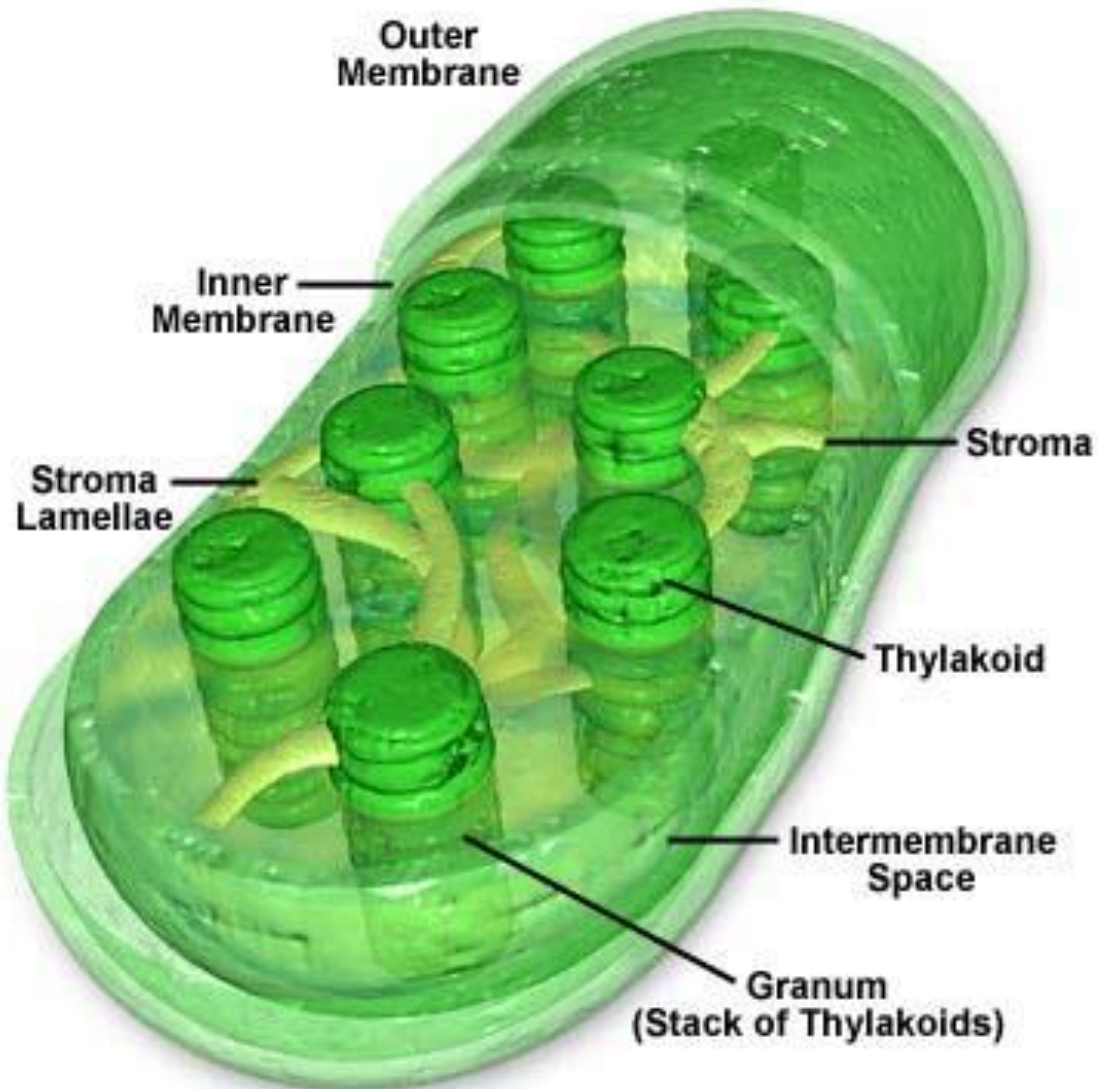


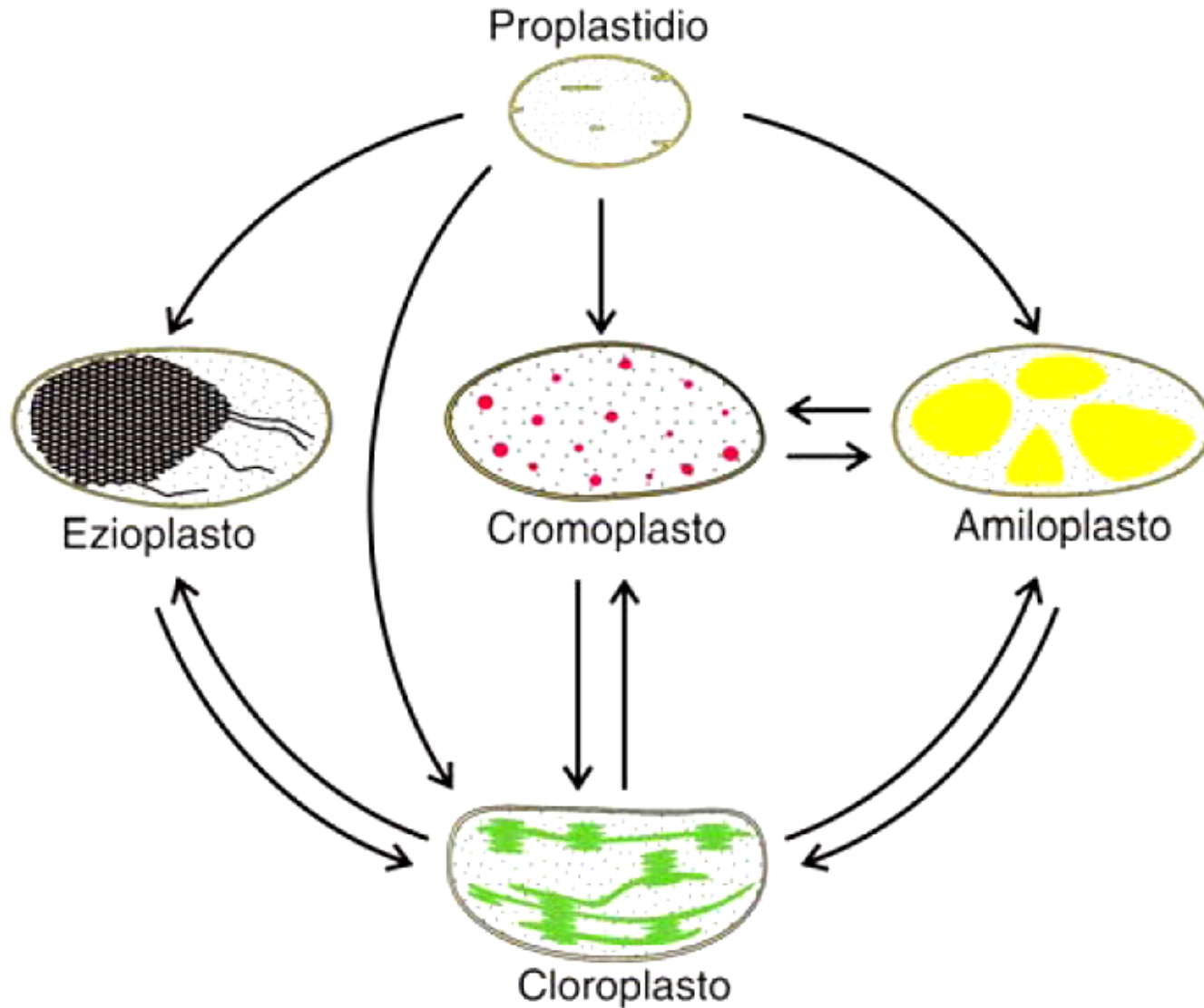
# I PLASTIDI



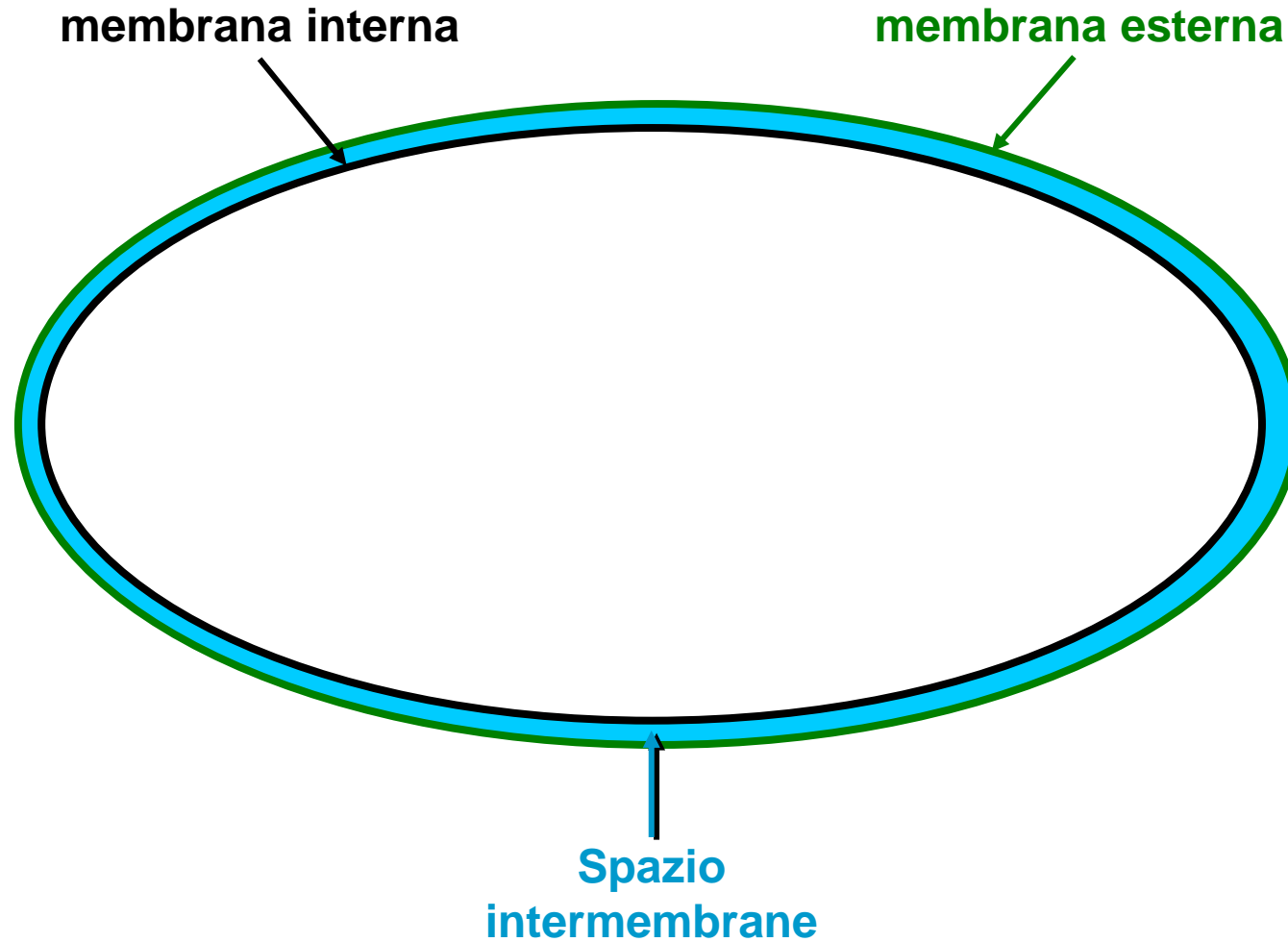
# I PLASTIDI

**I plastidi** (dal gr. *plastikòs, modellato*) sono organelli caratteristici della cellula vegetale; ne esistono diversi tipi che differiscono per forma, struttura e funzione. In base al colore, i plastidi sono classificati in **cloroplasti** (dal gr. *chloròs, verde chiaro*), **cromoplasti** (dal gr. *chròma, colore*) e **leucoplasti** (dal gr. *leykòs, bianco*). I **cloroplasti** sono di colore verde e i pigmenti in essi contenuti sono clorofille e carotenoidi (ficobiline nei plastidi fotosintetici delle alghe rosse); i **cromoplasti**, di color giallo, arancio, o rosso, mancano di clorofille, ma sono ricchi in carotenoidi; i **leucoplasti**, sono incolori per l'assenza di pigmenti.

