

# FISIOLOGIA VEGETALE

Quarta edizione italiana  
sulla quinta di lingua inglese

## Dello stesso editore:

- ALESCIO – Biologia dinamica (biologia generale e molecolare della cellula)  
AMEND/MUNDY/ARMOLD – Chimica generale, organica e biologica  
ARIENTI – Le basi molecolari della nutrizione  
ARIENTI – Un compendio di biochimica per le lauree triennali  
BATCHELET – Matematica per biologi  
BAUER – Analisi strumentale  
BELLI – Elementi di patologia vegetale  
BREWER – Principi di ecologia  
BROWN – Genetica molecolare  
BRUNI – Farmacognosia generale e applicata  
BRUNI/NICOLETTI – Dizionario di erboristeria e di fitoterapia  
CABRAS/MARTELLI – Chimica degli alimenti  
CASTINO/ROLETTI – Statistica applicata  
CEVENINI – Microbiologia e microbiologia clinica  
CHIARELLI – Dalla natura alla cultura  
CHRISPEELS/SADAVA – Biologia vegetale applicata  
CONNER/HARTL – Elementi di genetica ecologica  
COOPER/HAUSMAN – La cellula: un approccio molecolare  
COZZANI/DAINESE – Biochimica degli alimenti e della nutrizione  
CUNNINGHAM – Trattato di anatomia umana  
D'ALESCIO – Il laboratorio di chimica organica  
DE CARLI/BONCINELLI/DANIELI/LARIZZA – Genetica generale e umana  
DE CICCO/BERTOLINI/SALERNO – Patologia post-raccolta dei prodotti vegetali  
DEL GOBBO – Immunologia e immunopatologia  
DEWICK – Chimica, biosintesi e bioattività delle sostanze naturali  
D'ISCHIA – La chimica organica in laboratorio  
DOLARA – Tossicologia generale e ambientale  
DURANTI/PAGANI – Enzimologia  
EVANGELISTI/RESTANI – Prodotti dietetici  
FABBRI – La trasformazione chimica  
FESSENDEN/FESSENDEN – Chimica organica  
FOYE – Principi di chimica farmaceutica  
FRANCHINI/CALZOLARI – L'educazione alimentare nell'età evolutiva  
FREEMAN – Atlante di anatomia degli invertebrati  
FREISER/FERNANDO – Gli equilibri ionici in chimica analitica  
GALLI/CORSINI/MARINOVICH – Tossicologia  
GALZIGNA – Elementi di enzimologia  
GARRETT/GRISHAM – Principi di biochimica  
GIUDICE/AUGUSTI TOCCO/CAMPANELLA – Biologia dello sviluppo  
GIUNCHEDI/CONTI/GALLITELLI/MARTELLI – Elementi di Viologia vegetale  
GOGLIA – Anatomia umana  
GOGLIA – Citologia e istologia umana  
HUHEEY – Chimica inorganica. Struttura e reazioni  
INABA/COHEN – Eccitanti, depressivi e psichedelici  
JANEWAY/TRAVERS/WALPURT/SHLOMCHIK – Immunobiologia  
JAWETZ/MELNICK/ADELBERG – Microbiologia medica  
JUNQUEIRA/CARNEIRO – Istologia  
LEE – Chimica inorganica  
LEPORATTI/FODDAI/TOMASSINI – Testo-atlante di anatomia vegetale e delle piante officinali  
MAFFEI – Biochimica vegetale  
MANAHAN – Chimica dell'ambiente  
MANGIAROTTI – Biologia molecolare  
MANGIAROTTI – Dai geni agli organismi  
MARZONA – Chimica delle fermentazioni e microbiologia industriale  
MASTERTON/HURLEY – Chimica. Principi e reazioni  
MAUGINI/MALECI/BINI – Manuale di botanica farmaceutica  
MCMURRY – Chimica organica  
MCKNIGHT/HESS – Geografia fisica  
MICHELIN LAUSAROT/VAGLIO – Stechiometria per chimica generale  
MILLER – Ambiente - Risorse - Sostenibilità  
MINELLI/DEL GRANDE – Anatomia comparata dei vertebrati  
MONESI – Istologia  
MORASSI/SPERONI – Il laboratorio chimico  
ODUM – Basi di ecologia  
ODUM – Ecologia per il nostro ambiente minacciato  
ODUM – Ecologia: un ponte tra scienza e società  
PAGANI/ABBOTTO – Chimica eterociclica  
PASQUA – Biologia cellulare e biotecnologie vegetali  
PASQUA/ABBATE/FORNI – Botanica generale e diversità vegetale  
PEDULLI – Metodi fisici in chimica organica  
PETRUCCI/HARWOOD/HERRING – Chimica generale  
PIER/LYCZAK/WELTZER – Immunologia, Infezione, Immunità  
PIPKIN – Geologia ambientale  
PONTICELLI/USAI – Chimica generale e inorganica, con elementi di chimica organica per le lauree triennali  
QUADERNI DI BIOCHIMICA  
QUADERNI DI BIOLOGIA VEGETALE – Serie Verde:  
SALA/CELLA – Colture di cellule vegetali  
LOVISOLO et al. – Le infezioni da virus nelle piante  
BENNICI – Lo sviluppo dei vegetali superiori  
RIGANO – Ciclo biologico dell'azoto  
GAVAZZI/SALAMINI – Mutagenesi e miglioramento delle piante coltivate  
BALDACCI – Le diagnosi delle malattie delle piante  
ALPI et al. – Ormoni delle piante e fitoregolatori sintetici  
BONFANTE/GIOVANNETTI – Le micorrize  
VERONA – Unità biologiche individuali come biocenosi  
NUTI – La fissazione biologica dell'azoto  
GAVAZZI – La genetica dei pigmenti nelle piante  
PACINI/FRANCHI – Il polline: biologia e applicazioni  
RANALLI – Miglioramento della patata  
NIELSEN/FORLANI – Gli erbicidi  
RAVEN/JOHNSON – Struttura e funzione nelle piante  
RHOADES/PFLANZER – Fisiologia generale e umana  
RIGHETTO – L'ecosistema urbano  
RINALLO – Botanica delle piante alimentari  
RUPPERT/BARNES – Zoologia: gli invertebrati  
SABELLI – Atlante di diversità e morfologia degli invertebrati  
SANTAGADA/CALIENDO – Peptidi e Peptidogenesi  
SENATORE – Biologia e botanica farmaceutica  
SILIPRANDI/TETTAMANTI – Biochimica medica  
SLOWINSKI – Laboratorio di chimica (esperimenti ed esercizi)  
TREASE/EVANS – Farmacognosia  
WHITTEN/DAVIS/PECK/STANLEY – Chimica generale  
ZIEGLER – Conoscenze attuali in nutrizione

**LINCOLN TAIZ**

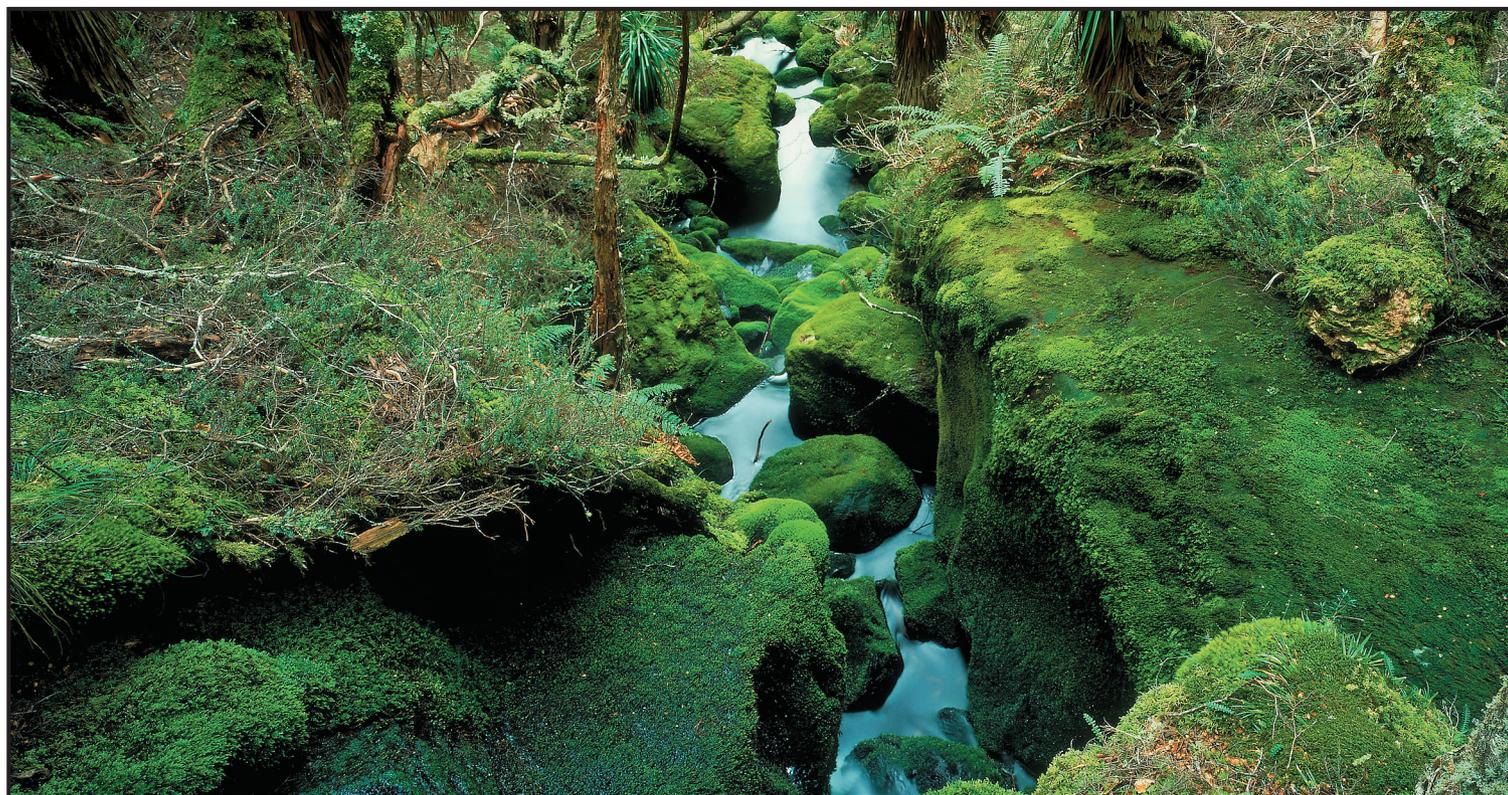
Professor Emeritus  
University of California, Santa Cruz

**EDUARDO ZEIGER**

Professor Emeritus  
University of California, Los Angeles

# FISIOLOGIA VEGETALE

Quarta edizione italiana  
sulla quinta di lingua inglese  
a cura di  
**Massimo Maffei**



**PICCIN**

Titolo originale:  
Plant Physiology, Fifth Edition  
Copyright © 2010 by Sinauer Associates, Inc.

*In copertina:* Faggi del Sud (*Nothofagus* sp.) e pandani (anche noto come albero gigante dell'erba, *Richea pandanifolia*) crescono tra i muschi in una foresta pluviale della Tasmania. Walls of Jerusalem National Park, Tasmania, Australia. Photo © Blakers Rob/Photolibrary.com.

Tutti i diritti sono riservati

È VIETATA PER LEGGE LA RIPRODUZIONE IN FOTOCOPIA  
E IN QUALSIASI ALTRA FORMA

È vietato riprodurre, archiviare in un sistema di riproduzione  
o trasmettere sotto qualsiasi forma o con qualsiasi mezzo elettronico,  
meccanico, per fotocopia, registrazione o altro,  
qualsiasi parte di questa pubblicazione senza autorizzazione scritta dell'Editore.  
Ogni violazione sarà perseguita secondo le leggi civili e penali.

ISBN 978-88-299-2157-7

Stampato in Italia

---

Copyright © 2013, by Piccin Nuova Libreria S.p.A., Padova  
[www.piccin.it](http://www.piccin.it)

# Presentazione della quarta edizione italiana

Cari colleghi e studenti della Fisiologia Vegetale, non poteva mancare la traduzione della quinta edizione del libro di testo *Plant Physiology* (quarta edizione italiana) soprattutto per il grande rinnovamento e aggiornamento prodotti dall'impegno e dalla costanza insuperabili di L. Taiz ed E. Zeiger. A quattro anni dalla terza edizione italiana, questa nuova edizione si presenta con una nuova veste grafica e con lodevoli contenuti didattici, integrati anche questa volta dalla traduzione ed inserimento delle schede di approfondimento tratte dai Web Topics del testo originale. In accordo con l'Editore Piccin abbiamo ritenuto importante e fondamentale fornire agli studenti e ai docenti questo ulteriore contributo.

