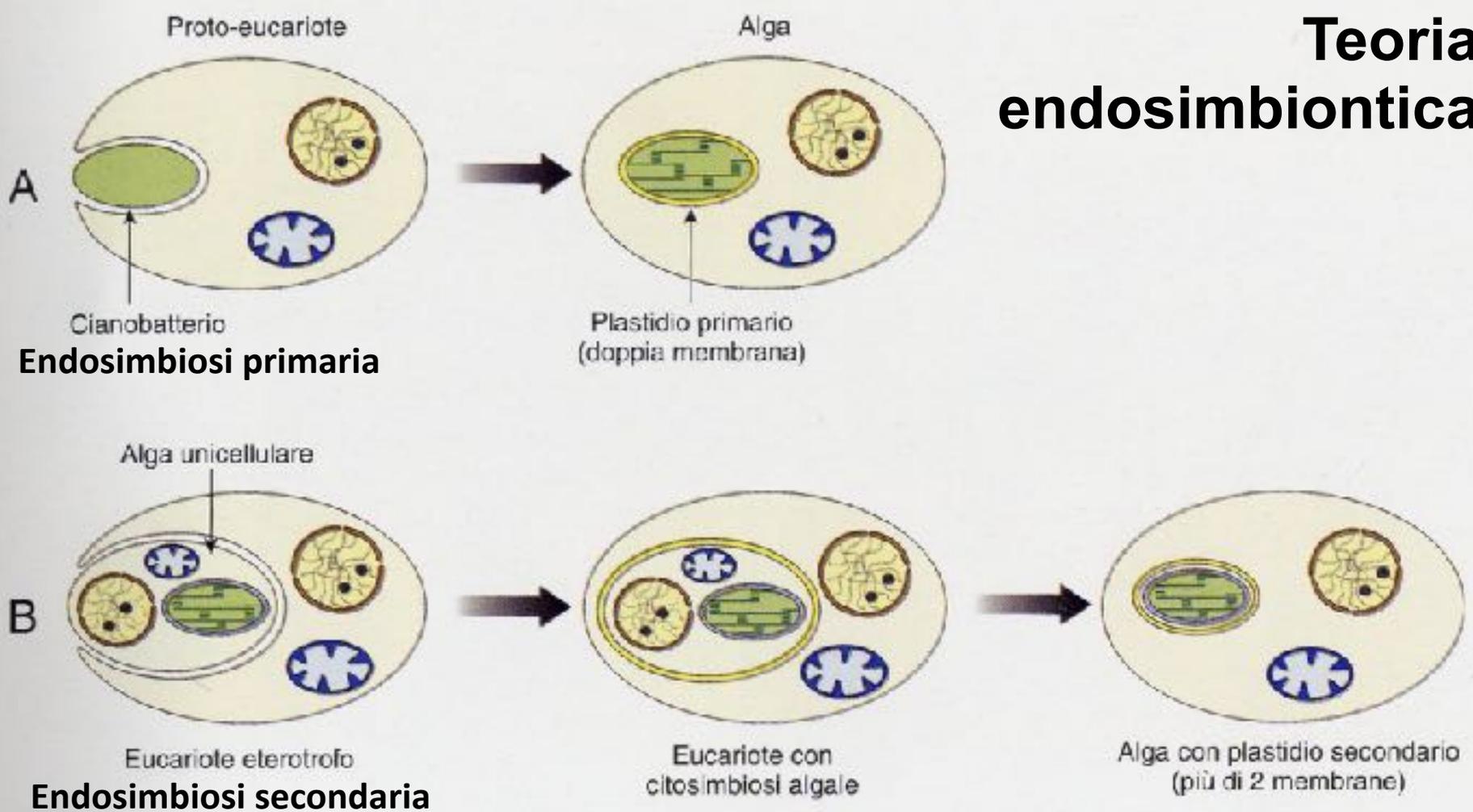


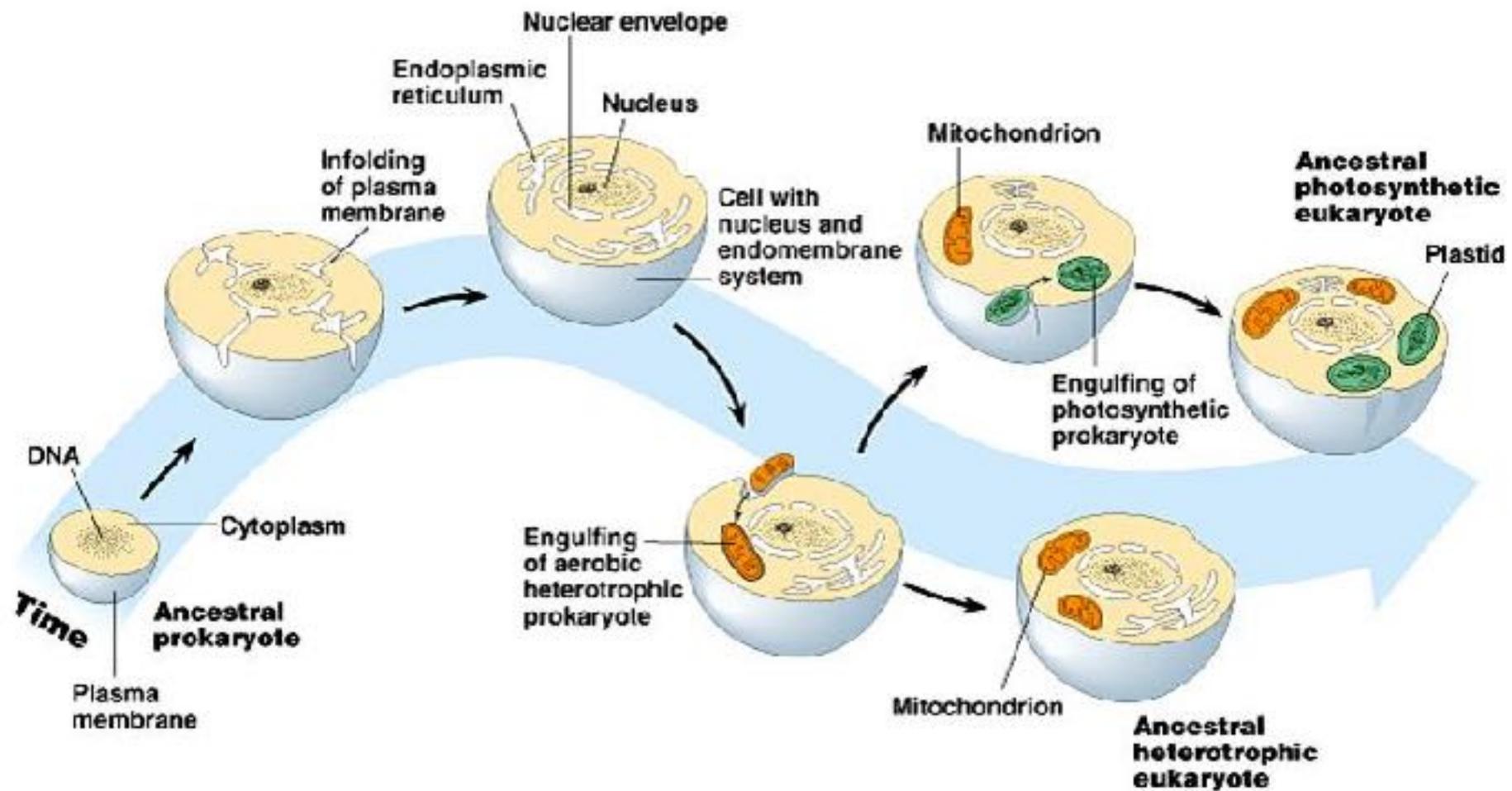
# Teoria

# endosimbiontica



La cellula ospitante doveva possedere le seguenti caratteristiche “eucitarie”:

- Sistemi di endomembrane con involucro nucleare;
- Cromosomi lineari;
- Citoscheletro e motomolecole per mitosi e meiosi;
- Motilità ameboide;
- Capacità di fagocitosi.



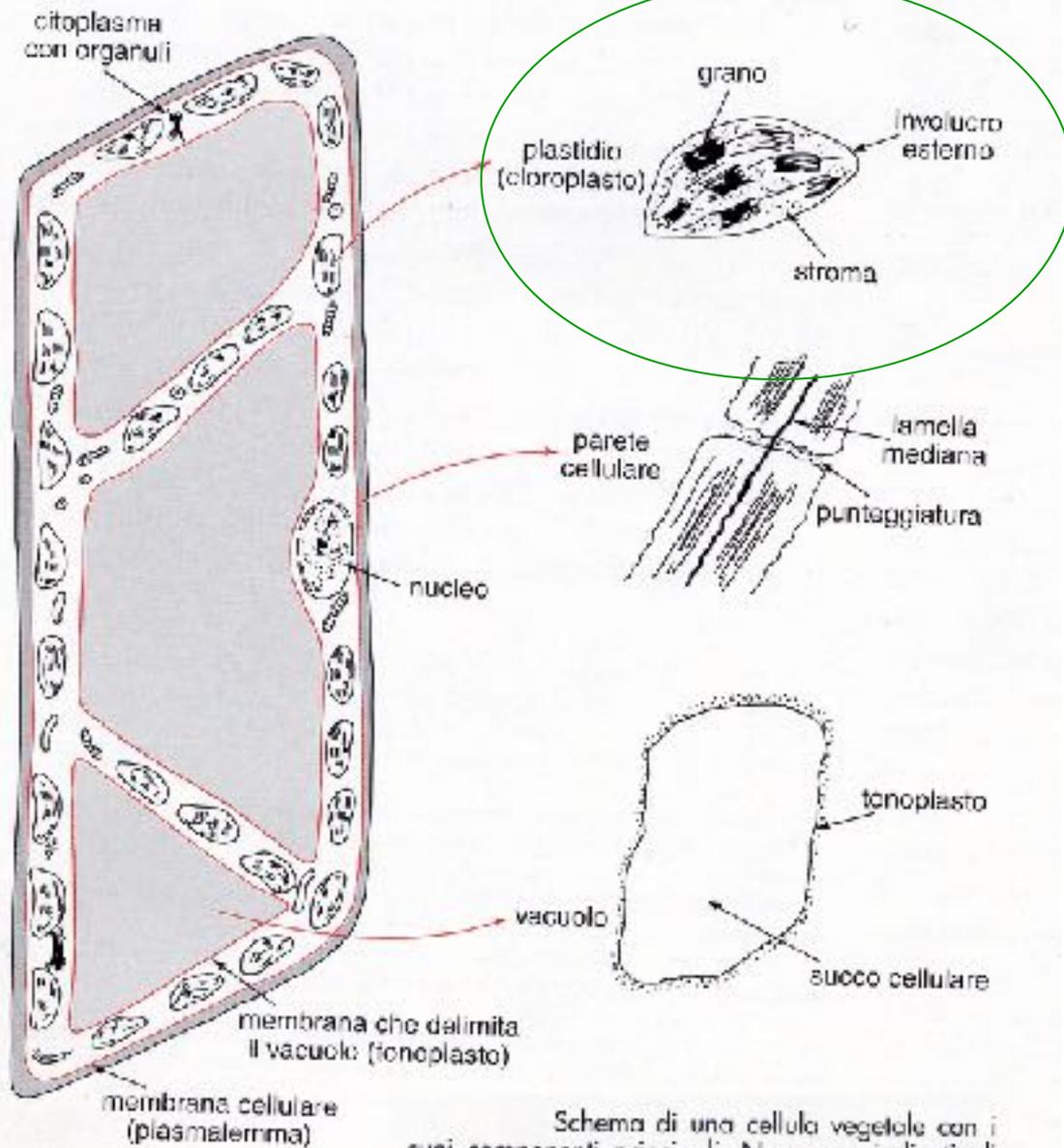
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

## Esistono attualmente organismi unicellulari privi di mitocondri?

- 1) Chi li ha persi di recente (carattere "derivato"): ciliati di ambiente anaerobi (e.g. in rumine di erbivori).
- 2) Chi non li ha mai posseduti: Archeozoa, simile a protoeucariote.

# PLASTIDI





Schema di una cellula vegetale con i suoi componenti principali. Non sono indicati gli organuli citoplasmatici identici a quelli della cellula animale: mitocondri, ribasomi, ecc.

# P L A S T I D I

# PARETI

(di diversa natura)

**FOTOSINTESI**

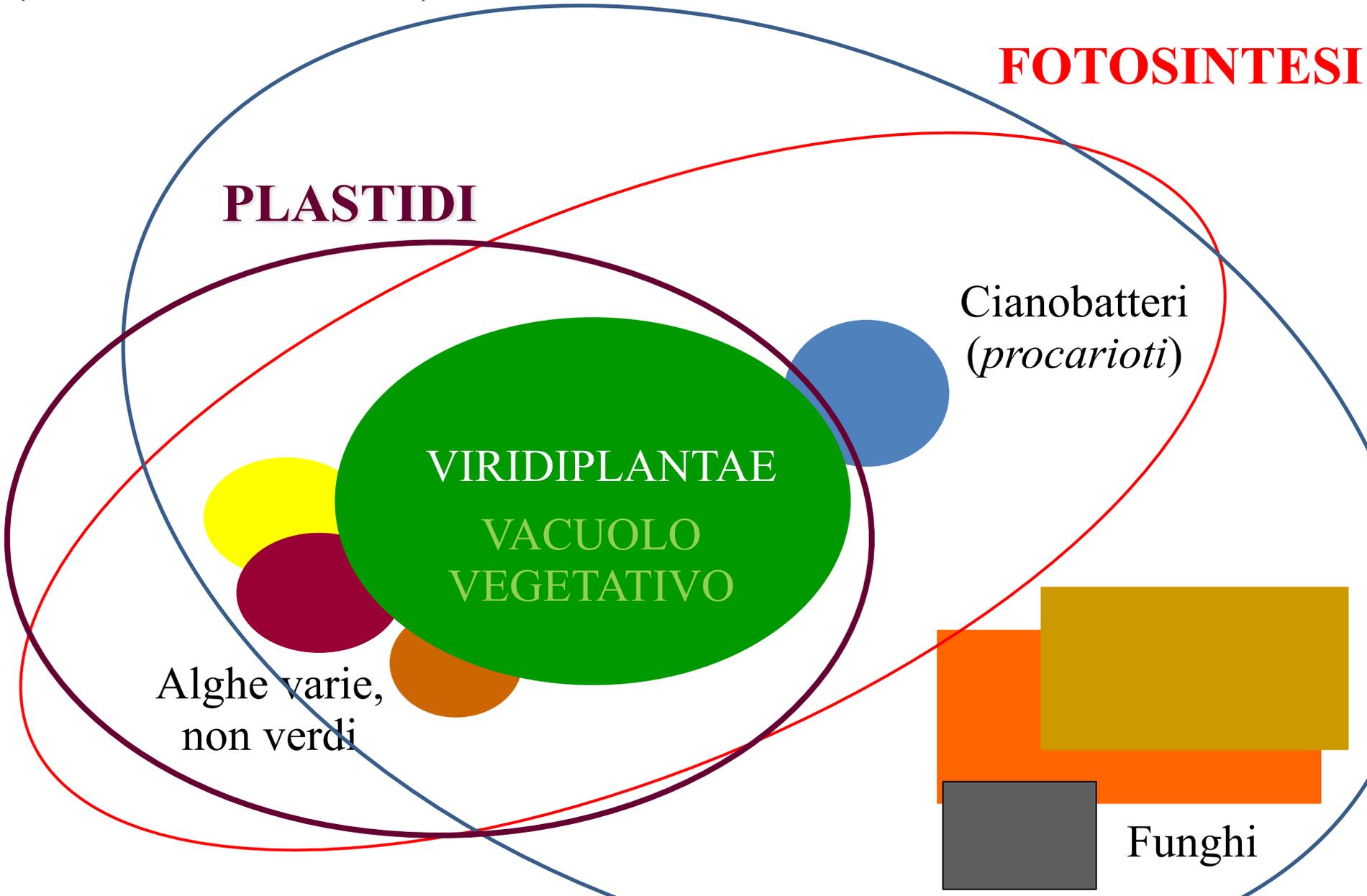
**PLASTIDI**

Cianobatteri  
(*procarioti*)

**VIRIDIPLANTAE**  
VACUOLO  
VEGETATIVO

Alghie varie,  
non verdi

Funghi



## CARATTERISTICHE DEI PLASTIDI:

**1)DNA EXTRANUCLEARE** circolare (detto “**PLASTOMA**”, cioè il genoma dei plastidi), responsabile di parte dell’ereditarietà extranucleare della cellula;

**2)ribosomi 70S** tipo procariotico (nel citoplasma ribosomi 80S tipo eucariotico) e della macchina di trascrizione e traduzione proteica;

**3)due membrane** (come nei mitocondri!): membrana esterna e membrana interna;

4)sviluppo di ulteriori membrane chiuse, **tilacoidi**, delimitanti spazi interni che originano dalla membrana interna per un processo di evaginazione.

# PLASTOMA

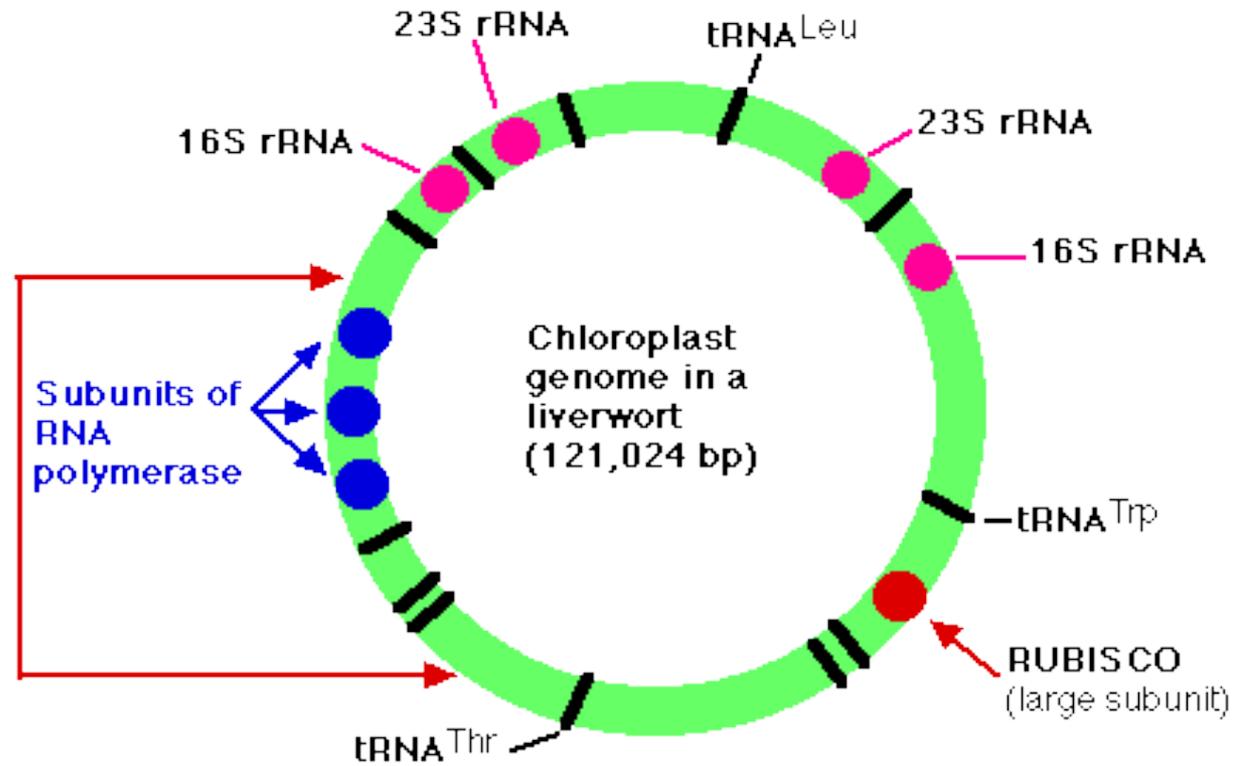
In mais (*Zea mais*, i plastidi più intensamente indagati) il plastoma codifica per circa 100 proteine (= 1/3-1/2 pool totale di proteine presenti nel plastidio). Sono presenti diverse copie per cloroplasto (che può essere considerato "poliploide", con 40-100 copie di ptDNA).

Affinità "**procariotica**":

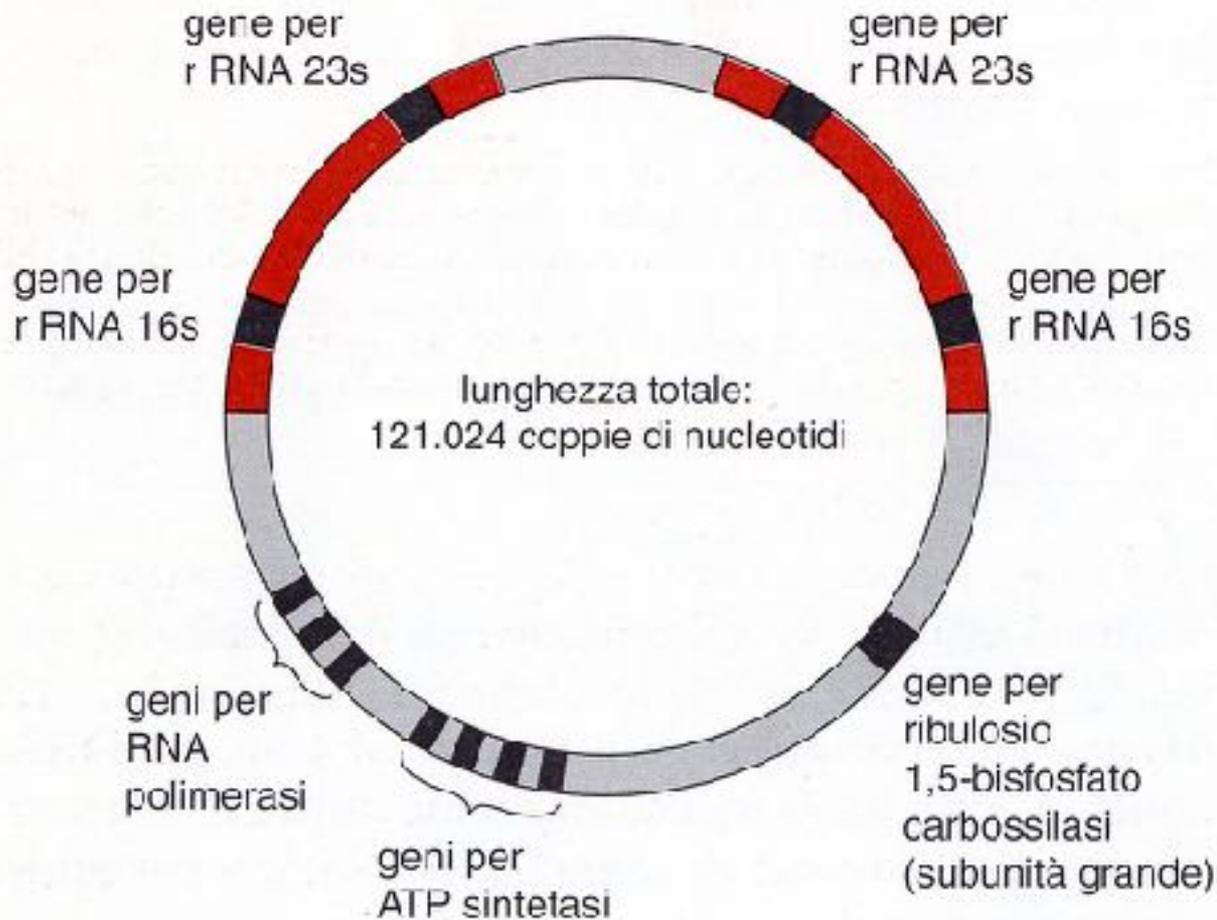
- struttura circolare
- mancano sequenze ripetitive

Affinità "**eucariotica**":

- esistono introni
- complessi multienzimatici codificati almeno in parte dal genoma nucleare



# PLASTOMA



Rappresentazione schematica del DNA dei cloroplasti di un'epatica (una briofita). Il DNA dei cloroplasti delle angiosperme è organizzato nello stesso modo.

