

ORMONI VEGETALI: dispensa a cura del Dott. **Luigi Palmieri**

ORMONI VEGETALI: Si definisce ORMONE una sostanza chimica prodotta in un tessuto e trasportato in un altro, su cui esercita uno o più effetti specifici.

ORMONE significa "eccitare" in greco, ma tali sostanze tuttavia possono avere anche una funzione inibitrice. Quindi più propriamente gli ormoni sono sostanze chimiche che hanno una funzione regolatrice. Agli ormoni viene affidata la capacità della pianta a rispondere agli stimoli ambientali, attraverso una modificazione della crescita della pianta detta

Regolatori di crescita: sono sostanze che riescono ad agire a bassissime concentrazioni e sono secrete dalle piante in determinati tessuti. Possono agire sul sito di sintesi o essere traslocate su organi bersaglio consentendo delle modifiche morfofisiologiche grazie alla proprietà della **PLEIOTOPRIA** (fenomeno genetico per il quale un gene è in grado di influenzare effetti multipli),

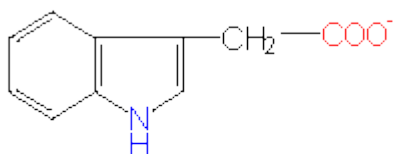
Meccanismo di azione: Fitormone → recettore (MOLECOLA BERSAGLIO) → secondi messaggeri e segnali ad altri messaggeri nel citoplasma → attivazione proteina che interagendo con il DNA induce alla trascrizione di geni specifici → trascrizione del DNA in mRNA e traduzione in proteina.

TROPISMO: una modificazione della crescita che dà luogo ad una curvatura della pianta verso o lontano da uno stimolo.

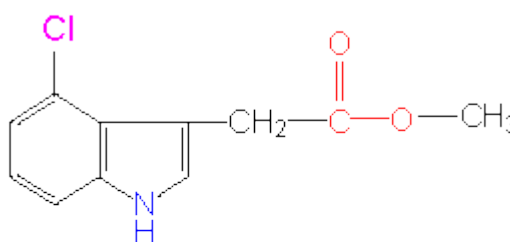
Esempi sono: FOTOTROPISMO e GEOTROPISMO

Le **AUXINE** hanno un ruolo importante nei tropismi delle piante e più precisamente del FOTOTROPISMO e del GEOTROPISMO, stimolando l'**allungamento delle cellule**. Nel caso del fototropismo a causa della luce l'auxina migra dalla parte illuminata a quella oscura dell'apice, dove promuoverà l'allungamento più rapido delle cellule del lato oscuro rispetto a quello del lato illuminato, per cui la pianta si piegherà verso la luce. Dove viene prodotta l'auxina? L'auxina viene prodotta principalmente dai meristemi apicali dei germogli (ma anche giovani foglie e radici), ed è trasportata nel resto della pianta con un movimento unidirezionale, cioè dal germoglio fino alle radici, dall'alto verso il basso e richiede energia. Se l'apice del germoglio viene rimosso, la crescita si interrompe.

La struttura chimica:



indol-3-acetic acid (IAA)



4-chloroindol-3-acetate

La varietà delle sostanze ad azione auxinica è notevole.

Anche se emerge con chiarezza che il gruppo indolico è presente in tutte le strutture, non manca l'eccezione a questa regola, rappresentata dal rinvenimento nelle piante di auxine non indoliche, quale l'acido fenil acetico dotato di notevole attività biologica.

I principali gruppi auxinici sono rappresentati da:

a) derivati dell'IAA che in buona misura rappresentano forme di IAA coniugato ad inositolo o ad esosi, ma anche ad amino-acidi molto frequenti nei semi;

b) derivati dell'indolo che a maggioranza possono essere considerati precursori della sintesi di IAA;

c) cloroauxine che rappresentano un gruppo di auxine scoperte sostanzialmente negli anni '70 nelle leguminose, dotate di attività anche più elevata dell'IAA, ma che da questo possono differire notevolmente non solo per la presenza del cloro, ma anche per grosse modifiche della catena laterale;

d) le glucobrassicine, tipiche della famiglia delle crucifere e probabili precursori degli indolacetonitrili per molti anni considerati invece derivati dell'IAA.

Come fa un gruppo di prodotti chimici così diverso ad avere attività auxinica?

Un confronto fra i composti che possiedono attività auxinica rivela che a pH neutro essi hanno una forte carica negativa che è separata, nella struttura chimica, da una distanza di circa 5,5 angstrom da una carica debole positiva. Questa separazione di carica può essere un presupposto strutturale fondamentale per l'attività auxinica. La carica negativa deriva dalla dissociazione del protone dal gruppo carbossilico a pH neutro. La debole carica parziale positiva dell'anello indolico è localizzata sull'atomo di azoto.

BIOSINTESI E METABOLISMO: Il metabolismo dell'auxina comprende la sintesi, la degradazione e la disattivazione dell'IAA. Questi processi aiutano a controllare lo stato stazionario delle concentrazioni di auxina all'interno della pianta, influenzando quindi sui processi fisiologici che sono sotto il controllo dell'IAA.

Studi sul metabolismo dell'IAA hanno rivelato la presenza di una serie complessa di vie per la sintesi, l'ossidazione e la coniugazione di questo ormone vegetale.

Il meccanismo esatto di biosintesi dell'IAA è ancora incerto, anche se nella maggior parte delle piante l'IAA è sintetizzato a partire dall'amminoacido triptofano.

Sono conosciute numerose vie di sintesi dell'IAA a partire dal triptofano.

Nella maggior parte delle piante superiori avvengono probabilmente le vie che coinvolgono l'acido 3-indolpiruvico e la 3-indolacetaldeide.

In alcune specie vegetali avviene la via che utilizza come composto intermedio la triptamina.

Le piante contengono anche indoli che possono essere utilizzati come precursori dell'IAA.

In generale la biosintesi dell'IAA nella pianta è associata ai siti di rapida divisione cellulare, in particolar modo nel germoglio.

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

Come per la biosintesi, la degradazione enzimatica (ossidazione) dell'IAA può coinvolgere più di una via metabolica. Per un determinato periodo di tempo si è pensato che gli enzimi perossidativi fossero i principali responsabili dell'ossidazione dell'IAA. Più recentemente è stata coinvolta, nella degradazione controllata dell'IAA, un'altra via che va dall'IAA all'acido 3-ossindolacetico.

TRASPORTO: *L'auxina fluisce verso il basso; passando all'interno di cellule contigue e sfruttando meccanismi di trasporto specifici; oppure attraverso il tessuto vascolare floematico. Il trasporto non avviene con velocità costante ma è soggetto a regolazione in funzione del grado di sviluppo del vegetale ed in risposta agli stimoli ambientali; sono due le principali proteine coinvolte in tale funzione:*

1. Proteina trasportatrice in entrata (AUX1)
2. Proteina trasportatrice in uscita (PIN1)

Le proteine PIN1, sono localizzate nella membrana plasmatica, e concentrate nella parte inferiore della stessa; ciò può spiegare il flusso polare dell'IAA.

- Trattando la cellula con acido 2,3,5-triodobenzoico (TIBA) o con altro inibitore del deflusso di auxina, si è visto come questo abbia molteplici effetti sulle proteine di trasporto.
- Le proteine PIN1 non sono statiche nella membrana plasmatica, ma soggette ad un processo altamente dinamico, ad una circolazione fra membrana plasmatica e un compartimento situato nel citoplasma. TIBA inibisce tali spostamenti ciclici e blocca il deflusso dell'auxina; ciò indica l'aspetto essenziale di tale circolazione.
- I filamenti di actina hanno un ruolo importante nella circolazione delle proteine trasportatrici (PIN1). Gli inibitori che distruggono il legame fra PIN1 (o delle vescicole nelle quali sono contenute) e i filamenti provoca il blocco della secrezione di auxina; gli stessi effetti si ottengono con sostanze che alterano o rompono i filamenti stessi.

In figura 1 viene riportato un modello attuale, rielaborato e semplificato, del meccanismo di trasporto dell'auxina..

