

# Dal punto di vista ontogenico si distinguono tre tipi di radici

## Radici primarie e secondarie

- \* Radici primarie: si sviluppano dall'apice radicale embrionale
- \* Radici secondarie: si formano a partire dal periciclo delle radici primarie in struttura primaria (anche dette radici laterali)

## Radici avventizie

- \* Si originano da radici mature in struttura secondaria (mai dal periciclo)
- \* Si sviluppano da diversi tessuti dell'ipocotile, del caule e delle foglie
- \* Si ottengono tramite colture *in vitro*

§Formano radici laterali anche le radici avventizie

**La capacità di formare radici avventizie è una caratteristica fondamentale per la propagazione vegetativa (es. tramite talee) *in planta* di molte piante, in particolar modo di piante legnose, ma anche per la loro micropropagazione *in vitro*. Spesso l'impossibilità di sviluppare un apparato radicale avventizio per molte specie legnose di elevato interesse commerciale **rappresenta un fattore limitante per la loro massiccia propagazione clonale.****

# Le piante vengono raggruppate in 3 classi in base alle loro capacità rizogeniche avventizie:

## 1) Piante che radicano facilmente

La pianta ha un contenuto endogeno di sostanze (fitormoni inclusi) sufficiente all'induzione ed allo sviluppo dei primordi radicali. Frequente è la rizogenesi diretta

*Es. Prunus avium, alcune varietà di melo*

2) Piante che posseggono tutte le sostanze necessarie per la radicazione, ma bassi livelli di ormoni (auxine endogene insufficienti). E' necessaria una somministrazione esogena di auxina per la radicazione.

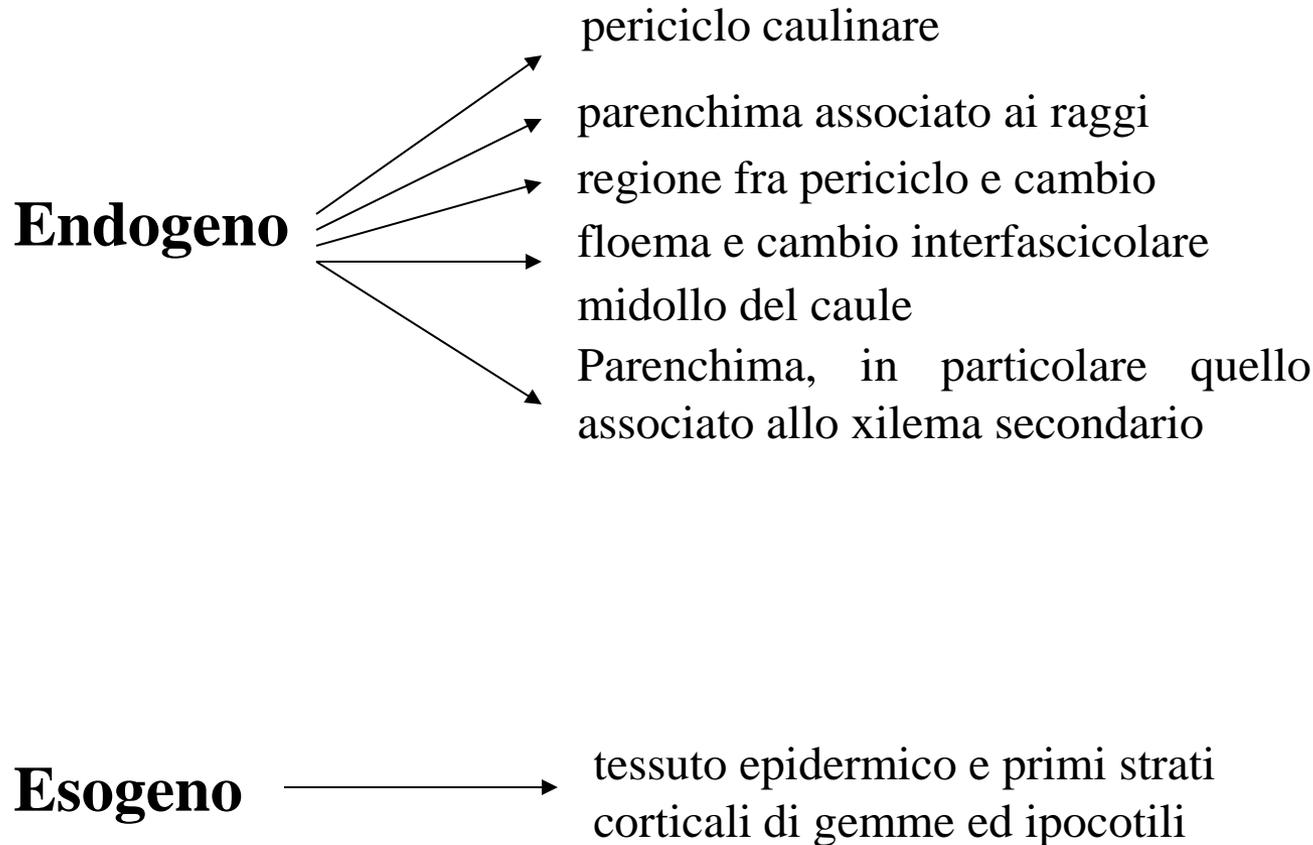
## 3) Piante recalcitranti alla radicazione

Impedimenti meccanici e/o carenze nutritive rendono la radicazione avventizia in queste piante estremamente difficile.

*Es. Olea europea, Juglans regia, Prunus amigdalus....*

# Le radici avventizie possono avere una genesi ENDOGENA (nella maggior parte dei casi) ed una genesi ESOGENA

## Tessuto di origine:



# COMPETENZA CELLULARE

Capacità delle cellule a rispondere a specifici stimoli che innescano il processo di radicazione. Le cellule competenti possono essere presenti nel tessuto al momento della messa in coltura oppure alcune cellule possono diventare competenti durante la coltura *in vitro*.

# DETERMINAZIONE

Cellule competenti vengono esposte ad un **induttore** per la radicazione (es. auxine e/o ferite) ed esprimono la loro competenza. Queste cellule raggiungono la piena determinazione quando, dopo rimozione dell'induttore, continuano il processo di radicazione. La **determinazione viene raggiunta prima della formazione dei meristemoidi radicali** e rappresenta la canalizzazione irreversibile verso questa specifica organogenesi.

# ORGANIZZAZIONE DEI MERISTEMOIDI

I meristemoidi precedono sempre l'organizzazione delle radici avventizie sia di genesi diretta che indiretta.

**La competenza e la determinazione vengono raggiunte durante la fase induttiva della radicazione.**

**E' possibile attraverso l'uso di  
biotecnologie (coltura in vitro) far  
esprimere la **competenza rizogenica**  
a cellule già differenziate .**

# Rizogenesi



Espianti

Rizogenesi



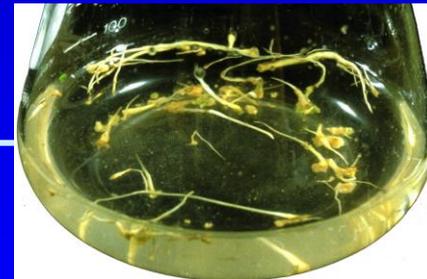
Radici neoformate

Inoculo in  
mezzo  
liquido



Bioreattore

Trasferimento in  
bioreattore



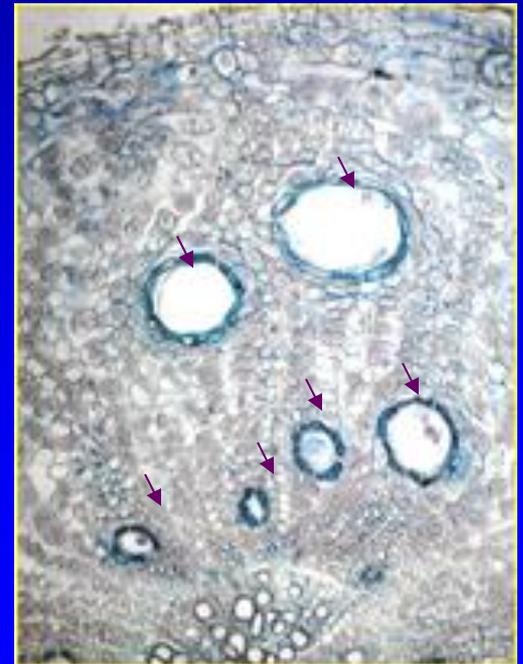
Radici in mezzo liquido

# Rizogenesi

Le radici ottenute, sebbene in grado di **allungarsi** e **ramificare**, mantengono una **struttura di tipo primario**, quindi non sono adatte per la produzione di metaboliti sintetizzati specificamente nel corpo secondario della radice



