

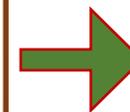
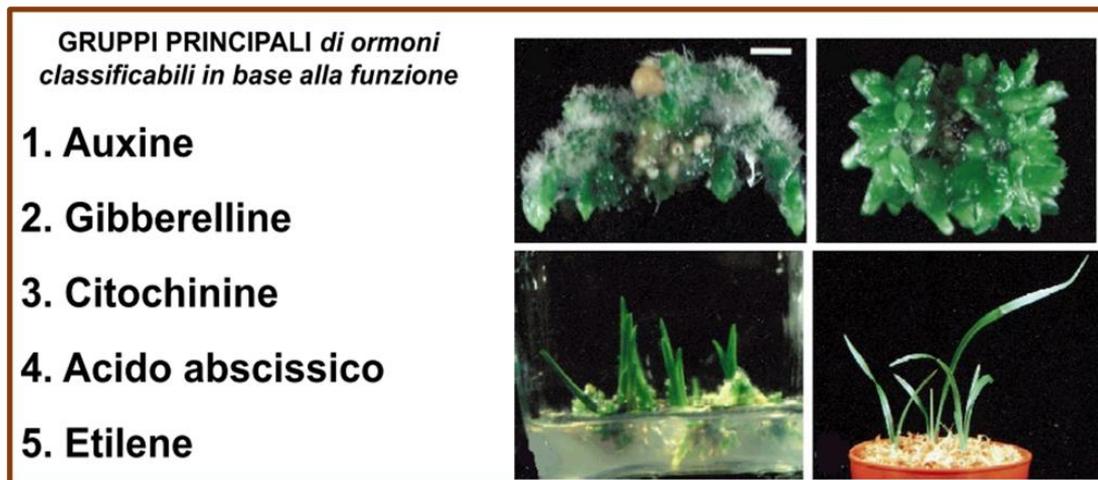
Ormoni vegetali, Tropismo e Fotoperiodo

Ormoni Vegetali (Fitormoni)

Gli ormoni sono segnali chimici che regolano e coordinano il metabolismo, la crescita e la morfogenesi di un organismo (vegetale e animale)

I fitormoni sono sintetizzati in differenti tessuti della pianta e vengono traslocati più o meno lontano (o restano nello stesso tessuto); sono attivi in bassissime quantità

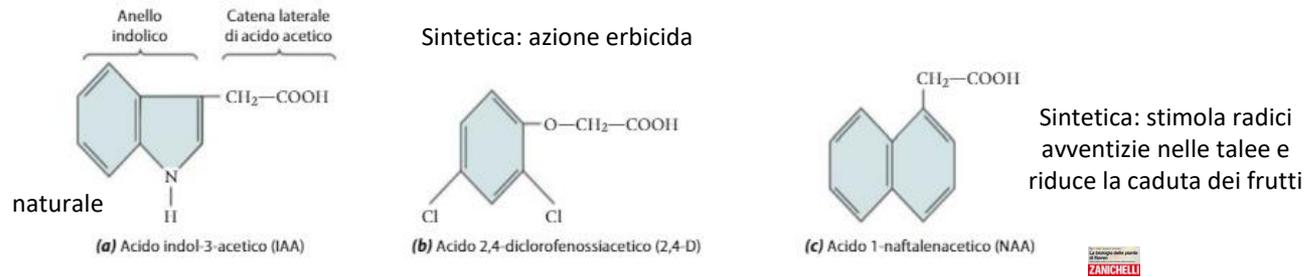
- Azioni stimolanti e inibenti
- La struttura chimica e il tessuto bersaglio determinano la risposta fisiologica (stesso ormone può dare risposte differenti e in tempi diversi)
- Possono influenzare la biosintesi di un altro ormone, o interferire nella trasduzione del segnale di un altro ormone (non agiscono mai da soli)
- I tessuti possono richiedere quantità diverse di ormone (diversa sensibilità)



Brassinosteroidi
Acido salicilico
Acido giasmonico
Sistemina
Florigeno

Auxine

necessari per la vitalità della pianta; le mutazioni che li eliminano sono letali



Siti primari di sintesi: meristemi apicali dei germogli, giovani foglie, semi in germinazione (l'apice radicale la produce ma la radice dipende dal germoglio)

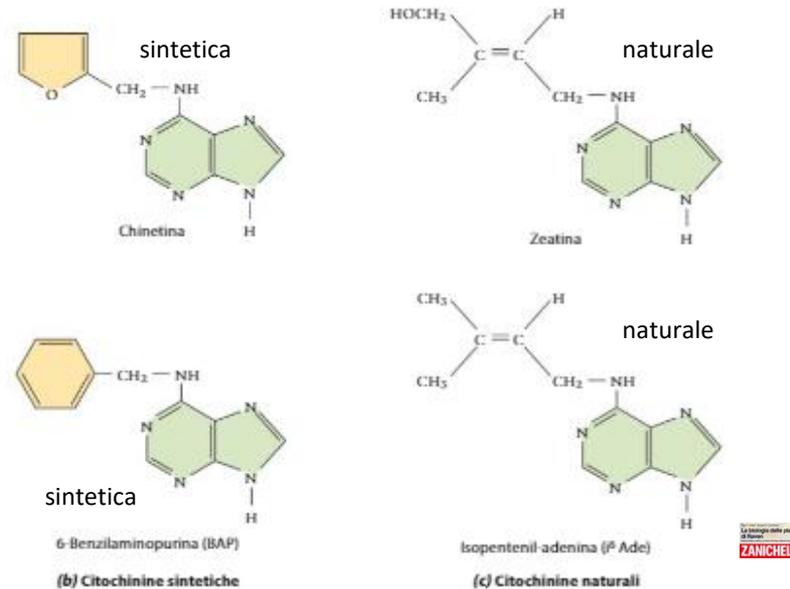
Trasporto: polare (cellule del parenchima) e non polare (nel floema)

