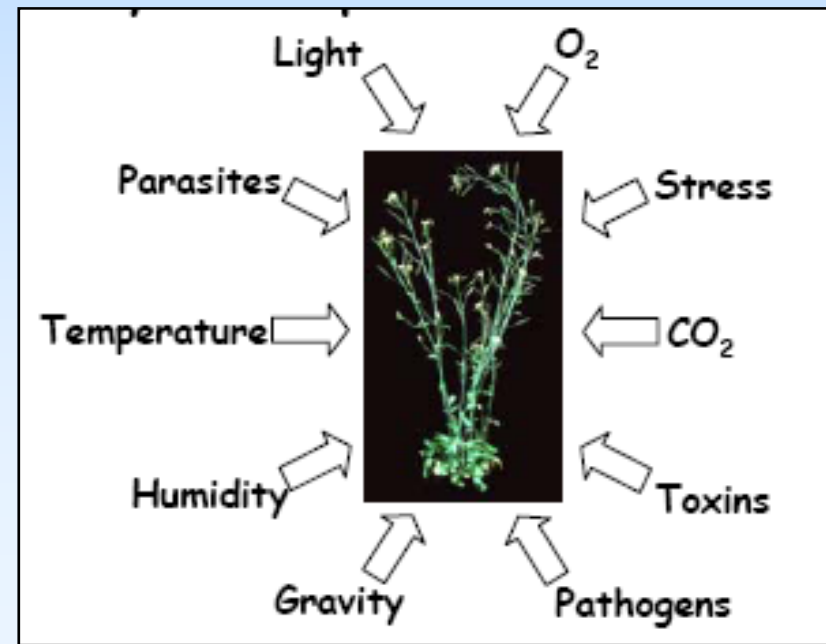


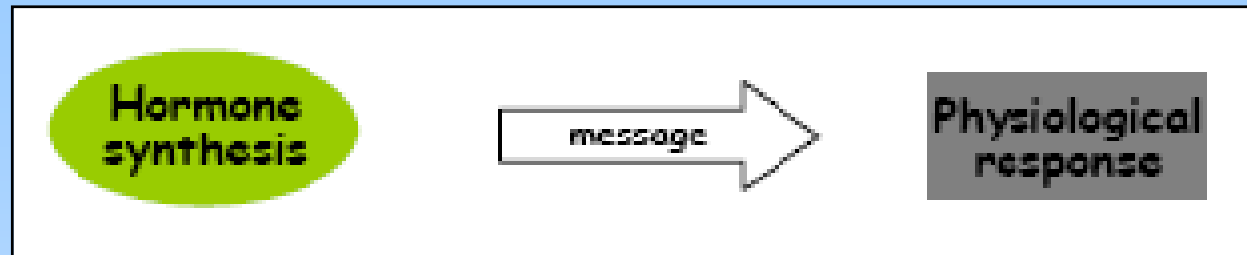
Perché tutte le piante necessitano di ormoni?

Gli ormoni permettono alle piante di:

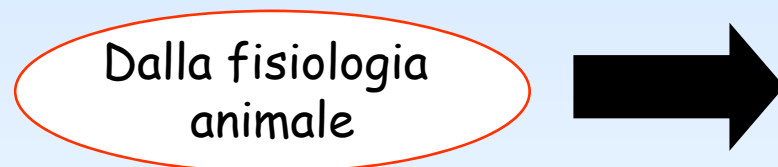
- Regolare i processi di sviluppo
- Regolare e coordinare le diverse funzioni metaboliche:
nutrizione-
riproduzione-crescita-
differenziamento
- Rispondere a fattori ambientali



Che cosa sono gli ormoni ?



Messaggeri chimici o molecole segnale per eccellenza che intervengono nel controllo di tutti i meccanismi fisiologici della crescita e dello sviluppo della pianta



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 eterotrofi
Accrescimento limitato
Specializzazioni morfologiche
complesse

VEGETALI

Organismi autotrofi
Accrescimento illimitato
Specializzazione in organi ridotta

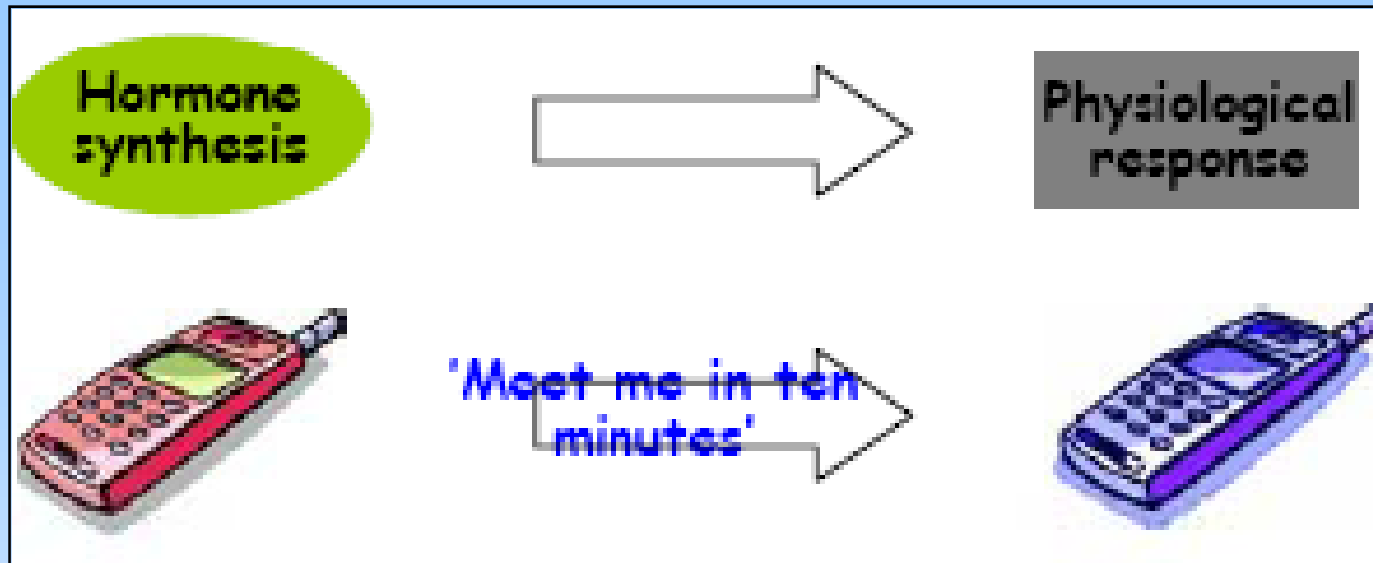
Necessità di sistemi elaborati

Necessità di un sistema
meno elaborato

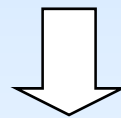
Differenza sostanziale
nel rapporto con l'ambiente

Maggiore autonomia nei
confronti dell'ambiente

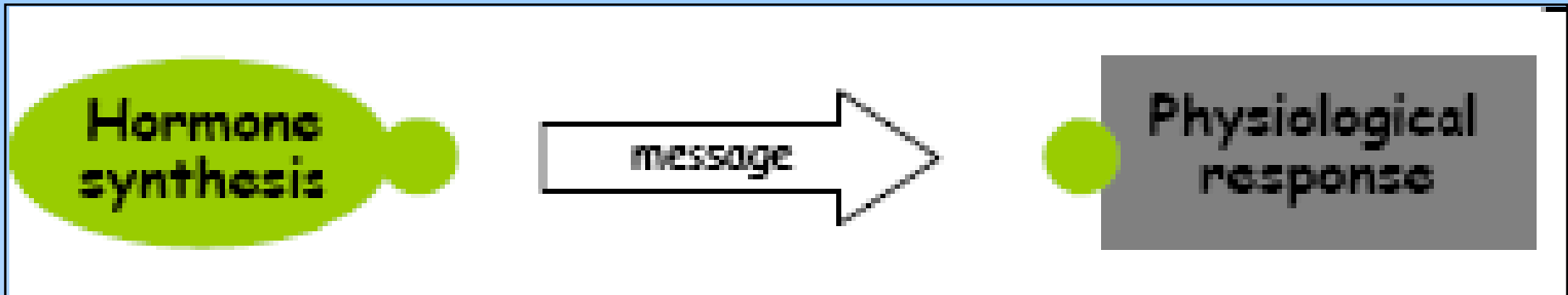
Stretto rapporto con l'ambiente
con risposte di tipo adattativo
che determinano cambiamenti del
tipo di crescita (fototropismo,
fotoperiodismo)



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

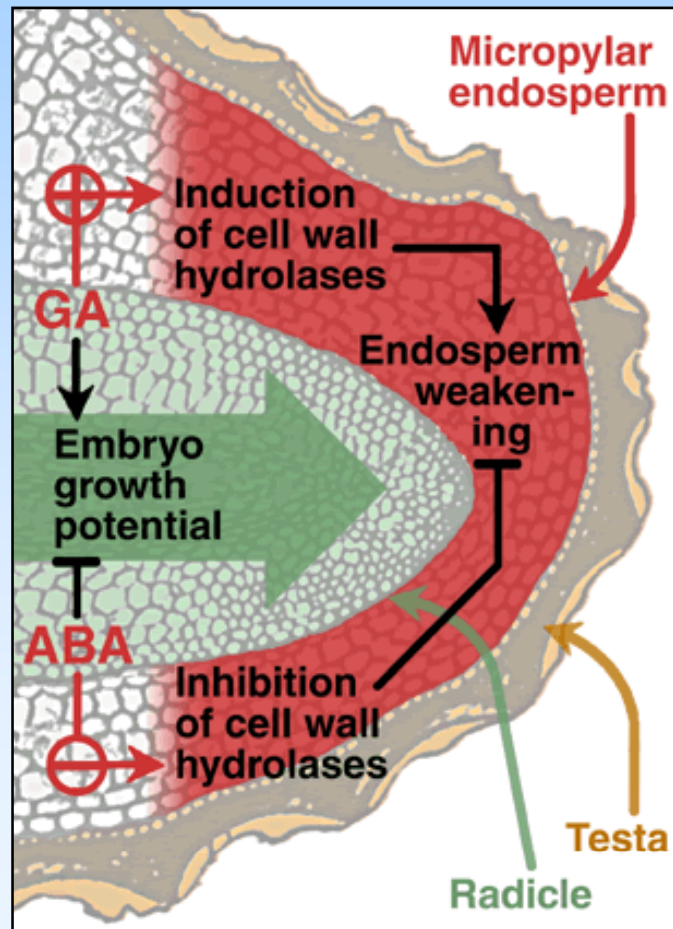
Diverse vie per il controllo del livello ormonale

- 2) Degradazione
- 3) Coniugazione
- 4) Compartimentazione
- 5) Trasporto

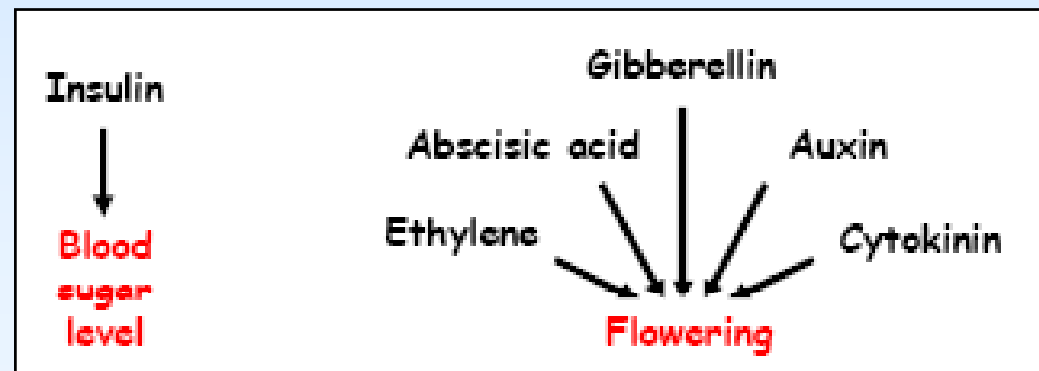
Effetti dei fitormoni

- **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



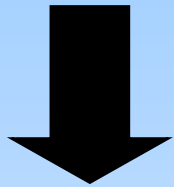
Auxina + citochinina + ABA



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

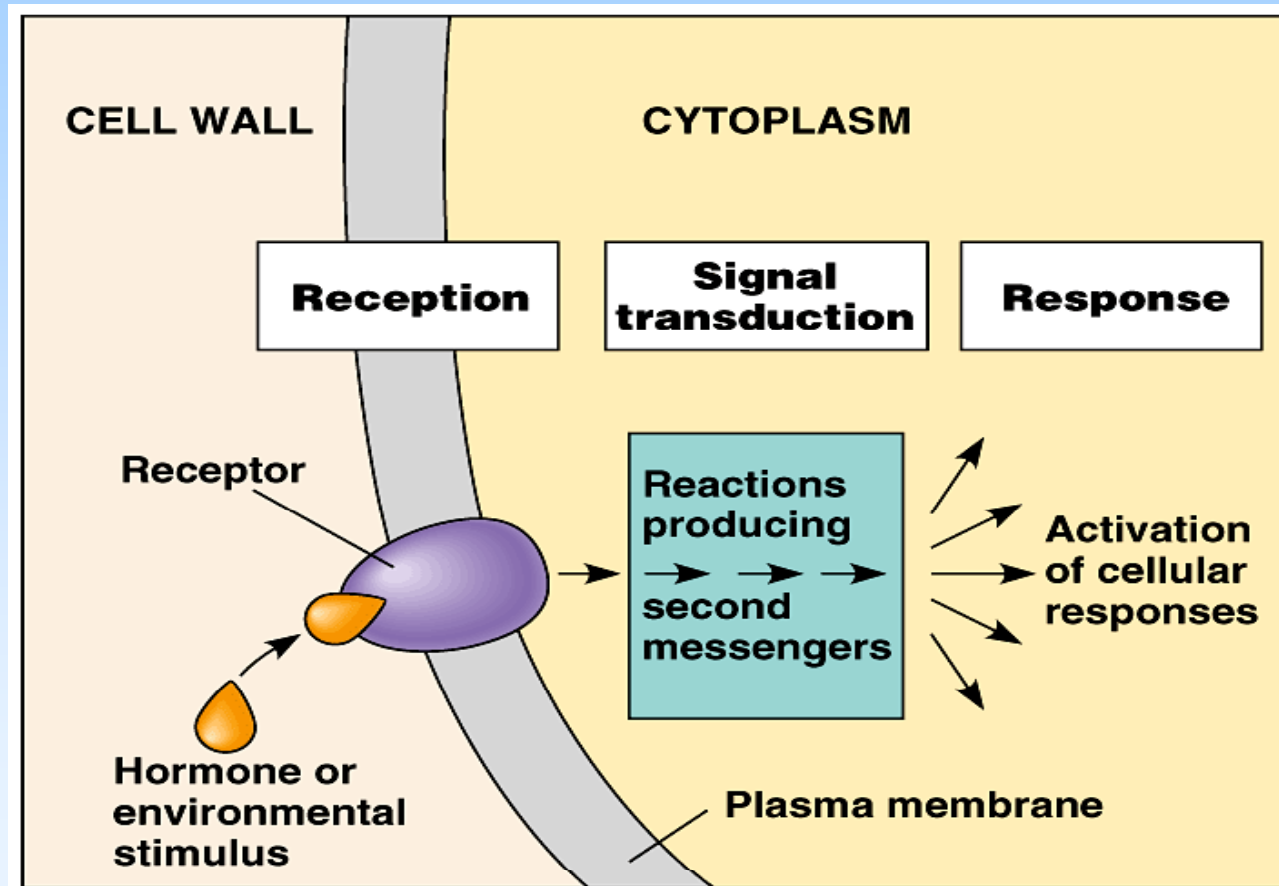
- Presenza - la sostanza è presente nell'organismo ed esiste una correlazione tra le sue concentrazioni e l'attivazione del processo;
- Excisione - rimuovendo l'organo identificato come sito di sintesi della sostanza il processo in esame non si realizza;
- Sostituzione e specificità - somministrando 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 - il processo non si realizza in seguito a mutazioni