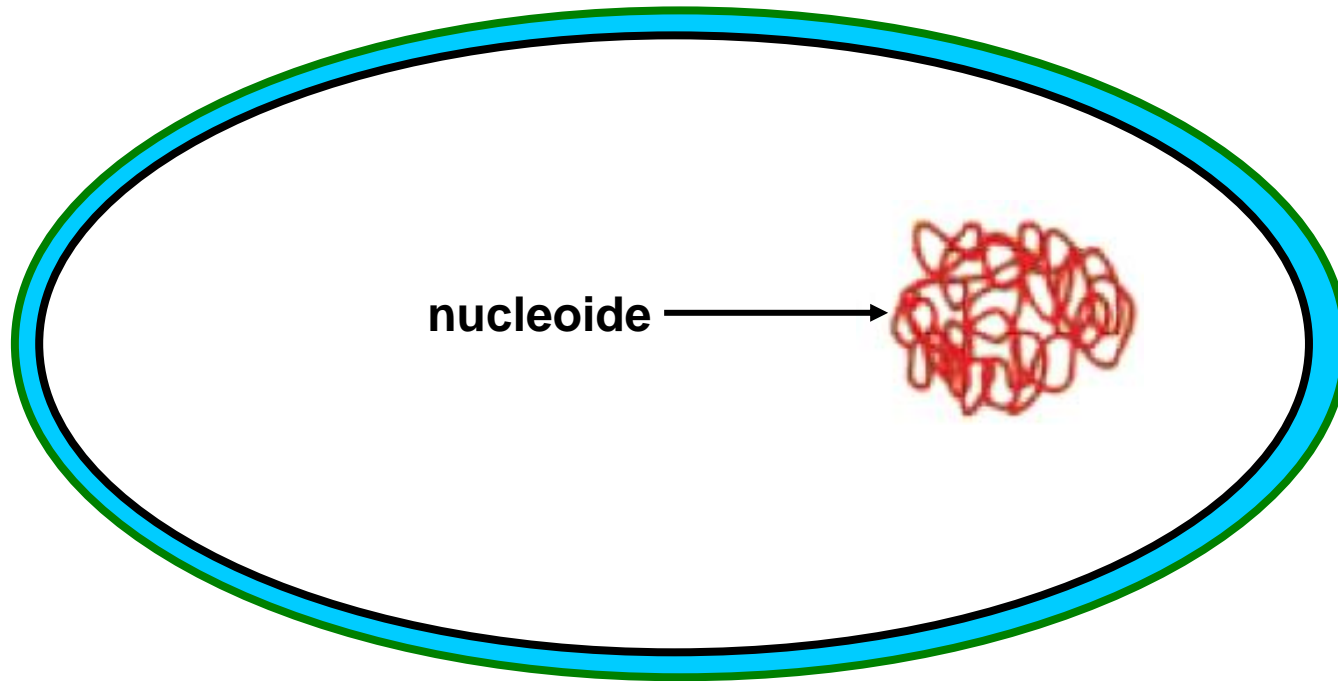
# INTERCONVERSIONE TRA DIVERSI TIPI DI PLASTIDIO



# L'INVOLUCRO DEI PLASTIDI



# IL DNA PLASTIDIALE (PLASTOMA)

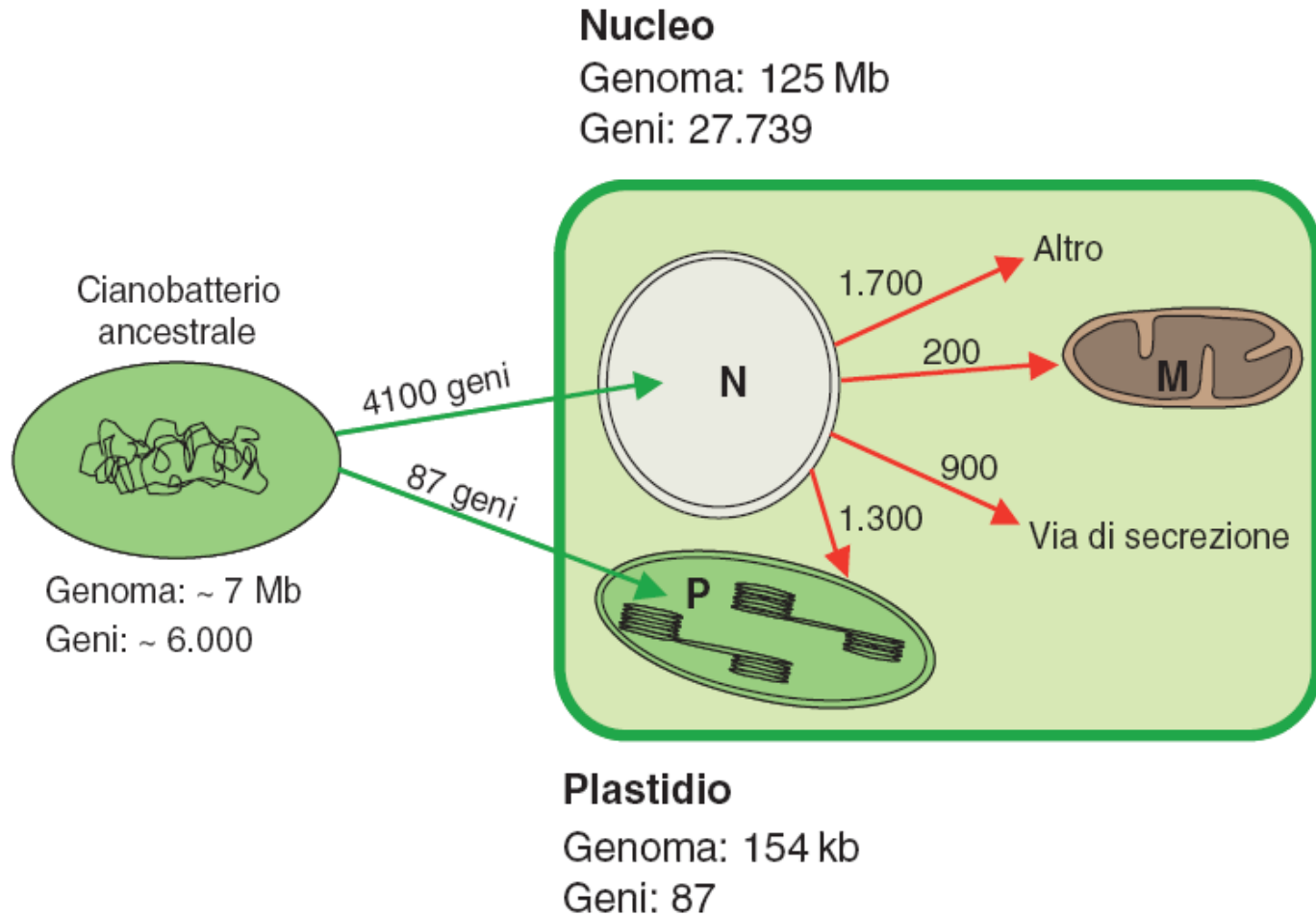


Le molecole di DNA plastidiale si raggruppano in complessi chiamati **nucleoidi che sono costituiti** da DNA, RNA e svariate proteine necessarie per l'organizzazione e il mantenimento del nucleoide stesso, la replicazione e la trascrizione. I nucleoidi hanno un diametro di 0,2  $\mu\text{m}$  e contengono circa 10 molecole di DNA plastidiale.

# Rappresentazione schematica del DNA plastidiale



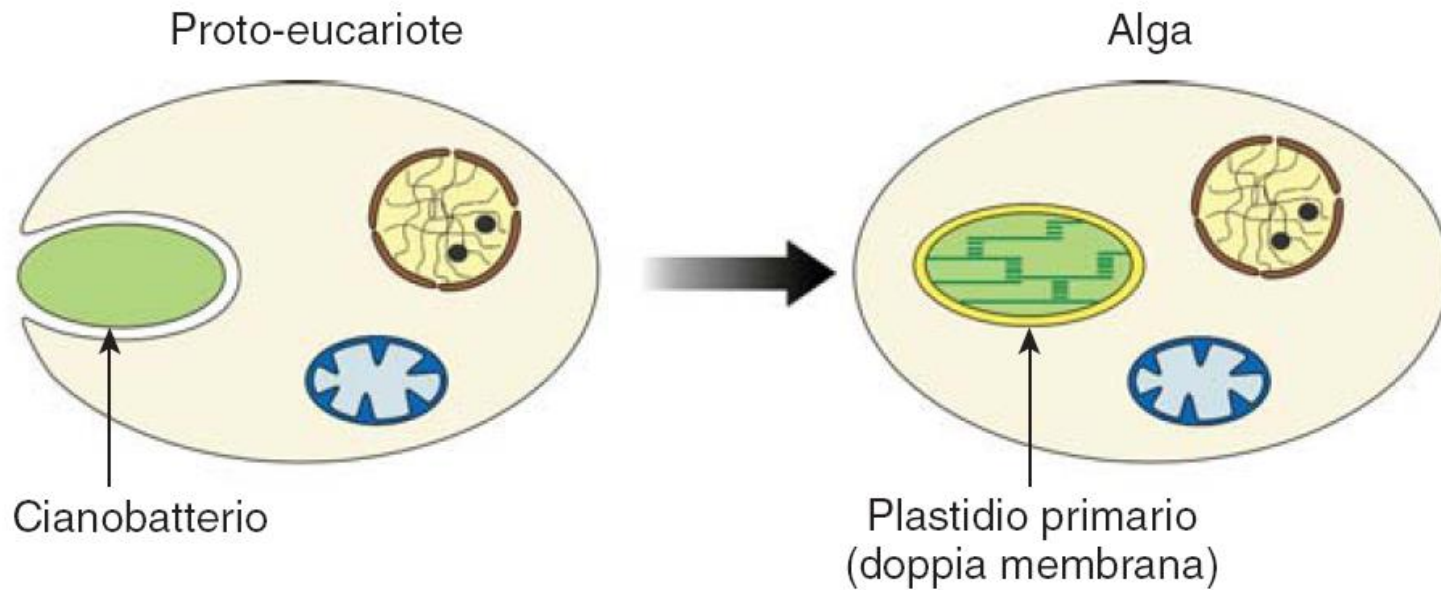
Il DNA plastidiale esiste in forma di molecola circolare (circa 120-200 Kb) o lineare. Generalmente, nell'unità base, una porzione della molecola (20-30 kb) è ripetuta con un orientamento invertito: queste due regioni, dette **ripetute invertite (IR)**, **contengono i geni che codificano per l'RNA ribosomiale. IR separano due regioni a singola copia** che hanno dimensione diversa e sono chiamate regione a singola copia piccola e regione a singola copia grande. I geni trasferiti nel nucleo acquisirono sequenze per un segnale di riconoscimento delle proteine indirizzate al plastidio: peptide di transito.



### Figura 3.8

**Evoluzione del genoma plastidiale.** I plastidi derivano da un evento di endosimbiosi con un cianobatterio ancestrale filogeneticamente vicino a cianobatteri moderni (ne sono riportati indicativamente la dimensione del genoma e il numero di geni). Le frecce verdi indicano l'origine cianobatterica degli 87 geni plastidiali e di più di 4000 geni nucleari di *Arabidopsis*. Le frecce rosse indicano la presunta localizzazione intracellulare delle proteine codificate dai geni di origine cianobatterica. N: nucleo; P: plastidio; M: mitocondrio.

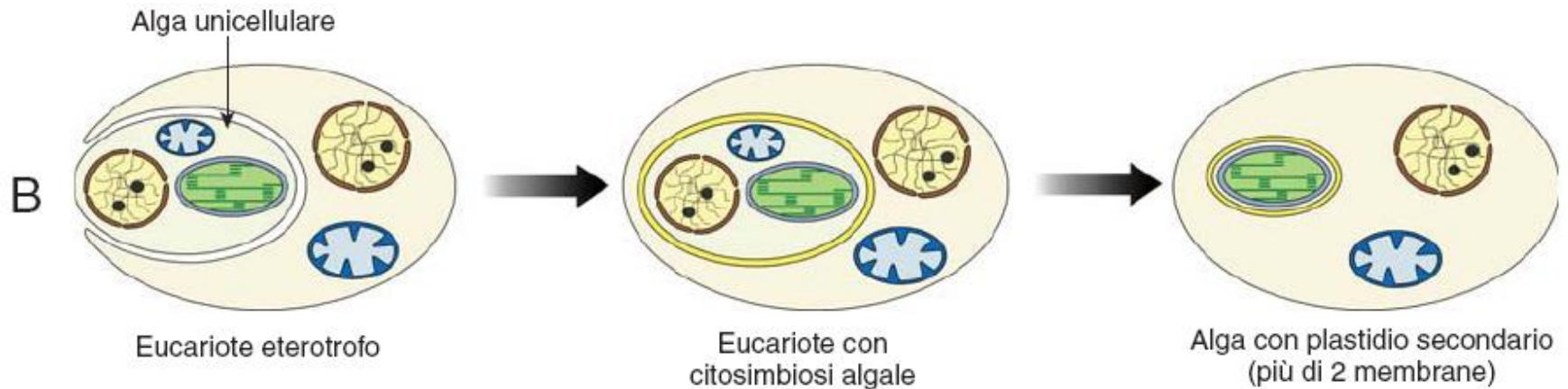
# ORIGINE EVOLUTIVA DEI PLASTIDI: LA TEORIA ENDOSIMBIONTICA



1. Una **cellula ameboide fagocita** un **cianobatterio** che non viene digerito perché sarebbe uscito dal vacuolo digestivo si sarebbe poi moltiplicato dando luogo ai cloroplasti
2. L'ospite fotoautotrofo **perde la parete cellulare, trasferisce al nucleo dell'ospite più del 90% del suo genoma e cede all'eterotrofo parte dei prodotti della fotosintesi.**
3. Si stabilisce tra i due organismi una relazione di **simbiosi obbligata** che ha permesso la colonizzazione della terra 450 milioni di anni fa.
4. Sebbene molti geni di questo batterio ancestrale siano stati trasferiti al genoma nucleare, i plastidi hanno mantenuto un completo macchinario per sintetizzare proteine e **sufficiente informazione genetica per codificare circa 100 delle loro 2.500 proteine.**
5. Questo evento ha dato **origine a 3 linee evolutive: le glaucofite, le alghe rosse e le alghe verdi ed i loro discendenti, le piante**



# ORIGINE EVOLUTIVA DEI PLASTIDI: LA TEORIA ENDOSIMBIONTICA

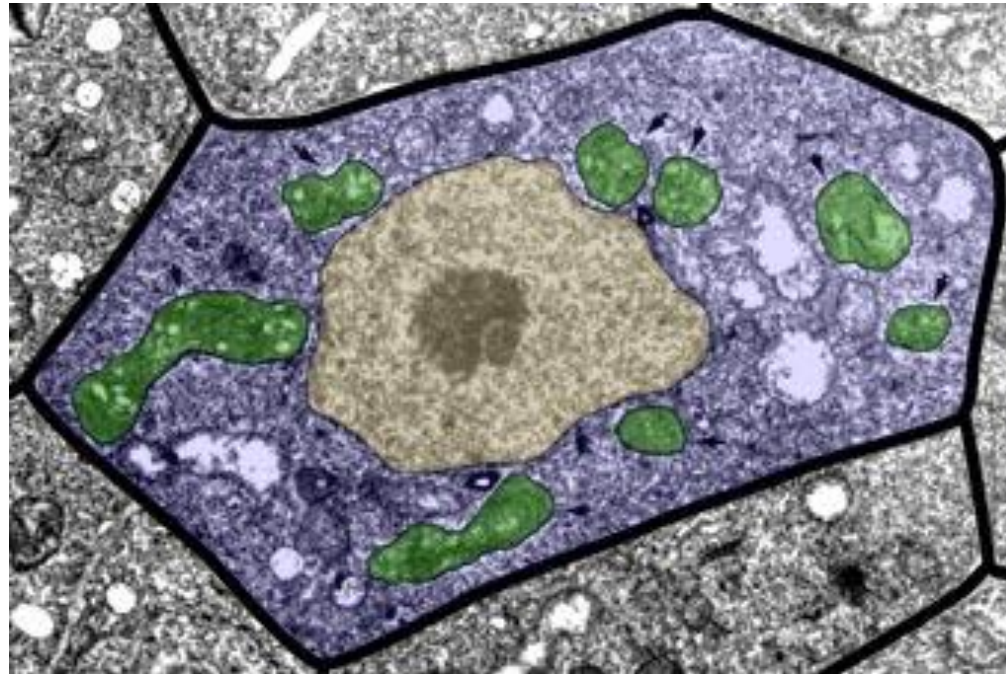


**Ipotesi polifiletica**, secondo la quale numerosi eventi endosimbiontici indipendenti sarebbero all'origine della biodiversità vegetale.