L'auxina è coinvolta in molti aspetti dello sviluppo vegetale

- Polarità asse radice-germoglio: dall'apice del germoglio e dalle foglie verso il basso nel fusto (BASIPETO) e dalla base del fusto verso l'apice radicale (ACROPETO)
- Differenziamento del tessuto vascolare nelle giovani foglie e nel germoglio
- Origine e regolazione della disposizione delle foglie
- Dominanza apicale: effetto inibitorio di una gemma apicale sulle gemme laterali (secondo messaggero è lo strigolattone)
- Stimola la formazione delle radici laterali e avventizie
- Promuove lo sviluppo del frutto (frutti partenocarpici)

Citochinine

Presenti nei tessuti in attiva divisione (semi, frutti, foglie, apici radicali) e nella linfa di trasudazione, sono coinvolti nella citocinesi (citodieresi) o divisione cellulare



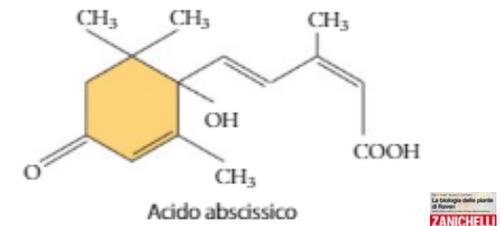
- Coltura *in vitro*: il rapporto citochinina/auxina regola la formazione dell'apice radicale e dei germogli (auxina induce le radici, la chinetina induce le gemme)
- Modificano la dominanza apicale (applicate alle gemme laterali ne determina la crescita anche in presenza di auxina)
- Impediscono la creazione del gradiente di auxina necessario per lo sviluppo delle radici laterali (regolatore negativo, antagonista dell'auxina)
- Ritardano la senescenza fogliare

Etilene



Etilene

- Inibisce la distensione cellulare in gran parte delle specie vegetali
- Stimola la crescita del fusto in alcune specie semiacquatiche e aumenta lo sviluppo di spazi aeriferi nei tessuti sommersi
- Accelera la maturazione dei frutti (frutti climaterici)
- Favorisce l'abscissione (caduta) delle foglie, dei fiori e dei frutti (azione antagonista con l'auxina e sinergica con l'acido abscissico)
- Coinvolto nella determinazione del sesso nei fiori di alcune piante monoiche (cucurbitaceae)

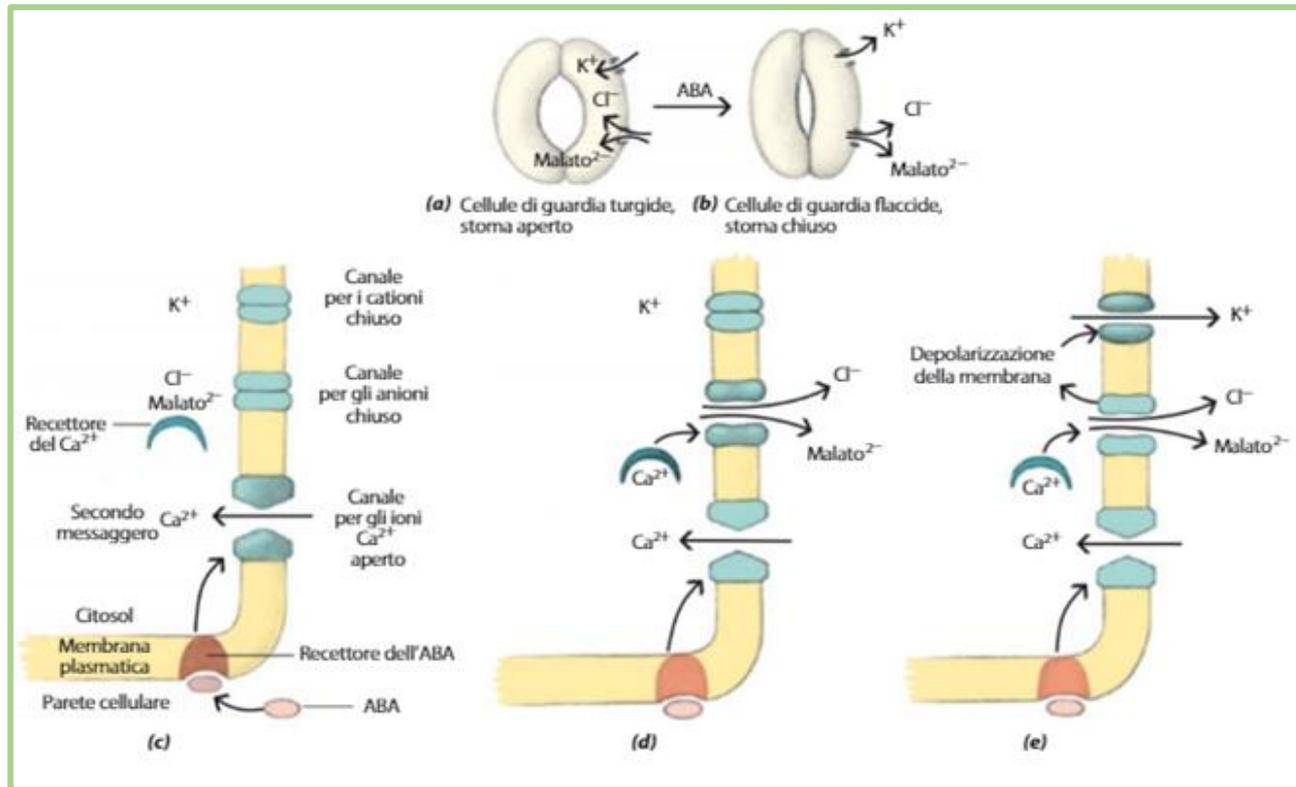


Acido abscissico (ABA)

- Inibisce la germinazione dei semi (azione antagonista con l'acido giberellico)
- Segnale chimico indotto da stress biotici e abiotici, trasportato nel tessuto vascolare
- Induce la chiusura degli stomi

