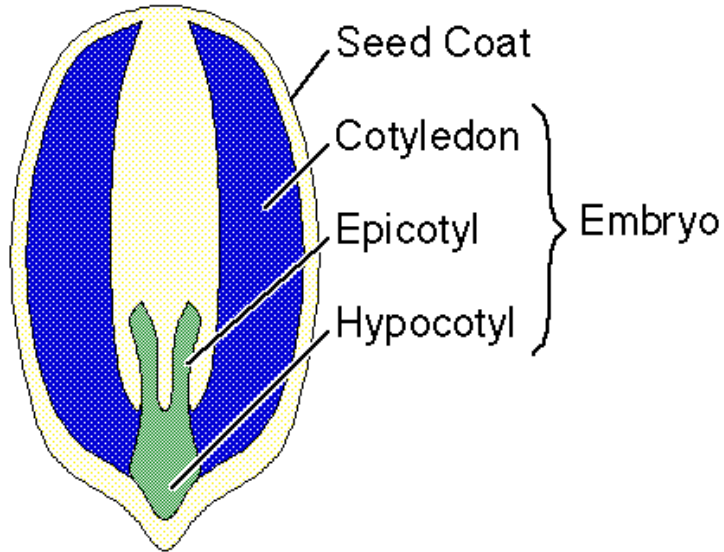


Il Seme e la germinazione

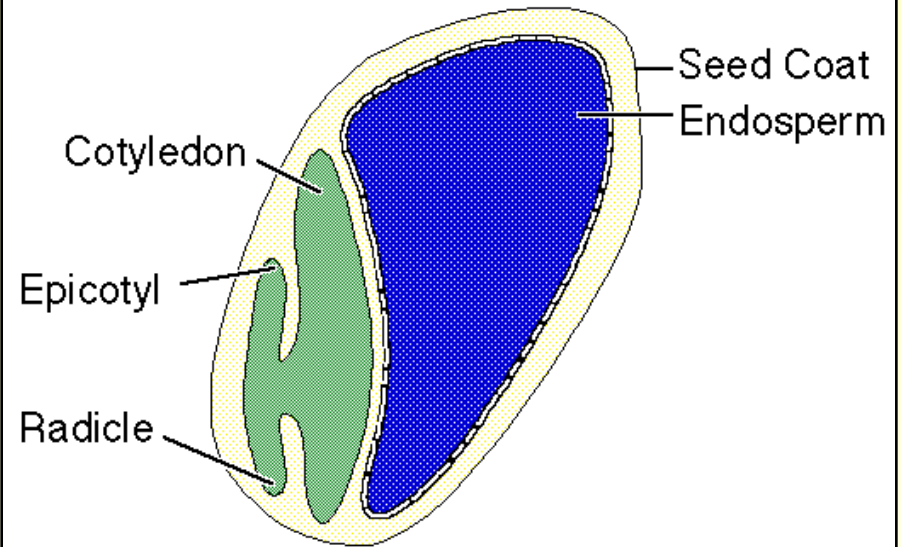
Perché l'importanza del seme ?

- **Il seme rappresenta la struttura fondamentale per la propagazione:
I vegetali superiori si riproducono per seme**
 - **contiene una pianta allo stadio embrionale,
circondata da elementi morfologici adatti alla sua protezione**
- **Attraverso il seme è possibile colonizzare nuove aree.**
- **è una componente vitale dell'alimentazione mondiale:
i semi di cereali sono il 90% di tutti i semi coltivati,
contribuiscono più del 50% all'introduzione dell'energia globale**

Dicot Seed Structure



Monocot Seed Structure



In qualsiasi tipico seme è possibile riconoscere tre regioni distinte:

- **Embrione**
Nell'embrione è già prefissata e riconoscibile la nuova pianta adulta
- **tessuti contenenti sostanze di riserva (endosperma)**
- **tegumenti che hanno funzione protettiva**

1. **Embrione**: deriva dalla divisione della cellula uovo fecondata (zigote).

Il processo di morfogenesi : zigote → individuo adulto non si verifica in continuità ma subisce un arresto, appunto allo stadio di embrione.

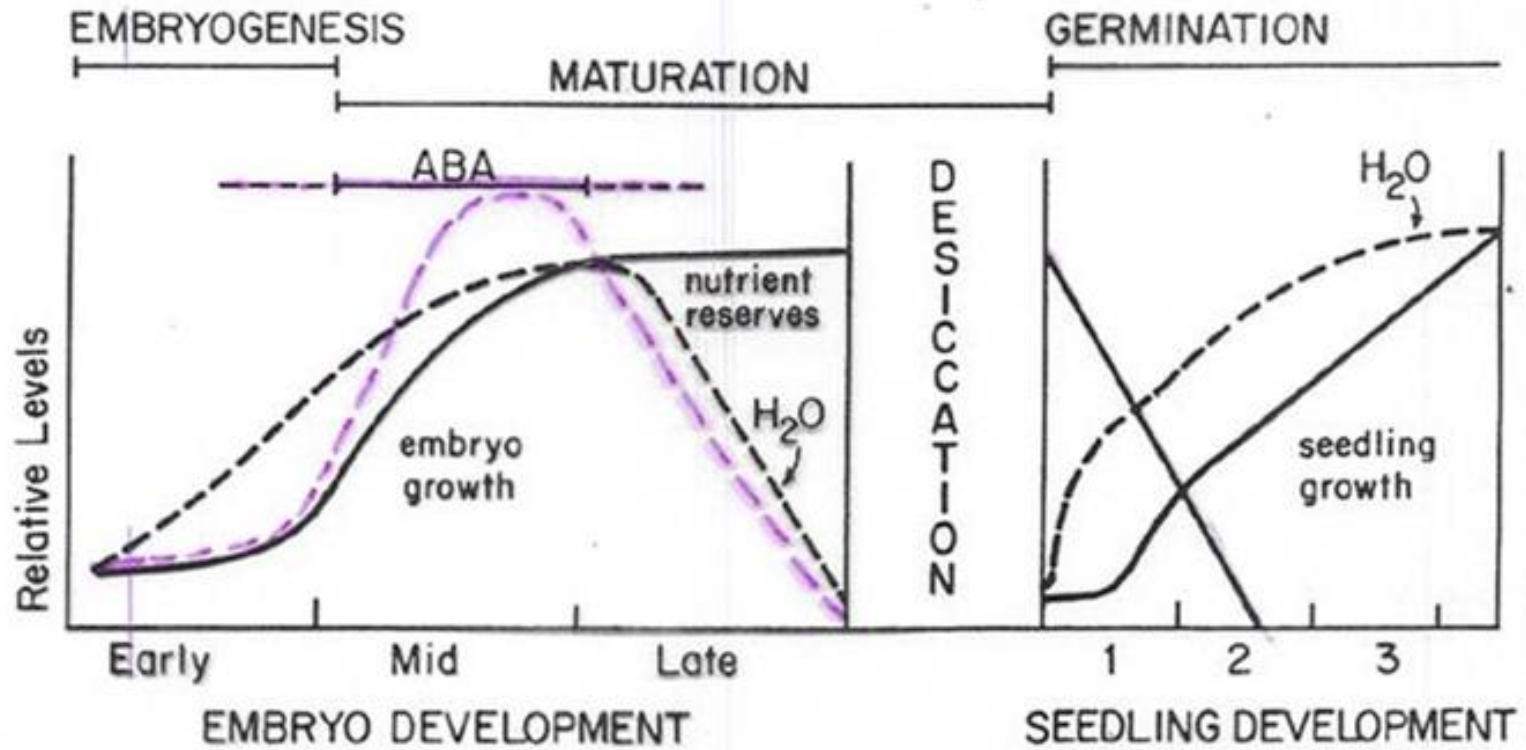
Lo sviluppo e la morfogenesi dell'embrione riprenderà dopo un intervallo di tempo variabile (mesi o anni)

2. **Tessuti contenenti sostanze di riserva**:

nelle prime fasi del suo accrescimento sono localizzate nei cotiledoni o nell'endosperma da utilizzare durante la germinazione e nello stadio di plantula

- **Riserve amilacee** (cereali come frumento e mais)
- **Riserve lipidiche** (semi oleaginosi come arachidi, girasole, ricino)
 - **Riserve proteiche** (semi di leguminose)

3. **Tegumento/i delimitano il seme**



Le fasi di sviluppo del seme sono tipicamente 3

1° fase: embriogenesi vera e propria:

-divisione cellulare che si conclude con la formazione dell'embrione.

-Aumento di H₂O.

2° fase: accumulo delle riserve,

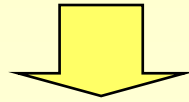
-arresto divisione cellulare: aumento di volume delle cellule

-accumulo sostanze di riserva.

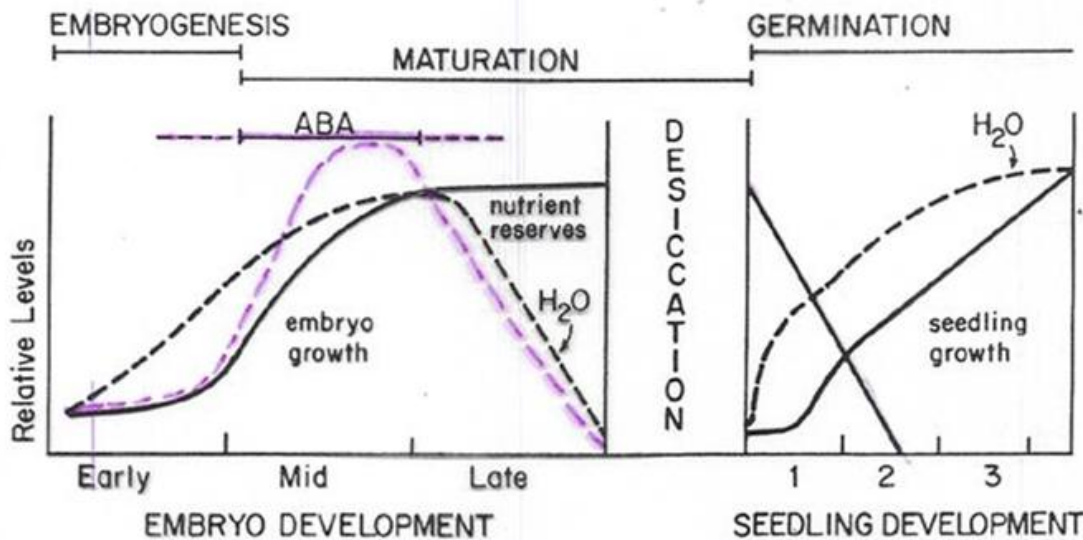
- il contenuto di H₂O costante, solo alla fine ha una leggera flessione

3° fase :disidratazione

3° fase disidratazione: forte perdita di H₂O
alla fine è il 10-15 % della sostanza fresca



Maggiore è la disidratazione e maggiore è la sua **vitalità** intesa come integrità della cellula e conservazione delle riserve.



Disidratazione +
parziale disorganizzazione
cellulare
metabolismo rallentato
una forte resistenza a
situazioni ambientali

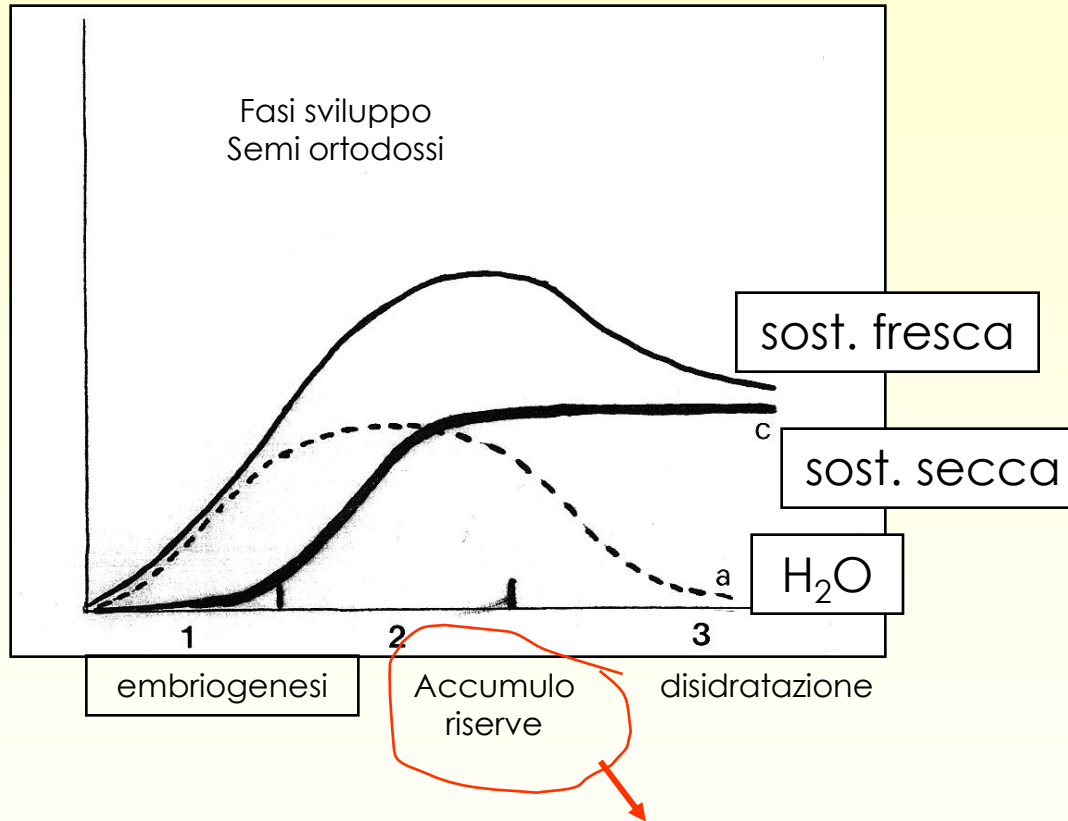
Dopo la disidratazione, l'inizio della germinazione è caratterizzato da un forte assorbimento di H₂O

A seguito della disidratazione



stato di vita rallentato

Semi ortodossi
hanno tutte e tre le fasi



Durante tale fase l'embrione acquisisce la **tolleranza alla disidratazione** grazie alla produzione di specifici oligosaccaridi e proteine "LEA" (**Late Abundant Embryogenesis**) si pensa agiscano proteggendo le membrane cellulari

Semi recalcitranti
alla fase
di disidratazione



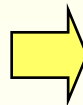
I semi recalcitranti devono germinare quando cadono al suolo.
(semi di alberi di zone tropicali e sub-tropicali, e di zone temperate quali salici e aceri).

