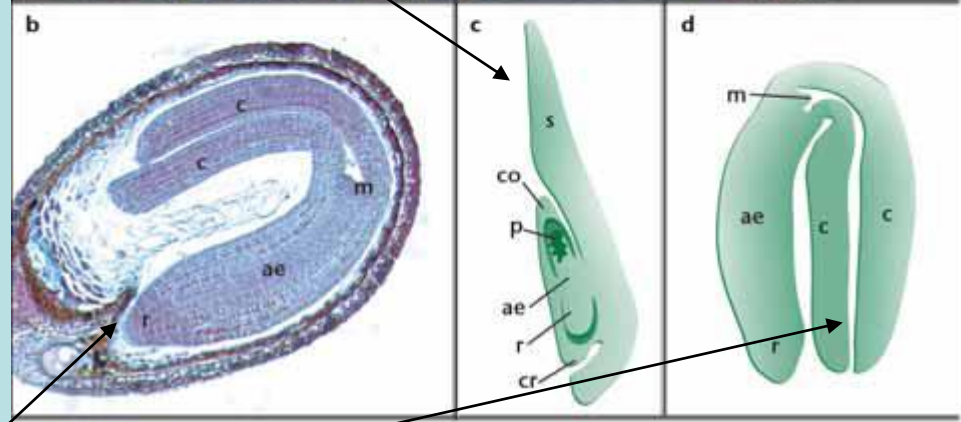


Embrione di monocotiledone



Embrione di dicotiledone



Dal Libro di testo: Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdiSES

L'accrescimento dell'embrione e la deposizione delle riserve si arrestano quando il seme comincia a seccare.

Disidratazione del seme:

nell'ovulo (80-90% di acqua)

nel seme secco (5-15% di acqua)

Quiescenza: embrione a riposo, enzimi inattivi, sintesi proteica inattivata respirazione molto bassa.

Quando dura? Da poche settimane a migliaia di anni!!

In una leguminosa - specie di lupino artico - il periodo della quiescenza è stimato in circa 1500 anni!!

Il successo del seme è dovuto a:

- ❖ Presenza di sostanze nutritive sufficienti a sostenere la crescita dell'embrione fino a renderlo pianta autosufficiente;
- ❖ Metabolismo estremamente ridotto, per far sì che le sostanze di riserva non vengano consumate nell'intervallo di tempo fra il distacco del seme dalla pianta madre e la germinazione;
- ❖ Capacità di resistere senza riportare danni a situazioni ambientali avverse e potenzialmente dannose prima della germinazione;
- ❖ Meccanismi di percezione e valutazione dei vari parametri ambientali e capacità di reazione a quelli favorevoli con la ripresa della crescita e sviluppo.

FASI DI SVILUPPO DEL SEME

- **Embriogenesi** vera e propria, fase di divisioni cellulari dello zigote che si conclude con la formazione dell'embrione, in questa fase aumenta il contenuto di acqua e di sostanze organiche.
- accumulo di riserve, non si verificano divisioni cellulari, ma le cellule subiscono un forte aumento di volume; fase di maturazione.
- Fase di disidratazione, caratterizzata da una forte perdita di acqua; fase di disidratazione.

L'embrione è il giovane sporofito (la nuova pianta)

L'embrione è un complesso multicellulare che deriva dallo zigote, che nelle prime fasi di sviluppo è contenuto all'interno di un tessuto parentale e che dipende nutrizionalmente dall'organismo parentale.

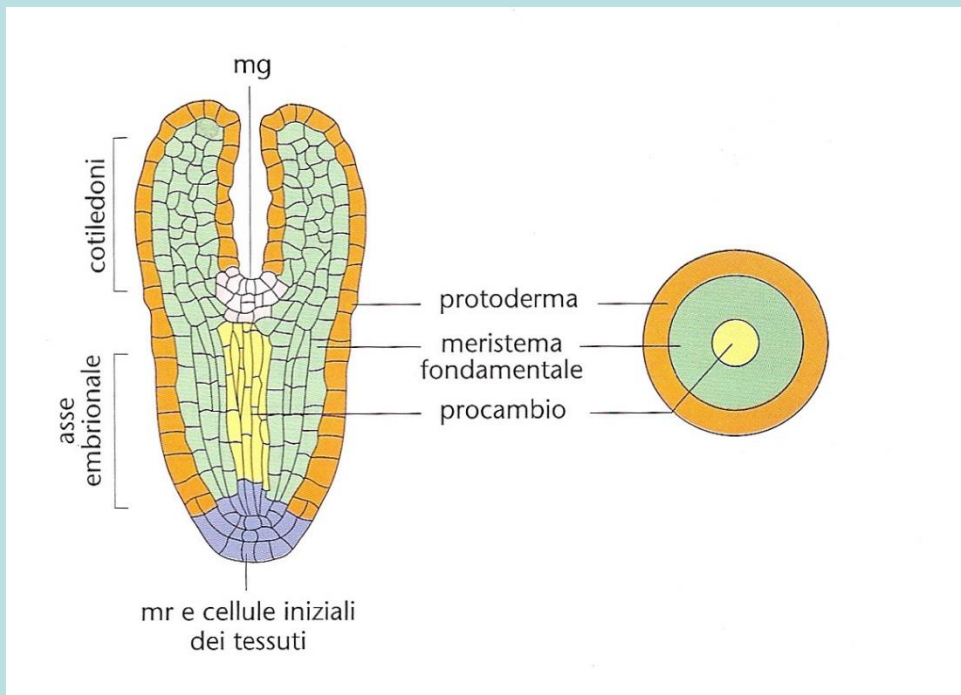
Nell'embrione viene definito il piano di organizzazione complessiva del corpo.

Durante l'embriogenesi si formano i cotiledoni (foglie embrionali, modificate che in molti casi devono sostenere le prime fasi di sviluppo della pianta), si definisce l'apice del germoglio e l'apice radicale, nonché i sistemi tissutali che caratterizzeranno il corpo primario della pianta.

Negli animali durante l'embriogenesi vengono definiti gli assi di polarità (asse cefalo-caudale, asse dorso-ventrale e asse destra-sinistra) che rappresentano le caratteristiche basilari del piano del corpo, e vengono organizzati tutti o la maggior parte degli organi e sistemi di organi.

Anche nei vegetali, durante l'embriogenesi, si definisce il piano basilare di crescita della pianta, con l'abbozzo solo di alcuni organi della crescita vegetativa e la definizione solo di alcuni sistemi tissutali, gli altri organi e sistemi tissutali si formano solo durante la crescita della pianta (**fase post-embriionale**).

Dal punto di vista morfologico la struttura dell'embrione può essere considerata come il risultato della sovrapposizione di due modelli di sviluppo, uno lungo l'asse longitudinale (apicale-basale, **pattern longitudinale**) e l'altro lungo l'asse radiale (**pattern radiale**).



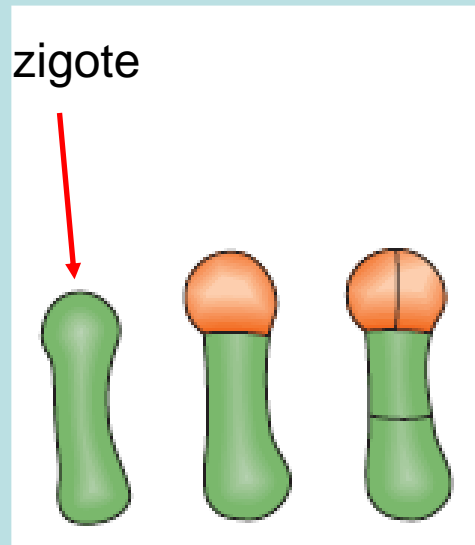
Il pattern radiale è costituito dai tessuti della crescita primaria

Dal Libro di testo:
Elementi di Biologia
dello Sviluppo delle
Piante, ed. EdiSES

La cellula uovo non fecondata, nella maggior parte delle specie, è già fortemente **polarizzata**, con un nucleo di grosse dimensioni e nucleoli evidenti, generalmente localizzato all'estremità calazale e la restante parte della cellula occupata da un grosso vacuolo, alternativamente il vacuolo può essere centrale e circondato da vacuoli più piccoli.

