

MASSIMO REVERBERI
MICHELINA RUOCCO
LORENZO COVARELLI
LUCA SELLA

PATOLOGIA
VEGETALE
MOLECOLARE

PICCIN

Opera coperta dal diritto d'autore – tutti i diritti sono riservati.

Questo testo contiene materiale, testi ed immagini, coperto da copyright e non può essere copiato, riprodotto, distribuito, trasferito, noleggiato, licenziato o trasmesso in pubblico, venduto, prestato a terzi, in tutto o in parte, o utilizzato in alcun altro modo o altrimenti diffuso, se non previa espressa autorizzazione dell'editore. Qualsiasi distribuzione o fruizione non autorizzata del presente testo, così come l'alterazione delle informazioni elettroniche, costituisce una violazione dei diritti dell'editore e dell'autore e sarà sanzionata civilmente e penalmente secondo quanto previsto dalla L. 633/1941 e ss.mm.

ISBN 978-88-299-3141-5

Stampato in Italia

© 2022 by Piccin Nuova Libreria S.p.A., Padova
www.piccin.it



Prefazione

Il testo di *Patologia Vegetale Molecolare*, scritto da più di 70 autori e coordinato da Massimo Reverberi, Lorenzo Covarelli, Michelina Ruocco e Luca Sella, rappresenta un affresco attuale delle conoscenze sull'interazione pianta-patogeno, sulla biologia dei principali patogeni vegetali, sugli approcci sostenibili alla lotta contro le fitopatie, fino agli aspetti diagnostici molecolari più innovativi.

Il testo si presenta diviso in 6 sezioni, in cui le prime 3 approfondiscono rispettivamente aspetti molecolari e cellulari di virus e viroidi (sezione 1), fitoplasmi e batteri (sezione 2), oomiceti e funghi (sezione 3), mentre la quarta sezione è interamente dedicata alle interazioni molecolari pianta-patogeno e ambiente, con un focus particolare sulle principali reazioni difensive della pianta, locali e sistemiche, sia ai patogeni che ai principali stress abiotici. Nella quinta sezione si affrontano i temi più legati alla difesa sostenibile e allo sviluppo di innovazione nel controllo delle fitopatie (es. genome editing), mentre la sesta riporta un'ampia rassegna delle metodologie più recenti per la diagnosi delle principali fitopatie.

Il libro è un testo unico nel suo genere, composto da 37 capitoli, ciascuno dei quali è stato concepito e scritto dai principali esperti dello specifico ambito trattato, e cerca di rappresentare al meglio tutti gli aspetti della ricerca italiana nel settore dell'interazione pianta-patogeno ed in generale della Patologia Vegetale.



Autori

Gian Paolo Accotto

Dirigente di Ricerca, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), CNR

Maria Aragona

Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA)
Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Ivan Baccelli

Ricercatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP)

Elena Baraldi

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari,
Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Riccardo Baroncelli

Ricercatore, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Marzia Beccaccioli

Ricercatore, Dipartimento di Biologia Ambientale,
Università Sapienza, Roma

Giovanni Beccari

Ricercatore, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università degli Studi di Perugia

Alessandra Belisario

Primo Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA)
Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Assunta Bertaccini

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari
Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Iris Bertani

Ricercatore, Gruppo di Batteriologia,
Centro Internazionale di Ingegneria Genetica
e Biotecnologia (ICGEB), Trieste

Sabrina Bertin

Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA)
Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Giuliano Bonanomi

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Agraria, Università Federico II, Napoli

Roberto Buonauro

Professore ordinario di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e
d Ambientali, Università degli Studi di Perugia

Silvia Buroni

Professore a contratto di Microbiologia, Dipartimento di
Biologia e Biotecnologie, Università degli Studi di Pavia

Paola Casati

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento
di Scienze Agrarie e Ambientali - Produzione, Territorio,
Agroenergia, Università degli Studi di Milano Statale

Vittoria Catara

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Agricoltura, Alimentazione e Ambiente
Università degli Studi di Catania

Marina Collina

Ricercatore, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Nicoletta Contaldo

Ricercatore, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Lorenzo Cotrozzi

Ricercatore, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Agro-Ambientali, Università degli Studi di Pisa

Lorenzo Covarelli

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari
ed Ambientali, Università degli Studi di Perugia

Salvatore Davino

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Forestali,
Università degli Studi di Palermo

Rita Milvia De Miccolis Angelini

Professore associato di Patologia Vegetale,
Dipartimento di Scienze del Suolo, della Pianta
e degli Alimenti, Università Aldo Moro di Bari

Paola De Santis

Associate Scientist, Alliance of Bioversity International and CIAT

Alessandra Di Francesco

Professore a contratto, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Francesco Di Serio

Dirigente di Ricerca CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante-SS Bari

Francesco Faggioli

Dirigente di Ricerca, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Luigi Faino

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Biologia Ambientale, Università Sapienza, Roma

Francesco Faretra

Professore ordinario di Patologia, Vegetale, Dipartimento di Scienze del Suolo, della Pianta e degli Alimenti, Università Aldo Moro di Bari