ABA e chiusura degli stomi

Il rilascio di soluti in risposta all'ABA riduce la pressione di turgore nelle cellule di guardia, determinando la chiusura del poro dello stoma

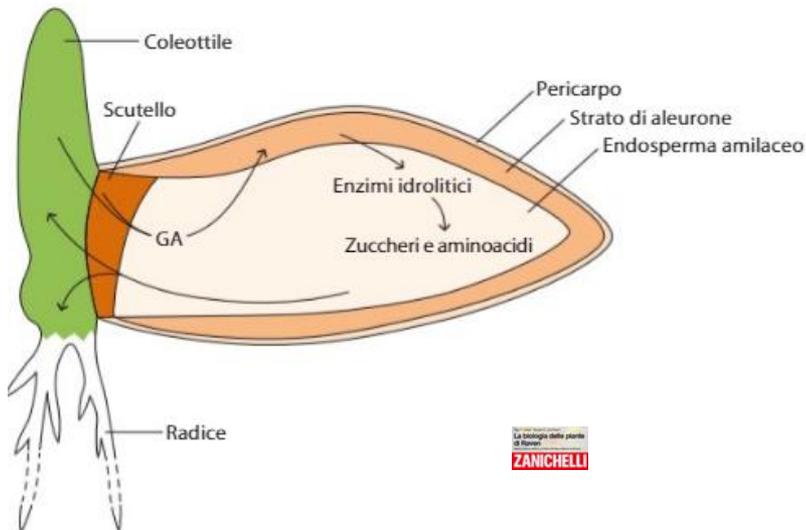
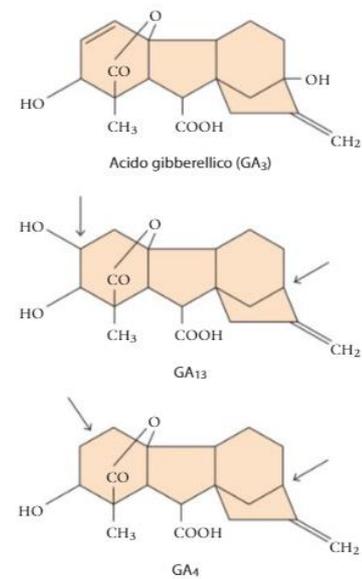


Il legame dell'ABA al suo recettore nella membrana apre i canali per il Ca^{2+} che diffonde dalla parete al citosol causando l'apertura dei canali per gli Cl^- e malato che diffondono dal citosol verso la parete cellulare causando l'abbassamento del potenziale elettrico della membrana che causa l'apertura dei canali per il K che diffonde dal dal citosol alla parete cellulare. Questo rapido movimento di soluti riduce il potenziale idrico nella parete che richiama acqua facendo ridurre il turgore nelle cellule di guardia causando la chiusura dello stoma

*Giberelline (ne esistono 136)
presenti maggiormente nei semi immaturi*

Stimolano sia la divisione che l'allungamento delle cellule, hanno effetti molto marcati sull'allungamento del fusto e delle foglie

- Accrescimento dei tessuti: applicazioni esogene possono far aumentare in altezza i mutanti nani (*Arabidopsis ga1-3*)
- Interrompono la dormienza dei semi e stimolano la germinazione (azione antagonista con l'acido abscissico)
- Stimolano la levata (allungamento degli internodi) e la fioritura
- Inducono partenocarpia es. all'uva da tavola induce partenocarpia, grappoli più grossi e con acini molto meno addensati



l'embrione rilascia le gibberelline che diffondono nelle cellule dell'aleurone stimolando la sintesi di enzimi idrolitici come l'alfa-amilasi che idrolizza l'amido

Brassinosteroidi

Ormoni steroidei che svolgono ruoli essenziali in molti processi di sviluppo; quelli endogeni agiscono localmente in corrispondenza o vicino ai loro siti di sintesi, ogni organo sintetizza e risponde ai propri ormoni

- divisione e distensione cellulare nelle radici e nei fusti
- crescita normale della pianta
- differenziamento vascolare
- fotomorfogenesi (risposte alla luce)
- sviluppo del fiore e del frutto
- resistenza allo stress
- senescenza



Florigeno (scoperto recentemente)

Ormone polipeptidico (100 amminoacidi) prodotto nelle foglie, stimola la fioritura nel meristema apicale del germoglio

Secondi messaggeri

Sostanze come gli ioni calcio funzionano da mediatori nelle risposte ormonali:

- trasferimento dell'informazione dal complesso ormone-recettore alle proteine bersaglio
- amplificano il segnale prodotto dall'ormone

TROPISMO

Gli organismi viventi devono regolare le loro attività con il mondo circostante, nelle piante questa capacità si manifesta nel cambiamento del modello di crescita

Tropismo: crescita localizzata che comporta una flessione o una curvatura di una parte della pianta verso lo stimolo che ne determina la direzione

positivo: in direzione dello stimolo

negativo: in direzione opposta allo stimolo

- *Fototropismo*: crescita in risposta alla luce unidirezionale
- *Gravitropismo*: crescita in risposta alla forza di gravità
- *Idrotropismo*: crescita in risposta ad un gradiente di umidità
- *Tigmotropismo*: crescita in risposta al contatto

