

RADICE

Tutte le piante vascolari presentano radici tranne un piccolo gruppo di pteridofite che hanno rizoidi.

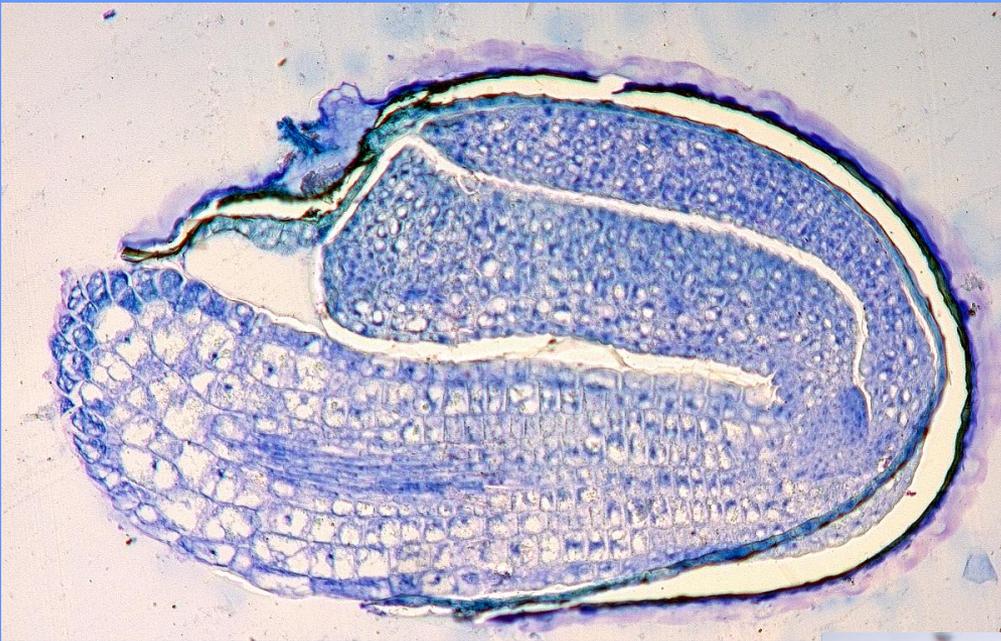
La maggior parte delle radici svolge diverse funzioni:

- 1) Ancorare saldamente la pianta al suolo**
- 2) Assorbire acqua e sali minerali**
- 3) Condurre l'acqua ed i sali minerali agli organi aerei della pianta**
- 4) Sintetizzare ormoni**
- 5) Svolgere funzioni di riserva.**

La prima radice di una pianta si forma nell'embrione ed è detta **radice embrionale** o **radichetta**. Questa, dopo la germinazione del seme, si accresce e dà origine alla **radice principale** o **primaria**.



La prima struttura che emerge da un seme in germinazione è la radichetta embrionale, e da alla piantina la possibilità di ancorarsi al suolo e di assorbire acqua.

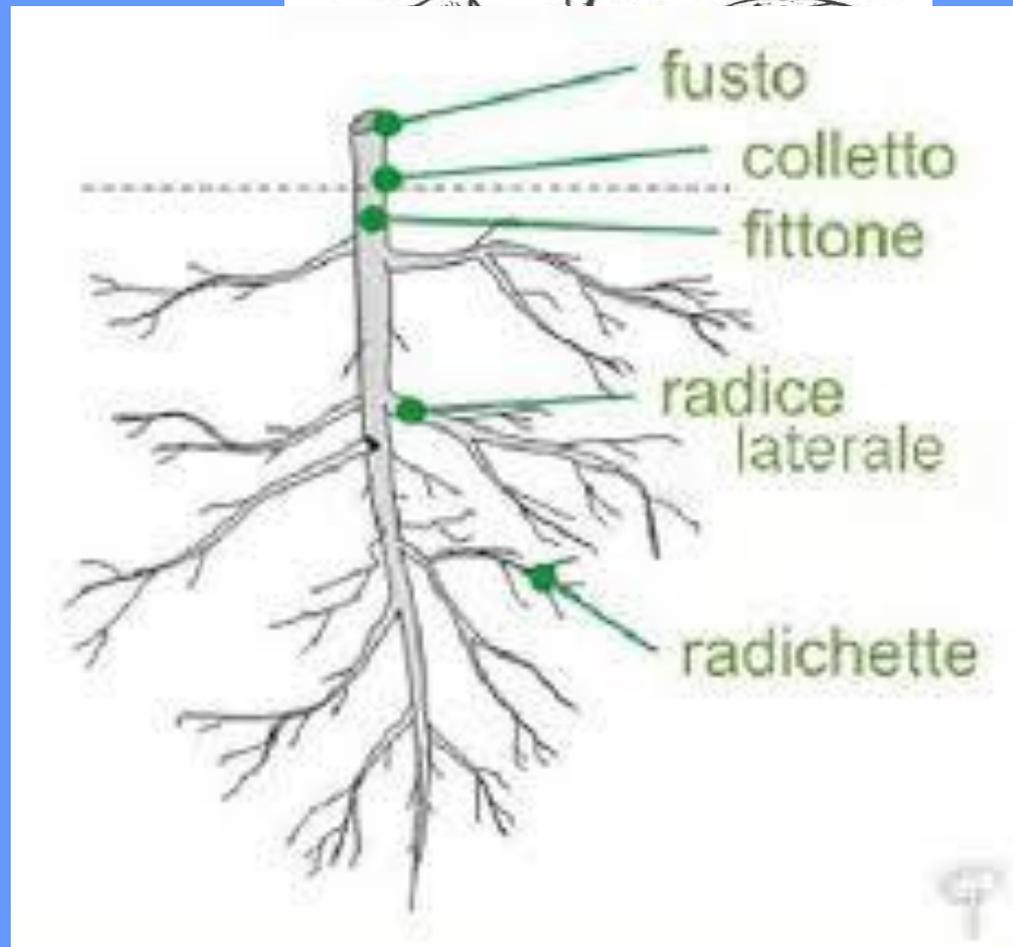
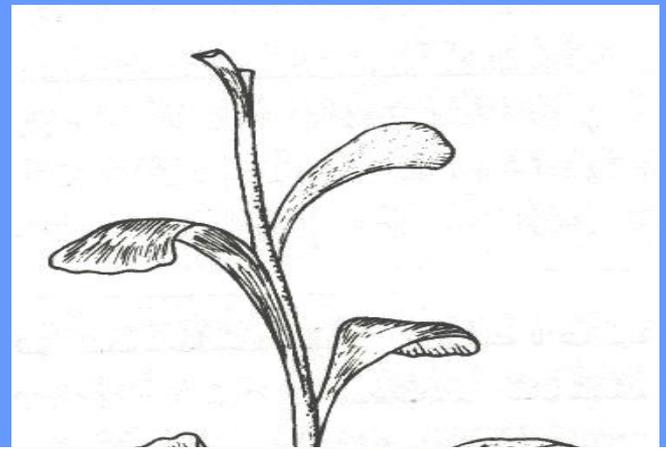


- L'omogeneità dell'ambiente sotterraneo può spiegare sia la relativa semplicità strutturale della radice sia il permanere in essa di caratteri anatomici primitivi che sono invece scomparsi nel caule delle spermatofite.

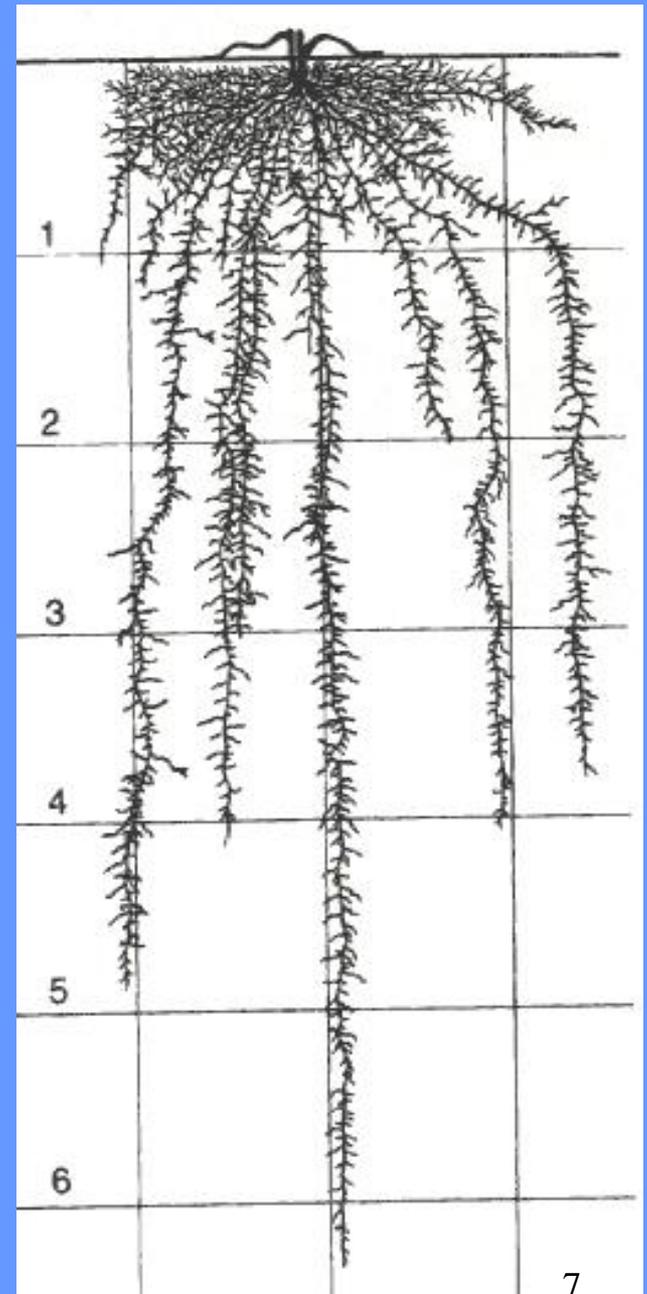
Ad es. la stele tipo protostele

Tipi di apparati radicali

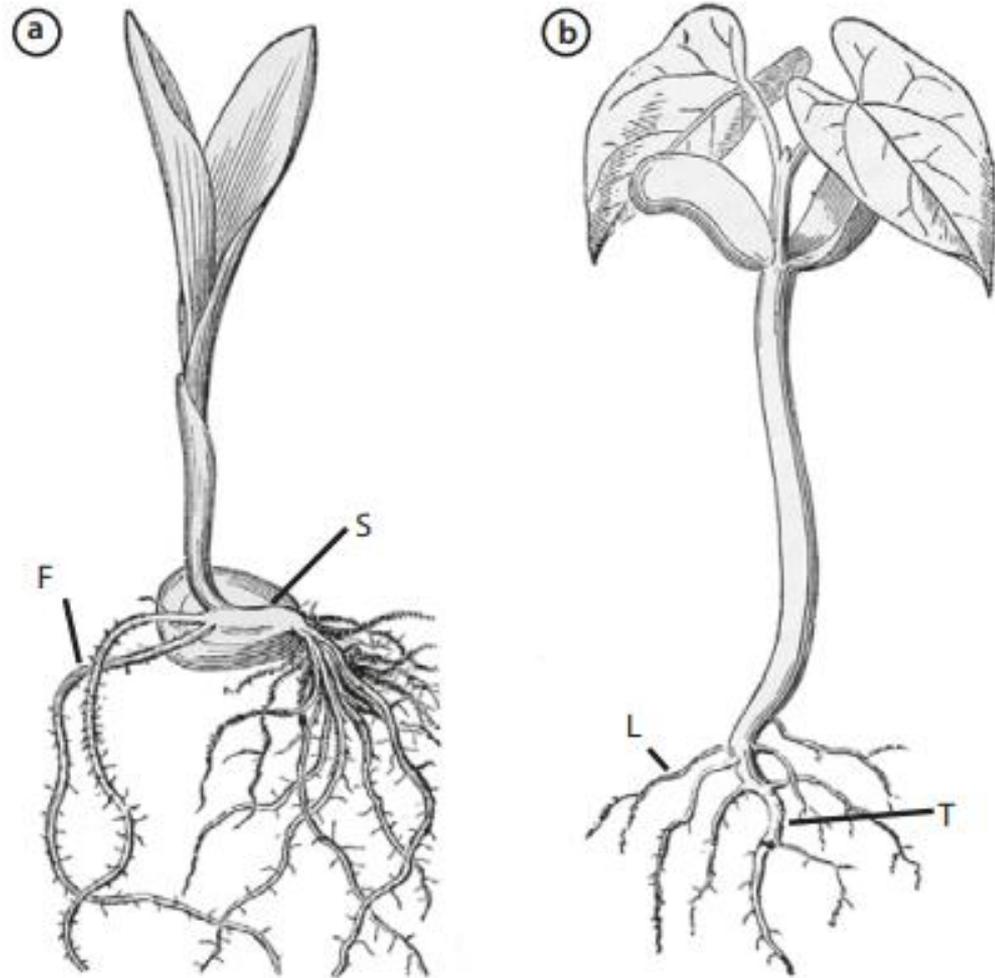
- **apparato a fittone**, con radice primaria (di diretta derivazione embrionale) principale e presente per tutta la vita della pianta e radici laterali (o secondarie) più piccole. Le radici dell'apparato a fittone si accrescono in profondità.



• **apparato radicale fascicolato:** la radice embrionale degenera presto e l'apparato è costituito da radici avventizie e loro radici laterali, molto sviluppate. Le radici di un apparato fascicolato si estendono in superficie.



Apparato radicale fascicolato (a) e a fittone (b) nelle prime fasi di sviluppo.



■ Fig. 10.2 a, b Drawings of a maize (*Zea mays*-monocot) and b bean (*Phaseolus vulgaris*-eudicot) seedlings. F, fibrous root; S, stem; L, lateral root; T, taproot. Scale bars = xx μm . (a, b A Grey (1887), public domain)

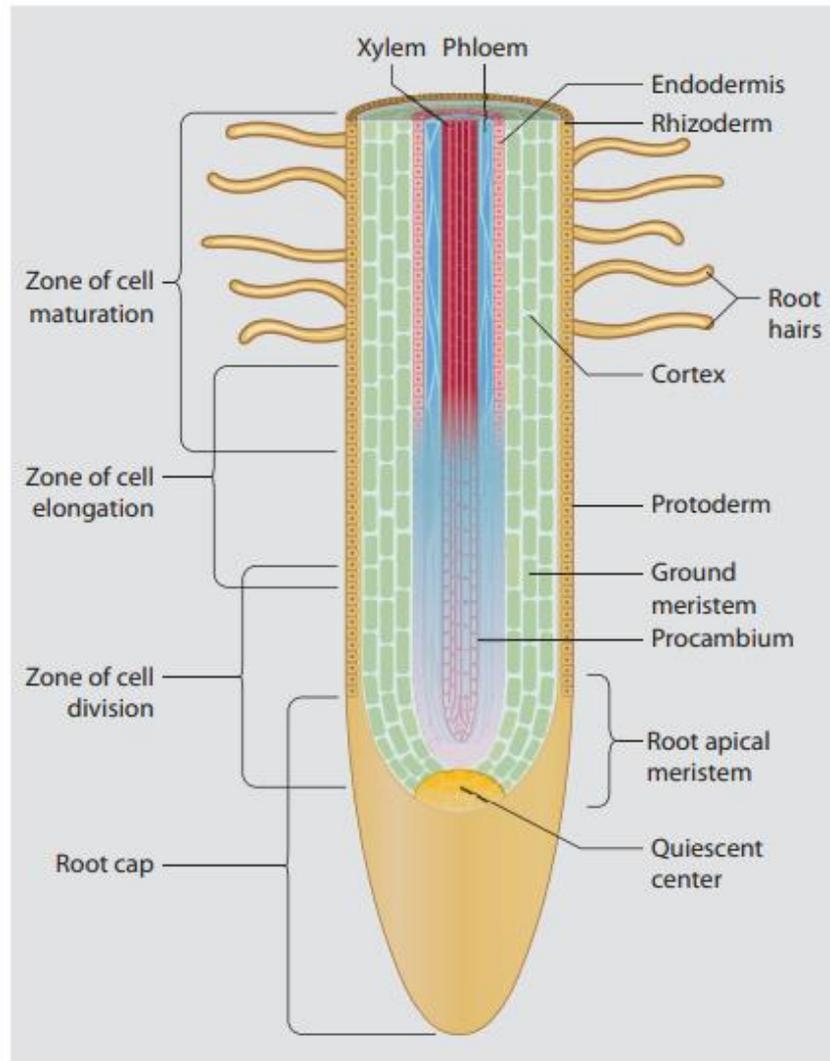
Quando le radici danneggiate muoiono, nuove radici vengono rapidamente formate, radici laterali nel caso dell'apparato a fittone o avventizie negli apparati radicali fascicolati.

Durante la loro crescita attraverso il suolo, le radici seguono il percorso di minore resistenza.

Una pianta in crescita mantiene un equilibrio fra gli organi aerei (implicati nella produzione del nutrimento - superficie fotosintetizzante) e gli organi ipogei (attivi nell'assorbimento di acqua e sali minerali).

In una giovane plantula la superficie ipogea è nettamente maggiore rispetto a quella fotosintetizzante, con la crescita della pianta il rapporto radice/germoglio è a favore del germoglio.

Organizzazione longitudinale della radice



■ Fig. 10.3 a Diagram of a root tip. The root cap and three zones of differentiation (division, elongation, and maturation) are labeled to the left. The four meristems (RAM, procambium, ground meristem, and protoderm) are labeled to the lower right. The six mature tissues (cortex, root hairs, rhizodermis, endodermis, xylem, and phloem) are labeled to the top right. (Redrawn from Crang and Vassilyev 2003)

L'apice radicale è protetto da una **cuffia radicale** che produce anche una sostanza viscosa, il mucigel.