Francesco Favaron

Professore ordinario di Patologia Vegetale, Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Università degli Studi di Padova

Simone Ferrari

Professore associato di Fisiologia Vegetale, Dipartimento di Biologia e Biotecnologie Charles Darwin Università Sapienza, Roma

Luca Ferretti

Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Antonia Gallo

Ricercatore, CNR, Istituto Scienze delle Produzioni Alimentari (ISPA), Lecce

Donato Gerin

Professore a contratto di Patologia Vegetale, Dipartimento di Scienze Del Suolo, della Pianta e degli Alimenti, Università Aldo Moro di Bari

Moira Giovannoni

Ricercatore, Dipartimento di Medicina clinica, sanità pubblica, scienze della vita e dell'ambiente, Università degli Studi dell'Aquila

Alessandro Grottoli

Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Anita Haegi

Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Vincenza Ilardi

Primo Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Alessandro Infantino

Primo Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Devra I. Jarvis

Senior Scientist, Alliance of Bioversity International and CIAT

Eleni Kapsomenou

Associate Scientist, Alliance of Bioversity International and CIAT

Marco Landi

Ricercatore, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Agro-Ambientali, Università degli Studi di Pisa

Alessandra Lanubile

Professore associato di Genetica Agraria, Dipartimento di Scienze delle produzioni vegetali sostenibili, Università Cattolica del Sacro Cuore, Piacenza

Stefania Loreti

Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Marta Martini

Ricercatore, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Maria Benedetta Mattei

Professore ordinario di Fisiologia Vegetale, Dipartimento di Medicina clinica, sanità pubblica, scienze della vita e dell'ambiente, Università degli Studi de L'Aquila

Laura Miozzi

Ricercatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), Torino

Maurilia Maria Monti

Ricamatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), Portici (Na)

Chiaraluce Moretti

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università degli Studi di Perugia

Claudio Moser

Responsabile Biologia e Fisiologia Vegetale, Fondazione Edmund Mach, S. Michele all'Adige (TN)

Irene Maja Nanni

Ricamatore, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Beatriz Navarro

Primo ricercatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), Bari

Emanuela Noris

Ricamatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), Bari

Giuseppe Parrella

Primo ricercatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante del CNR (IPSP), Portici (NA)

Elisa Pellegrini

Ricamatore, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Agro-ambientali, Università degli Studi di Pisa

Giancarlo Perrone

Primo Ricamatore, CNR, Istituto Scienze delle Produzioni Alimentari (ISPA), Lecce

Stefania Pollastro

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Scienze Del Suolo, della Pianta e degli Alimenti, Università Aldo Moro di Bari

Annalisa Polverari

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Biotecnologie, Università degli Studi di Verona

Antonio Prodi

Ricamatore, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Università Alma Mater Studiorum, Bologna

Fabio Quaglino

Professore Associato di Patologia vegetale, Dipartimento di Scienze Agrarie e Ambientali - Produzione, Territorio, Agroenergia (DiSAA), Università degli Studi di Milano

Massimo Reverberi

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Biologia Ambientale, Università Sapienza, Roma

Gianfranco Romanazzi

Professore associato, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università Politecnica delle Marche

Caterina Rotolo

Ricamatore, Dipartimento di Scienze del Suolo, della Pianta e degli Alimenti, Università Aldo Moro di Bari

Luisa Rubino

Primo Ricamatore, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), Bari

Michelina Ruocco

Dirigente di ricerca, CNR, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante (IPSP), Portici (NA)

Simona Marianna Sanzani

Ricamatore, Dipartimento di Scienze del Suolo, della Pianta e degli Alimenti, Università Aldo Moro di Bari

Sabrina Sarrocco

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Agro-ambientali, Università degli Studi di Pisa

Daniel V. Savatin

Professore Associato di Fisiologia Vegetale, Dipartimento di Scienze Agrarie e Forestali, Università degli Studi della Tuscia

Valeria Scala

Ricamatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)

Viola Camilla Scoffone

Ricamatore, Dipartimento di Biologia e Biotecnologie, Università degli Studi di Pavia

Marco Scortichini

Dirigente di Ricerca, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA) Unità di ricerca per la frutticoltura (CREA-FRC)

Luca Sella

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Università degli studi di Padova

Mario Tavazza

Ricamatore, Divisione Biotecnologie e Agroindustria ENEA

Stefania Tegli

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agrarie, Alimentari, Ambientali e Forestali, Università degli Studi di Firenze

Antonio Tiberini

*Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA)
Centro di Difesa e Certificazione (CREA-DC)*

Laura Tomassoli

*Primo Ricercatore, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA)
Centro di Difesa e Certificazione (CREA-DC)*

Silvio Tundo

*Ricercatore di Patologia Vegetale, Dipartimento di Territorio e Sistemi Agro-Forestali (TESAF),
Università degli Studi di Padova*

Massimo Turina

Dirigente di ricerca, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante del CNR (IPSP-CNR), sezione di Torino

Anna Maria Vaira

Ricercatore, Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante del CNR (IPSP-CNR), sezione di Torino

