

# Fisiologia e sviluppo vegetale

**Lincoln Taiz**

*Professor Emeritus, University of California, Santa Cruz, USA*

**Ian Max Møller**

*Professor Emeritus, Aarhus University, Denmark*

**Angus Murphy**

*Professor, University of Maryland, USA*

**Eduardo Zeiger**

*Professor Emeritus, University of California, Los Angeles, USA*

Quinta edizione italiana sulla settima  
di lingua inglese a cura di **Massimo Maffei**

**PICCIN**

Titolo originale:  
*Plant Physiology and Development*, Seventh Edition  
by Lincoln Taiz, Ian Max Møller, Angus Murphy, Eduardo Zeiger  
© 2023, 2015, 2010, 2006, 2002, 1998, 1991 Oxford University Press  
Sinauer Associates is an imprint of Oxford University Press

*Plant Physiology and Development*, Seventh Edition was originally published in English in 2023. This translation is published by arrangement with Oxford University Press. PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. is solely responsible for this translation from the original work and Oxford University Press shall have no liability for any errors, omissions or inaccuracies or ambiguities in such translation or for any losses caused by reliance thereon.

L'edizione originale in lingua inglese di *Plant Physiology and Development*, Seventh Edition è stata pubblicata nel 2023. Questa traduzione è stata pubblicata su licenza di Oxford University Press. PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. è responsabile della traduzione dell'opera originale e Oxford University Press non è responsabile per eventuali errori, omissioni, sviste o ambiguità della traduzione o per eventuali danni da essa derivanti.

Opera coperta dal diritto d'autore - Tutti i diritti sono riservati, inclusi quelli relativi a TDM (text and data mining), al training dell'intelligenza artificiale e/o di tecnologie similari.

Questo testo contiene materiale, testi ed immagini, coperto da copyright e non può essere copiato, riprodotto, distribuito, trasferito, noleggiato, licenziato o trasmesso in pubblico, venduto, prestato a terzi, in tutto o in parte, o utilizzato in alcun altro modo, compreso l'uso per TDM, training dell'intelligenza artificiale e/o tecnologie similari, o altrimenti diffuso, se non previa espressa autorizzazione dell'Editore. Qualsiasi distribuzione o fruizione non autorizzata del presente testo, così come l'alterazione delle informazioni elettroniche, costituisce una violazione dei diritti dell'Editore e dell'Autore e sarà sanzionata civilmente e penalmente secondo quanto previsto dalla L. 633/1941 e ss.mm.

Poiché le scienze biologiche sono in continua evoluzione, benché siano stati compiuti tutti gli sforzi necessari per pubblicare dati e informazioni affidabili, l'Editore non si assume alcuna responsabilità legale per eventuali errori od omissioni contenuti in questo volume. Il nome di società o prodotti commerciali può corrispondere a ragioni sociali, marchi o marchi registrati ed è utilizzato esclusivamente per l'identificazione da parte del lettore e per la spiegazione dei concetti e dei case studies senza alcun intento pubblicitario o di utilizzo in violazione alla normativa vigente.

Foto in copertina: © bagakara - Freepik.com

ISBN 978-88-299-3516-1

# Presentazione dell'edizione italiana

A circa trent'anni dalla prima edizione italiana l'Editore Piccin mi ha conferito l'incarico di continuare la traduzione del testo di *Fisiologia e sviluppo vegetale* giunto alla settima edizione inglese e alla quinta edizione italiana. Il testo è stato interamente ritradotto, adattando la quinta edizione al nuovo stile utilizzato dagli autori e al linguaggio moderno e attuale. La riorganizzazione del testo permette agli studenti che provengono da diversi percorsi didattici di affrontare i vari aspetti della fisiologia vegetale integrandoli con nozioni di base di anatomia vegetale e di approfondire i processi di accrescimento e sviluppo che sono fondamentali per comprendere i meccanismi fisiologici delle piante. La scelta di abbandonare i vecchi capitoli sugli ormoni e integrarli invece in un unico capitolo per poi riprenderli in tutto il testo consente al lettore di associare la segnalazione ormonale alla funzione e struttura delle piante, il tutto integrato da studi comparativi con diversi mutanti.

Avendo tradotto tutte le versioni finora pubblicate dagli autori ho potuto seguire come molti di voi l'evoluzione di questo testo, leader nella docenza della fisiologia vegetale, che ha insegnato a generazioni di studenti (ora alcuni di loro docenti universitari) non solo le nozioni di base sulla biologia delle piante, ma anche come guardare gli organismi fotosintetici con una visione del tutto olistica, dalle interazioni con l'ambiente abiotico e biotico alle più moderne tecniche di trasformazione genica, tutto volto alla maggior e miglior produzione vegetale. È stato un onore e un piacere poter tradurre questa ultima versione e sono certo che l'impegno dell'editore Piccin anche questa volta troverà il vostro consueto apprezzamento.

Vi auguro una buona lettura.

MASSIMO MAFFEI  
*Ordinario di Fisiologia Vegetale  
Università degli Studi di Torino*

# Prefazione

Siamo entusiasti e onorati di presentare alla comunità della biologia vegetale una nuova edizione di *Fisiologia e sviluppo vegetale*. Come nelle edizioni precedenti, il nostro obiettivo generale per la settima edizione è stato quello di fornire agli studenti una conoscenza approfondita dei principi della fisiologia e dello sviluppo vegetale, nonché una solida conoscenza dei più importanti risultati della ricerca all'avanguardia. Il nostro obiettivo con ogni edizione è quello di integrare la continuità storica e le recenti scoperte della ricerca in un insieme senza soluzione di continuità.

La settima edizione affronta anche un nuovo elemento temporale: il *futuro* della biologia vegetale. Non è più controverso affermare che la civiltà umana è diventata insostenibile. L'estrazione e la combustione di carburanti fossili, il rilascio di sottoprodotti della produzione, l'allevamento intensivo di animali e la distruzione degli ecosistemi tropicali e boreali hanno, secondo la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), prodotto il maggiore accumulo di gas serra atmosferici dal periodo caldo del Pliocene medio, 3,6 milioni di anni fa. Questo processo, iniziato durante la Rivoluzione Industriale all'inizio del XIX secolo, e che ha subito una notevole accelerazione a metà del XX secolo, ha aumentato le temperature superficiali medie di ben 1°C al di sopra della media preindustriale. Questo aumento di temperatura apparentemente piccolo si sta verificando così rapidamente che sta mettendo a dura prova la biodiversità mondiale.

Molti scienziati ritengono che ora abbiamo lasciato il clima relativamente stabile dell'epoca dell'Olocene e siamo entrati in una nuova pericolosa epoca geologica, l'Antropocene, caratterizzata dal dominio umano della biosfera e dalla perturbazione di vari cicli geochimici del sistema Terra. La terribile situazione è stata riassunta da António Guterres, Segretario generale delle Nazioni Unite, nella sua presentazione del sesto rapporto di valutazione 2022 del Gruppo intergovernativo sul cambiamento climatico (IPCC):

*La giuria ha raggiunto un verdetto. Ed è drammatico... Siamo sulla buona strada verso il disastro climatico. Grandi città sott'acqua. Ondate di caldo senza precedenti. Tempeste terrificanti. Diffuse carenze idriche. L'estinzione di un milione di specie di piante e animali. Questa non è finzione o esage-*

*razione. È ciò che la scienza ci dice sarà il risultato delle nostre attuali politiche energetiche.*

La mitigazione del cambiamento climatico, la preservazione degli ecosistemi e l'adattamento dei sistemi culturali per prevenire la fame di massa richiederanno uno sforzo interdisciplinare internazionale di enormi proporzioni, e la biologia vegetale sarà proprio al centro dell'azione. In quanto produttori primari, le piante forniscono habitat e cibo per il resto della biosfera. Sarà quindi necessaria la conoscenza dei fondamenti della fisiologia vegetale per realizzare interventi significativi negli ecosistemi chiave. Si prevede che modelli meteorologici estremi altamente variabili e mutevoli sconvolgeranno la produzione agricola globale. Lo sviluppo e l'adozione di approcci adattivi per realizzare un'agricoltura sostenibile a basso input sono ormai priorità ineludibili.

Soprattutto, le piante svolgeranno un ruolo centrale nel raggiungimento dell'obiettivo globale di zero emissioni nette di carbonio. Sin dal Grande Evento di Ossigenazione circa 2,4 miliardi di anni fa, l'attività fotosintetica di piante, alghe e cianobatteri ha regolato la temperatura del pianeta attirando e sequestrando la CO<sub>2</sub> atmosferica. Gli sforzi per ottenere una migliore efficienza fotosintetica, sequestro del carbonio e utilizzo dei nutrienti sono solo alcune delle numerose aree di ricerca in cui gli scienziati vegetali stanno già avendo un impatto. La nostra speranza è che gli studenti che studiano la fisiologia e lo sviluppo delle piante diventino contributori chiave negli sforzi volti a utilizzare la conoscenza della crescita e del funzionamento delle piante per creare nuove soluzioni per salvare il nostro pianeta.

## Organizzazione

La settima edizione di *Fisiologia e sviluppo vegetale* continua gli sforzi all'interno della comunità della biologia vegetale per integrare la fisiologia e lo sviluppo vegetale come aree di apprendimento complementari e inseparabili in un testo coerente che fornisce una comprensione completa dei processi vegetali per studenti universitari e laureati di livello superiore. Con la disponibilità di *Fondamenti di fisiologia vegetale*, un libro di testo completo e rigoroso generato dagli stessi autori e rivolto a classi universitarie con risultati che includono meno ge-

netica molecolare e biochimica, *Fisiologia e sviluppo vegetale* può concentrarsi su un pubblico studentesco in cui queste aree di competenze sono risultati di apprendimento importanti per le classi e i programmi.

Il testo è organizzato in quattro unità per fornire un supporto all'apprendimento mentre gli studenti si muovono attraverso il materiale.

- È stata implementata una nuova Unità introduttiva I in quattro capitoli, *Struttura e sistemi delle cellule vegetali*, per garantire che tutti gli studenti inizino con un punto di partenza comune. L'Unità I è inoltre organizzata in modo da consentire di utilizzare i capitoli come materiale di riferimento mentre gli studenti affrontano gli argomenti dei capitoli successivi. Questa importante ristrutturazione consente anche di modernizzare l'insegnamento dei tradizionali argomenti fisiologici introducendo all'inizio del corso la genomica, la genetica molecolare, l'editing del genoma e i concetti di base della trasduzione del segnale. Tutti e quattro i capitoli forniscono importanti informazioni sui processi e sulle strutture che sono peculiari delle piante.
- L'Unità II descrive *Trasporto e traslocazione di acqua e soluti* in un formato aggiornato che migliora la comprensione degli studenti dei principi fisiologici di base.
- L'Unità III descrive *Biochimica e metabolismo* per fornire agli studenti una chiara comprensione di questi processi nelle piante. L'ultimo capitolo di questa sezione (Capitolo 15: *Stress abiotico*) descrive le risposte allo stress in un contesto che integra gli argomenti appresi nei capitoli precedenti per migliorare la comprensione generale prima di procedere allo studio dettagliato dei processi di sviluppo.
- L'Unità IV si concentra su *Accrescimento e sviluppo* delle piante. Questa unità accompagna il lettore attraverso le fasi dello sviluppo delle piante e culmina con un capitolo finale integrativo (Capitolo 24) che descrive le interazioni biotiche.

### Novità in questa edizione

- Inclusione di riquadri evidenziati che affrontano i cambiamenti climatici e argomenti di biotecnologia rilevanti per la fisiologia vegetale.
- Il Capitolo 15: *Stress abiotico* è stato proposto come strumento per assistere gli studenti nell'integrazione dei concetti appresi nelle prime tre unità del testo.
- Il tema dell'accrescimento vegetativo e dell'organogenesi viene ora affrontato in due capitoli. Capitolo 18: *Accrescimento vegetativo e organogenesi: accrescimento primario della pianta* si concentra sui meristemi e sullo sviluppo delle radici primarie,

dei germogli e delle foglie. Il Capitolo 19: *Accrescimento vegetativo e organogenesi: ramificazione e accrescimento secondario* include sezioni aggiornate che descrivono lo sviluppo dell'architettura radicale, della funzione cambiale e della ramificazione epicormica.

- Il tema dell'embriogenesi è ora affrontato nel Capitolo 22, che segue immediatamente il Capitolo 21: *Riproduzione sessuale: dai gameti ai frutti*. Questa posizione consente di insegnare la materia insieme alla fecondazione e allo sviluppo dei semi o prima del Capitolo 17: *Dormienza del seme, germinazione e formazione delle piantine*.
- Il Capitolo 24: *Interazioni biotiche* è stato riformulato per integrare meglio i concetti di sviluppo con le prime tre unità del testo. Nuovo materiale sulle risposte delle piante agli erbivori e ai patogeni è stato ampiamente incorporato nel capitolo.
- Continua a includere gli sviluppi più recenti e importanti nella scienza delle piante a un livello di complessità appropriato per le lezioni di fisiologia vegetale del terzo e quarto anno.
- I leader del settore presentano la genomica avanzata, la selezione assistita molecolare e l'ingegneria del genoma vegetale con CRISPR e strumenti simili.
- La nomenclatura conservativa per geni, prodotti genetici, mutanti e fattori epigenetici è stata standardizzata in tutto il testo.
- Alla fine di ogni capitolo sono incluse letture suggerite concise. Gli autori dei nuovi capitoli, che sono leader nei rispettivi campi, apportano un maggiore senso di pertinenza al materiale presentato.