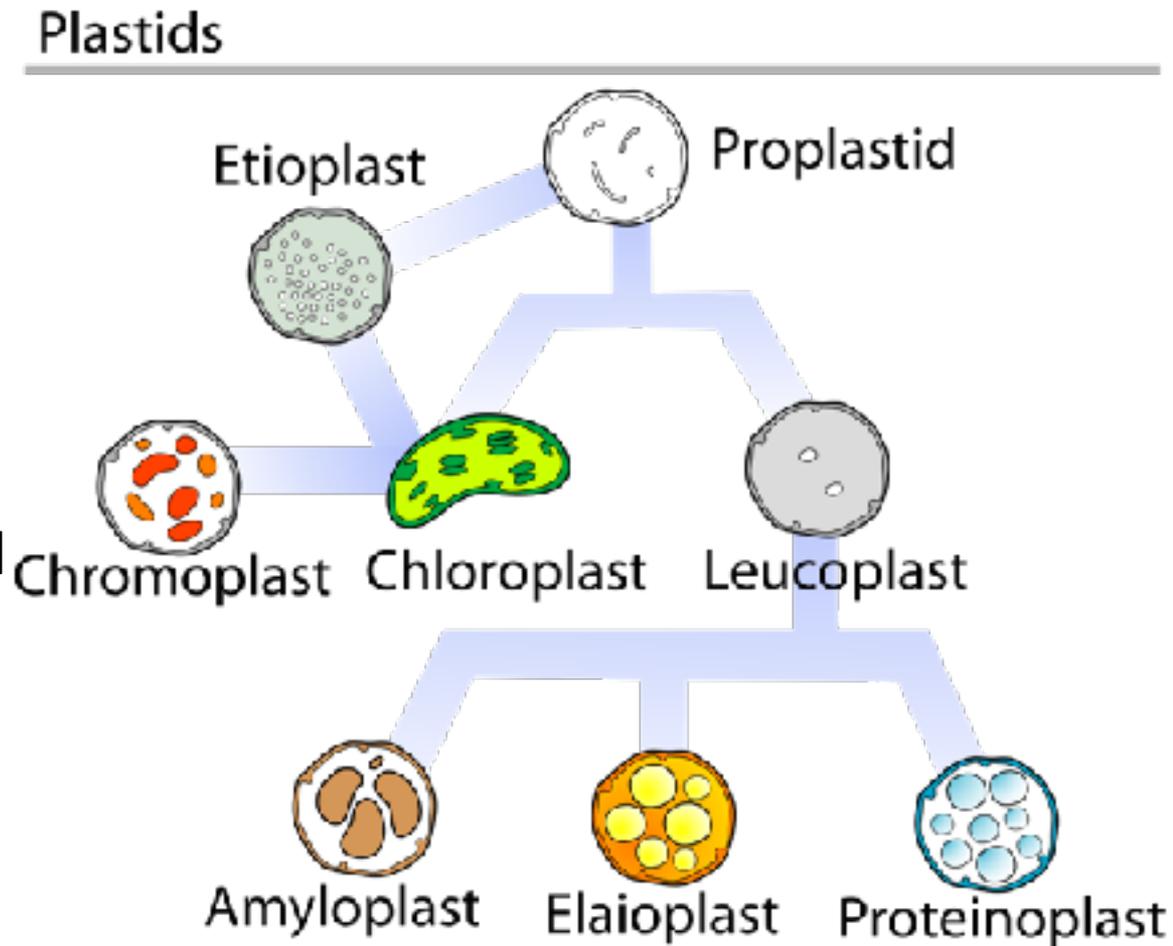
Nello schema sono messi in evidenza alcuni geni. Altri geni (per esempio quelli per i vari t-RNA) sono sparsi in molte zone della molecola di DNA. Caratteristica per il DNA dei cloroplasti è una zona contenente i geni per l'RNA ribosomiale (16s e 23s) che è presente in doppia copia. Questa zona è indicata in rosso. Nelle due copie i geni si susseguono in ordine inverso.

# PROPLASTIDI → → → plastidi

**PROPLASTIDI:** dimensioni molto ridotte, presenti in citoplasma delle cellule dei tessuti meristematici (= in attiva divisione).

Nello zigote i proplastidi sono in genere di **derivazione materna** (portati dal citoplasma della cellula uovo).

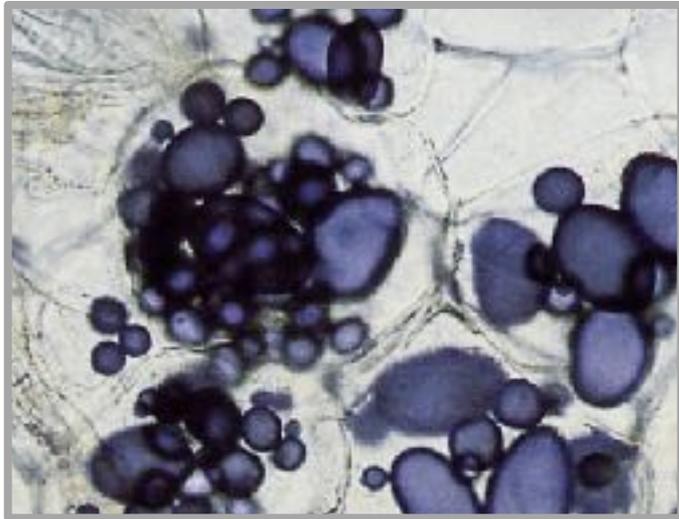
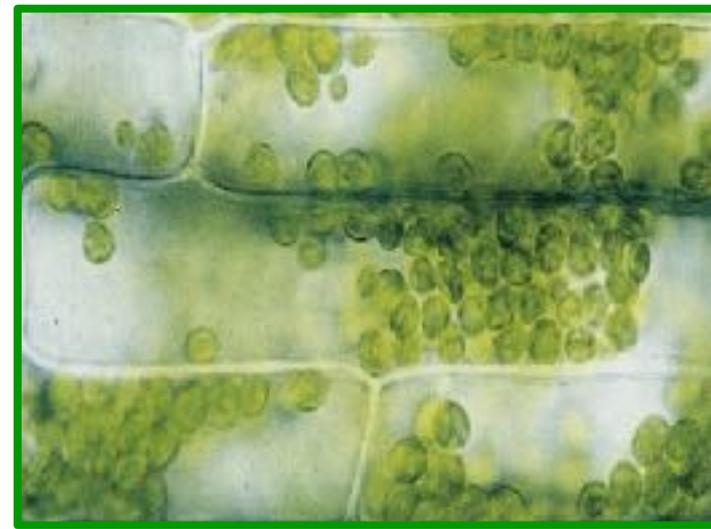
Differenziazione cellulare → sviluppo/"destino" del proplastide in organulo di riserva o di assimilazione (→ ulteriore differenziamento in organuli di riserva)



Famiglia di organuli propri degli organismi fotoautotrofi ossigenici eucariotici.

Multiple f(x).

**Cloroplasti**: assimilazione della  $\text{CO}_2$  (fotosintesi) e molto altro...



**Leucoplasti**: accumulo di sostanze di riserva

**Cromoplasti**: accumulo di pigmenti lipofili (per colorare i tessuti, ma talvolta anche come sostanze di riserva)



# EZIOPLASTI

Pianta tenuta al buio  
→ **Eziolamento**

**Corpo prolamellare:**  
tubuli disposti  
regolarmente

Luce → disgregazione  
del corpo prolamellare

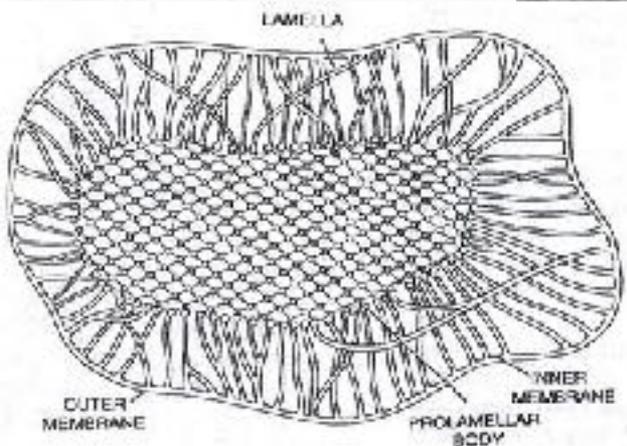
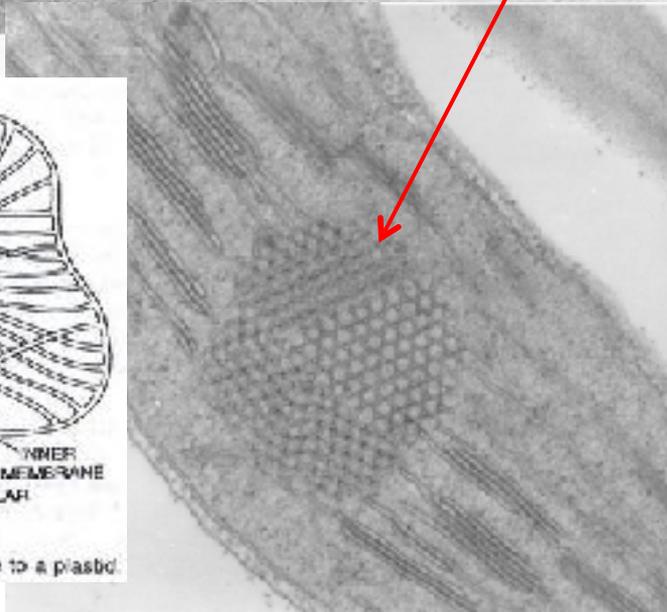
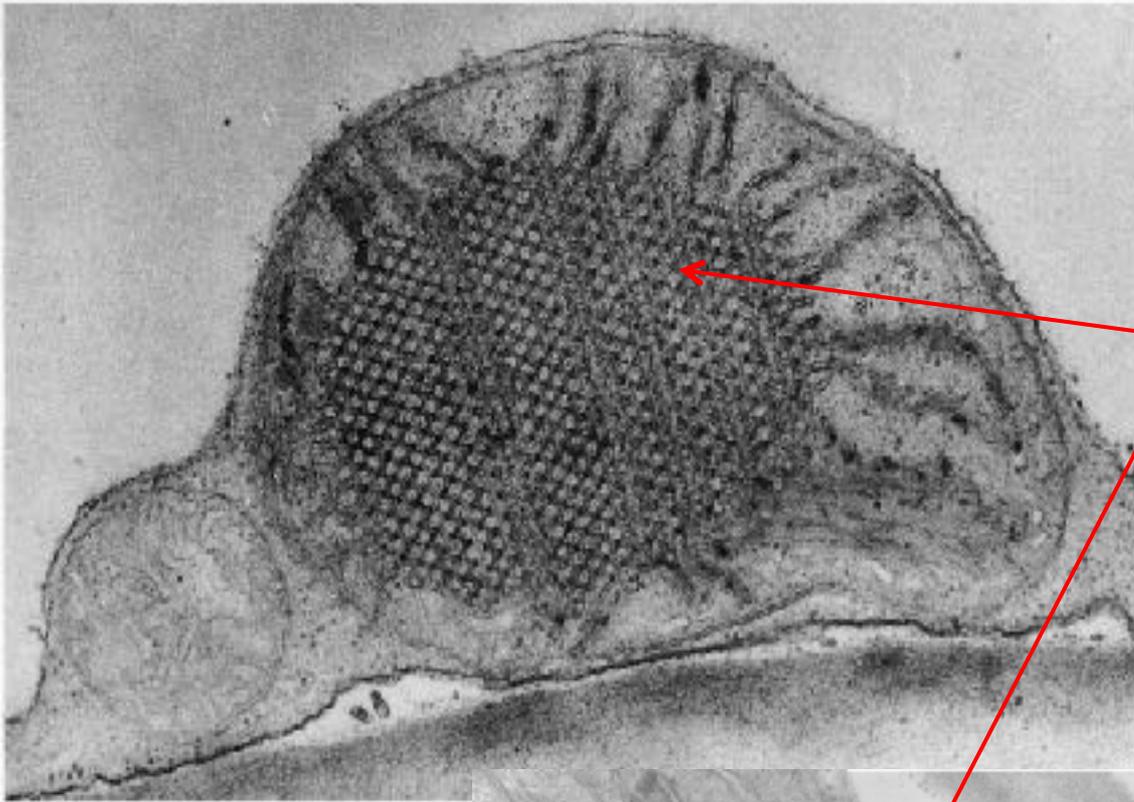
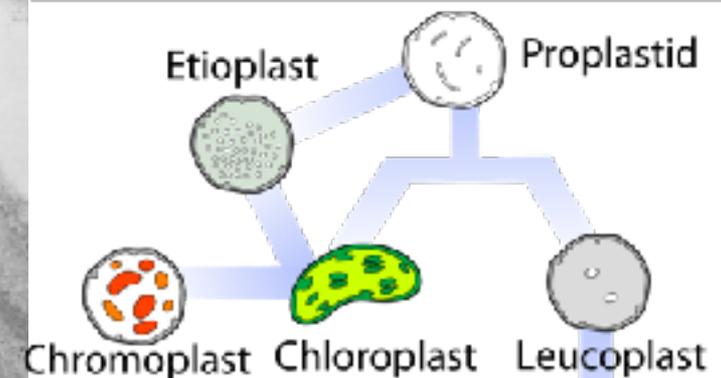


Fig. 33.33. Plastids. A. proplastid which gives rise to a plastid.

## Plastids



# PLASTIDI DI RISERVA

i) in tessuti di riserva degli organi di riserva (tuberi, bulbi, bulbotuberi, radici tuberizzate),

ii) nella parte corticale di alcuni cauli (subito sotto lo strato verde più esterno),

iii) nelle radici.

• granuli di amido →

**AMILOPLASTI**

• cristalli di proteine

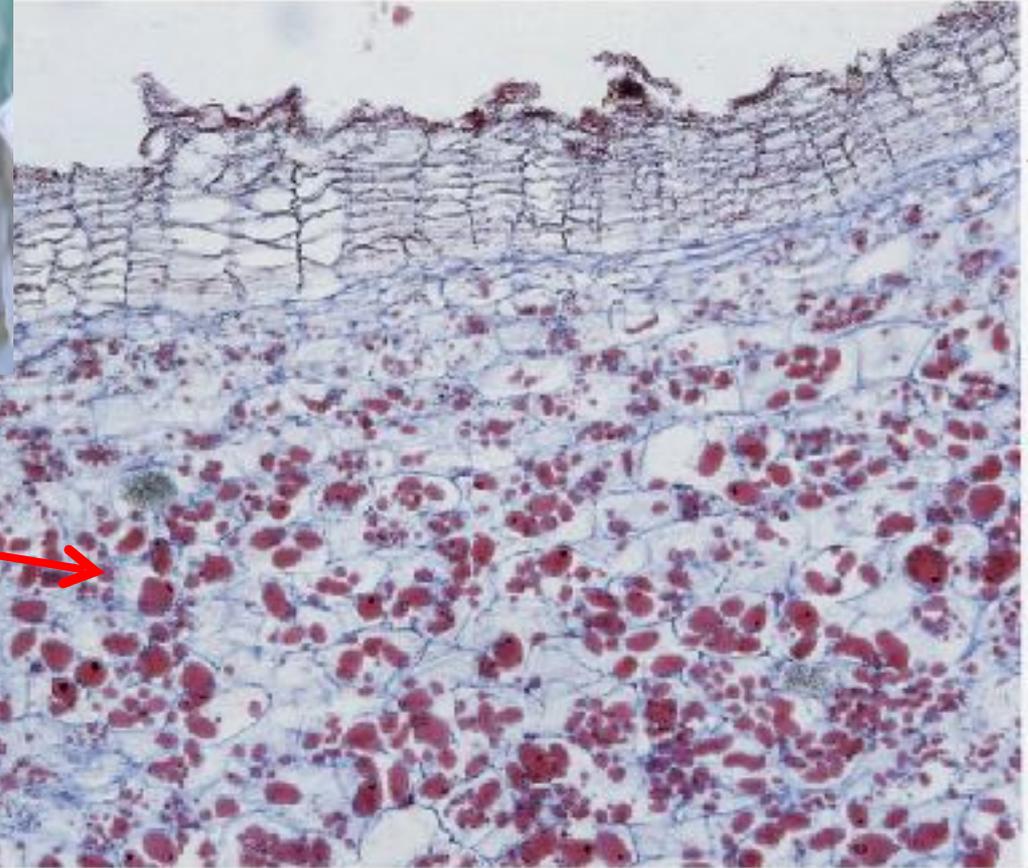
→ **PROTEOPLASTI**

• olii o grassi →

**ELAIOPLASTI**



# TUBERO DI PATATA

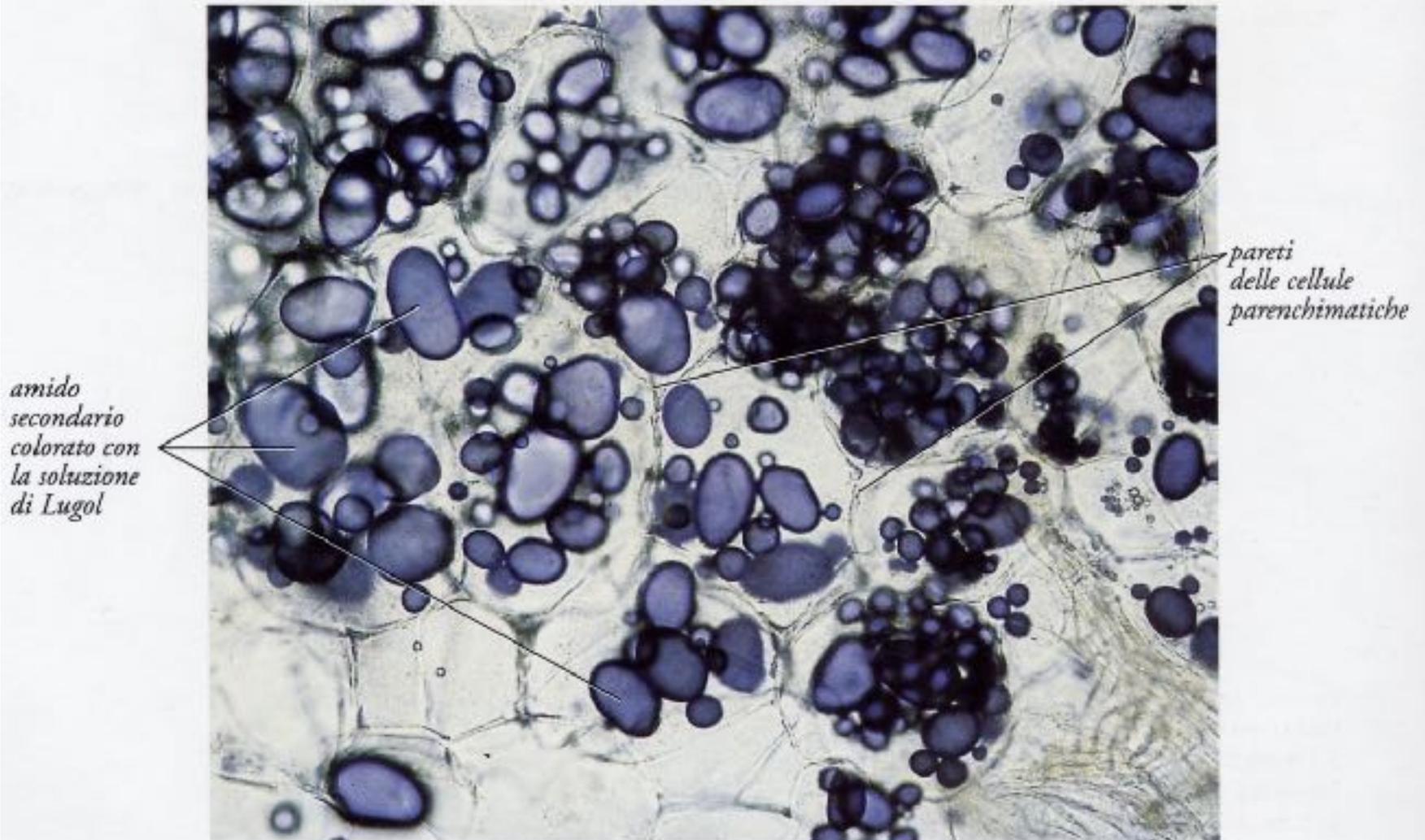


**Parenchima amilifero  
con amido secondario**



**Parenchima di riserva amilifero nel tubero di patata** (*Solanum tuberosum* L., fam. Solanaceae).  
Sezione trasversale. x 100 (100)  
Il caso più comune è quello del parenchima cosiddetto amilifero, in cui la sostanza immagazzinata è amido (secondario), contenuto nei leucoplasti.

# AMILOPLASTI

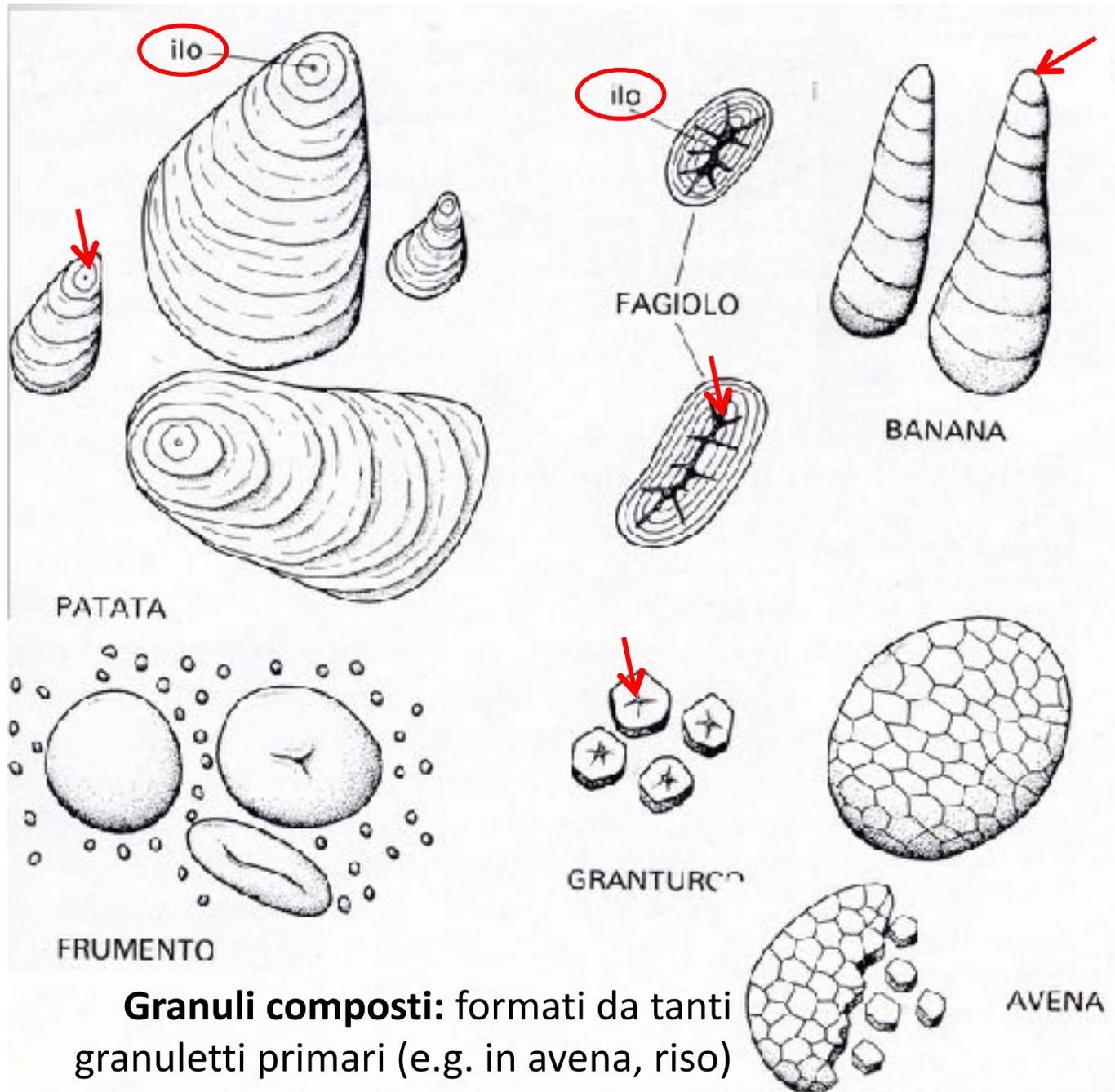


**Parenchima di riserva amilifero nel tubero di patata (*Solanum tuberosum* L., fam. Solanaceae).**  
Sezione trasversale. x 200 (200)

