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

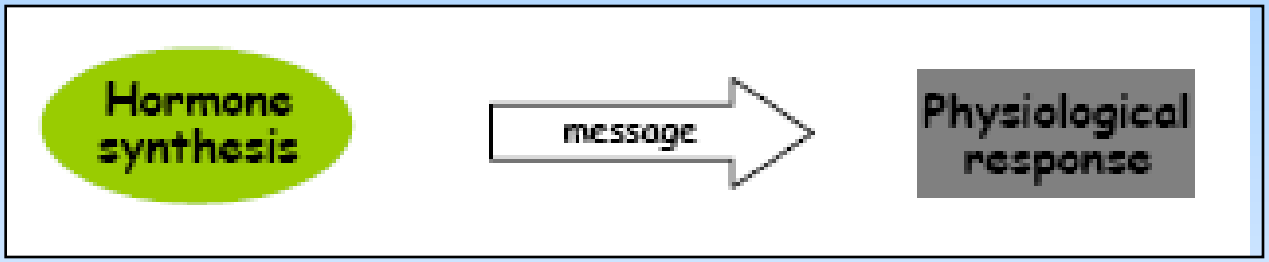
Che cosa sono gli ormoni ?

Messaggeri chimici o molecole segnale

•intervengono nel controllo

della crescita e dello sviluppo della pianta

•*agiscono cooperativamente*



Dalla fisiologia animale

Gli ormoni sono molecole organiche endogene

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

Svolgono la loro azione a concentrazioni molto basse (μM)

•Gli ormoni vegetali non hanno sempre tutte queste caratteristiche

Sono chiamati "plant growth regulator" (PGR) o fitormonisintetizzato 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"

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	Abscisic 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	VEGETALI
Organismi eterotrofi	Organismi autotrofi
Accrescimento limitato	Accrescimento illimitato
Specializzazioni morfologiche complesse	Specializzazione in organi ridotta

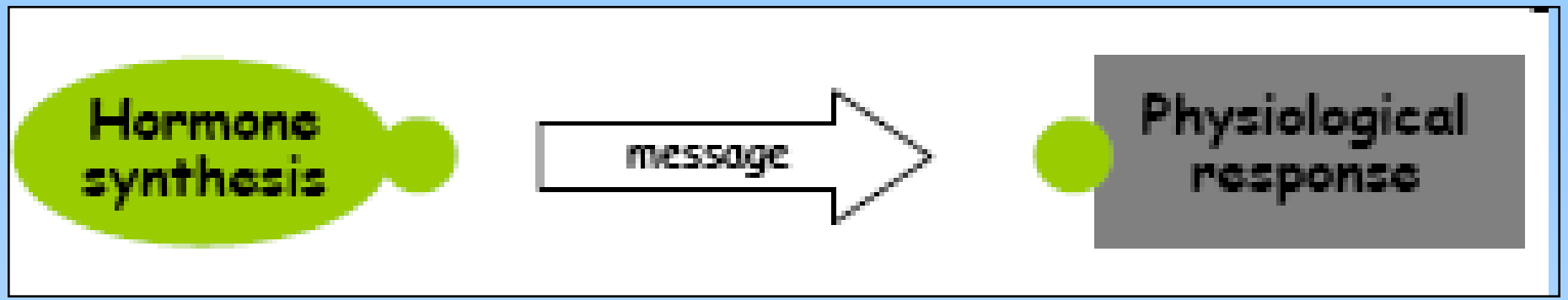
Necessità di sistemi elaborati

Necessità di un sistema meno elaborato

Differenza sostanziale nel rapporto con l'ambiente

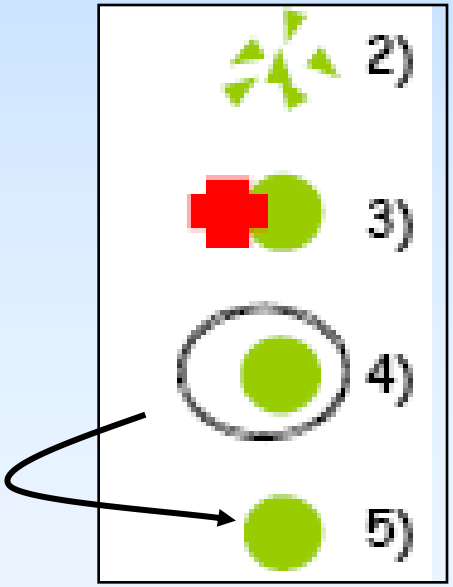
Maggiore autonomia nei confronti dell'ambiente

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



Meccanismi omeostatici per la regolazione dei <u>livelli e la vita media</u> di un ormone nella cellula

Produzione



Degradazione

Coniugazione

Compartimentazione

Trasporto

Effetti dei fitormoni

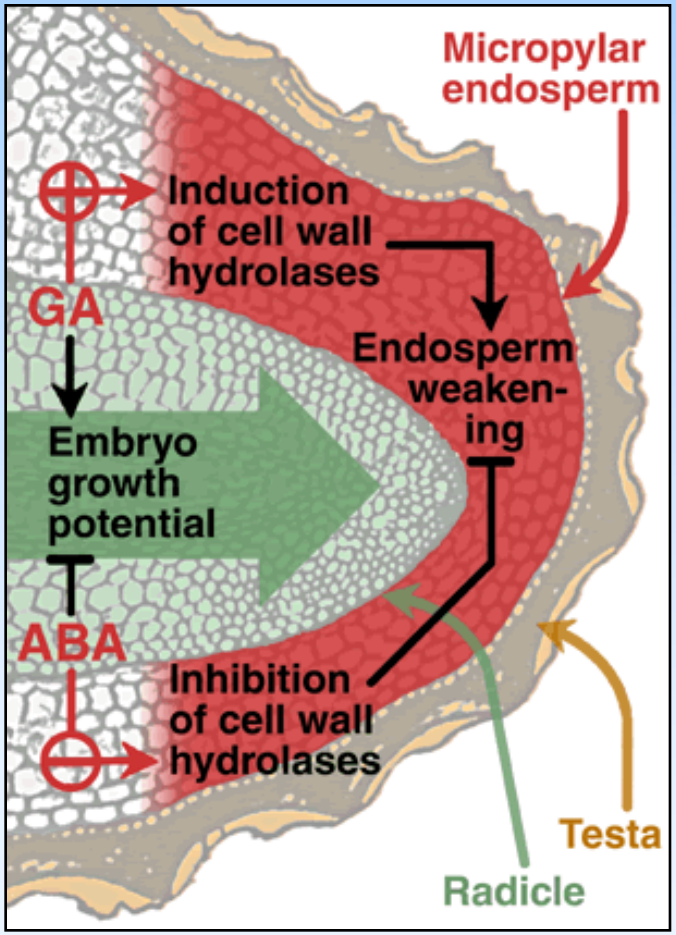
1. **Stimolo**: rafforzamento di processi già in atto;

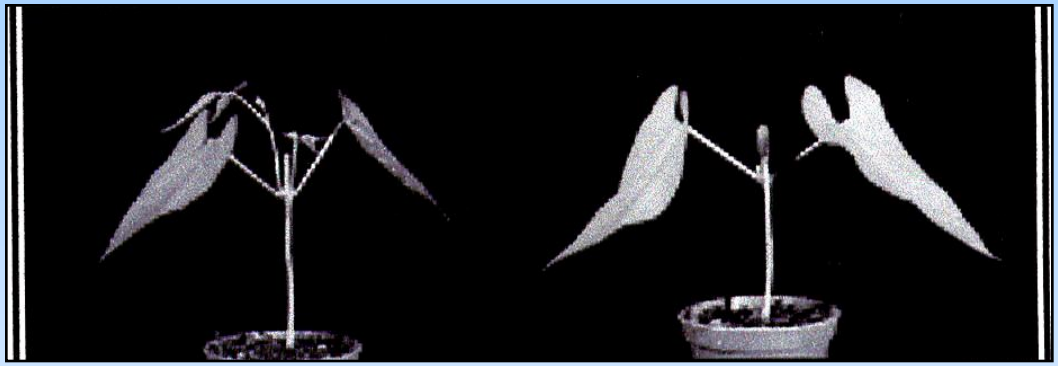
2. **Induzione**: innesco di *processi non in atto*;

3. **Inibizione**: diminuzione dell'entità di un processo o blocco del suo innesco;

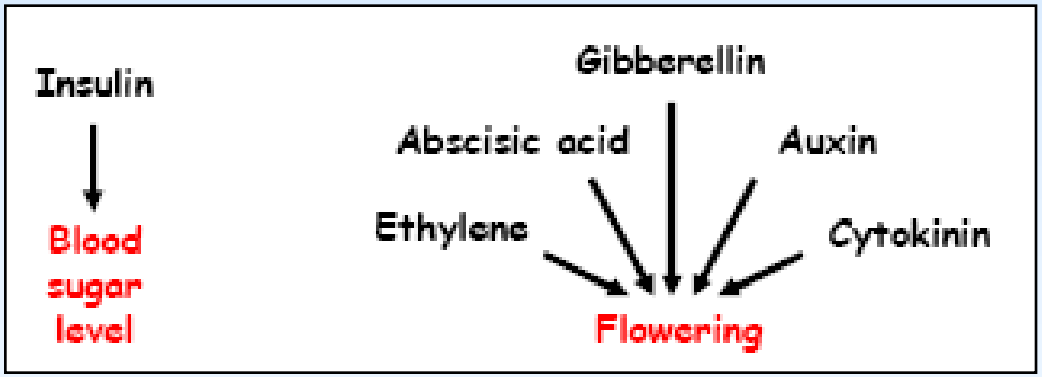
4. **Mediazione**: quando il ruolo dell'ormone nel processo non sia ancora del tutto chiarito

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*;

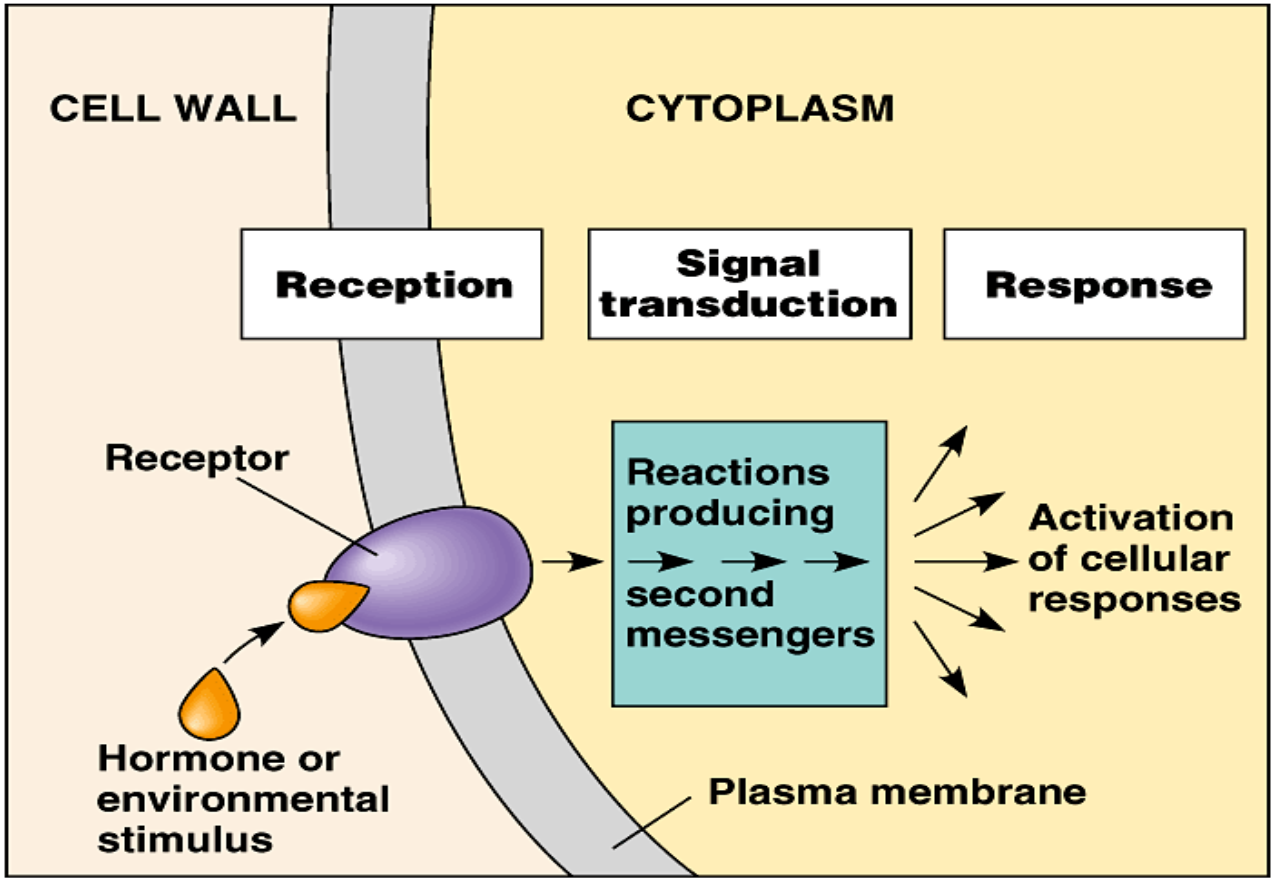
- *Generalizzazione* - il suo *effetto è generalizzabile* in tutte le situazioni simili;