### Ringraziamenti

Questa settima edizione di *Fisiologia e sviluppo vegetale* è davvero il prodotto degli sforzi della comunità scientifica delle piante. Innanzitutto, ringraziamo i numerosi autori di capitoli nuovi e continuativi di talento, il cui impegno per l'eccellenza nell'istruzione superiore e la fiducia nel testo li ha motivati a prendersi una pausa dai loro impegni per aggiornare e, in alcuni casi riscrivere e riorganizzare, i capitoli correlati ai loro campi di specializzazione. Inoltre, desideriamo riconoscere le centinaia di colleghi che hanno fornito competenze, informazioni e critiche al materiale presentato nel testo. L'American Society of Plant Biologists e la Society for Experimental Biology hanno fornito piattaforme di discussione e sensibilizzazione per questo progetto, per il quale siamo grati. Inoltre, desideriamo ringraziare in particolare la Dott.ssa Wendy Peer per il suo contributo allo sviluppo complessivo della settima edizione.

Infine, desideriamo esprimere la nostra gratitudine all'intero team di produzione della Oxford University Press/Sinauer Associates per tutto il loro incoraggiamento e guida durante il lungo processo di organizzazione, scrittura e produzione della settima edizione: Joan Kalkut, il nostro editore, ha fornito una leadership costante in tutto; Linnea Duley, la nostra redattrice di produzione, ha guidato ogni capitolo attraverso la fase di produzione dall'inizio alla fine; l'assistente editoriale Arthur Pero ha organizzato i file durante tutto il processo di revisione e ha gestito i nostri contratti; la Dott.ssa Laura Green ha fornito molti suggerimenti utili che hanno migliorato la logica organizzativa e la chiarezza dei capitoli; a Elizabeth Pierson, la nostra redattrice, gran parte del merito per la coerenza e la chiarezza dello stile di scrittura in tutto il testo; Donna DiCarlo e Meg Clark, specialisti della produzione, hanno realizzato il nuovo design del libro e il layout delle pagine; e infine Elizabeth Morales, eccezionale illustratrice scientifica, ha dato continuità alle edi-

zioni precedenti. Ultimo, ma certamente non meno importante, desideriamo riconoscere e salutare gli enormi contributi del nostro "editor emeritus" Eduardo Zeiger alle precedenti edizioni del testo, inclusa la sua concezione originale e il formato multiautore.

IAN MAX MØLLER, *Slagelse, Danimarca*  
ANGUS MURPHY, *College Park, MD, Stati Uniti*  
LINCOLN TAIZ, *Santa Cruz, California, Stati Uniti*  
Aprile 2022

#### **CONTENUTO A COLORI ACCESSIBILE**

È stata sfruttata ogni opportunità per garantire che il contenuto del presente documento sia completamente accessibile a coloro che hanno difficoltà a percepire i colori. Fanno eccezione i casi in cui i colori forniti sono espressamente richiesti a causa dello scopo dell'illustrazione.



# Curatori e autori



**Lincoln Taiz** è professore emerito di biologia molecolare, cellulare e dello sviluppo presso l'Università della California, Santa Cruz. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Botanica presso l'Università della California, Berkeley. L'obiettivo principale della ricerca del Dr. Taiz è stato la struttura, la funzione e l'evoluzione delle H<sup>+</sup>-ATPasi vacuolari. Altri interessi di ricerca includono il trasporto e l'attività degli ormoni vegetali, le proprietà meccaniche della parete cellulare e la tossicità dei metalli pesanti. Il Dr. Taiz è anche coautore insieme a Lee Taiz di un popolare libro scientifico sulla scoperta e la negazione del sesso nelle piante, intitolato *Flora Unveiled*.

Altri interessi di ricerca includono il trasporto e l'attività degli ormoni vegetali, le proprietà meccaniche della parete cellulare e la tossicità dei metalli pesanti. Il Dr. Taiz è anche coautore insieme a Lee Taiz di un popolare libro scientifico sulla scoperta e la negazione del sesso nelle piante, intitolato *Flora Unveiled*.



**Ian Max Møller** è professore emerito di biologia molecolare e genetica presso l'Università di Aarhus, in Danimarca. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biochimica Vegetale presso l'Imperial College di Londra, Regno Unito, dopodiché ha lavorato per 20 anni presso l'Università di Lund, in Svezia, prima di tornare in Danimarca. Ha studiato i mitocondri delle piante nel corso della sua carriera e i suoi interessi attuali includono la proteomica, lo stress ossidativo e la modificazione post-traduzionale delle proteine come meccanismo di regolazione. (Capitolo 13)

Ha studiato i mitocondri delle piante nel corso della sua carriera e i suoi interessi attuali includono la proteomica, lo stress ossidativo e la modificazione post-traduzionale delle proteine come meccanismo di regolazione. (Capitolo 13)



**Angus Murphy** è professore di scienze vegetali e architettura del paesaggio presso l'Università del Maryland. Ha conseguito il dottorato di ricerca presso l'Università della California, Santa Cruz. La sua ricerca esplora il trasporto e il metabolismo degli ormoni vegetali e il loro ruolo nello sviluppo e nelle risposte ambientali. Gran parte di questa ricerca si concentra sulle funzioni dei trasportatori ATP-binding cassette e di altre proteine raggruppate in nanodomini di membrana ordinati. (Capitoli 1 e 4)

Gran parte di questa ricerca si concentra sulle funzioni dei trasportatori ATP-binding cassette e di altre proteine raggruppate in nanodomini di membrana ordinati. (Capitoli 1 e 4)

## Editor Emeritus



**Eduardo Zeiger** è professore emerito di biologia presso l'Università della California, Los Angeles. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Genetica Vegetale presso l'Università della California, Davis. I suoi interessi di ricerca includono la funzione stomatica, la trasduzione sensoriale delle risposte alla luce blu e lo studio dell'acclimatazione stomatica associata all'aumento dei raccolti.

## Autori



**Andreas Blennow** è professore di biotecnologia dell'amido presso l'Università di Copenhagen, Danimarca. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biochimica presso l'Università di Lund, Svezia. Le sue attività di ricerca spaziano dai polisaccaridi, in particolare dall'amido, alla struttura e funzionalità, al metabolismo e all'ingegneria delle colture. (Capitolo 10)



**Eduardo Blumwald** è Distinguished Professor di biologia cellulare e titolare della cattedra Will W. Lester presso il Dipartimento di scienze vegetali dell'Università della California, Davis. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Bioenergetica presso l'Università Ebraica di Gerusalemme. La sua ricerca si concentra sull'adattamento delle piante

allo stress ambientale, sulle basi cellulari/molecolari della qualità dei frutti e sull'ingegneria della fissazione dell'azoto nei cereali. (Capitolo 15)



**Federica Brandizzi** è Distinguished Professor e professore di biologia vegetale della MSU Foundation presso la Michigan State University. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biologia Cellulare e Molecolare presso l'Università di Roma, Italia. Ha proseguito la sua formazione post-dottorato presso l'Università di Oxford e la Oxford

Brookes University nel Regno Unito, lavorando sulla biologia delle endomembrane delle piante. Il focus della sua ricerca sono i meccanismi fondamentali alla base dell'identità morfologica e funzionale degli organelli della via secretoria delle piante in specie modello eudicotiledoni e monocotiledoni in crescita fisiologica e in condizioni di stress, applicando tali conoscenze per migliorare colture economicamente rilevanti. (Capitolo 1)



**Siobhan A. Braybrook** è assistente di biologia molecolare, cellulare e dello sviluppo presso l'Università della California, Los Angeles. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biologia Molecolare Vegetale presso l'Università della California, Davis. È anche membro del California Nanosystems Institute, del Molecular Biology Institute e del Center for the Study of Women presso l'UCLA. (Capitolo 2)



**John J. Browse** è professore presso l'Istituto di chimica biologica della Washington State University. Ha conseguito il dottorato di ricerca presso l'Università di Auckland, Nuova Zelanda. Gli interessi di ricerca del Dr. Browse includono la biochimica del metabolismo dei lipidi e le risposte delle piante alle basse temperature. (Capitolo 13)



**John M. Christie** è professore di fotobiologia presso l'Istituto di biologia molecolare delle cellule e dei sistemi dell'Università di Glasgow. I suoi interessi di ricerca si concentrano sull'utilizzo di diversi approcci, che vanno dal biofisico al fisiologico, per comprendere come i sistemi fotosensoriali operano per modellare la crescita e lo sviluppo

delle piante. La sua ricerca ha portato a importanti progressi nel campo della fotobiologia, inclusa l'identificazione del fotorecettore per il fototropismo a lungo ricercato e, più recentemente, dello sfuggente fotorecettore UV-B delle piante. Il suo lavoro si estende anche allo sviluppo di nuovi strumenti optogenetici per tracciare in modo non invasivo le infezioni batteriche e virali e controllare i processi neurali utilizzando la luce. (Capitolo 16)



**Asaph B. Cousins** è professore presso la Scuola di Scienze Biologiche della Washington State University. Il Dr. Cousins ha ricevuto il B.S. in Botanica presso la California State University-Chico e ha conseguito il dottorato di ricerca in biologia vegetale presso l'Arizona State University. La sua ricerca si concentra sulla determinazione

dei meccanismi biochimici e strutturali delle foglie che influenzano l'efficienza fotosintetica in diverse piante  $C_4$ , specie chiave di biocarburanti e colture  $C_4$  e nella pianta di riso  $C_3$  ingegnerizzata con tratti  $C_4$ . (Capitoli 10 e 11)



**José Feijó** è professore presso il Dipartimento di Biologia Cellulare e Genetica Molecolare dell'Università del Maryland. La sua ricerca include il lavoro sulle basi biofisiche della comunicazione cellula-cellula durante la riproduzione sessuale di muschi e angiosperme. (Capitolo 21)



**Simon Gilroy** è professore presso il Dipartimento di Botanica dell'Università del Wisconsin-Madison. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biochimica Vegetale presso l'Università di Edimburgo e ha completato la ricerca post-dottorato presso l'Università della California, Berkeley prima di assumere un incarico di facoltà presso la Pennsylvania

State University e poi passare alla sua attuale posizione in Wisconsin nel 2007. La sua ricerca si concentra sulla definizione delle reti di segnalazione utilizzate dalle piante per rispondere agli stimoli ambientali e su come le piante reagiscono alla crescita nello spazio. (Capitolo 24)



**N. Michele Holbrook** è professore presso il Dipartimento di Biologia Organismica ed Evoluzionistica dell'Università di Harvard. Ha conseguito il dottorato di ricerca nell'Università di Stanford. Il gruppo di ricerca della Dr.ssa Holbrook si concentra sulle relazioni con l'acqua e sul trasporto a lunga distanza attraverso lo xilema e il floema. (Capitoli 5 e 6)



**Roger W. Innes** è titolare della cattedra di biologia della Classe del 1954 presso l'Università dell'Indiana-Bloomington e attualmente dirige il Centro di microscopia elettronica dell'IUB. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biologia molecolare, cellulare e dello sviluppo presso l'Università del Co-



lorado-Boulder e ha completato la ricerca post-dottorato presso l'Università della California, Berkeley, dove ha contribuito a sviluppare *Arabidopsis* come sistema modello per lo studio delle interazioni molecolari pianta-microbo. È membro eletto dell'American Association for the Advancement of Science e dell'American Academy of Microbiology. (Capitolo 24)



**Alexander Jones** è Group Leader presso il Sainsbury Laboratory, Università di Cambridge, Regno Unito. Ha conseguito il dottorato di ricerca presso l'Università della California, Berkeley e ha ricevuto una formazione post-dottorato in Biologia vegetale presso la Carnegie Institution dell'Università di Stanford. Il suo interesse riguarda

il modo in cui gli ormoni vegetali coordinano le attività cellulari al servizio della fisiologia e dello sviluppo generale della pianta. Oggi, il suo gruppo progetta nuovi strumenti per rilevare e perturbare gli ormoni vegetali per mettere a fuoco le dinamiche ormonali cellulari. (Capitoli 18 e 19)



**David M. Kramer** è professore presso il Dipartimento di Biochimica e Biologia Molecolare e il Laboratorio di ricerca sulle piante MSU-DOE presso la Michigan State University. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biofisica presso l'Università dell'Illinois a Urbana-Champaign. La sua ricerca si concentra su come funziona il

meccanismo di trasduzione dell'energia della fotosintesi negli organismi viventi e su come viene influenzato dalle condizioni ambientali dinamiche. (Capitolo 9)



**June M. Kwak** è professore presso il Dipartimento di Nuova Biologia presso il DGIST in Corea del Sud. Ha conseguito il dottorato di ricerca al POSTECH, Corea del Sud. La sua ricerca si concentra sulle reti di segnalazione cellulare e sulla flessibilità dei programmi di sviluppo. (Capitolo 23)



**Pyung Ok Lim** è professore presso il Dipartimento di Nuova Biologia presso DGIST nella Repubblica di Corea. Ha conseguito il dottorato di ricerca alla Michigan State University. La sua attuale ricerca si concentra sui meccanismi di regolazione che sono alla base della senescenza delle piante e sull'interazione tra l'orologio circadiano e l'invecchiamento delle foglie. (Capitolo 23)



**Zhongchi Liu** è professore presso l'Università del Maryland, College Park. La sua ricerca si concentra sui meccanismi di sviluppo della fragola selvatica diploide *Fragaria vesca*. (Capitolo 21)



**Andreas Madlung** è professore presso il Dipartimento di Biologia dell'Università di Puget Sound. Ha conseguito un dottorato di ricerca in Biologia Molecolare e Cellulare presso l'Oregon State University. La ricerca nel suo laboratorio affronta l'influenza della struttura del genoma sullo sviluppo e l'evoluzione delle piante, nonché le risposte delle piante alla luce mediate dal fitocromo. (Capitolo 3)



