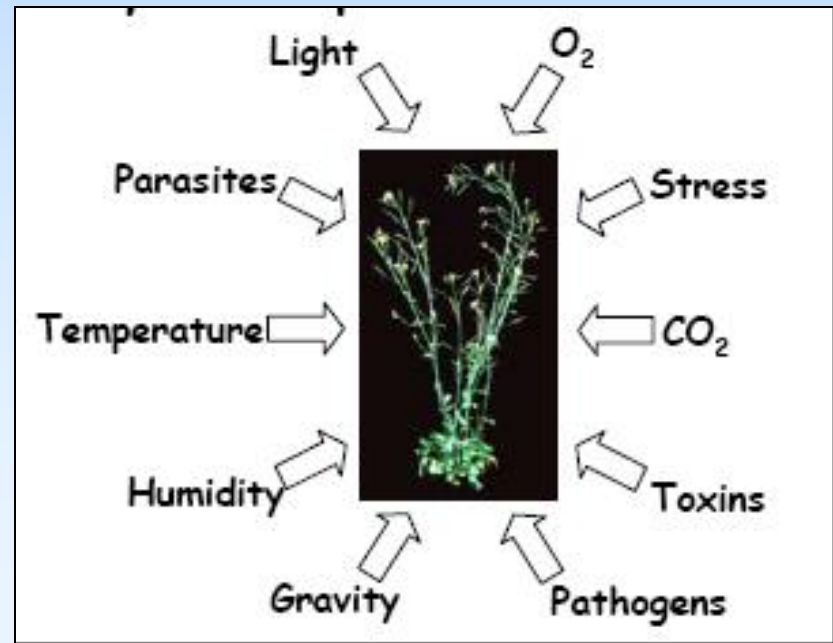


# Perché tutte le piante necessitano di ormoni?

Gli ormoni permettono alle piante di:

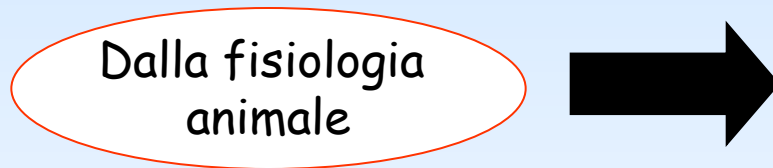
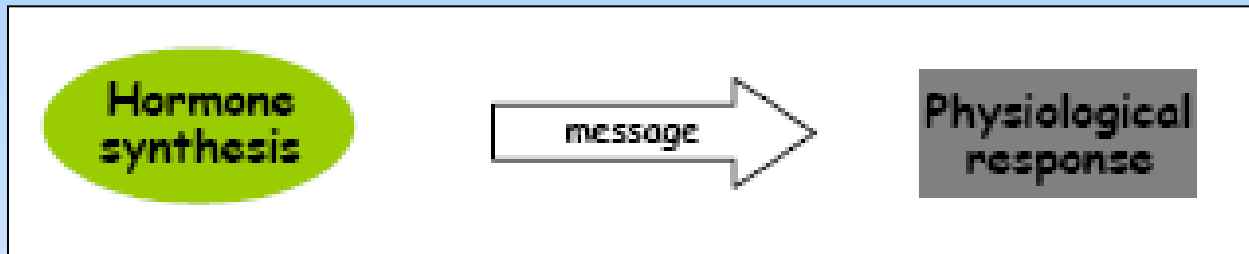
- Regolare i processi di sviluppo
- Regolare e coordinare le diverse funzioni metaboliche:  
nutrizione-  
riproduzione-crescita-  
differenziamento
- Rispondere a fattori ambientali



# Che cosa sono gli ormoni ?

## Messaggeri chimici o molecole segnale

- intervengono nel controllo della crescita e dello sviluppo della pianta
- *agiscono cooperativamente*



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 ( $10^{-6}M$ )

- 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.
- Sede di produzione e sede bersaglio non sempre sono distinte
- Polivalenza di un ormone ed interazioni fra i diversi ormoni

Definizione attuale:

“ 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

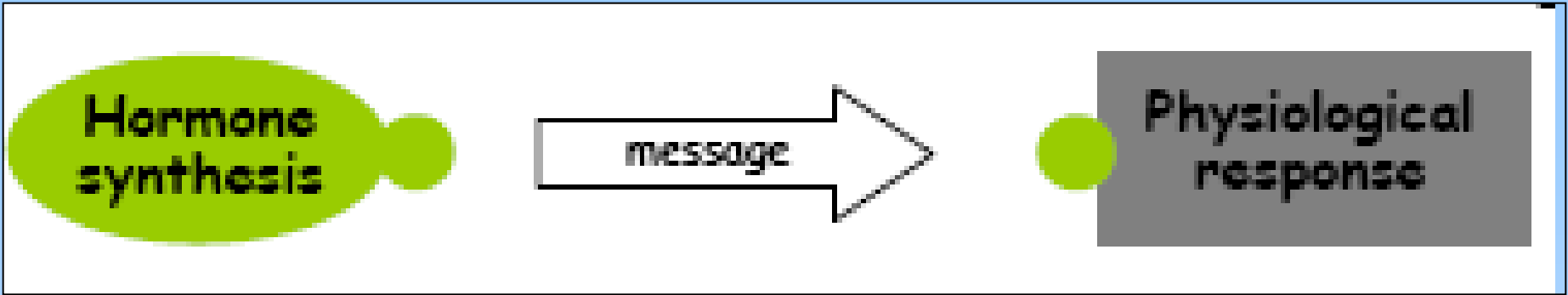
Necessità di sistemi elaborati

Necessità di un sistema  
meno elaborato

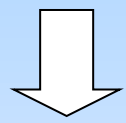
**Differenza sostanziale  
nel rapporto con l'ambiente**

Maggiore autonomia nei  
confronti dell'ambiente

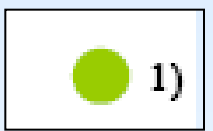
Stretto rapporto con l'ambiente e  
risposte di tipo adattativo  
(fototropismo, fotoperiodismo)



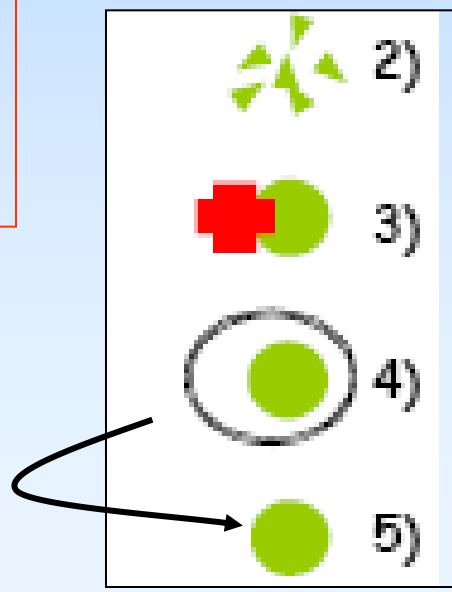
Come tutti i sistemi di messaggio, è necessaria una via che limiti la **vita-media** del messaggio



**Meccanismi omeostatici per la regolazione dei livelli di ormone nella cellula**



Produzione



2) Degradazione

3) Coniugazione

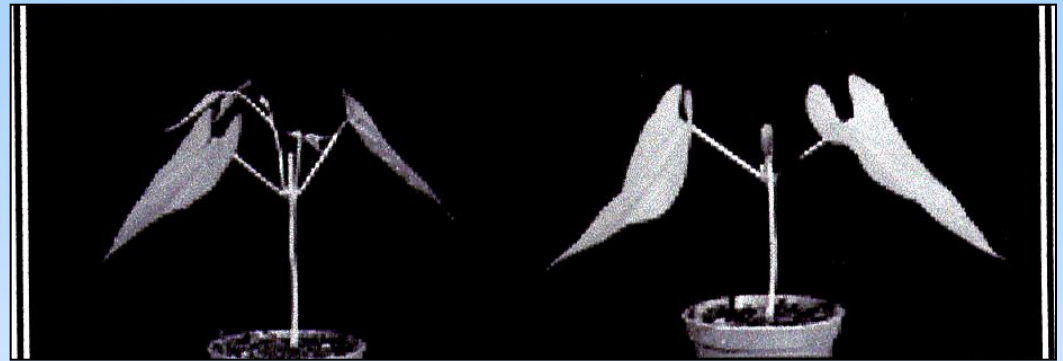
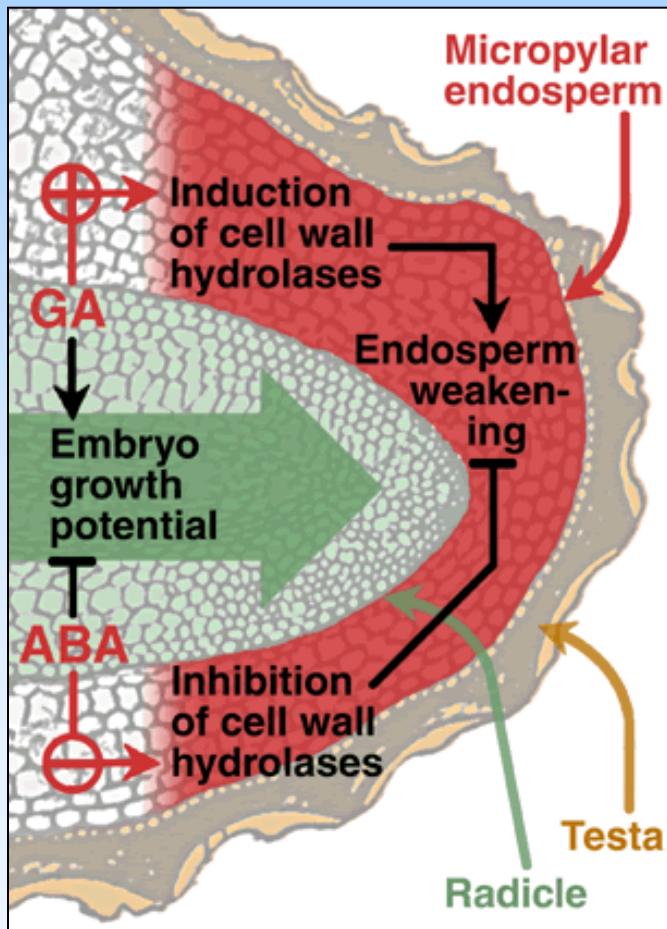
4) Compartimentazione

5) Trasporto

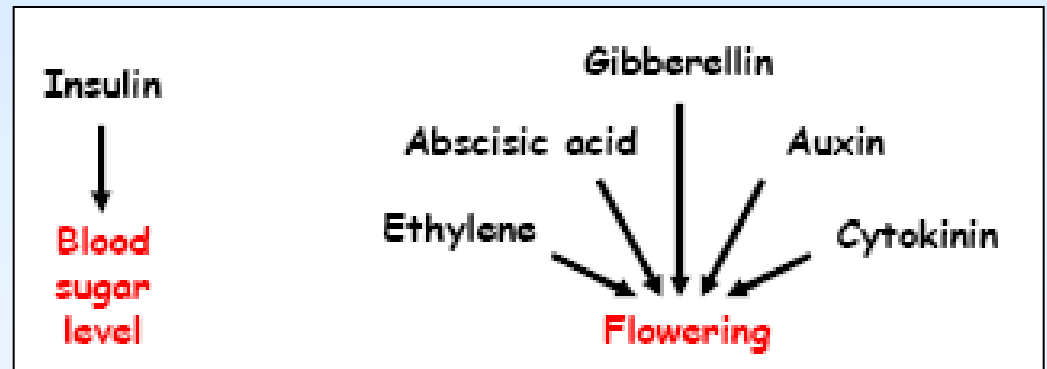
## Effetti dei fitormoni

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

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



Auxina + citochinina + ABA

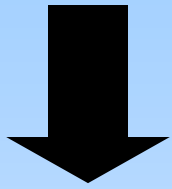


## Criteri per definire il coinvolgimento di un ormone nell'attivazione di un processo fisiologico

- 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 - la molecola pura, dopo rimozione dell'organo di sintesi, ripristina il processo fisiologico;
- Isolamento - l'effetto della sostanza pura si realizza non solo *in vivo*, ma anche *in vitro*;
- Generalizzazione - il suo *effetto è generalizzabile* in tutte le situazioni simili;
- Controllo genetico - il processo non si realizza in seguito a *mutazioni*