In *Angelica arcangelica* gli oli essenziali sono prodotti prevalentemente in dotti secretori localizzati nel corpo secondario della radice





# Rizogenesi

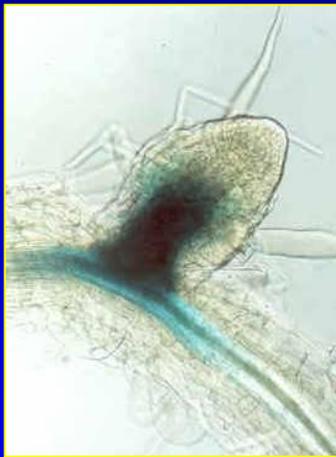
alcuni prodotti ottenuti da colture di radice

| Specie                      | Prodotto                         | Referenze                   |
|-----------------------------|----------------------------------|-----------------------------|
| <i>Artemisia absinthium</i> | Olii volatili                    | Kennedy et al. (1993)       |
| <i>Beta vulgaris</i>        | Betalaine                        | Hamill et al. (1986)        |
| <i>Bidens alba</i>          | Poliacetileni                    | Norton and Towers (1986)    |
| <i>Calystegia sepium</i>    | Alcaloidi tropanici              | Jung and Tepfer (1987)      |
| <i>Coreopsis tintoria</i>   | Fenilpropanoidi                  | Thron et al. (1989)         |
| <i>Datura stramonium</i>    | Scopolamina, iosciamina          | Baiza et al. (1998)         |
| <i>Hemidesmus indicus</i>   | 2-idrossi-<br>metossibenzaldeide | Sreekumar et al. (1998)     |
| <i>Hyoscamus albus</i>      | Iosciamina                       | Hashimoto and Yamada (1986) |
| <i>Hyoscamus muticus</i>    | Iosciamina                       | Flores et al. (1987)        |
| <i>Polygonum tinctorium</i> | Indigo, Indirubina               | Shim et al. (1998)          |
| <i>Silybum marianum</i>     | Flavonolignani                   | Alikaridis et al. (2000)    |

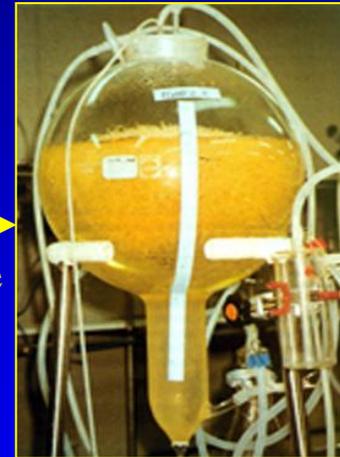
# Rizogenesi

## *hairy roots*

Le *hairy roots* (radici pelose) sono ottenute mediante infezione con *Agrobacterium rhizogenes*



Coltura in bioreattore



Il plasmide batterico Ri, trasferito nelle cellule vegetali dall'agrobatterio, contiene geni che inducono over-espressione della via biosintetica delle auxine, stimolando la genesi e l'accrescimento delle radici

**L'auxina è il principale induttore della rizogenesi avventizia in molte piante e sistemi *in vitro*.**

| Components  | Murashige-Skoog (1962) | White (1963) | Gamborg (1968)               | Nitsch (1951) |
|---|------------------------|--------------|------------------------------|---------------|
| $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$                                  | -                      | -            | 134                          | -             |
| $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$                    | 370                    | 720          | 500                          | 250           |
| $\text{Na}_2\text{SO}_4$                                      | -                      | 200          | -                            | -             |
| KCl   | -                      | 65           | -                            | 1,500         |
| $\text{CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$                    | 440                    | -            | 150                          | 25            |
| $\text{KNO}_3$  | 1,900                  | 80           | 3,000                        | 2,000         |
| $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$         | -                      | 300          | -                            | -             |
| $\text{NH}_4\text{NO}_3$                                      | 1,650                  | -            | -                            | -             |
| $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$           | -                      | 16.5         | 150                          | 250           |
| $\text{KH}_2\text{PO}_4$                                      | 170                    | -            | -                            | -             |
| $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$                    | 27.8                   | -            | 27.8                         | -             |
| $\text{Na}_2\text{EDTA}$                                      | 37.3                   | -            | 37.3                         | -             |
| $\text{MnSO}_4 \times 4\text{H}_2\text{O}$                    | 22.3                   | 7            | 10 (1 $\text{H}_2\text{O}$ ) | 3             |
| $\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$                    | 8.6                    | 3            | 2                            | 0.5           |
| $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$                    | 0.025                  | -            | 0.025                        | 0.025         |
| $\text{H}_2\text{SO}_4$                                       | -                      | -            | -                            | 0.5           |
| $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$                                  | -                      | 2.5          | -                            | -             |
| $\text{CoCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$                    | 0.025                  | -            | 0.025                        | -             |
| $\text{FeC}_6\text{O}_5\text{H}_7 \times 5\text{H}_2\text{O}$ | -                      | -            | -                            | 10            |
| KI  | 0.83                   | 0.75         | 0.75                         | 0.5           |
| $\text{H}_3\text{BO}_3$                                       | 6.2                    | 1.5          | 3                            | 0.5           |
| $\text{Na}_2\text{M}_0\text{O}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$  | 0.25                   | -            | 0.25                         | 0.25          |

| Components      | Murashige-Skoog (1962) | White (1963) | Gamborg (1968) | Nitsch (1951) |
|-----------------|------------------------|--------------|----------------|---------------|
| Sucrose         | 30,000                 | 20,000       | 20,000         | 50,000        |
| Glucose         | -                      | -            | -              | or 36,000     |
| Myo-Inositol    | 100                    | -            | 100            | -             |
| Nicotinic Acid  | 0.5                    | 0.5          | 1.0            | -             |
| Pyridoxine HCl  | 0.5                    | 0.1          | 1.0            | -             |
| Thiamine HCl    | 0.1-1                  | 0.1          | 10             | 1             |
| Ca-Pantothenate | -                      | 1            | -              | -             |
| Biotin          | -                      | -            | -              | -             |
| Glycine         | 2                      | 3            | -              | -             |
| Cysteine HCl    | -                      | 1            | -              | 10            |

# REGOLATORI DI CRESCITA CHE INFLUENZANO L'INDUZIONE RADICALE

## AUXINA

IAA

IBA

NAA

**a** - fase sensibile all'auxina. attivazione delle cellule competenti (**induzione**)

**b** - fase indifferente all'auxina. La presenza dell'ormone non modifica lo sviluppo radicale, in alcuni casi può inibirlo.

## CITOCHININE

Zeatina

Kinetina

2iP

6-benziladenina

**Un rapporto auxina/citochinina a favore dell'auxina può stimolare la radicazione.**

## GIBBERELLINE

**Alte concentrazioni di gibberelline inibiscono in genere la radicazione; concentrazioni da  $10^{-11}$  a  $10^{-7}$  M la promuovono in poche piante.**

**E' stato dimostrato che cellule che nella pianta non sono in grado di formare radici avventizie lo possono fare *in vitro* sotto stimolazione auxinica.**

## **Radicazione avventizia DIRETTA**

Il primordio radicale si sviluppa direttamente dalle cellule in prossimità del sistema vascolare dell'espianto primario (le cellule competenti sono presenti nel tessuto al momento della messa in coltura).

## **Radicazione avventizia INDIRETTA**

La formazione delle radici è preceduta da una proliferazione cellulare che dà origine ad una massa di callo ed è all'interno di questa massa che si organizzano i meristemoidi, prima, ed i primordi radicali, poi (le cellule diventano competenti a radicare durante la coltura *in vitro*).