Nel testo troverete anche i riferimenti ai Web Essay, una parte in continua evoluzione alla quale ho avuto il privilegio e l'onore di contribuire a riguardo del Capitolo 13 di cui ho anche curato la revisione, che potete consultare nel sito web in lingua inglese [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net).

Alla fine di ogni capitolo gli studenti troveranno le domande utili per valutare la loro conoscenza con il meccanismo consolidato in diversi Atenei di auto-valutazione della conoscenza. Gli studenti che volessero trovare altre domande possono farlo presso il sito web del corso di Fisiologia Vegetale del Corso di Laurea in Scienze Biologiche dell'Università di Torino.

Desidero ringraziare il Dr. Andrea Occhipinti per avermi aiutato a rivedere le bozze e tutti gli studenti che mi hanno segnalato le sviste tipografiche della versione precedente.

Giovandomi sempre del concetto che (fortunatamente) nessuno è perfetto, vi sarò sempre grato se vorrete continuare a segnalarmi eventuali imprecisioni così da poterle correggere nelle ristampe successive.

Buona lettura

*Massimo Maffei*

# Prefazione

Ancora una volta abbiamo il privilegio di presentare alla comunità mondiale di biologi vegetali una nuova edizione di Fisiologia Vegetale. La Quinta edizione commemora i 20 anni trascorsi dalla pubblicazione della prima edizione nel 1991 ed incarna i progressi vissuti delle scienze vegetali durante questi due decenni. Il campo della genomica, lanciato dalla pubblicazione del genoma di *Arabidopsis* nel 1999, ha alimentato importanti progressi nella bioinformatica, nell'analisi genomica, nell'evoluzione molecolare, nella trasduzione del segnale e nella biologia dei sistemi. Un emozionante progresso è stato raggiunto anche nelle aree più consolidate della fisiologia vegetale come la bioenergetica, la fotosintesi, gli stress ambientali e le interazioni fra vegetali e microbi e virus, contribuendo a spingere le scienze vegetali in prima linea nella ricerca biologica. Come sempre la nostra sfida è stata quella di tenere il passo con i nuovi progressi, pur continuando a fornire agli studenti le informazioni di base vitali di cui hanno bisogno per una migliore comprensione dei principi e delle tecniche sperimentali che caratterizzano la scienza della biologia vegetale odierna.

Oggi più che mai la quinta edizione è il prodotto di una collaborazione straordinaria di una squadra veramente eccezionale di autori e professionisti dell'editoria. Tutti i nostri autori che hanno contribuito, non solo sono impegnati nella ricerca innovativa nei loro rispettivi settori, ma possono anche attingere dalla comprensione approfondita delle esigenze pedagogiche degli studenti. Grazie ai loro sforzi siamo stati in grado di integrare nel testo novità più interessanti sugli sviluppi nel campo, scritte in uno stile vivace e riccamente illustrate con disegni e micrografie di altissima qualità scientifica e artistica. Come nelle edizioni precedenti, abbiamo richiesto il consiglio di un gruppo impressionante di revisori, così come numerosi suggerimenti di docenti che adottano il testo, per garantire che ogni capitolo non fosse solo il più autorevole possibile, ma anche facilmente accessibile a studenti con vari background in biologia.

Diverse nuove funzionalità della quinta edizio-

ne sono degne di nota. Sono stati aggiunti due nuovi capitoli: il Capitolo 2, *Organizzazione del genoma ed espressione genica*, e il Capitolo 14, *La trasduzione del segnale*. I capitoli sugli ormoni vegetali sono stati snelliti semplificando il discorso sulla biosintesi ormonale e trasferendo i dati dettagliati sulle vie biosintetiche in una nuova Appendice 3. L'Appendice 1 contiene anche sezioni sui concetti di bioenergetica e cinematica delle piante che erano precedentemente disponibili solo sul sito web del testo. Il Capitolo 1, *Le cellule vegetali*, è stato ampiamente rivisto e aggiornato, con nuove incredibili micrografie e diagrammi. Il Capitolo 26, *Risposte e adattamento agli stress abiotici*, è stato completamente riscritto e aggiornato per riflettere i nuovi paradigmi del settore. Di fatto ogni capitolo del testo è stato aggiornato a vari livelli per migliorare la pedagogia e per riflettere l'attuale stato dell'arte dei loro rispettivi campi. Come nelle edizioni precedenti, il sito web ([www.plantphys.net/](http://www.plantphys.net/)) fornisce ulteriore materiale di riferimento. Il sito è continuamente aggiornato e ampliato e fornisce collegamenti a siti pertinenti per migliorare l'esperienza di apprendimento dello studente.

Come nelle edizioni precedenti, la responsabilità di supervisione dei capitoli e la coerente integrazione del tutto sono state suddivise tra di noi, con una sola eccezione, il Capitolo 26, che è stato curato congiuntamente. La divisione del lavoro è stata la seguente: E.Z. era incaricato dei capitoli 3-12, 18 e 26, mentre L.T. aveva la supervisione dei capitoli 1, 2, 13-17, 19-26, e delle Appendici 1-3.

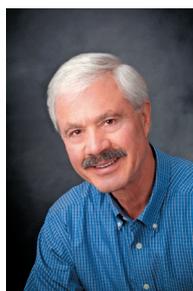
Desideriamo esprimere la nostra gratitudine al team eccezionale di professionisti messi insieme dal nostro editore, Sinauer Associates, specialmente ai nostri due redattori di produzione, Laura Green e Kathaleen Emerson. Laura ha curato quasi tutto il libro, applicando la sua profonda comprensione della biologia delle piante, l'occhio per i dettagli, l'instancabile energia e la delicatezza del compito. Kathaleen, che è stata con noi a partire dalla terza edizione, ha visto il progetto fino al suo completamento con la sua solita diligenza, pazienza e le competenze editoriali eccezionali che

ci aspettavamo dalle precedenti edizioni. Il nostro long-time editor di sviluppo, James Funston, merita gran parte del merito per l'eccellenza pedagogica del testo. L'impegno inflessibile di James a garantire che i capitoli fossero scritti con un linguaggio chiaro, ben organizzato e accessibile al livello appropriato, e di un programma di illustrazioni che si spiega da sé e non fa alcuna ipotesi di conoscenze pregresse, sono stati componenti essenziali del successo complessivo del libro. Abbiamo anche la fortuna di avvalerci dei servizi di un illustratore scientifico veramente eccezionale, Elizabeth Morales, i cui disegni hanno abbellito le pagine di *Fisiologia Vegetale* fin dalla prima edizione. Inoltre, ringraziamo Carrie Crompton, il nostro

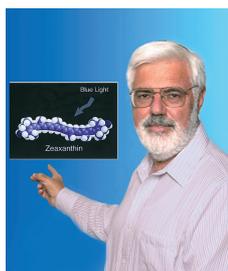
redattore, David McIntyre, il nostro specialista di immagine estremamente ingegnoso, Jason Dirks, il nostro webmaster, Susan McGlew e Marie Scavotto, i nostri specialisti di marketing, e Joanne Delphia e Chris Small per la loro competenza e un design pulito e contemporaneo. E noi offriamo il nostro più profondo riconoscimento al nostro editore, Andy Sinauer, per il suo impegno, i più elevati standard professionali e per rendere Sinauer Associates la nostra casa. Come sempre ringraziamo Lee Taiz e Yael Zeiger-Fischman per il loro amore e sostegno incondizionato.

*Lincoln Taiz  
Eduardo Zeiger*

# Autori



**Lincoln Taiz** è Professore Emerito di biologia molecolare, cellulare e dello sviluppo all'University of California con sede a Santa Cruz. Ha ottenuto il Ph.D. in Botanica all'University of California con sede a Berkeley nel 1971. La ricerca del Dr. Taiz si è basata sulla struttura, funzione ed evoluzione delle H<sup>+</sup>-ATPasi vacuolari. Si è anche occupato di gibberelline, delle proprietà meccaniche della parete cellulare, della tolleranza ai metalli, del trasporto dell'auxina e dell'apertura degli stomi.



**Eduardo Zeiger** è Professore Emerito di biologia all'University of California con sede a Los Angeles. Ha ottenuto il Ph.D. in genetica vegetale presso l'University of California con sede a Davis nel 1970. Si interessa della funzione degli stomi, della trasduzione sensoriale delle risposte alla luce blu e dello studio delle acclimatazioni degli stomi associate all'aumento della resa delle piante coltivate.

## Autori dei capitoli



**Richard Amasino** è professore del Dipartimento di Biochimica dell'Università del Wisconsin-Madison. Ha ottenuto il Ph.D. in biologia all'Indiana University nel 1982, nel laboratorio di Carlos Miller, dove ha incominciato ad interessarsi dell'induzione alla fioritura. Uno dei suoi campi di interesse continua ad essere il meccanismo tramite il quale le piante regolano il momento in cui sono prodotti i fiori. (Capitolo 25)



**Sarah M. Assmann** è professoressa nel Dipartimento di Biologia alla Pennsylvania State University. Ha ottenuto il Ph.D. in Scienze Biologiche alla Stanford University. Le sue ricerche vertono sulle cascate di segnale cellulare nella regolazione della funzione delle cellule di guardia e sul ruolo delle proteine eterotrimerie nell'accrescimento vegetale, plasticità e risposte all'ambiente. (Capitolo 6)



**Malcolm J. Bennett** è professore di Scienze Vegetali dell'Università di Nottingham, UK. Ha conseguito il Ph.D. in Scienze Biologiche presso l'Università di Warwick nel 1989. I suoi interessi di ricerca si concentrano sullo sviluppo delle radici regolato da ormoni impiegando approcci di genetica molecolare e di biologia dei sistemi. (Capitolo 14)



**Robert E. Blankenship** è professore di Biologia e Chimica alla Washington University in St. Louis. Ha ottenuto il Ph.D. in Chimica all'University of California con sede a Berkeley nel 1975. L'attuale lavoro professionale del Dr. Blankenship riguarda l'eccitazione e il trasferimento elettronico negli organismi fotosintetici, l'origine e l'evoluzione della fotosintesi. (Capitolo 7)



**Arnold J. Bloom** è professore nel Dipartimento di Scienze presso l'University of California con sede a Davis. Ha ricevuto il Ph.D. in Scienze Biologiche alla Stanford University nel 1979. La sua ricerca è imperniata sullo studio delle relazioni pianta-azoto, con riferimento alle differenze nelle risposte delle piante all'ammonio e al nitrato come fonti di azoto. È co-autore insieme a Emanuel Epstein del libro di testo: *Mineral Nutrition of Plants* e autore del testo: *Global Climate Change: Convergence of Disciplines*. (Capitoli 5 e 12)



**John Browse** è professore nell'Institute of Biological Chemistry della Washington State University. Ha ottenuto il Ph.D. nell'University of Auckland, Nuova Zelanda, nel 1977. I suoi interessi riguardano la biochimica del metabolismo lipidico e le risposte delle piante alle basse temperature. (Capitolo 11)



**Thomas Brutnell** è ricercatore presso il Boyce Thompson Institute for Plant Research alla Cornell University. Ha ottenuto il Ph.D. in Biologia alla Yale University nel 1995. Le sue ricerche riguardano la fotosintesi C<sub>4</sub> nel mais e il ruolo del fitocromo nel mais e in altre graminacee di importanza agronomica. (Capitolo 17)



**Bob B. Buchanan** è professore di Biologia delle Piante e dei Microbi alla University of California con sede a Berkeley. Egli continua a lavorare sulla regolazione legata alla tioredossina nei processi di fotosintesi, sulla germinazione dei semi e processi affini. Le sue scoperte sui cereali sono promettenti per l'applicazione a scopi sociali. (Capitolo 8)



**Joanne Chory** è ricercatrice presso l'Howard Hughes Medical Institute for Biological Studies, professore presso il Salk Institute of Biology all'University of California e professore aggregato di biologia alla University of California con sede a San Diego. Ha ottenuto il Ph.D. in microbiologia all'University of Illinois a Urbana-Champaign. Le sue ricerche riguardano i meccanismi mediante i quali le piante rispondono ai cambiamenti nel loro ambiente luminoso. Gli studi genetici del suo gruppo hanno portato all'identificazione del recettore di steroidi vegetale e di numerose componenti nella via di segnale degli steroidi. (Capitolo 24)



**Daniel J. Cosgrove** è professore di Biologia alla Pennsylvania State University a University Park. Ha ottenuto il Ph.D. in Scienze Biologiche alla Stanford University. Si occupa di accrescimento vegetale con particolare riferimento ai meccanismi biochimici e molecolari che governano l'espansione e la distensione cellulare. Il suo gruppo di ricerca ha scoperto le proteine che indeboliscono la parete definita espansine e sta studiando la struttura, funzione ed evoluzione di questa famiglia genica. (Capitolo 15)



