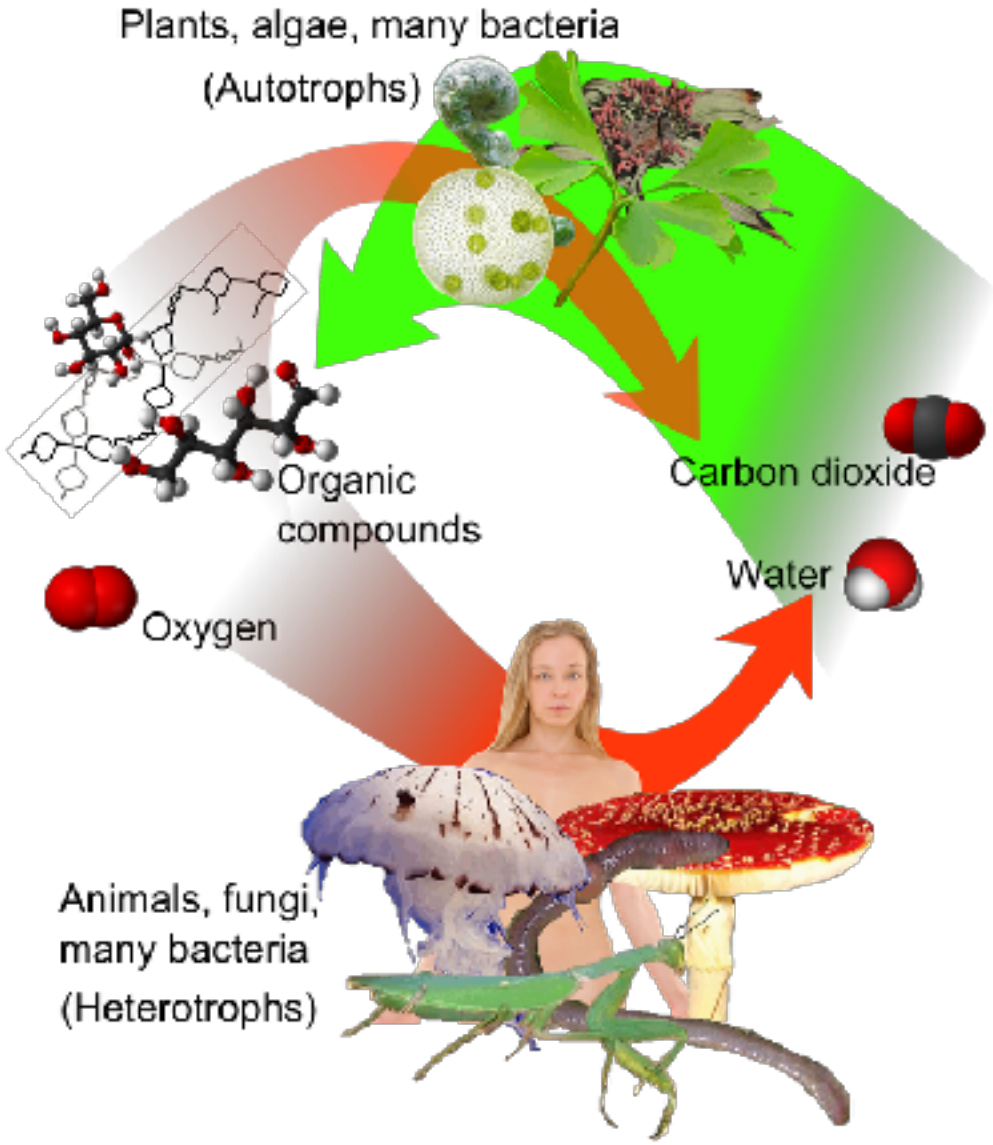

FOTOSINTESI

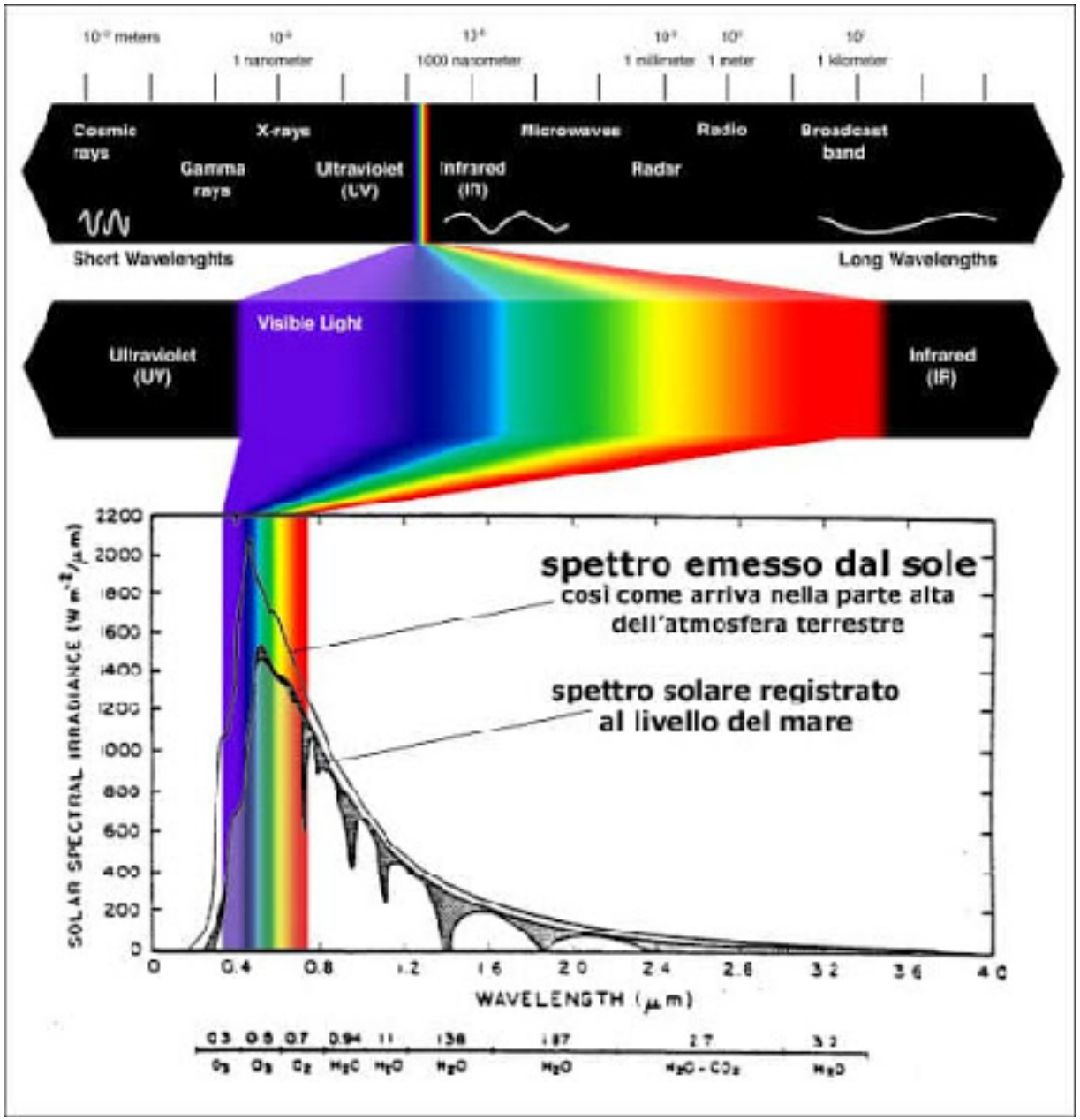


$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow{\text{Luce}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$$

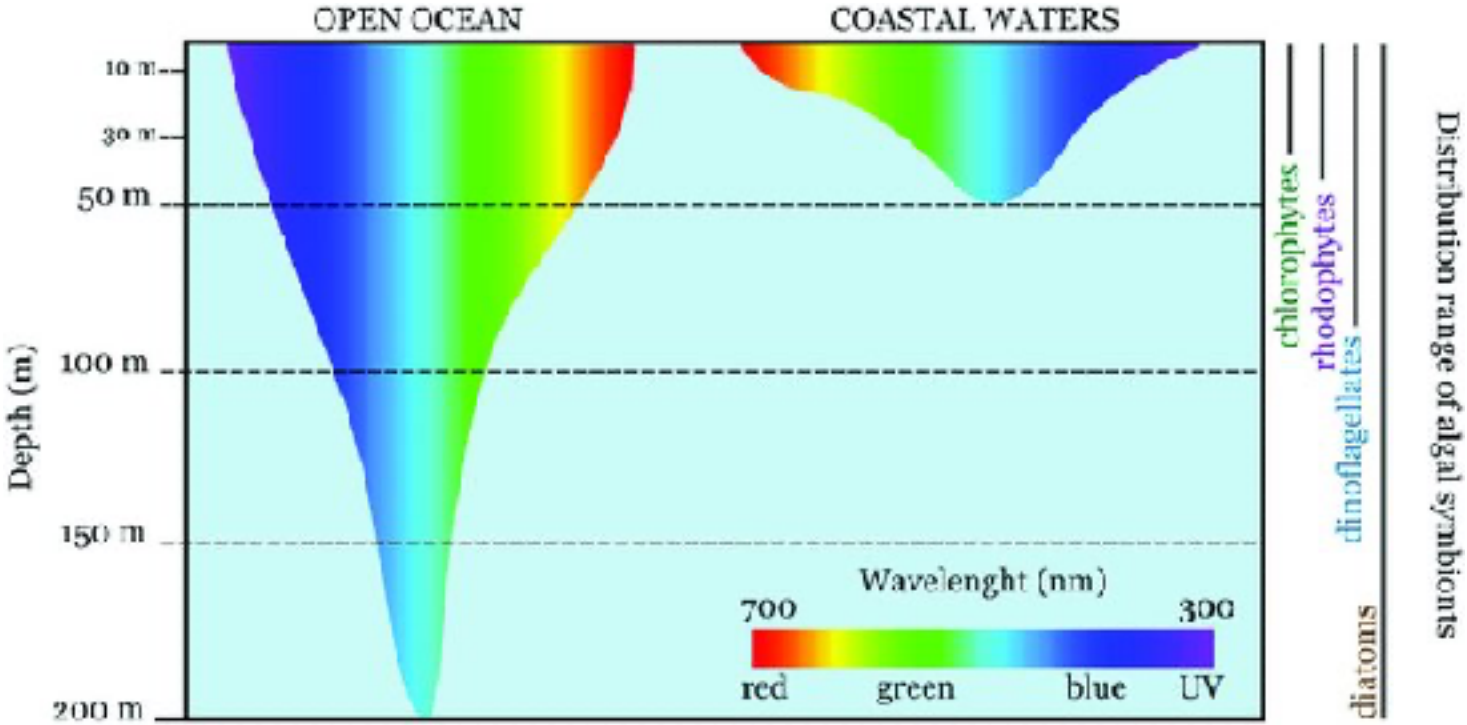



Plants, algae, many bacteria
(Autotrophs)
Organic
compounds
Carbon dioxide
Water
Oxygen
Animals, fungi,
many bacteria
(Heterotrophs)

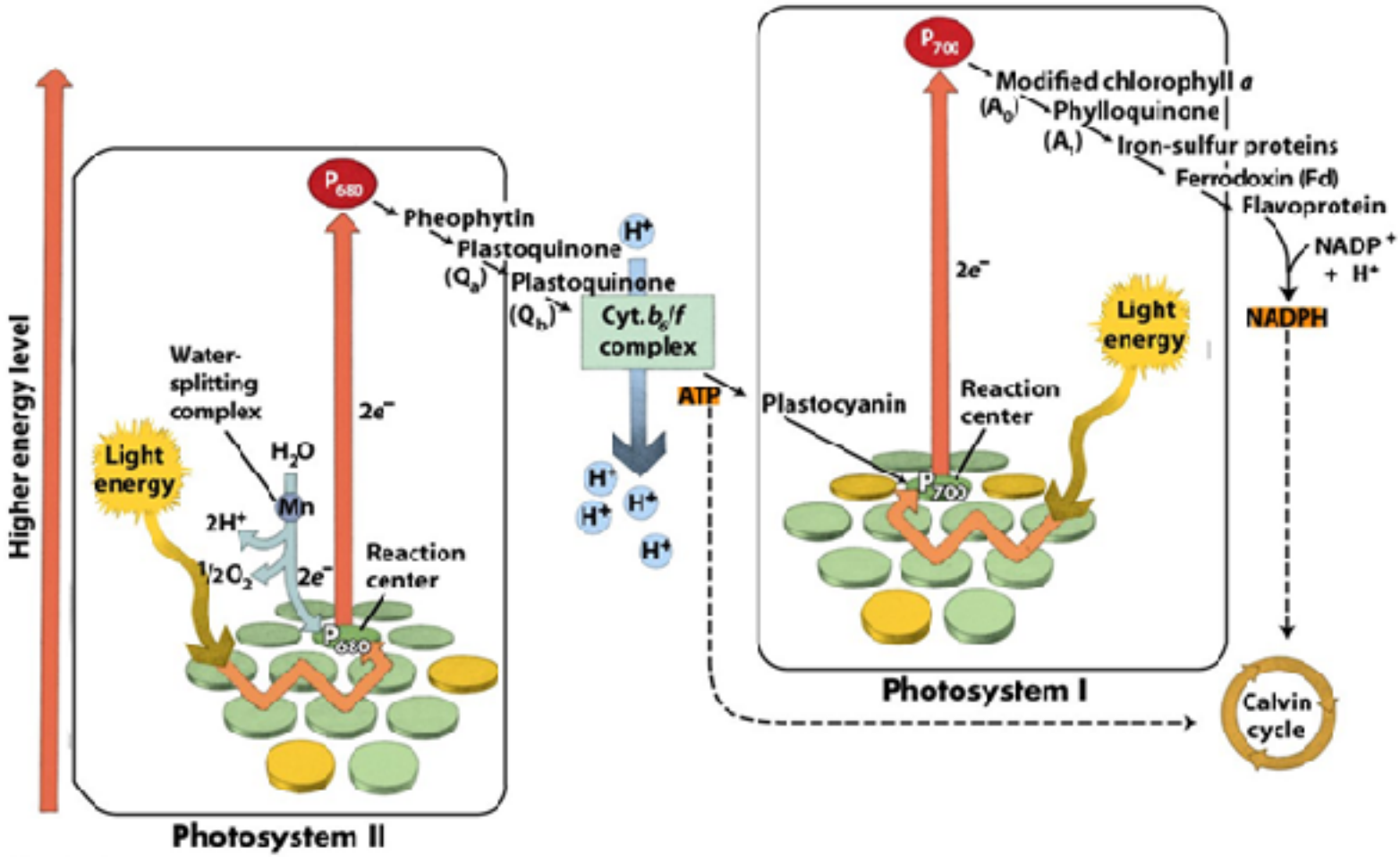



1 nanometer
1000 nanometer
1 millimeter
1 meter
1 kilometer
Cosmic rays
X-rays
Gamma rays
Ultraviolet (UV)
Infrared (IR)
Microwaves
Radar
Radio
Broadcast band
Short Wavelenghts
Long Wavelengths
Visible Light
Ultraviolet (UV)
Infrared (IR)
spettro emesso dal sole
così come arriva nella parte alta dell'atmosfera terrestre
spettro solare registrato al livello del mare
SOLAR SPECTRAL IRRADIANCE (W m⁻² / μm)
WAVELENGTH (μm)

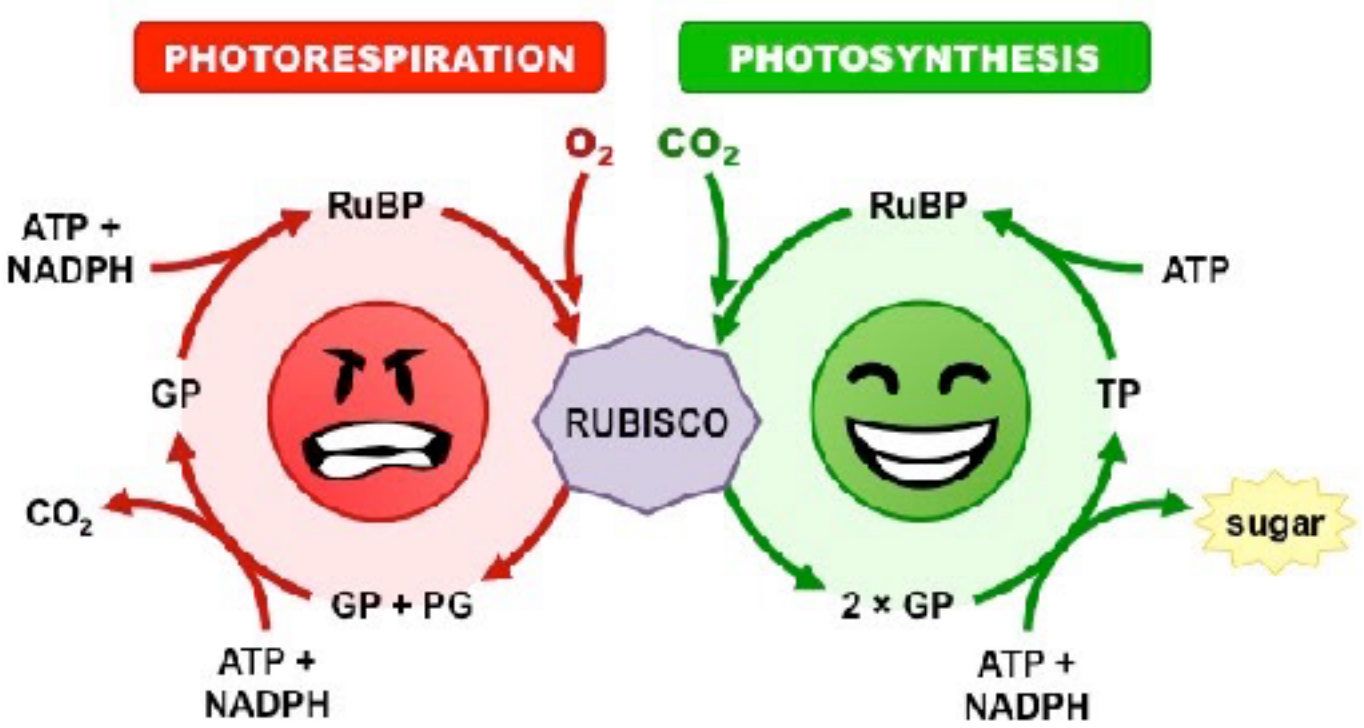



OPEN OCEAN
COASTAL WATERS
10 m
30 m
50 m
100 m
150 m
200 m
Depth (m)
Wavelenght (nm)
700
300
red
green
blue
UV
chlorophytes
rhodophytes
dinoflagellates
diatoms
Distribution range of algal symbionts



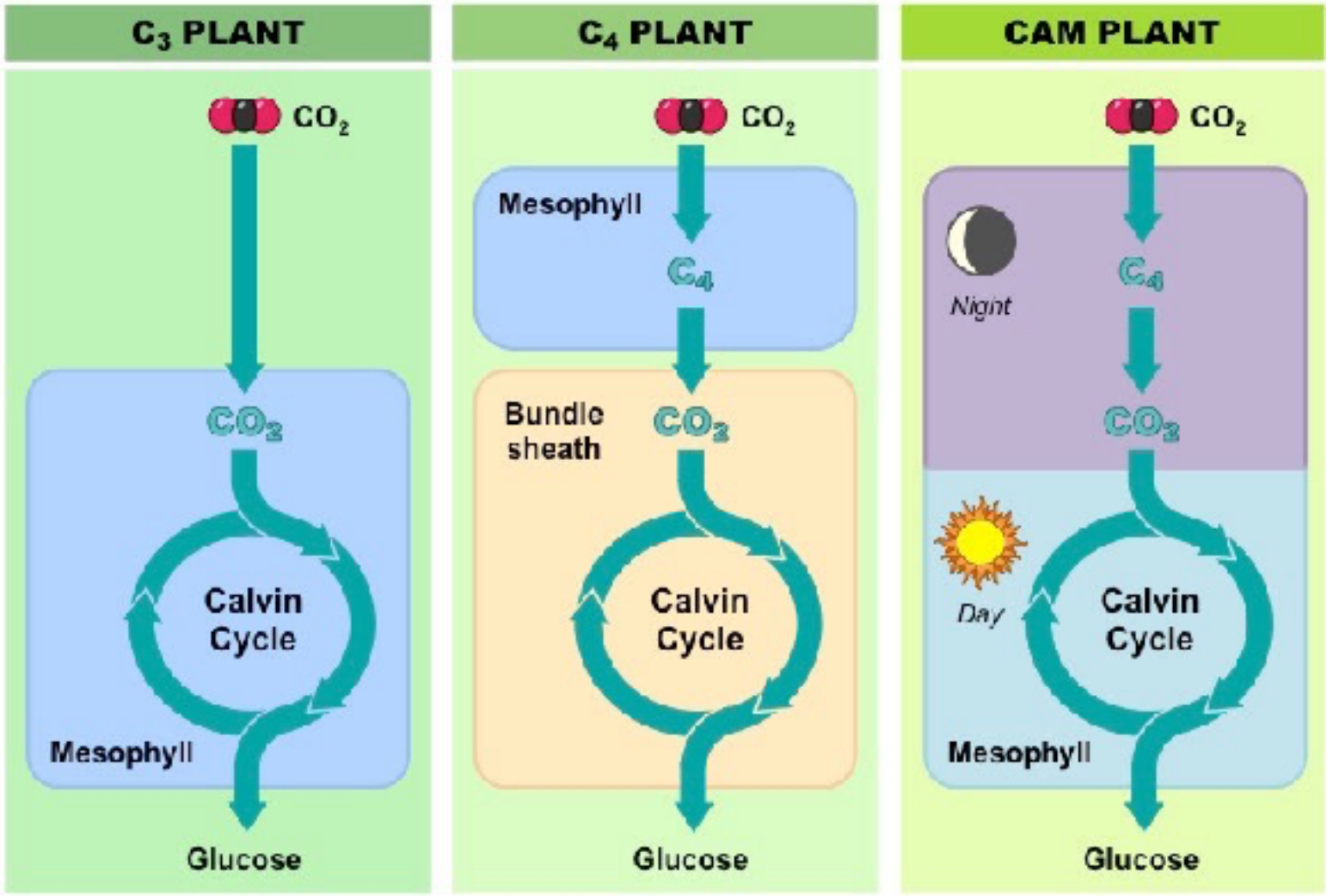

Higher energy level
P680
Pheophytin
Plastoquinone
(Qa)
Plastoquinone
(Qb)
H+
Cyt. b6/f complex
Water-splitting complex
H2O
Mn
2H+
1/2 O2
2e−
Light energy
Reaction center
P680
2e−
H+
Photosystem II
ATP
P700
Modified chlorophyll a
(A0)
Phylloquinone
(A1)
Iron-sulfur proteins
Ferrodoxin (Fd)
Flavoprotein
NADP+ + H+
NADPH
Plastocyanin
Reaction center
Light energy
Photosystem I
Calvin cycle



