenesi e arrestano il loro sviluppo.

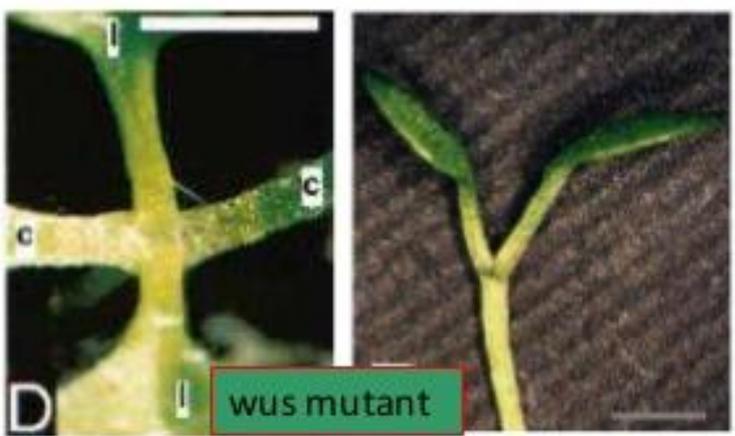
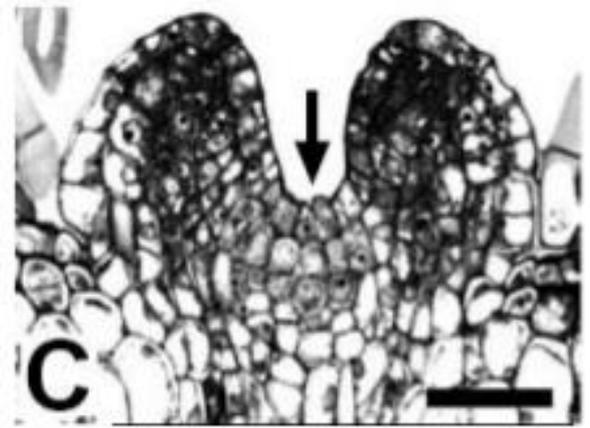


Fenotipo basso e cespuglioso

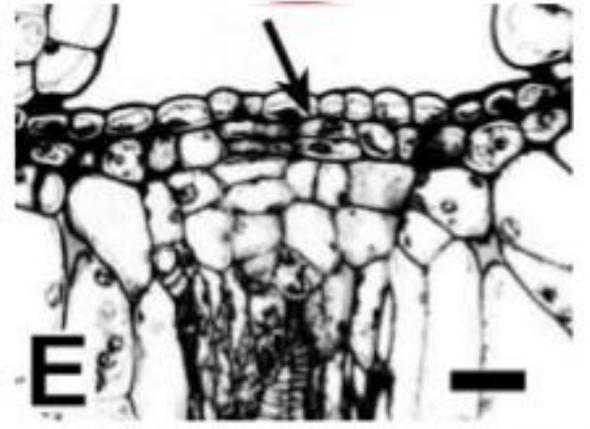
Il meristema apicale nel *wild type* e nei mutanti *wuscel*



Wild Type



wus mutant



mutants but it fails to develop

WUSCHEL (WUS) e SHOOT MERISTEMLESS (STM) interagiscono

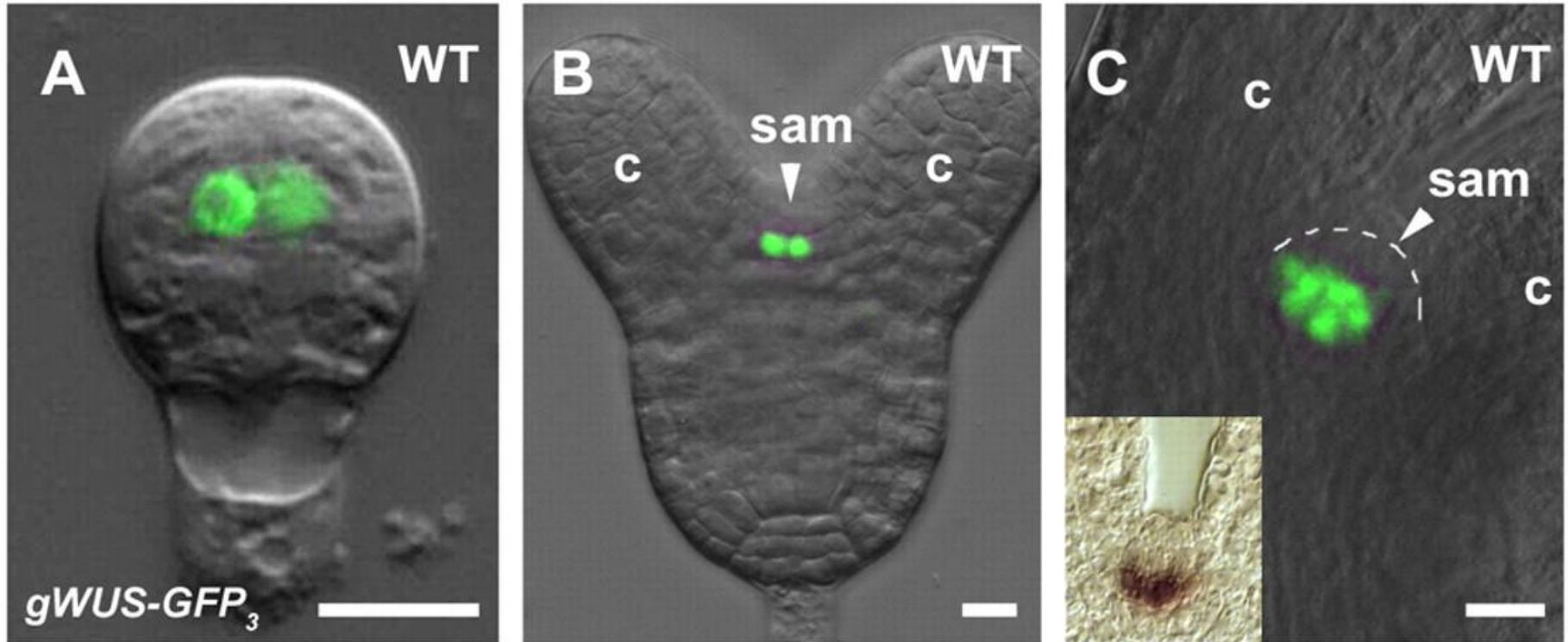
Durante lo sviluppo embrionale WUS e STM si attivano indipendentemente, tuttavia...