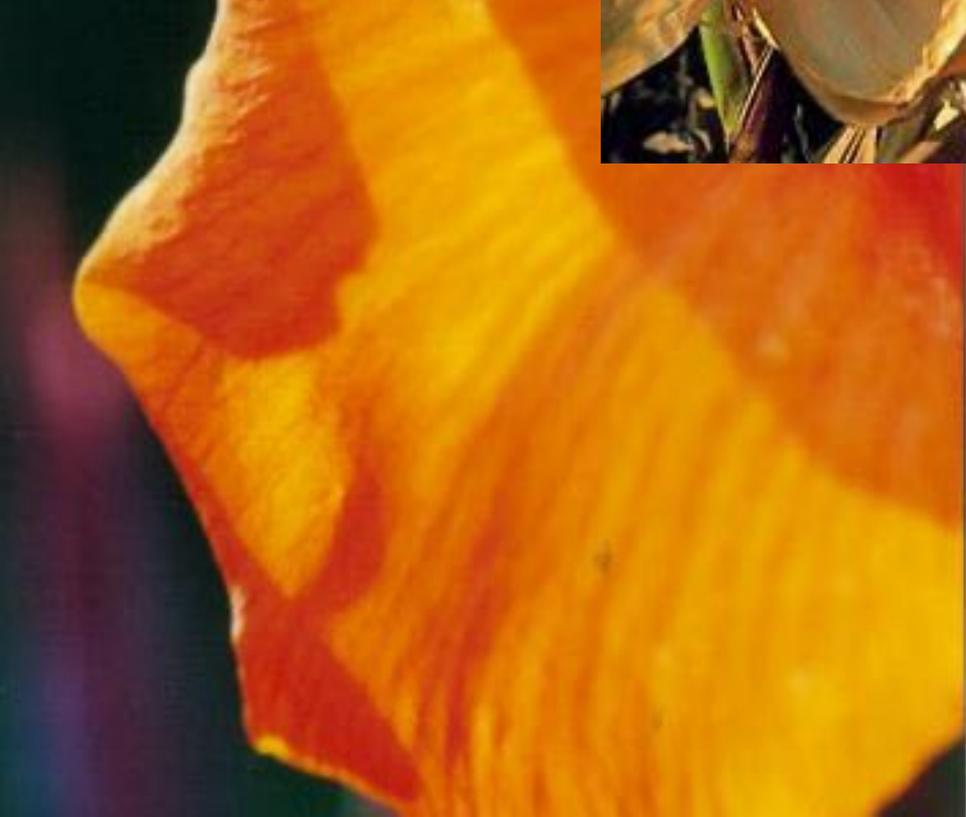


# AMILOPLASTI

**ilo:** centro di  
aggregazione dell'  
amido; deposizione  
dell' amido  
concentricamente  
attorno



# CROMOPLASTI

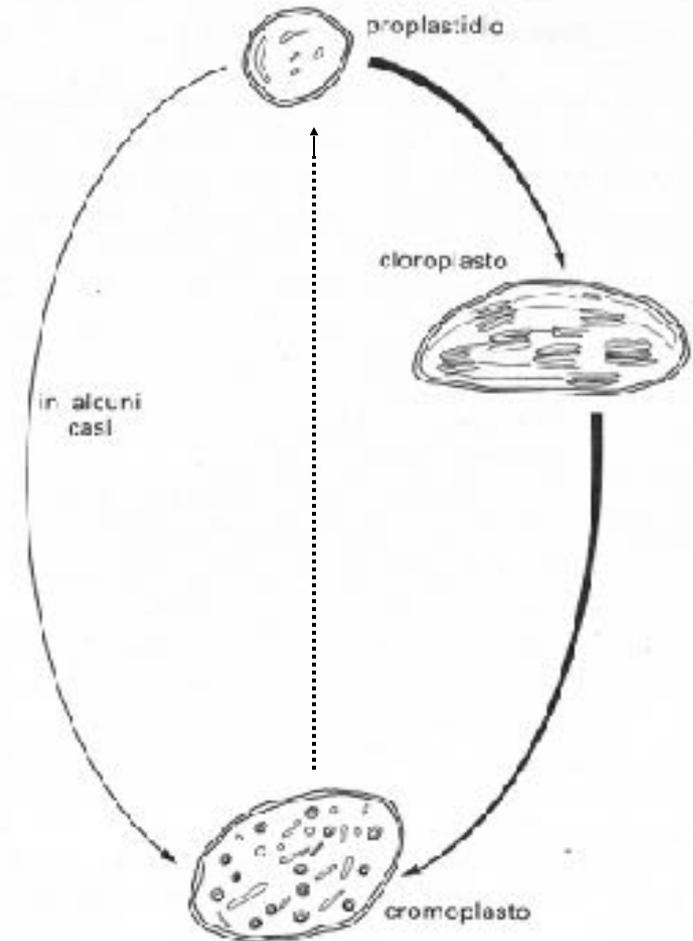


- La differenziazione in cromoplasti segue un preciso piano di sviluppo, può anche essere reversibile (trasformazione inversa).

- Geni nucleari regolatori della cromoplastogenesi correlati con la biosintesi dei carotenoidi.

- Fattori eso- ed endogeni agiscono su differenziamento (fitormoni con  $f(x)$  antagonista).

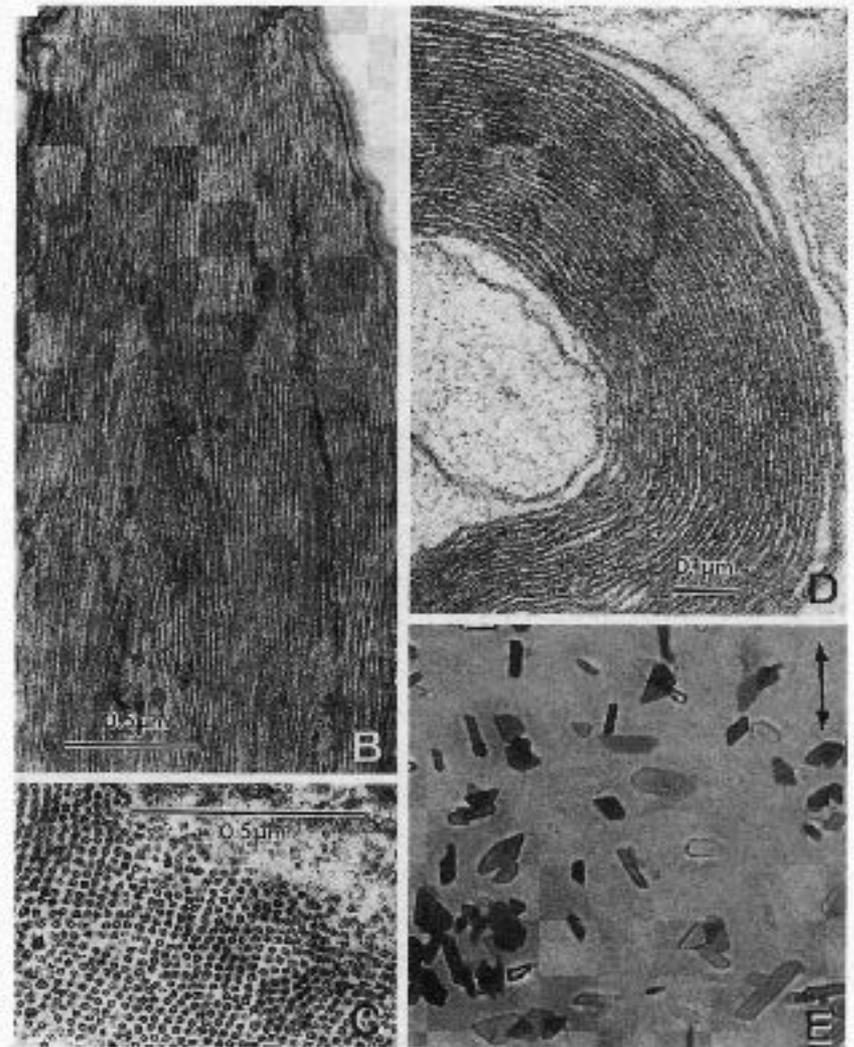
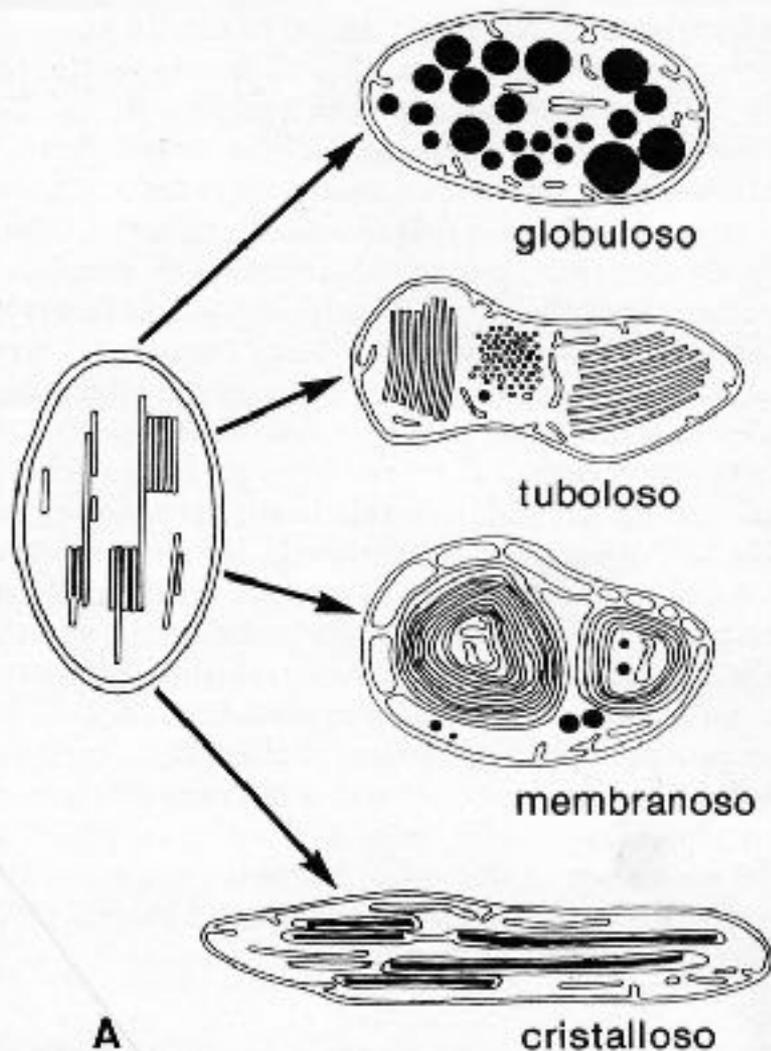
# CROMOPLASTI



Questo schema illustra in quali modi i diversi tipi di plastidi possono trasformarsi l'uno nell'altro. È evidente che tutti i plastidi derivano direttamente o indirettamente dai proplastidi.



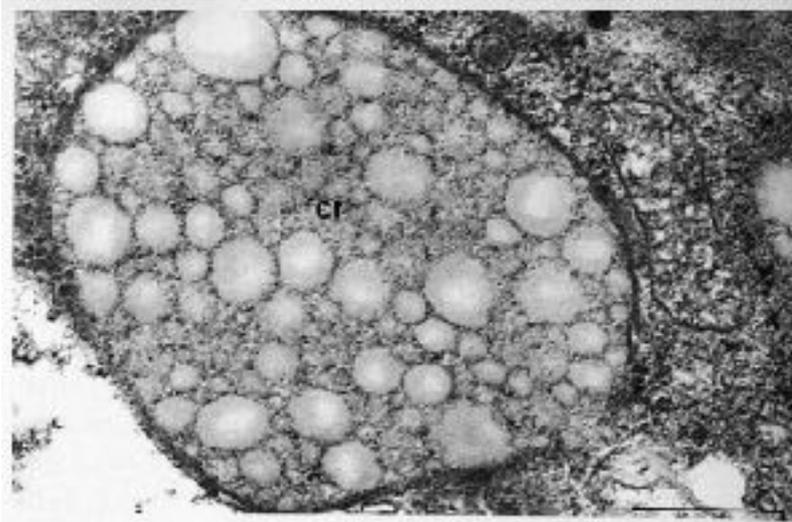
# CROMOPLASTI



Cromoplasti. **A**, diversi modelli strutturali; lo sviluppo inizia spesso da cloroplasti (giovani). **B**, **C**, cromoplasti tubolari sezionati longitudinalmente e trasversalmente (frutto di rosa e petalo di *Impatiens noli-tangere*). **D**, cromoplasti membranosi di *Narcissus pseudonarcissus*, in sezione. **E**, cromoplasti cristallini dalla

radice di carota in luce polarizzata; i cristalli di  $\beta$ -carotene sono dicroici, l'assorbimento della luce dipende dalla direzione di oscillazione della radiazione luminosa (freccia) (A da H. Mohr e P. Schopfer, *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer-Verlag, Berlin, 4a edizione 1991. B-D originali. E 750:1, preparato di D. Kuhnen).

# CROMOPLASTI



Cromoplasto (cr) globulare in petalo di crisantemo. Le masse globulari in questo caso sono poco elettrone-dense e occupano l'intero volume dell'organello. (TEM, barra = 0,5  $\mu\text{m}$ )

Cromoplasti **globulari**: i più primitivi, in frutti (es. arancia, pesca) e in alcuni fiori (es. *Ranunculus*). Le vescicolette interne sono delimitate da un monostrato di lipidi e proteine.

Cromoplasti **membranosi**: i più poveri di pigmenti (3% di carotenoidi), fortemente apolari; nei petali del narciso e nel frutto del peperone.

Cromoplasti **cristallini**: accumulano cristalli di beta carotene (radice di carota) o di licopene (frutto del pomodoro).



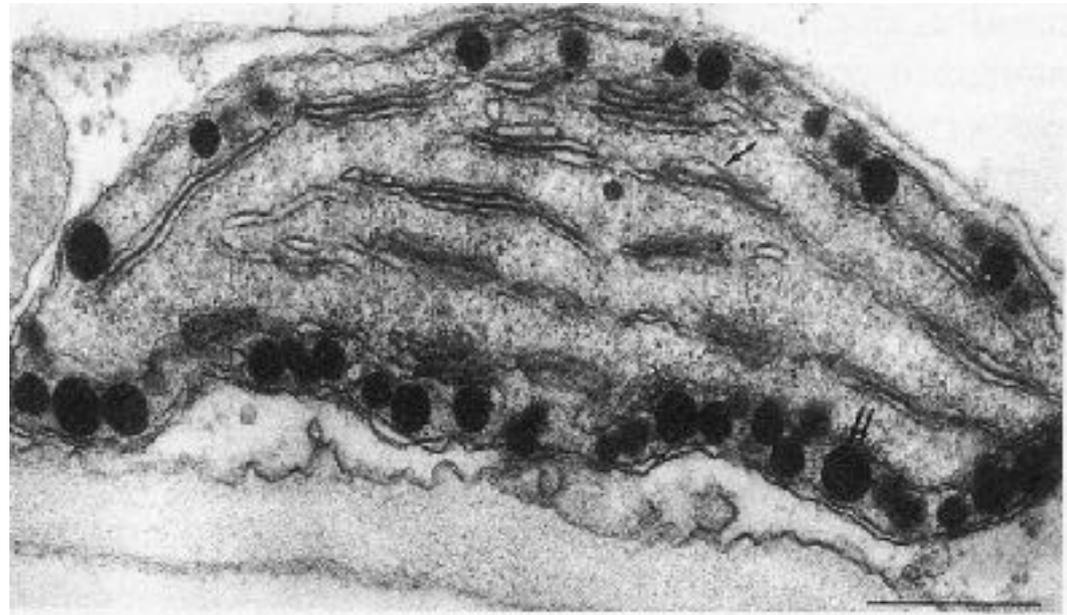


## GERONTOPLASTI

## (i falsi) CROMOPLASTI

La sintesi ex novo di elevate quantità di carotenoidi è l'evento che definisce i veri cromoplasti.

In foglie senescenti o in tessuti verdi attaccati da patogeni (es. funghi) → degenerazione dei cloroplasti con degradazione delle clorofille e dei tilacoidi → formazione di plastoglobuli, “scoprendo” i carotenoidi già presenti, senza che si verifichi un loro aumento → plastidi senescenti = gerontoplasti



**Tessuti non clorofilliani**

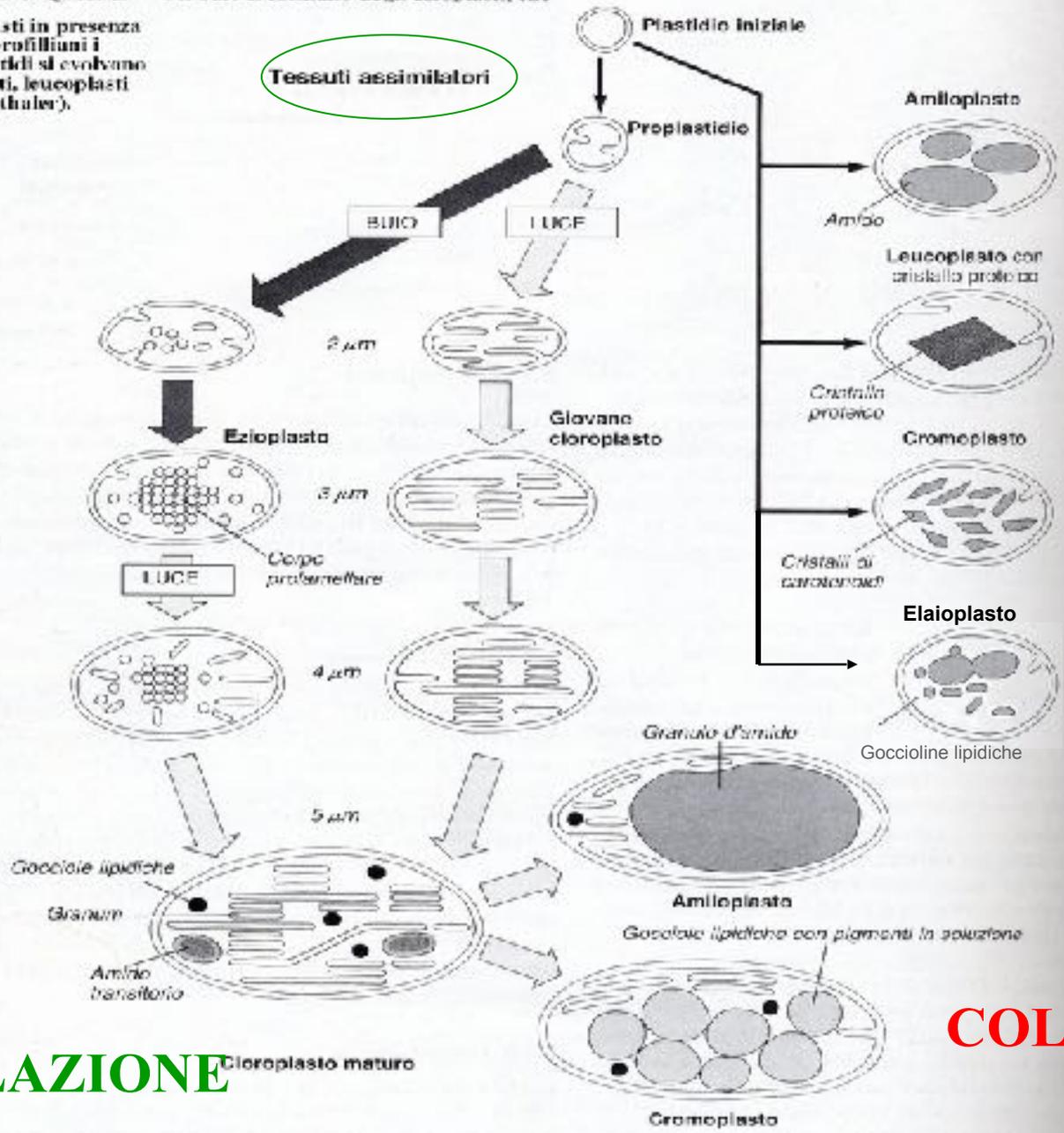
**Tessuti assimilatori**

R  
I  
S  
E  
R  
V  
A

**COLORAZIONE**

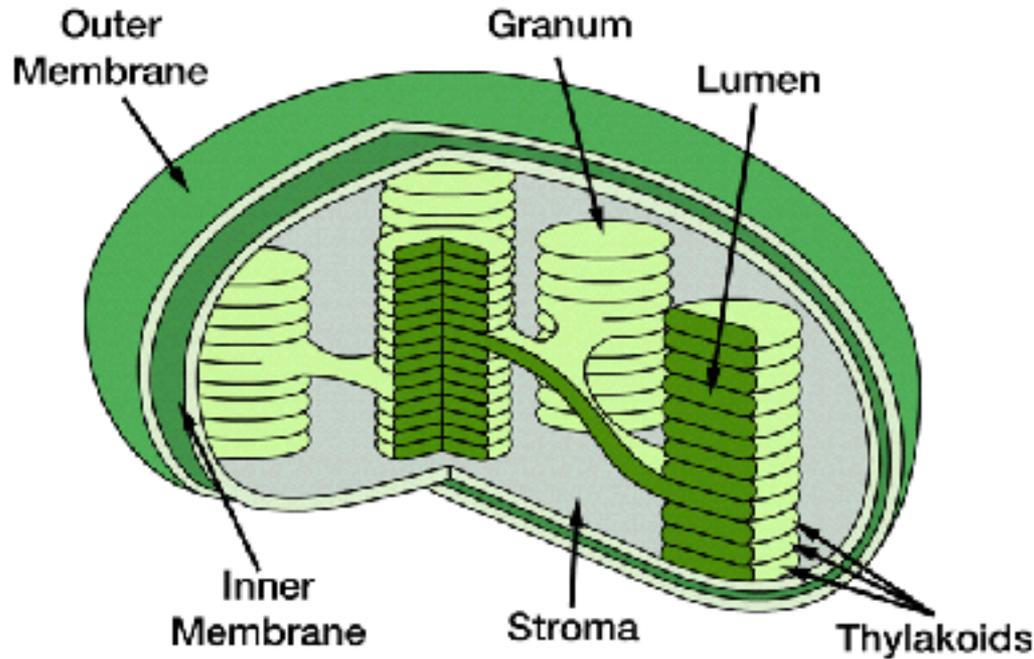
Schema dello sviluppo dei diversi tipi di plastidi. La via principale corrisponde allo sviluppo di un proplastidio e del plastidio iniziale in un plastidio fotosinteticamente attivo. Quest'ultimo si trasformano in cloroplasti in presenza di luce. Nei tessuti non clorofilliani i plastidi iniziali e i proplastidi si evolvono direttamente in amiloplasti, leucoplasti o cromoplasti (da Lichtenthaler).