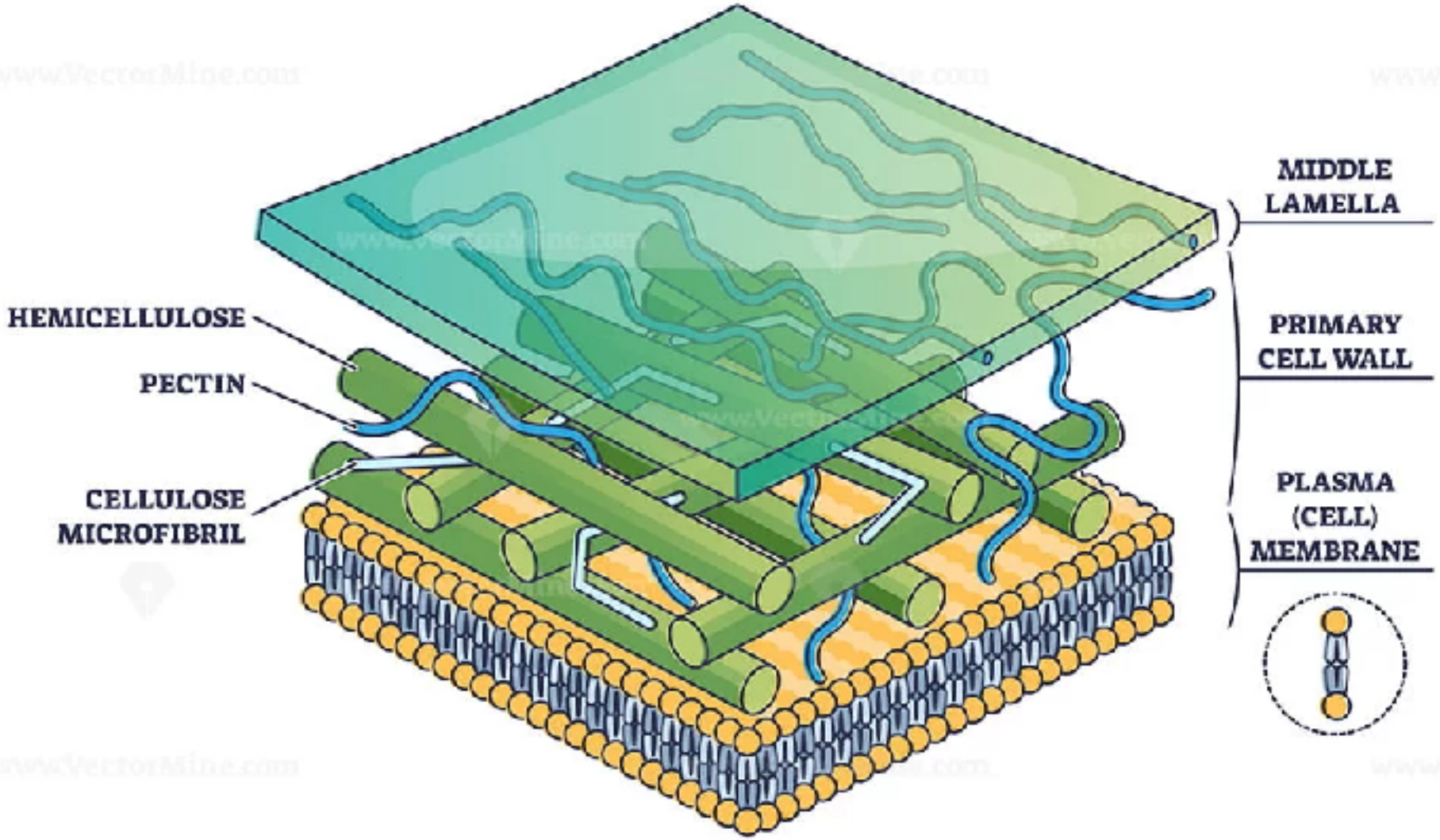

PHOTORESPIRATION
PHOTOSYNTHESIS
O_2
CO_2
RuBP
RuBP
ATP + NADPH
ATP
GP
TP
RUBISCO
CO_2
sugar
GP + PG
2 × GP
ATP + NADPH
ATP + NADPH

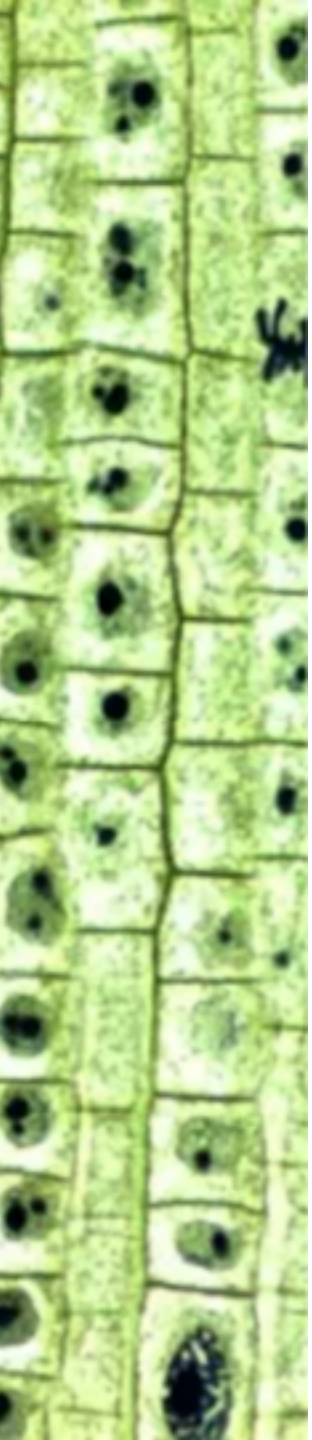


Ricapitolando, quindi….



CELL WALL
STRUCTURE

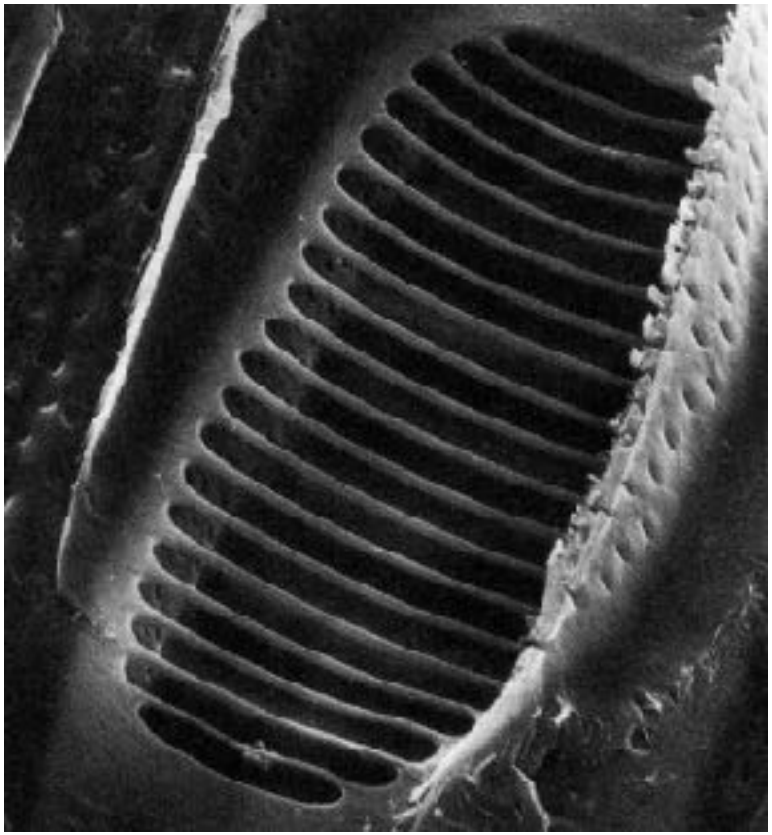


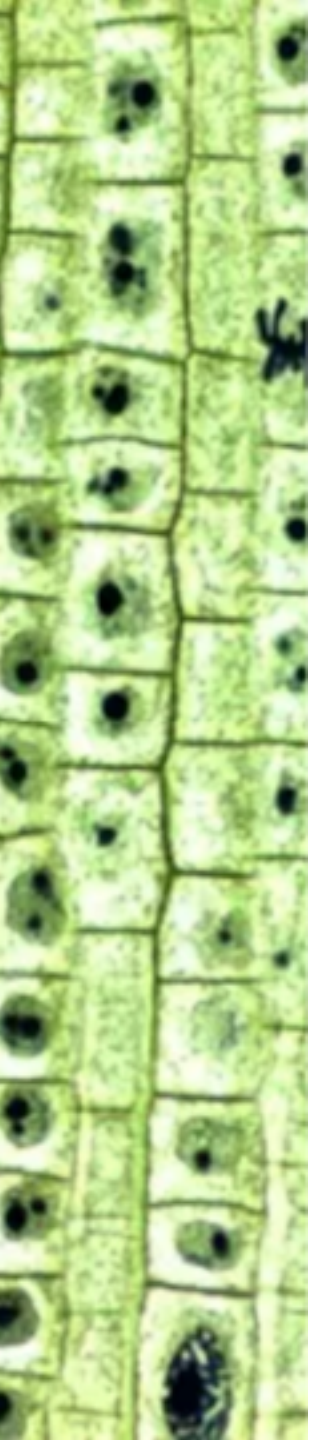


La PARETE CELLULARE si trova in piante, funghi e batteri, ed è un rivestimento esterno alla membrana cellulare che conferisce rigidità.

Ha una composizione diversa nei tre gruppi, pur avendo la stessa funzione.

Le cellule animali invece sono delimitate solamente dalla membrana. Di conseguenza la loro forma e dimensione non dipendono dalla parete.



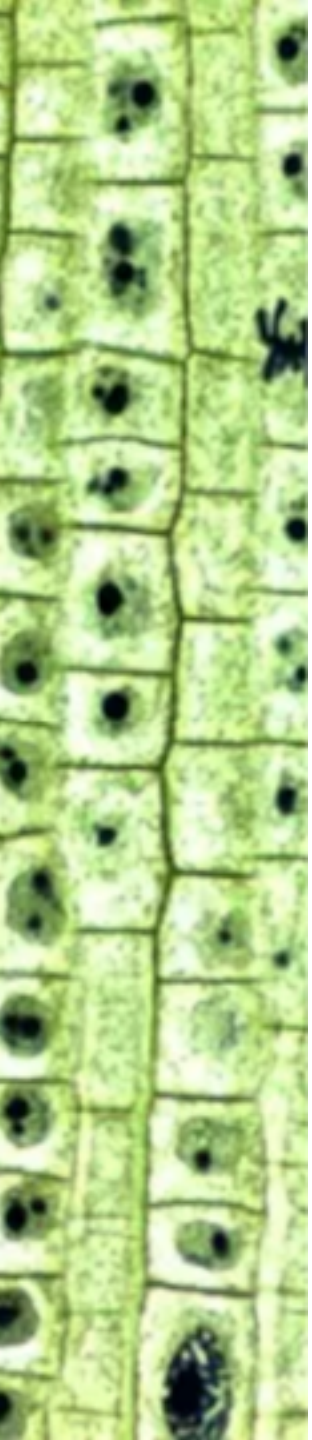


La parete quindi conferisce una forma definita alla cellula, formando intorno ad essa una sorta di scatola, più o meno forata, e relativamente rigida.

La parete è prodotta dalla cellula. Ogni cellula è responsabile della costruzione della propria parete.

Eccezioni:

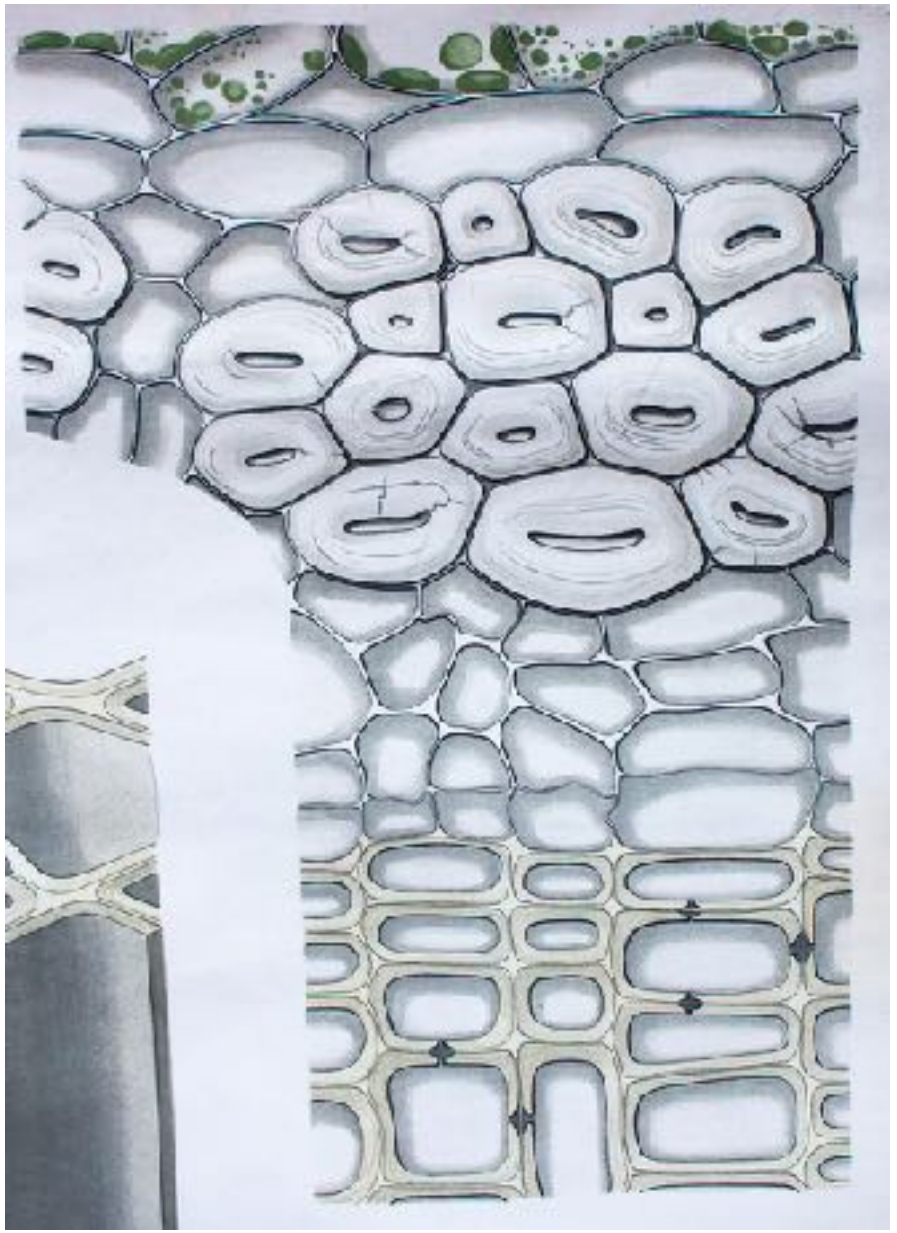
i) numerosi gameti, prima della fecondazione sono sprovvisti di parete;
ii) certe alghe flagellate delimitate da un involucro, spesso di natura proteica e discontinuo.

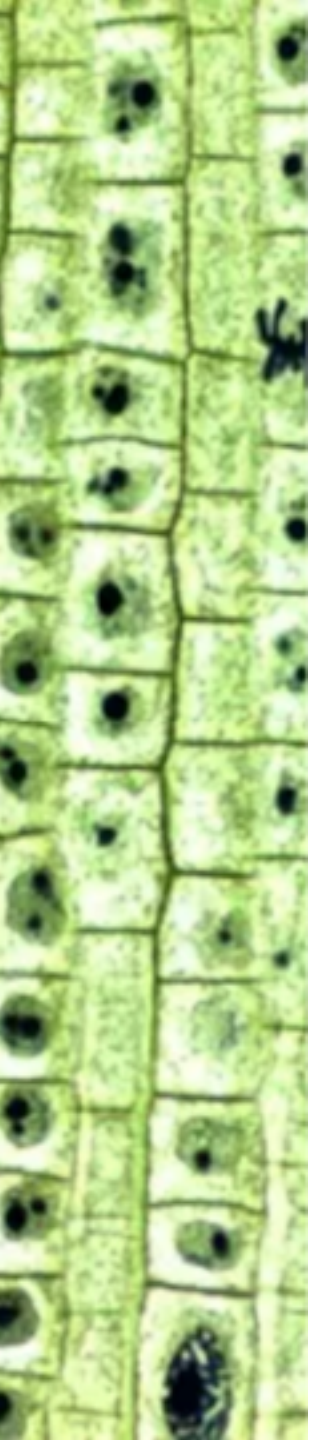


La parete rappresenta una barriera fisica per ogni sostanza in entrata ed uscita dalla cellula.

Può **persistere in loco** anche dopo la morte della cellula.

In certi casi le pareti svolgono la loro funzione proprio dopo che il citoplasma è andato perso, come nei tessuti di sostegno, di protezione, e di trasporto dell'acqua.

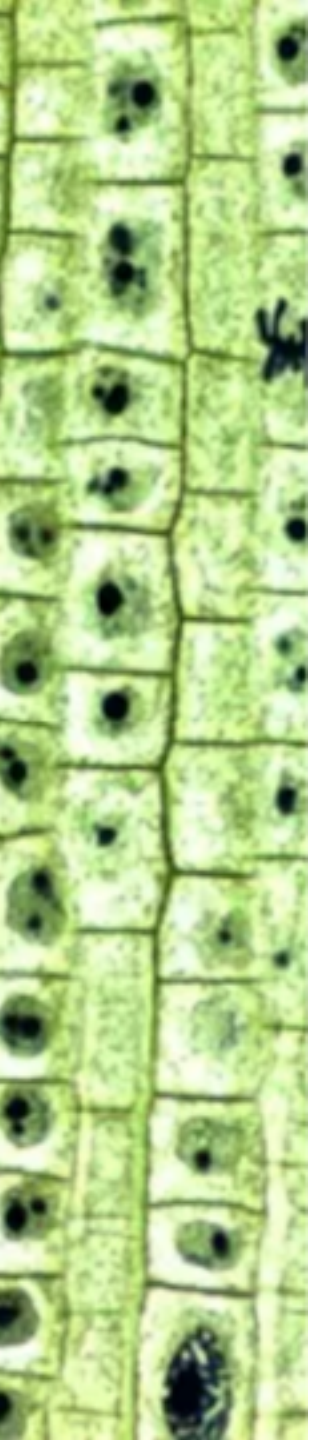




La parete, assieme al vacuolo, forma un sistema osmotico che è responsabile della crescita della cellula, e della rigidità dei tessuti non lignificati della pianta.

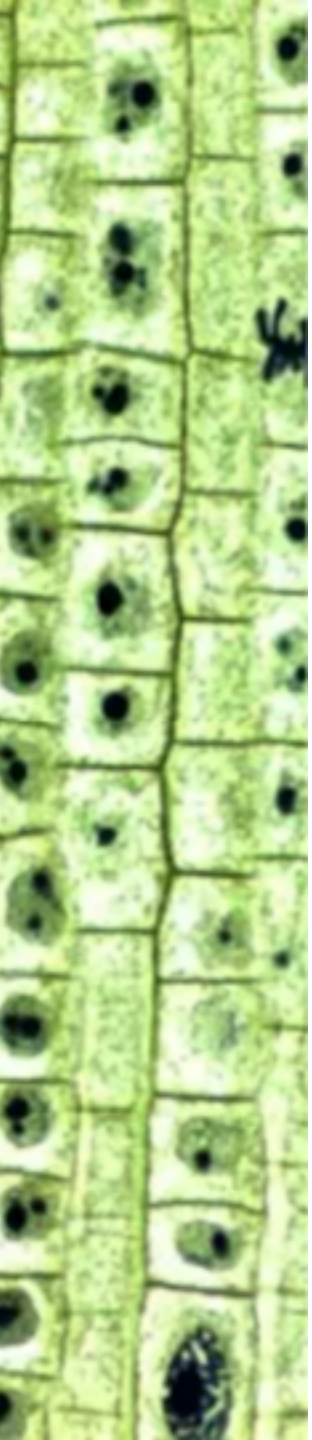
Il vacuolo insieme alla parete cellulare costituisce infatti una struttura nella quale la pressione dell'acqua all'interno del vacuolo viene compensata dalla rigidità della parete cellulare.

L'effetto combinato della pressione idrostatica interna, detta pressione di turgore, in equilibrio con la pressione esercitata dalla parete della cellula (pressione della parete), determina la tensione della cellula vegetale.



La **pressione di turgore** è responsabile della distensione della cellula e della rigidità dei tessuti vegetali non lignificati (foglie, fusti giovani).

La pressione di turgore esercitata dal vacuolo sulla parete cellulare rappresenta la forza che determina **l'accrescimento** delle cellule vegetali. Poiché il vacuolo è costituito principalmente di acqua, la crescita per distensione è caratterizzata da un massiccio ingresso di acqua nella cellula.