...nella pianta WUS e STM sembrano influenzarsi reciprocamente

MUTANTI WUS
Non esprimono STM

MUTANTI STM
Non esprimono WUS

Zona di espressione di **WUSCHEL (WUS)**

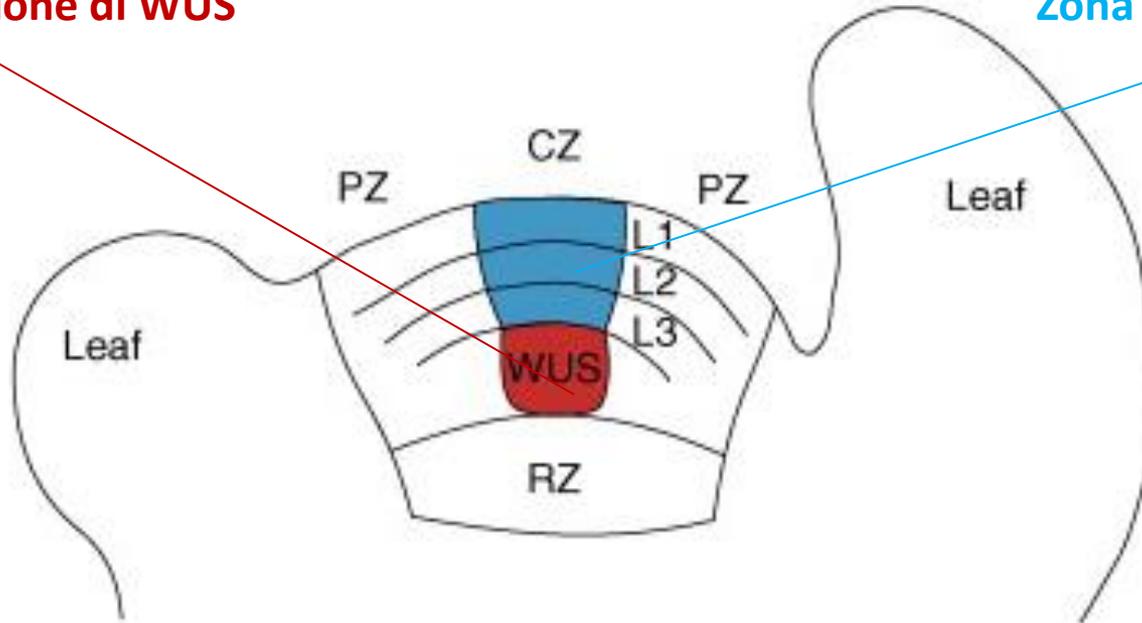


WUS è espresso nella zona centrale del corpus

Zona di azione di **WUSCHEL (WUS)**

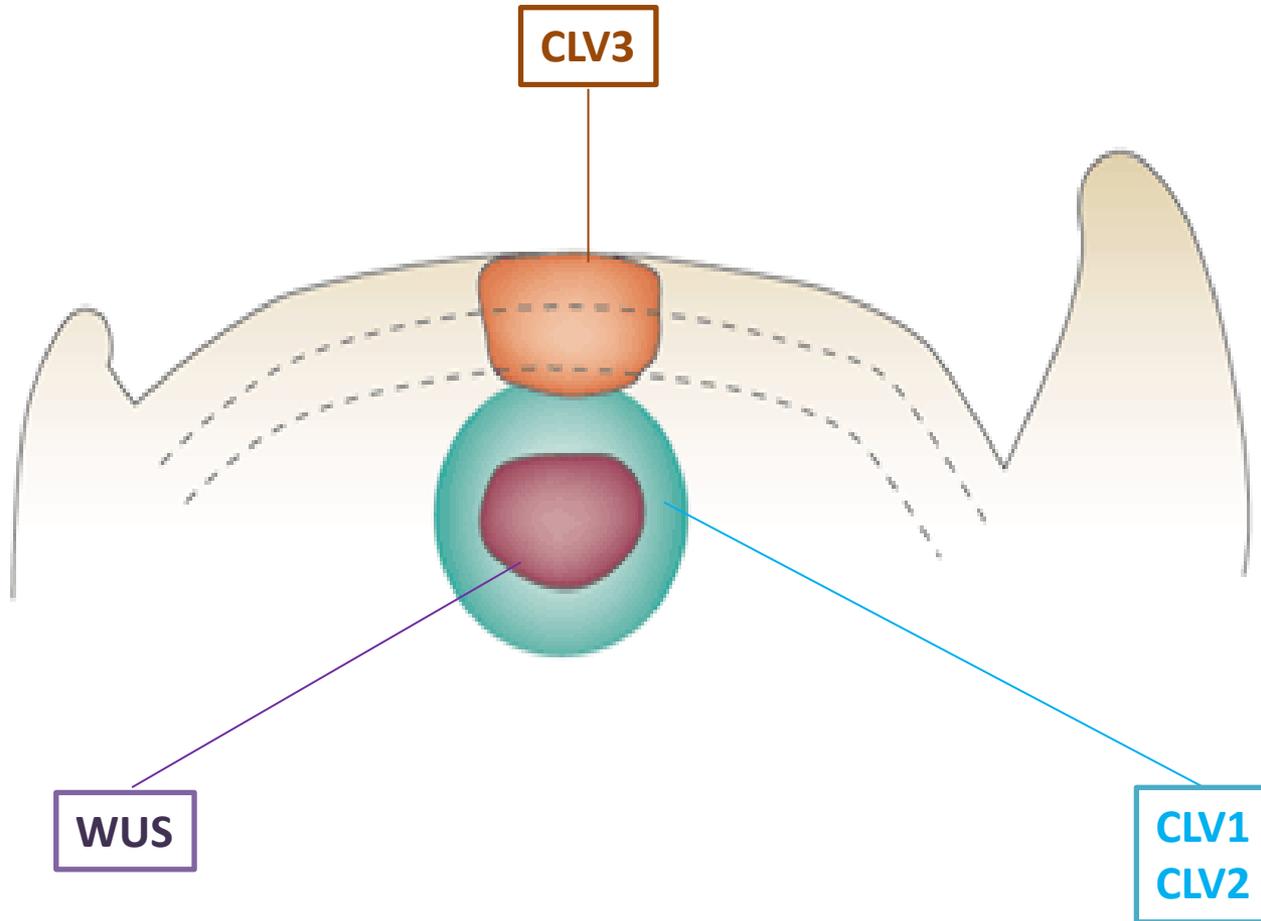
Zona di espressione di WUS

Zona di azione di WUS



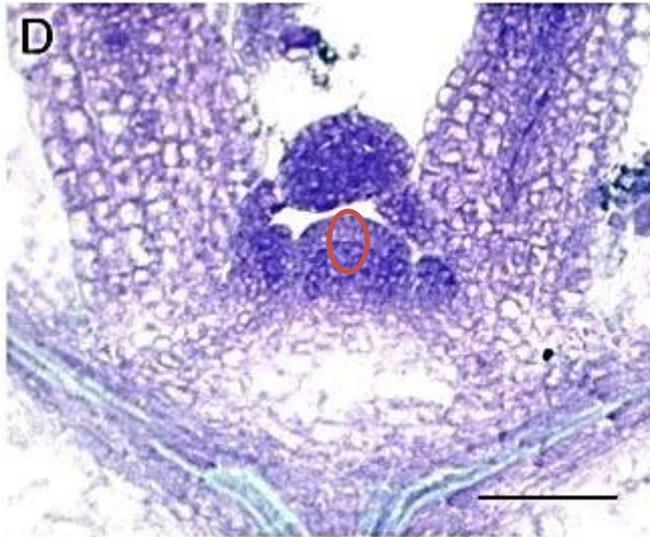
WUS agisce sulla zona centrale, ma la zona di espressione si localizza nel corpus → azione indiretta

Esistono 3 geni **CLAVATA** (**CLV1**, **CLV2** e **CLV3**)

