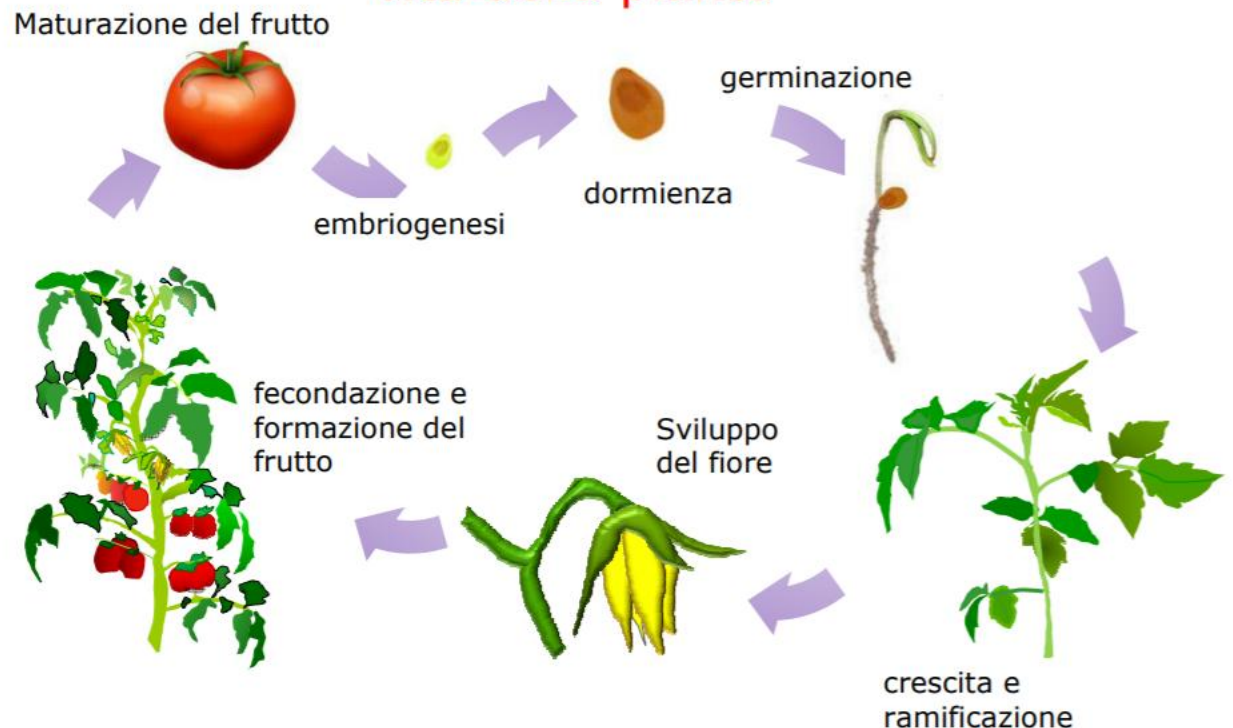


# Perché tutte le piante necessitano di ormoni?

Gli ormoni permettono alle piante di:

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

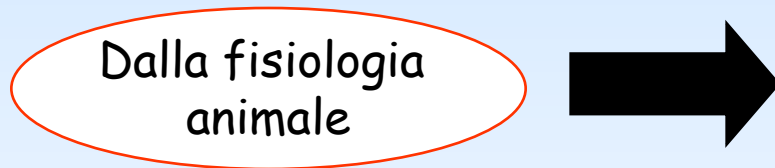
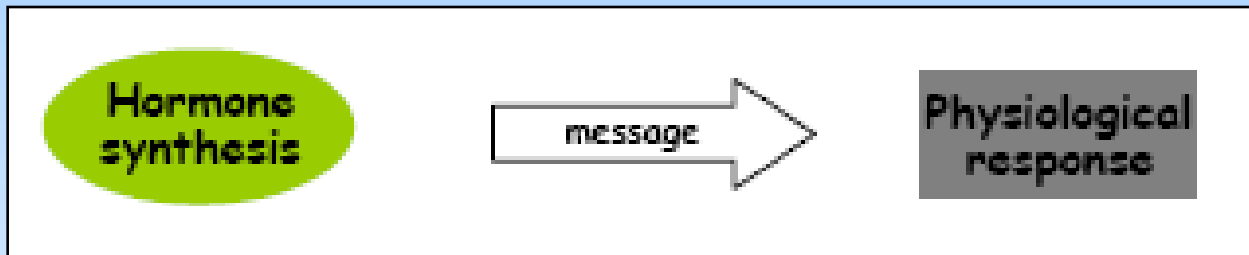
## I fitormoni regolano tutti gli stadi della vita della pianta



# 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 ( $\mu\text{M}$ )

•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**

## 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



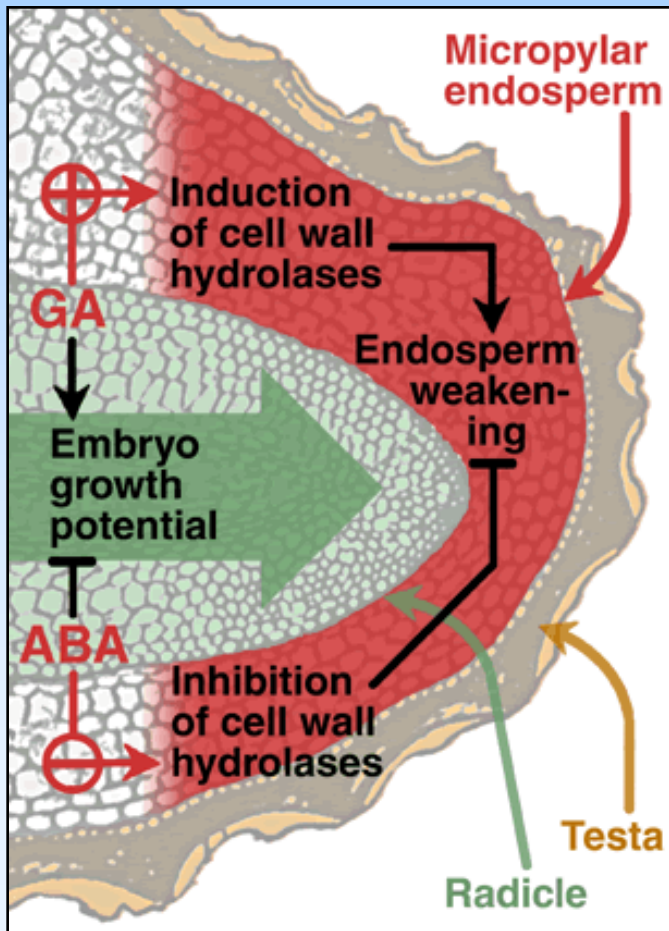
5)