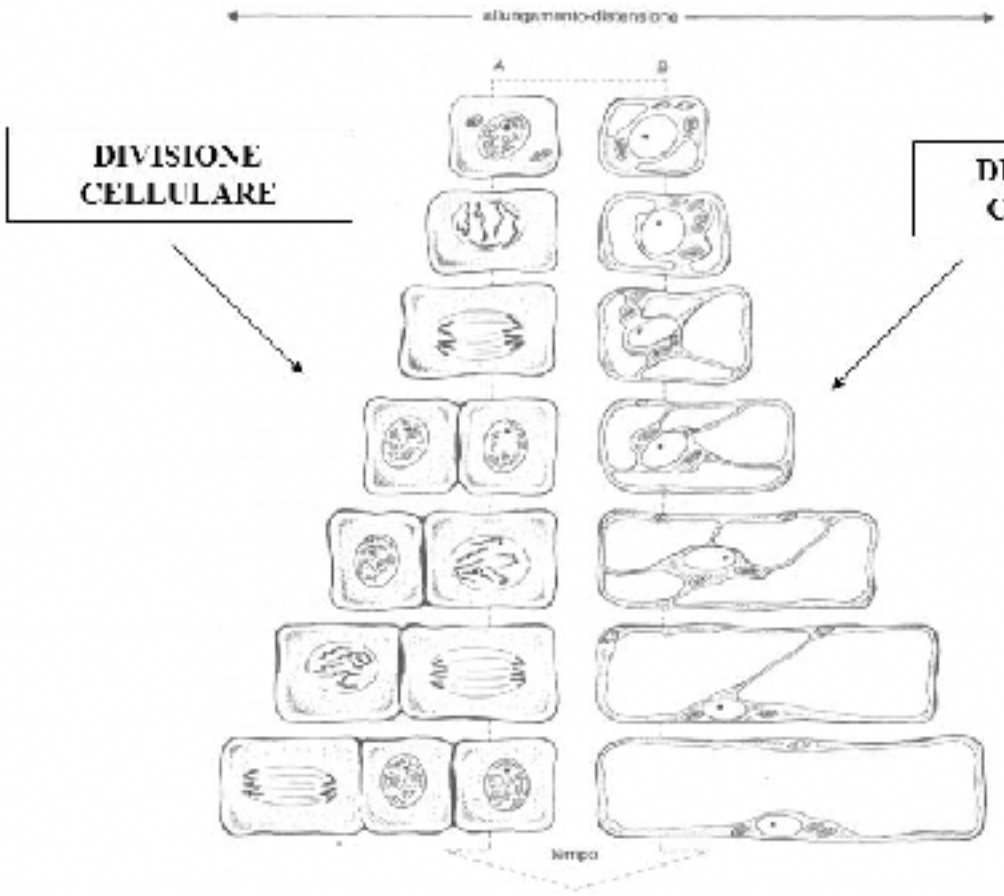
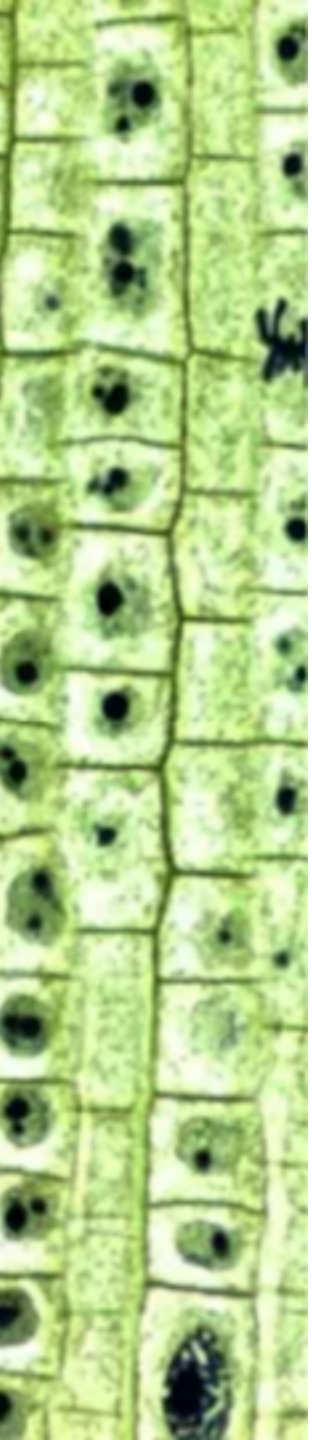
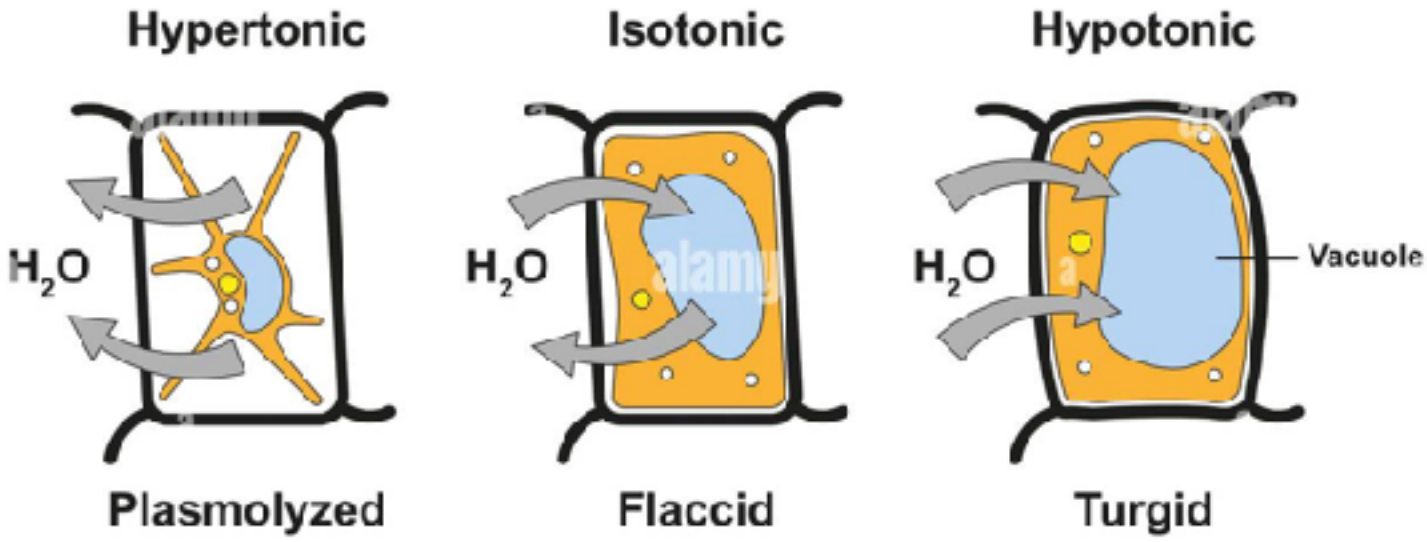
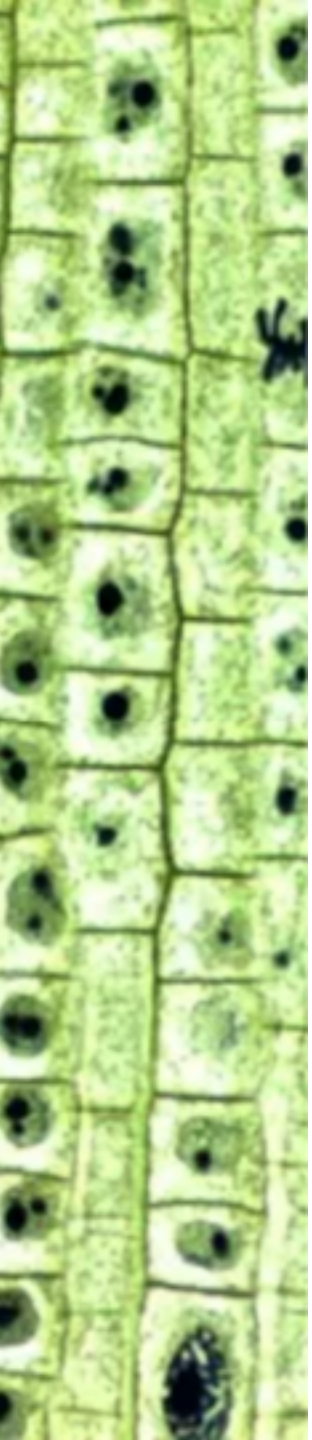


FIG. 13.1 • Rappresentazione schematica delle due modalità attraverso le quali si accrescono le cellule vegetali: A, accrescimento per divisione; B, accrescimento per distensione.



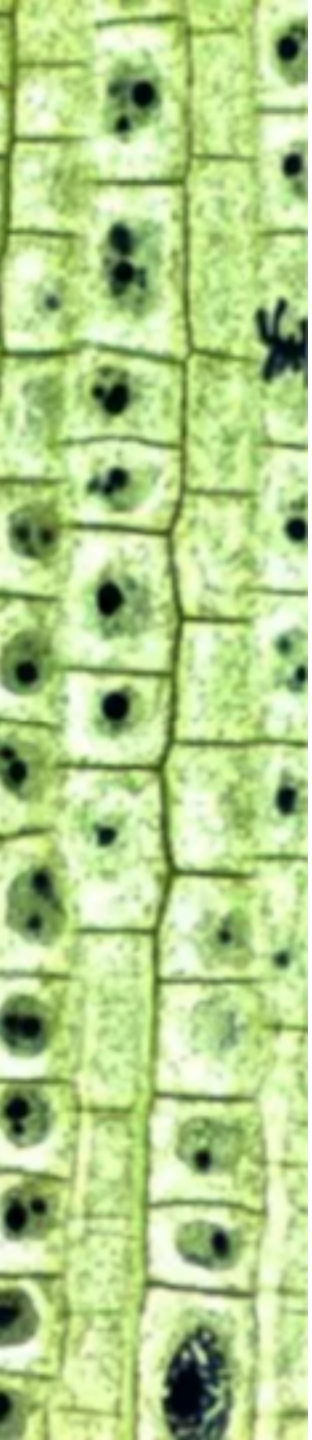
Se i vacuoli perdono acqua la pressione di turgore diminuisce e nei tessuti vegetali si verifica la **plasmolisi**.
Se la parete non è in grado di opporsi alla spinta dell'acqua si verifica invece la **lisi cellulare**.





Parete cellulare: vantaggi - costrizioni:

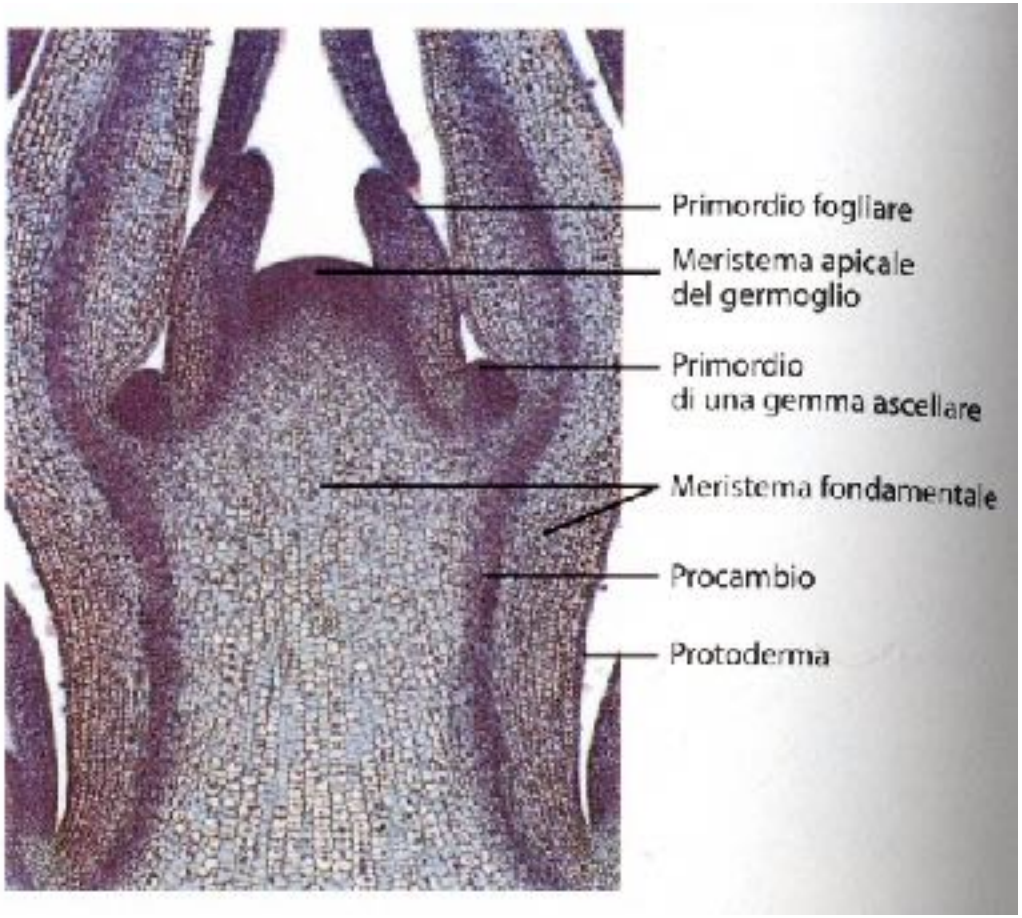
- Il movimento autonomo è impossibile.
- È impossibile la fagocitosi.
- La divisione cellulare deve prevedere la costruzione di una nuova parete tra le due cellule figlie (ma vi sono eccezioni!).
- La formazione di gameti o spore richiede la rottura della parete della cellula-madre da cui le cellule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

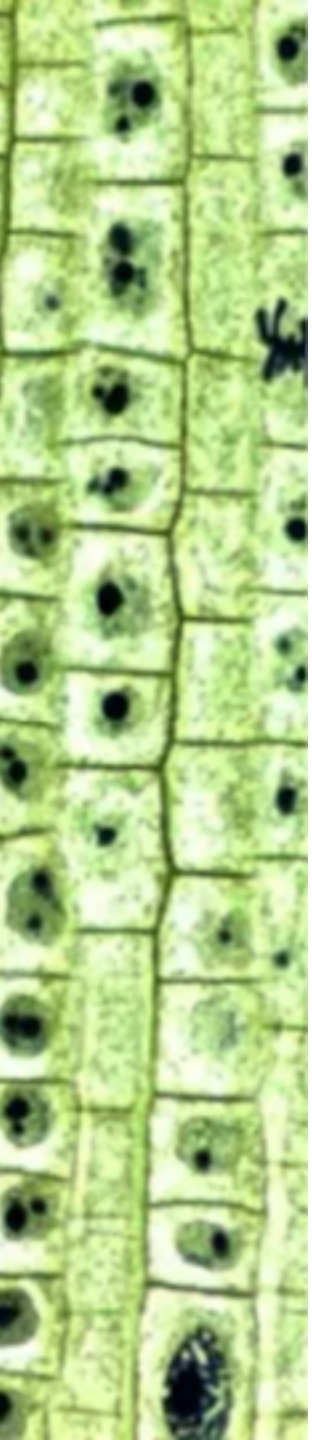


Come inizia a formarsi la parete di una cellula vegetale?

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







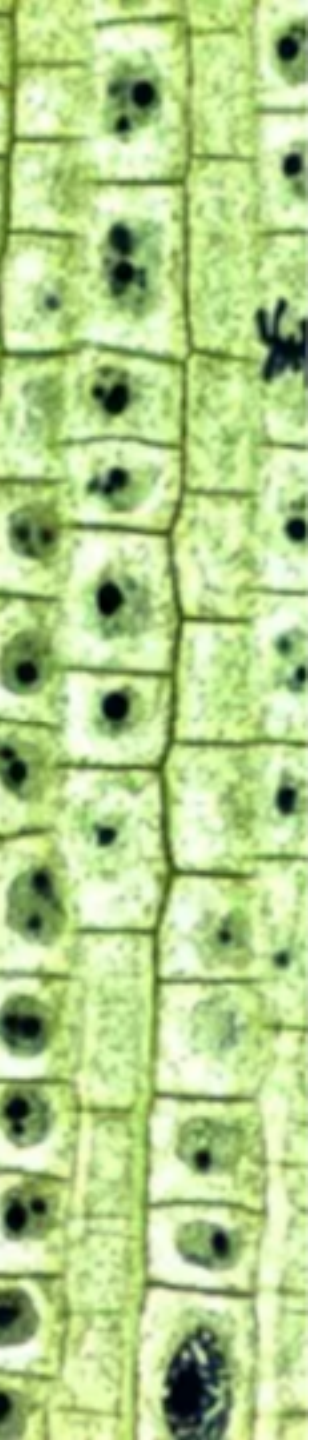
I **meristemi** sono tessuti vegetali in cui le cellule hanno la capacità di dividersi per mitosi.

Tale capacità o viene mantenuta sin dall'origine, o viene ri-acquisita dopo il differenziamento.

Ogni cellula meristematica deriva da un'altra cellula meristematica. I meristemi potrebbero essere definiti aggregati di cellule staminali, ovvero totipotenti, vegetali.

Sulla base della loro origine distinguiamo

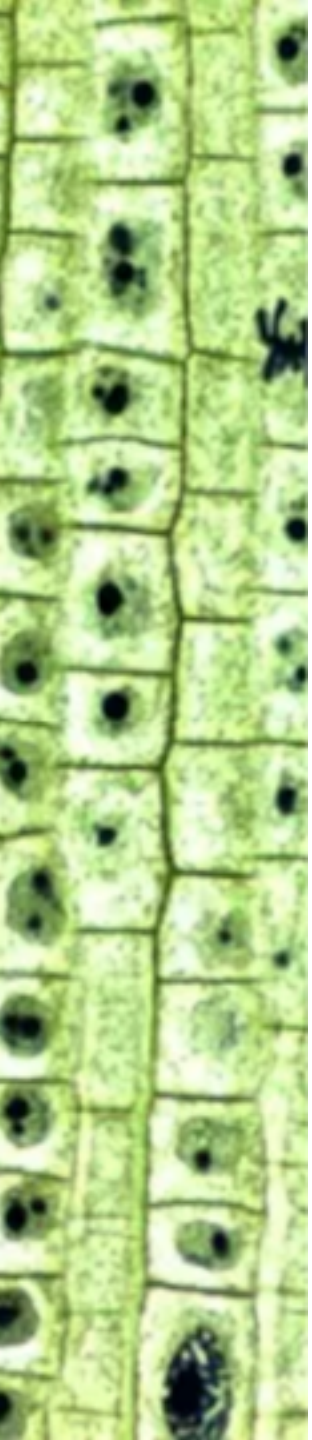
- meristemi primari (che derivano dall'embrione)
- meristemi secondari (che derivano da cellule adulte già differenziate che, in un secondo tempo, riacquistano la capacità di dividersi).

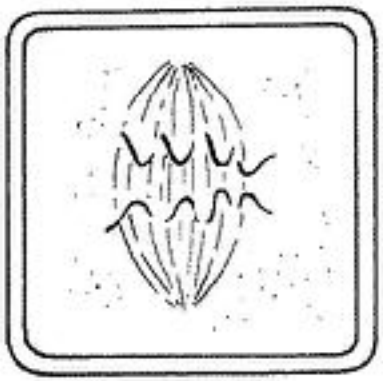


Nelle piante i meristemi primari sono quello apicali (del germoglio) e quello radicale.

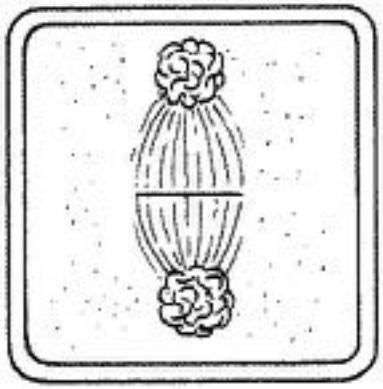
I meristemi secondari sono i cambi subero-fellodermico e quello vascolare (ma ci torneremo…).

Le cellule meristematiche non hanno mai una parete secondaria, ma solo un parete primaria, relativamente sottile ed elastica.



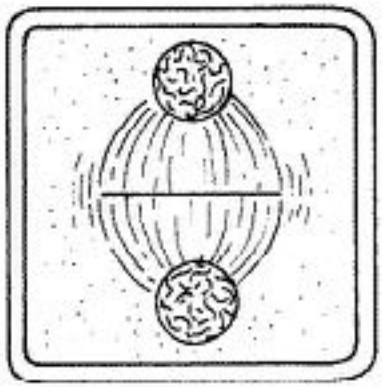


Cellula in mitosi (anafase). I cromosomi migrano ai due opposti poli della cellula lungo il fuso mitotico.

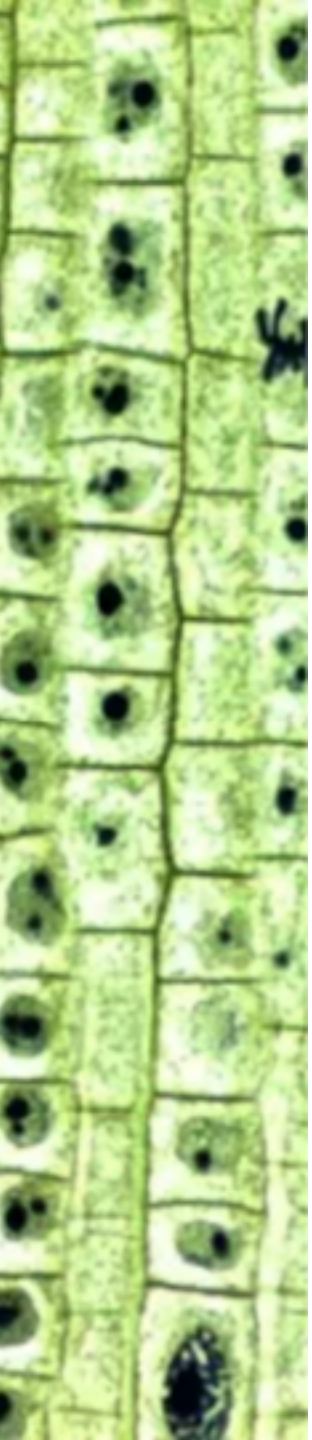


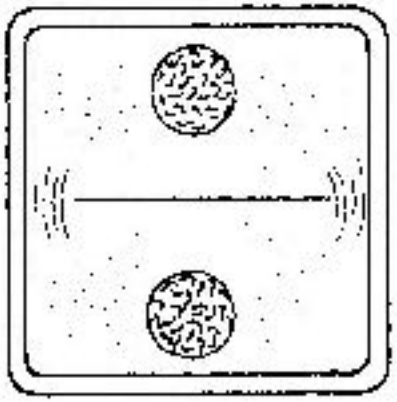
Nella zona equatoriale comincia a formarsi la piastra cellulare a metà del fuso che assume la funzione di fragmoplasto.

PS: Il **fragmoplasto** è una formazione tipica delle cellule vegetali che si origina dall'allineamento dei filamenti citoscheletrici perpendicolari alla piastra cellulare che si va formando lungo la linea mediana di una cellula che si sta dividendo.

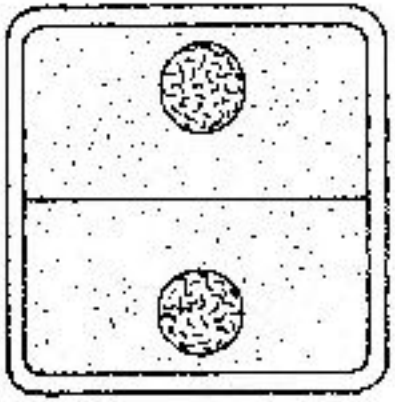


Man mano che la costruzione della piastra cellulare procede verso la periferia il fragmoplasto si allarga. Le fibrille centrali tendono a sparire mentre nuove fibrille si formano ai lati.

