

Architettura del fusto e della radice: nuove ipotesi sullo sviluppo delle radici degli alberi¹

D. CHIATANTE

In questo lavoro si fa una revisione dello stato delle attuali conoscenze scientifiche che riguardano i meccanismi biologici che regolano l'architettura complessiva della pianta agendo sulle modalità di sviluppo sia del fusto che della radice. Nel caso del fusto si evidenzia l'esistenza di una ritmicità di costruzione imputabile al controllo intrinseco e specifico della distribuzione, nello spazio e nel tempo, delle unità di accrescimento di biomassa (fitomeri) e delle relative appendici laterali (rami e foglie). Si puntualizza sul fatto che la ritmicità e la direzionalità di questa crescita sono ottenute tramite divisioni asimmetriche delle cellule iniziali che formano il meristema primario del fusto. Inoltre, viene sottolineato il fatto che l'architettura del fusto prodotta da questo tipo di "sviluppo intrinseco" è suscettibile di alterazioni indotte da fattori ambientali. Questi ultimi agirebbero sull'architettura alterando sia la ritmicità che la direzionalità di costruzione di quest'organo inducendo quello che si può definire come "sviluppo di risposta". Per quanto concerne la radice si analizza sinteticamente la letteratura specifica arrivando alla conclusione che anche l'architettura di questo organo è ottenuta da una ritmica e direzionale aggiunta di biomassa (rizomeri) che include anche le relative appendici laterali (radici laterali). Anche la ritmicità della costruzione dell'architettura della radice si fonda sull'asimmetrica divisione delle cellule iniziali del meristema primario. Tuttavia, nel caso della radice si sottolinea come il meccanismo biologico concernente la formazione dei meristemi laterali è completamente diverso da quello attivo nel fusto. Dall'analisi filogenetica basata sulle ricerche di paleobotanica, si ottiene l'indicazione che le specificità dei rispettivi ambienti di crescita di questi due organi (l'aria ed il suolo) potrebbero essere alla base della comparsa delle differenze nei loro relativi meccanismi biologici di sviluppo. In analogia con il fusto, si mette in evidenza come anche l'architettura della radice sia modificabile a causa di fattori ambientali che indurrebbero uno "sviluppo di risposta". Dalla revisione dello sviluppo di risposta che agisce determinando l'architettura della radice delle piante arboree, emerge l'insufficienza delle attuali conoscenze scientifiche per quanto riguarda il meccanismo biologico di produzione di radici laterali. Attualmente in letteratura è diffusa l'opinione dell'impossibilità che una radice che ha sviluppato una struttura legnosa possa emettere nuove radici laterali senza ricorrere prima alla genesi di un callo. Contrariamente a questa opinione, e sulla base di osservazioni sperimentali e dati esistenti in letteratura, in questo lavoro viene proposta, per la prima volta, un'ipotesi di emissione di radici laterali a partire da radici che hanno sviluppato una struttura secondaria. Questa ipotesi prevede il reclutamento di cellule iniziali per formare un meristema laterale a partire dalle cellule iniziali dei raggi midollari presenti nel cambio cribro-vascolare. I fattori ambientali, come ad esempio gli stimoli meccanici, potrebbero essere responsabili di questo reclutamento. Infine, questo lavoro sottolinea l'importanza di confermare al più presto questa ipotesi poiché l'effettiva esistenza di un meccanismo di emissione di radici laterali da radici a struttura secondaria colmerebbe la lacuna di conoscenza che caratterizza lo sviluppo dell'apparato radicale di piante arboree ed aprirebbe la strada ad applicazioni pratiche finalizzate a migliorarne le funzionalità.

INTRODUZIONE

Gli organismi vegetali dei quali si intende considerare lo sviluppo sono tutti caratterizzati, nella forma post-embriionale, da una architettura complessiva costituita da organi quali: fusto, foglie, radici, oltre che, ovviamente, da organi addetti alla funzione riproduttiva come fiore, seme, frutto (ESAU, 1965; MAUSETH, 1988). Comunque nella trattazione che segue non sarà fatto cenno allo sviluppo degli organi riproduttivi per lasciare spazio a considerazioni che riguardano gli organi vegetativi: fusto/ramo con le relative appendici (foglie) da un lato; e radice primaria e secondaria con le relative appendici (radici laterali) dall'altro. Questa volontaria esclusione delle

considerazioni riguardanti lo sviluppo degli organi riproduttivi non costituisce una pesante negligenza se si considera che lo sviluppo di tutti gli organi di una pianta deriva dall'attività dei meristemi e che pertanto ci sono aspetti comuni dello sviluppo di una pianta che prescindono dall'organo stesso considerato. Questa origine comune dei meristemi degli apici vegetativi e degli apici fiorali è stata proposta prima sulla base delle analogie di organizzazione anatomica ed istologica (ESAU, 1965; MAUSETH, 1988); tuttavia recentemente essa ha trovato conferma nei lavori di biologia molecolare che hanno stabilito che ci sono geni (*LEAFY* e *APETALA 1*) essenziali per la

¹ Lettura presentata all'Accademia dei Georgofili. Firenze, 10 Febbraio 2005.

trasformazione di un meristema vegetativo in un meristema florale (referenze in SHANNON, MEEKS-WAGNER, 1993). Infatti, è noto che mutazioni di entrambi questi geni convertono meristemi floreali in meristemi apicali del fusto, mentre mutazioni del gene *TERMINAL FLOWER (TFL)* converte meristemi apicali del fusto in meristemi floreali (referenze in HENDERSON, DEAN, 2004). Da questo si deduce che, almeno per gli stadi iniziali, qualsiasi considerazione che riguarda le modalità di sviluppo del fusto ad opera dei meristemi apicali si intende riferibile, in parte, anche allo sviluppo degli organi riproduttivi. Un'altra premessa di carattere generale che è doveroso fare, prima di addentrarsi nelle considerazioni sullo sviluppo di queste piante, riguarda la presenza di una grande disparità di conoscenze consolidate che riguardano lo sviluppo della parte aerea (fusto, rami e foglie), rispetto allo sviluppo della parte sotterranea (radice primaria e radici laterali). A questo proposito occorre dire che, dal punto di vista biologico, non esiste alcuna motivazione che potrebbe giustificare l'esistenza di questa disparità di conoscenze. Infatti, sia la parte aerea che quella sotterranea sono costruite (vedi sotto) da due meristemi che si formano nei primissimi stadi dello sviluppo embrionale per divisioni mitotiche da un'unica cellula (CLARK, 2001). Questa pari dignità è convalidata anche dal fatto che la mancata formazione di una di queste due popolazioni di cellule meristematiche è incompatibile con lo sviluppo definitivo dell'embrione stesso e quindi con la capacità di questo di dare poi un individuo adulto. Avendo la stessa origine embrionale (Fig. 1) appare evidente che le disparità di conoscenze dello sviluppo tra queste due porzioni della pianta sono solo la diretta conseguenza di una differenza sostanziale della natura del mezzo nel quale esse si accrescono: aria e suolo. La natura chimico-fisica di quest'ultimo mezzo di crescita rende lo studio "in loco" delle radici impossibile ed è proprio l'assieme di queste difficoltà pratiche che giustifica l'arretratezza delle conoscenze della biologia della radice rispetto alla biologia del fusto. Partendo da questa consapevolezza si intende, in questa sede, dare

più spazio a considerazioni che riguardano l'apparato radicale e si rinvierà il lettore alla letteratura specializzata per molti aspetti che riguardano lo sviluppo del fusto. Inoltre, quando si affronterà lo sviluppo sia del fusto che della radice, saranno omissi i riferimenti all'azione degli ormoni vegetali in questi eventi perché essi sconfinano dall'interesse prioritario di questo lavoro che vuole concentrarsi su aspetti di tipo istologico ed anatomico piuttosto che fisiologico e biochimico. Infine, è bene premettere che il termine architettura usato abbondantemente in questo lavoro è inteso sempre in senso dinamico e cioè come processo continuo di costruzione (assiale e radiale) e di ramificazione che caratterizza sia il fusto che la radice (THALER, PAGÉS, 1998).

PARTE I - L'ARCHITETTURA DEL FUSTO

a) Architettura del fusto secondo uno sviluppo intrinseco

Origine del meristema primario

Negli organismi animali l'individuo possiede già alla fine dell'embriogenesi, in piccolo, tutte le forme esteriori (architettura) che lo caratterizzeranno da adulto. Negli organismi vegetali questo invece non avviene e si osserva una sostanziale diversità di architettura tra l'individuo adulto e quello ottenuto al termine dell'embriogenesi. Comunque, già a partire dalle primissime fasi che seguono la germinazione una pianta comincia ad assumere quell'architettura specifica che l'accompagnerà poi in tutte le successive fasi di sviluppo. Questo fatto equivale a dire che, a partire da una certa fase in poi, l'architettura di una pianta resta la stessa seppure presenti dimensioni crescenti. Questo ci consente di distinguere specie differenti sulla base della loro architettura anche in una fase giovanile del loro sviluppo. Questa specificità dell'architettura del fusto ci suggerisce che durante il suo sviluppo la biomassa (considerata in termini di cellule, tessuti ed organi) non viene aggiunta disordinatamente ma in modo ben organizzato e ripetuto nel tempo. Questa modalità di crescita è alla base del concetto di "ritmicità" che viene applicato alla modalità di sviluppo del fusto di una pianta (BARLOW,

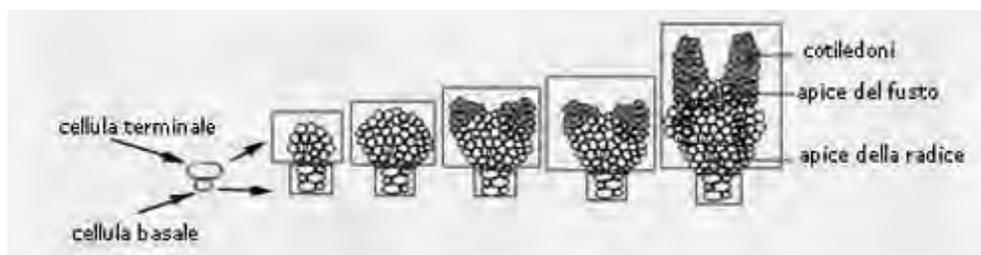


Fig. 1

Meristemi primari di origine embrionale - Nella Figura si nota come dopo la divisione mitotica della cellula zigotica si ottengono due cellule: terminale e basale. Dalla cellula basale si origina per ulteriori divisioni mitotiche il sospensore che connette l'embrione alla parete dell'ovario. Dalla cellula terminale si origina dopo poche divisioni mitotiche l'embrione con una forma sferica distinta in due poli distinti. In quello a contatto con il sospensore ci saranno le cellule iniziali meristematiche della radice. Nel polo opposto ci sarà il gruppetto di cellule meristematiche del fusto. Le cellule meristematiche del fusto producono, dopo altre divisioni mitotiche, due bozze che formeranno i due cotiledoni dell'embrione.

1994; HEURET *et al.*, 2003). E' pertanto possibile considerare lo sviluppo dell'architettura del fusto ad un dato tempo come la somma di tutte le unità di crescita prodotte. Questa unità di crescita cambia tra specie diverse (referenze in GUÉDON *et al.*, 2001 a, b) e si indica con il termine "fitomero"; quindi lo sviluppo dell'architettura diventa il risultato dell'aggiunta di un determinato numero di fitomeri (MALAMY, 2005). E' interessante chiedersi allora come viene acquisita questa ripetibilità (sia nel tempo che nello spazio) del modello di sviluppo da un punto di vista anatomico. In altri termini diventa importante comprendere il meccanismo biologico che sta alla base della "ritmicità" di costruzione dell'architettura del fusto.

A questo proposito, abbiamo già detto (vedi sopra) che il fusto con tutte le sue appendici laterali (foglie e rami) è ottenuto dall'attività mitotica di quel meristema originato nelle primissime fasi dell'embriogenesi. Per questa sua discendenza diretta dall'embrione, questo meristema presente nell'apice del fusto è distinto da tutti gli altri dall'aggettivo "primario" (MEDFORD, 1992). Il meristema primario è formato da una o più cellule dette "iniziali". Nel caso delle Gimnosperme ed Angiosperme più evolute (vedi Fig. 1) esso è generalmente formato da un gruppetto di cellule iniziali (da qualche decina a qualche centinaio) che si organizzano a formare una struttura a cupola (apice del fusto) composta di tre strati distinti per posizione ed indicati col termine di (procedendo dall'esterno verso il centro): L1, L2, ed L3. Le cellule iniziali che compongono questi strati si dividono per mitosi e producono cellule che, in parte, restano meristematiche iniziali (sono quelle che servono a perpetuare la presenza dei tre strati) ed, in parte, diventano meristematiche "derivate" (Fig. 2). Quest'ultime cellule, dopo un certo periodo di atti-



Fig. 2

Divisione mitotica delle cellule iniziali e costruzione dei tessuti in direzioni particolari - Dall'immagine si deduce che ogni singola cellula iniziale (in neretto) può dividersi generando cellule figlie sia verso un polo sia verso il polo opposto. Delle due cellule figlie ottenute per divisione della cellula iniziale, una rimarrà cellula iniziale mentre l'altra diventerà una cellula meristematica determinata. Quest'ultima si dividerà più volte dando origine ad una progenie di cellule che daranno i vari tessuti. Quindi dalla fila di cellule iniziali si accresceranno tessuti sia verso una direzione che verso la direzione opposta come indicato dalle frecce.

vità meristematica (continuano a dividersi per mitosi), sono tutte destinate a differenziarsi per diventare cellule di un determinato tessuto del fusto. La tipologia del tessuto che sarà formato è stabilita sulla base della posizione di queste cellule nell'ambito della struttura che esse stesse hanno formato.

Origine dei meristemi laterali (referenze in MAUSETH, 1988)

Il meccanismo sopra descritto si basa sulla continua aggiunta di cellule e spiega molto bene la crescita assiale e radiale del fusto; tuttavia, esso è insufficiente per chiarire come la ramificazione del fusto viene determinata. A tal fine, occorre dire che dalla cupoletta di cellule meristematiche iniziali dei tre strati si staccano, in punti particolari ed ad intervalli regolari, un certo numero di cellule iniziali che formeranno i meristemi laterali. Questi gruppetti di cellule iniziali avranno destini differenti e formeranno entrambe le appendici laterali del fusto: foglie e rami (Fig. 3). Nel caso che un gruppetto di cellule iniziali debba formare una foglia esso prenderà il nome di "bozza fogliare" e si scinderà inizialmente in gruppi sempre più piccoli che, dividendosi a loro volta per mitosi, formeranno prima i vari meristemi (apicale, marginale, fondamentale etc, etc,) della foglia e poi da questi si avranno, per differenziamento, i vari tessuti fogliari. Tutta la progenie di queste cellule iniziali della bozza fogliare è quindi destinata a differenziarsi. In modo molto differente quei gruppetti di cellule iniziali che sono dislocati ognuno "all'ascella" di una foglia, costituiranno con la loro attività dei meristemi "laterali" del tutto simili, in forma e funzioni, al meristema primario situato nell'apice del fusto. Questi meristemi laterali sono indicati col

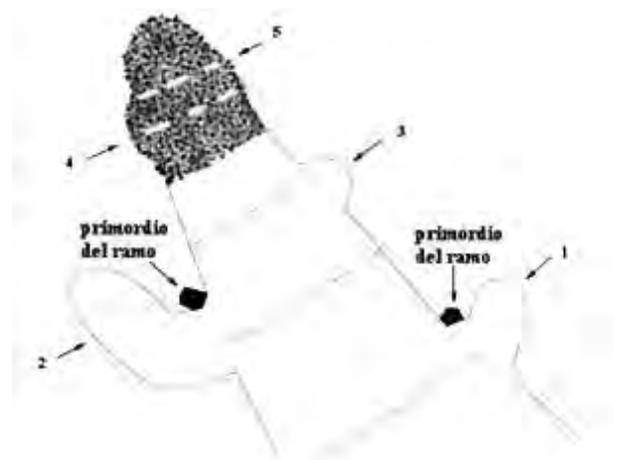


Fig. 3

Comparsa di appendici laterali sulla superficie del fusto - Il disegno ricostruisce la direzione longitudinale di accrescimento di un fusto. Le linee tratteggiate individuano le zone nodali nelle quali compaiono le appendici laterali che assumono la forma di bozze fogliari o di primordi dei rami. I primordi dei rami sono dislocati all'ascella delle bozze fogliari.

nome di “primordi dei rami” poiché da ognuno di essi si avvierà la costruzione di un fusto laterale, ovvero di un ramo (Fig. 4). Occorre osservare che le nuove appendici laterali (rami e foglie), che sono state generate lungo il fusto principale, occupano una particolare posizione nello spazio diversa da quella posseduta dal meristema primario che li ha generati. Poiché la dislocazione dei primordi dei rami lungo l'asse del fusto principale avviene ad intervalli regolari, si ottiene che il fusto cresce alternando porzioni di sviluppo prive di appendici laterali (internodo) e porzioni di sviluppo (nodo) contraddistinte dalla presenza di appendici laterali (rami e foglie) (Fig. 5). Il numero di nodi ed internodi costruiti durante un periodo di crescita è fortemente variabile nella stessa specie e tra specie differenti.

Questo breve riepilogo delle modalità di sviluppo del fusto ci induce a fare alcune considerazioni importanti. Innanzitutto dobbiamo osservare che questa modalità di costruzione dei fitomeri richiede che tra le cellule che compongono i tre strati (L1, L2, ed L3) ci sia un forte coordinamento e quindi necessariamente un intenso traffico di segnali (CLARK, 2001). A questo proposito un numero elevato di geni (vedi referenze in KAYES, CLARK, 1997) che regolano questo traffico di segnalazioni è già stato individuato e si stanno studiando le relative interazioni. Una seconda importante considerazione è quella che deriva dalla constatazione che le cellule iniziali (di tutti e tre gli strati) che si trovano in posizione periferica, e quindi

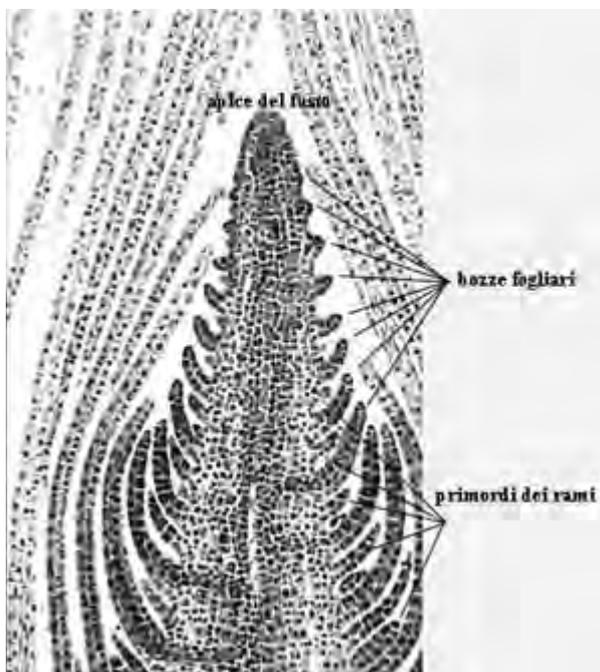


Fig 4

Gemma dell' *Elodea* con le bozze fogliari ed i primordi dei rami - Nell'immagine al microscopio ottico della gemma dell' *Elodea* tagliata in sezione longitudinale radiale si osserva la comparsa delle bozze fogliari e dei primordi dei rami situati tra due bozze fogliari consecutive.

in una posizione ideale per la formazione delle appendici laterali (STEEVE, SUSSEX, 1989; LYNDON, 1998), non sono tutte quante indotte a formarle. Da queste considerazioni sorgono delle interessanti domande: a) quali sono gli eventi che agiscono su una cellula iniziale inducendola a dare un meristema laterale? b) come viene decisa la posizione nello spazio dove le cellule iniziali daranno dei meristemi laterali?

Disposizione di rami e foglie lungo l'asse del fusto

Gli studi fatti per rispondere a questi interrogativi sono numerosi e si è accumulata una vasta letteratura che in questa sede non può essere riassunta se non per alcuni aspetti essenziali funzionali alle nostre considerazioni. Sommariamente possiamo dire che è ormai stato accertato che gli eventi bio-molecolari che attribuiscono funzioni diverse alle cellule iniziali sono guidati dalla capacità di queste cellule di interpretare segnali derivanti dalla loro posizione nello spazio. Infatti, secondo gli ultimi sofisticati studi di citologia si ritiene che la dimensione (JACKSON,



Fig 5

Costruzione dei fitomeri - Nell'immagine sono indicati i primi 4 nodi sull'asse longitudinale di un fusto. È evidenziata la posizione apicale della gemma vegetativa e la posizione dei primordi del ramo all'ascella delle foglie. Tra le zone nodali sono anche evidenziate le zone di fusto senza appendici laterali definite internodi.