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



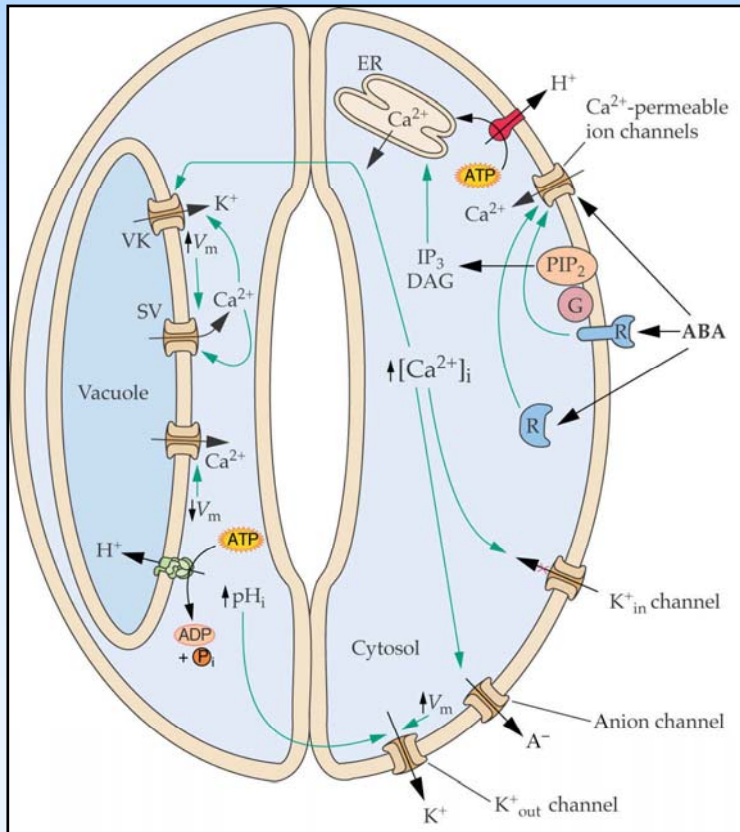
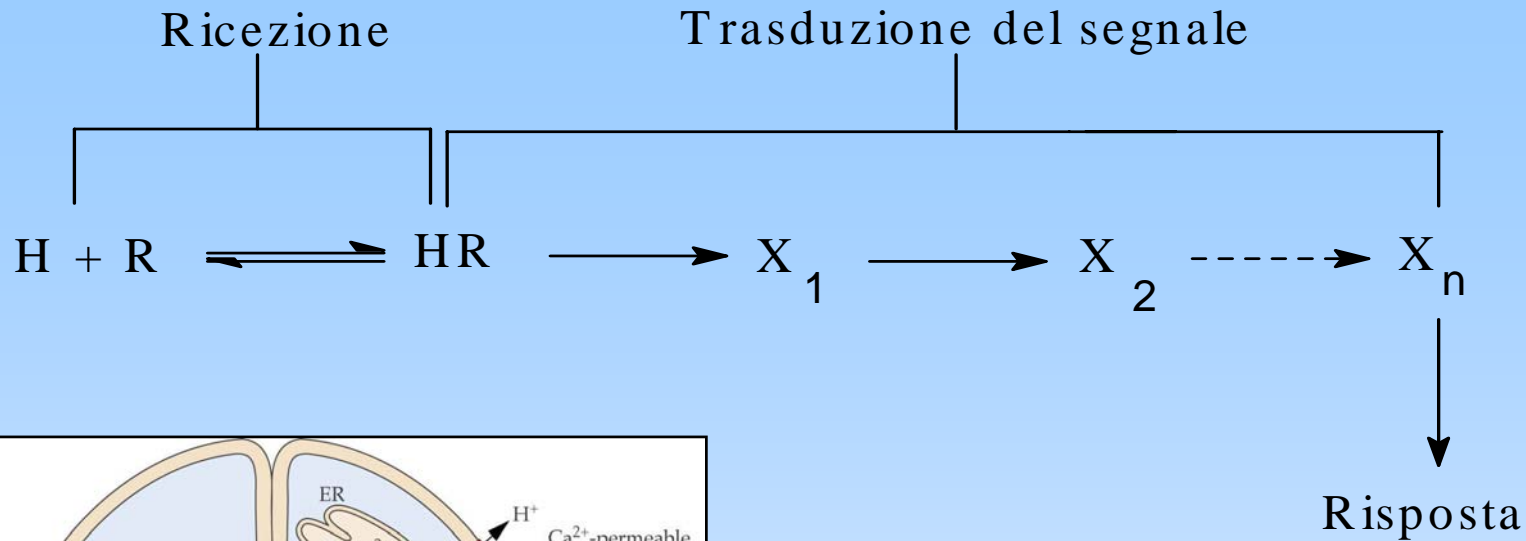
Concatenazione di 4 eventi

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



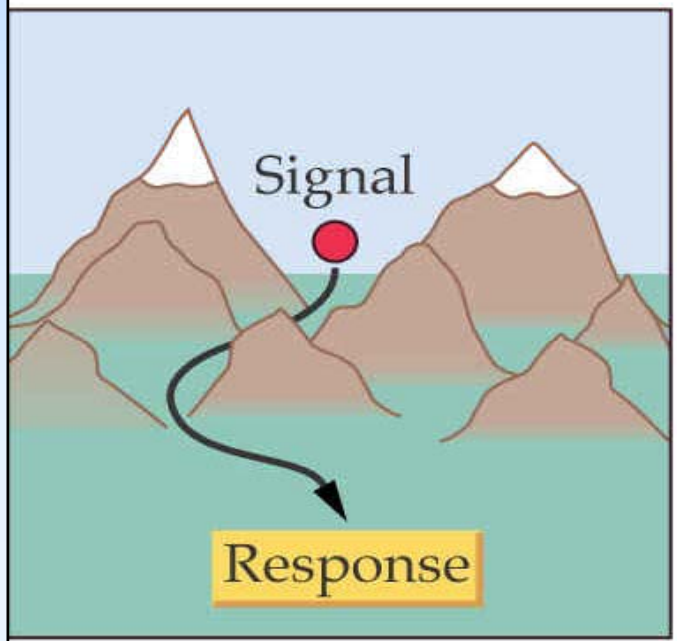
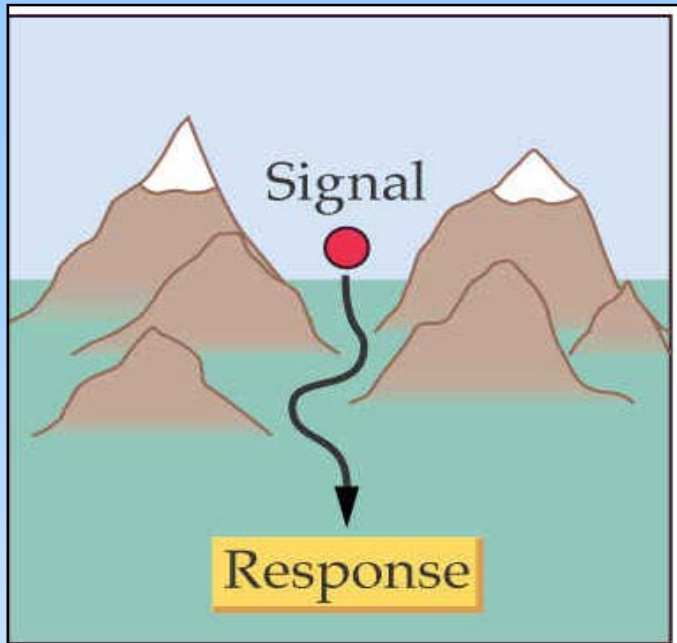
La sensibilità di una cellula ad un ormone dipende:

- 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



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.

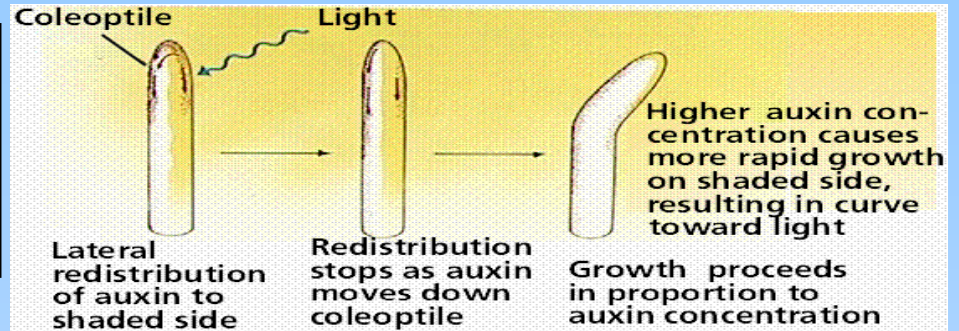


Risposta



- 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 - Ormone della distensione cellulare

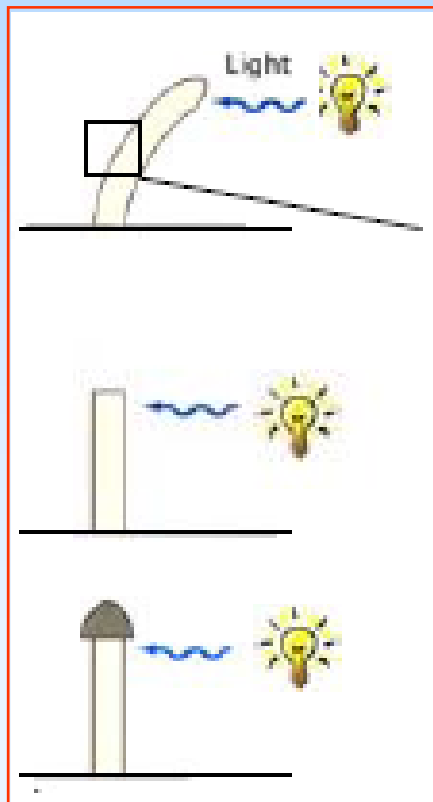
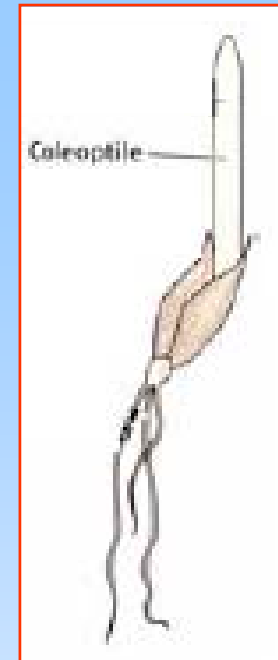
- L'auxina è il primo ormone delle piante ad essere stato scoperto
- Il nome deriva dal greco e significa "crescere"
- È presente in tutti i tessuti vegetali. È associato alla rapida crescita dei tessuti. La concentrazione ottimale è dell'ordine del micromolare (10^{-6} M). Alte concentrazioni possono inibire l'accrescimento.
- È prodotto nell'apice del germoglio (meristemi), giovani foglie e semi e frutti in via di sviluppo
- È richiesta dalle piante per tutta la loro vita.
- Non esistono mutanti che non producono auxina

Auxina - Scoperta



'The power of movement in plants'
1881

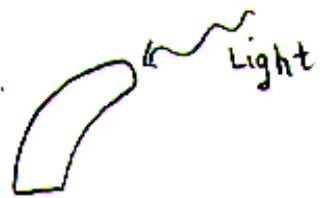
I primi lavori fatti da Charles Darwin e suo figlio sul fototropismo in coleottili di avena eziolati mostravano allungamento del fusto senza sviluppo di foglie



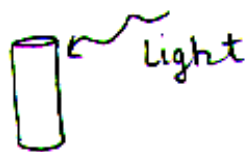
•La curvatura avviene in questa regione poiché le cellule lontane dalla luce allungano più di quelle esposte

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

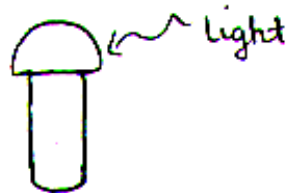
•Qualche "fattore trasmissibile" è prodotto nell'apice ma agisce in basso nel coleottili



Coleoptile bends



Tip of coleoptile removed (no bending)



Light-proof cap on tip (no bending)

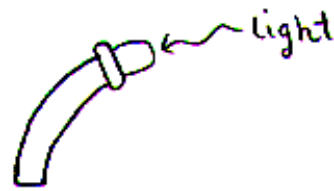
DARWIN
(1880)



Tip Removed



Gelatin inserted



Bends towards light

BOYSEN-JENSEN
(1913)



Tip Removed

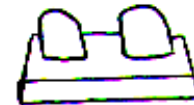


Tip placed on one side

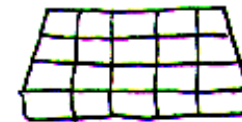


Bending in absence of light

PAÁL
(1919)



Coleoptile Tips on agar



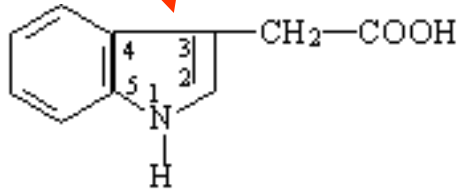
Tips removed; agar cut into blocks



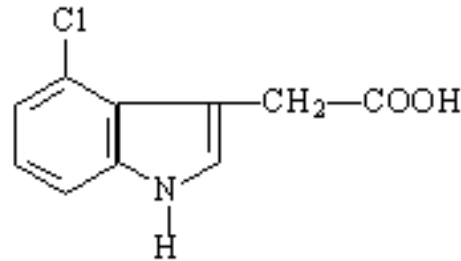
Agar block placed on one side and bending occurs (no light)

WENT
(1928)

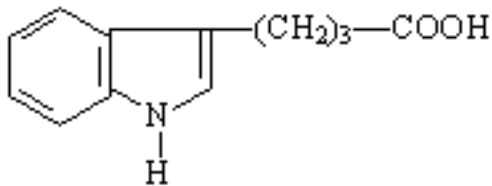
ACIDO INDOLACETICO (IAA) La prima auxina isolata nel 1946: è riconosciuta come la più abbondante ed importante auxina naturale



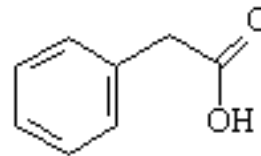
Acido indolacetico
IAA



Acido 4-cloroindolacetico
4-Cl-IAA



Acido indolbutirrico
IBA



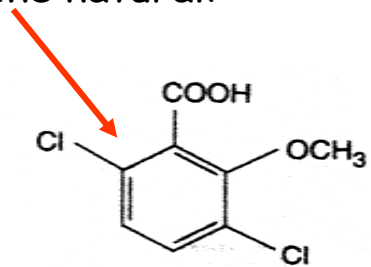
Acido fenilacetico

La struttura di base consiste *catena laterale acida* e di un *anello indolico*, aromatico simile al triptofano da cui deriva

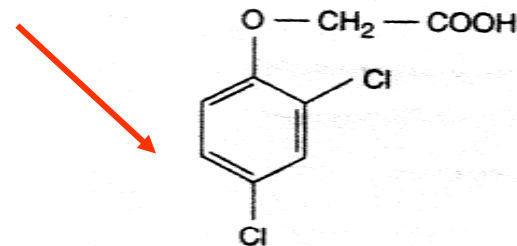
Nei tessuti vegetali sono presenti anche *forme coniugate dell'IAA* dotate di scarsa o nulla attività biologica. Rappresentano *forme di riserva o di trasporto* a lunga distanza, in quanto la coniugazione garantisce stabilità nei confronti degli attacchi catabolici e coinvolge il gr. carbossilico

Auxine sintetiche

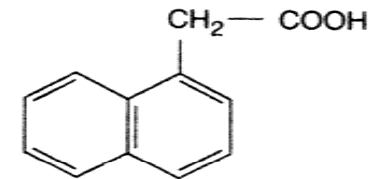
Le auxine sintetiche mancano dell'anello indolico tuttavia la presenza di una carica parzialmente positiva ed una carica negativa del carbossile ad una distanza di 0,5 nm, probabilmente le rende simili alle auxine naturali



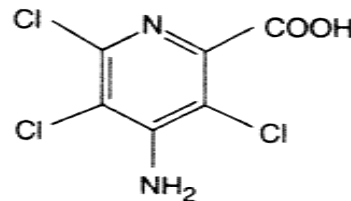
Acido 2-metossi-3,6-dicloro benzoico (dicamba)



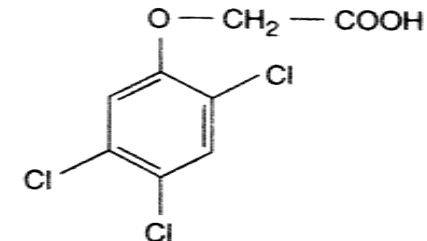
Acido 2,4-diclorofenossiacetico (2,4-D)



