



Anossia, ipossia e la scoperta del sensore dell'ossigeno nelle piante*

PIERDOMENICO PERATA

1. Summary

Plants are aerobic organism and rely on the presence of molecular oxygen for respiration and energy production. Several environmental and anatomical conditions result in lower oxygen availability (hypoxia) and under these conditions the survival of plants requires a series of anatomical and physiological adaptive mechanisms. In order to activate a molecular response to hypoxia plants require mechanism(s) to sense the level of available oxygen. The existence of a molecular sensor for oxygen in plants has been postulated for decades but its identity was unveiled only recently. In this review article I will describe the most recent discoveries that led to the identification of the oxygen sensor in plants.

2. Riassunto

Le piante, in quanto organismi aerobici, necessitano di ossigeno molecolare per poter respirare. La capacità di adattamento di diverse specie vegetali a condizioni ambientali che comportino una limitata disponibilità di ossigeno sono estremamente variabili, ma qualunque sia il meccanismo adattativo adottato da una specie vegetale, sia esso di tipo metabolico o anatomico, è evidente che la strategia avrà successo solo se la pianta sarà in grado di rilevare la situazione di carenza di ossigeno in cui vive: se le piante abbiano o meno un sensore molecolare dell'ossigeno, al pari degli animali, è stato oggetto di discussione per

* Prolusione tenuta in occasione dell'Inaugurazione del 230° anno accademico. Roma, 10 maggio 2012 presso la Biblioteca dell'Accademia.

decenni e solo nel 2011 due gruppi indipendenti hanno dimostrato che il sensore dell'ossigeno molecolare esiste anche nei vegetali, seppur con un meccanismo diverso da quello del mondo animale. Le ragioni alla base della concomitante ed indipendente scoperta del sensore dell'ossigeno nelle piante da parte di gruppi indipendenti origina da una serie di scoperte che si sono susseguite negli scorsi anni e che verranno descritte in questo articolo.

3. Introduzione: le piante in ipossia

Le piante sono organismi aerobi e necessitano di ossigeno per poter svolgere il normale metabolismo respiratorio [1]. Molte sono però le situazioni che generano una parziale carenza di ossigeno (ipossia) o, addirittura, una sua totale assenza (anossia). Condizioni di anossia o ipossia possono essere generate da particolari situazioni ambientali, come nel caso del terreno intriso di acqua in seguito ad elevate precipitazioni atmosferiche, oppure a condizioni fisiologiche quali quelle che si determinano all'interno di tessuti vegetali che consentono una limitata diffusione dell'ossigeno (ad esempio all'interno di un tubero di patata o di un frutto) [1]. In queste situazioni la disponibilità di ossigeno può calare molto, al punto di non consentire il normale metabolismo respiratorio [12]: oltre a portare ad una vera e propria crisi energetica nelle cellule, la mancanza di ossigeno impedisce la normale riossidazione del NADH in NAD e la carenza di quest'ultimo limita la stessa attività glicolitica propedeutica al metabolismo mitocondriale. In altre parole, la carenza di ossigeno può generare una repentina carenza di energia nella cellula non solo a causa della impossibilità della respirazione a livello mitocondriale ma anche a causa del rallentamento della produzione di ATP a livello glicolitico. Mentre non vi sono soluzioni in grado di compensare la mancanza di ossigeno molecolare a livello mitocondriale, la riossidazione del NADH prodotto dal metabolismo glicolitico è possibile grazie alla attivazione del metabolismo fermentativo (Figura 1): il piruvato prodotto dal metabolismo del glucosio, non potendo accedere al metabolismo mitocondriale, viene inizialmente convertito ad acido lattico dall'enzima lattato deidrogenasi (LDH; che ri ossida NADH a NAD) [12]. Il conseguente abbassamento di pH citoplasmatico inibisce però la LDH

