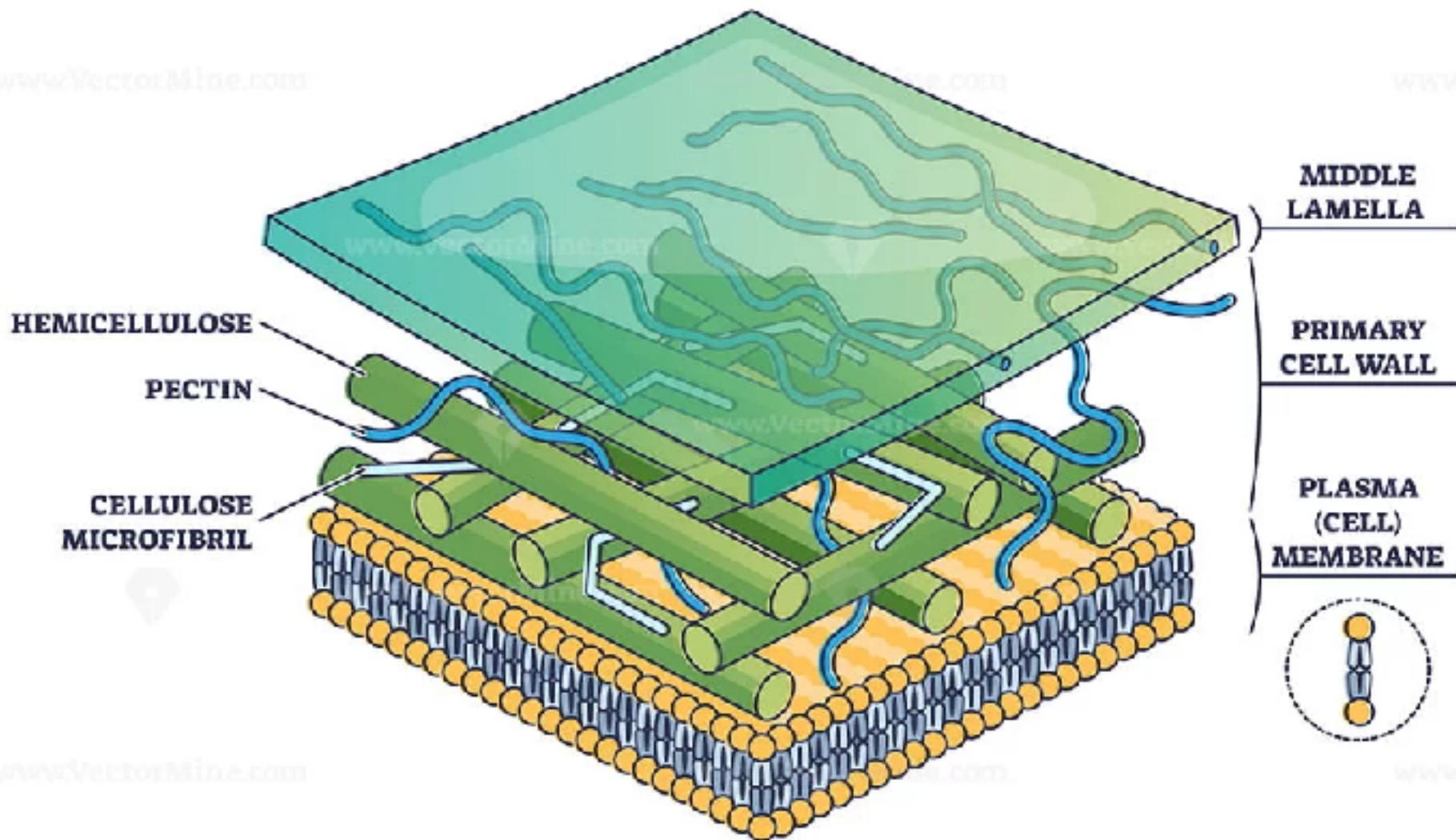
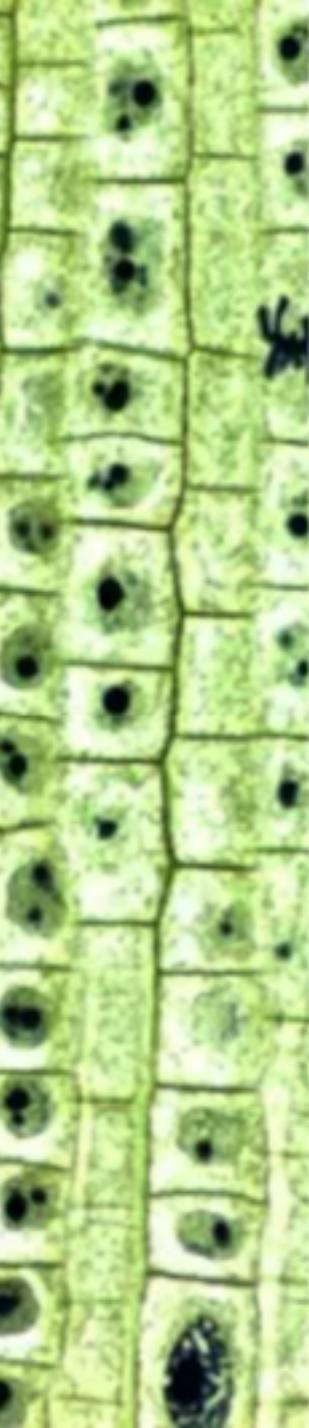


# CELL WALL STRUCTURE

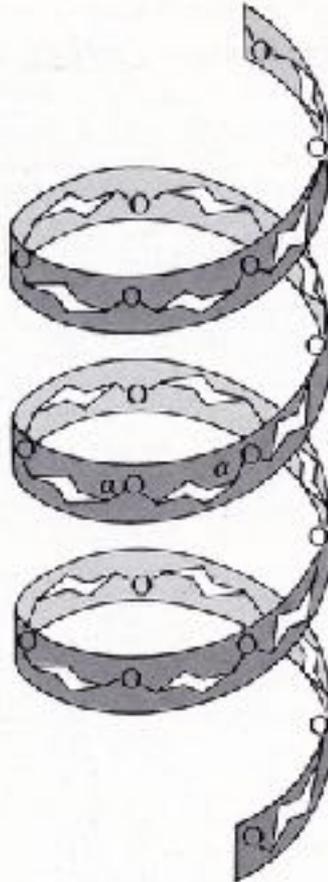




**CELLULOSA**



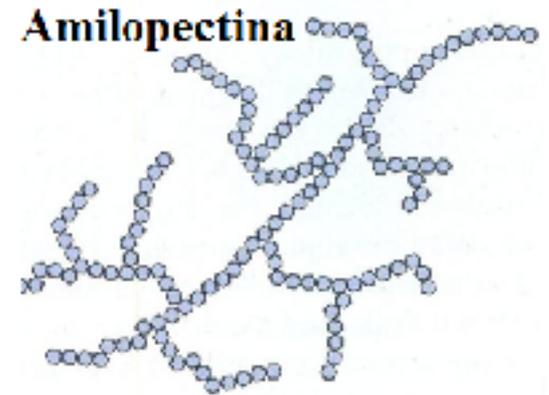
cellulosa



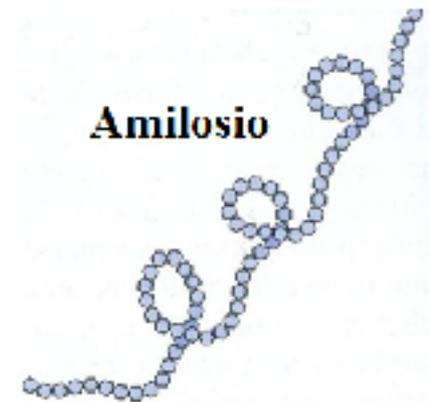
amido (amilosio)

**AMIDO (AMILOSIO)**

**omoglicani**



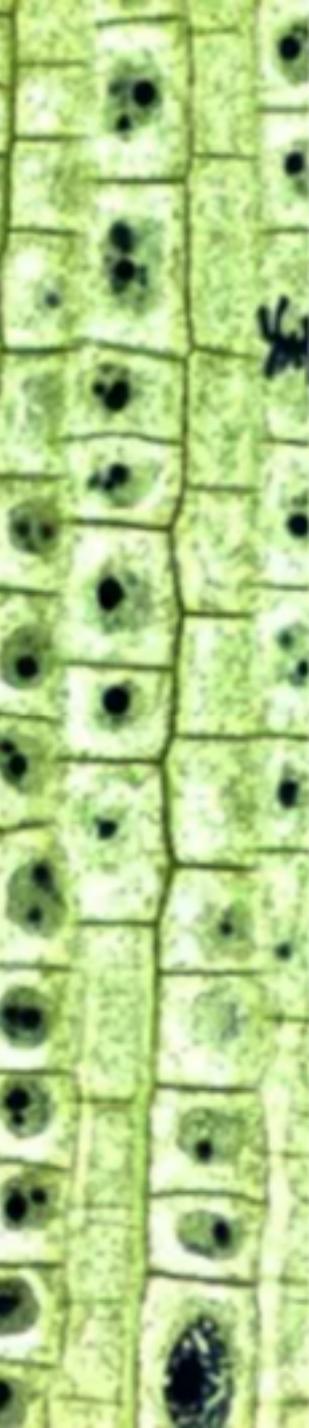
**Amilopectina**



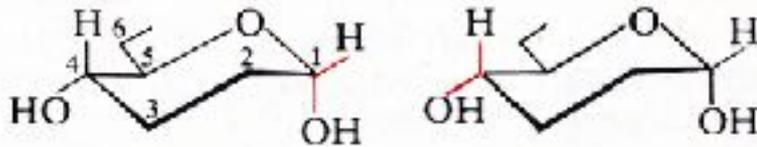
**Amilosio**

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  $\alpha$ -1,4 costringono la catena a ripiegarsi. Nel caso particolare dell'amilosio la molecola assume una forma elicoidale.

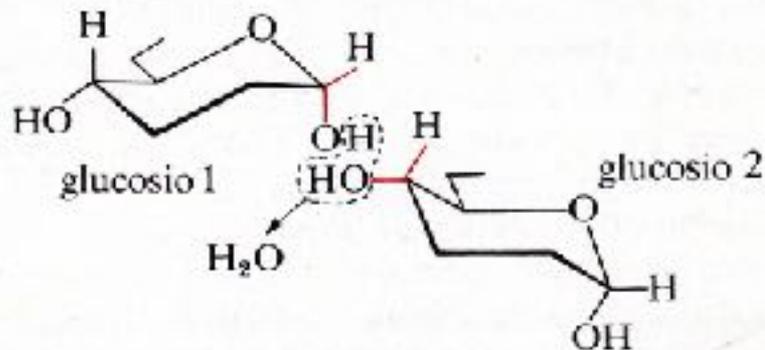
[Da Dickerson e Geis «Chimica, materia e universo», Zanichelli].



## Nell' AMILOSIO ....

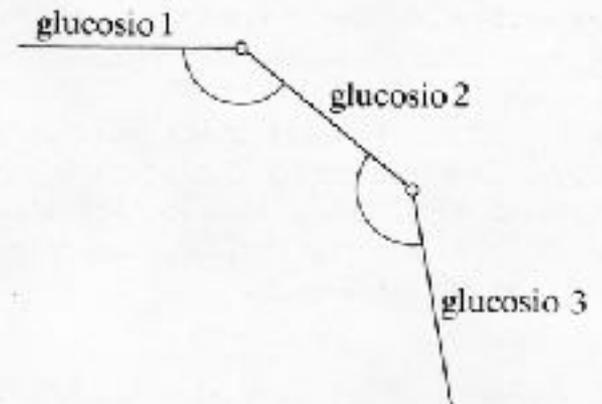
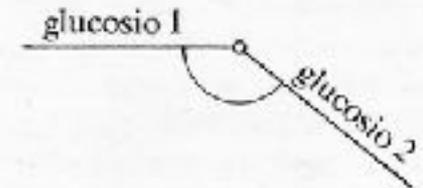


Queste sono due molecole dell' $\alpha$ -glucosio (monomero dell'amido) in cui è rappresentata la posizione dei gruppi  $\text{—H}$  e  $\text{—OH}$  legati ai carboni 1 e 4. I due gruppi  $\text{—OH}$  legati a questi carboni possono reagire fra loro formando un legame glucosidico.



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.

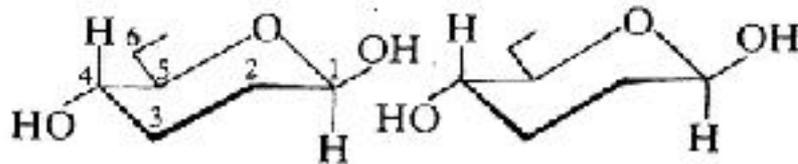
La disposizione reciproca delle due molecole può essere simboleggiata in questo modo:



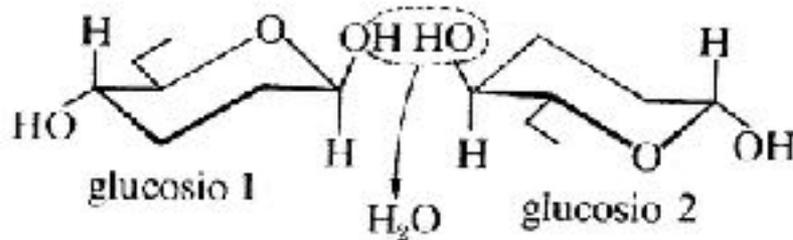
Se una terza molecola di glucosio si attacca alla molecola 2 si formerà tra 3 e 2 un angolo uguale a quello fra 2 e 1 ... e così via.

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

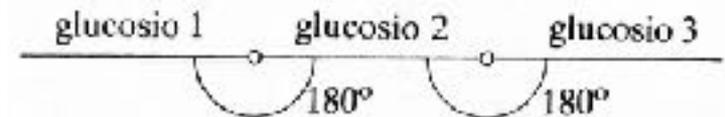
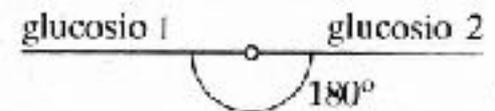
## Nella CELLULOSA ....



Queste sono invece due molecole di  $\beta$ -glucosio (monomero della cellulosa) in cui è rappresentata la posizione dei gruppi  $\text{—H}$  e  $\text{—OH}$  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  $\text{—OH}$  coinvolti sono troppo lontani.

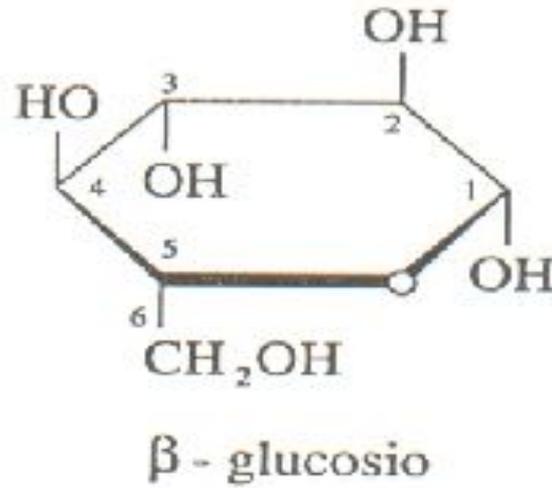
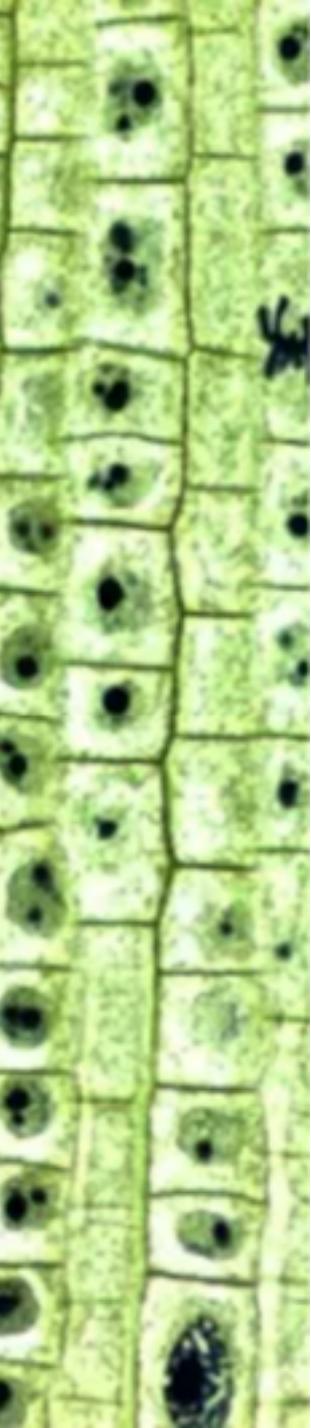


La loro disposizione reciproca può essere rappresentata in questo modo:

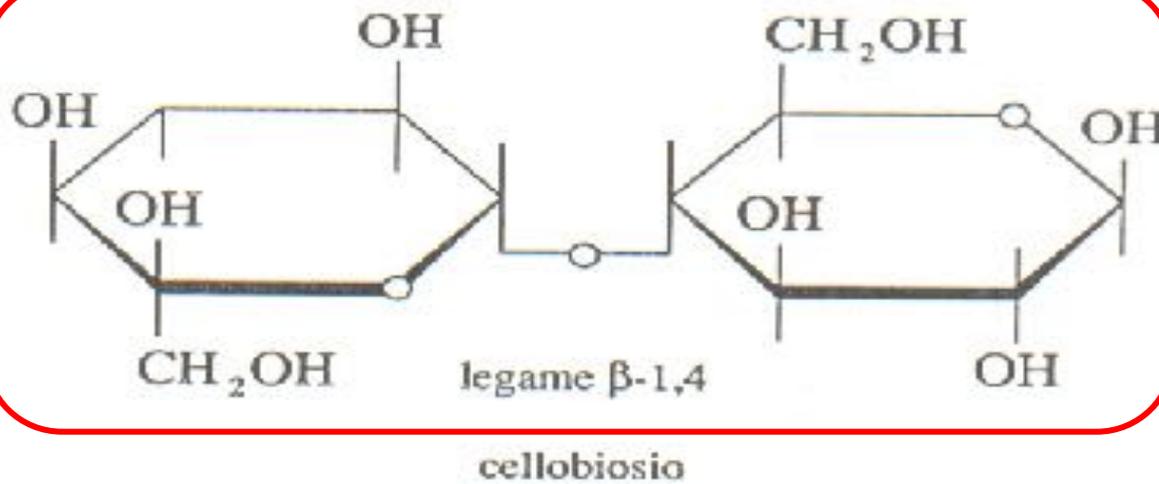


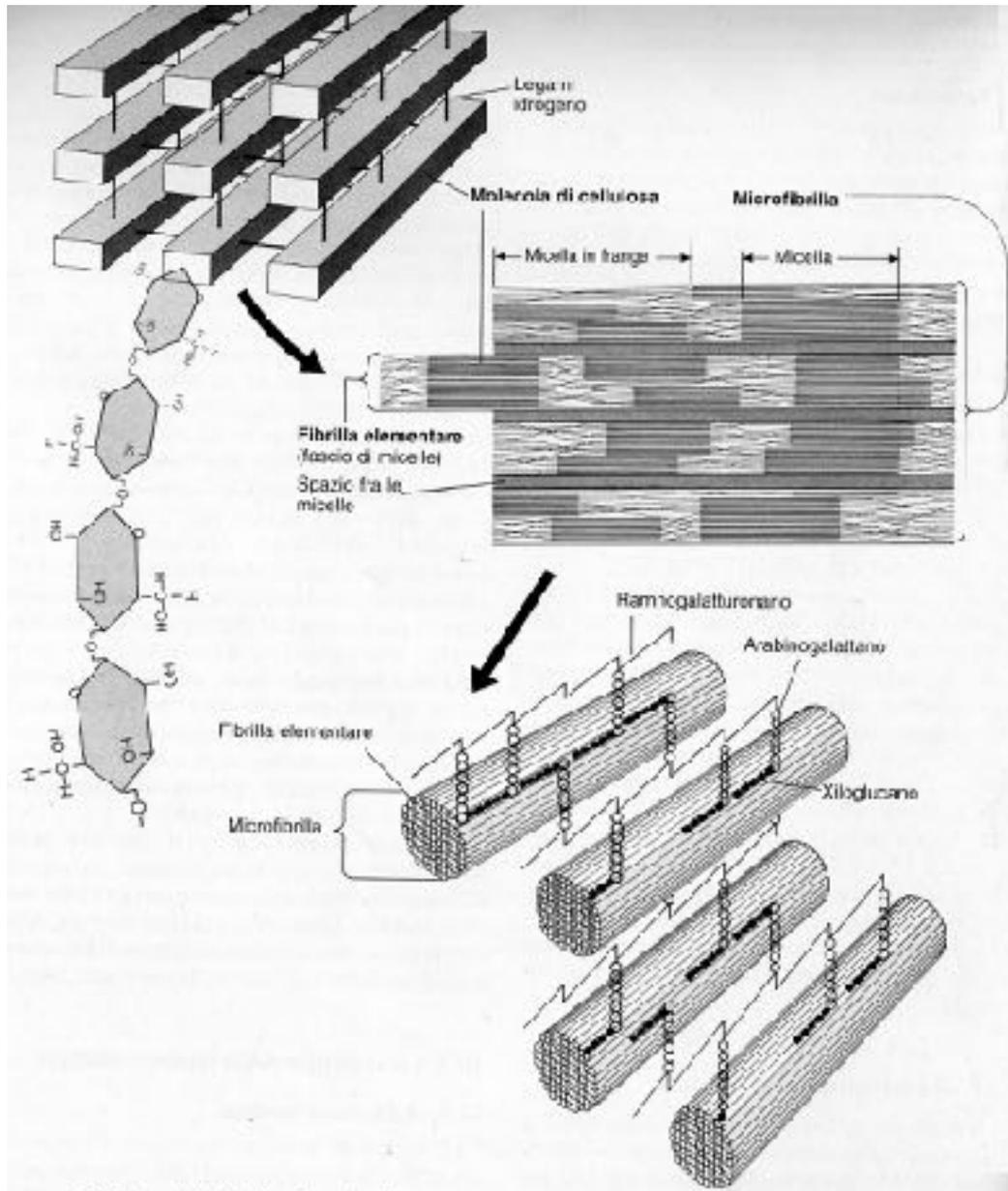
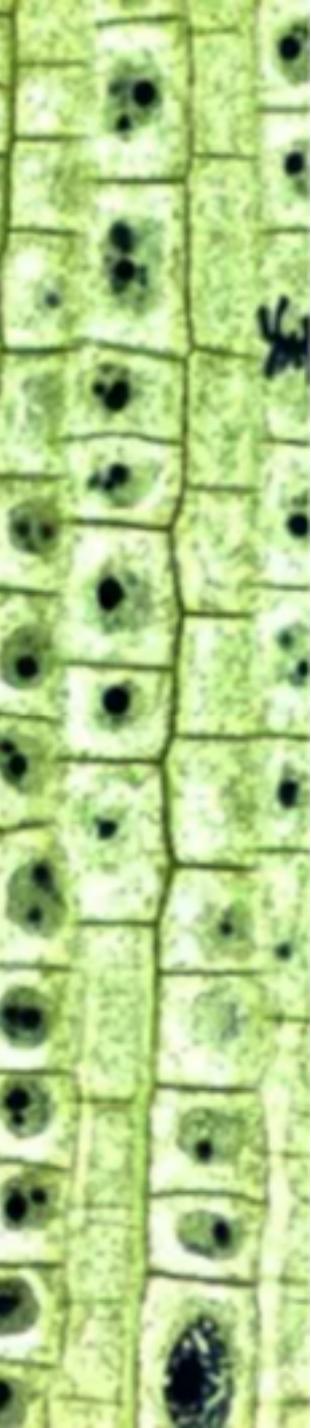
Se una terza molecola di glucosio si attacca alla molecola 2, il suo anello giacerà sullo stesso piano dei due precedenti... e così via. Risultato: dall'unione di molte molecole di  $\beta$ -glucosio si forma una catena dritta.

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



**Cellobiosio =  
disaccaride del  
glucosio**





Macromolecola



Fibrilla  
elementare

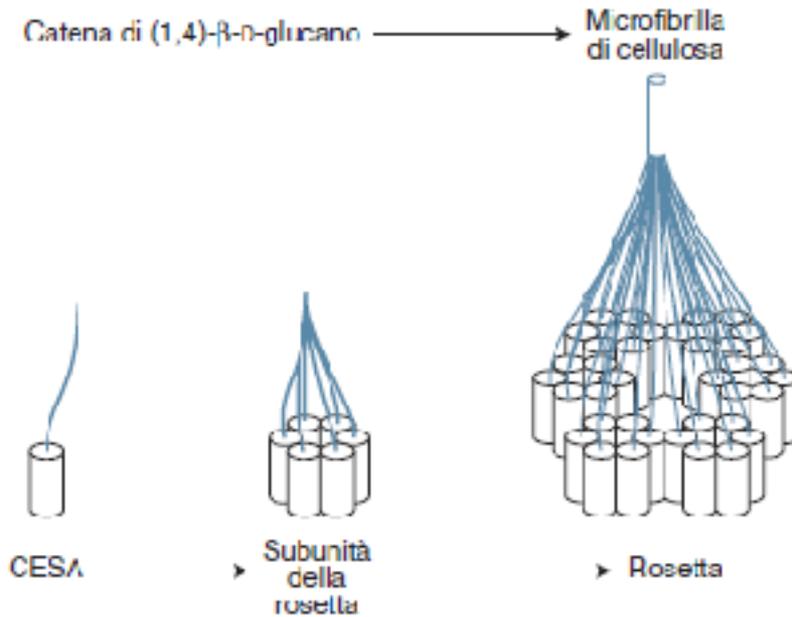


Microfibrilla



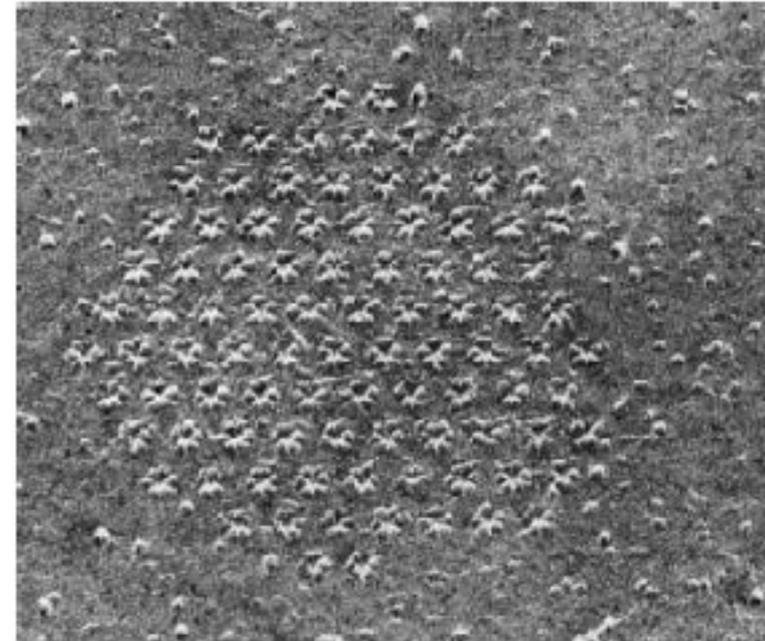
Macrofibrilla

# Complessi rosetta della cellulosa sintasi



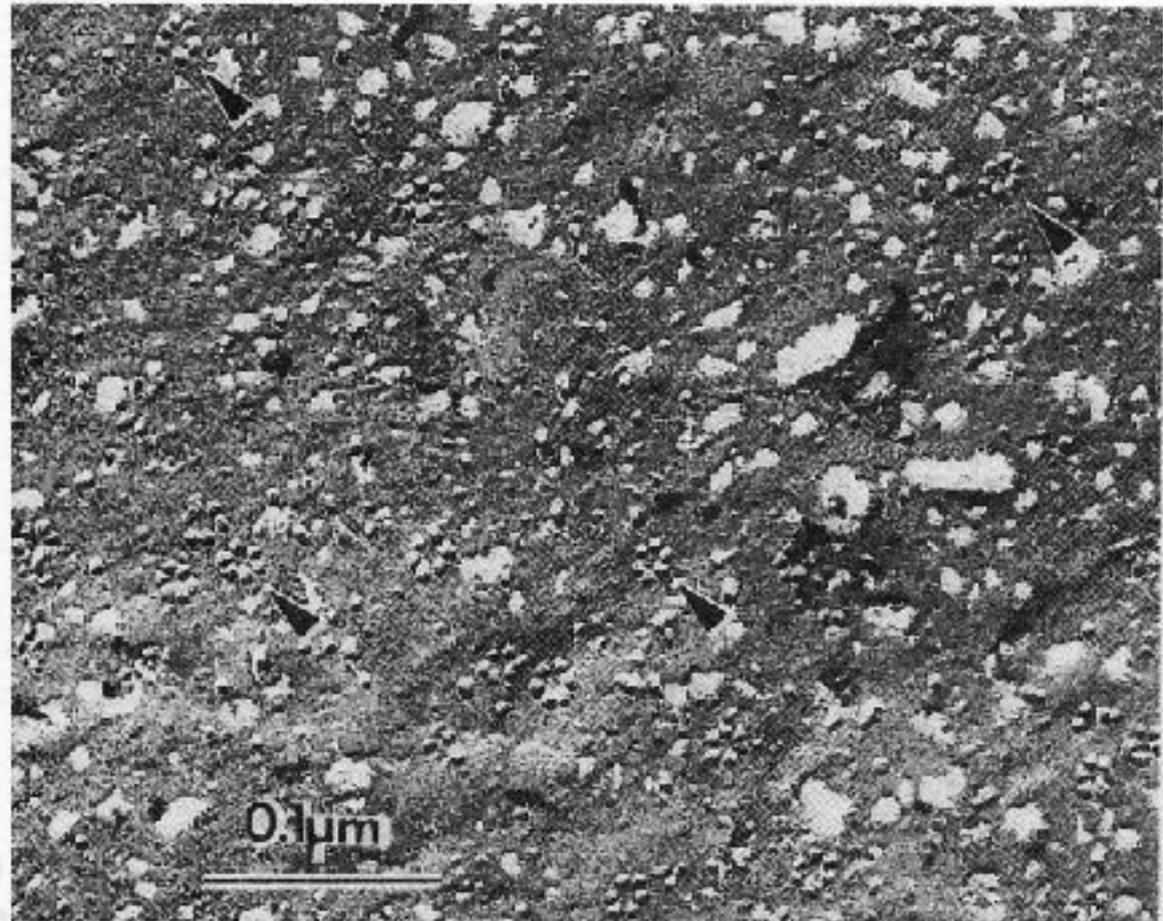
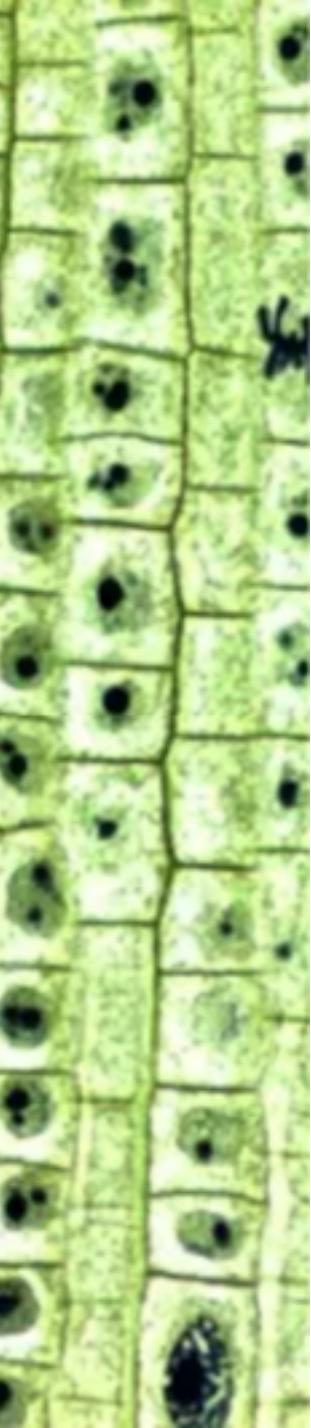
**Figura 2.8**

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.

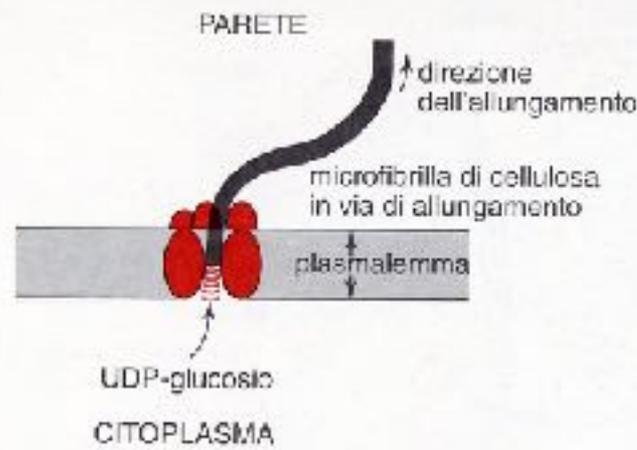
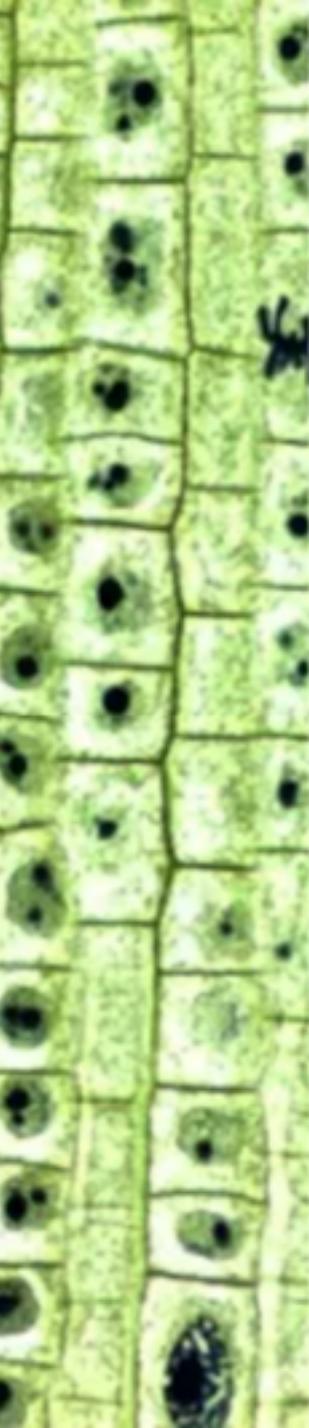


**Figura 2.9**

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

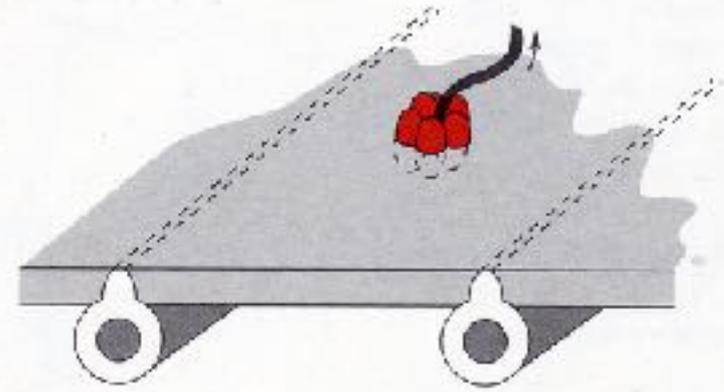


Complexi di Cellulosa-sintasi a rosetta nella membrana cellulare del muschio *Funaria hygrometrica* (protonema). Delle più di venti rosette visibili nella figura, quattro sono evidenziate dalle frecce. (Preparato al ME di U. Rudolph).

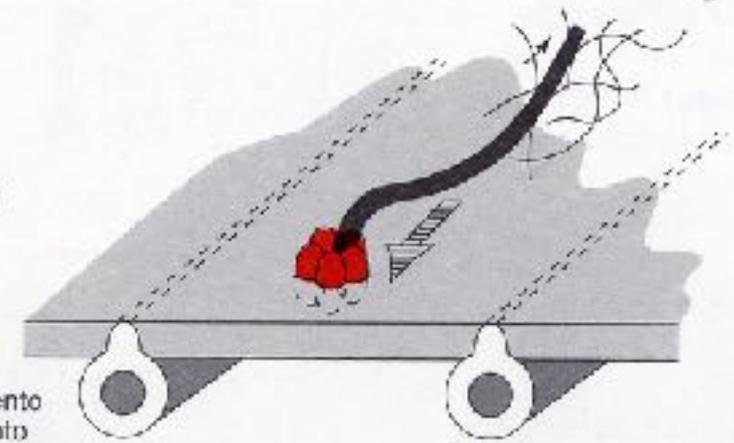


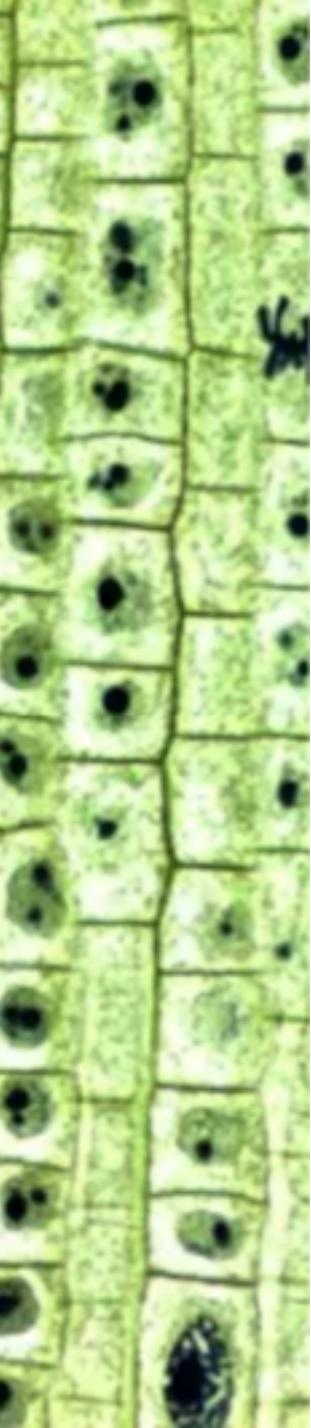
Rosetta di cellulosa sintetasi inserita nel plasmalemma. Da una parte entrano i monomeri (glucosio legato al nucleotide UDP), dall'altra esce la microfibrilla di cellulosa che man mano si allunga.