HAKE, 1999) o la forma (ITOH *et al.*, 2000) (o entrambe) del meristema primario sia il fattore principale che determina il numero, la modalità di formazione e la direzione dei meristemi laterali. Quindi, in definitiva, l'architettura del fusto sembra dipendere da segnali generati dalla posizione reciproca delle cellule iniziali formanti il meristema primario. Un modello biofisico ha suggerito che il riconoscimento della propria posizione nello spazio deriva da una spontanea pressione fisica che si genererebbe reciprocamente tra tutte le cellule appartenenti allo stesso meristema primario (GREEN *et al.*, 1996). A livello sub-cellulare questa pressione fisica che si genera reciprocamente tra tutte le cellule iniziali del meristema primario induce sia le particolari divisioni mitotiche (ITOH *et al.*, 2000) delle cellule iniziali della zona interna sia la direzione nello spazio dove saranno dislocate le cellule iniziali dei meristemi laterali. In definitiva sarebbe un fattore di posizione nello spazio di alcune cellule iniziali a determinare la direzione di crescita delle ramificazioni del fusto. Nella Fig. 2 si nota come dalle divisioni delle cellule iniziali si possono ottenere le distribuzioni di cellule derivate in qualsiasi direzione dello spazio. Nella Fig. 6 si mette in evidenza ancor meglio come il meccanismo di divisione di una cellula iniziale in due metà non uguali possa essere il fattore che determina la

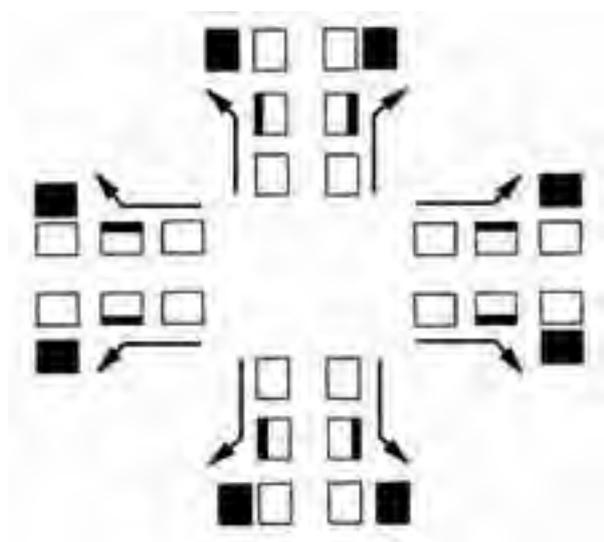


Fig. 6

Capacità di crescita direzionale dei tessuti dovuti all'asimmetrica divisione delle cellule - Con questo disegno viene rappresentata la possibilità di poter accrescere i tessuti in qualsiasi direzione dello spazio. In ognuna delle quattro direzioni risulta evidente che le cellule che si dividono daranno due cellule figlie di volume differente. Le cellule figlie caratterizzate da un volume minore sono disegnate in nero. Poiché le cellule figlie si accresceranno entrambe fino a raggiungere un volume pari a quello della cellula madre, la crescita maggiore avverrà verso l'esterno come indicato dalla deviazione delle frecce. Con questo meccanismo si può dirigere la crescita dei tessuti in qualsiasi direzione dello spazio.

direzione nello spazio verso la quale si otterrà l'accrescimento di un determinato tessuto. Infatti, poiché le due cellule figlie tenderanno a raggiungere durante la loro crescita cellulare un volume uguale a quello della cellula madre, allora la crescita maggiore di volume prenderà la direzione indicata dalla zona di espansione della cellula figlia più piccola. Secondo questo schema citologico diventa comprensibile come un semplice segnale di posizione (individuato come detto sopra solo in alcune cellule iniziali!) possa guidare il disegno architettonico di costruzione di un organo complesso quale il fusto. Studi condotti su organismi geneticamente mutati (*Arabidopsis*, mais e riso) hanno appurato che il numero di geni coinvolti in queste "decisioni" è numeroso e che è basato su una rete fittissima di "sovra-espressione" o di "silenzamento" di geni specifici.

Una volta compresa la modalità di formazione di un'appendice laterale del fusto, diventa semplice comprendere come gli stessi segnali possano essere ritmicamente ripetuti per determinare un certo tipo d'architettura che poi resta inalterata indipendentemente dalle sue reali dimensioni (ADLER *et al.*, 1997). Con questo tipo di schema ripetibile sono costruite due tipologie d'architettura del fusto: architettura monopodiale o simpodiale. I fusti con architettura monopodiale sono caratterizzati dal fatto che l'apice primario di ogni terminazione (fusto o ramo) ha uno sviluppo continuo ed indefinito. I fusti con architettura simpodiale sono caratterizzati, invece, dal fatto che l'apice primario ha uno sviluppo limitato al termine del quale esso scompare. Il suo posto sarà preso da un apice secondario che assumendo le caratteristiche anatomiche e fisiologiche di un apice primario andrà incontro allo stesso destino di quello che lo ha originato. Riferendosi poi alla posizione del fusto rispetto al suolo, occorre mettere in risalto che la crescita del fusto può avvenire in maniera ad esso parallela (sviluppo di un'architettura plagiotropa) o perpendicolare (sviluppo di un'architettura ortotropa). Lo sviluppo del fusto principale non sempre è lo stesso di quello di una ramificazione, così che si ottiene uno sviluppo dell'architettura complessiva che può essere di tipo simpodiale nel fusto e di tipo monopodiale nelle ramificazioni laterali.

Modelli dello sviluppo intrinseco del fusto

L'importanza scientifica di poter rappresentare matematicamente la ritmicità di sviluppo dell'architettura del fusto è legata alla possibilità di poter ottenere dei modelli che simulano la crescita di quest'organo in determinate condizioni ambientali. Questi modelli di crescita possono poi avere anche un valore pratico (calcolo della produzione di biomassa) se usati in senso previsionale ed infatti molti dei modelli prodotti fino ad oggi sono usati per applicazioni di tipo ecologico (KERVILLA *et al.*, 1995; referenze in FINK, 2004). E' possibile con una linea immaginaria unire le foglie (ed i rami che crescono sempre all'ascella di quest'ultime!) emesse lungo l'asse di un fusto. Questa linea immaginaria (Fig. 7) viene indicata col termine

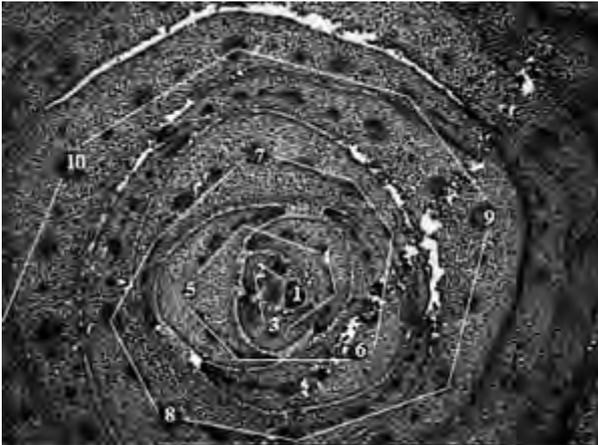


Fig. 7

Fillotassia in foglie di *Cardopatum corymbosum* L. - Nell'immagine è evidente che le sezioni trasversali di una gemma vegetativa di *Cardopatum corymbosum* L. offrono la possibilità di unire i più grossi cordoni procambiali (dai quali si origineranno i fasci di conduzione principali) di ogni foglia con una linea consecutiva che partendo dall'ultima foglia prodotta (quella più interna) si allontana descrivendo una spirale. Questa linea immaginaria si definisce col termine "fillotassia". Seguendo la fillotassia di questa gemma si nota che ogni nuova foglia viene dislocata lungo l'asse del fusto con un angolo di circa 120° in senso orario.

di fillotassi ed ha sempre suscitato interesse negli scienziati in generale e nei matematici in particolare. L'interesse per la fillotassi deriva dal fatto che se si calcolasse il numero, la distanza e l'angolazione delle foglie unite dalla linea immaginaria nel descrivere un suo giro completo di 360° attorno all'asse del fusto stesso, si otterrebbero rappresentazioni matematiche costanti (sequenza di Fibonacci e di Lucas). Queste particolarità sono descritte in dettaglio da PRUSINKIEWICZ, LINDENMAYER (1996) che si soffermano su diversi esempi e propongono precisi algoritmi per rappresentare la fillotassia (ma anche altre forme vegetali come la disposizione dei fiori in una infiorescenza o le squame di uno strobilo!) con modelli matematici e rappresentazioni al computer. Comunque già Leonardo da Vinci nel 1400 aveva intuito che alla base della fillotassi ci fosse, durante la crescita di un ramo, il rispetto matematico di un modulo di orientamento. Egli scriveva a questo proposito: "... la foglia volge sempre la sua pagina superiore verso il cielo così che possa ricevere l'illuminazione su tutta la sua superficie: e le foglie sono disposte sulle piante in un modo tale che una non ombreggi l'altra. Questa disposizione è tale che le gocce dalla prima foglia cadono sempre sulla quarta foglia ed in alcuni casi sulla sesta foglia". Il principio che l'architettura di una pianta possa derivare da un singolo angolo fisso di divisione tra cellule è stato matematicamente dimostrato nel 1993 da DOUADY e da COUDER, due matematici francesi (referenze in ADLER *et al.*, 1997) che hanno confermato con i loro calcoli matematici la corri-

spondenza della fillotassi di molte piante con la sequenza matematica di Fibonacci. Ovviamente la presenza di fillotassi che sfuggono alle regole rappresentative di sequenze matematiche non elimina il fatto sostanziale che nell'architettura del fusto queste sequenze siano rispettate nel 90% dei casi; tuttavia, potremmo affermare che la presenza di eccezioni cambia una "regola" in una più accettabile "solida tendenza" della natura. Al momento non esiste ancora nessun valido aspetto bio-molecolare correlabile in qualche modo alla presenza della sequenza di Fibonacci nello sviluppo dell'architettura del fusto (CLARK, 2001).

b) Architettura del fusto secondo uno sviluppo di risposta

A questo punto occorre aggiungere qualche considerazione a riguardo degli effetti che i fattori ambientali hanno su questo sviluppo intrinseco del fusto. È evidente che i fattori ambientali interferiscono ed alterano la ritmicità di costruzione che abbiamo visto essere alla base dell'architettura che la pianta va acquisendo durante la sua crescita (HEURET *et al.*, 2003). Esempi d'interferenza di fattori ambientali che generano in natura possibili "deviazioni" dal piano architettonico di sviluppo intrinseco del fusto sono infiniti (referenze disponibili in VESK, WESTOBY, 2004). Tra tutti basti ricordare il noto effetto deformante procurato dalla luce sull'architettura delle piante (SALISBURY, ROSS, 1969). In linea generale potremmo dire che i fattori ambientali agiscono sulla dimensione (e/o numero) dei fitomeri aggiunti durante il periodo di crescita del fusto. Inoltre, l'azione dei fattori ambientali si applica anche sulla disposizione dei meristemi laterali lungo il fusto principale. A questo proposito non è rara la mancata attivazione (o repressione) di un primordio del ramo in una determinata direzione dello spazio (SUSSEX, KLERK, 2001). I primordi dei rami si organizzano generalmente a formare delle gemme vegetative che possono rimanere latenti anche per un tempo indefinito sebbene esse rimarranno sempre in posizione esterna rispetto all'asse del fusto. La latenza di queste gemme può durare anche decenni e solo stimoli ambientali particolari potranno risvegliarle ed indurle a riprendere lo sviluppo che porterà alla formazione di una nuova ramificazione. Un ramo che si ottiene da una gemma latente riattivata occupa nell'architettura del fusto la stessa posizione che avrebbe occupato se la stessa gemma non fosse mai entrata in latenza. Quindi si potrebbe affermare che il periodo di latenza della gemma, per quanto lungo, non cambia le caratteristiche del ramo; inoltre, la discendenza e la genesi del meristema apicale di questo ramo può essere sempre fatta risalire allo schema di sviluppo intrinseco visto precedentemente. Costituiscono un'eccezione le piante provviste di legno-tubero o di altre strutture con analoghe funzioni, le quali daranno origine a rami che, sia per discendenza ontogenetica che per disposizione nello spazio, derivano da meristemi laterali completamen-

te differenti da quelli visti prima. Questo tipo di ramificazione del fusto sarà ignorato in questa sede. Per quanto detto sopra a proposito dei fattori ambientali che influenzano lo sviluppo del fusto, diventa interessante l'ipotesi di MALAMY (2005) di definire l'architettura di una pianta come il risultato dell'interazione di due modalità di sviluppo: "intrinseco" e "di risposta". Questa seconda modalità di sviluppo non sarebbe sostanzialmente diversa dalla prima, ma ne rappresenterebbe soltanto il condizionamento ambientale.

PARTE II - L'ARCHITETTURA DELLA RADICE

Quando si parla di radici occorre subito distinguere se si stanno esaminando strutture anatomiche derivate dall'attività di meristemi radicali o da meristemi prodotti da cellule del fusto (radici avventizie) (CANNON, 1949). In questa sede tralascieremo di considerare lo sviluppo di radici avventizie (referenze in ALTAMURA, 1996; DUROUX *et al.*, 1997; GASPAR *et al.*, 1997) e faremo riferimento solo allo sviluppo delle radici ottenute dall'attività di un meristema radicale (vedi Fig. 1). A questo proposito è interessante fare una breve riflessione sull'origine filogenetica del meristema radicale che chiarisce anche aspetti del suo sviluppo ontogenetico.

a) L'origine evolutiva della radice

L'origine evolutiva delle radici viene fatta risalire dai paleobotanici al Periodo Devoniano, circa 360-400 milioni di anni fa. Questo periodo segna l'uscita degli organismi vegetali dall'ambiente acquatico per conquistare la terra ferma. Durante questo periodo si è passati piuttosto rapidamente da strutture radicali avventizie (cioè derivate da cellule iniziali ontogeneticamente appartenenti al fusto) a radici vere e proprie (cioè derivanti da cellule iniziali ontogeneticamente appartenenti alla radice). Infatti, già nel Tardo Devoniano (370 milioni di anni fa) si ritrovano strutture radicali con organizzazione legnosa simili a quelle attuali (RESTALLACK, 1986; ALGEO, SCHECKLER, 1998; ELICK *et al.*, 1998). Un'ipotesi suggerisce che la radice si sarebbe evoluta inizialmente da ramificazioni del fusto che si sviluppavano prostrati sul suolo assumendo un aspetto rizomatoso (KENRICK, 2002). Secondo questa ipotesi la radice sarebbe comunque derivata da un meristema laterale del fusto, anche se poi la radice si è svincolata fino ad assumere un'ontogenesi indipendente. Si ammetterebbe, in questo caso, che un solo meristema primario (quello del fusto) possa aver generato anche il meristema della radice. Una diversa ipotesi propone che già nel Medio Devoniano, sarebbero comparse piante (antenati di felci, equiseti e piante a seme) caratterizzate da due poli di accrescimento aventi due distinti meristemi: uno per l'accrescimento del fusto ed uno per l'accrescimento della radice. Secondo quest'ultima ipotesi si sarebbe passati da piante caratterizzate da una crescita unipolare a piante con crescita bipolare che avrebbero portato alle gimnosperme ed alle angiosperme attuali (ROTHWELL, 1999).

L'origine ontogenetica del fusto e della radice da due meristemi differenti proposta da questa seconda ipotesi, spiegherebbe meglio perché i due organi sviluppano due tipi di architettura così diverse. Una conferma della validità di quest'ultima ipotesi viene anche dall'osservazione che già con le prime Progimnosperme comparse nel Medio Devoniano, si ha una radice principale e delle radici laterali di probabile origine endogena (BECK, 1967). Questo tipo di origine delle ramificazioni è fortemente in contrasto con l'origine delle ramificazioni del fusto. Questo concetto sarà chiarito meglio più avanti quando parleremo delle ramificazioni della radice principale.

Secondo quanto proposto dalla Paleobotanica, si deduce che l'evoluzione delle radici, da semplici appendici del fusto ad organi indipendenti prodotti da propri meristemi radicali, si sarebbe realizzata in circa 40 Milioni di anni. Peraltro, questa differenziazione dell'origine ontogenetica tra fusto e radice è avvenuta contemporaneamente alla modificazione della struttura e tessitura del suolo (ALGEO, SCHECKLER, 1998) che, ovviamente, è agevolata dalle radici stesse. Infatti, studiando i suoli si formula l'ipotesi che in questo stesso periodo dell'evoluzione della crosta terrestre la penetrazione del suolo da parte delle piante raggiunge livelli di profondità superiori anche agli 80 cm. Comunque, occorre ricordare che l'ipotesi dell'origine della radice da un meristema avventizio del fusto continua ad essere saltuariamente riproposta ancora oggi (STUBBLEFIELD, ROTHWELL, 1981). Probabilmente, solo la biologia molecolare con i suoi strumenti d'indagine sarà in grado, in futuro, di dare una risposta definitiva a questo dubbio comparando analogie e differenze geniche tra i due organi.

b) Architettura della radice secondo uno sviluppo intrinseco

Origine del meristema primario

Nel prendere in esame la modalità di sviluppo dell'architettura della radice dobbiamo chiederci innanzitutto, in analogia con l'approccio tenuto per il fusto, se sono riconoscibili tipologie diverse di architettura della radice. A questo scopo sarebbe utile un esame comparativo "in vivo" dell'architettura degli apparati radicali di diversi individui come è possibile fare per il fusto. Ma questo tipo di studio è difficilmente realizzabile nel caso delle radici perché il suolo non consente di vedere le radici nella loro posizione naturale (LYNCH, 1995). Quindi un confronto può essere fatto solo con campioni rimossi dal loro mezzo di crescita. Questa operazione impedisce alle radici (o porzioni di queste) meno rigide di conservare l'esatto orientamento posseduto nel terreno (ESHTEL, WAISEL, 1997). Comunque, dal confronto di un numero elevato di campioni questa difficoltà sembra essere superata ed emerge la possibilità di riscontrare, almeno in individui della stessa specie, la presenza di architetture della radice grossomodo comparabili (ESHTEL, WAISEL, 1997). Infatti, ci sono tentativi di classificare tipologie differenti d'architettura della

radice con termini quali: profondo, superficiale, fascicolato, fittonante, etc., etc. (WEAVER, 1958). Oppure, quando ci si riferisce non alla morfologia complessiva ma alla disposizione delle radici laterali lungo l'asse della radice principale, si usa classificare l'architettura delle radici con termini (FITTER, 1985, 1987; FITTER *et al.*, 1991; DUNBABIN *et al.*, 2004) quali: "spina di pesce" (herringbone-like) (Fig. 8); oppure "dicotomica" (dichotomous-like).

Alla luce del fatto che l'esame visivo consente una classificazione di una radice come appartenente ad una determinata tipologia comune a tutti gli individui di una specie, si intuisce allora che ogni apparato radicale di ogni individuo di una data specie è stato ottenuto rispettando regole di sviluppo "intrinsecamente" determinate e quindi ripetibili. Questo "sviluppo intrinseco" dell'architettura della radice si basa sulla peculiare attività di un meristema presente (Fig. 1) già nell'embrione (CASSON, LINDSEY, 2003; SUZUKI *et al.*, 2004). Questo meristema è indicato con il termine "primario" (Fig. 9) per distinguerlo dagli altri meristemi che si origineranno ontogeneticamente da cellule non di origine embrionale e che indicheremo col termine di meristemi "laterali" (DOLAN *et al.*, 1993). Già nei primissimi stadi dell'embriogenesi (JURGENS, MAYER, 1994) il meristema

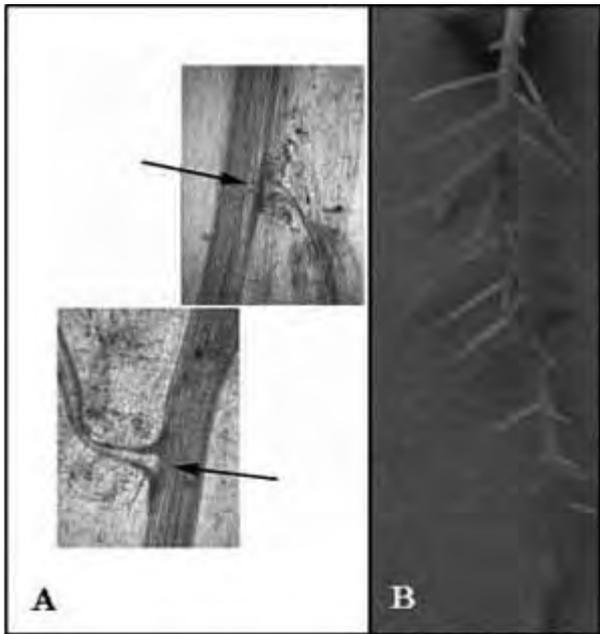


Fig. 8

Emissione di radici laterali da lati opposti della stessa radice "madre" - Nel pannello A due nodi della stessa radice mostrano (indicati dalle frecce) radici laterali che hanno diverso (opposto) orientamento nello spazio. In questo caso le arche legnose sono due e quindi le radici laterali sono emesse in modo alternato su nodi consecutivi. Nel pannello B si nota come la ritmicità di emissione ha formato una regolare alternanza di emissione di radici laterali lungo il fittone da lati opposti. Questa rizotassia si indica come architettura di tipo "spina di pesce" ovvero "herring-bone".