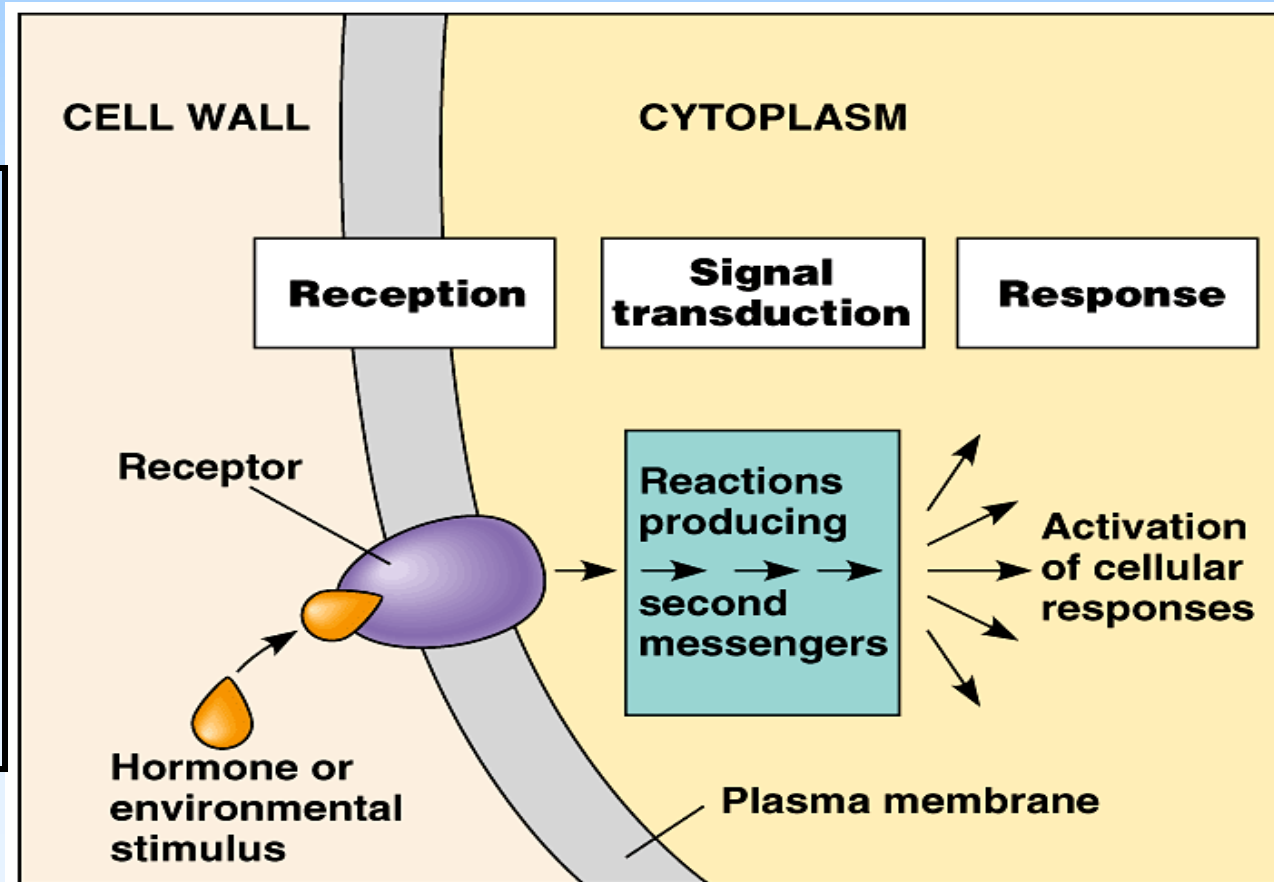


Per **meccanismo d'azione** di un ormone s'intende ***l'insieme dei processi molecolari*** attraverso i quali le cellule bersaglio percepiscono il segnale chimico costituito dall'ormone stesso e lo traducono in risposte specifiche



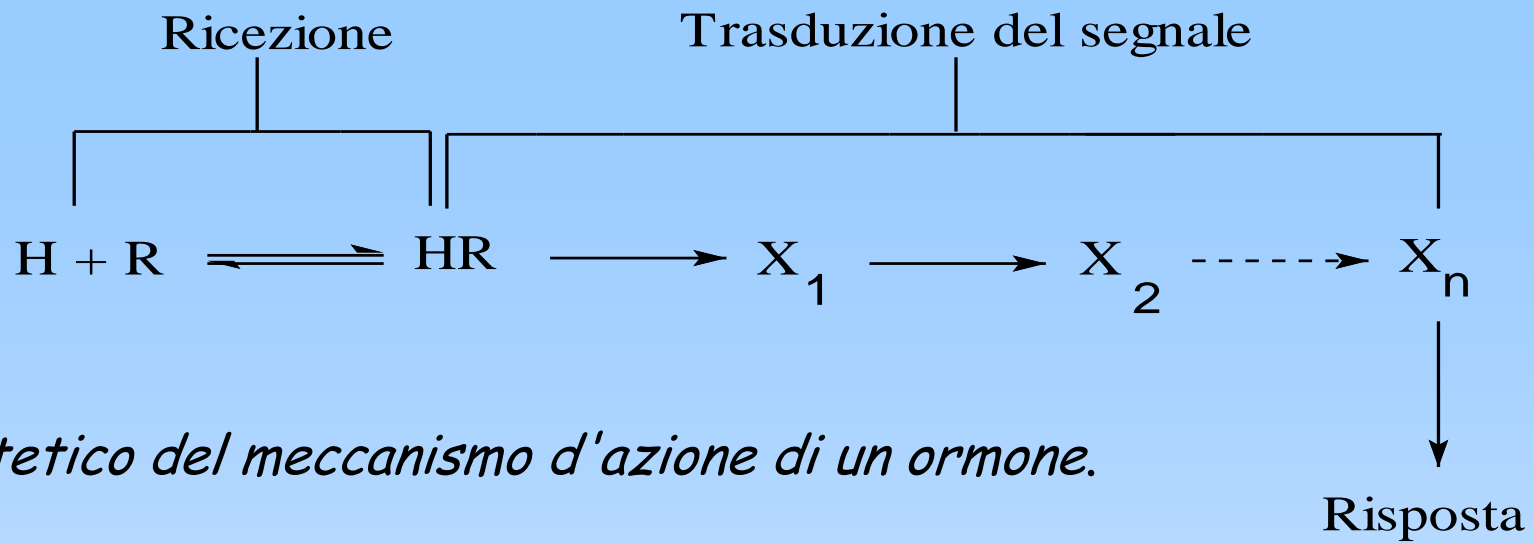
4 eventi

1. **STIMOLO**
2. **RECEZIONE**
3. **TRASDUZIONE ed AMPLIFICAZIONE DEL SEGNALE**
4. **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;
- 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;

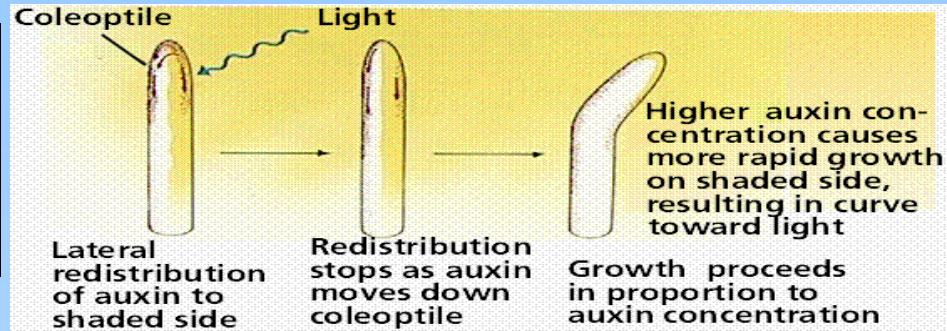
X, diverse tappe che, con un *meccanismo a cascata*, portano al manifestarsi della risposta.

**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

Classi di molecole

Molecole uniche

- 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 ?**

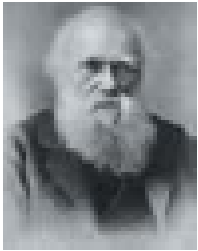
## Auxina - Ormone della distensione cellulare

- L'auxina è il primo ormone delle piante ad essere stato scoperto
- Il nome deriva dal greco e significa "crescere"
- E' presente in tutti i tessuti vegetali.
- E' associato alla rapida crescita dei tessuti: *accrescimento per distensione*

$0,1 \mu\text{M} < \text{Concentrazione ottimale} < 1 \mu\text{M}$  alte concentrazioni possono inibire l'accrescimento (effetto indiretto?).

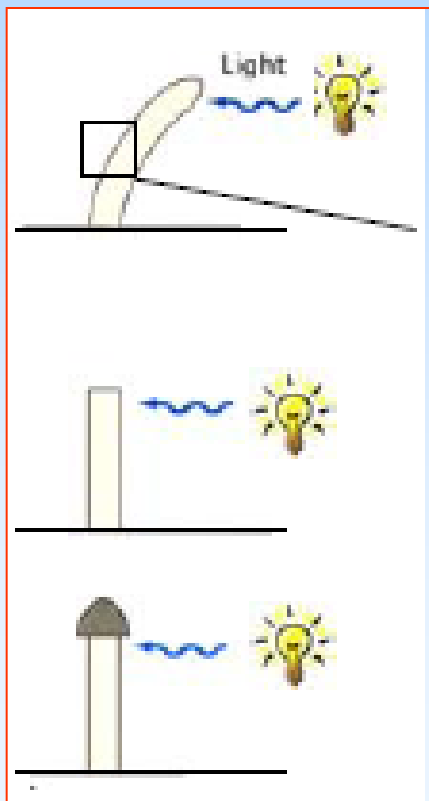
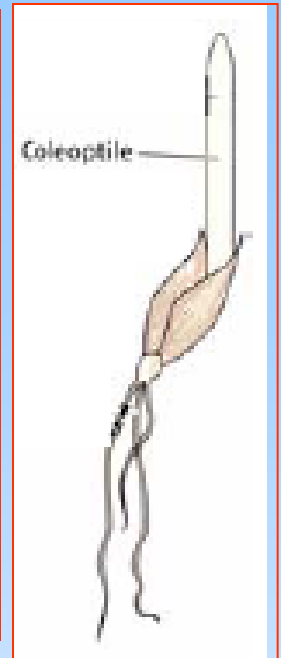
- E' prodotto nell'apice del germoglio (meristemi), giovani foglie e semi e frutti in via di sviluppo
- *E' richiesta dalle piante per tutta la loro vita.*
- *Non esistono mutanti che non producono auxina*

## Auxina - Scoperta



'The power of movement in plants'  
1881

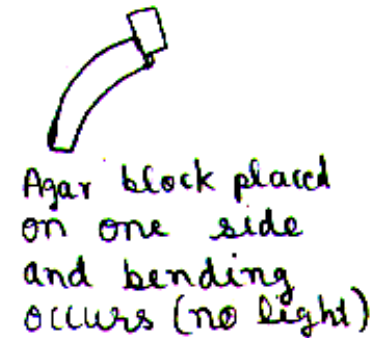
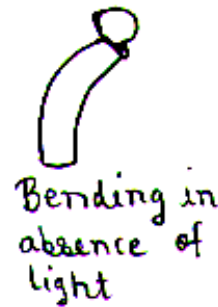
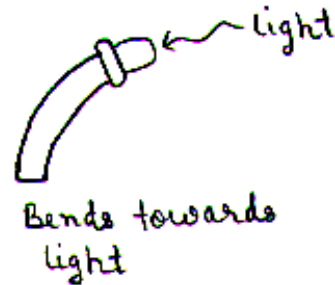
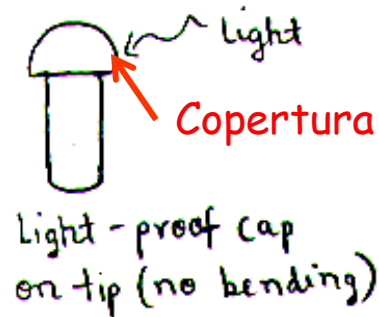
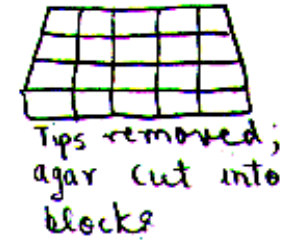
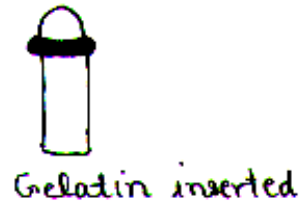
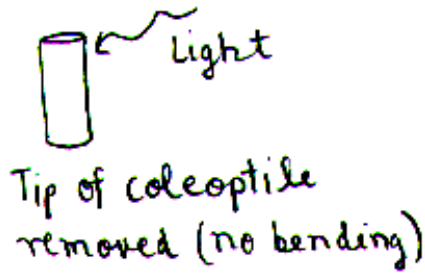
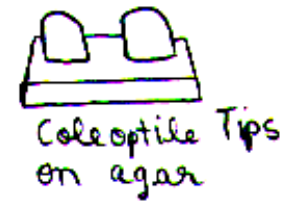
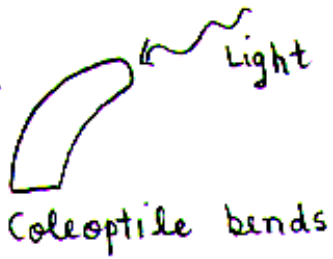
I primi lavori fatti da Charles Darwin e suo figlio sul fototropismo in coleottili di avena eziolati mostravano allungamento del fusto con diversa curvatura e senza sviluppo di foglie



•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



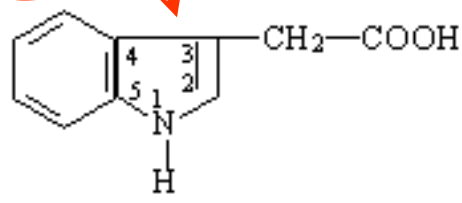
DARWIN  
(1880)

BOYSEN-JENSEN  
(1913)

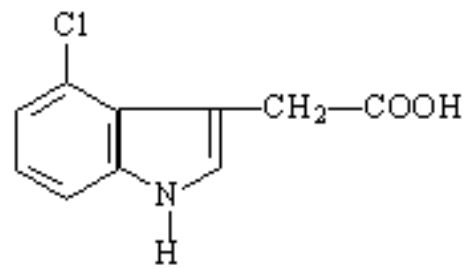
PAAL  
(1919)

WENT  
(1928)

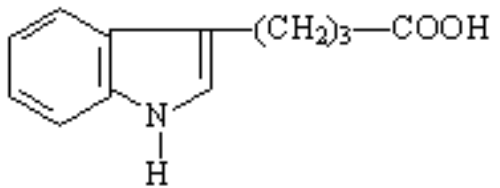
**ACIDO INDOLACETICO (IAA)** La prima auxina isolata nel 1946:  
 è riconosciuta come la più abbondante ed importante auxina  
 naturale



