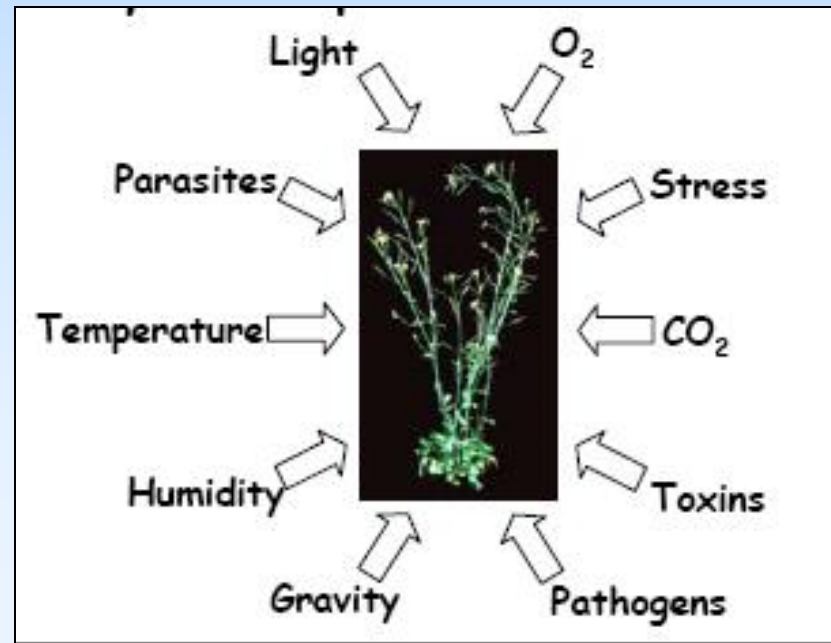


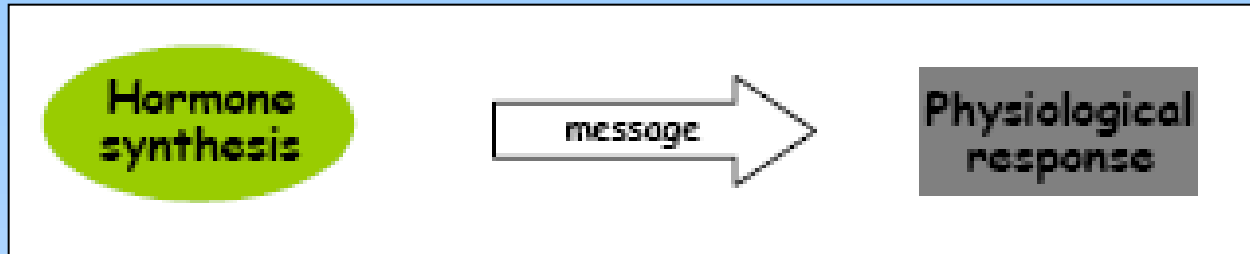
Perché tutte le piante necessitano di ormoni?

Gli ormoni permettono alle piante di:

- Regolare i processi di sviluppo
- Regolare e coordinare le diverse funzioni metaboliche:
nutrizione-
riproduzione-crescita-
differenziamento
- Rispondere a fattori ambientali

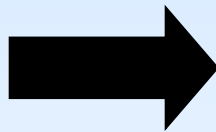


Che cosa sono gli ormoni ?



Messaggeri chimici o molecole segnale per eccellenza che realizzano il dialogo tra le cellule di un organismo ed agiscono cooperativamente per controllare tutti gli aspetti della crescita e dello sviluppo della pianta

Dalla fisiologia animale



Gli ormoni sono molecole organiche endogene

Sintetizzate in uno specifico organo o tessuto e trasportate ad un altro (specifico target)

Svolgono la loro azione a concentrazioni molto basse (10^{-6})

- Gli ormoni vegetali non hanno sempre tutte queste caratteristiche
- Sono chiamati "plant growth regulator" (PGR) o fitormoni

ORMONE VEGETALE

- Assenza totale di organi specializzati alla sintesi. In ogni organo talvolta sono presenti tutte le classi ormonali
- Sede di produzione e sede bersaglio non sempre sono distinte
- Polivalenza di un ormone ed interazioni fra i diversi ormoni

Oggi, per i fisiologi vegetali:

“ un **ormone vegetale** o **fitormone** o **PGR** è un composto organico, sintetizzato dalla pianta capace di influenzare processi quali la crescita, differenziamento e sviluppo, a concentrazioni bassissime, nettamente inferiori a quelle per i quali i nutrienti e vitamine sono in grado di influenzare gli stessi processi”

Differenze imputabili a piani organizzativi diversi

ANIMALI

Organismi cavitari
Organismi eterotrofi
Accrescimento limitato
Specializzazioni morfologiche
complesse

VEGETALI

Organismi di superficie
Organismi autotrofi
Accrescimento illimitato
Specializzazione in organi ridotta

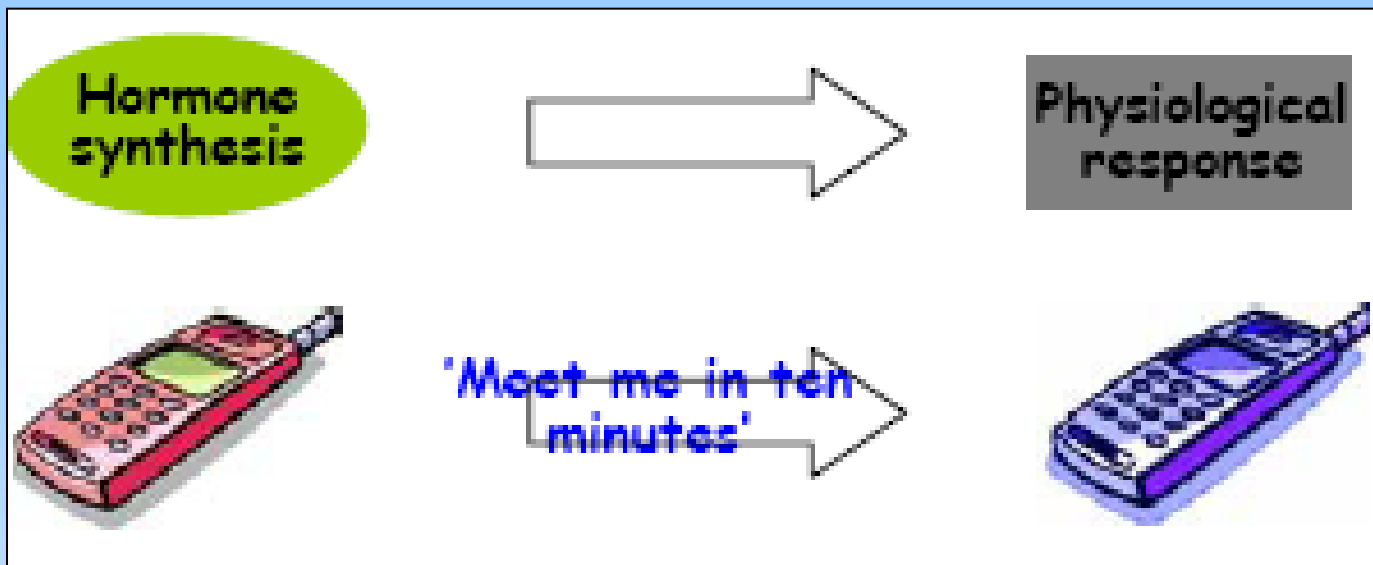
Necessità di sistemi elaborati

Necessità di un sistema
meno elaborato

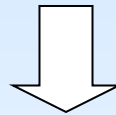
Differenza sostanziale
nel rapporto con l'ambiente

Maggiore autonomia nei
confronti dell'ambiente

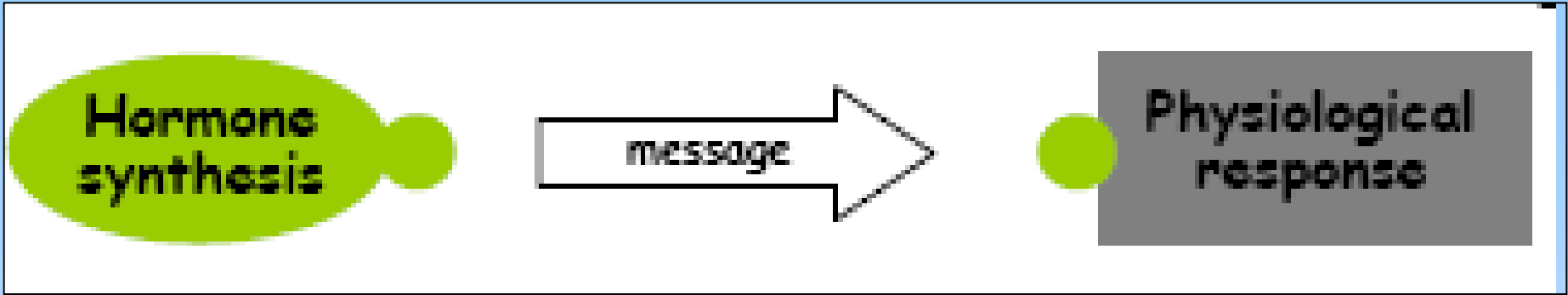
Stretto rapporto con l'ambiente
con risposte di tipo adattativo
che determinano cambiamenti del
tipo di crescita (fototropismo,
fotoperiodismo)



Come tutti i sistemi di messaggio, è necessaria una via che limiti la vita-media del messaggio

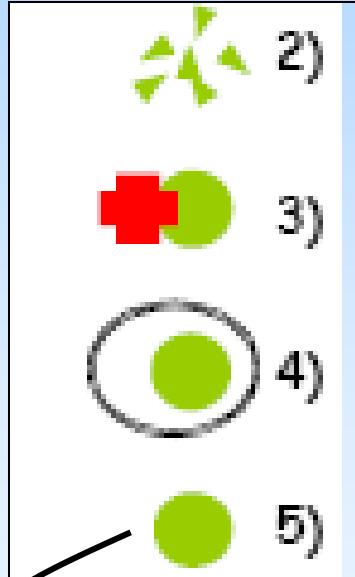


Meccanismi omeostatici di regolazione dei livelli di ormone nella cellula



1) Produzione

Diverse vie per il controllo del livello ormonale

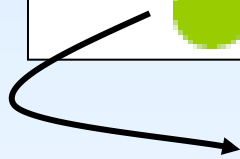


Degradazione

Coniugazione

Compartimentazione

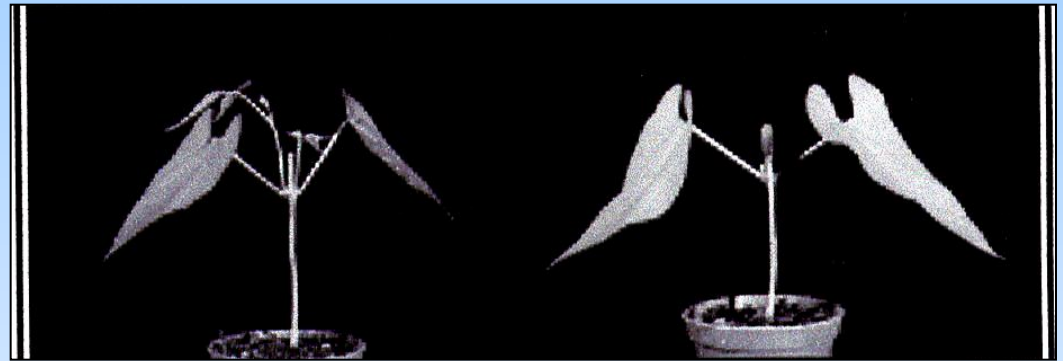
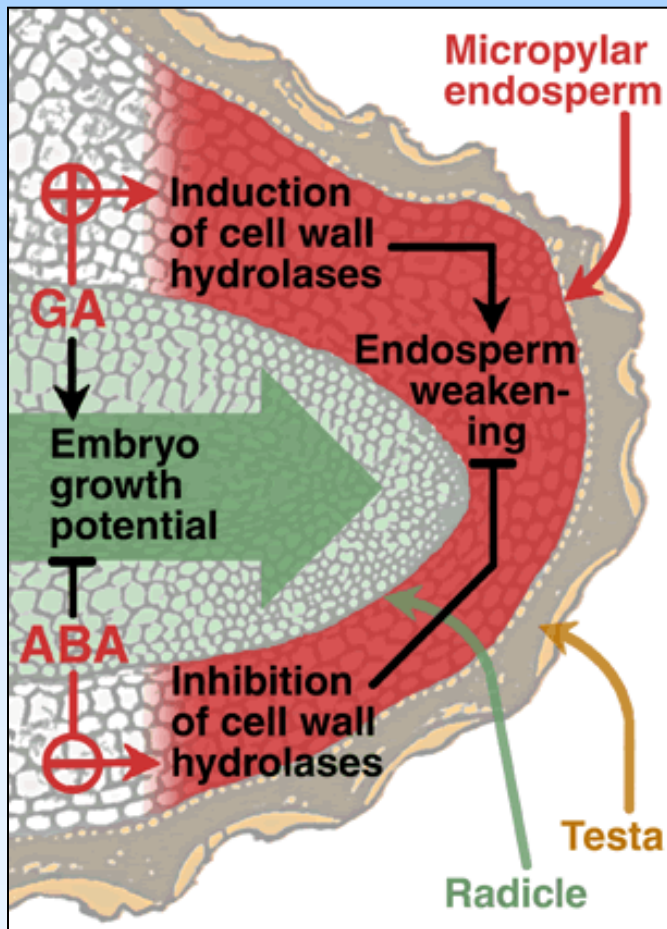
Trasporto



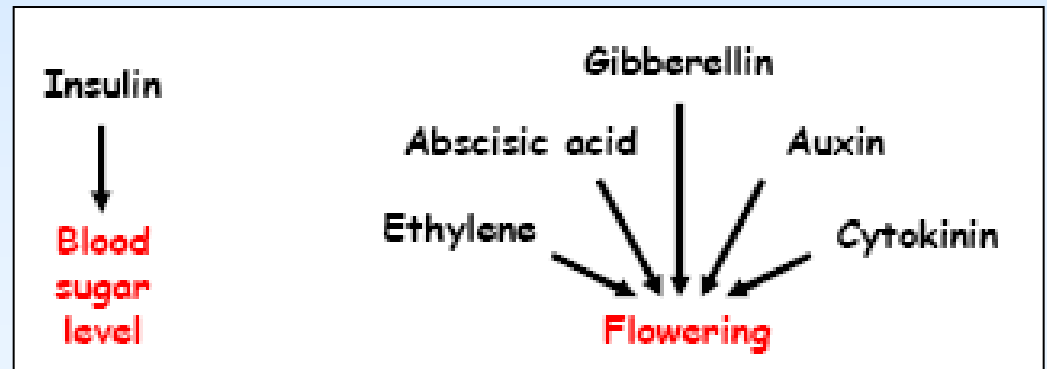
Effetti dei fitormoni

- **Stimolo:** rafforzamento di processi già in atto;
- **Induzione:** innesco di processi non in atto;
- **Inibizione:** diminuzione dell'entità di un processo o blocco del suo innesco;
- **Mediazione:** quando il ruolo dell'ormone nel processo non sia ancora del tutto chiarito

Gli ormoni vegetali possono avere multiple funzioni che spesso si sovrappongono, determinando un effetto sinergico, additivo o antagonista



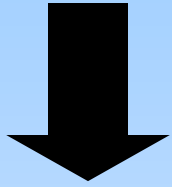
Auxina + citochinina + ABA



Criteri per definire il coinvolgimento di un ormone in un processo fisiologico

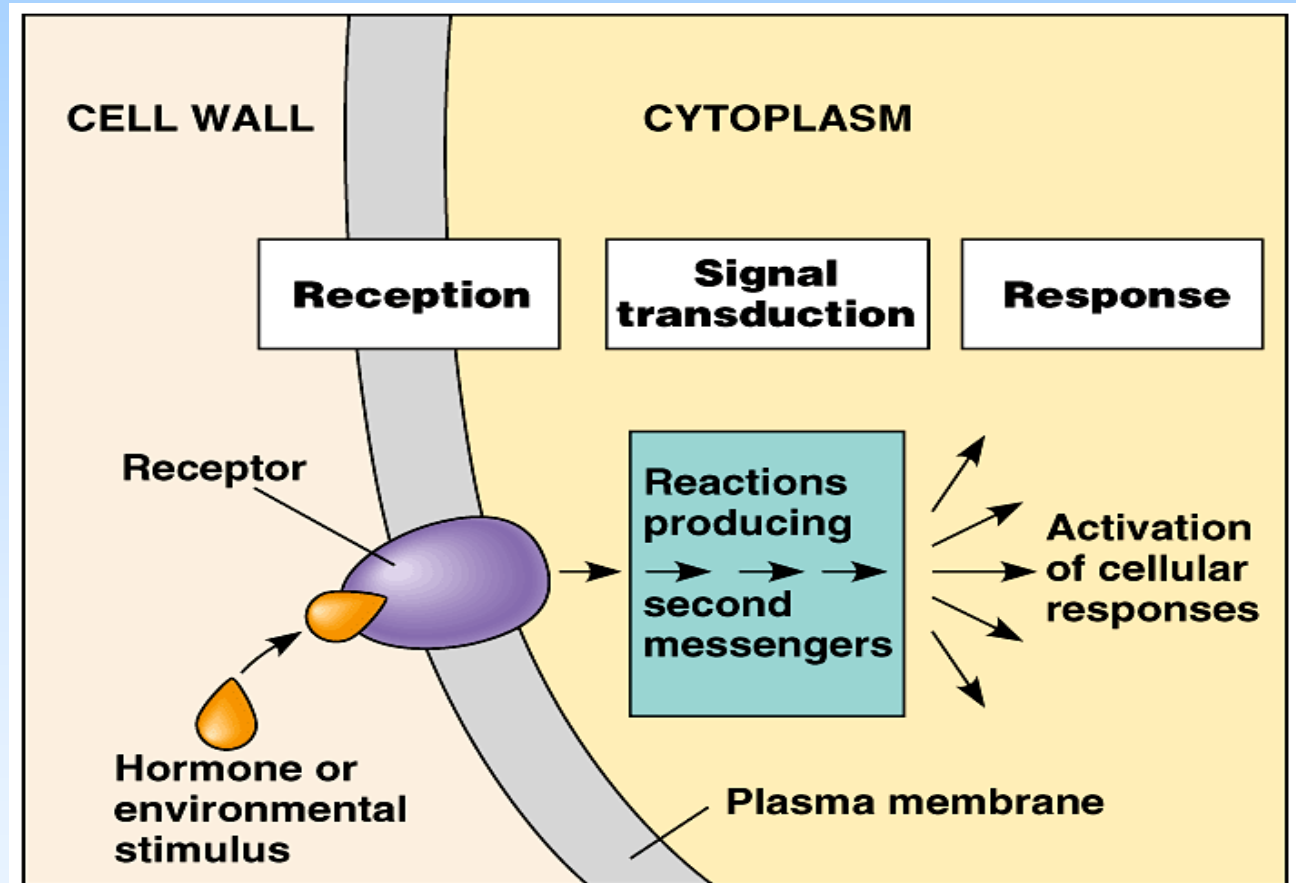
- Presenza - la sostanza è presente nell'organismo ed esiste una correlazione tra le sue concentrazioni (comunque basse) e l'attivazione del processo;
- Excisione - rimuovendo l'organo identificato come sito di sintesi della sostanza il processo in esame non si realizza;
- Sostituzione e specificità - somministrando la molecola pura, dopo rimozione dell'organo di sintesi, si ripristina il processo fisiologico;
- Generalizzazione - il suo effetto è generalizzabile in tutte le situazioni simili;
- Isolamento - l'effetto della sostanza pura si realizza non solo *in vivo*, ma anche *in vitro*;
- Controllo genetico

Per meccanismo d'azione di un ormone s'intende l'insieme dei processi molecolari attraverso i quali le cellule bersaglio percepiscono il segnale chimico costituito dall'ormone stesso e lo traducono in risposte specifiche



