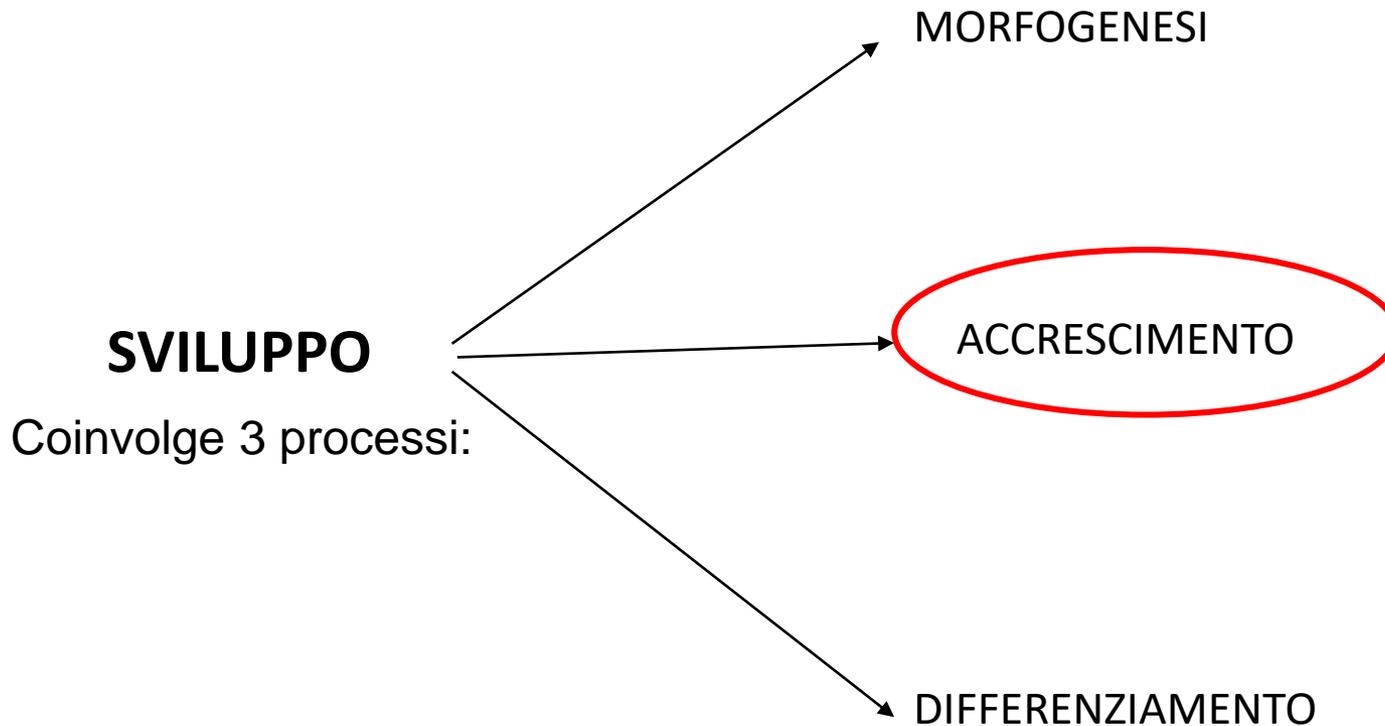


Accrescimento e sviluppo

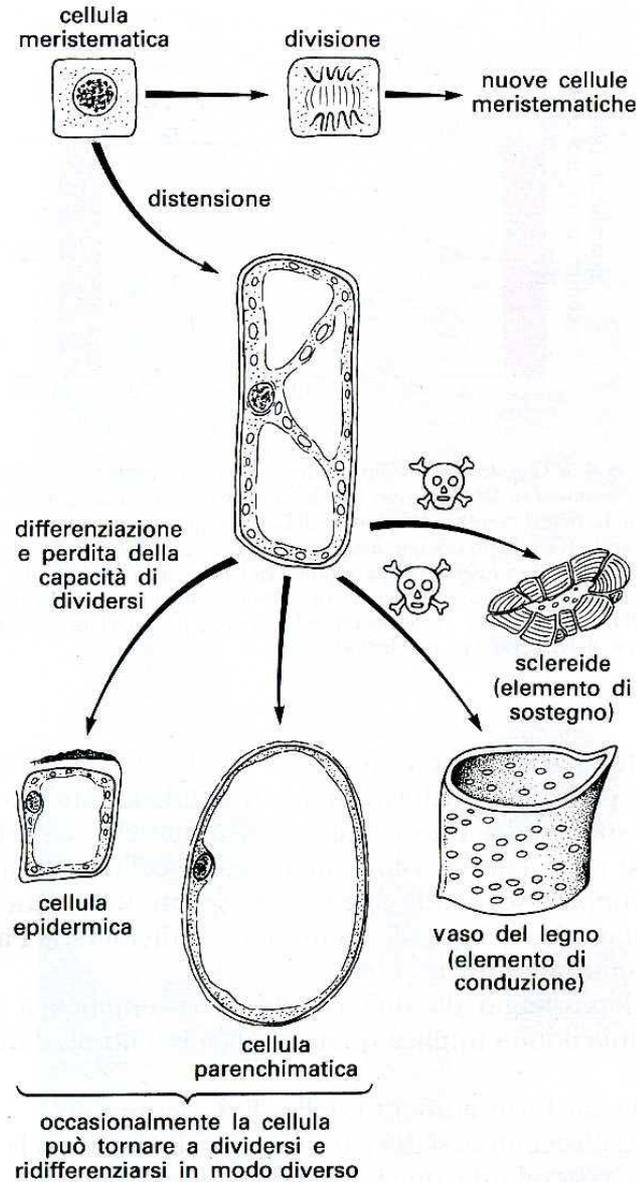
Accrescimento indeterminato



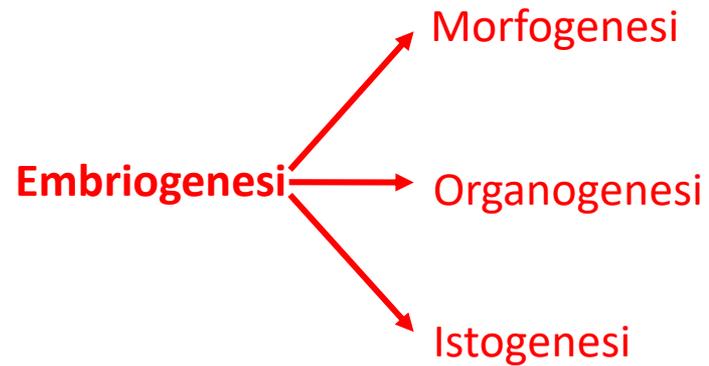
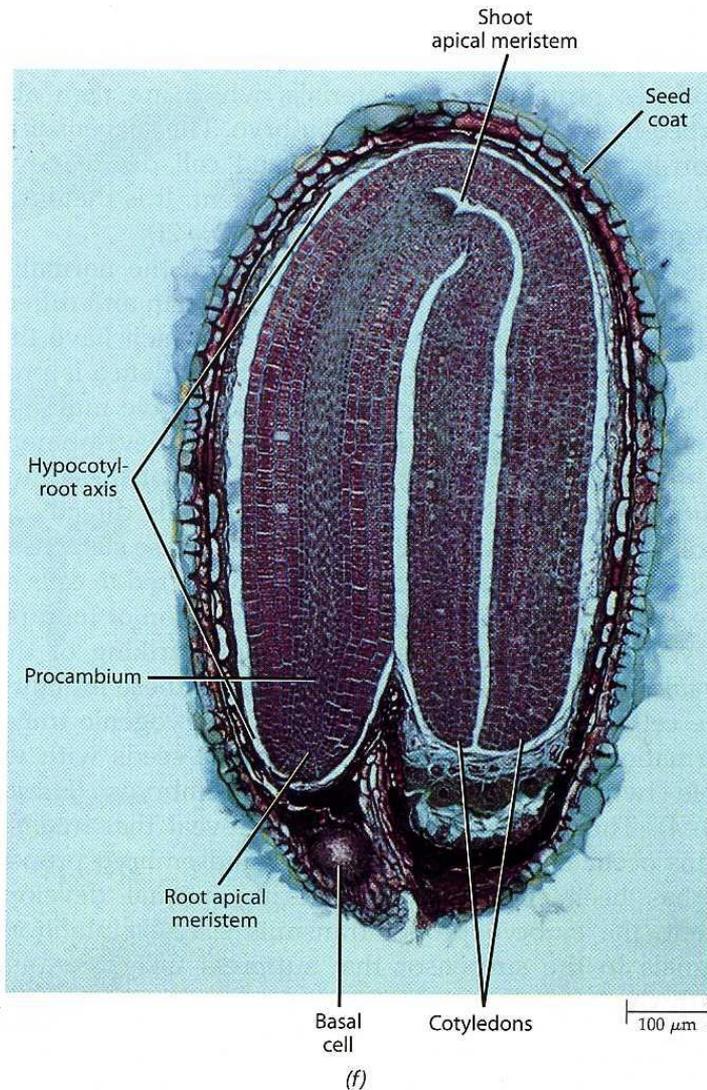


Accrescimento: aumento irreversibile delle dimensioni di cellule, organi, pianta

Accrescimento: divisione + distensione cellulare



Principali stadi dello sviluppo di una pianta a seme:
embriogenesi, sviluppo vegetativo, sviluppo riproduttivo



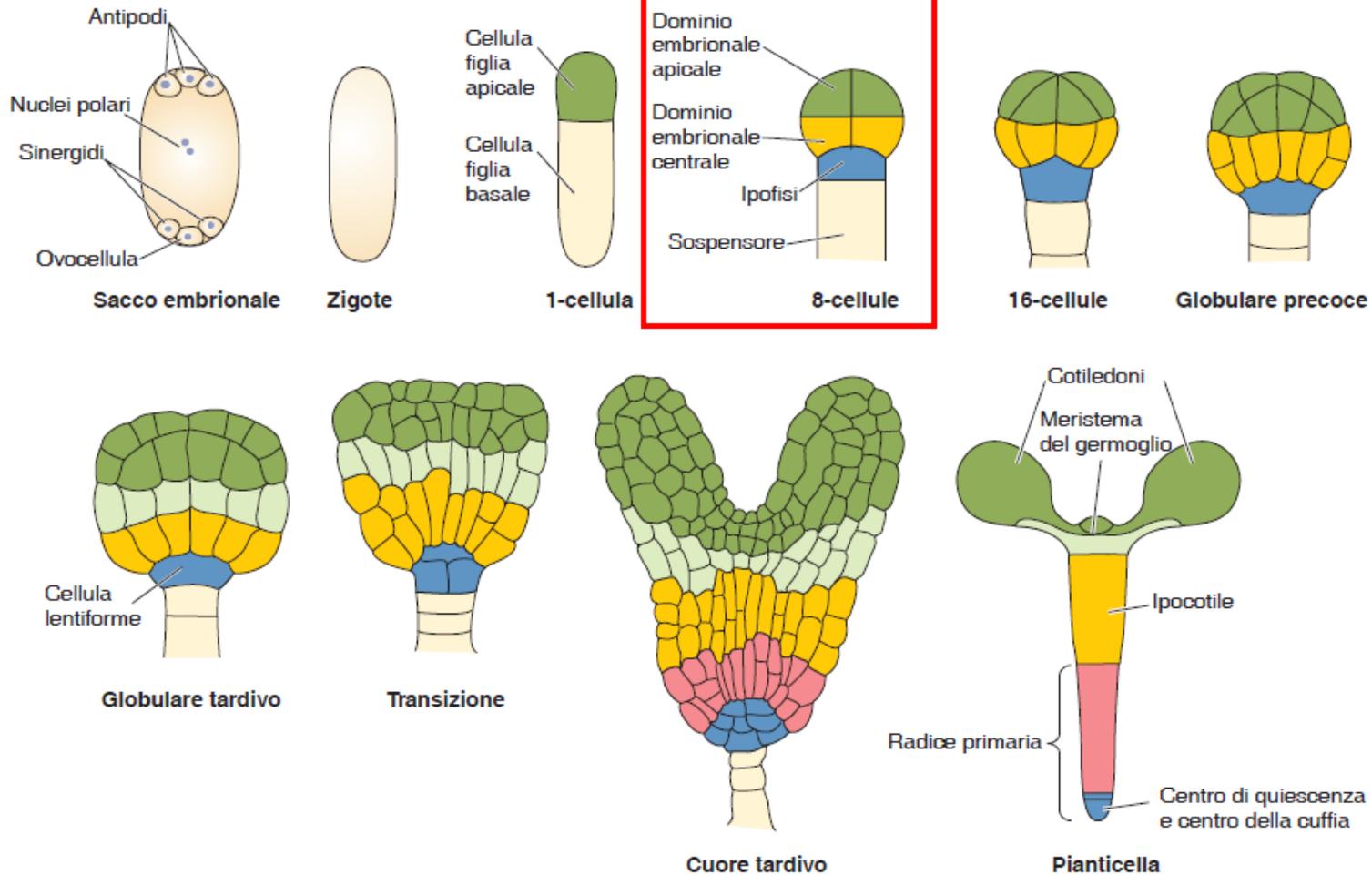
Stabilisce l'impianto costruttivo della pianta