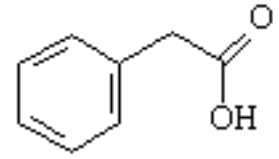
Acido indolacetico  
**IAA**



Acido 4-cloroindolacetico  
**4-Cl-IAA**



Acido indolbutirrico  
**IBA**



Acido fenilacetico

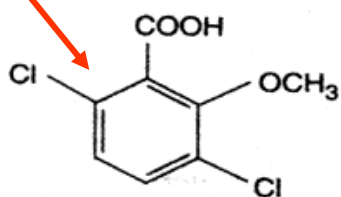
La struttura  
 di base  
 consiste  
*catena*  
*laterale acida*  
 e di un  
*anello indolico,*  
 aromatico  
 simile al  
 triptofano da  
 cui deriva

Nei tessuti vegetali le *forme coniugate dell'IAA* non hanno attività biologica.  
 Rappresentano *forme di riserva o di trasporto* a lunga distanza, in quanto la  
 coniugazione coinvolge il gr. carbossilico e garantisce stabilità chimica

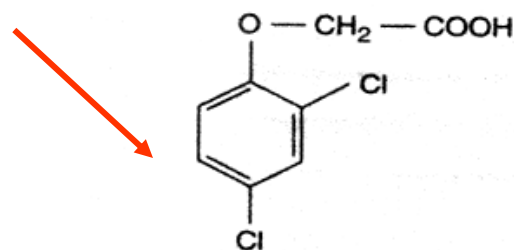


## Auxine sintetiche

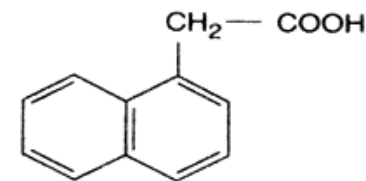
Le auxine sintetiche mancano dell'anello indolico tuttavia la presenza di una carica parzialmente positiva ed una carica negativa del carbossile ad una distanza di 0,5 nm, probabilmente le rende simili alle auxine naturali



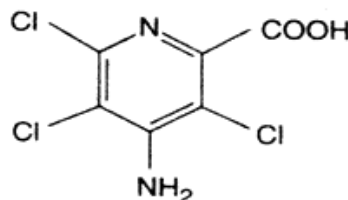
**Acido 2-metossi-3,6-dicloro benzoico (dicamba)**



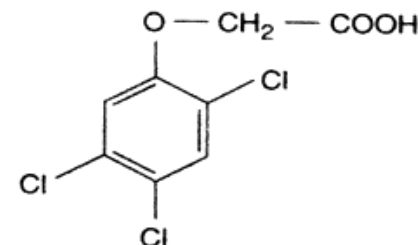
**Acido 2,4-diclorofenossiacetico (2,4-D)**



**Acido  $\alpha$ -naftalen acetico ( $\alpha$ -NAA)**



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

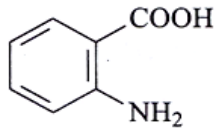


**Acido 2,4,5-triclorofenossiacetico (2,4,5-T)**

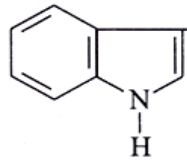
La maggior parte di queste auxine sintetiche è usata come stimolatori o come erbicidi (ad elevate concentrazioni) in orticoltura ed in agricoltura :

*Dicamba e 2,4-D non vengono degradate dalla pianta e sono molto stabili*

# Vie Biosintetiche



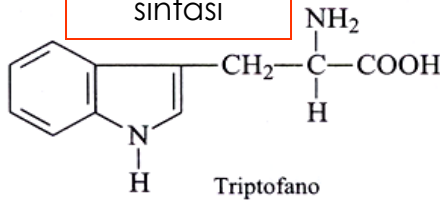
Acido antranilico



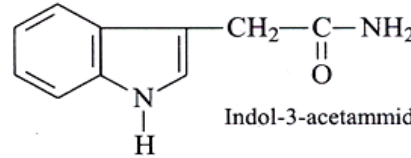
## Via Triptofano-indipendente

Indol-3-glicerolo fosfato

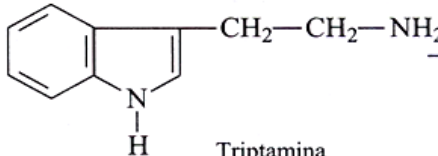
Triptofano sintasi



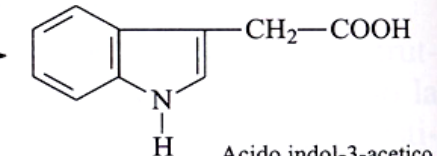
Triptofano



Indol-3-acetammide

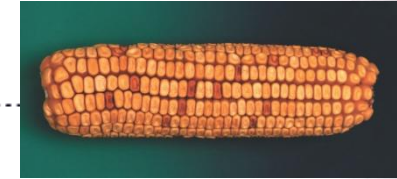


Triptamina

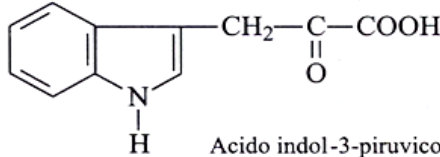


Acido indol-3-acetico

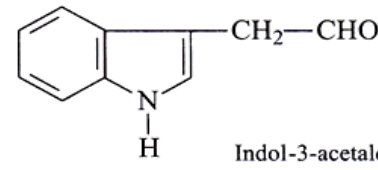
Mutante di mais inattivi nella sintesi del triptofano



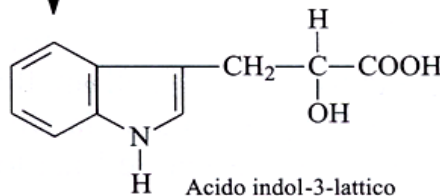
## Via Triptofano-dipendente



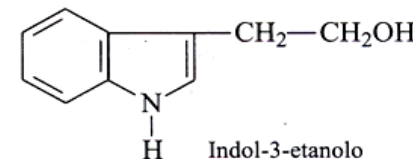
Acido indol-3-piruvico



Indol-3-acetaldeide



Acido indol-3-lattico



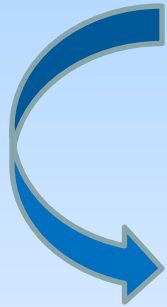
Indol-3-etanolo

la sintesi di anelli aromatici avviene attraverso la *via dell'acido scichimico*

Eritrosio 4 P (intermedio ciclo PPP) e PEP (intermedio glicolisi) costituiscono il substrato iniziale che risulta quindi strettamente correlato a quello dei carboidrati.

Il primo intermedio aromatico è l'**acido antranilico**, da cui si forma prima l'anello indolico e poi il triptofano.

- Più vie di biosintesi dell'IAA sono presenti nella pianta
- Anche la degradazione enzimatica (ossidazione) dell'IAA può coinvolgere più di una via metabolica
- Per il tipo di attività controllate : crescita e sviluppo della pianta, l'ormone è presente nei tessuti giovani, meristematici e anche nei frutti immaturi.



- Nelle piante superiori i siti primari di sintesi di IAA sono: meristemi apicali dei germogli, giovani foglie, fiori, frutti in via di sviluppo.
- Sebbene l'IAA possa essere prodotto in foglie mature e negli apici radicali, qui le concentrazioni della sua produzione sono di solito più basse

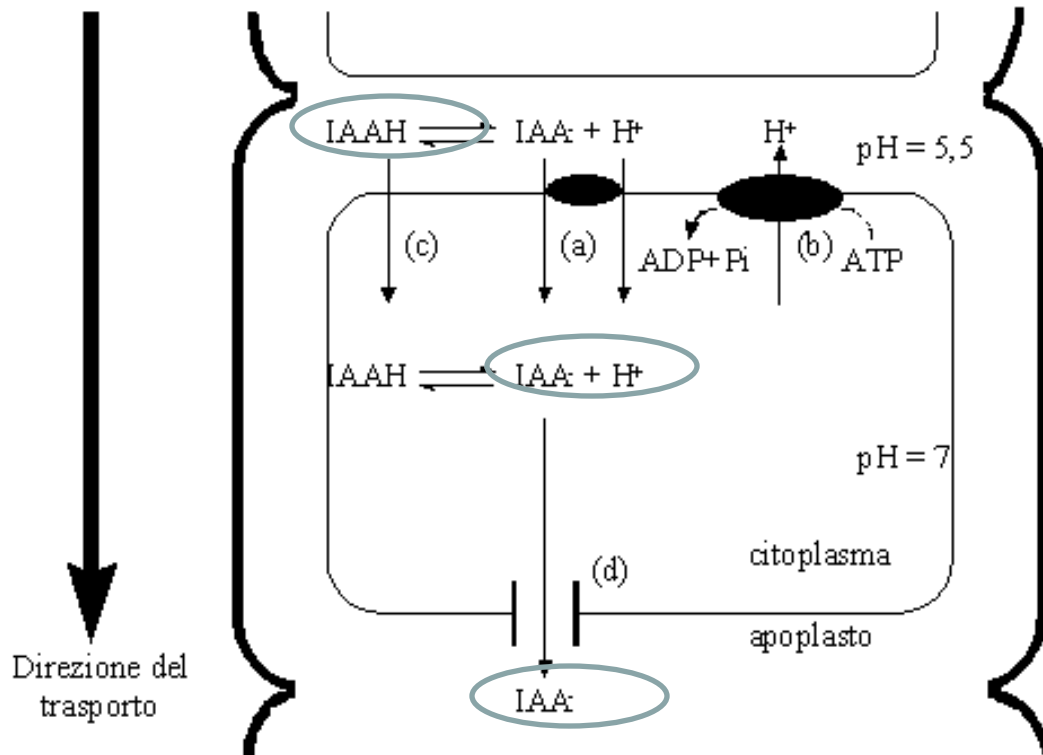
Auxine, citochinine e giberelline sono considerati **ormoni giovanili** per la produzione nelle parti giovani della pianta, etilene e acido abscissico **ormoni della maturità**.

## 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 distribuzione di specifici trasportatori proteici sul plasmalemma delle cellule coinvolte; il meccanismo di trasporto è conosciuto come

**ipotesi chemiosmotica del trasporto polare dell'auxina**



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

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

$$\text{pK}_a \text{ IAA} = 4,7$$

Nel citoplasma  $\text{pH } 7 \longrightarrow$  forma dissociata  $\text{IAA}^-$  ed efflusso passivo secondo gradiente elettrochimico

## Stimola:

### *Distensione cellulare*

Divisione cellulare nei tessuti  
in coltura

Divisione e differenziamento  
dei tessuti vascolari

### **Radicazione delle talee**

Crescita di alcune parti fiorali  
Dominanza apicale

## Inibisce o ritarda:

Crescita delle gemme ascellari

Senescenza delle foglie e

Maturazione dei frutti

## Induce:

Allegagione e crescita dei frutti

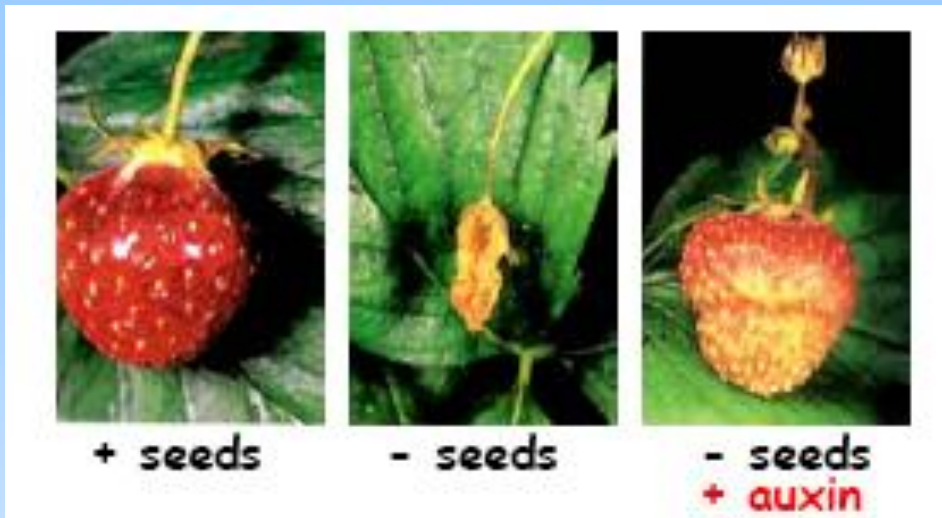
*Abscissione di foglie e frutti*

*(per induzione della sintesi di  
etilene)*

## Media:

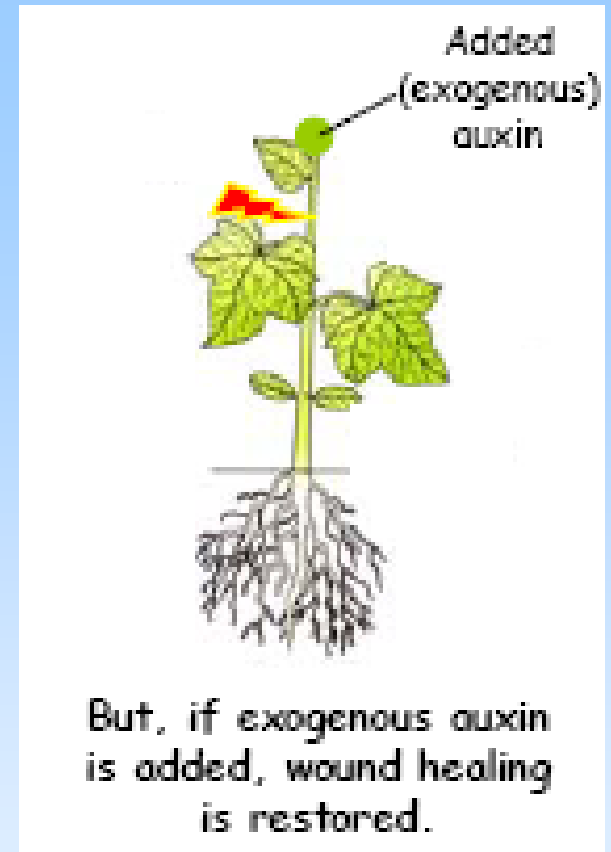
I tropismi :gravitropismi,  
fototropismi.