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.

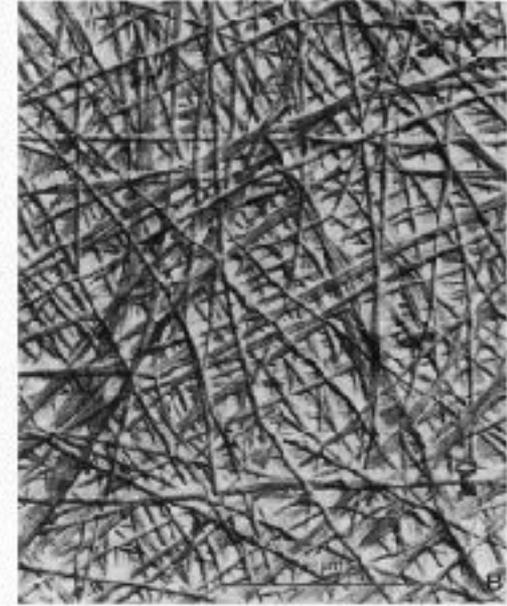
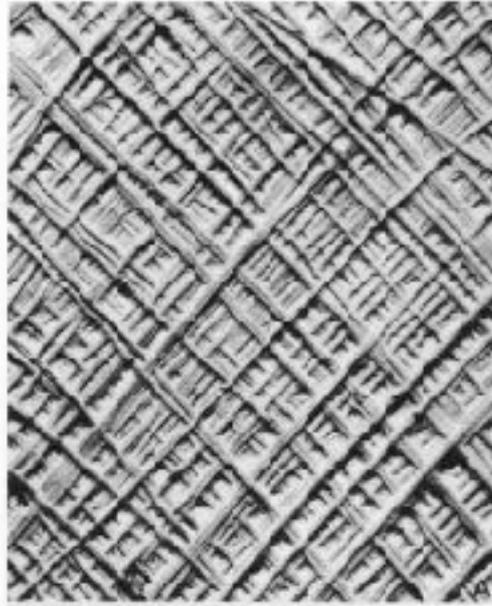


2. Stessa situazione in un istante successivo. La microfibrilla si è allungata e la sua estremità libera si è integrata nel reticolo di molecole della parete rimanendo bloccata. Di conseguenza, l'ulteriore allungamento della microfibrilla provoca lo spostamento della rosetta in direzione opposta. Ma 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.

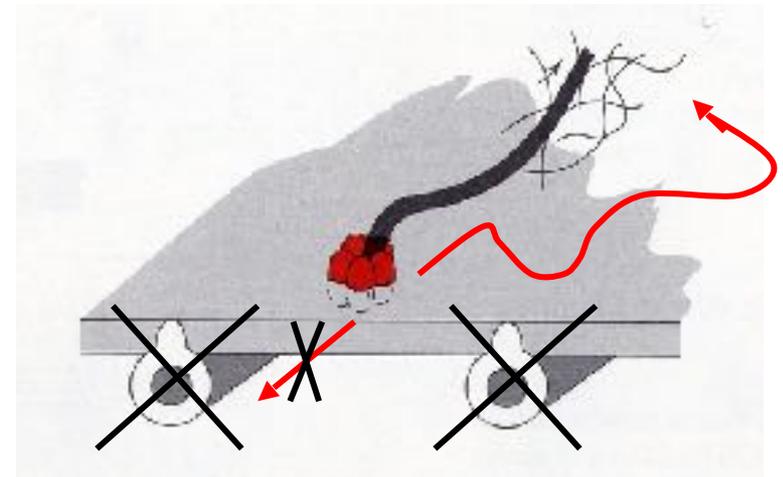


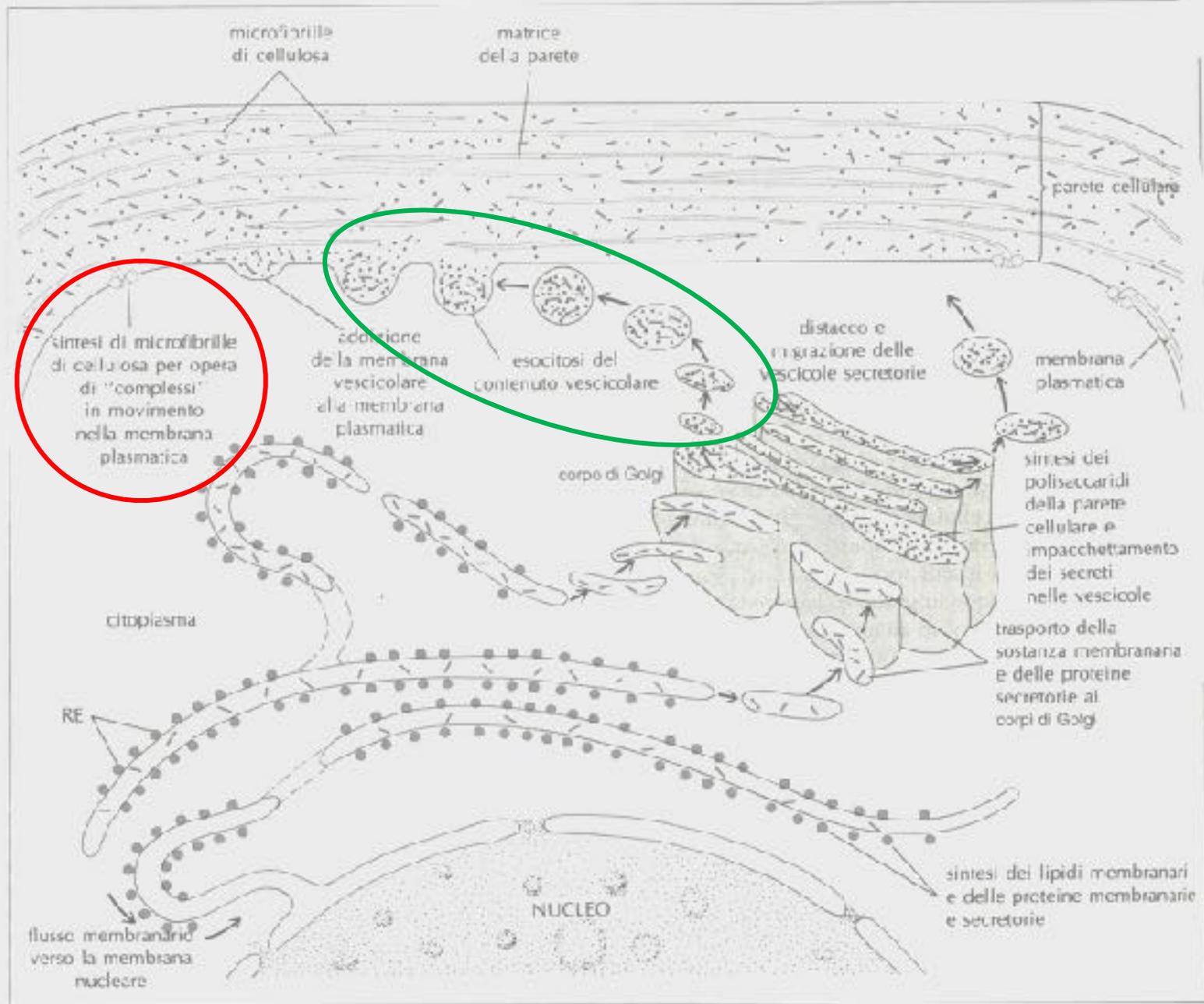
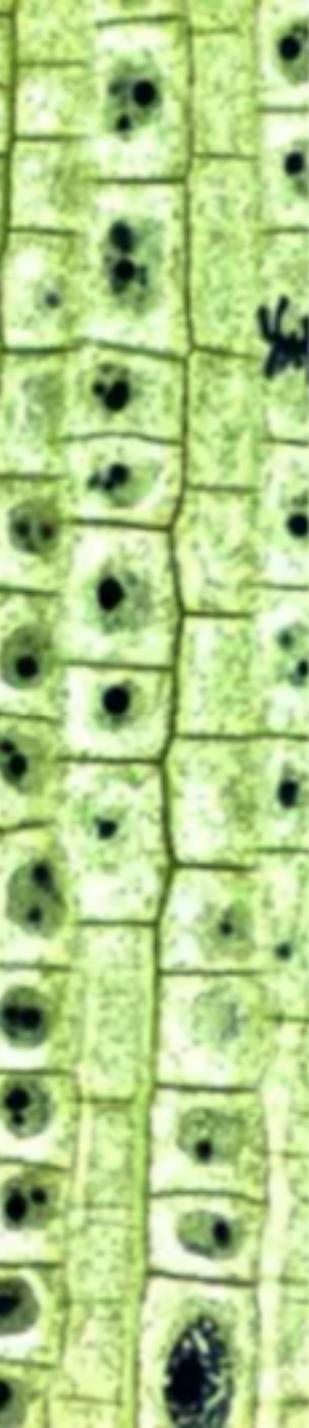


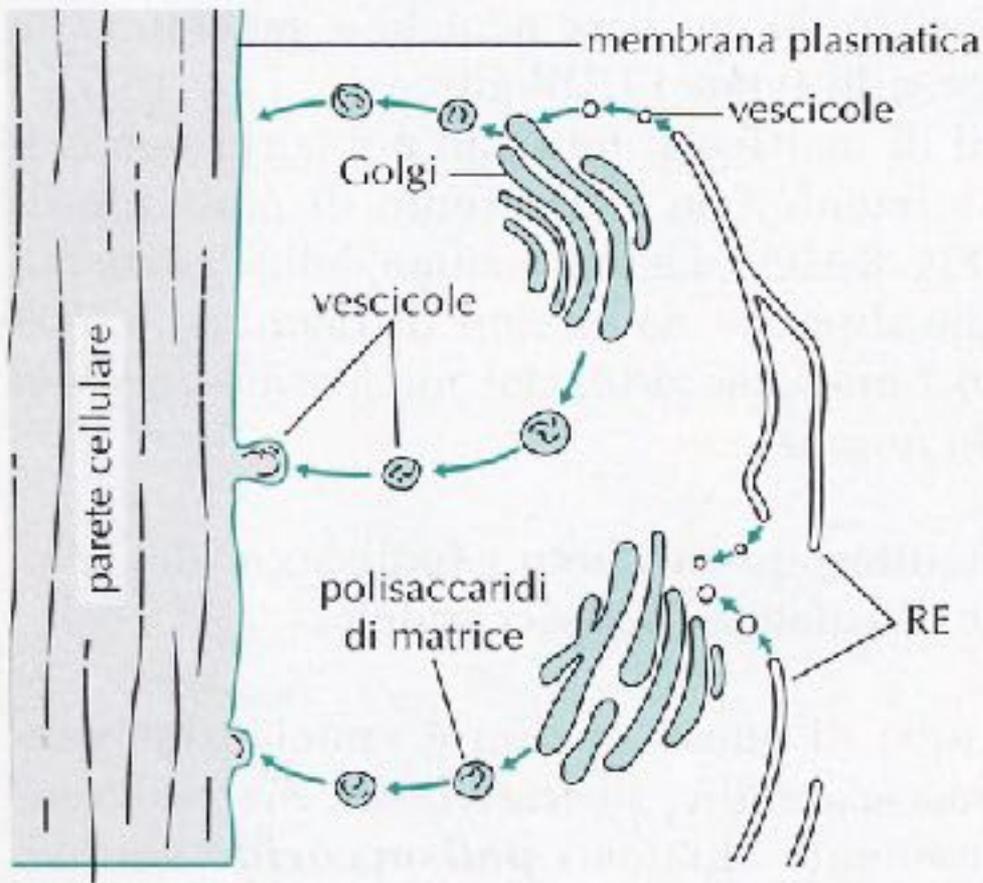
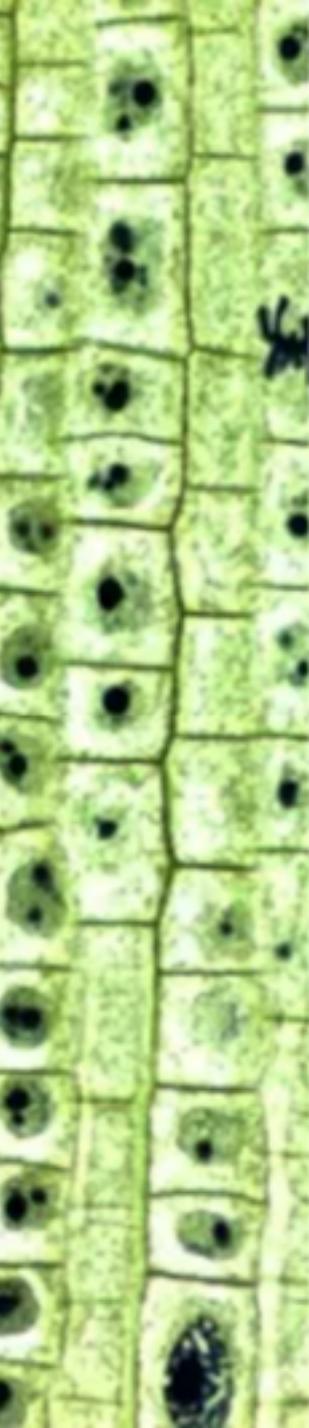
Tessitura parallela e tessitura diffusa di microfibrille di cellulosa. La parete dell'alga *Cocystis sovitaria* consiste di molte lamelle poste l'una sull'altra. **A**, in condizioni normali le fibrille di armatura decorrono in senso parallelo in una data lamella, di lamella in lamella avviene un cambiamento di direzione di  $90^\circ$  (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).



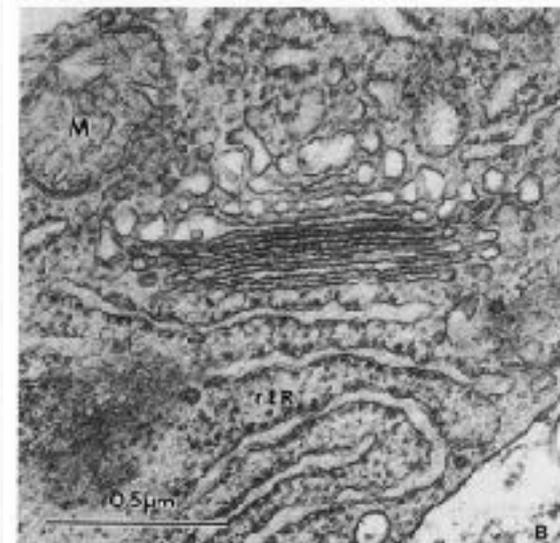
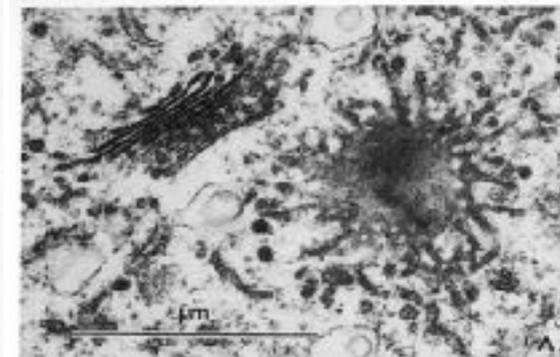
La disposizione delle macrofibrille di cellulosa con **tessitura parallela** è tipica della **parete primaria**.



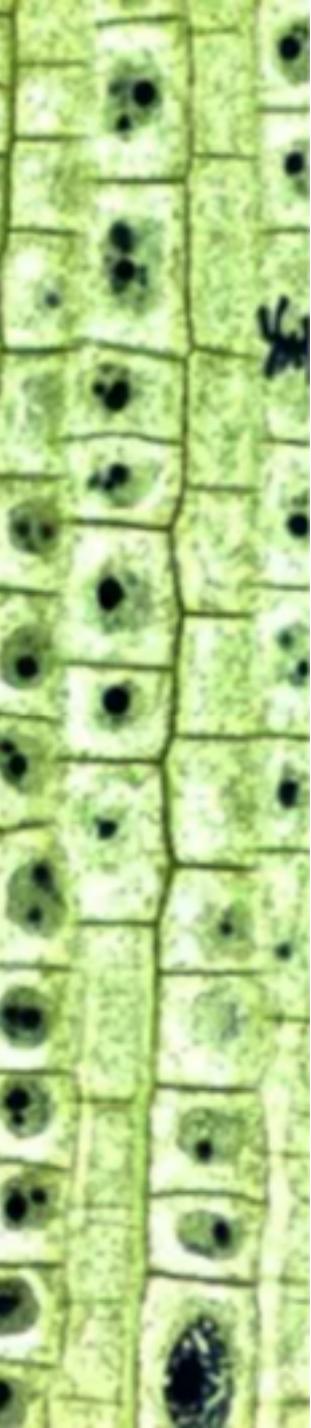




L'assemblaggio dei polisaccaridi nella parete cellulare (schematico). I polisaccaridi di matrice, sintetizzati da enzimi localizzati nell'apparato del Golgi, vengono trasportati mediante vescicole che poi si fondono con la membrana plasmatica e rilasciano il loro contenuto nella parete.



Cittosomi al ME. **A**, un cittosoma sezionato trasversalmente e uno sezionato longitudinalmente in una cellula della ligula dell'isoete *Isoetes lacustris*; periferia delle cisterne e rete tubulare e con molte piccole vescicole. **B**, cittosoma in sezione trasversale in una cellula ghiandolare di *Veronica beccabunga*; lato cis di sotto, rivolto verso l'rER; sul lato trans filamenti sottili del Golgi r. cosucibili tra le cisterne; le cisterne più esterne della faccia trans sono fenestrate e dilatate (reticolo intra del Golgi); M, mitocondrio. (A, foto al ME di U. Krieken; B, foto al ME di J. Lookaissen e di U. Krieken).

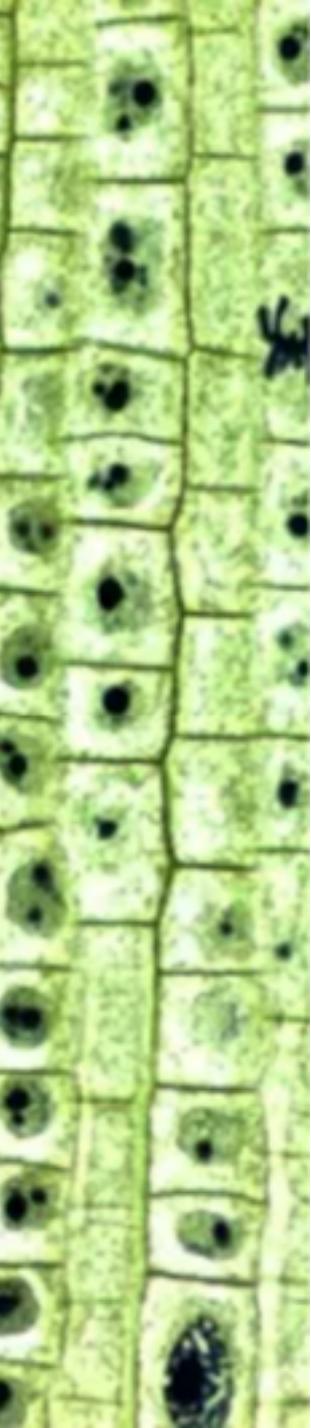


# COMPOSIZIONE della MATRICE

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, polisaccaridi acidi molto complessi) 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.

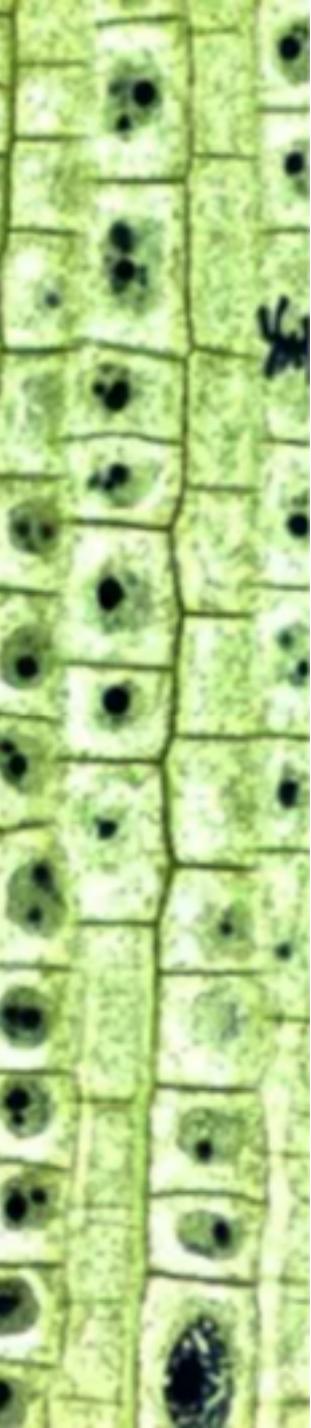
- Le **EMICELLULOSE** sono un gruppo eterogeneo di polisaccaridi ed interagiscono con le fibrille di cellulosa e con gli altri polimeri della matrice.
- Sono costituite da catene lineari di glucosio che hanno ramificazioni laterali formate da diversi tipi di zuccheri (es. xilosio, galattosio, fucosio).



### GLICOPROTEINE di PARETE:

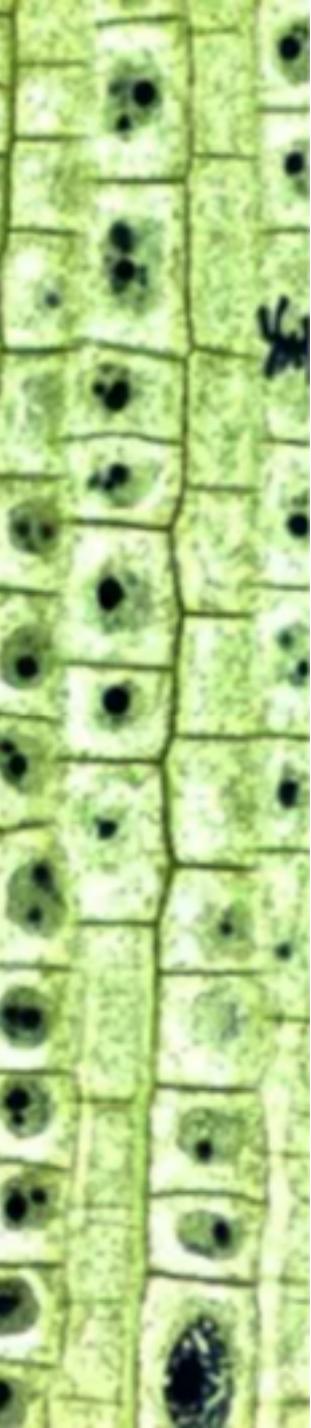
**Proteine strutturali** (ricche di aminoacidi quali serina, idrossiprolina e lisina che formano legami covalenti con le emicellulose) alle quali si legano molecole di zuccheri in particolare arabinosio e galattosio.

- **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)

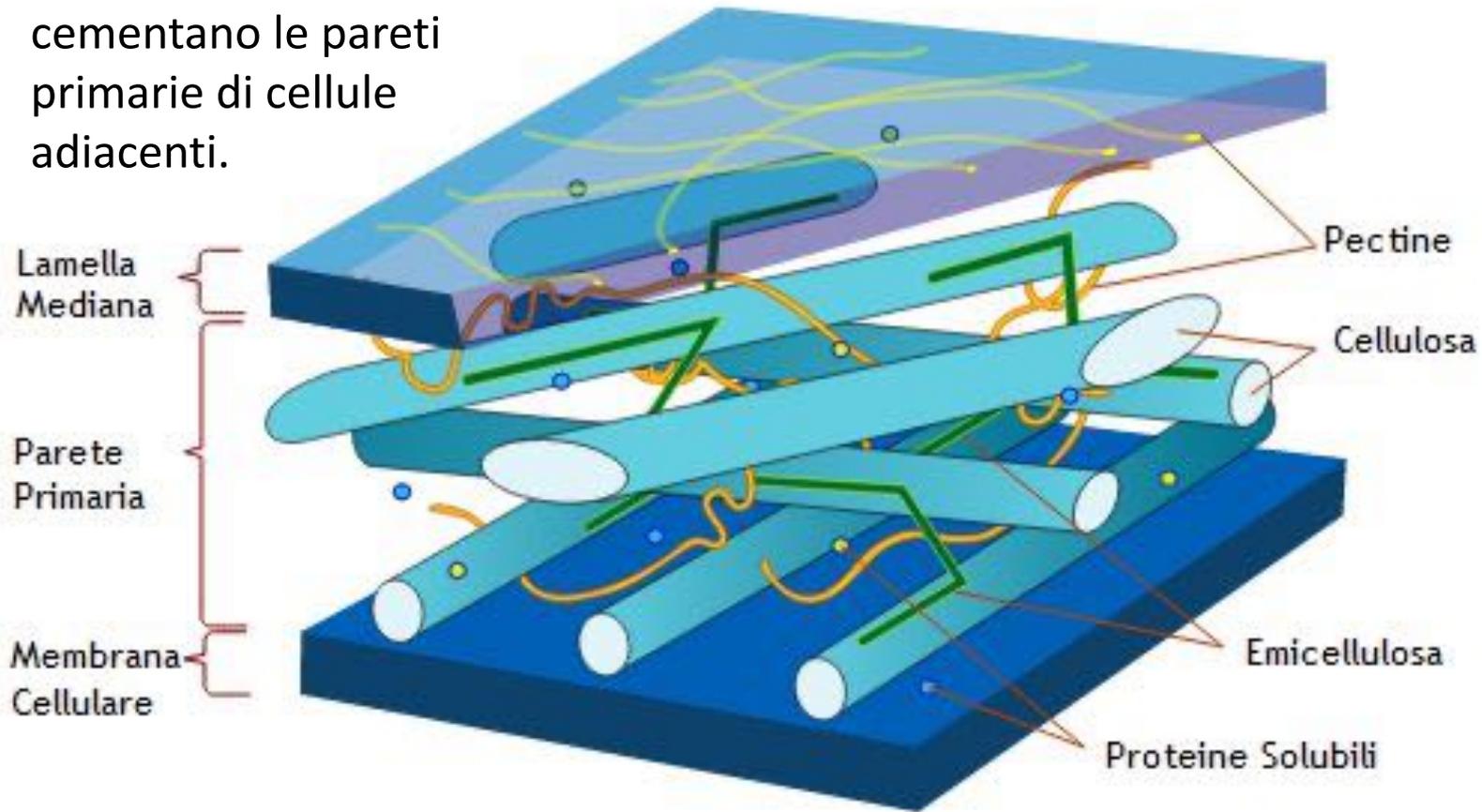


## **Ruolo delle proteine strutturali di parete:**

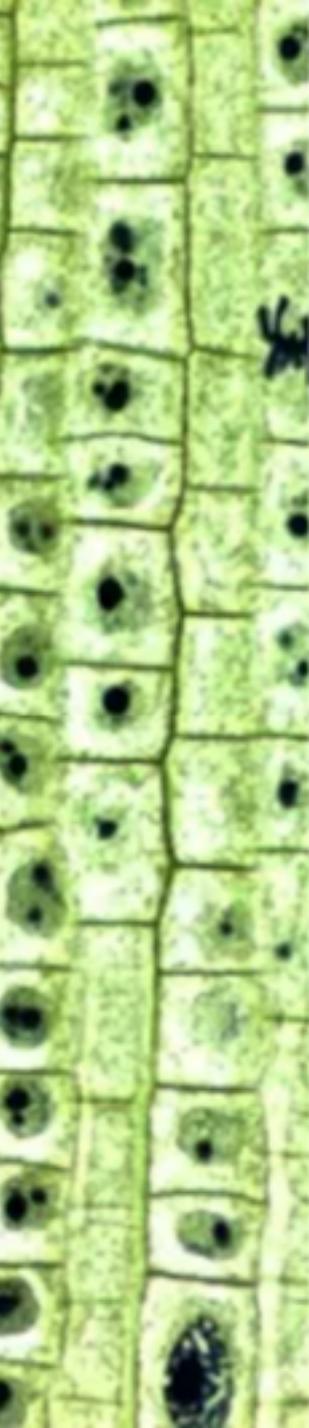
- Controllo sulla crescita e sul differenziamento
- Contributo alla determinazione delle caratteristiche meccaniche della parete
- Difesa dall'invasione di patogeni
- Risposta a stress biotici e abiotici
- Costituiscono siti di nucleazione per la lignina
- Interagiscono con le proteine del plasmalemma e con il citoscheletro per 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.



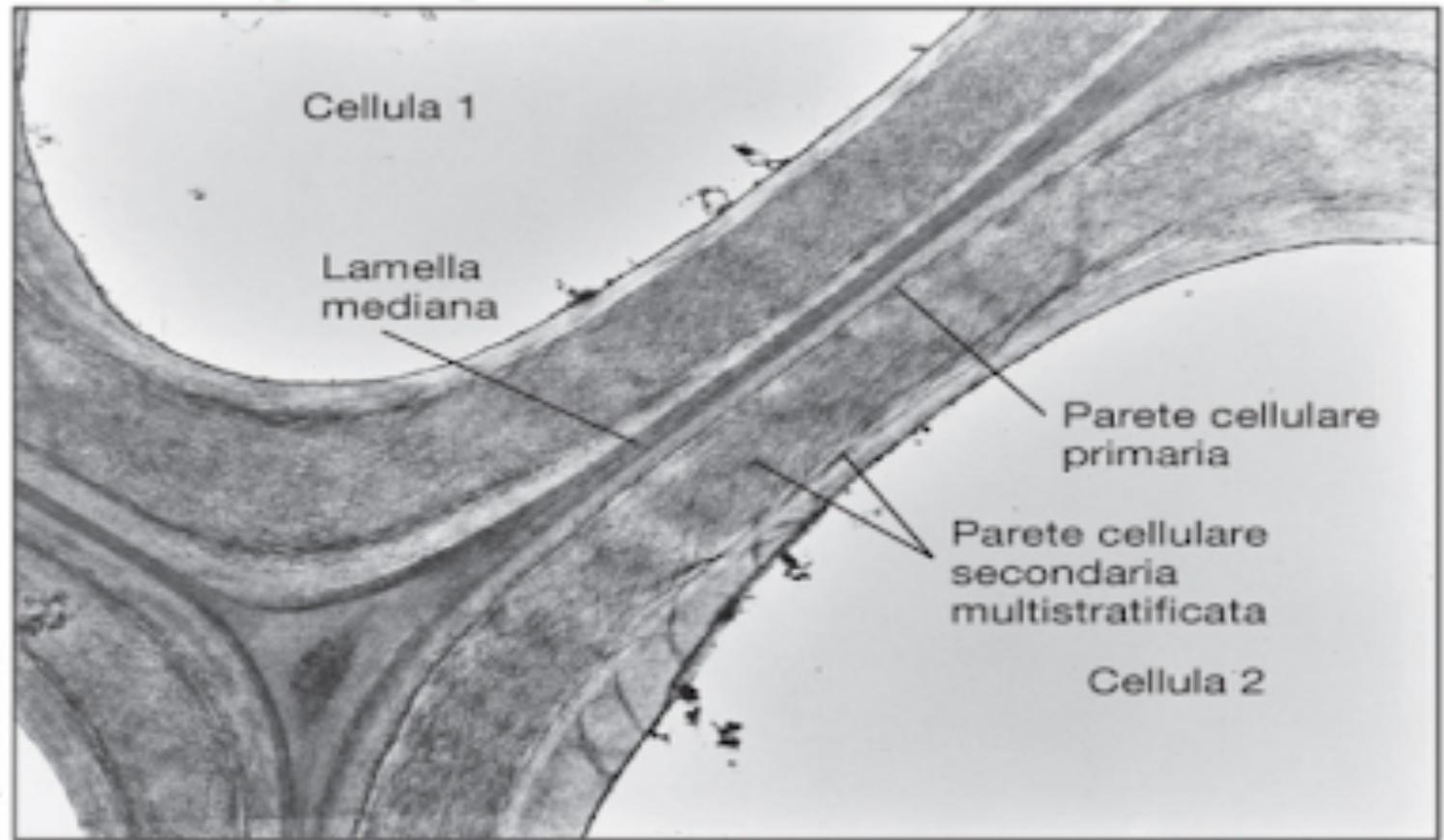
La lamella mediana è ricca di pectine che cementano le pareti primarie di cellule adiacenti.



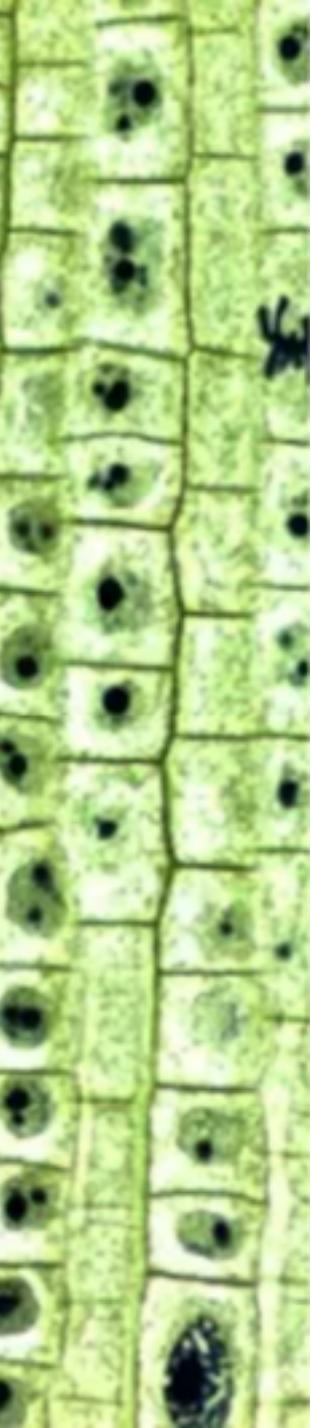
**Microfibrille di cellulosa** unite trasversalmente da **emicellulose** (legami H) impregnato da intreccio di **pectine** e **polisaccaridi idrofili**



Biophoto Associates

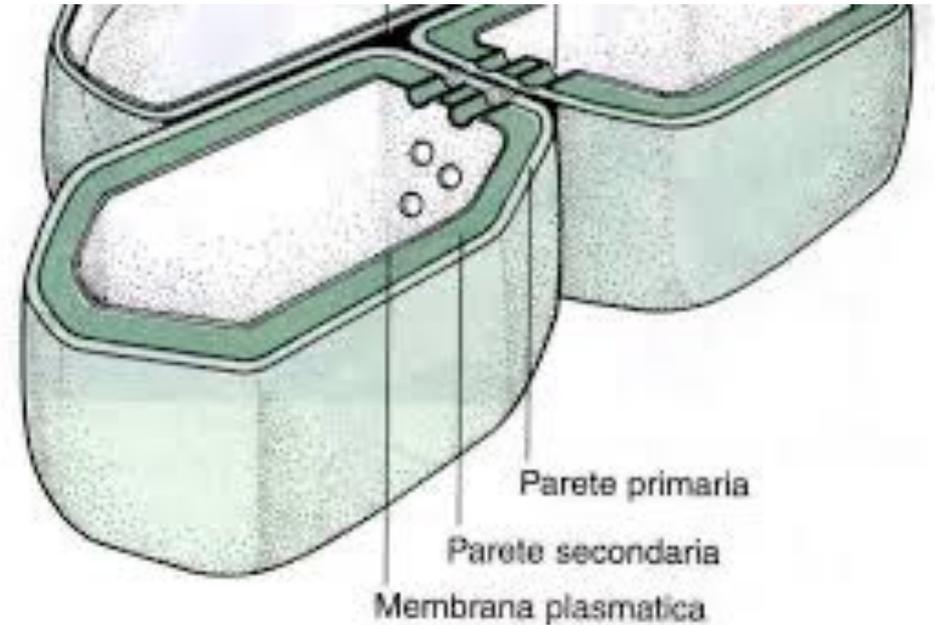


2.5  $\mu\text{m}$

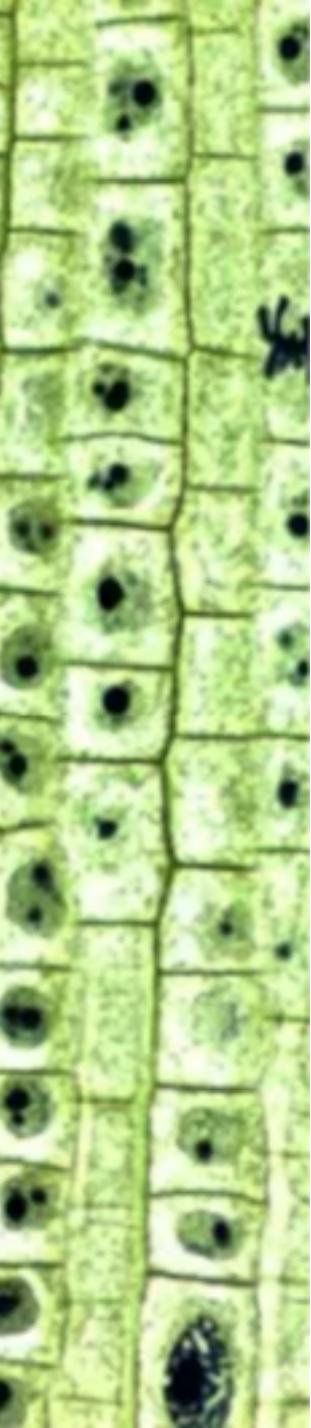


Quando la cellula raggiunge le sue dimensioni definitive, inizia la deposizione di una nuova frazione della parete cellulare, la **parete secondaria**, con caratteristiche di composizione e meccaniche dipendenti strettamente dalle sue funzioni.