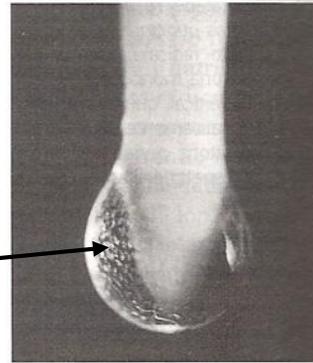
La cuffia radicale è costituita da cellule parenchimatiche vive, ha la forma di un cappuccio, e protegge il meristema apicale favorendo la penetrazione della radice nel terreno.

Le cellule della cuffia vengono prodotte dall'apice meristemático, e pochi giorni dopo la loro formazione degenerano e formano il mucigel.

La cuffia ha sempre dimensioni costanti, perché la velocità di degenerazione delle sue cellule e quella di produzione si bilanciano.

La cuffia si
riforma in
continuazione

mucigel

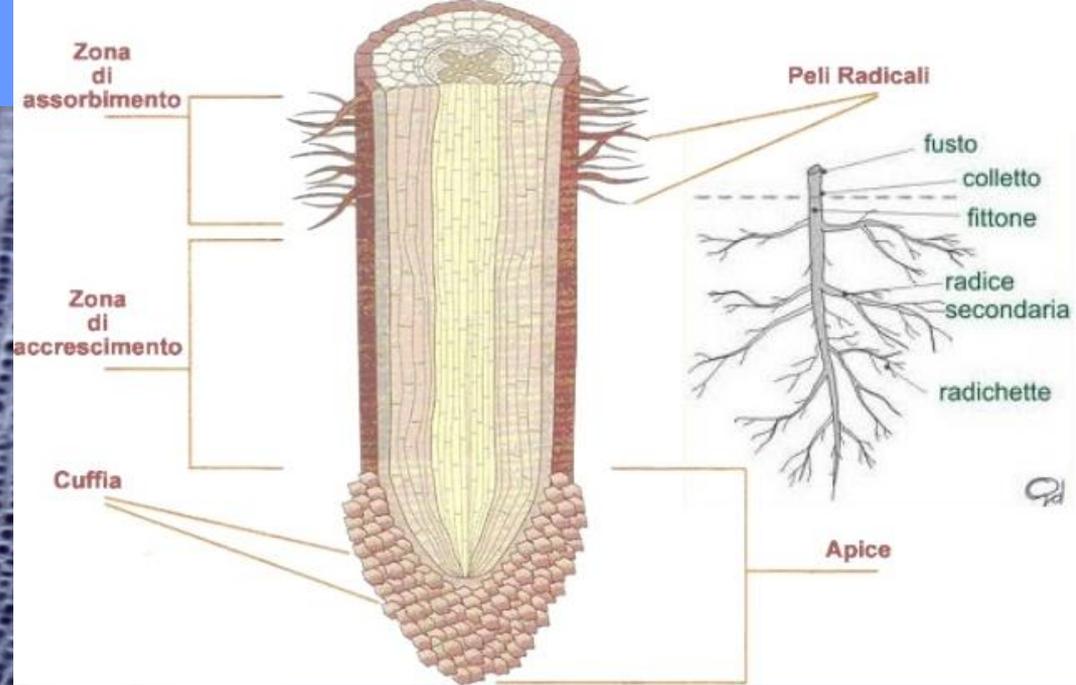
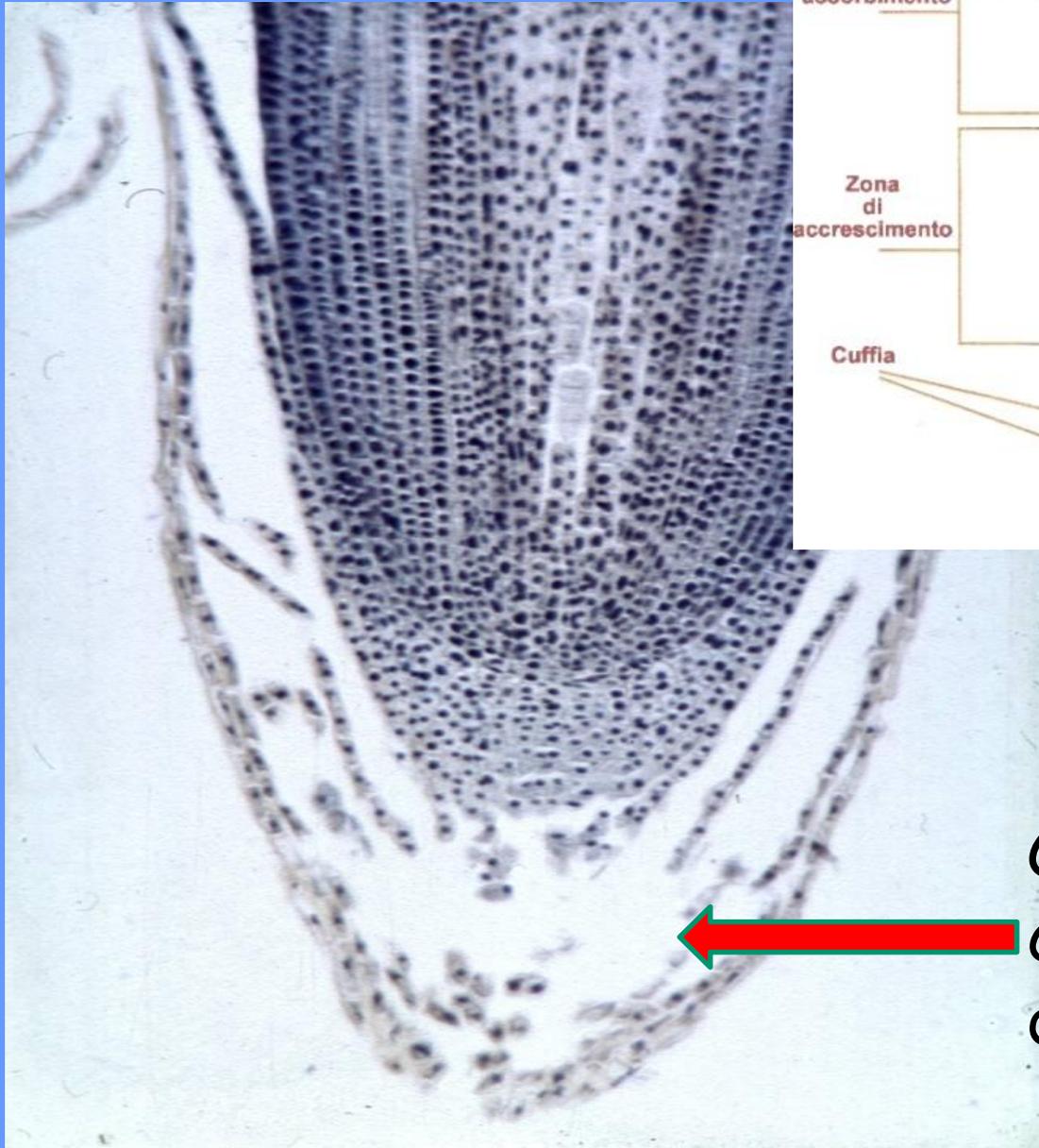


(a)



(b)

Il mucigel
lubrifica il
passaggio della
radice nel suolo.
E' costituito da
residui delle
cellule della
cuffia sfaldate.

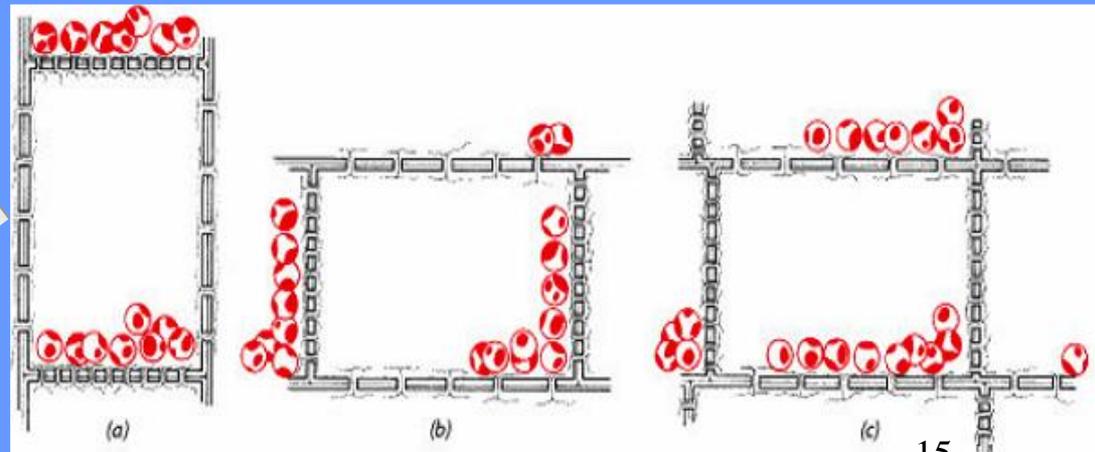


Cellule della cuffia in degenerazione



Oltre a proteggere il meristema apicale, la cuffia svolge un ruolo importante nel controllo della risposta alla forza di gravità della radice. Il sito di percezione della gravità è proprio in alcune cellule della cuffia disposte in posizione centrale (columella) e ricche di amiloplasti.

Amiloplasti specializzati (statoliti) funzionano come sensori di gravità, sedimentando su un lato delle cellule della cuffia secondo la forza di gravità.



La regione più centrale del meristema radicale è caratterizzata dalla presenza di cellule con attività mitotica rallentata

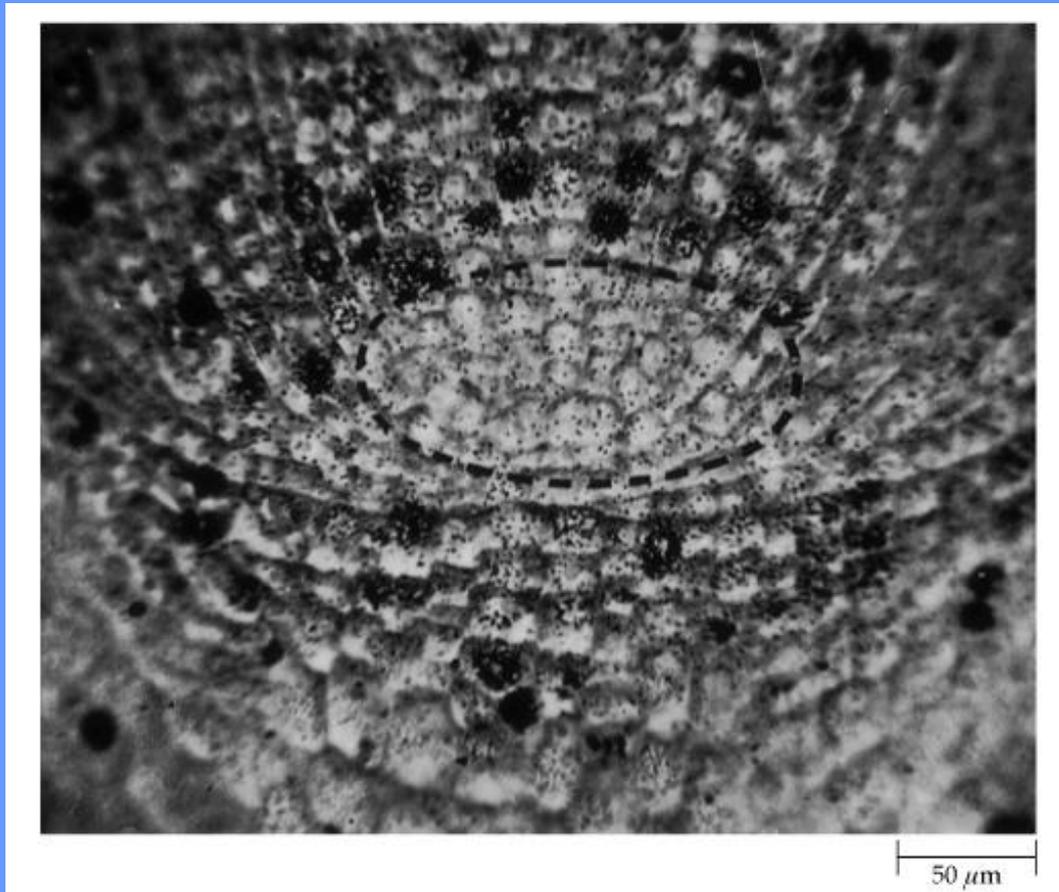
Questa regione è detta **CENTRO QUISCENTE (CQ)**.

Le cellule del centro quiescente, in condizioni normali, hanno un ciclo mitotico molto rallentato ma in caso di danni all'apice meristemático sono in grado di dividersi attivamente e ripristinare il meristema danneggiato.

Sembra, quindi, che il centro quiescente della radice rappresenti una riserva di cellule da utilizzare al bisogno.

Questo meccanismo di sostituzione è estremamente importante perché l'apice della radice viene frequentemente danneggiato da agenti biotici ed abiotici.

Il centro quiescente è il serbatoio di cellule staminali del meristema radicale



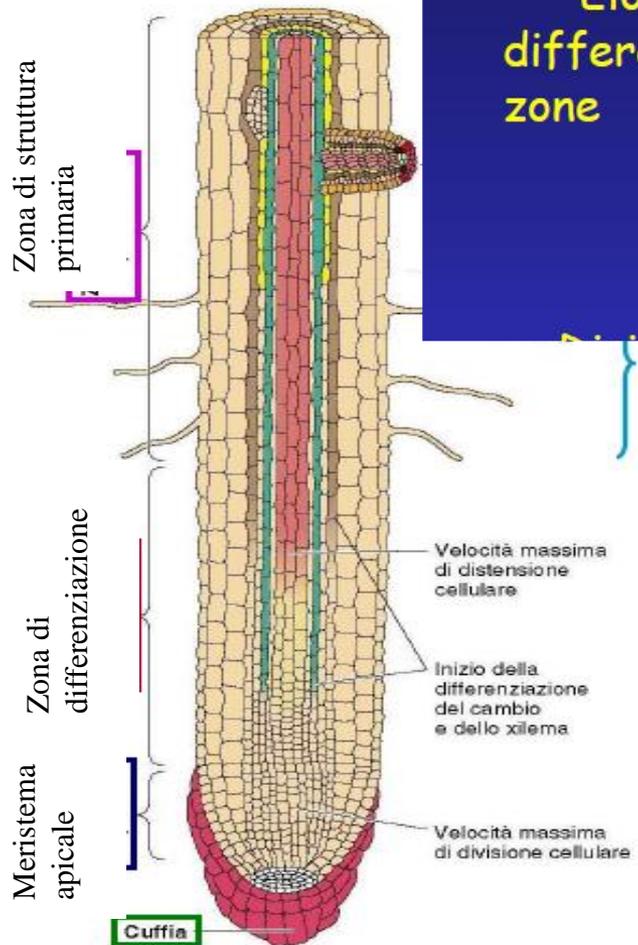
Scorrendo una radice longitudinalmente è possibile individuare, dopo il meristema apicale, una regione caratterizzata da una popolazione cellulare che incomincia a differenziare, in particolare queste cellule si distendono.

Questa regione, detta **ZONA DI ACCRESCIMENTO PER DISTENSIONE** non è nettamente distinguibile dalla regione di **ACCRESCIMENTO PER DIVISIONE**.

La regione di distensione è abbastanza limitata, in genere si estende per pochi mm di lunghezza, ma è responsabile della maggior parte dell'accrescimento in lunghezza della radice.

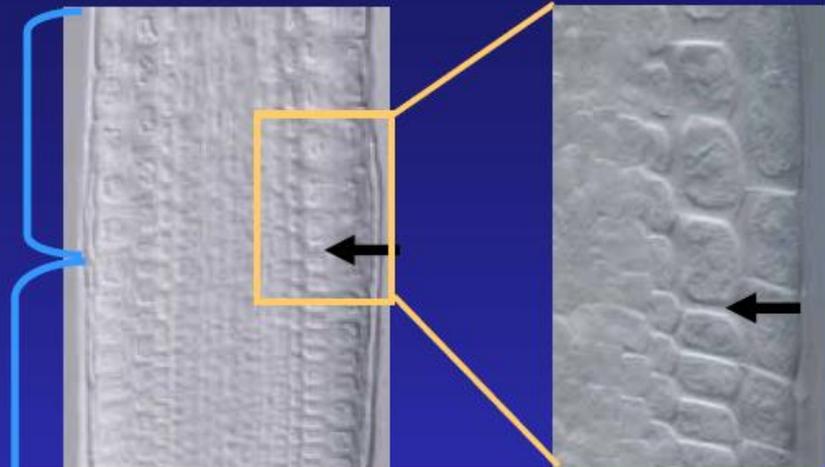
Quindi la crescita della radice avviene principalmente nelle vicinanze dell'apice radicale in modo che solo una piccola parte della radice venga spinta nel suolo.

