

Ormoni vegetali

(fitormoni)

ORGANISMI MULTICELLULARI

Le diverse funzioni fisiologiche (processi metabolici, accrescimento, etc.) necessitano della regolazione e della integrazione delle funzioni dei diversi organi e tessuti

Comunicazione tra cellule

SEGNALI CHIMICI

ORMONI: messaggeri chimici prodotti da una cellula, che modulano i processi cellulari in altre cellule, tramite interazione con recettori proteici connessi a catene di trasduzione del segnale, portando alla risposta fisiologica (variazioni dei flussi di soluti attraverso le membrane e/o a modificazioni dell'espressione genica).

CLASSI PRINCIPALI DI ORMONI VEGETALI (FITOORMONI)

- AUXINE
- GIBBERELLINE
- CITOCHININE
- ETILENE
- ACIDO ABSCISSICO

- BRASSINOSTEROIDI
- STRIGOLATTONI

ALTRE MOLECOLE SEGNALE

- ACIDO JASMONICO (ossilipine)
- ACIDO SALICILICO
- SISTEMINA
- POLIAMMINE

+ zuccheri,
amminoacidi,
H₂O₂,
eATP,

Ogni classe di ormoni influenza diversi eventi dello sviluppo
 Gran parte degli eventi è influenzato da più classi di ormoni

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

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

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

AUXINA

(ACIDO INDOL-3 ACETICO, IAA)

Primo ormone vegetale scoperto

AUXINA

Acido Indol-3-acetico (IAA)

Siti di sintesi:

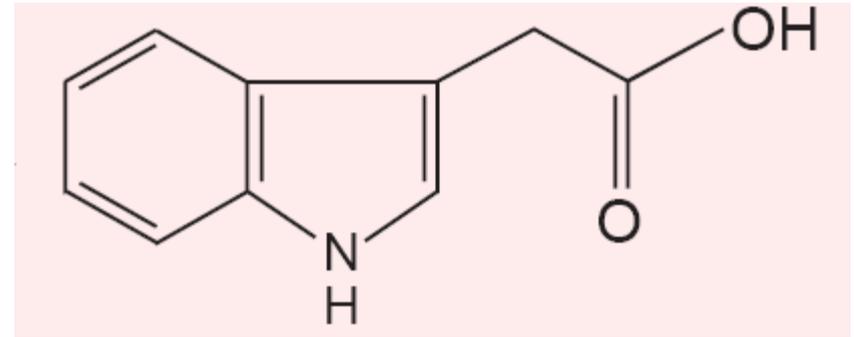
meristemi apicali germoglio
meristemi cambiali
frutti in via di sviluppo
foglie giovani

Trasporto:

1) polare (basipeto/acropeto) o apolare
2) floema e xilema in forma esterificata

Effetti principali:

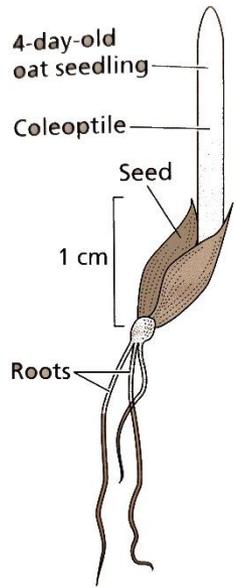
risposte tropiche (fototropismo e gravitropismo)
crescita per distensione (fusto e coleottili)
crescita per divisione
differenziamento tessuti vascolari
rizogenesi
dominanza apicale



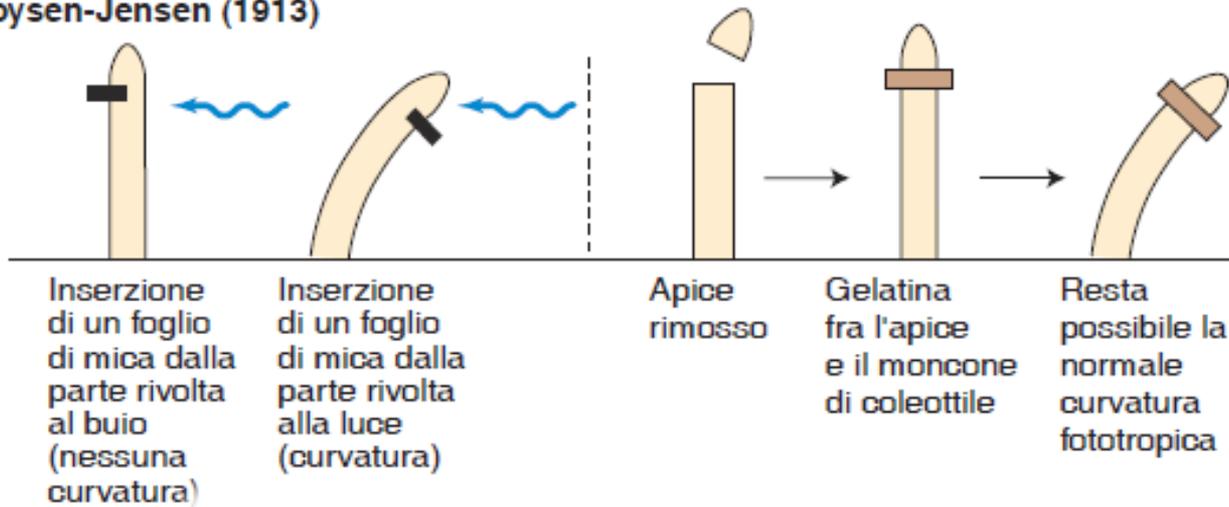
Movimento fototropico

Darwin, 1880



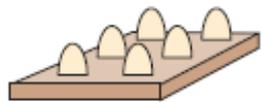


Boysen-Jensen (1913)

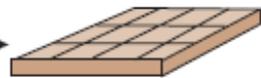


Nel 1913 O. Boysen-Jensen scoprì che lo stimolo di crescita passa attraverso la gelatina, ma non attraverso barriere impermeabili all'acqua come la mica.

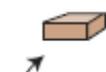
Went (1926)



Apici del coleottille sulla gelatina



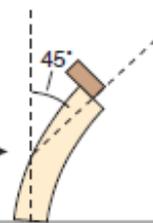
Gli apici sono rimossi; la gelatina è tagliata in blocchetti



Al buio:



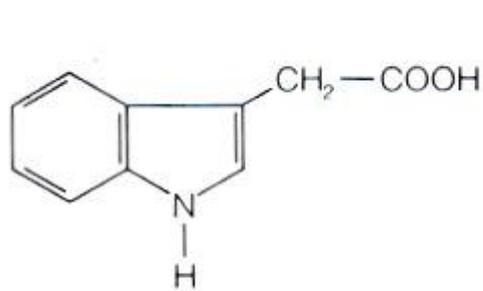
Ogni blocchetto di gelatina è posto su un lato del moncone di coleottille



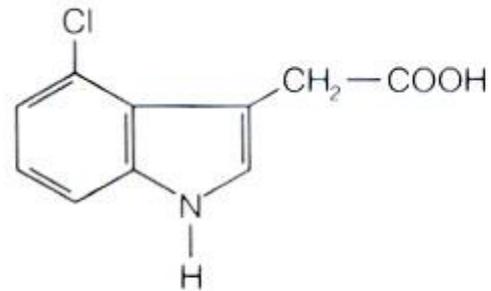
Il coleottille si piega al buio; può essere misurato l'angolo di curvatura

Nel 1926 F.W. Went dimostrò che la sostanza attiva che promuove la crescita può diffondere in un blocchetto di gelatina. Egli mise a punto un saggio di curvatura del coleottille per l'analisi quantitativa dell'auxina.

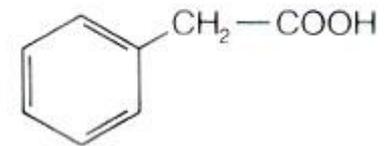
Anni '30: scoperta natura chimica auxina



Acido 3-indolacetico
(IAA)

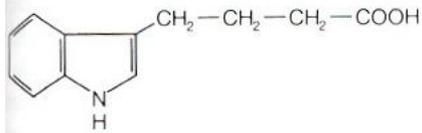


Acido 4-cloroindol-3-acetico
(4-Cl-IAA)

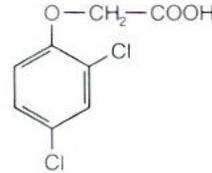


Acido fenilacetico
(PAA)

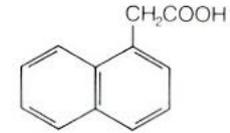
Auxine naturali



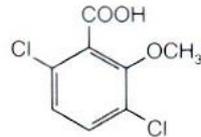
Acido 3-indolbutirrico
(IBA)



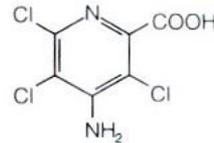
Acido 2,4-diclorofenossiacetico
(2,4-D)



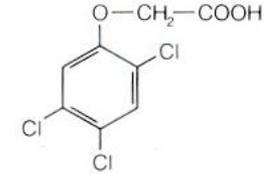
Acido α -naftalenacetico
(α -NAA)



Acido 2-metossi-3,6 diclorobenzoico
(dicamba)

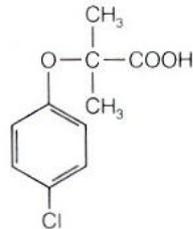


Acido 4-ammino-3,5,6-tricloropicolinico
(tordon o picloram)

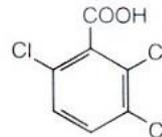


Acido 2,4,5-triclorofenossiacetico
(2,4,5-T)

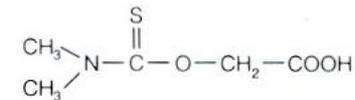
antiauxina



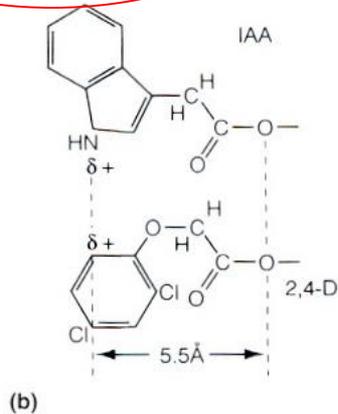
Acido α -(p-clorofenossi)isobutirrico
(PCIB-una antiauxina)



Acido 2,3,6-triclorobenzoico



N,N-dimetiltioliocarbamato



Auxine sintetiche

**LE AUXINE NOTE SONO MOLTE:
QUANDO UN COMPOSTO PUO' DEFINIRSI UNA AUXINA?**

Un composto che ha uno spettro di attività biologiche simili, ma non necessariamente identiche, a quelle dell'IAA. Questo comprende la capacità di:

- 1) indurre la distensione cellulare in coleottili isolati o in sezioni di fusto;
- 2) indurre la divisione cellulare in tessuti vegetali in coltura (callo), in presenza di una citochinina;
- 3) promuovere la formazione di radici laterali nelle zone di taglio dei fusti;
- 4) indurre la crescita di frutti
- 5) indurre la formazione di etilene.

BIOSINTESI IAA

Prevalentemente in tessuti in rapida divisione cellulare

➤ Meristemi apicali germoglio

➤ Foglie giovani

Ma anche semi e frutti in via di sviluppo

(Tutte le cellule vegetali sono comunque in grado di sintetizzare piccole quantità di auxina)

Esistono diverse vie biosintetiche

Triptofano dipendenti:

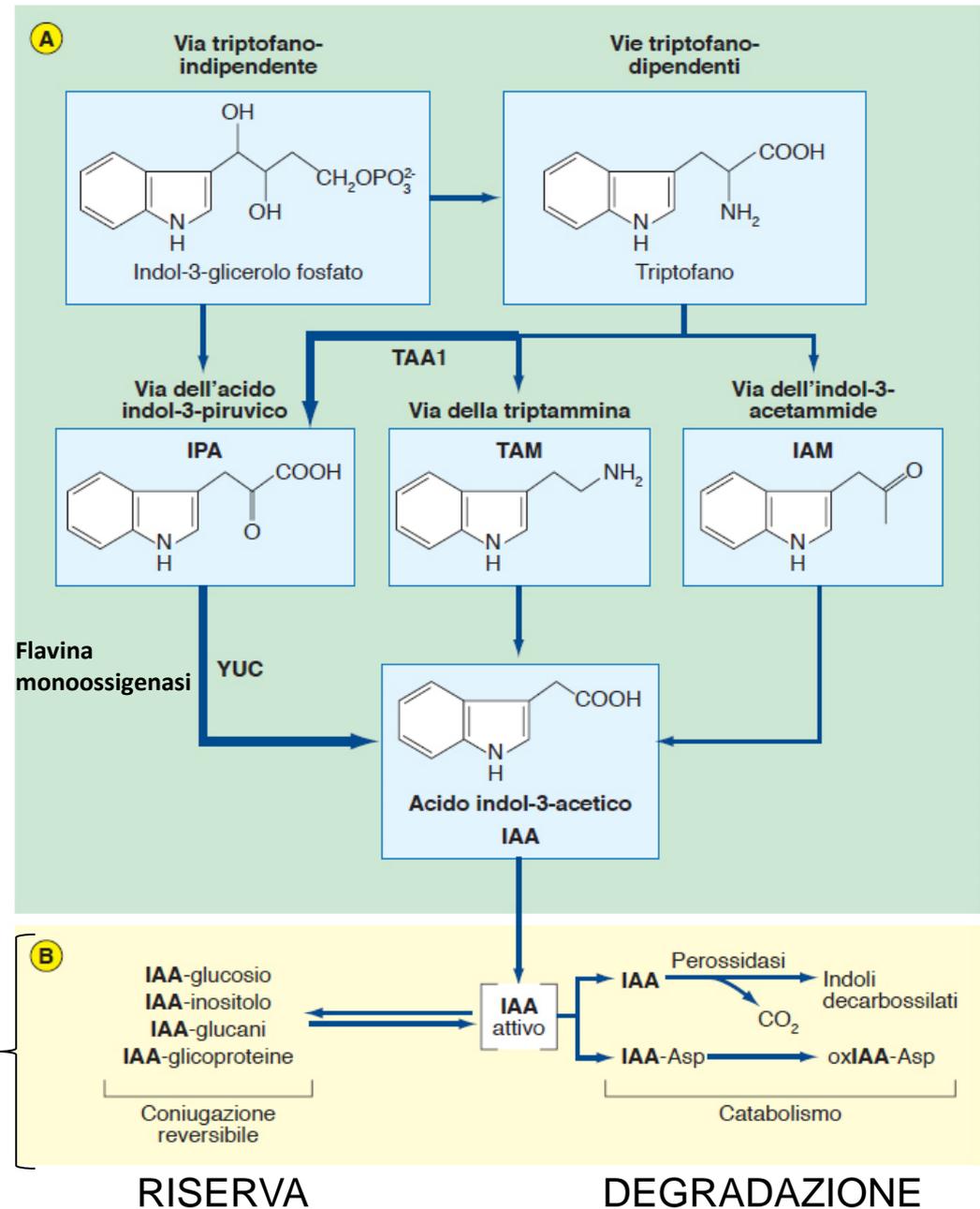
IPA (Acido indolpiruvico): la più comune