Limita la
conservazione del
germoplasma



vita più breve (da alcuni mesi a meno di un anno),
muoiono quando perdono un po' di H_2O o in presenza di basse temperature

La vitalità del seme dipende anche dalle condizioni di conservazione del seme



Umidità, temperatura, illuminazione, O_2 , etilene

La rottura dell'integrità cellulare provoca danneggiamento dell'embrione, perdita di nutrienti che costituiscono substrati per patogeni

Lo sviluppo di un seme è sostenuto dall'espressione di gruppi di **geni caratteristici** di ognuna delle tre fasi : si esprimono solo in una di esse e restano silenti nelle altre

e dalla presenza e attività di **ormoni specifici**:

- La **prima fase: embriogenesi** è controllata principalmente da *gibberelline* che sembrano controllare la sintesi ex novo delle amilasi e *citochinine* quelle delle proteasi

- nella **seconda fase: accumulo di riserve** è massima la quantità di ABA che regola la sintesi ed accumulo di alcune delle proteine di riserva e promuove la sintesi delle proteine coinvolte nella tolleranza alla disidratazione "**Late Abundant Embryogenesis**" "**LEA**" = proteine a basso peso molecolare, idrosolubili, basiche, ricche in glicina e lisina.

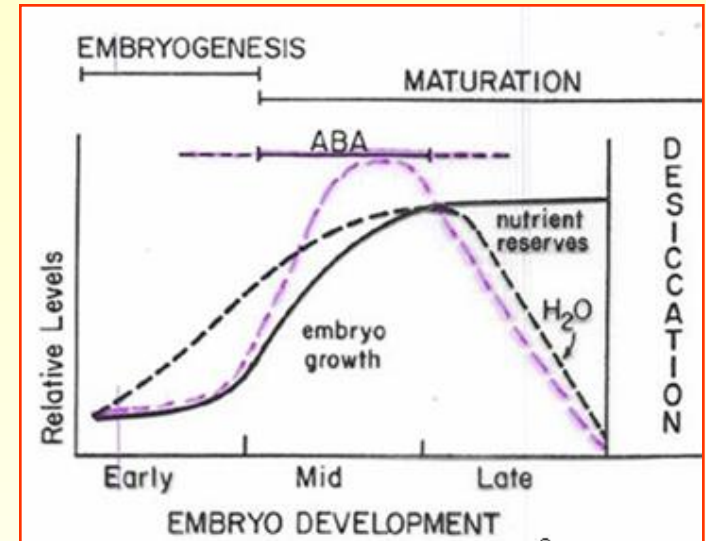
meccanismo d'azione non noto, hanno la funzione di proteggere le membrane e le proteine dai danni di disidratazione:

legando H_2O , impedendo la cristallizzazione dei componenti cellulari.

3° fase disidratazione

ABA declina la sua concentrazione

Un seme ortodosso, è un organismo in condizioni di vita "sospesa" o rallentata, capace di rimanere vitale, pur senza svilupparsi, fino a quando non si realizzano le condizioni "interne e/o esterne" favorevoli alla germinazione



quiescenza

dormienza

LA QUIESCENZA è la condizione in cui un seme non germina *perché non sono favorevoli le condizioni ambientali esterne* : (disponibilità di H₂O, temperatura, ossigeno) per quella specie

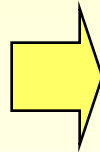
Un seme quiescente ha raggiunto la propria maturità morfologica e fisiologica.



La germinazione avrà luogo appena il seme, disperso anche mesi prima dalla pianta madre, **troverà nell'ambiente condizioni favorevoli**, in particolare disponibilità di acqua e di ossigeno e temperature adatte per la sua attività metabolica

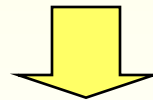
in ambienti caratterizzati da stagionalità accentuata, con forti e anche non prevedibili variazioni ambientali :

Dormienza




è la condizione in cui un seme non germina a **causa di condizioni interne**, anche se le condizioni ambientali esterne sono favorevoli.

E' una **caratteristica controllata geneticamente** che interagisce in vario modo con i fattori ambientali



- 1) È disponibile una grande quantità di H₂O
- 2) Si trova nelle condizioni atmosferiche tipiche di suoli ben aerati o della superficie del terreno
- 3) La temperatura è nell'intervallo solitamente associato all'attività fisiologica (10-30°C)

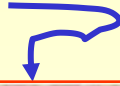
I tipi di dormienza vengono distinti in 2 categorie

dormienza tegumentaria : Il seme non germina ma lo fa l'embrione privato di tegumenti.  ***Causa della dormienza sono i tegumenti***

- **Prevenzione dell'assorbimento di H₂O** – Tegumenti impermeabili all'acqua: Cuticola cerosa, strati suberificati.
(Tipica di semi di climi aridi e semiaridi, specie leguminose erbacee quali trifoglio-erba medica e piante arboree quale l'acacia)
- **Interferenza con lo scambio gassoso** – Tegumenti meno permeabili all'O₂ ed alla CO₂ e di eventuali altri gas, ammoniacca, cianidrico rispetto all'H₂O
- **Impedimenti meccanici** - Gusci rigidi e lignificati (noce) anche pareti rigide dell'endosperma che possono sopprimere l'espansione (lattuga). L'embrione non riesce a romperli per fuoriuscire
- **Ritenzione di inibitori osmotici e chimici** – Tegumenti che impediscono la fuoriuscita di inibitori dal seme quali cianuro, ammoniacca, composti fenolici, lattoni saturi, alcaloidi
- **Produzione di inibitori** – Presenza di inibitori ad alte concentrazioni capaci di sopprimere la germinazione dell'embrione (ABA)

•L'**ABA** mantiene gli embrioni nel loro stato embriogenico e previene la germinazione precoce.

la sua carenza stimola la **viviparia** :la capacità di un seme a germinare nei frutti idratati della pianta madre.



Dormienza è sotto il controllo ormonale

Mutante *vp1* con difetto nella risposta all'ABA

Viviparo



• *Nel frutto il ψ s del succo è troppo negativo per permettere la germinazione*

• **Presenza di inibitori chimici:**

- ABA nei semi dormienti
- composti che vengono liberati dai semi: composti del CN (semi Rosacee), sostanze secrete che liberano NH_3 .

Gli inibitori sono presenti anche in foglie, radici e quando vengono liberati durante la decomposizione, inibiscono la germinazione di altre piante.

Allelopatia = composti prodotti da una pianta che danneggiano un'altra.



**dormienza
embrionaria
(più rara)**

L'embrione, anche se privato dei tegumenti e dell'endosperma, non germina.

La causa dell'inibizione risiede quindi nell'embrione stesso:
l'embrione anche se maturo morfologicamente è fisiologicamente incapace di riprendere la crescita.

riscontrabile in specie quali: melo, nocciolo, frassino, faggio

**Fattori ormonali soprattutto il rapporto ABA/GA
elevata concentrazione di ABA e basse
gibberelline**

**In che modo vengono interrotte le varie forme di dormienza
per consentire la germinazione?**

In natura

Microrganismi, batteri, funghi

Succhi gastrici del tubo digerente di
uccelli, o di altri animali

Abrasione dei tegumenti

Gelo-disgelo

Pioggia e fuoco

In agricoltura ed in laboratorio

Scuotimento

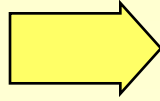
Scarificazione =Abrasion dei
tegumenti esterni con mezzi meccanici
o chimici

Stratificazione , Vernalizzazione

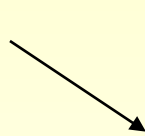
Lavaggi con H₂O, alcool, acidi

Dormienza e luce

Luce



Fattore ambientale per interrompere la dormienza



- Breve esposizioni
- Luce intermittente
- Fotoperiodo specifico

il ruolo della luce non è di tipo energetico ma di “messaggio”:

sono sufficienti brevi periodi di illuminazione e bassa energia per favorire o inibire la germinazione.

3 categorie:

- **fotosensibilità positiva** (semi fotodormienti o fotoblastici),
- **fotosensibilità negativa,**
- **non fotosensibili.**

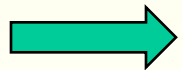
Ai semi non fotosensibili, categoria numericamente minoritaria, appartengono molte **specie coltivate**, grazie alla selezione operata dall'uomo

I semi regolati dalla luce (fotoblastici) hanno una dormienza imposta dai tegumenti:



la luce permette alla radice di penetrare il tegumento

Specie con grandi semi e con ampie riserve alimentari in grado di sostenere un prolungato accrescimento della pianticella di solito non necessitano della luce per germinare



fotosensibilità negativa.

Piccoli semi delle specie erbacee e graminacee rimangono dormienti, anche se idratati, quando sono sepolti al di sotto della profondità a cui



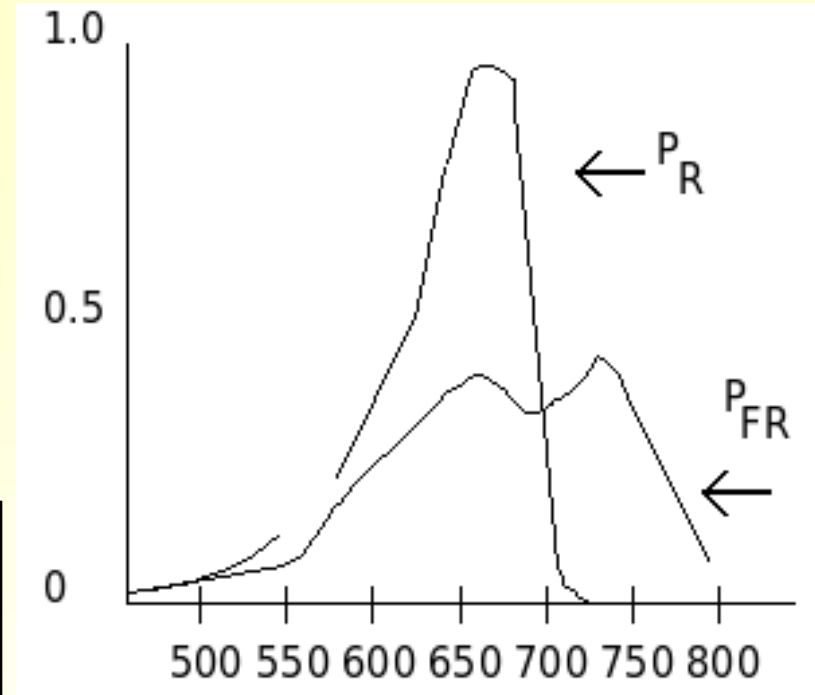
penetra la luce (**fotosensibilità positiva**).

L'azione stimolante o inibente della luce è attribuibile **alla zona del rosso(R) e del rosso lontano (Fr)** ed è mediata dal **fitocromo:**
pigmento fotorecettore blu (Pr)



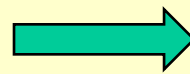
Pr, forma blu, assorbe nel rosso, (660 nm) convertendosi in una forma diversa **Pfr (verde oliva) assorbe le radiazioni nel rosso lontano (IR)** (730 nm) ritornando nella forma blu

Il cromoforo subisce una isomerizzazione cis-trans e il fitocromo passa da una forma all'altra



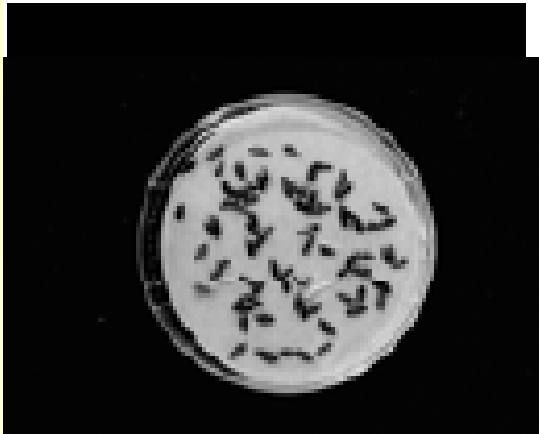
Il fitocromo: dimero con due subunità equivalenti ognuna formata da due componenti: il **cromoforo** e l'**apoproteina**.