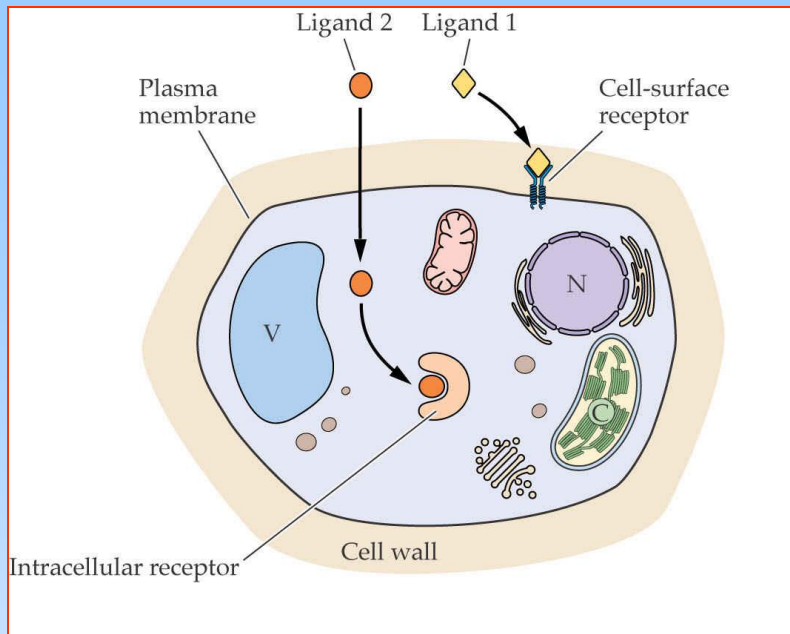
Concatenazione di 4 eventi

- **STIMOLO**
- **RECEZIONE**
- **TRASDUZIONE ed AMPLIFICAZIONE DEL SEGNALE**
- **RISPOSTA**



La sensibilità di una cellula ad un ormone dipende:

- dalla presenza dei recettori specifici e dal loro numero (**ricettività**);
- dall'**affinità** dei recettori per l'ormone;
- dalla presenza e dall'efficienza delle attività biochimiche (**capacità di risposta**) che compongono il programma di trasduzione e amplificazione del segnale che conduce all'effetto finale



Recettore

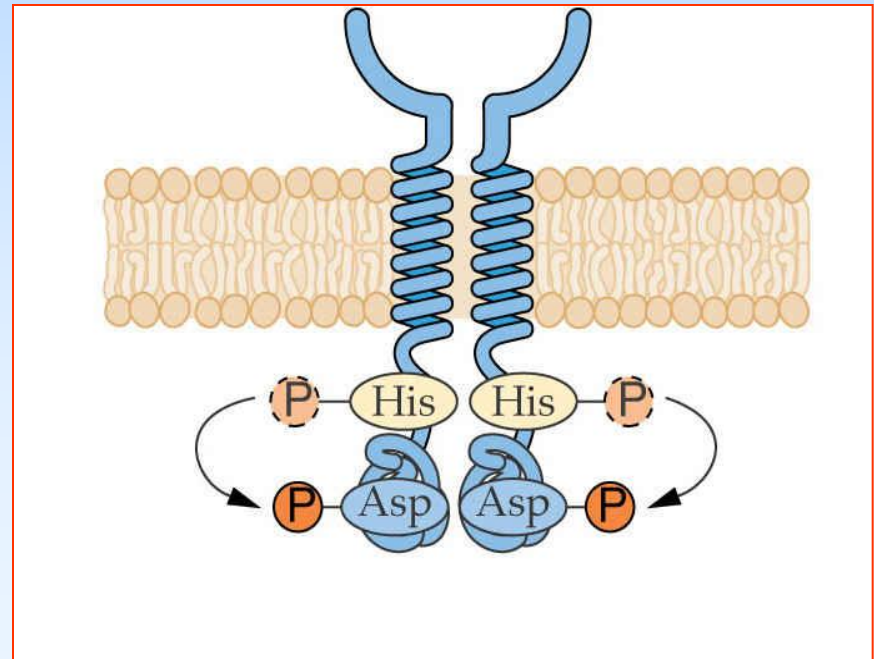


**Carattere
informazionale**

Natura meno variabile delle molecole
segnale spesso natura proteica con
attività catalitica

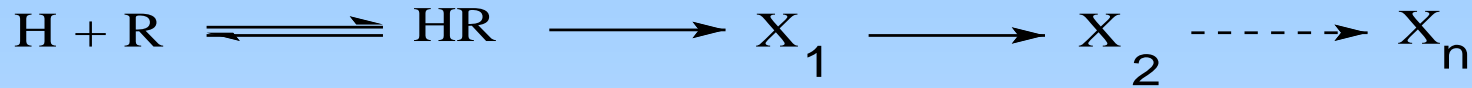
Si ritiene che nelle cellule
vegetali siano presenti recettori
molecolari specifici,
corrispondenti ad ognuno delle
molecole segnale

Proteina ETR1 recettore per
l'etilene in *Arabidopsis*

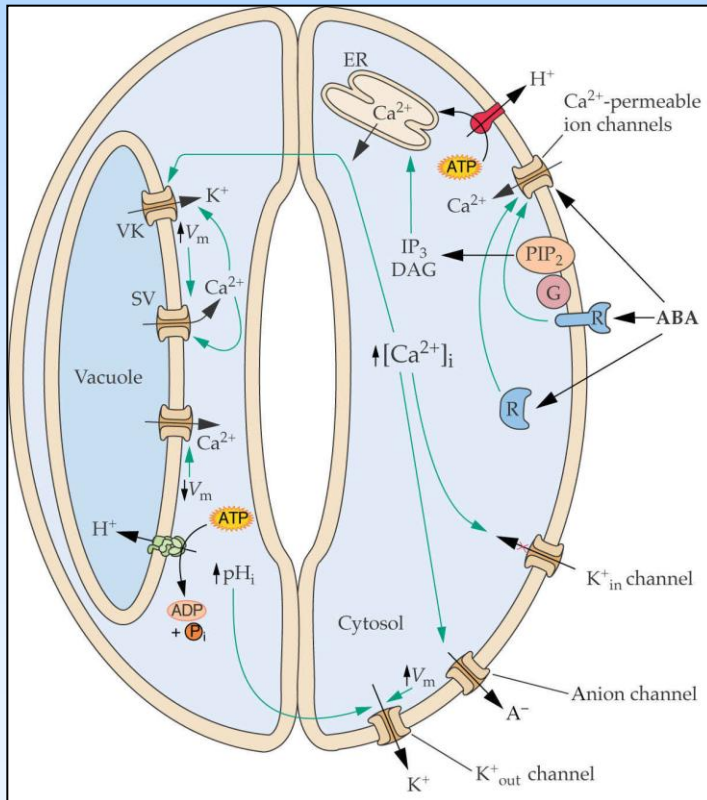


Ricezione

Trasduzione del segnale

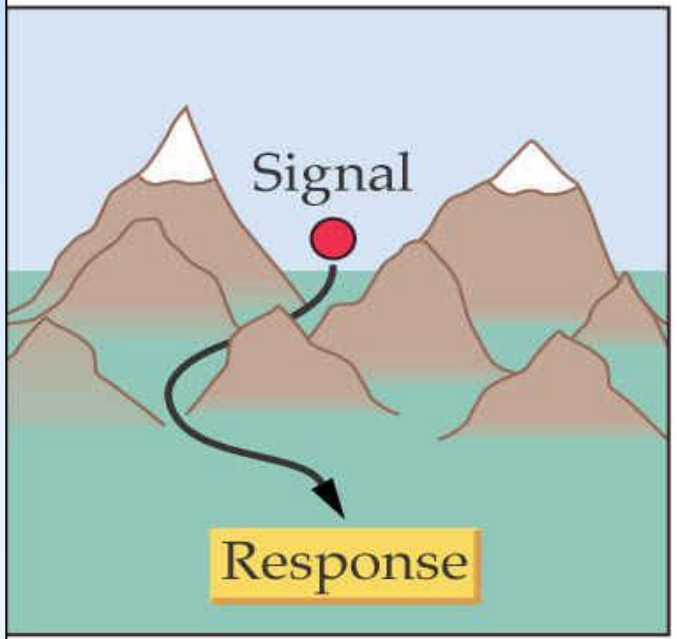
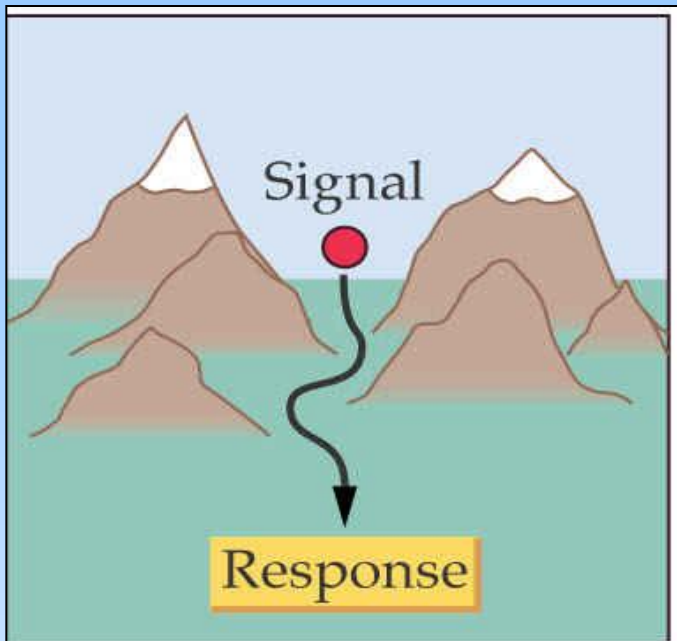


Risposta



Modello ipotetico del meccanismo d'azione di un ormone.

H, ormone; R, recettore; HR, complesso ormone-recettore; X, diverse tappe che, con un meccanismo a cascata, portano all'esplicarsi della risposta.

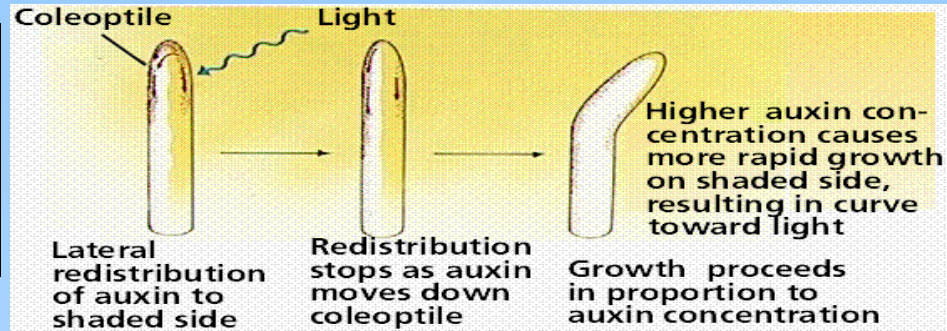


Risposta



- Specie
- Organo e/o tessuto interessato
- Concentrazione ormone
- Interazione con altri ormoni
- Fattori ambientali

Le prime indicazioni dell'esistenza nelle piante di segnali chimici endogeni derivano dalle osservazioni di Darwin sui fenomeni fototropici



5 classi di ormoni

- Auxine
- Gibberelline
- Citochinine
- Etilene
- Acido abscissico

+

- Brassinosteroidi
- Acido salicilico
- Acido jasmonico
- Poliammine

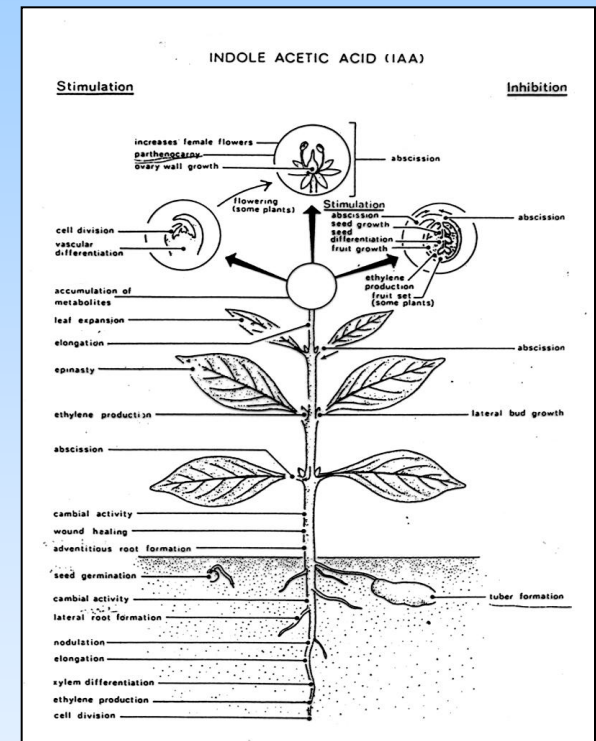
• Ruoli importanti nella resistenza ai patogeni e nella difesa dagli erbivori.

• **Funzione ausiliaria ?**

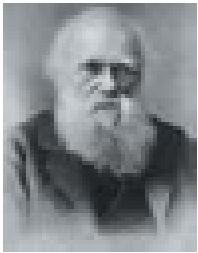
• **Parte integranti di meccanismi degli ormoni propriamente detti ?**

Auxina: "The Master" degli ormoni vegetali

- L'auxina è il primo ormone delle piante ad essere stato scoperto
- Il nome deriva dal greco e significa "crescere" "aumentare"
- E' presente in tutti i tessuti vegetali
- E' associato alla rapida crescita dei tessuti.
- E' prodotto nell'apice del germoglio (meristemi), giovani foglie e semi e frutti in via di sviluppo
- E' richiesta dalle piante tutto il tempo per cui le piante non possono farne a meno altrimenti muoiono
- Non esistono mutanti che non producono auxina

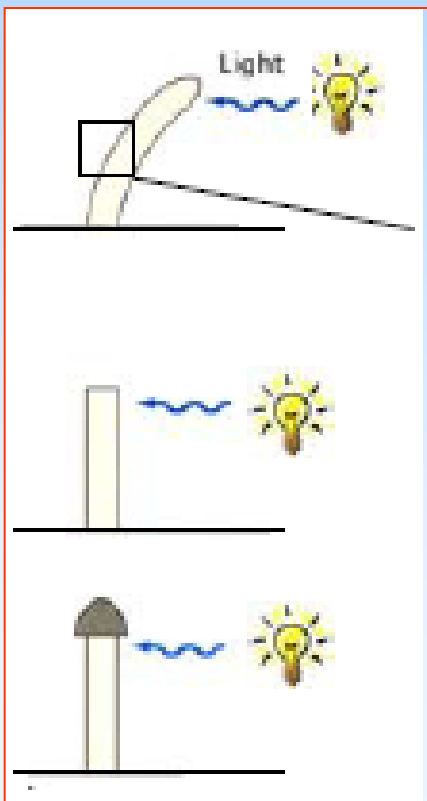
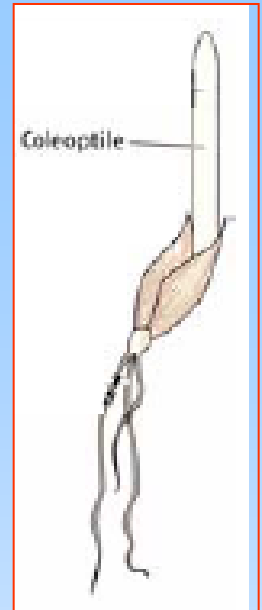


Auxina - Scoperta



'The power of movement in plants'
1881

I primi lavori fatti da Charles Darwin e suo figlio sul fototropismo in coleottili di avena

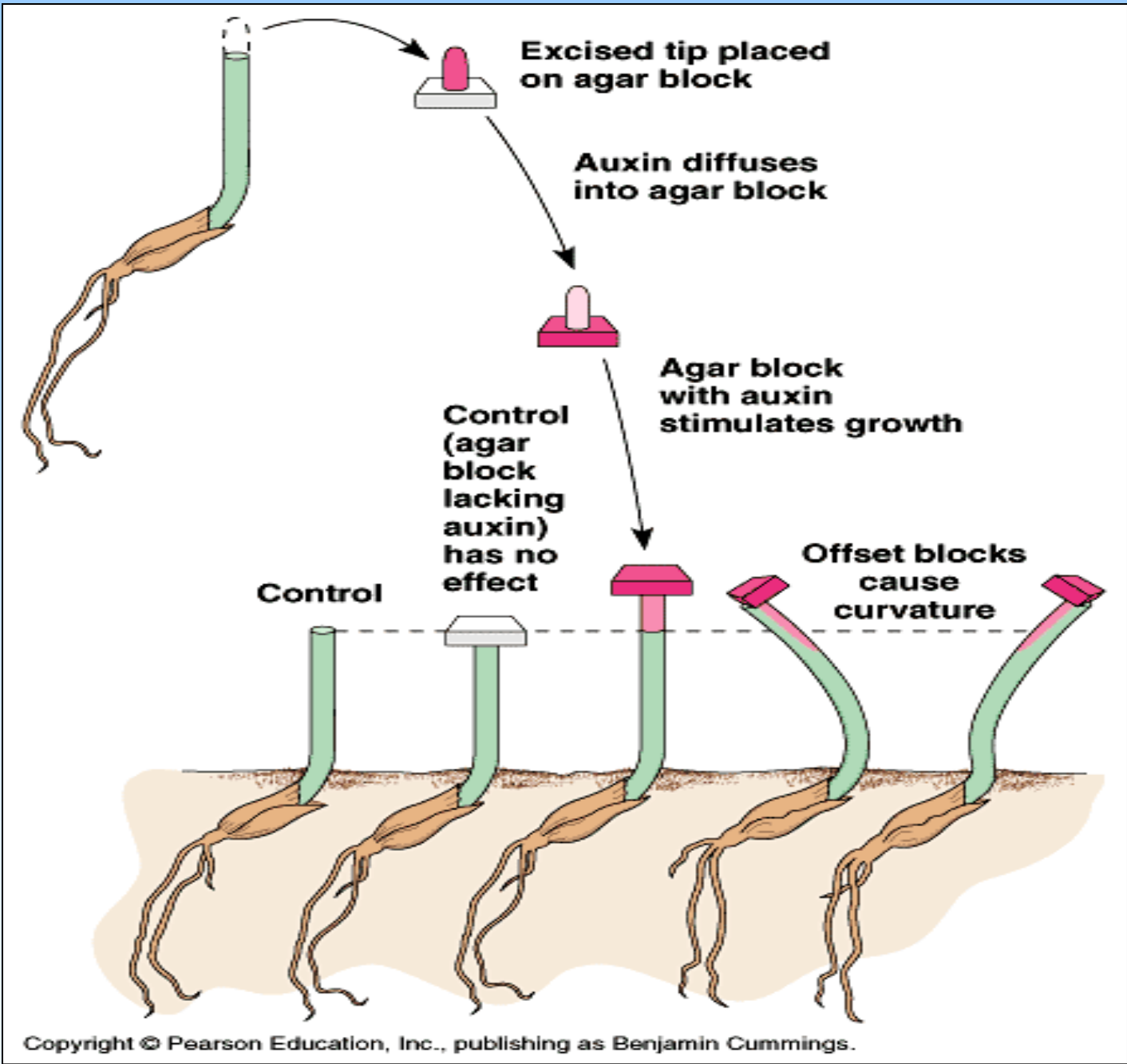


•La curvatura avviene in questa regione poiché le cellule lontane dalla luce allungano più di quelle esposte

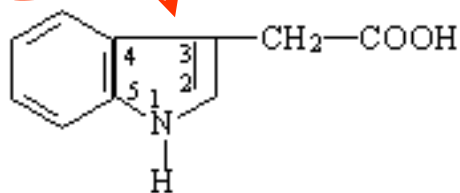
•Se l'apice dei coleottili è rimosso o coperto essi non curveranno più

•Qualche "fattore trasmissibile" è prodotto nell'apice ma agisce in basso nel coleottili

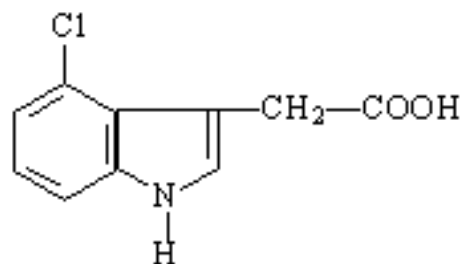
Went
1926



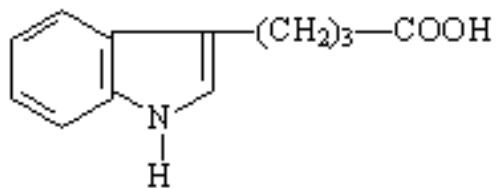
La prima auxina isolata nel 1946: è riconosciuta come la più abbondante ed importante auxina naturale



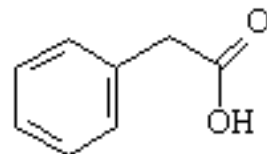
Acido indolacetico



Acido 4-cloroindolacetico



Acido indolbutirrico

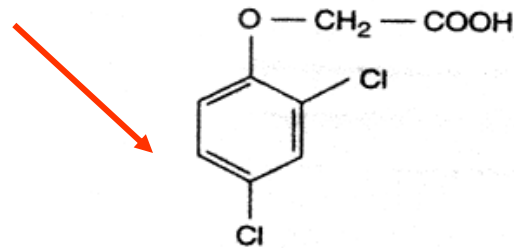


Acido fenilacetico

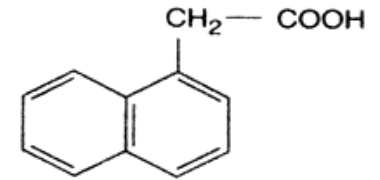
La struttura di base consiste catena laterale acida e di un anello aromatico