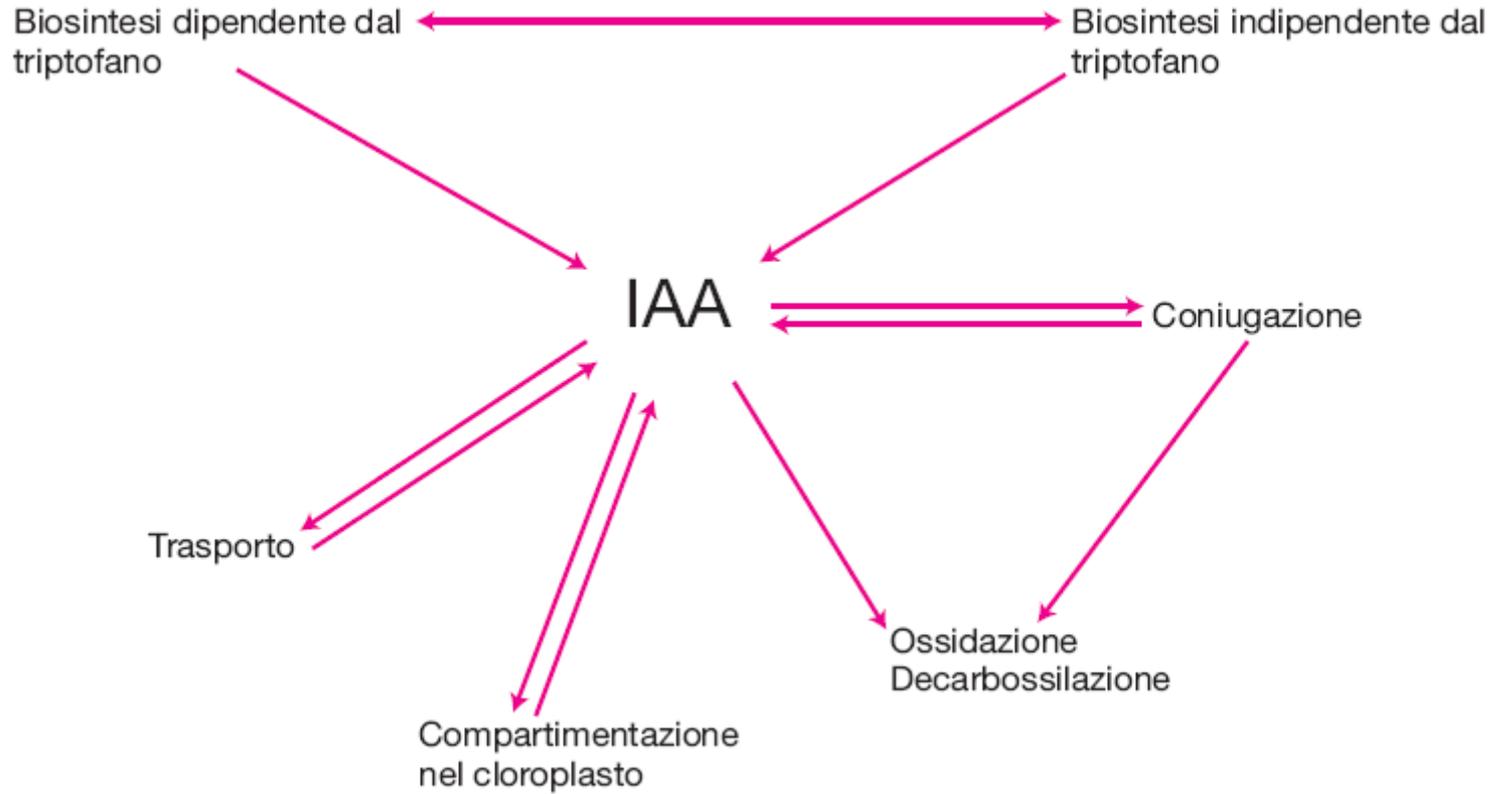
TAM (Triptamina)

IAM (Indolacetammide)

Triptofano indipendente

Dall' Indol-3-glicerolo fosfato (IGP)





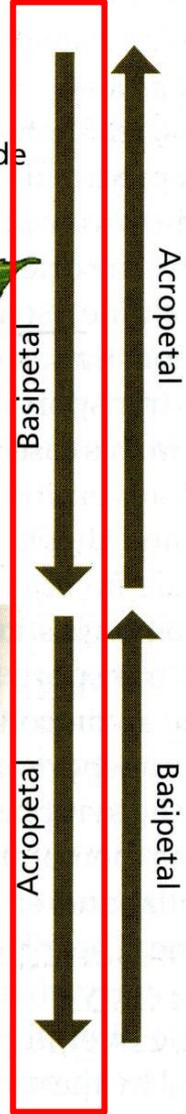
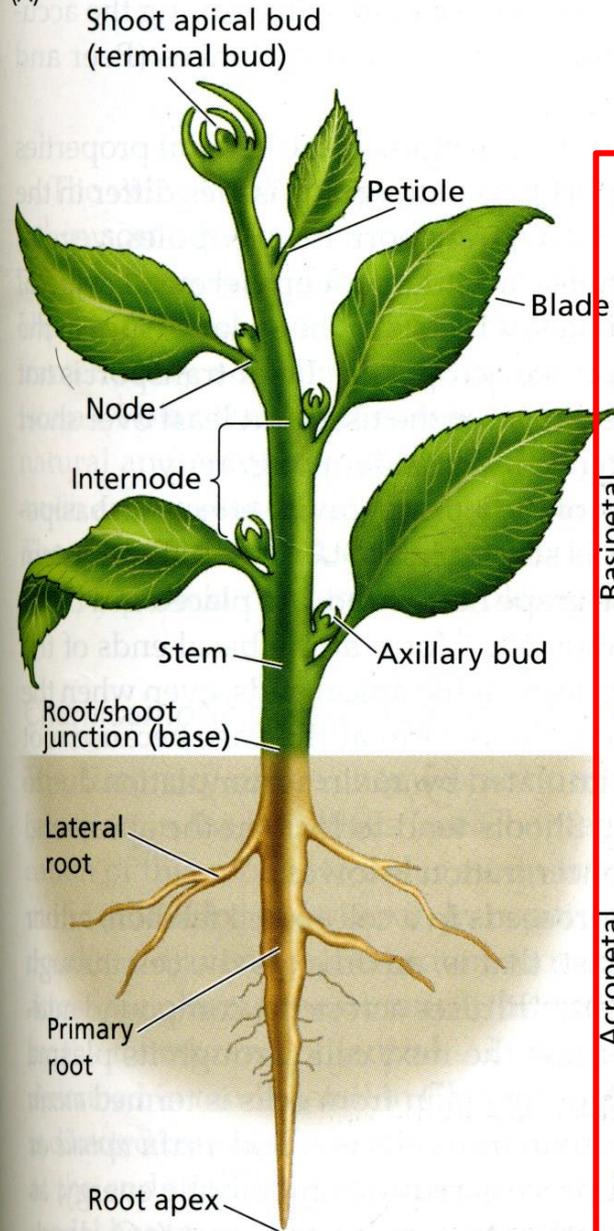
TRASPORTO DELL'IAA

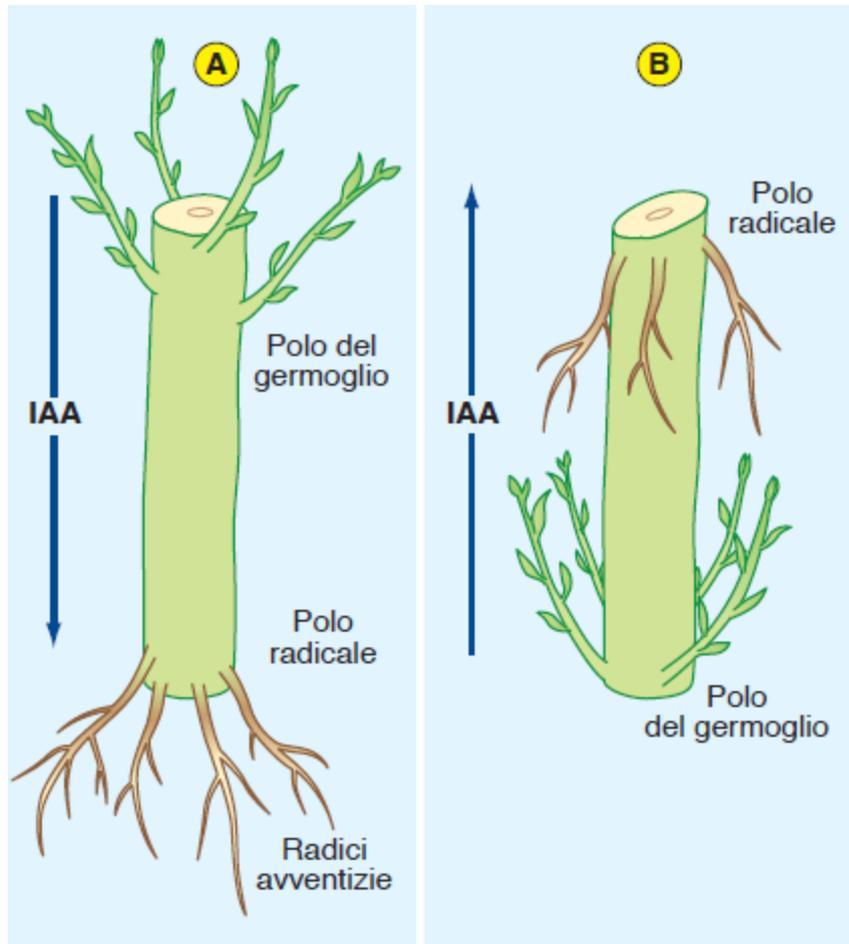
➤ Trasporto apolare: nel floema, passivo, a lunga distanza
5-10 cm/h

➤ **Trasporto polare (unidirezionale)**

- Scoperto nei fusti delle graminacee
- Confermato in fusti, radici e foglie
- Avviene a livello del parenchima xilematico (più lento: 5-10 mm/h)
- Richiede energia
- È diretto verso il basso ma non dipende dalla gravità (basipeto nei fusti; acropeto nelle radici)

(A)





Le radici crescono nella parte basale di fusti recisi di bamboo anche se invertiti



Formazione di radici avventizie al polo radicale e di gemme al polo del germoglio in un segmento di ramo in posizione normale (A) o in posizione rovesciata (B). Il trasporto polare di IAA è indicato dalla direzione delle frecce.

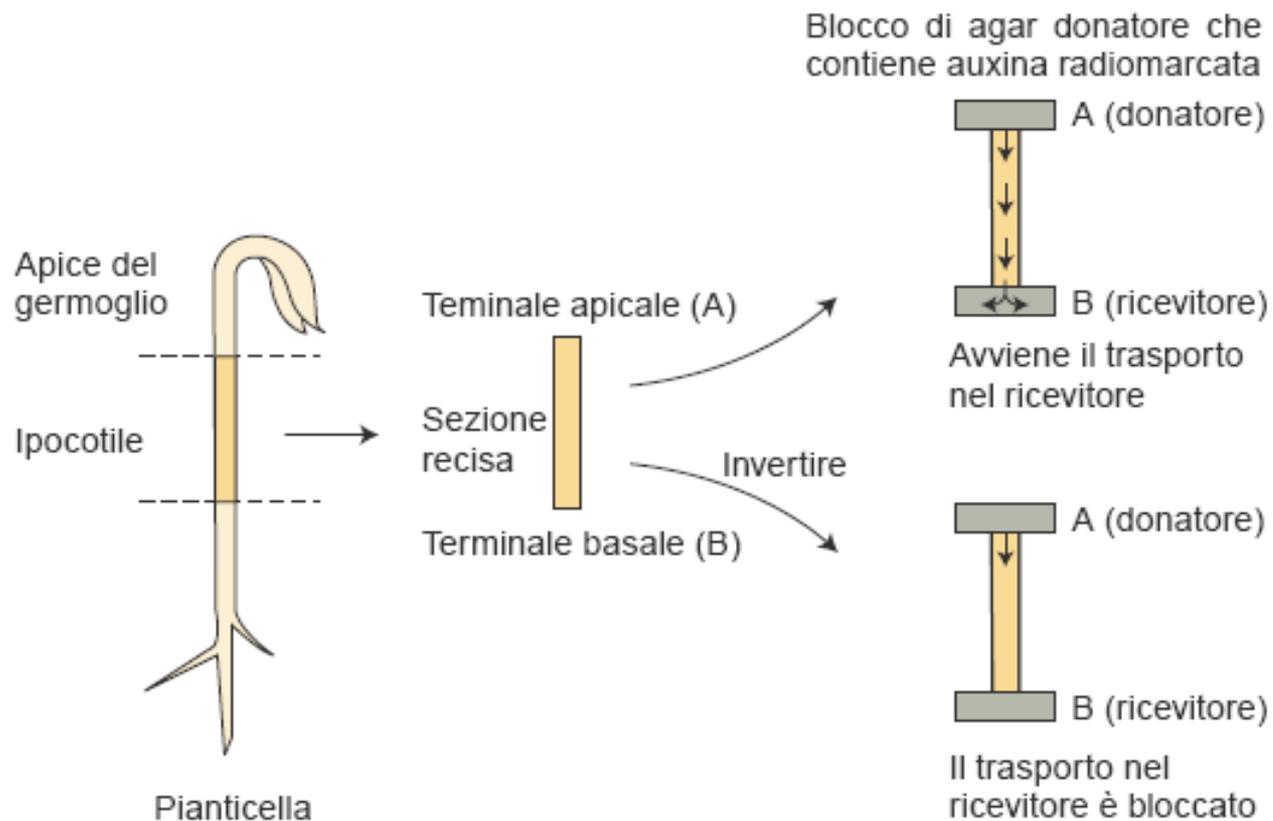


Figura 19.10 Metodo del blocco donatore-ricevitore per la misura del trasporto polare dell'auxina. La polarità del trasporto è indipendente dall'orientamento rispetto alla gravità.