- *Controllo genetico -* il processo non si realizza in seguito a *mutazioni*

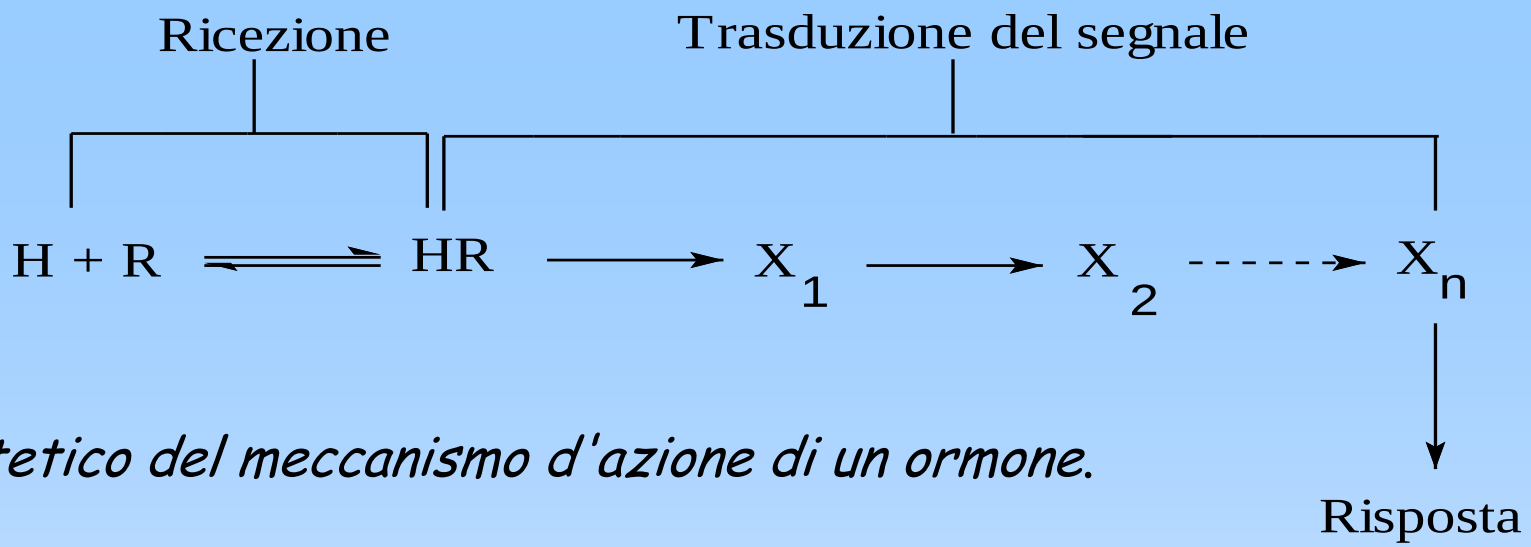
Per meccanismo d'azione di un ormone s'intende *l'insieme dei processi molecolari* attraverso i quali le cellule bersaglio percepiscono il segnale chimico costituito dall'ormone stesso e lo traducono in risposte specifiche

4 eventi

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



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



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**

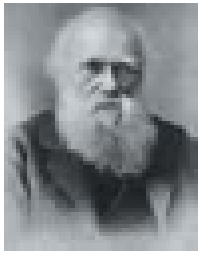
- L'auxina è il primo ormone delle piante ad essere stato scoperto
- Il nome deriva dal greco e significa "crescere"
- E' presente in tutti i tessuti vegetali.
- E' associato alla rapida crescita dei tessuti: ***accrescimento per distensione***

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***

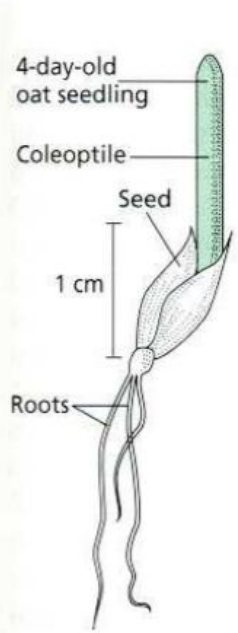
Auxina - Scoperta

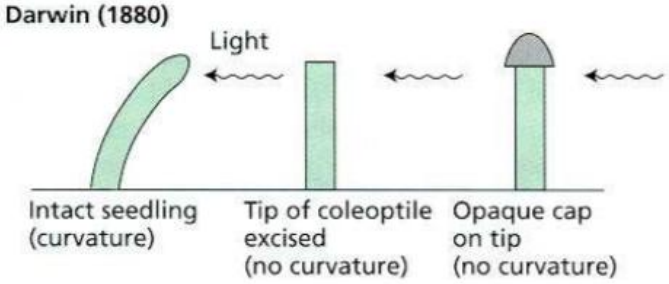


'The power of movement in plants' 1881

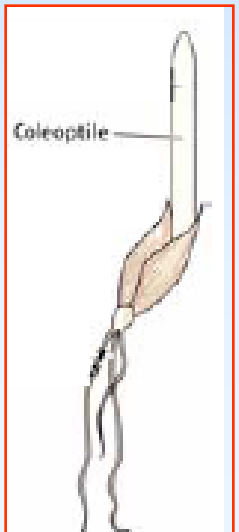
I primi lavori fatti da Charles Darwin e suo figlio sul fototropismo in coleottili di avena eziolati mostravano allungamento del fusto con diversa curvatura e senza sviluppo di foglie

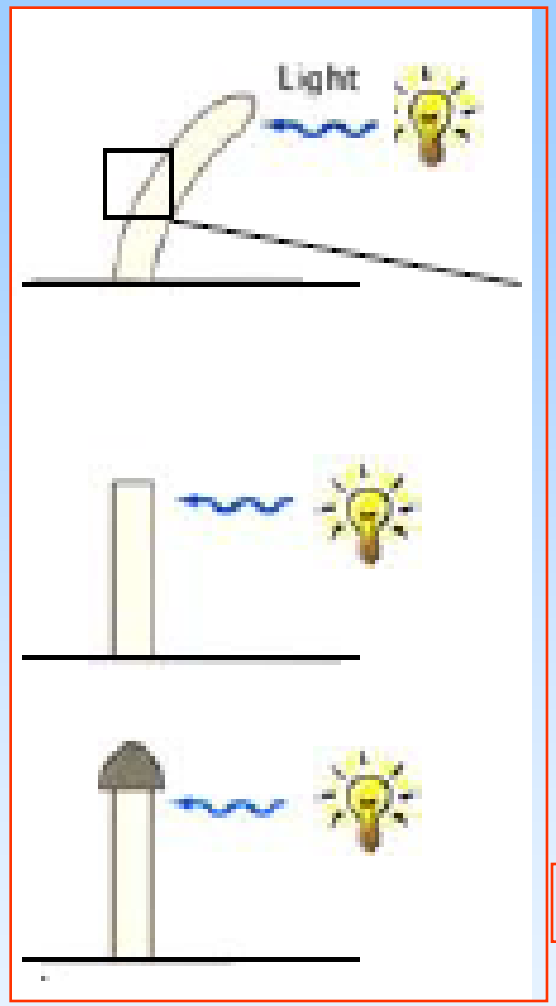
scoperta





la zona di accrescimento è lontana dall'apice → Segnale trasmissibile

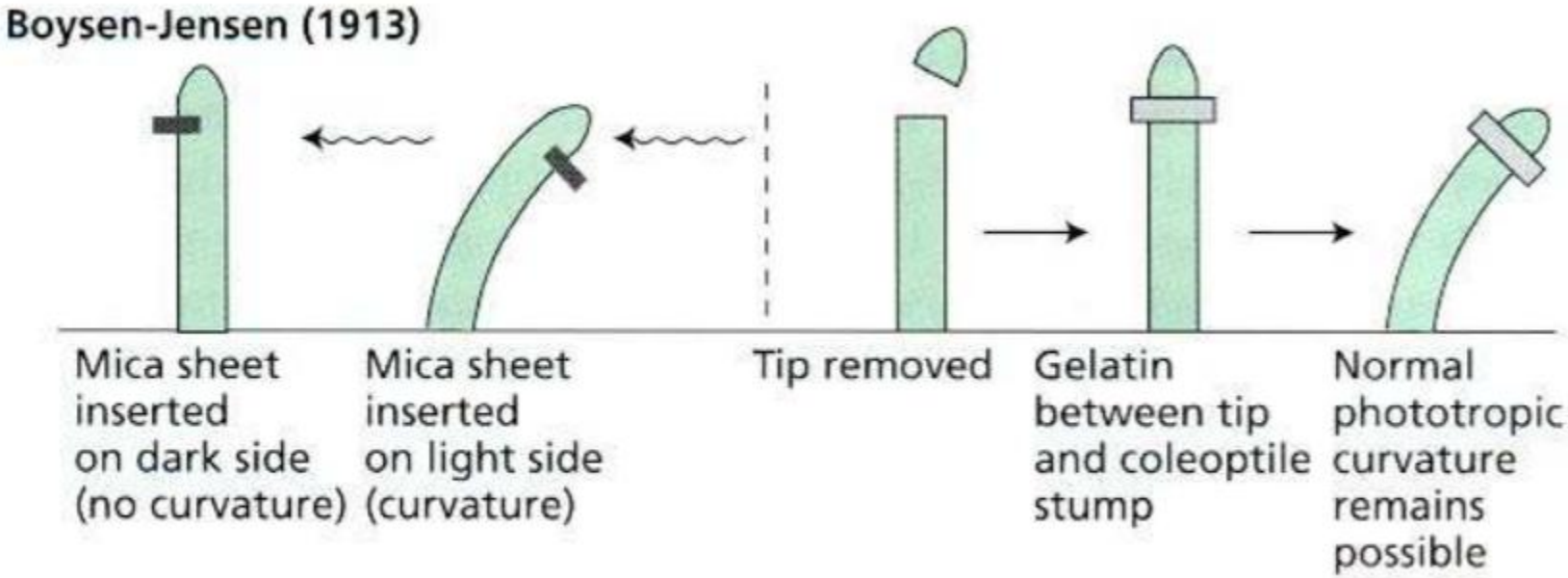


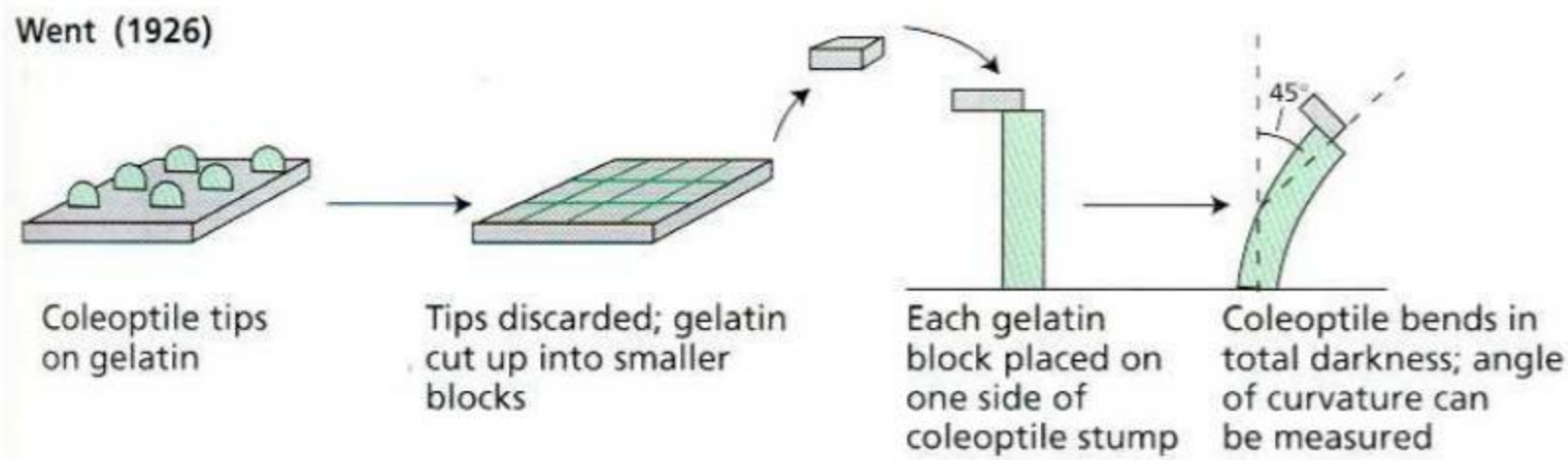


•La curvatura avviene in questa regione poiché le cellule lontane dalla luce allungano più di quelle esposte

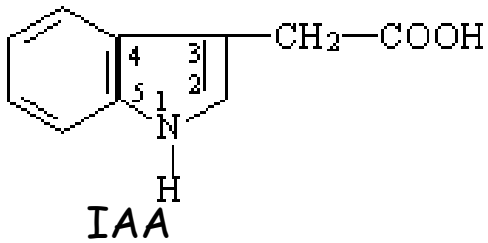
•Se l'apice dei coleottili è rimosso o coperto essi non curveranno più

•Qualche "fattore trasmissibile" è prodotto nell'apice


Boysen-Jensen (1913)
Mica sheet inserted on dark side (no curvature)
Mica sheet inserted on light side (curvature)
Tip removed
Gelatin between tip and coleoptile stump
Normal phototropic curvature remains possible

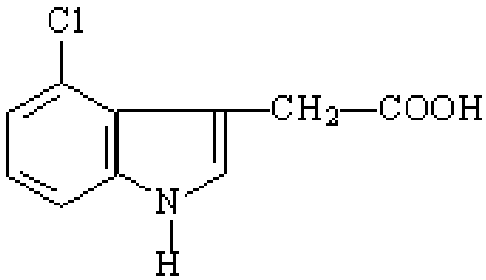

Went (1926)
45°
Coleoptile tips on gelatin
Tips discarded; gelatin cut up into smaller blocks
Each gelatin block placed on one side of coleoptile stump
Coleoptile bends in total darkness; angle of curvature can be measured

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



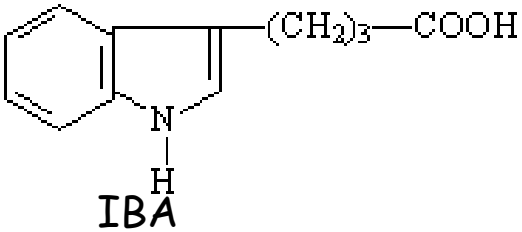
IAA

Acido indolacetico



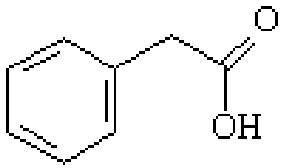
4-Cl-IAA

Acido 4-clorodolacetico



IBA

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

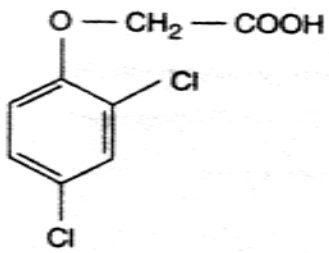
avviene nei tessuti in rapida divisione cellulare

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

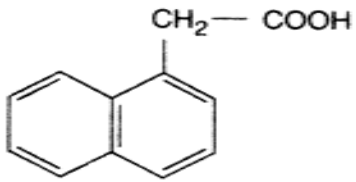
Nei tessuti vegetali le *forme coniugate dell'IAA non* hanno attività biologica. Rappresentano *forme di riserva o di trasporto* a lunga distanza, in quanto la coniugazione coinvolge il gr. carbossilico e garantisce stabilità chimica