Il fitocromo è nella forma Pr

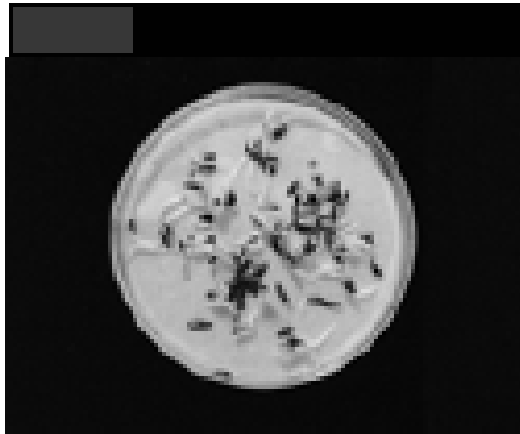


GERMINAZIONE

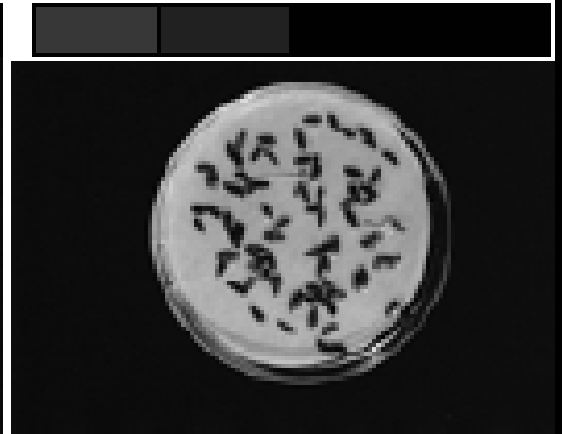
P_r-P_{fr}



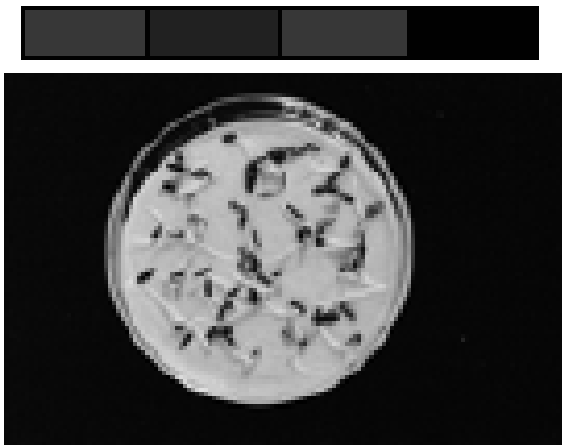
$P_r-P_{fr}-P_r$



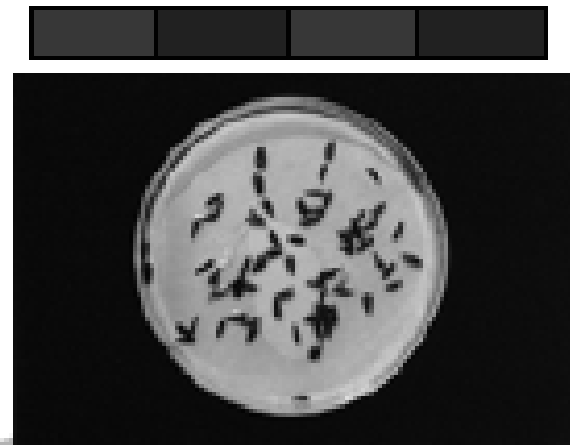
$P_r-P_{fr}-P_r-P_{fr}$



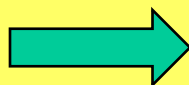
$P_r-P_{fr}-P_r-P_{fr}-P_r$



$P_r-P_{fr}-P_r-P_{fr}-P_r-P_{fr}$



L'ultimo impulso è responsabile della germinazione o meno dei semi



Il rosso provoca l'induzione
il rosso lontano la inibisce

***Il fitocromo è sicuramente presente solo nell'embrione
ma responsabili della fotosensibilità sono i tegumenti***

$$\frac{P_{fr}}{P_{fr} + P_r}$$

è importante per la risposta
il rapporto “fotostazionario”
cioè la % di P_{fr} sul totale.

Questo **rapporto è specie-specifico**, per cui le
risposte alla luce sono quantitativamente diverse

**E' generalmente accettato che ogni seme per germinare deve
possedere una certa quantità di fitocromo nella forma P_{fr}**

La dormienza è un mezzo estremamente efficace per assicurare la propagazione e la diffusione della specie

E' un tratto adattativo che ottimizza la distribuzione della germinazione in una popolazione di semi

La quiescenza = capacità di restare vitale per lunghi periodi anche in presenza di condizioni avverse e di reagire prontamente alla presenza di condizioni favorevoli .

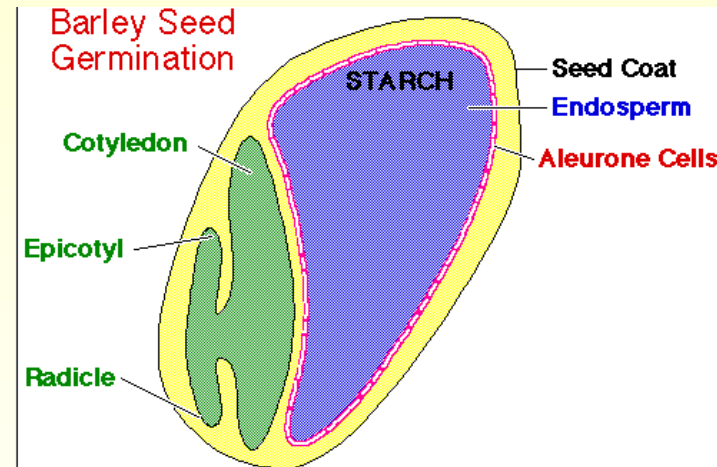
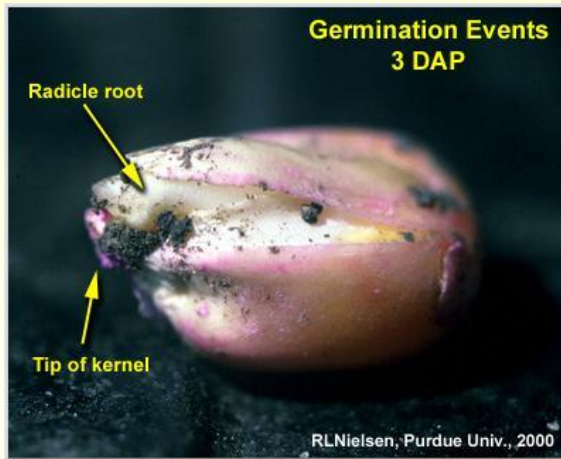
Non è sufficiente in ambienti caratterizzati da stagionalità accentuata, con forti e anche non prevedibili variazioni ambientali.

—————> in questi ambienti sono prevalenti i casi di **dormienza**.

Eterogeneità della dormienza —————> **dormienza secondaria** potenzia
la *scalarità della germinazione*

Dal seme maturoalla germinazione

Quando comincia il processo di germinazione il seme è nello stato **quiescente**: gli eventi metabolici sono sospesi o estremamente lenti, **un'elevata disidratazione** (<10% di H₂O), una **parziale disorganizzazione cellulare**,

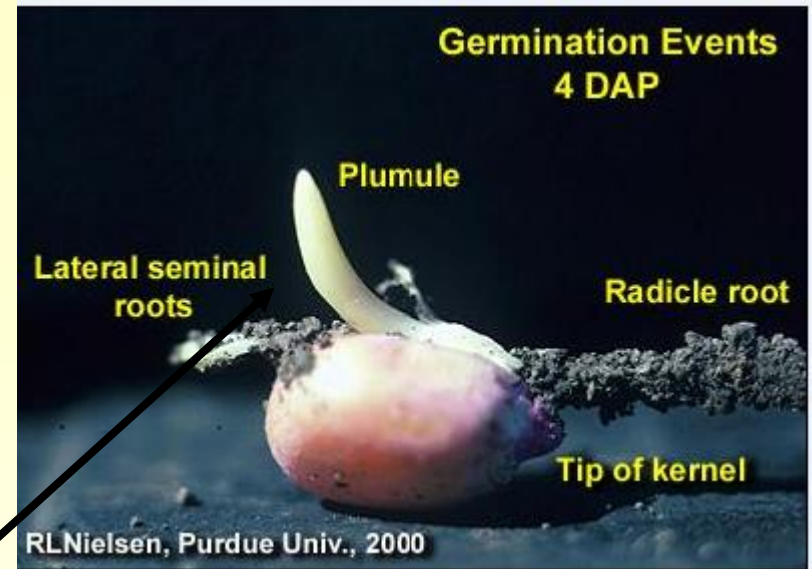


Perché avvenga la germinazione:

- 1) l'embrione deve essere vitale
- 2) non ci devono essere barriere fisiologiche, fisiche chimiche
- 3) condizioni ambientali favorevoli

La germinazione è quel processo che comincia con l'imbibizione del seme e termina con la protrusione della radichetta

Il segno visibile che la germinazione è completa



Allungamento dell'asse embrionale attraverso i tegumenti

Germinazione visibile

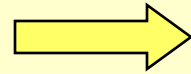
Germinazione fisiologica

Processi biochimici,
riattivazione metabolica,
riorganizzazione cellulare

Germinazione agronomica

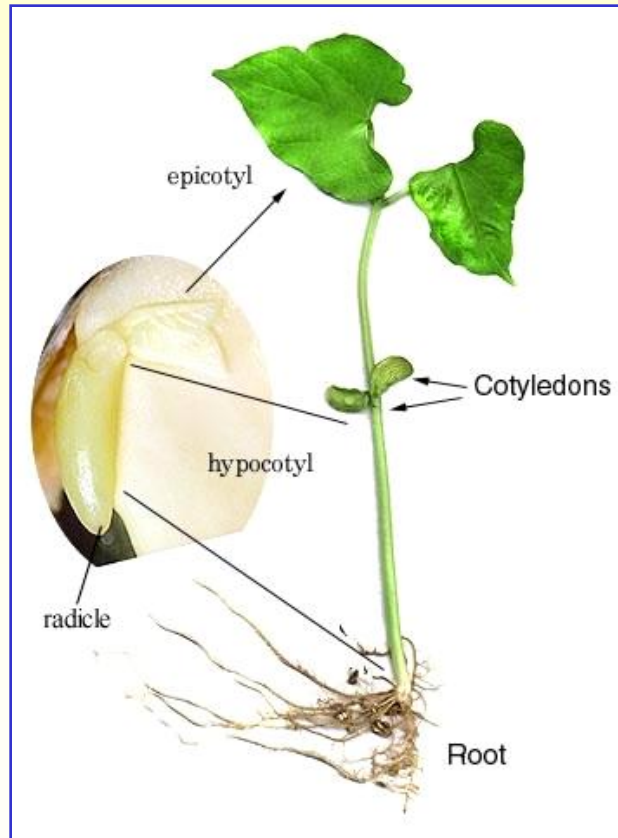
Protrusione della radichetta

Gli eventi successivi alla germinazione o eventi post-germinativi

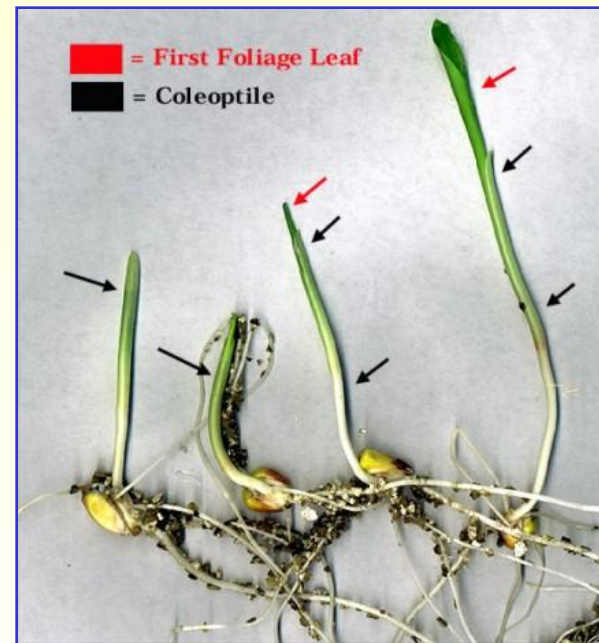


Idrolisi delle sostanze di riserva

Crescita della pianta



Fagiolo
(Dicotiledone)

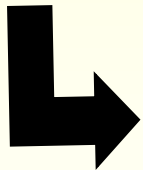


Frumento
(Monocotiledone)

Condizioni necessarie per il processo di germinazione

- **Presenza di Acqua.** Fondamentale perché abbia inizio la germinazione
- **Presenza di Ossigeno.** Il metabolismo può essere inizialmente anaerobio ma diviene aerobio appena il tegumento si rompe e l'O₂ può penetrare
- **Temperatura.** I semi non germinano al disotto di una certa temperatura che è specie-specifica:

Intervallo termico specifico ottimale (10-20°C per specie di climi temperati, 20-40 °C per specie di origine subtropicale e tropicale)

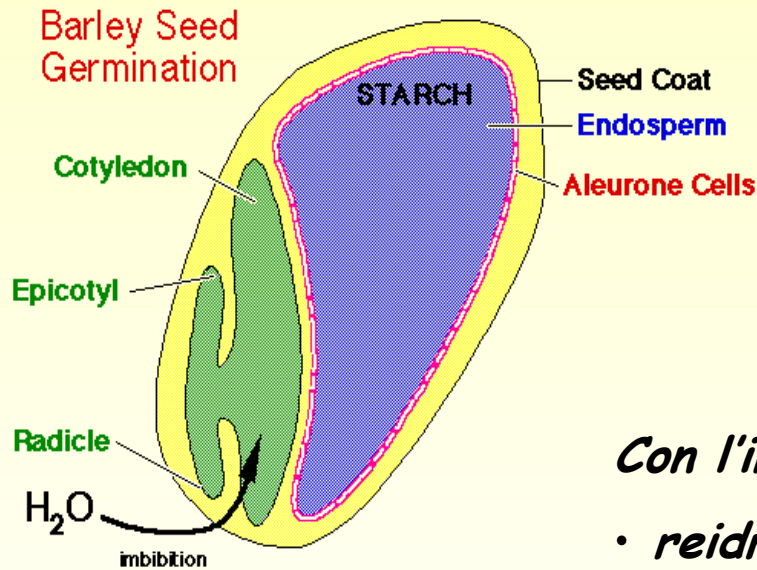


- **Velocità di germinazione:** il tempo impiegato dai semi a germinare
- **Capacità germinativa:** la quantità di semi che riescono a germinare

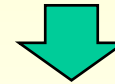
La temperatura influenza maggiormente la **velocità di germinazione,**

- **Luce.** E' necessaria per i semi piccoli che devono divenire presto autotrofi. In altre specie può svolgere un ruolo inibitorio

1° Presenza di Acqua.