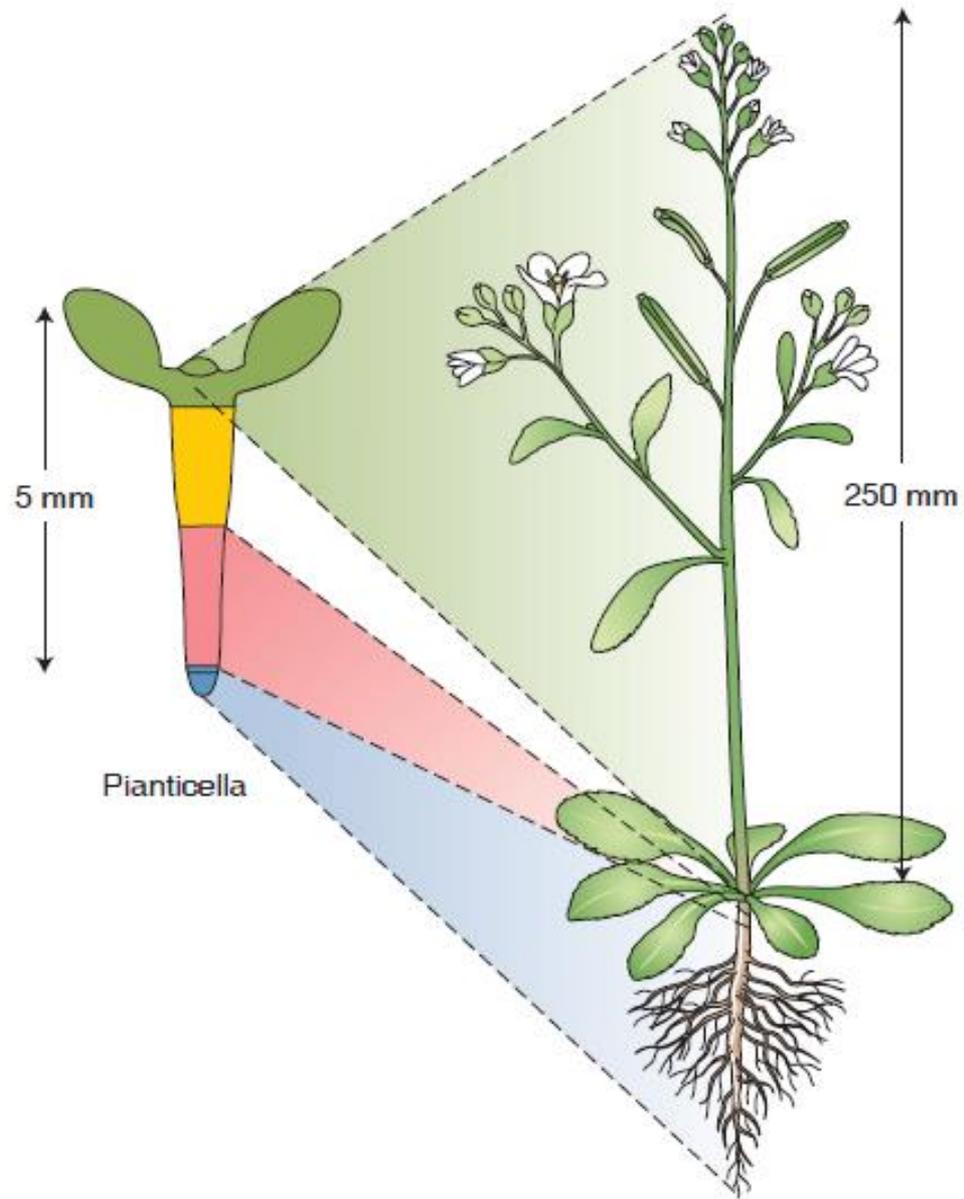
La polarità assiale della pianta viene stabilita precocemente da una serie di divisioni cellulari

Dominio embrionale apicale: cotiledoni e meristema apicale del germoglio

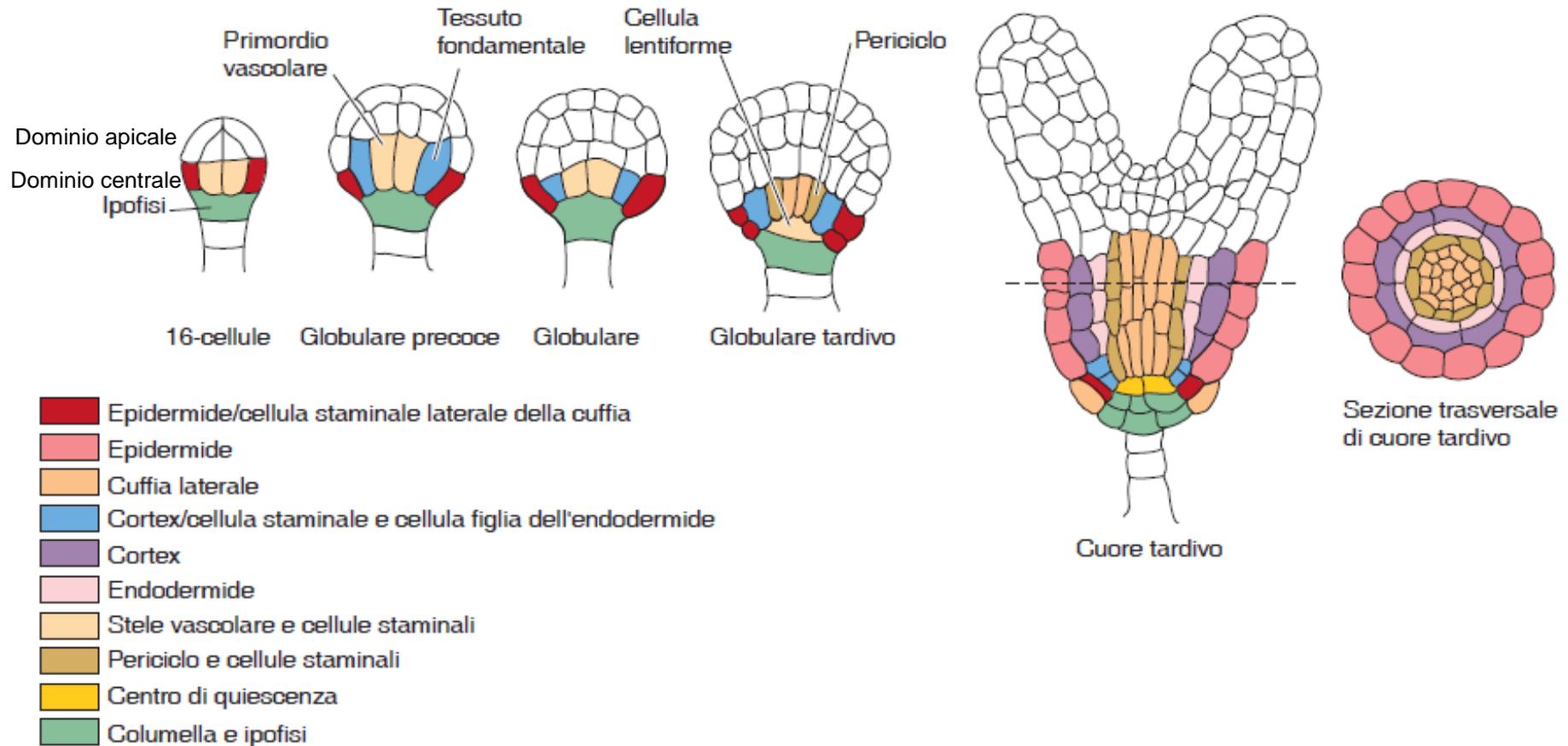
Dominio embrionale centrale: ipocotile, radice

Ipofisi: meristema apicale della radice, columella, centro quiescente

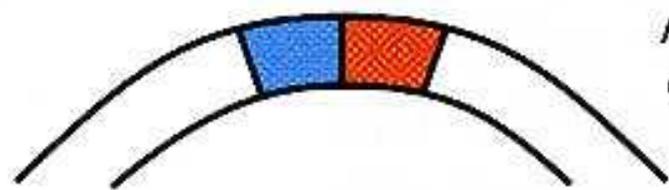




La **polarità radiale** viene definita da divisioni cellulari periclinali a partire dallo stadio globulare: stabilisce il modello di formazione degli strati di tessuto

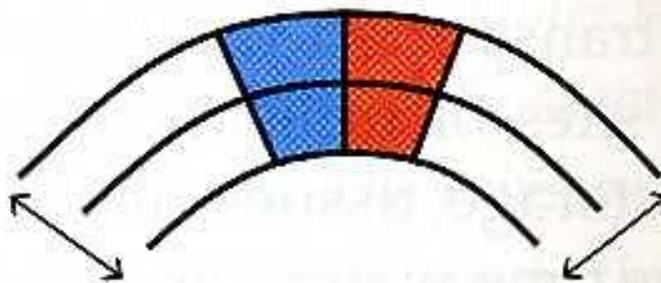
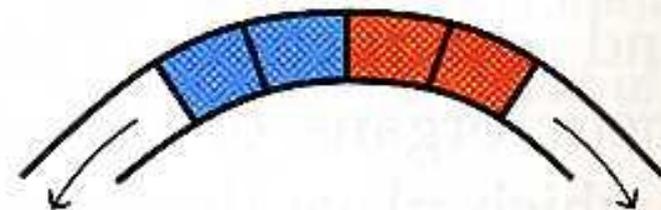


Il destino delle diverse cellule è determinato da informazioni posizionali più che dalla linea cellulare di provenienza → Ruolo di fattori di regolazione diffusibili (auxina)

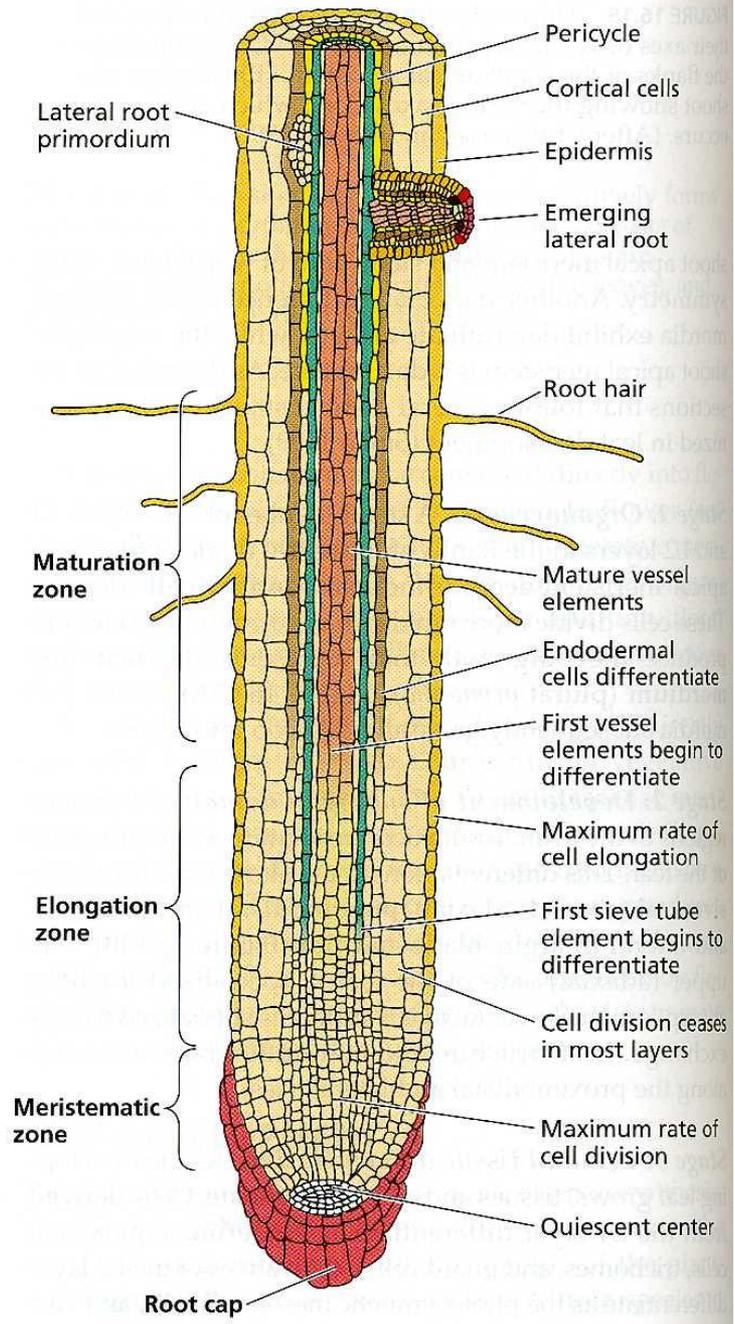


Anticlinal divisions

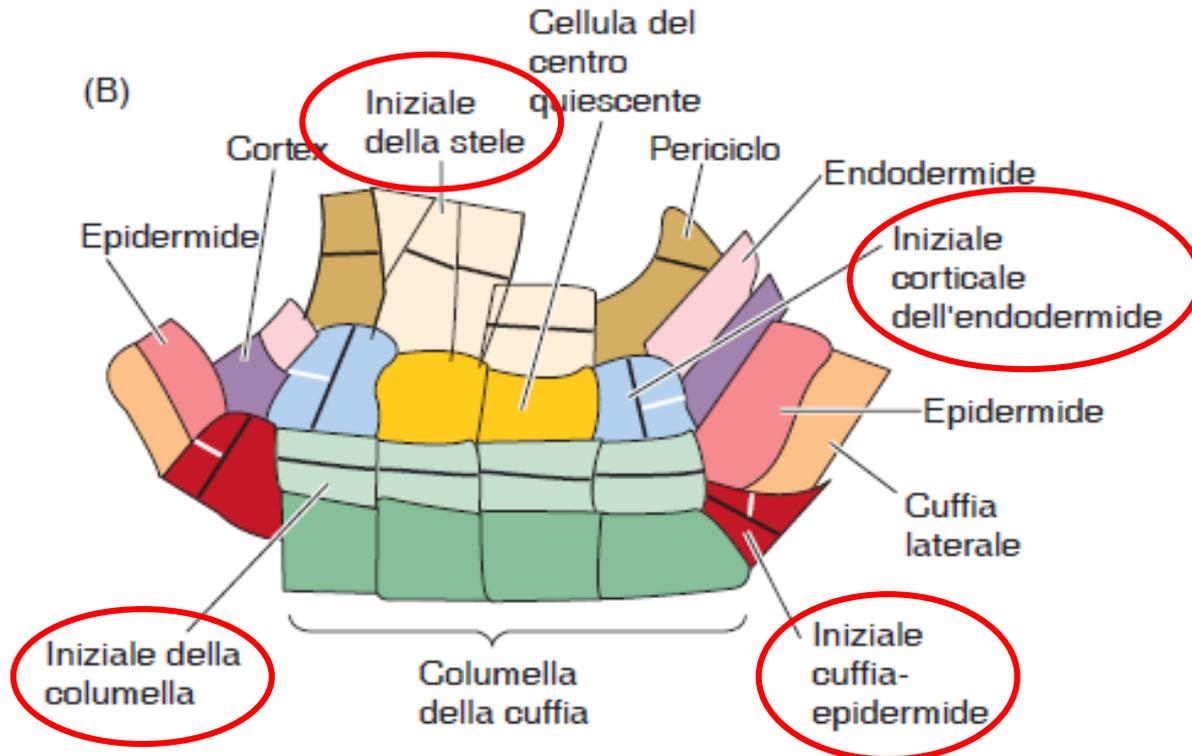
Periclinal divisions



(c)