Acido α -naftalen acetico (α -NAA)



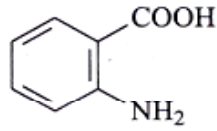
Acido 4-ammino-3,5,6-tricloropicolinico (tordon o picloram)



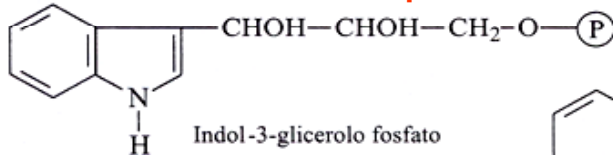
Acido 2,4,5-triclorofenossiacetico (2,4,5-T)

La maggior parte di queste auxine sintetiche è usata come stimolatori o come erbicidi (ad elevate concentrazioni) 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

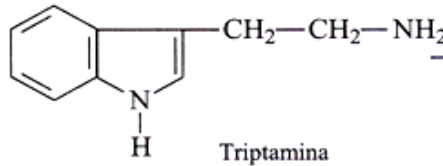
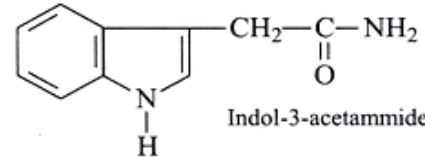
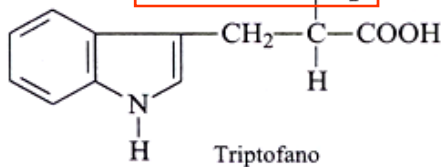
Vie Biosintetiche



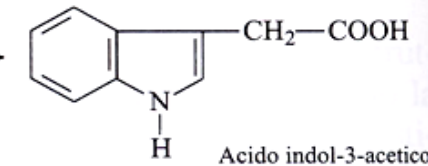
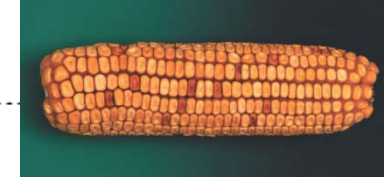
Via Triptofano-indipendente



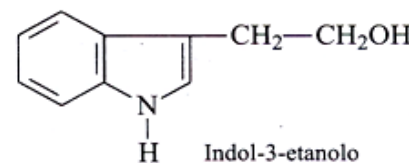
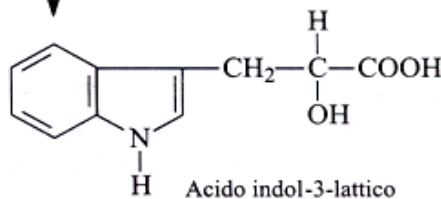
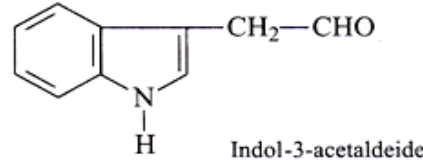
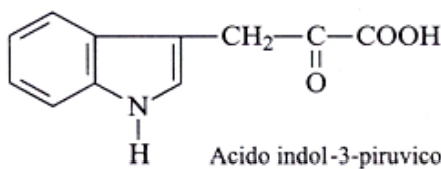
Triptofano sintasi



Mutante di mais (orange pericarp, orp)



Via Triptofano-dipendente



la sintesi di anelli aromatici avviene attraverso la *via dell'acido scichimico* che ha come primo intermedio aromatico l'**acido antranilico**, da cui si forma prima l'anello indolico e poi il triptofano. Eritrosio 4 P (intermedio ciclo PPP) e PEP (intermedio glicolisi) costituiscono il substrato iniziale del metabolismo dello scichimato che risulta quindi strettamente correlato a quello dei carboidrati

- Per il tipo di attività controllate : crescita e sviluppo della pianta, l'ormone è presente nei tessuti giovani, meristemati e anche nei frutti immaturi.

- Più vie di biosintesi dell'IAA sono presenti nella pianta e sono siti a rapida divisione cellulare:

Nelle piante superiori i siti primari di sintesi di IAA sono i meristemi apicali dei germogli, le giovani foglie, fiori, i frutti in via di sviluppo.

- Sebbene l'IAA possa essere prodotto in foglie mature e negli apici radicali, in questi punti le concentrazioni della sua produzione sono di solito più basse.

Come per la biosintesi, la degradazione enzimatica (ossidazione) dell'IAA può coinvolgere più di una via metabolica

Auxine, citochinine e giberelline sono considerati ormoni giovanili per la produzione nelle parti giovani della pianta, mentre etilene e acido abscissico come ormoni della maturità.

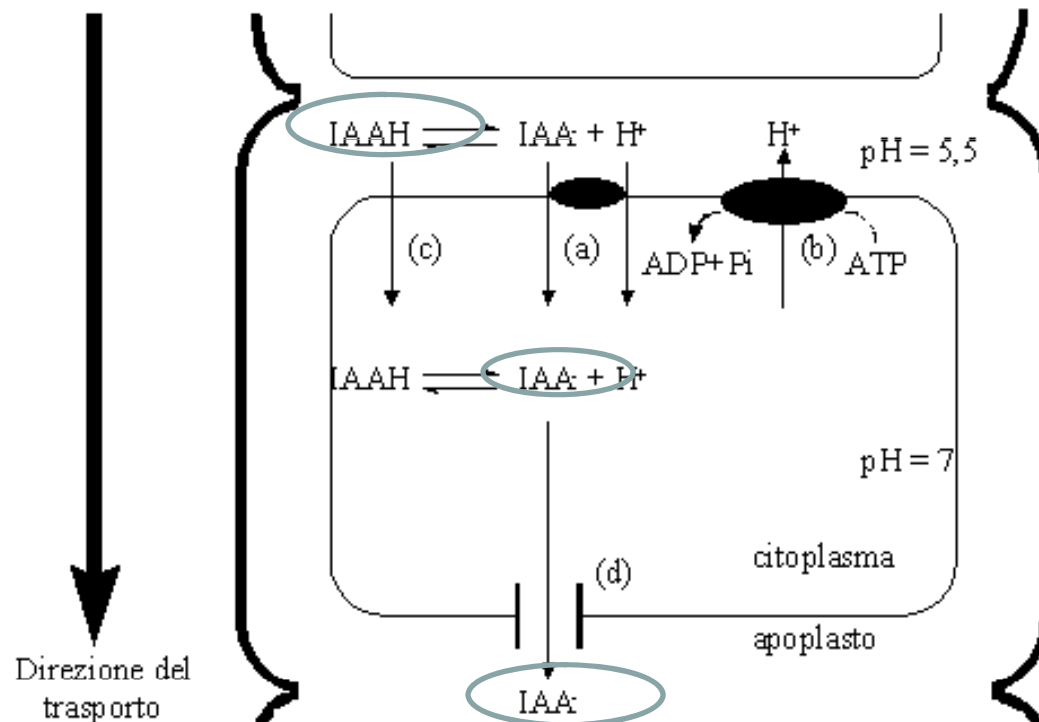
Il trasporto dell'auxina è polare

L'auxina è trasportata basipetamente : dalle zone apicali del germoglio verso il resto della pianta.

La polarità di tale movimento è determinata dalla precisa distribuzione di specifici trasportatori proteici sul plasmalemma delle cellule coinvolte; il meccanismo di trasporto è conosciuto come

ipotesi chemiosmotica del trasporto polare dell'auxina

$$pK_a \text{ IAA} = 4,7$$



L'efflusso di IAA^- ad apoplasto è un fenomeno passivo, favorito dal gradiente elettrochimico e può avvenire tramite un canale

L'auxina, è un acido debole e si trova in forma prevalentemente **indissociata** (IAAH) al pH apoplastico ($\text{pH}=4,5-5,5$) ed attraversa liberamente la membrana secondo gradiente di concentrazione .

la piccola quantità **dissociata** (IAA^-)viene trasportata all'interno tramite simporto con i protoni (rapporto 1:2).

Stimola:

Distensione cellulare

Divisione cellulare nei tessuti in coltura

Divisione cellulare e

Differenziamento dei tessuti vascolari

Radicazione delle talee

Crescita di alcune parti fiorali

Inibisce o ritarda:

Crescita delle gemme ascellari

Senescenza delle foglie e

Maturazione dei frutti

Induce:

Allegagione e crescita dei frutti

Abscissione di foglie e frutti

(per induzione della sintesi di etilene)

Media:

I tropismi (gravitropismi, fototropismo). Le auxine sono in grado di mediare gli effetti della luce e della gravità sull'accrescimento vegetale.



+ seeds



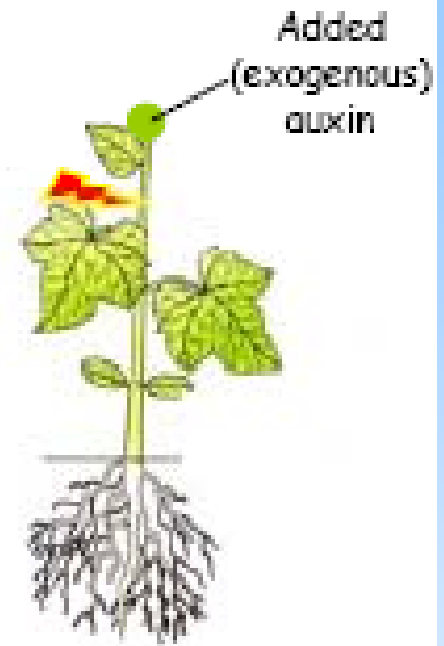
- seeds



- seeds
+ auxin

Sviluppo del frutto

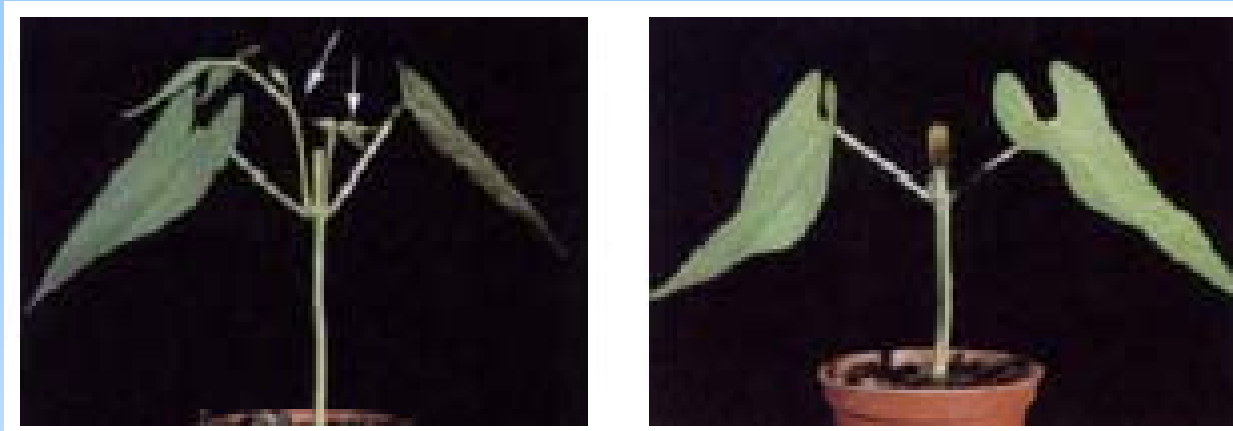
L'auxina, stimola la formazioni di frutti senza semi (partenocarpici)



But, if exogenous auxin is added, wound healing is restored.

Riparazione di ferita con ridifferenziamento di tessuto vascolare: xilema e floema

Dominanza apicale



Nella maggior parte delle piante superiori la gemma apicale in accrescimento inibisce, in diversa misura, l'accrescimento delle gemme laterali (ascellari) è la **dominanza apicale**.

La rimozione del germoglio apicale (decapitazione) ha di solito come risultato la crescita di una o più gemme laterali.

Cinquant'anni fa si scoprì che l'IAA poteva essere utilizzato come sostituto della gemma apicale per mantenere l'inibizione sulle gemme laterali.

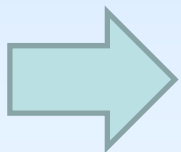
Esistono diverse teorie su come l'auxina possa inibire l'accrescimento delle gemme laterali:

effetto indiretto dell'auxina in relazione alla privazione di elementi nutritivi, alla presenza dell'ormone vegetale citochinina o alla presenza nelle gemme laterali di inibitori non identificati.

Le concentrazioni di auxina sono alte nelle giovani foglie, diminuiscono progressivamente nelle foglie mature e sono relativamente basse nelle foglie senescenti.

L'IAA è in grado di ritardare i primi stadi di **abscissione fogliare** e di promuovere quelli successivi, inducendo probabilmente la sintesi di etilene, il quale promuove l'abscissione fogliare

•Gli effetti contrastanti delle auxine sul fenomeno di abscissione indotti in due momenti diversi dello sviluppo indicano che:



nelle piante, una stessa molecola ormonale ha effetti diversi in momenti diversi dello sviluppo di un organo.

Aumento dell'estensibilità della parete cellulare nei coleoptili e nei giovani fusti in via di sviluppo Nel 1970 :

teoria dell'accrescimento acido

della distensione cellulare stimolata dall'auxina

gli ioni idrogeno possono fungere da composti intermedi fra l'auxina e il rilassamento della parete cellulare.

l'attiva estrusione di protoni nella parete cellulare e la **diminuzione del pH** → **attivazione enzimi idrolitici** della parete cellulare, aumentandone così l'estensibilità.

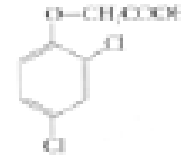
- L'acidificazione della parete cellulare non è l'unico modo mediante il quale l'auxina induce la distensione delle cellule vegetali: assorbimento o la produzione di soluti osmotici, conduttività idraulica della membrana cellulare.

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

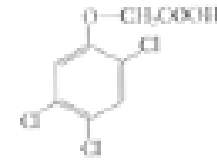
Sviluppo del frutto

Erbicidi

2,4-D and 2,4,5-T are important synthetic auxins



2,4-Dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)



2,4,5-Trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T)

Radicazione
Talea
micropropagazione



Vietnam 1964-1975

Questo effetto è utilizzato in agricoltura per la propagazione di piante per talea. **L'IBA** è il principio attivo più utilizzato.

Altri usi agronomici ricorrenti si basano sulla loro

capacità di indurre allegazione e maturazione dei frutti.

L' *allegazione* è la fase iniziale dello sviluppo dei frutti successiva alla fioritura:

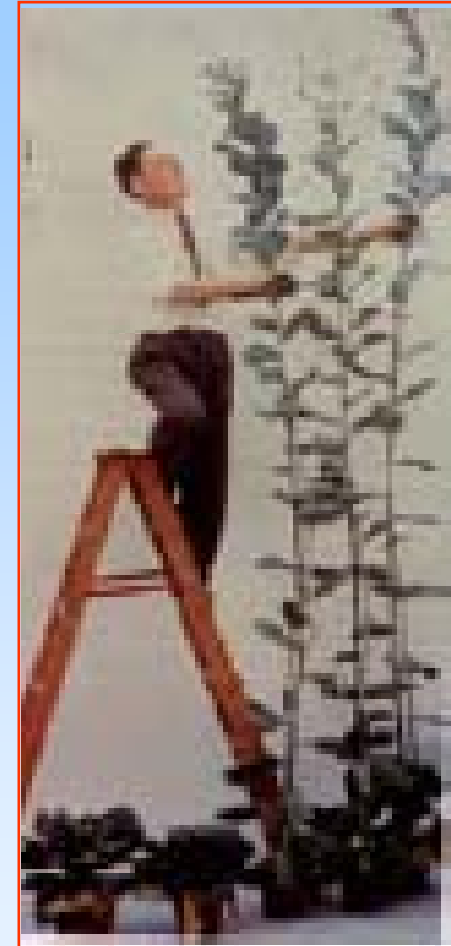
- *Il rapporto fra il numero di frutti che si sviluppano da fiori fecondati e quello dei fiori totalmente presenti sulla pianta*
- è considerato come un buon indice di efficienza del duplice processo di impollinazione - fecondazione

Le auxine sintetiche (2,4,5-T, NAA e 2,4-D)) sono ampiamente utilizzate soprattutto nel **melo e nel pero** sia come **agenti diradanti** sia come **agenti anticascia**.