Trasporto

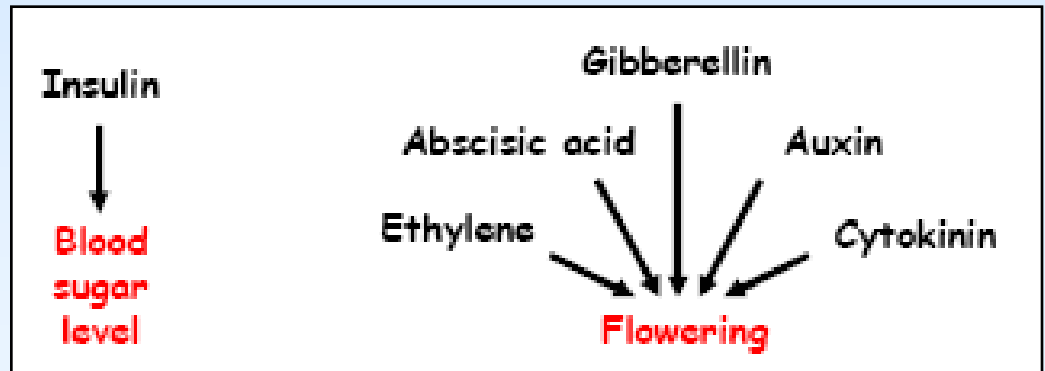
## Effetti dei fitormoni

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

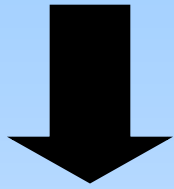


## Criteri per definire il coinvolgimento di un ormone nell'attivazione di un processo fisiologico

- 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

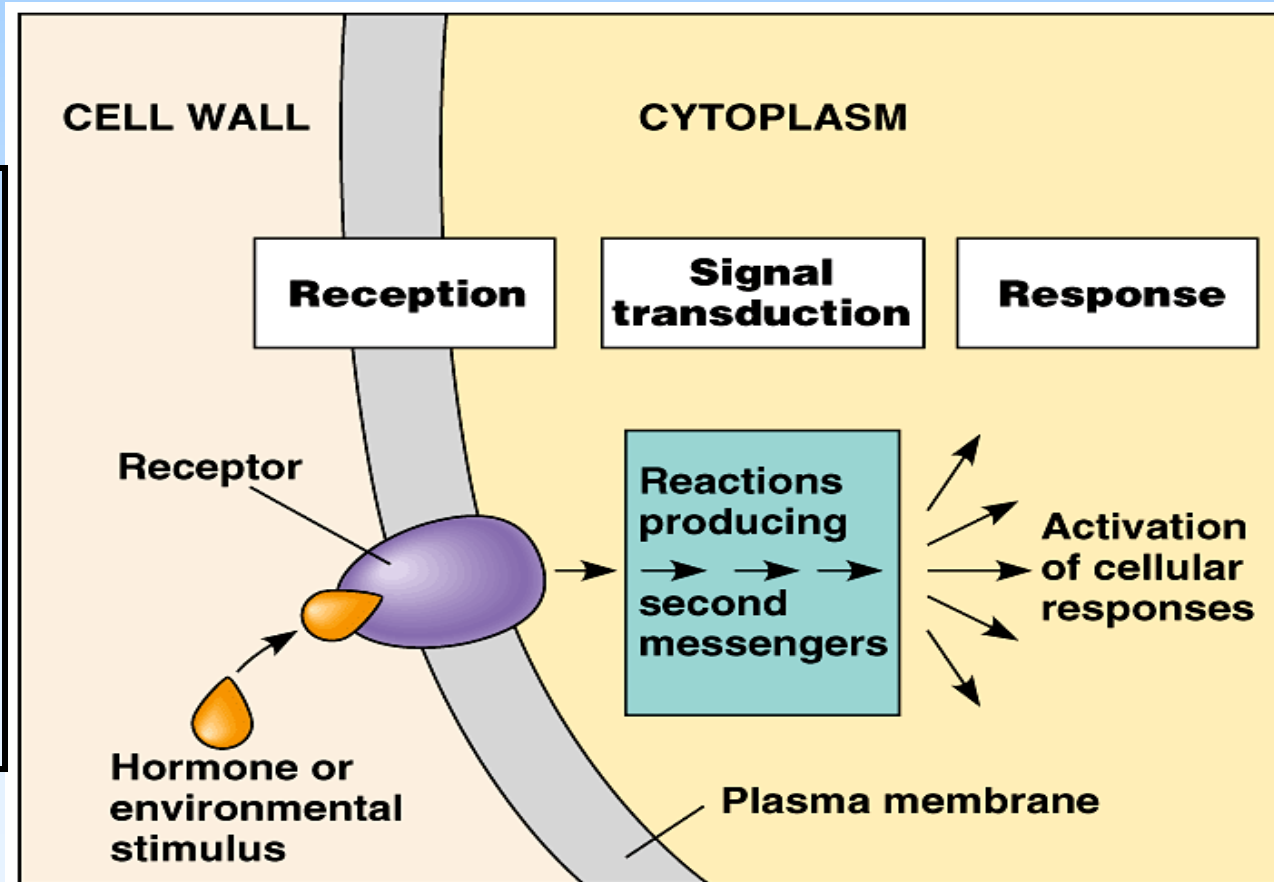


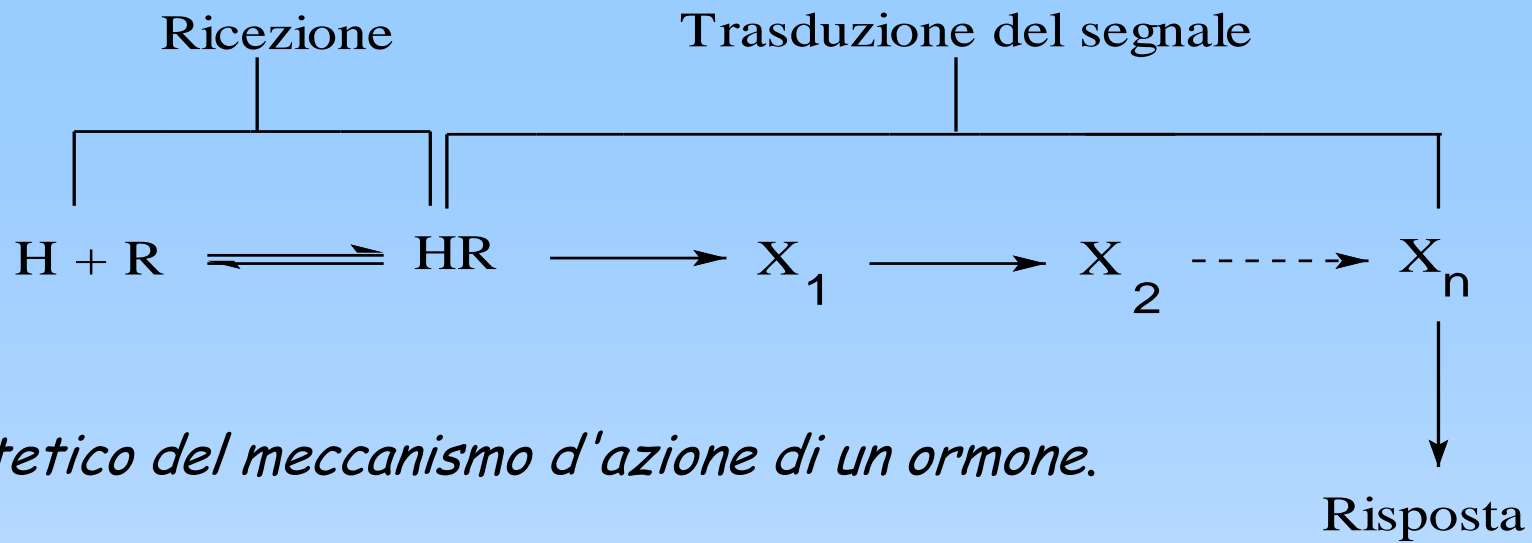
Per **meccanismo d'azione** di un ormone s'intende ***l'insieme dei processi molecolari*** attraverso i quali le cellule bersaglio percepiscono il segnale chimico costituito dall'ormone stesso e lo traducono in risposte specifiche



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

5 classi di  
ormoni

- **Auxine**
- **Gibberelline**
- **Citochinine**
- **Etilene**
- **Acido abscissico**

Classi di  
molecole

Molecole uniche

- Brassinosteroidi
- Acido salicilico
- Acido jasmonico
- Poliammine

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

• **Funzione ausiliaria ?**

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

## Auxina - **Ormone della distensione cellulare**

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

**0,1  $\mu\text{M}$  < Concentrazione ottimale < 1  $\mu\text{M}$**

alte concentrazioni possono inibire l'accrescimento

• 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**

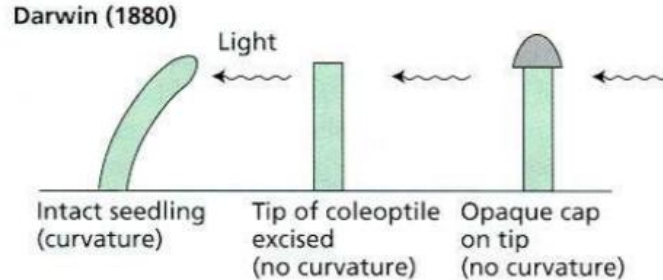
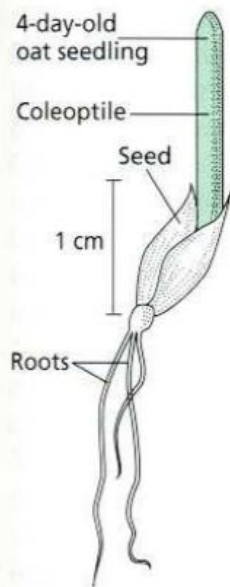
# Auxina - Scoperta



'The power of movement in plants'  
1881

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

## scoperta

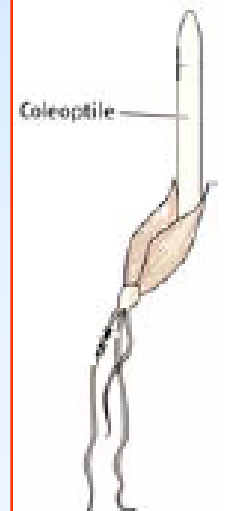


Il coleottilo è una guaina da cui esce la prima foglia. E' ricco di ormoni responsabili del fototropismo

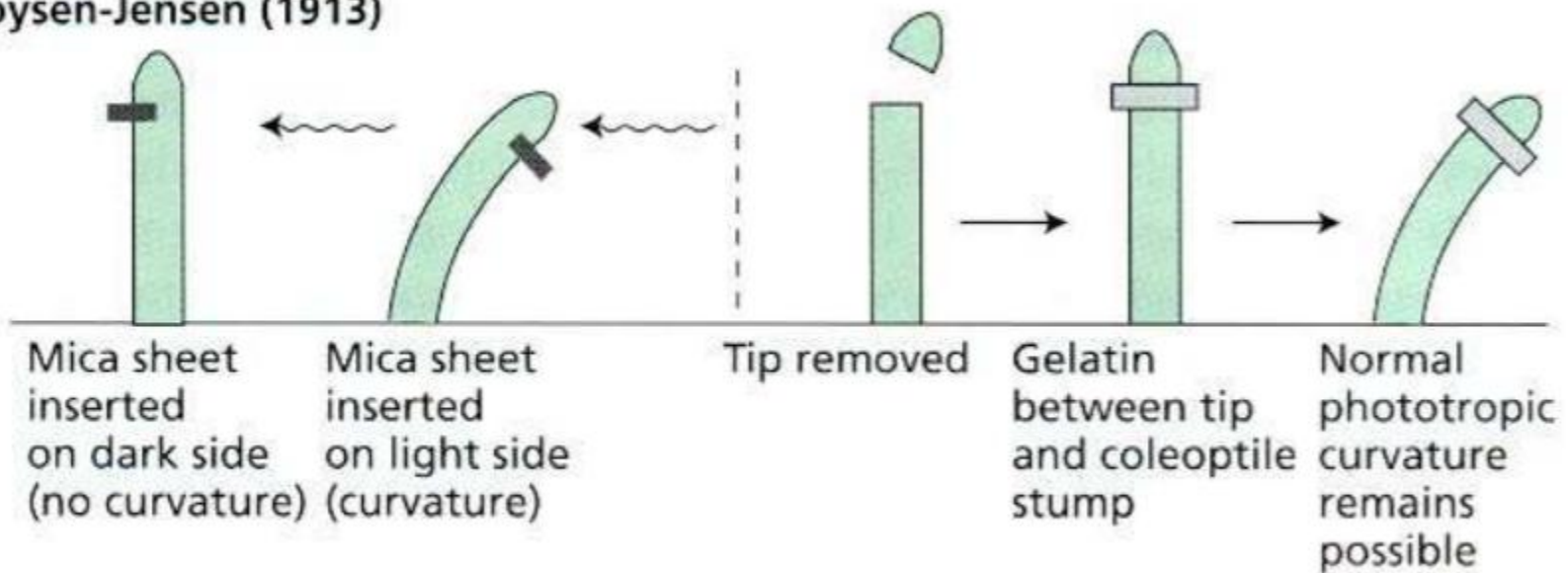
la zona di accrescimento è lontana dall'apice



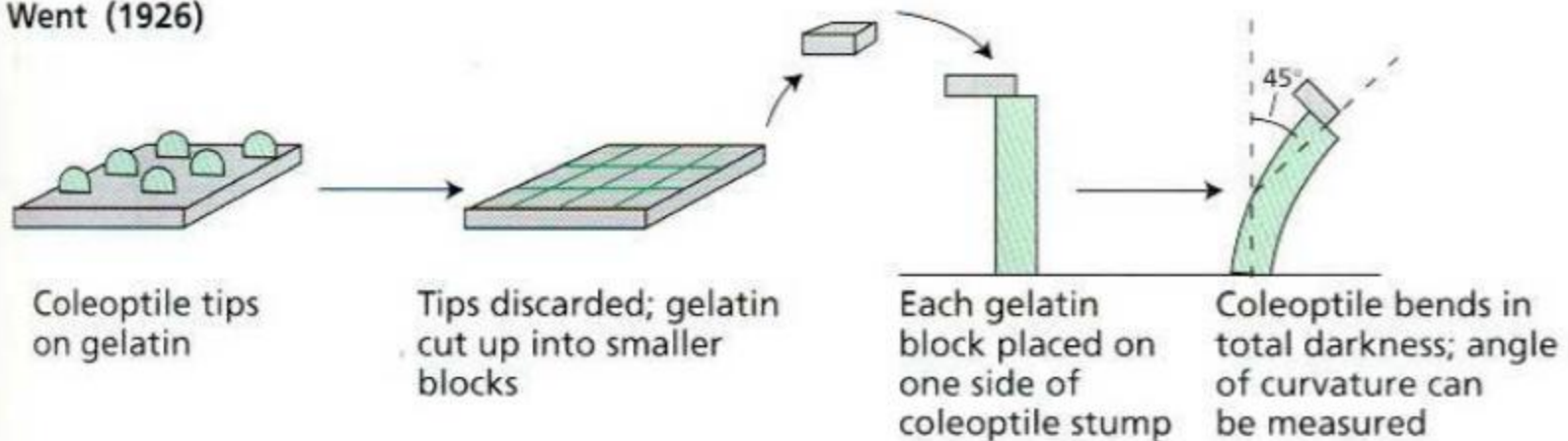
Segnale trasmissibile

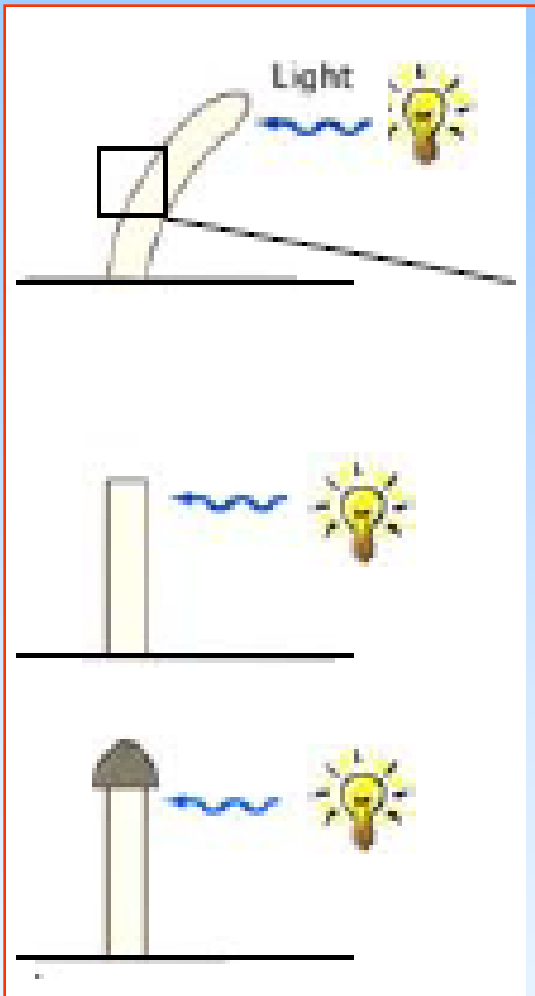


## Boysen-Jensen (1913)



## Went (1926)





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

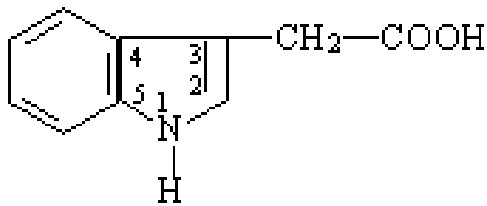
•Se l'apice dei coleottili è rimosso o coperto essi non curveranno più

