

Indice

xxv Prefazione

PARTE I I COMPARTIMENTI

Capitolo 1

2 La struttura della membrana e degli organelli membranosi

di L. A. Staehelin e E. H. Newcomb

2 Introduzione

2 1.1. Proprietà comuni ed ereditarietà delle membrane cellulari

1.1.1. Le membrane cellulari possiedono proprietà strutturali e funzionali comuni, 2; 1.1.2. Tutte le caratteristiche basilari delle membrane cellulari vengono ereditate, 3

4 1.2. Il modello del mosaico fluido

1.2.1. La natura anfipatica dei lipidi di membrana permette l'assemblaggio spontaneo di doppi strati, 5; 1.2.2. I fosfolipidi si muovono rapidamente nel piano della membrana, ma molto lentamente da un lato all'altro del doppio strato, 5; 1.2.3. Le cellule ottimizzano la fluidità delle loro membrane controllando la composizione lipidica, 6; 1.2.4. Le proteine di membrana si associano con il doppio strato lipidico in numerosi modi, 7; 1.2.5. Il modello del mosaico fluido spiega le proprietà dinamiche e strutturali delle membrane cellulari, 9

9 1.3. La membrana plasmatica

1.3.1. La composizione lipidica della membrana plasmatica è molto variabile, 10; 1.3.2. L'acclimatazione al freddo porta a cambiamenti caratteristici nella composizione lipidica della membrana plasmatica, 11; 1.3.3. Le proteine delle membrane plasmatiche svolgono varie funzioni, 11; 1.3.4. Il gradiente elettrochimico prodotto dalla H⁺-ATPasi guida molti altri sistemi di trasporto, 11; 1.3.5. Sono stati identificati e clonati alcuni recettori di membrana plasmatica, 12; 1.3.6. Molte classi di proteine delle membrane plasmatiche sono coinvolte in interazioni con la parete cellulare, 12

13 1.4. Il reticolo endoplasmatico

1.4.1. L'ER dà luogo al sistema delle endomembrane, 13; 1.4.2. L'ER forma un reticolo dinamico, la cui organizzazione varia durante il ciclo cellulare e lo sviluppo, 15; 1.4.3. I

corpi oleosi e alcuni tipi di corpi proteici sono formati da domini specializzati dell'ER, 16; 1.4.4. Le vescicole di trasporto controllano il trasferimento delle proteine neosintetizzate (di secrezione, di riserva e di membrana) dall'ER all'apparato di Golgi, 17

17 1.5. L'apparato di Golgi

1.5.1. L'apparato di Golgi delle piante è composto da unità di pila di Golgi-TGN disperse dalla corrente citoplasmatica, 18; 1.5.2. Le unità dell'apparato di Golgi consistono di cisterne morfologicamente distinte e danno luogo a differenti tipi di vescicole rivestite, 19; 1.5.3. Le diverse funzioni delle molecole contenenti zucchero prodotte nel Golgi, 20; 1.5.4. L'apparato di Golgi è una fabbrica di carboidrati, 21

22 1.6. Esocitosi ed endocitosi

1.6.1. Nelle piante la pressione di turgore influenza gli eventi di membrana associati all'esocitosi e al riciclo della membrana, 22; 1.6.2. La pressione di turgore influenza anche l'endocitosi e il riciclo della membrana, 23; 1.6.3. I compartimenti di membrana associati con l'endocitosi possono essere identificati seguendo l'assorbimento di traccianti molecolari, 23

24 1.7. I vacuoli

1.7.1. Le piante usano i vacuoli per la produzione di grandi cellule con un basso dispendio di energia, 24; 1.7.2. I vacuoli delle piante sono compartimenti multifunzionali, 25; 1.7.3. Molte cellule vegetali contengono due differenti sistemi vacuolari, 26; 1.7.4. I vacuoli possono essere l'unico compartimento membranoso che viene creato *de novo*, 26

27 1.8. Il nucleo

1.8.1. L'involucro nucleare è una struttura dinamica con molte funzioni, 27; 1.8.2. I complessi dei pori nucleari funzionano come setacci molecolari e come trasportatori attivi, 28; 1.8.3. Il nucleolo, un organello prominente nel nucleo interfascico, è la fabbrica di ribosomi, 29; 1.8.4. Durante la mitosi l'involucro nucleare si disassembla in vescicole che poi partecipano alla formazione di nuovi involucri attorno ai nuclei figli, 29

30 1.9. I perossisomi

1.9.1. L'H₂O₂ tossica, prodotta dalle ossidasi dei perossisomi, viene distrutta *in situ* dalla catalasi, 30; 1.9.2. I perossisomi fogliari partecipano, insieme ai cloroplasti e ai mitocondri, alla via del glicolato (fotorespirazione), 31; 1.9.3. I

gliossisomi sono perossisomi specializzati che assistono la degradazione degli acidi grassi durante la germinazione di semi con riserva di grasso, 32; **1.9.4.** Nei noduli radicali di alcune leguminose i perossisomi svolgono un ruolo essenziale nella conversione dell'azoto appena fissato in ureidi per la sua esportazione, 32; **1.9.5.** Dalla divisione di perossisomi preesistenti derivano nuovi perossisomi che importano le loro proteine sintetizzate sui ribosomi citosolici, 34

35 1.10. I plastidi

1.10.1. Tutti i tipi di plastidi derivano dallo sviluppo dei proplastidi, 35; **1.10.2.** Gli amiloplasti sono plastidi per la riserva di amido, 35; **1.10.3.** Molte categorie di plastidi vengono denominate in base al colore, 37; **1.10.4.** La membrana esterna e interna dell'involucro dei plastidi differiscono nella composizione, nella struttura e nelle funzioni di trasporto, 38; **1.10.5.** I grana fotosintetici e le membrane tilacoidali dello stroma formano un sistema fisicamente continuo nelle tre dimensioni, 39; **1.10.6.** I plastidi sono parzialmente autonomi, codificando e sintetizzando alcune delle loro proteine, 40; **1.10.7.** I plastidi si riproducono per divisione di plastidi esistenti, 40; **1.10.8.** I plastidi hanno ereditarietà materna in molte piante con fiori ma paterna nelle gimnosperme, 41; **1.10.9.** I plastidi sintetizzano clorofille, carotenoidi e acidi grassi e riducono alcuni nutrienti inorganici, 41

41 1.11. I mitocondri

1.11.1. La somiglianza dell'architettura di base in tutti i mitocondri indica che il meccanismo per generare energia è universale, 42; **1.11.2.** I piccoli soluti attraversano le membrane mitocondriali esterna e interna in sequenza, mentre le grandi proteine dirette alla matrice attraversano le membrane simultaneamente in siti di contatto delle due membrane, 43; **1.11.3.** I mitocondri ricordano i procarioti per numerose importanti proprietà, 43; **1.11.4.** Come i plastidi, i mitocondri sono semiautonomi e hanno un macchinario genetico per la produzione di alcune proprie proteine, 44

Riepilogo, 45 ♦ Ulteriori letture, 45

SCHEDE

1.1. I gliossisomi e i perossisomi fogliari vengono interconvertiti durante lo sviluppo e la senescenza dei cotiledoni con riserva di olio, 34

Capitolo 2

47 La parete cellulare

di N. Carpita e M. McCann

47 Introduzione

49 2.1. Gli zuccheri: i mattoni della parete cellulare

2.1.1. I monosaccaridi dei polimeri della parete cellulare derivano dal glucosio, 51; **2.1.2.** I polimeri di determinati zuccheri vengono ulteriormente definiti dal loro tipo di legame e dalla configurazione del carbonio anomero, 54; **2.1.3.** Le strutture dei carboidrati offrono una grande flessibilità funzionale, 55

55 2.2. Le macromolecole della parete cellulare

2.2.1. La cellulosa è il principale componente strutturale di tutte le pareti cellulari vegetali, 55; **2.2.2.** I glicani concatenanti saldano l'impalcatura della cellulosa, 58; **2.2.3.** I polimeri della matrice pectica sono ricchi di acido galatturonico, 59; **2.2.4.** Le proteine strutturali della parete cellulare sono codificate da grandi famiglie multigeniche, 64; **2.2.5.**

Sostanze aromatiche sono presenti nelle pareti non lignificate delle monocotiledoni commelinoidi, 69

71 2.3. L'architettura della parete cellulare

2.3.1. La parete primaria è una struttura a reticolo, 71; **2.3.2.** Le pareti delle angiosperme sono disposte con due tipi diversi di architettura, 71; **2.3.3.** I polimeri rimangono solubili fino a quando vengono legati alla superficie cellulare, 75

76 2.4. Biosintesi e assemblaggio della parete cellulare

2.4.1. Le pareti cellulari nascono nella piastra cellulare in sviluppo, 76; **2.4.2.** Gli enzimi localizzati nel Golgi interconvertono i glicosil nucleotidi che sono il substrato per la sintesi dei polisaccaridi, 77; **2.4.3.** Le frazioni di membrana ricche di membrane di Golgi sintetizzano *in vitro* molti polisaccaridi non cellulolici, 79; **2.4.4.** Le microfibrille di cellulosa vengono assemblate sulla superficie della membrana plasmatica, 81; **2.4.5.** I geni per le cellulosa sintasi nelle piante sono stati clonati in base alle identità di sequenza con gli enzimi batterici, 82

85 2.5. Crescita e pareti cellulari

2.5.1. La parete cellulare è una struttura dinamica, 85; **2.5.2.** La maggior parte delle cellule vegetali crescono per deposizione uniforme dei materiali della parete cellulare mentre alcune hanno crescita apicale, 85; **2.5.3.** L'ipotesi della crescita a *multinet* è stata sviluppata per spiegare lo spostamento dell'asse delle microfibrille di cellulosa durante la crescita della parete cellulare, 85; **2.5.4.** La biofisica della crescita sostiene la dinamica della parete cellulare, 86; **2.5.5.** Secondo l'ipotesi della crescita acida l'estensibilità della parete e l'accrescimento cellulare sono promosse dall'acidificazione dipendente da auxina della parete cellulare, 87; **2.5.6.** Si sta indagando sulla possibilità che due tipi di enzimi abbiano attività di allentamento della parete, 89; **2.5.7.** La crescita cellulare è associata a piccoli cambiamenti biochimici del reticolo pectico nelle pareti di Tipo I, 89; **2.5.8.** Cambiamenti biochimici nella crescita delle pareti di Tipo II sono più evidenti di quella delle pareti di Tipo I, 90; **2.5.9.** Terminata la crescita, componenti di parete fissano la forma della parete cellulare, 90

91 2.6. Il differenziamento cellulare

2.6.1. La matrice extracellulare vegetale è un rivestimento dai molti colori, 91; **2.6.2.** La maturazione del frutto coinvolge cambiamenti dell'architettura della parete cellulare regolati dallo sviluppo, 94; **2.6.3.** Le pareti secondarie vengono elaborate dopo l'arresto della crescita della parete primaria, 95; **2.6.4.** La deposizione secondaria della suberina e della cutina rende le pareti cellulari impermeabili all'acqua, 96; **2.6.5.** La lignina è il maggiore componente di alcune pareti secondarie, 96; **2.6.6.** Alcune pareti secondarie funzionano come materiale di deposito, 98; **2.6.7.** Le pareti si possono modificare sperimentalmente mediante adattamento ambientale, mutazione e ingegneria genetica, 99

100 2.7. Le pareti cellulari come alimento, foraggio e fibre

Riepilogo, 100 ♦ Ulteriori letture, 101

SCHEDE

2.1. L'analisi di metilazione determina la struttura di legame dei carboidrati, 52; **2.2.** La spettroscopia di risonanza magnetica può contribuire alla determinazione della struttura del polimero, 56; **2.3.** Le sequenze dei polisaccaridi possono essere determinate mediante l'analisi

dei prodotti di scissione con glicanasi sequenza-specifiche, 63; 2.4. Le pareti cellulari e i polimeri che le compongono possono essere visualizzate direttamente tramite tecniche microscopiche innovative, 74; 2.5. L'eterogeneità della composizione della parete cellulare può essere determinata a livello cellulare, 92

Capitolo 3

102 Il trasporto di membrana

di D. Sanders e P. Bethke

102 Introduzione

102 3.1. Panoramica sul trasporto di membrana

3.1.1. Le membrane garantiscono la compartimentalizzazione, 102; 3.1.2. La permeabilità selettiva delle membrane biologiche è definita da sistemi di trasporto costituiti da proteine integrali di membrana, 104; 3.1.3. Il trasporto di membrana è alla base di molti processi biologici essenziali, 105

106 3.2. L'organizzazione del trasporto di membrana nelle piante

3.2.1. Nelle piante la presenza di pompe protoniche che agiscono in accoppiamento con il metabolismo è alla base di un'economia dell'energia basata sugli ioni H^+ , 106; 3.2.2. Il ricircolo di ioni H^+ sostiene l'influsso o l'efflusso di soluti dal citosol mediati da specifici simportatori o antiportatori, 110; 3.2.3. I canali catalizzano il movimento di ioni specifici nella direzione prevista dal loro potenziale elettrochimico, 111; 3.2.4. L'abbondanza relativa sulle membrane delle singole proteine di trasporto dipende dal numero di turnover della classe di sistemi di trasporto a cui appartengono, 111

112 3.3. Le pompe

3.3.1. Le H^+ -ATPasi di tipo F delle membrane interne dei mitocondri e dei tilacoidi sono pompe che operano in senso opposto a quelle della membrana plasmatica e sintetizzano ATP, 112; 3.3.2. Le H^+ -ATPasi di tipo P della membrana plasmatica svolgono diverse funzioni fisiologiche, 113; 3.3.3. L' H^+ -ATPasi della membrana plasmatica è codificata da una famiglia multigenica che possiede caratteristiche di espressione tessuto-specifiche, 114; 3.3.4. L' H^+ -ATPasi della membrana plasmatica è regolata da un insieme di meccanismi, 114; 3.3.5. La stechiometria H^+ :ATP determina il verso della reazione delle ATPasi, 117; 3.3.6. In diverse membrane vegetali sono presenti le Ca^{2+} -ATPasi, un altro gruppo di ATPasi di tipo P, 117; 3.3.7. Il tonoplasto e altre membrane cellulari sono energizzate da una specifica H^+ -ATPasi, 118; 3.3.8. Sulle membrane dei vacuoli delle cellule vegetali è localizzato un enzima peculiare che trasloca protoni idrolizzando pirofosfato inorganico (H^+ -PPasi), 119; 3.3.9. Le pompe di tipo ABC sono fondamentali per l'accumulo nel vacuolo di metaboliti anfipatici e di molecole xenobiotiche, 120

121 3.4. I carrier

3.4.1. Le cinetiche di attività dei carrier sono descrivibili con l'equazione di Michaelis-Menten, indicando così che queste proteine sono soggette a variazioni conformazionali, 121; 3.4.2. I carrier trasportano con elevata specificità una vasta gamma di ioni inorganici e di soluti organici di basso peso molecolare, 121; 3.4.3. Molti carrier delle cellule vegetali sono energizzati attraverso accoppiamenti con la pmf, 122; 3.4.4. L'analisi molecolare dei carrier della membrana plasmatica dei vegetali ha permesso di identificarli come membri della *major facilitator superfamily*, 124; 3.4.5. L'espressione dei carrier in particolari tipi di cellule fornisce indicazioni a proposito della funzione di queste ultime, 125; 3.4.6.

L'attività dei carrier è regolata a livello trascrizionale e post-traduzionale, 126; 3.4.7. In alcuni casi il trasporto di soluti avviene in accoppiamento con ioni Na^+ piuttosto che con H^+ , 127

128 3.5. Le proprietà generali dei canali ionici

3.5.1. I canali ionici sono ubiquitari nelle cellule vegetali, 128; 3.5.2. I canali ionici sono studiati con tecniche elettrofisiologiche, 128; 3.5.3. I flussi ionici attraverso i canali sono mossi solo dalle differenze di potenziale elettrochimico, 129; 3.5.4. I canali ionici sono selettivi, 130; 3.5.5. Spesso il voltaggio transmembrana o la presenza di specifici ligandi determinano cambiamenti nella probabilità che un canale ionico si trovi nel suo stato aperto, regolandone così l'attività, 131

133 3.6. I canali ionici in azione

3.6.1. I canali del K^+ voltaggio-dipendenti presenti sulle membrane plasmatiche stabilizzano il valore di V_m e mediano l'assorbimento e il rilascio controllato del catione, 133; 3.6.2. I rettificanti verso l'interno presenti nelle cellule vegetali sono membri della famiglia dei canali regolati dal voltaggio conosciuta come *Shaker*, 136; 3.6.3. *KCO1* è un canale del K^+ rettificante verso l'esterno sensibile alle concentrazioni citosoliche di Ca^{2+} appartenente alla famiglia «double pore», 138; 3.6.4. Alcuni canali ionici voltaggio-dipendenti possono costituire la via principale per l'assorbimento del Na^+ nelle cellule vegetali e per il rilascio di sale nello xilema, 138; 3.6.5. La mobilizzazione del K^+ vacuolare è mediata da canali cationici presenti sul tonoplasto e sensibili al Ca^{2+} , 139; 3.6.6. I canali permeabili al Ca^{2+} della membrana plasmatica costituiscono una via potenziale per l'ingresso del catione nel citosol durante i processi di trasduzione del segnale, 140; 3.6.7. I canali permeabili al Ca^{2+} delle membrane endocellulari sono attivati dal voltaggio e da particolari ligandi, 141; 3.6.8. I canali anionici facilitano il rilascio di soluti dalle cellule durante la regolazione del turgore e inducono depolarizzazione della membrana plasmatica dopo la percezione di stimoli, 142; 3.6.9. L'accumulo di malato nel vacuolo è realizzato da canali anionici del tonoplasto, 143; 3.6.10. L'attività integrata dei canali del tonoplasto e della membrana plasmatica realizza un sofisticato sistema di segnalazione, 144

144 3.7. Il trasporto dell'acqua attraverso le acquaporine

3.7.1. La direzione dei flussi d'acqua è stabilito da forze osmotiche e idrauliche, 144; 3.7.2. La permeabilità delle membrane all'acqua può essere stabilita ricorrendo al coefficiente osmotico (P_f) o al coefficiente diffusionale (P_d), 145; 3.7.3. La non corrispondenza tra P_f e P_d suggerisce l'esistenza di canali dell'acqua, 145; 3.7.4. Le acquaporine sono membri della famiglia delle *major intrinsic protein* che, una volta espressi in un sistema eterologo, formano canali per l'acqua, 147; 3.7.5. L'attività delle acquaporine è sotto controllo trascrizionale e post-traduzionale, 148; 3.7.6. Le acquaporine della membrana plasmatica possono essere fondamentali per il flusso transcellulare dell'acqua, 148; 3.7.7. Una diversa permeabilità all'acqua della membrana plasmatica e di quella vacuolare limita l'entità della variazione del volume citoplasmatico durante lo stress idrico, 148