e attiva la piruvato decarbossilasi (PDC) che converte il piruvato in acetaldeide [12]. Quest'ultima, potenzialmente tossica per la cellula [14], viene infine convertita in etanolo dall'alcol-deidrogenasi (ADH) [12]. L'etanolo è prodotto a concentrazioni raramente tossiche per la cellula vegetale e la sua produzione può quindi proseguire per un periodo prolungato [13]. In condizioni di ipossia o anossia, quindi la glicolisi prosegue grazie all'accoppiamento della glicolisi stessa (che produce ATP e NADH) con la fermentazione alcolica (che produce etanolo e consente la riossidazione del NADH a NAD), garantendo così la prosecuzione della produzione di ATP tramite la glicolisi. Seppur minima rispetto alla quantità prodotta dalla respirazione mitocondriale, le poche molecole di ATP prodotte dalla glicolisi/fermentazione sono essenziali per la sopravvivenza della cellula vegetale a condizioni di carenza di ossigeno: piante mutanti prive di PDC o di ADH hanno inevitabilmente un sopravvivenza alla ipossia/anossia molto minore [12].

L'attivazione del metabolismo fermentativo è uno degli elementi chiave per la sopravvivenza delle piante per brevi periodi in condizioni anossiche o ipossiche. Tutte le specie vegetali che, invece, riescono a vivere per periodi prolungati in condizioni di sommersione, inevitabilmente parziale, devono questa capacità allo sviluppo di sistemi di trasporto dell'ossigeno dalle parti emerse (di norma le foglie) alle parti sommerse (radici). Il tessuto che nelle piante consente il trasporto dell'ossigeno prende il nome di aerenchima ed è costituito da spazi vuoti generati da un programma di morte cellulare che viene a creare "canali" di connessione tra le parti emerse e le parti sommerse della pianta [1].

4. Percezione dell'ipossia: stato metabolico della pianta

Come prima descritto, il metabolismo glicolitico svolge un ruolo fondamentale per consentire la sopravvivenza in condizioni ipossiche. Ovviamente la piena funzionalità del metabolismo glicolitico richiede una costante disponibilità di glucosio per consentirne lo svolgimento e negli anni passati è stato evidenziato come, nei cereali, la capacità di degradare le riserve di amido sia un requisito necessario per una buona tolleranza a condizioni di carenza di ossigeno (Figura 1). Il riso,

in effetti, è noto per essere il solo cereale coltivato a possedere una eccezionale adattabilità alla sommersione [9; 12]. Molti studi hanno dimostrato come la tolleranza del riso dipenda anche dalla sua capacità di utilizzare efficientemente le sue riserve di amido per alimentare la glicolisi accoppiata al metabolismo fermentativo [4]. Recentemente è stato identificato un meccanismo di regolazione della degradazione dell'amido basato sulla percezione di una situazione di carenza di carboidrati [6]: la maggior parte delle piante, infatti, subisce un rapido esaurimento delle riserve di carboidrati durante condizioni di sommersione, dovuta al rallentamento della fotosintesi (la sommersione avviene spesso in acque torbide che non lasciano passare luce) ed all'intenso uso di carboidrati per alimentare la glicolisi/fermentazione. È stato quindi da molti ipotizzato che la percezione di condizioni di mancanza di ossigeno potesse avvenire indirettamente tramite la percezione di un calo di disponibilità di carboidrati solubili (glucosio, saccarosio). In effetti, come sopra accennato, nel riso esiste un sistema di percezione/trasduzione del segnale da carenza di zuccheri: una proteina-chinasi, CIPK15 viene co-regolata da carenza di zuccheri come pure dalla carenza di zuccheri indotta dalla sommersione [6], indicando che le piante possono percepire condizioni di mancanza di ossigeno anche non percependo direttamente il livello di ossigeno, ma basandosi invece sulla disponibilità di carboidrati come indicatore indiretto del proprio stato energetico, profondamente influenzato da condizioni di anossia/ipossia [6].