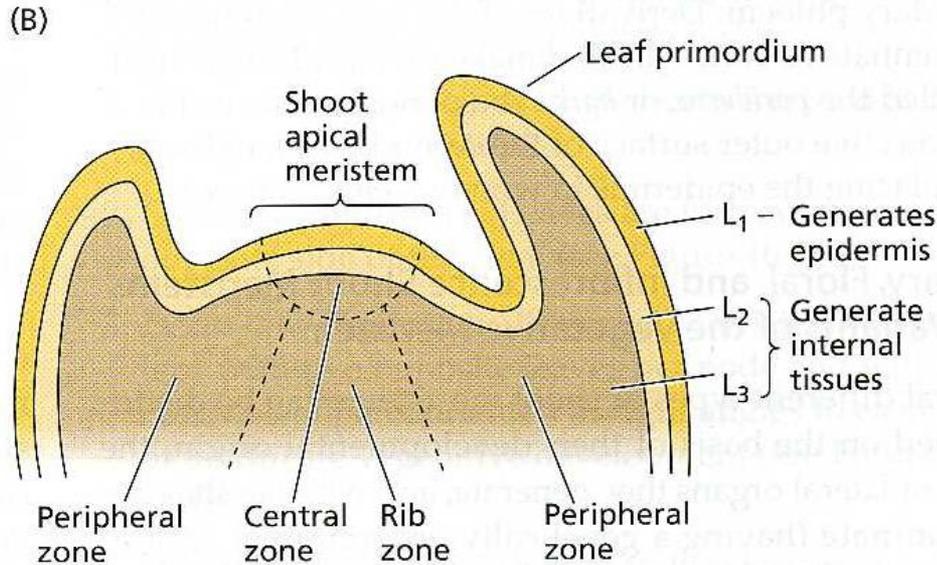


Meristema apicale della radice



Centro quiescente: costituito da una sino a decine o centinaia di cellule

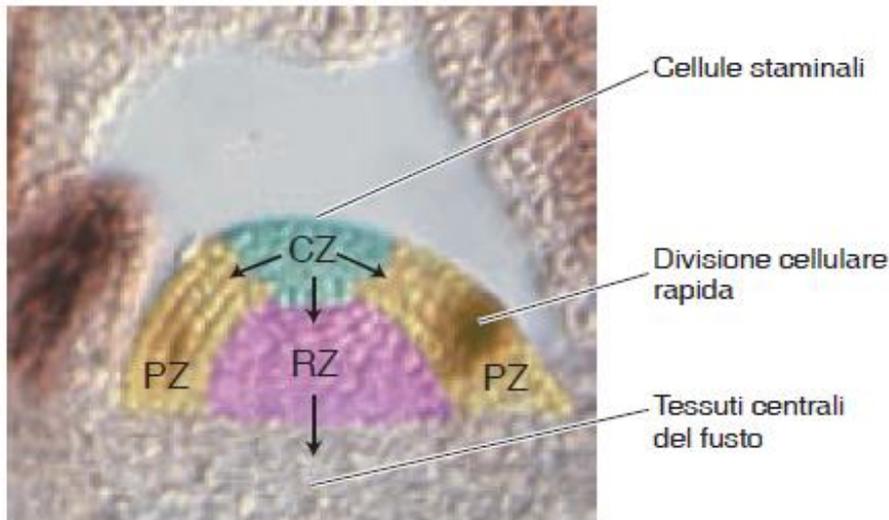
Meristema apicale del germoglio: diametro da 50 μm a 3 mm, evidente zonazione.



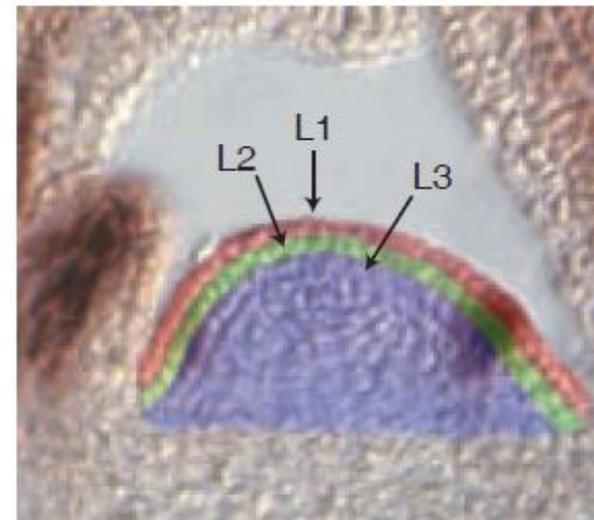
Organizzazione tunica-corpus:
L₁ e L₂ (tunica): divisioni anticlinali, aumento superficie

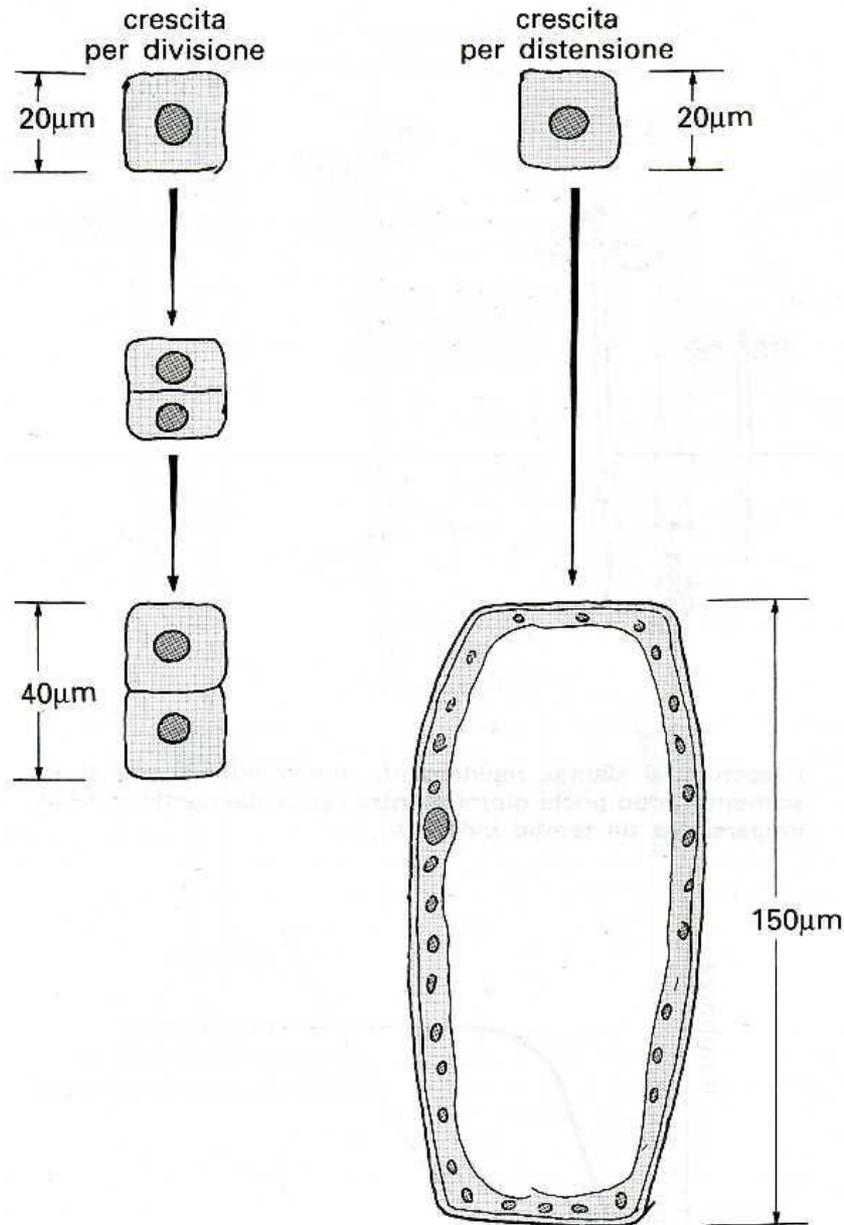
L₃ (corpus): divisioni anticlinali e percilinali, aumento spessore

(A)



(B)





L'accrescimento dimensionale delle piante è dovuto per oltre il 90% al processo di distensione cellulare

Aumento di dimensioni da 10 a 100 volte rispetto alla cellula meristemica di origine (a volte anche 10.000 volte, es. elementi xilematici)

FUNZIONI DELLA PARETE CELLULARE

Conferimento della forza meccanica

Mantenimento della forma

Controllo dell'espansione

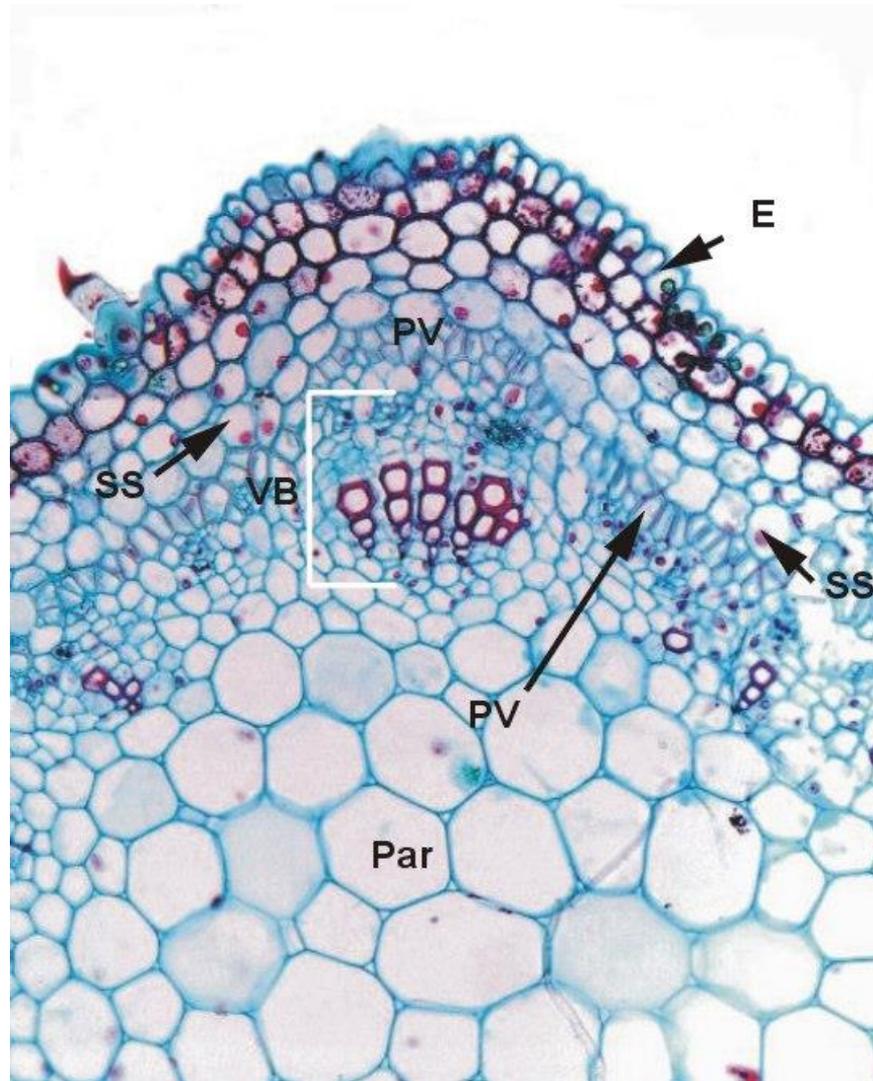
Controllo del trasporto intercellulare

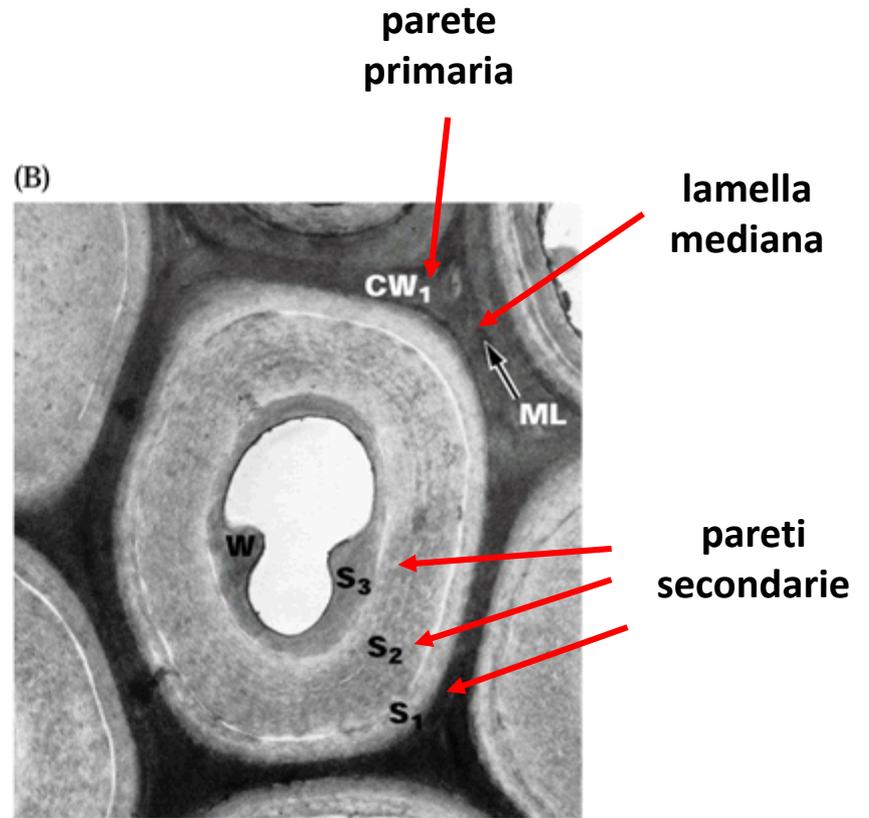
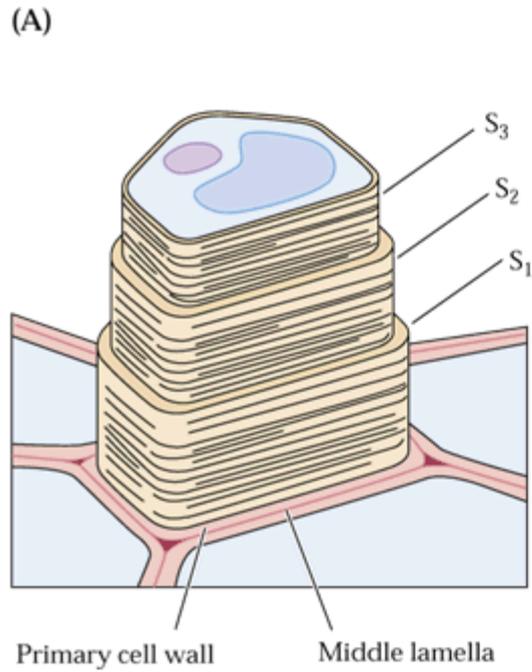
Protezione da microorganismi patogeni