Fig. 9

Sezione longitudinale radiale di radice con meristema primario di tipo chiuso - La figura presenta una sezione longitudinale radiale di una radice tagliata nella zona meristemica. E' evidente la posizione della cuffia e si intravede la mucillagine che la ricopre e la sua sfaldatura superficiale. Nel meristema primario si osserva una netta distinzione con la cuffia. Nella zona meristemica si nota l'organizzazione delle cellule iniziali in strati. Da questi strati si partono fila di cellule che risalendo in posizione distale daranno prima la zona di distensione e poi quella dei tessuti primari.

primario della radice si organizza in modo tale da assumere una forma conica. Da questo meristema primario si ottengono (SCHERES *et al.*, 1994), se osservati in sezioni trasversali, degli strati concentrici di cellule (Figg. 11-14) che differenziandosi daranno origine ai tessuti della radice primaria (Fig. 10). Esistono tuttavia delle differenze tra i meristemi primari di radici in specie differenti (SPORNE, 1974; referenze in BARLOW, 2002). Queste differenze derivano da come si divide la cellula zigotica per dare la suddivisione polare dell'embrione in due meristemi distinti e posizionati l'uno di fronte all'altro. Per spiegare poi come si formano gli strati conici sovrapposti presenti nel meristema della radice c'è accordo nell'ipotesi che attorno ad un "centro quiescente" (Fig. 11) caratterizzato da cellule a lenta divisione (SUZUKI *et al.*, 2004) ci sono cellule iniziali con veloci divisioni cellulari. Queste divisioni sarebbero tali da orien-

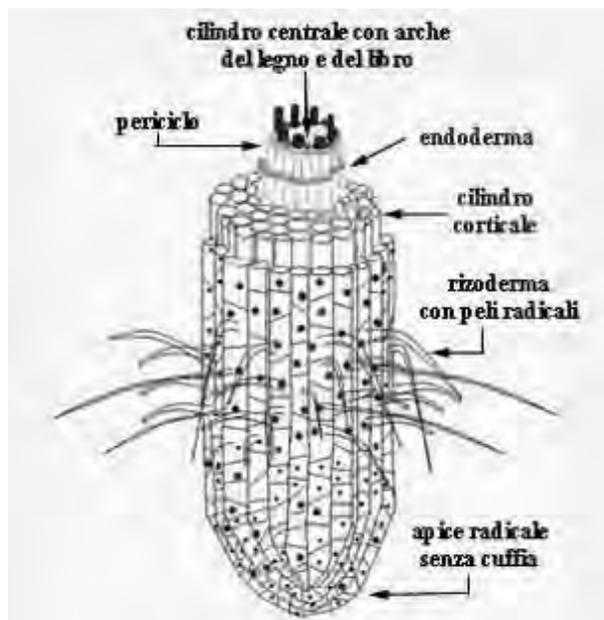


Fig. 10

Costruzione di una radice laterale dalle cellule del periciclo - Nella sezione longitudinale si osservano nella parte centrale i vasi di conduzione più scuri che caratterizzano il legno primario. Le due frecce delimitano un apice radicale che sta per emergere dai tessuti corticali della radice "madre". Nella parte terminale dell'apice della radice laterale si nota il meristema laterale che è quasi ormai esterno. Si notano anche i vasi di conduzione della radice laterale che si differenziano raccordandosi a quelli della radice "madre".

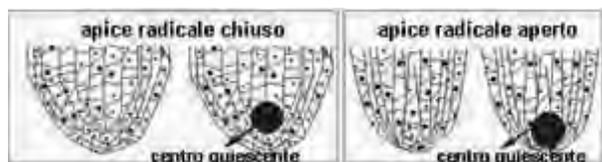


Fig. 11

Struttura primaria della radice - Nel disegno sono riportati i tessuti principali che costituiscono la struttura primaria della radice. Per facilitare la rappresentazione grafica è stata esclusa la presenza della cuffia in posizione più apicale.

tare nello spazio le nuove cellule iniziali in modo tale da dare origine a strati di cellule iniziali sovrapposti (DOLAN *et al.*, 1993; SCHERES *et al.*, 1994; VAN DER BERG *et al.*, 1995). A volte questa creazione di strati non si verifica. Questo fatto determina la presenza in alcune specie di un meristema primario detto "chiuso" o di un meristema primario detto "aperto" (riferenze in BARLOW, 2002) (Fig. 11). Nel primo caso (DOLAN *et al.*, 1993) i tessuti della struttura primaria che si formeranno in posizione distale con il differenziamento cellulare si possono far derivare ontogeneticamente dalle divisioni di cellule che occupano una o più file originate dagli strati di cellule iniziali

del meristema primario. Questa discendenza dei tessuti primari di una radice da uno degli strati del meristema primario chiuso è facilmente osservabile seguendo l'orientamento e le divisioni cellulari in sezioni longitudinali di radice (Figg. 9, 11). Nel caso di meristemi aperti (DOLAN *et al.*, 1993) questa discendenza è difficilmente osservabile (Fig. 11).

L'orientamento delle divisioni cellulari delle cellule iniziali del meristema primario della radice è controllato da pressioni di tipo bio-fisico generate reciprocamente tra cellule iniziali stesse (RAMJI, 1975). Come è noto l'ineguale divisione di queste cellule si basa su un asimmetrico (non equatoriale) posizionamento della banda pre-profascia lungo la membrana plasmatica prima dell'inizio della deposizione stessa della parete (GUNNING *et al.*, 1978; LLOYD, 1986; WICK, 1991). Queste pressioni reciproche quindi sarebbero il fattore principale che contribuisce a mantenere costante la posizione e l'orientamento nello spazio delle cellule iniziali del meristema primario (Fig. 6). Dobbiamo concludere quindi che anche lo sviluppo intrinseco dell'architettura della radice è guidato da meccanismi biologici influenzati dalla forma e dalla posizione nello spazio occupata dal gruppetto di cellule iniziali del meristema primario. A sostegno di questa tesi è stato accertato che in *Arabidopsis* il meristema primario è costituito da 17 cellule iniziali e che questo numero rimane costante nel tempo (CHENG *et al.*, 1995). Anche la formazione di meristemi primari chiusi o aperti (come visto sopra) per la produzione della struttura primaria della radice (DOLAN *et al.*, 1993) è successivamente conservata nel tempo (SCHERES *et al.*, 1995 a, b). Anche i geni coinvolti nell'orientamento nello spazio delle cellule iniziali sono gli stessi indipendentemente dall'età del meristema primario (SCHERES *et al.*, 1995 a, b).

Dai tessuti primari della radice principale si originano (in piante ad accrescimento secondario!) sia il cambio cribro-vascolare sia il cambio sughero-fello-dermico che a loro volta costruiscono la struttura secondaria della radice (ESAU, 1965; MAUSETH, 1998). Con questo schema di sviluppo intrinseco si giustifica la formazione dell'asse della radice principale, ma non si chiariscono le modalità di formazione delle radici laterali.

Origine del meristema laterale

L'induzione e lo sviluppo di radici laterali è un evento complesso ed ancora scarsamente compreso sebbene sia stata più volte sottolineata l'importanza di colmare questa lacuna per poter conoscere la base fisiologica responsabile dello sviluppo dell'architettura dell'apparato radicale (CHARLTON, 1991). Tuttavia, lo studio di piante modello (*Arabidopsis*, mais, riso, felci) ha consentito di comprendere che la formazione di meristemi laterali che costruiranno le radici laterali non si ottiene da gruppetti di cellule iniziali lasciate ad intervalli regolari ed in posizioni particolari dal meristema primario (come accadeva per le bozze fogliari ed i primordi dei rami nel fusto).

Questi meristemi laterali si formano invece a partire da cellule iniziali dislocate all'interno della struttura anatomica della radice principale: le cellule del periciclo o le cellule del parenchima del legno primario (PETERSON, PETERSON, 1996; TORREY, 1996; CASSON, LINDSEY, 2003). A volte in alcune piante è stata riportata una derivazione da cellule dell'endoderma che sono contigue alle arche legnose (VUYLSTECKER *et al.*, 1998). Qualunque sia la natura delle cellule che daranno origine alle radici laterali, la loro posizione è quindi di tipo "endogena" (Fig. 12). Questo è in forte contrasto con quella delle cellule iniziali dei meristemi laterali del fusto (che producono foglie e rami) che abbiamo visto avere una posizione di tipo "esogena".

Non è ancora chiaro quante siano le cellule iniziali necessarie per formare un meristema laterale della radice. Queste cellule iniziali equivarrebbero a quelle che HUO *et al.* (2004) indicano con il termine LRMC (lateral root mother cell). Inoltre, essendo la gran parte delle cellule formanti il periciclo cellule differenziate di tipo parenchimatico, si riteneva che le cellule iniziali coinvolte nella formazione del meristema laterale della radice dovessero essere sottoposte ad un preliminare de-differenziamento prima di riprendere l'attività mitotica (ESAU, 1965; MAUSETH, 1998). Studi più approfonditi hanno oggi chiarito (CASIMIRO *et al.*, 2003) che il livello di differenziamento raggiunto dalle cellule del periciclo non è lo stesso per tutte e che alcune di esse non si differen-

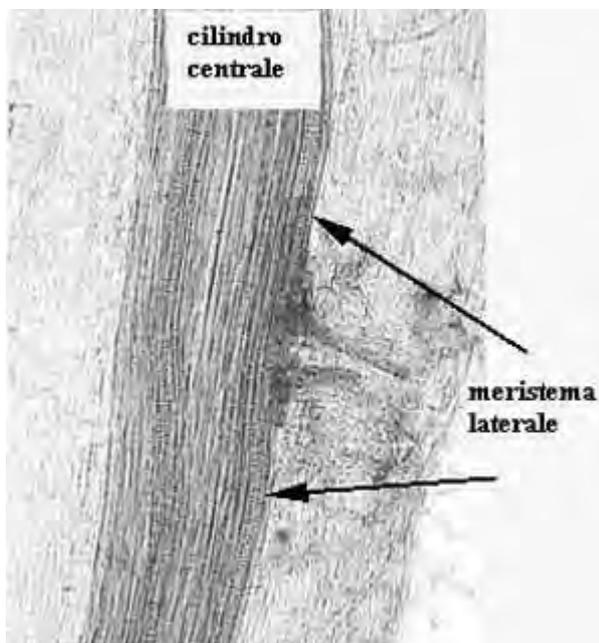


Fig. 12

Posizione del centro quiescente in un apice meristemático di tipo aperto o chiuso - Nei due disegni viene ricostruita la possibile posizione del "centro quiescente" nell'ambito di un meristema di tipo aperto o chiuso. Per una migliore leggibilità del disegno non è stata riportata la posizione della cuffia.

ziano completamente e conservano caratteristiche morfologiche e molecolari proprie delle cellule meristemáticas (DUBROWSKY *et al.*, 2000; BEECKMAN *et al.*, 2001). Saranno proprio queste le cellule in grado di diventare madri delle radici laterali. Dal punto di vista citologico queste cellule possono essere sia in continua divisione (BLAKELY *et al.*, 1982) sia arrestate nella fase G2 del ciclo cellulare (FERREIRA *et al.*, 1994; HIMANEN *et al.*, 2002). Questo è in contrasto con lo stato citologico delle altre cellule del periciclo che sono invece arrestate nella fase G1 del ciclo cellulare (BLAKELY, EVANS, 1979). Nella riattivazione del ciclo cellulare potrebbero avere un ruolo geni della famiglia delle cicline (MARTINEZ *et al.*, 1992; HEMERLY *et al.*, 1993), ma anche altri geni (VAN DE SANDE *et al.*, 1996).

Dal punto di vista organizzativo sembra ormai chiaro che le modalità di formazione del meristema laterale della radice ripetono lo stesso schema seguito dalle cellule iniziali dell'embrione per la formazione del meristema primario della radice (SCHERES *et al.*, 1994; VAN DER BERG *et al.*, 1995). Quindi nonostante la differente discendenza ontogenetica, la formazione di un meristema laterale di una radice sembra che segua lo stesso schema di costruzione osservato durante l'embriogenesi per la costruzione del meristema primario della radice (LLORET, CASERO, 2002). Ci saranno quindi anche in questo caso segnali di tipo bio-fisico derivanti dalla posizione (MALAMY, BENFEY, 1997a, 1997b) reciproca delle cellule del periciclo (e/o del legno primario) coinvolte in questo evento. Tuttavia, nonostante la similarità di divisione cellulare, sembrerebbe che i geni coinvolti (referenze in CASSON, LINDSEY, 2003) e gli ormoni mediatori di questi due eventi possano essere sostanzialmente differenti (CELENZA *et al.*, 1995; XIE *et al.*, 2000; NAKAZAWA *et al.*, 2001). Secondo quanto proposto da BECKMAN *et al.* (2001), dopo la riattivazione si forma un gruppetto di cellule iniziali (8-10) che costituisce il meristema laterale (CASSON, LINDSEY, 2003). Formato il meristema laterale tutte le cellule iniziali che lo compongono subiscono una distensione radiale e si dividono periclinalmente costituendo prima 2 e poi 4 strati di cellule (CASSON, LINDSEY, 2003). A questa segue una fase di intensa attività mitotica che in breve tempo forma l'apice meristemático laterale (LASKOWSKI *et al.*, 1995; MALAMY, BENFEY, 1997a, b) che lo spingerà ad accrescersi lacerando i tessuti della struttura primaria della radice madre (quali l'endoderma ed il rizoderma/mesoderma) fino alla fuoriuscita definitiva all'esterno della radice madre. Da BONFANTE, PERETTO (1993) viene riportata la modificazione delle pareti delle cellule della struttura primaria della radice madre che consentirebbe il loro distacco reciproco per consentire il passaggio della radice laterale verso l'esterno. Nel caso di *Quercus suber* L. è stato dimostrato che le cellule dell'endoderma non rientrano nella formazione del meristema laterale ma contribuiscono ad accompagnare l'apice laterale verso l'esterno (VERDAGUER *et al.*, 2000). Uscito all'esterno, l'apice meristemático parte per la costru-

zione della struttura primaria (o secondaria) della radice laterale.

La struttura definitiva assunta dalle radici laterali alla fine del loro sviluppo si differenzia in qualche aspetto da quella della radice principale (DOLAN *et al.*, 1993; AESCHBACHER *et al.*, 1994). Queste differenze sono da ascrivere alle dimensioni ed anche alle funzioni diverse assunte dal meristema laterale rispetto a quelle del meristema primario (YORKE, SAGAR, 1970; RIEDACKER, BELGRAND, 1983). Tali differenze dipenderebbero dal numero di cellule iniziali del periciclo reclutate ed anche dall'età della radice "madre" (BEEMSTER, BASKIN, 1998; WAISEL, ESHEL, 2002). Sulla base di queste possibili differenze non desta grande meraviglia l'osservazione che la capacità di allungamento delle radici laterali e la loro funzionalità possa essere assai diversa (WILCOX, 1962a, 1962b; LUXOVA, LUX, 1981).

Riassumendo quanto detto sopra a proposito della formazione dei meristemi laterali dobbiamo innanzitutto ammettere l'esistenza di una ritmicità nel piano di sviluppo dell'architettura complessiva dell'apparato di una radice (BARLOW, ADAM, 1988). Inoltre, le tappe complessive che portano allo sviluppo di una radice laterale (MALAMY, BENFEY, 1997 a, b) sono quindi suddivisibili in momenti distinti: 1) reclutamento di cellule iniziali ed organizzazione di un meristema laterale (LASKOWSKI *et al.*, 1995); 2) formazione di un apice della radice laterale; 3) costruzione della struttura primaria (e secondaria) di una radice laterale (DOLAN *et al.*, 1993). La presenza di geni differenti che regolano questi distinti eventi è confermata con l'uso di mutanti che bloccano in modo differenziale l'uno o l'altro di questi processi di sviluppo (MALAMY, BENFEY, 1997b; DI DONATO *et al.*, 2004).

Posizione delle radici laterali lungo l'asse di una radice principale

La radice principale costruita come descritto precedentemente ha un destino che può essere diverso a seconda della specie. Essa potrà permanere per tutta la vita della pianta e continuare ad accrescersi originando un certo numero di radici laterali lungo il suo asse; oppure alternativamente potrà arrestare la sua crescita dopo un certo periodo di sviluppo. Anche le radici laterali originate lungo l'asse della radice principale potranno (con lo stesso meccanismo biologico) formare a loro volta altre radici laterali. Questo schema di sviluppo di radici laterali verrà ancora ripetuto anche fino a un numero di 5-6 volte. Questa modalità di sviluppo determina il fatto che le radici laterali possono essere distinte tra loro in categorie asseconda della loro derivazione: radici di ordine 1°, 2°, 3° etc, etc.

Viene ora spontaneo chiedersi se queste emissioni di radici laterali avvengano o meno con una ritmicità ed un orientamento nello spazio costante e tale da consentire, anche negli apparati radicali, di poter parlare dell'esistenza di un "rizomero" analogo al "fitomero" del fusto. Infatti, se fosse possibile individuare il rizo-

mero come l'unità di crescita sarebbe anche possibile prevedere come potrebbe svilupparsi nel tempo l'architettura di una radice. Nel caso del fusto gli elementi costitutivi del fitomero (il nodo e l'internodo) sono facilmente individuabili perché i meristemi laterali occupano un'evidente posizione esterna lungo l'asse del fusto. Per la radice non sono visibili meristemi esterni, ed il "nodo" rappresenta di conseguenza solo il punto dal quale esce una radice laterale da una radice "madre" (Fig. 13). Tuttavia, se si individua la presenza di un "nodo" allora per "internodo" potrebbe essere intesa quella porzione liscia di radice che non presenta emissione di radici laterali (HUO *et al.*, 2004) (ovvero la porzione di radice compresa tra due successive emissioni di radici laterali). È stato dimostrato che normalmente dai nodi di una radice esce una sola radice laterale (LLORET, CASERO,

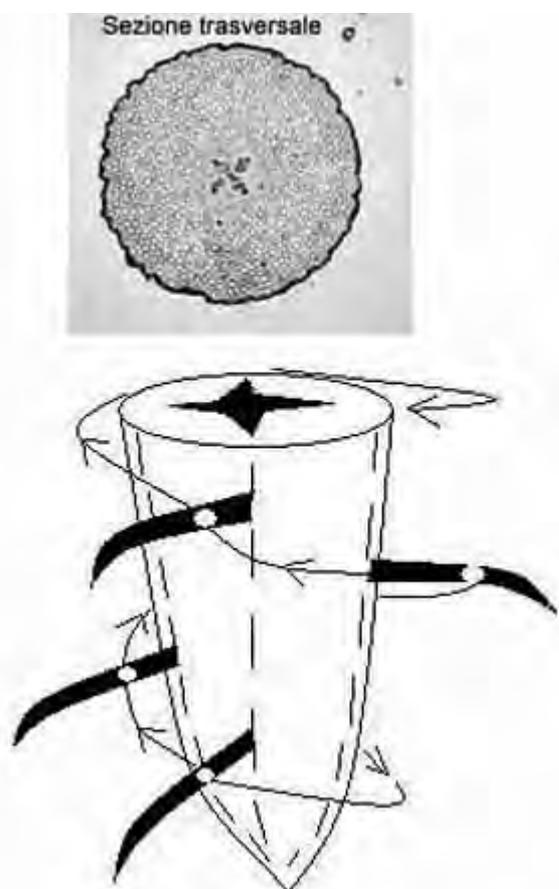


Fig. 13

Disposizione di radici laterali lungo una "rizotassia" - Nella foto in alto si nota in sezione trasversale l'aspetto di una radice in struttura primaria caratterizzata dalla presenza di 4 arche legnose. Nel disegno in basso viene ricostruita la disposizione delle radici laterali che vengono emesse lungo linee superficiali tratteggiate che corrispondono alla posizione interna delle arche legnose. La rizotassia è quella linea immaginaria che unisce tutte le radici laterali partendo dalle ultime emesse. In questo esempio l'emissione avviene con una singola radice laterale per nodo con un angolo di 90° tra due radici consecutive. La rizotassia disegna una spirale che ruota in senso orario.

2002). Alcuni autori (HUO *et al.*, 2004) affermano che la lunghezza dell'internodo potrebbe essere variabile in funzione del fatto che l'emissione di una radice laterale ad un determinato nodo venga o meno inibita.

Da un punto di vista geometrico il nodo di una radice può essere considerato il punto di incontro di tre segmenti di radice (FITTER, 2002): due dei quali terminano ognuno con un meristema apicale ed uno termina in un altro nodo (Fig. 14). Se invece si sta esaminando un nodo interno lungo l'asse di una radice, solo uno dei tre segmenti finirà in un meristema apicale mentre gli altri termineranno in due nodi: uno che lo precede ed uno che lo segue (Fig. 14). Questo modo di suddividere la costruzione della radice non può essere completo se non si prende in considerazione l'altro elemento indispensabile per definire l'architettura di una radice e cioè il fattore orientamento nello spazio delle radici laterali.

A questo proposito dobbiamo dire che è ormai stato accertato da studi di citologia ed anatomia vegetale che i meristemi laterali si originano solo in corrispondenza delle arche legnose del legno primario di una radice madre. Esternamente sull'asse della radice "madre" saranno quindi individuabili immaginariamente delle linee longitudinali corrispondenti (in numero e posizione) al numero ed alla posizione delle arche legnose presenti nel cilindro centrale della radice "madre" (Fig. 15). Si può quindi sicuramente parlare della possibilità di individuare sulla superficie della radice principale le "rizostiche" (TONZIG, MARRÈ, 1965) che indicano le linee lungo le quali è più probabile che si verifichi l'emissione delle radici

laterali. Queste sono indicate da DRAYE (2002) come "fila" o "poli". In questo modo se una (ed una soltanto) radice laterale viene emessa in un determinato nodo lungo una di queste linee longitudinali, la radice laterale seguente sarà emessa in un nodo successivo ma lungo una differente linea longitudinale (HUO *et al.*, 2004) ovvero una differente "rizostica" (vedi Figg. 8, 13). Accade raramente che due radici laterali siano emesse in due nodi consecutivi lungo la stessa "rizostica" anche se l'evento non può essere del tutto escluso (Fig. 16). Solitamente esiste una alternanza di emissione di radici laterali se le arche legnose sono due, ma potrà esserci una disposizione spirale se le arche legnose saranno in numero superiore (Fig. 13).

La presenza di rizostiche ci consente di collegare con una linea immaginaria tutte le radici laterali emesse lungo l'asse della radice principale. Questa linea immaginaria che unisce le radici laterali secondo il loro ordine cronologico di emissione sulla superficie della radice madre si può definire "rizotassia". L'azione di fattori ambientali (vedi sotto) può regolare questo schema di sviluppo intrinseco delle radici laterali e questo fatto può aver indotto alcuni autori (FITTER, 1991; WAISEL, ESHEL, 1991; CHARLTON, 1996; DUBROWSKY *et al.*, 2000) a negare che nelle radici si possa parlare dell'esistenza di una "rizotassia".