**Ron Mittler** è professore presso la Divisione di Scienze e Tecnologie Vegetali e presso il Dipartimento di Chirurgia dell'Università del Missouri, Columbia. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biochimica alla Rutgers University. La sua ricerca si concentra sul metabolismo e sulla segnalazione delle specie reattive dell'ossigeno nelle cellule

vegetali e animali, sulle risposte sistemiche delle piante allo stress, sulla biologia del cancro e sulla combinazione di stress. (Capitolo 15)



**Sofía Otero** è responsabile delle prove scientifiche presso l'Ufficio di Scienza e Tecnologia del Congresso dei Deputati in Spagna. Ha conseguito il dottorato di ricerca presso l'Università Autonoma di Madrid e formazione post-dottorato presso il Laboratorio Sainsbury dell'Università di Cambridge. I suoi interessi di ricerca sono incentrati sulla scoperta

dei meccanismi che determinano l'identità cellulare nello sviluppo delle radici e sulle tecnologie omiche. Sofía è anche appassionata di educazione scientifica e ha lavorato come docente universitaria al Newnham College e assistente per la rivista *The Plant Cell*. (Capitolo 19)



**Wendy A. Peer** è professore associato di biologia vegetale ed ecologia chimica presso il Dipartimento di Scienze e Tecnologie Ambientali. Ha conseguito il dottorato di ricerca presso l'Università della California, Santa Cruz. La ricerca di Wendy Peer si concentra sulle interazioni di sviluppo, biotiche e abiotiche che influenzano l'insediamento del-

le piantine e sull'identificazione di nuove applicazioni dell'abbinamento microbico con alimenti di origine vegetale per migliorare la qualità e la nutrizione degli alimenti. (Capitolo 17)



**Yiping Qi** è professore presso il Dipartimento di Scienze Vegetali e Architettura del Paesaggio presso l'Università del Maryland, College Park. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biologia vegetale presso l'Università del Minnesota. Il suo laboratorio si occupa di ingegneria del genoma vegetale e di biologia sintetica. È interessato allo sviluppo

e al miglioramento di strumenti per la modifica del genoma delle piante, la messa a punto del trascrittoma delle piante, il rilevamento di agenti patogeni delle piante e il rilevamento degli stress ambientali. Attraverso la collaborazione con altri scienziati, il suo obiettivo a lungo termine è condurre ricerche traslazionali per la selezione e la progettazione di colture migliori per ridurre le emissioni di carbonio e garantire la sicurezza alimentare e nutrizionale globale. (Capitolo 3)



**Simona Radutoiu** è professore associato presso il Dipartimento di Biologia Molecolare e Genetica, Università di Aarhus, Danimarca. Ha un dottorato di ricerca in Fisiologia Vegetale presso l'Università di Agronomia, Bucarest, Romania. La sua ricerca si concentra sulla segnalazione nella simbiosi delle piante con i batteri che fissano l'azoto e sulla creazione del microbiota radicale. (Capitolo 14)



**Allan G. Rasmusson** è professore di fisiologia vegetale presso l'Università di Lund in Svezia. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Fisiologia vegetale presso l'Università di Lund e ha conseguito un postdoc presso l'IGF di Berlino. La sua attuale ricerca si concentra sulla biologia cellulare della biostimolazione delle piante e sul controllo redox metabolico. (Capitolo 13)



**Nidhi Rawat** è professore associato di patologia vegetale presso l'Università del Maryland. Ha conseguito il dottorato di ricerca all'Indian Institute of Technology, Roorkee. La sua ricerca identifica i geni di difesa delle piante che forniscono resistenza ai patogeni fungini. Questo lavoro comprende la delucidazione dei meccanismi di difesa

molecolare delle piante e il miglioramento delle varietà di cereali sottoposte a una maggiore pressione patogena associata al cambiamento climatico. (Capitolo 3)



**Sarah Robinson** è Group Leader presso il Sainsbury Laboratory, Università di Cambridge, Regno Unito e ricercatrice della Royal Society University. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biologia vegetale presso il John Innes Center prima di intraprendere una ricerca post-dottorato presso l'Università di Berna, in Svizzera. Il suo laboratorio

adotta un approccio interdisciplinare per comprendere lo sviluppo delle piante, con particolare attenzione al ruolo dello stress meccanico. (Capitoli 18 e 19)



**Alexander Schulz** è professore di biologia cellulare e bioimmagine presso l'Università di Copenhagen, Danimarca. Ha conseguito il dottorato di ricerca all'Università di Heidelberg, Germania. I suoi interessi di ricerca si concentrano sulla struttura, la funzione e la rigenerazione del floema delle angiosperme e delle gimnosperme, compreso il

trasporto plasmodesmico e apoplastico da e verso il floema. (Capitolo 12)



**Claus Schwechheimer** è professore di biologia dei sistemi vegetali presso l'Università tecnica di Monaco, in Germania. Ha conseguito il dottorato di ricerca all'Università dell'East Anglia nel Regno Unito. Il suo interesse è comprendere i meccanismi molecolari alla base della modalità d'azione dei fitormoni auxina e gibberellina nello sviluppo

delle piante. Il suo laboratorio attualmente studia le proteine chinasi nella regolazione dei trasportatori PIN di auxina e i fattori di trascrizione GATA nella regolazione del metabolismo primario e della crescita delle piante. Claus Schwechheimer è anche coordinatore della rete di ricerca "Meccanismi molecolari che regolano la resa e la stabilità della resa nelle piante". (Capitolo 4)



**Young Hun Song** è professore associato presso il Dipartimento di Biotecnologie Agrarie dell'Università Nazionale di Seoul, in Corea. Ha conseguito un dottorato di ricerca presso l'Università Nazionale Gyeongsang in Corea nel 2008. (Capitolo 20)

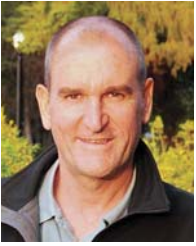


**Vijay Tiwari** è assistente di genetica delle colture di cereali presso l'Università del Maryland. Ha conseguito il dottorato di ricerca all'Indian Institute of Technology, Roorkee. Il suo focus di ricerca è sull'uso di strumenti genetici molecolari avanzati per accelerare l'identificazione e l'implementazione

di tratti genetici che migliorano i rendimenti, l'utilizzo dei nutrienti e la resilienza delle colture alimentari di cereali. (Capitolo 3)



**Yi-Fang Tsay** è un ricercatore presso l'Istituto di biologia molecolare, Accademia Sinica, Taiwan. Ha un dottorato di ricerca in Biologia presso la Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, PA, USA. La sua ricerca si concentra sul trasporto, sulla segnalazione e sull'efficienza di utilizzo dei nitrati. (Capitolo 14)



**Michael Udvardi** è professore di genomica dei legumi presso l'Università del Queensland a Brisbane, Australia. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Biochimica vegetale presso l'Università Nazionale Australiana. La sua ricerca si concentra sulla fissazione simbiotica dell'azoto nei legumi e sugli approcci genomici al miglioramento delle colture. (Capitolo 7)



**John M. Ward** è professore presso il Dipartimento di Biologia vegetale e microbica presso l'Università del Minnesota Twin Cities. Ha conseguito un dottorato di ricerca in Botanica presso l'Università del Maryland. La sua ricerca si concentra sulla funzione dei trasportatori accoppiati a protoni per metaboliti e nutrienti. (Capitoli 7 e 8)



**Dolf Weijers** è professore e cattedratico di biochimica presso l'Università di Wageningen (Paesi Bassi). La sua ricerca si concentra sulla comprensione dei principi biochimici e cellulari che regolano lo sviluppo delle piante e la sua evoluzione, in cui l'embrione di *Arabidopsis* viene spesso utilizzato come sistema modello. (Capitolo 22)



**Christopher D. Whitewoods** è Career Development Fellow presso il Sainsbury Laboratory, Università di Cambridge, Regno Unito, dove studia il modo in cui le piante si modellano in tre dimensioni. Ha conseguito il dottorato di ricerca in Plant Development presso l'Università di Cambridge. (Capitolo 18)



**Hye Ryun Woo** è professore associato presso il Dipartimento di Nuova Biologia presso DGIST nella Repubblica di Corea. Ha conseguito il dottorato di ricerca al POSTECH, Repubblica di Corea. La sua attuale ricerca è incentrata sulla comprensione dei meccanismi genetici molecolari alla base della crescita e della senescenza delle foglie. (Capitolo 23)



# Revisori

- Rick Amasino  
*University of Wisconsin*
- Tom Beeckman  
*Ghent University*
- Phillip Benfey  
*Duke University*
- Eva Benková  
*Institute of Science and  
Technology, Austria*
- Frederic Berger  
*Gregor Mendel Institute,  
Austria*
- Brad Binder  
*University of Tennessee,  
Knoxville*
- Joshua Blakeslee  
*The Ohio State University*
- Michael Blatt  
*University of Glasgow*
- Caren Chang  
*University of Maryland*
- Karen K. Christensen-Dalsgaard  
*MacEwan University*
- Gary D. Coleman  
*University of Maryland*
- Daniel Cosgrove  
*Pennsylvania State University*
- Custodio de Oliveira Nunes  
*University of Maryland*
- Annie Deslauriers  
*Université du Québec  
à Chicoutimi*
- José Díaz Varela  
*Universidade da Coruña*
- Christian Fankhauser  
*Université de Lausanne*
- Ted Farmer  
*Université de Lausanne*
- Duarte Figueiredo  
*Max Planck Institute  
for Molecular Biology,  
Potsdam*
- Henrik Flyvbjerg  
*Technical University of  
Denmark*
- Vernonica Franklin-Tong  
*University of Birmingham*
- Susheng Gan  
*Cornell University*
- Larry Griffing  
*Texas A&M University*
- Paul Guy  
*University of Otago*
- Chris Hawes  
*Oxford Brookes University*
- Rainer Hedrich  
*Universität Würzburg*
- Yrjö Helariutta  
*University of Cambridge*
- Maria Janssen  
*Enza Zaden*
- Poul Erik Jensen  
*University of Copenhagen*
- Lothar Kalmbach  
*University of Cambridge*
- Joseph Kieber  
*University of North Carolina*
- Yeh Kuo-Chen  
*Academia Sinica*
- Hans Lambers  
*The University of Western  
Australia*
- David Macherel  
*University of Angers*
- Teun Munnik  
*University of Amsterdam*
- June Nasrallah  
*Cornell University*
- Michael Broberg Palmgren  
*University of Copenhagen*
- Jarmila Pitterman  
*University of California,  
Santa Cruz*
- William Plaxton  
*Queens University*
- Subramanian Sankaranarayanan  
*Nagoya University*
- Eric Schaller  
*Dartmouth University*
- Julian Schroeder  
*University of California,  
San Diego*
- Robert Sharwood  
*Western Sydney University*
- Joe H. Sullivan  
*University of Maryland*
- Miltos Tsiantis  
*Max Planck Institute for Plant  
Breeding Research, Cologne*
- Thomas Vogelmann  
*University of Vermont*
- Olga Voronova Komarov  
*Botanical Institute,  
Russian Academy of Sciences*
- Danielle Way  
*University of Western Ontario*
- Shunyuan Xiao  
*University of Maryland*
- Viktor Žárský  
*Charles University, Prague*

# Sommario

## **UNITÀ I**    **Struttura e sistemi delle cellule vegetali**    1

- Capitolo 1    Architettura vegetale e cellulare    3
- Capitolo 2    Pareti cellulari: struttura, formazione ed espansione    47
- Capitolo 3    Struttura del genoma ed espressione genica    77
- Capitolo 4    Segnali e trasduzione del segnale    111

## **UNITÀ II**    **Trasporto e traslocazione di acqua e soluti**    163

- Capitolo 5    Acqua e cellule vegetali    165
- Capitolo 6    Bilancio idrico delle piante    183
- Capitolo 7    Nutrizione minerale    205
- Capitolo 8    Trasporto di soluti    235

## **UNITÀ III**    **Biochimica e metabolismo**    267

- Capitolo 9    Fotosintesi: le reazioni alla luce    269
- Capitolo 10    Fotosintesi: le reazioni del carbonio    305
- Capitolo 11    Fotosintesi: considerazioni fisiologiche ed ecologiche    345
- Capitolo 12    Traslocazione nel floema    371
- Capitolo 13    Respirazione e metabolismo lipidico    409
- Capitolo 14    Assimilazione di nutrienti inorganici    449
- Capitolo 15    Stress abiotico    477

## **UNITÀ IV**    **Accrescimento e sviluppo**    511

- Capitolo 16    Segnali dalla luce del sole    513
- Capitolo 17    Dormienza del seme, germinazione e formazione delle piantine    545
- Capitolo 18    Accrescimento vegetativo e organogenesi: accrescimento primario della pianta    585
- Capitolo 19    Accrescimento vegetativo e organogenesi: ramificazione e accrescimento secondario    613
- Capitolo 20    Il controllo della fioritura e dello sviluppo fiorale    639
- Capitolo 21    Riproduzione sessuale: dai gameti ai frutti    675
- Capitolo 22    Embriogenesi: l'origine dell'architettura vegetale    723
- Capitolo 23    Senescenza delle piante e morte cellulare evolutiva    747
- Capitolo 24    Interazioni biotiche    779



# Indice generale

## UNITÀ I Struttura e sistemi delle cellule vegetali 1

### ■ CAPITOLO 1

#### Architettura vegetale e cellulare 3

##### 1.1 Processi vitali delle piante: principi unificanti 4

I cicli vitali delle piante si alternano tra generazioni diploidi e aploidi 5

##### 1.2 Panoramica della struttura vegetale 7

Le cellule vegetali sono circondate da pareti cellulari rigide 7

I plasmodesmi consentono il libero movimento delle molecole tra le cellule 10

Le nuove cellule hanno origine nei tessuti in divisione definiti meristemi 10

##### 1.3 Tipi di tessuto vegetale 12

I tessuti dermici ricoprono le superfici delle piante 12

I tessuti fondamentali formano il corpo delle piante 12

I tessuti vascolari formano reti di trasporto tra le diverse parti della pianta 14