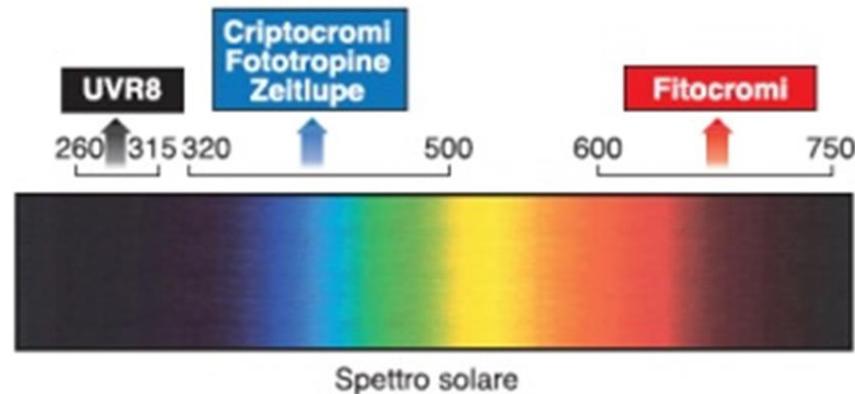
FOTOTROPISMO

curvatura dell'apice vegetativo in direzione della luce

E' causato dall'allungamento delle cellule poste sul lato in ombra dell'apice
E' regolato dall'AUXINA: la luce fa migrare l'auxina verso il lato in ombra dell'apice in crescita

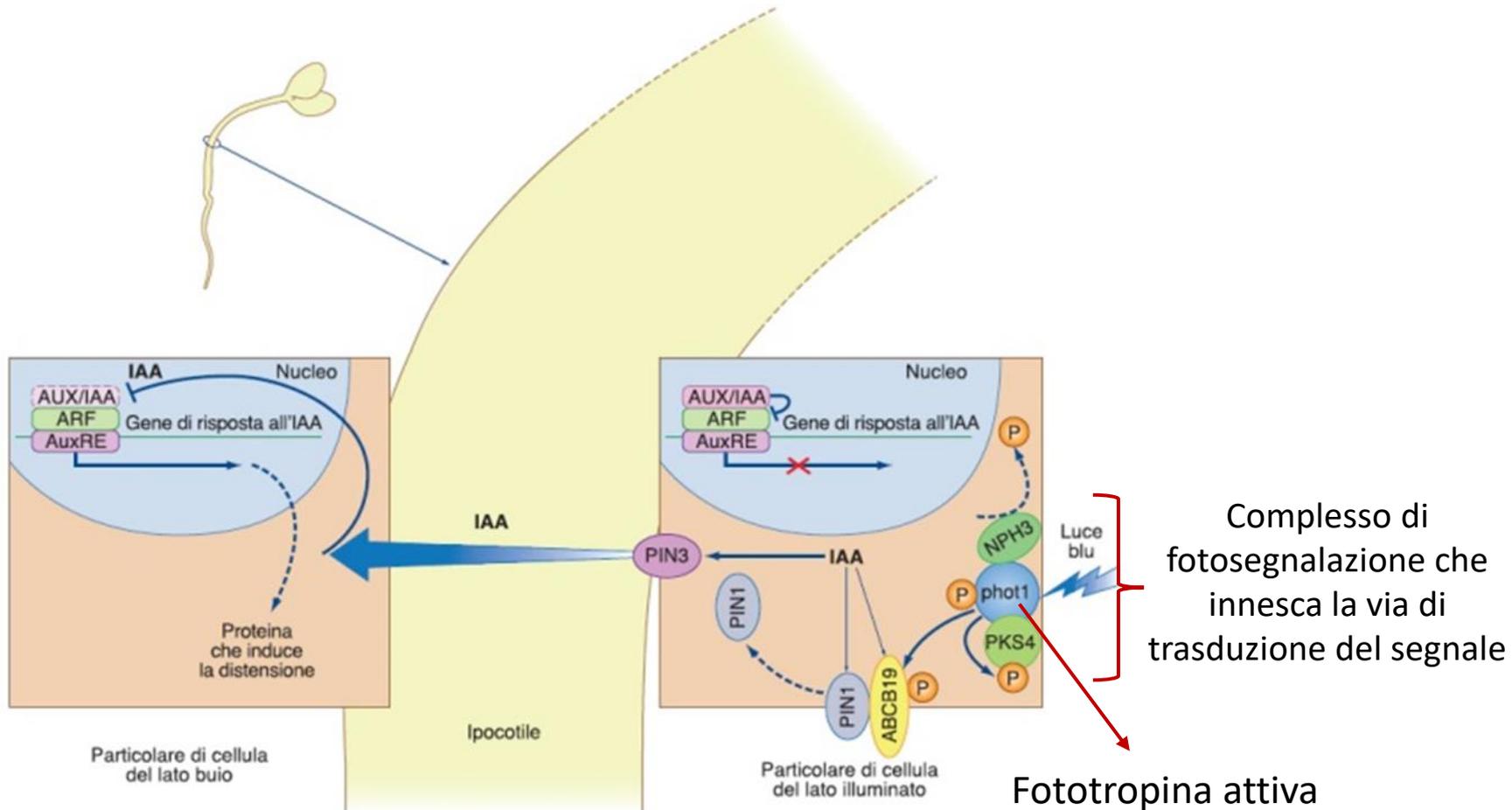
La redistribuzione di auxina in risposta alla luce è mediata da un fotorecettore, una proteina legata a un pigmento che assorbe la luce e converte il segnale in una risposta biochimica (fototropine)

La risposta fototropica è innescata dalla luce blu: 400 - 500 nm



regioni biologicamente attive e rispettivi fotorecettori

L'auxina MIGRA dal lato illuminato verso il lato in ombra, si forma una *ridistribuzione dell'auxina* tra i due lati che stimola la crescita delle parti in ombra determina la curvatura della pianta verso la luce



GRAVITROPISMO

risposta alla gravità

In una plantula adagiata su un lato, la sua radice crescerà verso il basso (*gravitropismo positivo*) mentre il suo germoglio crescerà verso l'alto (*gravitropismo negativo*), in seguito alla redistribuzione di auxina tra il lato posto in alto e quello posto in basso del germoglio o della radice

Germogli: maggior concentrazione di auxina sul lato più basso stimola l'espansione cellulare su quel lato del fusto e provoca la sua curvatura verso l'alto (*percezione della gravità nella guaina amilifera che circonda i tessuti conduttori*)