•Qualche "fattore trasmissibile" è prodotto nell'apice

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

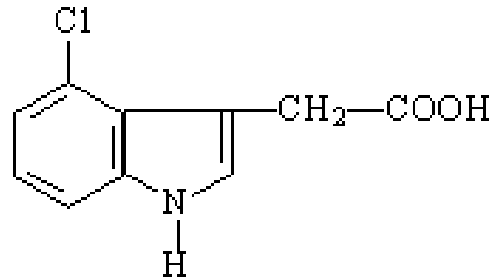
è riconosciuta come la più abbondante ed importante auxina

naturale



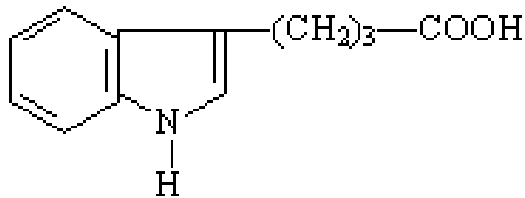
IAA

Acido indolacetico



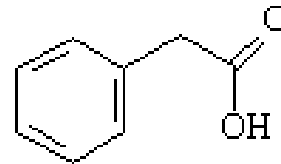
4-Cl-IAA

Acido 4-cloroindolacetico



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

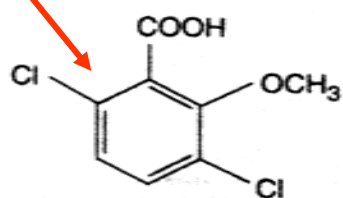
avviene nei tessuti in rapida divisione cellulare

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

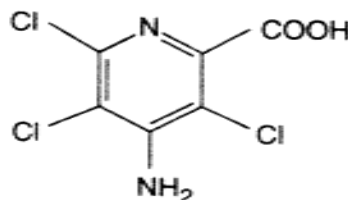
Nei tessuti vegetali le *forme coniugate dell'IAA* non hanno attività biologica. Rappresentano *forme di riserva o di trasporto* a lunga distanza, in quanto la coniugazione coinvolge il gr. carbossilico e garantisce stabilità chimica

## Auxine sintetiche

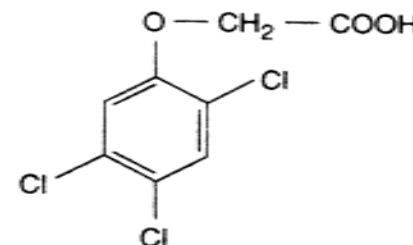
Le auxine sintetiche mancano dell'anello indolico tuttavia la presenza di una carica parzialmente positiva ed una carica negativa del carbossile ad una distanza di 0,5 nm, probabilmente le rende simili alle auxine naturali



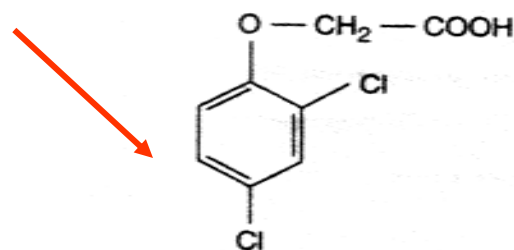
**Acido 2-metossi-3,6-dicloro benzoico (dicamba)**



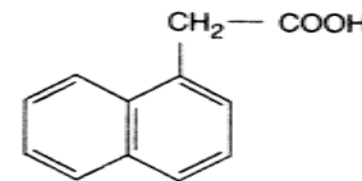
**Acido 4-ammino-3,5,6-tricloropicolinico (tordon o picloram)**



**Acido 2,4,5-tricloroofenossi-acetico (2,4,5-T)**



**Acido 2,4-diclorofenossi-acetico (2,4-D)**



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

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

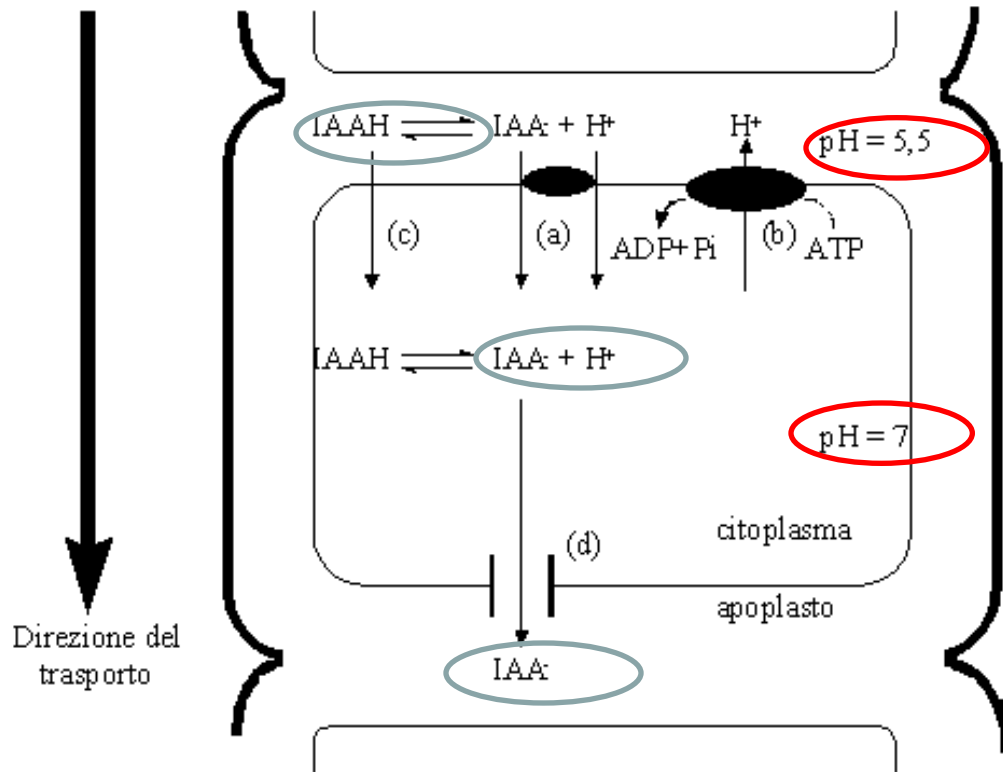


Auxine, citochinine e giberelline sono considerati **ormoni giovanili** per la produzione nelle parti giovani della pianta, etilene e acido abscissico **ormoni della maturità**.

## 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

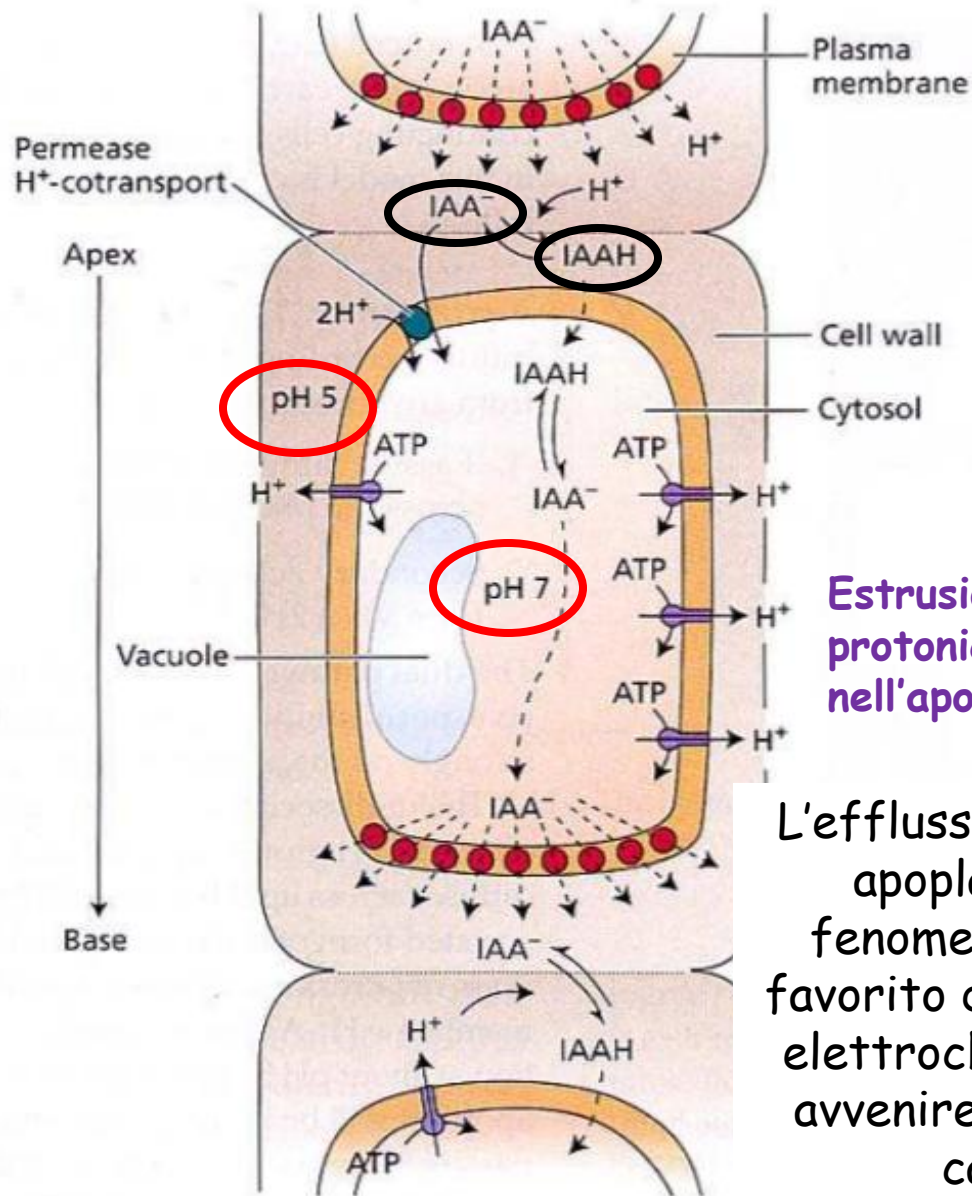
**ipotesi chemiosmotica del trasporto polare dell'auxina**

# Modello chemiosmotico

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

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

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



Estrusione protonica nell'apoplasto

L'efflusso di  $\text{IAA}^-$  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:

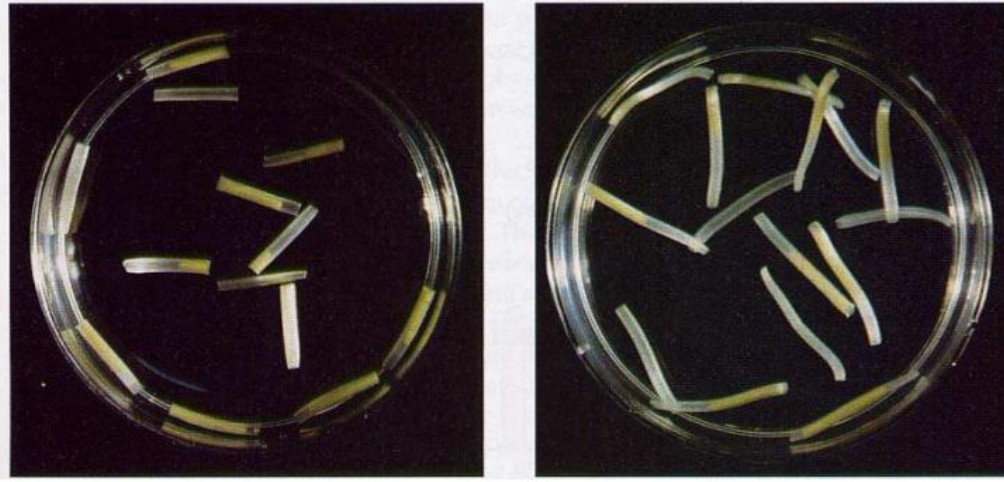
*Le auxine sono in grado di  
mediare gli effetti della luce e  
della gravità sull'accrescimento*