I risultati di numerose ricerche ultrastrutturali e genetiche indicano che molti taxa algali hanno avuto origine da **endosimbiosi secondarie e terziarie**: un eucariote eterotrofo avrebbe fagocitato un eucariote fotoautotrofo; l'ospite sarebbe diventato un plastidio con involucro formato da 3 o 4 membrane, delle quali quelle esterne soprannumerarie appartenenti alla cellula ospitante. Ne sono testimonianza le *Cryptophyta*, le *Euglenophyta* e le *Chlorarachniophyta*.

# I PROPLASTIDI

Si trovano nelle cellule dell'**embrione** e, nella pianta adulta, nelle cellule meristematiche degli **apici radicale** e **caulinare**

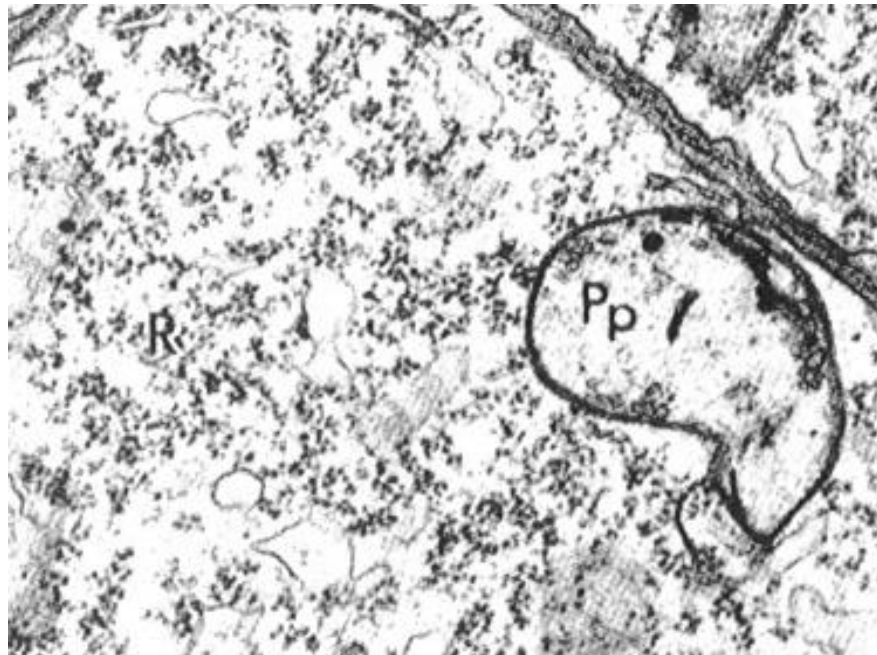


Dai proplastidi derivano i plastidi maturi (cloroplasti, amiloplasti, cromoplasti, ecc.)

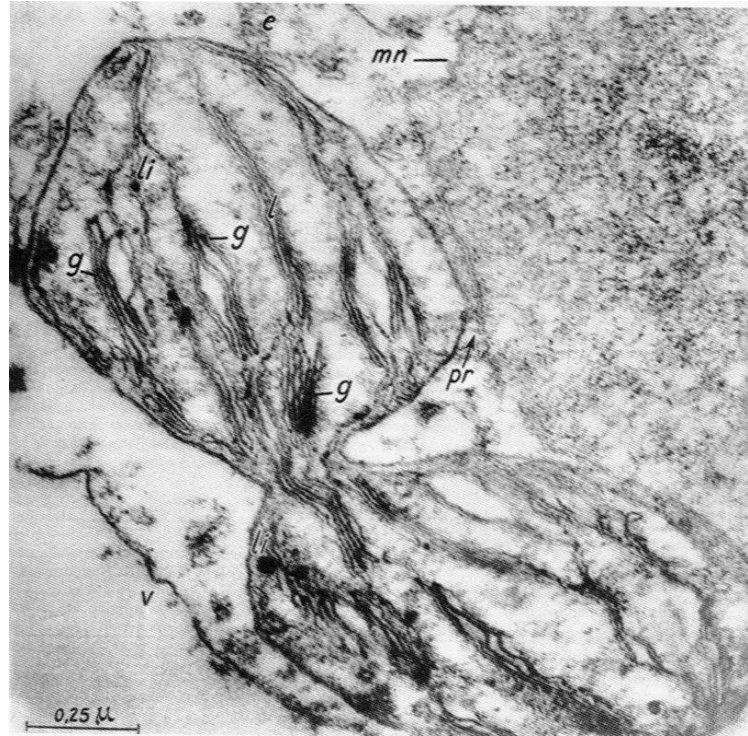
# I PROPLASTIDI

I proplastidi sono:

- piccoli (0.5-1  $\mu\text{m}$ ), 10-20 per cellula
- sistema di membrane interno poco sviluppato, spesso sottoforma di vescicole
- incolori o di color verde pallido



# UN PLASTIDIO DERIVA SEMPRE DA UN ALTRO PLASTIDIO



- Come i batteri, i cloroplasti si moltiplicano per scissione binaria.
- La divisione dei plastidi è indipendente dalla divisione cellulare
- Tutti i plastidi derivano da quelli dello zigote che li ha ereditati dal citoplasma del gamete femminile

# DIVISIONE DEL PLASTIDIO

L'identificazione di un omologo della proteina batterica FtsZ nel genoma nucleare di *Arabidopsis*, ha condotto all'idea che il cloroplasto utilizzi, almeno in parte, il macchinario batterico per la divisione. Nei batteri, la proteina FtsZ, gioca un ruolo essenziale nel processo di divisione cellulare. Le unità di questa proteina polimerizzano ad un certo momento del ciclo e formano un anello contrattile (Z-ring), sotto la membrana citoplasmatica, a livello del sito di divisione. La formazione di Z-ring dopo la segregazione dei cromosomi nelle cellule figlie si ritiene sia l'evento più precoce nel processo di divisione cellulare. FtsZ è strutturalmente correlata alla tubulina eucariotica, il principale componente dei microtubuli. Si ipotizza che la contrazione di FtsZ, coinvolgendo l'idrolisi di GTP, fornisca la forza per la divisione. Studi ultrastrutturali hanno rivelato che la divisione plastidiale comporta l'azione coordinata di componenti dello stroma e della faccia citoplasmatica della membrana dell'involucro. Questi componenti sono stati visualizzati come placche di materiale elettrondenso che formano due anelli, uno sul lato stromatico ed uno nella faccia esterna dell'involucro. Tutti e tre gli anelli (l'anello Z e gli anelli interno ed esterno) si formano prima che il sito di divisione sia visibile ed il posizionamento dell'anello Z predetermina la posizione degli altri due anelli. L'anello più interno si forma prima dell'esterno e si disassembla prima. L'anello esterno rimane in posizione finché la divisione non è completata. L'anello esterno contiene ARC5, una dinamina (proteina meccano-chimica), che si attacca alla membrana esterna dell'involucro e probabilmente ha un ruolo nella formazione della costrizione della membrana

# I PROPLASTIDI

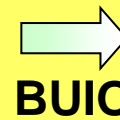
Il differenziamento dei proplastidi nelle varie forme di plastidi maturi dipende da:

- **fattori ambientali** (ad es. luce)
- **fattori interni** (ad es. organo e tessuto cui la cellula appartiene)

**cloroplasti**



proplastidi del fusto



**amiloplasti**

proplastidi dei petali



**cromoplasti**

# LUCE e DIFFERENZIAMENTO

La relazione tra luce e sviluppo dei plastidi è divenuta più stretta nel corso dell'evoluzione delle piante; per esempio, mentre nelle pteridofite e gimnosperme la sintesi di clorofilla e il differenziamento dei cloroplasti può avvenire anche al buio, nelle angiosperme, in assenza di luce, i proplastidi non si differenziano in cloroplasti, né sintetizzano clorofilla, ma si differenziano in ezioplasti. Durante il differenziamento dei proplastidi in cloroplasti, le membrane interne aumentano di numero e complessità per cui si cominciano a formare i primi tilacoidi granali e intergranali. Sorprendentemente, sono ancora scarsamente conosciuti i meccanismi con i quali vengono prodotte le membrane tilacoidali e poi assemblate in un modello tridimensionale. L'osservazione al microscopio elettronico di invaginazioni della membrana interna dell'involucro plastidiale aveva avvalorato l'ipotesi che questa desse origine ai tilacoidi, almeno nelle fasi iniziali del differenziamento dei proplastidi in cloroplasti.

**A differenza delle angiosperme, le gimnosperme sono in grado di sintetizzare la Chl sia al buio che alla luce. L'abilità a sintetizzare la Chl al buio è legata alla presenza di 3 geni (*chlL*, *chlN*, and *chlB*) nel genoma del cloroplasto che codificano per subunità protoclorofillide reduttasi luce-indipendenti.**

**E' un ossidoreduttasi che catalizza la seguente reazione:  
Clorofillide a + NADP<sup>+</sup> ⇌ protoclorofillide + NADPH + H<sup>+</sup>**

**Almeno 2 di questi geni sono assenti nel genoma dei cloroplasti delle angiosperme e conseguentemente sono incapaci di sintesi della Chl al buio. Sia le angiosperme che le gimnosperme sono capaci di sintesi dei carotenoidi al buio sebbene la sintesi venga stimolata dalla luce.**

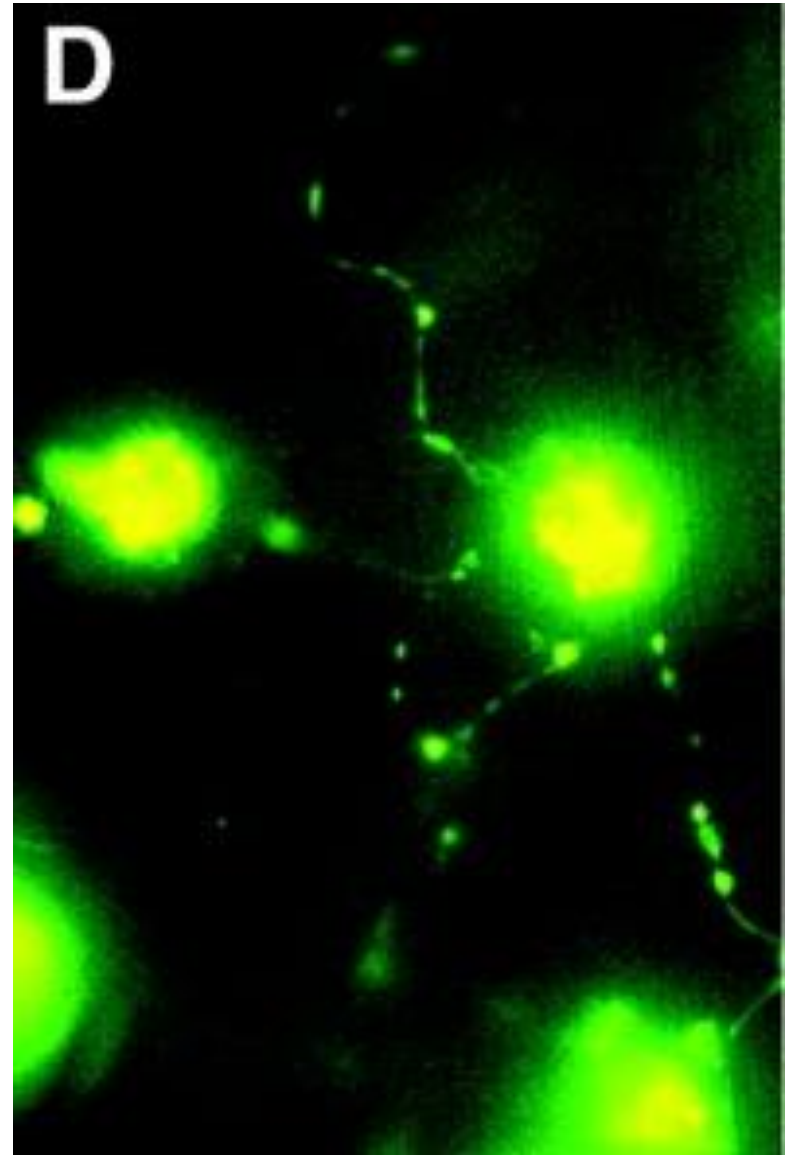


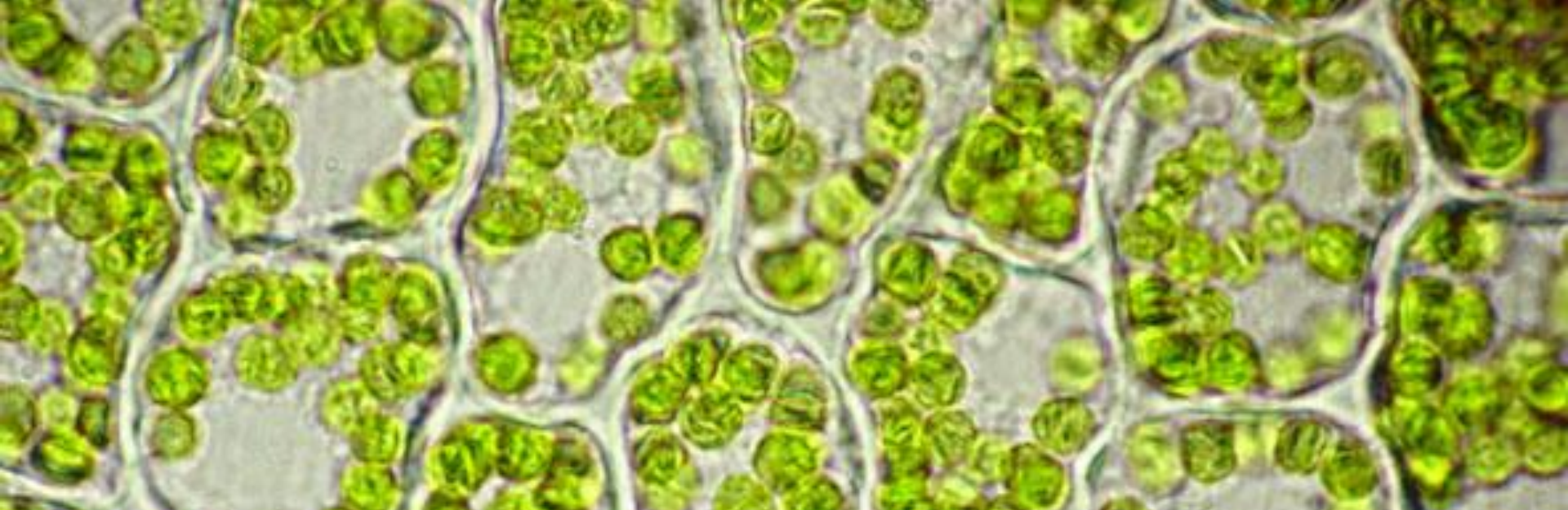
**Studi recenti hanno dimostrato che sia i cloroplasti che i proplastidi contengono vescicole entro lo stroma e che vi è un traffico vescicolare tra l'involucro interno e lo stroma. Probabilmente lo scopo principale del traffico vescicolare è provvedere al trasporto dei galattolipidi che sono sintetizzati nella membrana dei plastidi. Il traffico vescicolare plastidiale sembra utilizzare alcuni componenti del sistema di vescicole citosoliche tra il RE e il Golgi codificate dai geni nucleari, infatti il cloroplasto contiene sia ARF1 che SAR1, GTPasi coinvolte nell'assemblaggio delle vescicole. Inoltre il cloroplasto contiene dinamina e proteine richieste per la fusione delle vescicole. Altre due proteine codificate nel nucleo, coinvolte nella biogenesi dei tilacoidi, sono VIPP1 (vesicle-inducing protein in plastids 1) e THF1 (Thylakoid formation1). Mutazioni in entrambi i geni portano all'abolizione delle vescicole ed ad un'alterata sintesi delle membrane tilacoidali. VIPP1 forma un complesso ad alto peso molecolare nella membrana interna del plastidio e sembra essere coinvolto nella produzione delle membrane tilacoidali attraverso un trasporto vescicolare dall'involucro plastidiale ai tilacoidi.**

