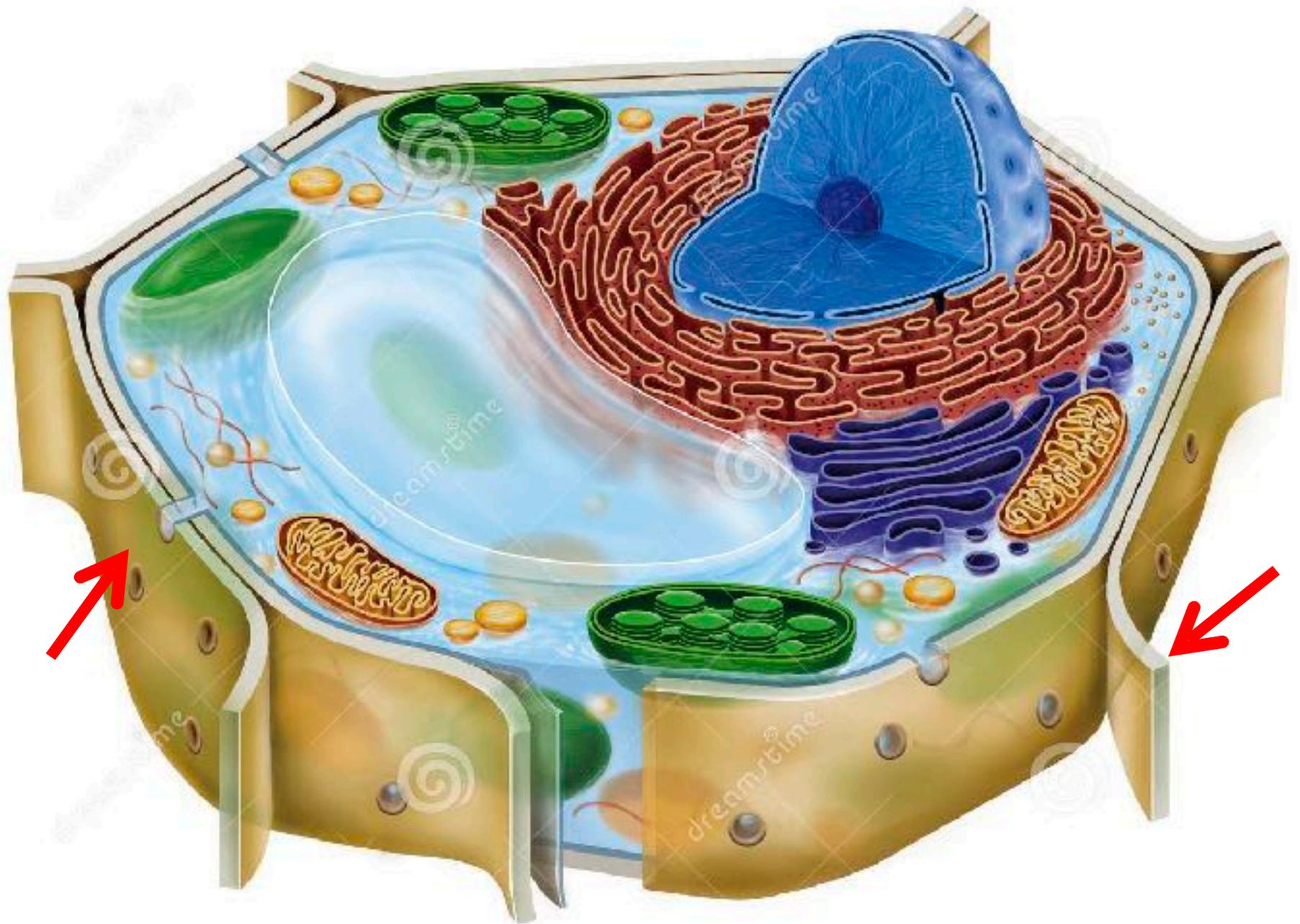
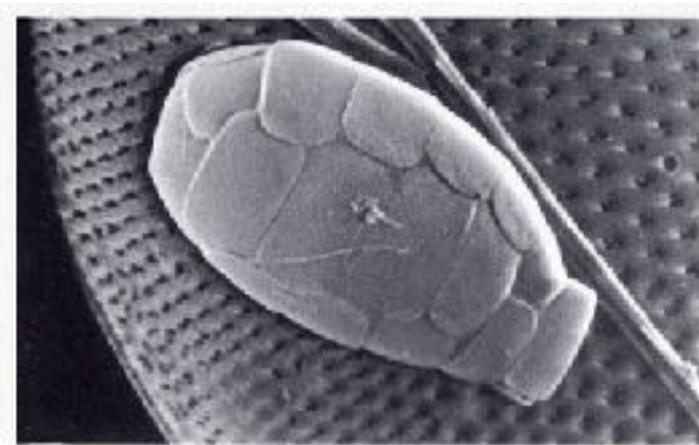


LA PARETE CELLULARE

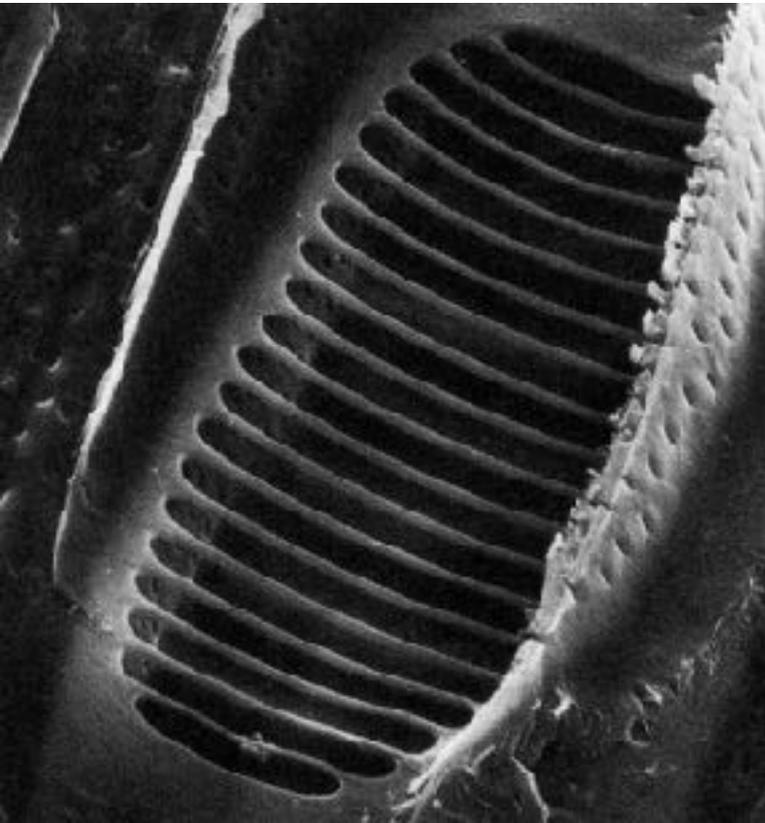


PARETE CELLULARE:

- in piante, funghi e batteri;
- composizione variabile tra vegetali, funghi e batteri;
- rigida;
- le cellule animali sono delimitate solamente dalla membrana!!



La crisoficea unicellulare *Calycomonas* sp. presenta un ricoprimento di placchette cellulosiche (ricca). Sullo sfondo una diatomea, con parete silicizzata. (SEM)



Eccezioni: *i)* numerosi gameti, prima della fecondazione sono sprovvisti di parete; *ii)* certe alghe flagellate delimitate da un involucro, spesso di natura proteica e discontinuo.

Conferisce una forma definita alla cellula, formando intorno ad essa una sorta di scatola, più o meno forata, e relativamente rigida.

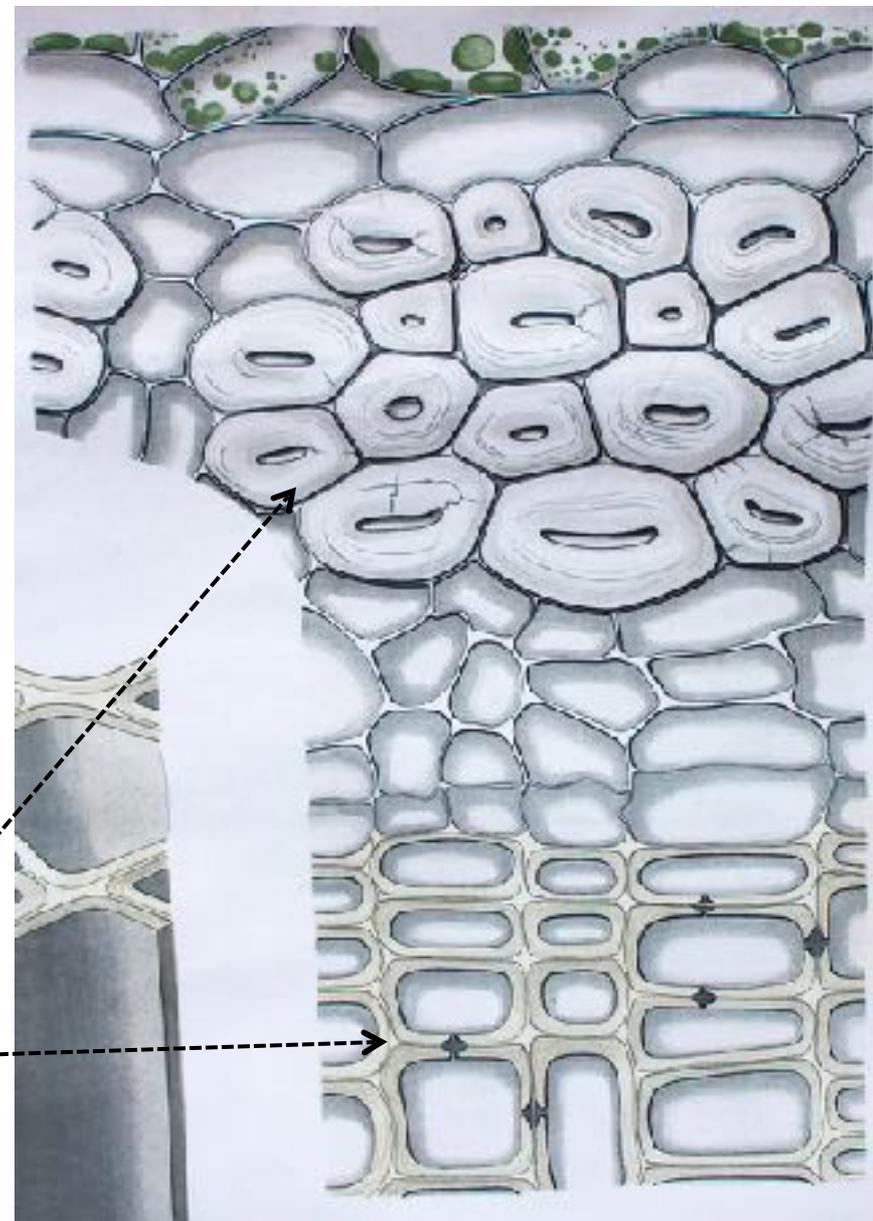
Parete + vacuolo = sistema osmotico

→ **assorbimento di acqua e turgidità cellulare.**

Barriera fisica per ogni sostanza in entrata ed uscita dalla cellula.

Può **persistere in loco** anche dopo la morte della cellula (in certi casi le pareti svolgono la loro funzione proprio dopo che il citoplasma è andato perso !!!): e.g. tessuti di sostegno (e.g. sclerenchima), di protezione (e.g. sughero), e di trasporto dell'acqua (e.g. xilema).

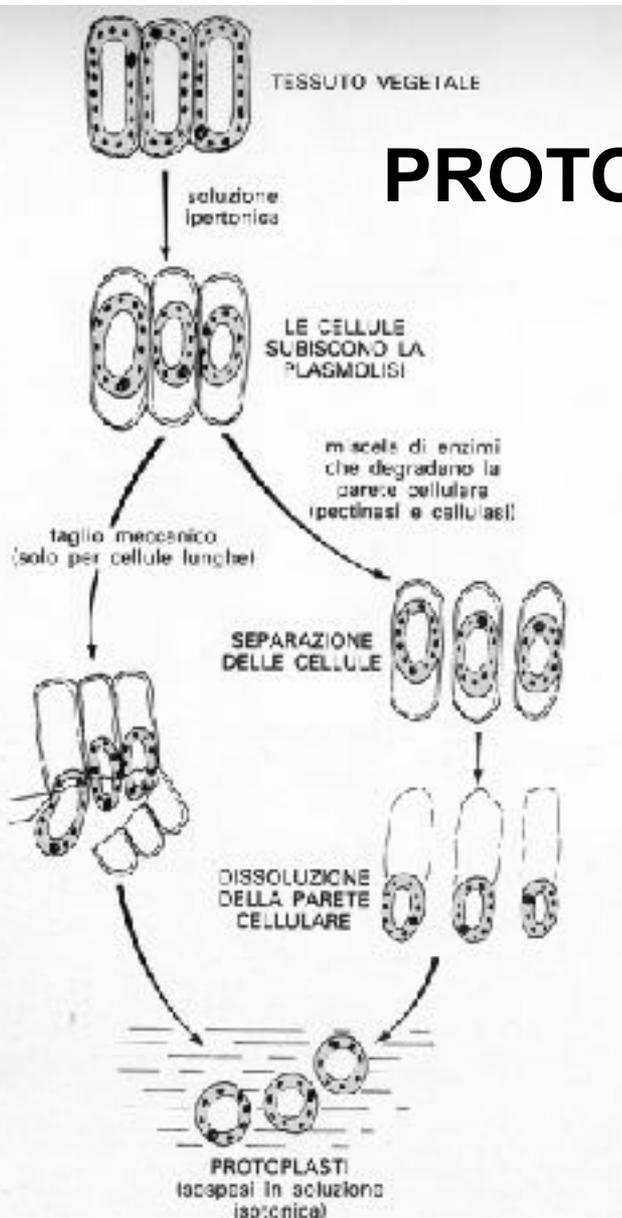
Parete = prodotto del citoplasma vivente, ogni cellula è responsabile della costruzione della propria parete cellulare.



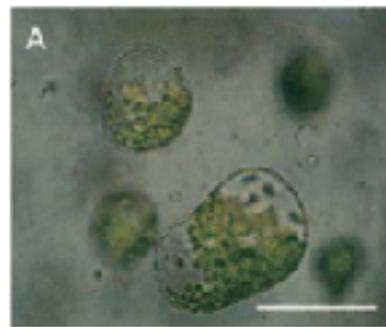
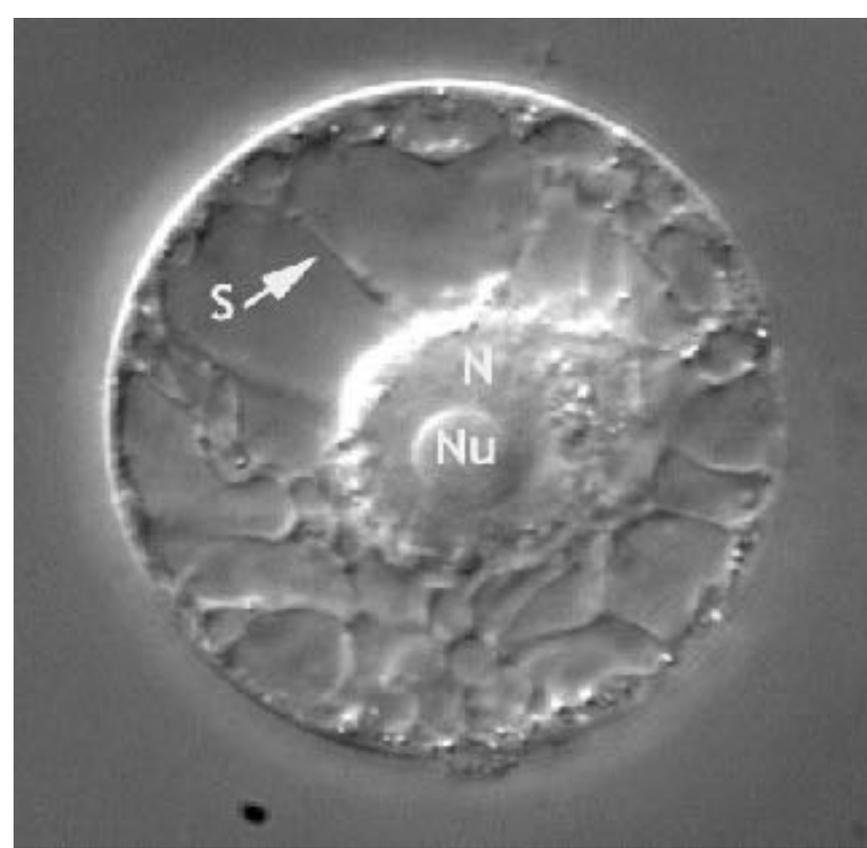
Parete cellulare: vantaggi - costrizioni:

- Il movimento autonomo è impossibile, a meno che non si adottino dei trucchi.
- È impossibile la fagocitosi.
- La divisione cellulare deve prevedere la costruzione di una nuova parete tra le due cellule figlie (eccezioni!).
- La formazione di gameti o spore richiede la rottura della parete della cellula-madre da cui le cellule figlie derivano.
- Se la parete viene eliminata artificialmente, la cellula è in grado di ricostruirla in tempi rapidi.

PROTOPLASTI



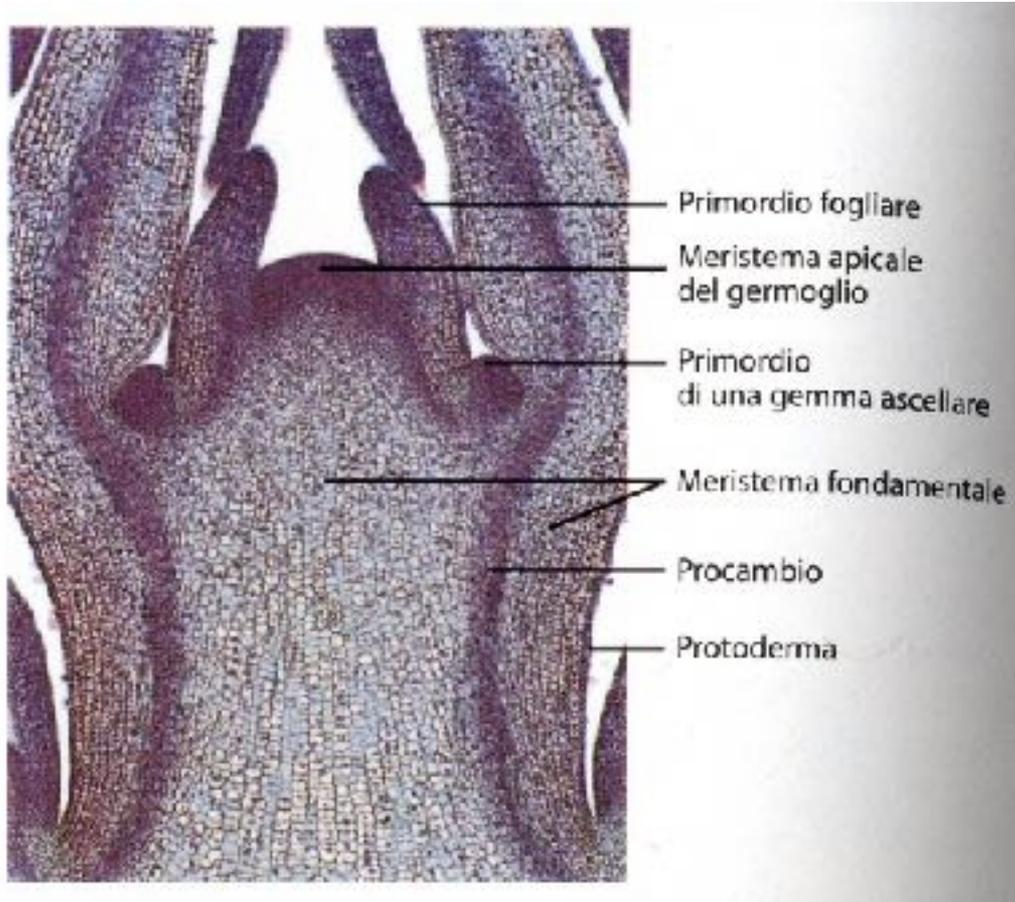
Questo schema rappresenta i metodi usati per isolare i protoplasti da un tessuto vegetale.

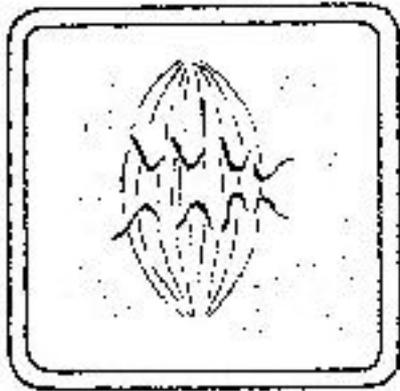


Transgenic tobacco SR-1. A) Cell division of protoplast 5 days after co-transformation. B) Transgenic tobacco SR-1 regenerated plants 4 months after being treated with phytohormones. C) Adult plant.

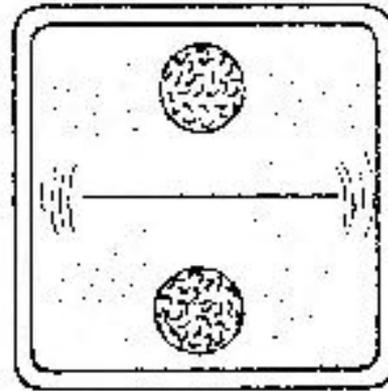
Come inizia a formarsi la parete di una cellula vegetale?

Siamo all'interno di tessuti in attiva divisione in particolari punti del corpo di una pianta ... i **MERISTEMI**.

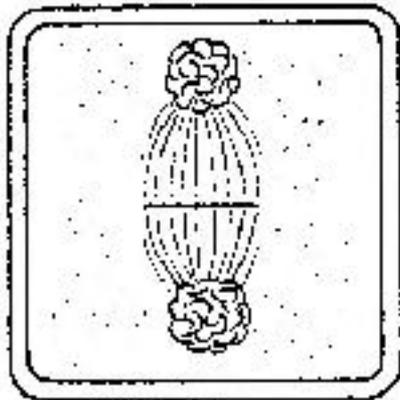




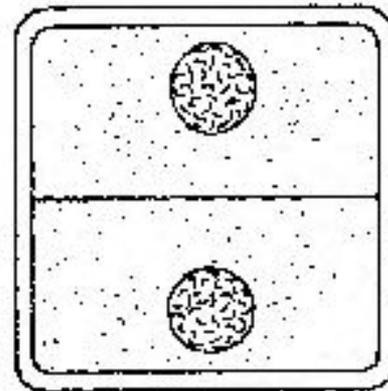
Anafase



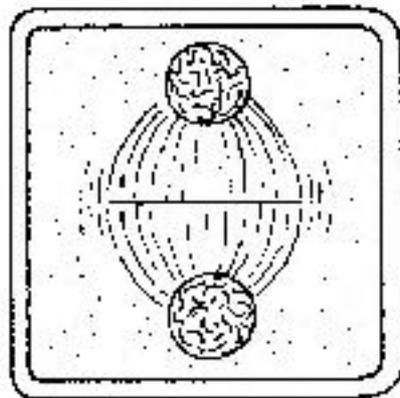
Piastra cellulare completa, il fragmoplasto scompare



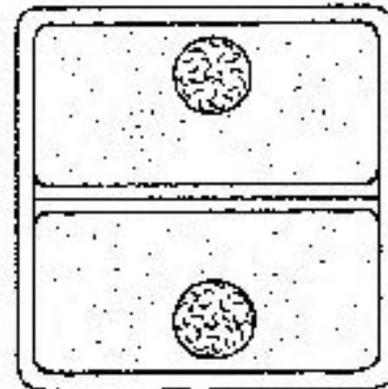
Formazione di piastra cellulare:
f(x) fragmoplasto



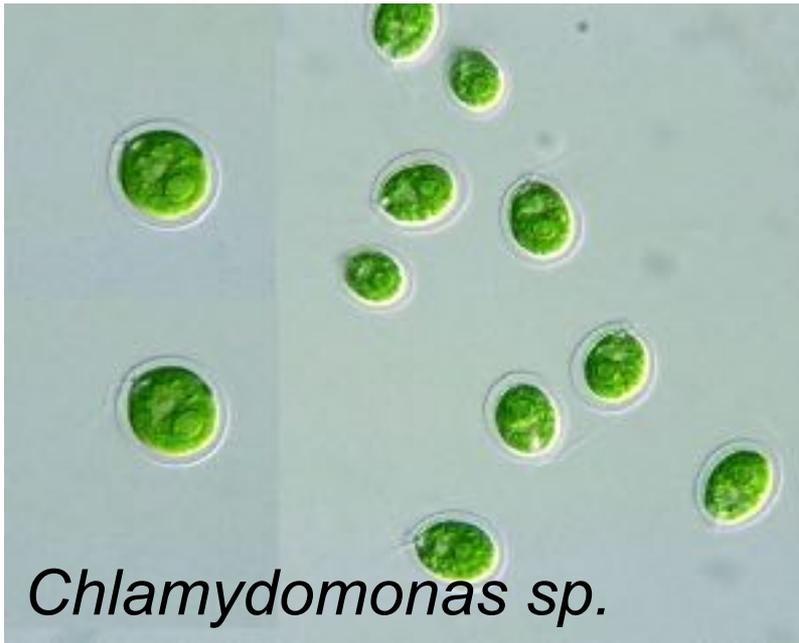
Lamella mediana completa = setto di separazione tra due cellule

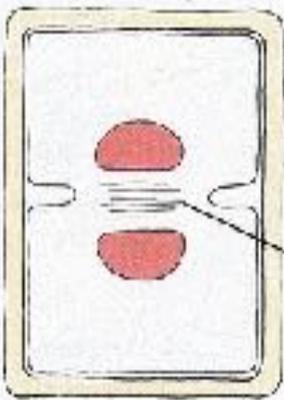


Allargamento del fragmoplasto

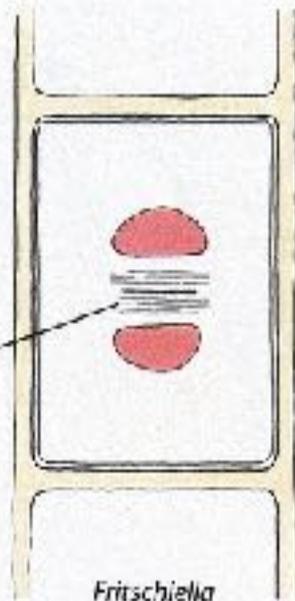


Le cellule figlie costruiscono la propria parete primaria.