5. Percezione dell'ipossia: etilene e strategia di fuga

Per decenni il riso, grazie alle sue caratteristiche di tolleranza alla sommersione è stato il sistema vegetale preferito per gli studi sull'adattamento delle piante a condizioni di ipossia [1; 9; 12]. Questa specie ha evoluto una molteplicità di meccanismi di tolleranza alla sommersione ed esistono notevoli differenze varietali relativamente alla capacità di tollerare la carenza di ossigeno (Figura 2). Infatti, anche se è certamente vero che la totalità delle varietà di riso ben sopporta condizioni di allagamento del terreno, solo alcune specifiche varietà mostrano una risposta adattativa che consente loro di sopravvivere anche a condizioni di totale sommersione. Alcune particolari varietà di

riso, definite “deep–water rice” (*DWR*), riescono a sopravvivere anche quando il livello d’acqua che le sommerge si innalza rapidamente, anche alla velocità di 30 cm al giorno, raggiungendo profondità prossime ai tre metri. Nelle varietà *DWR* non si osserva una vera tolleranza alla ipossia, bensì la capacità della pianta di allungare i propri steli ad una velocità superiore a quella dell’innalzamento dell’acqua che tende a sommergerle, consentendo così il trasporto dell’ossigeno alle parti sommerse [10]. Recentemente i geni responsabili di questo fenomeno sono stati identificati [5]: si tratta di due geni denominati *SNORKEL1* e *SNORKEL2* (*SK1* e *SK2*) appartenenti alla grande famiglia di fattori trascrizionali *ERF* (*Ethylene Responsive Factor*). Proprio in quanto in grado di rispondere all’etilene, ormone gassoso prodotto dalle piante quando queste vengono sommerse, *SK1* e *SK2* attivano rapidamente il processo di crescita, consentendo così alle piante di *DWR* di attuare una “strategia di fuga” nei confronti della sommersione. La crescita accelerata permette di mantenere una parte delle foglie costantemente al di sopra del livello dell’acqua, consentendo il trasporto dell’ossigeno dalla parte emersa alla parte sommersa. Questo trasferimento gassoso viene facilitato sia dalla produzione di aerenchima che della formazione di uno strato gassoso che “avvolge” le parti sommerse grazie alla secrezione di sostanze cerose che, coprendo le foglie, le rendono idrofobe. Nel caso del *DWR*, quindi, la percezione della carenza di ossigeno determinata dalla sommersione avviene indirettamente: l’ipossia stimola la produzione di etilene che resta “intrappolato” nella pianta nelle sue parti sommerse. L’etilene induce l’espressione di *SK1* e *SK2* che attivano la rapida crescita garantendo la sopravvivenza della pianta [10].

6. Percezione dell’ipossia: etilene e strategia di quiescenza

Solo le varietà di riso del tipo *DWR* posseggono i geni *SK1* e *SK2* e mostrano una efficace “strategia di fuga” nei confronti della sommersione. La maggior parte delle altre varietà reagiscono alla incrementata presenza di etilene crescendo, ma con una velocità insufficiente a far loro mantenere parte dell’apparato fogliare al di sopra del livello dell’acqua (Figura 2). Queste varietà muoiono se sommerse per alcuni giorni. Poche varietà di riso mostrano invece una risposta alla som-

mersione che le porta a limitare la crescita se sommerse: una “strategia di quiescenza” che consente loro di ridurre il consumo dei carboidrati che sono necessari per garantire la successiva ripresa vegetativa quando il livello dell’acqua recede [1; 16]. La varietà più studiata di riso che mostra la “strategia di quiescenza” si chiama FR_{13A}. Da molti anni è noto che il carattere di tolleranza alla sommersione completa è presente esclusivamente nelle varietà che, come FR_{13A}, mostrano sul cromosoma 9, nota come *SUBMERGENCE*₁ (*SUB*₁). Recentemente è stato scoperto che *SUB*₁ codifica per un gruppo di fattori di trascrizione di tipo ERF e che in particolare uno di essi, noto come *SUB*_{1A} [5] è presente esclusivamente nelle varietà come FR_{13A} che mostrano una eccezionale sopravvivenza a lunghi periodi di sommersione. Il meccanismo di attivazione di *SUB*_{1A} è simile a quello descritto per i geni *SK*: l’etilene prodotto dalla pianta di riso sommersa attiva la trascrizione di *SUB*_{1A}. Anche in questo caso, quindi, la pianta non rileva il livello dell’ossigeno ma dell’etilene. *SUB*_{1A} esercita poi un duplice effetto sulla fisiologia della pianta di riso: ne reprime la crescita, anche tramite una limitazione della degradazione delle riserve di amido, ed attiva il metabolismo fermentativo, consentendo così la produzione di ATP [16].