*Le auxine sono in grado di  
mediare gli effetti della luce e  
della gravità sull'accrescimento*



## Sviluppo del frutto

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



**Riparazione di ferita:**  
differenziamento di  
nuovo tessuto vascolare

## Dominanza apicale



Nella maggior parte delle piante superiori

**dominanza apicale**= la gemma apicale in accrescimento inibisce, in diversa misura, l'accrescimento delle gemme laterali (ascellari)



La rimozione del germoglio apicale (decapitazione) causa 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.

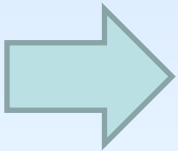
Possibili teorie  $\longrightarrow$  effetto indiretto dell'auxina in relazione a:  
privazione di elementi nutritivi,  
presenza dell'ormone vegetale citochinina o  
di inibitori non identificati.

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

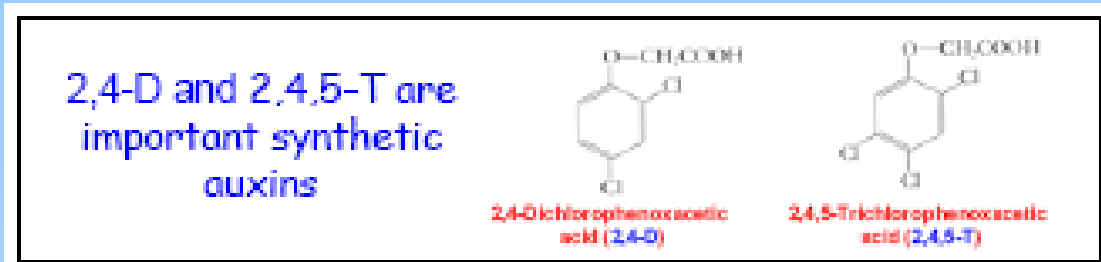
Nel 1970 : *teoria dell'accrescimento acido*  
*per la distensione cellulare stimolata dall'auxina*  
*gli ioni idrogeno come composti intermedi fra*  
*l'auxina e il rilassamento della parete cellulare.*

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

Oltre l'acidificazione della parete cellulare l'auxina induce distensione delle cellule vegetali tramite:

- assorbimento o 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

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

capacità di indurre allegagione e maturazione dei frutti.

L'*allegagione* è la fase iniziale dello sviluppo dei frutti successiva alla fioritura.

- Il *rapporto fra il numero di frutti che si sviluppano e numero dei fiori totali 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 per prevenire la cascola precoce di frutti in via di sviluppo o nelle ultime fasi della maturazione:

nel **melo e nel pero** sia come **agenti diradanti** sia come **agenti anticasca**la.

## Gibberelline - Ormoni dell'allungamento del fusto

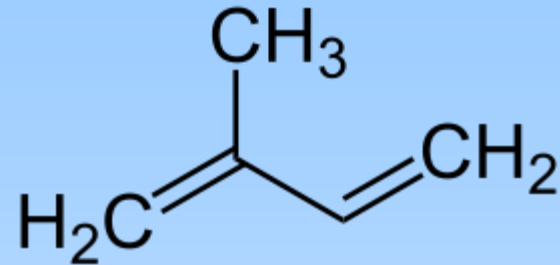
- Sono acidi diterpenoidi, (C<sub>20</sub>), 4 unità isopreniche a struttura tetraciclica, diversamente sostituita e derivano dall'acido mevalonico
- Il maggior effetto è sull'allungamento del fusto : il fusto di una pianta alta contiene più gibberelline biologicamente attive del fusto di una pianta 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

## ISOPRENE ( $C_5H_8$ )

è un liquido incolore volatile  
precursore di importanti composti  
biochimici quali i terpeni, coenzima  
Q, il fitolo, il tocoferolo,



I **terpeni** sono **biomolecole** costituite da multipli dell'isoprene (**isoprenoidi**), legati secondo un sistema testa coda, e possono essere lineari, ciclici o entrambi.

Quando i terpeni sono modificati con formazione di gruppi funzionali contenenti atomi diversi dal carbonio:

gruppi idrossilici, carbonilici o contenenti azoto, vengono chiamati **terpenoidi**.

A volte confusione fra i 2 termini.

*In base al numero di unità isopreniche contenute ( $C_5H_8$ ), si ha la seguente classificazione:*

Classificazione	Unità isopreniche	Atomi di carbonio
<u>emiterpeni</u>	1	5
<u>monoterpeni</u>	2	10
<u>sesquiterpeni</u>	3	15
<b><u>diterpeni</u></b>	<b>4</b>	<b>20</b>
<u>sesterpeni</u>	5	25
<u>triterpeni</u>	6	30
<u>politerpeni</u>	>6	>30

## 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 nel fungo (*G. fujikuroi*)

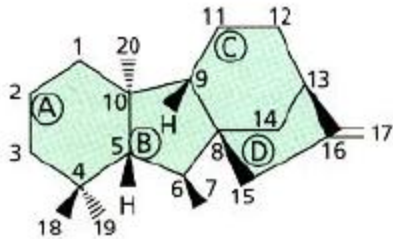
100 presenti solo nelle piante,

13 ubiquitarie

**NOMENCLATURA: Gax,**  
a seconda dell'ordine cronologico di  
identificazione



## Gibberelline - Struttura



scheletro *ent*-gibberellanico

Sono state identificate nelle piante nel 1950 in Inghilterra

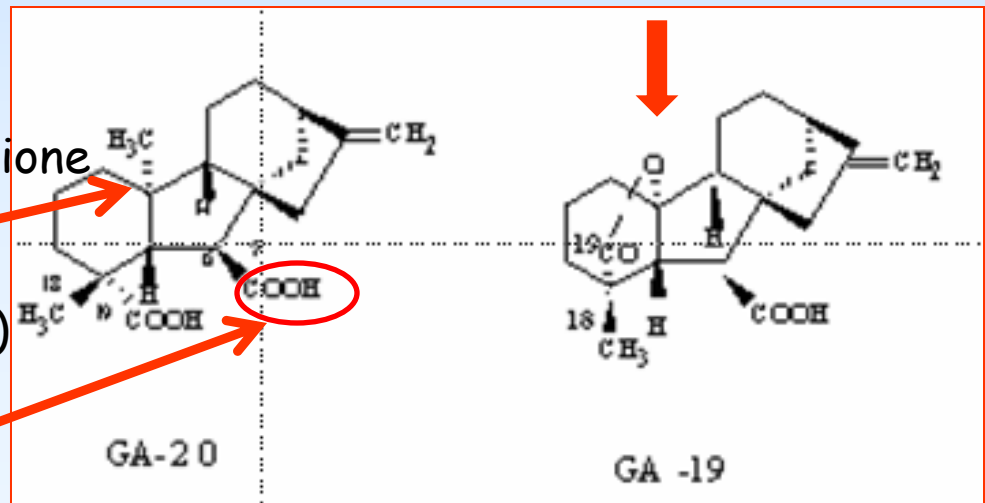
**GA<sub>3</sub>** è stata la prima giberellina attiva messa in commercio

Prima classificazione in base al *numero degli atomi di carbonio*:

- **20 (GA-20)**
- per trasformazione metabolica, **19 (GA-19)** : in queste è presente un ponte lattone tra il residuo carbossilico sostituito in posizione C19 ed il carbonio in posizione C10.

Le diversità nello stato di ossidazione del C20 (da gruppo metilico a carbossilico)

Gr.-COOH legato al C7





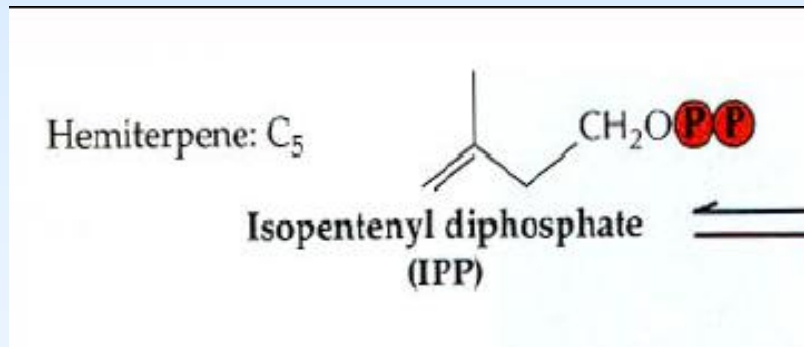
# BIOSINTESI

I terpeni sono costituiti da unità isopreniche , C<sub>5</sub>, 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*



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

Nella maggior parte delle piante l'unica gibberellina attiva è la **GA<sub>1</sub>**

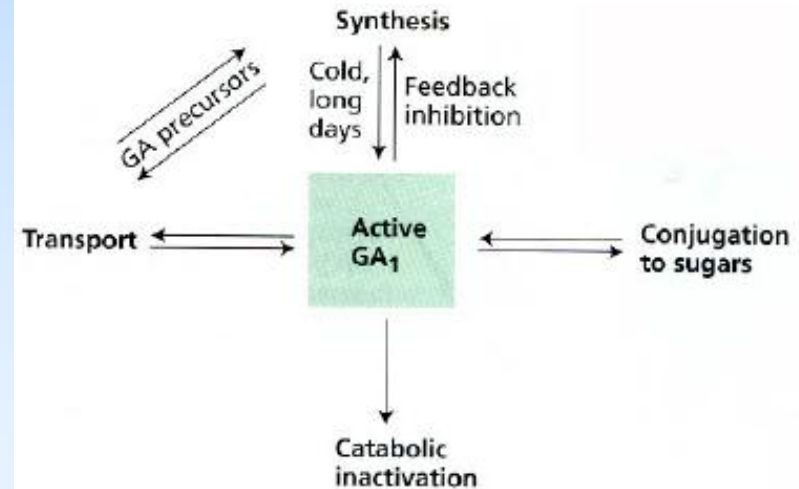
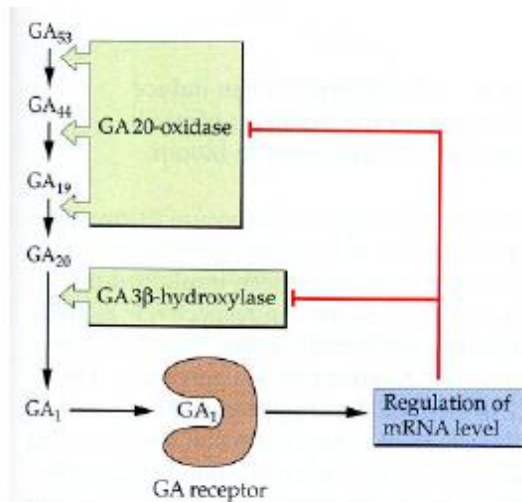
Altre GAs attive:

GA<sub>3</sub>  
GA<sub>4</sub> e GA<sub>7</sub>  
GA<sub>9</sub>

## REGOLAZIONE DELLA SINTESI DELLE GIBBERELLINE

### CONTROLLO FEEDBACK

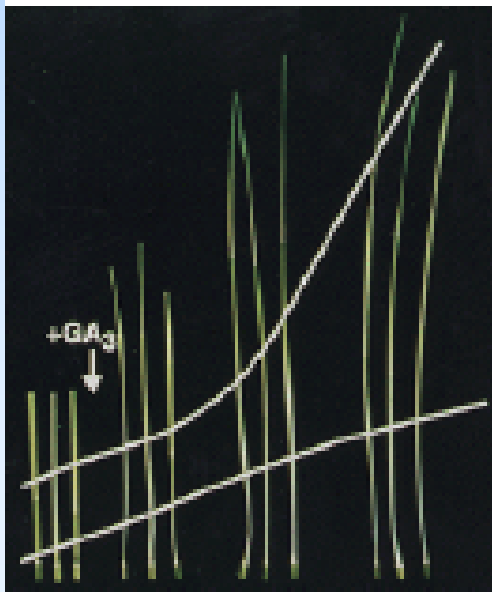
Alte concentrazioni di GAs inibiscono la produzione di ulteriori molecole di GAs



## Stimolano:

Distensione e divisione cellulare  
nei fusti causandone  
l'iperallungamento

*si può anche riscontrare :  
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 (inibizione sintesi ABA)
- Sintesi di enzimi idrolitici ( $\alpha$ -amilasi) nei semi dei cereali
- Allegagione e crescita dei frutti

## Mediano:

### Risposte fotoperiodiche

Il fotoperiodo regola  
il metabolismo delle gibberelline  
ed aumenta la loro concentrazione

Qual è la differenza tra  
auxina e gibberellina?