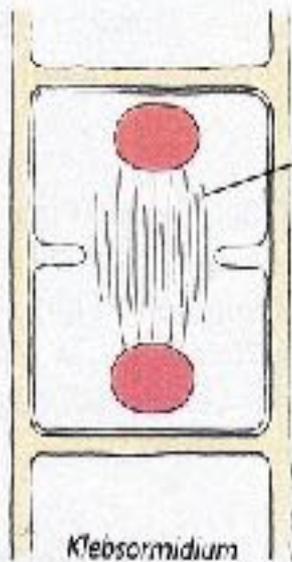




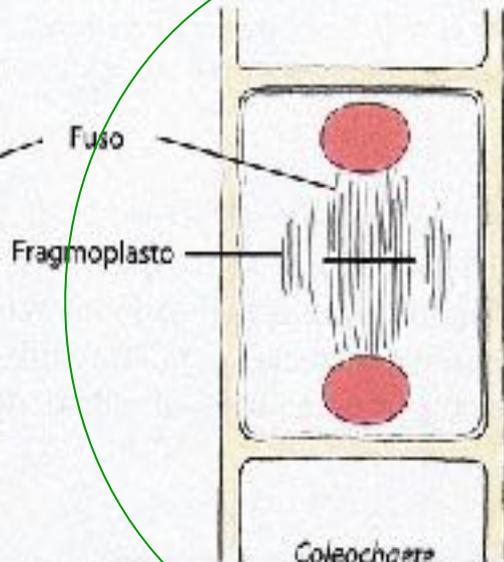
Chlamydomonas
(a)



Fritschella
(b)



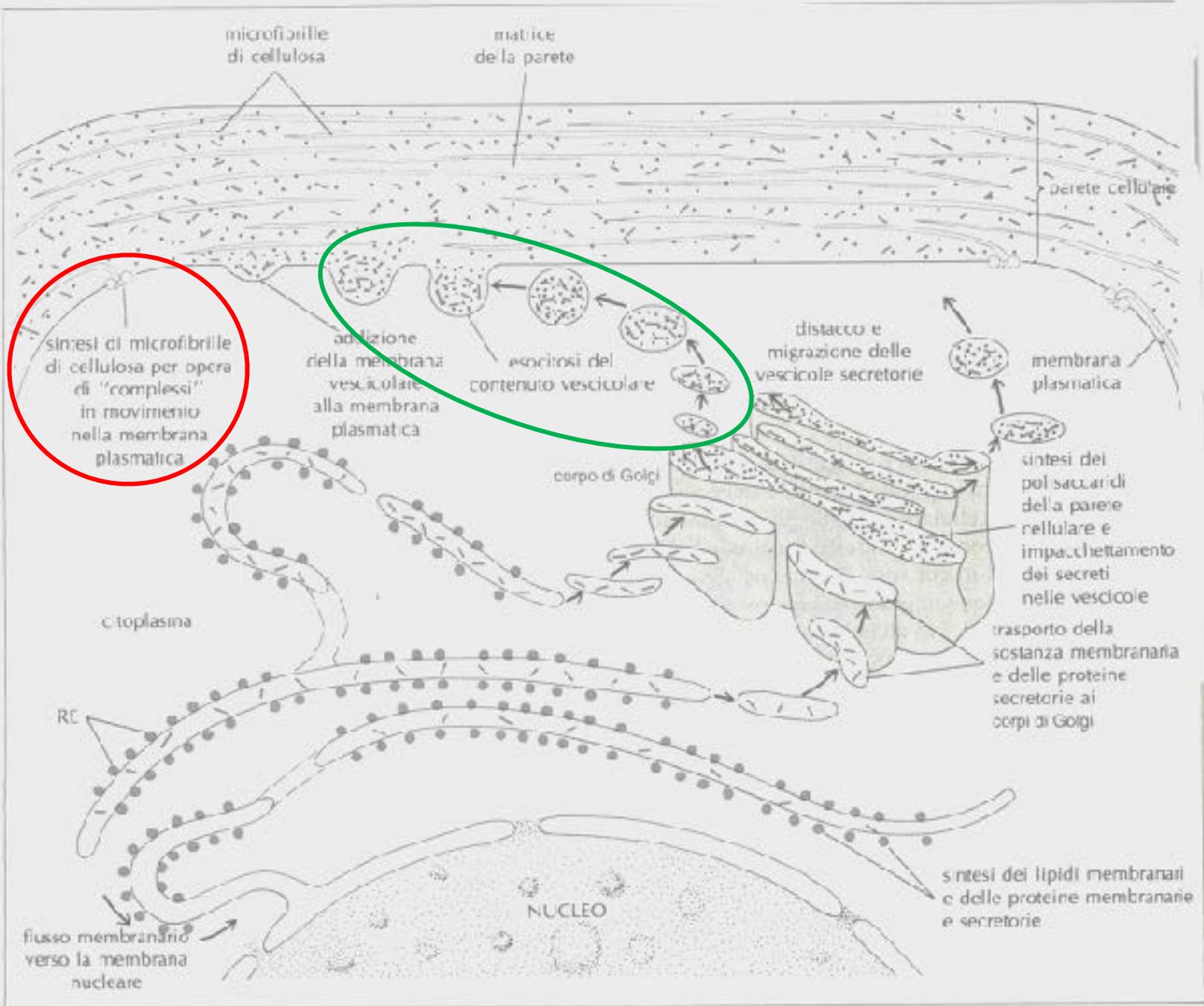
Klebsormidium
(c)

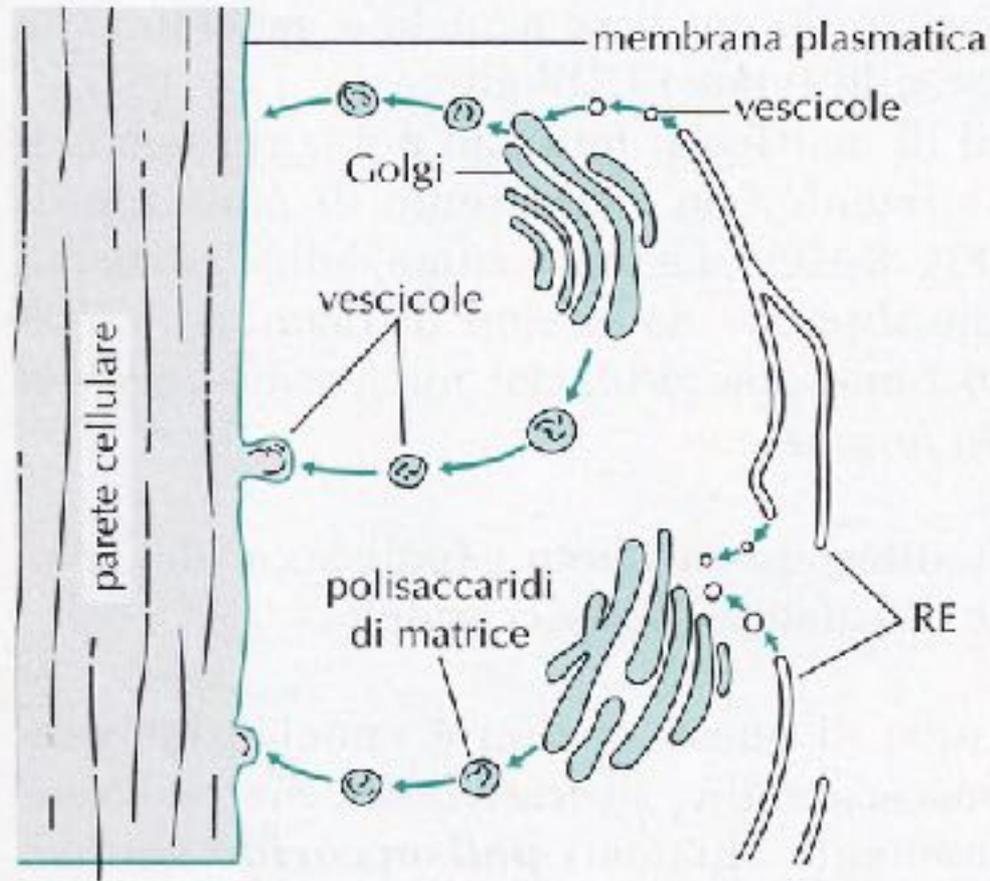


Coleochaete
(d)

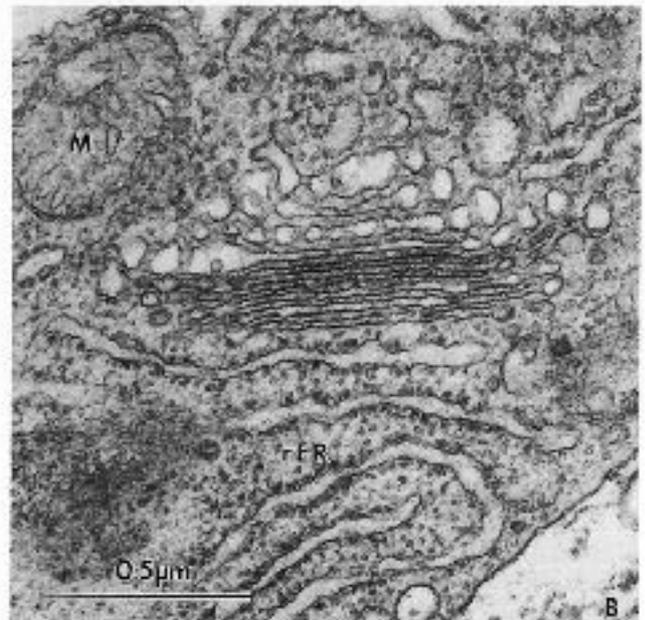
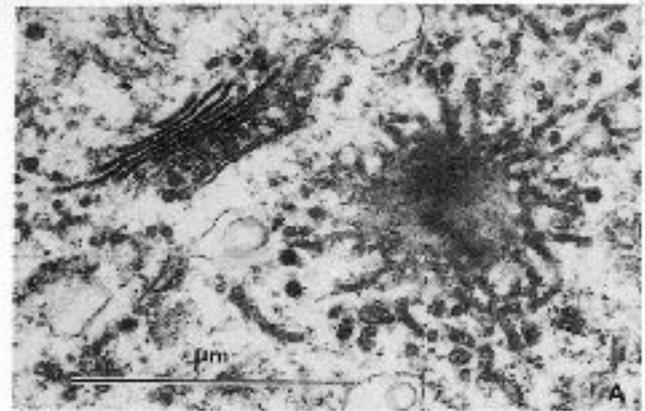
Citodieresi in due classi del phylum *Chlorophyta*. (a), (b) Nella classe *Chlorophyceae* il fuso mitotico non è persistente e i nuclei figli, che sono relativamente vicini tra loro, sono separati dal ficoplasto. La citodieresi in *Chlamydomonas* avviene mediante invaginazione, mentre in *Fritschella* si realizza attraverso la formazione di una piastra cellulare. (c) Nei rappresentanti più semplici della classe *Charophyceae*, come *Klebsormidium*, il fuso mitotico è persistente e i nuclei figli sono relativamente distanti. La citodieresi avviene per invaginazione. (d) In *Charophyta* più evolute, come *Coleochaete* e *Chara*, è presente un fragmoplasto, simile a quello delle piante superiori, e la citodieresi si realizza mediante formazione di una piastra cellulare, come nelle piante superiori. Le *Ulvophyceae*, al pari delle *Chlorophyceae*, si caratterizzano per un fuso mitotico persistente, ma non presentano né fragmoplasto, né piastra cellulare.

Questa modalità di divisione è solo uno dei quattro modelli presenti nelle alghe verdi





L'assemblaggio dei polisaccaridi nella parete cellulare (schematico). I polisaccaridi di matrice, sintetizzati da enzimi localizzati nell'apparato del Golgi, vengono trasportati mediante vescicole che poi si fondono con la membrana plasmatica e rilasciano il loro contenuto nella parete.

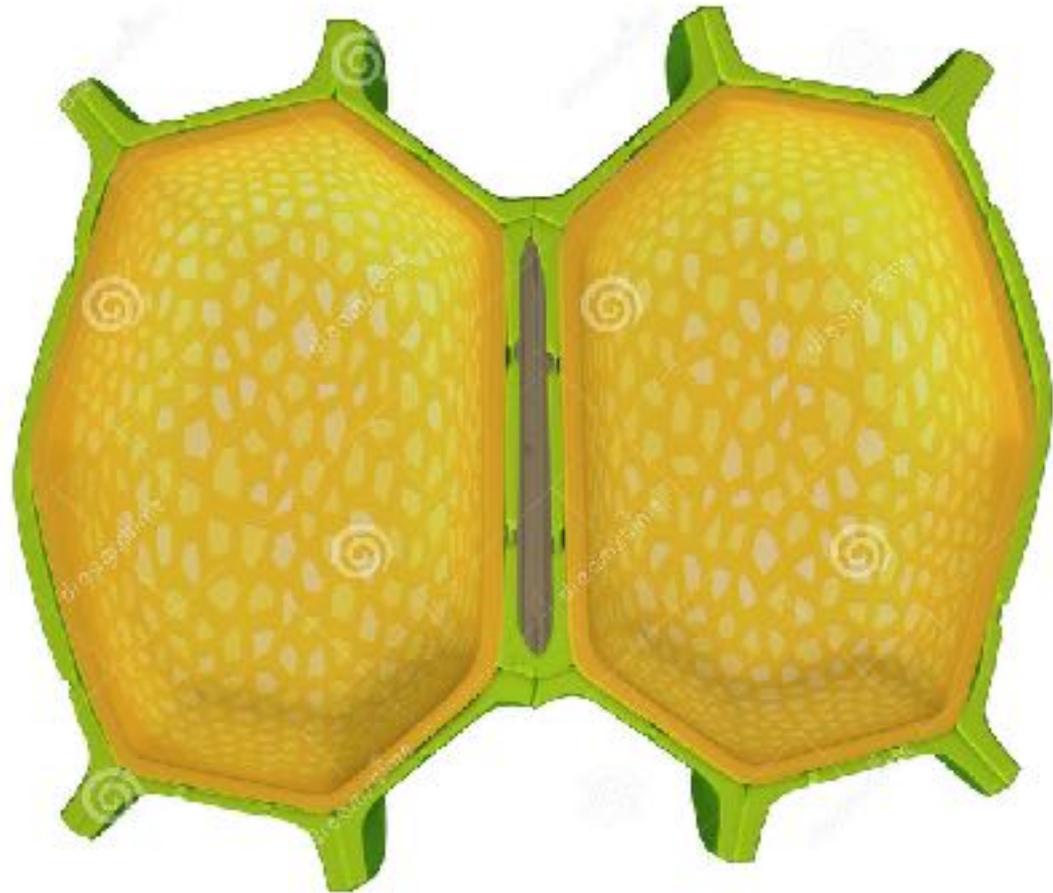


Dittiosomi al ME. A, un dittiosoma sezionato trasversalmente e uno sezionato tangenzialmente in una cellula della ligula dell'isote *Isodres isuetris*; periferia delle cisterne a rete tubulare e con molte piccole vescicole. B, dittiozoma in sezione trasversale in una cellula ghiandolare di *Veronica beccabunga*; lato cieco di sotto, rivolto verso l'rER; sul lato *trans* filamenti sottili del Golgi riconoscibili tra le cisterne; le cisterne più esterne della fascia *trans* sono fenestrate e dilatate («reticolo *trans* del Golgi»); M mitocondrio. (A, foto al ME di U. Kristen; B, foto al ME di J. Lookhausen e di U. Kristen).

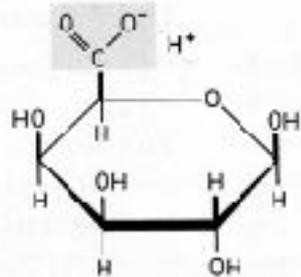
Una volta formata la lamella mediana, ciascuna cellula inizia a depositare la propria parete, e contemporaneamente (se non si tratta di una cellula meristemica che deve mantenere la capacità di dividersi), ad accrescersi in dimensione.

PECTINASI, di funghi patogeni

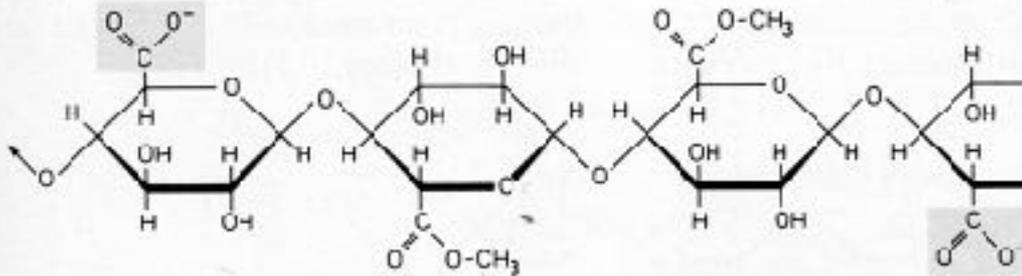
Formazione della parete ed accrescimento, vanno di pari passo, per cui la parete (= **parete primaria**) mantiene sempre lo stesso spessore, che è piuttosto esiguo.



La **lamella mediana** è particolarmente ricca di **pectine** (eteropolisaccaridi, carboidrati indigeribili), che hanno la funzione di “incollare” tra di loro le cellule.



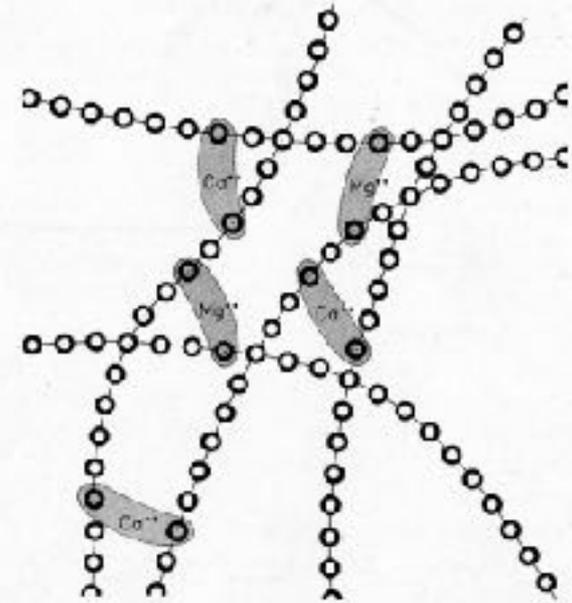
acido galatturonico



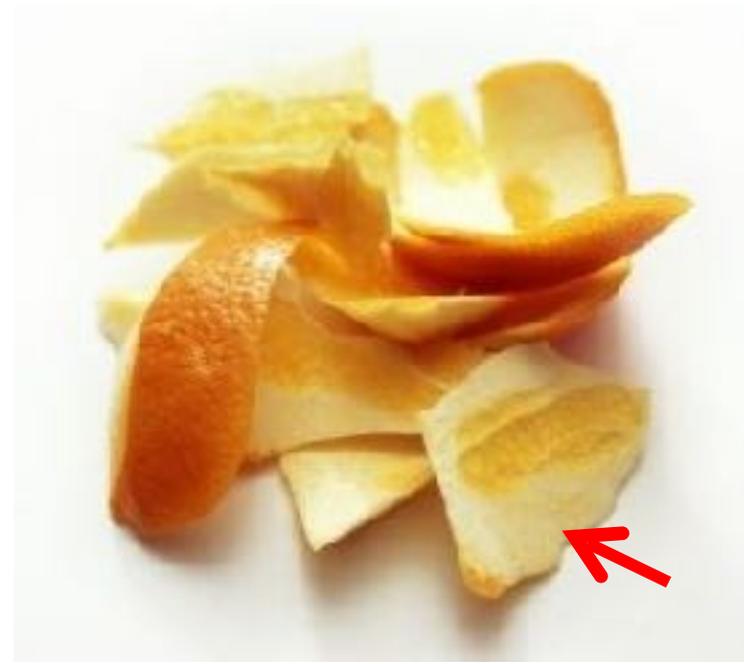
acido pectico legame α 1-4

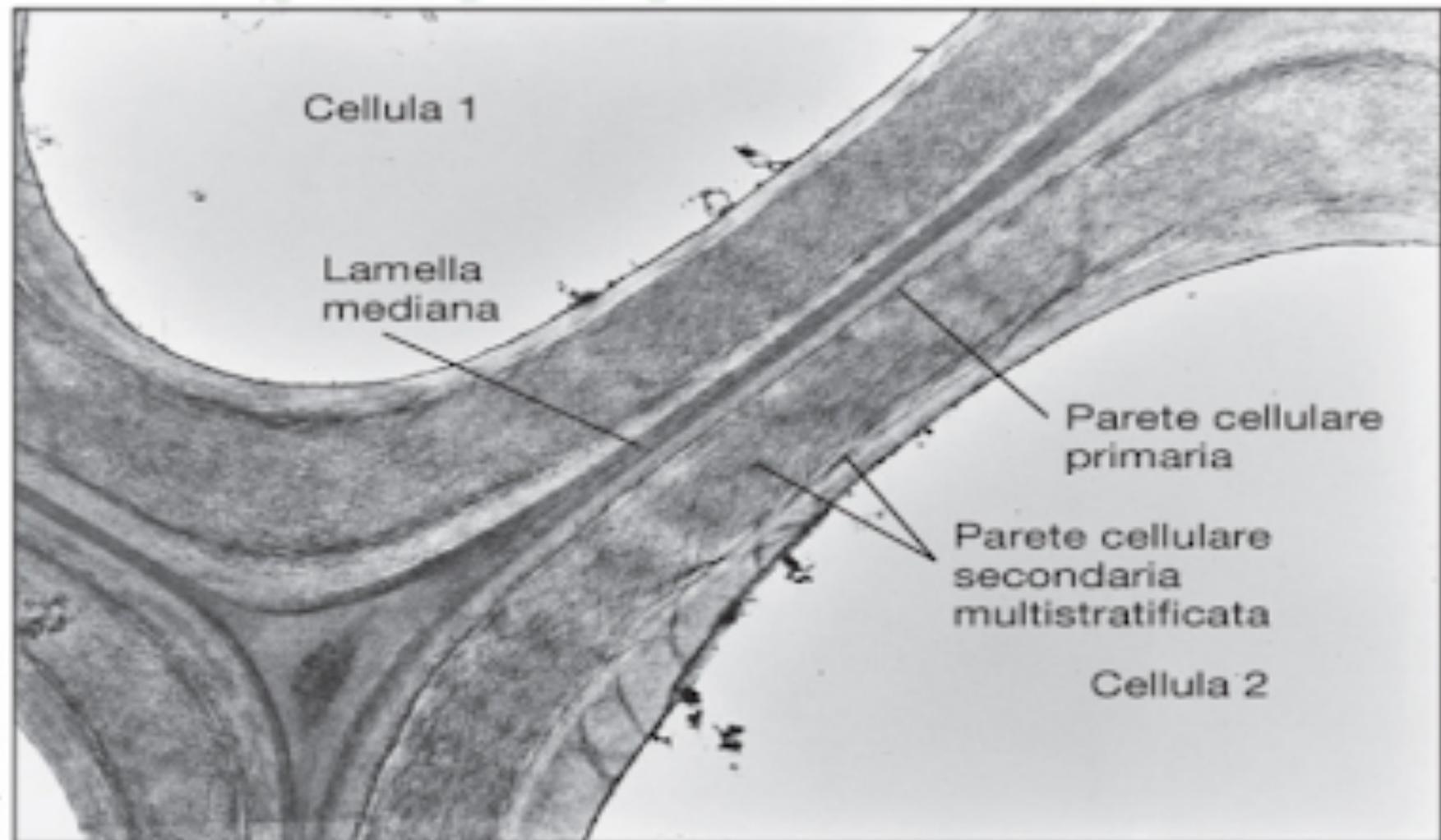
Se le pectine vengono rimosse (azione enzimatica), le cellule si separano: è quanto succede con la maturazione della polpa di un frutto...

Elevate quantità di pectine in frutti immaturi



Formazione di un reticolo di catene di acido poligalatturonico mediante legami ionici nella pectina.