Produzione di molecole segnale

Immagazzinamento di sostanze di riserva

La parete cellulare non è una struttura uniforme
Varia in spessore, composizione e aspetto nei vari tipi cellulari





LA PARETE CELLULARE

LAMELLA MEDIANA

Si forma nelle fasi finali della mitosi ed è comune a cellule contigue

PARETE PRIMARIA

Si forma nelle cellule in crescita
Struttura simile in tutte le cellule
Spessore da 0.1 μm a 1 μm

PARETE SECONDARIA

Tipica delle cellule che hanno completato il processo di sviluppo
È formata da più strati
Ha una composizione e struttura altamente variabile

Tab. 11.2 *I componenti della parete primaria.*

Fase	Componenti	
microfibrillare	cellulosa	(β 1,4–glucano)
matrice	pectine	ramnogalatturonano I
		ramnogalatturonano II
		arabinano galattano ✓ arabinogalattano I omogalatturonano
emicellulose		xilano
		glucomannano
		mannano
		galattomannano
		glucuromannano
		xiloglucano
		callosio (β 1,3–glucano)
arabinogalattano II		
proteine		estensine
		arabinogalattanoproteine
		proteine ricche di glicina
		proteine ricche di prolina
fenoli		proteine enzimatiche

Lamella mediana:

90% pectine + proteine

Parete primaria:

30% cellulosa

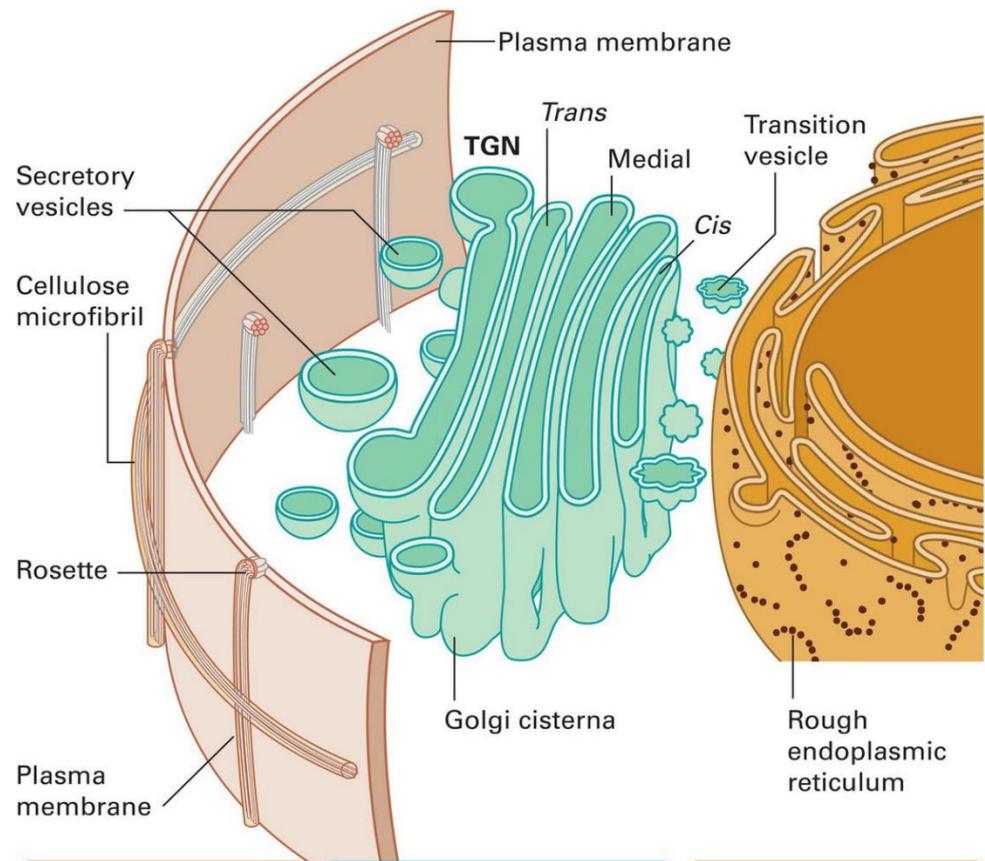
60% pectine + emicellulose

10% proteine

Parete secondaria:

90% cellulosa + composti fenolici

Siti di sintesi dei componenti della parete cellulare



Site of synthesis for:

- Cellulose
- Callose

A

Site of synthesis for:

- Pectins
- HGA
- RG I
- RG II

Crosslinking glycans

- Xyloglucan
- Glucuronoarabinoxylan
- β -Glucan
- Galactomannan

Site of glycosylation of:

- HRGPs
- AGPs
- Modified glycoproteins

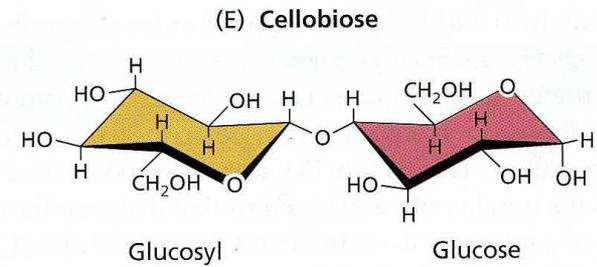
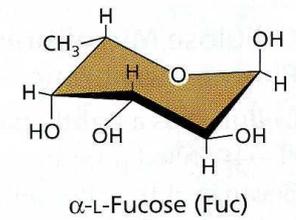
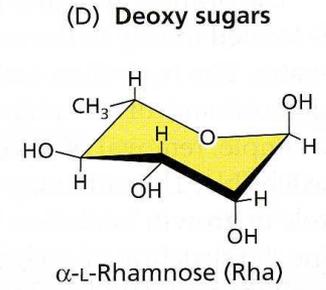
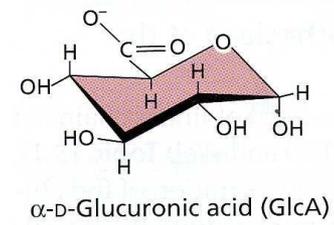
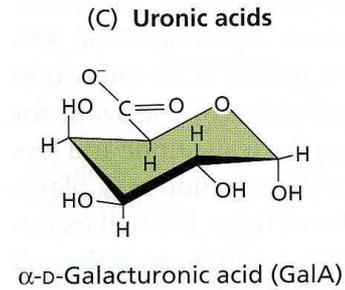
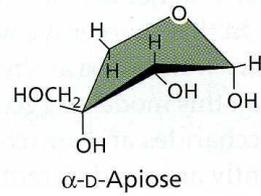
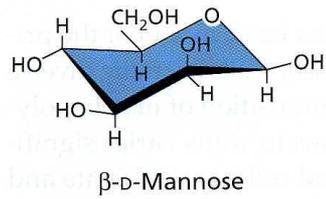
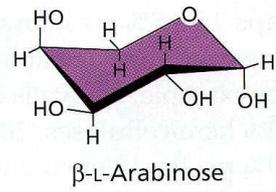
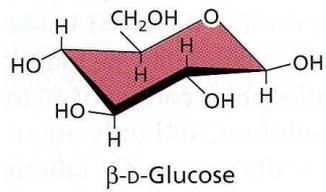
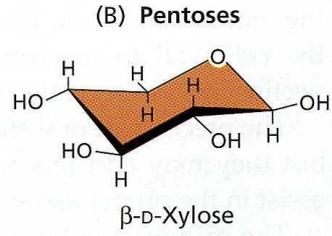
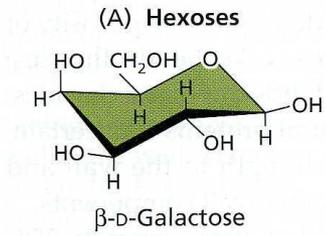
Site of synthesis for:

Cell wall proteins

- HRGPs
- PRPs
- GRPs
- AGPs

Enzymes

- Hydrolases
- Esterases
- Peroxidases
- Polysaccharide synthase



Principali costituenti dei polisaccaridi della parete cellulare

Cellulosa

Polimero lineare di β -glucosio in legame (1 \rightarrow 4)

L'unità ripetuta è il cellobiosio

Circa 30% del peso delle pareti primarie, e fino al 90% di quelle secondarie

Struttura a microfibrille

Il grado di cristallizzazione e polimerizzazione è più elevato nelle pareti secondarie

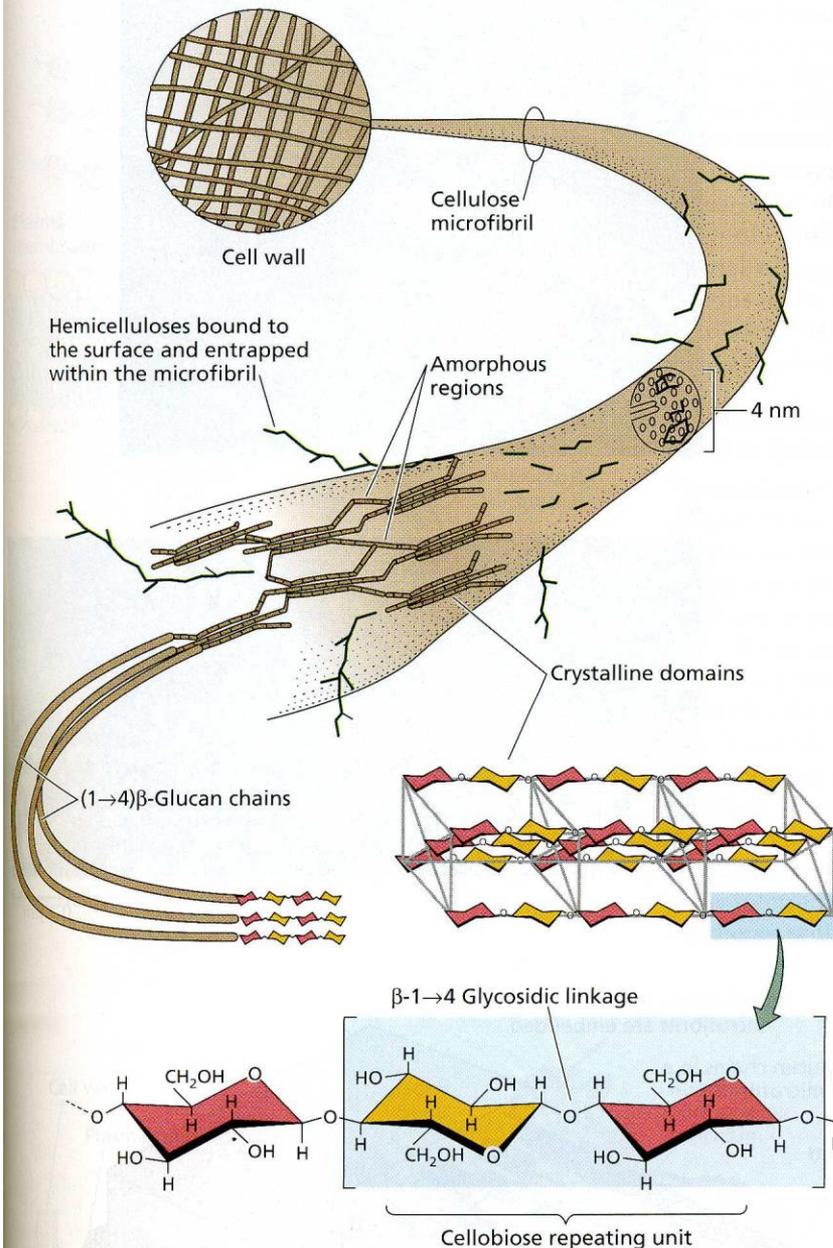


FIGURE 15.6 Structural model of a cellulose microfibril. The microfibril has regions of high crystallinity intermixed with less organized glucans. Some hemicelluloses may also be trapped within the microfibril and bound to the surface.