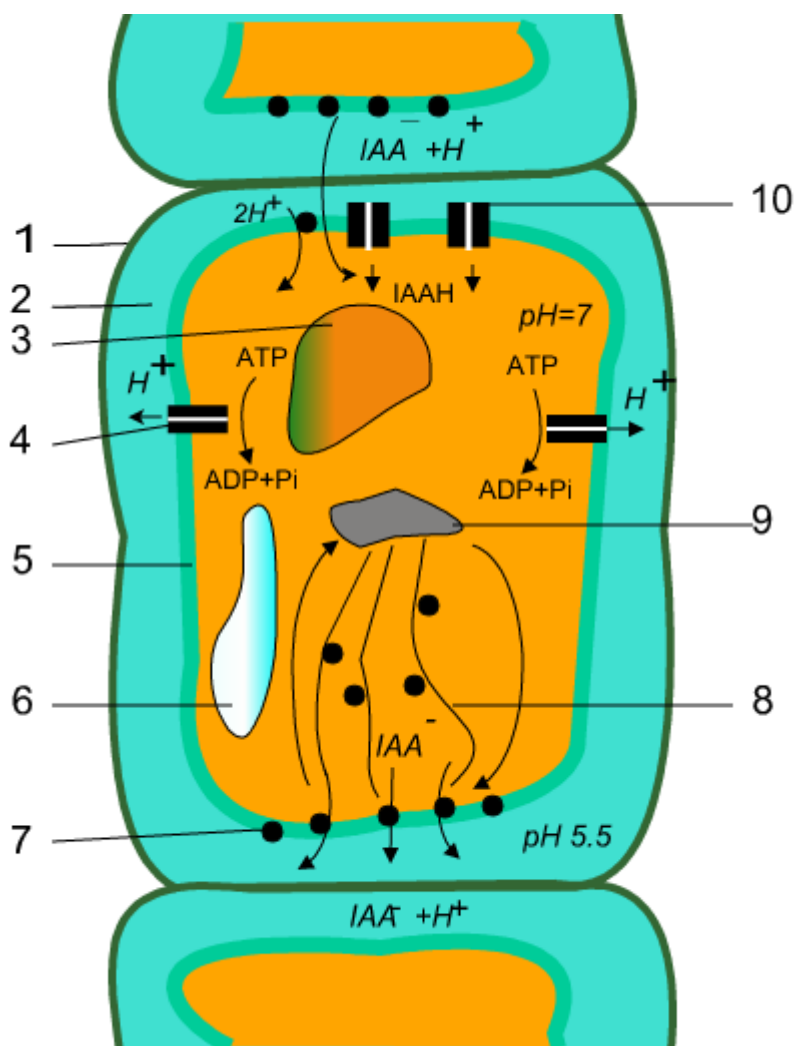


Figura 1: Modello del meccanismo di trasporto dell'auxina (IAA)

• Legenda:

1. Parete cellulare
2. Apoplasto
3. Nucleo
4. Canale ionico H⁺
5. Membrana plasmatica
6. Vacuolo
7. PIN1 proteina di trasporto in uscita dell'IAA
8. Filamenti di actina
9. Compartimento cellulare
10. AUX1 proteina di trasporto in entrata dell'IAA

Biosintesi dell'auxina: esistono due vie biosintetiche, il triptofano (aminoacido)-dipendente nelle piante e nei batteri ed il triptofano-indipendente nelle piante.

Intesi dell'auxina (IAA), vie triptofano dipendenti

1. Triptofano -> Acido indol-3-piruvico -> Indol-3-acetaldeide -> IAA
2. Triptofano -> Triptamina -> Indol-3-acetaldeide -> IAA
3. Triptofano -> Indol-3-acetaldossima -> Indol-3 -acetonitrile -> IAA

4. Triptofano -> Indol-3-acetammide -> IAA

Sintesi dell'auxina (IAA), vie triptofano indipendenti

1. Indol-3-glicerolo fosfato -> Serina+indolo -> Indol-3-acetonitrile -> IAA
2. Indol-3-glicerolo fosfato -> Serina+indolo -> acido indol-3-piruvico -> IAA

Quali sono altri effetti delle auxine?

In piccole quantità l'auxina stimola la crescita delle radici (RIZOGENESI) anche di quelle laterali e di quelle avventizie. Alte concentrazioni dell'auxina inibiscono la crescita delle radici.

L'auxina è responsabile della DOMINANZA APICALE, poiché prodotta nell'apice del germoglio, scende lungo il fusto e blocca la crescita delle gemme ascellari.

Se però si recide l'apice del germoglio, le gemme ascellari crescono rapidamente.

Ha un ruolo importante nella ripresa della crescita stagionale, stimolando il cambio vascolare a produrre xilema e floema secondari.

Infine è responsabile della crescita dei frutti e della loro maturazione, favorendo la produzione dell'etilene.

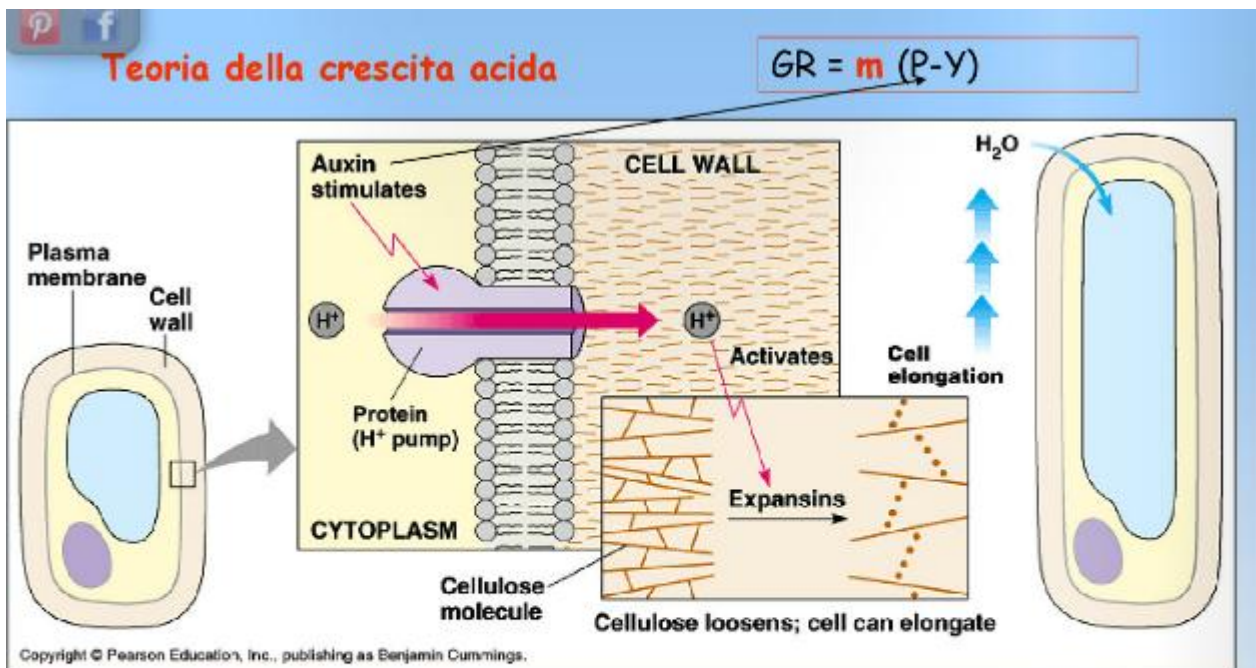
Ricapitolando le funzioni, ***l'auxina è responsabile della:***

- Distensione cellulare;
- Fototropismo;
- Gravitropismo;
- Dominanza apicale;
- Sviluppo dei frutti;
- Abscissione;
- Formazione delle radici;

<u>Stimola:</u>	<u>Induce:</u>
Distensione cellulare	Allegagione e crescita dei frutti
Divisione cellulare (nel cambio e nei tessuti in coltura)	Abscissione di foglie e frutti (per induzione della sintesi di etilene)
Differenziamento dei tessuti vascolari	Fioritura nelle Bromilacee
Radicazione delle talee	Caratteri femminili nei fiori dioici
Crescita di alcune parti fiorali	
Differenziamento di radici in colture di tessuti	
<u>Inibisce o ritarda:</u>	<u>Media:</u>
Abscissione di foglie e frutti (in alcuni momenti dello sviluppo)	I tropismi (gravitropismi, fototropismo)
Crescita delle gemme ascellari (dominanza apicale)	
Senescenza delle foglie	
Maturazione dei frutti	

MECCANISMO D'AZIONE: La distensione cellulare stimolata dall'auxina comprende una serie di tappe:

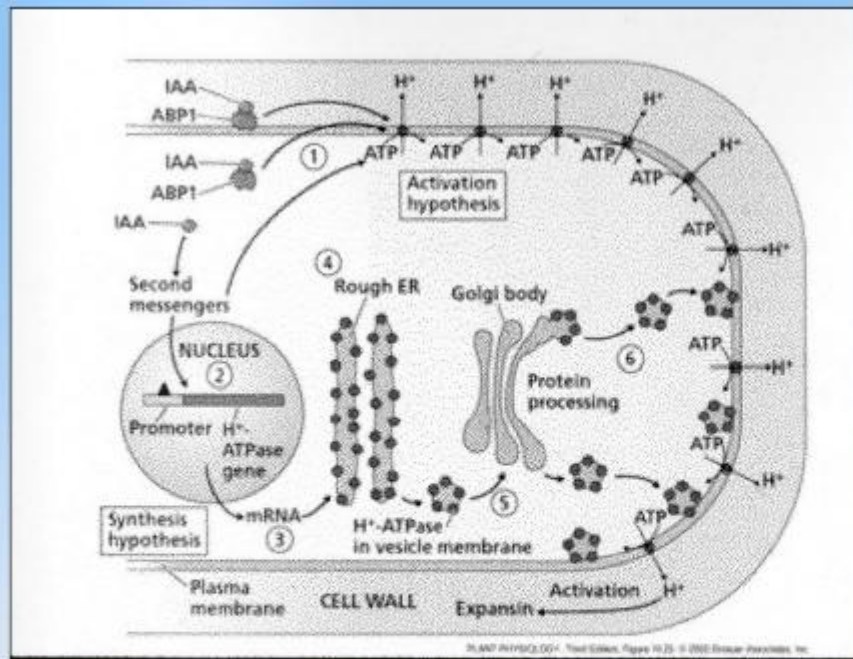
- 1) Acidificazione del pH extracellulare che "ammorbidisce" la rete di cellulosa della parete (ipotesi acida). L'auxina agisce a livello delle pompe H⁺/ATPasi provocando l'uscita di protoni dalla cellula e quindi l'acidificazione della parete che acquista una maggiore plasticità;
- 2) aumento della pressione osmotica cellulare; quindi ingresso di acqua nella cellula e rigonfiamento di quest'ultima. Il protoplasto esercita una pressione contro la parete che quindi tende a distendersi;
- 3) sintesi di 2 tipi di enzimi: quelli che degradano la vecchia parete e quelli che sintetizzano i nuovi componenti parietali. L'espressione dei geni codificanti per questi enzimi è controllata dall'auxina.



1. Auxina aumenta la velocità di estrusione degli H⁺ nella parete cellulare
2. Diminuzione del pH apoplastico che stimola enzimi e proteine (Espansine) che promuovono la rottura di legami

➔ **Distensione e induzione alla crescita cellulare**

30



Modello di estrusione di protoni indotta dall'auxina

Coinvolgimento di una pompa protonica

Ipotesi 1:

Attivazione delle H^+ -ATPasi esistenti sulla membrana plasmatica

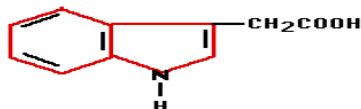
Ipotesi 2:

Induzione di nuove H^+ -ATPasi sulla membrana plasmatica

31

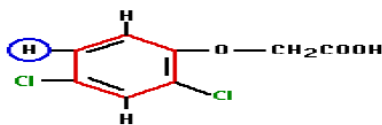
Dal punto di vista chimico la struttura è simile all'acido indol-3-acetico (IAA), la prima molecola appartenente alla famiglia delle auxine ad essere stata scoperta.

Auxine sintetiche usate come erbicidi

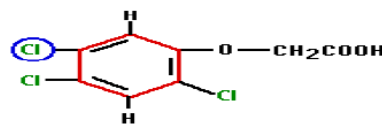


Indole-3-acetic acid (IAA)

L'auxina maggiormente prodotta dalle piante



2,4-D acido 2,4 diclorofenossi acetico



2,4,5-T acido 2,4,5 triclorofenossi acetico

- Sono erbicidi selettivi (non uccidono le graminacee) - non è noto il perché
- Meccanismo: il 2,4 D viene importato ma non esportato - l'accumulo probabilmente responsabile della morte cellulare

Una sintesi degli impieghi delle auxine sintetiche:

- Induzione dell'iniziazione delle radici nelle talee influenzando sul differenziamento delle cellule del floema secondario più giovane e sul cambio; vengono utilizzate in floricoltura nella riproduzione per talea.
- In agronomia per indurre allegagione e maturazione dei frutti.
- Come agenti diradanti e anticascola dei frutti in fase di maturazione; soprattutto nel pero e melo.
- In agricoltura, come erbicidi e fungicidi.
- Per modificare il colore e l'aspetto dei frutti.
- Come fitoregolatori, modificando il ritmo e il periodo di crescita.
- Nelle tecniche di micropropagazione.

II FOTOTROPISMO è la risposta della pianta ad uno stimolo luminoso, che si attua attraverso la curvatura della pianta verso la luce. Alla base di questo fenomeno vi è l'auxina che migrerebbe dalle cellule del lato illuminato della pianta verso le cellule del lato in oscurità, promuovendo così un allungamento rapido di queste cellule.

II GEOTROPISMO è la capacità della pianta giovane di rispondere alla gravità, e si pensa che anche in questo caso l'auxina gioca un ruolo importante come nel fototropismo.

Nel germoglio messo in posizione orizzontale, l'auxina migra verso la parte inferiore, mentre gli ioni calcio migrano nella parte superiore inibendo la crescita.

L'auxina stimola l'allungamento delle cellule poste nel lato inferiore con il risultato che il germoglio si ripiega verso l'alto in verticale, per cui a questo punto le differenze ormonali si annullano e riprende la crescita in verticale.

Le piante distinguono il basso e l'alto grazie agli STATOLITI, cioè plastidi che contengono granuli di amido. Quindi se mettiamo in orizzontale un radice, gli statoliti che normalmente si concentrano nel lato inferiore delle cellule più interne della cuffia radicale, ora si mettono sul lato in basso che prima era verticale.

In pochi minuti la radice si comincia ad incurvarsi ed gli statoliti scivolano sul lato inferiore. Rimane ancora poco chiaro come l'effetto della gravità si traduca in gradienti chimici di auxina e di ioni calcio forse si hanno delle alterazioni delle proprietà elettriche e della permeabilità della membrana.

Le CITOCHININE sono ormoni che stimolano la **divisione cellulare** e si trovano principalmente nei meristemi apicali delle radici, nei semi in germinazione, nei frutti. Si muovono verso il germoglio **attraverso lo xilema passivamente** lungo la corrente di traspirazione, insieme all'acqua e ai Sali minerali assorbiti dalle radici. Un altro sito di biosintesi sono gli embrioni.

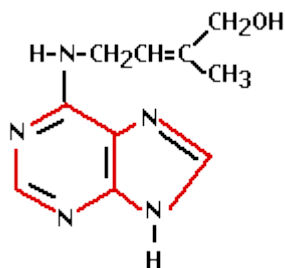
Esse intervengono in alcuni processi che hanno luogo dopo la duplicazione del DNA. In particolare le citochinine giocano un ruolo importante sull'accrescimento generale delle piante **in combinazione con l'auxina**. L'auxina da sola provoca un aumento delle dimensioni cellulari, ma se insieme all'auxina si aggiunge delle citochinine si ha una rapida divisione cellulare, con formazione di numerose ma piccole cellule indifferenziate. Quindi quando i due ormoni sono a concentrazioni uguali, le cellule restano indifferenziate e formano una massa di tessuto detto CALLO.

Se poi la concentrazione di auxina è maggiore, il tessuto indifferenziato dà a radici organizzate.

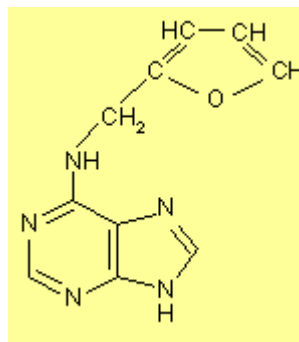
Al contrario se la concentrazione di citochinine è maggiore, compaiono le gemme.

Infine un'altra funzione delle citochinine è quella di impedire l'invecchiamento delle foglie.