7. Percezione dell’ipossia: dal riso a *Arabidopsis*

Lo scoperta dei geni *SK* e dei geni *SUB*, entrambi appartenenti alla famiglia dei geni ERF (e in particolare della gruppo VII di questa famiglia), e la loro conclamata importanza nel governare i processi di adattamento del riso a condizioni di sommersione hanno attratto l’interesse di molti ricercatori per questa classe di geni. Le scoperte che hanno consentito di chiarire molto sui meccanismi di adattamento del riso alla sommersione non hanno un impatto sui meccanismi di tolleranza di altre specie vegetali, che non presentano le stesse caratteristiche anatomiche del riso ed è quindi ovvio che la ricerca si sia quindi rivolta allo studio della risposta di specie diverse dal riso. In particolare è stata impiegata *Arabidopsis thaliana*, una piccola pianta molto utilizzata nei laboratori che si occupano di biologia delle piante. In *Arabidopsis* esiste una numerosa famiglia di fattori trascrizionali di tipo ERF ed almeno due di essi mostrano una forte risposta trascrizio-

nale in condizioni di ipossia. Questi due ERF sono stati chiamati geni *HRE* (*Hypoxia Responsive ERF*; *HRE1* e *HRE2*) [8]. I geni *HRE* hanno un ruolo importante nella tolleranza di *Arabidopsis*: controllano l'espressione di geni importanti per il metabolismo fermentativo come *PDC* e *ADH*, l'over-espressione di *HRE1* e *HRE2* in piante transgeniche di *Arabidopsis* rende le piante più resistenti alla mancanza di ossigeno e il doppio mutante privo sia di *HRE1* che di *HRE2* tollera meno l'ipossia delle piante selvatiche [8]. Tutte queste evidenze suggeriscono che i geni *HRE* di *Arabidopsis*, al pari dei geni *SK* e *SUB1A* di riso, abbiano un ruolo importante nella tolleranza alla carenza di ossigeno. Ma i geni *HRE* appaiono come elementi "intermedi" nella risposta alla ipossia: essi stessi sono indotti dalla carenza di ossigeno, ad indicare che altri geni a monte sono responsabili dei primi eventi molecolari di risposta alla mancanza di ossigeno. I geni *HRE* sono quindi importanti intermediari nella via di trasduzione del segnale ipossico, ma non appaiono poter avere un ruolo di sensore primario dell'ossigeno.

8. Il sensore dell'ossigeno nelle piante

Per poter fungere da sensore, una proteina non può essere prodotta dopo che la condizione da segnalare si è palesata, ma deve essere già presente anche in condizioni di assenza del segnale che essa stessa deve percepire. Tra i geni *ERF* del gruppo VII, oltre ai geni *HRE* sono presenti geni denominati *RAP*. In particolare uno di questi, *RAP2.12*, è fortemente espresso in qualsiasi tessuto e condizione ambientale [7]. *RAP2.12* è in grado di attivare il gene *ADH* [11] e questo suggerisce che non solo i geni *HRE1* e *HRE2* possano essere coinvolti con la risposta ipossica di *Arabidopsis*, ma che anche *RAP2.12* abbia un ruolo. L'osservazione casuale che una versione troncata all'estremità N-terminale della proteina *RAP2.12* fosse in grado di indurre la risposta genica anaerobica in condizioni di normossia ha portato all'intuizione che questa sequenza N-terminale potesse avere un ruolo regolativo sulla stabilità, e quindi attività, di *RAP2.12* [7]. Un'analisi delle sequenze aminoacidiche dei geni *ERF* del gruppo VII ha dimostrato come la maggior parte di essi posseggano un N-terminale altamente conservato e caratterizzato dalla presenza di una cisteina (Cys) in posizione semi-terminale [7]. La presenza di Cys all'estremità