Lunghezza catene: da 2.000 a 25.000 residui di glucosio (alcuni μm)

Dimensioni microfibrille: da 6 a 50 catene (diametro 2-20 nm)

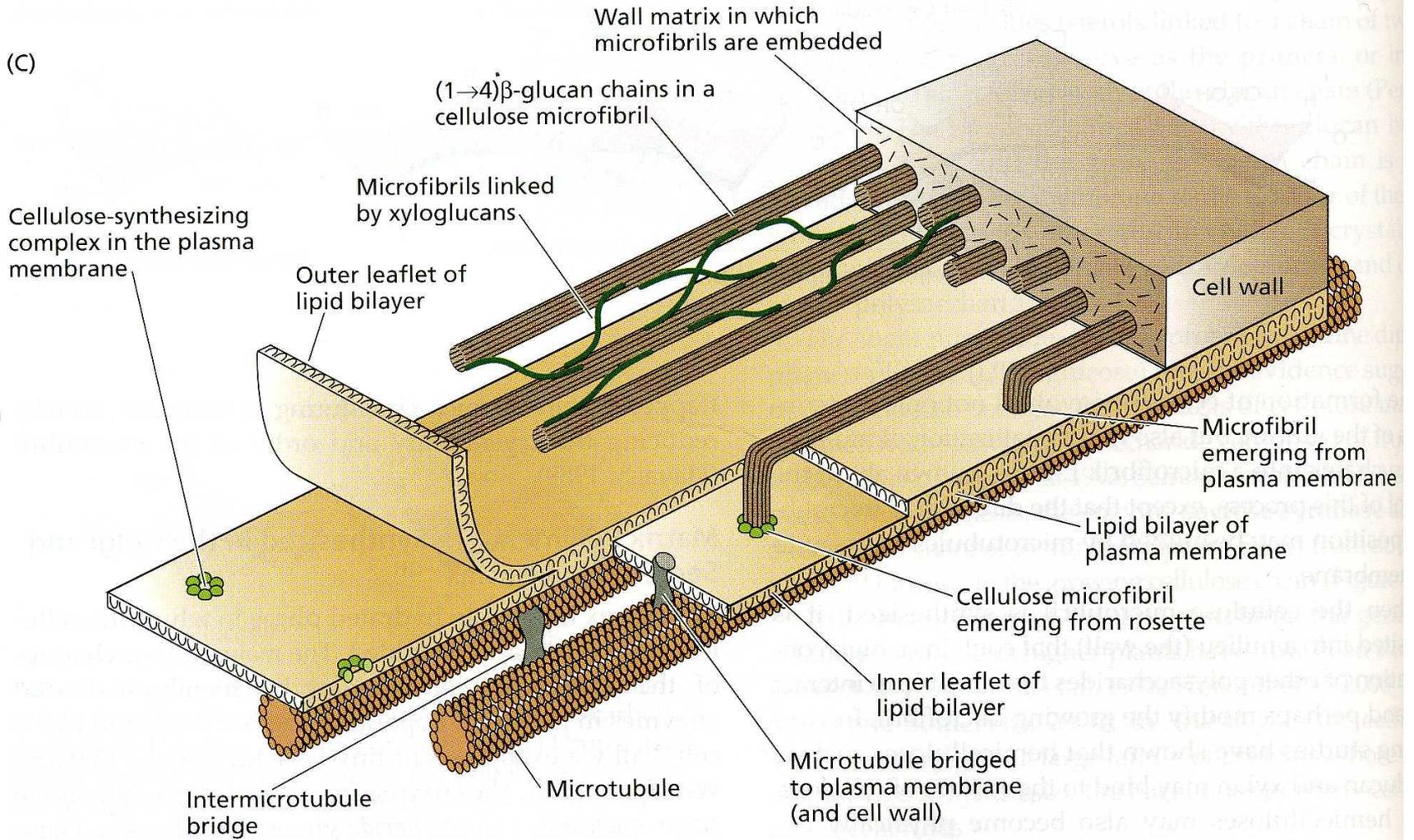
Regioni cristalline dove i glucani sono legati da forze di Van der Waals e legami idrogeno

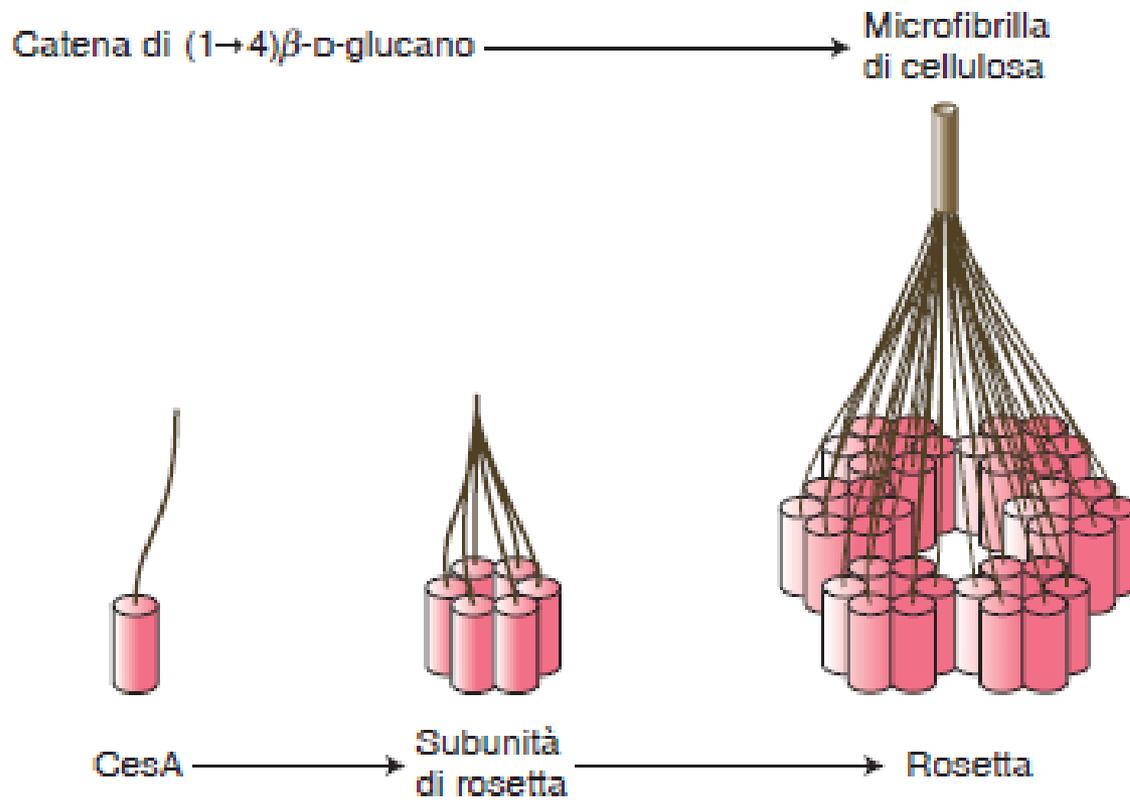
La cellulosa è insolubile, stabile, resistente alla trazione e molto resistente alla degradazione enzimatica



costo energetico
per rimuovere le
singole catene di
glucani

(C)

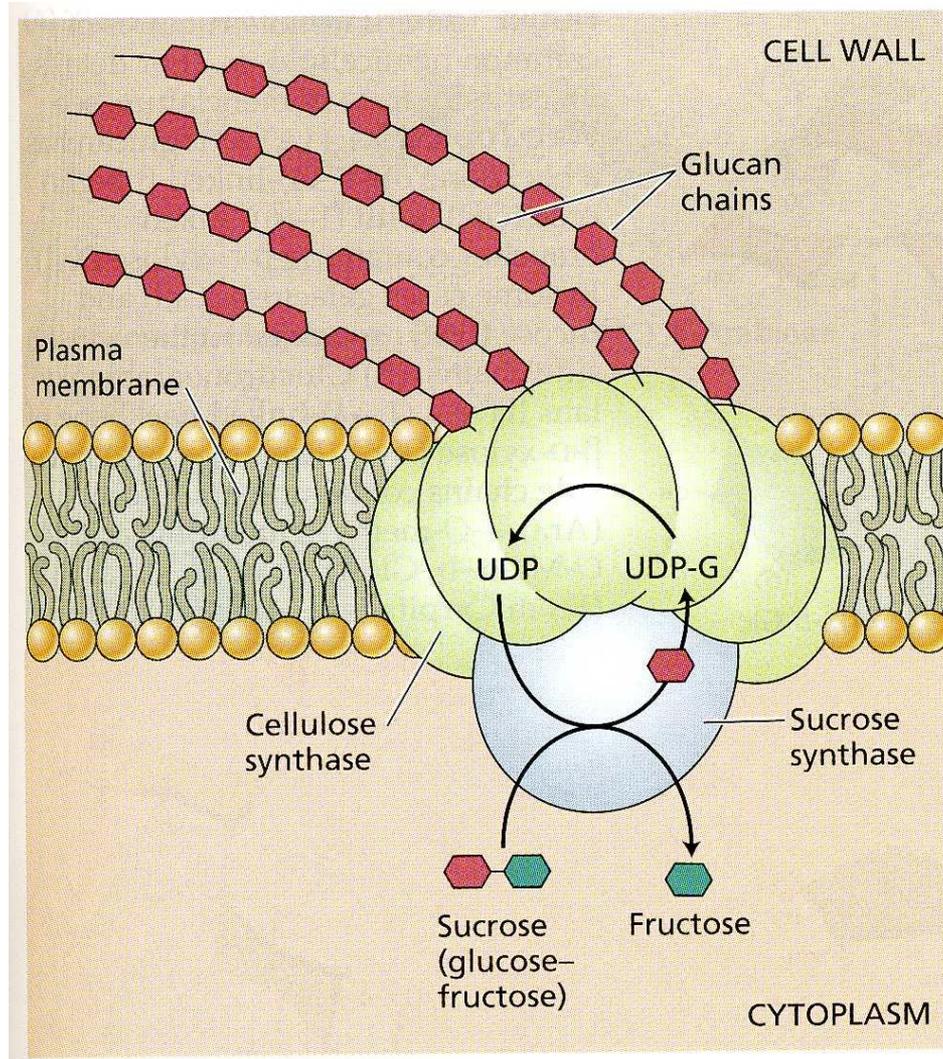




CesaA: Cellulosa sintasi A

Famiglia multigenica presente in tutte le piante terrestri, che a sua volta fa parte di una superfamiglia che comprende anche i geni *Csl* (Cellulosa sintasi simile), che codificano per enzimi che sintetizzano i mannani, xiloglucani ecc...

Complesso enzimatico della cellulosa sintasi



Sito catalitico della cellulosa sintasi nel lato citosolico della membrana plasmatica



MATRICE

Alto contenuto in H₂O (75-80% del peso fresco della parete primaria)

Polisaccaridi: emicellulose e pectine

Proteine: HRGP (estensine), GRP (glycine-rich P),
PRP (proline-rich P), AGP (arabinogalattan P)

EMICELLULOSE (o glicani concatenanti)

Gruppo eterogeneo di polisaccaridi che si legano alla cellulosa
Composizione molto variabile in specie e tessuti diversi

XILOGLUCANO

XILANO

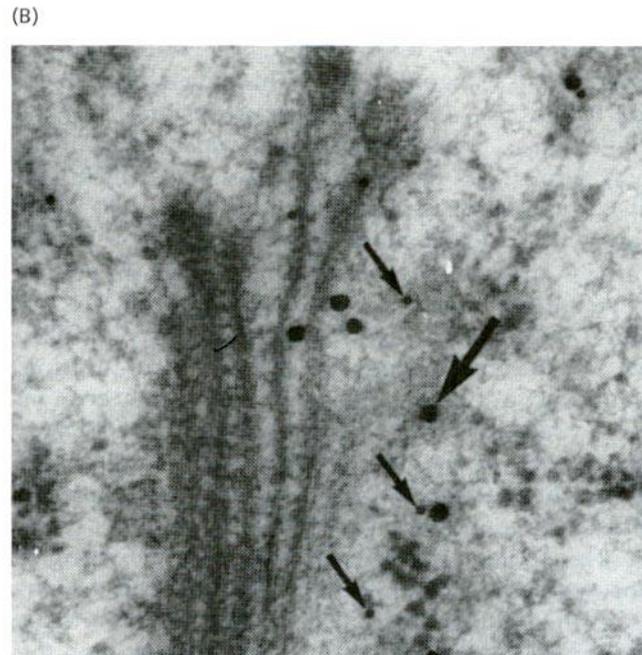
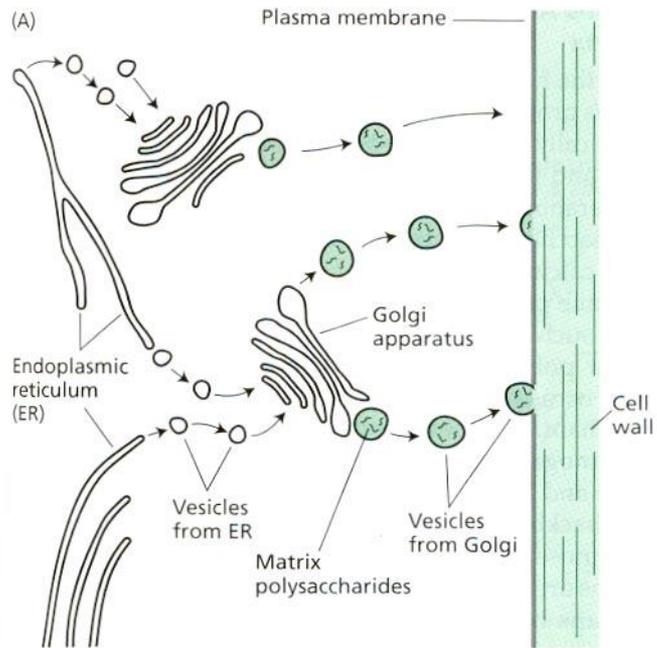
β -GLUCANO