Organizzazione della radice



Elongation /
differentiation
zone

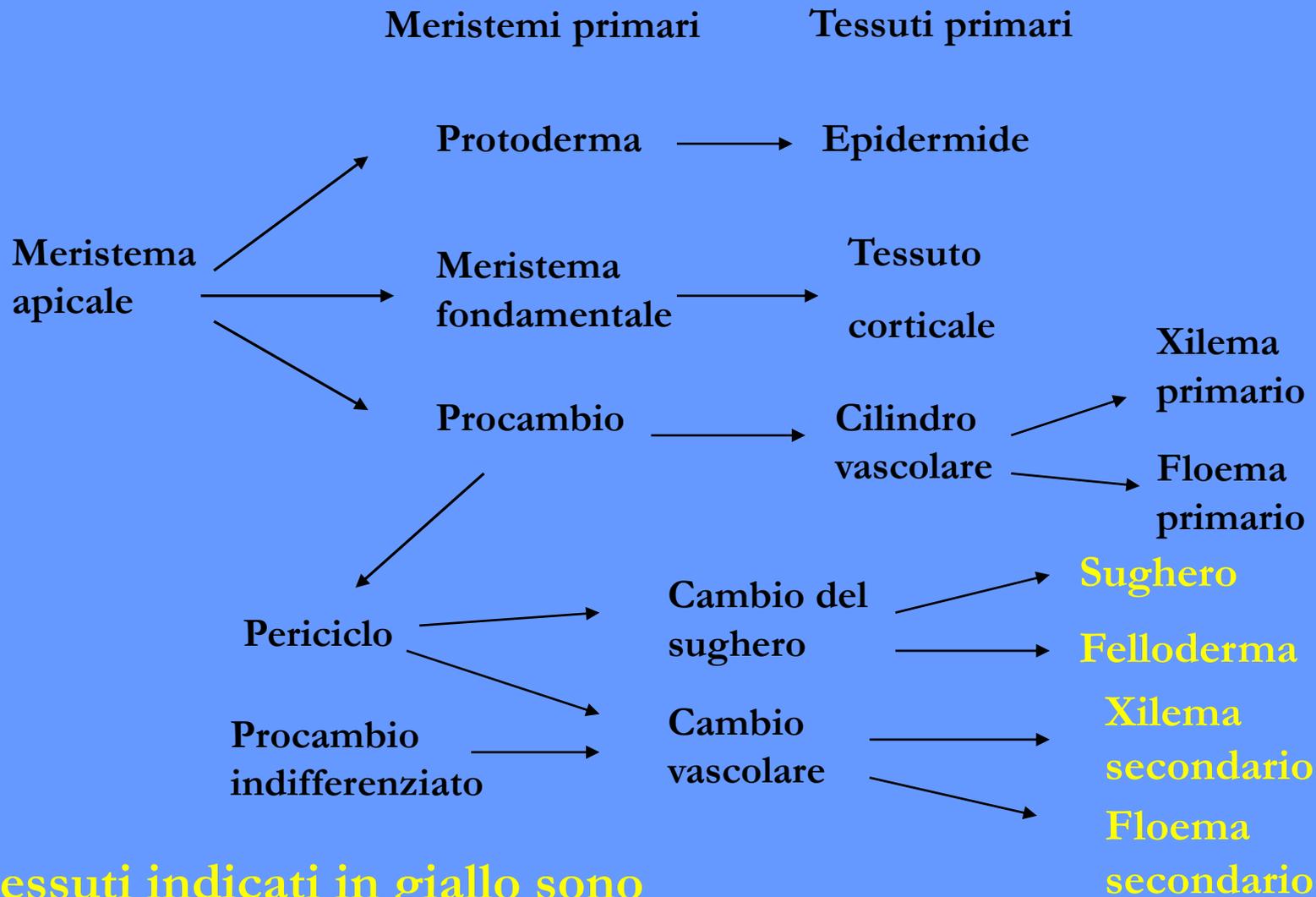
Zona
pilifera



Organizzazione tissutale della radice in struttura primaria.

I tessuti della radice primaria sono:

- 1) L'epidermide - rizoderma
- 2) Il parenchima corticale - la corteccia
- 3) L'endodermide
- 4) Il periciclo
- 5) Tessuti vascolari (xilema e floema primari)
– cilindro centrale o stele



I tessuti indicati in giallo sono
tessuti secondari

L'epidermide, o rizoderma , è il tessuto di protezione, differenzia i peli radicali ed è primariamente implicato nell'assorbimento di acqua e sali minerali .

Le pareti delle cellule epidermiche implicate nell'assorbimento sono sottili e senza cuticola.



10.5 • The Root Rhizodermis Interacts Directly with the Soil

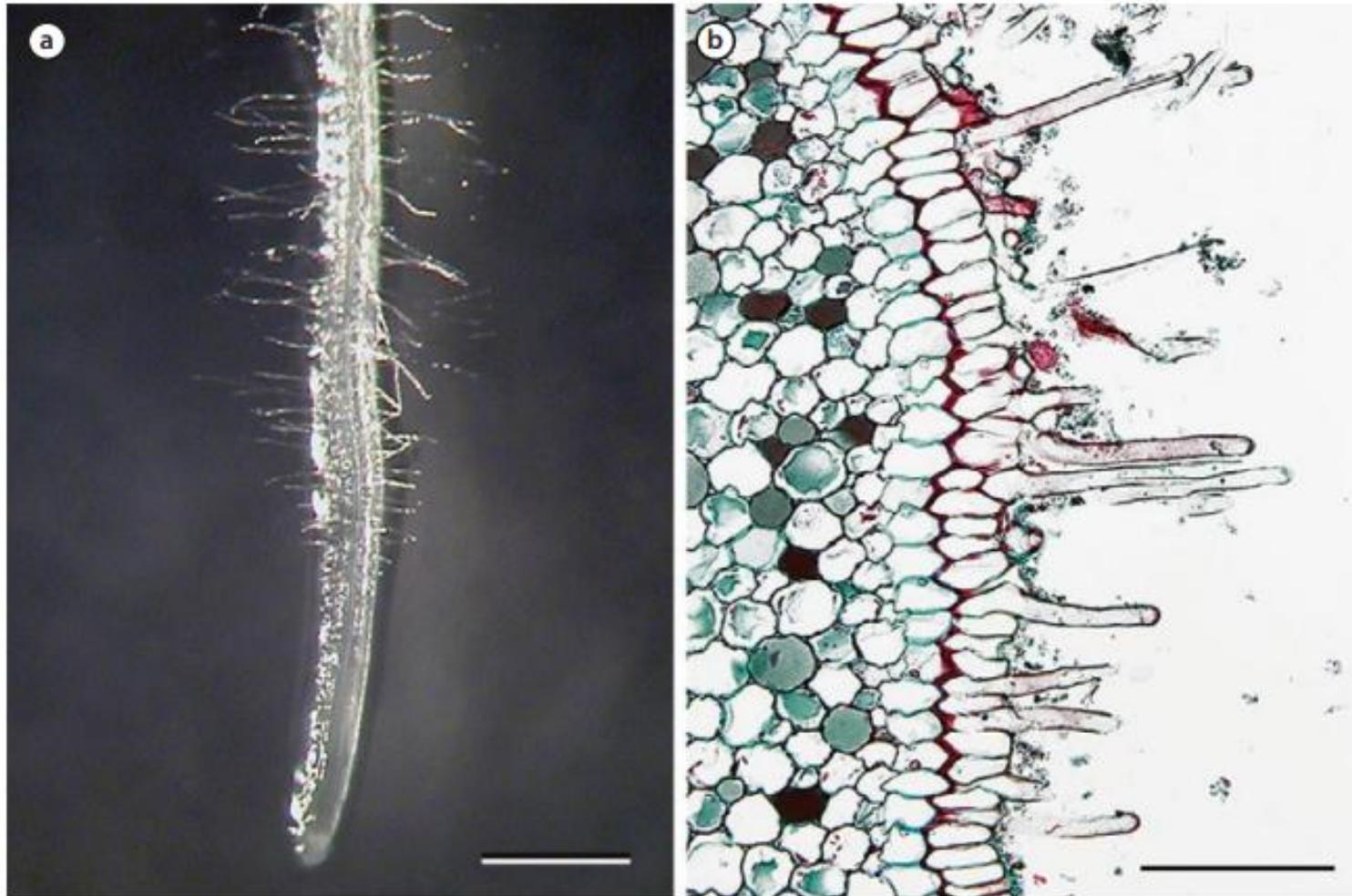
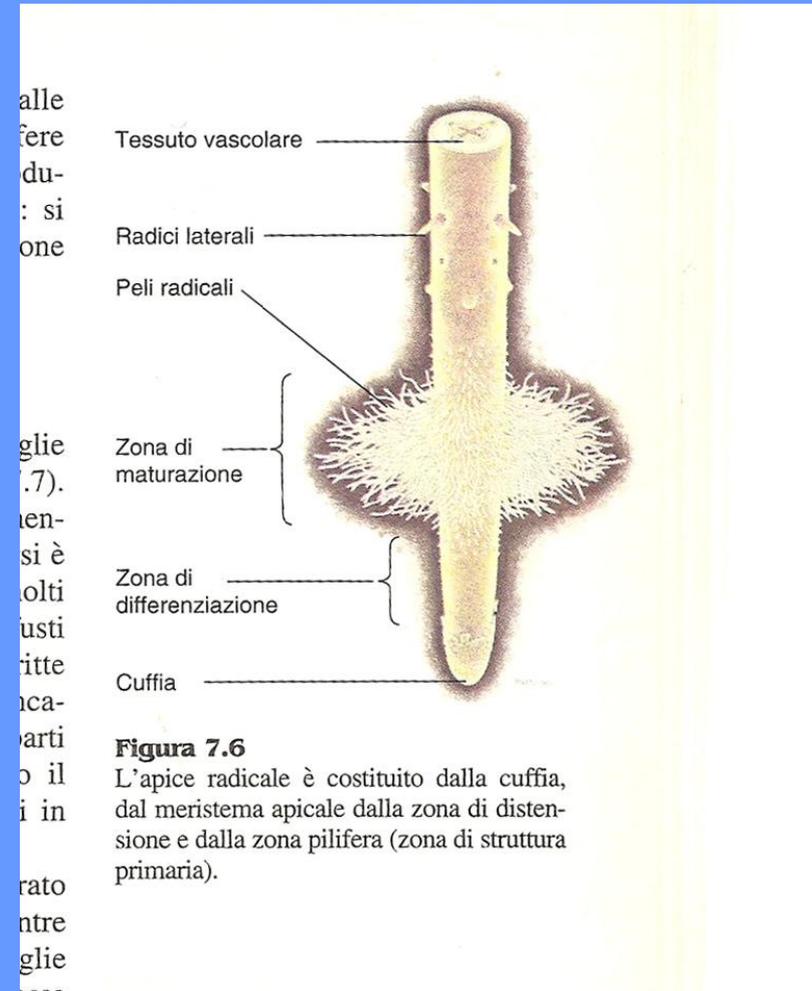


Fig. 10.5 **a** Root hairs on the primary root of the lyre-leaved cress (*Arabidopsis lyrata*). Note that root hairs are not found at the root tip; the hairless regions represent the zones of division and elongation. **b** Cross-section of an anthurium (*Anthurium* sp.) root showing root hairs. Scale bars = 200 μm in **a** and 100 μm in **b**. (**a**, **b** RR Wise)

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.

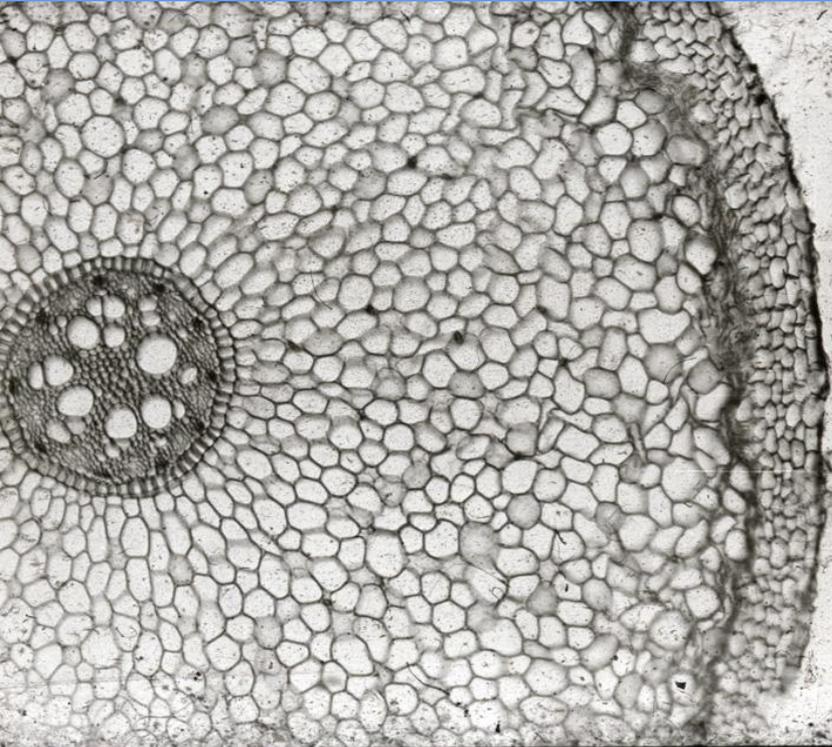
Nella zona in cui i peli radicali sono morti la funzione protettiva viene svolta dagli strati più esterni del parenchima corticale, i quali suberificano (formando **esoderma**, tessuto di origine primaria)



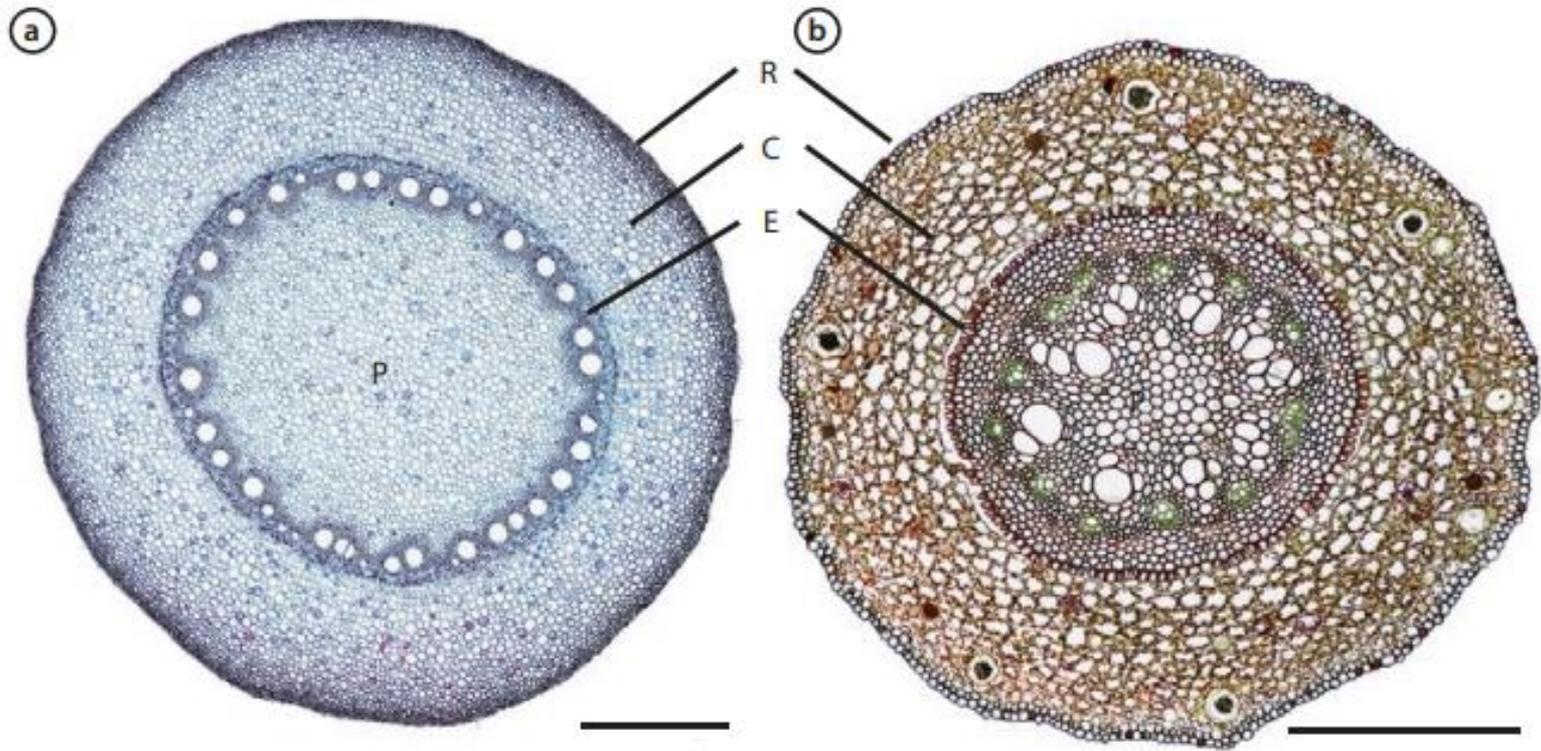
Tessuto corticale

Rappresenta il tessuto fondamentale della radice, occupa la maggior parte dell'area del corpo primario.

Le cellule corticali sono ricche di amiloplasti, per cui permettono un buon accumulo, ad es. di amido

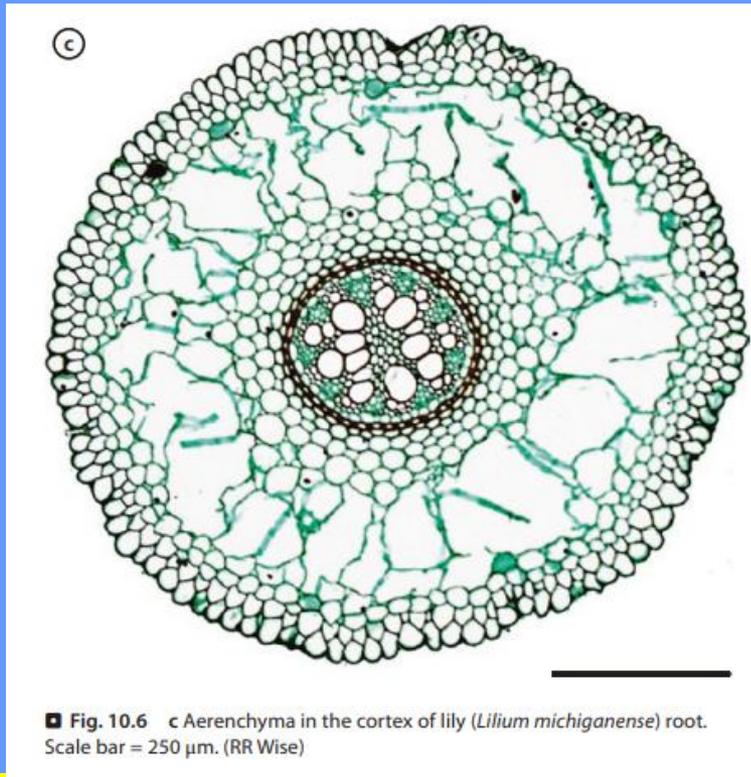


Il tessuto corticale è caratterizzato da numerosi spazi intercellulari indispensabili per l'areazione delle cellule radicali.



