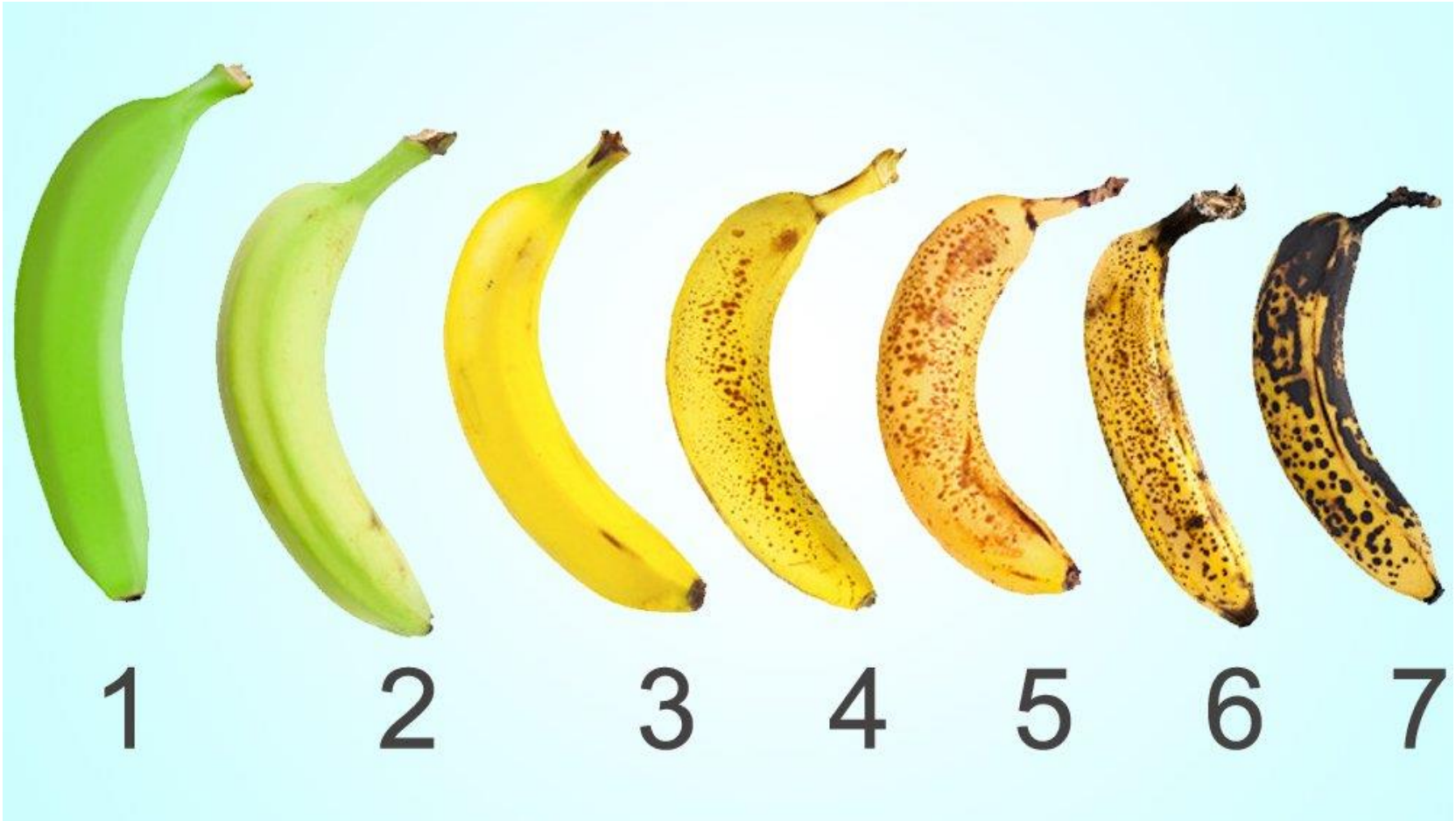
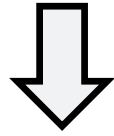


ETILENE



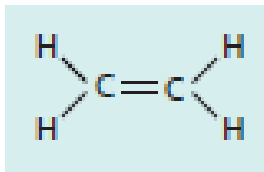
1800

Alberi in prossimità dei lampioni stradali



perdita foglie
sviluppo alterato

1901



Etilene

L'etilene è il gas
responsabile degli effetti

(risposta tripla)



1910

Banane conservate insieme ad arance



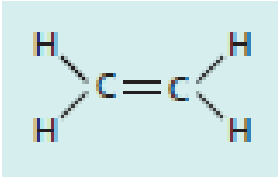
maturazione
banane

=> Etilene prodotto naturale

1934

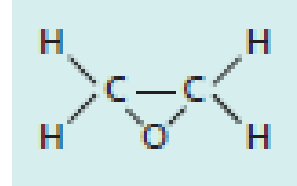
Riconoscimento dell'etilene come ormone vegetale

L'etilene è prodotto da angiosperme, gimnosperme, felci, alghe, cianobatteri, funghi e batteri



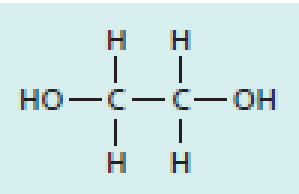
Etilene

ossidazione →



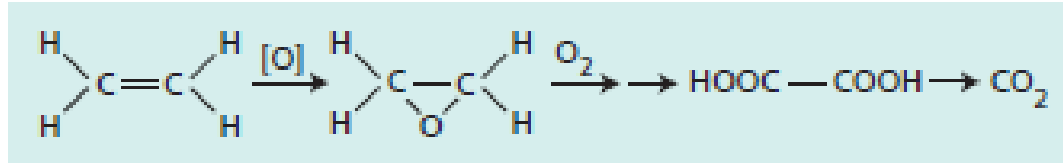
Ossido di etilene

idrolisi



Glicole etilenico

Ossidazione completa dell'etilene



Etilene

Ossido di etilene

Acido ossalico

Biossido di carbonio

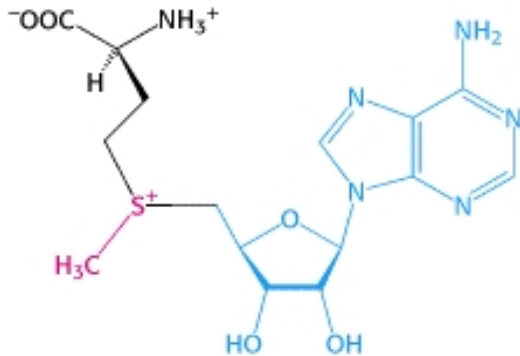
BIOSINTESI DELL'ETILENE

è prodotto da molti tessuti

principali siti di sintesi

meristemi

regioni nodali



S-adenosil metionina (SAM)

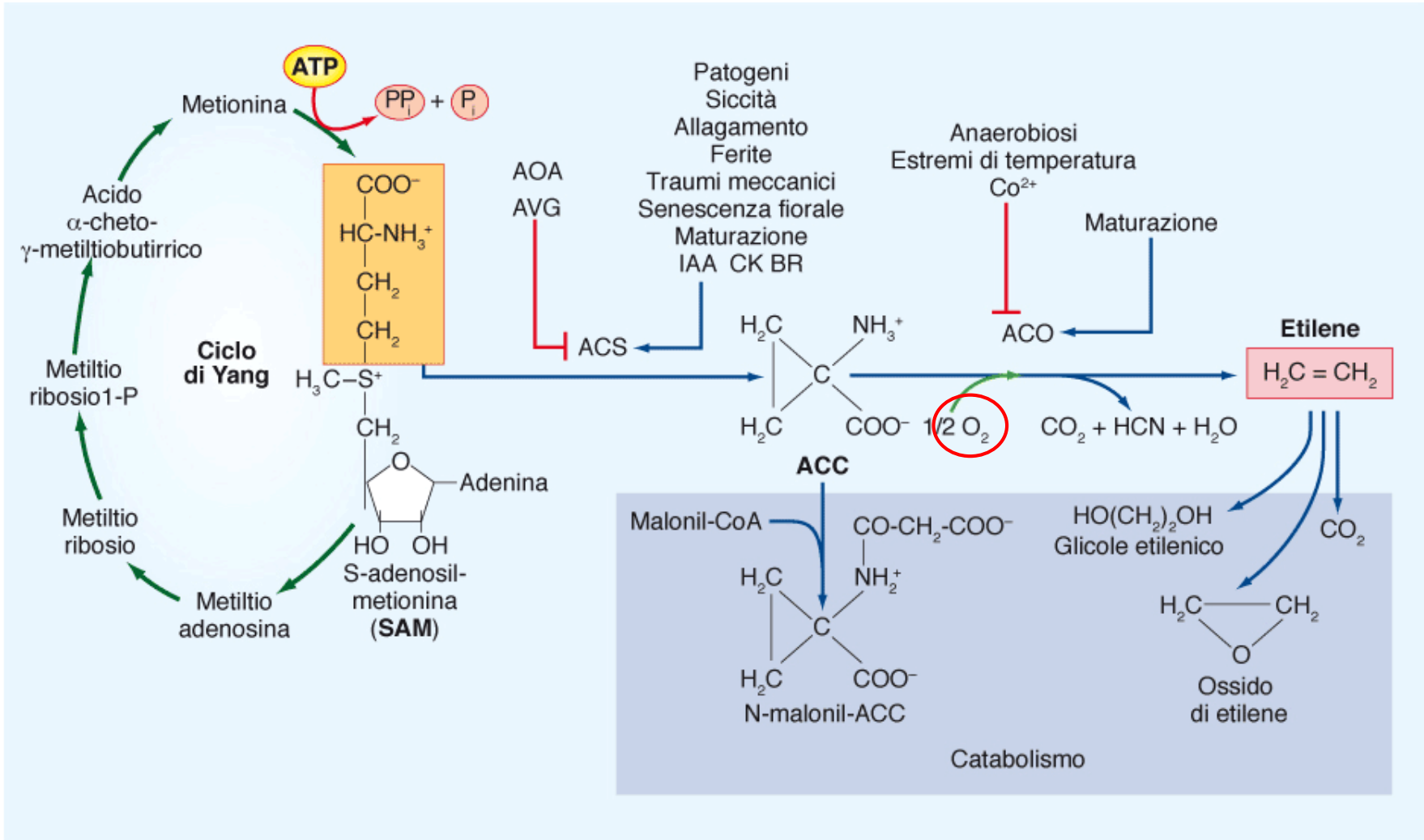


Figura 8.29 • Biosintesi e catabolismo dell'etilene. Nelle due reazioni della via di sintesi, che parte dalla SAM fornita dal ciclo di Yang (di cui si riportano solo i nomi dei metaboliti che lo compongono), sono indicati alcuni fattori che stimolano la sintesi di etilene (freccie) o che la inibiscono (barre), agendo sull'attività dei due enzimi ACC sintasi (ACS) e ACC ossidasi (ACO). (AOA = acido amminoossiacetico, AVG = amminoetossivinilglicina, ACC = acido 1-amminociclopropano-1-carbossilico). La reazione dell'ACC con il malonil-CoA porta alla formazione del coniugato inattivo N-malonyl-ACC. Dall'ossidazione dell'etilene si producono derivati inattivi.