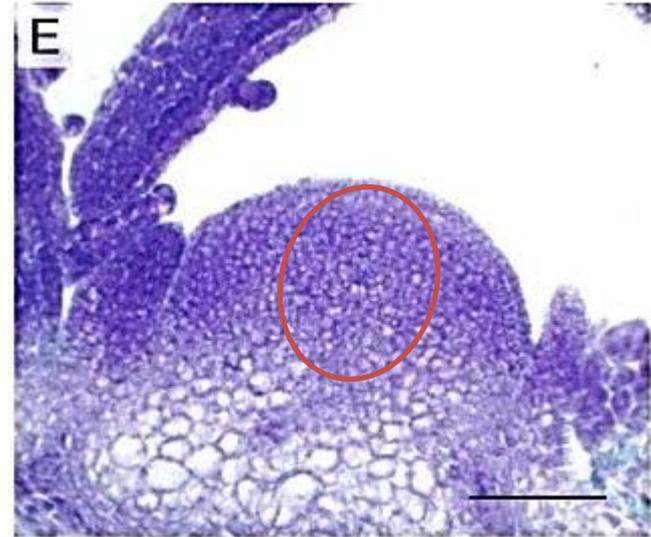


Colocalizzazione di CLV1 e CLV2 nel corpus
CLV3 nelle iniziali della zona centrale

Il fenotipo dei mutanti **CLAVATA** (**CLV1**, **CLV2** e **CLV3**)