Riepilogo, 149 ♦ *Ulteriori letture, 149*

SCHEDE

3.1. Utilizzando le cellule giganti dell'internodo di alghe carofite è stato possibile dimostrare l'esistenza di una relazione tra la lipofilia di una molecola e la sua capacità di permeare le membrane biologiche, 103; 3.2. Le analisi di idropatia utilizzano dati di sequenza per individuare

polipeptidi che si estendono all'interno delle membrane biologiche, 104; **3.3.** Il potenziale elettrochimico di un soluto è definito da differenze di concentrazione e di carica, 108; **3.4.** Cos'è un potenziale di membrana?, 109; **3.5.** La forza proton motrice correla le differenze transmembrana di pH al potenziale di membrana, 110; **3.6.** L'analisi di espressione dei carrier delle cellule vegetali in sistemi eterologhi fornisce informazioni essenziali sulla loro funzione, 124; **3.7.** La misura di correnti ioniche con la tecnica del patch-clamp, 132; **3.8.** La selettività dei canali ionici può essere stabilita misurando in varie condizioni ioniche il valore di E_{rev} , 134; **3.9.** Il coefficiente osmotico per la permeabilità delle membrane vegetali all'acqua (P_p) può essere misurato, 146

Capitolo 4

151 Lo smistamento delle proteine e il traffico delle vescicole

di N. Raikhel e M. J. Chrispeels

151 Introduzione

151 4.1. Il macchinario di smistamento delle proteine

4.1.1. Lo smistamento delle proteine richiede segnali peptidici di indirizzamento e un appropriato macchinario, 151; **4.1.2.** Una proteina spesso deve attraversare almeno una membrana per raggiungere la sua destinazione, 152; **4.1.3.** Lo smistamento delle proteine può essere un processo a molti passaggi che richiede più di un segnale di indirizzamento, 154

155 4.2. L'indirizzamento delle proteine ai plastidi

4.2.1. Un peptide di transito rimuovibile è necessario per il trasporto delle proteine nei cloroplasti, 155; **4.2.2.** Per entrare nei cloroplasti, le proteine passano attraverso canali di natura proteica con l'ausilio di chaperoni molecolari, 155; **4.2.3.** L'indirizzamento ai tilacoidi necessita di un peptide di transito bipartito e può seguire tre vie diverse per lo stroma, 157

159 4.3. Il trasporto nei mitocondri e nei perossisomi

4.3.1. Il trasporto nei mitocondri assomiglia all'importazione nei cloroplasti ma si basa su segnali di indirizzamento, chiamati presequenze, e su un apparato di importazione diversi, 159; **4.3.2.** L'assorbimento delle proteine nei perossisomi coinvolge segnali intrinseci o rimuovibili di indirizzamento al perossisoma, 160

161 4.4. Il trasporto nel e dal nucleo

4.4.1. Il poro nucleare è il sito del movimento delle macromolecole nel e dal nucleo, 161; **4.4.2.** I segnali di localizzazione nucleare conducono le proteine al nucleo, 162; **4.4.3.** L'importazione nel nucleo si può studiare *in vivo* e *in vitro*, 163; **4.4.4.** L'importazione nel nucleo viene controllata da molti meccanismi che aggiungono complessità alla sua regolazione, 164

165 4.5. Il ruolo dell'ER nello smistamento e nell'assemblaggio delle proteine

4.5.1. Il primo passaggio di smistamento avviene con l'attacco dei ribosomi all'ER, 165; **4.5.2.** Le proteine viaggiano con il sistema di secrezione come la merce nei container, 167; **4.5.3.** I peptidi segnale conducono le proteine alla via di secrezione, 169; **4.5.4.** Il corretto orientamento delle proteine intrinseche di membrana richiede sequenze topogeniche, 173; **4.5.5.** Le modificazioni delle proteine nell'ER permettono che tali proteine si avvolgano correttamente e procedano verso le loro destinazioni finali, 174; **4.5.6.** L'oligomerizzazione delle proteine e l'attacco dei glicani legati in N avviene

nell'ER, 175; **4.5.7.** Il tetrapeptide C-terminale Lys-Asp-Glu-Leu assicura che le proteine solubili residenti nell'ER ritornino nell'ER nel caso sfuggissero, 176; **4.5.8.** Il trasporto dall'ER al Golgi coinvolge un trasporto anterogrado e retrogrado delle vescicole, 177; **4.5.9.** La gemmazione delle vescicole può essere studiata *in vitro*, 177

180 4.6. L'indirizzamento al vacuolo e la secrezione

4.6.1. Il trasporto ai vacuoli avviene mediante due vie diverse: fusione della vescicola e autofagia della vescicola, 180; **4.6.2.** L'indirizzamento al vacuolo dipende da un breve segnale di smistamento al vacuolo, 181; **4.6.3.** Nelle piante sono presenti gli omologhi delle sequenze di smistamento al vacuolo e degli SNARE di lievito e di mammifero, 182; **4.6.4.** La modificazione dei fosfolipidi può avere un ruolo nella gemmazione delle vescicole, 184; **4.6.5.** I dettagli dell'indirizzamento nel tonoplasto rimangono poco chiari, 184; **4.6.6.** Il sistema di secrezione trasporta il carico di proteine, tramite le vescicole, dal *trans*-Golgi alla membrana plasmatica, la destinazione di default, 184

185 4.7. Le modificazioni delle proteine nel Golgi

4.7.1. I glicani complessi legati in N sono derivati dai glicani ricchi di mannosio durante il processamento nel Golgi, 185; **4.7.2.** Nel Golgi i polipeptidi vengono O-glicosilati a livello di residui di serina, treonina e idrossiprolina, 187; **4.7.3.** Come si muovono le proteine da una cisterna di Golgi all'altra?, 187

188 4.8. L'endocitosi

Riepilogo, 189 ♦ *Ulteriori letture, 189*

SCHEDE

4.1. I segnali di indirizzamento sono stati analizzati utilizzando organismi isolati, cellule permeabilizzate e piante transgeniche, 153; **4.2.** I complessi del poro nucleare contengono glicoproteine, 163; **4.3.** I gradienti di densità di saccarosio vengono utilizzati per separare gli organelli subcellulari per l'analisi del loro contenuto, 168; **4.4.** Nei semi in sviluppo le proteine di riserva globuliniche si accumulano nei vacuoli di riserva per le proteine, 170; **4.5.** I mutanti *sec* e *vps* di *Saccharomyces cerevisiae* hanno fornito informazioni importanti sul processo di secrezione, 172; **4.6.** Le proteine di legame al GTP partecipano al trasporto delle vescicole, 179

Capitolo 5

191 Il citoscheletro

di T. I. Baskin

191 Introduzione

191 5.1. Introduzione al citoscheletro

5.1.1. Le cellule contengono un reticolo dinamico e filamentoso chiamato citoscheletro, 191; **5.1.2.** La struttura, la motilità e il flusso dell'informazione sono legati al citoscheletro, 191; **5.1.3.** Il citoscheletro è composto da un reticolo di polimeri fibrosi, 192

194 5.2. I filamenti intermedi

5.2.1. I filamenti intermedi sono proteine con strutture quarternarie complesse che conferiscono resistenza ed elasticità alla cellula, 194; **5.2.2.** Le prove dell'esistenza dei filamenti intermedi nelle cellule vegetali rimangono incerte, 196

197 5.3. Le famiglie geniche dell'actina e della tubulina

5.3.1. Actina e tubulina sono codificate da famiglie multi-

geniche, 197; 5.3.2. Sono stati proposti molti modelli per spiegare l'evoluzione delle famiglie geniche, 198; 5.3.3. Ci sono dati contrastanti circa la specializzazione degli isotipi di tubulina nelle piante superiori, 199

201 5.4. La polimerizzazione di actina e tubulina

5.4.1. L'assemblaggio spontaneo dei polimeri del citoscheletro ha consentito un'analisi dettagliata della polimerizzazione in laboratorio, 201; 5.4.2. I filamenti del citoscheletro hanno una polarità intrinseca, 202; 5.4.3. Actina e tubulina legano e idrolizzano nucleotidi, 202

202 5.5. Le caratteristiche dell'actina e della tubulina

5.5.1. I filamenti di actina sono polimeri sottili a elica stretta e i microtubuli sono piccoli «tubi», 202; 5.5.2. Le differenze nelle proprietà biochimiche dell'actina e della tubulina si riflettono sul comportamento dinamico dei polimeri, 203

205 5.6. Le proteine accessorie del citoscheletro

5.6.1. Gli enzimi meccanochimici convertono l'energia chimica in lavoro, 206; 5.6.2. Altre proteine accessorie legano, recidono e coprono i polimeri del citoscheletro, 208

212 5.7. Il ruolo dei filamenti di actina nel movimento intracellulare

5.7.1. La corrente citoplasmatica nelle alghe e nelle piante superiori richiede actina, 212; 5.7.2. Il movimento e l'ancoraggio di alcuni organelli dipendono dai filamenti di actina, 213; 5.7.3. I filamenti di actina partecipano alla secrezione, 213

214 5.8. I microtubuli corticali e l'espansione della cellula

5.8.1. I microtubuli corticali favoriscono l'orientamento dell'espansione cellulare, 214; 5.8.2. L'orientamento dei microtubuli e la trasduzione del segnale, 215; 5.8.3. L'arrangiamento corticale contribuisce all'allineamento delle microfibrille di cellulosa, 216

217 5.9. Osservando la dinamica del citoscheletro

5.9.1. Nelle piante le immagini di polimeri del citoscheletro vengono riprese mediante microscopia confocale a fluorescenza con scansione laser, 217; 5.9.2. La proteina a fluorescenza verde (GFP) rappresenta un'alternativa alla microiniezione, 220

221 5.10. Il citoscheletro e la trasduzione del segnale

5.10.1. Le connessioni tra parete cellulare, membrana plasmatica e citoscheletro partecipano all'elaborazione dell'informazione, 221; 5.10.2. Esiste un collegamento tra le proteine di adesione delle pareti cellulari delle piante e le integrine degli animali, 222

223 5.11. Il citoscheletro e la mitosi

5.11.1. La struttura del polo nei fusi mitotici è diversa nelle cellule vegetali e in quelle animali, 223; 5.11.2. Nonostante le similitudini, i fusi mitotici vegetali e i fusi meiotici dell'ovocita non condividono un comune meccanismo di organizzazione, 224; 5.11.3. Il cinetocore collega i cromosomi e il fuso in maniera flessibile, 226; 5.11.4. Il movimento dei cromosomi durante la mitosi è simile nelle piante e negli animali, 226; 5.11.5. I cromosomi si muovono in risposta a forze esercitate da (o tramite) il cinetocore e a forze esterne al

cinetocore, 227; 5.11.6. Nelle cellule animali il cinetocore è implicato nella migrazione dei cromosomi, 230; 5.11.7. La migrazione nelle cellule vegetali rimane inspiegabile, 231; 5.11.8. Le dinamiche dei microtubuli regolano la velocità dei movimenti dei cromosomi durante l'anafase, 232

233 5.12. Il citoscheletro e la citocinesi

5.12.1. Il fragmosoma si forma nel piano dove avverrà la sintesi della nuova parete cellulare, 233; 5.12.2. La banda preprofasica anticipa il sito dove si svilupperà la nuova parete cellulare, 233; 5.12.3. Nelle cellule vegetali l'organello della citocinesi è chiamato fragmoplasto, 235; 5.12.4. Nella tarda anafase il fragmoplasto si forma tra i cromosomi in separazione e poi cresce verso la parete cellulare, 236; 5.12.5. Il meccanismo di costruzione della piastra cellulare mediante il fragmoplasto rimane sconosciuto, 237

Riepilogo, 241 ♦ Ulteriori letture, 242

SCHEDE

5.1. Non tutti i movimenti della cellula richiedono motori molecolari e un'impalcatura, 193; 5.2. Sul sentiero della profilina delle piante: dallo starnuto al segnale, 210; 5.3. Il microscopio ottico a luce polarizzata ha permesso di riprendere immagini del citoscheletro nelle cellule viventi, 218; 5.4. L'applicazione della criofissazione ad alta pressione ha definito le fasi di formazione della piastra cellulare, 238

PARTE 2

LA RIPRODUZIONE CELLULARE

Capitolo 6

246 Gli acidi nucleici

di M. Sugiura e Y. Takeda

246 Introduzione

247 6.1. La composizione degli acidi nucleici e la sintesi dei nucleotidi

6.1.1. DNA e RNA sono polimeri di nucleotidi purinici e pirimidinici, 247; 6.1.2. Le cellule vegetali sintetizzano *de novo* i nucleotidi pirimidinici e purinici e li ricavano anche dalle vie di salvataggio, 249; 6.1.3. Gli acidi nucleici sono formati da nucleotidi legati con legami fosfodiesterici, 251

251 6.2. La replicazione del DNA nucleare

6.2.1. La sintesi del DNA nucleare inizia a livello di siti discreti di origine della replicazione e richiede un complesso apparato cellulare composto da molte proteine, 252; 6.2.2. Il DNA nucleare si replica in modo semiconservativo e semidiscontinuo, 254; 6.2.3. A differenza del DNA procariotico, i cromosomi eucariotici hanno regioni terminali che sono protette da telomeri, 256; 6.2.4. Il momento della replicazione del DNA nucleare è accuratamente controllato, anche se non sono ben conosciuti i meccanismi preposti, 259

260 6.3. La riparazione del DNA

6.3.1. Il danneggiamento del DNA può risultare mutageno, 260; 6.3.2. I dimeri di pirimidine, causati dagli UV-B, sono riparati dalla luce visibile o dagli UV-A, 261; 6.3.3. I meccanismi di riparazione per eliminazione possono rimuovere sia singole basi sia catene di nucleotidi più lunghe, 261; 6.3.4. La riparazione degli appaiamenti scorretti corregge gli errori che si verificano durante la replicazione del DNA, 262; 6.3.5. La «riparazione incline a errore» consente alla DNA polimerasi di controllare i siti danneggiati sullo stampo, 262;

6.3.6. Danni gravi al DNA possono essere riparati anche mediante ricombinazione omologa, 263

264 6.4. La ricombinazione del DNA

6.4.1. La ricombinazione del DNA gioca un ruolo importante sia nella divisione cellulare meiotica sia nell'evoluzione, 264; 6.4.2. La ricombinazione omologa avviene tra lunghe sequenze del DNA che sono simili, 264; 6.4.3. Alcune proteine coinvolte nella ricombinazione omologa nelle piante sono state identificate, 266; 6.4.4. La ricombinazione sito-specifica coinvolge attività enzimatiche e loci ben definiti nel DNA, 266; 6.4.5. La ricombinazione illegittima non richiede lunghi segmenti di DNA omologo, 267

268 6.5. Il DNA degli organelli

6.5.1. Durante l'evoluzione i cloroplasti e i mitocondri si sono originati da batteri endosimbionti, 268; 6.5.2. La struttura del genoma plastidiale è conservato tra le piante, 269; 6.5.3. I plastidi contengono prodotti genici codificati nel plastidio stesso e nel nucleo, 269; 6.5.4. Il meccanismo della replicazione del DNA plastidiale non è ben conosciuto, 272; 6.5.5. Le dimensioni e l'organizzazione dei genomi dei mitocondri vegetali sono assai variabili, 273; 6.5.6. Il contenuto genetico del genoma mitocondriale è conservato tra le varie specie vegetali, 275; 6.5.7. Sequenze omologhe di DNA trovate in più di un genoma vegetale suggeriscono che il DNA migra attivamente tra genomi, 275

276 6.6. La trascrizione del DNA

6.6.1. Tre RNA polimerasi trascrivono differenti tipi di RNA, 277; 6.6.2. I plastidi contengono molte RNA polimerasi, 277; 6.6.3. I geni dei plastidi e dei mitocondri possono avere più promotori, 278

278 6.7. Caratteristiche e funzioni dell'RNA

6.7.1. Gli RNA sono classificati sulla base della loro funzione e delle loro dimensioni, 279; 6.7.2. Gran parte dell'RNA cellulare è ribosomiale, 279; 6.7.3. Le cellule vegetali contengono tre distinte categorie di RNA transfer, 280; 6.7.4. Gli mRNA citoplasmatici sono modificati notevolmente dopo la trascrizione, 281; 6.7.5. Le cellule eucariotiche contengono ulteriori classi di RNA piccoli e stabili, 284

284 6.8. La maturazione dell'RNA

6.8.1. Gli introni si trovano negli RNA codificati da tutti e tre i genomi della cellula vegetale, 285; 6.8.2. Gli introni dei pre-mRNA nucleari vegetali tendono a essere ricchi di AU e hanno sequenze conservate ai loro siti di giunzione, 286; 6.8.3. La posizione degli introni dei tRNA nucleari è conservata, ma non la loro sequenza, 287; 6.8.4. Gli introni del gruppo I possono autorimuoversi e agiscono come elementi genetici mobili, 287; 6.8.5. Gli introni del gruppo II e gli introni dei pre-mRNA nucleari hanno in comune lo stesso meccanismo di splicing, 288; 6.8.6. Gli RNA precursori sono modificati notevolmente per creare molecole di RNA funzionali, 288; 6.8.7. L'editing dell'RNA avviene a livello dei trascritti all'interno degli organelli vegetali, 290

Riepilogo, 293 ♦ Ulteriori letture, 293

SCHEDA

6.1. Difetti nelle vie di salvataggio della biosintesi dei nucleotidi sono associati a malattie nell'uomo, 251; 6.2. Le DNA topoisomerasi svolgono diverse funzioni durante la replicazione del DNA, 255; 6.3. I virus gemelli sono vettori potenziali per l'ingegneria genetica vegetale, 258; 6.4. L'indirizzamento dei geni è una tecnica efficace per studiar-

ne la funzione, 264; 6.5. I mitocondri di tutti gli eucarioti probabilmente derivano dallo stesso evento endosimbiontico, 274; 6.6. Gli introni talvolta possono dare origine a prodotti genici funzionali, 285; 6.7. Alcuni introni vegetali del Gruppo II sono rimossi mediante un nuovo meccanismo di trans-splicing, 290

Capitolo 7

294 Organizzazione ed espressione del genoma

di R. Ferl e A.-L. Paul

294 Introduzione

295 7.1. Geni e cromosomi

7.1.1. Una serie di eleganti esperimenti ha confermato che gli acidi nucleici costituiscono il materiale genetico, 295; 7.1.2. I geni codificano i tratti ereditari, 295; 7.1.3. I geni si trovano nei cromosomi, 297; 7.1.4. I geni possono riarrangiarsi in nuove combinazioni attraverso lo scambio cromosomico, 299; 7.1.5. I geni possono essere mappati in posizioni relative nei cromosomi, 301