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  
rompendo 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

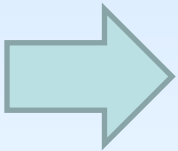
 Oltre l'acidificazione della parete cellulare l'auxina  
agisce sulla membrana plasmatica o all'interno della cellula e induce  
distensione

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

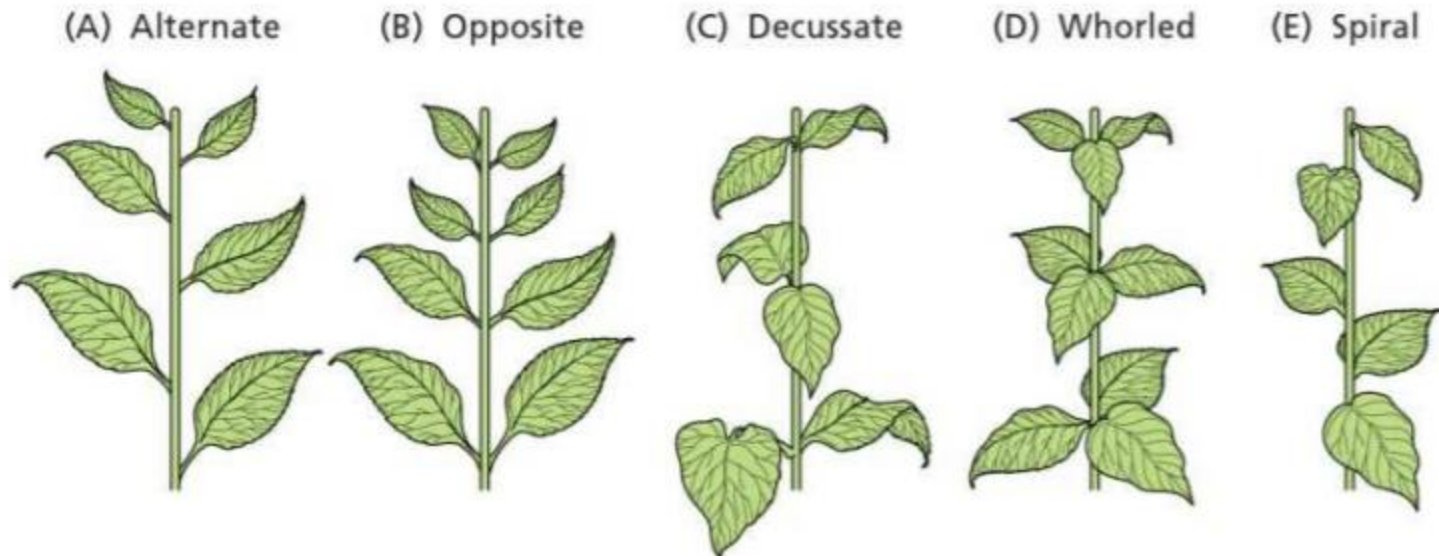


Aggiunta di Auxina su  
Fusto decapitato

L'IAA inibisce la crescita delle gemme laterali

# L'IAA DETERMINA LA FILLOTASSI

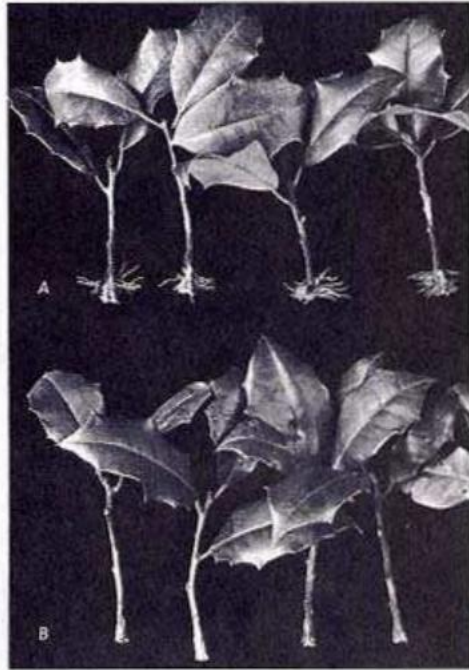
cioè il pattern di emergenza delle foglie dall'asse del fusto



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)

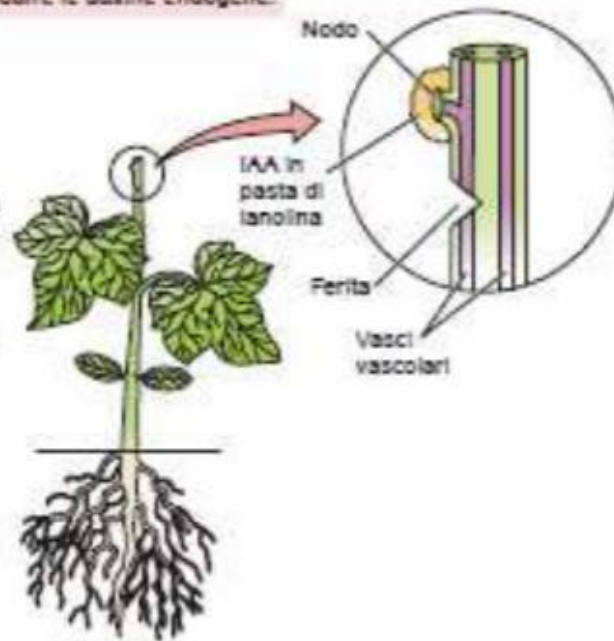
(A)



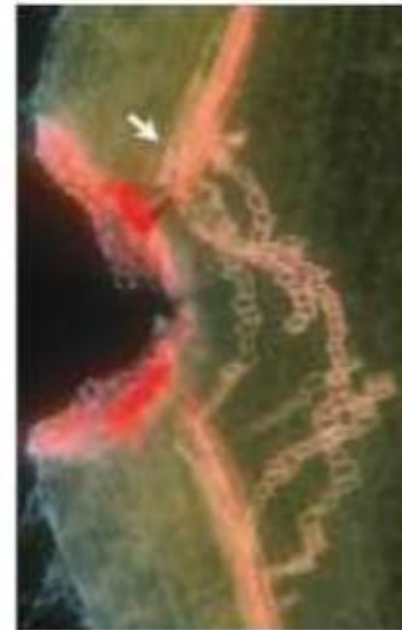
Pianta intatta di cetriolo

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

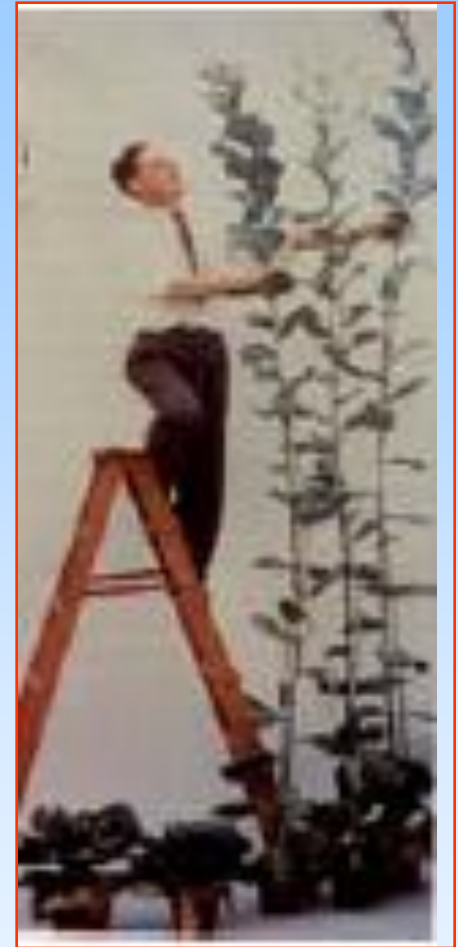
Le auxine sintetiche (2,4,5-T, NAA e 2,4-D) ) sono ampiamente utilizzate per prevenire la cascola precoce di frutti in via di sviluppo o nelle ultime fasi della maturazione:

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

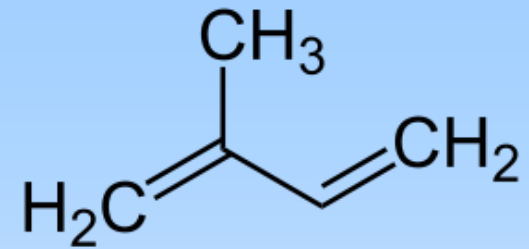
- **NOMENCLATURA:**  $GA_x$ , il numero a pedice indica l'ordine cronologico di identificazione
  - Identificate in base alla struttura chimica e non all'attività biologica
  - Classificazione in base al *numero degli atomi di carbonio*:  
**20 (GA-20)**

**$GA_3$  è stata la prima giberellina attiva**

**messa in commercio**

• Sono **acidi diterpenoidi**,  
**(C<sub>20</sub>)**, 4 unità isopreniche a  
struttura tetraciclica,  
diversamente sostituita e  
derivano dall'acido mevalonico

ISOPRENE (C<sub>5</sub>H<sub>8</sub>)



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

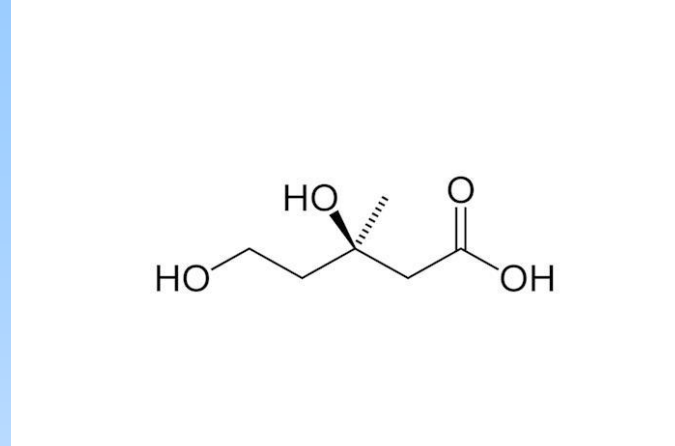
Quando i **terpeni** sono **modificati** con formazione di gruppi funzionali contenenti atomi diversi dal carbonio:

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

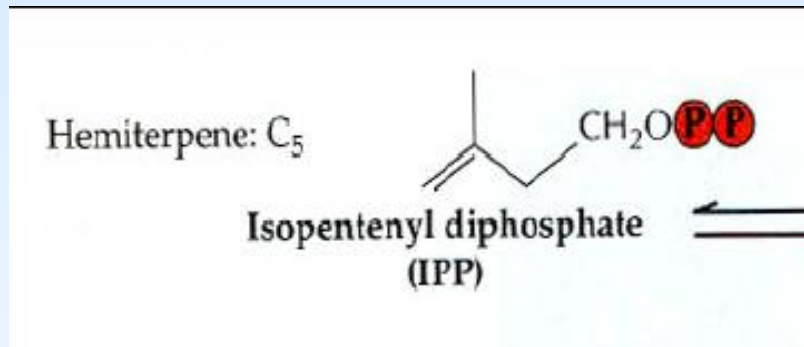
*A volte confusione fra i 2 termini*

# 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

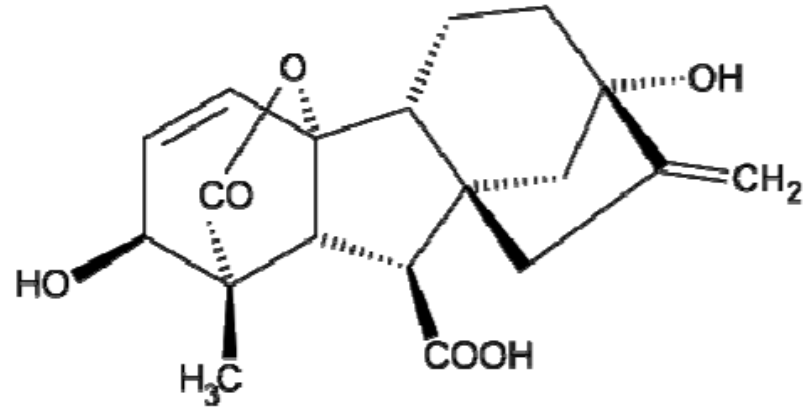
*In base al numero di unità isopreniche contenute ( $C_5H_8$ ), si ha la seguente classificazione:*

