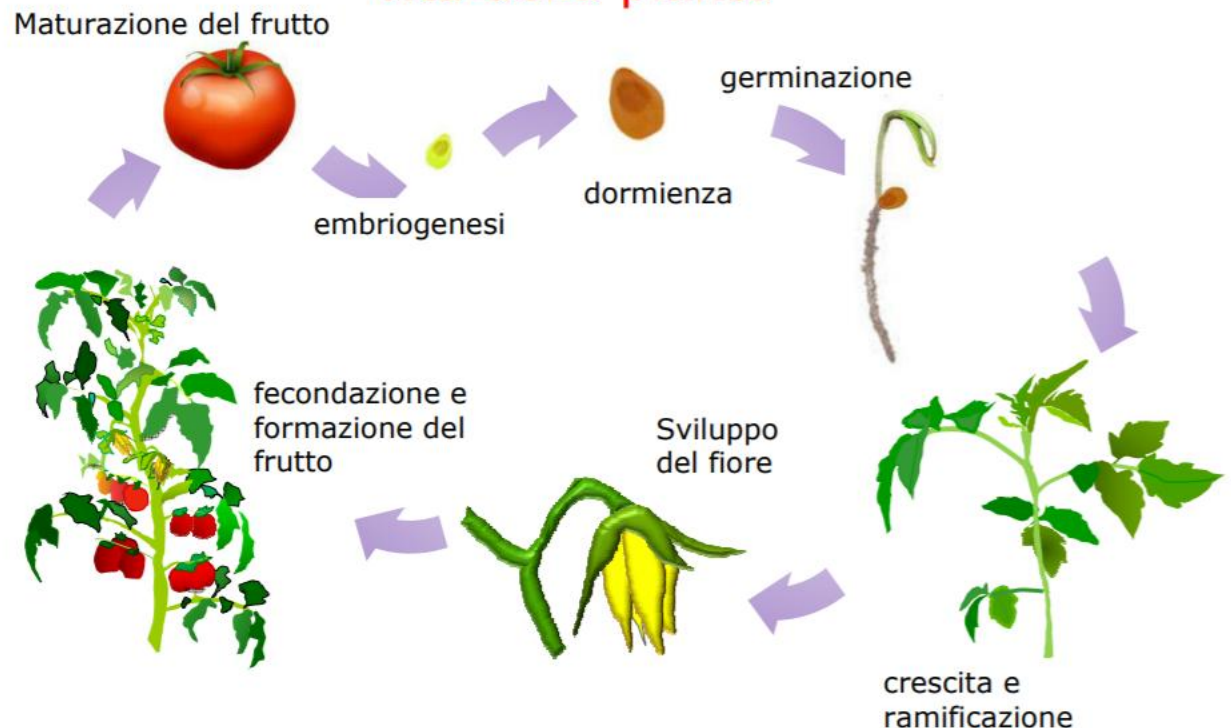


Perché tutte le piante necessitano di ormoni?

Gli ormoni permettono alle piante di:

- Regolare i processi di sviluppo
- Regolare e coordinare le diverse funzioni metaboliche
- Rispondere a fattori ambientali

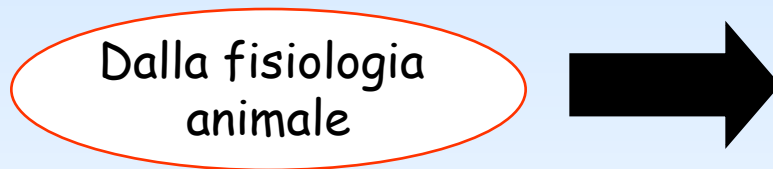
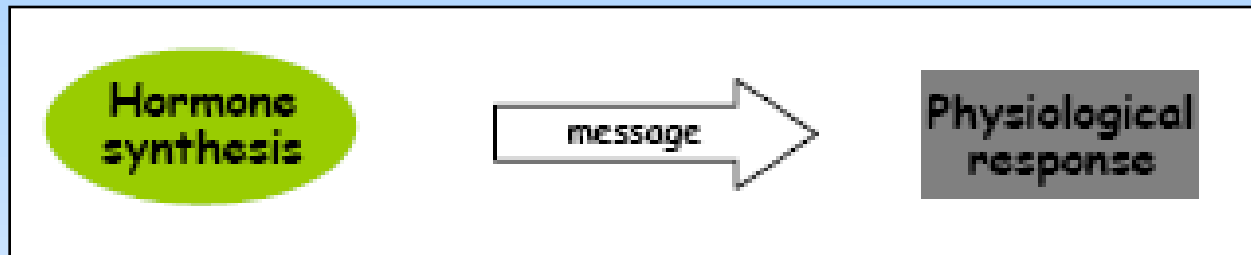
I fitormoni regolano tutti gli stadi della vita della pianta



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 (μM)

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

ORMONI DELLE PIANTE

- **il sito di sintesi non è sempre chiaramente localizzato**
- **la dipendenza dalla concentrazione si esplica su una scala molto più ampia**
- **ogni ormone regola numerosi processi (pleiotropia)**
- **numerosi processi fisiologici sono regolati da diversi ormoni**

TABLE 16.1 The influence of plant hormone groups on different categories of development. An x indicates a demonstrated effect of that hormone group on one or more aspects of that developmental category. The absence of an x does not mean that the hormone is ineffective, only that an effect has not been reported in the literature.

	Hormone Group				
	Auxin	Gibberellin	Cytokinin	Absciscic Acid	Ethylene
Dormancy		x	x	x	x
Juvenility	x	x			
Extension Growth	x	x	x	x	x
Root Development	x	x	x		x
Flowering	x	x	x	x	x
Fruit Development	x	x	x	x	x
Senescence	x	x	x		x

Modified from C. Leopold. Ethylene as a plant hormone. In: H. Kaldeway, Y. Varder (eds.) *Hormonal Regulation in Plant Growth and Development*. Weinheim: Verlag Chemie. 1972. Reprinted by permission.

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)

Hormone synthesis

message

Physiological response

Meccanismi omeostatici per la regolazione
dei livelli e la vita media di un
ormone nella cellula

1)

Produzione



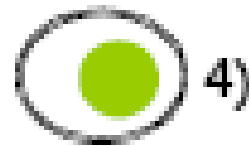
2)

Degradazione



3)

Coniugazione



4)

Compartimentazione



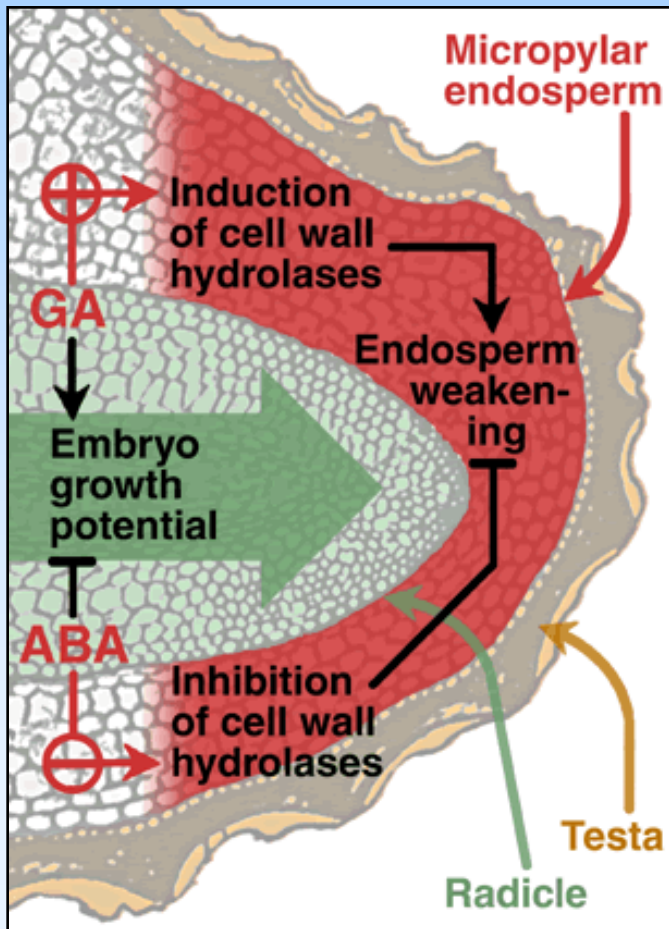
5)

Trasporto

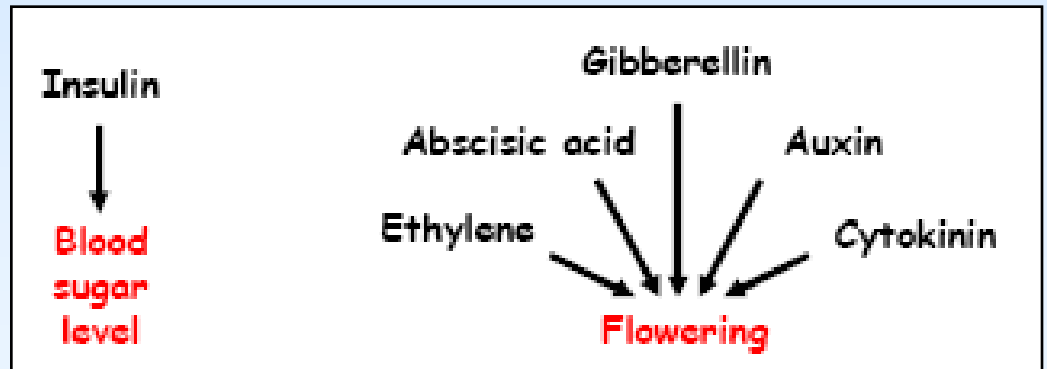
Effetti dei fitormoni

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

La cooperazione fra gli ormoni, può anche determinare effetti di tipo sinergico, additivo o antagonistico



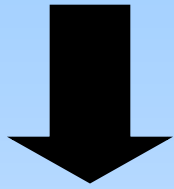
Auxina + citochinina + ABA



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

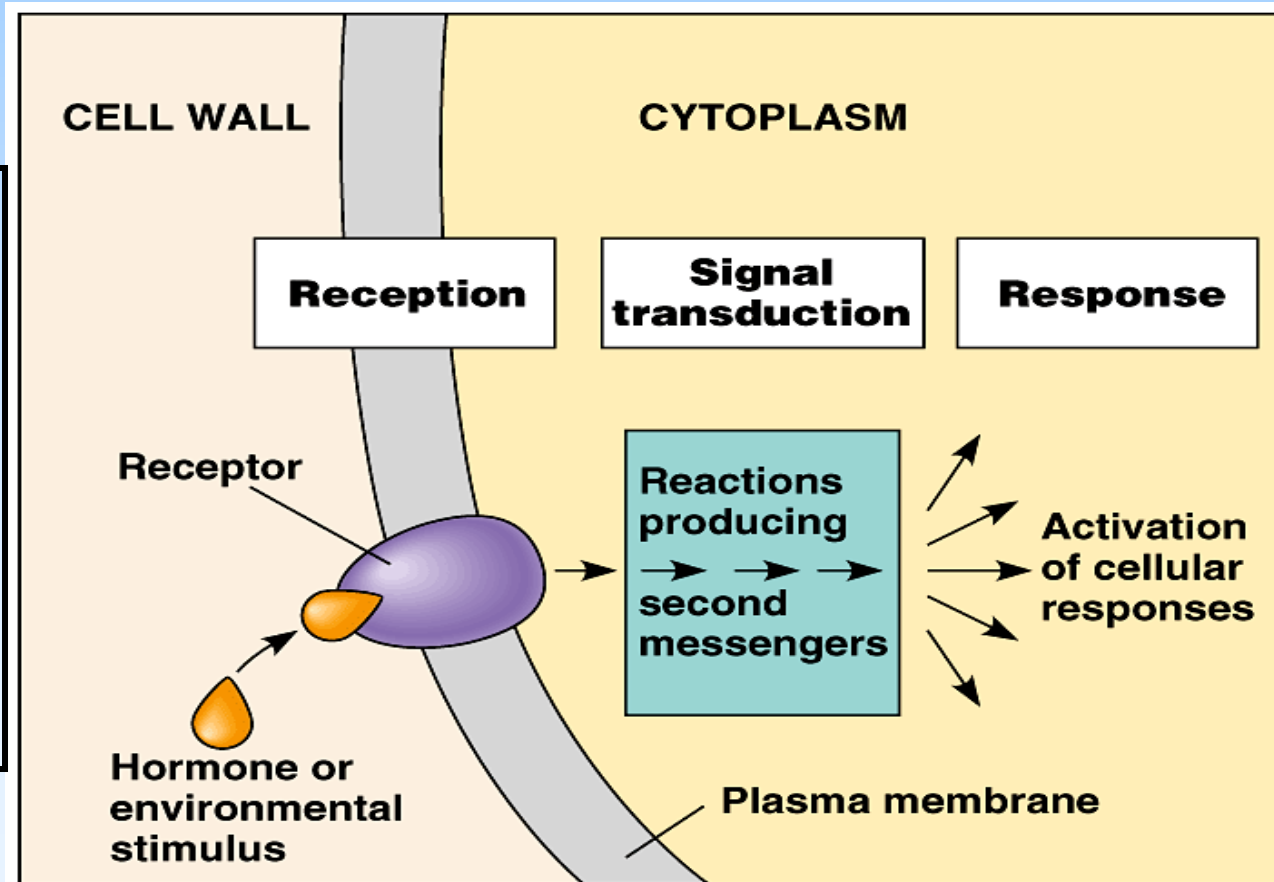
- Presenza - esiste una correlazione tra le sue concentrazioni e l'attivazione del processo;
- Excisione - rimuovendo l'organo identificato come sito di sintesi della sostanza il processo in esame non si realizza;
- Sostituzione e specificità - dopo rimozione dell'organo di sintesi, l'introduzione della molecola pura, 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