Avvenuta la fecondazione, lo zigote si allunga ulteriormente lungo l'asse micropilo-calazale.

Le fasi precoci dell'embriogenesi definiscono quindi il piano generale dell'organizzazione della pianta.

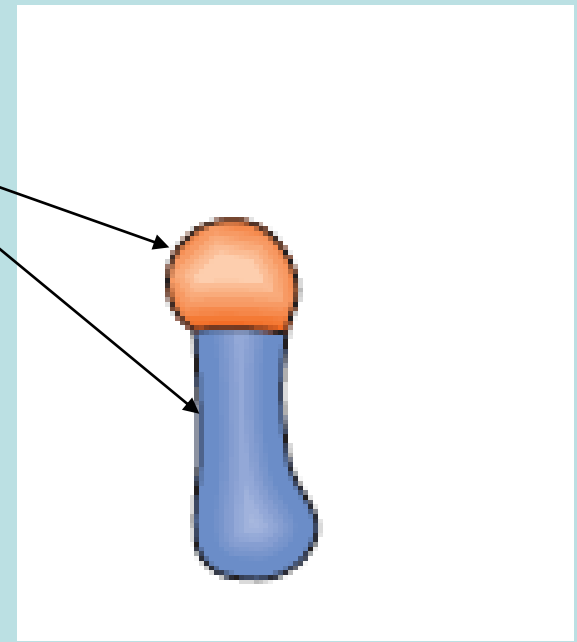


Stadi di sviluppo embrionale

- **Proembrione (bicellulare)**
- **Stadio globulare (sferico)** (divisioni cellula apicale dello zigote asimmetrico)
- **Stadio cordato o stadio di cuore** (cotiledoni, simmetria bilaterale)
- **Stadio a torpedine**(espansione delle cellule, sviluppo dei cotiledoni)
- **Stadio cotiledonare o di maturazione** (perdita di acqua, tolleranza alla disidratazione)
- **Nello stadio cordato, l'embrione acquista la forma allungata che la pianta conserverà per tutta la vita.**

Nello stadio a torpedine si evidenziano i due poli opposti di sviluppo (apice del germoglio ed apice radicale).

La prima divisione nucleare dello zigote è quasi sempre **TRASVERSALE** ed **asimmetrica** e genera una piccola cellula apicale ed una più grossa cellula basale. La cellula apicale darà origine alla maggior parte dell'embrione vero e proprio, la cellula basale darà origine al **sospensore**, ed all'**ipofisi**.



In altre specie, tuttavia, il destino di queste due cellule può essere molto diverso.

La polarità assiale: dallo zigote al proembrione bicellulare

Lo zigote si espande e diventa polarizzato. La parte apicale è con citoplasma denso

La parte basale contiene il vacuolo centrale

Prima divisione: **asimmetrica** perpendicolarmente all'asse principale dello zigote

Cellula apicale: forma tutte le strutture dell'embrione;

Cellula basale: divisioni orizzontali; perpendicolari all'asse principale; si forma un filamento da 6 a 9 cellule (sospensore: extraembrionale). La prima di queste cellule formerà invece l'ipofisi che è parte dell'embrione.

Il sospensore connette l'embrione al sistema vascolare della pianta madre

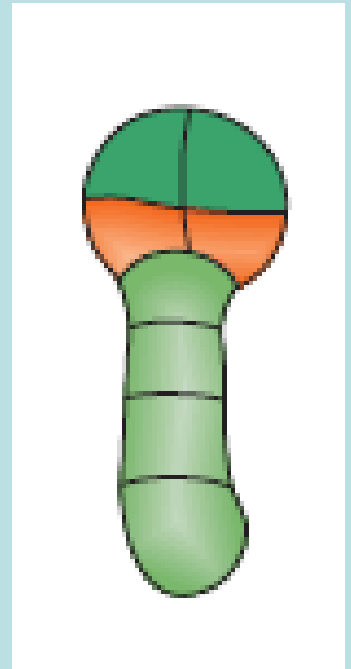
SOSPENSORE

Struttura alla base dell'embrione che spinge l'embrione stesso nel tessuto ricco di sostanze di riserva. Nelle fasi successive di sviluppo va incontro a PCD

La cellula basale derivata dalla prima divisione dello zigote si divide ancora trasversalmente formando una fila di 7-9 cellule.

La cellula apicale subisce due divisioni longitudinali rispetto all'asse micropilo-calazale dell'ovulo dando origine ad un embrione a 4 cellule allungate.

Le 4 cellule si dividono trasversalmente originando un embrione ad 8 cellule chiamato ottante.



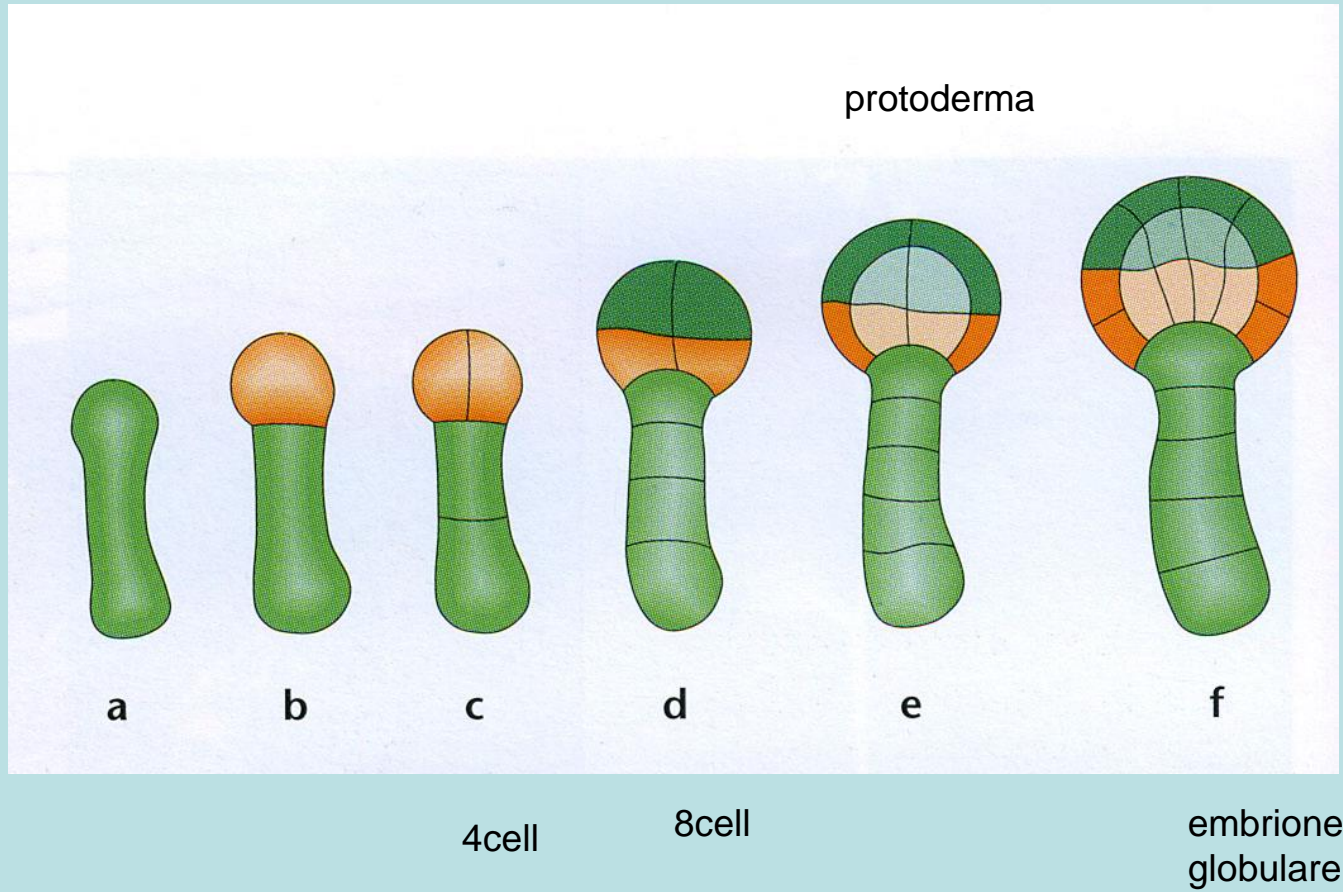
Le cellule dell'ottante si dividono tutte secondo un piano **parallelo** alla superficie dell'embrione (divisioni pericline) dando origine a 8 cellule più esterne ed una massa (8 cellule) interna.