**Susan Dunford** è professore associato di Scienze Biologiche alla University of Cincinnati. Ha ottenuto il Ph.D. nella University of Dayton nel 1973 con una specializzazione in fisiologia vegetale e cellulare. La sua ricerca è rivolta ai sistemi di trasporto a lunga distanza delle piante, specialmente la traslocazione del floema e le relazioni idriche della pianta. (Capitolo 10)



**James Ehleringer** è Distinguished Professor di Biologia alla University of Utah dove è direttore dello Stable Isotope Ratio Facility for Environmental Research (SIRFER). La sua ricerca è imperniata sulla comprensione dei processi nell'ecosistema terrestre attraverso analisi di isotopi stabili, scambio gassoso ed interazioni biosfera-atmosfera, relazioni idriche e isotopi stabili applicati a problematiche di sicurezza nazionale. (Capitolo 9)



**Jürgen Engelberth** è professore aggregato in Biochimica Vegetale alla University of Texas con sede a San Antonio. Ha ottenuto il Ph.D. in Fisiologia Vegetale alla Ruhr-University Bochum, in Germania, nel 1995 e ha svolto il postdottorato presso il Max Planck Institute for Chemical Ecology, presso l'USDA, ARS, CMAVE in Gainesville e presso la Penn State University. I suoi studi riguardano le vie di segnale coinvolte nelle interazioni pianta-insetto e pianta-pianta. (Capitolo 13)



**Ruth Finkelstein** è professore nel Department of Molecular, Cellular and Developmental Biology alla University of California con sede a Santa Barbara. Ha ottenuto il Ph.D. in Molecular, Cellular and Developmental Biology presso l'University of Indiana nel 1986. Le sue ricerche riguardano i meccanismi di risposta all'acido abscissico e le interazioni con altre vie di segnale ormonali, ambientali e nutritive. (Capitolo 23)



**Lawrence Griffing** è professore associato presso il Dipartimento di Biologia della Texas A & M University. Ha conseguito il Ph.D. in Scienze Biologiche presso l'Università di Stanford. La ricerca del Dr. Griffing si concentra principalmente sulla biologia delle cellule vegetali, concentrandosi sulla regolazione delle dinamiche della rete di endomembrane. Partecipa inoltre a diversi programmi per incorporare richieste autentiche nel campo della genetica, biochimica, biologia cellulare ed ecologia comportamentale nei corsi di laurea e pre-laurea. (Capitolo 1)



**Paul M. Hasegawa** è professore di Fisiologia Vegetale alla Purdue University. Ha ottenuto il Ph.D. in Fisiologia Vegetale alla University of California a Riverside. La sua ricerca si focalizza sulla morfogenesi vegetale e sulla trasformazione genetica delle piante. Ha utilizzato le sue competenze per studiare vari aspetti della tolleranza allo stress nelle piante, specialmente l'omeostasi ionica. (Capitolo 26)



**N. Michele Holbrook** è professore presso il Department of Organismic and Evolutionary Biology presso la Harvard University. Ha ottenuto il Ph.D. presso la Stanford University nel 1995. Il suo gruppo di ricerca si occupa delle relazioni idriche e del trasporto dell'acqua nello xilema. (Capitoli 3 e 4)



**Joseph Kieber** è professore nel Dipartimento di Biologia alla University of North Carolina a Chapel Hill. Ha ottenuto il Ph.D. in Biologia al Massachusetts Institute of Technology nel 1990. Le sue ricerche riguardano il ruolo degli ormoni nello sviluppo vegetale, focalizzando le vie di segnale per etilene e citochinine come anche i meccanismi che regolano la biosintesi dell'etilene. (Capitoli 21 e 22)



**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 la Oregon State University nel 2000. La ricerca nel suo laboratorio affronta questioni fondamentali riguardanti l'influenza della struttura del genoma sulla fisiologia vegetale ed evoluzione, soprattutto per quanto riguarda la poliploidia. (Capitolo 2)



**Michael V. Mickelbart** è professore aggregato presso la Purdue University. Ha conseguito il Ph.D. in Fisiologia Vegetale alla Purdue. Il Dr. Mickelbart studia la base genetica e fisiologica dell'utilizzo vegetale dell'acqua e la tolleranza agli stress abiotici. (Capitolo 26)



**Alistair Middleton** è post-dottorato di ricerca presso il Centro per la Biologia Vegetale Integrativa, Nottingham, UK. Ha conseguito il Ph.D. in Matematica presso l'Università di Nottingham, UK, nel 2007. La ricerca del Dr. Middleton si concentra sullo sviluppo di modelli matematici nelle reti di risposta ormonale. (Capitolo 14)



**Ian M. Møller** è professore presso il Dipartimento di Genetica e Biotecnologie dell'Università di Aarhus, Danimarca. Ha ricevuto il Ph.D. in biochimica vegetale presso l'Imperial College di Londra e ha lavorato per diversi anni presso la Lund University in Svezia e recentemente al Risø National Laboratory and the Royal Veterinary and Agricultural University a Copenhagen, Danimarca. Ha studiato la respirazione delle piante e si occupa del turnover delle specie tossiche di ossigeno e del ruolo dell'ossidazione delle proteine nelle cellule vegetali. (Capitolo 11)



**Angus Murphy** è professore nel Department of Horticulture and Landscape Architecture alla Purdue University. Ha ottenuto il Ph.D. in Biologia all'University of California con sede a Santa Cruz nel 1996. Studia la regolazione del trasporto di auxina e i meccanismi tramite i quali le proteine di trasporto sono regolate nell'accrescimento plastico dei vegetali. (Capitolo 19)



**Benjamin Péret** è un assegnista di ricerca Marie Curie nel laboratorio Malcolm Bennett presso il Centro di Biologia Vegetale Integrativa, Nottingham, UK. Ha ricevuto il suo Ph.D. in Fisiologia Vegetale presso l'Università di Montpellier, in Francia. La ricerca del suo post-dottorato si concentra sulla costruzione di modelli multiscala di risposta all'auxina nel contesto della nascita delle radici laterali. (Capitolo 14)



**Allan G. Rasmusson** è professore associato alla Lund University in Svezia. Ha ottenuto il Ph.D. in fisiologia vegetale nella stessa università nel 1994. Si occupa dell'omeostasi redox e della regolazione del metabolismo respiratorio, con particolare riguardo ai ruoli degli enzimi di bypass energetico. (Capitolo 11)



**David E. Salt** è professore di Biologia Vegetale presso la Purdue University. Ha conseguito il dottorato di ricerca in biochimica vegetale alla Liverpool University, UK, nel 1989. Si interessa della comprensione delle reti geniche che regolano l'omeostasi di ioni minerali nelle piante e delle forze evolutive che modellano questa regolazione. Un interesse attuale è l'accoppiamento di analisi elementari di high-throughput con la bioinformatica e la genomica, cercando di scomporre l'architettura genetica alla base della variazione naturale nell'assorbimento e accumulo di ioni minerali in *Arabidopsis thaliana*. (Capitolo 26)



**Darren Sandquist** è professore di Scienze Biologiche presso la California State University, Fullerton. Ha conseguito il Ph.D. presso la University of Utah. La sua ricerca si concentra sulle risposte ecofisiologiche delle piante al disturbo, invasione e cambiamenti climatici negli ecosistemi aridi e semi-aridi. (Capitolo 9)



**Sigal Savaldi-Goldstein** è primo ricercatore al Technion, Israele. Ha ottenuto il Ph.D. nel Dipartimento di Biologia Vegetale al Weizmann Institute a Israele e ha svolto il postdottorato al Salk Institute. Il suo gruppo di ricerca si sta specializzando negli ormoni vegetali, con particolare riferimento ai brassinosteroidi. L'interesse principale del suo gruppo è quello di capire come l'identità dei tessuti e gli stimoli meccanici plasmino le risposte ormonali e come questi processi siano messi a punto da diverse condizioni ambientali per garantire una crescita coerente. (Capitolo 24)



**Wendy Kuhn Silk** è professore e biologa vegetale quantitativa presso l'Università della California a Davis. Ha ricevuto il suo Ph.D. in Botanica presso l'Università della California a Berkeley nel 1975. La sua ricerca è sulle interazioni pianta-ambiente, inclusi le risposte di crescita alle variazioni ambientali, il ciclo dei nutrienti e la biologia della rizosfera. Attiva nello Art-Science fusion program di Davis, chiede spesso agli studenti di scrivere canzoni e poesie come modo per apprendere e comunicare la scienza. (Appendice 2)



**Valerie Sponsel** è professore associato nel Dipartimento di Biologia alla University of Texas a San Antonio. Ha ottenuto il Ph.D. nella University of Wales, in Inghilterra, nel 1972 e la laurea presso la University of Bristol nel 1984. Si occupa della biosintesi e catabolismo delle gibberelline e più recentemente della interazione fra auxine e la via di segnale e biosintesi delle gibberelline. (Capitolo 20)



**Bruce Veit** è senior scientist al AgResearch in Palmerston North, Nuova Zelanda. Ha ottenuto il Ph.D. in Genetica presso la University of Washington a Seattle nel 1986 prima di svolgere il postdottorato al Plant Gene Expression Center in Albany, California. Si occupa dei meccanismi che determinano il destino cellulare. Il Dr. Veit desidera riconoscere il contributo del dottor Paul Dijkwel dell'Institute of Molecular Biosciences, Massey University, per aver aggiornato la sezione sulla senescenza. (Capitolo 16)



**Philip A. Wigge** è un Principal Investigator presso il John Innes Centre di Norwich, UK. Ha ricevuto il suo dottorato di ricerca in Biologia Cellulare presso l'Università di Cambridge, Regno Unito, nel 2001. Il Dr. Wigge ha studiato come il florigeno controlla lo sviluppo delle piante presso il Salk Institute, California, nel laboratorio di Detlef Weigel. Il suo gruppo di ricerca è affascinato dal modo in cui le piante sono in grado di percepire e rispondere ai cambiamenti climatici. (Capitolo 25)



**Ricardo A. Wolosiuk** è professore presso l'Instituto de Investigaciones Bioquímicas alla Università di Buenos Aires. Ha ottenuto il Ph.D. in Chimica dalla stessa Università nel 1974. I suoi interessi sono per la modulazione del metabolismo del cloroplasto e la struttura e funzione delle proteine vegetali. (Capitolo 8)

**Revisori**

Nick Battey  
*University of Reading*

Magdalena Bezanilla  
*University of Massachusetts,  
Amherst*

Ildefonso Bonilla  
*Universidad Autónoma de Madrid*

Federica Brandizzi  
*Michigan State University*

Thomas Buckley  
*Sonoma State University*

Xumei Chen  
*University of California, Riverside*

Asaph Cousins  
*Washington State University*

Emmanuel Delhaize  
*CSRIO*

Donald Geiger  
*University of Dayton*

William Gray  
*University of Minnesota*

Philip Harris  
*University of Auckland*

Peter Hedden  
*Rothamsted Research*

J. S. Heslop-Harrison  
*University of Leicester*

John Hess  
*Virginia Tech University*

Theodore Hsaio  
*University of California, Davis*

Nick Kaplinsky  
*Swarthmore College*

Eric Kramer  
*Simon's Rock College of Bard*

Jianming Li  
*University of Michigan*

David Macherel  
*Université d'Angers*

Massimo Maffei  
*University of Turin*

Julin Maloof  
*University of California, Davis*

Maureen McCann  
*Purdue University*

Peter McCourt  
*University of Toronto*

Sabeeha Merchant  
*University of California,  
Los Angeles*

Jan Miernyk  
*University of Missouri*

Don Ort  
*University of Illinois  
at Urbana-Champaign*

Zhi Qi  
*University of Connecticut*

Hitoshi Sakaibara  
*RIKEN Plant Science Center*

George Schaller  
*Dartmouth College*

Kathrin Schrick  
*Kansas State University*

Julian Schroeder  
*University of California, San Diego*

Johannes Stratmann  
*University of South Carolina*

Tai-Ping Sun  
*Duke University*

Sakis Theologis  
*USDA Plant Gene Expression  
Center*

E.G. Robert Turgeon  
*Cornell University*

John Ward  
*University of Minnesota*

Philip A. Wigge  
*John Innes Centre*

Yanhai Yin  
*Iowa State University*

# Indice generale

## CAPITOLO 1 Le cellule vegetali 1

### La vita della pianta: principi di unificazione 2

#### Una panoramica sulla struttura vegetale 2

Le cellule vegetali sono circondate da una rigida parete cellulare 2

Nuove cellule sono prodotte da tessuti in divisione definiti meristemi 7

Il corpo della pianta è formato da tre sistemi di tessuti principali 10

#### Gli organuli della cellula vegetale 10

Le membrane biologiche sono un doppio strato di fosfolipidi che contiene proteine 10