Velocità: 3 mm h⁻¹

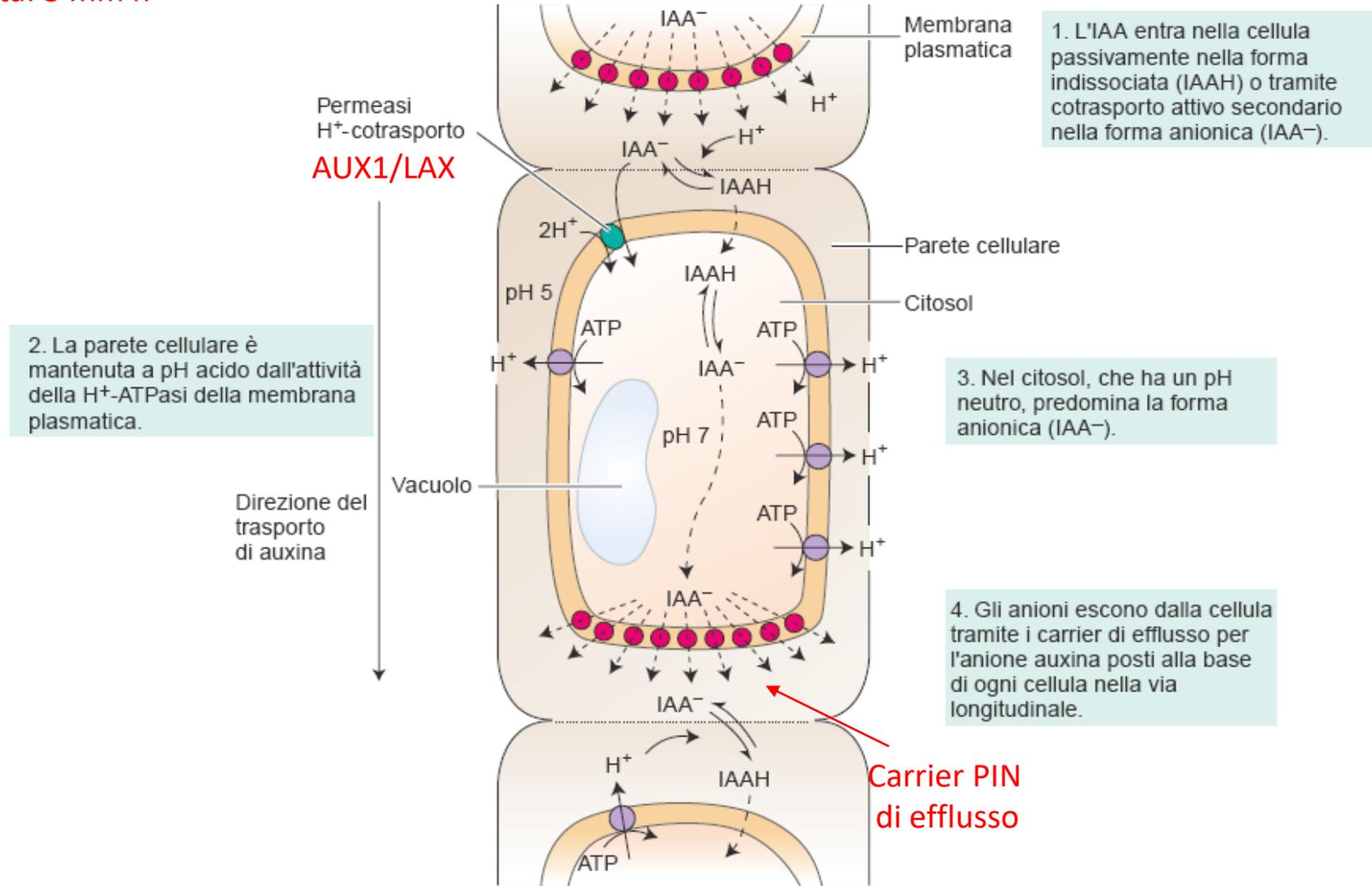
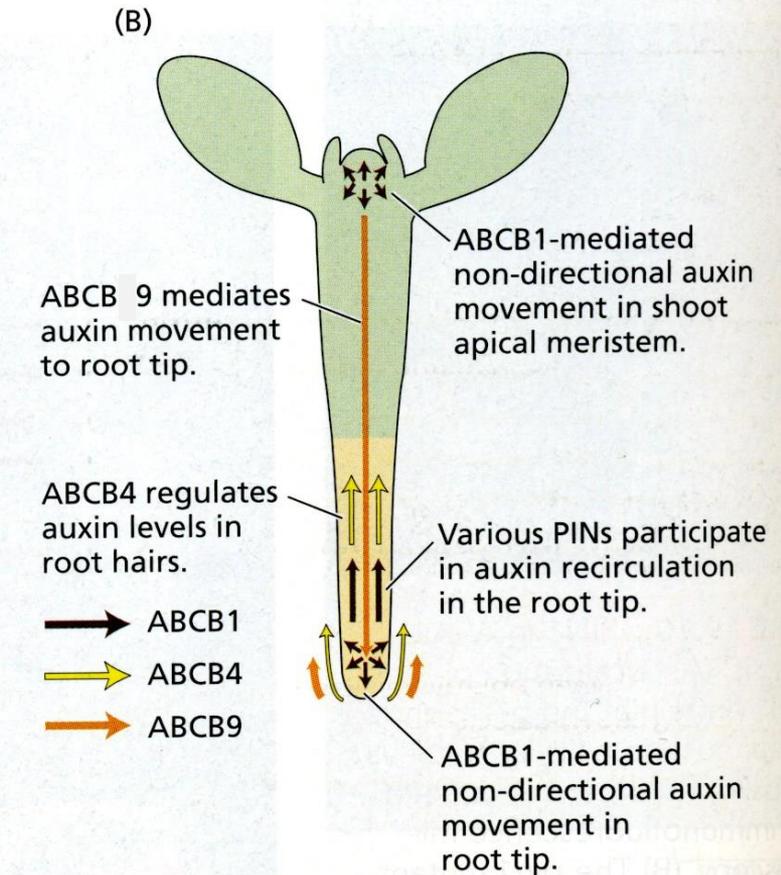
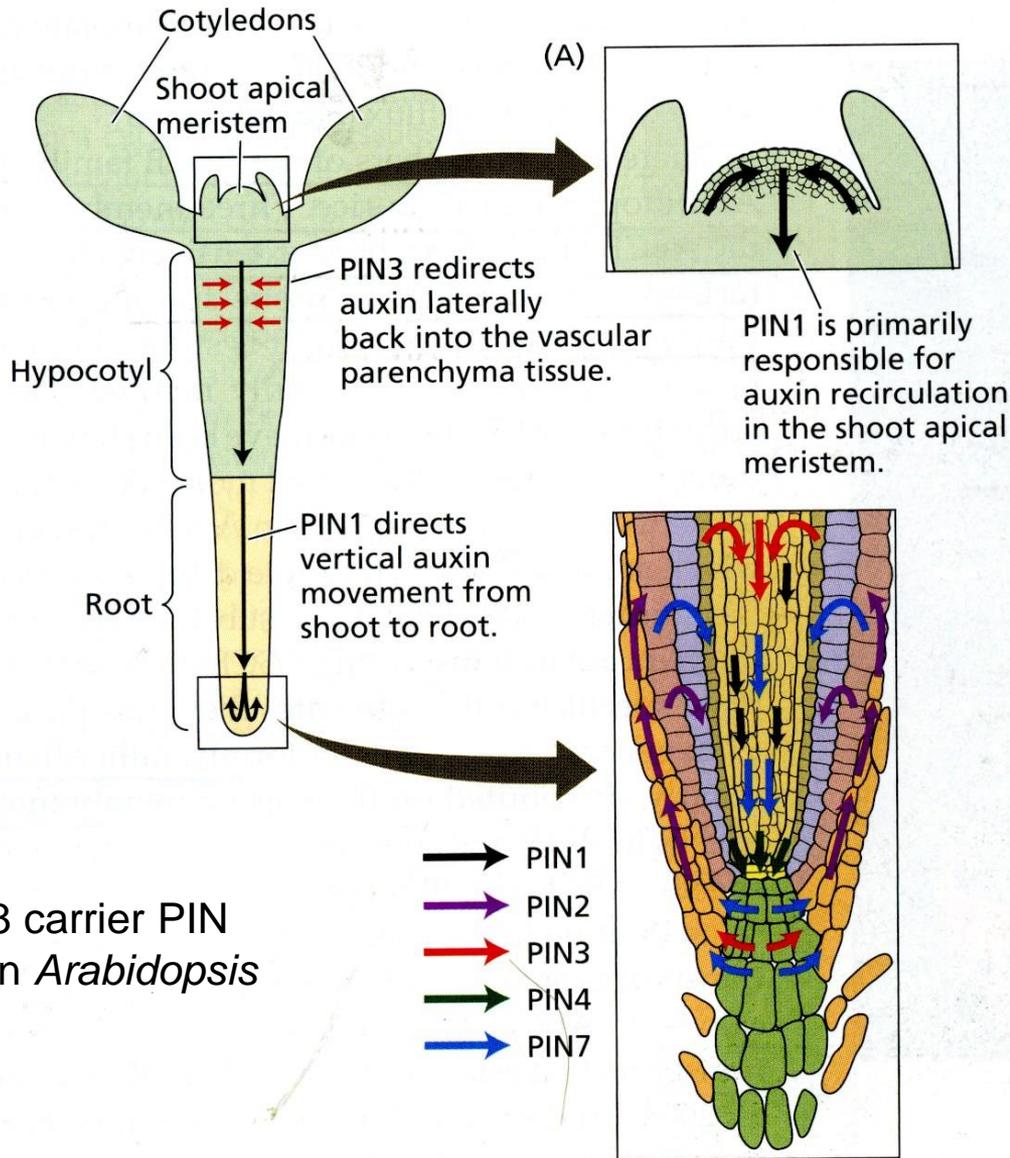


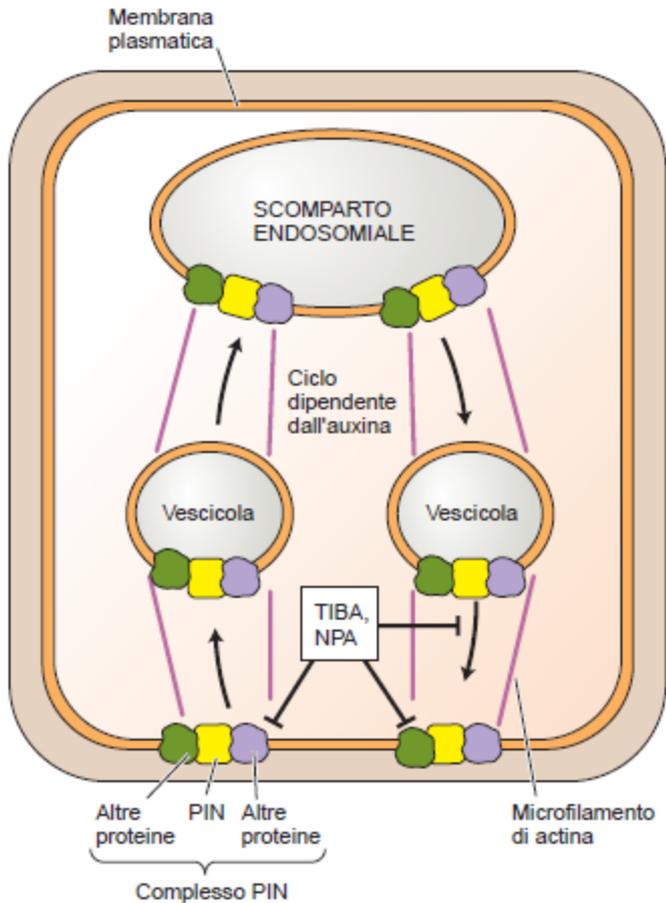
Figura 19.12 Schema semplificato del trasporto polare dell'auxina. Viene raffigurato il modello chemiosmotico del trasporto polare dell'auxina che mostra una cellula, in una colonna di cellule trasportanti auxina. Nelle cellule più piccole vicine ai meristemi si ritiene che a causa dell'elevato rapporto superficie/volume la re-diffusione dell'IAA nelle cellule richieda un meccanismo aggiuntivo di efflusso dipendente da energia.

Modello chemiosmotico del trasporto polare



Trasportatori ABC, sottoclasse «B»

PIN 1: sviluppo polare e organogenesi

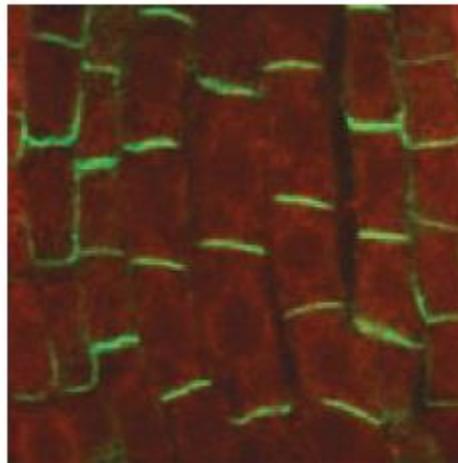


Le proteine PIN sono soggette a **riciclo endocitotico** e vengono rilocalizzate rapidamente in risposta a stimoli (es. gravità)

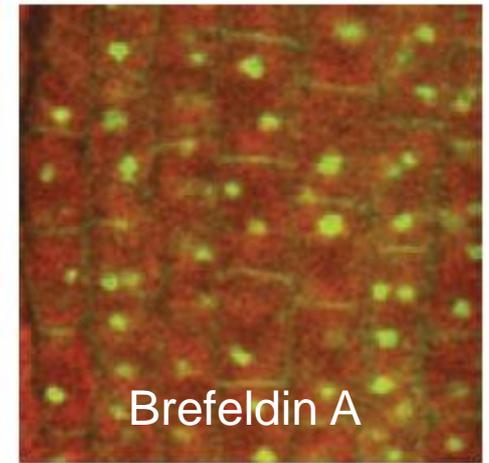
Alcuni inibitori del trasporto polare dell'IAA⁻ (as. acido 2,3,5 triiodobenzoico, TIBA) interferiscono con il riciclo

Velocità di efflusso di IAA⁻ proporzionale alla quantità di PIN

(A)

