

LA RADICE

S. Mazzuca

La radice è un organo, generalmente sotterraneo, la cui principale funzione è l'assorbimento di acqua e sali minerali che vengono trasportati in tutti gli altri organi e tessuti della pianta e che consente di ancorarla saldamente al terreno. La radice può essere sito di accumulo di carboidrati che derivano dalla fotosintesi clorofilliana (che avviene principalmente nelle foglie) e che sono immagazzinati sotto forma di amido negli amiloplasti delle cellule dei parenchimi amiliferi. L'amido accumulato nella radice funge da sostanza di riserva e viene utilizzato dalla pianta durante la ripresa vegetativa, per sviluppare nuove foglie e nuovi rami, e nel periodo della fioritura per sviluppare gli organi riproduttivi, fiori e frutti. Altre sostanze, oltre all'amido, possono essere accumulate nelle radici, dando origine così ad una varietà di specializzazioni (vedi par. 11.6).

La radice prende origine dall'apice radicale dell'embrione e, nelle piante a seme, la prima radice che si sviluppa è detta *radice primaria* o *radice principale* (Fig. 11.1). Da questa, in organizzata sequenza, si sviluppa un complesso sistema di *radici laterali* o *secondarie* le quali, a loro volta, danno origine ad altre radici secondarie. La risultante di questo modello di crescita e di sviluppo è l'*apparato radicale*, un complesso sistema di radici che si irradia in tutte le direzioni nel terreno ed assicura il capillare assorbimento di acqua e sali minerali, soddisfacendo così le esigenze nutritive della pianta, interagendo intimamente con le particelle del suolo e formando un fitto sistema di ancoraggio al terreno (Fig. 11.2).

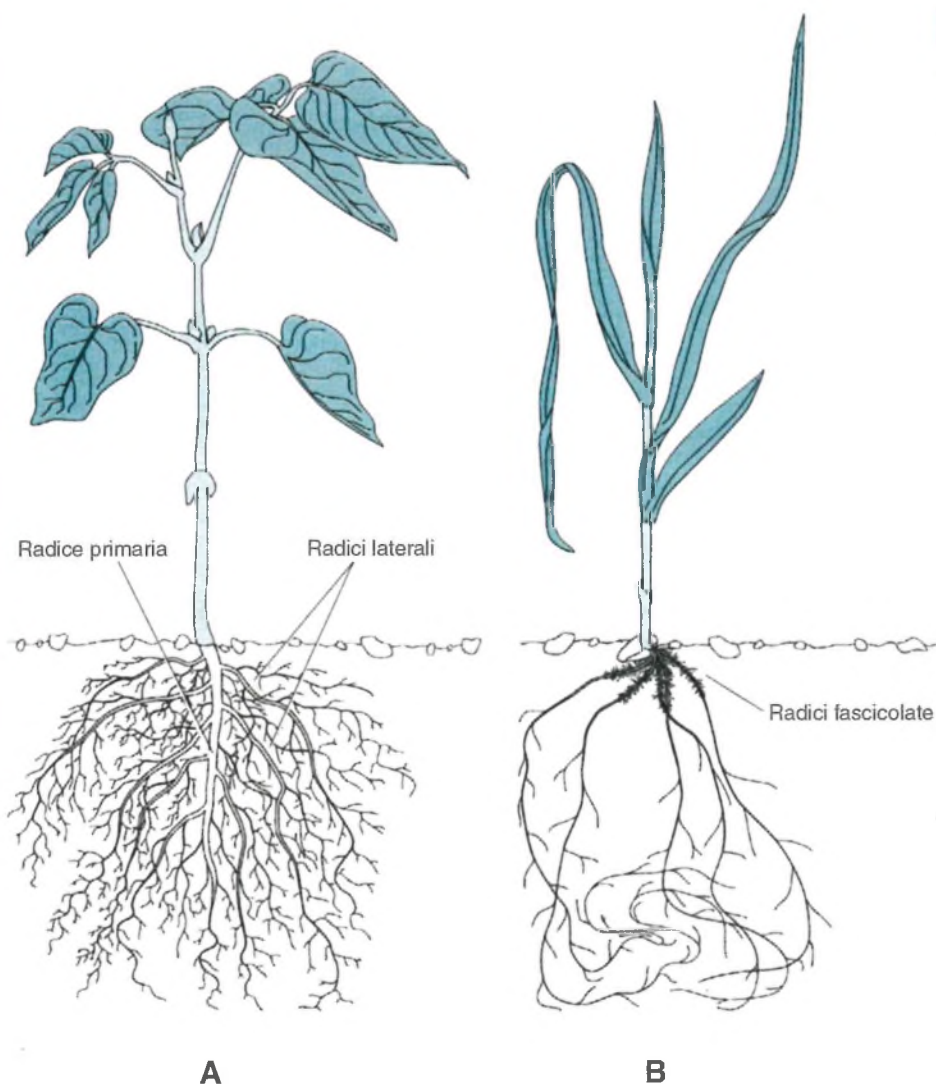
Le gimnosperme, le magnolidi e le eu-dicotiledoni possiedono apparati radicali in cui la radice principale permane viva e funzionante per l'intera vita della pianta e si accresce e si sviluppa (in lun-

ghezza e spessore) molto di più delle radici laterali, che restano di gran lunga più corte e sottili. La tipologia di crescita di questi apparati conferisce una tipica struttura spaziale che ricorda la forma di una piramide rovesciata e che prende il nome di *appa-*



FIGURA 11.1

Seme germinante di fava (*Vicia faba*) con un'evidente radice principale e numerose radici laterali (osservazione di S. Mazzuca).

**FIGURA 11.2**

A) Apparato radicale a fittone in cui la radice principale si sviluppa maggiormente delle radici laterali e B) fasciolato in cui la radice principale e le radici laterali si sviluppano uniformemente (da M.J. Chrispeels, D.E. Sadava, 1996).

rato radicale a fittone (Fig. 11.2 A). In alcune specie il fittone si ingrossa particolarmente, questo è il caso di barbabietola (*Beta vulgaris*), ravanello (*Raphanus sativus*) e carota (*Daucus carota*). La radice in questi casi diventa carnosa e costituisce la parte commestibile (vedi par. 11.6).

Più raramente le radici laterali si accrescono uniformemente alla radice principale, diventando indistinguibili, o addirittura sviluppandosi maggiormente di questa; tale modello di crescita dà origine all'apparato fasciolato caratterizzato da molte radici di spessore e lunghezza simile (Fig. 11.2 B). Questo tipo di apparato è tipico delle monocotiledoni e di alcune eu-dicotiledoni; la radice principale muore dopo poco tempo dalla germinazione del seme e l'apparato radicale della pianta si sviluppa grazie alla produzione di radici

che prendono origine alla base del fusto, generalmente in corrispondenza delle gemme ascellari; queste vengono definite *radici avventizie* in quanto non si originano dai tessuti radicali ma dai tessuti del fusto. Un apparato fasciolato si può formare anche successivamente da meristemi secondari, frequente nelle specie arboree, o in seguito a traumi dell'apparato a fittone, o in tutte le forme di riproduzione vegetativa, spontanea, come la formazione di radici nei nodi dei fusti sotterranei, o artificiale nelle tecniche di riproduzione come talea, margotta ecc. (vedi scheda 11.3). È da sottolineare che, a prescindere della loro origine istologica, dal punto di vista funzionale le radici avventizie sono del tutto analoghe alle radici secondarie e quindi aumentano la capacità assorbente e potenziano l'ancoraggio della pianta al terreno.

11.1 ORGANIZZAZIONE DELLA RADICE

Il corpo della radice presenta al suo interno diverse zone caratterizzate da un diverso grado di differenziamento dei tessuti e da una diversa velocità di crescita (Fig. 11.3).

L'accrescimento in lunghezza della radice avviene, analogamente al fusto, grazie alla crescita per *divisione cellulare*, localizzata nella regione apicale del corpo della radice e alla *crescita per distensione* che si attua nella zona immediatamente al di sopra. L'estremità della radice è provvista di un tessuto di protezione detto *cuffia* che ricopre le cellule sottostanti e le protegge dall'abrasione durante la penetrazione della radice nel suolo. Al di sotto della cuffia si trova l'*apice radicale*, costituito da cellule, la maggior parte delle quali si divide attivamente per mitosi, che è responsabile dell'aumento del numero di cellule della radice; analogamente a quanto accade nel fusto, quindi, l'accrescimento per divisione nella radice è determinato dall'attività di un *meristema apicale* formato da cellule con caratteristiche strutturali e funzionali embrionali (vedi par. 8.1). Allontanandosi dall'apice, le cellule gradualmente perdono le caratteristiche meristematiche e si differenziano nelle varie tipologie di tessuti (vedi par. 8.2). La zona della radice immediatamente al di sopra dell'apice è caratterizzata da tessuti con cellule in via di differenziamento e per questo definita *zona di differenziamento*. Si tratta di una zona istologica caratterizzata dall'accrescimento per distensione delle cellule, il cui vacuolo assorbe molta acqua e si espande occupando gran parte del volume cellulare. Il vacuolo esercita una pressione sulla parete cellulare e ne causa la distensione. Il risultato è l'aumento delle dimensioni cellulari. Questa zona è anche detta *zona liscia* in quanto si differenzia, per aspetto esteriore, dalla *zona pilifera* immediatamente al di sopra, caratterizzata dalla presenza di numerose cellule epidermiche la cui faccia tangenziale esterna sviluppa delle estroflessioni tubulari dette *peli radicali*. I peli radicali sono delle strutture specializzate per l'assorbimento la cui parete è ricca di mucillagini, composti con elevata affinità per l'acqua, che amplificano la capacità assorbente dell'epidermide radicale. Inoltre, grazie alle loro piccole dimensioni, i peli radicali riescono a penetrare nei più piccoli interstizi del suolo e garantiscono un capillare assorbimento di acqua e sali minerali. La zona pilifera fa parte della *zona di struttura primaria* della radice. In questa zona tutti i tessuti sono costituiti da cellule differenziate che hanno completato la crescita; al di sopra della zona pilifera

