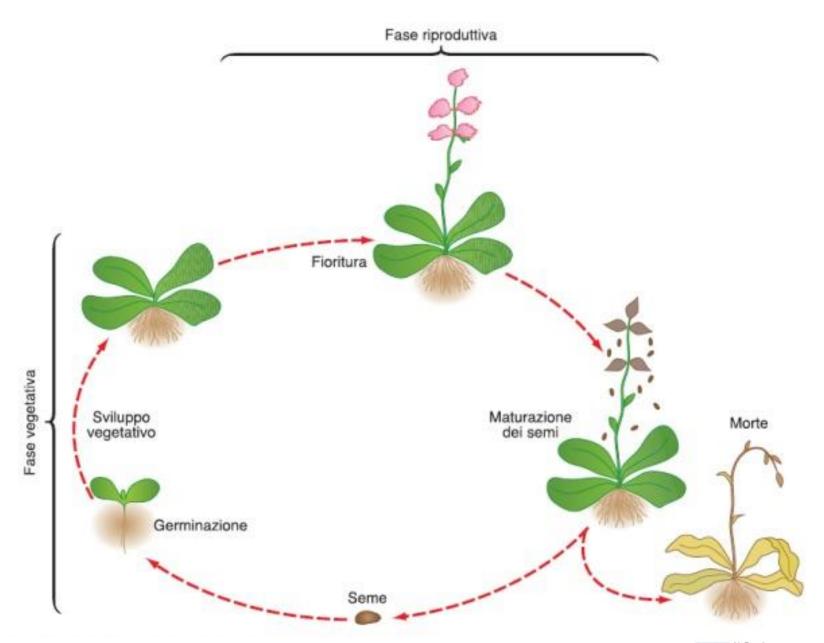
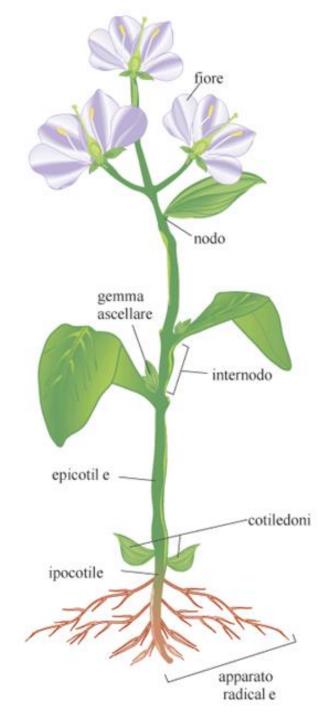


Il seme e la germinazione

Ciclo vitale di un angiosperma annuale





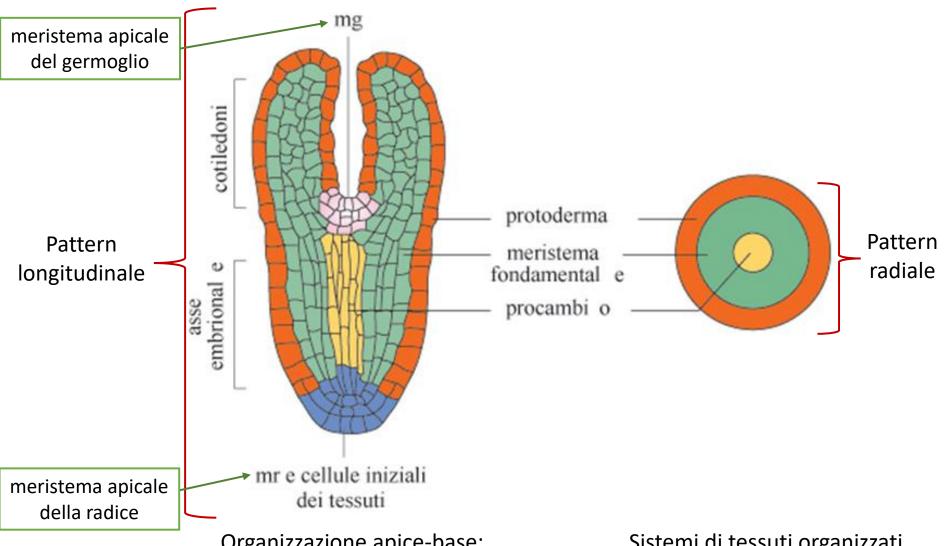
Organografia di un angiosperma dicotiledone

Origine delle parti fondamentali dello sporofito:

- Cotiledoni: durante l'embriogenesi dei meristemi primari
- > Epicotile, Ipocotile: subito dopo la germinazione
- Fusto, Foglie, Gemme ascellari, Radici: durante la crescita vegetativa
- ➤ Infiorescenza/Fiore: dopo la transizione a fiore

Embriogenesi

formazione dell'embrione e prima fase dello sviluppo del seme

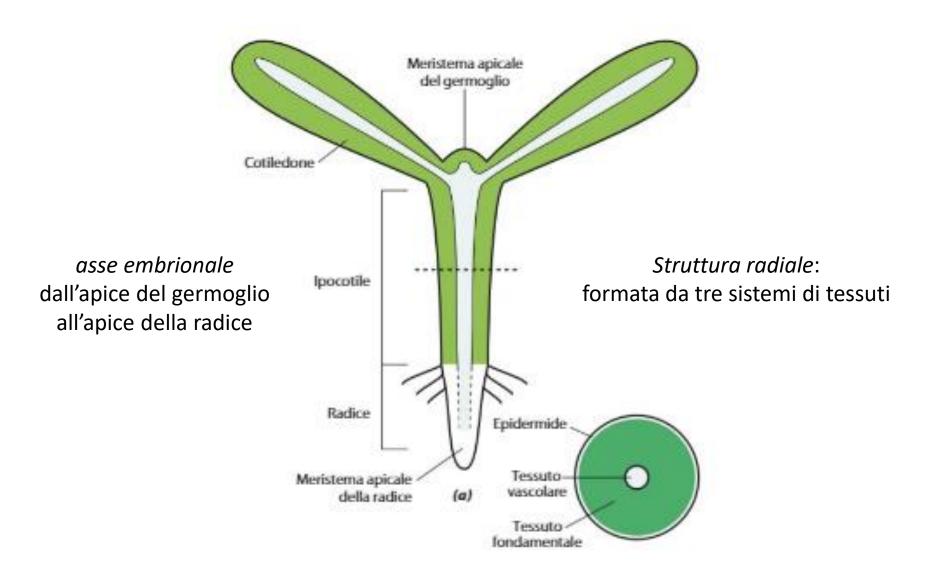


Organizzazione apice-base: lungo l'asse maggiore della pianta

Sistemi di tessuti organizzati concentricamente

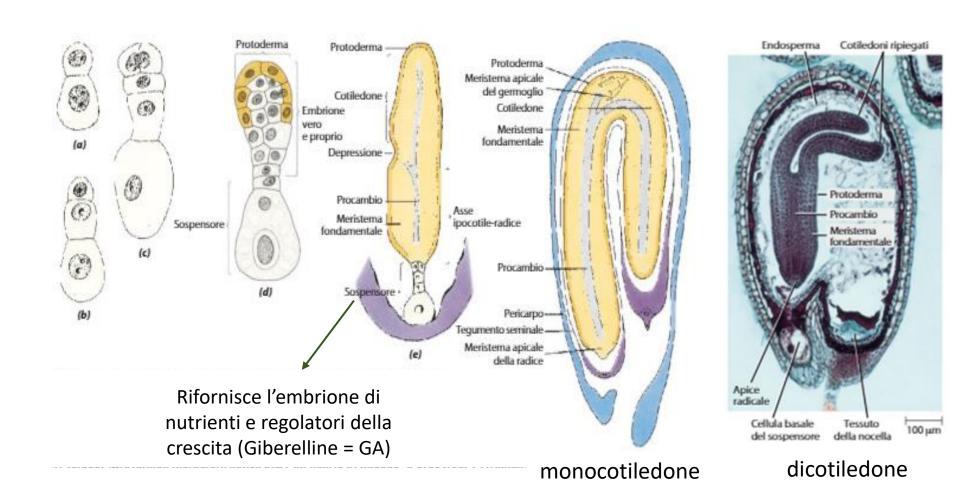


Plantula





Formazione dell'embrione stadi precoci identici in tutte le angiosperme



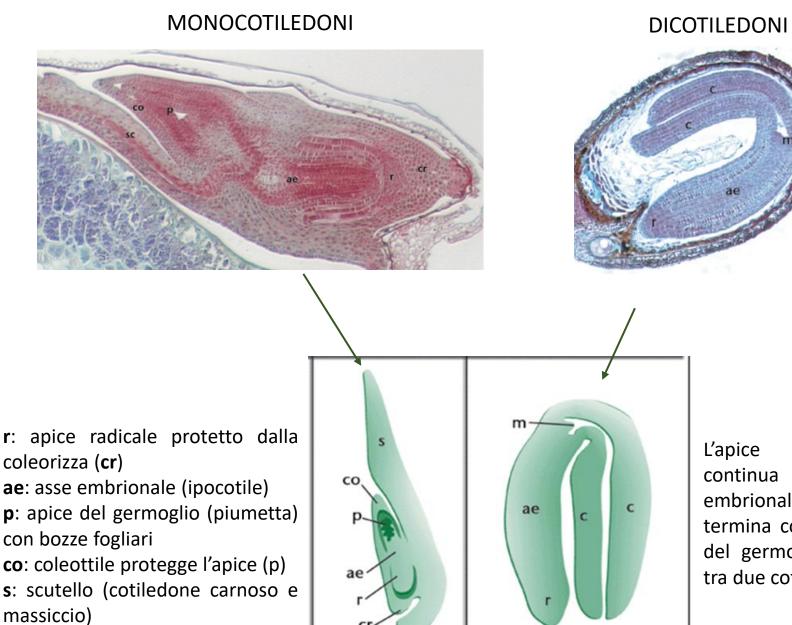
Divisione dello ZIGOTE



POLARITA'