Wild type



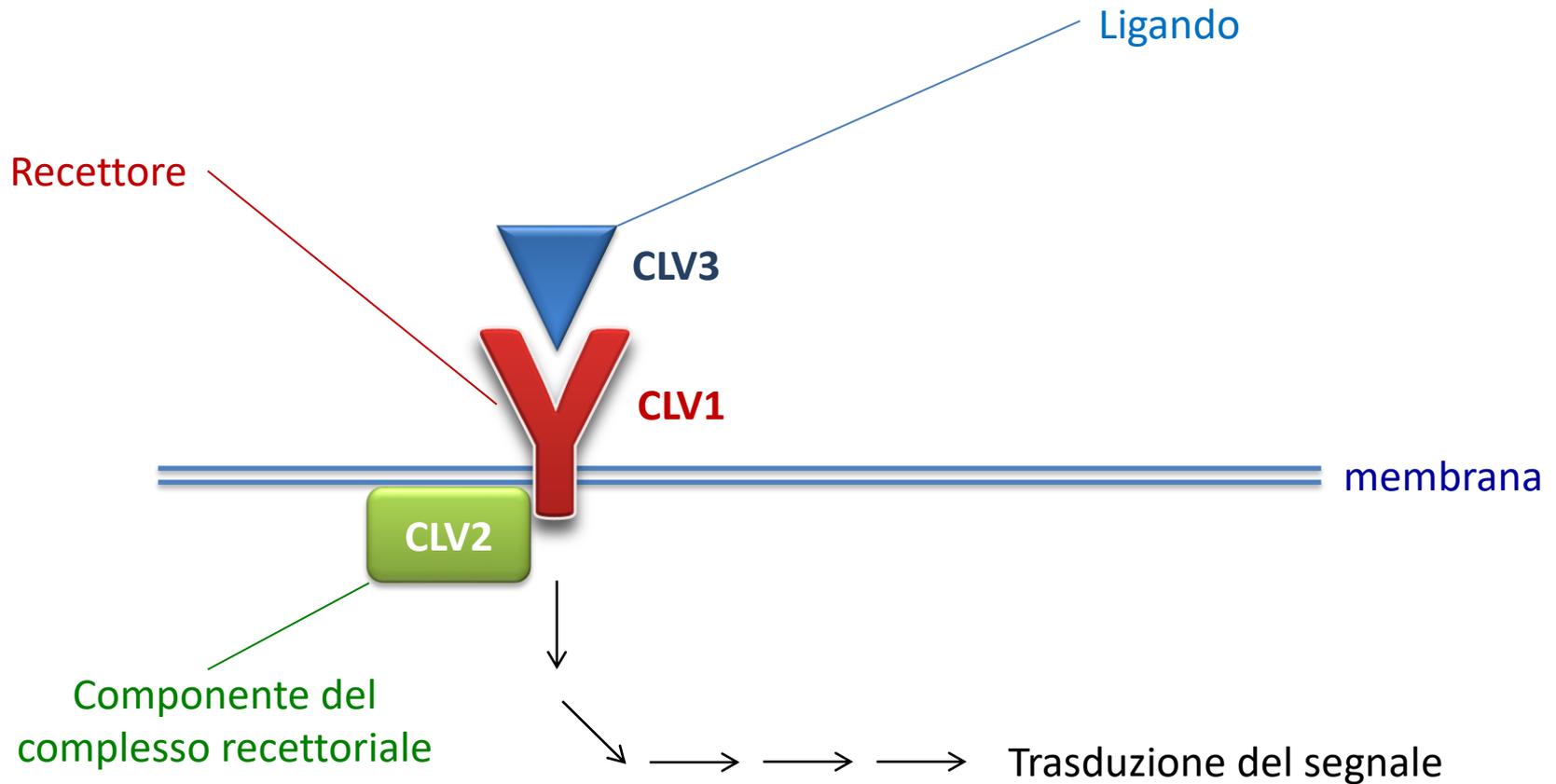
Mutante clavata

Aumento di dimensioni della zona centrale

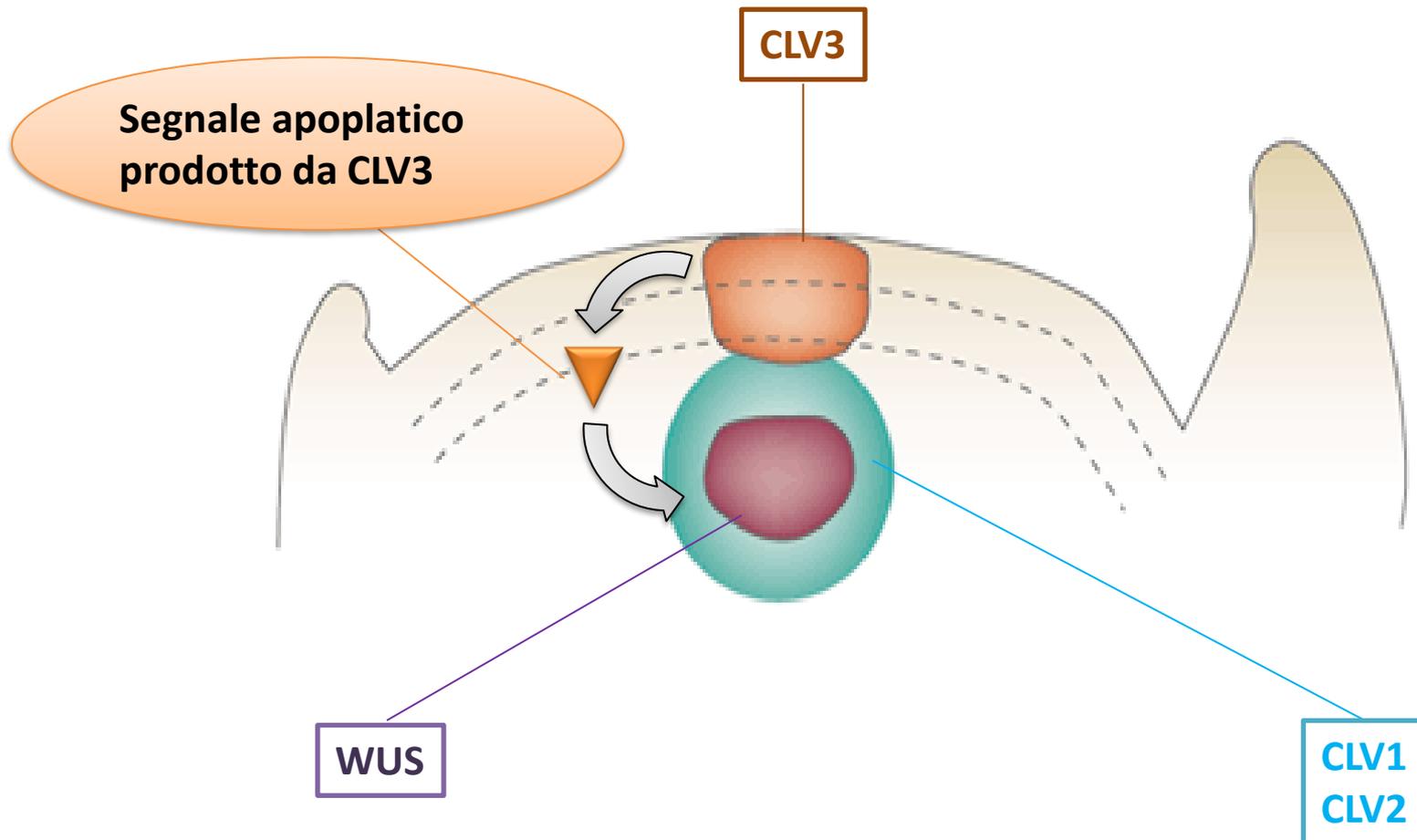


CLV sarebbero quindi coinvolti nel controllo della transizione da cellule della zona centrale a cellule della zona laterale