##### 1.4 Compartimenti della cellula vegetale 15

Le membrane biologiche sono doppi strati lipidici che contengono proteine 16

##### 1.5 Il nucleo 19

L'espressione genica coinvolge la trascrizione, la traduzione e l'elaborazione delle proteine 21

La modificazione post-traduzionale delle proteine determina la loro posizione, attività e longevità 23

##### 1.6 Il sistema endomembranico 23

Il reticolo endoplasmatico è una rete di membrane interne 24

I polisaccaridi della matrice della parete cellulare, le proteine secretrici e le glicoproteine vengono processate nell'apparato del Golgi 26

La membrana plasmatica ha regioni specializzate coinvolte nel riciclaggio della membrana 26

I vacuoli hanno diverse funzioni nelle cellule vegetali 28

I corpi oleosi sono organelli che immagazzinano lipidi 29

I perossisomi svolgono ruoli metabolici specializzati nelle foglie e nei semi 29

##### 1.7 Organelli semiautonomi che si dividono in modo indipendente 30

I proplastidi maturano in plastidi specializzati in diversi tessuti vegetali 32

Nelle piante terrestri la divisione di plastidi e mitocondri è indipendente dalla divisione nucleare 33

##### 1.8 Il citoscheletro vegetale 34

Il citoscheletro della pianta è costituito da microtubuli e microfilamenti 34

Nella cellula viva l'actina, la tubulina e i loro polimeri sono in costante flusso 34

I microtubuli sono cilindri dinamici 36

Le proteine motrici del citoscheletro mediano il flusso citoplasmatico e il movimento diretto degli organelli 36

##### 1.9 Regolazione del ciclo cellulare 39

Ogni fase del ciclo cellulare ha un insieme specifico di attività biochimiche e cellulari 40

Il ciclo cellulare è regolato dalle cicline e dalle chinasi dipendenti dalla ciclina 40

La mitosi e la citocinesi coinvolgono sia i microtubuli che il sistema di endomembrane 41

### ■ CAPITOLO 2

#### Pareti cellulari: struttura, formazione ed espansione 47

##### 2.1 Panoramica delle funzioni e strutture della parete cellulare vegetale 48

Le pareti delle cellule vegetali variano in struttura e funzione 48

I componenti sono differenti nelle pareti cellulari primarie e secondarie 51

Le microfibrille di cellulosa hanno una struttura ordinata e sono sintetizzate dalla membrana plasmatica 53

- I polisaccaridi della matrice vengono riversati nella parete tramite vescicole 55
- Le emicellulose sono polisaccaridi della matrice che si legano alla cellulosa 57
- Le pectine sono componenti idrofile che formano gel della parete cellulare primaria 57
- 2.2 La parete cellulare primaria è dinamica 61**
  - Le pareti cellulari primarie vengono continuamente assemblate durante la crescita cellulare 61
- 2.3 Meccanismi di espansione cellulare 62**
  - L'orientamento delle microfibrille influenza la direzionalità della crescita delle cellule con accrescimento diffuso 63
  - L'orientamento delle microfibrille cambia nel tempo nelle pareti cellulari multistrato 63
  - I microtubuli corticali influenzano l'orientamento delle microfibrille appena depositate 64
  - Molti fattori influenzano la quantità e la velocità di crescita cellulare 65
  - Il rilassamento da distensione della parete cellulare guida l'assorbimento di acqua e l'espansione cellulare 66
  - Le cellule dell'epidermide fogliare forniscono un modello per l'espansione regolata della parete cellulare 67
  - La crescita indotta dall'acidità e il rilassamento da distensione della parete sono mediati dalle espansine 67
  - I modelli di parete cellulare sono ipotesi su come i componenti molecolari si incastrino per formare una parete funzionale 69
  - Molti cambiamenti strutturali accompagnano la cessazione dell'espansione della parete 70
- 2.4 Struttura e funzione della parete cellulare secondaria 70**
  - Le pareti cellulari secondarie sono ricche di cellulosa ed emicellulosa e spesso hanno un'organizzazione gerarchica 71
  - La lignificazione trasforma l'SCW in una struttura idrofobica resistente alla decostruzione 72
- **CAPITOLO 3**
- Struttura del genoma ed espressione genica 77**
- 3.1 Organizzazione del genoma nucleare 77**
  - Il genoma nucleare è impacchettato nella cromatina 78
  - I centromeri, i telomeri e le regioni organizzatrici nucleolari contengono sequenze ripetitive 78
  - I trasposoni sono sequenze mobili all'interno del genoma 79
  - Nel nucleo interfascico l'organizzazione cromosomica non è casuale 80
  - La meiosi dimezza il numero di cromosomi e consente la ricombinazione degli alleli 81
  - I poliploidi contengono più copie dell'intero genoma 83
- 3.2 Genomi citoplasmatici vegetali: mitocondri e plastidi 84**
- 3.3 Regolazione trascrizionale dell'espressione genica nucleare 86**
  - L'RNA polimerasi II si lega alla regione del promotore della maggior parte dei geni codificanti proteine 86
  - Le sequenze nucleotidiche conservate segnalano la fine della trascrizione e la poliadenilazione 89
  - Le modificazioni epigenetiche aiutano a determinare l'attività genica 89
- 3.4 Regolazione posttrascrizionale dell'espressione genica nucleare 91**
  - Tutte le molecole di RNA sono soggette a decadimento 91
  - Gli RNA non codificanti regolano l'attività dell'mRNA attraverso la via dell'RNA di interferenza (RNAi) 91
- 3.5 Strumenti per lo studio della funzione genica 96**
  - L'analisi dei mutanti può aiutare a chiarire la funzione del gene 96
  - Le tecniche molecolari possono misurare l'attività dei geni 98
  - Le fusioni geniche possono creare geni reporter 99
- 3.6 Modificazione genetica delle piante 99**
- 3.7 Modifica dei genomi (genome editing) delle piante 101**
  - Le nucleasi sequenza-specifiche inducono mutazioni mirate 101
  - L'editing genetico può portare a una precisa sostituzione del gene 103
  - La modifica delle basi può essere utilizzata come alternativa alla riparazione diretta dall'omologia 104
  - Il prime editing utilizza un modello di riparazione dell'RNA e la trascrizione inversa 105
- 3.8 Ingegnerizzazione delle piante coltivate 106**
  - I transgeni possono conferire resistenza agli erbicidi o ai parassiti delle piante 106
  - L'ingegneria genetica delle piante rimane controversa 107

## ■ CAPITOLO 4

### Segnali e trasduzione del segnale 111

#### 4.1 Aspetti temporali e spaziali della segnalazione 112

#### 4.2 Percezione e amplificazione del segnale 113

I recettori si trovano in tutta la cellula e sono conservati in tutti i regni 114

I segnali per regolare le molecole bersaglio devono essere amplificati a livello intracellulare 115

Le MAP chinasi conservate evolutivamente amplificano i segnali cellulari 115

Le chinasi conservate evolutivamente regolano lo sviluppo plastico e programmato delle piante 116

I segnali extracellulari sono percepiti e trasmessi da chinasi simili a recettori 116

Le fosfatasi sono l'“interruttore di spegnimento” della fosforilazione proteica 117

Altre modifiche proteiche possono riconfigurare i processi cellulari 118

Il  $Ca^{2+}$  è il secondo messaggero più presente nelle piante e in altri eucarioti 118

I cambiamenti di pH nel citosol o nella parete cellulare possono fungere da secondi messaggeri per le risposte ormonali e allo stress 118

Le specie reattive dell'ossigeno agiscono come secondi messaggeri mediando segnali sia ambientali che di sviluppo 120

Le molecole lipidiche di segnalazione agiscono come secondi messaggeri che regolano una varietà di processi cellulari 120

#### 4.3 Ormoni e sviluppo delle piante 122

L'auxina è stata scoperta nei primi studi sulla flessione del coleotile durante il fototropismo 124

Le gibberelline promuovono la crescita del fusto e sono state scoperte in relazione alla “malattia della pianta sciocca” del riso 125

Le citochinine sono state scoperte come fattori che promuovono la divisione cellulare negli esperimenti di coltura di tessuti 126

L'etilene è un ormone gassoso che favorisce la maturazione dei frutti e di altri processi di sviluppo 126

L'acido abscissico regola la maturazione dei semi e la chiusura degli stomi in risposta allo stress idrico 126

I brassinosteroidi regolano la fotomorfogenesi, la germinazione e altri processi di sviluppo 127

Gli strigolattoni sopprimono la ramificazione e promuovono le interazioni della rizosfera 128

#### 4.4 Metabolismo e omeostasi dei fitormoni 128

L'indol-3-piruvato è l'intermedio primario nella biosintesi dell'auxina 129

Le gibberelline sono sintetizzate tramite l'ossidazione del diterpene ent-kaurene 131

Le citochinine sono derivati dell'adenina con catene laterali di isoprene 133

L'etilene viene sintetizzato dalla metionina tramite l'intermedio ACC 133

L'acido abscissico è sintetizzato da un intermedio carotenoide 133

I brassinosteroidi derivano dallo sterolo campesterolo 134

Gli strigolattoni sono sintetizzati dal  $\beta$ -carotene 135

#### 4.5 Movimento degli ormoni all'interno della pianta 136

La polarità delle piante è mantenuta dai flussi polari di auxina 138

Il trasporto dell'auxina è regolato da molteplici meccanismi 142

#### 4.6 Vie di segnalazione ormonale 143

Le vie di trasduzione del segnale di citochinina ed etilene derivano dal sistema di regolazione batterico a due componenti 143

Le chinasi simili a recettori mediano i brassinosteroidi e alcune vie di segnalazione dell'auxina 147

I componenti principali di segnalazione dell'ABA includono fosfatasi e chinasi 150

Le vie di segnalazione degli ormoni vegetali generalmente utilizzano una regolazione negativa 151

Diversi recettori degli ormoni vegetali includono componenti del meccanismo di ubiquitinazione e mediano la segnalazione attraverso la degradazione delle proteine 151

Le piante hanno evoluto meccanismi per spegnere o attenuare le risposte di segnalazione 156

L'output di risposta cellulare a un segnale è spesso tessuto-specifico 156

Le risposte ormonali sono modulate da altre molecole endogene 158

Le piante usano la segnalazione elettrica per la comunicazione tra i tessuti 158

La regolazione incrociata consente di integrare le vie di trasduzione del segnale 159

## UNITÀ II Trasporto e traslocazione di acqua e soluti 163

### ■ CAPITOLO 5

#### Acqua e cellule vegetali 165

##### 5.1 L'acqua nella vita della pianta 165

##### 5.2 Struttura e proprietà dell'acqua 166

L'acqua è una molecola polare che forma legami idrogeno 166

L'acqua è un solvente eccellente 167

L'acqua ha proprietà termiche distintive in relazione alle sue dimensioni 167

L'acqua ha un'elevata tensione superficiale 167

L'acqua possiede una grande forza di tensione 169

##### 5.3 Diffusione e osmosi 170

La diffusione è il movimento netto di molecole tramite agitazione termica casuale 170

La diffusione è più efficace a breve distanza 171

L'osmosi descrive il movimento netto dell'acqua attraverso una barriera selettivamente permeabile 171

##### 5.4 Potenziale idrico 172

Il potenziale chimico dell'acqua rappresenta lo stato di energia libera dell'acqua 172

Tre fattori principali contribuiscono al potenziale idrico 172

I potenziali idrici possono essere misurati 173

##### 5.5 Potenziale idrico delle cellule vegetali 174

L'acqua entra nella cellula lungo un gradiente di potenziale idrico 174

L'acqua può anche lasciare la cellula in risposta a un gradiente di potenziale idrico 175

Il potenziale idrico e le sue componenti variano a seconda delle condizioni di crescita e della posizione all'interno della pianta 176

##### 5.6 Proprietà della parete cellulare e della membrana 177

Piccoli cambiamenti nel volume delle cellule vegetali causano grandi cambiamenti nella pressione del turgore 177

La velocità con cui le cellule guadagnano o perdono acqua è influenzata dalla conducibilità idraulica della membrana plasmatica 178

Le acquaporine facilitano il movimento dell'acqua attraverso le membrane 179

##### 5.7 Stato idrico della pianta 179

I processi fisiologici sono influenzati dallo stato idrico della pianta 179

L'accumulo di soluti aiuta le cellule a mantenere il turgore e il volume 179

### ■ CAPITOLO 6

#### Bilancio idrico delle piante 183

##### 6.1 Acqua nel suolo 183

Il potenziale idrico del suolo è influenzato dai soluti, dalla tensione superficiale e dalla gravità 184

L'acqua si muove attraverso il suolo per flusso di massa 185

##### 6.2 Assorbimento d'acqua da parte delle radici 186

L'acqua si muove nella radice attraverso le vie dell'apoplasto, del simplasto e transmembrana 186

L'accumulo di soluto nello xilema può generare la "pressione radicale" 188

##### 6.3 Trasporto dell'acqua attraverso lo xilema 189

Lo xilema è costituito da due tipi di cellule di trasporto 189

L'acqua si muove attraverso lo xilema mediante un flusso di massa guidato dalla pressione 191

Il movimento dell'acqua attraverso lo xilema richiede un gradiente di pressione minore rispetto al movimento attraverso le cellule viventi 192

Quale differenza di pressione è necessaria per sollevare l'acqua di 100 metri fino alla cima di un albero? 192

La teoria della coesione-tensione spiega il trasporto dell'acqua nello xilema 193

Il trasporto xilematico dell'acqua negli alberi deve affrontare sfide fisiche 193

Le piante hanno diversi meccanismi per superare le perdite di conducibilità xilematica causate dall'embolia 195