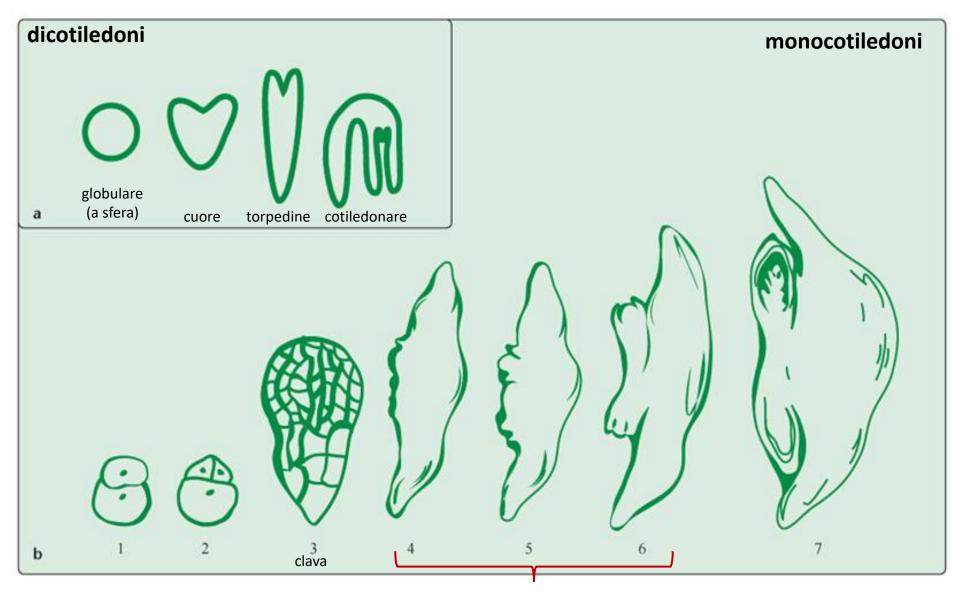
polo superiore calazale: embrione maturo polo inferiore micropilare: sospensore





L'apice radicale (r)
continua con l'asse
embrionale (ae) che
termina con il meristema
del germoglio (m) posto
tra due cotiledoni (c)

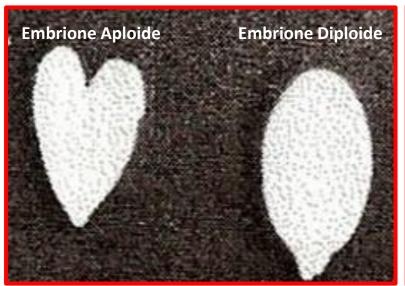
Stadi morfologici di sviluppo dell'embrione

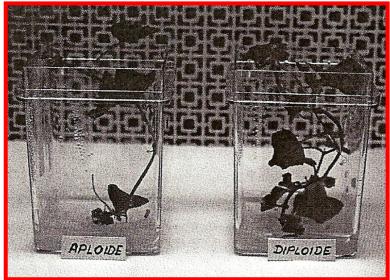


L'asse embrionale (ipocotile) è generato lateralmente nell'embrione: il meristema apicale del germoglio si origina su un fianco del cotiledone

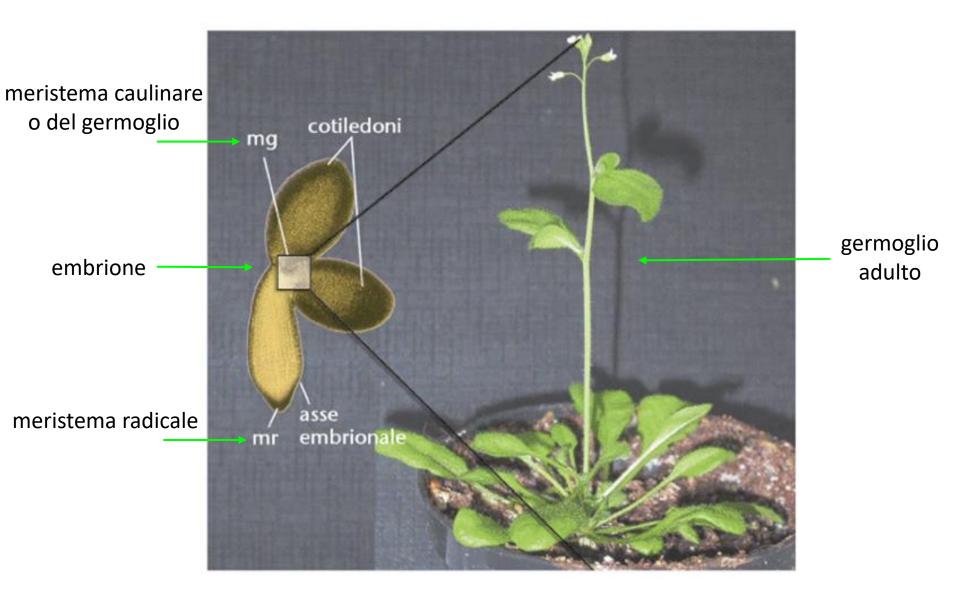


Ottenimento di piante di melone via Partenogenesi in situ impiego di polline irraggiato con raggi γ





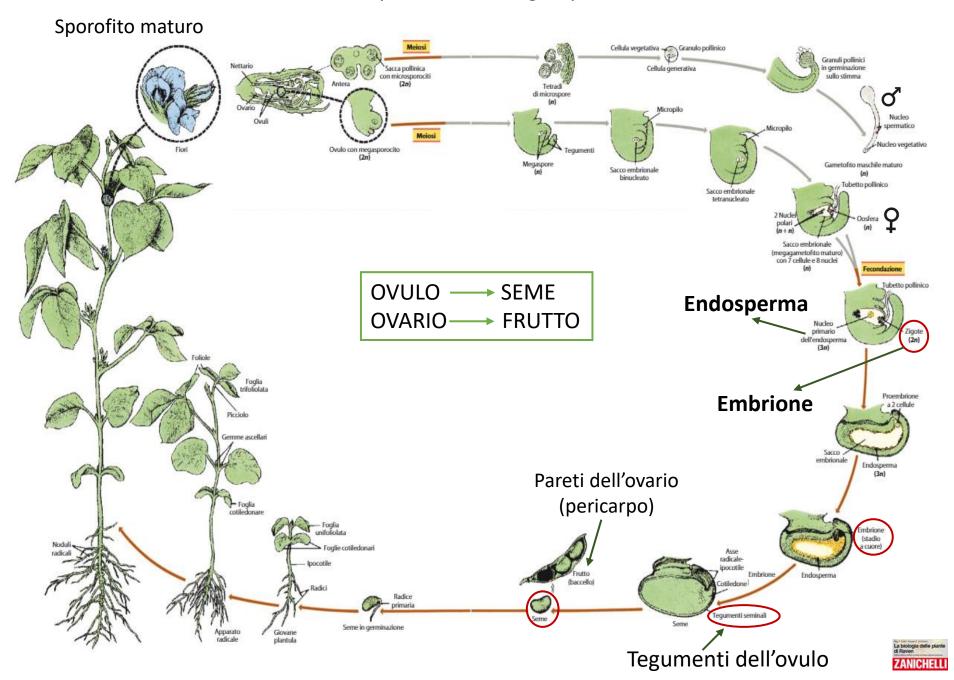
Ficcadenti *et al.*, 1995. Journal Genetics and Breeding. 49: 359-364 Ficcadenti *et al.*, 2002. Plant Disease 86(8):897-900



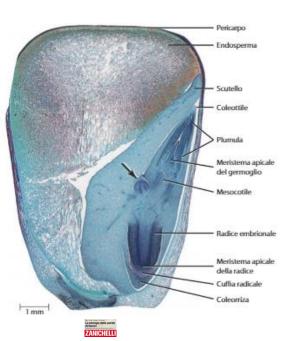
Il meristema caulinare è tra i due cotiledoni e darà origine alla maggior parte degli organi del germoglio adulto

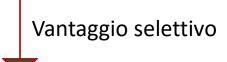


Ciclo riproduttivo angiosperma



Seme contiene l'embrione maturo





- ➤ Assicura il superamento delle condizioni ambientali sfavorevoli
- Assicura la diffusione della specie

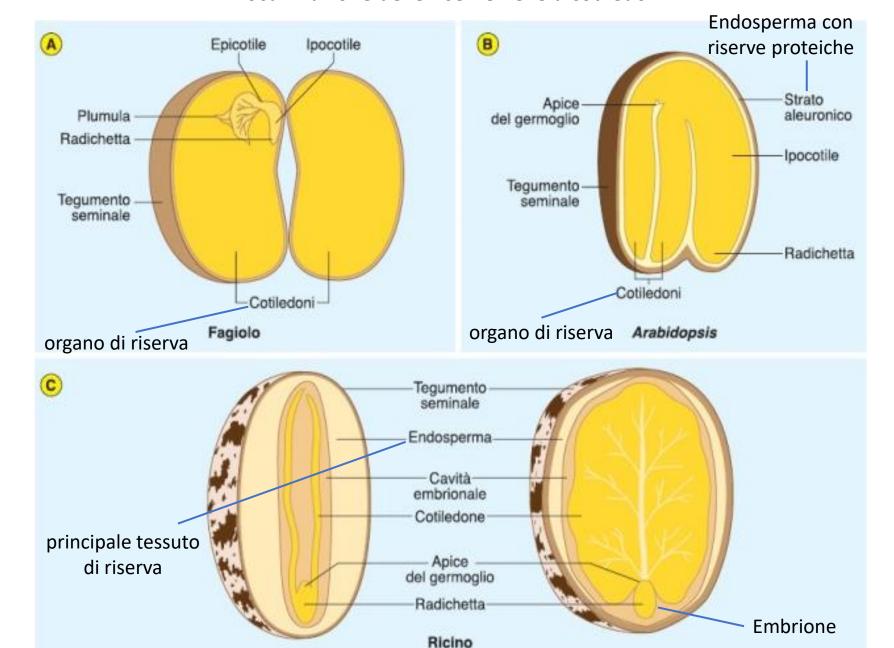
COMPONENTI PRINCIPALI DEL SEME

Embrione (2n): deriva dallo zigote (fecondazione)