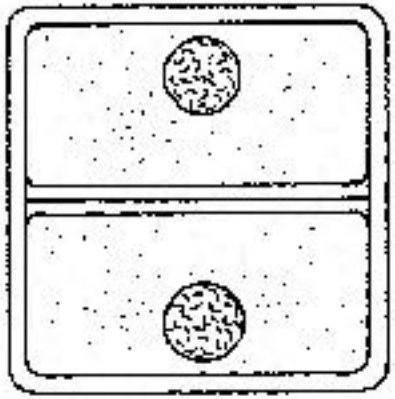




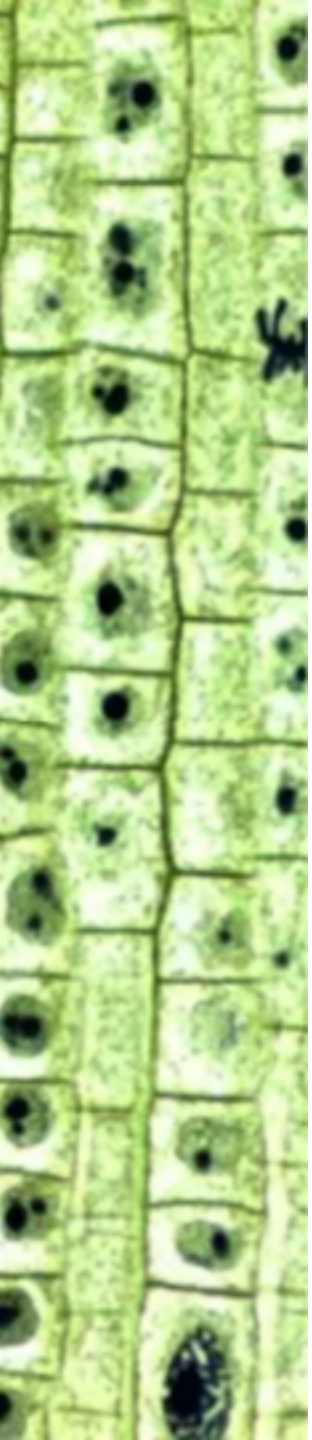
La piastra cellulare è quasi completa. Nella zona centrale della cellula il fragmoplasto è scomparso.



Il setto di separazione tra le due cellule (lamella mediana) è completo. Il fragmoplasto è scomparso del tutto.

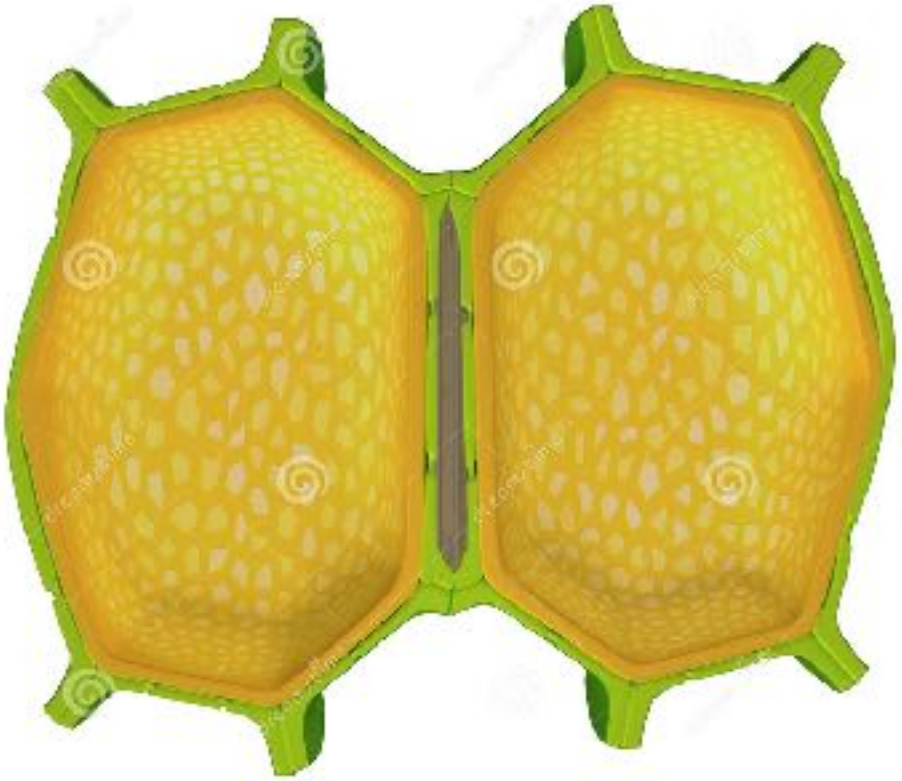


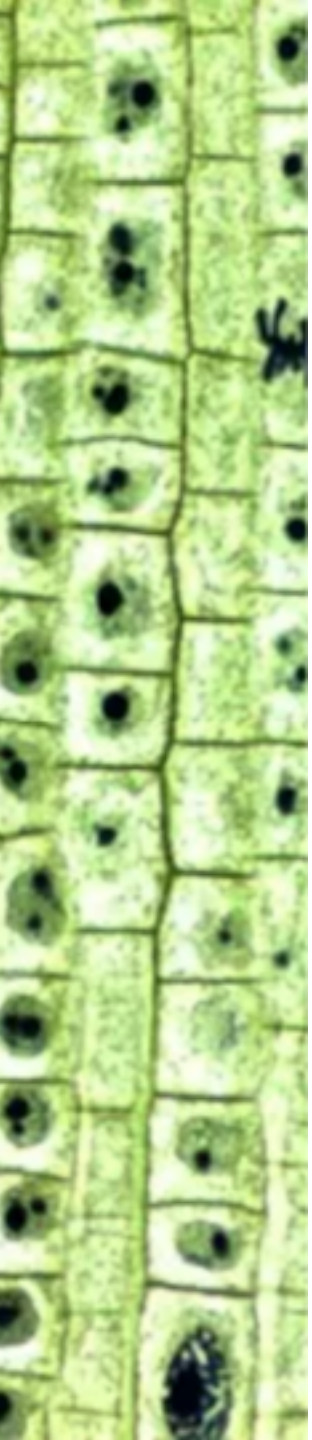
Ciascuna delle due cellule figlie costruisce la sua propria parete a ridosso della lamella mediana.



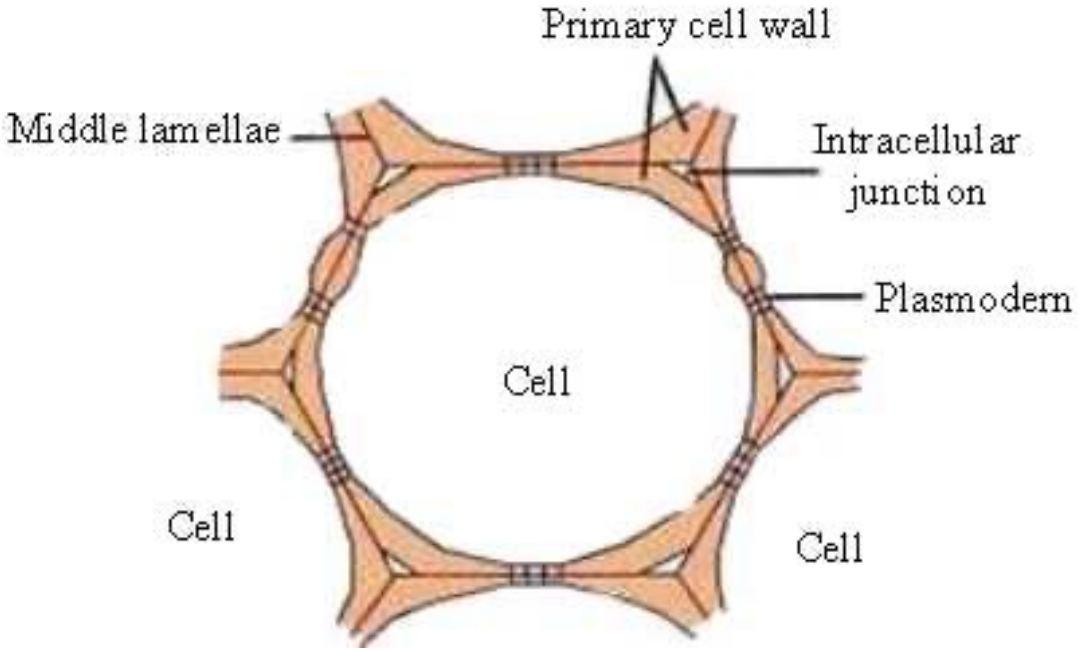
Una volta formata la lamella mediana, ciascuna cellula inizia a depositare la propria parete, e contemporaneamente (se non si tratta di una cellula meristematica che deve mantenere la capacità di dividersi), ad accrescersi in dimensione.

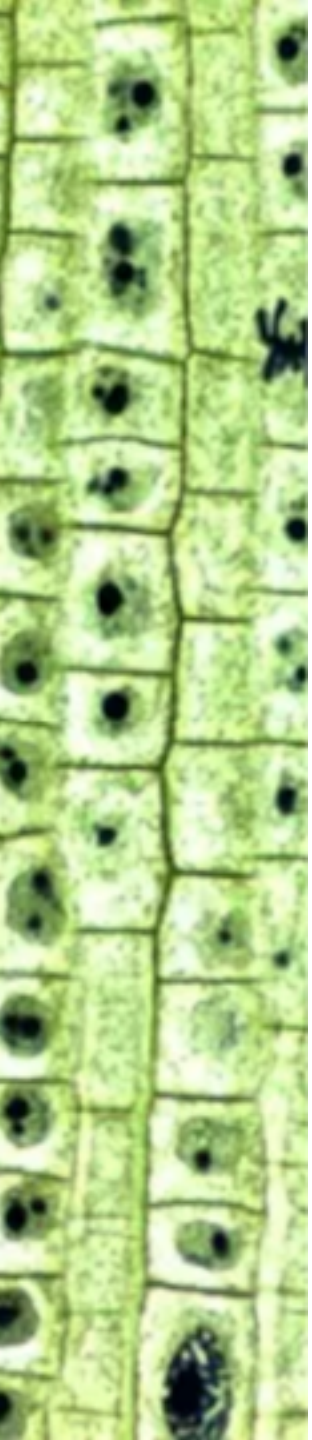
Formazione della parete ed **accrescimento**, vanno di pari passo, per cui la **parete primaria** mantiene sempre lo stesso spessore, che è piuttosto esiguo.

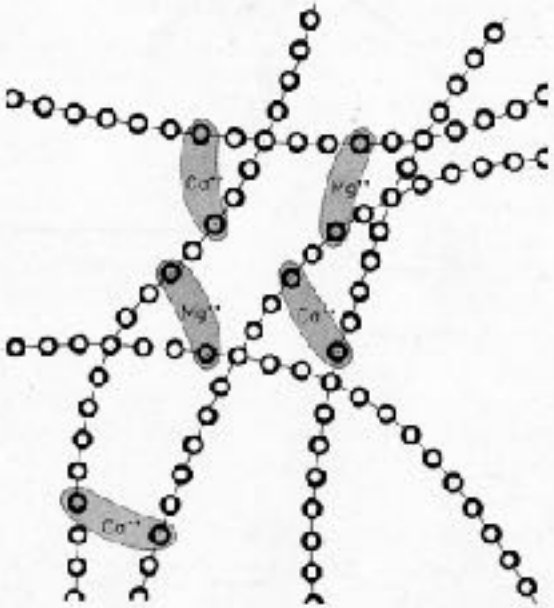




La **LAMELLA MEDIANA** (comune tra 2 cellule contigue) è costituita da **SOSTANZE PECTICHE** e **PROTEINE**, sia strutturali che con funzione enzimatica.
La lamella mediana non presenta **CELLULOSA.**

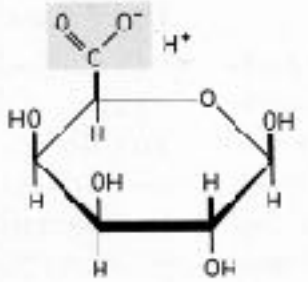




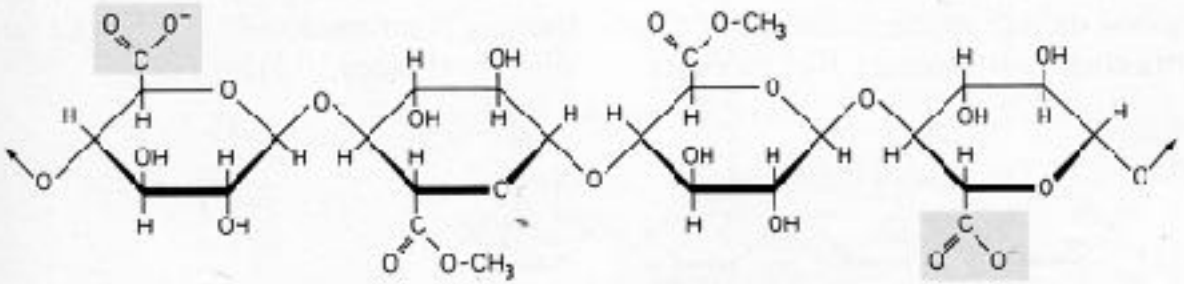


Formazione di un reticolo di catene di acido poligalatturonico mediante legami ionici nella pectina.

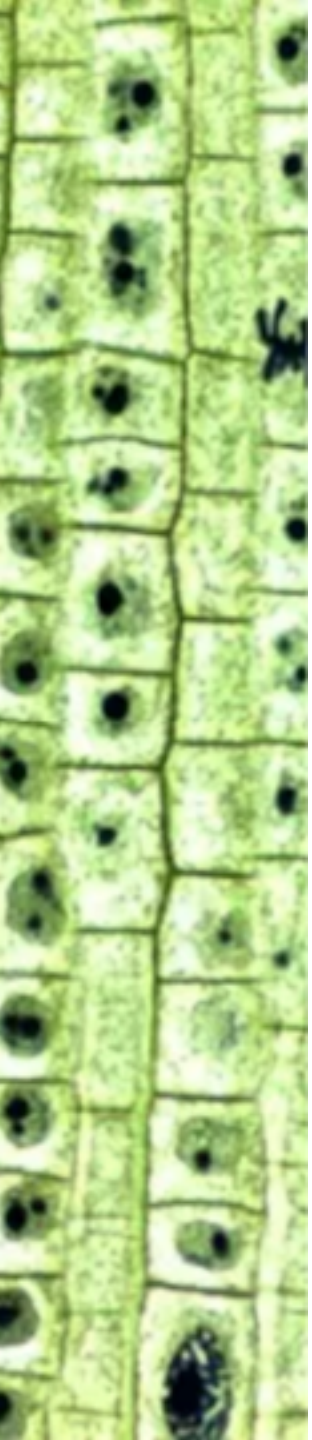
La **lamella mediana** è particolarmente ricca di **pectine** (<u>eteropolisaccaridi,</u> carboidrati indigeribili), che hanno la funzione di “incollare” tra di loro le cellule.



Acido D-galatturonico



Acido pectico (frammento)



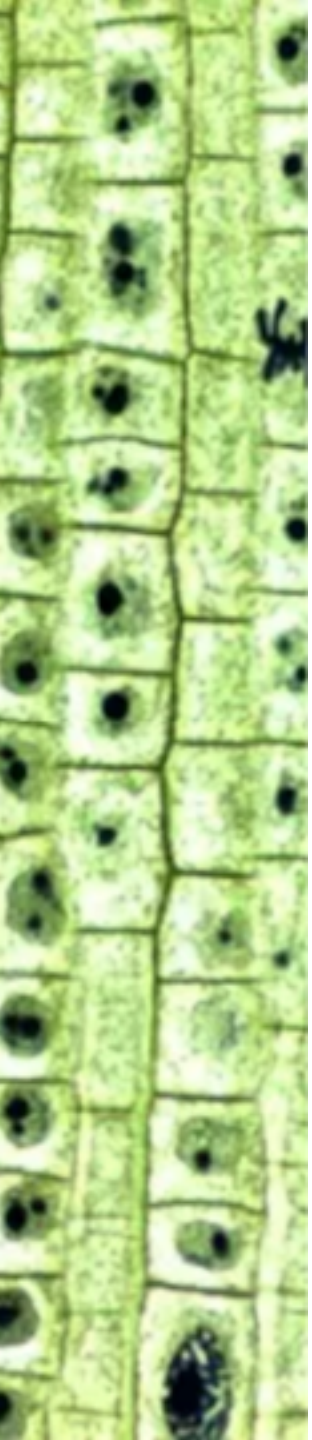
PARETE PRIMARIA

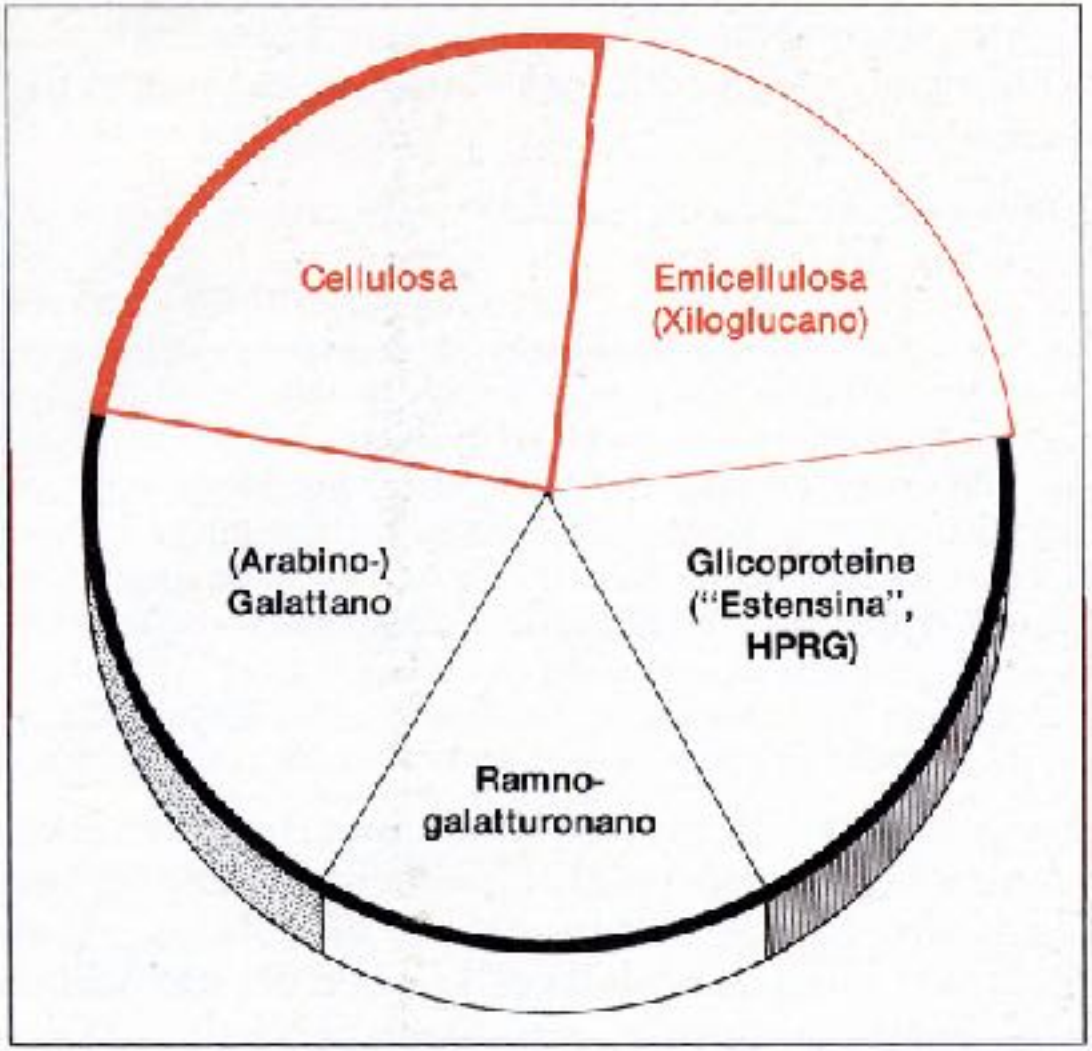
Consente accrescimento embrionale e per distensione. Si forma a ridosso della lamella mediana, in senso centripeto rispetto al protoplasto.

É costituita da

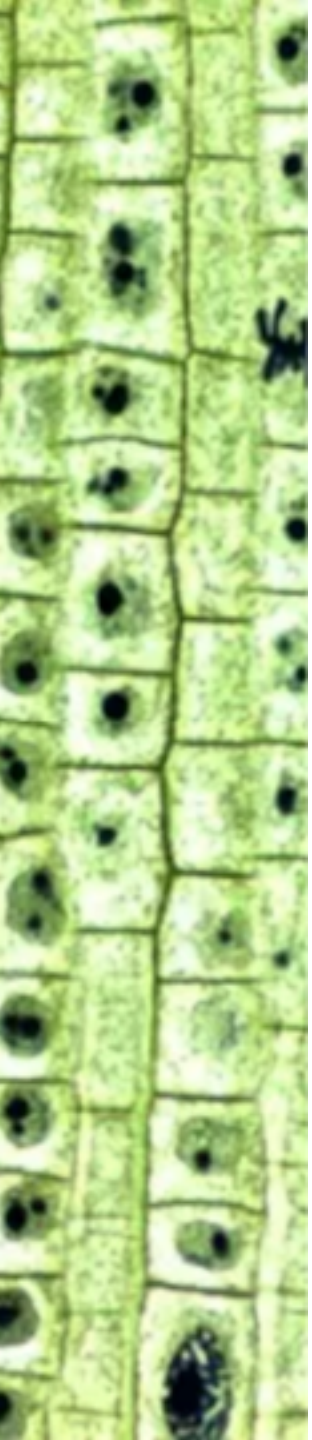
<u>MATERIALE FIBRILLARE</u>: **cellulosa** nelle piante superiori, **chitina** nei funghi.

<u>MATRICE</u>: H_2O (70% del peso fresco), **emicellulose**, **sostanze pectiche**, **proteine** e **lipidi** (che riempiono gli interstizi del materiale fibrillare).





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



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

I composti più importanti sono

- **polimeri di carboidrati (**polisaccaridi detti **glicani**, che ne costituiscono circa il 90% in peso)
- **cellulosa**, che però rappresenta solo una frazione, non necessariamente la più importante, in termini di massa.