# STROMULI

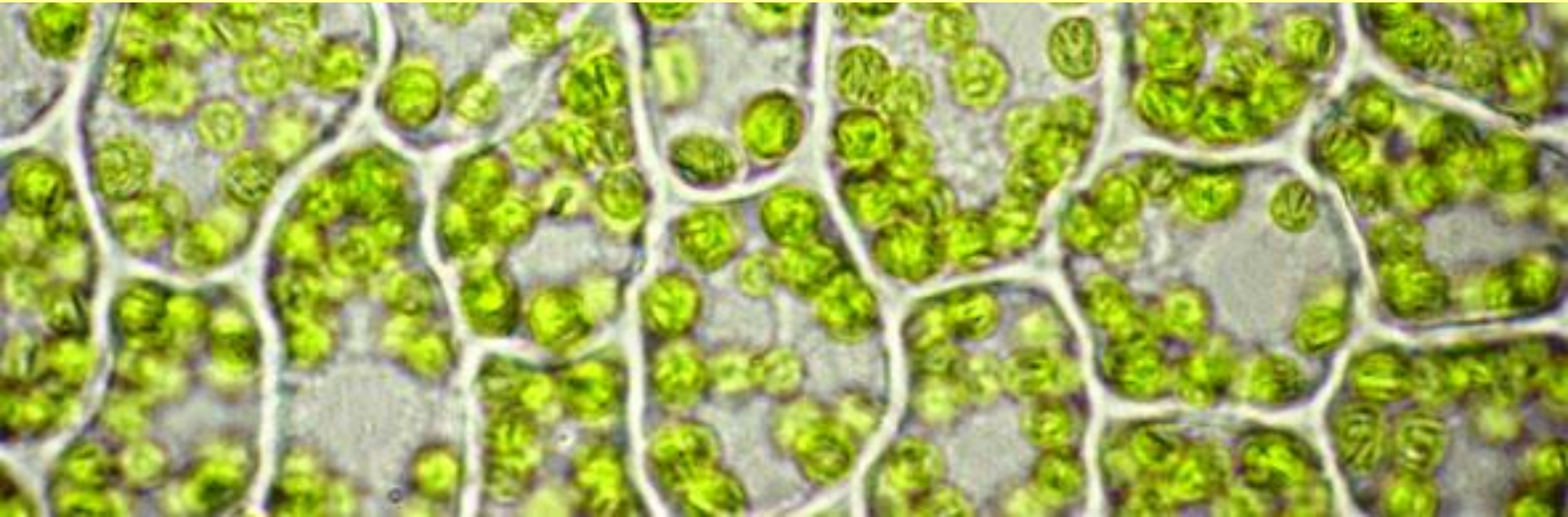
In diverse specie e tipi cellulari sono stati osservati dei tubuli contenenti stroma, che partono dalla superficie dei plastidi e si connettono con altri plastidi permettendo lo scambio di macromolecole. Essi, denominati stromuli, sono delle strutture altamente dinamiche che cambiano continuamente di forma. Queste osservazioni sono state confermate grazie alla microscopia confocale in cellule trasformate, i cui plastidi erano marcati con la proteina fluorescente GFP. Gli stromuli sono circondati dalle membrane interna ed esterna dell'involucro plastidiale. Gli stromuli si muovono lungo i filamenti di actina grazie all'attività ATPasica della miosina che genera la forza motrice.

Gli stromuli sono molto abbondanti in cellule contenenti plastidi di piccolo volume e sono un mezzo per incrementare enormemente la superficie e scambiare prodotti o segnali con il citoplasma. Questo può essere particolarmente importante per il trasferimento di molecole da e verso altri organelli come mitocondri, perossisomi e nucleo.



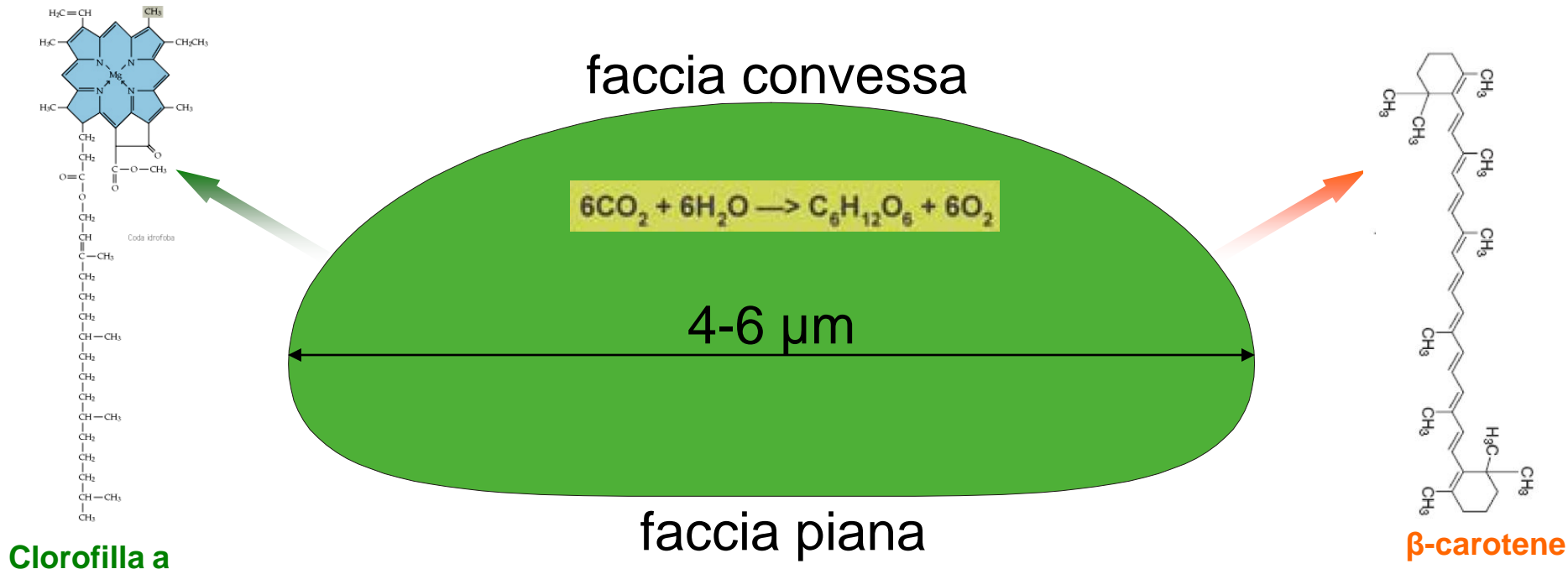


# I CLOROPLASTI

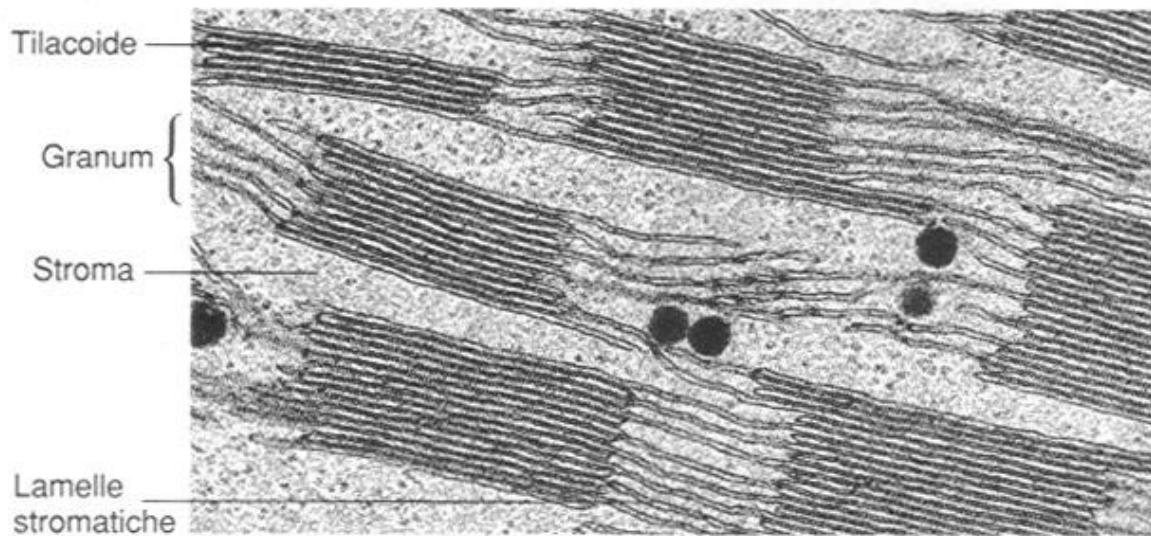
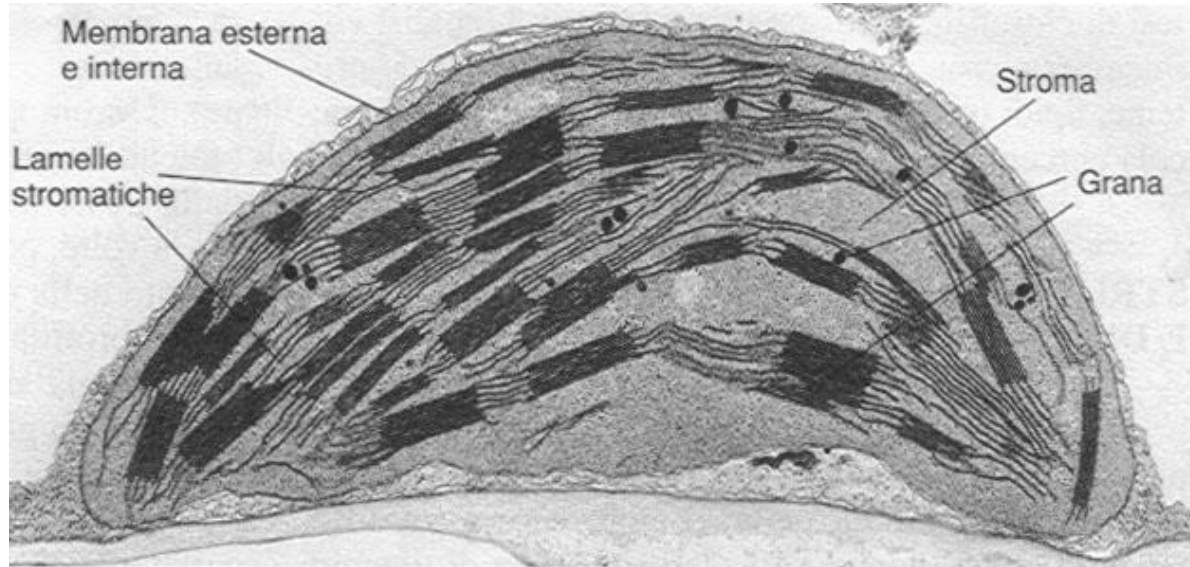