ACC SINTASI: S-adenosil metionina \longrightarrow ACC **passaggio limitante**

- Enzima citosolico
- Instabile, viene stabilizzato tramite fosforilazione (chinasi)
- Presente in basse concentrazioni
- Concentrazione regolata da altri ormoni (auxine) e da stress ambientali

ACC ossidasi: ACC \longrightarrow etilene (richiede O₂)

Famiglia multigenica appartenente alla superfamiglia delle Fe²⁺ / ascorbato ossidasi

- incremento espressione durante maturazione dei frutti, senescenza dei fiori

**Traslocazione a distanza del segnale ormonale via xilema:
tramite ACC, ossidato poi ad etilene nel tessuto target**

La sintesi di etilene è influenzata da diversi fattori interni ed esterni

- **Stadio di sviluppo:** (maturazione, senescenza)
- **Ormoni:** **auxina** (alcuni degli effetti attribuiti all'auxina sono in realtà mediati dall'etilene!)
- **Stress:** ferita, patogeni, allagamento, siccità , gelo, temperatura
- **Ritmo circadiano:** picco diurno



Agente Orange

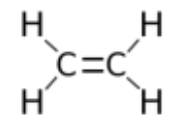
(acido-2,4-diclorofenossiacetico) + (acido-2,4,5-triclorofenossiacetico)

Effetti fisiologici dell'etilene

- Induzione della risposta tripla
- Regolazione della maturazione dei frutti
- Induzione dell'accrescimento dei peli radicali
- Regolazione della senescenza fogliare

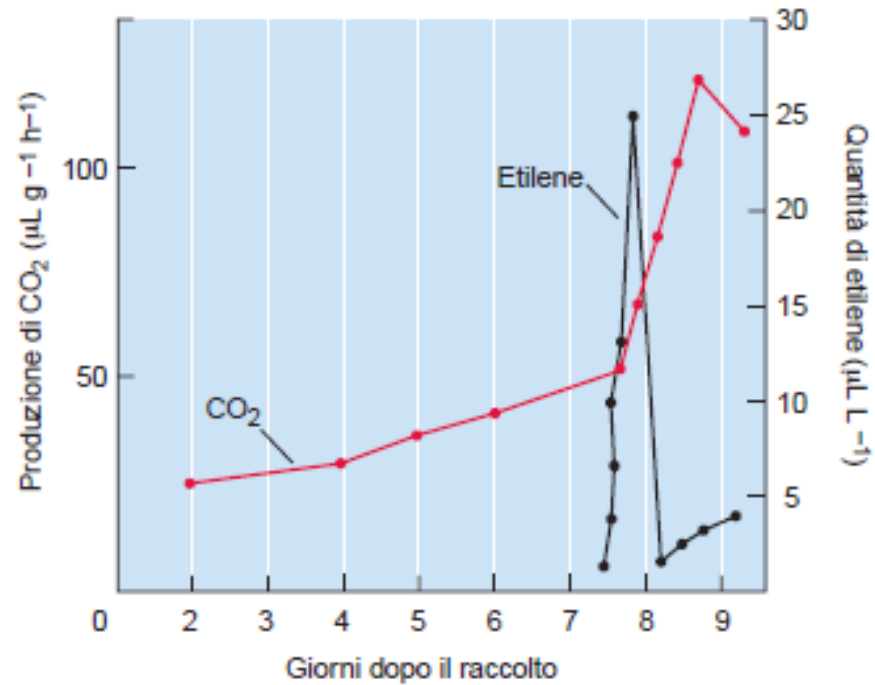


Auxina
GA



Etilene

L'etilene promuove la maturazione dei frutti climaterici



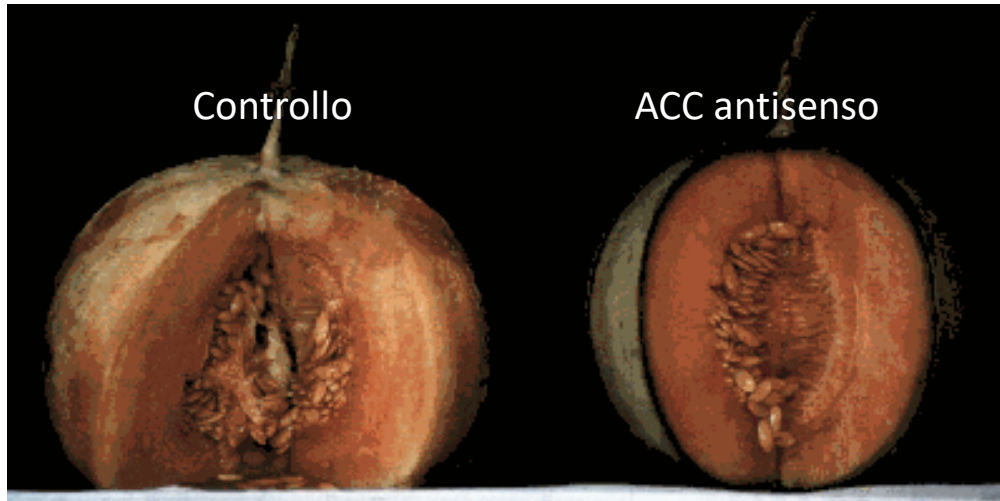
Banana: picco respiratorio (climaterio) che precede la maturazione

TABELLA 22.1
Frutti climaterici e non climaterici

Climaterico	Non climaterico
Mela	Peperone
Avocado	Ciliegia
Banana	Agrumi
Cantaloupe	Uva
Cherimoya	Ananas
Fico	Fagiolo
Mango	Fragola
Oliva	Anguria
Pesca	
Pera	
Caco	
Prugna	
Pomodoro	

Nei frutti climaterici, il trattamento con etilene ne stimola la produzione interna (azione autocatalitica)

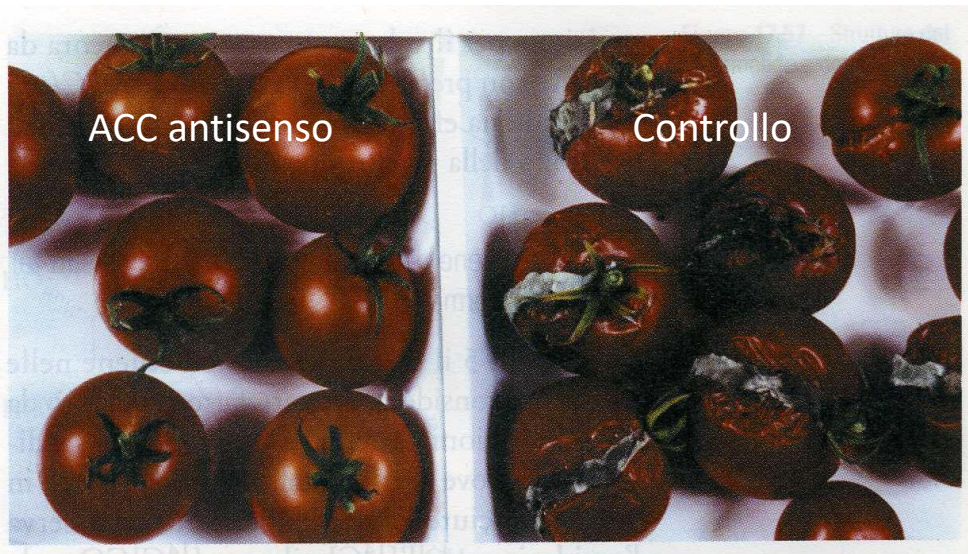
Il controllo molecolare della biosintesi dell'etilene può essere sfruttato a scopi commerciali



Melone e pomodoro

Costrutto antiseno per ACC sintasi

Ridotta produzione di etilene



Ipermaturazione bloccata o rallentata

Senescenza fiorale



Tiosolfato di argento (STS), inibitore dell'azione dell'etilene: inibizione della senescenza fiorale (ma anche fogliare)

La senescenza (fiorale, fogliare) è regolata dal rapporto citochinine/etilene:

- Etilene esogeno accelera la senescenza (Perdita di clorofilla, depigmentazione)
- Citochinine esogene ritardano la senescenza