Il primo si può trasformare in un amiloplasto con funzione di riserva di amido. Può anche degenerare, trasformandosi in cromoplasto (frutti in maturazione). Al buio si formano degli etzioplasti, che



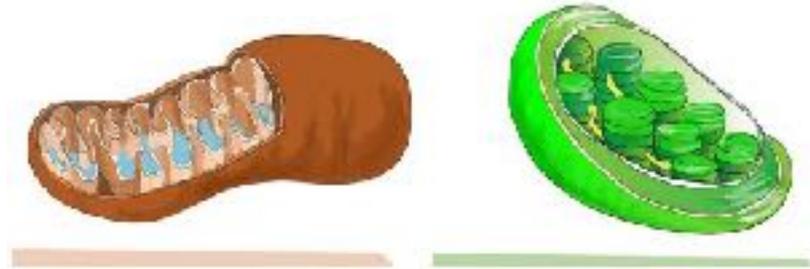
**ASSIMILAZIONE**

# CLOROPLASTO

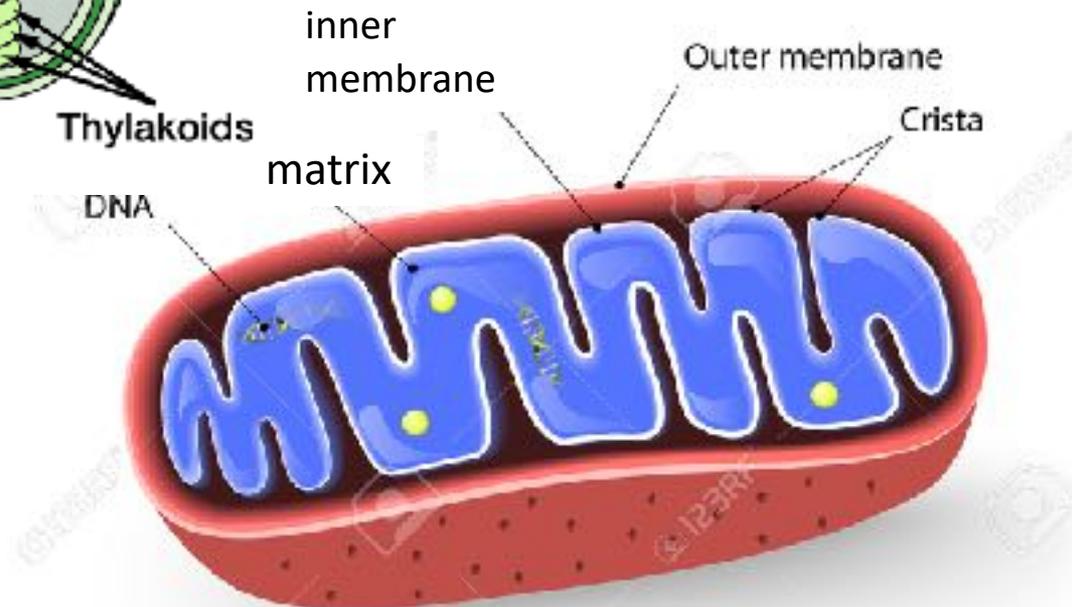


## Mitochondria vs. Chloroplast

Key Differences and Similarities



## MITOCONDRIO



# Differenze di composizione e proprietà delle due membrane plastidiali:

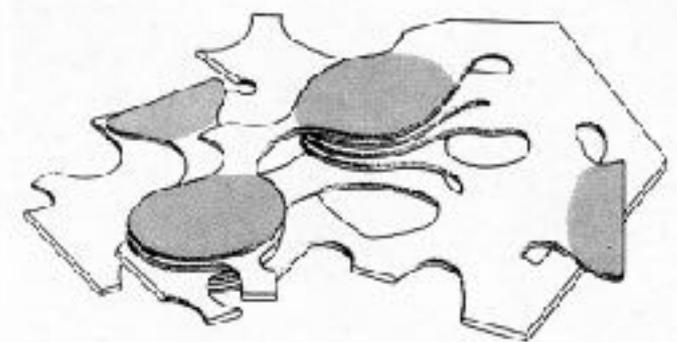
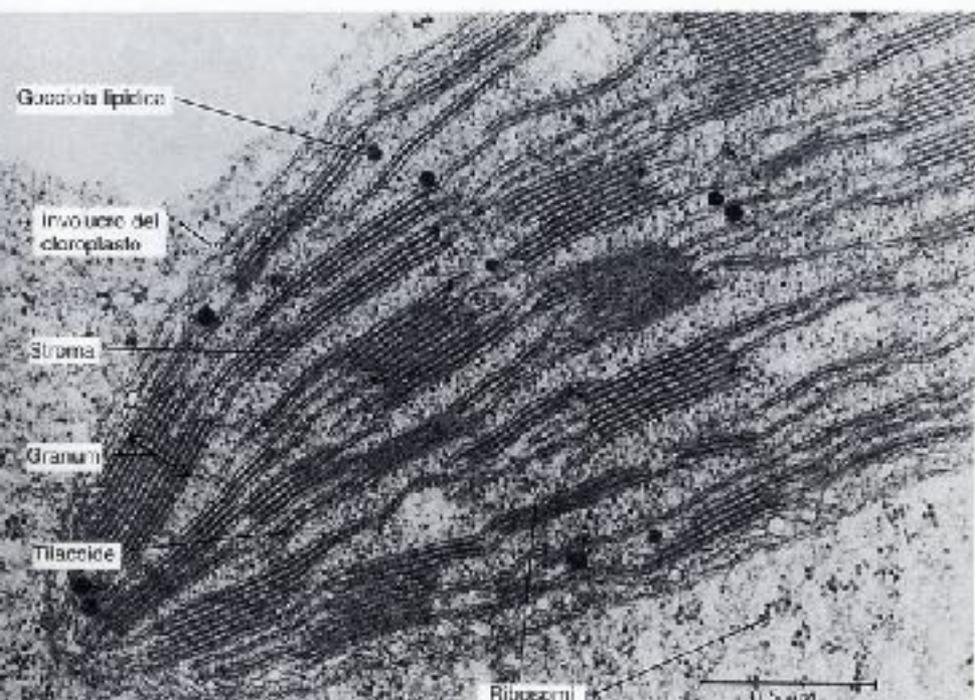
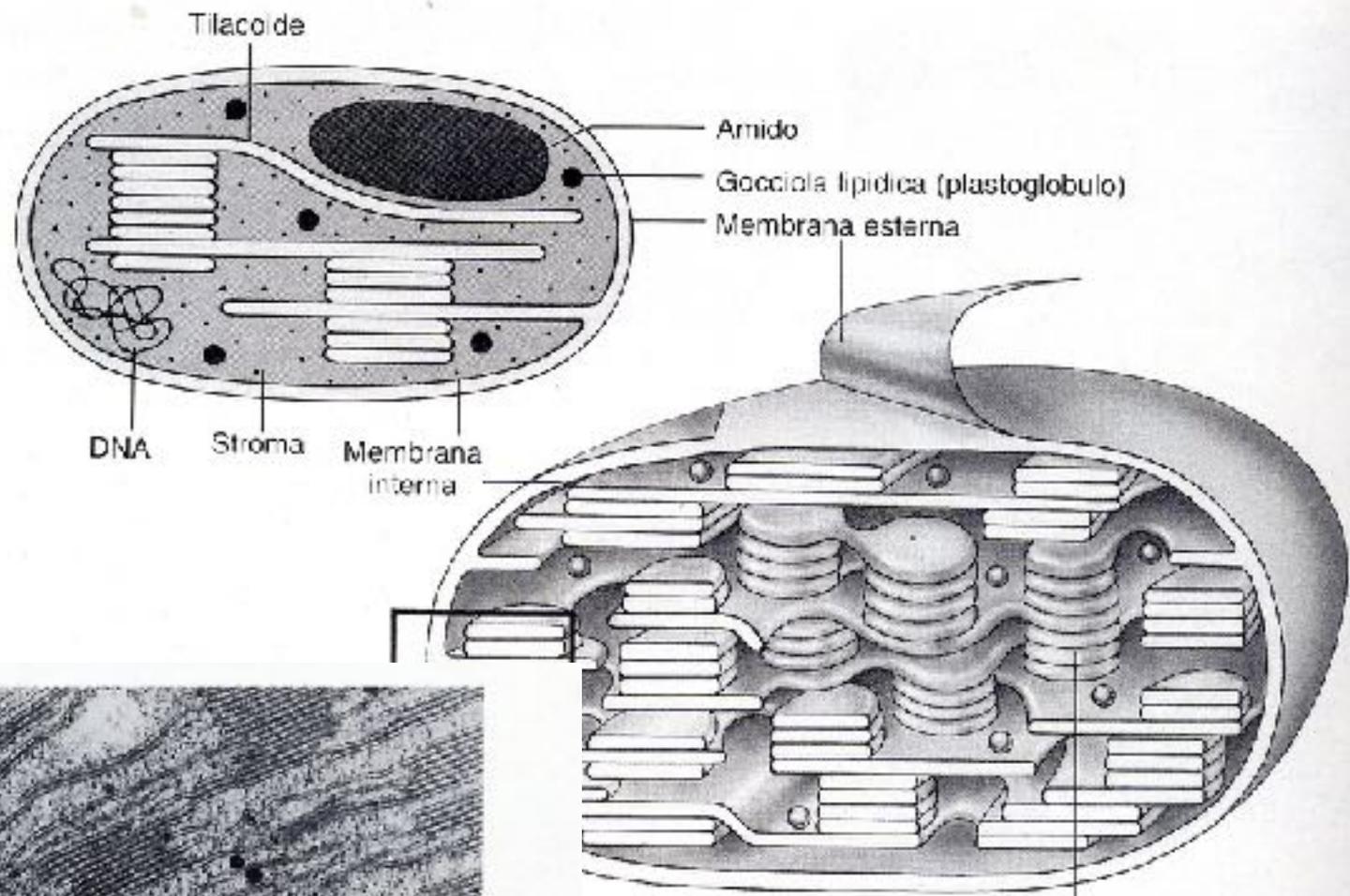
## Membrana esterna:

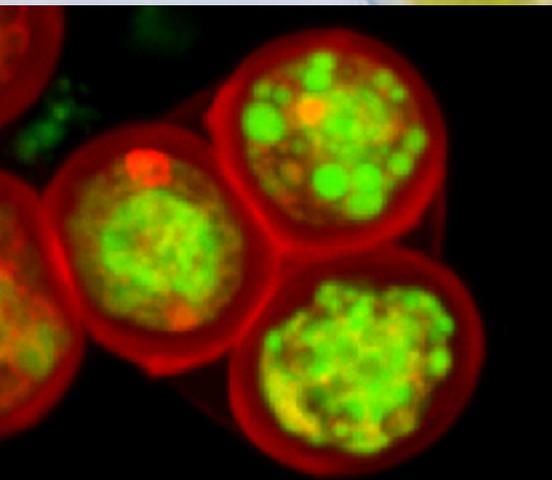
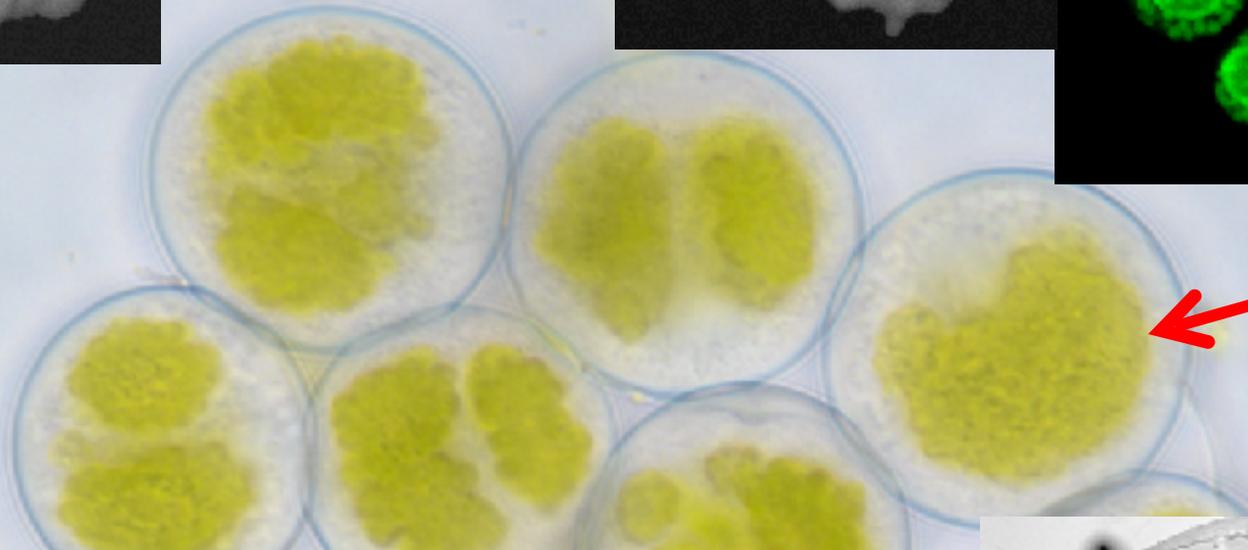
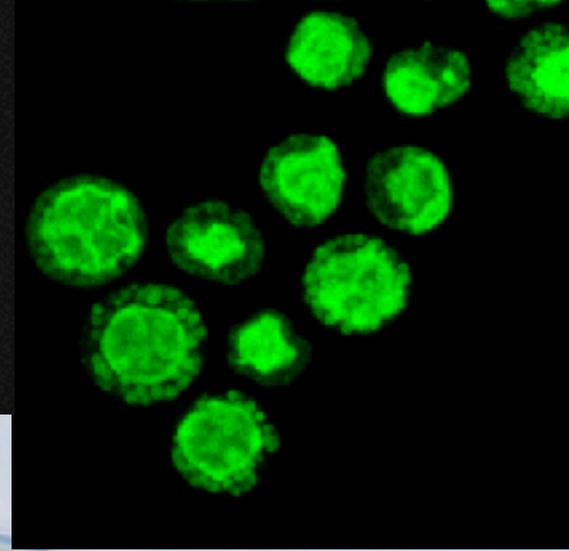
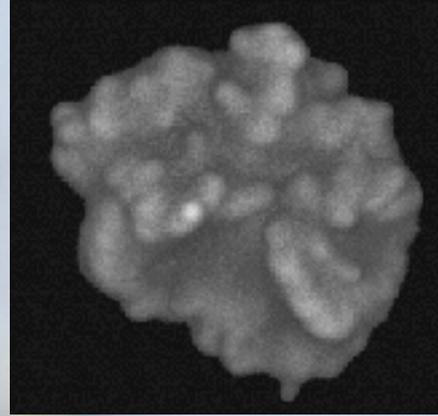
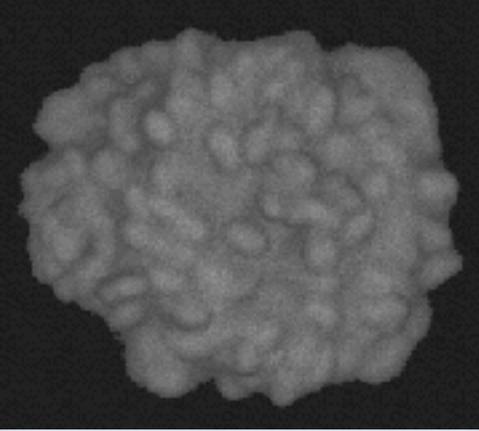
- relativamente permeabile;
- organizzazione relativamente semplice;
- composizione apparentemente simile a quella di altre membrane presenti nella cellula (es. sono presenti gli steroidi), ma in realtà con alcuni markers procariotici.

## Membrana interna:

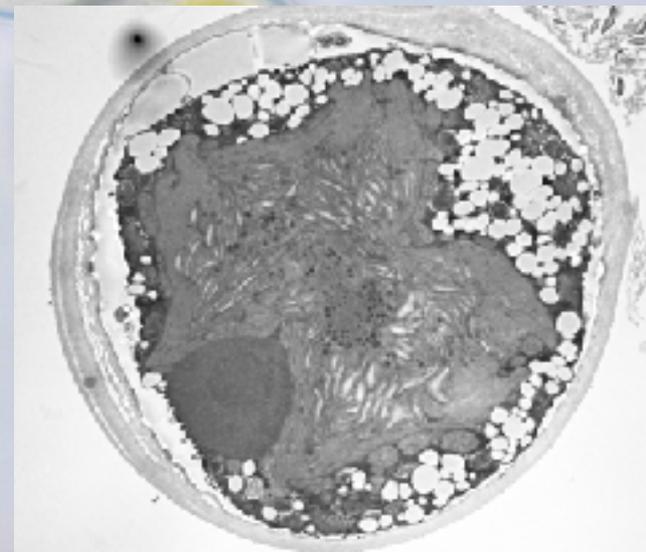
- barriera selettiva (ricco corredo di trasportatori selettivi);
- ricca in proteine (50%), sede di enzimi (es. sintesi fosfolipidica);
- composizione diversa da quella di altre membrane cellulari, simile alla membrana plasmatica degli EUBATTERI (e.g. presenza di cardiolipina diphosphate-glycerol phospholipid).

In alcuni taxa algali il cloroplasto risulta delimitato da membrane soprannumerarie, da 1 a 3 (numero finale di membrane = da 3 a 5!) ← endosimbiosi secondaria.



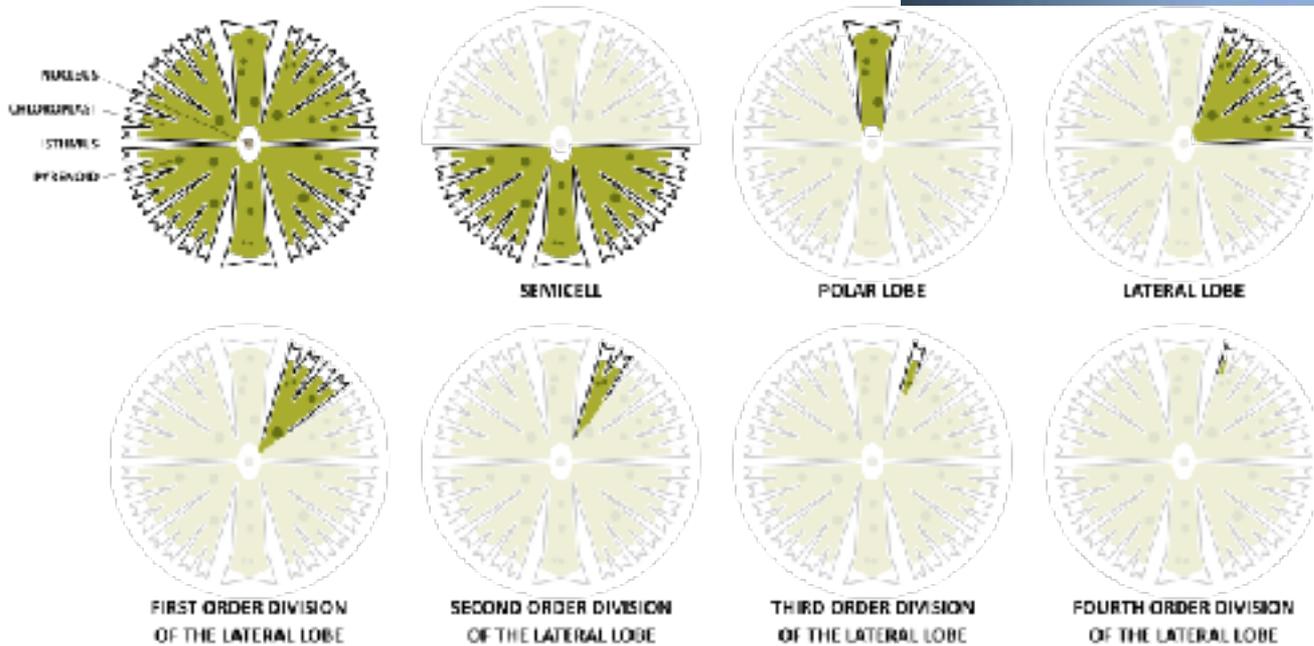


**COLOROPLASTI**



In **alghe** i cloroplasti si differenziano molto per morfologia ed ultrastruttura.

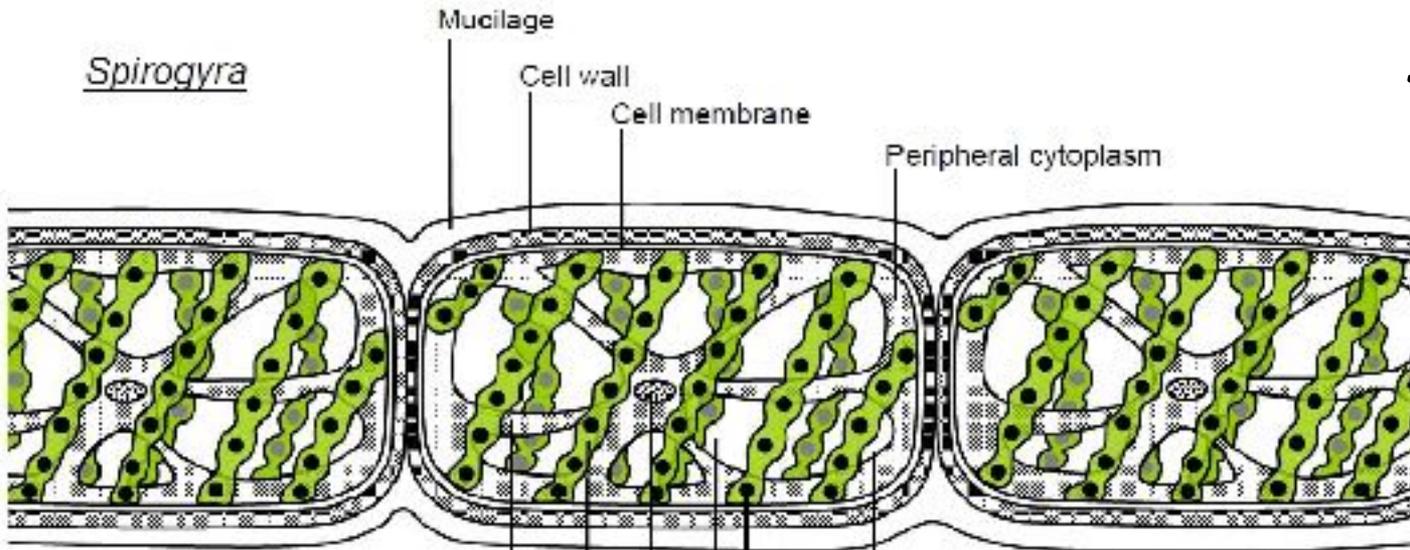
In **alghe unicellulari**:  
frequente un unico cloroplasto di forma molto variabile ....  
spesso spettacolare.