La Struttura delle Citochinine:



ZEATINA

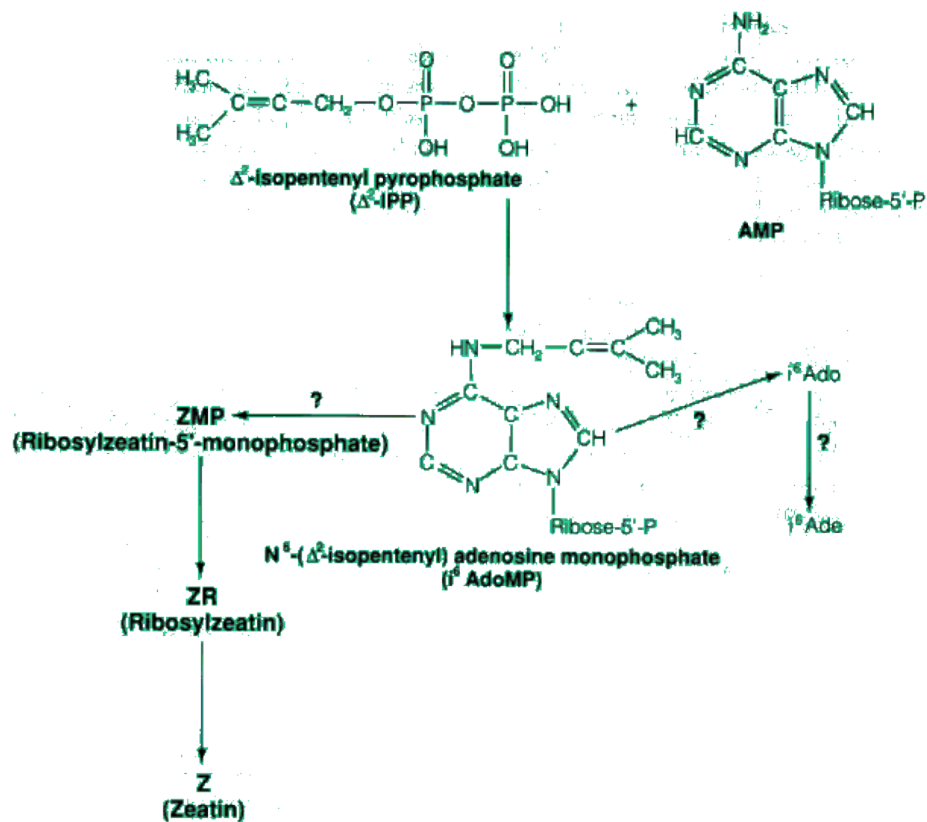


CHINETINA

La struttura della Zeatina è simile a quella della Chinetina. Le due molecole posseggono differenti catene laterali, ma entrambe sono dei derivati adeninici o amminopurinici con una catena laterale legata all'atomo di N6. Poiché la catena laterale possiede un doppio legame essa può esistere sia nella configurazione cis che trans. La Zeatina libera che si trova in natura nelle piante superiori possiede la configurazione trans, anche se entrambe le forme cis e trans sono attive come Citochinine.

BIOSINTESI E TRASPORTO DELLE CITOCCHININE: Le catene laterali delle Citochinine naturali sono chimicamente imparentate con la gomma, i pigmenti carotenoidi, gli ormoni vegetali Gibberellina e acido abscissico e alcuni composti di difesa delle piante definiti fitoalessine. Tutti questi composti sono formati, almeno in parte, da unità isopreniche. L'isoprene ha una struttura simile alla catena laterale della zeatina, della 2-i6Ade e di altre Citochinine. Queste catene laterali citochininiche sono sintetizzate a partire da un derivato isoprenico. Nel caso della gomma o dei carotenoidi vengono costruite grandi molecole tramite la polimerizzazione di numerose unità isopreniche, invece le citochinine ne contengono solo una. Il precursore per la formazione di queste strutture isopreniche è l'acido mevalonico che viene convertito a D2-isopentenil pirofosfato (D2-IPP) attraverso una serie di reazioni enzimatiche conosciute come la via dell'acido mevalonico.

L'enzima chiave della biosintesi delle Citochinine, la citochinina sintasi, catalizza il trasferimento di un gruppo isopentenile dall'isopentenil pirofosfato all'atomo di azoto N6 dell'AMP. In numerosi tessuti vegetali il prodotto, l'I6AdoMP, può essere facilmente convertito nella Citochinina Zeatina o nell'i6Ade, anche se non sono stati caratterizzati gli enzimi che catalizzano questi passaggi. I passaggi che riguardano gli enzimi che non sono stati identificati sono indicati dal punto interrogativo.



Nell'intera pianta i meristemi apicali delle radici sono i siti principali di sintesi di Citochinine libere, quelle sintetizzate nelle radici risultano muoversi verso il germoglio attraverso lo xilema. Un altro sito di biosintesi sono gli embrioni.

Le Citochinine sono trasportate passivamente dalle radici al germoglio attraverso lo xilema. Esse si muovono attraverso la pianta lungo la corrente di traspirazione, insieme all'acqua e ai sali minerali assorbiti dalle radici. I nucleotidi sono la forma nella quale vengono trasportate. Una volta raggiunte le foglie possono essere convertiti in basi libere o in glucosidi. I glucosidi di Citochinine si accumulano ad elevate concentrazioni nelle foglie, discrete quantità si trovano anche in foglie senescenti.

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:

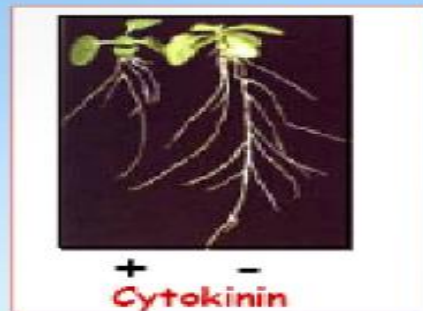
Uscita dalla dormienza delle gemme laterali

Citochinine: controllo della divisione in radice e germoglio

Promuove la crescita del germoglio



Inibisce la crescita radicale



Ma, l'attività biologica delle citochinine è complessa poiché esse possono lavorare insieme alle auxine

Questo è importante soprattutto per le utilizzazioni commerciali nelle tecniche in vitro

-**Citochinine di tipo purinico** avente struttura simile a quella dell'adenina e che ritroviamo nel malto, latte di cocco e lievito. Quelle naturali sono la zeatina (estratta dal mais).

-**Citochinine di tipo non purinico** con struttura di base simile alla fenilurea.

Sia le citochinine di tipo purinico che quelle di tipo non purinico possono essere presenti in forma attiva se sono fosforilate o in forma inattiva se sono coniugate. Possono ritrovarsi anche come componenti di alcuni tRNA. Per quanto riguarda il trasporto, esse vengono trasportate tramite xilema nei tessuti con attiva divisione cellulare (foglie e frutti giovani, apice radicale e semi in germinazione).

TIPOLOGIE: CINETINA (6-furfuril-aminopurina), è un sottoprodotto della degradazione del DNA indotta da calore

ZEATINA: (dall'endosperma del mais) derivato dalla purina adenina.

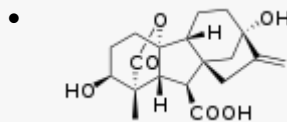
VITOCCHININE CONIUGATE: RIBOSIDE, RIBOTIDE

L'**Auxina** regola gli eventi che portano alla replicazione del DNA, mentre le **citochinine** regolano gli eventi che portano alla mitosi. Le citochinine ritardano la senescenza e stimolano la mobilitazione delle sostanze nutritive. Le citochinine promuovono la maturazione dei cloroplasti.

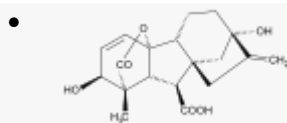
Applicazioni commerciali: Le auxine sono utilizzate commercialmente nell'agricoltura e nell'orticoltura da più di 40 anni (Weaver, 1972). Le prime applicazioni commerciali comprendevano la radicazione di talee per la propagazione vegetale, la promozione della fioritura nell'ananas, la prevenzione della cascola di frutti e foglie, l'induzione alla formazione di frutti partenocarpici e il diradamento dei frutti. Oggigiorno, oltre a queste applicazioni, le auxine sono largamente utilizzate contro le erbe infestanti. Le auxine sintetiche sono più efficaci poiché non sono degradate dalla pianta così velocemente come lo è l'IAA

GIBBERELLINE

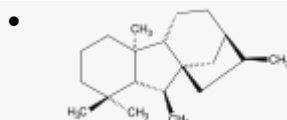
Le gibberelline sono composti terpenici prodotti dai funghi e dalle piante superiori, con attività ormonale. Sono una grande famiglia (indicata con la sigla GA's) che conta più di 125 molecole. Le gibberelline hanno struttura simile a diterpeni di 19-20 atomi di carbonio, tali atomi sono raggruppati in 4 o 5 anelli. Influenzano la divisione cellulare e la crescita, regolano la fioritura in particolare delle specie a rosetta sostituendo l'effetto delle basse temperature, inducono la germinazione dei semi di molte dicotiledoni che di solito necessitano di periodi freddi e dei semi tenuti al buio. Le gibberelline sono molto sensibili al calore, in più inducono l'allungamento degli internodi e inibiscono la formazione delle radici. Sono biosintetizzate a partire dall'isopentenil pirofosfato.