# Rizogenesi diretta e indiretta

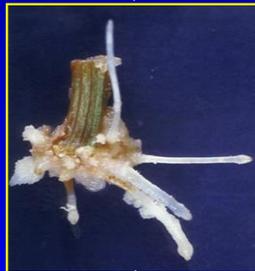


Callogenesi



Rizogenesi diretta

Rizogenesi indiretta

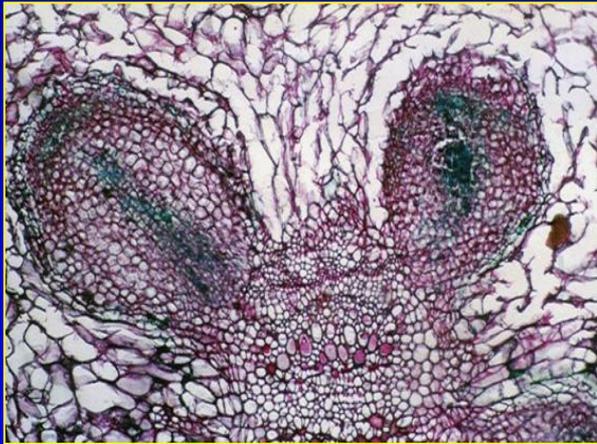


Inoculo in mezzo liquido



# Rizogenesi diretta e indiretta

Rizogenesi diretta: le radici avventizie si formano direttamente dai tessuti dell'espianto (soprattutto cellule parenchimatiche)



**Sezione trasversale di un espianto caulinare di Angelica arcangelica: radici avventizie, formatesi a carico del cambio cribro-vascolare**

Rizogenesi indiretta: le radici si formano da cellule indifferenziate (callo)



**Riso: esempio di rizogenesi  
avventizia diretta ed endogena  
(le frecce indicano i primordi  
radicali in formazione)**

## **Marcatori biochimici della radicazione avventizia**

**\* Auxina**

**\* Poliammine**

**\* Perossidasi**

**\* Flavonoidi**

L'auxina endogena deve presentare un picco durante la fase induttiva, e questo deve avvenire precocemente

- Le poliammine libere, soprattutto putrescina e spermidina, devono presentare un picco prima dell'organizzazione dei meristemoidi radicali.
- Le poliammine sono molecole organiche scoperte per la prima volta nel 1678 nel liquido seminale umano. Dapprima considerate prodotti di decomposizione di composti organici oggi è loro riconosciuto un ruolo in diversi processi biologici come la proliferazione cellulare, la crescita degli organismi viventi in generale e di quelli vegetali in particolare; esercitano poi altre funzioni, formando probabilmente complessi con varie molecole tra cui acidi nucleici, proteine e fosfolipidi

**Cambiamenti nella concentrazione endogena degli enzimi perossidasi, in particolare di quelli legati all'ossidazione dell'auxina, sono associati al processo di radicazione. E' stato osservato un più alto contenuto di questi enzimi nelle specie che radicano facilmente rispetto a quelle che hanno il processo bloccato.**

**Alti livelli di flavonoidi sono riscontrabili nei tessuti di piante legnose che radicano facilmente.**

**È possibile studiare il controllo ormonale sulla radicazione avventizia mediante coltura *in vitro* di porzioni di organo, di tessuti o proliferazioni cellulari.**

**La capacità di rispondere agli ormoni, tuttavia **diminuisce** con l'età della pianta e di conseguenza **cala anche la capacità di formare radici avventizie**. E' del resto usuale che l'organogenesi *in vitro* diminuisca con l'**invecchiamento** dei tessuti che formano l'espianto.**

**L'origine delle radici avventizie *in planta* è simile a quella delle radici laterali ed è sotto il controllo auxinico.**

**In *Arabidopsis* normalmente si formano 1 o 2 radici avventizie alla base dell'ipocotile. Si originano dal periciclo dell'ipocotile e si formano esattamente come le radici laterali.**

Inoltre è stato dimostrato che almeno **alcuni** geni che controllano la formazione delle radici laterali sono implicati anche nella formazione delle radici avventizie, e in molti casi sembra che questi geni siano sotto controllo auxinico.

I mutanti di *Arabidopsis rooty* (*rty*) e *superroot* (*sur*), hanno un elevato numero di radici sia laterali che avventizie ed anche un **elevato contenuto endogeno di auxina**.

Anche il gene *LATERAL ROOT PRIMORDIUM1 (LRP1)*, di *Arabidopsis*, che si esprime nelle primissime fasi di formazione delle radici laterali ed avventizie, è considerato un marker precoce comune ai due tipi di radici, ed è indotto dall'auxina.

È stato identificato anche un altro gene, in riso, responsabile della genesi delle radici avventizie (che in questa pianta è il solo tipo di radici a formare l'apparato radicale): *ADVENTITIOUS ROOTLESS1 (ARL1)*.

Questo gene codifica per una proteina sensibile all'auxina e all'etilene.

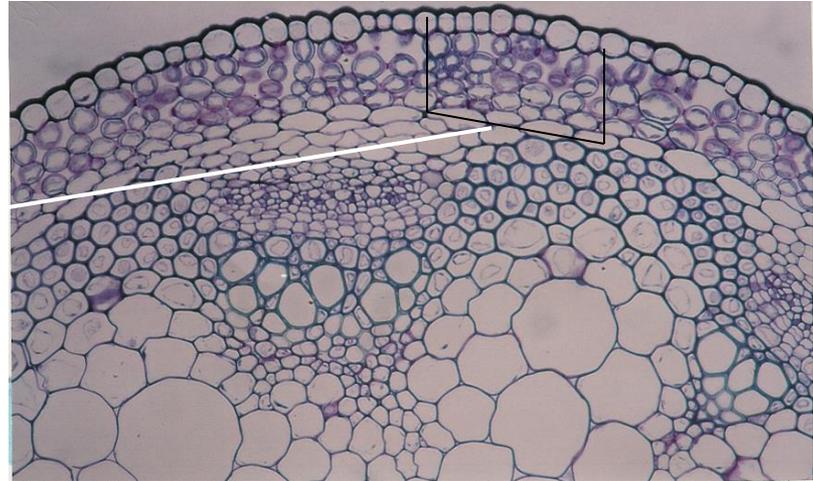
L'espressione di *ARL1* è precedente alle divisioni delle cellule fondatrici del periciclo, per cui è considerato un marcatore precoce dello sdifferenziamento di queste ultime cellule.

# Colture *in vitro* di strati cellulari sottili caulinari

## Es. tabacco

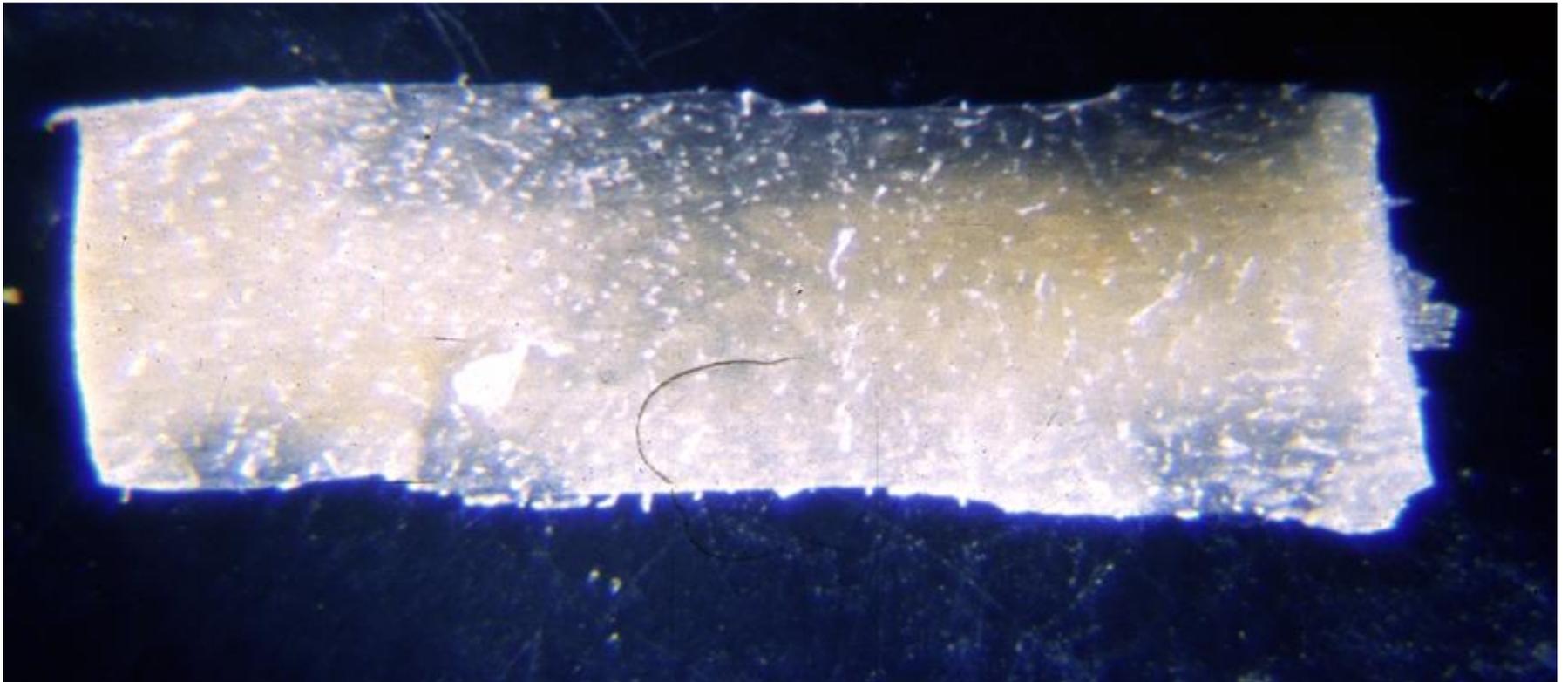
Composizione del terreno di coltura sintetico utilizzato per indurre la formazione di radici *in vitro*