303 7.2. L'organizzazione del genoma nucleare

7.2.1. Le dimensioni del genoma variano grandemente tra le piante da fiore, 303; 7.2.2. I genomi nucleari contengono sia sequenze uniche, a singola copia, sia sequenze ripetitive di DNA, 304; 7.2.3. Il DNA ripetitivo contribuisce alle proprietà e alle funzioni di strutture specializzate nei cromosomi e ha un ruolo nell'organizzazione del genoma, 305; 7.2.4. All'interno di un genoma sono spesso raggruppate grandi famiglie multigeniche conservate evolutivamente, 309; 7.2.5. Specie vegetali correlate mostrano organizzazione e disposizione di geni a copia singola conservate nell'evoluzione, 309; 7.2.6. I geni possono essere mappati in specifici luoghi fisici sui cromosomi, 310

310 7.3. Gli elementi trasponibili

7.3.1. Gli elementi trasponibili sono sequenze di DNA mobili che costituiscono una porzione significativa del genoma nucleare, 311; 7.3.2. Il sistema *ScDs* è il primo esempio di elemento trasponibile descritto negli eucarioti, 313; 7.3.3. Elementi trasponibili sono stati ben caratterizzati nel mais e nella bocca di leone, 316; 7.3.4. Gli elementi trasponibili possono essere attivi in diverse specie, 316; 7.3.5. L'impatto dei trasposoni sull'organizzazione del genoma è complessa, 316

317 7.4. L'espressione genica

7.4.1. Il differenziamento cellulare è l'effetto dell'espressione regolata dei geni e non coinvolge perdita di materiale genetico, 317; 7.4.2. Alcuni geni sono strettamente regolati da un programma di sviluppo e sono attivi solo in certi tessuti o organi, 317; 7.4.3. Alcuni geni sono regolati in funzione dell'ambiente, diventando attivi solo in risposta a certi segnali ambientali, 317; 7.4.4. Elementi *cis-acting* aiutano a coordinare l'espressione genica, 318; 7.4.5. L'organizzazione degli elementi di DNA nel promotore del gene e nelle regioni di potenziamento è complessa, 320; 7.4.6. I fattori di trascrizione interagiscono con gli elementi promotori per facilitare la trascrizione, 320; 7.4.7. Alcuni fattori di trascrizione non legano direttamente il DNA, 324; 7.4.8. Le proteine omeobox sono fattori di trascrizione che partecipano allo sviluppo regolando l'attività dei geni, 324

325 7.5. Il ruolo della cromatina nell'organizzazione dei cromosomi e nell'espressione genica

7.5.1. Gli istoni organizzano il DNA nei nucleosomi e nella cromatina e influenzano la sensibilità del DNA agli enzimi nucleasici, 325; 7.5.2. La modificazione di istoni nella cromatina influenza l'accessibilità del DNA, 326; 7.5.3. La struttura di ordine superiore della cromatina è essenziale nella regolazione dell'espressione dei geni, 326

328 7.6. I meccanismi epigenetici di regolazione genica

7.6.1. L'imprinting implica cambiamenti epigenetici game-specifici nell'espressione genica, 329; 7.6.2. Le paramutazioni possono essere trasmesse attraverso la meiosi, 329; 7.6.3. I cambiamenti epigenetici nell'espressione genica possono essere indotti da sequenze ripetute del DNA o da localizzazioni cromosomiali, 330; 7.6.4. I transgeni possono indurre silenziamento epigenetico di geni omologhi endogeni, 330; 7.6.5. La metilazione del DNA influenza l'espressione genica e la regolazione nello sviluppo, 331

Riepilogo, 332 ♦ Ulteriori letture, 333

SCHEDE

7.1. Alcuni dei risultati degli studi genetici di Mendel non si adattano ai principi della segregazione e dell'assortimento indipendente, 299; 7.2. Un tempo procedura complessa, oggi il clonaggio di geni o la frammentazione del DNA sono routine, 306; 7.3. Ogni giorno è più semplice cercare geni nelle banche dati, 311; 7.4. Barbara McClintock ebbe la lungimiranza di credere nei suoi risultati e ignorare le convinzioni dell'epoca, 313; 7.5. L'identificazione degli elementi promotori funzionali: dal footprinting ai transgeni, 322

Capitolo 8

334 Gli aminoacidi

di G. Coruzzi e R. Last

334 Introduzione

334 8.1. La biosintesi degli aminoacidi nelle piante: ricerca e prospettive

8.1.1. Le vie biosintetiche degli aminoacidi nelle piante sono state in gran parte dedotte da quelle microbiche, 334; 8.1.2. Mutanti di *Arabidopsis* rivelano alcuni aspetti della biosintesi degli aminoacidi e della sua regolazione nelle piante, 334; 8.1.3. Le vie metaboliche degli aminoacidi nelle piante sono oggetto di ricerche di base e applicate, 337

337 8.2. L'assimilazione dell'azoto inorganico in aminoacidi di trasporto dell'azoto

8.2.1. Il ciclo GS/GOGAT è la principale via di assimilazione dell'azoto nelle piante, 338; 8.2.2. Studi genetici e molecolari dimostrano che gli isoenzimi di GS citosolici e del cloroplasto svolgono *in vivo* funzioni diverse, 340; 8.2.3. Studi con mutanti suggeriscono un ruolo primario di Fdx-GOGAT nella fotorepirazione, 341; 8.2.4. Dati sperimentali suggeriscono che GDH gioca soprattutto un ruolo catabolico, ma può assimilare l'azoto quando c'è abbondanza di ione ammonio, 343; 8.2.5. I mutanti di GDH chiariscono il ruolo degli isoenzimi GDH nelle piante C₃ e C₄, 346; 8.2.6. Studi su piante mutanti hanno consentito di identificare gli isoenzimi che controllano l'assimilazione di azoto nell'aspartato, aminoacido di trasporto dell'azoto, 346; 8.2.7. La luce reprime la biosintesi di asparagina, un aminoacido usato per il trasporto e lo stoccaggio di azoto, 348; 8.2.8. La luce e il metabolismo del carbonio regolano l'assimilazione dell'azoto negli aminoacidi, 350; 8.2.9. I meccanismi con cui le piante ricevono e trasducono i segnali relativi alla loro condizione rispetto a carbonio e azoto resta-

no sconosciuti, 351; 8.2.10. Il metabolismo degli aminoacidi di trasporto dell'azoto ha implicazioni biotecnologiche, 352

353 8.3. La sintesi degli aminoacidi aromatici

8.3.1. La sintesi del corismato rappresenta la via centrale per la sintesi degli aminoacidi aromatici, 353; 8.3.2. La corismato mutasi è l'enzima deputato alla sintesi di fenilalanina e tirosina, 356; 8.3.3. Nelle piante la via che sintetizza la fenilalanina e la tirosina sono regolate dalle reazioni finali, 358; 8.3.4. La via di biosintesi del triptofano nelle piante è stata chiarita con tecniche di genetica molecolare, 358; 8.3.5. L'antranilato sintasi (AnS) catalizza la tappa di regolazione nella biosintesi del triptofano, 359; 8.3.6. La caratterizzazione biochimica di PAT, PAI e IGPS deriva da analisi molecolari e genetiche, 360; 8.3.7. La triptofano sintasi (TS) catalizza l'ultima reazione della sintesi del triptofano, 365; 8.3.8. La biosintesi degli aminoacidi aromatici avviene nei plastidi, 366; 8.3.9. La biosintesi degli aminoacidi aromatici è indotta da stress, 367

369 8.4. La biosintesi degli aminoacidi derivati dall'aspartato

8.4.1. Treonina, lisina e metionina sono i prodotti di una via ramificata con una regolazione biochimica complessa, 369; 8.4.2. Delle due possibili vie di biosintesi della metionina, solo una appare essere importante, 370; 8.4.3. La regolazione della sintesi di treonina, lisina e metionina è complessa, 372; 8.4.4. La maggior parte degli aminoacidi derivati dall'aspartato è sintetizzata nei plastidi, 373

374 8.5. Gli aminoacidi a catena ramificata

8.5.1. La treonina deamminasi partecipa alla sintesi di isoleucina, ma non a quella di valina, 374; 8.5.2. Le vie biosintetiche dell'isoleucina e della valina hanno in comune quattro enzimi, 375; 8.5.3. La biosintesi di leucina non è stata studiata a fondo nelle piante, 377

378 8.6. Il metabolismo della prolina: il bersaglio dell'ingegneria metabolica per l'induzione della tolleranza allo stress

8.6.1. Nelle piante la prolina è prodotta in due vie distinte, 378; 8.6.2. La sintesi e la degradazione della prolina sono regolate nelle piante in funzione dell'ambiente, 379

Riepilogo, 380 ♦ Ulteriori letture, 380

SCHEDE

8.1. Per comprendere la biosintesi degli aminoacidi nelle piante sono stati usati approcci biochimici, molecolari e genetici, 337; 8.2. Non tutte le selezioni di mutanti nella fotorepirazione hanno identificato mutanti in GS, 342; 8.3. La ricerca sull'asparagina ha una storia lunga e gustosa, 349; 8.4. Geni per la detossificazione ed enzimi di resistenza possono dare origine a piante da coltura con tolleranza agli erbicidi, 357; 8.5. Numerose selezioni di mutanti diversi sono state usate per chiarire la via di biosintesi del triptofano, 360; 8.6. Una pianta che produce un alcaloide ha una AnS insensibile alla retroazione, 362; 8.7. La regolazione epigenetica di *PAI2* ha come effetto l'auxotrofia parziale per il triptofano, 364; 8.8. Le piante hanno un enzima TSA alternativo a singola subunità efficiente nella sintesi dell'indolo, 367; 8.9. Esiste nelle piante la regolazione dell'espressione genica incrociata tra vie metaboliche?, 368; 8.10. Le piante ad alto contenuto di lisina mostrano difetti nello sviluppo e induzione del catabolismo della lisina, 375; 8.11. Le vie di biosintesi degli aminoacidi nelle piante mostrano numerose duplicazioni geniche, ma poche proteine di funzione, 379

Capitolo 9**382 Sintesi proteica, assemblaggio e degradazione**

di L. Spemulli

382 Introduzione

La sintesi proteica è essenziale per il funzionamento della cellula, 382; La sintesi proteica avviene in tre siti distinti delle cellule vegetali, 382

383 9.1. Dall'RNA alla proteina

9.1.1. Durante la biosintesi proteica la sequenza nucleotidica dell'mRNA è tradotta nella sequenza amminoacidica della proteina, 383; **9.1.2.** Gli RNA transfer correlano gli amminoacidi ai codoni dell'mRNA, 385; **9.1.3.** La biosintesi proteica avviene su grandi strutture macromolecolari dette ribosomi, 386; **9.1.4.** Il ribosoma funziona come una catena di montaggio per la sintesi proteica, 387

387 9.2. La regolazione della biosintesi delle proteine citosoliche negli eucarioti

9.2.1. L'inizio della sintesi proteica stabilisce la cornice di lettura e posiziona il primo amminoacido per l'incorporazione, 387; **9.2.2.** L'inizio della sintesi proteica nel citosol è strettamente regolato, 391; **9.2.3.** L'allungamento coinvolge l'aggiunta sequenziale di residui amminoacidici alla nascente catena di polipeptidi, 393; **9.2.4.** La terminazione della sintesi proteica si verifica a causa di segnali specifici nell'mRNA, 393

393 9.3. La sintesi proteica nei cloroplasti

9.3.1. La sintesi proteica del cloroplasto mostra molte somiglianze con la sintesi proteica batterica, 396; **9.3.2.** Le proteine della membrana tilacoidale codificate nel DNA cloroplastico sono tradotte su ribosomi legati alla membrana, 397; **9.3.3.** La sintesi proteica dei cloroplasti è regolata dalla luce, 397; **9.3.4.** Le proteine che legano l'mRNA possono regolare il potenziale ossidoriduttivo, 399; **9.3.5.** L'inserimento del cofattore si verifica spesso durante la traduzione di componenti fotosintetiche, 401

402 9.4. La modificazione post-traduzionale delle proteine

9.4.1. Il processo proteolitico può essere usato per modificare il prodotto proteico finale, 402; **9.4.2.** Le proteine si devono avvolgere in una precisa struttura tridimensionale per poter svolgere la loro funzione biologica, 403; **9.4.3.** L'avvolgimento assistito da proteine si verifica nella cellula, 404; **9.4.4.** La famiglia Hsp70 dei chaperoni molecolari mantiene polipeptidi in uno stato disavvolto, 405; **9.4.5.** Le chaperonine giocano un ruolo cruciale nel facilitare l'avvolgimento di molte proteine, 407; **9.4.6.** L'avvolgimento proteico nel citoplasma eucariotico è un evento complesso, 408; **9.4.7.** L'avvolgimento proteico è catalizzato anche da isomerasi che promuovono la formazione di ponti disolfuro corretti e l'isomerizzazione della prolina, 410; **9.4.8.** L'avvolgimento proteico e la localizzazione sono processi accoppiati, 411; **9.4.9.** L'assemblaggio di complessi oligomericoli solubili è essenziale per molti processi biologici, 412

413 9.5. La degradazione proteica

9.5.1. La degradazione proteica gioca molti ruoli importanti nella cellula, 413; **9.5.2.** Le proteasi che catalizzano la degradazione proteica si trovano in molte localizzazioni cellulari, 415; **9.5.3.** L'attività proteolitica deve essere regolata

strettamente per prevenire la degradazione di proteine cellulari essenziali, 416; **9.5.4.** Le proteine presenti nel citoplasma possono essere marcate dall'ubiquitina per avviarle alla degradazione, 416; **9.5.5.** La sequenza amminoacidica all'estremità N-terminale di una proteina può influire sulla durata della sua vita, 418

Riepilogo, 419 ♦ *Ulteriori letture, 420*

SCHEDE

9.1. La scansione non accurata consente ai virus delle piante di tradurre più polipeptidi da un solo mRNA, 390; **9.2.** I virus usano meccanismi di ricodificazione, 392; **9.3.** Le proteine che inattivano i ribosomi hanno un acronimo truce, 393; **9.4.** Il legame delle proteine all'mRNA può essere rilevato con la tecnica della mobilità su gel, 400; **9.5.** L'analisi dei passi può essere impiegata per determinare dove si fermano i ribosomi durante la sintesi proteica, 406; **9.6.** Il ciclo di riparazione di D1 agisce per riparare il fotodanneggiamento a PSII, 414

Capitolo 10**421 I lipidi**

di C. Somerville, J. Browse, J. G. Jaworski e J. B. Ohrogge

421 Introduzione**421 10.1. Struttura e funzione dei lipidi**

10.1.1. I lipidi hanno diversi ruoli nelle piante, 421; **10.1.2.** Molti lipidi, ma non tutti, contengono acidi grassi esterificati al glicerolo, 426

429 10.2. La biosintesi degli acidi grassi

10.2.1. La biosintesi degli acidi grassi nelle piante è simile a quella nei batteri, 429; **10.2.2.** I precursori carboniosi per la sintesi degli acidi grassi può essere fornita mediante reazioni interne ed esterne ai plastidi, 429

432 10.3. L'acetil-CoA carbossilasi

10.3.1. La formazione del malonil-CoA è catalizzata dalla acetil-CoA carbossilasi in una reazione in due passaggi, 432; **10.3.2.** Le piante contengono sia forme omomeriche sia forme eteromeriche di ACCasi, 432; **10.3.3.** La formazione del malonil-CoA è il primo passaggio coinvolto esclusivamente nella sintesi degli acidi grassi, 434

435 10.4. L'acido grasso sintasi

10.4.1. Esistono tipi diversi di acido grasso sintasi in regni differenti, 435; **10.4.2.** L'ACP trasporta gli intermedi della sintesi degli acidi grassi attraverso la via, 436; **10.4.3.** La malonil-CoA:ACP transacilasi trasferisce la metà malonilica dal CoASH all'ACP, 436; **10.4.4.** Le tre isoforme vegetali della 3-chetoacil-ACP sintasi possiedono diverse specificità di substrato, 436; **10.4.5.** Gli ultimi tre passaggi del ciclo di sintesi degli acidi grassi riducono il substrato 3-chetoacilico per formare una catena acilica completamente satura, 437; **10.4.6.** Le reazioni della tioesterasi terminano il ciclo della biosintesi degli acidi grassi, 439

439 10.5. Desaturazione e allungamento degli acidi grassi C₁₆ e C₁₈

10.5.1. Le piante contengono una stearyl-ACP desaturasi di localizzazione plastidica, 440; **10.5.2.** La maggior parte delle desaturasi sono proteine di membrana, 442; **10.5.3.** Quali fattori determinano la desaturazione glicerolipidica?, 444; **10.5.4.** I sistemi specializzati dell'elongasi producono acidi grassi a lunga catena, 444

445 10.6. La sintesi di acidi grassi insoliti

10.6.1. Nelle piante si trovano più di 200 acidi grassi, 445; **10.6.2.** Alcuni enzimi che sintetizzano acidi grassi insoliti ricordano enzimi coinvolti nella biosintesi di acidi grassi comuni, 446; **10.6.3.** Le relazioni tassonomiche tra piante aventi tipi simili o identici di acidi grassi insoliti non sono predicibili, 446; **10.6.4.** Acidi grassi insoliti si trovano quasi esclusivamente in oli di semi e possono possedere funzioni difensive, 447

448 10.7. La sintesi dei lipidi di membrana

10.7.1. Gli acidi fosfatidici formati nei plastidi attraverso la «via procariotica» e nell'ER attraverso la «via eucariotica» differiscono per la composizione e la posizione degli acidi grassi, 448; **10.7.2.** La sintesi dei lipidi di membrana richiede una complessa collaborazione tra compartimenti cellulari, 450; **10.7.3.** La composizione in acidi grassi dei lipidi può rivelare la loro via di origine, 451; **10.7.4.** Grandi quantità di lipidi sembrano muoversi tra l'ER e i cloroplasti, 452; **10.7.5.** Durante la sintesi glicerolipidica *de novo* la variazione di energia libera che guida l'attacco della testa polare è fornito dall'attivazione nucleotidica del diacilglicerolo o della testa polare stessa, 453; **10.7.6.** Il fosfatidato è un substrato sia per la via del CDP-diacilglicerolo sia per quella del diacilglicerolo, 454; **10.7.7.** Le vie del CDP-diacilglicerolo e del diacilglicerolo generano due tipi diversi di lipidi, 455; **10.7.8.** Le riserve di fosfolipidi derivati dal CDP-diacilglicerolo e dal diacilglicerolo interagiscono nelle piante e negli animali, 455; **10.7.9.** I galattolipidi e i solfolipidi sono sintetizzati dal diacilglicerolo, 455; **10.7.10.** Le scarse informazioni sulla biosintesi degli sfingolipidi nelle piante derivano principalmente per analogia con i sistemi animali, 458