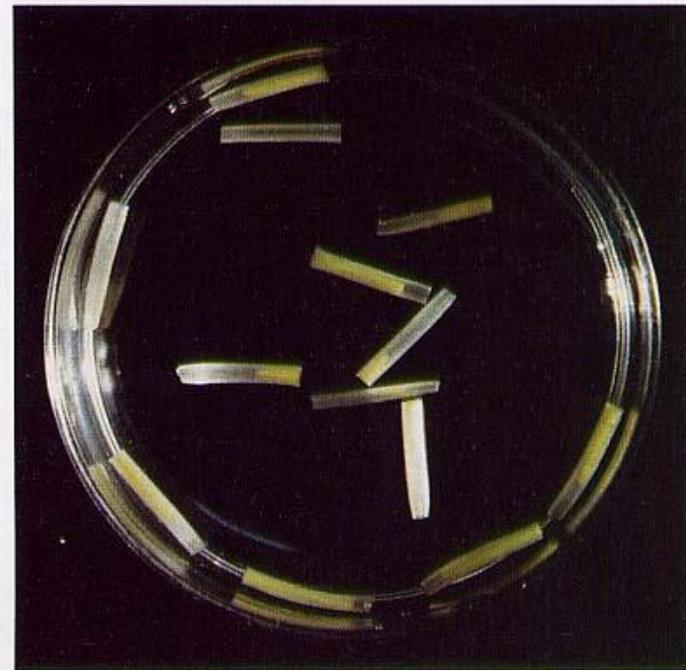


(B)

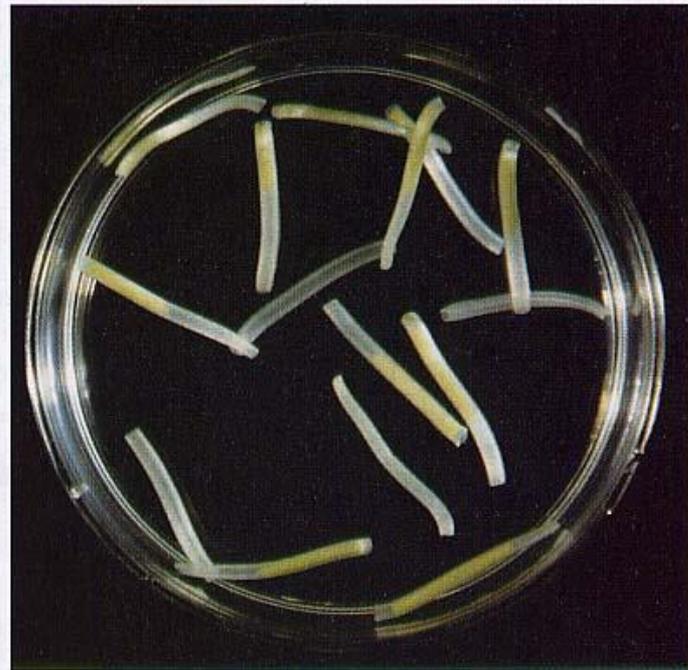


EFFETTI FISIOLOGICI DELLE AUXINE

Crescita per distensione



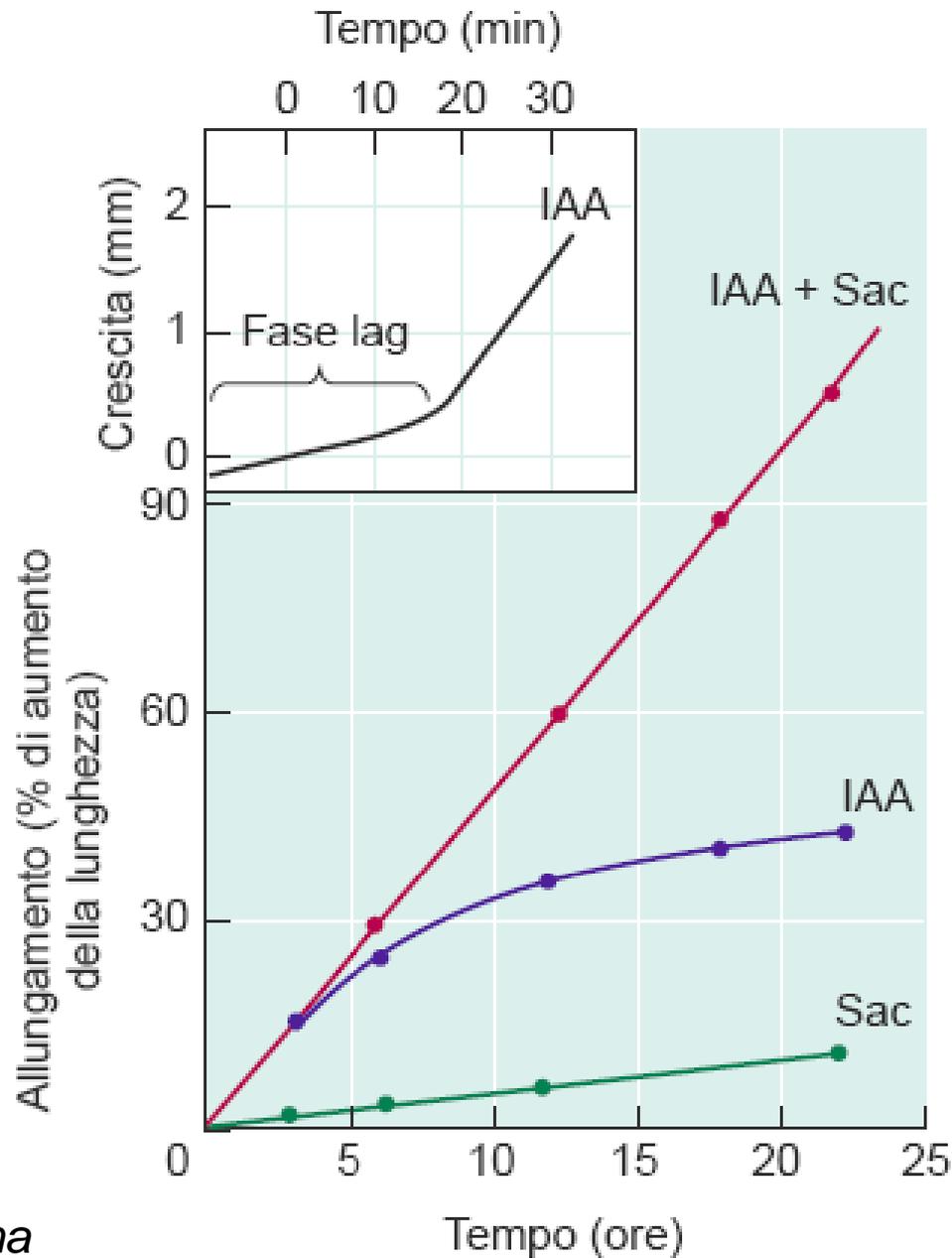
C



IAA

Coleottili di *Avena*

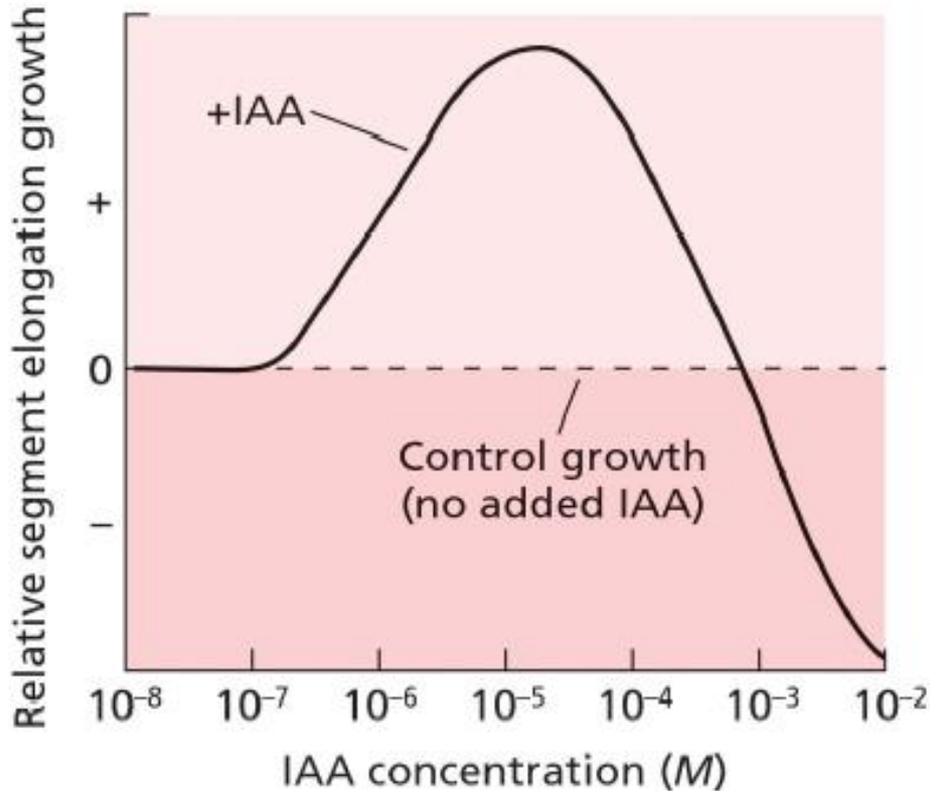
(Lag time: tempo necessario per l'occorrenza di eventi biochimici, molecolari, etc. coinvolti nella crescita, non per l'arrivo dell'auxina nel sito di azione)



Il saccarosio prolunga la risposta all'auxina, favorendo il mantenimento della pressione di turgore durante l'allungamento

Coleottili di *Avena*

Fusto o coleotile:



Livelli ottimali di IAA:

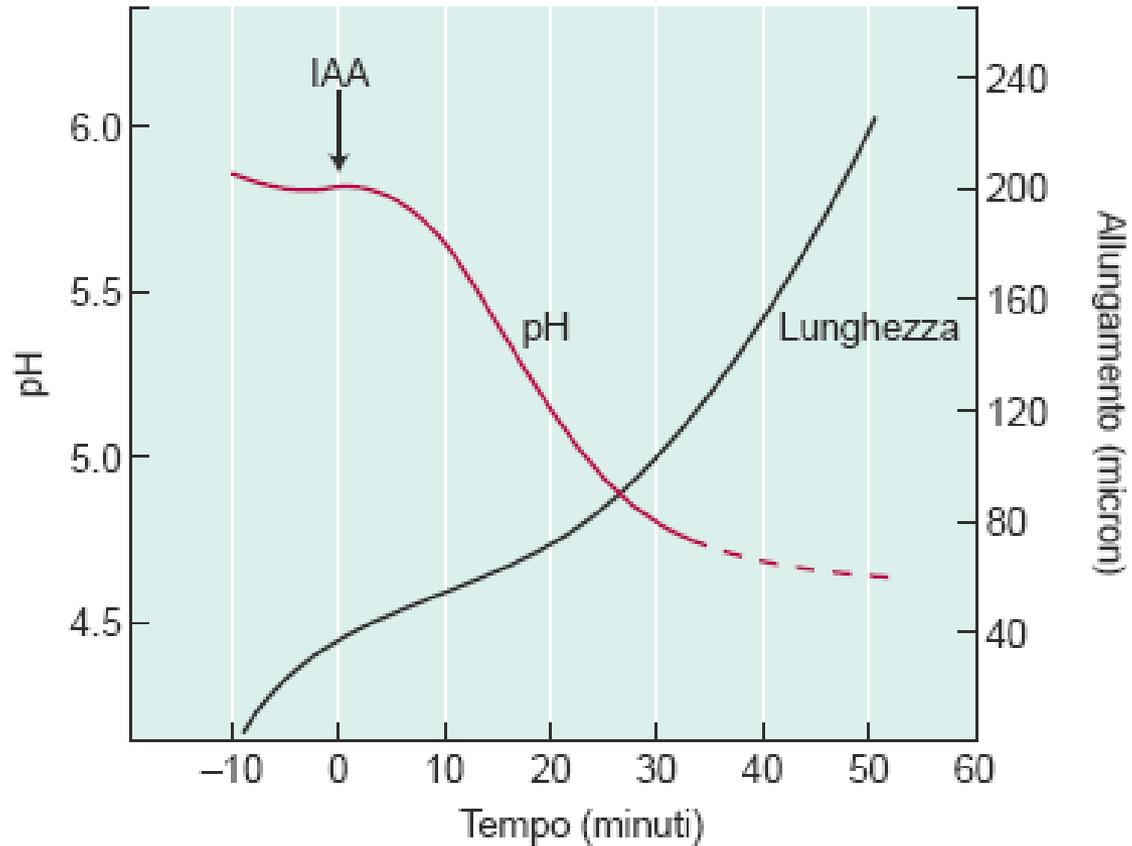
- **Fusto/coleotile:** 10^{-6} - 10^{-5} M
- **Radice:** 10^{-9} - 10^{-8} M

Crescita fino a 18-20 ore
5-10 volte il controllo

Risposta bloccata da:

- Inibitori del metabolismo respiratorio
- Inibitori della sintesi proteica

ACIDIFICAZIONE DEL MEZZO ESTERNO: L'AUXINA STIMOLA LA POMPA PROTONICA

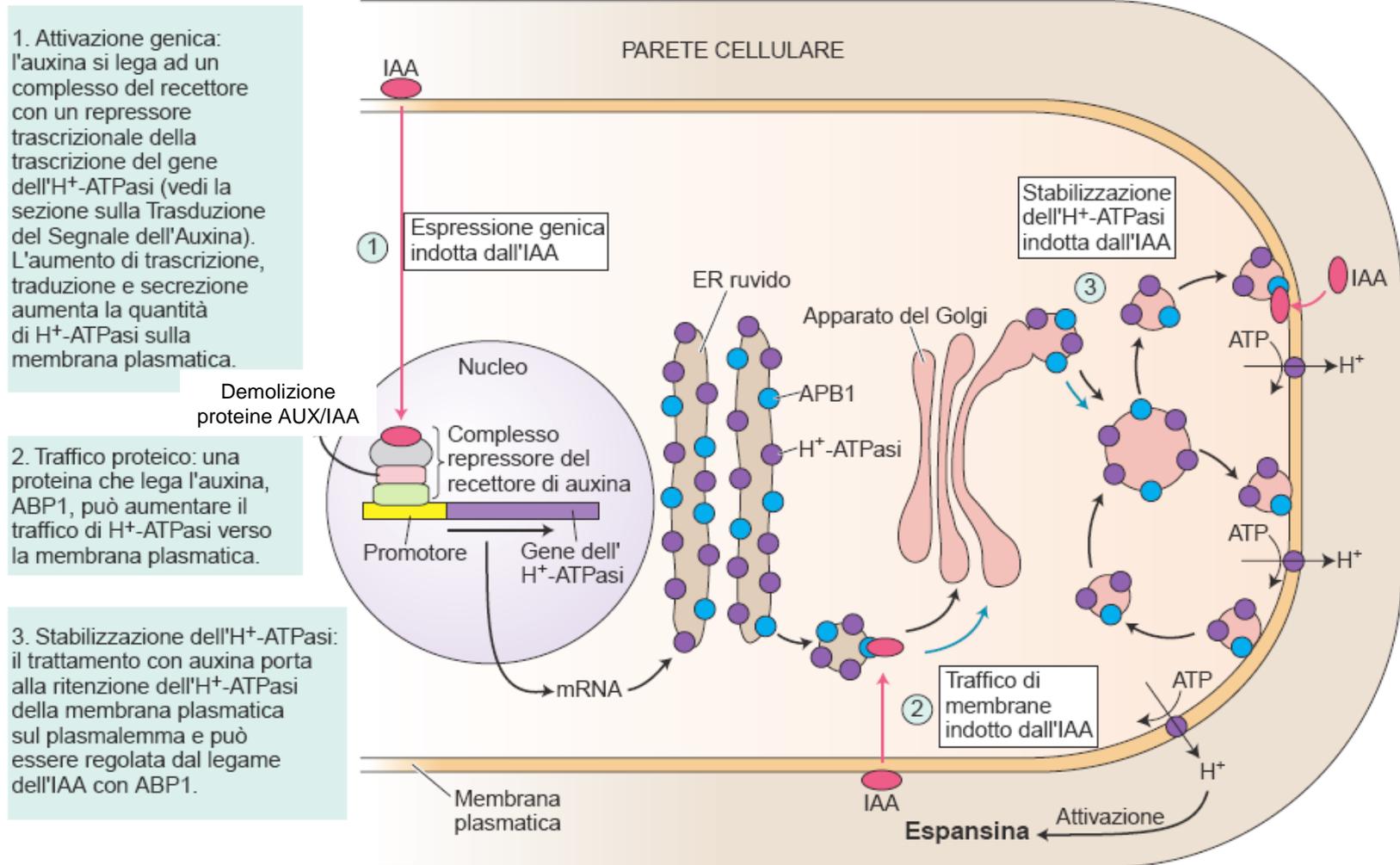


Coleottili di mais

Trasduzione del segnale dell'auxina

IAA induce un aumento dell'attività complessiva della pompa protonica del plasmalemma:

- 1 - Stimolazione della trascrizione del gene per l' H^+ -ATPasi (recettore nucleare TIR1)
- 2 - Aumento del traffico delle H^+ -ATPasi verso il plasmalemma
- 3 - Stabilizzazione delle H^+ -ATPasi sul plasmalemma



1. Attivazione genica: l'auxina si lega ad un complesso del recettore con un repressore trascrizionale della trascrizione del gene dell' H^+ -ATPasi (vedi la sezione sulla Trasduzione del Segnale dell'auxina). L'aumento di trascrizione, traduzione e secrezione aumenta la quantità di H^+ -ATPasi sulla membrana plasmatica.

2. Traffico proteico: una proteina che lega l'auxina, APB1, può aumentare il traffico di H^+ -ATPasi verso la membrana plasmatica.

3. Stabilizzazione dell' H^+ -ATPasi: il trattamento con auxina porta alla ritenzione dell' H^+ -ATPasi della membrana plasmatica sul plasmalemma e può essere regolata dal legame dell'IAA con APB1.

L'Auxina stimola la pompa protonica (P-H⁺ATPasi):

- L'estrusione di protoni energizza vari traslocatori, fa aprire i canali rettificatori verso l'interno di vari cationi

Aumento della concentrazione di soluti, diminuzione potenziale osmotico, ingresso di acqua e aumento del turgore

- L'acidificazione della parete attiva le **espansine**

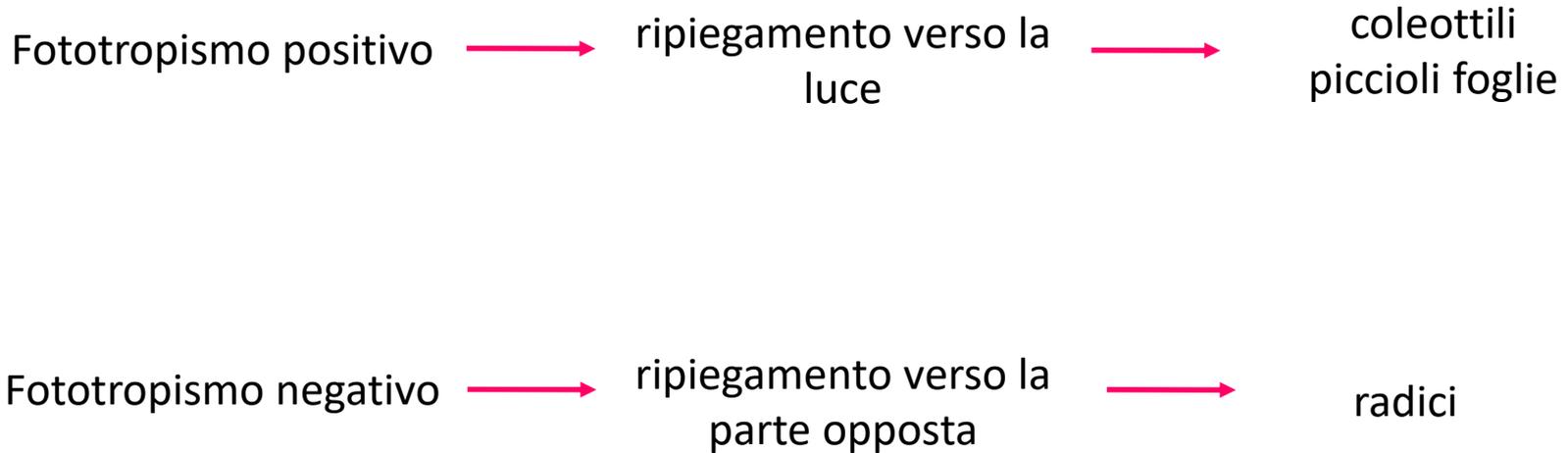
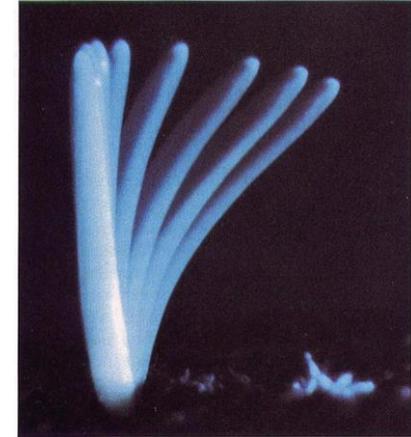
L'AUXINA STIMOLA/REGOLA :

1. FOTOTROPISMO
2. GRAVITROPISMO
3. DOMINANZA APICALE
4. CRESCITA DEI FRUTTI
5. NEO-FORMAZIONE DI RADICI
6. ONTOGENESI DEL TESSUTO VASCOLARE

L'AUXINA REGOLA I TROPISMI

Fototropismo

Risposte direzionali di crescita rispetto alla luce



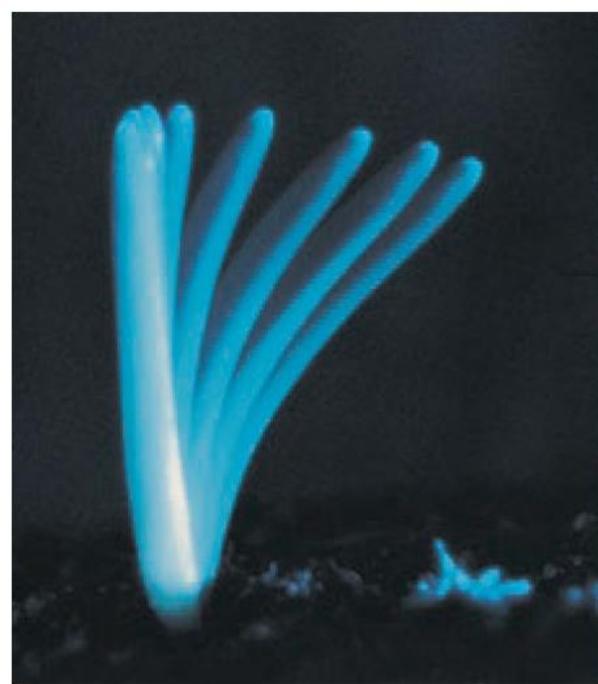


Figura 18.3 Fotografia ottenuta durante un lungo periodo di tempo di un coleotile di mais che cresce verso una fonte di luce blu unilaterale data da destra. Nella prima immagine a sinistra il coleotile è lungo circa 3 cm. Le esposizioni consecutive sono state fatte 30 minuti una dall'altra. Notare che l'angolo della curvatura aumenta non appena il coleotile si ripiega. (Per concessione di M. A. Quiñones).

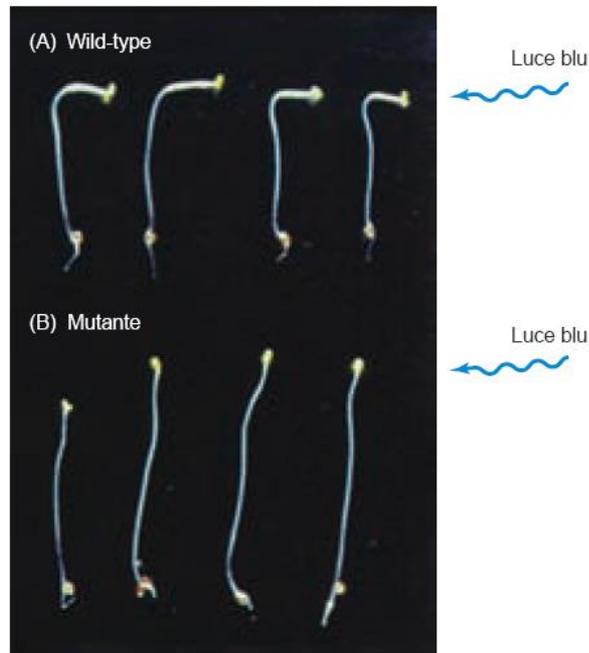
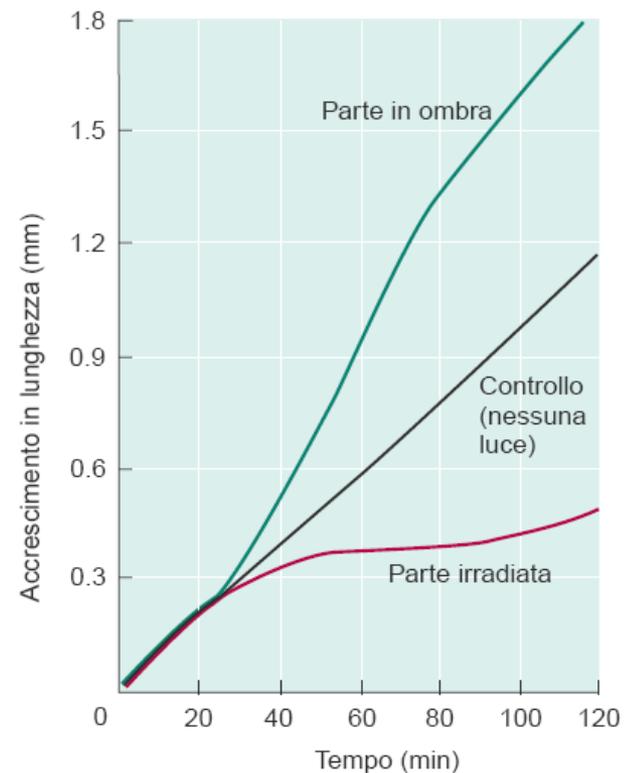
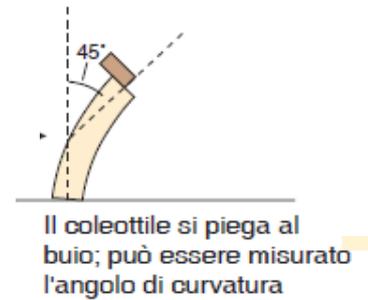
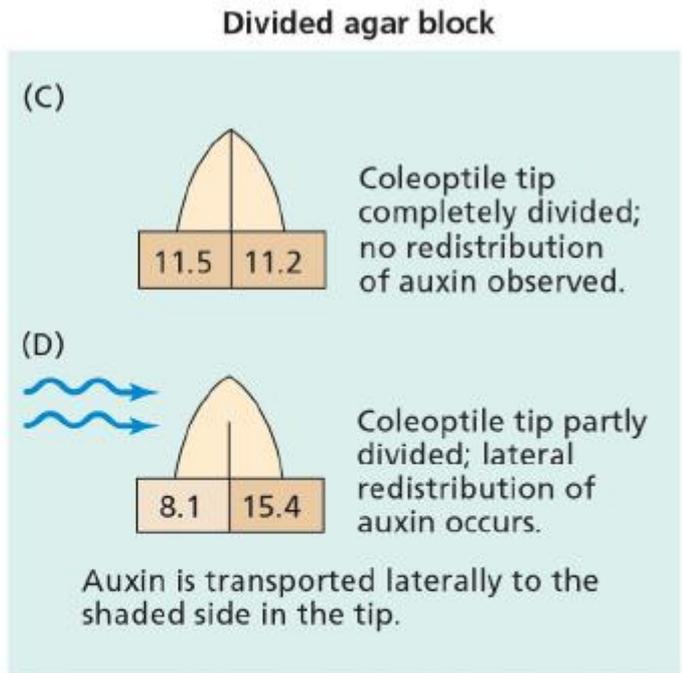
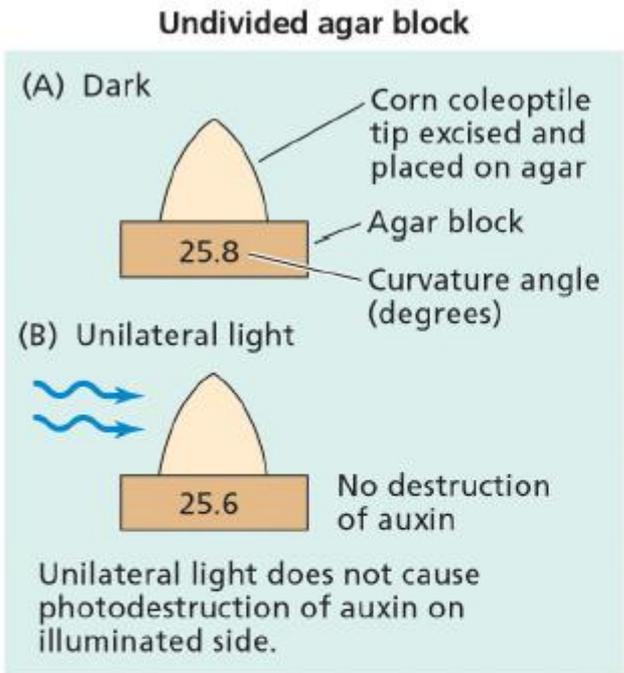


Figura 18.4 Fototropismo in pianticelle wild-type e mutanti di *Arabidopsis*. La luce unilaterale è somministrata da destra. (Per concessione di Dr. Eva Huala).