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

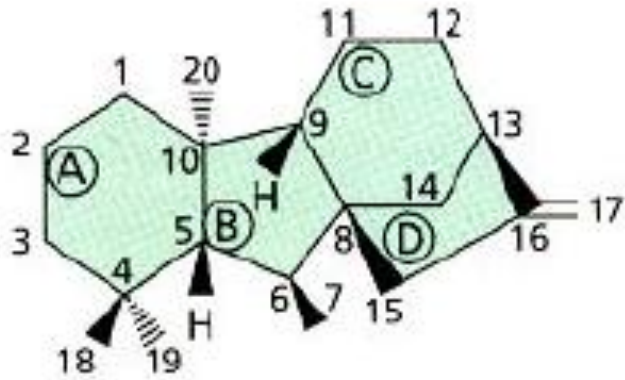
4 unità isopreniche

a struttura

tetraciclica



**GA<sub>3</sub>**



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<sub>1</sub>**

Altre GAs attive:

GA<sub>3</sub>

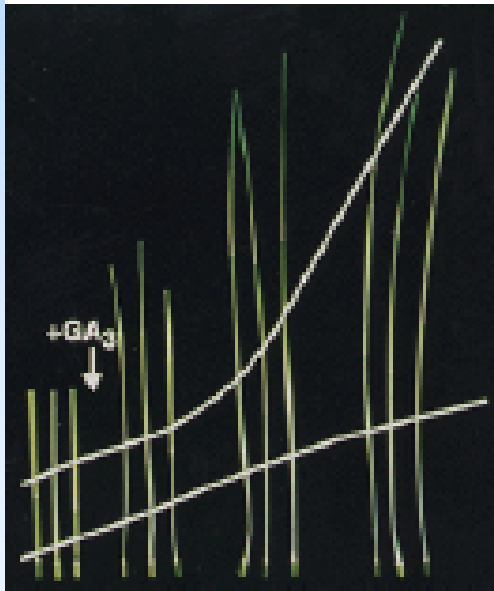
GA<sub>4</sub> e GA<sub>7</sub>

GA<sub>9</sub>

## Stimolano:

Distensione e divisione cellulare  
nei fusti causandone  
l'iperallungamento

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



Allungamento del  
fusto in piantine  
di riso

## Inducono:

- Germinazione dei semi dormienti (inibizione sintesi ABA)
- Sintesi di enzimi idrolitici ( $\alpha$ -amilasi) nei semi dei cereali
- Allegagione e crescita dei frutti

## Mediano:

### Risposte fotoperiodiche

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



Qual è la differenza tra  
auxina e gibberellina?

### Auxina

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

### Gibberellina

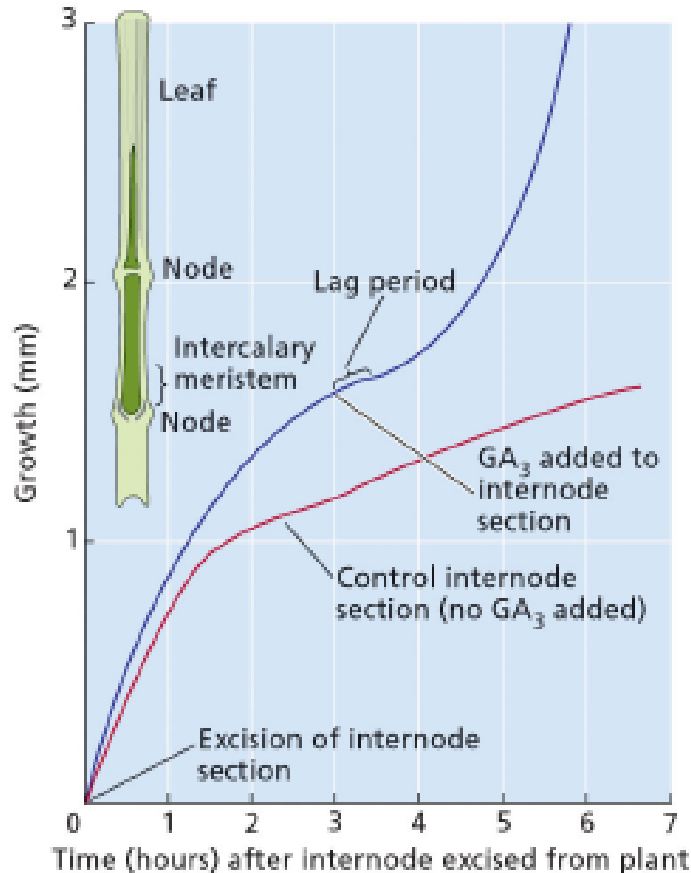
Richiesta *in certi momenti* per  
indurre maggiori variazioni di  
sviluppo



**effetto GA1 su mais nano**

## PROMOZIONE CRESCITA DEL FUSTO

allungamento internodo superiore riso



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

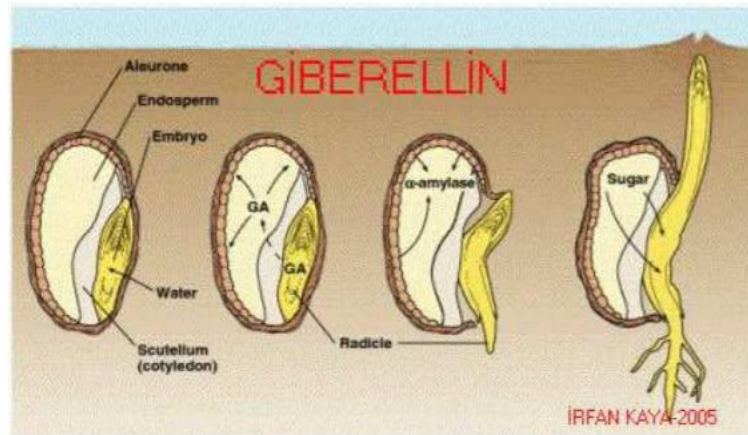
- aumento estensibilità parete cellulare
- no acidificazione apoplasto (auxina)
- Lag time da 40 min a 3 ore
- Effetto additivo con IAA

**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  $\alpha$ -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*.



Without added gibberellin

With added gibberellin

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

Più fusto = più spazio per lo zucchero

nella **produzione di malto dall'orzo**: applicazioni dell'ormone ai germinelli di orzo aumentano i livelli di enzimi idrolitici ( $\alpha$ -amilasi).

*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.

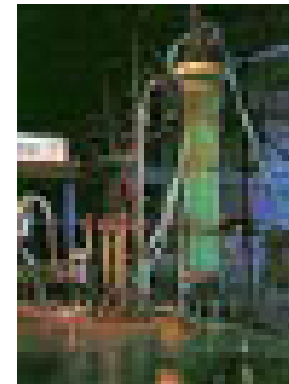
## Citochinine - **Divisione cellulare**

**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 tabacco



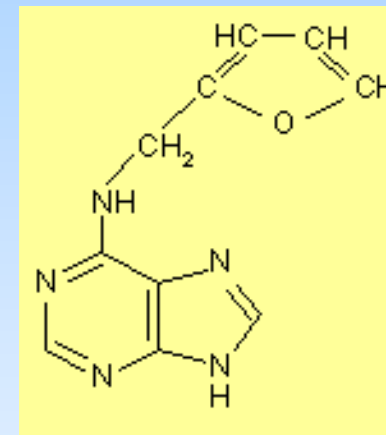
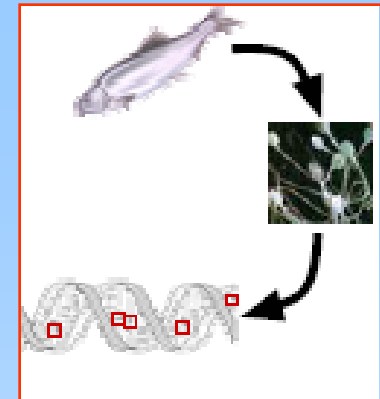
La prima Citochinina fu isolata dallo sperma di aringa nel 1955 da Miller :

Un composto attivo ottenuto per parziale degradazione del DNA mediante calore

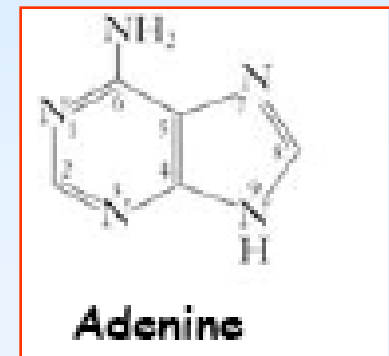
*stimolava la proliferazione in coltura dei tessuti parenchimatici di tabacco*

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

citochinesi= divisione cellulare



Kinetina



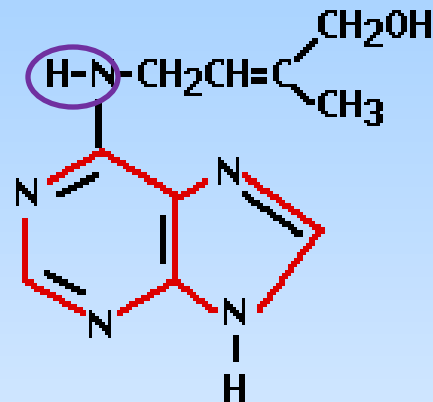




esiste nelle piante una sostanza simile alla  
sostanza simile alla Kinetina?

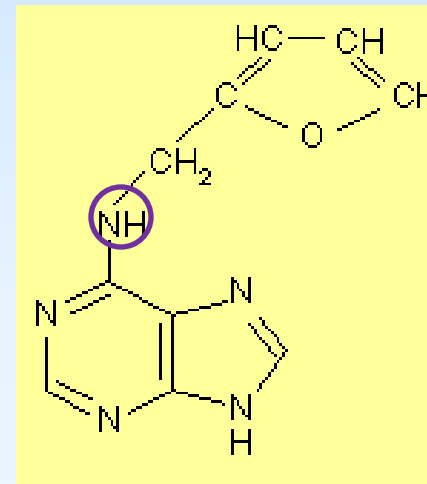
La prima Citochinina naturale fu isolata dal  
mais nel 1961 da Miller e nel 1973 venne  
chiamata **Zeatina**

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**

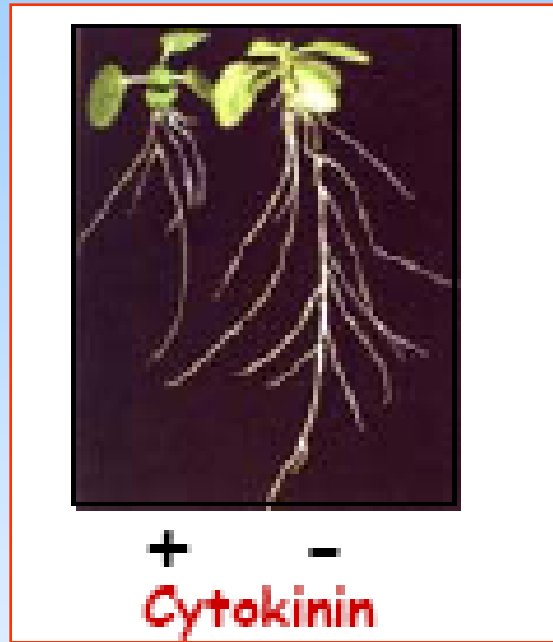
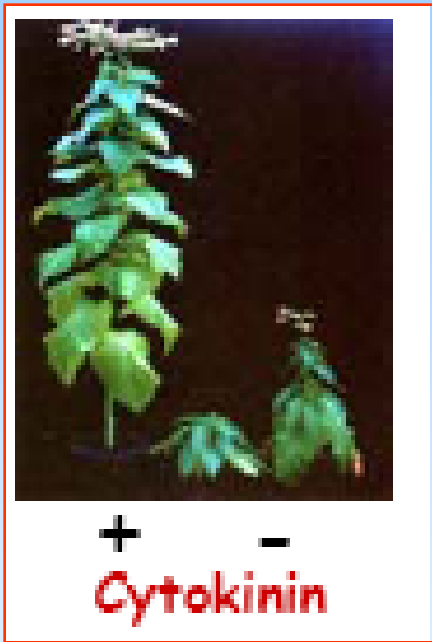
### Mediano:

**Uscita dalla dormienza delle gemme laterali**

# Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita  
del germoglio

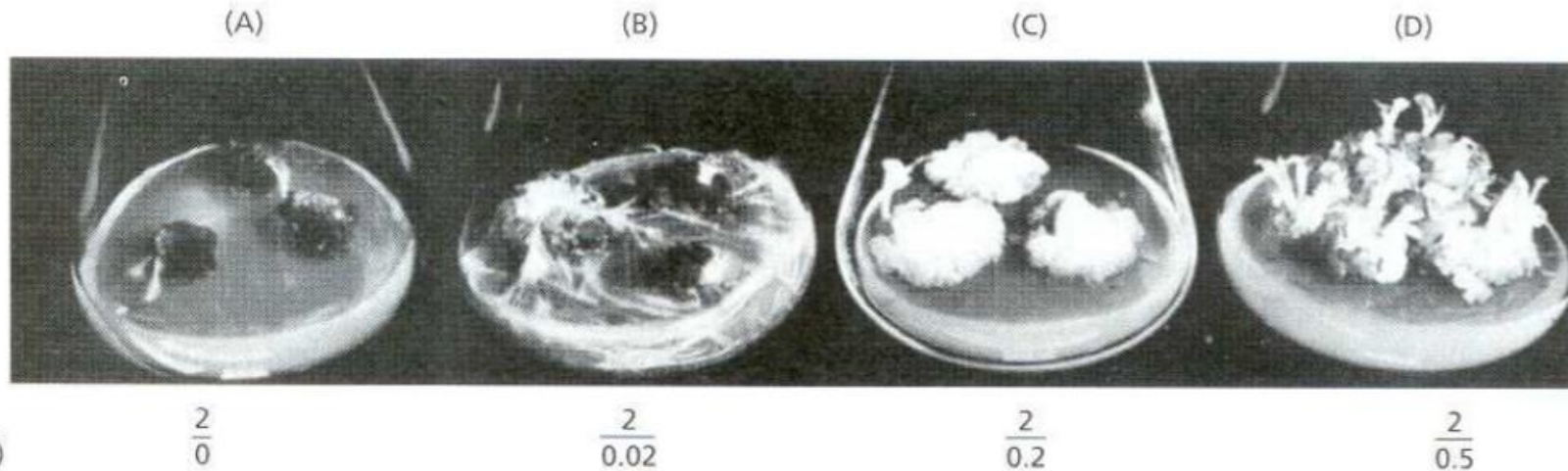
Inibisce la crescita  
radicale



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

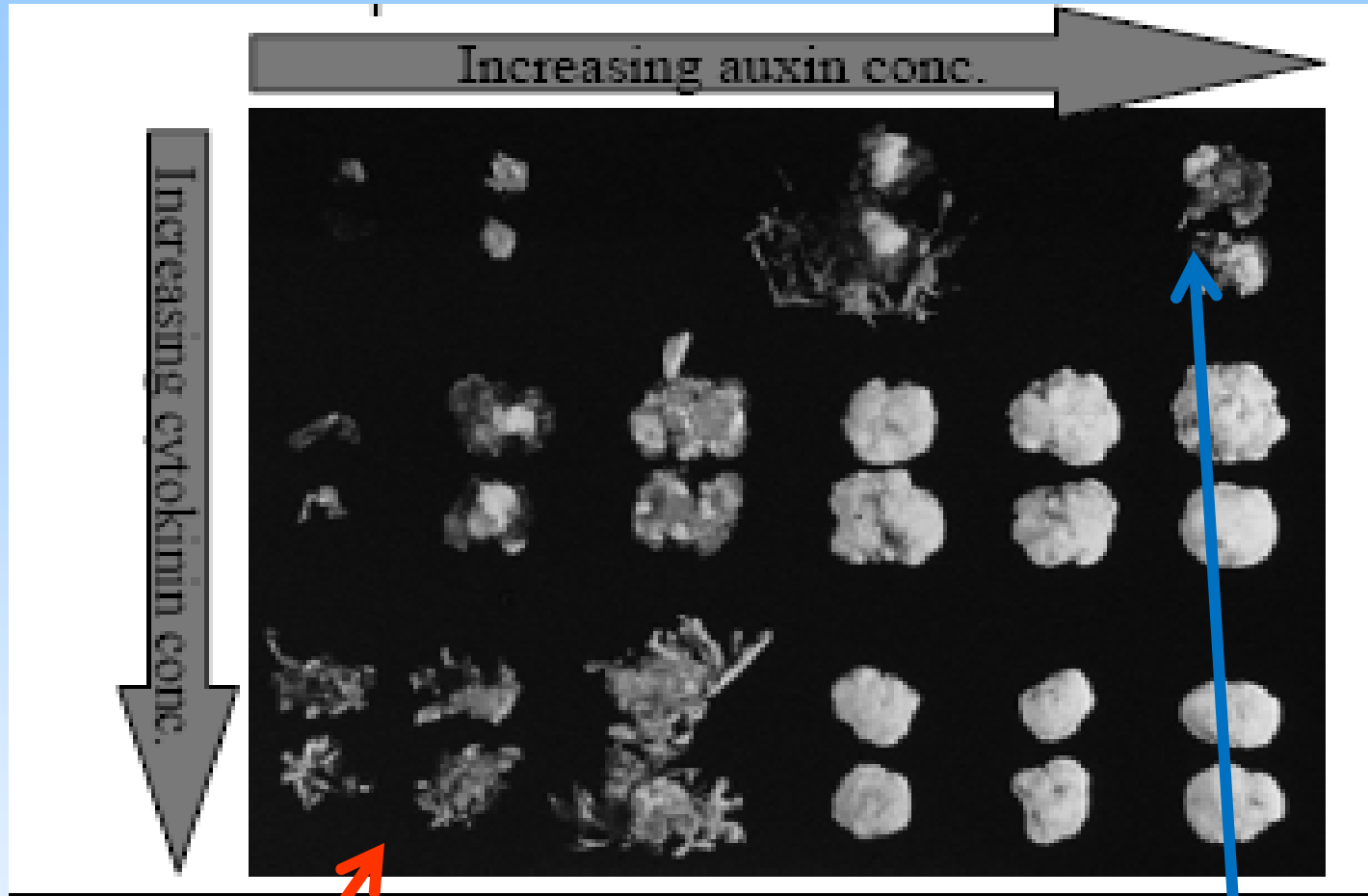
L'attività biologica delle citochinine è complessa  
esse possono lavorare insieme alle auxine:  
utilizzazioni commerciali nelle tecniche in vitro

# 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**  $\longrightarrow$  Rapporto **crescita radici/germoglio**

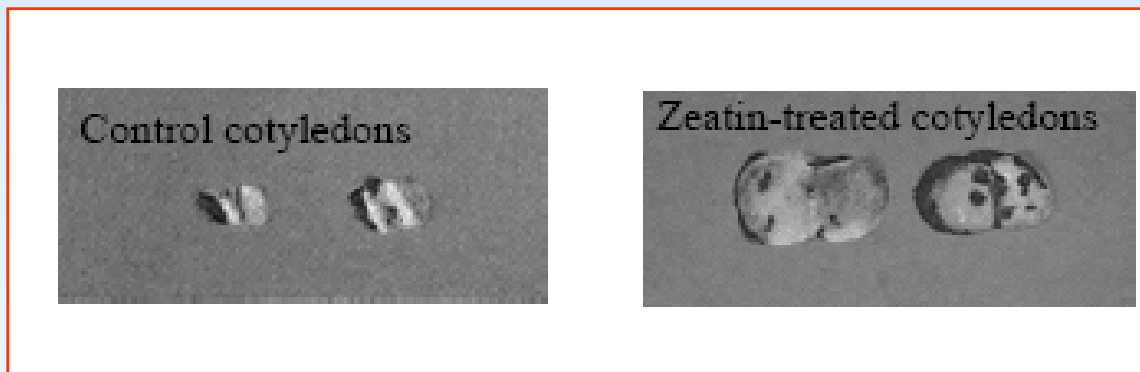
basse concentrazioni di nutrienti  $\longrightarrow$  basse concentrazioni di citochinine



Stimolo crescita delle radici rispetto al germoglio

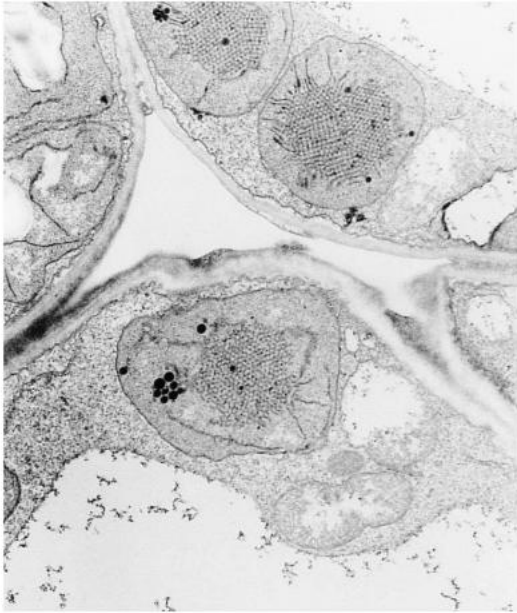
il controllo della senescenza fogliare:

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

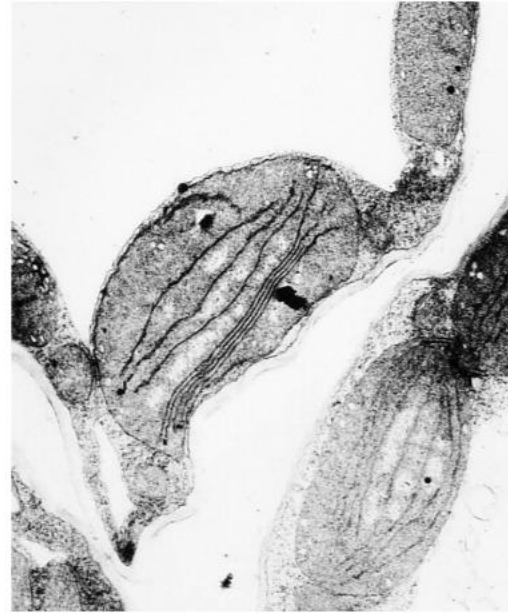


Promuove  
l'espansione dei  
cotiledoni  
( ravanello)

## le citochinine promuovono la maturazione dei cloroplasti

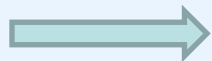


In piantine cresciute al buio, i plastidi si sviluppano come ezioplasti



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

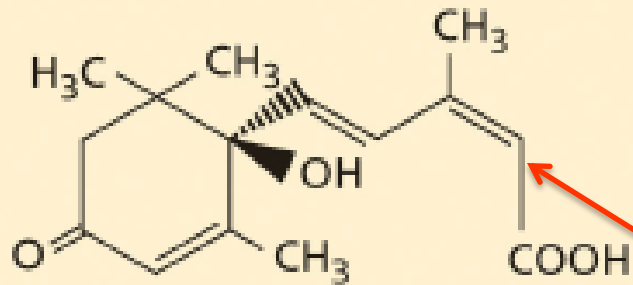
- L'auxina sopprime lo sviluppo delle gemme ascellari
- Le citochinine **stimolano la divisione cellulare delle gemme ascellari**



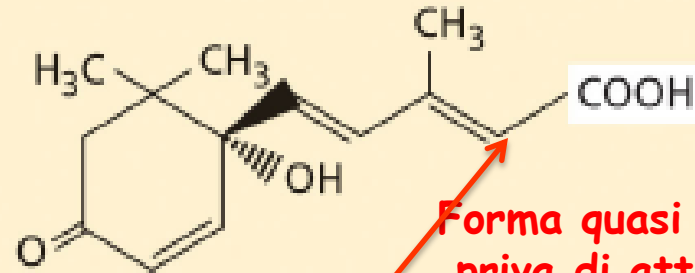
Mutanti che sovrapproducono citochinine  
*sono cespugliosi*