■ Fig. 10.6 a, b Cross-sections of a maize (*Zea mays*) root and b greenbrier (*Smilax* sp.) root. R, rhizodermis; C, cortex; E, endodermis; P, pith. Scale bars = 500 μ m. (a, b RR Wise)

Quando la pianta vive in terreni poveri di O_2 il parenchima corticale può trasformarsi in parenchima aerifero.



La formazione dell'aerenchima avviene per eventi di morte cellulare programmata o per scollamento cellulare.

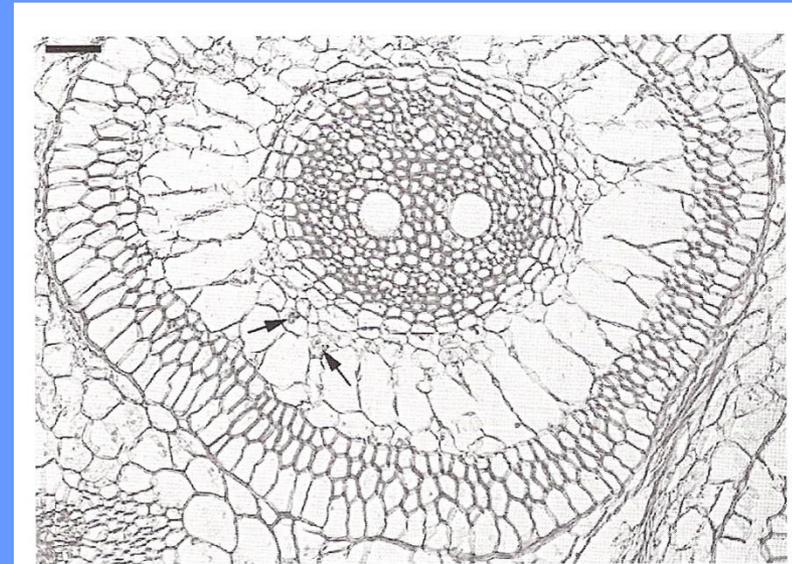
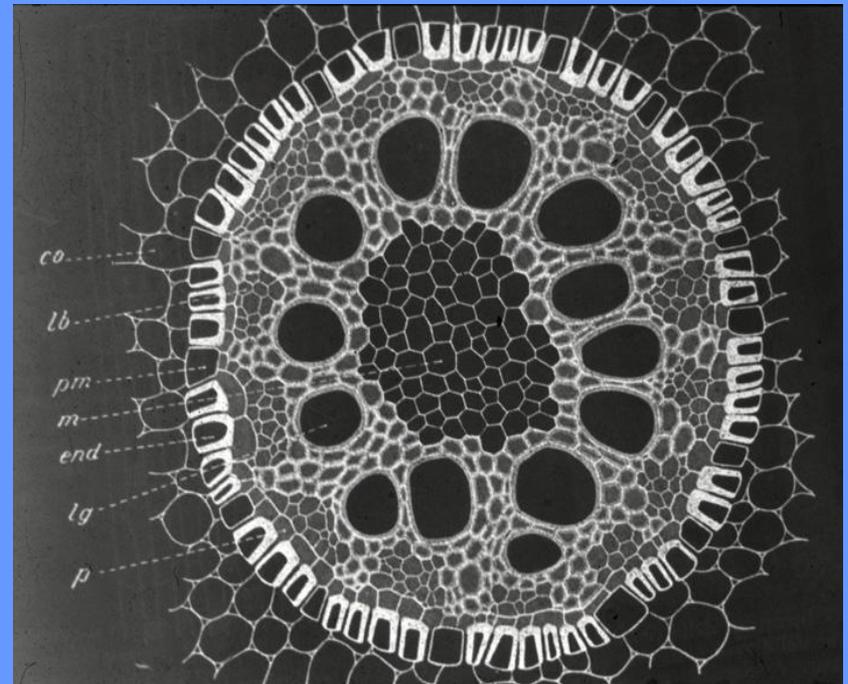
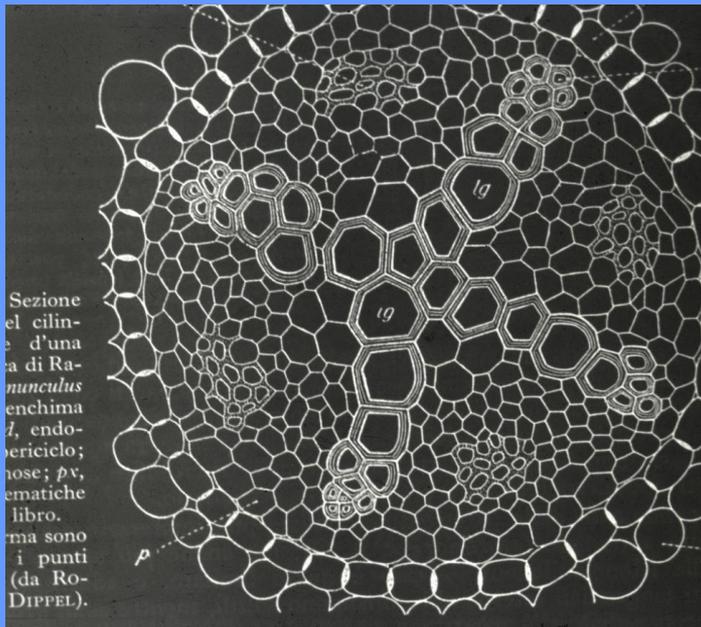


Fig. 1.12 → Sezione trasversale di una radice di riso. In questa pianta l'apparato radicale è sommerso e quindi necessita dello sviluppo di un tessuto (l'aerenchima) che svolga la funzione di serbatoio d'aria. Il differenziamento in aerenchima di parte del parenchima corticale comporta che alcune cellule subiscano morte cellulare programmata, mentre altre (freccie) restino vive per fungere da ponti di collegamento fra epidermide ed endodermide. (Barra= 50 μm). (Per gentile concessione di G. Falasca, Università "La Sapienza", Roma).

Lo strato più interno della corteccia è costituito dall' **ENDODERMA** cellule disposte a stretto contatto fra di loro e senza spazi aeriferi.

L'endoderma è caratterizzato da ispessimenti della parete cellulare dovuti al deposito di suberina e, in qualche caso, di lignina sulla parete primaria.

Questi ispessimenti, detti **ISPESSIMENTI ad U** o **BANDE DEL CASPARY**, giocano un ruolo importante nel trasporto dell'acqua dall'esterno fino ai tessuti vascolari. In particolare controllano e limitano l'entrata dei soluti.



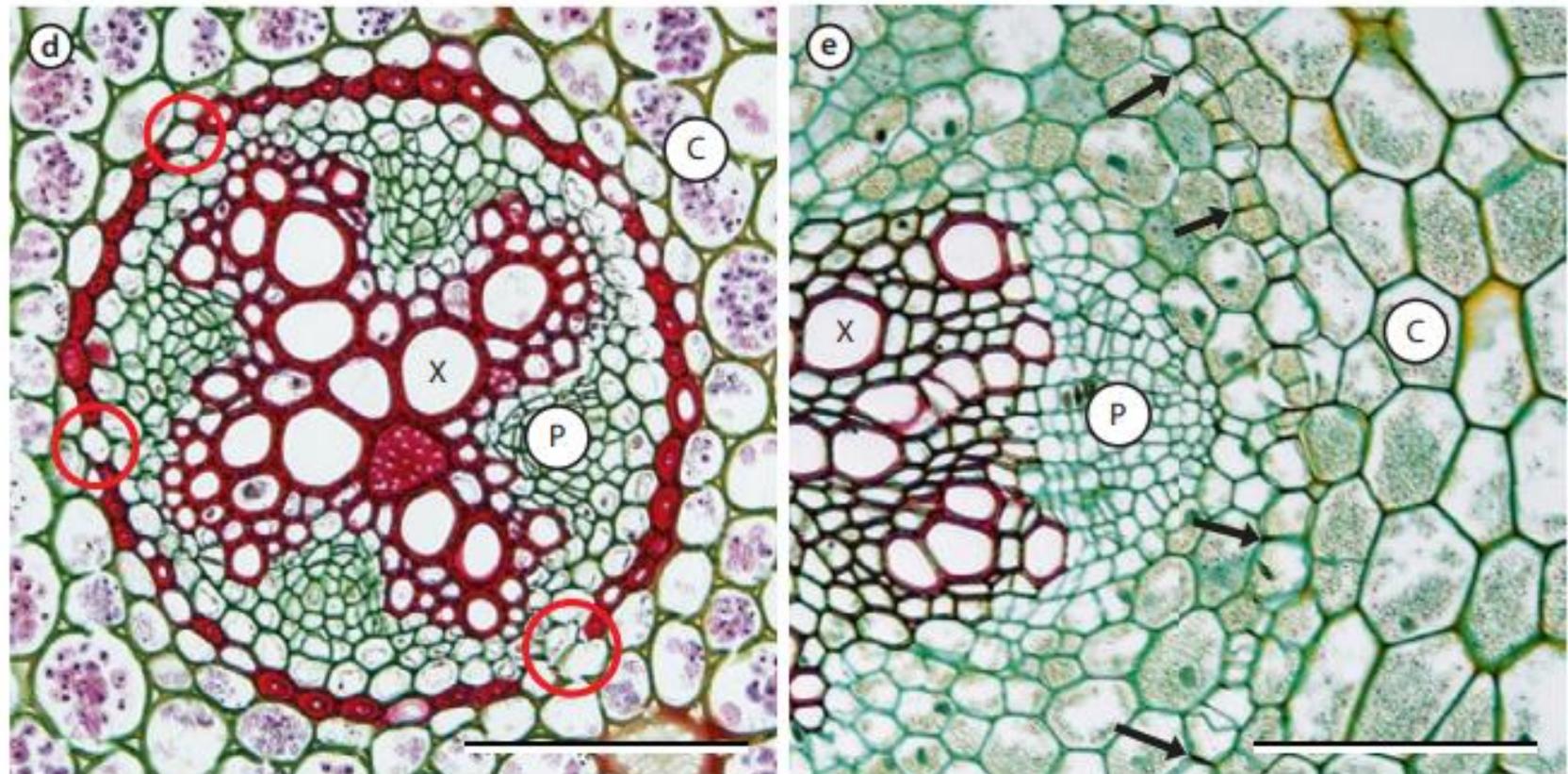


Fig. 10.6 **d** The entire endodermis in buttercup (*Ranunculus acris*) is seen in this view as a dark red circle separating the cortex (C) to the outside from the phloem (P) and xylem (X) on the inside of the stele. The endodermis has heavily suberized cell walls. A Casparian strip is present but obscured by the lignin (stained red) in the thick cell walls. Three passage cells are indicated by the red circles at 5:00, 9:00, and 11:00. **e** A portion of the endodermis in baneberry (*Actaea spicata*) is shown at a higher magnification. The endodermal cell walls are not suberized, and the Casparian strip appears as dark bands on the anticlinal cell walls (arrows). The phloem (P) is to the outside of the xylem (X) indicating that it is a product of the vascular cambium (refer to ► Sect. 10.9). *Ranunculus* and *Actaea* are both in the Ranunculaceae. Scale bars = 50 μm in **d** and 100 μm in **e**. (d, e RR Wise)

Percorso trasversale dell'acqua nei tessuti radicali

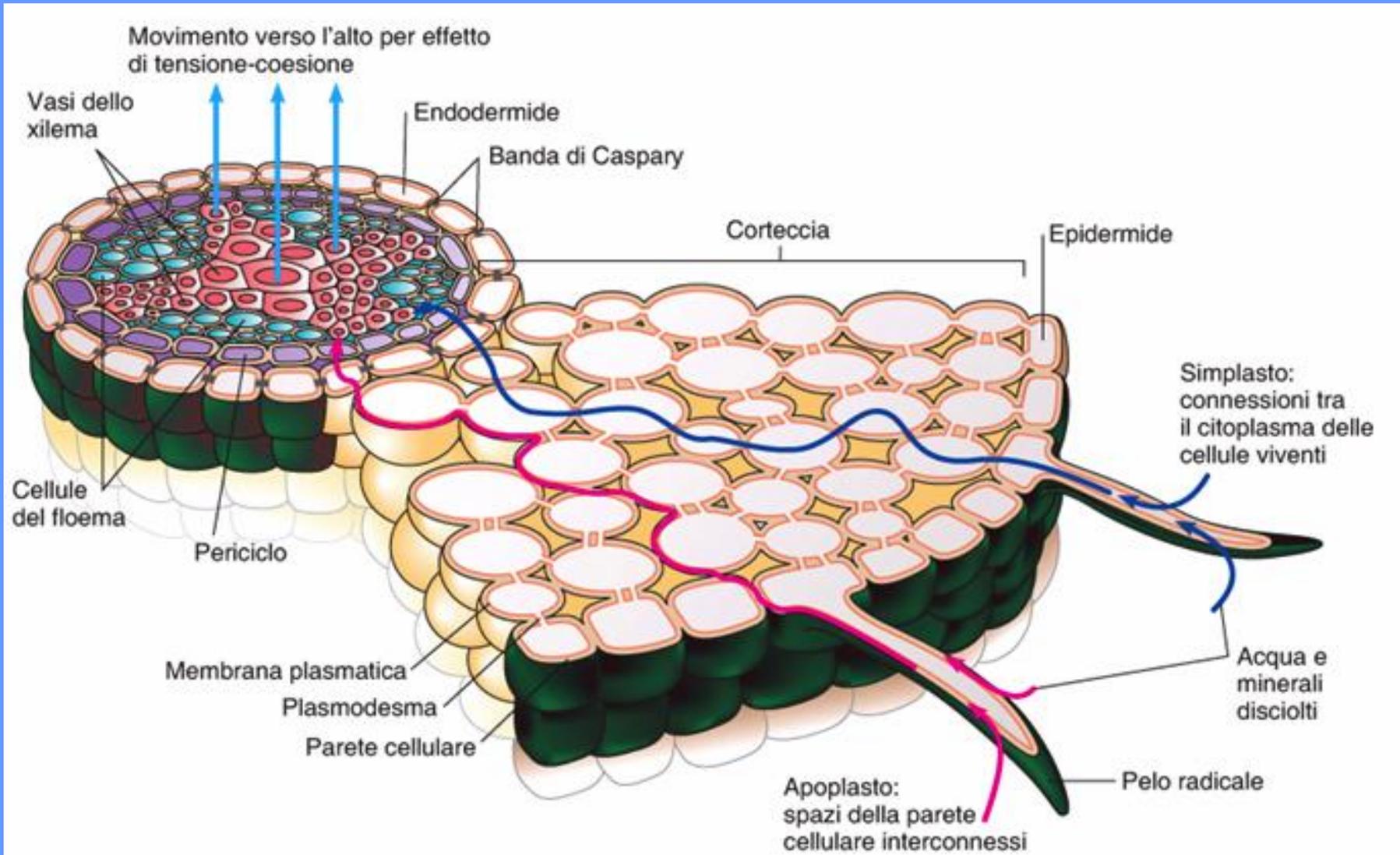
L'acqua assorbita dai peli radicali e dalle cellule epidermiche può seguire vie diverse per arrivare allo xilema:

1- Via apoplastica (attraverso le pareti cellulari)

2- Via simplastica (da protoplasto a protoplasto)

3- Via mista

Qualunque sia il percorso seguito, a livello dell'endoderma, l'acqua con i minerali è costretta ad entrare nelle cellule e qui vengono selezionati i minerali che possono proseguire il percorso. La banda del Caspary o gli ispessimenti ad U, infatti, impediscono il passaggio apoplastico bloccando composti potenzialmente tossici, che possono essere accumulati nei vacuoli delle cellule endodermiche .



Oltre l'endoderma 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.

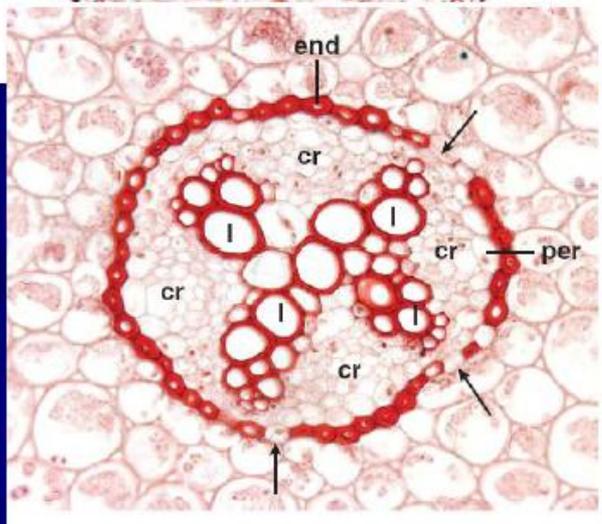
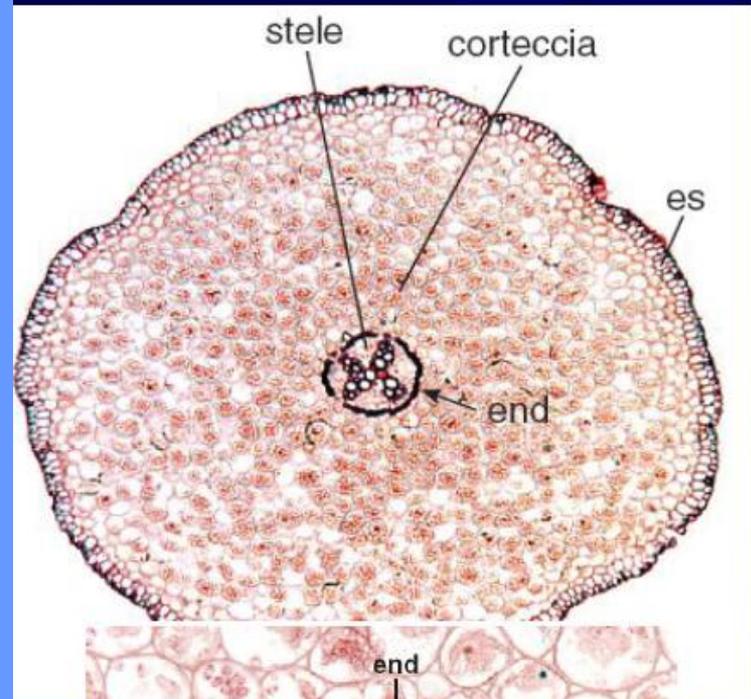
È il tessuto da cui si originano le radici laterali o secondarie.