Questa divisione è molto importante perché determina la formazione del primo tessuto meristematico, il **protoderma**.

Le successive divisioni, quasi tutte perpendicolari alla superficie dell'embrione (anticline) generano l'embrione globulare.

In questa fase di sviluppo inizia a definirsi il pattern radiale.

Stadi di sviluppo precoci dell'embrione di Arabidopsis



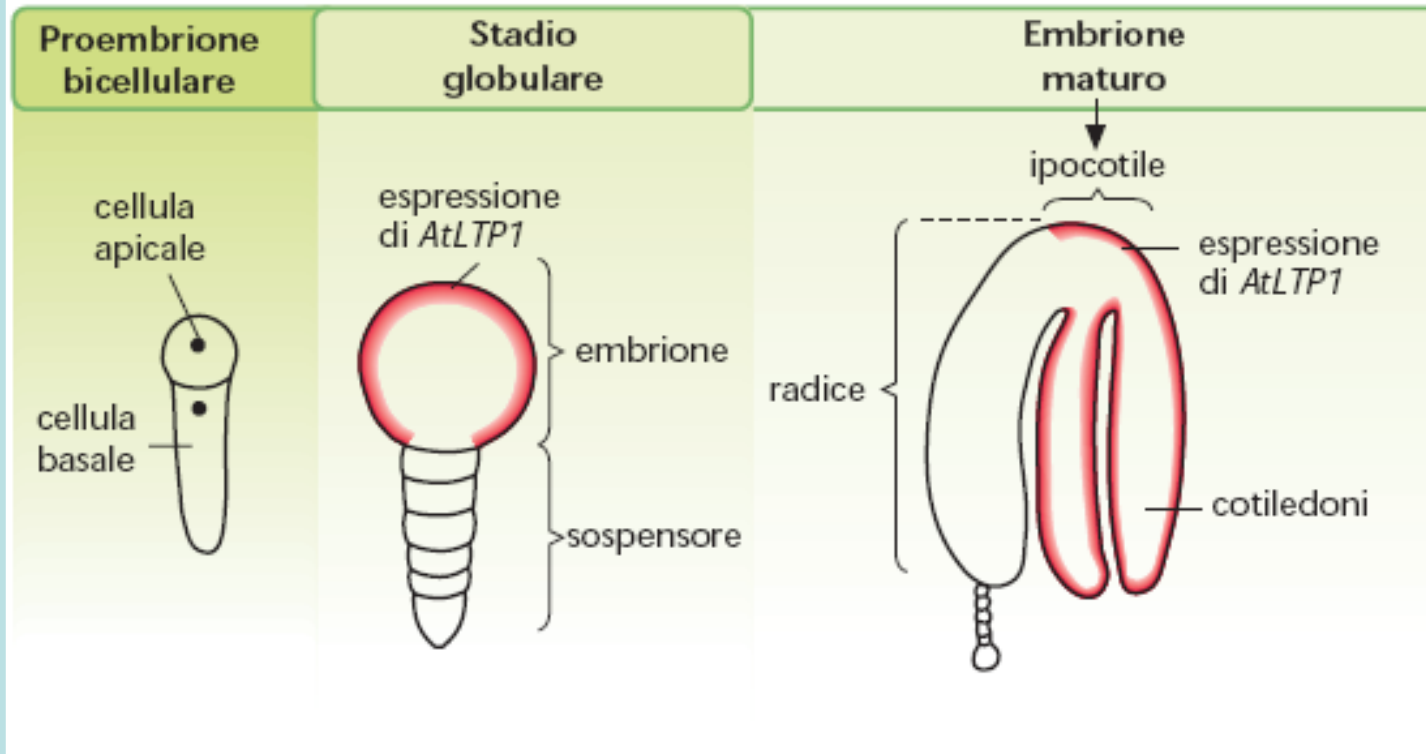
Dal Libro di testo: Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdiSES

Enzimi sintetizzati a livello della parete probabilmente sono coinvolti nel rilascio di molecole attive nello sviluppo.

Dato che le cellule figlie ereditano parte della parete della cellula madre è stato ipotizzato che la composizione della parete possa essere implicata nell'informazione ereditata per discendenza.

Alcuni componenti di parete possono essere marcatori di polarità e partecipare ad elaborare e mantenere la polarità dell'embrione.

Il gene *Lipid Transfer Protein 1* di *Arabidopsis* (*AtLTP1*) si esprime nel protoderma fin dallo stadio globulare, nelle fasi di sviluppo successive, l'espressione di questo gene si restringe a delimitare la regione embrionale che darà origine agli organi aerei (cotiledoni e ipocotile). Il gene *AtLTP1* codifica per una proteina coinvolta nella formazione della cuticola (componente della parete delle cellule epidermiche che le rende idrofobe) necessaria all'epidermide degli organi aerei ma che sarebbe dannosa nell'epidermide radicale.



Dal Libro di testo: Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdiSES

Pattern radiale (definizione dei tessuti del corpo primario)

La polarità radiale porta alla definizione di:

- ❖ **Protoderma** (epidermide)
- ❖ **Meristema fondamentale** (cortex, endodermide)
- ❖ **Procambio** (tessuti vascolari, periciclo)

Formazione del pattern radiale:

Tessuti differenti sono organizzati secondo un pattern riconoscibile in un organo a struttura primaria

Pattern radiale dall'esterno verso il centro

Radici:

Epidermide

Cortex ed endodermide

Cilindro vascolare (periciclo, floema, xilema)

Fusti:

Protoderma

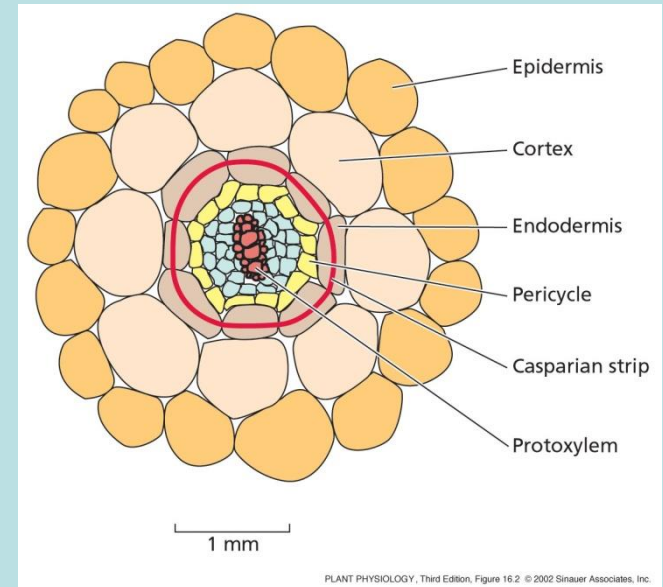
(epidermide)

Meristema fondamentale

(cortex, endodermide)

Procambio

(tessuto vascolare primario, cambio vascolare)



Il pattern radiale si definisce completamente durante lo stadio globulare (circa 64 cellule), divengono riconoscibili, oltre al protoderma, anche il meristema fondamentale e, più internamente, il procambio.