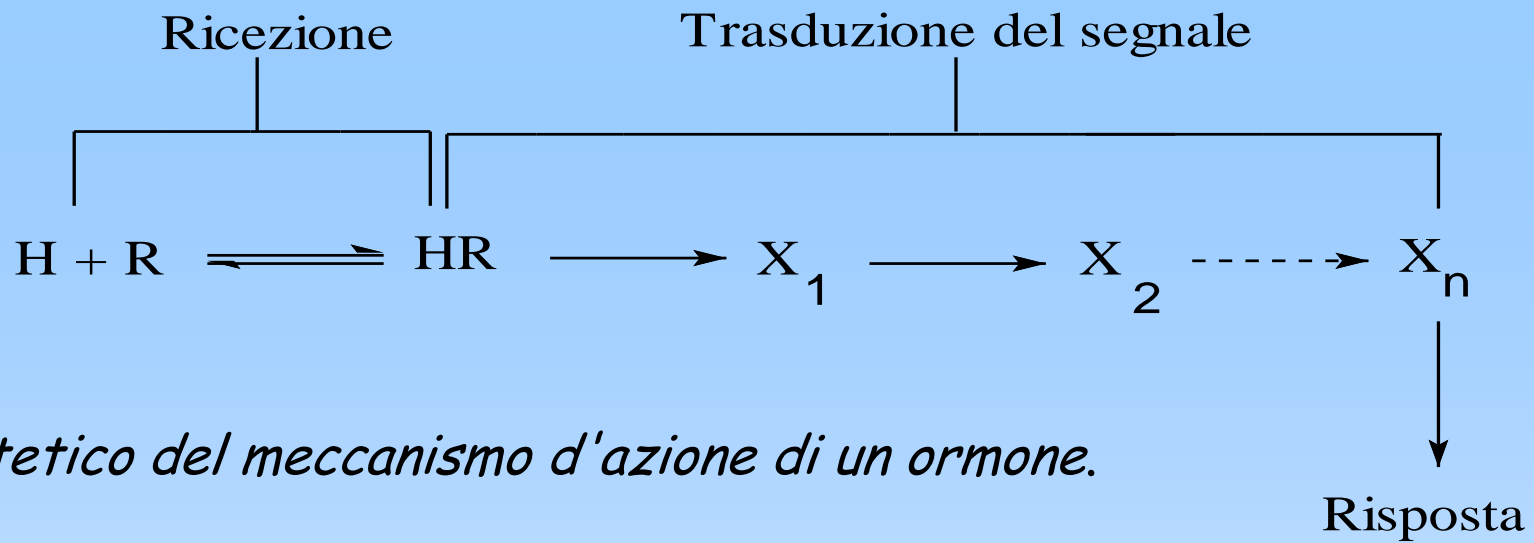
Per **meccanismo d'azione** di un ormone s'intende ***l'insieme dei processi molecolari*** attraverso i quali le cellule bersaglio percepiscono il segnale chimico costituito dall'ormone stesso e lo traducono in risposte specifiche



4 eventi

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





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

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 **capacità di risposta** = efficienza delle attività biochimiche che compongono il programma di trasduzione e amplificazione del segnale che conduce all'effetto finale

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 μM < Concentrazione ottimale < 1 μM

alte concentrazioni possono inibire l'accrescimento (effetto indiretto dovuto a etilene?).

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

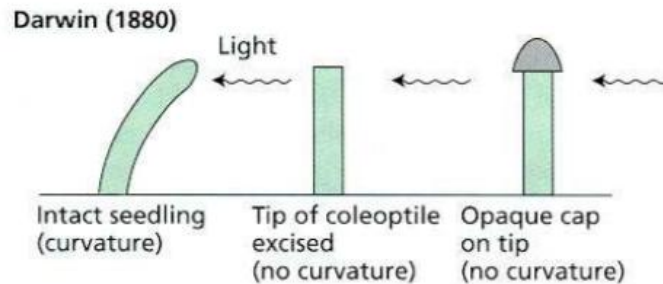
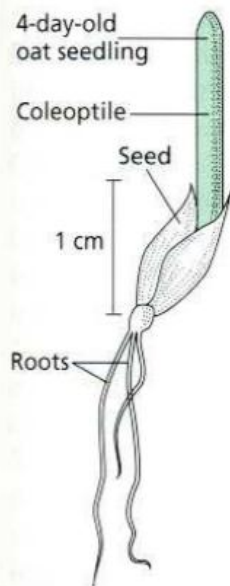
Auxina - Scoperta



'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

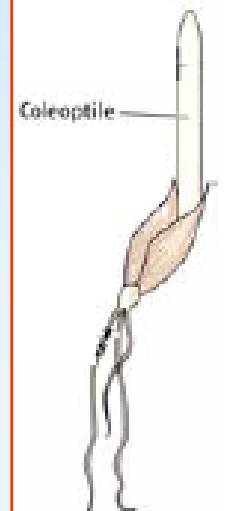
scoperta



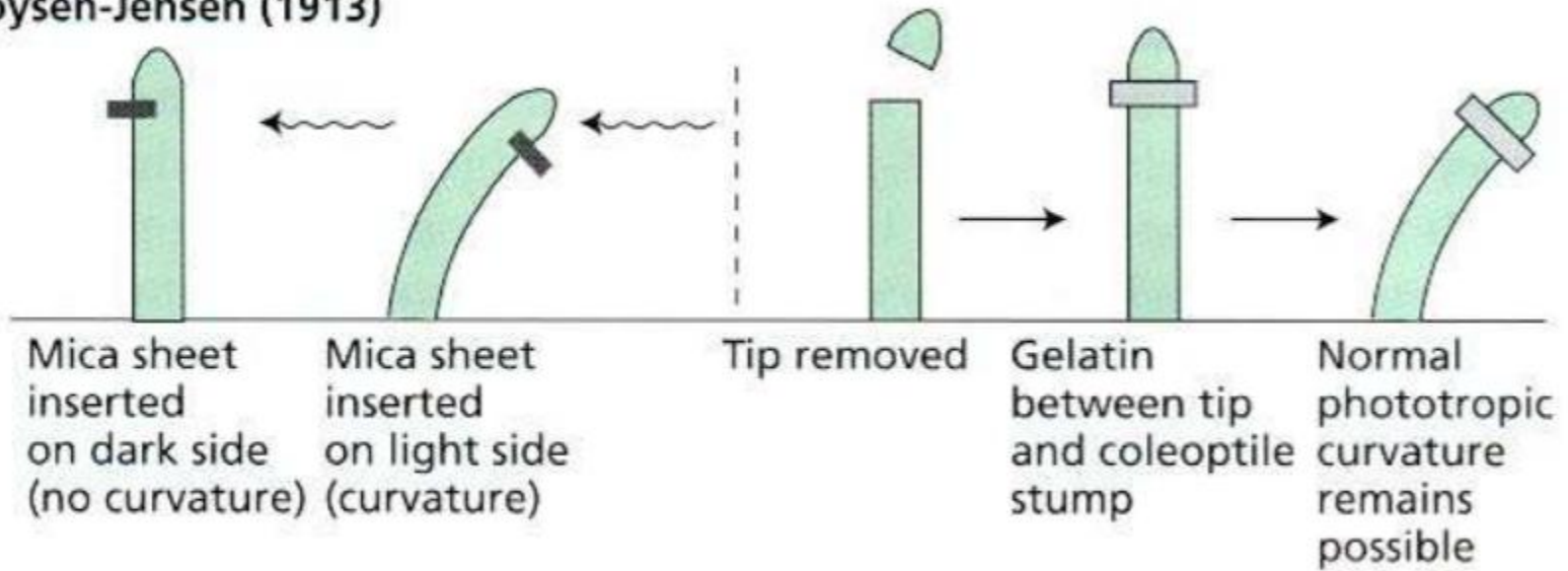
la zona di accrescimento è lontana dall'apice



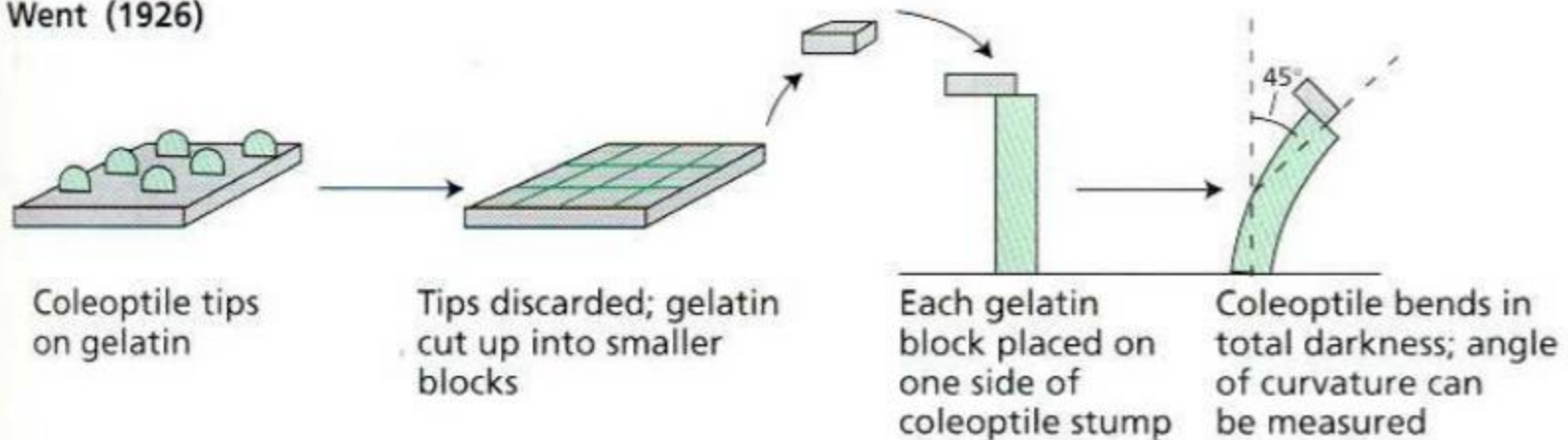
Segnale trasmissibile

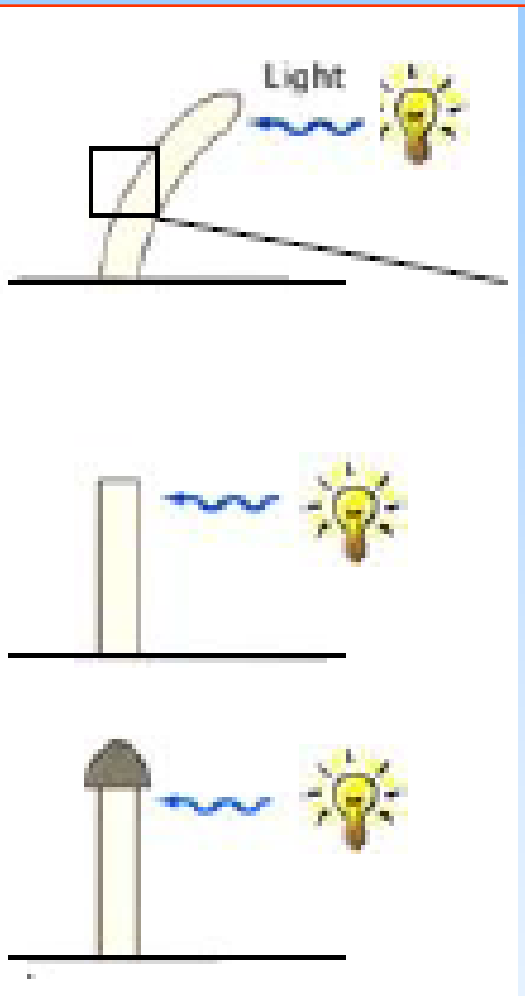


Boysen-Jensen (1913)



Went (1926)





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

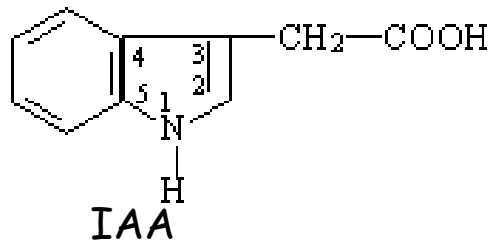
•Se l'apice dei coleottili è rimosso o coperto essi non curveranno più

•Qualche "fattore trasmissibile" è prodotto nell'apice

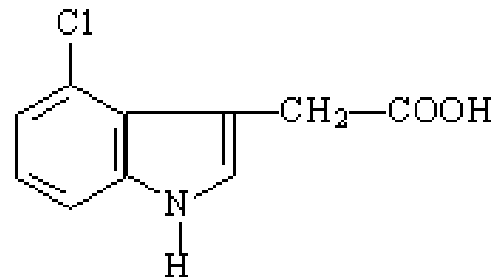
ACIDO INDOLACETICO (IAA) La prima auxina isolata nel 1946:

è riconosciuta come la più abbondante ed importante auxina

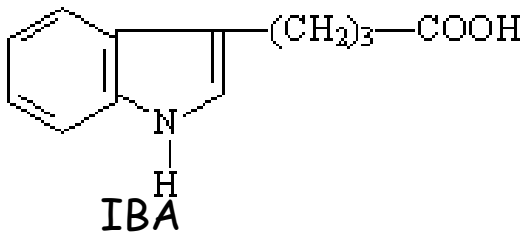
naturale



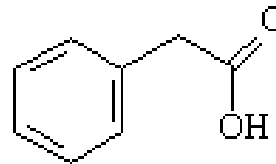
Acido indolacetico



Acido 4-cloroindolacetico



Acido indolbutirrico



Acido fenilacetico

La struttura

di base

consiste

catena

laterale acida

e di un

anello indolico,

aromatico

simile al

triptofano da

cui deriva

BIOSINTESI IAA

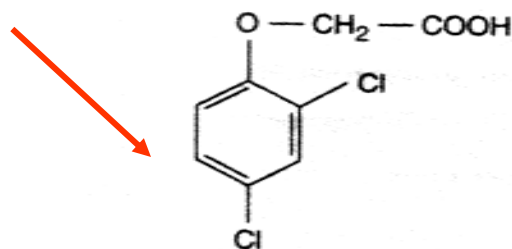
avviene nei tessuti in rapida divisione cellulare

- meristemi apicali germoglio
- foglie giovani
- frutti in via di sviluppo

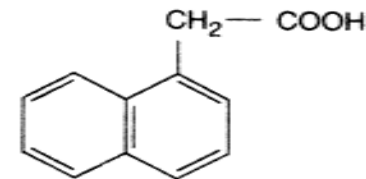
Nei tessuti vegetali le *forme coniugate dell'IAA* non hanno attività biologica. Rappresentano *forme di riserva o di trasporto* a lunga distanza, in quanto la coniugazione coinvolge il gr. carbossilico e garantisce stabilità chimica

Auxine sintetiche

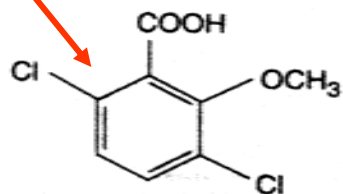
Le auxine sintetiche mancano dell'anello indolico tuttavia la presenza di una carica parzialmente positiva ed una carica negativa del carbossile ad una distanza di 0,5 nm, probabilmente le rende simili alle auxine naturali



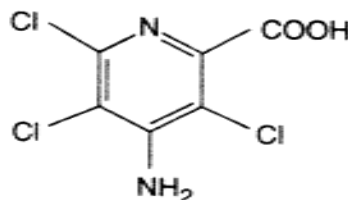
Acido 2,4-diclorofenossiacetico (2,4-D)



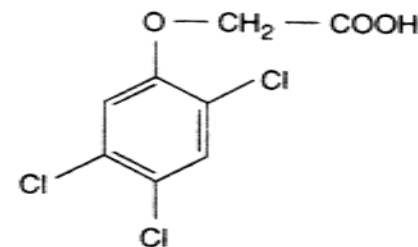
Acido α -naftalen acetico (α -NAA)



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



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



Acido 2,4,5-tricloofenossiacetico (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

Erbicidi



Vietnam 1964-1975



- Più vie di biosintesi dell'IAA sono presenti nella pianta
- Anche la degradazione enzimatica (ossidazione) dell'IAA può coinvolgere più di una via metabolica

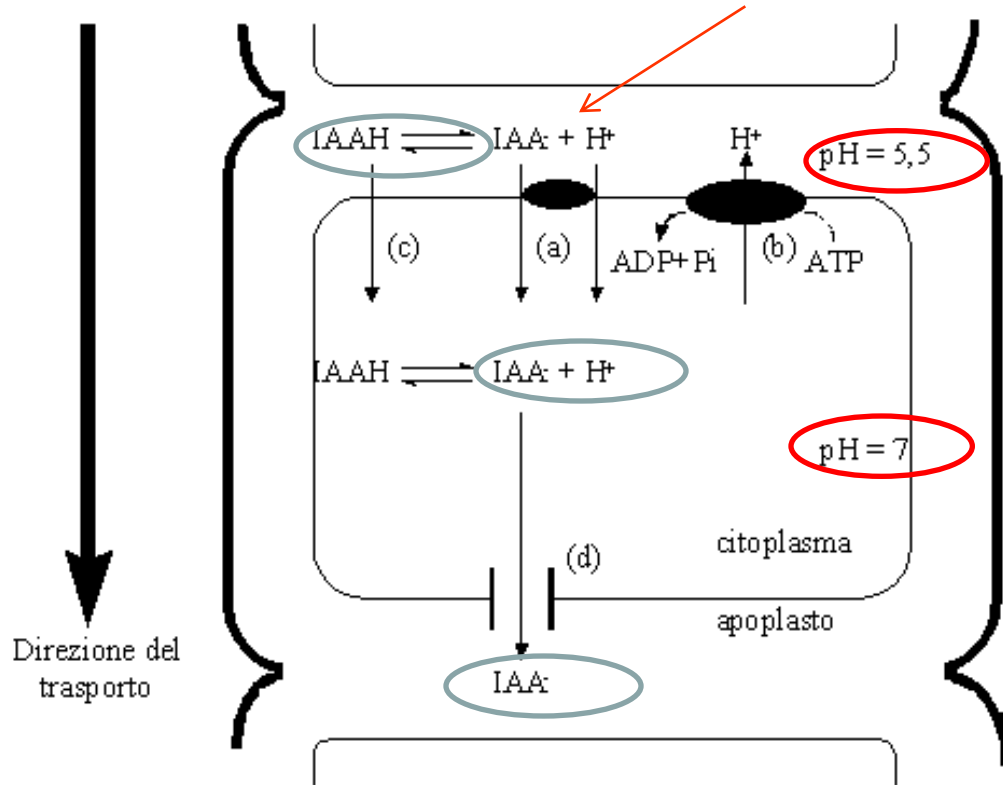


Auxine, citochinine e giberelline sono considerati **ormoni giovanili** per la produzione nelle parti giovani della pianta, etilene e acido abscissico **ormoni della maturità**.

Il trasporto dell'auxina è polare

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

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



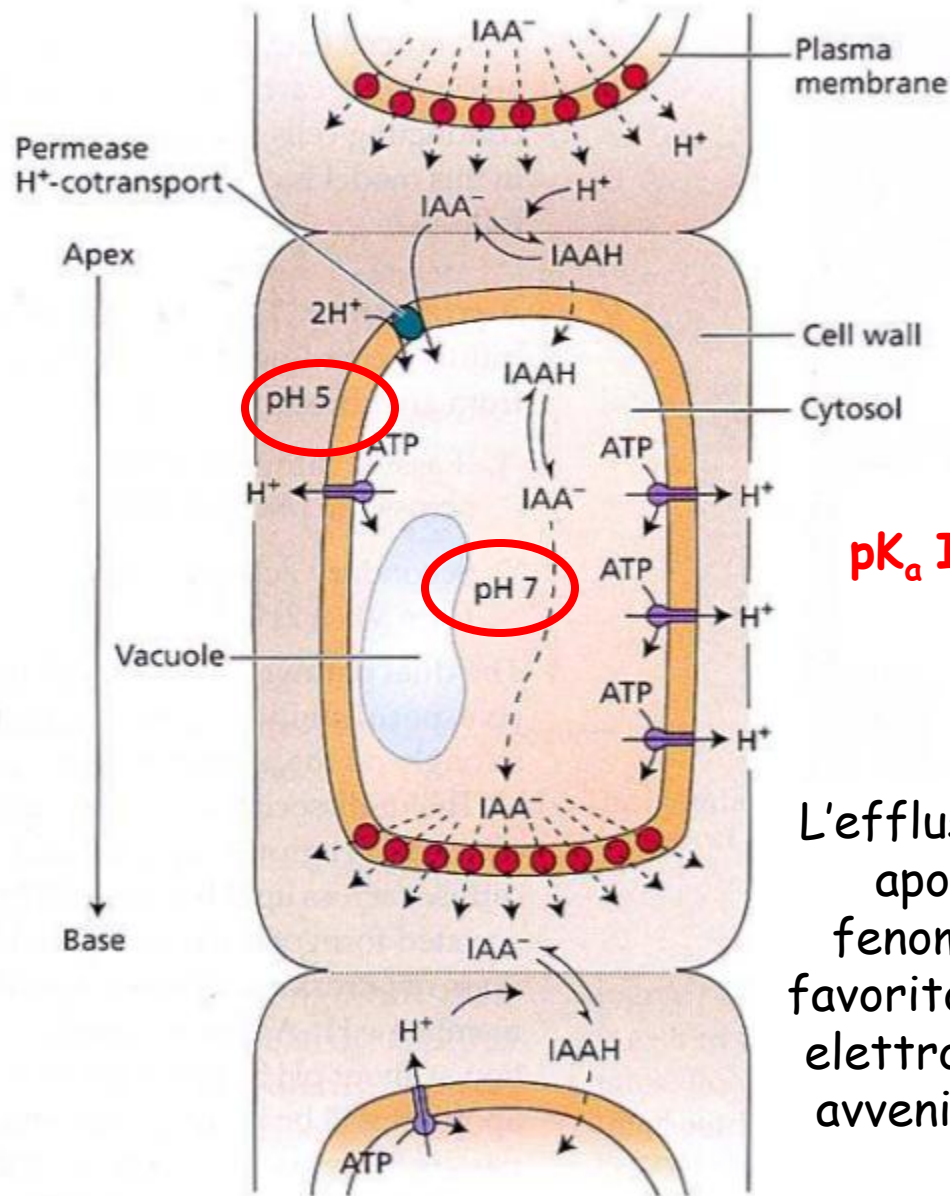
La polarità di tale movimento è determinata dalla distribuzione di specifici trasportatori proteici sul plasmalemma delle cellule coinvolte; il meccanismo di trasporto è conosciuto come

ipotesi chemiosmotica del trasporto polare dell'auxina

Modello chemiosmotico

Nell'apoplasto la piccola quantità dissociata (IAA^-) viene trasportata all'interno tramite simporto con i protoni

Al pH apoplastico (pH=4,5-5,5) si trova in forma prevalentemente indissociata (IAAH) ed attraversa liberamente la membrana secondo gradiente di concentrazione



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

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

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:

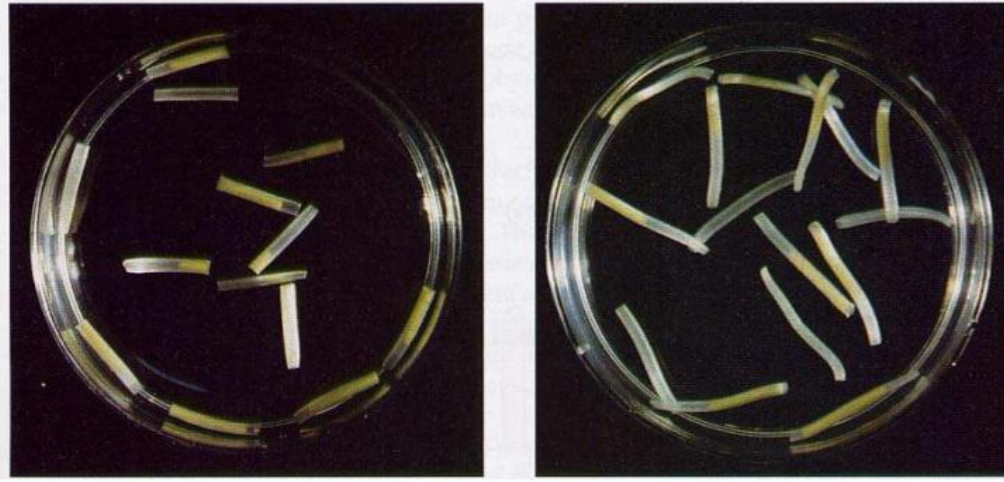
*Le auxine sono in grado di
mediare gli effetti della luce e
della gravità sull'accrescimento*



I tropismi :gravitropismi,
fototropismi.

crescita per distensione

Teoria dell'accrescimento acido



C

IAA

L'IAA aumenta

l'estrusione protonica

nell'apoplasto

stimolando l'attività o aumentando la quantità di H^+ -ATPasi del plasmalemma

È una crescita che **non**


comporta un aumento del numero delle cellule.


l'auxina aumenta l'estensibilità della parete → presenza dell'**espansina**, una proteina pH-dipendente che rende le pareti cellulari meno rigide. sciogliendo le interconnessioni tra le microfibrille di cellulosa presenti nella parete cellulare.

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

l' auxina attiva estrusione di protoni nella parete cellulare e la
diminuzione del pH 
attivazione enzimi idrolitici della parete

 Oltre l'acidificazione della parete cellulare l'auxina agisce sulla membrana plasmatica o all'interno della cellula e induce distensione tramite:

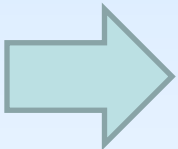
- assorbimento o produzione di soluti osmotici,
-  conduttività idraulica della membrana cellulare.

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 che 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.



in alcune specie possono essere prodotti
frutti senza semi (PARTENOCARPIA)

trattando con IAA fiori non impollinati

L'auxina è prodotta dall'ovulo fecondato e stimola la crescita del frutto.