GLUCURONOARABINOXILANO

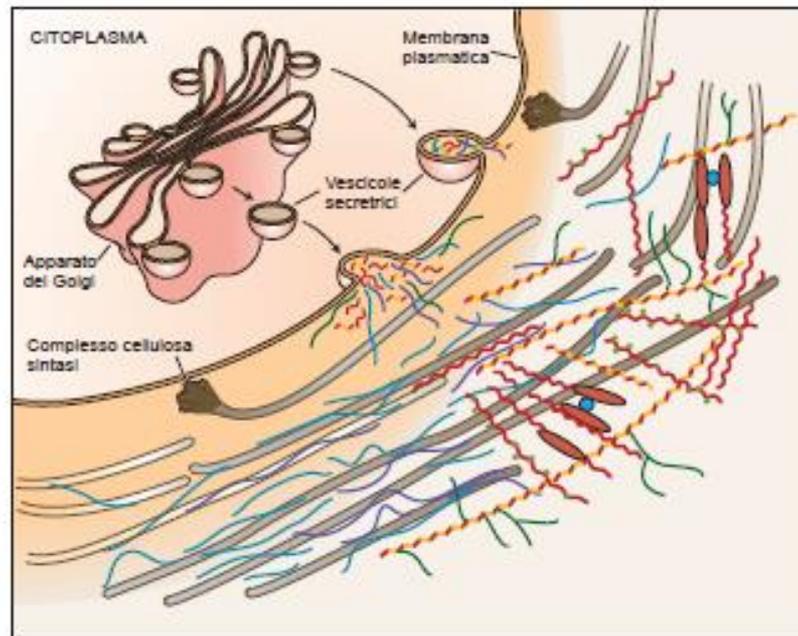
MANNANO

GLUCOMANNANO

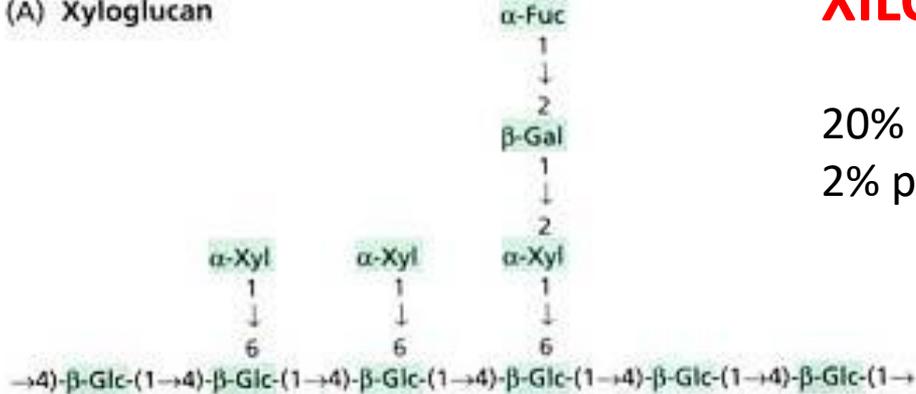
NON formano fibrille perché ramificati o non lineari



Sintetizzate nel Golgi
da enzimi detti
glucosiltrasferasi



(A) Xyloglucan



XILOGLUCANO

20% peso secco parete dicotiledoni

2% peso secco parete monocotiledoni

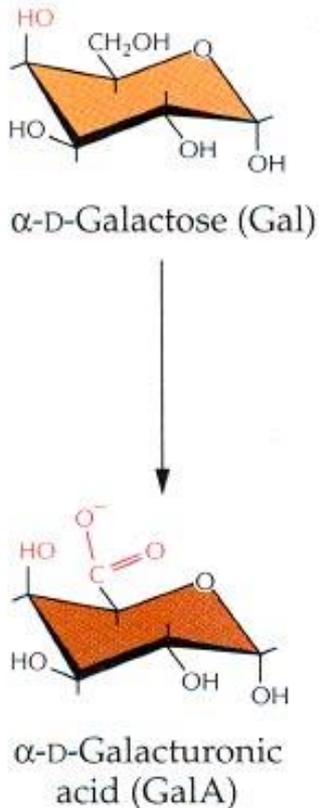
Polimero di unità di β -glucosio in legame $(1 \rightarrow 4)$, con residui di xilosio legati in posizione 6

Allo xilosio può essere legata una molecola di galattosio in posizione 2, e spesso al galattosio è legata una molecola di α -fucosio

Variabilità tassonomica nelle caratteristiche delle catene laterali

PECTINE

Gruppo eterogeneo di polisaccaridi contenenti uno zucchero acido, l'**acido galatturonico**, e residui di ramnosio, arabinosio, galattosio e xilosio. Formano strutture macromolecolari complesse tramite legami covalenti e non-covalenti. Sono i polisaccaridi più solubili della parete.

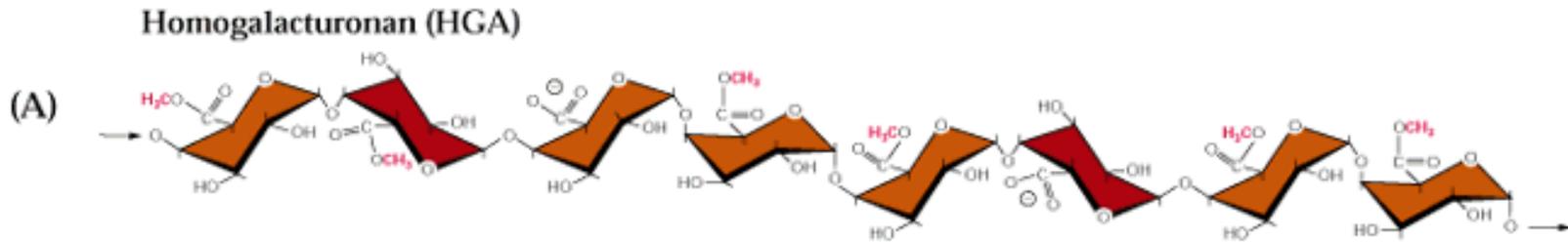


Funzioni:

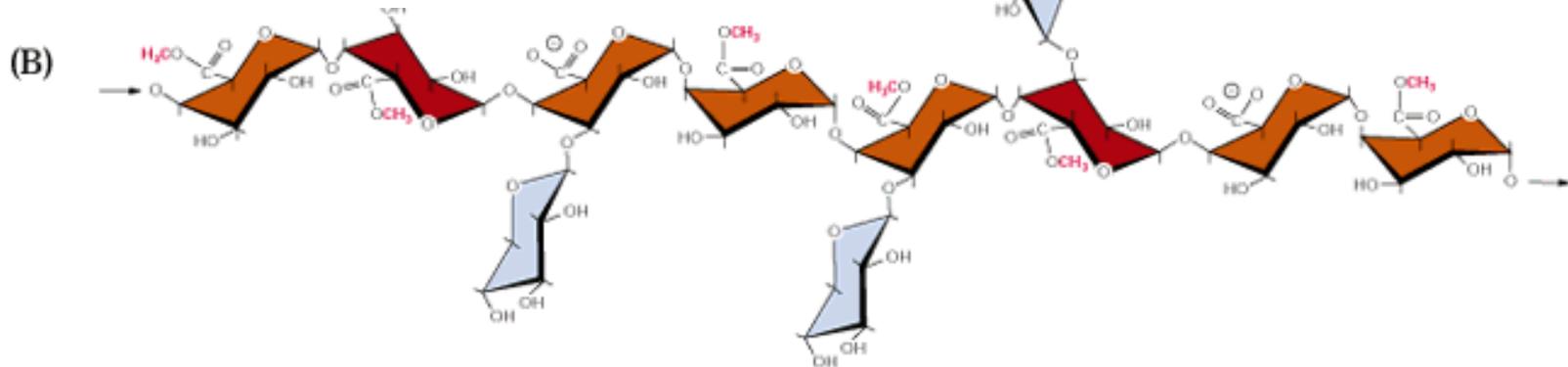
- Livello di idratazione modula la porosità della parete
- le superfici cariche modulano pH e bilancio ionico della parete
- Regolazione adesione tra cellule
- Riconoscimento presenza organismi simbiotici, patogeni, insetti

Omogalatturonano (acido poligalatturonico) HGA

Polimero lineare di unità di acido α -galatturonico unite da legami 1- \rightarrow 4
(circa 200 unità, 100 nm)



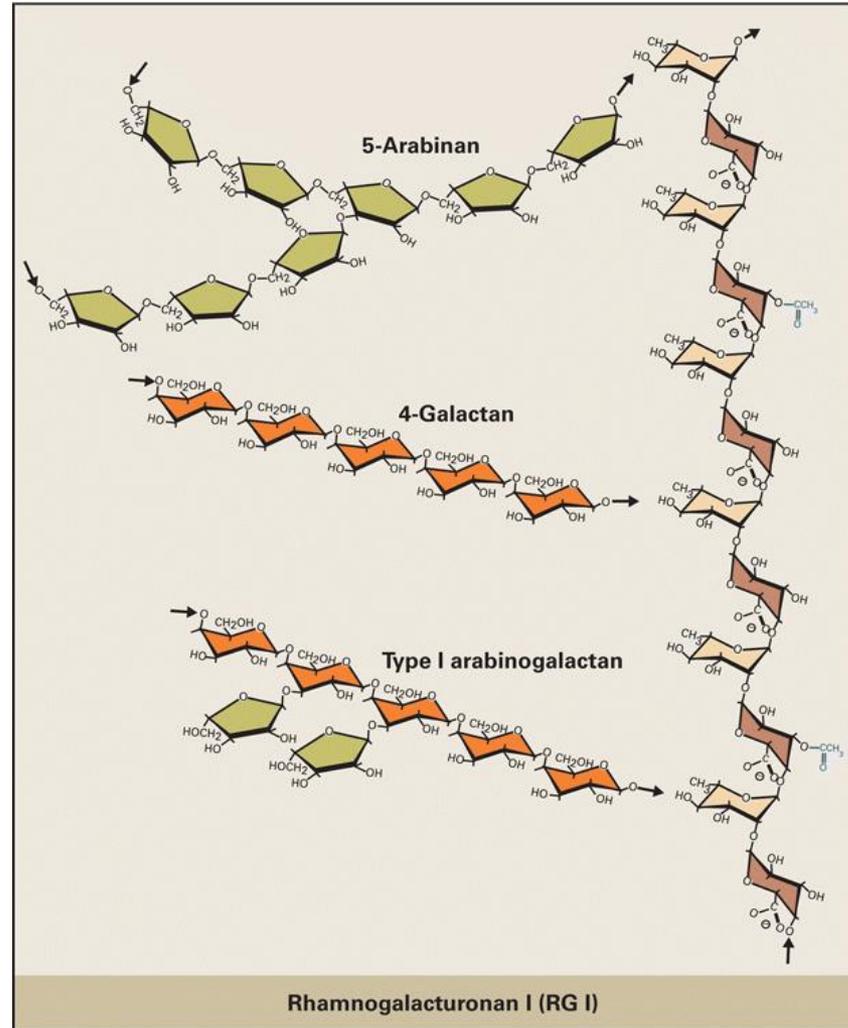
Xilogalatturonano



Ramnogalatturonano Tipo I (RGI)

La pectina più abbondante. Polimero composto da unità ripetute del disaccaride α -D-Ramnosio - α -D-acido galatturonico

Catene laterali legate al ramnosio
(1 \rightarrow 5 o 1 \rightarrow 4)
Arabinani, galattani,
arabinogalattani

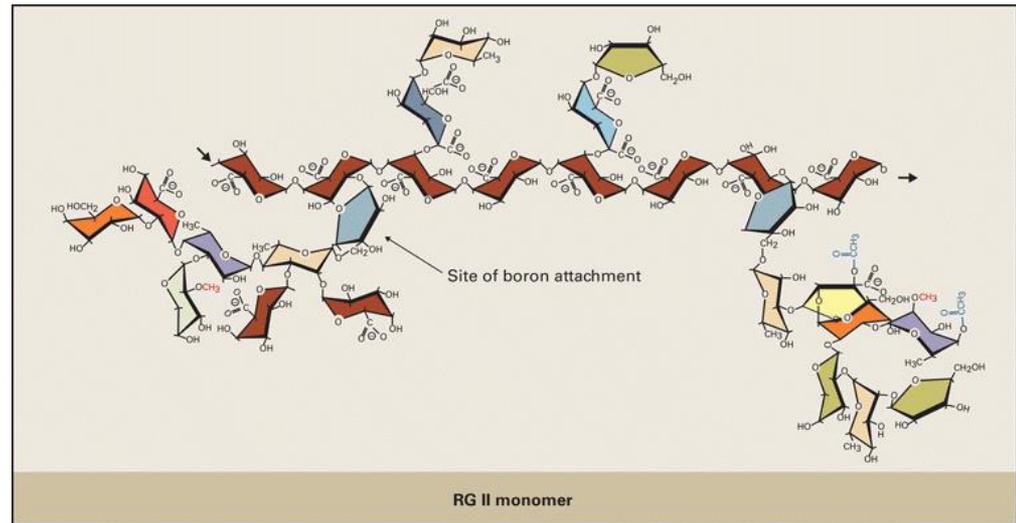


Ramnogalatturonano Tipo II (RGII)

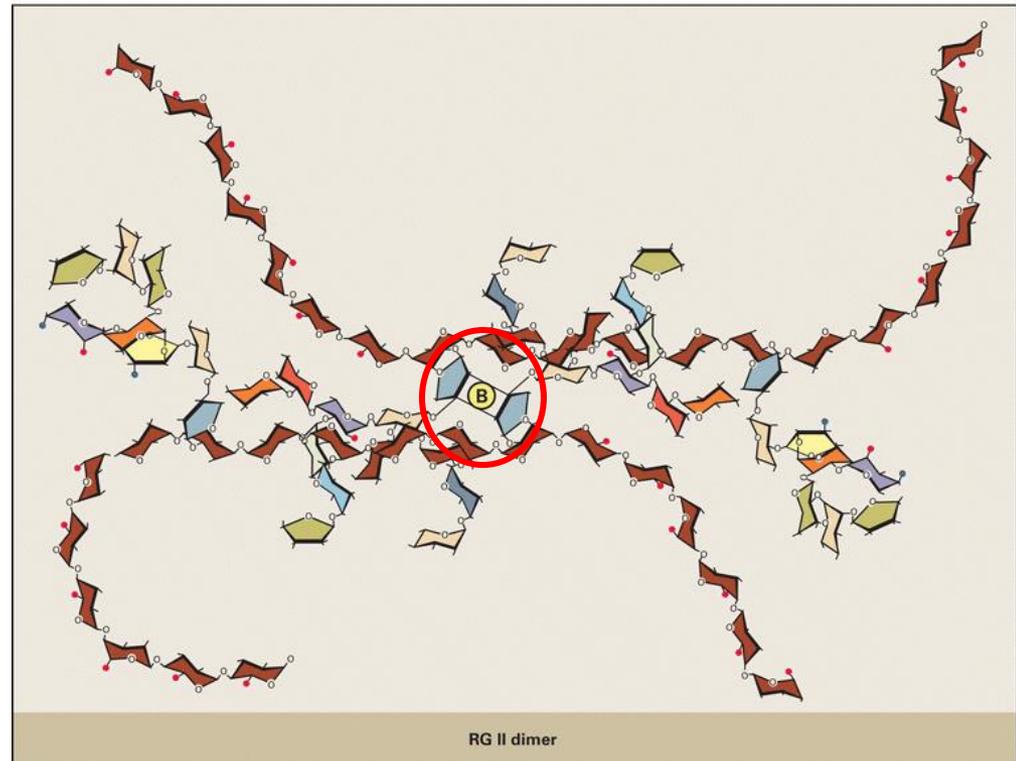
Scheletro di omogalatturonano con quattro complessi differenti di catene laterali