Radice: più sensibile all'auxina, la maggior concentrazione dell'ormone sul lato più basso inibisce l'espansione cellulare e provoca la sua curvatura verso il basso (*percezione della gravità data dagli statoliti*)



(a)



(b)

IDROTROPISMO

crescita diretta delle radici delle piante in risposta a un gradiente di umidità

Scoperto in mutanti di pisello non gravitropici, i meccanismi restano tuttora sconosciuti. Inibitori di afflusso e di efflusso dell'auxina non hanno effetto sull'idrotropismo in radici di Arabidopsis, ma inibiscono fortemente il gravitropismo, quindi il trasporto polare di auxina è necessario per il gravitropismo, ma non per l'idrotropismo, o forse il ruolo dell'auxina differisce nei due tropismi

TIGMOTROPISMO

risposta al contatto con un oggetto solido

Consente alle radici di muoversi intorno a rocce e ai germogli di piante rampicanti di avvolgere altre strutture come supporto (es. i viticci). Le cellule che toccano il supporto si accorciano lievemente, mentre quelle del lato opposto si allungano, ma non è certo se siano coinvolti gradienti di auxina



RITMI CIRCADIANI

Ritmi giornalieri, cicli regolari approssimativamente di 24 ore

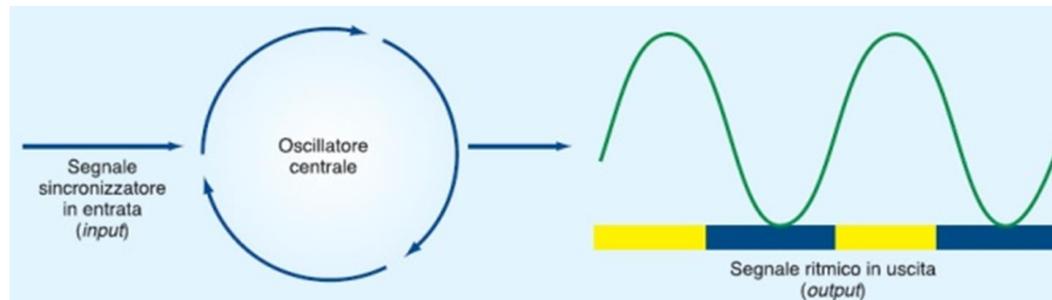
Sono presenti in tutti gli organismi eucarioti e anche in procarioti come i cianobatteri, che coordinano il loro metabolismo in relazione alla fotosintesi

I ritmi circadiani si mantengono quando tutte le condizioni ambientali sono costanti e in assenza di stimoli ambientali con un meccanismo di temporizzazione endogeno (anticipa i cicli diurni) definito OROLOGIO BIOLOGICO



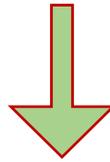
le interazioni si verificano tra le varie parti dell'orologio, in particolare tra i percorsi di uscita e ingresso

oscillatore centrale: genera percorsi ritmici
percorsi di ingresso: trasmettono l'informazione ambientale
percorsi di uscita: regolano i processi fisiologici e biochimici



In condizioni ambientali costanti (laboratorio), il periodo del ritmo circadiano è di durata variabile, il suo periodo intrinseco o naturale non deve essere reimpostato a ogni ciclo

In condizioni naturali l'ambiente agisce come un fattore sincronizzante: è responsabile del mantenimento di un ritmo circadiano in sintonia con il ritmo giornaliero luce-buio di 24 ore

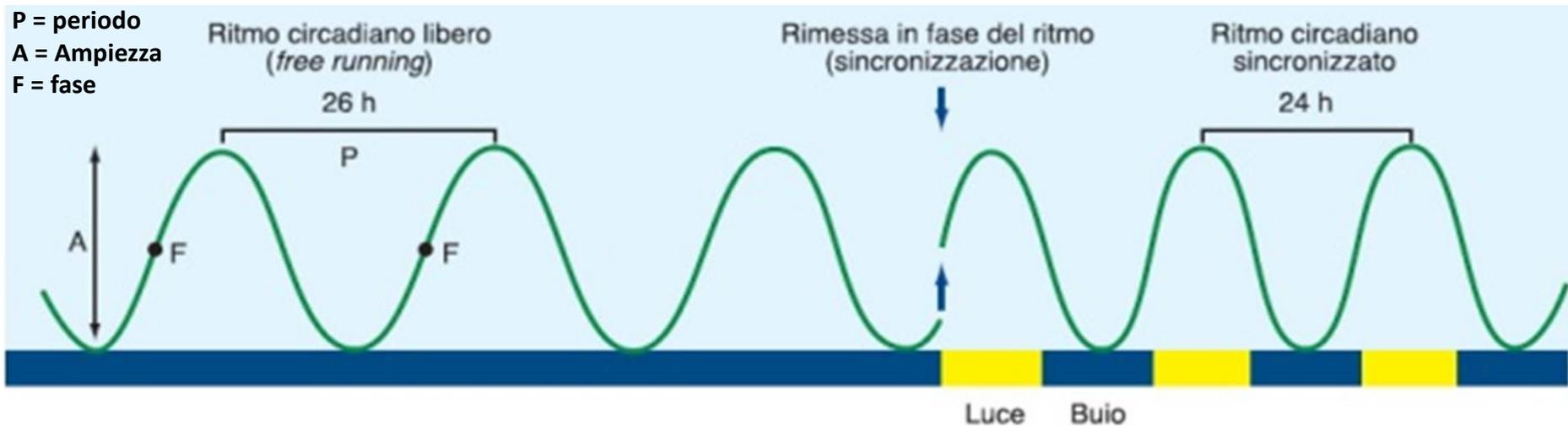


Sincronizzazione: processo per cui una ripetizione periodica di luce e buio (o cicli di temperatura) fa sì che un ritmo circadiano si *sincronizza* con il ciclo stesso; la luce è percepita da due famiglie di fotorecettori: *fitocromi luce rossa* e *criptocromi luce blu*