***Micrasteria***: 2  
semi-cellule,  
istmo, 1  
cloroplasto

# *Spirogyra* sp.

*Spirogyra*

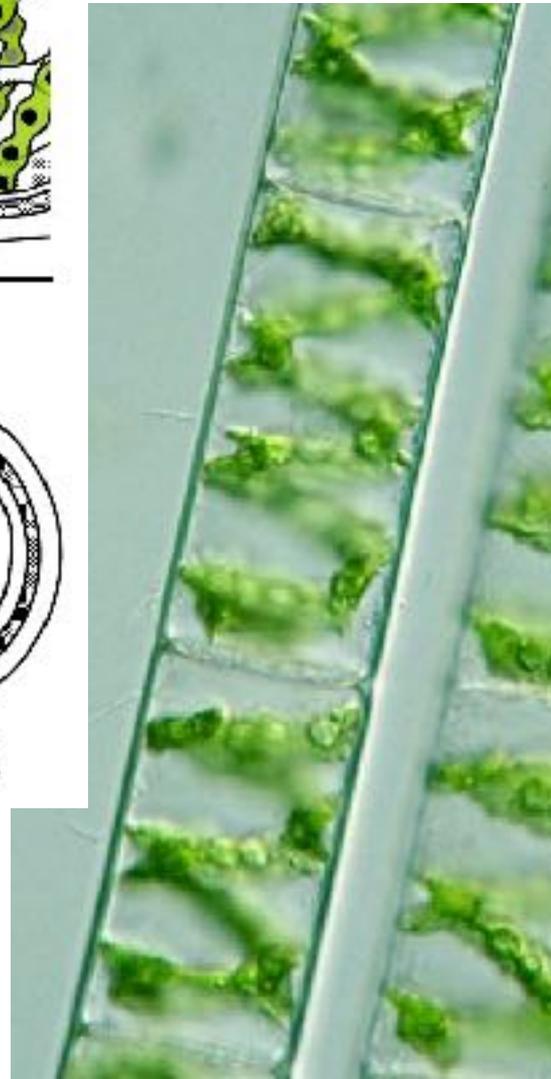
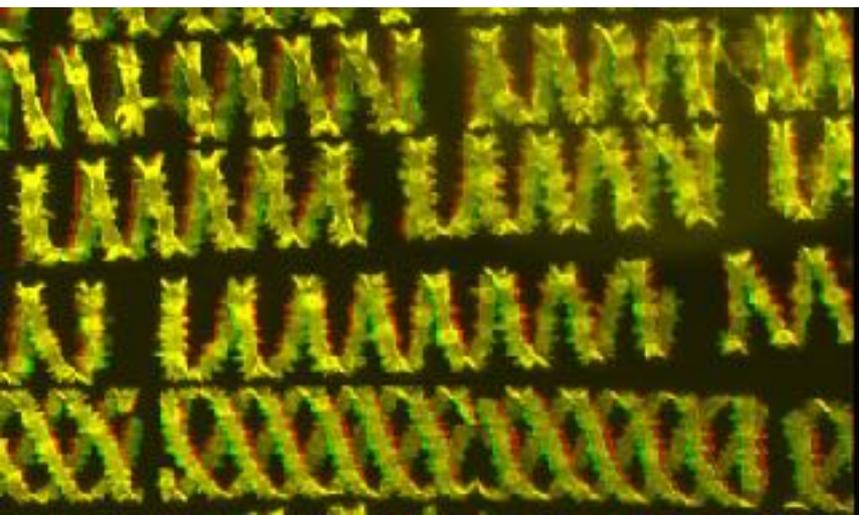


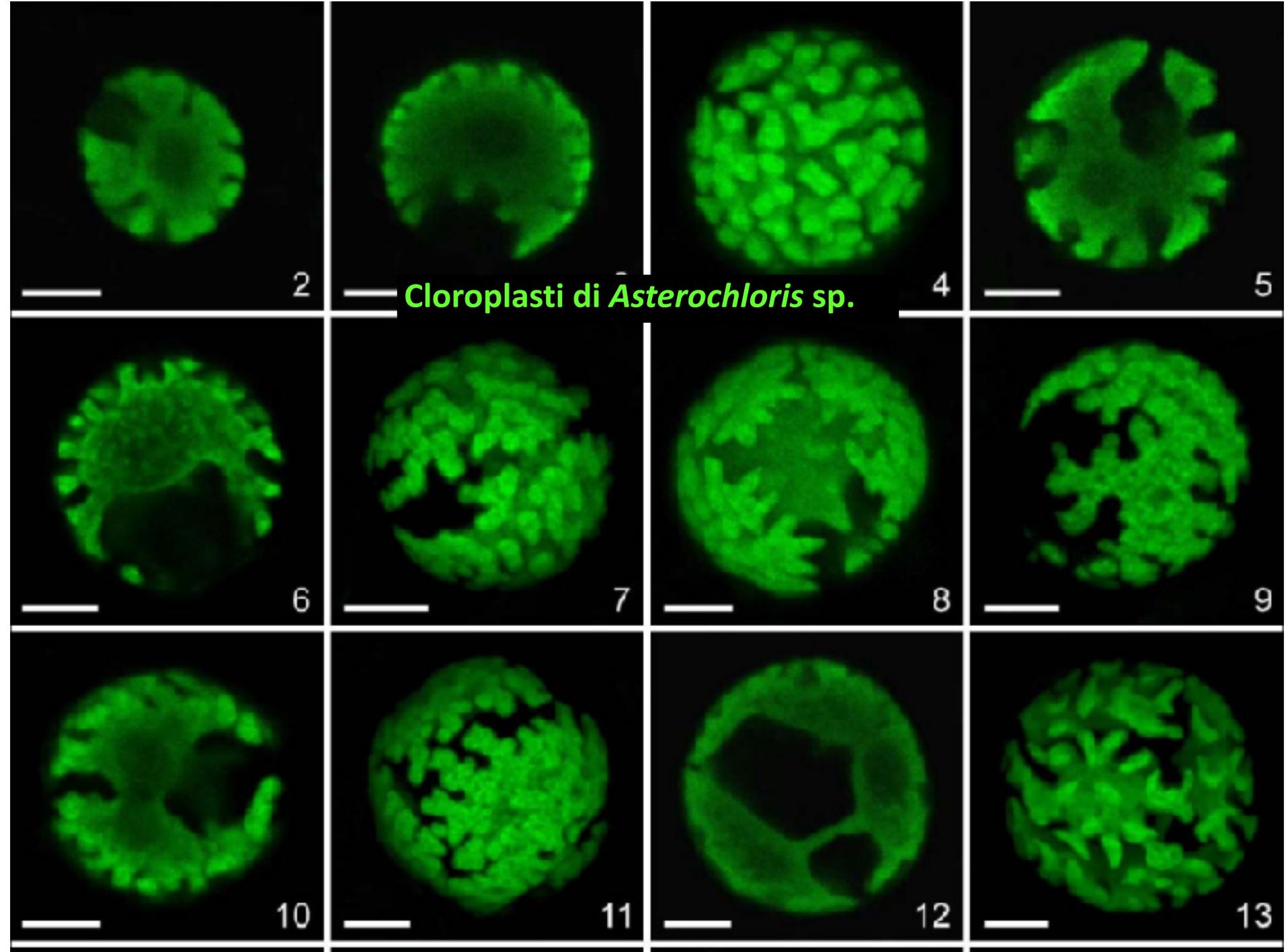
Mucilage  
Cell wall  
Cell membrane  
Peripheral cytoplasm  
Strand of cytoplasm crossing vacuole  
Peripheral chloroplast in peripheral cytoplasm  
Nucleus suspended in centre of cell  
Pyrenoid  
Single large vacuole  
Tonoplast

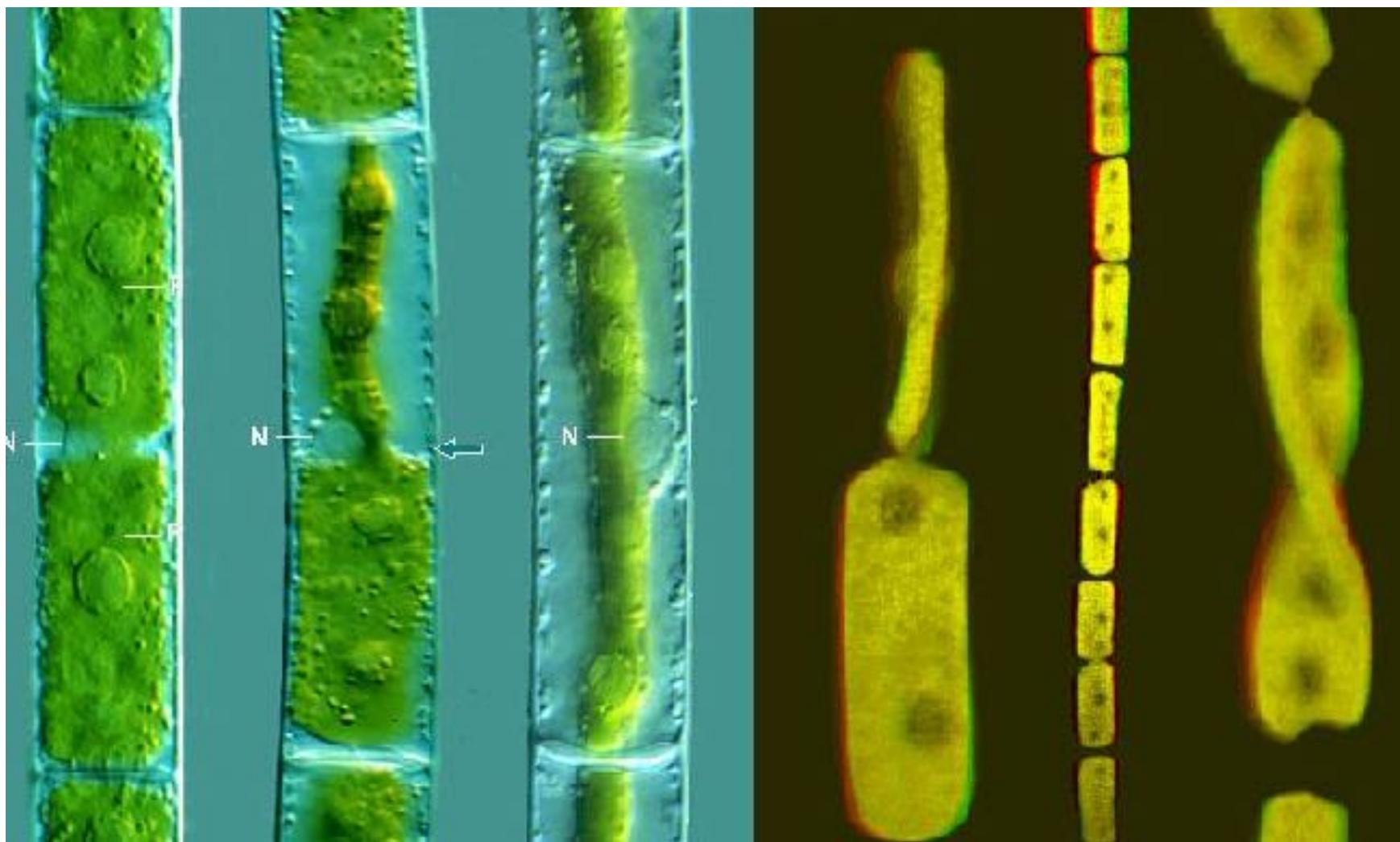
100  $\mu$ m



T.S. Filament







*Mougeotia* sp.

...non sempre verde! altri colori per la prevalenza di altri “pigmenti fotosintetici accessori” coinvolti nel processo fotosintetico e che suddividono le alghe in gruppi tassonomici empirici: alghe rosse, brune, dorate, ecc.

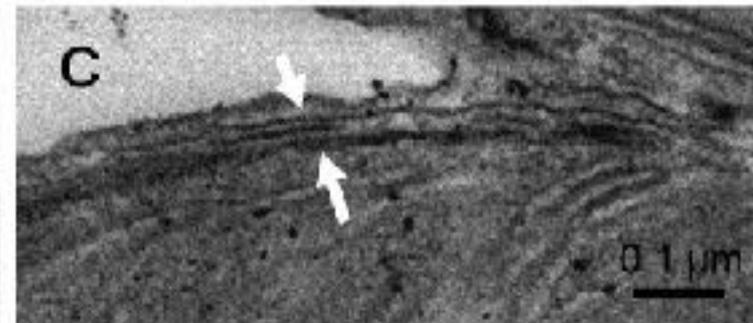
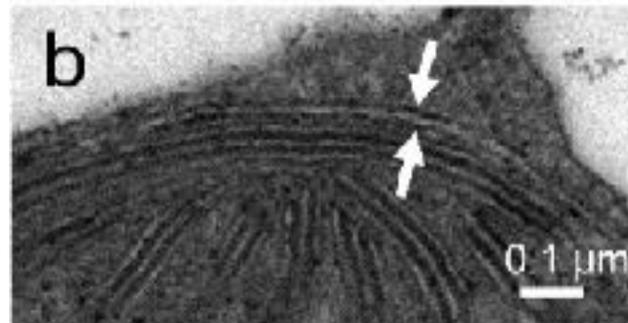
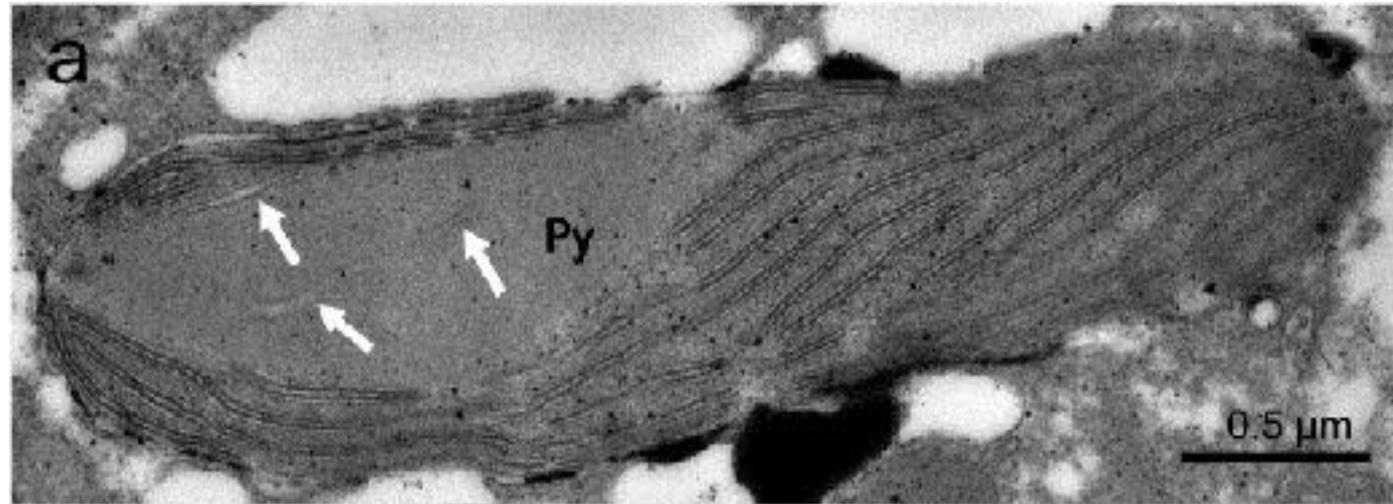
In Characeae (alghe verdi) e nei taxa derivati, comprese tutte le piante superiori, i cloroplasti sono ... una noia!



**Cloroplasti nella foglia di peste d'acqua** (*Elodea canadensis* Michx., fam. Hydrocharitaceae).  
x 1000 (950)

## Nei cloroplasti algali:

- tilacoidi isolati o paralleli (in alghe rosse) a decorrenza in gruppi da 2 a 4,
- tilacoidi granali di solito assenti
- possibile presenza di tilacoide circolare, parallelo alla membrana interna del cloroplasto, che racchiude tutti gli altri.
- **Pirenoide** (pyrenoid): area stromatica densa in cui si accumula l'enzima RUBISCO.



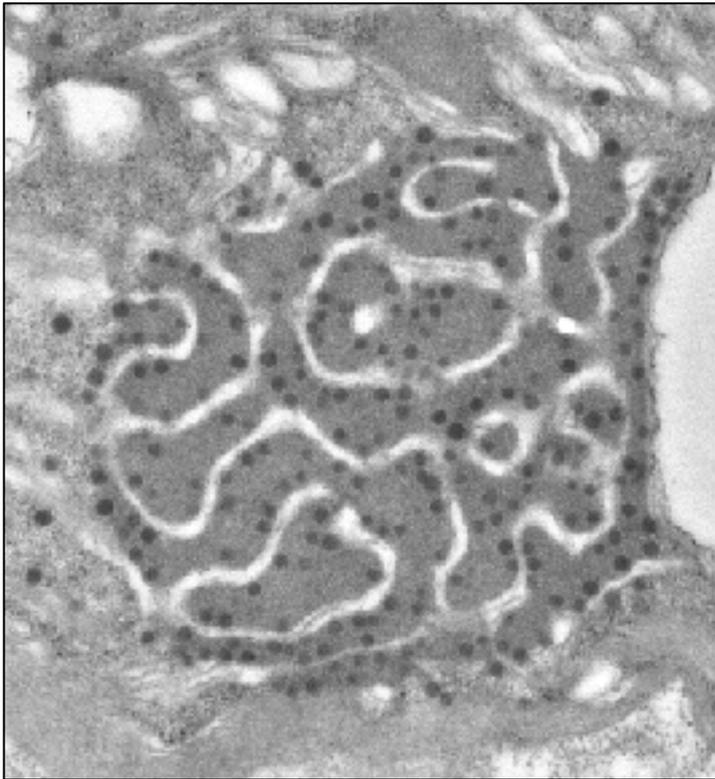
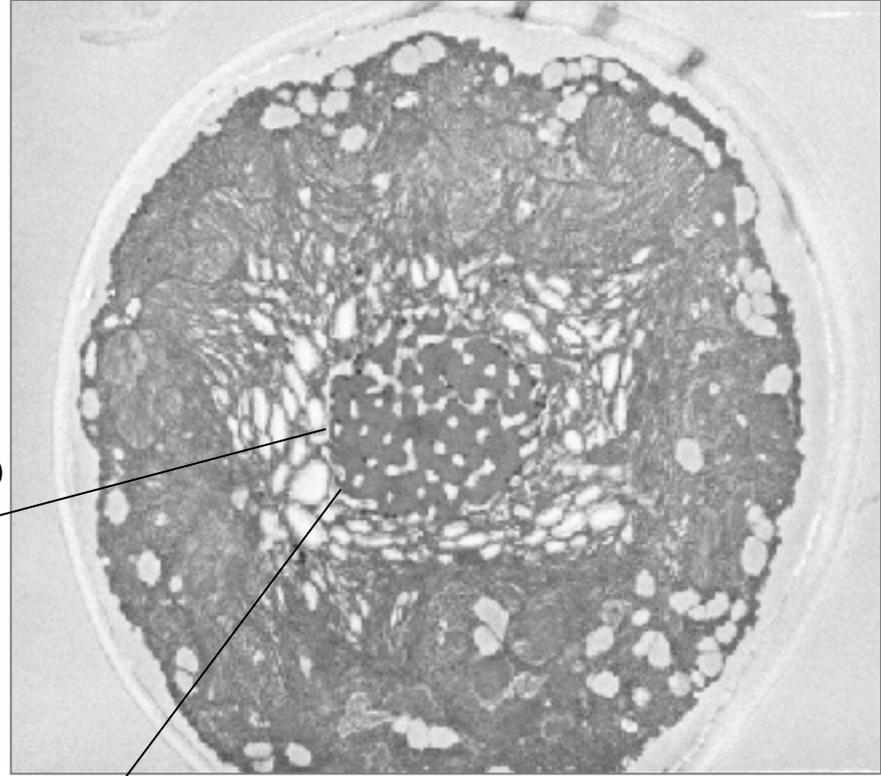
*Trebouxia* sp.



**PIRENOIDE**

**PIRENOIDE:** presenti anche in epatiche; associati al meccanismo di concentrazione della  $\text{CO}_2$  presso l'aggregato enzimatico della rubisco.

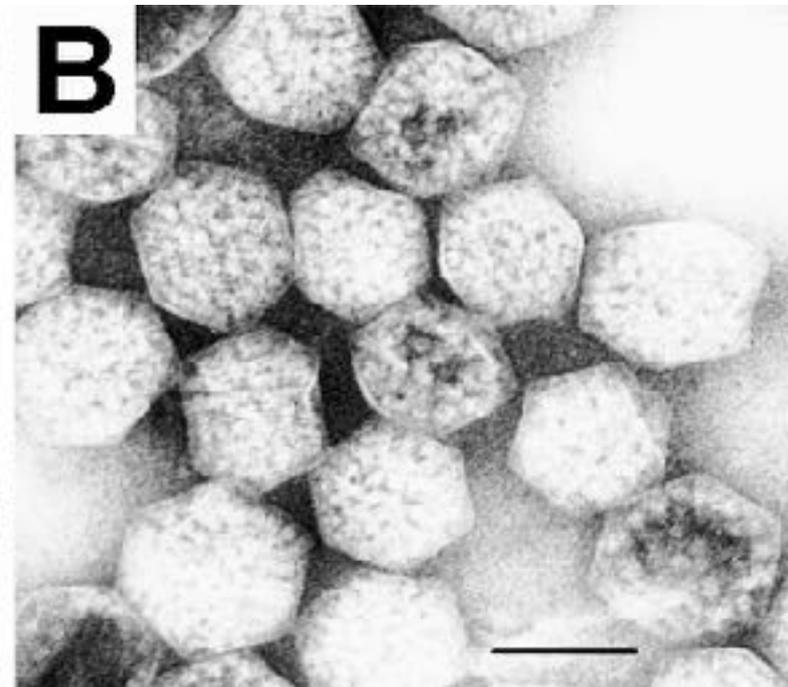
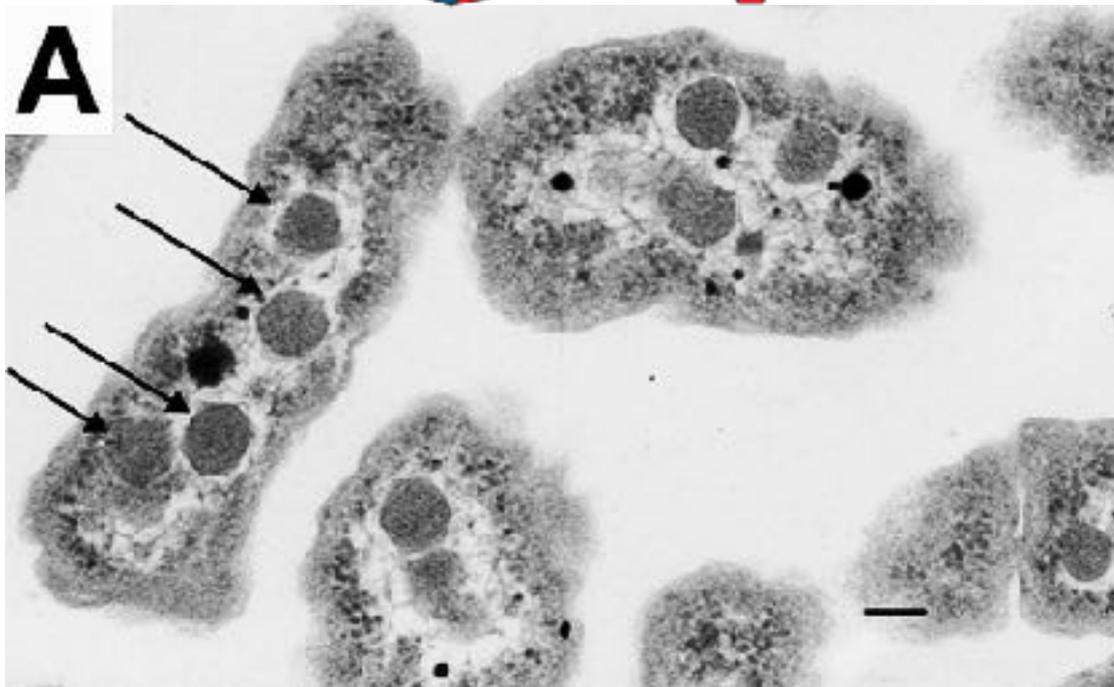
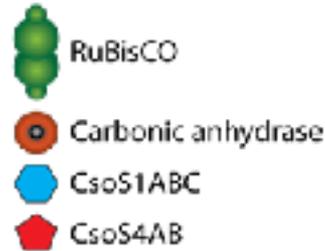
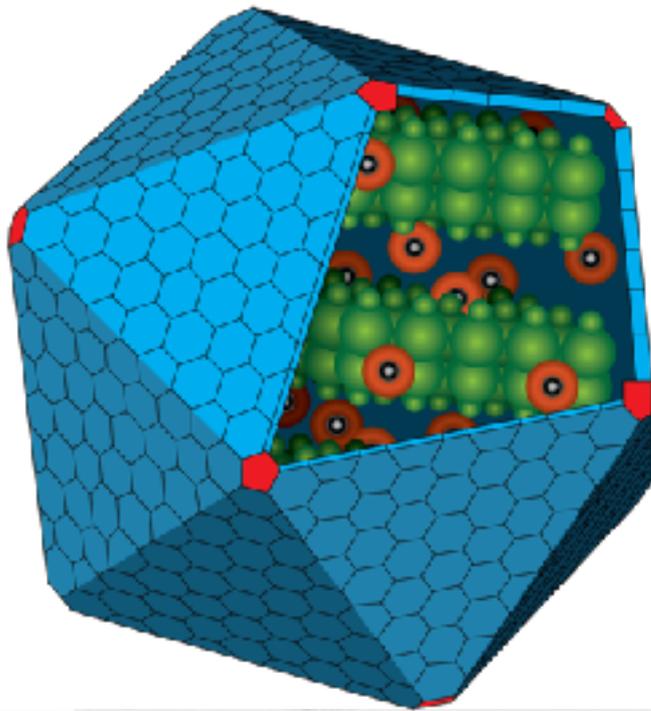
**RUBISCO:** enzima che lega  $\text{CO}_2$  ad un pentoso (zucchero 5 atomi di C), primo step dell'**organizzazione** della  $\text{CO}_2$ .