Auxine sintetiche

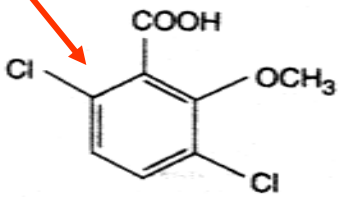
Le auxine sintetiche mancano dell'anello indolico tuttavia la presenza di una carica parzialmente positiva ed una carica negativa del carbossile ad una distanza di 0,5 nm, probabilmente le rende simili alle auxine naturali



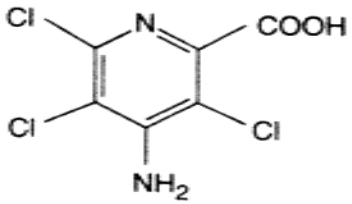
Acido 2,4-diclorofenossiacetico (2,4-D)



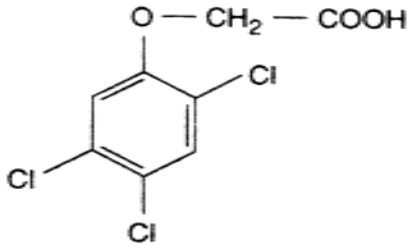
Acido α-naftalen acetico (α-NAA)



Acido 2-metossi-3,6-diclo-ro benzoico (dicamba)



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



Acido 2,4,5-tricloofenossi-acetico (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

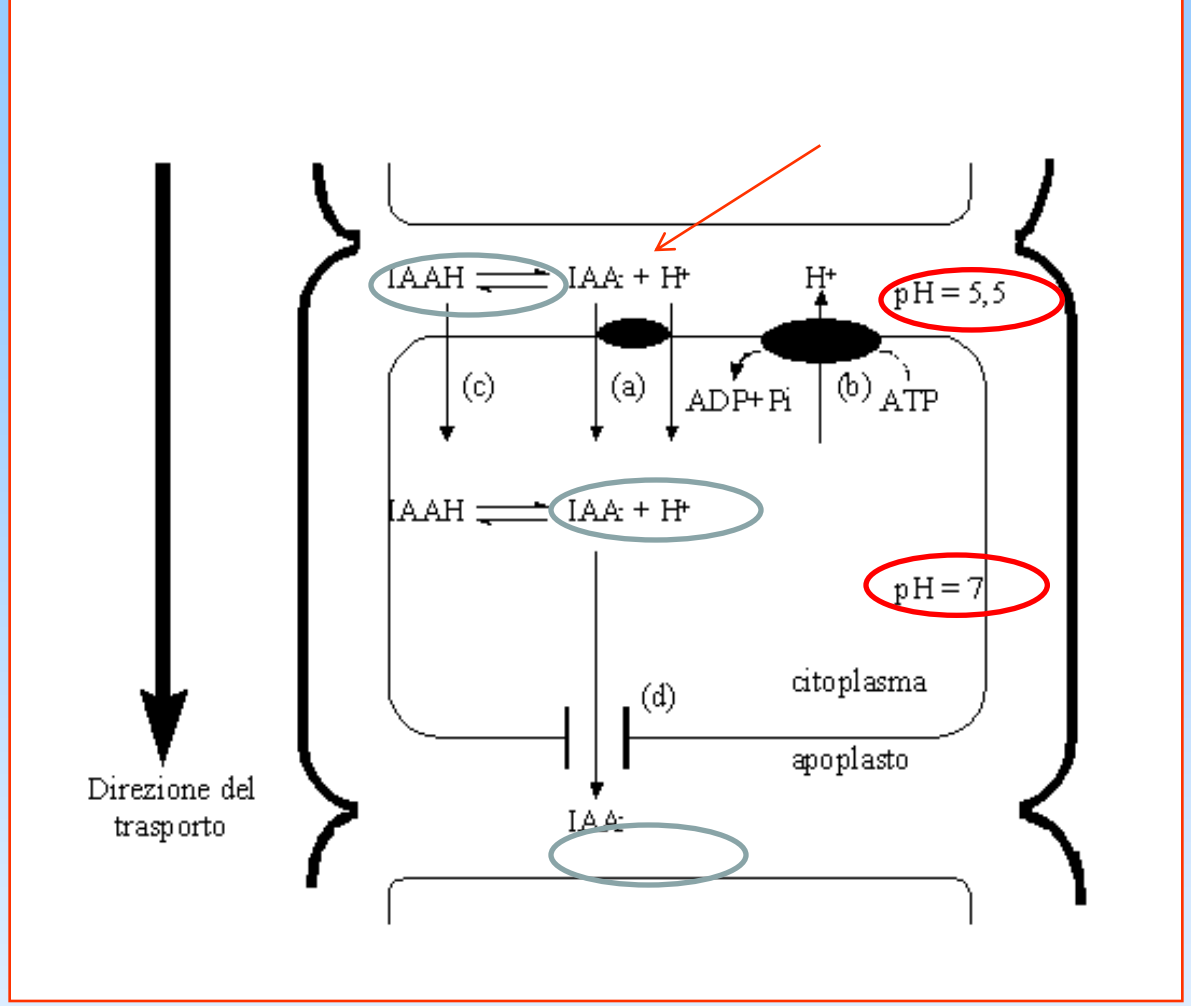
Vietnam 1964-1975

•Più vie di biosintesi dell'IAA sono presenti nella pianta

•Anche la degradazione enzimatica (ossidazione) dell'IAA può coinvolgere più di una via metabolica

le concentrazioni della sua produzione in foglie mature e negli apici radicali 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.

pK_a 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

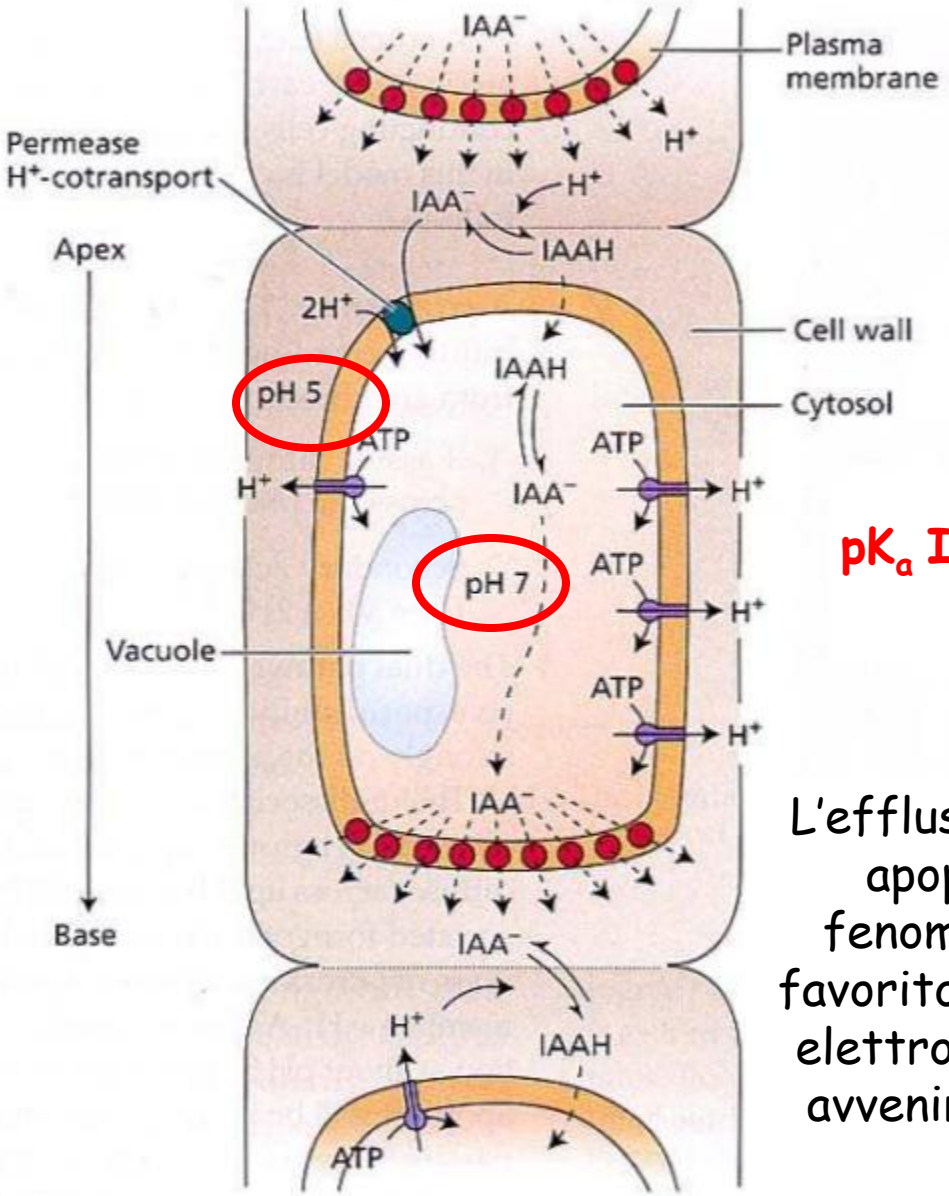
ipotesi chemiosmotica del trasporto polare dell'auxina

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 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

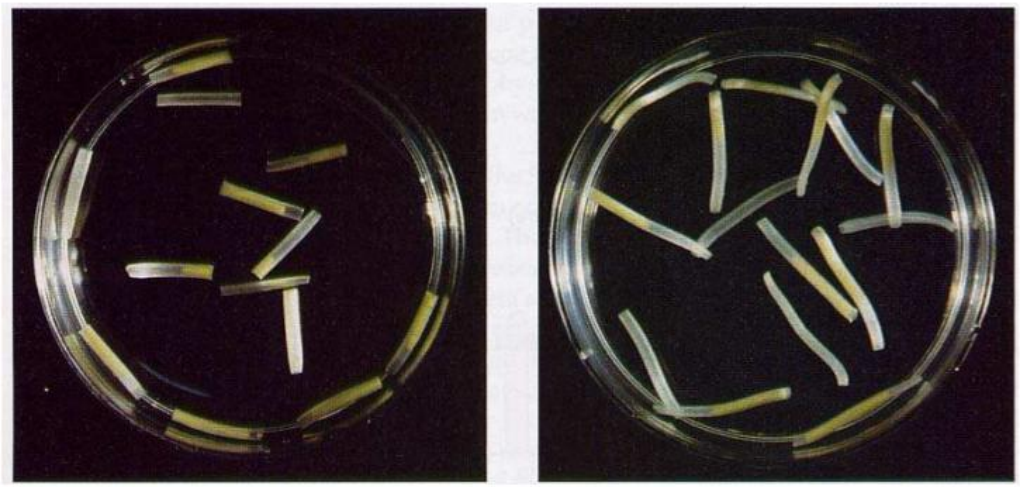
Abscissione di foglie e frutti (per induzione della sintesi di etilene)

Media:

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

⇨ I tropismi :gravitropismi, fototropismi.

crescita per distensione



C IAA

Teoria dell'accrescimento acido

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'estensibiltà 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

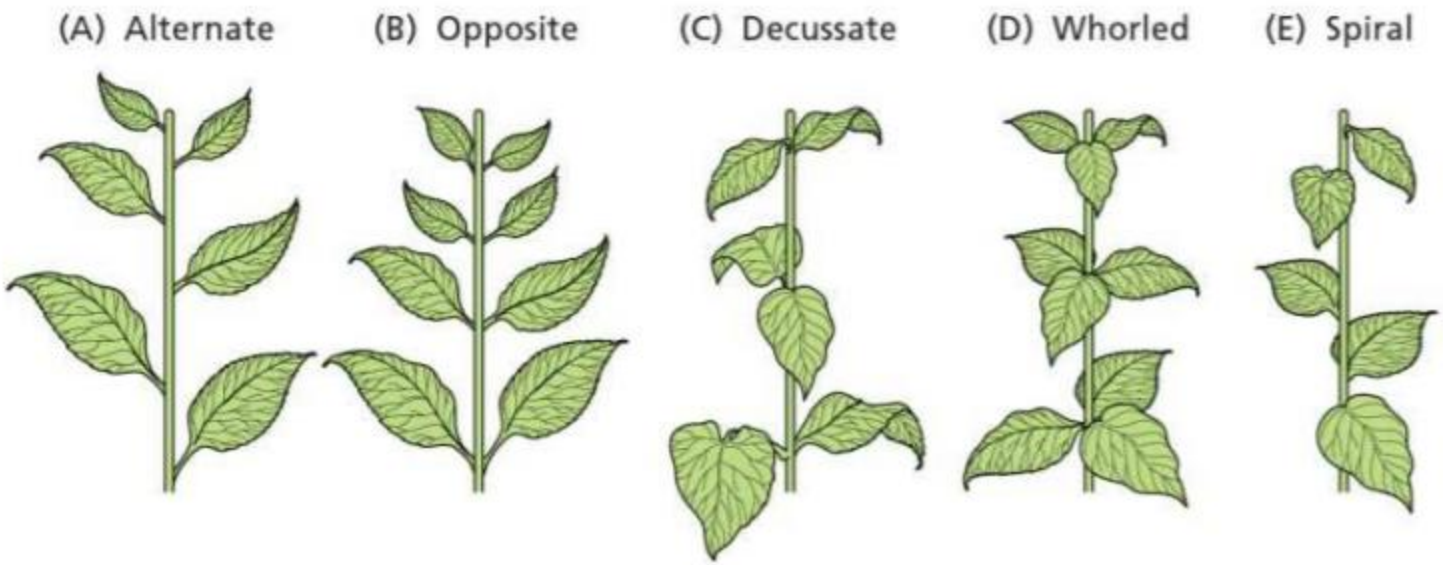
(C) Auxina aggiunta al fusto decapitato

Aggiunta di Auxina su Fusto decapitato

L'IAA inibisce la crescita delle gemme laterali

L'IAA DETERMINA LA FILLOTASSI

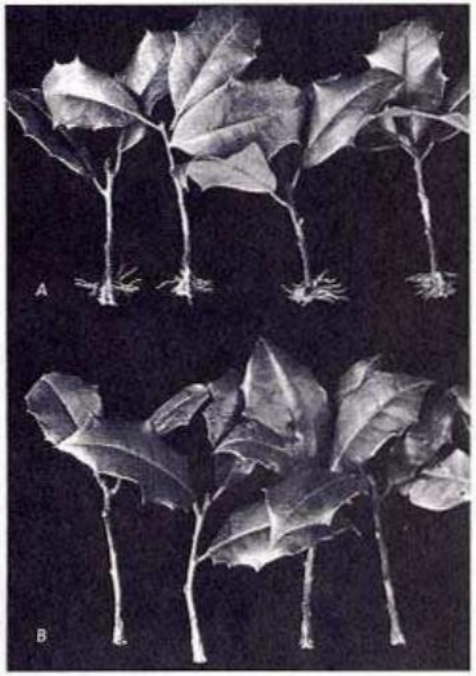
cioè il pattern di emergenza delle foglie dall'asse del fusto