459 10.8. La funzione dei lipidi di membrana

10.8.1. La composizione lipidica della membrana influenza la forma e la funzione della pianta, 459; **10.8.2.** La fotosintesi è impedita nelle piante che mancano di lipidi di membrana polinsaturi, 460; **10.8.3.** La composizione lipidica può influenzare la sensibilità al gelo?, 462; **10.8.4.** La composizione lipidica della membrana può influenzare la risposta della pianta al congelamento, 463; **10.8.5.** Funzione dei lipidi di membrana nei processi di segnale e di difesa, 465

467 10.9. Sintesi e funzione dei lipidi strutturali

10.9.1. Cutina e suberina forniscono una barriera epidermica alla perdita di acqua e all'infezione batterica, 467; **10.9.2.** La cera epicuticolare riduce la perdita d'acqua, 470; **10.9.3.** La cera è necessaria per interazioni produttive polline-pistillo, 471

472 10.10. Sintesi e catabolismo dei lipidi di deposito

10.10.1. La sintesi dei triacilgliceroli coinvolge l'aciltransferasi e reazioni di scambio acilico che trasferiscono acidi grassi tra riserve di membrana e lipidi di deposito, 472; **10.10.2.** I triacilgliceroli si accumulano in organelli subcellulari discreti detti corpi oleosi, 474; **10.10.3.** Le membrane e i lipidi di deposito hanno spesso composizioni diverse, 475; **10.10.4.** La mobilizzazione dei lipidi di deposito fornisce carbonio ed energia per la germinazione e l'impollinazione, 476; **10.10.5.** La β -ossidazione ha luogo nei perossisomi e nei gliossisomi, 477

478 10.11. L'ingegnerizzazione genetica dei lipidi

10.11.1. Il miglioramento della qualità dell'olio è l'obiettivo

vo principale dei selezionatori di piante, 478; **10.11.2.** Gli oli alimentari possono essere migliorati dall'ingegnerizzazione metabolica, 478; **10.11.3.** L'approccio genetico molecolare è stato usato per aumentare la resa in olio, 479; **10.11.4.** Gli acidi grassi hanno numerose applicazioni industriali, 480; **10.11.5.** La colza ad alto contenuto di acido laurico: un caso di studio del successo di ingegnerizzazione delle oleracee, 481; **10.11.6.** L'espressione di una glicerolipide idrossilasi dal ricino conduce alla sintesi di acido ricinoleico in tabacco, 481; **10.11.7.** Una $\Delta 6$ -desaturasi da borragine, identificata per omologia di sequenza con altre desaturasi di membrana, può catalizzare la sintesi dell'acido γ -linolenico in piante transgeniche, 482; **10.11.8.** Le plastiche biodegradabili possono essere prodotte nelle piante, 482

Riepilogo, 484 ♦ Ulteriori letture, 485

SCHEDE

10.1. Le abbreviazioni rendono più maneggevole la nomenclatura dei lipidi, 424; **10.2.** Gli esteri metilici degli acidi grassi possono essere quantificati mediante gascromatografia, 426; **10.3.** I progetti di sequenziamento su larga scala hanno permesso la comprensione della struttura dell'ACCasi, 434; **10.4.** Le piante conservano il fosfato usando i solfolipidi e i galattolipidi per la sintesi delle membrane cloroplastiche, 461

Capitolo 11**486 La regolazione della divisione cellulare**

di P. Doerner

486 Introduzione**487 11.1. Le cellule animali e vegetali e il loro ciclo cellulare****490 11.2. La prospettiva storica della ricerca sul ciclo cellulare**

11.2.1. Gli inizi della ricerca sul ciclo cellulare possono essere fatti risalire a importanti scoperte in molte aree della biologia, 490; **11.2.2.** Durante gli ultimi trent'anni la genetica, la biochimica e la biologia cellulare sono state il mezzo per delucidare i dettagli molecolari del ciclo cellulare, 490

493 11.3. La replicazione del DNA

11.3.1. La replicazione del DNA è controllata strettamente durante il ciclo cellulare, 493; **11.3.2.** Molte molecole sono coinvolte nel controllo dell'avanzamento della fase S, 495; **11.3.3.** Stabilire lo stato di prereplicazione è un processo a passaggi multipli, 496

497 11.4. La mitosi

11.4.1. Dopo la fase S le cellule acquistano la competenza per la segregazione cromosomica, 497; **11.4.2.** Le molecole strutturali e di regolazione sono coinvolte nel controllo dell'inizio della mitosi, 498; **11.4.3.** Le proteasi regolano l'avvio della separazione cromosomica, 499

499 11.5. I meccanismi di controllo del ciclo cellulare

11.5.1. Specifici complessi chinasi fanno avanzare la cellula attraverso il ciclo cellulare, 499; **11.5.2.** Gli eucarioti multicellulari hanno una via complessa di CDK, 501; **11.5.3.** Le cicline determinano la specificità e la localizzazione subcellulare delle CDK, 502; **11.5.4.** L'attività CDK è regolata da chinasi, fosfatasi e inibitori specifici, 503; **11.5.5.** La proteolisi ubiquitina-dipendente si verifica in transizioni chiave del ciclo cellulare, 503; **11.5.6.** Recentemente sono state chia-

rite le basi strutturali della regolazione del complesso CDK-ciclina, 505

506 11.6. La logica del controllo del ciclo cellulare

11.6.1. La progressione del ciclo cellulare è regolata da segnali intrinseci ed estrinseci, 506; **11.6.2.** La regolazione dell'avanzamento del ciclo cellulare dipende dalle attività di CDK e di proteasi, 506; **11.6.3.** I punti di controllo sono attivati dal danno del DNA o da eventi cellulari incompleti, 508; **11.6.4.** Le proteine accessorie sono necessarie per rinforzare il controllo CDK della progressione del ciclo cellulare, 509

511 11.7. Il controllo del ciclo cellulare negli organismi multicellulari

11.7.1. La comunicazione intercellulare controlla il ciclo cellulare durante la crescita e lo sviluppo, 511; **11.7.2.** La divisione cellulare è strettamente controllata nei meristemi dei germogli e durante la formazione di organi, 511; **11.7.3.** Gli schemi specifici della divisione cellulare possono non essere necessari per una speciazione delle cellule di radice, 513; **11.7.4.** I regolatori della crescita vegetale influenzano l'attività dei regolatori specifici del ciclo cellulare, 514

516 11.8. La regolazione del ciclo cellulare nella crescita e nello sviluppo vegetali

11.8.1. Lo stile di vita della pianta richiede controlli specifici per la divisione cellulare, 516; **11.8.2.** In alcune circostanze l'attività di divisione cellulare può limitare la crescita cellulare, 516; **11.8.3.** La totipotenza è una via di sviluppo alternativa usata raramente, 517; **11.8.4.** Gli aumenti di ploidia accrescimentale o filogenetica sono comuni nelle piante, 518; **11.8.5.** Le cellule vegetali devono replicare e mantenere tre genomi, 519

Riepilogo, 520 ♦ Ulteriori letture, 520

SCHEDE

11.1. Le protein chinasi e le protein fosfatasi modificano il comportamento dei loro substrati, 488; **11.2.** Nuove tecniche continuano a far progredire l'analisi molecolare del ciclo cellulare, 494; **11.3.** Come possono le chinasi funzionare da interruttori biochimici?, 500

PARTE 3

IL FLUSSO DI ENERGIA

Capitolo 12

522 La fotosintesi

di R. Malkin e K. Niyogy

522 Introduzione

522 12.1. Panoramica sulla fotosintesi

12.1.1. La fotosintesi è un processo biologico di ossidoriduzione, 522; **12.1.2.** Negli eucarioti fotosintetici la fotosintesi ha luogo nel cloroplasto, un organello specializzato, 524; **12.1.3.** La fotosintesi richiede la coordinazione di due fasi: le reazioni alla luce e le reazioni legate al carbonio, 524

525 12.2. L'assorbimento della luce e la conversione dell'energia

12.2.1. La luce ha proprietà sia delle onde sia delle particelle, 525; **12.2.2.** La luce è assorbita da molecole di pigmento, 526; **12.2.3.** Quasi tutti gli organismi fotosintetici contengono clorofilla o un pigmento correlato, 530; **12.2.4.** I carotenoidi sono coinvolti nell'assorbimento della luce e nel-

la fotoprotezione, 531; **12.2.5.** Alcuni organismi fotosintetici contengono pigmenti accessori che assorbono luce verde, 533

534 12.3. Il complesso del centro di reazione

12.3.1. I centri di reazione sono complessi di proteine intrinseche di membrana coinvolti nella conversione dell'energia luminosa in prodotti chimici, 534; **12.3.2.** I centri di reazione contengono sia clorofille speciali sia accettori di elettroni coinvolti nella conversione dell'energia, 534; **12.3.3.** La struttura di un centro di reazione è stata determinata nel caso di un batterio fotosintetico, 535; **12.3.4.** Le cinetiche della separazione di carica primaria sono conosciute in modo dettagliato, 536; **12.3.5.** Gli organismi fotosintetici ossigenici contengono due centri di reazione fotochimici: PSI e PSII, 538

538 12.4. Il fotosistema

12.4.1. Un fotosistema contiene un centro di reazione fotochimico e antenne multiple (complessi pigmento-proteina ausiliari che raccolgono la luce), 538; **12.4.2.** Moltissimi organismi fotosintetici contengono proteine con clorofille *a/b* come antenne principali, 540; **12.4.3.** L'organizzazione dei pigmenti nel PSI e nel PSII è stata chiarita, 541; **12.4.4.** Le antenne di raccolta della luce di organismi che contengono ficobiline sono strutturalmente distinte, 541

542 12.5. L'organizzazione della membrana tilacoidale

12.5.1. I complessi proteici della membrana tilacoidale hanno una eterogeneità laterale, 542; **12.5.2.** La fosforilazione di LHC-II può influenzare la distribuzione dell'energia tra PSI e PSII, 543

544 12.6. Le vie del trasporto elettronico nella membrana tilacoidale

12.6.1. La via del trasporto elettronico lineare produce O₂, NADPH e ATP e implica la cooperazione di PSI e PSII, 544; **12.6.2.** La stechiometria dei fotosistemi varia da specie a specie ed è influenzata dall'ambiente luminoso, 545; **12.6.3.** Il PSII funziona come una acqua-plastochinone ossidoriduttasi dipendente dalla luce, 547; **12.6.4.** Il complesso citocromo *b₆f* trasferisce elettroni dal plastochinone ridotto alla plastocianina ossidata, 548; **12.6.5.** Si ritiene che la traslocazione di protoni per mezzo del citocromo *b₆f* coinvolga un ciclo Q, 548; **12.6.6.** La plastocianina, una proteina solubile, lega funzionalmente il citocromo *b₆f* al PSI, 551; **12.6.7.** Il PSI funziona come plastocianina-ferredossina ossidoriduttasi luce-dipendente, 551; **12.6.8.** Gli elettroni derivanti dal PSI sono trasferiti al NADP⁺ nello stroma in una reazione che richiede ferredossina e ferredossina-NADP⁺ riduttasi, 552; **12.6.9.** L'ossidazione dell'acqua produce O₂ e rilascia gli elettroni richiesti dal PSII, 552; **12.6.10.** La reazione di scissione dell'acqua richiede manganese e altri cofattori, 553; **12.6.11.** Per studiare la catena di trasporto elettronico sono stati usati inibitori specifici e accettori di elettroni artificiali, 554; **12.6.12.** I cloroplasti contengono anche una catena di trasporto ciclico di elettroni, 555

555 12.7. La sintesi di ATP nel cloroplasto

12.7.1. Il trasporto elettronico e la sintesi di ATP sono accoppiati *in vivo*, 556; **12.7.2.** I cloroplasti sintetizzano ATP attraverso un meccanismo spinto da un gradiente protonico, 556; **12.7.3.** La manipolazione sperimentale del pH lumenale e stromatico può promuovere la fosforilazione di ADP dipendente dalla luce, 557; **12.7.4.** L'ATP sintasi tilacoidale

contiene numerose subunità, 558; **12.7.5.** La risoluzione strutturale del complesso F_1-F_0 dell'ATP sintasi mitocondriale fa intuire il meccanismo dell'accoppiamento del trasporto protonico con la sintesi di ATP, 559

560 12.8. Le reazioni del carbonio nelle piante C_3

12.8.1. Nelle piante C_3 la fissazione fotosintetica del carbonio è catalizzata da un unico enzima, Rubisco, 560; **12.8.2.** La prima reazione di fissazione della CO_2 è seguita dalla riduzione e rigenerazione di intermedi, 560; **12.8.3.** Il ciclo di Calvin è regolato dalla luce attraverso cambiamenti di pH e concentrazione di Mg^{2+} , 562; **12.8.4.** Il fenomeno di modificazione covalente legata alla luce è importante nella regolazione del ciclo di Calvin, 562; **12.8.5.** La Rubisco funziona anche da ossigenasi, 566

567 12.9. Variazioni nei meccanismi di fissazione della CO_2

12.9.1. Alcuni batteri fotosintetici non fissano il carbonio attraverso il ciclo di Calvin, 567; **12.9.2.** Le piante C_4 contengono due distinti enzimi che fissano la CO_2 e hanno una anatomia fogliare specializzata, 567; **12.9.3.** La via C_4 aumenta la concentrazione di CO_2 nelle cellule della guaina del fascio, 568; **12.9.4.** Le vie C_3 e C_4 hanno diversi costi energetici, 570; **12.9.5.** Alcune attività degli enzimi della via C_4 sono regolate dalla luce, 572; **12.9.6.** Il metabolismo CAM comprende la separazione temporale della cattura della CO_2 e della fotosintesi, 573

Riepilogo, 574 ♦ Ulteriori letture, 575

SCHEDE

12.1. Le strategie di genetica molecolare offrono nuovi metodi per studiare l'apparato fotosintetico, 523; **12.2.** Gli eventi di trasferimento elettronico sono stati studiati con tecniche biofisiche, 536; **12.3.** Diverse tioredossine con storie evolutive contrastanti hanno in comune la regolazione redox degli enzimi cloroplastici da parte del sistema ferredossina/tioredossina dipendente dalla struttura, 568

Capitolo 13

576 Il metabolismo dei carboidrati

di D. T. Dennis e S. D. Blakeley

576 Introduzione

579 13.1. Il pool degli esoso fosfati

13.1.1. Tre esoso fosfati interconvertibili compongono il pool degli esoso fosfati, 579; **13.1.2.** La maggior parte dei cloroplasti non può trasportare esoso fosfati direttamente, mentre i plastidi non colorati possono, 581

582 13.2. Le vie biosintetiche che consumano esoso fosfati: la sintesi di saccarosio e amido

13.2.1. Il glucosio 1-fosfato può essere convertito reversibilmente a UDP-glucosio, 582; **13.2.2.** Il saccarosio è sintetizzato nel citosol a partire da UDP-glucosio e fruttosio 6-fosfato, 584; **13.2.3.** La sintesi dell'amido avviene nei plastidi, 586; **13.2.4.** La sintesi dell'amido è regolata dalla ADP-glucosio pirofosforilasi, 587; **13.2.5.** Amilosio e amilopectina, due specie distinte di molecole di amido, hanno diversi tipi di ramificazione, 588

591 13.3. Le vie cataboliche che generano esoso fosfati: la degradazione di saccarosio e amido

13.3.1. Il saccarosio può essere idrolizzato a esosi liberi o convertito a UDP-glucosio e fruttosio, 591; **13.3.2.** La degra-

dazione del saccarosio può generare substrati per la biosintesi della parete cellulare, 593; **13.3.3.** La degradazione fosforolitica dell'amido può essere controllata dalla disponibilità di fosfato inorganico, 593; **13.3.4.** L'idrolisi dell'amido durante la germinazione dei cereali è stata studiata approfonditamente, 595; **13.3.5.** Gli esosi liberi sono fosforilati da un isoenzima dell'esochinasi, 596

597 13.4. Il pool metabolico trioso fosfato/pentoso fosfato

13.4.1. I metaboliti del pool del trioso fosfato/pentoso fosfato sono mantenuti in equilibrio da numerose reazioni enzimatiche reversibili, 597; **13.4.2.** La fruttosio-1,6-bisfosfato aldolasi e la trioso-fosfato isomerasi partecipano all'interconversione di fruttosio 1,6-bisfosfato, gliceraldeide 3-fosfato e diidrossiacetone fosfato, 599; **13.4.3.** Gli enzimi che catalizzano le reazioni reversibili della via del pentoso fosfato possono non essere presenti nel citosol delle cellule del mesofillo, 599

600 13.5. Interazioni tra i pool dell'esoso fosfato e del pentoso fosfato/trioso fosfato

13.5.1. Due enzimi della via del pentoso fosfato ossidano il glucosio 6-fosfato a ribulosio 5-fosfato e NADPH, 600; **13.5.2.** Nelle piante il fruttosio 6-fosfato e il fruttosio 1,6-bisfosfato sono liberamente interconvertiti dall'azione di tre enzimi, 602; **13.5.3.** Il ruolo fisiologico della PFP rimane sconosciuto, 603; **13.5.4.** Il ruolo di PFP è stato studiato con l'uso di piante transgeniche, 603; **13.5.5.** La regolazione della PFK nelle piante differisce fortemente da quella negli animali, 604; **13.5.6.** La fruttosio 1,6-bisfosfatasi è diversamente regolata nei plastidi e nel citosol ed è assente in alcuni plastidi non colorati, 605

605 13.6. L'amido è usato come un «troppopieno» quando la sintesi di saccarosio eccede la capacità della foglia di esportarlo: un esempio del controllo integrato del metabolismo in due compartimenti cellulari

13.6.1. Il fruttosio 2,6-bisfosfato gioca un ruolo chiave nel controllo diurno del flusso dei carboidrati, 605; **13.6.2.** Anche la posizione di equilibrio della reazione aldolica contribuisce all'efficienza di questo controllo, 606; **13.6.3.** L'inizio della sintesi di saccarosio all'inizio della giornata è coordinato con il rifornimento di prodotti della fotosintesi, 608; **13.6.4.** La sintesi dell'amido è un meccanismo di «troppopieno» per immagazzinare prodotti della fotosintesi quando la velocità di sintesi del saccarosio eccede la velocità di esportazione del saccarosio dalla cellula, 608; **13.6.5.** Durante la notte la riserva di amido è degradata e convertita in saccarosio, 608; **13.6.6.** Il modello del ciclo diurno non spiega come piante mutanti possano interconvertire l'amido e il saccarosio, 608