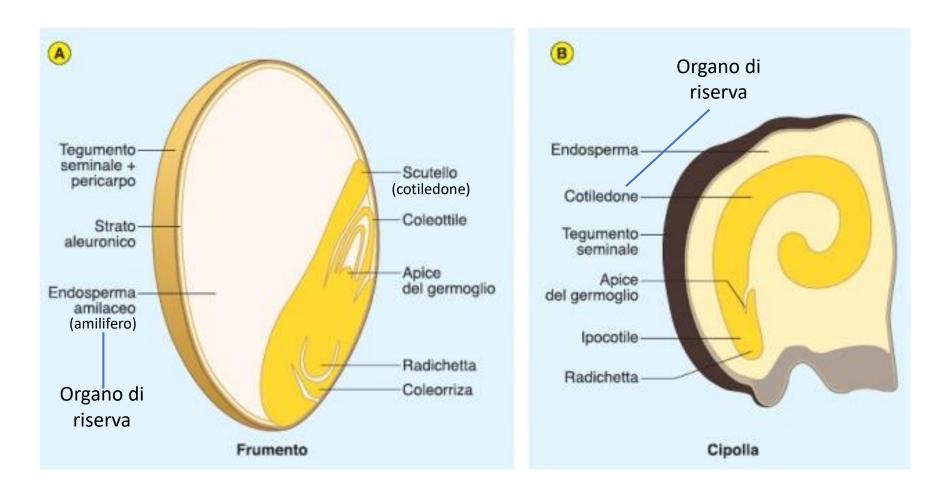
Endosperma (3n nelle angiosperme; doppia fecondazione): è un tessuto di riserva (amido, proteine di riserva, oli) per l'embrione in via di sviluppo e per il seme in germinazione

Tegumento seminale (episperma) (2n): deriva dalle pareti dell'ovulo (gametofito femminile)

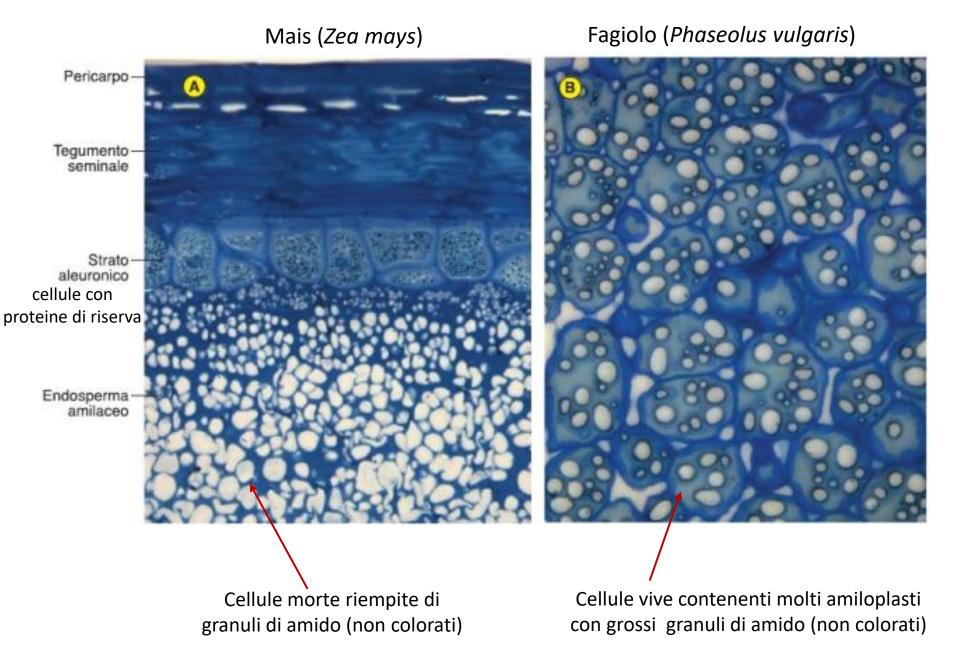
Localizzazione delle riserve nelle dicotiledoni



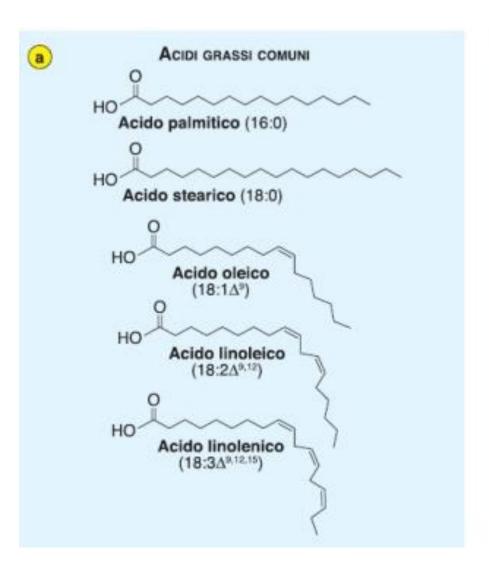
Localizzazione delle riserve nelle monocotiledoni



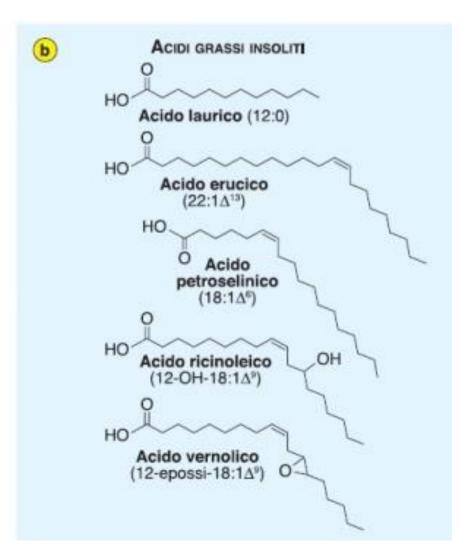
Nella maggior parte delle monocotiledoni le riserve si trovano nell'endosperma



Le principali sostanze nutritive accumulate nei semi sono carboidrati, proteine e lipidi



Presenti comunemente nei trigliceroli di riserva dei semi



Sintetizzati solo nei semi di certe piante

Composizione media percentuale delle riserve e loro localizzazione in alcune specie di interesse agronomico

	Proteine	Lipidi	Carboidrati	Principale organo di riserva
Cereali Mais Frumento Avena	10 12 13	5 2 8	80 75 66	Endosperma Endosperma Endosperma
Legumi Soia Arachide Pisello	37 31 25	22 48 6	12 12 52	Cotiledoni Cotiledoni Cotiledoni
Specie oleaginose Ricino Palma da olio Colza	18 9 21	64 49 48	Tracce 28 19	Endosperma Endosperma Cotiledoni

Maturazione del seme seconda fase dello sviluppo del seme

Sintesi di sostanze di riserva : amido, proteine di riserva e oli (endosperma e/o cotiledoni)

Indurimento del tegumento seminale: protezione dell'embrione e delle riserve nutritive

Disseccamento: perdita di acqua (> 90%) con conseguente riduzione del metabolismo all'interno del seme

QUIESCENZA e DORMIENZA

arresto della crescita e del metabolismo per superare le condizioni ambientali non favorevoli

QUIESCENZA: in condizioni ambientali favorevoli (reidratazione) i semi germinano

Tegumento seminale: impermeabilità all'acqua e all'ossigeno, rigidità, inibitori della crescita (es. conifere, molti cereali e nelle dicotiledoni)

DORMIENZA

Embrione: immaturità fisiologica, rapporto tra giberelline (stimola la germinazione) e acido abscissico (promuove la dormienza), (es. rosaceae, piante legnose e alcune graminacee)



Post-maturazione: cambiamenti enzimatici e biochimici necessari prima di poter germinare (seme è vitale), innescati dalle basse temperature (vernalizzazione)

Dormienza primaria: acquisita durante la maturazione del seme Dormienza secondaria: indotta da condizioni non favorevole alla germinazione

Fattori essenziali per la germinazione dei semi

- > ACQUA: necessaria per la digestione e utilizzazione delle riserve
- > OSSIGENO: respirazione aerobia (fessurazione del tegumento seminale)
- TEMPERATURA: dipende dalla specie; ottimale 25-30°C
- LUCE: necessaria per piccoli semi (es. lattuga)

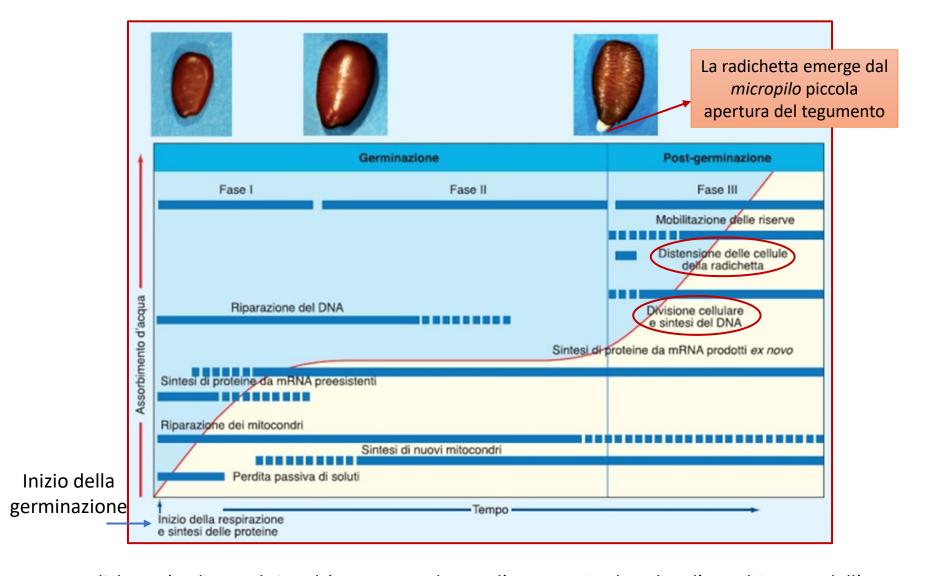
Fattori di regolazione

Variazione ormonale: rapporto GA - ABA

- Riduzione della concentrazione di acido abscissico (ABA)
- Aumento della concentrazione di acido gibberellico (GA)

Impiego delle riserve dell'endosperma amido, lipidi e proteine

Assorbimento dell'acqua durante la germinazione Andamento temporale dei principali processi cellulari associati alla germinazione