Nelle piante sono stati identificati altri derivati indolici e alcuni composti a struttura fenolacetica dotati di attività auxinica, che risultano attivi a concentrazioni molto superiori a quelle cui è attiva l'IAA ed il loro effettivo ruolo nella crescita delle piante è ancora in buona parte sconosciuto

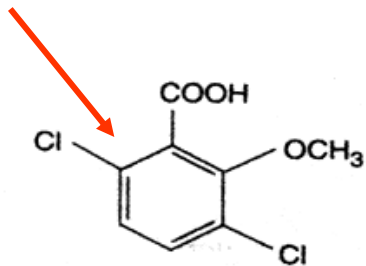
Auxine sintetiche



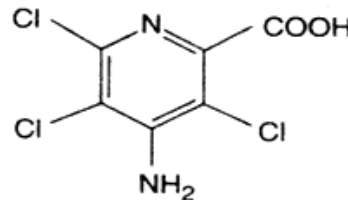
Acido 2,4-diclorofenossiaccetico (2,4-D)



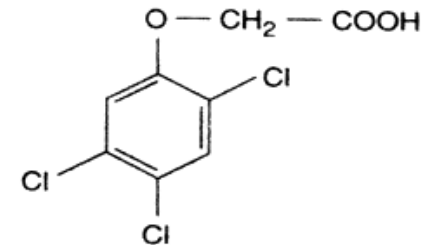
Acido α-naftalen acetico (α-NAA)



Acido 2-metossi-3,6-dicloro benzoico (dicamba)



Acido 4-ammino-3,5,6-tricloropicolinico (tordon o picloram)

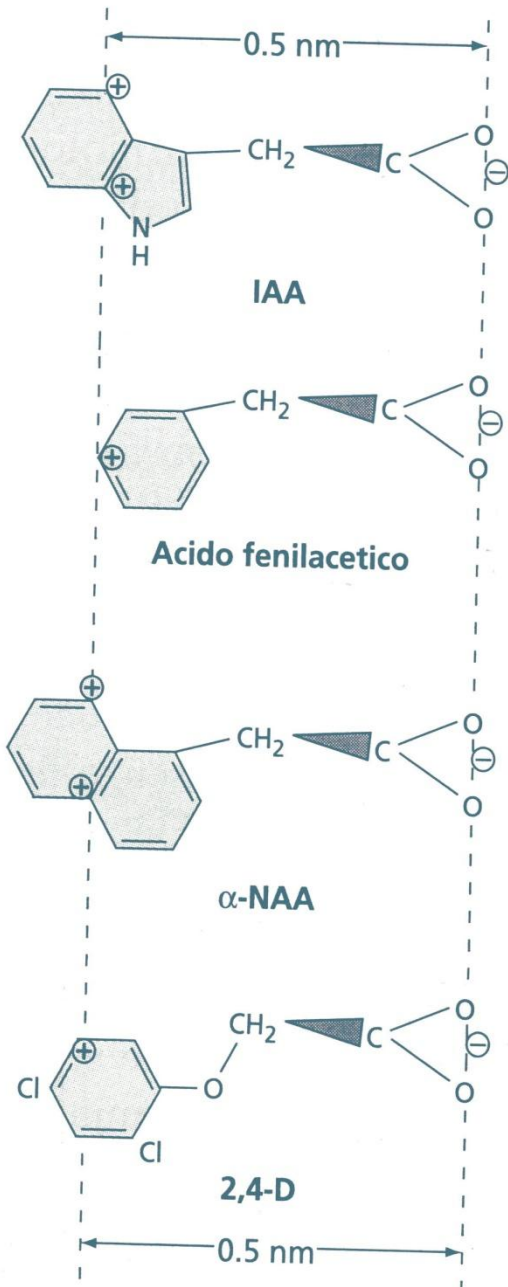


Acido 2,4,5-tricloroofenossiaccetico (2,4,5-T)

La maggior parte di queste auxine sintetiche è usata come erbicida in orticoltura ed in agricoltura. Le più usate sono il Dicamba e il 2,4-D che non vengono degradate dalla pianta e che sono molto stabili

Presenza di una separazione di carica

A pH neutro essi hanno una forte carica negativa sul gruppo COO^- della catena laterale separata da una debole carica negativa, presente nella struttura ciclica, da una distanza di circa 0,5 nm

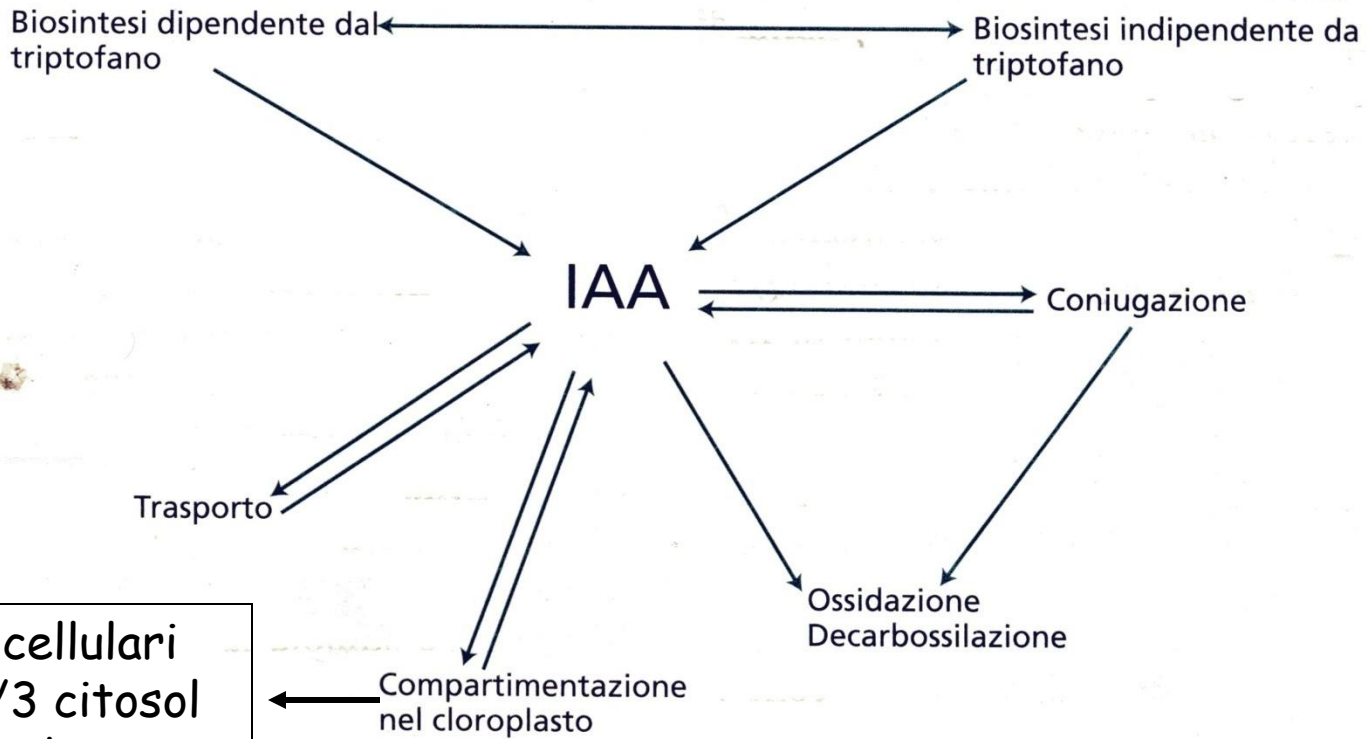


Recentemente (1994) sono state proposte una serie di richieste molecolari basate su studi di legame con la proteina che lega l'auxina (auxin binding protein 1, ABP1)

Tre regioni essenziali:

- Una piattaforma planare con un anello aromatico
- Un sito di legame per un acido carbossilico
- Una regione di transizione idrofoba

Meccanismi omeostatici di regolazione dei livelli di IAA nella cellula



Due pools cellulari di IAA: 2/3 citosol e 1/3 cloroplasto

La somma totale di questi processi in ogni parte della pianta determina la quantità di IAA libera disponibile ad una particolare cellula

La biosintesi avviene in tessuti in rapida divisione:

- Meristemi apicali del germoglio
- Giovani foglie
- Frutti in via di sviluppo

La biosintesi può avvenire a concentrazione minore anche in :

- Meristemi apicali della radice
- foglie mature

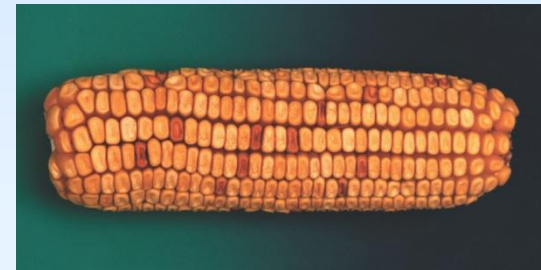
Biosintesi dell'auxina

Due vie biosintetiche dell'auxina:

TRIPTOFANO Dipendente

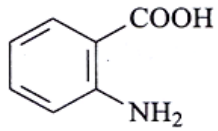
TRIPTOFANO indipendente

Sono state individuate mediante l'analisi dei MUTANTI



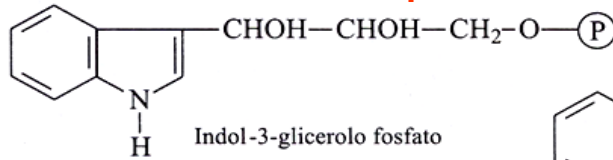
Mutante di mais (orange pericarp, orp)

Vie Biosintetiche



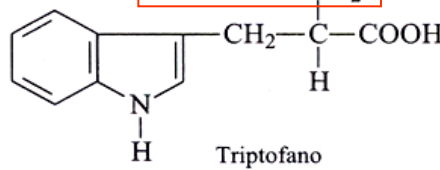
Acido antranilico

Via Triptofano-indipendente

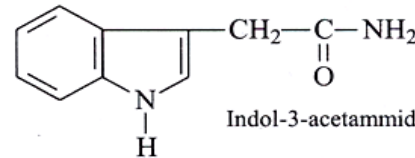


Indol-3-glicerolo fosfato

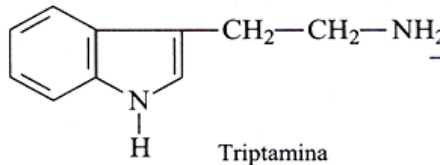
Triptofano sintasi



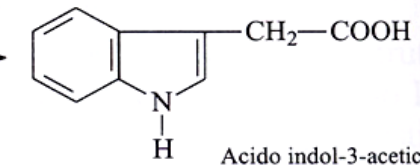
Triptofano



Indol-3-acetammide

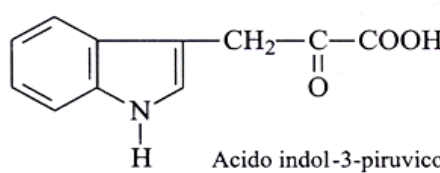


Triptamina

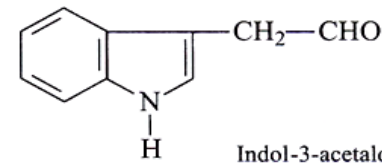


Acido indol-3-acetico

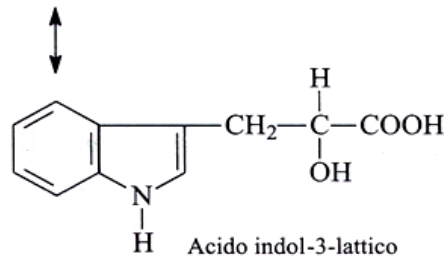
Via Triptofano-dipendente



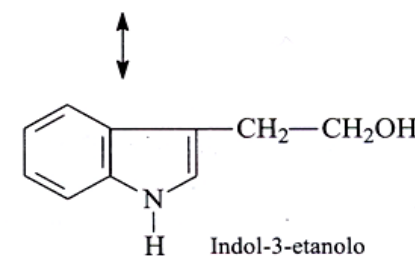
Acido indol-3-piruvico



Indol-3-acetaldeide

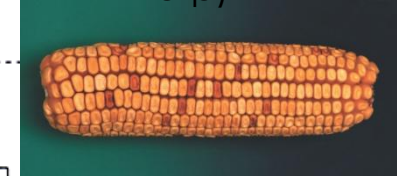


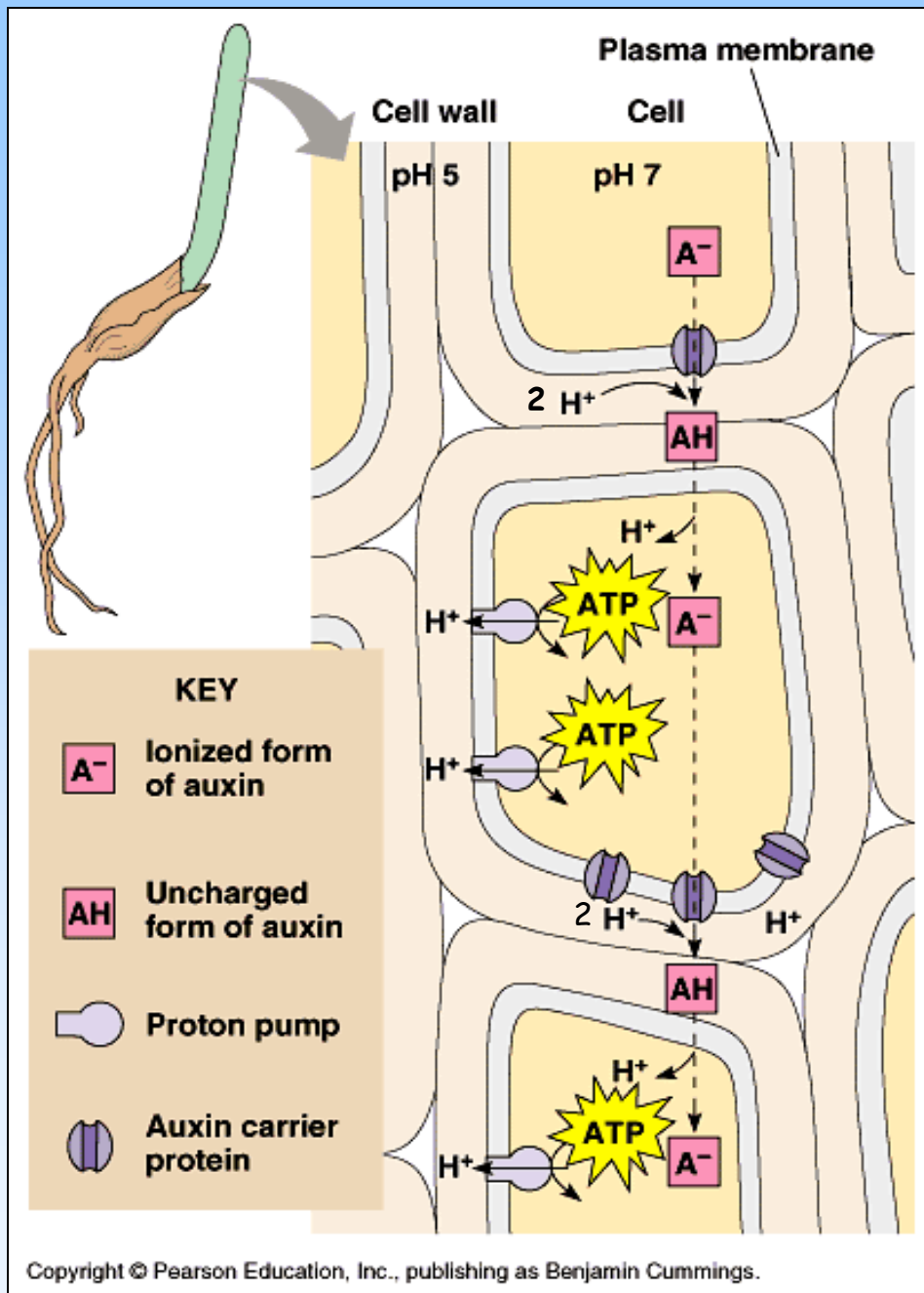
Acido indol-3-lattico



Indol-3-etanolo

Mutante di mais
(orange pericarp,
orp)





Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

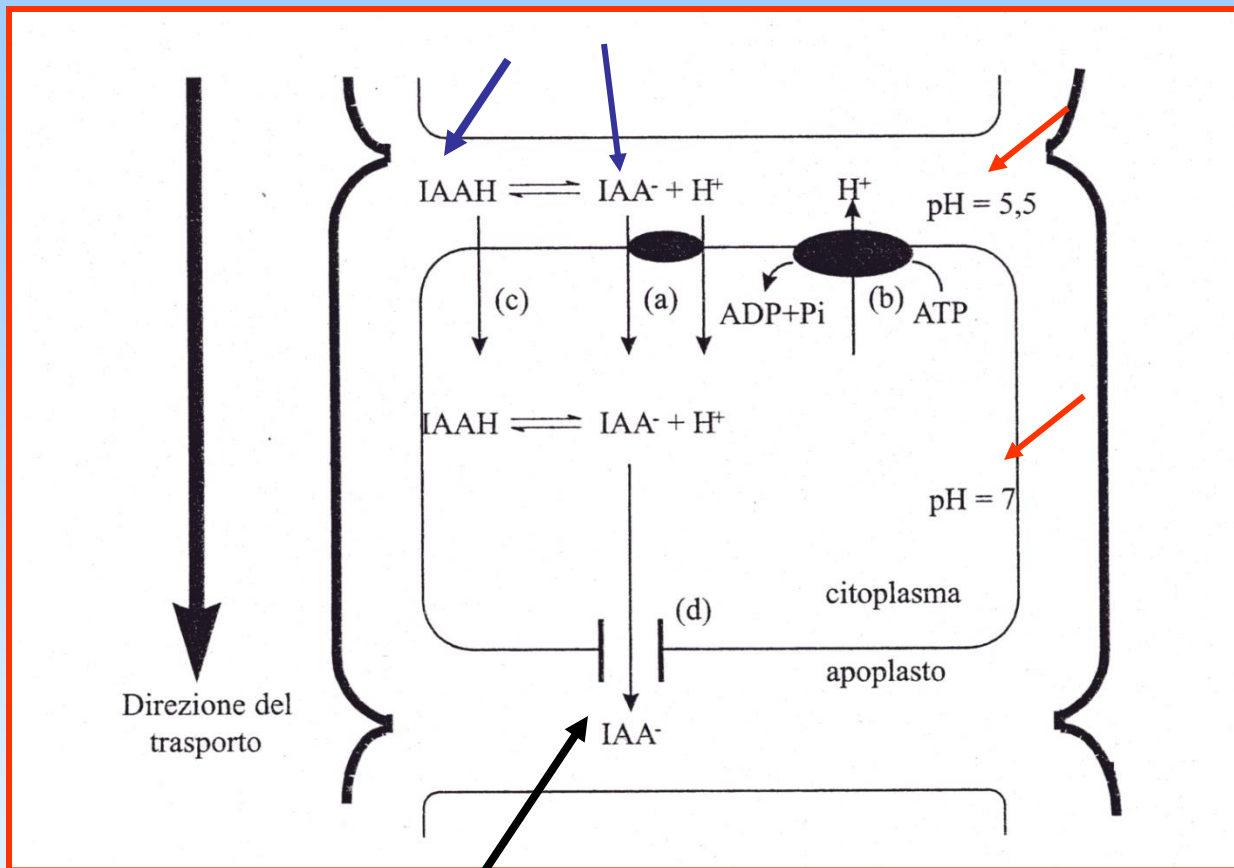
Trasporto

Il trasporto dell'auxina è polare

L'auxina è trasportata basipetamente cioè l'auxina si sposta dalle zone apicali del germoglio verso il resto della pianta

Modello chemiosmotico polare dell'auxina spiega come avviene il trasporto

L'IAA entra nella cellula passivamente nella forma indissociata (IAAH), o nella forma anionica (IAA⁻) per mezzo di un cotrasporto secondario attivo