|                        |                                 |                            |
|------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| <b>Sali inorganici</b> | <b>Murashige and Skoog 1962</b> |                            |
| <b>Vitamine</b>        | <b>Mio-inositolo</b>            | <b>(100 mg/l)</b>          |
|                        | <b>Tiamina</b>                  | <b>(10 mg/l)</b>           |
| <b>Fitormoni</b>       | <b>IBA (auxina)</b>             | <b>(10<sup>-5</sup> M)</b> |
|                        | <b>Kinetina (citochinina)</b>   | <b>(10<sup>-7</sup> M)</b> |
| <b>Carboidrati</b>     | <b>Saccarosio</b>               | <b>(30g/l)</b>             |
|                        | <b>Agar</b>                     | <b>(8 g/l)</b>             |
| <b>pH</b>              |                                 | <b>5.8</b>                 |



**Il TCL di Arabidopsis misura 5x3 mm ed è costituito da 6-7 strati cellulari**

Strato cellulare sottile (Thin cell layer – TCL, espianto di epidermide e pochi strati di parenchima corticale) al momento della messa in coltura



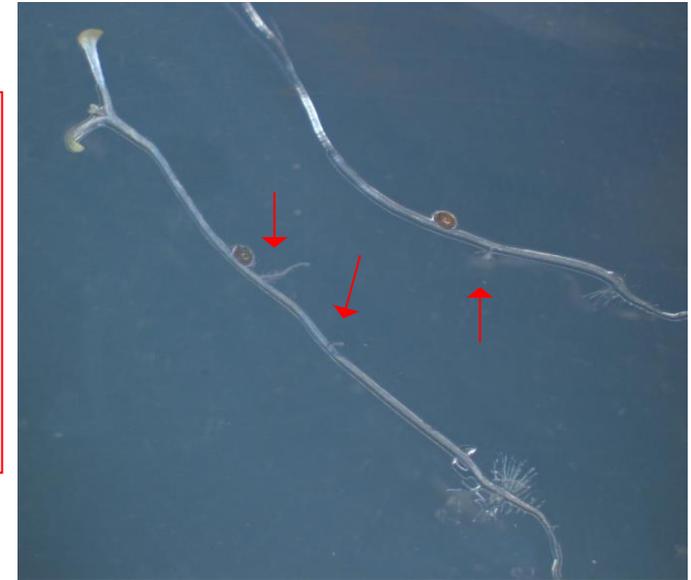
TCL dopo 15 giorni di coltura



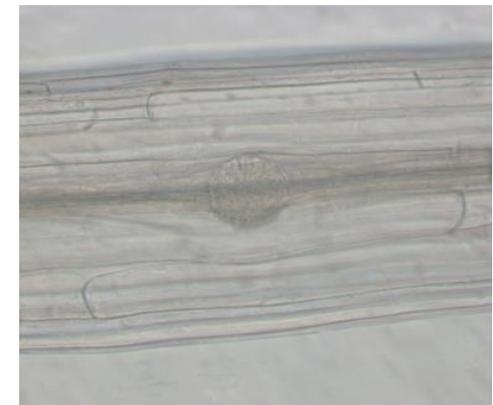
# Condizioni colturali per ottenere radici avventizie da plantule di *Arabidopsis thaliana*

Takahashi  
*et al.*, 2003

- presenza di saccarosio (bassi livelli)
- adesione dell'ipocotile al mezzo agarizzato
- assenza di luce



*Ath Col*, 22 g dalla stratificazione,  
6h luce + buio



Primordio radicale  
all'interno dell'ipocotile

$\frac{1}{2}$  MS + 0.5%  
saccarosio

LD (8  
giorni)

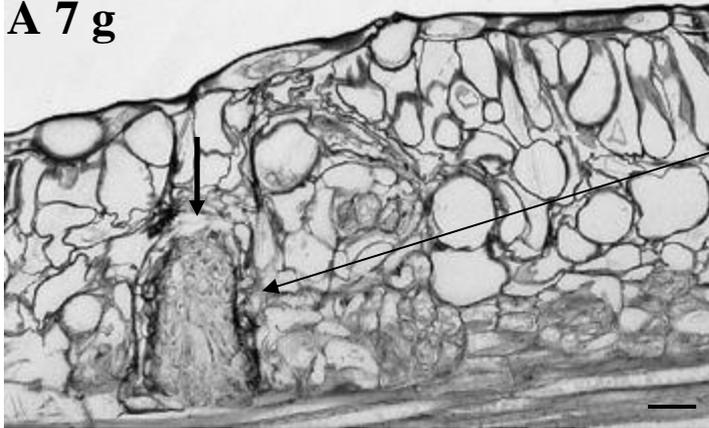


6h luce +  
buio (22  
giorni)



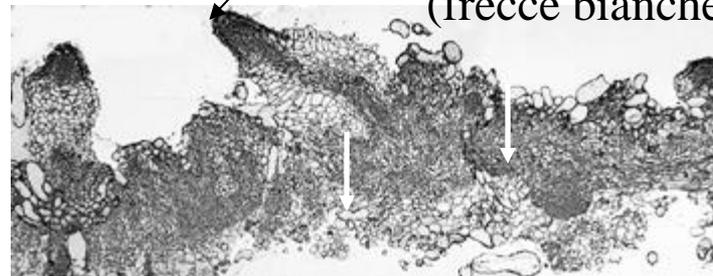
# Eventi della formazione delle radici avventizie nei TCL di *Arabidopsis* a 7 e 15 giorni di coltura

A 7 g



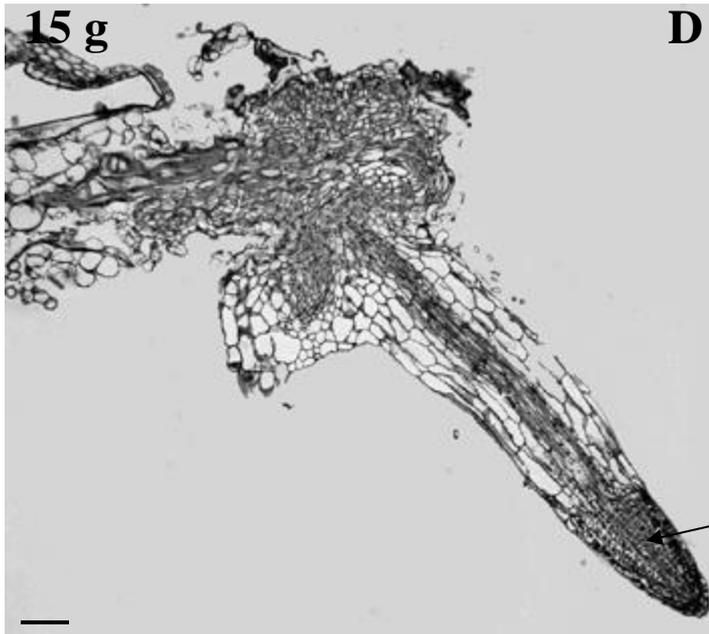
Formazione del primordio radicale

Radici emergenti dall'espianto a fine coltura e primordi non ancora emersi entro l'espianto (frecche bianche)