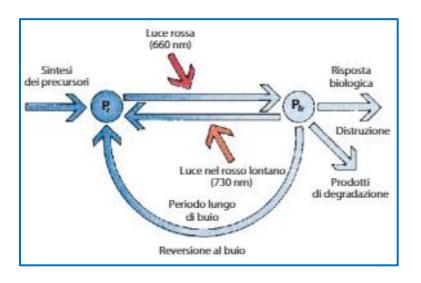


La radichetta (radice embrionale) permette al seme l'ancoraggio al suolo e l'assorbimento dell'acqua La radice primaria (fittone) sviluppa le radici laterali (ramificazioni) che a loro volta ne originano altre Le radici avventizie si originano dai nodi (monocotiledoni) e sviluppano radici laterali

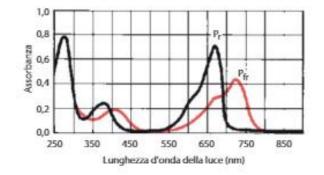
Effetto della luce sulla germinazione

Fitocromo = fotorecettore della luce nel rosso (660 nm) e rosso lontano (730 nm); coinvolto nella germinazione, fioritura e nella morfologia dello sviluppo delle piante

Può assumere due forme interconvertibili (P_r , P_{fr}): reazione di fotoconversione



Spettri d'azione: range di lunghezza d'onda della luce per la risposta biologica (es. germinazione)



Luce nel rosso: 620 - 700 nm

Luce nel rosso lontano: 700 – 800 nm



I semi di lattuga devono germinare su terreni sciolti e a poca profondità: necessitano di luce



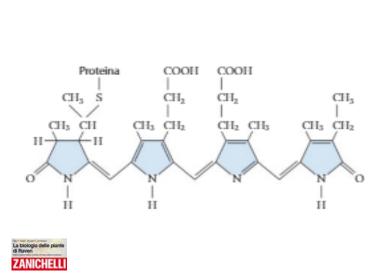


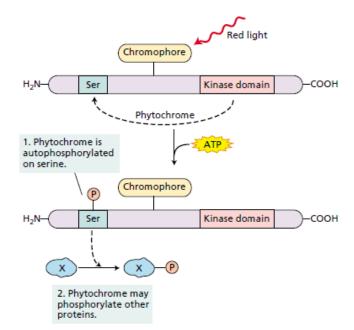
La luce nel rosso STIMOLA la germinazione La luce nel rosso lontano INIBISCE la germinazione in modo più efficace del buio

FITOCROMO

Proteina serina/treonina chinasi, capace di autofosforilazione (trasferimento gruppi fosfato dall'ATP ad amminoacidi della stessa proteina o di altre), sintetizzata nel cloroplasto e costituita due parti:

Oloproteina (phy) | Cromoforo (fitocromobilina): assorbe la luce (isomerizzazione cis-trans in C15) | Apoptroteina (PHY): da sola non è capace di assorbire la luce

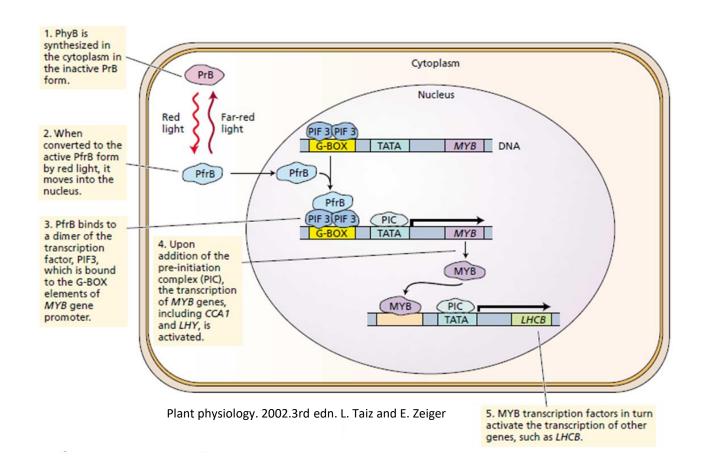




Plant physiology. 2002.3rd edn. L. Taiz and E. Zeiger

interruttore biologico, indotto dalla luce, che causa cambiamenti globali nella trascrizione genica

I cambiamenti conformazionali nell'apoproteina espongono il segnale di localizzazione nucleare (NLS) che spostano il fitocromo dal citosol al nucleo



Interazione fisica del cromoforo con proteine nucleari **PIF** (fattori interagenti col firocromo) che si degradano alterando l'espressione genica in risposta alle variazioni della luce

Sviluppo della pianta mediato da fotorecettori meccanici (Fotomorfogenesi)

Variazione del rapporto ABA e GA

Ormone vegetale (fitormone): segnale chimico che regola e coordina il metabolismo, la crescita e la morfogenesi della pianta. Sono sintetizzati nello stesso tessuto e poi trasportati in tessuti diversi oppure sintetizzati nello stesso tessuto in cui agiscono



Auxine, citochinine, etilene, acido abscissico e gibberelline (acido gibberellico)

Altri ormoni vegetali

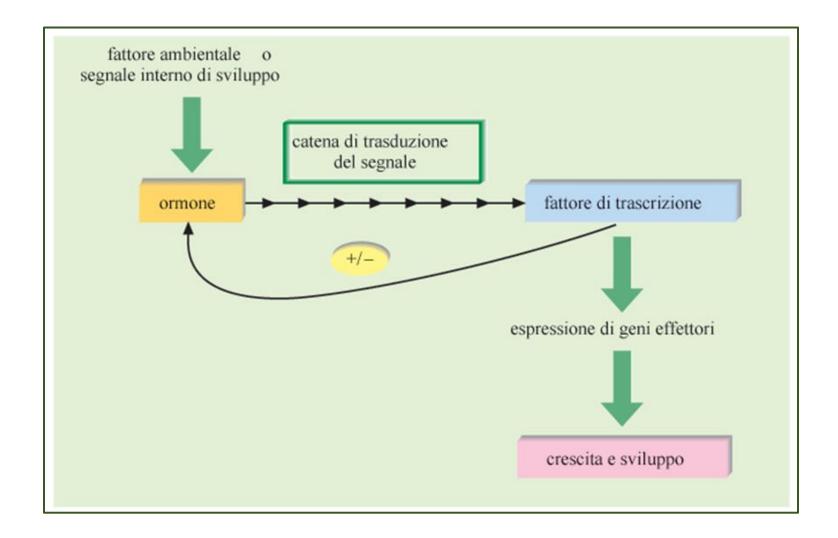
Brassinosteroidi: normale crescita dei tessuti

Florigeno: stimola la fioritura nel meristema apicale del germoglio

Molecole segnale coinvolte nella resistenza a patogeni acido salicilico, acido giasmonico (giasmonato), sistemina

L'azione dell'ormone dipende dalla sua concentrazione e dalla sensibilità del tessuto all'ormone stesso

Interazioni tra ormoni vegetali, fattori di trascrizione e gli effetti sulla germinazione, crescita e sviluppo della pianta



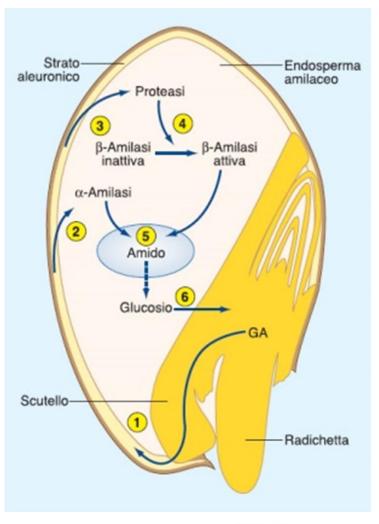
Variazione del rapporto tra acido abscissico (ABA) e gibberelline (GA)

ABA: inibisce la germinazione dei semi (stimola la dormienza) ed è coinvolto nella risposta allo stress idrico. Biosintesi aumenta con l'embriogenesi

GA: stimolano la germinazione (inibiscono la dormienza) e influenzano molti processi cellulari 8allungamento del fusto, divisione e distensione cellulare). Biosintesi stimolata dalla luce, temperatura e acqua. GA₃ (Acido Gibberellico)

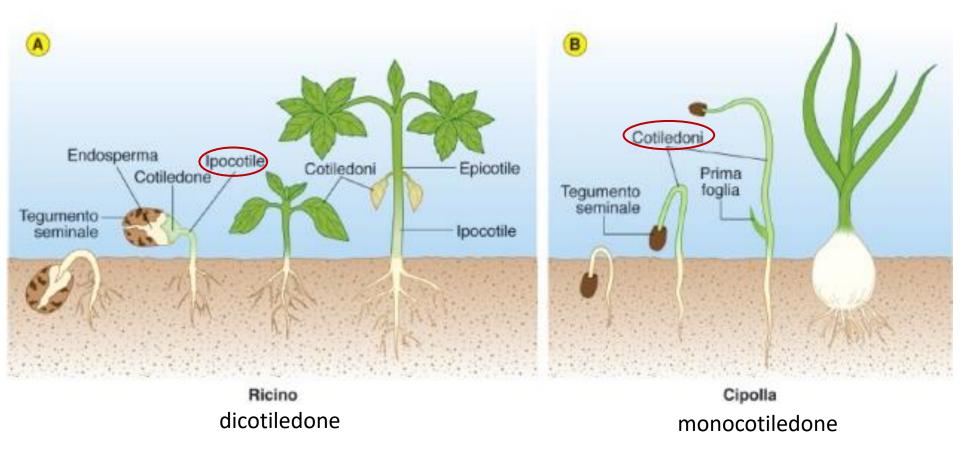


L'ABA inibisce la sintesi degli enzimi idrolitici (alfaamilasi) necessari per degradare le riserve del seme