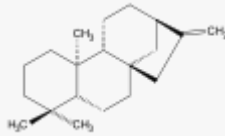
GA1



GA3



ent-Gibberellano



ent-Kaurene

Nelle piante superiori è prodotta dai meristemi apicali e subapicali del fusto, delle giovani foglioline, da embrioni e dal seme. Recentemente se ne è scoperta una isolata nei cloroplasti. Per la gibbellina, a differenza dell'auxina, non esiste un movimento polare definito ma si muove in tutte le direzioni ed ha un movimento limitato rispetto all'auxina.

BIOSINTESI: le gibberelline vengono sintetizzate a partire dall'isopentenil pirofosfato. Esistono due vie: - attraverso l'acido mevalonico (citosol);
- attraverso la gliceraldeide 3-fosfato e il piruvato (plastidi)

Esse sono dei composti terpenoidi costituiti da unità isopreniche che derivano dalla via dell'acido mevalonico e sono responsabili come effetto principale dell'altezza: il fusto di una pianta alta contiene più gibberelline biologicamente attive del fusto di una pianta nana. Si tratta di un gruppo di ormoni la cui sintesi e concentrazione sono chiaramente sotto controllo genetico.

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 per produrre il geranil pirofosfato, il farnesil pirofosfato e il geranilgeranil pirofosfato.

Il geranilgeranil pirofosfato viene quindi ciclizzato per formare il primo prodotto specifico della biosintesi delle gibberelline, cioè l'ent-kaurene.

Il gruppo metilico del carbonio in 19 dell'entkaurene viene ossidato ad acido carbossilico seguito dal passaggio da sei a cinque atomi di carbonio dell'anello B per formare l'aldeide GA12 che è la prima gibberellina che si forma in tutte le piante e che quindi è il precursore di tutte le altre gibberelline.

Le gibberelline vengono identificate e quantificate, mediante gas cromatografia-spettrometria di massa, a seguito di separazioni operate con cromatografia liquida ad alta prestazione. I saggi biologici possono essere utili per avere un'idea iniziale sulle gibberelline presenti in un campione

TRASPORTO: floema, vengono trasportati anche i vari metaboliti

Si conoscono circa 125 tipi di gibberelline, che in modo analogo all'auxina favoriscono l'allungamento delle cellule degli alberi e dei cespugli adulti.

Le gibberelline producono poi il fenomeno della LEVATA DEL FUSTO, che si osserva in alcune piante biennali, in cui la pianta cresce prima a rosetta e successivamente prima di fiorire il gambo del fiore si allunga rapidamente.

Nelle dicotiledoni le gibberelline stimolano il cambio vascolare a produrre floema secondario.

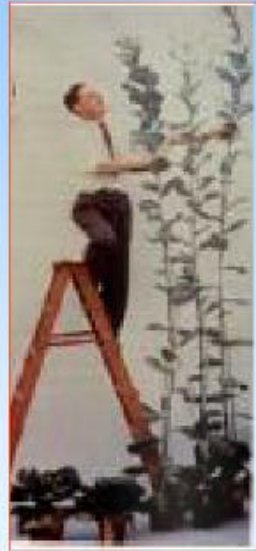
Infine le gibberelline vengono prodotte anche nell'embrione presente nel seme immaturo.

Questi ormoni diffonderebbero nello strato aleuronico, ricco di amidi e proteine, e qui promuoverebbero la sintesi di enzimi in grado di idrolizzare lipidi, proteine e zuccheri per permettere all'embrione di ricavare energia e sostanze necessarie per il proprio metabolismo.



Gibberelline - Ormoni dell'allungamento del fusto

- Sono acidi diterpenoidi a struttura tetraciclica (*ent*-gibberellano) diversamente sostituita che derivano dall'acido mevalonico
- Il maggior effetto è sull'allungamento del fusto
- Importante sulla regolazione dell'altezza del fusto
- Pochi effetti sulle radici
- Grande famiglia di molecole simili (>125), ma non tutte sono presenti nelle piante superiori e non tutte sono biologicamente attive
- Sintetizzata in semi, frutti e giovani foglie



Gibberelline - Scoperta



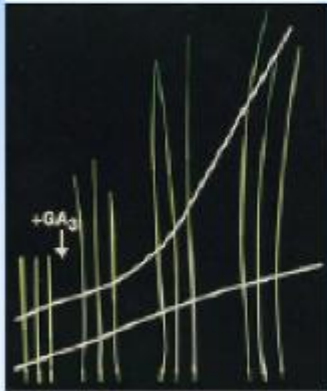
In Giappone, i coltivatori di riso conoscevano da molto tempo una malattia che faceva crescere in altezza le piante di riso e che ne impediva la produzione di semi: Malattia della pianta sciocca o malattia "*bakanae*"

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



Stimolano:

Distensione e divisione cellulare
nei fusti causandone
l'iperallungamento



Allungamento del
fusto in piantine
di riso

Inducono:

Germinazione dei semi dormienti
Sintesi di enzimi idrolitici (α -
amilasi) nei semi dei cereali
Allegagione e crescita dei frutti
Caratteri maschili nei fiori dioci

Mediano:

Risposte fotoperiodiche

P.s. E' il fotoperiodo che regola
il metabolismo delle gibberelline
ed aumenta la loro concentrazione

Qual è la differenza tra
auxina e gibberellina?

Auxina

Richiesta a tutti i tempi per minimi
aggiustamenti all'allungamento
cellulare

Gibberellina

Richiesta a certi tempi per indurre
maggiori variazioni di sviluppo



Applicazioni commerciali delle Gibberelline: Gli usi più importanti delle gibberelline sono nella gestione delle coltivazioni da frutto, nella produzione di malto e orzo e nell'allungamento della canna da zucchero, con un risultante aumento della resa in zucchero. Produzione di frutti : L'impiego maggiore delle gibberelline è per aumentare la grandezza dell'uva priva di semi. Applicate sui frutti degli agrumi le gibberelline ritardano la

senescenza, così i frutti possono rimanere sull'albero più a lungo in modo tale da estendere il periodo commerciale.

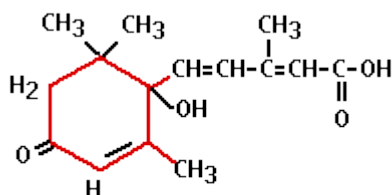
Produzione di malto d'orzo: aumenta la produzione di malto a seguito dell'incremento di α -amilasi.

ACIDO ABSCISSICO

È un ormone INIBITORIO ed è responsabile della quiescenza del seme, della dormienza delle gemme e della chiusura degli stomi in condizione di forte siccità e per questo viene considerato l'ormone antistress idrico per il ruolo che svolge.

Nelle piante vascolari l'Acido Abscissico risulta essere un ormone vegetale ubiquitario. Esso è stato determinato nei muschi, ma risulta essere assente nelle epatiche. Nel 1988 Zeevaart e Creelman scoprirono che numerosi generi di funghi producono ABA come metabolita secondario. Nelle alghe e nelle epatiche un composto simile all'ABA, definito acido lunularico, svolge un ruolo fisiologico simile a quello dell'ABA delle piante superiori. Nel 1984 Milborrow osservò che l'ABA si trova all'interno della pianta, in ogni organo principale o tessuto vivente, dall'apice della radice a quello del germoglio. Esso è sintetizzato praticamente in tutte le cellule che contengono cloroplasti o amiloplasti.

ABA: la struttura chimica e l'attività fisiologica



Abscissic acid (ABA)

I 15 atomi di carbonio dell'ABA sono configurati in un anello alifatico con un doppio legame, due gruppi metilici e una catena insatura che termina con un gruppo carbossilico. La posizione dei protoni in C-2 e C-4 e il conseguente orientamento del gruppo carbossilico in C-2, determinano gli isomeri cis e trans dell'ABA.

Praticamente tutto l'ABA che si trova in natura è nella forma cis e, per convenzione, il nome Acido Abscissico è riferito a questo isomero.

L'ABA possiede nella posizione 1' dell'anello un atomo di carbonio asimmetrico, dando origine agli enantiomeri (+) e (-) (rispettivamente S e R).