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

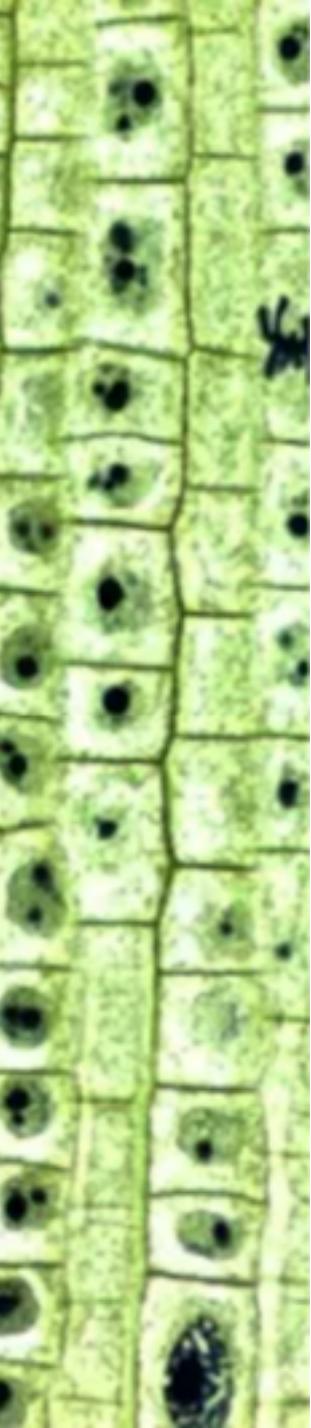






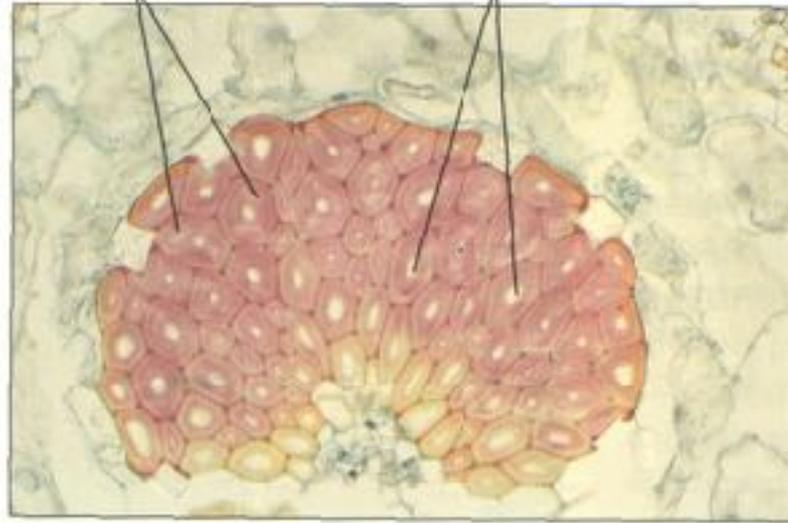
## PARETE SECONDARIA

- (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).



Pareti secondarie ispessite

Cavità che contenevano  
i protoplasti quando  
le cellule erano vive



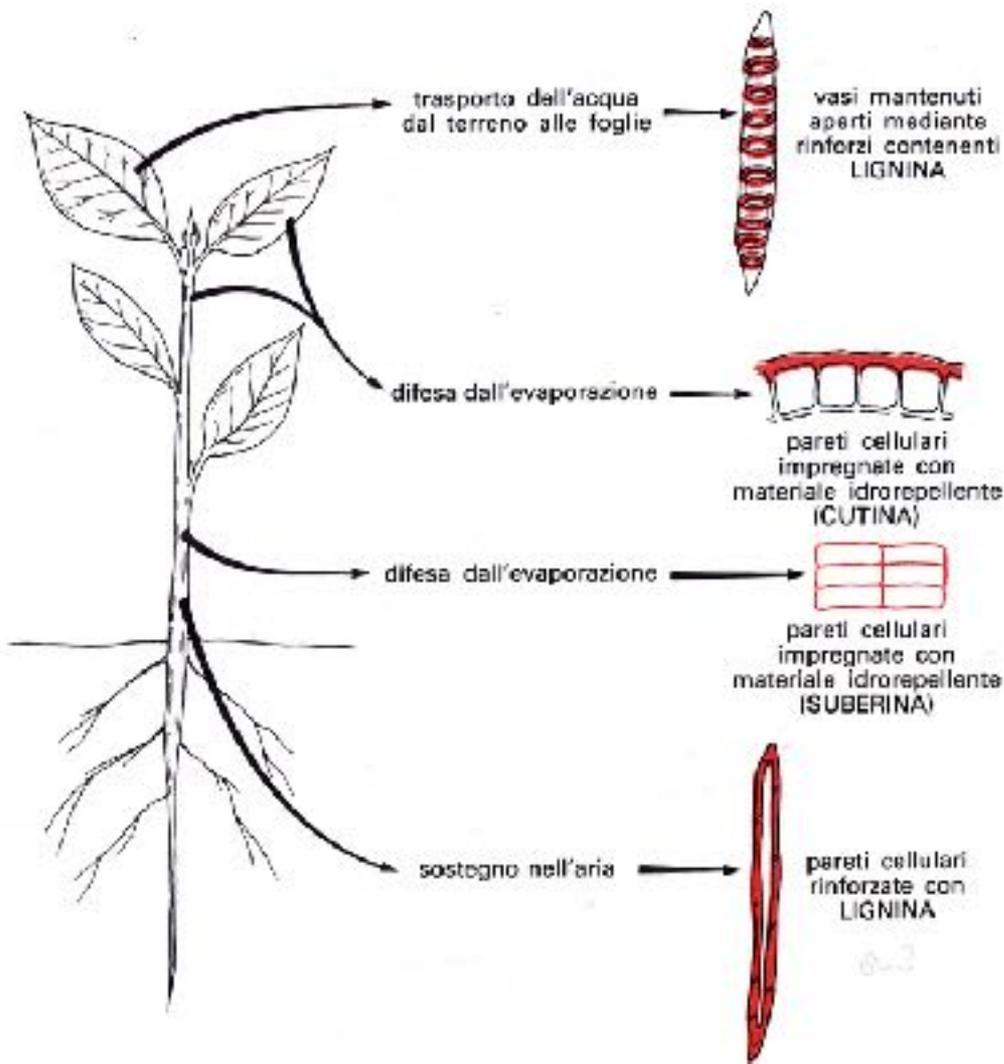
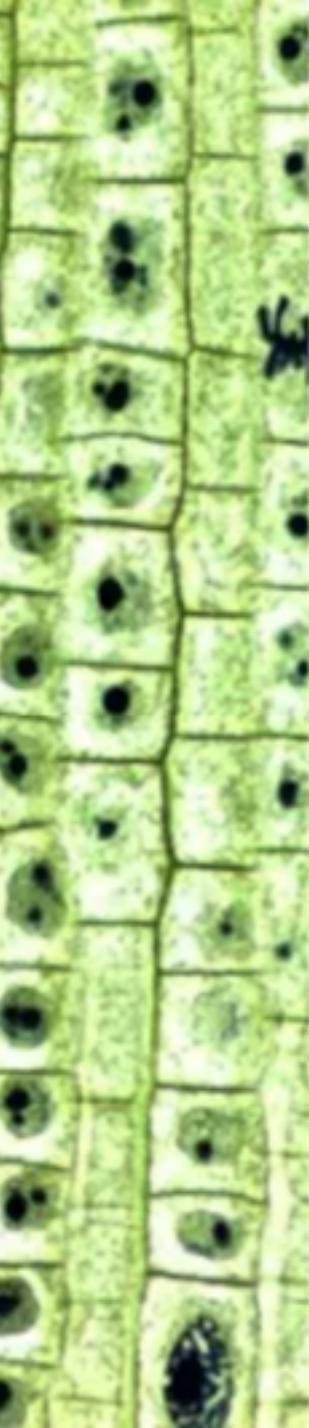
Nucleo

Pareti  
secondarie

Citoplasma

Punteggiatura

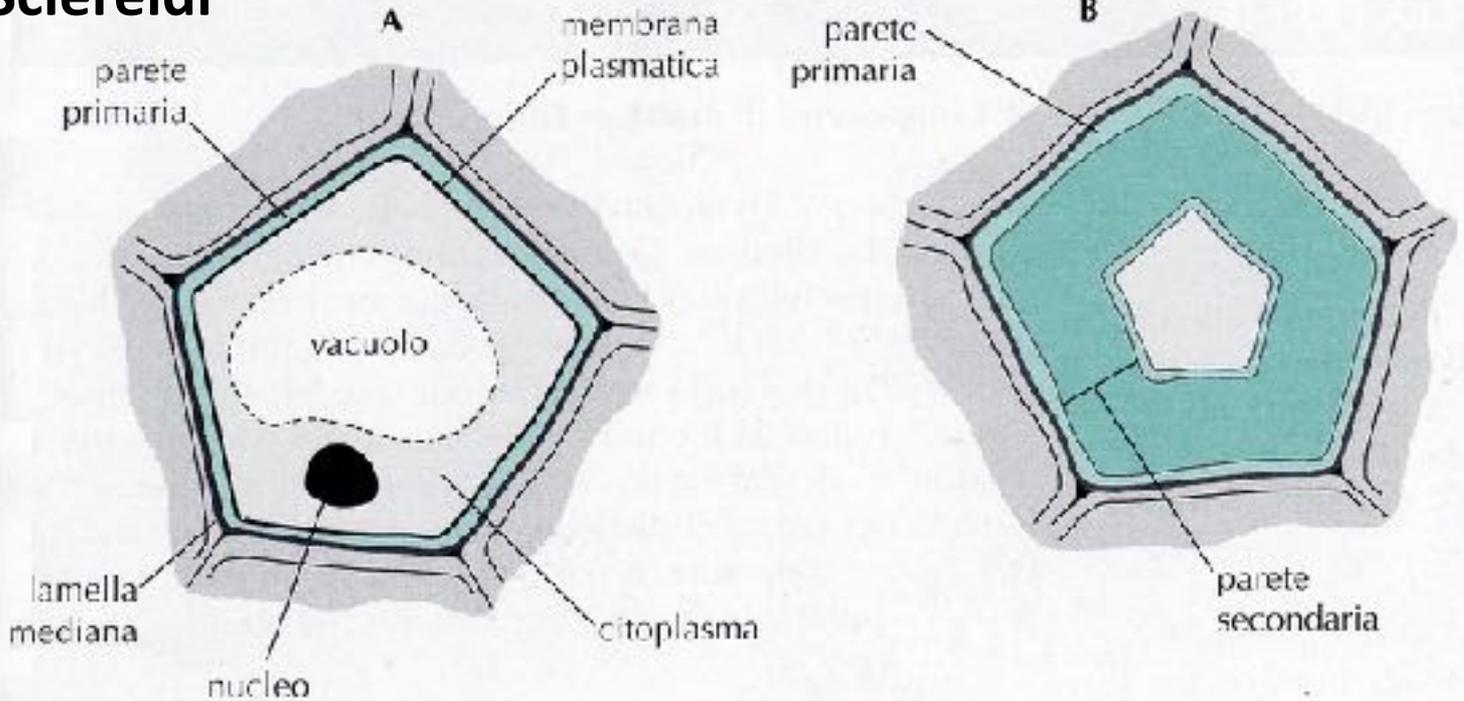




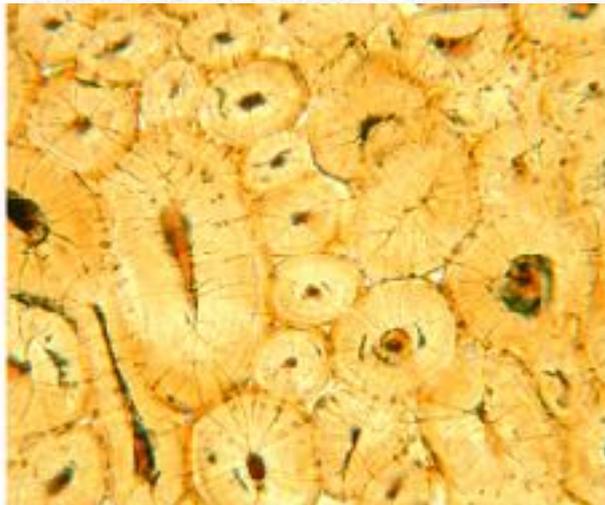
L'«invenzione» della cutina, dello suberino e della lignina durante l'evoluzione delle piante è stata un presupposto indispensabile per la conquista delle terre emerse. Senza queste sostanze non sarebbero infatti stati possibili il sostegno nell'ambiente aereo, la protezione dall'evaporazione e il trasporto 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.

**La composizione della parete secondaria varia in base alla funzione del tessuto di cui la cellula fa parte**

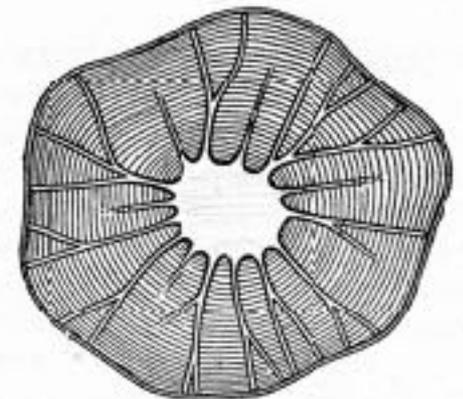
# Sclereidi



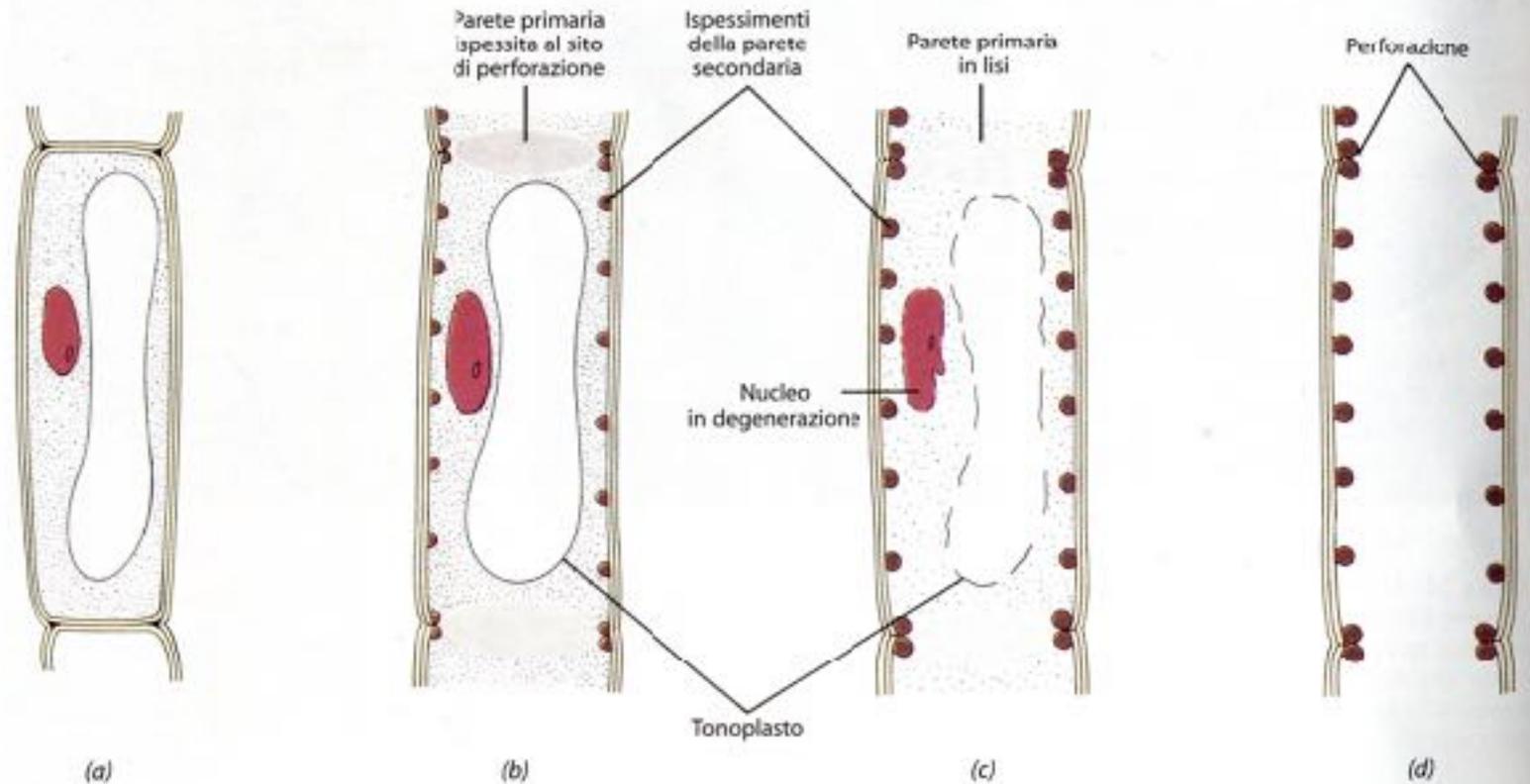
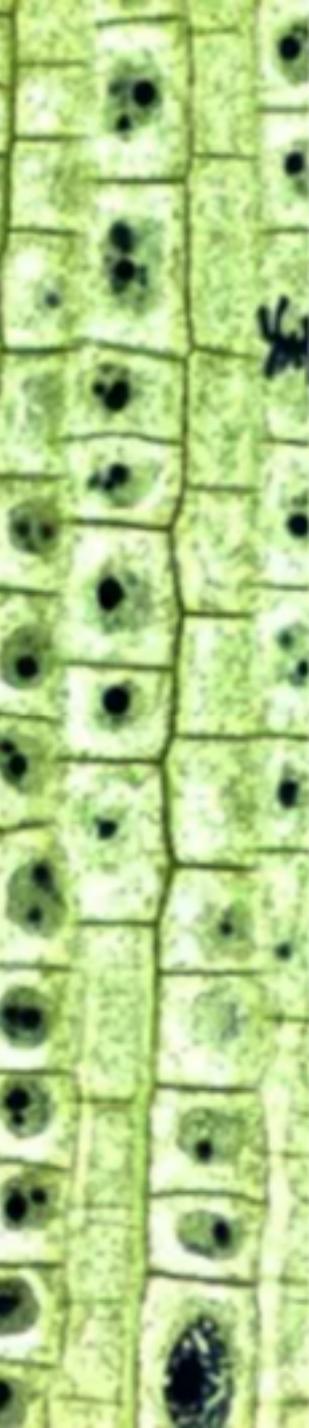
Morfologia schematica della parete in sezioni trasversali di una cellula giovane (A), di una cellula matura con parete secondaria formata (B)



Disegno di una sclereide in sezione trasversale.

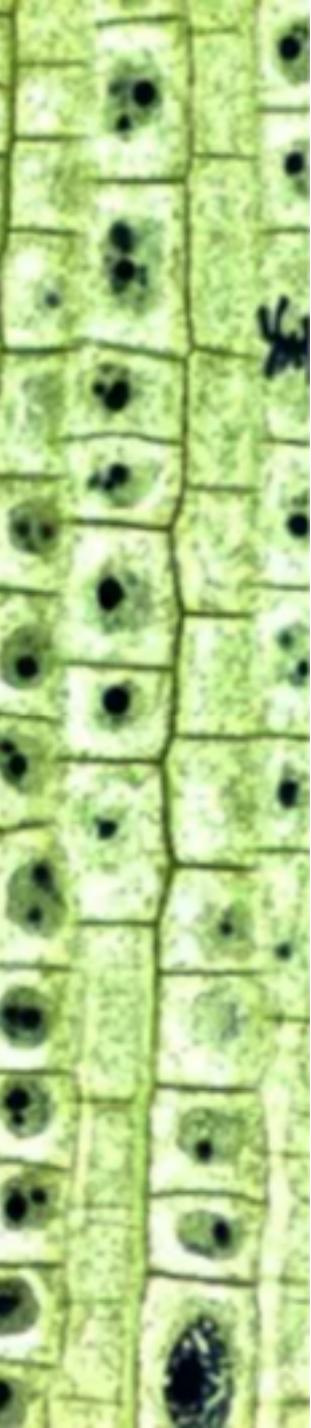


# Vasi conduttori (xylema)



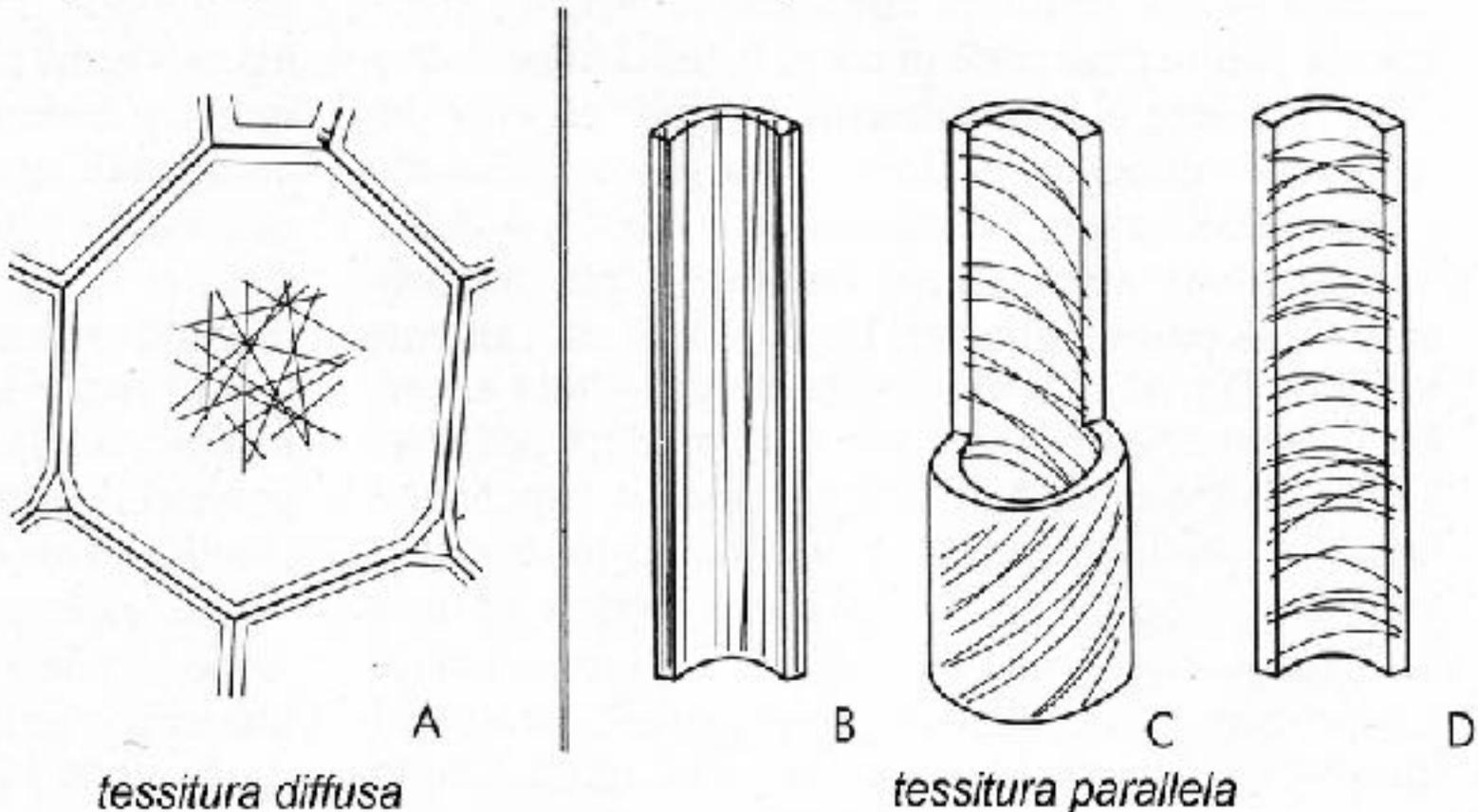
Schema di sviluppo dell'elemento di un vaso. (a) Elemento vasale giovane, altamente vacuolato, privo di parete secondaria. (b) La cellula si è estesa lateralmente, ha inizio la deposizione della parete secondaria, e la parete primaria a livello del sito di perforazione è aumentata in spessore. (c) La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

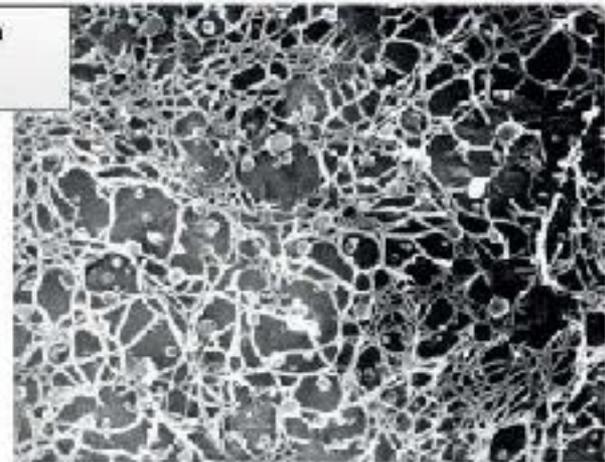
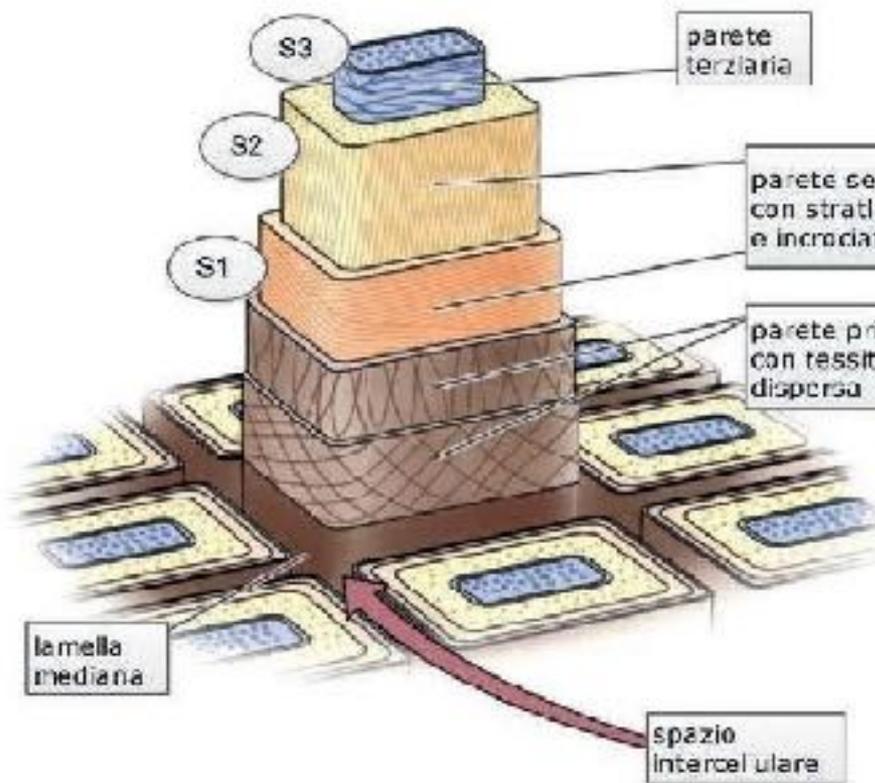
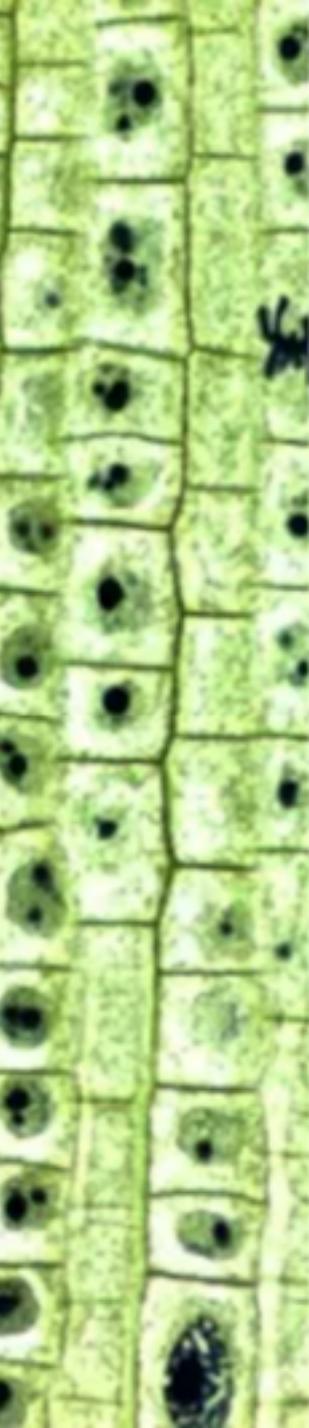


parete primaria

parete secondaria

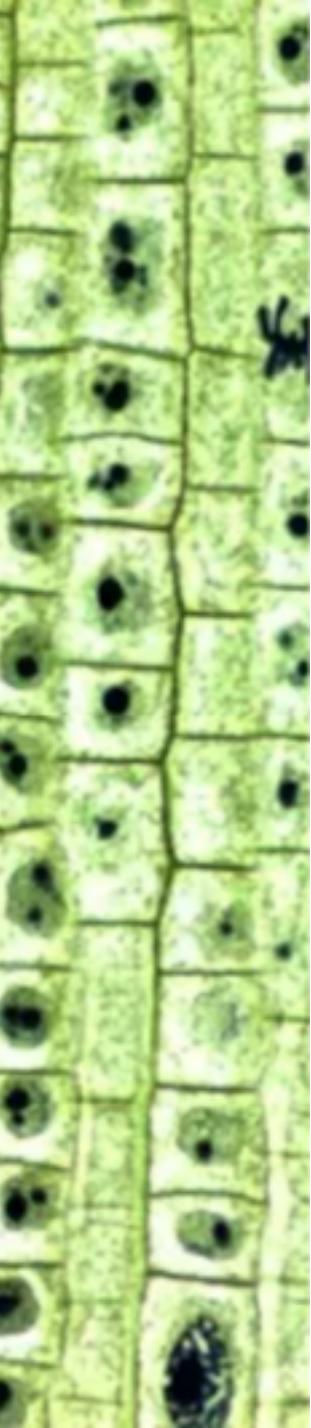


Una disposizione parallela delle microfibrille di cellulosa nelle pareti secondarie garantisce maggior compattezza/resistenza. (B) tessitura a fibra; (C) tessitura a vite, la più frequente; (D) tessitura tubolare.



**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**

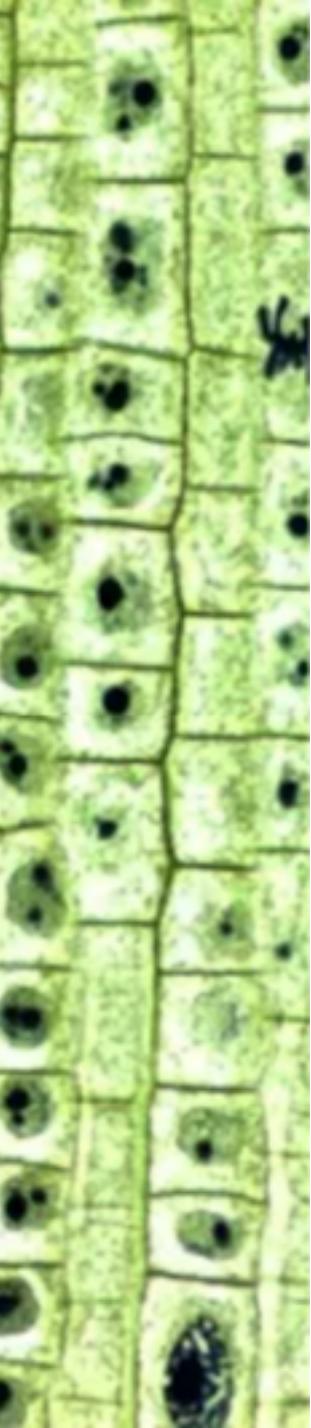
## **INCROSTAZIONE:**

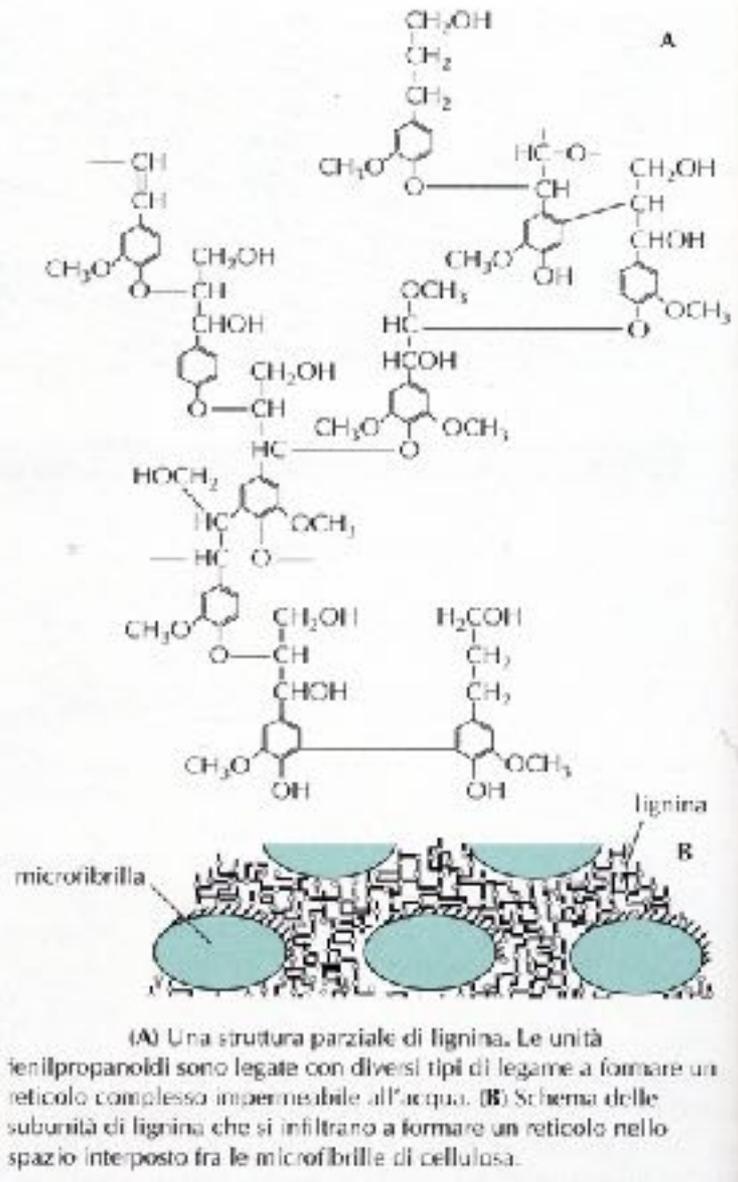
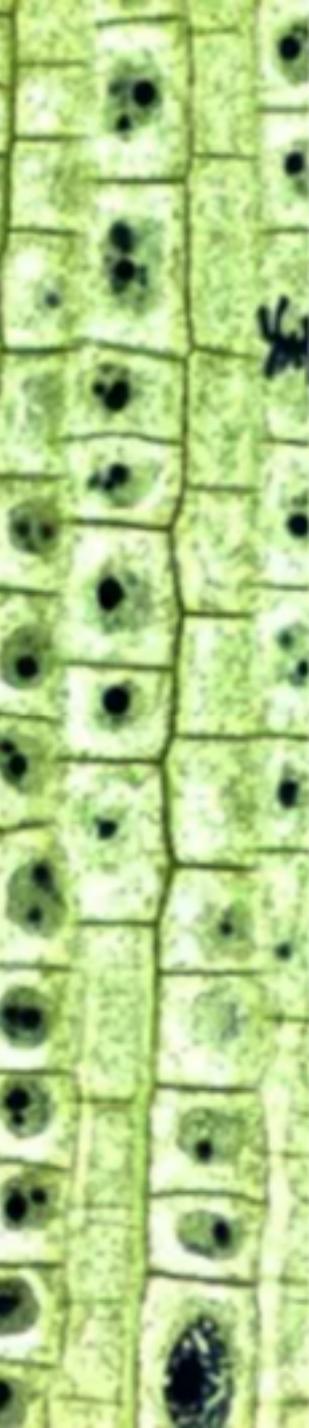
- 1) Lignificazione
- 2) Pigmentazione
- 3) Mineralizzazione

## **APPOSIZIONE:**

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

## **GELIFICAZIONE**

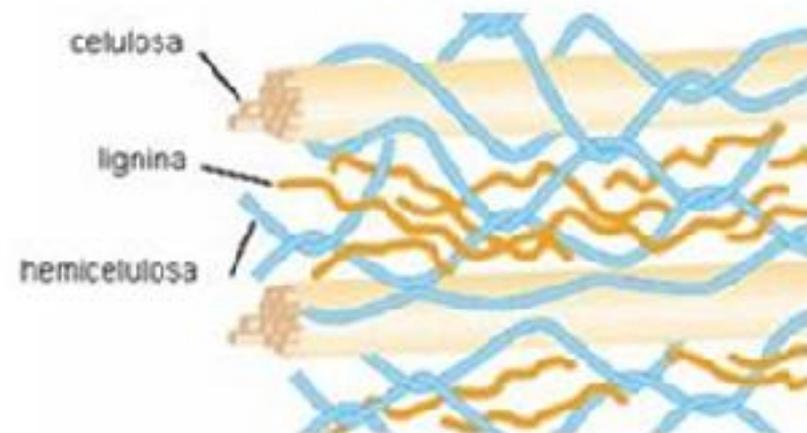


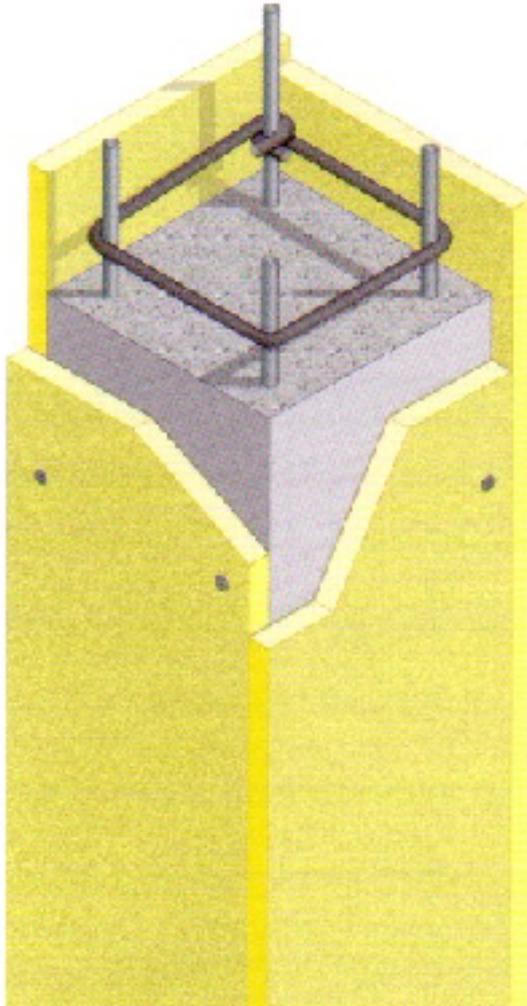
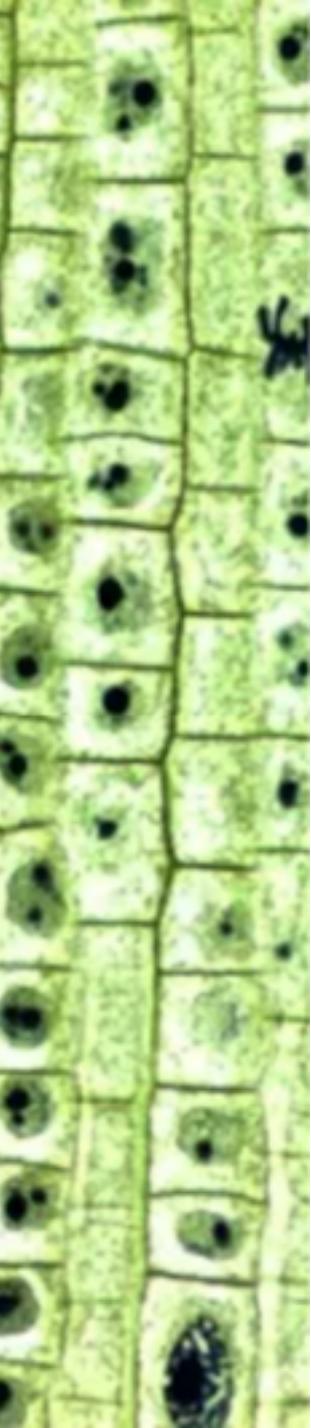


La **lignina**: macromolecola più abbondante del mondo vivente.