Le auxine sono utilizzate per prevenire la cascia precoce di frutti in via di sviluppo o nelle ultime fasi della maturazione.

Gibberelline - Ormoni dell'allungamento del fusto

- Sono acidi diterpenoidi, a struttura tetraciclica, diversamente sostituita e derivano dall'acido mevalonico
- Il maggior effetto è sull'allungamento del fusto : il fusto di una pianta alta contiene più gibberelline biologicamente attive del fusto di una pianta nana
- Pochi effetti sulle radici
- Grande famiglia di molecole simili (>125), ma non tutte sono presenti nelle piante superiori e non tutte sono biologicamente attive
- Sintetizzate in semi, frutti e giovani foglie



Effetto sulla crescita dello stelo florale del cavolo

Gibberelline - Scoperta



In Giappone, una malattia del riso della pianta sciocca o malattia "bakanae" faceva crescere in altezza le piante ma ne impediva la produzione di semi

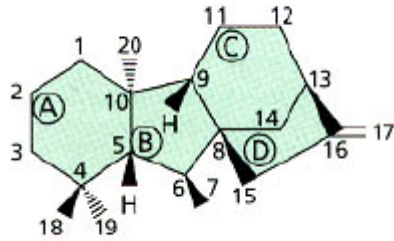
I patologi scoprirono che l'altezza delle piante era dovuta alla secrezione chimica di un fungo *Gibberella fujikuroi*

Delle 125 **GIBBERELLINE** note:
12 presenti solo in *G. fujikuroi*,
100 presenti solo nelle piante,
13 ubiquitarie

NOMENCLATURA: Gax,
a seconda dell'ordine
cronologico della scoperta



Gibberelline - Struttura



scheletro ent-gibberellanico

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

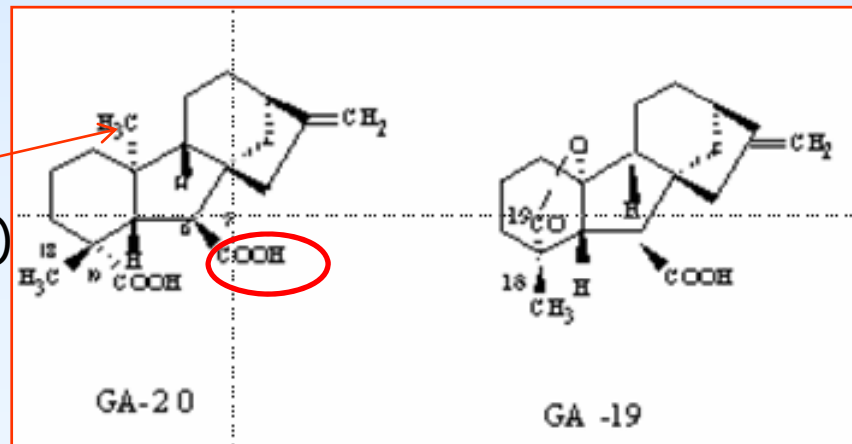
GA_3 è stata la prima giberellina attiva messa in commercio

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 $C10$.

La diversità maggiori riguardano lo stato di ossidazione del $C20$ (da gruppo metilico a carbossilico)

(Gr.-COOH legato al $C7$)



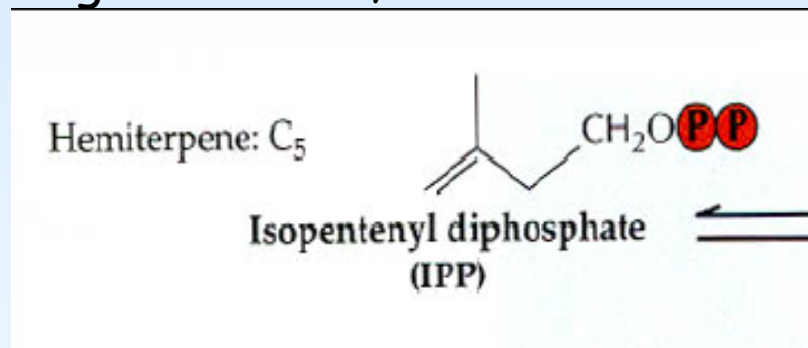
BIOSINTESI

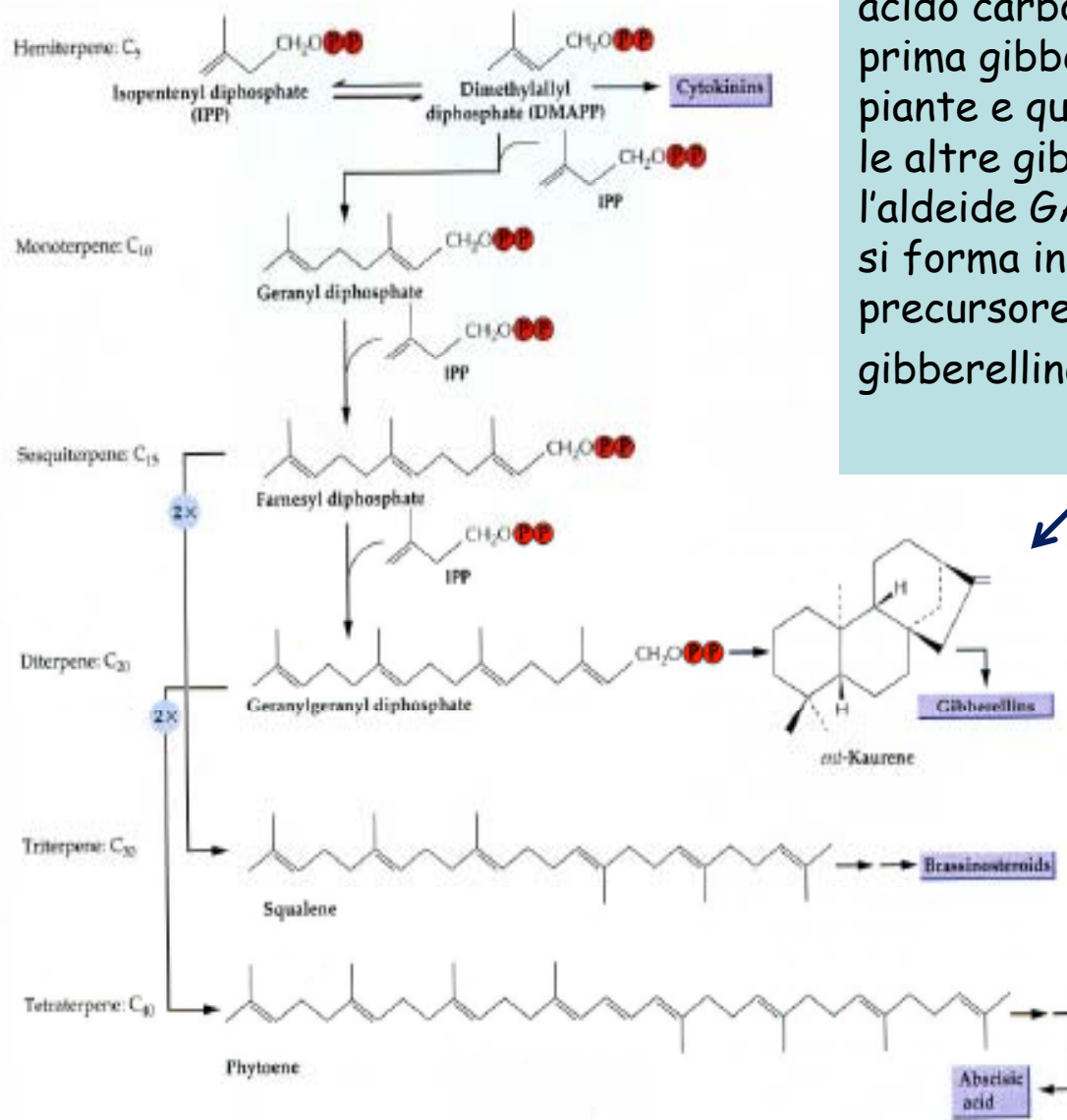
I terpeni sono costituiti da unità isopreniche , C₅, legate secondo un sistema testa coda.

L'acido mevalonico è considerato il composto di partenza per la biosintesi dei terpenoidi ed è sintetizzato *a partire dall'acetil CoA*.

L'acido mevalonico viene fosforilato dall'ATP e quindi decarbossilato per formare **l'isopentenil pirofosfato** il primo composto isoprenico della via metabolica.

Queste unità isopreniche vengono quindi sommate in successione e quindi ciclizzate per formare il primo prodotto della biosintesi delle gibberelline, cioè **l'ent-kaurene**.





Il gruppo metilico del carbonio in 19 dell' entkaurene viene ossidato ad acido carbossilico l'aldeide GA12 è la prima gibberellina, si forma in tutte le piante e quindi è il precursore di tutte le altre gibberelline. l'aldeide GA12 è la prima gibberellina, si forma in tutte le piante e quindi è il precursore di tutte le altre gibberelline.



La maggior parte delle gibberelline sono dei precursori di quelle biologicamente attive

Nella maggior parte delle piante l'unica gibberellina attiva è la **GA₁**

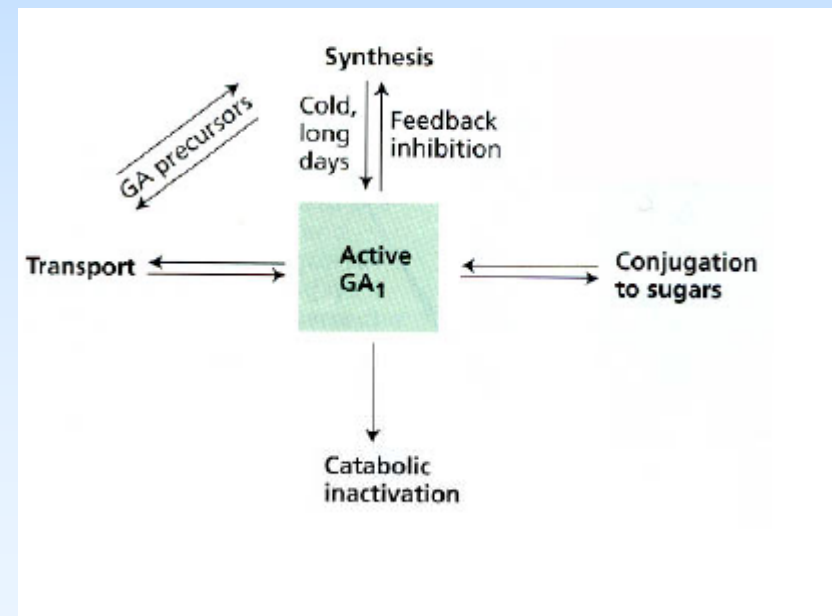
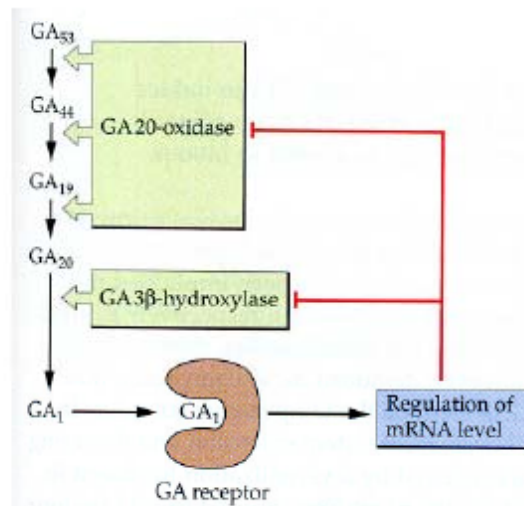
Altre GAs attive:

GA₃
GA₄ e GA₇
GA₉

REGOLAZIONE DELLA SINTESI DELLE GIBBERELLINE

CONTROLLO FEEDBACK

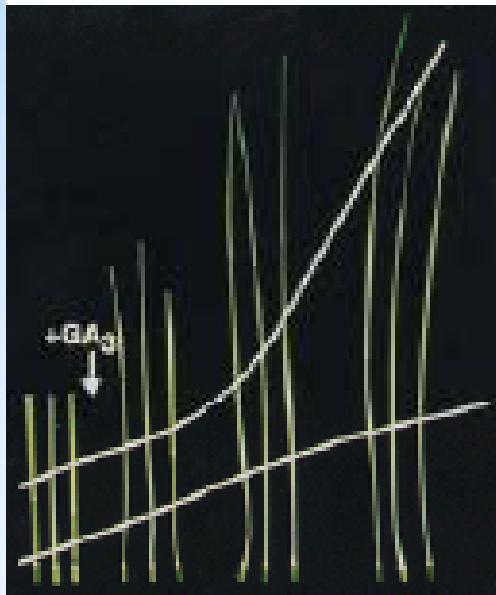
Alte concentrazioni di GAs inibiscono la produzione di ulteriori molecole di GAs



Stimolano:

Distensione e divisione cellulare
nei fusti causandone
l'iperallungamento

*si può anche riscontrare la
diminuzione dello spessore del
fusto, dell'ampiezza fogliare e una
colorazione verde chiaro
delle foglie.*



Allungamento del
fusto in piantine
di riso

Inducono:

Germinazione dei semi dormienti
Sintesi di enzimi idrolitici (α -
amilasi) nei semi dei cereali
Allegazione e crescita dei frutti

Mediano:

Risposte fotoperiodiche

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 anche per minime regolazioni* nella crescita ed allungamento cellulare

Gibberellina

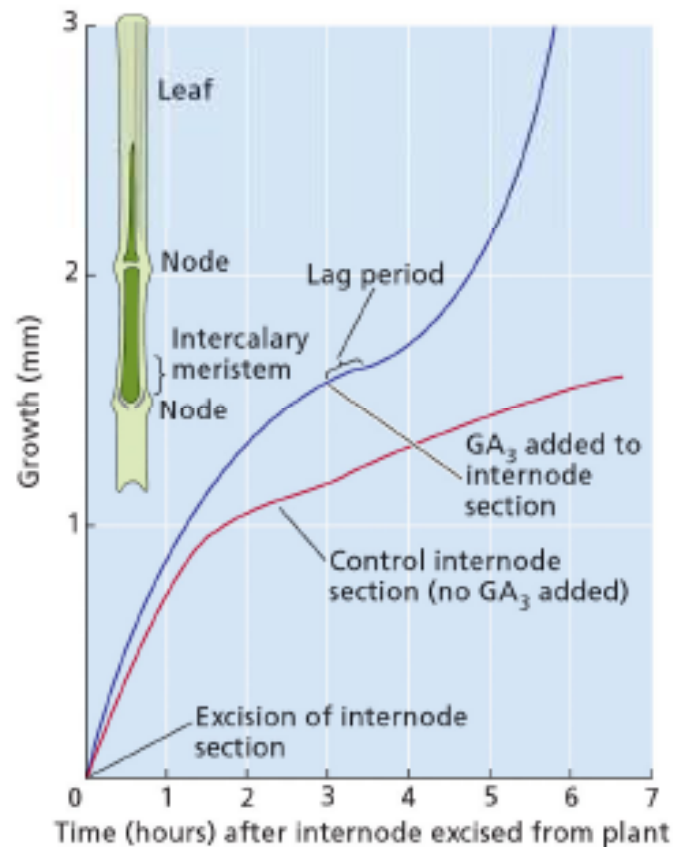
Richiesta *in certi momenti* per indurre maggiori variazioni di sviluppo



effetto GA1 su mais nano

PROMOZIONE CRESCITA DEL FUSTO

allungamento internodo superiore riso



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 20.25 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