Successivamente nella regione apicale dell'embrione emergono gli abbozzi dei due cotiledoni e l'embrione assume una simmetria bilaterale.

L'embrione si allunga definendo completamente l'asse longitudinale.

Durante lo stadio a cuore diventa distinguibile l'ipocotile o asse embrionale.

Anche il meristema radicale si forma durante lo stadio a cuore mediante divisioni a carico della cellula basale embrionale e dell'ipofisi.

La polarità assiale diventa ben evidente nello stadio a cuore

Tre regioni assiali:

- ❖ Regione apicale: forma i cotiledoni e il meristema apicale
- ❖ Regione mediana: forma l'ipocotile, la radice e la maggior parte del meristema radicale
- ❖ L'ipofisi: forma il resto del meristema radicale

Meccanismi di signalling posizionale guidano l'embriogenesi

Negli animali esiste un pattern riproducibile di divisioni cellulari con programma di divisioni fisso per ogni cellula.

Nelle piante il **destino differenziativo della cellula è determinato dalla sua posizione** nell'embrione

Meccanismo di signalling posizionale (plasmodesmi, morfogeni)

MORFOGENI

Negli animali segnali chimici svolgono un ruolo determinante durante l'embriogenesi

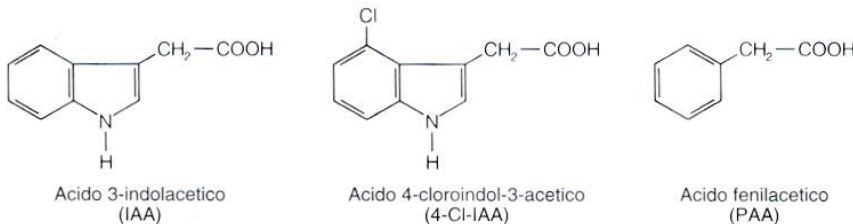
MORFOGENI



Informazione posizionale mediante gradienti di concentrazione

Nelle piante è L'AUXINA

il principale morfogeno durante l'embriogenesi



Auxine naturali

Trasporto di IAA in relazione alla formazione del meristema apicale:

Il meristema apicale del germoglio si forma in una zona con bassa concentrazione di auxina

Nell'embrione vengono espressi i carriers PIN1 (PIN3) PIN4 e PIN7

PIN1; PIN4; PIN7; (PIN3)

Espressi con diversa localizzazione in tempi diversi dello sviluppo dell'embrione.

La sequenza di espressione regolata temporalmente e spazialmente, è responsabile della variazione nella direzione del flusso di IAA durante l'embriogenesi.

In stadi precoci il flusso di IAA è verso l'apice, lontano dal sospensore;

dallo stadio globulare tardivo il flusso è invertito, verso l'ipofisi e la radice in sviluppo.

PIN7, PIN1 i primi geni PIN espressi nell'embrione.

Allo stadio a cuore segue quello a torpedine, caratterizzato dall'allungamento dell'asse embrionale e dei cotiledoni. Durante questo stadio compare il meristema vegetativo apicale, posizionato fra i due cotiledoni. Subito dopo questo meristema diventerà evidente come una struttura a forma di cupola.

Nell'embrione maturo il meristema apicale del germoglio presenta già due piccoli primordi, i cotiledoni.

In *Arabidopsis* e nei semi di piccole dimensioni, successivamente si osserva un ripiegamento dei cotiledoni, si ha così lo stadio cotiledonare.

Come detto uno degli eventi più importanti dell'embriogenesi vegetale è la **definizione del piano generale di sviluppo**, dato dalla **somma** del pattern longitudinale e radiale.

Uno degli approcci più utilizzati per comprendere i meccanismi molecolari alla base di questi processi è l'impiego di **genotipi mutati** con alterazioni nello sviluppo embrionale.

In pratica, per identificare i geni coinvolti nei primi eventi dell'organizzazione embrionale sono stati eseguiti esperimenti di mutagenesi (mutagenesi inserzionale e RNA interference) e selezione di embrioni o plantule (mutante) con alterazione o perdita del pattern radiale o longitudinale.

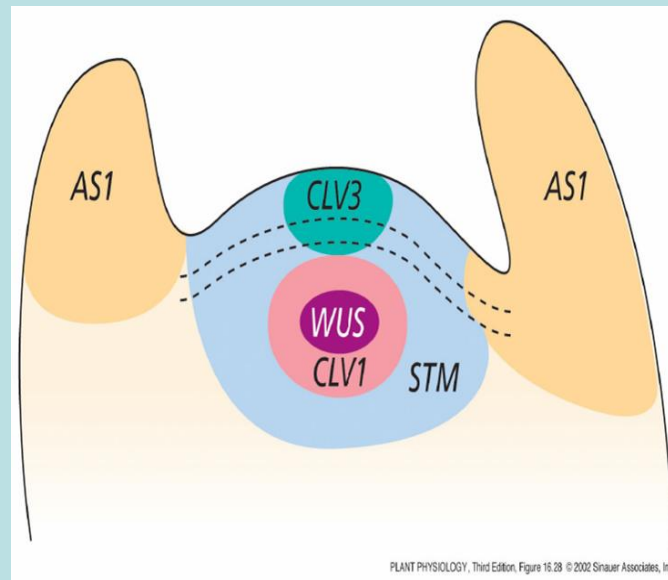
Particolarmente interessante è stato lo studio dei mutanti *shoot meristem less* (*stm*) e *wuschel* (*wus*) che mostrano perdita o forte riduzione dell'apice del germoglio, i mutanti *monopteros* (*mp*) e *auxin resistance6* (*axr6*) che mancano di ipocotile e radice.

Ancora nei mutanti *gnom* (*gn*) e *pin-formed1* (*pin1*) manca completamente la polarità apicale-basale.

Lo studio dei mutanti *stm* e *wus* ha permesso di identificare i geni *STM* e *WUS* come responsabili del differenziamento e del funzionamento dell'apice caulinare ed ha stabilito che sono attivi già a livello embrionale.

Infatti:

il gene *STM* codifica per un **fattore di trascrizione** che si esprime per la prima volta nell'embrione allo stadio globulare in una cellula della zona apicale caulinare e successivamente in un gruppo di cellule posto tra i due futuri cotiledoni. Anche *WUS* codifica per un **fattore di trascrizione** ed è espresso allo stadio a 16 cellule. Il prodotto di quest'ultimo gene è comunque successivamente presente in una zona centrale e più profonda, rispetto a *STM*, del doma vegetativo.



Tuttavia, va precisato, che questi mutanti identificati e studiati durante lo sviluppo embrionale sono stati successivamente considerati mutanti dell'apice vegetativo, la cui organizzazione incomincia proprio nell'embrione.

Il mutante *monopteros* ha difficoltà a sviluppare l'asse longitudinale dell'embrione. Negli embrioni maturi le cellule anziché essere allungate sono isodiametriche, il procambio è ridotto e le cellule derivate dall'ipofisi si dividono in modo anomalo.

Dopo la germinazione le plantule mutate possono avere cotiledoni e apice del germoglio normali, ma questi sono attaccati ad una struttura conica anziché all'ipocotile.

Il gene *MP* codifica per un fattore di trascrizione della famiglia genica **AUXIN RESPONSE FACTORS (ARFs)**.