##### 6.4 Movimento dell'acqua dalla foglia all'atmosfera 196

Le foglie hanno una grande resistenza idraulica 197

La differenza nella concentrazione di vapore acqueo è la forza motrice per la traspirazione 197

La perdita d'acqua è influenzata anche dalle resistenze nella via di traspirazione 198

Il controllo stomatico accoppia la traspirazione fogliare alla fotosintesi 199

Le pareti cellulari delle cellule di guardia hanno caratteristiche specializzate 199

I cambiamenti nella pressione di turgore delle cellule di guardia provocano l'apertura e la chiusura degli stomi 200

Segnali interni ed esterni regolano l'equilibrio osmotico delle cellule di guardia 202

Il rapporto di traspirazione misura la relazione tra la perdita d'acqua e l'aumento di carbonio 202

## 6.5 Panoramica: il continuum suolo-pianta-atmosfera 203

## ■ CAPITOLO 7

### Nutrizione minerale 205

#### 7.1 Nutrienti essenziali, carenze e disfunzioni nelle piante 207

Negli studi sulla nutrizione vengono utilizzate delle tecniche speciali 209

Le soluzioni nutritive possono sostenere una rapida crescita delle piante 210

Le carenze di minerali danneggiano il metabolismo e la funzione delle piante 212

L'analisi del tessuto vegetale rivela carenze minerali 217

#### 7.2 Trattamento delle carenze nutrizionali 218

Le rese dei raccolti possono essere migliorate con l'aggiunta di fertilizzanti 219

Alcuni nutrienti minerali possono essere assorbiti dalle foglie 220

#### 7.3 Suolo, radici e microbi 220

Le particelle di terreno cariche negativamente influenzano l'assorbimento dei nutrienti minerali 220

Il pH del suolo influisce sulla disponibilità di nutrienti, sui microbi del suolo e sulla crescita delle radici 222

Gli ioni minerali in eccesso nel suolo limitano la crescita delle piante 222

Alcune piante sviluppano estesi sistemi radicali 223

I sistemi radicali differiscono nella forma ma si basano su strutture comuni 223

Diverse aree della radice assorbono gli ioni minerali in modo differente 225

La disponibilità di nutrienti influenza la crescita e lo sviluppo delle radici 227

Le simbiosi micorriziche facilitano l'assorbimento dei nutrienti da parte delle radici 229

I nutrienti si spostano tra i funghi micorrizici e le cellule radicali 232

## ■ CAPITOLO 8

### Trasporto di soluti 235

#### 8.1 Trasporto passivo e attivo 236

#### 8.2 Trasporto di ioni attraverso barriere membranose 238

Diverse velocità di diffusione per cationi e anioni producono i potenziali di diffusione 238

In che modo il potenziale di membrana è correlato alla distribuzione degli ioni? 239

L'equazione di Nernst distingue trasporto attivo da quello passivo 239

Il trasporto di protoni è un importante determinante del potenziale di membrana 241

#### 8.3 Processi di trasporto della membrana 241

I canali migliorano la diffusione attraverso le membrane 243

I carriers legano e trasportano sostanze specifiche 245

Il trasporto attivo primario richiede energia 245

Il trasporto attivo secondario è guidato dai gradienti ionici 246

Le analisi cinetiche possono chiarire i meccanismi di trasporto 247

#### 8.4 Proteine di trasporto di membrana 248

Sono stati identificati i geni che codificano molti trasportatori 248

Esistono trasportatori per diversi composti contenenti azoto 250

Esistono diversi trasportatori di cationi 251

Sono stati identificati dei trasportatori di anioni 253

I trasportatori di ioni metallici e metalloidi trasportano micronutrienti essenziali 254

Le acquaporine svolgono diverse funzioni 256

Le H<sup>+</sup>-ATPasi della membrana plasmatica sono ATPasi di tipo P altamente regolate 256

L'H<sup>+</sup>-ATPasi del tonoplasto guida l'accumulo di soluti nei vacuoli 257

Anche le H<sup>+</sup>-pirofosfatasi e le H<sup>+</sup>-ATPasi di tipo P pompano protoni nel tonoplasto 258

#### 8.5 Trasporto nelle cellule di guardia degli stomi 259

La luce blu induce l'apertura degli stomi 259

L'acido abscissico e l'elevata CO<sub>2</sub> inducono la chiusura degli stomi 260



**8.6 Trasporto ionico nelle radici 261**

I soluti si muovono attraverso sia l'apoplasto che il simplasto 261

Gli ioni attraversano sia il simplasto che l'apoplasto 262

Le cellule del parenchima xilematico partecipano al caricamento nello xilema 263

**UNITÀ III Biochimica e metabolismo 267****■ CAPITOLO 9****Fotosintesi: le reazioni alla luce 269****9.1 Fotosintesi nelle piante verdi 269****9.2 Concetti generali 270**

La luce consiste di fotoni con energie caratteristiche 270

L'assorbimento della luce fotosinteticamente attiva modifica gli stati elettronici delle clorofille 270

I pigmenti fotosintetici assorbono la luce che alimenta la fotosintesi 273

**9.3 Esperimenti di base per comprendere la fotosintesi 274**

Gli spettri d'azione mettono in relazione l'assorbimento della luce con l'attività fotosintetica 275

La fotosintesi avviene in complessi contenenti antenne per la raccolta della luce e in centri di reazione fotochimica 275

La reazione chimica della fotosintesi è guidata dalla luce 277

La luce guida la riduzione del NADP<sup>+</sup> e la formazione di ATP 277

Gli organismi che evolvono ossigeno hanno due fotosistemi che operano in serie 277

**9.4 Organizzazione dell'apparato fotosintetico 279**

Il cloroplasto è il sito della fotosintesi 279

I tilacoidi contengono proteine integrali di membrana 280

Nella membrana tilacoidale i fotosistemi I e II sono separati spazialmente 280

I batteri fotosintetici anossigenici hanno un unico centro di reazione 282

**9.5 Organizzazione dei sistemi antenna che assorbono la luce 282**

I sistemi antenna contengono clorofilla e sono associati alla membrana 282

L'antenna convoglia energia verso il centro di reazione 283

Molti complessi pigmento-proteina antenna hanno un motivo strutturale comune 283

**9.6 Meccanismi di trasporto degli elettroni 284**

Gli elettroni della clorofilla viaggiano attraverso i carriers organizzati nello schema Z 284

L'energia viene catturata quando una clorofilla eccitata riduce una molecola accettore di elettroni 286

Le clorofille del centro di reazione dei due fotosistemi assorbono a diverse lunghezze d'onda 288

Il centro di reazione del PSII è un complesso pigmento-proteina multi-subunità 288

L'acqua è ossidata ad ossigeno dal PSII 289

La feofitina e due chinoni accettano elettroni dal PSII 290

Il flusso di elettroni attraverso il complesso del citocromo *b<sub>6</sub>f* trasporta anche protoni 290

La plastocianina trasporta gli elettroni tra il complesso del citocromo *b<sub>6</sub>f* e il fotosistema I 291

Il centro di reazione del PSI ossida la PC e riduce la ferredossina, che trasferisce gli elettroni al NADP<sup>+</sup> 292

Alcuni erbicidi bloccano il flusso di elettroni della fotosintesi 293

**9.7 Trasporto di protoni e sintesi di ATP nel cloroplasto 293**

Il flusso ciclico degli elettroni aumenta la produzione di ATP per bilanciare il consuntivo energetico dei cloroplasti 297

**9.8 Riparazione e regolazione del meccanismo fotosintetico 297**

I carotenoidi fungono da agenti fotoprotettivi 298

Alcune xantofille partecipano anche alla dissipazione dell'energia 298

Il centro di reazione del PSII è facilmente danneggiato e rapidamente riparato 299

L'impilamento dei tilacoidi consente la ripartizione energetica tra i fotosistemi 299

**9.9 Genetica, assemblaggio ed evoluzione dei sistemi fotosintetici 300**

I geni dei cloroplasti mostrano modelli di ereditarietà non mendeliani 300

La maggior parte delle proteine del cloroplasto viene importata dal citoplasma 300

La biosintesi e la degradazione della clorofilla sono vie complesse 300

Organismi fotosintetici complessi si sono evoluti da forme più semplici 302

## ■ CAPITOLO 10

### Fotosintesi: le reazioni del carbonio 305

#### 10.1 Il ciclo di Calvin-Benson 306

Il ciclo di Calvin-Benson ha tre fasi: carbossilazione, riduzione e rigenerazione 307

La fissazione della CO<sub>2</sub> tramite la carbossilazione del ribulosio 1,5-bisfosfato e la riduzione del 3-fosfoglicerato produce triosi fosfati 307

La rigenerazione del ribulosio 1,5-bisfosfato assicura la continua assimilazione della CO<sub>2</sub> 308

Un periodo di induzione precede lo stato stazionario dell'assimilazione fotosintetica della CO<sub>2</sub> 309

Numerosi meccanismi regolano il ciclo di Calvin-Benson 310

La Rubisco attivasi regola l'attività catalitica della Rubisco 311

La luce regola il ciclo di Calvin-Benson tramite il sistema ferredossina-tioredoxina 312

I movimenti ionici dipendenti dalla luce modulano gli enzimi del ciclo di Calvin-Benson 313

La luce controlla l'assemblaggio degli enzimi dei cloroplasti in complessi supramolecolari 313

#### 10.2 Reazione di ossigenazione della Rubisco e fotorespirazione 314

L'ossigenazione del ribulosio 1,5-bisfosfato mette in moto la fotorespirazione 315

La fotorespirazione è collegata al sistema di trasporto fotosintetico degli elettroni 319

Gli enzimi della fotorespirazione vegetale derivano da diversi antenati 319

La fotorespirazione interagisce con molte vie metaboliche 320

#### 10.3 Meccanismi di concentrazione del carbonio inorganico 321

#### 10.4 Meccanismi di concentrazione del carbonio inorganico: fissazione fotosintetica C<sub>4</sub> del carbonio 321

Il malato e l'aspartato sono i principali prodotti di carbossilazione del ciclo C<sub>4</sub> 322

Le piante C<sub>4</sub> con anatomia Kranz assimilano la CO<sub>2</sub> mediante l'azione concertata di due diversi tipi di cellule 323

I sottotipi C<sub>4</sub> utilizzano meccanismi diversi per decarbossilare gli acidi a quattro atomi di carbonio trasportati nelle cellule della guaina del fascio 325

Le cellule della guaina del fascio e le cellule del mesofillo presentano differenze anatomiche e biochimiche 326

Il ciclo C<sub>4</sub> concentra anche la CO<sub>2</sub> nelle singole cellule 326

La luce regola l'attività degli enzimi chiave C<sub>4</sub> 326

L'assimilazione fotosintetica della CO<sub>2</sub> nelle piante C<sub>4</sub> richiede più processi di trasporto rispetto alle piante C<sub>3</sub> 327

In climi caldi e secchi il ciclo C<sub>4</sub> riduce la fotorespirazione 327

#### 10.5 Meccanismi di concentrazione del carbonio inorganico: metabolismo acido delle Crassulacee (CAM) 328

Diversi meccanismi regolano la PEPCase nelle piante C<sub>4</sub> e CAM 328

CAM è un meccanismo versatile sensibile agli stimoli ambientali 329

#### 10.6 Accumulo e ripartizione di fotosintati: amido e saccarosio 330

#### 10.7 Formazione e mobilitazione dell'amido dei cloroplasti 330

Lo stroma dei cloroplasti accumula amido durante il giorno sotto forma di granuli insolubili 331

La degradazione dell'amido durante la notte richiede la fosforilazione dell'amilopectina 333

Nella scomposizione notturna dell'amido di transizione prevale l'esportazione del maltosio 333

La sintesi e la degradazione del granulo di amido sono regolate da molteplici meccanismi 336

#### 10.8 Biosintesi e segnalazione del saccarosio 337

I triosi fosfati del ciclo di Calvin-Benson costituiscono il pool citosolico di tre importanti esosi fosfati durante la fase alla luce 337

Il fruttosio 2,6-bisfosfato regola alla luce il pool di esosi fosfati 339

Il saccarosio viene continuamente sintetizzato nel citosol 339

Il saccarosio svolge solo un ruolo minore nella regolazione stomatica 341

## ■ CAPITOLO 11

### Fotosintesi: considerazioni fisiologiche ed ecologiche 345

#### 11.1 La fotosintesi è condizionata dalle proprietà delle foglie 346

L'anatomia delle foglie e la struttura della chioma ottimizzano l'assorbimento della luce 347

L'angolo e il movimento delle foglie possono controllare l'assorbimento della luce 349

Le foglie si acclimatano al sole e all'ombra 350

#### 11.2 Effetti della luce sulla fotosintesi nella foglia intera 351

Le curve fotosintetiche di risposta alla luce rivelano differenze nelle proprietà delle foglie 351

Le foglie devono dissipare l'energia luminosa in eccesso sotto forma di calore 353

L'assorbimento di troppa luce può portare alla fotoinibizione 355

#### 11.3 Effetti della temperatura sulla fotosintesi della foglia intera 356

Le foglie devono dissipare grandi quantità di calore 356

Esiste una temperatura ottimale per la fotosintesi 357

La fotosintesi è sensibile sia alle alte che alle basse temperature 357

L'efficienza fotosintetica è sensibile alla temperatura 358

#### 11.4 Effetti dell'anidride carbonica sulla fotosintesi nella foglia intera 359

La concentrazione atmosferica della  $\text{CO}_2$  continua a salire 359

La diffusione della  $\text{CO}_2$  al cloroplasto è essenziale per la fotosintesi 359

L'apporto di  $\text{CO}_2$  impone limitazioni alla fotosintesi 361

In che modo la fotosintesi e la respirazione cambieranno in futuro in condizioni di  $\text{CO}_2$  elevata? 364