Accertata la presenza nelle radici di uno schema ripetuto di sviluppo è possibile rappresentare l'architettura radicale geometricamente mediante un albero matematico (FITTER, 1985). In tale albero matematico (Fig. 14) si definisce *magnitudo* di una radice

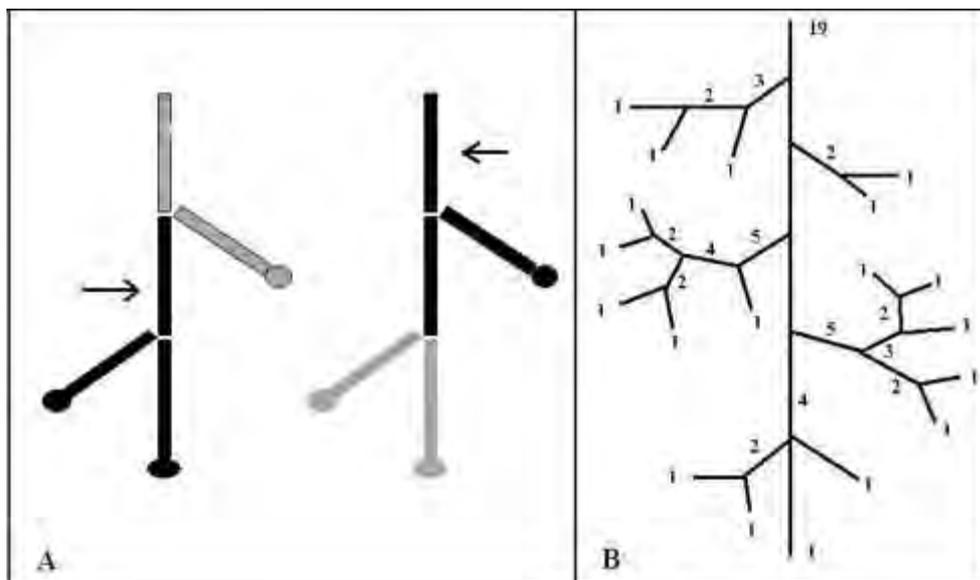


Fig. 14

Magnitudo ed albero matematico di una radice - Nel disegno A viene mostrato come esistono due modi di definire un nodo a seconda della sua posizione lungo l'asse della radice principale. I segmenti di radice sono segnati in nero. Secondo lo schema il nodo può essere l'incontro di tre segmenti di radice con un solo apice oppure l'incontro di tre segmenti di radice con due apici. Nel disegno B viene rappresentato un albero matematico dove la magnitudo di una radice è vista come il numero di apici che essa sottende.

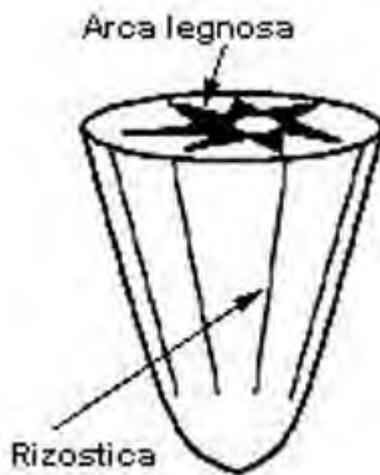


Fig. 15

Linee superficiali corrispondenti alle arche legnose interne - Nel disegno sono riportate in modo schematico delle linee immaginarie superficiali che corrispondono internamente alla posizione del proto-xilema delle arche legnose. Sarà in corrispondenza di queste linee che dovrebbero emergere le radici laterali programmate dallo "sviluppo intrinseco".

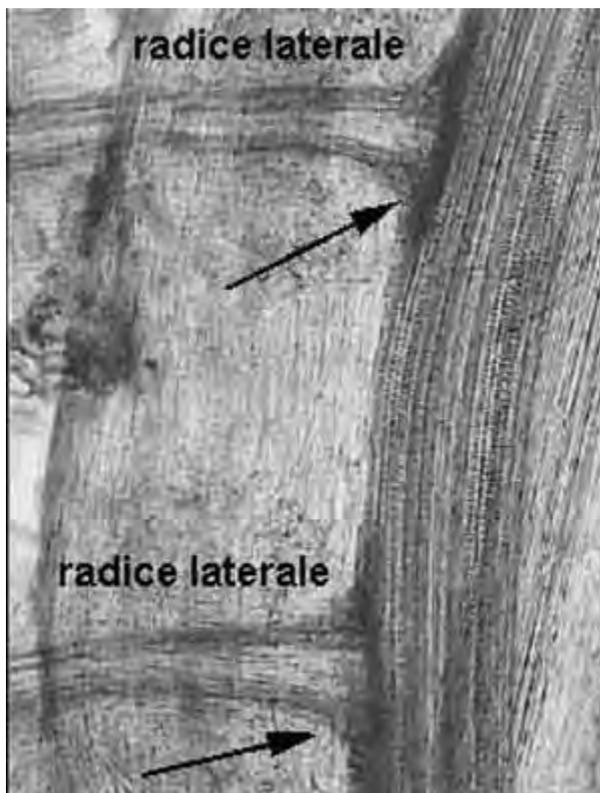


Fig. 16

Emissione di due radici laterali in due nodi consecutivi sulla stessa linea - Nella sezione longitudinale di questa radice principale si vedono due radici laterali consecutive che sono state costruite per accrescersi nella stessa direzione.

(ovvero di un segmento dell'albero stesso) il numero complessivo di apici radicali (ovvero di segmenti più esterni provvisti di apice meristemato) che esso sottende. Secondo questo schema la *magnitudo* di una radice che ha ramificato più volte equivarrà al numero di terminazioni meristematiche che da esso si sono formate. Questa rappresentazione ad albero matematico di un apparato radicale consente (FITTER, 1987) di individuare: a) la presenza di una regolarità di distribuzione spaziale (orientamento delle radici laterali emesse lungo la radice "madre"); b) se esiste una costanza dell'angolo di emissione delle radici laterali rispetto alla radice "madre"; c) le variazioni di questi parametri geometrici in ogni individuo. Del tutto inesplorato rimane se le distanze di emissione di radici laterali lungo le rizostiche coincidano con delle appropriate sequenze numeriche individuate dalla serie di numeri di Fibonacci o da altre serie di numeri dello stesso tipo. Tuttavia l'applicazione di un approccio matematico alla descrizione dell'architettura dell'apparato radicale ha consentito di appurare che la distanza tra due radici laterali emesse lungo la stessa rizostica sembra essere piuttosto stabile (CHARLTON, 1975), resistente a modificazioni (CHARLTON, 1982; BARLOW, ADAM, 1988) e conservata tra gli individui della stessa specie (DRAYE *et al.*, 1999).

Modelli dello sviluppo intrinseco della radice

La descrizione matematica dell'apparato radicale, in analogia con quanto visto sopra a proposito del fusto, consente di sviluppare modelli di simulazione dell'architettura dell'apparato radicale. Queste simulazioni sono essenziali per saggiare ipotesi di interazioni tra i meccanismi che regolano lo sviluppo dell'architettura dell'apparato radicale (LYNCH, 1995; VAN NOORDWIJK, VAN DE GEIJN, 1996; THALER, PAGÉS, 1998). Da non trascurare è anche la possibilità che un modello d'architettura dell'apparato radicale possa essere integrato con modelli dell'architettura del fusto e con modelli di diffusione di sostanze nutritive nel suolo per comprendere meglio lo sviluppo complessivo di una pianta (HUXLEY, 1996). Vista l'importanza dei modelli di sviluppo delle radici, diventa opportuno fare sommariamente una descrizione dei più importanti modelli disponibili attualmente per la rappresentazione grafica dell'architettura delle radici.

Un modello di sviluppo dell'architettura della radice proposto in letteratura è basato sulla sequenza cronologica di comparsa delle radici laterali. In questo caso si indicano rispettivamente col termine di radici laterali di 1° ordine, di 2° ordine, di 3° ordine etc, etc, le radici laterali in funzione dell'ordine posseduto dalla rispettiva radice madre. Infatti, le radici emesse dalla radice principale sono tutte indicate col termine di radici laterali di 1° ordine; quelle che vengono emesse dalle radici di 1° ordine sono indicate col termine di radici laterali di 2° ordine; e così via per tutte le altre. Il vantaggio di questo modello è quello di rappresentare anche la modalità del reale

sviluppo dell'apparato radicale. Tuttavia questo modello, peraltro il più adottato, presenta innumerevoli svantaggi quando deve essere applicato per descrivere una vera radice dopo la sua escavazione. Spesso, infatti, le caratteristiche morfologiche delle radici laterali sono tali da impedire (a parità di diametri e di lunghezze) di poter riconoscere chiaramente quale è stata la loro reale sequenza di emissione. Inoltre, in questo tipo di modello occorre specificare se l'apice della radice laterale persiste oppure si arresta (o muore) poiché questo fatto cambia la numerazione della classificazione della radice laterale. Una radice che era di ordine inferiore diventa di ordine superiore se il suo sviluppo si arresta e viene proseguito lo sviluppo di una radice laterale che da essa ha avuto origine. Questi difetti di rappresentazione vengono eliminati in un secondo tipo di modello che è basato sulla disposizione delle radici nello spazio (orientamento). In questo caso le ultime radici (più periferiche) vengono contraddistinte con il termine di radici laterali di 1° ordine e tutte le altre sono contraddistinte dalla loro *magnitudo* (vedi sopra). Questo modello presenta sostanzialmente due problemi molto grossi che consistono nel fatto che: 1) l'apparato radicale crescendo emette nuove radici e quindi la *magnitudo* delle radici laterali cambia continuamente; 2) due radici che hanno la stessa *magnitudo* potrebbero avere una dislocazione nello spazio (elemento essenziale per ottenere la rappresentazione grafica reale dell'architettura dell'apparato radicale!) molto diversa e questo rende impossibile utilizzare questo modello a fini comparativi. Un terzo tipo di modello è quello basato sulla considerazione che gli apparati radicali sono assimilabili ad oggetti frattali (FITTER *et al.*, 1991; SPECK, VAN NOORDWIJK, 1994; VAN NOORDWIJK *et al.*, 1994; OZIER-LAFONTAINE *et al.*, 1999). Il modello frattale si basa su calcoli statistici di parametri radicali (lunghezze delle radici laterali, diametri ed angoli di ramificazione). La rappresentazione dell'architettura radicale prodotta da questo modello si fonda sulla ripetizione di moduli di accrescimento tutti uguali a se stessi (caratteristica detta di "auto-somiglianza") (ESHEL, 1998). Certamente i modelli che rappresentano gli apparati radicali con le regole di geometria frattale sono molto interessanti (WEST *et al.*, 1999), anche se il fattore di "auto-somiglianza" sul quale si basano potrebbe essere messo in crisi da interferenze ambientali che certamente sono presenti e che modificano, come abbiamo già detto, lo sviluppo "intrinseco" dell'apparato radicale. Essi, inoltre, basandosi su una rappresentazione statica, non sono in grado di simulare l'evoluzione dell'architettura perché non consentono di includere informazioni di sviluppo dinamico.

I modelli esaminati sino a questo punto, presentano inconvenienti derivanti dal fatto che ognuno di essi è stato concepito con un proposito differente. Alcuni hanno il fine di confrontare le architetture radicali di specie diverse in funzione della loro diffusione nel suolo (DIGGLE, 1988; PAGÉS *et al.*, 1989; JOURDAN, REY, 1997; VERCAMBRE *et al.*, 2003). Altri mirano a

descrivere limitazioni di sviluppo delle radici per vari fattori ambientali quali: la resistenza meccanica alla penetrazione nel suolo (TSEGAYE *et al.*, 1995), le proprietà chimiche del suolo e la reperibilità di carboidrati (CLAUSNITZER, HOPMAN, 1994; THALER, PAGÉS, 1998). Recentemente, PAGÉS *et al.* (2004) hanno proposto un altro modello chiamato "Root-typ" che cerca di rappresentare una sintesi di tutti i modelli precedentemente prodotti. Questo modello prende in considerazione tutti gli aspetti di sviluppo intrinseco finora conosciuti. Esso tiene conto dei diversi effetti del suolo sullo sviluppo della radice e sostituisce la suddivisione delle radici laterali in categorie operata sulla base della sequenza di ramificazione in una suddivisione nuova dove ci sono tipi differenti di radici. I tipi di radici si distinguono sulla base del tipo di apice ed ad esse vengono assegnati numeri identificativi differenti. Le radici di tipo 1 sono le più grosse e le più importanti. Le altre radici di tipo 2 - 8 sono radici con sviluppo limitato (PAGÉS *et al.*, 2004). Basandosi sulla conoscenza di un buon numero di dati riferibili alle condizioni del suolo ed alla modalità di sviluppo della pianta da esaminare, quest'ultimo modello è in grado di fornire una descrizione grafica teorica di quale potrebbe essere lo sviluppo dell'architettura possibile per una pianta in determinate condizioni ambientali. Il confronto tra i disegni di apparati radicali ottenuti dopo la loro escavazione da KUTSCHERA (1960) e le rappresentazioni grafiche delle stesse piante ottenute dal modello Root-typ da PAGÉS *et al.* (2004), mettono in evidenza grosse somiglianze che indicano la grande efficacia raggiunta da questo modello nel predire l'architettura della radice. Tuttavia, non si possono ignorare anche delle evidenti difficoltà di questo modello. Gli autori stessi del modello ammettono che le difficoltà intrinseche del loro modello derivano dall'insufficiente conoscenza degli aspetti che regolano lo sviluppo biologico, quali l'allungamento e la modalità di ramificazione delle appendici laterali (THALER, PAGÉS, 1998). Inoltre, gli autori citano l'impossibilità di attribuire con esattezza il valore di vita media di ogni tipo di radice che il modello deve rappresentare (PAGÉS *et al.*, 2004). Questo fatto è dovuto all'incertezza che ancora sussiste nel definire correttamente questo termine e nel fornire valori reali di tempo alla vita media di ogni radice (PERSSON, 1983). In definitiva, noi crediamo che questo modello, seppure tra i più evoluti a disposizione, sia applicabile solo alla ricostruzione di apparati radicali di piante di piccole dimensioni. Dobbiamo pertanto concludere che non è ancora possibile fare modelli di apparati radicali complessi come quelli delle piante arboree in età adulta (SILVA *et al.*, 2003).

c) Architettura dell'apparato radicale secondo uno sviluppo di risposta

Riprendendo l'esame dello sviluppo dell'architettura di una radice occorre esaminare l'effetto che determinano su di esso i fattori ambientali. A questo pro-

posito occorre premettere che quando lo sviluppo intrinseco viene alterato da diversi fattori ambientali (fisici, chimici e biologici) (LYNCH, 1995) allora si parla di un'architettura della radice ottenuta da uno "sviluppo di risposta" definito da alcuni autori col termine di "plasticità ontogenetica" (BELL, LECHOVICZ, 1994; GEDROC *et al.*, 1996; PIGLIUCCI *et al.*, 1996; referenze in WAISEL, ESHEL, 2002). Questi polimorfismi dell'architettura radicale indotti da fattori ambientali (DI DONATO *et al.*, 2004) si rifanno complessivamente ad un unico schema dove il fattore principale è costituito dall'attivazione differenziale di geni che agiscono sulla rizogenesi (BARLOW, 1994). Inoltre, è chiaro che sono potenzialmente possibili influenze dei fattori ambientali su uno qualsiasi degli eventi che abbiamo visto caratterizzare lo sviluppo dell'architettura della radice. Ad esempio, non tutte le cellule del periciclo che si trovano in posizione in un determinato nodo possono essere "reclutate" con successo per diventare cellule iniziali di un meristema laterale (MALAMY, BENFEY, 1997b). Quindi a volte in alcuni nodi non si ritrovano radici laterali che la ritmicità di costruzione invece prevederebbe (HINCHEE, ROST, 1992; NEWSON *et al.*, 1993). Inoltre, sebbene perfettamente formati non tutti i meristemi laterali formati riusciranno a svilupparsi efficacemente per dare un apice in grado di "sfondare" i tessuti della radice madre per dar vita ad una radice laterale. Questo giustifica le difformità nella "rizotassia" osservate tra le radici laterali di piante della stessa specie (DRAYE, 2002).

Tra i fattori ambientali che influenzano lo sviluppo dell'architettura della radice va esaminato immediatamente il più importante: il fattore suolo in tutte le sue componenti. Un esempio sicuramente interessante di sviluppo intrinseco modificabile dal suolo è quello che si riferisce ai cambiamenti organizzativi delle cellule iniziali di un meristema radicale quando le radici aeree penetrano nel terreno dopo essersi sviluppate per un certo periodo nell'aria. In questo caso i cambiamenti indotti riguardano l'organizzazione stessa del meristema che si ripercuoterà poi anche sul numero di cellule che andranno a formare i vari tessuti della struttura primaria e secondaria (GREIG, MAUSETH, 1991). Questi cambiamenti sono la conseguenza della forza (impedenza meccanica) che viene richiesta all'apice della radice per poter penetrare nel terreno (referenze relative a questo argomento in MASLE, 1999 ed in MASLE, 2002). L'esempio citato riguarda una radice avventizia, tuttavia esistono analoghi esempi (THALER, PAGES, 1999) di aspetto dimorfico in radici non avventizie. In questo caso, il dimorfismo sarebbe comunque indotto analogamente dall'attrito tra tessuti della radice e suolo (PFEFFER, 1893). In un lavoro condotto nel nostro laboratorio con *Spartium junceum* abbiamo potuto constatare come la percentuale sabbia/argilla dei suoli influenza notevolmente l'architettura radicale (sia il numero che la disposizione nello spazio delle radici laterali). Le modifiche dell'architettura della radice indotte dal suolo possono anche derivare dalla funzione diversa alla quale una

particolare radice laterale viene deputata in un determinato tipo di suolo. Basti pensare alle differenze di aspetto che derivano necessariamente dal fatto che una radice sia costruita per una determinata funzione, quale l'assorbimento di acqua (e sostanze nutritive) o la funzione di sostegno (WILDER, JOHANSEN, 1993). In generale, gli effetti sulla radice imputabili alla struttura ed alla tessitura del suolo sono così riassumibili: a) modifiche a livello cellulare in singole radici; b) un'alterazione del numero complessivo di radici laterali emesse (EAVIS, 1967).

Per quanto riguarda il suolo, occorre citare anche l'effetto della sua composizione chimico-fisica sull'architettura della radice (DREW *et al.*, 1973; CALDWELL, 1994; LINKOR *et al.*, 2002). Le singole radici laterali di un apparato radicale possono essere considerate ognuna come elemento esposto a condizioni micro-ambientali assai diverse (HODGE, 2004). Inoltre, occorre tener presente che la stessa presenza di una radice nel suolo ne modifica le proprietà (NEUMANN, ROMHELD, 2002) sia assorbendo acqua e sali minerali (GRIME, 1994), sia interagendo con la sua componente microbica e micorrizica (STARK, 1994). Questo fatto determina che, pur in un caso di arresto della crescita della radice, le proprietà del suolo che la circonda non restano uguali nel tempo. La letteratura specializzata è ricca di esempi di come la distribuzione di macro-elementi come l'azoto (WAISEL, SHAPIRA, 1971; DREW, SAKER, 1975; MARRIOTT, DALE, 1977; CRABTREE, BERNTSON, 1994), il fosforo (HACKETT, 1969; DREW, 1975; DREW, SAKER, 1978; GE *et al.*, 2000; WILLIAMSON *et al.*, 2001; GLASS, 2002; referenze in TICCONI *et al.*, 2004) ed il potassio (HACKETT, 1969; LEV, 2000) possano indurre l'apparato radicale di individui della stessa specie a sviluppare architetture molto differenti. In questo tipo di studi sono stati utilizzati spesso orizzonti di suolo con concentrazioni differenti di sali minerali. Effetti considerevoli sull'architettura della radice sono riscontrabili anche a causa della differente disponibilità nel suolo di sali minerali quali l'NaCl (WAISEL, 1985). Gli effetti di questo sale sono complessi perché agiscono sulla divisione cellulare, sull'allungamento delle cellule e sull'orientamento di emissione delle radici laterali (referenze in BERNSTEIN, KAFKAFI, 2002). Sono stati studiati effetti dovuti anche a micro-elementi come, ad esempio, i metalli pesanti (piombo, cadmio etc., etc.). Effetti del piombo sull'emissione di radici laterali di vario ordine sono stati osservati in *Picea abies* da GODBOLD, KETTNER (1991); ma lo stesso metallo dava stimolazione delle radici laterali ed inibizione della radice principale in *Fagus sylvatica* (BRECKLE, 1997). Effetti simili sono ascrivibili anche al cadmio (quando è presente da solo o in combinazione con il piombo) (BERTELS *et al.*, 1989; CADIZ, DAVIES, 1997), allo zinco (CADIZ, DAVIES, 1997) o al rame (BLASCHKE, 1977). Oltre che la formazione di meristemi laterali anche l'allungamento delle radici laterali risulta essere regolato da micro-elementi (OBROUCHEVA *et al.*, 1998) dando effetti evidenti sulla architettura risultante dell'apparato radicale.

Molto indagato è stato anche l'effetto della disponibilità verticale d'acqua nel suolo sullo sviluppo dell'architettura della radice. Sono stati osservati effetti come differenti concentrazioni e lunghezze di radici laterali a seconda delle diverse profondità (GERSANI, SACHS, 1992; ROBINSON, 1994). È evidente che queste modificazioni dell'architettura (PATE *et al.*, 1995) tendono a massimizzare l'assorbimento andando a cercare l'acqua ovunque questa sia disponibile nel terreno (BALESTRINI, VARTANIAN, 1983; WOLSWINKEL, 1985; LANG, THORPE, 1986; SPOLLEN, SHARP, 1991; referenze in DICKMAN *et al.*, 1996; BELL, SULTAN, 1999; SPERRY *et al.*, 2002; CHIATANTE *et al.*, 2005). Anche la temperatura del suolo influenza la crescita di singole radici (referenze in McMICHAEL, BURKE, 2002) sebbene un effetto complessivo sullo sviluppo dell'architettura è stato anche riportato (SATTELMACHER *et al.*, 1990).