Senescenza fogliare, abscissione



Cotone

**Cotone
+ etilene**



+ etilene

Betulla wt

Betulla etr1

Recettori
non legano l'etilene

Formazione dello strato di abscissione

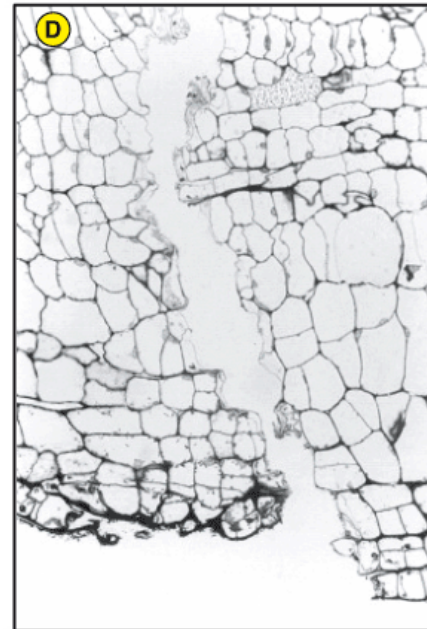
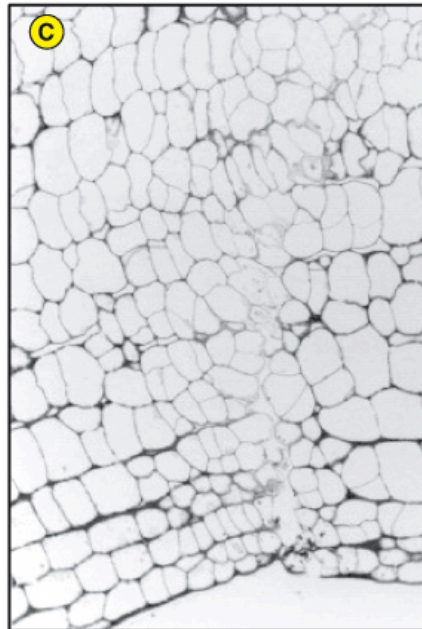
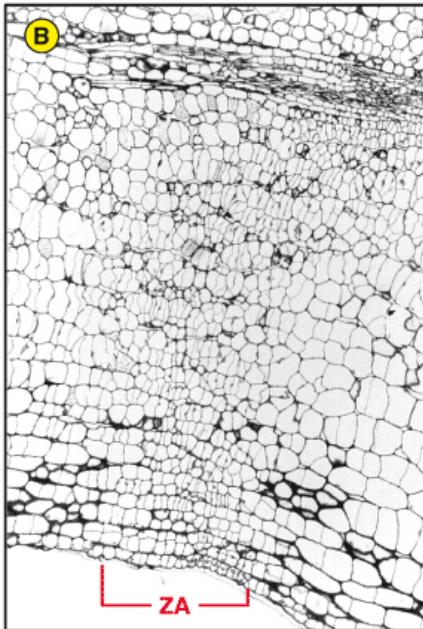
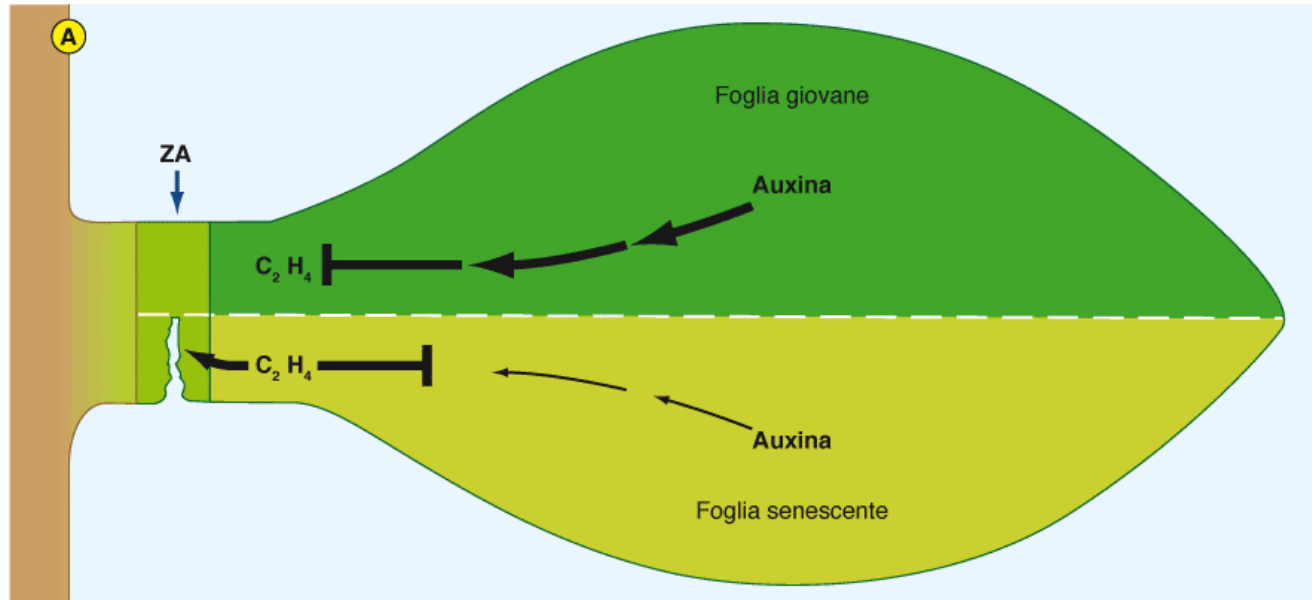
(A)



(B)



L'abscissione fogliare è controllata dall'interazione antagonista di etilene e auxina



Formazione di peli radicali

(D) Formazione di peli radicali



Indotta es.
da carenza di
nutrienti
(fosfato)

Induzione espressione di geni che codificano per
espansine, xiloglucano endotransglucosidasi (XET), etc.

Risposta tripla

- Accrescimento plagiotropo
- Inibizione allungamento e induzione di espansione laterale
- accentuazione del ripiegamento del gancio apicale (uncino)



La risposta tripla è stata utilizzata come metodo di screening per la selezione di mutanti di *arabidopsis* con risposta alterata all'etilene

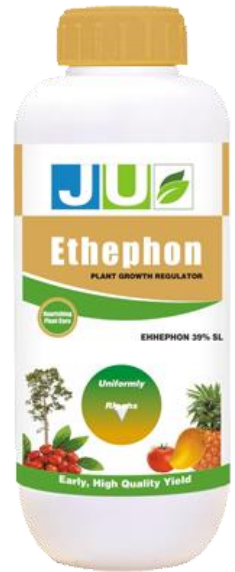
Mutante *etr1* insensibile a etilene



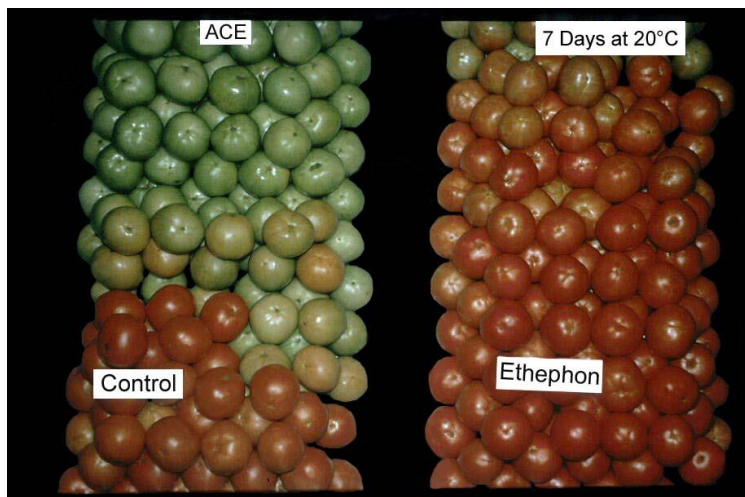
L'etilene ha importanti applicazioni commerciali

Ethephon: composto in soluzione acquosa che rilascia etilene

- Accelera la maturazione dei frutti di mela e pomodoro
- Promuove il viraggio dal verde ad arancio negli agrumi
- Sincronizza la formazione di fiori e frutti di ananas
- Promuove la caduta dei frutti di cotone, ciliegio e noce

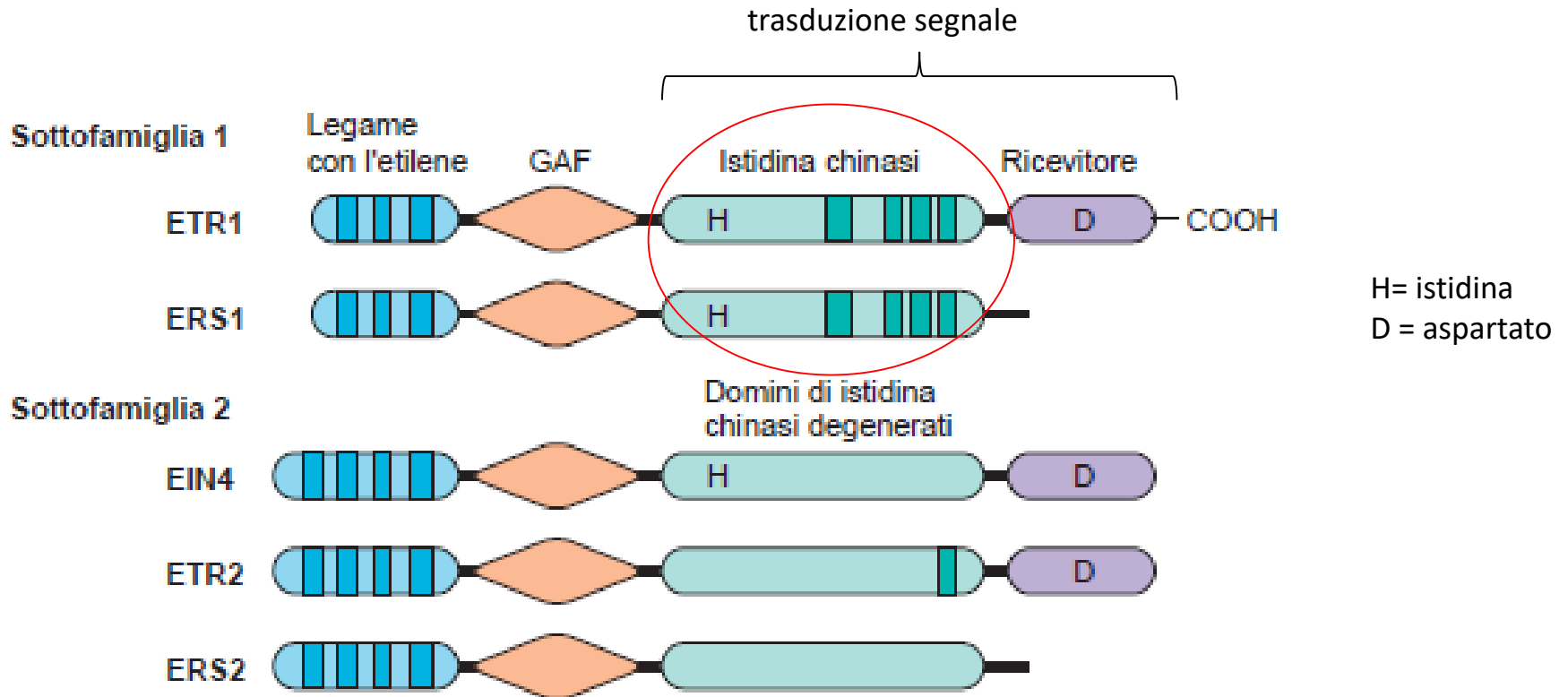


Inibizione della produzione di etilene: atmosfere modificate, ioni argento o Ethylbloc (1-methylciclopropene) per la conservazione di fiori recisi