Crescita differenziale tra il lato alla luce e il lato all'ombra





PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 19.27 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

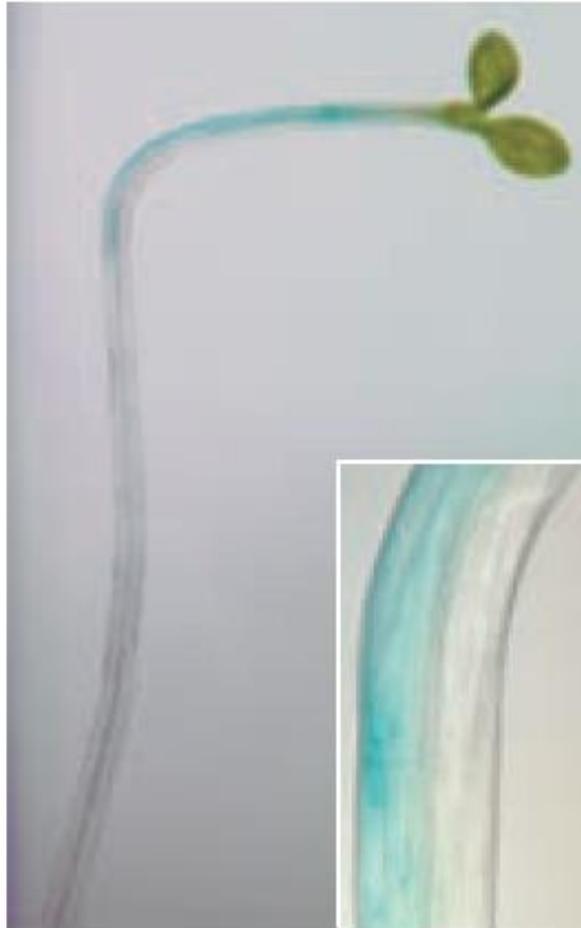
trasporto polare



azione

Arabidopsis

(A)



Controllo

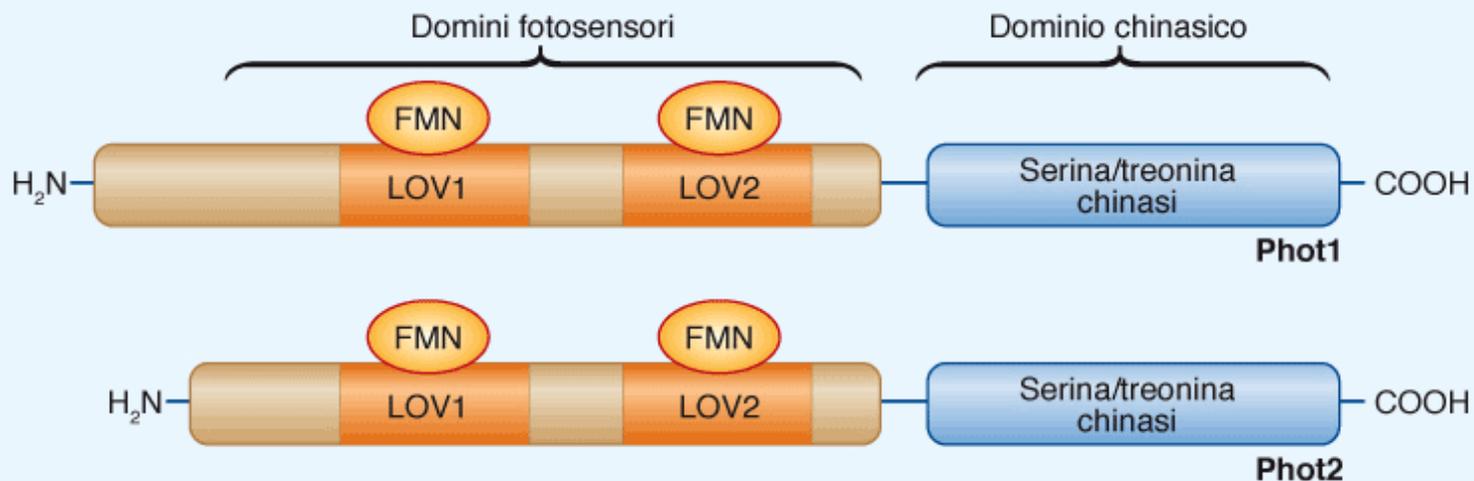
(B)



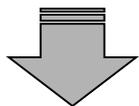
Trattato con inibitori
trasporto IAA (inibitori
dell'efflusso)

Fotorecettori luce blu per il fenomeno fototropico:

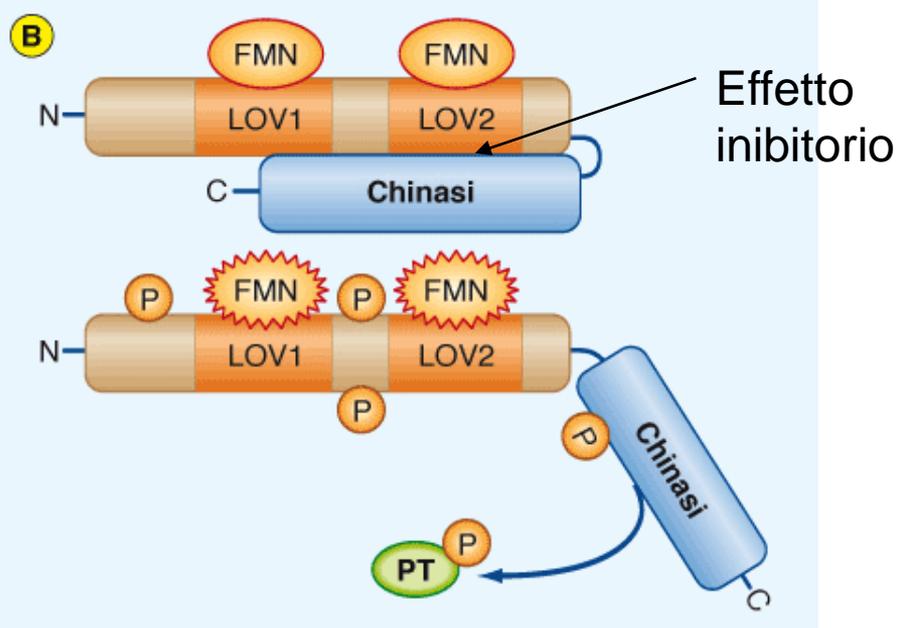
Fototropina 1 e 2, chinasi autofosforilanti (flavina mononucleotide legato a regione N-terminale tramite residuo di cisteina; regione C-terminale con attività chinasica). Interagiscono con i trasportatori di IAA causandone la ridislocazione

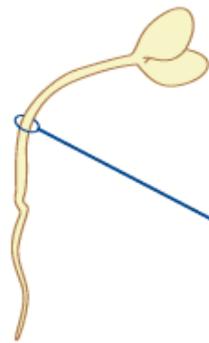


Attivazione della fototropina attraverso autofosforilazione di serine + legame con proteina 14-3-3 + dimerizzazione



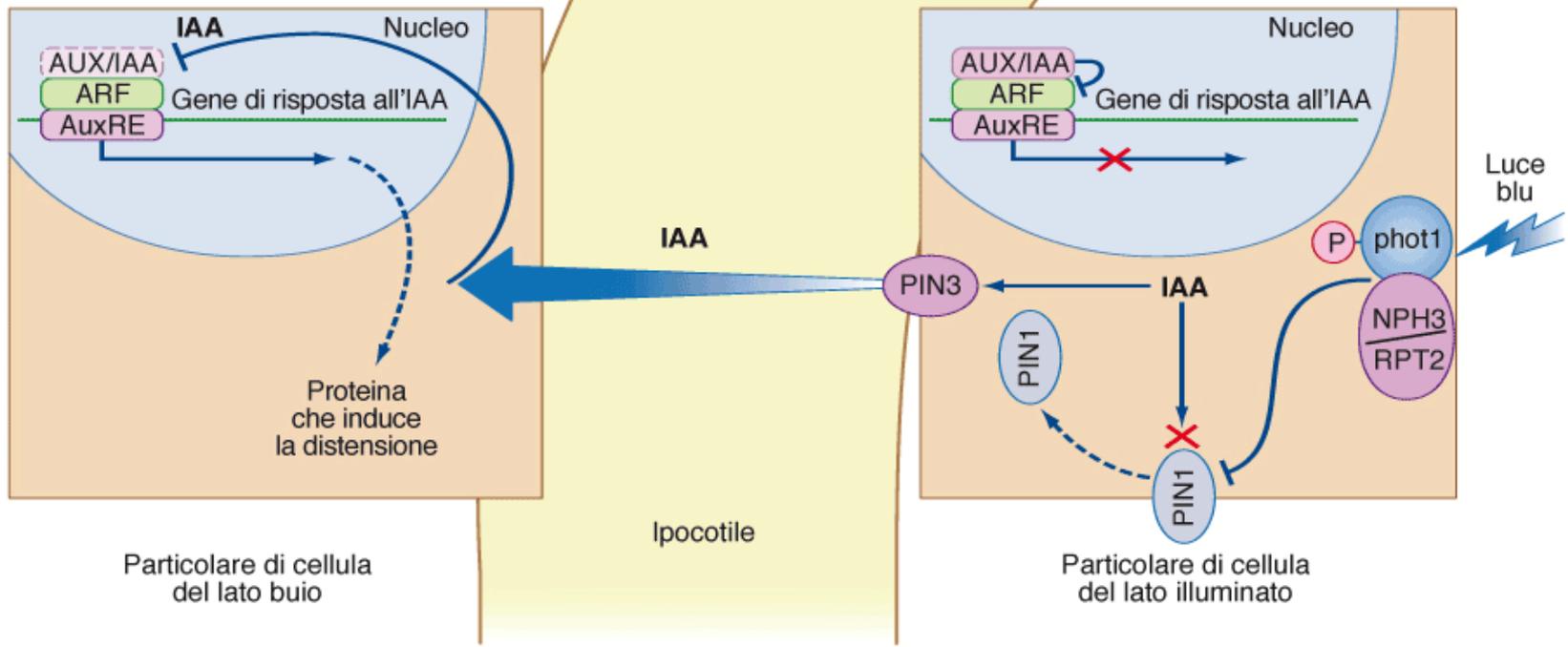
Trasduzione del segnale





Effetto di phot1: fosforilazione di trasportatori ABCB (inattivazione) e successiva destabilizzazione di PIN1 (riportato per endocitosi nella cellula)

Trasporto assiale di IAA fortemente ostacolato



Rilocalizzazione di PIN3 nella regione laterale interna delle cellule dell'endoderamide
Trasporto laterale di IAA favorito

Gravitropismo

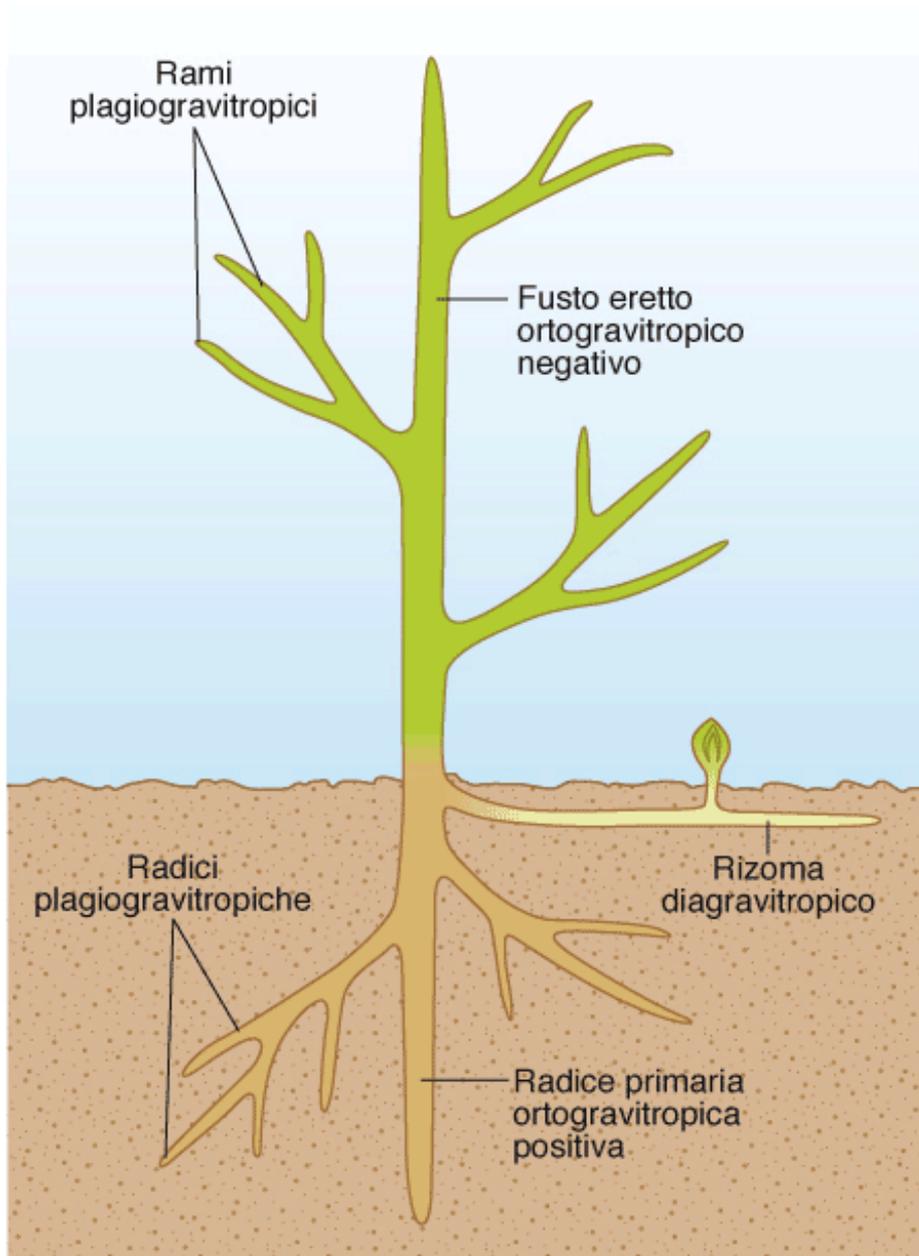


FIGURA 18.9 Il gravitropismo in plantule di mais (*Zea mays*). Plantule di mais di quattro giorni cresciute al buio erano poste orizzontalmente per tre ore. Notare che il fusto mostra gravitropismo negativo e la radice gravitropismo positivo.