N-terminale rappresenta un possibile elemento di destabilizzazione della proteina sulla base della “N-end rule”, un processo di stabilizzazione/destabilizzazione delle proteine in funzione degli aminoacidi iniziali di una proteina. In particolare, la Cys può essere ossidata in presenza di ossigeno, inducendo la degradazione della proteina ad opera del proteasoma, attraverso successivi processi di arginilazione e ubiquitinazione, (Figura 3). La proteina RAP2.12, quindi, viene continuamente espressa nella pianta in condizioni aerobiche. Tuttavia, in condizioni aerobiche, RAP2.12 viene continuamente degradato a causa della presenza di ossigeno che, tramite l’ossidazione della Cys, ne determina l’instabilità e degradazione. Solo se la concentrazione dell’ossigeno decresce, il processo di ossidazione della Cys rallenta sino ad essere presumibilmente assente, garantendo così la stabilizzazione di RAP2.12, il suo accumulo e la sua azione come attivatore trascrizionale. I bersagli principali di RAP2.12 sono proprio i geni coinvolti con i meccanismi di adattamento e sopravvivenza della pianta alla carenza di ossigeno (Figura 3). RAP2.12 funziona quindi come un vero sensore di ossigeno molecolare [7]. È interessante notare che, in condizioni aerobiche, una piccola quantità di RAP2.12 sfugge al processo di degradazione grazie al legame di RAP2.12 ad una proteina di membrana (ACBP), garantendo così la presenza di RAP2.12 anche in condizioni aerobiche. Quando intervengono condizioni ipossiche, RAP2.12 viene rilasciato dalla membrana cellulare e, insieme a molecole di RAP2.12 sintetizzate *de novo*, migra nel nucleo, e attiva la risposta anaerobica [7]. La scoperta del meccanismo della “N-End rule” (Cys-dipendente) come meccanismo di percezione dell’ossigeno è avvenuta in contemporanea ad opera di due gruppi di ricerca. Il primo gruppo [7] ha scoperto RAP2.12 e il suo meccanismo di regolazione come sopra descritto. Il secondo gruppo [3] ha osservato come mutanti compromessi nella via di destabilizzazione delle proteine tramite arginilazione/proteasoma mostrassero attivazione della risposta anaerobica anche in condizioni aerobiche, consentendo quindi di giungere, seppur con un approccio diverso, alle stesse conclusioni raggiunte nella descrizione di RAP2.12 come sensore dell’ossigeno.

La scoperta del sensore dell’ossigeno delle piante arriva dopo decenni di ipotesi sulla sua effettiva esistenza ed apre nuove prospettive nello sviluppo di varietà vegetali [3; 7]. La scoperta di SUB1A nel 2006 ha già portato alla creazione di nuove varietà di riso con eccezionale

tolleranza alla sommersione ed ottima produttività e si prevede che la scoperta del meccanismo di percezione dell'ossigeno porterà notevoli innovazioni nel settore delle coltivazioni in ambienti agrari sempre più soggetti a condizioni climatiche estreme [2].