15 g

D



Radice avventizia allungata

**Intere foglie o espianti fogliari (circa 2x2 mm) possono essere indotti a formare radici**

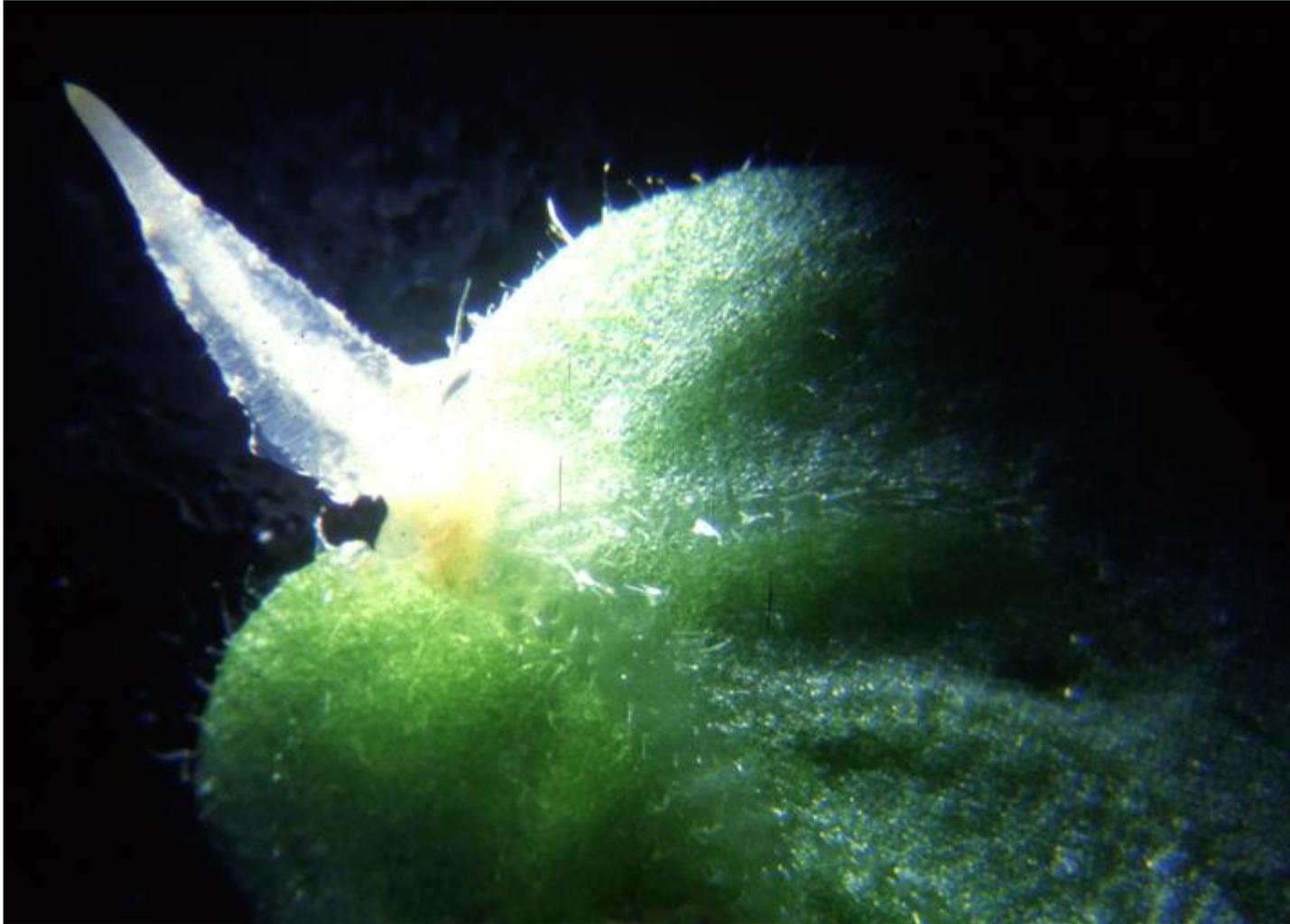
**MS**

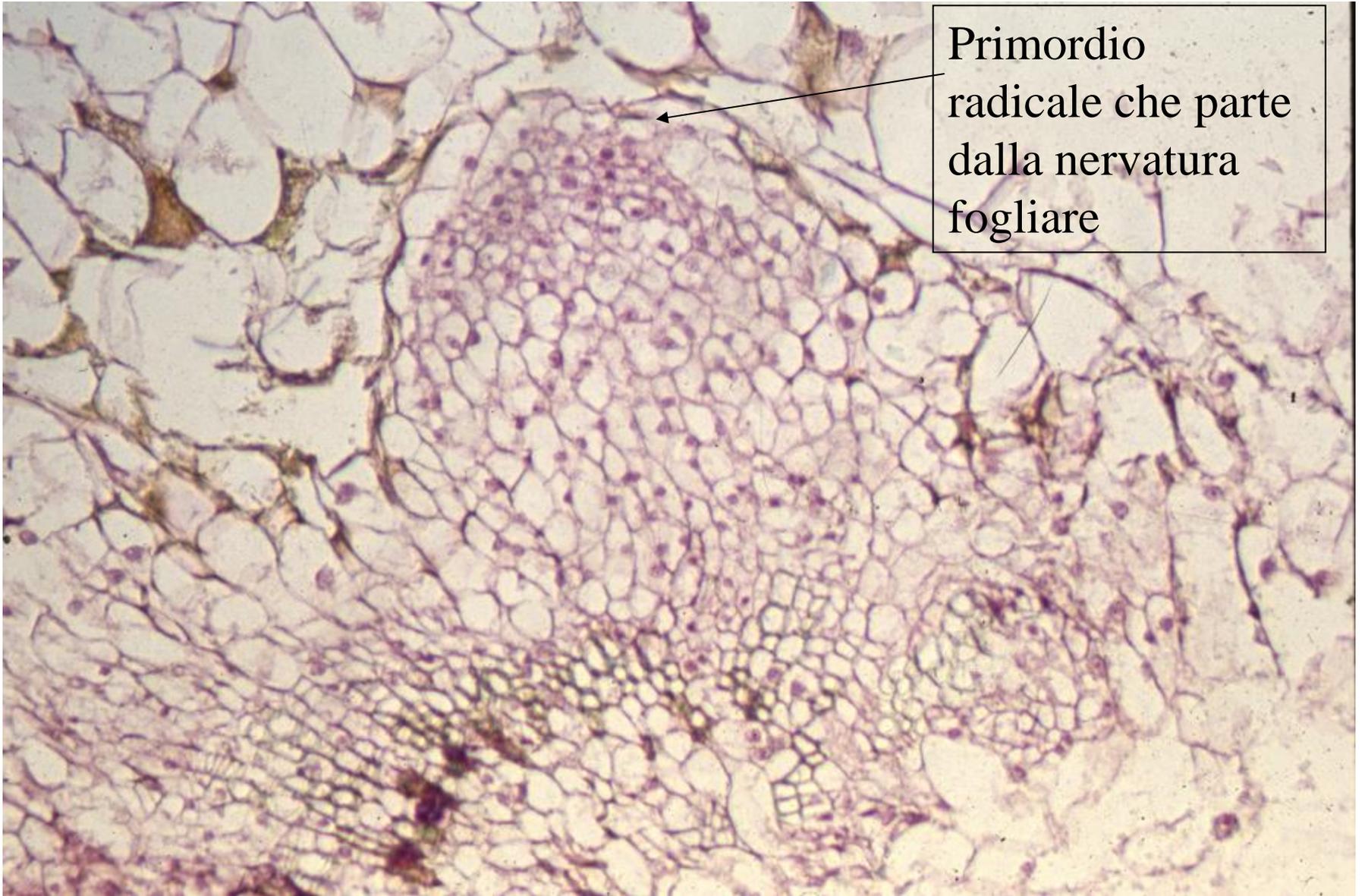
**IAA 0,6 mM**

**Saccarosio 2%**

**Agar 0.8 %**

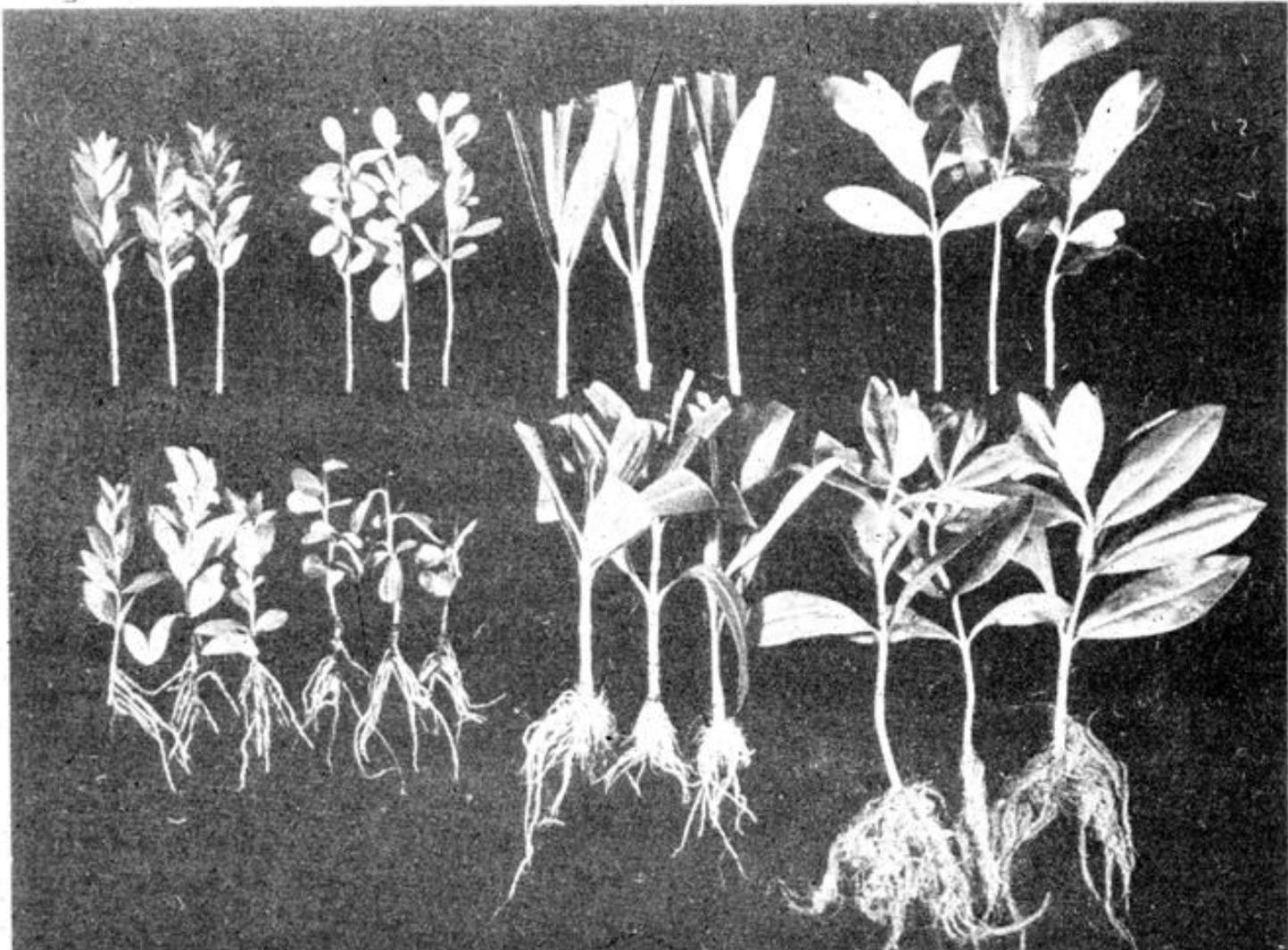
Espianto fogliare dopo 10 giorni di coltura





Primordio  
radicale che parte  
dalla nervatura  
fogliare