I tessuti vascolari della radice sono organizzati a formare fasci vascolari radiali, **mai collaterali.**

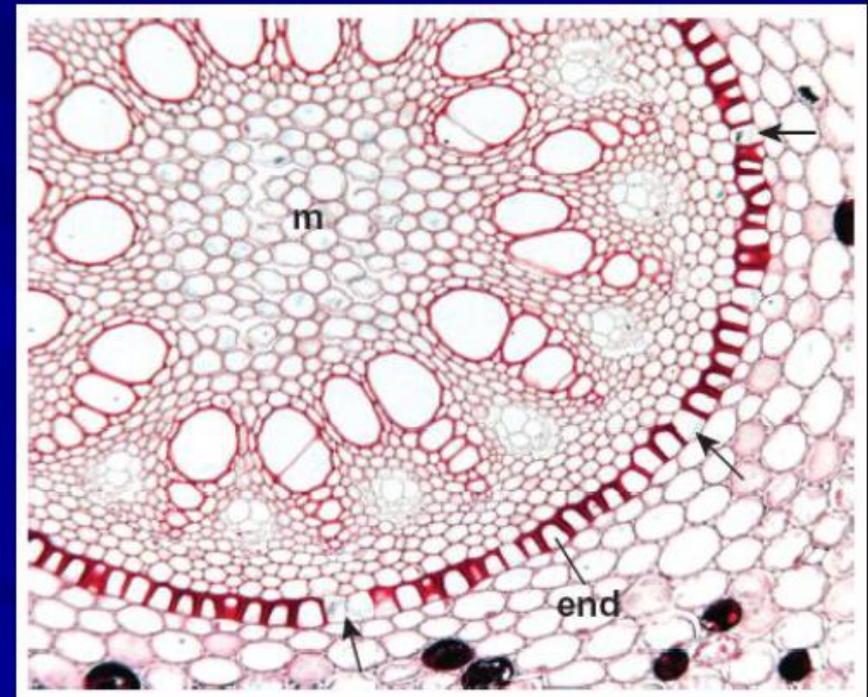
STRUTTURA PRIMARIA RADICE

DICOTILEDONE

Epidermide
Corteccia
Cilindro centrale:
endoderme
periciclo
fasci vascolari (**arche**)

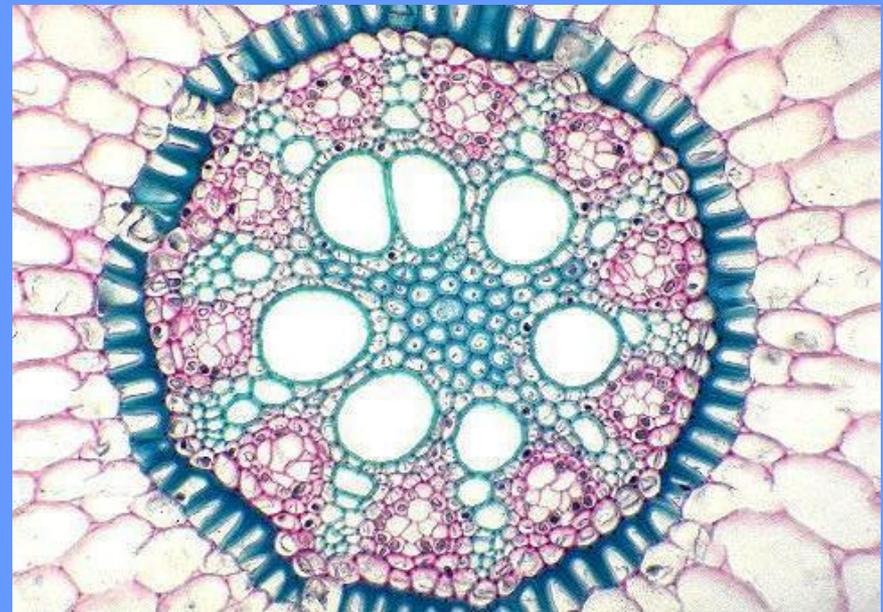


MONOCOTILEDONE



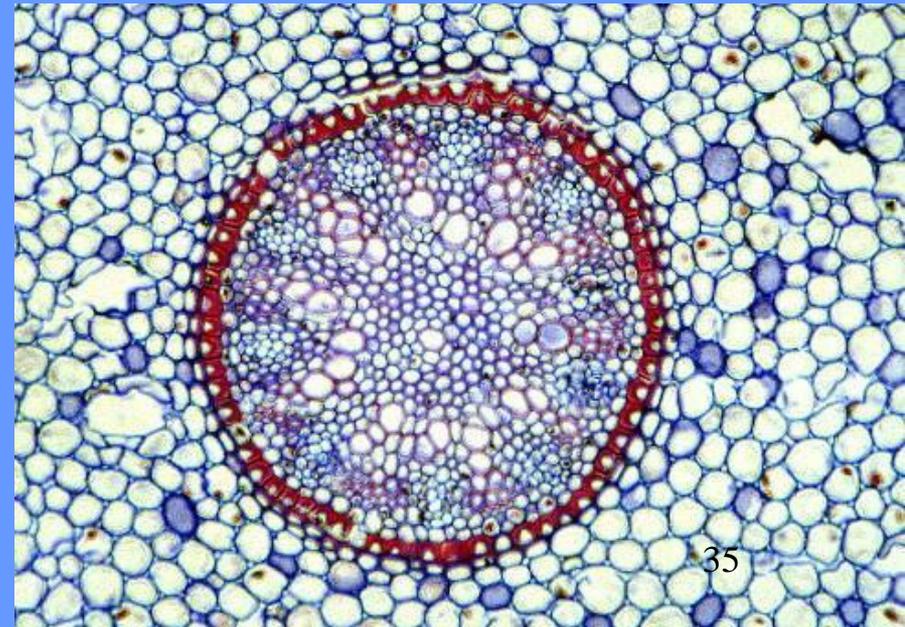


Actinostele



Radici di iris

Notare l'esoderma pluristratificato, suberificato e lignificato, l'endodermide con i caratteristici ispessimenti ad U ed i punti di permeazione. Nel cilindro centrale si notano numerose arche floematiche e xilematiche (**radice poliarca**) e, al centro, midollo sclerificato.



di una rad

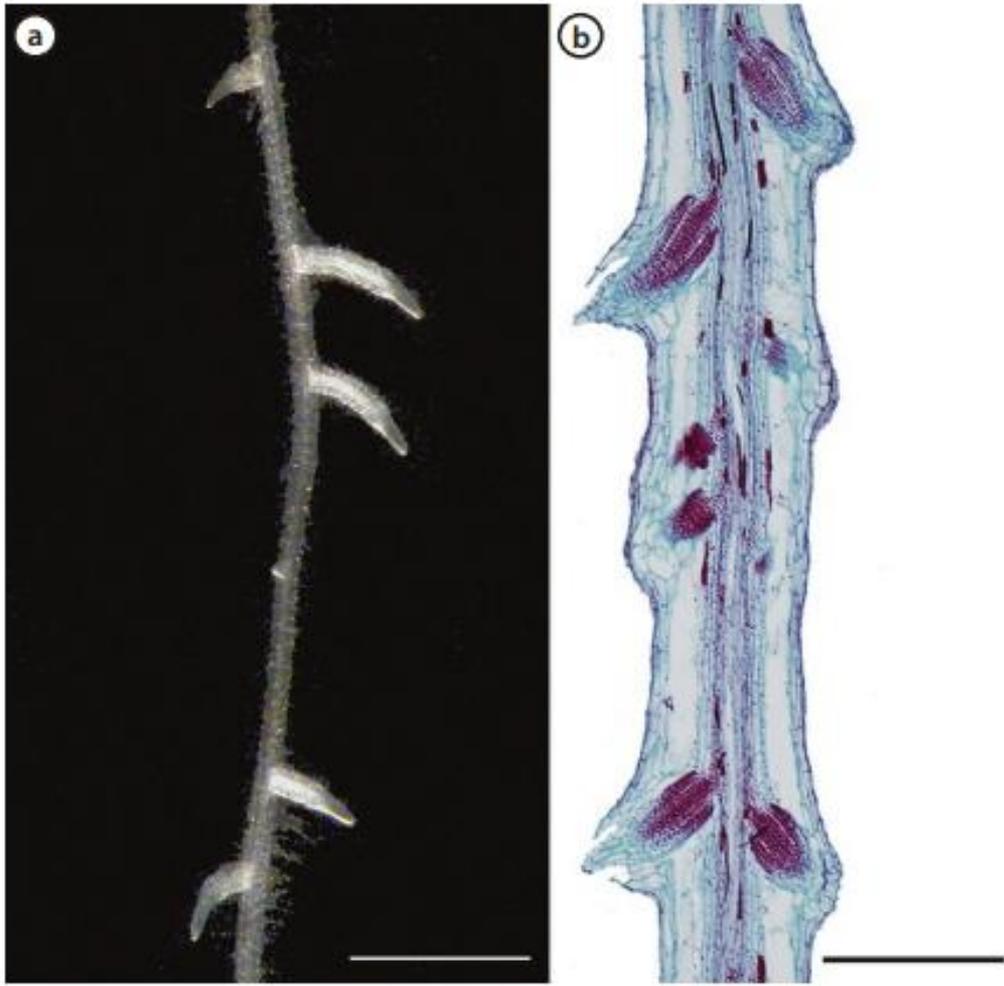
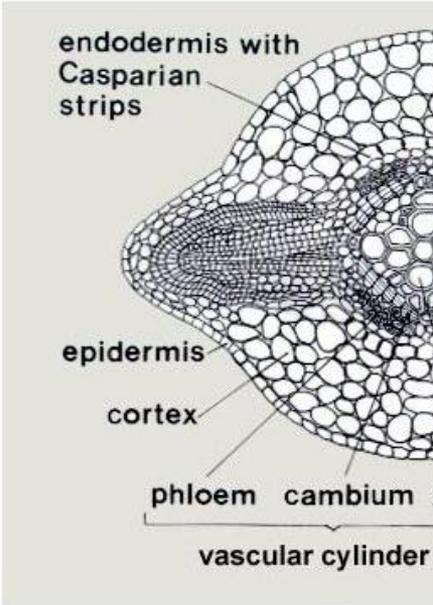
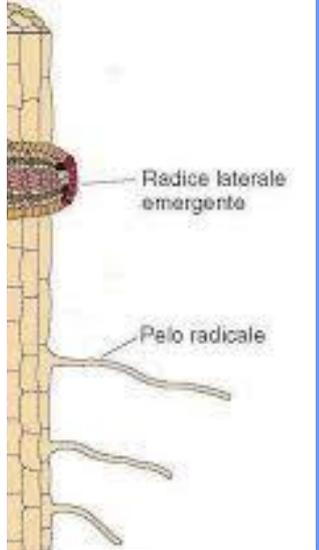
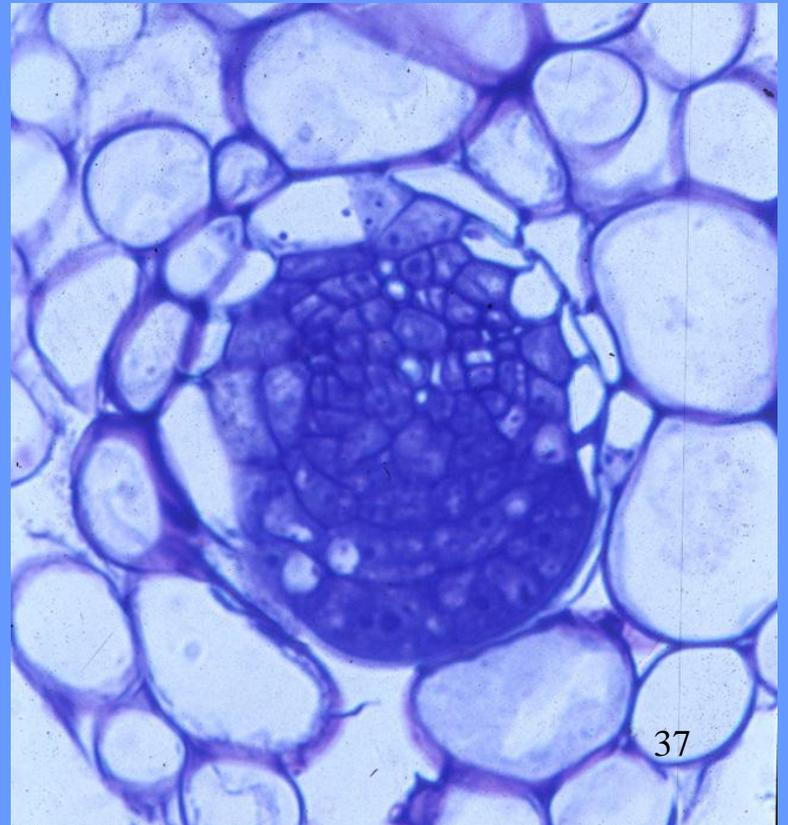
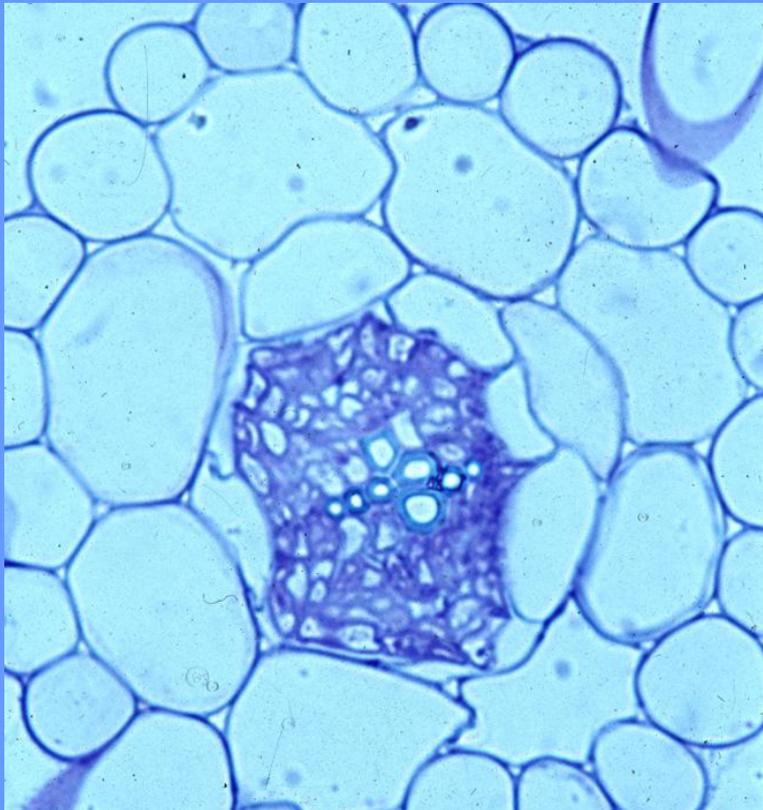
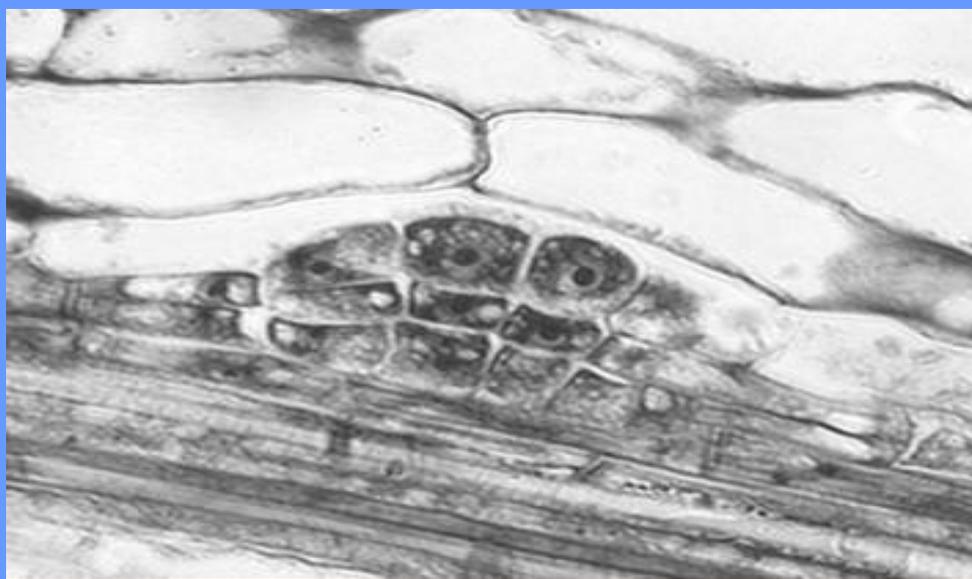