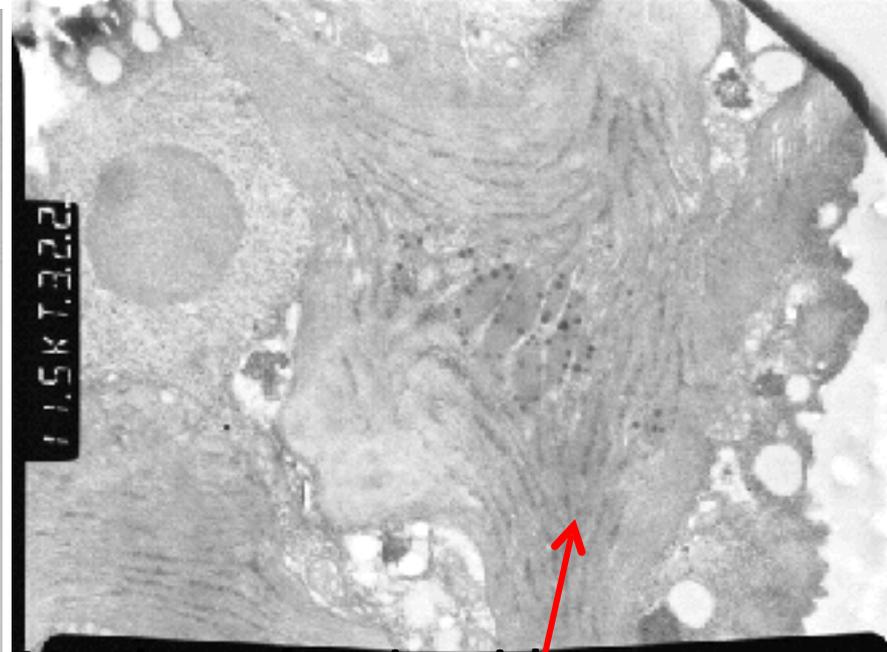
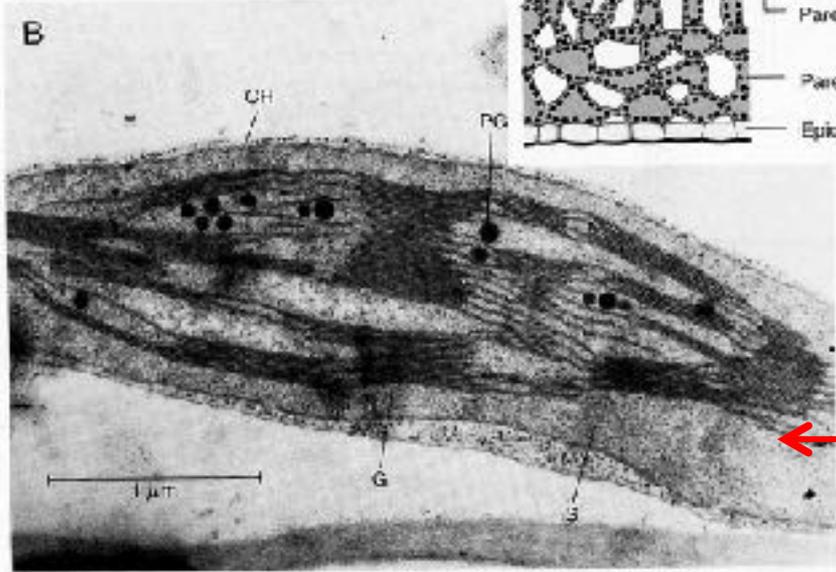
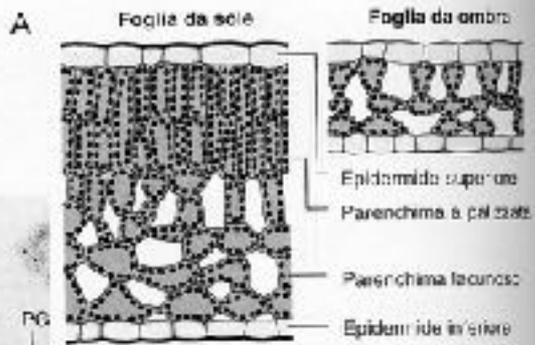


Pirenoide coinvolto nella formazione di amido??? → NO!

- mutanti privi di pirenoidi in cui si ha la formazione di depositi di amido,
- mutanti che hanno pirenoidi *non* (!!!) associati alla formazione di depositi di amido.

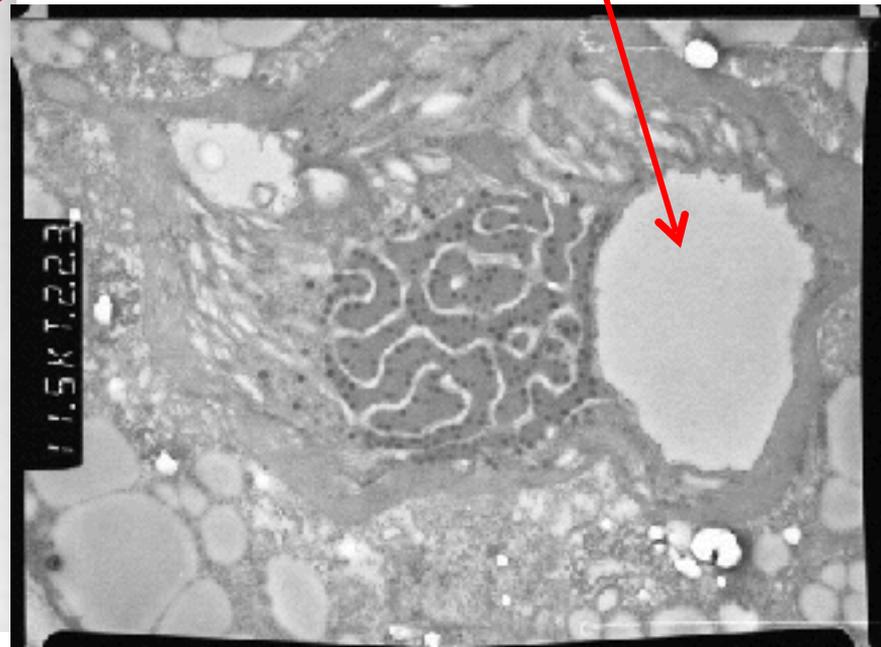
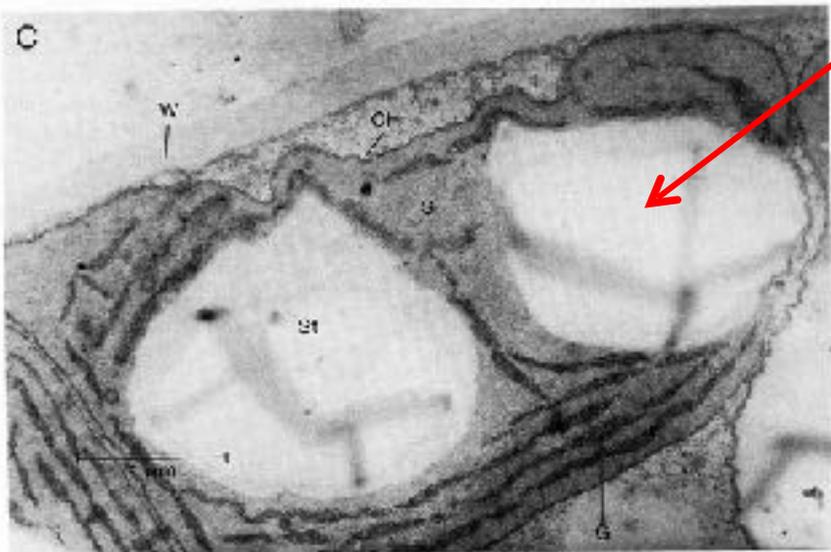
PIRENOIDE .... corpi poliedrici=  
**Carbossisomi** in cianobatteri! (bacterial  
microcompartment BMC) Compartimenti  
fatti da proteine in cui la  $\text{CO}_2$  viene  
concentrata e messa a disposizione della  
Rubisco





**Membrane fotosintetiche**

**Granulo di amido primario**



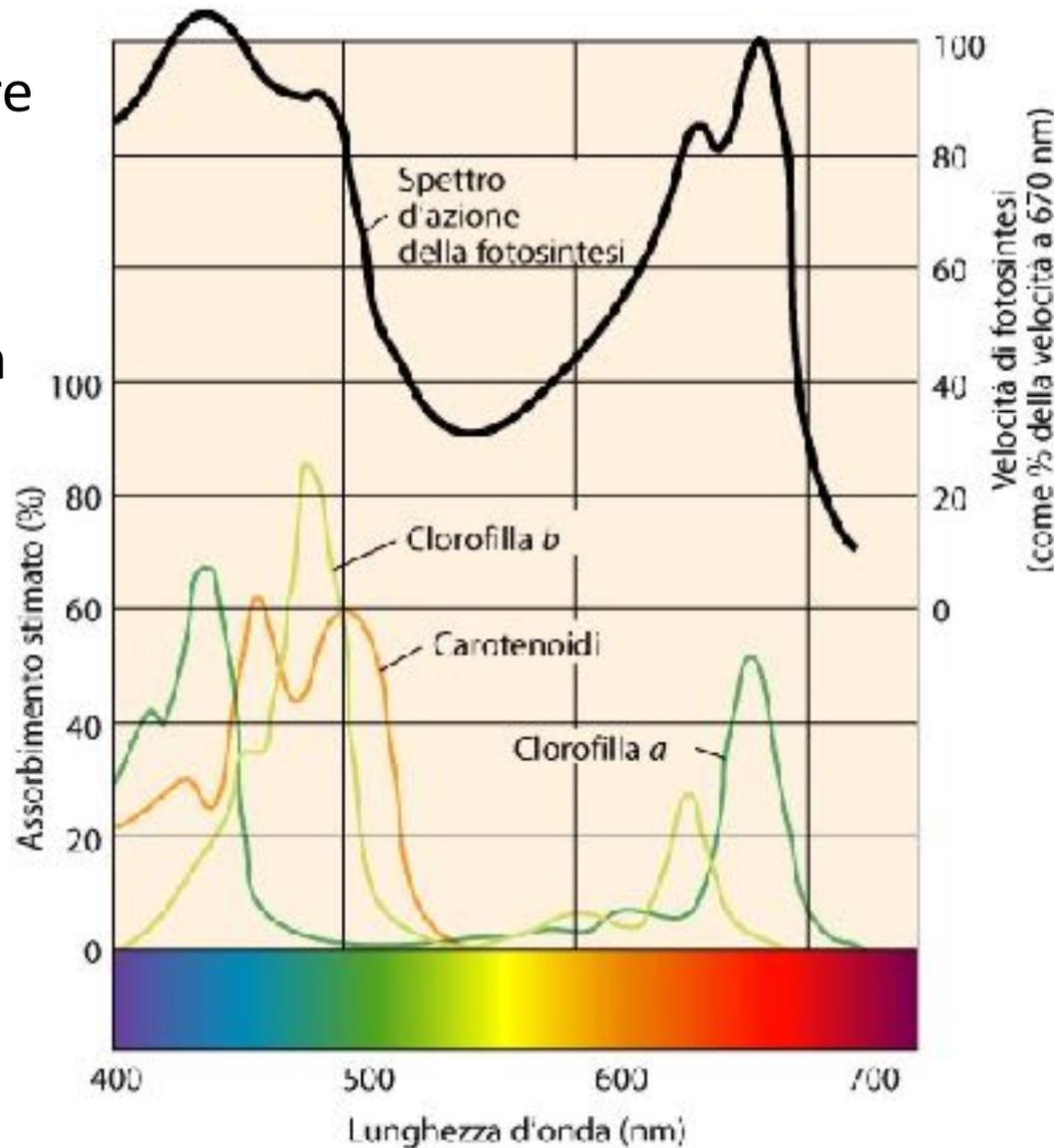
## Pigmenti dei chloroplasti:

**clorofilla a:** sempre presente!  
così abbondante da mascherare  
la presenza di altri pigmenti  
eventualmente presenti.

**clorofilla b:** dalle alghe verdi in  
su, associata a clorofilla a,  
simile nella struttura  
molecolare, ma diverse  
proprietà.

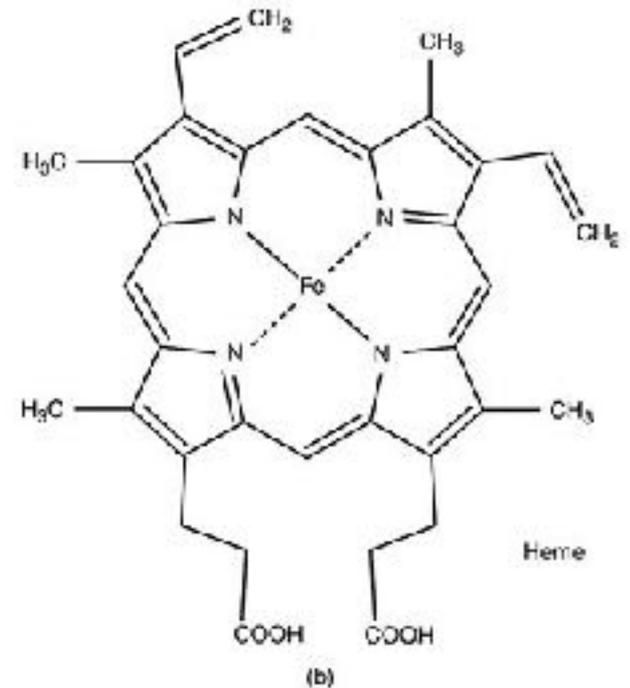
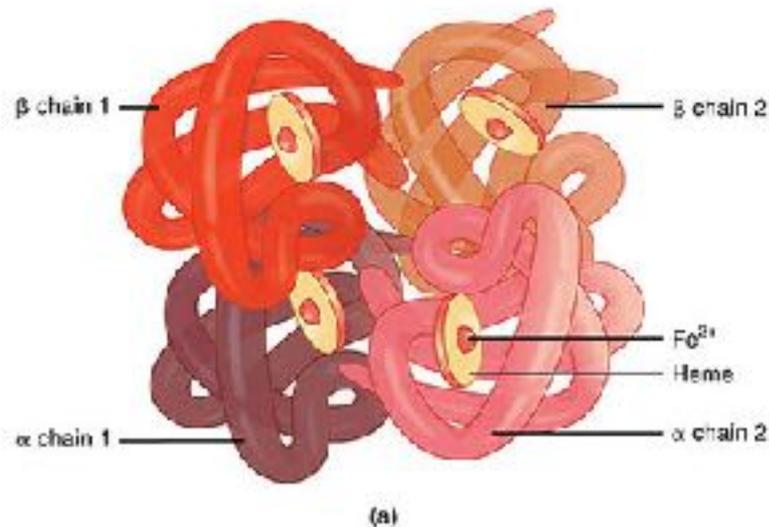
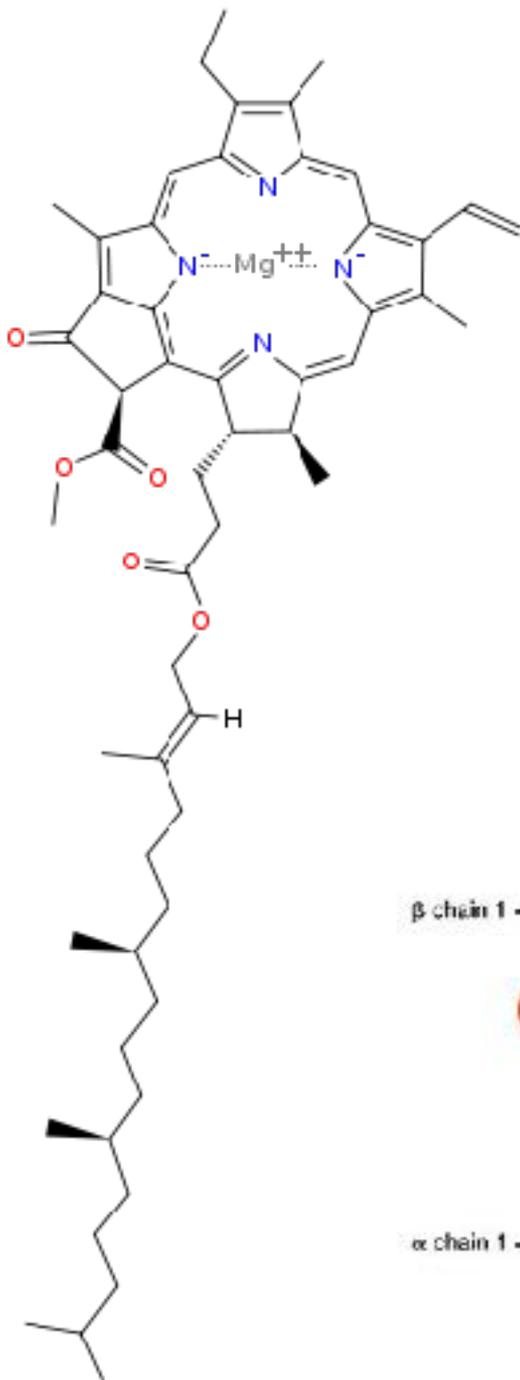
**carotenoidi, beta carotene**  
(sempre presente)

**Xantofille:** f(x) assorbimento  
dell'energia luminosa &  
“fotoprotezione”.



**clorofilla a:** anello porfirinico, catena idrofoba per ancoraggio ai tilacoidi

... analogia con emoglobina negli animali!

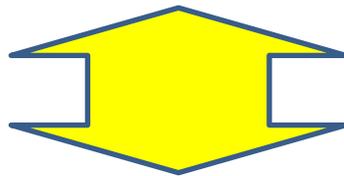




## **I cloroplasti sono la centrale chimica della cellula vegetale.**

I test di biochimica danno quasi per scontato che le piante siano biochimicamente simili agli altri organismi, se si fa eccezione per l'organizzazione fotosintetica del carbonio.

Nel metabolismo vegetale molte attività, che sono citosoliche in altri organismi, negli organismi vegetali superiori si svolgono nei PLASTIDI: gran parte delle capacità biosintetiche di una cellula vegetale è localizzata nei plastidi, nei cloroplasti !!!

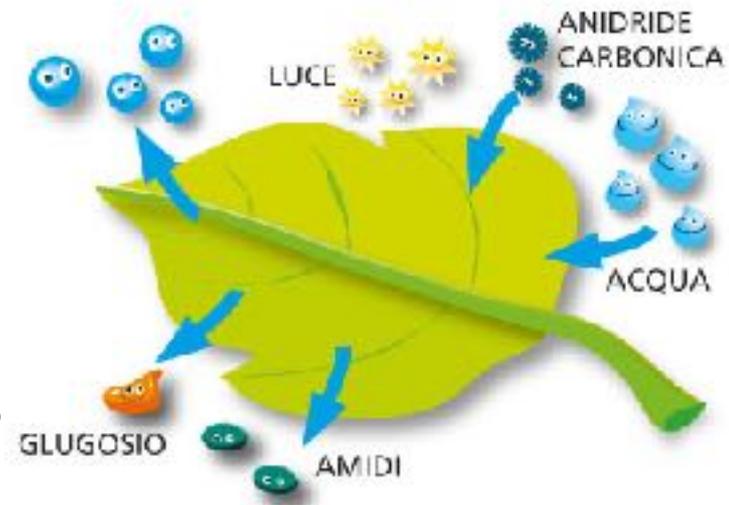


elevate concentrazioni di ATP e potere riducente a livello stromatico.

## Attività metaboliche nei plastidi

- 1) sintesi degli acidi grassi;
- 2) riduzione e assimilazione primaria del nitrito nella neosintesi del glutamato;
- 3) riduzione e assimilazione del solfato nella neosintesi della cisteina;
- 4) biosintesi degli altri aminoacidi;
- 5) biogenesi dei pigmenti fotosintetici;
- 6) sintesi dell'amido primario;
- 7) parte delle reazioni della **FOTOSINTESI**.

Potere riducente



Nel cloroplasto:

-**In stroma**: DNA, ribosomi, prodotti, substrati... enzimi coinvolti in processi metabolici,

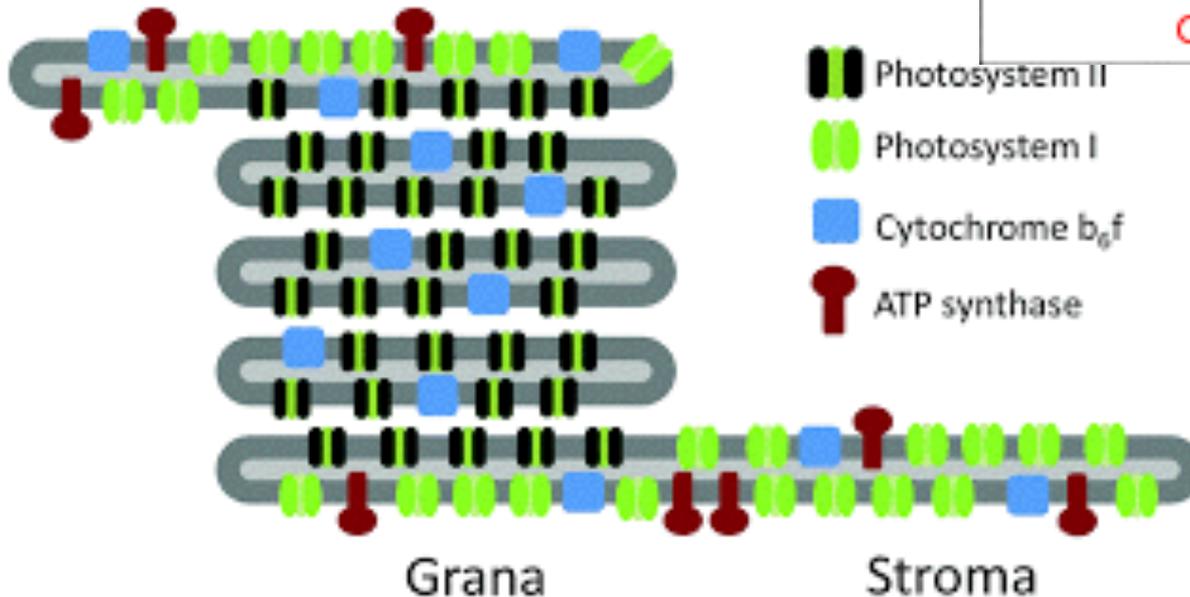
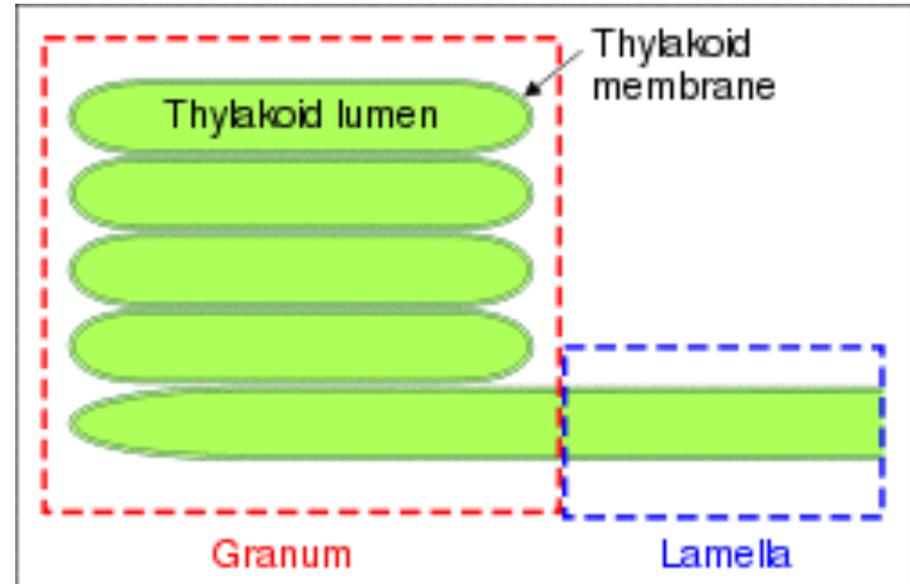
**RUBISCO**: Ribulosio 1,5 bifosfato carbossilasi-ossigenasi, enzima chiave della fissazione di CO<sub>2</sub> su substrato organico (pentoso = zucchero a 5 atomi di C attivato da due gruppi fosforici).

- **Sulle membrane**: pigmenti per assorbimento della luce, organizzati in **fotosistemi** (in unità funzionali), **catene ossidoriduttive** formate da molte molecole diverse per natura e struttura.