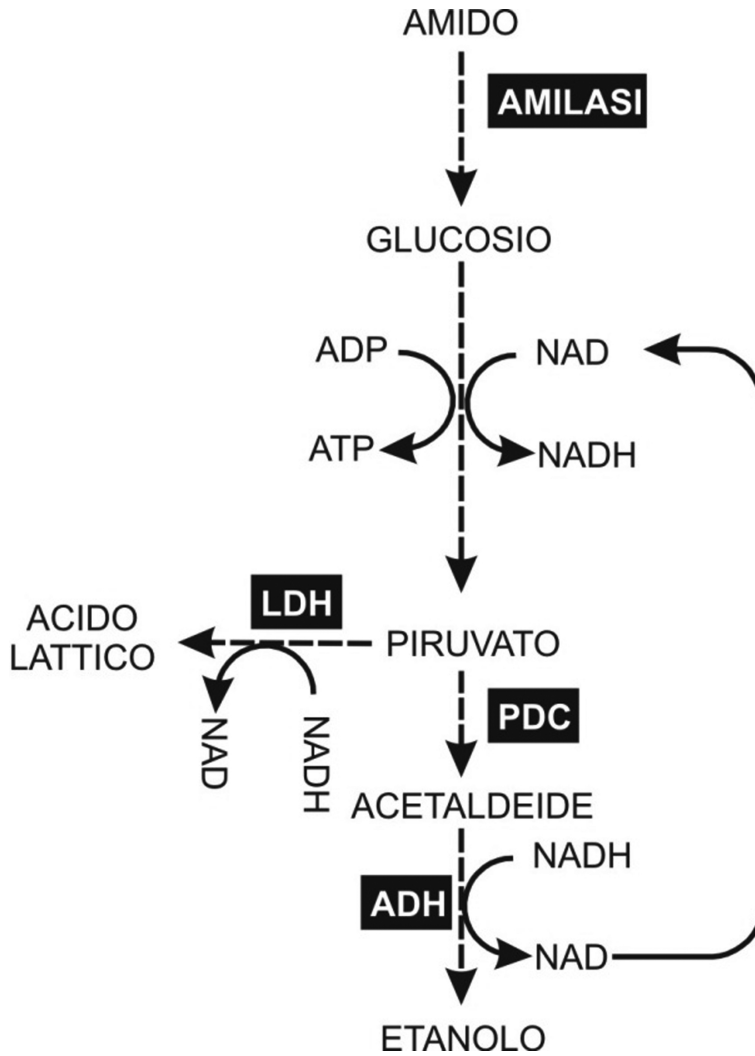


Figura 1. Rappresentazione schematica del metabolismo anaerobico delle piante. Il metabolismo dell'amido fornisce molecole di glucosio per il metabolismo glicolitico. La produzione di energia, sotto forma di ATP, avviene in ipossia prevalentemente grazie alla glicolisi, la cui attività dipende dalla disponibilità di NAD^+ . Al fine di rigenerare il NAD^+ , la pianta attiva inizialmente la lattato deidrogenasi (LDH) e successivamente la fermentazione alcolica tramite la piruvato deidrogenasi (PDC) e la alcol-deidrogenasi (ADH).