# I CLOROPLASTI

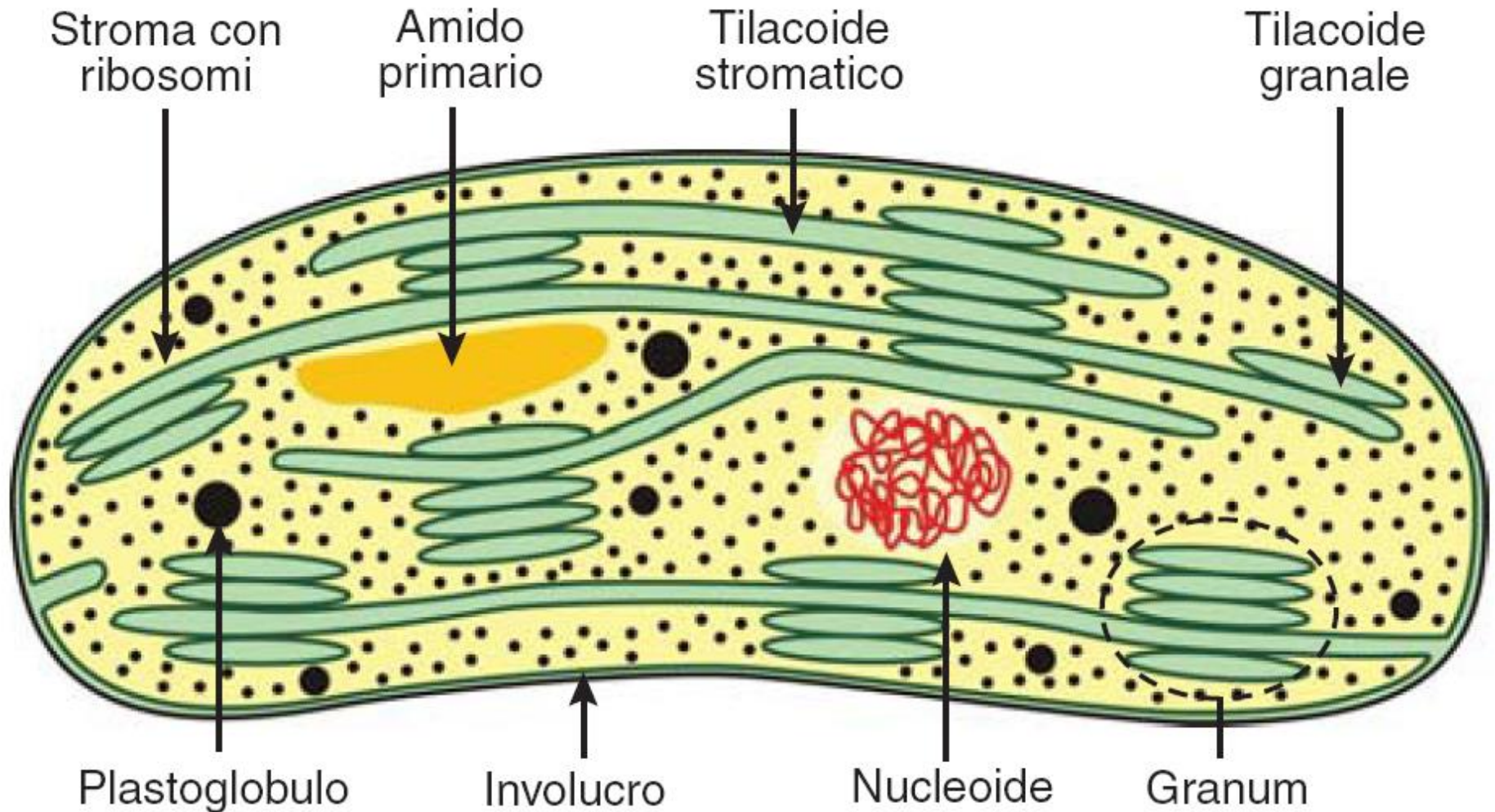
- forma ellissoidale con una faccia piana ed una convessa
- dimensioni di 4-6 µm
- contengono clorofille e carotenoidi
- hanno funzione fotosintetica
- sono presenti in tutti gli eucarioti fotoautotrofi (alghe e piante)



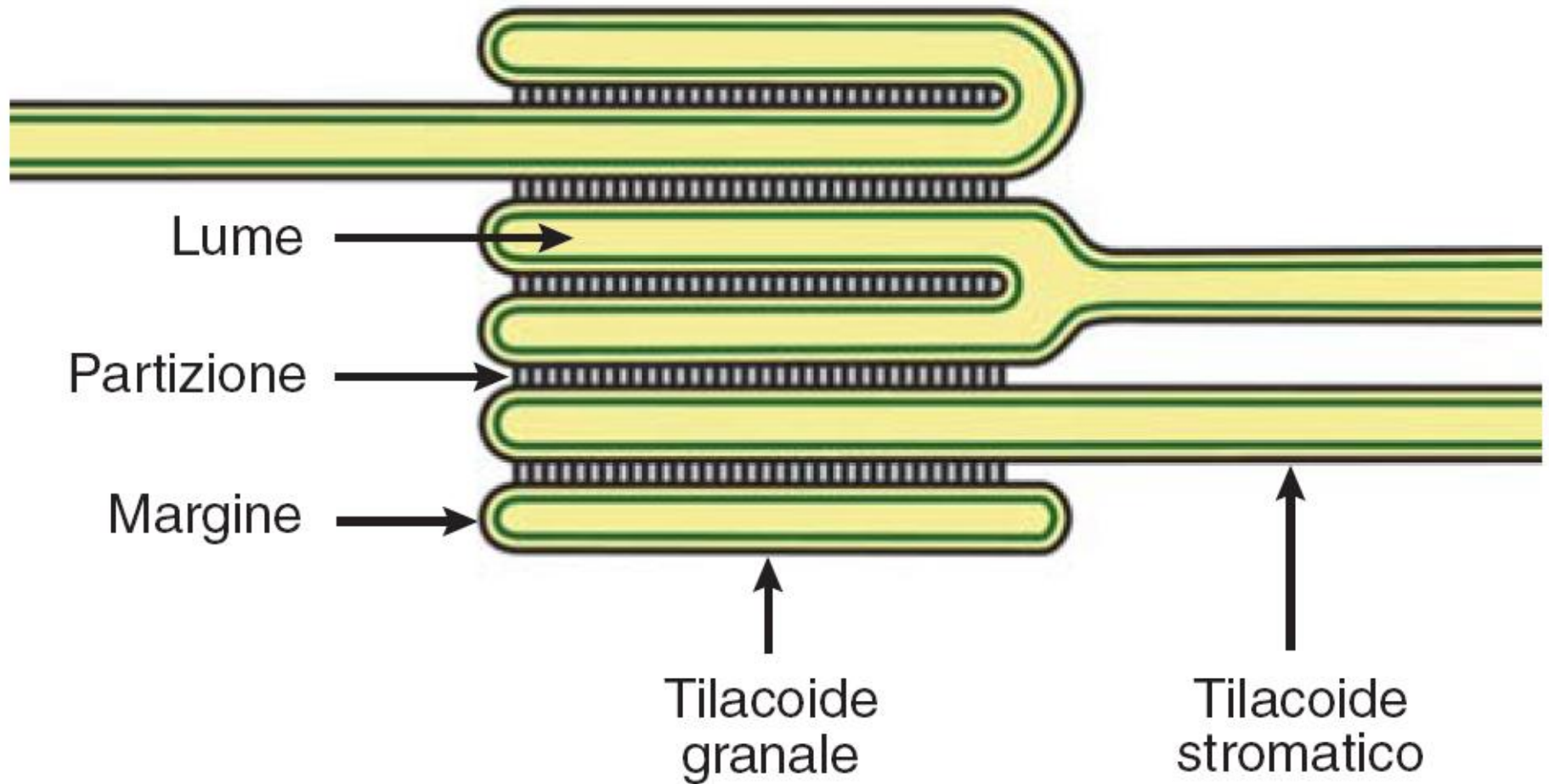
# I CLOROPLASTI



# I CLOROPLASTI



# I CLOROPLASTI

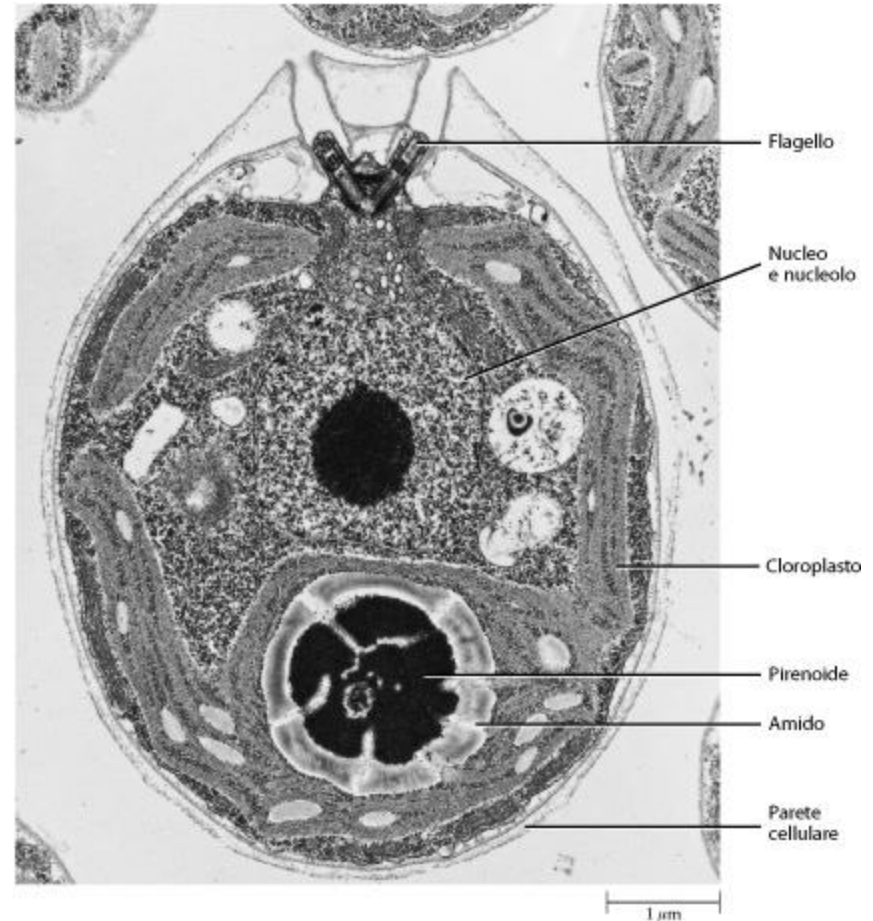


- Diversamente dalle membrane della maggior parte delle cellule eucariotiche, quelle dei cloroplasti sono povere in fosfolipidi e ricche in galattolipidi, inoltre presentano uno strato di peptidoglicani tra le due membrane (dimostrazione dell'origine dai cianobatteri).
- Nelle membrane tilacoidali si trovano 4 principali proteine o complessi proteina-pigmenti coinvolti nelle reazioni alla luce durante la fotosintesi: fotosistema I (nei tilacoidi a contatto con lo stroma) e II (nei tilacoidi non a contatto con lo stroma), i citocromi b6/f e ATP sintasi. Anche lo stroma è ricco di proteine, oltre che di granuli d'amido e goccioline lipidiche



# I CLOROPLASTI

Nelle alghe si passa da **un singolo grande plastidio** detto *cromatoforo* (nelle forme più primitive) a **numerosi piccoli cloroplasti** (nelle forme più evolute)

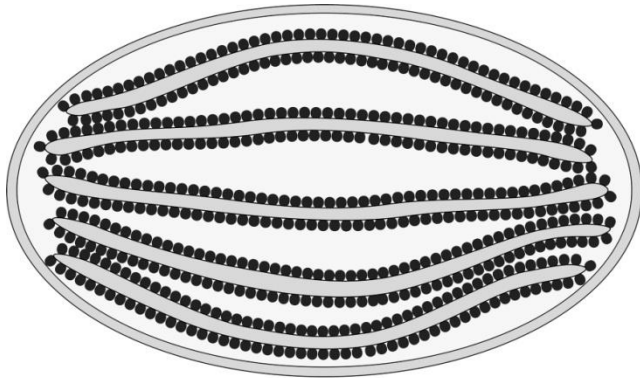


*Chlamydomonas*

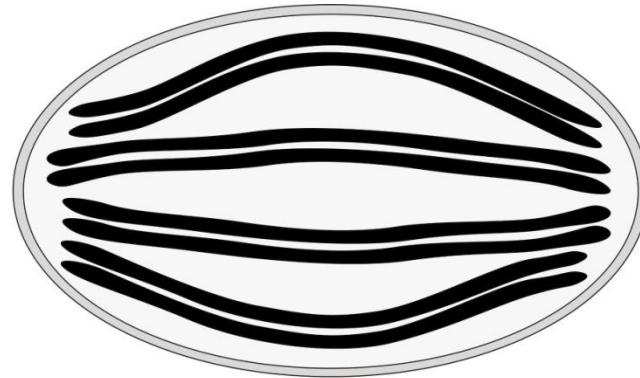
# I CLOROPLASTI

Le ficobiline sono pigmenti idrosolubili di colore rosso o azzurro, presenti nei cianobatteri e nei cloroplasti di alcune alghe (rodofite e criptomonadi). Questi pigmenti sono coniugati con proteine, **ficobiliproteine** e formano dei granuli situati sulla superficie esterna dei tilacoidi ( **ficobilisomi**).