Cellula 1

Lamella mediana

Parete cellulare primaria

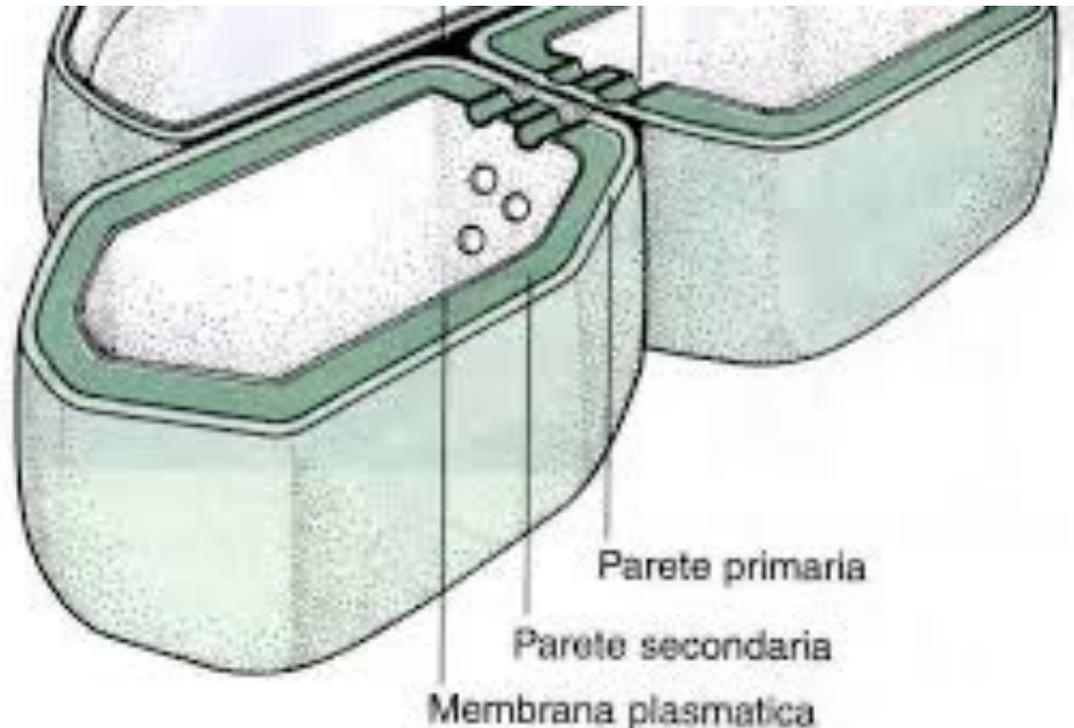
Parete cellulare secondaria multistratificata

Cellula 2

2.5 μm

La cellula raggiunge le sue dimensioni definitive → differenziazione
→ deposizione di una nuova frazione della parete cellulare =
parete secondaria, con caratteristiche compositive e meccaniche
dipendenti strettamente dalle funzioni della cellula.

La **parete secondaria** →
**riduzione del volume
cellulare** (la parete
primaria, più esterna, non
aumenta più di
dimensioni).



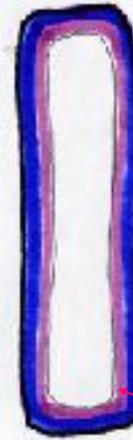
*cellula
meristemica*

*cellula
adulta*

sulla lamella mediana comincia
l'apposizione della parete primaria

in accrescimento
fino a raggiungere le
dimensioni definitive

raggiunta le
dimensioni definitive,
inizia l'eventuale differenziazione



lamella mediana

*lamella mediana
+ parete primaria*

*lamella mediana
+ parete primaria
+ parete secondaria*

Lo spessore della parete primaria si
mantiene costante per la deposizione
di nuovo materiale

Lo spessore della parete
secondaria aumenta
progressivamente a spese
del volume cellulare

Le dimensioni aumentano **Il volume cellulare diminuisce**

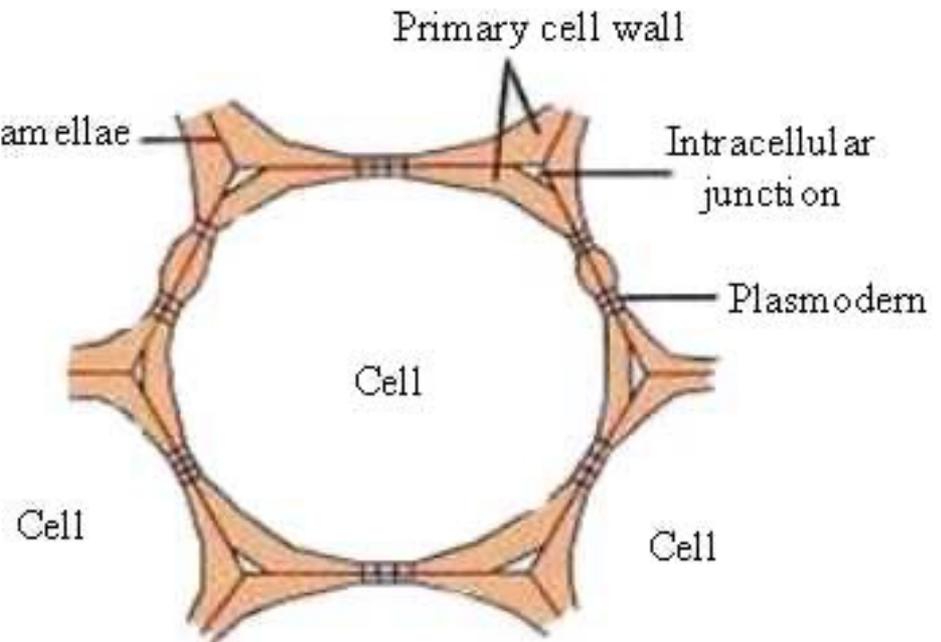
PARETE CELLULARE

LAMELLA MEDIANA (comune tra 2 cellule contigue):
SOSTANZE PECTICHE + proteine strutturali ed enzimatiche,
NO CELLULOSA.

PARETE PRIMARIA

(accrescimento embrionale e per distensione; si forma a ridosso della lamella

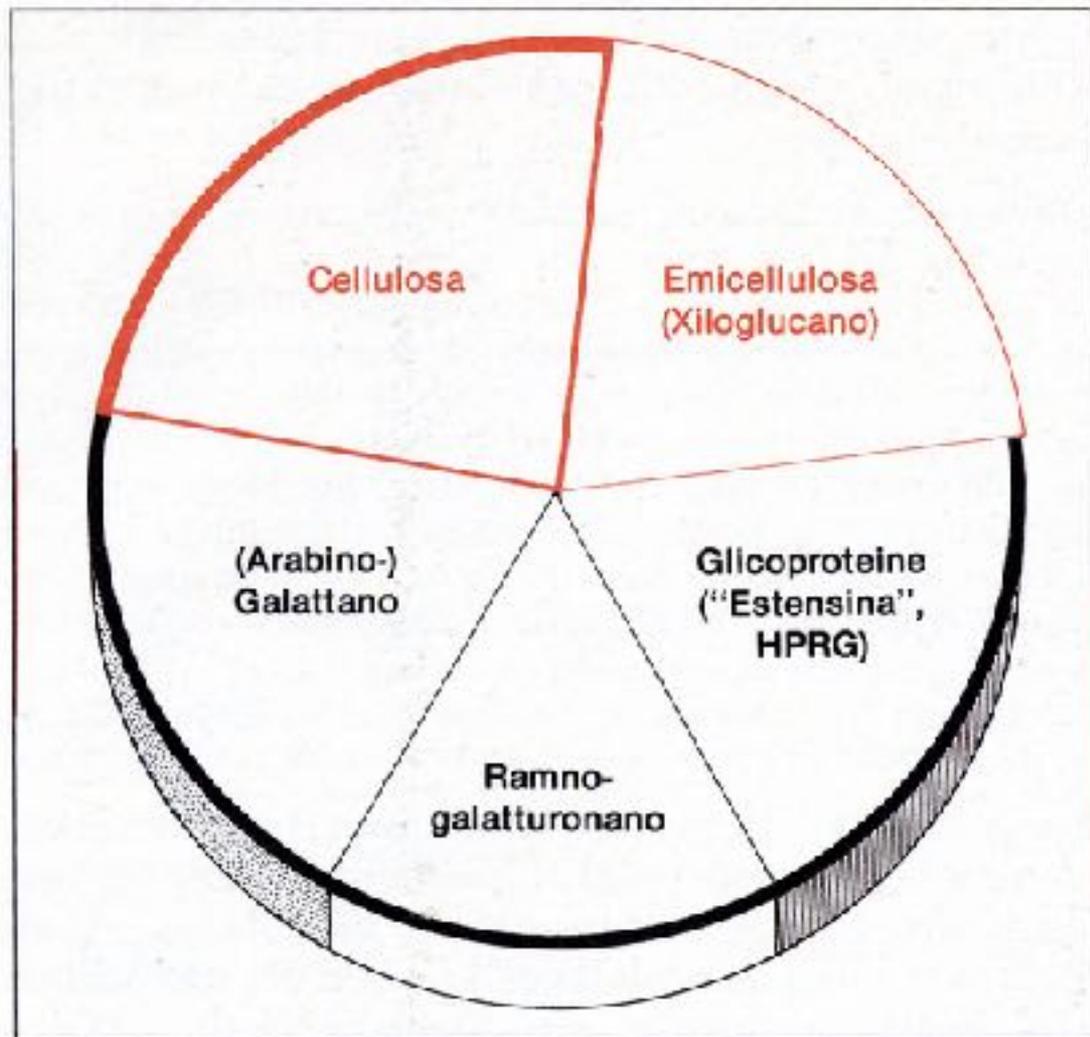
mediana): 1) **MATERIALE FIBRILLARE**: cellulosa nelle piante superiori, **chitina** nei funghi; 2) **MATRICE**: H₂O (70% del peso fresco), **emicellulose, sostanze pectiche, proteine e lipidi** (che riempiono gli interstizi del materiale fibrillare).



La **parete primaria** è formata da molto costituenti diversi, che sono specie-specifici.

I composti più importanti sono dei **polimeri di carboidrati = glicani = polisaccaridi** (c. il 90% in peso) → **cellulosa** che però rappresenta solo una frazione, non necessariamente la più importante, in termini di massa.

Glicani strutturali vs. glicani di riserva



Composizione (sostanza secca) della parete cellulare primaria di una coltura cellulare di *Acer pseudoplatanus*. Lo xiloglucano dell'emicellulosa è pari alle fibrille strutturali della cellulosa. Arabinogalattani e ramnogalatturonani costituiscono le pectine. HPRG = Glicoproteine ricche di idrossiprolina. (Da dati di P. Albersheim e collab.).

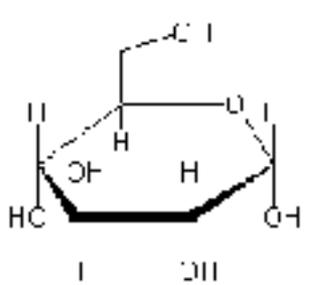
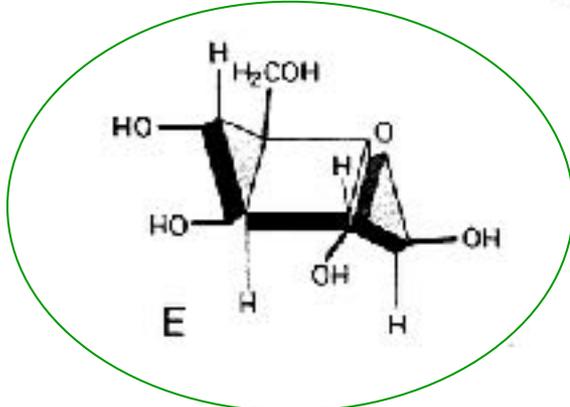
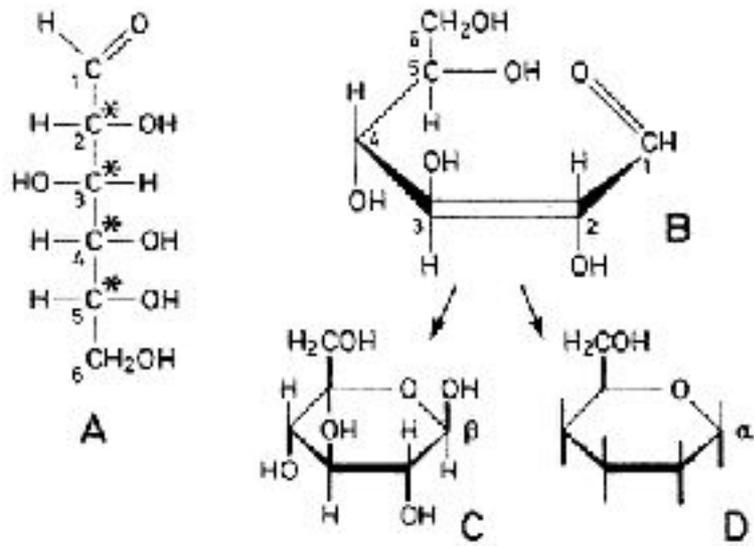
Polisaccaridi di parete e loro NOMENCLATURA:

- GLICANO è il termine generale
- GLUCANO indica polimeri del glucosio
- XILANO indica polimeri dello xilosio
- GALATTANO indica polimeri del galattosio
- la cellulosa è un GLUCANO (ma anche un GLICANO)
- i glucurono-arabino-xilani sono GLICANI

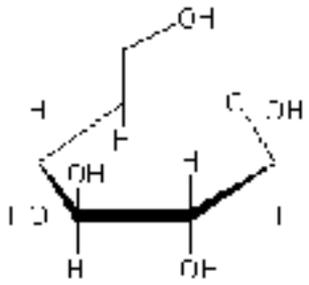
Ruolo delle proteine strutturali di parete:

- Controllo sulla crescita e sul differenziamento;
- Contribuiscono a determinare le caratteristiche meccaniche della parete;
- Difesa dall'invasione di patogeni;
- Risposta a stress biotici e abiotici;
- Costituiscono siti di nucleazione per la lignina;
- Interagiscono con le proteine del plasmalemma e con il citoscheletro per la trasmissione di segnali;
- Ruolo di ancoraggio delle proteine enzimatiche di parete che in maniera altamente coordinata devono dinamicamente rimodellare l'organizzazione della stessa per favorire la crescita e il differenziamento.

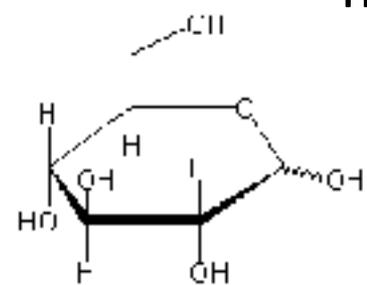
ESPANSINE: inducono espansione cellulare in risposta a pH acidi; non sono glicosilate; senza attività idrolitica né enzimatica; indeboliscono le associazioni non covalenti tra emicellulose e cellulosa.



α -D-glucopiranosio



β -D-glucopiranosio



D-glucosio ananero

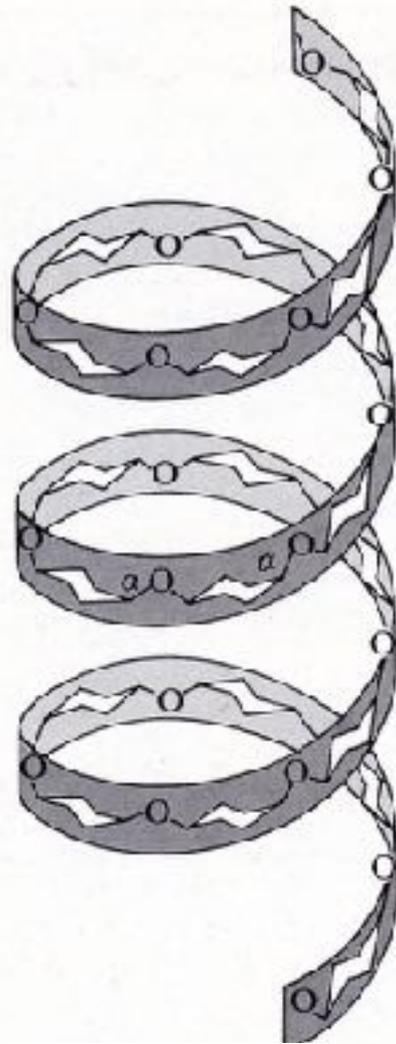
Formule di struttura dei monosaccaridi: **A-E**, esempio D-glucosio (Glc). **A**, formula di proiezione di un aldoso, gli atomi di carbonio in posizione 2-5 sono sostituiti asimmetricamente (formano legami con 4 diversi partners) e sono indicati con l'asterisco *; posizioni alternative dell'idrossile in C₂-C₄ darebbero luogo ad altri zuccheri (p. es. in C₂: D-mannosio; in C₄: D-galattosio); se il gruppo OH fosse situato alla sinistra di C₂, si avrebbe L-glucosio. **B**, a causa dell'ampiezza dell'angolo di legame con gli atomi di C (circa 110°) e della libertà di movimento dei legami semplici, i gruppi aldeidici (C₁) e l'idrossile in C₅ possono avvicinarsi a formare un emiacetale intramolecolare (**C**, **D**). Quindi anche C₁ diventa asimmetrico così che, a seconda della posizione dell'idrossile, si possono distinguere α -D-glucosio (**C**) ed β -D-glucosio (il primo è per esempio il monomero del polisaccaride di struttura cellulosa, il secondo il monomero dei polisaccaridi di riserva amido e glicogeno). La rappresentazione del Glc come anello a 6 segmenti (**B-D**: «forme piranosiche») è realizzata in prospettiva, l'anello è obliquo rispetto all'osservatore, come un libro posato su un tavolo. A causa dell'angolo di legame gli anelli piranosici non possono essere veramente piatti: una rappresentazione più realistica viene data in **E** (forma a «poltrona»). In questa conformazione — la più frequente — il C₄ e i gruppi OH dei restanti atomi di C sono quasi sullo stesso «livello» dell'anello (equatoriale); l'ostacolo reciproco di questi gruppi è quindi minimo, l'entropia massima, la molecola organica in questa forma è particolarmente stabile: β -D-Glc in forma a «poltrona» è la molecola organica più frequente sulla terra.

Esosi (glucosio, fruttosio, lattosio)

CELLULOSA



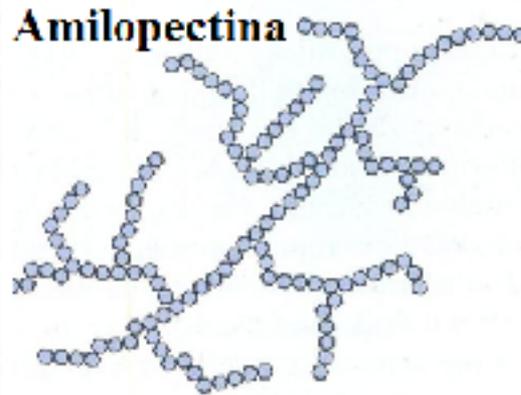
β -glucosio



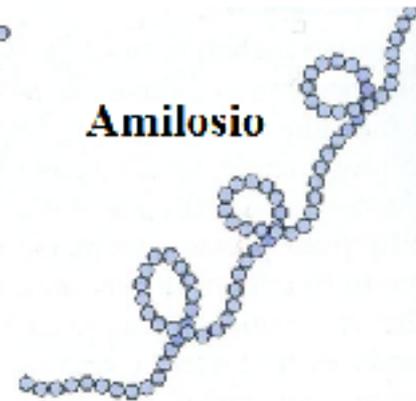
α -glucosio

AMIDO (AMILOSIO)

omoglicani



Amilopectina

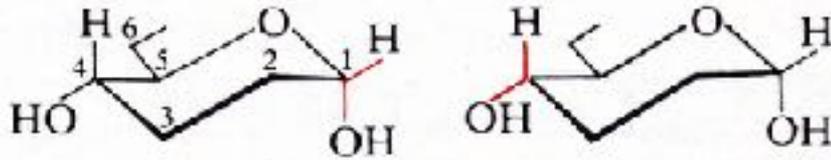


Amilosio

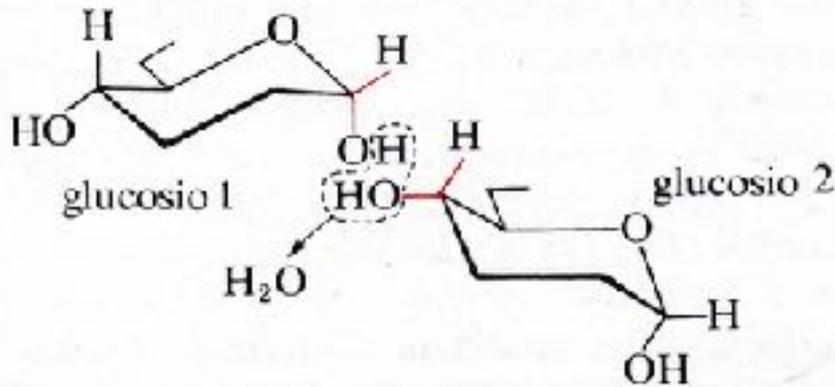
Un tratto della catena della cellulosa e di quella dell'amilosio (la forma non ramificata dell'amido). La cellulosa è una molecola lineare; invece nell'amido i legami α -1,4 costringono la catena a ripiegarsi. Nel caso particolare dell'amilosio la molecola assume una forma elicoidale.

(Da Dickerson e Geis «Chimica, materia e universo», Zanichelli).

Nell' AMILOSIO

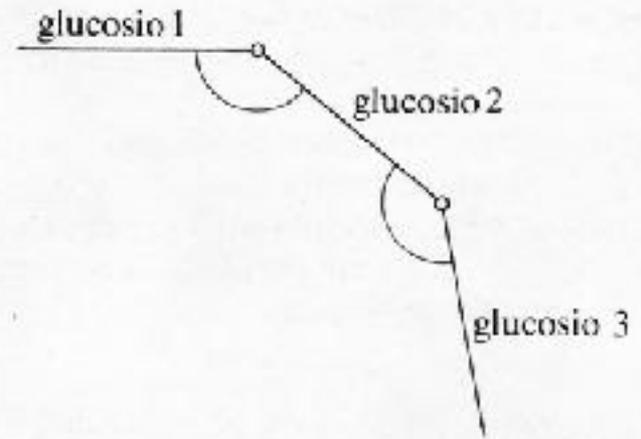
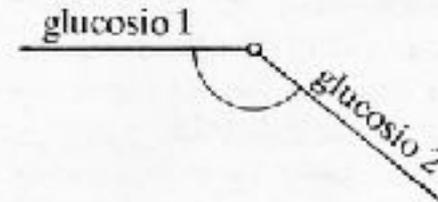


Queste sono due molecole dell' α -glucosio (monomero dell'amido) in cui è rappresentata la posizione dei gruppi —H e —OH legati ai carboni 1 e 4. I due gruppi —OH legati a questi carboni possono reagire fra loro formando un legame glucosidico.



Se le due molecole devono reagire fra loro per formare il legame glucosidico 1-4 esse devono necessariamente orientarsi in modo che i piani dei due anelli formino tra loro un certo angolo.

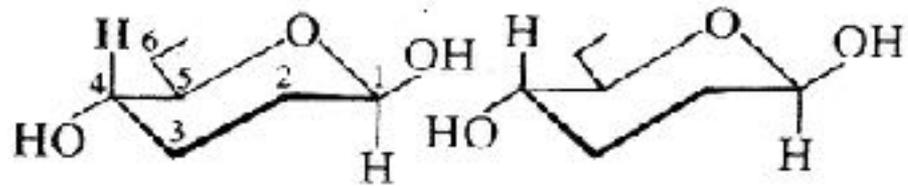
La disposizione reciproca delle due molecole può essere simboleggiata in questo modo:



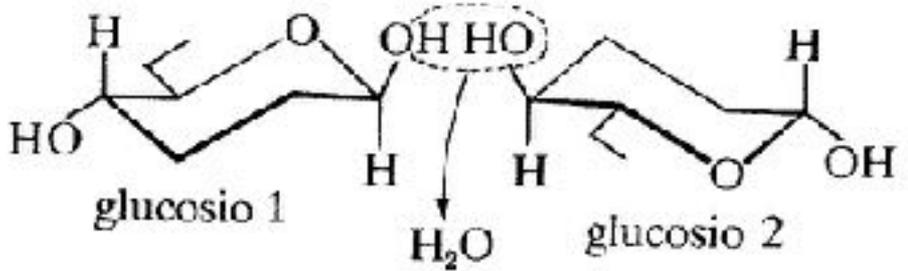
Se una terza molecola di glucosio si attacca alla molecola 2 si formerà tra 3 e 2 un angolo uguale a quello fra 2 e 1 ... e così via.

Risultato: dall'unione di molte molecole di α -glucosio si formerà una catena non diritta, ma fortemente incurvata.

Nella CELLULOSA

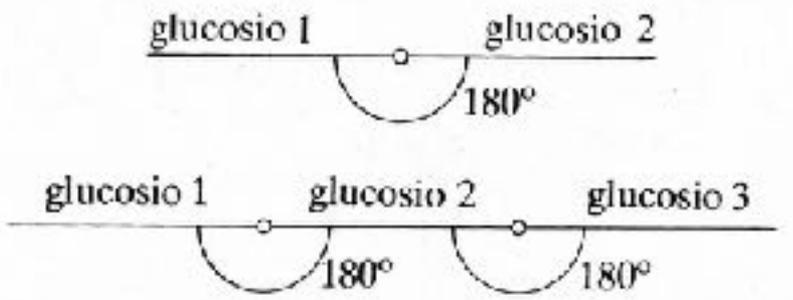


Queste sono invece due molecole di β -glucosio (monomero della cellulosa) in cui è rappresentata la posizione dei gruppi $-H$ e $-OH$ legati ai carboni 1 e 4. Se le due molecole sono orientate nello stesso modo il legame glucosidico 1-4 non può formarsi perché i due gruppi $-OH$ coinvolti sono troppo lontani.