Gravitropismo della radice

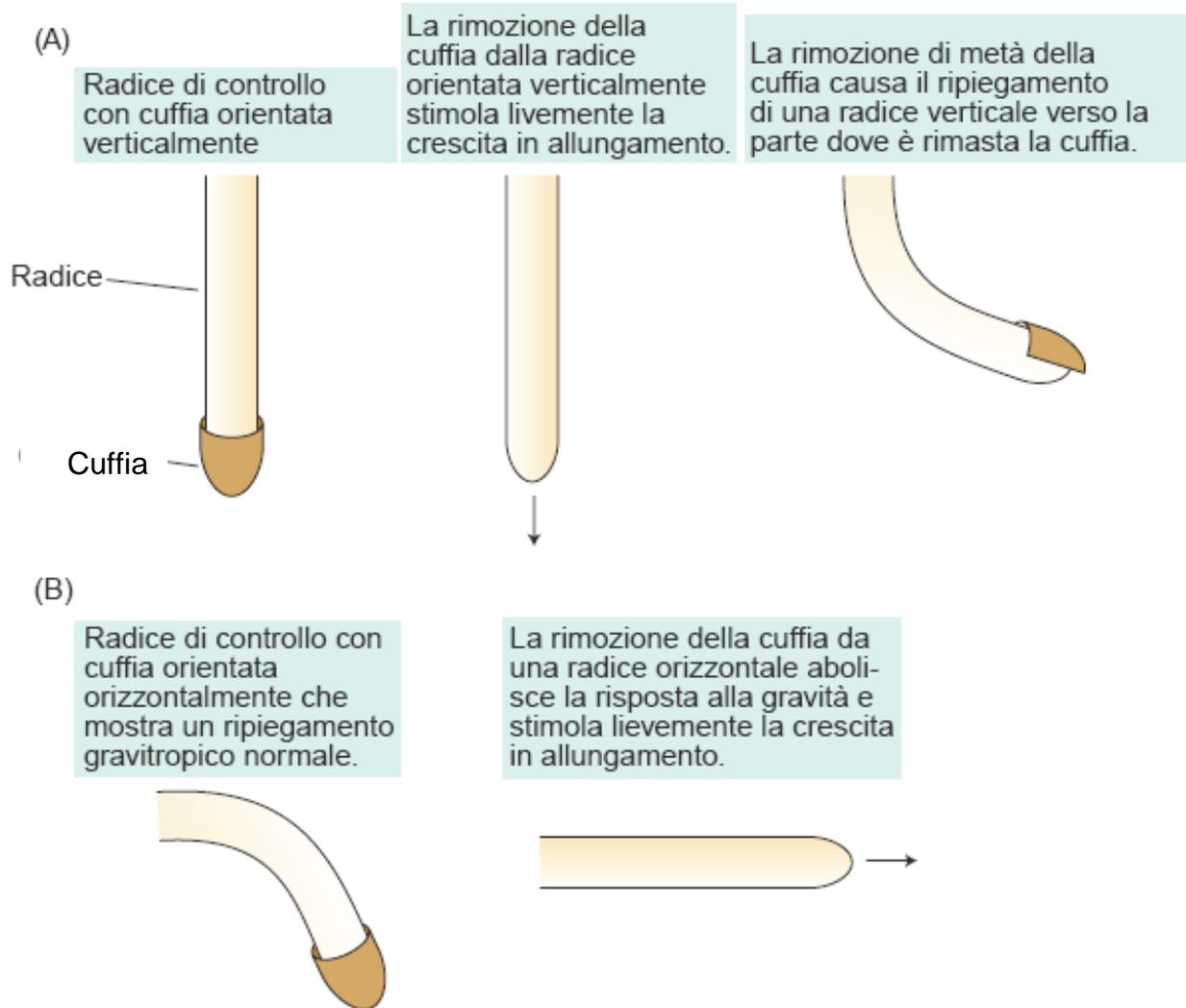


Figura 19.33 Esperimenti di microchirurgia che dimostrano che la cuffia produce un inibitore che regola il gravitropismo della radice. (A) Radici orientate verticalmente. (B) Radici orientate orizzontalmente. (Da Shaw e Ailkins 1973).

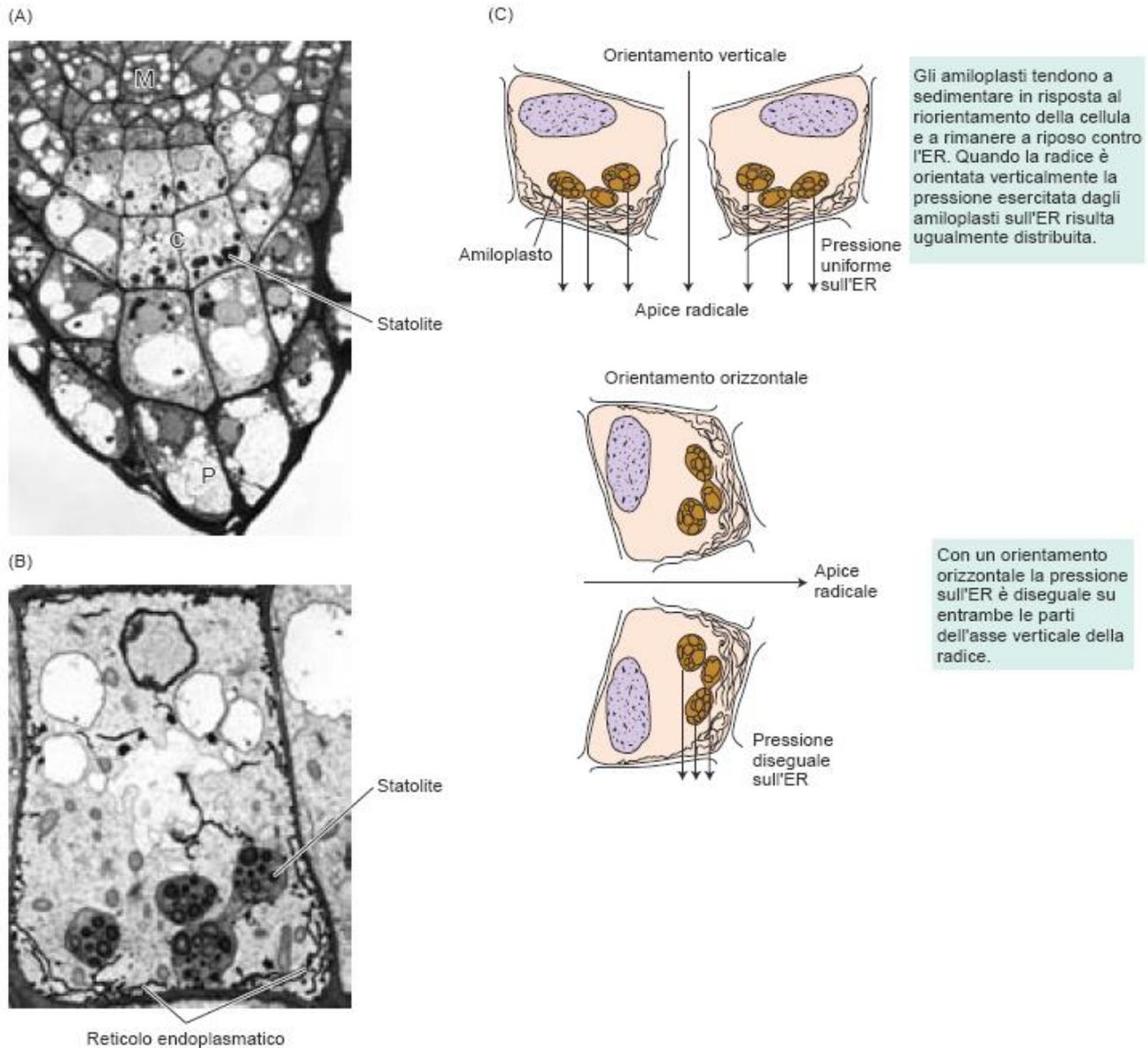
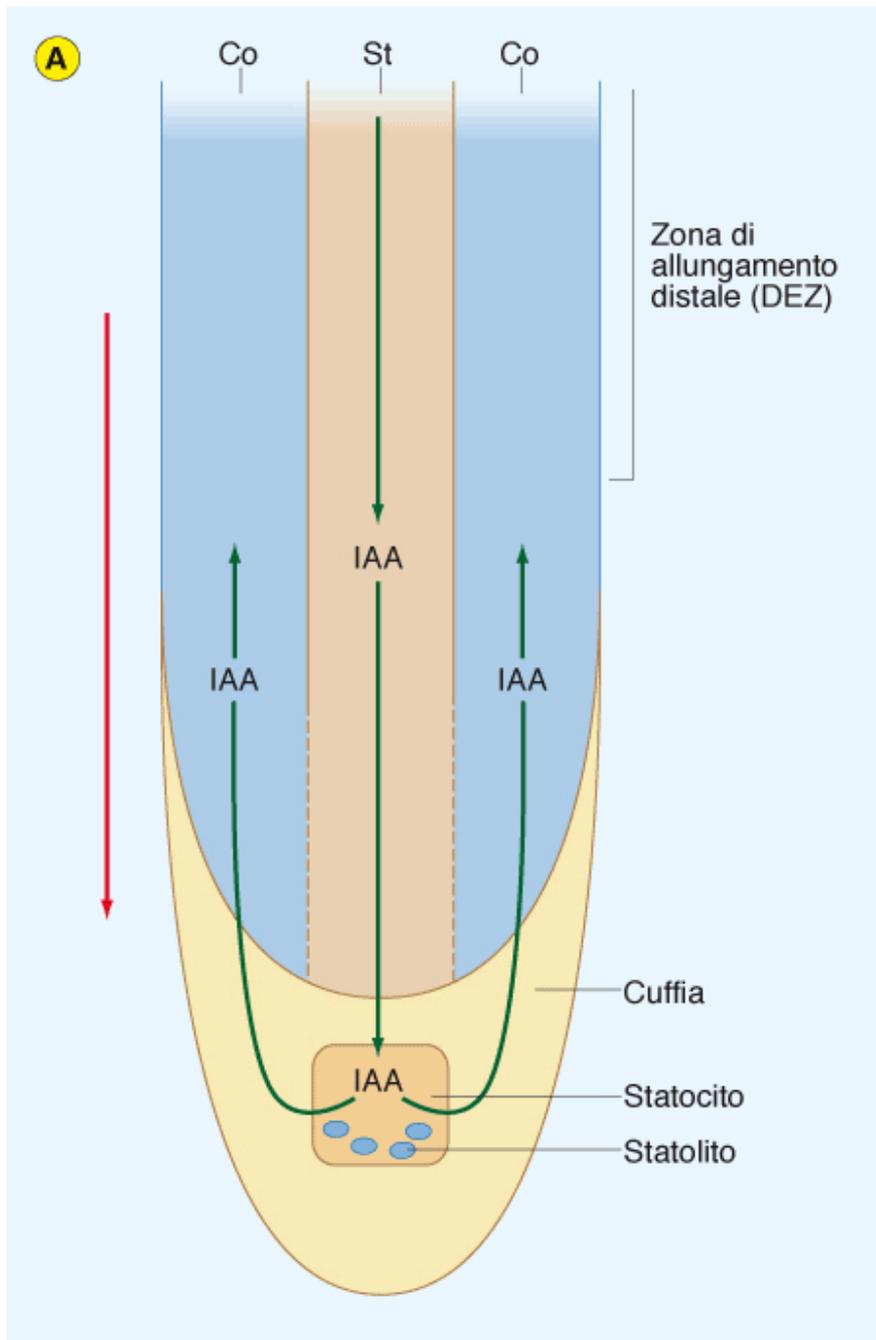
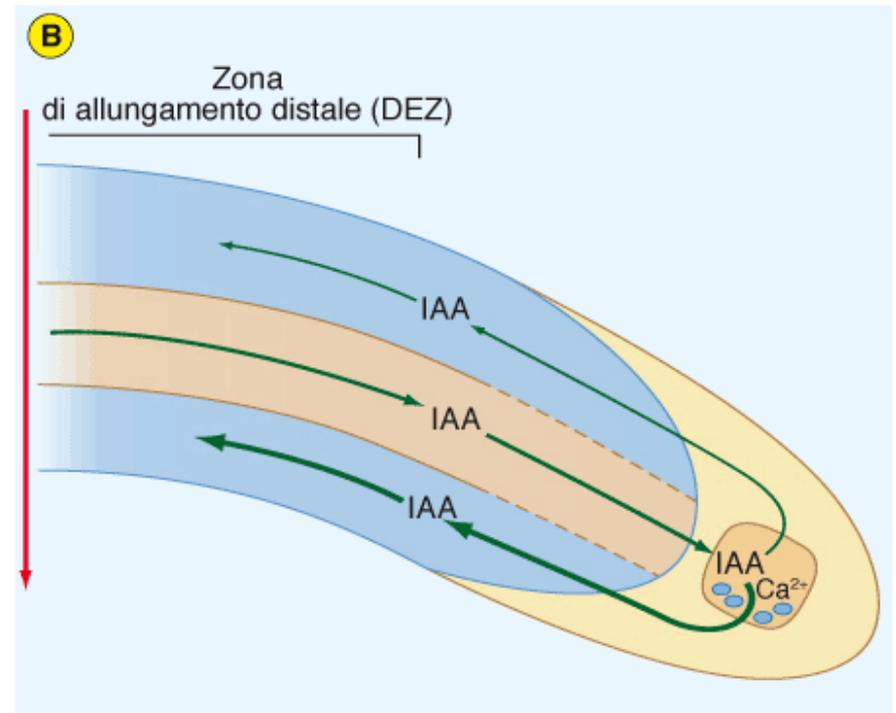