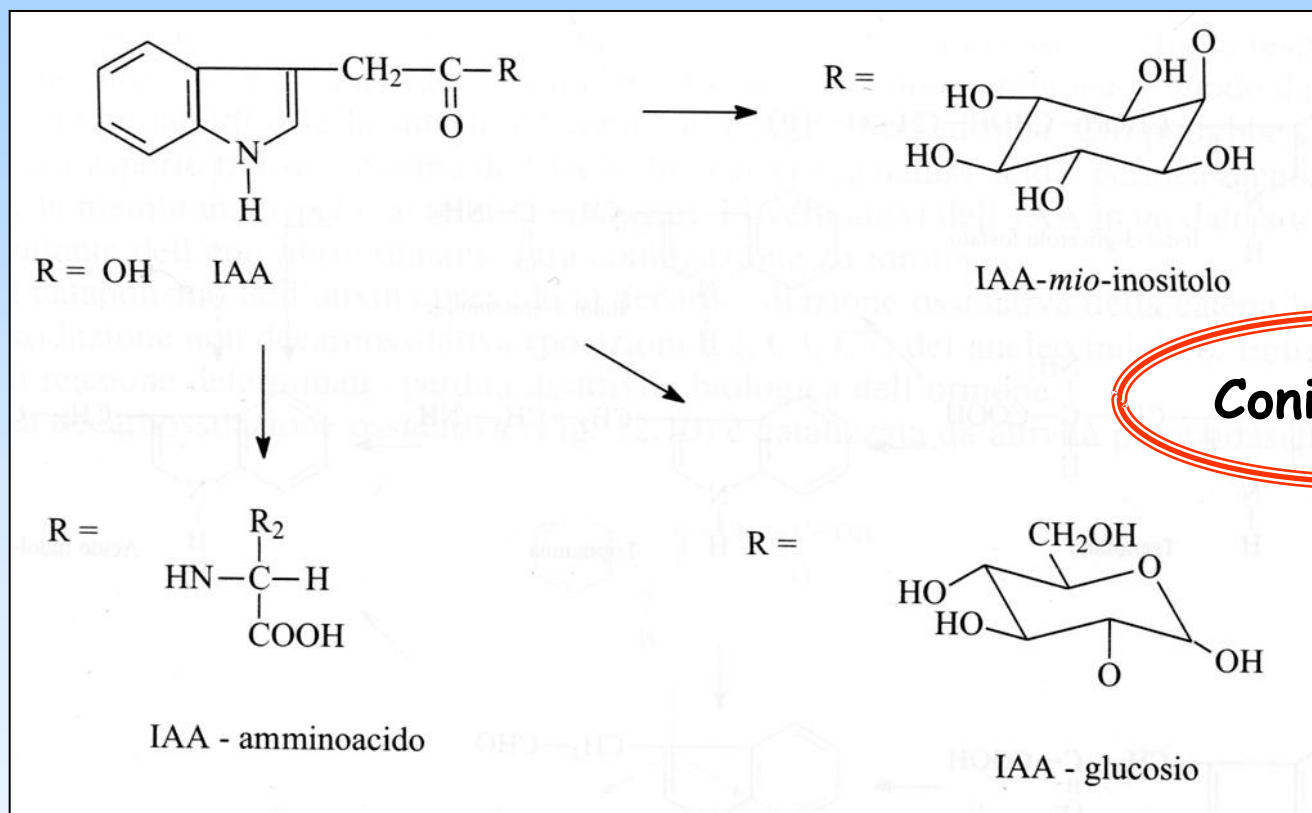


garantisce una
maggiore quantità
rispetto alla
semplice diffusione

Nel citoplasma a pH neutro (pH 7) predomina la forma indissociata, nell'apoplasto a pH acido (4,75) prevale la forma dissociata

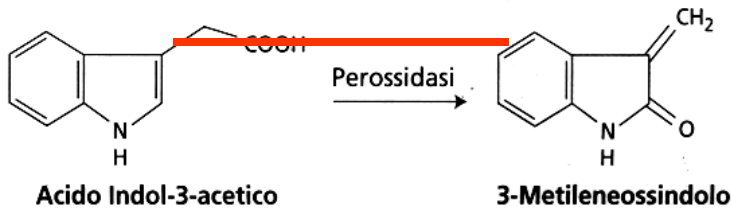
L'IAA⁻ fuoriesce (efflusso) e diffonde grazie ad un potenziale negativo della membrana attraverso carriers, concentrati nella parte basale di ogni cellula posta nella via longitudinale

L'IAA libero è la forma biologicamente attiva. Nei tessuti vegetali gran parte dell'IAA si trova in **forme coniugate**, dotate di scarsa o nulla attività biologica. Ha un ruolo di riserva o di trasporto a lunga distanza dell'ormone. La coniugazione con composti a basso ed alto peso molecolare garantisce stabilità nei confronti degli attacchi catabolici.

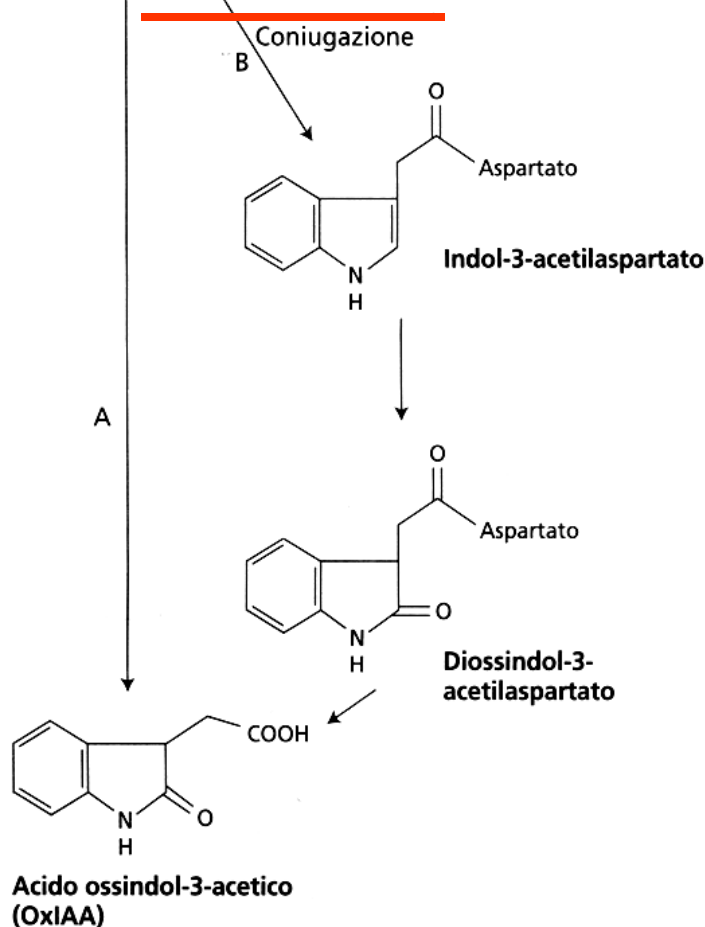


Principale fattore di regolazione della concentrazione di auxina libera

(A) Decarbossilazione: via minore



(B) Via non decarbossilativa



Degradazione

Avviene per vie multiple e determina la perdita di attività auxinica e riduce irreversibilmente l'entità del pool dell'ormone

• La **via perossidasi** (o via di decarbossilazione) è stata ritenuta la principale via degradativa in quanto le perossidasi sono enzimi ubiquitari nelle piante

• Altre **due vie ossidative non decarbossilative**

Stimola:

Distensione cellulare
Divisione cellulare (nel cambio e nei tessuti in coltura)
Differenziamento dei tessuti vascolari
Radicazione delle talee
Crescita di alcune parti fiorali
Differenziamento di radici in colture di tessuti

Inibisce o ritarda:

Abscissione di foglie e frutti (in alcuni momenti dello sviluppo)
Crescita delle gemme ascellari (dominanza apicale)
Senescenza delle foglie
Maturazione dei frutti

Induce:

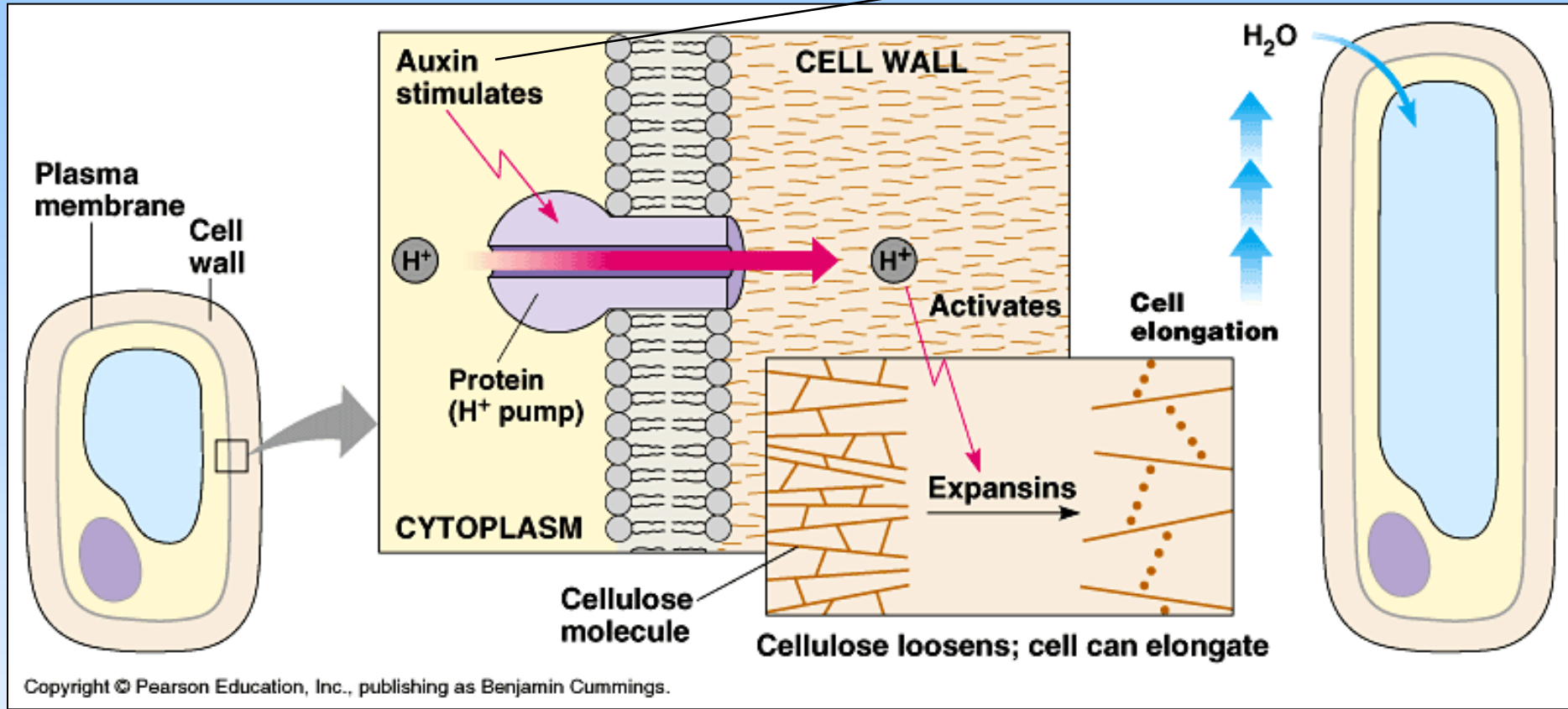
Allegagione e crescita dei frutti
Abscissione di foglie e frutti (per induzione della sintesi di etilene)
Fioritura nelle Bromilacee
Caratteri femminili nei fiori dioici

Media:

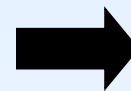
I tropismi (gravitropismi, fototropismo)

Teoria della crescita acida

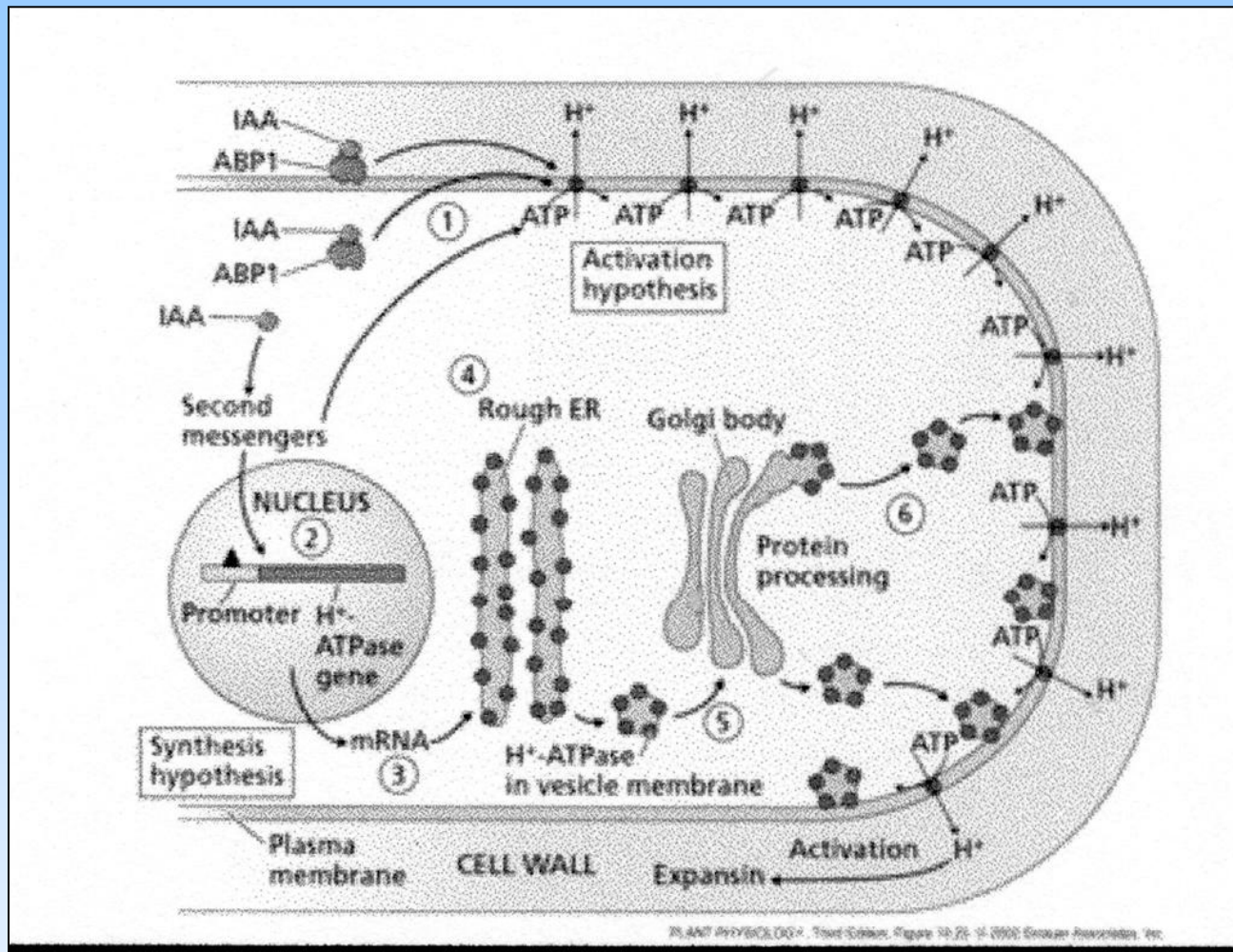
$$GR = m (P - Y)$$



1. Auxina aumenta la velocità di estrusione degli H⁺ nella parete cellulare
2. Diminuzione del pH apoplastico che stimola enzimi e proteine (Espansine) che promuovono la rottura di legami



Distensione e induzione alla crescita cellulare



Modello di estrusione di protoni indotta dall'auxina

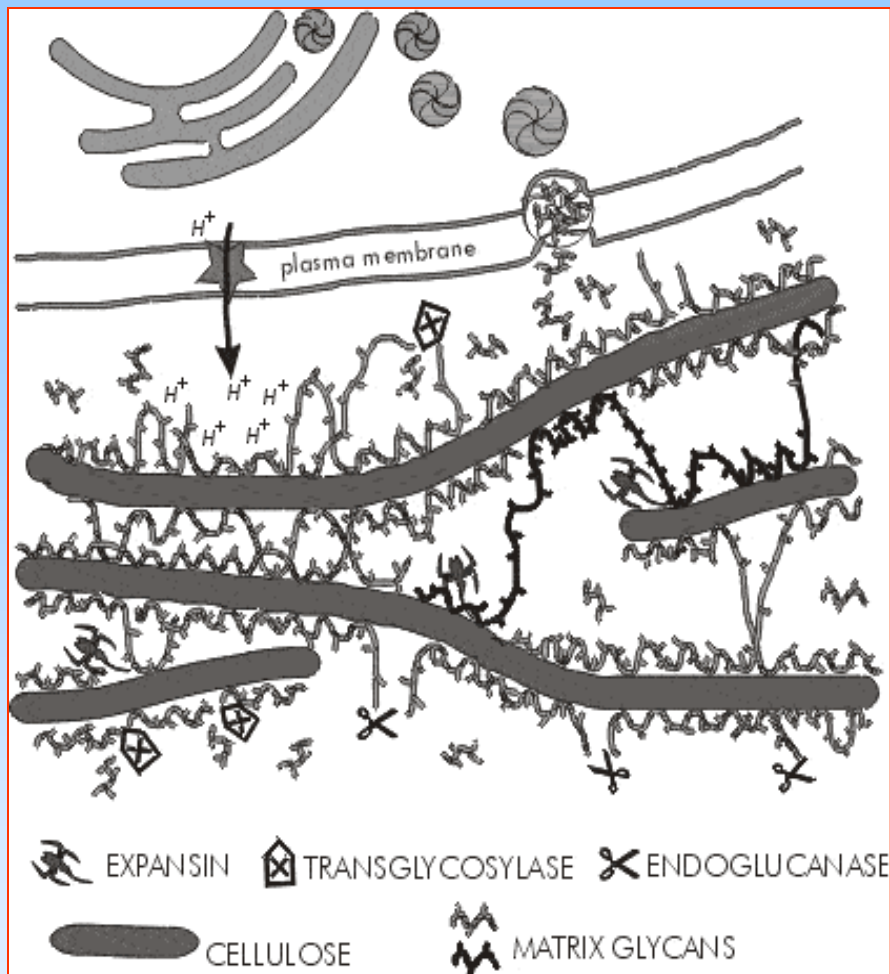
Coinvolgimento di una pompa protonica

Ipotesi 1:

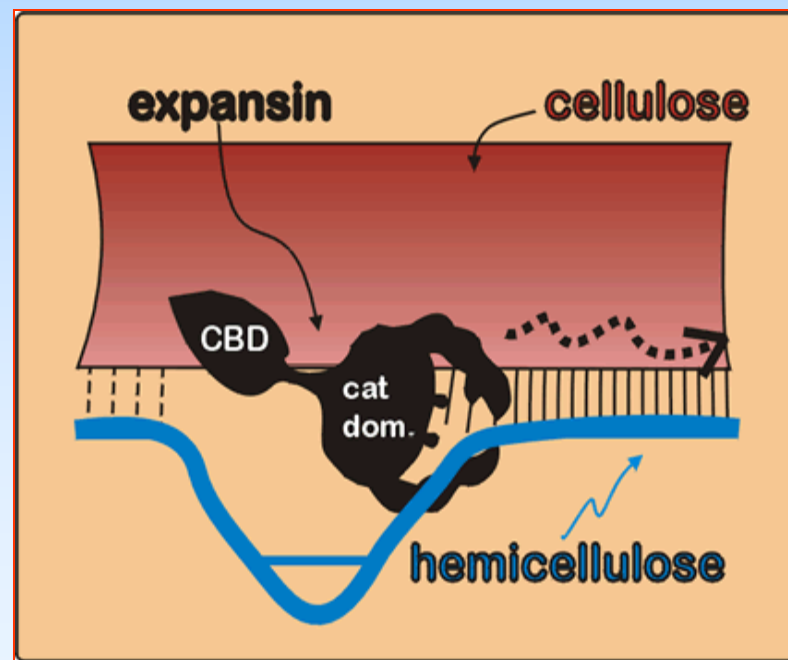
Attivazione delle H⁺-ATPasi esistenti sulla membrana plasmatica

Ipotesi 2:

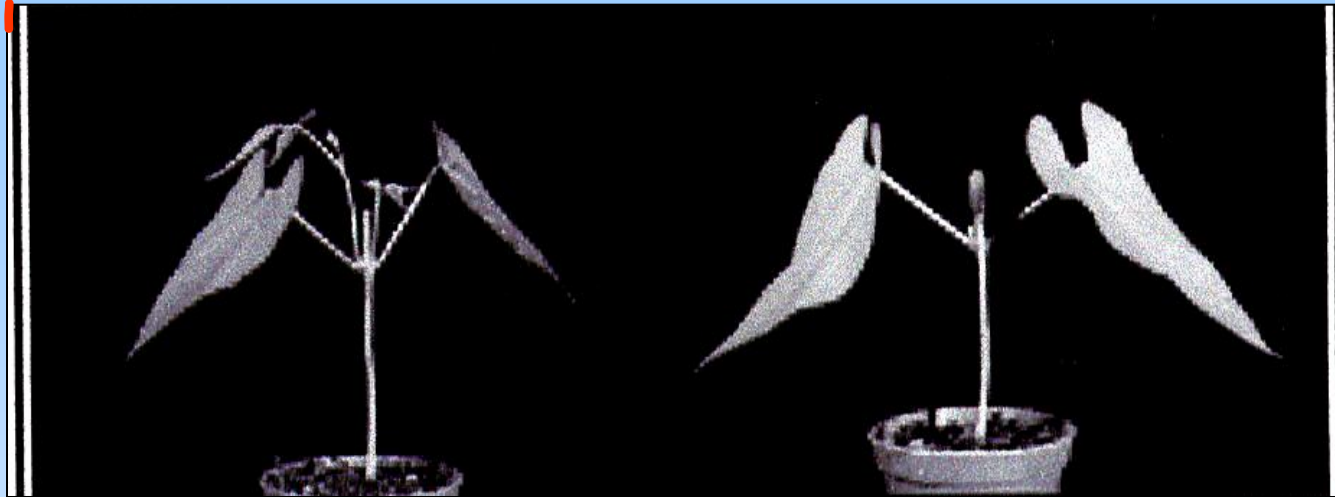
Induzione di nuove H⁺-ATPasi sulla membrana plasmatica