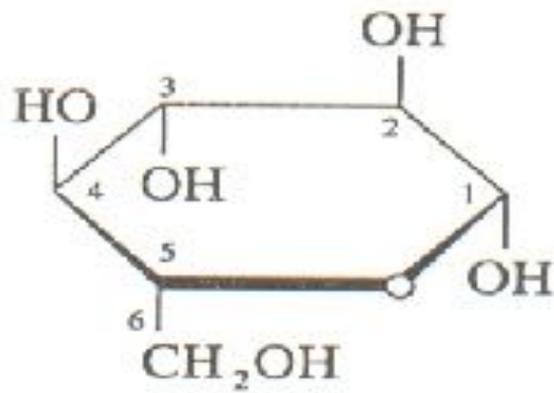


Il legame può invece formarsi facilmente se una delle due molecole è ribaltata (ruotata di 180°) rispetto all'altra. I due anelli vengono a giacere all'incirca sullo stesso piano.

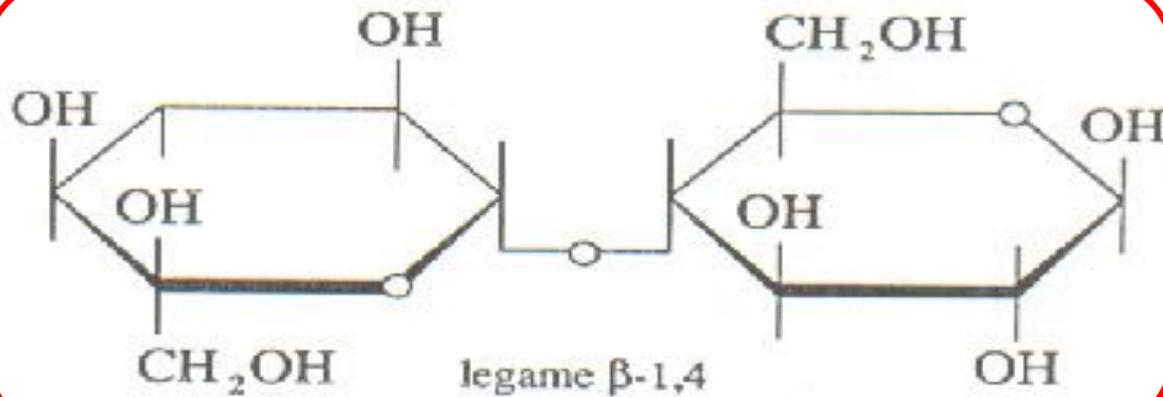
La loro disposizione reciproca può essere rappresentata in questo modo:



Se una terza molecola di glucosio si attacca alla molecola 2, il suo anello giacerà sullo stesso piano dei due precedenti... e così via. Risultato: dall'unione di molte molecole di β -glucosio si forma una catena diritta.



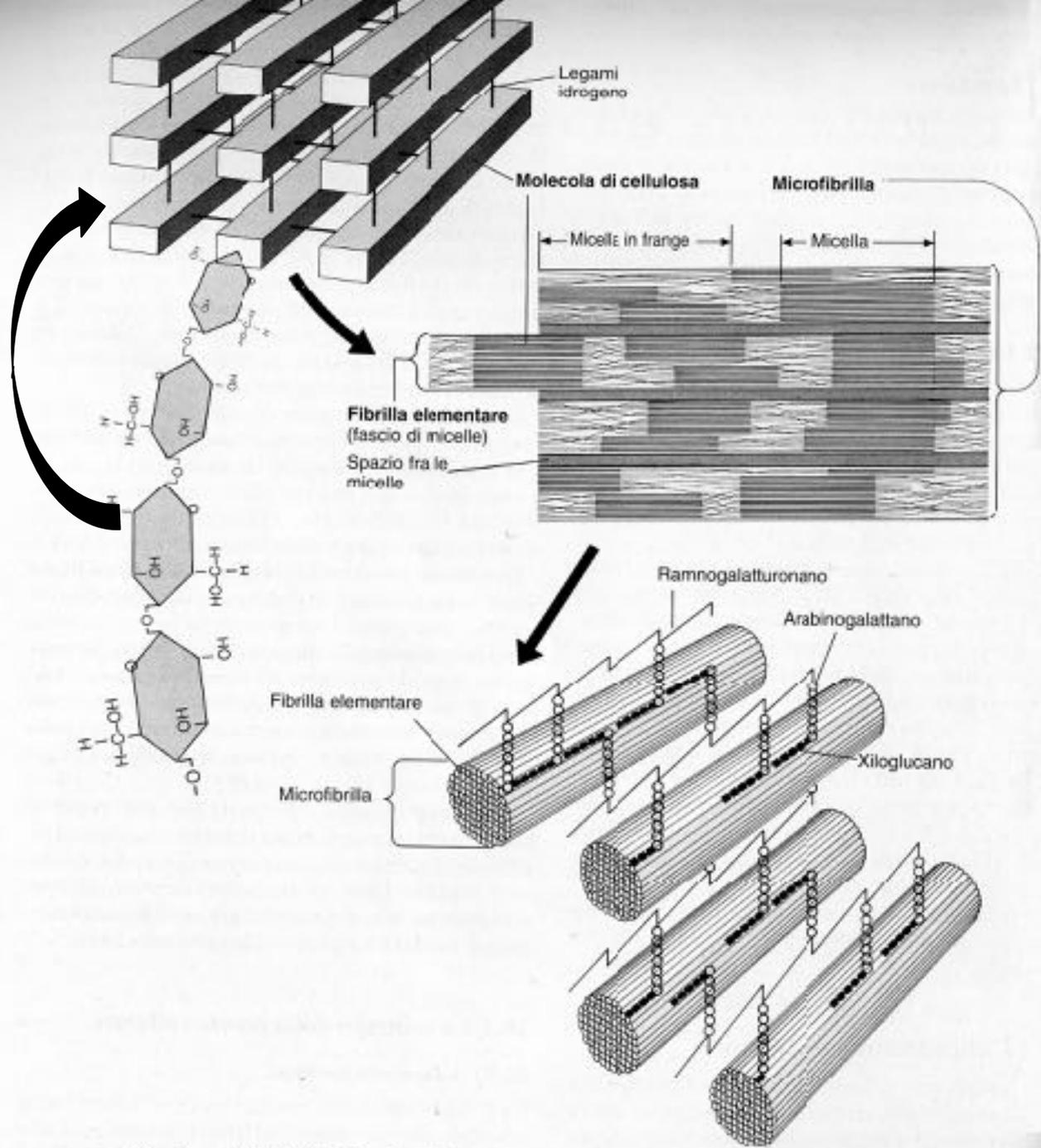
β - glucosio



cellobiosio

**Cellobiosio =
disaccaride del
glucosio**

Figura 2.24. - Molecola di cellulosa.



Macromolecola



Fibrilla elementare



Microfibrilla



Macrofibrilla

Struttura delle fibrille di cellulosa della parete. In alto: le microfibrille in macrofibrille (da AL- rabinosio e del galattosio) mediante un

Complessi rosetta della cellulosa sintasi

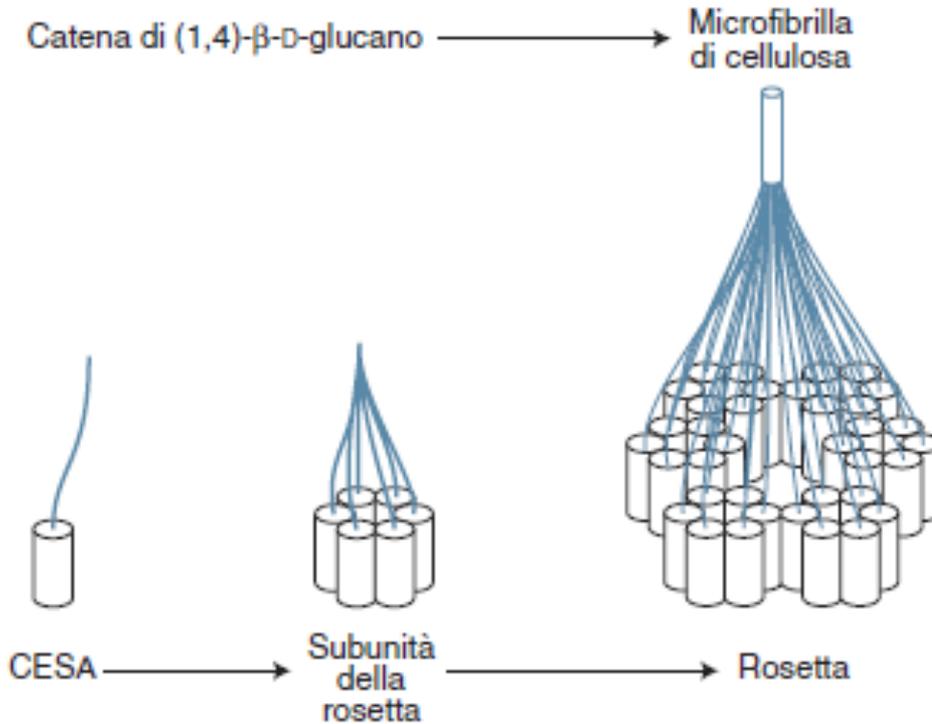


Figura 2.8

Struttura schematica di un complesso della rosetta, formato da sei subunità ciascuna contenente sei polipeptidi di cellulosa sintasi (CESA). Da ogni CESA viene sintetizzato un poliglucano (filamento azzurro) che si associa agli altri a formare una microfibrilla di cellulosa.

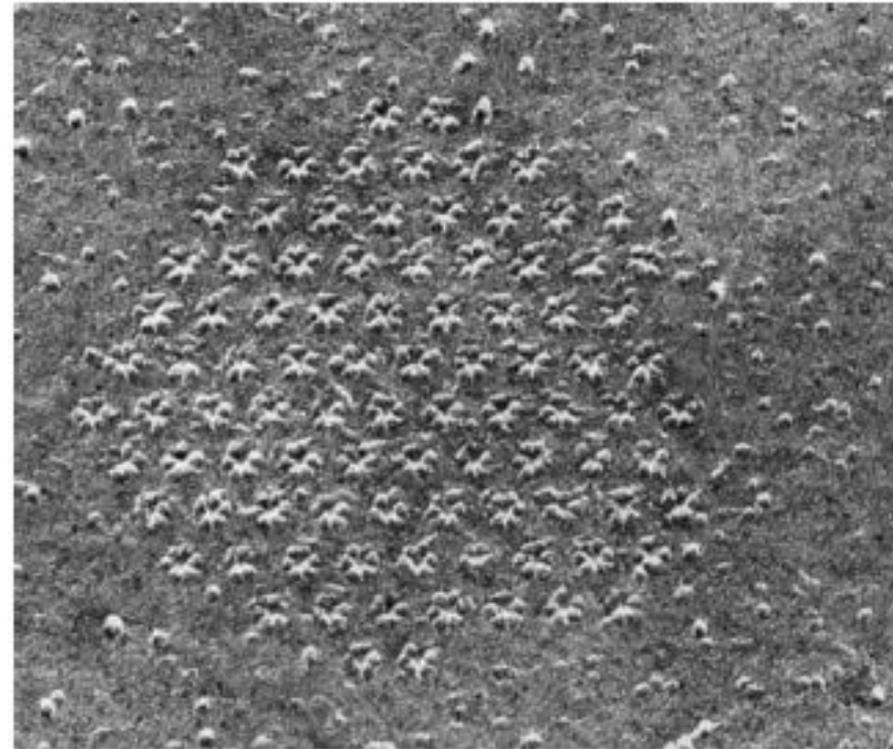


Figura 2.9

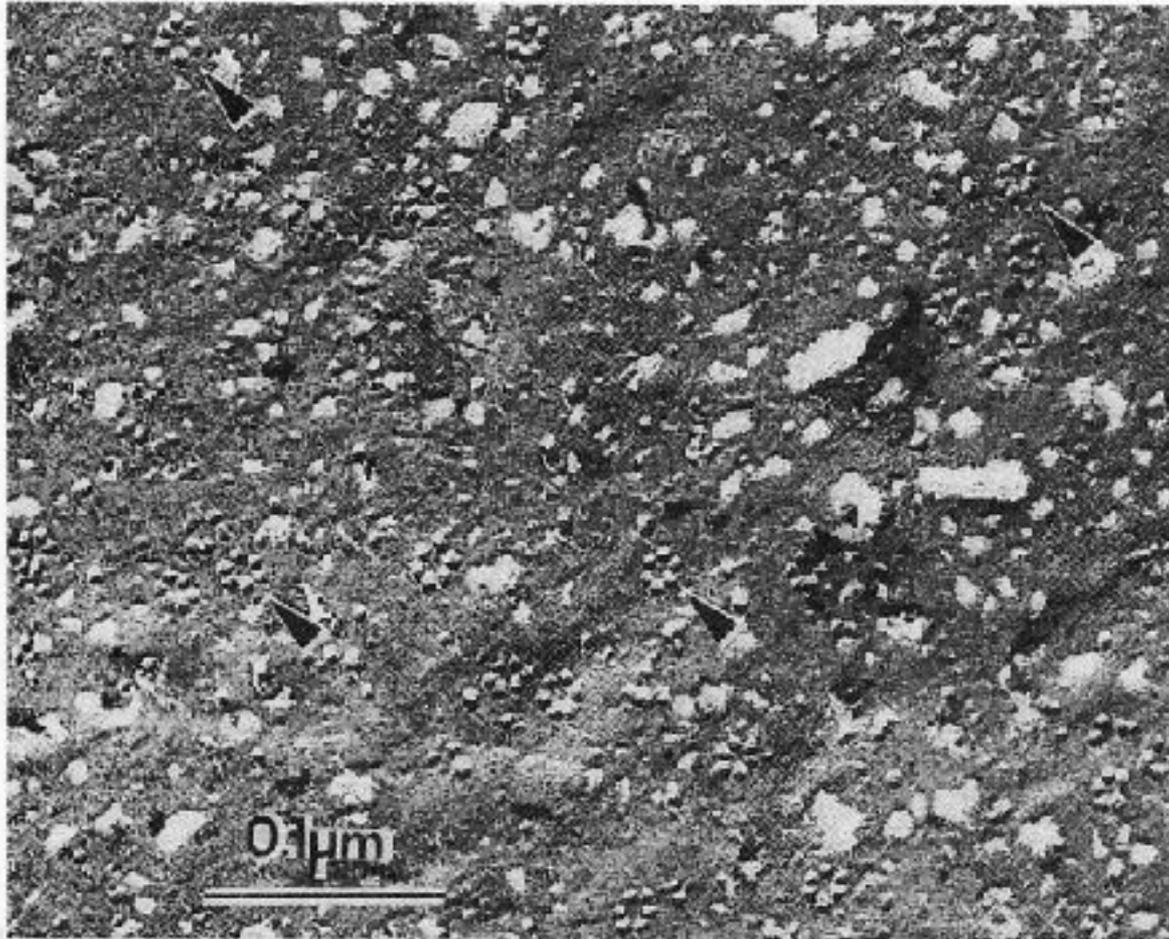
Micrografia al microscopio elettronico a scansione di complessi rosetta dell'alga verde *Spirogyra* (da T.H. Giddings et al., 1980).

Macromolecola

Fibrilla elementare

Microfibrilla

Macrofibrilla



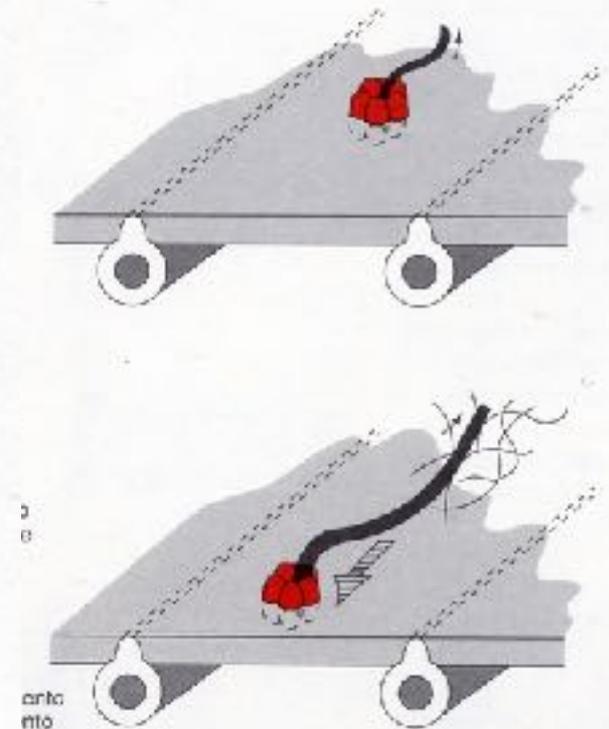
Complessi di Cellulosa-sintasi a rosetta nella membrana cellulare del muschio *Funaria hygrometrica* (protonema). Delle più di venti rosette visibili nella figura, quattro sono evidenziate dalle frecce. (Preparato al ME di U. Rudolph).

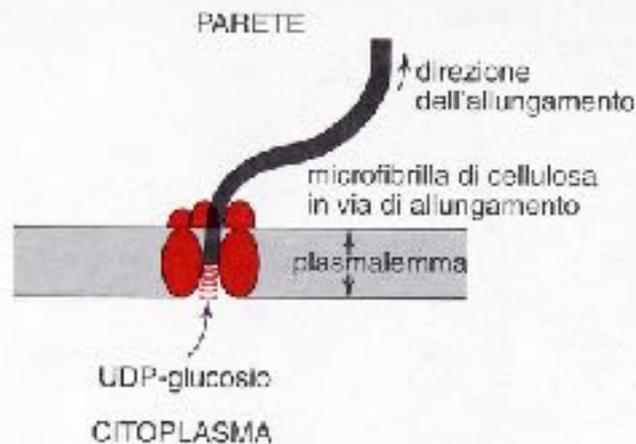
direzione
dell'allungamento

fillo di cellulosa
in allungamento

membrana

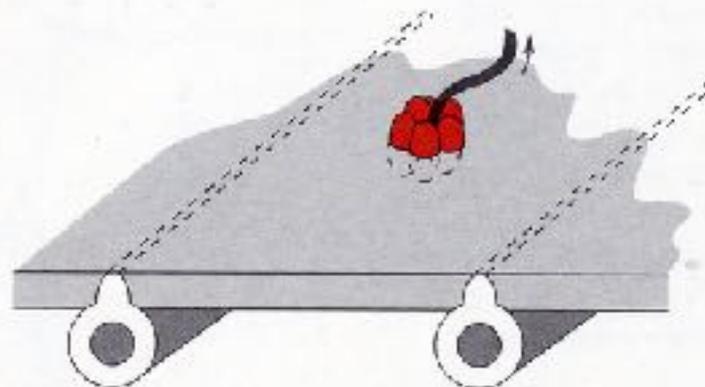
Rosetta di cellulosa sintetasi
inserita nel plasmalemma.
Da una parte entrano i monomeri
(glucosio legato al nucleotide UDP),
dall'altra esce la microfibrilla di
cellulosa che man mano si allunga.



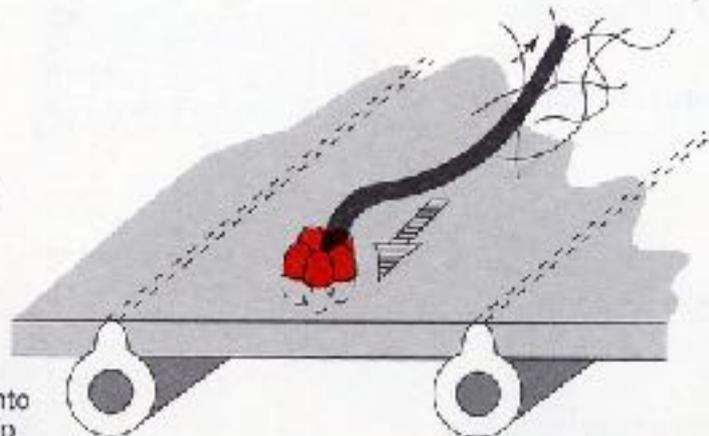


Rosetta di cellulosa sintetasi inserita nel plasmalemma. Da una parte entrano i monomeri (glucosio legato al nucleotide UDP), dall'altra esce la microfibrilla di cellulosa che man mano si allunga.

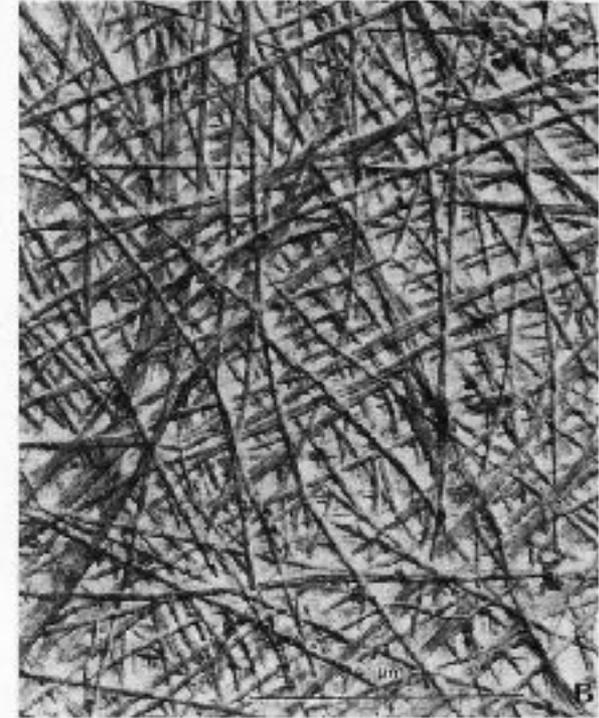
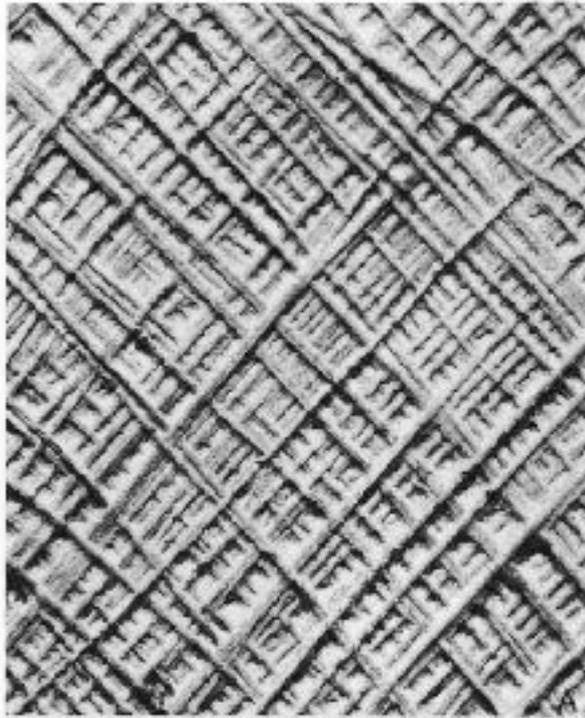
1. Rosetta di cellulosa sintetasi inserita in una zona del plasmalemma delimitata da due microtubuli. Dalla rosetta esce una microfibrilla di cellulosa in via di crescita.



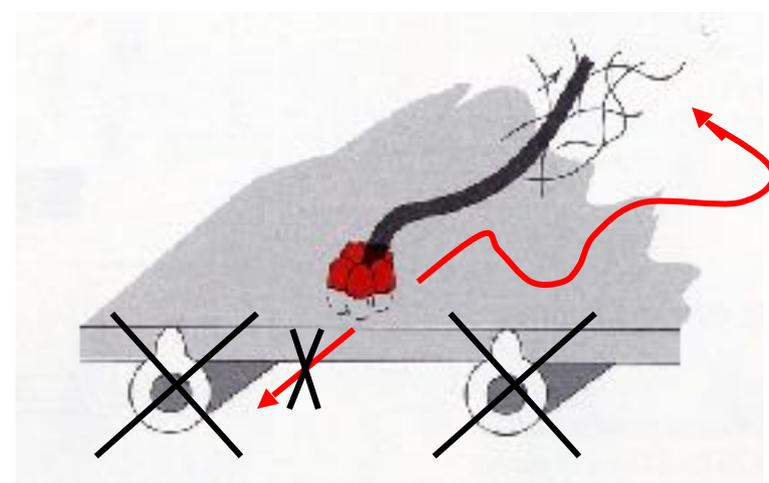
2. Stessa situazione in un istante successivo. La microfibrilla si è allungata e la sua estremità libera si è integrata nel reticolo di molecole della parete rimanendo bloccata. Di conseguenza l'ulteriore allungamento della microfibrilla provoca lo spostamento della rosetta in direzione opposta. Ma lo spostamento di questa può avvenire solo nella zona di plasmalemma delimitata dai microtubuli. A sua volta lo spostamento della rosetta determina l'orientamento della microfibrilla in crescita.



Tessitura parallela e tessitura diffusa di microfibrille di cellulosa. La parete dell'alga *Oocystis solitaria* consiste di molte lamelle poste l'una sull'altra. **A**, in condizioni normali le fibrille di armatura decorrono in senso parallelo in una data lamella, di lamella in lamella avviene un cambiamento di direzione di 90° (tessitura incrociata). **B**, la colchicina, sotto la cui azione si dissolvono i microtubuli corticali posti all'interno della membrana cellulare, determina una tessitura diffusa. (A e B stesso ingrandimento; foto al ME: D.G. Robinson).



Disposizione delle macrofibrille di cellulosa con **tessitura parallela**, tipica della **parete primaria**.



COMPOSIZIONE della MATRICE

Gli spazi tra le fibrille di cellulosa sono occupati **dalla MATRICE** costituita **principalmente** da H_2O , e poi da **EMICELLULOSE, SOSTANZE PECTICHE** (o sali di acidi pectici es. pectati di Ca o Mg) e **GLICOPROTEINE**.