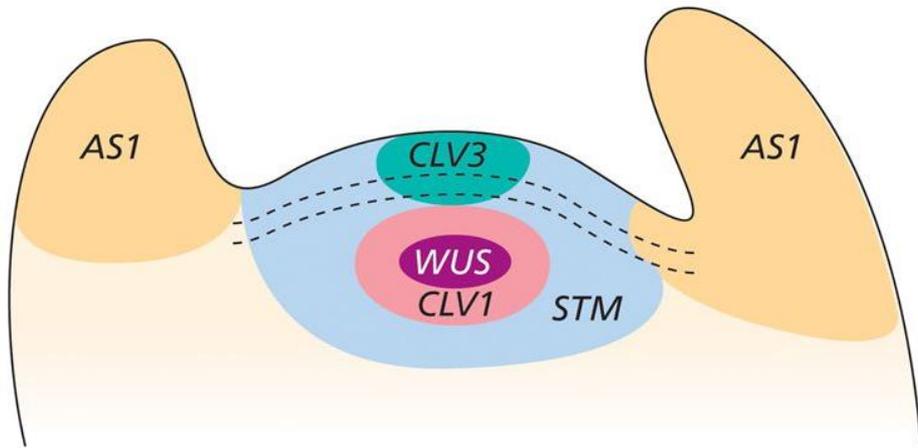
CLV1 e CLV2 formano un recettore di membrana, CLV3 è il ligando



CLV3 è un **segnale apoplastico** che si sposta dalla **tunica** al **corpus**, dove è recepito da **CLV1/CLV2**