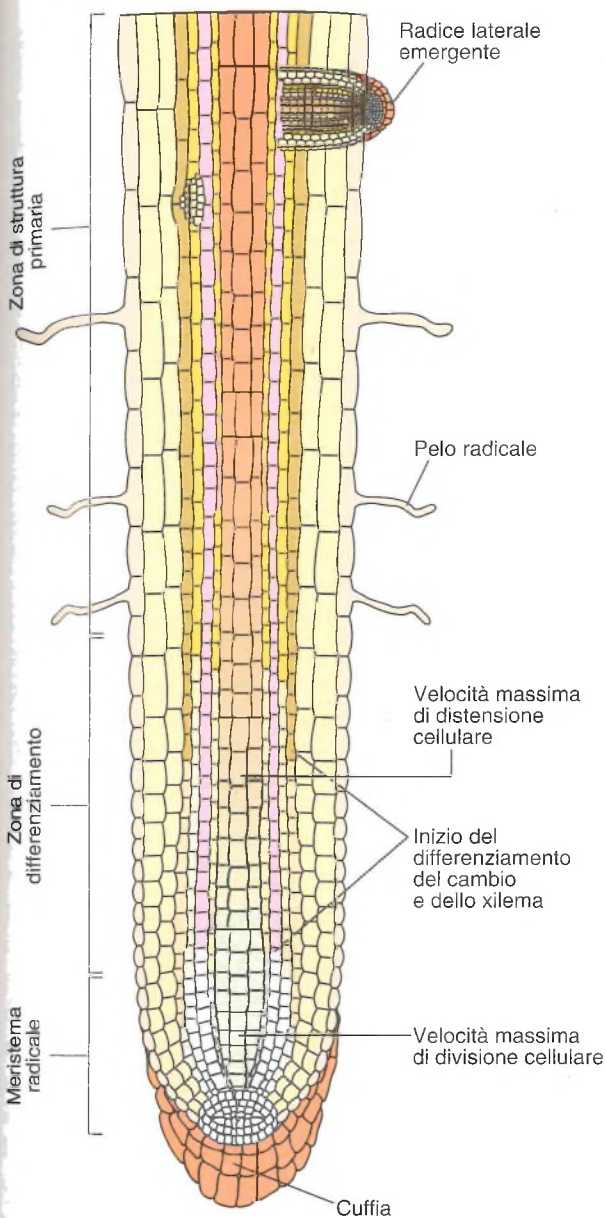


FIGURA 11.3

Schema delle zone istologiche di una radice primaria comprendente la cuffia (a), l'apice meristematico (b), la zona di differenziamento (c) e la zona di struttura primaria (d). Le cellule della zona b hanno caratteristiche morfologiche e funzionali embrionali e si dividono attivamente per mitosi; le cellule della zona c aumentano le loro dimensioni grazie all'accrescimento per distensione; le cellule della zona d sono ormai adulte e hanno completato il loro accrescimento e il loro differenziamento. In questa zona si riscontra la presenza di numerosi peli radicali.

si originano e protrudono le radici laterali che si formano dal *periciclo*. Il loro numero e disposizione è alquanto variabile e fortemente influenzato da fattori interni, quali stimoli ormonali, e/o da fattori esterni alla radice, quali la consistenza del suolo. Nelle gimnosperme e in numerose angiosperme eu-dicotiledoni, alla zona di struttura primaria segue la *zona di struttura secondaria*, caratterizzata da tessuti originati dall'attività dei meristemi secondari (vedi par. 8.1).

11.2 ORGANIZZAZIONE DELL'APICE RADICALE

La *cuffia* o *caliptra* è, come si è detto, la porzione terminale dell'apice radicale e costituisce un efficace tessuto di protezione del meristema apicale (Fig. 11.4).

Il suo modello di crescita, infatti, è caratterizzato da un continuo rinnovamento delle cellule che la compongono grazie all'attività di cellule iniziali (cellule del *caliptrogeno*) più prossime al meristema dell'apice, mentre nella porzione terminale si ha un

costante sfaldamento delle cellule più mature. Generalmente, la cuffia è costituita da poche decine di strati di cellule e non supera i 500-600 μm , ma, in alcune specie, essa può raggiungere la lunghezza di alcuni millimetri. È stato osservato che il completo rinnovamento delle cellule della cuffia può avvenire in un tempo straordinariamente breve di 24 h in *Zea mays* o mediamente più lungo di 72 h in *Allium cepa*. Infatti, l'attività del caliptrogeno genera file di cellule che si spingono in avanti, distalmente, e altre che proliferano lateralmente, generando un corpo che avvolge l'intero apice. Queste cellule sono caratterizzate da nuclei poliploidi, un reticolo endoplasmatico molto sviluppato ed un modesto apparato vacuolare, cosa abbastanza singolare che le distingue dalle altre cellule meristematiche. Man mano che le cellule sono spinte in avanti modificano la loro morfologia, distinguendosi in un gruppo centrale di cellule che formano la *columella* e altre laterali che costituiscono le *cellule periferiche*. Le cellule della columella sono caratterizzate dalle presenza di grossi granuli di amido, gli *statoliti* (vedi par. 6.4), addensati nella parte inferiore della cellu-

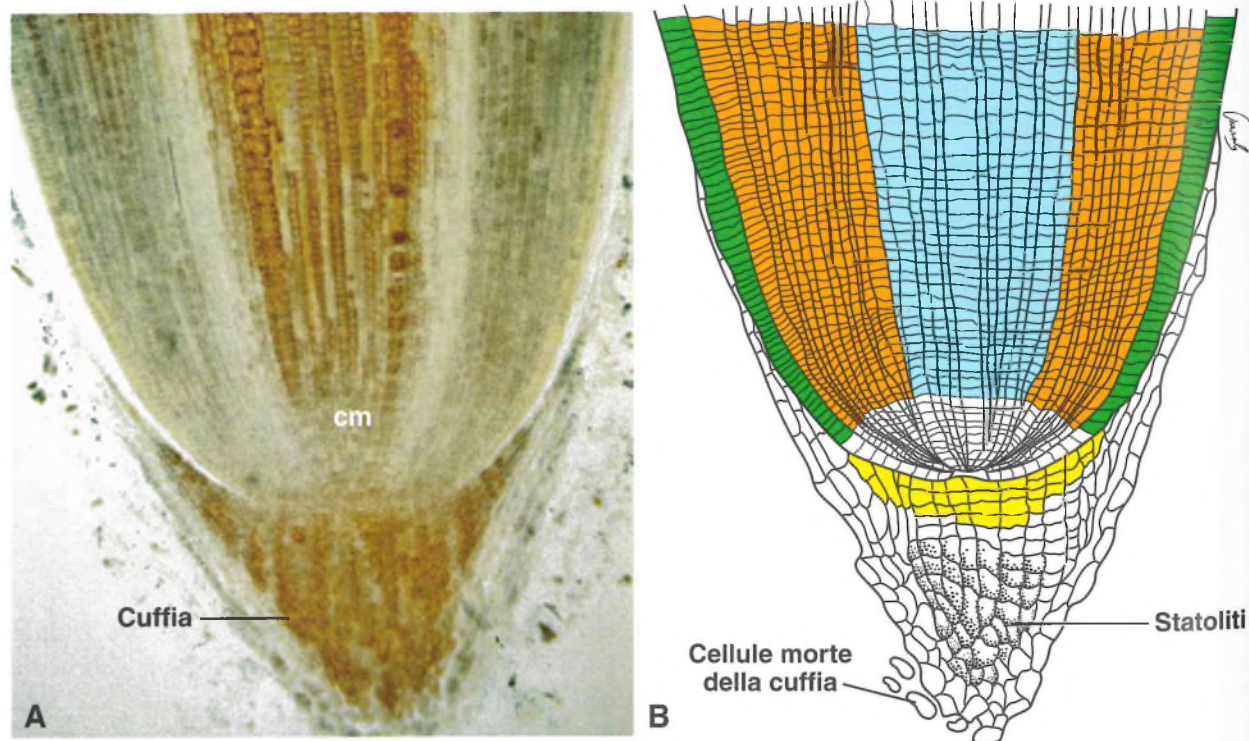


FIGURA 11.4

Apice radicale in sezione longitudinale mediana. A) Sezione longitudinale mediana di un apice radicale di *Zea mays*. Si notano la cuffia che lo riveste, all'esterno, e le cellule meristematiche (cm) ordinate in file regolari (osservazione di A. Chiappetta). B) Relativo schema in cui sono evidenziati i tre meristemi: protoderma (verde), meristema fondamentale (arancio) e procambio (azzurro), che daranno origine rispettivamente al rizoderma, ai tessuti della corteccia e al sistema vascolare del cilindro centrale. Al di sotto c'è il caliptrogeno (giallo), il meristema che dà origine alla cuffia le cui cellule vanno incontro a veloce sfaldamento e morte cellulare programmata.

la, che sono coinvolti nella percezione della gravità, orientando la direzione di crescita delle radici verso il basso (crescita *geotropica positiva*). Le cellule periferiche vanno incontro a rapida degenerazione e si sfaldano, rilasciando una sostanza mucillaginosa che resta attaccata alle particelle di terreno e facilita la penetrazione della radice (Fig. 11.4).