Maria Teresa Valente

*Collaboratore Tecnico, Consiglio per la Ricerca in Agricoltura e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA)
Centro di Ricerca Difesa e Certificazione (CREA-DC)*

Elodie Vandelle

Professore associato di Patologia Vegetale, Dipartimento di Biotecnologie, Università degli Studi di Verona

Vittorio Venturi

Coordinatore scientifico ICGEB e Capo Gruppo, Centro Internazionale di Ingegneria Genetica e Biotecnologia (ICGEB), Trieste

Francesco Vinale

Professore Associato di Patologia, Vegetale, Dipartimento di Agraria, Università Federico II, Napoli

Antonella Vitti

Ricercatore, Dipartimento di Farmacia, Università degli Studi di Salerno

Indice generale

Sezione 1 VIRUS E VIROIDI FITOPATOGENI 1

1. Scoperta, descrizione e differenze tra virus e viroidi 3

F. Di Serio, L. Rubino, F. Faggioli

Introduzione 3

La scoperta dei virus 5

I virus: caratteristiche generali 6

Architettura del virione 8

Il genoma virale 10

Approfondimenti:

■ Caratteristiche strutturali del genoma virale 11

Classificazione dei virus 12

La scoperta dei viroidi 13

Struttura e biologia dei viroidi 14

Classificazione dei viroidi 17

Domini strutturali dei viroidi 18

Bibliografia di riferimento 19

2. Replicazione, movimento e patogenesi dei viroidi 20

B. Navarro, F. Di Serio

Introduzione 20

Replicazione 21

Movimento intracellulare, intercellulare e sistemico dei viroidi 24

 Movimento intracellulare 24

 Movimento intercellulare 26

 Movimento a lunga distanza 26

Patogenesi 27

Bibliografia di riferimento 31

3. Replicazione, movimento e patogenesi dei virus 32

L. Rubino, B. Navarro

Introduzione 32

Penetrazione nella cellula ospite e decapsidazione 32

Espressione del genoma virale 34

Replicazione del genoma virale: i virus con genoma a (+)ssRNA 38

Replicazione di molecole subvirali 42

Replicazione di altri virus 43

Movimento dei virus 43

Patogenesi delle infezioni virali e strategie di difesa 46

Bibliografia di riferimento 48

4. Il rapporto con i vettori 50

G. Parrella, S. Bertin

Introduzione 50

I vettori dei virus delle piante 51

 Funghi e protozoi 51

 Nematodi 51

 Acarì 52

 Insetti 52

Interazioni molecolari tra virus e vettore 55

 Trasmissione non-persistente 55

 Trasmissione semi-persistente 58

 Trasmissione persistente 60

 Trasmissione persistente circolativa 60

 Trasmissione persistente propagativa 62

Ecologia ed epidemiologia molecolare 65

 Effetti diretti esercitati dal virus sul vettore 65

 Effetti epidemiologici indiretti esercitati dal virus sul vettore 66

 Influenza del genotipo e del sesso del vettore sull'epidemiologia dei virus 68

Bibliografia di riferimento 68

Approfondimenti:

■ Riassortimento e ricombinazione genica alla base dell'evoluzione dei virus fitopatogeni 69

M. Turina, L. Tomassoli, A. Tiberini

Bibliografia di riferimento 76

Casi di studio

■ Caso 1.1 - I virus che inducono il complesso del Tomato Yellow Leaf Curl disease 77

G.P. Accotto, E. Noris

■ Caso 1.2 - Peach Latent Mosaic Viroid 81

B. Navarro, F. Di Serio

■ Caso 1.3 - Replicazione di virus vegetali in *Saccharomyces cerevisiae* 85

L. Rubino

Sezione 2 PROCARIOTI FITOPATOGENI 91

5. Genetica e tassonomia: i fitoplasmi 93

G. Romanazzi, P. Casati, A. Bertaccini

Introduzione 93

Classificazione 94

Trasmissione ed epidemiologia 97

Sequenziamento genico e caratteristiche metaboliche 97

Risposta della pianta ospite all'infezione da fitoplasmi 100

Effettori 103

Strategie di gestione 105

Bibliografia di riferimento 106

6. Genetica e tassonomia: i batteri 108

V. Catara, M. Scortichini

Principali caratteristiche dei batteri fitopatogeni 108

Cenni di tassonomia 111

Elementi genetici mobili 113

Evoluzione di varianti di batteri mediante acquisizione e perdita di informazioni genetiche 114

Bibliografia di riferimento 116

7. Meccanismi di patogenesi dei batteri fitopatogeni 118

R. Buonauro, V. Catara, C. Moretti, M. Scortichini

Il contatto e la fase residente 118

Il passaggio allo stato endofita 119

Meccanismi di virulenza 120

Sistemi di secrezione 120

Il sistema di secrezione di tipo 1 121

Il sistema di secrezione di tipo 2 122

Il sistema di secrezione di tipo 3 e gli effettori di tipo 3 122

Il sistema di secrezione di tipo 4 125

Il sistema di secrezione di tipo 5 126

Il sistema di secrezione di tipo 6 126

Ruolo degli enzimi degradanti le pareti cellulari 127

Biofilm ed esopolisaccaridi: ruolo nella biologia dei batteri fitopatogeni 129

Approfondimenti:

- Le fitotossine prodotte da *Pseudomonas* spp.: un modello di colonizzazione del simplasto 131

Ruolo dei fitormoni 132

Ruolo delle serin proteasi in *Clavibacter michiganensis* 134

Bibliografia di riferimento 135

8. Quorum Sensing e Quorum Quenching 137

S. Buroni, I. Bertani, V.C. Scoffone, V. Venturi

Il meccanismo del Quorum Sensing 137

Il sistema Quorum Sensing nei batteri Gram-negativi 138

Il sistema Quorum Sensing nei batteri Gram-positivi 140

Sistemi di Quorum Sensing non canonici 141

Silenziamento batterico: Quorum Quenching 144

Inibizione della sintesi delle molecole segnale del Quorum Sensing 145

Inibizione della ricezione e della risposta del segnale Quorum Sensing 145

Degradazione delle molecole segnale del Quorum Sensing 145

QSI prodotti dalle piante 146

Applicazioni e resistenza alle strategie di Quorum Quenching 146

Approfondimenti:

- Meccanismi di Quorum Sensing nei patogeni vegetali 147

Bibliografia di riferimento 150

Casi di studio

- Caso 2.1 - Il legno nero della vite 151

G. Romanazzi, F. Quaglino, L. Ferretti

- Caso 2.2 - *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* 155

S. Loreti, M. Scortichini

- Caso 2.3 - *Pseudomonas savastanoi* 158

C. Moretti, R. Buonauro

Sezione 3 EUCARIOTI FITOPATOGENI 163

9. Introduzione e genetica degli oomiceti 165

A. Haegi, A. Belisario

Genomica 166

Meccanismi di evoluzione 167

Bibliografia di riferimento 168

10. Introduzione e genetica dei funghi 169

F. Favaron

Introduzione 169

Riproduzione 170

Relazioni con l'ospite, specializzazione parassitaria e tipi di trofismo **173**

Bibliografia di riferimento **177**

11. La genomica nei funghi, sistemi di secrezione ed effettori **178**

R. Baroncelli, L. Faino, A. Grotoli

Introduzione alla genomica dei funghi **178**

Il genoma dei funghi **179**

Polimorfismo cromosomico nei funghi **180**

Plasticità e variabilità del genoma fungino **181**

Genomica comparata e studi di popolazione per identificare le basi genetiche associate a funzioni biologiche **185**

Studi genomici sulla coevoluzione pianta-patogeno per l'identificazione di geni coinvolti nell'interazione **187**

Approfondimenti:

- Storia del sequenziamento del DNA e prospettive future **189**

Bibliografia di riferimento **191**

12. Il sensing dell'ospite **192**

M. Reverberi, M. Beccaccioli

Come fanno i funghi a percepire l'ospite? **192**

Rilevamento della superficie della pianta **192**

Rilevamento delle cellule **193**

Rilevamento delle radici **194**

Chemiotropismo fungino **194**

Bibliografia di riferimento **197**

13. Sistemi di secrezione ed effettori **198**

L. Faino

Introduzione **198**

Gli effettori **201**

Fattori di virulenza non peptidici **201**

Fattori di virulenza peptidici **202**

Effettori apoplastici **203**

Effettori citoplasmatici **203**

Bibliografia di riferimento **205**

14. Enzimi degradativi della parete cellulare e loro inibitori **206**

L. Sella, S. Tundo

Introduzione **206**

Composizione e struttura della parete cellulare vegetale **206**

Enzimi degradativi della parete cellulare vegetale (CWDE) **209**

Enzimi degradativi della cellulosa **210**

Enzimi degradativi dell'emicellulosa **210**

Enzimi degradativi della pectina **211**

Geni codificanti CWDE nei genomi microbici **214**

Regolazione dell'espressione dei CWDE **214**

Repressione catabolica da glucosio **215**

Controllo del pH **215**

Attivatori trascrizionali di geni codificanti CWDE **216**

Contributo di CWDE microbici nella patogenesi **216**

Pectinasi **216**

Xilanasi **217**

Attivatori trascrizionali **218**

Inibitori di CWDE **218**

Inibitori proteici delle poligalatturonasi (PGIP) **218**

Inibitori delle pectin metil-esterasi (PMEI) **220**

Inibitori delle xilanasi (XI) **223**

Bibliografia di riferimento **224**

15. Prodotti, regolazione e ruolo del metabolismo secondario fungino **226**

L. Covarelli, A. Prodi, G. Beccari

Introduzione **226**

Principali prodotti del metabolismo secondario fungino **227**

Polichetidi **229**

Peptidi non ribosomiali **230**

Ibridi peptidi-polichetidi **231**

Terpeni **231**

Alcaloidi-indolici **231**

Regolazione del metabolismo secondario fungino **232**

Segnali ambientali **233**

Regolazione trascrizionale **234**

Regolazione trascrizionale cluster-specifica **234**

Regolazione trascrizionale generica **235**

Regolazione epigenetica **235**

Ruolo del metabolismo secondario fungino durante l'interazione con altri organismi **236**