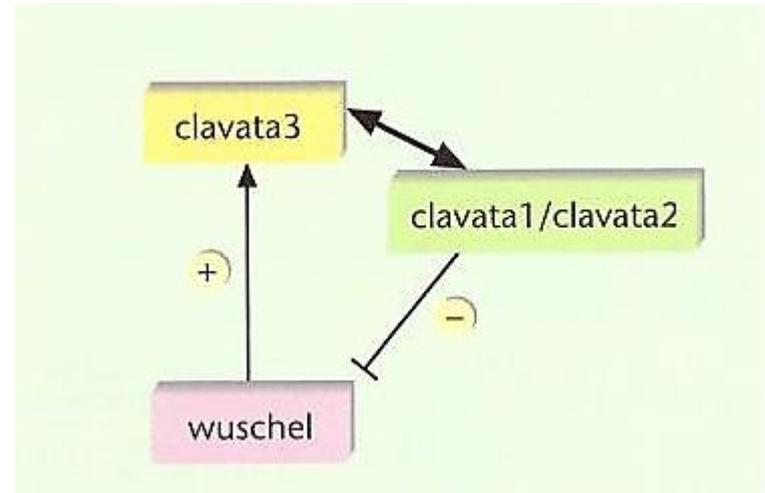


WUS e CLV interagiscono per controllare le dimensioni della zona centrale

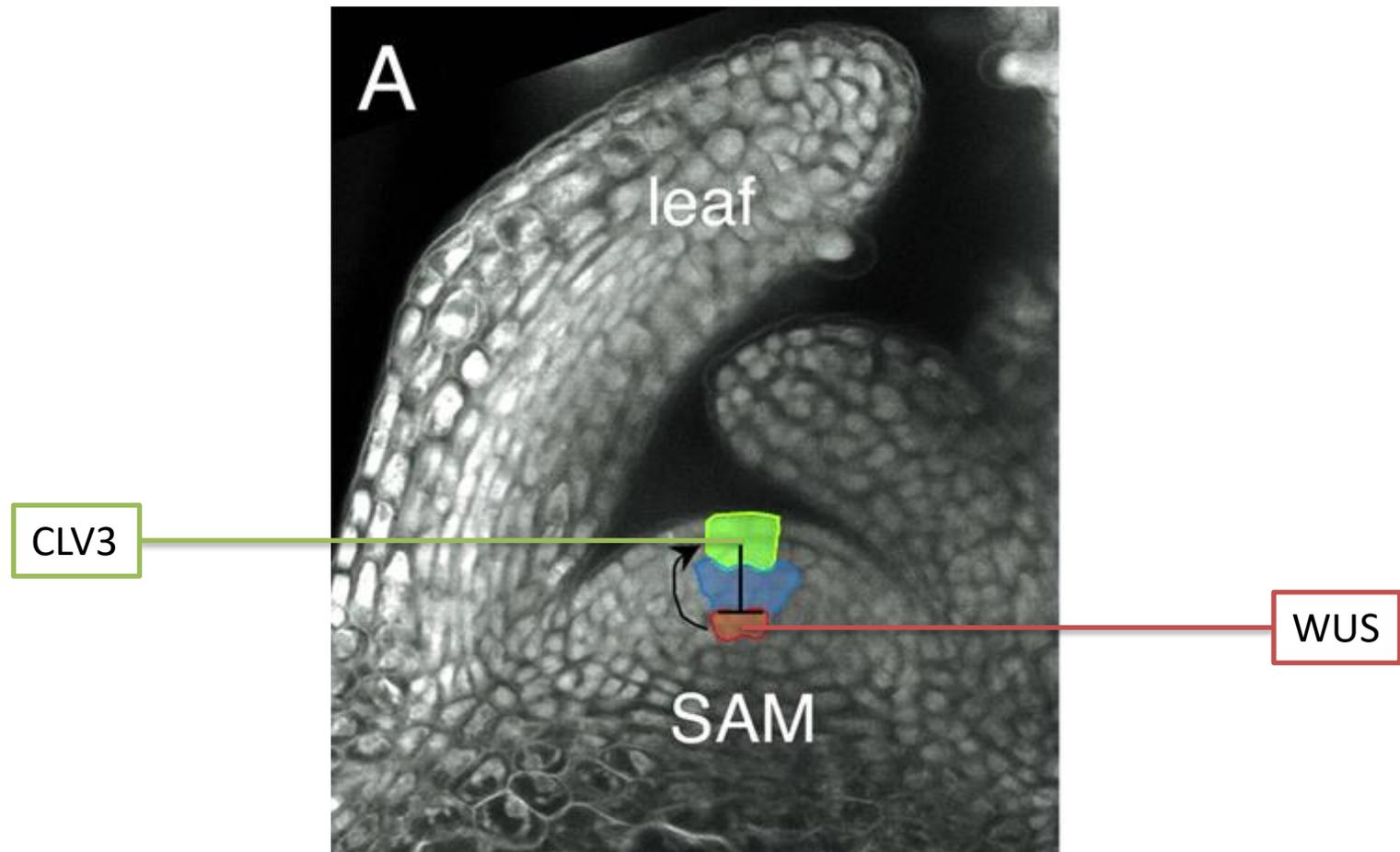


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 16.28 