L'apice radicale è costituito da cellule meristematiche dalla cui attività mitotica prendono origine tutti i tessuti primari della radice. Nel meristema apicale (Fig. 11.4) si possono distinguere file di cellule (linee cellulari) prodotte dall'attività mitotica incessante. La crescita dell'apice radicale è molto uniforme e non è soggetta a modificazioni morfologiche periodiche come avviene invece nell'apice del germoglio; infatti, la formazione delle radici laterali avviene in una zona distante dal meristema, contrariamente a quanto avviene per la formazione dei rami nel fusto (vedi cap. 9). L'apice radicale è organizzato in tre sistemi tissutali: *sistema tegumentale*, *sistema fondamentale* e *sistema vascolare*. Con il termine *protoderma* è indicato il meristema primario da cui prende origine l'epidermide della radice o *rizoderma*; con il termine *meristema fondamentale* è indicato il meristema primario da cui prendono origine i *tessuti parenchimatici* della corteccia e infine con *procambio* è indicato il meristema primario da cui origina il *tessuto vascolare* del cilindro centrale. Il procambio è localizzato all'interno della radice, il protoderma all'esterno e il meristema fondamentale è compreso tra questi due. L'organizzazione dell'apice può essere descritta sulla base della frequenza di divisione e delle caratteristiche citologiche delle cellule che lo compongono. Le cellule della porzione centrale del meristema apicale si dividono molto raramente; tale zona è nota come *centro quiescente* (vedi scheda di 11.1). Questo rappresenta una riserva di cellule, e può riattivarsi quando l'apice meristematico viene danneggiato, formando un nuovo tessuto meristematico. Le cellule che circondano il centro quiescente sono invece molto attive e, man mano che si discostano da questo, la velocità di divisione tende ad aumentare. È da sottolineare che nel centro quiescente vengono prodotte le *citochinine*, ormoni che si diffondono attraverso i plasmodesmi alle cellule circostanti inducendole a dividersi.

11.3 ZONA DI DIFFERENZIAMENTO

La zona di differenziamento si trova in contiguità con l'apice meristematico e termina in corrispondenza della zona di struttura primaria (Fig. 11.3).

Si estende per qualche millimetro ed è quindi più estesa rispetto all'apice meristematico. Analogamente a quanto accade nel fusto, le cellule in questa zona si differenziano progressivamente. Benché sia presente una residua attività mitotica, le cellule vanno incontro soprattutto alla crescita per distensione, aumentando le loro dimensioni più che il loro numero. Lo schema di differenziamento si svolge in base alla struttura dell'apice descritta precedentemente: le più esterne iniziano a differenziarsi in cellule del rizoderma, al centro avviano il differenziamento singoli elementi del tessuto vascolare, il *protoxilema* e il *protofloema*, e tra questi si sviluppa il *tessuto fondamentale* (parenchima corticale). Le modificazioni a cui vanno incontro le cellule interessano tutti gli organuli cellulari; alcune modificazioni sono peculiari del tessuto in differenziamento, come ad esempio lo sviluppo di proplastidi in amiloplasti nelle cellule del parenchima, mentre altre interessano tutte le cellule in differenziamento, come la crescita della parete e lo sviluppo del sistema vacuolare. Durante questa crescita per distensione le cellule si modificano e abbandonando la forma poliedrica, tipica delle cellule meristematiche, assumendo conformazioni tondeggianti, che danno luogo alla formazione di spazi intercellulari (Fig. 11.6). Nelle piante questi spazi sono riempiti di aria contrariamente ai tessuti animali nei quali sono riempiti di liquidi.

Gli ampi spazi intercellulari e la presenza della sola parete primaria non modificata, fanno sì che questi tessuti siano molto permeabili all'acqua e ai soluti in essa disciolti, nonché all'ossigeno necessario all'alto tasso di respirazione cellulare. Inoltre le cellule aumentano considerevolmente le loro dimensioni ingrandendosi maggiormente in senso longitudinale.

11.4 ZONA DI STRUTTURA PRIMARIA DELLA RADICE. FORMAZIONE DELLE RADICI LATERALI

Questo tratto di radice è costituito da tessuti adulti detti primari perché si originano dai meristemi primari.

Se si osserva la sezione trasversale di una radice in zona di struttura primaria (Fig. 11.5) si distinguono chiaramente tre parti: una esterna, il *rizoderma*, una intermedia, il *cilindro corticale*, e una interna, il *cilindro centrale*. Il rizoderma è un tessuto monostratificato e riveste esternamente il corpo primario della radice. Come l'epidermide del fusto, il rizoderma svolge una funzione protettiva, ma a

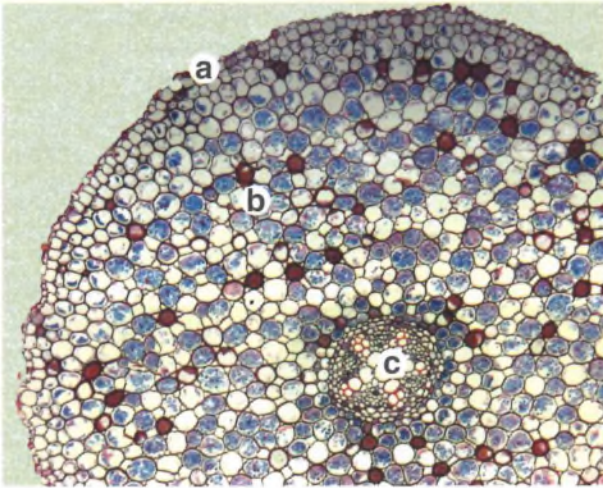


FIGURA 11.5

Sezione trasversale di radice di *Ranunculus* sp. in zona di struttura primaria. L'epidermide (a) pluristratificata riveste esternamente il corpo della radice; il tessuto immediatamente al di sotto è il cilindro corticale (b) e al centro si distinguono i tessuti del cilindro centrale (c). La corteccia rappresenta la porzione maggiore del corpo della radice e il cilindro centrale al contrario è molto piccolo (osservazione S. Mazzuca).

differenza del fusto, le pareti delle sue cellule non sono cutinizzate. Inoltre nel rizoderma non sono presenti gli stomi che invece caratterizzano l'epidermide del fusto. Importante funzione del rizoderma è quella di assorbire acqua dal terreno e trasferirla ai tessuti sottostanti, mentre attività come traspirazione e fotosintesi sono del tutto assenti nella radice; questo spiega l'assenza di cutinizzazione e stomi nel rizoderma. L'assorbimento è potenziato dalla presenza di peli radicali che si originano da cellule dette *tricoblasti* (Fig. 11.7). La parete esterna di queste cellule si estroflette fino a formare lunghi elementi affusolati in grado di raggiungere gli anfratti più piccoli del terreno dove assorbire i nutrienti minerali e l'acqua. Essi vengono rinnovati continuamente e il loro numero si mantiene costante nel tempo. Nelle radici delle gimnosperme e delle angiosperme, la vita del rizoderma è breve e le cellule pilifere muoiono assieme ai peli radicali e si distaccano. In seguito a ciò le cellule dei tessuti sottostanti suberificano la parete e assumono la funzione tegumentale. Pertanto dopo la caduta del rizoderma, la radice continua ad essere rivestita da un tessuto tegumentale mono o pluristratificato, denominato *esoderma* (vedi par. 8.4.1.3).

Al di sotto del rizoderma si trova la corteccia che è molto più estesa rispetto a quella del fusto (vedi cap. 9). Si tratta di un tessuto pluristratificato le cui cellule sono di tipo parenchimatico. Queste cellule

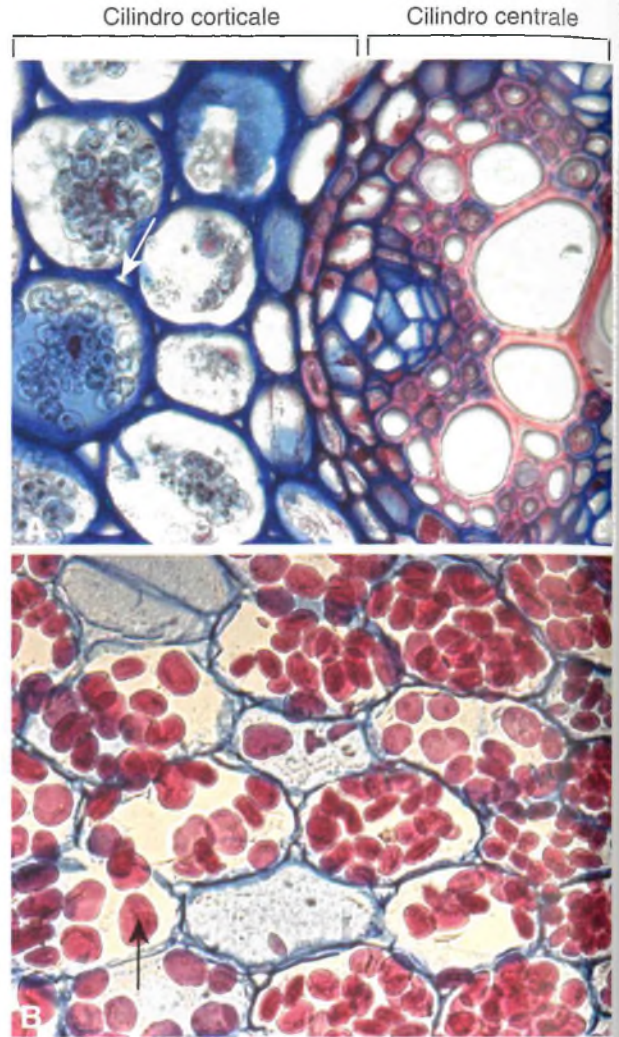


FIGURA 11.6

A) Sezione trasversale di *Ranunculus* sp. Si osservano il cilindro centrale, il cilindro corticale con gli ampi spazi intercellulari (vedi freccia) fra le cellule del parenchima centrale in cui sono visibili numerosi amiloplasti (B, freccia) (osservazione di S. Mazzuca).

hanno la parete sottile e grandi vacuoli. La caratteristica principale delle cellule del parenchima corticale è la presenza di numerosi amiloplasti, essendo questo tessuto un parenchima di riserva (*parenchima amilifero*). L'ultimo strato della corteccia, a ridosso del cilindro centrale, è costituito da cellule più piccole che costituiscono l'*endoderma* o *endoderma*. Questo tessuto è generalmente monostratificato ed è praticamente privo di spazi intercellulari (vedi par. 8.4.2). Recentemente è stato dimostrato che le cellule endodermiche vanno incontro a due stadi specializzati di differenziamento consistenti nella deposizione di due polimeri: la *lignina* e la *suberina* (vedi par. 2.2.4). Queste molecole sono impermeabili all'acqua ed ai soluti in essa di-