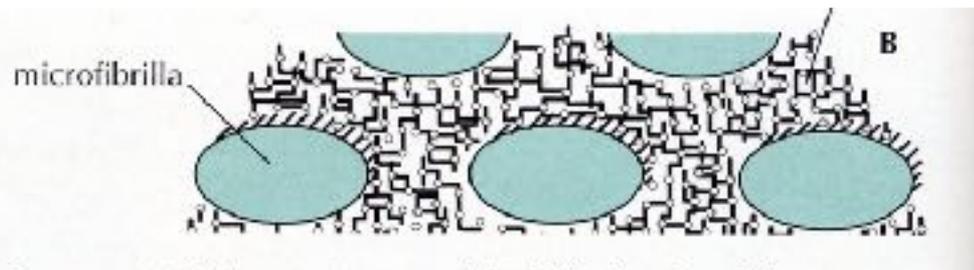
La sua composizione è complessa, specie-specifica, di difficile caratterizzazione.

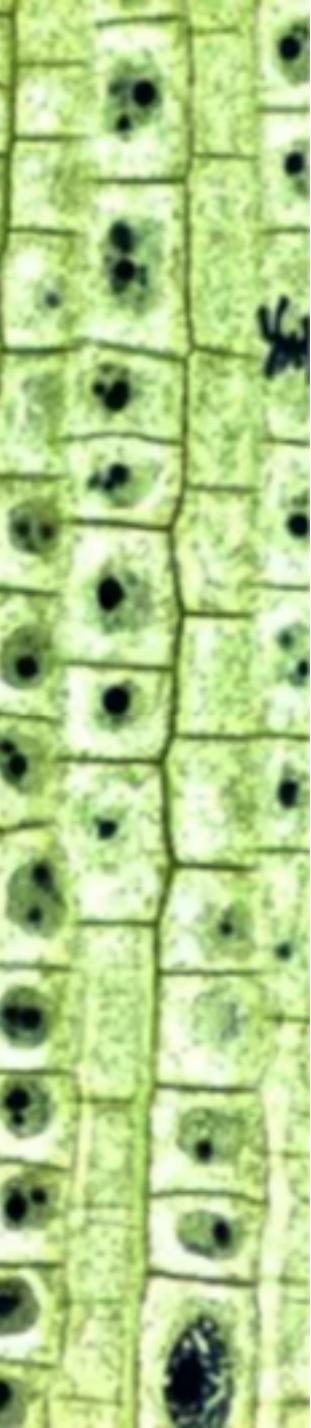
I polimeri di lignina hanno un peso molecolare di almeno 10.000 UMA (unità di massa atomica).





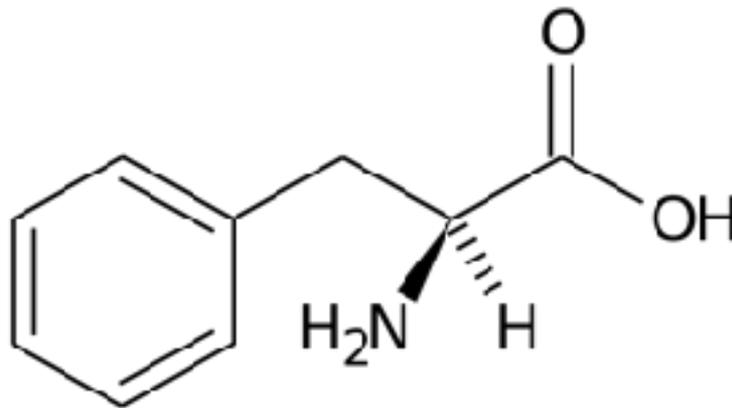
Incrostando le fibrille di cellulosa, l'eteropolimero che ne risulta conferisce rigidità e durezza alla parete, svolgendo una funzione analoga al cemento nella struttura del cemento armato, mentre le fibrille di cellulosa assumono la funzione dei tondini di acciaio.

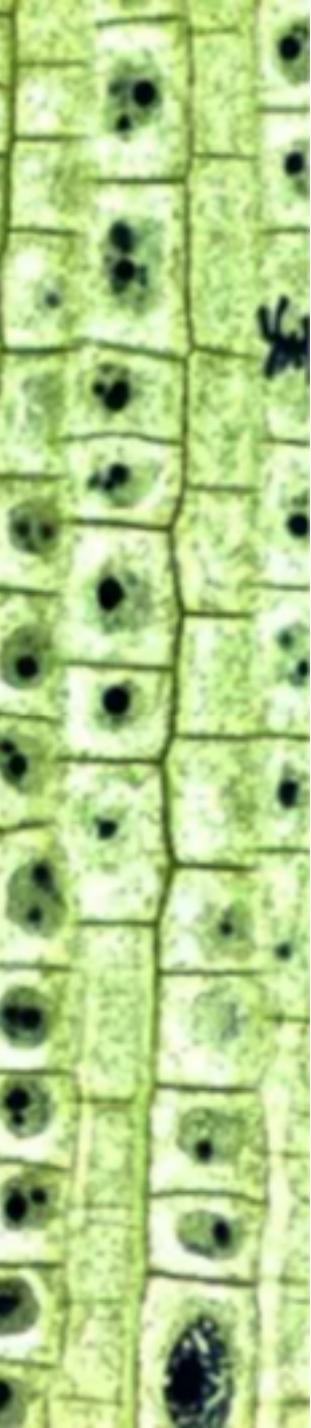




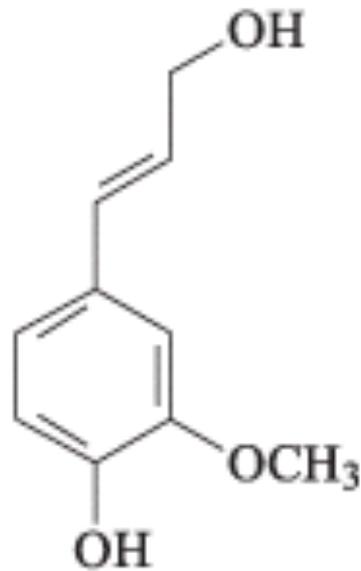
La **LIGNINA** appartiene alla classe dei cosiddetti composti **FENILPROPANOIDI**: non è un carboidrato, bensì rientra nella classe dei composti aromatici.

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

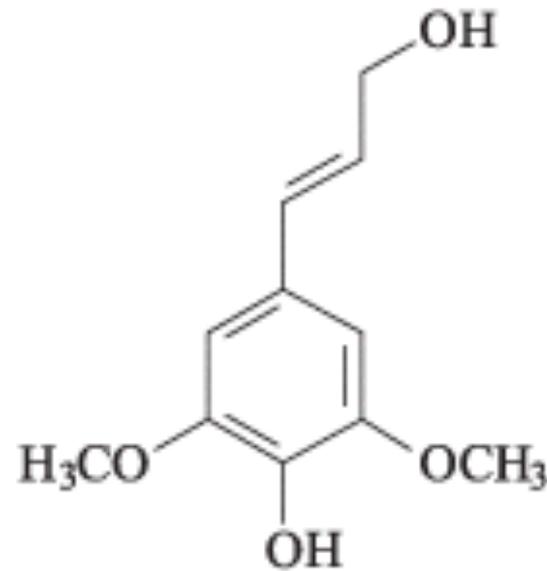




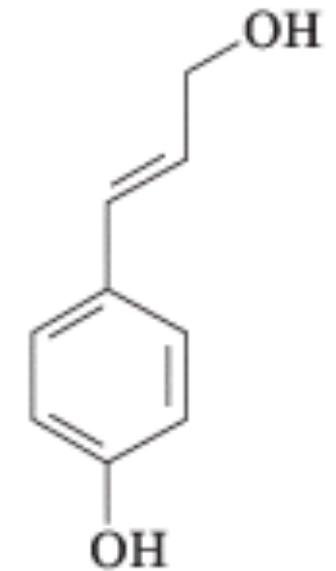
Idrossilazioni + metilazioni + riduzioni (enzimaticamente catalizzate) → tre monomeri precursori: **alcol coniferilico**, **alcol sinapilico** ed **alcol cumarilico**.



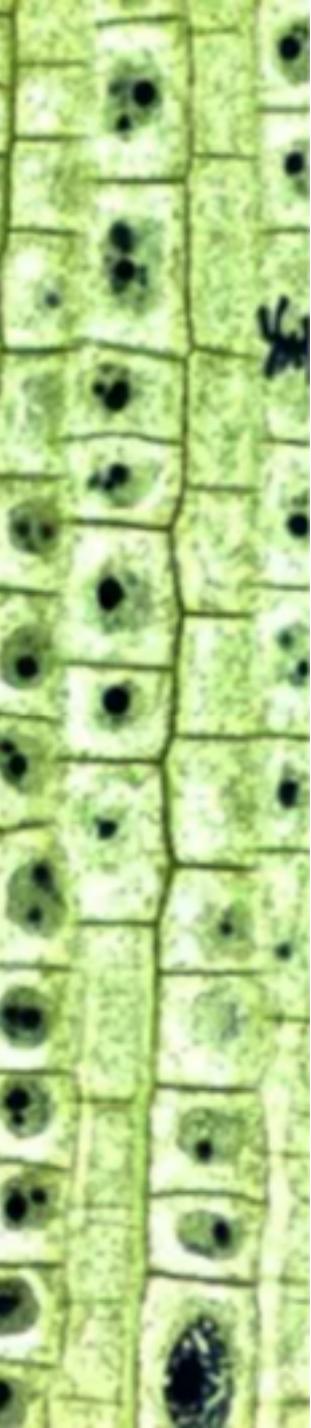
Álcool  
coniferilico



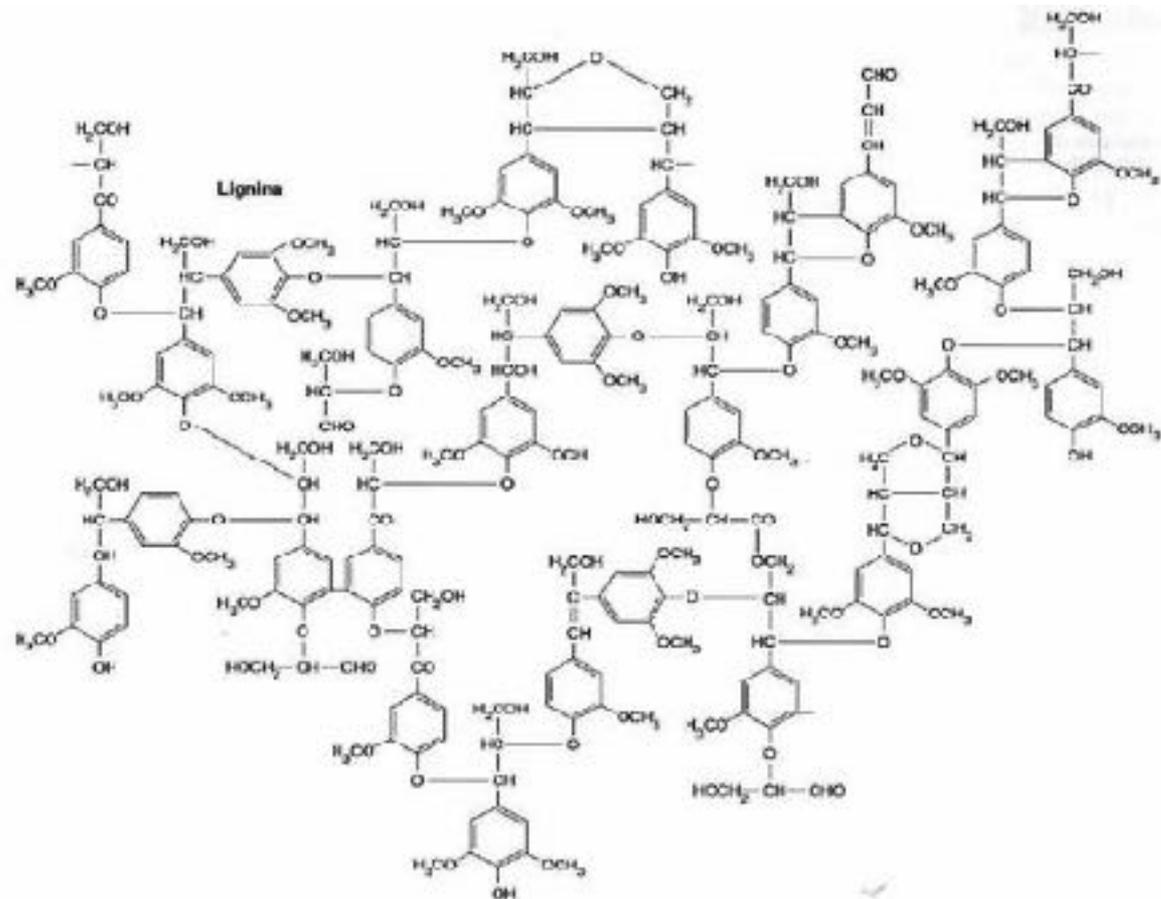
Álcool  
sinapilico



Álcool  
*p*-cumarilico



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.**

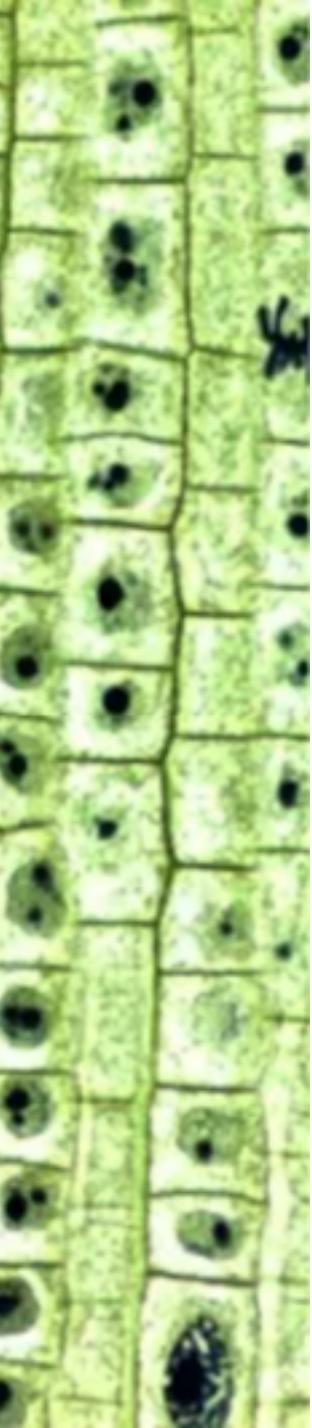


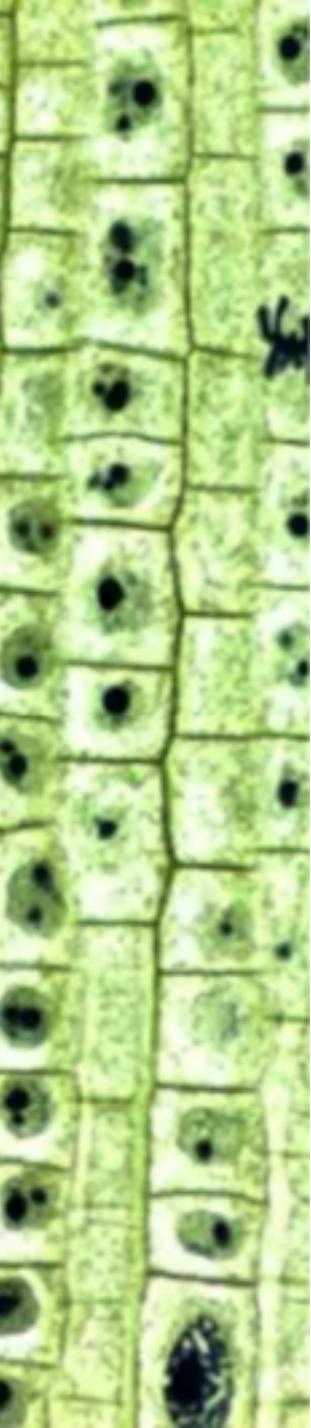
# Funzioni della lignina

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

Inoltre la lignina garantisce 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 della lignificazione è stato un processo fondamentale nell'evoluzione delle piante terrestri. Questa molecola, di fatto, permette ai vegetali di accrescersi in altezza.

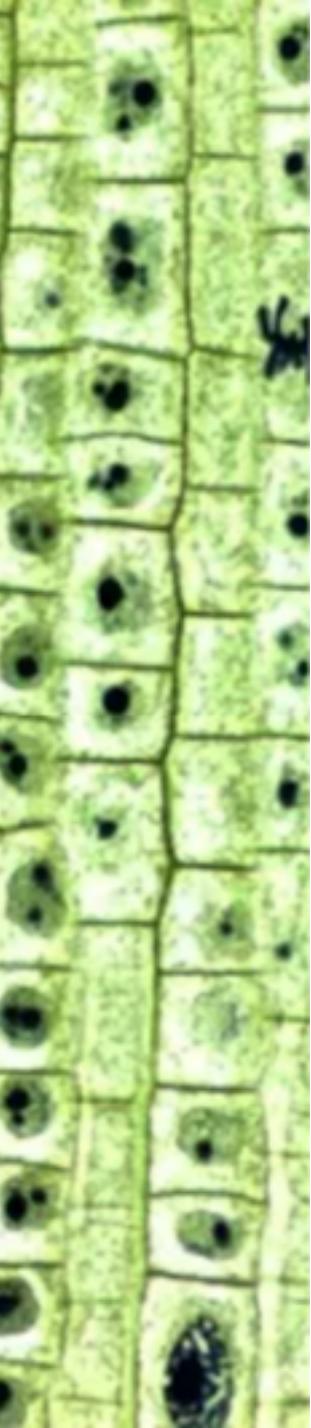




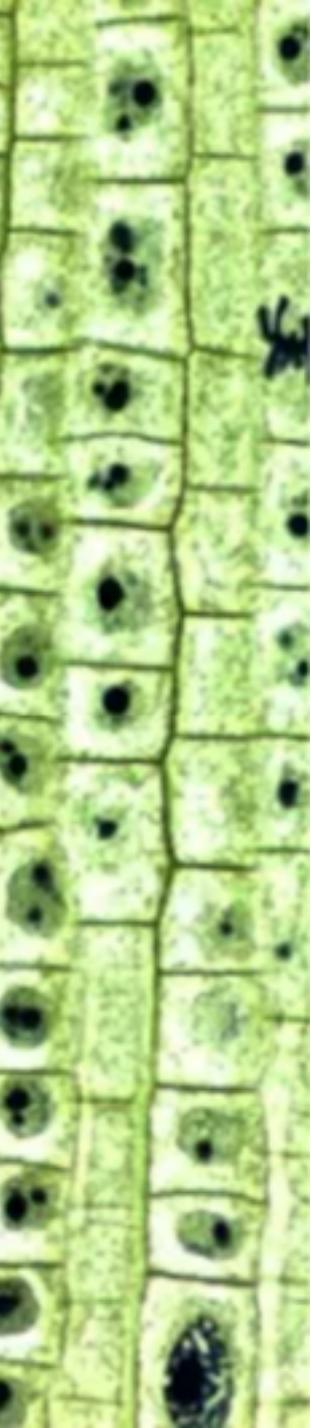
Se la cellulosa può essere degradata solo da alcuni organismi, un numero ancora più ridotto è in grado di degradare le lignine, che sono composti molto stabili.

La parte residua dei ceppo marcescenti è costituita da lignine variamente trasformate e degradate, parte delle quali entrano nella costituzione degli acidi umici del terreno.





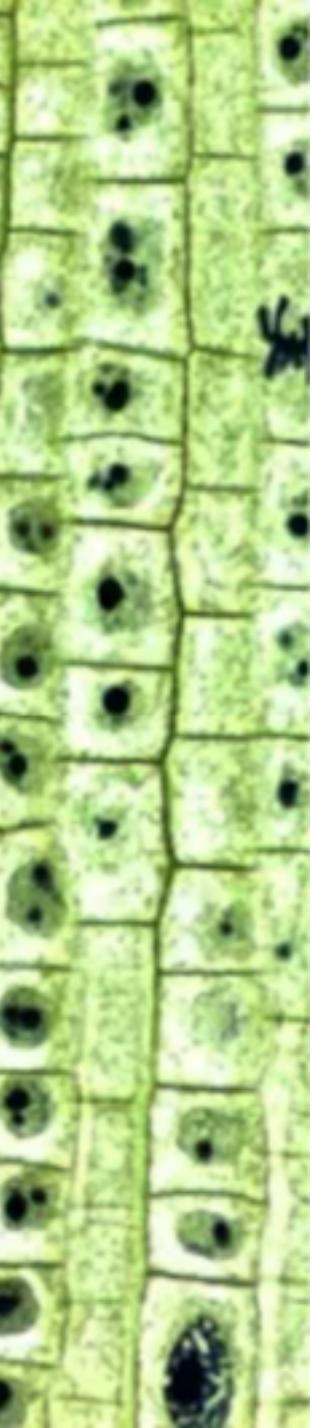
Nel processo della produzione della carta (che consiste in primo luogo di cellulosa) la lignina deve essere rimossa. Questo processo, che comporta anche la sbiancatura della polpa, è molto costoso e a forte impatto ambientale, perché richiede l'uso di acidi forti (es.  $H_2SO_4$ ).



In molti legni la funzione di rinforzo delle lignine viene parzialmente sostituita dalla silice o dai carbonati, che incrostano 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**

**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.**

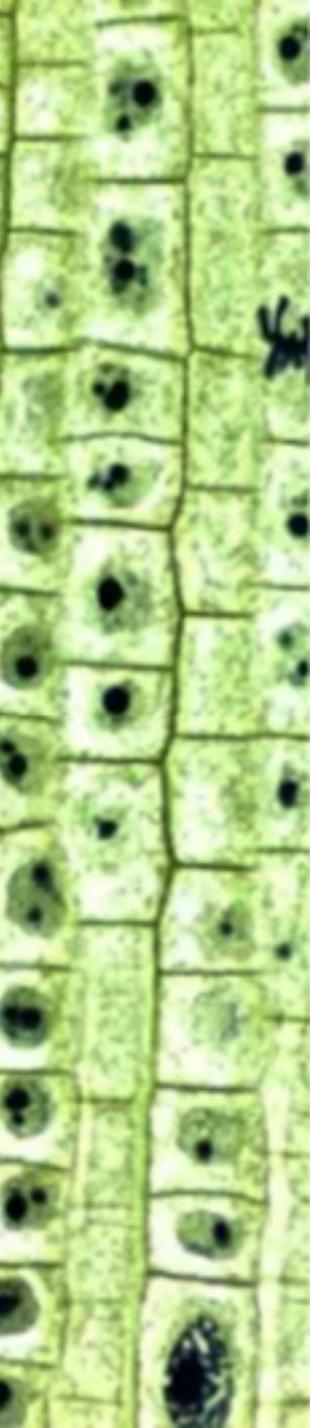
Es: semi di ricino, legno d'ebano, cortecce degli alberi, foglie di *Quercus*

## **MINERALIZZAZIONE**

Deposizione di sostanze minerali quali **carbonato di calcio ( $\text{Ca}_2\text{CO}_3$ ), ossalato di Ca, biossido di silicio ( $\text{SiO}_2$ , silice)** che la rendono assai dura e resistente.

## **CALCIFICAZIONE**

incrostazione di carbonato di calcio: es. peli delle foglie di zucca e certe alghe. Alcune alghe con parete impregnata di carbonato di calcio sono responsabili della formazione di 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  
derivano dall'inclusione di  
**sostanze minerali:**

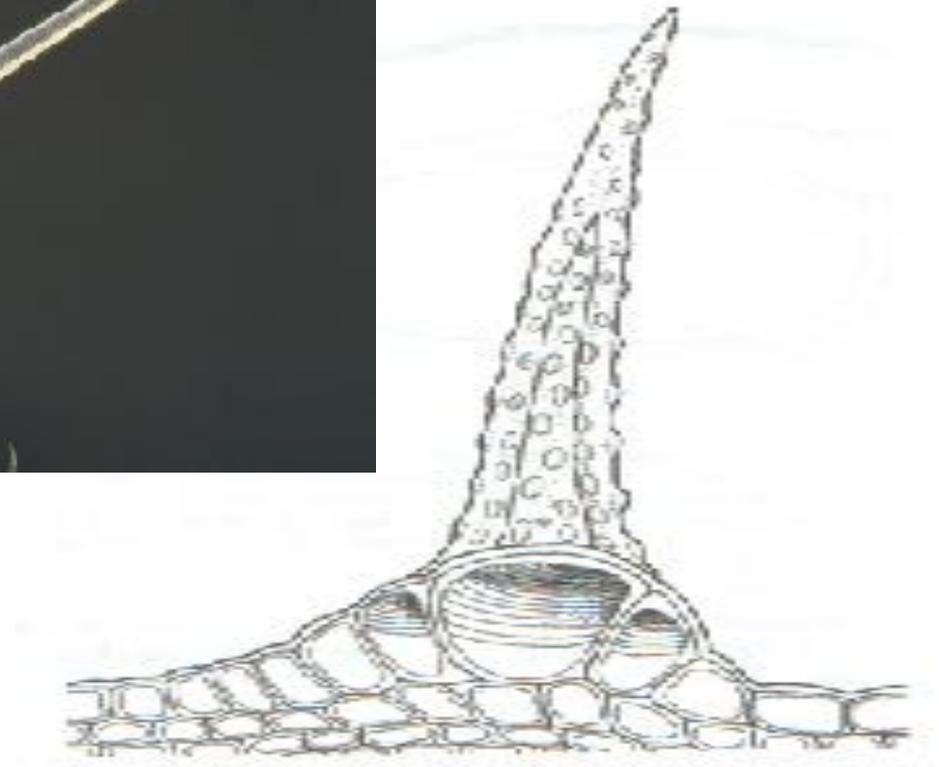
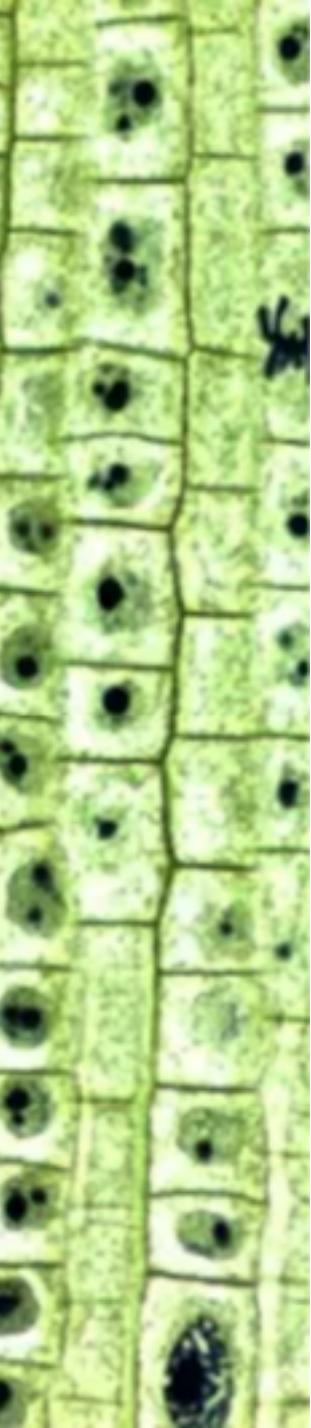
**silicati** (*Carex*, *Equisetum*)

**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.



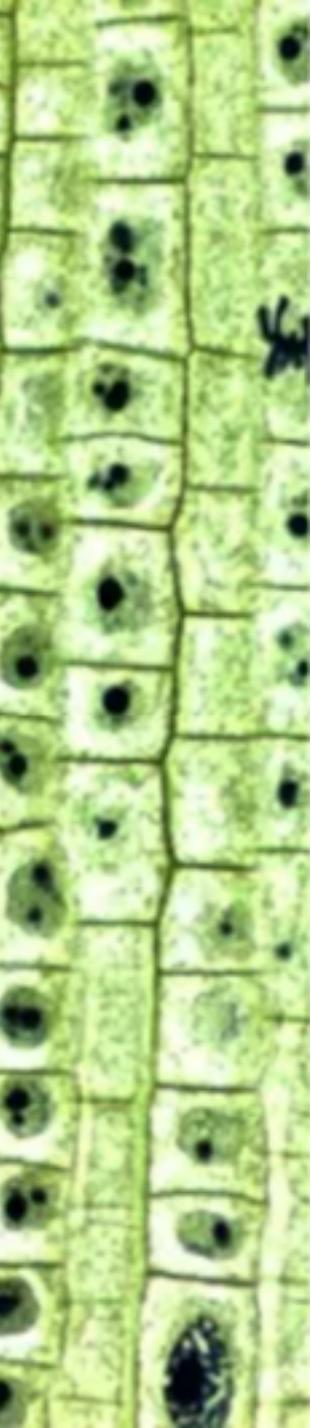
# La parete cellulare in alcuni tessuti.

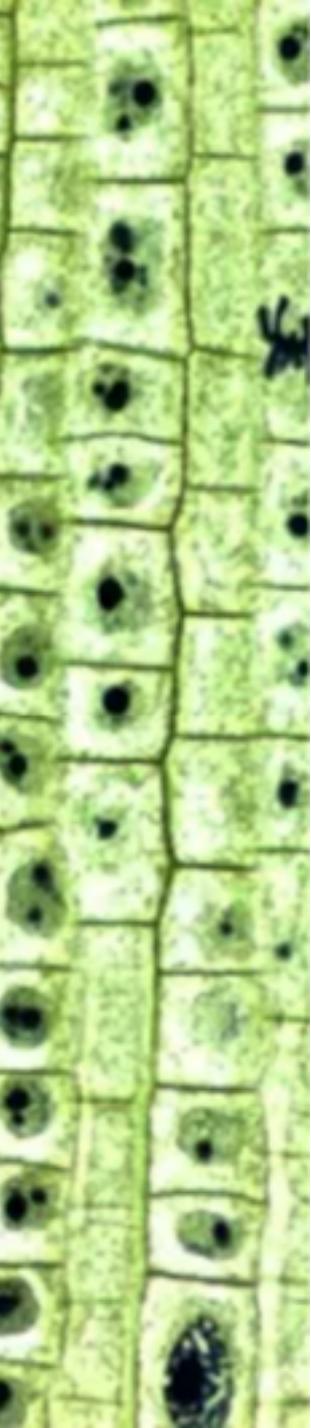
Le pareti secondarie di certi tessuti sono caratterizzate da altre molecole rispetto a cellulosa e lignina. Queste molecole sono diverse in base alla specifica funzione che il tessuto svolge.

## **EPIDERMIDE e SUGHERO**

Sono tessuti di protezione esterni del corpo di una pianta, che hanno in particolare le funzioni di ridurre la perdita di acqua (impermeabilizzazione) e di impedire l'ingresso di agenti patogeni.