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

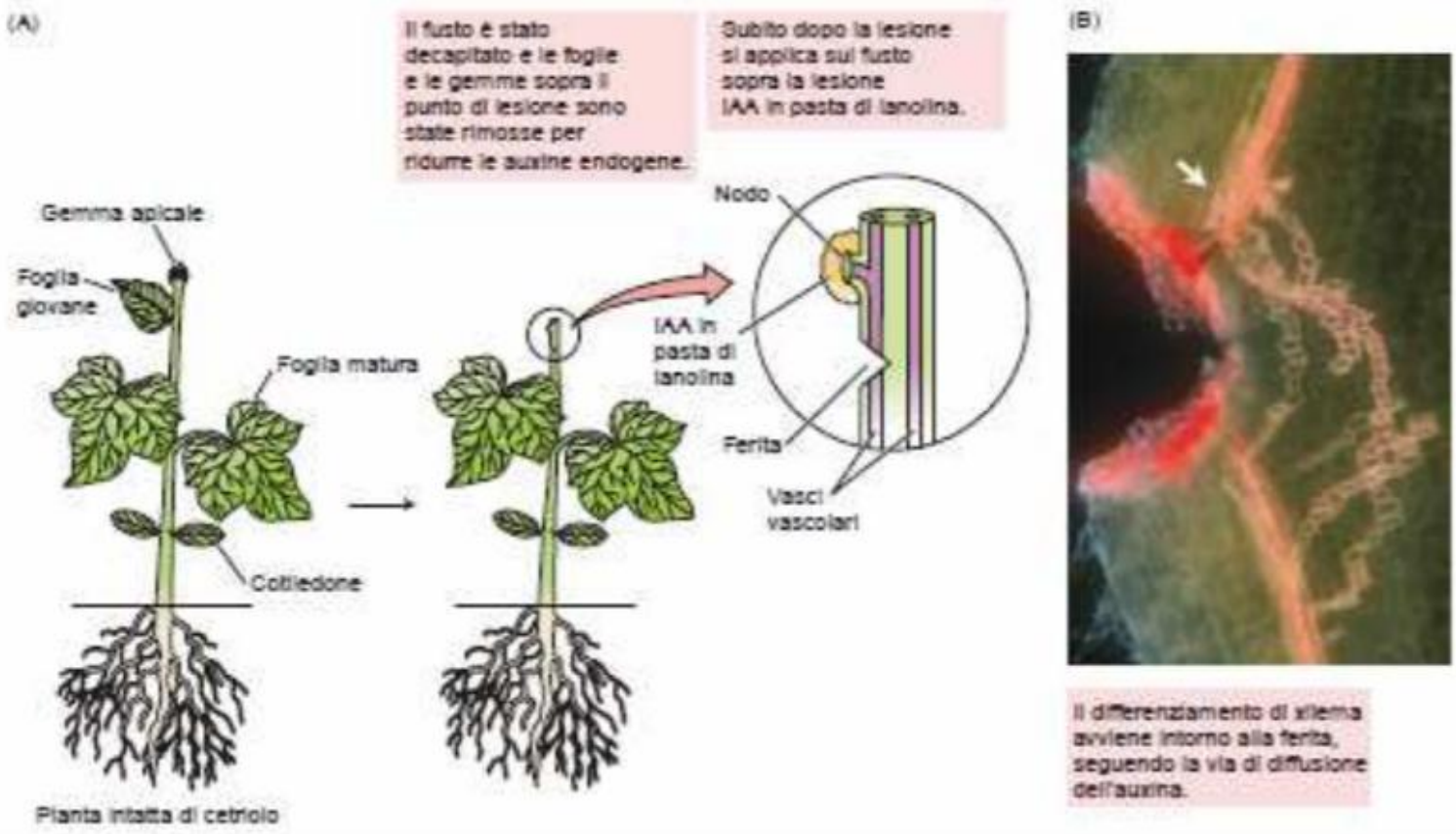
C

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)



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 anticascola.

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 fiorale del cavolo

Gibberelline - Scoperta

In Giappone, una malattia del riso "*della pianta sciocca*" o malattia "*bakanaee*" 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: GAx,** il numero a pedice indica

l'ordine cronologico di identificazione

- Identificate in base alla struttura chimica e non all'attività biologica

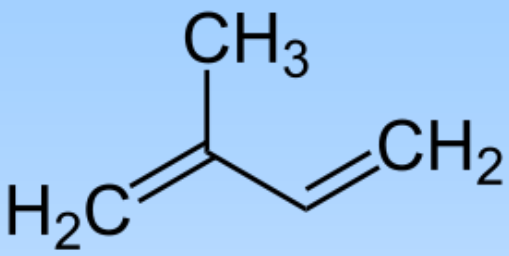
- Classificazione in base al *numero degli atomi di carbonio:* **20 (GA-20)**

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 *(C_5H_8)*



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

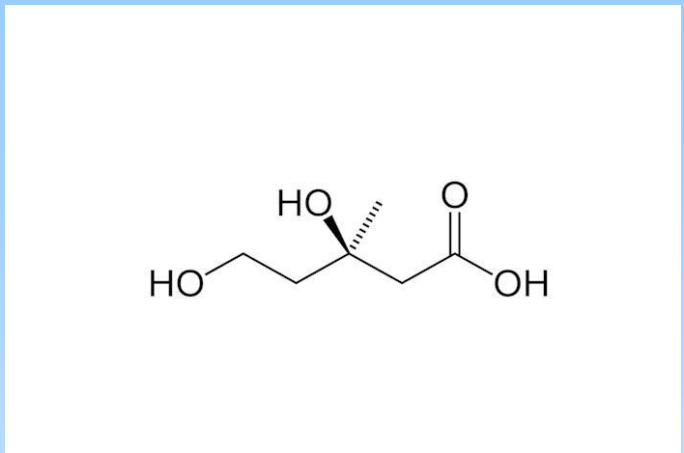
Quando i **terpeni sono modificati** con formazione di gruppi funzionali contenenti atomi diversi dal carbonio:

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

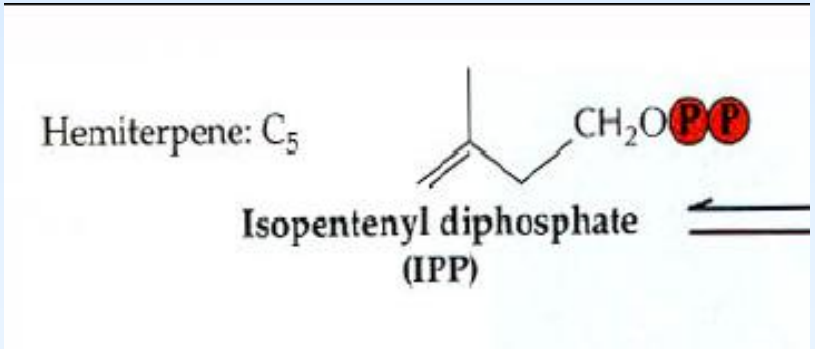
A volte confusione fra i 2 termini

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

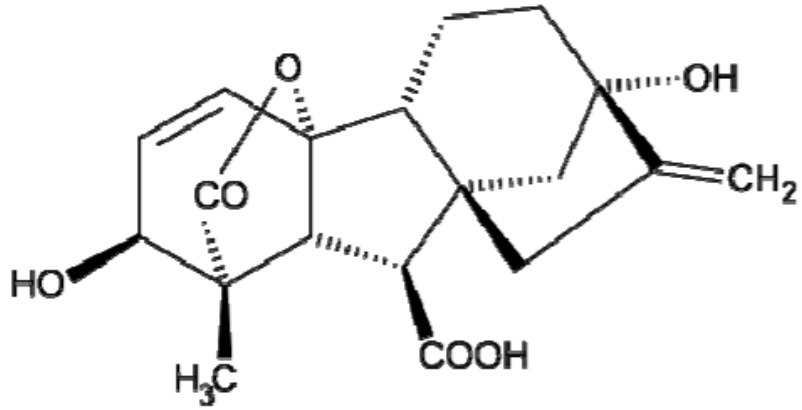
In base al numero di unità isopreniche contenute (C_5H_8), si ha la seguente classificazione:

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

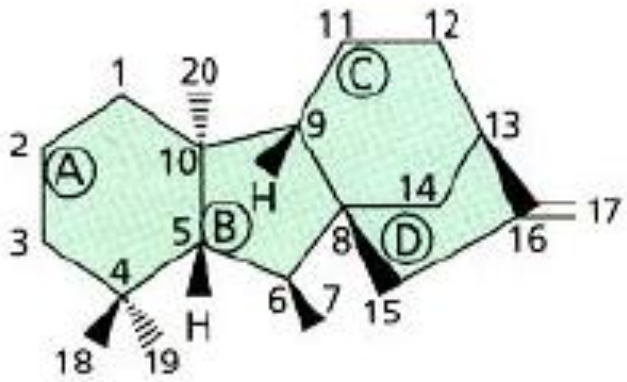
4 unità isopreniche

a struttura

tetraciclica



GA_3



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 GA_1

Altre GAs attive:

GA_3

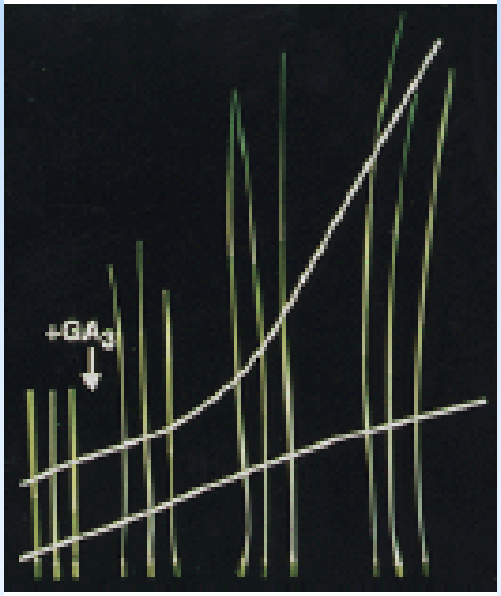
GA_4 e GA_7

GA_9

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

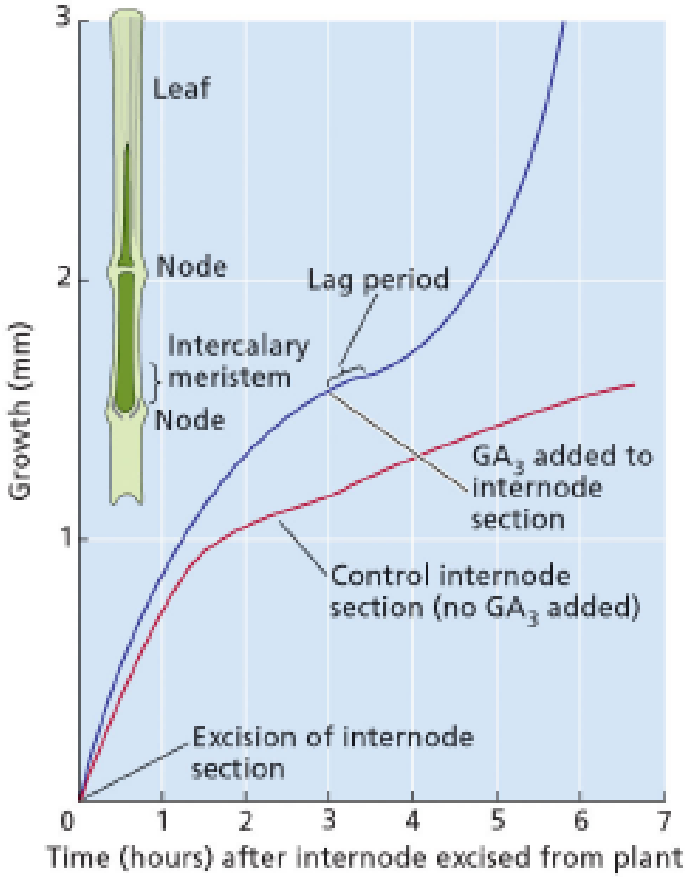
Gibberellina

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

effetto GA1 su mais nano

PROMOZIONE CRESCITA DEL FUSTO

allungamento internodo superiore riso

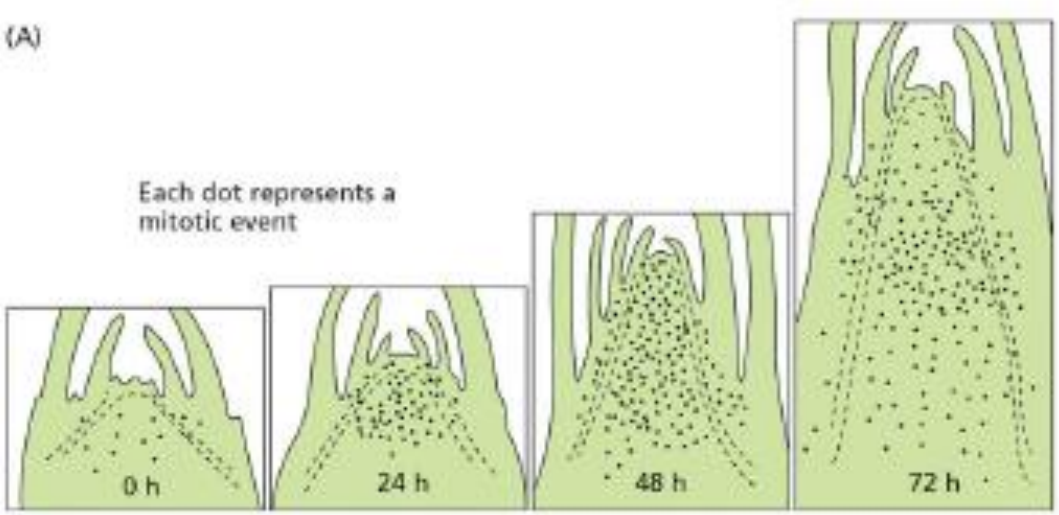


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 20.23 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