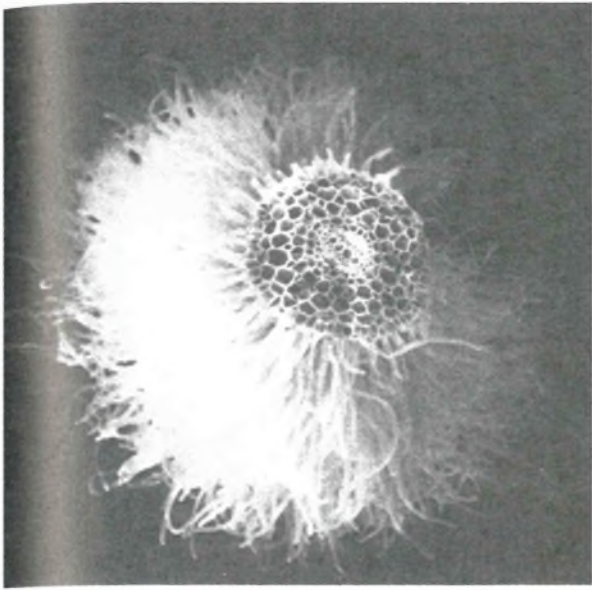


FIGURA 11.7

Immagine al microscopio elettronico a scansione di una sezione trasversale di radice in struttura primaria che mostra numerosi peli radicali. Ciò rappresenta un sistema per aumentare enormemente la superficie assorbente della radice (Dipartimento di Agricoltura degli Stati Uniti).

sciolti e vengono apposte nelle loro pareti trasversali (superiori e inferiori) e radiali (a contatto con le altre cellule dell'endoderme). La lignina impregna la parete primaria lungo una fascia definita *banda del Caspary* (Fig. 11.8). In sezione trasversale tale banda si presenta come ispessimenti delle pareti radiali, noti come *punti del Caspary*. La suberina impregna le lamelle. Dal momento che la lignificazione e la successiva suberificazione della parete interessano l'endoderma, si viene a formare una barriera invalicabile per l'acqua che giunge per via apoplastica dal cilindro corticale. Infatti, le soluzioni che sono penetrate attraverso le pareti delle

cellule parenchimatice corticali, giunte all'endoderma non possono passare nelle pareti suberolignificate perché impermeabili. Per raggiungere il cilindro centrale le soluzioni di acqua e sali minerali devono attraversare le pareti tangenziali delle cellule endodermiche, il che comporta attraversare il loro citoplasma. Le soluzioni passano così attraverso il "setaccio molecolare" della membrana plasmatica che esclude molti ioni nocivi e regola la concentrazione di altri, prima di riversarli nel tessuto vascolare. In alcune piante (in genere monocotiledoni) le cellule dell'endoderme possono formare una parete secondaria che può andare incontro a lignificazione ed anche a suberificazione. Se tali ispessimenti interessano le pareti radiali e la parete tangenziale interna, in sezione trasversale appaiono a forma di U (*ispessimenti ad U*, Fig. 11.9 A e B). Alcune cellule dell'endoderma, dette *punti di permeazione*, non formano pareti secondarie e consentono il passaggio delle soluzioni attraverso le pareti tangenziali (Fig. 11.9 C). Queste cellule si trovano in corrispondenza delle arche legnose.

Allontanandosi dalla zona assorbente, sia nelle monocotiledoni sia nelle dicotiledoni, si osserva la deposizione di parete secondaria, oltre che sulle pareti radiali e tangenziale interna, anche sulla tangenziale esterna. Le cellule endodermiche, così modificate, appaiono in sezione trasversale a forma di O (*ispessimenti ad O*, Fig. 11.9 C).

Il *cilindro centrale*, o *stele*, contiene il sistema vascolare strutturato in due tipi di tessuti di conduzione: lo *xilema* o *legno* per il trasporto di acqua e sali minerali dalla radice alle foglie, composto dai *vasi* associati a cellule parenchimatice e fibre; il *floema* o *libro* che trasporta le sostanze elaborate dalle foglie al resto della pianta, costituito dagli *elementi cribrosi*, da cellule parenchimatice e da fibre. Lo strato più esterno del cilindro centrale a

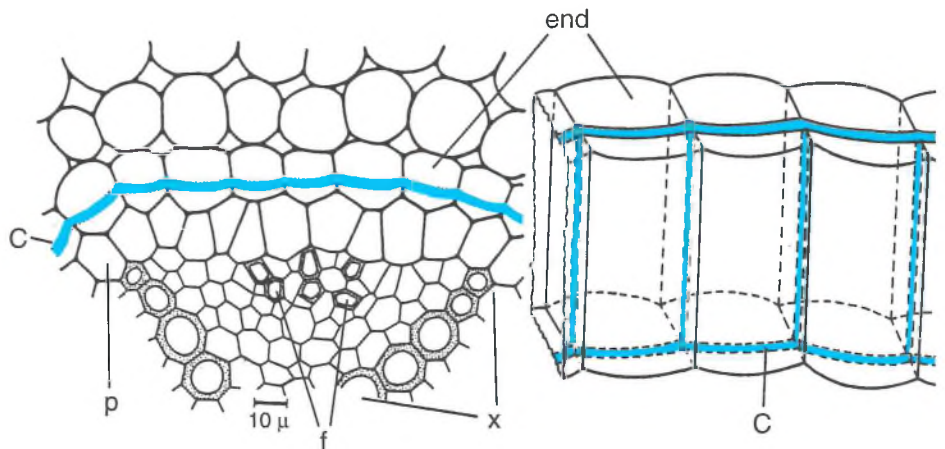


FIGURA 11.8

Schema dell'endoderme (end, in azzurro). Le cellule hanno nelle pareti trasversali la banda del Caspary (C). Periciclo (p); floema (f); xilema (x) (da K. Esau, modificato).

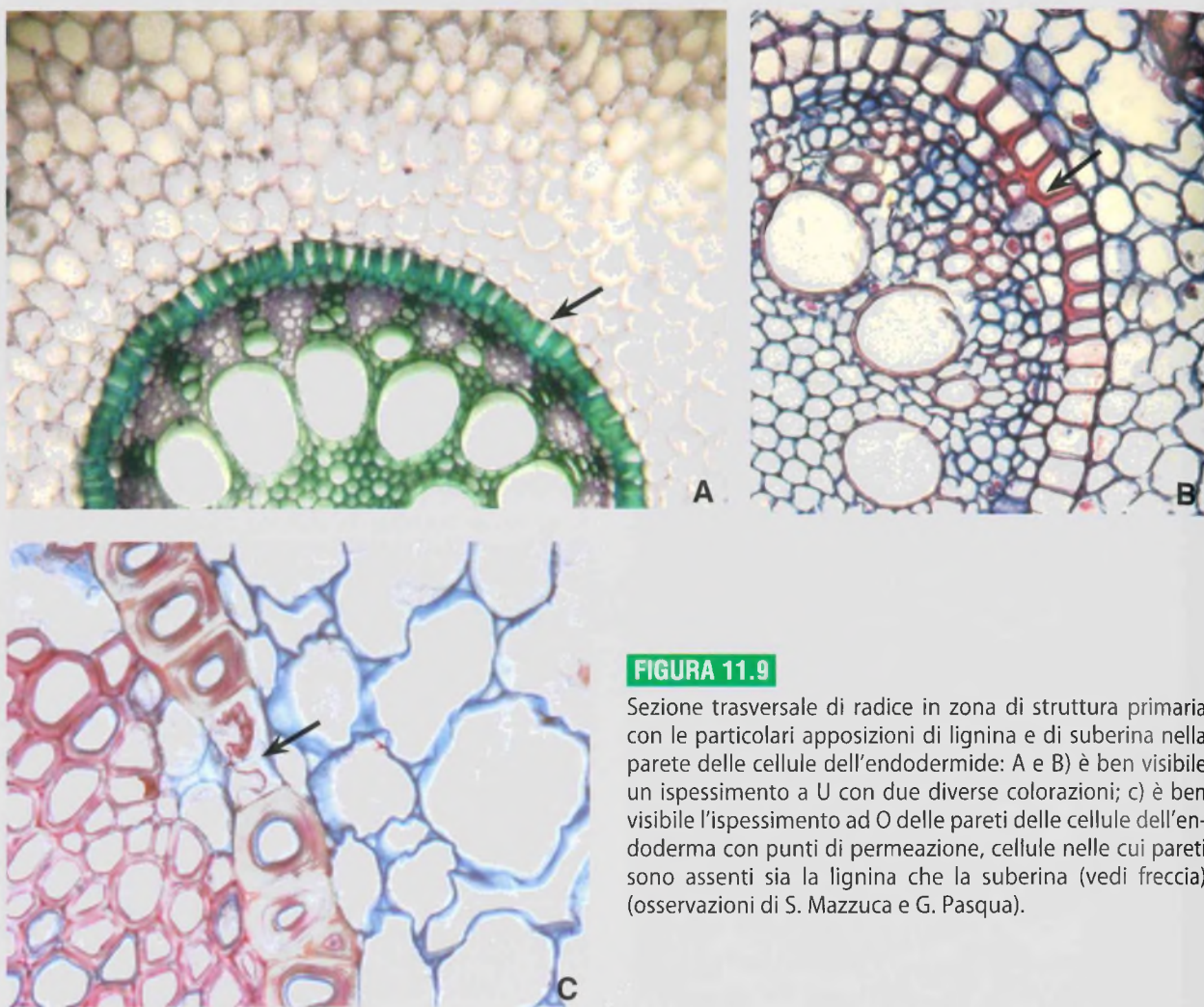


FIGURA 11.9

Sezione trasversale di radice in zona di struttura primaria con le particolari apposizioni di lignina e di suberina nella parete delle cellule dell'endoderme: A e B) è ben visibile un ispessimento a U con due diverse colorazioni; c) è ben visibile l'ispessimento ad O delle pareti delle cellule dell'endoderma con punti di permeazione, cellule nelle cui pareti sono assenti sia la lignina che la suberina (vedi freccia) (osservazioni di S. Mazzuca e G. Pasqua).