Proteine specifiche, in risposta al pH acido, mediano l'indebolimento della parete cellulare



.... altri
effetti



L'auxina regola la dominanza apicale

L'IAA, prodotto dalla gemma apicale, inibisce la crescita delle gemme ascellari

Oggi non sembra che il fenomeno della dominanza apicale sia relativo solo all'IAA ma siano coinvolti altri ormoni come le citochinine e l'ABA

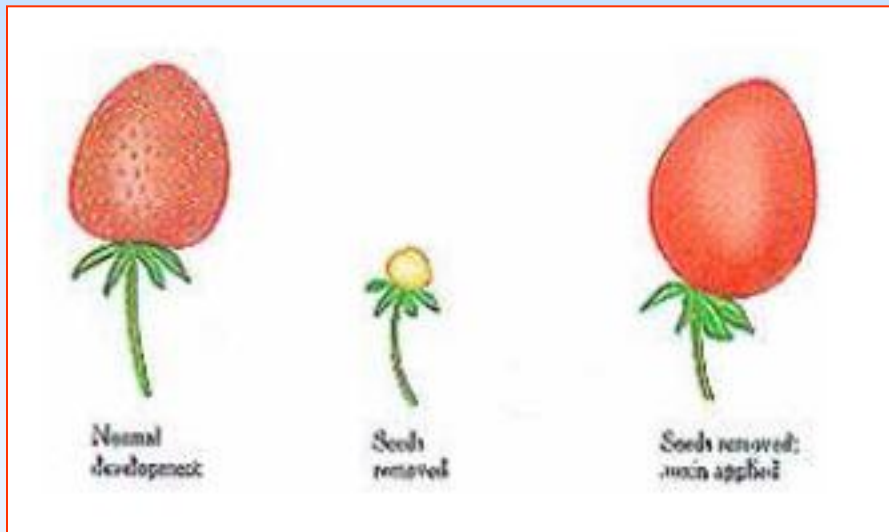
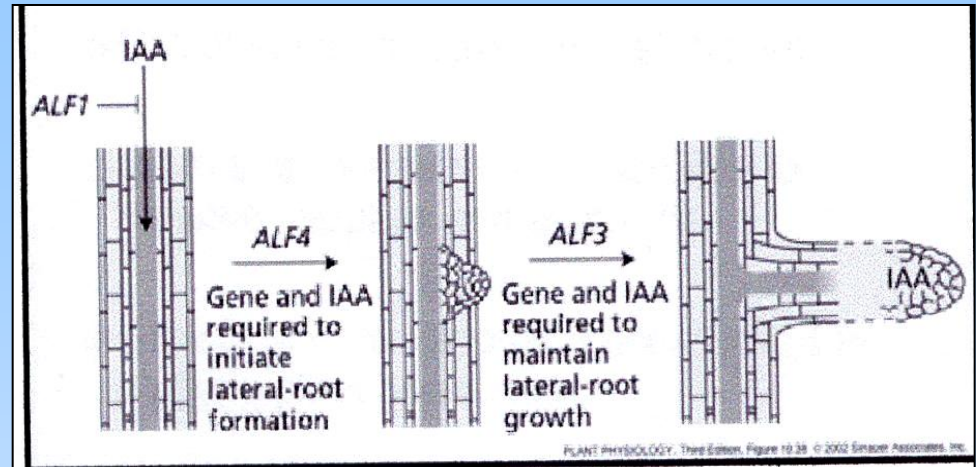
L'auxina ritarda l'abscissione fogliare

L'IAA è in grado di ritardare i primi stadi di abscissione mentre accelera il processo durante gli stadi tardivi

Nella fase tardiva entra in gioco l'etilene che promuove l'abscissione

L'auxina promuove la formazione di radici laterali ed avventizie

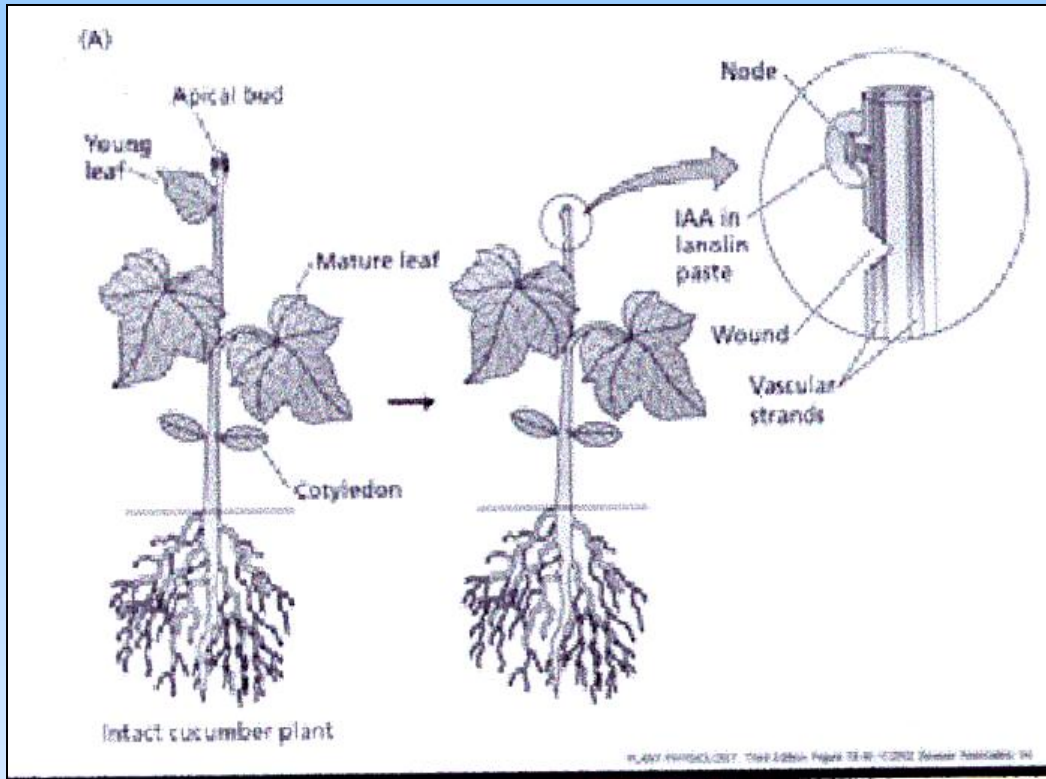
L'IAA sembra necessario per dare inizio alla divisione cellulare nel periciclo, per l'iniziazione e per il mantenimento delle radici laterali



L'auxina promuove lo sviluppo dei frutti

L'accrescimento del frutto dipende dall'auxina prodotta nei semi in via di sviluppo

Gli acheni producono auxina, se rimossi la fragola non si sviluppa

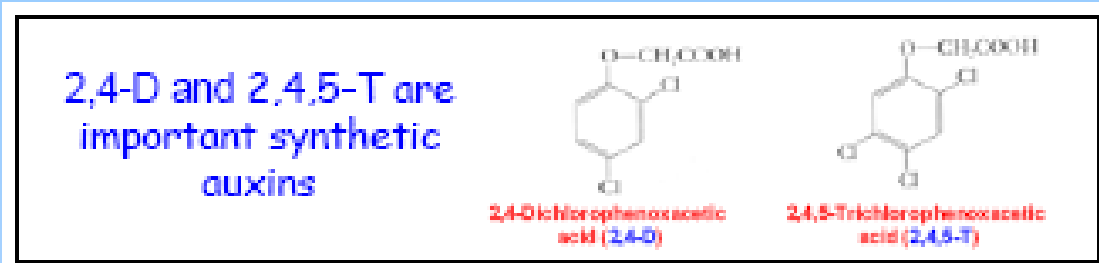


L'auxina induce il differenziamento vascolare, avviene in direzione basipeta ed è quindi polare
 La rigenerazione del tessuto vascolare a seguito di ferite è controllata dall'auxina prodotta dalla foglia giovane posta direttamente sopra il sito di lesione

Applicazioni commerciali dell'auxina

- Radicazione di talee per la propagazione vegetale
- Promozione della fioritura nell'anans
- Prevenzione della cascola di frutti e foglie
- Induzione alla formazione di frutti partenocarpici e diradamento dei frutti

Le auxine sono state utilizzate per più di 50 anni per applicazioni commerciali:



Sviluppo del frutto

Erbicidi

Radicazione
Talea
micropropagazione



Auxina promuove la biosintesi dell'etilene che regola l'abscissione delle foglie (esempio di sinergia)

Vietnam 1964-1975

Le auxine sintetiche infatti inducono iniziazione delle radici nelle talee agendo su processi differenziativi delle cellule del floema secondario più giovane e sul cambio, e sono quindi utilizzate in floricoltura per la riproduzione per talea. L'IBA è il principio attivo più utilizzato.

Altri usi agronomici ricorrenti delle molecole ad attività auxinica si basano sulla loro capacità di indurre allegagione e maturazione dei frutti.

Le auxine sintetiche (NAA) sono ampiamente utilizzate soprattutto nel **melo e nel pero** sia come **agenti diradanti** sia come **agenti anticascia**.

Le auxine (2,4,5-T, NAA e 2,4-D) sono utilizzate anche per prevenire la cascata precoce di frutti in via di sviluppo o nelle ultime fasi della maturazione.

Gli effetti contrastanti delle auxine sul fenomeno di abscissione indotti in due momenti diversi dello sviluppo dei frutti sono un chiaro esempio di quanto affermato: **nelle piante, una stessa molecola ormonale ha effetti diversi in momenti diversi dello sviluppo di un organo.**

Gibberelline - Ormoni dell'allungamento del fusto

- Sono acidi diterpenoidi a struttura tetraciclica (*ent*-gibberellano) diversamente sostituita che derivano dall'acido mevalonico
- Il maggior effetto è sull'allungamento del fusto
- Importante sulla regolazione dell'altezza del fusto
- Pochi effetti sulle radici
- Grande famiglia di molecole simili (>125), ma non tutte sono presenti nelle piante superiori e non tutte sono biologicamente attive
- Sintetizzata in semi, frutti e giovani foglie



Gibberelline - Scoperta



In Giappone, i coltivatori di riso conoscevano da molto tempo una malattia che faceva crescere in altezza le piante di riso e che ne impediva la produzione di semi: Malattia della pianta sciocca o malattia "*bakanae*"

I patologi scoprirono che l'altezza delle piante era dovuta alla secrezione chimica di un fungo *Gibberella fujikuroi* che infettava le piante alte

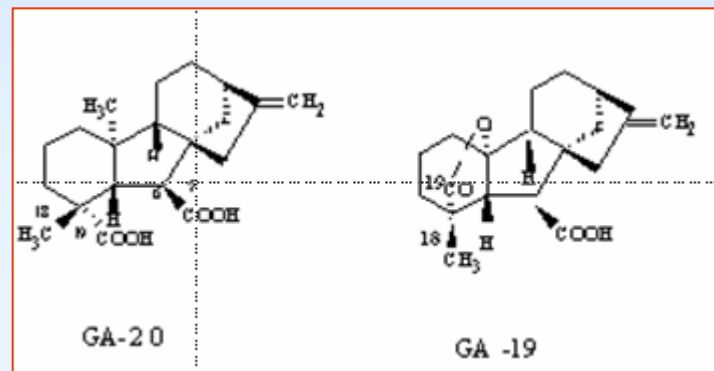


Gibberelline - Struttura



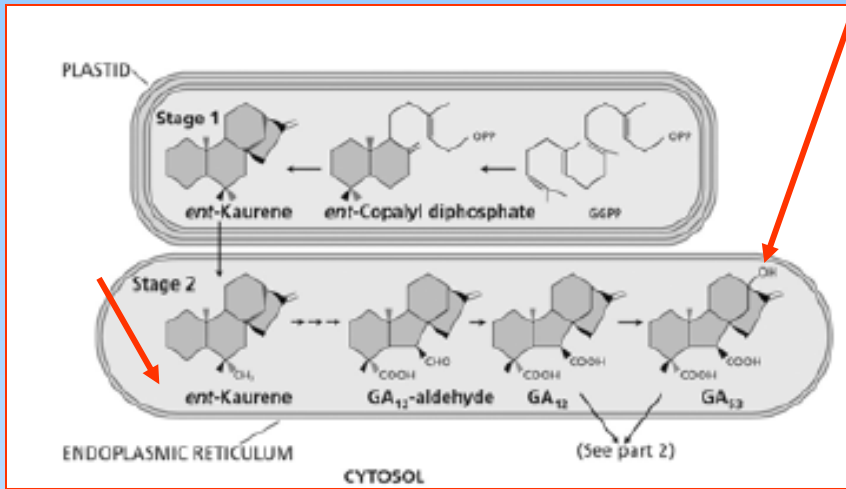
Sono state identificate nelle piante nel 1950 dai chimici dell'Imperial Chemical Industries (ICI) in Inghilterra

Una prima classificazione è effettuata in base al numero degli atomi di carbonio della loro struttura, che possono essere 20 (GA-20) o, per trasformazione metabolica, 19 (GA-19). In quasi tutte le GA-19 è presente un ponte lattone tra il residuo carbossilico sostituito in posizione C19 ed il carbonio in posizione C10.

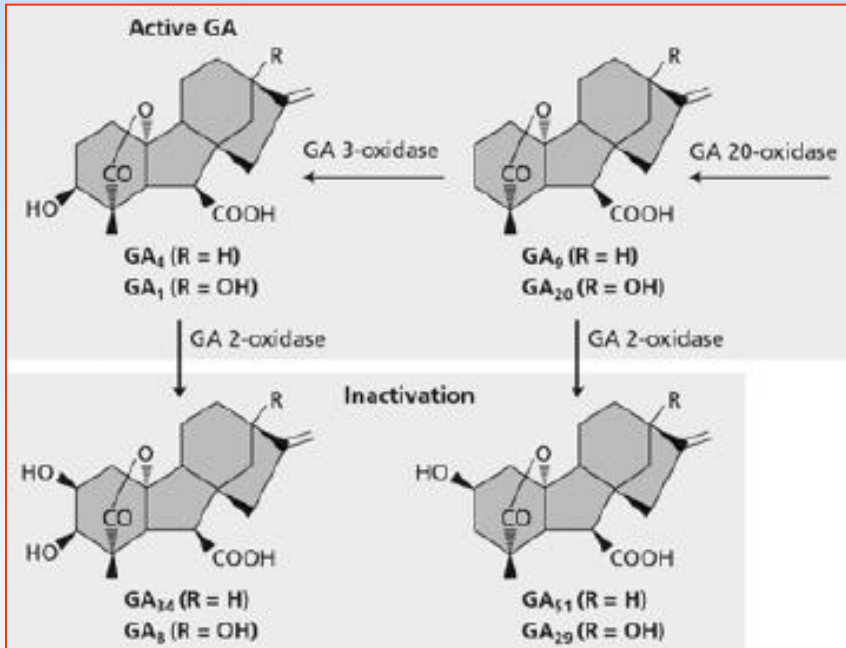
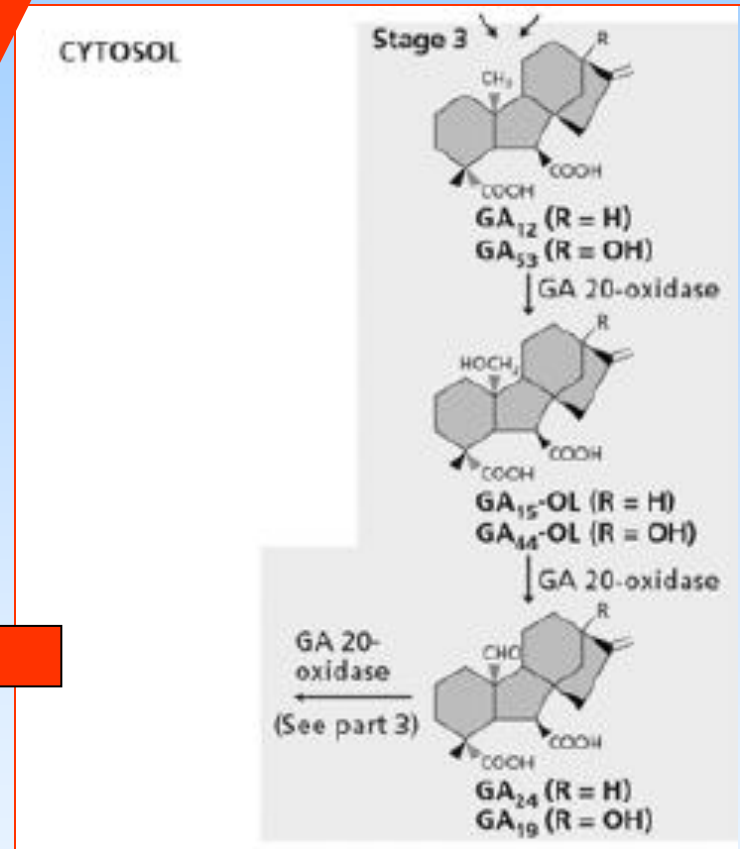


Stadio 1

GA_{12} è il precursore di tutte le gibberelline



Stadio 2

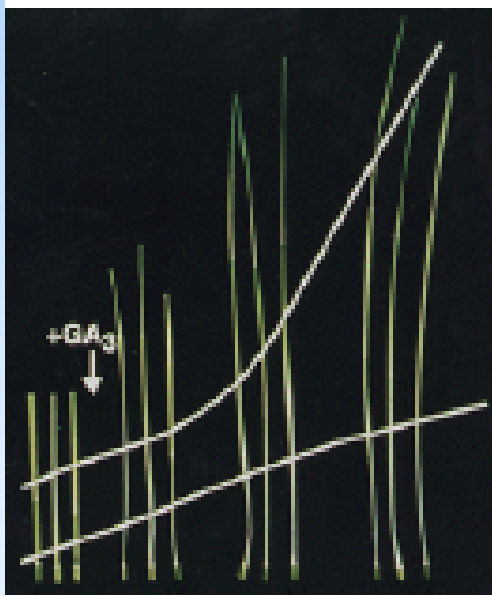


Stadio 3

Biosintesi

Stimolano:

Distensione e divisione cellulare
nei fusti causandone
l'iperallungamento



Allungamento del
fusto in piantine
di riso

Inducono:

Germinazione dei semi dormienti
Sintesi di enzimi idrolitici (α -
amilasi) nei semi dei cereali
Allegagione e crescita dei frutti
Caratteri maschili nei fiori dioci

Mediano:

Risposte fotoperiodiche

P.s. E' il fotoperiodo che regola
il metabolismo delle gibberelline
ed aumenta la loro concentrazione

Qual è la differenza tra
auxina e gibberellina?

Auxina

Richiesta a tutti i tempi per minimi
aggiustamenti all'allungamento
cellulare

Gibberellina

Richiesta a certi tempi per indurre
maggiori variazioni di sviluppo





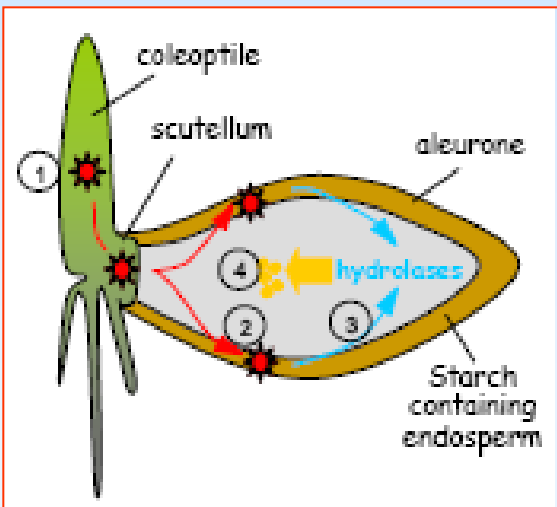
Alcune piante crescono con differenti forme in funzione di condizioni ambientali (luce)

La transizione da rosetta a pianta alta è noto come "bolting"

Questo processo può essere indotto da gibberelline esogene ed è naturalmente controllata da queste



Piante nane di pisello trattate con gibberellina



Promuove la germinazione del seme

- GA_3 è prodotta nel coleottille e nello scutello
- Quando raggiunge lo strato di aleurone induce la secrezione di enzimi idrolitici
- Questi rompono i legami delle molecole di amido, nell'endosperma rendendoli disponibili come nutrienti per la germinazione

Gibberelline ed inibitori della loro biosintesi (ritardanti di crescita)

- Le GAs di più largo interesse commerciale ed utilizzo in agricoltura sono la **GA3** ed, in minor misura, **GA4** e **GA7** in miscela, tutte prodotte industrialmente dalla fermentazione della *G. fujikuroi*. L'utilizzo di GAs è sostanzialmente limitato alle colture di alcuni **alberi da frutto, alla canna da zucchero ed alla produzione di malto dall'orzo**.
- La capacità delle GAs di indurre crescita per distensione di organi dopo applicazione alla pianta intera è largamente sfruttata. Applicazioni con GAs al momento della piena fioritura della vite garantiscono un allungamento dei rachidi producendo grappoli nei quali le bacche sono ben separate tra di loro (grappoli spargoli).
- In molte specie arboree, quali melo e pero, le GAs in combinazione con le auxine sono in grado di stimolare l'allegagione.