La composizione chimica della matrice varia considerevolmente tra specie diverse, tra cellule della stessa pianta e durante i processi di crescita e differenziamento dello stesso tessuto.

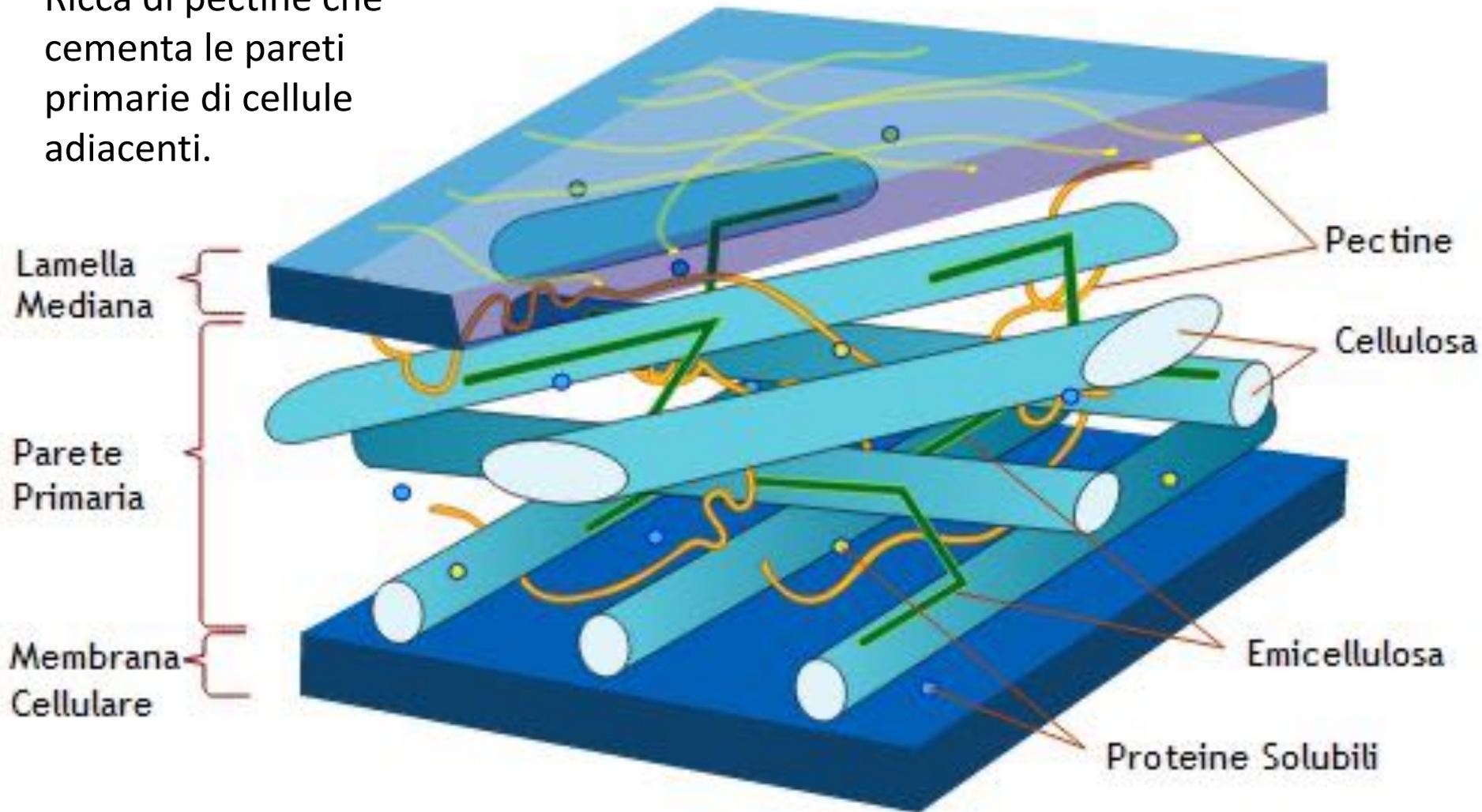
- Le **EMICELLULOSE** sono un gruppo eterogeneo di polisaccaridi ed interagiscono con le fibrille di cellulosa e con gli altri polimeri della matrice.
- Sono costituite da catene lineari di glucosio che hanno ramificazioni laterali formate da diversi tipi di zuccheri (es. xilosio, galattosio, fucosio).

GLICOPROTEINE di PARETE:

Proteine strutturali (ricche di aminoacidi quali serina, idrossiprolina e lisina che formano legami covalenti con le emicellulose) alle quali si legano molecole di zuccheri in particolare arabinosio e galattosio.

- **ESTENSINE** che favoriscono l'estensibilità della parete;
- **LECTINE** che svolgono un ruolo importante nei processi di riconoscimento e compatibilità tra le varie cellule (es. impollinazione e resistenza ai parassiti)

Ricca di pectine che cementa le pareti primarie di cellule adiacenti.



Microfibrille di cellulosa unite trasversalmente da **emicellulose** (legami H) impregnato da intreccio di **pectine** e **polisaccaridi idrofili**

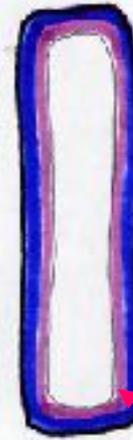
*cellula
meristemica*

*cellula
adulta*

sulla lamella mediana comincia
l'apposizione della parete primaria

in accrescimento
fino a raggiungere le
dimensioni definitive

raggiunte le
dimensioni definitive,
inizia l'eventuale differenziazione



lamella mediana

*lamella mediana
+ parete primaria*

*lamella mediana
+ parete primaria
+ parete secondaria*

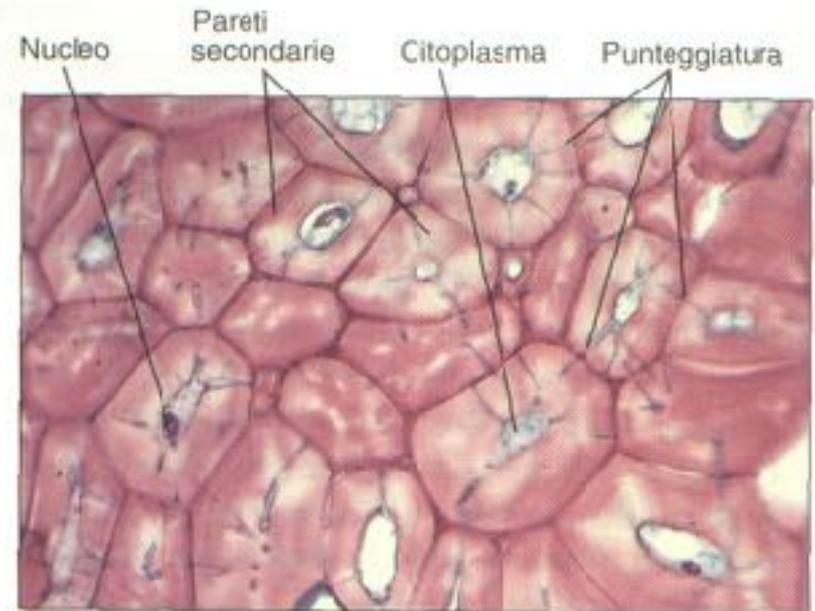
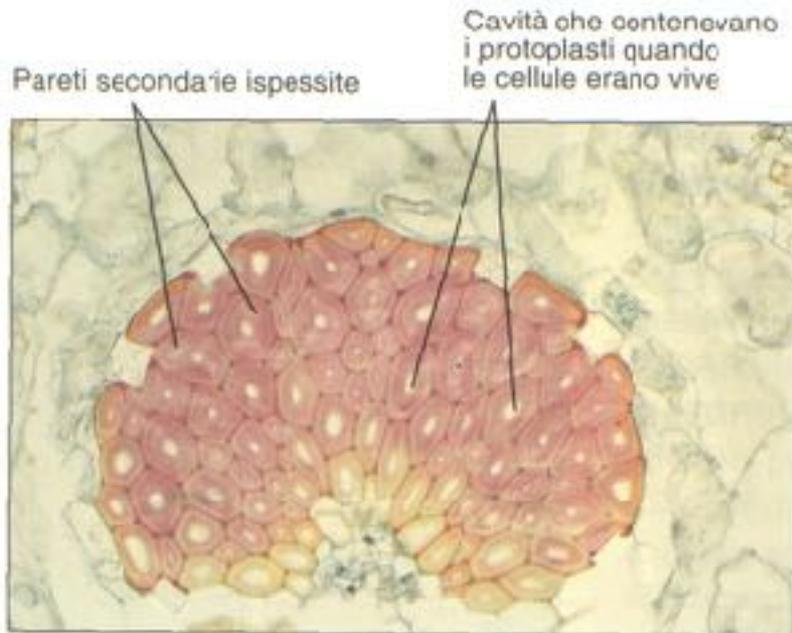
Lo spessore della parete primaria
si mantiene costante per la
deposizione di nuovo materiale

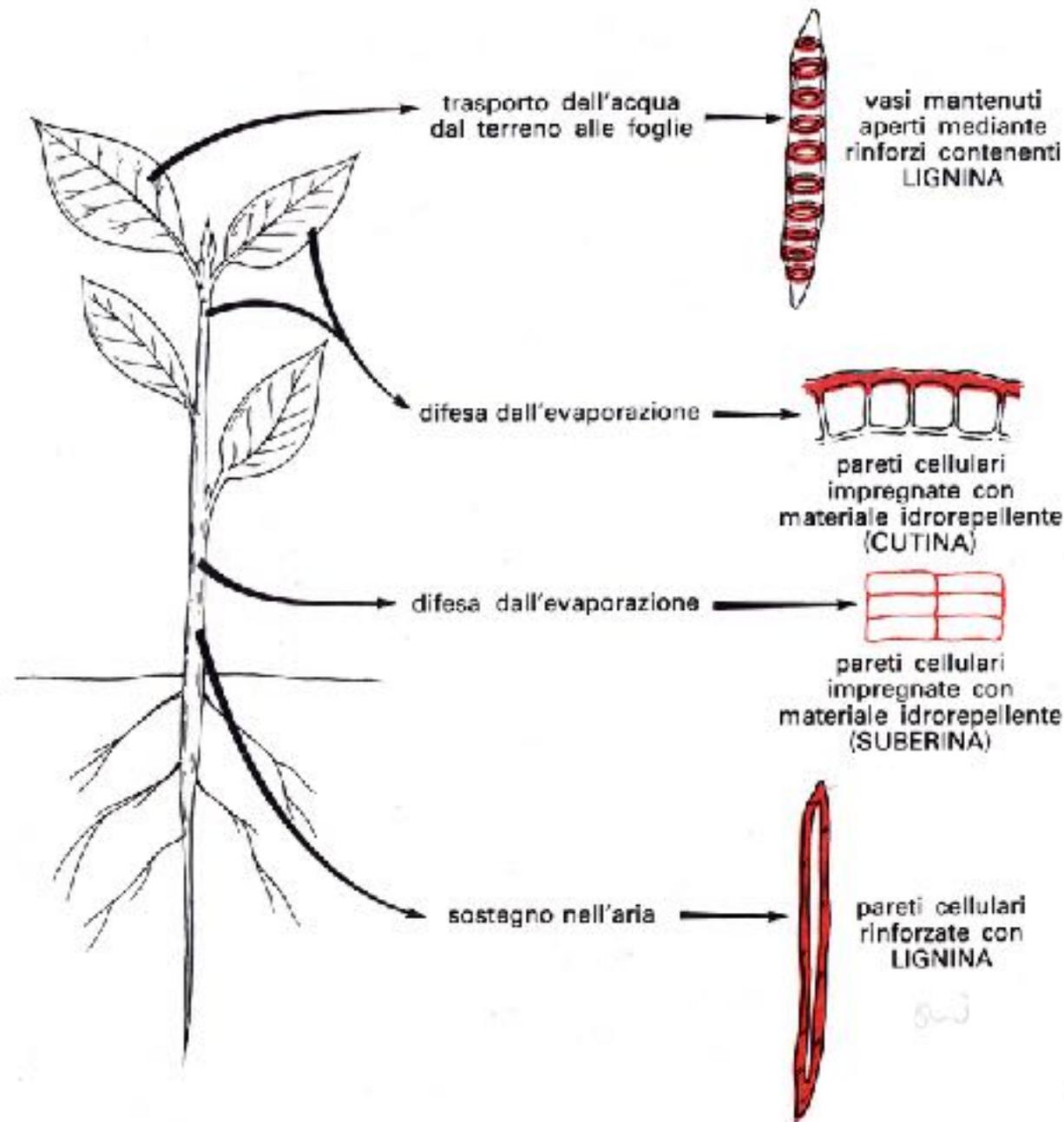
Lo spessore della parete secondaria
aumenta progressivamente a spese del
volume cellulare

Le dimensioni aumentano Il volume cellulare diminuisce

PARETE SECONDARIA

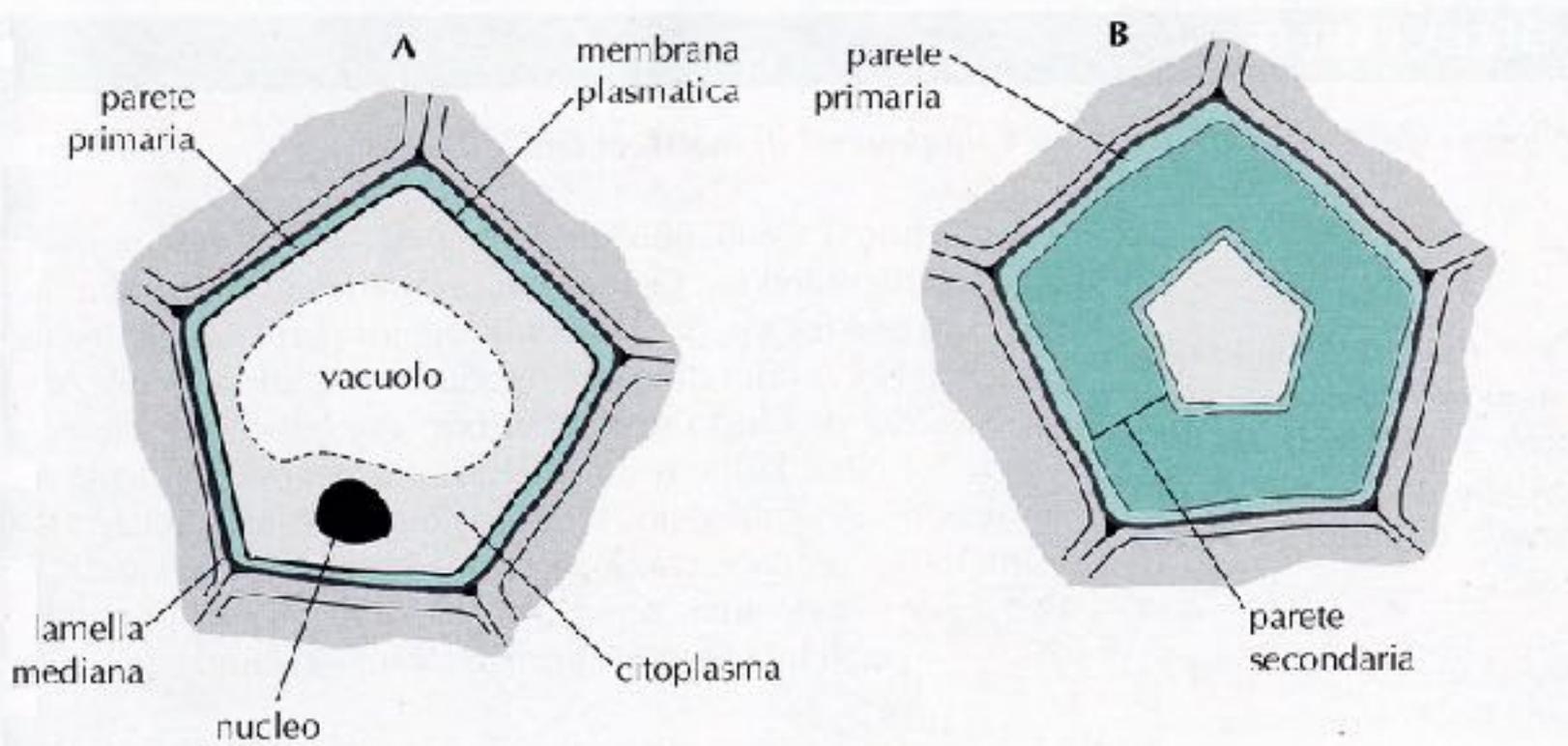
- (si forma dopo l'accrescimento per distensione a ridosso della parete primaria, in senso centripeto per apposizione di lamelle sovrapposte):
- **MATERIALE FIBRILLARE** cellulosa con fibrille strettamente impaccettate e parallele con orientamento rispetto all'asse longitudinale della cellula diverso a seconda dei vari strati (95% del peso fresco),
- **MATRICE** (molto scarsa).



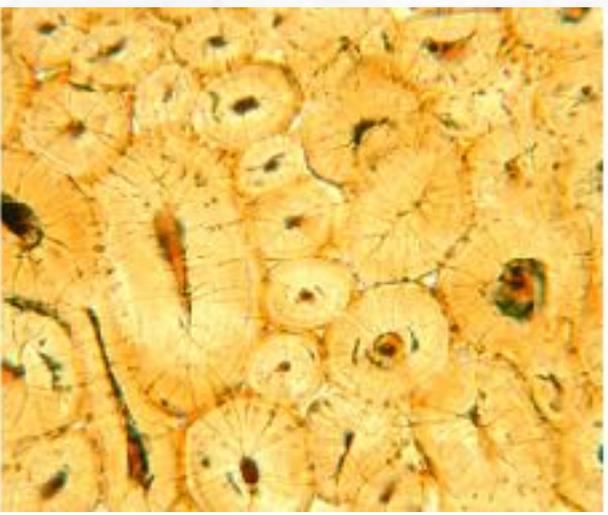


L'«invenzione» della cutina, della suberina e della lignina durante l'evoluzione delle piante è stata un presupposto indispensabile per la conquista delle terre emerse. Senza queste sostanze non sarebbero infatti stati possibili il sostegno nell'ambiente aereo, la protezione dall'evaporazione e il trasporto dell'acqua. È probabile che «precursori» evolutivi di queste sostanze esistessero già negli antenati delle piante terrestri. Sostanze simili alla lignina forse avevano una funzione di difesa dai parassiti.

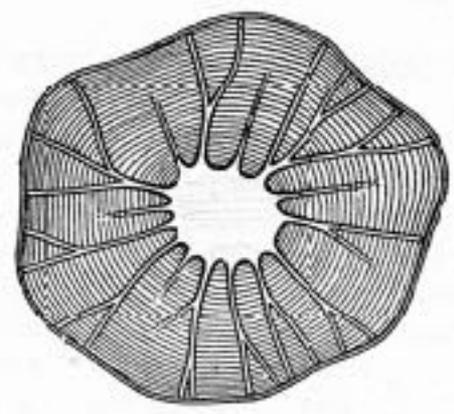
composizione della parete secondaria
 → **f(x)** che devono essere svolte dalla singola cellula,
molto più cellulosa
che matrice.



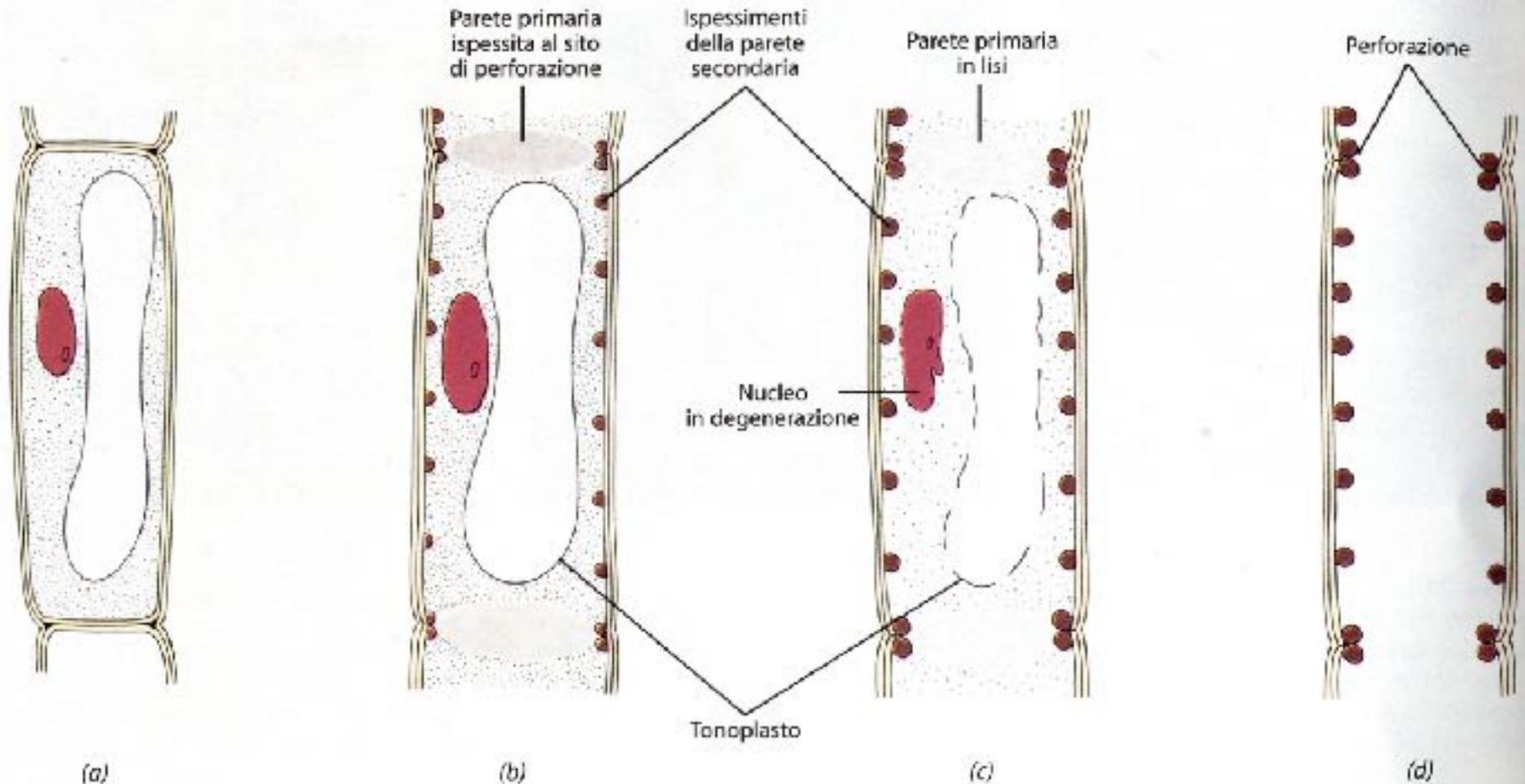
Le sezioni trasversali di una cellula giovane (A), di una cellula formata (B).



Disegno semischematico di una **sclereide** in sezione trasversale.



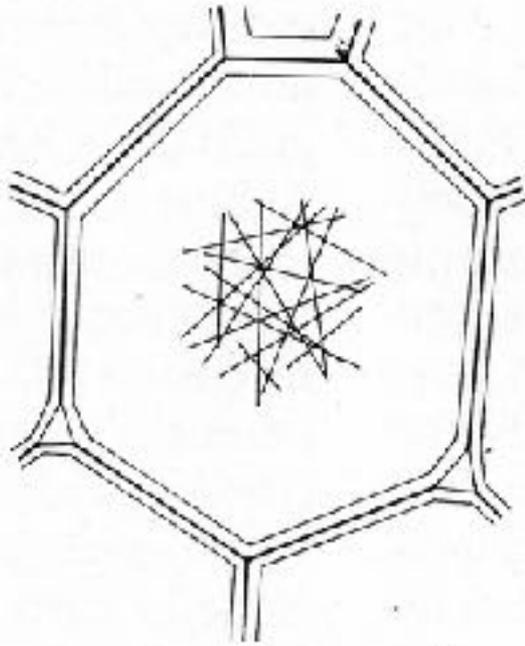
Vasi conduttori (xylema)



Schema di sviluppo dell'elemento di un vaso. (a) Elemento vasale giovane, altamente vacuolato, privo di parete secondaria. (b) La cellula si è estesa lateralmente, ha inizio la deposizione della parete secondaria, e la parete primaria a livello del sito di perforazione è aumentata in spessore. (c) La deposizione della parete se-

condaria è completata e la cellula è allo stadio di lisi. Il nucleo è in via di degenerazione, il tonoplasto si rompe e la parete a livello della perforazione si è parzialmente disintegrata. (d) La cellula è ora matura: manca di protoplasto ed è aperta alle due estremità.

parete primaria



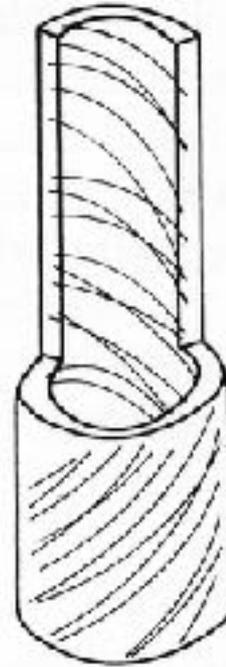
A

tessitura diffusa

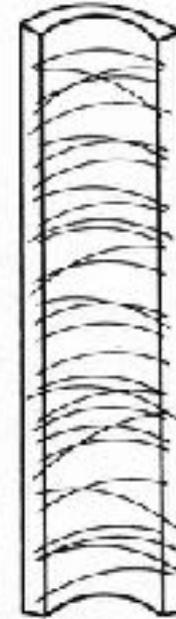
parete secondaria



B



C



D

tessitura parallela

Disposizione parallela delle microfibrille di cellulosa nelle pareti secondarie → maggior compattezza/resistenza. (B) tessitura a fibra; (C) tessitura a vite, la più frequente; (D) tessitura tubolare.