#### Il sistema di endomembrane 16

Il nucleo contiene la maggior parte del materiale genetico della cellula 16

L'espressione genica comporta la trascrizione e la traduzione 19

Il reticolo endoplasmatico è una rete di collegamento delle membrane interne 21

Nell'ER ruvido ha inizio la secrezione di proteine 25

Le glicoproteine e i polisaccaridi destinati alla secrezione sono prodotti dall'apparato del Golgi 25

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

I vacuoli hanno diverse funzioni nelle cellule vegetali 27

#### Organuli che si dividono indipendentemente derivanti dal sistema di endomembrane 29

I corpi oleosi sono organuli che accumulano lipidi 29

I microcorpi giocano ruoli metabolici specializzati nelle foglie e nei semi 30

#### Organuli semiautonmi che si dividono indipendentemente 31

In diversi tessuti vegetali i proplastidi maturano in plastidi specializzati 32

La divisione dei cloroplasti e dei mitocondri è indipendente dalla divisione nucleare 34

#### Il citoscheletro vegetale 35

Il citoscheletro è formato da microtubuli e microfilamenti 35

I microtubuli e i microfilamenti si possono assemblare e disassemblare 36

I microtubuli corticali possono muoversi intorno alla cellula tramite "treadmilling" 38

Le proteine motrici del citoscheletro mediano il flusso citoplasmatico e il traffico degli organuli 38

#### La regolazione del ciclo cellulare 39

Ogni fase del ciclo cellulare possiede attività biochimiche e cellulari specifiche 42

Il ciclo cellulare è regolato da cicline e da chinasi ciclina-dipendenti 42

Mitosi e citochinesi coinvolgono sia i microtubuli che il sistema di endomembrane 43

#### Plasmodesmi 45

Plasmodesmi primari e secondari contribuiscono a mantenere i gradienti di sviluppo dei tessuti 45

#### Riassunto 48

#### Domande 49

#### Bibliografia 49

## CAPITOLO 2 Organizzazione del genoma ed espressione genica 53

### Organizzazione del genoma nucleare 53

- Il genoma nucleare è assemblato nella cromatina 54
- I centromeri, i telomeri e gli organizzatori nucleolari contengono sequenze ripetitive 54
- I trasposoni sono sequenze mobili all'interno del genoma 55
- I poliploidi contengono più copie dell'intero genoma 56
- Le risposte fenotipiche e fisiologiche della poliploidia sono imprevedibili 60

### Genomi citoplasmatici vegetali: mitocondri e cloroplasti 62

- La teoria endosimbiontica descrive l'origine dei genomi citoplasmatici 62
- I genomi degli organuli sono costituiti per lo più di cromosomi lineari 62
- La genetica degli organuli non rispetta le leggi Mendeliane 63

### Regolazione trascrizionale dell'espressione genica nucleare 64

- L'RNA polimerasi II si lega alla regione del promotore della maggior parte dei geni che codificano proteine 65
- Le modificazioni epigenetiche aiutano a determinare l'attività dei geni 67

### Regolazione post-trascrizionale dell'espressione genica nucleare 68

- La stabilità dell'RNA può essere influenzata dagli elementi *cis* 69
- RNA non codificanti regolano l'attività dell'mRNA tramite la via dell'RNA di interferenza (RNAi) 70
- La regolazione post-traduzionale determina la durata della vita delle proteine 74

### Strumenti per lo studio della funzione del gene 75

- L'analisi dei mutanti può aiutare a chiarire la funzione del gene 75
- Le tecniche molecolari possono misurare l'attività dei geni 77
- Le fusioni geniche possono introdurre dei geni reporter 80

### La modificazione genetica delle piante coltivate 81

- I transgeni possono conferire resistenza agli erbicidi o ai parassiti delle piante 83
- Gli organismi geneticamente modificati sono controversi 84

### Riassunto 85

### Domande 86

### Bibliografia 86

## PARTE I Trasporto e traslocazione dell'acqua e dei soluti

### CAPITOLO 3 L'acqua e le cellule vegetali 91

#### L'acqua nella vita della pianta 91

#### La struttura e le proprietà dell'acqua 92

- L'acqua è una molecola polare che forma legami idrogeno 92
- La polarità dell'acqua la rende un solvente eccellente 93
- L'acqua ha distintive proprietà termiche relativamente alle sue dimensioni 93
- Le molecole d'acqua sono molto coesive 94
- L'acqua possiede una grande forza di tensione 94

#### Diffusione e osmosi 95

- La diffusione è il movimento netto di molecole tramite agitazione termica casuale 96
- La diffusione è più efficace a breve distanza 97
- L'osmosi descrive il movimento netto dell'acqua attraverso una barriera permeabile 98

#### Il potenziale idrico 98

- Il potenziale chimico dell'acqua è l'espressione dello stato di energia libera dell'acqua 99

## XIV INDICE GENERALE

Tre fattori principali contribuiscono  
al potenziale idrico della cellula 99  
Il potenziale idrico può essere misurato 101

### **Potenziale idrico delle cellule vegetali 106**

L'acqua entra nella cellula secondo  
un gradiente di potenziale idrico 106  
L'acqua esce anche dalla cellula in risposta  
ad un gradiente di potenziale idrico 107  
Il potenziale idrico e le sue componenti  
variano con le condizioni di crescita  
e la posizione all'interno della pianta 109

### **Proprietà della parete cellulare e della membrana 110**

Piccoli cambiamenti nel volume cellulare causano  
grandi variazioni nella pressione di turgore 110

La velocità con cui le cellule guadagnano  
o perdono acqua è influenzata dalla conduttività  
idraulica della membrana cellulare 112

Le acquaporine facilitano lo spostamento  
dell'acqua attraverso le membrane cellulari 112

### **Lo stato idrico della pianta 113**

I processi fisiologici sono influenzati  
dallo stato idrico della pianta 114

L'accumulo di soluti aiuta a mantenere  
il turgore e il volume delle cellule 114

### **Riassunto 115**

### **Domande 116**

### **Bibliografia 116**

## **CAPITOLO 4 Bilancio idrico delle piante 119**

### **L'acqua nel suolo 119**

La pressione idrostatica negativa dell'acqua  
abbassa il potenziale idrico del suolo 121  
L'acqua si muove attraverso il suolo  
mediante flusso di massa 122

### **Assorbimento dell'acqua dalle radici 123**

L'acqua si sposta nella radice tramite l'apoplasto,  
il simplasto e la via transmembrana 123  
L'accumulo di soluti nello xilema  
può generare una "pressione radicale" 125

### **Trasporto dell'acqua attraverso lo xilema 126**

Lo xilema è formato da due tipi di elementi  
tracheali 126  
L'acqua si muove attraverso lo xilema  
per flusso dovuto a pressione 128  
Il movimento dell'acqua attraverso lo xilema  
richiede un minore gradiente di pressione  
rispetto a quello attraverso le cellule vive 129  
Quale differenza di pressione è richiesta per  
sollevare l'acqua in punta ad un albero alto 100  
metri? 129  
La teoria coesione-tensione spiega come avviene  
il trasporto dell'acqua nello xilema 130  
Negli alberi il trasporto xilematico dell'acqua  
affronta sfide di tipo fisico 132

Le piante riducono le conseguenze  
della cavitazione xilematica 133

### **Movimento dell'acqua dalla foglia all'atmosfera 134**

Le foglie hanno una grande resistenza  
idraulica 135  
La forza motrice per la traspirazione è la differenza  
nella concentrazione del vapor acqueo 135  
La perdita d'acqua è anche regolata  
dalle vie di resistenza 137  
Il controllo degli stomi accoppia  
la traspirazione alla fotosintesi fogliare 138  
Le pareti cellulari delle cellule di guardia  
sono specializzate 139  
Un aumento della pressione di turgore nelle cellule  
di guardia causa l'apertura degli stomi 139  
Il rapporto di traspirazione è la misura della  
relazione fra la perdita d'acqua e il guadagno in  
carbonio 141

### **Panoramica generale: il *continuum* suolo-pianta-atmosfera 142**

### **Riassunto 143**

### **Domande 144**

### **Bibliografia 144**

**CAPITOLO 5** **La nutrizione minerale 147****Nutrienti essenziali, carenze e disturbi nelle piante 148**

Negli studi sulla nutrizione si utilizzano tecniche particolari 150

Le soluzioni nutritive possono sostenere la rapida crescita delle piante 152

Le carenze minerali danneggiano il metabolismo e il funzionamento delle piante 154

L'analisi dei tessuti vegetali rivela le carenze minerali 166

**Il trattamento delle carenze nutrizionali 167**

La resa delle coltivazioni può essere aumentata con l'aggiunta di fertilizzanti 167

Alcuni elementi minerali possono essere assorbiti dalle foglie 168

**Suolo, radici e microbi 168**

Le particelle del suolo cariche negativamente influiscono sull'assorbimento dei nutrienti minerali 169

Il pH del suolo ha effetto sulla disponibilità

degli elementi nutritivi, sui microbi del terreno e sulla crescita delle radici 170

Una quantità eccessiva di minerali nel suolo limita la crescita delle piante 170

Le piante sviluppano un esteso sistema radicale 171

I sistemi radicali sono diversi nella forma, ma si basano su strutture comuni 171

Zone diverse della radice assorbono differenti ioni minerali 174

La disponibilità di nutrienti influisce sull'accrescimento delle radici 176

I funghi micorrizici facilitano l'assorbimento dei nutrienti nelle radici 176

I nutrienti si spostano dai funghi micorrizici alle cellule radicali 178

**Riassunto 178****Domande 179****Bibliografia 180****CAPITOLO 6** **Trasporto dei soluti 183****Trasporto passivo e trasporto attivo 184****Trasporto di soluti attraverso barriere membranose 186**

Differenti velocità di diffusione di cationi e anioni producono potenziali di diffusione 186

Qual è la relazione fra il potenziale di membrana e la distribuzione di ioni? 187

L'equazione di Nernst distingue il trasporto passivo da quello attivo 188

Il principale responsabile del potenziale di membrana è il trasporto dei protoni 189

**Processi di trasporto di membrana 191**

I canali aumentano la diffusione attraverso le membrane 192

I carriers legano e trasportano sostanze specifiche 195

Il trasporto attivo primario richiede energia 197

Il trasporto attivo secondario utilizza l'energia immagazzinata 197

Analisi cinetiche possono spiegare i meccanismi di trasporto 199

**Proteine di trasporto di membrana 201**

Sono stati identificati i geni di numerosi trasportatori 203

Esistono trasportatori per diversi composti contenenti azoto 203

Esistono vari trasportatori di cationi 204

Sono stati identificati alcuni trasportatori di anioni 207

I trasportatori di metalli spostano micronutrienti essenziali 207

Le acquaporine hanno molte funzioni 208

Le H<sup>+</sup>-ATPasi della membrana plasmatica funzionali sono delle ATPasi di tipo P altamente regolate 208

## XVI INDICE GENERALE

La H<sup>+</sup>-ATPasi del tonoplasto guida  
l'accumulo di soluti nel vacuolo 210

Anche le H<sup>+</sup>-pirofosfatasi pompano  
protoni nel tonoplasto 213

### Trasporto di ioni nelle radici 214

Il movimento di soluti avviene  
tramite l'apoplasto e il simplasto 214

Gli ioni attraversano sia il simplasto che  
l'apoplasto 214

Le cellule parenchimatiche dello xilema  
partecipano al caricamento dello xilema 215

### Riassunto 217

### Domande 218

### Bibliografia 218

## PARTE II Biochimica e metabolismo

### CAPITOLO 7 Fotosintesi: le reazioni alla luce 225

#### La fotosintesi nelle piante superiori 226

##### Concetti generali 226

La luce possiede caratteristiche  
sia di particella che di onda 226

Quando le molecole assorbono o emettono luce,  
cambiano il loro stato elettronico 227

I pigmenti fotosintetici assorbono  
la luce che dà energia alla fotosintesi 230

##### Esperimenti fondamentali per comprendere la fotosintesi 231

Gli spettri d'azione mettono in relazione  
l'assorbimento della luce con l'attività  
fotosintetica 234

La fotosintesi avviene in complessi contenenti  
antenne che raccolgono la luce  
e in centri di reazione fotochimici 235

La reazione chimica della fotosintesi  
è condotta dalla luce 236

La luce permette la riduzione del NADP  
e la formazione di ATP 237

Gli organismi che evolvono ossigeno possiedono  
due fotosistemi che lavorano in serie 237

##### Organizzazione dell'apparato fotosintetico 238

Il cloroplasto è la sede della fotosintesi 240

I tilacoidi contengono proteine integrali di  
membrana 241

I fotosistemi I e II sono distintamente separati  
all'interno della membrana tilacoidale 241

I batteri fotosintetici anossigenici  
hanno un solo centro di reazione 243

##### Organizzazione dei sistemi antenna per l'assorbimento della luce 243

I sistemi antenna contengono clorofilla  
e sono associati alla membrana 243

Il sistema antenna convoglia l'energia  
verso i centri di reazione 245

Numerosi complessi antenna pigmento-proteina  
possiedono un motivo strutturale comune 245