**(R)-cis-ABA**



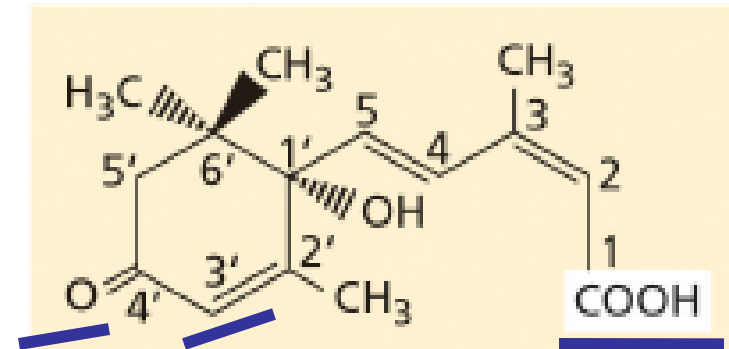
**(S)-2-trans-ABA**

**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

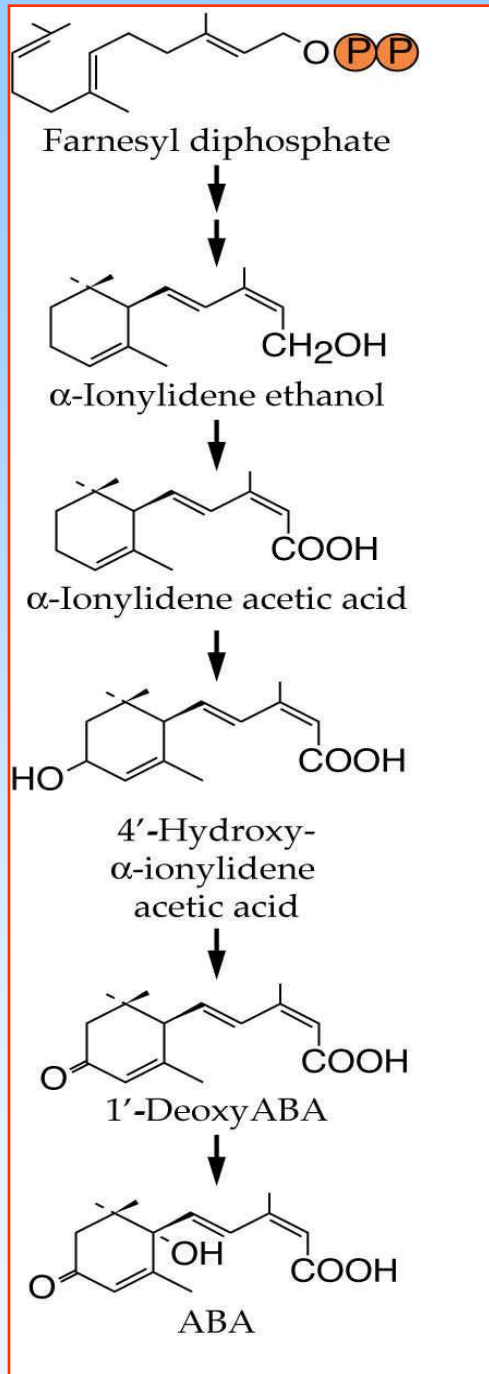
**sono richieste strutturali essenziali per  
l'attività biologica**



**(S)-cis-ABA**

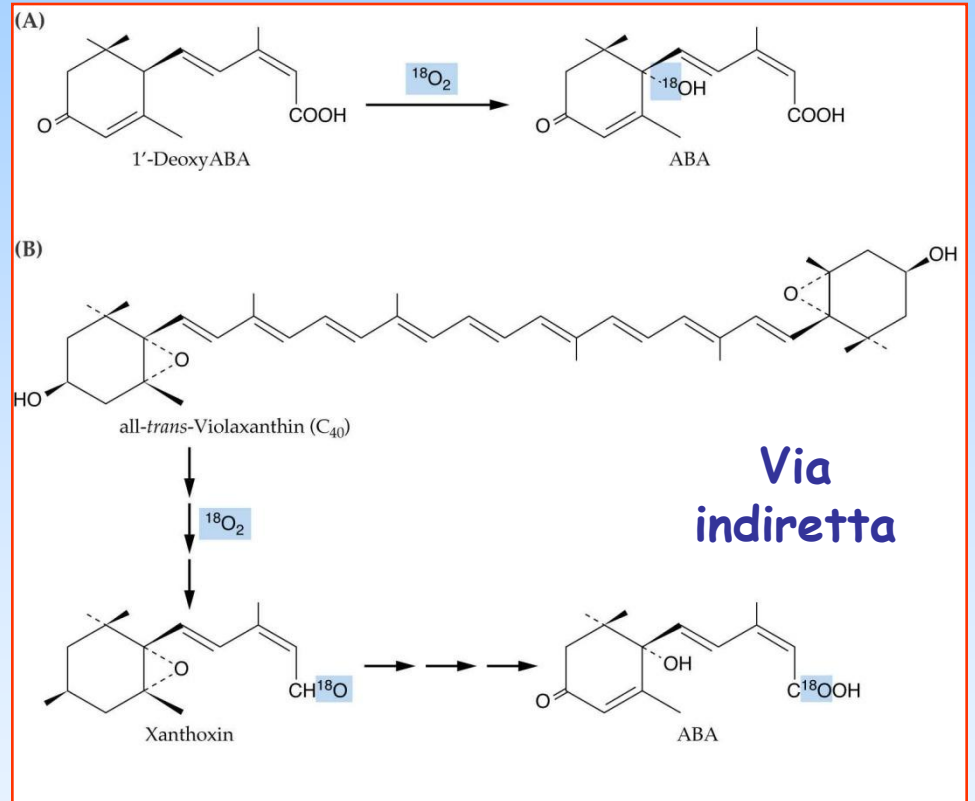
Acido  
mevalonico

Via  
diretta



## 2 VIE DI SINTESI

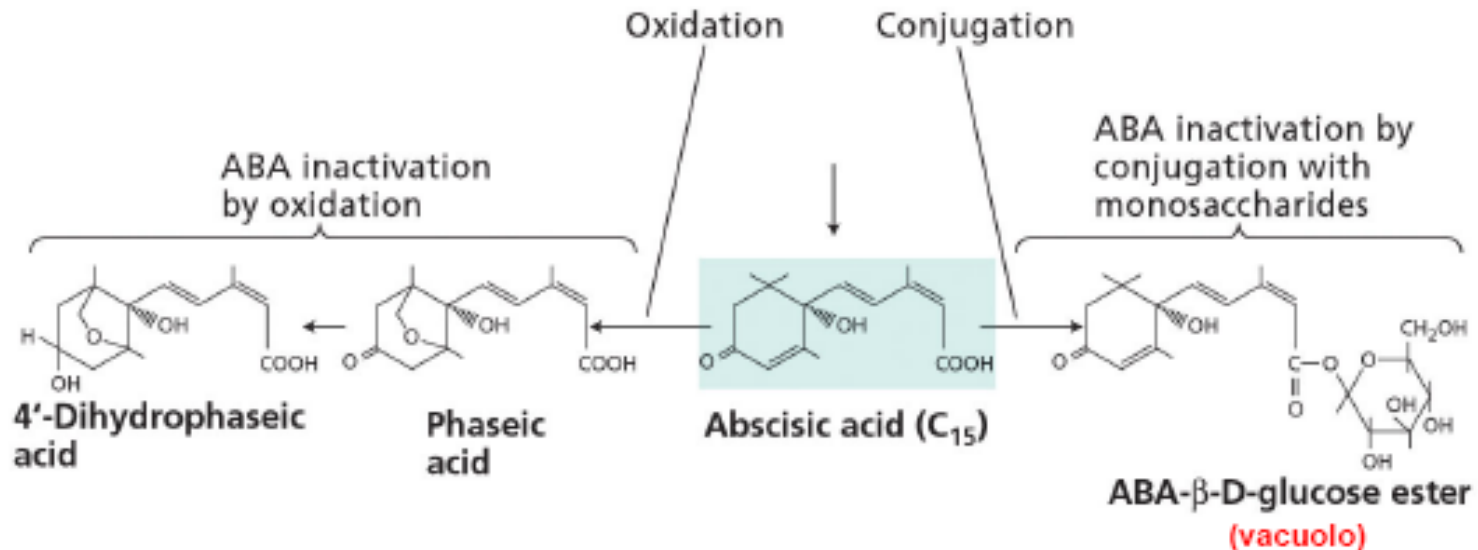
L'ABA è  
sintetizzato dai  
carotenoidi (C<sub>40</sub>)



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



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

**Inattivazione è controllata:**

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

# TRASPORTO 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 comparto 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 comparti dipende dal loro valore di pH:

***più è alcalino un comparto e più verrà accumulato ABA<sup>-</sup>***

## 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  $\psi$

## Inibisce:

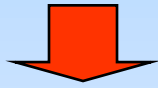
Crescita del germoglio  
a bassi valori di  $\psi$   
Sintesi della  $\alpha$ -amilasi indotta da  
gibberellina nei semi di cereali

## Media:

**Risposte a stress  
(ambientali e non)**

- Salinità
- Carezza 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**

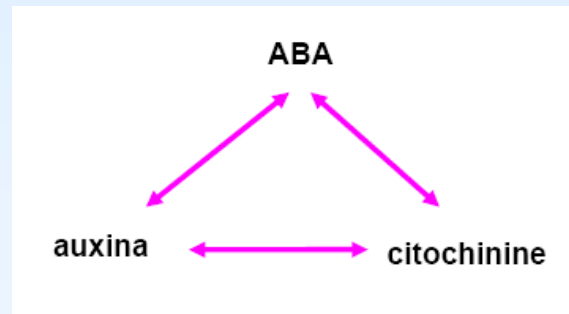
Il mutante ABA- non può perfettamente regolare il tempo di germinazione (troppo tardi o troppo presto)

## 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.



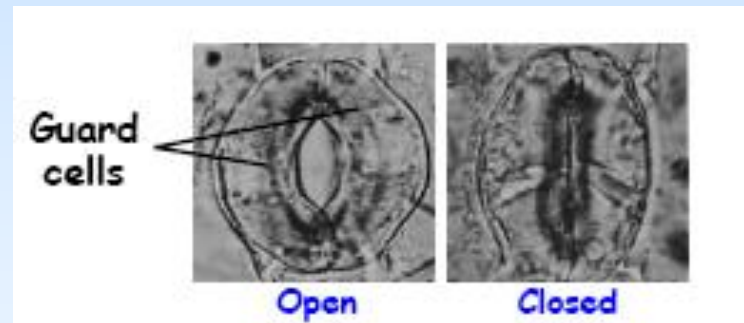
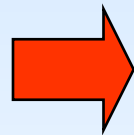
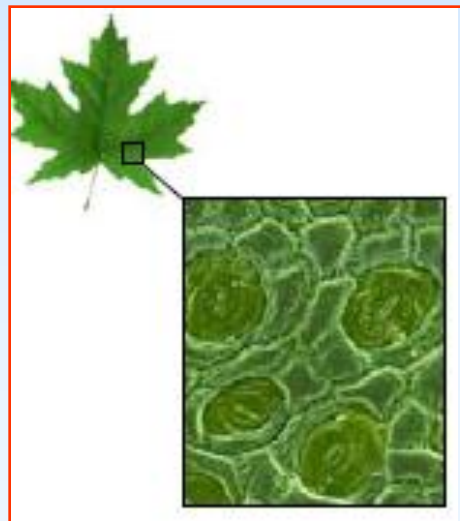


## ABA controlla lo stress idrico nelle piante

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

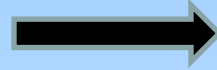
In foglie sotto stress gioca un ruolo importante nella riduzione della perdita dell'acqua dovuta alla traspirazione in condizioni di stress idrico.