Lo sviluppo partenocarpico può essere ottenuto spruzzando il fiore con auxina, che induce l'allegagione del frutto in assenza di fecondazione.



+ seeds



- seeds



- seeds
+ auxin

ALTRI EFFETTI SULLO SVILUPPO: DOMINANZA APICALE

Possibili teorie
effetto indiretto
dell'auxina:

- privazione di elementi nutritivi,
- presenza dell'ormone vegetale citochinina

(B) Gemma terminale rimossa



Gemma
terminale
rimossa

(C) Auxina aggiunta al fusto decapitato

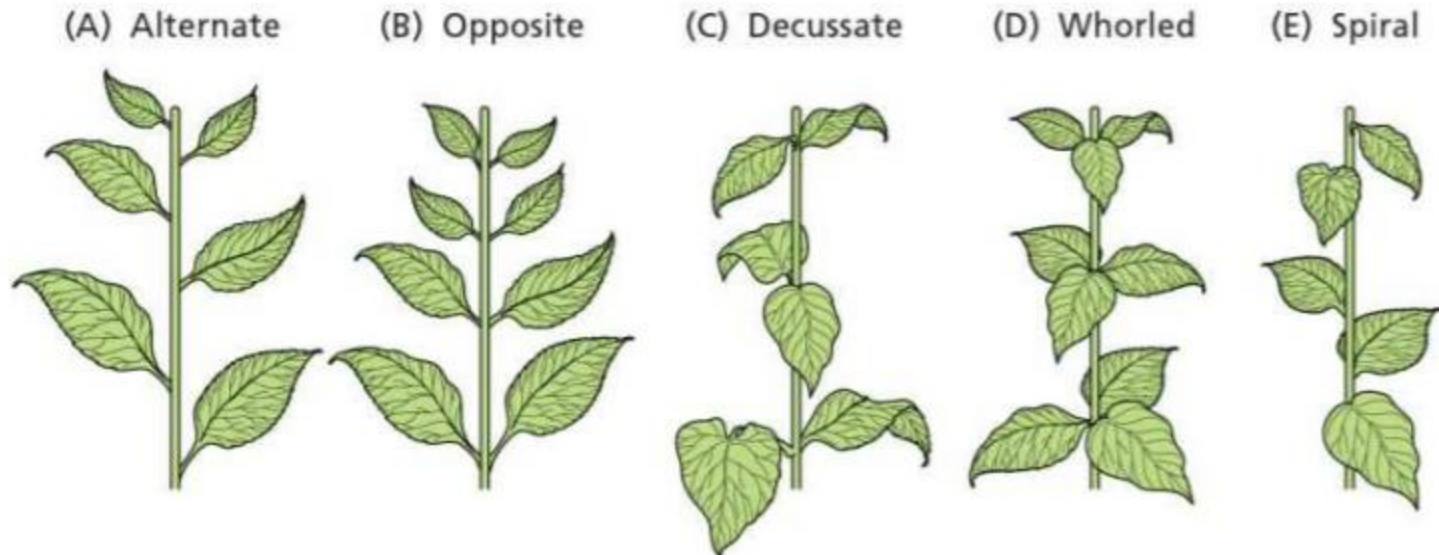


Aggiunta di Auxina su
Fusto decapitato

L'IAA inibisce la crescita delle gemme laterali

L'IAA DETERMINA LA FILLOTASSI

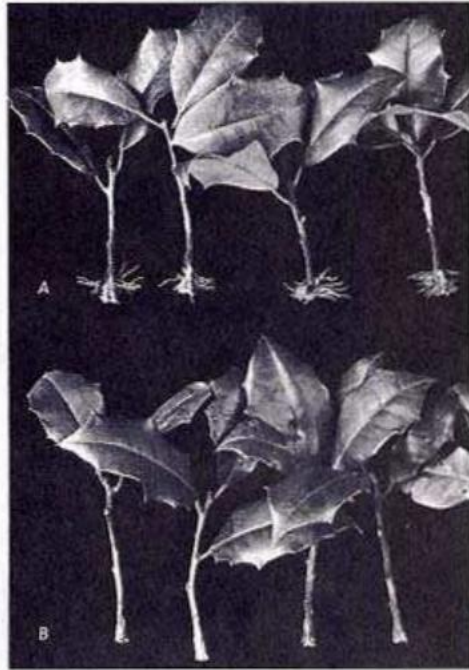
cioè il pattern di emergenza delle foglie dall'asse del fusto



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 16.16 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

Aumenti localizzati di IAA determinano la formazione dei primordi fogliari (trasporto IAA)

FORMAZIONE DI RADICI LATERALI E AVVENTIZIE



IAA

C

Orticoltura: propagazione per talee

Radicazione
Talea
micropropagazione



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

DIFFERENZIAMENTO VASCOLARE (rigenerazione in seguito a ferita)

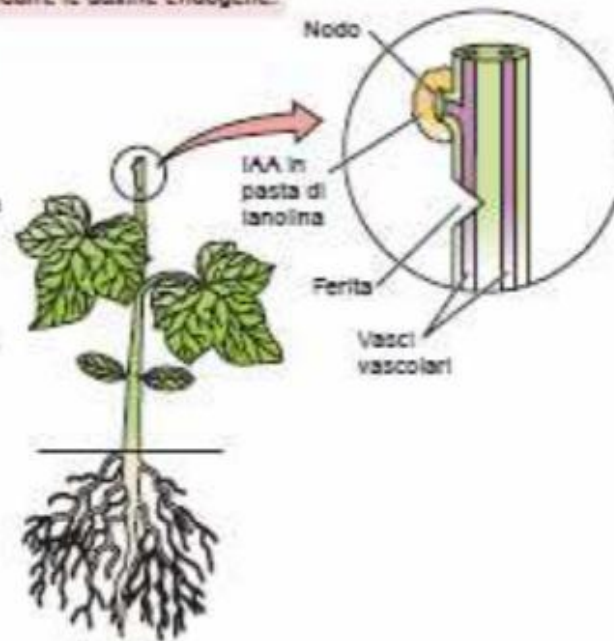
(A)



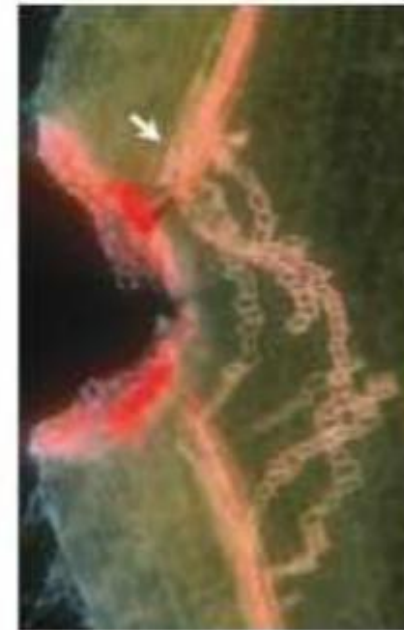
Pianta intatta di cetriolo

Il fusto è stato decapitato e le foglie e le gemme sopra il punto di lesione sono state rimosse per ridurre le auxine endogene.

Subito dopo la lesione si applica sul fusto sopra la lesione IAA in pasta di lanolina.



(B)



Il differenziamento di xilema avviene intorno alla ferita, seguendo la via di diffusione dell'auxina.

Riparazione di ferita:
differenziamento di nuovo tessuto vascolare

capacità di indurre allegagione e maturazione dei frutti.

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

- Il *rapporto fra numero di frutti che si sviluppano da fiori fecondati e numero di fiori totali presenti sulla pianta* è considerato 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

- 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 nel fungo (*G. fujikuroi*)
- 100 presenti solo nelle piante,
- 13 ubiquitarie



Gibberelline - Struttura

Sono state identificate nelle piante nel 1950 in Inghilterra

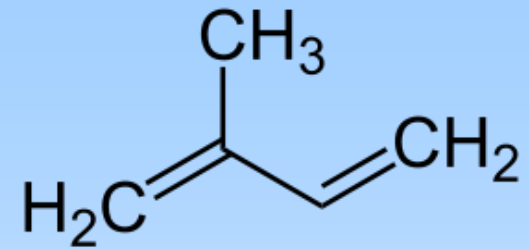
- **NOMENCLATURA:** GA_x , il numero a pedice indica l'ordine cronologico di identificazione
 - Identificate in base alla struttura chimica e non all'attività biologica
 - Classificazione in base al *numero degli atomi di carbonio*:
20 (GA-20)

GA_3 è stata la prima giberellina attiva

messa in commercio

• Sono **acidi diterpenoidi**,
(C₂₀), 4 unità isopreniche a
struttura tetraciclica,
diversamente sostituita e
derivano dall'acido mevalonico

ISOPRENE (C₅H₈)



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

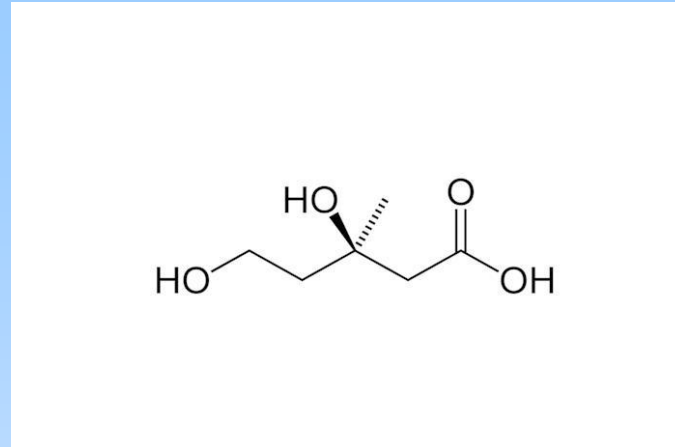
Quando i **terpeni sono modificati** con formazione di gruppi funzionali contenenti atomi diversi dal carbonio:

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

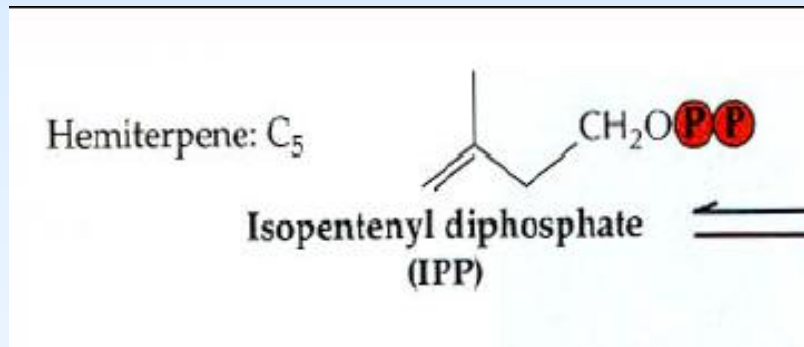
A volte confusione fra i 2 termini

BIOSINTESI

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

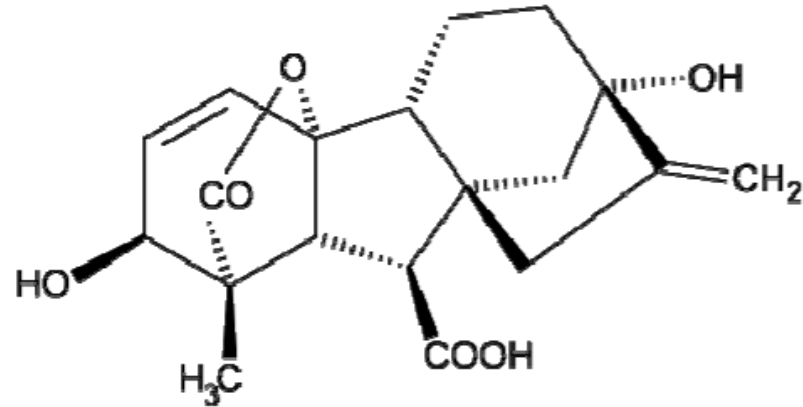
*In base al numero di unità isopreniche contenute (C_5H_8),
si ha la seguente classificazione:*

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

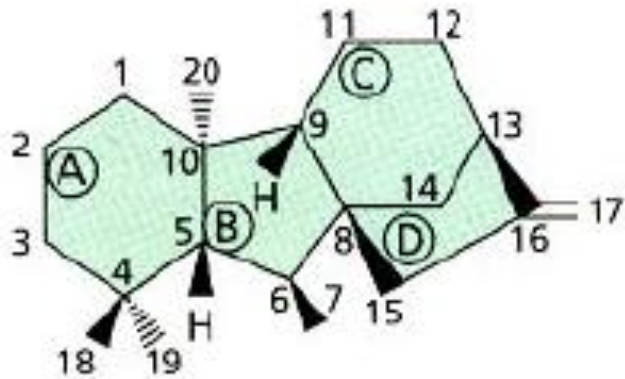
4 unità isopreniche

a struttura

tetraciclica



GA₃



scheletro *ent*-gibberellanico

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

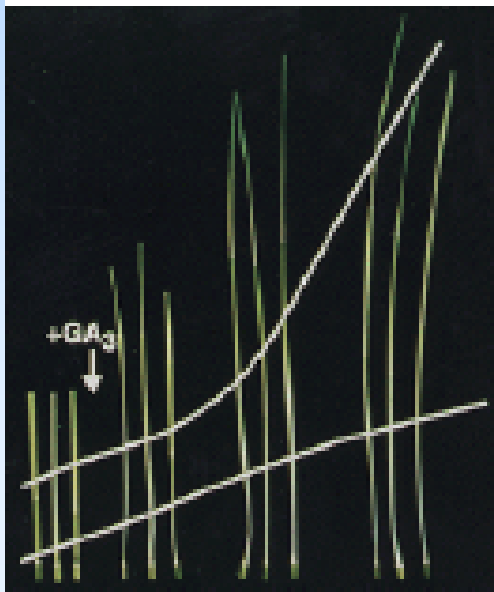
GA₄ e GA₇

GA₉

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 (α -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