Sempre per quanto concerne il suolo, ma per quanto riguarda la sua componente biologica, occorre menzionare brevemente anche l'associazione simbiotica delle radici con le micorrizze. Questa associazione oltre che modificare lo sviluppo di singole radici strutturalmente e funzionalmente (BERTA *et al.*, 1993, 1995) è in grado anche di modificare l'architettura complessiva dell'apparato radicale condizionando l'emissione di radici laterali (YANO *et al.*, 1996; TISSERANT *et al.*, 1996). A riguardo di un vasto gruppo di organismi quali i batteri della rizosfera ed i funghi endofitici non micorrizici, la loro relativa azione sullo sviluppo dell'architettura radicale è indubbiamente innegabile. Le differenze di effetti osservati sullo sviluppo dell'apparato radicale derivano dal fatto che le interazioni tra le radici e questi organismi oscillano tra antagonismo e mutualismo a seconda della specie considerata.

Tra i fattori ambientali non legati direttamente al suolo, dobbiamo citare il fuoco o la ceduazione. Sebbene questi fattori distruggono la parte aerea della pianta, è stato osservato che essi inducono una considerevole modificazione dell'architettura radicale le cui cause sono ancora poco comprese (DICKMAN *et al.*, 1996; referenze in WILDY, PATE, 2002; CHIATANTE *et al.*, 2005).

Un ultimo fattore ambientale da citare per la sua notevole capacità di condizionare lo sviluppo dell'architettura della radice è la forza meccanica dovuta alla gravità terrestre. Intendiamo riferirci al fatto che l'apparato radicale di una pianta è sottoposto ad una forza meccanica derivante dal peso stesso della sua biomassa aerea e che tende a sradicare la pianta dal suolo. L'apparato radicale deve quindi contrapporre una resistenza meccanica per assicurare l'ancoraggio della pianta al suolo. Esistono ovviamente delle differenze di forza meccanica esercitate sulle radici da piante di specie differenti in connessione con il differente sviluppo della biomassa aerea. Inoltre, occorre tener presente che per la stessa pianta la forza meccanica che si scarica sulle radici cambia nel tempo in conseguenza della crescita della sua parte aerea. Tutte queste considerazioni rendono scientificamente stimolante la comprensione di come l'apparato radica-

le sia in grado di adeguare la sua funzione di ancoraggio al suolo variando le sue proprietà di resistenza meccanica. A questo proposito gli studi di bio-meccanica delle radici sono stati condotti in modo intenso negli ultimi 15-20 anni (COUTTS, 1983; MATTHECK, BRELOER, 1994; STOKES, 2000) e sono stati orientati prevalentemente a comprendere la modalità di distribuzione delle forze meccaniche sulle varie radici. Questi studi hanno chiarito che le radici di un determinato apparato radicale danno un contributo meccanico all'ancoraggio complessivo della pianta al suolo in maniera molto differenziata. Questi studi sono spesso complicati dal fatto che spesso la forza meccanica che si scarica sulle radici è influenzata dalla presenza o meno del vento (referenze in STOKES, 2002) e/o dalle particolari condizioni di pendenza del suolo (O'LOUGHLIN, WATSON, 1979; GRAY, LEISER, 1982; WATSON *et al.*, 1999, CHIATANTE *et al.*, 2002). Tuttavia è stato chiarito (COUTTS, 1986) che quando le piante sono sottoposte ad ambienti caratterizzati dalla presenza di venti che spirano con una direzione costante, nelle radici si crea un'asimmetria di distribuzione delle radici laterali. Le radici laterali che sono emesse in direzione di "sotto-vento" sono sottoposte a sforzi meccanici di tensione e quelle "sopra-vento" a sforzi meccanici di compressione. Certamente la presenza di una radice principale fittonante si inserisce in questa dinamica di distribuzione delle forze in maniera molto forte e determina differenze sostanziali nella risposta di un apparato radicale agli stimoli meccanici (ENNOS, 2000). Esperimenti condotti dal nostro gruppo di ricerca (CHIATANTE *et al.*, 2002) al fine di studiare la stabilità degli alberi in terreni caratterizzati da una forte pendenza, dimostrano che l'apparato radicale diventa fortemente asimmetrico rispetto agli alberi della stessa specie cresciuti in una condizione di terreno pianeggiante. L'asimmetria è caratterizzata da una concentrazione di radici disposte in due direzioni preferenziali: verso valle e verso monte. Indagini rivolte alle caratteristiche meccaniche delle radici laterali stanno cercando di studiare il contributo alla stabilità dell'ancoraggio dato dalle radici che si accrescono in queste due direzioni. Inoltre, si sta cercando di comprendere come sono influenzate le modalità di sviluppo dell'architettura della radice nel tempo.

Tornando alle nostre considerazioni riguardanti le modalità di sviluppo dell'apparato radicale dobbiamo constatare che l'importanza degli studi di bio-meccanica sta nell'aver dimostrato che esiste una direzionalità dello stimolo meccanico ed essa influenza l'architettura dell'apparato radicale inducendo uno sviluppo di risposta delle radici laterali (CROOK, ENNOS, 1997). Una prova di questo effetto degli stimoli ambientali è costituita dall'osservazione che specie diverse caratterizzate ognuna da un tipo di architettura radicale ottenuta da uno specifico sviluppo intrinseco, rispondono agli stessi stimoli meccanici dando architetture radicali simili (CROOK, ENNOS, 1996).

d) Interazioni tra lo sviluppo intrinseco e sviluppo di risposta nella radice

I meccanismi a livello cellulare e sub-cellulare che consentono questi adattamenti ai fattori ambientali sono però ancora largamente ignorati (KISS *et al.*, 2002) sebbene alcuni studi dimostrino che il livello ormonale di ABA (ZHANG, DAVIES, 1989; ZHANG *et al.*, 1995) in radici laterali che si trovano in micro-ambienti diversi è chiaramente diverso. Da questi studi appare chiaro che qualsiasi sia il meccanismo cellulare che porta alla realizzazione di queste alterazioni dello sviluppo intrinseco questo è mediato da variazioni di concentrazioni ormonali (WIGHTMAN, THIMANN, 1980). Anche a livello di proteine strutturali e funzionali (WESTEMBERG *et al.*, 1994) sono state verificate differenze esistenti tra radici laterali. Si potrebbe supporre quindi che differenze di architettura siano la conseguenza di azioni che toccano la regolazione biochimica della sintesi e funzionalità proteica. Infatti, di 35 proteine enzimatiche studiate nella fava, ben 13 coinvolte nel metabolismo dell'azoto e nella glicolisi (LEV, 2000) presentavano differenze di attività specifica in funzione del tipo di radice dalla quale venivano purificate.

Qualsiasi sia la via seguita dai fattori ambientali per ottenere una risposta dalla radice, gli esempi sopra citati indicano che lo "sviluppo di risposta" può influenzare l'architettura della radice (LEYSER, FITTER, 1998) tramite la regolazione della crescita delle radici laterali o tramite la regolazione dell'emissione di nuove radici laterali. È importante soffermarsi ad esaminare in dettaglio questi due tipi di risposta delle radici ai fattori ambientali. Per quanto concerne la regolazione dell'emissione delle radici laterali, attenendosi a quanto detto a riguardo del meccanismo biologico di emissione di radici laterali, la risposta agli stimoli ambientali potrebbe consistere solo nella possibilità di stimolare cellule del periciclo (e/o del parenchima del legno primario) che hanno conservato questa competenza a diventare cellule iniziali di meristemi laterali (CHARLTON, 1996; MALAMY, BENFEY, 1997b; DUBROWSKY *et al.*, 2000). BECKMAN *et al.* (2001) suggerisce che in *Arabidopsis* cellule del periciclo conservano la competenza a dare cellule iniziali del meristema laterale per periodi di tempo prolungati dopo la loro formazione. CHARLTON (1996) definisce questi meristemi laterali indotti da stimoli ambientali come "avventizi", inducendo una possibile confusione con quelli che normalmente vengono definiti allo stesso modo avventizi ma che originano dai tessuti del fusto. Per questo motivo noi preferiamo, secondo quanto suggerito da HOCHHOLDINGER *et al.* (2004), chiamare questi meristemi laterali con il termine di meristemi laterali "secondari", per distinguerli non solo da quelli avventizi originati dal fusto ma anche da quelli originati dallo sviluppo intrinseco. L'intensità delle modificazioni indotte da fattori ambientali possono essere diverse a seconda della specie (BROUDER, CASSMAN, 1994).

Per quanto riguarda il caso di fattori ambientali che

agiscono sulla modalità di crescita di singole radici, questo effetto deve avere l'obiettivo solo di adeguare la radice laterale a svolgere una funzione differente da quella per la quale era stata originariamente programmata. A questo proposito può essere esplicativo citare qualche esempio per comprendere come un cambiamento di funzione può essere richiesto ad una radice laterale lungo il corso della sua vita. In un esperimento con piantine giovani (5 anni) di pino (*Pinus pinaster* Ait) nel quale si indagava la resistenza opposta dall'apparato radicale allo sradicamento in differenti stati di sviluppo, è stato osservato che l'applicazione di sforzi meccanici laterali induceva solo il piegamento e consentiva alla pianta di tornare in posizione eretta al termine dell'applicazione della forza stessa (STOKES, 1999). In queste condizioni è evidente che lo sviluppo dell'architettura è tale in modo che il contributo essenziale all'ancoraggio sia dato dalla radice principale. Nello stesso studio l'autore mostra che le piante adulte della stessa specie fanno osservare la rottura della base del fusto quando vengono applicate degli sforzi meccanici laterali. Questa rottura sembra essere preceduta dalla rottura di radici laterali. La preliminare rottura delle radici laterali che precede la rottura del fusto indica che a questa differente età della pianta la funzione di ancoraggio è affidata non più alla radice principale bensì alle radici laterali. L'esempio del pino marittimo riportato sopra può essere esteso a diverse specie arboree nelle quali è dimostrato che in età adulta siano sempre le radici laterali a dare il contributo maggiore rispetto alla radice principale (CROOK, ENNOS, 1997).

Nel caso di adeguamenti di tipo anatomico di radici laterali preesistenti sono stati molto indagati gli eventi che portano alla produzione di legno di reazione (MATTHECK, BRELOER, 1995; NICOLL, RAY, 1996). A questo proposito, è ampiamente dimostrato in letteratura come il legno di reazione nel fusto sia frutto di una asimmetrica attività del cambio cribro-vascolare controllata dalla percezione dello stimolo gravitropico (WILSON, ARCHER, 1974; FOURNIER *et al.*, 1990). Lo stesso meccanismo sembra essere attivo nelle radici laterali (NICOLL, RAY, 1996) dopo l'induzione di segnali meccanici dovuti a forze di tensione, compressione o di rotazione (MATTHECK, BRELOER, 1995). Questo spiega perché radici legnose della stessa età possono avere spessore di legno secondario diverso a seconda della loro posizione nell'architettura complessiva dell'apparato radicale (FAYLE, 1968). Allo stesso modo si spiega anche il fatto che gli anelli cambiali del legno secondario in una radice possono cambiare spessore a seconda della distanza dal fittone (KRAUSE, ECKSTEIN, 1992).

PARTE III - ORIGINE DELLE RADICI LATERALI IN PIANTE ARBOREE

a) Necessità di individuare un nuovo meccanismo biologico di sviluppo delle radici laterali

Per quanto riguarda il caso di piante arboree in età adulta, dai dati ritrovabili in letteratura a proposito

di uno sviluppo di risposta, non emerge chiaramente quale sia il meccanismo che porta alla modificazione dell'architettura complessiva delle radici in funzione dei fattori ambientali (JACKSON, CALDWELL, 1989; COUTTS *et al.*, 1999). In particolare, poco indagato su queste piante è l'effetto di stimolo ad emettere nuove radici laterali in grado di alterare l'architettura preesistente in modo determinante.

In termini generali non è realistico pensare che, come accade per le piante erbacee di interesse agronomico (vedi quanto detto sopra), uno sviluppo di risposta di piante arboree possa essere messo in atto senza prevedere l'emissione di nuove radici laterali. A questo proposito, occorre ricordare che spesso nella letteratura sono state ipotizzate modificazioni probabili dell'architettura radicale ottenute con l'emissione di nuove radici laterali (ZHANG *et al.*, 1999; FORDE, LORENZO, 2001; HODGE, 2004). Nel caso specifico di sviluppo di risposta indotto dalla perdita dell'apice della radice principale, si fa cenno direttamente alla comparsa di "altre radici" che sostituiscono la funzione della radice la cui crescita è arrestata (HORSLEY, WILSON, 1971; PALMA, BARLOW, 1997; LYFORD, 1980; BEISSALAH *et al.*, 1988). L'adeguamento dell'apparato radicale con nuove emissioni di radici laterali diventerebbe indispensabile soprattutto in quei casi dove lo sviluppo di risposta deve prevedere un aumento sostanziale della densità radicale in corrispondenza di una zona del terreno che si è arricchita di nutrienti (FITTER, 1988; DICKMAN *et al.*, 1996; FARLEY, FITTER, 1999; ZHANG *et al.*, 1999; ZHANG, FORDE, 2000; MALAMY, RYAN, 2001; referenze in HODGE, 2004). Infatti, in queste condizioni l'adeguamento implicherebbe un sostanziale rinnovamento dell'architettura radicale prodotta precedentemente per rispondere ad altre esigenze micro-ambientali. Anche nel caso di apparati radicali (asfittici) in terreni invasi dall'acqua sembra emergere la possibilità di emissione di nuove radici (referenze in PAOLILLO, ZOBEL, 2002). Un altro esempio di modificazione dell'architettura radicale che richiede probabilmente l'emissione di nuove radici in apparati radicali complessi di piante arboree, è quello riferibile agli alberi da frutto sottoposti a ripetute potature. In questi casi, l'effetto delle continue potature sulla parte aerea della pianta sposta continuamente la direzione di scarico meccanico delle forze che agiscono sulle radici. Il conseguente adeguamento di ancoraggio meccanico sembra correlato al tipo di potatura applicata tramite una modificazione consistente e continua dell'architettura radicale (BARGIONI, 1993). Questa risposta delle piante alla potatura è difficilmente spiegabile senza ammettere l'ipotesi di nuove emissioni di radici laterali anche da radici in struttura secondaria. Infine, anche dalle ricerche dedicate agli aspetti demografici delle radici di piante arboree viene indirettamente ammessa l'esistenza di un ricambio di radici indipendentemente dalla loro struttura anatomica. In questi studi si suggerisce l'esistenza di tempi di vita media variabili tra le diverse tipologie di radici e tipi identici di radici appartenenti a specie diverse (EISSENSTAT,

YANAI, 2002; PERSSON, 2002). Sulla base dei diametri è chiaro che in questo ricambio sarebbero coinvolte anche radici che presentano una struttura secondaria legnosa (FOGEL, 1985, 1990; PUHE, 1994). Ci sono casi nei quali il turnover avrebbe un effetto stravolgente sull'architettura radicale se non fosse possibile un'emissione di nuove radici laterali anche da radici in struttura secondaria. Basti pensare a quelle piante legnose nelle quali il ricambio (ad esempio nel ciliegio) riguarda il 40% delle radici che hanno una vita media di 14 giorni (ALEXANDER, FARLEY, 1983; BLOOMFIELD *et al.*, 1996).

Ma se tutte queste considerazioni diventano una base solida per poter sostenere che anche le piante arboree in età adulta possono emettere nuove radici laterali, è pur vero che resta da chiarire qual'è il meccanismo biologico che sta alla base di questa risposta agli stimoli ambientali. Comunque, poiché nelle radici provviste di una struttura secondaria legnosa i tessuti primari non esistono più (Fig. 17) (DOLAN *et al.*, 1993) e non si formano mai meristemi laterali dormienti di tipo esogeno (equivalenti alle gemme latenti del fusto), sembrerebbe logico dedurre che l'emissione di radici laterali possa avvenire solo ed esclusivamente nelle porzioni di radici dove persiste la struttura primaria. In questo modo noi avremmo che lo sviluppo di risposta a stimoli ambientali delle piante arboree potrebbe aver luogo solo nelle porzioni più prossimali della loro architettura radicale. Questo equivarrebbe a supporre che nel caso di stimoli meccanici, il rinforzo meccanico dell'ancoraggio sarebbe ottenibile, tramite nuove emissioni di radici laterali, solo nelle zone più lontane dalla posizione della radice principale.

A questo punto sorgono delle evidenti difficoltà ad interpretare i dati osservati in natura servendosi delle attuali conoscenze di biologia vegetale. Ad esempio, è noto che le forze che tendono allo sradicamento di un albero si manifestano in zone dell'apparato radicale a forma semisferica avente al più 5-10 decimetri di diametro (STOKES, GUITARD, 1997; GARDINER, QUINE, 2000) e con l'asse centrale coincidente con il prolungamento sottoterra dell'asse del fusto (MATTHECK, BRELOER, 1995). In questa zona la stragrande maggioranza delle radici presenti ha già sviluppato una ben definita struttura secondaria legnosa e quindi esse potrebbero rispondere agli stimoli meccanici solo con fenomeni quali la formazione di legno di reazione (STOKES, GUITARD, 1997; vedi quanto detto sopra). Se le cose rimanessero così nessun grosso cambiamento delle direttrici di dispersione delle forze meccaniche sembrerebbe attuabile per l'impossibilità delle radici perenni presenti in questa zona di emettere nuove radici laterali con orientamenti diversi da quelle già esistenti. Gli studi di biomeccanica chiariscono l'importante ruolo svolto dalla presenza di radici legnose di diametro piccolo nella zona di stabilizzazione dell'ancoraggio di un albero (STOKES, GUITARD, 1997). Infatti, alle radici legnose di piccolo diametro viene affidato un ruolo importante quando devono essere dissipate forze di tensione piuttosto che di compressione (WATSON *et*

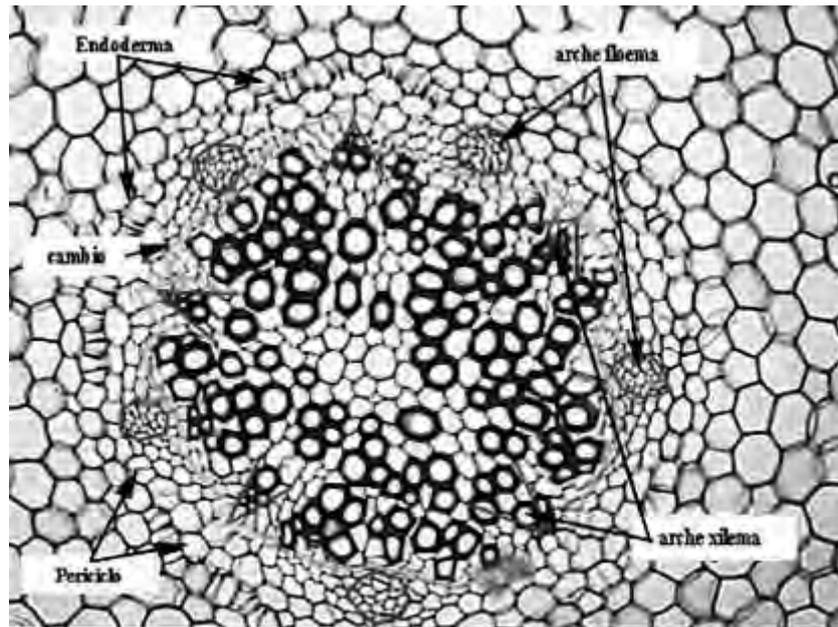


Fig. 17

Passaggio dalla struttura primaria alla struttura secondaria in una radice - Nella sezione trasversale di questa radice si nota l'organizzazione interna dei tessuti mentre si sta realizzando il passaggio da una struttura primaria ad una struttura secondaria. A questo riguardo si nota come la linea che descrive la posizione del cambio cribro-vascolare ha già separato le arche legnose da quelle liberiane. Il cambio stesso si forma internamente alla posizione del periciclo che trovandosi esternamente si perderà durante la costruzione del libro secondario. I tessuti del periderma saranno costruiti dal cambio subero-fellodermico che si genererà dalle cellule parenchimatiche del libro secondario.

al., 1999). Questo fatto suggerisce allora che in quella zona di ancoraggio è necessario che ci possa essere sempre la presenza di radici legnose di piccolo diametro. Inoltre, nel caso di cambiamento delle direttrici delle forze meccaniche (si pensi al cambiamento di direzione del vento) nella zona di ancoraggio dovrebbe essere possibile variare il numero di radici legnose di piccolo diametro, piuttosto che realizzare un adeguamento strutturale (legno di reazione) di quelle radici più grosse perenni già esistenti. Gli autori di questi studi osservano spesso in relazione a cambiamenti di carico meccanico un aumento, in questa zona di ancoraggio, del numero di ramificazioni delle radici (referenze in GARDINER, QUINE, 2000). Questo fatto presuppone ovviamente che in una zona dell'apparato radicale caratterizzato da radici a struttura secondaria ci possa essere l'emissione di nuove radici laterali.