Ruolo durante l'interazione con altri microrganismi **236**

Ruolo dei metaboliti secondari fungini come fattori di virulenza nell'interazione con le piante **238**

Conclusioni **239**

Approfondimenti:

- Le aflatossine **240**

G. Perrone, M. Reverberi

- Le ocratossine **242**

A. Gallo

- La patulina **243**

S.M. Sanzani

Bibliografia di riferimento **245**

Casi di studio

- Caso 3.1 - *Pyrenochaeta lycopersici* **247**

M. Aragona, M.T. Valente, A. Infantino

- Caso 3.2 - Le cerato-platanine nei funghi fitopatogeni **251**

I. Baccelli

- Caso 3.3 - Le tossine di *Alternaria* **255**

S.M. Sanzani

Sezione 4

INTERAZIONE PIANTA-PATOGENO-AMBIENTE **259**

16. Il sistema immunitario della pianta: basi biochimiche e molecolari del riconoscimento dei patogeni e dell'attivazione delle difese della pianta **261**

S. Ferrari, M. Giovannoni, M.B. Mattei

Introduzione **261**

PTI – immunità stimolata dal patogeno **262**

Gli elicitori **263**

Percezione degli elicitori nelle cellule vegetali **266**

Segnalazione a valle della percezione di MAMP e DAMP **271**

ETI – Immunità stimolata dall'effettore **278**

Caratteristiche delle proteine codificate dai geni R **280**

Proteine citoplasmatiche di tipo "NLR" **280**

Proteine di membrana di tipo RLK/RLP **281**

Trasduzione del segnale a valle del riconoscimento mediato dai geni R **284**

Considerazioni conclusive **285**

Approfondimenti:

- Regolazione delle proteine R **285**

Bibliografia di riferimento **287**

17. Ruolo degli ormoni vegetali nella regolazione delle risposte immunitarie **288**

M.B. Mattei, D.V. Savatin, S. Ferrari

Ormoni vegetali: biosintesi e metabolismo **288**

Etilene **289**

Auxina **290**

Acido salicilico **290**

Acido jasmonico **291**

Citochinine, brassinosteroidi, acido abscissico (ABA) e gibberelline **291**

Ruolo dei fitormoni nella regolazione della difesa delle piante **293**

Attivazione di risposte di difesa da parte di SA, JA, ET: specificità e sovrapposizioni di risposte indotte da patogeni biotrofici e necrotrofici **293**

L'acido salicilico ha un ruolo cruciale nella regolazione delle difese delle piante contro i patogeni **293**

Le risposte di difesa attivate dagli jasmonati e dall'etilene sono importanti per la resistenza contro i patogeni necrotrofici **295**

Le risposte al SA spesso agiscono in modo antagonistico con quelle dipendenti da JA ed ET, ma possono anche cooperare **297**

Altri ormoni, oltre a SA, ET e JA, modulano le risposte di difesa contro i patogeni microbici **299**

Bibliografia di riferimento **303**

18. La risposta ipersensibile (HR) e la resistenza sistemica acquisita (SAR) **304**

E. Vandelle, A. Polverari

Introduzione **304**

Risposta ipersensibile e resistenza **305**

Ipersensibilità e apoptosi **306**

Ipersensibilità e autofagia/oncosi **307**

Ipersensibilità e necrosi: fitotossine e patogeni necrotrofici **308**

Esecutori della morte cellulare ipersensibile: il ruolo delle proteasi **310**

Regolatori negativi della morte cellulare ipersensibile **311**

Le specie reattive dell'ossigeno (ROS) nella HR **312**

Le specie reattive dell'azoto (RNS) nella HR **314**

La sintesi dell'ossido nitrico **315**

Interazione tra ROS e NO: il balance model **316**

Ruolo del perossinitrito nella HR **317**

Trasduzione del segnale di difesa durante la HR **317**

Flussi ionici **317**

Fosforilazione e MAPK **319**

HR e resistenza sistemica acquisita (SAR) **321**

I possibili segnali mobili della SAR **322**

Meccanismi di priming correlati alla SAR **325**

Approfondimenti:

- I meccanismi alla base del *defense priming* **326**

I. Baccelli, G. Romanazzi, S.M. Sanzani

Bibliografia di riferimento **328**

19. Il lipid signalling nell'interazione pianta-patogeno 330

V. Scala, M. Reverberi, M. Beccaccioli

Le basi della comunicazione: i lipidi 330

I lipidi nell'interazione pianta-batteri 332

Il metabolismo lipidico nei batteri 334

I lipidi nell'interazione pianta-funghi 336

Il metabolismo lipidico nei funghi: acidi grassi, ossilipine e sfingolipidi 339

Bibliografia di riferimento 340

20. Interazione pianta-viroidi 341

F. Di Serio

Introduzione 341

Silenziamento dell'RNA nell'interazione pianta-viroide 342

Ruolo antiviroidale dei vd-RNA 345

Silenziamento genico (post-trascrizionale e trascrizionale) indotto dai viroidi 346