H₂O è necessaria per riattivare il biochimismo del seme



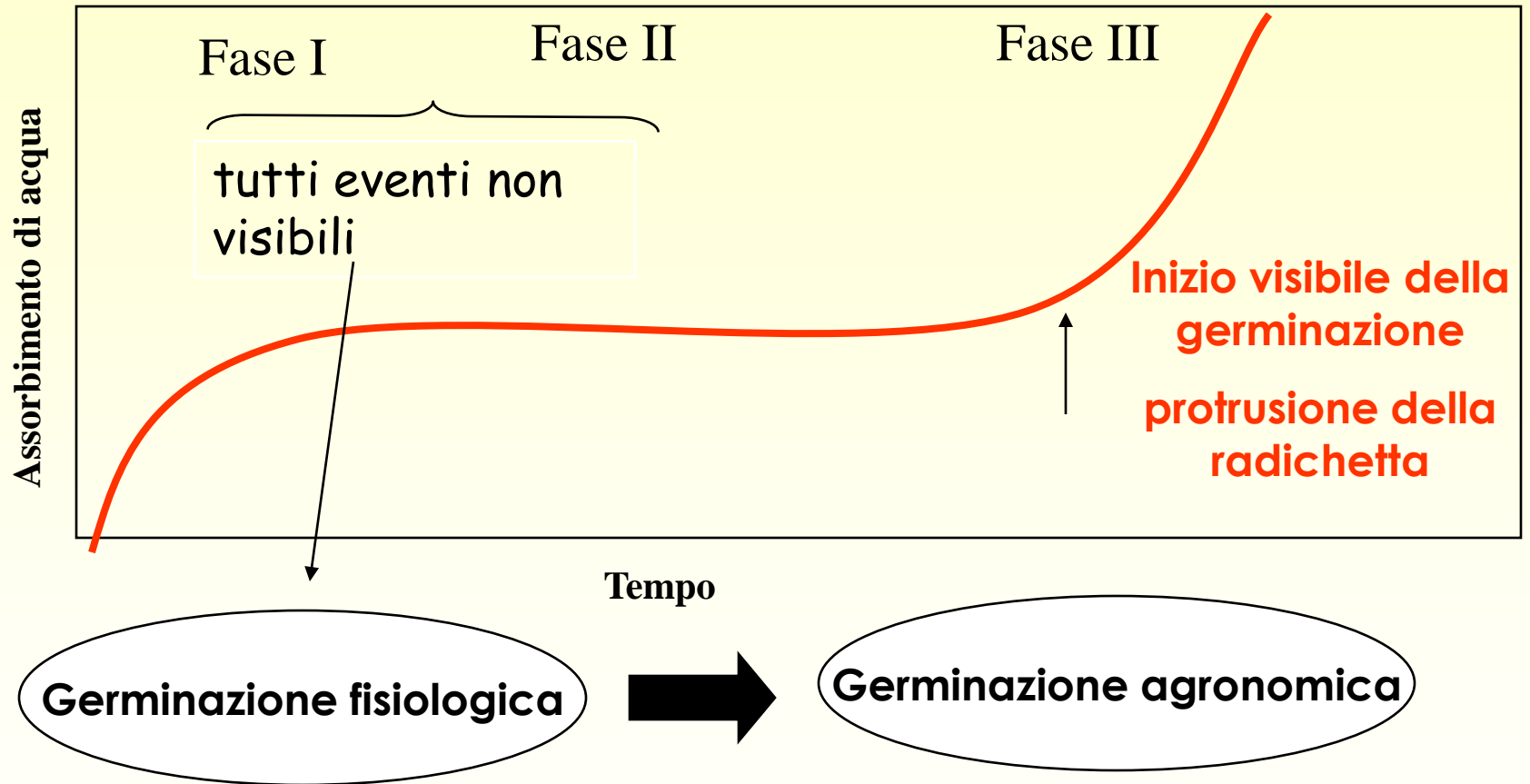
Con l'imbibizione si ha:

- *reidratazione e riassetto di membrane cellulari*
- *reidratazione e attivazione di proteine ed enzimi necessari per l'utilizzazione delle riserve.*

In relazione
all'assorbimento
dell'H₂O

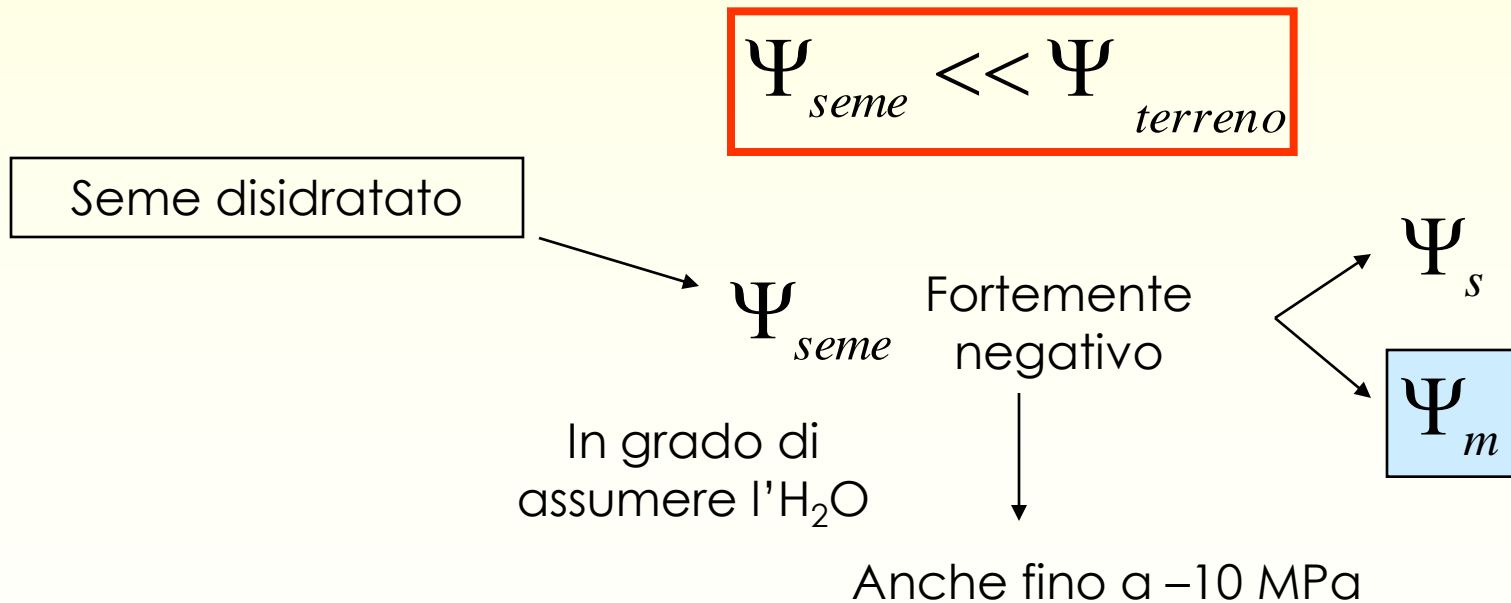
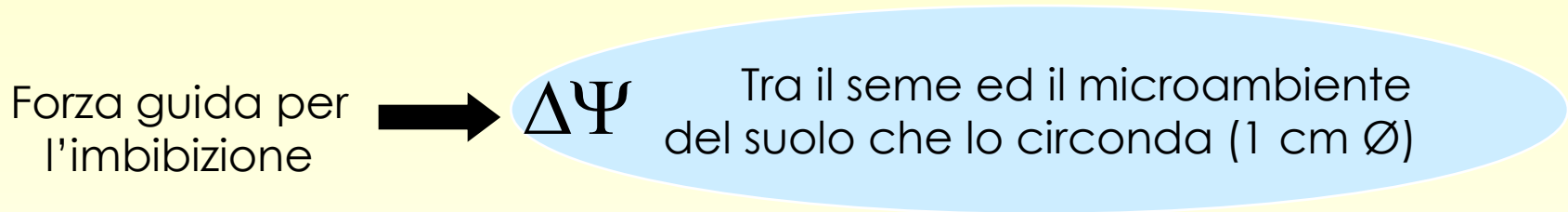


andamento nel tempo degli eventi
germinativi





Seguita da fase più lenta di 5 -10 ore



Assorbimento di H₂O, germinazione ed iniziale crescita di differenti specie dopo 7 giorni in suoli con diverso contenuto idrico

Terreni meno idratati, con Ψ_{terreno} negativo rallentano la velocità di assorbimento di H₂O e le % di germinazione sono minori

Species	Soil water content (%)	Germination (%)	Water uptake (percent of initial weight)	Length of root (cm)	Length of shoot (cm)
<i>Oryzopsis holciformis</i>	7.6	0	28	—	—
	9.6	0	41	—	—
	11.2	52	99	3.0	—
	13.3	58	169	4.2	—
	14.9	62	250	5.2	6.3
<i>Vicia dasycarpa</i>	11.6	0	76	—	—
	12.5	23	102	3.8	1.7
	13.4	27	103	3.9	2.1
	15.5	90	199	4.2	3.6
<i>Medicago hispida</i>	8.1	4	65	—	—
	9.8	8	89	—	—
	11.6	34	194	2.4	2.8
	13.6	86	637	2.5	4.3
<i>Agropyron elongatum</i>	9.5	16	39	—	—
	10.3	55	90	—	—
	10.7	87	181	5.0	3.2
	11.0	67	131	5.0	3.4
	11.3	90	168	4.8	3.8
	13.0	90	206	4.9	4.0
	13.1	97	224	4.8	4.8
	15.2	90	277	4.6	6.1
<i>Triticum aestivum</i>	8.1	90	54	2.0	0
	9.8	93	91	4.6	0.5
	11.6	93	145	6.0	2.3
	13.6	95	232	5.9	4.0

After Dasberg. 1971 [13]



Oryzopsis holciformis (miglio)
(Poaceae)



Vicia dasycarpa (Fabaceae)