##### Meccanismi di trasporto di elettroni 246

Gli elettroni ceduti dalla clorofilla si spostano  
tramite carriers organizzati in uno "Schema a  
Z" 247

L'accumulo di energia avviene quando  
una molecola eccitata di clorofilla riduce  
una molecola che accetta elettroni 249

Le clorofille dei centri di reazione dei due  
fotosistemi assorbono a lunghezze d'onda  
differenti 250

Il centro di reazione del fotosistema II è un  
complesso pigmento-proteina formato da molte  
subunità 251

##### L'acqua è ossidata ad ossigeno dal fotosistema II 252

La feofitina e due chinoni accettano  
elettroni dal fotosistema II 253

Anche il flusso di elettroni attraverso  
il complesso citocromo b<sub>6</sub>f trasporta  
protoni 254

Il plastochinone e la plastocianina  
trasportano elettroni fra i fotosistemi II e I 255

Il centro di reazione del fotosistema I riduce  
il NADP<sup>+</sup> 257

Il flusso ciclico di elettroni genera ATP ma non NADPH 258

Alcuni erbicidi bloccano il flusso fotosintetico degli elettroni 258

### **Trasporto di protoni e sintesi di ATP nel cloroplasto 259**

### **Regolazione e riparazione dell'apparato fotosintetico 261**

I carotenoidi svolgono il compito di agenti fotoprotettivi 263

Alcune xantofille prendono anche parte alla dissipazione di energia 264

Il centro di reazione del fotosistema II è facilmente danneggiato 264

Il fotosistema I è protetto dalle specie attive di ossigeno 265

L'impilamento dei tilacoidi permette la ripartizione dell'energia fra i fotosistemi 265

### **Genetica, assemblaggio ed evoluzione dei sistemi fotosintetici 266**

I geni del cloroplasto producono modelli di ereditabilità non-Mendeliani 266

La maggior parte delle proteine del cloroplasto è importata dal citoplasma 267

La biosintesi e la degradazione della clorofilla sono vie complesse 269

Si sono evoluti organismi fotosintetici complessi da forme più semplici 269

**Riassunto 270**

**Domande 271**

**Bibliografia 271**

## **CAPITOLO 8 Fotosintesi: le reazioni del carbonio 275**

### **Il ciclo di Calvin-Benson 276**

Il ciclo di Calvin-Benson è composto da tre fasi: carbossilazione, riduzione e rigenerazione 277

La carbossilazione del ribuloso 1,5-bisfosfato fissa la CO<sub>2</sub> per la sintesi dei trioso fosfati 279

Il ribuloso 1,5-bisfosfato viene rigenerato per garantire l'assimilazione continua di CO<sub>2</sub> 280

Un periodo di induzione precede lo stato stazionario di assimilazione fotosintetica della CO<sub>2</sub> 284

### **Regolazione del ciclo di Calvin-Benson 284**

L'attività della rubisco aumenta alla luce 288

La luce regola il ciclo di Calvin-Benson attraverso il sistema ferredossina-tioredoxina 290

I movimenti di ioni dipendenti dalla luce modulano gli enzimi del ciclo di Calvin-Benson 291

La luce controlla l'assemblaggio degli enzimi cloroplastici in complessi sopramolecolari 291

### **Il ciclo C<sub>2</sub> per l'ossidazione fotosintetica del carbonio 293**

La carbossilazione e l'ossigenazione del ribuloso 1,5-bisfosfato sono reazioni in competizione 295

La fotorespirazione dipende dal sistema di trasporto degli elettroni fotosintetici 299

La fotorespirazione protegge l'apparato fotosintetico in condizioni di stress 300

La fotorespirazione può essere ingegnerizzata per aumentare la produzione di biomassa 300

### **Meccanismi di concentrazione del carbonio inorganico 302**

#### **Meccanismi di concentrazione del carbonio inorganico: il ciclo C<sub>4</sub> del carbonio 303**

Malato e aspartato sono prodotti di carbossilazione del ciclo C<sub>4</sub> 303

Due diversi tipi di cellule partecipano al ciclo C<sub>4</sub> 306

Il ciclo C<sub>4</sub> concentra la CO<sub>2</sub> nei cloroplasti delle cellule della guaina del fascio 308

Il ciclo C<sub>4</sub> concentra anche la CO<sub>2</sub> in cellule singole 309

La luce regola l'attività di enzimi chiave C<sub>4</sub> 309

In climi caldi e asciutti, il ciclo C<sub>4</sub> riduce la fotorespirazione e la perdita di acqua 310

#### **Meccanismi di concentrazione del carbonio inorganico: il ciclo C<sub>4</sub> del carbonio 310**

CAM è un meccanismo versatile sensibile agli stimoli ambientali 312

**Accumulo e ripartizione dei fotosintati:  
amido e saccarosio 314**

- Formazione e mobilitazione di amido nel cloroplasto 319
- L'amido è sintetizzato nei cloroplasti durante il giorno 320
- Di notte la degradazione dell'amido richiede la fosforilazione dell'amilopectina 323
- Nella ripartizione notturna dell'amido transitorio prevale l'esportazione del maltosio 324

**Biosintesi e via di segnale  
del saccarosio 326**

- Alla luce i trioso fosfati forniscono il pool citosolico di tre importanti esosi fosfati 326
- Alla luce il fruttosio 2,6-bisfosfato regola il pool di esoso fosfati 332
- L'interconversione citosolica di esoso fosfati governa l'allocazione del carbonio assimilato 332
- Il saccarosio viene continuamente sintetizzato nel citosol 332

**Riassunto 334**

**Domande 336**

**Bibliografia 336**

**CAPITOLO 9**

**Fotosintesi: considerazioni fisiologiche  
ed ecologiche 343**

**La fotosintesi è la principale  
funzione delle foglie 344**

- L'anatomia della foglia porta al massimo l'assorbimento della luce 347
- Le piante competono per la luce solare 349
- L'angolazione ed il movimento delle foglie possono controllare l'assorbimento della luce 349
- Le piante si adattano agli ambienti soleggiati e all'ombra 351

**Risposte fotosintetiche  
alla luce nella foglia intera 351**

- Le curve luce-risposta rivelano proprietà fotosintetiche 351
- Le foglie devono dissipare l'eccesso di energia luminosa 354
- L'assorbimento di troppa luce può portare alla fotoinibizione 357

**Risposte fotosintetiche  
alla temperatura 357**

- Le foglie devono dissipare una grande quantità di calore 358
- La fotosintesi è sensibile alla temperatura 359

- Esiste una temperatura ottimale per la fotosintesi 360

**Risposte fotosintetiche  
al biossido di carbonio 361**

- La concentrazione atmosferica di CO<sub>2</sub> continua ad aumentare 363
- La diffusione della CO<sub>2</sub> nel cloroplasto è essenziale per la fotosintesi 365
- Patterns di assorbimento della luce generano gradienti nella fissazione della CO<sub>2</sub> 370
- La CO<sub>2</sub> impone dei limiti alla fotosintesi 370
- Come cambieranno in futuro fotosintesi e respirazione in condizioni di elevata CO<sub>2</sub>? 373

**Identificazione delle diverse  
vie fotosintetiche 374**

- Come misuriamo nelle piante gli isotopi stabili del carbonio? 375
- Perché esistono variazioni nel rapporto isotopico del carbonio nelle piante? 376

**Riassunto 381**

**Domande 382**

**Bibliografia 382**

**CAPITOLO 10 Traslocazione nel floema 387****Vie di traslocazione 388**

- Lo zucchero è traslocato dagli elementi del cribro del floema 389
- Gli elementi maturi del cribro sono cellule vive specializzate per la traslocazione 391
- La caratteristica peculiare degli elementi del cribro è la presenza di grandi pori nelle pareti cellulari 392
- Gli elementi del cribro danneggiati sono sigillati 393
- Le cellule compagne aiutano gli elementi del cribro altamente specializzati 394

**Modelli di traslocazione: dalle sorgenti ai pozzi 396****Sostanze traslocate nel floema 396**

- Il succo floematico può essere prelevato e analizzato 397
- Gli zuccheri sono traslocati in forma non riducente 398
- Nel floema sono traslocati anche altri soluti 398

**Velocità di spostamento 401****Il modello del flusso da pressione, un meccanismo passivo per il trasporto del floema 402**

- Un gradiente di pressione generato osmoticamente permette la traslocazione nel modello del flusso da pressione 403
- Le previsioni sul modello del flusso da pressione sono state confermate 404
- I pori della placca cribrosa sono dei canali aperti 405
- In un singolo elemento del cribro non esiste trasporto bidirezionale 406
- L'energia richiesta per il trasporto attraverso la via floematica è piccola 406
- I gradienti di pressione sono sufficienti per permettere il flusso di massa del succo floematico 407
- La traslocazione nelle gimnosperme implica un altro meccanismo? 407

**Caricamento del floema 408**

- Il caricamento del floema avviene attraverso l'apoplasto o il simplasto 409

- Molti dati avvalorano l'esistenza in alcune specie di un caricamento apoplastico 409
- Il caricamento del floema nella via apoplastica richiede energia metabolica 410
- Il caricamento del floema nella via apoplastica coinvolge un simportatore saccarosio-H<sup>+</sup> 410
- In alcune specie il caricamento del floema è simplastico 414
- Il modello trappola per polimeri spiega il caricamento simplastico in piante con cellule intermedie 414
- Il caricamento del floema è passivo in un certo numero di specie arboree 415
- Il tipo di caricamento del floema è correlato con alcune caratteristiche significative 416

**Scaricamento del floema e transizione da pozzo a sorgente 417**

- Lo scaricamento del floema ed il trasporto a breve distanza possono essere simplastici o apoplastici 417
- Il trasporto nei tessuti pozzo richiede energia metabolica 418
- La transizione di una foglia da pozzo a sorgente è un processo graduale 421

**Distribuzione dei fotosintati: allocazione e ripartizione 422**

- L'allocazione comprende l'accumulo, l'utilizzo e il trasporto 423
- Gli zuccheri di trasporto sono ripartiti fra vari pozzi 423
- Le foglie sorgente regolano l'allocazione 424
- I tessuti pozzo competono per la disponibilità dei fotosintati traslocati 425
- La forza di pozzo dipende dalla dimensione e dall'attività del pozzo 426
- La sorgente si regola su lunghi tempi in funzione dei cambiamenti nel rapporto sorgente/pozzo 426

**Il trasporto di molecole segnale 427**

- La pressione di turgore ed i segnali chimici coordinano le attività delle sorgenti e dei pozzi 428

Le proteine e gli RNA fungono da molecole segnale nel floema per regolare l'accrescimento e lo sviluppo 428

**Riassunto 432**

**Domande 433**

**Bibliografia 434**

## CAPITOLO 11 Respirazione e metabolismo lipidico 439

### Considerazioni generali sulla respirazione 439

#### Glicolisi 441

La glicolisi metabolizza i carboidrati provenienti da diverse fonti 442

La fase glicolitica di conservazione dell'energia estrae energia utile 443

Le piante possiedono vie glicolitiche alternative 445

In assenza di ossigeno la fermentazione rigenera il NAD<sup>+</sup> necessario per la glicolisi 446

La glicolisi delle piante è regolata dai suoi prodotti 450

#### La via ossidativa dei pentosi fosfati 451

La via ossidativa dei pentosi fosfati produce NADPH e intermedi biosintetici 451

La via ossidativa dei pentosi fosfati è regolata da condizioni redox 453

#### Il ciclo dell'acido citrico 453

I mitocondri sono organuli semi-autonomi 453

Il piruvato entra nei mitocondri ed è ossidato attraverso il ciclo dell'acido citrico 454

Il ciclo dell'acido citrico delle piante possiede caratteristiche uniche 456

#### Trasporto di elettroni mitocondriale e sintesi di ATP 457

La catena di trasporto di elettroni catalizza un flusso di elettroni dal NADH verso l'O<sub>2</sub> 457

La catena di trasporto di elettroni possiede ramificazioni supplementari 459

La sintesi mitocondriale di ATP è accoppiata al trasporto elettronico 467

I trasportatori scambiano substrati e prodotti 468

La respirazione aerobica fornisce circa 60 molecole di ATP per ogni molecola di saccarosio 472

Numerose subunità dei complessi per la respirazione sono codificate dal genoma mitocondriale 472

Le piante possiedono numerosi meccanismi che abbassano la resa dell'ATP 476

Il controllo a breve termine della respirazione mitocondriale avviene a diversi livelli 481