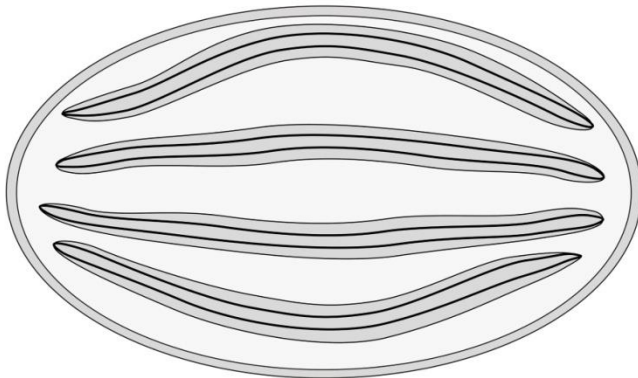
Rodophyta



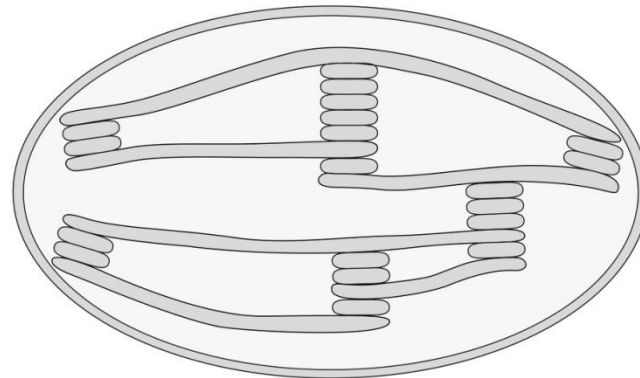
Cryptophyta



Stramenophyta

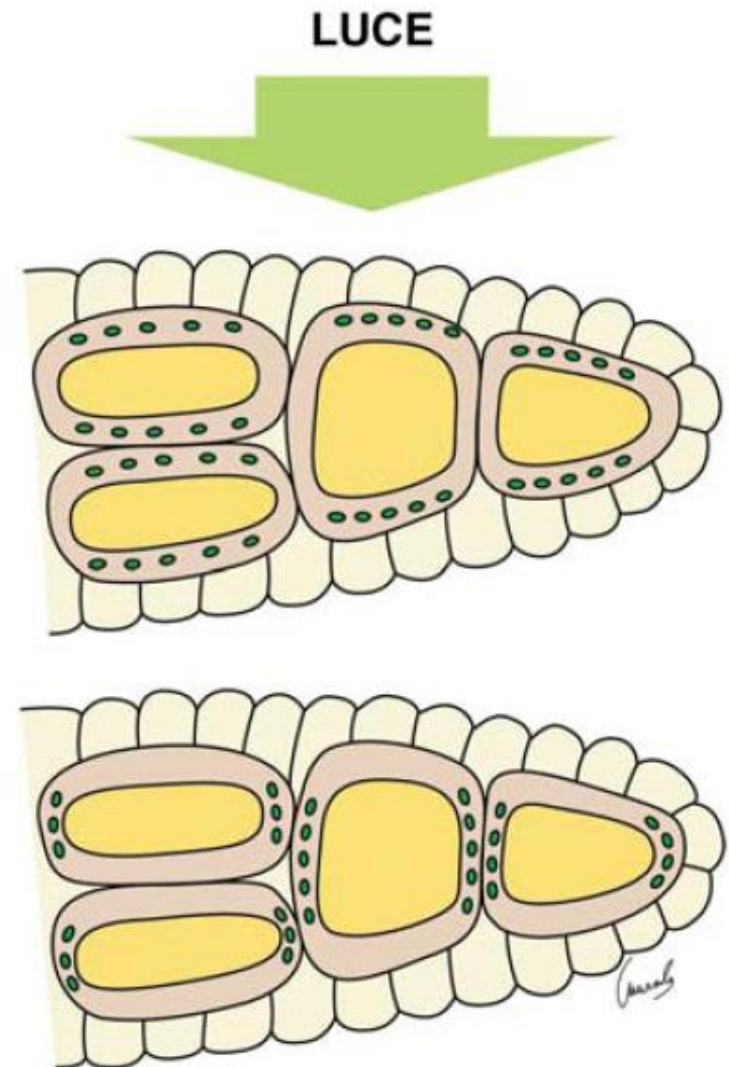


Chlorophyta



# I CLOROPLASTI

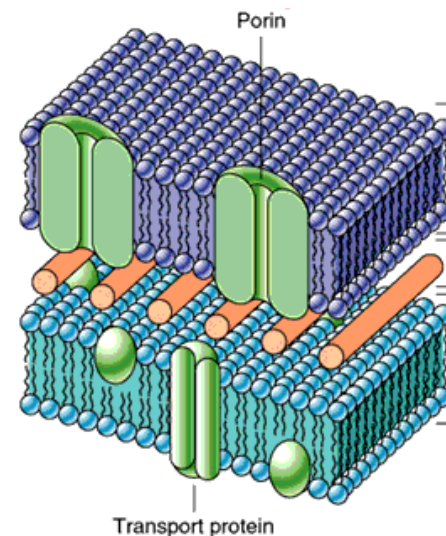
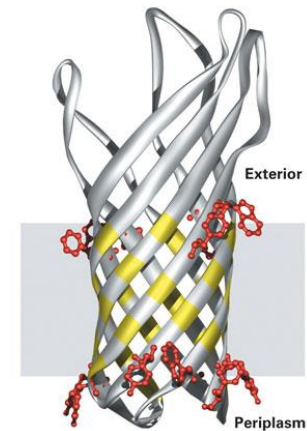
Nelle piante si è affermata la strategia “**tanti piccoli cloroplasti**”



# I CLOROPLASTI

La membrana esterna del cloroplasto è permeabile a molecole di ridotte dimensioni (<10 kDa) grazie alla presenza di speciali proteine, le **porine** che formano dei canali.

La membrana interna è molto selettiva, permeabile solo a molecole neutre: gli scambi di metaboliti e ioni avvengono attraverso specifiche proteine trasportatrici.



# I CLOROPLASTI

## INTERAZIONI PLASTOMA-GENOMA

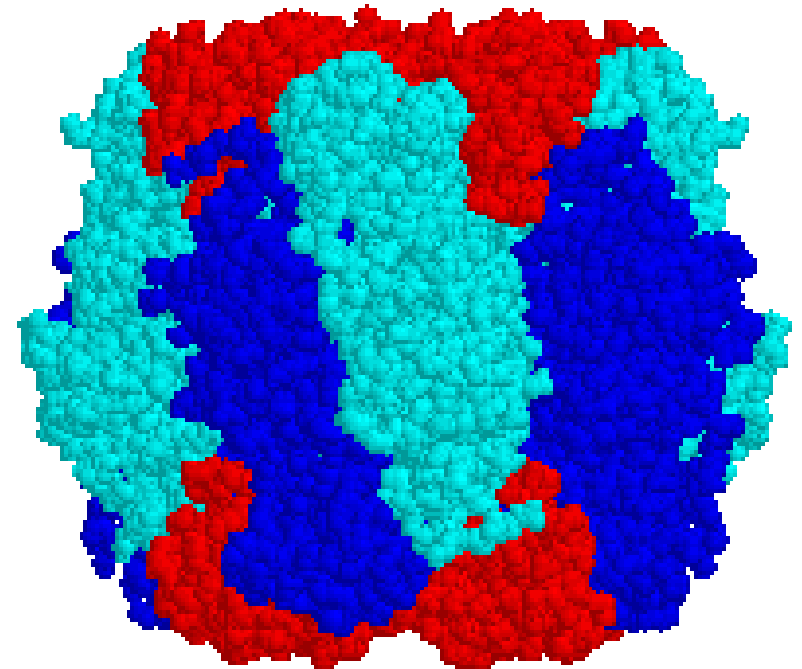
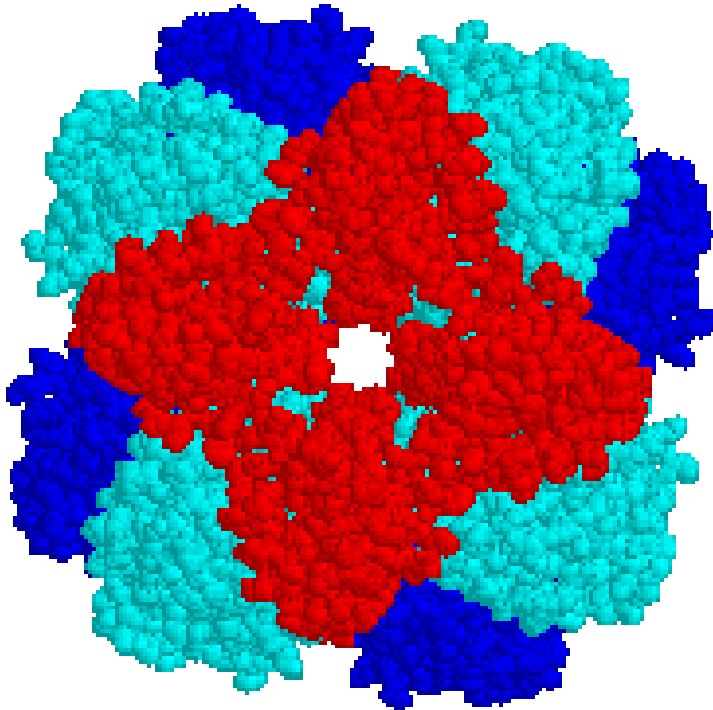
Il DNA plastidiale contiene un numero di geni sufficiente per la sintesi di 125 proteine (le proteine codificate dai geni nucleari sono decine di migliaia)

Molte delle proteine presenti nei cloroplasti sono codificate da geni nucleari, sintetizzate nel citoplasma e poi importate nel cloroplasto

Alcune proteine sono costituite da diverse subunità di cui alcune sono codificate da geni nucleari e altre da geni plastidiali

# I CLOROPLASTI

## RUBISCO (ribulosio bisfosfato carbossilasi)



8 subunità piccole codificate nel genoma e sintetizzate nel citoplasma

8 subunità grandi codificate nel plastoma e sintetizzate plastidio

proteina funzionale localizzata nello stroma, l'assemblaggio avviene ad opera delle chaperonine che garantiscono la conformazione attiva dell'enzima

# I CLOROPLASTI

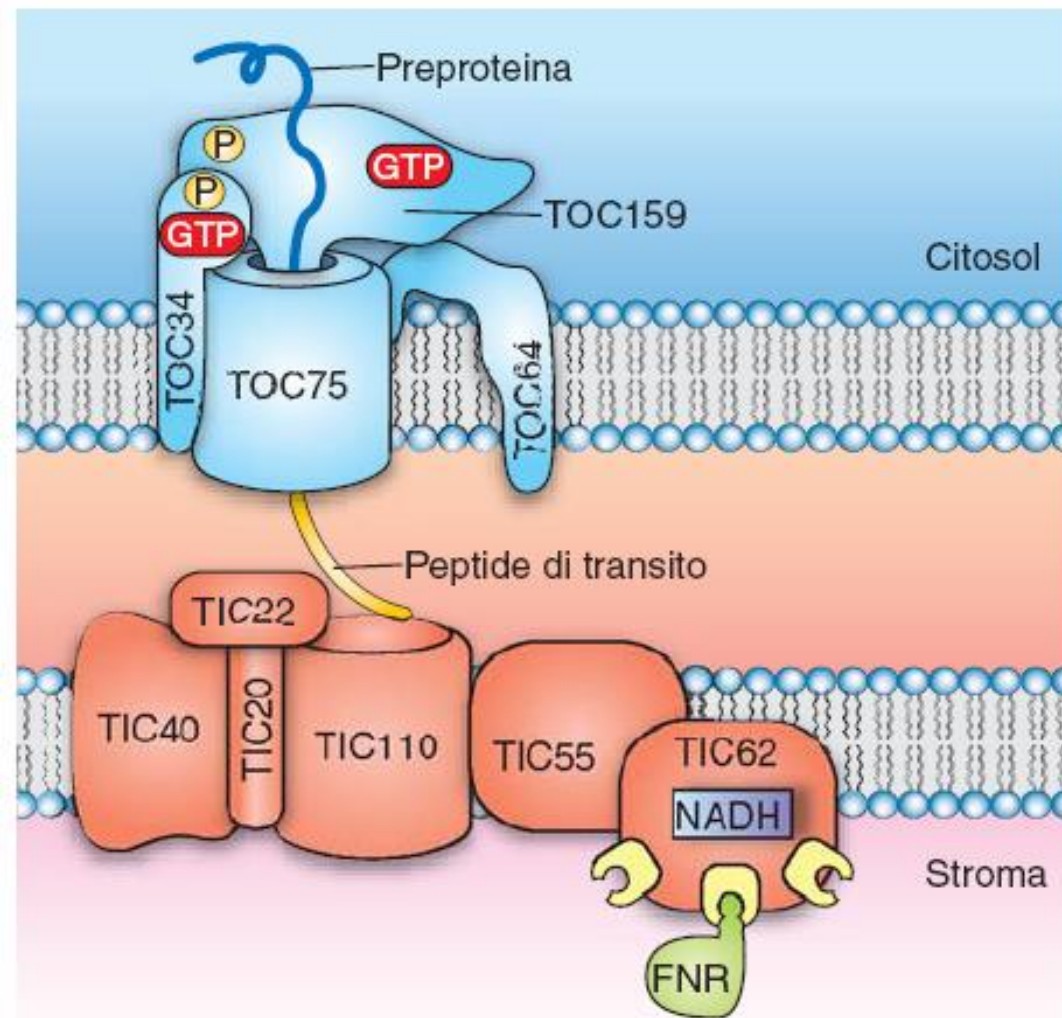
IMPORTO DI PROTEINE DAL CITOPLASMA AL CLOROPLASTO attraverso trasportatori specifici localizzati nell'involucro. Le proteine destinate al cloroplasto portano nella posizione ammino-terminale un piccolo peptide di transito che riconosce i trasportatori sulla membrana del cloroplasto. Il sistema di riconoscimento ed importo è localizzato sull'involucro dei plastidi fotosintetici e non; è costituito da due complessi multiproteici

**TOC-Translocon of Outer Envelope of Chloroplast** (traslocone inserito nell'involucro esterno del cloroplasto)

**TIC-Translocon of Inner Envelope of Chloroplast** (traslocone inserito nell'involucro interno del cloroplasto)

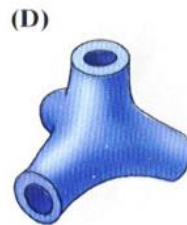
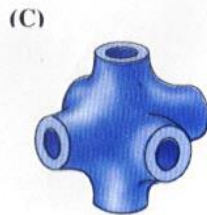
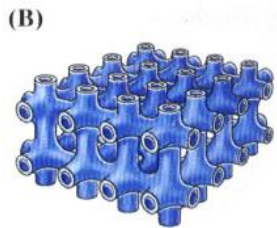
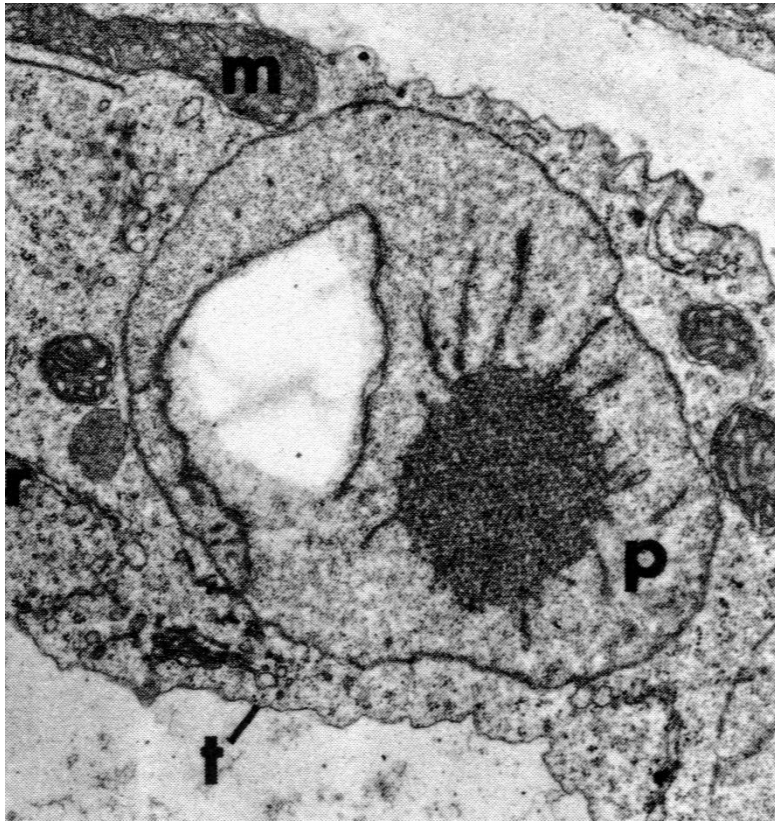
Durante il passaggio il peptide di transito viene eliminato e la proteina matura raggiunge la sua destinazione

Il complesso TOC è costituito dalle proteine Toc159 e Toc34, entrambe GTPasi che controllano il riconoscimento del peptide segnale e, per questo motivo, considerati recettori, e dalla proteina Toc75 che costituisce il canale della membrana esterna. In questo modello di indirizzamento al TOC è possibile anche l'intervento di altre proteine periferiche (Toc64/OEP64). Si ritiene che il passaggio delle proteine attraverso lo spazio intermembrana potrebbe essere facilitato dalle proteine Toc12, Hsp70 e Tic22. Il canale della membrana interna è costituito dalle proteine Tic110, Tic20 e/o Tic21. Si ritiene che la proteina Tic110 coordini le tappe tardive dell'importo reclutando proteine dello stroma con funzione di chaperonine; in particolare, essa potrebbe interagire con Tic40 e Hsp93 a costituire un complesso di importo nello stroma. Al momento del raggiungimento dello stroma il peptide di transito viene rimosso dalla proteina SPP (peptidasi di processamento dello stroma) un enzima monomero che necessita di ioni zinco per avere attività catalitica.