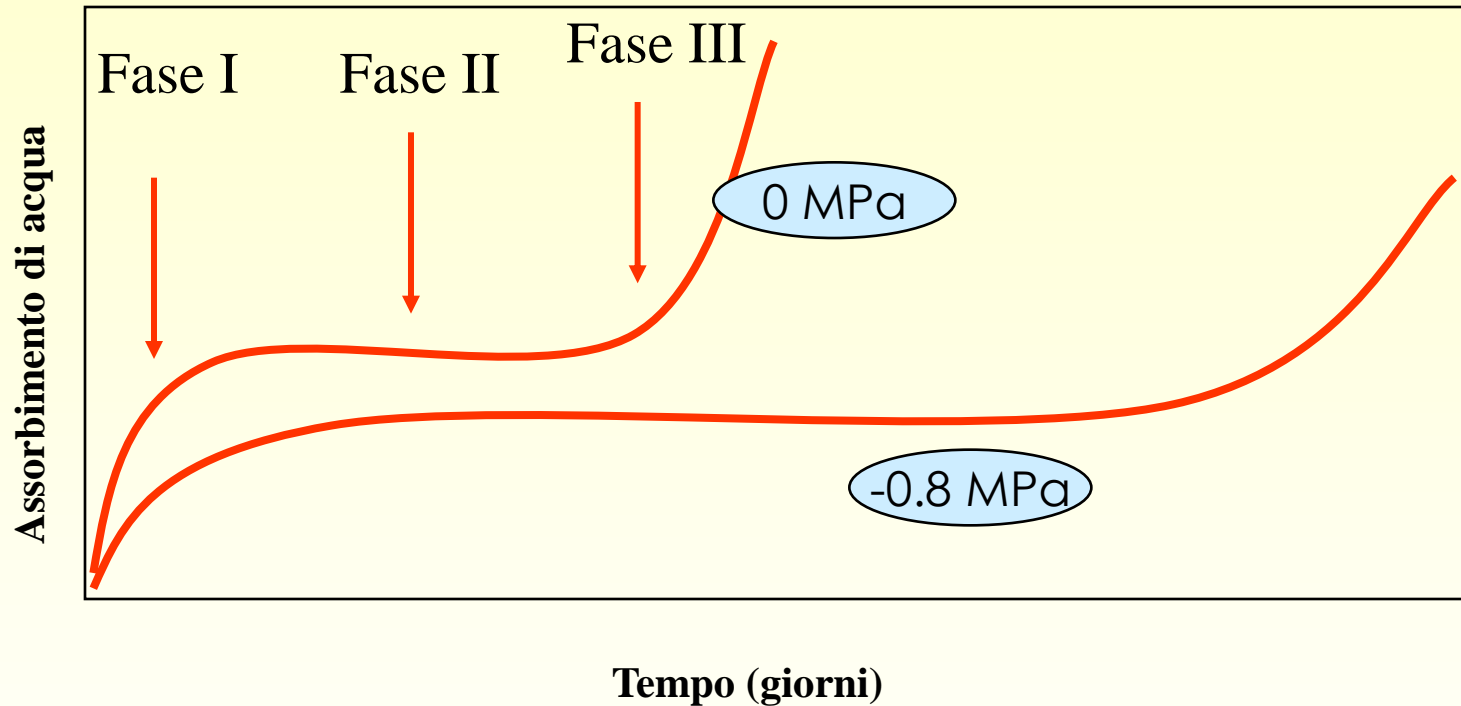


Triticum (Frumento)



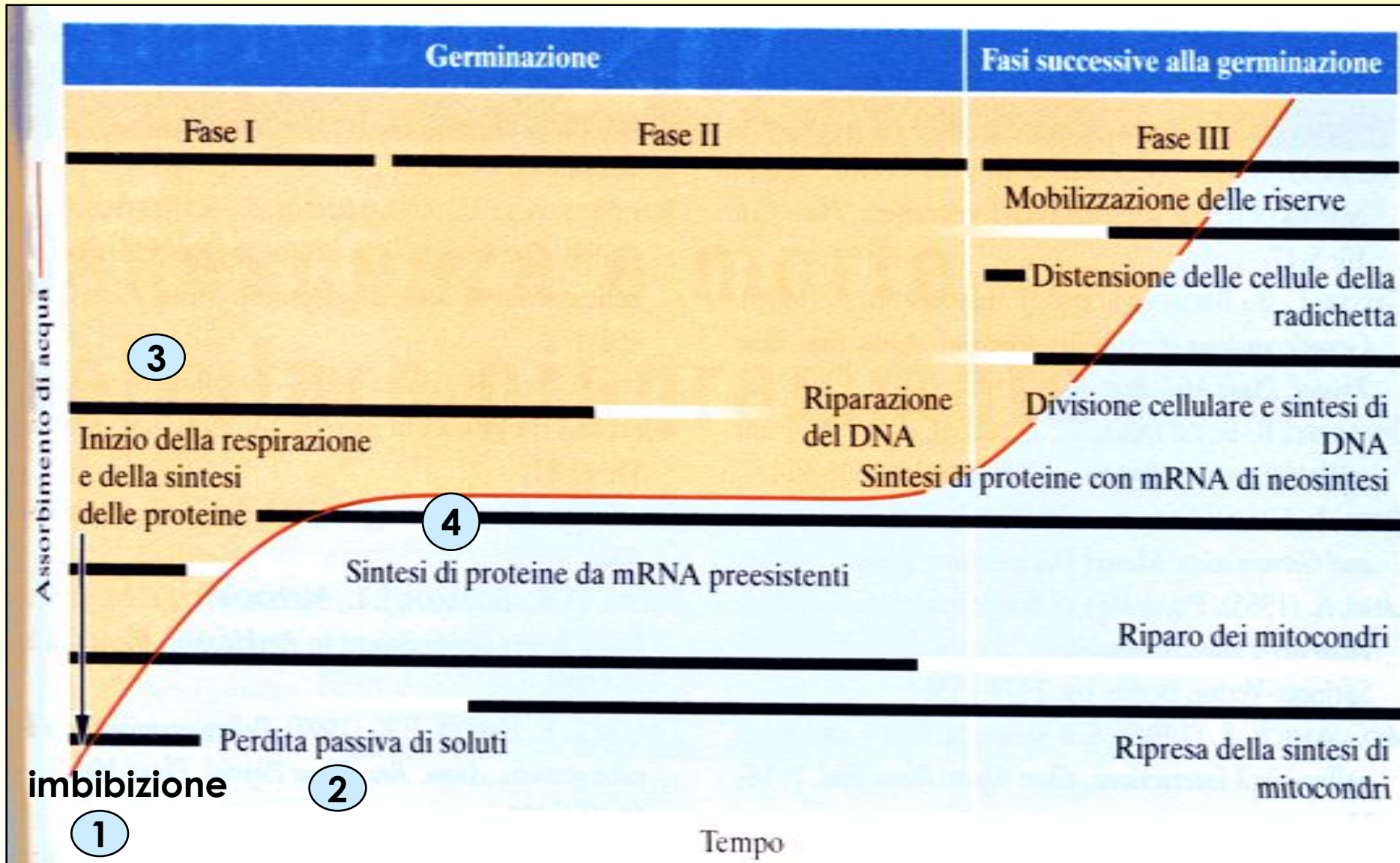
Agropyron elongatum
(Poaceae)

Assorbimento di H_2O in semi quiescenti di **Pinus brutia** incubati in H_2O pura (0 MPa) ed in soluzione con potenziale idrico debolmente negativo (-0.8 MPa)



Con H_2O pura (0 MPa) le fasi di germinazione sono più rapide in quanto l'assorbimento di H_2O è più facile

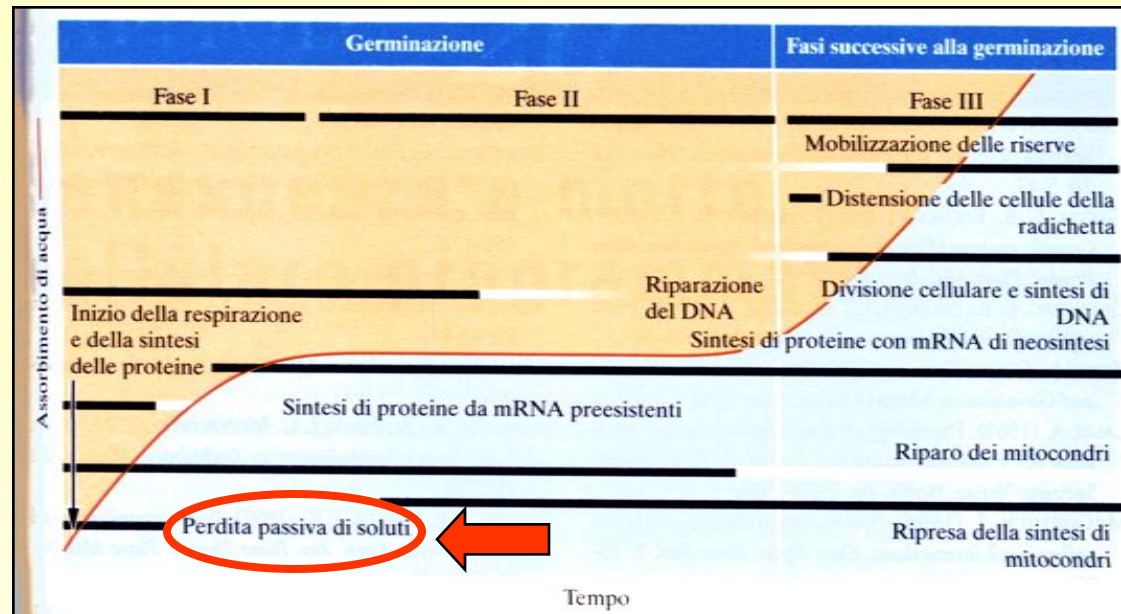
Fasi della germinazione



Con l'imbibizione del seme

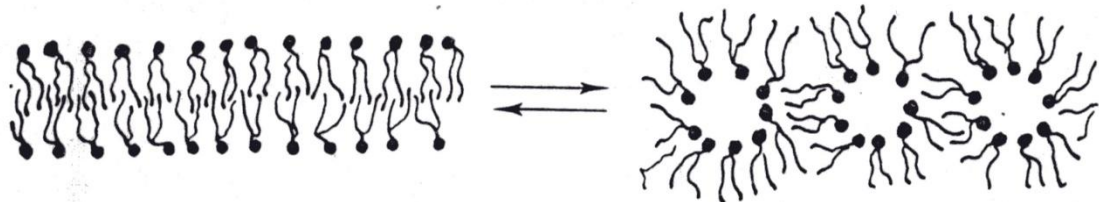


Perturbazioni strutturali temporanee della membrana che si manifestano attraverso la perdita passiva di soluti

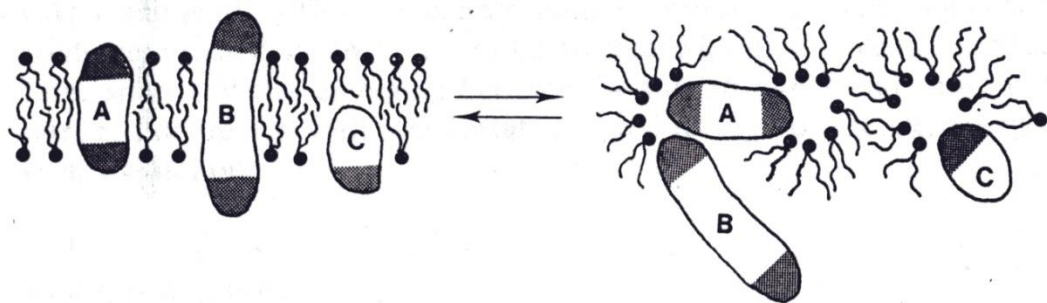


Soluti e metaboliti a basso peso molecolare

Amminoacidi e proteine
Acidi organici e zuccheri
Ioni K^+
Acido gibberellico
Enzimi (G6PD, GDH, Fumarasi)



Orientamento dei fosfolipidi e delle proteine di membrana a seconda del grado di idratazione



Stato idratato

Idratazione < 20%

Da una fase di gel



Ad una struttura cristallina, organizzata e stabile

La perdita di soluti si riduce fino ad essere soppressa

Si riorganizza quindi una struttura compartimentalizzata



ORMONI

Etilene è prodotto nell'embrione

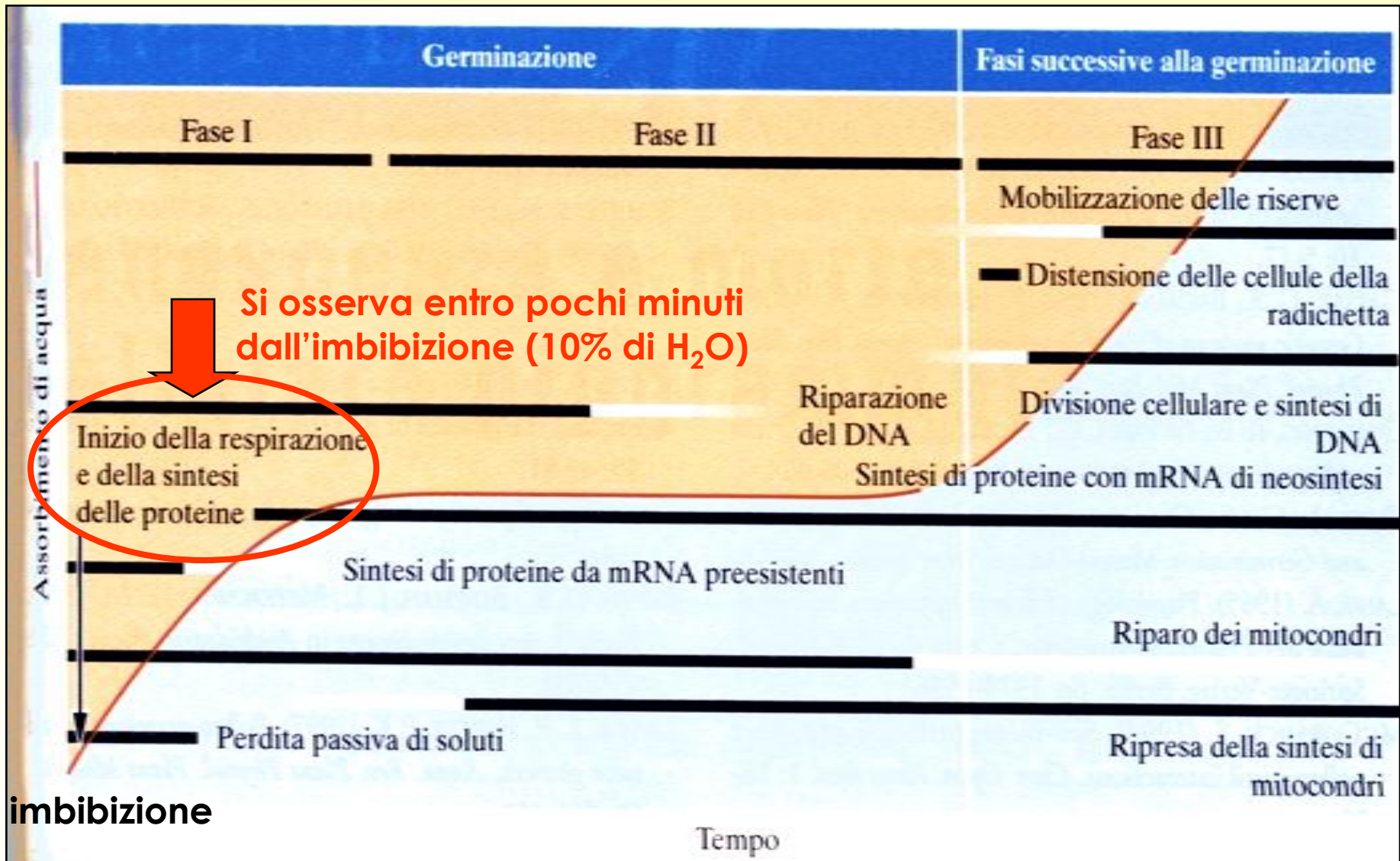
può stimolare la germinazione ed eliminare la dormienza in quanto inibisce la sintesi dell'ABA endogeno e la sua attività