## Radici avventizie in microtalee di specie legnose



Specie recalcitranti alla radicazione avventizia in cui è stato sperimentato con successo il metodo dell'INFEZIONE LOCALIZZATA con *Agrobacterium rhizogenes* per indurre la radicazione avventizia

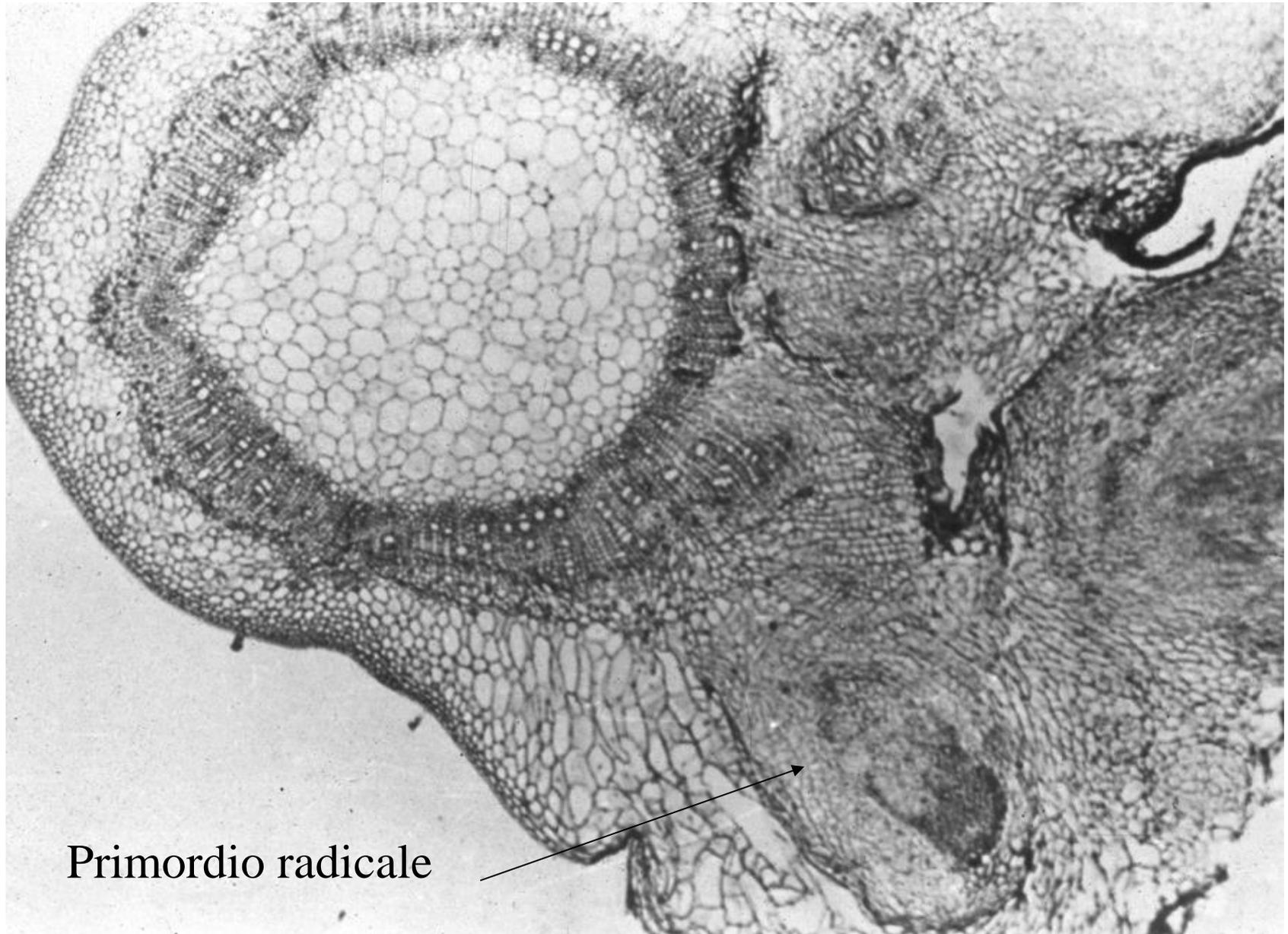
- melo
- mandorlo
- noce
- quercia
- pistacchio
- ulivo
- castagno
- kiwi
- nocciolo

**E' possibile indurre la radicazione avventizia in *JUGLANS REGIA* (*noce*) mediante infezione localizzata con *Agrobacterium rhizogenes***