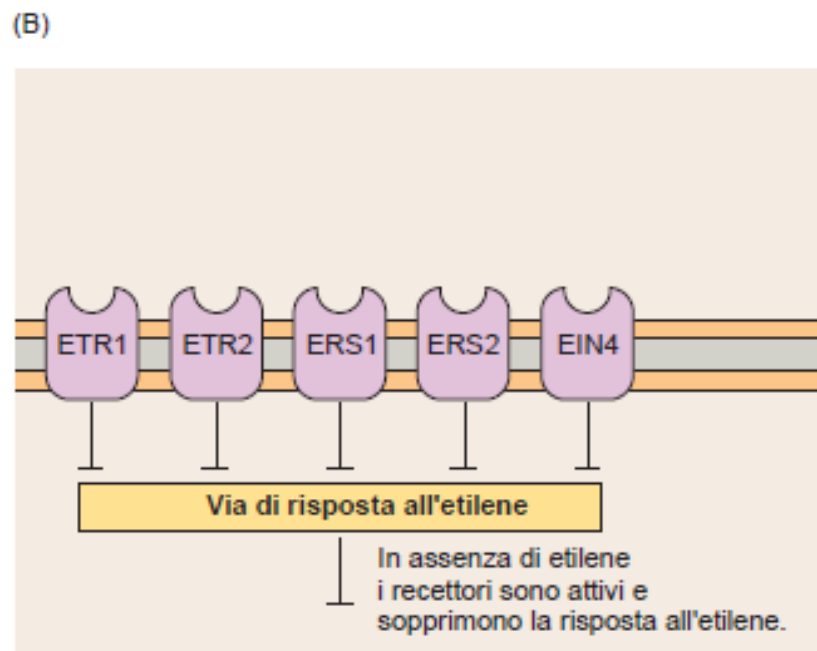
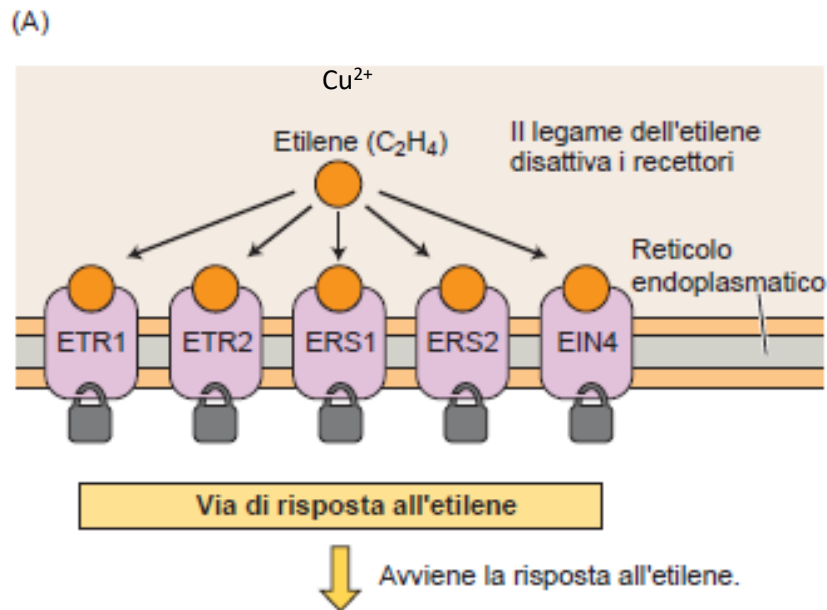


In *Arabidopsis* famiglia di 5 recettori per l'etilene (nella membrane del RE)

Tutti hanno in comune un C-terminale con un dominio istidina-chinasi e un N-terminale con 3 domini transmembrana che definiscono il sito di legame dell'etilene



I recettori per l'etilene, quando non legano l'etilene, sono dei regolatori negativi della via di trasduzione



I recettori sono «normalmente» nello stato attivo, ma vengono inattivati dall'etilene
Nello stato attivo (senza etilene) reprimono la trasduzione del segnale di risposta all'etilene

ACIDO ABSCISSICO



A



B

Studi sulla dormienza di semi e gemme

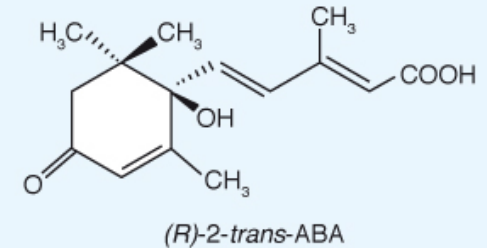
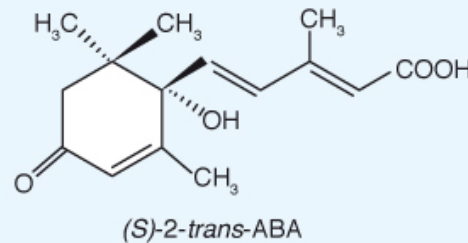
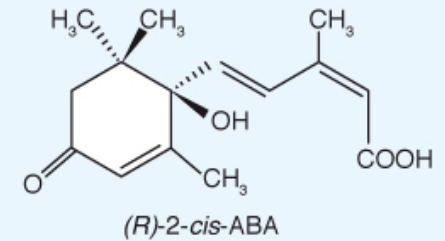
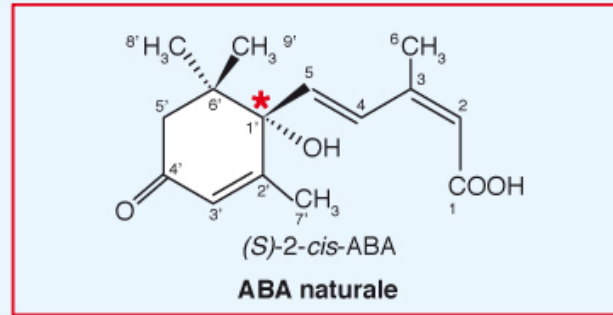
Causata da ormoni

Dormina: dormienza delle gemme di *Acer pseudoplatanus*. Isolata da foglie all'inizio dell'autunno

Chimicamente identica all'**abscissina II**, una sostanza che promuoveva l'abscissione dei frutti di cotone

La sostanza fu rinominata **ACIDO ABSCISSICO**

Struttura



Composto a 15 C che deriva dai carotenoidi, presente in tutte le piante vascolari, ma anche in alghe, funghi, animali

Presente in natura come isomero *cis* e come enantiomero S

Enantiomero R non attivo nella chiusura degli stomi

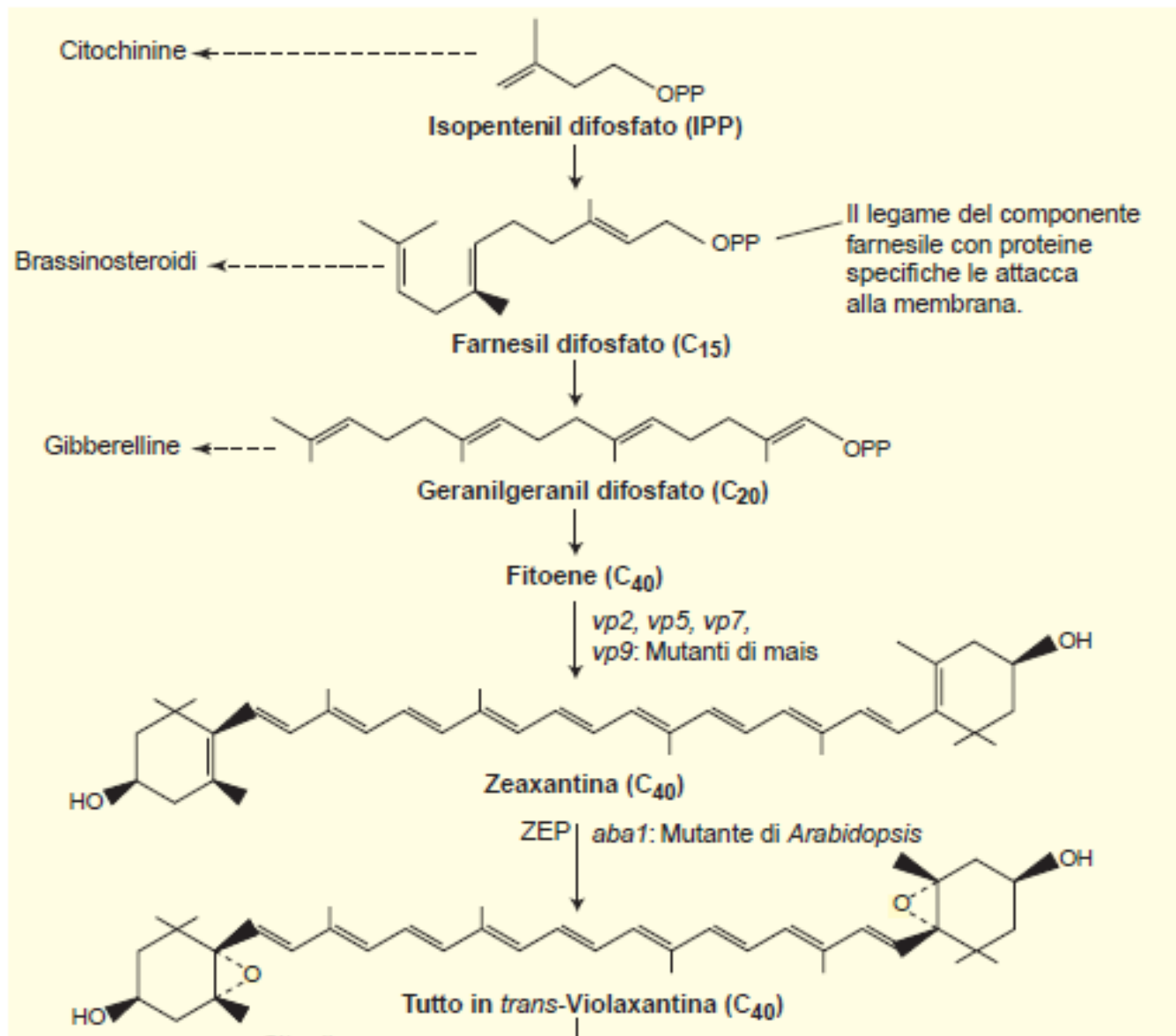
BIOSINTESI

ABA sintetizzato soprattutto nel parenchima di tessuti vascolari

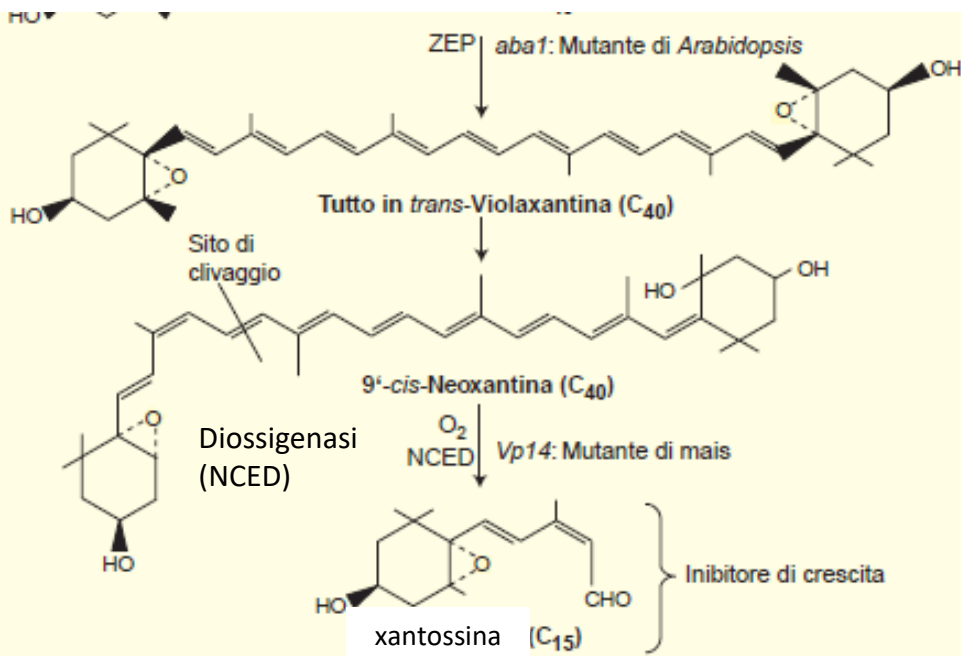
Sintesi a partire dall'Isopentenil difosfato (IPP) nella via dei carotenoidi