609 13.7. La modulazione dell'espressione genica da parte dei carboidrati

609 13.8. Le reazioni a conservazione di energia della glicolisi

13.8.1. Le piante contengono tre distinte attività di gliceraldeide-3-fosfato deidrogenasi, 610; **13.8.2.** La reazione catalizzata dalla fosfoglicerato chinasi è reversibile, ma favorisce fortemente la formazione di ATP, 611; **13.8.3.** La fosfogliceromutasi è presente nel citosol e nei plastidi eterotrofi, 611; **13.8.4.** La concentrazione di enolasi può aumentare in risposta a stress abiotici, 611; **13.8.5.** La regolazione della pi-

ruvato chinasi nelle piante è complessa, ma non assomiglia al meccanismo di regolazione dell'enzima del fegato dei mammiferi, 613

614 13.9. Il rifornimento di energia e di potere riducente per le reazioni biosintetiche

Riepilogo, 616 ♦ *Ulteriori letture, 617*

SCHEDE

13.1. Il pirofosfato è un protagonista misterioso del metabolismo vegetale, 583; 13.2. La struttura e le proprietà dell'amido cambiano durante la cottura, 588; 13.3. I piselli lisci e raggrinziti di Mendel riflettono la presenza di diversi alleli di un enzima di ramificazione dell'amido, 591; 13.4. Le reazioni di bypass rendono flessibile il metabolismo delle piante, 612; 13.5. La natura mutevole del metabolismo vegetale dei carboidrati rappresenta una sfida per gli studiosi delle piante, 616

Capitolo 14

618 Respirazione e fotorespirazione

di J. N. Siedow e D. A. Day

618 Introduzione

618 14.1. Panoramica sulla respirazione

14.1.1. I mitocondri vegetali contengono una membrana esterna e una interna che separano l'organello in quattro compartimenti funzionali, 619; 14.1.2. I principali prodotti della respirazione sono CO₂, H₂O ed energia libera conservata sotto forma di ATP, 619

621 14.2. Il ciclo dell'acido citrico

14.2.1. Le reazioni citosoliche generano prodotti che sono trasportati nei mitocondri per rifornire il ciclo dell'acido citrico, 621; 14.2.2. Il piruvato entra nel ciclo dell'acido citrico attraverso l'azione del complesso enzimatico della piruvato deidrogenasi, 624; 14.2.3. Il ciclo dell'acido citrico genera equivalenti riducenti, CO₂ e ATP, 624; 14.2.4. La regolazione del flusso carbonico attraverso il ciclo dell'acido citrico nelle piante non è completamente compresa, 627; 14.2.5. Il ciclo dell'acido citrico può ossidare amminoacidi e acidi grassi, 627

628 14.3. Il trasporto elettronico mitocondriale nelle piante

14.3.1. La catena del trasporto elettronico mitocondriale standard contiene sia proteine periferiche sia integrali di membrana e un chinone liposolubile, 628; 14.3.2. Tre dei quattro complessi respiratori multiproteici localizzati nella membrana mitocondriale interna partecipano al trasferimento di protoni, 630; 14.3.3. Il pompaggio protonico a livello del Complesso III avviene attraverso il ciclo Q, 635; 14.3.4. I mitocondri delle piante contengono una deidrogenasi insensibile al rotenone che può ossidare il NAD(P)H sia sulla faccia esposta alla matrice sia su quella citosolica della membrana interna, 636; 14.3.5. I mitocondri delle piante hanno un'ossidasi alternativa, cianuro-resistente, che trasferisce elettroni all'ossigeno, 636

638 14.4. La sintesi mitocondriale di ATP nelle piante

14.4.1. La catena del trasporto elettronico accoppia l'ossidazione di equivalenti riducenti alla formazione di un gradiente protonico elettrochimico, 638; 14.4.2. Il complesso della F₀F₁-ATP sintasi nella membrana mitocondriale interna accoppia la dissipazione del gradiente protonico elettrochimico

co con la formazione di ATP, 638; 14.4.3. Anche il movimento di ATP, ADP e fosfato dentro e fuori dai mitocondri della pianta è guidato dal gradiente protonico elettrochimico, 640

641 14.5. La regolazione della respirazione mitocondriale

14.5.1. La regolazione dell'attività respiratoria in mitocondri isolati dipende dalla disponibilità di ADP e P_i, 641; 14.5.2. Le vie di rifornimento dei substrati, ADP e NADH della matrice, possono servire alla regolazione del metabolismo respiratorio nei tessuti intatti, 641; 14.5.3. L'ossidasi alternativa è attivata dagli α-chetoacidi e dalla riduzione di un ponte disolfuro, 641; 14.5.4. La regolazione dell'ossidasi alternativa è legata agli stress ambientali e può essere influenzata dal metabolismo del carbonio, 643; 14.5.5. I bypass non fosforilanti rappresentano un aspetto esclusivo del metabolismo respiratorio delle piante, ma il loro ruolo non è completamente compreso, 644

645 14.6. Le interazioni tra i mitocondri e altri compartimenti cellulari

14.6.1. Il movimento di metaboliti dentro e fuori dai mitocondri della pianta è regolato da una serie di trasportatori specifici, 645; 14.6.2. Gli shuttle metabolici trasferiscono carbonio ed equivalenti riducenti tra i mitocondri e altri compartimenti cellulari, 647; 14.6.3. Il ciclo dell'acido citrico fornisce scheletri carboniosi per l'assimilazione dell'ammoniaca e la sintesi di amminoacidi, 648; 14.6.4. Alcuni tessuti vegetali possono convertire lipidi in zuccheri attraverso la gluconeogenesi, 649; 14.6.5. Alcune piante a metabolismo acido C₄ e CAM usano le reazioni mitocondriali per concentrare il biossido di carbonio per la fotosintesi, 650; 14.6.6. Il funzionamento del ciclo dell'acido citrico è inibito dalla luce nei tessuti fotosintetici, 654

656 14.7. Le basi biochimiche della fotorespirazione

14.7.1. La fotorespirazione è associata con l'assimilazione luce-dipendente di ossigeno e l'evoluzione di CO₂ nei tessuti delle piante verdi, 656; 14.7.2. L'attività ossigenasica della Rubisco catalizza la fase iniziale della fotorespirazione, 656; 14.7.3. Le attività carbossilasica e ossigenasica relative della Rubisco dipendono dalle proprietà cinetiche dell'enzima, 657

657 14.8. La via fotorespiratoria

14.8.1. Le reazioni fotorespiratorie avvengono in tre organelli: cloroplasto, perossisoma e mitocondrio, 658; 14.8.2. La produzione di ammoniaca durante la fotorespirazione richiede un ciclo accessorio per la sua riassimilazione efficiente, 660; 14.8.3. La fotorespirazione aumenta il costo energetico associato con la fotosintesi, 661

662 14.9. Il ruolo della fotorespirazione nelle piante

14.9.1. Il flusso di carbonio fotorespiratorio può avere una grandezza apprezzabile rispetto a quello fotosintetico, 662; 14.9.2. L'attività ossigenasica della Rubisco è in accordo con le origini anaerobiche dell'enzima, 663; 14.9.3. La fotorespirazione può influenzare la risposta delle piante C₃ agli eventi climatici futuri, 663

Riepilogo, 664 ♦ *Ulteriori letture, 665*

SCHEDE

14.1. Alcuni componenti della catena del trasporto elettronico nei mitocondri somigliano ai complessi nel cloroplasto, 629; 14.2. L'ossidasi alternativa è attiva durante la termogenesi in alcuni fiori, 645

PARTE 4 L'INTEGRAZIONE METABOLICA ED EVOLUTIVA

Capitolo 15

668 Il trasporto a lunga distanza

di D. B. Fisher

668 Introduzione

668 15.1. Una panoramica dei fenomeni di trasporto di natura diffusionale e convettiva nelle piante

15.1.1. Diffusione e convezione sono alla base del trasporto di soluti tra organi, 668; 15.1.2. L'acqua e i soluti si muovono da una cellula all'altra tramite l'una o l'altra di due vie parallele per il movimento dell'acqua, 669; 15.1.3. Il trasporto convettivo nel simplasto è solitamente guidato da un flusso da pressione generata osmoticamente, 669; 15.1.4. Gradienti di concentrazione su brevi distanze guidano sia la diffusione sia il flusso da pressione generata osmoticamente, 669

673 15.2. L'importanza della grandezza dei canali nella determinazione delle proprietà di trasporto di apoplasto e simplasto

15.2.1. Alcune molecole possono essere utilizzate come strumento (anche se imperfetto) per stimare la grandezza dei canali, 673; 15.2.2. La tensione superficiale gioca un ruolo cruciale nell'esclusione dell'aria dall'apoplasto, 675

676 15.3. Il confronto fra trasporto xilematico e trasporto floematico

15.3.1. È possibile trarre alcune considerazioni generali ed effettuare confronti interessanti tra la composizione degli esudati xilematici e quella degli esudati floematici, 676; 15.3.2. I soluti trasportati nello xilema seguono la corrente traspiratoria che va dalle radici alle foglie mature, mentre il floema trasporta i soluti dalle source ai sink, 677; 15.3.3. Lo scambio di soluti tra xilema e floema gioca un ruolo importante nella ripartizione dei nutrienti tra i diversi organi, 680

682 15.4. Il movimento traspiratorio dell'acqua nello xilema

15.4.1. Il meccanismo della coesione-tensione è la principale teoria che spiega il movimento traspiratorio dell'acqua, 682; 15.4.2. La cavitazione è il tallone d'Achille del meccanismo di coesione-tensione, 682; 15.4.3. La cavitazione si verifica per diffusione di aria nello xilema, 684; 15.4.4. Lo xilema embolizzato può essere riparato, 685; 15.4.5. La cavitazione può proteggere la pianta da un'eccessiva perdita di acqua, 685; 15.4.6. La struttura dello xilema rappresenta solo un aspetto delle strategie adattative della pianta volte al mantenimento del bilancio idrico, 686; 15.4.7. Qual è il destino dei soluti trasportati nella corrente traspiratoria?, 686

687 15.5. Il trasporto per via simplastica attraverso i plasmodesmi

15.5.1. Nelle piante vascolari la struttura fondamentale dei plasmodesmi è un sottile tubulo di membrana plasmatica che circonda un filamento di reticolo endoplasmatico modificato: tra loro è presente materiale particolato, 687; 15.5.2. I plasmodesmi collegano tra loro la maggior parte delle cellule vive della pianta, 689; 15.5.3. I plasmodesmi primari si formano nel corso della divisione cellulare, mentre i plasmodesmi secondari possono formarsi all'interno di pareti già esistenti, 690; 15.5.4. La funzionalità dei plasmodesmi

viene solitamente valutata tramite accoppiamento elettrico o seguendo il movimento intercellulare di traccianti fluorescenti, 690; 15.5.5. La maggior parte dei valori del MEL dei plasmodesmi sono pari a circa 800 Da, ma questo valore può essere maggiore o minore all'interfaccia tra particolari tipi di cellule, 692; 15.5.6. Le lesioni a carico dei tessuti provocano di solito una diminuzione della permeabilità dei plasmodesmi, 693; 15.5.7. Numerosi trattamenti sperimentali possono alterare il MEL dei plasmodesmi, 693; 15.5.8. Nelle piante superiori il fattore limitante per il trasporto simplastico è costituito dal trasporto intercellulare e non dal movimento all'interno delle cellule, 694; 15.5.9. Sono attualmente in corso ricerche volte alla caratterizzazione dell'architettura molecolare dei plasmodesmi, 694

696 15.6. Il trasporto nel floema

15.6.1. Le controversie sulla reale struttura degli elementi cribrosi funzionali hanno fatto sì che l'ipotesi dell'OGPF come meccanismo per il trasporto floematico sia stata a lungo dibattuta, 696; 15.6.2. Le prove fisiologiche depongono significativamente a favore dell'OGPF come meccanismo del trasporto floematico, 697; 15.6.3. Il complesso SE/CC del floema di trasporto è simplasticamente isolato, 698; 15.6.4. A seconda della specie, il caricamento del floema a livello delle foglie si può verificare tramite fenomeni di trasporto transmembrana (caricamento apoplastico) o attraverso i plasmodesmi (caricamento simplastico), 699; 15.6.5. Quando il complesso SE/CC delle nervature minori è simplasticamente isolato (configurazione chiusa), i soluti vengono assorbiti dall'apoplasto mediante fenomeni di trasporto di membrana, 700; 15.6.6. La continuità del simplasto dal mesofillo al complesso SE/CC permette agli assimilati di riversarsi direttamente nella corrente di traslocazione, 703; 15.6.7. Nella maggior parte dei casi i soluti abbandonano il complesso SE/CC grazie a un flusso di massa attraverso i plasmodesmi, che costituiscono vie di uscita ad alta resistenza da una via di conduzione a bassa resistenza, 705; 15.6.8. I plasmodesmi coinvolti nello scaricamento degli elementi cribrosi e nel trasporto postfloematico hanno una capacità di conduzione di sostanze molto più alta della maggior parte degli altri plasmodesmi, 708; 15.6.9. Nella maggior parte dei sink gli assimilati, dopo essere stati scaricati dal complesso SE/CC attraverso i plasmodesmi, si muovono per via simplastica; in seguito il loro movimento può interessare anche l'apoplasto, 709; 15.6.10. La presenza di discontinuità nel simplasto o nell'apoplasto influenza il movimento dei soluti e le relazioni idriche all'interno dei tessuti sink, 709; 15.6.11. Il controllo dell'importazione degli assimilati in un sink richiede che lo scaricamento degli elementi cribrosi sia coordinato con le caratteristiche di ogni tipo di sink, 711

713 15.7. Il trasporto intercellulare di macromolecole endogene

15.7.1. La costante presenza di proteine solubili nei tubi cribrosi sottintende che esse vi vengono costantemente immesse in corrispondenza delle source e ne vengono rimosse in corrispondenza dei sink; un ulteriore ricambio si verifica lungo il percorso grazie a fenomeni di scambio SE/CC, 713; 15.7.2. Le proteine STEP inducono un aumento del MEL dei plasmodesmi e mediano il proprio movimento intercellulare, 714; 15.7.3. Anche proteine diverse dalle STEP possono essere scaricate dai tubi cribrosi e muoversi lungo la via postfloematica, 714; 15.7.4. Tra le proteine STEP a tutt'oggi identificate si possono riscontrare enzimi coinvolti nel metabolismo dei carboidrati, proteine strutturali («proteine P») e «proteine di mantenimento», 715; 15.7.5. Alcuni tipi di

RNA non virale si possono spostare all'interno del floema, 716; **15.7.6.** L'esistenza di fenomeni di movimento intercellulare di macromolecole endogene in tessuti diversi dal floema è stata dimostrata solo recentemente; questo fenomeno ha sicuramente implicazioni fondamentali nello sviluppo della pianta, 717; **15.7.7.** Molti aspetti del movimento delle particelle virali potrebbero essere in rapporto con i meccanismi di trasporto di macromolecole endogene, tra cui anche gli RNA, 718

Riepilogo, 720 ♦ *Ulteriori letture, 721*

SCHEDE

15.1. Il concetto di potenziale idrico fornisce una base termodinamica per lo studio del movimento dell'acqua, 672; **15.2** Le soluzioni circolanti nello xilema e nel floema possono essere raccolte con metodiche diverse, 678; **15.3.** La tensione xilematica si può misurare con la bomba a pressione, 683; **15.4.** Gli elementi cribrosi del protofloema, che partecipano con un ruolo chiave allo scaricamento del floema, hanno una notevole capacità di distensione, 707

Capitolo 16

722 L'azoto e lo zolfo

di N. M. Crawford, M. L. Kahn, T. Leustek e S. R. Long

722 Introduzione

723 16.1. L'azoto nella biosfera e nelle piante

724 16.2. Panoramica sulla fissazione dell'azoto

16.2.1. La fissazione dell'azoto riduce l'azoto gassoso ad ammoniaca, con consumo di ATP e di equivalenti riducenti, 724; **16.2.2.** La fissazione dell'azoto è sensibile all'O₂, 725

726 16.3. L'enzimologia della fissazione dell'azoto

16.3.1. La dinitrogenasi contiene cofattori metallici, 727; **16.3.2.** La nitrogenasi riduttasi riduce la nitrogenasi e idrolizza MgATP, 729

731 16.4. La fissazione simbiotica dell'azoto

16.4.1. Alcune piante vascolari stabiliscono simbiosi azotofissatrici, 732; **16.4.2.** La simbiosi legume-rizobio è sia diversa sia specifica, 732; **16.4.3.** I legumi generano noduli radicali per ospitare i loro simbionti rizobici, 734; **16.4.4.** Le radici dei legumi essudano induttori dei geni della simbiosi batterica, 737; **16.4.5.** I batteri rizobici producono segnali oligosaccaridici e polisaccaridici, 741; **16.4.6.** Le piante mostrano risposte multiple alle cellule e ai segnali di *Rhizobium*, 742; **16.4.7.** I rizobi e le loro piante ospiti interagiscono per creare un ambiente nodulare microaerobico che porta alla fissazione dell'azoto, 744; **16.4.8.** La pianta ospite fornisce carbonio ai batteroidi come acidi dicarbossilici, 745; **16.4.9.** I prodotti genici della pianta sono responsabili per l'assimilazione dell'ammoniaca e per esportare l'azoto fuori dai noduli, 745

747 16.5. L'assorbimento e il trasporto dell'ammoniaca

749 16.6. Una panoramica su assorbimento e riduzione del nitrato

16.6.1. L'assorbimento del nitrato è mediato da un trasportatore, 749; **16.6.2.** Nell'assorbimento del nitrato sono stati identificati prodotti genici associati sia alla alta sia alla bassa affinità, 750; **16.6.3.** L'assorbimento del nitrato è energizzato dal gradiente di protoni transmembrana, 751

751 16.7. La riduzione del nitrato

16.7.1. Le subunità della NR contengono tre regioni distinte, ognuna associata a uno specifico cofattore di trasporto degli elettroni, 752; **16.7.2.** Il nitrato è ridotto nel citosol delle cellule della radice e del germoglio, 753; **16.7.3.** Il nitrato e altri composti servono come segnali per regolare l'espressione genica della NR, 753; **16.7.4.** Il legame fosforilazione-dipendente delle proteine 14-3-3 modula post-traduzionalmente l'attività della NR in risposta a segnali endogeni e ambientali, 754

755 16.8. La riduzione del nitrito

756 16.9. Le interazioni tra l'assimilazione del nitrato e il metabolismo del carbonio

756 16.10. Una panoramica sull'assimilazione del solfato

759 16.11. La chimica e le funzioni dello zolfo

16.11.1. La cisteina, il donatore di zolfo nella sintesi della metionina, è un componente cruciale delle proteine, del glutatone e delle fitochelatine, 759; **16.11.2.** Molti prodotti vegetali, tra cui coenzimi, lipidi e metaboliti secondari, contengono zolfo, 759; **16.11.3.** La quantità di zolfo contenuto nelle piante coltivate e nel suolo influenza le pratiche agronomiche e nutrizionali, 761; **16.11.4.** Le piante hanno un ruolo importante nel ciclo globale dello zolfo, 761