Altri meccanismi di degradazione degli RNA viroidali 347

Capacità dei viroidi di eludere le difese antiviroidali 348

Considerazioni conclusive 349

Bibliografia di riferimento 349

21. Il silenziamento dell'RNA nell'interazione pianta-virus 350

E. Noris, M. Tavazza

Il silenziamento dell'RNA: non una ma molteplici vie metaboliche 350

Il silenziamento dell'RNA e le infezioni virali 351

Il recovery: dalla prima osservazione biologica alla scoperta del ruolo del silenziamento dell'RNA 352

Il silenziamento dell'RNA nella difesa ai virus: meccanismi molecolari 353

Meccanismi molecolari alla base del recovery 358

Recovery mediato dal taglio endonucleotidico dell'RNA virale dipendente da RISC 358

Recovery mediato dall'inibizione traduzionale dell'RNA virale 358

Recovery mediato da metilazione del DNA e dell'istone H3 (H3K9me2) 359

Recovery e vsiRNA secondari 359

Strategie per evitare il silenziamento e soppressori di silenziamento dei virus vegetali 360

Interazione con i vsiRNA e dsRNA 360

Interazione con AGO e inibizione del complesso RISC 361

Inibizione delle fasi successive alla formazione dei complessi RISC e RITSC 361

Interazione con RDR 361

Interazioni tra silenziamento dell'RNA e difesa antivirale mediata dai geni di resistenza R 362

Considerazioni conclusive 363

Bibliografia di riferimento 364

22. Interazione pianta-batteri 365

S. Tegli

Introduzione 365

Alcuni esempi di PTI tra pianta e batterio fitopatogeno 365

Alcuni esempi di ETI tra pianta e batterio fitopatogeno 369

Fitormoni e miRNA, elementi del dialogo tra pianta e batterio fitopatogeno a valle di PTI e ETI 370

Bibliografia di riferimento 371

23. Interazione pianta-oomiceti 373

A. Haegi, A. Belisario

Introduzione 373

Gli effettori 373

Effettori apoplastici 375

Effettori citoplasmatici 377

Effettori crinklers (CRN) 377

Effettori RXLR 378

Traslocazione 379

Domini WY 379

Funzioni degli effettori citoplasmatici 381

Conclusioni 383

Bibliografia di riferimento 384

24. Interazione pianta-funghi 385

E. Baraldi, R. Baroncelli, A. Di Francesco, C. Moser, M. Reverberi

Introduzione 385

■ Funghi necrotrofi 386

E. Baraldi, C. Moser, A. Di Francesco

Caratteristiche e strategia d'infezione 386

Funghi necrotrofi ospite-specifici o HSN 387

Funghi necrotrofi a largo spettro d'azione o BHN 388

Meccanismi di difesa della pianta all'attacco di funghi necrotrofi 390

Il ruolo della parete cellulare nella risposta ai funghi necrotrofi 390

Gli ormoni come strategia di resistenza all'attacco di funghi necrotrofi 391

Bibliografia di riferimento 393

■ Funghi biotrofi 394

M. Reverberi

Introduzione 394

L'interazione molecolare 395

Difese delle piante contro i patogeni fungini biotrofi 398

Bibliografia di riferimento 399

■ Funghi emibiotrofi 400

R. Baroncelli

Introduzione 400

La struttura specializzata dei funghi emibiotrofi: l'appressorio 400

L'importanza del genere *Colletotrichum* per lo studio del processo di infezione emibiotrofica 401

La genomica comparata rivela alcune caratteristiche peculiari del genere *Colletotrichum* 401

La trascrittomica svela le differenze nell'espressione genica durante le fasi dell'infezione emibiotrofica 402

La risposta della pianta ai funghi emibiotrofi 403

Conclusioni 404

Bibliografia di riferimento 405

25. Gli stress abiotici 407

E. Pellegrini, A. Vitti, L. Cotrozzi, M. Landi

Introduzione 407

Risposta delle piante agli stress abiotici 409

Identificazione e caratterizzazione molecolare delle principali *pathway* coinvolte nell'interazione pianta-stress abiotico 410

Stress ossidativo 412

Caratterizzazione molecolare delle risposte allo stress ossidativo 414

Stress idrico 416

Caratterizzazione molecolare delle risposte allo stress idrico 419

Stress termico 421

Caratterizzazione molecolare delle risposte allo stress termico 422

Stress luminoso 424

Caratterizzazione molecolare delle risposte allo stress luminoso 425

Stress da inquinanti 427

Caratterizzazione molecolare delle risposte agli inquinanti 429

Ozono 429

Diossido di carbonio 432

Stress salino e da metalli pesanti 434

Caratterizzazione delle risposte molecolari allo stress salino e da metalli pesanti 438

Conclusioni 445

Approfondimenti:

■ Comunicazione *inter-planta* 446

■ Specie reattive dell'ossigeno (ROS) 448

■ Sistemi antiossidanti e omeostasi delle ROS 453

Bibliografia di riferimento 455

Casi di studio

■ Caso 4.1 - Interazione *Botrytis cinerea*-vite 457
C. Moser, E. Baraldi

■ Caso 4.2 - *dsRNA-based vaccination* per la protezione delle piante dalle virosi 461
L. Miozzi, E. Noris, A.M. Vaira