**La loro comparsa ha di fatto aperto la strada alla conquista delle terre emerse da parte delle piante.**

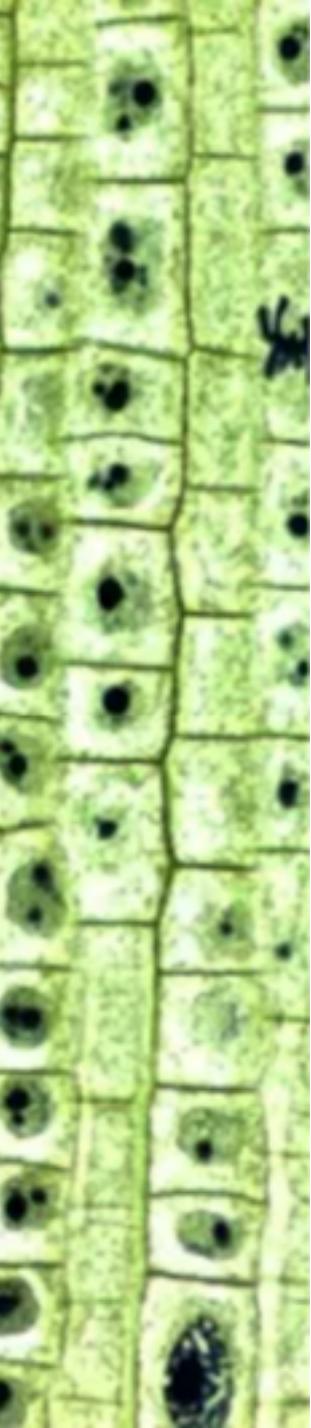




**Epidermide:** copre tutte le strutture subaeree in struttura primaria (derivanti cioè dai meristemi primari. Queste strutture sono foglie e giovani fusti)

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

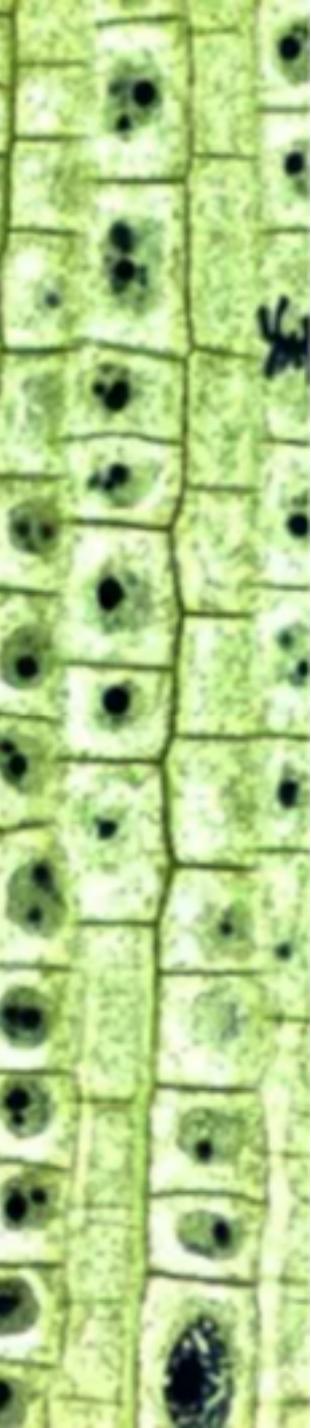




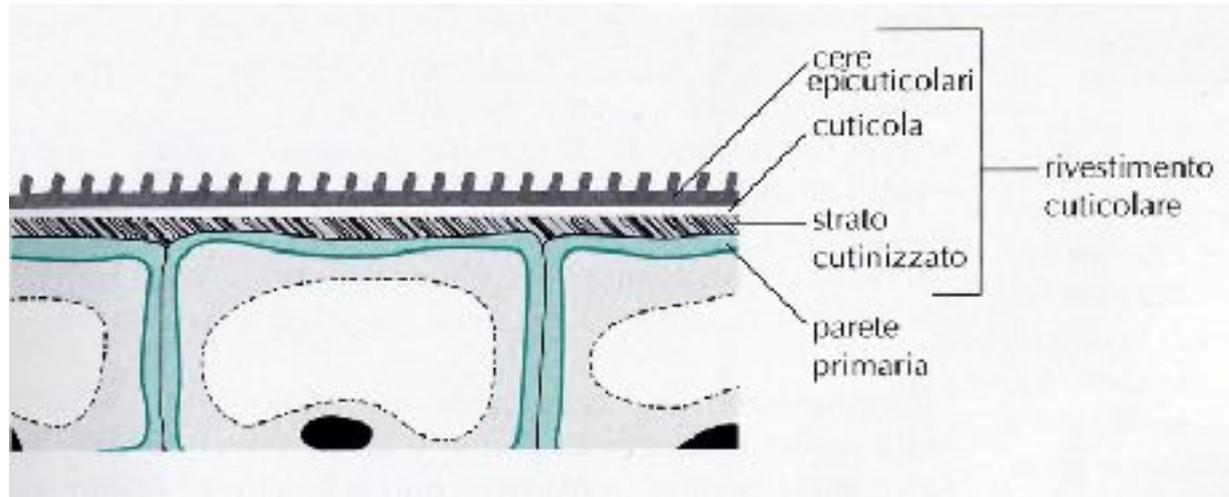
## CUTINIZZAZIONE e CERIFICAZIONE (apposizione)

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.



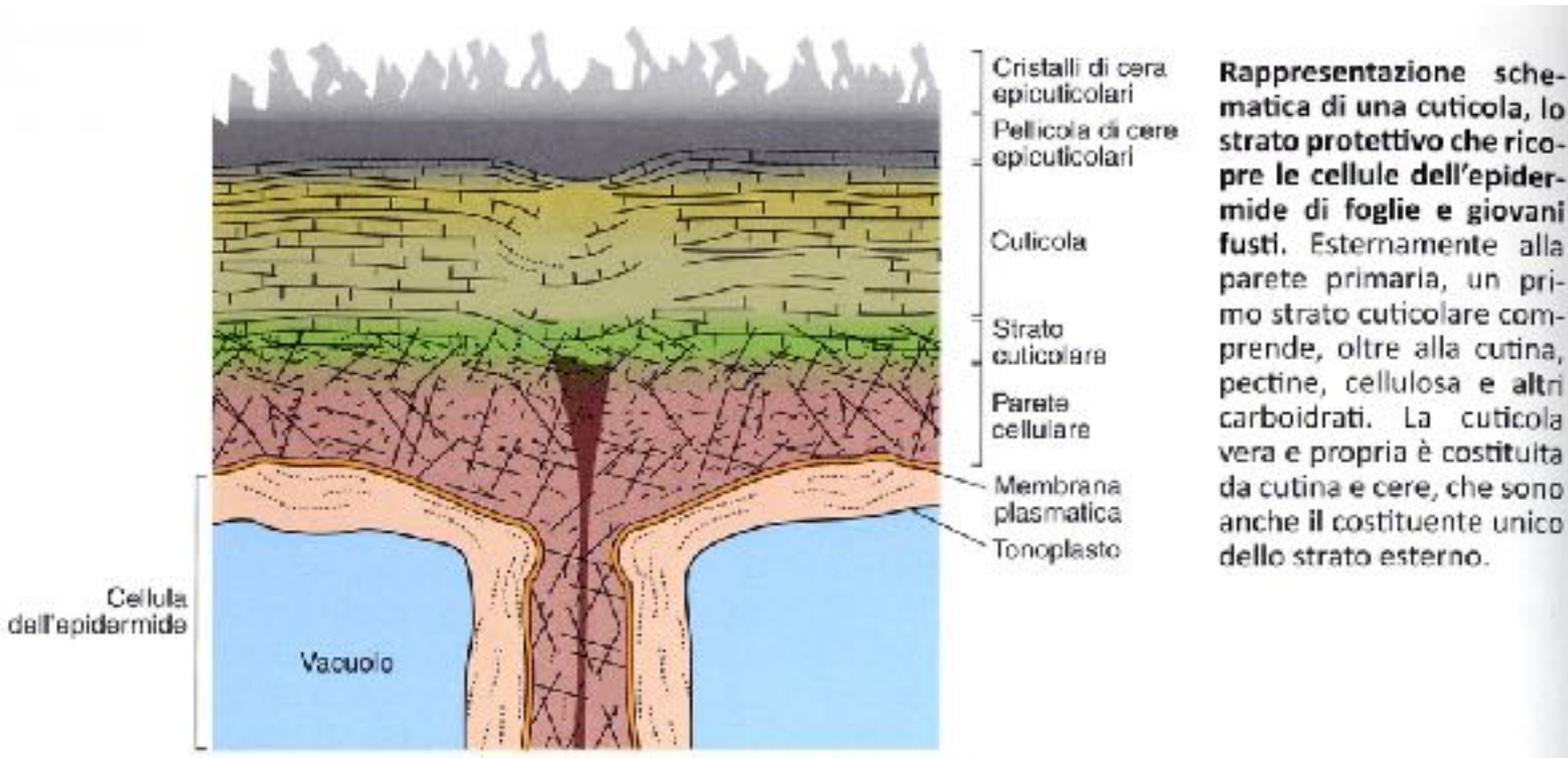
**Epidermide:** generalmente monostratificata, la parete secondaria rivolta verso l'esterno è costruita in modo del tutto particolare, mediante un processo di **ACCROSTAZIONE** di strati di sostanze impermeabilizzanti.

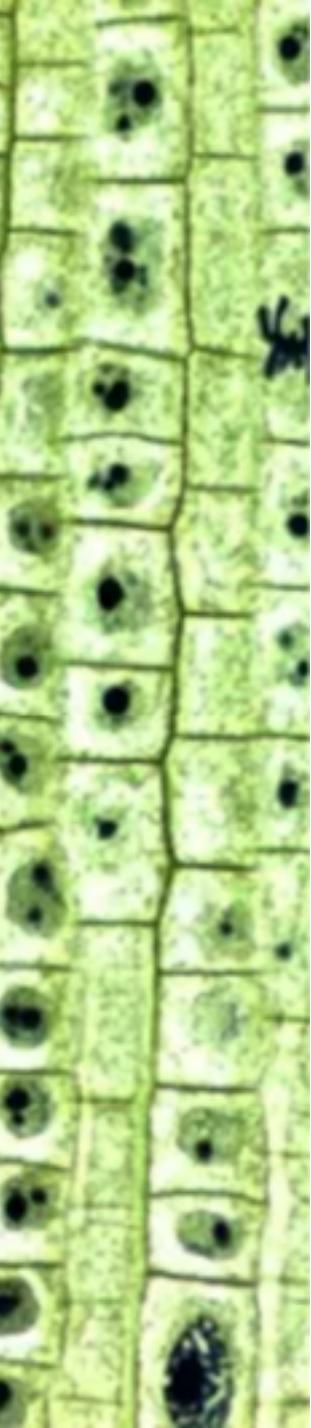


**Cuticola:** strato fortemente lipofilo costituito da una maglia tridimensionale di **cutina** in cui sono “bloccate” le **cere**.

# Cutina

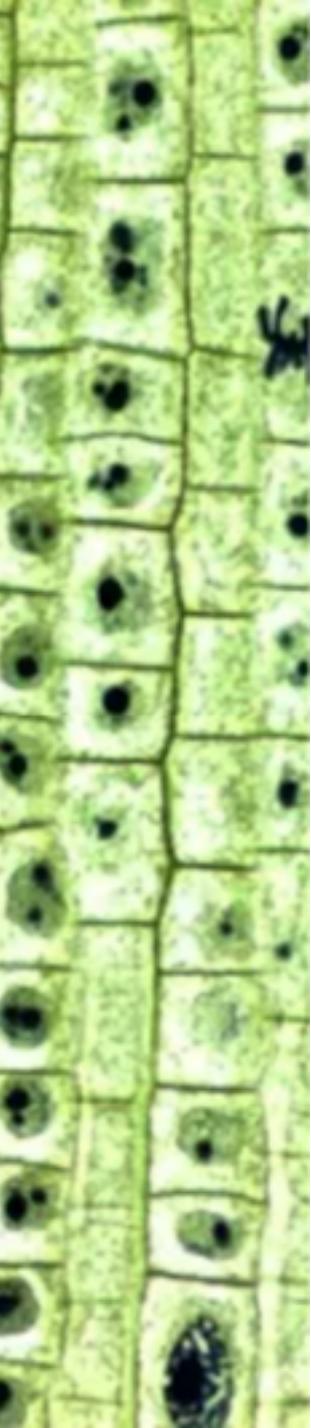
- estere tra acidi grassi C16 (acido palmitico) e C18 (acido stearico), il gruppo carbossilico di un acido grasso è legato al gruppo ossidrilico di un altro acido grasso,
- forma una maglia tridimensionale inestensibile; impermeabile





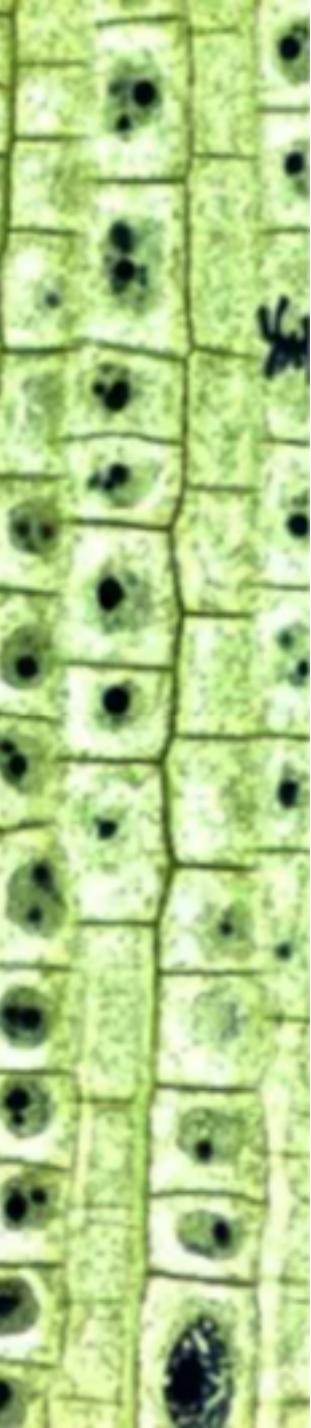
Superficie fogliare  
di un loto,  
fortemente  
repellente per lo  
strato di **cere  
epicuticolari**  
(=lipidi a lunga  
catena).



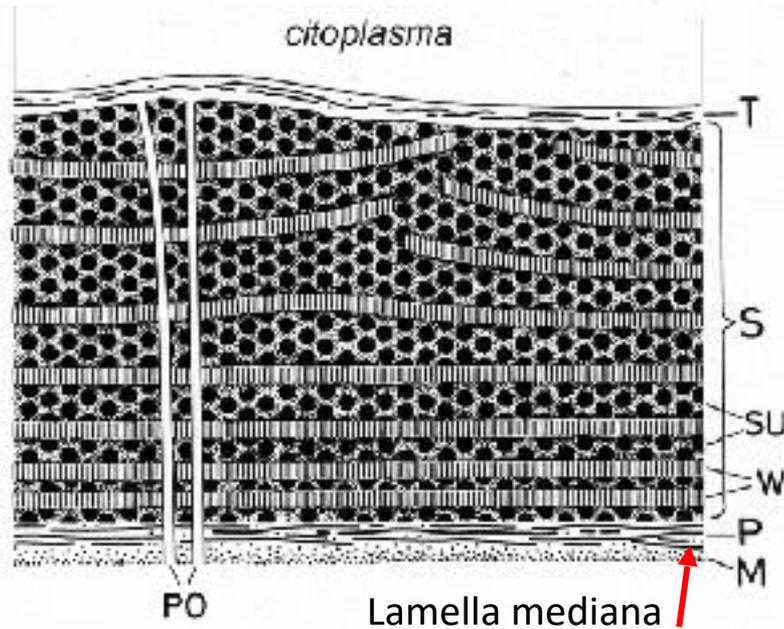
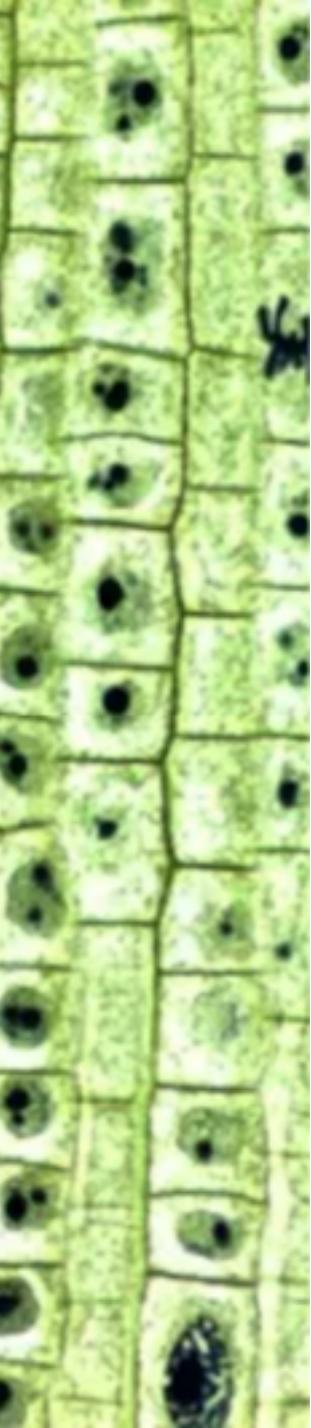


# SUBERIFICAZIONE

- 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.

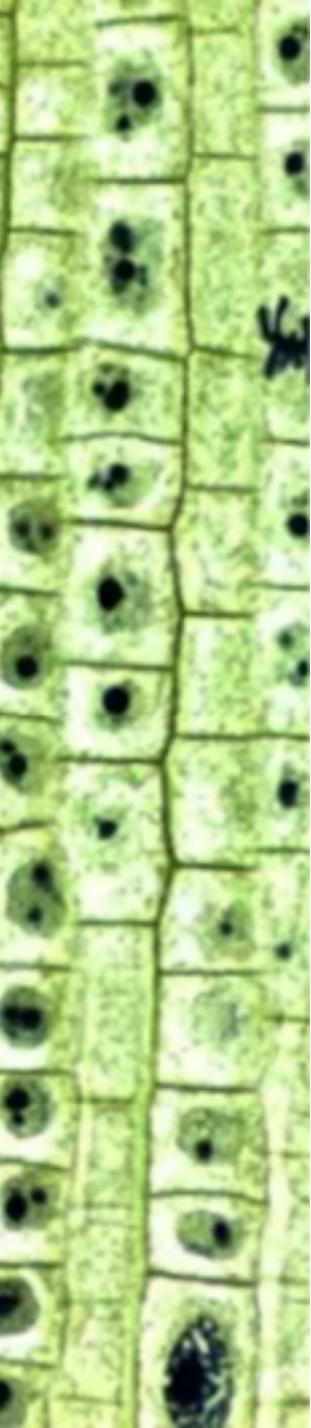


**Sughero:** in genere pluristratificato, tutte le pareti vengono costruite mediante **accrostazione**, grazie alla deposizione di spessi strati isolanti di **suberina e cere**.

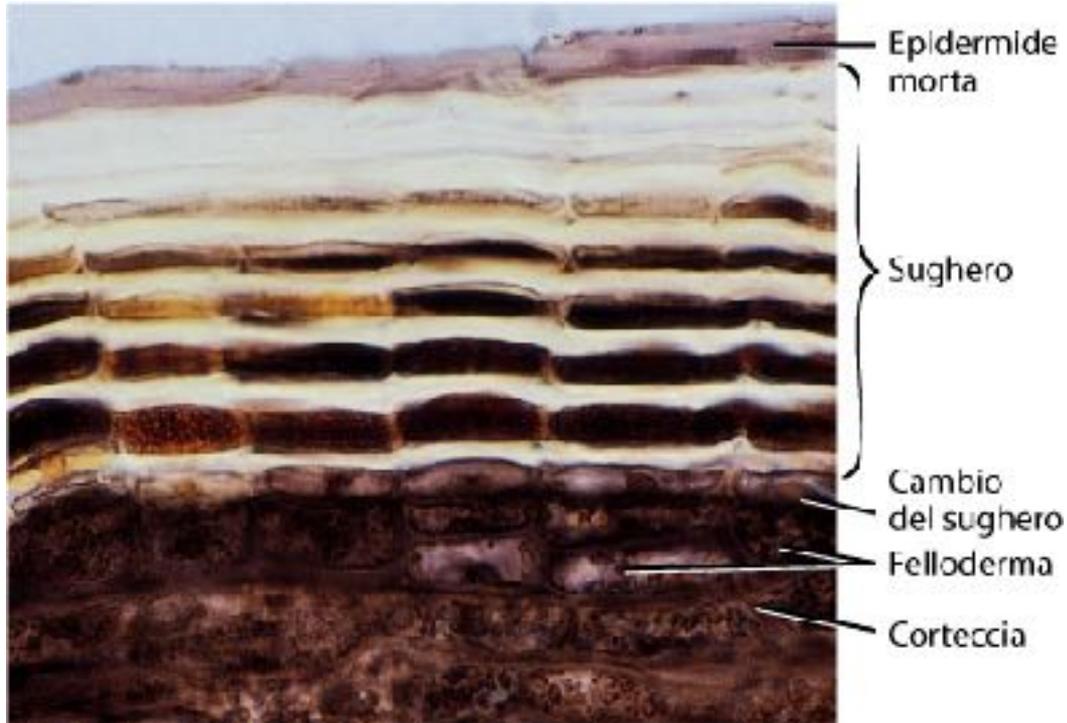


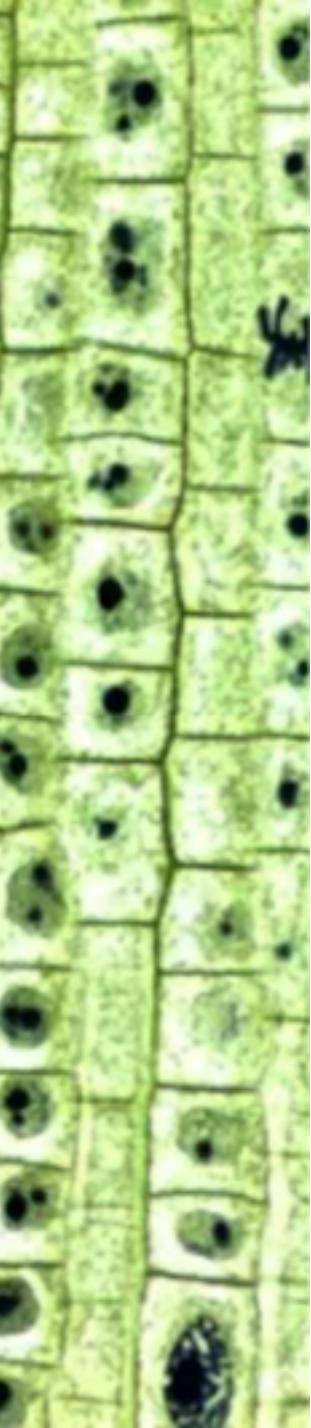
Modello ultrastrutturale della parete cellulare suberificata. M, lamella centrale; P, saccoderma con fibrille di cellulosa; S parete secondaria = strato di suberina con pellicole di cera W tra lamelle di suberina SU. Lo strato di suberina lipofila non contiene cellulosa. T, parete terziaria, nella quale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

**Suberina:**  
 lunghezza  
 maggiore degli  
 acidi grassi rispetto  
 alla cutina, e per la  
 presenza di legami  
 con fenoli (alcoli  
 aromatici), che  
 garantisce un  
 aumento della  
 impermeabilità.

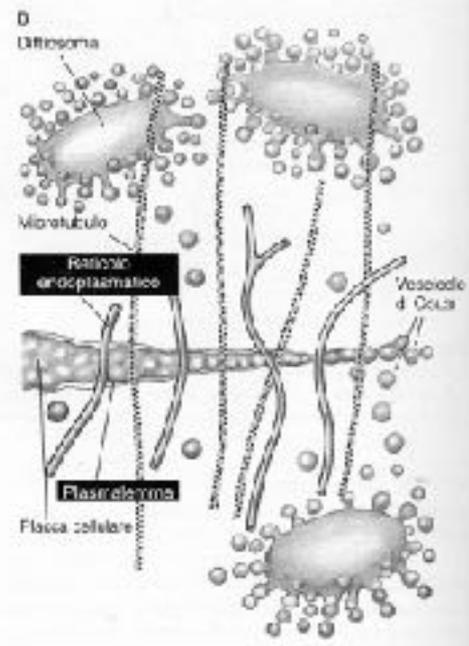
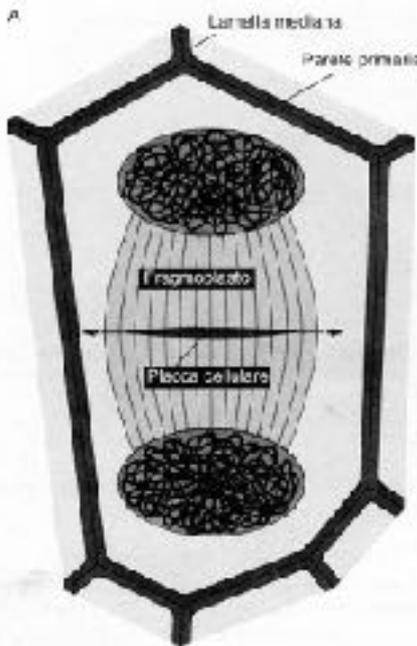


- Le cellule epidermiche, svolgono la loro funzione da vive.
- Le cellule del sughero ben presto muoiono, lasciando delle piccole cavità vuote, che aumentano l'effetto isolante.

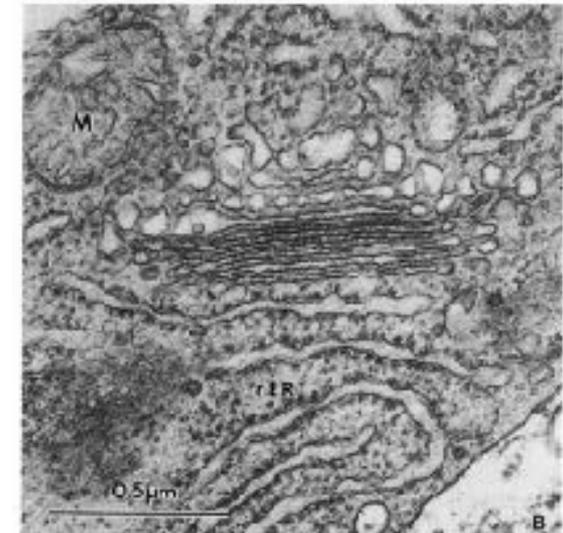
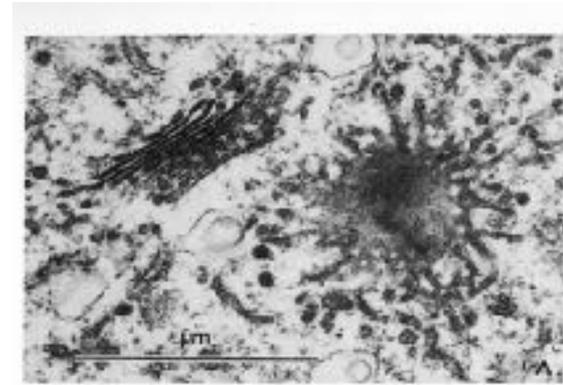




In epidermide e sughero le molecole chiave che caratterizzano la parete secondaria vengono rilasciate da vescicolette prodotte dal Golgi, i cui contenuti sono stati opportunamente trasformati da enzimi specifici.



Formazione della nuova parete dopo una divisione cellulare. (A) Vista d'insieme, (B) dettaglio della piastra cellulare nella zona periferica.



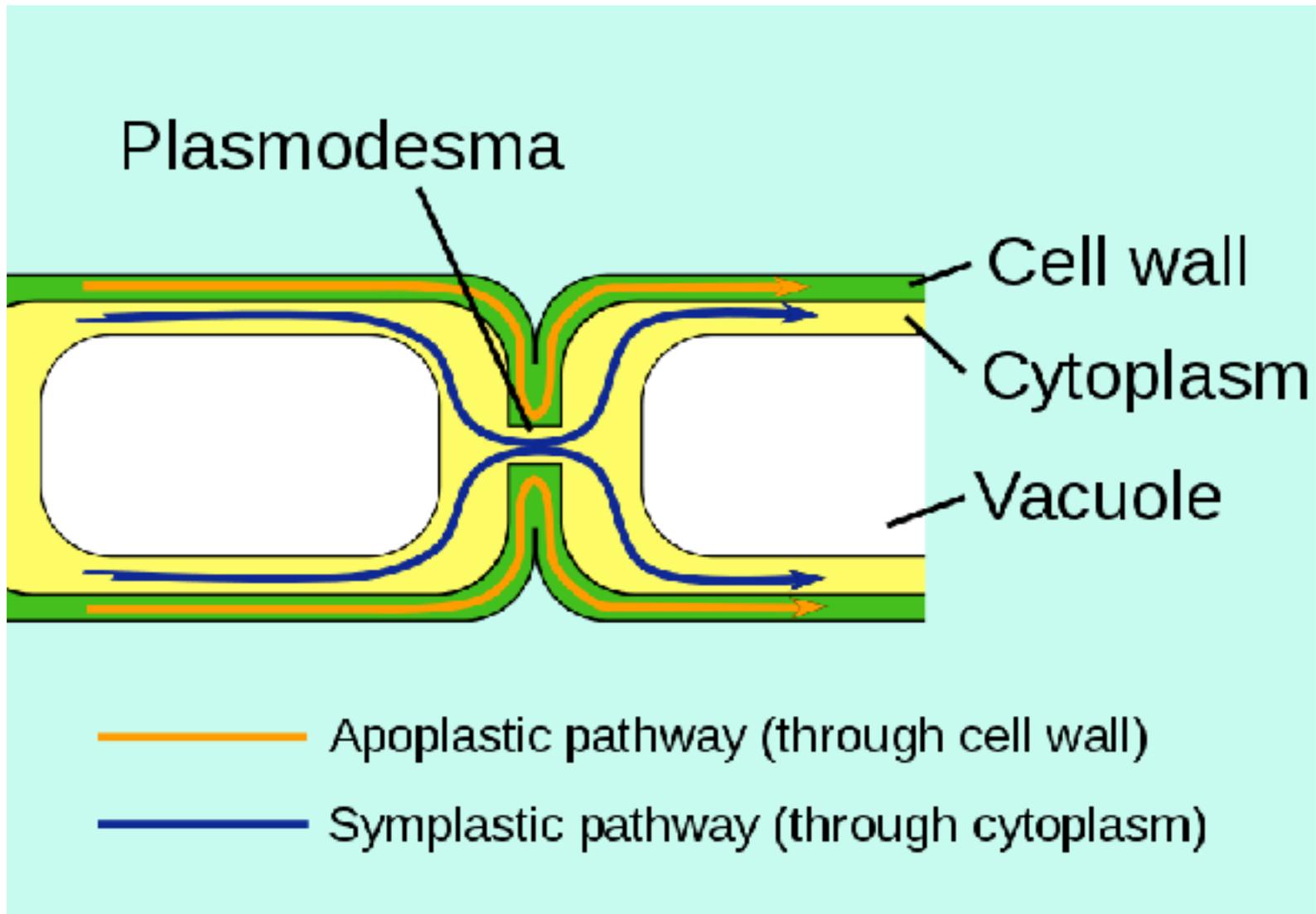
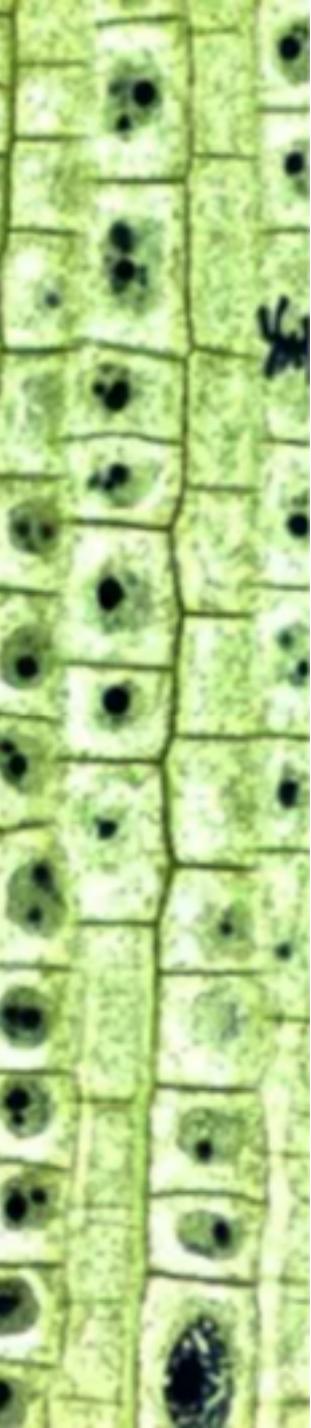
Citiosomi al ME. **A**, un citiosoma sezionato trasversalmente a uno sezionato longitudinalmente in una cellula della ligula dell'isole *Sidaea facustris*; periferia delle cisterne a rete tubulare e con molte piccole vesciole. **B**, ditiosoma in sezione trasversale in una cellula ghiandolare di *Veronica 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 intra del Golgi); M, mitocondrio. (A, foto al ME di U. Kriksen; B, foto al ME di J. Lounkainen e di U. Kriksen).

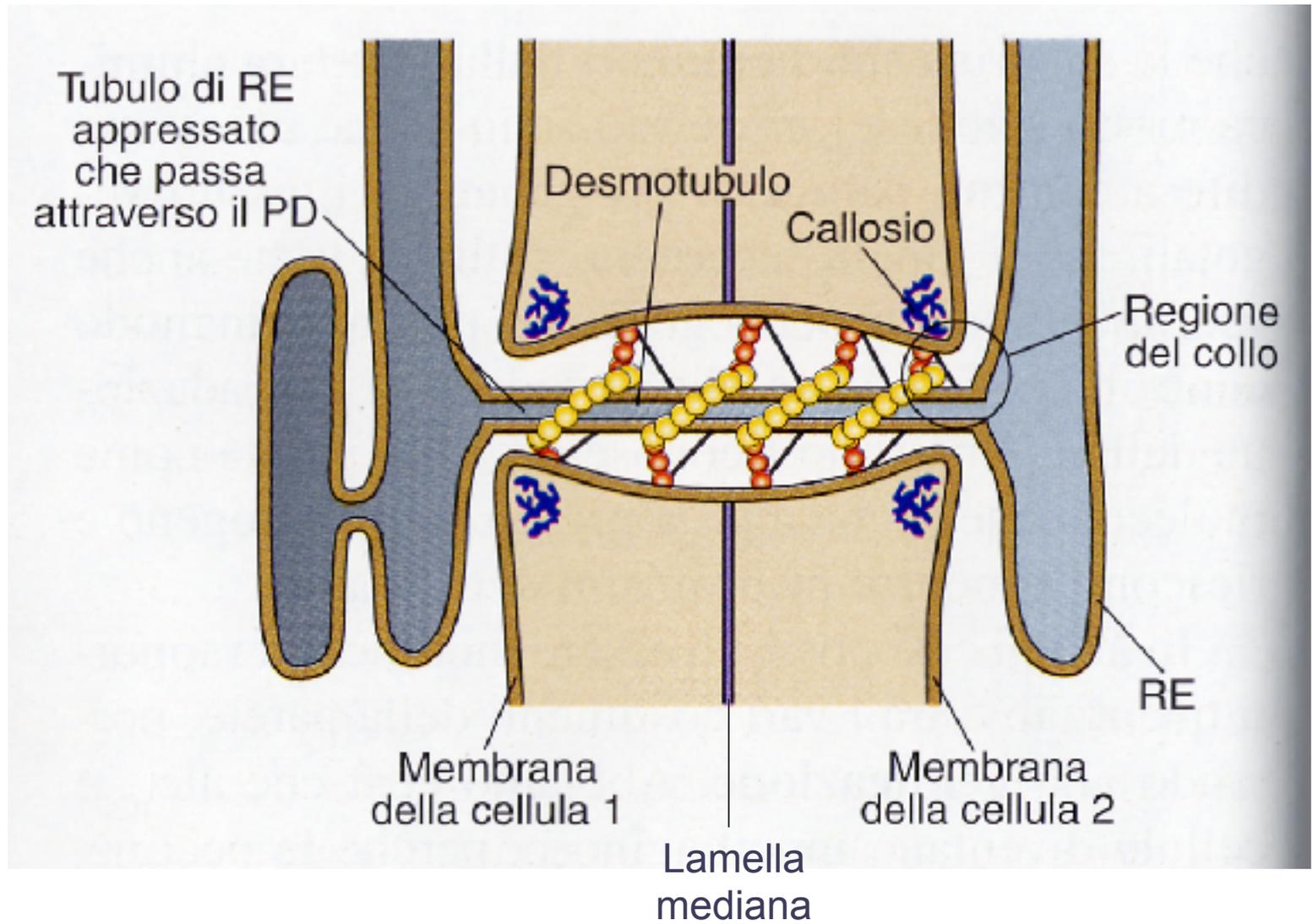
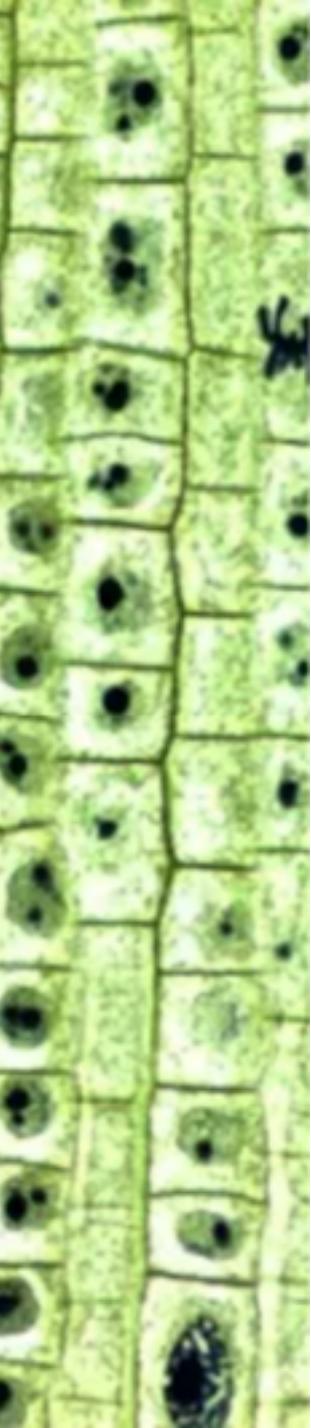
## GELIFICAZIONE