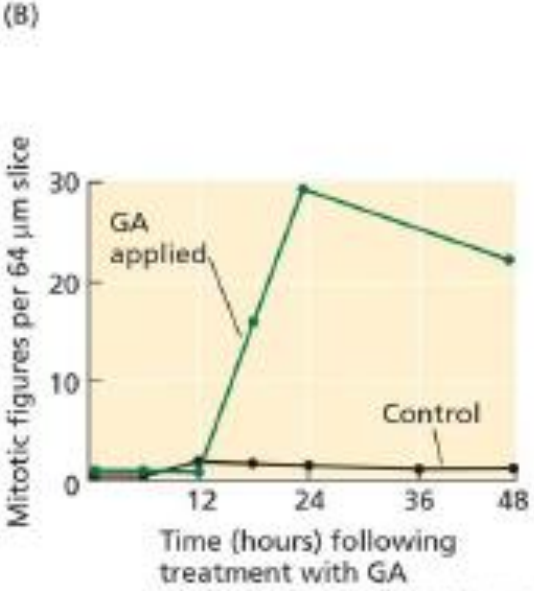
- aumento estensibilità parete cellulare
- no acidificazione apoplasto (auxina)
- Lag time da 40 min a 3 ore
- Effetto additivo con IAA

Le GA stimolano sia l'estensione che la divisione cellulare

STIMOLO DIVISIONE CELLULARE



Distribution of cell division following application of GA

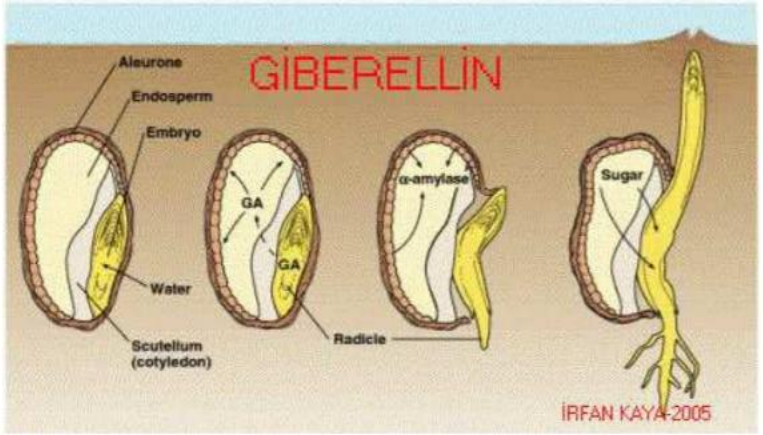


Incremento mitosi nelle regioni apicali delle piante a rosetta

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 (a-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.

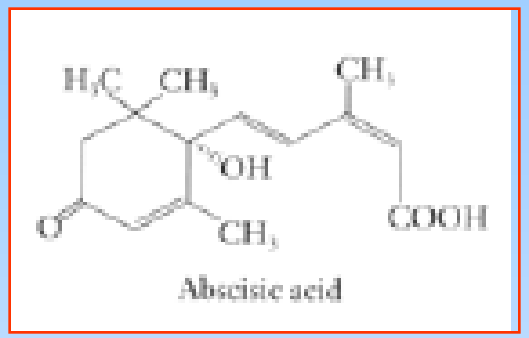
-nel *limone*, applicazioni con l'ormone evitano danni da senescenza sulla scorza del frutto.

•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:

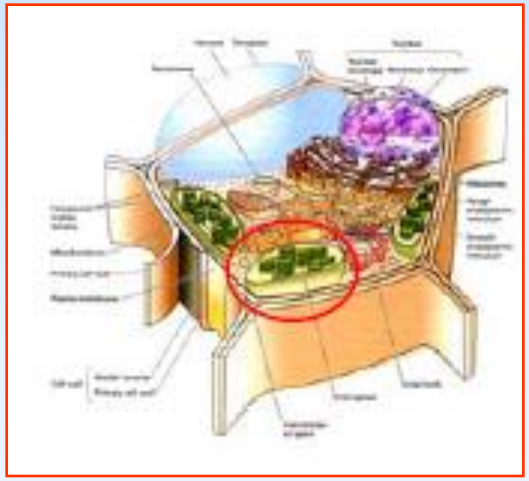
Miscele di auxina e GAs accorciano tale periodo inducendo lo sviluppo precoce di organi riproduttivi ed abbreviando quindi i tempi dei programmi di breeding.

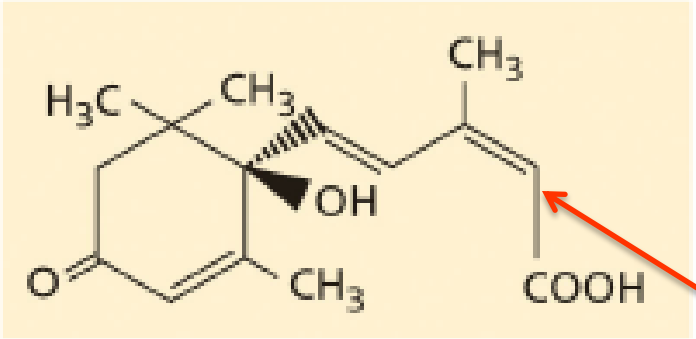
Acido Abscissico – Maturazione dei semi e ormone anti-stress

- Trovato in <u>tutte le piante</u>, anche non vascolari (muschi). I funghi lo producono come metabolita secondario.
- Individuato in <u>tutti i tessuti</u>, 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

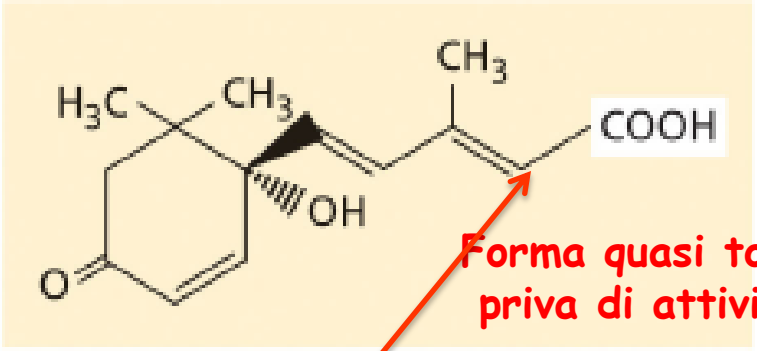


Isomero cis destrogiro





(*R*)-*cis*-ABA



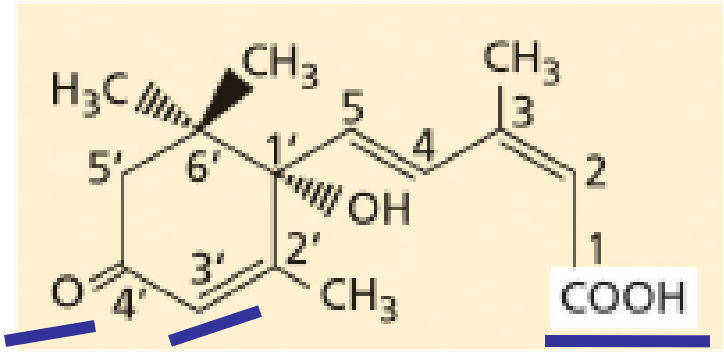
(*S*)-2-*trans*-ABA

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

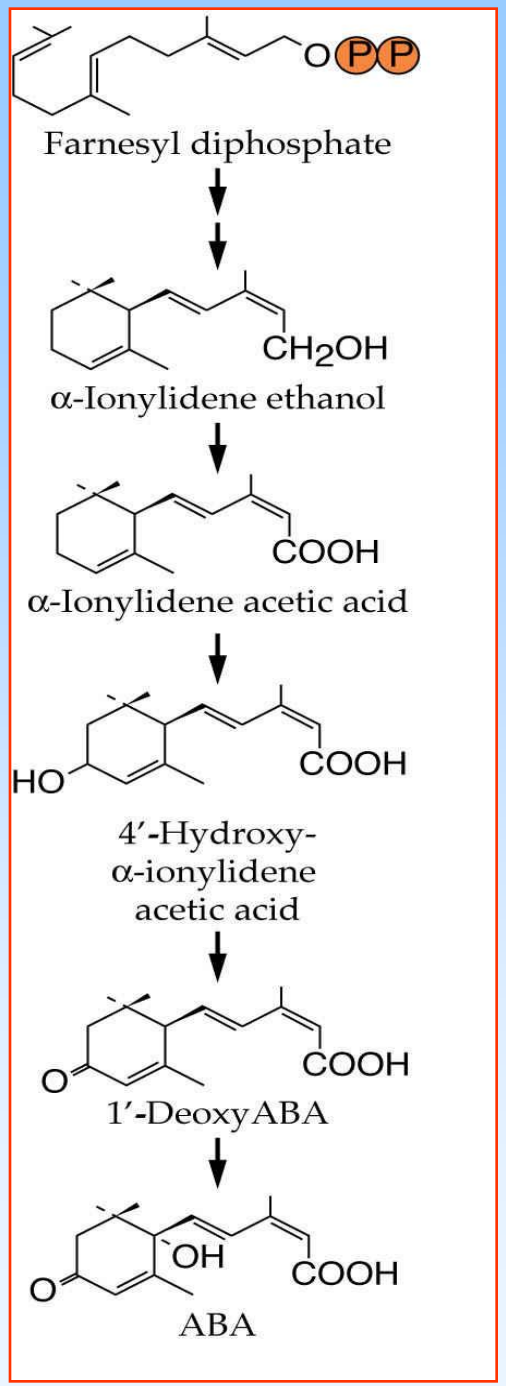


(*S*)-*cis*-ABA

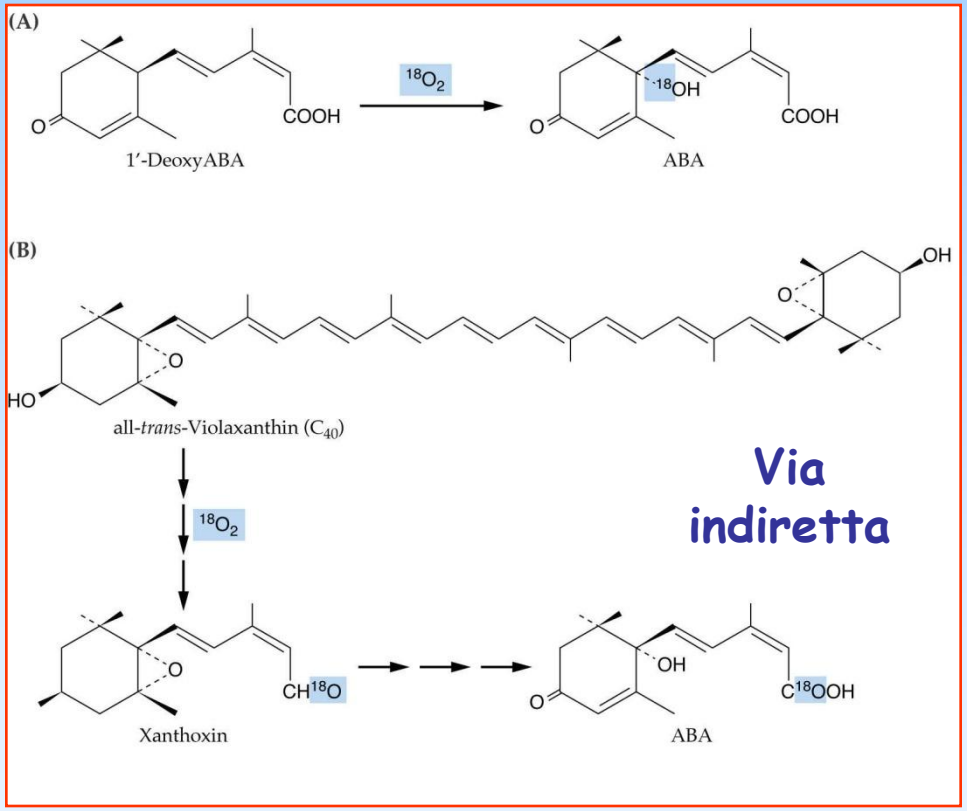
2 VIE DI SINTESI

Acido mevalonico

Via diretta

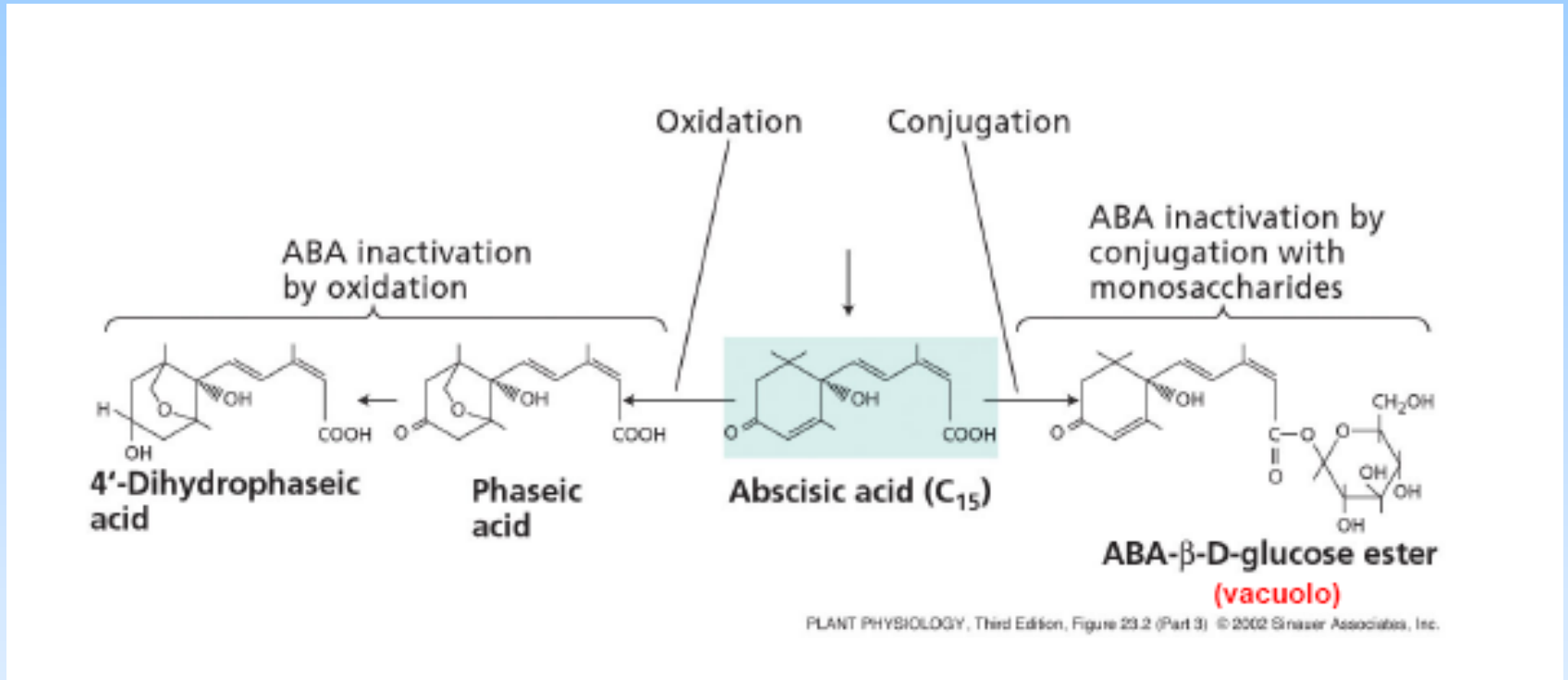


L'ABA è sintetizzato dai carotenoidi (C40)