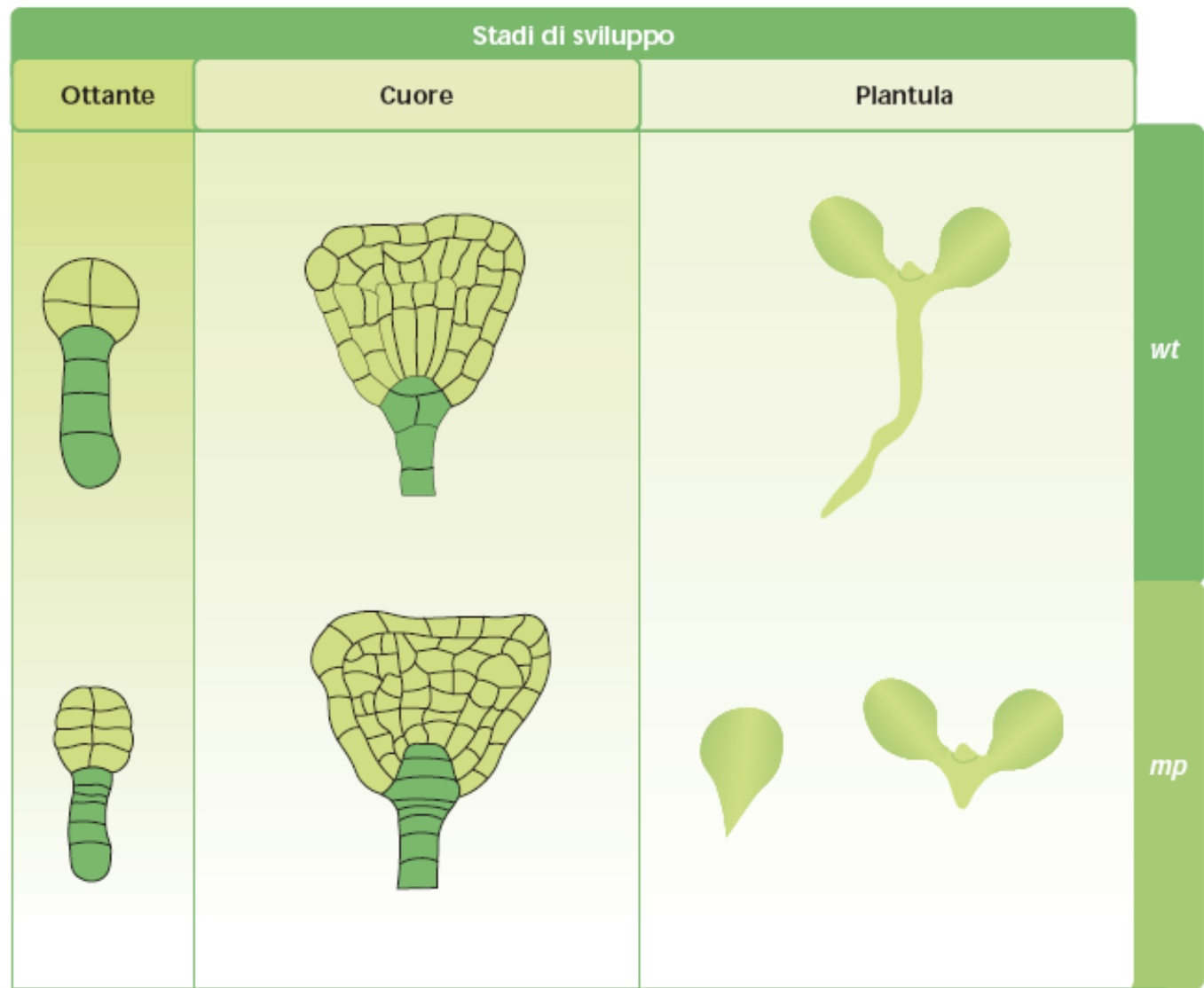


Fig. 2.8 → Il mutante *monopteros*. Stadi di sviluppo (embrioni e plantula) di *Arabidopsis thaliana* tipo selvatica (wt) e del mutante *monopteros*.

Dal Libro di testo: Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdiSES

Lo studio dei mutanti *mp* ha suggerito un forte coinvolgimento dell'auxina nel definire l'asse longitudinale dell'embrione. Come detto *MP* codifica per un fattore di trascrizione appartenente alla famiglia AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF). Questi fattori di trascrizione sono in grado di interagire con piccole sequenze di DNA dette "elementi che rispondono all'auxina" (AuxRE). Tali sequenze sono posizionate nel promotore di geni regolati dall'auxina.

I FT si legano alle sequenze AuxRE e attivano la trascrizione del gene. Tuttavia, il legame ARF-AuxRE avviene solo in presenza di alta concentrazione di auxina.

Il fenotipo del mutante *mp* probabilmente è dovuto alla sua incapacità di attivare i geni bersaglio, anche in presenza di una idonea concentrazione di auxina, di conseguenza le cellule di questi embrioni non sono in grado di rispondere allo stimolo dell'ormone.

Anche i mutanti *gnom* non organizzano l'asse longitudinale e la polarità dell'embrione. I difetti compaiono molto precocemente durante lo sviluppo, già alla prima divisione dello zigote che non è **asimmetrica ma simmetrica**, seguono divisioni cellulari male orientate che portano alla formazione di embrioni sferici o conici senza veri e propri organi. Lo sviluppo in plantula può avvenire, ma le plantule sono sferiche, senza cotiledoni e radice, o presentano forma di cono con cotiledoni fusi ed un ipocotile di lunghezza variabile e senza radice.

Anche per questo mutante è stato ipotizzato un difetto nella percezione e risposta all'auxina.

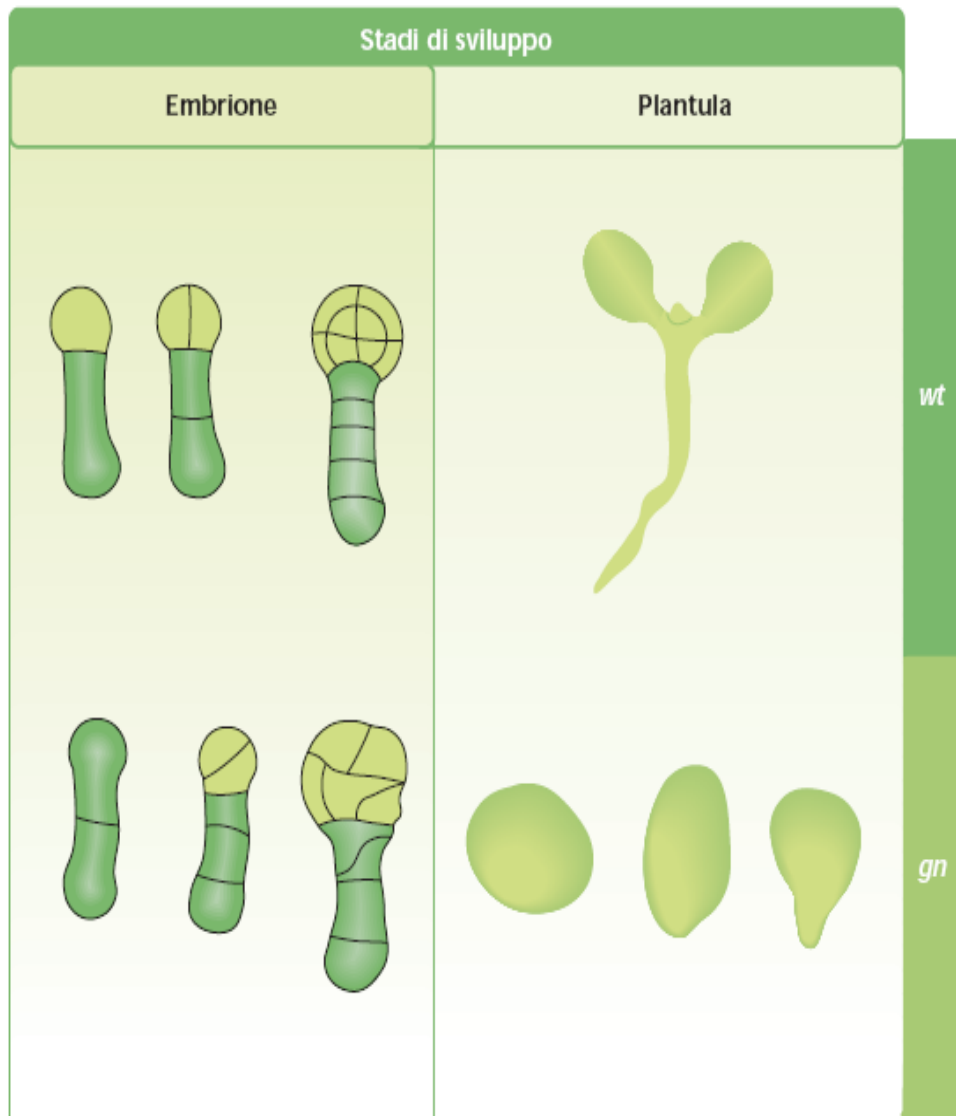


Fig. 2.11 → Il mutante *gnom*. Stadi di sviluppo (embrioni e plantula) di *Arabidopsis thaliana* wild type e del mutante (*gn*).