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

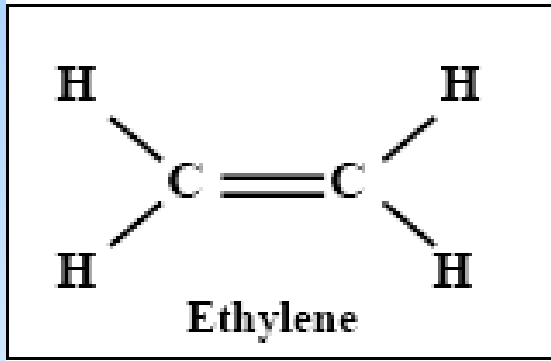
E' un segnale che arriva dalle radici



xilematico  
aumento di ABA nel succo

. 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  $\alpha$ , cioè tra il primo e il secondo atomo di carbonio della catena idrocarburica

- In condizioni fisiologiche è più leggera dell'aria.
- E' infiammabile ed è facilmente ossidabile e può andare incontro a completa ossidazione a  $CO_2$  in tutti i tessuti.
- Viene facilmente liberato e diffonde tra gli spazi intercellulari 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*

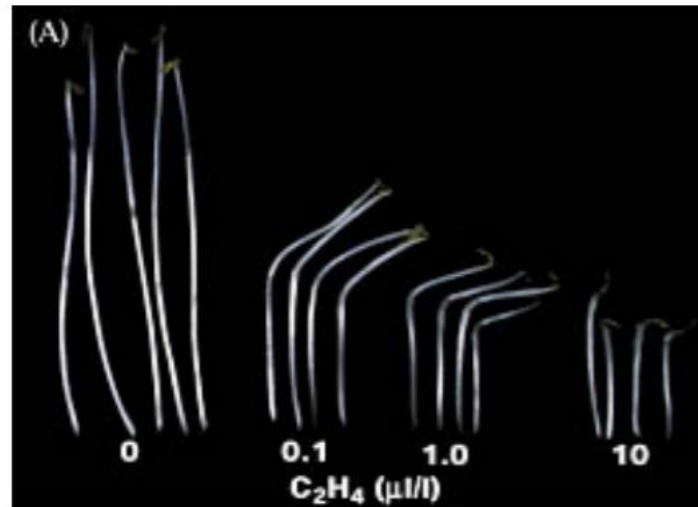
Nel 1901 fu scoperto da un dottorando russo che l'etilene era responsabile della risposta tripla in pianticelle eziolate di pisello

## **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

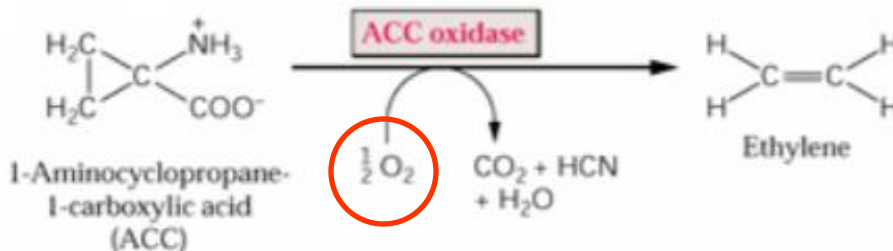
Precursore  
[<sup>14</sup>C]metionina

O<sub>2</sub>

[<sup>14</sup>C]etilene

- O<sub>2</sub>

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)

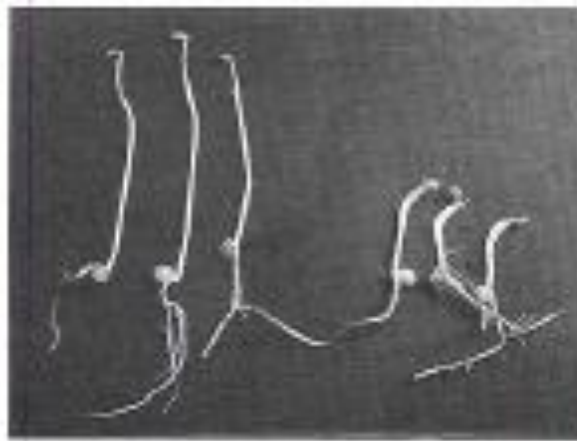
## **Induce:**

Senescenza di fiori e frutti  
Climaterio in alcuni frutti  
Fioritura in alcune piante

## **Media:**

Risposte a stimoli fisici  
(ferite)  
Apertura fiorale

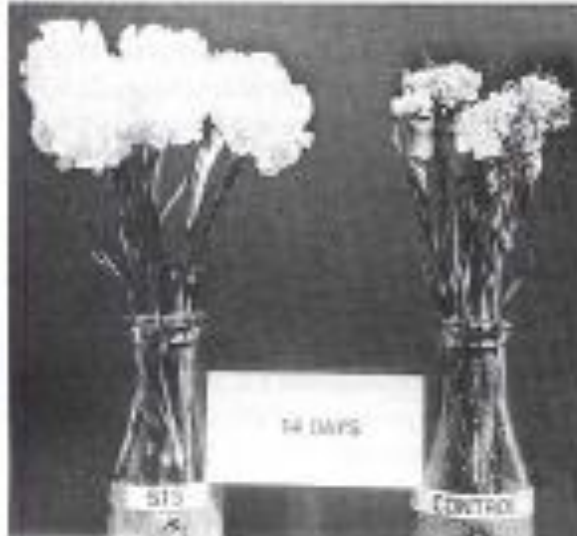
**Risposta  
tripla di  
pianticelle  
eziolate di  
pisello**



**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

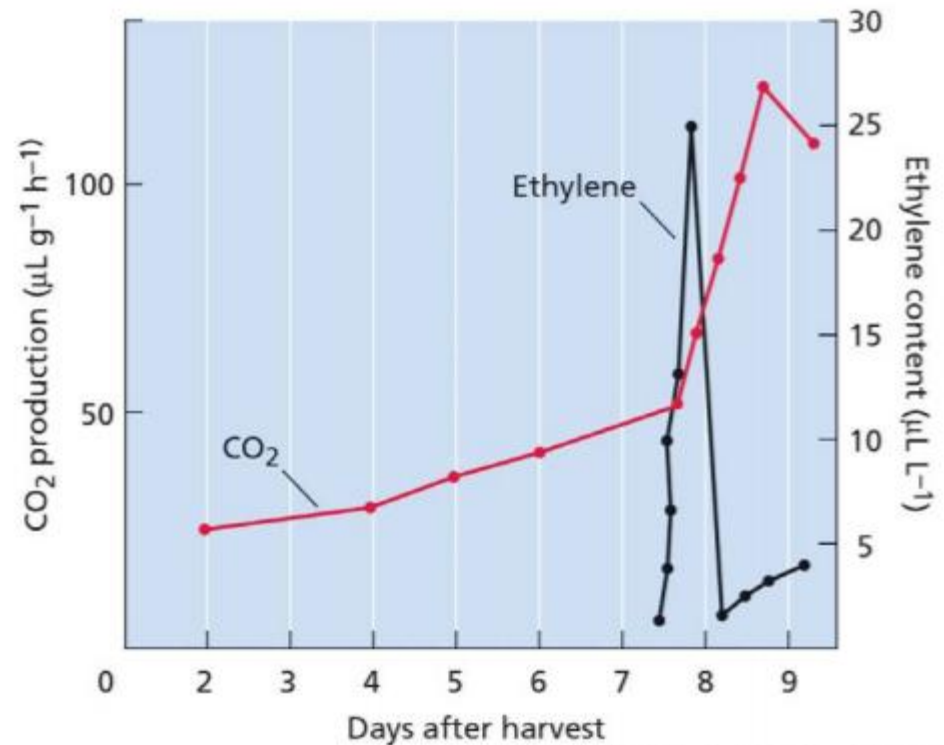
L'allagamento o condizioni anaerobiche intorno alle radici di pomodoro scatenano l'aumento della sintesi di etilene nel germoglio,



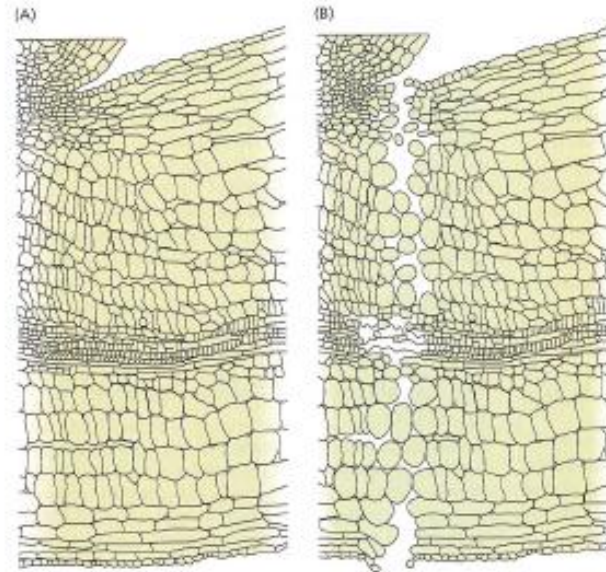
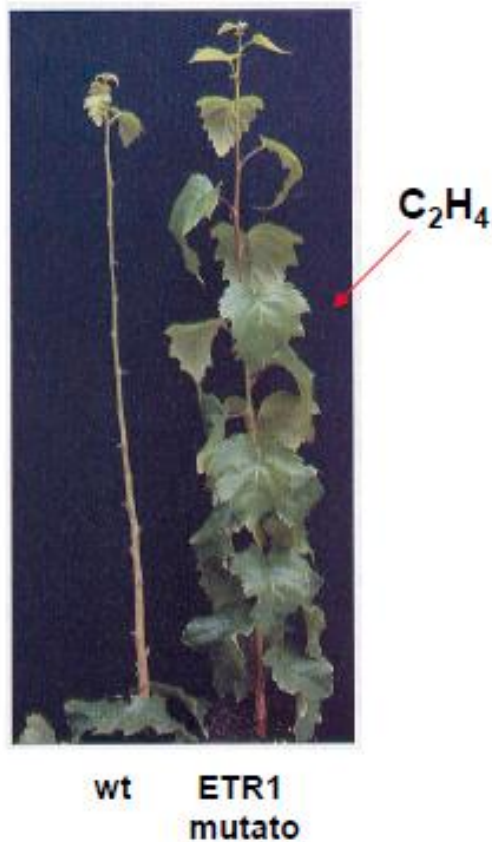
## MATURAZIONE FRUTTI

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



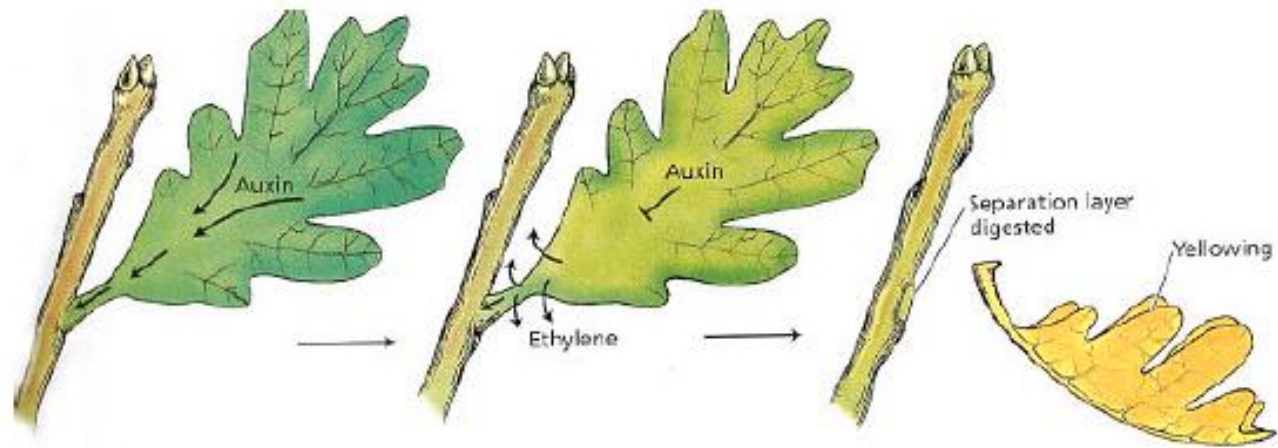
Separazione cellule tracheali



**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)