Compensazione della temperatura: consente all'orologio biologico di oscillare approssimativamente alla stessa frequenza in un ampio intervallo di temperature (12 – 27°C); tampona l'orologio contro le variazioni di temperatura

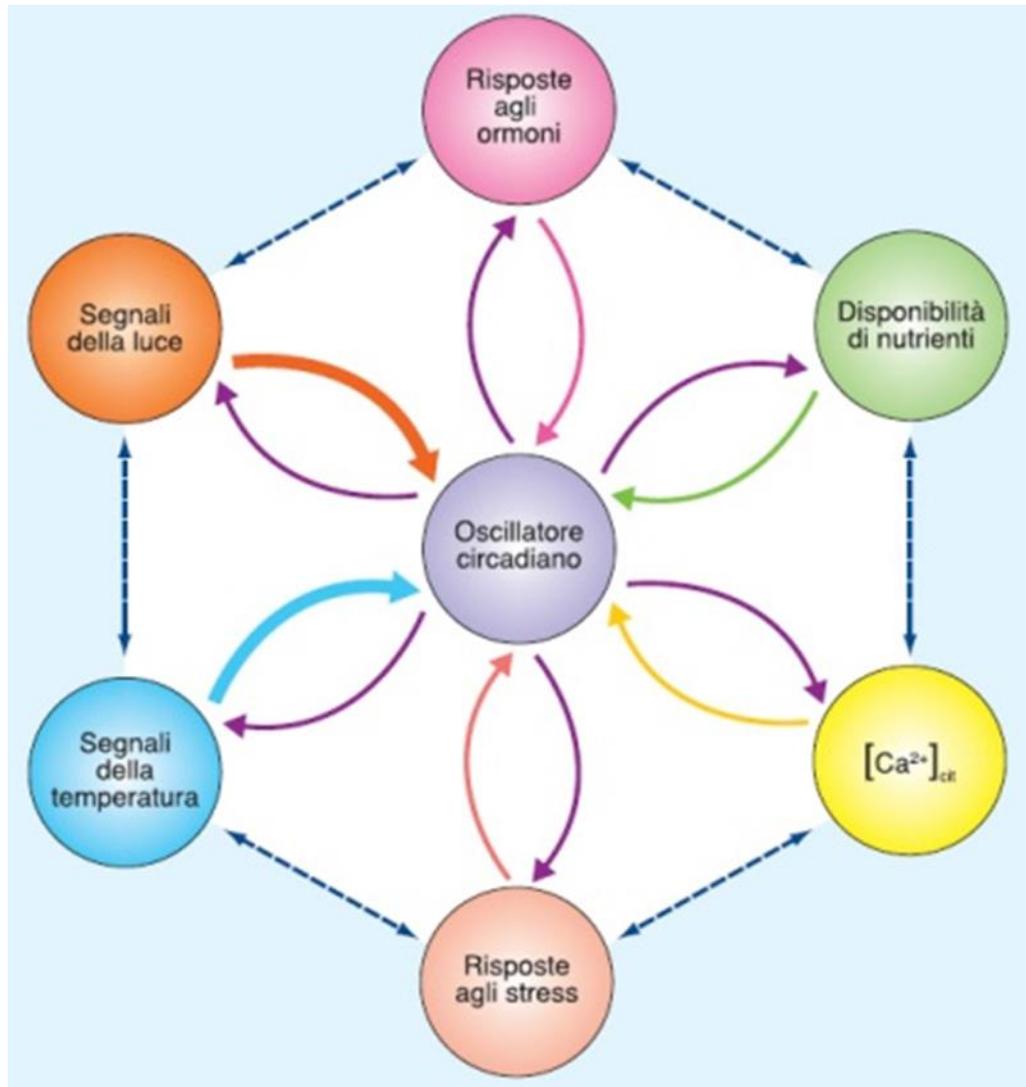
Sblocco del segnale: gli stimoli di pari forza impiegati in diversi momenti della giornata possono avere una diversa intensità di risposta

Andamento nel tempo di un ritmo circadiano libero in condizione ambientale costante (buio continuo) e di un ritmo "resettato" e sincronizzato dell'alternanza giorno/notte



Oltre a coordinare eventi quotidiani, la principale utilità degli orologi biologici è quella di consentire alla pianta o all'animale di rispondere alle variazioni stagionali misurando accuratamente i cambiamenti della lunghezza del giorno

Interconnessioni tra le vie di segnalazione di fattori endogeni ed ambientali e tra queste e l'oscillatore circadiano



Luce e Temperatura sono gli input prevalenti nella sincronizzazione dell'orologio biologico

FOTOPERIODISMO

L'orologio biologico permette alla pianta di rispondere ai cambiamenti della lunghezza del giorno sincronizzando le risposte fisiologiche e migliorando la sua sopravvivenza e competitività

Il *fotoperiodismo* è la risposta biologica al cambiamento del rapporto tra ore di luce e ore di buio nel ciclo giornaliero di 24 ore. Le piante che fioriscono solo ad una data lunghezza del giorno sono dette FOTOPERIODICHE



Permette agli organismi di rilevare il periodo dell'anno e subire cambiamenti evolutivi stagionali; l'orologio biologico rappresenta una caratteristica fondamentale del componente di temporizzazione del fotoperiodismo

La percezione del fotoperiodo avviene nella lamina fogliare e il fotorecettore è il FITOCROMO