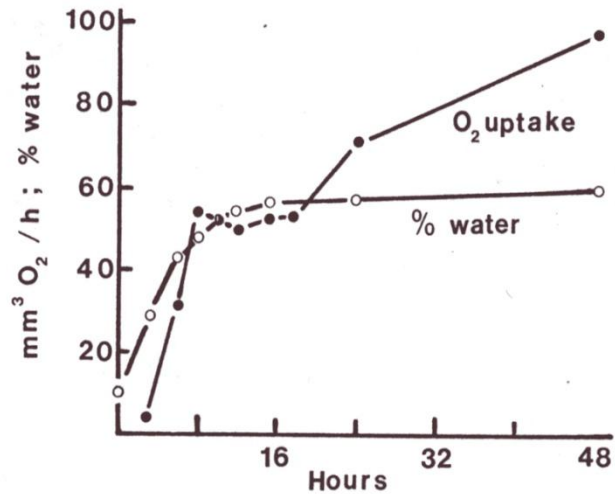
.

Le giberelline

- codificano enzimi che riducono inizialmente la resistenza meccanica dei tegumenti
- hanno un effetto diretto sulla crescita potenziale dell'embrione

Fasi della germinazione





Andamento trifasico
dell'attività
respiratoria

**E' possibile assistere in
una fase iniziale ad un
processo fermentativo**

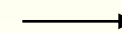
Nella 1° fase sono già
presenti nel seme



Zuccheri prontamente
metabolizzabili

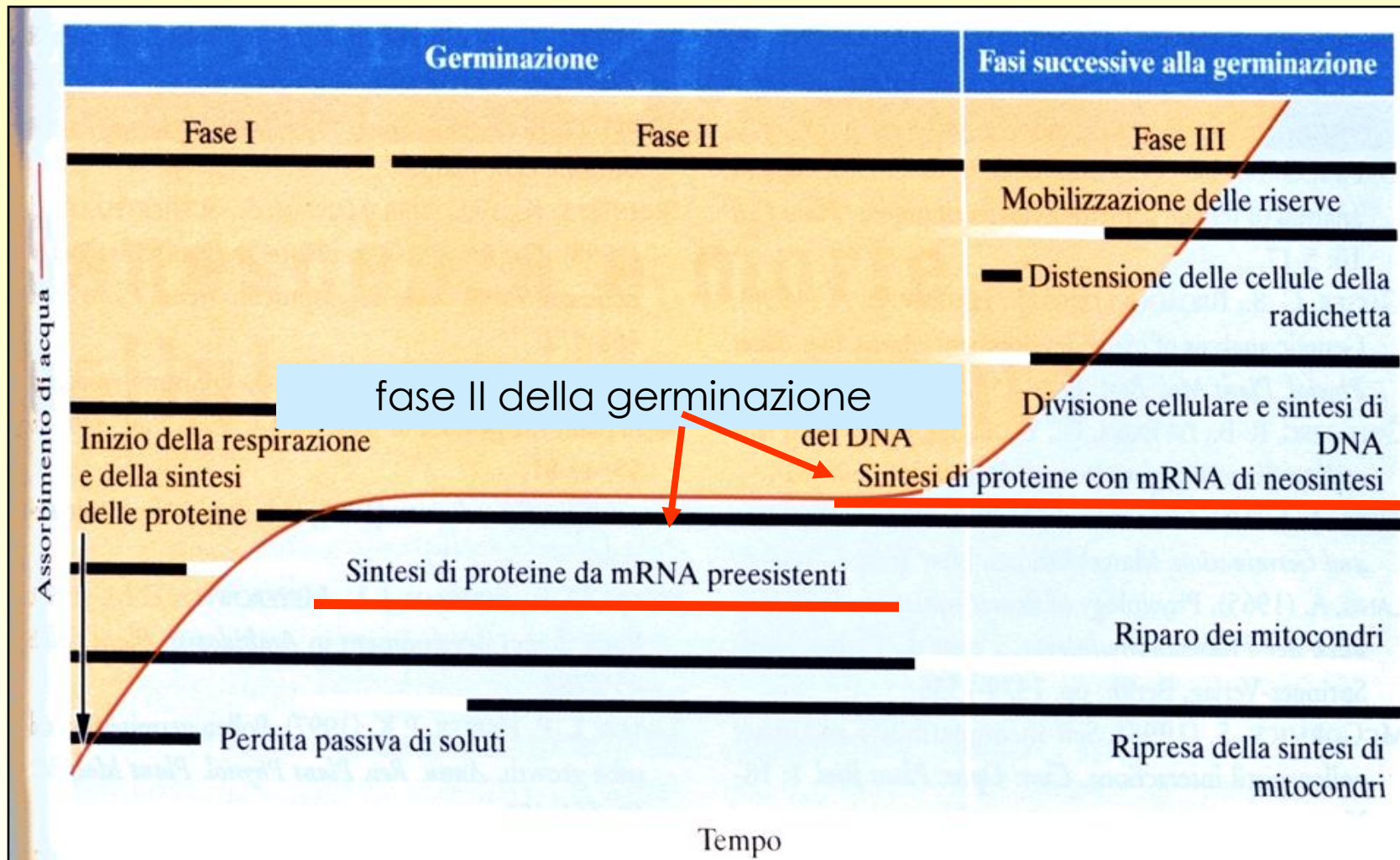
Saccarosio
Raffinosio

Enzimi ciclo glicolitico
ciclo Krebs



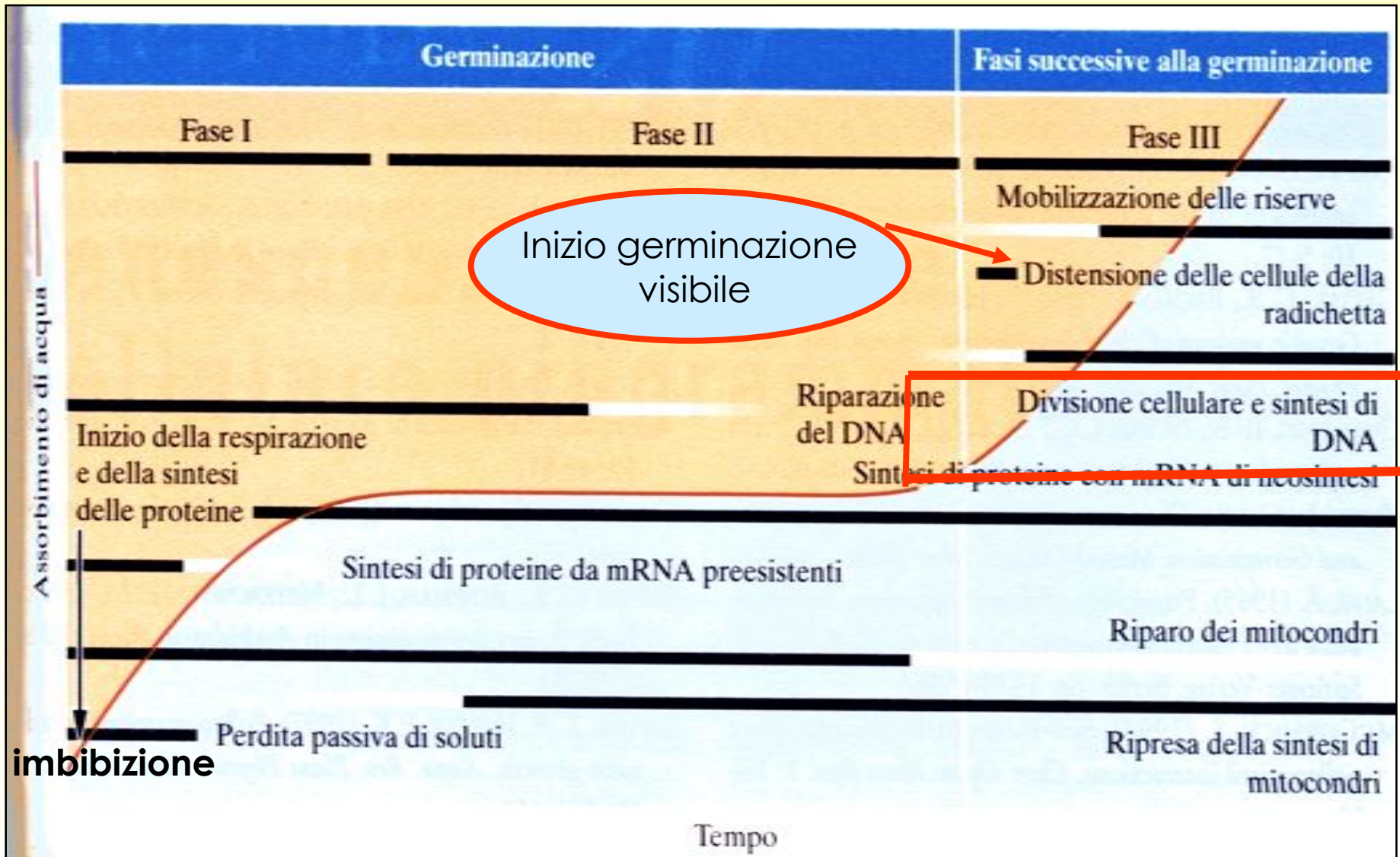
Energia

(ATP e NADH)

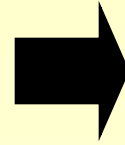


Processo di sintesi proteica è fondamentale per la germinazione e può manifestarsi già dall'inizio dell'imbibizione

Non sono stati individuati mRNA specifici ed esclusivi per la germinazione



Fase I e Fase II sono una condizione necessaria ma non sufficiente per la germinazione



I semi dormienti possono avere entrambe le fasi ma non germinare



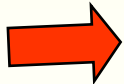
Caratterizzata da un nuovo assorbimento di H₂O
Aumento del turgore



Sintesi di DNA



Avviene l'estensione della radichetta :



termina la germinazione

inizio della crescita della plantula

3 possibili ragioni per spiegare l'estensione della radichetta

1° ipotesi

Ψ_s più negativo per l'accumulo dei soluti derivati dall'idrolisi dei polimeri di riserva \longrightarrow assorbimento di H_2O
 \longrightarrow aumento del potenziale di turgore \longrightarrow cedevolezza pareti

Non sono mai state rilevate consistenti variazioni del Ψ_s

2° ipotesi

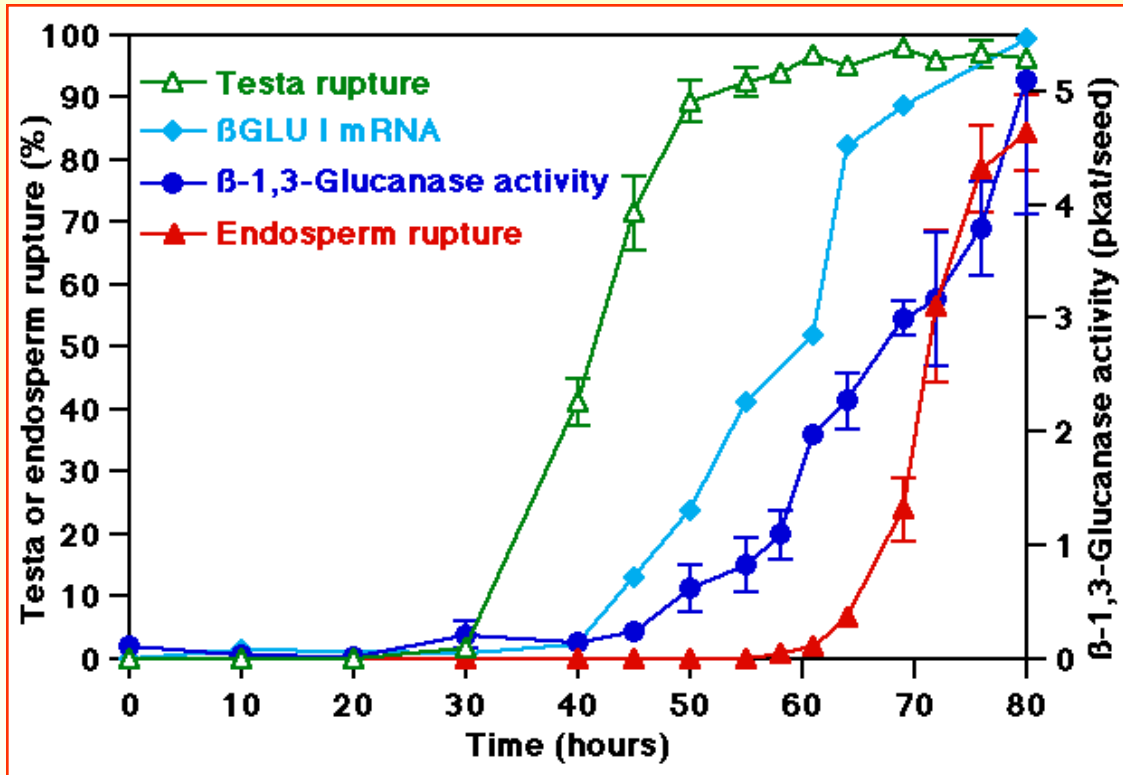
Produzione di enzimi che determinano l'allentamento della parete, oppure di **ESPANSINE**