Nelle piante superiori si forma indirettamente, cioè come prodotto della scissione di una molecola di cis-neoxantina (carotenoide a 40 atomi di C)

Nel plastidio:



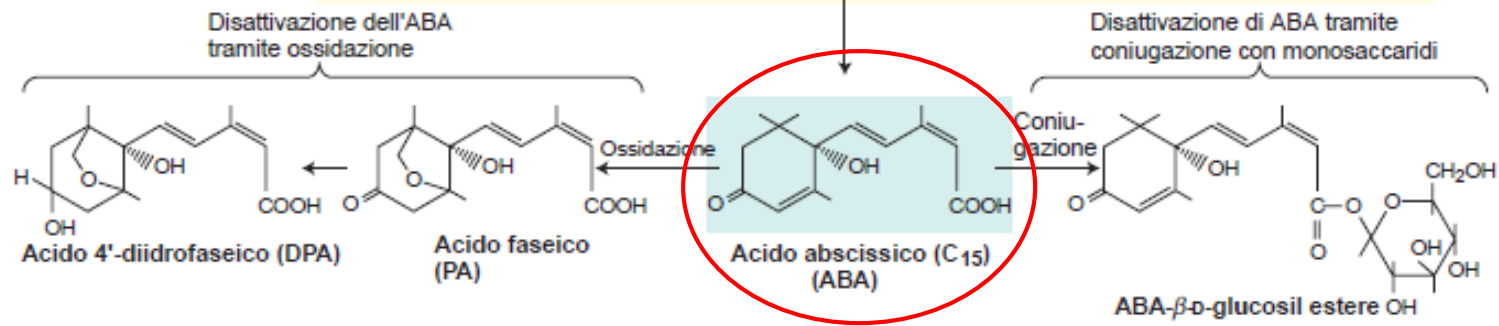
Plastidio

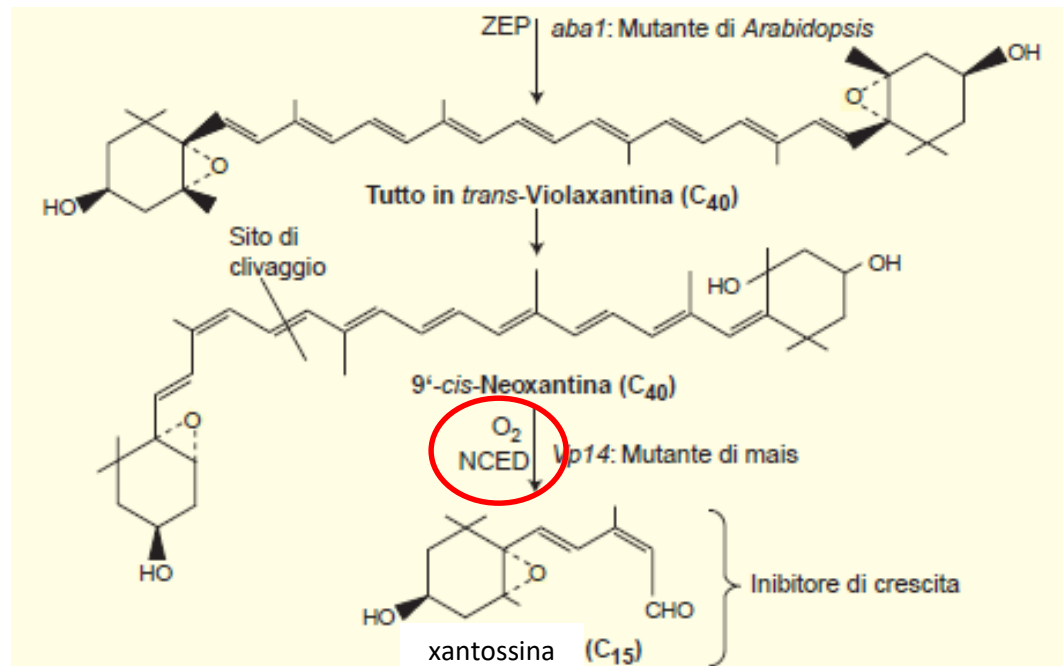


Citosol



flacca, sitiens: Mutanti di pomodoro
droopy: Mutanti di patata
aba3: Mutante di *Arabidopsis*
nar2a: Mutante di orzo





NCED: 9-cis-epossicarotenoide diossigenasi

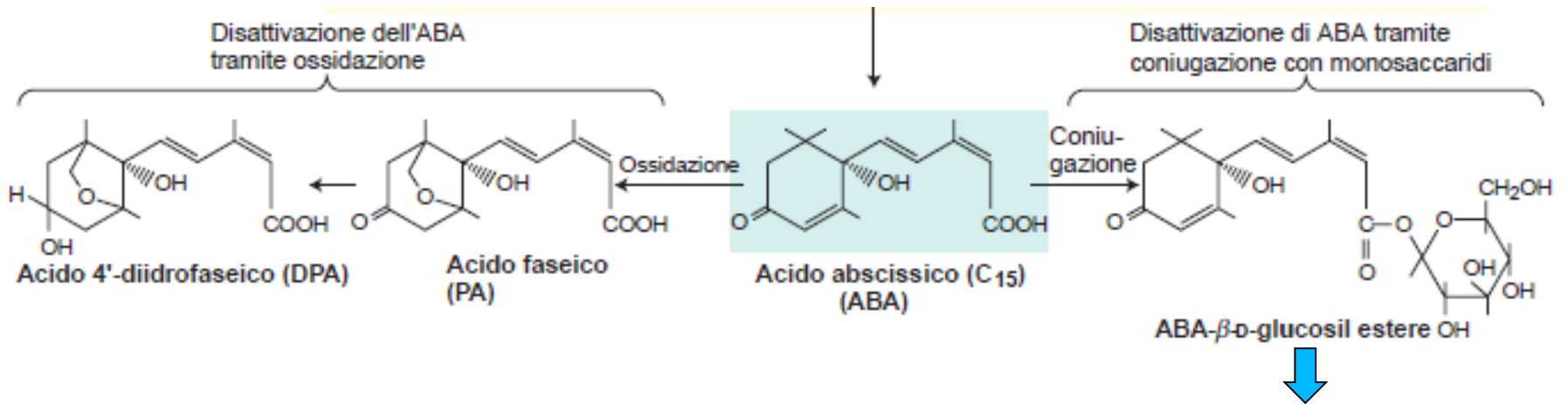
Sintesi indotta da stress idrico

Localizzato nei tilacoidi

L'ABA è disattivato mediante:

Ossidazione ad acido 4'-diidrofaseico

Coniugazione es. ABA β -D-glucosil estere



- Immagazzinato (RE, vacuolo);
- Traslocato verso siti bersaglio;

Idrolizzato da specifiche β -glucosidasi

L'ABA è trasportato nel floema e nello xilema

ABA sintetizzato nelle foglie traslocato alle radici nel floema

ABA sintetizzato nelle radici traslocato al germoglio nello xilema

Trasporto apolare

Le concentrazioni di ABA variano di molto durante lo sviluppo o in risposta a stress

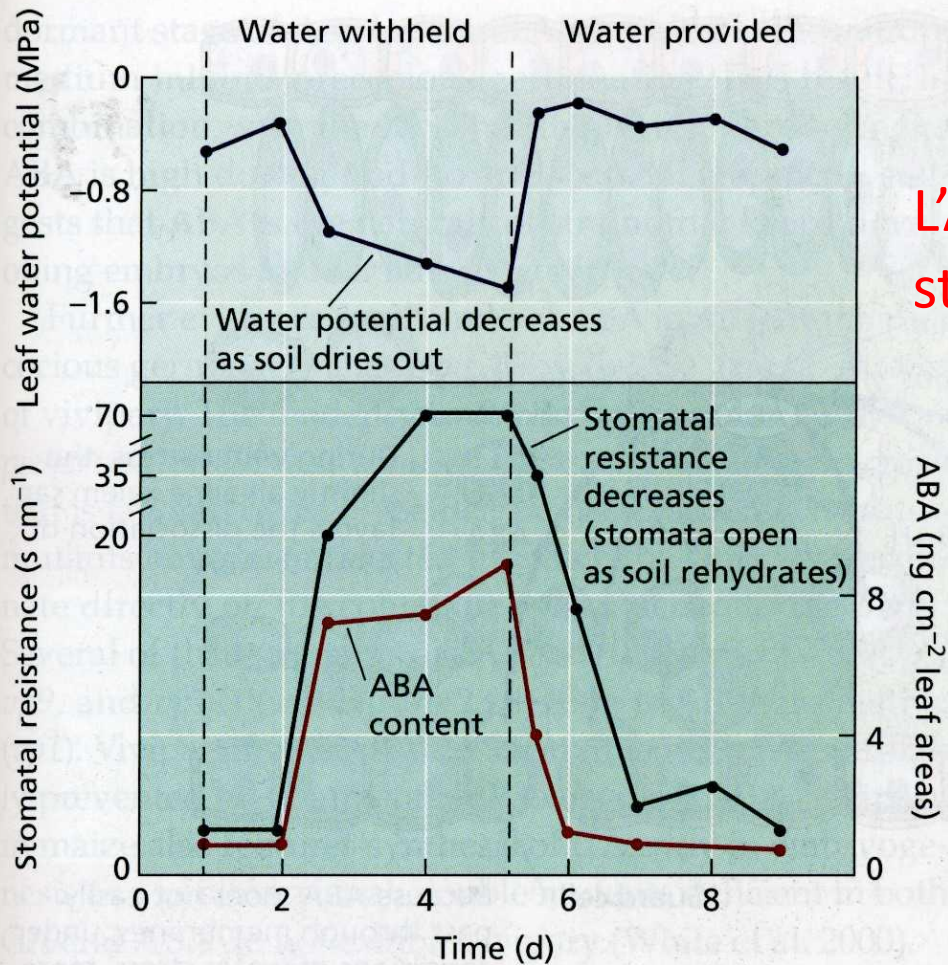
Semi in sviluppo: variazione di 100 volte