Struttura molto complessa (almeno 10 zuccheri differenti)

Forma dimeri (legami con boro)



A



B

PROTEINE STRUTTURALI DELLA PARETE

Tutte regolate con lo sviluppo

Tipologia e abbondanza relativa dipendono dal tipo di cellula/tessuto, dalla specie e da fattori esogeni (es. attacchi da parte di patogeni)

- **HRGP (hydroxyproline-rich glycoproteine)**

ESTENSINA: più importante e studiata HRGP

Forma legami intermolecolari → insolubile

Funzioni: limitazione dell'estensione cellulare, resistenza a patogeni

- **PRP (proline-rich protein)**

- **GRP (glycine-rich protein)**

- **AGP (proteine arabino-galattaniche, o proteoglicani):**

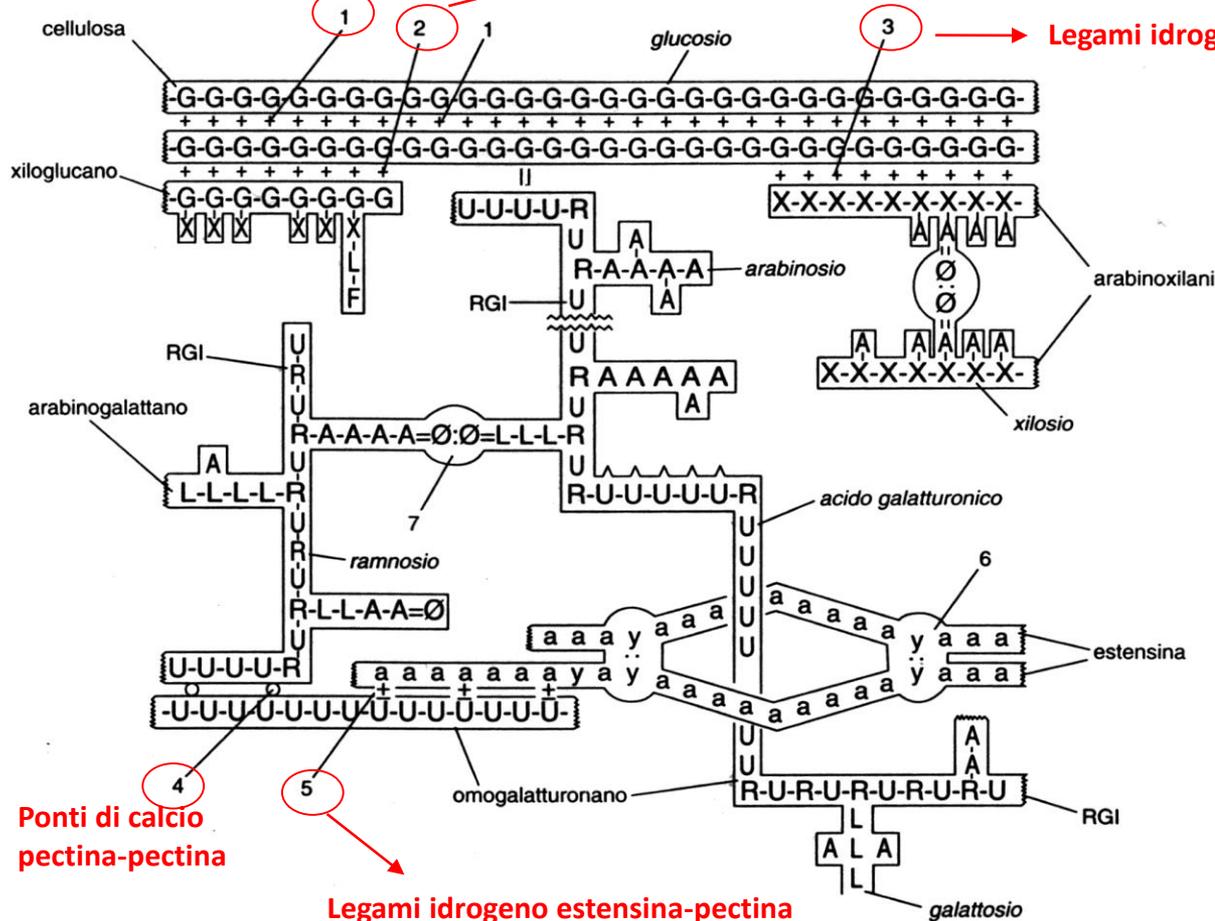
Costituite per più del 90% da polisaccaridi

I diversi tipi di legame tra i componenti della parete

Legami idrogeno cellulosa-cellulosa

Legami idrogeno xiloglucano-cellulosa

Legami idrogeno xilano-cellulosa



Ponti di calcio
pectina-pectina

Legami idrogeno estensina-pectina

Fig. 11.18. Lo schema rappresenta i più importanti tipi di legame che sono stati finora identificati tra i componenti della parete primaria. + = legami idrogeno; 1 = cellulosa-cellulosa; 2 = xiloglucano-cellulosa; 3 = xilano-cellulosa; o = ponti di calcio; 4 = omogalatturonani-omogalatturonani; 5 = estensina-pectina; 6 = estensina-estensina; 7 = pectina-pectina; - = legami glicosidici; y; y = iso-ditirosina; Ø = acido ferulico. (Da S. Fry, 1988).

ACCRESIMENTO PER DISTENSIONE

AUMENTO DELLE DIMENSIONI DI SINGOLE CELLULE

CONSENTE ALLE PIANTE DI RAGGIUNGERE DIMENSIONI NOTEVOLI
CON RISPARMIO ENERGETICO E BIOSINTETICO

(es: espansione della superficie fogliare per la cattura dell'energia luminosa)

Modello per l'abbassamento della tensione nella parete di una cellula in crescita



Allentamento parete



Riduzione P_t



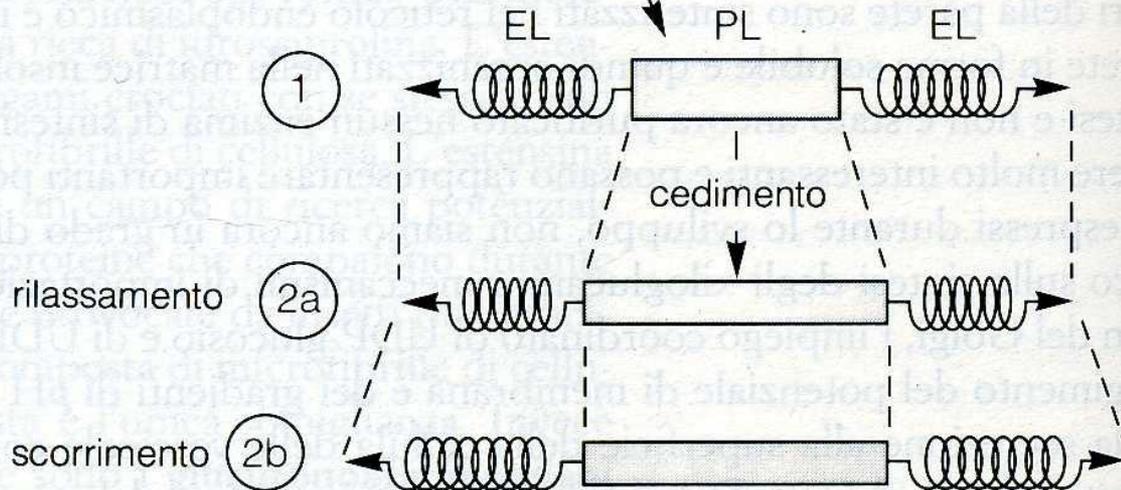
Riduzione Ψ_w



Estensione parete



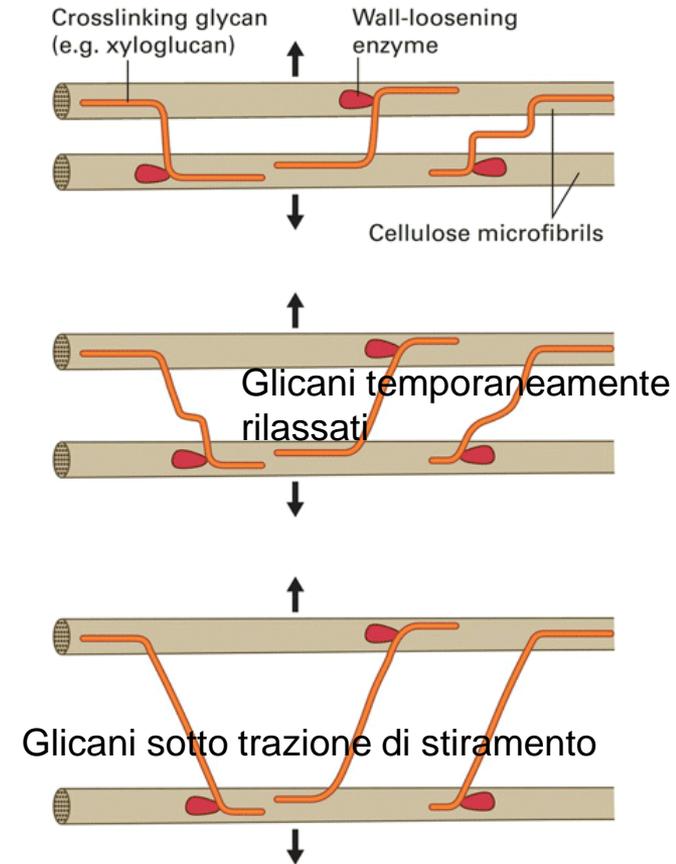
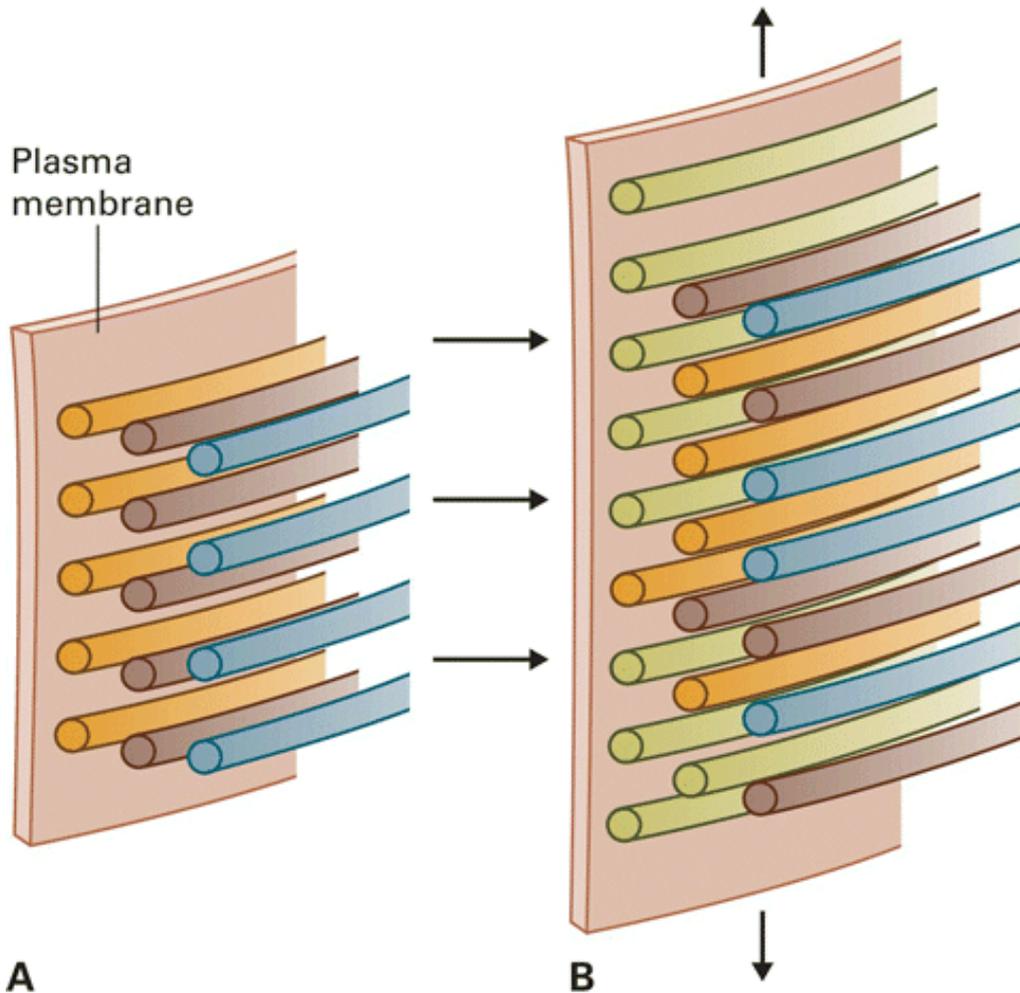
Restauro tensione di parete e di P_t



Allentamento della parete, a causa del movimento delle microfibrille di cellulosa (allentamento legami con lo xiloglucano)

Distensione della parete cellulare:

Gli eventi di allentamento e deposizione di nuovo materiale sono strettamente integrati tra loro



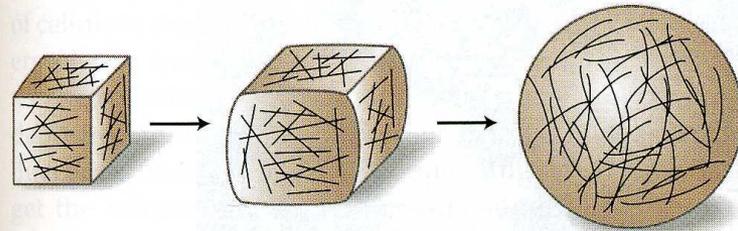
DISTENSIONE CELLULARE

Determinata dal TURGORE CELLULARE

La direzionalità è determinata dalla struttura della parete

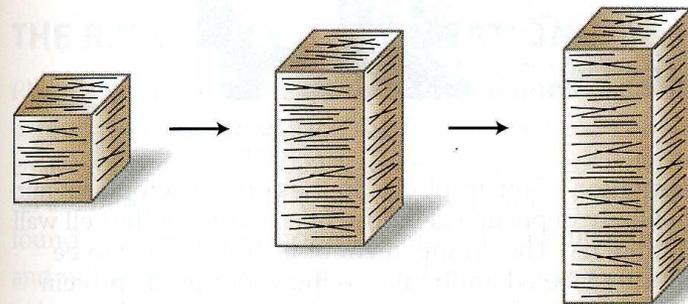
ORIENTAMENTO DELLE MICROFIBRILLE DI CELLULOSA