contatto con l'endoderma è detto *periciclo* ed è formato da un monostato di cellule parenchimatice (Fig. 11.8). È da questo tessuto che prendono origine le radici laterali e quindi viene definito *strato rizogeno*. Internamente al periciclo si trova il sistema vascolare che occupa la maggior parte del cilindro centrale. Nella radice, xilema e floema sono disposti in modo da formare una struttura raggiata, nella quale si distinguono *arche xilematiche* a cui si alternano *arche floematiche*. Questa particolare disposizione dei tessuti vascolari è detta *actinostele*, in cui il numero delle arche legnose è sempre uguale a quello delle arche cribrose; si possono quindi avere radici biarche (due arche legnose e due arche cribrose), radici triarche (tre arche legnose e tre arche cribrose), radici tetrarche e così via. In ciascuna arca xilematica e floematica sono presenti singoli elementi di conduzione di diametro differente: nella porzione interna vi sono elementi di diametro maggiore che prendono il nome rispettivamente di *metaxilema* e *metafloema*. Man mano che si proce-

de verso l'esterno della stele in ogni singola arca il diametro degli elementi diminuisce e l'insieme di questi elementi costituisce rispettivamente il *protoxilema* e il *protofloema* (Fig. 11.10).

Queste differenze sono in relazione al periodo di differenziamento dei tessuti in quanto il protoxilema matura nel periodo di intensa crescita per distensione che ritarda l'ispessimento della parete secondaria; il metaxilema invece matura quando la distensione cellulare è ormai terminata e i vasi avviano precocemente la formazione della parete secondaria. Nelle monocotiledoni la struttura del cilindro centrale è identica a quella delle dicotiledoni e gimnosperme (*struttura actinostelica*) ma differisce per il numero di arche xilematiche e floematiche (da 15 a 30) e per la presenza di un tessuto parenchimatice centrale detto *midollo* (Fig. 11.11). Le cellule del midollo possono contenere amiloplasti e costituire così un parenchima di riserva amilifero. Nelle monocotiledoni, inoltre, la mancanza di un accrescimento secondario fa sì che gli elementi xile-

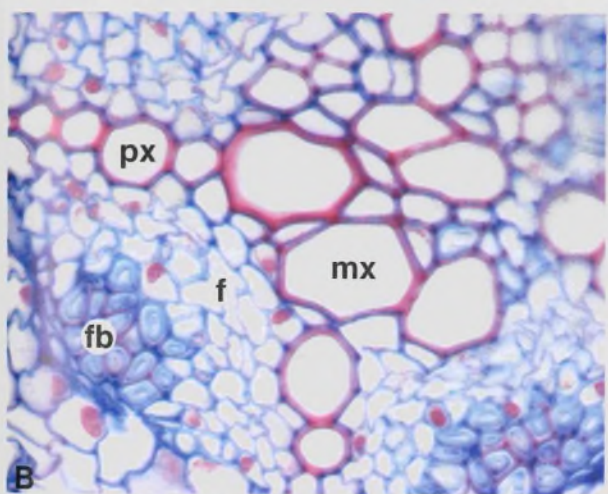
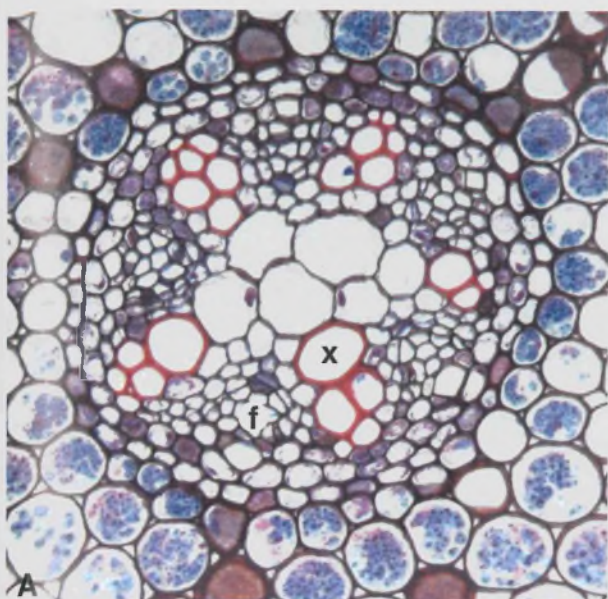


FIGURA 11.10

Sezione trasversale di una radice di eu-dicotiledone in struttura primaria. A) Le arche xilematiche (x) convergono al centro formando una stella. Le arche floematiche (f) si dispongono alternate a quelle xilematiche. B) In ciascuna arca si distinguono gli elementi del protoxilema (px) e metaxilema (mx) e il floema (f). Nel fascio floematico si osservano le fibre (fb) (osservazione di S. Mazzuca).

matici siano quelli definitivi che, quindi, presentano una maggiore efficienza di conduzione rispetto a quelli delle dicotiledoni.

Le *radici laterali* si formano nella zona di struttura primaria. Esse hanno un'*origine endogena* in quanto si formano dal *periciclo*, un tessuto interno della radice. Alcune cellule del periciclo vanno incontro a un processo di dedifferenziamento e riacquistano la capacità di dividersi per mitosi, dando origine così a tre strati di cellule. Da questi strati si originano i tre meristemi tipici dell'apice radicale.

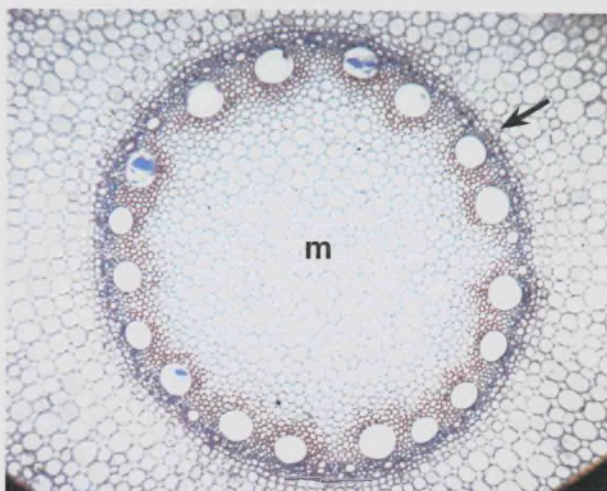


FIGURA 11.11

Sezione di una radice di monocotiledone (*Zea mays*) nella zona di struttura primaria. Il cilindro corticale è separato dal cilindro centrale da un evidente periciclo (vedi freccia). Nel cilindro centrale il numero delle arche è molto elevato (freccia) e al centro è presente il midollo (m) (osservazione di S. Mazzuca).

Per attività dei meristemi, la radichetta si accresce trasversalmente nel cilindro corticale, attraversando tutti i tessuti fino a fuoriuscire all'esterno (Fig. 11.12).

11.5 ZONA DI STRUTTURA SECONDARIA. DIFFERENZIAMENTO DEL CAMBIO CRIBRO-LEGNOSO E SUBERO-FELLODERMICO

In tutte le gimnosperme e in molte angiosperme dicotiledoni la zona di struttura primaria della radice è limitata a un breve tratto, a questa segue una zona di struttura secondaria che si estende per tutto il resto della radice.

Nelle angiosperme monocotiledoni generalmente non si formano tessuti secondari e la struttura primaria permane per tutta la lunghezza della radice, di conseguenza lo spessore di questo organo risulta modesto.

Nella zona di struttura secondaria la radice è costituita da tessuti secondari che si originano cioè dall'attività di meristemi secondari. Questa zona costituisce il restante corpo della radice e la sua struttura si modifica e diviene via via più complessa con l'aumentare dell'età della pianta. Questo tipo di accrescimento è il risultato dell'attività di due tessuti meristemati il *cambio cribro-legnoso* o *cribrovascolare* e il *cambio subero-fellodermico* o *fellogeno*.

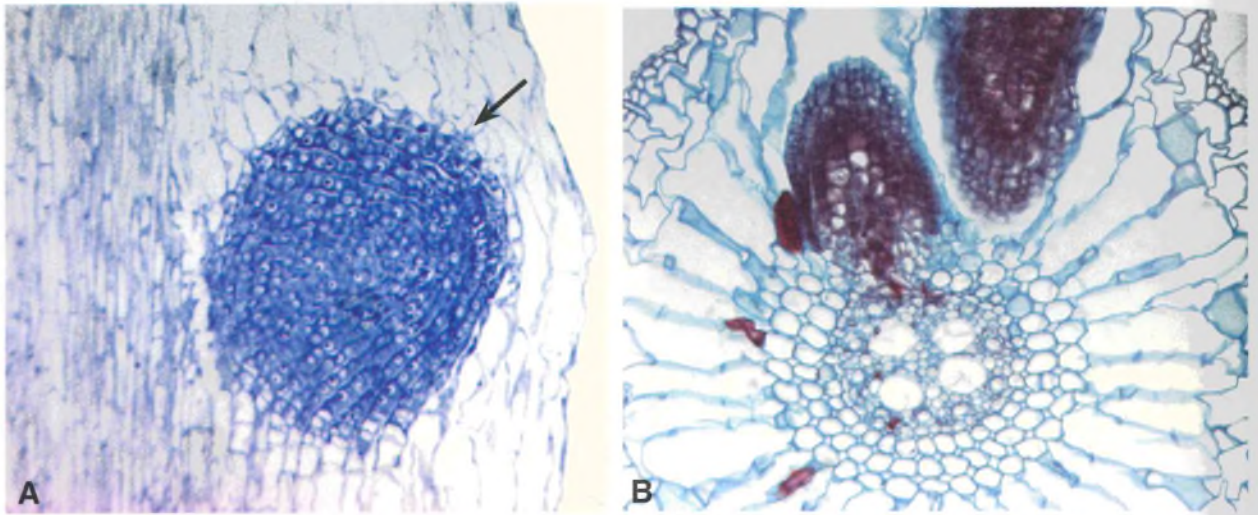


FIGURA 11.12

A) Primordio di radice laterale di cipolla (*Allium cepa*) (vedi freccia); B) due giovani radici laterali, di una pianta acquatica, che attraversano la corteccia (osservazioni di S. Mazzuca).