### Auxina

Richiesta *sempre anche per*  
minime regolazioni nella crescita  
ed allungamento cellulare

### Gibberellina

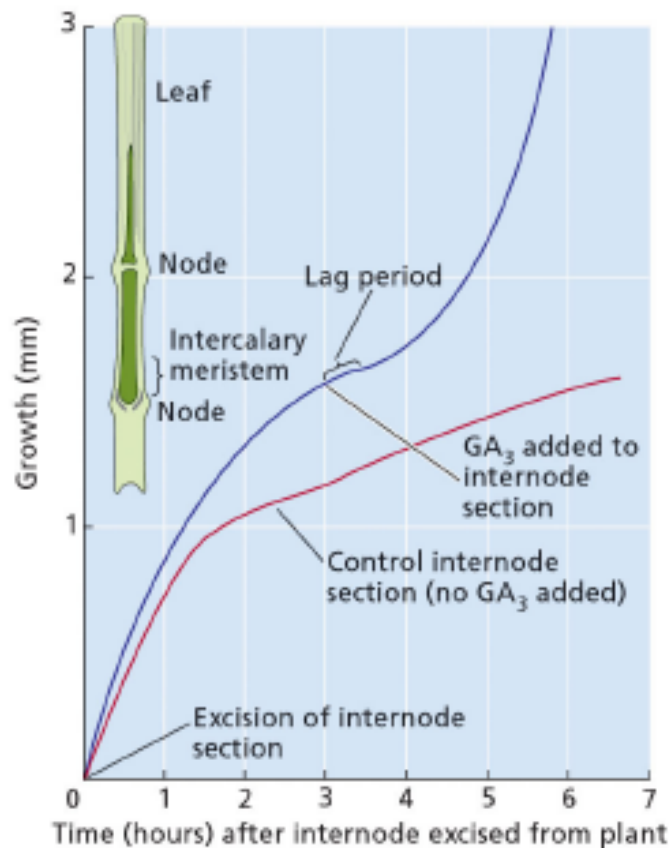
Richiesta *in certi momenti* per  
indurre maggiori variazioni di  
sviluppo



**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**

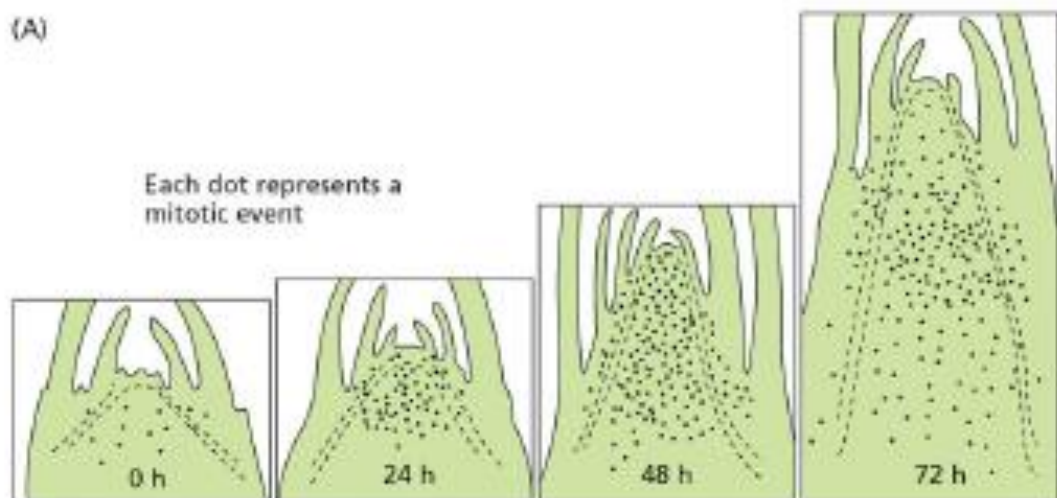
**No acidificazione apoplasto (auxina)**

**Lag time da 40 min a 3 ore**

**Effetti additivi**

## STIMOLO DIVISIONE CELLULARE

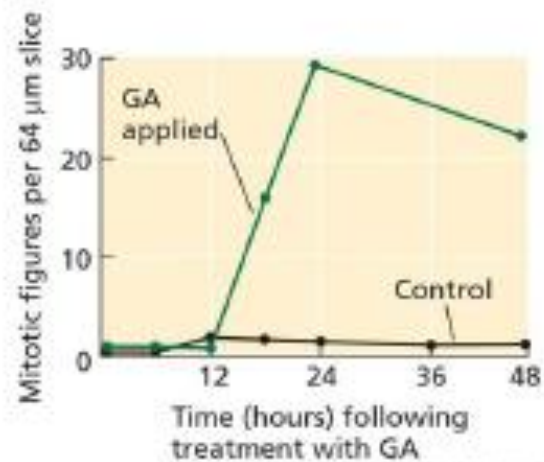
(A)



Distribution of cell division following application of GA

PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 38.24 (Part 1), © 1980 Sinauer Associates, Inc.

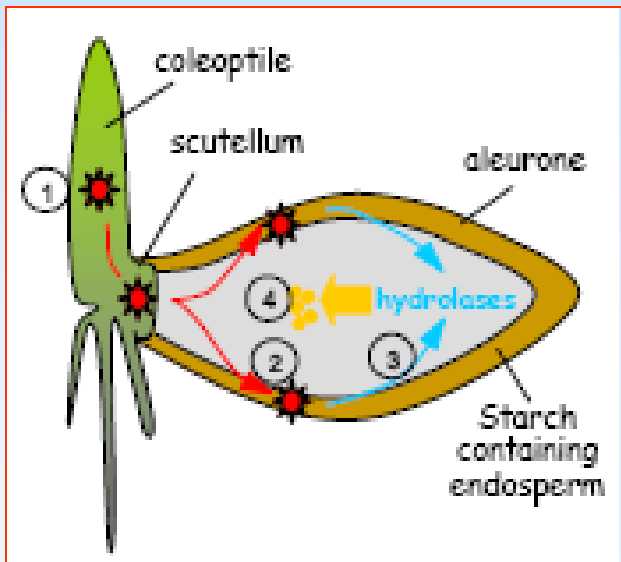
(B)



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 38.24 (Part 2), © 1980 Sinauer Associates, Inc.

**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 limitato alle colture di alcuni **alberi da frutto, alla canna da zucchero ed alla produzione di malto dall'orzo.**



Sono utilizzate per promuovere l'allungamento del fusto nella canna da zucchero.

Più fusto = più spazio per lo zucchero

nella ***produzione di malto dall'orzo***: applicazioni dell'ormone ai germinelli di orzo aumentano i livelli di enzimi idrolitici ( $\alpha$ -amilasi) che degradano le proteine ed i carboidrati di riserva dell'endosperma, con produzione di amminoacidi e zuccheri che formano l'estratto di malto.



## Produzione di frutti :



Gibberelline sprays sono utilizzate per stimolare la crescita del fusto nell'uva.:

- riduce l'ammasso e permette ad ogni grappolo di crescere più grosso;

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).

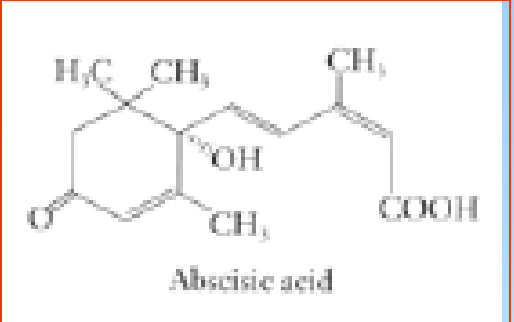
- In molte specie arboree, quali melo e pero, le *GAs* in combinazione con le auxine sono in grado di stimolare l'allegagione

## APPLICAZIONI ECONOMICHE

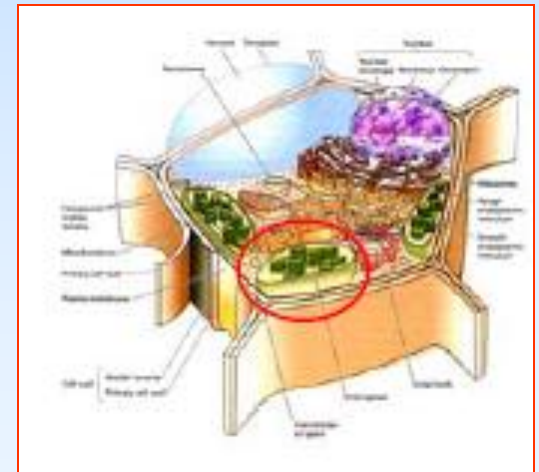
- Le *GAs* ritardano i fenomeni di senescenza in alcuni frutti.
  - Applicate sui frutti degli agrumi possono rimanere sull'albero più a lungo in modo da estendere il periodo commerciale.
  - nel *limone*, applicazioni con l'ormone evitano danni da senescenza sulla scorza del frutto.
- Un ulteriore utilizzo 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* accorciano tale periodo inducendo lo sviluppo precoce di organi riproduttivi ed abbreviando quindi i tempi dei programmi di breeding.

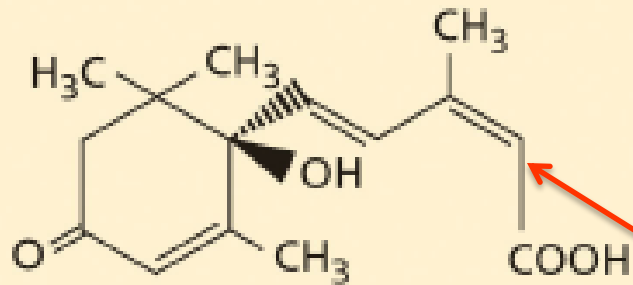
## Acido Abscissico - **Maturazione dei semi** **e ormone anti-stress**

- Trovato in tutte le piante, anche 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
- **Sesquiterpene C15 acido pKa=4,8**
- Esistono due isomeri cis e trans (asimmetria del C2)
- Asimmetria del C1 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

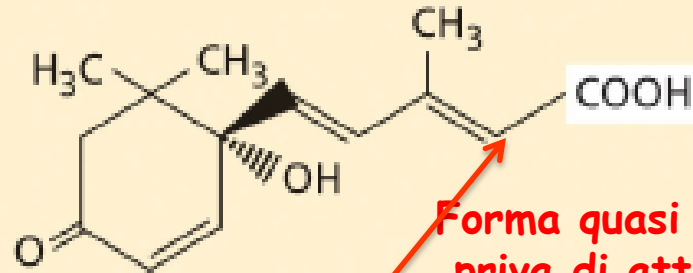


Isomero cis destrorigiro





**(R)-cis-ABA**



**(S)-2-trans-ABA**

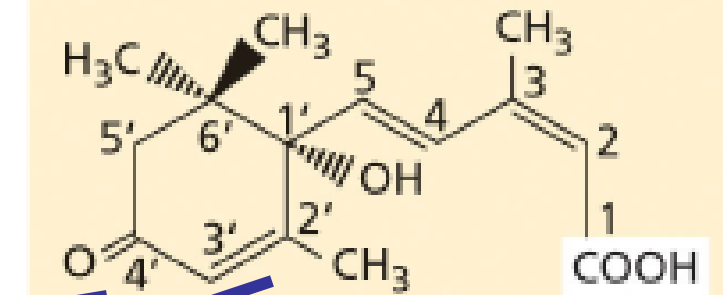
**Forma quasi totalmente  
priva di attività biologica**

L'orientamento del COOH rispetto al C2 determina gli isomeri cis e trans

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

1. Il gruppo carbossilico,
2. Il gr. chetonico in C4'
3. il = legame sul cicloesano

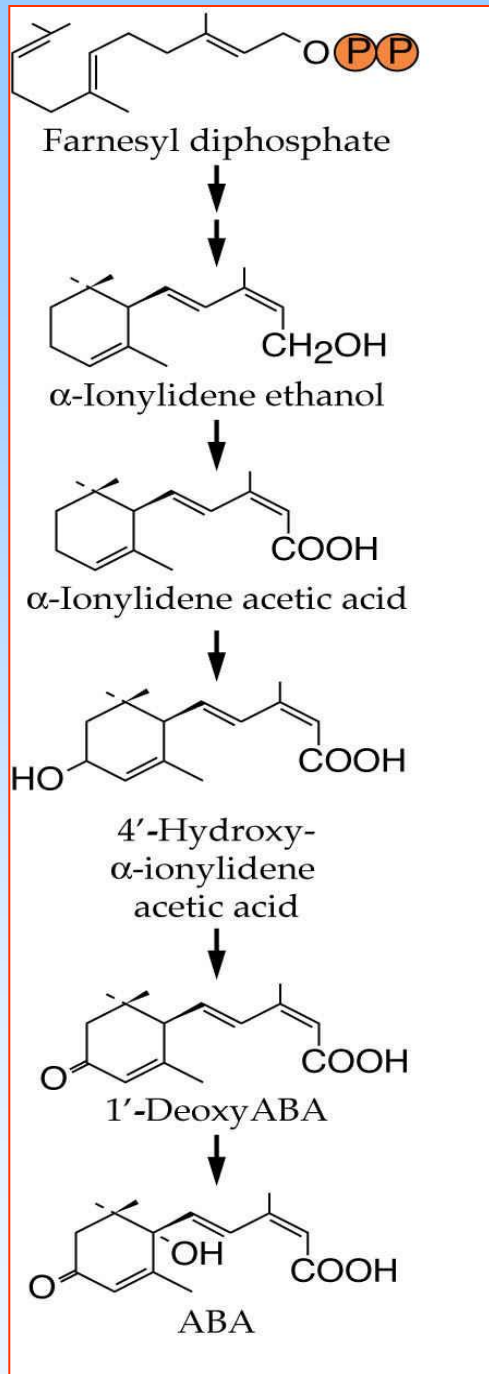
**sono richieste strutturali essenziali per  
l'attività biologica**