(A) Randomly oriented cellulose microfibrils



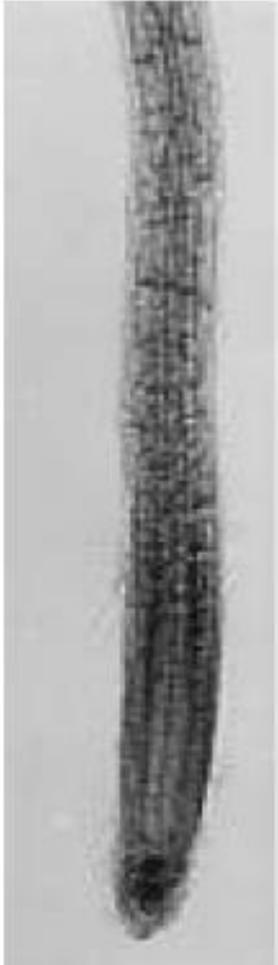
Orientamento isotropo

(B) Transverse cellulose microfibrils

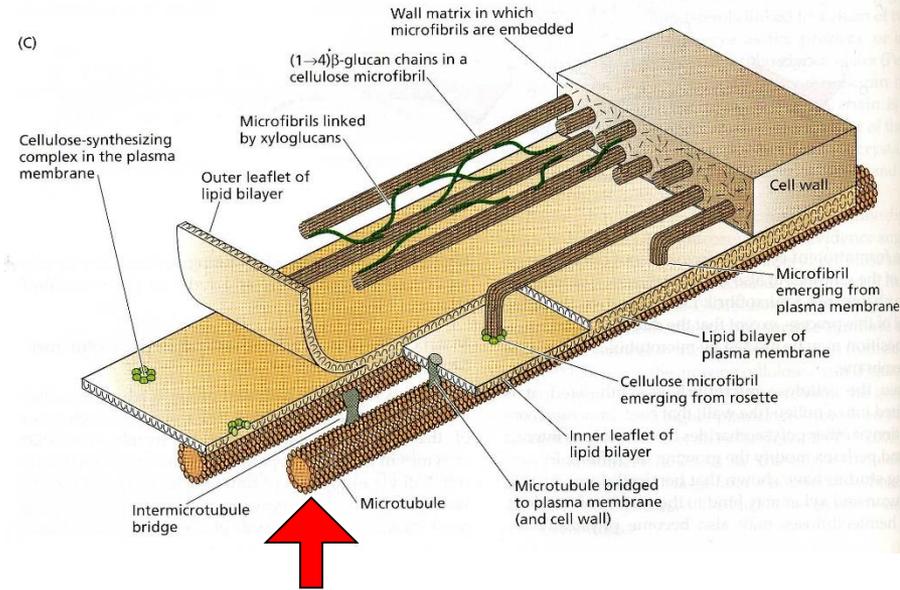
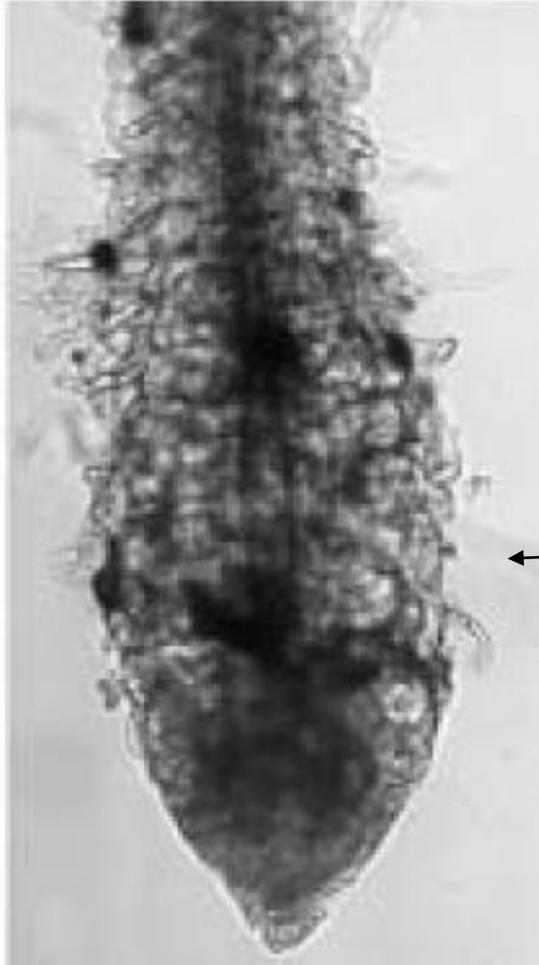


Orientamento anisotropo
(ortogonale all'asse di crescita)

Controllo
(nessun
trattamento)



1 μ M Orizalina

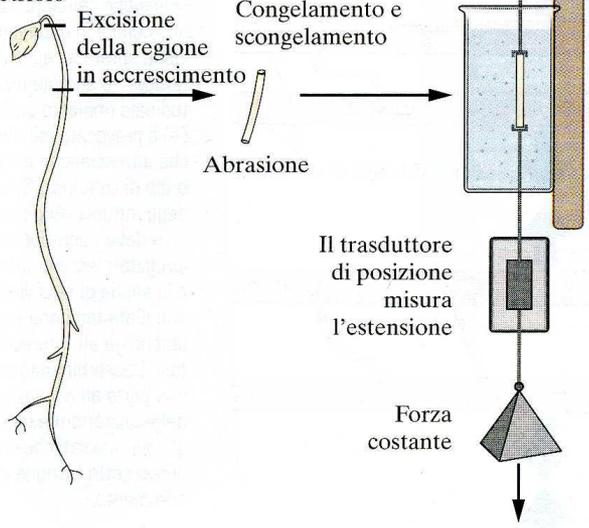


La depolimerizzazione
dei microtubuli causa
una aumento
dell'espansione radiale
e un decremento
nell'allungamento

In tutte le piante terrestri, l'estensione della parete è determinata da un meccanismo pH-dipendente

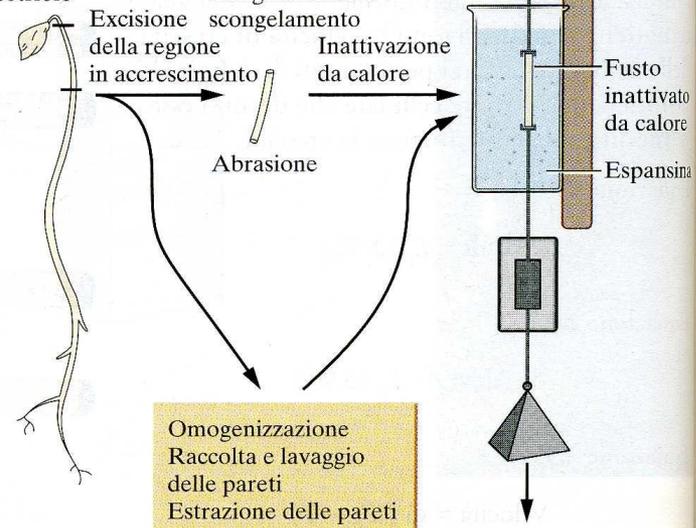
(A) Crescita acida

Plantula eziolata di cetriolo

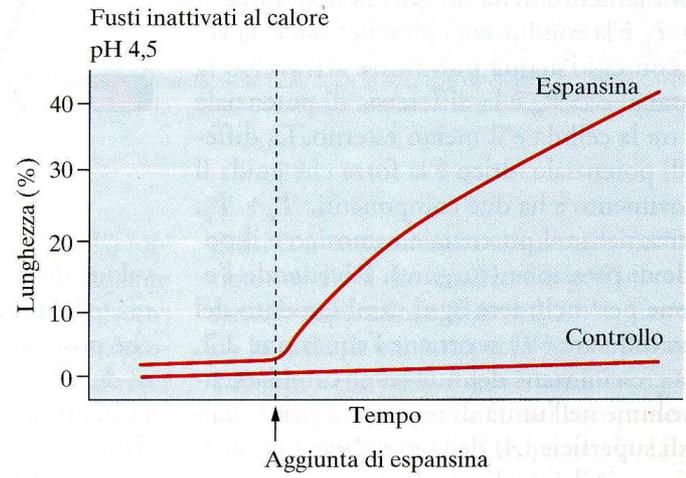
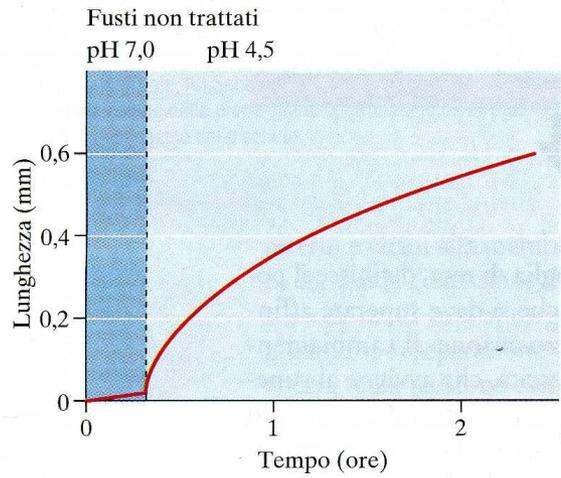


(B) Espansina

Plantula eziolata di cetriolo



Omogenizzazione
Raccolta e lavaggio delle pareti
Estrazione delle pareti con sale
Frazionamento delle proteine

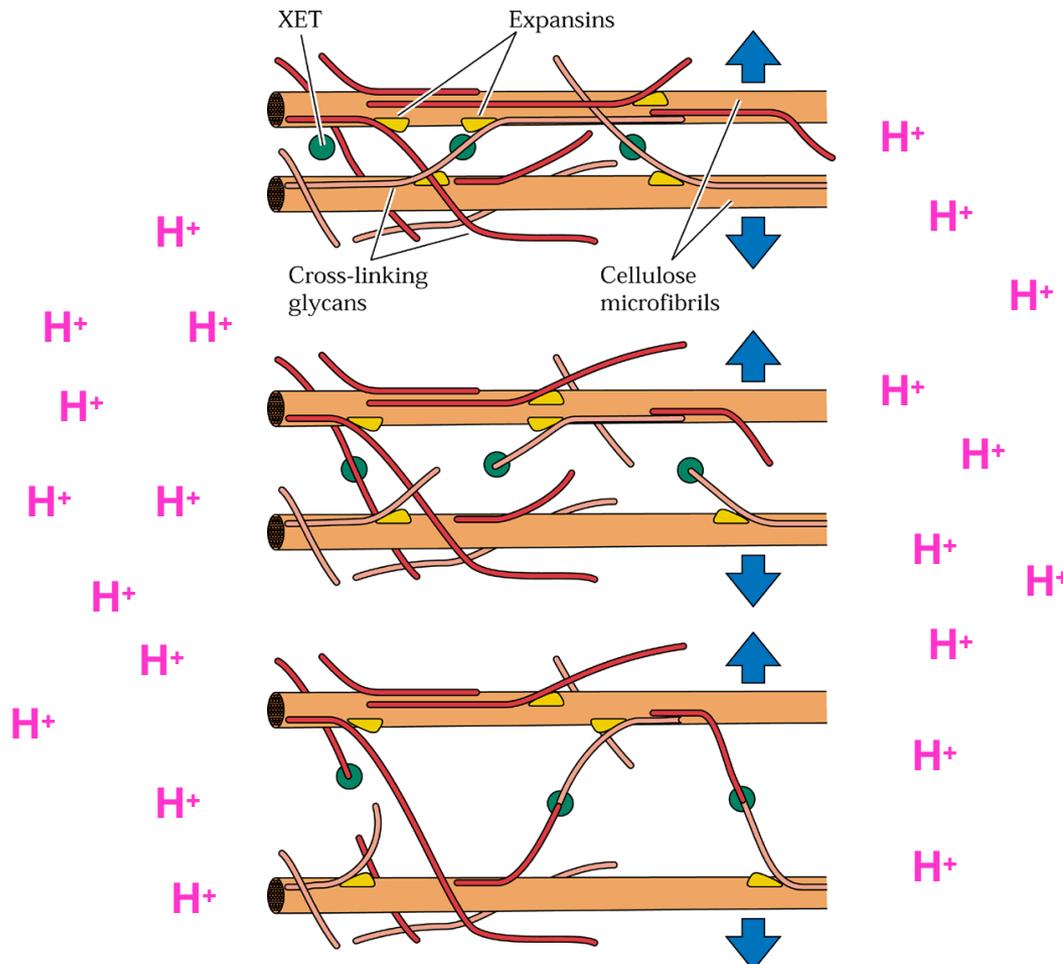


DIMINUIZIONE pH: FATTORE DI RILASSAMENTO DELLA PARETE

TEORIA DELLA **CRESCITA ACIDA**

LA CRESCITA E' ACCOMPAGNATA DA UN ABBASSAMENTO DEL pH DELLA PARETE CELLULARE

Le **espansine** a valori di pH acidi sono in grado di risolvere i legami idrogeno tra cellulosa ed emicellulose



Enzimi in grado di modificare la parete cellulare

Espansine: rompono i legami idrogeno

- 2 famiglie geniche principali: α - expansine (EXPA) e β -expansine (EXPB)
- ubiquitarie nei tessuti in crescita, maturazione dei frutti
- uniche con efficacia *in vitro*

Endo-(1-4) β -glucanasi (endoglucanasi); tagliano (1-4) β -glucani (xiloglucani)

2 famiglie geniche:

- **XTH** (xiloglucano endotransglucosilasi/idrolasi): crescita includono le **XET** (xiloglucano-endotransglucosilasi)
- EGasi coinvolte nella maturazione dei frutti , abscissione

ALCUNI MEMBRI DELLA FAMIGLIA XTH RISOLVONO E RIFORMANO LEGAMI TRA
GLUCANI **XET: Xiloglucanoendotransglicosilasi**