**L'infezione localizzata interagisce positivamente con l'IBA nel promuovere la radicazione nel noce.**

**Il passaggio chiave anche in questa specie è la formazione dei **meristemoidi radicali**.**

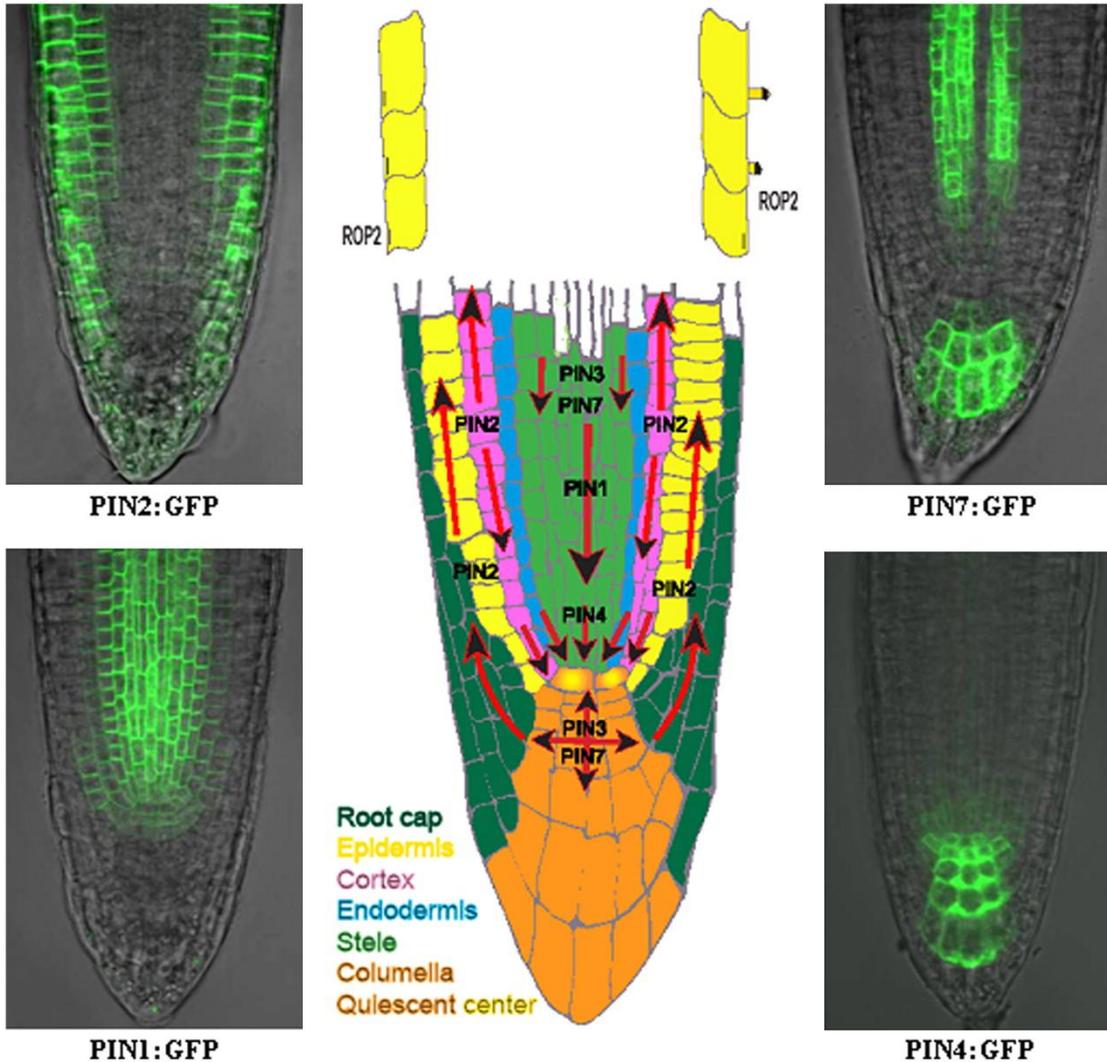
**Il trattamento IBA *Ar* (cioè IBA esogeno combinato ad infezione localizzata) è il migliore da un punto di vista di sfruttamento industriale della propagazione *in vitro* del noce, perché induce lo sviluppo di meristemoidi e infine di primordi radicali **in un tempo ridotto** rispetto al trattamento rizogenico HF *Ar* (cioè assenza di ormoni esogeni, ma presenza di infezione localizzata).**



Primordio radicale

- L'auxina si muove nella pianta dall'apice caulinare verso la radice
- Entra nelle cellule per diffusione o mediante trasportatori come AUX e ne esce per azione di proteine della famiglia PIN
- Mutanti nel trasporto dell'auxina indicano che questa ha un ruolo essenziale nella risposta gravitropica
- Il trasporto auxinico è importante anche per l'organizzazione ed il mantenimento dell'apice della radice post-embrionale.
- L'auxina si accumula nella columella e nel centro quiescente e poi trasportata sempre da proteine PIN attraverso l'epidermide e va verso l'alto per regolare la distensione delle cellule derivate nel processo di allungamento
- Dalla zona di allungamento l'auxina torna all'apice dove si accumula

# Distribuzione dell'Auxina nell'apice radicale



PIN: carrier per efflusso auxinico. PIN 1 dal germoglio al centro quiescente. PIN 2 zona corticale e nella cuffia laterale. Pin3 in 2 file sovrapposte della columella e nelle cellule del periciclo. PIN 4 nel centro quiescente e nelle cellule provascolari. PIN 7 nel meristemo apicale e nella zona di distensione.

- PIN guidano l'espressione dei geni PLT nella zona di divisione e le proteine PLT mantengono attiva la trascrizione dei geni PIN stabilizzando la posizione del centro quiescente e della nicchia staminale. Il mantenimento di questa zona è anche dovuta a fattori di trascrizione **SHORTROOT** e **SCARECROW** che agiscono anche essi sui geni PIN

I geni *SHORT-ROOT* (*SHR*) e *SCARECROW* (*SCR*) sono implicati nel mantenere la corretta organizzazione del parenchima corticale/endodermide, mutanti per questi geni mostrano alterazioni nella corteccia della radice primaria e delle laterali ed avventizie.

Il mutante *scr* ha un solo strato di parenchima corticale con caratteristiche tipiche dell'endodermide, ad es. presenta la banda del Caspary ma viene riconosciuto da un anticorpo che riconosce il parenchima corticale e non l'endodermide. Nel mutante *shr* manca l'endodermide

***SCR* e *SHR* sono fattori di  
trascrizione della famiglia GRAS**

**i mutanti *scr* e *shr* hanno radice  
corta, ed il CQ in *scr* è parzialmente  
inattivo**

All'interno dell'endoderma della radice c'è il cilindro centrale o stele.

Il primo tessuto della stele è il **PERICICLO**.

È mono o pluristratificato, è formato da cellule con caratteristiche meristematiche.

È il tessuto da cui si originano le **radici laterali** o secondarie.

Prende parte alla formazione del cambio cribro vascolare e del cambio del sughero.

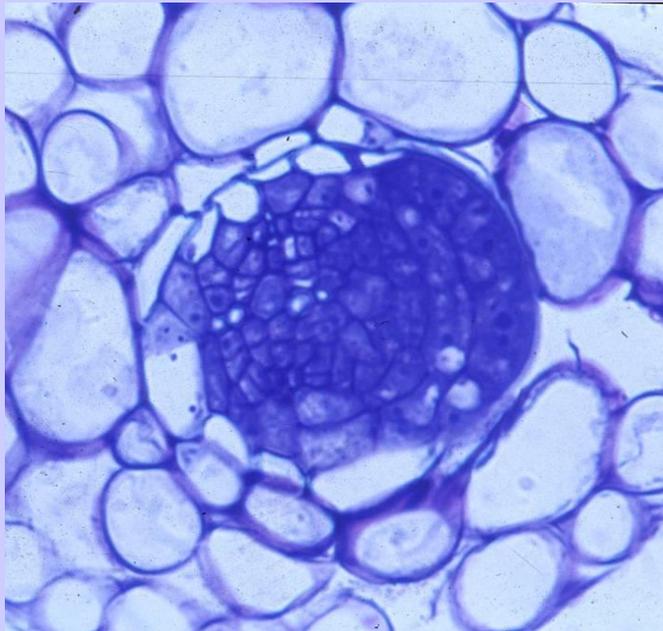
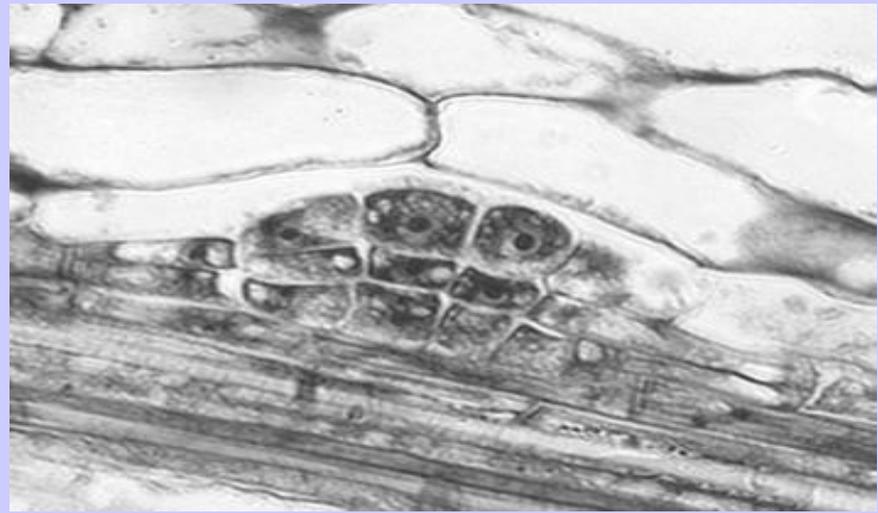
Deriva dal procambio e differenzia in prossimità dell'apice radicale.