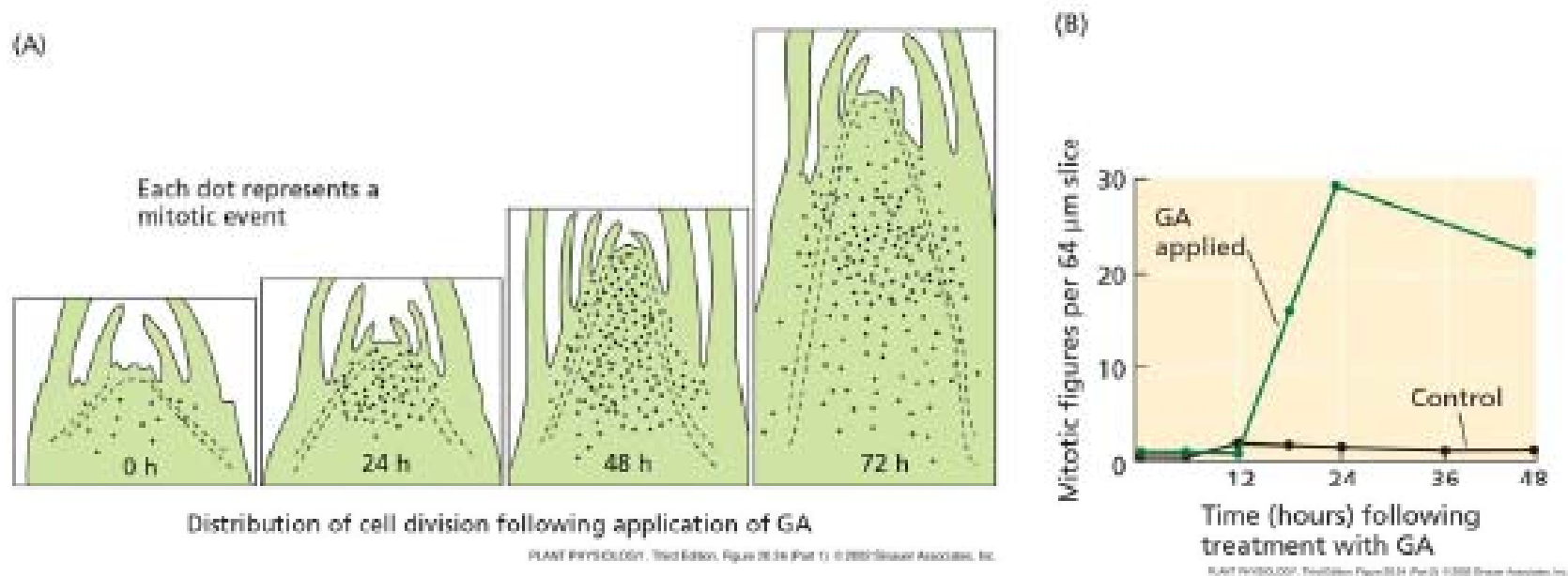
aumento estensibilità parete cellulare

No acidificazione apoplasto (auxina)

Lag time da 40 min a 3 ore

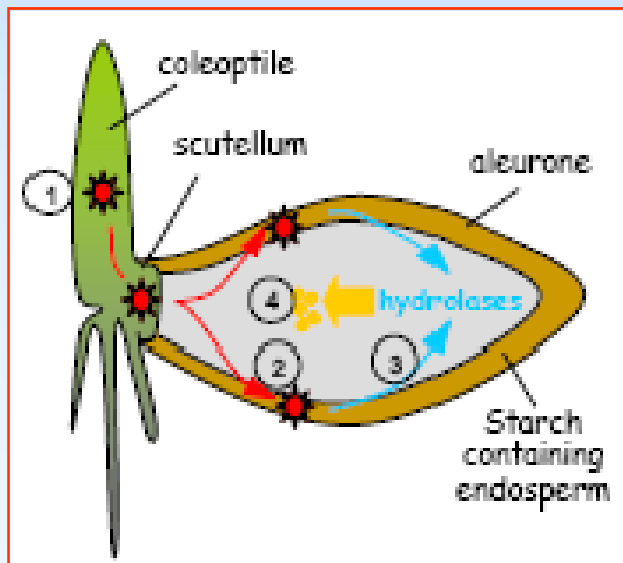
Effetti additivi

STIMOLO DIVISIONE CELLULARE



Incremento mitosi nelle regioni apicali delle piante a rosetta

Induzione della germinazione dei semi

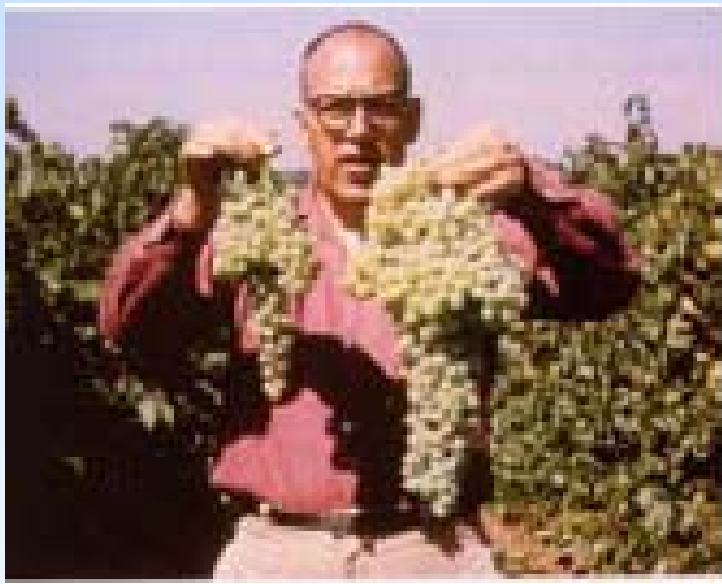


- GA_3 è prodotta nel coleotile e nello scutello
- Quando raggiunge lo strato di aleurone induce la secrezione di enzimi idrolitici
- Questi rompono i legami delle molecole di amido, nell'endosperma rendendoli disponibili come nutrienti per la germinazione

- 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.**
- Produzione di frutti : L'impiego delle gibberelline è per aumentare la grandezza dell'uva priva di semi.
- 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).
- Applicate sui frutti degli agrumi le gibberelline ritardano la senescenza, così i frutti possono rimanere sull'albero più a lungo in modo tale da estendere il periodo commerciale.
- . 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



Without added
gibberellin

With added
gibberellin

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.

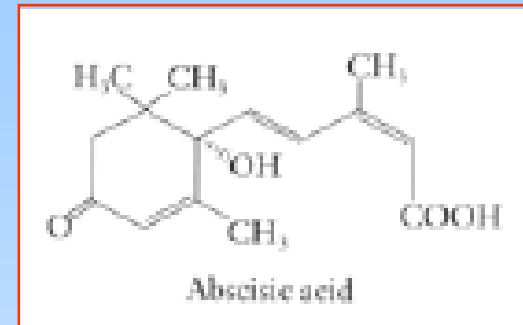
Tale effetto è sfruttato nel *limone*, dove applicazioni con l'ormone evitano danni da senescenza sulla scorza del frutto.

- 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.

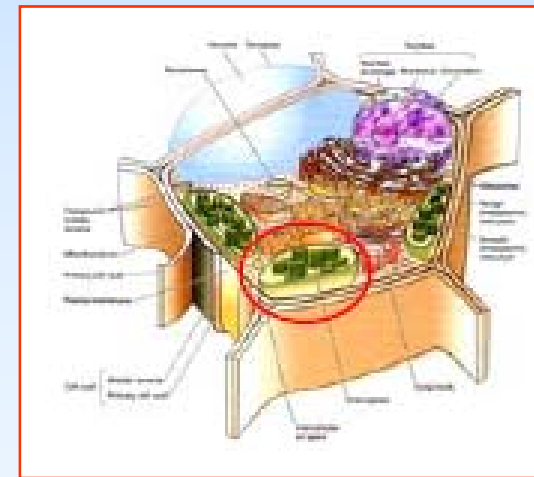
- Infine, le *GAs* trovano applicazione tecnologica nella *produzione di malto dall'orzo*. Applicazioni dell'ormone ai germinelli di orzo aumentano drasticamente i livelli di enzimi idrolitici (tra cui l' α -amilasi) che degradano le proteine ed i carboidrati di riserva dell'endosperma, con produzione di amminoacidi e zuccheri che formano l'estratto di malto.

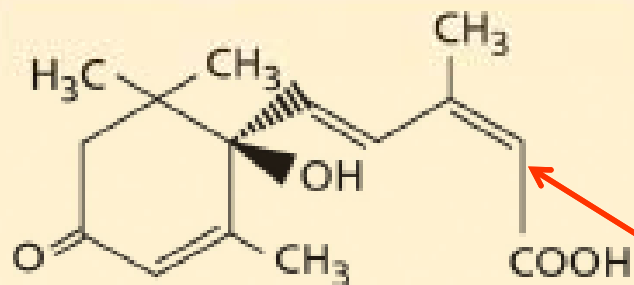
Acido Abscissico - Maturazione dei semi e ormone anti-stress

- Trovato in tutte le piante e anche in quelle non vascolari (muschi). I funghi lo producono come metabolita secondario.
- Individuato in tutti i tessuti, è sintetizzato nelle cellule con cloroplasti o amiloplasti dove si accumula
- Esistono due isomeri cis e trans (C2)
- il C1 asimmetrico determina isomeria ottica gli enantiomeri R (-) e S (+)
 - In natura tutto l'ABA è nella forma cis e la forma naturale è (+)
- ABA commercialmente disponibile è una miscela di entrambe le forme

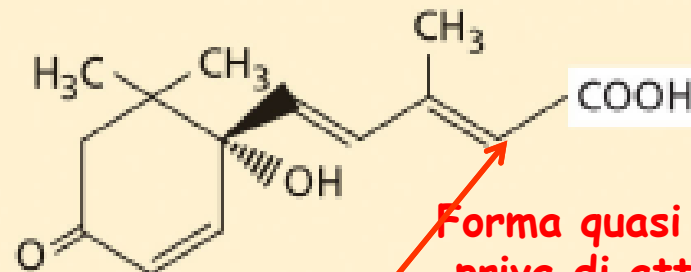


Isomero cis destrógiro





(R)-cis-ABA



(S)-2-trans-ABA

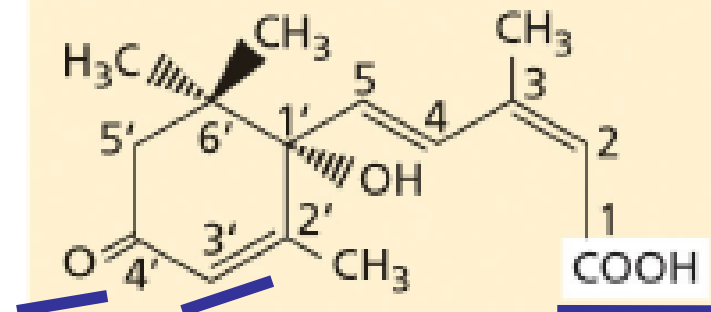
Forma quasi totalmente
priva di attività biologica

Posizione gruppi in **C2** e
orientamento del COOH determinano gli isomeri cis e trans

L'isomeria ottica è dovuta al C asimmetrico in posizione 1

Il gruppo carbossilico,

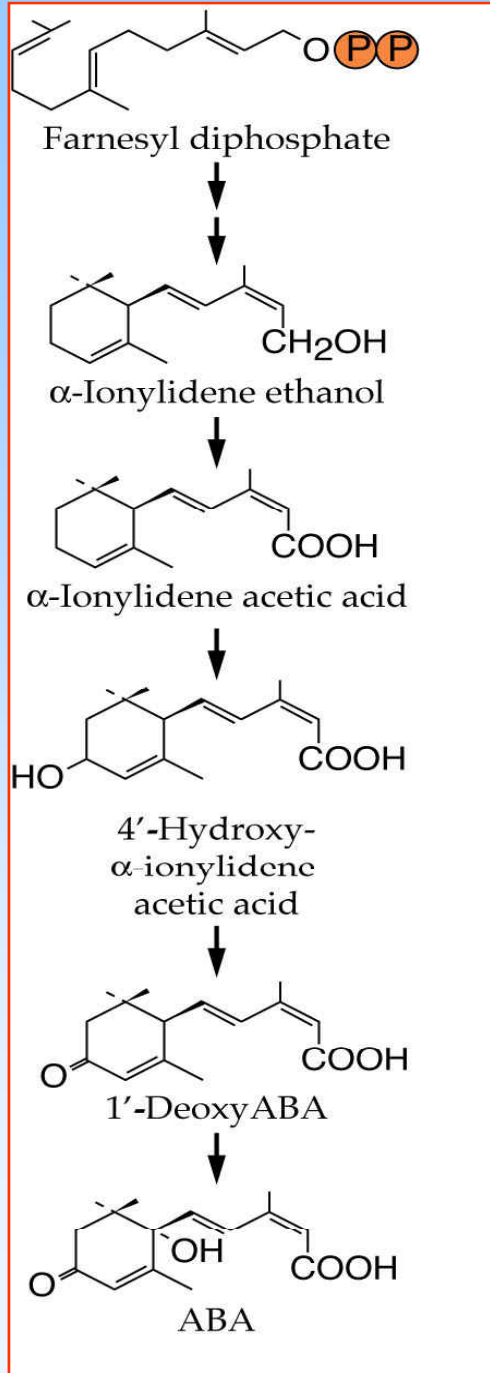
Il gr. chetonico in C4' e il = legame sul
cicloesano sono richieste strutturali
essenziali per l'attività biologica



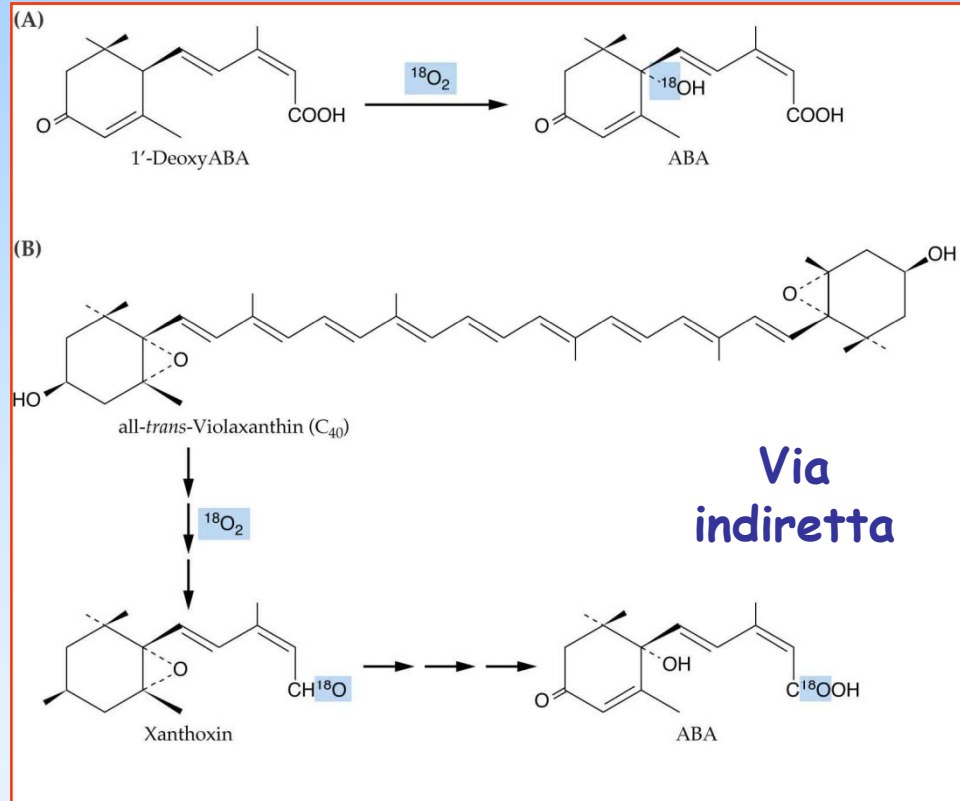
(S)-cis-ABA

Acido
mevalonico

Via
diretta



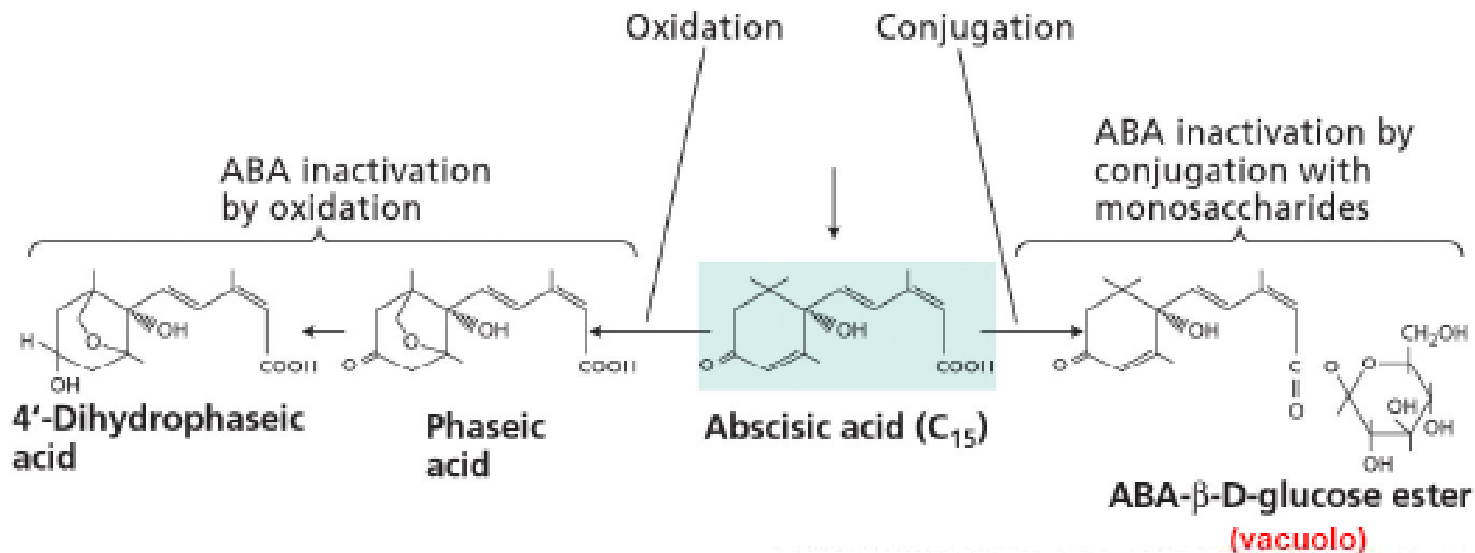
L'ABA è
sintetizzato dai
carotenoidi (C40)