# EZIOPLASTI



In assenza dello stimolo luminoso i proplastidi della foglia si trasformano in **ezioplasti**. Lo stimolo luminoso determina la conversione dell'ezioplasto in cloroplasto. Gli ezioplasti sintetizzano molti lipidi, che sono componenti delle membrane interne dei cloroplasti, mentre è molto ridotta la sintesi delle proteine di membrana. La grande sintesi di lipidi porta alla formazione di un sistema di membrane tubulari molto ramificato, che forma un **corpo paracristallino**, il **corpo prolamellare**. Se la plantula viene esposta alla luce il protoclorofillide si trasforma in clorofilla e i lipidi del corpo prolamellare si disperdono e vanno a formare le membrane tilacoidali e l'ezioplasto si trasforma in cloroplasto. Il processo è definito **fotoconversione** e si compie in tempi relativamente brevi (in genere nell'arco di un paio giorni).



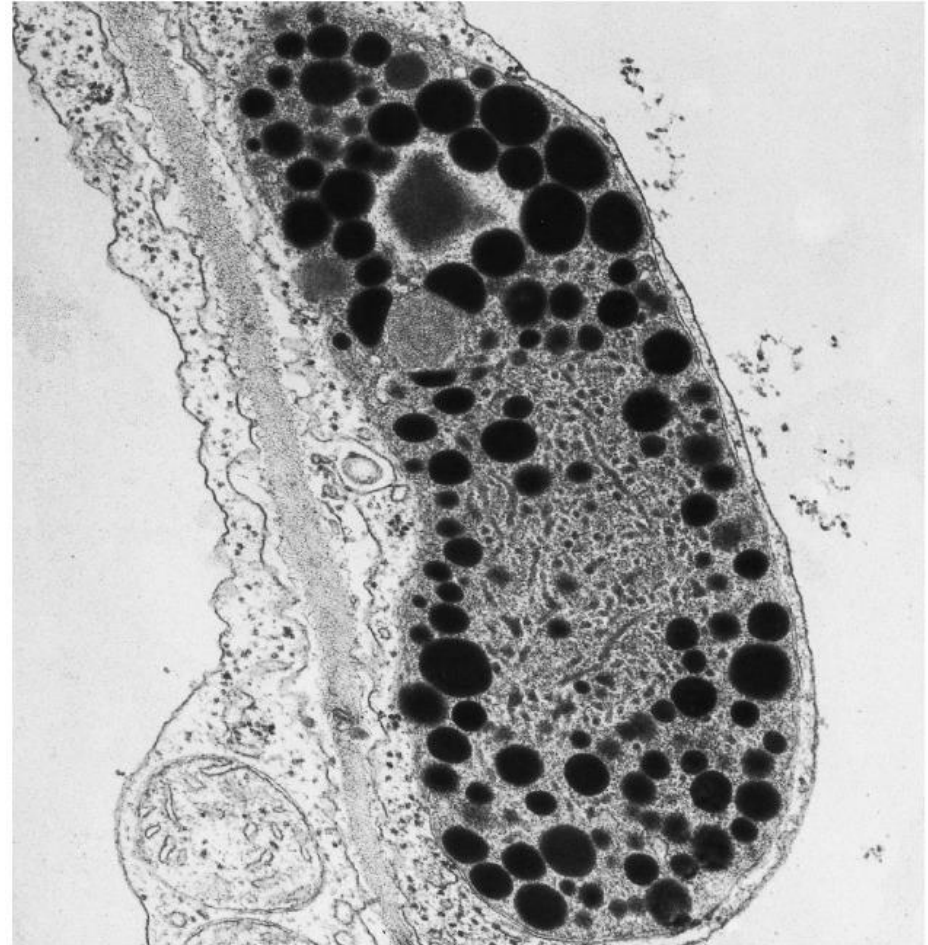
# I CROMOPLASTI



# I CROMOPLASTI

Possono avere membrane interne ma mancano di un vero e proprio sistema tilacoidale. La conversione cloroplasto-cromoplasto comporta la degradazione delle clorofille. Accumulano pigmenti carotenoidi:

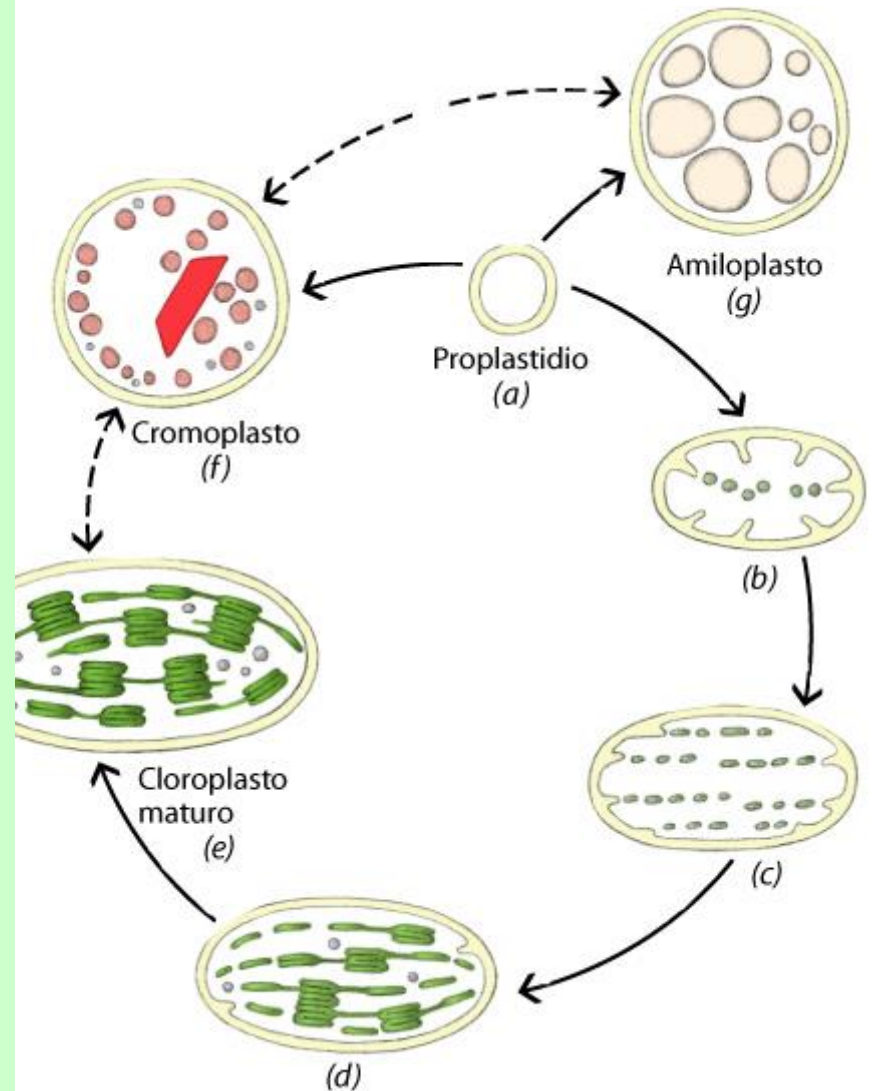
- in goccioline lipidiche giallo arancio (plastoglobuli)
- in cristalli
- legati a membrane interne
- La conversione cloroplasto-cromoplasto dipende da fattori endogeni (ormoni e nutrienti) ed ambientali (fotoperiodo e temperatura)
- Il processo può essere reversibile



0,5  $\mu\text{m}$

# I CROMOPLASTI

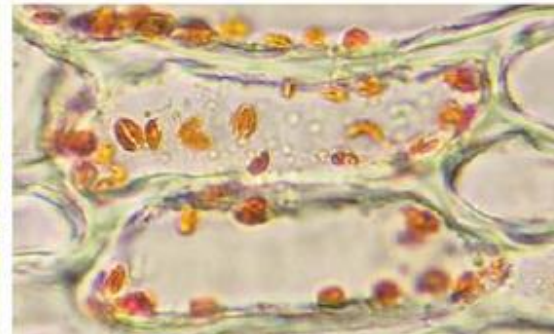
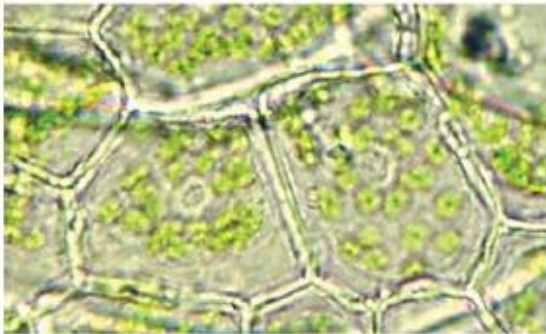
**I cromoplasti** possono derivare da plastidi non fotosintetici (barbabietola e carota) o dai cloroplasti (pomodoro, peperone). La presenza dei cromoplasti è responsabile della colorazione di alcuni fiori (ranuncolo), frutti (pomodoro) e radici (carota). Nella conversione da cloroplasto a cromoplasto, uno dei maggiori cambiamenti è il rimodellamento del sistema delle membrane interne. Il disassemblaggio dei tilacoidi è associato con la sintesi di nuove membrane nelle quali si formano le strutture che accumulano i carotenoidi. Queste nuove membrane non derivano dai tilacoidi ma da vescicole generate dalla membrana interna dell'involucro. Durante la transizione cloroplasto-cromoplasto si assiste ad un incremento di plastoglobuli. Ci sono evidenze sperimentali che le proteine plastoglobuline partecipino al sequestro dei carotenoidi.



# I CROMOPLASTI



L'analisi proteomica, effettuata su peperone, ha dimostrato la presenza di alcune proteine coinvolte nella sintesi dei carotenoidi quali  $\zeta$ -carotene desaturasi, licopene  $\beta$ -ciclasti e 2  $\beta$ -carotene idrossilasi. Il tasso di divisione dei cromoplasti è scarso o assente ed infatti solo poche componenti del sistema deputato alla divisione è stato riscontrato nel proteoma del cromoplasto. Nel differenziamento e sviluppo dei cromoplasti gioca ruolo chiave il gene nucleare *OR(ORANGE)*.



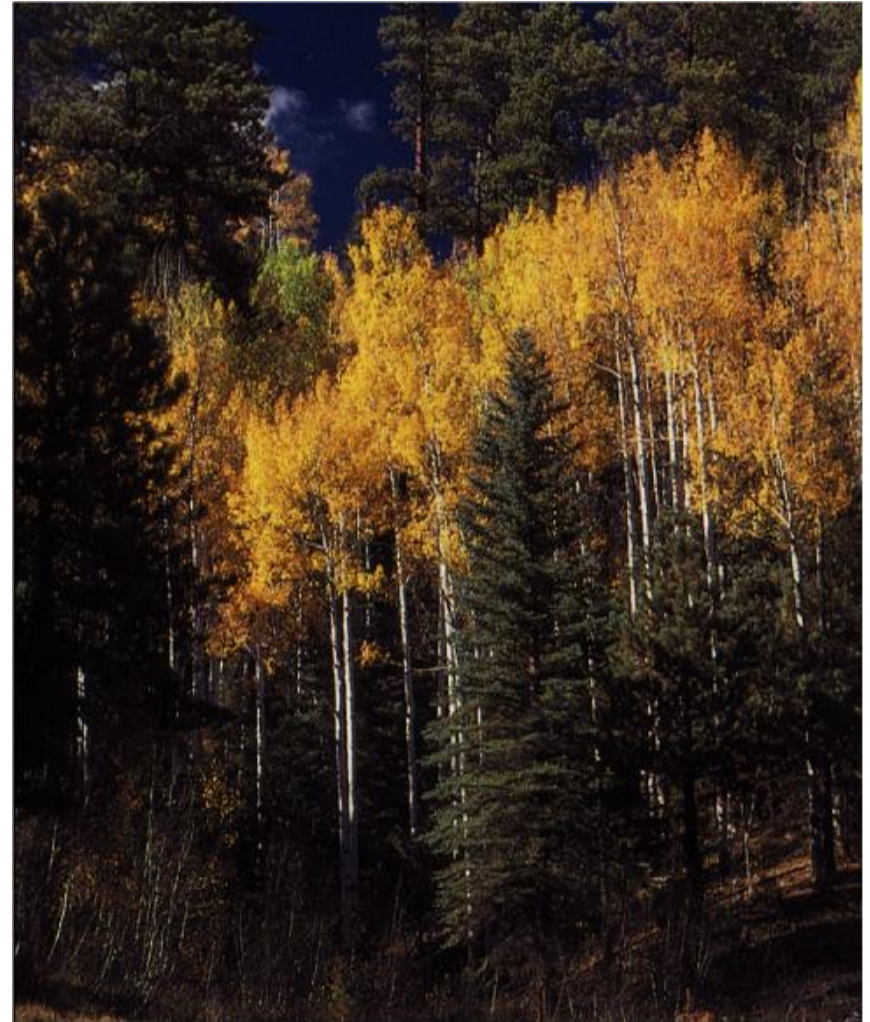
Sebbene non direttamente coinvolto nella biosintesi dei carotenoidi, ne causa l'accumulo nel plastidio, contribuendo alla conversione in cromoplasto.