Questo esempio, riferito al fattore meccanico, mette in chiara evidenza come le attuali conoscenze degli eventi biologici che regolano l'emissione di radici laterali non soddisfano pienamente tutte le osservazioni di campo riferibili alle piante arboree. Questo fatto ci ha indotto ad ipotizzare che possa esserci anche l'emissione di radici laterali in zone della radice "madre" dove è già presente e sviluppata una struttura secondaria. Un'ipotesi di questo tipo era già stata avanzata in letteratura limitatamente all'emissione di radici fini con prevalente funzione di assorbimento e non riferita a piante arboree (PAOLILLO,

ZOBEL, 2002). L'attendibilità di questa ipotesi deve fondarsi necessariamente su due presupposti: a) una credibile dimostrazione della comparsa di nuove radici laterali in zone della radice a struttura secondaria; b) l'individuazione di un tessuto della struttura secondaria della radice in grado di fornire le cellule iniziali necessarie per organizzare nuovi meristemi laterali.

b) Emissione di radici laterali e formazione dei meristemi laterali in zone a struttura secondaria

Per indagare su questa ipotesi abbiamo programmato una serie di esperimenti diversificati.

A riguardo della dimostrazione che radici laterali vengono emesse anche in zone di struttura secondaria, abbiamo utilizzato piantine di due specie arboree (*Quercus cerris* e *Fraxinus ornus*) cresciute in vivaio per due anni. Dopo aver amputato la radice principale in una zona dove erano già visibili due annualità di legno secondario, abbiamo provveduto ad eliminare anche tutte le radici laterali amputandole nettamente nella zona di connessione con la radice principale. Le piantine così trattate sono state poi interrate nuovamente in camere di crescita e poste in serra per 6 mesi. Dopo questo periodo le piantine sono state prelevate e sono state esaminate tutte le nuove radici laterali di 1° ordine emesse lungo l'asse della radice principale. Le nuove radici laterali osservate corrispondevano essenzialmente a tre tipologie: a) radici laterali emesse a ridosso della zona di ampu-

tazione della radice principale; b) radici laterali emesse in corrispondenza delle zone (sotto la cicatrice) di amputazione di radici precedenti; c) radici laterali emesse in zone dove non esistevano precedenti radici laterali. Le radici laterali di tipo a) e b) non sono state considerate perché la loro modalità di sviluppo potrebbe essere simile a quella riportata in letteratura a proposito della formazione di radici avventizie emesse da altre radici (referenze in PAOLILLO, ZOBEL, 2002) o emesse da porzioni del fusto sia in condizioni naturali (talee) sia durante l'organogenesi in vitro (callo) (ALTAMURA, 1996; FAIVRE-RAMPANT *et al.*, 2003). Le radici di tipo c) sono state invece considerate per ulteriori indagini. Poiché su queste radici era presente una spessa corteccia, non è stato possibile l'utilizzo di metodi quali la "chiarificazione" dei tessuti che rende trasparente la radice per l'individuazione "in vivo" del punto di formazione dei nuovi meristemi laterali. In alternativa, sono state fatte delle sezioni trasversali della radice principale e queste sono state colorate ed osservate al microscopio (Fig. 18). L'analisi dei preparati anatomici ha suggerito che le nuove radici laterali si potrebbero formare a partire dalla zona del cambio cribro-vascolare in corrispondenza di un grosso raggio midollare (raggio midollare primario). Questa posizione del punto di origine delle radici laterali potrebbe essere funzionale per consentire un facile raccordo tra gli elementi vascolari della radice madre con quelli della nuova radice laterale in formazione.

Un esperimento simile è stato condotto in campo anche con piantine di *Quercus cerris*, *Quercus pubescens*, e *Fraxinus ornus* che non erano state sottoposte ad alcun tipo di amputazione di radice laterale o della radice principale. In questo caso le operazioni

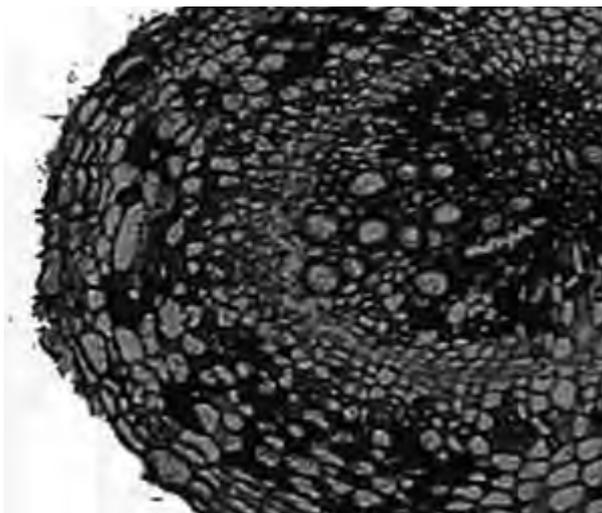


Fig. 18

Sezione trasversale di una radice in struttura secondaria - Dalla sezione trasversale della radice rappresentata in questa figura si intravede la presenza di una considerevole porzione di legno secondario. Non si riconosce più la struttura primaria e sono stati persi i tessuti primari quali il periciclo e l'endoderma.

di trapianto hanno evidentemente provocato il turnover di alcune radici, in particolare quelle più sottili. Dopo la seconda escavazione lungo l'asse del fitto-ne era osservabile un numero enorme di nuove radici laterali in zone di struttura secondaria. Queste nuove emissioni non coincidevano affatto con la posizione delle radici laterali già esistenti dopo il primo espianto. I risultati ottenuti da questo tipo di esperimento hanno riconfermato la possibilità che nuove radici possono essere emesse in zone a struttura secondaria dove non ci sono state amputazioni o cadute spontanee di radici preesistenti (Fig. 19).

Un approccio sperimentale completamente differente è stato realizzato con piantine di *Spartium junceum* L. lasciate crescere per 4 mesi in serra. Ad intervalli regolari sono state prelevate delle piantine e l'apparato radicale è stato scavato con cura per non danneggiare nessuna delle radici laterali presenti. La radice principale di ogni piantina è stata suddivisa in segmenti di 1 centimetro di lunghezza ed il numero di radici laterali comprese tra questi segmenti è stata calcolata. I risultati di questo esperimento confermano che durante il passaggio dal 3° e 4° mese di sviluppo sono state osservate emissioni di nuove radici laterali lungo l'asse della radice principale. Queste emissioni sono state osservate non solo sulle nuove parti di radice ottenute dall'allungamento della radice principale, ma anche sui segmenti di radice prin-

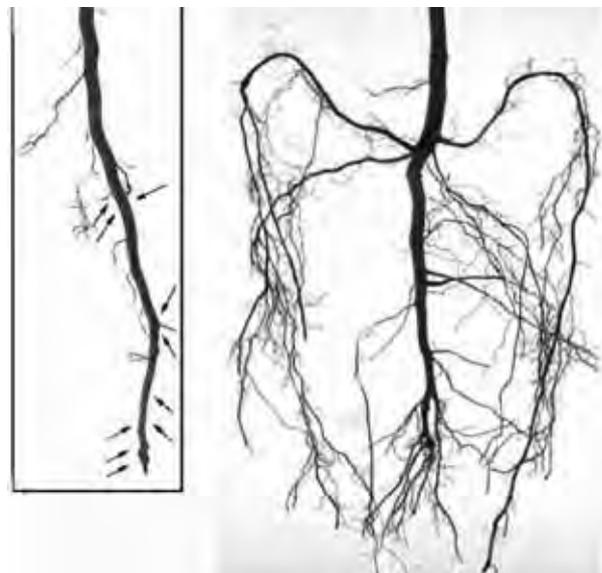


Fig. 19

Radice di *Fraxinus ornus* L. prima e dopo il trapianto - Il riquadro mostra la radice principale di due anni di una giovane piantina di *Fraxinus ornus* L. prima del trapianto in campo. Le frecce indicano le parti della radice principale dove compariranno, dopo il trapianto, le radici laterali. La figura di destra mostra l'apparato radicale della stessa piantina dopo l'escavazione, con le radici laterali che sono state costruite nelle zone indicate dalle frecce lungo la radice principale. In tutte queste posizioni la radice principale era caratterizzata internamente da una struttura anatomica chiaramente di tipo secondario.

cipale più distali rispetto all'apice. In queste zone di nuove emissioni l'osservazione al microscopio ha confermato l'assenza del periciclo e la presenza di una chiara struttura secondaria già a partire dal 2° mese di sviluppo. Questo tipo di indagine anatomica sulle sezioni trasversali della radice principale di questa pianta è stata ripetuta anche ad uno stadio di sviluppo più avanzato (2 anni). Nella Fig. 20 si osserva chiaramente una radice laterale che si collega bene con la sua struttura secondaria in un punto molto avanzato del legno secondario della radice madre. Il fatto che in questa figura l'asse di simmetria radiale del legno secondario della radice laterale coincida con la posizione dei raggi midollari del legno secondario della radice madre, avvalorava l'ipotesi che il meristema laterale che ha dato origine a questa radice laterale possa essere stato formato a partire da cellule iniziali dei raggi midollari del cambio cribro vascolare.

Dai dati di questi esperimenti emergeva complessivamente che una nuova radice laterale poteva essere formata anche in zone di radici a struttura secondaria. Inoltre, le sezioni anatomiche indicavano la zona del cambio cribro-vascolare come la zona di probabile inizio della formazione del meristema laterale. In particolare, abbiamo cominciato a concentrare la nostra attenzione sulla possibilità che un meristema laterale possa partire da cellule iniziali dei raggi midollari del cambio cribro vascolare. L'asse longitudinale delle nuove radici emesse sembrava a volte coincidere con la posizione di grossi raggi midollari. Questa ipotesi è suggestiva e, se fosse confermata, attribuirebbe un nuovo ruolo funzionale alle cellule iniziali dei raggi midollari nelle radici a struttura secondaria. Il coinvolgimento delle cellule iniziali dei raggi midollari da noi sostenuto in questa ipotesi trova supporto in alcuni dati che sono già presenti in



Fig. 20

Connessione di una radice laterale con la radice principale in struttura secondaria - La radice principale in struttura secondaria di una pianta di *Fraxinus ornus* L. è stata tagliata trasversalmente in corrispondenza di una radice laterale. Si nota chiaramente come questa radice laterale sia stata emessa a partire da una posizione dove era già presente una considerevole quantità di legno secondario.

letteratura e che è necessario qui riassumere brevemente.

Ad esempio, BARLOW (2002) suggerisce l'esistenza di un elevato numero di somiglianze (ma anche un numero elevato di differenze!) tra come vengono reclutate le cellule che diventano cellule iniziali del cambio cribro-vascolare e come vengono reclutate le cellule che diventano iniziali di un meristema laterale. Ovviamente questo autore confronta rispettivamente le cellule parenchimatice presenti nel cilindro centrale della radice in struttura primaria con le cellule del periciclo. In entrambi i casi, l'autore osserva che il reclutamento di queste cellule iniziali avviene con l'induzione a dare divisioni tali da produrre una crescita di tessuti polarizzata in direzione perpendicolare (radiale) rispetto all'asse principale della radice madre dalla quale le cellule iniziali stesse derivano. Nel caso della formazione dell'anello cambiale, inizialmente vengono reclutate le cellule parenchimatice che si trovano tra due isole di proto-xilema consecutive e poi quelle parenchimatice del periciclo che sono di fronte alle arche proto-xilematiche. Queste ultime sono le stesse cellule che sono normalmente reclutate nello "sviluppo intrinseco" per diventare iniziali del meristema laterale e che, nel caso vengano coinvolte nella formazione del cambio, daranno invece origine alle cellule iniziali dei raggi midollari (LOOMIS, TORREY, 1964; TORREY, LOOMIS, 1967). Questa particolare somiglianza tra le modalità di divisione delle cellule iniziali dei raggi midollari e le cellule del periciclo che diventano cellule iniziali dei meristemi laterali secondari è riproposta anche da altri autori in riferimento a specie legnose (CASERO *et al.*, 1993; LLORET, CASERO, 2002). Poiché secondo i nostri dati sarebbero proprio le cellule iniziali dei raggi midollari a poter diventare iniziali dei meristemi laterali nei tessuti secondari della radice, per convalidare la nostra ipotesi occorrerebbe soltanto ammettere che queste cellule iniziali dei raggi midollari, oltre alle altre specificità, abbiano anche mantenuto la loro iniziale "competenza" a formare meristemi laterali. Questa potrebbe essere riattivata solo in "risposta" a particolari stimoli ambientali. Il meccanismo di riattivazione delle cellule iniziali dei raggi midollari potrebbe essere controllato da ormoni come accade per il reclutamento di cellule iniziali per la formazione di radici laterali a partire da tessuti adulti del fusto (NORSDESTROM *et al.*, 1991; LUND *et al.*, 1996). Secondo questa nostra ipotesi lo "sviluppo di risposta" di una pianta arborea nelle radici si avverrebbe di una doppia possibile funzione delle cellule iniziali del cambio cribro-vascolare. Tralasciando quanto già detto a proposito delle cellule iniziali dei raggi midollari, occorrerebbe aggiungere che le altre cellule iniziali del cambio cribro-vascolare avrebbero il compito di rispondere a stimoli ambientali in modo differente. Esse potrebbero rispondere tramite una regolazione della loro attività mitotica come accade ad esempio nel caso di produzione di legno di reazione.

Per accreditare ulteriormente la nostra ipotesi abbiamo ritenuto necessario chiederci anche come può

essere raggiunta una direzionalità di emissione delle radici laterali. A questo scopo riteniamo che sarebbe sufficiente dimostrare che, nel caso di stimoli meccanici, il punto di applicazione delle forze meccaniche induttrici coincide esattamente con la zona dove le cellule iniziali dei raggi midollari produrranno la formazione di un meristema laterale. Questo presuppone che gli stimoli meccanici si propagano, in una sezione della struttura secondaria della radice, seguendo delle direzioni radiali. Poiché nel legno secondario le uniche strutture radiali composte da cellule vive sono i raggi midollari, si dovrebbe supporre che gli stimoli meccanici si propagano verso la zona cambiale seguendo il percorso dei raggi midollari. A questo proposito in letteratura esiste un interessante lavoro (FOURCAUD, LAC, 2003; FOURCAUD *et al.*, 2003) che dimostra, tramite un modello matematico, come variano le forze meccaniche che si scaricano sulla sezione trasversale del fusto e che sono dovute sia alla continua crescita in peso del fusto (e dei rami) e sia all'azione del vento sulla chioma. La cosa più interessante che emerge da questo lavoro è l'ipotesi che le forze meccaniche si distribuiscono nella sezione del fusto con un gradiente di intensità radiale, indipendentemente dal loro valore assoluto. Gli autori di questi lavori suggeriscono che questa modalità di distribuzione delle forze meccaniche nel fusto sia tale da giustificare matematicamente il meccanismo biologico riportato in letteratura a proposito della produzione di legno secondario di reazione nel fusto (WILSON, ARCHER, 1974; FOURNIER *et al.*, 1990). Poiché il modello matematico di distribuzione delle forze meccaniche nel fusto suppone una direzionalità radiale, noi supponiamo che anche nelle radici in struttura secondaria gli sforzi meccanici si propagano radialmente. In questo modo la direzionalità di emissione delle radici potrebbe essere in qualche modo legata alla direzionalità di propagazione dello stimolo che correrebbe lungo i raggi midollari del legno secondario.

Per dimostrare l'esistenza di una direzionalità di propagazione dello stimolo e della risposta da parte della radice, stiamo mettendo a punto un sistema sperimentale nel quale uno sforzo meccanico di tensione e di compressione viene applicato in punti particolari del fittone dove è già presente una struttura secondaria e non ci sono radici laterali preesistenti (lavoro in preparazione). I primi risultati ottenuti indicano che in alcuni casi si può ottenere, nella zona prevista, una nuova emissione di una radice laterale. L'incertezza dei risultati ottenuti fino ad ora richiede certamente il miglioramento del disegno sperimentale adottato.

Riassumendo quanto da noi ipotizzato a proposito della possibilità di emissione di meristemi laterali in zone di radice a struttura secondaria, suggeriamo che gli stimoli ambientali percepiti possano essere trasmessi dalle cellule dei raggi midollari sulle cellule del cambio cribro-vascolare. In particolare, sarebbero indotte le cellule iniziali dei raggi midollari corrispondenti. Queste cellule iniziali dei raggi midollari riattiverebbero le divisioni cellulari polarizzate in

modo tale da portare alla costruzione di un meristema laterale secondario che si accrescerà esattamente in quella determinata direzione. All'induzione di cellule iniziali farebbe seguito una serie di tappe che portano alla costruzione di una radice laterale. Queste sostanzialmente coinciderebbero con le tappe descritte sopra a proposito dello "sviluppo intrinseco" di una radice laterale. In definitiva, questo schema di sviluppo dei meristemi laterali da una radice a struttura secondaria da noi proposto, sarebbe simile in tutto a quello descritto a proposito della genesi di meristemi laterali del fusto in specie del genere *Quercus* dopo ceduzione o perdita della parte aerea per incendio (CIAMPI *et al.*, 1977; PASCUAL *et al.*, 2002).

Un'interessante verifica della validità di questa ipotesi potrebbe essere ottenuta immediatamente inserendo nel modello Root-Typ anche questa nuova tipologia di emissione di radici laterali. In quel caso, se la nostra ipotesi fosse valida, il modello dovrebbe essere in grado di riprodurre in una pianta arborea sottoposta all'influenza di fattori meccanici direzionali un'architettura radicale simile a quella reale osservabile in natura.

CONCLUSIONI

Le attuali conoscenze dei meccanismi biologici che regolano lo sviluppo delle radici laterali non prevedono la loro emissione anche da porzioni di una radice "madre" in struttura secondaria contrariamente a quanto sembrerebbe emergere dalle ricerche condotte nel nostro laboratorio. Con l'ipotesi da noi avanzata circa l'esistenza di un meccanismo di sviluppo delle radici laterali a partire dalle cellule iniziali dei raggi midollari del cambio cribro-vascolare, si otterrebbe che l'architettura dell'apparato radicale di una pianta arborea diventa adeguabile alle condizioni ambientali in qualsiasi momento ed in qualsiasi punto della sua estensione.

Il bisogno di dimostrare definitivamente la validità scientifica di questa ipotesi risponde a due esigenze importanti: a) accrescere le limitate conoscenze complessive dei meccanismi biologici che governano lo sviluppo dell'apparato radicale di piante arboree; b) aprire la strada ad applicazioni pratiche di queste conoscenze (si pensi alla possibilità di applicare opportune potature delle radici) tese a rendere l'architettura radicale più funzionale all'assorbimento di acqua e soluti (ATKINSON, HOOKER, 1993; LYNCH, 1995) ed all'ancoraggio meccanico della pianta al suolo.

Ringraziamenti - Ringrazio sentitamente i miei collaboratori Prof. G.S. Scippa, il Dott. A. Di Iorio, e tutti gli studenti che hanno frequentato negli anni il mio laboratorio per svolgere la loro tesi di laurea o di dottorato su vari aspetti della biologia della radice. Il loro lavoro mi ha consentito di raccogliere le idee ed i dati necessari per formulare questa ipotesi. Un ringraziamento particolare lo dedico alla memoria del mio maestro Prof. Elio Sparsoli, per l'esempio e l'incoraggiamento che mi ha dato durante gli anni della nostra collaborazione e per avermi avviato all'af-

fascinante studio della radice. Certamente il mio lavoro sarebbe stato impossibile senza il provvidenziale ed apprezzato supporto economico che in questi anni ho ricevuto da diversi Enti Nazionali ed Internazionali. Il mio ultimo ringraziamento va a mia moglie Olga ed ai miei figli Maddalena e Giovanni che in questi anni mi hanno dato la serenità necessaria per affrontare questi studi.