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 ⟶ acido faseico e diidrofaseico**
- **Coniugazione con glucosio al gr.-COOH ⟶ 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.

$$ABAH \rightleftharpoons ABA^- + H^+$$

La <u>forma indissociata dell'ABAH</u> 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

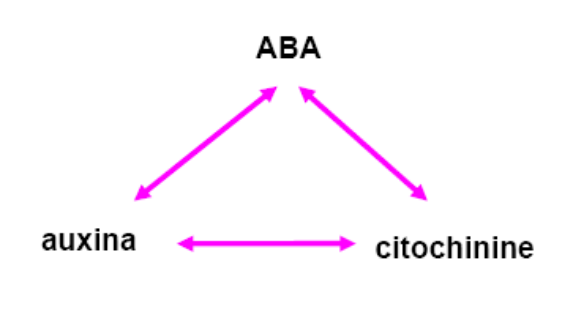
Il mutante ABA- non può perfettamente regolare il tempo di germinazione (troppo tardi o troppo presto)

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.

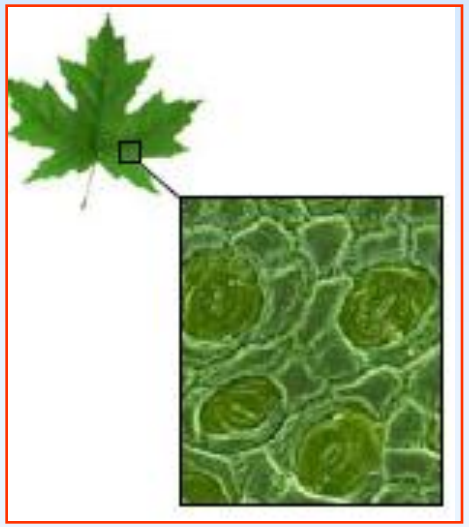


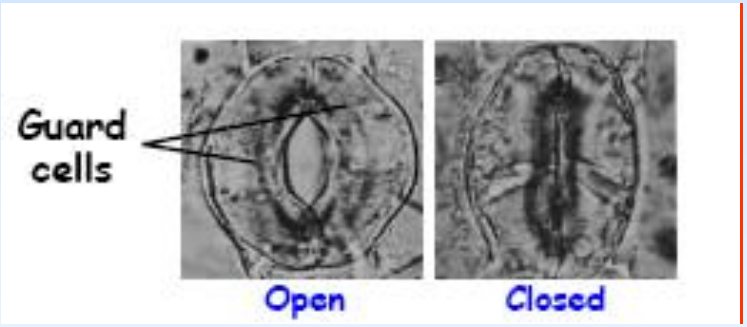
ABA controlla lo stress idrico nelle piante

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.



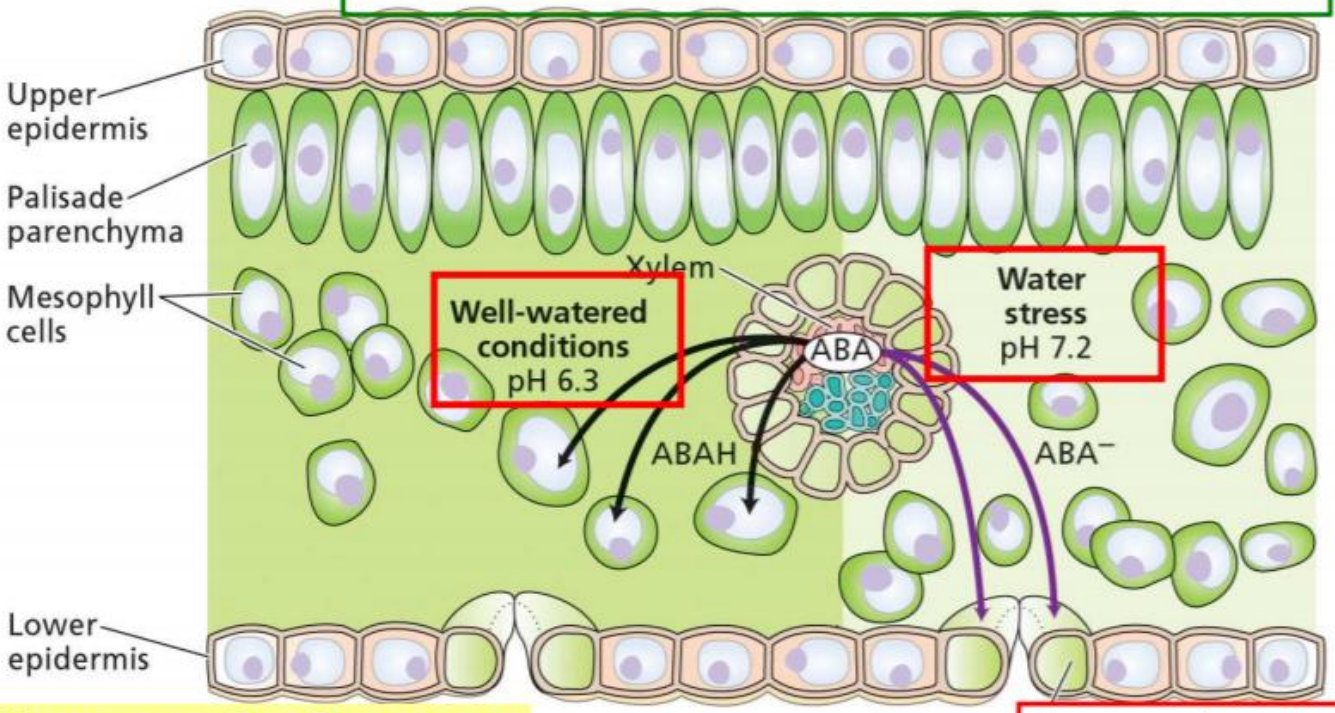


l'ABA chiude gli stomi in risposta allo stress idrico

Ridistribuzione dell'ABA in seguito all'alcalinizzazione del succo xilematico in condizioni di stress idrico

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

$$ABAH \rightleftharpoons ABA^- + H^+ \quad pKa = 4.7$$

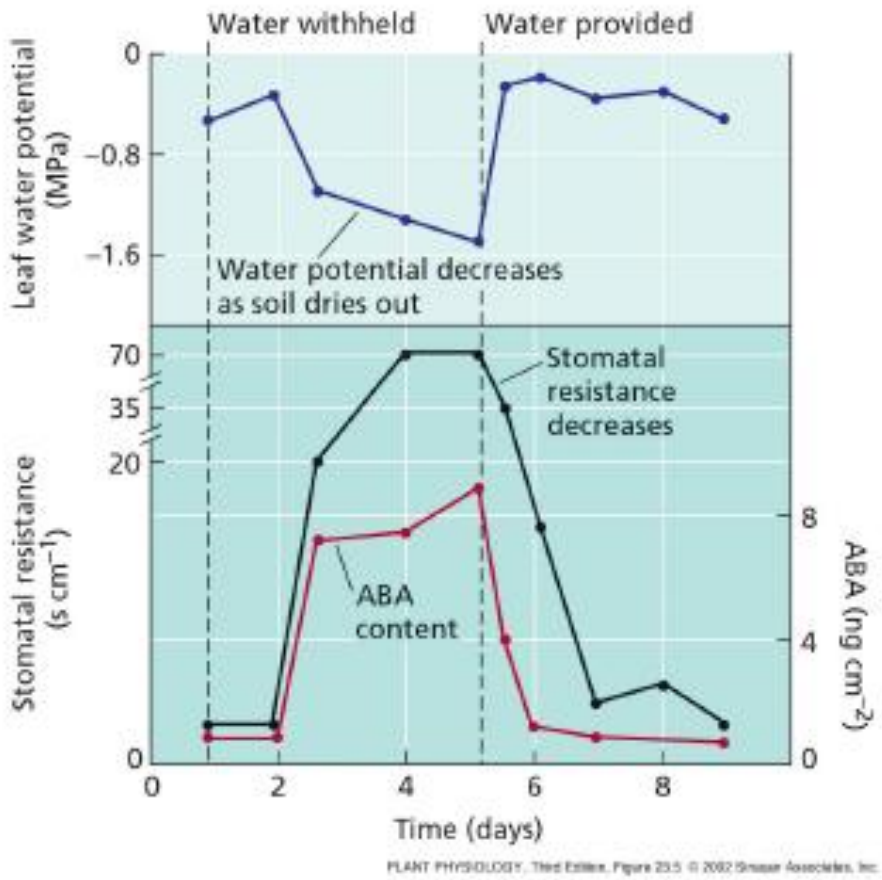


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition

E' un segnale che viene "inviato" dalle radici

una maggior quantità di ABA raggiunge le cellule di guardia

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



. 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.

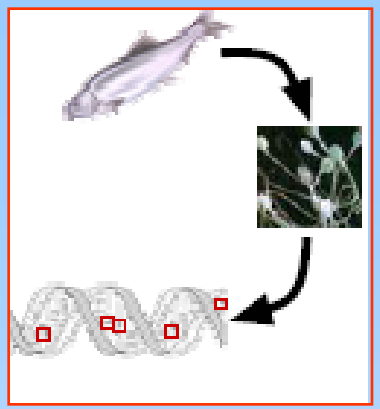
Citochinine – Divisione cellulare

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

Ruolo primario è la divisione cellulare

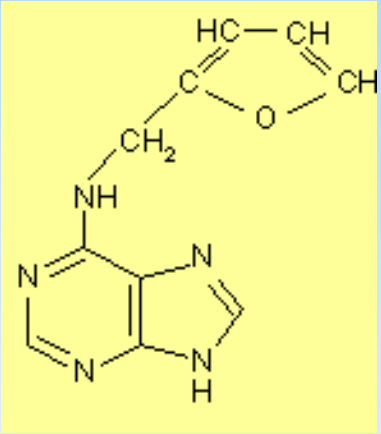
- Influenzano numerosi processi fisiologici
- Agiscono spesso insieme alle auxine
  - ***Sintetizzate principalmente nelle radici e trasportate attraverso lo xilema***

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



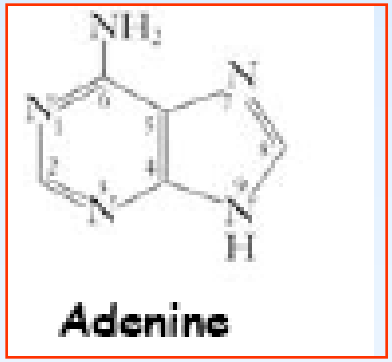
Un composto attivo ottenuto per parziale degradazione del DNA mediante calore

stimolava la proliferazione in coltura dei tessuti parenchimatici di tabacco



Kinetina

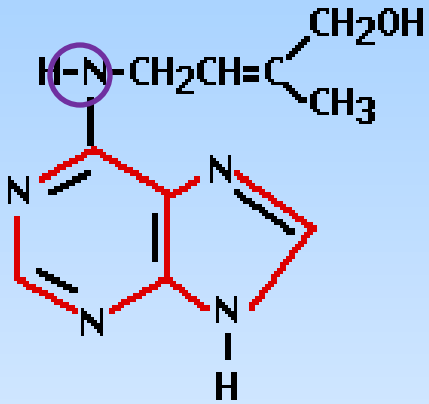
fu definita Kinetina data la sua capacità di promuovere la citochinesi= divisione cellulare



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

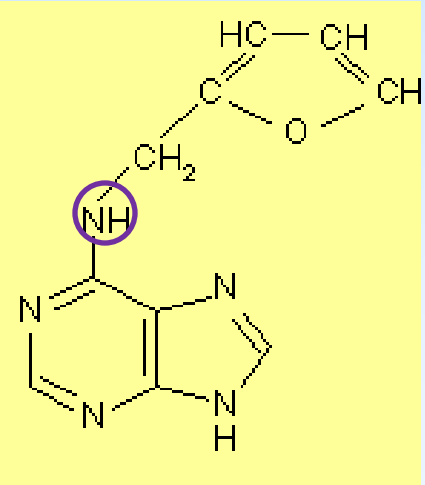
La prima Citochinina naturale fu isolata dal mais nel 1961 da Miller e nel 1973 venne chiamata Zeatina

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)

Inducono:

Divisione cellulare (nelle colture di tessuto e nella pianta intera)

Differenziamento del germoglio nei tessuti in coltura

Conversione di ezioplasti in cloroplasti

Ritardano:

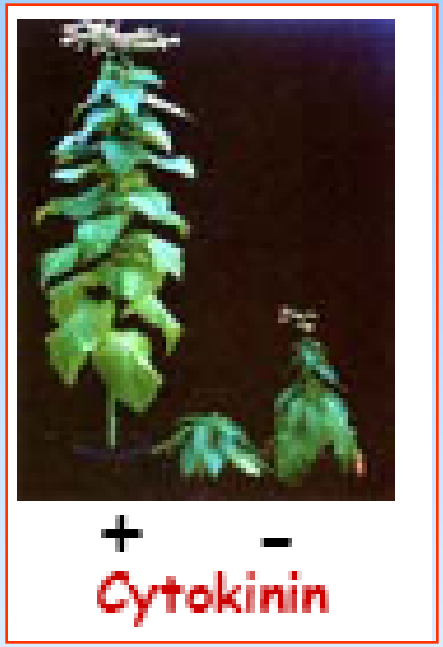
Senescenza delle foglie

Mediano:

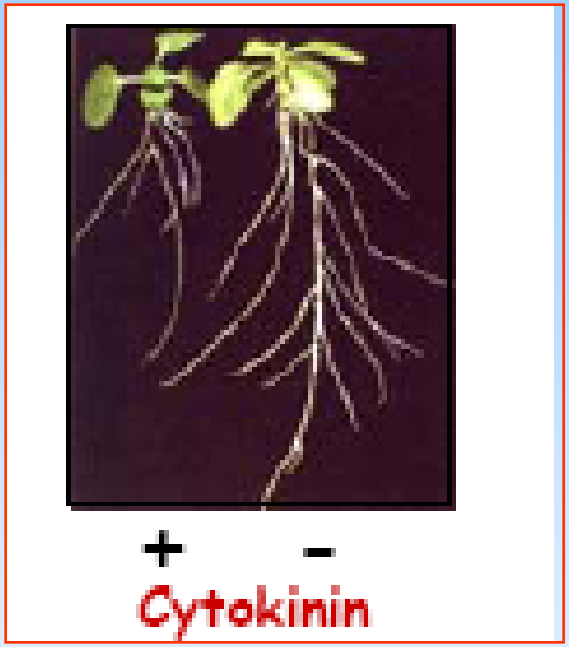
Uscita dalla dormienza delle gemme laterali

Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita del germoglio



Inibisce la crescita radicale



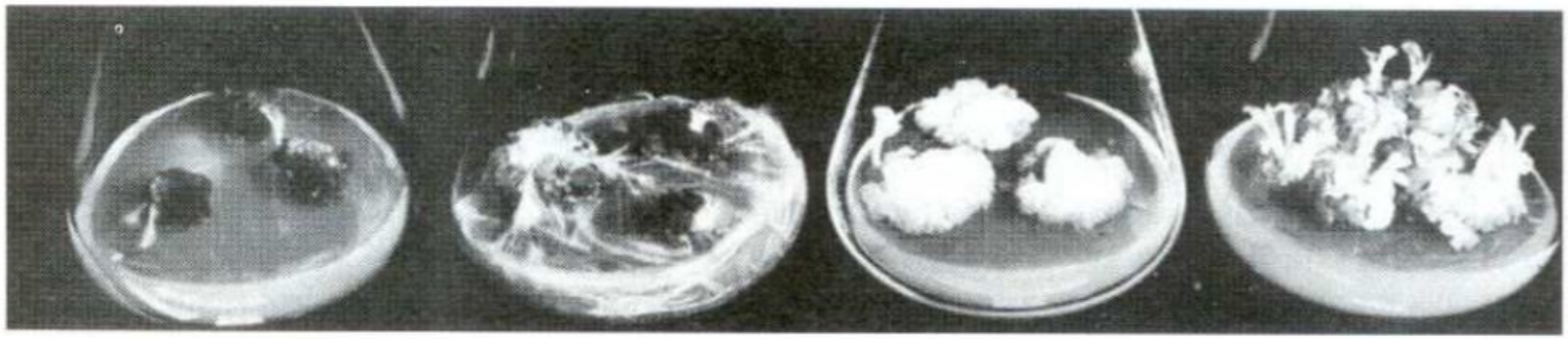
Le citochinine inibiscono la divisione cellulare nella radice e la stimolano nel germoglio

L'attività biologica delle citochinine è complessa

esse possono lavorare insieme alle auxine:

utilizzazioni commerciali nelle tecniche in vitro

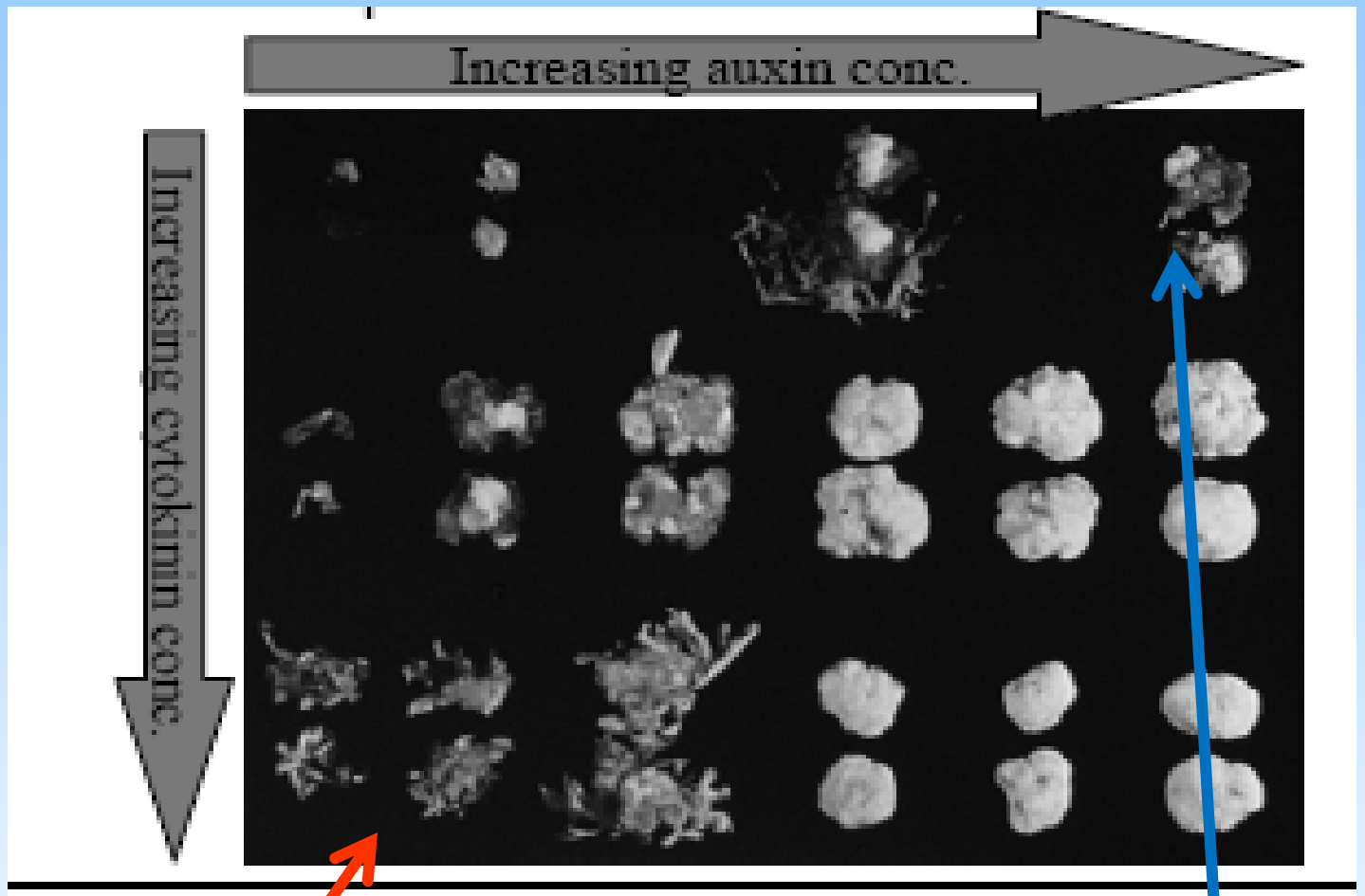
il rapporto auxina: citochinina regola la morfogenesi in tessuti in coltura



Auxin (mg/L) / Kinetin (mg/L)	(A)	(B)	(C)	(D)
	2 / 0	2 / 0.02	2 / 0.2	2 / 0.5

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**

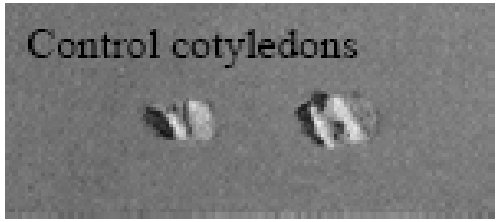
basse concentrazioni di nutrienti ⟶ basse concentrazioni di citochinine

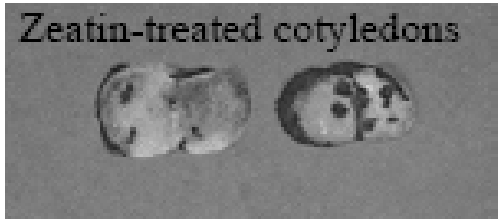
↓

Stimolo crescita delle radici rispetto al germoglio

il controllo della senescenza fogliare:

L'aumento delle citochinine ritarda la senescenza





Promuove l'espansione dei cotiledoni

(ravanello)

Analisi di piante con aumentati livelli di citochinine

piante che sovraesprimono il gene *IPT*

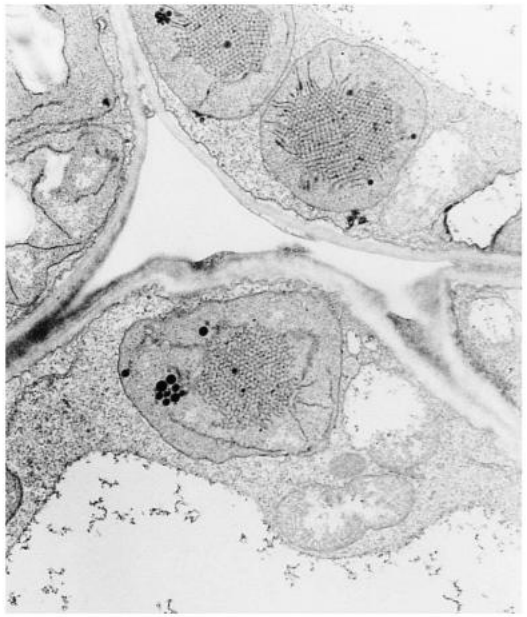
↓

- gli apici generano più foglie
- + clorofilla
- apici avventizi dai piccioli
- ritardata senescenza
- ridotta dominanza apicale
- ridotta capacità di produrre radici avventizie da fusti recisi

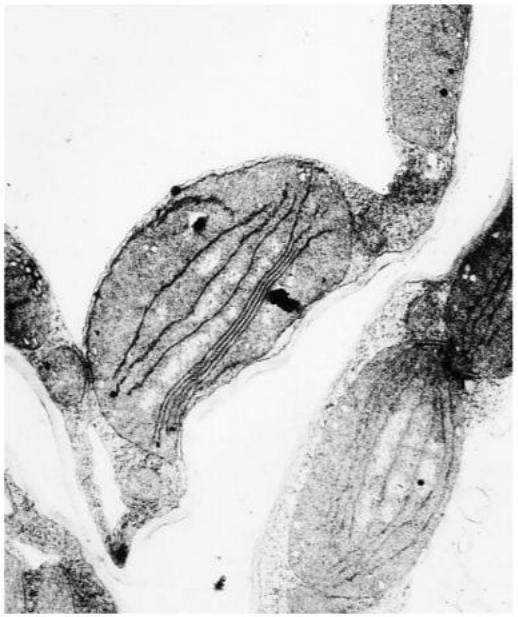
- L'auxina sopprime lo sviluppo delle gemme ascellari
- Le citochinine stimolano la divisione cellulare delle gemme ascellari

Mutanti che sovrapproducono citochinine
sono cespugliosi

le citochinine promuovono la maturazione dei cloroplasti

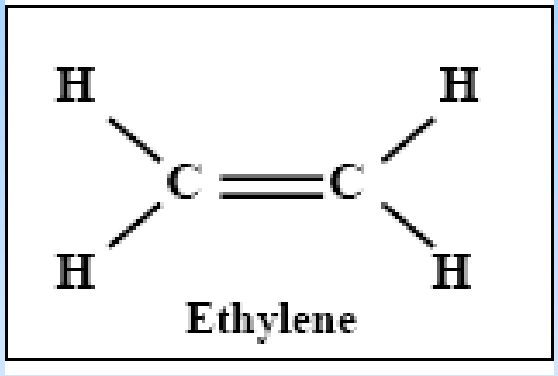


In piantine cresciute al buio, i plastidi si sviluppano come ezioplasti



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

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*

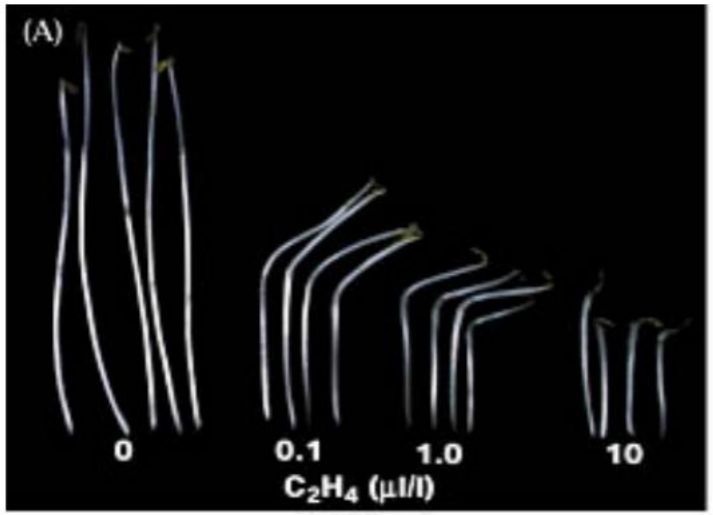
Nel 1901 fu scoperto da un dottorando russo che l'etilene era responsabile della risposta tripla in pianticelle eziolate di pisello

RISPOSTA TRIPLA

riduzione allungamento fusto

aumento crescita laterale (rigonfiamento)

accrescimento orizzontale anormale (alterato gravitropismo negativo)



SINTESI DELL'ETILENE

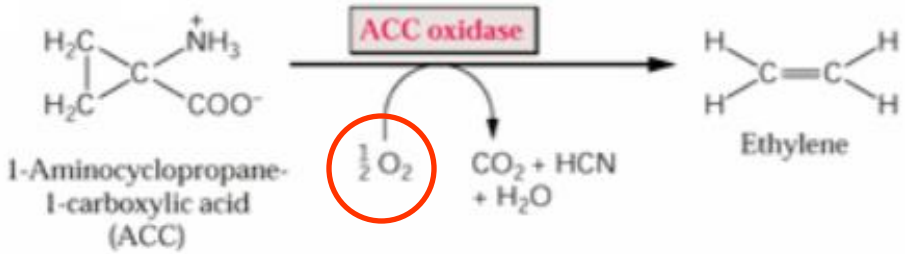
è prodotto da molti tessuti

principali siti di sintesi

meristemi **regioni nodali**

Precursore
[^{14}C]metionina $\xrightarrow{O_2}$ **[^{14}C]etilene**

$\xrightarrow{-O_2}$ **acido 1-aminociclopropano-1-carbossilico (ACC)**



In condizioni anaerobie 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

Induce:

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

Inibisce:

Crescita delle radici (alta concentrazione)

Media:

Risposte a stimoli fisici (ferite)
Apertura fiorale

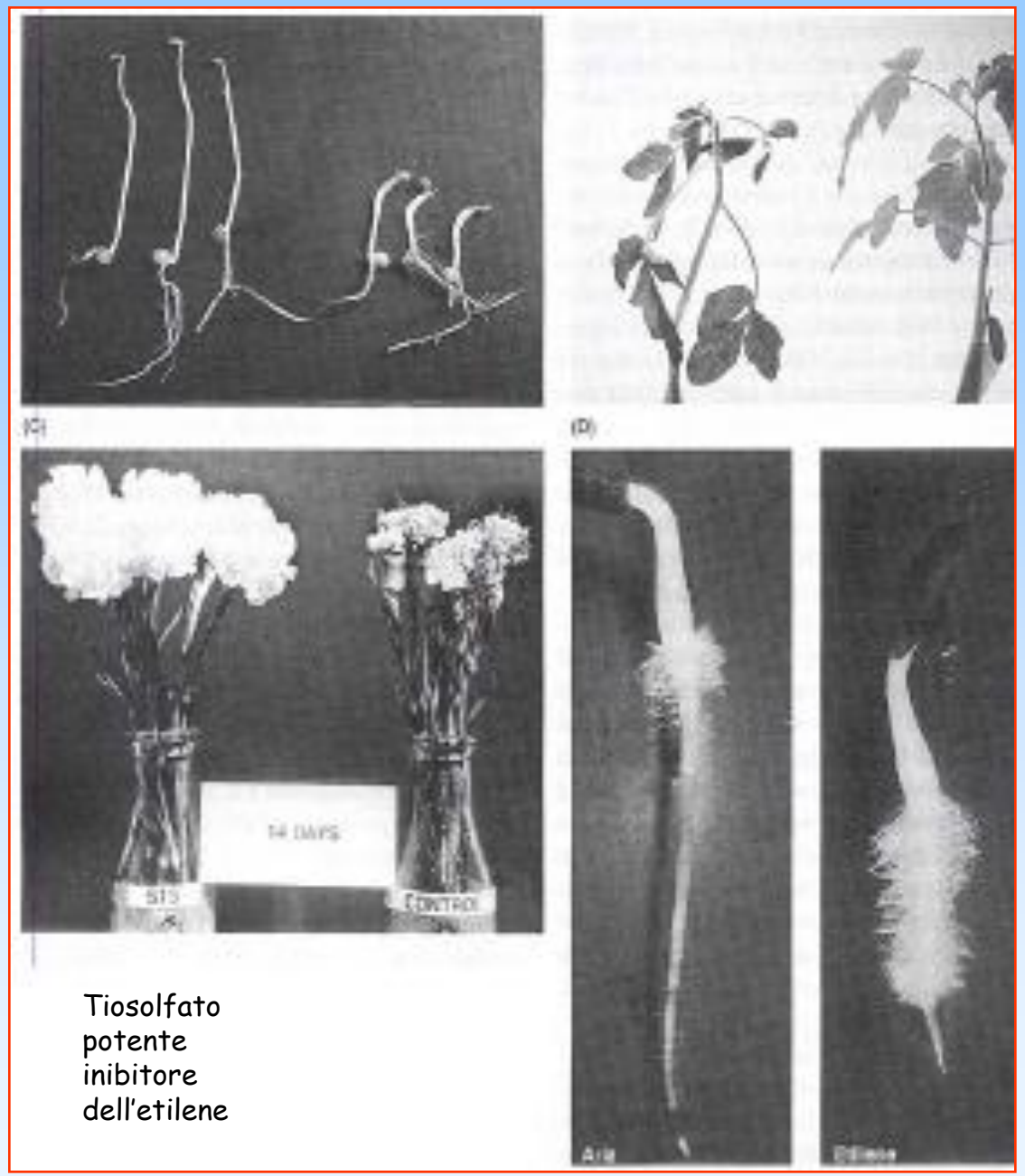
Risposta tripla di pianticelle eziolate di pisello

Epinestia fogliare:

curvatura delle foglie verso il basso

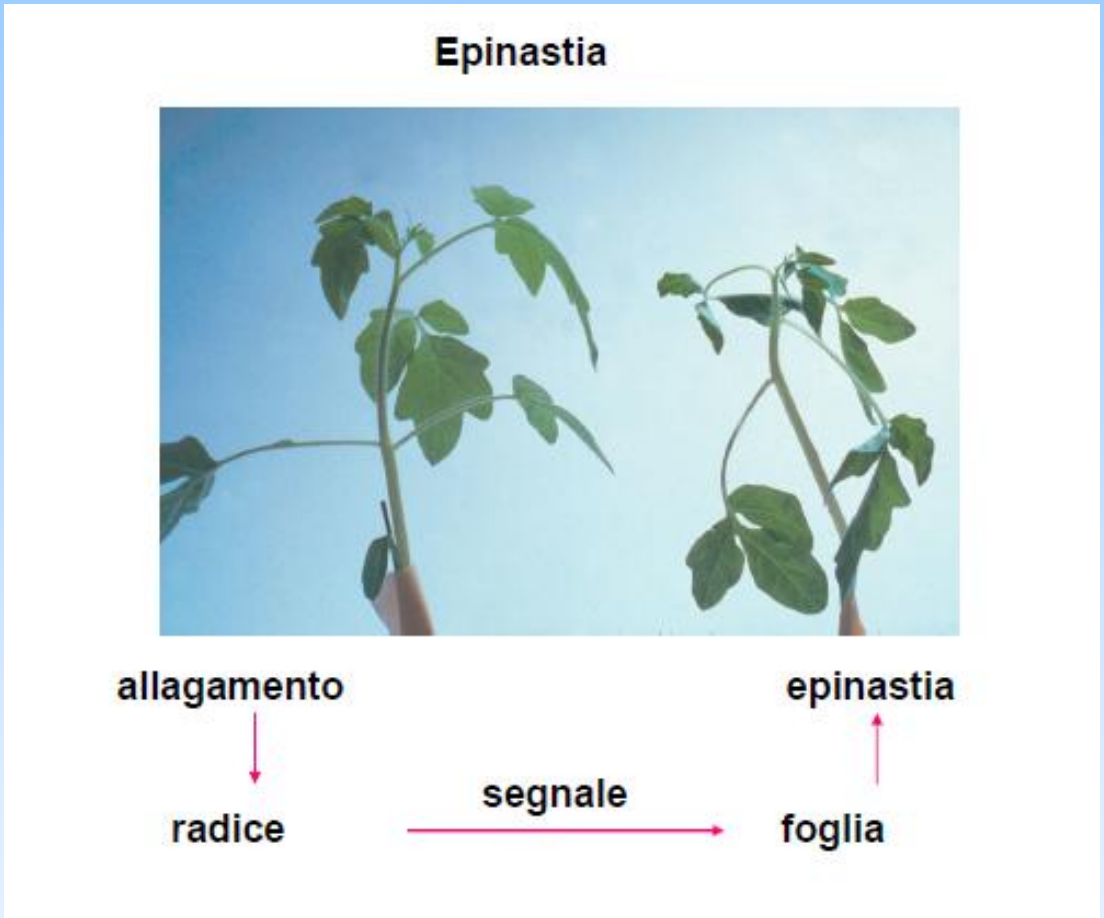
Induzione della senescenza fiorale

Promozione della formazione dei peli radicali



Tiosolfato potente inibitore dell'etilene

Epinastia = curvatura delle foglie verso il basso



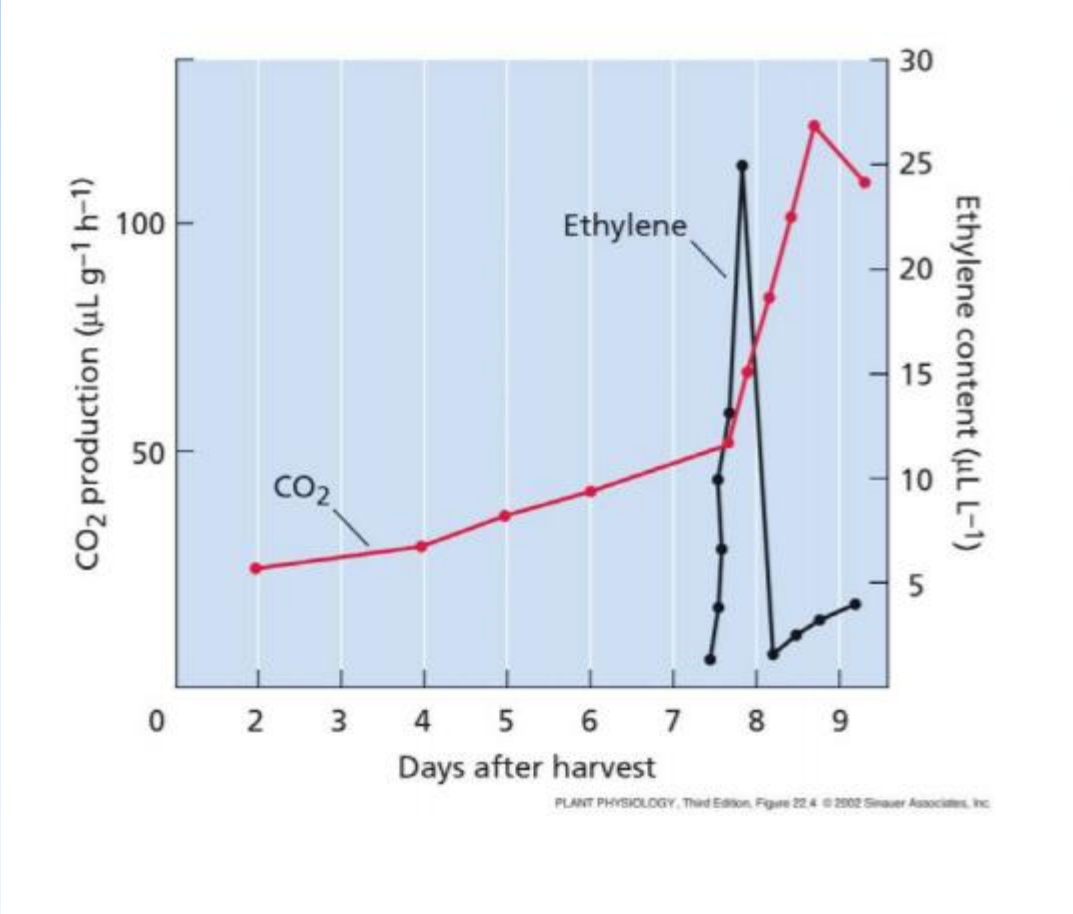
La curvatura delle foglie verso il basso avviene quando la parte superiore del picciolo cresce più velocemente di quella inferiore

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

MATURAZIONE FRUTTI

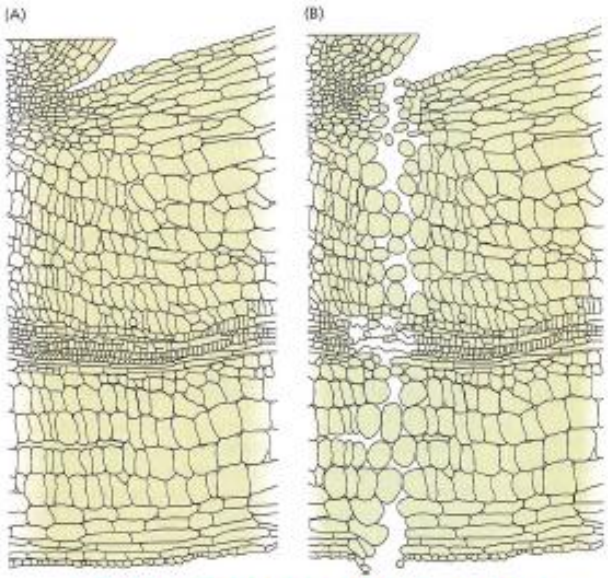
I frutti che maturano in risposta ad etilene mostrano un caratteristico aumento della respirazione (climaterio)

Aumento della produzione di CO_2



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

wt ETR1 mutato

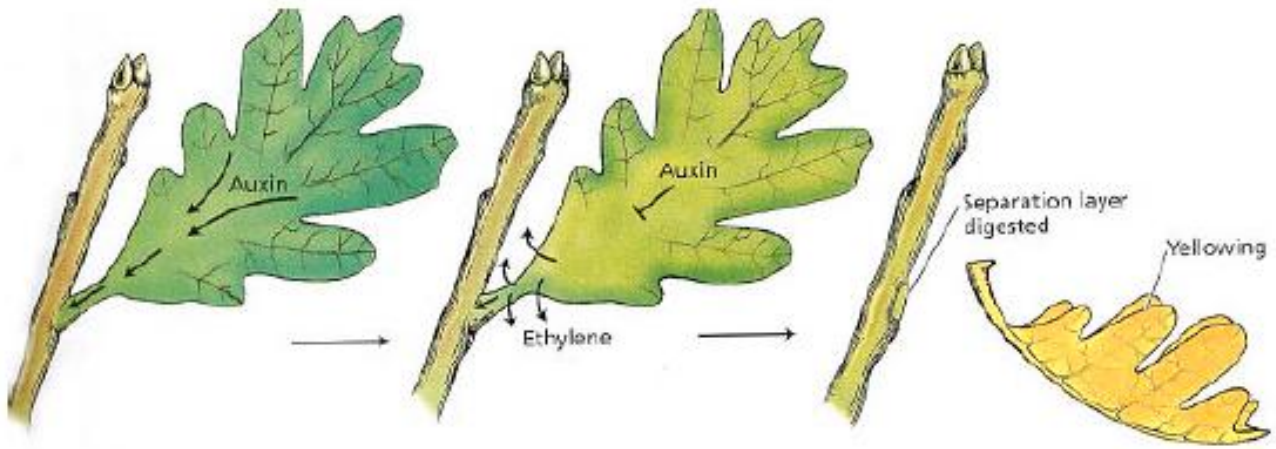


STRATO DI ABSCISSIONE

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)