■ Caso 4.3 - Uso di PRR per ottenere varietà di piante più resistenti 465
S. Ferrari

Sezione 5

LE STRATEGIE DI DIFESA INTEGRATA 469

26. Ricerca di antagonisti per la lotta biologica (dal laboratorio al campo) 471

S. Sarrocco, F. Vinale

Introduzione 471

Meccanismi d'azione degli antagonisti 473

Meccanismi diretti contro agenti fitopatogeni: il caso *Trichoderma* spp. 474

Meccanismi indiretti (Antagonista/Pianta) 477

Isolamento e selezione di ceppi microbici antagonisti 478

Approfondimenti:

■ Produzione della biomassa e formulazione 482

■ Campi d'applicazione e legislazione 483

Bibliografia di riferimento 483

27. Ruolo del fitobioma nella patogenesi 485

M. Ruocco, M.M. Monti

Definizione di fitobioma 485

Microbioma della rizosfera 486

Microbioma della fillosfera 490

Microbioma endogeno (endofitismo) 492

Metodiche di identificazione e caratterizzazione del fitobioma 494

Fitobioma: prospettive per la difesa delle colture 498

Approfondimenti:

- Tecniche diagnostiche: approcci basati sull'impiego della PCR **500**
- Tecniche diagnostiche: approcci che prevedono sequenziamento **502**
- Tecniche diagnostiche: approcci che prevedono tecniche di ibridazione **503**
- Tecniche diagnostiche: approcci che prevedono la fenotipizzazione dei volatiliomi **503**

Bibliografia di riferimento **504**

28. Repressività dei suoli 506**G. Bonanomi**

Introduzione **506**

Soppressività generale e specifica **508**

Esempi di suoli soppressivi **509**

La gestione della soppressività **509**

Pratiche che riducono la soppressività: fumigazioni e sterilizzazione del suolo **510**

Pratiche che incrementano la soppressività: rotazioni e ammendanti organici **511**

I suoli soppressivi nell'era del microbioma **513**

Conclusioni e prospettive future **515**

Approfondimenti:

- La soppressività della scabbia della patata **515**
- I suoli soppressivi verso le fusariosi vascolari **516**
- Il declino del "mal del piede" **516**
- La stanchezza del suolo del melo **518**
- I suoli soppressivi verso i nematodi fitoparassiti **518**

Bibliografia di riferimento **519**

29. Induzione di resistenza e defense priming 520**I. Baccelli, G. Romanazzi, S.M. Sanzani**

Introduzione **520**

È possibile indurre resistenza in piante sintomatiche? **521**

Alcuni esempi di induttori di resistenza **522**

Acido beta-aminobutirrico (BABA) **522**

Il chitosano **523**

Benzotriadiazolo (BTH) **526**

Altre molecole naturali **527**

Resistenza indotta dai microrganismi benefici **529**

Resistenza indotta con mezzi fisici e chimici **531**

L'impiego di induttori di resistenza nella protezione dalle malattie: aspetti pratici **533**

Bibliografia di riferimento **535**

30. I fungicidi: meccanismi di azione e meccanismi di resistenza 537

M. Collina, F. Faretra, I.M. Nanni

I fungicidi **537**

Un po' di storia **537**

La resistenza ai fungicidi **538**

Fungicidi che alterano il metabolismo degli acidi nucleici **545**

Fungicidi che interferiscono con il citoscheletro e le proteine di movimento **545**

Fungicidi che interferiscono con la respirazione **547**

Fungicidi che interferiscono con la sintesi di aminoacidi e proteine **549**

Fungicidi che interferiscono con la trasduzione del segnale **550**

Fungicidi che interferiscono con sintesi e trasporto dei lipidi, integrità e funzionalità di membrana **550**

Fungicidi inibitori della biosintesi degli steroli **551**

Fungicidi inibitori della biosintesi della parete cellulare **552**

Fungicidi con meccanismo d'azione sconosciuto **553**

Fungicidi multisito **553**

Approfondimenti:

- Resistenza a fungicidi in *Botrytis cinerea* **555**
C. Rotolo, R.M. De Miccolis Angelini

Bibliografia di riferimento **557**

31. Il potenziale delle miscele varietali per la riduzione dei danni da patogeni 558

P. De Santis, E. Kapsomenou, D.I. Jarvis

Introduzione **558**

Miscela varietali e riduzione dei danni **560**

Effetto diluizione ed effetto barriera **562**

Resistenza indotta **563**

Modifica del microclima **563**

Conclusioni **566**

Bibliografia di riferimento **566**

32. Biotecnologie per la resistenza ai patogeni 568

A. Lanubile, S. Sarrocco, M. Tavazza, V. Ilardi

Introduzione **568**

Trasformazione genetica delle piante **569**

Transgenesi, cisgenesi e intragenesi **570**

RNAi: un potente strumento biotecnologico per la lotta ai patogeni **571**

Editing del genoma **575**

Le nucleasi a dita di zinco (ZFN)	576
Le nucleasi TALEN	577
Le nucleasi basate sul sistema CRISPR/Cas9	577
Bioteecnologie per la resistenza ai virus	579
Resistenze transgeniche	579
Resistenza derivata dal patogeno (PDR)	579
Resistenza non derivata dal patogeno	582
Resistenza derivata dall'ospite	582
Resistenze non transgeniche	583
Bioteecnologie per la resistenza ai funghi	584
Bioteecnologie per la resistenza ai batteri	586
Conclusioni	589
Bibliografia di riferimento	590