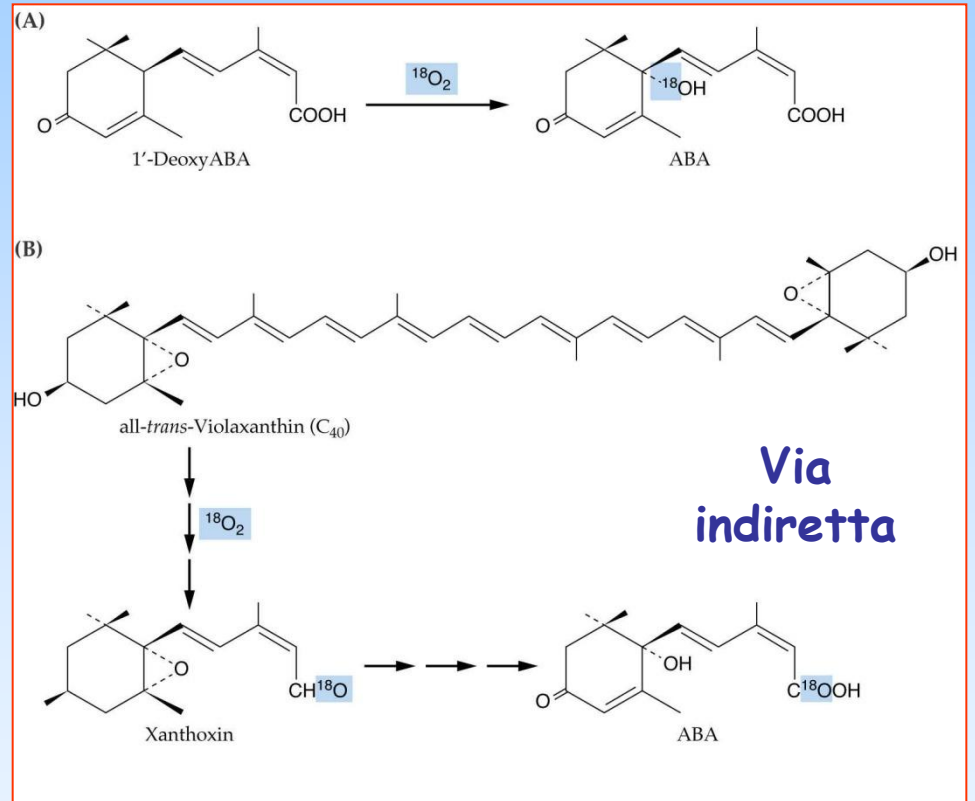
**(S)-cis-ABA**

Acido  
mevalonico

Via  
diretta



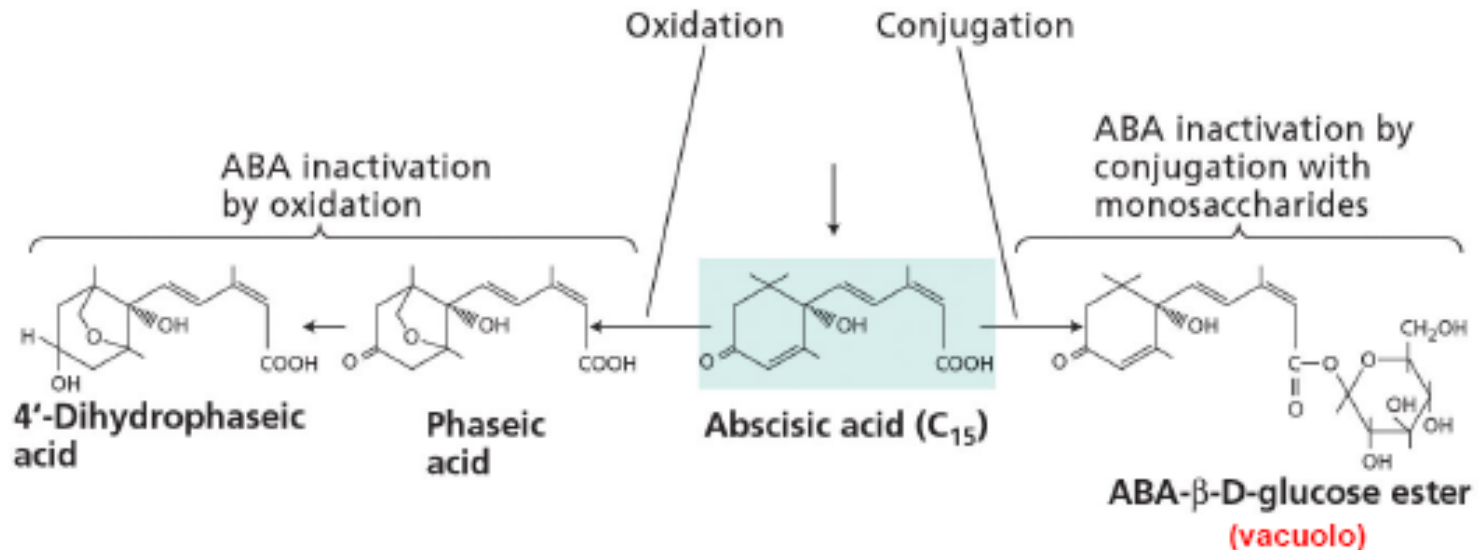
L'ABA è  
sintetizzato dai  
carotenoidi (C40)



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

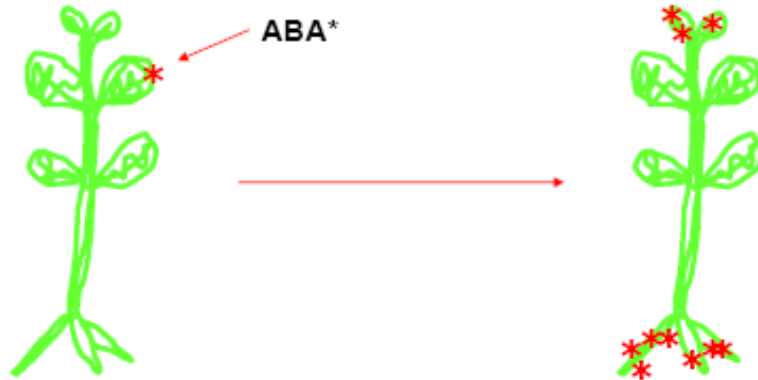


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 23.2 (Part 3) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

**Inattivazione 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

## trasporto ABA



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  $pK_a = 4,7$  e la sua dissociazione dipende dal pH di ogni scomparto cellulare.

*La forma indissociata 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  $\psi$

## Inibisce:

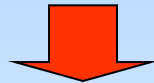
Crescita del germoglio  
a bassi valori di  $\psi$   
Sintesi della  $\alpha$ -amilasi indotta da  
gibberellina nei semi di cereali

## 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

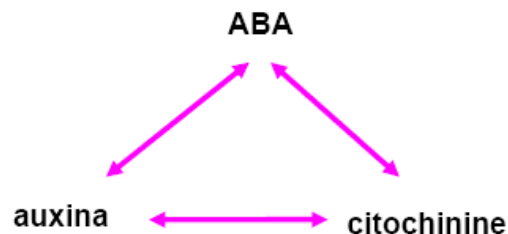
Il mutante ABA- non può perfettamente regolare il tempo di germinazione (troppo tardi o troppo presto)

## 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.

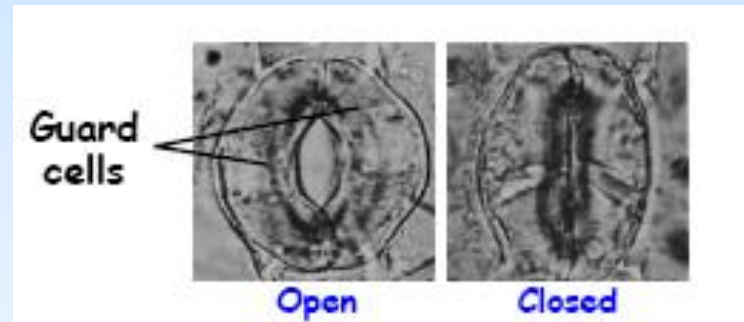
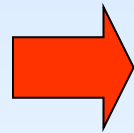
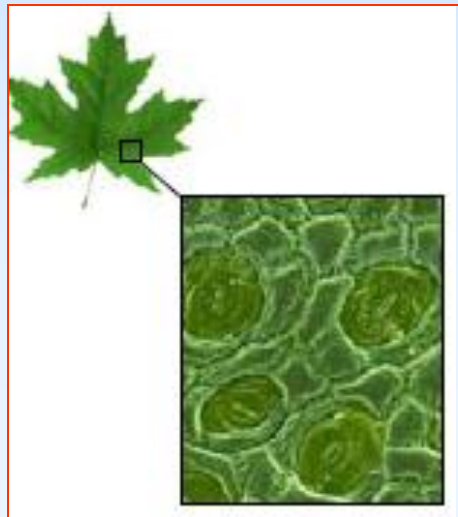


## ABA controlla lo stress idrico nelle piante

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  $H_2O$  per evaporazione dalle foglie è controllata attraverso apertura e chiusura degli stomi.

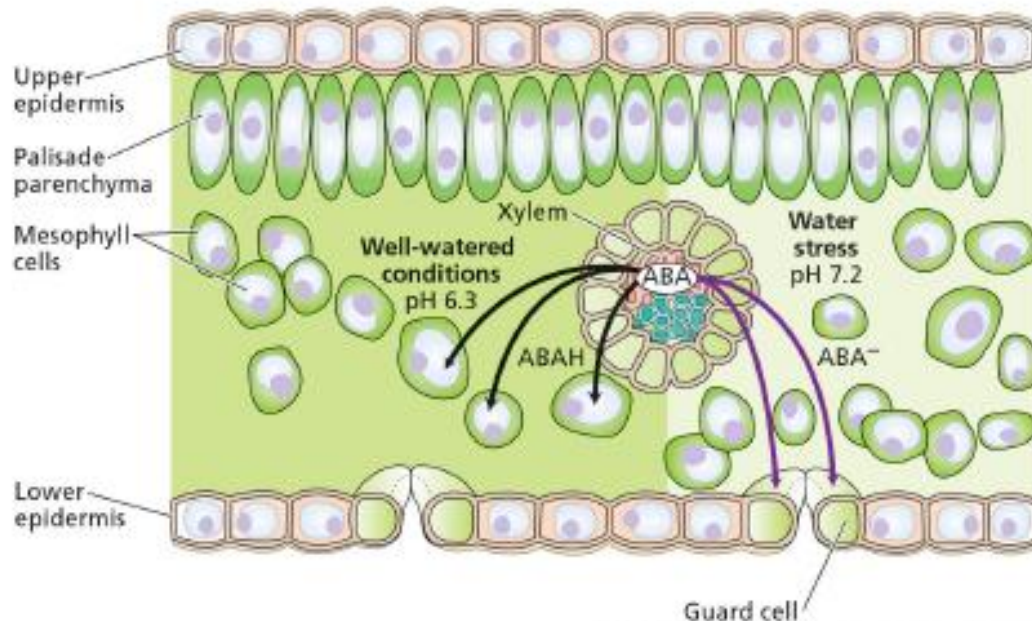
In condizioni di stress, l'ABA si accumula, gli stomi si chiudono.



# **l'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

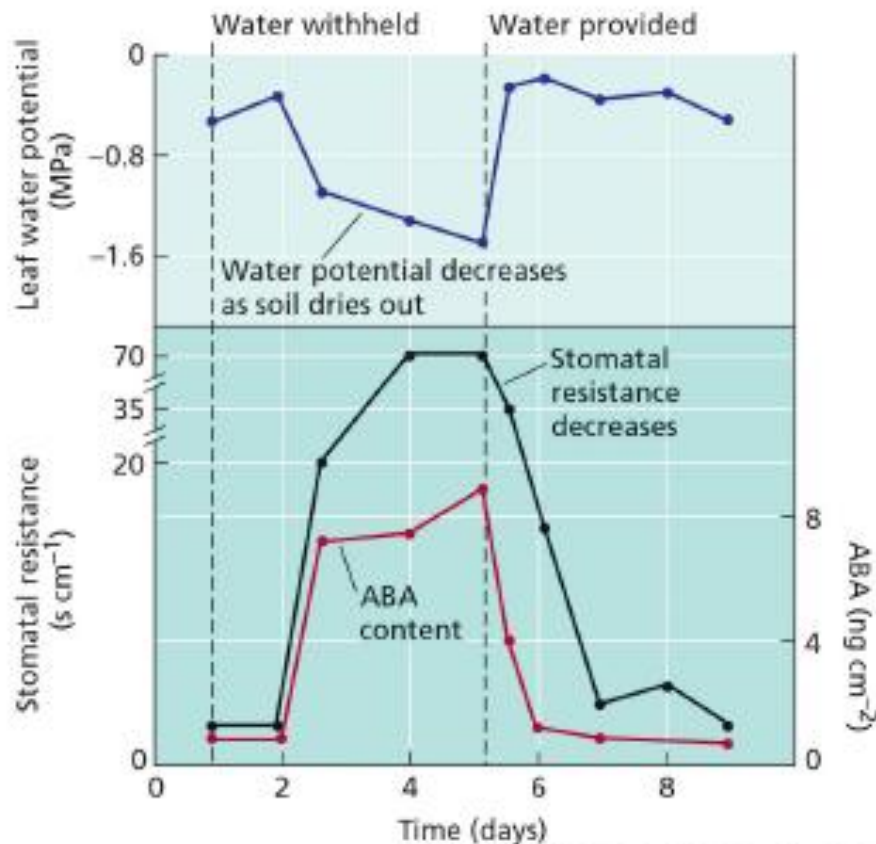


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 25-4 © 2002 Sinauer Associates, Inc.



pKa = 4.7

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)

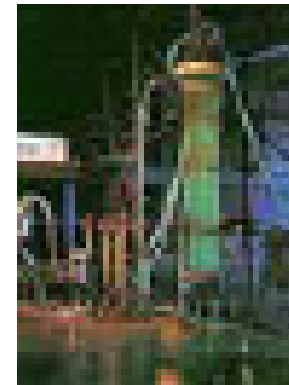
***Ruolo primario è la divisione cellulare***