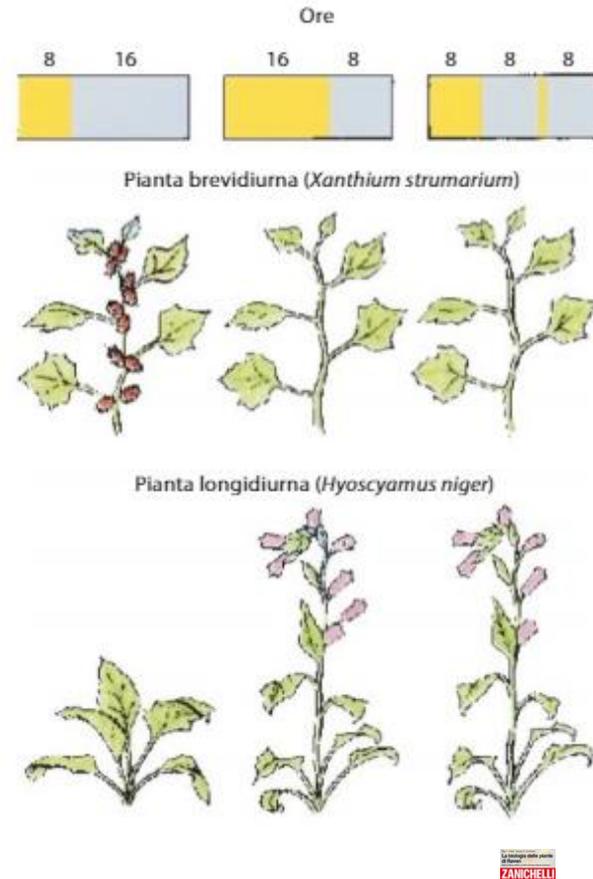
Fotoperiodo e fioritura

Il fattore determinante non è la lunghezza assoluta del fotoperiodo ma se questo è più lungo o più corto di un certo intervallo critico

BREVIDIURNE: fioriscono all'inizio della primavera o dell'autunno, necessitano di un periodo di luce più BREVE di un numero critico di ore (meno di 16 ore) (fragola, crisantemo, primula)

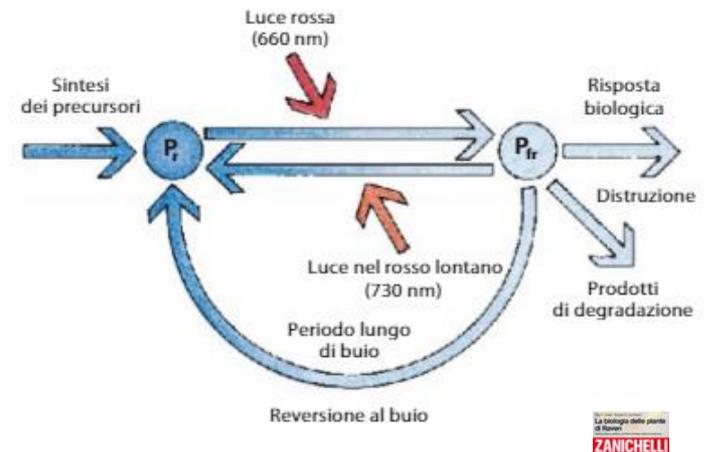
LONGIDIURNE: fioriscono principalmente in estate, solo se i periodi di luce sono più LUNGHI di una lunghezza critica di una lunghezza critica (16 ore) (spinaci, patata, lattuga, grano)

NEUTRODIURNE: fioriscono indipendentemente dalla lunghezza del giorno (cetriolo, girasole, riso, mais e piselli)



In una pianta brevidiurna un impulso di luce durante il periodo di buio, impedisce la fioritura: nel vivaismo si può ritardare la fioritura prolungando il periodo di luce con luce artificiale (accendendo la luce per un breve periodo nel mezzo della notte)

Anche le piante longidiurne misurano il periodo di oscurità (se questo viene interrotto), es. i semi di lattuga germinano solo se esposti alla luce (Fitocromo)

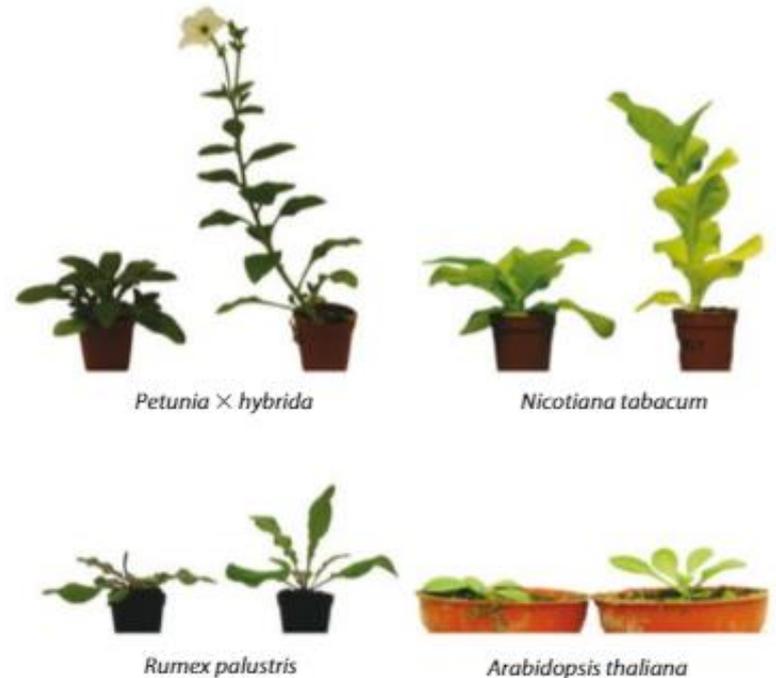


Il fitocromo è presente nelle piante in quantità molto più esigua rispetto ai pigmenti come le clorofille

Piante eziolate: le plantule germinate al buio sono allungate e sottili e hanno foglie piccole da gialle a incolore perché i plastidi non diventano verdi finché non sono esposti alla luce. Quando l'apice del germoglio emerge alla luce, la crescita delle piante eziolate cambia verso una modalità normale di crescita e di risposta (fototropismo)