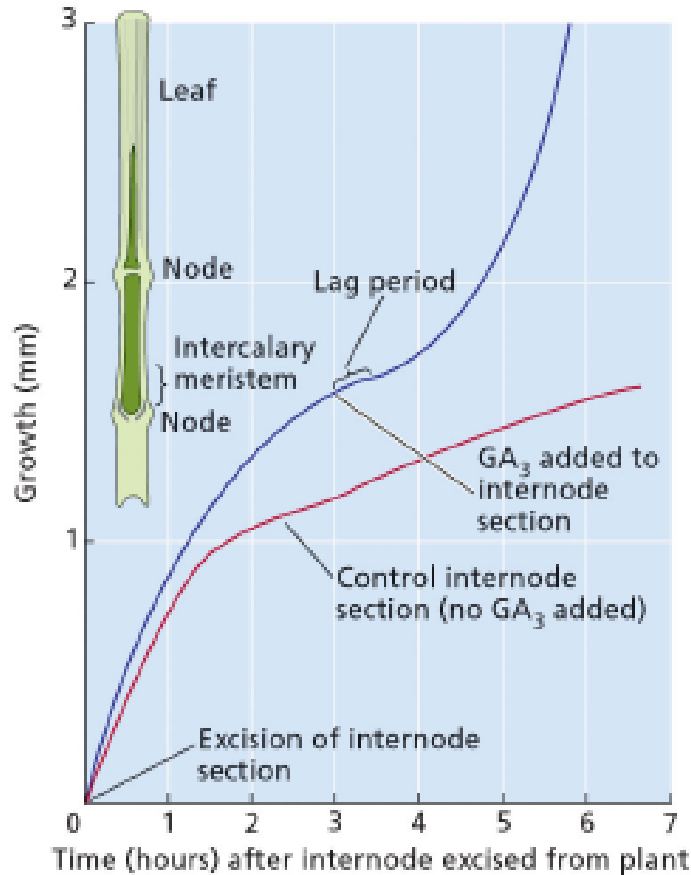
Richiesta *in certi momenti* per
indurre maggiori variazioni di
sviluppo



effetto GA1 su mais nano

PROMOZIONE CRESCITA DEL FUSTO

allungamento internodo superiore riso



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

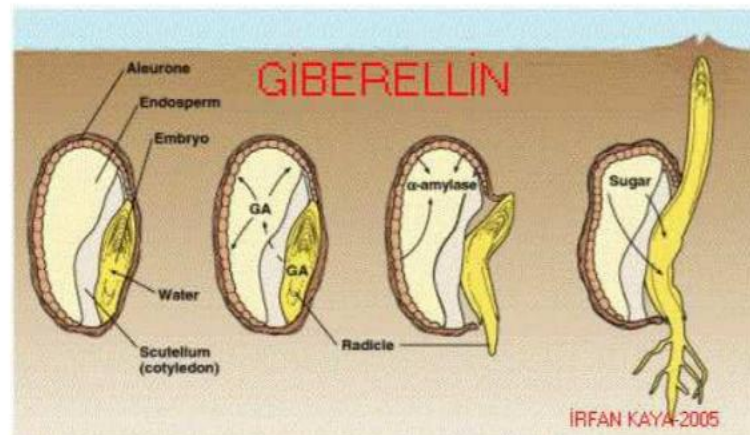
- aumento estensibilità parete cellulare
- no acidificazione apoplasto (auxina)
- Lag time da 40 min a 3 ore
- Effetto additivo con IAA

Le GA stimolano sia l'estensione che la divisione cellulare

Promuovono la germinazione dei semi: Interruzione della dormienza

In semi che richiedono luce o vernalizzazione per germinare, le GA possono indurre la germinazione in assenza di stimolo ambientale

Nei cereali le GA inducono la produzione di α -amilasi per la degradazione dell'amido dell'endosperma



- codificano inoltre enzimi che riducono inizialmente la resistenza meccanica dei tegumenti
- hanno un effetto diretto sulla crescita potenziale dell'embrione

- 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*.



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 (α -amilasi).

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 con bacche ben separate tra di loro (*grappoli spargoli*).

L'utilizzo di GAs è limitato alle colture di alcuni **alberi da frutto**, quali melo e pero, 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.

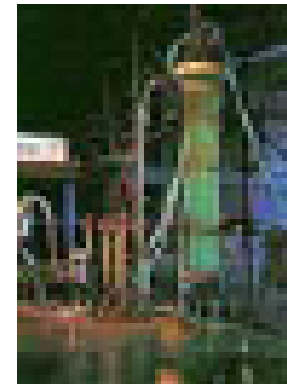
Citochinine - **Divisione cellulare**

Cytokinins
cell Kinesis (division)

Ruolo primario è la divisione cellulare

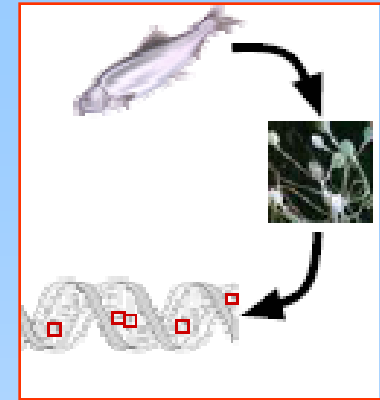
- Influenzano numerosi processi fisiologici
- Agiscono spesso insieme alle auxine
- ***Sintetizzate principalmente nelle radici e trasportate attraverso lo xilema***

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 :

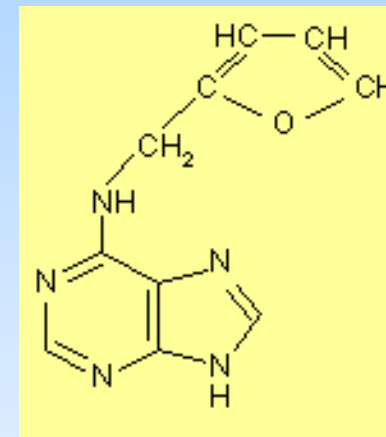
Un composto attivo ottenuto per parziale degradazione del DNA mediante calore



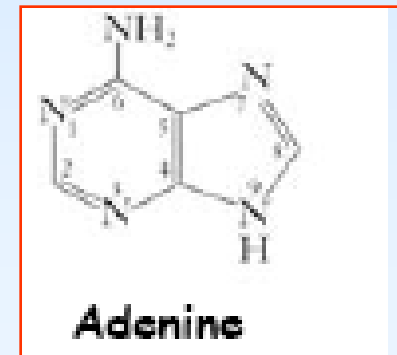
stimolava la proliferazione in coltura dei tessuti parenchimatici di tabacco

fu definita **Kinetina** data la sua capacità di promuovere la

citochinesi= divisione cellulare



Kinetina

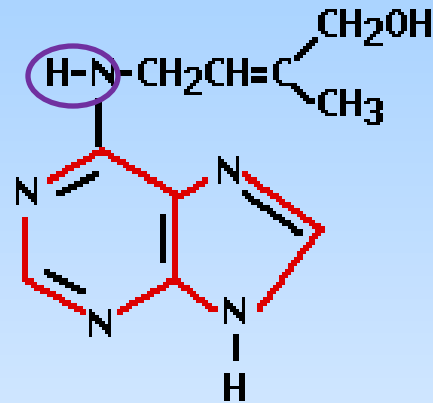




esiste nelle piante una sostanza simile alla sostanza simile alla Kinetina?

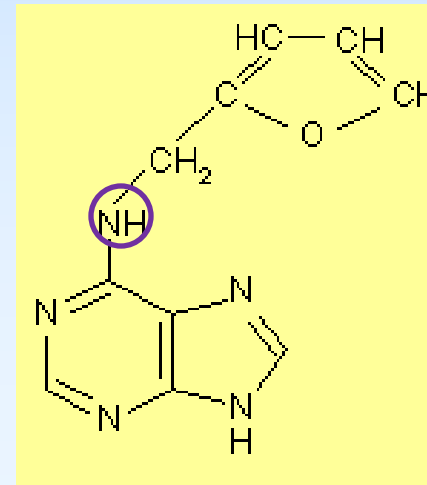
La prima Citochinina naturale fu isolata dal mais nel 1961 da Miller e nel 1973 venne chiamata **Zeatina**

Zeatina



Zeatina e kinetina sono strutturalmente simili e sono **derivati dell'adenina** 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

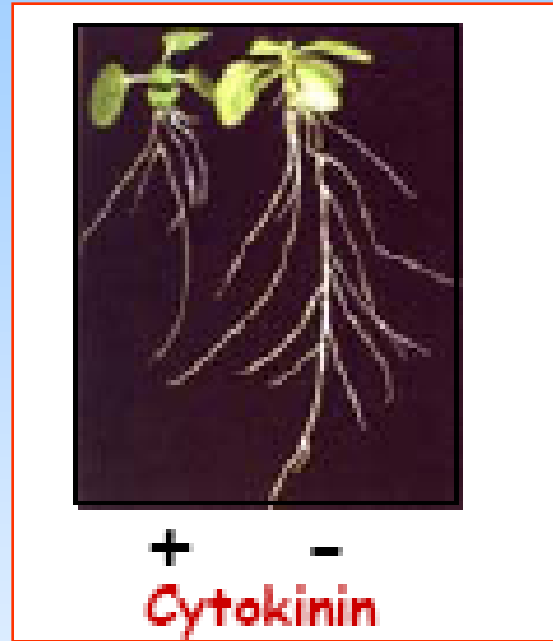
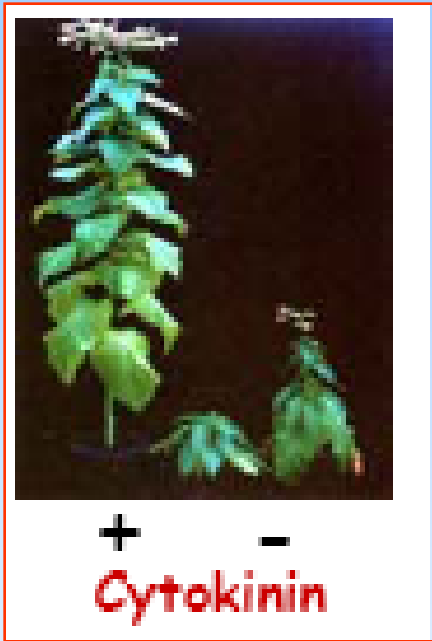
Mediano:

Uscita dalla dormienza delle gemme laterali

Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita
del germoglio

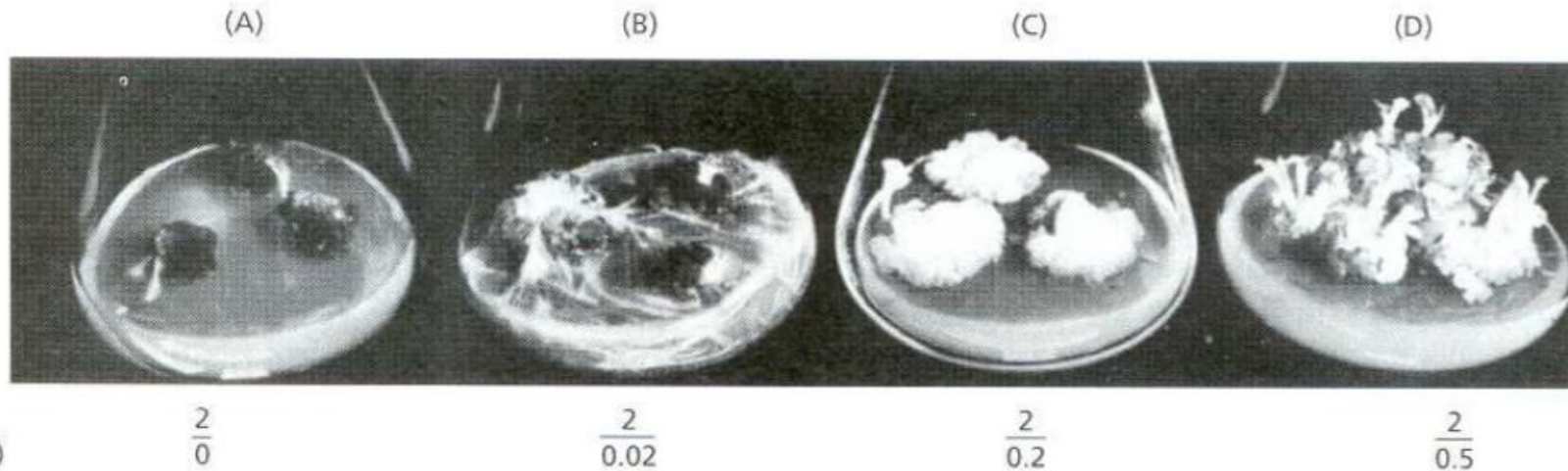
Inibisce la crescita
radicale



Le citochinine
inibiscono
la divisione
cellulare nella
radice e la
stimolano nel
germoglio