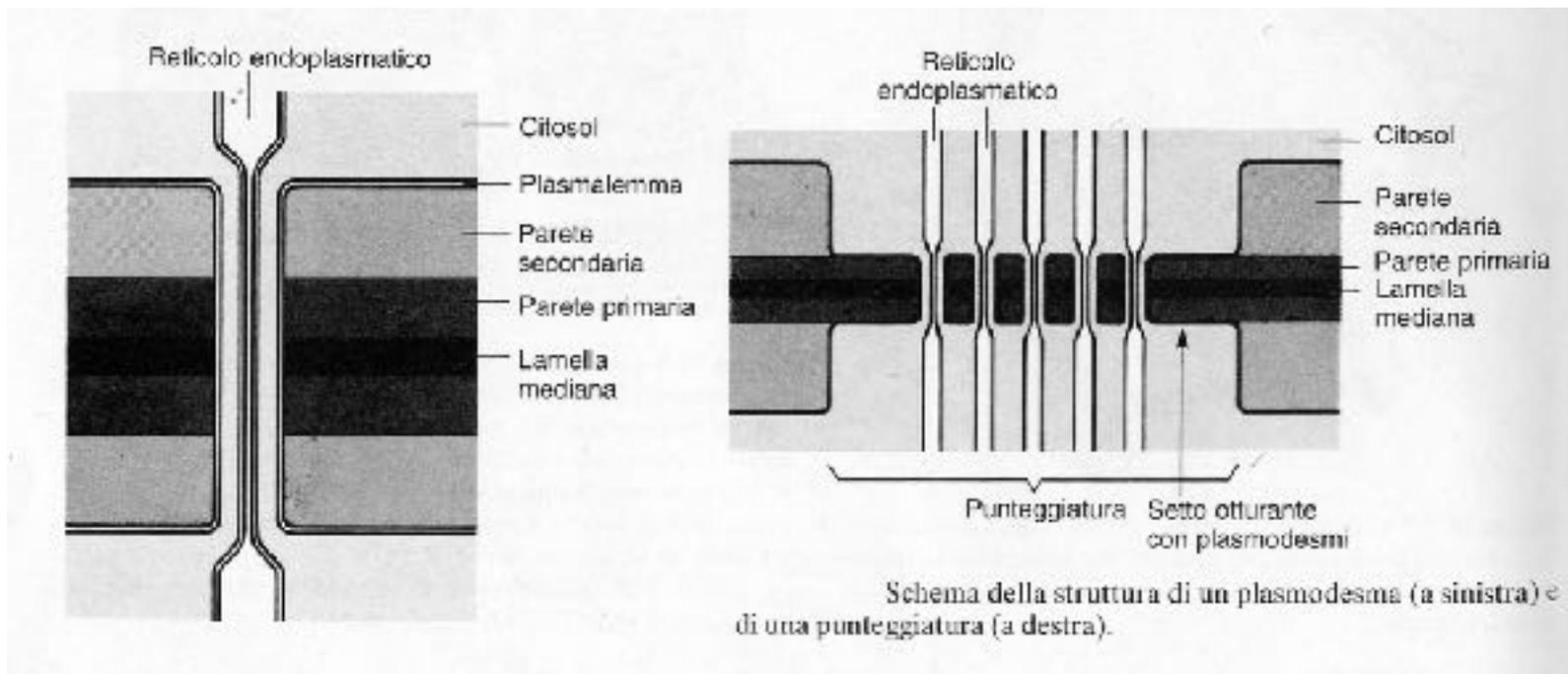
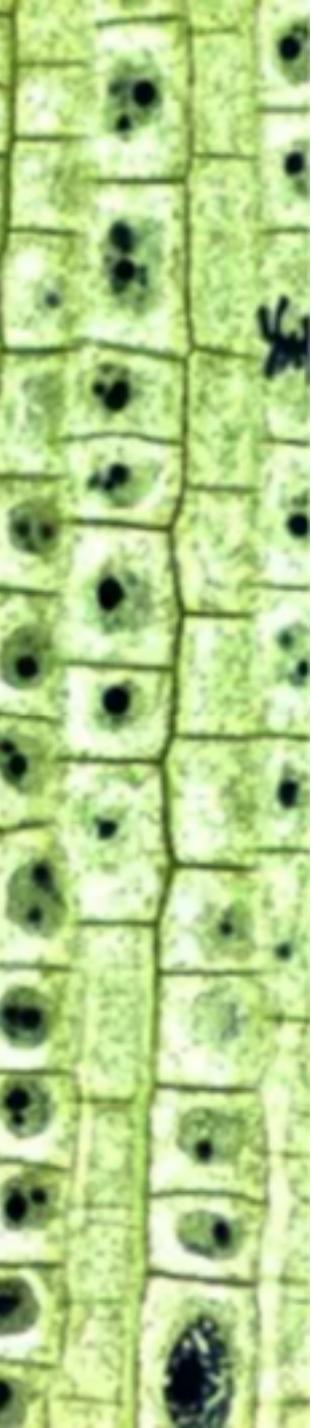
- Frequente è la formazione di **MUCILLAGINI dovuta a un aumento delle sostanze pectiche nella parete.**
- La parete, in tal caso, assume un aspetto mucillaginoso e in presenza di acqua si rigonfia enormemente.
- Cellule a mucillagine si trovano nei fiori del tiglio, nelle radici, nelle foglie e nei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



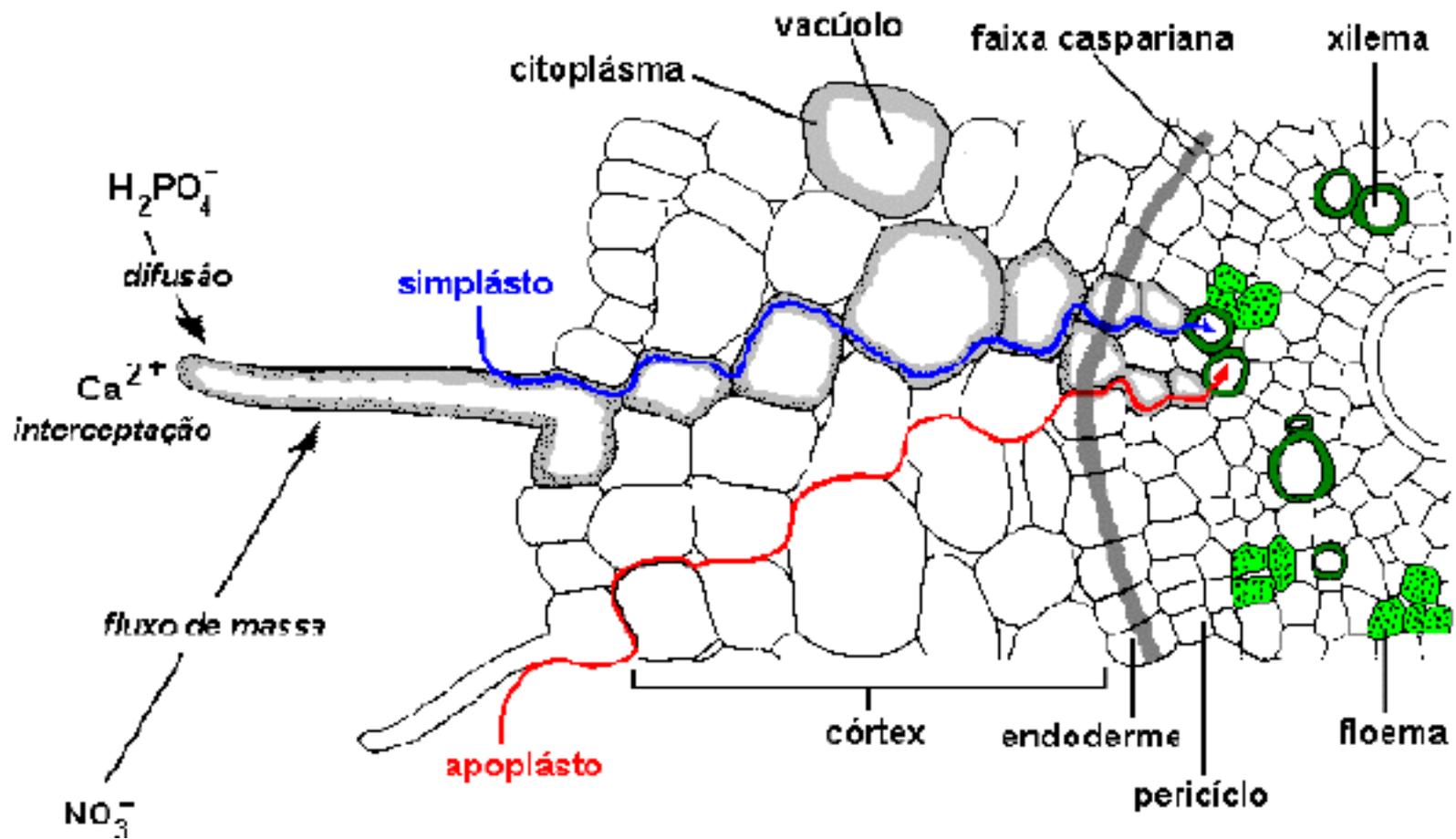
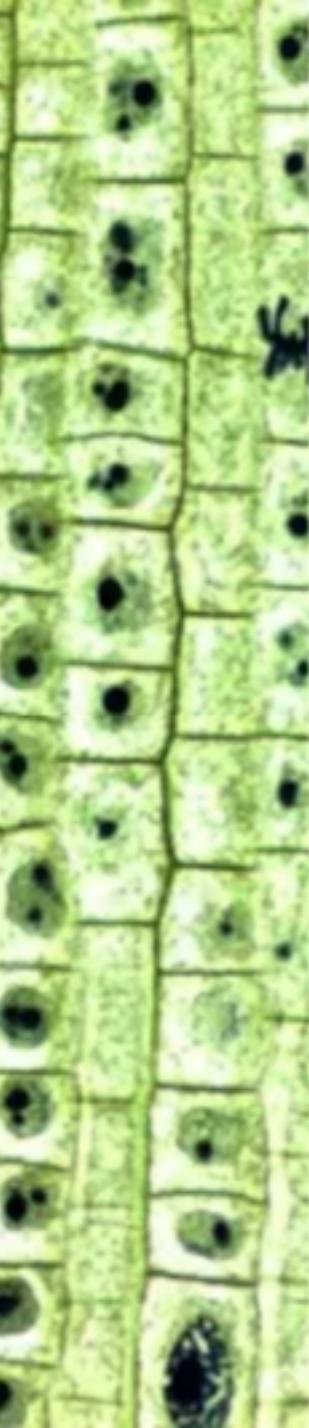
# Simplasto vs Apoplasto





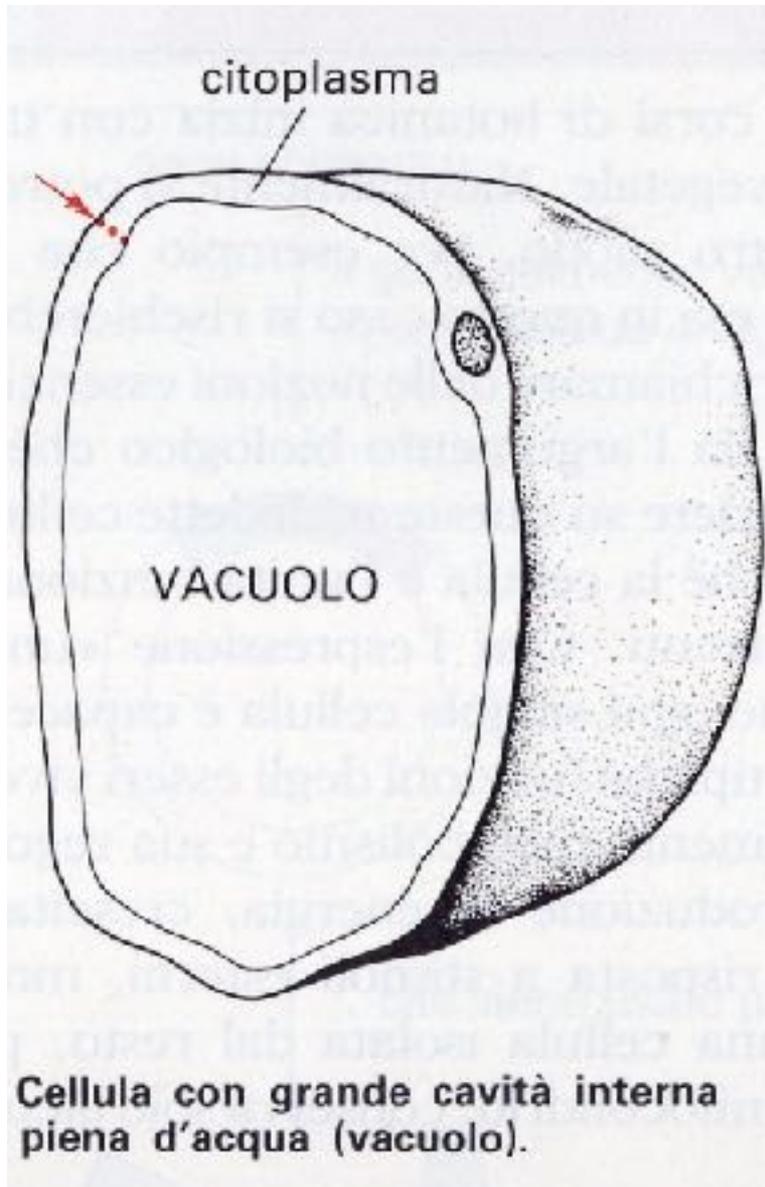
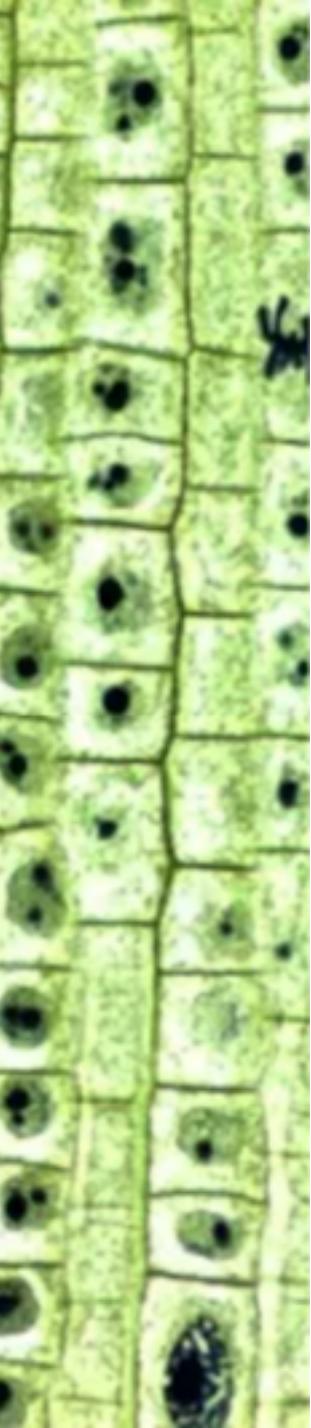


Nei tessuti vegetali, grazie ai plasmodesmi, si crea un **continuum di cellule viventi** che viene definito **SIMPLASTO**. Ad esso si contrappone l'**APOPLASTO**, lo spazio non plasmatico all'esterno delle membrane cellulari, che forma un secondo continuum, contrapposto al primo.

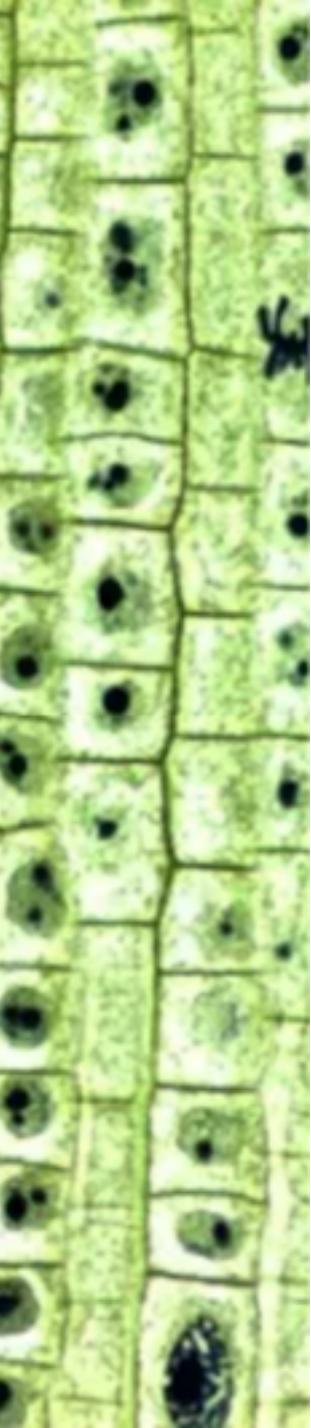


A microscopic image showing several plant cells. The cells are roughly rectangular and have a thick, dark green outer boundary representing the cell wall. Inside each cell, there is a large, clear, light-colored area that occupies most of the space, which is the central vacuole. The remaining space is filled with a dense network of green, fibrous structures, likely chloroplasts and other organelles. The word "VACUOLO" is written in a large, black, handwritten-style font across the center of the image, with a white outline. The background is a light, slightly textured grey.

VACUOLO

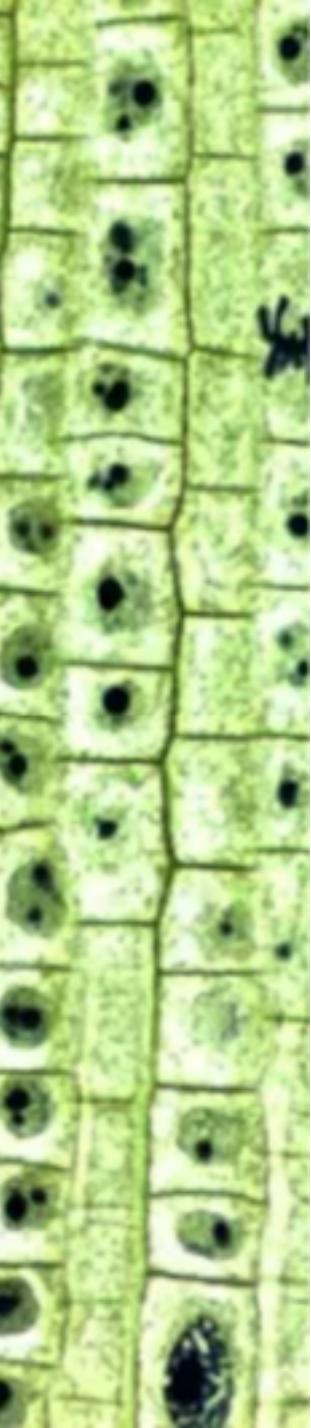


- **Succo vacuolare** pH 5,0-5,5
- **Incluso nel sistema di endomembrane**
- **Tonoplasto**, con limitato passaggio di protoni ma permeabilità agli ioni maggiore rispetto alla membrana plasmatica
- **Compartimento specializzato e dinamico**
- **I vacuoli sono numerosi in cellule non differenziate, mentre nelle cellule differenziate questi si fondono in un unico grande vacuolo.**



**Il vacuolo vegetativo** può diventare  
la sede di:

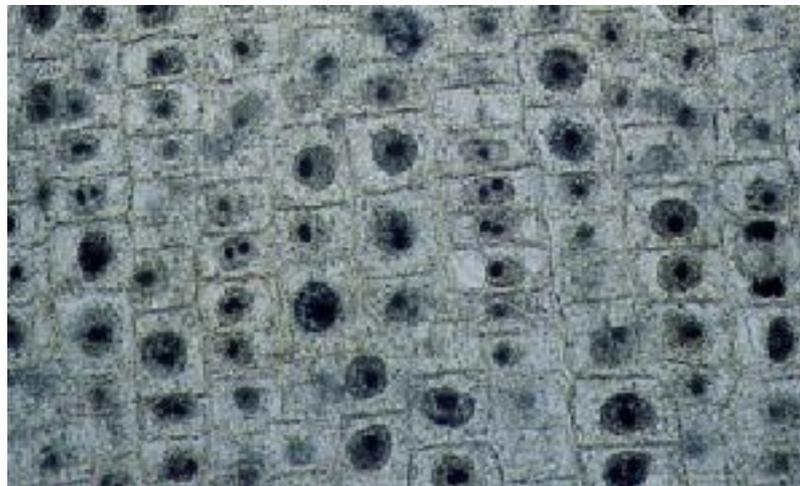
- 1) accumulo di ioni e metaboliti
- 2) confinamento di prodotti di riserva in tessuti speciali (lipidi, carboidrati, aa, proteine).
- 3) accumulo di potenziali composti di difesa o di reazione a stress biotici e abiotici.
- 4) accumulo di pigmenti polari idrosolubili.
- 5) per processi di detossificazione (es. da metalli pesanti).



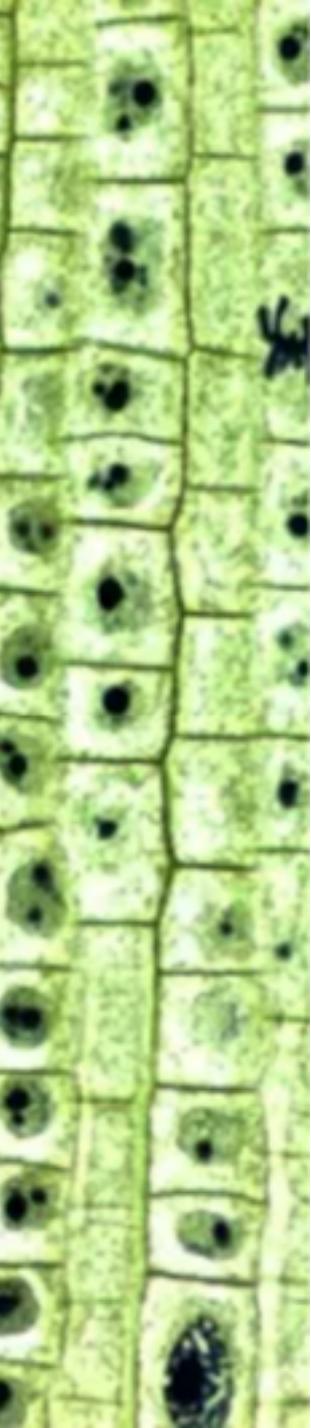
Una cellula vegetale può contenere più vacuoli con differenti caratteristiche, il più imponente per dimensioni è il cosiddetto **VACUOLO VEGETATIVO**.



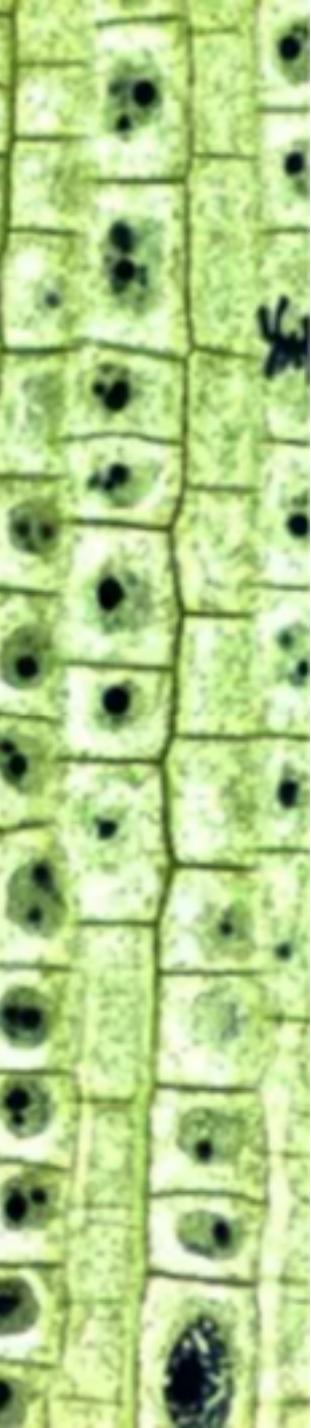
Questo è lo stadio finale di un processo di formazione che parte da una cellula meristemica che da origine a un'acellula che si differenzia, con conseguente vescicolazione, coalescenza e accrescimento del sistema di membrane.



Il processo inizia da una serie di vescicolette dette **PROVACUOLI** originatesi dal corpo del Golgi.



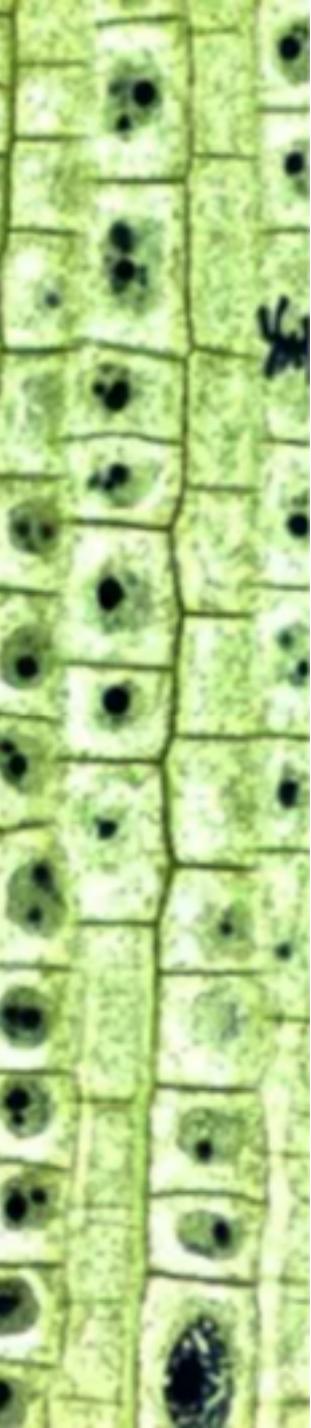
- I provacuoli possono evolvere in vacuoli con la confluenza di ulteriori vescicole, oppure fondersi con un vacuolo preesistente, modificandone il contenuto e le proprietà.
- I vacuoli neoformati possono quindi fondersi tra loro producendo uno o pochi grossi vacuoli.
- I vacuoli sono molto fragili, e studiarne il contenuto è stato molto difficile. In tempi relativamente recenti è stato possibile dimostrare che essi sono coinvolti in importanti aspetti del metabolismo cellulare, e che cellule di tessuti diversi possono avere vacuoli specializzati.
- Il grande vacuolo centrale (**VACUOLO VEGETATIVO**) risulta delimitato dalla membrana detta **TONOPLASTO**, che deriva dalla somma delle membrane di vescicolette che si sono progressivamente fuse fra di loro.



Il **vacuolo vegetativo** può diventare la sede di:

- 1) accumulo di ioni e metaboliti
- 2) confinamento di prodotti di riserva in tessuti speciali (lipidi, carboidrati, aa, proteine).
- 3) accumulo di potenziali composti di difesa o di reazione a stress biotici e abiotici.
- 4) accumulo di pigmenti polari idrosolubili.
- 5) processi di detossificazione (es. da metalli pesanti).

**Vacuolo + parete cellulare + membrana cellulare → TURGORE CELLULARE**, che consente crescita e mantenimento della forma degli organi in struttura primaria di una pianta

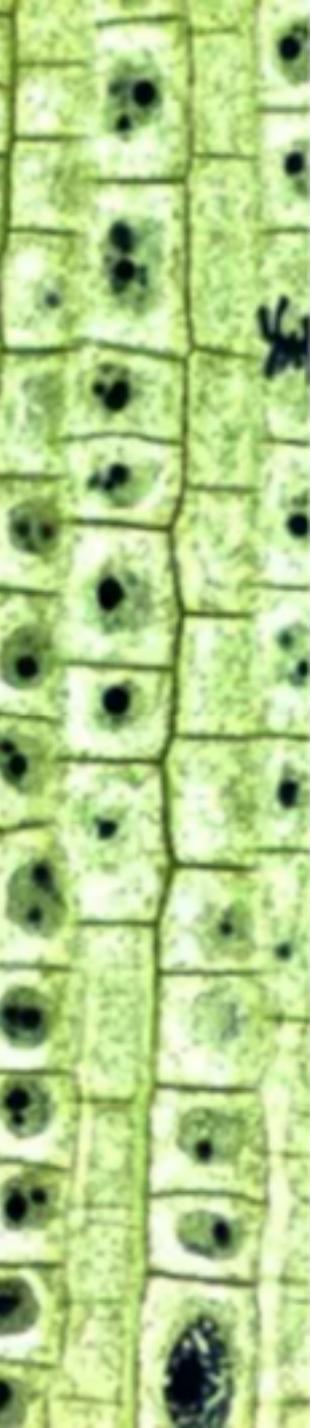


## Contenuto di ioni e metaboliti nel succo vacuolare

- $K^+$  è prevalente
- elevate concentrazioni di elementi presenti a basse o bassissime concentrazioni nel citoplasma, e.g. Ca e Na.
- molto abbondanti ed in elevate concentrazioni anioni inorganici (es.  $Cl^-$ ), acidi organici (soprattutto ac. malico), mono-, bi- o triglucidi solubili (es. saccarosio), ed aminoacidi.

Vacuolo = “trappola” acida, pH compreso tra 5 e 6, ma che diventa molto acido in alcuni gruppi di piante, che hanno un metabolismo di assimilazione della  $CO_2$  particolare (piante “CAM”), con **pH=2**.

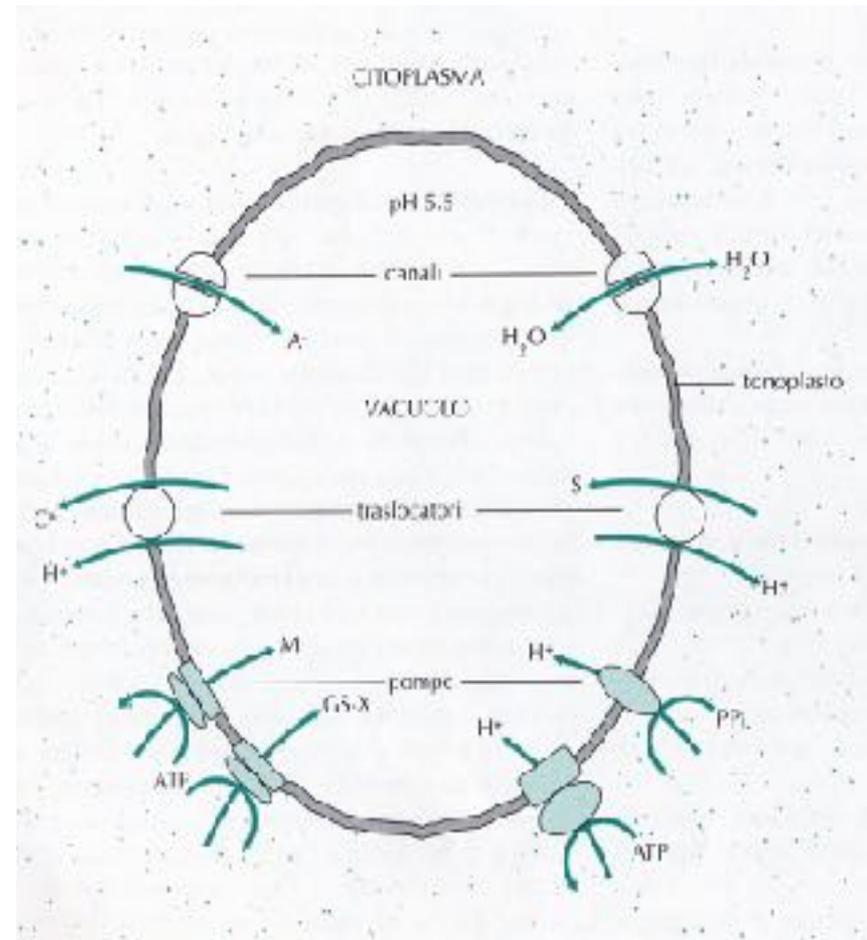
Basso (=acido!) pH anche nel vacuolo di tessuti particolari, e.g. polpa di alcuni frutti (es. agrumi).

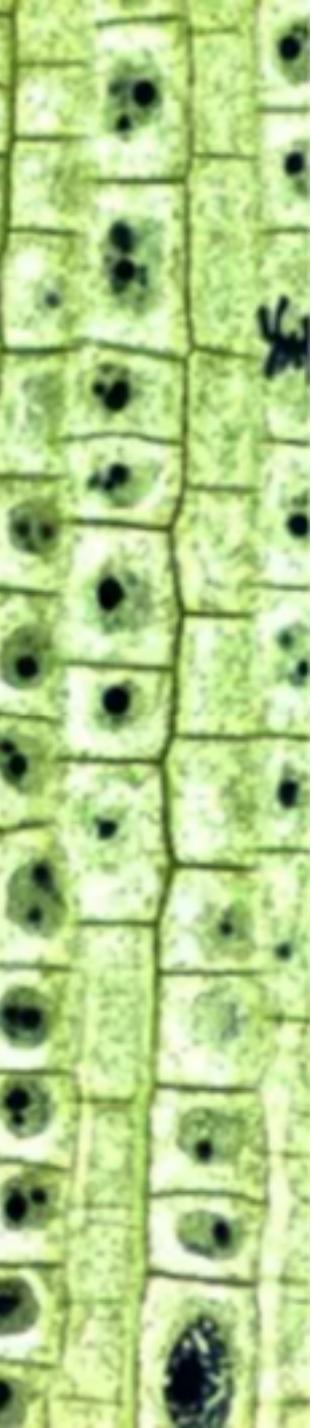


L'acidificazione comporta una differenza di elettropotenziale, che stimola la attività di due tipi di pompe protoniche, che consumano energia (sono ATP- e PPI-dipendenti)

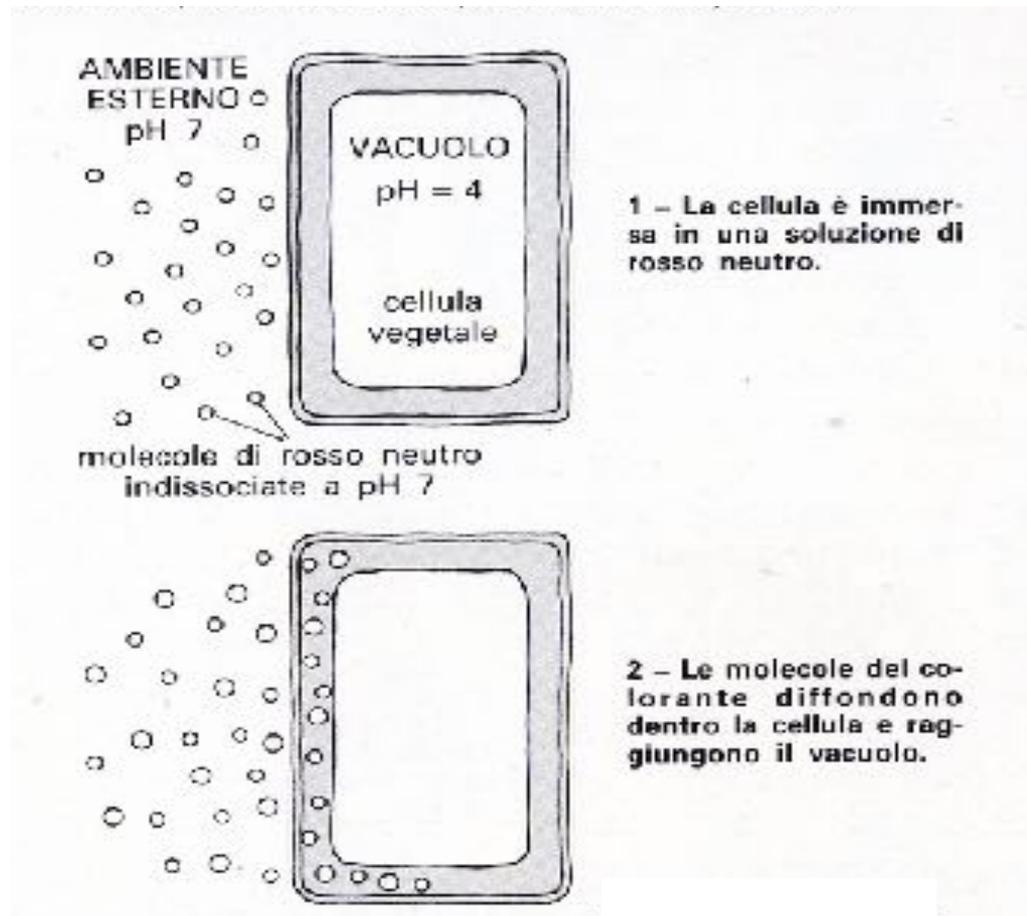
Accumulo di protoni all'interno del tonoplasto → eccesso di cariche positive → richiamo automatico di anioni carichi negativamente.

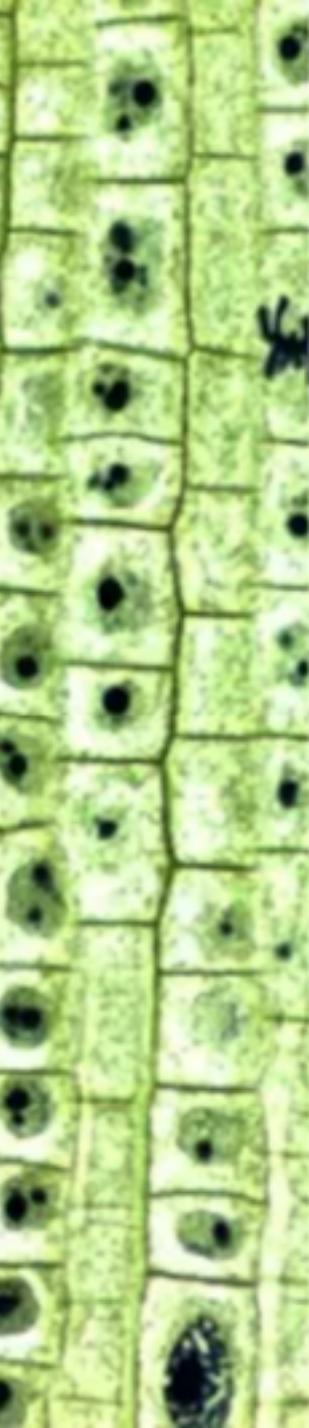
I protoni poi vengono usati da sistemi traslocatori per importare altre molecole, mentre altri traslocatori energia-dipendenti possono importare all'interno del vacuolo sostanze molto diverse, tra le quali zuccheri, peptidi, alcaloidi.