Foglie in stress idrico: aumento di 50 volte in poche ore

Aumenti dovuti a biosintesi e a trasporto

Effetti fisiologici dell'ABA

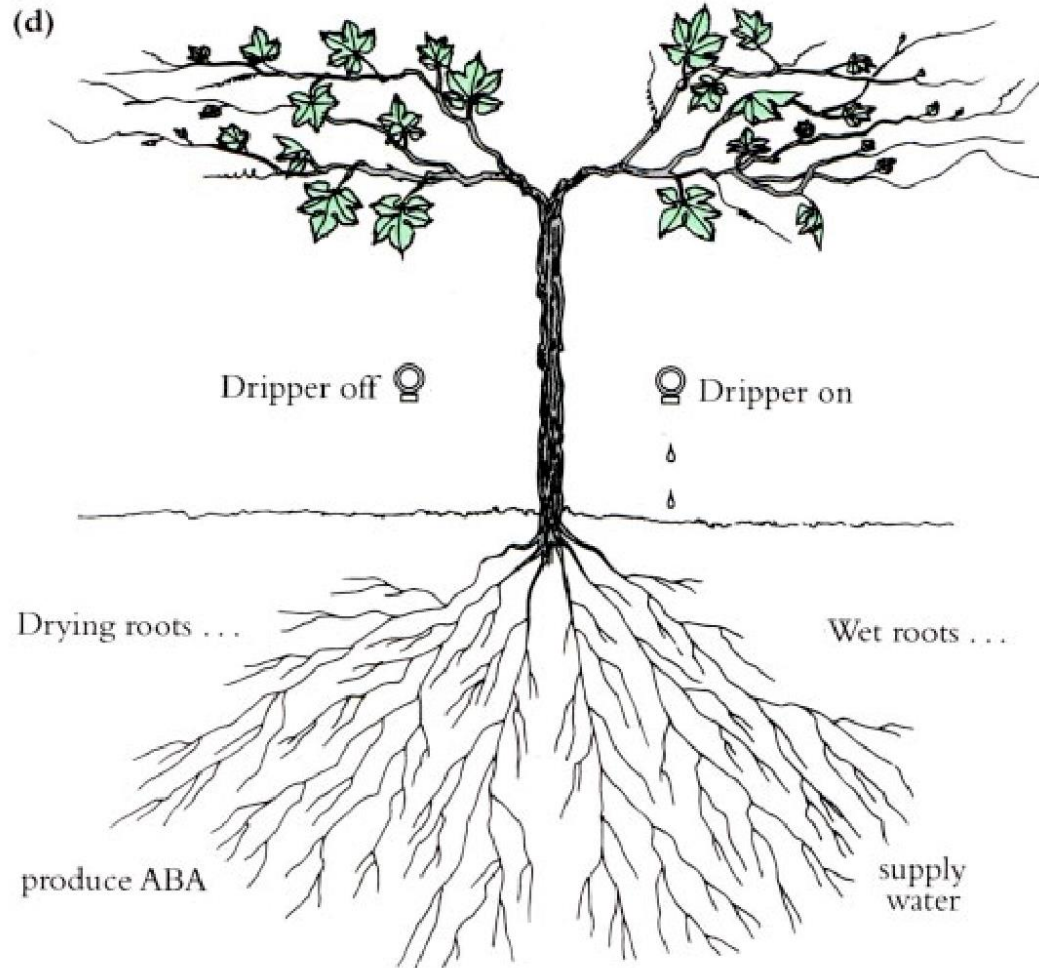
- **Induzione della chiusura stomatica in condizioni di stress idrico**
- **Regolazione differenziale dell'accrescimento di fusti e radici in condizioni di stress idrico**
- **Regolazione della maturazione e germinazione del seme**
- Regolazione della senescenza fogliare
- Regolazione della dormienza delle gemme



L'ABA induce la chiusura degli stomi in risposta allo stress idrico

FIGURE 23.4 Changes in water potential, stomatal resistance (the inverse of stomatal conductance), and ABA content in maize in response to water stress. As the soil dried out, the water potential of the leaf decreased, and the ABA content and stomatal resistance increased. The process was reversed by rewatering. (After Beardsell and Cohen 1975.)

Esperimento 'split-root': gli stomi si chiudono quando una porzione dell'apparato radicale percepisce la disidratazione del suolo, anche se l'altra porzione continua ad essere irrigata e il potenziale dell'acqua della foglia non cambia