Il cambio cribro-legnoso, come quello del fusto, si origina in fase avanzata di differenziamento primario all'interno del cilindro centrale e segna il passaggio alla struttura secondaria (Fig. 11.13). Esso costituisce un anello che si localizza fra il legno secondario che resta interno e il floema secondario che resta all'esterno. Nella struttura actinostelica, inizialmente il cambio cribro-vascolare si differenzia da cellule di tipo procambiale o parenchimatice, poste tra le arche xilematiche e floematiche primarie, precisamente in corrispondenza del metafloema. Questo nuovo tessuto meristematico secondario si presenta, quindi, con un numero di segmenti uguale a quello delle arche floematiche. Il differenziamento del cambio prosegue alle estremità dei segmenti fino ad arrivare alle arche xilematiche. Le cellule del periciclo, poste esternamente ai vasi xilematici primari, iniziano anch'esse a dividersi formando cellule di cambio. Questi gruppi di cellule si uniscono quindi con quelle formate a ridosso del floema primario dando origine ad un sistema continuo che, in sezione trasversale, presenta una forma sinusoidale. L'intensità di divisione del cambio cribro-vascolare è più elevata nel lato interno in corrispondenza delle arche floematiche e questo determina una crescita maggiore che colma le depressioni della sinusoide e trasforma il cambio in un anello circolare. Di conseguenza, i fasci di floema primario vengono spinti all'esterno, mentre lo xilema primario resta all'interno dell'anello cambiale. Da questo momento in poi la velocità di divisione cellulare diventa omogenea lungo tutto il cambio cribro-legnoso che genera

inizialmente solo xilema verso il lato interno (*xilema secondario*) e successivamente *floema secondario* verso il lato esterno, acquistando così una *attività dipleurica*. Si originano così due anelli concentrici, uno interno di xilema secondario e uno esterno di floema secondario (Fig. 11.3). La produzione di nuovi tessuti genera una pressione su quelli esterni al cambio che viene in parte compensata dalla produzione del *parenchima di dilatazione* che, sviluppandosi dalla divisione delle cellule dei raggi midollari in senso radiale, impedisce il collasso delle strutture. Con l'aumentare dell'età della pianta l'attività del cambio produce sempre nuovo legno e nuovo libro secondari e la dimensione del cilindro centrale aumenta progressivamente determinando l'accrescimento in spessore tipico delle piante legnose perenni (Fig. 11.14). In questa zona di accrescimento secondario, infatti, non è più possibile distinguere una struttura del fusto rispetto a quella della radice. Un carattere anatomico distintivo fra i due organi è la posizione relativa dei residui delle arche floematiche e xilematiche primarie. Sia nella radice che nel fusto in struttura secondaria, i residui delle arche floematiche primarie si trovano all'esterno dalle cerchie xilematiche e floematiche secondarie, mentre i residui delle arche xilematiche primarie si trovano all'interno. Tuttavia, nella radice, diversamente dal fusto, le arche floematiche primarie risultano alternate alle arche xilematiche primarie. Con il progressivo accrescimento dei tessuti secondari questo carattere tende a scomparire, rendendo estremamente difficoltosa la distinzione tra i due organi.

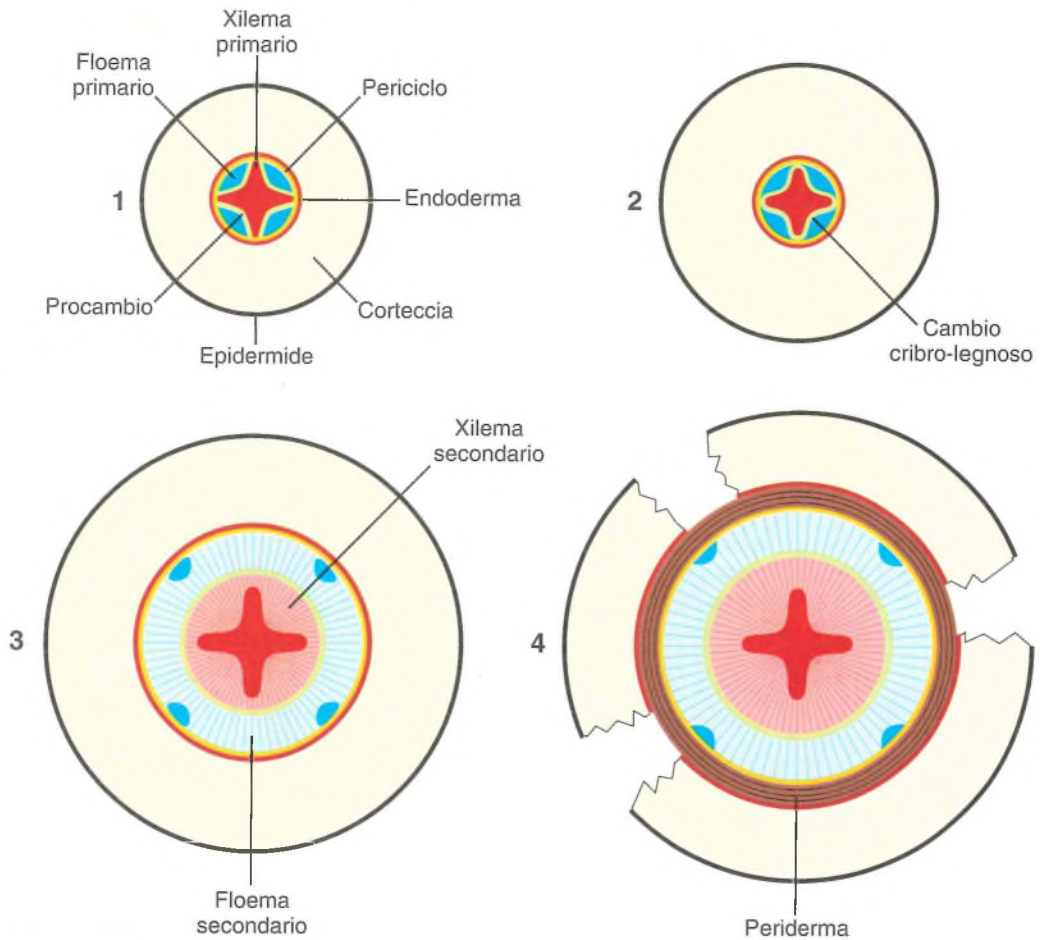


FIGURA 11.13

Schema del passaggio dalla crescita primaria alla secondaria di una radice di angiosperma eu-dicotiledone. 1) Radice in struttura primaria; 2) formazione del cambio cribro-legnoso, a cui contribuiscono il procambio e il periciclo; 3) formazione di xilema e floema secondari per attività del cambio cribro-legnoso; 4) formazione del periderma (sughero, cambio subero-fellodermico e felloderma) a partire dal periciclo (disegno di A. Valletta).

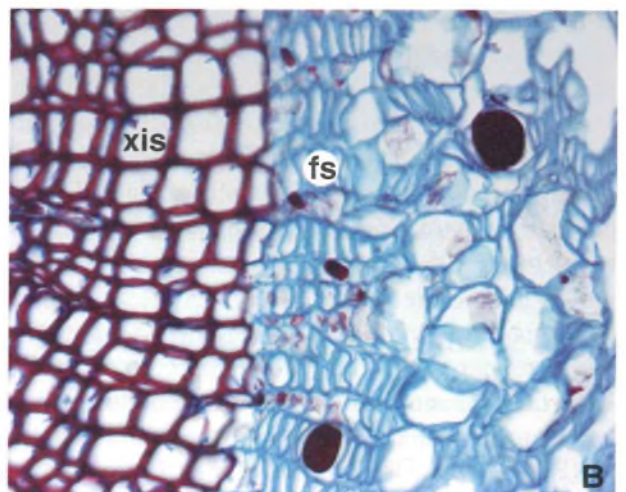
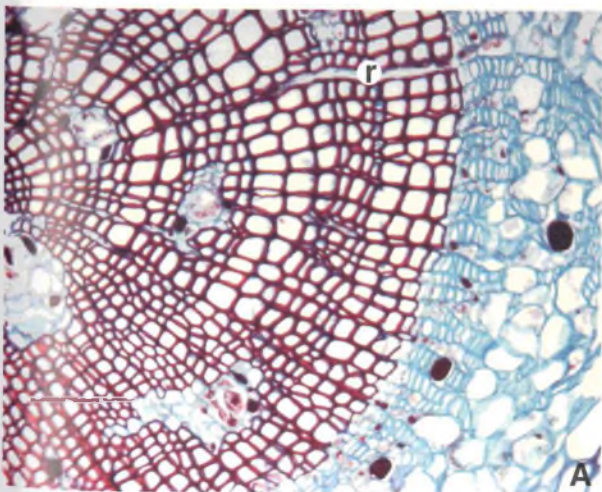


FIGURA 11.14

Sezione trasversale di una radice in struttura secondaria. A) Radice di pino (*Pinus nigra*) di tre anni di età; in particolare si possono notare i raggi midollari (r); B) particolare in cui si possono notare lo xilema secondario (xis) e il floema secondario (fs) (osservazioni di S. Mazzuca).