Polisaccaridi di parete e loro NOMENCLATURA:

➢GLICANO è il termine generale

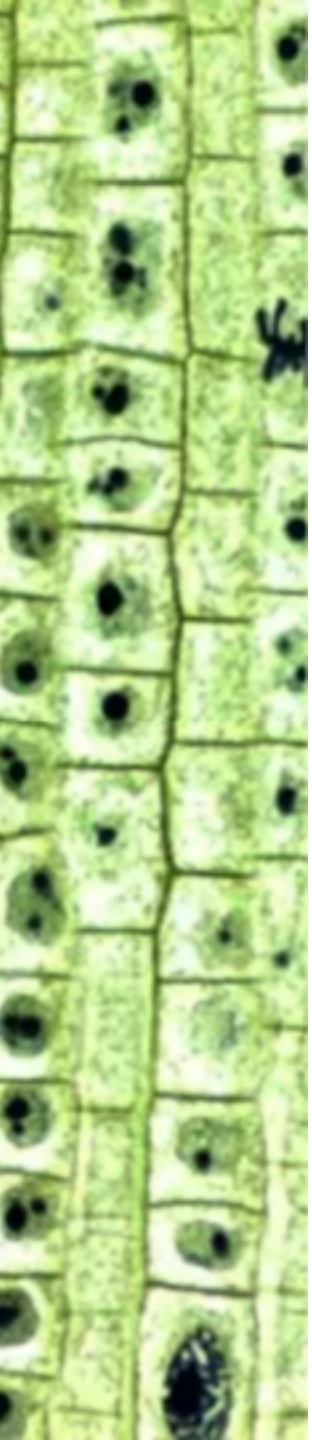
➢GLUCANO indica polimeri del glucosio

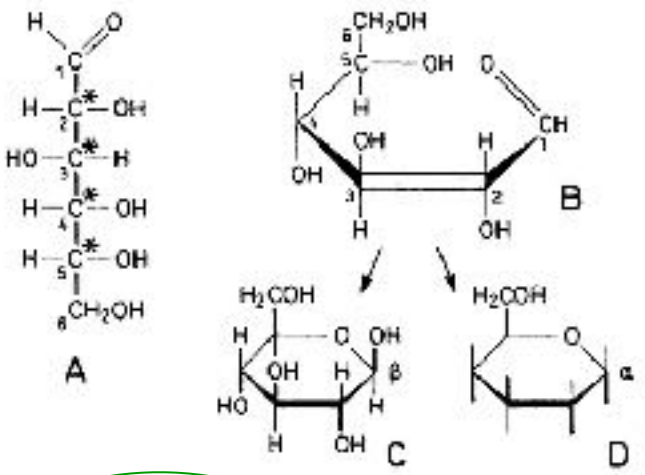
➢XILANO indica polimeri dello xilosio

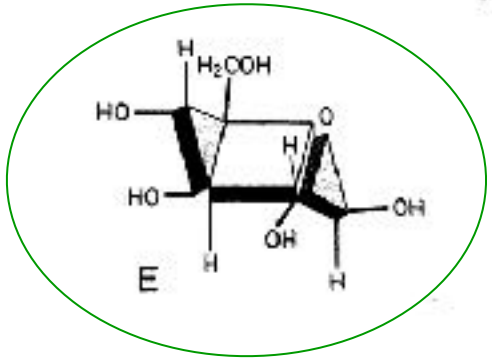
➢GALATTANO indica polimeri del galattosio ….

➢la cellulosa è un GLUCANO (ma anche un GLICANO)

➢i glucurono-arabino-xilani sono GLICANI

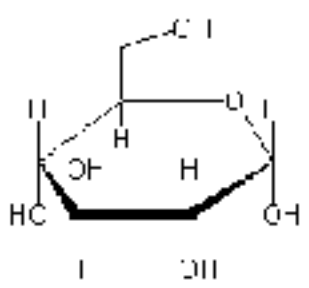




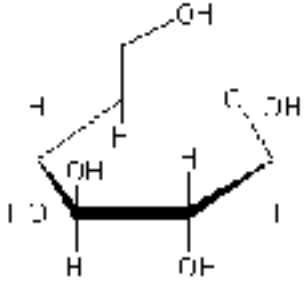


Formule di struttura dei monosaccaridi: **A-E**, esempio D-glucosio (Glc). **A**, formula di proiezione di un aldoesoso, gli atomi di carbonio in posizione 2-5 sono sostituiti asimmetricamente (formano legami con 4 diversi partners) e sono indicati con l'asterisco *; posizioni alternative dell'idrossile in C_2-C_4 darebbero luogo ad altri zuccheri (p. es. in C_2: D-mannosio; in C_4: D-galattosio); se il gruppo OH fosse situato alla sinistra di C_5, si avrebbe L-glucosio. **B**, a causa dell'ampiezza dell'angolo di legame con gli atomi di C (circa 110°) e della libertà di movimento dei legami semplici, i gruppi aldeidici (C_1) e l'idrossile in C_5 possono avvicinarsi a formare un semiacetale intramolecolare (**C, D**). Quindi anche C_1 diventa asimmetrico così che, a seconda della posizione dell'idrossile, si possono distinguere α-D-glucosio (**C**) ed β-D-glucosio (il primo è per esempio il monomero del polisaccaride di struttura cellulosa, il secondo il monomero dei polisaccaridi di riserva amido e glicogeno). La rappresentazione del Glc come anello a 6 segmenti (**B-D**: «forme piranosiche») è realizzata in proiettiva, l'anello è obliquo rispetto all'osservatore, come un libro posato su un tavolo. A causa dell'angolo di legame gli anelli piranosici non possono essere veramente piatti; una rappresentazione più realistica viene data in **E** (forma a «poltrona»). In questa conformazione — la più frequente — il C_5 e i gruppi OH dei restanti atomi di C sono quasi sullo stesso «livello» dell'anello (equatoriale); l'ostacolarsi reciproco di questi gruppi è quindi minimo, l'entropia massima, la molecola organica in questa forma è particolarmente stabile: β-D-Glc in forma a «poltrona» è la molecola organica più frequente sulla terra.

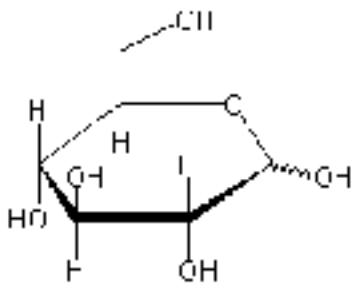
Esosi (glucosio, fruttosio, lattosio)



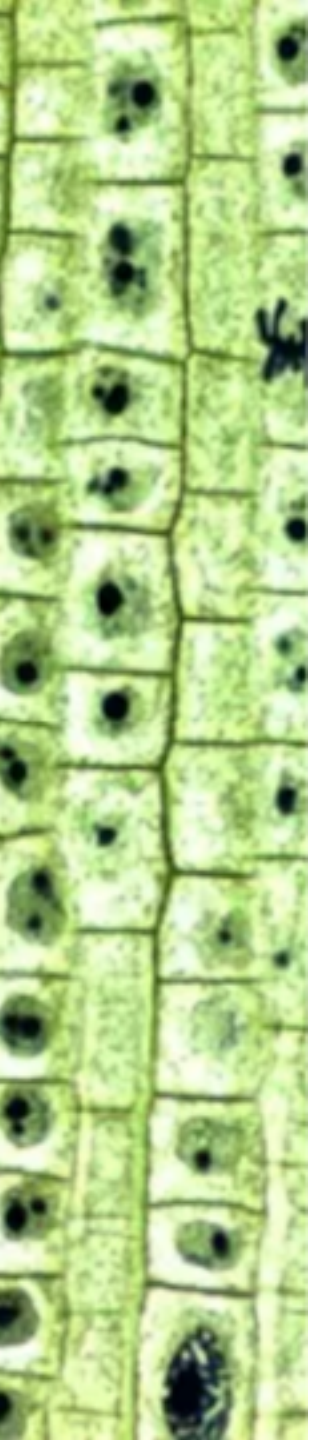
α-D-glucopiranoso



β-D-glucopiranoso



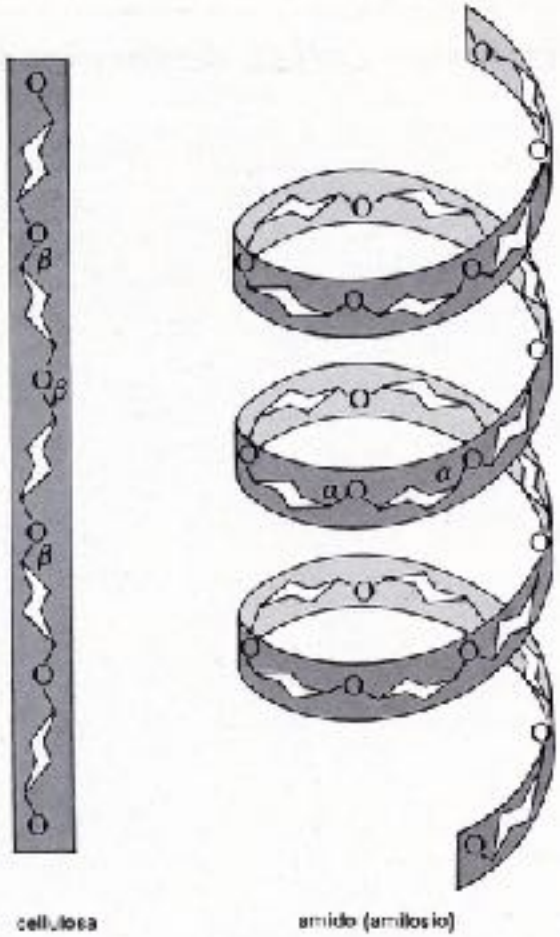
Generico anomero



omoglicani

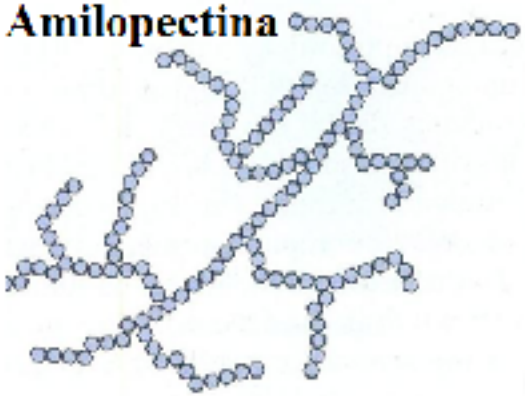
CELLULOSA

AMIDO (AMILOSIO)



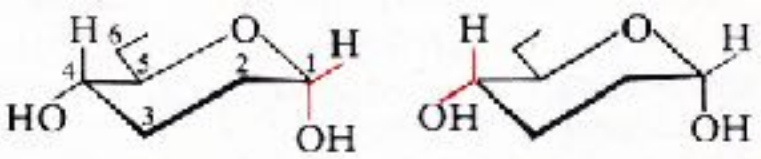
cellulosa amido (amilosio)

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

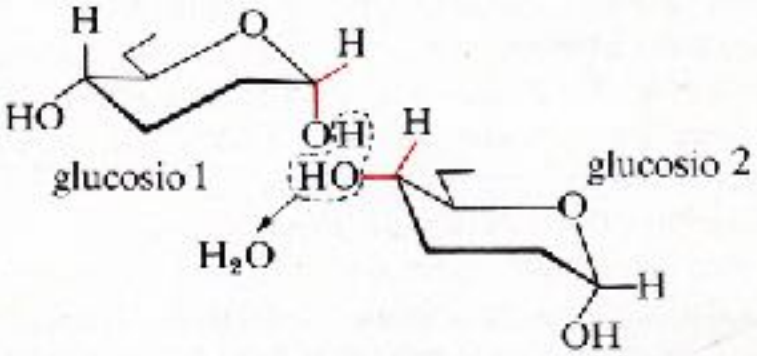




Nell' AMILOSIO ….

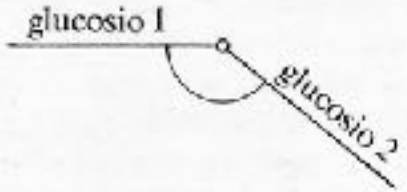


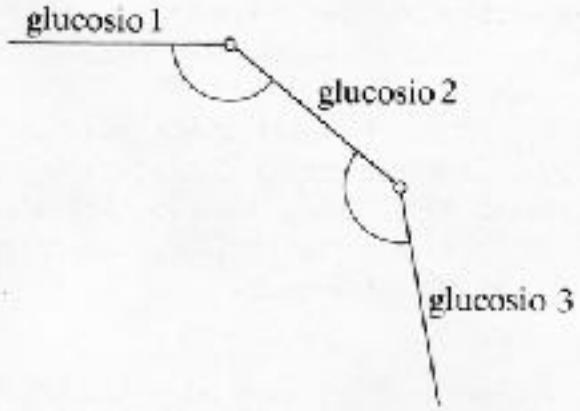
Queste sono due molecole dell'α-glucosio (monomero dell'amido) in cui è rappresentata la posizione dei gruppi —H e —OH legati ai carboni 1 e 4. I due gruppi —OH legati a questi carboni possono reagire fra loro formando un legame glucosidico.



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

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

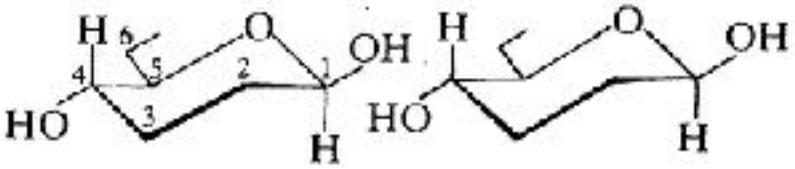




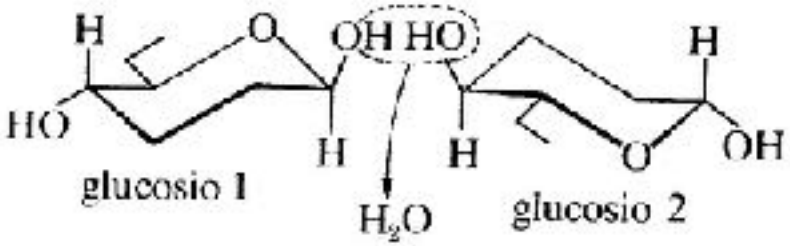
Se una terza molecola di glucosio si attacca alla molecola 2 si formerà tra 3 e 2 un angolo uguale a quello fra 2 e 1 … e così via.

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

Nella CELLULOSA ….



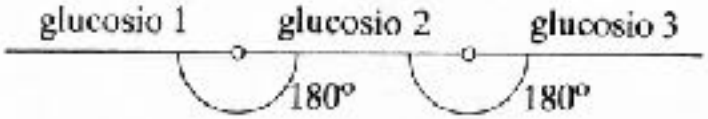
Queste sono invece due molecole di β-glucosio (monomero della cellulosa) in cui è rappresentata la posizione dei gruppi —H e —OH legati ai carboni 1 e 4. Se le due molecole sono orientate nello stesso modo il legame glucosidico 1-4 non può formarsi perché i due gruppi —OH coinvolti sono troppo lontani.



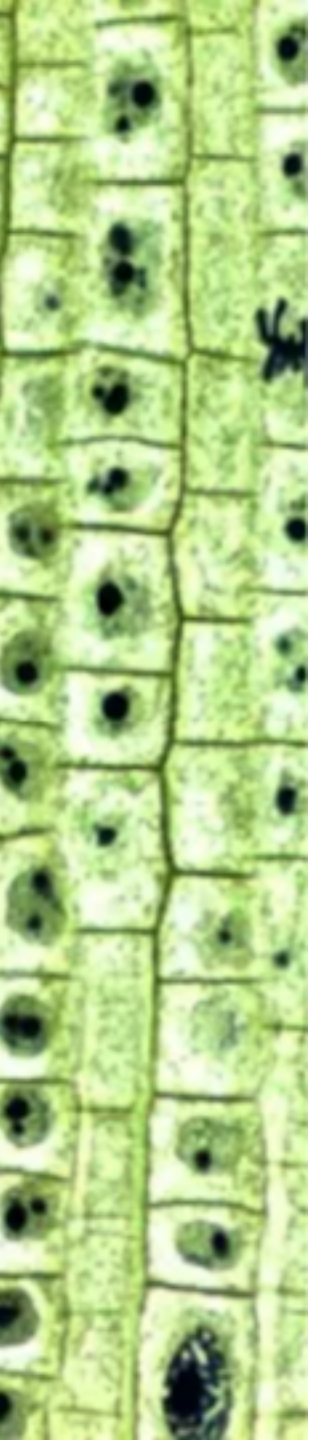
Il legame può invece formarsi facilmente se una delle due molecole è ribaltata (ruotata di 180°) rispetto all'altra. I due anelli vengono a giacere all'incirca sulla stesso piano.

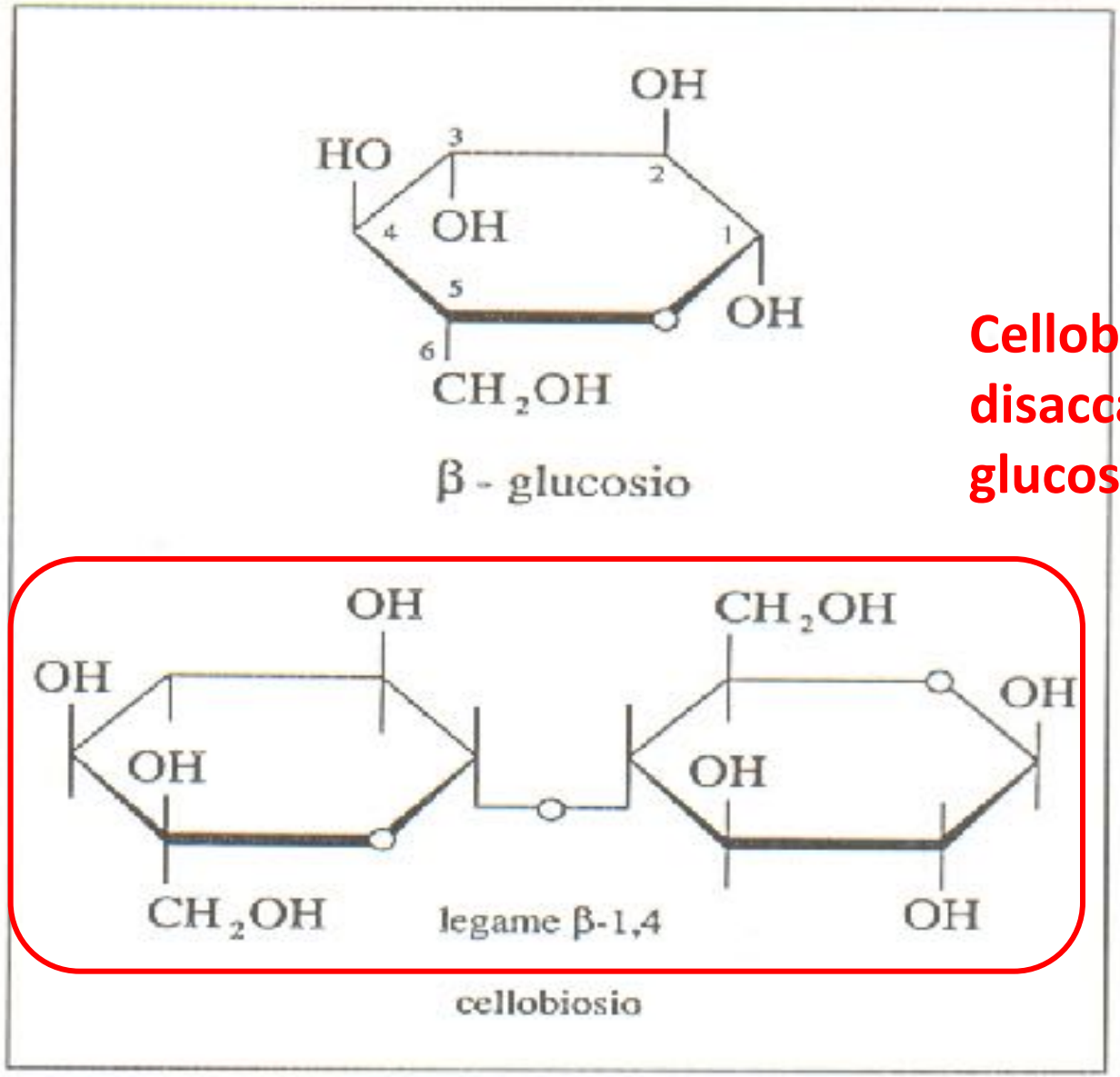
Le loro disposizione reciproca può essere rappresentata in questo modo:



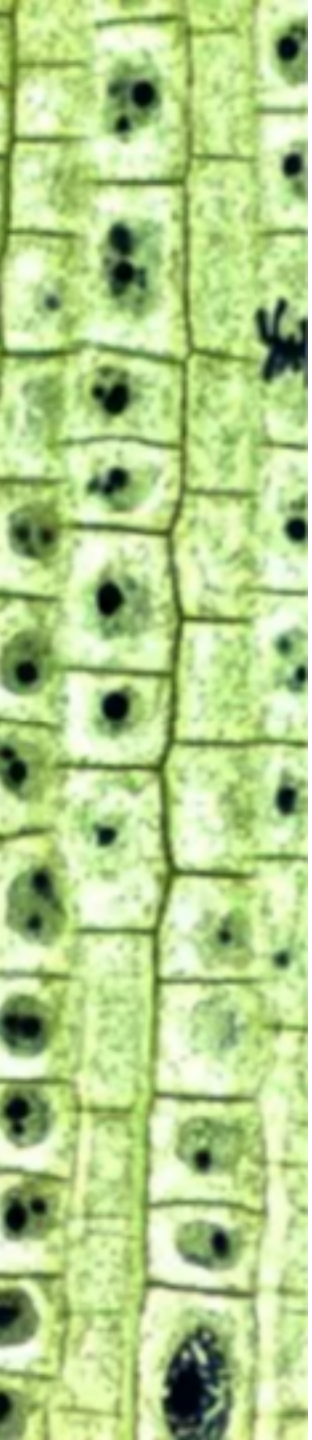


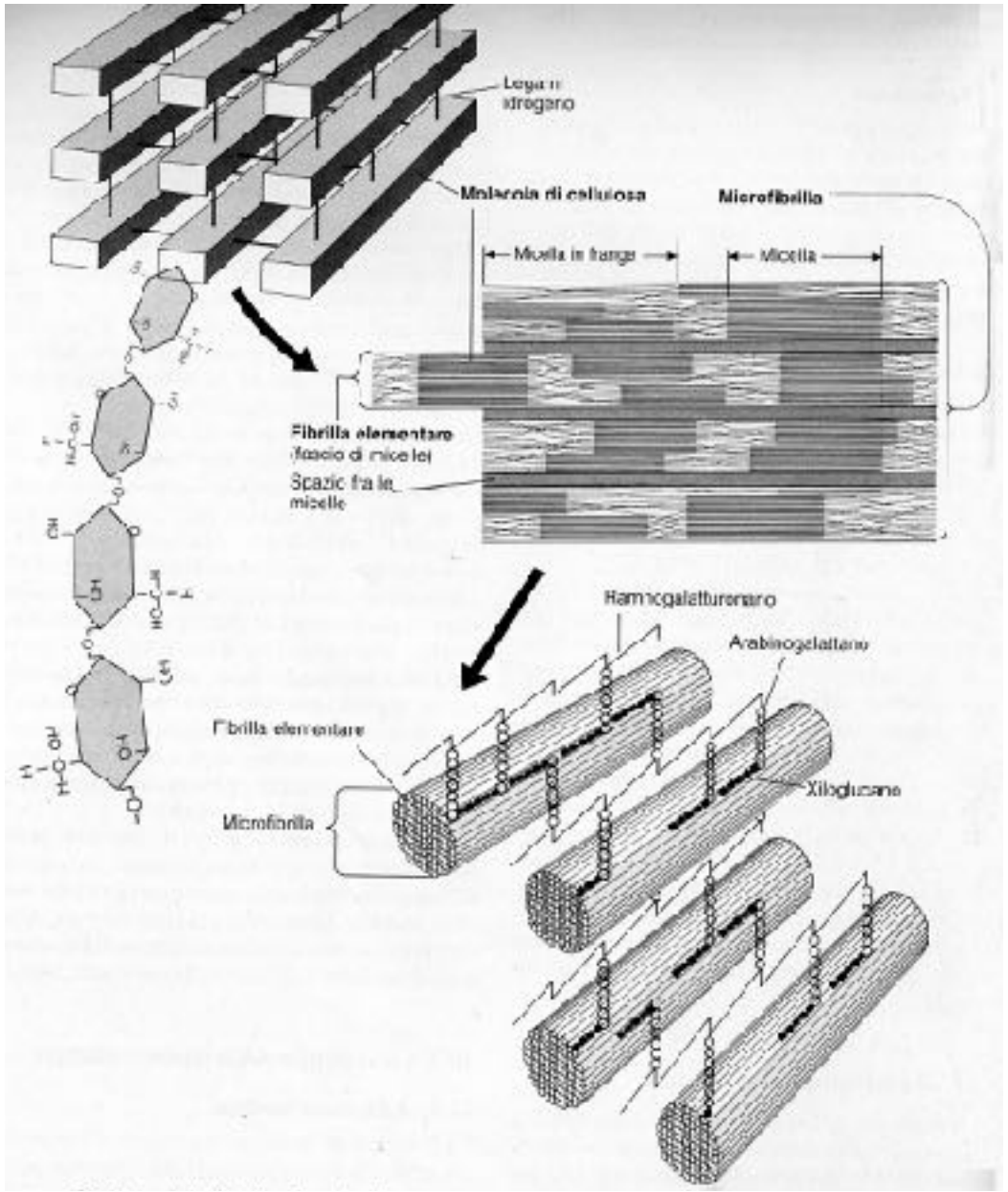
Se una terza molecola di glucosio si attacca alla molecola 2, il suo anello giacerà sullo stesso piano dei due precedenti... e così via. Risultato: dall'unione di molte molecole di β-glucosio si forma una catena diritta.





Cellobiosio = disaccaride del glucosio





Macromolecola

↓

Fibrilla elementare

↓

Microfibrilla

↓

Macrofibrilla

Complessi rosetta della cellulosa sintasi

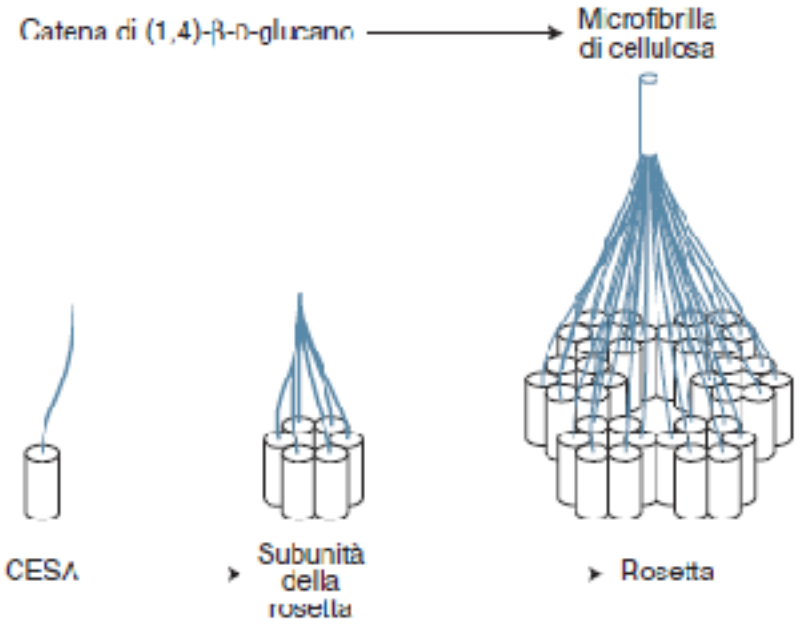


Figura 2.8
Struttura schematica di un complesso della rosetta, formato da sei subunità ciascuna contenente sei polipeptidi di cellulosa sintasi (CESA). Da ogni CESA viene sintetizzato un poliglucano (filamento azzurro) che si associa agli altri a formare una microfibrilla di cellulosa.

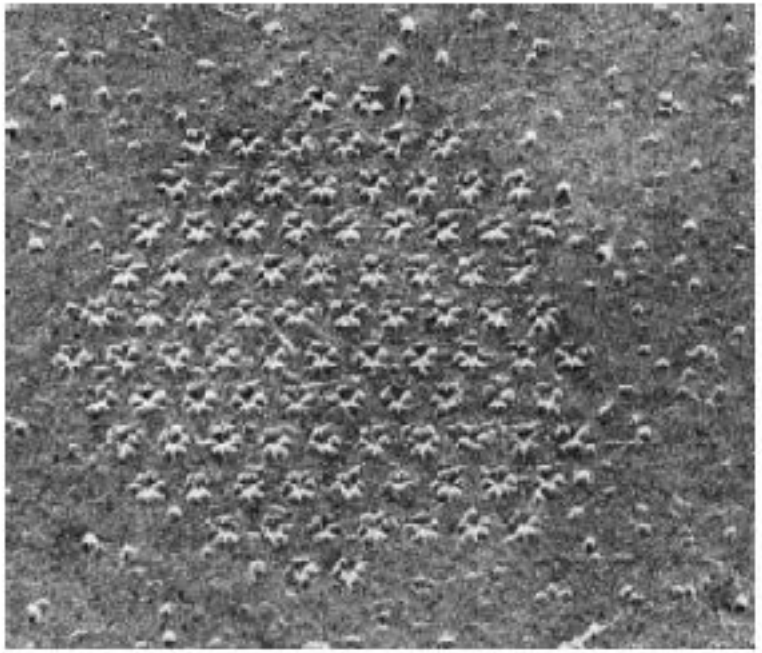
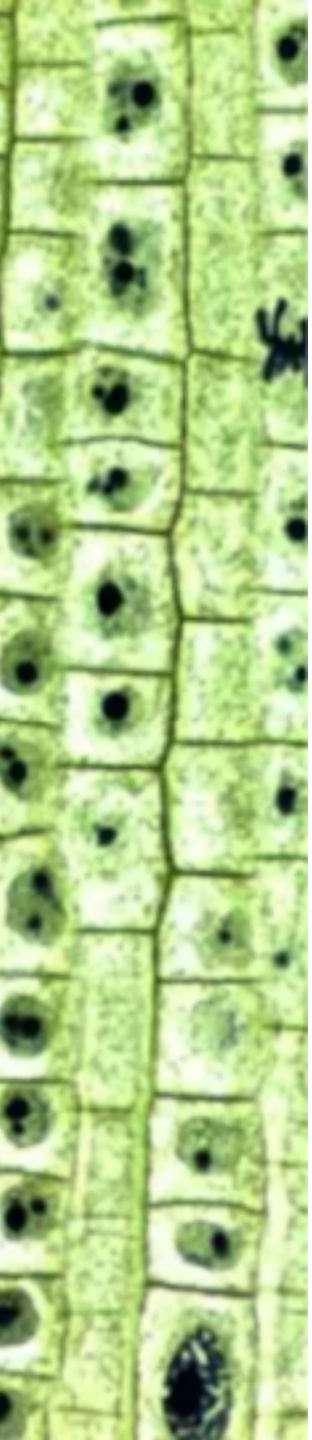
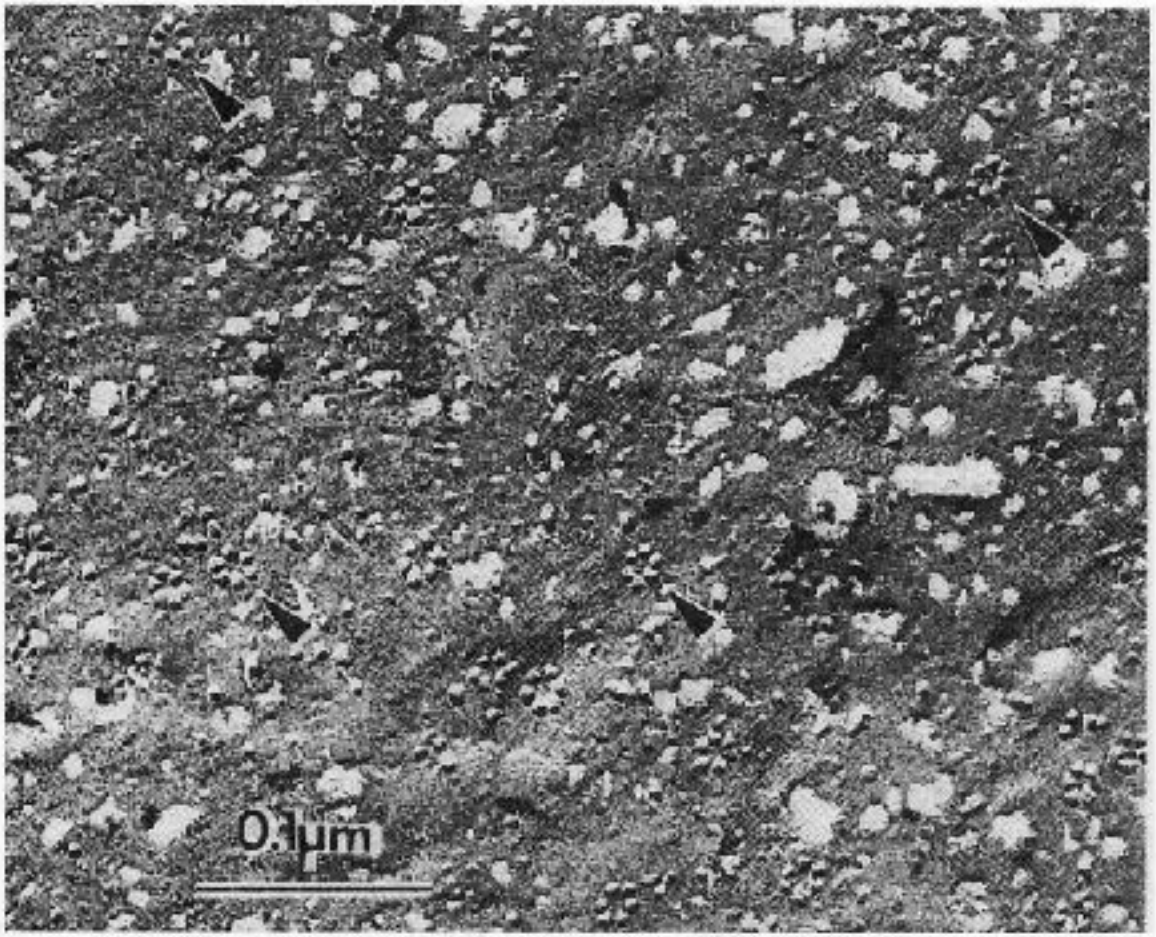
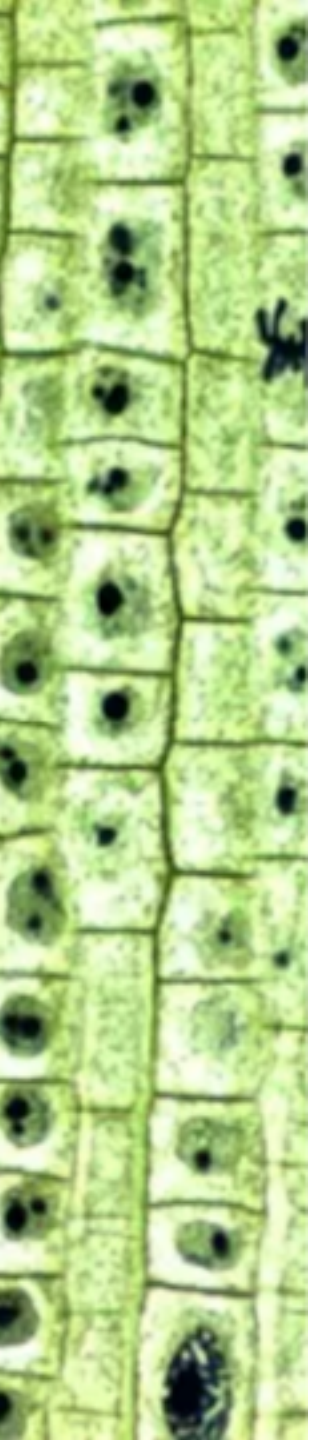


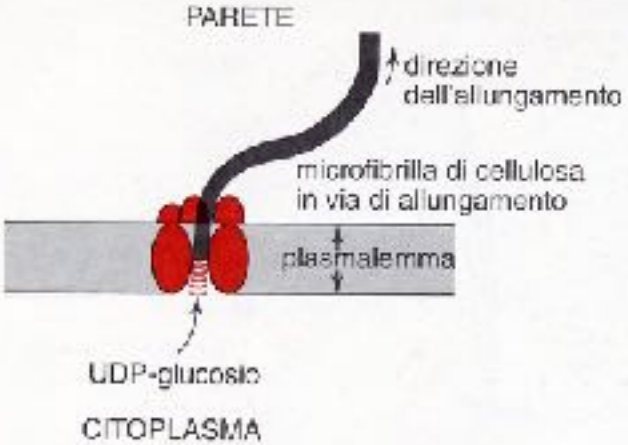
Figura 2.9
Micrografia al microscopio elettronico a scansione di complessi rosetta dell'alga verde *Spirogyra* (da T.H. Giddings et al., 1980).



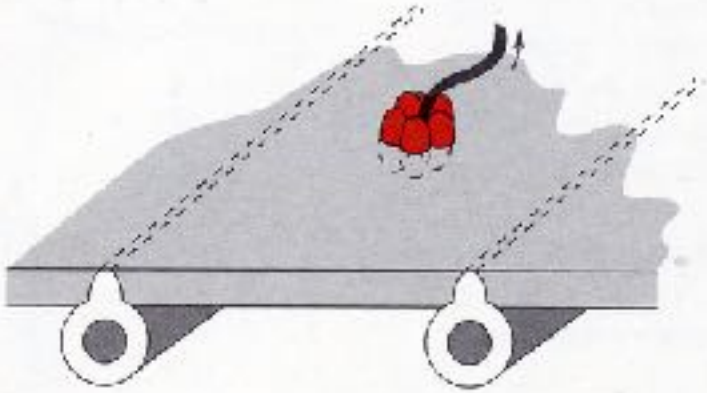


Complessi di Cellulosa-sintasi a rosetta nella membrana cellulare del muschio *Funaria hygrometrica* (protonema). Delle più di venti rosette visibili nella figura, quattro sono evidenziate dalle frecce. (Preparato al ME di U. Rudolph).

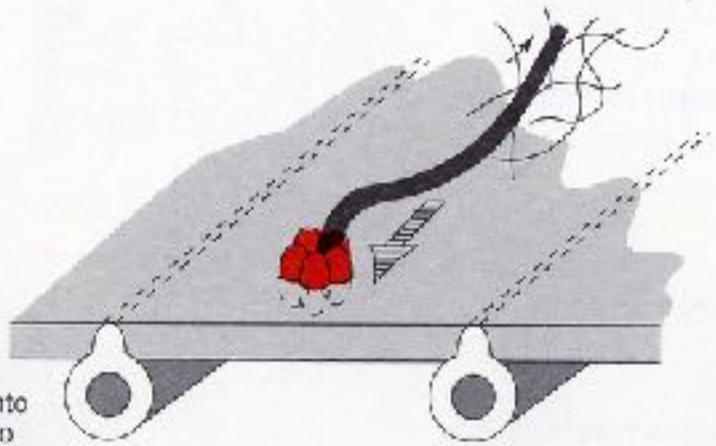




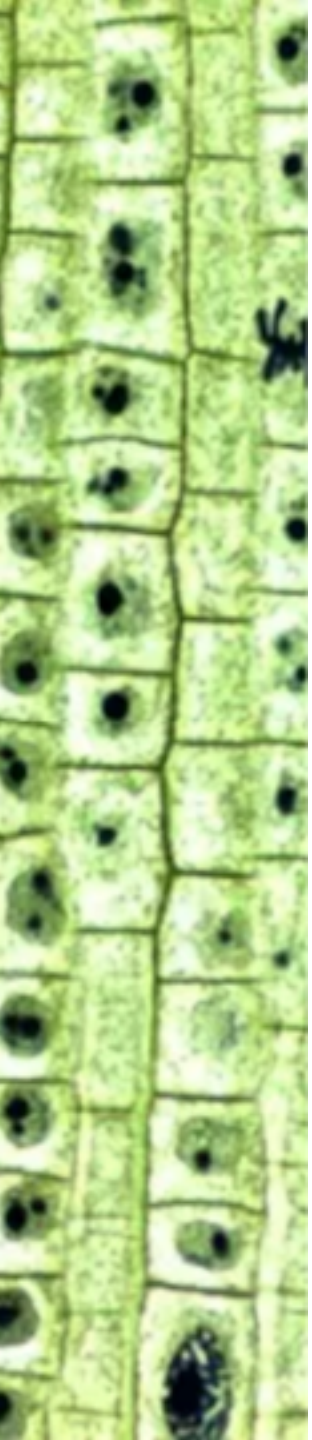
Rosetta di cellulosa sintetasi inserita nel plasmalemma. Da una parte entrano i monomeri (glucosio legato al nucleotide UDP), dall'altra esce la microfibrilla di cellulosa che man mano si allunga.



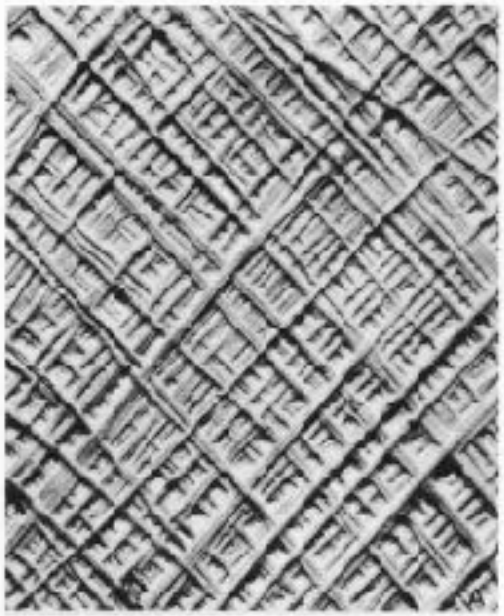
1. Rosetta di cellulosa sintetasi inserita in una zona del plasmalemma delimitata da due microtubuli. Dalla rosetta esce una microfibrilla di cellulosa in via di crescita.