La respirazione è strettamente legata ad altre vie metaboliche 483

#### Respirazione in piante e tessuti intatti 484

Le piante respirano circa la metà della resa fotosintetica giornaliera 484

La respirazione opera durante la fotosintesi 484

Tessuti e organi diversi respirano a velocità differenti 485

Fattori ambientali possono alterare la velocità della respirazione 485

#### Metabolismo lipidico 488

I grassi e gli oli accumulano una gran quantità di energia 488

I triacilgliceroli sono accumulati nei corpi lipidici 488

I glicerolipidi polari sono i principali lipidi strutturali della membrana 489

La biosintesi degli acidi grassi si compie con cicli di addizione di molecole a due atomi di carbonio 491

La sintesi dei glicerolipidi avviene nei plastidi e nell'ER 492

La composizione lipidica influisce sulla funzione della membrana 493

I lipidi di membrana sono precursori di importanti molecole di segnale 495

Nei semi in via di germinazione i lipidi di accumulo sono convertiti in carboidrati 495

**Riassunto 498**

**Domande 499**

**Bibliografia 499**

**CAPITOLO 12 Assimilazione dei nutrienti minerali 507****Azoto nell'ambiente 508**

L'azoto passa attraverso diverse forme  
in un ciclo biogeochimico 508

Ammonio e nitrati non assimilati  
possono essere pericolosi 509

**Assimilazione del nitrato 510**

Numerosi fattori regolano la nitrato reductasi 511

La nitrito reductasi converte il nitrito  
in ammonio 512

Sia le radici che i germogli assimilano nitrato 512

**Assimilazione dell'ammonio 513**

La conversione dell'ammonio in amminoacidi  
richiede due enzimi 513

L'ammonio può essere assimilato  
tramite una via alternativa 515

Le reazioni di transaminazione  
trasferiscono azoto 515

L'asparagina e la glutammina uniscono  
i metabolismi del carbonio e dell'azoto 515

**La biosintesi degli amminoacidi 515****Fissazione biologica dell'azoto 516**

Batteri liberi e simbiotici fissano l'azoto 516

La fissazione dell'azoto richiede  
condizioni anaerobiche 517

La fissazione simbiotica dell'azoto  
avviene in strutture specializzate 518

Lo stabilirsi della simbiosi richiede  
uno scambio di segnali 519

I fattori Nod prodotti dai batteri  
agiscono da segnale per la simbiosi 520

La formazione del nodulo coinvolge i  
fitoormoni 521

Il complesso enzimatico della nitrogenasi  
fissa  $N_2$  521

Le molecole azotate trasportate sono  
le ammidi e le ureidi 525

**Assimilazione dello zolfo 526**

Il solfato è la forma di zolfo assorbita  
dalle piante 526

L'assimilazione del solfato richiede  
la sua riduzione a cisteina 526

L'assimilazione del solfato avviene  
principalmente nelle foglie 528

La metionina è sintetizzata dalla cisteina 528

**Assimilazione del fosfato 528****Assimilazione dei cationi 528**

I cationi formano con i composti carboniosi  
legami non covalenti 529

Le radici modificano la rizosfera per acquisire  
ferro 529

Il ferro forma complessi con il carbonio  
e il fosfato 531

**Assimilazione dell'ossigeno 533****Energetica dell'assimilazione  
dei nutrienti 533****Riassunto 535****Domande 536****Bibliografia 536****CAPITOLO 13 Metaboliti secondari e difese delle piante 541****Metaboliti secondari 543**

I metaboliti secondari difendono la pianta  
dagli attacchi degli erbivori e dei patogeni 544

I metaboliti secondari sono suddivisi  
in tre gruppi principali 544

**Terpeni 544**

I terpeni si formano dalla fusione di unità  
isopreniche a cinque atomi di carbonio 544

Esistono due vie metaboliche  
per la biosintesi di terpeni 544

L'isopentenil difosfato ed il suo isomero  
si uniscono a formare terpeni più grandi 545

Alcuni terpeni hanno ruoli nella crescita  
e nello sviluppo 547

In molte piante i terpeni sono difese contro gli  
erbivori 547

**Composti fenolici 548**

- La fenilalanina è un intermedio nella biosintesi della maggior parte dei fenoli vegetali 549
- Alcuni fenoli semplici sono attivati dalla luce nell'ultravioletto 553
- I fenoli semplici che vengono dispersi nel suolo possono limitare la crescita di altre piante 553
- La lignina è una complessa macromolecola fenolica 554
- Esistono quattro gruppi principali di flavonoidi 554
- Le antocianine sono flavonoidi colorati che attraggono gli animali 555
- I flavonoidi possono proteggere dal danno dovuto alle radiazioni UV 556
- Gli isoflavonoidi hanno una vasta attività farmacologica 557
- I tannini sono composti deterrenti contro gli erbivori 558

**Composti contenenti azoto 559**

- Gli alcaloidi esercitano un drastico effetto fisiologico sugli animali 560
- I glicosidi cianogeni liberano il velenoso acido cianidrico 562
- I glucosinolati rilasciano tossine volatili 563
- Gli amminoacidi non proteici sono tossici per gli erbivori 564

**Difese vegetali indotte contro gli insetti erbivori 565**

- Le piante possono riconoscere componenti specifiche della saliva dell'insetto 565

- L'acido giasmonico attiva molte risposte di difesa 565
- Alcune proteine vegetali inibiscono i processi digestivi degli erbivori 568
- Il danno da erbivoro induce difese sistemiche 568
- I composti volatili indotti dagli erbivori hanno funzioni ecologiche complesse 570
- Gli insetti hanno sviluppato delle strategie per far fronte alle difese delle piante 570

**Difese vegetali contro i patogeni 570**

- I patogeni hanno sviluppato diverse strategie per invadere le piante ospite 571
- Alcuni composti antimicrobici sono sintetizzati prima dell'attacco del patogeno 571
- L'infezione induce difese aggiuntive contro i patogeni 571
- Le fitoalessine aumentano spesso dopo l'attacco di patogeni 572
- Alcune piante riconoscono sostanze specifiche prodotte dal patogeno 573
- L'esposizione ad elicitori induce una cascata di trasduzione del segnale 574
- Un singolo incontro con un patogeno può aumentare la resistenza agli attacchi futuri 575
- Interazioni fra piante e batteri non patogeni possono innescare la resistenza sistemica indotta 575

**Riassunto 576****Domande 578****Bibliografia 579****PARTE III Accrescimento e sviluppo****CAPITOLO 14 Trasduzione del segnale 585****Trasduzione del segnale nelle cellule vegetali e animali 586**

- Le piante e gli animali hanno componenti di trasduzione simili 586
- Le chinasi recettore possono avviare una cascata di trasduzione del segnale 587

- I componenti di trasduzione del segnale delle piante si sono evoluti da antenati sia procarioti che eucarioti 589
- All'interno delle cellule vegetali i segnali vengono percepiti in molte posizioni 591
- La trasduzione del segnale nelle piante comporta spesso l'inattivazione di proteine repressore 591

La degradazione delle proteine è una caratteristica comune nelle vie di segnale vegetali 593

Diversi recettori ormonali vegetali codificano i componenti del meccanismo di ubiquitinazione 595

La disattivazione di proteine di repressione porta ad una risposta di espressione genica 596

Le piante hanno sviluppato meccanismi per lo spegnimento o l'attenuazione delle risposte di segnale 598

La regolazione incrociata consente l'integrazione delle vie di trasduzione del segnale 598

**Trasduzione del segnale nello spazio e nel tempo 600**

La trasduzione del segnale vegetale avviene in un'ampia gamma di distanze 601

I tempi di trasduzione del segnale vegetale vanno dai secondi agli anni 603

**Riassunto 605**

**Domande 606**

**Bibliografia 606**

**CAPITOLO 15 Pareti cellulari: struttura, biogenesi ed espansione 609**

**Struttura e sintesi delle pareti cellulari vegetali 610**

Le pareti cellulari vegetali possiedono un'architettura varia 611

La parete primaria della cellula è composta da microfibrille di cellulosa immerse in una matrice polisaccaridica 612

Le fibrille di cellulosa sono sintetizzate nella membrana plasmatica 616

I polimeri della matrice sono sintetizzati nell'apparato del Golgi e secreti tramite vescicole 621

Le emicellulose sono polisaccaridi di matrice che si legano alla cellulosa 621

Le pectine sono componenti idrofilici della matrice che formano un gel 623

Le proteine strutturali formano legami incrociati nella parete 626

Durante la citocinesi vengono assemblate nuove pareti cellulari primarie 627

Al termine dell'espansione alcune cellule formano pareti secondarie 628

**Modelli di espansione cellulare 629**

L'orientamento delle microfibrille influisce sulla direzionalità della crescita in cellule ad accrescimento diffuso 631

I microtubuli corticali determinano l'orientamento delle microfibrille neodepositate 632

**Velocità di allungamento cellulare 636**

Il rilassamento da tensione della parete cellulare porta all'assorbimento dell'acqua e all'allungamento cellulare 638

L'accrescimento indotto dall'acidità e il rilassamento da tensione della parete sono mediati dalle espansine 640

L'arresto dell'espansione della parete è accompagnato da molti cambiamenti strutturali 643

**Riassunto 645**

**Domande 646**

**Bibliografia 646**

**CAPITOLO 16 Accrescimento e sviluppo 651**

**Inquadramento generale sull'accrescimento e sviluppo delle piante 652**

**Embriogenesi: le origini della polarità 654**

L'embriogenesi differisce fra monocotiledoni e dicotiledoni, ma mostra anche processi fondamentali comuni 654

La polarità apicale-basale della pianta è stabilita all'inizio dell'embriogenesi 656

Il segnale che dipende dalla posizione guida l'embriogenesi 657

Durante l'embriogenesi l'auxina può agire da segnale chimico mobile 662

L'analisi di mutanti aiuta ad identificare i geni essenziali per l'organizzazione dell'embrione 664

La proteina GNOM determina la distribuzione polare delle proteine di efflusso dell'auxina 666

MONOPTEROS codifica un fattore di trascrizione che è attivato dall'auxina 666

Il patterning radiale guida la formazione di strati di tessuti 667

Il differenziamento di cellule corticali ed endodermiche coinvolge il movimento intercellulare di un fattore di trascrizione 669

Numerosi processi di sviluppo coinvolgono lo spostamento intercellulare di macromolecole 670

**I tessuti meristemati: fondamenta per l'accrescimento indeterminato 671**

I meristemi apicali della radice e del fusto utilizzano strategie simili per permettere l'accrescimento indeterminato 672

**Meristema apicale della radice 673**

L'apice radicale ha quattro zone di sviluppo 673

L'origine dei differenti tessuti della radice può essere ricondotta a cellule iniziali specifiche 674

Esperimenti di ablazione cellulare portano a processi direzionali di segnale nella determinazione dell'identità cellulare 675

L'auxina contribuisce a formare e mantenere il RAM 675

Le risposte all'auxina dipendono da specifici fattori di trascrizione 677

Nel RAM l'attività della citochinina è necessaria per lo sviluppo della radice 678

**Meristema apicale del germoglio 679**

Il meristema apicale del germoglio contiene zone e strati distinti 680

I tessuti del fusto derivano da gruppi distinti di iniziali apicali 681

La posizione delle proteine PIN ha un effetto sulla formazione del SAM 682

La formazione del SAM dell'embrione richiede l'espressione coordinata di fattori di trascrizione 682

Il feedback negativo limita l'ampiezza del meristema apicale 683

Meccanismi simili mantengono le iniziali nel RAM e nel SAM 685

**Organogenesi vegetativa 687**

Zone localizzate di accumulo di auxina promuovono la formazione di foglie 687

L'espressione genica regolata nello spazio determina la forma planare della foglia 688

Meccanismi distinti formano radici e fusti 690

**Senescenza e morte cellulare programmata 691**

La senescenza fogliare è adattativa e strettamente regolata 692

Le piante mostrano vari tipi di senescenza 693

La senescenza implica la degradazione coordinata della clorofilla potenzialmente fototossica 694

La morte cellulare programmata è un tipo specializzato di senescenza 695

**Riassunto 696**

**Domande 697**

**Bibliografia 698**

**CAPITOLO 17**

**Il fitocromo e lo sviluppo delle piante controllato dalla luce 703**

**Proprietà fotochimiche e biochimiche del fitocromo 704**

Le due forme di fitocromo Pr e Pfr sono interconvertibili 706

La forma fisiologicamente attiva del fitocromo è il Pfr 707

**Caratteristiche delle risposte indotte dal fitocromo 707**

- Le risposte del fitocromo variano nel tempo di latenza e nel tempo di fuga 707
- Gli effetti del fitocromo sulle piante possono essere distinti dalla quantità di luce richiesta 710
- Le risposte a fluenza bassissima non sono fotoreversibili 710
- Le risposte alla bassa fluenza sono fotoreversibili 710
- Le risposte ad alta irradiazione sono proporzionali alla irradiazione e alla durata 711

**Struttura e funzione delle proteine del fitocromo 713**

- Il fitocromo ha numerosi e importanti domini funzionali 713
- Il fitocromo è una proteina chinasi regolata dalla luce 714
- Il Pfr è ripartito fra il citosol ed il nucleo 715
- Il fitocromo è codificato da una famiglia multigenica 715