Nessuna di queste proteine è stata osservata in semi germinanti e le ESPANSINE sono indotte dall' ABA, inibitore dell'allungamento radicale

3° ipotesi



Sintesi delle prime 2: Cedevolezza delle pareti e sintesi di enzimi

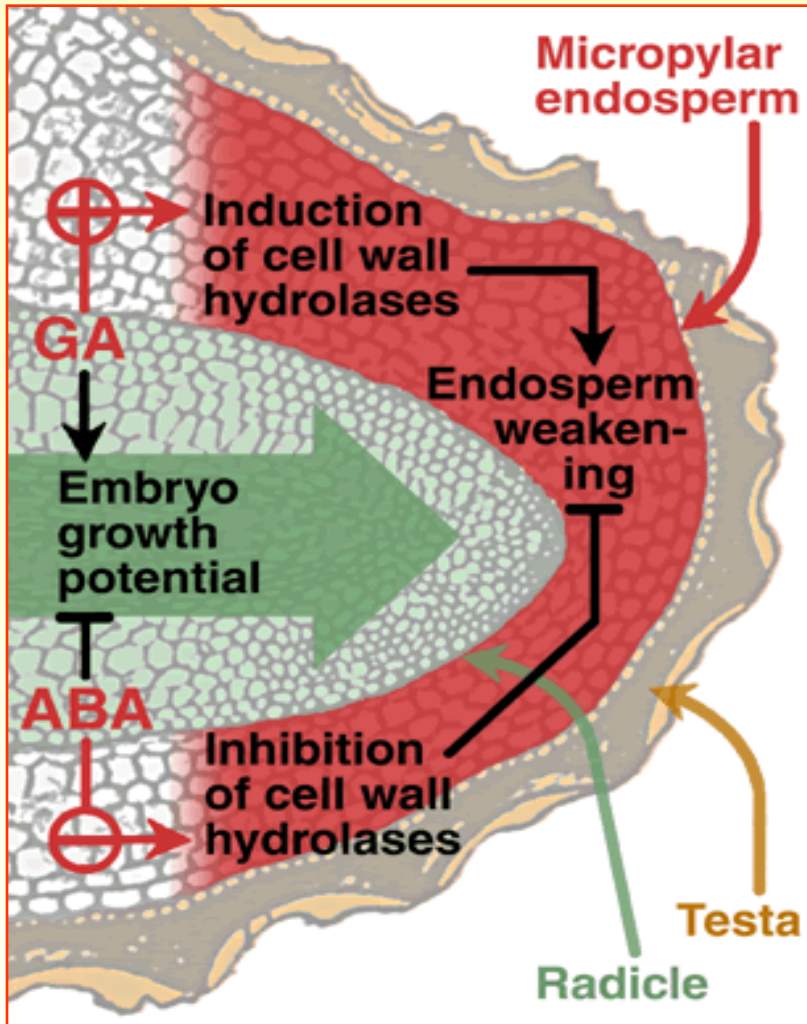


L'estensione cellulare è un processo che necessita di **cedevolezza delle pareti** delle cellule dell'asse embrionale poste tra la cuffia e la base dell'epicotile ed è guidato dal **turgore** Ψ_p

T
E
S
T
A

Andamento dell'induzione di **β-Glucanasi nell'endosperma** di semi germinanti di tabacco

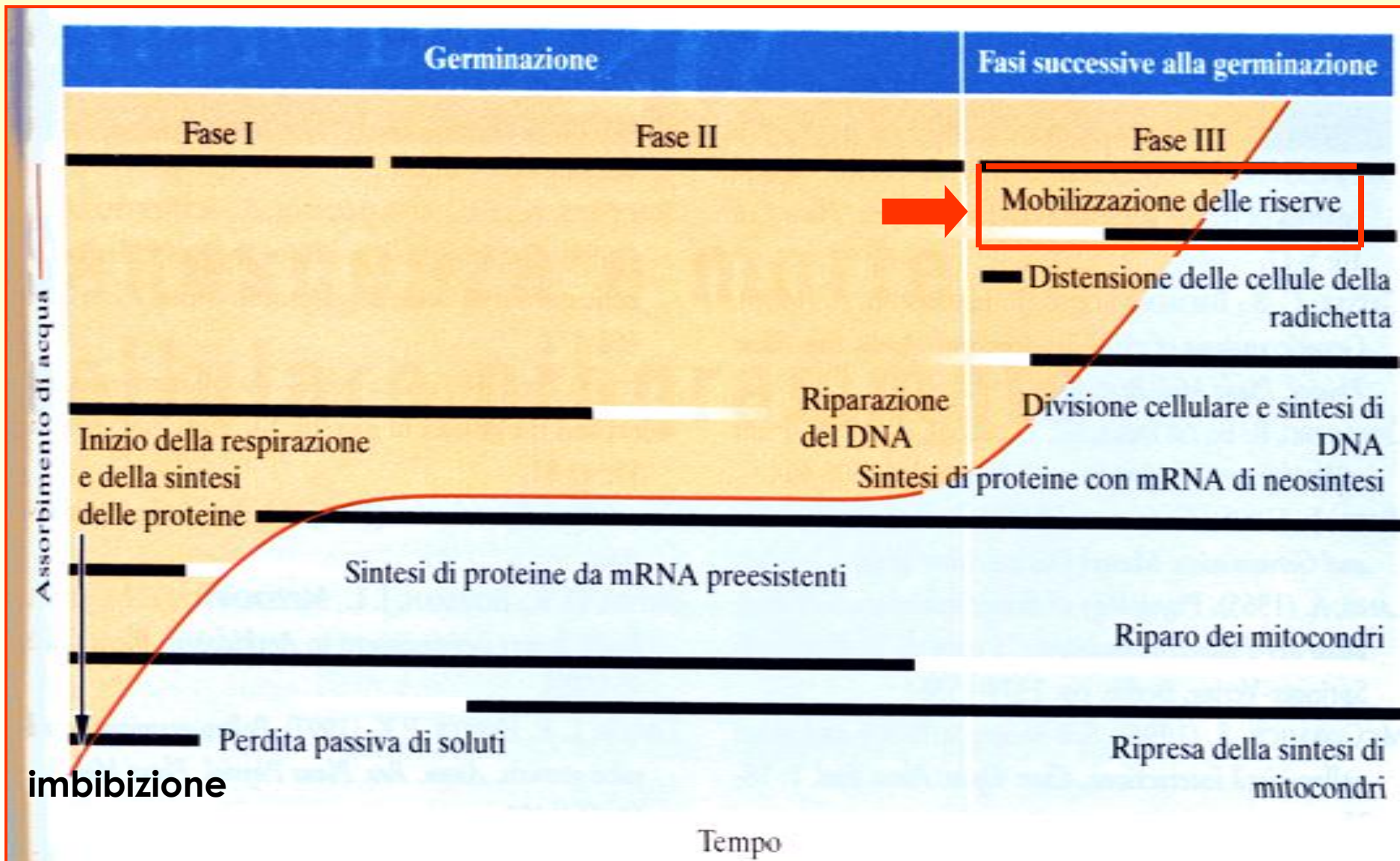
Induzione di **idrolasi** secrete dall'**endosperma** che determina una parziale degradazione della parete



Questa 3° ipotesi trova sostegno con l'applicazione di ormoni che inibiscono (ABA) e inducono (GA) la germinazione

ABA inibisce
GA attiva
l'induzione di tali enzimi

ABA previene l'estensione della parete cellulare radicale, all'ultimo stadio della germinazione, mentre non interferisce con Ψ_s e l'assorbimento di H_2O



imbibizione

Tempo

La mobilizzazione delle riserve stoccate nel seme sono associate con la crescita della plantula

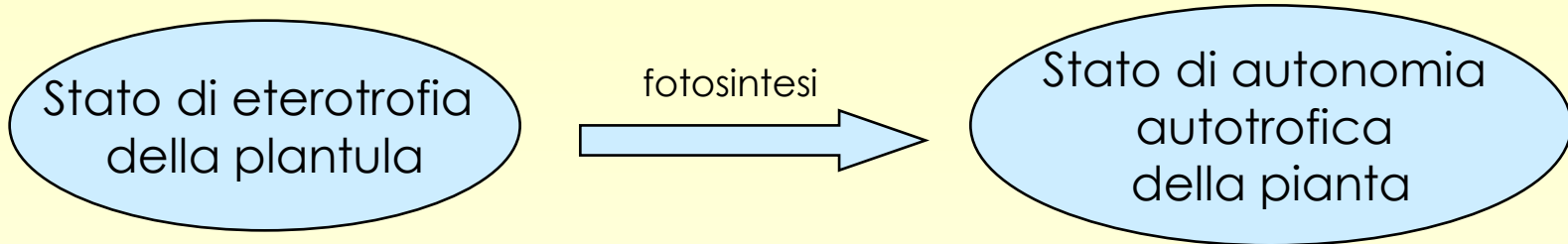


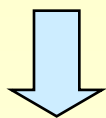
Table 19.2 Storage reserves of some important crop species

	Average percent composition			Major storage organ
	Protein	Oil	Carbohydrate	
Cereals				
Barley	12	3	76	Endosperm
Maize	10	5	80	Endosperm
Oats	13	8	66	Endosperm
Wheat	12	2	75	Endosperm
Legumes				
Broad bean	23	1	56	Cotyledons
Garden pea	25	6	52	Cotyledons
Peanut	31	48	12	Cotyledons
Soybean	37	22	12	Cotyledons
Other				
Castor bean	18	64	Negligible	Endosperm
Oil palm	9	49	28	Endosperm
Pine	35	48	6	Megagametophyte
Rapeseed	21	48	19	Cotyledons

Riserve
carboidratice

Riserve proteiche

Riserve lipidiche



Amido principale
riserva nei granuli di amido
dell'endosperma delle cariossidi
dei cereali

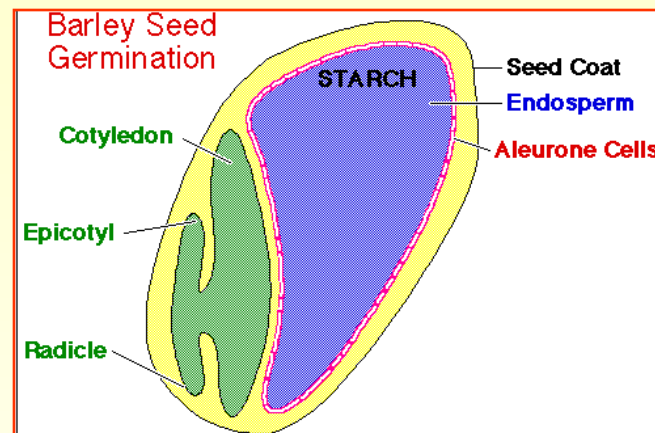
Amilosio

Amilopectina

Mannani nel
dattero e nel caffè

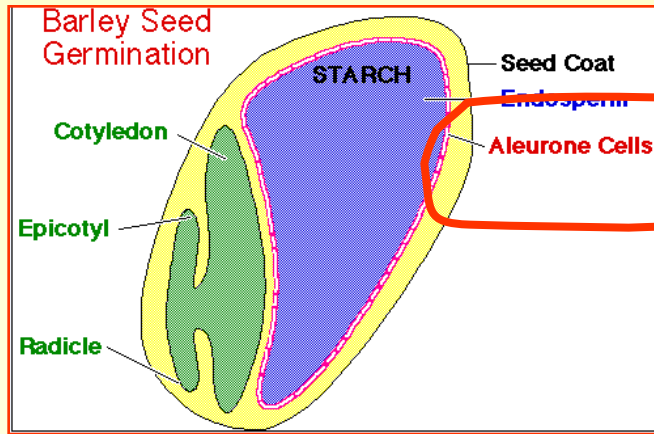
Galattomannani nelle
leguminose

Impregnano le pareti ispessite
degli endospermi



Saccarosio è
presente in
alcune linee di
mais

l'amido viene scisso, per via idrolitica e fosforolitica, dopo 24-72 h di imbibizione