#### 11.5 Gli isotopi stabili danno informazioni sulle proprietà fotosintetiche 366

Come si misurano gli isotopi stabili del carbonio nelle piante? 366

Perché il rapporto isotopico del carbonio varia nelle piante? 367

## ■ CAPITOLO 12

### Traslocazione nel floema 371

#### 12.1 Modelli di traslocazione: dalle sorgenti ai pozzi 372

#### 12.2 Vie di traslocazione 373

Lo zucchero viene traslocato negli elementi del cribro del floema 373

Gli elementi del cribro maturi sono cellule viventi specializzate per la traslocazione 374

I grandi pori nelle pareti cellulari sono la caratteristica principale degli elementi del cribro 374

Le cellule compagne supportano gli elementi del cribro altamente specializzati 376

#### 12.3 Caricamento nel floema 377

Il caricamento nel floema può avvenire tramite l'apoplasto o il simplasto 378

Il caricamento apoplastico è caratteristico di molte specie erbacee 378

Il caricamento del saccarosio nella via apoplastica richiede energia metabolica 379

Il caricamento nel floema nella via apoplastica coinvolge un trasportatore  $\text{H}^+$ -saccarosio 379

Le cellule di trasferimento sono cellule compagne specializzate per il trasporto di membrana 380

In alcune specie il caricamento nel floema è simplastico 380

Il modello di intrappolamento degli oligomeri spiega il caricamento simplastico nelle piante con cellule compagne di tipo intermedio 380

In diverse specie di alberi il caricamento nel floema è passivo 382

Il tipo di caricamento nel floema è correlato a diverse caratteristiche distintive 382

#### 12.4 Trasporto a lunga distanza: un meccanismo guidato dalla pressione 383

Il trasferimento di massa è molto più veloce della diffusione 384

Il modello del flusso da pressione è un meccanismo passivo per il trasporto nel floema 384

La pressione è generata osmoticamente 384

Alcune previsioni del flusso da pressione sono state confermate, mentre altre richiedono ulteriori sperimentazioni 385

I pori funzionali della placca cribrosa sembrano essere canali aperti 386

I gradienti di pressione negli elementi del cribro sono sufficienti a guidare il trasporto nel floema negli alberi? 386

Sono stati suggeriti modelli modificati per la traslocazione mediante flusso di massa 388

La traslocazione nelle gimnosperme implica un meccanismo diverso? 388

#### 12.5 Materiali traslocati nel floema 389

Gli zuccheri vengono traslocati in una forma non riducente 390

Altri piccoli soluti organici vengono traslocati nel floema 390

Le macromolecole che si spostano nel floema hanno spesso origine nelle cellule compagne 390

Gli elementi del cribro danneggiati vengono sigillati 392

## 12.6 Scaricamento dal floema e transizione da pozzo a sorgente 393

Lo scaricamento dal floema e il trasporto a breve distanza possono avvenire tramite vie simplastiche o apoplastiche 394

Lo scaricamento simplastico rifornisce i pozzi vegetativi in crescita 394

Lo scaricamento simplastico è passivo ma dipende dal consumo di energia nel pozzo 395

L'importazione in semi, frutti e organi di immagazzinamento comporta spesso un passaggio apoplastico 395

L'importazione apoplastica è attiva e richiede energia metabolica 396

Il passaggio di una foglia da pozzo a sorgente è graduale 397

## 12.7 Distribuzione dei fotosintati: allocazione e ripartizione 399

L'allocazione comprende lo stoccaggio, l'utilizzo e il trasporto 399

Le foglie sorgente regolano l'allocazione 400

Vari pozzi ripartiscono il trasporto degli zuccheri 401

I tessuti pozzo competono per i fotosintati traslocati disponibili 401

La forza del pozzo dipende dalle dimensioni e dall'attività del pozzo 401

La sorgente si adatta a lungo termine ai cambiamenti nel rapporto sorgente-pozzo 402

## 12.8 Trasporto di molecole di segnalazione 402

La pressione di turgore e i segnali chimici coordinano le attività di sorgente e pozzo 402

Gli RNA mobili funzionano nel floema come molecole segnale per regolare la crescita e lo sviluppo 403

Le proteine mobili funzionano anche come molecole segnale per regolare la crescita e lo sviluppo 404

Funzione dei plasmodesmi nella segnalazione del floema 404

## ■ CAPITOLO 13

### Respirazione e metabolismo lipidico 409

#### 13.1 Panoramica sulla respirazione delle piante 409

#### 13.2 La glicolisi 411

La glicolisi metabolizza i carboidrati provenienti da diverse fonti 411

La fase di conservazione dell'energia della glicolisi produce piruvato, ATP e NADH 413

Le piante hanno reazioni glicolitiche alternative 413

In assenza di ossigeno la fermentazione rigenera il NAD<sup>+</sup> necessario per la produzione glicolitica di ATP 414

#### 13.3 La via ossidativa dei pentosi fosfati 416

La via ossidativa dei pentosi fosfati produce NADPH e intermedi biosintetici 418

La via ossidativa dei pentosi fosfati è controllata dallo stato redox cellulare 418

#### 13.4 Il ciclo degli acidi tricarbossilici 418

I mitocondri sono organelli semiautonomi 418

Il piruvato entra nel mitocondrio e viene ossidato tramite il ciclo TCA 420

Il ciclo TCA delle piante ha caratteristiche uniche 421

#### 13.5 La fosforilazione ossidativa 421

La catena di trasporto degli elettroni catalizza un flusso di elettroni dal NADH all'O<sub>2</sub> 422

La catena di trasporto degli elettroni ha diramazioni supplementari 424

Nei mitocondri la sintesi di ATP è accoppiata al trasporto di elettroni 425

I trasportatori scambiano substrati e prodotti 426

La respirazione aerobica produce circa 60 molecole di ATP per ogni molecola di saccarosio 428

Diverse subunità dei complessi della respirazione sono codificate dal genoma mitocondriale 428

Le piante hanno diversi meccanismi che riducono la resa di ATP 429

La respirazione è parte integrante di una rete di reazioni redox e biosintesi 431

La respirazione è controllata a più livelli 432

#### 13.6 Respirazione in piante e tessuti interi 433

Le piante respirano circa la metà della resa fotosintetica giornaliera 434

- I processi respiratori operano durante la fotosintesi 434
- Diversi tessuti e organi respirano a velocità differenti 434
- I fattori ambientali alterano la frequenza respiratoria 436

### 13.7 Metabolismo lipidico 437

- I grassi e gli oli accumulano grandi quantità di energia 437
- I triacilgliceroli sono accumulati nei corpi oleosi 438
- I glicerolipidi polari sono i principali lipidi strutturali delle membrane 439
- La biosintesi degli acidi grassi consiste in cicli di addizione di due atomi di carbonio 441
- I glicerolipidi sono sintetizzati nei plastidi e nell'ER 442
- La composizione lipidica influisce sulla funzione della membrana 443
- I lipidi di membrana sono precursori di importanti composti di segnalazione 443
- Nei semi in germinazione i lipidi di stoccaggio vengono convertiti in carboidrati 443

## ■ CAPITOLO 14

### Assimilazione di nutrienti inorganici 449

#### 14.1 L'azoto nell'ambiente 450

- L'azoto passa attraverso diverse forme in un ciclo biogeochimico 450
- L'ammonio o il nitrato non assimilati possono essere pericolosi 452

#### 14.2 Assimilazione dei nitrati 452

- Molti fattori regolano la nitrato reductasi 453
- La nitrato reductasi converte il nitrato in ammonio 454
- Sia le radici che i germogli assimilano il nitrato 454
- Il nitrato può essere trasportato sia nello xilema che nel floema 455
- Il transettore contribuisce alla segnalazione dei nitrati 456

#### 14.3 Assimilazione dell'ammonio 457

- La conversione dell'ammonio in amminoacidi richiede due enzimi 457
- L'ammonio può essere assimilato attraverso una via alternativa 457
- Le reazioni di transaminazione trasferiscono azoto 459
- L'asparagina e la glutammina collegano il metabolismo del carbonio e dell'azoto 459

#### 14.4 Biosintesi degli amminoacidi 459

#### 14.5 Fissazione biologica dell'azoto 459

- I batteri a vita libera e quelli simbiotici fissano l'azoto 460
- La fissazione dell'azoto richiede condizioni microanaerobiche o anaerobiche 461
- La fissazione simbiotica dell'azoto avviene in strutture specializzate 463
- Stabilire una simbiosi richiede lo scambio di segnali 464
- I fattori Nod prodotti dai batteri fungono da segnali per la simbiosi 464
- La formazione del nodulo coinvolge i fitormoni 465
- Il complesso enzimatico della nitrogenasi fissa  $N_2$  467
- Ammidi e ureidi sono le forme trasportate di azoto 468

#### 14.6 Assimilazione dello zolfo 468

- Il solfato è la forma di zolfo trasportata nelle piante 469
- L'assimilazione del solfato richiede la riduzione del solfato a cisteina 469
- L'assimilazione del solfato avviene principalmente nelle foglie 471
- La metionina è sintetizzata dalla cisteina 471

#### 14.7 Assimilazione del fosfato 472

- I miRNA contribuiscono alla segnalazione di fosfato e solfato 472

#### 14.8 Assimilazione dell'ossigeno 472

#### 14.9 Energetica dell'assimilazione dei nutrienti 472

## ■ CAPITOLO 15

### Stress abiotico 477

#### 15.1 Definizione dello stress nelle piante 478

- L'adattamento fisiologico allo stress abiotico comporta compromessi tra sviluppo vegetativo e riproduttivo 479

#### 15.2 Acclimatazione e adattamento 479

- L'adattamento allo stress comporta modifiche genetiche nel corso di molte generazioni 480
- L'acclimatazione consente alle piante di rispondere alle fluttuazioni ambientali 480

#### 15.3 Fattori ambientali e loro impatto biologico sulle piante 480

- Il deficit idrico diminuisce il turgore, aumenta la tossicità degli ioni e inibisce la fotosintesi 481
- Lo stress termico influisce su un ampio spettro di processi fisiologici 483
- L'allagamento provoca lo stress anaerobico alla radice 483



Lo stress da salinità ha effetti sia osmotici che citotossici 483

Durante lo stress da congelamento la formazione di cristalli di ghiaccio extracellulari provoca la disidratazione cellulare 484

I metalli pesanti possono sia imitare i nutrienti minerali essenziali sia generare le ROS 484

L'ozono e la luce ultravioletta generano ROS che causano lesioni e inducono PCD 484

Combinazioni di stress abiotici possono indurre segnali unici e vie metaboliche 485

Esistono interazioni tra stress abiotici e biotici 486

L'esposizione sequenziale a diversi stress abiotici a volte conferisce una protezione incrociata 486

I microbi benefici possono migliorare la tolleranza delle piante allo stress abiotico 487

#### 15.4 Meccanismi di percezione dello stress nelle piante 487

I sensori di stress ad azione precoce forniscono il segnale iniziale per la risposta allo stress 487

#### 15.5 Vie di segnalazione attivate in risposta allo stress abiotico 488

Gli intermedi di segnalazione di molte vie di risposta allo stress possono interagire 488

L'acclimatazione allo stress coinvolge reti regolatrici trascrizionali chiamate regoloni 491

I cloroplasti e i mitocondri rispondono allo stress abiotico inviando segnali di stress al nucleo 491

Onde di  $Ca^{2+}$  e di ROS in tutta la pianta mediano l'acclimatazione sistemica acquisita 492

Meccanismi epigenetici, retrotrasposoni e piccoli RNA forniscono una protezione aggiuntiva contro lo stress 492

Le interazioni ormonali regolano le risposte allo stress abiotico 493

#### 15.6 Meccanismi fisiologici e di sviluppo che proteggono le piante dallo stress abiotico 496

Le piante si adattano osmoticamente all'essiccazione del suolo accumulando soluti 496

Come risposta all'ipossia gli organi sommersi sviluppano un tessuto aerenchimatico 497

Gli antiossidanti e le vie di salvataggio dalle ROS proteggono le cellule dallo stress ossidativo 498

I chaperoni molecolari e gli scudi molecolari proteggono le proteine e le membrane durante lo stress abiotico 498

Le piante possono alterare i loro lipidi di membrana in risposta alla temperatura e ad altri stress abiotici 500

I meccanismi di esclusione e tolleranza interna consentono alle piante di far fronte agli ioni tossici 501

Le fitochelatine e altri chelanti contribuiscono alla tolleranza interna degli ioni metallici tossici 502

Le piante utilizzano molecole crioprotettrici e proteine antigelo per prevenire la formazione di cristalli di ghiaccio 502

La segnalazione dell'ABA durante lo stress idrico provoca un massiccio efflusso di  $K^+$  e anioni dalle cellule di guardia 502

In risposta allo stress abiotico le piante possono alterare la loro morfologia 504

Il processo di recupero dallo stress può essere pericoloso per la pianta e richiede una regolazione coordinata del metabolismo e della fisiologia della pianta 507

## UNITÀ IV Accrescimento e sviluppo 511

### ■ CAPITOLO 16

#### Segnali dalla luce del sole 513

##### 16.1 Fotorecettori vegetali 515

Le fotorisposte sono guidate dalla qualità della luce o dalle proprietà spettrali dell'energia assorbita 516

Le risposte delle piante alla luce possono essere distinte dalla quantità di luce richiesta 517

##### 16.2 Fitocromi 518

Il fitocromo è il principale fotorecettore per la luce rossa e rosso lontano 518

Il fitocromo si può interconvertire tra le forme Pr e Pfr 519

Il Pfr è la forma fisiologicamente attiva del fitocromo 520

Il cromoforo del fitocromo e la proteina subiscono entrambi cambiamenti conformazionali in risposta alla luce rossa 520