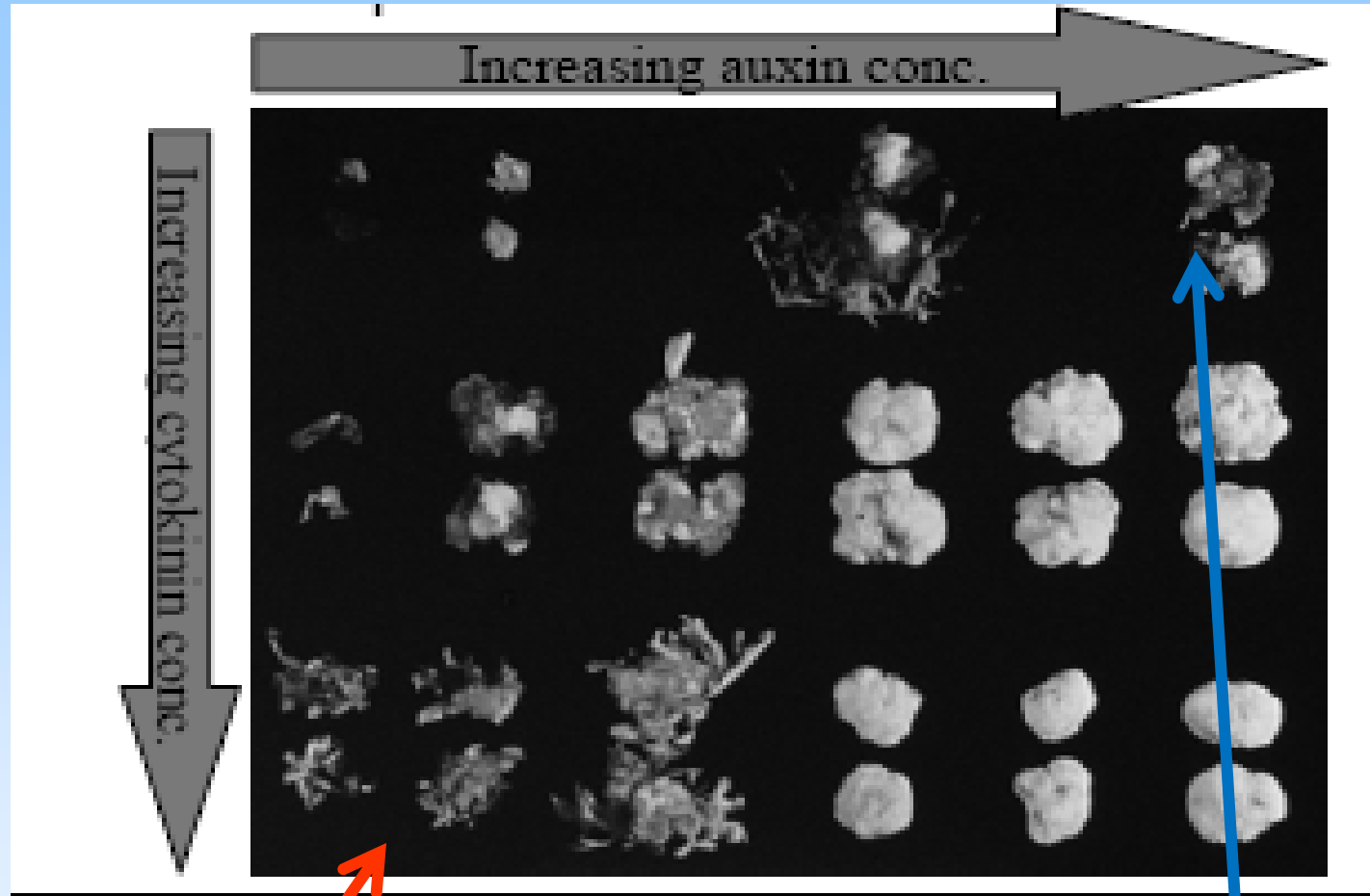
L'attività biologica delle citochinine è complessa
esse possono lavorare insieme alle auxine:
utilizzazioni commerciali nelle tecniche in vitro

il rapporto auxina: citochinina regola la morfogenesi in tessuti in coltura



- A) no divisione cellulare
- B) formazione radici
- C) sviluppo callo indifferenziato
- D) formazione germogli

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

le citochinine promuovono la mobilizzazione dei nutrienti

La concentrazione di citochinine è correlata allo stato nutrizionale della pianta

Rapporto **auxina/citochina** → Rapporto **crescita radici/germoglio**

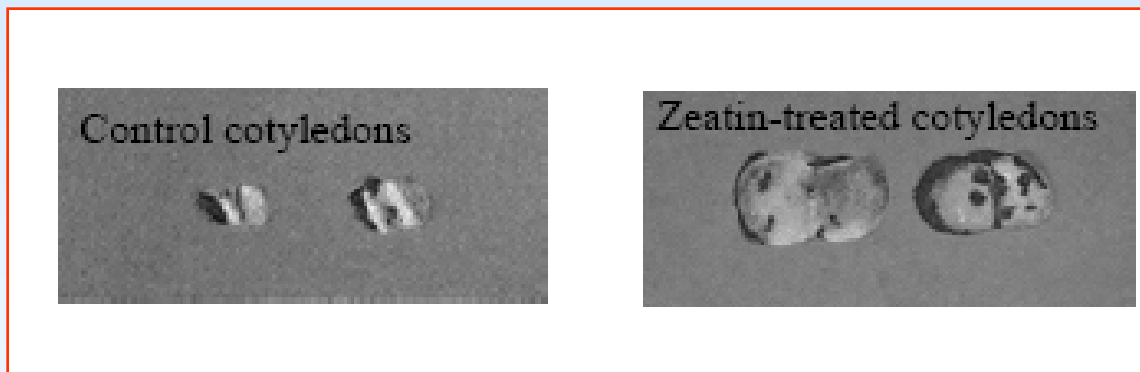
basse concentrazioni di nutrienti → basse concentrazioni di citochinine



Stimolo crescita delle radici rispetto al germoglio

il controllo della senescenza fogliare:

**L'aumento delle
citochine ritarda la senescenza**



Promuove
l'espansione dei
cotiledoni
(ravanello)

Analisi di piante con aumentati livelli di citochinine

piante che sovraesprimono il gene *IPT*



gli apici generano più foglie

+ clorofilla

apici avventizi dai piccioli

ritardata senescenza

ridotta dominanza apicale

ridotta capacità di produrre radici
avventizie da fusti recisi

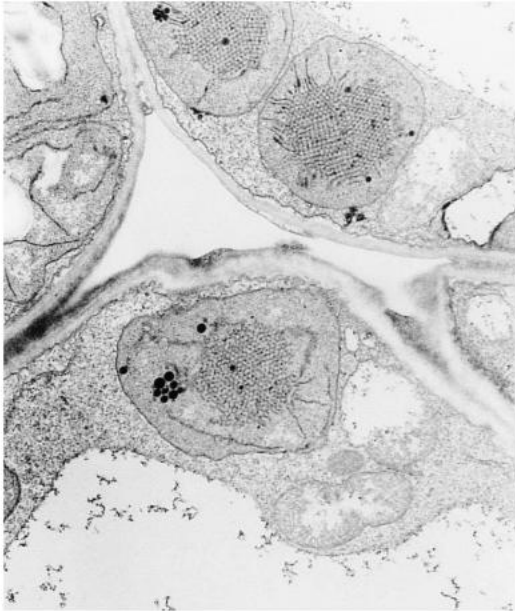


- L'auxina sopprime lo sviluppo delle gemme ascellari
- Le citochinine **stimolano la divisione cellulare delle gemme ascellari**

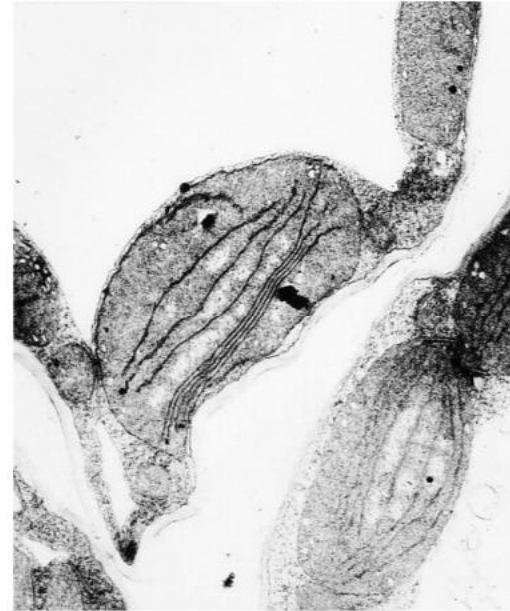
Mutanti che sovrapproducono citochinine
sono cespugliosi



le citochinine promuovono la maturazione dei cloroplasti



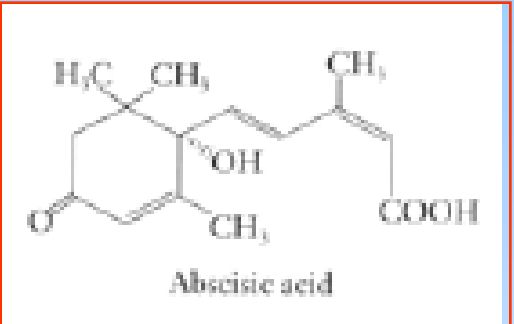
In piantine cresciute al buio, i plastidi si sviluppano come ezioplasti



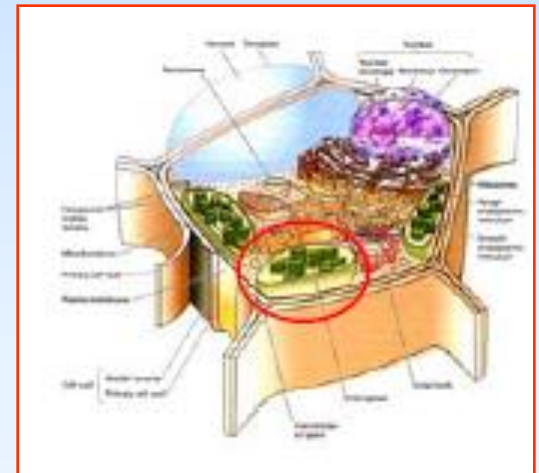
In piantine cresciute al buio, l'aggiunta di citochinine stimola la formazione dei tilacoidi

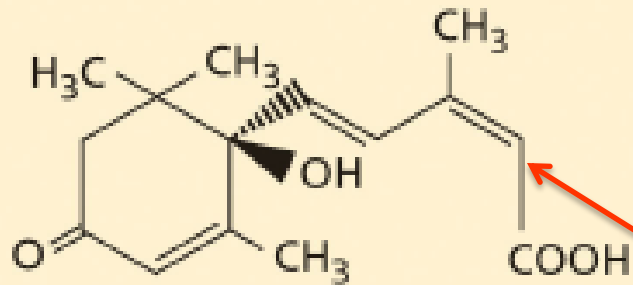
Acido Abscissico - **Maturazione dei semi** **e ormone anti-stress**

- 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

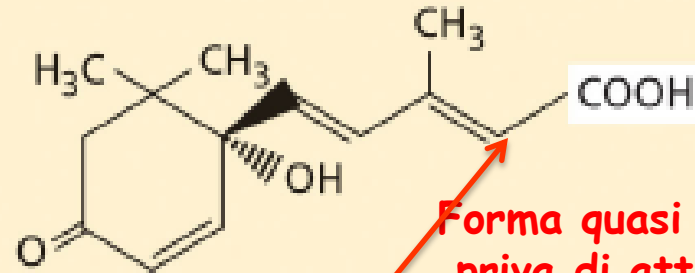


Isomero cis destroriso





(R)-cis-ABA



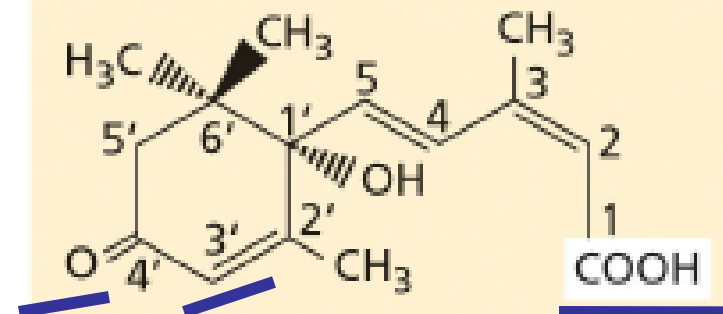
(S)-2-trans-ABA

Forma quasi totalmente
priva di attività biologica

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

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

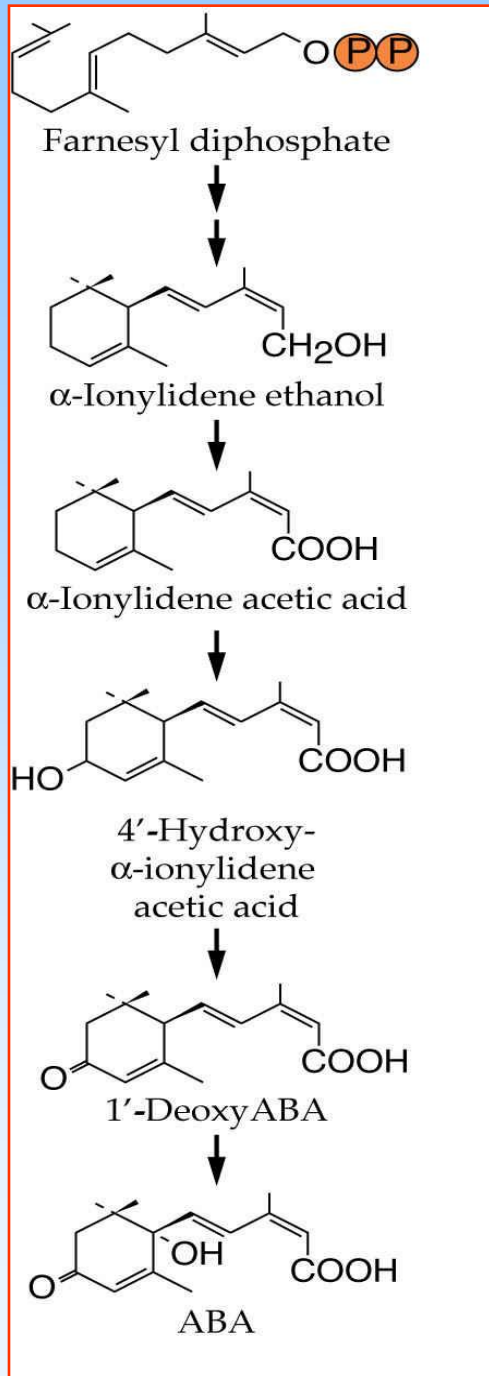
sono richieste strutturali essenziali per
l'attività biologica