L'enantiomero (+) è la forma naturale. L'ABA commercialmente disponibile è una miscela di contenuto approssimativamente uguale delle due forme (+) e (-) e l'enantiomero (+) è l'unica forma attiva nelle risposte veloci come la chiusura degli stomi.

Nelle risposte a lungo termine, come i cambiamenti nella sintesi proteica, sono attivi entrambi gli enantiomeri.

Nei tessuti vegetali, a differenza degli isomeri cis e trans, gli enantiomeri (+) e (-) non possono essere interconvertiti.

Studi sui requisiti strutturali, perché l'ABA abbia un'attività biologica, hanno dimostrato che qualsiasi cambiamento della molecola porta alla perdita di attività.

Alcune delle caratteristiche fondamentali richieste per l'attività biologica comprendono il gruppo carbossilico, il gruppo alcolico terziario, il doppio legame 2-cis e quello sull'anello.

I prodotti del catabolismo dell'ABA, presenti nel tessuto e privi di uno di questi gruppi, non sono biologicamente attivi.

La biosintesi e il metabolismo dell'ABA: Esistono due vie biosintetiche ed alternative per l'ABA. Nella via diretta l'ABA deriva da un precursore a 15 atomi di carbonio, il farnesil pirofosfato. Nella via indiretta l'ABA deriva da un composto a 40 atomi di carbonio, la violaxantina. Le vie cataboliche dell'ABA comprendono la coniugazione, per formare l'estere B-D-glucosidico dell'ABA e l'ossidazione, per formare acido faseico ed acido diidrofaseico.

Fattori che influenzano la distribuzione dell'ABA nell'organismo: L'effetto regolatore dell'ABA dipende, come per altri ormoni vegetali, dalla sua concentrazione nel tessuto.

Biosintesi: via diretta In questa via la molecola a 15 atomi di carbonio dell'ABA si forma attraverso l'acido mevalonico, il precursore di tutti i terpeni nelle piante, a partire da un precursore a 15 atomi di carbonio, il farnesil pirofosfato. Nella via alternativa, o indiretta, l'ABA si forma a partire dalla degradazione di un carotenoide a 40 atomi di carbonio.

La via indiretta coinvolge la xantossina, un inibitore di crescita neutro con proprietà fisiologiche simili a quelle dell'ABA. Come dimostrarono Taylor e Burden nel 1973, quando viene fornita a germogli viene convertita in ABA.

La xantossina è un prodotto di degradazione di carotenoidi come la violaxantina.

Le incertezze sulla via biosintetica dell'ABA sono dovute al fatto che l'acido mevalonico può anche essere precursore di carotenoidi e che la xantossina può anche partecipare alla via metabolica diretta. **Metabolismo:** la concentrazione di ABA nei tessuti è determinata dal bilancio fra la biosintesi e il catabolismo.

La principale causa di inattivazione dell'ABA libero è l'ossidazione, che ha come risultato la formazione di un composto intermedio instabile, il 6'-idrossimetil ABA, che viene convertito in acido faseico (PA) e acido diidrofaseico (DPA).

L'ABA libero viene anche inattivato dalla coniugazione, in cui l'ormone forma un legame covalente con un'altra molecola, ad esempio un monosaccaride.

Trasporto: l'ABA viene trasportato sia dallo xilema che dal floema, ma è più abbondante nel succo floematico. La distribuzione dell'ABA è sottoposta a compartimentazione, esso è un acido debole con pKa di 4,7 e la sua dissociazione dipende dal pH di ogni scomparto cellulare. La forma protonata dell'ABA penetra liberamente attraverso la membrana, ma non è in grado di farlo l'anione dissociato. Come dimostrò Cowan nel 1982, la distribuzione dell'ABA fra diversi scomparti dipende dal loro valore di pH, più è alcalino uno scomparto e più verrà accumulato ABA.

Le risposte fisiologiche all'ABA

L'ABA causa numerose risposte fisiologiche nelle piante superiori:

Dormienza delle gemme. Nelle piante legnose la dormienza è, nei climi freddi, un'importante caratteristica adattativa. Quando durante l'inverno un albero affronta temperature molto fredde protegge i suoi meristemi con le perule e interrompe temporaneamente l'accrescimento della gemma. Questa risposta alle temperature fredde richiede un meccanismo di percezione che rilevi i cambiamenti ambientali e un sistema di controllo che trasduca il segnale (o i segnali) percepito, innescando i processi di sviluppo che portano alla dormienza della gemma. L'ABA è stato originariamente indicato da P. Wareing nel 1964 come l'ormone che induce la dormienza, ma non sempre la concentrazione di ABA delle gemme è correlata al grado di dormienza. Questa discrepanza potrebbe sottolineare le interazioni fra l'ABA e altri ormoni come parte di un processo in cui la dormienza della gemma e l'accrescimento sono regolati dal bilancio fra gli inibitori di accrescimento, come l'ABA, e le sostanze che inducono la crescita, ad esempio le [citochinine](#) e le [gibberelline](#).

Dormienza dei semi. I semi dormienti secchi contengono di solito concentrazioni superiori di ABA rispetto a quelli non dormienti. Durante la germinazione del seme, sono stati osservati aumenti nella quantità di promotori di crescita come le [citochinine](#) e le [gibberelline](#). Come nel caso della dormienza delle gemme, il bilancio ormonale, più che le fluttuazioni della concentrazione di un singolo ormone, risulta controllare la transizione dalla dormienza alla germinazione. L'ABA inibisce la sintesi di enzimi idrolitici che sono fondamentali per la degradazione di sostanze di riserva del seme. Per esempio, durante la germinazione di semi di cereali la GA3 induce la sintesi negli strati di aleurone dell' α -amilasi, che catalizza la degradazione dell'amido. L'inibizione di enzimi idrolitici da parte dell'ABA potrebbe essere fondamentale per il suo ruolo nel mantenimento della dormienza.

Accrescimento. L'accrescimento delle pianticelle indotto dall'[auxina](#) viene inibito dall'ABA, che per questo motivo viene definito un ormone inibitore di crescita. E' ben noto che l'estruzione di H^+ indotta dall'[auxina](#) causa l'indebolimento della parete cellulare che porta all'aumento della velocità di distensione cellulare. L'ABA blocca l'estruzione di H^+ prevenendo quindi l'acidificazione della parete cellulare e la distensione della cellula.

Stress e chiusura degli stomi. Il ruolo dell'ABA negli stress da freddo, da sale e idrici ha portato alla caratterizzazione dell'ABA come ormone da stress. L'ABA è molto efficace nel causare la chiusura degli stomi ed il suo accumulo in foglie sotto stress gioca un ruolo importante nella riduzione della perdita dell'acqua dovuta alla traspirazione in condizioni di stress idrico. 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 modulando l'apertura di canali ionici e l'attività della pompa protonica.

Assorbimento dell'acqua. L'applicazione di ABA a tessuti radicali stimola il flusso idrico e quello ionico, indicando che l'ABA regola il turgore non solo diminuendo la traspirazione, ma anche aumentando il flusso di acqua dentro le radici. Inoltre l'ABA induce l'accrescimento radicale e stimola la fuoriuscita di radici laterali, sopprimendo allo stesso tempo la crescita delle foglie. Questi effetti antagonistici dell'ABA sulle radici e sulle foglie causano la riduzione dell'area fogliare e l'aumento dell'area delle radici deputata all'assorbimento dell'acqua, tutto questo aiuta la pianta a competere con le condizioni di siccità.

Abscissione e senescenza. In origine l'Acido Abscissico fu isolato come fattore che causava la senescenza. Comunque, si è subito capito che l'ABA stimolava l'abscissione di organi solo in alcune specie e che il principale ormone responsabile era l'[etilene](#). L'ABA, tramite la sua promozione sulla senescenza, può indirettamente aumentare la formazione di [etilene](#) e stimolare l'abscissione. L'ABA accelera fortemente la senescenza sia di segmenti di foglia che di foglie attaccate alla pianta. Le [citochinine](#) sono antagoniste della sua azione e ritardano la senescenza.

L'ETILENE è un idrocarburo (alchene), che si trova allo stato gassoso. Sembra che esso venga prodotto sulla membrana cellulare, da cui poi viene rilasciato. L'etilene è responsabile della maturazione dei frutti, del cambiamento della loro colorazione e della loro consistenza e composizione chimica.

L'etilene sembra prendere parte anche al processo di ABSCISSIONE , cioè la perdita delle foglie ad intervalli regolari in seguito al normale invecchiamento delle foglie o in risposta a fattori ambientali.