È stato denominato anche **pericambio** e gli è stato attribuito il ruolo di meristema laterale.

Una specifica espressione genica nel periciclo induce la formazione delle radici laterali.

Immagini dal Libro di testo:

Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdiSES



Queste prime divisioni sono sotto controllo auxinico. L'auxina arriva al primordio laterale dall'apice della radice principale, ma viene anche prodotta in loco.

L'importanza dell'auxina è stata dimostrata sia somministrando auxina esogena, particolari concentrazioni di auxina portano alla produzione di un elevato numero di radici laterali fino all'apice, sia somministrando inibitori del trasporto auxinico, es. l'acido naftilftalamico (NPA), in quest'ultimo caso si ha una fortissima riduzione del numero di radici laterali.

Il ruolo dei PIN e la formazione del maximum auxinico all'apice della radice laterale ha luogo come nella radice primaria

Dal periciclo si formano le radici laterali ma anche il cambio cribro-vascolare, in parte, e il fellogeno cioè i meristemi secondari.

Le cellule del periciclo formano le radici laterali non lontano dalla zona di distensione, i meristemi secondari si formano in posizione molto lontano da questa. È stato ipotizzato che un **effetto posizionale** possa essere modulato nella diversificazione dell'espressione genica nel periciclo.

Il floema e lo xilema primario della radice si formano dal procambio. Il floema si differenzia più vicino all'apice, nella regione di distensione, rispetto allo xilema.

Il sistema vascolare della radice si organizza durante le ultime fasi dell'embriogenesi (organizzazione del procambio).

Le informazioni sul controllo genico del differenziamento vascolare sono molto scarse.

È stato identificato un fattore di trascrizione di tipo MYB necessario per il differenziamento del floema, *ALTERED PHLOEM DEVELOPMENT (APL)*. Nel mutante *apl* le divisioni che dovrebbero dare origine a cellule floematiche sono pochissime e nella regione dove dovrebbe esserci il floema si osservano cellule xilematiche.

**Il gene *ATHB-8* sembra essere un marcatore precoce del differenziamento vascolare.**

**Si esprime nel procambio dell'embrione, radice, fusto e foglia e nella regione di allungamento della radice embrionale si esprime nelle cellule che differenziano in xilema.**

**È regolato dall'auxina**

Le citochinine sono prodotte nelle radici (columella) ed attraverso lo xilema raggiungono l'apice caulinare e le foglie. Non influenzano lo sviluppo della radice ma del germoglio.

Nonostante le informazioni sulla definizione del pattern vascolare non siano molte, si sta affermando un'ipotesi che ritiene che l'auxina e la citochinina siano implicate entrambe nel controllo del differenziamento vascolare.

Secondo questo modello temporale l'auxina sarebbe indispensabile per la formazione del tessuto vascolare, ma la citochinina sarebbe necessaria prima, cioè per attivare la proliferazione del procambio e per identificare i siti di comparsa dei primi elementi di floema e xilema.

La zona di accrescimento per distensione è seguita dalla **ZONA DI MATURAZIONE o DI DIFFERENZIAMENTO CELLULARE**.

In questa regione la maggior parte delle cellule dei tessuti primari differenzia ed acquisisce la forma definitiva.

In corrispondenza dell'inizio di questa regione compaiono i **PELI radicali**.

I peli radicali servono per aumentare sensibilmente la superficie di assorbimento, infatti l'acqua ed i sali vengono assorbiti per la maggior parte a livello dei peli radicali. Svolgono anche il ruolo di protezione dell'organo.

Sono estroflessioni di alcune cellule epidermiche dette tricoblasti.

In questa regione, nella zona centrale si ha inoltre la definizione della stele (differenziamento ed organizzazione delle cellule del sistema vascolare).

I peli radicali hanno vita breve, pochi giorni, man mano che muoiono vengono sostituiti da altri neo formati.

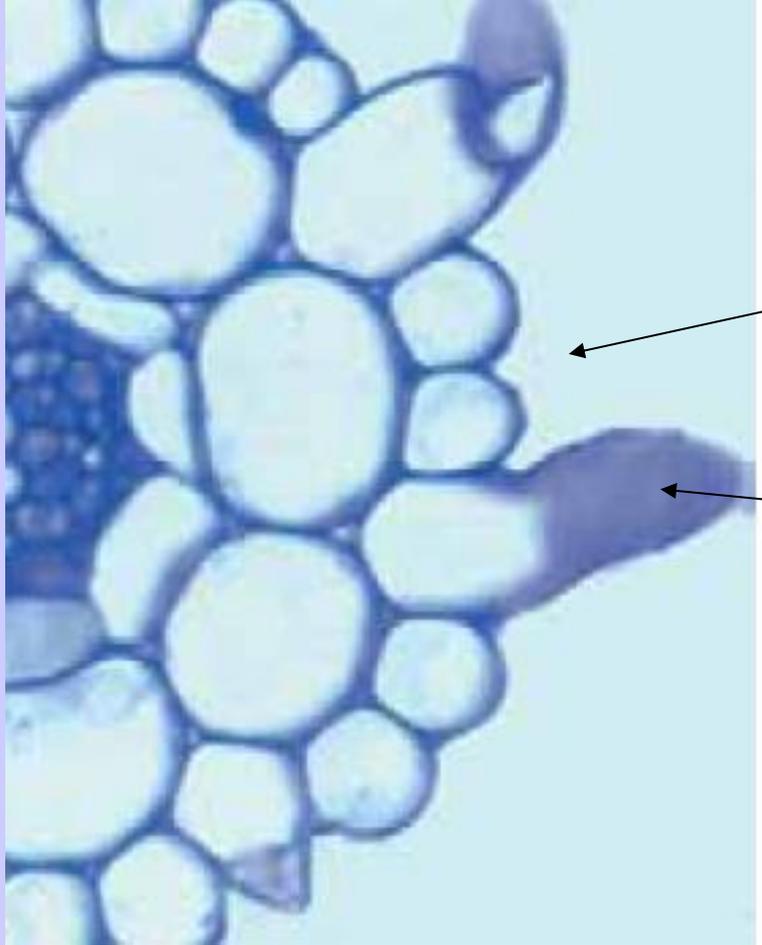
La velocità di formazione e quella di degenerazione sono simili per cui l'estensione della zona pilifera resta costante nel tempo. Non resta costante invece la sua posizione rispetto al suolo.

Nella zona in cui i peli radicali sono morti la funzione protettiva viene svolta dagli strati più esterni del parenchima corticale, i quali suberificano (formando esoderma, tessuto di origine primaria)

I peli hanno una crescita apicale ed un grande vacuolo centrale.

In alcune piante tutte le cellule epidermiche hanno la possibilità di formare i peli, in altre, tra cui *Arabidopsis* solo alcune possono formare i peli.

In *Arabidopsis* il controllo genico che dà alla cellula epidermica la possibilità di formare un pelo è stato studiato dettagliatamente anche con utilizzo di mutanti.



Atricoblasti (cellule epidermiche)

Tricoblasto (pelo radicale)

Con **ablazione laser** si dimostra che quando un atricoblasto viene distrutto, il tricoblasto vicino prende il suo posto, manifestando poi destino da atricoblasto, e viceversa. Quindi nell'epidermide della radice il destino differenziativo dipende dalla posizione e non dall'origine cellulare.

**TRASPARENT TESTA GLABRA1 (TTG1)** è coinvolto nella formazione dei peli nella foglia è paradossalmente coinvolto nel destino atricoblastico nella radice (il mutante fa solo peli).

Anche FT **GLABRA2** è indispensabile per lo sviluppo dell'atricoblasto.

**CAPRICE** (codificante un FT di tipo MYB) (CPC) è coinvolto nel destino tricoblastico.

E' stato dimostrato che **CPC è un regolatore negativo dell'identità atricoblastica** nella cellula in cui si sposta (**controllo genico per inibizione laterale**).

le direzioni del differenziamento dei tessuti primari della radice determinano i **pattern distale e radiale di sviluppo**

# Domande:

- Come si origina una radice avventizia rispetto ad una laterale?
- A che serve *in planta* la radicazione avventizia?
- Perché la radicazione avventizia è un'importante biotecnologia?
- Qual è l'ormone induttore?
- Qual'è la differenza fra rizogenesi diretta ed indiretta?
- Cos'è un meristemoide radicale?
- Cos'è il periciclo e quanti e quali ruoli morfogenici assolve nella radice?
- Quali geni sono essenziali per il differenziamento dell'endodermide?
- L'auxina ha un ruolo nel differenziamento delle radici laterali?
- Come e dove ha luogo il differenziamento dei peli radicali?