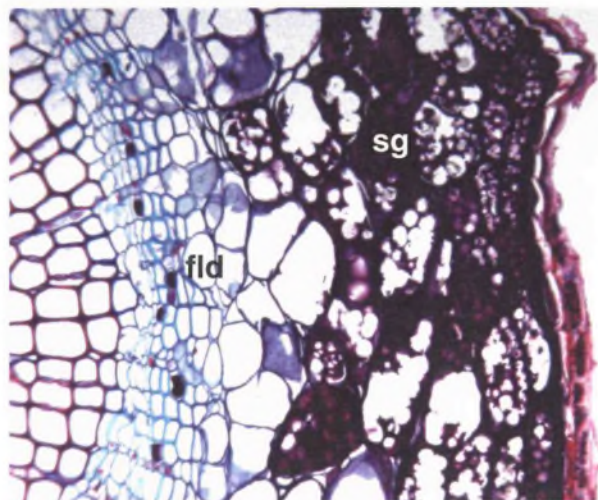


FIGURA 11.15

Sezione trasversale di una radice in struttura secondaria di pino (*Pinus nigra*) di tre anni di età. Si possono notare i diversi strati del felloidderma (fld) e del sughero (sg) (osservazione di S. Mazzuca).

A livello della cortecchia si forma il cambio subero-felloiddermico o fellogeno successivamente al cambio cribro-vascolare, generalmente a carico del parenchima corticale, dopo che l'epidermide si è lacerata in seguito all'aumento in spessore della radice, o da parte del periciclo che va soggetto a divisioni cellulari periclinali che ne aumentano gli strati. Una volta formato, il fellogeno non rimane attivo per tutta la vita della pianta, ma in genere, dopo aver funzionato per qualche tempo, si esaurisce, muore e viene sostituito da un altro strato più profondo. Esso ha origine da cellule adulte e già differenziate che riprendono a dividersi. L'attività dipleurica del fellogeno origina verso l'esterno il *sughero* e verso l'interno il *felloidderma*, un tessuto di natura parenchimatosa. Analogamente a quanto avviene nel fusto, l'insieme di sughero, fellogeno e felloidderma costituisce il *periderma* (Figg. 11.13 e 11.15). In alcuni casi, nel sughero della radice si possono formare le *lenticelle* simili a quelle osservate nel fusto.

11.6 SPECIALIZZAZIONI E ADATTAMENTI

Le radici possono subire significative modificazioni nella loro struttura, rispetto a quanto finora descritto (Fig. 11.16). Diverse specie, infatti, presentano delle vere e proprie specializzazioni in cui le radici possono svolgere funzioni diverse rispetto a quelle abituali. Come già detto, oltre alla funzione di assorbimento, le radici svolgono la funzione di accu-

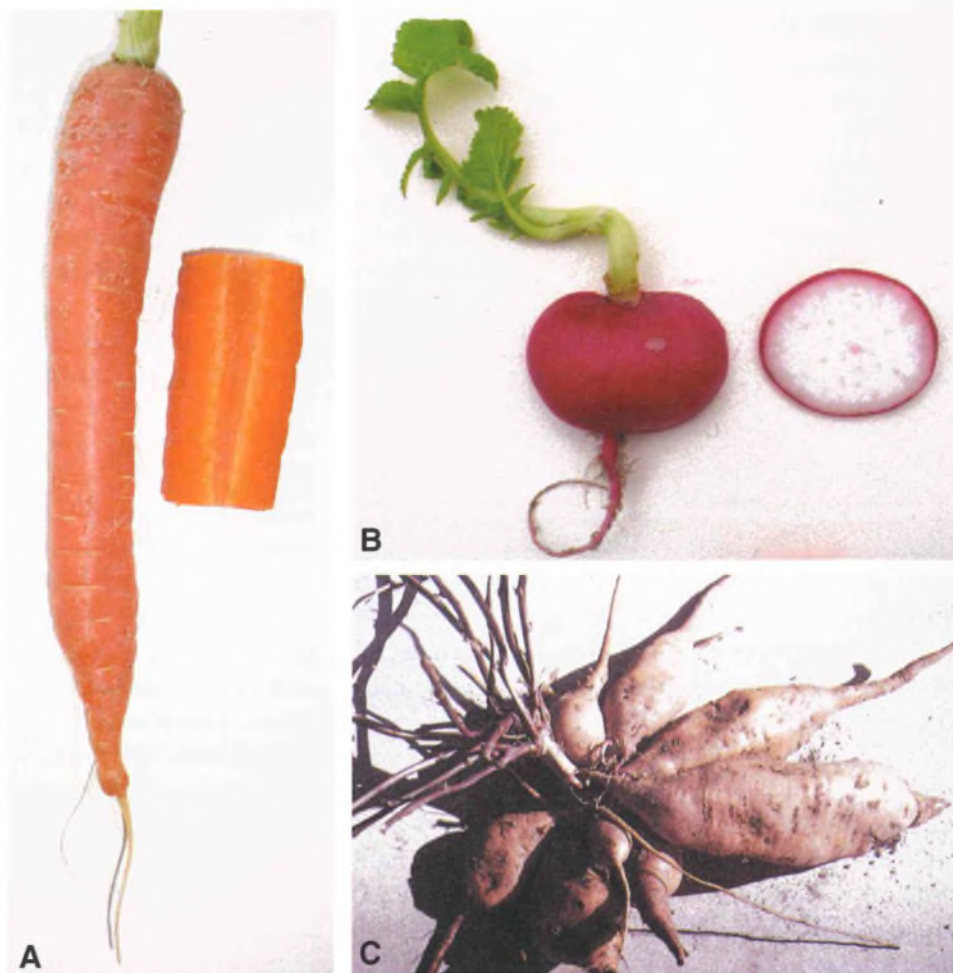
mulo di sostanze di riserva. In alcune specie questa capacità di accumulo è maggiormente sviluppata e le radici si presentano simili ai bulbi e ai tuberi (che sono invece fusti modificati). Ne sono un esempio gli apparati radicali di *Dahlia*, *Convallaria* (mughetto) e *Paeonia*, che presentano formazioni rigonfie e ingrossate, ricche di tessuto di riserva, che immagazzinano sostanze nutritive e acqua. La differenza con gli altri organi sotterranei sopra citati è che ogni *radice tuberiforme* da sola non può generare una nuova pianta, perché non ha gemme nella parte ingrossata, ma porta la nuova vegetazione al colletto, cioè nel punto d'incontro delle radici con il fusto, informazione molto utile se si vuole moltiplicare agamicamente le radici tuberiformi. Alcune specie con radici carnosose hanno un rilevante utilizzo nell'alimentazione umana come ad esempio la carota (*Daucus carota*), il ravanello (*Raphanus sativus*) e la barbabietola da zucchero (*Beta vulgaris*), le cui radici a fittone carnoso accumulano grandi quantità di carboidrati, vitamine e glucosidi all'interno di grandi cellule del parenchima corticale che accresce, così, la sua consistenza e la sua dimensione. Molto spesso, in queste radici sono accumulate anche molecole aromatiche o che possiedono attività biologiche conosciute fin dall'antichità. È il caso, ad esempio, della radice tuberiforme del ginseng (*Panax ginseng*) i cui estratti idroglicolici possiedono virtù toniche, antiossidanti e antinvecchiamento, tanto da farle meritare l'appellativo di "radice di vita" (Fig. 11.17).

Anche *Peonia officinalis* possiede radici tuberiformi che accumulano molecole bioattive, utilizzate nella fitoterapia di molte patologie. Altre radici tuberiformi, come quelle della curcuma (*Curcuma leucorrhiza*), sono ricche di *curcumina*, una sostanza gialla che serve da base per la preparazione del curry, usato in gastronomia. Le radici tuberose rappresentano per la pianta una fonte di sostanze di riserva e per questo in molti casi esse possono trasformarsi in veri e propri organi di resistenza. È il caso di *Asphodelus ramosus* e di *Asphodelus aestivus* che, grazie al possente apparato radicale tuberoso, resistono anche agli incendi e sono tra le prime piante a germogliare nel dinamismo postincendio. La maggior parte delle altre modificazioni della radice avvengono a carico di un tipo di radice che si sviluppa soprattutto nelle monocotiledoni, la radice avventizia (vedi scheda 11.3).

Un curioso esempio di radici modificate sono gli *pneumatofori*. Si tratta di radici che crescono verso l'alto (geotropismo negativo) e svolgono la funzione di *radici respiratorie*. Questa funzione è normal-

FIGURA 11.16

Radici tuberiformi: A) carota (*Daucus carota*); B) ravanello (*Raphanus sativus*); C) patata dolce (*Ipomoea batatas*) (A e B foto di S. Mazzuca; C da C. Rinallo, 2018).



mente svolta dalla radice che assorbe l'ossigeno dall'aria presente nel terreno, ma in alcuni ambienti particolari, come quelli paludosi, è stato necessario per le piante sviluppare radici particolari che

sporgono dal terreno imbibito di acqua per assorbire l'ossigeno dall'aria. La loro struttura è del tutto peculiare; la loro superficie presenta infatti numerose lenticelle e il parenchima corticale è costituito da un *aerenchima*. Il numero di questi organi respiratori dipende dalla quantità d'acqua e dalla durata del periodo di immersione a cui è sottoposta la pianta. Una pianta esemplare per questo tipo di radici modificate è la mangrovia marina (*Avicennia marina*) sottoposta a cicli di immersioni dovuti alle maree. Quando gli pneumatofori sono completamente sommersi dalla marea, l'ossigeno presente nell'*aerenchima* viene consumato dalla respirazione cellulare, mentre l'anidride carbonica, che viene prodotta nella respirazione, diffonde rapidamente nell'acqua. Da ciò si crea una pressione negativa nell'*aerenchima* che consente di assorbire aria, e quindi nuovo ossigeno, non appena la radice emerge dall'acqua con la bassa marea.