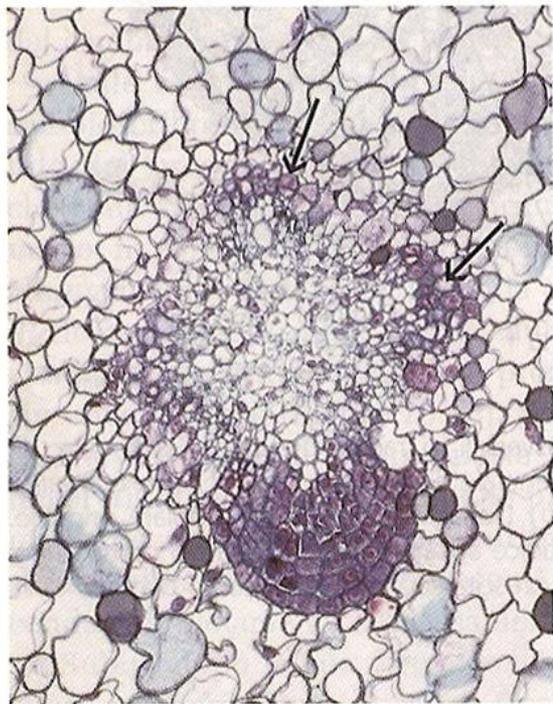
Fig. 10.8 **a** Lateral roots arising from the primary root of a lyre-leaved cress (*Arabidopsis lyrata*) seedling. Although the root caps cannot be seen at this magnification, the root tips are bending down, indicating that functional root caps are present on all of the developing lateral roots. **b** Longitudinal section of a black willow (*Salix nigra*) root. Each of the red protrusions is a developing lateral root. Scale bars = 2 mm in **a** and 250 μ m in **b**. (**a**, **b** RR Wise)



ato
ma

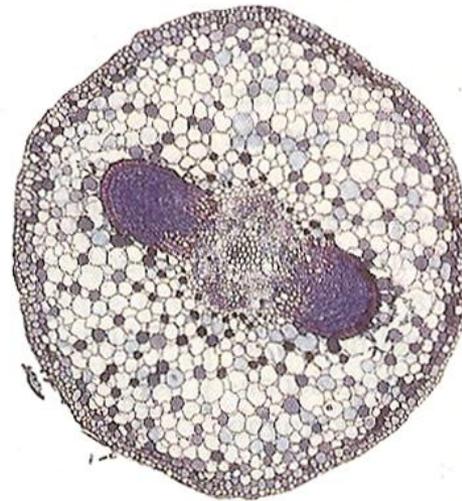
ice





(a)

50 μm



(b)

200 μm



(c)

250 μm

Figura 25.18 Tre stadi della formazione di radici laterali in un salice (*Salix*). (a) Un primordio della radice è presente (sotto) e due altri cominciano a formarsi nella regione del periciclo (freccie). Il cilindro

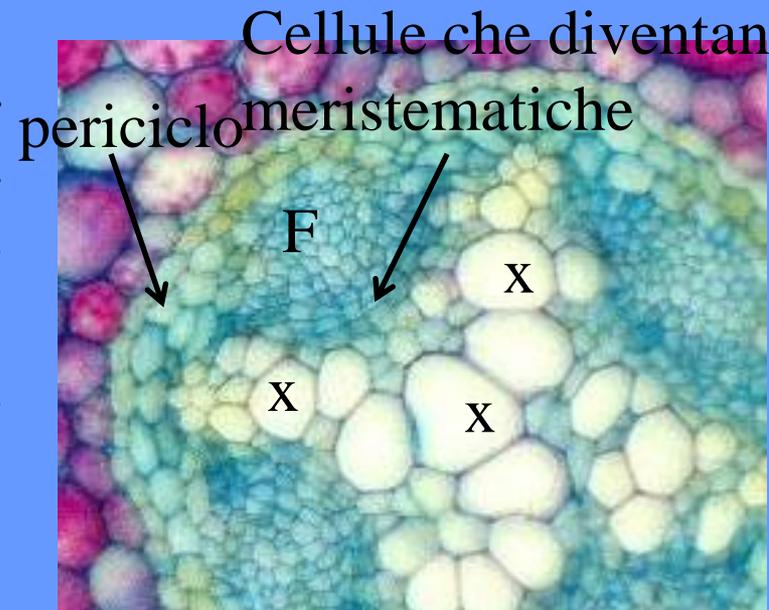
vascolare è ancora molto giovane. (b) Due primordi radicali che attraversano la corteccia. (c) Una radice laterale ha raggiunto l'esterno e l'altra sta per fuoriuscire.

Le radici delle dicotiledoni e gimnosperme, analogamente al fusto, possono presentare un accrescimento secondario che consiste nella formazione:

- di tessuti vascolari secondari, xilema e floema secondari a partire dal cambio cribrovascolare;
- di periderma tessuto di rivestimento che sostituisce il rizoderma, per attività di un cambio del sughero.

La crescita secondaria porta alla distruzione del corpo primario della radice.

Il cambio cribrovascolare si forma in parte da cellule di parenchima localizzate fra le arche di xilema e floema primario ed in parte dal periciclo. Le cellule parenchimatiche sdifferenziano e danno origine al meristema secondario



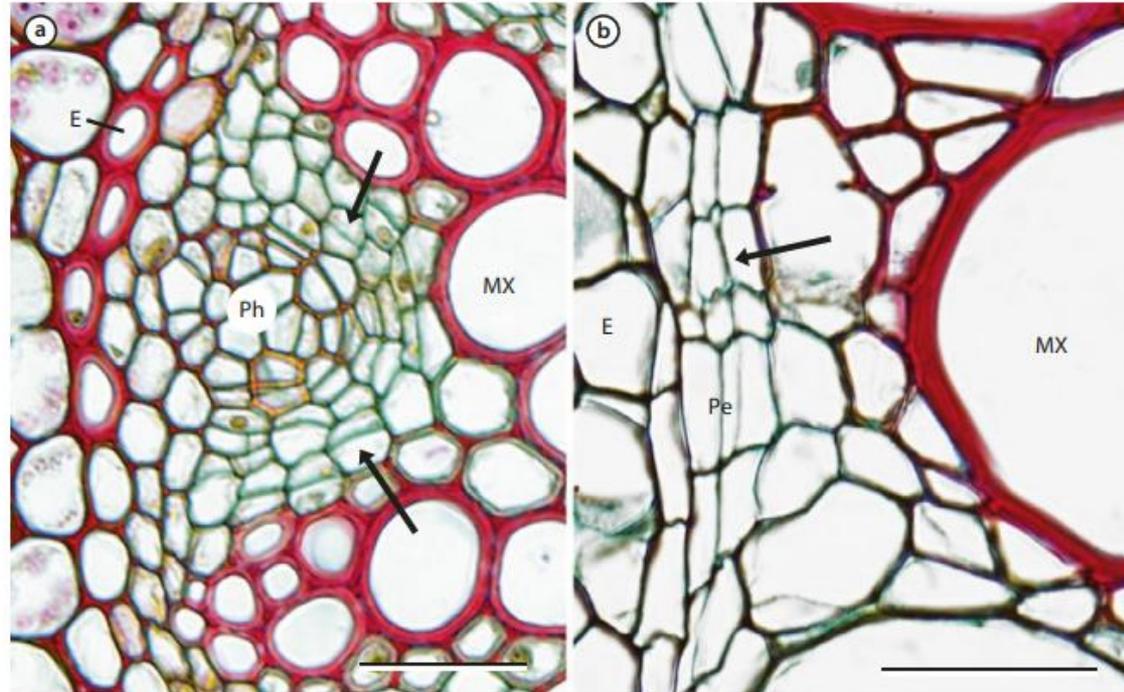
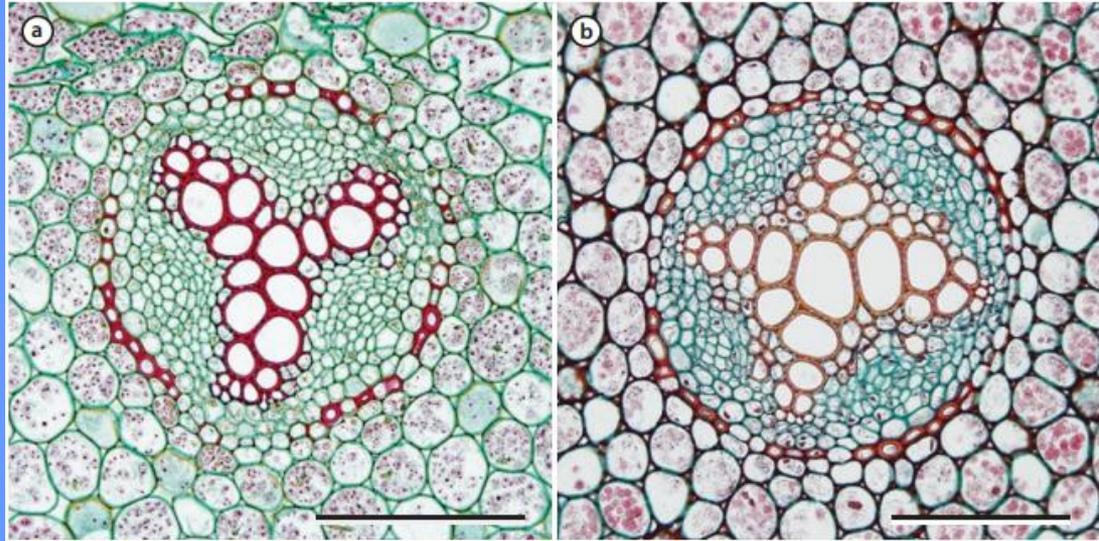
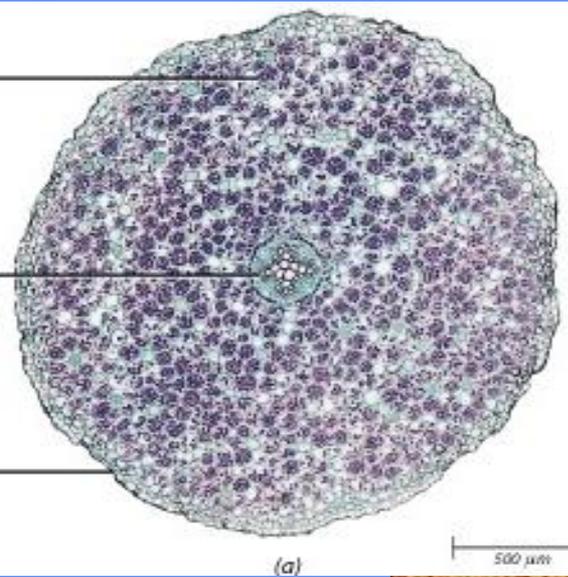
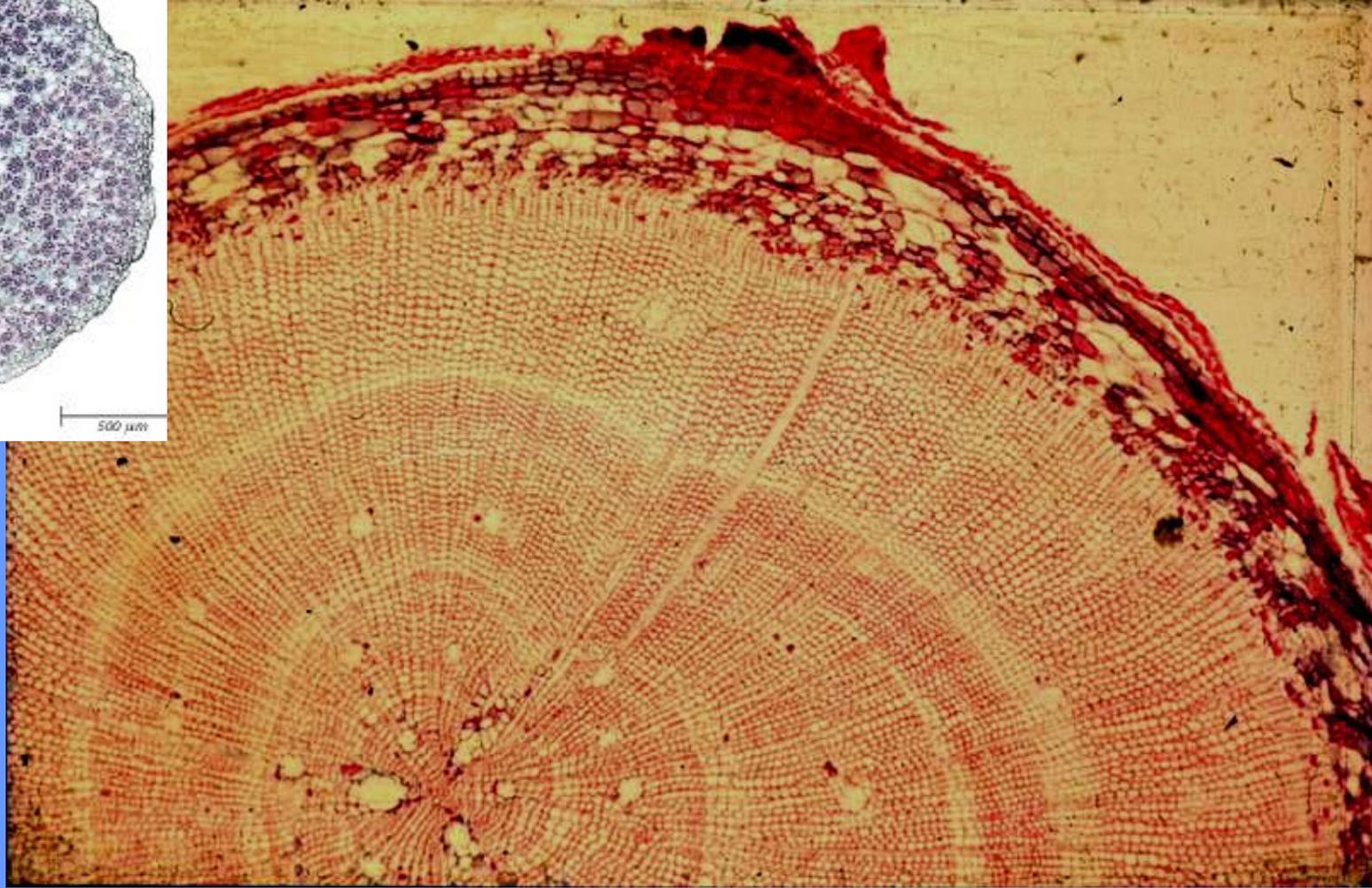


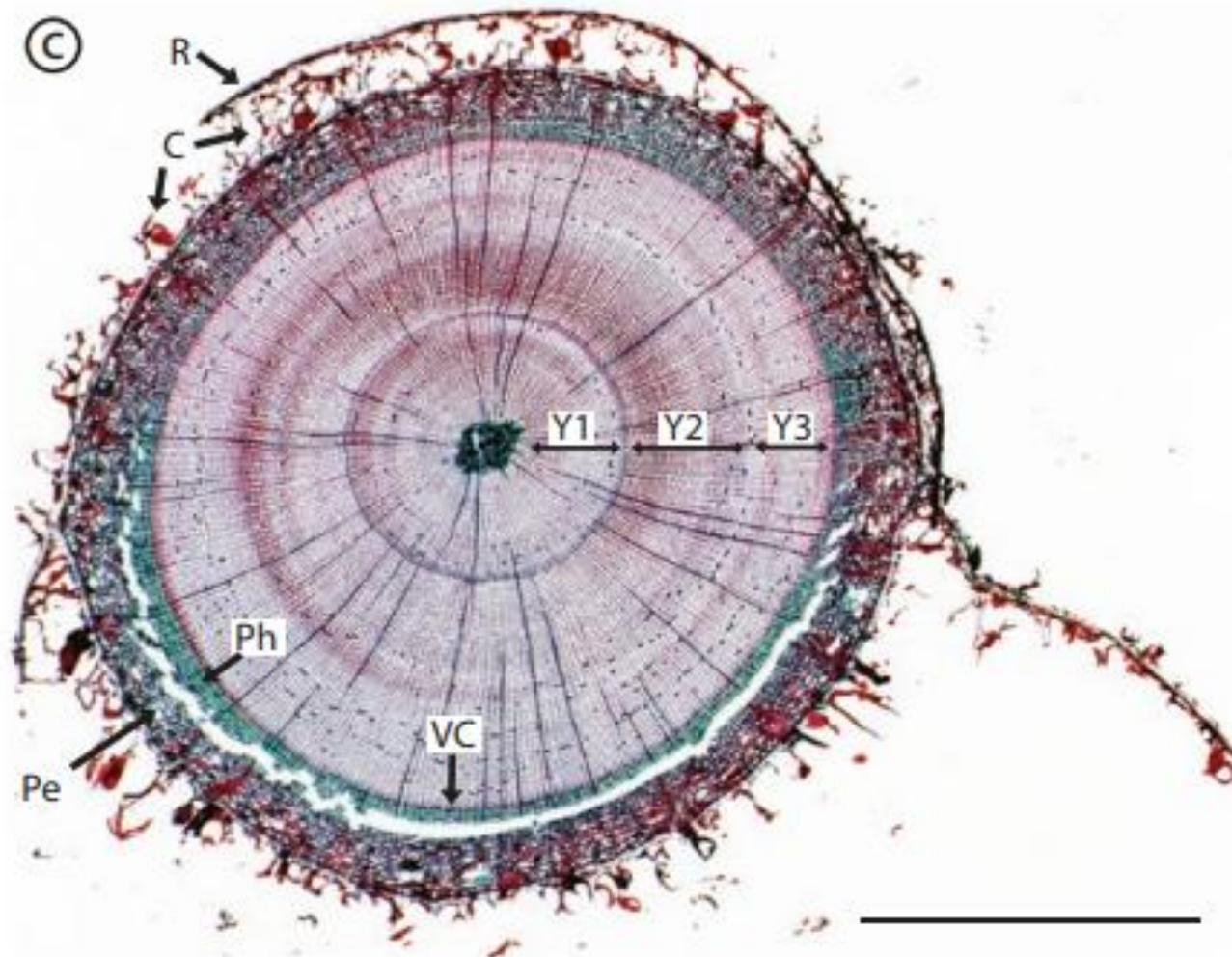
Fig. 10.9 a Phloem (Ph) cells in a buttercup (*Ranunculus acris*) root exhibiting meristematic activity by dividing in a periclinal plane (arrows). The phloem sits between two metaxylem (MX) arms and is bounded by the endodermis (E) to the exterior. b Pericycle (Pe) cells dividing in a periclinal plane (arrow) and contributing to the vascular cambium in a potato (*Solanum tuberosum*) root. Endodermis (E) is to the exterior and metaxylem (MX) to the interior. The cortex is to the left in both images. Scale bars = 25 μm in both panels. (a, b RR Wise)