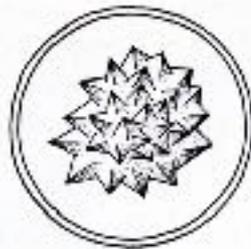
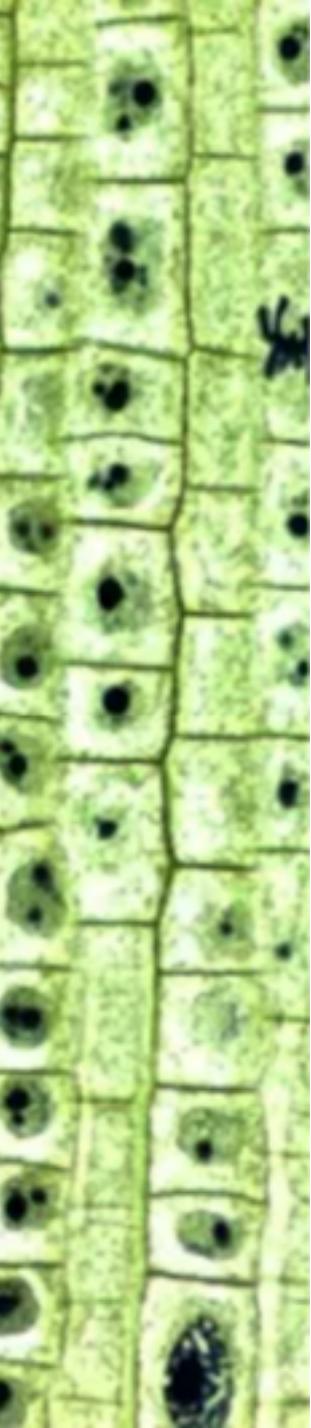
L'elevata acidità vacuolare può determinare l'intrappolamento di molecole che, non cariche a livello citoplasmatico, diffondono attraverso il tonoplasto, acquisendo una carica positiva (perché dissociate) che ne impedisce il viaggio a ritroso...



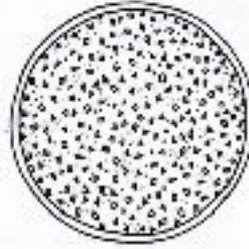


**3 - Al pH del vacuolo le molecole del colorante si dissociano e assumono una carica positiva. Le molecole cariche positivamente non possono più riattraversare la membrana che circonda il vacuolo.**

Talvolta l'accumulo di un soluto in una cellula o in un suo compartimento può essere dovuto al fatto che le sue molecole passano facilmente attraverso le membrane nella forma indissociata mentre passano difficilmente nella forma dissociata. Una volta entrate nella cellula le molecole si dissociano e vi restano prigioniere. Questo accade per esempio quando si immergono delle cellule vegetali in una soluzione di rosso neutro (un «colorante vitale», non tossico).



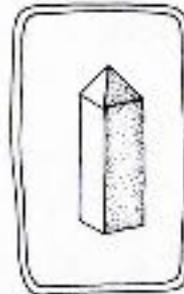
DRUSA



SABBIA  
CRISTALLINA



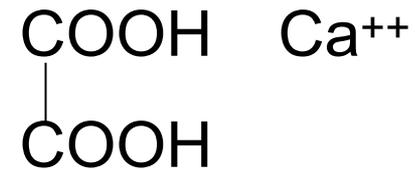
RAFIDI  
(fascio di cristalli  
allungati avvolti in  
una guaina mucillaginosa)

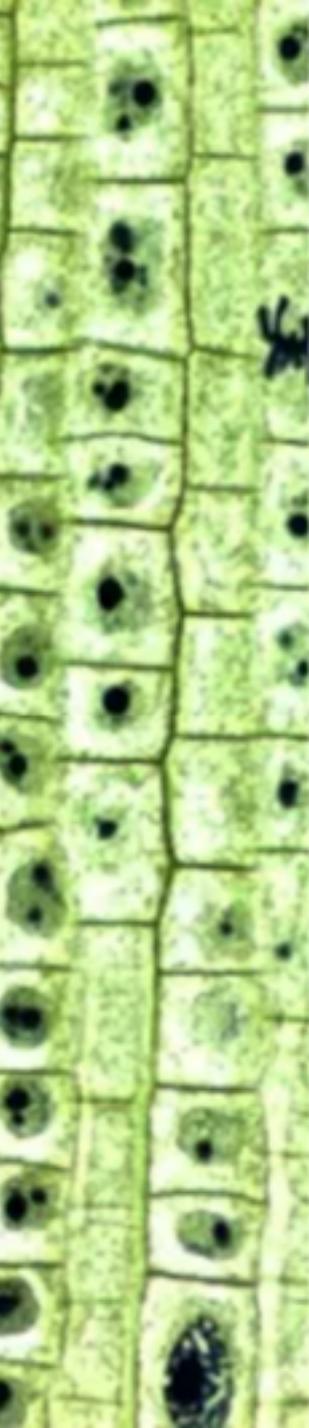


CRISTALLO  
PRISMATICO

I cristalli di ossalato di calcio possono avere diverse forme. Questi cristalli possono servire da guida per identificare al microscopio droghe di origine vegetale: in tal modo si possono riconoscere le falsificazioni.

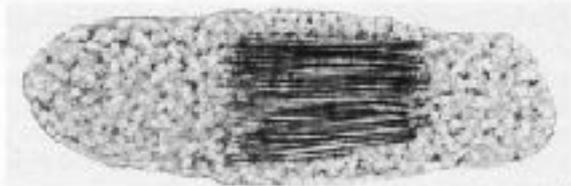
L'elevata concentrazione di calcio e di particolari acidi organici (es. acido ossalico) determina la precipitazione di cristalli, talvolta di forma spettacolare.





(a)

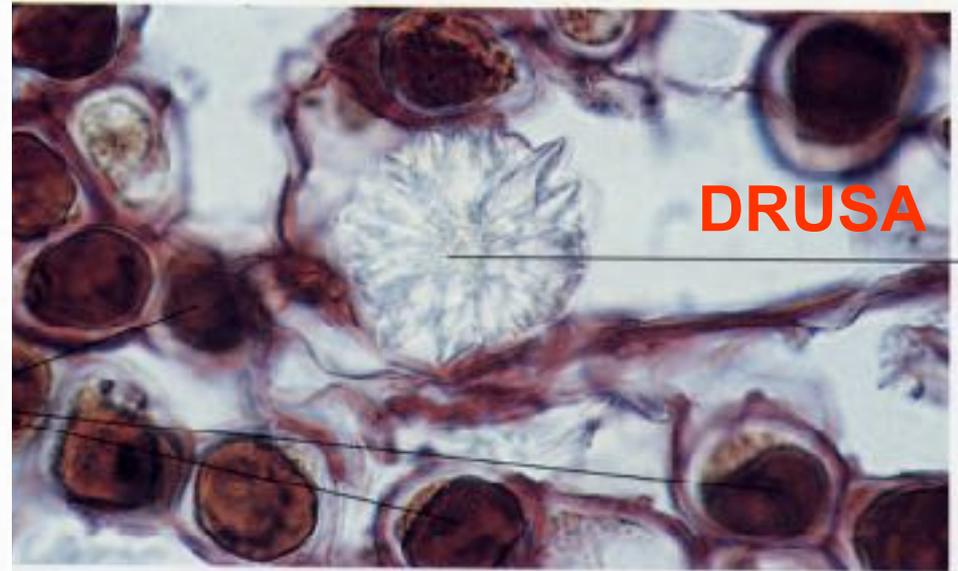
5µm



(b)

5µm

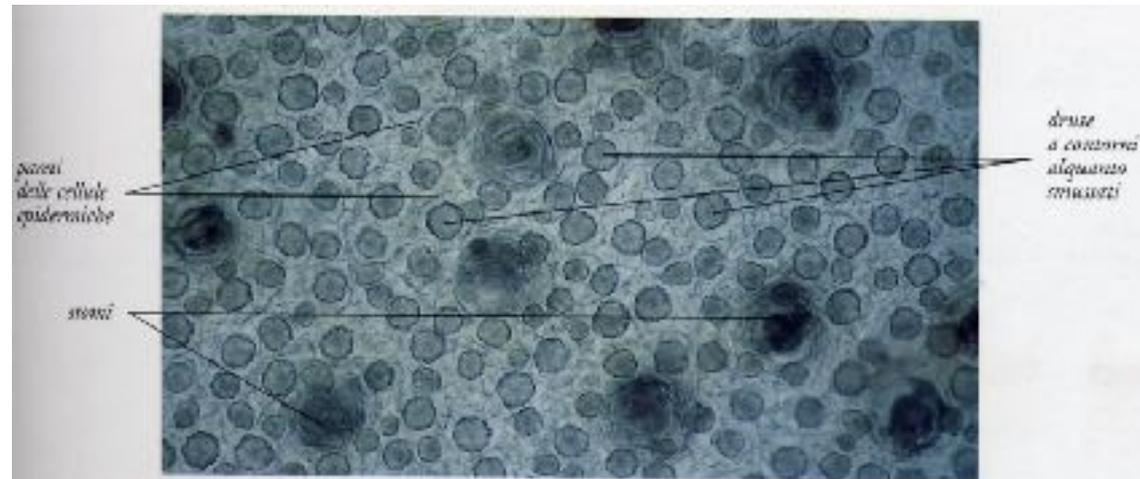
I vacuoli possono contenere differenti forme di cristalli di ossalato di calcio. (a) Druse, o aggregati di cristalli di ossalato di calcio, in cellule epidermiche di *Cecropia condensis*, osservate al microscopio elettronico a scansione. (b) Un fascio di rifili, cristalli aghiformi di ossalato di calcio, nel vacuolo di una cellula di una foglia di *Sansevieria*. Non si distingue il tonoplasto; la sostanza granulare che circonda i cristalli è citoplasma.



**DRUSA**

Druse nel fusto di nocciolo (*Corylus avellana* L., fam. Corylaceae).  
x 400 (320)

Questi inclusi cristallini da un lato rendono indisponibile il Ca, dall'altro hanno un effetto deterrente nei confronti degli animali erbivori.



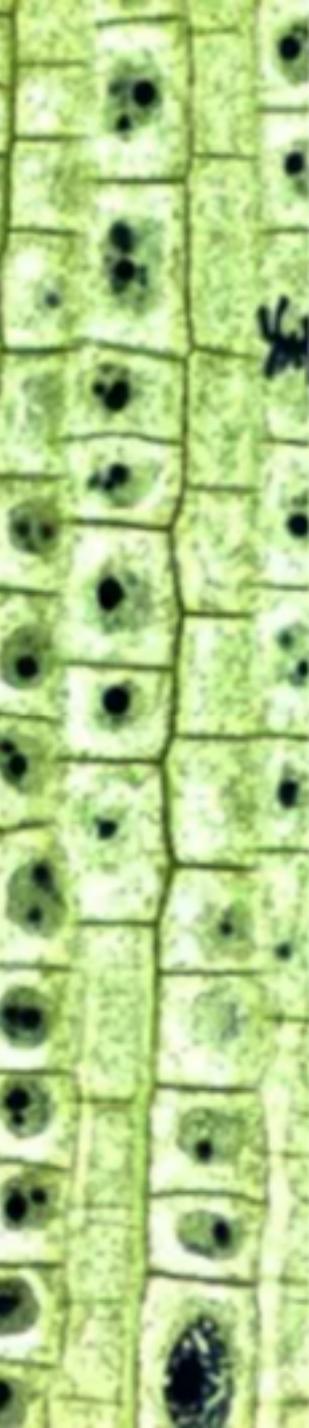
pareti delle cellule epidermiche

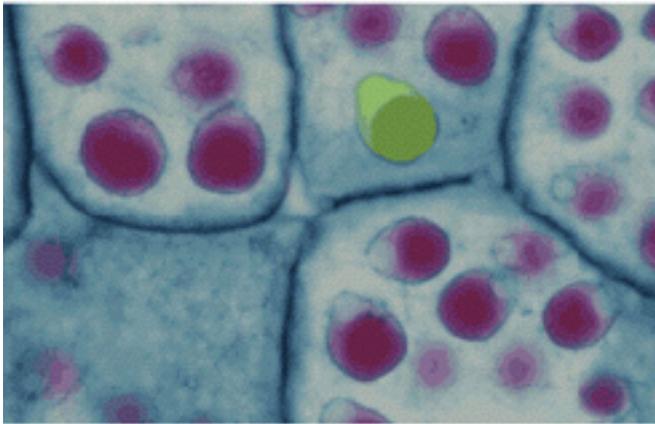
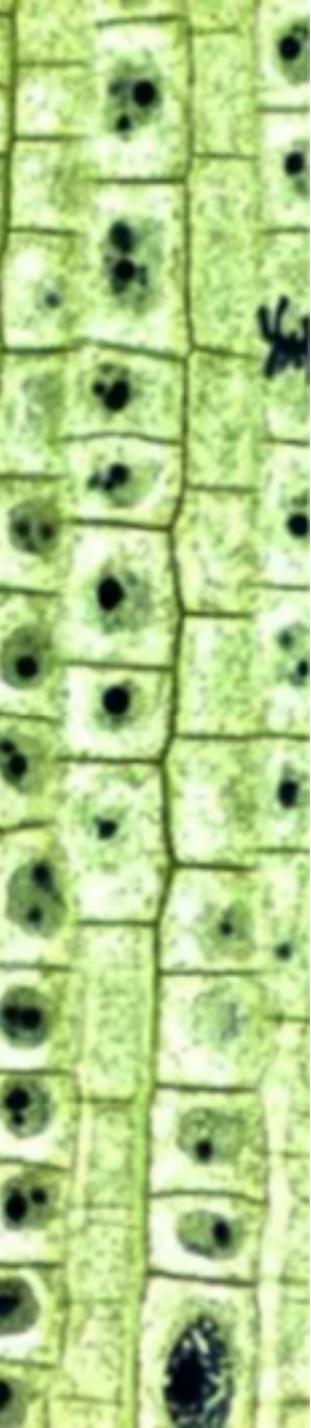
stomi

druse a contenuto alquanto mucositi

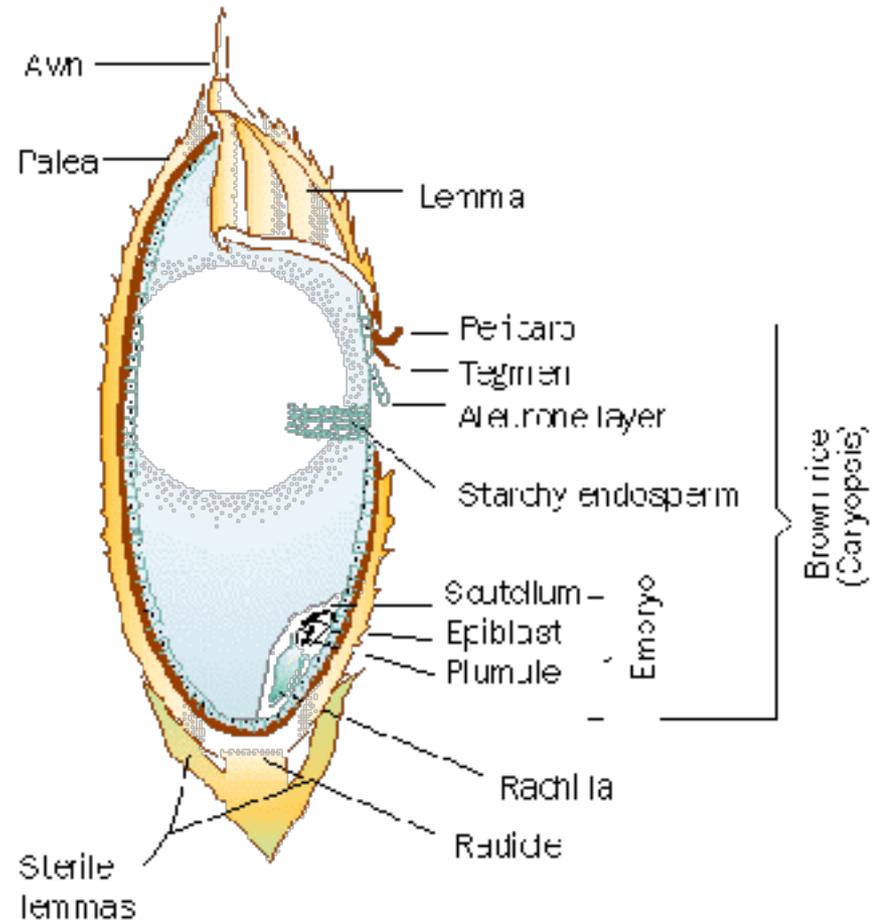
Druse nel fusto di fico d'India (*Opuntia ficus-indica* Miller, fam. Cactaceae).  
Spilatura, x 200 (170)

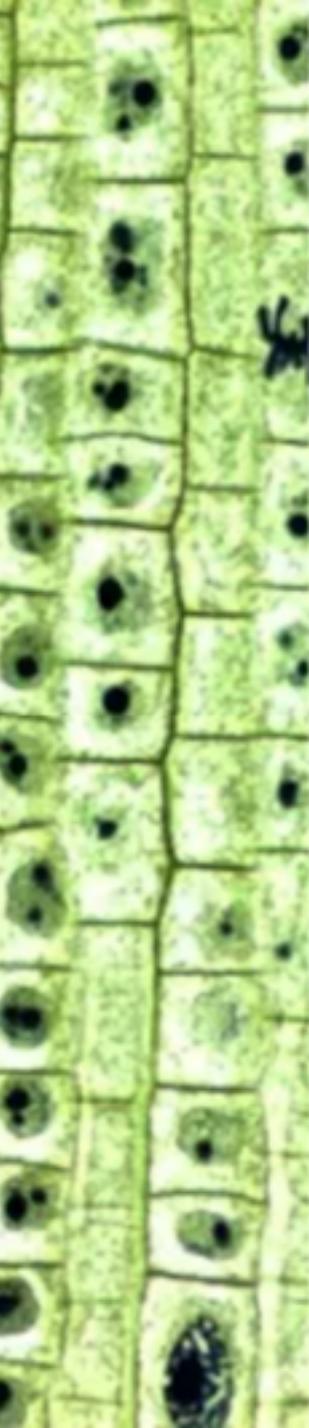
Nei semi: (leguminose, cereali) vi è un accumulo di proteine di riserva, che poi, con la maturazione e una progressiva disidratazione, produce **granuli di aleurone**





**Cariosside** di un cereale (frutto secco indeiscente monospermo), ad es. il grano o l'orzo, il famoso «chicco»...





## LE PRINCIPALI COMPONENTI DEL CHICCO DI GRANO

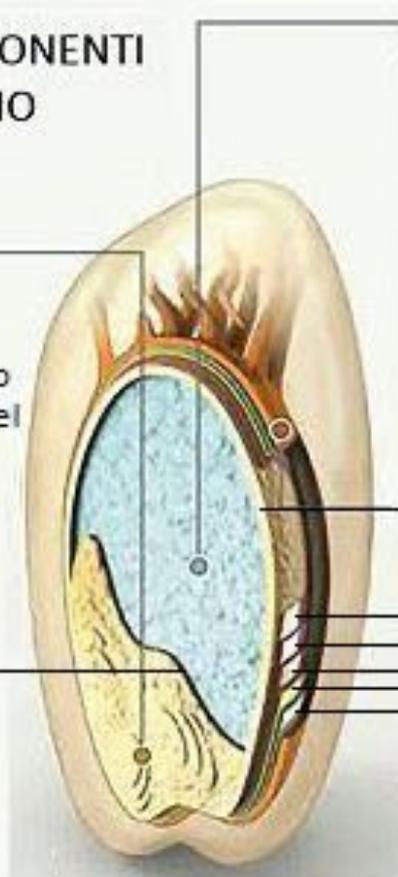
### GERME

Il germe rappresenta l'embrione della nuova pianta. E' situato in basso e rappresenta dal 2-4% del peso di un chicco.

Ricco di proteine, lipidi, vitamina E ed enzimi

### SCUTELLO

Rivestimento che separa l'endosperma dal germe



### ENDOSPERMA

L'endosperma rappresenta la parte interna del chicco ed è quasi l'83% del suo peso.

Ricco di amido e proteine di riserva

### STRATO ALEURONICO

Sottile strato di cellule che riveste l'endosperma.

Ricco di proteine, lipidi, vitamine, sali minerale ed enzimi

### PERISPERMA

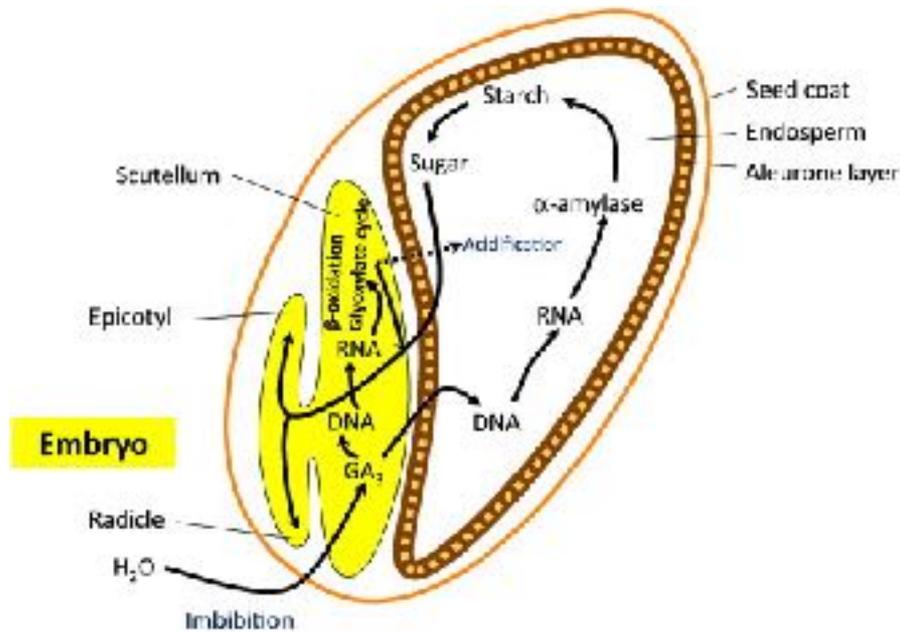
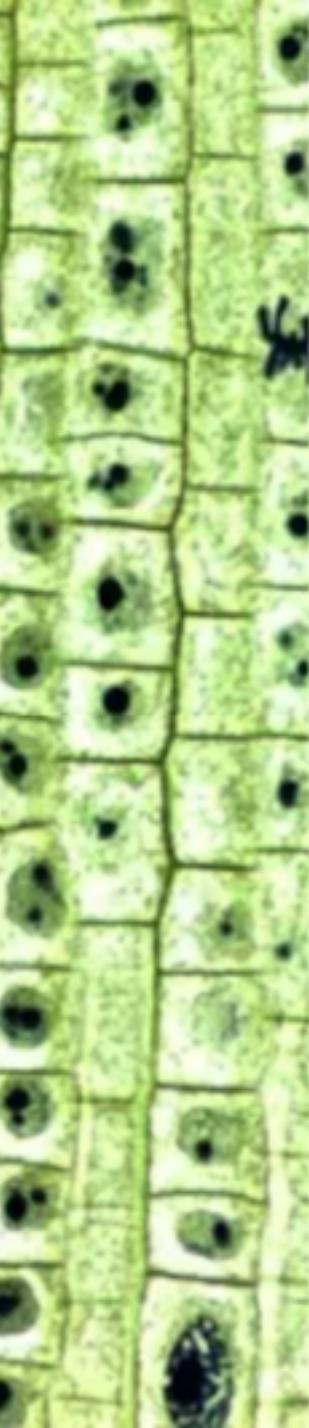
### SPERMODERMA

### PERICARPO

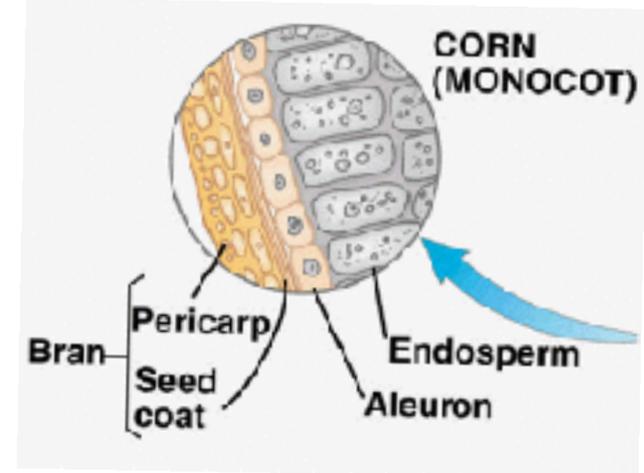
### CRUSCA

La crusca è la parte più esterna e dura della cariosside del chicco.

Ricca di fibra alimentare e sali minerali



**Strato aleuronico:** tra il pericarpo esterno (tegumenti di protezione) e il tessuto di riserva amilaceo (endosperma); strato monocellulare, tessuto ad elevato valore nutrizionale elevata % proteine di tipo solubile (albumine e globuline), lisina, enzimi della degradazione dell'amido (amilasi), proteine di riserva (proteasi).



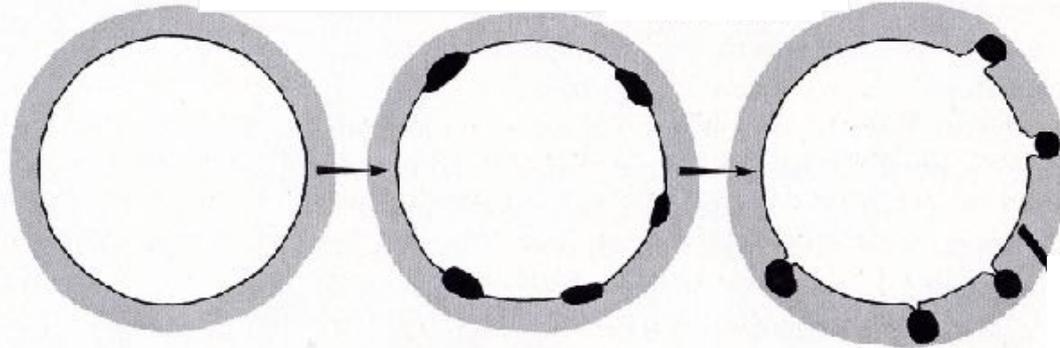
# Vacuolo di riserva

Massimo  
contenuto  
idrico del  
tessuto

Seme in maturazione (Leguminose)



Minimo  
contenuto  
idrico del  
tessuto

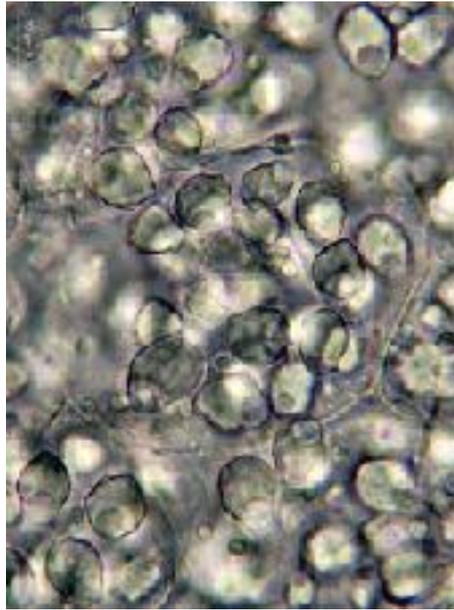
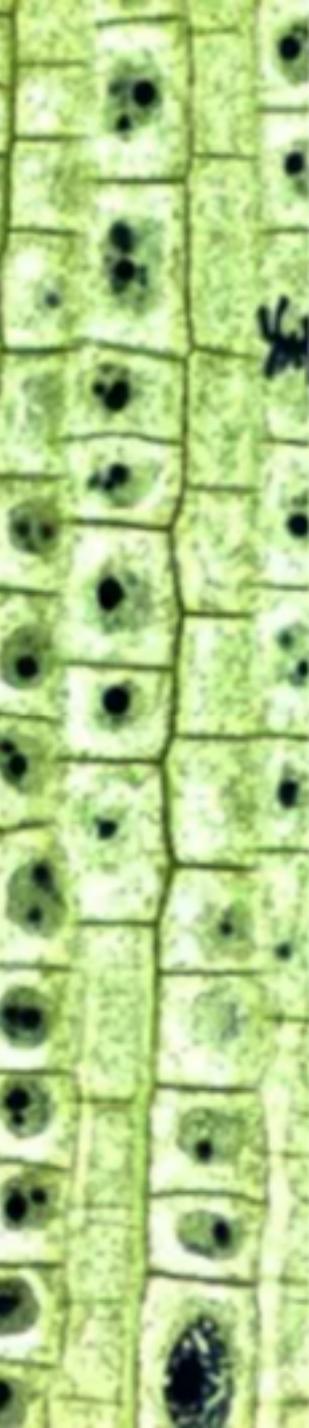


Inizialmente si ha un normale vacuolo a contenuto liquido.

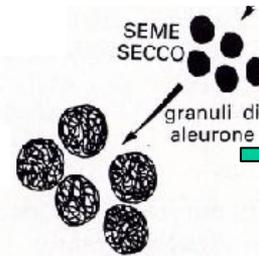
Le proteine di riserva cominciano a depositarsi in alcune zone al margine del vacuolo.

Le zone dove si sono depositate le proteine si distaccano per evaginazione dal vacuolo: si formano così dei vacuoletti a contenuto solido (granuli di aleurone).

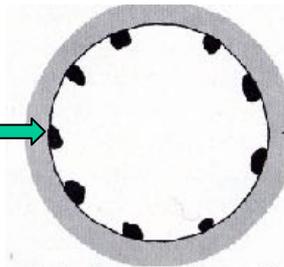
I granuli di aleurone contenenti le proteine di riserva del seme prendono origine da un vacuolo durante la maturazione e si trasformano nuovamente in un vacuolo durante la germinazione. Questa sequenza di eventi è tipica dei semi delle leguminose; nei semi di altre piante la formazione dei granuli di aleurone avviene in modo diverso.



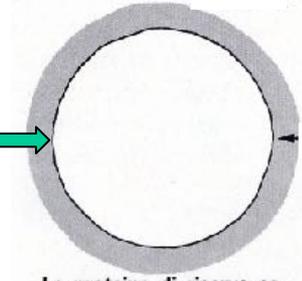
## Seme in germinazione



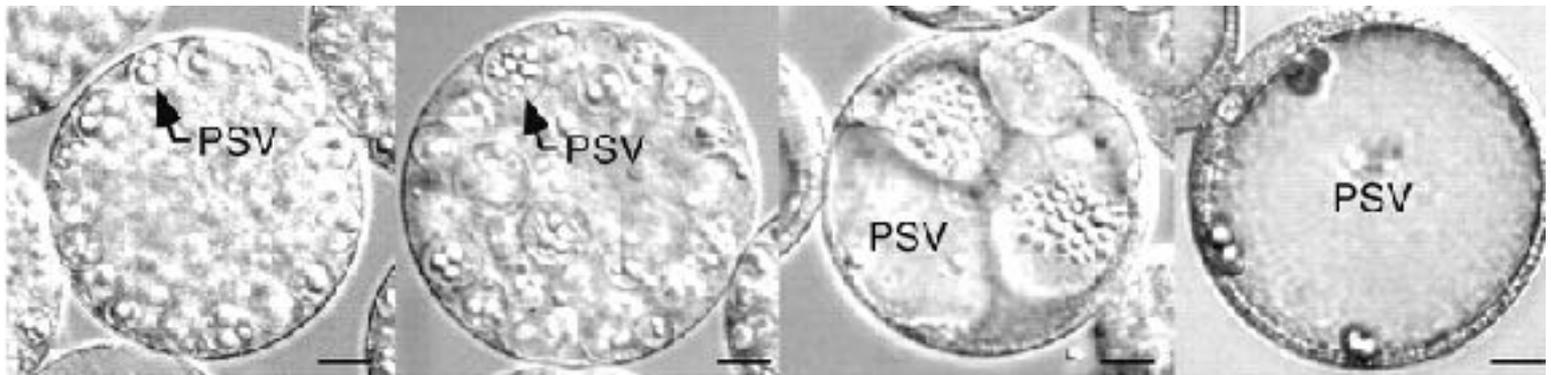
Le proteine dei granuli di aleurone vengono progressivamente idrolizzate. I granuli si rigonfiano e tendono a fondersi insieme.



Dalla fusione dei granuli di aleurone si è formato un grande vacuolo. Ai suoi margini rimane qualche residuo di proteine non digerite.



Le proteine di riserva sono scomparse. I granuli di aleurone si sono ritrasformati in un vacuolo a contenuto liquido.



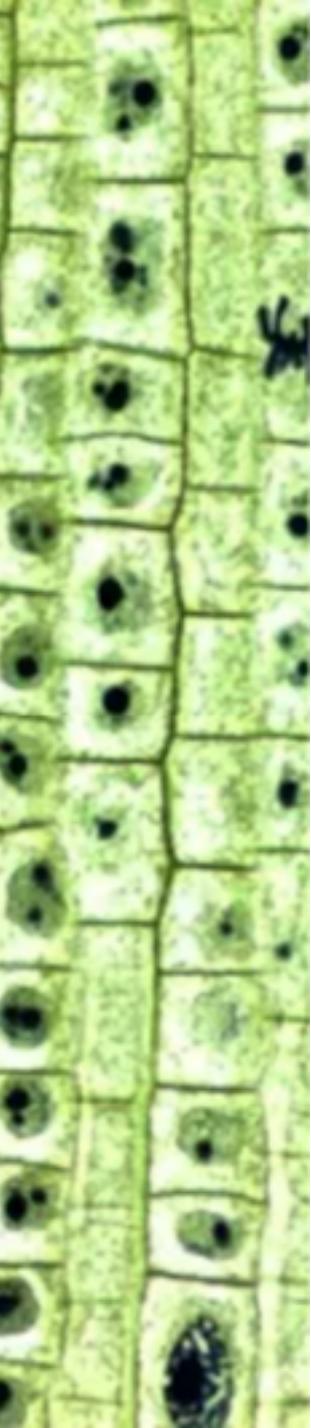
# Vacuolo come deposito di sostanze di protezione

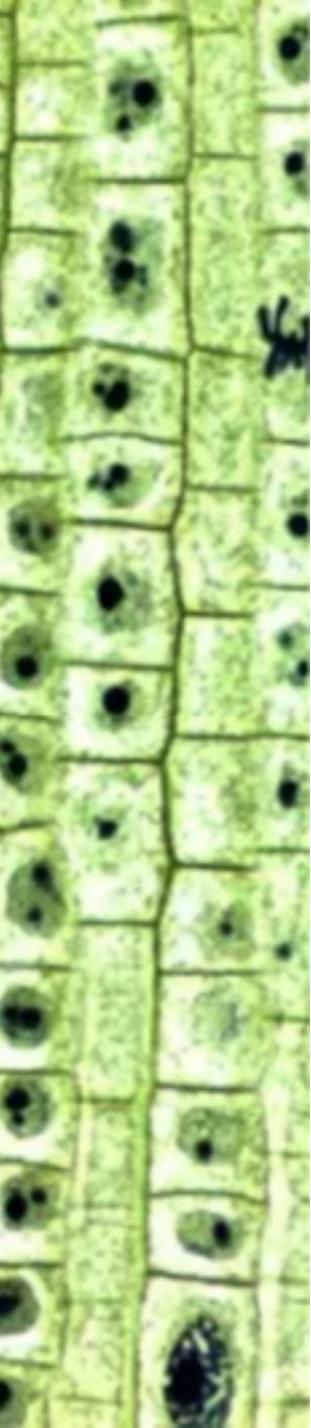
Diversi gruppi di sostanze idrofile possono essere accumulati nel vacuolo con funzioni di repellenza e difesa:

- 1) alcuni alcaloidi;
- 2) glucosidi (ad esempio quelli cianogenici, “generatori di cianuri”);
- 3) tannini;
- 4) flavonoidi.

## ALCALOIDI:

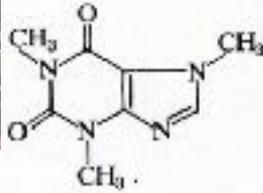
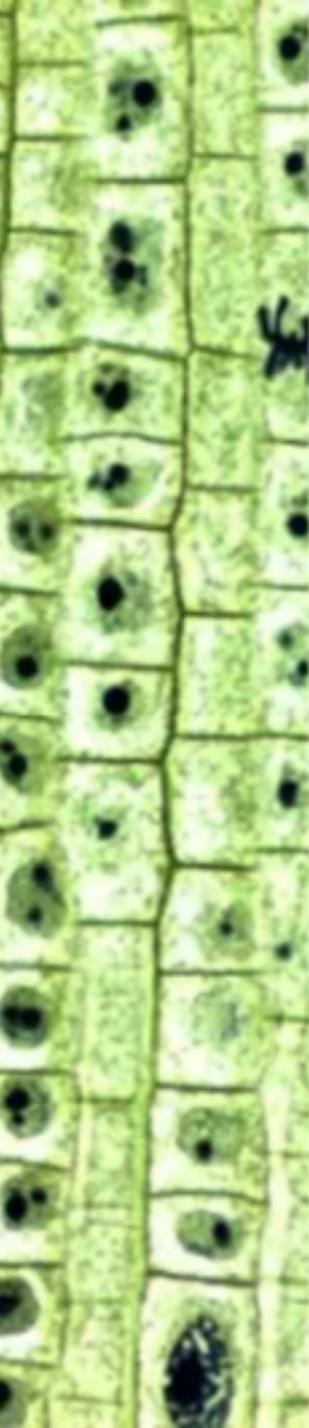
- descritti come composti a reattività **basica** (= **alcali**),
- contenenti **azoto** (gruppi amminici),
- **farmacologicamente** attivi,
- molto eterogenei e diversificati caratteristici del mondo vegetale.