Risposta alla disponibilità d'acqua nel suolo

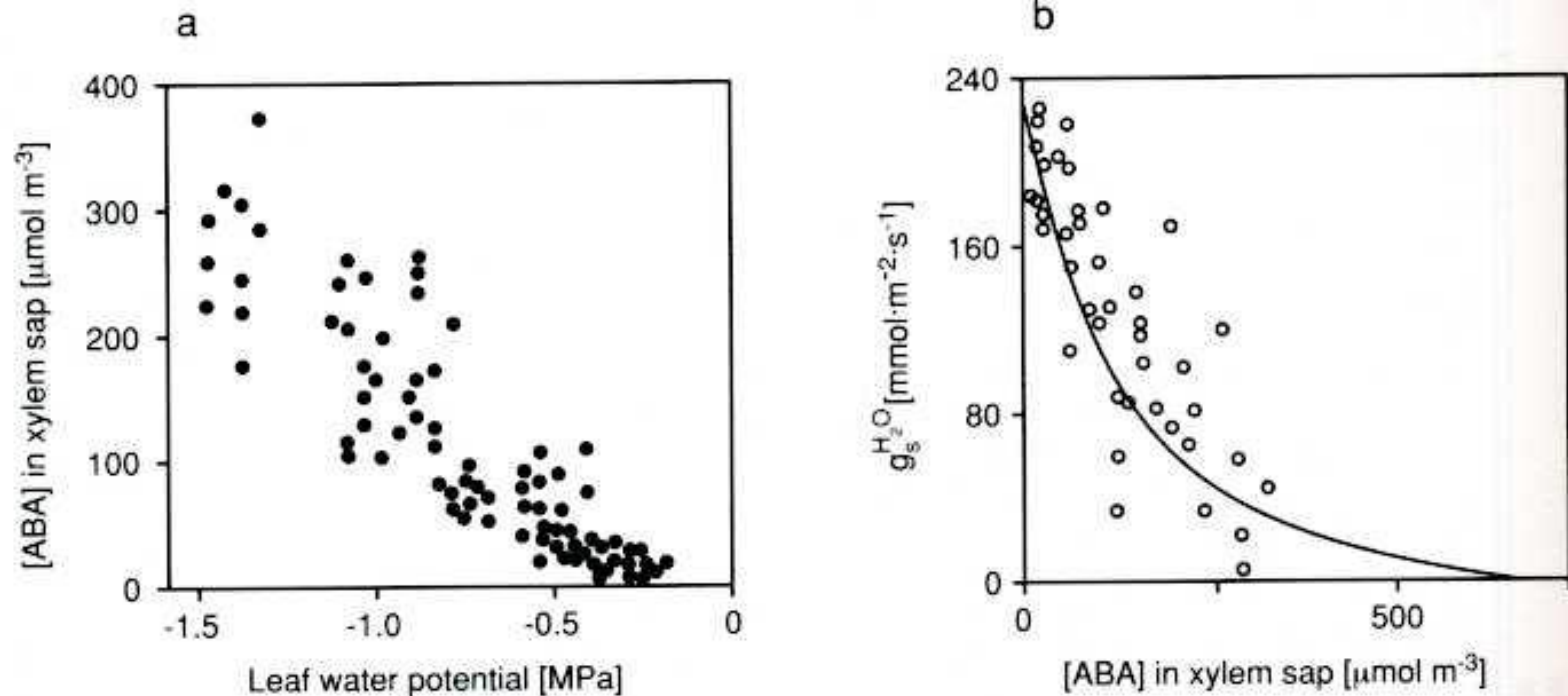
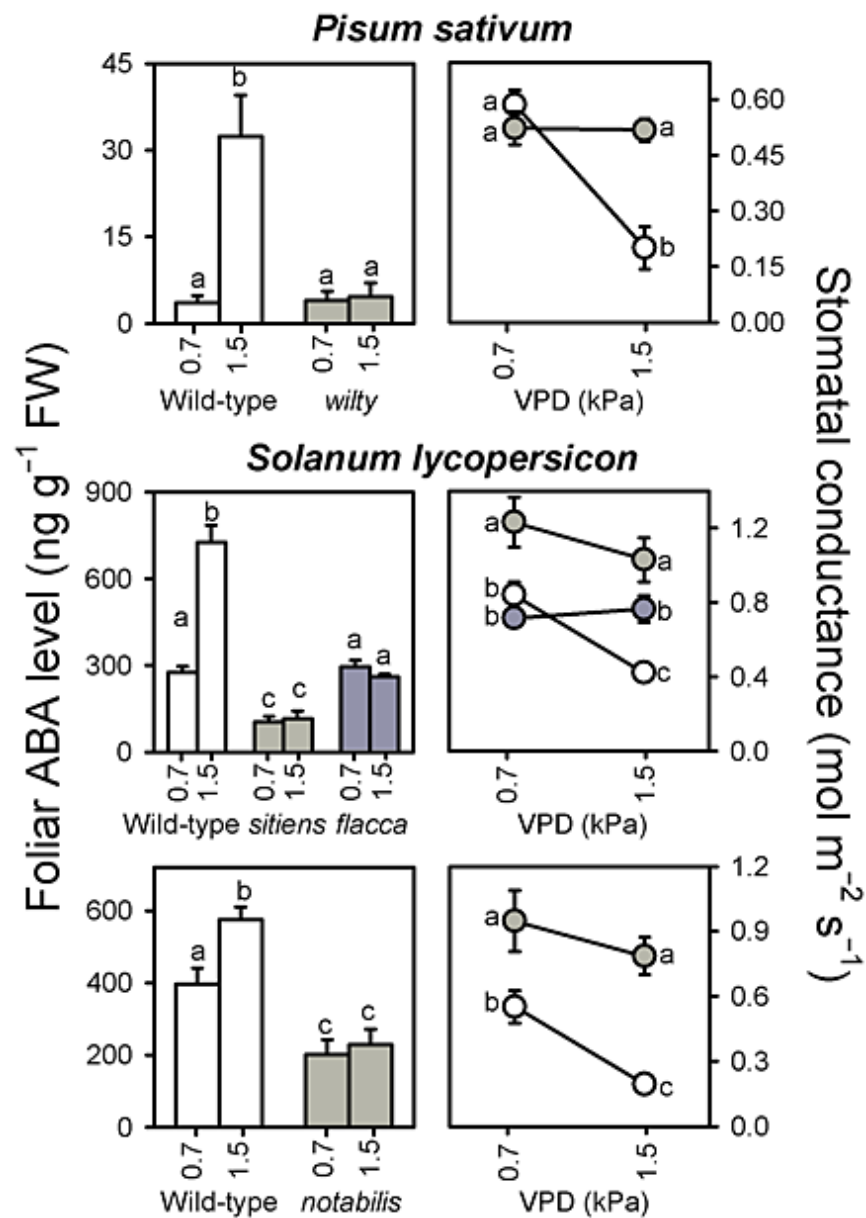
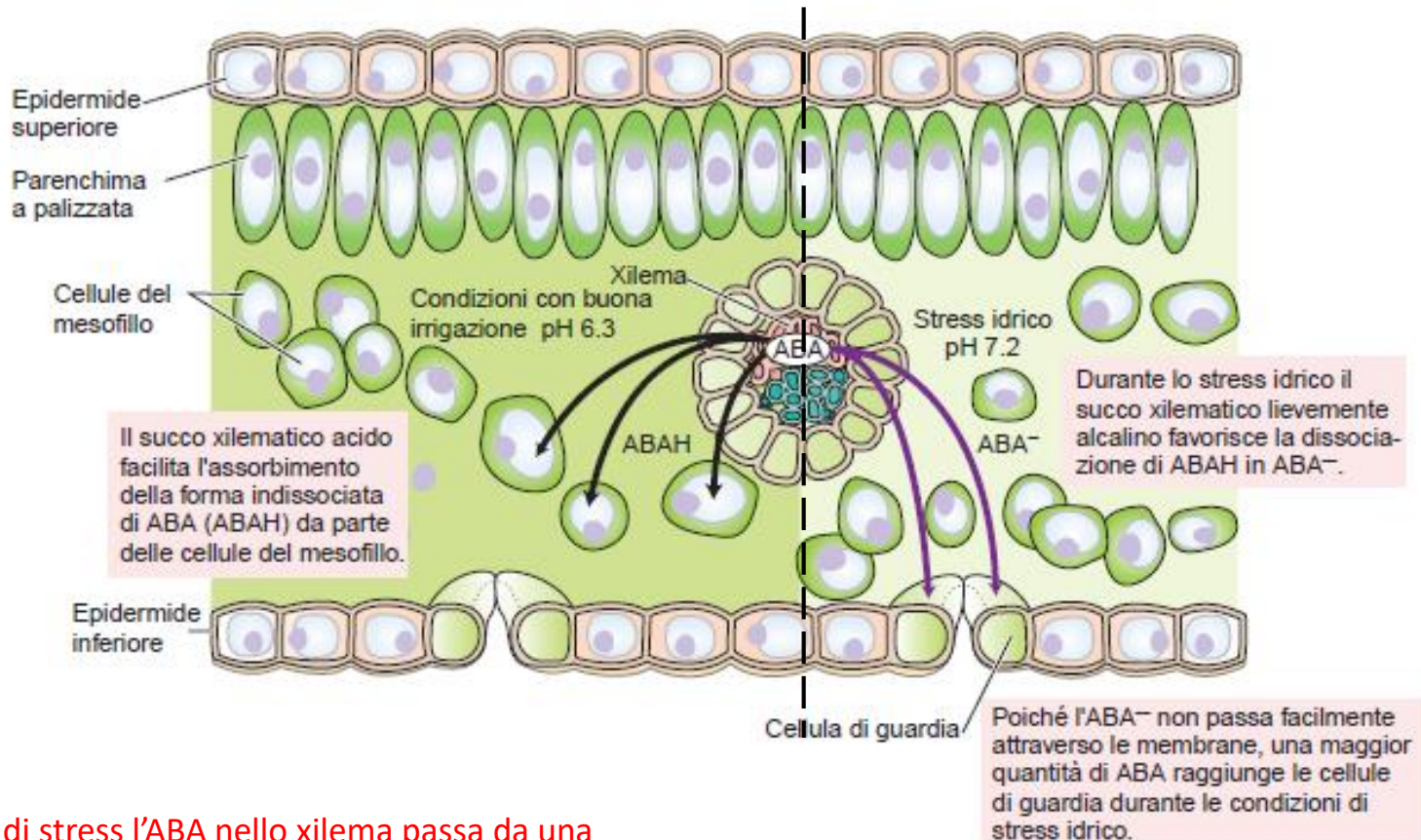


Fig. 4.32a,b. Increase of abscisic acid concentration [ABA] in the xylem sap in *Helianthus annuus* **a** as the soil is drying out (reduction in leaf water potential) and **b** decrease of stomatal conductance for water vapor ($g_s^{\text{H}_2\text{O}}$) at higher $[\text{ABA}]_{\text{xyl}}$. (After Tardieu and Simonneau 1998)

Risposta all'aumento del VPD



In condizioni di stress idrico l'ABA nella foglia viene redistribuito



In condizioni di stress l'ABA nello xilema passa da una concentrazione di 1-15 nM a 3.0 μ M

Meccanismo a trappola di anioni dovuto all'aumento di pH della linfa xilematica in condizioni di stress

ABA



Attivazione canali di uscita del K^+



Diminuzione della pressione di turgore
nelle cellule di guardia



Chiusura degli stomi

1. L'ABA si lega ai suoi recettori. (Per chiarezza sono mostrati solo i recettori extracellulari).

2. Il legame dell'ABA induce la formazione di specie reattive dell'ossigeno (ROS) che attivano i canali del Ca^{2+} sulla membrana plasmatica. La produzione di acido fosfatidico (PA) mediata dalla fosfolipasi D (PLD) contribuisce alla produzione delle ROS.

3. L'influsso di calcio dà inizio a transienti intracellulari di calcio e promuove l'ulteriore rilascio di calcio dai vacuoli.

4. L'ABA stimola la produzione di NO, che a sua volta aumenta la concentrazione di cADPR.

5. L'ABA aumenta la concentrazione di IP_3 tramite una via di segnale che comprende S1P, proteine eterotrimeriche G e fosfolipasi C e D (PLC e PLD).

6. L'aumento in cADPR e IP_3 attiva ulteriori canali del calcio sul tonoplasto, liberando più Ca^{2+} dai vacuoli.

7. L'aumento del calcio intracellulare blocca i canali del K^+_{in} della membrana plasmatica.

8. L'aumento del calcio intracellulare promuove l'apertura dei canali (anionici) del Cl^-_{out} della membrana plasmatica, causando la depolarizzazione.

9. La pompa protonica della membrana plasmatica è inibita dall'aumento di calcio citosolico indotto dal calcio e dall'aumento del pH intracellulare, depolarizzando ulteriormente la membrana.

10. La depolarizzazione della membrana attiva i canali del K^+_{out} della membrana plasmatica.

11. Il K^+ e gli anioni che attraversano la membrana plasmatica sono prima liberati dai vacuoli nel citosol.

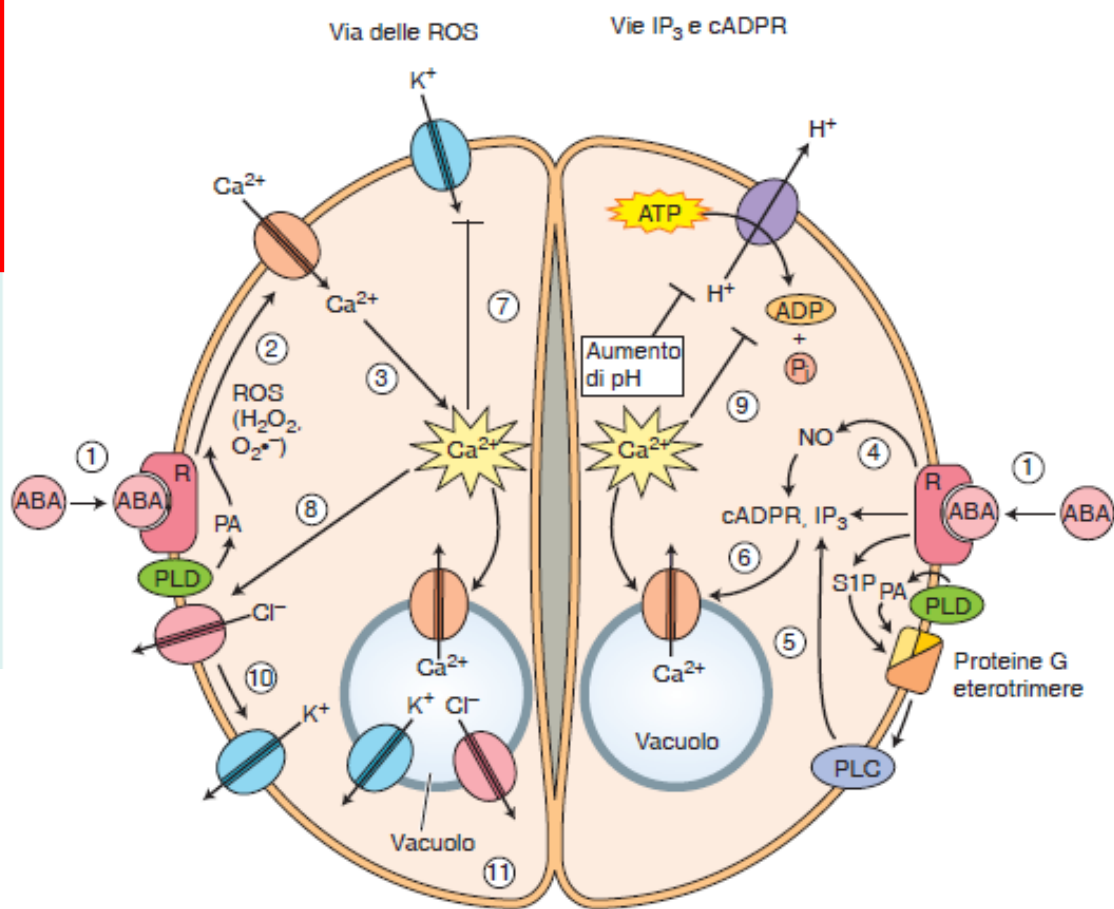


Figura 23.14 Modello semplificato per la via di segnale dell'ABA nelle cellule di guardia degli stomi. L'effetto netto è la perdita di potassio e del suo anione (Cl^- o malato $^{2-}$) dalla cellula. cADPR = ADP-ribosio ciclico; IP_3 = inositolo 1,4,5 trifosfato; NO = ossido nitrico; PA = acido fosfatidico; PLC = fosfolipasi C; PLD = fosfolipasi D; R = recettore; ROS = specie reattive dell'ossigeno; S1P = sfingosina-1-fosfato.