Radice in struttura
primaria

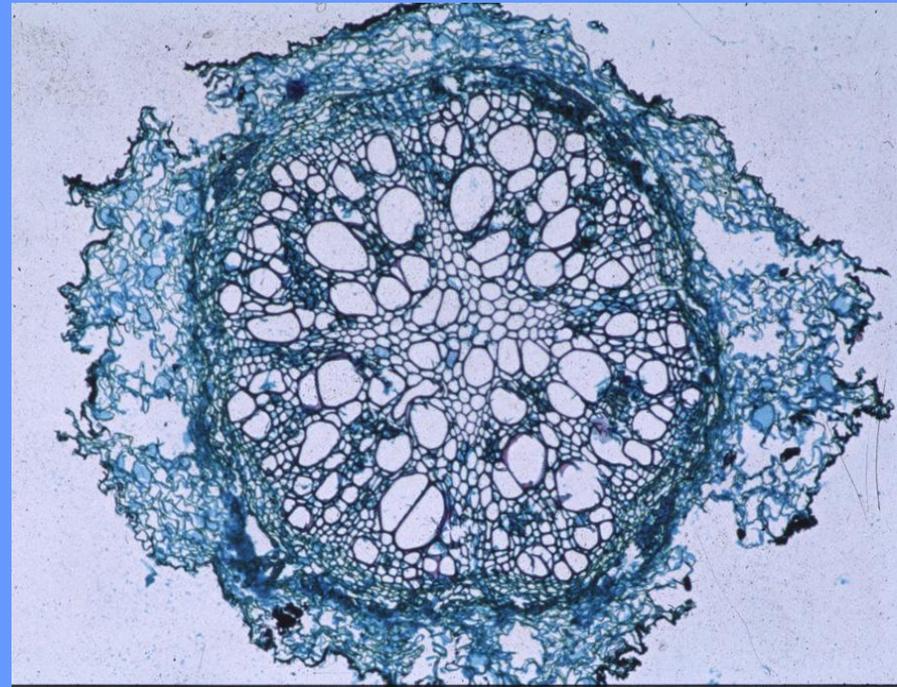
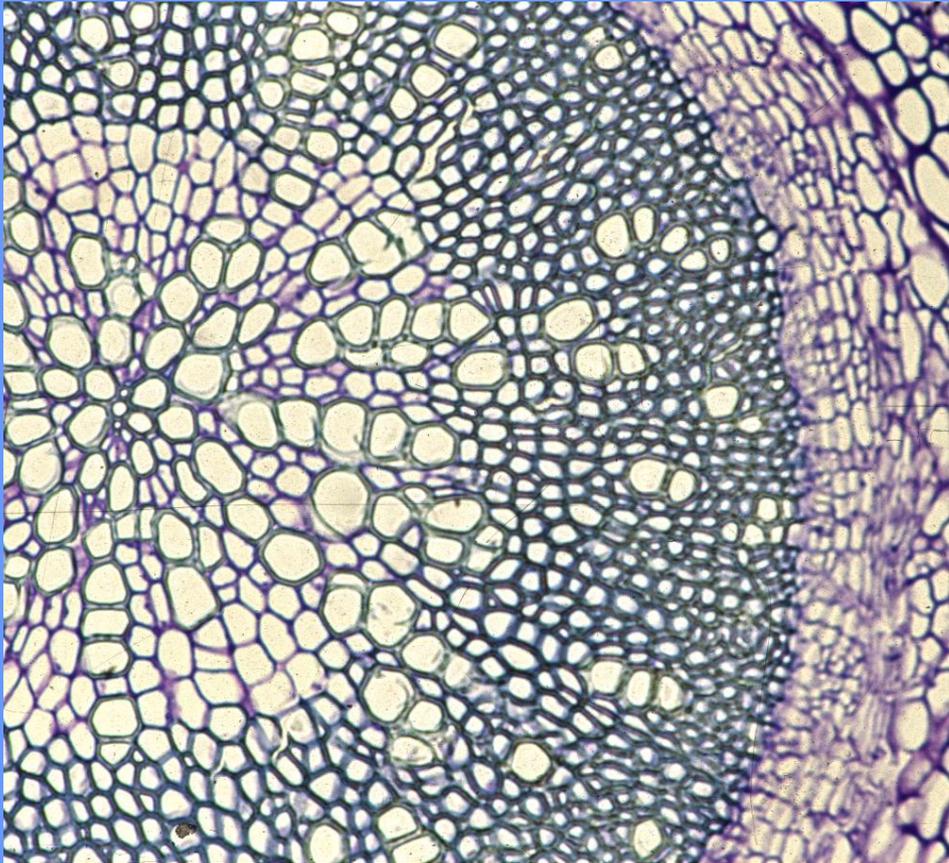


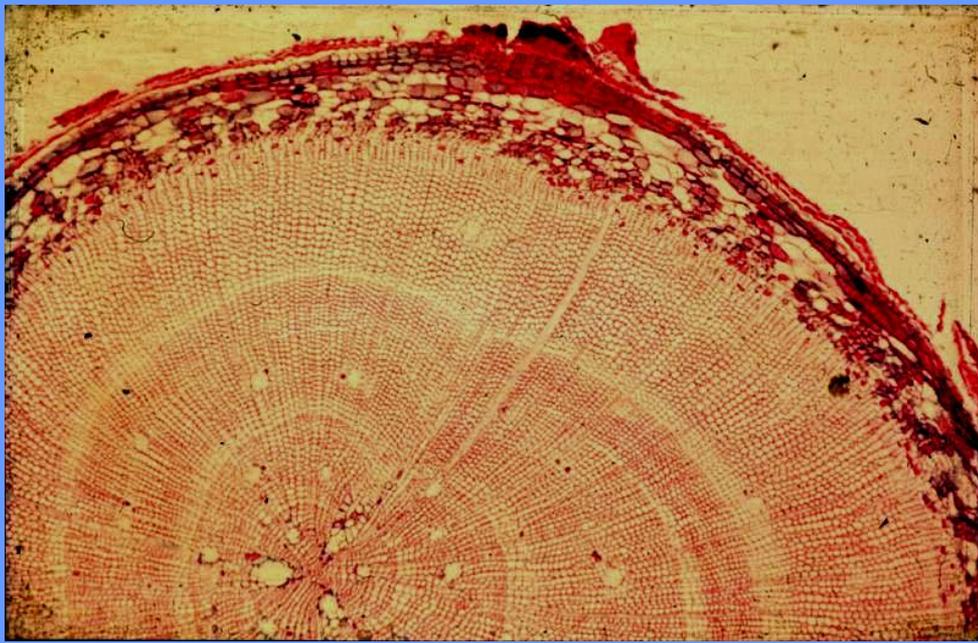
Radice in struttura II^a





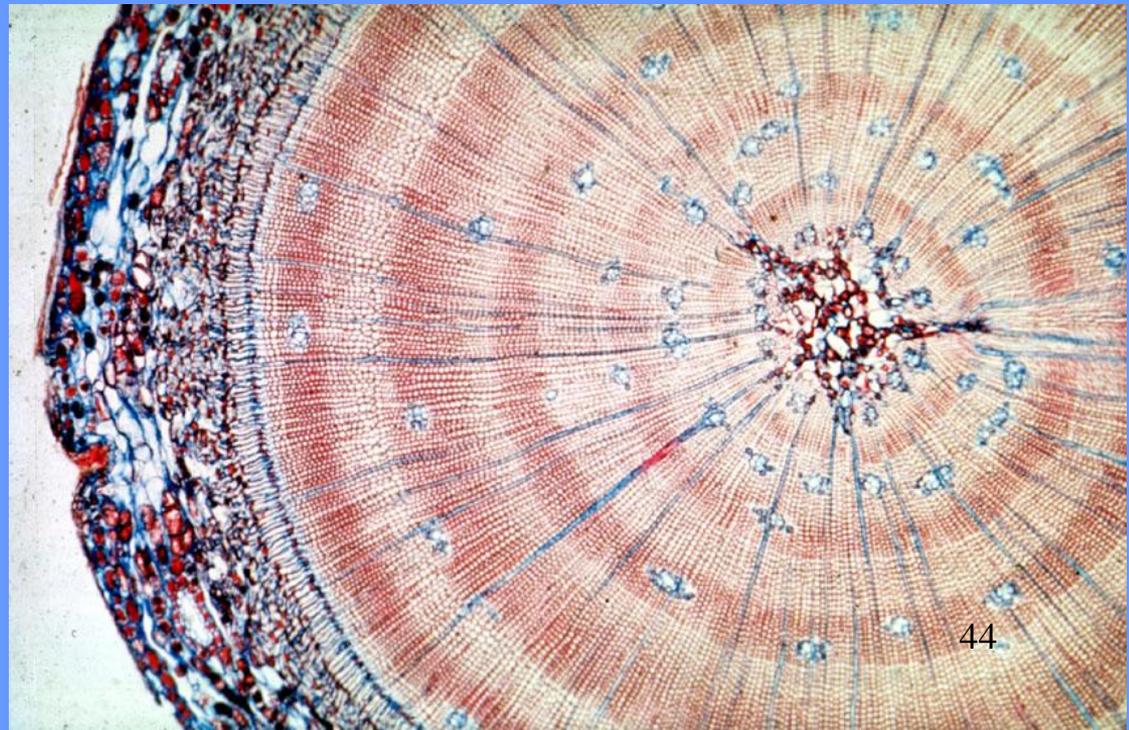
■ **Fig. 10.9 c** A cross-section of a woody gymnosperm (*Metasequoia glyptostroboides*) root showing a central decomposed pith region of the primary growth and 3 years of secondary growth (Y1, Y2, Y3) with wood rays extending in all directions. Just outside a layer of vascular cambium (VC) is the living secondary phloem (Ph, stained green), and to the outside there is a well-developed periderm (Pe). The original cortex (C) and rhizodermis (R) are in the process of shedding. Scale bar = 1 mm. (RR Wise)





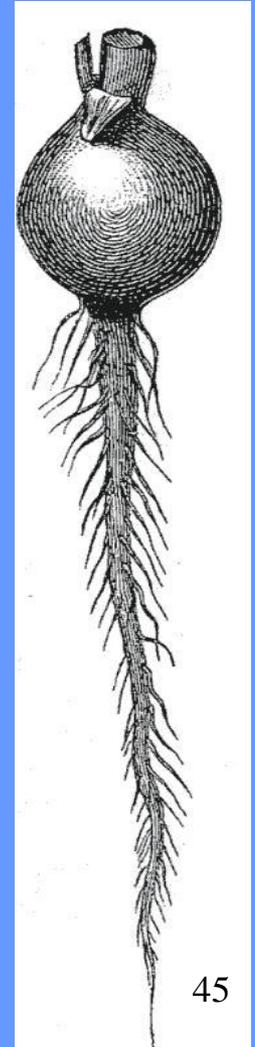
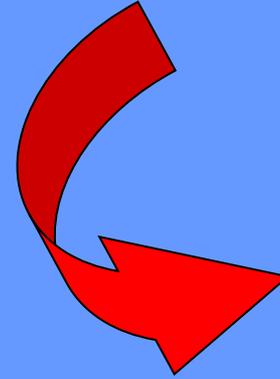
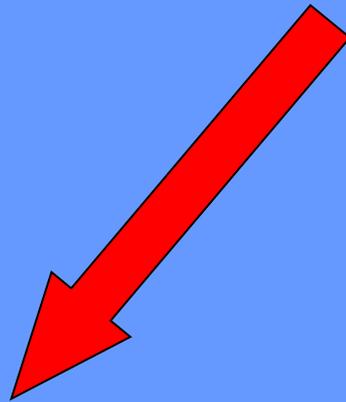
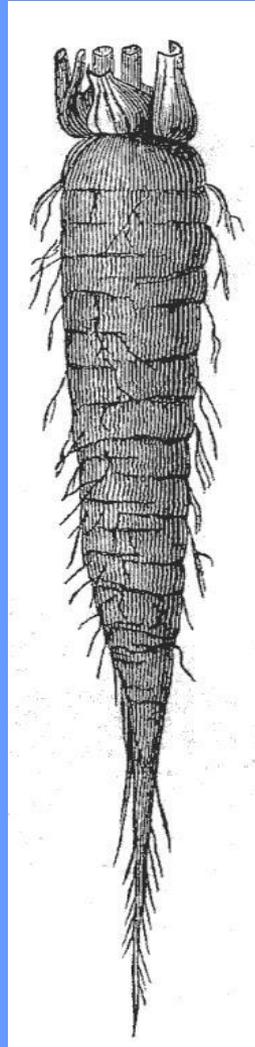
Radice II

Fusto II



Modificazioni della RADICE

- TUBERIZZAZIONE (es. carota, ravanello)



PNEUMATOFORI

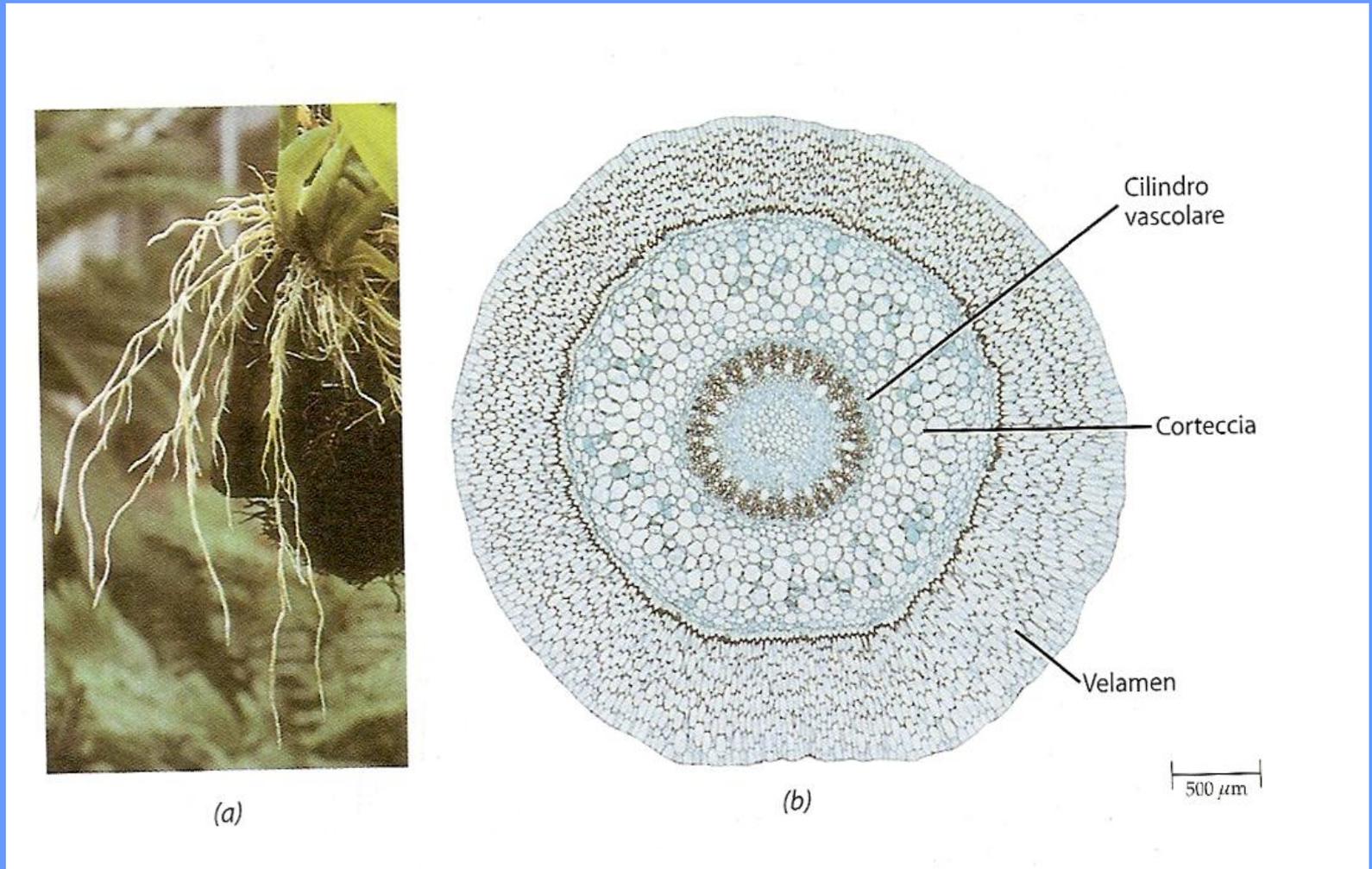
Radici ricche di parenchimi aeriferi, che in alcuni casi si accrescono verso l'alto (geotropismo negativo) e fuoriescono dal terreno facilitando l'apporto di ossigeno ai tessuti interni.