Gibberelline - Uso commerciale

Sono utilizzate per promuovere l'allungamento del fusto nella canna da zucchero. Più fusto = più spazio per lo zucchero



Gibberelline sprays sono utilizzate per stimolare la crescita del fusto nell'uva. Questo riduce l'ammasso e permette ad ogni grappolo di crescere più grosso

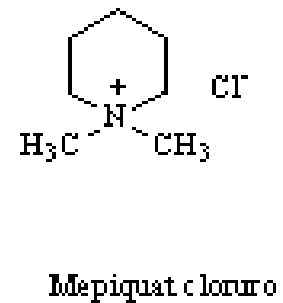
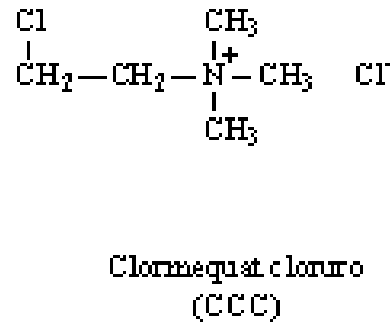
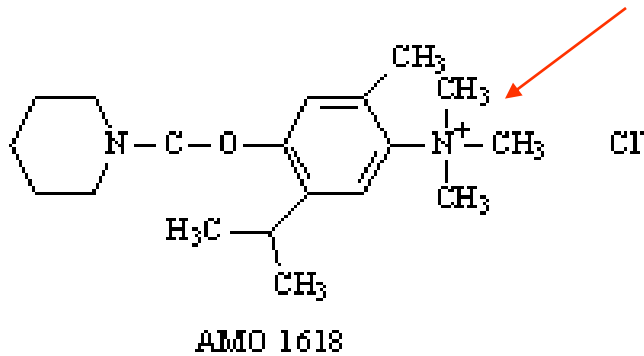
- Le *GAs* ritardano i fenomeni di senescenza in alcuni frutti. Tale effetto è sfruttato nel limone, dove applicazioni con l'ormone evitano danni da senescenza sulla scorza del frutto.
- Un ulteriore utilizzo produttivo delle *GAs* si ha nelle pratiche classiche di breeding che riguardano piante forestali, nelle quali il periodo giovanile può durare anche 20 o 30 anni. Miscele di auxina e *GAs* sono in grado di accorciare sensibilmente tale periodo inducendo lo sviluppo precoce di organi riproduttivi ed abbreviando quindi i tempi dei programmi di breeding.
- Infine, le *GAs* trovano applicazione tecnologica nella produzione di malto dall'orzo. Applicazioni dell'ormone ai germinelli di orzo aumentano drasticamente i livelli di enzimi idrolitici (tra cui l' α -amilasi) che degradano le proteine ed i carboidrati di riserva dell'endosperma, con produzione di amminoacidi e zuccheri che formano l'estratto di malto.

Ritardanti di crescita

- Sostanze definite ritardanti di crescita o brachizzanti determinano il loro effetto interferendo con la via di biosintesi delle GAs e quindi sono considerati antagonisti di questa classe ormonale.
- Tali composti, utilizzati in concentrazioni appropriate, influenzano l'architettura della pianta inibendo la crescita del germoglio (altezza, distensione degli internodi, area fogliare) mantenendo tuttavia invariato il numero di internodi e di foglie e senza inibire la crescita delle radici che in alcuni casi risulta addirittura essere leggermente stimolata.
- A livello istologico l'effetto di tale composti si manifesta sull'espansione cellulare nei meristemi delle dicotiledoni e nei meristemi intercalari delle monocotiledoni, riducendola

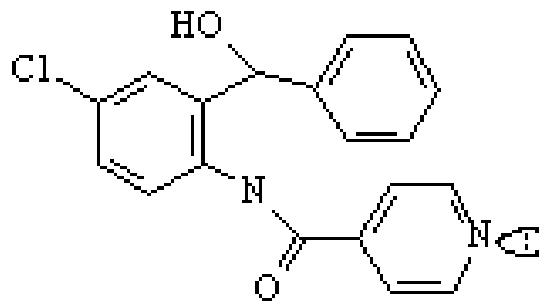
- Oltre a questi effetti morfologici, il trattamento delle piante con tali molecole determina alterazioni fisiologiche correlate a vantaggi di produzione, tra le quali:
 - ritardo di senescenza;
 - stimolo della traslocazione di assimilati verso i semi;
 - promozione della fioritura;
 - riduzione del consumo idrico della pianta;
 - migliorata resistenza a stress ambientali abiotici (alte o basse temperature, siccità) e biotici (attacchi fungini);
 - miglior assorbimento di nutrienti dal suolo.
- Le più importanti applicazioni agronomiche di questi composti riguardano:
 - la resistenza all'allettamento nei cereali;
 - la riduzione della crescita vegetativa in favore di quella riproduttiva (cotone, alberi da frutto, piante ornamentali);
 - il controllo della crescita di alberi e arbusti con abbattimento dei costi di potatura.

Carica positiva



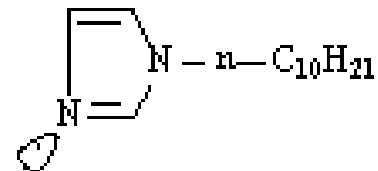
Composti di tipo -onio

Pyridine



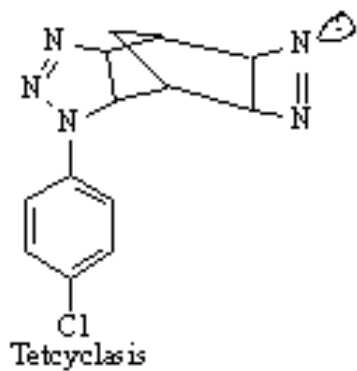
Inabenfide

Imidazoli

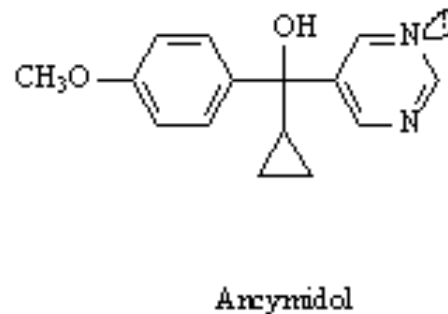


n-decylimidazolo

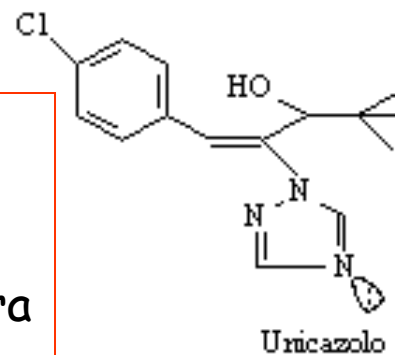
Norbornanodiazetina



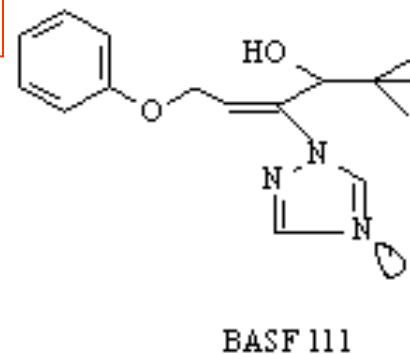
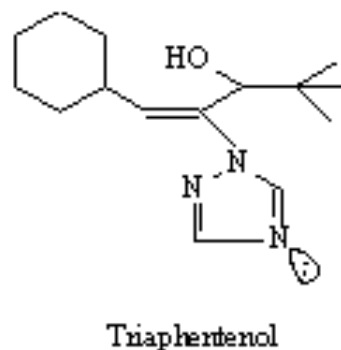
Primidina



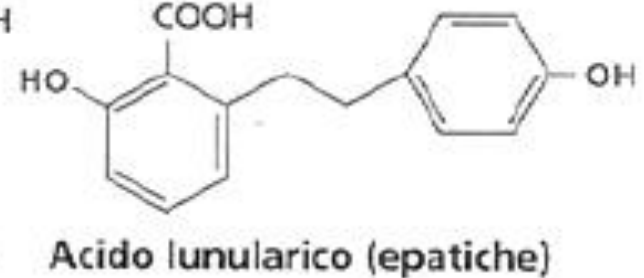
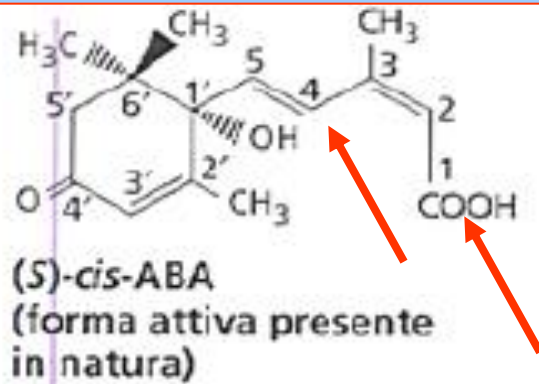
Triazoli



Atomo N
ibrido sp^2
inserito in
una struttura
eterociclica



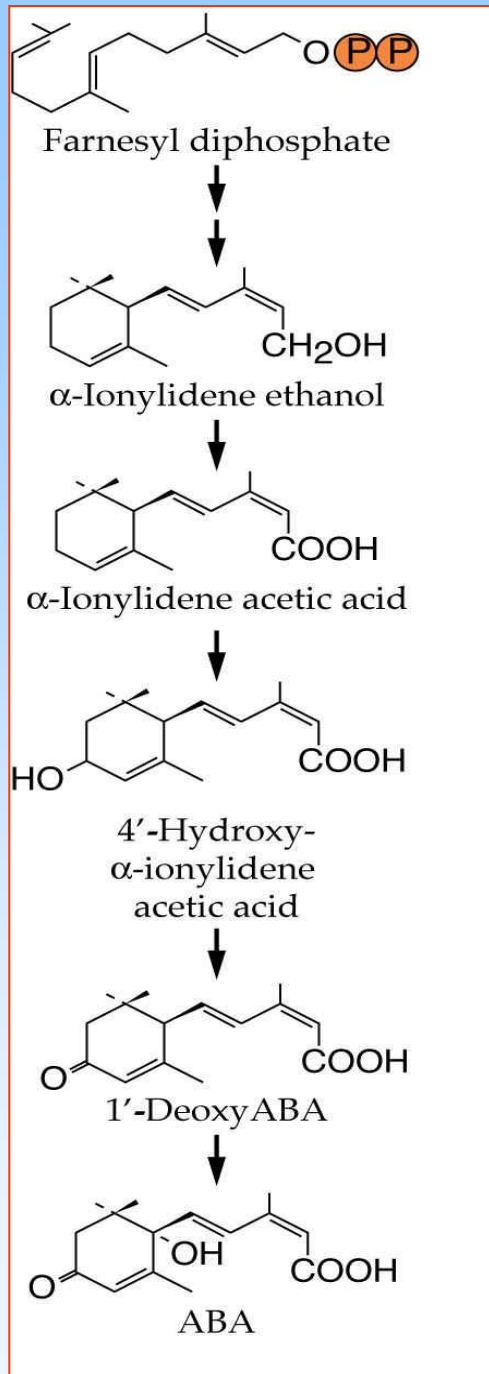
Posizione
protoni in C2-
C4
orientamento
del COOH
determinanogl
i isomeri cis e
trans



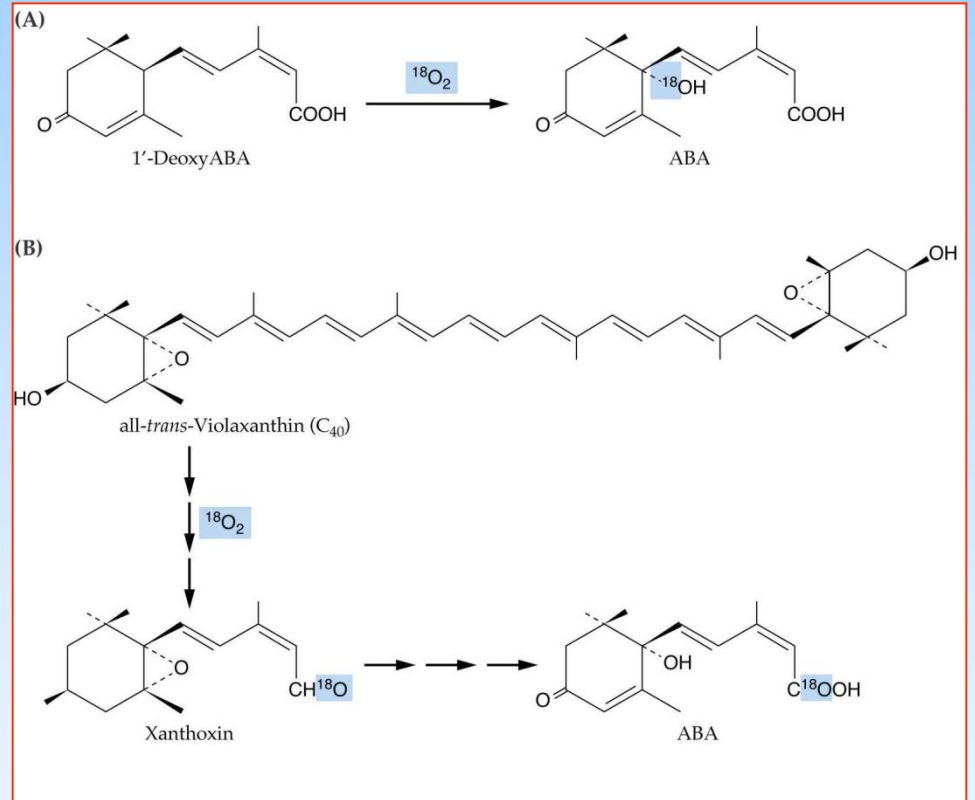
L'attività biologica dipende dal: gruppo carbossilico, gruppo alcolico terziario, dal doppio legame cis e quello sull'anello

Acido
mevalonico

Via
diretta



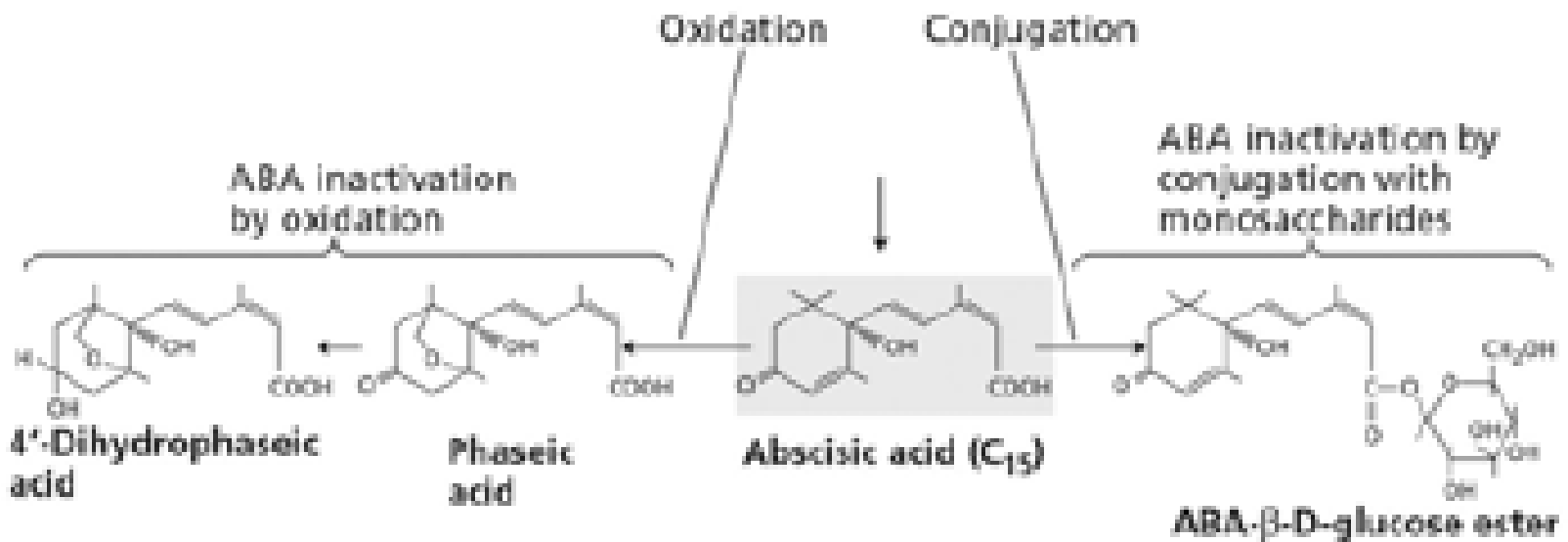
L'ABA è
sintetizzato dai
carotenoidi



Sesquiterpene a
15 atomi C

Via
indiretta

Le concentrazioni di ABA variano con l'accrescimento e sono il risultato della regolazione della biosintesi e della degradazione



L'attività è controllata:

- ossidazione
- coniugazione

Stimola:

Crescita delle radici (in alcuni casi)

Inibisce:

Crescita del germoglio
Sintesi della α -amilasi indotta da gibberellina nei semi di cereali

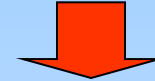
Media:

Risposte a stress ambientali e non

- Salinità
- Carenza idrica
- Freddo
- Ferita

Induce:

Chiusura degli stomi
Sintesi di proteine coinvolte in risposte a stress ambientali
Sviluppo e dormienza dei semi



- Regolazione del disseccamento dell'embrione
- Promozione dell'accumulo di proteina di riserva
- Regolazione del tempo di germinazione

Controlla la dormienza del seme



Mutante
vp14 del
mais

E' necessario che i semi germinano nel giusto tempo altrimenti potrebbero non sopravvivere.

Il contenuto di ABA in semi dormienti è elevato

Il mutante ABA- non può perfettamente regolare il tempo di germinazione (troppo tardi o troppo presto)

Controlla la dormienza delle gemme

Come per i semi il tempo per lo sviluppo delle gemme è molto importante.