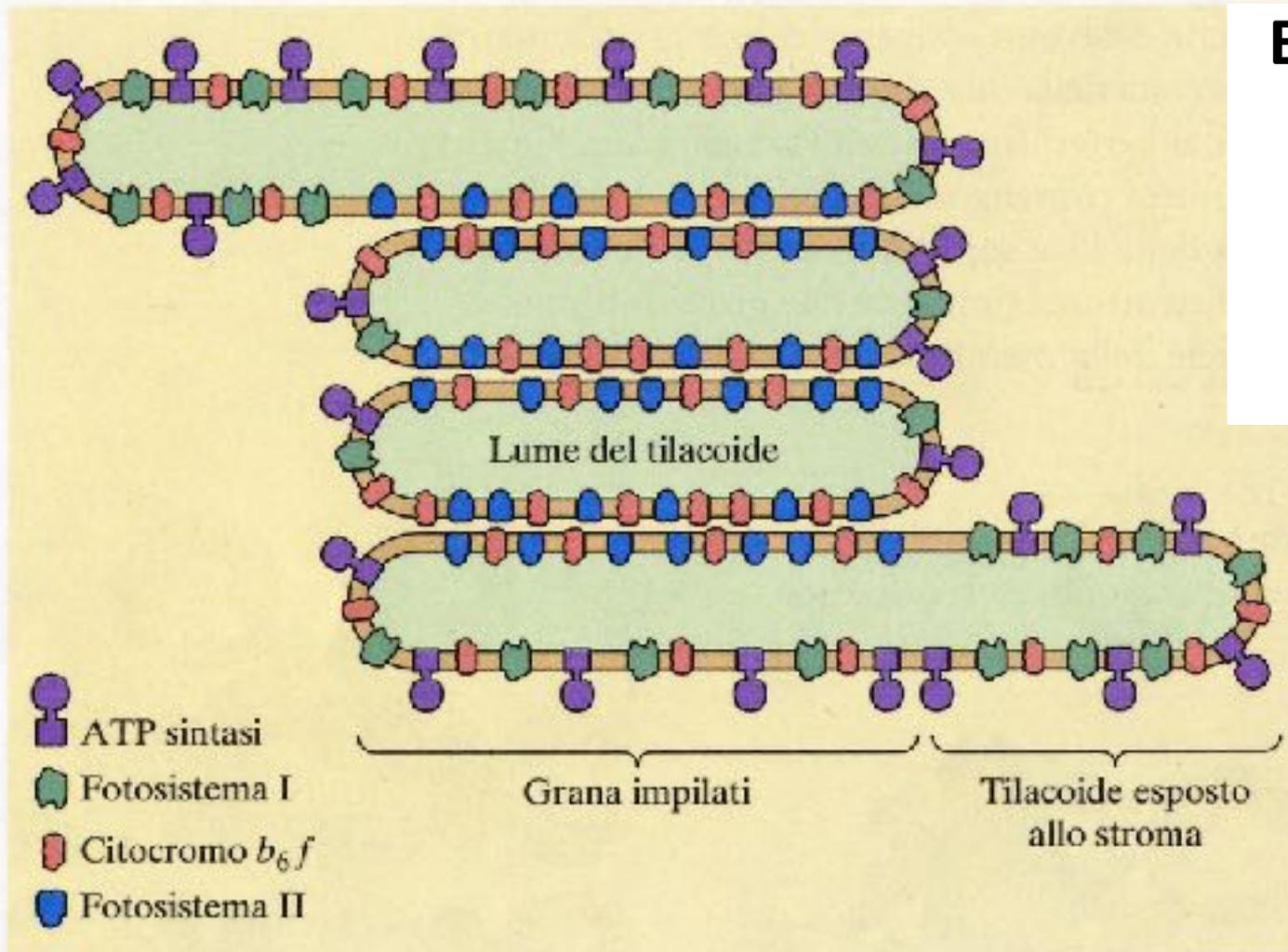
- **Nel lume tilacoidale**: altri enzimi, ... il complesso responsabile della “rottura” della molecola dell’acqua (“fotolisi”).

**TILACOIDI:** evaginazioni interne della membrana interna; delimitano il **lume tilacoidale**; particolarmente sviluppate in cloro- e cromoplasti, particolarmente ricche in:

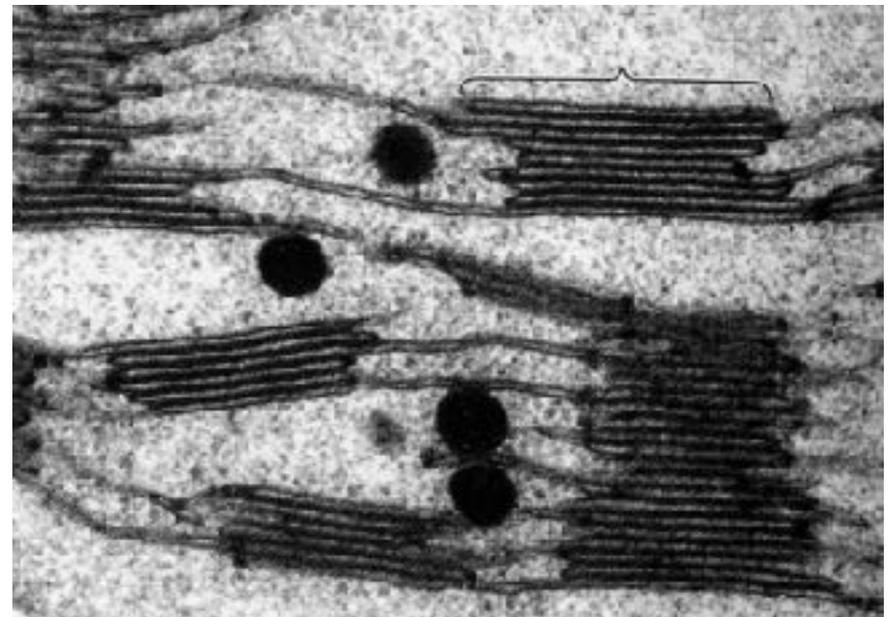
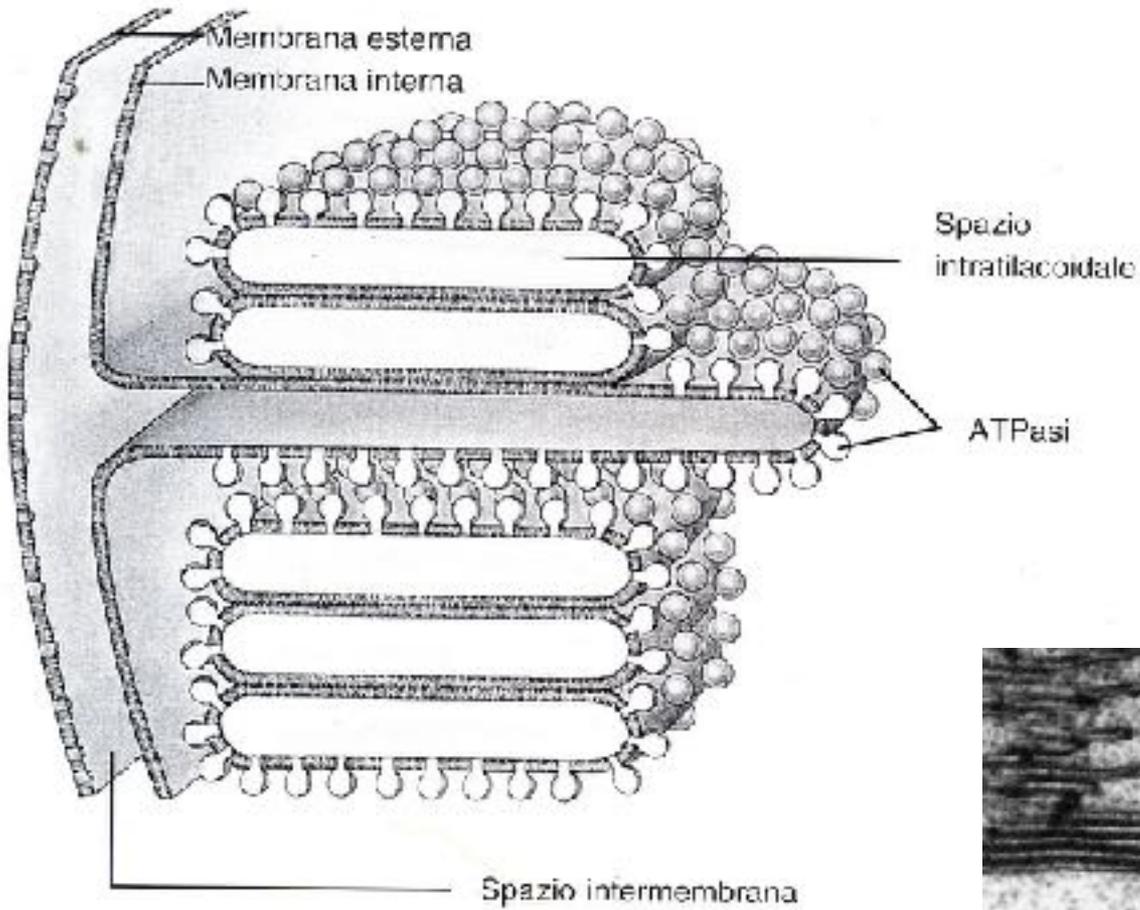
- ✿ pigmenti apolari (liposolubili);
- ✿ complessi enzimatici.



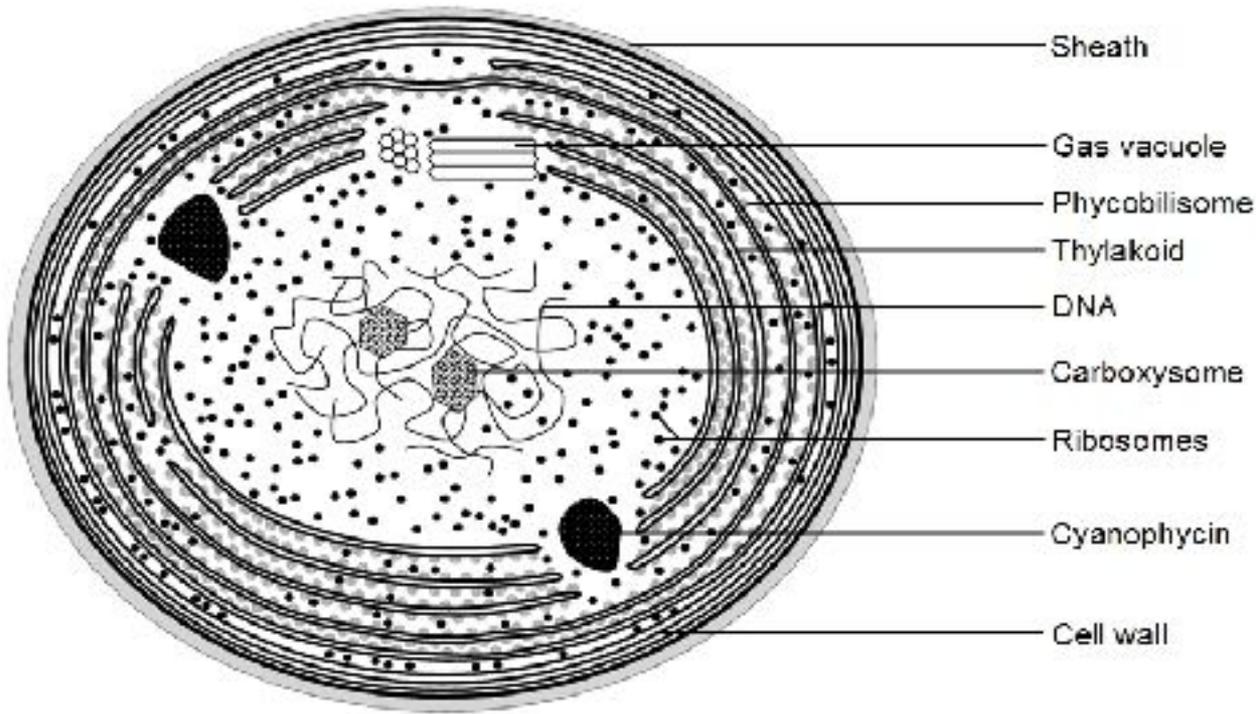
# ETEROGENEITA' LATERALE dei COMPLESSI DI MEMBRANA TILACOIDALE



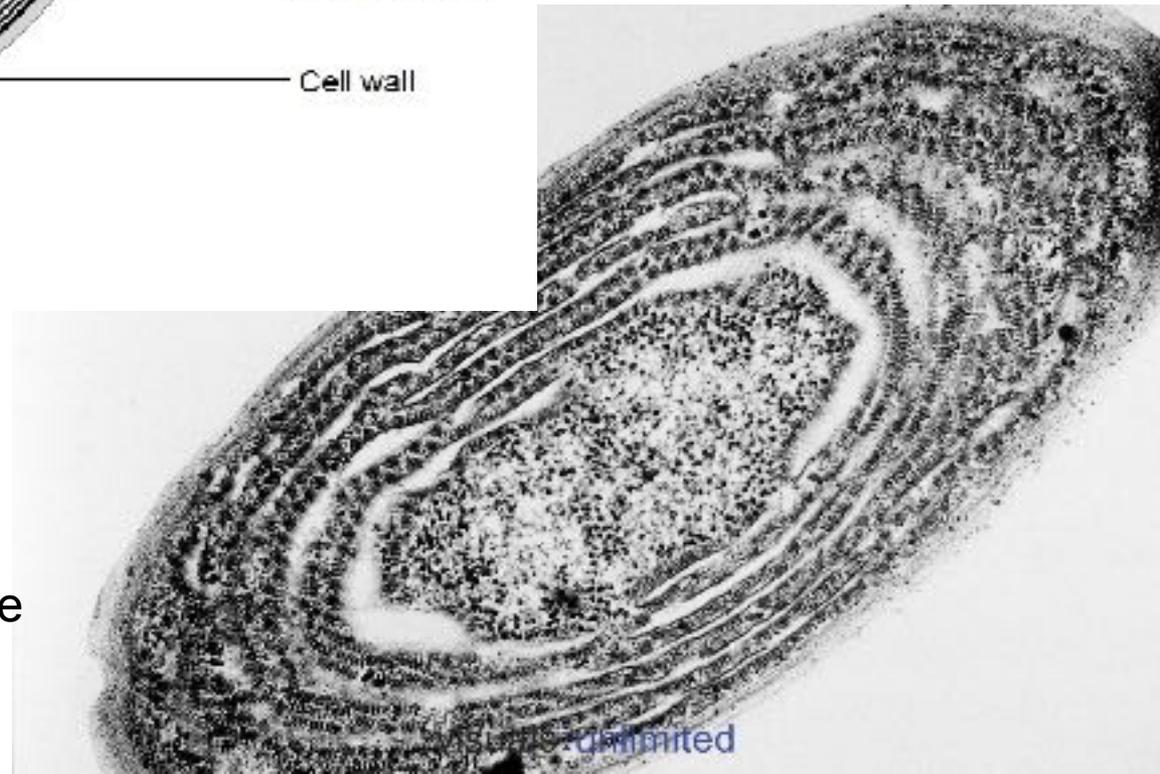
L'eterogeneità laterale dei complessi della membrana del cloroplasto. Il PSII è localizzato soprattutto nelle regioni impilate delle membrane tilacoideali, mentre il PSI e l'ATPasi sono localizzate quasi esclusivamente nelle membrane non impilate. Il complesso del citocromo  $b_6f$  è distribuito equamente attraverso le due regioni. La separazione dei fotosistemi necessita di trasportatori elettronici mobili come il plastoquinone e la plastocianina, che trasportano gli elettroni tra i complessi della membrana separati spazialmente.



# Cross-section through a cyanobacterial cell

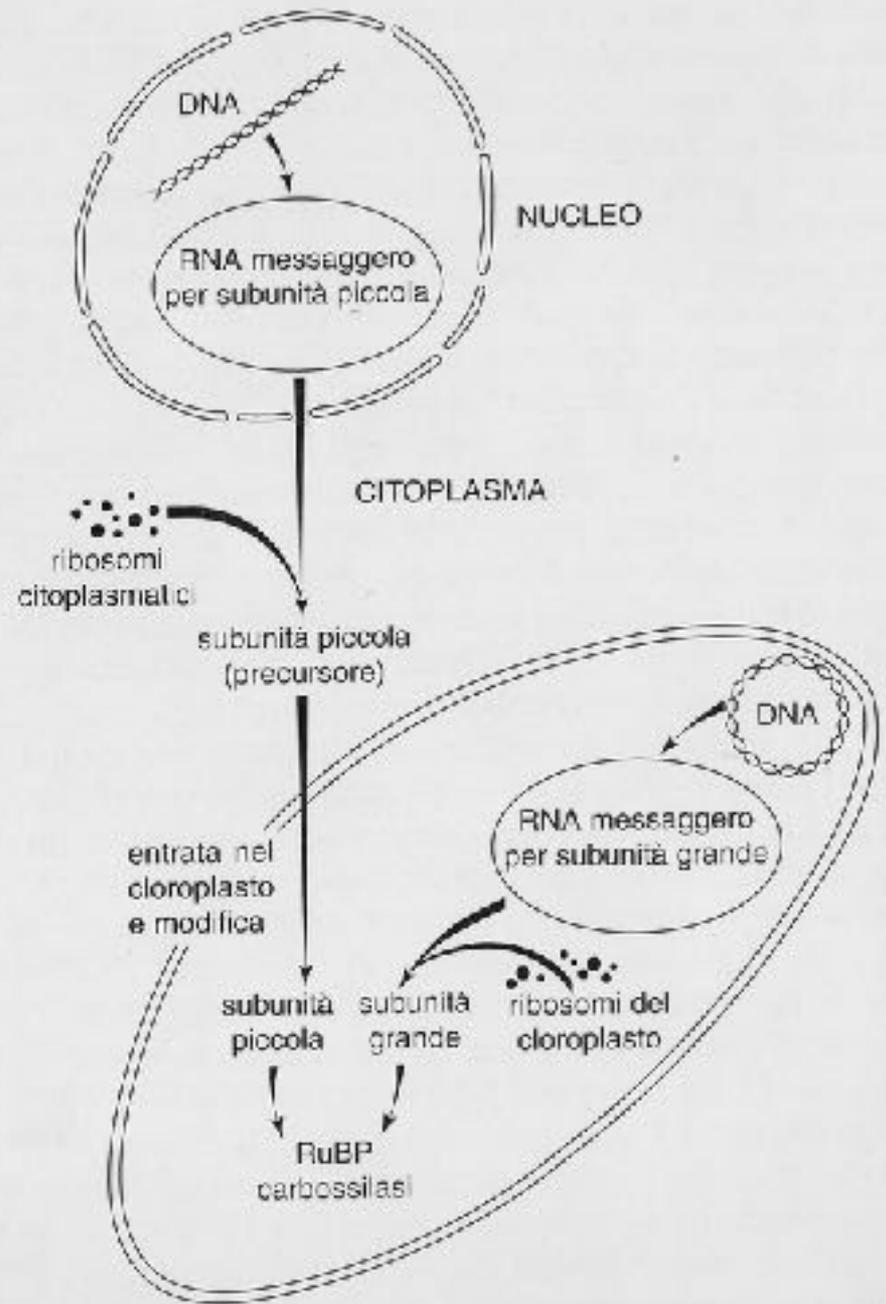
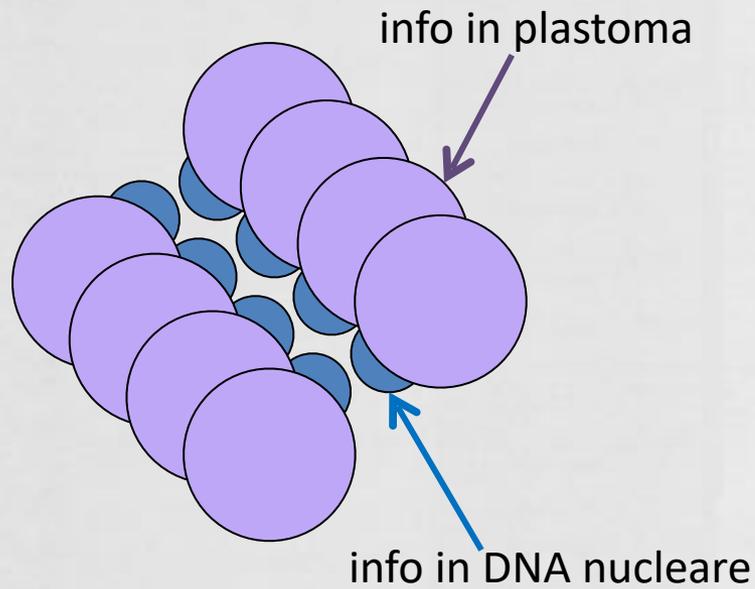


500 nm  
0.5  $\mu$ m



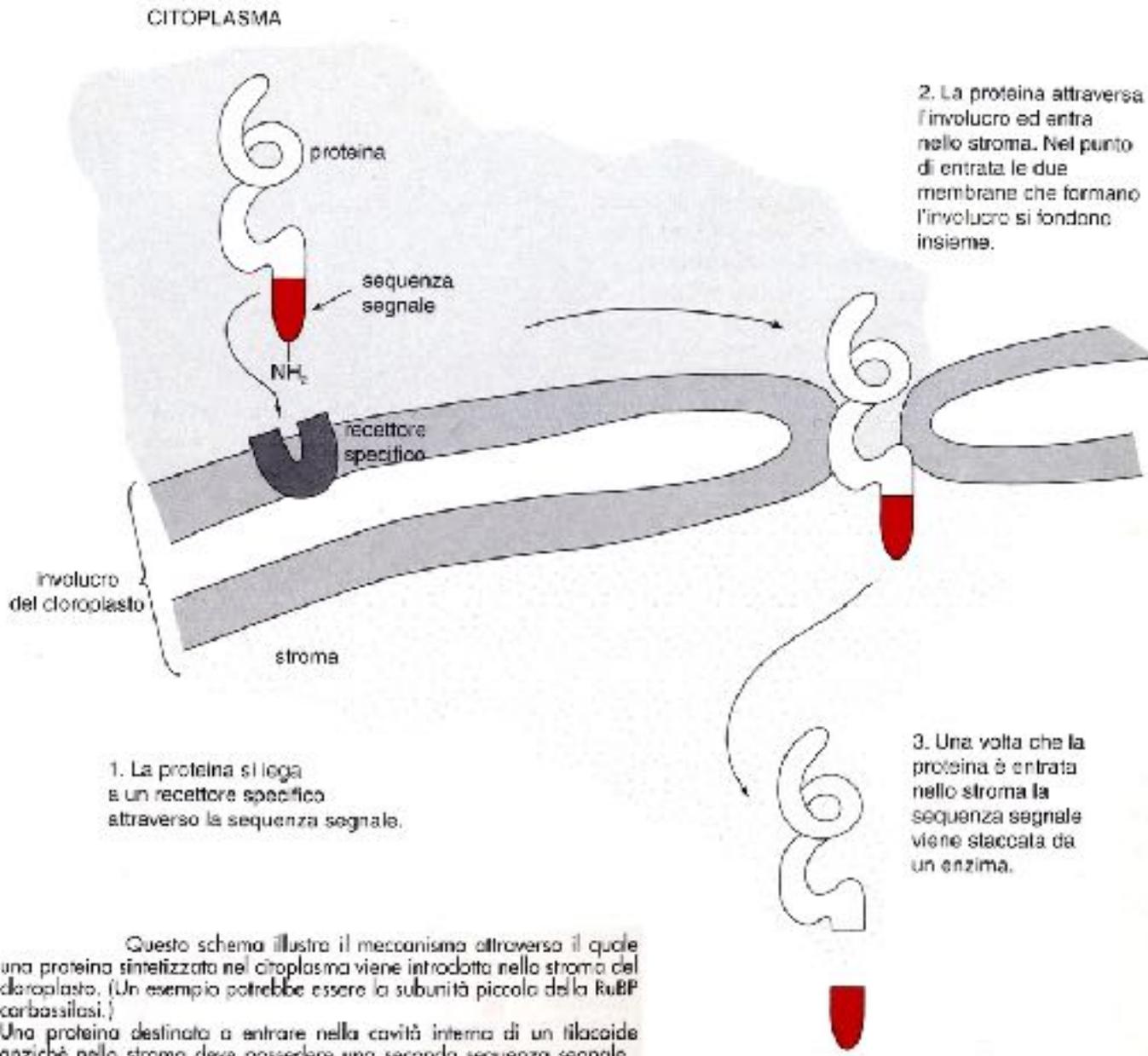
*Synechococcus lividus* is a photosynthetic freshwater extreme thermophilic Cyanobacteria

# RUBISCO



La ribulasiobisfosfato carbossilasi (RuBP carbossilasi) dei cloroplasti è fatta da 8 subunità grandi e 8 subunità piccole. L'informazione per costruire la subunità grande è contenuta nel DNA dei cloroplasti, quella per costruire la subunità piccola nel DNA nucleare. Nel citoplasma viene sintetizzato un precursore della subunità piccola, di dimensioni maggiori di quelle definitive: una parte di questa molecola viene idralizzata nel passaggio attraverso l'involucro del cloroplasto. Lo schema illustra in quali compartimenti cellulari avvengono le diverse fasi del «montaggio» della RuBP carbossilasi.