LETTERATURA CITATA

- ADLER I., BARABE D., JEAN R.V., 1997 - *A history of the study of phyllotaxis*. Ann. Bot., 80: 231-244.
- AESCHBACHER R.A., SCHIEFELBEIN J.W., BENFEY P.N., 1994 - *The genetic and molecular basis of root development*. Annual Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 45: 25-45.
- ALEXANDER I.J., FARLEY R.I., 1983 - *Effect of N fertilization on populations of fine roots and mycorrhizas in spruce humus*. Plant Soil, 71: 49-53.
- ALGEO T.J., SCHECKLER S.E., 1998 - *Terrestrial-marine teleconnection in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci., 353: 113-130.
- ALTAMURA M.M., 1996 - *Root histogenesis in herbaceous and woody explants cultured in vitro. A critical review*. Agronomie, 16: 589-602.
- ATKINSON D., HOOKER J., 1993 - *Using roots in sustainable agriculture*. Chem. Ind., 4: 14-17.
- BALESTRINI S., VARTANIAN N., 1983 - *Rhizogenic activity during water stress-induced senescence in Brassica napus var. oleifera*. Physiol. Plant., 21: 269-277.
- BARGIONI G., 1993 - *L'inclinazione del fusto dell'albero e la localizzazione delle radici nel terreno*. Atti Mem. Acc. Agric. Sci. Lett. Verona., Ser. VI., Vol. XLIV.
- BARLOW P.W., 1994 - *The origin, diversity and biology of shoot-borne roots*. In: ORMROD J.C., FRANCIS D. (Eds), *Molecular and Cell Biology of the Plant Cell Cycle*: 179-199. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- , 2002 - *Cellular patterning in root meristems*. In: WAISEL Y et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 49-82. Marcel Dekker Inc., New York.
- BARLOW P.W., ADAM J.S., 1988 - *The position and growth of lateral roots on cultured root axes of tomato, Lycopersicon esculentum (Solanaceae)*. Plant System. Evol., 158: 141-154.
- BECK C.B., 1967 - *Eddya sullivanensis, gen. Et sp. Nov., a plant of gymnospermic morphology from Upper Devonian of New York*. Paleontographica, B121: 1-21.
- BECKMANN T., BURSSSENS S., INZÉ D., 2001 - *The pericycle in Arabidopsis*. J. Exp. Bot., 52: 403-411.
- BEEMSTER G.T.S., BASKIN T.I., 1998 - *Analysis of cell division and elongation underlying the developmental acceleration of root growth in Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol., 116: 1515-1526.
- BEISSALAH Y., AMIN T., EL HAJZEIN B., NEVILLE P., 1988 - *Formation des racines de regeneration chez Quercus ilex L.* Bull. Soc. Bot. Fr., 4/5: 333-342.
- BELL G., LECHOWICZ M.J., 1994 - *Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it*. In: CALDWELL M.M., PEARCY R.W. (Eds), *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*: 391-414. Acad. Press, New York.
- BELL, D.L., SULTAN S.E., 1999 - *Dynamic phenotypic plasticity for root growth in Polygonum: A comparative study*. Amer. J. Bot., 86: 807-819.
- BERNSTEIN N., KAFKAFI U., 2002 - *Root growth under salinity stress*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 787-805. Marcel Dekker Inc., New York.
- BERTA G., FUSCONI A., TROTTA A., 1993 - *VA mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems*. Env. Exp. Bot., 33: 159-173.
- BERTA G., TROTTA A., FUSCONI A., HOOKER J.E., MUNRO M., ATKINSON D., GIOVANETTI M., MORINI S., FORTUNA P., TISSERANT B., GIANINAZZI-PEARSON V., GIANINAZZI S., 1995 - *Arbuscular mycorrhizal induced changes to plant growth and root system morphology in Prunus cerasifera*. Tree Physiol., 15: 281-293.
- BERTELS C., RUTHER P., KAHLE H., BRECKLE S.W., 1989 - *Die Entwicklung des wurzelsystems von buchenkeimlingen bei cadmium- und kobaltierter cadmium/blei-belastung*. Ver. Ges. Okol., 18: 222-229.
- BLAKELY L.M., DURHAM M., EVANS T.A., BLAKELY R.M., 1982 - *Experimental studies on lateral root formation in radish seedlings roots. I. General methods developmental stages and spontaneous formation of laterals*. Bot. Gaz., 143: 341-352.
- BLAKELY, L.M., EVANS T.A., 1979 - *Cell dynamics studies on the pericycle of radish seedling roots*. Plant Sci. Letters, 14: 79-83.
- BLASCHKE H., 1977 - *Der Einfluß überhohter kupferversorgung auf einjährige kulturpflanzen und deren wurzelentwicklung*. Z. Acker. Pflanzenb., 144: 222-229.
- BLOOMFIELD J., VOGT K., WARGE P.M., 1996 - *Tree root turnover and senescence*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), 2nd edn., *Plant roots: The Hidden Half*: 381-383. Marcel Dekker Inc., New York.
- BONFANTE P., PERETTO R., 1993 - *Cell-wall separation during the outgrowth of lateral roots in Allium porum L.* Acta Bot. Neerl., 42: 187-197.
- BRECKLE S.W., 1997 - *Ecotoxicology of trace metals in forest ecosystems*. In: ADRIANO D.C. et al. (Eds), *Biogeochemistry of Trace Metals*: 357-379. Nothwood, UK.: Science Reviews.
- BROUDER S.M., CASSMAN K.G., 1994 - *Cotton root and shoot responses to localized supply of nitrate, phosphate and potassium: split-pot studies with nutrient solution and vermiculites soil*. Plant Soil, 161: 179-193.
- CADIZ N.M., DAVIES M.S., 1997 - *Effects of cadmium, lead, and zinc on root meristem, root hair formation, xylogenesis and development of lateral root primordia in Ocimum sanctum L. and Festuca rubra L. cv. Merlin*. In: ALTMAN A., WAISEL Y. (Eds), *Biology of Root Formation and Development*: 275-276. Plenum Press, New York.
- CALDWELL M.M., 1994 - *Exploiting nutrients in fertile soil microsites*. In: CALDWELL M.M., PEARCY R.W. (Eds), *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*: 325-348. Academic Press, San Diego, California, USA.
- CANNON W.A., 1949 - *A tentative classification of root systems*. Ecology, 30: 452-458.
- CASERO P.J., CASMIRO I., RODRIGUEZ-GALLARDO L., MARTÍN-PARTIDO G., LLORET P.G., 1993 - *Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in adventitious roots of Allium cepa*. Protoplasma, 176: 138-144.
- CASMIRO I., BECKMAN T., GRAHAM N., BHALERAO R., ZHANG H., CASERO P., SANDBERG G., BENNETT M.J., 2003 - *Disecting Arabidopsis lateral root development*. Trends in Plant Sci., 8: 165-171.
- CASSON S.A., LINDSEY K., 2003 - *Genes and signalling in root development*. New Phytol., 158: 11-38.
- CELENZA J.L., GRISAFI P.L., FINK G.R., 1995 - *A pathway for lateral root formation in Arabidopsis thaliana*. Genes and Developm., 9: 2131-2142.

- CHARLTON W.A., 1975 - *Distribution of lateral roots and pattern of lateral initiation in Pontederia cordata* L. Bot. Gaz., 136: 225-235.
- , 1982 - *Distribution of lateral root primordia in root tips Musa acuminata Colla*. Ann. Bot., 49: 509-520.
- , 1991 - *Lateral root initiation*. In: ALTMAN R., WAISEL Y. (Eds), *Biology of Root Formation and Development*: 103-109. Plenum Press, New York.
- , 1996 - *Lateral root initiation*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), 2nd edn., *Plant roots: The Hidden Half*: 149-173. Marcel Dekker Inc., New York.
- CHENG J.-C., SEELEY K.S., SUNG Z.R., 1995 - *rml1 and RML2, Arabidopsis genes required for cell proliferation at the root tip*. Plant Physiol., 107: 365-376.
- CHIATANTE D., DI IORIO A., SCIANDRA S., SCIPPA G.S., MAZZOLENI S., 2005 - *Effect of drought and fire on root development in Quercus pubescens Willd. and Fraxinus ornus L. seedlings*. J. Env. Exp. Bot. (in stampa).
- CHIATANTE D., DI IORIO A., SCIPPA G.S., 2005 - *Root responses of Quercus ilex L. seedlings to drought and fire*. Plant Biosystems, 138: 124-139.
- CHIATANTE D., SCIPPA G.S., DI IORIO A., SANATARO M., 2002 - *Influence of slope upon root system development*. J. Plant Growth Reg., 21: 247-260.
- CIAMPI C., DI TOMMASO P.L., MAFFUCCI C., 1977 - *Studi morfologici sui processi di rigenerazione delle ceppaie nel Gen. Quercus. I. Centri di insorgenza dei polloni*. Ann. Accad. Ital. Sci. Forest., Vol. XXVI.
- CLARK S.E., 2001 - *Cell signalling at the shoot meristem*. Nature, 2: 276-284.
- CLAUSNITZER V., HOPMANS J.W., 1994 - *Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow*. Plant Soil, 164: 299-314.
- COUTTS M.P., 1983 - *Root architecture and tree stability*. Plant Soil, 71: 171-188.
- , 1986 - *Components of tree stability in Sitka spruce on peaty gley soil*. Forestry, 59: 173-197.
- COUTTS M.P., NIELSEN C.C.N., NICOLL B.C., 1999 - *The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers*. Plant Soil, 217: 1-15.
- CRABTREE R.C., BERNTSON G.M., 1994 - *Root architectural responses of Betula lenta to spatially heterogeneous ammonium and nitrate*. Plant Soil, 158: 129-134.
- CROOK M.J., ENNOS A.R., 1996 - *The anchorage mechanics of deep-rooted larch Larix europea x L. japonica*. J. Exp. Bot., 47: 1509-1517.
- , 1997 - *The increase in anchorage with tree size of the tropical tap rooted tree Mallotus wrayi, King (Euphorbiaceae)*. In: JERONIMIDIS G., VINCENT J.F.V. (Eds), *Plant Biomechanics*. 31-36. Reading, UK: Centre for Biomimetics.
- DI DONATO R.J., ARBUCKLE E., BUKER S., SHEETS J., TOBAR J., TOTONG R., GRISAFI P., 2004 - *Arabidopsis ALFA4 encodes a nuclear-localised protein required for lateral formation*. Plant J., 37: 340-353.
- DICKMANN D.I., NGUYEN P.V., PREGITZER K.S., 1996 - *Effect of irrigation and coppicing on above-ground growth, physiology, and fine-root dynamics of two field-grown hybrid poplar clones*. Forest Ecol. Manag., 80: 163-174.
- DIGGLE A.J., 1988 - *ROOTMAP- a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems*. Plant Soil, 105: 169-178.
- DOLAN L., JANMAAT K., WILLEMSEN V., LINSTED P., POETHIG S., ROBERT K., SCHERES B., 1993 - *Cellular organisation of Arabidopsis thaliana root*. Development, 119: 71-84.
- DRAYE X., 2002 - *Consequences of root growth kinetics and vascular structure on the distribution of lateral root*. Plant Cell Environm., 25: 1463-1474.
- DRAYE X., DEVAUX B., SWENNEN R., 1999 - *Distribution of lateral primordia in root tips of Musa*. Ann. Bot., 84: 393-400.
- DREW M.C., 1975 - *Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot in barley*. New Phytol., 75: 479-490.
- DREW M.C., SACHER L.R., 1975 - *Nutrient supply and growth of the seminal root system in barley. II. Localized compensatory increases in growth of lateral roots and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system*. J. Exp. Bot., 26: 79-90.
- , 1978 - *Nutrient supply and growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increases in growth of lateral roots and in rates of phosphate uptake in response to a localised supply of phosphate*. J. Exp. Bot., 29: 435-451.
- DREW M.C., SACHER L.R., ASHLEY T.W., 1973 - *Nutrient supply and growth of the seminal root system in barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals*. J. Exp. Bot., 24: 1189-1202.
- DUBROWSKY J.G., DOERNER P.W., COLON-CARMONA A., ROST T.L., 2000 - *Pericycle cell proliferation and lateral root initiation in Arabidopsis*. Plant Physiol., 124: 1648-1657.
- DUNBABIN V., REUGEL Z.Z., DIGGLES A.J., 2004 - *Simulating form and function of root system efficiency of nitrate uptake is dependent on root system architecture and the spatial and temporal variability of nitrate supply*. Functional Ecol., 18: 204-211.
- DUROUX L., FONTAINE F., BRETON C., CHARPENTIER J.-P., DOMNAS P., JAY-ALLEMAND C., 1997 - *Histological and biochemical characterization of adventitious root formation in walnut cotyledons fragments*. In: ALTMAN R., WAISEL Y. (Eds), *Biology of Root Formation and Development*. 75-84. Plenum Press, New York.
- EAVIS B.W., 1967 - *Mechanical impedance to root growth*. Agric. Eng. Symp. Silsoe. Paper 4/F/39:1-11.
- EISSENSTAT D.M., YANAI R.D., 2002 - *Root life span, efficiency, and turnover*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: the hidden half*. 221-238. Marcel Dekker Inc., New York.
- ELICK J.M., DRIESE S.G., MORA C.I., 1998 - *Very large plant and root traces from early to Middle Devonian; implications for early terrestrial ecosystems and atmospheric pCO₂*. Geology, 26: 143-146.
- ENNOS A.R., 2000 - *The mechanics of root anchorage*. Adv. Bot. Res., 33: 133-157.
- ESAU K., 1965 - *Plant anatomy*. 2nd edn. John Wiley and Sons Inc., New York.
- ESHEL A., 1998 - *On the fractal dimensions of a root system*. Plant Cell Env., 21: 247-251.
- ESHEL A., WAISEL Y., 1997 - *Aeroponics. A search for understanding roots*. In: ALTMAN R., WAISEL Y. (Eds), *Biology of Root Formation and Development*, Plenum Press, New York.
- FAIVRE-RAMPANT O., D'ANGELI S., FALSICA G., DOMMES J., GASPAR T., ALTAMURA M.M., 2003 - *Rooting blockage in tobacco rac mutant occurs at the initiation phase, and induces diversion to xylem differentiation*. Plant Biosystems, 137: 163-174.
- FARLEY R.A., FITTER A.H., 1999 - *The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localised nutrient-rich patches*. J. Ecol., 97: 849-859.
- FAYLE D.C.F., 1968 - *Radial growth in tree roots*. Technical

- Report 9, Faculty Forestry, Univ. Toronto. Toronto, Ont.
- FERREIRA P.G.G., HEMERLY A.S., DE AMEIDA ENGLER J., VAN MONTAGU M., ENGLER G., INZÉ D., 1994 - *Developmental expression of the Arabidopsis cyclin gene cyc1At*. *Plant Cell*, 6: 1763-1774.
- FINK M., 2004 - *International Workshop on Models for Plant Growth and Control of Product Quality in Horticultural Production*. FINK M. (Ed.). Potsdam, Germany.
- FITTER A.H., 1985 - *Functional significance of root morphology and root system architecture*. In: FITTER A.H. (Ed.), *Ecological interaction in soil*. 87-108. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- , 1987 - *An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems*. *New Phytol.*, 106: 61-77.
- , 1988 - *Water relations of red clover Trifolium pratense L. as affected by VA mycorrhizal infection and phosphorus supply before and during drought*. *J. Exp. Bot.*, 39: 595-603.
- FITTER A.H., 1991 - *Characteristics and functions of root systems*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 3-25. Marcel Dekker Inc., New York.
- FITTER A.H., 2002 - *Characteristics and functions of root systems*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 15-32. Marcel Dekker Inc., New York.
- FITTER A.H., STICKLAND T.R., HARVEY M.L., WILSON G., 1991 - *Architectural analysis of plant root systems. I. Architectural correlation of exploitation efficiency*. *New Phytol.*, 118: 375-382.
- FOGEL R., 1985 - *Roots as primary producers in below-ground ecosystems*. In: FITTER A.H. et al. (Eds), *Ecological Interactions in Soils*. British Ecol. Soc., Spec. Publ. 4: 23-36. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- , 1990 - *Root turnover and production in forest trees*. *Hort Sci.*, 25: 270-273.
- FORDE B., LORENZO H., 2001 - *The nutritional control of root development*. *Plant Soil*, 232: 51-58.
- FOURCAUD T., BLAISE F., LAC P., CASTERA P., DE REFFYE P., 2003 - *Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees. II. Implementation in AMAPpara software and simulation of tree growth*. *Trees*, 17: 31-39.
- FOURCAUD T., LAC P., 2003 - *Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees. I. An incremental static finite element formulation*. *Trees*, 17: 23-30.
- FOURNIER M., BORDONNE P.A., GUITARD D., OKUYAMA T., 1990 - *Growth stress patterns in tree stems – a model assuming evolution with the tree age of maturation strains*. *Wood Sci. Technol.*, 24: 131-142.
- GARDINER B.A., QUINE C.P., 2000 - *The mechanical adaptation of trees to environmental influences*. In: SPATZ H.-C., SPECK T. (Eds), *Proceedings of the 3rd Plant Biomechanics Conference, Freiburg-Badenweiler*: 71-82. Gerog Thieme, Verlag Stuttgart, New York.
- GASPAR T., KEVERS C., HAUSMAN J-F., 1997 - *Indissociable chief factors in the inductive phase of adventitious rooting*. In: ALTMAN R., WAISEL Y. (Eds), *Biology of Root Formation and Development*: 55-63. Plenum Press, New York.
- GE Z., RUBIO G., LYNCH J.P., 2000 - *The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorous acquisition efficiency: results from a geometric simulation model*. *Plant Soil*, 218:159-171.
- GEDROC J.J., MC CONNAUGHAY K.D.M., COLEMAN J.S., 1996 - *Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both?* *Functional Ecol.*, 10: 44-50.
- GERSANI M., SACHS T., 1992 - *Development correlation between roots in heterogeneous environments*. *Plant Cell Environm.*, 15: 463-469.
- GLASS A.D.M., 2002 - *Nutrient Absorption by Plants Roots: Regulation of Uptak to Match Plant Demand*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 571-586. Marcel Dekker Inc., New York.
- GODBOLD D.L., KETTNER C., 1991 - *Lead influences root growth and mineral nutrition of Picea abies seedlings*. *J. Plant Physiol.*, 139: 95-99.
- GRAY D.H., LEISER A.J., 1982 - *Biotechnical Slope Protection and Erosion Control*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- GREEN P.B., STEELE C.S., RENNICH, S.C., 1996 - *Phyllotactic patterns: A biophysical mechanism for their origin*. *Ann. Bot.*, 77: 515-527.
- GREIG N., MAUSETH J.D., 1991 - *Structure and function of dimorphic prop roots in Piper auritum L.* *Bull. Torrey Bot. Club*, 118: 176-183.
- GRIME J.P., 1994 - *The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity*. In: CALDWELL M.M., PEARCY R.W. (Eds), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*: 255-284. Academic Press, San Diego.
- GUÉDON Y., BARTHÉLÉMY D., CABANETTES A., COURDIER F., TRICHET P., WILLM J., 2001a - *Influence de la compétition herbacée sur la croissance et l'architecture de jeunes chênes rouges d'Amérique (Quercus rubra L., Fagaceae) en plantation*. *Ann. For. Sci.*, 58: 395-410.
- GUÉDON Y., BARTHÉLÉMY D., CARAGLIO Y., COSTES E., 2001b - *Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences*. *J. Theor. Biol.*, 212: 481-520.
- GUNNING B.E.S., HARDHAM A.R., HUGHES J.E., 1978 - *Pre-prophase bands of microtubules in all categories of formative and proliferative cell division in Azolla roots*. *Planta*, 143: 145-160.
- HACKETT C., 1969 - *A study of the root system of barley. II. Relationships between root dimensions and nutrient uptake*. *New Phytol.*, 68: 1023-1030.
- HEMERLY A.S., FERREIRA P., DE ALMEIDA-ENGLER J., VAN MONTAGU M., ENGLER G., INZE D., 1993 - *cdc2a expression in Arabidopsis is linked with competence for cell division*. *Plant Cell*, 5: 1711-1723
- HENDERSON I.R., DEAN C., 2004 - *Control of Arabidopsis flowering; the chill before the bloom*. *Development*, 131: 3829-3838.
- HEURET P., GUÉDON Y., GUÉRARD N., BARTHÉLÉMY D., 2003 - *Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (Quercus rubra L. Fagaceae)*. *Ann. Bot.*, 91: 479-492.
- HIMANEM K., BOUCHERON E., VANNESTE S., DE ALMEIDA-ENGLER J., INZÉ D., BEECKMAN T., 2002 - *Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation*. *Plant Cell*, 14: 2339-2351.
- HINCHEE M.A.W., ROST T.L., 1992 - *The control of lateral root development in cultured pea seedlings. III. Spacing intervals*. *Botanica Acta*, 105: 127-131.
- HOCHOLDINGER F., WOLL K., SAUER M., DEMBINSKY D., 2004 - *Genetic dissection of root formation in maize (Zea mays) reveals root-type specific developmental programmes*. *Ann. Bot.*, 93: 359-368.
- HODGE A., 2004 - *The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients*. *New Phytol.*, 162: 9-24.
- HORSLEY S.B., WILSON B.F., 1971 - *Development of the woody portion of the root system of Betula papyfera*. *Am. J. Bot.*, 58: 141-147.
- HUO G., HILL J.P., BLANCAFLOR E.B., 2004 - *Developmental anatomy and auxin response of lateral root formation in Ceratopteris richardii*. *J. Exp. Bot.*, 55: 685-693.
- HUXLEY P., 1996 - *Biological factors affecting form and*