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

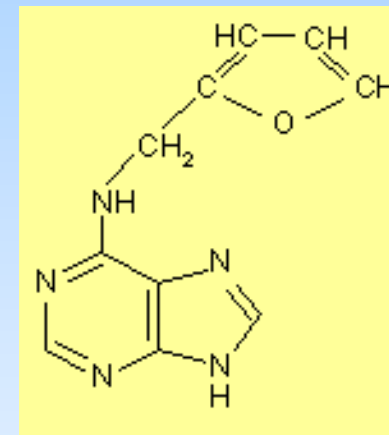
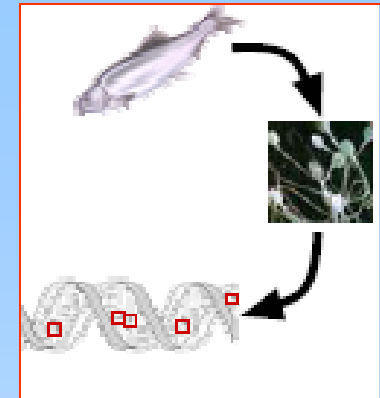


La prima Citochinina fu isolata dallo sperma di aringa nel 1955 da Miller :

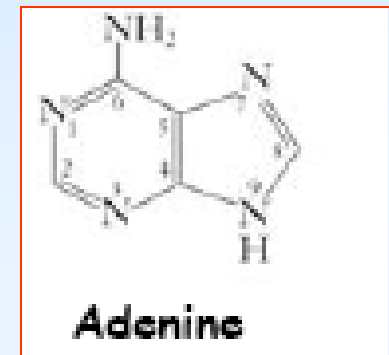
Un composto attivo ottenuto per parziale degradazione del DNA mediante calore.

fu definita **Kinetina** data la sua capacità di promuovere la citochinesi= divisione cellulare

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



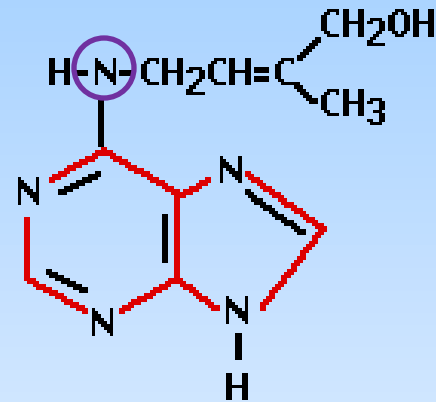
Kinetina





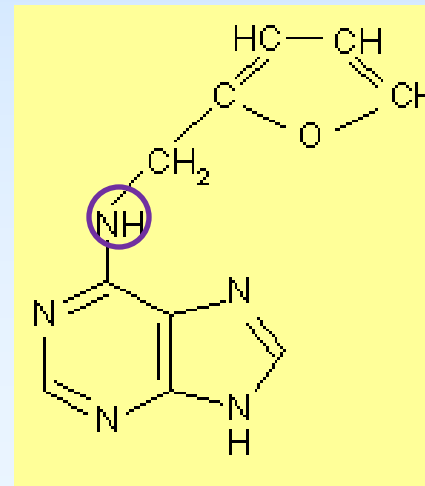
La prima Citochinina naturale fu isolata dal mais nel 1961 da Miller. In seguito (1973) venne chiamata **Zeatina**

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 citochininica 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**

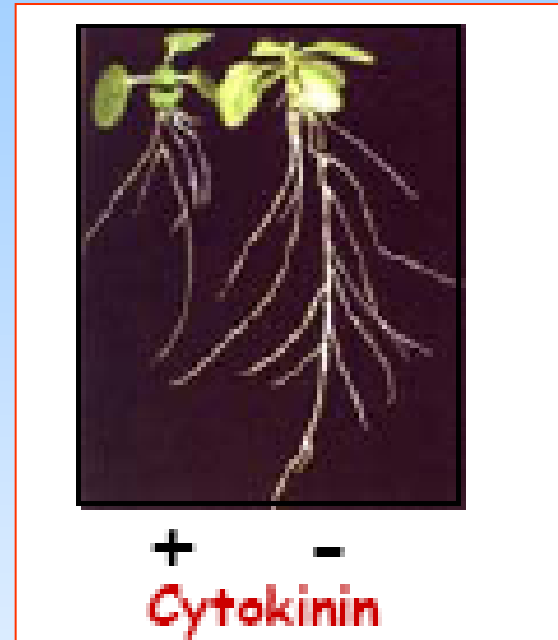


# Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita  
del germoglio

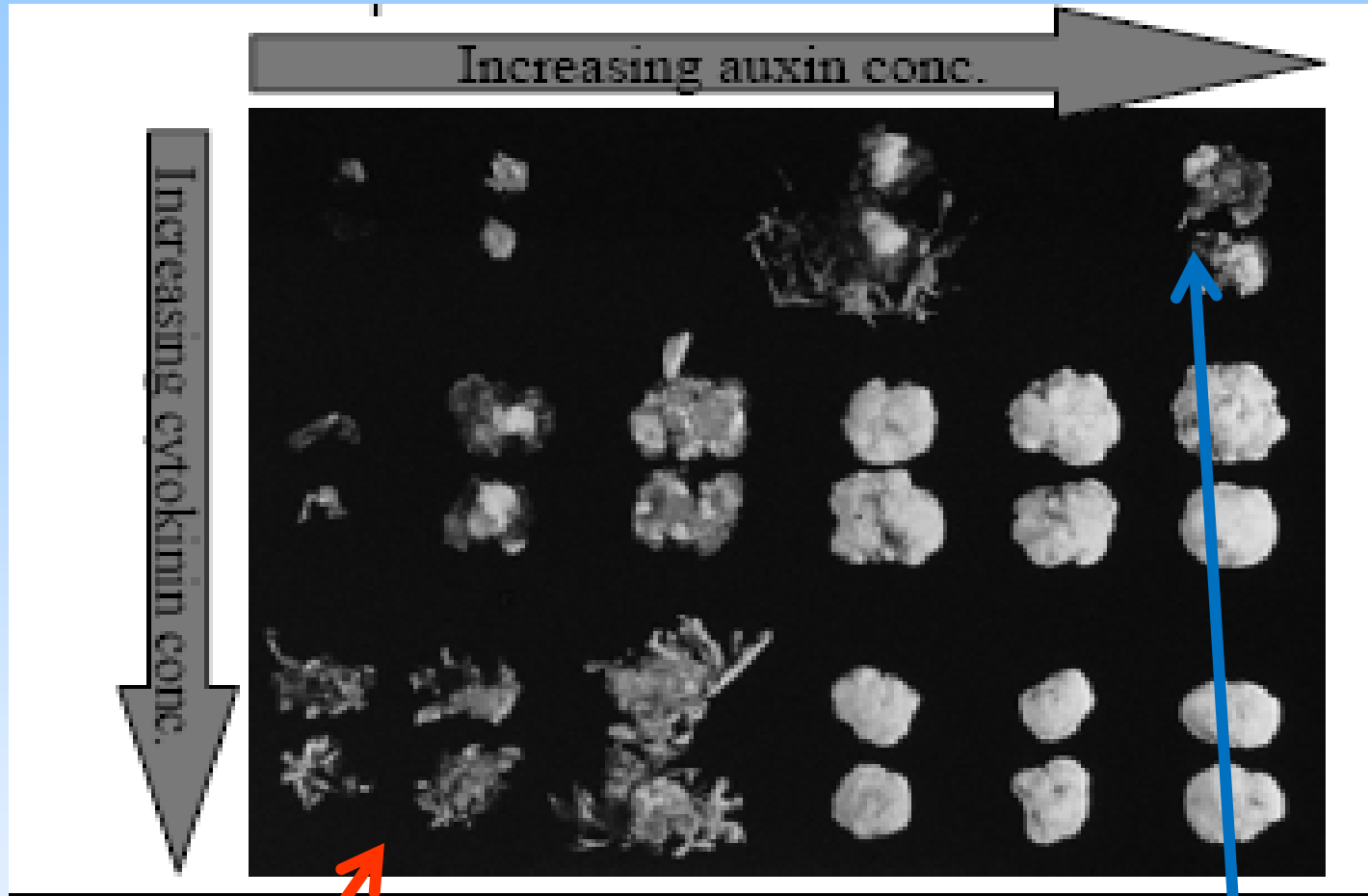


Inibisce la crescita  
radicale



L'attività biologica delle citochinine è complessa  
esse possono lavorare insieme alle auxine:  
utilizzazioni commerciali nelle tecniche in vitro

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



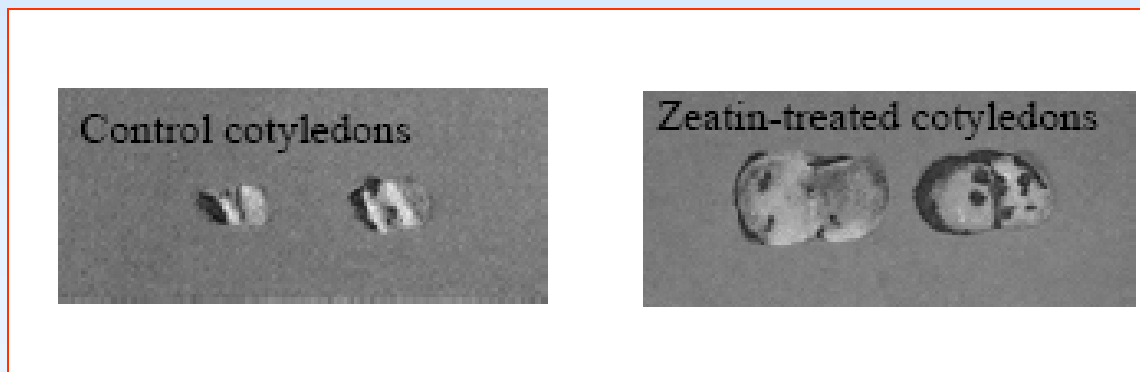
**Bassa auxina e alta citochinina: sviluppo germogli**

**Alta auxina e bassa citochinina: sviluppo radici**

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

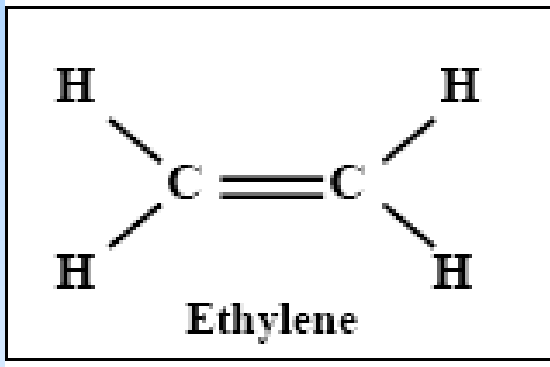
il controllo della senescenza fogliare:

L'aumento delle citochinine  
ritarda la senescenza



Promuove  
l'espansione dei  
cotiledoni  
( ravanello)

## Etilene: l'ormone dello stress e della maturazione



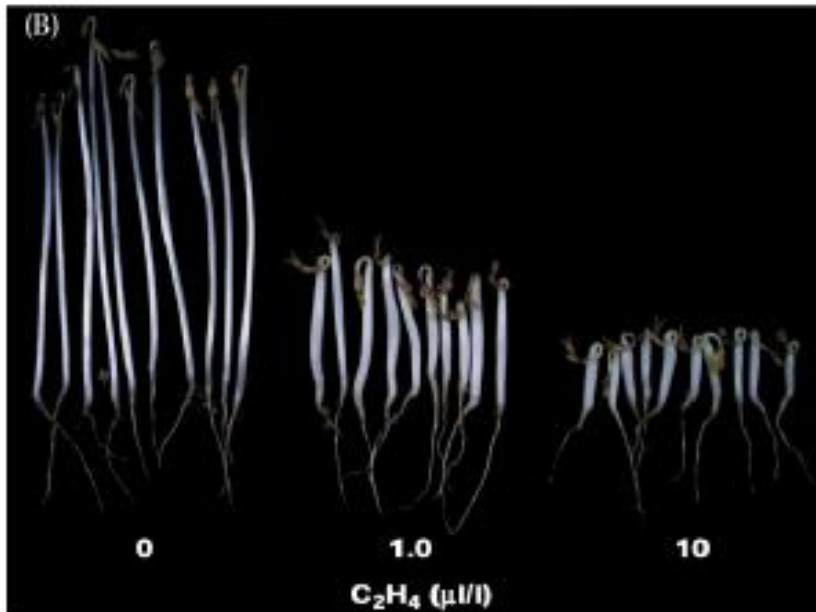
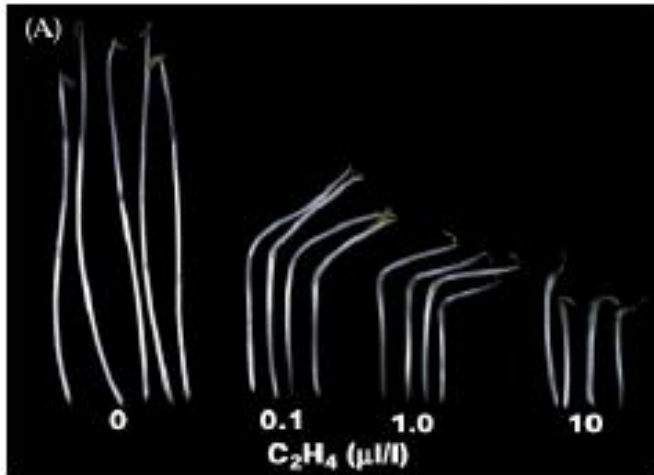
- E' l'olefina più semplice (PM 28) = composti idrocarburici insaturi, aventi un doppio legame in posizione  $\alpha$ , cioè tra il primo e il secondo atomo di carbonio della catena idrocarburica
- In condizioni fisiologiche è più leggera dell'aria.E' infiammabile ed è facilmente ossidabile e può andare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