**Analisi genica della funzione del fitocromo 718**

- Il fitocromo A media risposte alla luce continua nel rosso lontano 719
- Il fitocromo B media le risposte alla luce continua rossa o bianca 719
- Stanno emergendo i ruoli dei fitocromi C, D ed E 720
- Le interazioni della famiglia genica phy sono complesse 720
- Durante l'evoluzione le funzioni del gene PHY si sono diversificate 720

**Vie di segnale del fitocromo 721**

- Il fitocromo regola i potenziali di membrana ed i flussi ionici 721
- Il fitocromo regola l'espressione genica 722
- Nella via di segnale phy i fattori di interazione con il fitocromo (PIF) agiscono precocemente 723
- Il fitocromo si associa a proteine chinasi e fosfatasi 724
- L'espressione genica indotta dal fitocromo coinvolge le proteine di degradazione 725

**Ritmi circadiani 726**

- L'oscillatore circadiano coinvolge un feedback negativo trascrizionale 727

**Funzioni ecologiche 729**

- Il fitocromo permette alla pianta di adattarsi ai cambiamenti nella qualità della luce 730
- La diminuzione del rapporto R/FR causa l'allungamento delle piante da sole 730
- Per germinare i semi piccoli spesso hanno bisogno di un alto rapporto R/FR 731
- La riduzione della risposta di evitazione dell'ombra può aumentare la resa delle coltivazioni 733
- Le risposte del fitocromo mostrano variazioni ectopiche 733
- L'azione del fitocromo può essere modulata 734

**Riassunto 734**

**Domande 735**

**Bibliografia 736**

**CAPITOLO 18** **Risposte alla luce blu: morfogenesi e movimento degli stomi 741**

**Fotofisiologia delle risposte alla luce blu 742**

- La luce blu stimola la crescita asimmetrica ed il ripiegamento 742
- La luce blu inibisce rapidamente l'allungamento del fusto 743
- La luce blu stimola l'apertura degli stomi 745
- La luce blu attiva una pompa protonica nella membrana plasmatica delle cellule di guardia 747
- Le risposte alla luce blu hanno cinetiche e tempi di latenza caratteristici 748

La luce blu regola le relazioni osmotiche delle cellule di guardia 749

Nelle cellule di guardia il saccarosio è un soluto osmoticamente attivo 752

**Regolazione delle risposte stimulate dalla luce blu 753**

**I fotorecettori della luce blu 754**

- I criptocromi regolano lo sviluppo vegetale 754
- Le fototropine mediano il fototropismo dipendente dalla luce blu e i movimenti dei cloroplasti 755

La zeaxantina media la fotorecezione  
della luce blu nelle cellule di guardia 757

La luce verde inverte l'apertura  
stimolata dalla luce blu 759

**Riassunto 764**

**Domande 765**

**Bibliografia 765**

## CAPITOLO 19

## Auxina: il primo ormone vegetale della crescita ad essere stato scoperto 769

### Nascita del concetto di auxina 770

#### L'auxina principale:

##### l'acido indol-3-acetico 770

L'IAA è sintetizzato in meristemi  
e in giovani tessuti in divisione 773

Esistono molte vie per la biosintesi dell'IAA 774

I semi e gli organi di riserva contengono  
auxina legata covalentemente 774

L'IAA è degradato da vie multiple 774

### Trasporto dell'auxina 775

Il trasporto polare richiede energia  
e non dipende dalla gravità 777

Il potenziale chemiosmotico causa  
il trasporto polare 777

I trasportatori PIN e ABCB regolano  
l'omeostasi cellulare dell'auxina 783

L'afflusso e l'efflusso di auxina  
possono essere inibiti chimicamente 783

Il trasporto dell'auxina è regolato  
da meccanismi multipli 784

### Vie di trasduzione del segnale auxinico 786

I principali recettori dell'auxina  
sono eterodimeri di proteine solubili 787

I geni indotti dall'auxina sono regolati  
negativamente dalle proteine AUX/IAA 788

Il legame dell'auxina con l'eterodimero  
TIR1/AFB-AUX/IAA stimola la distruzione di AUX/  
IAA 788

I geni indotti dall'auxina appartengono a due classi:  
precoci e tardivi 788

Le risposte rapide non trascrizionali all'auxina  
sembrano coinvolgere una differente proteina  
recettore 789

### Azioni dell'auxina:

#### allungamento cellulare 789

Le auxine promuovono la crescita di fusti e  
coleottili, ma inibiscono quella delle radici 789

I tessuti esterni dei fusti delle dicotiledoni  
sono i bersagli dell'azione dell'auxina 790

Il minimo tempo di latenza per l'allungamento  
indotto dall'auxina è di 10 minuti 791

L'auxina aumenta rapidamente  
l'estensibilità della parete cellulare 792

L'estruzione di protoni indotta dall'auxina  
aumenta l'estensione della cellula 792

L'estruzione di protoni indotta dall'auxina  
comporta l'attivazione e la mobilitazione delle  
proteine 793

### Azioni dell'auxina: tropismi delle piante 793

Il fototropismo è mediato  
dalla redistribuzione laterale dell'auxina 794

Il gravitropismo implica  
la redistribuzione laterale dell'auxina 795

Densi plastidi fungono da sensori di gravità 796

La percezione della gravità può coinvolgere il pH  
e gli ioni calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) come secondi  
messaggeri 798

Nella cuffia l'auxina è ridistribuita  
lateralmente 800

### Effetti dell'auxina sullo sviluppo 801

L'auxina regola la dominanza apicale 802

Il trasporto di auxina regola lo sviluppo  
della gemma fiorale e la filloassi 804

L'auxina promuove la formazione  
di radici laterali e avventizie 805

L'auxina induce il differenziamento vascolare 805

L'auxina ritarda l'avvento dell'abscissione  
fogliare 805

L'auxina promuove lo sviluppo dei frutti 806

Le auxine sintetiche hanno  
svariate applicazioni commerciali 806

**Riassunto 807**

**Domande 809**

**Bibliografia 809**

**CAPITOLO 20****Gibberelline: regolatori dell'altezza delle piante e della germinazione dei semi 813****La scoperta delle gibberelline e la struttura chimica 814**

Le gibberelline sono state scoperte studiando una malattia del riso 814

L'acido gibberellico è stato purificato per la prima volta da filtrati di colture di *Gibberella* 814

Tutte le gibberelline sono basate sullo scheletro ent-gibberellanico 815

**Effetti delle gibberelline sull'accrescimento e sullo sviluppo 818**

Le gibberelline promuovono la germinazione dei semi 818

Le gibberelline possono stimolare l'accrescimento della radice e del fusto 818

Le gibberelline regolano la transizione dalla fase giovanile a quella adulta 819

Le gibberelline hanno un effetto sulla formazione dei fiori e sulla determinazione del sesso 819

Le gibberelline promuovono lo sviluppo del polline e l'accrescimento del tubetto pollinico 819

Le gibberelline promuovono la fruttificazione e la partenocarpia 819

Le gibberelline promuovono lo sviluppo precoce del seme 820

Usi commerciali delle gibberelline e degli inibitori della loro biosintesi 820

**Biosintesi e disattivazione delle gibberelline 821**

Le gibberelline sono sintetizzate dalla via dei terpenoidi 821

Alcuni enzimi nella via biosintetica delle GA sono altamente regolati 827

La gibberellina regola il proprio metabolismo 828

La biosintesi della GA avviene in siti multipli degli organi e della cellula 829

Le condizioni ambientali possono influire sulla biosintesi della GA 829

GA<sub>1</sub> e GA<sub>4</sub> possiedono una bioattività intrinseca per l'accrescimento del fusto 829

L'altezza della pianta può essere ingegnerizzata geneticamente 831

I mutanti nani spesso mostrano altri difetti fenotipici 833

Le auxine sono in grado di regolare la biosintesi di GA 834

**Via di segnale delle gibberelline: significato dei mutanti di risposta 834**

GID1 codifica un recettore solubile della GA 838

Le proteine di dominio DELLA sono regolatori negativi di risposta alla GA 842

La mutazione dei regolatori negativi della GA può produrre fenotipi slanciati o nani 842

Le gibberelline segnalano la degradazione dei regolatori negativi della risposta alla GA 844

Le proteine F-box segnano le proteine del dominio DELLA per la degradazione 845

I regolatori negativi con i domini DELLA hanno importanza nell'agricoltura 846

**Risposte delle gibberelline: bersagli precoci delle proteine DELLA 847**

Le proteine DELLA possono attivare o sopprimere l'espressione genica 847

Le proteine DELLA regolano la trascrizione interagendo con altre proteine come i fattori di interazione con il fitocromo 847

**Risposte alle gibberelline: lo strato di aleurone dei cereali 849**

La GA è sintetizzata nell'embrione 849

Le cellule dell'aleurone possono avere due tipi di recettore della GA 849

Le gibberelline aumentano la trascrizione dell'mRNA dell' $\alpha$ -amilasi 849

GAMYB è un regolatore positivo della trascrizione dell' $\alpha$ -amilasi 851

Le proteine di dominio DELLA sono rapidamente degradate 851

**Risposte delle gibberelline: sviluppo dell'antera e fertilità maschile 853**

GAMYB regola la fioritura e la fertilità maschile 853

Gli eventi a valle di GAMYB nell'aleurone del riso e nelle antere sono molto diversi 856

I microRNA regolano i MYB dopo la trascrizione nelle antere ma non nell'aleurone 857

**Risposte alle gibberelline: accrescimento del fusto 857**

Le gibberelline stimolano l'allungamento e la divisione cellulare 857

Le GA regolano la trascrizione delle chinasi del ciclo cellulare 859

Ridurre la sensibilità alla GA può impedire le perdite dei raccolti 859

**Riassunto 864**

**Domande 865**

**Bibliografia 866**

**CAPITOLO 21 Citochine: regolatori della divisione cellulare 873**

**Divisione cellulare e sviluppo della pianta 874**

Le cellule vegetali differenziate possono ricominciare a dividersi 874

I fattori diffusibili possono controllare la divisione cellulare 874

Si possono coltivare tessuti e organi vegetali 874

**Scoperta, identificazione e proprietà delle citochinine 875**

La chinetina è stata scoperta come un prodotto di degradazione del DNA 875

La zeatina è stata la prima citochinina naturale ad essere scoperta 876

Alcuni composti sintetici possono imitare o agire da antagonisti dell'azione della citochinina 877

Le citochinine sono presenti nelle forme libere e legate 877

Alcuni batteri patogeni, funghi, insetti e nematodi secernono citochinine libere 880

**Biosintesi, metabolismo e trasporto delle citochinine 882**

Le cellule del tumore del colletto hanno acquisito un gene per la sintesi delle citochinine 882

IPT catalizza il primo passaggio nella biosintesi della citochinina 883

Le citochinine possono agire come segnali sia localmente che a lunga distanza 886

Le citochinine sono rapidamente metabolizzate dai tessuti vegetali 886

**Modalità d'azione cellulare e molecolare delle citochinine 888**

È stato identificato un recettore delle citochinine affine ai recettori a due componenti dei batteri 888

Le citochinine aumentano l'espressione dei geni regolatori di risposta di tipo A tramite l'attivazione dei geni ARR di tipo B 890

Nella via di segnale delle citochinine sono anche coinvolte le istidina fosfotransferasi 891

**I ruoli biologici delle citochinine 893**

Le citochinine promuovono la crescita del fusto aumentando la proliferazione cellulare nel meristema apicale del germoglio 893

Le citochinine interagiscono con altri ormoni e con diversi fattori di trascrizione chiave 894

Le citochinine inibiscono la crescita della radice promuovendo l'uscita di cellule dal meristema apicale della radice 895

Le citochinine regolano componenti specifiche del ciclo cellulare 896

Il rapporto auxina:citochinina regola la morfogenesi in tessuti in coltura 897

Le citochinine modificano la dominanza apicale e promuovono la crescita delle gemme laterali 897

Le citochinine ritardano la senescenza fogliare 898

Le citochinine promuovono il movimento dei nutrienti 900

Le citochinine influenzano il segnale luminoso tramite il fitocromo 901

Le citochinine regolano lo sviluppo vascolare 902

Manipolazione delle citochinine per alterare importanti caratteri agronomici 904

Le citochinine sono coinvolte nella formazione di noduli azoto-fissatori nei legumi 905

**Riassunto 906**

**Domande 907**

**Bibliografia 907**

**CAPITOLO 22 Etilene: l'ormone gassoso 913****Struttura, biosintesi e misurazione dell'etilene 914**

La biosintesi regolata determina l'attività fisiologica dell'etilene 915

La biosintesi di etilene è promossa da diversi fattori 917

La biosintesi di etilene può essere stimolata dalla stabilizzazione della proteina ACC sintasi 918