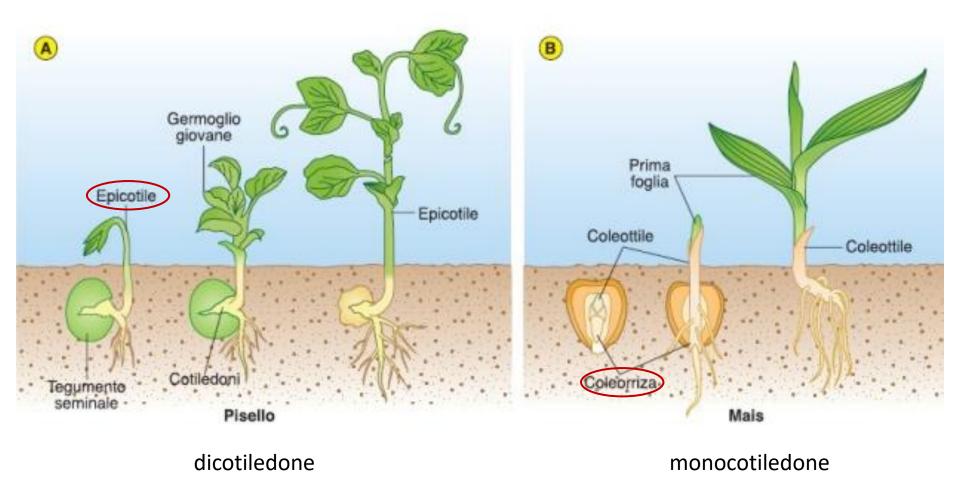
Fasi dello sviluppo di plantule epigee



I cotiledoni diventano organi fotosintetizzanti più o meno importanti (dipende dalla specie)

Le riserve dei cotiledoni o dell'endosperma vengono digerite e trasportate a tutta la plantula; La pianta non dipende più dalle riserve del seme ma diventa organismo *autotrofo*

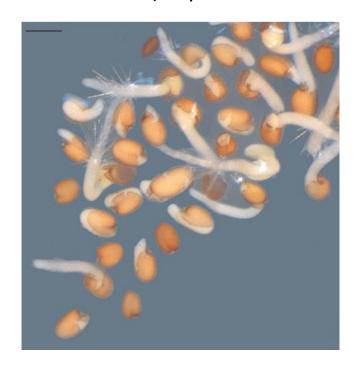
Modelli di sviluppo ipogeo della plantula



I cotiledoni restano nel terreno e si decompongono dopo che sono state utilizzate le riserve

Struttura e sviluppo della radice

La prima struttura ad emergere dal seme (micropilo) è la radichetta (radice embrionale). Il processo è asincrono



Funzioni della radice

- Ancoraggio al suolo della piantina in via di sviluppo
 Assorbimento dell'acqua

 - Riserva delle sostanze nutritive (piante biennali)
 - Conduzione delle sostanze nutritive, acqua, ioni inorganici e ormoni
 - Rigenerazione clonale (presenza di gemme)
 - Secrezione di essudati



Sistemi di radici

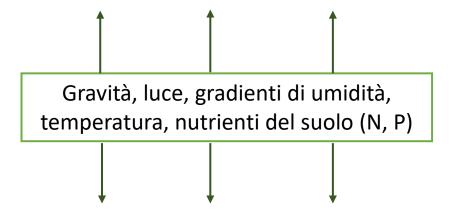


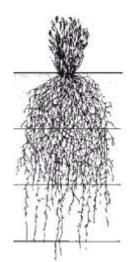
FASCICOLATA (monocotiledoni); sistema più superficiale

Radice primaria: vita breve

Radici avventizie: alla base del fusto sviluppano l'apparato radicale

Radici laterali: ramificazioni delle radici avventizie





FITTONE (eudicotiledoni); sistema più profondo

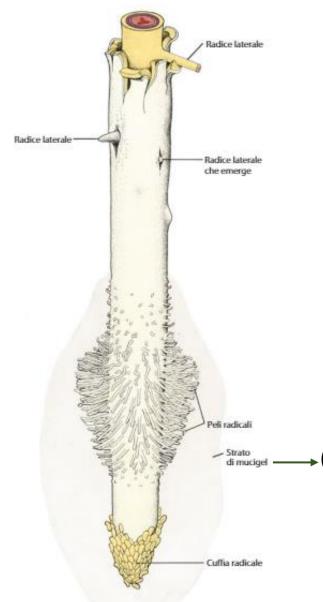
Radice primaria: cresce verso il basso, si forma nell'embrione

Radici laterali: le vecchie vicine al colletto (zona di incontro radice-fusto),

le giovani vicine all'apice della radice

Il rapporto radice/germoglio diminuisce con l'età della pianta





Cuffia (cellule parenchimatiche VIVE)
Protegge il meristema apicale e aiuta la radice a penetrare nel terreno

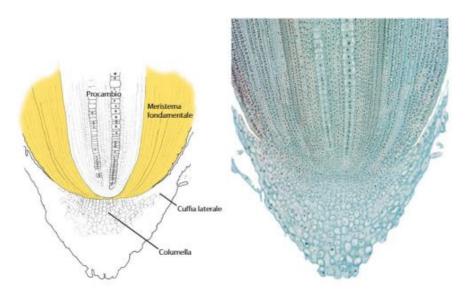
Rileva, elabora e trasmette i segnali al meristema e alla zona di allungamento (controllo della direzione di crescita)

→(polisaccaride) che lubrifica la radice durante il passaggio nel terreno

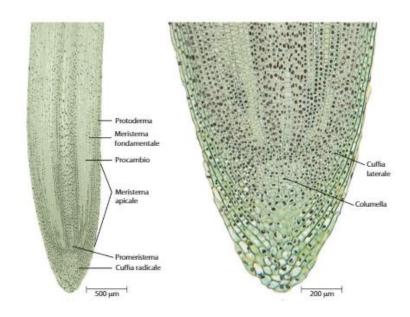
Le cellule periferiche (di frontiera) rilasciate nel terreno producono essudati ricchi di carbonio



Organizzazione dell'apice radicale



CHIUSO strati meristematici indipendenti (monocotiledone)



APERTO

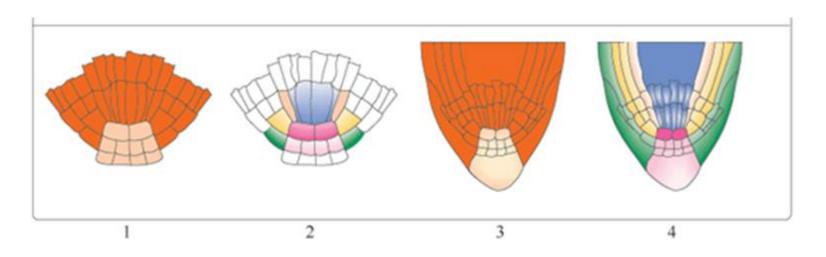
Gli strati hanno origine comune

(dicotiledone)

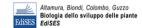
Centro quiescente (promeristema): regione relativamente inattiva del meristema apicale



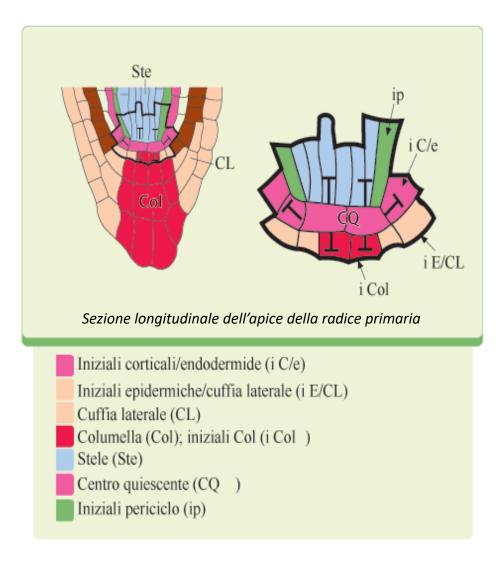
Origine embrionale del meristema apicale e della radice



. c2 (meristema apicale della radice)	Fig. c4 (apice di una radice matura)
Centro quiescente	Centro quiescente
Iniziali della columella	Columella
Iniziali di epidermid e e cuffia lateral e	Epidermid e e cuffia lateral e
Iniziali di corteccia ed endodermide	Corteccia ed endodermid e
Iniziali del periciclo	Periciclo
Iniziali del tessuto vascolare	Procambi o

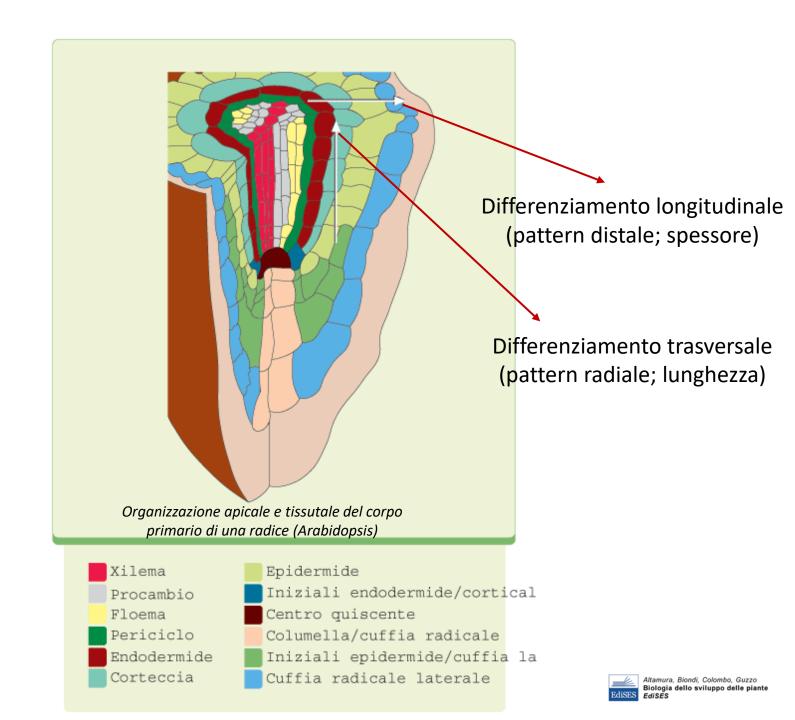


La posizione delle cellule e la loro direzione di divisione determinano il tipo di cellula che si svilupperà