Radici particolari sono gli *austori*, apparati succhiatori delle piante *parassite*. La maggior parte delle parassite sono incapaci di sintetizzare gli elementi minerali e nutritivi sufficienti per la loro

**FIGURA 11.17**

Radici tuberiformi dissecate di ginseng (*Panax ginseng*) (da M.L. Leporatti et al., 1997).

crescita. Esse sopperiscono a questa deficienza fisiologica utilizzando le sostanze elaborate dalle piante ospiti, che di conseguenza manifestano generalmente una crescita ridotta. Comprendono specie delle famiglie delle *Orobanchaceae* (orobanche) e delle *Convolvulaceae* (cuscuto): le prime emettono austori che si insinuano nell'apparato radicale delle piante ospiti, le seconde entrano in intimo contatto con il fusto dell'ospite tramite le cellule dei fasci cribro-legnosi. La struttura degli austori, molto spesso, non somiglia per nulla a quella di una radice ed è di gran lunga più semplice. In alcuni casi sono rappresentati da filamenti di cellule che penetrano la corteccia dell'ospite, in altri casi si hanno delle formazioni più espanse che raggiungono o solo lo xilema della pianta ospite, da cui ne traggono acqua e sali minerali, o anche il floema assorbendo così i fotosintati.

Più dell'80% delle spermatofite (erbacce, arbustive ed arboree) presenta associazioni mutualistiche che si instaurano tra le radici e funghi presenti nella *rizosfera*, cioè la porzione del suolo prossima alla radice. Si tratta delle *micorrize*, una associazione simbiotica, cioè di reciproco vantaggio per gli organismi coinvolti: la pianta fornisce ai funghi simbionti i carboidrati prodotti con la fotosintesi, indispensabili al loro metabolismo, ma che essi non sono in grado di sintetizzare; i funghi micorrizici, a loro volta, metabolizzano gli elementi minerali presenti nel suolo e li rendono disponibili alle radici della pianta. Questi benefici "*funghi radicali*" hanno sviluppato una naturale strategia di sopravvivenza che aiuta le piante a migliorare il loro stato nutrizionale. Infatti è importante notare che le micor-

rizze possono anche indurre la crescita delle radici stimolando la produzione dell'auxina IAA (acido indolacetico); inoltre possono produrre molecole che inibiscono l'attacco e lo sviluppo di funghi patogeni. In questo modo aiutano la pianta a superare situazioni stressanti, favorendone lo sviluppo. Inoltre, la presenza delle micorrize consente una maggiore tolleranza alla siccità, alle alte temperature e ad alcune tossine.

Le micorrize si distinguono dal tipo di interazione che il fungo realizza con la radice (vedi par. 23.11); nelle *ectomicorrize* filamenti di cellule del fungo (ife) formano un rivestimento intorno all'apice radicale e da qui penetrano nei tessuti sottostanti invadendo gli spazi intercellulari, ma non penetrando all'interno delle cellule. Il sistema radicale di una pianta ben colonizzata può essere ricoperto da ife fungine a tal punto che le radici possono non entrare in contatto con il terreno. Nelle *endomicorrize*, invece, le ife raggiungono l'endoderma penetrando attraverso le cellule e gli spazi intercellulari del parenchima corticale (Fig. 11.18). Questo tipo di micorrize può formare, all'interno delle cellule vegetali, delle strutture ramificate, definite *arbuscoli*, che amplificano la comunicazione con la pianta ospite (vedi par. 23.11.3). Esistono anche micorrize che presentano caratteristiche di entrambi i tipi descritti e che prendono il nome di *ecto-endomicorrize*. Visti i loro benefici effetti sullo sviluppo delle piante, i funghi micorrizici sono attualmente disponibili nel mercato vivaistico sotto forma di inoculo, che in genere consiste in un "cocktail" di cinque diverse specie di micorrize così da poter essere impiegato su quasi tutte le specie di

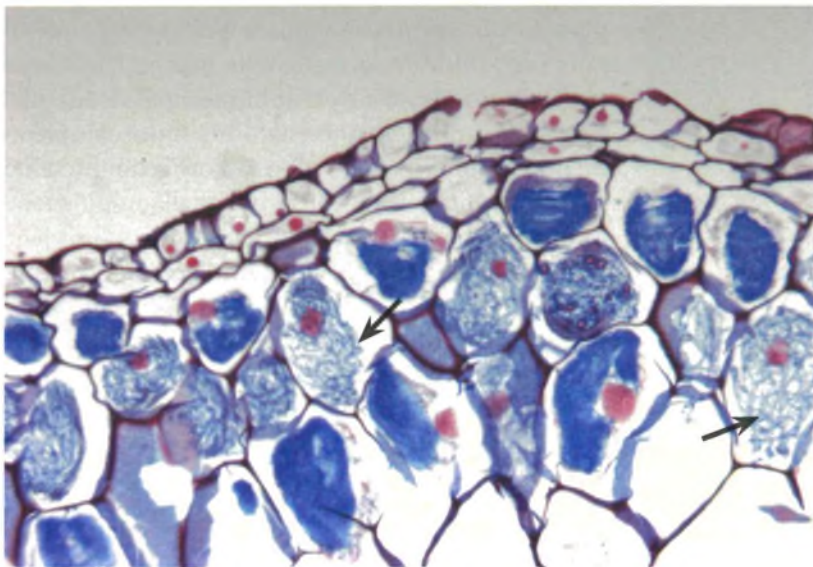


FIGURA 11.18

Sezione trasversale di radice che presenta un'evidente colonizzazione delle cellule del parenchima corticale da parte delle ife (freccia) di un fungo endomicorrizico (osservazione di S. Mazzuca).

piante di interesse agrario e commerciale. Inoculare le piante è infatti un investimento di alta efficienza economica, considerata la protezione dagli stress e dai patogeni offerta dai funghi che abbattano le percentuali di insuccesso nella messa a dimora di piante.

Letture di approfondimento e fonti delle illustrazioni

- BARLOW PW (2018). FAL Clowes, 1921-2016: a Memoir. *Plant Signaling & Behavior* 13(3). <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1274484>
- BARLOW PW, RATHFELDER EL (1985). Cell division and regeneration in primary root meristems of *Zea mays* recovering from cold treatment. *Environmental and Experimental Botany* 27: 303-314.
- BEEBSTER GTS, BASKIN TI (1998). Analysis of cell division and elongation underlying the developmental acceleration of root growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 116: 515-526.
- CHARLTON WA (1980). Primary vascular patterns in root meristems of *Pontederia cordata* and their relevance to studies of root development. *Can J Bot.* 58: 1351-1369.
- CHRISPEELS MJ, SADAVA DE (1996). *Biologia vegetale applicata*. Piccin Nuova Libreria.
- DE SMET I, VANNESTE S, INZE D, BEECKMAN T (2006). Lateral root initiation or the birth of a new meristem. *Plant Mol Biol.* Apr; 60(6): 871-87.
- DOBLAS VG, GELDNER N, BARBERON M (2017). The endodermis, a tightly controlled barrier for nutrients. *Curr Opin Plant Biol.* 39: 136-143. doi: 10.1016/j.pbi.2017.06.010
- ESAU K (1965). *Plant anatomy*. John Wiley and Sons Inc., New York.
- FELDMAN LJ, TORREY JG (1975). The quiescent centre and primary vascular tissue pattern formation in cultured roots of *Zea mays*. *Canadian Journal of Botany* 53: 2796-2803.
- ISHIKAWA H, EVANS ML (1995). Specialized zones of development roots. *Plant Physiology* 109: 725-727.
- LEPORATTI ML, FODDAI S, TOMASSINI L (1997). *Testo Atlante di Anatomia Vegetale e delle Piante Officinali*. Piccin Nuova Libreria.
- MAUGINI E, MALECI BINI L, MARIOTTI LIPPI M (2014). *Botanica farmaceutica*. Piccin Nuova Libreria.
- RAVEN PH, JOHNSON JB, MASON KA, LOSOS J, SINGER S (2012). *Struttura e funzione delle piante*. Piccin Nuova Libreria.
- RINALLO C (2018). *Piante alimentari: biologia, composizione chimica, utilizzo*. II edizione, Piccin Nuova Libreria.
- SCHERES B, KRIZEK BA (2018). Coordination of growth in root and shoot apices by AIL/PLT transcription factors. *Curr Opin Plant Biol.* 41: 95-101.
- SORIN C, NEGRONI L, BALLIAU T, CORTI H, JACQUEMOT M-P, DAVANTURE M, SANDBERG G, ZIVY M, BELLINI C (2006). Proteomic analysis of different mutant genotypes of *Arabidopsis* led to the identification of 11 proteins correlating with adventitious root development. *Plant Physiology*, DOI: doi:10.1104/pp.105.067868
- TAIZ L, ZEIGER E (2010). *Plant Physiology*. Quinta edizione, Sinauer Associates Inc. (Edizione italiana © Piccin Nuova Libreria, 2013).
- VAN DER BERG C, WILLEMSSEN VV, HAGE W, WEISBEEK P, SCHERES B (1997). Short-range control of cell differentiation in the *Arabidopsis* root meristem. *Nature* 390: 287-289.

VERIFICA DELLE CONOSCENZE

- Qual è la differenza tra apparato radicale a fittone e apparato fascicolato?
- Quali sono i tre sistemi tissutali distinguibili in una radice?
- Qual è la funzione del centro quiescente e in quale zona della radice si trova?
- Descrivi i tessuti di una sezione trasversale di una radice in struttura primaria di dicotiledone in corrispondenza della zona pilifera.
- Descrivi i tessuti in una sezione trasversale di una radice in struttura primaria di una eudicotiledone in corrispondenza delle radici laterali.
- Che cosa si intende per banda del Caspar?
- Descrivi i tessuti in una sezione trasversale di una radice di monocotiledone.
- Qual è la funzione del periciclo?
- Cosa si intende per simplasto ed apoplasto?
- Descrivi i tessuti in una sezione trasversale di una radice in struttura secondaria di una eudicotiledone.
- Quali sono le principali modificazioni della radice?