764 16.12. L'assorbimento e il trasporto del solfato

16.12.1. L'assorbimento del solfato è mediato da un trasportatore energizzato da un gradiente di protoni transmembrana delle cellule radicali, 764; **16.12.2.** Nelle piante una famiglia di geni codifica le proteine di trasporto del solfato ad alta e a bassa affinità, 764

765 16.13. La via di assimilazione riduttiva del solfato

16.13.1. L'attivazione del solfato è catalizzata dall'ATP solforilasi, 766; **16.13.2.** Una famiglia di geni codifica per gli isoenzimi dell'ATP solforilasi, 767; **16.13.3.** Due ipotesi tentano di spiegare la via di riduzione del solfato nelle piante, 767; **16.13.4.** Il clonaggio di cDNA per la APS riduttasi fornisce le prove di una nuova via nelle piante, 768; **16.13.5.** La riduzione del solfito è catalizzata da una solfito riduttasi contenente un siroeme e un centro 4Fe-4S, 769; **16.13.6.** Le attività combinate di serina acetiltransferasi e di *O*-acetilserina(tiol)iasi convertono la serina in cisteina, 760; **16.13.7.** La regolazione dell'assimilazione del solfato avviene a diversi livelli e in modi differenti rispetto alla regolazione dell'assimilazione del nitrato e del carbonio, 771

772 16.14. La sintesi e le funzioni del glutatone e dei suoi derivati

16.14.1. Il glutatone non è codificato da geni ma sintetizzato enzimaticamente, 772; **16.14.2.** Il glutatone e i tripeptidi a esso correlati sono i precursori delle fitochelatine, 774; **16.14.3.** Il glutatone ha un ruolo importante nella detossificazione degli xenobiotici, 776; **16.14.4.** La sintesi di glutatone è regolata da meccanismi diversi, 776

Riepilogo, 776 ♦ *Ulteriori letture, 777*

SCHEDE

16.1. La concimazione azotata del suolo ha una lunga storia, 726; **16.2.** Lo zolfo aggiunge molti sapori ai prodotti alimentari, alcuni deliziosi, altri disgustosi, 763

Capitolo 17

780 Biosintesi di ormoni e di elicitori

di A. Crozier, Y. Kamiya, G. Bishop e T. Yokota

780 Introduzione

780 17.1. Le gibberelline

17.1.1. Le GA contengono 19 o 20 atomi di carbonio, 782; 17.1.2. Le GA influenzano molti aspetti della crescita e dello sviluppo delle piante, 783; 17.1.3. Alcune GA, a differenza di altre, hanno una elevata attività biologica, 783; 17.1.4. Le GA sono prodotti della via dei terpenoidi, 784; 17.1.5. Nelle piante la sintesi di *ent*-kaurene da geranylgeranyl difosfato è catalizzata da due enzimi distinti, 786; 17.1.6. Alcune citocromo P450 ossigenasi convertono l'*ent*-kaurene nella GA₁₂-aldeide, 787; 17.1.7. La conversione della GA₁₂-aldeide in C₁₉-GA avviene attraverso due vie: una che nelle sue prime fasi prevede l'ossidrilazione del C-13 e una nella quale questa reazione non si verifica, 787; 17.1.8. La conversione di GA₁₂ in C₁₉-GA è catalizzata da GA 20-ossidasi, 788; 17.1.9. La reazione di 3β-ossidrilazione genera forme attive di GA, 789; 17.1.10. Le GA endogene biologicamente attive sono inattivate per 2β-ossidrilazione, 790; 17.1.11. Alcuni enzimi che partecipano alla biosintesi delle GA sono regolati attraverso meccanismi di retroinibizione, 790; 17.1.12. Il fitocromo è implicato negli effetti che la luce esercita sul metabolismo delle GA, 792; 17.1.13. Trattamenti con GA possono indurre la fioritura in specie che normalmente per farlo necessitano di trattamenti di vernalizzazione, 793

794 17.2. L'acido abscissico

17.2.1. Contrariamente al suo nome l'ABA non induce l'abscissione, 794; 17.2.2. Molti funghi, compresi due patogeni appartenenti al genere *Cercospora*, sintetizzano ABA a partire dal farnesil difosfato, 795; 17.2.3. La prova dell'esistenza nelle piante di una via di biosintesi indiretta per l'ABA a partire da un precursore C₄₀ è stata ottenuta ricorrendo a tecniche di gascromatografia e di spettrometria di massa, 796; 17.2.4. La sintesi dell'ABA è probabilmente regolata da una reazione di scissione che genera il primo intermedio C₁₅, 798; 17.2.5. Il catabolismo dell'ABA produce diversi composti tra i quali l'acido faseico, l'acido diidrofaseico e coniugati glucosidici, 800

802 17.3. Le citochinine

17.3.1. Le citochinine sono sintetizzate *de novo* a partire da 5'-AMP e da un emiterpene difosforilato, 802; 17.3.2. Alcuni batteri codificano o esprimono geni per la biosintesi della citochinina, 805; 17.3.3. Alcune piante sono state trasformate con un gene batterico della sintesi delle citochinine, 806; 17.3.4. Modificazioni a carico delle basi dei nucleotidi dei tRNA possono generare strutture citochininiche, 807; 17.3.5. Le citochinine libere, quelle nucleosidiche e quelle nucleotidiche subiscono *in vivo* reazioni di interconversione, 807; 17.3.6. Le citochinina ossidasi catalizzano la rimozione delle catene laterali isopenteniliche di molte citochinine, 809; 17.3.7. La glucosilazione del gruppo ossidrilico della catena laterale può disattivare reversibilmente le citochinine, 809; 17.3.8. L'*N*-glucosilazione dell'anello purinico disattiva irreversibilmente le citochinine a base libera, 811; 17.3.9. La coniugazione delle citochinine con alanina produce metaboliti inattivi e altamente stabili, 812

812 17.4. L'acido indol-3-acetico

17.4.1. L'IAA può essere sintetizzato a partire dal L-triptofa-

no, 812; 17.4.2. La via di biosintesi dell'IAA è stata definita utilizzando tecniche di gascromatografia e di spettrometria di massa, 814; 17.4.3. L'esistenza di una via di biosintesi dell'IAA indipendente dal L-triptofano è stata ormai dimostrata, anche se deve ancora essere definita con precisione, 814; 17.4.4. Sono state identificate diverse vie per la coniugazione e il catabolismo dell'IAA, 816; 17.4.5. Nei semi di mais i coniugati estere dell'IAA costituiscono forme di riserva dell'ormone, 818; 17.4.6. Sono stati isolati e studiati numerosi mutanti di *Arabidopsis* caratterizzati da livelli alterati di IAA, 819; 17.4.7. Alcuni batteri patogeni possiedono altre vie di biosintesi e di coniugazione dell'IAA, 821; 17.4.8. Gli effetti di eccessi di IAA endogeno sono stati analizzati in piante transgeniche che esprimono geni di biosintesi dell'ormone, 821; 17.4.9. Le gibberelline determinano aumenti del pool di IAA, mentre le citochinine reprimono la sintesi e il turnover di questo ormone, 822

823 17.5. L'etilene

17.5.1. L'etilene è sintetizzato a partire dalla S-adenosil-L-metionina (SAM) attraverso l'intermedio acido 1-amminociclopropano-1-carbossilico (ACC), 824; 17.5.2. L'ACC sintasi è determinante nella regolazione della sintesi dell'etilene, 826; 17.5.3. Il gene dell'ACC ossidasi non è stato ancora clonato, anche se l'enzima è stato ben caratterizzato a livello biochimico, 826; 17.5.4. Quando la disponibilità di SAM è limitata, le vie biosintetiche dell'etilene e delle poliammine competono per questo substrato comune, 827; 17.5.5. L'etilene può essere rilasciato dai tessuti tal quale sotto forma di gas, 828; 17.5.6. L'inibizione della sintesi di etilene ritarda l'eccessiva maturazione dei frutti ed è quindi al centro di numerose ricerche biotecnologiche, 828

828 17.6. I brassinosteroidi

17.6.1. I BR influenzano un'ampia gamma di caratteri morfologici, 829; 17.6.2. Il campesterolo è un precursore del brassinolide, 831; 17.6.3. Due vie connettono il 5α-campestanolo al brassinolide: in una l'ossidazione del C-6 si realizza nelle fasi iniziali, nell'altra in quelle finali, 831; 17.6.4. Per definire la via di biosintesi del brassinolide sono stati utilizzati alcuni inibitori sintetici, 835; 17.6.5. Sono state identificate quattro vie di inattivazione dei BR, 835

838 17.7. Le poliammine

17.7.1. La biosintesi delle poliammine prevede la partecipazione di alcune amminoacido decarbossilasi, 840; 17.7.2. Al catabolismo delle poliammine partecipano due classi di enzimi ossidativi, 841; 17.7.3. Piante transgeniche che esprimono sequenze antisense di geni della biosintesi delle poliammine presentano fenotipi pleiotropici, 842

843 17.8. L'acido jasmonico

17.8.1. In alcuni casi l'acido jasmonico inibisce la crescita, influisce sullo sviluppo riproduttivo ed è attivo nei fenomeni di resistenza ai patogeni, 843; 17.8.2. L'(-)JA è sintetizzato a partire da acido α-linolenico, 844; 17.8.3. L'AOS è un particolare e importante enzima della biosintesi dell'(-)JA, 844; 17.8.4. L'acido (-)-jasmonico e l'acido (-)-9,10-diidrojasmonico sono metabolizzati a derivati ossidrilati e coniugati, 846

846 17.9. L'acido salicilico

17.9.1. L'acido salicilico può ritardare la senescenza dei petali e indurre la fioritura, 847; 17.9.2. L'acido salicilico regola la termogenesi nel giglio dei voodoo, 847; 17.9.3. La

produzione di acido salicilico è associata alla resistenza alle malattie, 849; 17.9.4. La via di biosintesi dell'SA nelle piante non è ancora stata del tutto definita, 850

852 17.10. Prospettive

Riepilogo, 853 ♦ *Ulteriori letture, 854*

SCHEDE

17.1. L'acido salicilico è impiegato come analgesico da più di 2000 anni, 848

Capitolo 18

856 La percezione e la trasduzione del segnale

di A. Trewavas

856 Introduzione

856 18.1. Una panoramica sulla trasduzione del segnale

18.1.1. La corrente di segnali a cui le cellule vegetali reagiscono è continua e complessa, 856; **18.1.2.** La trasduzione del segnale utilizza una rete di interazioni che avvengono all'interno delle cellule, tra le cellule e nella pianta intera, 857; **18.1.3.** Le cellule vegetali contengono due sistemi di informazione: genetico ed epigenetico, 858; **18.1.4.** I diversi segnali influiscono sulla rete di trasduzione in modi e in punti diversi, ma la maggior parte di essi modificano l'espressione genica, 860

861 18.2. I recettori

18.2.1. I segnali possono essere percepiti da recettori proteici o attraverso cambiamenti del potenziale di membrana, 861; **18.2.2.** Molti recettori possiedono componenti strutturali e attività catalitiche simili, 863; **18.2.3.** I recettori intracellulari possono funzionare come canali ionici, 864; **18.2.4.** Per identificare i recettori possono essere utilizzati marcatori per affinità, mutanti per la sensibilità e saggi di complementazione in lievito, 864; **18.2.5.** Il legame recettore-ligando è reversibile e mostra cinetiche di saturazione, 865; **18.2.6.** Per molti segnali non sono stati ancora identificati i recettori specifici, 866; **18.2.7.** Il sistema batterico a due componenti, in cui un recettore e un effettore interagiscono tramite la fosforilazione di residui di istidina e di aspartato, può essere presente anche nelle piante, 867; **18.2.8.** La regolazione della concentrazione dei recettori può cambiare la sensibilità delle cellule ai segnali, 868

870 18.3. Esempi specifici di recettori delle piante

18.3.1. L'identificazione dei recettori dell'etilene ha fornito il primo esempio negli eucarioti di un sistema a due componenti, 870; **18.3.2.** Sono state scoperte numerose proteine che legano l'auxina, ma non è ancora sicuro se esse rappresentino recettori per i diversi processi mediati da questo regolatore della crescita, 870; **18.3.3.** Il fitocromo, identificato chiaramente come il recettore della luce rossa, ha un'attività protein chinasi nei cianobatteri, 872; **18.3.4.** Il recettore della luce blu è una proteina simile alle DNA liasi o una protein chinasi, 874; **18.3.5.** Il recettore dell'ABA è una protein fosfatasi?, 874; **18.3.6.** La percezione e la trasduzione del segnale delle citochinine possono utilizzare un sistema a due componenti e una proteina con sette domini transmembrana, 876

876 18.4. La trasmissione del segnale tramite le proteine G e i fosfolipidi

18.4.1. Le proteine G, uno speciale sottogruppo di una su-

perfamiglia di GTPasi, possono essere tutte implicate in aspetti della precisione del riconoscimento o dell'interazione, 876; **18.4.2.** Le proteine G trovate nelle cellule vegetali possono mediare diversi segnali, tra cui quelli della luce blu e della luce rossa, 878; **18.4.3.** Le fosfolipasi presenti nella membrana plasmatica possono essere attivate da recettori accoppiati a proteine G, 879; **18.4.4.** Il segnale dell'IP₃ è vincolato da fosfatasi attive sensibili al litio, 880; **18.4.5.** I diacil lipidi hanno una funzione nella trasmissione del segnale?, 881; **18.4.6.** Le fosfolipasi A e D possono produrre altre molecole di trasmissione del segnale e possono essere regolate dalle proteine G, 881; **18.4.7.** Recentemente è stata scoperta una via di trasduzione del segnale che coinvolge le fosfatidilinositide 3-chinasi, 883

883 18.5. I nucleotidi ciclici

18.5.1. L'adenilato ciclasi, un importante enzima della trasmissione del segnale nei batteri e nelle alghe, è stato recentemente scoperto anche nelle piante, 883; **18.5.2.** Nelle cellule vegetali la guanilato ciclasi può essere più importante dell'adenilato ciclasi e può mediare aspetti della trasduzione del segnale della luce, 885

885 18.6. Il calcio

18.6.1. La trasmissione del segnale del calcio implica una separazione di diverse concentrazioni di Ca²⁺ tramite le membrane, e i segnali devono essere regolati, 886; **18.6.2.** Esistono meccanismi che percepiscono lo stato delle riserve intracellulari di Ca²⁺ e che riforniscono tali riserve quando necessario, 887; **18.6.3.** Il Ca²⁺ diffonde lentamente nel citoplasma, 888; **18.6.4.** L'attività dei canali del Ca²⁺ può essere rilevata mediante patch-clamp, 889; **18.6.5.** Metodologie avanzate di fluorescenza e luminescenza permettono la riproduzione tramite immagini delle concentrazioni di calcio libero all'interno delle cellule viventi, 891; **18.6.6.** La trasmissione del segnale tramite il [Ca²⁺]_i può coinvolgere onde, cascate, oscillazioni, influssi capacitivi di calcio e cellule pacemaker, 892; **18.6.7.** Dove è situata la specificità della trasmissione del segnale del calcio?, 894; **18.6.8.** I sistemi eucariotici di trasmissione del segnale basati sul Ca²⁺ potrebbero essersi evoluti da meccanismi di detossificazione, 894; **18.6.9.** La calmodulina è il recettore primario del calcio e ci sono molte proteine che si legano a essa, 894

895 18.7. Le protein chinasi: elementi primari della trasduzione del segnale

18.7.1. Le protein chinasi sono enzimi ubiquitari e molte di esse sono specifiche per un segnale, 895; **18.7.2.** Le RLK rappresentano una famiglia complessa di protein chinasi con funzioni diverse nella trasmissione del segnale, 896; **18.7.3.** Le piante hanno una protein chinasi Ca²⁺-dipendente con un dominio simile alla calmodulina, 898; **18.7.4.** Le chinasi del fattore di crescita e quelle attivate da mitogeno sono elementi importanti della trasduzione di numerosi segnali, molti dei quali influenzano la crescita, 898; **18.7.5.** Le chinasi regolano la trascrizione attraverso la fosforilazione di fattori trascrizionali, 900; **18.7.6.** Le chinasi simili alle Raf, facenti parte di un gruppo importante di chinasi di mediazione del segnale del recettore, nelle piante possono anche trasdurre i segnali tramite le cascate di MAPK, 900; **18.7.7.** Le protein fosfatasi controllano numerosi processi, 900

901 18.8. Particolari vie di trasduzione del segnale associate ai regolatori della crescita

18.8.1. La trasduzione dell'etilene utilizza cascate di protein

chinasi, 901; **18.8.2.** Le vie di risposta alle gibberelline indicano il coinvolgimento di fattori trascrizionali, 901; **18.8.3.** La trasduzione del segnale dell'auxina coinvolge una cascata di protein chinasi, le proteine 14-3-3 e le vie di degradazione dell'ubiquitina, 902; **18.8.4.** La trasduzione dell'ABA coinvolge vie Ca^{2+} -dipendenti e protein chinasi, 904

904 18.9. Il futuro della ricerca sulla trasduzione del segnale

18.9.1. Le vie principali di trasmissione del segnale comunicano tra loro, 905; **18.9.2.** Le specifiche localizzazioni spaziali degli elementi della trasmissione del segnale ne determinano la specificità, 905; **18.9.3.** L'integrazione di molti segnali può derivare da molteplici siti di fosforilazione o da enzimi integranti come la CKII, 906; **18.9.4.** Adattatori proteici favoriscono la connessione tra le vie di trasmissione del segnale o funzionano come recettori della fosforilazione, 906; **18.9.5.** Le cellule comunicano tramite le integrine e i plasmodesmi, 907

Riepilogo, 907 ♦ Ulteriori letture, 908

SCHEDE

18.1. La misurazione della sua costante di legame è un'importante caratterizzazione di un vero recettore, 866; **18.2.** Nei batteri gli stati metabolici di ossidazione/riduzione sono percepiti tramite una chinasi ibrida, 868; **18.3.** Sono attualmente in corso studi sul ruolo di ABP1, 871; **18.4.** I fitocromi formano una famiglia di proteine ciascuna delle quali ha una funzione fisiologica diversa, 873; **18.5.** Molecole «caged» possono essere utilizzate per dimostrare l'attività delle vie di trasmissione del segnale nelle cellule vegetali, 875; **18.6.** Una proteina luminescente Ca^{2+} -sensibile permette la misurazione diretta di $[Ca^{2+}]_i$, 890