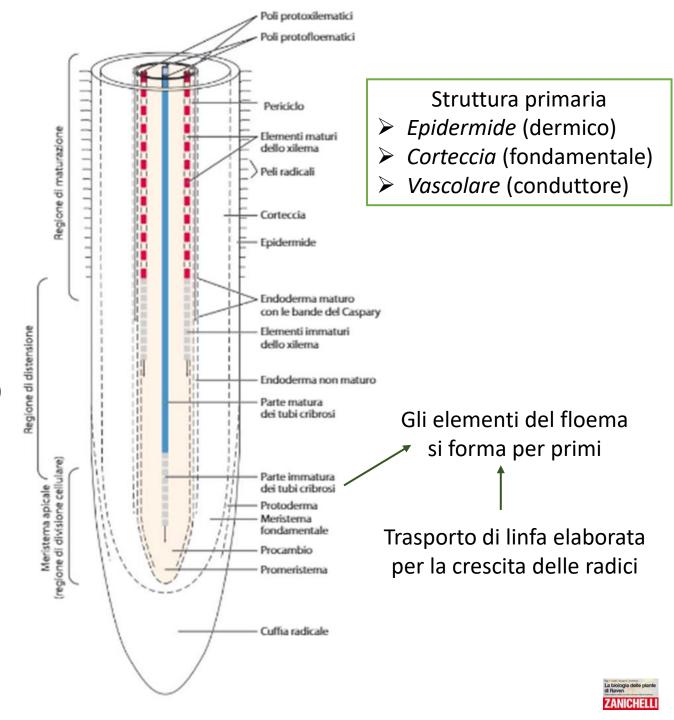
Le cellule del entro quiescente circondate dalle iniziali meristematiche sono coinvolte nell'organizzazione del corpo primario della radice

Altamura Biondi Colombo Guzzo



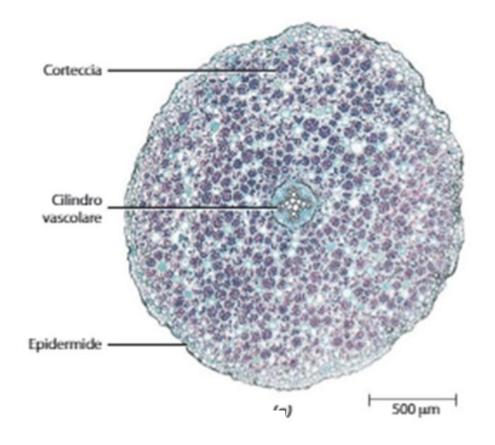
cellule dei tessuti primari mature (zona pilifera)

Incremento in lunghezza (pochi mm)

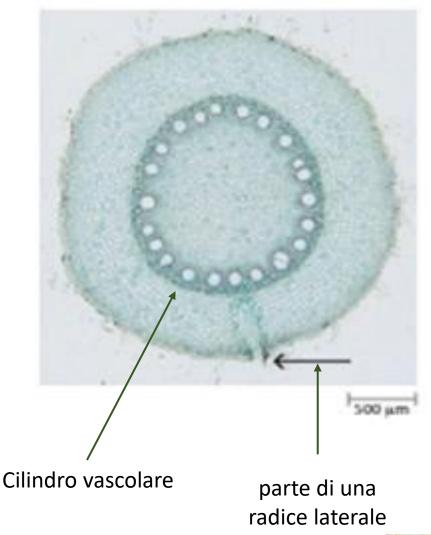


Struttura generale di una radice

Dicotiledone Xilema e Floema centralizzati

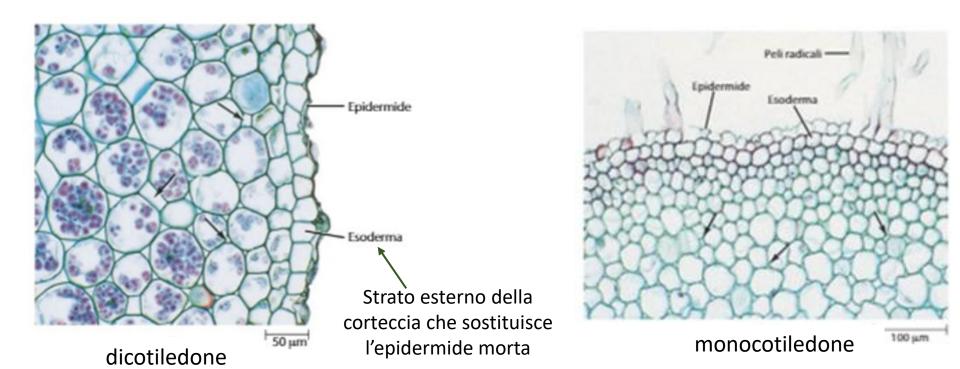


Monocotiledone Parenchima circondato da Xilema e Floema





Epidermide tessuto tegumentale



- Cellule allungate con pareti sottili e prive di cuticola
- Assorbimento di acqua e sali minerali (radici giovani e sottili)
- Presenza di peli radicali: estensioni delle cellule epidermiche che aumentano la superficie di assorbimento

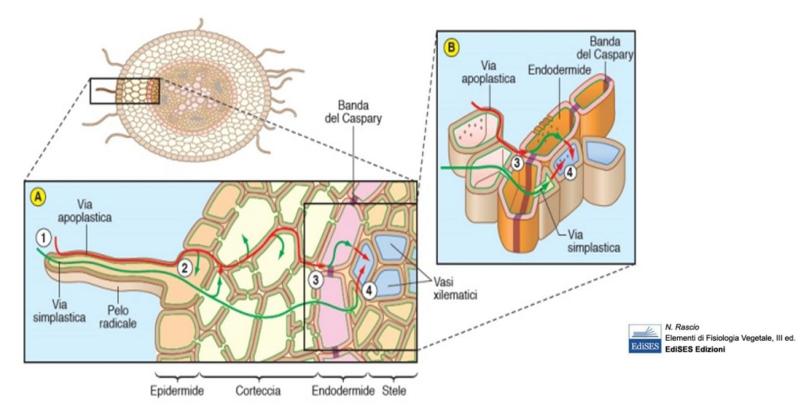


Corteccia

tessuto fondamentale (parenchima, collenchima, sclerenchima)

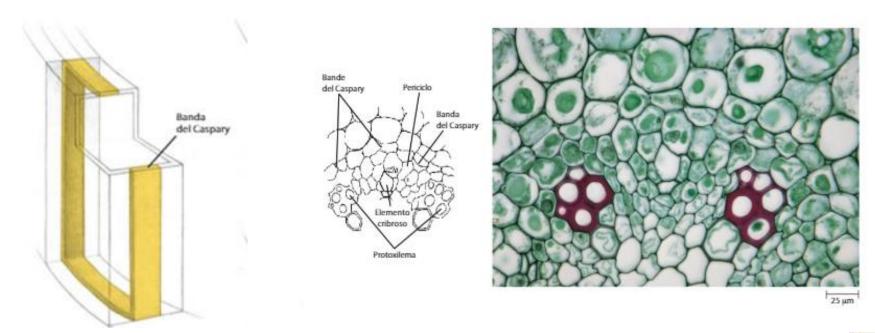
I plastidi accumulano amido e sono privi di clorofilla; le cellule formano ampi spazi intercellulari (aerenchima)

Endoderma: strato interno, compatto, formato da un cilindro di cellule le cui pareti radiali e trasversali presentano le bande del Caspary



Via simplastica: attraverso i protoplasti mediante i plasmodesmi Via apoplastica: attraverso gli spazi intercellulari e/o le pareti cellulari

Banda di Caspary: stretta banda (parete primaria e lamella mediana) impregnata di suberina e a volte di lignina, che conferisce proprietà idrofobe e funge da barriera al movimento intercellulare di acqua, ioni e soluti verso le cellule vascolari





Il trasporto apoplastico di acqua e soluti attraverso l'endoderma è bloccato Le sostanze passano attraverso il trasporto simplastico dell'endoderma

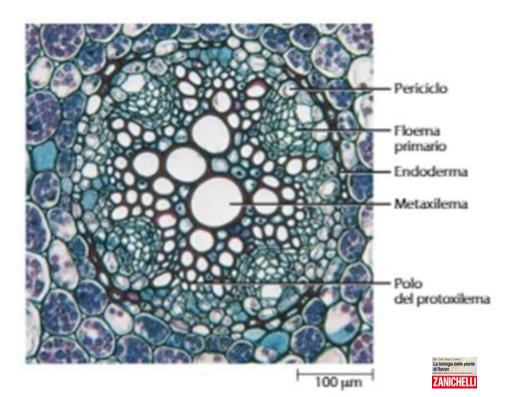
Esoderma: strato esterno della corteccia con cellule compatte e bande del caspary; le pareti suberificate impediscono le perdite di acqua e fungono da difesa per diversi patogeni

Cilindro vascolare o centrale

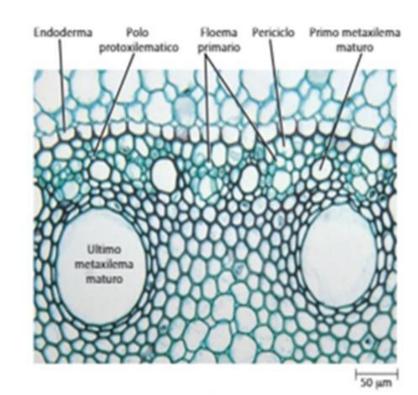
Periciclo: cellule non vascolari, origina le radici laterali, e contribuisce a formare il cambio cribro-vascolare e cambio subero-fellodermico

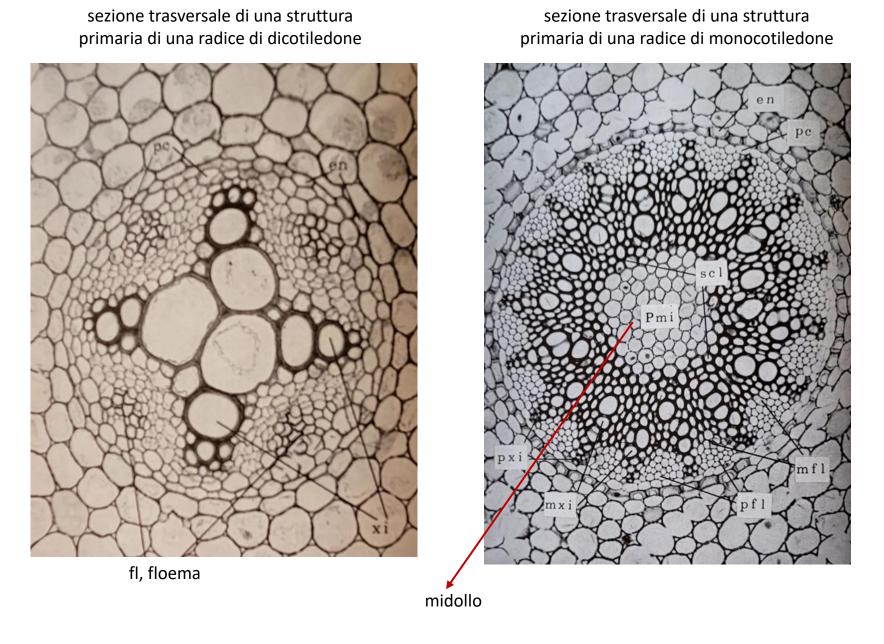
Tessuto vascolare: parte centrale costituita da fasci (arche) di xilema primario tra le quali si trovano i fasci di floema primario (ACTINOSTELE)