I geni *PIN* in *Arabidopsis* appartengono a una famiglia multigenica e sembrano essere implicati nel metabolismo e nel trasporto dell'auxina.

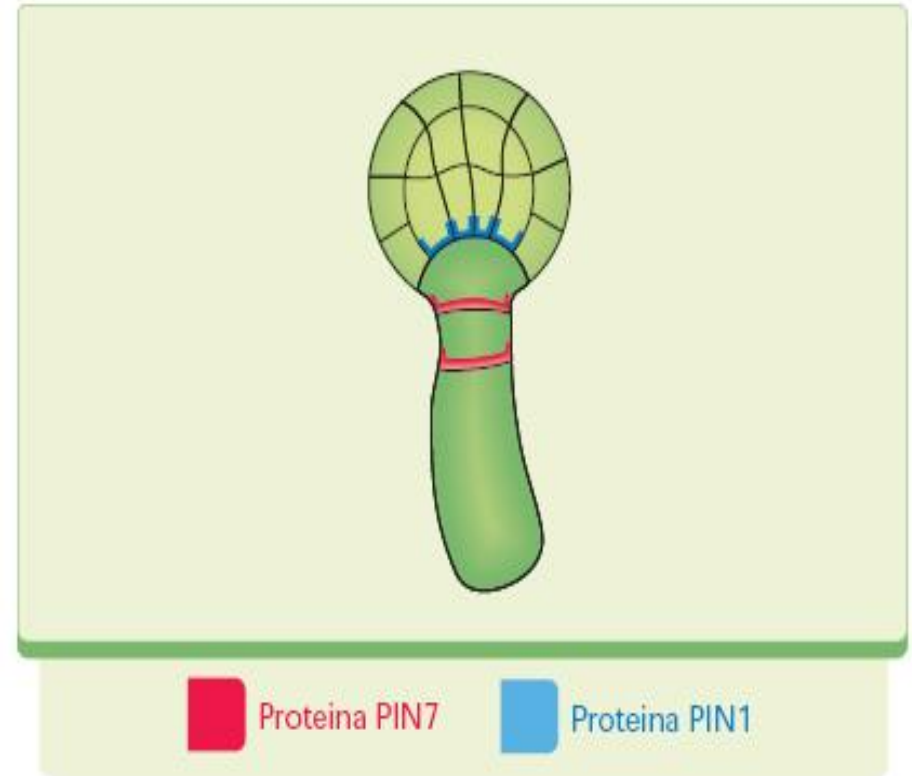
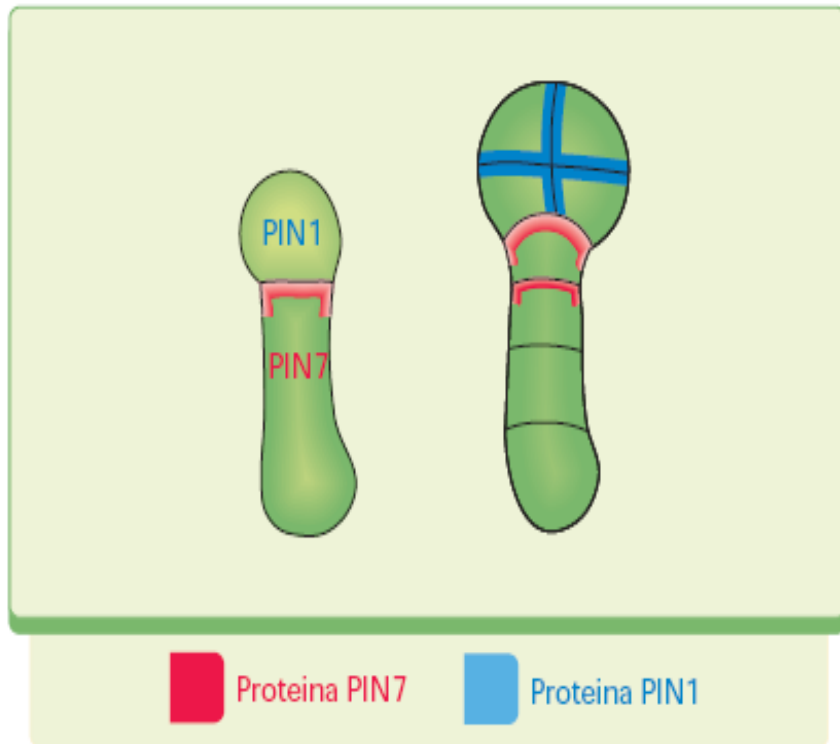
I mutanti *pin1* hanno difficoltà ad organizzare l'apice caulinare possono quindi presentare un numero errato di cotiledoni (da 1 a 4) e con forme anomale. Più in generale sembra che i mutanti *PIN* siano incapaci di stabilire l'esatto piano di simmetria bilaterale.

Le piante mutate adulte (in fase riproduttiva) sono incapaci di formare fiori, l'infiorescenza che si organizza cresce indefinitamente senza produrre fiori.

E' stato dimostrato che *PIN1* (e la sua famiglia *PIN2, 3, 4, 5, 6 e 7*) codifica per un trasportatore di auxina implicato nel trasporto polare dell'ormone.

Ciò dimostra che l'auxina controlla l'istaurarsi dei piani di sviluppo a partire dalle prime fasi di sviluppo embrionale quindi l'auxina è un morfogeno.

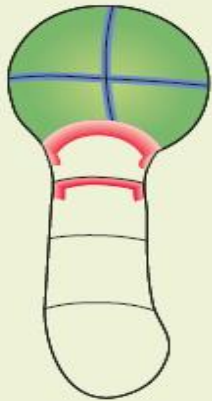
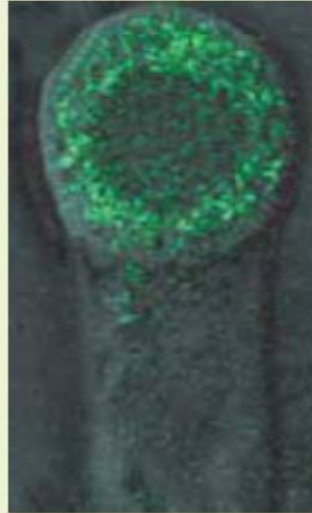
Le proteine PIN sono state localizzate mediante tecniche di immunofluorescenza (GFP) e risulta che alcune di esse sono distribuite in modo specifico sulla membrana plasmatica.



Nelle piante adulte PIN1 è localizzato nell'estremità basale delle cellule parenchimatiche del tessuto vascolare, PIN2 è invece presente nelle parte apicale delle cellule epidermiche e delle cellule della cuffia radicale e nella regione basale delle cellule corticali.

Per studiare l'effetto dei trasportatori PIN sulla distribuzione dell'auxina è stato necessario conoscere la dinamica della distribuzione dell'ormone nelle cellule di piante wild type.

Come si muove l'auxina nelle cellule può essere seguito mediante un costrutto artificiale, "sensore", che rileva la presenza di auxina.