Capitolo 19

909 Lo sviluppo riproduttivo

di D. Bewley, F. D. Hempel, S. McCormick e P. Zambryski

909 Introduzione

909 19.1. L'induzione della fioritura

19.1.1. La fioritura è solitamente controllata dal fotoperiodo, 909; **19.1.2.** I fitocromi sono i fotorecettori primari coinvolti nella percezione del fotoperiodo e della qualità della luce, 912; **19.1.3.** La fioritura è controllata da un sistema multifattoriale, 913; **19.1.4.** Studi genetici hanno permesso di identificare numerosi geni coinvolti nella produzione, nella trasmissione o nella percezione dei segnali di induzione della fioritura, 914; **19.1.5.** L'espressione della maggior parte dei geni che definiscono l'identità dei meristemi floreali è modulata positivamente dai segnali di induzione florale, 915

917 19.2. Lo sviluppo del fiore

19.2.1. I fiori di *Arabidopsis* contengono quattro gruppi di elementi floreali disposti in quattro verticilli, 917; **19.2.2.** Lo sviluppo del fiore di *Arabidopsis* è stato caratterizzato nel dettaglio, 918

920 19.3. Analisi genetica e molecolare dello sviluppo del fiore

19.3.1. Il modello ABC descrive la specificazione degli elementi floreali, 920; **19.3.2.** Il clonaggio di geni omeotici ha permesso una migliore definizione del modello ABC, 921; **19.3.3.** Molti dei prodotti genici associati allo sviluppo del fiore sembrano essere regolatori negativi dell'espressione genica, 923; **19.3.4.** Sono state descritte numerose mutazioni in grado di influenzare lo sviluppo del fiore, e molte altre sa-

ranno probabilmente scoperte in futuro, 925

925 19.4. La formazione dei gameti

19.4.1. Il gametofito maschile si forma nell'antera, 925; **19.4.2.** Molti geni vengono espressi in modo specifico nel gametofito maschile, 927; **19.4.3.** Nel gametofito maschile la cellula vegetativa e le cellule spermatiche hanno ruoli diversi, 927; **19.4.4.** Il gametofito maschile è racchiuso all'interno di una complessa parete cellulare, 928; **19.4.5.** La formazione del gametofito femminile comporta una divisione meiotica e più di una divisione mitotica, 932

933 19.5. Le mutazioni che influenzano lo sviluppo del gametofito

19.5.1. L'analisi dei mutanti permette di chiarire i passaggi chiave dello sviluppo delle antere e degli ovuli, 933; **19.5.2.** Si pensa che la maggior parte dei mutanti maschio-sterili sia difettiva a livello di geni che agiscono nello sporofito, 934; **19.5.3.** La maschio-sterilità citoplasmatica e i geni restorer nucleari costituiscono un esempio dell'importanza della funzionalità mitocondriale per la formazione del polline, 935

935 19.6. La germinazione del polline

19.6.1. L'idratazione del polline rappresenta la prima tappa della germinazione del tubetto pollinico, 935; **19.6.2.** Il tubetto pollinico in crescita si dirige verso il sacco embrionale grazie a meccanismi di segnalazione che non sono ancora stati caratterizzati, 937

939 19.7. L'autoincompatibilità

19.7.1. I meccanismi di autoincompatibilità interferiscono con le normali interazioni polline-pistillo e impediscono l'autocrocio, 939; **19.7.2.** L'autoincompatibilità gametofitica nelle Solanacee è mediata da RNasi presenti nei tessuti femminili, 940; **19.7.3.** L'autoincompatibilità sporofitica nelle Brassicacee è mediata da similrecettori protein chinasi presenti nei tessuti femminili, 940; **19.7.4.** La ricerca delle componenti maschili dell'autoincompatibilità è ancora in corso, 941

941 19.8. La fecondazione

19.8.1. La doppia fecondazione conclude l'alternanza di generazioni, 941; **19.8.2.** Nel mais la presenza dei cromosomi B rende tra loro distinguibili le due cellule spermatiche, 942

942 19.9. La formazione del seme

19.9.1. Sono stati identificati mutanti difettivi per diversi stadi dello sviluppo embrionale, 944; **19.9.2.** La formazione dell'endosperma può seguire percorsi diversi, 945

946 19.10. L'accumulo delle sostanze di riserva durante la formazione del seme

19.10.1. I tessuti parentali inviano carbonio e azoto all'endosperma o all'embrione per la sintesi delle sostanze di riserva, 946; **19.10.2.** Il tipo di riserve nutritive e la loro quantità relativa sono diversi nei semi delle diverse specie, 948; **19.10.3.** Alcuni semi accumulano polisaccaridi di riserva diversi dall'amido, 949; **19.10.4.** Storicamente le proteine di riserva dei semi sono state distinte in gruppi sulla base della loro solubilità, 950; **19.10.5.** La maggior parte delle prolammine, proteine di riserva presenti solo nell'endosperma dei cereali, appare essersi evoluta da un singolo gene ancestrale in seguito a eventi di duplicazione, inserzione e delezione, 950; **19.10.6.** Le albumine 2S sono presenti sia nei

semi delle dicotiledoni sia in quelli delle monocotiledoni, 951; **19.10.7.** Le globuline vengono suddivise in sottogruppi a seconda del loro coefficiente di sedimentazione, 951; **19.10.8.** La sintesi e l'accumulo delle proteine di riserva sono processi altamente regolati, 952; **19.10.9.** La trascrizione dei geni per proteine di riserva è regolata dal punto di vista spaziale e temporale, 955; **19.10.10.** L'espressione delle proteine di riserva è soggetta anche a meccanismi di controllo post-trascrizionale, 956; **19.10.11.** La sintesi di fitato non è ancora compresa appieno, 958

959 19.11. La maturazione e la disidratazione dell'embrione

19.11.1. Si pensa che la sintesi proteica indotta dall'ABA abbia un ruolo nel determinare la tolleranza alla disidratazione, 959; **19.11.2.** Con il procedere della disidratazione diminuisce la sensibilità all'ABA dei tessuti del seme, 959

960 19.12. La germinazione

Riepilogo, 961 ♦ *Ulteriori letture, 961*

SCHEDE

19.1. Le strategie di sviluppo delle piante a seme e degli animali sono diverse, 911; **19.2.** Geni simili partecipano alla formazione di fiori molto diversi, 924; **19.3.** Gli allergeni del polline potrebbero avere un ruolo importante nella crescita del tubetto pollinico, 928; **19.4.** La coltura *in vitro* di microspore, che può revertire il programma di sviluppo da gametofitico in sporofitico, rende possibile la produzione di piante aploidi, 930; **19.5.** La produzione di semente ibrida può essere facilitata sfruttando la maschio-sterilità ottenuta con metodiche di ingegneria genetica, 936; **19.6.** Nel mutante *fiddlehead* di *Arabidopsis* il polline germina anche se si posa su organi non riproduttivi della pianta, 937; **19.7.** La messa a punto di metodiche di fecondazione *in vitro* permetterà la caratterizzazione molecolare dei fenomeni di riconoscimento tra nucleo spermatico e cellula uovo e tra nucleo spermatico e cellula centrale, 943

Capitolo 20

963 Senescenza e morte cellulare programmata

di J. L. Dangl, R. A. Dietrich e H. Thomas

963 Introduzione

963 20.1. Le tipologie di morte cellulare negli animali e nelle piante

20.1.1. Negli animali la morte cellulare apoptotica contribuisce alla morfologia e allo sviluppo fisiologico, 963; **20.1.2.** Nelle cellule vegetali sono state osservate tipologie diverse di morte cellulare, 965; **20.1.3.** Per la maggior parte della durata del programma che culmina nella morte le cellule vegetali rimangono vitali, 966

967 20.2. La PCD nel ciclo vitale delle piante

20.2.1. La PCD è essenziale per il normale sviluppo riproduttivo, 967; **20.2.2.** Molti aspetti dello sviluppo vegetativo dipendono da processi di PCD, 968; **20.2.3.** La PCD è una componente di alcune risposte delle piante agli stress, 969; **20.2.4.** La senescenza è un processo di PCD che ha luogo nello stadio terminale dello sviluppo di organi sia vegetativi sia riproduttivi, 969

971 20.3. Una panoramica sulla senescenza

20.3.1. Le cellule senescenti subiscono una riorganizzazione interna e sono metabolicamente attive, 971; **20.3.2.** Sono stati identificati promotori e geni di senescenza, 972; **20.3.3.**

Tra i mutanti e le varianti di senescenza sono incluse piante che mancano di specifiche attività enzimatiche e piante nelle quali lo sviluppo temporale del processo è alterato, 974

975 20.4. Il metabolismo dei pigmenti durante la senescenza

20.4.1. La clorofilla è degradata attraverso una via enzimatica complessa che interessa diversi compartimenti cellulari, 975; **20.4.2.** Il catabolismo della clorofilla rende visibili i carotenoidi della foglia che, in funzione della specie, diminuiscono o si accumulano durante la senescenza, 977; **20.4.3.** Anche il metabolismo dei fenilpropanoidi può modificarsi durante la senescenza, 978

979 20.5. Il metabolismo delle proteine durante la senescenza

20.5.1. Durante la senescenza la degradazione dei pigmenti si accompagna alla mobilizzazione delle proteine plastidiali, 979; **20.5.2.** Gli enzimi che durante la senescenza degradano le proteine dei cloroplasti non sono stati identificati, 980; **20.5.3.** L'azoto e lo zolfo organici sono esportati dalle foglie senescenti, 983

983 20.6. Le conseguenze della senescenza sulla fotosintesi

984 20.7. Le conseguenze della senescenza sul metabolismo ossidativo

20.7.1. La senescenza fogliare è abbinata alla conversione dei perossisomi, che partecipano al ciclo fotorespiratorio nelle piante C_3 , in gliossisomi, che convertono i lipidi in zuccheri, 984; **20.7.2.** Nelle condizioni di limitata disponibilità di carbonio, caratteristiche della senescenza, le cellule traggono energia dall'ossidazione dello scheletro carbonioso degli amminoacidi, 984; **20.7.3.** La senescenza è sensibile allo stato ossidoriduttivo della cellula, 986

986 20.8. La degradazione degli acidi nucleici durante la senescenza

20.8.1. Il catabolismo degli acidi nucleici libera fosfato inorganico, 986; **20.8.2.** L'attività di alcune ribonucleasi aumenta in senescenza, 987

988 20.9. La regolazione dell'attività metabolica nelle cellule senescenti

20.9.1. Meccanismi di vario tipo stabiliscono la suscettibilità degli enzimi alla proteolisi, 988; **20.9.2.** L'attività di molti enzimi citosolici non è ridotta, talvolta è addirittura aumentata, in senescenza, mentre le corrispondenti forme plasmidiali subiscono degradazione, 988

989 20.10. I regolatori della crescita endogeni e la senescenza

20.10.1. L'etilene agisce prevalentemente come promotore di senescenza, 989; **20.10.2.** Le citochinine sono antagonisti della senescenza, 991; **20.10.3.** L'effetto di altri regolatori della crescita sulla senescenza è meno chiaro, 993

994 20.11. Le influenze dell'ambiente sulla senescenza

994 20.12. Esempi di PCD come processi dello sviluppo nelle piante: la formazione di TE e la mobilizzazione dell'endosperma dei cereali

20.12.1. I TE, che alla maturità funzionale sono costituiti da

cellule morte, rappresentano un modello di PCD nelle piante, 994; **20.12.2.** Le cellule del mesofillo di *Zinnia* in coltura possono essere indotte a formare TE, 994; **20.12.3.** La PCD nei TE è associata alla lisi della membrana vacuolare, 996; **20.12.4.** Nella regolazione della PCD nei TE di *Zinnia* sono implicati regolatori della crescita, il calcio e una serina proteasi, 997; **20.12.5.** Nei cereali la morte dell'endosperma amilaceo e delle cellule aleuronali si realizza secondo vie diverse, 998; **20.12.6.** Nelle cellule dell'endosperma amilaceo l'etilene induce PCD, 998; **20.12.7.** Nell'aleurone dei cereali le GA e l'ABA regolano la morte cellulare, 999; **20.12.8.** In seguito al trattamento con GA i vacuoli di riserva dell'aleurone si trasformano in organelli litici, 999; **20.12.9.** Nelle cellule dell'aleurone la degradazione del DNA non determina la formazione di frammenti apoptotici, 1000; **20.12.10.** Diverse vie di trasduzione del segnale sono implicate nella PCD dell'aleurone dei cereali, 1000

1001 20.13. Esempi di PCD come strategia di adattamento delle piante ad alcuni stress: la formazione dell'aerenchima e la risposta di ipersensibilità

20.13.1. La formazione dell'aerenchima è una risposta alla sommersione, condizione che limita la disponibilità di ossigeno per le radici, 1001; **20.13.2.** L'etilene media la formazione dell'aerenchima, 1001; **20.13.3.** Il calcio media il segnale che lega, nel caso del differenziamento dell'aerenchima, la percezione dell'ipossia alla produzione di etilene, 1002; **20.13.4.** La morte cellulare è una risposta piuttosto comune delle piante all'attacco di patogeni, 1003; **20.13.5.** La morte cellulare nel caso della HR è un suicidio o un assassinio?, 1003; **20.13.6.** Nei mutanti lesion-mimic si osserva la comparsa di lesioni anche in assenza di patogeni, 1004; **20.13.7.** In *Arabidopsis* sono distinguibili due tipologie di mutazioni lesion-mimic: quelle che innescano risposte di difesa e quelle che non lo fanno, 1005; **20.13.8.** L'inizio improprio della HR o il mancato contenimento della sua diffusione sono effetti caratteristici delle mutazioni lesion-mimic, 1006; **20.13.9.** I mutanti appartenenti alla classe di avvio sono associati a geni di resistenza alle malattie, 1006; **20.13.10.** Nei mutanti lesion-mimic di propagazione è alterata una funzione che normalmente contiene in spazi circoscritti di tessuto la diffusione della morte cellulare una volta che il processo è avviato, 1007; **20.13.11.** I fenotipi di morte cellulare non sono limitati ai tessuti fogliari, 1009; **20.13.12.** Le mutazioni lesion-mimic riguardano la morte cellulare relativa alle risposte di difesa ai patogeni e non influenzano gli eventi analoghi che si realizzano durante lo sviluppo, 1009; **20.13.13.** La sovraespressione di proteine eterologhe può determinare la comparsa di fenotipi lesion-mimic, 1009; **20.13.14.** Le specie reattive dell'ossigeno svolgono un ruolo essenziale nell'avvio della PCD nel caso della HR, 1010; **20.13.15.** Nell'interazione ospite-patogeno la PCD avviene secondo un processo apoptotico?, 1011; **20.13.16.** L'apoptosi ha analogie molecolari nelle cellule vegetali?, 1012

1013 20.14. Questioni aperte e sviluppi futuri della ricerca relativa alla PCD

20.14.1. Quanto sono simili tra loro, a livello di meccanismo, le diverse forme di PCD presenti nelle piante?, 1013

Riepilogo, 1015 ♦ Ulteriori letture, 1015

SCHEDA

20.1. L'apoptosi è una tipologia di PCD, 964; **20.2.** L'invecchiamento complessivo dell'organismo è determinato da processi cellulari programmati?, 1014

PARTE 5 L'AMBIENTE E L'AGRICOLTURA

Capitolo 21

1018 La risposta ai patogeni

di K. Hammond-Kosack e J. D. G. Jones

1018 Introduzione

1019 21.1. Le vie attraverso cui i patogeni delle piante causano le malattie

21.1.1. I patogeni virulenti hanno caratteristiche uniche che favoriscono la loro sopravvivenza, 1019; **21.1.2.** I funghi patogeni utilizzano una vasta gamma di strategie di patogenesi, 1020; **21.1.3.** I batteri patogeni di piante e animali sembrano utilizzare simili meccanismi molecolari di invasione dei tessuti dell'ospite, 1021; **21.1.4.** I virus patogeni delle piante si muovono tramite i plasmodesmi e il floema, 1022; **21.1.5.** Alcuni nematodi patogeni delle piante fanno modificare il metabolismo delle cellule della radice, inducendo la pianta a formare strutture specializzate per l'alimentazione, 1025; **21.1.6.** Gli artropodi fitopatogeni non solo danneggiano direttamente le piante, ma favoriscono anche la colonizzazione da parte di virus, batteri e funghi patogeni, 1027

1028 21.2. I sistemi di difesa delle piante

21.2.1. Le piante si difendono spesso dai patogeni tramite risposte complesse, 1028; **21.2.2.** L'attivazione delle difese porta alla risposta di ipersensibilità, una morte cellulare programmata localizzata che impedisce la diffusione del patogeno, 1029; **21.2.3.** Le difese costitutive coinvolgono numerosi metaboliti secondari, 1029

1030 21.3. La base genetica dell'interazione pianta-patogeno

21.3.1. La resistenza alle malattie è solitamente mediata da geni dominanti, ma a volte anche da geni recessivi, 1030; **21.3.2.** Solo di alcuni geni dell'avirulenza sono note le proprietà, 1031

1034 21.4. I geni *R* e la resistenza alle malattie mediata dai geni *R*

21.4.1. La maggior parte delle proteine *R* presentano strutture simili, 1034; **21.4.2.** Non è noto come i prodotti dei geni *R* e *Avr* attivino le risposte di difesa delle piante, 1041; **21.4.3.** Per l'espressione dei geni *R* sono necessari altri geni vegetali, 1044; **21.4.4.** Alcuni loci dei geni *R* presentano estese variazioni alleliche, 1044

1046 21.5. La biochimica delle reazioni di difesa delle piante

21.5.1. L'attacco dei patogeni attiva in ogni cellula molteplici tipi di reazioni di difesa, 1046; **21.5.2.** L'HR determina una rapida e localizzata morte cellulare, 1047; **21.5.3.** Le specie reattive dell'ossigeno sono spesso prodotte nelle fasi iniziali della risposta di resistenza delle piante, 1048; **21.5.4.** Nelle piante, durante le interazioni incompatibili viene indotta la produzione di ossido di azoto, una molecola che nei mammiferi interviene nella trasmissione del segnale, 1049; **21.5.5.** Il rafforzamento delle pareti cellulari e le attività extracellulari contribuiscono alle risposte di resistenza alle malattie, 1049; **21.5.6.** L'acido benzoico e l'acido salicilico sono coinvolti in numerose risposte di difesa, 1050; **21.5.7.** L'acido jasmonico e l'etilene, che sono richiesti per la difesa con-

tro i funghi necrotrofi e per l'induzione di alcuni geni di difesa, possono aggravare i sintomi della malattia, 1051; **21.5.8.** Fanno parte delle proteine PR e di altre proteine relative alla difesa gli enzimi che degradano le pareti cellulari dei funghi, i polipeptidi antimicrobici e alcuni componenti delle cascate di trasduzione del segnale, 1052; **21.5.9.** Le fitoalessine comprendono metaboliti secondari sia organici sia inorganici, 1053; **21.5.10.** Le proteine PI sono indotte dai loro bersagli, gli insetti fitofagi, 1055; **21.5.11.** Il silenziamento genico post-trascrizionale è una risposta difensiva specifica contro i virus fitopatogeni, 1055; **21.5.12.** Vie parallele di trasmissione del segnale coordinano le complesse ed estremamente localizzate risposte di difesa delle piante, 1055