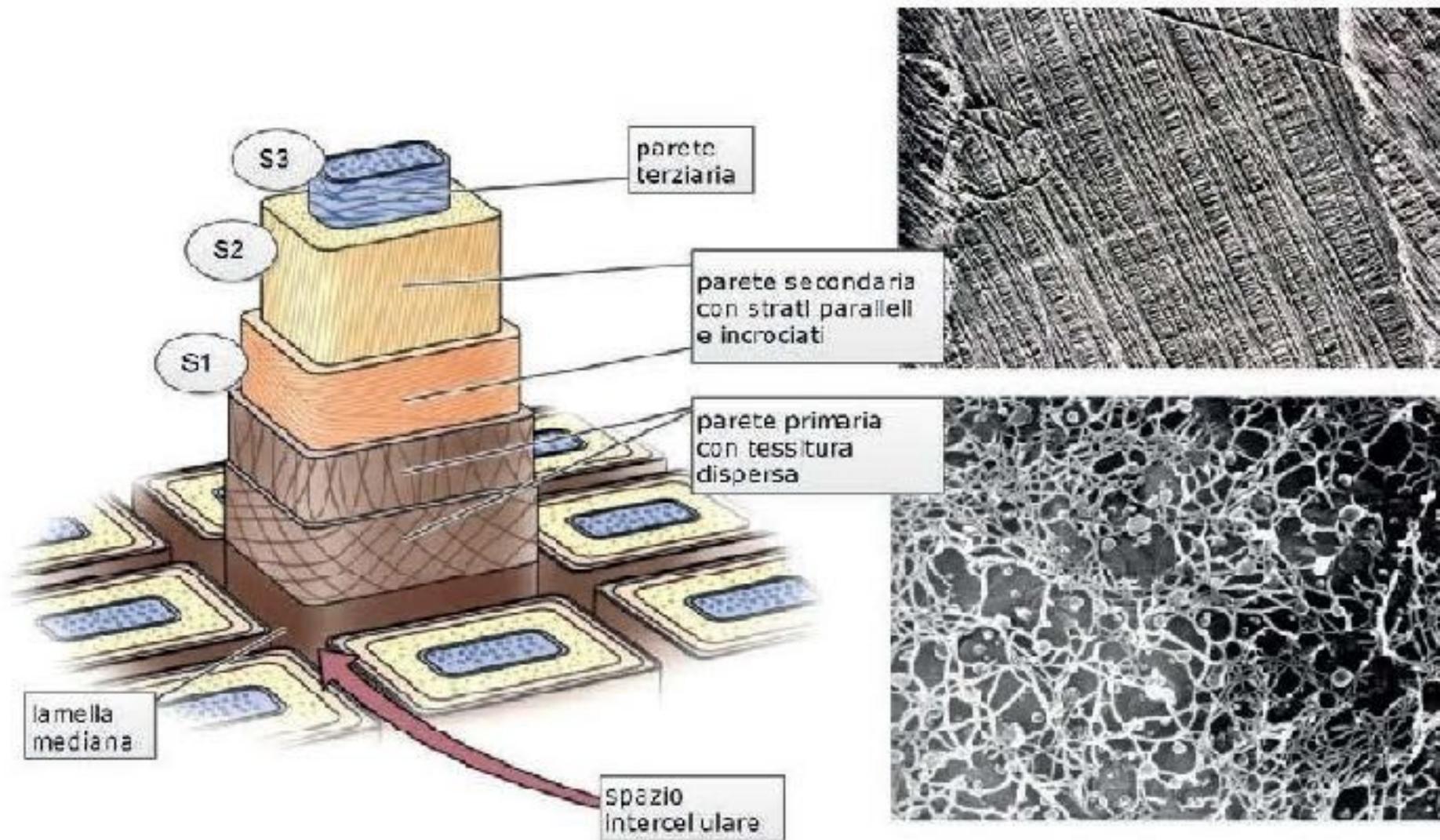


Figura 6 Schema di una parete cellulare di cellula differenziata. Si noti il susseguirsi di strati verso l'interno del lume cellulare con formazione progressiva di parete cellulare primaria e secondaria. A destra in basso, fotografia di una

stratificazione a rete tipica della parte cellulare primaria (tessitura dispersa). A destra in alto, fotografia di una disposizione di fibrille cellulose parallele tipiche della parete cellulare secondaria.

Fibre: microfibrille di cellulosa unite in modo compatto, resistenti allo strappo, flessibili



→ **fibre tessili vegetali**
economicamente importanti!!!

MODIFICAZIONI della PARETE SECONDARIA

La parete cellulare, durante la vita della cellula, assume spesso nuove caratteristiche chimico-fisiche, in stretto rapporto con le funzioni che deve svolgere.

- **INCROSTAZIONE**, cioè infiltrazione di materiali tra gli spazi interfibrillari delle molecole di cellulosa,
- **APPOSIZIONE** sulla parete di materiali che ne aumentano l'impermeabilizzazione
- **GELIFICAZIONE**

INCROSTAZIONE:

- 1) Lignificazione
- 2) Pigmentazione
- 3) Mineralizzazione

APPOSIZIONE:

- 1) Cutinizzazione
- 2) Cerificazione
- 3) Suberificazione

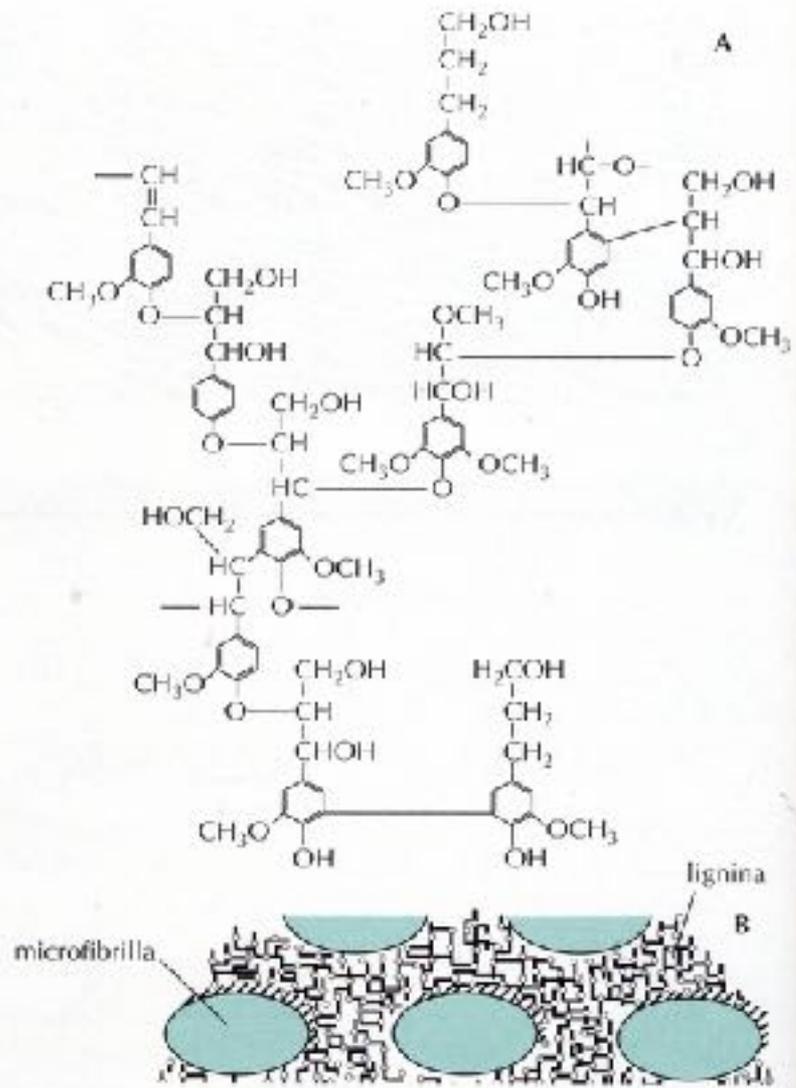
GELIFICAZIONE

La **lignina**: composti organici più abbondanti del mondo vivente.

macromolecola che impregna tutta la materia legnosa.

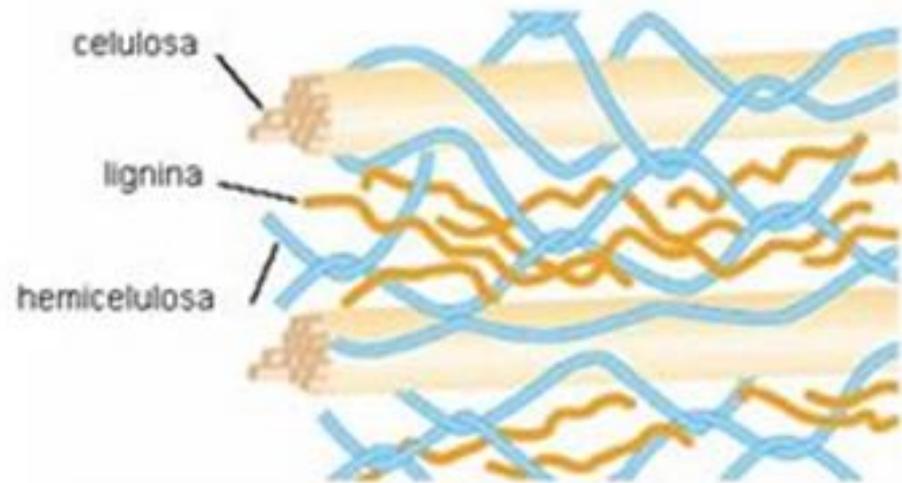
composizione complessa, specie-specifica, di difficile caratterizzazione.

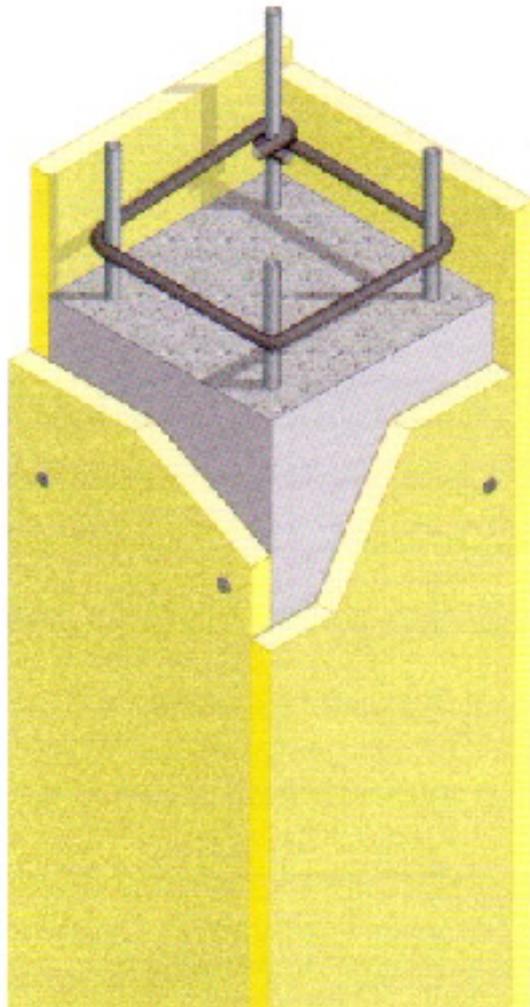
I polimeri di lignina sono strutture complesse con un peso molecolare di almeno 10.000 uma.



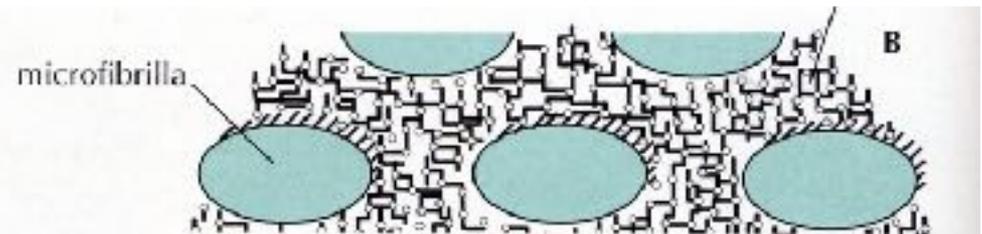
(A) Una struttura parziale di lignina. Le unità fenilpropanoidi sono legate con diversi tipi di legame a formare un reticolo complesso impermeabile all'acqua. (B) Schema delle subunità di lignina che si infiltrano a formare un reticolo nello spazio interposto fra le microfibrille di cellulosa.

A





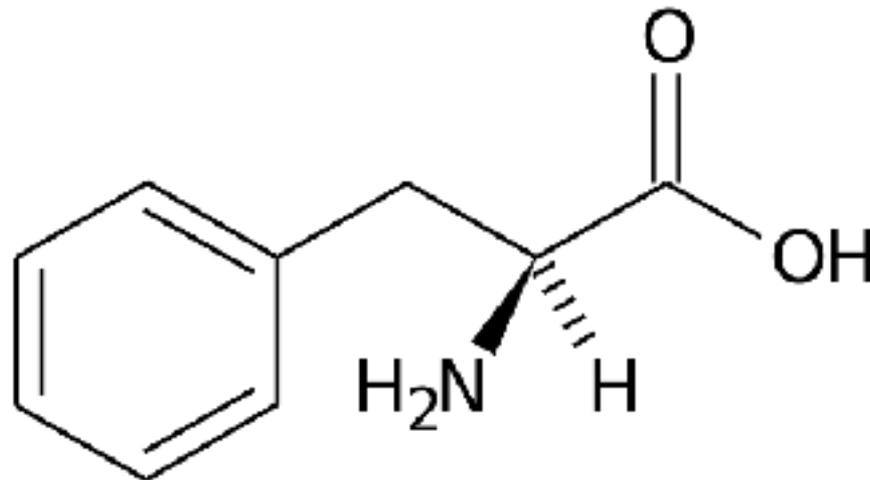
Incrostando le fibrille di cellulosa, l'eteropolimero che ne risulta conferisce rigidità e durezza alla parete, svolgendo una $f(x)$ analoga al cemento nella struttura del cemento armato, mentre le fibrille di cellulosa assumono la funzione dei tondini di acciaio.



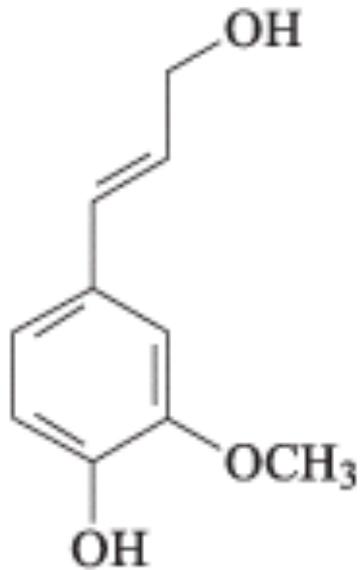
(A) Una struttura parziale di lignina. Le unità fenilpropanoidi sono legate con diversi tipi di legame a formare un reticolo complesso impermeabile all'acqua. (B) Schema delle subunità di lignina che si infiltrano a formare un reticolo nello spazio interposto fra le microfibrille di cellulosa.

La **LIGNINA** appartiene alla classe dei cosiddetti composti **FENILPROPANOIDI**: non è un carboidrato, bensì rientra nella classe dei composti aromatici.

Biosintesi: **aminoacido fenilalanina** → enzima fenilalanina-ammoniaca liasi → **ACIDO CINNAMICO**.

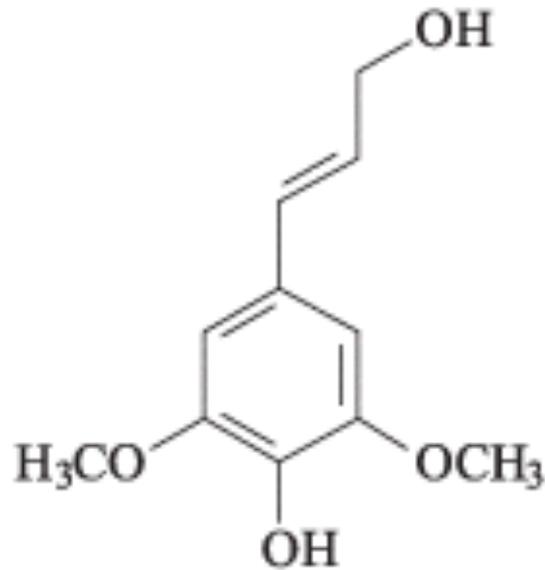


Idrossilazioni + metilazioni + riduzioni (enzimaticamente catalizzate) → tre monomeri precursori: **alcol coniferilico**, **alcol sinapilico** ed **alcol cumarilico**.



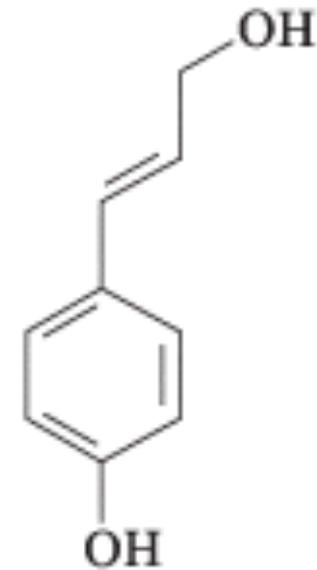
**ALCOOL
CONIFERILICO**

Conifere (e.g.
Pinus, Abies)



**ALCOOL
SINAPILICO**

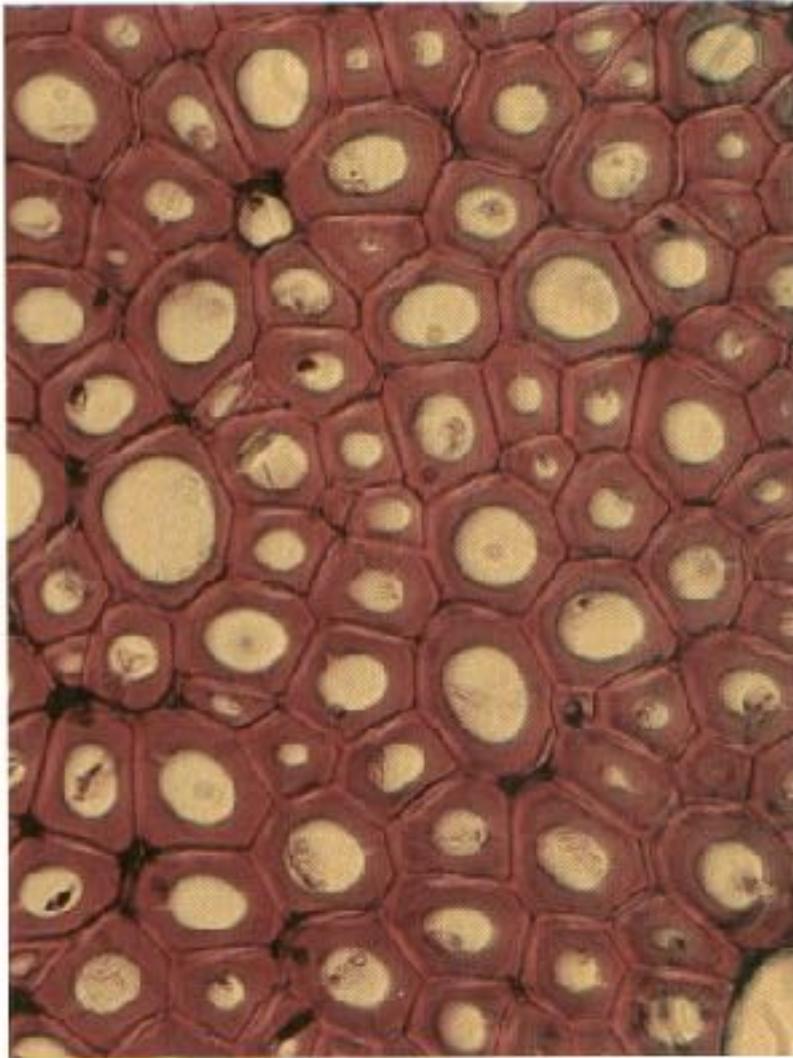
Angiosperme
legnose (e.g.
Quercus, Acer, Tilia)



**ALCOOL
p-CUMARILICO**

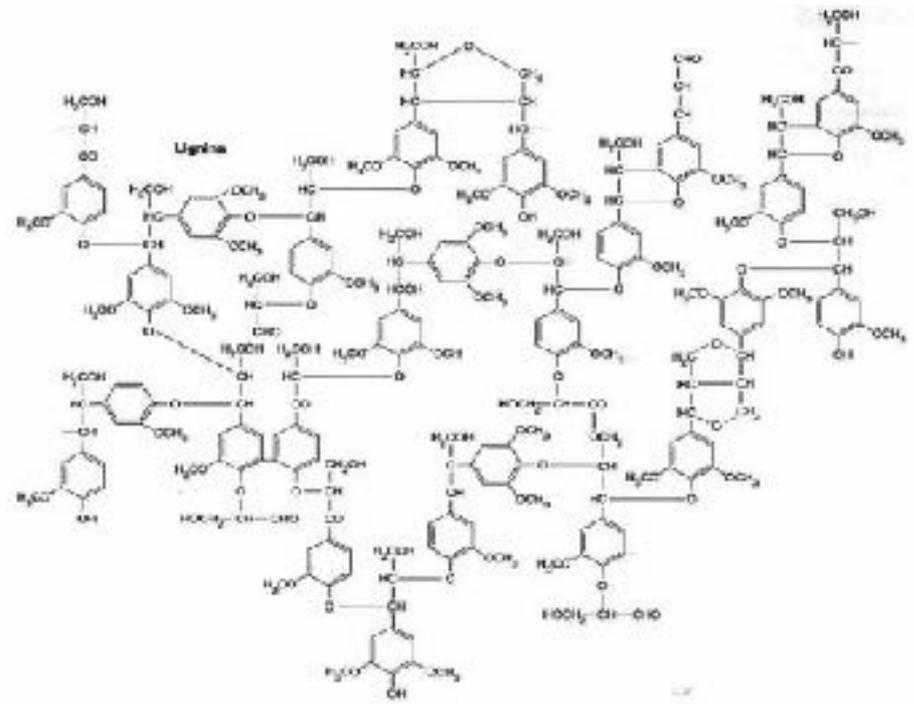
Monocotiledoni
(e.g. graminacee:
bambù, *Triticum* spp.,
Zea mais)

Colorante FLUOROGLUCINA ACIDA
→ colore rosso delle fotografie.



Tav. 8 Fascio di fibre sclerenchimatiche in sezione trasversale. Esse appaiono poligonali e con le pareti fortemente ispessite e lignificate. Il lume cellulare è vuoto in quanto si tratta di cellule tipicamente morte.

La copolimerizzazione radicalica casuale dei tre precursori, catalizzata *in loco* dall'enzima **perossidasi**, porta alla formazione di una **macromolecola a struttura disordinata, tridimensionale, ramificata, insolubile in acqua e nei solventi più comuni.**



Lignina f(x):

I tessuti lignificati → resistenza agli attacchi dei microorganismi, non permettendo la penetrazione di enzimi distruttivi nella parete cellulare.

Impermeabilizzazione delle cellule: è idrofoba, destinando così a morte progressiva la cellula, che soltanto allora svolgerà il compito previsto (e.g. sostegno, trasporto della linfa grezza).

L'acquisizione dei processi di lignificazione è stato un processo fondamentale nell'evoluzione delle piante terrestri. Questa molecola, di fatto, permette ai vegetali di accrescersi in altezza.

Se la cellulosa può essere degradata solo da alcuni organismi, un numero ancora più ridotto è in grado di degradare le lignine, che sono composti molto stabili.

Ceppo marcescente → parte residua = lignine variamente trasformate e degradate, parte delle quali entrano nella costituzione degli acidi umici del terreno.

Funghi del
marciume
bianco-
basidiomiceti
(**ligninasi**;
degradazione
ossidativa della
lignina, processo
aerobio)





Nel processo della produzione della carta (che consiste in primo luogo di cellulosa) la lignina deve essere rimossa. Questo processo, che comporta anche la sbiancatura della polpa di carta, è molto costoso e a forte impatto ambientale, perché richiede l'uso di acidi forti (es. H_2SO_4).

In molti legni la funzione di rinforzo delle lignine viene parzialmente sostituita dalla silice o dai carbonati, che incrostanto la parete rendendola particolarmente dura e resistente. I legni acquistano così particolari caratteristiche molto apprezzate in «ebanisteria»: possono ad esempio essere lucidati.

Cassa con intarsi in legno pregiato, avorio, tartaruga e madreperla del Piffetti (1701-1777), considerato «tra i più originali protagonisti del supremo arredamento dell'intero mondo occidentale».



PIGMENTAZIONE

lignificazione + pigmentazione.

➤ Impregnazione della parete ad opera di sostanze più o meno colorate (bruno-rossastre) come i TANNINI ed i POLIFENOLI. Queste sostanze hanno **forti proprietà antisettiche.**

➤ Es: semi di ricino, legno d'ebano, cortecce degli alberi, foglie di *Quercus*

MINERALIZZAZIONE

➤ Deposizione di sostanze minerali quali carbonato di calcio (Ca_2CO_3), ossalato di Ca, biossido di silicio (SiO_2 , silice) che la rendono assai dura e resistente.