LIFE 8e, Figure 39.13



- Radici FOTOSINTETIZZANTI



Nella corteccia di queste radici aeree può svilupparsi un clorenchima che rende la radice in grado di svolgere la fotosintesi, oltre che dal velamen. 47

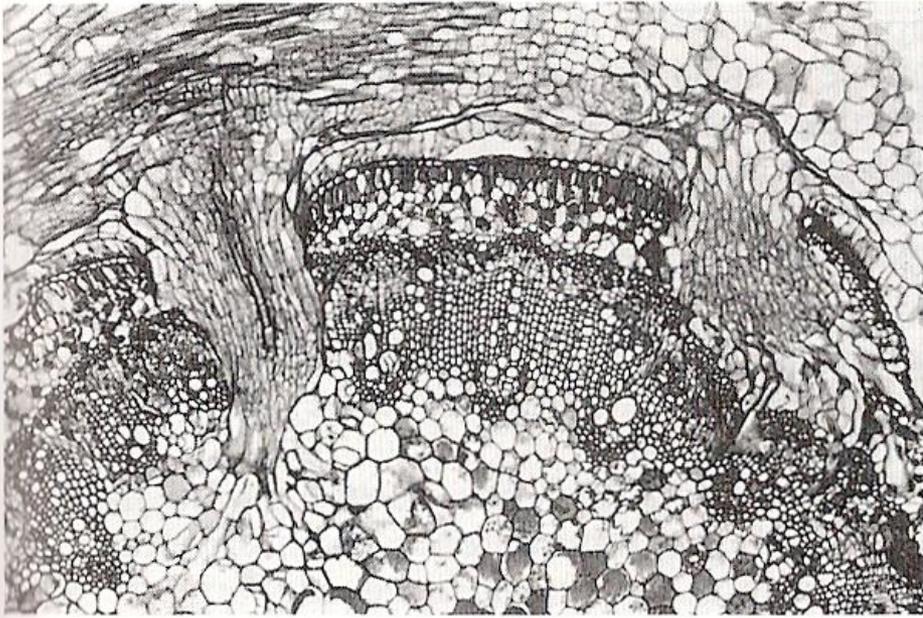


Figura 10.9. - Sezione trasversale del fusto di trifoglio, con gli austori di *Cuscuta* penetrati fino al cilindro centrale (x 40).

Piante parassite come cuscuta o semiparassite come vischio ed orobanche, formano radici avventizie molto modificate dette austori. Queste radici penetrano nei tessuti della pianta ospite fino ad arrivare al cilindro centrale di queste ultime per poter collegare il loro sistema vascolare con quello dell'ospite.

Dal punto di vista ontogenetico si distinguono due tipi di radici

Radici primarie

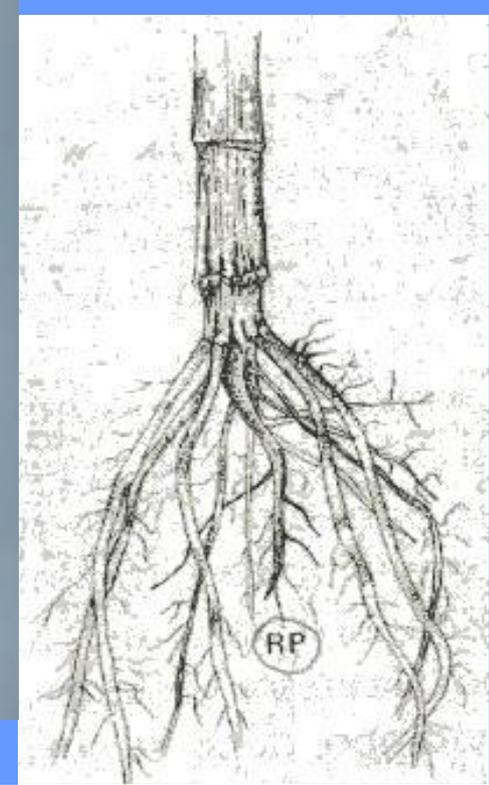
- Si formano nell'embrione e si accrescono per attività del meristema apicale radicale embrionale
- Si formano a partire dal periciclo delle radici mature in prevalenza in struttura primaria (Radici laterali o secondarie)

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 sia le radici primarie che le avventizie

• **radici avventizie:**
radici che si formano
a partire dal fusto o
da altri organi.

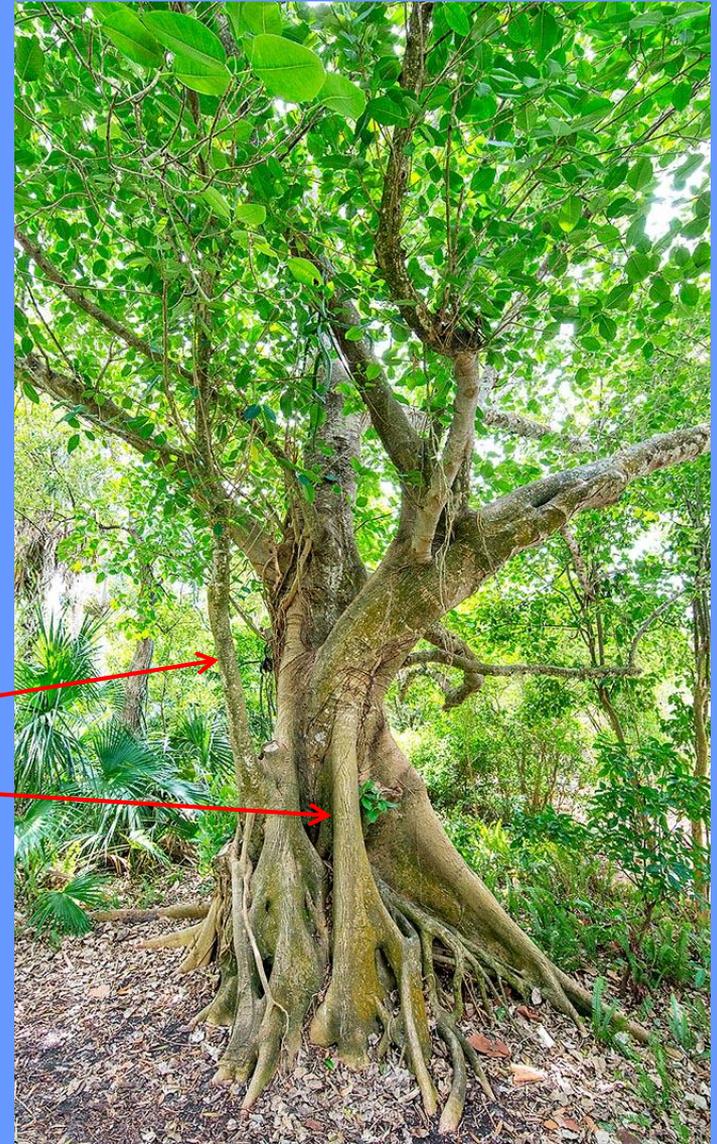




AVVENTIZIE

Produzione di radici non dal periciclo di altre radici, ma da tessuti del fusto o delle foglie.

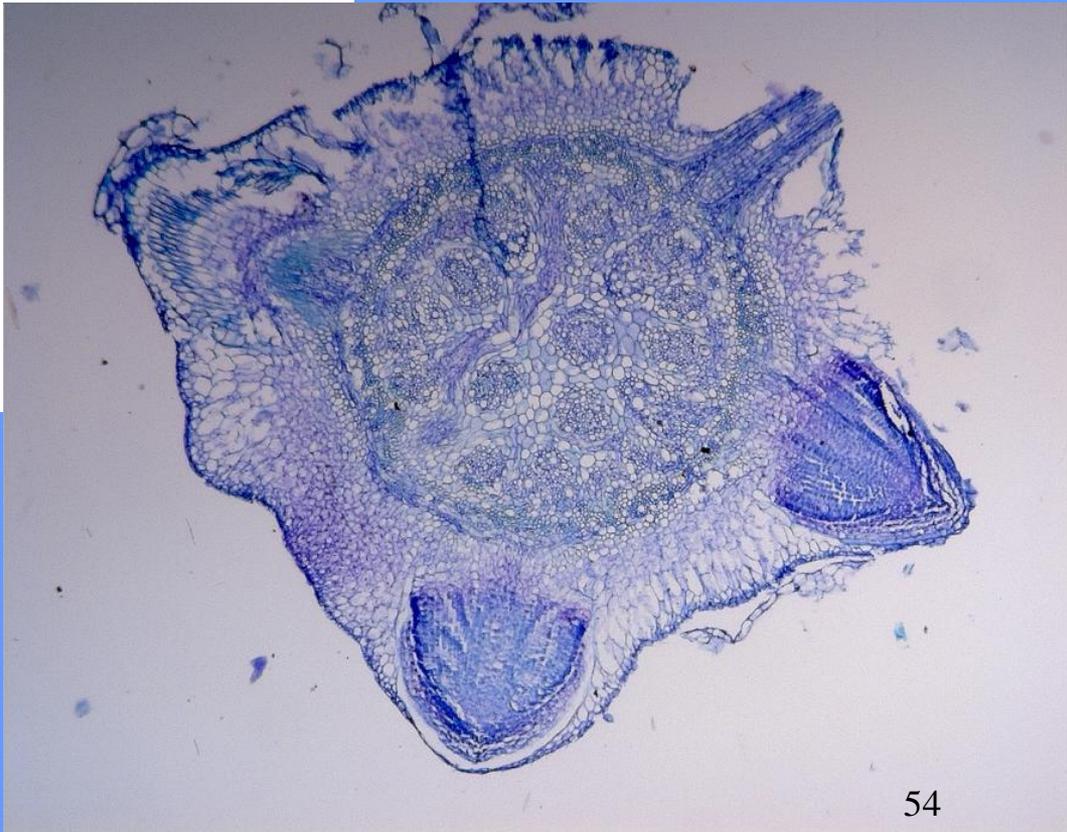
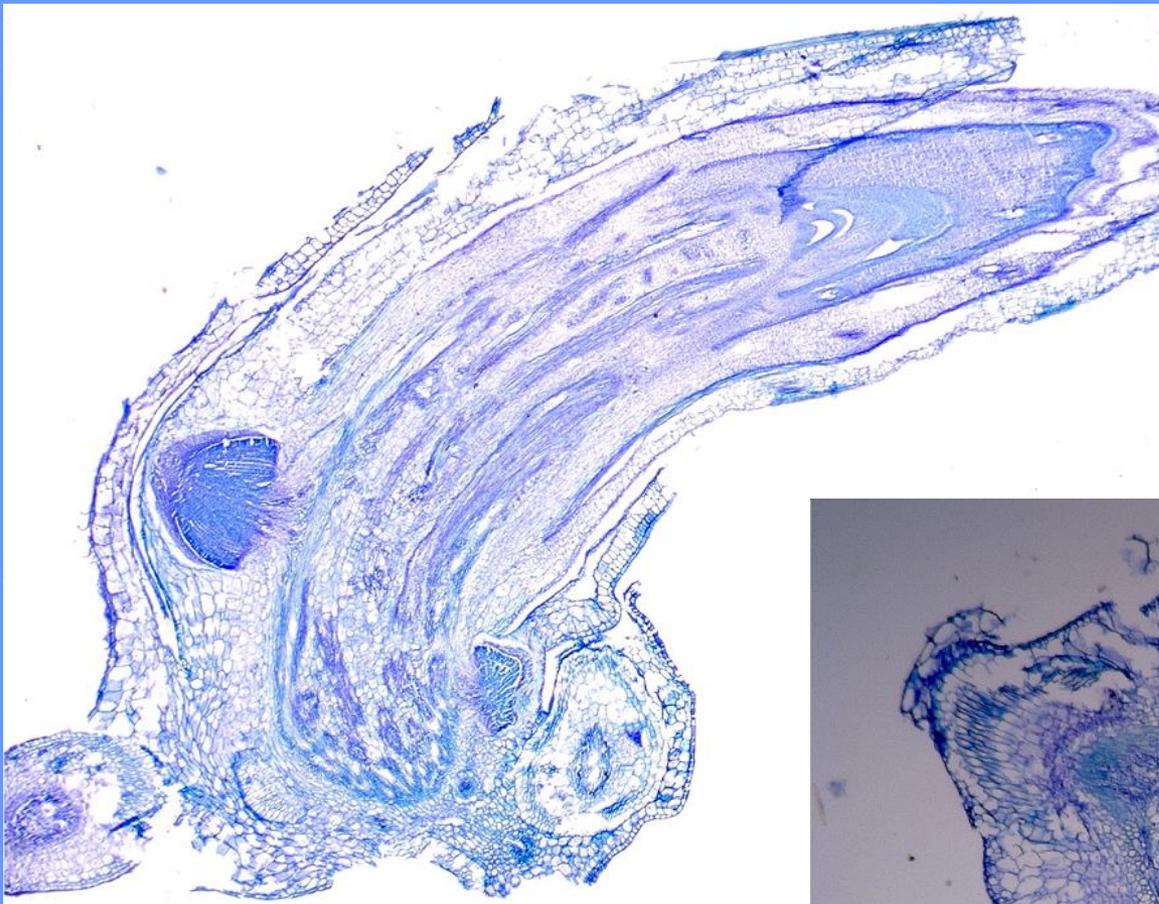
Radici avventizie





Adventitious
roots may give
support

(*Pandanus utilis*)



La capacità di formare radici avventizie è una caratteristica fondamentale per la propagazione vegetativa (tramite talee o margotte) *in vivo* di molte piante, in particolar modo di piante legnose, e per la loro micropropagazione *in vitro*.

Le piante vengono raggruppate in 3 classi in base alle loro capacità di formare radici 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 genesi diretta

Es. *Prunus avium*, alcune varietà di melo

2) Piante che hanno un contenuto endogeno di fitormoni insufficienti a sostenere la formazione di radici avventizie. 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 quasi impossibile.

Es. *Olea europea*, *Juglans regia*, *Prunus amigdalus*.... 56



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

Applicazione biotecnologica della rizogenesi avventizia.

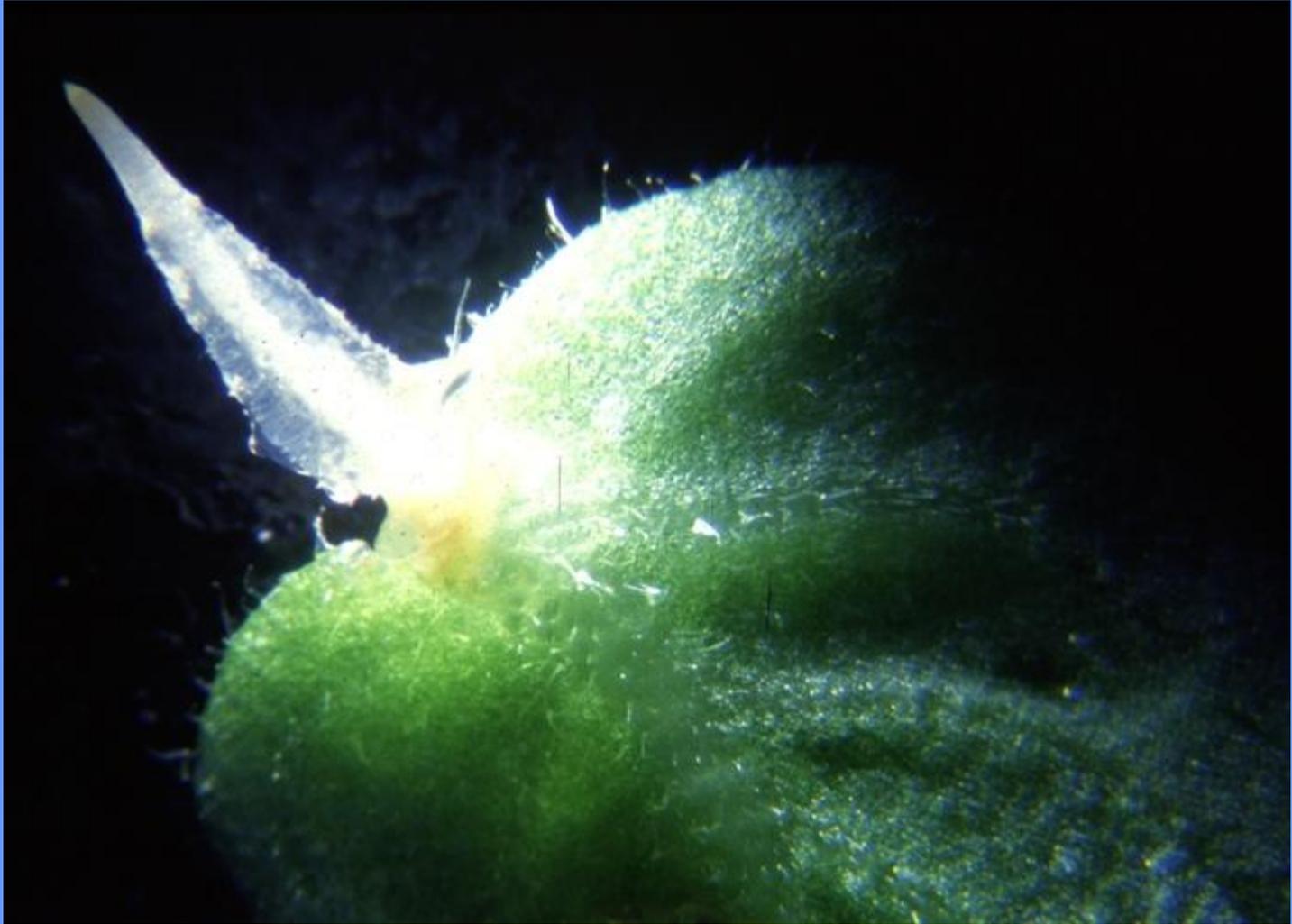
Miniespanti fogliari (circa 2x2 mm)

MS

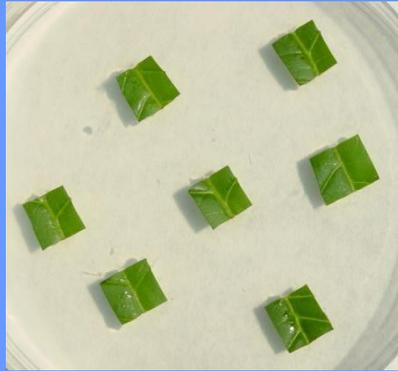
IAA 0,6 mM

Saccarosio 2%

Agar 0.8 %



Rizogenesi



Espianti

Rizogenesi



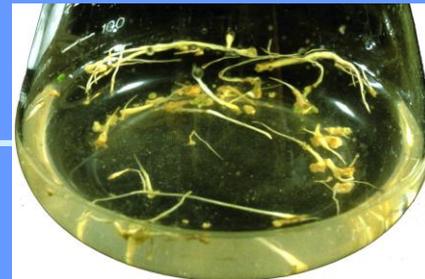
Radici neoformate

Inoculo in
mezzo
liquido



Bioreattore

Trasferimento in
bioreattore



Radici in mezzo liquido



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- 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)