Via
indiretta

Sesquiterpene a
15 atomi C

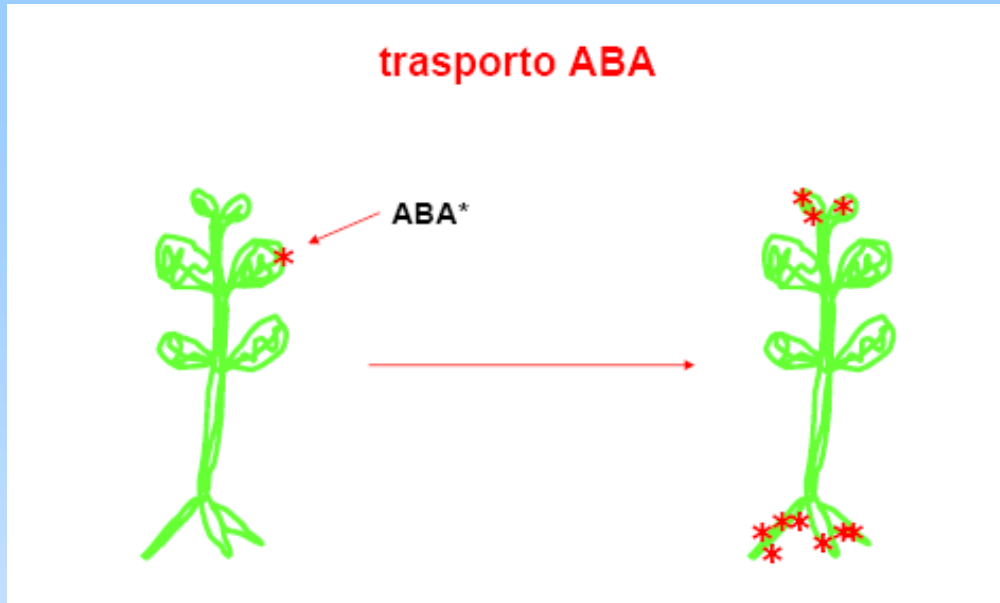
Le concentrazioni di ABA variano con l'accrescimento e sono il risultato della regolazione della biosintesi e della degradazione



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 23.2 (Part B) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

L'attività è controllata:

- Ossidazione con O_2 \longrightarrow acido faseico e diidrofaseico
- Coniugazione con glucosio al gr. $-COOH$ \longrightarrow estere glucosidico
inattivazione tipica anche di IAA, giberelline e citochinine



L'ABA è trasportato velocemente
via xilema e floema ma è più abbondante nel succo floematico
non vi è polarità (auxine)
movimento simile alle gibberelline

La distribuzione dell'ABA è sottoposta a compartimentazione, è un acido debole con pKa di 4,7 e la sua dissociazione dipende dal pH di ogni scomparto cellulare.

La forma protonata dell'ABA penetra liberamente attraverso la membrana, ma non è in grado di farlo l'anione dissociato.

Come dimostrò Cowan nel 1982, la distribuzione dell'ABA fra diversi scomparti dipende dal loro valore di pH: ***più è alcalino uno scomparto e più verrà accumulato ABA***

Stimola:

Crescita delle radici
a bassi valori di ψ

Inibisce:

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

Media:

Risposte a stress ambientali

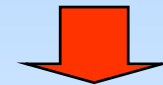
e non

- Salinità
- Carenza idrica
- Freddo
- Ferita

Induce:

- Chiusura degli stomi
- Sintesi di proteine coinvolte in risposte a stress ambientali
- Sviluppo embrione ed endosperma

- 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



Il contenuto di ABA in semi dormienti è elevato

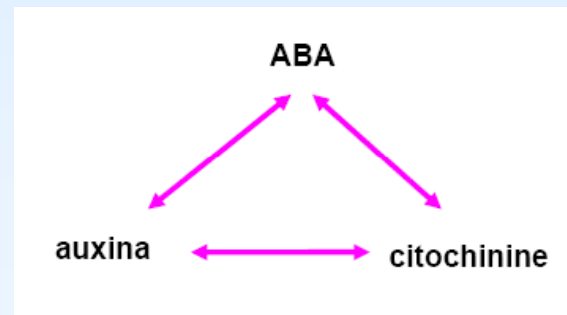
Il mutante ABA- non può perfettamente regolare il tempo di germinazione (troppo tardi o troppo presto)

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"

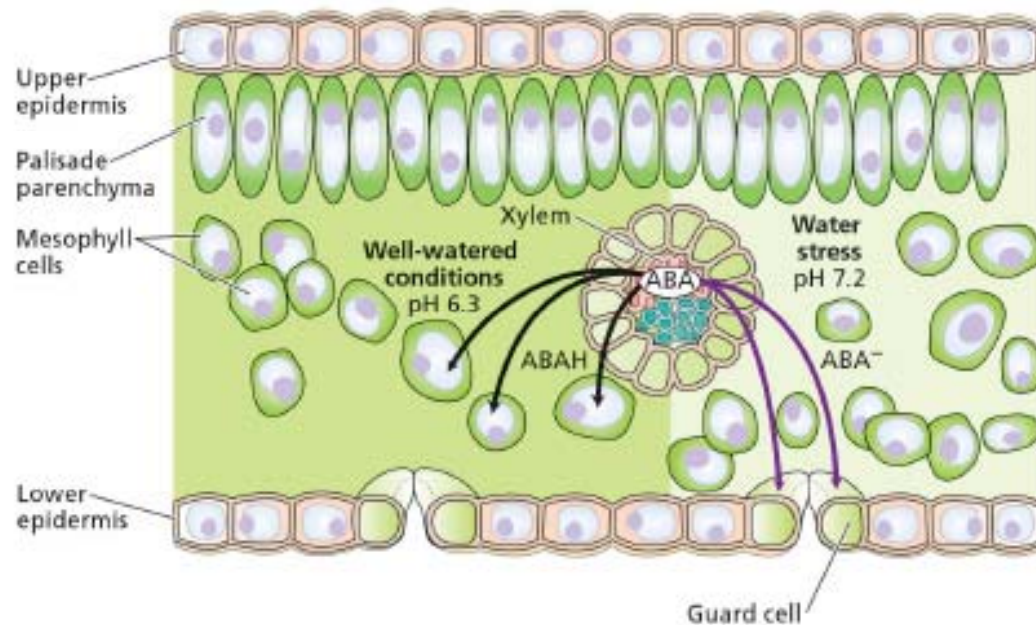
Il grado di dormienza non è correlato alla sola concentrazione di ABA.



I'ABA chiude gli stomi in risposta allo stress idrico

In condizioni di stress l'ABA nello xilema
passa da una concentrazione di 1-15 nM a
una di 3.0 µM

E' un segnale che viene
"inviato" dalle radici



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 25-4 © 2002 Sinauer Associates, Inc.



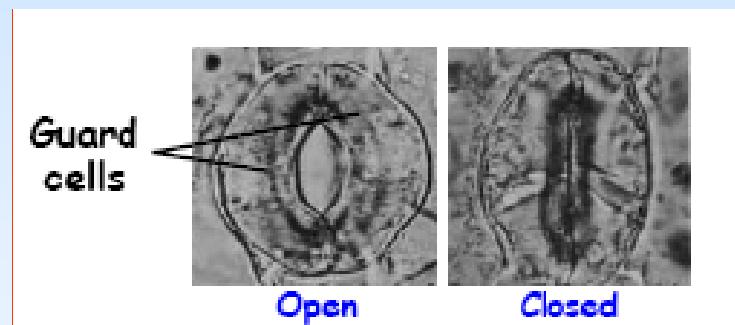
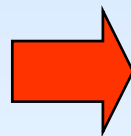
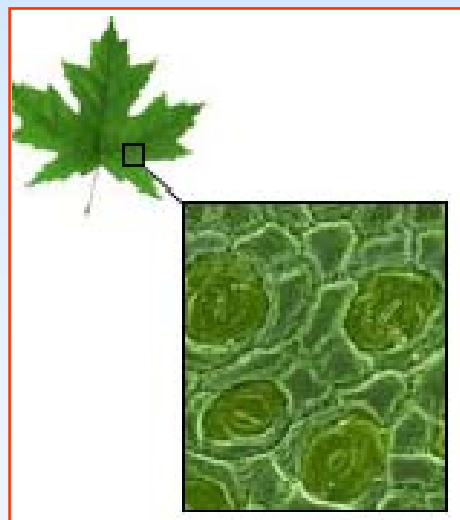
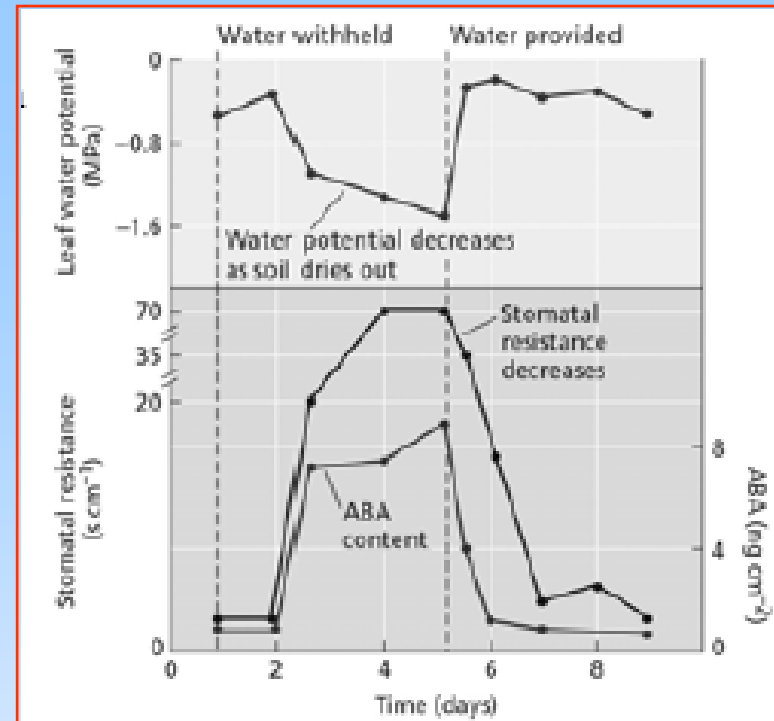
pKa=4.8

ABA controlla lo stress idrico nelle piante

La perdita di H_2O per evaporazione dalle foglie è controllata attraverso apertura e chiusura degli stomi.

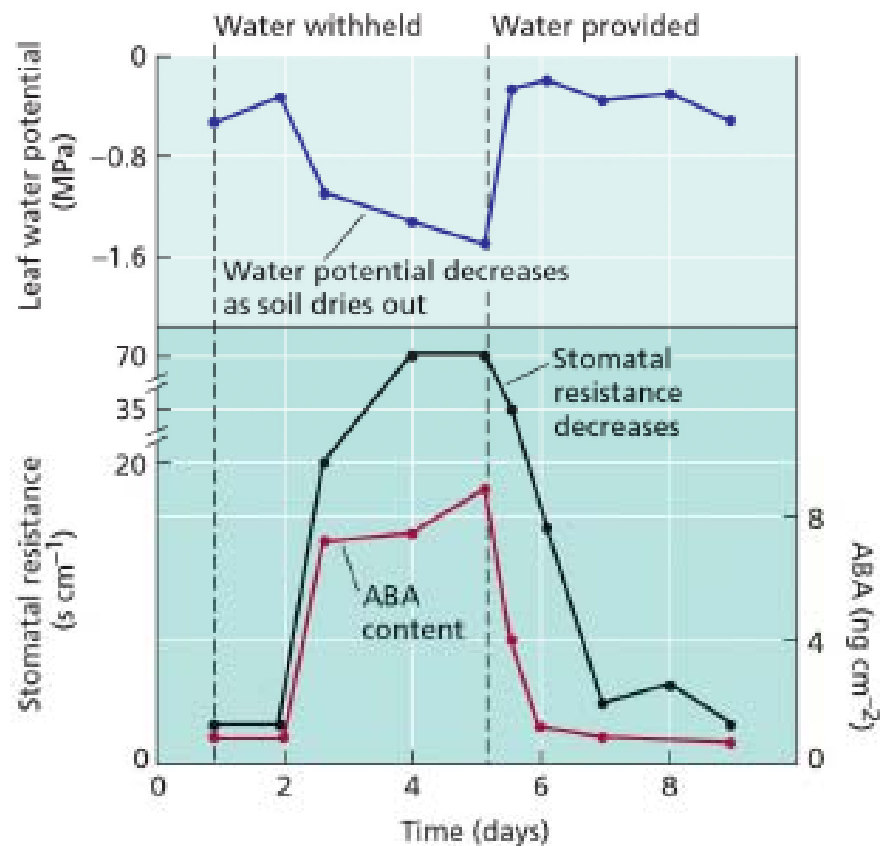
In condizioni di stress, l'ABA si accumula, gli stomi si chiudono.

In foglie sotto stress gioca un ruolo importante nella riduzione della perdita dell'acqua dovuta alla traspirazione in condizioni di stress idrico.



La perdita di H₂O per evaporazione dalle foglie è controllata attraverso apertura e chiusura degli stomi.

La chiusura degli stomi è una risposta rapida che può essere osservata in pochi minuti



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 23.5 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

. Le cellule di guardia risultano avere dei recettori per l'ABA situati sulla superficie esterna delle loro membrane plasmatiche e l'ABA può causare la chiusura degli stomi modulando l'apertura di canali ionici e l'attività della pompa protonica.

Citochinine - Divisione cellulare

Cytokinins
cell Kinesis (division)

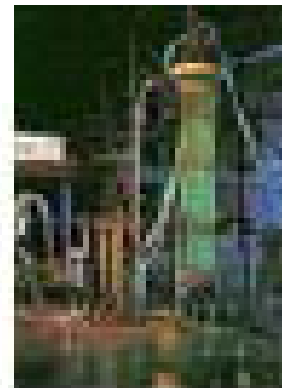
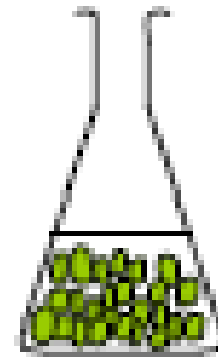
Ruolo primario è la divisione cellulare

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

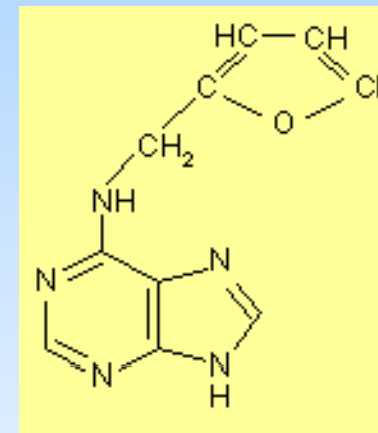
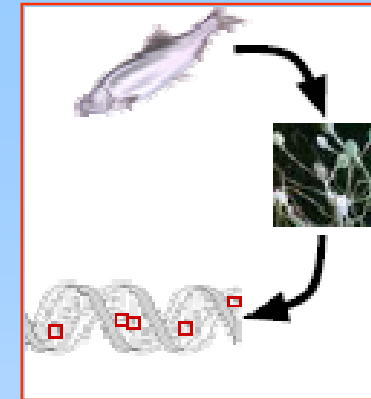


La prima Citochinina fu isolata dallo sperma di aringa nel 1955 da Miller :

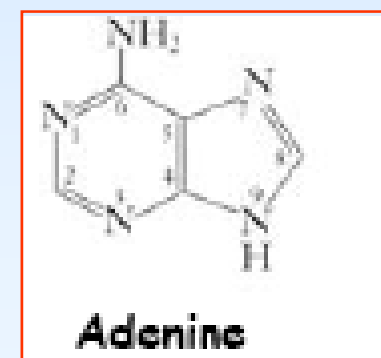
Un composto attivo ottenuto per parziale degradazione del DNA mediante calore.

fu definita **Chinetina** data la sua capacità di promuovere la citochinesi.