Il Pfr è ripartito tra il citosol e il nucleo 521

**16.3 Risposte del fitocromo 522**

Le risposte del fitocromo variano nel tempo di latenza e nel tempo di fuga 523

Le risposte dei fitocromi rientrano in tre categorie principali in base alla quantità di luce richiesta 523

Il fitocromo A media le risposte alla luce continua nel rosso lontano 525

Il fitocromo B media le risposte alla luce rossa o bianca continua 525

Stanno emergendo ruoli per i fitocromi C, D ed E 526

**16.4 Vie di segnalazione del fitocromo 526**

Il fitocromo regola i potenziali di membrana e i flussi ionici 526

Il fitocromo regola l'espressione genica 526

I fattori che interagiscono con i fitocromi (i PIF) agiscono precocemente nella segnalazione 527

La segnalazione del fitocromo coinvolge la fosforilazione e la defosforilazione delle proteine 528

La fotomorfogenesi indotta dal fitocromo comporta la degradazione delle proteine 528

**16.5 Risposte alla luce blu e fotorecettori 529**

Le risposte alla luce blu hanno cinetiche e tempi di latenza caratteristici 529

**16.6 Criptocromi 530**

Il cromoforo FAD attivato del criptocromo provoca un cambiamento conformazionale nella proteina 530

cry1 e cry2 hanno diversi effetti sullo sviluppo 532

I criptocromi nucleari inibiscono la degradazione proteica indotta da COP1 532

Il criptocromo può anche legarsi direttamente ai regolatori trascrizionali 533

**16.7 Interazioni del criptocromo con altri fotorecettori 533**

L'allungamento del fusto è inibito dai fotorecettori sia della luce rossa che blu 533

Il fitocromo interagisce con il criptocromo per regolare la fioritura 534

L'orologio circadiano è regolato da molteplici aspetti della luce 534

**16.8 Fototropine 535**

La luce blu induce cambiamenti nei massimi di assorbimento del FMN associati a cambiamenti di conformazione 535

Il dominio LOV2 è principalmente responsabile dell'attivazione della chinasi in risposta alla luce blu 535

La luce blu induce un cambiamento conformazionale che "libera" il dominio chinasi della fototropina e porta all'autofosforilazione 535

Le fototropine attivano i movimenti delle piante che migliorano l'uso della luce 536

La luce blu avvia l'apertura stomatica tramite l'attivazione della H<sup>+</sup>-ATPasi della membrana plasmatica 539

**16.9 Risposte alle radiazioni ultraviolette 540****■ CAPITOLO 17****Dormienza del seme, germinazione e formazione delle piantine 545****17.1 Struttura del seme 546**

L'anatomia del seme varia ampiamente tra i diversi gruppi di piante 547

**17.2 Dormienza dei semi 548**

Esistono due tipi fondamentali di meccanismi di dormienza dei semi: esogeni ed endogeni 549

I semi non dormienti possono esibire una germinazione precoce e una viviparia 549

Il rapporto ABA:GA è il principale determinante della dormienza negli embrioni dei semi 550

**17.3 Rilascio dalla dormienza 551**

La luce è un segnale importante che interrompe la dormienza nei piccoli semi 552

Alcuni semi per interrompere la dormienza richiedono il raffreddamento o la post-maturazione 552

La dormienza dei semi può essere interrotta da vari composti chimici 553

**17.4 Germinazione dei semi 553**

La germinazione e la postgerminazione possono essere suddivise in tre fasi corrispondenti alle fasi di assorbimento dell'acqua 553

**17.5 Mobilitazione delle riserve accumulate 554**

I semi di cereali sono un modello per comprendere la mobilitazione dell'amido 556

I semi di leguminose sono un modello per comprendere la mobilitazione delle proteine 557

I semi oleaginosi sono un modello per comprendere la rimobilitazione dei lipidi 558

**17.6 Accrescimento e formazione delle piantine 558**

Lo sviluppo delle piantine emergenti è fortemente influenzato dalla luce 558

- Le gibberelline e i brassinosteroidi sopprimono entrambi la fotomorfogenesi al buio 559
- L'apertura del gancio è regolata da fitocromo, auxina ed etilene 560
- Il differenziamento vascolare inizia durante l'emergenza della piantina 561
- L'apice radicale possiede cellule specializzate 562
- L'etilene e altri ormoni regolano lo sviluppo dei peli radicali 562
- 17.7 L'accrescimento differenziale consente il successo della formazione della piantina 563**
- L'etilene influisce sull'orientamento dei microtubuli e induce l'espansione cellulare laterale 565
- L'auxina promuove la crescita di coleottili e fusti, inibendo la crescita delle radici 565
- Il tempo di latenza minimo per l'allungamento indotto dall'auxina è di 10 minuti 566
- L'estrusione di protoni indotta dall'auxina indebolisce la parete cellulare 567
- 17.8 Tropismi: crescita in risposta a stimoli direzionali 568**
- Il gravitropismo comporta la redistribuzione laterale dell'auxina 568
- Lo stimolo gravitropico perturba i movimenti simmetrici dell'auxina 569
- La percezione della gravità è innescata dalla sedimentazione degli amiloplasti 572
- Il rilevamento della gravità può coinvolgere come secondi messaggeri il pH e gli ioni calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) 573
- Il tigmotropismo comporta la segnalazione da parte di  $\text{Ca}^{2+}$ , pH e specie reattive dell'ossigeno 575
- L'idrotropismo coinvolge la segnalazione dell'ABA e le risposte asimmetriche delle citochinine 576
- Le fototropine sono i recettori della luce coinvolti nel fototropismo 578
- Il fototropismo è mediato dalla redistribuzione laterale dell'auxina 578
- Il fototropismo del fusto si verifica in una serie di passaggi 579
- I meristemi apicali della radice e del germoglio utilizzano strategie simili per consentire un accrescimento indeterminato 586
- 18.2 Il meristema apicale della radice 586**
- L'apice radicale ha quattro zone di sviluppo 586
- L'origine dei diversi tessuti radicali può essere fatta risalire a specifiche cellule iniziali 587
- L'auxina e la citochinina contribuiscono al mantenimento e alla funzione del RAM 588
- 18.3 Il meristema apicale del germoglio 588**
- Il meristema apicale del germoglio ha zone e strati distinti 590
- Una combinazione di interazioni positive e negative determina la dimensione del meristema apicale 590
- I fattori di trascrizione dell'omeodominio della classe KNOX aiutano a mantenere la proliferazione nel SAM attraverso la regolazione delle concentrazioni di citochinine e GA 591
- L'accumulo localizzato di auxina favorisce la formazione delle foglie 592
- I meristemi ascellari si formano nelle ascelle dei primordi fogliari 592
- 18.4 Sviluppo fogliare 593**
- L'accrescimento determina la forma delle foglie 594
- 18.5 Formazione della polarità fogliare 596**
- Un segnale dal SAM avvia la polarità adassiale-abassiale 596
- L'antagonismo tra gruppi di fattori di trascrizione determina la polarità fogliare adassiale-abassiale 597
- I fattori di trascrizione MYB, le proteine HD-ZIP III e la repressione di KNOX1 promuovono l'identità adassiale 597
- L'identità abassiale è determinata da auxina, KANADI e YABBY 597
- La crescita della lamina dipende dall'auxina ed è regolata dai geni YABBY e WOX 598
- La polarità prossimale-distale della foglia dipende anche dall'espressione genica specifica 598
- Nelle foglie composte la de-repressione del gene KNOX1 promuove la formazione di foglioline 599
- 18.6 Differenziamento dei tipi cellulari dell'epidermide 599**
- L'identità delle cellule di guardia è determinata da un lignaggio epidermico specializzato 601

## ■ CAPITOLO 18

### Accrescimento vegetativo e organogenesi: accrescimento primario della pianta 585

#### 18.1 Tessuti meristemati: le basi per un accrescimento indeterminato 585

- Due gruppi di fattori di trascrizione bHLH governano le transizioni di identità delle cellule stomatiche 602
- I segnali peptidici da cellula a cellula regolano il pattern stomatico 602
- La polarità intrinseca nel lignaggio stomatico aiuta la spaziatura stomatica 603
- Anche i fattori ambientali regolano la densità stomatica 603
- Lo sviluppo degli stomi nelle monocotiledoni coinvolge alcuni geni che sono orologi a quelli di *Arabidopsis* 603

### 18.7 Modelli di venature nelle foglie 604

- La venatura fogliare primaria inizia in modo discontinuo dal sistema vascolare preesistente 605
- La canalizzazione dell'auxina avvia lo sviluppo della traccia fogliare 605
- Il trasporto basipeto di auxina dallo strato L1 del primordio fogliare avvia lo sviluppo del procambio della traccia fogliare 607
- La vascolarizzazione esistente guida la crescita della traccia fogliare 607
- Lo sviluppo vascolare procede dal differenziamento del procambio 607
- Le venature delle foglie di ordine superiore si differenziano in un ordine gerarchico prevedibile 608
- L'auxina regola la formazione e la struttura delle venature di ordine superiore 609

## ■ CAPITOLO 19

### Accrescimento vegetativo e organogenesi: ramificazione e accrescimento secondario 613

#### 19.1 Ramificazione e architettura del fusto 614

- Auxina, citochinine e strigolattoni regolano la crescita delle gemme ascellari 615
- L'auxina proveniente dalla punta del germoglio mantiene la dominanza apicale 617
- Gli strigolattoni agiscono localmente per reprimere la crescita delle gemme ascellari 617
- Le citochinine antagonizzano gli effetti degli strigolattoni 617
- L'integrazione dei segnali di ramificazione ambientale e ormonale è necessaria per la fitness delle piante 618
- La dormienza delle gemme ascellari è influenzata dalla stagione, dalla posizione e dai fattori di età 619

#### 19.2 Ramificazione e architettura della radice 619

- I primordi della radice laterale derivano dalle cellule del periciclo del polo xilematico 620
- La formazione delle radici laterali può essere suddivisa in quattro fasi distinte 621
- Le cellule fondatrici della radice laterale subiscono divisioni cellulari asimmetriche per dare il via alla formazione dei primordi della radice laterale 621
- Monocotiledoni ed eudicotiledoni differiscono nei loro tipi predominanti di radici 623
- I fattori di trascrizione regolano gli angoli di riferimento gravitropici delle radici laterali e dei germogli 624
- Le piante possono modificare l'architettura del loro apparato radicale per ottimizzare l'assorbimento di acqua e sostanze nutritive 625

#### 19.3 Accrescimento secondario 626

- Due tipi di meristemi laterali sono coinvolti nell'accrescimento secondario 626
- Il cambio vascolare produce xilema e floema secondari 628
- I fattori di trascrizione mobili pre-modellano il cambio vascolare 628
- Le reti geniche che controllano i meristemi secondari condividono somiglianze e differenze con quelle che controllano i meristemi apicali 630
- Diversi fitormoni regolano l'attività del cambio vascolare e il differenziamento dello xilema secondario e del floema 631
- Il cambio del sughero dà origine allo strato suberificato esterno chiamato periderma 633
- La corteccia ha diverse funzioni protettive e di accumulo 634
- Le gemme epicormiche ricoperte di corteccia possono germogliare dopo gli incendi boschivi 635

## ■ CAPITOLO 20

### Il controllo della fioritura e dello sviluppo fiorale 639

#### 20.1 Evocazione fiorale: integrazione di segnali ambientali 639

#### 20.2 Apice vegetativo e cambiamenti di fase 640

- Le piante progrediscono attraverso tre fasi di sviluppo 640
- I tessuti giovanili vengono prodotti per primi e si trovano alla base del germoglio 641

I cambiamenti di fase possono essere influenzati da nutrienti, gibberelline e altri segnali 642

### **20.3 Ritmi circadiani: l'orologio interno 643**

I ritmi circadiani presentano caratteri distintivi 644

Lo spostamento di fase adatta i ritmi circadiani ai diversi cicli giorno-notte 644

Fitocromi e criptocromi trascinano l'orologio 644

### **20.4 Fotoperiodismo: monitoraggio della durata del giorno 646**

Le piante possono essere classificate in base alle loro risposte fotoperiodiche 646

La foglia è il sito di percezione del segnale fotoperiodico 648

La durata della notte è importante per l'induzione fiorale 648

Le interruzioni notturne possono annullare l'effetto del periodo di buio 648

Il cronometraggio fotoperiodico durante la notte dipende da un orologio circadiano 648

Il modello di coincidenza esterna si basa sulla sensibilità alla luce oscillante 650

La coincidenza dell'espressione di *CONSTANS* e della luce favorisce la fioritura nelle LDP 651

Le SDP utilizzano un meccanismo di coincidenza per inibire la fioritura nei giorni lunghi 651

Il fitocromo è il principale fotorecettore nel fotoperiodismo 654

Un fotorecettore della luce blu regola la fioritura in alcune LDP 655

### **20.5 Segnalazione a lunga distanza coinvolta nella fioritura 656**

Gli studi sugli innesti hanno fornito la prima prova di uno stimolo fiorale trasmissibile 656

Il florigeno è traslocato nel floema 657

### **20.6 Identificazione del florigeno 658**

La proteina di *Arabidopsis* *FLOWERING LOCUS T* (FT) è il florigeno 658

### **20.7 Vernalizzazione: promuovere la fioritura con il freddo 658**

La vernalizzazione porta alla competenza di fiorire nel meristema apicale del germoglio 660

La vernalizzazione può comportare cambiamenti epigenetici nell'espressione genica 661

Potrebbe essersi evoluta una serie di vie di vernalizzazione 662

### **20.8 Vie multiple coinvolte nella fioritura 662**

Le gibberelline e l'etilene possono indurre la fioritura 662

Il passaggio alla fioritura coinvolge molteplici vie e fattori 663

### **20.9 Meristemi fiorali e sviluppo dell'organo fiorale 663**

Il meristema apicale del germoglio di *Arabidopsis* cambia con lo sviluppo 663

I quattro diversi tipi di organi fiorali vengono avviati come verticilli separati 664