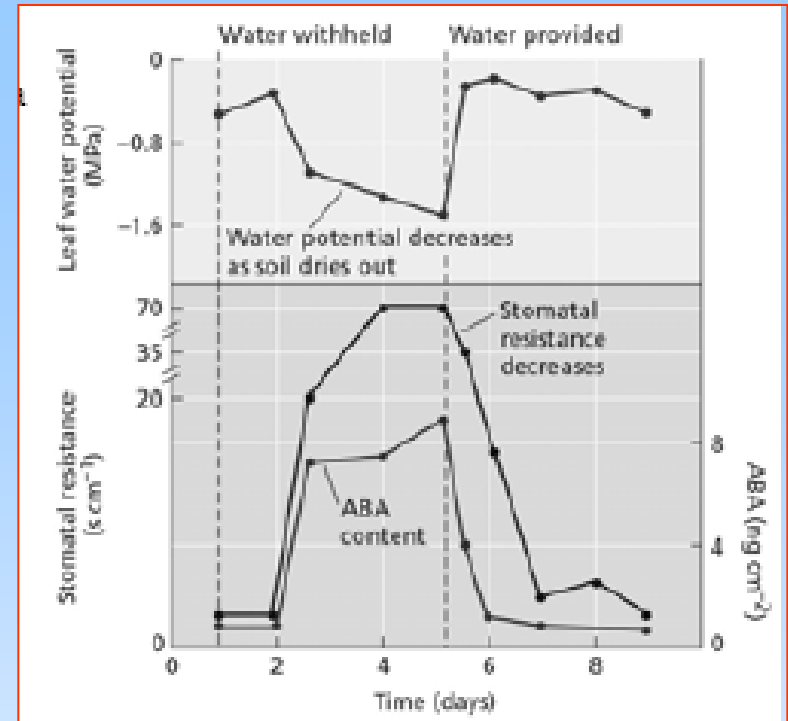
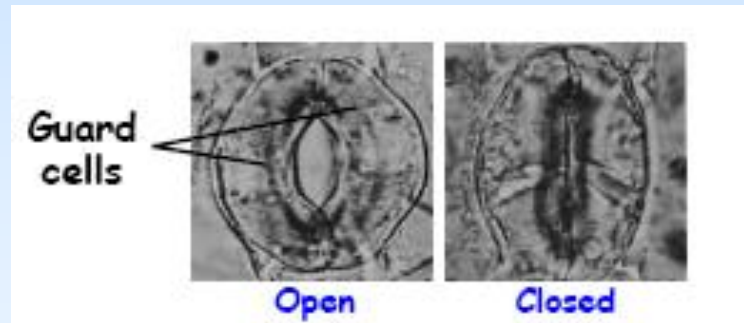
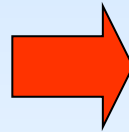
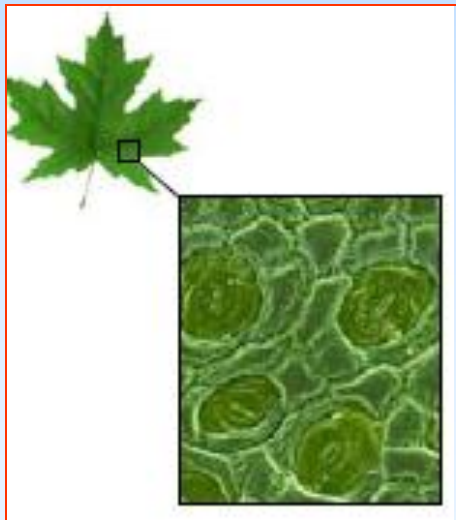
ABA regola la dormienza delle gemme il suo nome originario era "dormina"

Sebbene non sempre il grado di dormienza è correlato alla concentrazione di ABA. Bilancio tra ormoni induttori, citochinine e gibberelline ed ABA



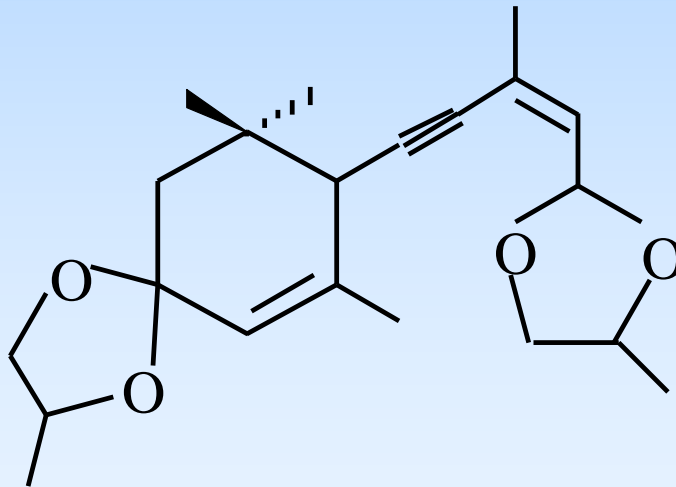
ABA controlla lo stress idrico nelle piante

La perdita di H_2O per evaporazione dalle foglie è controllata attraverso apertura e chiusura degli stomi. In condizioni di stress, l'ABA si accumula, gli stomi si chiudono



Acido abscissico

La ricerca di analoghi da utilizzare in campo per il miglioramento della efficienza d'uso dell'acqua da parte delle piante ha fornito risultati soddisfacenti solo per un composto, l'acetileneacetato (LAB 144) che riduce la traspirazione in alcuni cereali.



Citochinine - Divisione cellulare

Cytokinins
cell Kinesis (division)

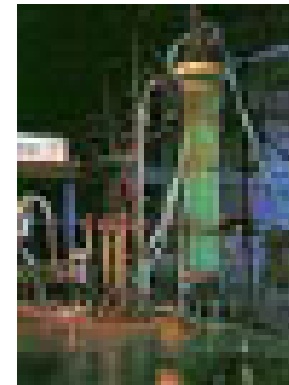
Ruolo primario è la divisione cellulare

Influenzano numerosi processi fisiologici

Agiscono spesso insieme alle auxine

Sintetizzate principalmente nelle radici e trasportate attraverso lo xilema

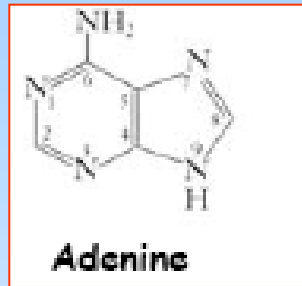
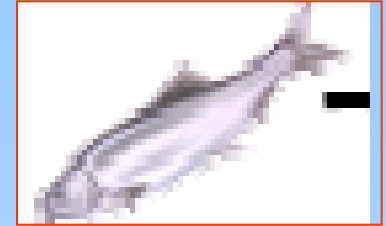
Scoperta: ricerca di sostanze capaci di iniziare e mantenere la proliferazione di tessuti coltivati di midollo di tabacco



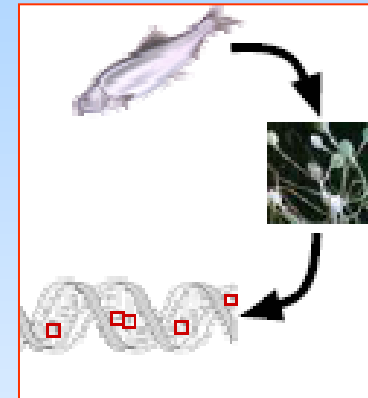


Latte di cocco, estratti di lievito, DNA di sperma di aringa.....

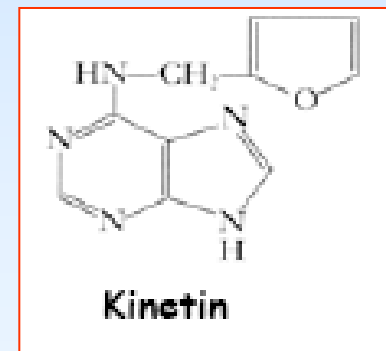
L' **adenina** - una base nucleotidica nel DNA mostrò un debole effetto promotore



La componente attiva del DNA di sperma di aringa mostrò possedere un potente effetto promotore.



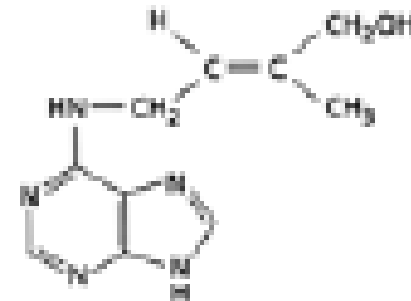
Venne isolata una sostanza chimica dal DNA di sperma di aringa che, in presenza di auxina, stimolava la proliferazione in coltura dei tessuti parenchimatici di midollo di tabacco





Maize (sweetcorn)
Zea mays

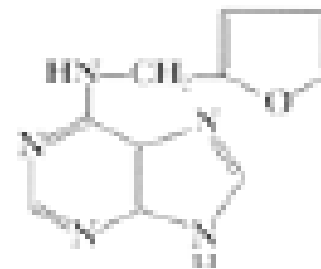
Che le piante contenessero una loro propria citochinina e questa fosse identificata in mais risale al 1973. Fu chiamata **Zeatina**



Trans-zeatin

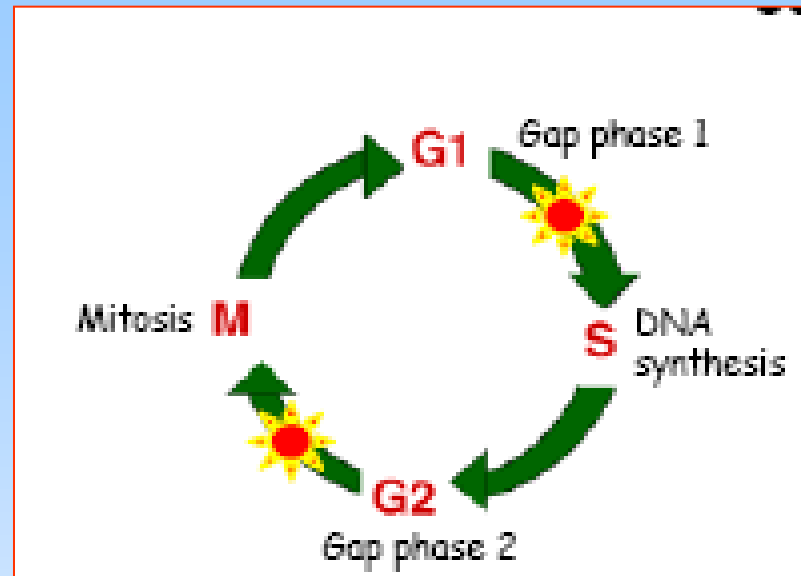
Zeatina e kinetina sono strutturalmente simili sono derivati adeninici

Un largo numero di composti con attività citochinica sono stati successivamente scoperti



Kinetin

Il ruolo maggiore delle citochinine è la regolazione della divisione cellulare. Le citochinine sembrano regolare specifici componenti del ciclo cellulare in due punti



1. Induce la sintesi di D-Ciclina
2. Induce la sintesi di complesso Kinasi

Stimolano:

Espansione delle foglie (per stimolo della distensione cellulare)
Apertura degli stomi (in alcune specie)

Ritardano:

Senescenza delle foglie

Inducono:

Divisione cellulare (nelle colture di tessuto e nella pianta intera)
Differenziamento del germoglio nei tessuti in coltura
Conversione di ezioplasti in cloroplasti

Mediano:

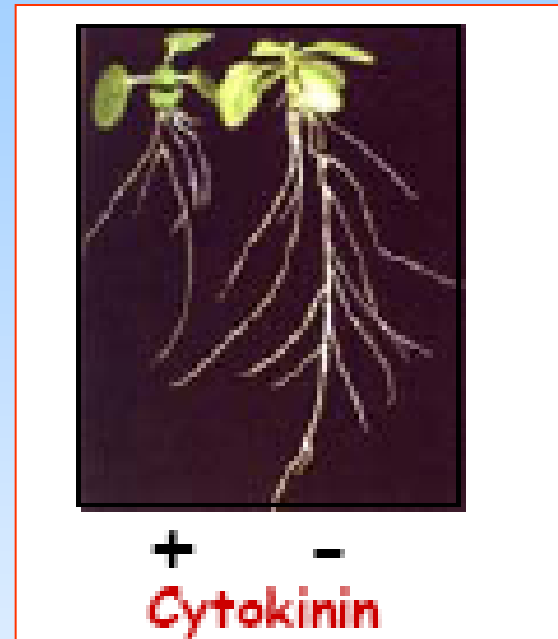
Uscita dalla dormineza delle gemme laterali

Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita
del germoglio



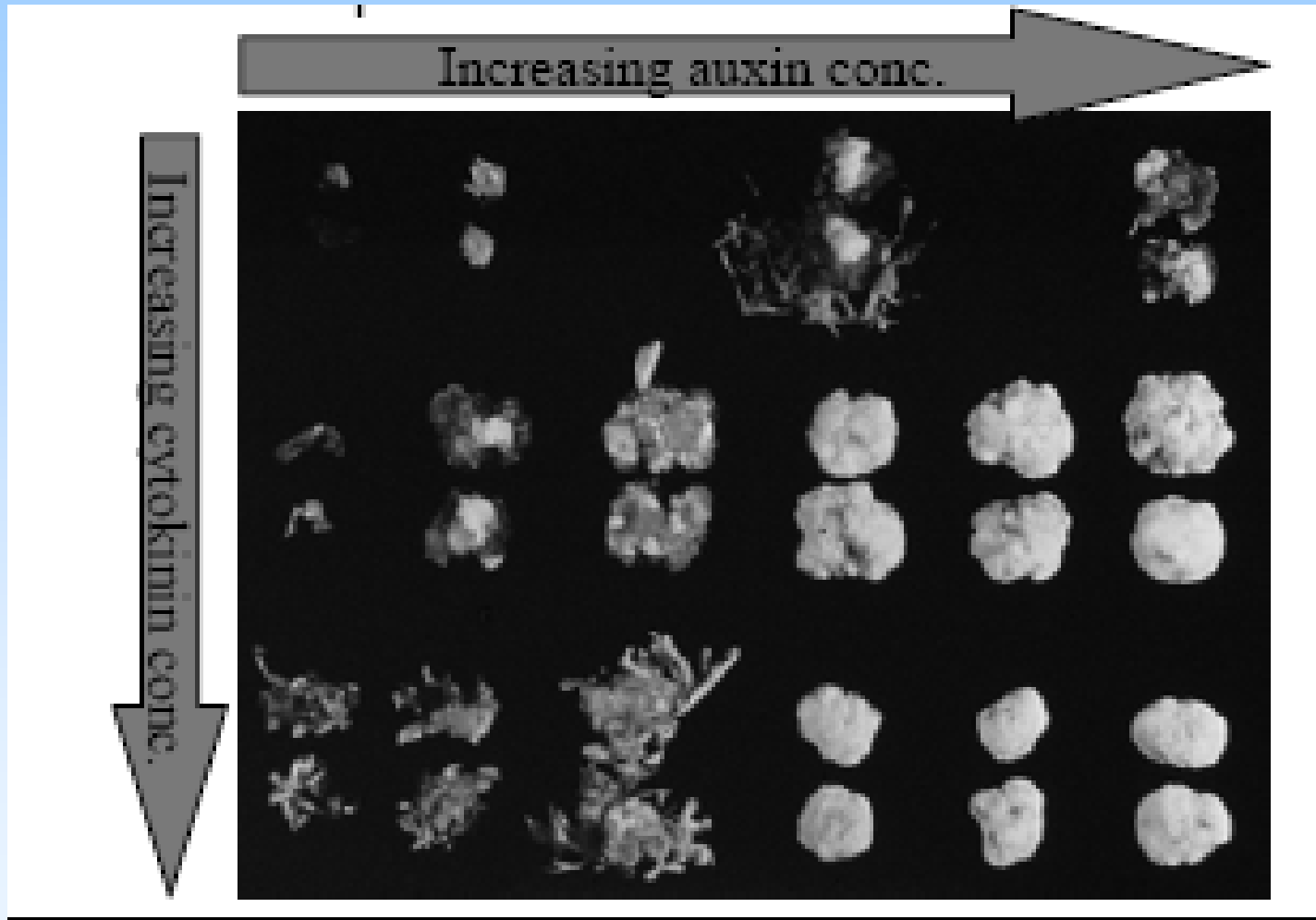
Inibisce la crescita
radicale



Ma, l'attività biologica delle citochinine è complessa
poiché esse possono lavorare insieme alle auxine

Questo è importante soprattutto per le utilizzazioni
commerciali nelle tecniche in vitro

L'interazione con le auxine defisce la
formazione di germoglio e radice

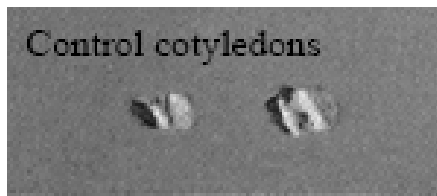


Sono importanti per il controllo della senescenza fogliare. L'aumento delle citochinine ritarda la senescenza

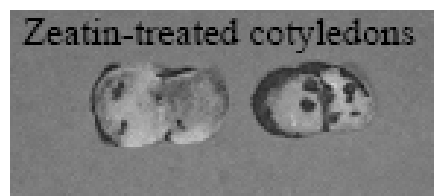


Increased cytokinin

Normal cytokinin



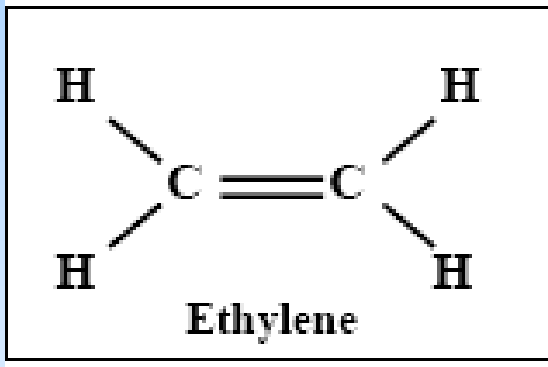
Control cotyledons



Zeatin-treated cotyledons

Promuove l'espansione dei cotiledoni di ravanello

Etilene: l'ormone dello stress e della maturazione



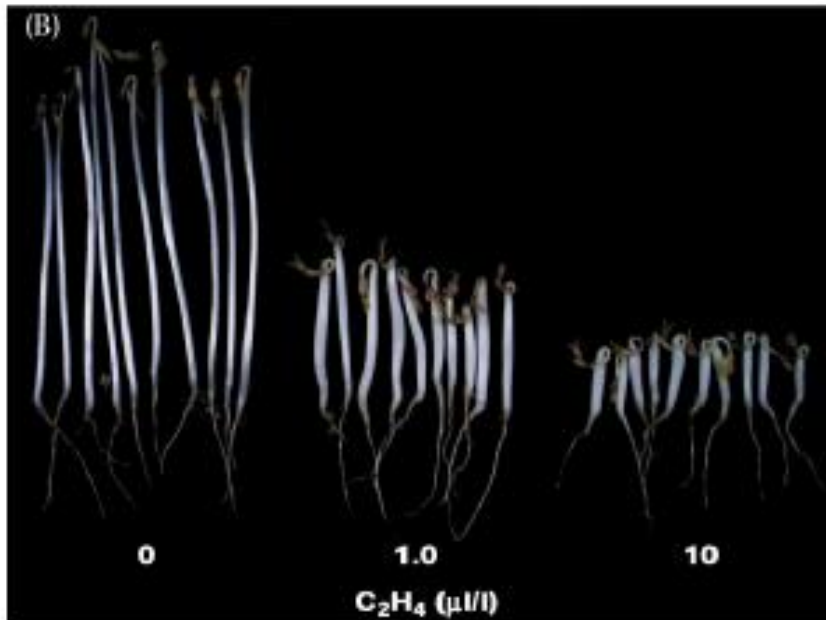
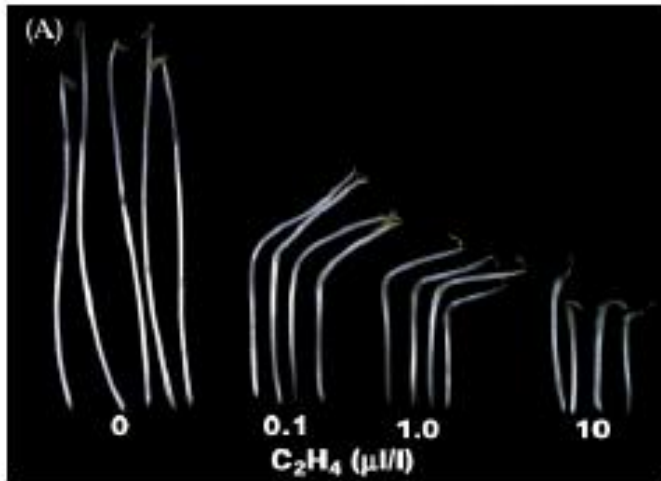
- E' l'olefina più semplice (PM 28)
- In condizioni fisiologiche è più leggera dell'aria
- E' infiammabile ed è facilmente ossidabile e può andare incontro a completa ossidazione a CO₂ in tutti i tessuti
- Viene facilmente liberato e diffonde tra gli spazi intercellulari ed influenza le attività di altri tessuti ed organi
- E' biologicamente attivo a concentrazioni bassissime (1 ppm)
- Alte produzioni in tutti tessuti senescenti ed in maturazione ma anche in foglie giovani in via di sviluppo
- Incremente in tessuti lesi o disturbati meccanicamente

La risposta tripla all'etilene di
pianticelle eziolate di pisello:

Inibizione dell'allungamento del
fusto

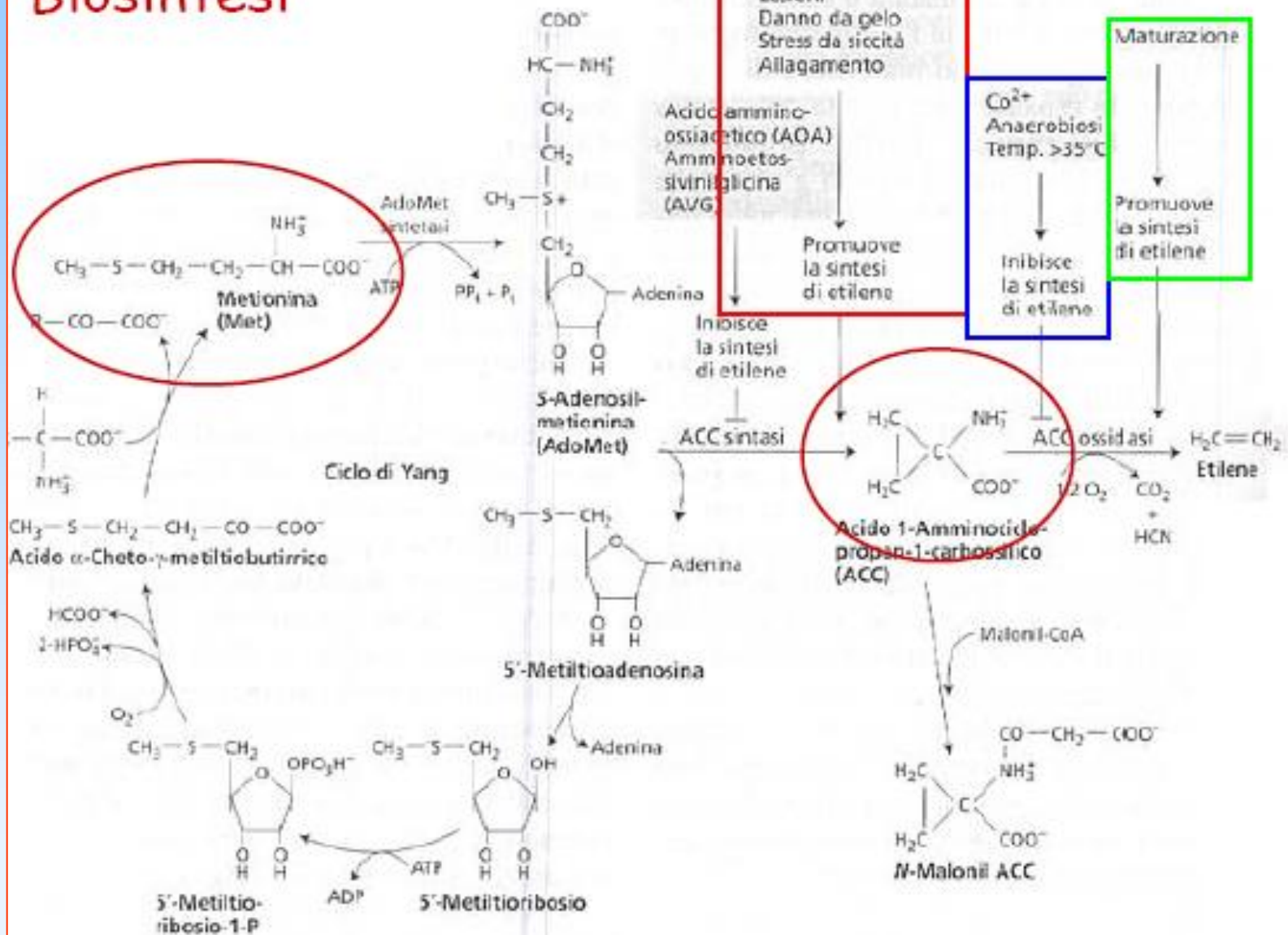
Aumento dell'espansione radiale

Crescita orizzontale
(diagravitropismo)



1901
scoperta da
un
dottorando

Biosintesi



Effetti dell'etilene

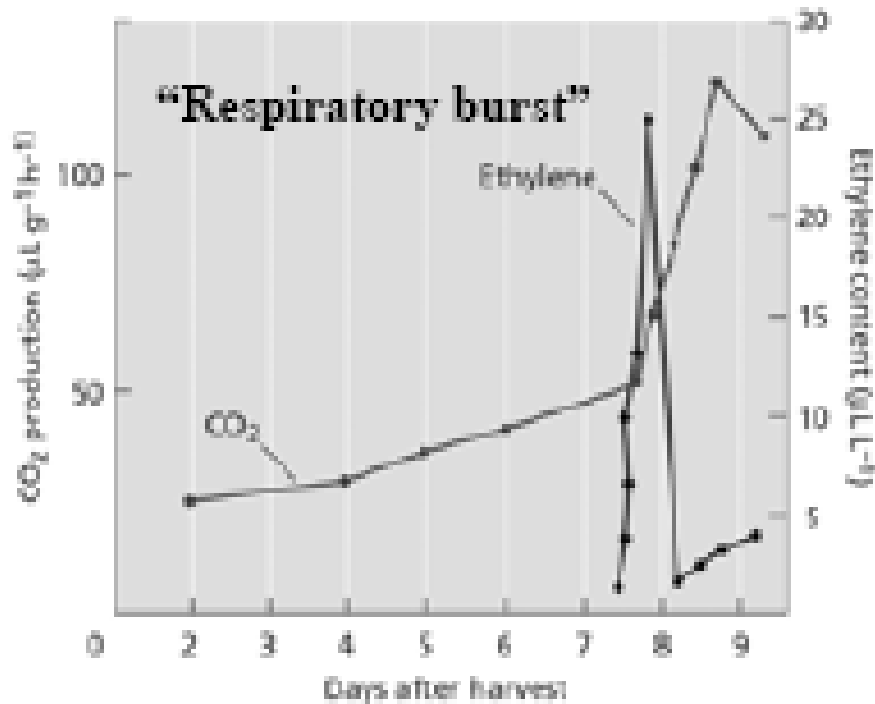


TABLE 22.1

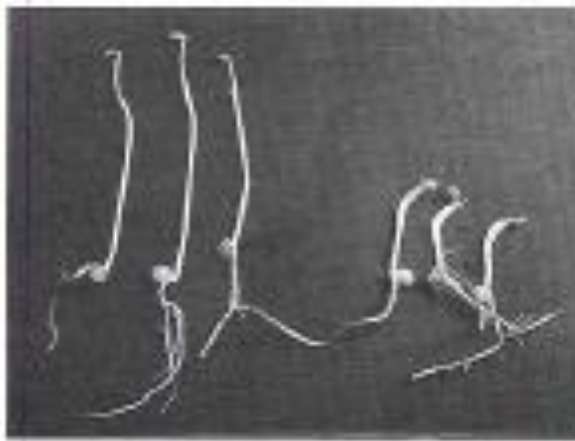
Climacteric and nonclimacteric fruits

Climacteric	Nonclimacteric
Apple	Bell pepper
Avocado	Cherry
Banana	Citrus
Cantaloupe	Grape
Cherimoya	Pineapple
Fig	Snap-bean
Mango	Strawberry
Olive	Watermelon
Peach	
Pear	
Persimmon	
Plum	
Tomato	

Maturazione dei frutti climaterici

Man mano che il frutto matura:
 aumento della concentrazione
 dell'etilene, dell'ACC, **dell'attività EFE**

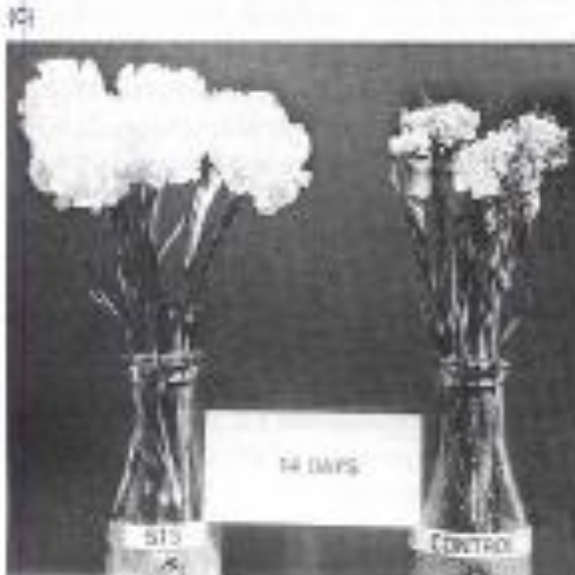
**Risposta
tripla di
pianticelle
eziolate di
pisello**



**Epinestia
fogliare**

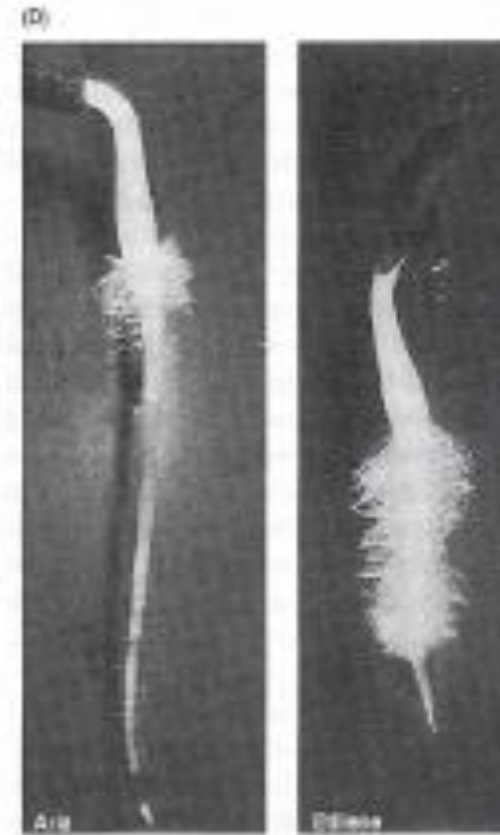


**Induzione
della
senescenza
fiorale**



Tiosolfato
potente
inibitore
dell'etilene

**Promozone
della
formazione
dei peli
radicali**



Stimola:

Abscissione di foglie e frutti
Formazione di radici avventizie
Crescita delle radici (basse
concentrazione)
Uscita dalla dormienza delle
gemme in alcune specie
Sviluppo e maturazione dei frutti
in alcune specie

Inibisce:

Crescita delle radici (alta
concentrazione)
Differenziamento dei peli
radicali

Induce:

Senescenza di fiori e frutti
Climaterio in alcuni frutti
Fioritura in alcune piante
Caratteri femminili in alcuni fiori
dioci

Media:

Risposte a stimoli fisici
(ferite)
Apertura fiorale

L'etilene è misurato attraverso saggi biologici e/o per mezzo di cromatografia

Etilene è fra gli ormoni più usati commercialmente

- Soluzioni di **ETHEPHON (acido 2-cloroetilfosfonico) (Ethrel, nome commerciale)** sono spruzzate per controllarne la maturazione dei frutti (mela e pomodoro), per accelerare l'abscissione dei fiori e dei frutti, il viraggio della colorazione verde degli agrumi
- Alterazione dell'espressione sessuale in cetriolo (più femminile)
- I livelli di etilene sono controllati per preservare i prodotti alimentari e ritardare la maturazione attraverso il controllo dell'atmosfera (basse O₂, Alte CO₂, basse temperature)
- Ag⁺ è utilizzato per aumentare la longevità dei garofani recisi e di altri fiori
- L'AVG non è ancora autorizzato dalla commissione regolatrice quale inibitore della maturazione

FITOREGOLATORI DI CRESCITA NATURALI E SINTETICI

Trovano impiego in agricoltura per il miglioramento, sia quantitativo che qualitativo, della produzione. I PGRs rappresentano poco più del 10% del mercato mondiale delle sostanze chimiche in agricoltura. E più precisamente:

- nel contenimento dei costi di alcune tecniche colturali e di conservazione (es: raccolta meccanica, sincronizzazione della maturazione e del periodo di raccolta, potatura, diradamento, ritardo di senescenza nei prodotti di non immediato consumo);
- nelle pratiche di breeding;
- nella protezione delle colture (in qualità di erbicidi o fungicidi);
- nel miglioramento della qualità commerciale di alcuni frutti (colore, aspetto esteriore);
- nel superamento di alcune limitazioni alla produttività, sia in termini di produzione biologica totale che di indice di raccolta, imposte dal sistema naturale di regolazione di crescita.

Alcuni processi influenzati dai fitoregolatori per scopi agrari

Radicazione	IBA; NAA; 2,4-D in molte specie
Allegagione	4-CPA; 2-NOA in molte specie; GA _{4/7} + BA in melo
Forma e dimensione delle piante	CCC in frumento; daminozide in colture ornamentali
Metabolismo e produttività	Glifosina, glifosato ed ethephon in canna da zucchero; ethephon in albero della gomma; GA nella vite; antidoti contro effetti nocivi degli erbicidi
Fioritura	NAA ed ethephon in ananas; MH in canna da zucchero; GA nelle pinacee
Sviluppo delle gemme laterali	MH in tabacco
Germogliazione	MH in patata e cipolla
Essiccazione	Paraquat in patata, girasole, cotone
Senescenza	GA ₃ , 2,4-D in agrumi
Abscissione	Ethephon in olivo; NAA in specie da frutto
Espressione sessuale e formazione gameti	GA ed auxine in cucurbitacee
Potatura	
Composizione chimica	
Eliminazione erbe infestanti	
Uso nelle colture <i>in vitro</i>	

Nel processo di intensa chimizzazione dell'agricoltura, la parte rappresentata dai fitoregolatori è marginale rispetto ai diserbanti, fungicidi, insetticidi, acaricidi fumiganti e nematocidi

L'uso dei fitoregolatori in Italia, ad eccezione per l'impiego sui cereali e sul tabacco, è concentrato sulla coltivazione da frutto e su quelle ortofrutticole

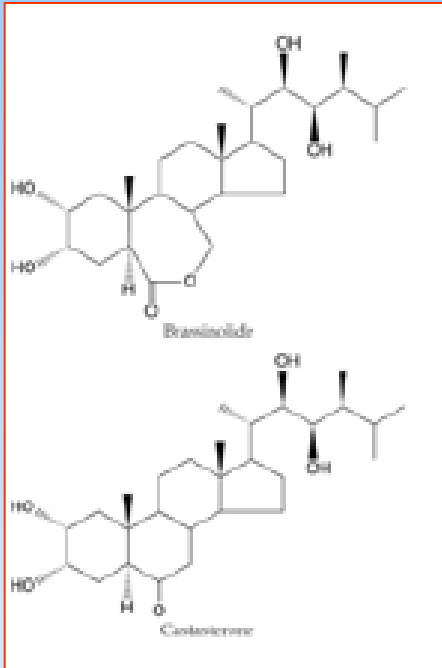
**Consumo, in valore, dei principali fitoregolatori in Italia nel 1997.
 Incidenza percentuale dei vari gruppi sul totale. Totale del valore: 26 miliardi di lire**

FITOREGOLATORI	% SUL TOTALE	PRINCIPALE IMPIEGO COLTURALE
<i>Antigermoglianti</i> (alcoli grassi, MH; flumetralin; pendimetalin; ecc.)	26.9	Contenimento dello sviluppo dei germogli ascellari
<i>Promalin e Regulex</i> (GA _{4/7} + BA) (GA _{4/7})	23.1	Modifica della forma delle mele e stimolo ramificazione astoni in vivaio
<i>Nanizzanti</i> (Cycocel; miscugli di Cycocel con altri p.a.; Alar 85)	15.4	Impiego in floricoltura, orticoltura e frutticoltura
<i>Alleganti</i> (β -NOA; 4-CPA) (NAD; NAA; GA ₃)	15.4	Stimolanti dello sviluppo in colture protette (pomodoro, melanzane, peperone, fragola, cucurbitacee, ecc.) e piante arboree da frutto
<i>Ethrel</i>	7.7	Stimolante della maturazione del pomodoro (da mensa e da industrie) e del melo
<i>Cascolanti</i> (NAA; NAD; ethrel))	6.5	Diradamento chimico del melo e del pesco
<i>Anticascola</i> (NAA; 2,4 DP)	1.9	Prevenzione della cascola preraccolta in melo, pero e pesco
<i>Altri</i> Radicanti in vivaismo Cimanti Spollonanti	3.1	

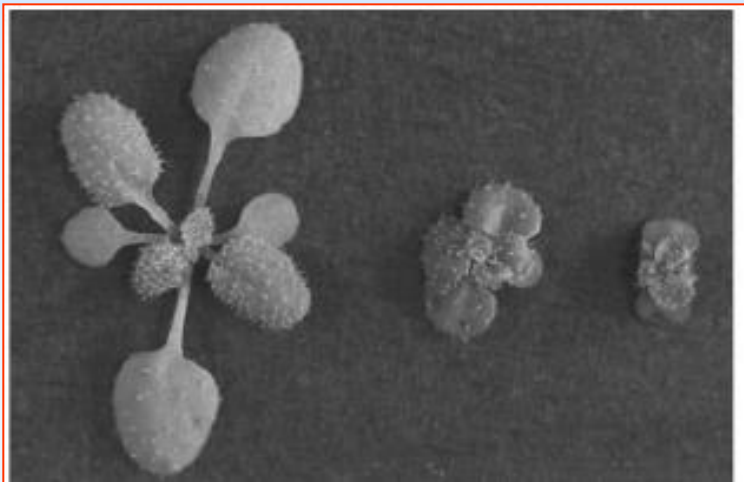
* Fonte: A. Shiaparelli - Isagro Italia Srl

A livello mondiale il quadro globale è più complesso in quanto i fitoregolatori sono utilizzati in colture industriali non esistenti in Italia

Brassinosteroidi



Struttura del brassinolide.
Essenziali all'attività biologica risultano: a) la funzione *cis*-vicinale glicolica C-2 e C-3; b) la giunzione in *trans* tra gli anelli A e B, l'ossigeno in posizione C-6 sia in forma chetonica (castasterone) sia lattonica (brassinolide), la configurazione in *trans* dei gruppi idrossilici in C-22 e C-23 come per il gruppo metilico od etilico in C-24.

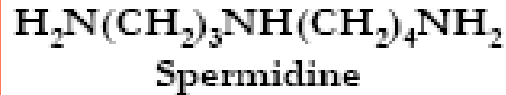


Composti steroidei trovati sia in piante vascolari e non

Effetti fisiologici:

- Aumenta l'allungamento del fusto e delle cellule
- Attivazione H^+
- Produzione di etilene
- Fotomorfogenesi
- I mutanti dimostrano alterata crescita e sensibilità alla luce
- Accartocciamento e curvatura di specie erbacee
- Un forte sinergismo con l'auxina nello stimolo della distensione cellulare;
- un'azione sinergica con le auxine ed additiva con le citochinine nello stimolo della biosintesi di etilene in seguito ad un'azione sulla attività dell'enzima ACC sintasi.

Poliammine

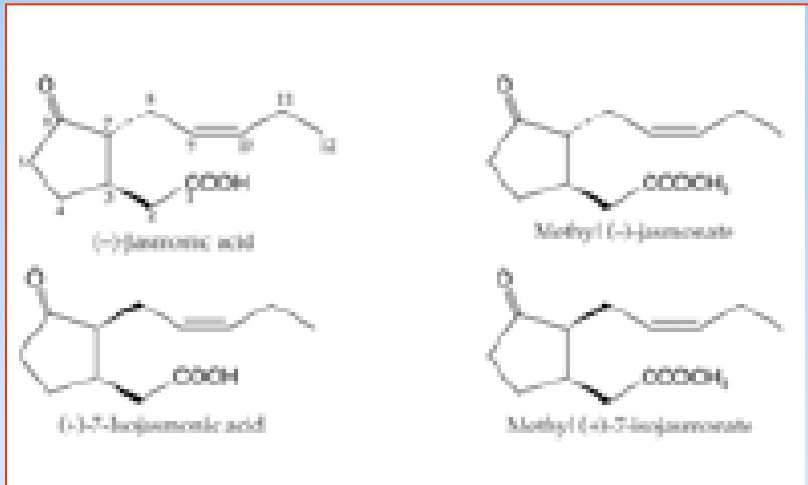


Le poliammine (PA) sono composti ubiquitari, contenenti almeno due gruppi amminici, coinvolti nelle piante in processi fondamentali della crescita. Presenti abitualmente a concentrazioni maggiori degli ormoni

Effetti:

- Induzione della divisione cellulare (polarità)
- Induzione della radicazione
- Embriogenesi
- Sviluppo del fiore
- Ripening

Acido jasmonico



Applicazioni esogene:

Riduce l'espressione di geni associati alla fotosintesi

Isolato da piante e funghi

Agisce sia come:

- Inibitore germinazione di semi e polline e crescita radicale
- Induttore di difesa
- Induttore di specifici geni
- Induttore di ripening

Stimola:

la respirazione, la chiusura stomatica, l'abscissione e senescenza fogliare, la formazioni di tuberì;

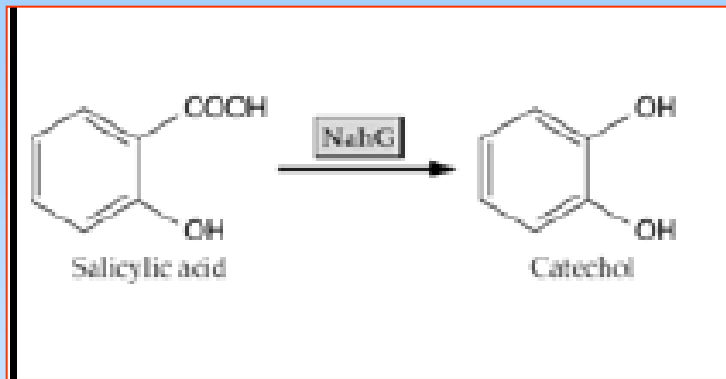
Inibisce:

la crescita di tessuti in coltura, la germinazione dei semi, la sintesi di pigmenti, l'attività fotosintetica e la biosintesi della ribulosio 1,5-difosfatocarbossilasi;

Induce:

risposte di difesa delle piante a stress ambientali biotici ed abiotici; l'espressione di proteine particolari quali gli inibitori delle proteasi

Acido salicilico



- Limited roles include:
 - Retarding senescence due to inhibition of ethylene
 - Induction of flowering
 - Thermogenesis regulation
- Well-characterized role in disease resistance
 - Hypersensitive response
 - Systemic acquired resistance