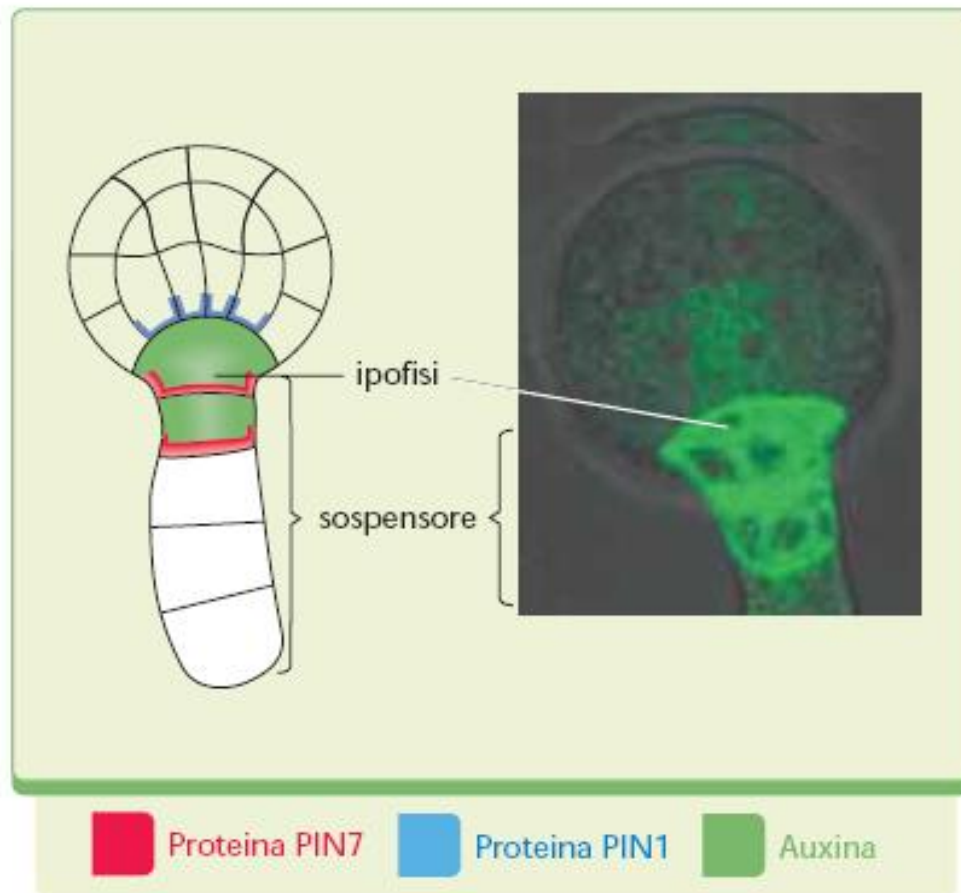


 Proteina PIN7  Proteina PIN1  Auxina

Con questa tecnica si è potuto osservare come varia la distribuzione dell'auxina nelle fasi di sviluppo dell'embrione.

E' stato possibile evidenziare che nelle primissime fasi di sviluppo dell'embrione c'è già una distribuzione asimmetrica dell'auxina.

Dal Libro di testo: Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdiSES



A questo stadio si può osservare come l'auxina si localizzi nella parte basale dell'embrione, nelle cellule dell'ipofisi e nella parte alta del sospensore.

La distribuzione dell'auxina durante l'embriogenesi ha un ruolo fondamentale nella definizione degli assi embrionali.

Anche la bilateralità dell'embrione delle piante dicotiledoni è controllata dalla distribuzione dell'auxina.

Durante il passaggio dallo stadio globulare a quello a cuore è stato osservato che l'ormone si concentra all'apice degli abbozzi dei cotiledoni. Questa localizzazione è dovuta all'attività dei geni *PIN*.

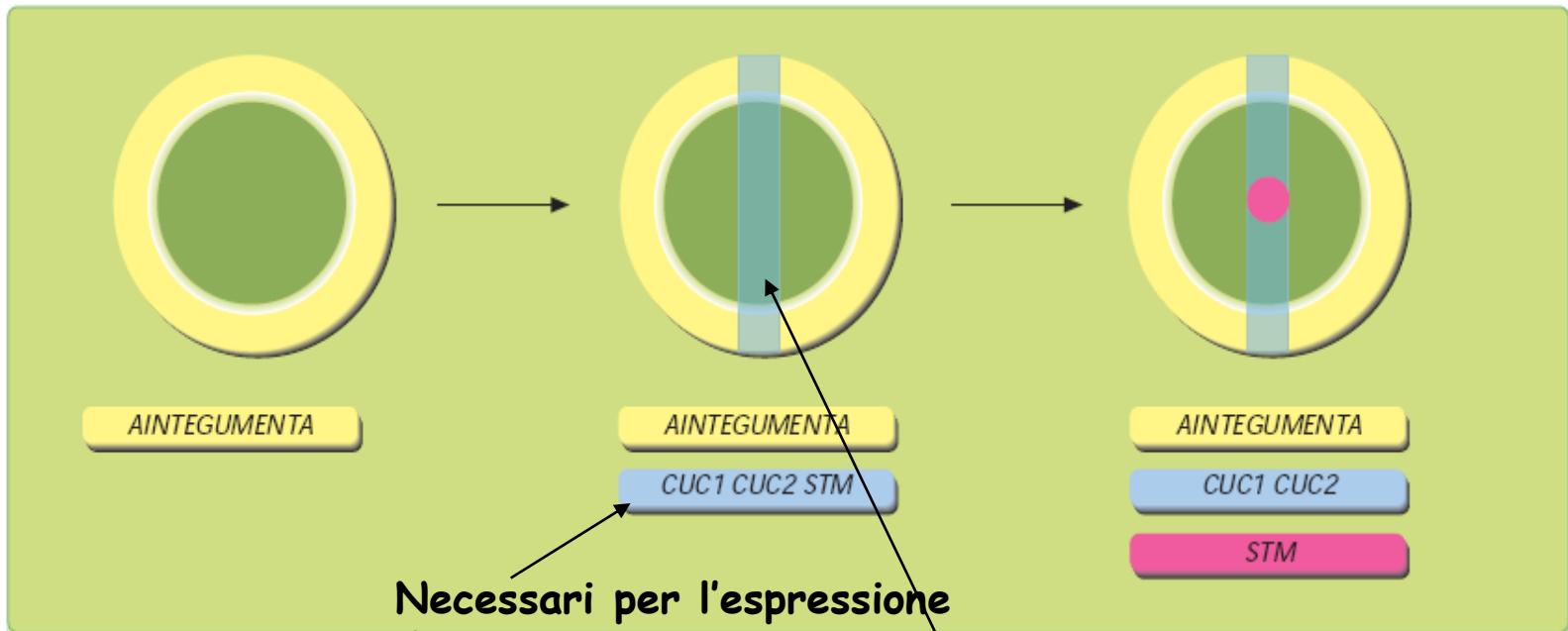
Mutanti di questi geni presentano un'alterata organizzazione del piano di simmetria.

Es. i mutanti *gnom*.