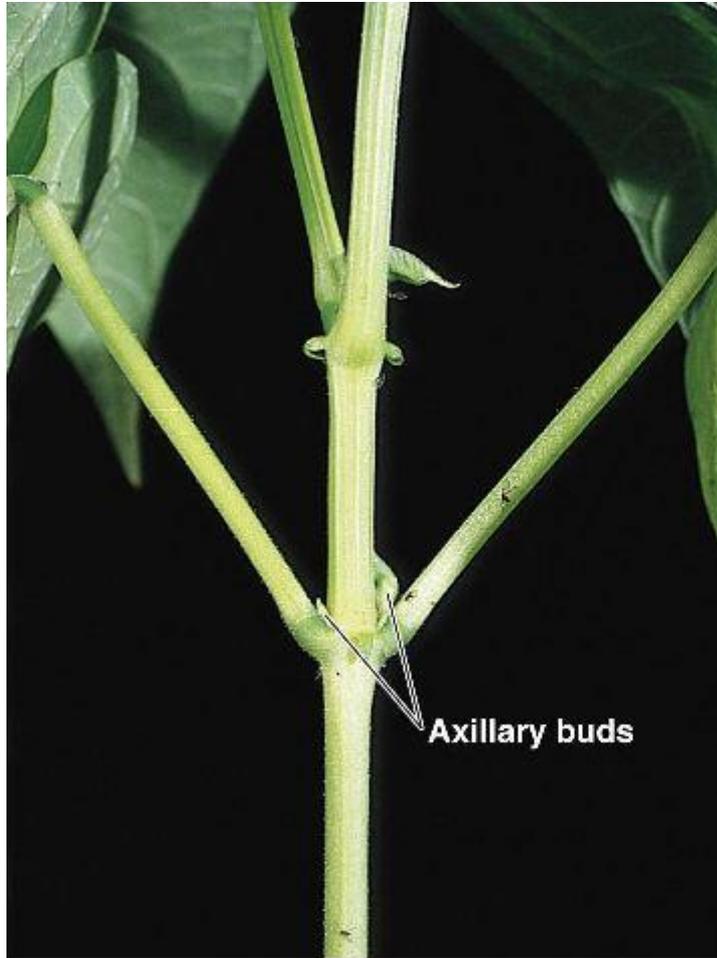
Figura 19.30 La percezione della gravità negli statociti di *Arabidopsis*. (A) Micrografia elettronica di un apice radicale che mostra il meristema apicale (M), la columella (C) e le cellule periferiche (P). (B) Veduta ingrandita di una cellula della columella che mostra gli amiloplasti che comprimono il reticolo endoplasmatico al fondo della cellula. (C) Diagramma dei cambiamenti che avvengono durante il riorientamento dalla posizione verticale a quella orizzontale. (A, B per concessione di Dr. John Kiss; C da Sievers *et al.* 1996 e Volkmann e Sievers, 1979).



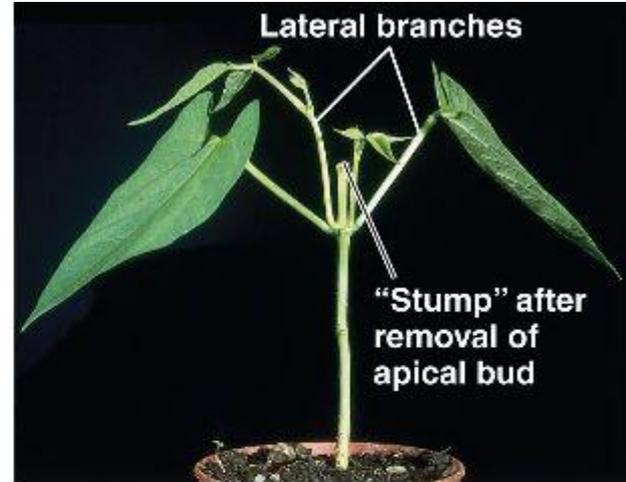
Modello a fontana della redistribuzione dell'auxina



DOMINANZA APICALE



(a) Apical bud intact (not shown in photo)



(b) Apical bud removed



(c) Auxin added to decapitated stem

1^a IPOTESI
modello a inibizione diretta

l'auxina proveniente dall'apice viene traslocata
fino alla gemma laterale



concentrazione ottimale crescita gemme è
molto bassa (elevata sensibilità all'ormone)



inibizione crescita

Tuttavia:

- **applicazione di IAA esogeno alla gemma laterale non ne ostacola la crescita**
 - **L'IAA non entra nelle gemme ascellari**

Ipotesi attuale:

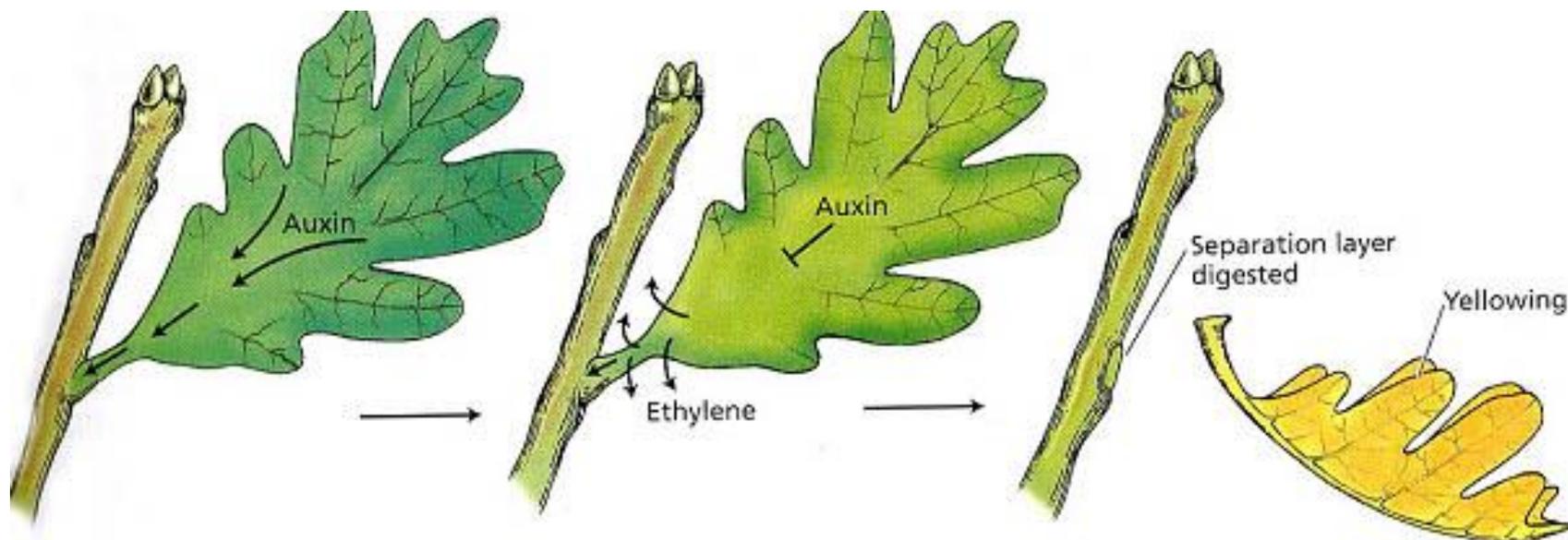
Auxina mantiene bassi i livelli di citochinine
(promuovono la crescita delle gemme ascellari)



Inibizione espressione genica di enzimi della via biosintetica delle citochinine

REGOLAZIONE DELLA ABSCISSIONE FOGLIARE

Azione inibitoria



Interazione antagonistica tra etilene e IAA

SVILUPPO DEI FRUTTI

IAA sintetizzato nel polline, nell'embrione e nell'endosperma dei semi in via di sviluppo

L'accrescimento del frutto dipende dall'auxina prodotta nei semi in via di sviluppo

Auxin promote fruit development

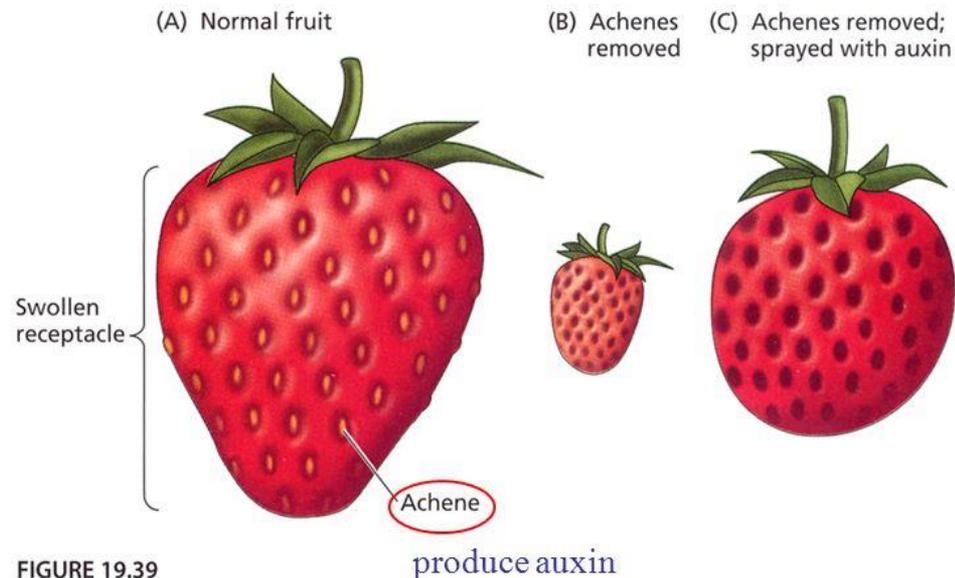
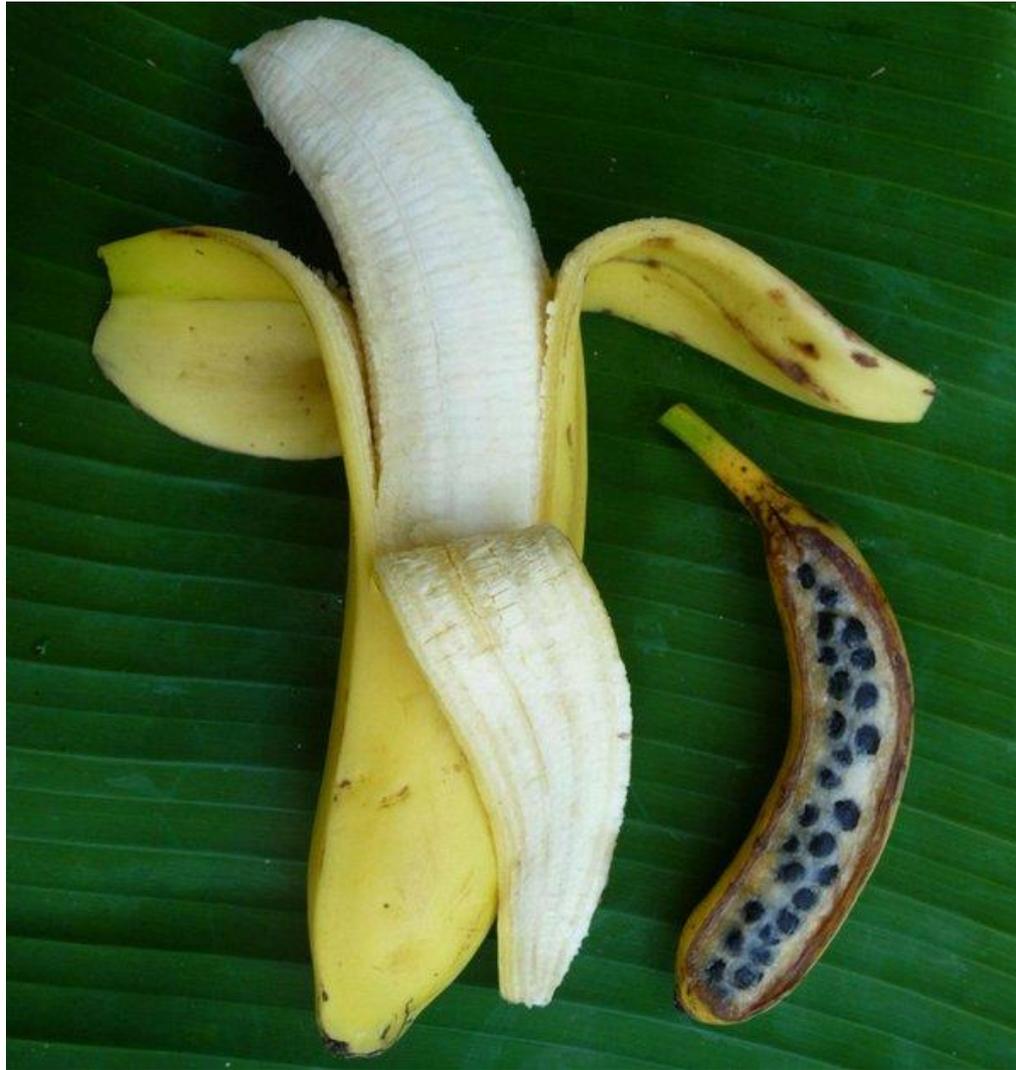
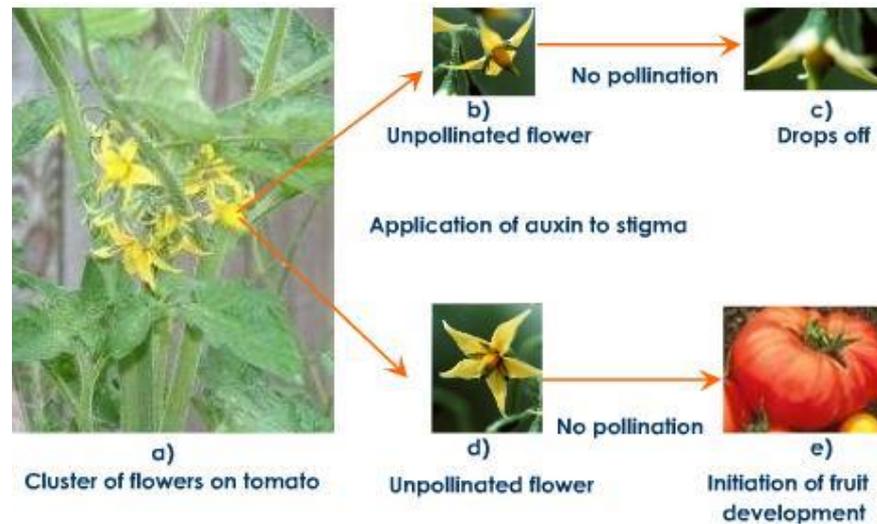


FIGURE 19.39



Parthenocarpia

In alcune specie/cultivar possono essere prodotti frutti senza semi (PARTENOCARPIA) trattando con IAA fiori non impollinati



E' possibile produrre piante partenocarpiche, ad esempio introducendo un gene che aumenti il contenuto di auxina negli ovari.