Casi di studio

- Caso 5.1 - Resistenza a plum pox virus mediante bioteecnologie **591**
V. Ilardi, M. Tavazza
- Caso 5.2 - Mezzi alternativi di lotta alle malattie postraccolta degli ortofruttili freschi **595**
S.M. Sanzani

Sezione 6 LA DIAGNOSTICA FITOPATOLOGICA **599**

33. Diagnostica molecolare **601**

A. Bertaccini, V. Catara, N. Contaldo, S. Davino, F. Faggioli, S. Loreti, M. Martini, S. Pollastro

Principi della diagnosi molecolare	601
Metodi basati sull'ibridazione molecolare	601
Ibridazione molecolare su fase solida	602
DNA/RNA array	603
Reazione a catena della polimerasi (PCR) e sue varianti	604
PCR: principi generali	604
RT-PCR	607
Bio-PCR	607
Colony-PCR	607
Nested-PCR	608
Multiplex-PCR	608
Competitive PCR	608
Co-operational PCR	609
Fluorescent <i>in situ</i> PCR	609
Immunocapture (IC)-PCR/PCR-ELISA	609
Denaturing gradient gel electrophoresis PCR (PCR-DGGE) e temporal temperature gradient gel electrophoresis (PCR-TTGE)	609
Magnetic capture hybridization (MCH)-PCR	609

PCR quantitativa (qPCR) o real time PCR	610
Digital droplet PCR (ddPCR)	610
Altri metodi PCR e sistemi portatili	611
Metodi basati sull'amplificazione isotermica	611
Loop-mediated isothermal amplification (LAMP)	611
Nucleic acid sequence-based amplification (NASBA)	612
Rilevazione colorimetrica di nanoparticelle di oro (gold nanoparticles, AuNPs) – bio barcode	613
Next generation sequencing (NGS), whole genome sequencing (WGS), shotgun metagenomics	613
Third generation sequencing (TGS)	614
Biosensori a DNA	614
Bibliografia di riferimento	614

34. Diagnostica per le virosi **616**

S. Davino, F. Faggioli

Introduzione	616
Test biologici su piante indicatrici	617
Microscopia elettronica	618
Metodi sierologici	620
Principi della diagnosi sierologica	620
DAS-ELISA	622
PTA-ELISA e TAS-ELISA	623
DTBIA	624
Lateral flow test o lateral flow immunochromatographic assay	625
Metodi molecolari	626
Metodi di diagnosi elettroforetici (identificazione dei dsRNA)	626
IC (RT)-PCR	627
Next generation sequencing (NGS)	627
Bibliografia di riferimento	627

35. Diagnostica per le fitoplasmosi **628**

A. Bertaccini, M. Martini, N. Contaldo

Introduzione	628
Campionamento di piante sintomatiche ed insetti	628
Estrazione del DNA genomico totale	630
Tecniche basate sull'amplificazione genica	630
Individuazione basata sul gene 16S rRNA	630
Differenziazione basata su più geni diversi dal gene 16S rRNA	631
PCR quantitativa per individuazione della presenza e quantificazione dei fitoplasmi	633
PCR digitale (dPCR) e amplificazione isotermica mediata da Loop	633
Sierologia	634
Bibliografia di riferimento	635

36. Diagnostica per le batteriosi 637*S. Loreti, V. Catara*La diagnosi, strumento di prevenzione e gestione **637**Diagnosi, rilevamento preliminare e identificazione **637**Campionamento **638**Tecniche di diagnosi convenzionale **639**Applicazioni di diagnosi molecolare **640**Rilevamento basato sull'amplificazione di tratti di DNA specifici **641**Regioni bersaglio del rilevamento **642**Rilevamento multiplo **643**Strategie per implementare il rilevamento **643**La diagnosi nella pratica: il caso *Xylella fastidiosa* **644**Next generation sequencing e diagnosi **646**Analisi dei batteri fitopatogeni al Point-Of-Care **647***Bibliografia di riferimento* **649****37. Diagnostica per i funghi e gli oomiceti 650***S. Pollastro, D. Gerin*Introduzione **650**Sviluppo di sistemi di diagnosi basati sugli acidi nucleici **653**Tecniche diagnostiche **656**PCR e sue varianti **656**Restriction fragment length polymorphism-PCR (RFLP-PCR) **657**Repetitive extragenic palindromic elements-PCR (REP-PCR) **657**Single strand conformation polymorphism PCR (PCR-SSCP) **657**PCR quantitativa **658**Metodi basati sull'ibridazione molecolare - DNA/RNA array **659**Next generation sequencing (NGS) **659**Conclusioni **660***Bibliografia di riferimento* **662****Indice analitico 663**