➤ CALCIFICAZIONE = incrostazione di carbonato di calcio: es. peli delle foglie di zucca ed in certe alghe. - Molte alghe sono impregnate di carbonato di calcio sono responsabili della formazione della roccia calcarea (es. alga *Chara*), mentre altre sono responsabili della formazione, assieme ai coralli, delle barrire coralline e degli atolli.



Carex rostrata

... altre incrostazioni della parete,
e.g. **sostanze minerali:**

silicati (*Carex, Equisetum*)

carbonato di calcio (alghe
calcaree, tricomi)

Lythophyllum stictaeforme



Il **pelo urticante dell'ortica** è dato da un ago di silice nella porzione apicale e da carbonato di calcio nella porzione basale.

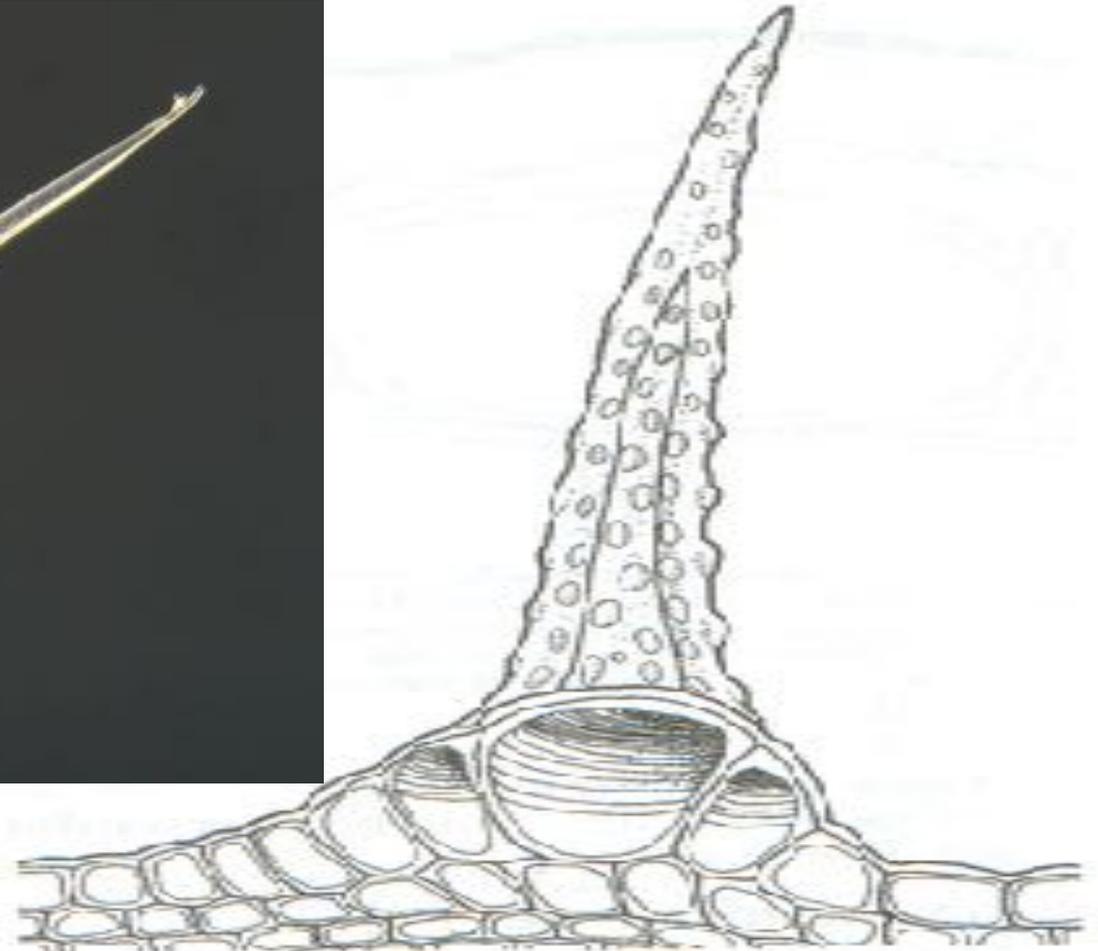


Fig. 38 - Parete cellulare mineralizzata: pelo con parete incrostata di carbonato di calcio (*Lithospermum*).

La parete cellulare in alcuni tessuti.....

Le pareti secondarie di certi tessuti sono caratterizzate da altre molecole rispetto a cellulosa e lignina → specifica funzione che il tessuto svolge.

EPIDERMIDE e SUGHERO: tessuti di protezione esterni del corpo di una pianta, riducono la perdita di acqua (impermeabilizzazione) ed impediscono l'ingresso di agenti patogeni.

conquista delle terre emerse



Epidermide: copre tutte le strutture subaeree in struttura primaria (derivanti dai meristemi primari = foglie, giovani fusti)

Sughero: sostituisce l'epidermide quando questa si lacera durante l'accrescimento in spessore del fusto.

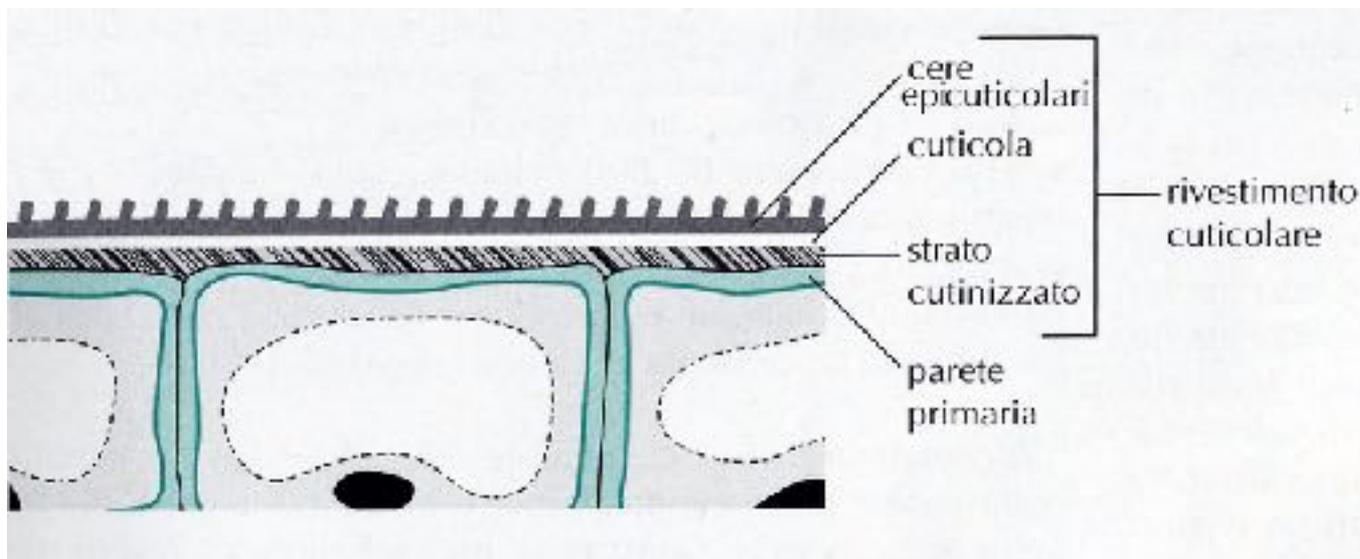


CUTINIZZAZIONE e CERIFICAZIONE (apposizione)

La parete delle cellule che sono disposte sulla superficie delle foglie o di un giovanissimo ramo (STRATO di EPIDERMIDE) è protetta nella faccia rivolta verso l'esterno da una pellicola, **detta CUTICOLA che è costituita da CUTINA un polimero degli acidi grassi.**

La cuticola conferisce alla parete utili doti di impermeabilità all'acqua ed, in minor misura, ai gas atmosferici. La cellula, però essendo coperta di cuticola solo sulla faccia esterna, può ricevere acqua e nutrimento dalle cellule vicine e **rimane vitale.**

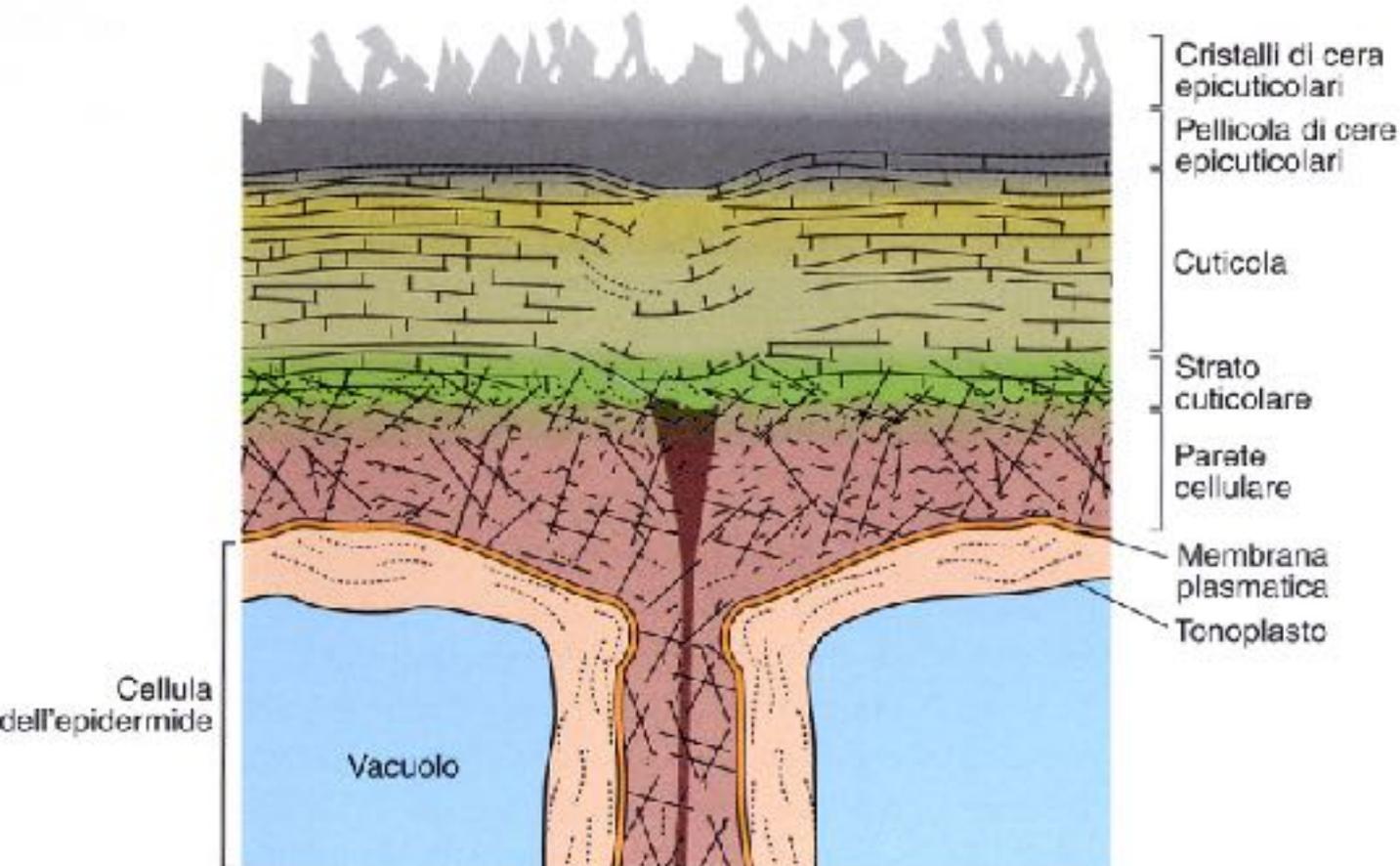
Epidermide: generalmente monostratificata, la parete secondaria rivolta verso l'esterno è costruita in modo del tutto particolare, mediante un processo di **ACCROSTAZIONE** di strati di sostanze impermeabilizzanti.



Cuticola: strato fortemente lipofilo costituito da una maglia tridimensionale di **cutina** in cui sono “bloccate” le **cere**.

Cutina

- estere tra acidi grassi C16 (acido palmitico) e C18 (acido stearico), il gruppo carbossilico di un acido grasso è legato al gruppo ossidrilico di un altro acido grasso,
- forma una maglia tridimensionale inestensibile; impermeabile



Rappresentazione schematica di una cuticola, lo strato protettivo che ricopre le cellule dell'epidermide di foglie e giovani fusti. Esternamente alla parete primaria, un primo strato cuticolare comprende, oltre alla cutina, pectine, cellulosa e altri carboidrati. La cuticola vera e propria è costituita da cutina e cere, che sono anche il costituente unico dello strato esterno.



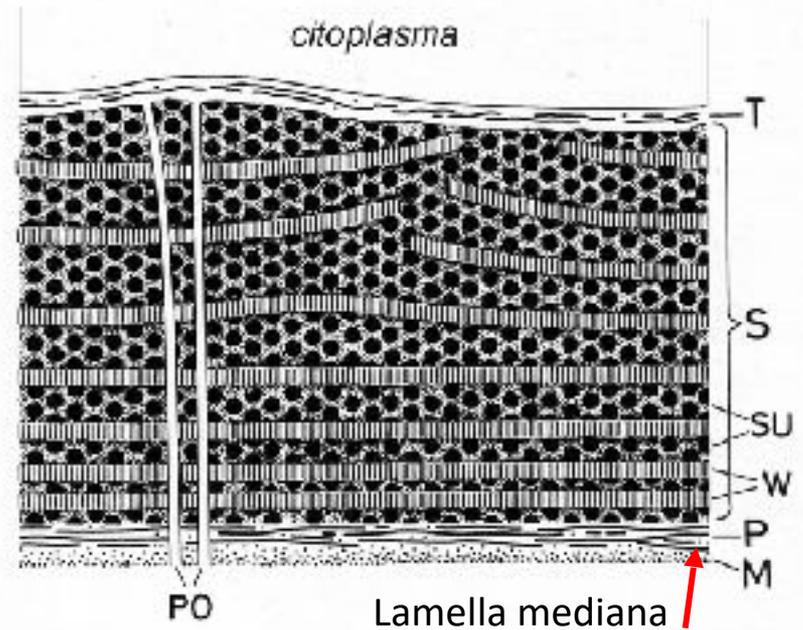
Superficie fogliare di un loto, fortemente repellente per lo strato di **cere epicuticolari** (=lipidi a lunga catena).



SUBERIFICAZIONE

- coinvolge tutta la parete.
- avviene soprattutto nelle piante che si estendono in larghezza
- deposizione di lamelle di suberina alternate a lamelle di cellulosa a partire dalla lamella mediana.
- La parete delle cellule suberificate non è così spessa come quella di quelle lignificate
- La parete ha grande proprietà di impermeabilizzazione e fa da coibente.
- Le cellule hanno lume cellulare ridotto.
- Le cellule suberificate sono cellule morte.

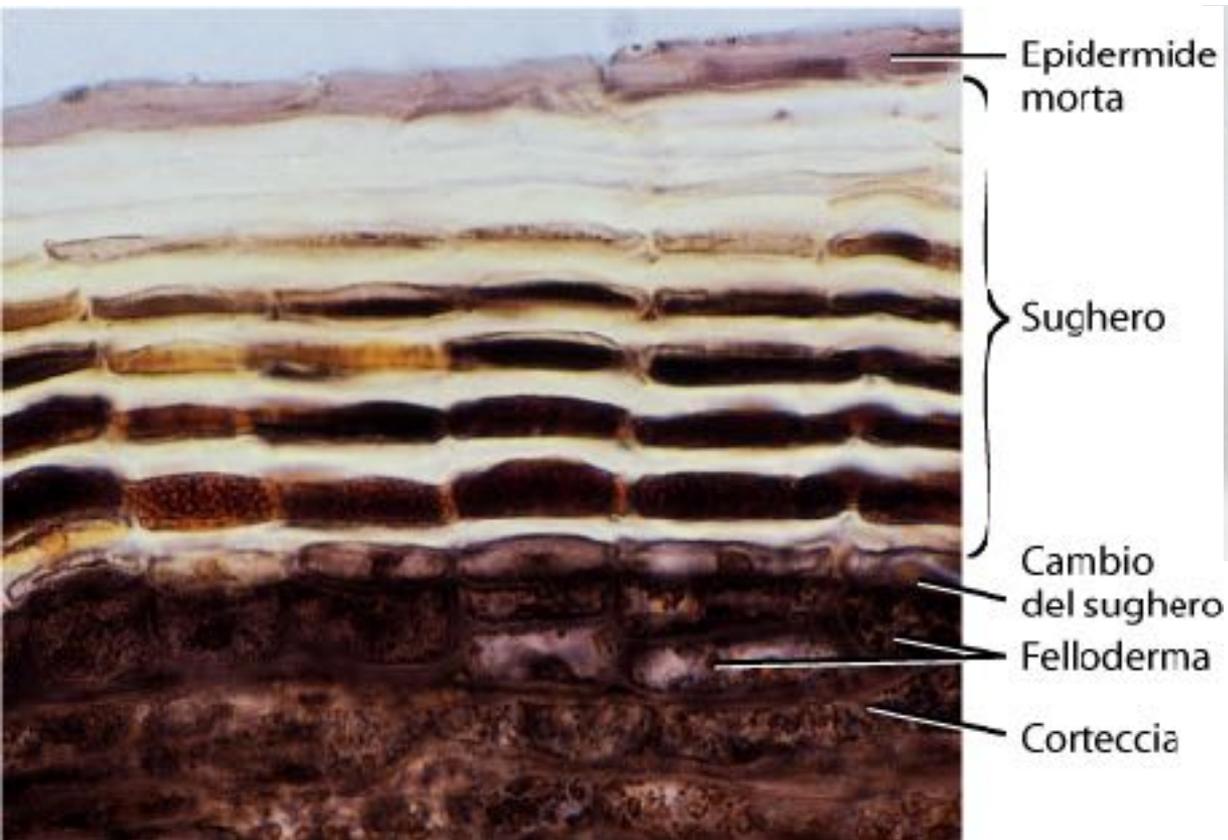
Sughero: in genere pluristratificato, tutte le pareti vengono costruite mediante **accrostazione**, grazie alla deposizione di spessi strati isolanti di **suberina** e **cere**.



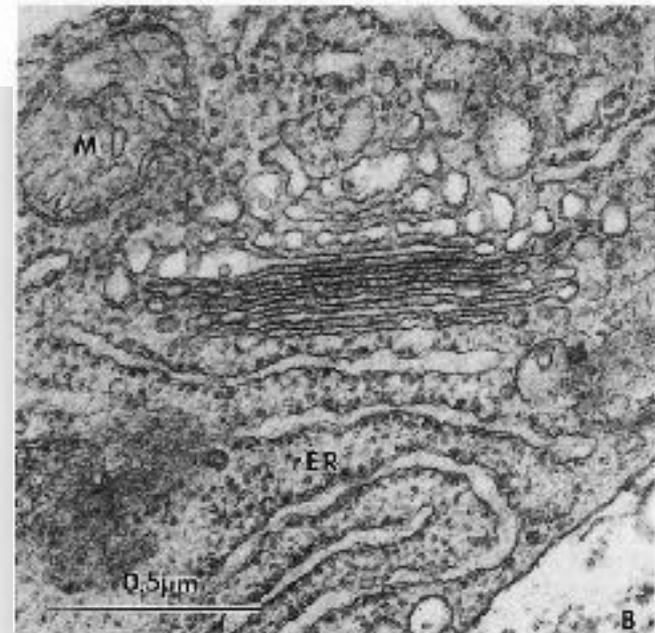
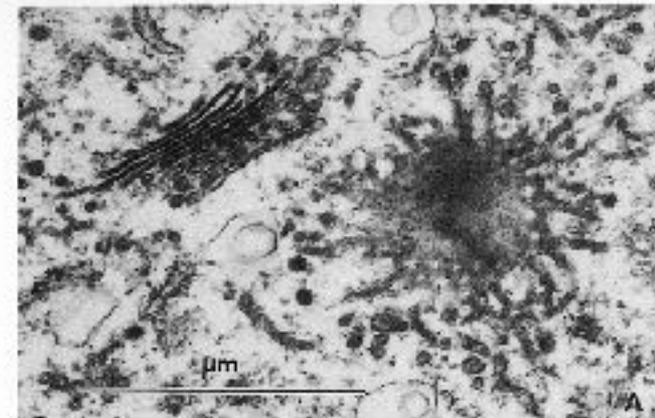
Modello ultrastrutturale della parete cellulare suberificata. M, lamella centrale; P, saccoderma con fibrille di cellulosa; S parete secondaria = strato di suberina con pellicole di cera W tra lamelle di suberina SU. Lo strato di suberina lipofila non contiene cellulosa. T, parete terziaria, nella quale compaiono di nuovo fibrille di armatura. PO, vecchi plasmodesmi (originale).

Suberina: lunghezza maggiore degli acidi grassi della cutina, e per la presenza di legami con fenoli (alcoli aromatici) → aumento di impermeabilità.

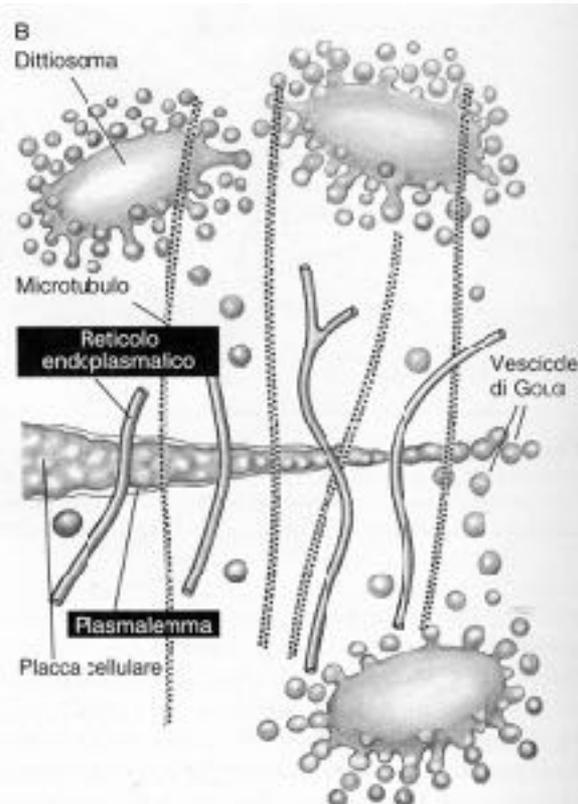
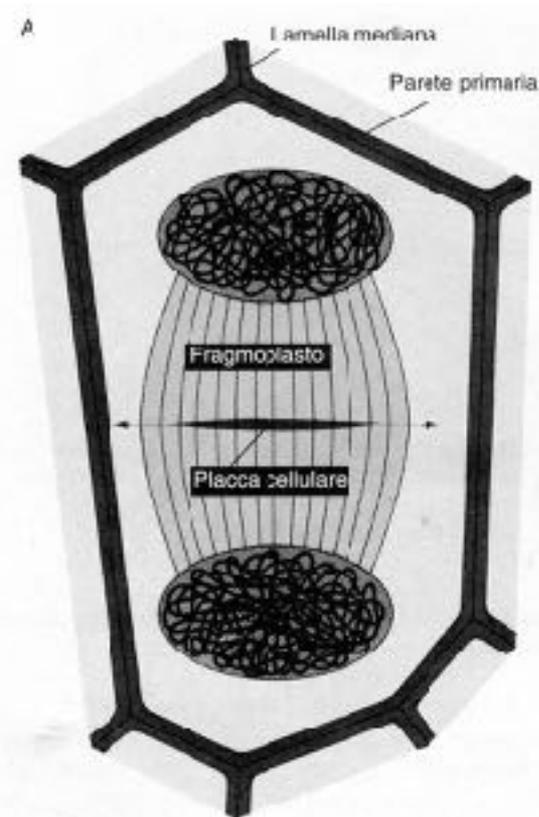
- Le cellule epidermiche, svolgono la loro funzione da vive.
- Le cellule del sughero ben presto muoiono, lasciando delle piccole cavità vuote, che aumentano l'effetto isolante.