1057 21.6. Le risposte sistemiche di difesa delle piante

21.6.1. Numerosi patogeni possono provocare la resistenza sistemica acquisita, 1058; **21.6.2.** La risposta sistemica all'attacco degli insetti rispecchia la risposta indotta dalle ferite di tipo meccanico, 1060; **21.6.3.** I rizobatteri non patogeni che colonizzano le radici causano una resistenza sistemica indotta, 1060

1061 21.7. Il controllo dei fitopatogeni mediante l'ingegneria genetica

21.7.1. La trasformazione di piante suscettibili con i geni *R* clonati fornirebbe forme nuove di resistenza ai patogeni, 1061; **21.7.2.** La combinazione dei geni *R* e *Avr* clonati può essere usata in piante transgeniche per indurre la resistenza acquisita, 1061; **21.7.3.** La sovraespressione costitutiva e il silenziamento di alcuni geni possono aumentare le difese delle piante, 1063; **21.7.4.** L'espressione di un prodotto genico di derivazione patogena può dare resistenza ad alcune malattie virali e batteriche, 1065; **21.7.5.** L'espressione delle tossine di *Bacillus thuringiensis* può limitare il danno provocato da alcuni insetti, 1065; **21.7.6.** La resistenza alle malattie può essere ingegnerizzata attraverso l'espressione di nuove sequenze geniche, 1067; **21.7.7.** Il controllo delle malattie mediante l'ingegneria genetica è ai suoi inizi, 1068

Riepilogo, 1068 ♦ Ulteriori letture, 1068

SCHEDE

21.1. Il trasferimento di T-DNA mediato da *Agrobacterium*, un meccanismo naturale utilizzato nella patogenesi, è divenuto uno strumento per la trasformazione dei genomi vegetali, 1026; **21.2.** I geni di resistenza possono essere introgressi nelle specie coltivate per ottenere il controllo delle malattie, ma con questo approccio si ottengono risultati limitati, 1031; **21.3.** I batteri patogeni delle piante e degli animali utilizzano vie di secrezione simili durante la patogenesi, 1034; **21.4.** La tecnica del «transposon tagging» è stata utilizzata in combinazione con le strategie di selezione genetica per isolare i geni *R*, 1038; **21.5.** Un soppressore della resistenza mostra omologia con i recettori associati alle proteine G, 1041; **21.6.** Il sistema two-hybrid in lievito è un metodo genetico che può identificare le interazioni proteina-proteina all'interno di una cellula, 1042; **21.7.** Alcuni geni *R* funzionano in specie vegetali eterologhe, 1047; **21.8.** L'induzione di alcune risposte di difesa delle piante possono essere studiate nelle colture cellulari, 1054; **21.9.** LSA è il segnale mobile che attiva la SAR?, 1058; **21.10.** Alcuni meccanismi di resistenza derivata da patogeni si basano su sequenze di acidi nucleici, 1066

Capitolo 22

1069 La risposta agli stress abiotici

di E. A. Bray, J. Bailey-Serres e E. Weretilnyk

1069 Introduzione

1069 22.1. Le risposte delle piante agli stress abiotici

22.1.1. Gli stress determinano una notevole riduzione delle rese dei raccolti, 1069; **22.1.2.** I meccanismi di resistenza permettono agli organismi di evitare o tollerare lo stress, 1068; **22.1.3.** I profili dell'espressione genica spesso cambiano in risposta allo stress, 1071

1072 22.2. Gli stress dovuti a carenza idrica

22.2.1. La carenza idrica può essere indotta da diverse condizioni ambientali, 1072; **22.2.2.** Due parametri che descrivono lo stato idrico delle piante sono il potenziale idrico e il contenuto relativo di acqua, 1072

1074 22.3. L'adattamento osmotico e il suo ruolo nella tolleranza alla siccità e alla salinità

22.3.1. L'adattamento osmotico è un meccanismo biochimico che aiuta le piante ad acclimatarsi al suolo secco o salino, 1074; **22.3.2.** I soluti compatibili condividono caratteristiche biochimiche specifiche, 1075; **22.3.3.** Alcuni soluti compatibili possono svolgere funzioni protettive oltre a essere implicati nell'adattamento osmotico, 1076; **22.3.4.** Le piante transgeniche possono essere utilizzate per testare le funzioni di osmoliti specifici nell'acclimatazione, 1077; **22.3.5.** L'accumulo di glicina betaina è regolato dalle sue velocità di sintesi e di trasporto, 1077; **22.3.6.** In alcune specie di piante lo stress salino inibisce la sintesi di saccarosio e promuove l'accumulo di mannitolo, 1078; **22.3.7.** Piante tassonomicamente diverse accumulano pinitolo in risposta allo stress salino, 1079

1080 22.4. L'influenza della carenza idrica e della salinità sul trasporto attraverso le membrane

22.4.1. I carrier, le pompe e i canali intervengono per minimizzare l'effetto dello squilibrio ionico sul metabolismo cellulare, 1080; **22.4.2.** La sintesi e l'attività dell'acquaporina possono essere indotte dalla risposta alla siccità, 1081

1081 22.5. Altri geni indotti dallo stress idrico

22.5.1. Alcune proteine del seme possono proteggere i tessuti vegetativi dallo stress, 1082; **22.5.2.** L'osmotina, una proteina di tabacco con attività antifungina, si accumula durante la carenza d'acqua, 1082; **22.5.3.** Alcuni geni indotti dallo stress idrico rispondono all'ABA, 1082; **22.5.4.** Elementi specifici in *cis* e fattori agenti in *trans* promuovono la trascrizione in risposta all'ABA e alla carenza idrica, 1085

1086 22.6. Lo stress da congelamento

22.6.1. Alcune piante possono acclimatarsi a temperature vicine a quelle di congelamento, 1086; **22.6.2.** La stabilizzazione delle membrane è una funzione primaria dei meccanismi di tolleranza al congelamento, 1086; **22.6.3.** I ruoli degli osmoliti e delle proteine anticongelamento che vengono accumulate per aumentare la tolleranza al congelamento rimangono ancora poco chiari, 1087; **22.6.4.** La tolleranza al congelamento implica cambiamenti dell'espressione genica, 1087

1088 22.7. L'allagamento e la carenza di ossigeno

22.7.1. Le piante differiscono tra loro nella capacità di tollerare l'allagamento, 1089; **22.7.2.** Durante brevi periodi di acclimatazione a condizioni anossiche le piante producono ATP attraverso la glicolisi e la fermentazione, 1092; **22.7.3.** Il passaggio dal metabolismo aerobico alla fermentazione glicolitica richiede cambiamenti dell'espressione genica, 1094;

22.7.4. L'ormone vegetale etilene induce risposte di acclimatazione a lungo termine, come la formazione dell'aerenchima e l'allungamento del fusto, nelle specie idrofite e in quelle che tollerano l'allagamento, 1095; 22.7.5. L'etilene provoca l'epinastia in alcune specie sensibili all'allagamento, 1097; 22.7.6. Come fanno le piante a percepire la mancanza di ossigeno?, 1098

1099 22.8. Lo stress ossidativo

22.8.1. Lo stress ossidativo è collegato all'ozono presente nella troposfera, 1102; 22.8.2. L'ozono causa un danno ossidativo alle biomolecole, 1103; 22.8.3. I cloroplasti sono sensibili al danno indotto da ozono, 1104; 22.8.4. L'aumento della sintesi di antiossidanti ed enzimi antiossidanti può migliorare la tolleranza allo stress ossidativo, 1104; 22.8.5. Lo stress ossidativo o l'ozono possono interagire con gli ormoni vegetali come l'SA e l'etilene nel determinare la risposta della pianta, 1105

1106 22.9. Lo stress da calore

22.9.1. Lo stress da calore altera le funzioni cellulari, 1106; 22.9.2. Le piante possono acclimatarsi allo stress da calore, 1107; 22.9.3. Le HSP sono conservate tra i diversi organismi, 1107; 22.9.4. Sono state definite cinque classi di HSP in base alla loro grandezza, 1108; 22.9.5. L'espressione di molte HSP è controllata da un fattore trascrizionale che riconosce una regione promotrice conservata, 1109

Riepilogo, 1110 ♦ Ulteriori letture, 1111

SCHEDE

22.1. Alcuni transgeni conferiscono un miglioramento della tolleranza allo stress, 1084; 22.2. Le piante che esprimono un fattore trascrizionale dello shock da calore mostrano un aumento della tolleranza al calore in assenza di un pretrattamento con alte temperature, 1110

Capitolo 23

1113 Fisiologia molecolare dell'acquisizione, trasporto e utilizzazione dei nutrienti minerali

di L. V. Kochian

1113 Introduzione

1113 23.1. Una panoramica sugli elementi minerali essenziali

1114 23.2. Meccanismi e regolazione del trasporto del K⁺ nelle piante

23.2.1. Il trasporto del potassio nelle piante è stato ampiamente studiato, 1114; 23.2.2. I primi studi fisiologici e biochimici hanno indicato l'esistenza di diversi trasportatori per il K⁺, 1116; 23.2.3. Le ricerche biofisiche hanno fornito una base meccanicistica per il trasporto del K⁺ ad alta e bassa affinità, 1121; 23.2.4. Studi molecolari hanno individuato molti geni che codificano i trasportatori del K⁺ nelle piante, 1122; 23.2.5. Le tecniche molecolari sono state usate anche per studiare come la struttura dei trasportatori influenzi la loro funzione, 1124; 23.2.6. Il clonaggio dei trasportatori ad alta affinità del K⁺ ha creato controversie, 1126; 23.2.7. Le informazioni ottenute da studi molecolari e biofisici hanno favorito le nostre conoscenze sulla nutrizione del K⁺ nella pianta intera, 1128

1130 3.3. Nutrizione e trasporto del fosforo

23.3.1. Le ricerche fisiologiche indicano che il fosfato è assorbito nelle radici mediante un meccanismo ad alta affinità,

1130; 23.3.2. Le radici utilizzano diverse strategie per aumentare la biodisponibilità del P nella rizosfera, 1131; 23.3.3. Gli approcci molecolari permettono di comprendere la complessa regolazione della nutrizione e dell'assorbimento del fosforo nelle piante, 1133

1136 23.4. La fisiologia molecolare dell'assorbimento dei micronutrienti

23.4.1. In che modo le piante assorbono il Fe dal suolo?, 1136; 23.4.2. Le piante utilizzano una strategia di riduzione chimica o di chelazione per acquisire il Fe, 1137; 23.4.3. Il clonaggio dei geni per l'acquisizione del Fe nelle piante ha permesso la comprensione delle basi molecolari della nutrizione ferrica e le possibili vie per l'acquisizione di metalli pesanti, 1139; 23.4.4. Le graminacee facilitano l'assorbimento di Fe attraverso il rilascio di fitosiderofori, 1140; 23.4.5. I recenti progressi sulla conoscenza degli aspetti molecolari dell'acquisizione del Fe hanno favorito le conoscenze sull'assorbimento dello Zn nelle piante, 1142

1146 23.5. Le risposte delle piante alla tossicità dei minerali

23.5.1. La tossicità dell'alluminio è la limitazione maggiore alla produttività in suoli acidi, 1146; 23.5.2. Recenti ricerche hanno permesso di capire le basi fisiologiche della resistenza all'Al, 1147; 23.5.3. Ricerche sulle basi genetiche della resistenza all'Al in piante coltivate suggeriscono che essa sia un carattere semplice, 1150; 23.5.4. Le ricerche molecolari sulla resistenza all'Al sono ancora in una fase iniziale, 1151

Riepilogo, 1151 ♦ Ulteriori letture, 1152

SCHEDE

23.1. I radioisotopi vengono usati per misurare i flussi ionici nelle cellule, 1118; 23.2. L'approccio trasportatore-cinetica applicato al trasporto ionico nelle piante è stato un argomento molto controverso, 1120; 23.3. Le basi concettuali per il fitorisanamento, cioè l'uso delle piante per bonificare suoli contaminati, derivano dall'identificazione di piante iperaccumulatrici di metalli, 1144

Capitolo 24

1154 I prodotti naturali (metaboliti secondari)

di R. Croteau, T. M. Kutchan e N. G. Lewis

1154 Introduzione

I prodotti naturali hanno una funzione ecologica primaria, 1154; Il confine tra metabolismo primario e secondario non è ben definito, 1154

1155 24.1. I terpenoidi

24.1.1. I terpenoidi sono classificati in base al numero di unità a cinque atomi di carbonio che contengono, 1155; 24.1.2. Differenti meccanismi variamente conservati sintetizzano una grande varietà di terpenoidi, 1156

1158 24.2. La sintesi di IPP

24.2.1. La biosintesi dei terpenoidi è compartimentalizzata così come quella del loro precursore IPP, 1158; 24.2.2. La idrossimetilglutaril-CoA riduttasi, un enzima della via dell'acetato/mevalonato, è altamente regolata, 1159; 24.2.3. Nei plastidi l'IPP è sintetizzato dal piruvato e dalla gliceraldeide 3-fosfato, 1160

1160 24.3. Le reazioni della preniltransferasi e della terpeno sintasi

- 24.3.1.** La prenilttransferasi determina l'addizione ripetitiva di unità C₅, 1160; **24.3.2.** L'enzima limonene sintasi è un modello per l'azione della monoterpene sintasi, 1161; **24.3.3.** Le sesquiterpene sintasi producono diversi composti che funzionano nelle risposte di difesa delle piante, 1164; **24.3.4.** Le diterpene sintasi catalizzano due distinti tipi di reazioni di ciclizzazione, 1165; **24.3.5.** La sintesi dei triterpeni procede dallo squalene, mentre quella dei tetraterpeni dal fitoene, 1165
- 1166 24.4. La modificazione dello scheletro dei terpenoidi**
- 24.4.1.** La conversione del (–)-limonene in (–)-mentolo nella menta piperita e in carvone nella menta romana illustra la biochimica della modificazione dei terpenoidi, 1167; **24.4.2.** Alcuni scheletri terpenoidici sono estremamente complessi, 1167
- 1170 24.5. Verso la produzione di terpenoidi transgenici**
- 1171 24.6. Gli alcaloidi**
- 24.6.1.** L'uso degli alcaloidi da parte dell'uomo ha 3000 anni di storia, 1171; **24.6.2.** Alcaloidi fisiologicamente attivi partecipano alla difesa chimica delle piante, 1174; **24.6.3.** Lo sviluppo delle tecniche di coltura cellulare sono state di grande aiuto nelle ricerche sulla biosintesi degli alcaloidi, 1177; **24.6.4.** Alcuni alcaloidi vengono sintetizzati in risposta a danni del tessuto vegetale, anche se sono tipicamente considerati composti di difesa costitutivi, 1178
- 1179 24.7. La biosintesi degli alcaloidi**
- 24.7.1.** Le piante sintetizzano alcaloidi da semplici precursori utilizzando molti enzimi particolari, 1179; **24.7.2.** La via di sintesi della berberina è stata completamente determinata, 1179; **24.7.3.** Progressi nella definizione di altre vie di biosintesi, 1182
- 1184 24.8. Le applicazioni biotecnologiche della ricerca sulla biosintesi degli alcaloidi**
- 24.8.1.** Le tecniche di genetica molecolare e di analisi biochimica disponibili facilitano l'identificazione, la purificazione e la produzione di alcaloidi utili, 1184; **24.8.2.** L'ingegnerizzazione metabolica delle piante medicinali può essere la biotecnologia farmaceutica del futuro, 1186
- 1188 24.9. I metaboliti della via dei fenilpropanoidi e dei fenilpropanoide-acetati**
- 24.9.1.** Le piante contengono una gran varietà di composti fenolici diversi, 1188; **24.9.2.** Molti, ma non tutti, i composti fenolici sono prodotti del metabolismo dei fenilpropanoidi, 1189
- 1190 24.10. La biosintesi dei fenilpropanoidi e dei fenilpropanoide-acetati**
- 24.10.1.** La fenilalanina (tirosina) ammonioliasi è l'enzima centrale nel metabolismo dei fenilpropanoidi, 1190; **24.10.2.** Le vie biochimiche che portano a distinte classi di fenoli mostrano molte caratteristiche comuni, 1190
- 1193 24.11. La biosintesi di lignani, lignine e suberizzazione**
- 24.11.1.** I lignani dimerici e oligomerici sono formati principalmente dall'alcol coniferilico, 1193; **24.11.2.** La biosintesi di lignina è sempre stata descritta come un processo largamente non enzimatico, ma le differenze tra lignina sintetica e lignina di derivazione biologica pongono dubbi su questa ipotesi, 1194; **24.11.3.** La biosintesi di lignina è controllata spazialmente e temporalmente e potrebbe implicare uno stampo proteico, 1196; **24.11.4.** Variazioni nella deposizione di lignina si possono osservare nella formazione del legno di reazione e nella lignificazione di piante erbacee, 1199; **24.11.5.** La suberizzazione protegge i tessuti dalla perdita d'acqua e dall'attacco di patogeni, 1200
- 1203 24.12. I flavonoidi**
- 24.12.1.** I flavonoidi comprendono un'ampia gamma di composti con differenti funzioni, 1203; **24.12.2.** La via di biosintesi dei flavonoidi ha diversi punti di ramificazione, 1205
- 1208 24.13. Cumarine, stilbeni, stilipironi e arilpironi**
- 24.13.1.** Alcune cumarine, una classe di composti di difesa delle piante, possono causare emorragie interne e dermatiti, 1208; **24.13.2.** Le vie di biosintesi delle cumarine non sono ancora completamente chiarite, 1209; **24.13.3.** Gli stilbeni, gli stilipironi e gli arilpironi costituiscono un'altra classe di composti chimici di difesa, 1209
- 1211 24.14. L'ingegnerizzazione metabolica per la produzione di fenilpropanoidi: una possibile fonte di fibre avanzate, pigmenti, sostanze farmaceutiche e aromi**
- Riepilogo, 1216 ♦ Ulteriori letture, 1216*
- SCHEDE**
- 24.1.** I primi ricercatori hanno formulato regole per l'identificazione e la denominazione delle strutture degli isoprenoidi, 1157; **24.2.** Theriak, un'antica panacea antiveleno contenente oppio, vino e carne di serpente, che in alcuni casi è usato ancora oggi, 1172; **24.3.** Alcune farfalle e tarme usano gli alcaloidi come segnali sessuali o come protezione contro l'attacco di predatori, 1173; **24.4.** I lignani della dieta svolgono funzioni di protettori della salute, 1197; **24.5.** Il metabolismo della postlignificazione e della formazione del duramen richiede composti fenolici non strutturali, 1212; **24.6.** Le sostanze fenoliche danno gusto al nostro mondo, 1214
- 1218 Fonti delle illustrazioni**
- 1238 Indice analitico**