I cromoplasti possono ridifferenziarsi in cloroplasti. La luce è probabilmente il fattore più importante del reinverdimento, via fitocromo, tuttavia anche fattori nutrizionali sono coinvolti. Alte temperature, fertilizzazione azotata e gibberelline stimolano il reinverdimento delle arance e delle clementine (varietà di agrumi che deriva dall'ibridazione tra mandarino ed arancia). Ancora sono scarse le informazioni sul meccanismo molecolare, ma evidenze sperimentali suggeriscono che l'acido gibberellico stimoli il reinverdimento e riduca l'espressione dei geni biosintetici dei carotenoidi, come fitoene sintasi e desaturasi e  $\beta$ -carotene idrossilasi.



# I GERONTOPLASTI

Nelle foglie senescenti si osservano plastidi che, in seguito a processi degradativi (demolizione delle clorofille e del sistema interno dei tilacoidi e **accumulo di carotenoidi** in plastoglobuli), assumono un aspetto simile a quello dei cromoplasti. Tali organelli denominati **gerontoplasti**, rappresentano uno stadio degenerativo irreversibile dei cloroplasti e non vanno confusi con i veri cromoplasti (nei gerontoplasti non si realizza la sintesi *ex novo* di carotenoidi). Diversi fattori influenzano i colori delle foglie in autunno, come i cambiamenti del pH vacuolare e l'attivazione delle vie biosintetiche degli **antociani**.





# LEUCOPLASTI





# I LEUCOPLASTI

È una vasta famiglia di plastidi caratterizzati dall'assenza di pigmenti (*leukòs* = bianco)

Sono specializzati nella sintesi e/o nell'accumulo di sostanze di riserva.

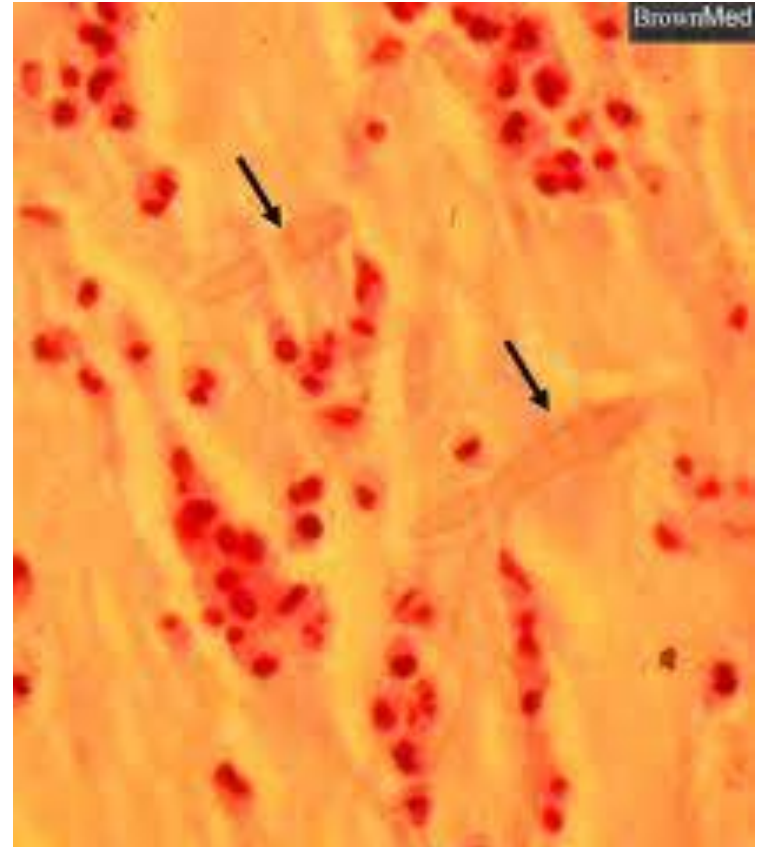
Sono classificati in base al tipo di sostanze prodotte e/o accumulate:

**elaioplasti** (si distinguono dagli sferosomi (o corpi oleiferi) che presentano una sola membrana esterna e derivano dal reticolo endoplasmatico)

**proteinoplasti** (immagazzinano proteine sottoforma di corpi cristallini ed è possibile osservarli, nei semi ed in alcune radici)

**amiloplasti** (sono privi del sistema di membrane interne ed accumulano carboidrati sottoforma di amido secondario)

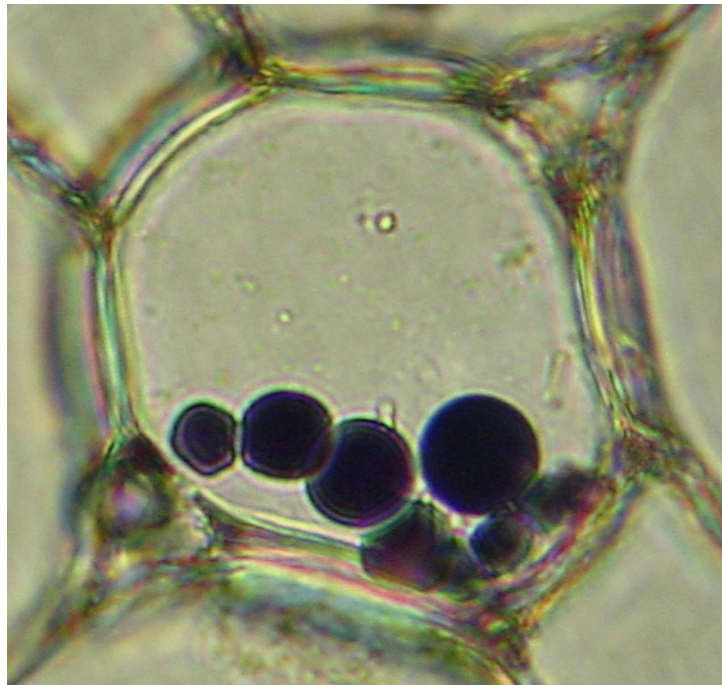
Altro esempio di proteine accumulate nei proteinoplasti sono le **proteine P delle cellule** del floema. Gli elementi cribrosi sono senza nucleo e perdono il vacuolo centrale, il citoplasma è molto ridotto e occupa la periferia della cellula. Nel citoplasma sono presenti inclusioni proteiche chiamate “P-protein crystalloids” queste sembrano svolgere un ruolo di difesa occludendo i fori degli elementi cribrosi danneggiati per un attacco patogeno (batterico, fungino e virale) o di insetti.



# GLI AMILOPLASTI

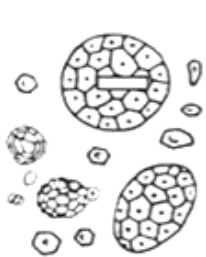
Sono in grado di polimerizzare il glucosio ad amido, ma non di sintetizzare carboidrati

Sono particolarmente abbondanti nei tessuti e negli organi specializzati per l'accumulo a lungo termine dei nutrienti

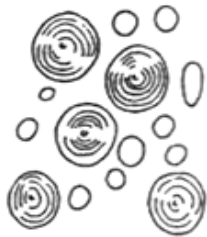


# GLI AMIPLASTI

Gli amiloplasti maturi, detti **granuli di amido**, assumono forme e dimensioni caratteristiche, che dipendono dalla deposizione di strati di amido intorno ad un centro di formazione definito **ilo**. La morfologia degli amiloplasti è un importante carattere diagnostico per i vegetali di interesse commerciale



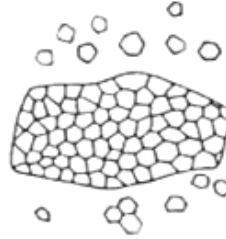
Avena



Frumento



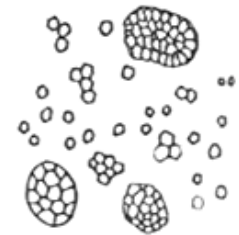
Mais



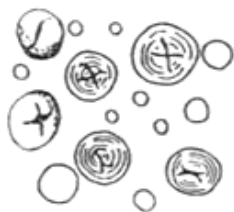
Grano saraceno



Orzo



Riso



Segale



Fagiolo



Lenticchia



Pisello



Soia



Patata



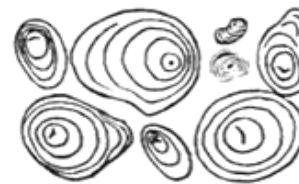
Banana



Curcuma



Manioca



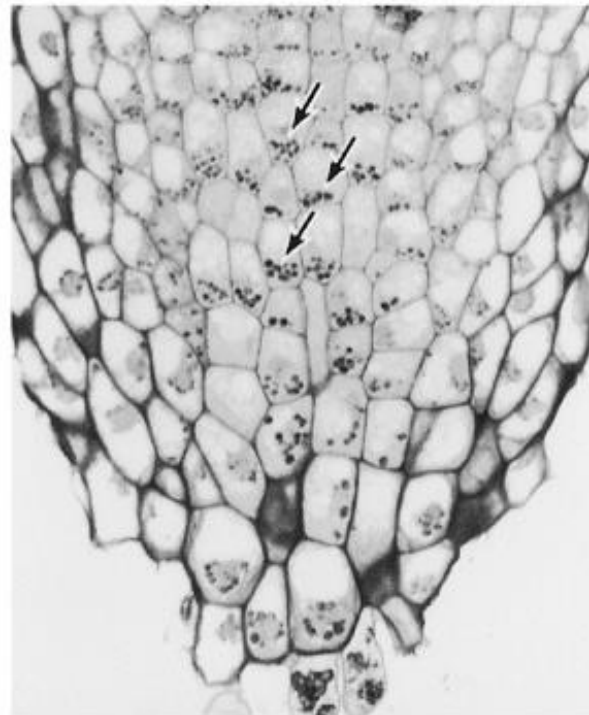
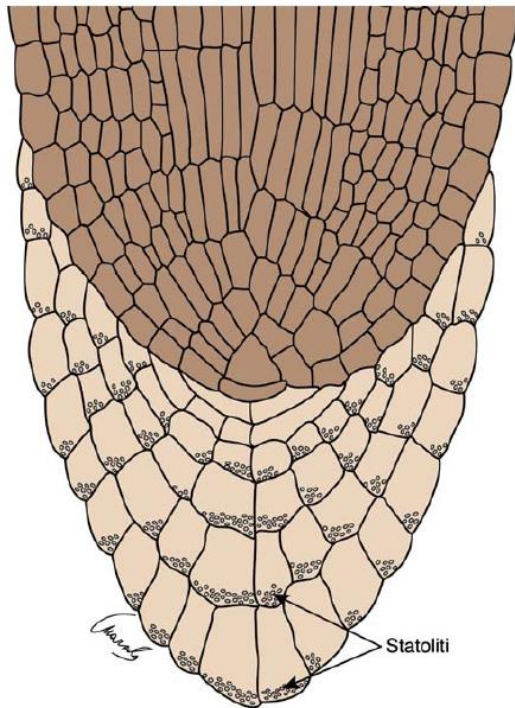
Maranta



Batata

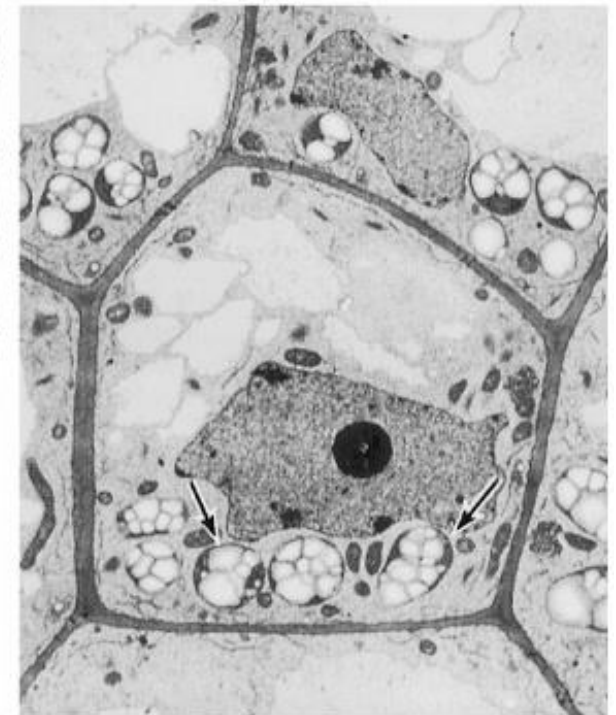
# GLI AMILOPLASTI

Nelle cellule della columella della cuffia radicale, gli amiloplasti funzionano come **statoliti**, cioè sono coinvolti nella percezione dello stimolo gravitropico



(a)

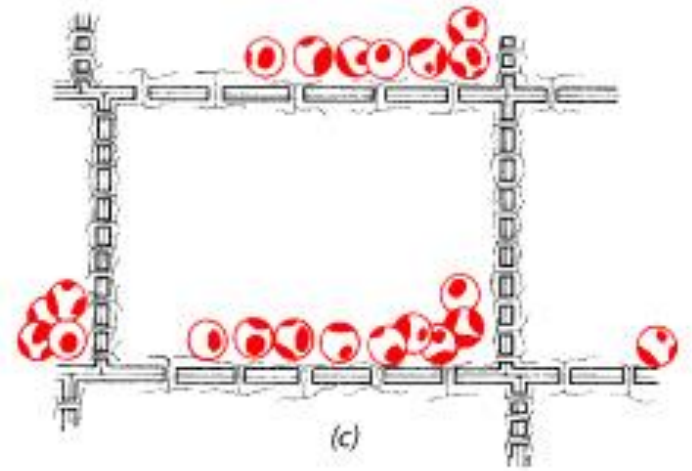
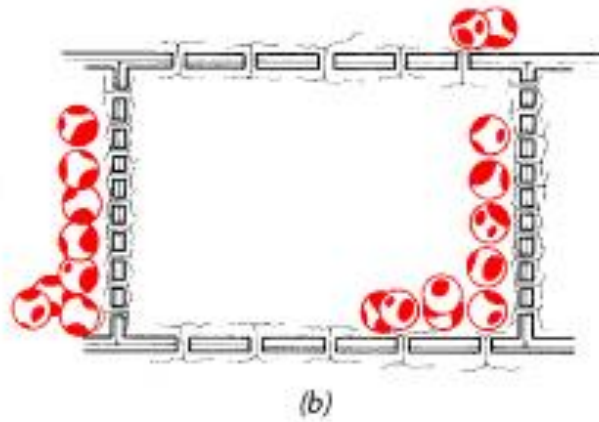
100  $\mu\text{m}$



(b)

5  $\mu\text{m}$

# GLI AMILOPLASTI



Statoliti e percezione della gravità