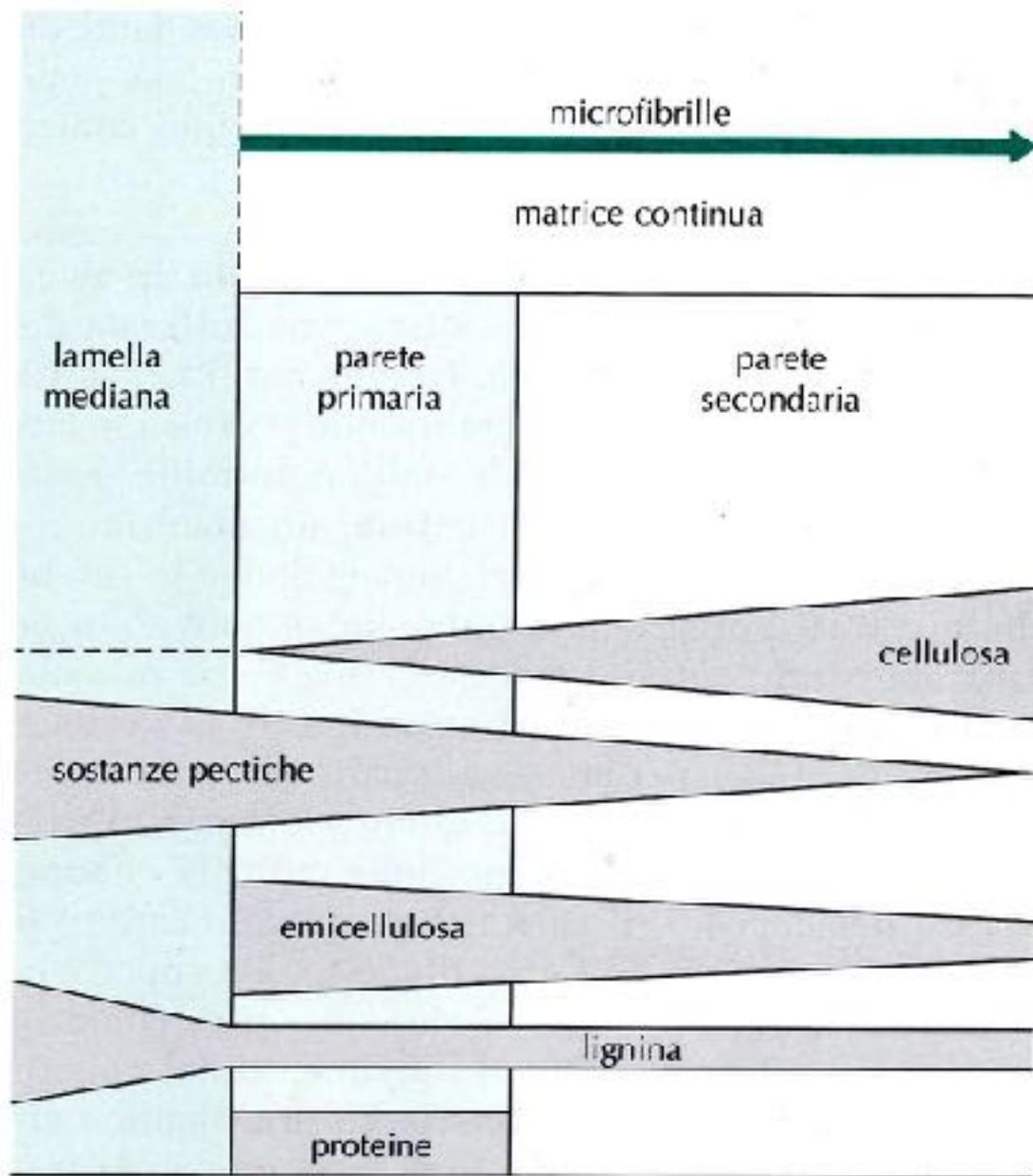
In epidermide e sughero le molecole chiave che caratterizzano la parete secondaria vengono rilasciate da vescicolette prodotte dal Golgi, i cui contenuti sono stati opportunamente trasformati da enzimi specifici.



Dittiosomi al ME. **A**, un dittiosoma sezionato trasversalmente e uno sezionato tangenzialmente in una cellula della ligula dell'isote (*Isotles lacustris*; periferia della cisterna a rete tubulare e con molte piccole vescicole). **B**, dittiosoma in sezione trasversale in una cellula ghiandolare di *Veronica beccabunga*; lato cis di sotto, rivolto verso l'ER; sul lato trans filamenti sottili del Golgi riconoscibili tra le cisterne; le cisterne più esterne della faccia trans sono fenestrate e dilatate (=reticolo trans del Golgi); M mitocondria. (A, foto al ME di U. Kristen; B, foto al ME di J. Lockhausen e di U. Kristen).



Formazione della nuova parete dopo una divisione cellulare. (A) Visione d'insieme, (B) dettaglio della placca



Componenti delle pareti cellulari e loro abbondanza nei vari strati (schematico).

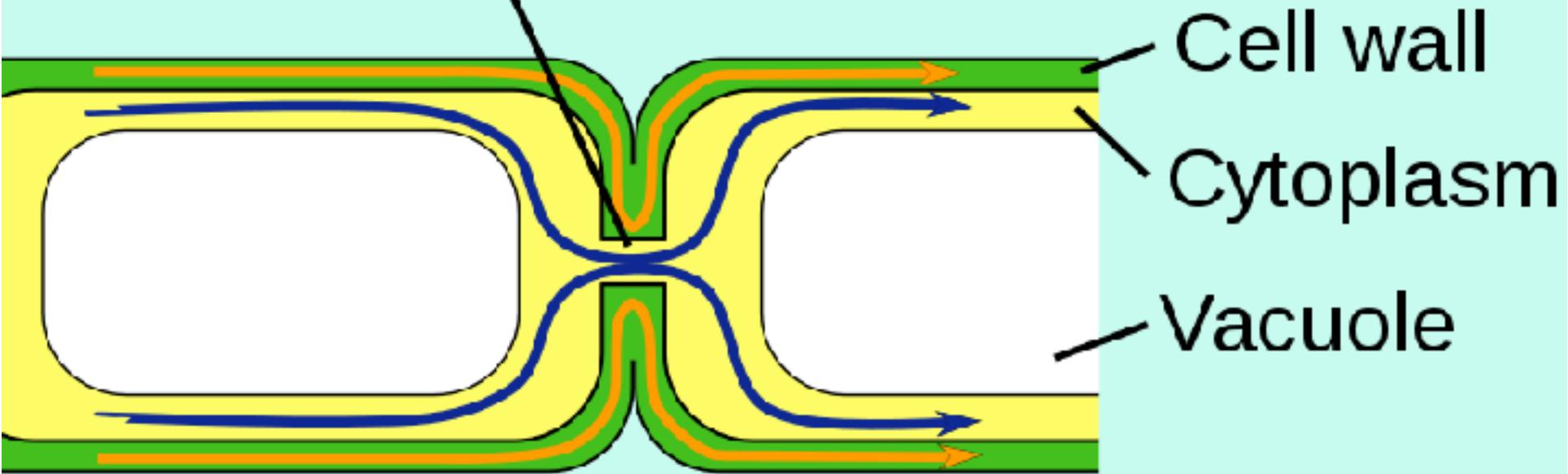
GELIFICAZIONE

- Frequente è la formazione di **MUCILLAGINI dovuta d un aumento delle sostanze pectiche.**
- La parete, in tal caso, assume un aspetto mucillaginoso e in presenza di acqua si rigonfia enormemente.
- Cellule a mucillagine si trovano nei fiori del tiglio, nelle radici, nelle foglie e nei fiori e nel tallo di alcune alghe rosse che proprio per la loro caratteristica sono utilizzate per la produzione della gelatine detta “agar” e sono pertanto dette agarofite.

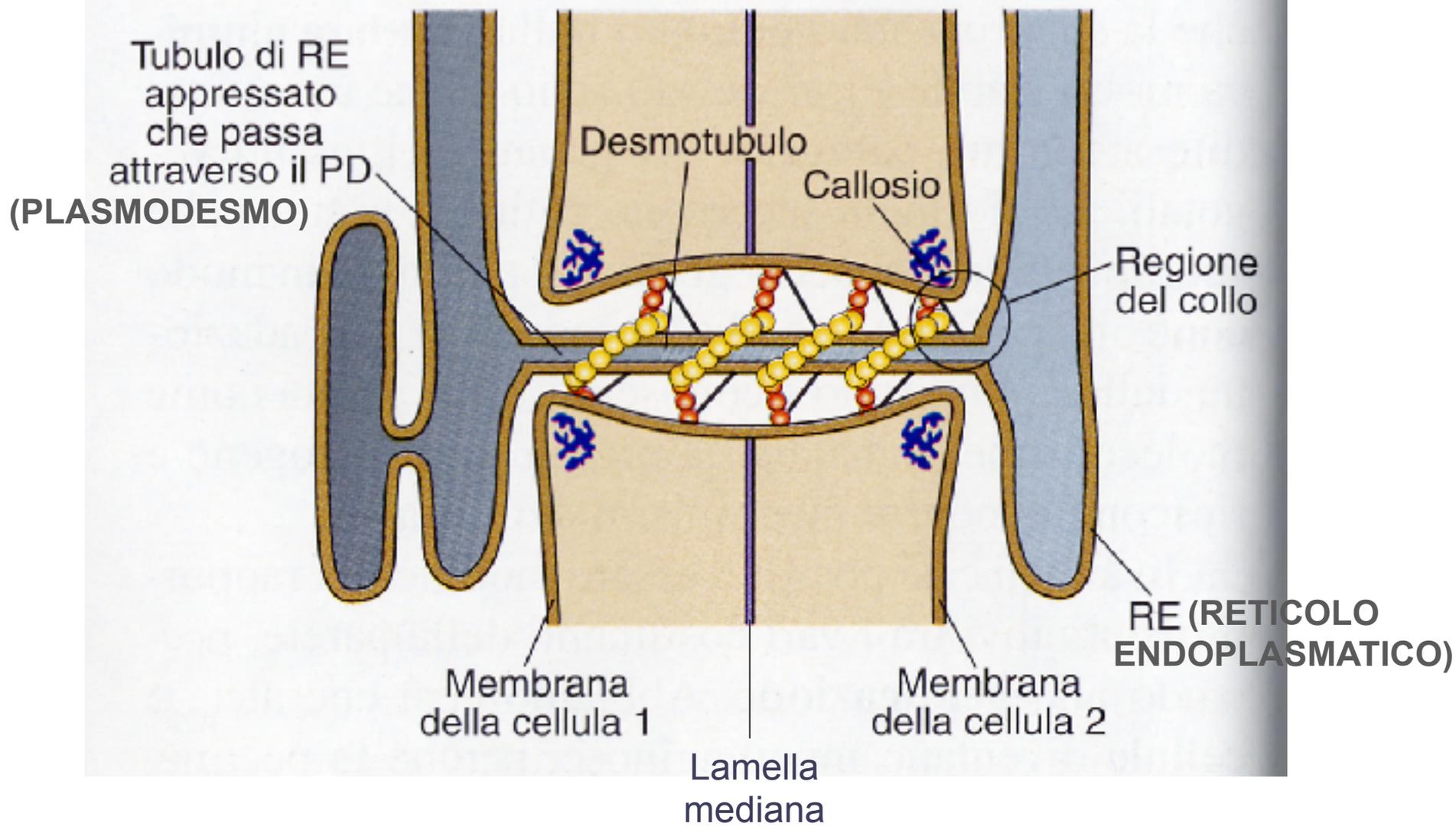


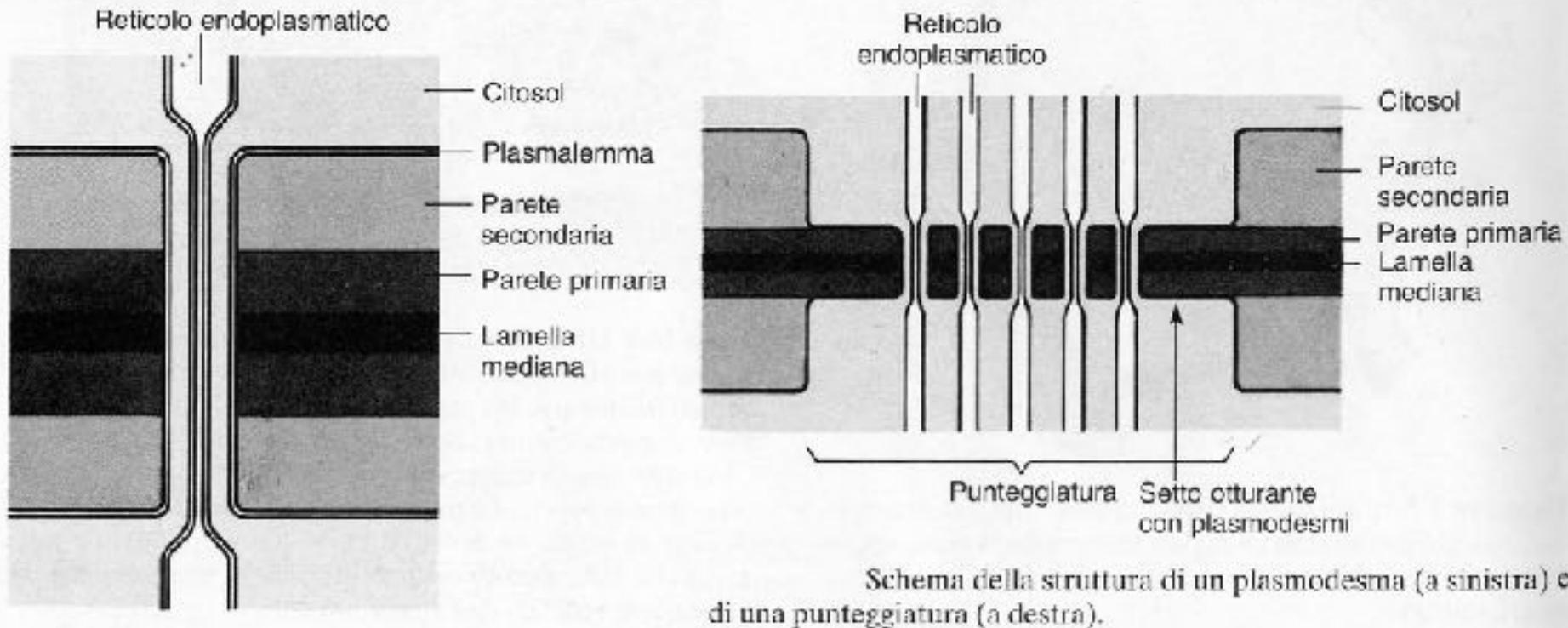
Simplasto vs Apoplasto

Plasmodesma



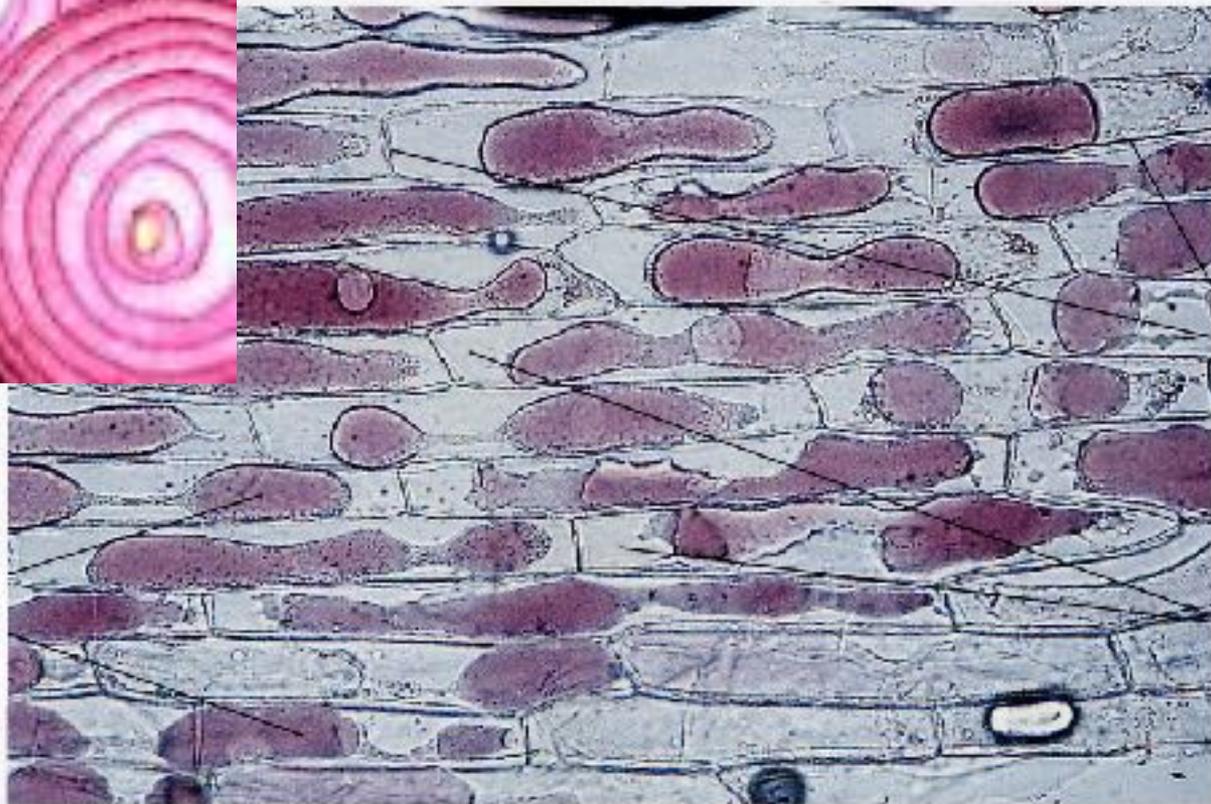
- Apoplastic pathway (through cell wall)
- Symplastic pathway (through cytoplasm)





Schema della struttura di un plasmodesma (a sinistra) e di una punteggiatura (a destra).

Nei tessuti vegetali, grazie ai plasmodesmi, si crea un **continuum di cellule viventi** che viene definito **SIMPLASTO**. Ad esso si contrappone l'**APOPLASTO**, lo spazio non plasmatico all'esterno delle membrane cellulari, che forma un secondo continuum, contrapposto al primo.



parete
cellulare

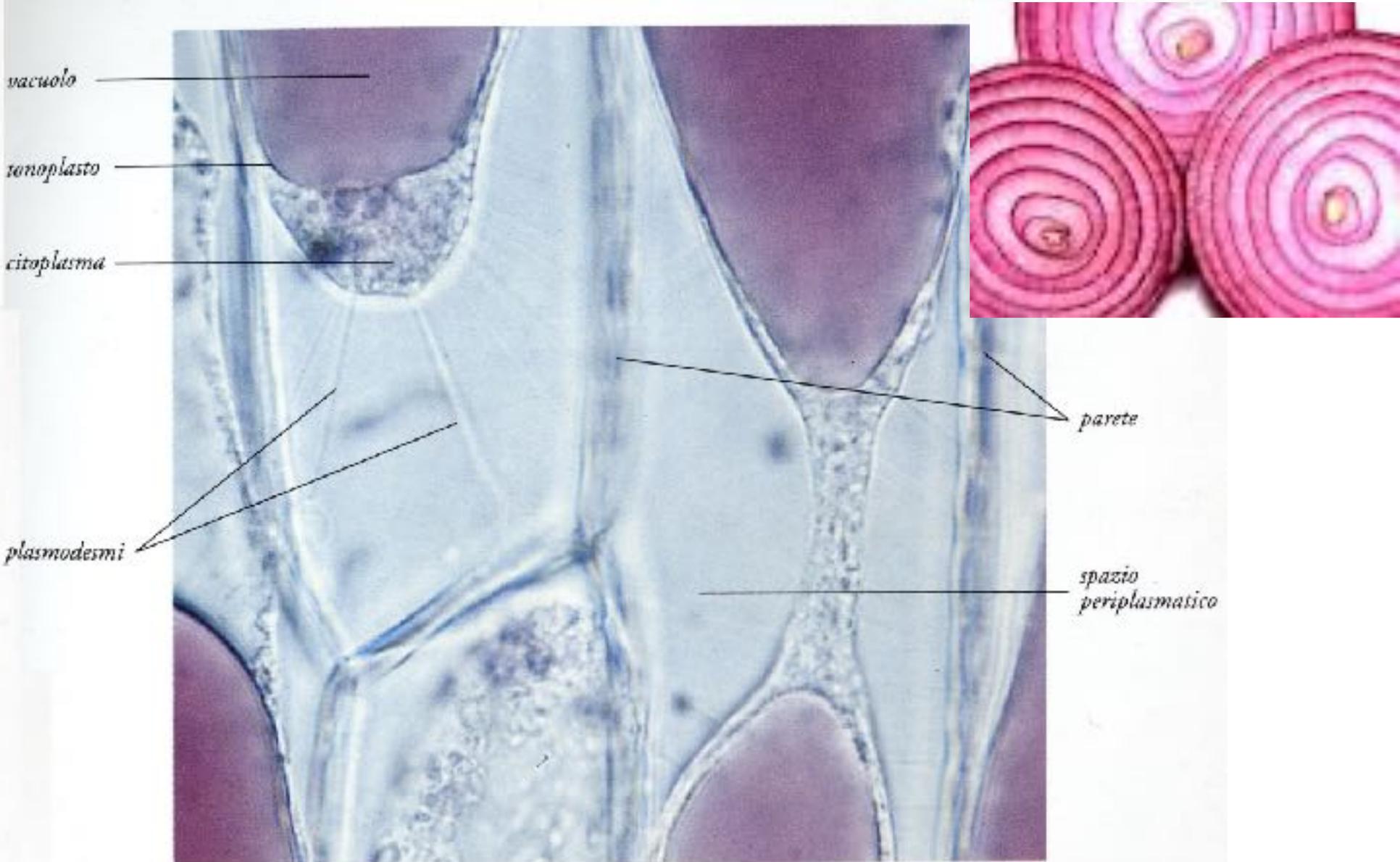
spazio
periplasmatico

Plasmolisi nell'epidermide dei catafilli interni del bulbo di cipolla (*Allium cepa*, fam. Liliaceae).

Spellatura. x 200 (170)

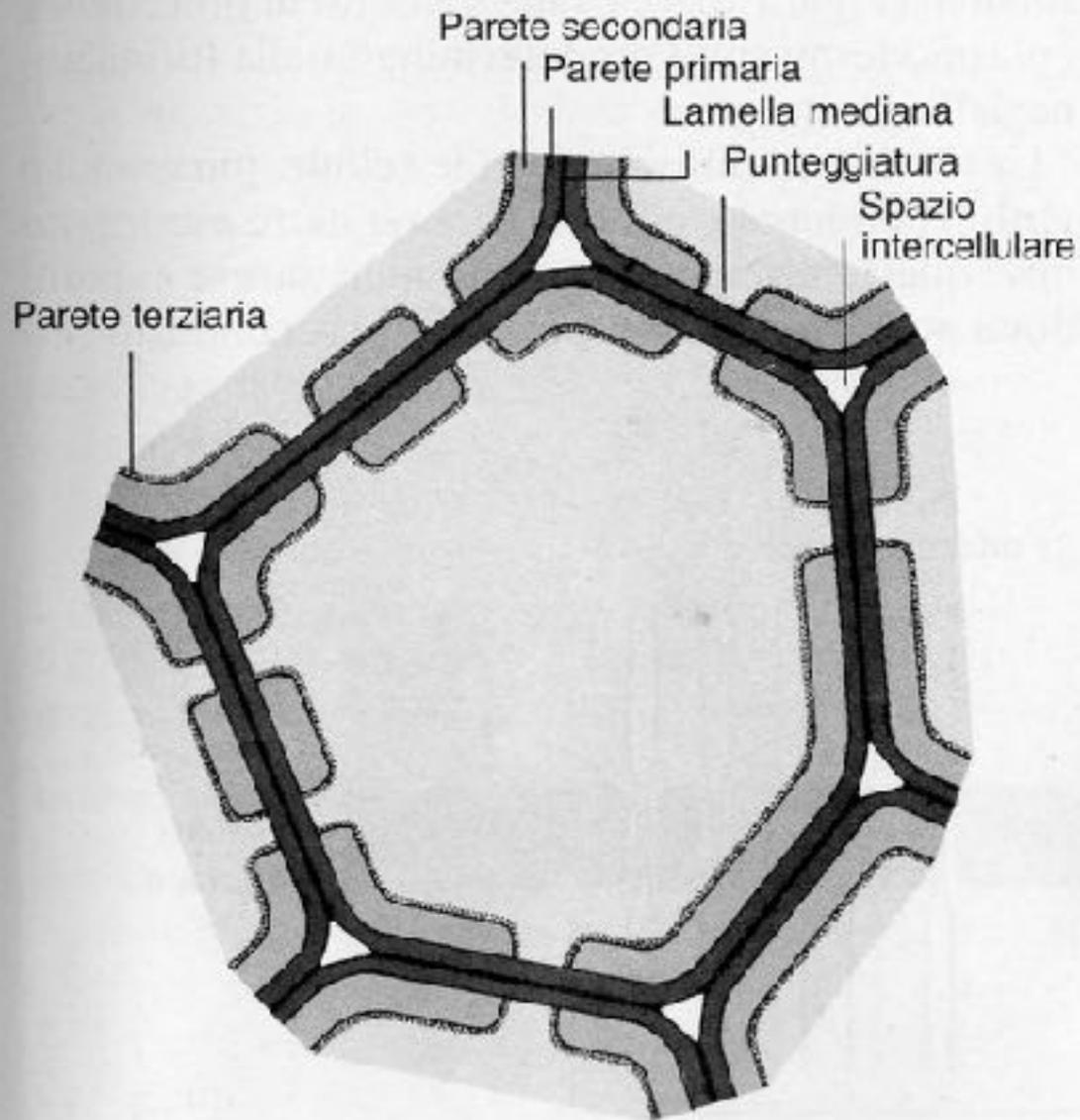
Proseguendo la fuoriuscita di acqua, il vacuolo rimpicciolisce sempre più: lo strato citoplasmatico segue la contrazione del volume vacuolare e, di conseguenza, il plasmalemma si distacca dalla parete cellulare liberando in parte, o del tutto, lo spazio periplasmatico. Questo viene occupato dalla soluzione plasmolizzante. Parallelamente, lo stato di tensione della parete cellulare diminuisce fino ad annullarsi.

A seconda della viscosità dei colloidii plasmatici, si può osservare una plasmolisi *concava*, qualora permanga in alcuni punti una tenace adesione del plasmalemma alla parete, e pertanto il contorno del protoplasto sarà caratterizzato da un susseguirsi di anse concave. Quando invece il distacco del plasmalemma è totale, come nel caso rappresentato dalla figura, si ha una plasmolisi *convessa*.



Plasmolisi nell'epidermide dei catafilli interni del bulbo di cipolla (*Allium cepa*, fam. Liliaceae).
Spellatura. x 1000 (850)

Il maggiore ingrandimento consente di osservare, al di là del tonoplasto, lo strato di citoplasma e i sottili filamenti dei plasmodesmi che ancora collegano il protoplasto alla parete.



Struttura della parete di una cellula differenziata. Lo strato più interno della parete secondaria viene spesso detto parete terziaria. Questa è messa in particolare evidenza nella figura.

Simplasto vs Apoplasto