Dicotiledoni: Xilema e Floema centralizzati



Monocotiledoni: midollo (parenchima) circondato da Xilema e Floema

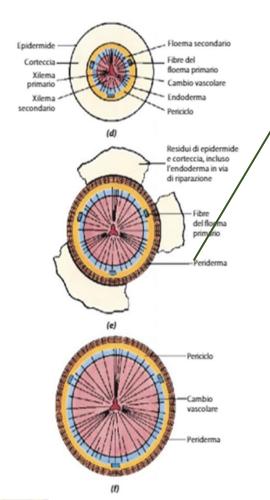




Crescita secondaria

- > Floema e Xilema: tessuti vascolari secondari originati dal Cambio cribro-vascolare
- > Periderma: strato protettivo (sughero) originato dal cambio subero-fellodermico

Sviluppo SECONDARIO

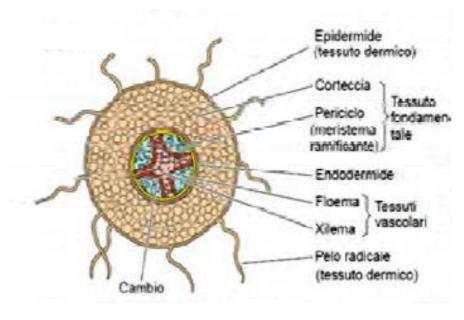


Sughero: verso l'ESTERNO

Cambio subero-fellodermico (cilindro)

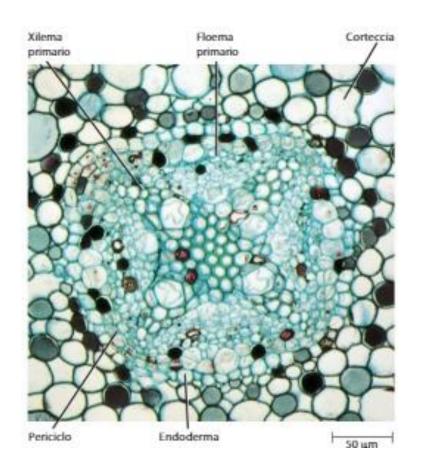
Felloderma: verso l'INTERNO

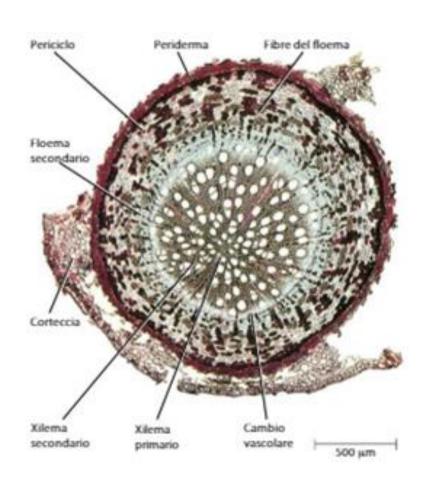
Le monocotiledoni non hanno crescita secondaria; sono costituite solo da tessuti primari





Crescita primaria e secondaria di una radice di dicotiledone

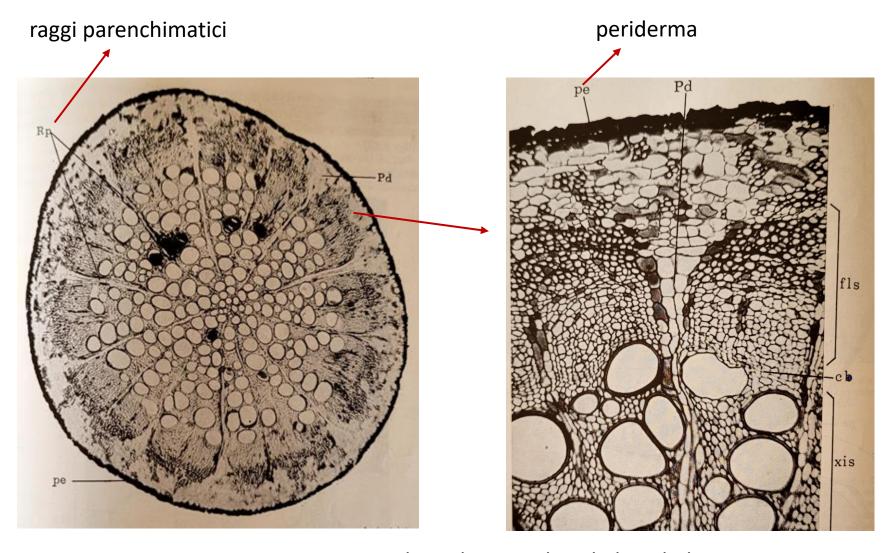




Cilindro vascolare primario dopo il primo anno di sviluppo

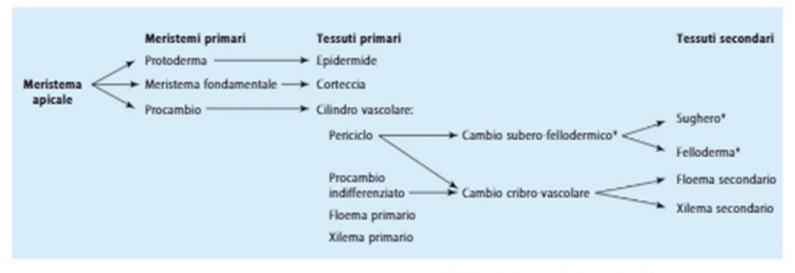
Cilindro vascolare secondario





Struttura secondaria di una radice di dicotiledone

Riepilogo dello sviluppo di una radice durante il primo anno

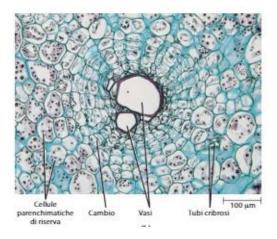


*Nel loro insieme costituiscono il periderma

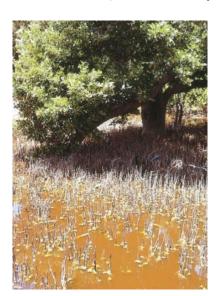


Adattamenti morfologici

Radici succulente: abbondante parenchima con funzione di riserva (es. patata dolce)



Radici aeree: si sviluppano verso l'alto per fornire aria alle radici (ambienti paludosi)



La biologia delle piante di Raven

Radici di sostegno: prodotte da strutture epigee (fusto) per il sostegno (es. mais)



velamen: epidermide pluristratificata; sostegno, assorbimento dell'acqua e prevenzione della disidratazione (orchidee)



Gravitropismo: crescita in risposta alla gravità

POSITIVO: la radice cresce verso il basso

NEGATIVO: il germoglio cresce verso l'alto

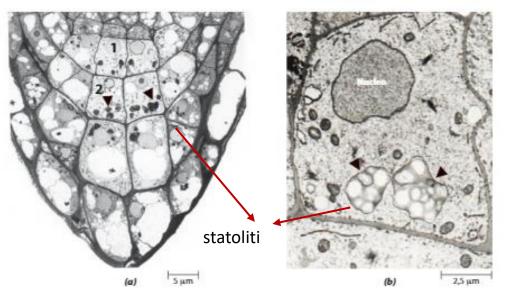
Ridistribuzione di AUXINA tra l'apice del germoglio e l'apice della radice

Base del germoglio → stimola espansione cellulare → curvatura verso l'alto del fusto

Base della radice inibisce l'espansione cellulare curvatura verso il basso della radice (più sensibile all'auxina) (maggiore velocità di espansione parte alta)

Percezione della gravità: STATOLITI (amiloplasti del fusto e della radice) presenti negli statociti

Guaina amilifera: strato interno del fusto e della radice (coleottile), circonda i fasci vascolari

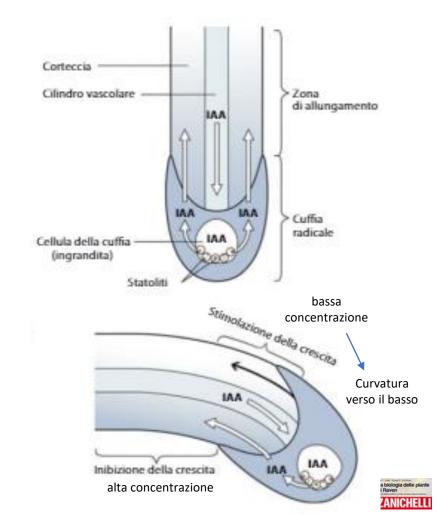


Il trasporto polare del'auxina è mediato da trasportatori di afflusso (AUX1) e di efflusso (PIN)

- ➤ Arrivo all'apice radicale dal germoglio
- > Accumulo nel centro quiescente (columella)
- Trasporto in direzione acropeta (epidermide)
- Regolazione del processo di distensione cellulare

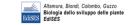
Altri ormoni coinvolti nella risposta gravitropica: acido abscissico, brassinosteroidi, etilene, ossido nitrico, citochinine

Nella radice gli *statociti* contenenti *statoliti* si trovano nella *columella* della cuffia radicale. Gli statoliti si sedimentano lungo la parete trasversale delle cellule