(S)-cis-ABA

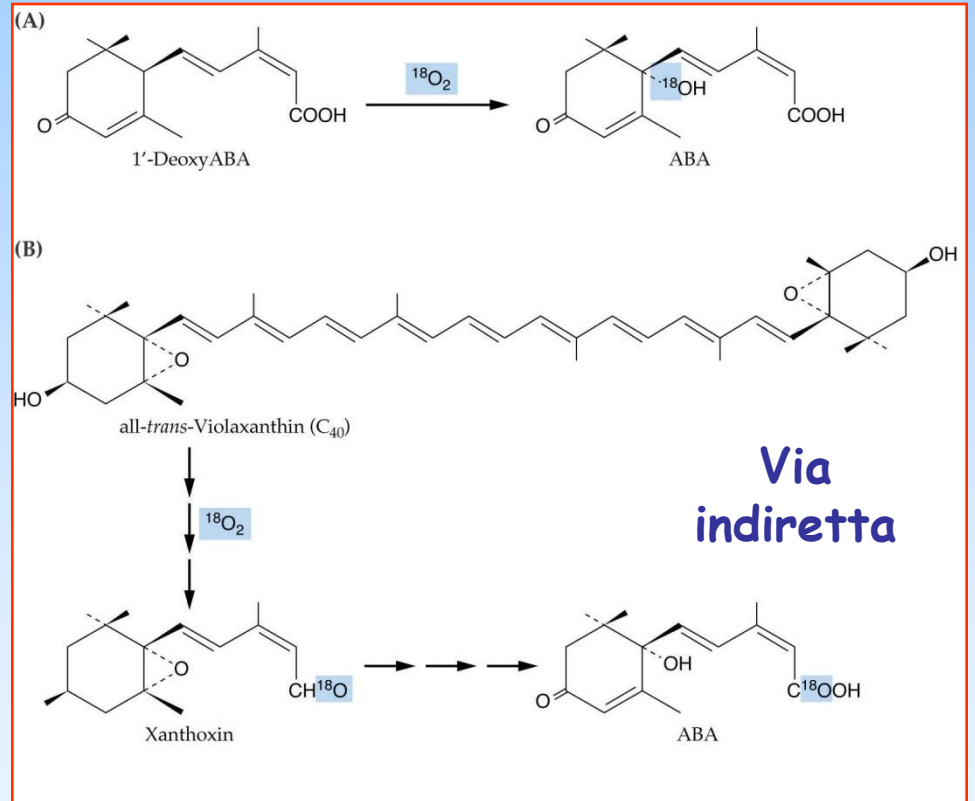
Acido
mevalonico

Via
diretta



2 VIE DI SINTESI

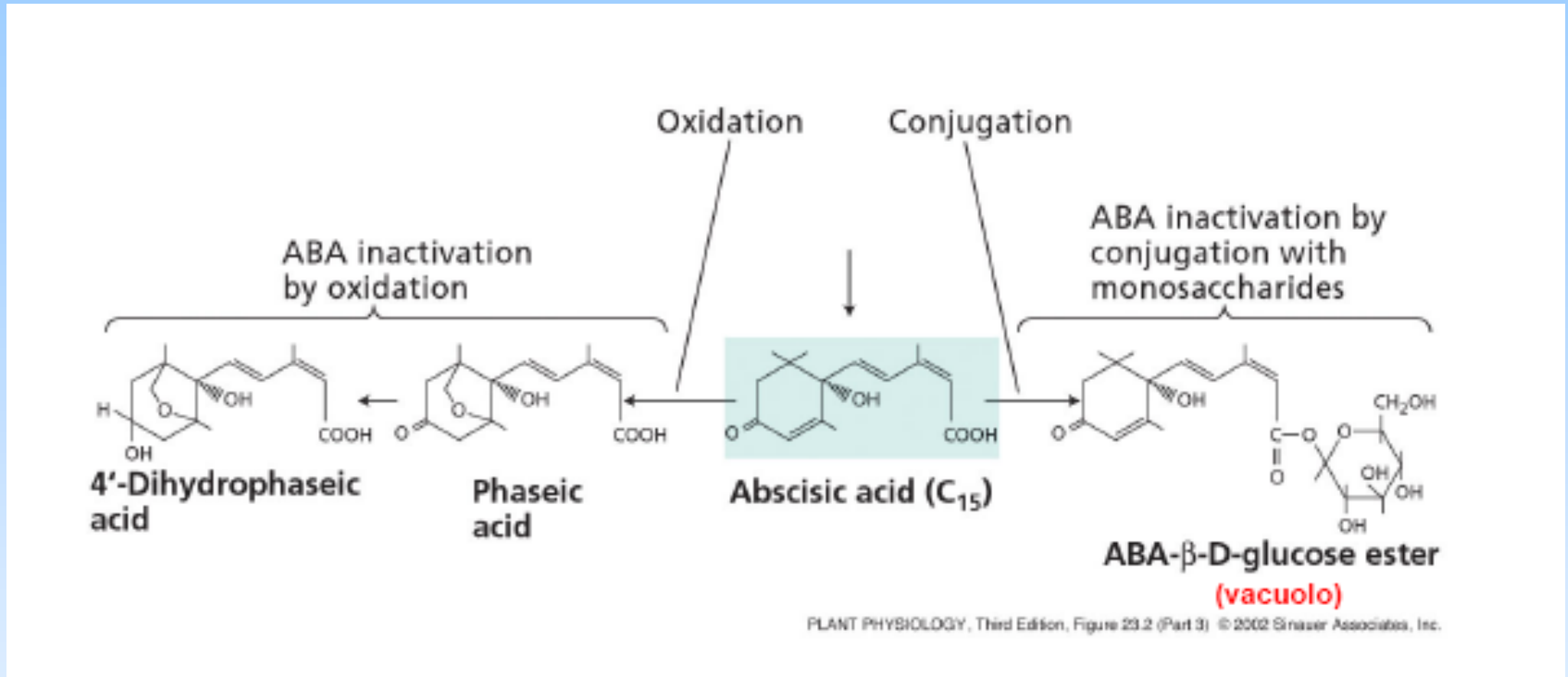
L'ABA è
sintetizzato dai
carotenoidi (C₄₀)



Via
indiretta

Sesquiterpene a
15 atomi C

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



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 DELL'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 **pKa = 4,7** e la sua dissociazione dipende dal pH di ogni scomparto cellulare.



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

Cowan nel 1982 dimostrò che la distribuzione dell'ABAH fra diversi scomparti dipende dal loro valore di pH:

più è alcalino uno scomparto e più verrà accumulato ABA⁻

EFFETTI FISIOLOGICI DELL'ABA

- Risposte allo stress idrico → Chiusura stomi
→ Induzione crescita radici
- Dormienza gemme
- Dormienza semi
- Senescenza
- Risposte ad altri stress → ABA ormone da stress

effetti fisiologici a
breve termine

↓
chiusura stomi

↓
alterazione
flussi ionici

effetti fisiologici a
lungo termine

↓
maturazione semi

↓
regolazione
espressione genica

Stimola:

Crescita delle radici
a bassi valori di ψ

Inibisce:

Crescita del germoglio
a bassi valori di ψ
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**

Il contenuto di ABA in semi dormienti è elevato

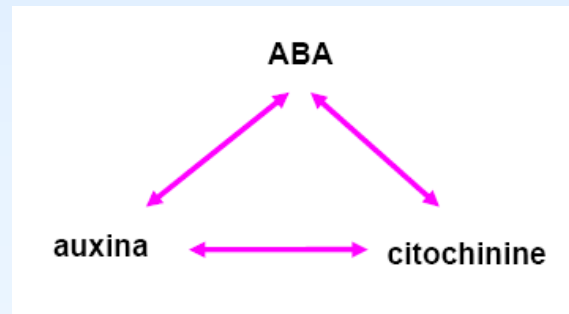
Il mutante ABA- non può perfettamente regolare il tempo di germinazione (troppo tardi o troppo presto)

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.

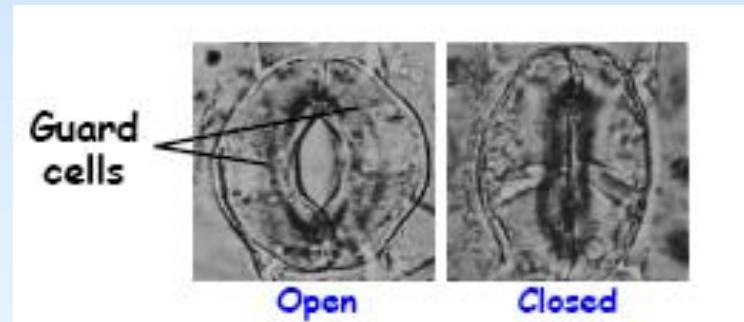
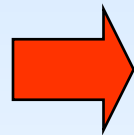
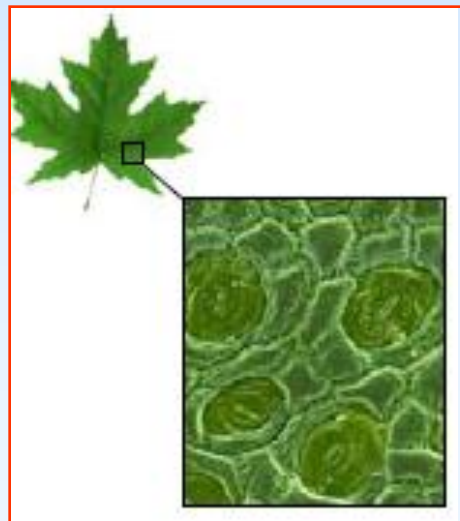


ABA controlla lo stress idrico nelle piante

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

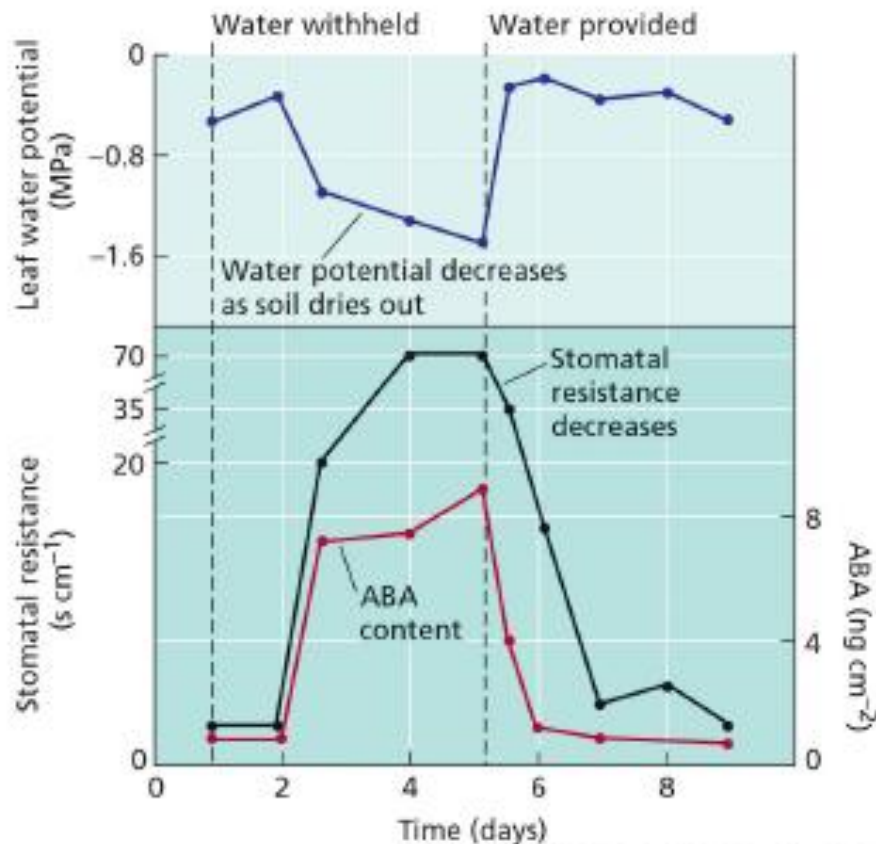
In foglie sotto stress gioca un ruolo importante nella riduzione della perdita dell'acqua dovuta alla traspirazione in condizioni di stress idrico.