Tale sostanza stimolava la proliferazione in coltura dei tessuti parenchimatici di midollo di tabacco



Kinetina





Maize (sweetcorn)
Zea mays

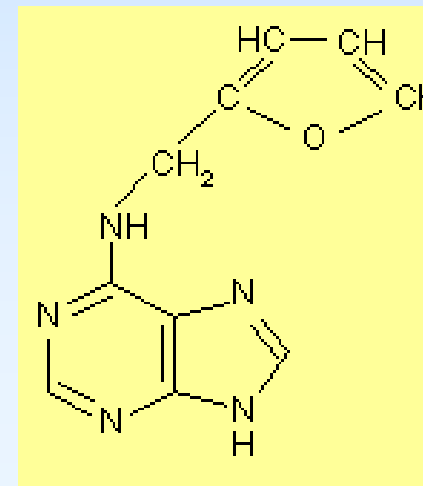
La prima Citochinina naturale fu isolata dal mais nel 1961 da Miller. In seguito (1973) venne chiamata **Zeatina**

Zeatina



Zeatina e kinetina sono strutturalmente simili e sono derivati adeninici con diversa catena laterale ma sempre unita all'N 6.

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



Kinetina

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

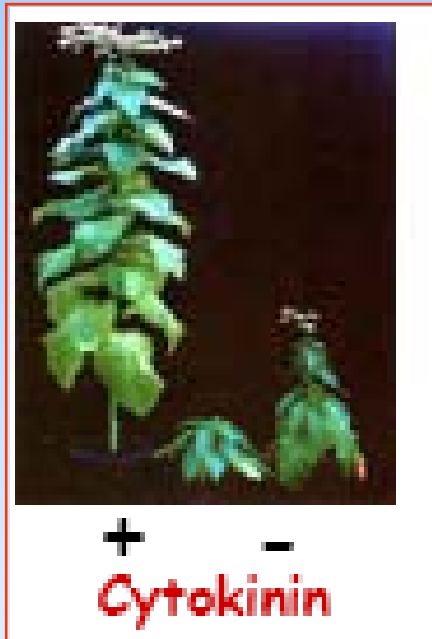
Conversione di ezioplasti in cloroplasti

Mediano:

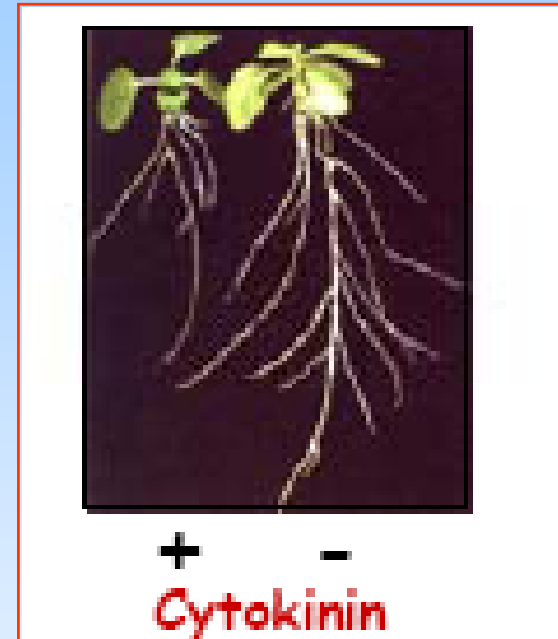
Uscita dalla dormienza delle gemme laterali

Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita
del germoglio



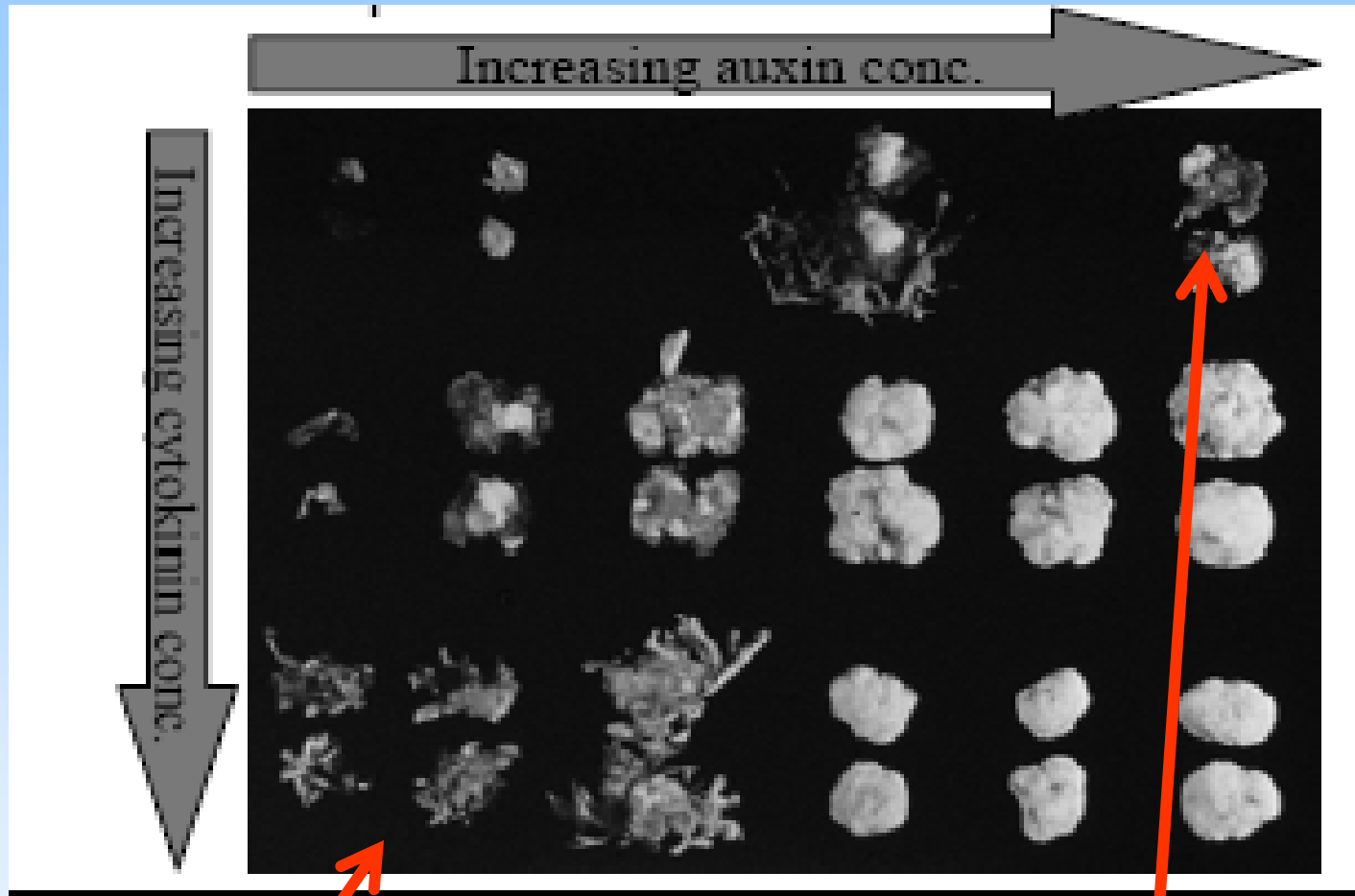
Inibisce la crescita
radicale



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 definisce la formazione di germoglio e radice



Bassa auxina e alta citochinina: sviluppo germogli

Alta citochinina e bassa auxina: sviluppo radici

Concentrazioni intermedie di entrambi gli ormoni: sviluppo di tessuto calloso, indifferenziato

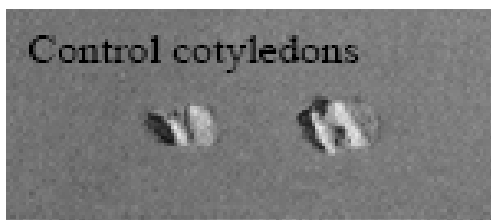
Sono importanti per il controllo della senescenza fogliare:

L'aumento delle citochinine ritarda la senescenza

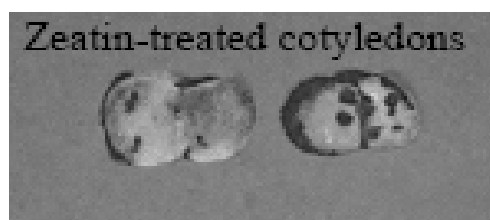


Increased cytokinin

Normal cytokinin



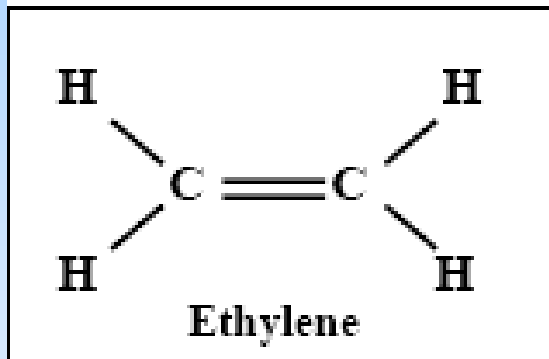
Control cotyledons



Zeatin-treated cotyledons

Promuove l'espansione dei cotiledoni di ravanella

Etilene: l'ormone dello stress e della maturazione



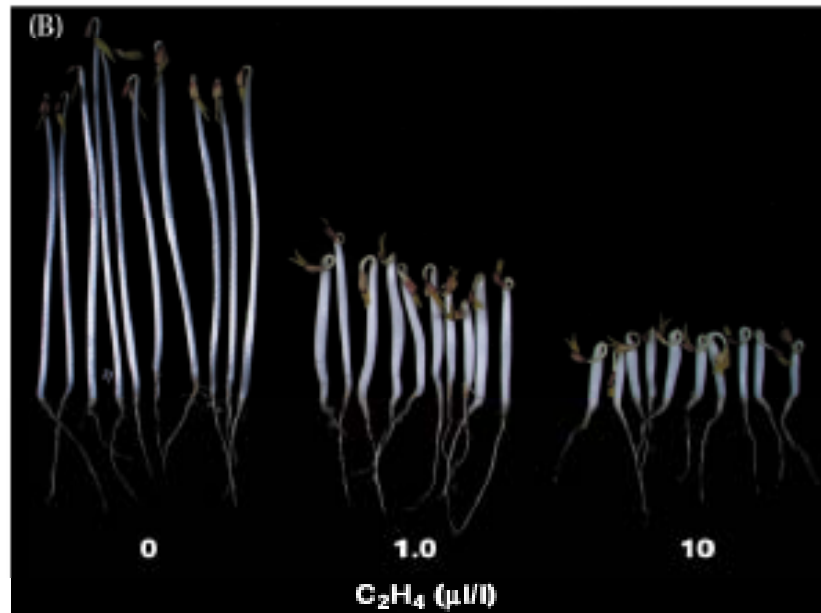
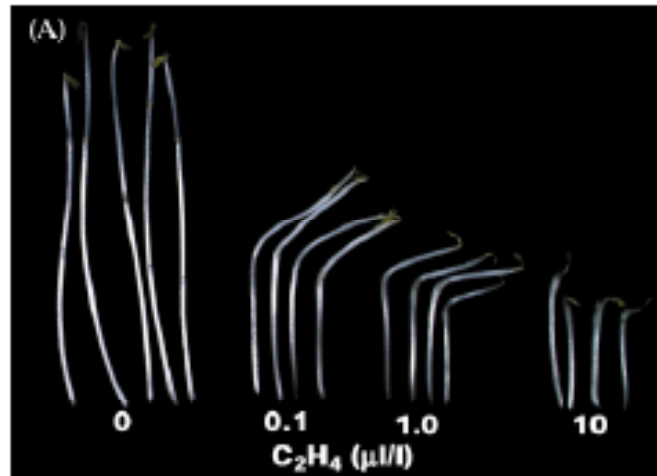
- E' l'olefina più semplice (PM 28) = composti idrocarburici insaturi, aventi un doppio legame in posizione α , cioè tra il primo e il secondo atomo di carbonio della catena idrocarburica
- In condizioni fisiologiche è più leggera dell'aria.E' infiammabile ed è facilmente ossidabile e può andare incontro a completa ossidazione a CO_2 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.
- Incremento 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

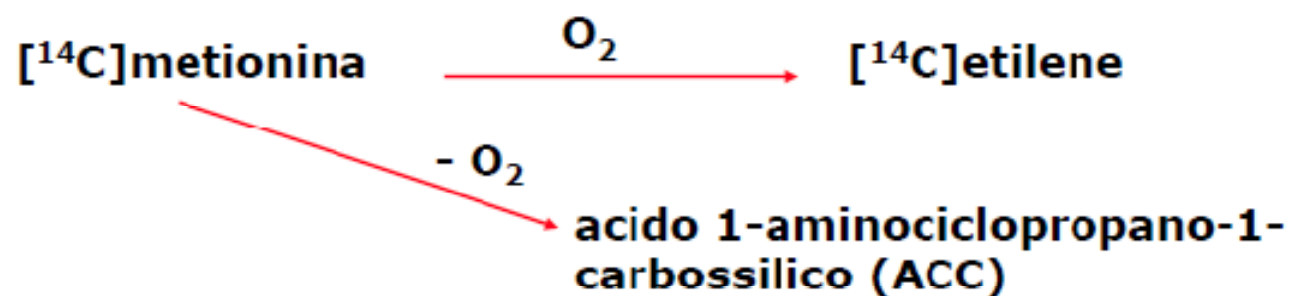
SINTESI DELL'ETILENE

è prodotto da molti tessuti

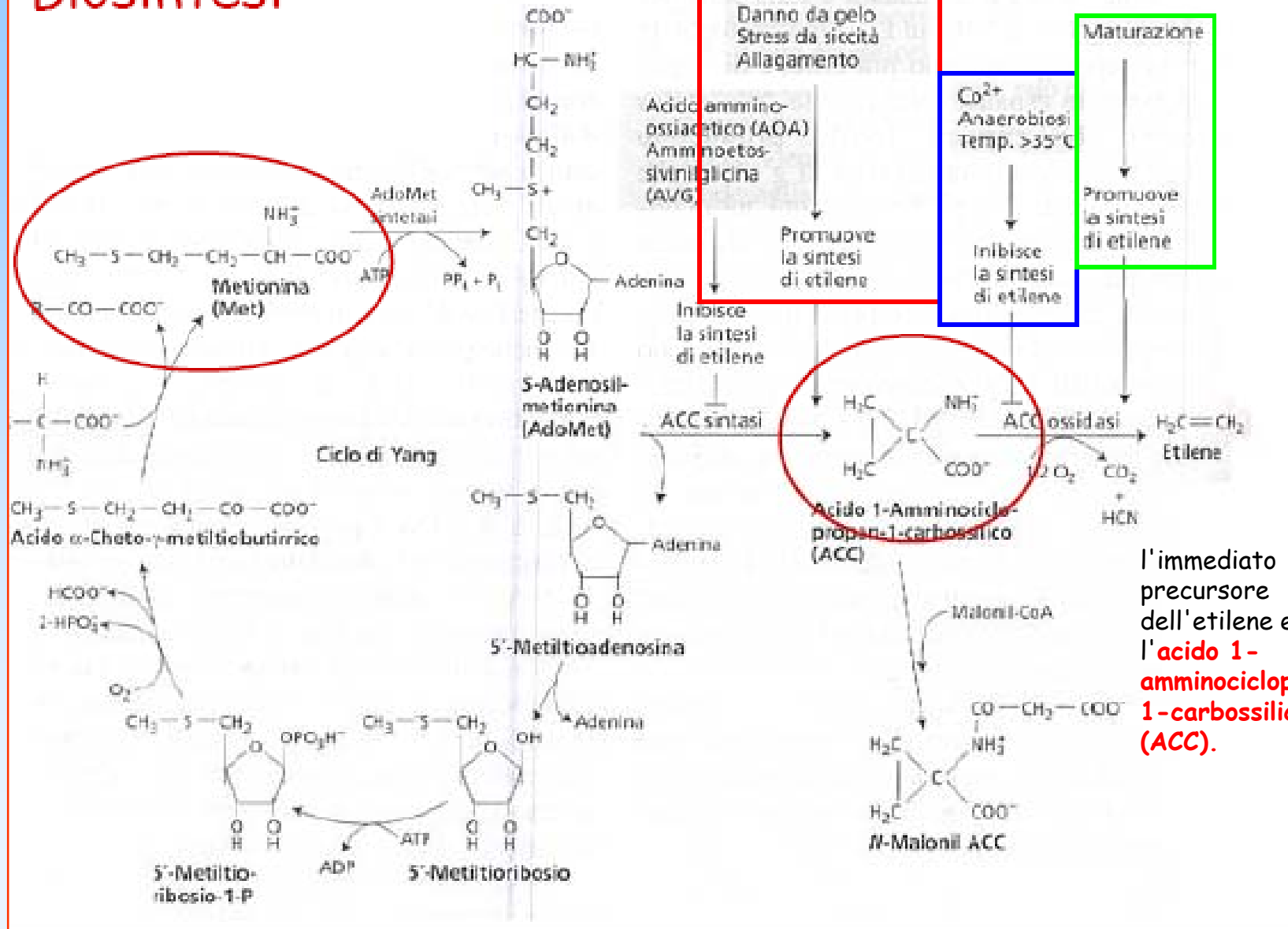
principali siti di sintesi

meristemi

regioni nodali



Biosintesi



l'immediato precursore dell'etilene era l'**acido 1-amminociclopropano-1-carbossilico (ACC)**.