La biosintesi dell'etilene può essere bloccata da vari inibitori 918

**Via di trasduzione del segnale dell'etilene 919**

I recettori dell'etilene sono affini al sistema a due componenti delle istidina chinasi batteriche 919

Il legame ad alta affinità dell'etilene con il suo recettore richiede rame come cofattore 922

I recettori non legati all'etilene sono dei regolatori negativi della via di risposta 922

Nella via di segnale dell'etilene è anche coinvolta una proteina serina/treonina chinasi 922

EIN2 codifica una proteina transmembrana 924

**Regolazione dell'espressione genica da parte dell'etilene 924**

Specifici fattori di trascrizione sono coinvolti nell'espressione genica regolata dall'etilene 924

L'epistasi genetica rivela l'ordine dei componenti di segnale dell'etilene 924

**Effetti fisiologici e di sviluppo dell'etilene 926**

L'etilene promuove la maturazione di alcuni frutti 926

I frutti che rispondono all'etilene mostrano un climaterico 926

I recettori dei mutanti di pomodoro never-ripe sono incapaci di legarsi all'etilene 927

L'epinastia fogliare si verifica quando l'ACC è trasportata dalle radici all'apice del germoglio 929

L'etilene induce l'espansione cellulare laterale 930

Ci sono due fasi distinte per l'inibizione della crescita causata dall'etilene 930

La produzione di etilene mantiene la posizione a gancio nelle pianticelle cresciute al buio 931

In alcune specie l'etilene interrompe la dormienza dei semi e delle gemme 932

L'etilene promuove la crescita per distensione delle specie acquatiche sommerse 932

L'etilene induce la formazione di radici e peli radicali 933

L'etilene regola la fioritura e la determinazione del sesso in alcune specie 934

L'etilene accresce il tasso di senescenza fogliare 934

L'etilene media alcune risposte di difesa 934

L'etilene agisce sullo strato di abscissione 935

L'etilene possiede importanti applicazioni commerciali 938

**Riassunto 939****Domande 940****Bibliografia 941****CAPITOLO 23 Acido abscissico: l'ormone della maturazione del seme e di risposta allo stress 945****Presenza, natura chimica e misurazione dell'ABA 946**

La struttura chimica dell'ABA ne determina l'attività fisiologica 946

L'ABA viene saggiato con metodi biologici, fisici e chimici 946

**Biosintesi, metabolismo e trasporto dell'ABA 947**

L'ABA è sintetizzato a partire da un intermedio carotenoidale 947

Le concentrazioni di ABA nei tessuti sono molto variabili 949

L'ABA è traslocato nei tessuti vascolari 950

**Vie di trasduzione del segnale dell'ABA 951**

I candidati recettori comprendono classi diverse di proteine 951

I messaggeri secondari svolgono una funzione nella via di segnale dell'ABA 956

Le vie Ca<sup>2+</sup>-dipendente e Ca<sup>2+</sup>-indipendente mediano la via di segnale dell'ABA 956

Il metabolismo dei lipidi indotto dall'ABA genera secondi messaggeri 958

Le proteina chinasi e fosfatasi regolano passaggi importanti nella via di segnale dell'ABA 959

Le PP2C interferiscono direttamente con la famiglia di recettori PYR/PYL/RCAR dell'etilene 960

L'ABA condivide gli intermedi di segnale con altre vie ormonali 961

### **L'ABA regola l'espressione genica 962**

L'attivazione genica dovuta all'ABA è mediata da fattori di trascrizione 962

### **Effetti fisiologici e di sviluppo dell'ABA 963**

L'ABA regola la maturazione dei semi 964

L'ABA inibisce la germinazione precoce e la viviparia 965

L'ABA promuove l'accumulo delle sostanze

di riserva del seme e la tolleranza alla disidratazione 966

La dormienza del seme può essere regolata dall'ABA e da fattori ambientali 966

La dormienza del seme è regolata dal rapporto ABA/GA 968

L'ABA inibisce la produzione di enzimi indotta da GA 970

L'ABA promuove la crescita della radice e inibisce quella del germoglio a bassi potenziali idrici 971

L'ABA promuove la senescenza fogliare indipendentemente dall'etilene 972

L'ABA si accumula nelle gemme dormienti 973

L'ABA chiude gli stomi in risposta allo stress idrico 973

L'ABA regola i canali ionici e l'ATPasi della membrana plasmatica delle cellule di guardia 973

**Riassunto 976**

**Domande 978**

**Bibliografia 978**

## **CAPITOLO 24**

## **Brassinosteroidi: regolatori dell'espansione e dello sviluppo cellulare 983**

### **Struttura, presenza e analisi genetiche dei brassinosteroidi 984**

Mutanti privi di BR hanno impedimenti fotomorfogenici 986

### **Via di segnale dei brassinosteroidi 987**

I mutanti insensibili ai BR hanno permesso di identificare il recettore dei BR posto sulla superficie della cellula 988

La fosforilazione attiva il recettore BRI1 988

BIN2 è un repressore dell'espressione genica indotta dai BR 990

BES1 e BZR1 regolano l'espressione genica 990

### **Biosintesi, metabolismo e trasporto dei brassinosteroidi 991**

Il brassinolide è sintetizzato a partire dal campesterolo 991

Il catabolismo e la retroazione negativa contribuiscono all'omeostasi dei BR 993

I brassinosteroidi agiscono localmente vicino ai loro siti di sintesi 994

### **Brassinosteroidi: effetti sull'accrescimento e sullo sviluppo 996**

I BR promuovono nel fusto sia l'espansione che la divisione cellulare 996

I BR promuovono e inibiscono la crescita della radice 998

I BR promuovono il differenziamento dello xilema durante lo sviluppo vascolare 999

I BR sono necessari per l'accrescimento del tubetto pollinico 999

I BR promuovono la germinazione dei semi 1000

### **Prospettive sull'impiego dei brassinosteroidi in agricoltura 1000**

**Riassunto 1001**

**Domande 1002**

**Bibliografia 1002**

## CAPITOLO 25 Il controllo della fioritura 1005

### Meristemi florali e sviluppo dell'organo florale 1006

In *Arabidopsis* il meristema apicale del germoglio cambia con lo sviluppo 1007

I quattro diversi tipi di organi florali si sviluppano in verticilli separati 1007

Due tipi principali di geni regolano lo sviluppo del fiore 1008

I geni di identità meristemica regolano la funzione del meristema 1008

Le mutazioni omeotiche hanno permesso l'identificazione dei geni di identità dell'organo florale 1009

Tre tipi di geni omeotici controllano l'identità dell'organo florale 1009

Il modello ABC spiega la determinazione dell'identità dell'organo florale 1011

### Evocazione florale: integrazione dei segnali ambientali 1011

#### L'apice del germoglio e il cambiamento di fase 1013

Lo sviluppo della pianta ha tre fasi 1013

I tessuti giovanili sono prodotti per primi e sono localizzati alla base del germoglio 1015

I cambiamenti di fase possono essere influenzati da nutrienti, gibberelline e da altri segnali chimici 1017

Competenza e determinazione sono due stadi dell'evocazione florale 1017

#### Ritmi circadiani: l'orologio interno 1019

I ritmi circadiani mostrano caratteristiche particolari 1020

Lo spostamento di fase sincronizza i ritmi circadiani a differenti cicli giorno-notte 1020

Il fitocromo ed i criptocromi sincronizzano l'orologio 1022

#### Fotoperiodismo: il controllo della lunghezza del giorno 1022

Le piante possono essere classificate a seconda delle loro risposte fotoperiodiche 1022

La foglia è il sito di percezione del segnale fotoperiodico 1024

Le piante percepiscono la lunghezza del giorno misurando la durata della notte 1025

L'interruzione notturna può cancellare gli effetti di un periodo al buio 1026

L'orologio circadiano ed il metronomo fotoperiodico 1027

Il modello della coincidenza è basato sull'oscillazione della sensibilità alla luce 1027

La coincidenza dell'espressione di *CONSTANS* e della luce promuove la fioritura delle LDP 1028

Le SDP utilizzano il meccanismo di coincidenza per inibire la fioritura nelle giornate lunghe 1030

Il fitocromo è il principale fotorecettore nel fotoperiodismo 1030

Un fotorecettore per la luce blu regola la fioritura in alcune LDP 1031

#### Vernalizzazione: promozione della fioritura tramite il freddo 1034

La vernalizzazione porta alla competenza per la fioritura del meristema apicale del germoglio 1035

La vernalizzazione può coinvolgere dei cambiamenti epigenetici nell'espressione genica 1036

Si possono essere evolute molte vie di vernalizzazione 1038

#### Segnali biochimici coinvolti nella fioritura 1039

Lo stimolo florale è trasportato nel floema 1039

Gli studi sugli innesti hanno fornito la prova dell'esistenza di uno stimolo florale trasmissibile 1039

#### La scoperta del florigeno 1040

La proteina *FLOWERING LOCUS T* di *Arabidopsis* è il florigeno 1042

Le gibberelline e l'etilene possono indurre la fioritura 1044

Il cambiamento climatico ha già causato cambiamenti misurabili nel tempo di fioritura delle piante selvatiche 1045

La transizione alla fioritura coinvolge vie e fattori multipli 1045

#### Riassunto 1048

#### Domande 1049

#### Bibliografia 1050

## CAPITOLO 26 Risposte e adattamenti allo stress abiotico 1053

### Adattamento e plasticità fenotipica 1054

- Gli adattamenti comportano il cambiamento genetico 1054
- La plasticità fenotipica permette alle piante di rispondere alle fluttuazioni ambientali 1054

### L'ambiente abiotico e il suo impatto biologico sulle piante 1055

- Il clima e il suolo influenzano la fitness della pianta 1055
- Gli squilibri nei fattori abiotici inducono effetti primari e secondari sulle piante 1055

### Deficit idrico e inondazioni 1057

- Il contenuto di acqua del suolo e l'umidità relativa dell'atmosfera determinano lo stato idrico delle piante 1057
- Il deficit idrico causa la disidratazione cellulare e l'inibizione dell'espansione delle cellule 1058
- Le inondazioni, la compattazione del suolo e la carenza di O<sub>2</sub> sono stress collegati 1058

### Squilibri nei minerali del suolo 1059

- Il contenuto minerale del suolo può causare stress alla pianta in vari modi 1060
- La salinità del suolo si presenta naturalmente o come risultato di pratiche improprie di gestione dell'acqua 1060
- La tossicità di elevate quantità di Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> nel citosol è dovuta ai loro effetti di ioni specifici 1061

### Stress da temperatura 1061

- Le alte temperature sono più dannose per i tessuti idratati in crescita 1061
- Lo stress termico può provocare danni alle membrane e agli enzimi 1062
- Lo stress termico può inibire la fotosintesi 1062
- Le basse temperature sopra lo zero possono causare i danni da freddo 1065
- Le temperature di congelamento causano la formazione di cristalli di ghiaccio e la disidratazione 1065

### Stress da luce intensa 1067

- La fotoinibizione dovuta alla luce intensa porta

alla produzione di forme distruttive di ossigeno 1068

### Meccanismi di sviluppo e fisiologici che proteggono i vegetali dalle condizioni ambientali estreme 1068

- Le piante possono modificare i loro cicli di vita al fine di evitare gli stress abiotici 1068
- I cambiamenti fenotipici nella struttura e nel comportamento delle foglie sono risposte importanti allo stress 1068
- Il rapporto fra la crescita di radici e fusto aumenta in risposta al deficit idrico 1073
- Le piante possono regolare l'apertura degli stomi in risposta allo stress da disidratazione 1073
- Le piante si regolano osmoticamente al suolo secco accumulando soluti 1074
- Gli organi sommersi sviluppano il parenchima aerifero in risposta all'ipossia 1076
- Le piante per proteggersi dagli ioni tossici hanno sviluppato due diverse strategie: l'esclusione e la tolleranza interna 1077
- La chelazione e il trasporto attivo contribuiscono alla tolleranza interna 1078
- Molte piante hanno la capacità di ambientarsi alle basse temperature 1082
- Le piante sopravvivono alle temperature di congelamento limitando la formazione di ghiaccio 1083
- La composizione lipidica delle membrane influisce sulla loro risposta alla temperatura 1083
- Le cellule vegetali hanno meccanismi che mantengono la struttura proteica durante lo stress da temperatura 1085
- I meccanismi di salvataggio detossificano le specie reattive dell'ossigeno 1086
- I cambiamenti metabolici permettono alle piante di far fronte ad una varietà di stress abiotici 1087

### Riassunto 1089

### Domande 1090

### Bibliografia 1090

### Appendice 1 – Energia ed enzimi 1097

### Appendice 2 – Analisi dell'accrescimento vegetale 1122

### Appendice 3 – Vie biosintetiche degli ormoni 1128

### Indice analitico 1143