# Trasporto di proteine dal citoplasma allo stroma plastidiale:



# FOTOSINTESI

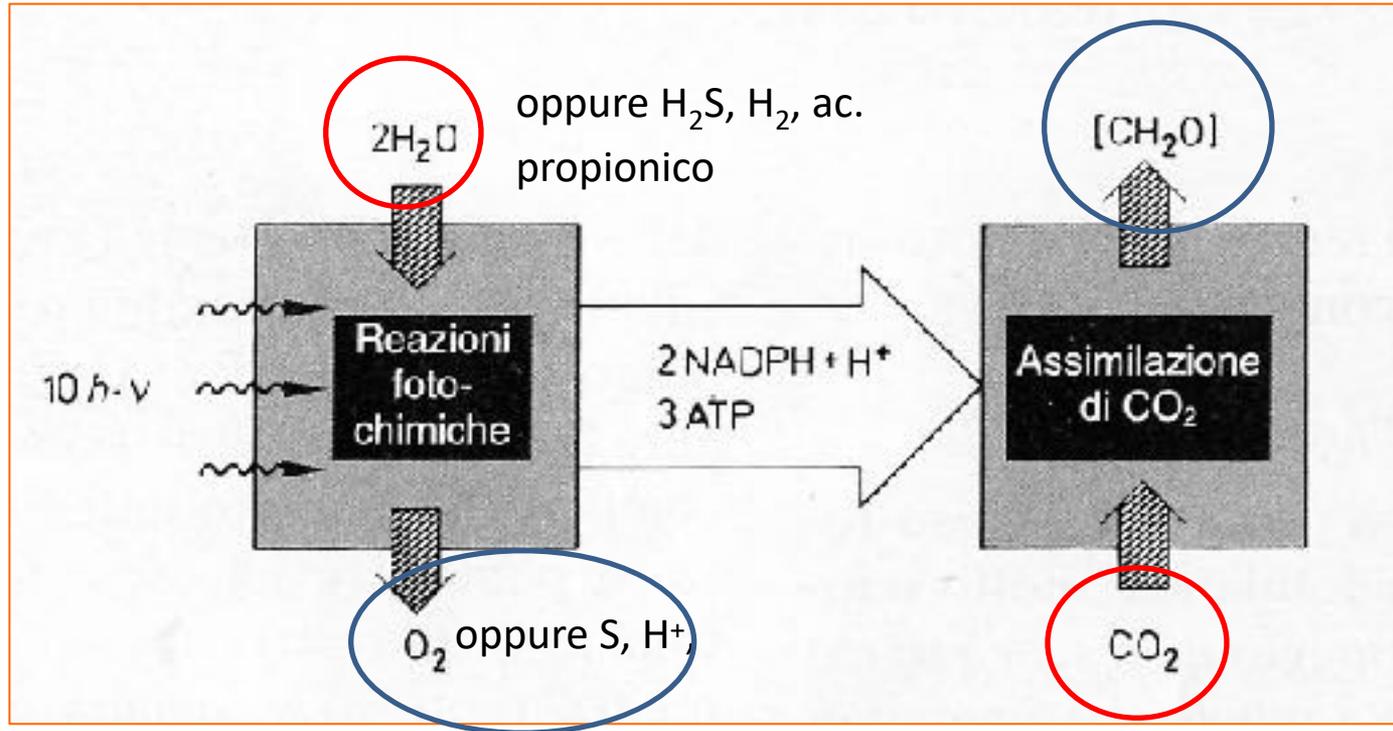
Reazione anabolica (di sintesi)

Il carbonio è stato parzialmente ridotto

Sost. INORGANICA



sost. ORGANICA

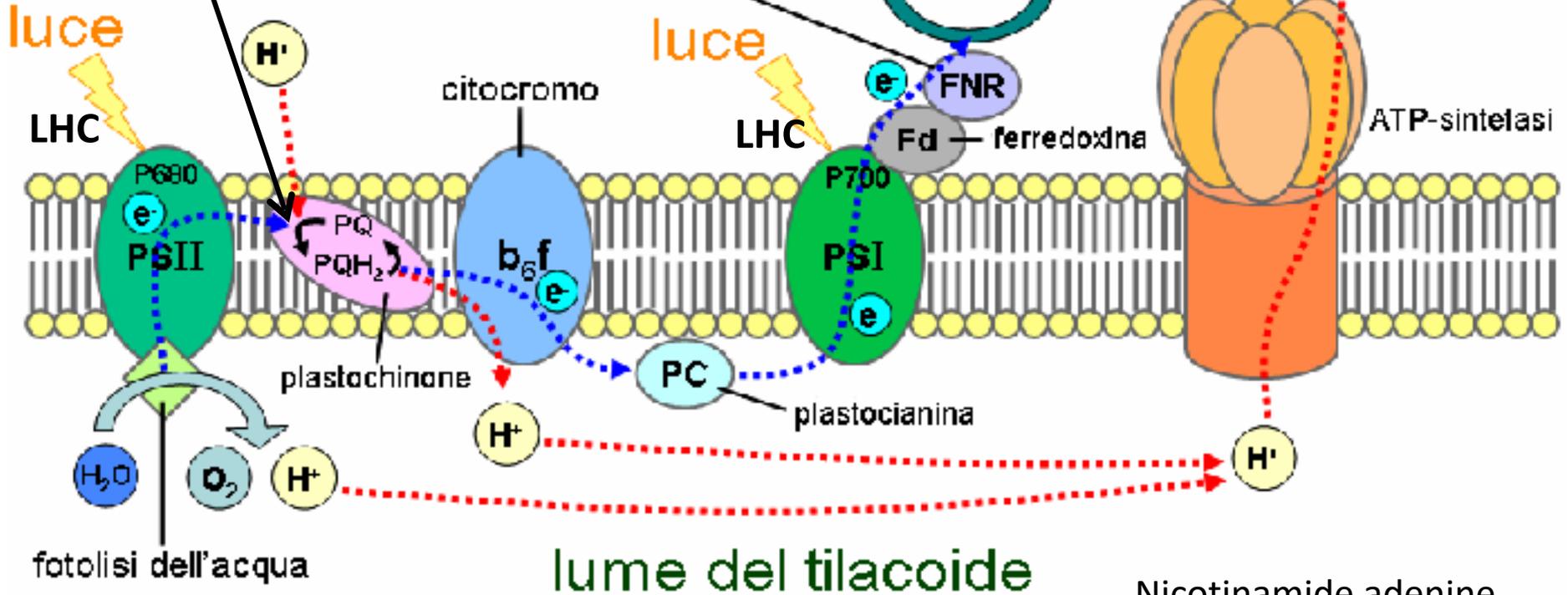


L'ossigeno, lo zolfo o l'idrogeno sono stati ossidati, avendo ceduto elettrone(i)



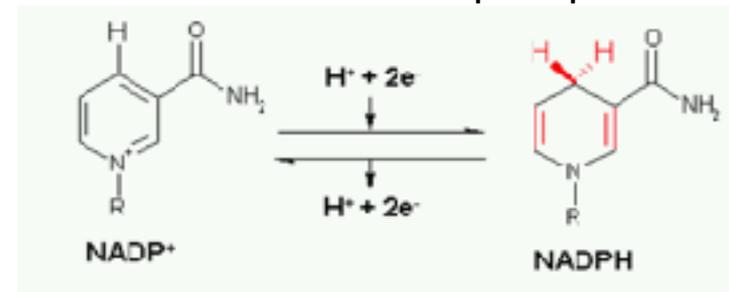
Processo endoergonico!  
anabolico

# stroma del cloroplasto

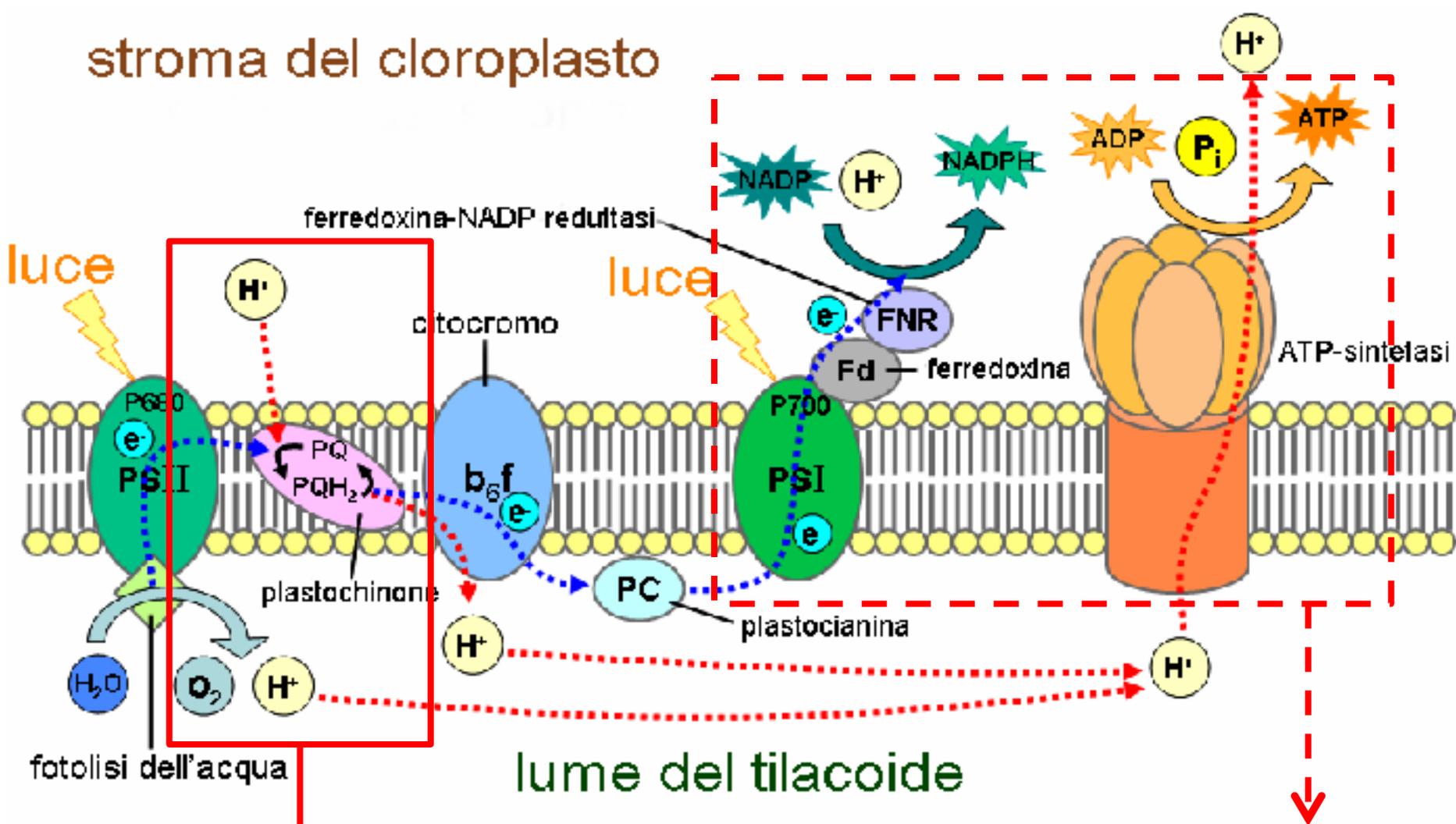


Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate

- Molecole antenna (captazione luce)
- Centri di reazione (attivazione Chl-a)



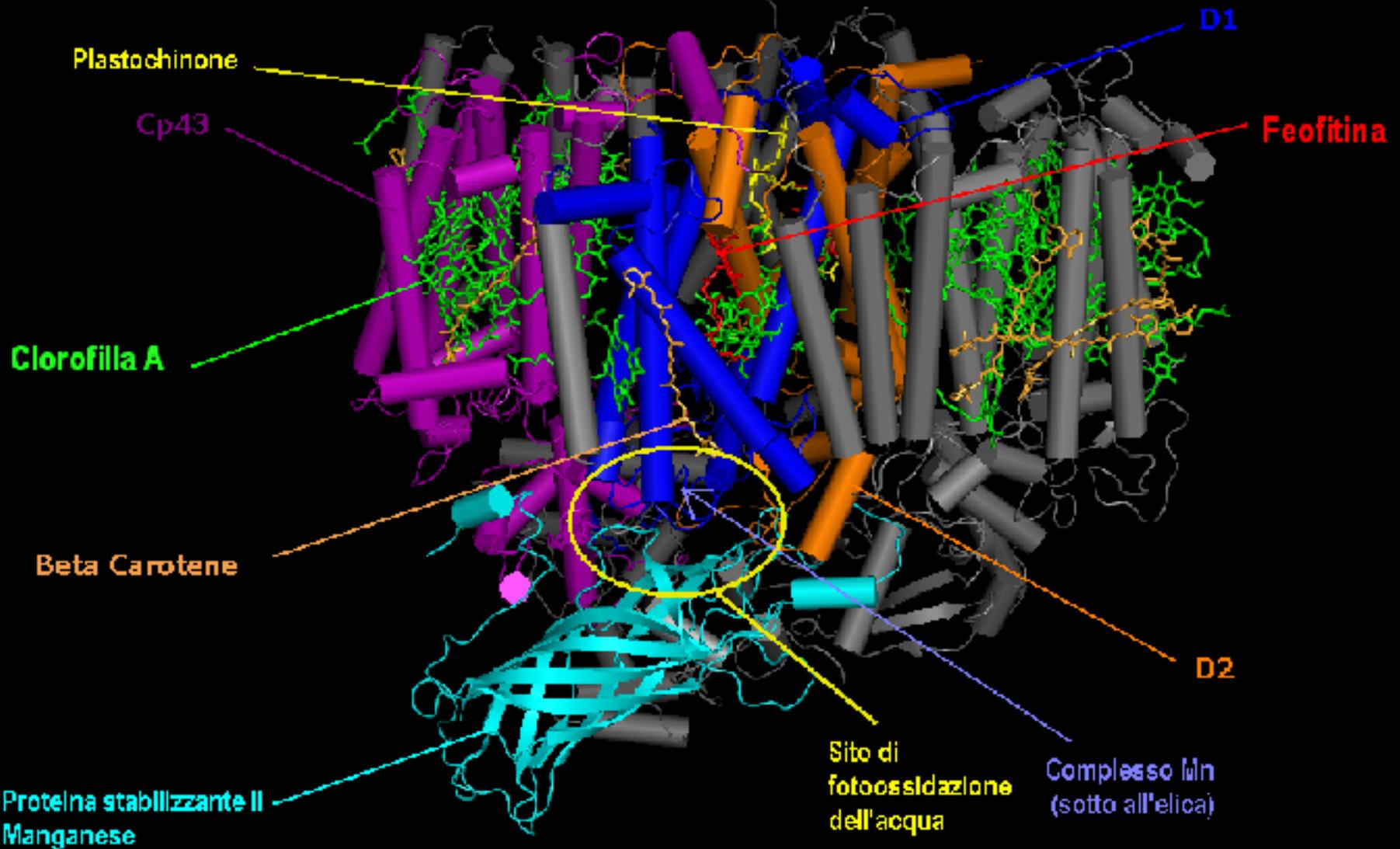
# stroma del cloroplasto



Catena di trasporto  $e^-$ , perdita di energia  $\rightarrow$  livello energetico inferiore  
Energia persa  $\rightarrow$  pompaggio  $H^+$  da stroma a lume (contro gradiente!) =

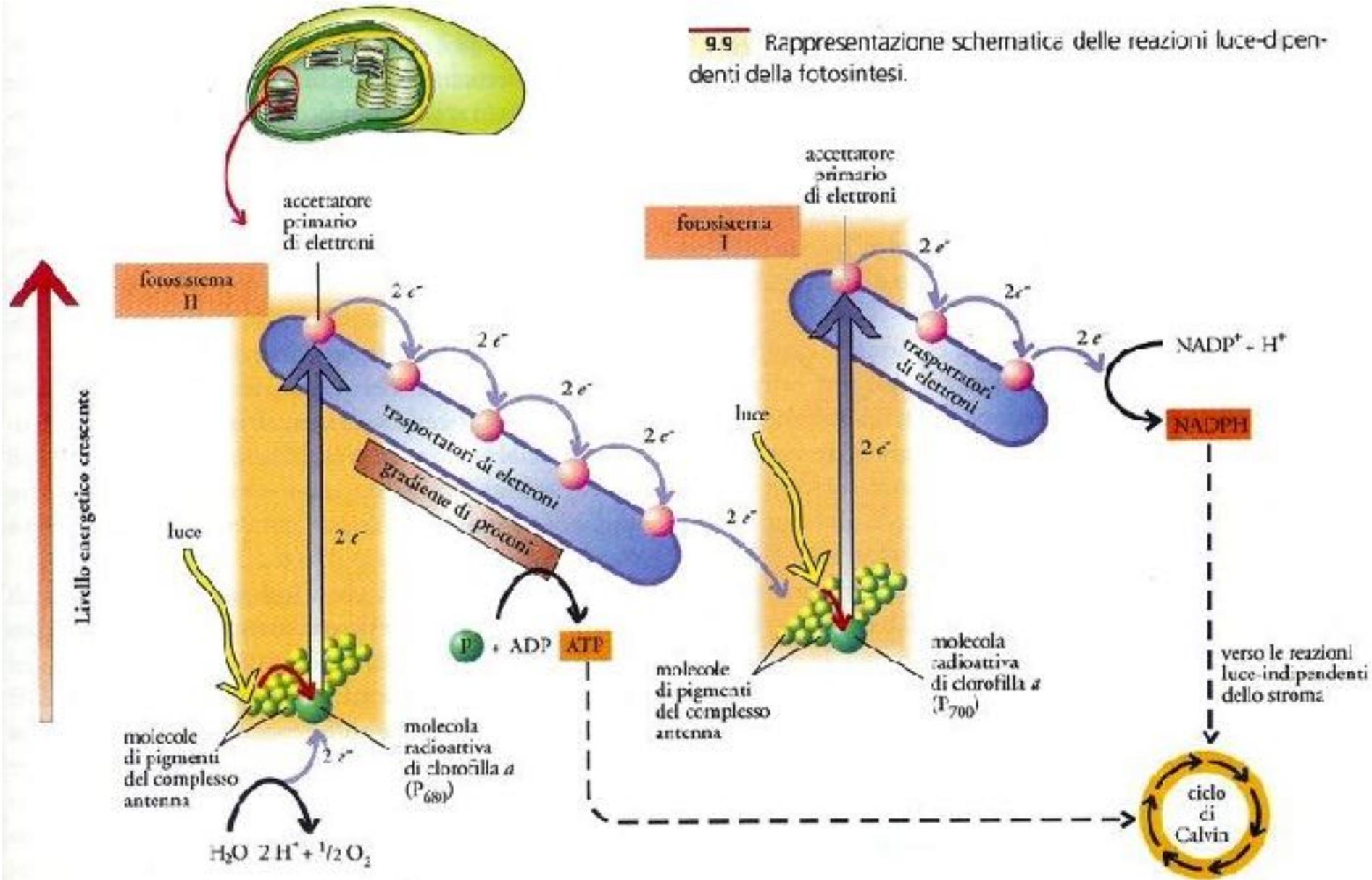
gradiente  $H^+$  sfruttato da ATP-sintetasi ( $ADP \rightarrow ATP$ , ogni 2  $e^-$ )

# Fotosistema II - P680

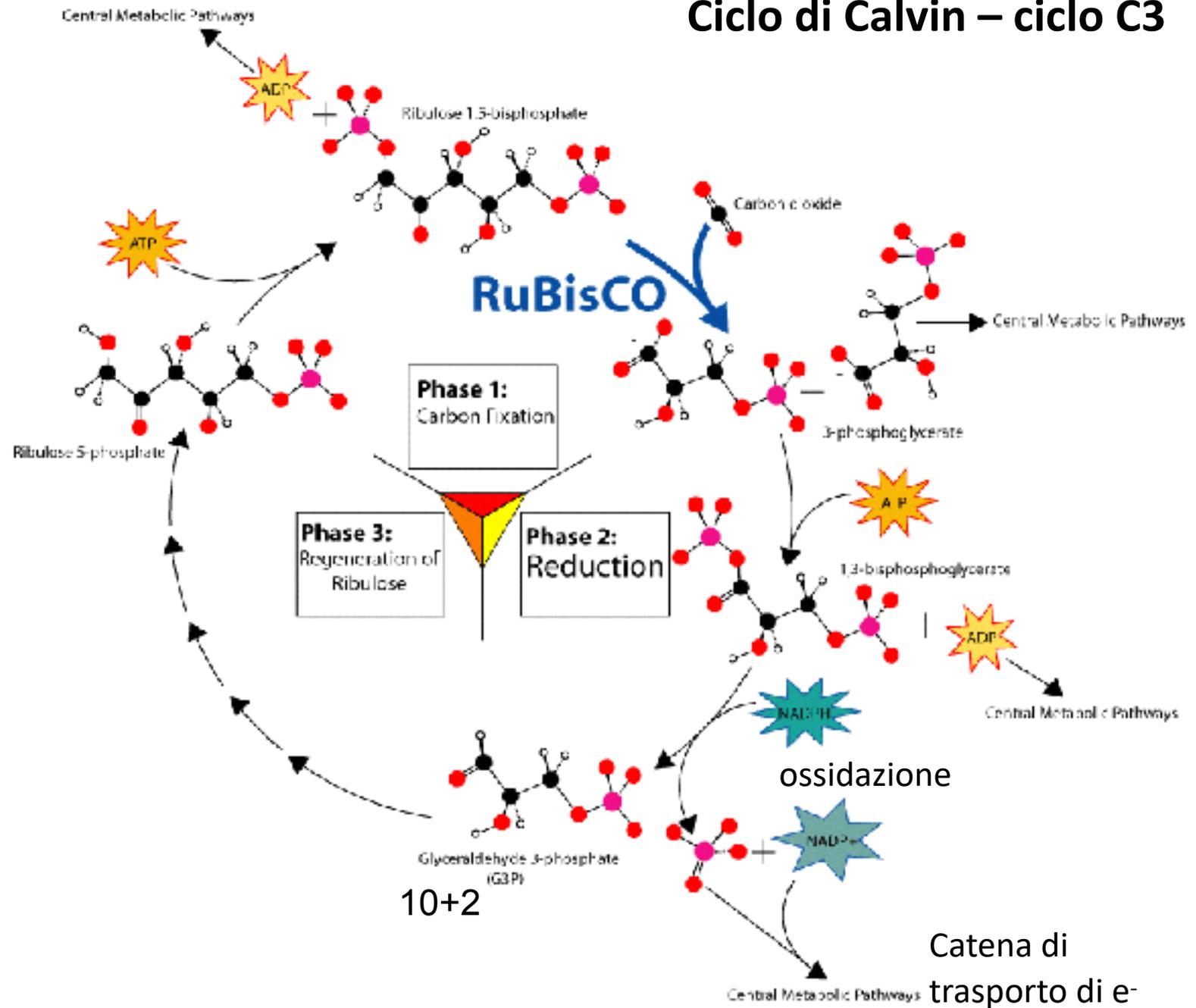


# FOTOSINTESI

9.9 Rappresentazione schematica delle reazioni luce-dipendenti della fotosintesi.



# Ciclo di Calvin – ciclo C3





Tipo di nutrizione	AUTOTROFISMO			CHEMO- LITOTROFIA
	IDROTROFIA	LITOTROFIA	ORGANOTROFIA	
Fonte di energia	luce	luce	luce	ossidazioni
Fonte di carbonio	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> , sost. org.	CO <sub>2</sub>
Donatore di elettroni	H <sub>2</sub> O	H <sub>2</sub> S	sost. org.	H <sub>2</sub> S, NH <sub>3</sub> , Fe <sup>2+</sup> , H <sub>2</sub>
organismi	piante verdi cianobatteri	Solfobatteri verdi e purpurei	Batteri verdi e purpurei NON a zolfo	vari batteri non fotosintetici
Prodotto di scarto	<b>O<sub>2</sub></b>	<b>S</b>	<b>Altra sot.org., più ossidata</b>	<b>S, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Fe<sup>3+</sup>, H<sup>+</sup></b>
	<b>LUCE</b> (ambienti esposti alla luce)			<b>BUIO</b> (anche ambienti profondi)

**FOTOSINTESI  
OSSIGENICA**