Effetti dell'etilene

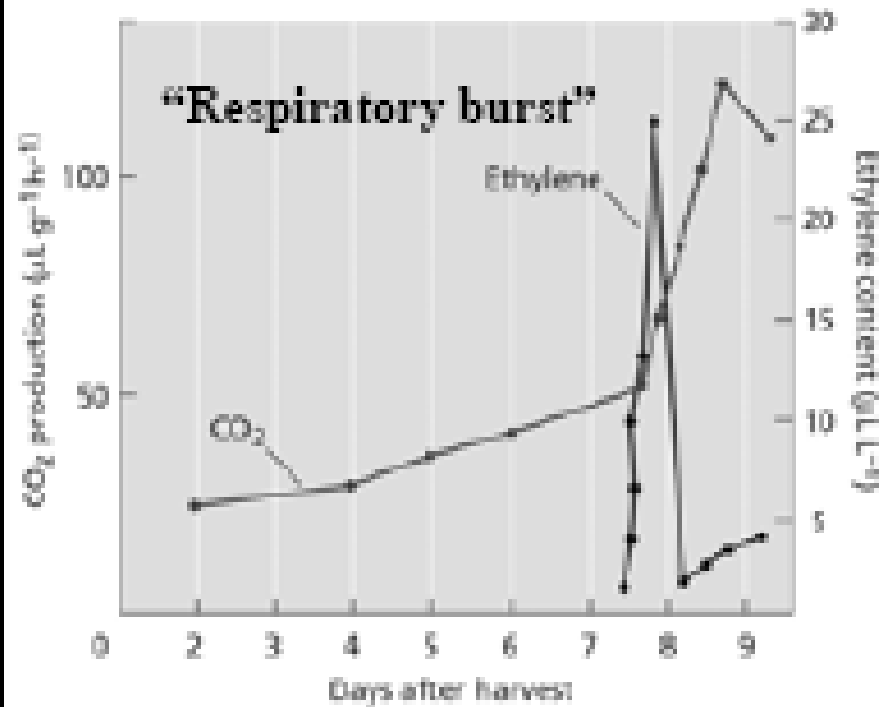


TABLE 22.1

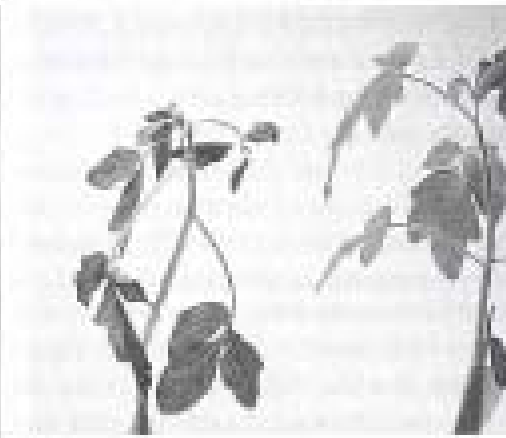
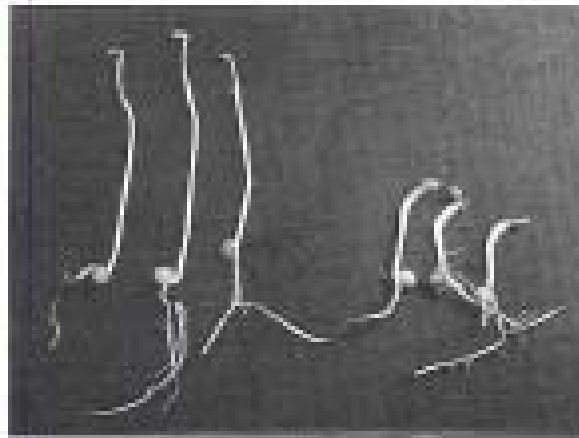
Climacteric and nonclimacteric fruits

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

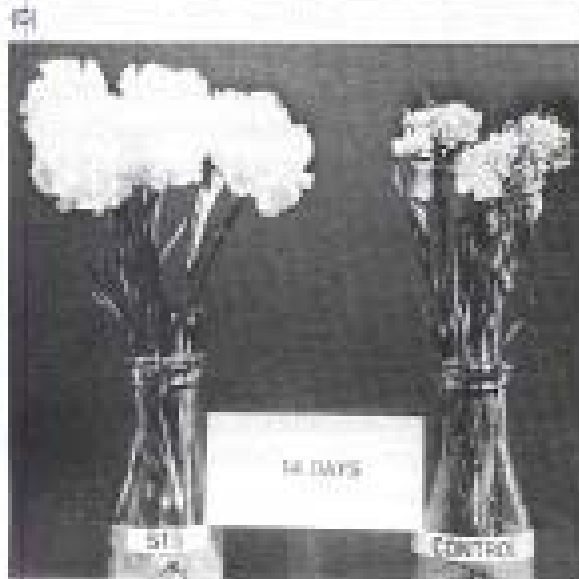
Man mano che il frutto matura:
 aumento della concentrazione
 dell'etilene, dell'ACC, **dell'attività EFE**

**Risposta
trippla di
pianticelle
eziolate di
pisello**

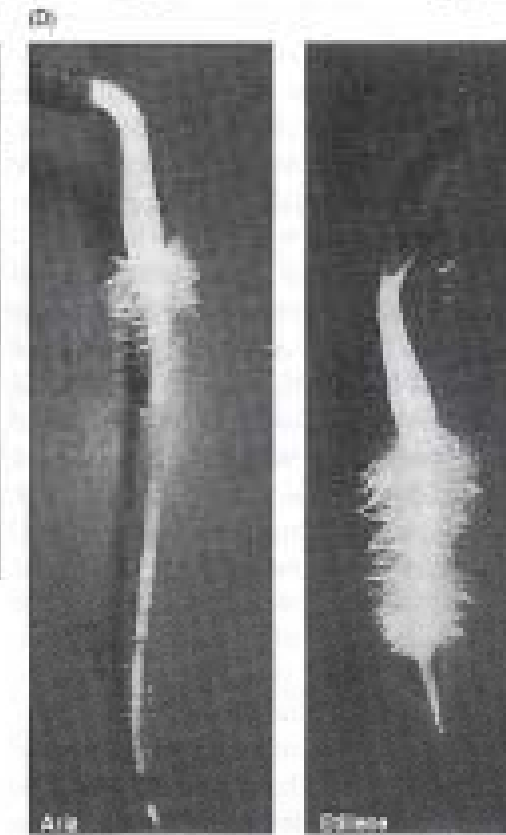


**Epinestia
fogliare**

**Induzione
della
senescenza
fiorale**

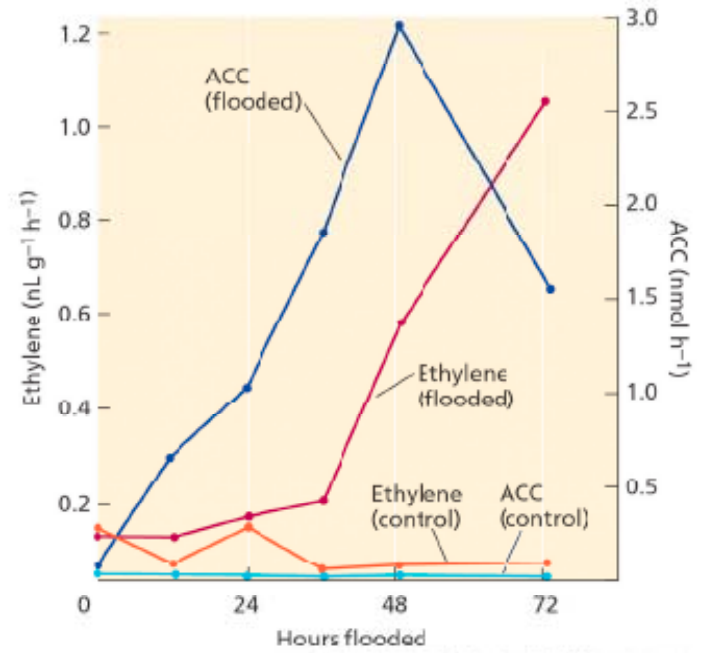


Tiosolfato
potente
inibitore
dell'etilene



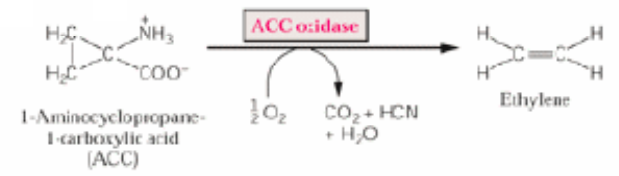
**Promozione
della
formazione
dei peli
radicali**

Contenuto di ACC nello xilema
 Contenuto di etilene nel picciolo



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 25.6 © 2005 Sinauer Associates, Inc.

Epinastia



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

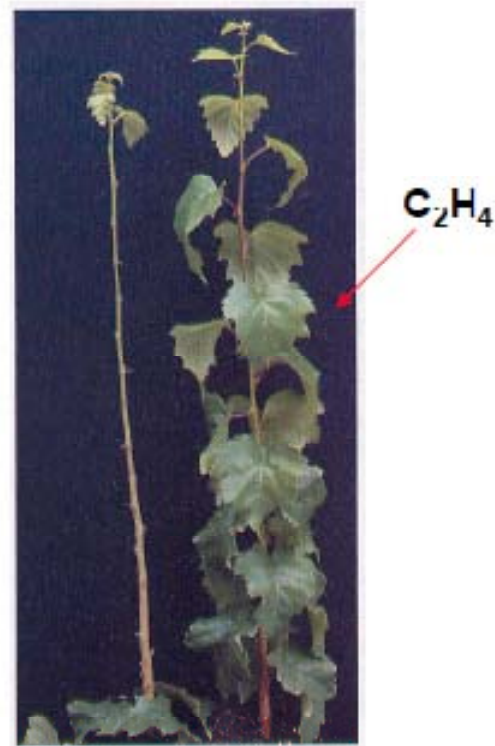
Induce:

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

Media:

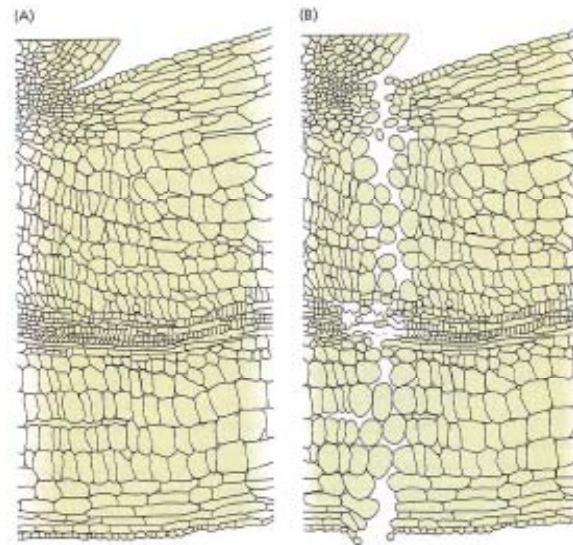
Risposte a stimoli fisici
(ferite)
Apertura fiorale

l'etilene provoca l'abscissione delle foglie e dei frutti



wt ETR1
mutato

La caduta di foglie, frutti, fiori e altri organi vegetali è definita **abscissione**.



STRATO DI ABSCISSIONE

degradazione parete

aumento volume protoplasti

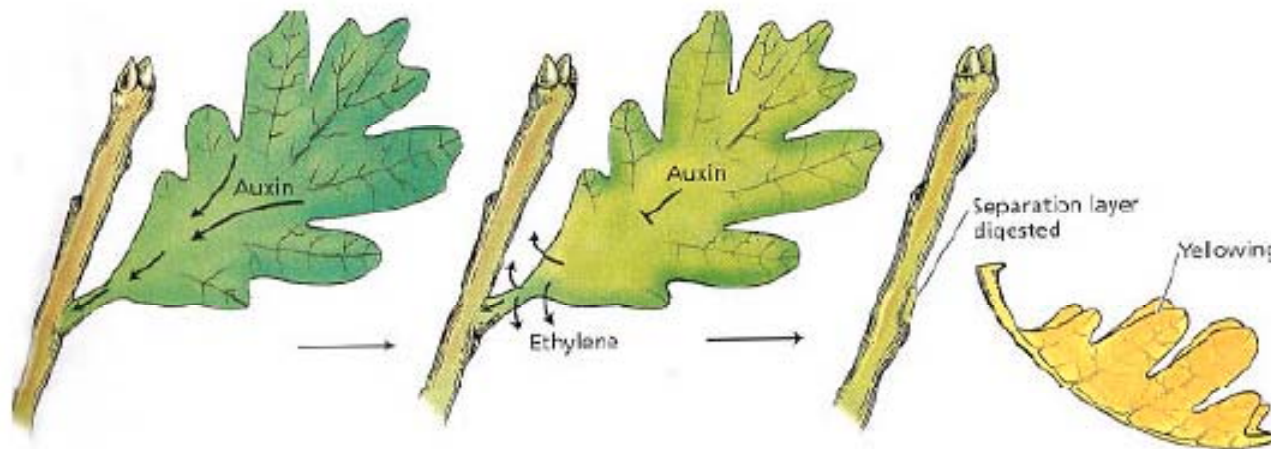
Separazione cellule tracheali

ABSCISSIONE

L'indebolimento delle pareti cellulari dello strato di abscissione dipende da enzimi che degradano la parete cellulare, come la cellulasi e le poligalatturasi

l'abscissione è regolata da etilene:auxina

ad alte [] l'auxina induce l'abscissione
a basse [] sopprime l'effetto dell'etilene



- Durante le prime fasi di sostentamento fogliare l'[auxina](#) previene l'abscissione reprimendo la sintesi degli enzimi idrolitici coinvolti
- Nella fase di induzione alla caduta le concentrazioni di [auxina](#) diminuiscono e aumentano quelle di etilene.
- La fase di abscissione è caratterizzata dall'induzione di geni che codificano enzimi idrolitici specifici di polisaccaridi e di proteine della parete cellulare. L'azione di questi enzimi porta all'indebolimento della parete cellulare, alla separazione fra le cellule e infine all'abscissione.

Etilene è fra gli ormoni più usati commercialmente

- Soluzioni di **ETHEPHON (acido 2-cloroetilfosfonico) (Ethrel, nome commerciale)** sono spruzzate per controllare
 - 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)