Una volta che inizia l'invecchiamento della foglia, l'etilene prodotto nello strato di abscissione, stimola la produzione dell'enzima CELLULASI, che disintegra la parete cellulare.

La storia dell'Etilene come ormone vegetale:

Nel 1901 , uno studente russo, D. N. Neljubow scoprì che l'etilene era responsabile della risposta tripla ; pianticelle di pisello cresciute al buio in laboratorio mostravano un allungamento ridotto del fusto, un aumento dell'accrescimento laterale, e un accrescimento orizzontale anormale.

La prima indicazione che l'etilene era un prodotto naturale dei tessuti vegetali fu riportata da H. Cousins nel 1910. Nel 1934 R.Gane identificò chimicamente l'etilene come un prodotto naturale del metabolismo vegetale e venne classificato come ormone a causa dei suoi effetti sulle piante. Nel 1959 ne venne riconosciuto il significato fisiologico come regolatore di crescita vegetale da Burg e Thimann.

La scoperta dell'etilene come ormone vegetale:

Durante il diciannovesimo secolo, quando veniva usato il gas per illuminare le strade, si osservò che gli alberi in prossimità di lampioni stradali perdevano le foglie più velocemente di altri alberi. Divenne evidente che il gas e gli inquinanti atmosferici erano le cause del danneggiamento meccanico dei tessuti vegetali e nel 1901 l'etilene fu identificato come il composto attivo del gas da uno studente russo.

Come dottorando all'istituto Botanico di San Pietroburgo, Dimitry N.Neljubow osservò che pianticelle di pisello cresciute al buio in laboratorio mostravano un allungamento dell'accrescimento laterale e un accrescimento orizzontale anormale, condizioni che vennero in seguito definite la risposta tripla.

Quando l'aria del laboratorio veniva cambiata e si lasciavano crescere le piante in aria fresca, esse ritornavano a crescere alla velocità normale. L'etilene, che era presente nell'aria del laboratorio fu identificato come la molecola che causava la risposta.

La prima indicazione che l'etilene era un prodotto naturale dei tessuti vegetali fu riportata da H. Cousins nel 1910. Cousins notò che quando le arance venivano imballate e spedite nello stesso contenitore contenente banane, queste ultime maturavano prematuramente.

Nel 1934 R. Gane identificò chimicamente l'etilene come un prodotto naturale del metabolismo vegetale e venne classificato come ormone a causa dei suoi effetti sulle piante.

Per 25 anni l'etilene non fu riconosciuto come ormone vegetale importante, sia perchè si riteneva l'auxina più importante sia perchè mancavano tecniche chimiche per quantificarlo.

Nel 1959, dopo l'introduzione della gas cromatografia, l'etilene fu riscoperto e ne venne riconosciuto il significato fisiologico come regolatore di crescita vegetale. (Burg e Thimann, 1959)

Le proprietà dell'Etilene: L'etilene è l'olefina conosciuta più semplice e in condizioni fisiologiche è più leggero dell'aria. E' infiammabile e va facilmente incontro a ossidazioni: può essere ossidato ad ossido di etilene, e l'ossido di etilene può essere idrolizzato a glicole etilenico. Nella maggior parte dei tessuti l'etilene può essere completamente ossidato a CO₂. Esso viene facilmente liberato dal tessuto e si diffonde nella fase gassosa che attraversa gli spazi intercellulari fuoriuscendo dal tessuto. Poichè l'etilene gassoso viene liberato facilmente dai tessuti o organi durante lo stoccaggio di frutti, vegetali e fiori vengono utilizzati dei sistemi di intrappolamento di questo gas.

Il KMNO₄ è un efficace assorbitore di etilene e può ridurre notevolmente la sua concentrazione nelle aree di stoccaggio di mele, aumentando sensibilmente la conservazione dei frutti.

La produzione di Etilene: L'etilene è un ormone biologicamente attivo a concentrazioni bassissime. Le più alte produzioni di etilene avvengono in tessuti senescenti o in frutti in via di maturazione, ma tutti gli organi delle piante superiori sono in grado di sintetizzarlo.

Con poche eccezioni, tutti i tessuti non senescenti che vengono lesi, o disturbati meccanicamente, aumentano di numerose volte nell'arco di 25-30 min la loro produzione di etilene. In seguito le concentrazioni di etilene ritornano a valori normali.

Le gimnosperme e le piante inferiori, come le felci, i muschi, le epatiche e alcuni cianobatteri, quando analizzati, sono tutti in grado di produrre etilene.

La produzione di etilene da parte di funghi e di batteri contribuisce notevolmente al contenuto di etilene del suolo.

In coltura la capacità dei microrganismi di sintetizzare etilene dipende dalla natura del terreno sul quale essi crescono.

Alcuni ceppi del comune batterio enterico *Escherichia coli* e di lievito producono grandi quantità di etilene a partire dalla metionina.

Non esistono prove sulla produzione di etilene da tessuti di mammiferi sani e non risulta nemmeno essere un prodotto metabolico di invertebrati.

La biosintesi dell'Etilene: L'amminoacido **metionina** è, nelle piante superiori, il precursore dell'etilene. La via biosintetica dettagliata dell'etilene divenne nota solo nel 1979. Il punto d'inizio per capire la biosintesi dell'etilene si trovò quando si riuscì a dimostrare che la metionina poteva essere il substrato per la produzione dell'etilene in un sistema tissurale cell-free.

Esperimenti in vivo eseguiti da M. Lieberman e dai suoi collaboratori all'Agricultural Research Service a Beltsville, nel Maryland, hanno dimostrato che numerosi tessuti vegetali sono in grado di convertire la L-(C¹⁴) metionina in (C¹⁴) etilene e che l'etilene deriva dagli atomi di carbonio in 3 e in 4 della metionina.

Altri esperimenti dimostrano che il gruppo S della metionina viene riciclato nel tessuto. Senza questo riciclaggio la concentrazione di zolfo ridotto presente limiterebbe la quantità di metionina disponibile e la sintesi di etilene. Lavori seguenti dimostrarono che la S-adenosil-metionina (SAM) che è sintetizzata a partire dalla metionina e dall'ATP è un composto intermedio nella via biosintetica dell'etilene.

Il passaggio finale nella via biosintetica divenne chiaro 14 anni dopo la scoperta che nelle piante superiori la metionina era il precursore dell'etilene.

Si scoprì che l'immediato precursore dell'etilene era l'**acido 1-amminociclopropan-1-carbossilico (ACC)**.

Il ruolo dell'ACC risultò chiaro in esperimenti in cui le piante venivano trattate con metionina marcata con C¹⁴.

In condizioni anaerobiche l'etilene non veniva prodotto a partire dalla (C¹⁴) metionina e l'ACC si accumulava nel tessuto, ma con l'esposizione all'ossigeno si aveva la produzione di etilene.

L'enzima che catalizza la conversione della SAM in ACC è l'**ACC sintasi**, mentre l'enzima coinvolto nella conversione dell'ACC in etilene è detto **enzima che forma l'etilene (EFE)**, il quale deve essere ancora

Fattori di controllo della sintesi di Etilene: Fattori di controllo della sintesi dell'etilene sono essenzialmente le condizioni ambientali avverse (ossigeno, temperatura e luce).

Infatti, le piante sottoposte a stress causati da eccessi termici, da carenza idrica, da ferite, da eccessi idrici ecc. aumentano la produzione di etilene.

Lo stress sembrerebbe alterare le proprietà delle membrane cellulari, senza uccidere le cellule e queste variazioni sarebbero responsabili dell'induzione della sintesi di etilene, probabilmente attraverso la via metabolica della metionina.

L'attività dell'etilene aumenta all'aumentare della concentrazione di ossigeno e diminuisce man mano che l'ambiente si satura di anidride carbonica. In una cella se si satura l'ambiente di anidride carbonica si inibisce la respirazione e si ritarda la maturazione.

In condizioni di eccesso idrico del terreno, le radici, trovandosi in ambiente anaerobico, sintetizzano ACC che viene trasportato, attraverso lo xilema, alla parte aerea, dove viene convertito aerobicamente ad etilene.

Se le condizioni di anaerobiosi persistono, nella parte aerea si genera un accumulo di etilene che provoca epinastia dei piccioli e, in certi casi, l'inibizione dell'allungamento degli organi e in particolare dei cauli.