L'eziolamento ha valore di sopravvivenza per la plantula, perché aumenta le sue possibilità di raggiungere la luce prima che le sue riserve di energia siano esaurite

prevenzione della sindrome da ombra: il fitocromo rileva l'ombra prodotta da piante vicine per maggiore presenza di radiazioni del rosso lontano rispetto al rosso assorbito dalla clorofilla, inducendo risposte specifiche: allungamento di internodi, ipocotile e piccioli, movimento della foglia verso l'alto (per percepire la luce), incremento della dominanza apicale e se lo stimolo persiste viene accelerata la fioritura favorendo la produzione di semi che accrescono le possibilità di riproduzione



Stimolo florale

La foglia percepisce la luce pertanto il segnale che favorisce la fioritura, deve essere trasmesso dalla foglia al meristema apicale, dove avviene la fioritura



Le foglie producono l'ormone *florigeno* che migra attraverso il floema verso l'apice vegetativo, che dà l'avvio alla fioritura

Vernalizzazione: l'esposizione al freddo rende le piante capaci di fiorire, percepito nelle cellule del meristema apicale; annuali invernali e biennali (ravanello, sedano e carota). Dopo vernalizzazione deve essere sottoposta a opportuno fotoperiodo

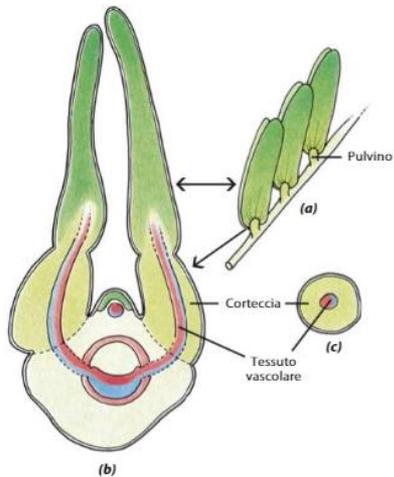
Dormienza: condizione speciale di arresto della crescita che riprende quando le condizioni ambientali sono favorevoli (quiescenza), una gemma o un embrione dormienti possono essere "attivati" solo da determinate variazioni ambientali e dalla rimozione/neutralizzazione di inibitori endogeni

Le gemme dormienti (germoglio embrionale racchiuso da *squame della gemma*) possono mantenere un'attività meristemica durante varie fasi della dormienza

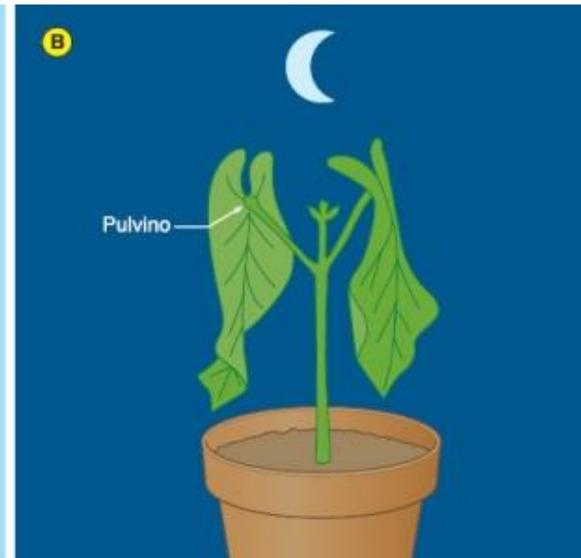
Movimenti nictinastici o del sonno

I movimenti "nastici": movimenti delle piante in risposta ad uno stimolo, in cui direzione è indipendente dalla posizione dell'origine dello stimolo

Movimenti nictinastici: movimento verso l'alto o verso il basso delle foglie in risposta al ritmo giornaliero della luce e del buio. Dipendono dalle variazioni di turgore delle cellule parenchimatiche del *pulvino*, ispessimento sulla giuntura alla base di ogni foglia (cilindro flessibile circondato da fasci vascolari). Controllati dall'orologio biologico e dal fitocromo



Foglie orizzontali (posizione diurna), apertura



Foglie verticali (posizione notturna), chiusura

Movimenti termonastici causano la chiusura notturna e l'apertura diurna dei fiori

E' un movimento nastico determinato da uno stimolo termico (es. perianzio di alcuni fiori)

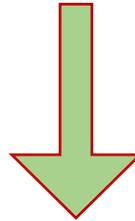


Se una pianta con i fiori chiusi viene portata in un ambiente caldo, i fiori si aprono del tutto in pochi minuti

Movimenti tigmonastici
movimenti nastici provocati da stimoli meccanici

Repentino cambiamento di turgore nelle cellule motrici del pulvino, dovuto alla perdita di acqua (via acquaporine), attraverso la membrana plasmatica, lo stimolo si propaga per meccanismi di tipo elettrico e chimico

Il pelo deve essere sfiorato due volte entro un intervallo di tempo di 0,75 - 40 secondi



Piante carnivore



(a)

(b)

La tecnologia della penna
di ZANICHELLI

1. Le cariche elettriche generate si propagano dai peli sensori alla nervatura centrale attraverso i plasmodesmi
2. L'insetto sfiora il pelo e attiva una piccola carica elettrica che viene "memorizzata" dalla trappola, fino all'arrivo della seconda carica che si propaga alla nervatura
3. I segnali elettrici attivano l'idrolisi dell'ATP, il gradiente protonico apre le acquaporine determinando un getto improvviso di acqua dalle cellule motrici sotto la superficie dell'epidermide superiore a quelle sotto l'epidermide inferiore
4. La trappola si chiude in 0,3 secondi

Tigmomorfogenesi: risposta delle piante agli stimoli (vento, gocce di pioggia e strofinamento dovuto al passaggio di animali e macchine) che alterano la crescita. Le risposte sono dovute all'attivazione di geni per proteine (calmodulina) che legano il calcio, che ha un ruolo di mediazione della risposta alla crescita



Eliotropismo: movimento diurno di foglie e fiori che si orientano perpendicolarmente e parallelamente ai raggi del Sole, per meccanismi simili ai movimenti stomatici o nictinastici (cotone, soia, erba medica, lupino, girasole)