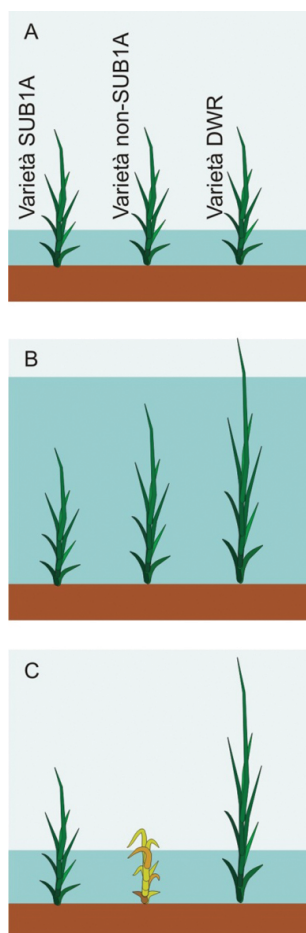


Figura 2. Risposta di diverse varietà di riso alla sommersione. In condizioni di parziale sommersione (A) il comportamento di diverse varietà è simile. Le varietà che posseggono il gene *SUB1A* rispondono alla sommersione (B) attivando un meccanismo di quiescenza che impedisce loro di accrescersi, preservando così le riserve di amido necessarie a riprendere la crescita quando la sommersione viene a mancare (C). Le varietà prive del gene *SUB1A*, invece, rispondono alla sommersione (B) aumentando il loro tasso di crescita, ma non ad un livello tale da consentire loro di mantenere parte delle foglie al di sopra della superficie dell'acqua; al momento delle de-sommersione (C) la pianta non ha più riserve in grado di alimentare la ripresa vegetativa. Le varietà di tipo “deep-water rice” (DPR) rispondono alla sommersione attivando, grazie ai geni *SK1* e *SK2*, una crescita molto veloce, tale da consentire di mantenere sempre parte delle foglie al di sopra della superficie dell'acqua. Le varietà DPR, quindi, possono resistere a sommersione anche di molti metri di acqua.

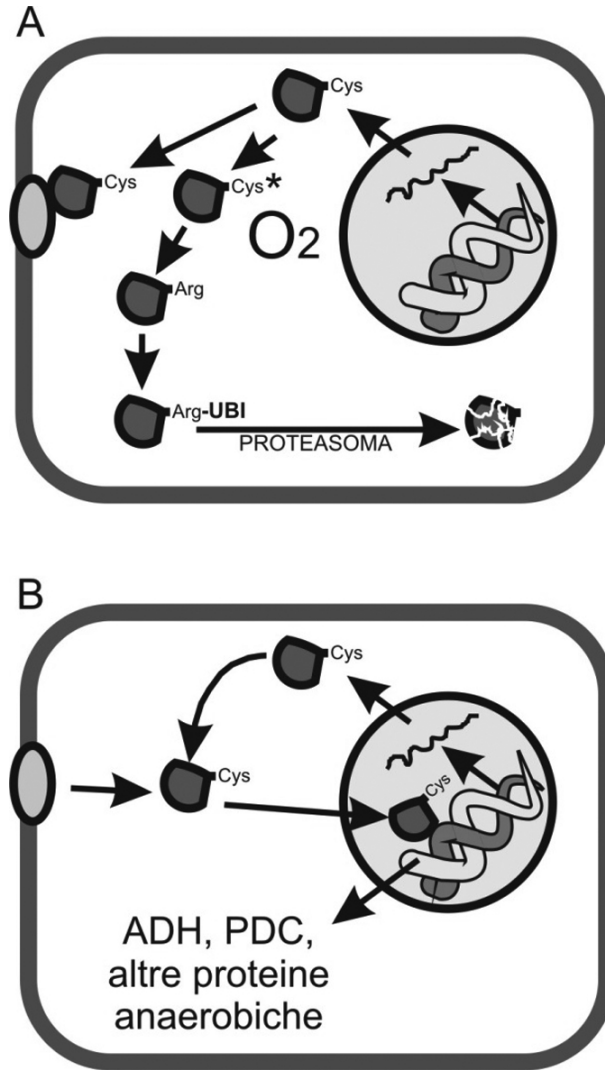


Figura 3. Il sensore dell'ossigeno nelle piante. In condizioni aerobiche (A), la proteina RAP2.12 viene continuamente prodotta, ma la presenza dell'ossigeno ossida la cisteina (Cys) terminale a cisteina ossidata (Cys*) e questo ne determina la degradazione. RAP2.12 può sfuggire alla degradazione grazie al legame alla proteina ACBP di membrana. In condizioni di assenza di ossigeno (B) RAP2.12 è stabile e viene rilasciato dalla membrana, migrando poi nel nucleo, ove attiva la trascrizione dei geni anaerobici necessari per il metabolismo fermentativo ed altri aspetti dell'adattamento a condizioni ipossiche.