Due grandi categorie di geni regolano lo sviluppo fiorale 665

I geni dell'identità del meristema fiorale regolano la funzione del meristema 665

Le mutazioni omeotiche hanno portato all'identificazione dei geni di identità degli organi fiorali 667

Il modello ABC spiega in parte la determinazione dell'identità degli organi fiorali 668

I geni di *Arabidopsis* di classe E sono necessari per le attività dei geni A, B e C 669

Secondo il Modello del Quartetto l'identità degli organi fiorali è regolata dai complessi tetramericici delle proteine ABCE 669

I geni di classe D sono necessari per la formazione dell'ovulo 671

L'asimmetria fiorale nei fiori è regolata dall'espressione genica 671

## **■ CAPITOLO 21**

### **Riproduzione sessuale: dai gameti ai frutti 675**

#### **21.1 Sviluppo di generazioni di gametofiti maschili e femminili 675**

#### **21.2 Formazione di gametofiti maschili nello stame 677**

La formazione dei granuli pollinici avviene in due fasi successive 677

La parete cellulare multistrato del polline è sorprendentemente complessa 679

#### **21.3 Sviluppo del gametofito femminile nell'ovulo 681**

Il gineceo di *Arabidopsis* è un importante sistema modello per lo studio dello sviluppo dell'ovulo 681

La stragrande maggioranza delle angiosperme mostra uno sviluppo del sacco embrionale di tipo *Polygonum* 682

Le megaspore funzionali subiscono una serie di divisioni mitotiche nucleari libere seguite dalla cellularizzazione 682



#### 21.4 Impollinazione e fecondazione nelle piante da fiore 684

- La fase progamica include tutto, dall'atterraggio del polline e dalla crescita del tubetto alla fusione di cellule spermatiche e ovuli 684
- L'adesione e l'idratazione di un granulo pollinico su un fiore compatibile dipendono dal riconoscimento tra le superfici del polline e dello stigma 684
- La polarizzazione del granulo pollinico innescata dal  $\text{Ca}^{2+}$  precede la formazione del tubetto 686
- I tubetti pollinici crescono tramite accrescimento apicale 687
- Si ritiene che le chinasi simili a recettori regolino l'interruttore ROP1 GTPasi, un regolatore principale dell'accrescimento apicale 689
- L'accrescimento apicale del tubetto pollinico nel pistillo è guidato da segnali sia fisici che chimici 690
- Il tessuto dello stilo può condizionare la crescita dei tubetti pollinici verso il sacco embrionale 690
- Le cellule sinergidi rilasciano agenti chemiotattici che guidano la crescita del tubetto pollinico verso il micropilo 692
- La doppia fecondazione avviene in tre fasi distinte 692

#### 21.5 Autofecondazione contro incrocio 693

- Le specie ermafrodite e monoiche hanno sviluppato caratteristiche fiorali per garantire l'incrocio 693
- La maschiosterilità citoplasmatica (CMS) si verifica in natura ed è di grande utilità in agricoltura 694
- L'autoincompatibilità (SI) è il meccanismo principale che impone l'incrocio nelle angiosperme 695
- Due meccanismi genetici distinti governano l'autoincompatibilità 695
- Il sistema sporofitico SI delle *Brassicaceae* è mediato da recettori e ligandi codificati dal locus S 696
- Le S-RNasi citotossiche e le proteine F-box determinano l'autoincompatibilità gametofitica (GSI) 697

#### 21.6 Apomissia: riproduzione asessuata da seme 699

- L'apomissia non è un vicolo cieco evolutivo 699

#### 21.7 Sviluppo dell'endosperma 699

- La cellularizzazione dell'endosperma cenocitico nell'*Arabidopsis* progredisce dal micropilo alla regione calazale 699

La cellularizzazione dell'endosperma cenocitico dei cereali progredisce in senso centripeto 702

Lo sviluppo dell'endosperma e l'embriogenesi possono avvenire autonomamente 703

Molti dei geni che controllano lo sviluppo dell'endosperma sono geni materni o paterni espressi in modo differenziato 703

Le cellule dell'endosperma amilaceo e dello strato di aleurone seguono vie di sviluppo divergenti 704

#### 21.8 Sviluppo del tegumento seminale 704

Lo sviluppo del tegumento seminale sembra essere regolato dall'endosperma 705

#### 21.9 Maturazione dei semi e tolleranza all'essiccazione 706

Nella maggior parte delle specie le fasi di riempimento dei semi e di tolleranza all'essiccazione si sovrappongono 706

L'acquisizione della tolleranza all'essiccazione coinvolge molte vie metaboliche 706

Durante l'acquisizione della tolleranza all'essiccamento le cellule dell'embrione acquisiscono uno stato vitreo 706

Le proteine LEA e gli zuccheri non riducenti sono stati implicati nella tolleranza all'essiccazione dei semi 707

L'acido abscissico svolge un ruolo chiave nella maturazione dei semi 708

La dormienza imposta dal tegumento è correlata alla vitalità a lungo termine del seme 708

#### 21.10 Sviluppo e maturazione dei frutti 708

I fitormoni auxina e acido gibberellico (GA) regolano l'allegagione e la partenocarpia 709

Specifici fattori di trascrizione regolano lo sviluppo della zona di deiscenza 711

Il pomodoro è un importante sistema modello per lo studio dello sviluppo dei frutti carnosì 712

I frutti carnosì subiscono la maturazione 713

La maturazione comporta cambiamenti nel colore della frutta 713

L'ammorbidimento della frutta implica l'azione coordinata di molti enzimi che degradano la parete cellulare 714

Il gusto e il sapore riflettono i cambiamenti di acidi, zuccheri, aromi e altri composti 714

Il nesso causale tra etilene e maturazione è stato dimostrato nei pomodori transgenici e nei mutanti 715

I frutti climaterici e non climaterici differiscono nelle loro risposte all'etilene 715

Il processo di maturazione è regolato trascrizionalmente 717  
Lo studio del meccanismo molecolare della maturazione può avere applicazioni commerciali 718

## ■ CAPITOLO 22

### Embrionogenesi: l'origine dell'architettura vegetale 723

#### 22.1 Embrionogenesi nelle monocotiledoni e nelle eudicotiledoni 724

L'embrionogenesi differisce tra monocotiledoni ed eudicotiledoni, ma condivide anche caratteristiche comuni 724

#### 22.2 Formazione della polarità apicale-basale 727

La polarità apicale-basale è stabilita all'inizio dell'embrionogenesi 727

La polarizzazione dello zigote può essere studiata utilizzando l'imaging dal vivo 728

#### 22.3 Meccanismi che guidano l'embrionogenesi 730

I processi di segnalazione intercellulare svolgono un ruolo chiave nel guidare lo sviluppo dipendente dalla posizione 730

La comunicazione cellula-cellula durante lo sviluppo precoce dell'embrione può essere regolata dai plasmodesmi 731

Le analisi dei mutanti hanno identificato i geni per i processi di segnalazione che sono essenziali per l'organizzazione dell'embrione 732

#### 22.4 Segnalazione dell'auxina durante l'embrionogenesi 734

I modelli spaziali di accumulo di auxina regolano gli eventi chiave dello sviluppo 735

La proteina GNOM stabilisce una distribuzione polare delle proteine di efflusso di auxina PIN 736

MONOPTEROS codifica un fattore di trascrizione attivato dall'auxina 736

#### 22.5 Schema radiale durante l'embrionogenesi 737

I precursori procambiali della stele vascolare giacciono al centro dell'asse radiale 739

Il differenziamento delle cellule corticali ed endodermiche coinvolge il movimento intercellulare di un fattore di trascrizione 739

#### 22.6 Formazione dei meristemi apicali della radice e del germoglio 742

La formazione delle radici coinvolge MONOPTEROS e altri fattori di trascrizione regolati dall'auxina 742

La formazione dei germogli richiede i geni HD-ZIP III *SHOOT MERISTEMLESS* e *WUSCHEL* 742

Le piante possono avviare l'embrionogenesi in più tipi di cellule 743

## ■ CAPITOLO 23

### Senescenza delle piante e morte cellulare evolutiva 747

#### 23.1 Morte cellulare programmata 748

Nelle piante esistono tipi distinti di PCD 749

La PCD evolutiva e la PCD innescata da agenti patogeni coinvolgono processi distinti 749

La via dell'autofagia cattura e degrada i costituenti cellulari all'interno dei compartimenti litici 750

L'autofagia svolge un duplice ruolo nella regolazione della PCD delle piante 751

L'autofagia è necessaria durante la senescenza delle piante per il riciclaggio dei nutrienti 752

#### 23.2 La sindrome della senescenza fogliare 753

La senescenza fogliare può essere sequenziale, stagionale o indotta da stress 753

Durante la senescenza fogliare le foglie subiscono massicci cambiamenti strutturali e biochimici 754

L'autolisi delle proteine del cloroplasto avviene in più compartimenti 755

La proteina STAY-GREEN (SGR) è necessaria sia per il riciclaggio delle proteine LHCP II che per il catabolismo della clorofilla 755

#### 23.3 Regolazione della senescenza fogliare: una rete multistrato 757

La senescenza fogliare dipende dalla regolazione generale delle vie che rispondono a fattori endogeni e ambientali 758

Gli ormoni vegetali e altri agenti di segnalazione possono agire come regolatori positivi o negativi della senescenza fogliare 763

Regolatori positivi della senescenza 764

Regolatori negativi della senescenza 765

#### 23.4 Abscissione 766

L'abscissione degli organi è regolata da segnali di sviluppo e ambientali 768

#### 23.5 Senescenza dell'intera pianta 771

I cicli vitali delle angiosperme possono essere annuali, biennali o perenni 771

La senescenza dell'intera pianta differisce dall'invecchiamento degli animali 771

La determinazione dei meristemi apicali dei germogli è regolata dallo sviluppo 773

- La redistribuzione dei nutrienti può innescare la senescenza nelle piante monocarpiche 773
- La produttività degli alberi ad alto fusto continua ad aumentare fino all'inizio della senescenza 774

## ■ CAPITOLO 24

### Interazioni biotiche 779

#### 24.1 Interazioni delle piante con microrganismi benefici 781

- Nelle leguminose i fattori Nod sono riconosciuti dal recettore del fattore Nod (NFR) 781
- Le associazioni micorriziche arbuscolari e le simbiosi che fissano l'azoto coinvolgono vie di segnalazione correlate 783
- I rizobatteri possono aumentare la disponibilità di nutrienti, stimolare la ramificazione delle radici e proteggere dagli agenti patogeni 783

#### 24.2 Interazioni con erbivori che danneggiano le piante 784

- Le barriere meccaniche forniscono una prima linea di difesa contro gli insetti nocivi e gli agenti patogeni 784
- I metaboliti speciali nelle piante possono scoraggiare gli insetti erbivori 786
- Le piante immagazzinano composti tossici costitutivi in strutture specializzate 787
- Le piante spesso immagazzinano sostanze chimiche di difesa come coniugati di zucchero non tossici solubili nell'acqua del vacuolo 790

#### 24.3 Risposte di difesa inducibili contro gli insetti erbivori 791

- Le piante possono riconoscere componenti specifici della saliva degli insetti 792
- La segnalazione del  $Ca^{2+}$  e l'attivazione della via della MAP chinasi sono eventi precoci associati agli insetti erbivori 793
- Il giasmonato attiva le risposte di difesa contro gli insetti erbivori 793
- Il giasmonato agisce attraverso un meccanismo conservato di segnalazione dell'ubiquitina ligasi 794
- Le interazioni ormonali contribuiscono alle interazioni pianta-insetto erbivoro 795
- Il JA avvia la produzione di proteine di difesa che inibiscono la digestione degli erbivori 795
- Il danno degli erbivori induce difese sistemiche 796
- I geni simili al recettore del glutammato (GLR) sono necessari per la segnalazione elettrica a lunga distanza durante l'erbivoria 796

I composti volatili indotti dagli erbivori possono respingere gli erbivori e attrarre nemici naturali 796

I composti volatili indotti dagli erbivori possono fungere da segnali a lunga distanza tra le piante 797

I composti volatili indotti dagli erbivori possono anche agire come segnali sistemici all'interno della pianta 798

Le risposte di difesa agli erbivori e ai patogeni sono regolate dai ritmi circadiani 799

Gli insetti hanno sviluppato meccanismi per sconfiggere le difese delle piante 800

#### 24.4 Difese delle piante contro i patogeni 800

I patogeni microbici hanno evoluto varie strategie per invadere le piante ospite 801

I patogeni producono molecole effettrici che aiutano nella colonizzazione delle loro cellule ospiti vegetali 801

Le piante possono rilevare i patogeni attraverso la percezione di "segnali di pericolo" derivati dai patogeni 803

I geni R forniscono resistenza ai singoli agenti patogeni riconoscendo gli effettori specifici del ceppo 804

La risposta ipersensibile è una difesa comune contro i patogeni 805

Un singolo incontro con un agente patogeno può aumentare la resistenza agli attacchi futuri 806

Sono stati identificati i componenti principali della via di segnalazione dell'acido salicilico 807

Le fitoalessine con attività antimicrobica si accumulano dopo l'attacco del patogeno 807

L'RNA di interferenza svolge un ruolo centrale nelle risposte immunitarie antivirali delle piante 807

Alcuni nematodi parassiti delle piante formano associazioni specifiche attraverso la formazione di distinte strutture di alimentazione 808

Le piante competono con altre piante secernendo metaboliti speciali allelopatici nel terreno 809

Alcune piante sono parassite di altre piante 810

#### Glossario 815

#### Riferimenti bibliografici delle illustrazioni 841

#### Indice analitico 851