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

STM mantiene la proliferazione cellulare nella zona periferica svolgendo un ruolo complementare a quello di WUSCHEL

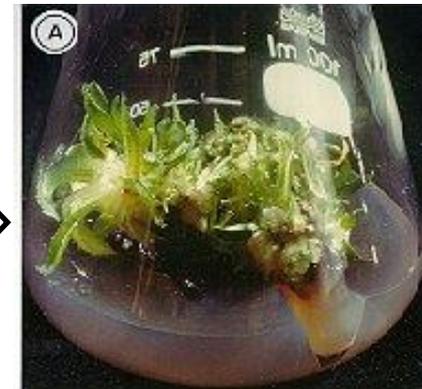
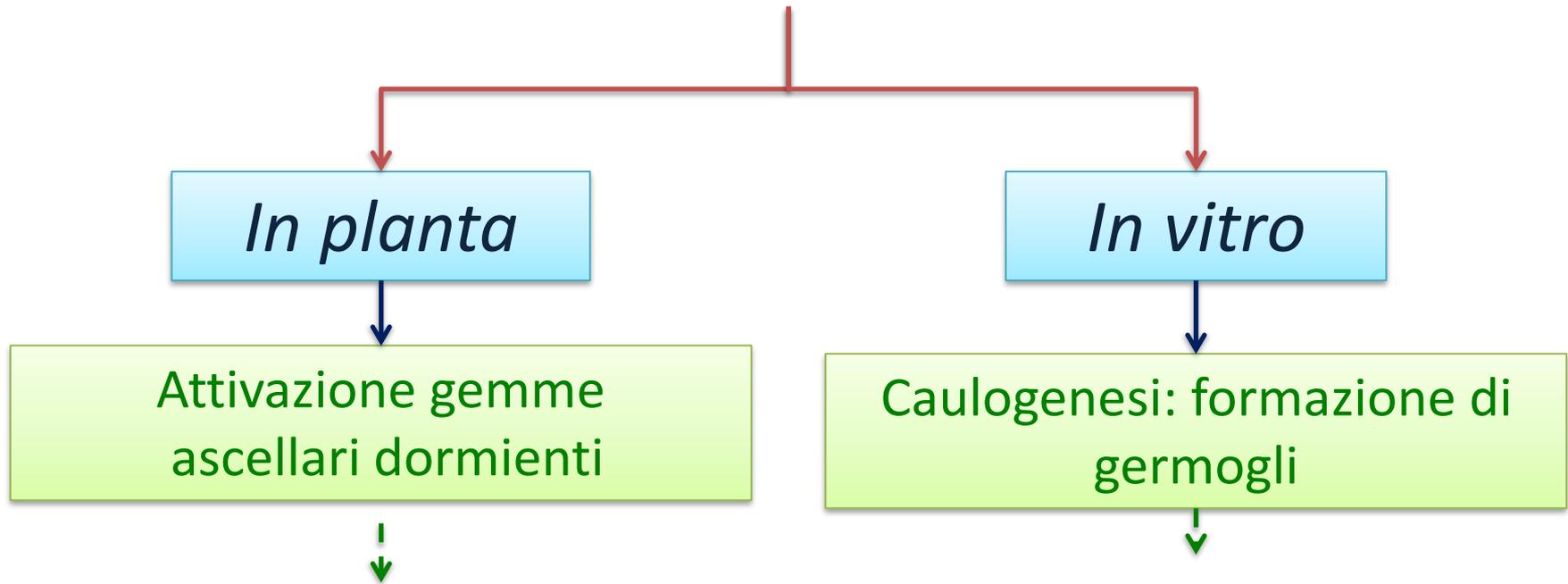