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



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

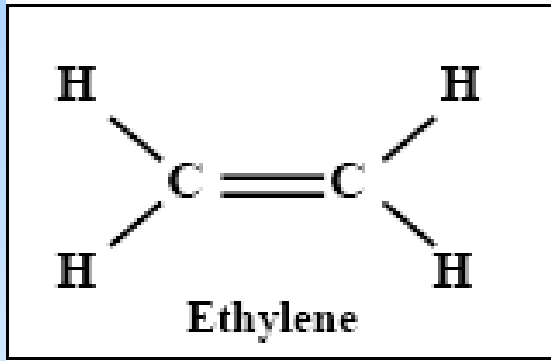
E' un segnale che arriva dalle radici  aumento di ABA nel succo xilematico



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.

Etilene: l'ormone dello stress e della maturazione



- E' l'olefina più semplice (PM 28)

Olefine= 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 influenzando le attività di 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*

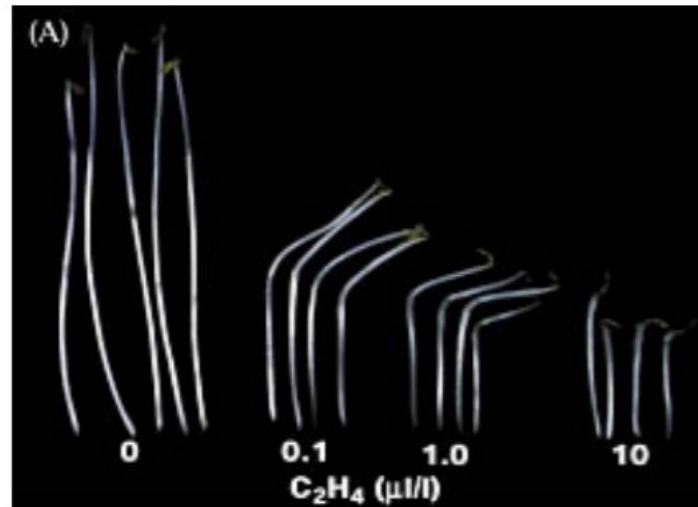
Nel 1901 fu scoperto da un dottorando russo che l'etilene era responsabile della risposta tripla in pianticelle eziolate di pisello

RISPOSTA TRIPLA

riduzione allungamento fusto

aumento crescita laterale (rigonfiamento)

**accrescimento orizzontale anormale
(alterato gravitropismo negativo)**



SINTESI DELL'ETILENE

è prodotto da molti tessuti

principali siti di sintesi

meristemi

regioni nodali

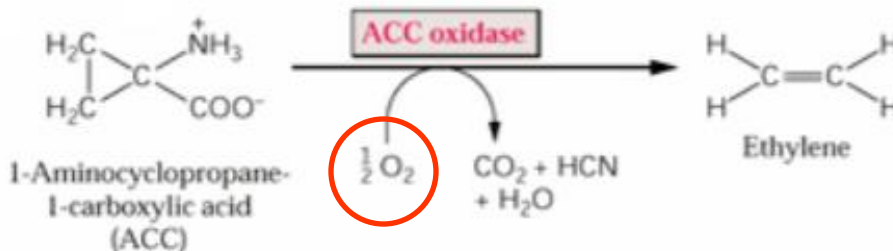
Precursore
[¹⁴C]metionina

O₂

[¹⁴C]etilene

- O₂

acido 1-aminociclopropano-1-carbossilico (ACC)



In condizioni anaerobiche non c'è sintesi di etilene

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)

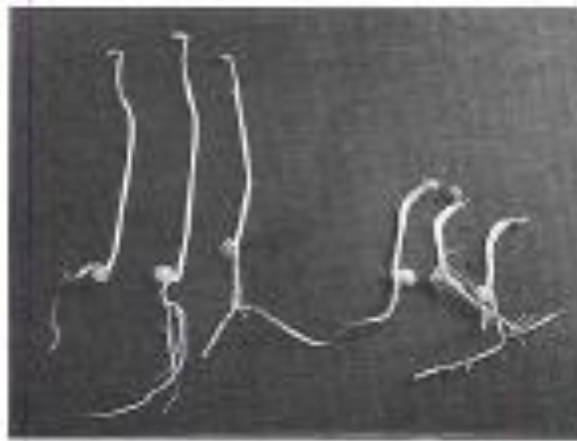
Induce:

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

Media:

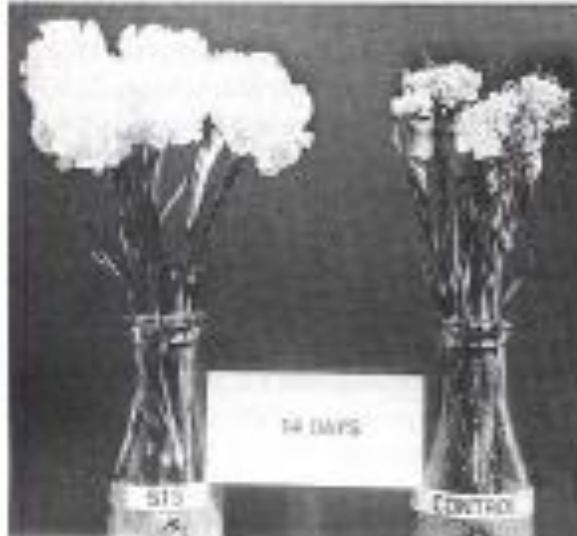
Risposte a stimoli fisici
(ferite)
Apertura fiorale

**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**



Epinastia = curvatura delle foglie verso il basso

Epinastia



allagamento



radice

segnale



epinastia



foglia

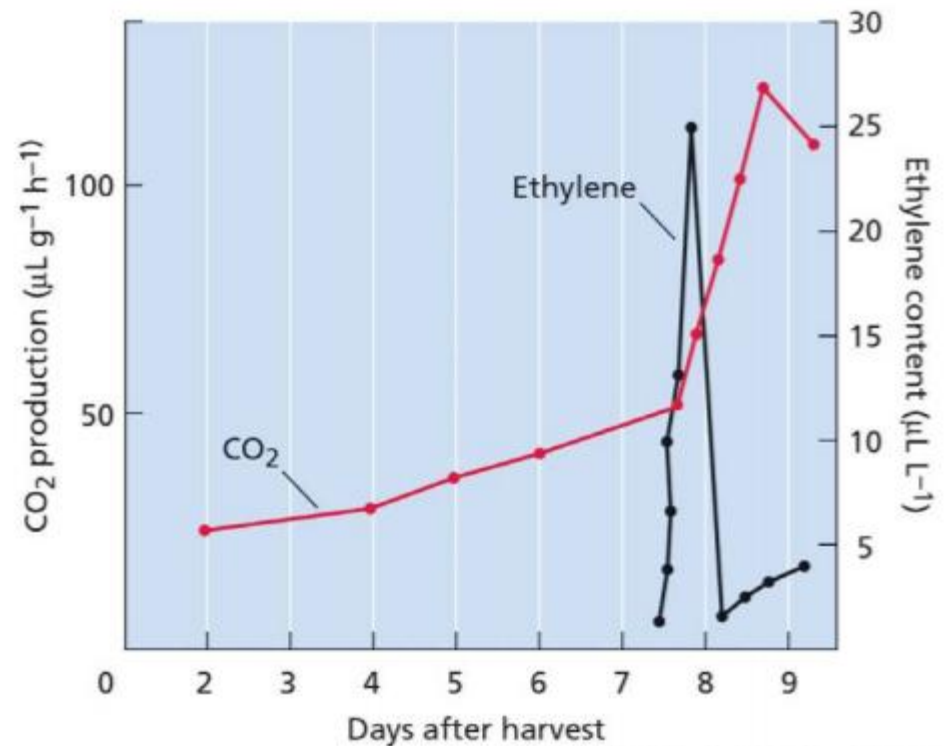
La curvatura delle foglie verso il basso avviene quando la parte superiore del picciolo cresce più velocemente di quella inferiore

L'allagamento o condizioni anaerobiche intorno alle radici di pomodoro scatenano l'aumento della sintesi di etilene nel germoglio,

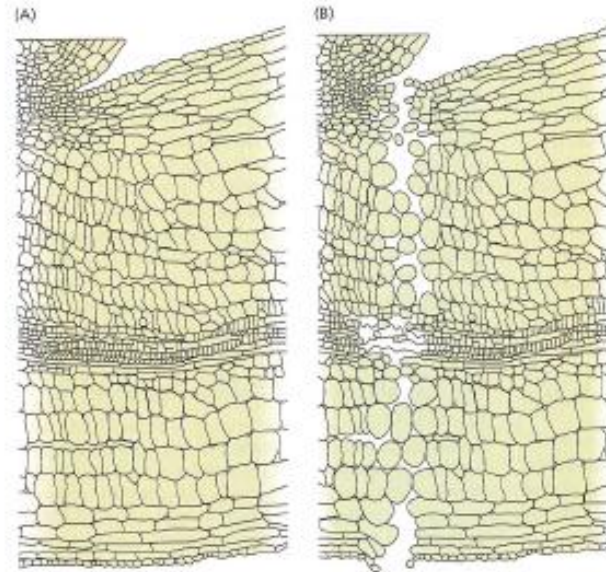
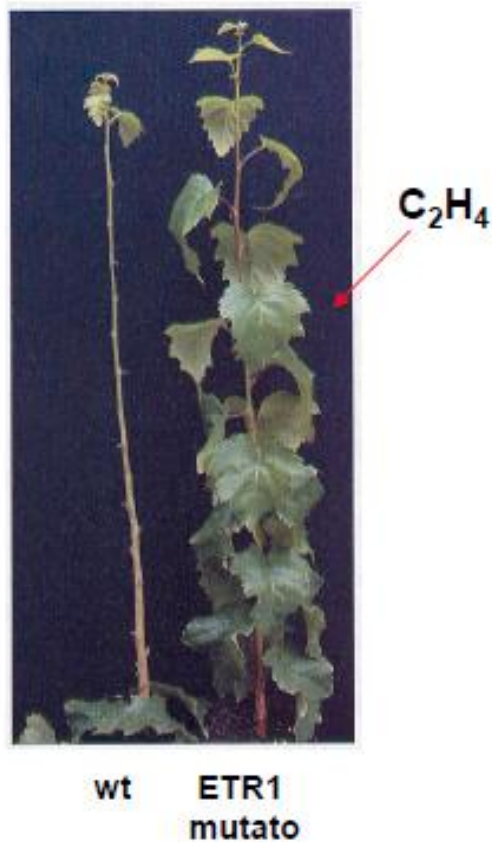
MATURAZIONE FRUTTI

I frutti che maturano in risposta ad etilene mostrano un caratteristico aumento della respirazione (climaterio)

Aumento della
produzione di
 CO_2



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



STRATO DI ABSCISSIONE

degradazione parete



aumento volume protoplasti



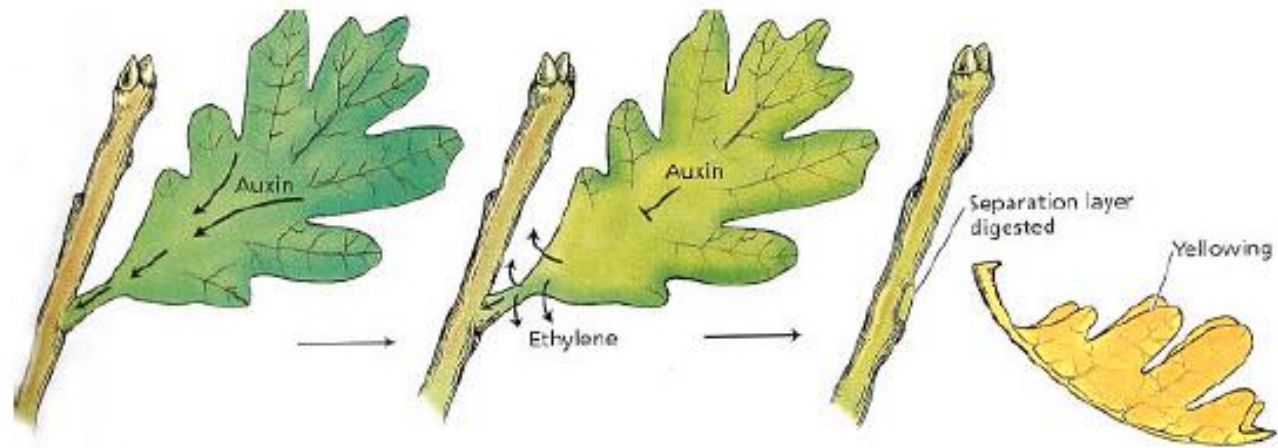
Separazione cellule tracheali



ABSCISSIONE

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

l'abscissione è regolate da etilene:auxina



- 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.

Etilene è fra gli ormoni più usati commercialmente

- Soluzioni di **ETHEPHON (Ethrel, nome commerciale)** (**acido 2-cloroetilfosfonico**) 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_2 , Alte CO_2 , basse temperature)