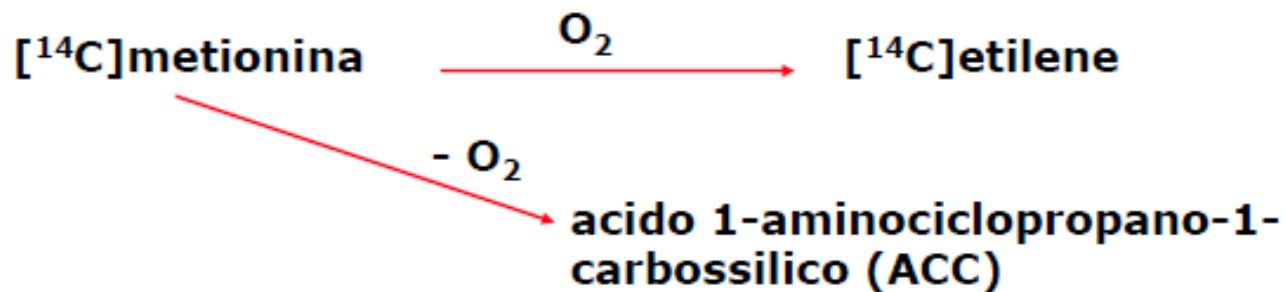
## SINTESI DELL'ETILENE

è prodotto da molti tessuti

principali siti di sintesi

meristemi

regioni nodali



In anaerobiosi è inibita la sintesi di etilene

## Effetti dell'etilene

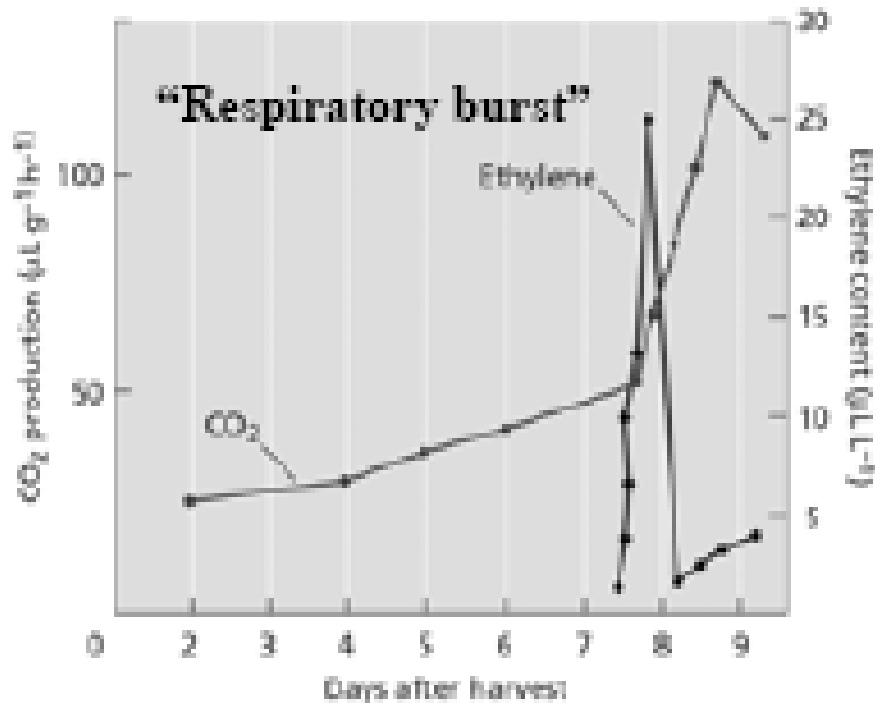


TABLE 22.1

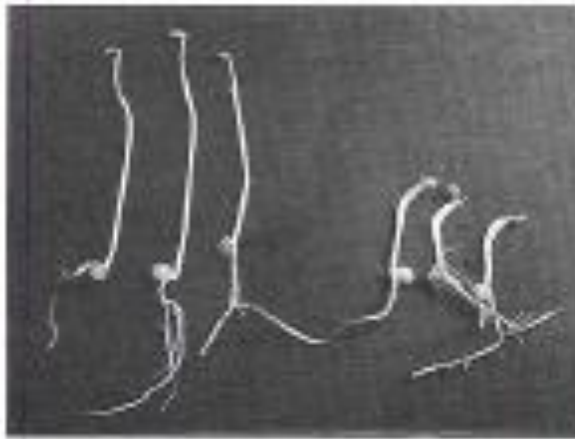
Climacteric and nonclimacteric fruits

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**

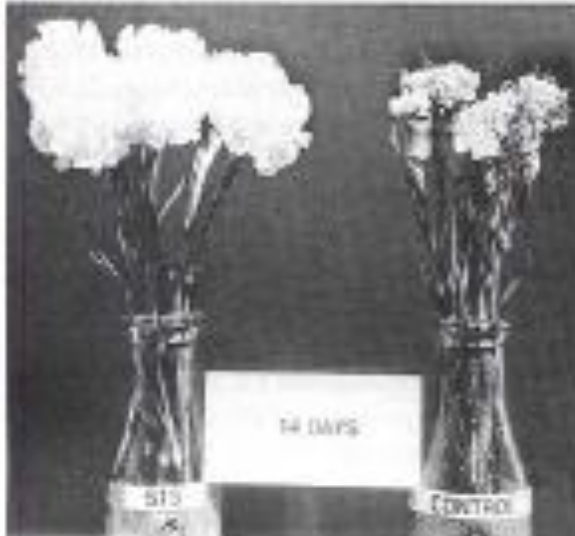
Man mano che il frutto matura:  
 aumento della concentrazione dell'etilene,  
 dell'ACC, dell'attività EFE = enzima che  
**forma l'etilene**

**Risposta  
tripla di  
pianticelle  
eziolate di  
pisello**



**Epinestia  
fogliare:**  
curvatura  
delle foglie  
verso il  
basso

**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

L'allagamento o condizioni anaerobiche intorno alle radici di pomodoro scatenano l'aumento della sintesi di etilene nel germoglio, portando alla risposta epinastica. l'ACC accumulato nelle radici anaerobiche viene trasportato verso i germogli dove viene convertito in etilene. La conversione di ACC in etilene richiede ossigeno.

### Epinastia



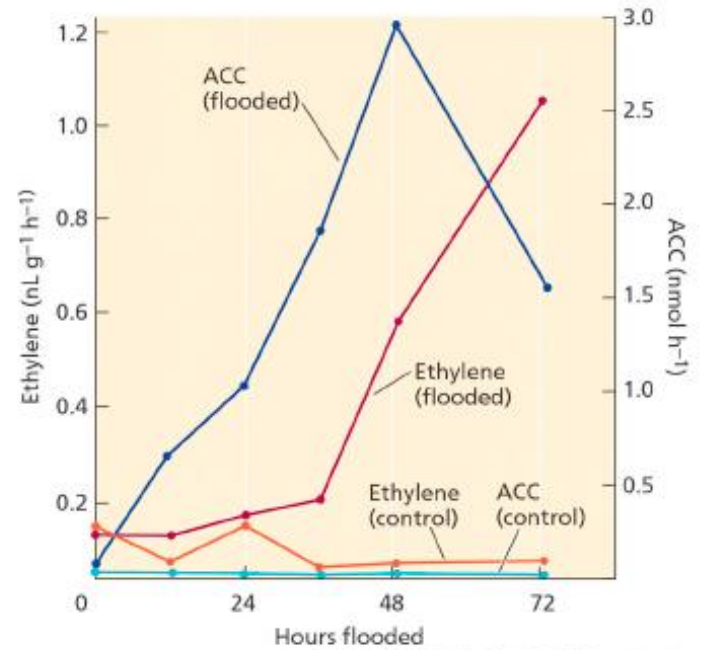
allagamento

epinastia

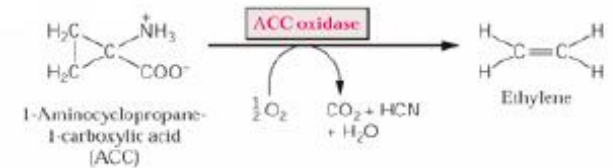
radice

segnale

foglia



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 29.6 © 2002 Sinauer Associates, Inc.



## Epinastia

curvatura delle foglie verso il basso avviene quando la parte superiore del picciolo cresce più velocemente di quella inferiore

## **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:**

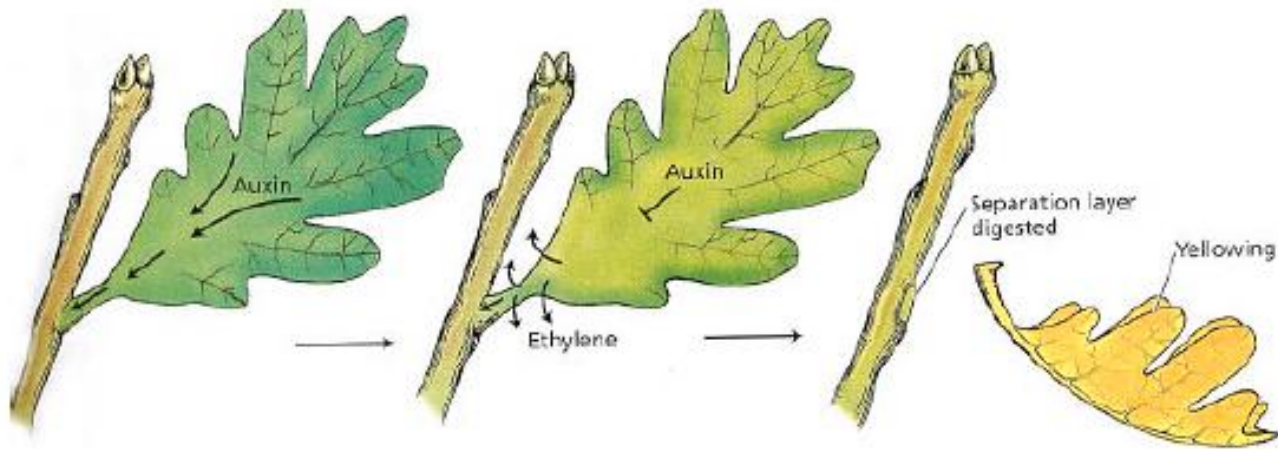
Senescenza di fiori e frutti  
Climaterio in alcuni frutti  
Fioritura in alcune piante  
Caratteri femminili in alcuni fiori  
dioci

## **Media:**

Risposte a stimoli fisici  
(ferite)  
Apertura fiorale

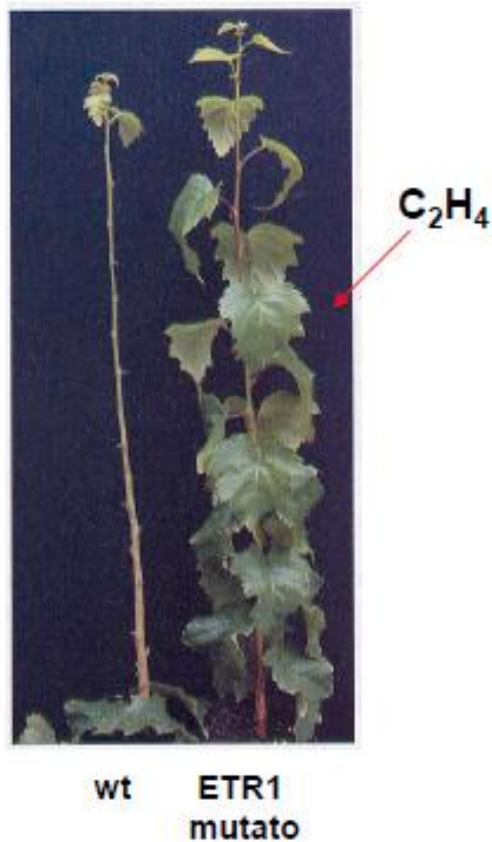
l'abscissione è regolata da etilene:auxina

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

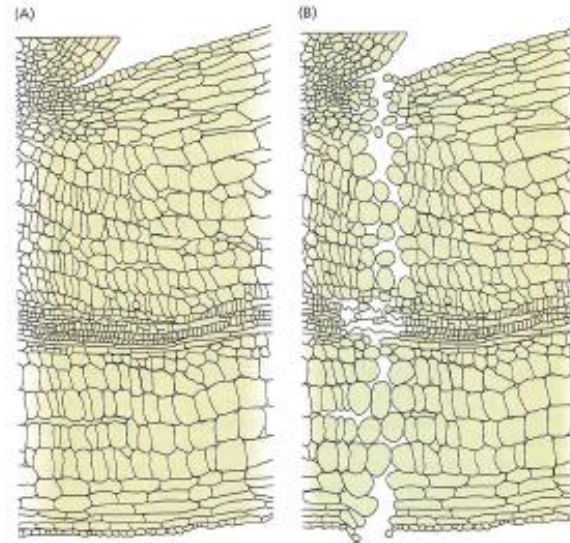


- La fase di abscissione è caratterizzata dall'induzione di geni che codificano enzimi idrolitici specifici di polisaccaridi e di proteine della parete cellulare. L'azione di questi enzimi porta all'indebolimento della parete cellulare, alla separazione fra le cellule e infine all'abscissione.
- Durante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

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



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*

## 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
- I livelli di etilene sono controllati per preservare i prodotti alimentari e ritardare la maturazione attraverso il controllo dell'atmosfera (basse O<sub>2</sub>, Alte CO<sub>2</sub>, basse temperature)