In condizioni di carenza di ossigeno ($[O_2] < 2\%$), l'etilene prodotto è in grado di stimolare la formazione di radici laterali o avventizie, ma se l'eccesso idrico si prolunga fino a ridurre la concentrazione di ossigeno a valori bassissimi, la produzione di etilene può essere eccessiva ed inibire la crescita delle radici.

L'etilene causa numerosi effetti su specie vegetali e su organi differenti:

Maturazione dei frutti

Per diversi anni l'etilene è stato riconosciuto come l'ormone che accelera la maturazione dei frutti. L'applicazione di etilene ai frutti ne affretta la maturazione e un vistoso aumento nella produzione di etilene è strettamente associato alle fasi iniziali della maturazione. Le concentrazioni dell'etilene e dell'ACC nel tessuto, la quantità di biosintesi dell'etilene e dell'attività dell'EFE aumentano man mano che il frutto matura. In numerosi frutti la maturazione è caratterizzata da un aumento del climaterio della respirazione e della produzione di etilene. Appartenenti alla classe dei frutti climaterici troviamo le mele, le banane, gli avocado e i pomodori. Per contro, frutti come gli agrumi e l'uva non mostrano l'aumento della respirazione e di produzione di etilene e per questo motivo vengono definiti non climaterici. Il trattamento di frutti climaterici non maturi con etilene porta ad un aumento climaterico e alla produzione di etilene endogeno. Ciò non avviene nel trattamento di frutti non climaterici con etilene: la respirazione aumenta in funzione della concentrazione di etilene, ma il trattamento non porta alla produzione di etilene endogeno e non accelera la maturazione.

Abscissione

La caduta di foglie, frutti, fiori e altri organi vegetali è definita abscissione. L'indebolimento delle pareti cellulari dello strato di abscissione dipende da enzimi che degradano la parete cellulare, come la cellulasi e le poligalatturasi. L'etilene risulta essere il regolatore primario del processo di abscissione e l'auxina agisce da soppressore dell'effetto etilenico. Un modello di controllo ormonale dell'abscissione fogliare descrive il processo in tre fasi sequenziali distinte:

Fase di mantenimento della foglia: Prima della percezione di qualsiasi segnale (interno o esterno) in grado di dare inizio al processo di abscissione la foglia rimane vitale e pienamente funzionante sulla pianta.

Fase di induzione della caduta: Il segnale di abscissione viene percepito e trasdotto in un messaggio, come il cambiamento degli ormoni nella foglia.

Fase di abscissione: Gli eventi veri e propri di abscissione sono espressi da processi biochimici, anatomici e fisiologici che portano alla caduta. Durante le prime fasi di sostentamento fogliare l'auxina previene l'abscissione reprimendo la sintesi degli enzimi idrolitici coinvolti in questo processo. Nella fase di induzione alla caduta le concentrazioni di auxina diminuiscono e aumentano quelle di etilene. La riduzione della concentrazione di auxina libera aumenta la capacità di rispondere all'etilene da parte di specifiche **cellule bersaglio**. Le cellule bersaglio, localizzate nella

zona di abscissione, accumulano e scaricano vescicole citoplasmatiche nella parete cellulare. La fase di abscissione è caratterizzata dall'induzione di geni che codificano enzimi idrolitici specifici di polisaccaridi e di proteine della parete cellulare. L'azione di questi enzimi porta all'indebolimento della parete cellulare, alla separazione fra le cellule e infine all'abscissione.

Epinastia

La curvatura delle foglie verso il basso, che avviene quando la parte superiore del picciolo cresce più velocemente di quella inferiore è definita epinastia. L'etilene e le alte concentrazioni di auxina inducono l'epinastia e si è recentemente stabilito che l'auxina agisce indirettamente inducendo la produzione di etilene. L'allagamento (la saturazione con acqua) o le condizioni anaerobiche intorno alle radici di pomodoro scatenano l'aumento della sintesi di etilene nel germoglio, portando alla risposta epinastica. Il segnale che dalle radici viene trasportato ai germogli è la produzione di ACC, immediato precursore dell'etilene. La conversione di ACC in etilene richiede ossigeno e l'ACC accumulato nelle radici anaerobiche viene trasportato verso i germogli dove viene convertito in etilene.

Accrescimento delle pianticelle

L'etilene cambia i modelli di accrescimento delle pianticelle riducendo la velocità di allungamento e aumentando l'espansione laterale, portando così al rigonfiamento della zona posta sotto la parte a forma di gancio. Il tipico accrescimento orizzontale che si verifica dopo l'esposizione a etilene può avere un ruolo importante durante la germinazione.

Dormienza dei semi e delle gemme

L'etilene quando viene applicato a semi di cereali interrompe la dormienza e dà inizio alla germinazione, promuovendo in numerose specie anche la velocità di germinazione dei semi.

Applicazioni commerciali dell'Etilene: L'etilene, poichè regola molti processi fisiologici è uno degli ormoni vegetali più ampiamente utilizzati in agricoltura.

Accelera la maturazione dei frutti di mela e pomodoro e causa il viraggio della colorazione verde degli agrumi. Sincronizza la fioritura e la formazione dei frutti nell'ananas e accelera l'abscissione dei fiori e dei frutti. Nel cotone, nel ciliegio e nel noce la sua applicazione rende possibile ottenere l'allungamento dei frutti e la loro caduta.

Viene anche utilizzato per promuovere l'espressione sessuale femminile nel cocomero, per prevenire l'autoimpollinazione, per aumentare la resa e per inibire l'accrescimento terminale di alcune piante, promuovendo invece l'accrescimento laterale e portare a fioritura compatta. Le strategie di stoccaggio, sviluppate per inibire la produzione di etilene e per promuovere la conservazione dei frutti sono basate sul controllo dell'atmosfera a basse concentrazioni di O₂ e delle basse temperature, che inibiscono la biosintesi dell'etilene.

ALTRE MOLECOLE ORMONALI:

- *POLIAMMINE (PAA);*
- *JASMONATI (JA);*
- *BRASSINOSTEROIDI (BR);*
- *OLIGOSACCARINE (OLS);*
- *ACIDO SALICILICO (SA);*

- Oltre ad AIA, GA, CK, ABA ed etilene esistono altri regolatori di crescita con effetti specificamente distinguibili da quelli indotti dai primi. Tali regolatori sono i brassinosteroidi (BR), le poliammine (PAA), l'JA, l'SA, le OLS. Ancora sono sostanze ormonali anche i diterpeni tetraciclici, il triacontanolo e le turgorine.
- I BR sono dei derivati 5- α -colestanici e il più efficace è il brassinolide. I BR sembrano agire sinergicamente con le AIA, ma possono stimolare l'allungamento del fusto in piselli nani sensibili alle GA, ma non all'AIA.
- Le PAA più importanti sono la putresceina, la spermidina, la spermina, che sono sintetizzate a partire dall'arginina. La sintesi delle PAA può competere con quella dell'etilene a causa del comune precursore SAM. Le PAA stimolano la crescita in numerosi piante, ritardando la senescenza e nelle Solanacee partecipano alla sintesi degli alcaloidi tropanici e pirrolidinici.
- I JA sono sintetizzati a partire dall'acido linolenico tramite la formazione dell'intermedio (+)-7-iso-JA. I JA esercitano sulla pianta effetti sia inibitori che promotori. Il JA inibisce la sintesi di carotenoidi, la formazione di clorofilla, la biosintesi della Rubisco e le attività fotosintetiche, mentre stimola l'allungamento delle talee della canna da zucchero, la formazione di radici avventizie e la biosintesi dell'etilene
- Le OLS fungono da molecole segnale nei tessuti vegetali a concentrazioni bassissime. Sono prodotte dalla frammentazione di polisaccaridi di parete ed esistono in tre classi distinte: xiloglucani, oligogalatturonidi e derivati chitosanici. Gli xiloglucani agiscono da antagonisti delle AIA, ma non delle anti-AIA, invece gli oligogalatturonidi sono delle classiche anti-AIA. I derivati chitosanici, contenenti glucosammina, sono degli importanti fattori della nodulazione.
- Le turgorine sono composti fenolici che esercitano un controllo sulla pressione di turgore, mentre i diterpeni tetraciclici mostrano attività simili o superiori alla GA3.
- Il triacontanolo è un alcole alifatico che stimola l'accrescimento nel mais e nel riso.
- Quindi, la natura tramite JA, ABA, BR, PAA e le OLS ha evoluto numerose classi di composti in grado di interferire sui meccanismi di trasduzione, portando all'attivazione di geni in grado di difendere le piante o scatenando le risposte cellulari allo stress.

Buono studio!!