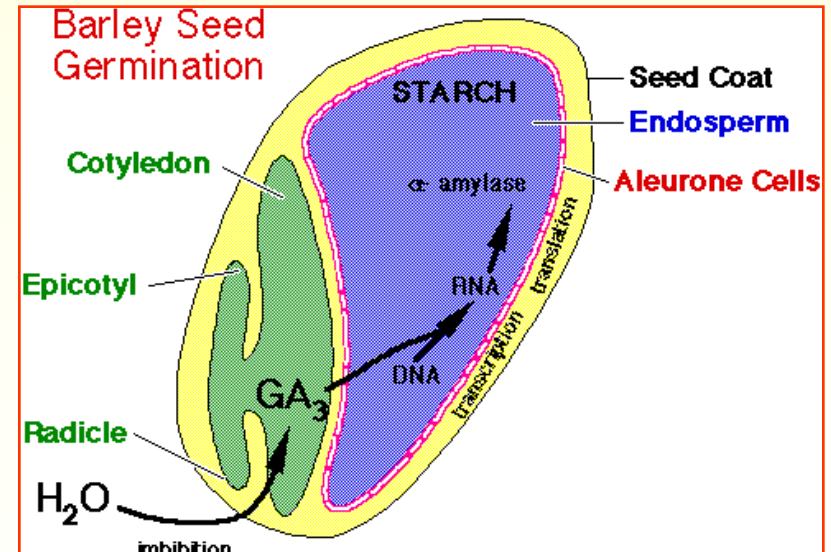
Nello strato di aleurone vengono elaborati e/o secreti tutti gli enzimi

α e β -amilasi
Amido fosforilasi
 α -glucosidasi
Limite-destrinasi
(E deramificante)

α amilasi viene sintetizzata de novo e β -amilasi viene attivata

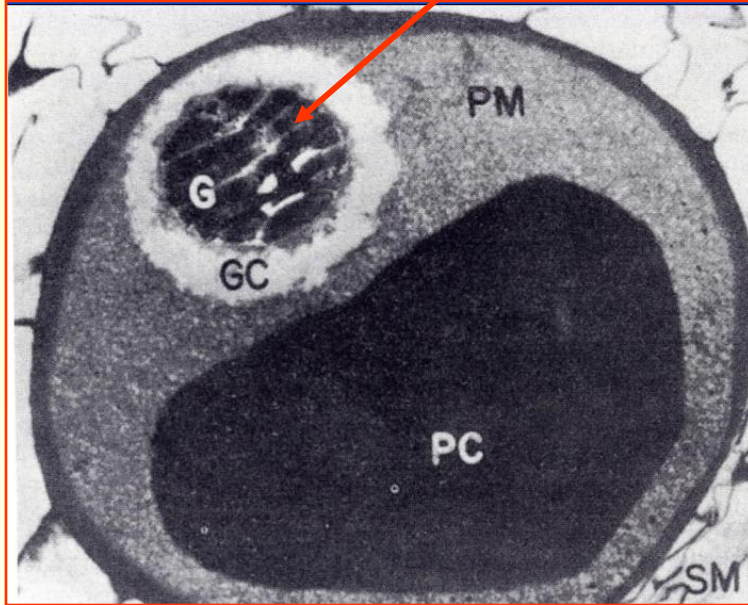
Il Controllo embrionale della scissione dell'amido è mediato dalle **gibberelline**

Nella **cariosside di mais**,
a differenza di grano e orzo
l'endosperma risponde alle auxine:
all'acido indolacetico (IAA)



Riserve lipidiche

Sferosomi, organelli sferici con singola membrana



I semi con riserve lipidiche

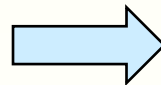
- sono mediamente più piccoli
- sono abbondanti (noce, mandorlo, olivo arachidi, soia ecc.) e costituiscono la base degli oli vegetali per scopi alimentari ed industriali
- hanno generalmente un elevato contenuto di proteine ma non di amido

Gli acidi grassi dei trigliceridi

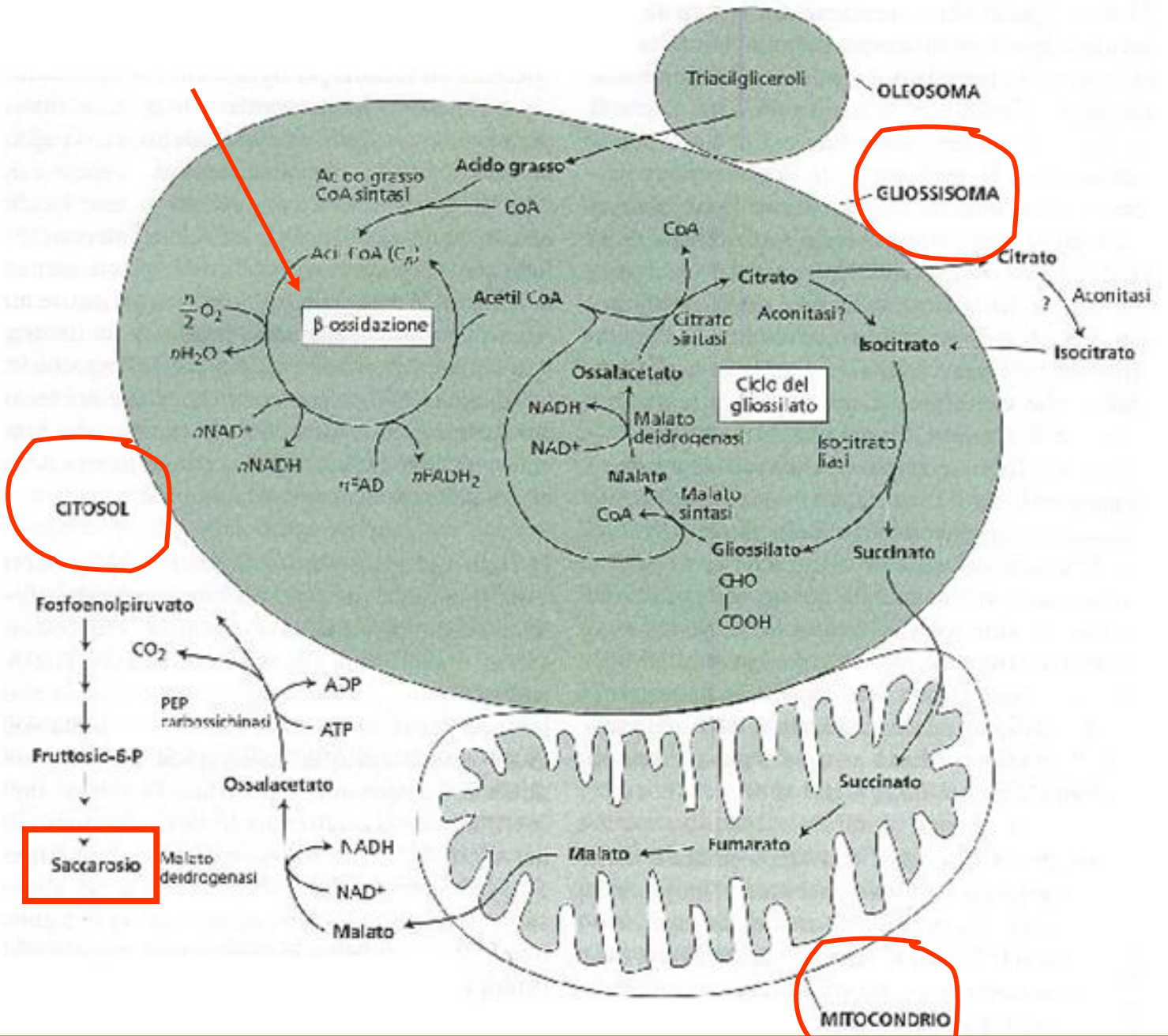
più noti sono l'acido palmitico (acido grasso saturo) l'oleico ed il linoleico (acidi grassi insaturi)

Ciclo glicolico e gluconeogenesi

Riserve lipidiche



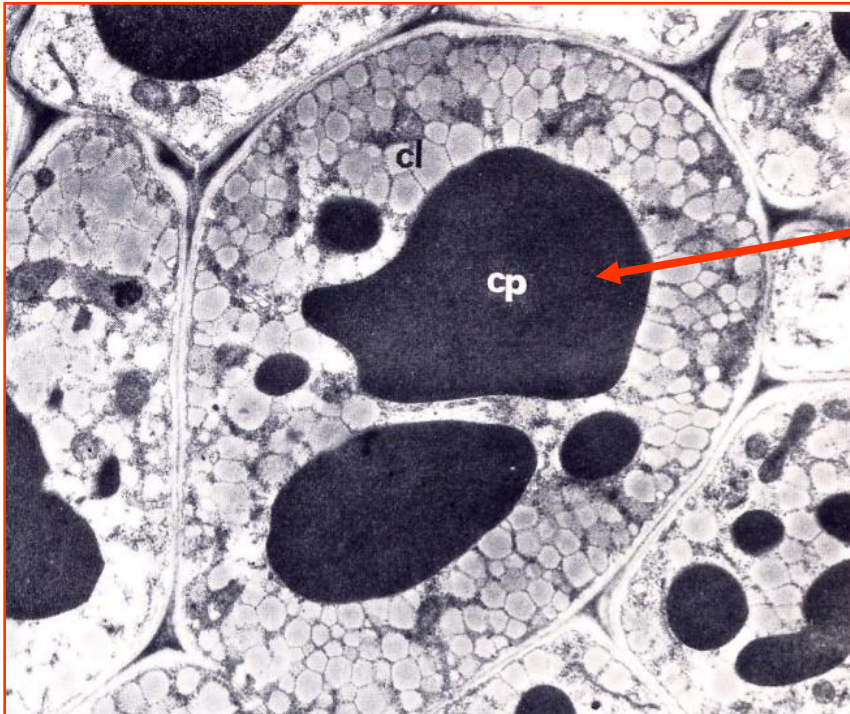
carboidrati



Riserve proteica

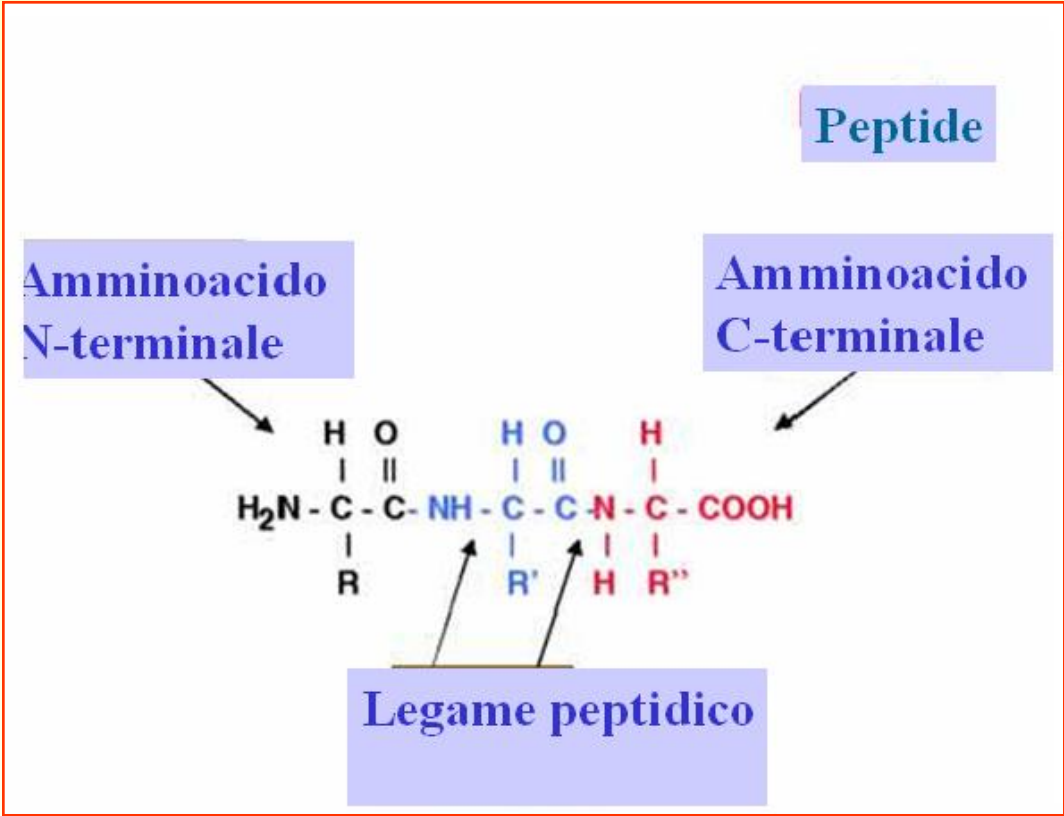
Sono suddivise in base alla loro solubilità:

1. **Albumine**, solubili in H₂O a pH neutro o debolmente acido
2. **Globuline**, solubili in soluzioni saline
3. **Prolammine**, solubili in etanolo
4. **Gluteline**, solubili in alcali o acidi forti



Le riserve proteiche sono contenute nei **corpi proteici**, organelli delimitati da singola membrana.

Endopeptidasi:
idrolizzano i legami
peptidici interni ed
originano
oligopeptidi



Carbossipeptidasi: attaccano
il legame peptidico dalla
parte del carbossile terminale

Amminopeptidasi: attaccano
il legame peptidico dalla
parte dell' ammina terminale

Originano
amminoacidi liberi

LO SVILUPPO DELLA PIANTA. IL SUO COMPORTAMENTO