Citazioni bibliografiche

- [1] BAILEY-SERRES J., L.A.C.J. VOESENEK, 2008. *Flooding stress: acclimation and genetic diversity*. Annual Review of Plant Biology, 59, 313–339.
- [2] BAILEY-SERRES J., T. FUKAO, D.J. GIBBS, M.J. HOLDSWORTH, S.C. LEE, F. LICAUSI, P. PERATA, L.A.C.J. VOESENEK, J.T. VAN DONGEN, 2012. *Making sense of low oxygen sensing*. Trends in Plant Science, 17, 128–138.
- [3] GIBBS D.J., S.C. LEE, N.M. ISA, S. GRAMUGLIA, T. FUKAO, G.W. BASSEL, C.S. CORREIA, F. CORBINEAU, F.L. THEODOULOU, J. BAILEY-SERRES, M.J. HOLDSWORTH, 2011. *Homeostatic response to hypoxia is regulated by the N-end rule pathway in plants*. Nature, 479, 415–418.
- [4] GUGLIELMINETTI L., YAMAGUCHI J., PERATA P., ALPI A. (1995a) *Amylolytic activities in cereal seeds under aerobic and anaerobic conditions*. Plant Physiology, 109, 1069–1076.
- [5] HATTORI Y., NAGAI K., FURUKAWA S., SONG X.J., KAWANO R., SAKAKIBARA H., WU J., MATSUMOTO T., YOSHIMURA A., KITANO H., MATSUOKA M., MORI H., ASHIKARI M. (2009) *The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water*. Nature, 460, 1026–1030.
- [6] LEE K.W., CHEN P.W., LU C.A., CHEN S., HO T.H.D., YU S.M. (2009) *Coordinated responses to oxygen and sugar deficiency allow rice seedlings to tolerate flooding*. Science Signaling, 2, ra61.
- [7] LICAUSI F, KOSMACZ M, WEITS DA, GIUNTOLI B, GIORGI FM, VOESENEK LA, PERATA P, VAN DONGEN JT (2011) *Oxygen sensing in plants is mediated by an N-end rule pathway for protein destabilization*. Nature, 479, 419–422
- [8] LICAUSI F, VAN DONGEN JT, GIUNTOLI B, NOVI G, SANTANIELLO A, GEIGENBERGER P, PERATA P (2010) *HRE1 and HRE2, two hypoxia-inducible ethylene response factors, affect anaerobic responses in Arabidopsis thaliana*. Plant Journal, 62, 302–315
- [9] MAGNESCHI L., PERATA P. (2009) *Rice germination and seedling growth in the absence of oxygen*. Annals of Botany, 103, 181–196.
- [10] NAGAI K., HATTORI Y., ASHIKARI M. (2010) *Stunt or elongate? Two opposite strategies by which rice adapts to floods*. Journal of Plant Research, 123, 303–309.
- [11] PAPDI, C. et. al. (2008) *Functional identification of Arabidopsis stress regulatory genes using the controlled cDNA overexpression system*. Plant Physiology, 147, 528–542

- [12] P. PERATA; A. ALPI *Plant responses to anaerobiosis*, *Plant Science*, 93, 1–17 (1993)
- [13] PERATA P., A. ALPI, F. LOSCHIAVO *Influence of ethanol on plant cells and tissues*, *Journal of Plant Physiology*, 126, 181–188 (1986)
- [14] PERATA P., A. ALPI *Ethanol induced injuries to carrot cell: the role of acetaldehyde*, *Journal of Plant Physiology*, 95, 748–752 (1991)
- [15] PERATA P., GESHI N., YAMAGUCHI J., AKAZAWA T. (1993) *Effect of anoxia on the induction of alpha-amylase in cereal seeds*. *Planta*, 191, 402–408.
- [16] PERATA P., VOESENEK L.A.C.J. (2007) *Submergence tolerance in rice requires Sub1A, an ethylene-response-factor-like gene*. *Trends in Plant Science*, 12, 43–46.
- [17] XU K., XU X., FUKAO T., CANLAS P., MAGHIRANG-RODRIGUEZ R., HEUER S., ISMAIL A.M., BAILEY-SERRES J., RONALD P.C., MACKILL D.J. (2006) *Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice*. *Nature*, 442, 705–708.

Pierdomenico Perata

socio XL

PlantLab, Istituto di Scienze della Vita, Scuola Superiore Sant'Anna, Pisa

p.perata@sssup.it