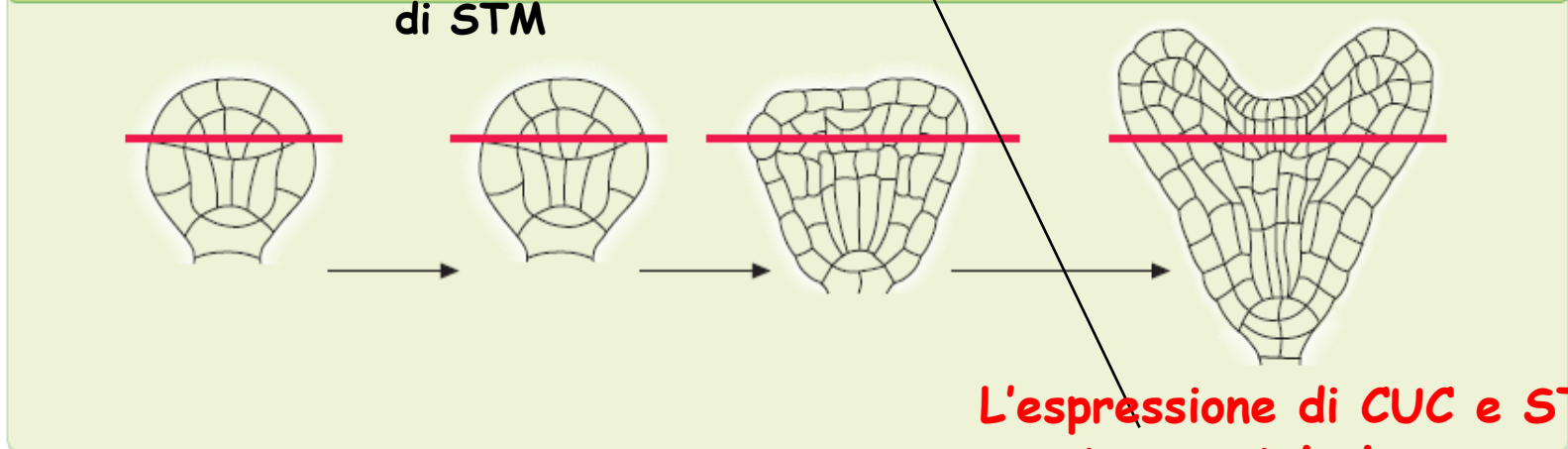
La comparsa dei cotiledoni è preceduta dall'espressione di geni responsabili della determinazione dei confini degli organi.

L'espressione di questi geni è evidente già nell'embrione globulare.

In particolare, nella regione superiore dell'embrione allo stadio globulare vengono attivati geni nella regione dove successivamente (stadio a cuore) compariranno i cotiledoni. Precocemente si definisce un anello periferico nella regione superiore dell'embrione in cui si esprime **AINTEGUMENTA (ANT)**. Questo gene codifica per un **fattore di trascrizione** che è sempre espresso nelle cellule dei primordi degli organi laterali del germoglio. Si suppone che **ANT** regoli l'inizio dello sviluppo degli organi **in quanto responsabile del mantenimento della competenza meristemica delle cellule**. In particolare controlla la durata del ciclo di divisione.



Necessari per l'espressione di STM



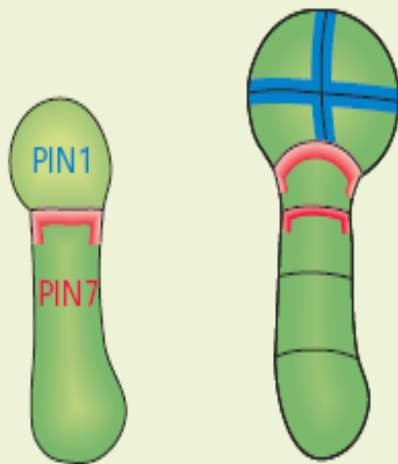
L'espressione di CUC e STM in questa striscia centrale individua l'esatta metà dell'embrione e cioè la regione centrale fra i due futuri cotiledoni.

CUC – CUP SHAPED COTILEDON

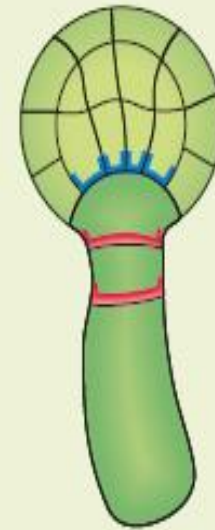
Quindi l'espressione di CUC 1 e 2 e STM individuano **il confine** fra i due cotiledoni appena prima della loro comparsa.

STM ha il compito di mantenere nel tempo la condizione meristemica delle cellule nella regione centrale del meristema.

Le proteine PIN sono state localizzate mediante tecniche di immunofluorescenza (GFP) e risulta che alcune di esse sono distribuite in modo polare sulla membrana plasmatica.



 Proteina PIN7  Proteina PIN1



 Proteina PIN7  Proteina PIN1

Stadio globulare: Precoce accumulo di auxina dovuto all'espressione del gene *MONOPTEROS (MP)*. *MP* promuove l'espressione di *PLETORA (PLT)* nella regione basale dell'embrione globulare.

Stadio cordato: *PLT* promuove l'espressione di *SCARECROW (SCR)* e *SHORTROOT (SHR)*.

Stadio cotiledonare maturo: l'espressione di *PLT*, *SCR* e *SHR* inducono le cellule posizionate nella zona più centrale di questa regione a diventare cellule del *CQ*, queste mediante segnali a breve raggio inducono le cellule circostanti a mantenere l'identità delle cellule staminali.

Il gene *HOBBIT* può essere considerato un marcatore precoce del meristema radicale.

I mutanti *hbt* mostrano difetti nella formazione della radice embrionale, (non si forma il centro quiescente, la columella e le cellule laterali della cuffia).

I mutanti *hobbit* mostrano una riduzione nella sensibilità all'auxina (IAA) e accumulano la proteina AXR3/IAA17, repressore della risposta all'auxina.

Inizialmente tutte le cellule embrionali si dividono poi la capacità di divisione resta localizzata nei due gruppi cellulari situati ai poli opposti dell'embrione.

Come conseguenza di ciò fusto e radice si allungano in direzione opposta e i relativi gruppi meristematici si allontanano sempre più perché vengono separati da una gran massa di cellule adulte (**CRESCITA POLARE DELLA PIANTA**).

Dall'embrione alla plantula

Crescita per divisione cellulare;

Crescita per distensione cellulare;

Differenziamento

Il numero delle cellule nei gruppi meristematici apicali opposti **non aumenta** nel tempo, perché continuamente un certo numero di cellule **esce** dallo stato meristematico ed imbecca la via del differenziamento che porta alla loro trasformazione in cellule adulte.

Come avviene questo passaggio?

- perdita della capacità di dividersi
- notevole aumento dimensionale (crescita per distensione)
- accentuarsi dei caratteri propri della cellula vegetale (parete, vacuoli, plastidi)
- specializzazione per una determinata funzione

La parte dell'embrione che dopo la germinazione del seme riprende per prima a crescere è la radice.

Successivamente si allunga l'ipocotile (veloce accrescimento per distensione).

La luce rallenta l'allungamento dell'ipocotile. Quando accade ciò i cotiledoni si espandono e si divaricano.

I cotiledoni esposti alla luce inverdiscono e si vuotano delle riserve, assumendo la funzione fotosintetica.

L'apice caulinare del germoglio genera l'epicotile (regione al di sopra dei cotiledoni)

Prime fasi della germinazione

Assorbimento di acqua

Riattivazione del metabolismo

Ripresa della crescita

La germinazione è una via senza ritorno: nel giro di poco tempo (ore) si ha un forte assorbimento di acqua, la riattivazione del metabolismo e la ripresa della crescita dell'embrione.

La quantità di acqua assorbita entro le prime 24-48 ore può essere superiore al peso secco del seme.

L'assorbimento d'acqua ha luogo per imbibizione (formazione di ponti idrogeno fra le molecole di acqua ed i gruppi polari delle sostanze colloidali).

Le riserve del seme che si comportano da sostanze colloidali sono: le **PROTEINE** ed in minor misura l'**AMIDO**.

I **GRASSI** non contribuiscono al rigonfiamento (idrofobe), però anche i semi ricchi di grassi si rigonfiano molto perché i grassi in genere sono accompagnati da abbondanti riserve proteiche.

Entro la prima settimana di germinazione si ha la demolizione delle riserve.

L'amido viene idrolizzato a glucosio,

le proteine vengono demolite ad aa (proteasi),

i trigliceridi vengono idrolizzati a glicerina ed acidi grassi (lipasi),

gli acidi grassi vengono trasformati in zuccheri attraverso una serie di vie metaboliche che comportano la demolizione ad acetil coenzimaA.

Gli acidi grassi vengono parzialmente utilizzati come fonte di energia (mitocondri), ma soprattutto trasformati in zuccheri (gliossisomi) per essere trasportati ed utilizzati come fonte di carbonio.