WUSCHEL (WUS) codifica per un fattore di trascrizione che agisce su CLAVATA3 (CLV3)



Il ruolo principale di clavata è quello di limitare il dominio di espressione di wuschel in modo da mantenere costanti il numero delle cellule iniziali del doma

Le citochinine stimolano lo sviluppo dei germogli

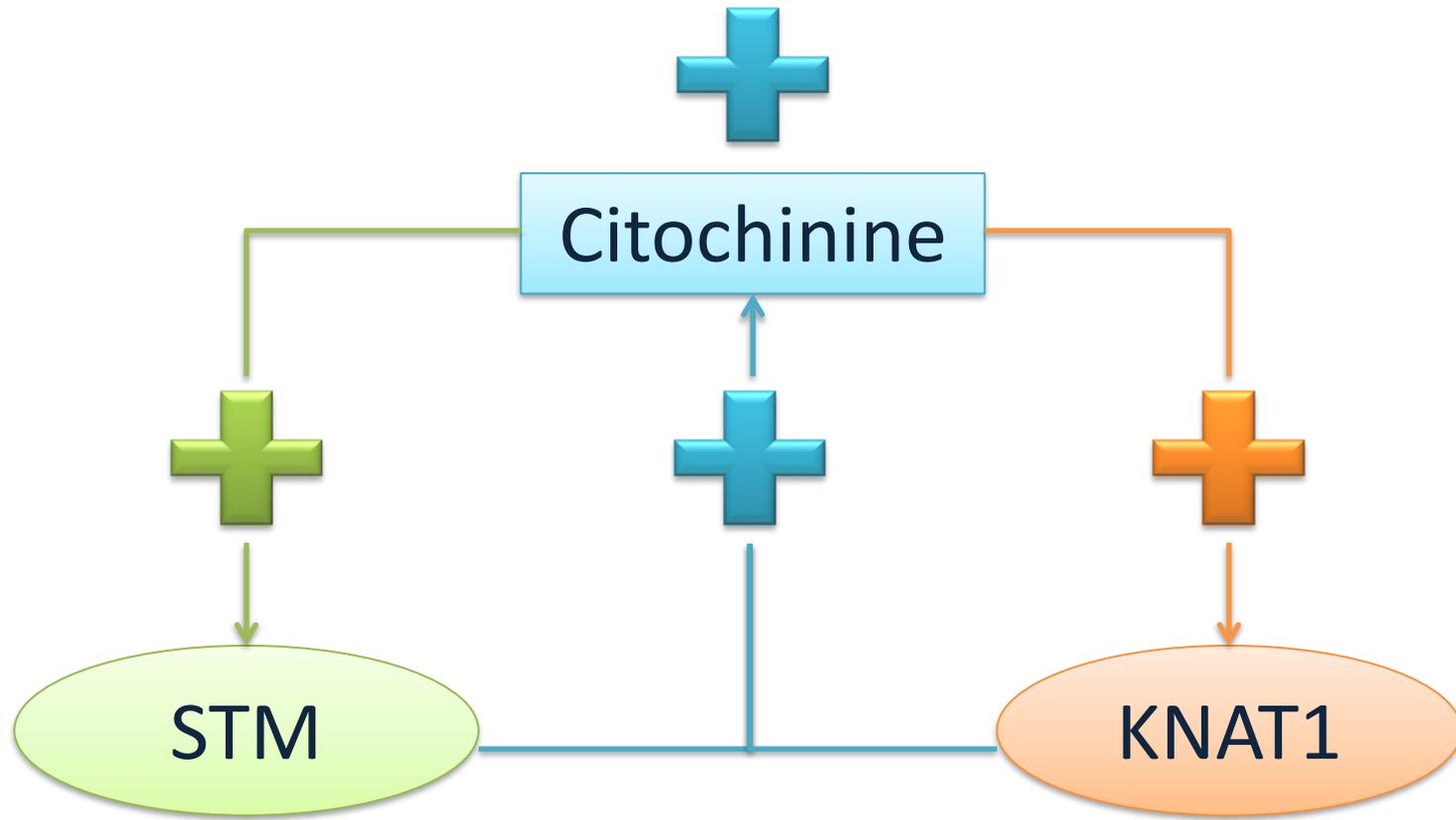


Le **citochinine** sono anche implicate nel **mantenimento del meristema apicale**

Mutanti di *Arabidopsis* che overproducono citochinine hanno meristemi apicali caulinari giganti

In *Antirrhinum* le citochinine promuovono l'attività di geni codificanti per cicline. Promuovono l'entrata nel ciclo cellulare (divisione cellulare)

Piante transgeniche overproducenti citochine, sovraesprimono **STM** e **KNAT1**



I geni KNOX reprimono la biosintesi di gibberelline ormoni associati al differenziamento