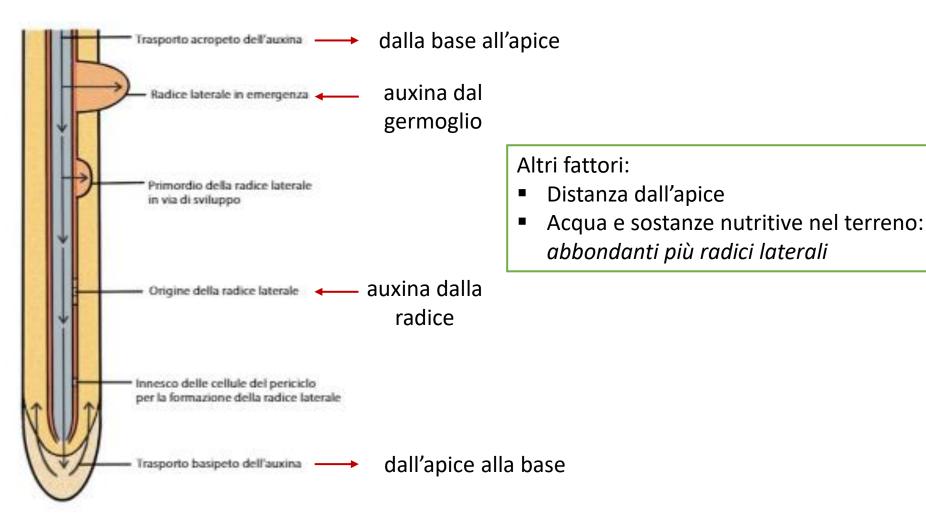
Attraverso le cellule del parenchima vascolare mediante "trasportatori" più numerosi dove c'è lo stimolo di gravità influsso la sintesi dell'auxina dell'auxina ha luogo nelle giovani foglie dell'apice caulinare efflusso dell'auxina epidermid e mediato dai carrier cortecci a di membrana endodermide pericicl o trasporto polare cilindro central e parenchina vascolare dell'auxina PIN1 Carrier di efflusso stele l'auxina arriva iniziali di cortecci a dall'apice caulinare ed endodermide nei tessuti periferici iniziali di epidermide il flusso auxinico è e cuffia laterale inverso columella cuffia radical e apice radicale

> raggiunto l'apice l'auxina viene ridistribuita e trasportata in direzione acropeta (cambio nello stimolo di gravità)



Controllo ormonale dello sviluppo radicale rapporto citochinina/auxina

Auxina: stimola lo sviluppo delle radici laterali; distensione cellulare





Impiego dell'auxina esogena per stimolare la produzione di radici avventizie nelle talee

Citochinine: intervengono nella divisione cellulare (citodieresi); si trovano nei tessuti in **continua divisione** dei semi fiori, frutti, apice radicale

Divisione cellulare: la cellula resta meristematica Distensione cellulare: la cellula si differenzia nel tipo cellulare



Citochinine e Auxina agiscono in modo ANTAGONISTA sul mantenimento del meristema dell'apice radicale che si deve dividere e distendere in uguale misura (stessa velocità)

Azione antagonista delle citochinine

- Contrastano l'influenza dell'auxina sulla divisione cellulare (controllo della velocità di divisione e distensione cellulare)
- Contrastano la distribuzione dell'auxina durante lo sviluppo delle radici laterali (regolatore negativo sulle cellule del periciclo)

Auxine

IAA (acido 3-indolacetico)
IBA (acido 3-indolbutirrico)
NAA (acido naftalenacetico)
2,4-D (acido 2,4-diclorofenossiacetico)

Zeatina

2iP (N-2isopentenil adenina)
Kinetina (6-furfulaminopurina)
BA o BAP (6-bemzilamminopurina)
TDZ (thidiazuron)

Citochinine

Bassa

Alta



Formazione radici

Induzione callo nelle monocotiledoni



Induzione embriogenesi

Radici avventizie da callo



Induzione callo nelle dicotiledoni

Germogli avventizi

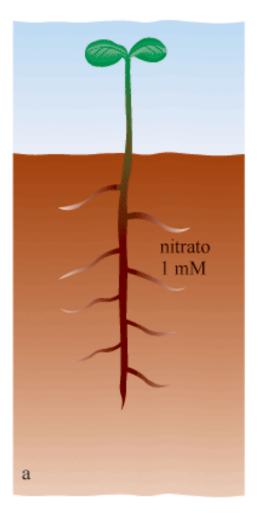
Proliferazione gemme ascellari



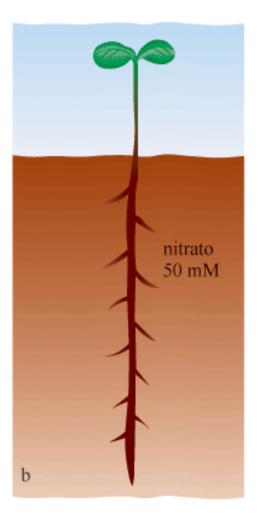
Alta

Bassa

Influenza di nitrati sullo sviluppo delle radici laterali



Le radici laterali crescono in modo uniforme e cospicuo



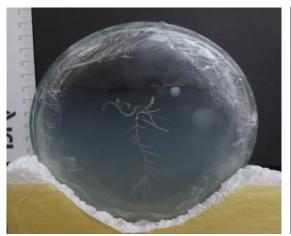
Le radici laterali restano corte mentre la radice primaria si allunga

Studio dell'influenza dell'azoto sullo sviluppo radicale: studio dell'architettura radiale (Sestili et al, in preparazione)

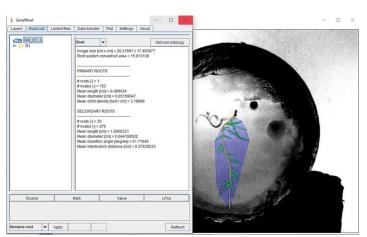
I semi sono stati allevati in piastre Petri in condizione di sterilità con terreno MS modificato con 3 diverse concentrazioni di **AZOTO**

3 genotipi, 3 dosi di azoto, 3 repliche









Elementi nutritivi essenziali per le piante

Elemento	Simbolo chimico	Forma disponibile	Concentrazione nella sostanza secca (mmol/kg)
MACRONUTRIE	ENTI		
Idrogeno	Н	H ₂ O	60 000
Carbonio	С	CO ₂	40 000
Ossigeno	0	O ₂	30 000
Azoto	N	NO ₃ , NH ₄ *	1000
Potassio	K	K+	250
Calcio	Ca	Ca ²⁺	125
Magnesio	Mg	Mg ²⁺	80
Fosforo	P	H ₂ PO ₄ , HPO ₄ ²⁻	60
Zolfo	S	SO ₄ ²⁻	30
Silicio*	Si	SiO ₄ -	30
MICRONUTRIE	NII		
Cloro	Cl	Cl ⁻	3.0
Boro	В	BO ₃ -	2.0
Ferro	Fe	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	2.0
Manganese	Mn	Mn ²⁺	1.0
Sodio*	Na	Na+	0.4
Zinco	Zn	Zn ²⁺	0.3
Rame	Cu	Cu ² *	0.1
Nichel	N	NI ²⁺	0.05
Molibdeno	Mo	Mo ₄ ²⁻	0.001

(*Sia il silicio che il sodio sono elementi "benefici" essenziali solo per alcuni tipi di piante: il Si per graminacee e piperacee, l'Na per le specie "natrofile" o "alofite").



Principali elementi essenziali e alcune loro funzioni biochimiche e fisiologiche

Potassio (K)	È il catione più abbondante della cellula, con una concentrazione citosolica di circa 80-200 mM. È uno dei pochi cationi che non è un componente di strutture organiche. Ha un'importante funzione come osmoregolatore operando, tra l'altro, anche nei movimenti fogliari e nell'aperturo e chiusura degli stomi.		
Calcio (Ca)	È presente nelle pareti e nei vacuali; nel citosol è presente solo in concentrazione molto basso (10-7 M). Agisce come secondo messaggero nella trasduzione di segnali ormonali o ambientali. È coinvolto nella regolazione di numerosi enzimi ed è fondamentale nei processi di divisione cellulare.		
Magnesio (Mg)	È un costituente dell'anello porfirinico della clorofilla, ed è, inoltre, l'attivatore di molti enzimi e della molecola di ATP.		
Fosforo (P)	Sotto forma di fosfato (PO_4^3) è presente in molecole fondamentali quali zuccheri fosfati, nucleotidi, acidi nucleici, coenzimi, fosfolipidi membranali. Ha un ruolo essenziale nelle reazioni in cui è coinvolto l'ATP e gioca quindi un ruolo chiave nella fotosintesi e nella respirazione. È un fattore importante per la regolazione di numerosi enzimi.		
Azoto (N)	È un costituente essenziale di amminoacidi, nucleotidi, coenzimi, nonché delle basi azotate de DNA e dell'RNA. È un componente di alcuni lipidi, alcuni zuccheri e della clorofilla.		
Zolfo (5)	È un elemento che entra nella molecola di alcuni amminoacidi come cisteina e metionina, di pri teine e di molecole importanti, tra cui quelle del coenzima A e del glutatione. È anche costitueni delle ferro-zolfo proteine, come la ferredossina, di vitamine e di alcuni solfolipidi di membrana		
Ferro (Fe)	È un costituente del gruppo eme nei citocromi ed è presente in forma non emica nelle proteine Fe S. È fondamentale in molti processi biochimici come la fotosintesi, la respirazione e la fissazion biologica dell'azoto.		
Boro (B)	È richiesto per stabilizzare la struttura delle pareti cellulari e, con un meccanismo non ancor chiarito, regola la divisione e la distensione cellulare.		
Rame (Cu)	Funziona come cofattore di molti enzimi redox come la plastocianina e la citocromo c ossidasi. presente anche negli enzimi ascorbato ossidasi e polifenolo ossidasi e nella superossido dismutasi, che ha l'importante funzione di detossificare il radicale superossido $(O_2^{-\bullet})$.		
Manganese (Mn)	La sua funzione più conosciuta e importante è legata alla fotolisi dell'H ₂ O, che si realizza ne complesso evolvente ossigeno associato al PSII e porta alla liberazione di O ₂ . È cofattore o numerosi enzimi, tra i quali decarbossilasi e deidrogenasi. Inoltre, può sostituire il Mg in alcun reazioni enzimatiche che utilizzano l'ATP.		
Zinco (Zn)	È un attivatore di numerosi enzimi, tra cui l'alcol deidrogenasi e l'anidrasi carbonica. Costituisco le zinc fingers (dita di zinco) di alcune proteine che interagiscono con acidi nucleici.		
Molibdeno (Mo)	La sua funzione principale è correlata al metabolismo dell'azoto, in quanto fa parte dei siti attivi della nitrato riduttasi e della nitrogenasi procariotica.		