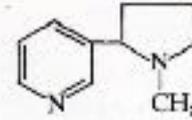


Le piante contenenti **alcaloidi** furono la prima “materia medica” del genere umano, ancora oggi sono usati come farmaci - estremamente potenti, oppure come modelli per ottenere moderni farmaci di sintesi.

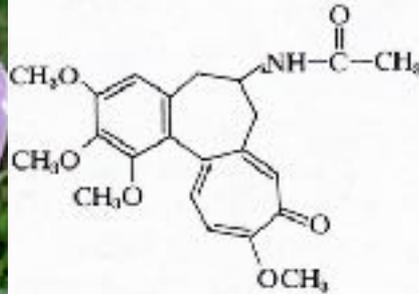




caffaina  
(caffè, tè, ecc.)

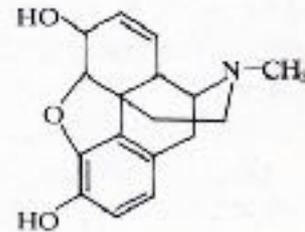


nicotina  
(tabacco)

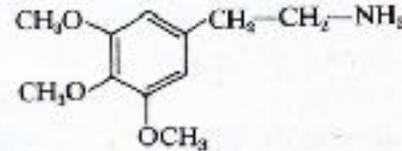


!!!

colchicina  
(colchico)



morfina  
(papavero da oppio)

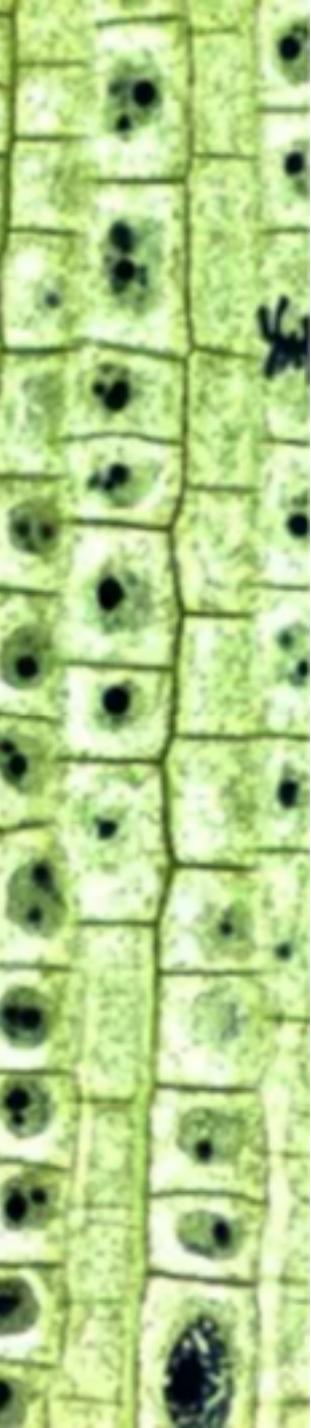


mescalina  
(alcuni cactus)



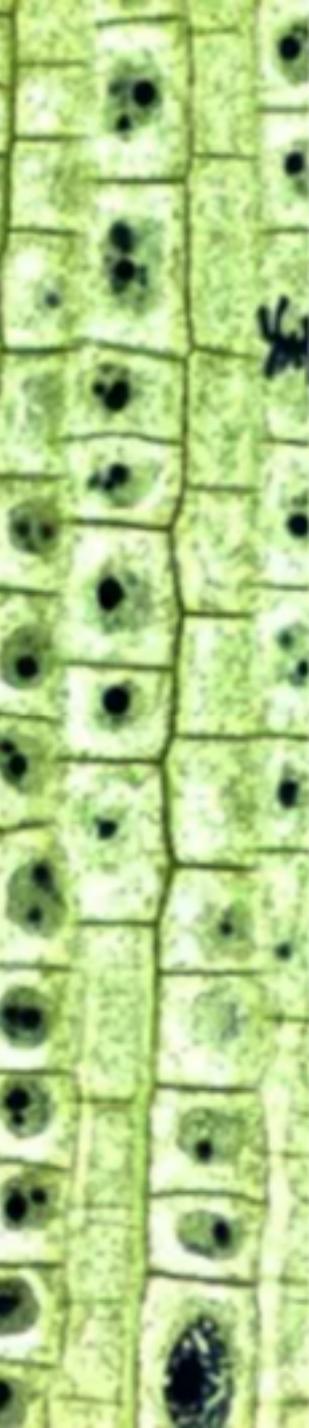
Formule di alcuni alcaloidi. Esse vogliono dare un'idea dell'estrema varietà di strutture chimiche che si trova in questa «famiglia» di molecole. Notate la somiglianza della caffeina con le basi puriniche degli acidi nucleici; l'anello esagonale della nicotina richiama invece il NAD.

**Mescalina:** psichedelico contenuto principalmente nel peyote (*Lophophora williamsi*)

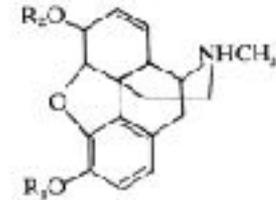


*Trichocereus pachanoi*  
/ *Echinopsis pachanoi*  
/ San Pedro / cardòn

- Origine: Bolivia, Ecuador, Perù
- In Italia usato come pianta ornamentale
- La mescalina è una sostanza psichedelica, allucinogena, enteogena, usata in riti tribali nelle culture sciamaniche



Non tutti gli alcaloidi vengono accumulati a livello vacuolare. In alcuni casi questi vengono secreti nel lattice.

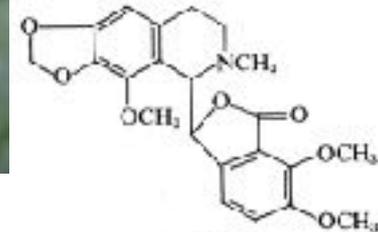


gruppo della morfina

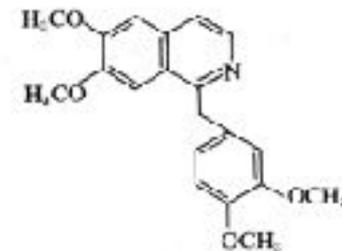
morfina:  $R_1=H$ ,  $R_2=H$

codeina:  $R_1=CH_3$ ,  $R_2=H$

tebaina:  $R_1=CH_3$ ,  $R_2=CH_3$



narcotina

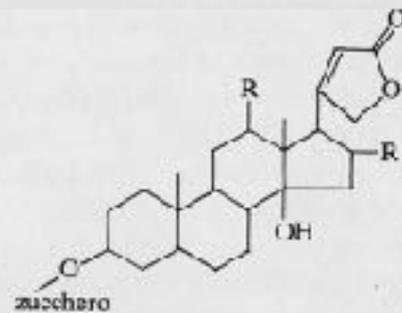
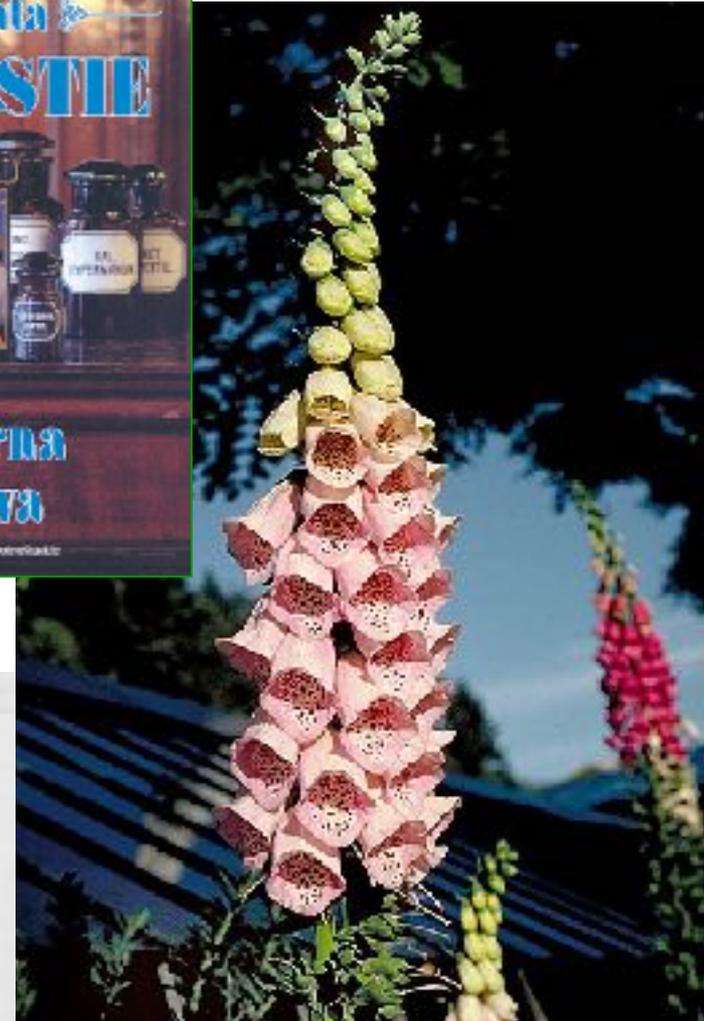
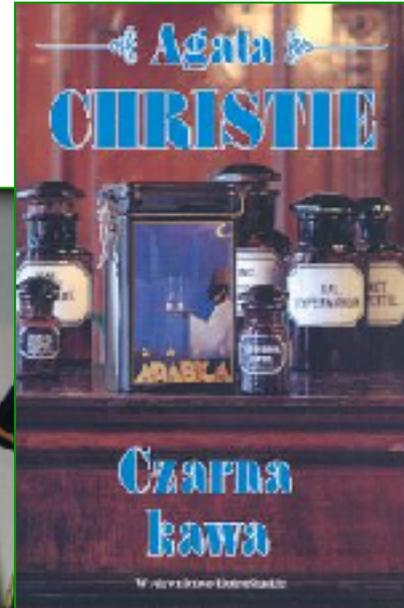
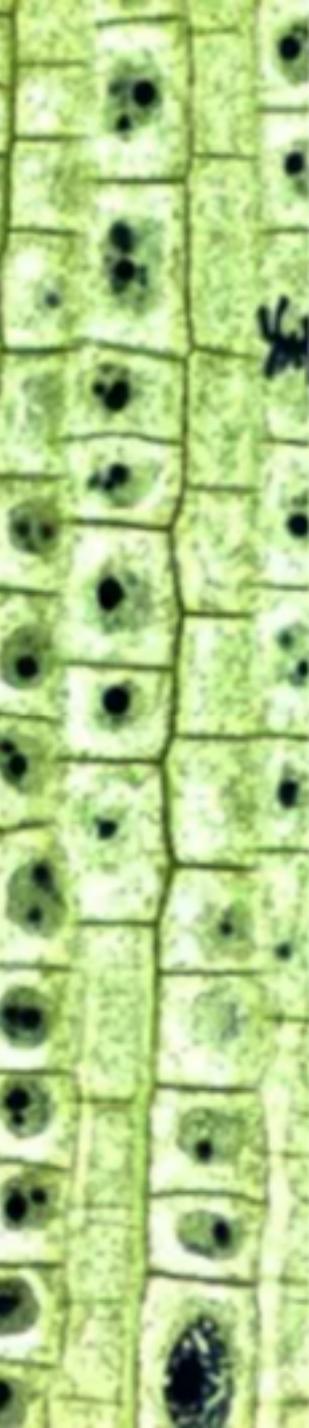


papaverina



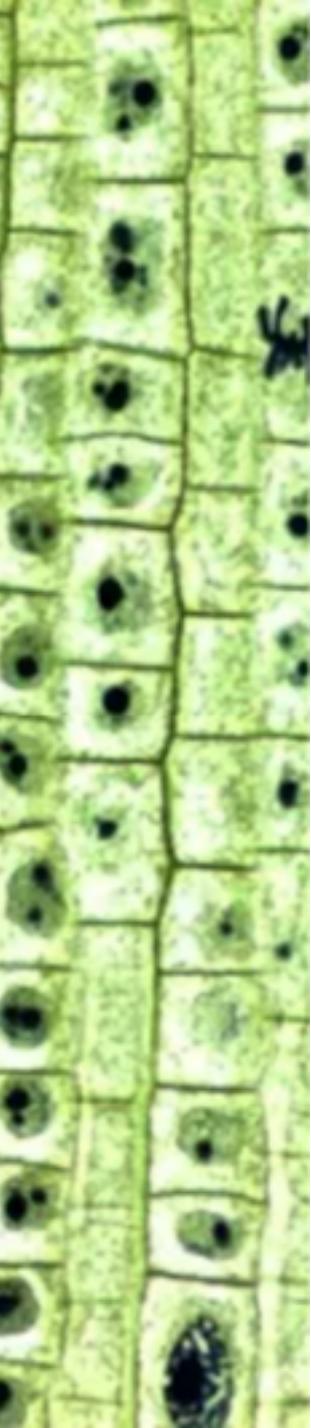
Una delle piante medicinali più famose: il papavero somnifero detto anche papavero da oppio o alcuni suoi principi attivi. I frutti immaturi del papavero (nella foto) contengono un lattice che sgorga spontaneamente da un'incisione: il lattice rappreso costituisce l'oppio. Quest'ultimo contiene una trentina di alcaloidi di cui sono riportate alcune formule. I loro effetti sull'organismo umano sono estremamente diversi (per esempio la morfina agisce essenzialmente sul sistema nervoso centrale mentre la papaverina agisce sulla muscolatura liscia). Oltre agli alcaloidi l'oppio contiene moltissime altre sostanze: acidi organici, resine, cere, proteine, ecc.

# GLUCOSIDI /Glicosidi



Una pianta medicinale molto famosa: la digitale (*Digitalis purpurea*) la quale contiene numerosi principi attivi che rinforzano le contrazioni del cuore. La figura ne mostra la formula generale. Notate la somiglianza tra queste molecole e gli steroli.

*Digitalis purpurea*



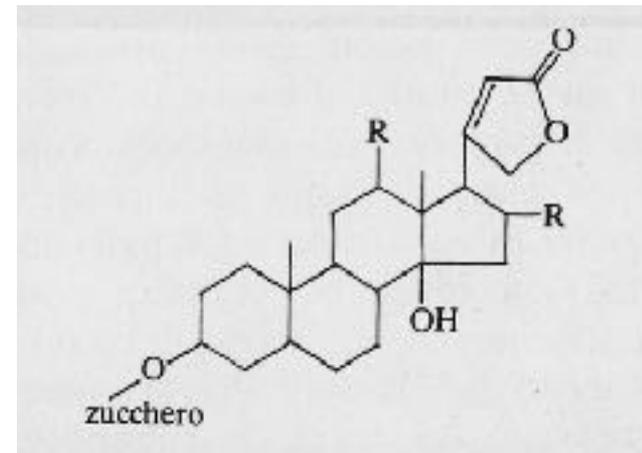
## Digitalici:

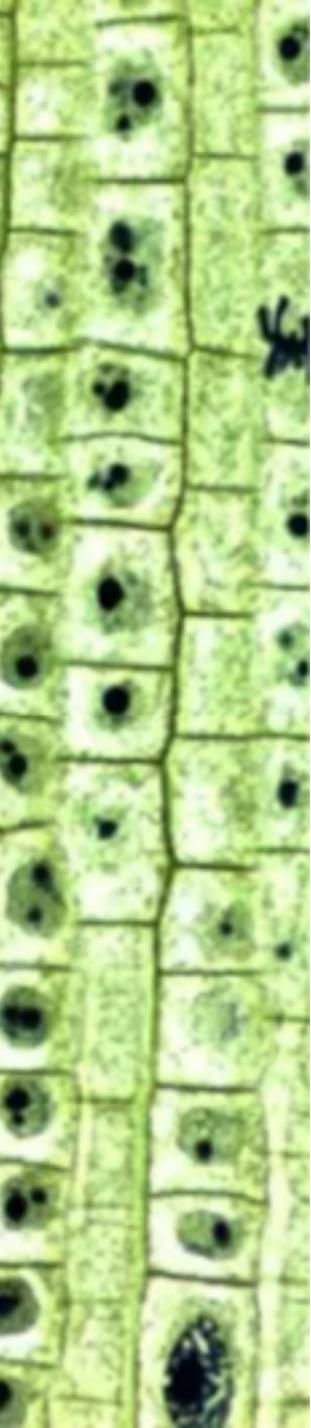
- sono dei farmaci cardiocinetici con efficacia altissima ed elevata tossicità prolungata nel tempo;
- possiedono due principi attivi principali: **DIGOTOSSINA & DIGITOSSINA.**

**DIGITONINA:** glicoside digitalico, non ha effetti sul cuore, viene sfruttato per il suo potere tensioattivo.

## Digitossina:

- il più assorbito a livello intestinale
- usato nel trattamento dell'insufficienza cardiaca





Gli effetti dei digitalici sono di tipo inotropo positivo (=aumento della forza contrattile del muscolo cardiaco) sulla contrazione, di tipo batmotropo positivo (eccitabilità delle cellule cardiache) sulla formazione dell'impulso, essendo invece negativi sulla conduzione (dromotropo negativi) e sulla frequenza (cronotropo negativi).

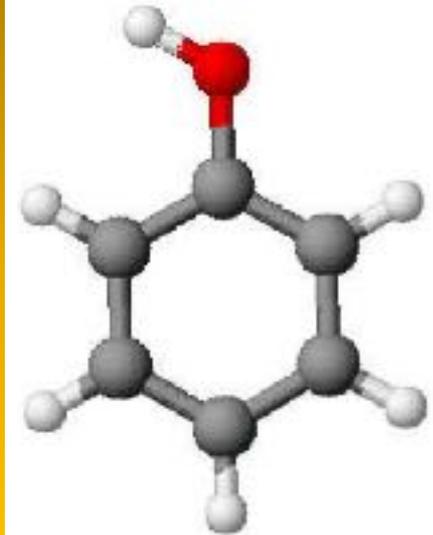
Il meccanismo d'azione è dovuto al legame relativamente stabile tra il nucleo steroideo e una frazione precisa della pompa sodio-potassio ( $\text{Na}^+/\text{K}^+$  ATPasi) dei cardiomiociti.

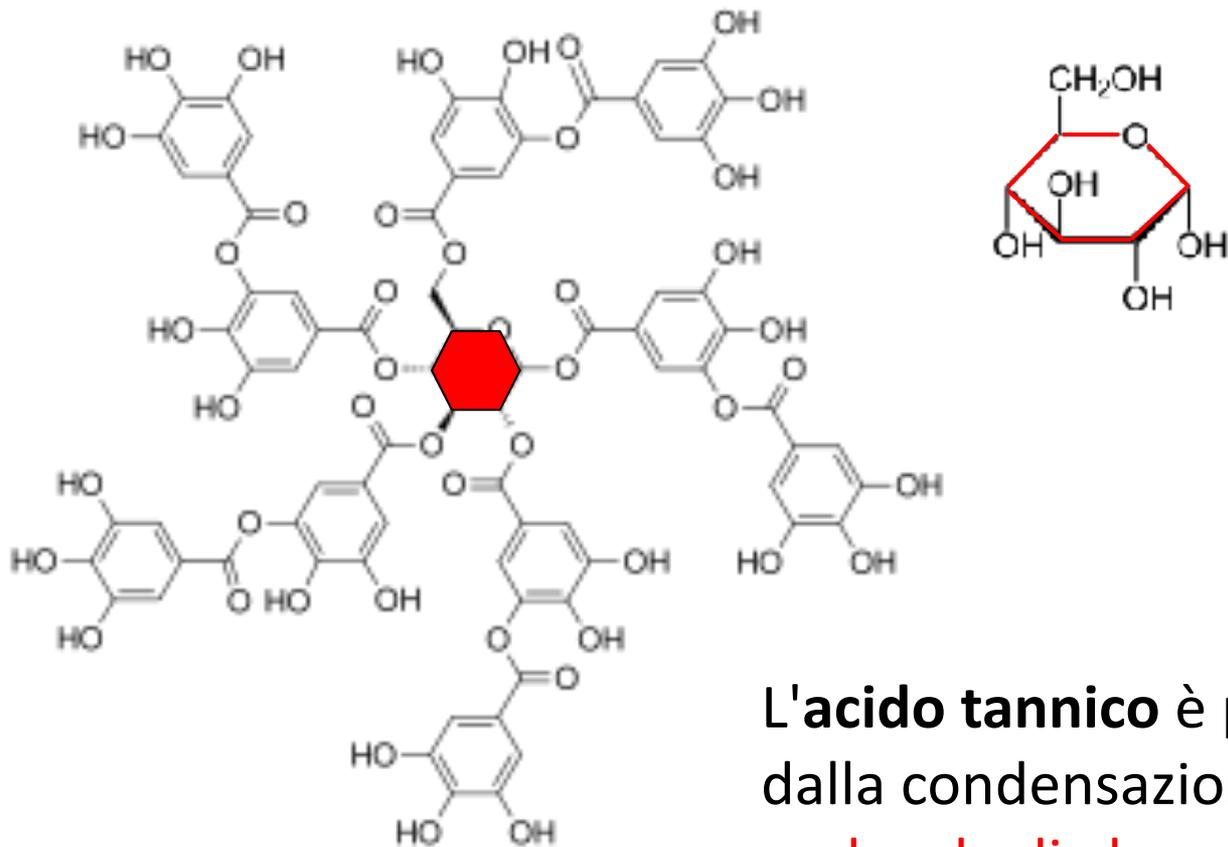
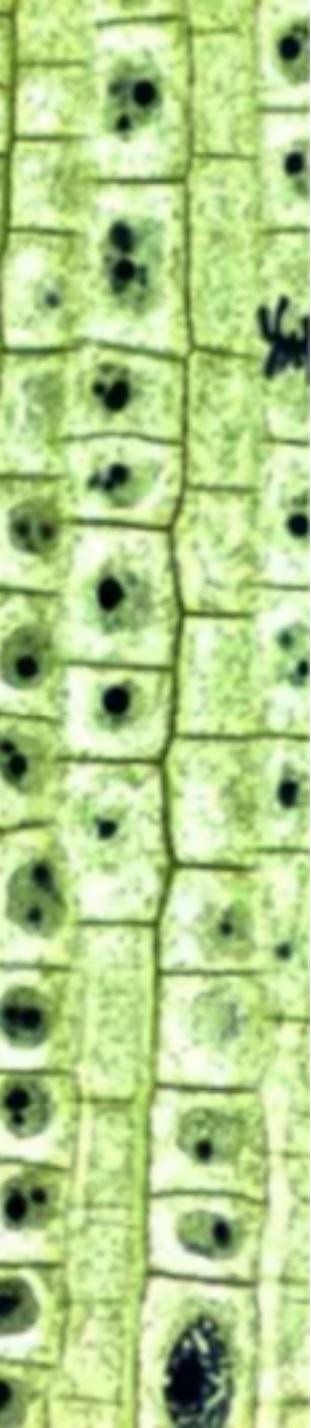
Questo legame determina l'inibizione del 10-30% dell'ATPasi di membrana, determinando un aumento del sodio intracellulare, ma con una conservazione del rapporto  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ .

Vi è in definitiva uno stoccaggio a livello vacuolare di alcaloidi e glucosidi, che comporta una compartimentazione di tali sostanze, potenzialmente dannose per il normale metabolismo cellulare.

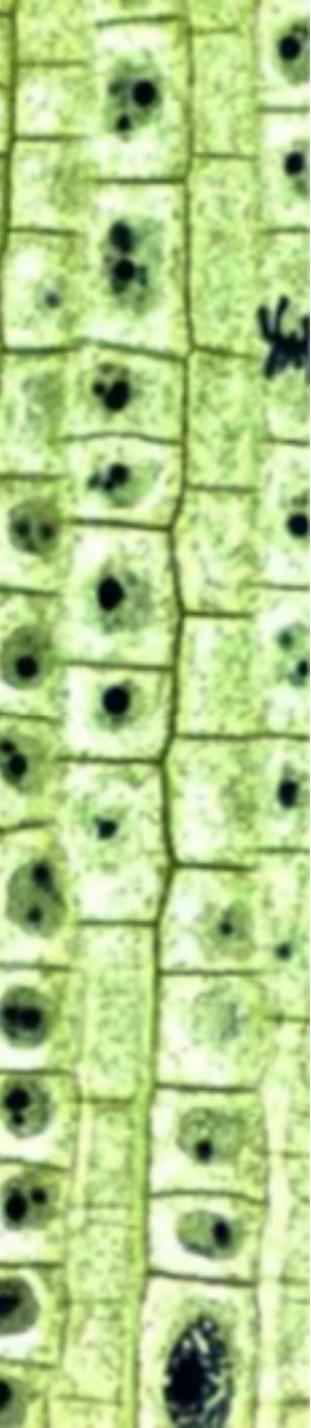
# TANNINI

- gruppo molto eterogeneo di molecole;
- derivano tutte da una molecola organica semplice = **FENOLO**, progressivamente modificata e condensata
- Capaci di legarsi a composti azotati
- Solubili in H<sub>2</sub>O
- Sapore astringente





L'**acido tannico** è prodotto dalla condensazione di **una molecola di glucosio** e cinque molecole di acido digallico.

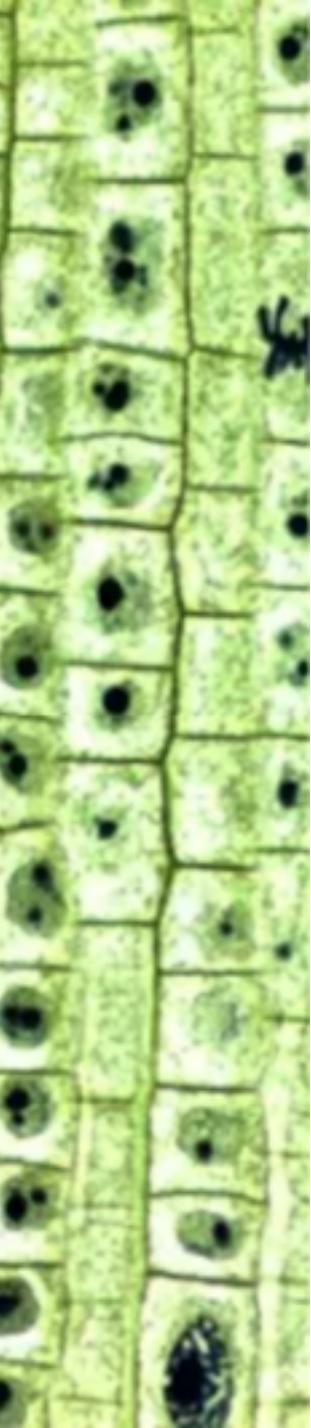


“Storicamente” utilizzati per la «concia delle pelli»: processo che permette di prevenire la putrefazione della pelle animale per opera di enzimi proteolitici, trasformandola in CUOIO.

Il termine **tannino** è stato introdotto nel 1796 per indicare una sostanza chimica presente negli estratti vegetali ottenuti dalla scorza dei nostri alberi.



Le fonti più ricche di tannini sono le cortecce di alberi dei generi *Quercus*, *Castanea*, *Picea*, *Fagus* e *Robinia*.



I tannini inibiscono l'attività di molti enzimi. Di conseguenza, inibiscono l'attività degli enzimi degli organismi potenzialmente patogeni, come ad esempio batteri e funghi.

La funzione dei tannini nel legno e nella scorza degli alberi e arbusti quindi è quello di aumentare la capacità di conservazione del materiale rendendolo scarsamente attaccabile da parte di organismi saprofiti, decompositori.

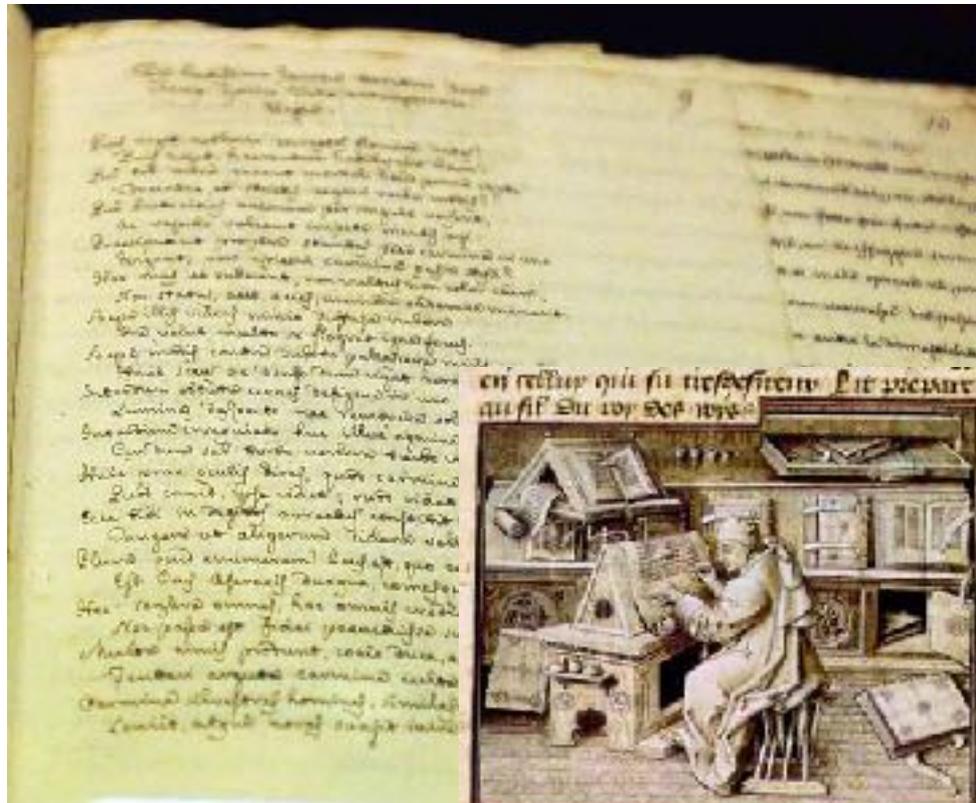
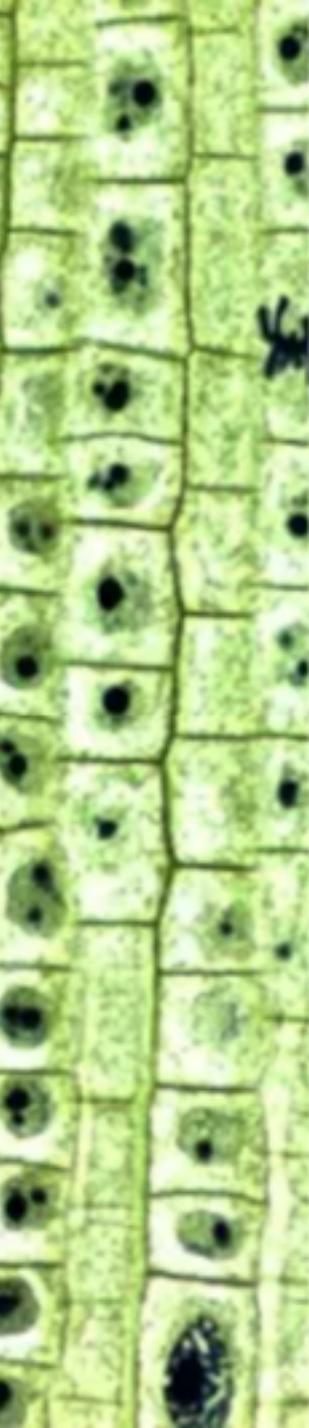
Da qui l'utilizzo dei tappi di sughero, ottenuti dalla scorza di *Quercus suber*, ricca in tannini.

I tannini possono liberarsi e diffondere anche da materiali lignei già stagionati. Erano quindi molto temuti dai pittori, perché potevano macchiare in maniera irreparabile i dipinti su tavola. Questo spiega perché i dipinti della grande produzione italiana del XIV-XVII secolo erano in genere eseguiti su legno di pioppo o cipresso (quasi privi di tannini).

Michelangelo  
Buonarroti, Tondo  
Doni, Uffizi,  
1506-1508. Dipinto su  
tavola, diametro: 120  
cm.



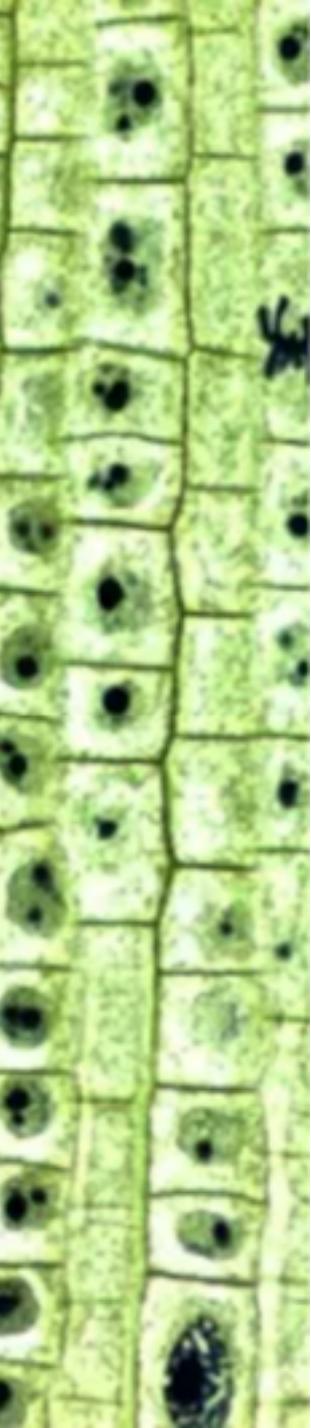
La civiltà occidentale è fortemente debitrice ai tannini (e quindi, indirettamente, al vacuolo della cellula vegetale) per la trasmissione stessa del sapere in forma scritta.



*Orillio*  
*L'Infinito*  
Angi non mi fu quest'orizzonte,  
E questa riva, che da tanta parte  
D'el celestissimo il grande archida  
Ora ridendo e mirando, <sup>intelligente</sup> ammirando  
A pezzi di lei da quella, e vedevano  
Silenziosa, e profondissima quiete  
Ch'io nel pensar mi fingo, ove più poco  
Il cor non si spaventa. E come il vento  
Ora stormiva sopra queste piante, so quello  
Infinito silenzio a questa voce  
Un compassando: E mi sovran l'eterno  
E la morte stagnava, e la passata  
E viva, e il suon di lei. Così <sup>per</sup> questa  
Sensazione <sup>di</sup> immenso pensier <sup>mi</sup> a <sup>mi</sup> unger  
E l' naufragio di sì dolce in questo mare.

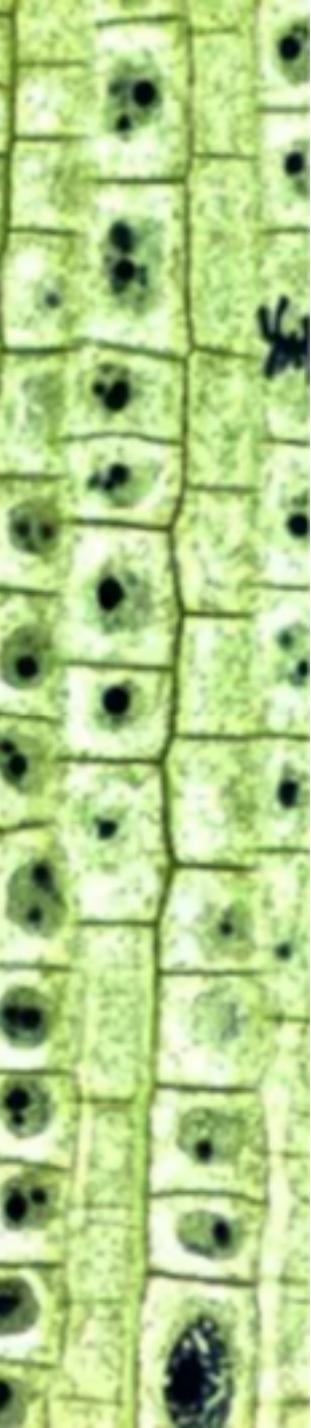
per la conoscenza per  
conoscere la natura

Scripsit hunc poemam philosophus Aristoteles de la botanica



Infatti, mescolando, in varie proporzioni, un infuso di GALLE, escrescenze ricche di tannini che si sviluppano su alcuni alberi (ad es. querce) in seguito all'ovodeposizione di piccoli insetti, vetriolo verde (solfato ferroso) e gomma arabica (come addensante), si ottiene il **gallato di ferro**, l'inchiostro nero a base acquosa usato per secoli. Penetra profondamente nelle fibre della carta, risultando praticamente indelebile.





Per la facilità di produzione e il suo costo ridotto il gallato di ferro è stato utilizzato sino all'inizio del XX secolo. La diffusione di questo inchiostro nell'uso comune si ridusse fino a scomparire con l'introduzione di inchiostri di china che non danneggiavano i pennini e poi delle penne a sfera che impiegano un inchiostro grasso simile a quello tipografico.

Le proprietà acide dell'inchiostro ferrogallico possono portare al deterioramento del supporto cartaceo degradando la cellulosa, per cui sono necessarie delicate operazioni di RESTAURO.



Tra le funzioni dei tannini vi è anche la protezione di frutti immaturi

accumulo di tannini → frutto immaturo immangiabile ...  
“legano la lingua” («allappano»), per astringenza causata dalla precipitazione di glicoproteine della saliva, in particolare la mucina. Di conseguenza la saliva perde le sue proprietà lubrificanti.

Solo con il processo di maturazione i tannini verranno degradati e sostituiti da zuccheri semplici (come il fruttosio).



**WHY ?**