- function in woody-non-woody plant mixtures. In: OUG C.K., HUXLEY P. (Eds), *Tree-Crop Interactions – A physiological Approach*: 235-299. CAB International, Wellingford, UK.
- ITOH J.-H., KITANO H., MATSUOKA M., NAGATO Y., 2000 - *Shoot Organization - Genes Regulate Shoot Apical Meristem Organization and the Pattern of Leaf Primordium Initiation in Rice*. *Plant Cell*, 12: 2161–2174.
- JACKSON D., HAKE S., 1999 - *Control in phyllotaxy in maize by the abp1 gene*. *Development*, 126: 315-326.
- JACKSON R.B., CALDWELL M.M., 1989 - *Timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites of three cold-desert perennials*. *Oecologia*, 81: 149-153.
- JOURDAN C., REY H., 1997 - *Modelling and simulation on the architecture and development of the oil-palm (Elaeis guineensis Jacq) root system*. *Plant Soil*, 190: 217-233.
- JURGENS G., MAYER U., 1994 - *Arabidopsis*. In: BARD J. (Ed.), *Atlas of Development*: 7-21. Embryos. Colour. Wolfe, London.
- KAYES G. M., CLARK S.E., 1997 - *CLAVATA 2, a regulator of meristem and organ development in Arabidopsis*. *Development*, 125: 3843-3857.
- KENRICK P., 2002 - *The origin of roots*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 1-13. Marcel Dekker Inc., New York.
- KERVELLA J., PAGÈS L., GÉNARD M., 1995 - *Growth context and fate of axillary meristems of young peach trees. Influence of parent shoot growth characteristics and of emergence date*. *Ann. Bot.*, 76: 559-567.
- KISS J.Z., MILLER K.M., OGDEN L.A., ROTH K.K., 2002 - *Phototropism and gravitropism in lateral roots of "Arabidopsis"*. *Plant Cell Physiol*, 43: 35-43.
- KRAUSE C., ECKSTEIN D., 1992 - *Holz- und Wurzelwachstum an Ästen, Stamm und Wurzeln bei normaler und extremer Witterung*. In: MICHAELIS W., BAUCH J. (Eds), *Luftverunreinigungen und Waldschäden am Standort 'Postturm', Forstamt Farchau/Ratzeburg*: 215-242. GKSS-Forschungszentrum Geesthacht, GKSS 92/E/100.
- KUTSCHERA L., 1960 - *Wurzelnetze mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen*. DLG-Verlag, Frankfurt am Main, Germany.
- LANG A., THORPE M.R., 1986 - *Water potential, translocation and assimilate partitioning*. *J. Exp. Bot.*, 37: 495-503.
- LASKOWSKI M.J., WILLIAMS M.E., NUSBAUM H.C., SUSSEX I.M., 1995 - *Formation of lateral root meristem is a two-stage process*. *Development*, 121: 3303-3310.
- LEV R., 2000 - *Comparison between the physiology of taproot and lateral roots of faba bean (Vicia faba)*. PhD thesis. Tel Aviv University.
- LEYSER O., FITTER A., 1998 - *Roots are branching out in patches*. *Trends Plant Sci.*, 3: 203-204.
- LINKOR B.I., WILLIAMSON L.C., FITTER A.H., LAYSER H.M.O., 2002 - *Nitrate and phosphate availability and distribution have different effect on root system architecture of Arabidopsis*. *Plant J.*, 29: 751-760.
- LLORET P.G., CASERO P.J., 2002 - *Lateral root Initiation*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 127-156. Marcel Dekker Inc., New York.
- LLOYD C.W., 1986 - *Microtubules and the cellular morphogenesis of plants*. In: BOWDER L.W. (Ed.), *Developmental Biology. A Comprehensive Synthesis. Vol. 2. The Cellular Basis of Morphogenesis*: 31-57. Plenum Press, New York.
- LOOMIS R.S., TORREY J.G., 1964 - *Chemical control of vascular cambium initiation in isolated radish roots*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 52: 3-11.
- LUND S.T., SMITH A.G., HACKETT W.P., 1996 - *Cuttings of a tobacco mutant, rac, undergo cell divisions but do not initiate adventitious roots in response to exogenous auxin*. *Physiol. Plant.*, 97: 372-380.
- LUXOVA M., LUX A., 1981 - *The course of root differentiation from root primordia in poplar stem*. *Biol. Plant.*, 23: 401-405.
- LYFORD, W.H., 1980 - *Development of the root system of northern red oak (Quercus rubra L.)*. Harvard Forest Paper N21: 3-29.
- LYNCH J., 1995 - *Root architecture and plant productivity*. *Plant Physiol.*, 109: 7-13.
- LYNDON R.F., 1998 - *The shoot apical meristem: Growth and Development*. Cambridge University Press, Cambridge. 1-277 pp.
- MALAMY J.E., 2005 - *Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture*. *Plant Cell Environm.*, 28: 67-77.
- MALAMY J.E., BENFEY P.N., 1997a - *Organisation and cell differentiation in lateral roots of Arabidopsis thaliana*. *Development*, 124: 33-44.
- , 1997b - *Down and out in Arabidopsis: the formation of lateral roots*. *Trends Plant Sci.*, 2: 390-395.
- MALAMY J.E., RYAN K.S., 2001 - *Environmental regulation of lateral root initiation in Arabidopsis thaliana*. *Development*, 124: 33-44.
- MARRIOTT C., DALE J.E., 1977 - *Effects of time of application of nitrate and leaf shading on root growth of plants of Hordeum vulgare grown in sand and in solution culture*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 81: 377-385.
- MARTINEZ M.C., JØRGENSEN J.E., LAWTON M.A., LAMB C.J., DOERNER P.W., 1992 - *Spatial pattern of cdc2 expression in relation to meristem activity and cell proliferation during plant development*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 89: 7360-7364.
- MASLE J., 1999 - *Root impedance: sensing, signalling and physiological effects*. In: LERNER H.R. (Ed.), *Plant Responses to Environmental Stresses. From Phytohormones to genome reorganization*: 475-495. Marcel Dekker, New York.
- , 2002 - *High soil strength: mechanical forces at play on root morphogenesis and in root/shoot signalling*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 807-819. Marcel Dekker Inc., New York.
- MATTHECK C., BRELOER H., 1994 - *The Body Language of Trees*. London, Dept. of the Environment, HMSO.
- , 1995 - *Handbuch der schandenskunde von Baumen. Der baumbruch in mechanik und rechtsprechung*. Rombach Okologie.
- MAUSETH J.D., 1988 - *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc., USA.
- MCMICHAEL B.L., BURKE J.J., 2002 - *Temperature effects on root growth*. In: WAISEL Y. et al. (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 717-728. Marcel Dekker Inc., New York.
- MEDFORD, J.I., 1992 - *Vegetative apical meristems*. *Plant Cell*, 4: 1029-1039.
- NAKAZAWA M., YABE N., ICHIKAWA T., YAMAMOTO Y.Y., YOSHIZUMI T., HASUNUMA K., MATSUI M., 2001 - *DFL1, an auxin-responsive GH3 gene homologue, negatively regulates shoot cell elongation and lateral root formation, and positively regulates the light response of hypocotyls length*. *Plant J.*, 25: 213-221.
- NEUMANN G., ROMHELD V., 2002 - *Root-induced changes in the availability of nutrients in the rhizosphere*. In:

- WASEL Y. *et al.* (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 617-649. Marcel Dekker Inc., New York.
- NEWSON R.B., PARKER J.S., BARLOW P.W., 1993 - *Are lateral roots of tomato spaced by multiples of a fundamental distance?* Ann. Bot., 71: 549-557.
- NICOLL B.C., RAY D., 1996 - *Adoptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions.* Tree Physiol., 16: 891-898.
- NORDSTROM A-C., JACOBS F.A., ELIASSON L., 1991 - *Effect of exogenous indole-3-acetic acid and indole-3-butyric acid on internal levels of the respective auxins and their conjugation with aspartic acid during adventitious root formation in pea cuttings.* Plant Physiol., 96: 856-861.
- O'LOUGHLIN C.L., WATSON A.J., 1979 - *Root-wood strength deterioration in radiata pine after clearfelling.* N.Z.J. For. Sci., 9: 984-293.
- OBRUCHEVA N.V., BYSTROVA E.I., IVANOV V.B., ANTIPOVA O.V., SEREIN I.V., 1998 - *Root growth responses to lead in young maize seedlings.* Plant Soil, 200: 55-61.
- OZIER-LAFONTAINE H., LECOMPTE F., SILLON J.F., 1999 - *Fractal analysis of the root architecture of Gliricidia sepium for the spatial prediction of root branching, size, and mass. Model development and evaluation in agroforestry.* Plant Soil, 209: 167-180.
- PAGÉS L., JORDAN M.O., PICARD D., 1989 - *A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system.* Plant Soil, 119: 147-154.
- PAGÉS L., VERCAMBRE G., DRONET J-L., LECOMPTE F., COLLET C., LE BOT J., 2004 - *RootTyp: a generic model to depict and analyse the root system architecture.* Plant Soil, 258: 103-119.
- PALMA B., BARLOW P.W., 1997 - *Root system restoration following root pruning of Acacia senegal and its analysis by means of an elementary Petri net.* In: ALTMAN R., WASEL Y. (Eds), *Biology of Root Formation and Development*: 31-38. Plenum Press, New York.
- PAOLILLO D.J., ZOBEL R.W., 2002 - *The formation of adventitious roots on root axes is a widespread occurrence in field-grown dicotyledonous plants.* Am. J. Bot., 89: 1361-1372.
- PASCUAL G., MOLINAS M., VERDARGUER D., 2002 - *Comparative anatomical analysis of the cotyledonary region in three Mediterranean basin Quercus (Fagaceae).* J. Bot., 89: 383-392.
- PATE J.S., JESCHKE W.D., AYLWARD M.J., 1995 - *Hydraulic architecture and xylem structure of the dimorphic root systems of South-West Australian species of Proteaceae.* J. Exp. Bot., 46: 907-915.
- PERSSON H.A., 1983. *The distribution and productivity of fine roots in boreal forests.* Plant Soil, 71: 87-101.
- , 2002 - *Root systems of arboreal plants.* In: WASEL Y. *et al.* (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 187-204. Marcel Dekker Inc., New York.
- PETERSON R.L., PETERSON C.A., 1996 - *Ontogeny and anatomy of lateral roots. in New Root Formation.* In: JACKSON M.B. (Ed.), *Plants and cuttings*: 2-30. Martinus Nijhoff.
- PFEFFER W., 1893 - *Druck und arbeitleistung durch wachsende pflanzen.* Abh. Sachs Akad. Wiss. Leipzig, Math. Naturwiss. KL 33: 235-474.
- PIGLIUCCI M., SCHLICHTING C.D., JONES C.S., SCHWENK K., 1996 - *Developmental reaction norms: the interactions among allometry, ontogeny, and plasticity.* Plant Species Biol., 11: 69-85.
- PRUSINKIEWICZ P., LINDENMAYER A., 1996 - *The algorithmic beauty of plants.* Published by Springer-Verlag (Second edition).
- PUHE J., 1994 - *Die Wurzelentwicklung der Fichte (Picea abies L. Karst.) bei unterschiedlichen chemischen Bodenbedingungen.* Ber. Forschungszentrums Waldkosysteme Univ. Göttingen 198: 1-129.
- RAMJI M., 1975 - *Histology of growth with regard to embryos and apical meristems in some angiosperms. I. Embryogeny of Stellaria media.* Phytomorphol., 25: 131-145.
- RETALLACK G.J., 1986 - *The fossil record of soils.* In: WRIGHT V.P. (Ed.), *Paleosols: Their Recognition and Interpretation*: 1-57. Blackwell, Oxford, UK.
- RIEDACKER A., BELGRAND M., 1983 - *Morphogenese des systemes racinaires des semis et boutures de chene pedonucle.* Plant Soil, 71: 131-146.
- ROBINSON D., 1994 - *The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients.* New Phytol., 127: 635-674.
- ROTHWELL G.W., 1999 - *Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny.* Bot. Rev., 65: 188-218.
- SALISBURY F.B., ROSS C., 1969 - *Plant Physiology.* Wadsworth, Belmont, CA. P. 422.
- SATTELMACHER B., MARSCHNER H., KUHNE R., 1990 - *Effects of the temperature of rooting zone on the growth and development of roots of potato (Solanum tuberosum).* Ann. Bot., 65: 27-36.
- SCHERES B., DI LAURENZIO L., WILLEMSSEN V., HAUSER M-T., JANMAAT K., WEISBEEK P., BENFEY P.N., 1995a - *Mutations affecting the radial organisation of Arabidopsis root display specific defects throughout the embryonic axis.* Development, 121: 53-62.
- SCHERES B., DI LAURENZIO L., WILLEMSSEN V., HAUSER M., JANMAAT K., CHENG, J-C., SEELEY, K.S., SUNG, Z.R., 1995b - *rml1 and RML2, Arabidopsis genes required for cell proliferation at the root tip.* Plant Physiol., 107: 365-376.
- SCHERES B., WOLKENFELT H., WILLEMSSEN V., TERLOUW M., LAWSON E., DEAN C., WEISBEEK, P., 1994. *Embryonic origin of the Arabidopsis primary root and root meristem initials.* Development, 120: 2475-2487.
- SHANNON S., MEEKS-WAGNER D.R., 1993 - *Genetic interactions that regulate inflorescence in Arabidopsis.* Plant Cell, 5: 639-655.
- SILVA J.S., REGO F.C., MARTINS-LONCAO M.A., 2003 - *Root distribution of Mediterranean woody plants. Introducing a new empirical model.* Plant Biosystems, 137: 163-174.
- SPECK L.Y., VAN NOORDWIJK M., 1994 - *Proximal root diameters as predictors of total root system size for fractal branching models. II. Numerical model.* Plant Soil, 164: 119-128.
- SPERRY J.S., STILLER V., HACKE U.G., 2002 - *Soil Water Uptake and Water Transport Through Root Systems.* In: WASEL Y. *et al.* (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 663-681. Marcel Dekker Inc., New York.
- SPOLEN W.G., SHARP R.E., 1991 - *Spatial distribution of turgor and root growth at low water potentials.* Plant Physiol., 96: 438-443.
- SPORNE K., 1974 - *The morphology of Angiosperms.* London: Hutchinson.
- STARK J.M., 1994 - *Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales.* In: CALDWELL M.M., PEARCY R.W. (Eds), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*: 255-284. Academic Press, San Diego.
- STEEVES T.A., SUSSEX I.M., 1989 - *Patterns in plant Development.* Cambridge University Press, New York.
- STOKES A., 1999 - *Strain distribution during anchorage failure in root systems of Maritime pine (Pinus pinaster Ait.) at different ages and tree growth response to wind-*

- induced root movement. *Plant Soil*, 217: 17-27.
- , 2000 - *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function, and Physiology*. Developments in Plant and Soil Sciences No. 87. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- , 2002 - *Biomechanics of tree root anchorage*. In: WAISEL Y. *et al.* (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 175-186. Marcel Dekker Inc., New York.
- STOKES A., GUITARD D., 1997 - *Tree root response to mechanical stress*. In: ALTMAN R., WAISEL Y. (Eds), *Biology of root formation and development*: 227-236. Plenum Press, New York.
- STUBBLEFIELD S.P., ROTHWELL G.W., 1981 - *Embryogeny and reproductive biology of Bothrodendrostrobus mundus* (Lycopsida). *Am. J. Bot.*, 68: 625-634.
- SUSSEX I., KLERK N., 2001 - *The evolution of plant architecture*. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 4: 33-37.
- SUZUKI T., INAGAKI S., NAKAJIMA S., AKASHI T., OHTO M., KOBAYASHI M., SEKI M., SHINOZAKI K., KATO T., TABATA S., NAKAMURA K., MORIKAMI A., 2004 - *A novel Arabidopsis gene TONSOKU is required for proper cell arrangement in root and shoot apical meristems*. *Plant J.*, 38: 673-684.
- THALER P., PAGÉS L., 1998 - *Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture*. *Plant Soil*, 201: 307-320.
- , 1999 - *Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavorable physical conditions? A model based hypothesis*. In: STOKES A. (Ed.), *The supporting roots of trees and woody plants: form, function and physiology*: 209-218. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- TICCONI C.A., DE LA TORRE C.A., LAHNER B., SALT D.E., ABEL S., 2004 - *Arabidopsis pdr2 reveals a phosphate sensitive check point in root development*. *Plant J.*, 37: 801-814.
- TISSERANT B., GIANINAZZI S., GIANINAZZI-PEARSON V., 1996 - *Relationship between lateral root order, arbuscular mycorrhiza development, and the physiological state of the symbiotic fungus in Platanus acerifolia*. *Can. J. Bot.*, 74: 1947-1955.
- TONZIG S., MARRÉ E., 1965 - *Elementi di botanica*. Vol. I. Editrice Ambrosiana.
- TORREY J.G., 1996 - *Endogenous and exogenous influences on the regulation of lateral root formation*. In: JACKSON M.B. (Ed.), *New Root Formation in Plants and cuttings*: 32-66. Martinus Nijhoff.
- TORREY J.G., LOOMIS R.S., 1967 - *Auxin-cytokinin control of secondary vascular tissue formation in isolated roots of Raphanus*. *Am. J. Bot.*, 54: 1098-1106.
- TSEGAYE T., MULLINS C.E., DIGGLE A.J., 1995 - *Modelling (Pea sativum) root growth in drying soil. A comparison between observations and model predictions*. *New Phytol.*, 131: 179-189.
- VAN DE SANDE K., PAWLOWSKI K., CZAJA I., WIENEKE U., SCHELL J., SCHMIDT J., WALDEN R., MATVIENKO M., WELLINK J., VAN KAMMEN A., FRANSSSEN H., BISSELING T., 1996 - *Modification of phytohormone response by a peptide encoded by ENOD40 of legumes and a non-legume*. *Science*, 273: 370-373.
- VAN DER BERG C., WILLEMSSEN V., HENDRIKS G., WEISBEEK P., SCHERES B., 1995 - *Cell fate in the Arabidopsis root system determined by directional signaling*. *Nature*, 378: 62-65.
- VAN NOORDWIJK M., SPEK L.Y., DE WILLIGEN P., 1994 - *Proximal root diameters as predictors of total root system size for fractal branching models. I. Theory*. *Plant Soil*, 164: 107-118.
- VAN NOORDWIJK M., VAN DE GEIJN S.C., 1996 - *Root, shoot and Soil parameters required for process-oriented models of crop growth limited by water and nutrients*. *Plant Soil*, 183: 1-25.
- VERCAMBRE G., PAGÉS L., DOUSSAN C., HABIB R., 2003 - *Architectural and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach*. *Plant Soil*, 251: 1-11.
- VERDAGUER D., CASERO P.J., MOLINAS M., 2000 - *Lateral root development in a woody plant, Quercus suber L. (cork oak)*. *Can. J. Bot.*, 78: 1125-1135.
- VESK P.A., WESTOBY M., 2004 - *Funding the bud bank: a review of the costs of buds*. *Oikos*, 106: 200-208.
- VUYLSTECKER C., DEWACLE E., RAMBOUR S., 1998 - *Auxin induced lateral formation in chicory*. *Ann. Bot.*, 81: 449-454.
- WAISEL Y., 1985 - *The stimulating effect of NaCl on root growth of Rhodes grass (Chloris gayana)*. *Physiol. Plant.*, 64: 519-522.
- WAISEL Y., ESHEL A., 1991 - *Multiform behaviour of constituents of one root system*. In: WAISEL Y. *et al.* (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 39-52. Marcel Dekker Inc., New York.
- , 2002 - *Functional Diversity of Various Constituents of a Single Root System*. In: WAISEL Y. *et al.* (Eds), *Plant Roots: The Hidden Half*: 157-174. Marcel Dekker Inc., New York.
- WAISEL Y., SHAPIRA Z., 1971 - *Functions performed by roots of some submerged hydrophytes*. *Isr. J. Bot.*, 20: 69-77.
- WATSON A., PHILLIPS C., MARDEN M., 1999 - *Root strength, growth, and rates of decay: root reinforcement changes of two trees species and their contribution to slope stability*. *Plant Soil*, 217: 39-47.
- WEAVER J.E., 1958 - *Classification of root systems of forms of grassland and a consideration of their significance*. *Ecology*, 39: 393-401.
- WEST G.B., BROWN J.H., ENQUIST B.J., 1999 - *A general model for the structure and allometry of plant vascular systems*. *Nature*, 400: 664-667.
- WESTEMBERG J., ODOM W.R., GUIKEMA J.A., 1994 - *Comparative assessment of the polypeptide profiles from lateral and primary roots of Phaseolus vulgaris L.* *J. Exp. Bot.*, 269: 223-229.
- WICK S.M., 1991 - *The preprophase band*. In: LLOYD C.W. (Ed.), *The cytoskeletal Basis of Plant Growth and form*: 231-244. Academic Press, London.
- WIGHTMAN F., THIMANN, K.V., 1980 - *Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots. I. Sources of primordial-inducing substances in the primary root of pea seedlings*. *Physiol. Plant.*, 49: 13-20.
- WILCOX H., 1962a - *Growth studies of the root of incense cedar, Libocedrus decurrens. I. The origin and development of primary tissue*. *Am. J. Bot.*, 49: 221-236.
- , 1962b - *Growth studies of the root of incense cedar, Libocedrus decurrens. II. Morphological feature of the root system and growth behaviour*. *Am. J. Bot.*, 49: 237-245.
- WILDER G.J., JOHANSEN J.R., 1993 - *Comparative anatomy of absorbing roots and anchoring roots in three species of Cyclanthaceae (Monocotyledones)*. *Can. J. Bot.*, 70: 2384-2404.
- WILDY D.T., PATE J.S., 2002 - *Quantifying above- and below-ground responses of the western Australian oil malle, Eucalyptus kochii subsp. plenissima, to contrasting decapitation regimes*. *Ann. Bot.*, 90: 185-197.
- WILLIAMSON L.C., RIBRIOUX S.P.C.P., FITTER A.H., LEYSER H.M.O., 2001 - *Phosphate availability regulates root system architecture in Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 126: 875-882.

- WILSON B.F., ARCHER R.R., 1974 - *Mechanical aspects of the regulation of branch growth in Pinus strobus L.* In: BIELESKI *et al.* (Eds), *Mechanisms of regulation of plant growth*: 631-636. The Royal Society of New Zealand, Wellington.
- WOLSWINKEL P., 1985 - *Phloem unloading and turgor sensitive transport: factors involved in sink control of assimilate partitioning.* *Physiol. Plant.*, 65: 331-339.
- XIE Q., FRUGIS G., COLGAN D., CHUA N.H., 2000 - *Arabidopsis NAC1 transduces auxin signal down stream of TIR1 to promote lateral root development.* *Genes Devel.*, 14: 3024-3036.
- YANO K., YAMAUCHI A., KONO Y., 1996 - *Localized alteration in lateral root development in roots colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus.* *Mycorrhiza*, 6: 409-415.
- YORKE J.S., SAGAR G.R., 1970 - *Distribution of secondary root growth potential in the root system of Pisum sativum.* *Can. J. Bot.*, 48: 699-704..
- ZHANG H., FORDE B.G., 2000 - *Regulation of Arabidopsis root development by nitrate availability.* *J. Exp. Bot.*, 51: 51-59.
- ZHANG H., JENNINGS A., BARLOW P.W., FORDE B.G., 1999 - *Dual pathways for regulation of root branching by nitrate.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 6529-6534.
- ZHANG J., DAVIES W.J., 1989 - *Abscisic acid production in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil.* *Plant Cell Environ.*, 12: 73-81
- ZHANG N.G., YONG J.W.H., HEW C.S., ZHOU X., 1995 - *The production of cytokinins, abscisic acid and auxin by CAM orchid aerial roots.* *J. Plant Physiol.*, 147: 371-377.

AUTORE

Donato Chiatante, Dipartimento di Scienze Chimiche ed Ambientali, Università dell'Insubria, Via Valleggio 11, 22100 Como