Stimolo della crescita delle radici e inibizione della crescita del germoglio in risposta a stress idrico

A Ψ elevato, ABA stimola crescita fusto, foglie e radici (effetto debole)

A Ψ basso, ABA inibisce crescita fusto e foglie, stimola crescita radici

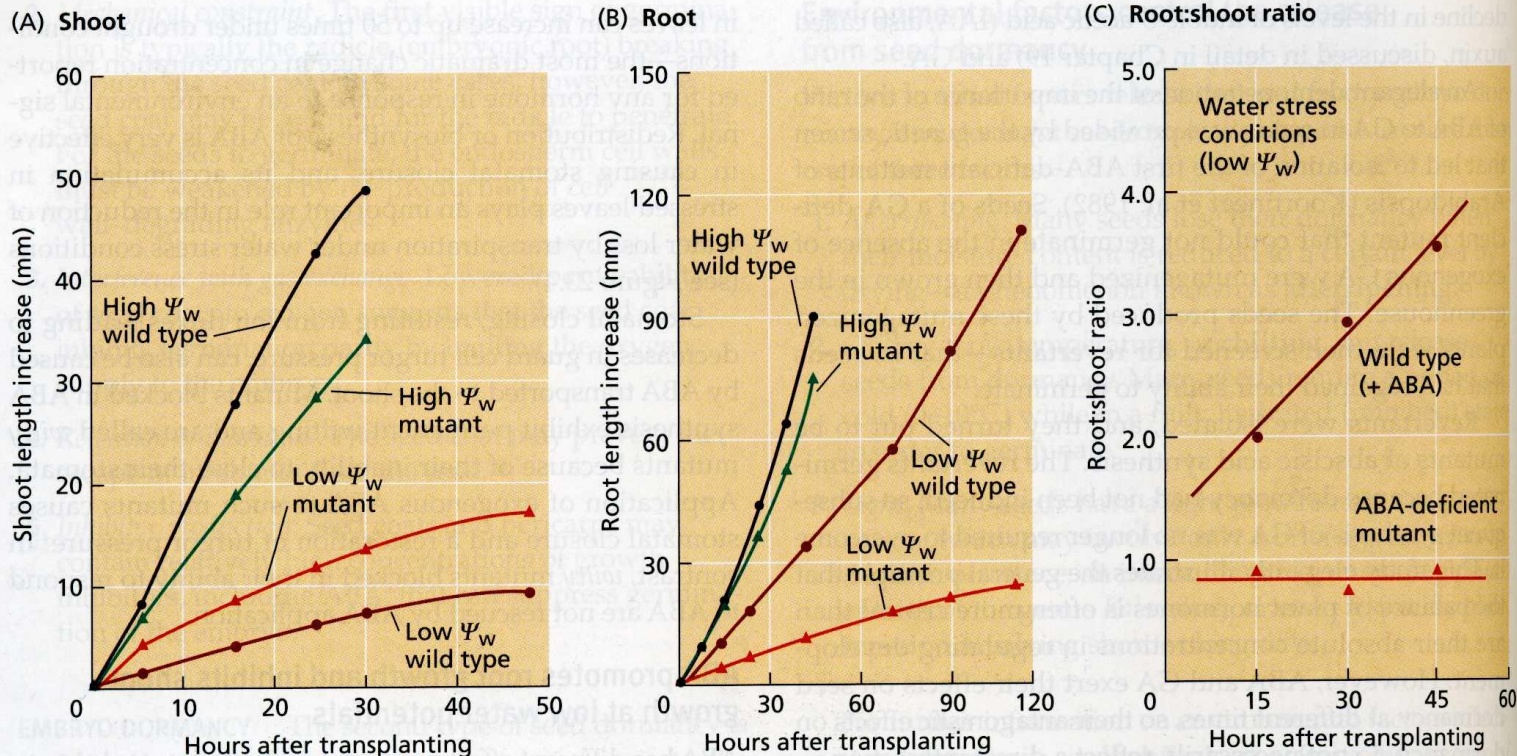


FIGURE 23.6 Comparison of the growth of the shoots (A) and roots (B) of normal versus ABA-deficient (*viviparous* [*vp*]) maize plants growing in vermiculite maintained either at high water potential ($\Psi_w = -0.03$ MPa) or at low water potential ($\Psi_w = -0.3$ MPa in A and -1.6 MPa in B). Water stress (low Ψ_w) depresses the growth of both shoots and

roots compared to the controls. (C) Under water stress conditions (low Ψ_w , defined slightly differently for shoot and root), the ratio of root growth to shoot growth is much higher when ABA is present (i.e., in the wild type) than when it is absent (in the mutant). (From Saab et al. 1990.)

Regolazione della maturazione dei semi

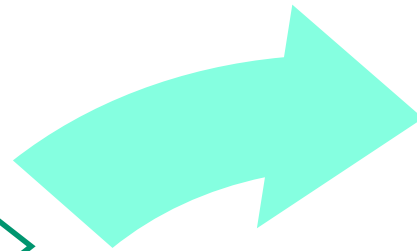


Sviluppo embrionale

Accumulo di riserve

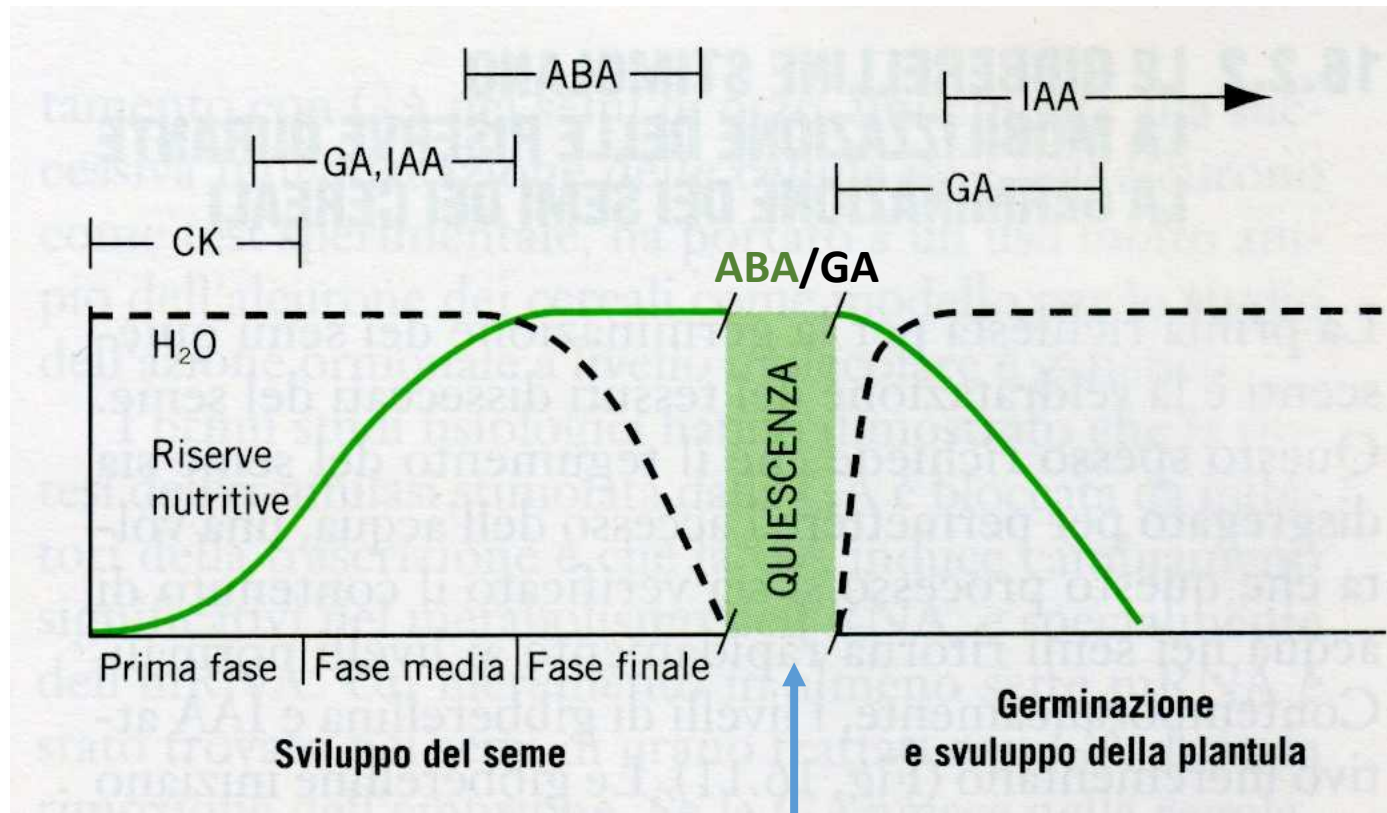
Tolleranza alla disidratazione

Lipidi
proteine



L'ABA promuove l'accumulo di sostanze di riserva e la tolleranza alla disidratazione

I livelli di ABA si innalzano nella parte finale dell'embriogenesi, sono alti durante la maturazione e l'acquisizione della tolleranza alla disidratazione (e nella quiescenza ed eventuale dormienza) per poi abbassarsi nel seme maturo



Aumento delle concentrazioni di ABA anche di cento volte

ABA abbassa il livello di GA tramite inibizione dei geni coinvolti nella via biosintetica di GA