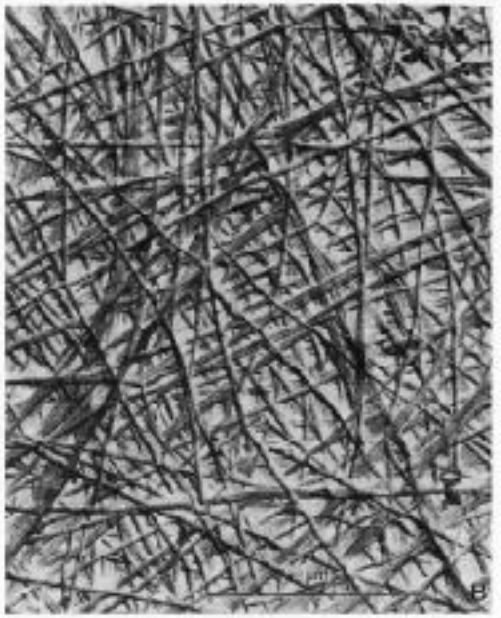


2. Stessa situazione in un istante successivo. La microfibrilla si è allungata e la sua estremità libera si è integrata nel reticolo di molecole della parete rimanendo bloccata. Di conseguenza l'ulteriore allungamento della microfibrilla provoca lo spostamento della rosetta in direzione opposta. Ma lo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

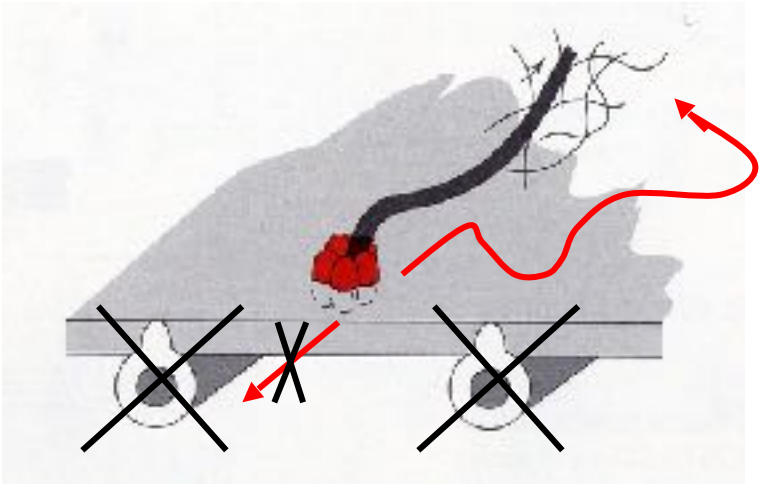


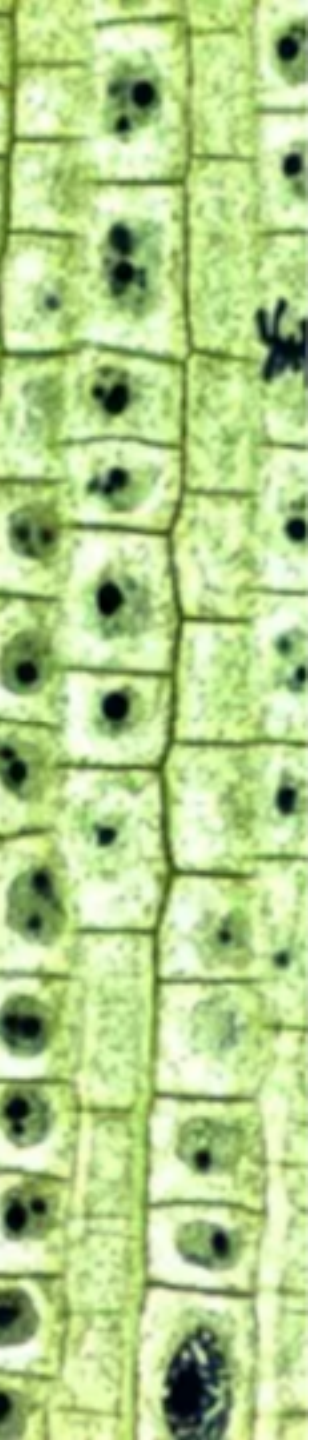
Tessitura parallela e tessitura diffusa di microfibrille di cellulosa. La parete dell'alga *Cocystis solitaria* consiste di molte lamelle poste l'una sull'altra. **A**, in condizioni normali le fibrille di armatura decorrono in senso parallelo in una data lamella, di lamella in lamella avviene un cambiamento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

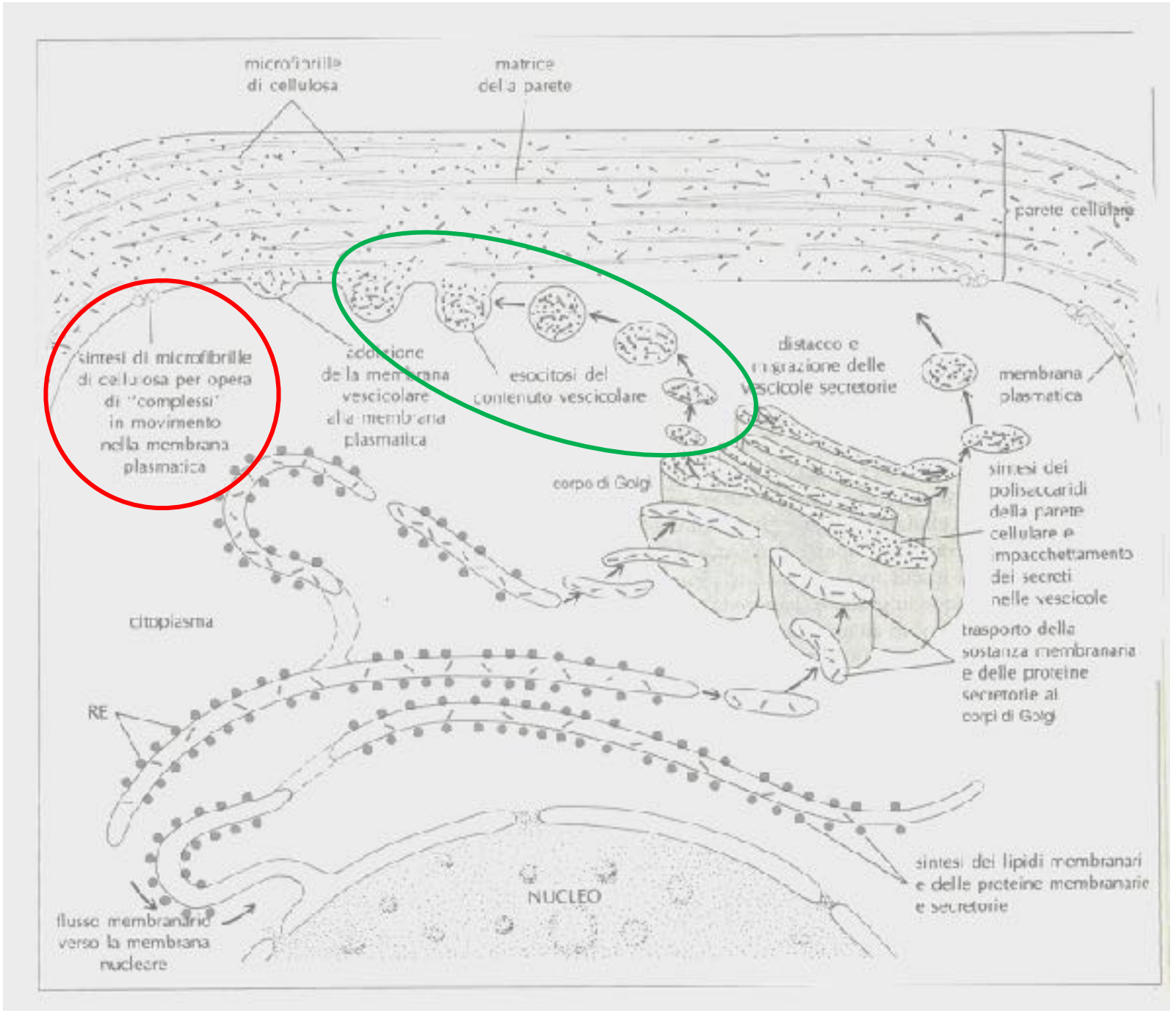


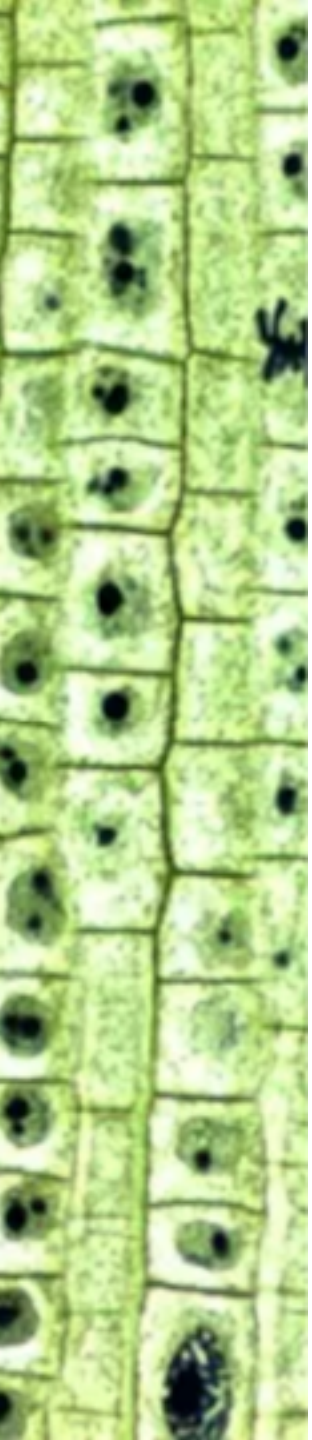


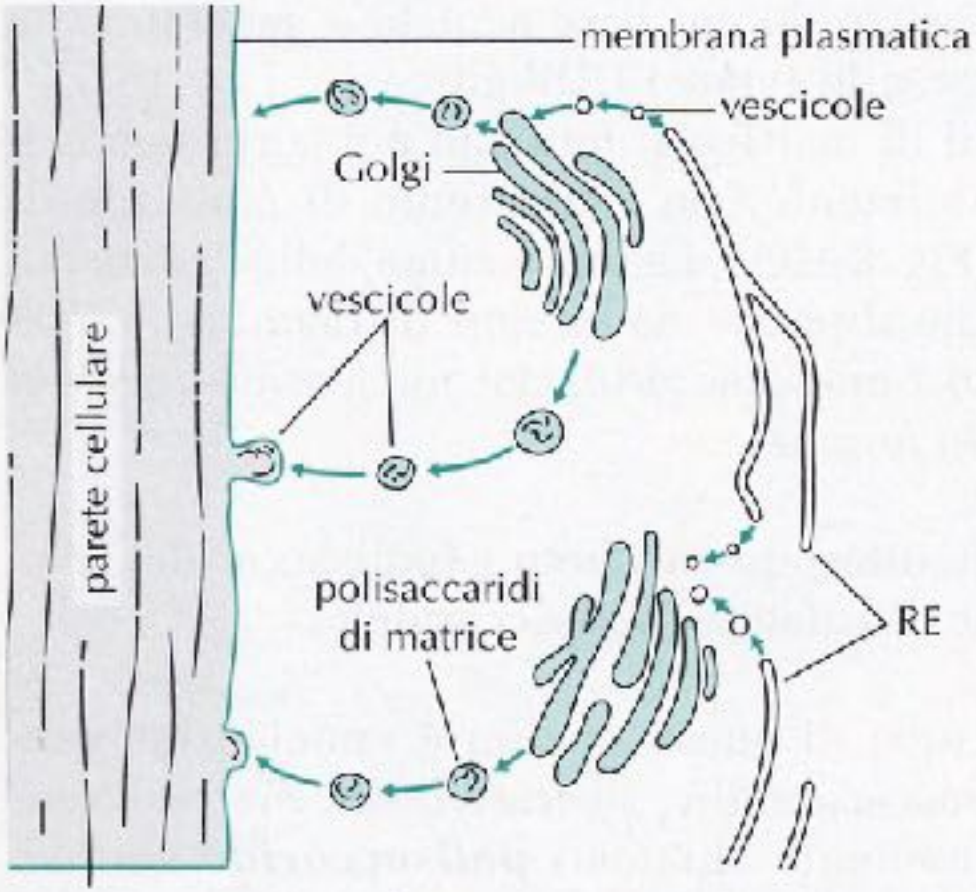
La disposizione delle macrofibrille di cellulosa con **tessitura parallela** è tipica della **parete primaria**.



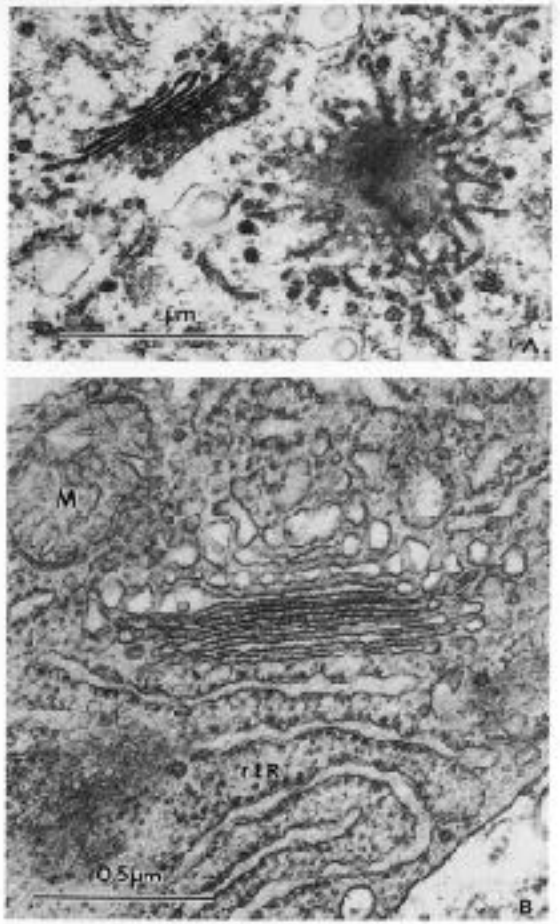



microfibrille di cellulosa
matrice della parete
parete cellulare
sintesi di microfibrille di cellulosa per opera di "complessi" in movimento nella membrana plasmatica
addizione della membrana vescicolare alla membrana plasmatica
esocitosi del contenuto vescicolare
distacco e migrazione delle vescicole secretorie
membrana plasmatica
corpo di Golgi
sintesi dei polisaccaridi della parete cellulare e impacchettamento dei secreti nelle vescicole
citoplasma
trasporto della sostanza membranaria e delle proteine secretorie ai corpi di Golgi
RE
NUCLEO
sintesi dei lipidi membranari e delle proteine membranarie e secretorie
flusso membranario verso la membrana nucleare

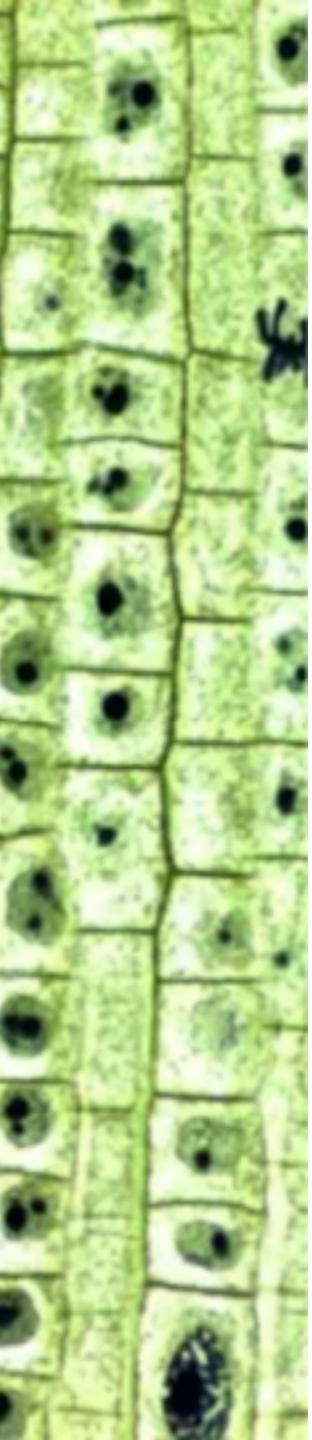




L'assemblaggio dei polisaccaridi nella parete cellulare (schematico). I polisaccaridi di matrice, sintetizzati da enzimi localizzati nell'apparato del Golgi, vengono trasportati mediante vescicole che poi si fondono con la membrana plasmatica e rilasciano il loro contenuto nella parete.



Dittiosomi al ME. **A**, un dittiosoma sezionato trasversalmente e uno sezionato tangenzialmente in una cellula della foglia dell'isoete *Isoëtes lacustris*; periferia delle cisterne a rete tubulare e con molte piccole vescicole. **B**, dittiosoma in sezione trasversale in una cellula ghiandolare di *Veronica beccabunga*: lato cis di sotto, rivolto verso l'rER; sul lato trans filamenti sottili del Golgi riconoscibili tra le cisterne; le cisterne più esterne della faccia trans sono fenestrate e dilatate (reticulo *trans* del Golgi); M mitocondrio. (A, foto al ME di U. Kriesen; B, foto al ME di J. Lockhausen e di U. Kriesen)



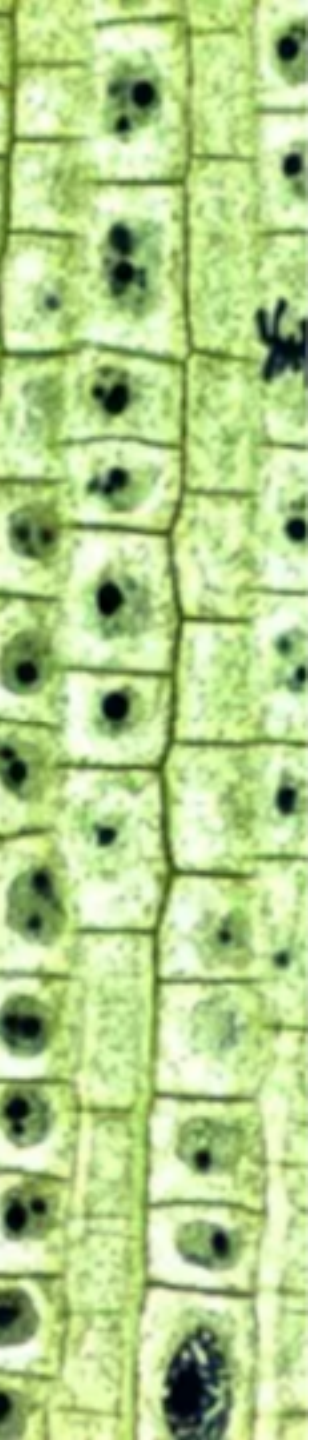
COMPOSIZIONE della MATRICE

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).

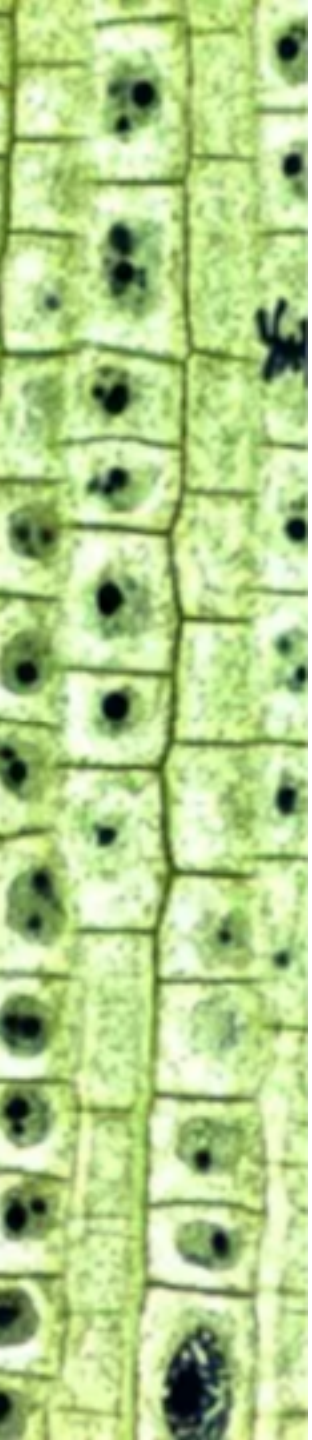


GLICOPROTEINE di PARETE:

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.

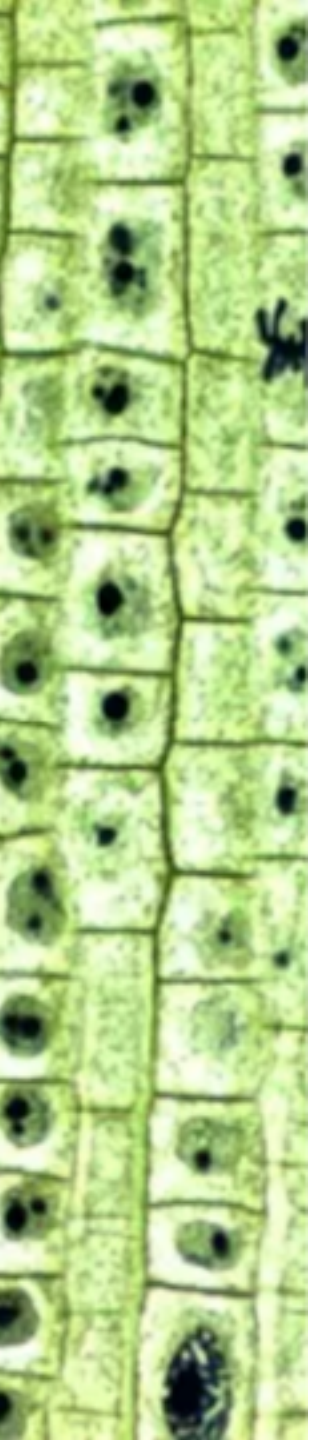
- **ESTENSINE** che favoriscono l'estensibilità della parete;

- **LECTINE** che svolgono un ruolo importante nei processi di riconoscimento e compatibilità tra le varie cellule (es. impollinazione e resistenza ai parassiti)

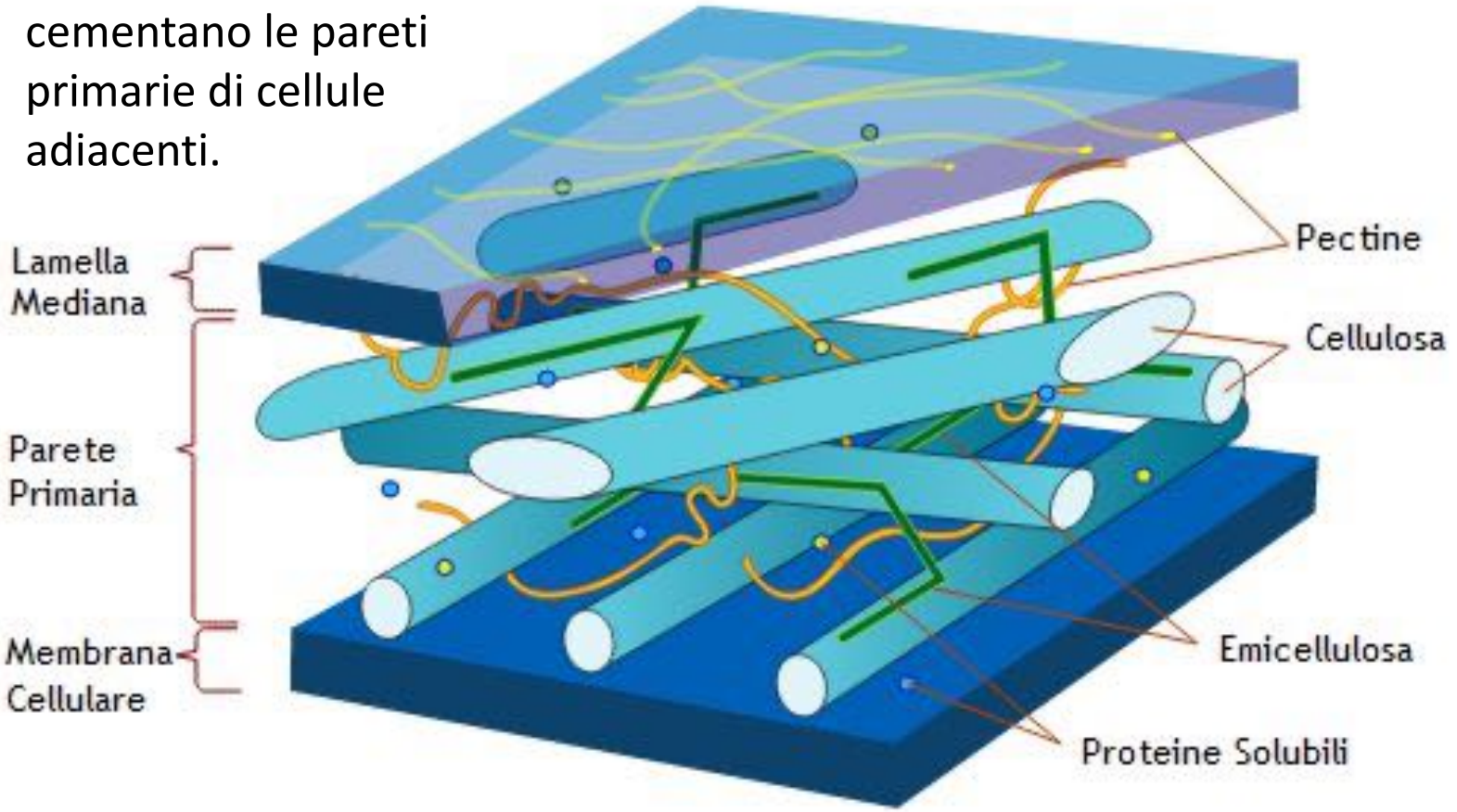


Ruolo delle proteine strutturali di parete:

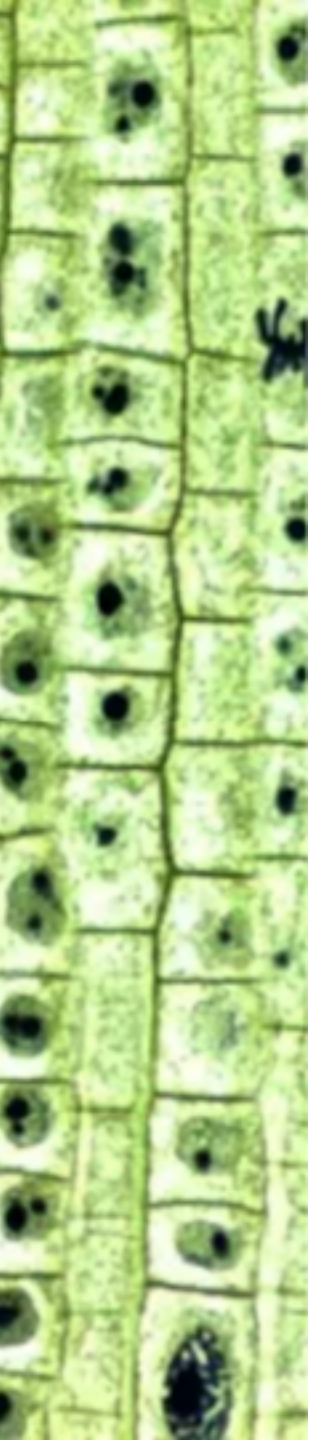
➢Controllo sulla crescita e sul differenziamento
➢Contributo alla determinazione delle caratteristiche meccaniche della parete
➢Difesa dall'invasione di patogeni
➢Risposta a stress biotici e abiotici
➢Costituiscono siti di nucleazione per la lignina
➢Interagiscono con le proteine del plasmalemma e con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

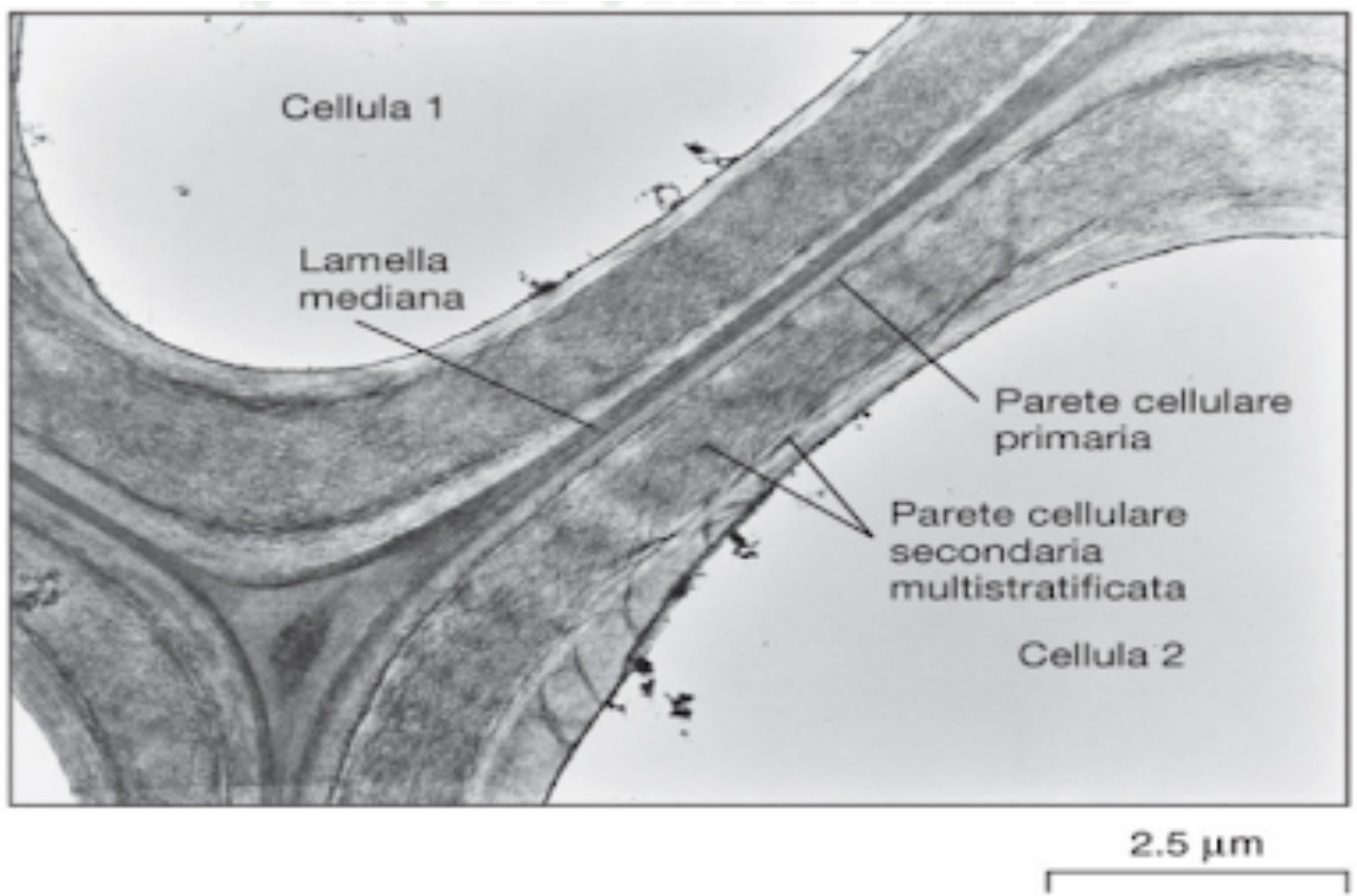


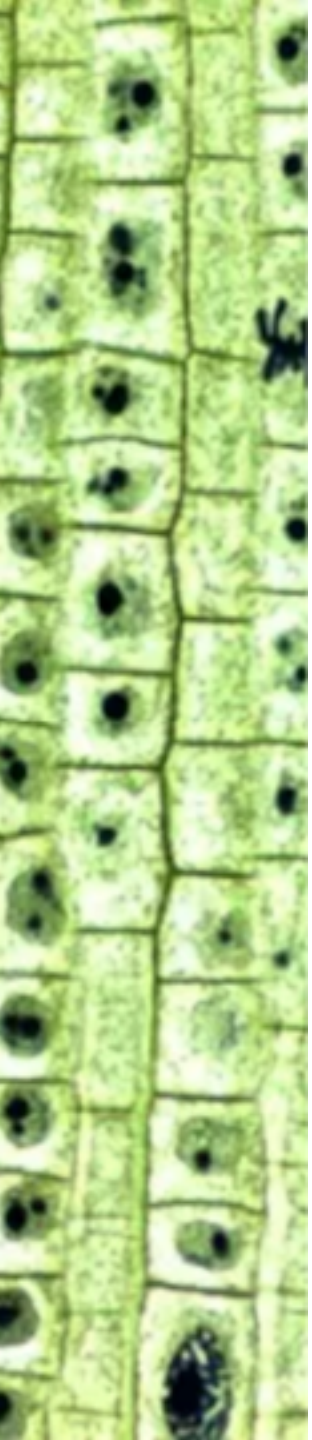
La lamella mediana è ricca di pectine che cementano le pareti primarie di cellule adiacenti.



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

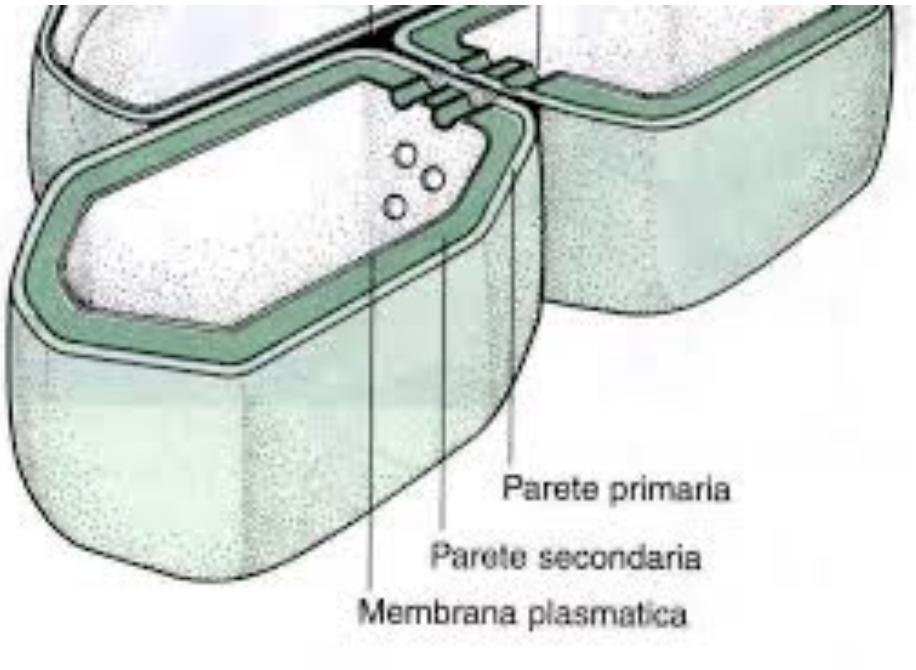


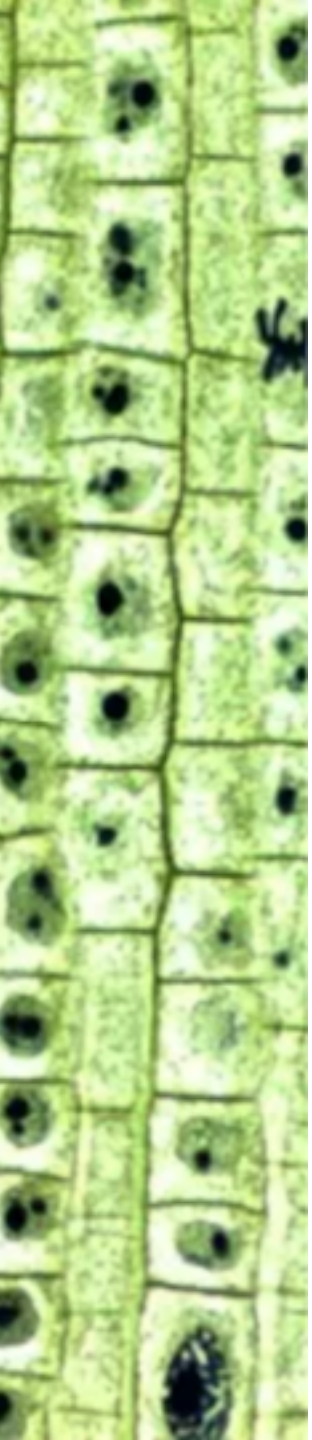

Cellula 1
Lamella mediana
Parete cellulare primaria
Parete cellulare secondaria multistratificata
Cellula 2
2.5 µm
Biophoto Associates

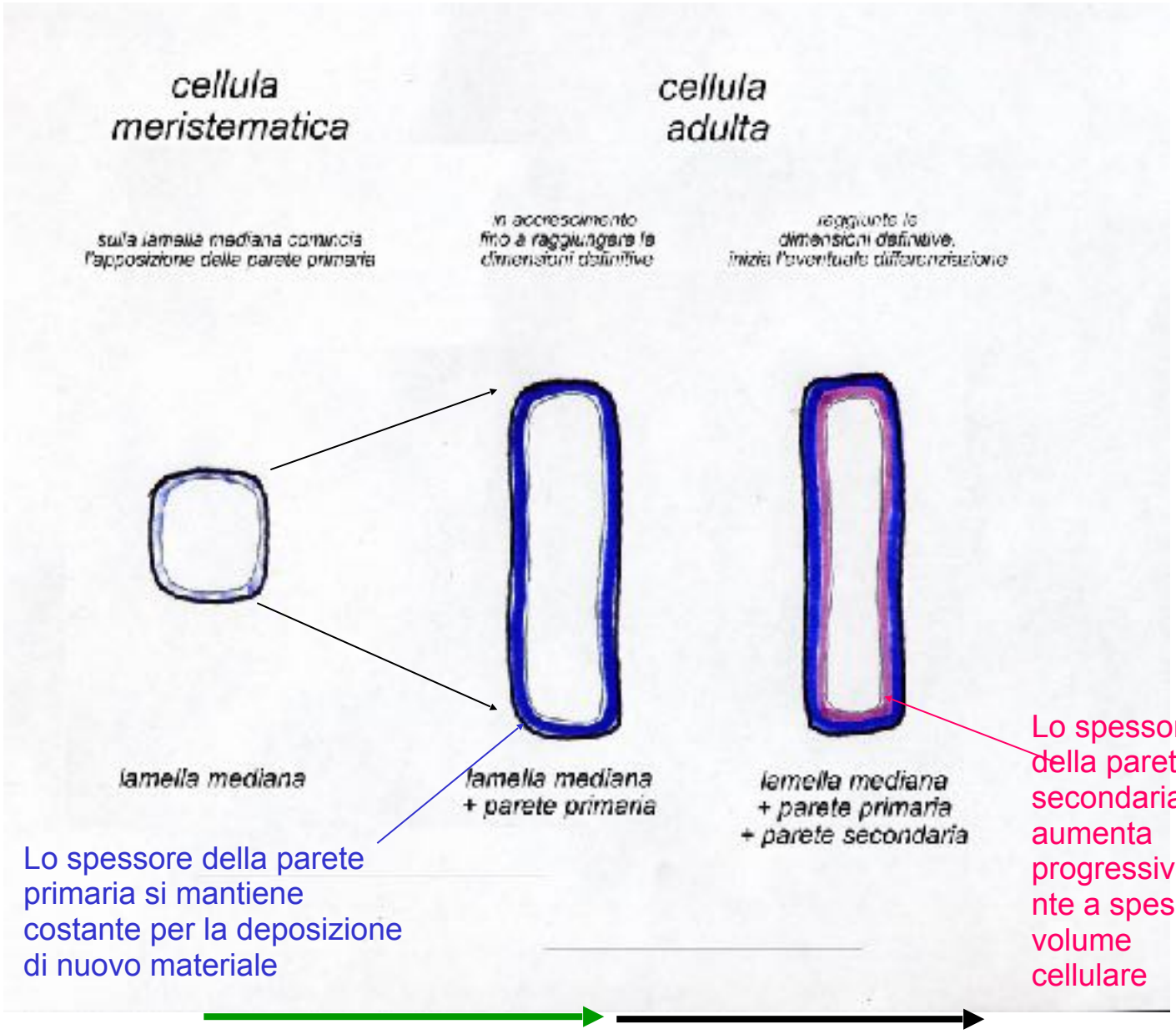


Quando la cellula raggiunge le sue dimensioni definitive, inizia la deposizione di una nuova frazione della parete cellulare, la **parete secondaria**, con caratteristiche di composizione e meccaniche dipendenti strettamente dalle sue funzioni.

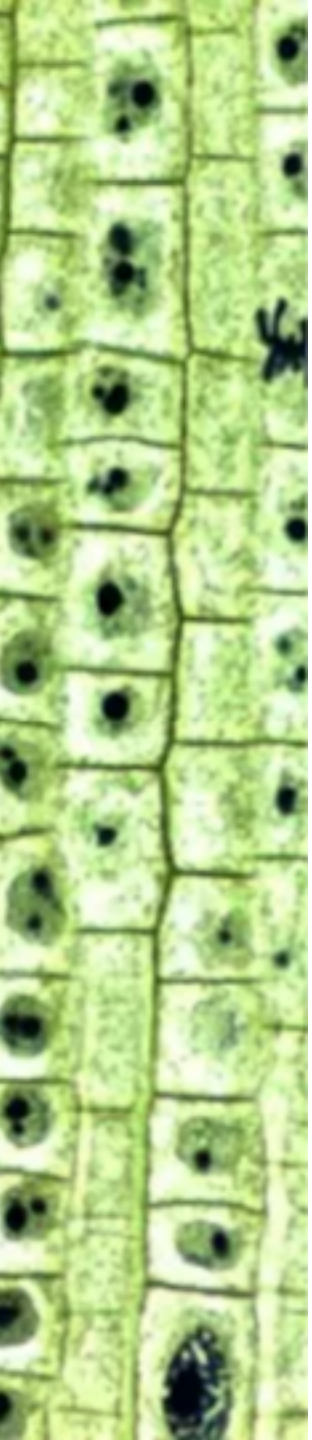
Parete secondaria → riduzione del volume cellulare (la parete primaria, più esterna, non aumenta più di dimensioni).





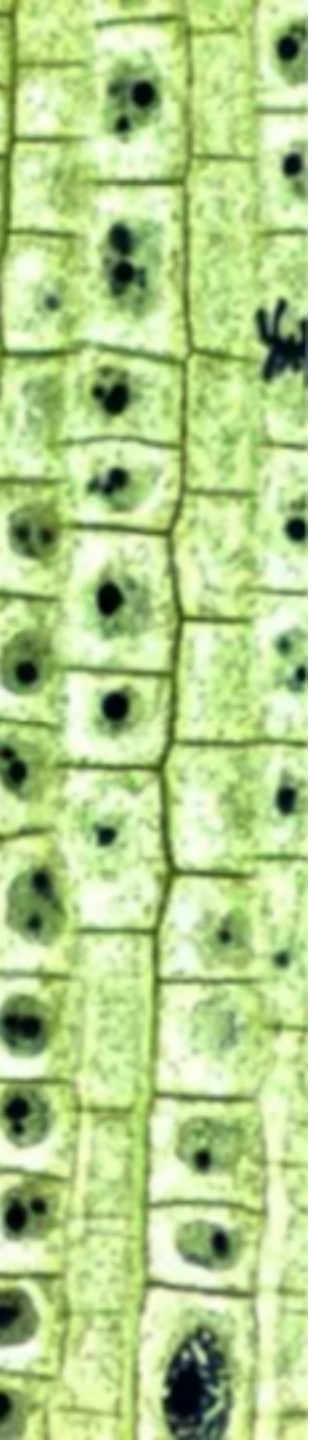


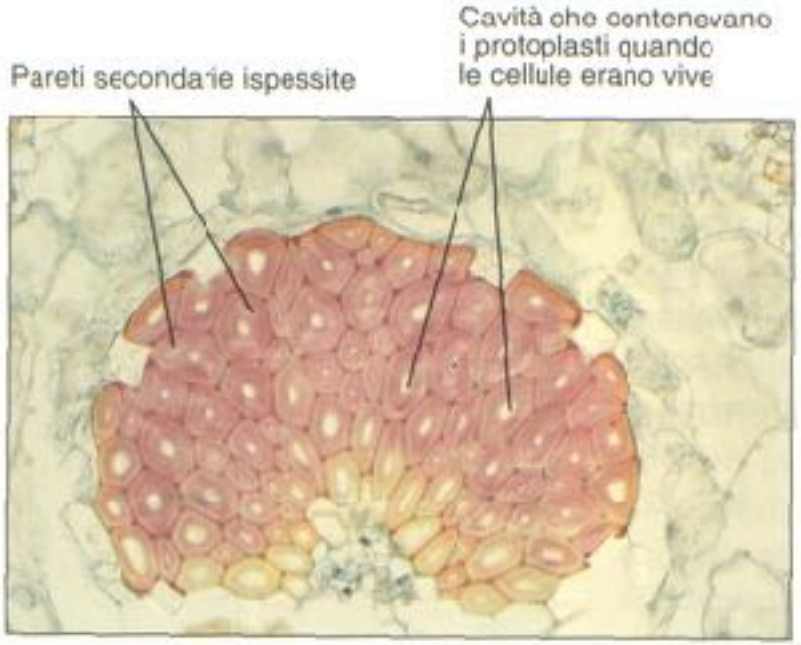
Le dimensioni aumentano **Il volume cellulare diminuisce**

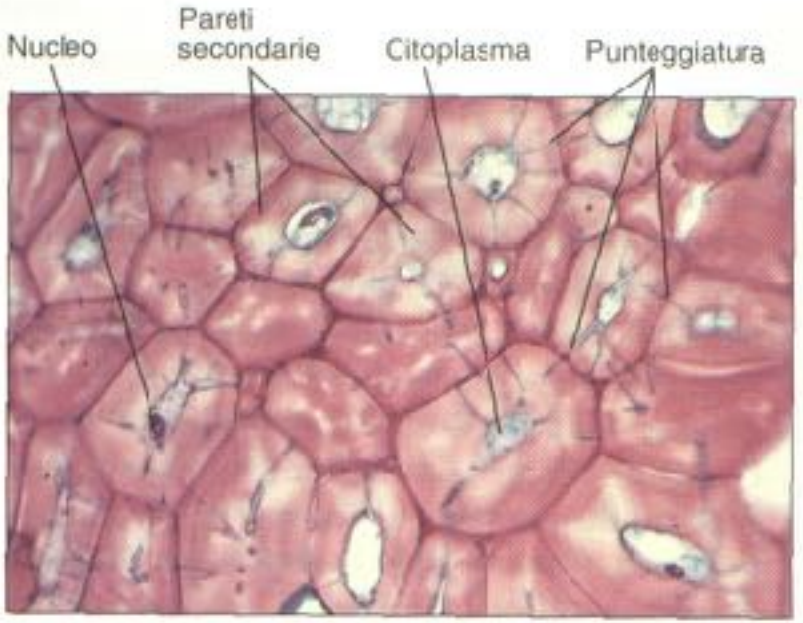


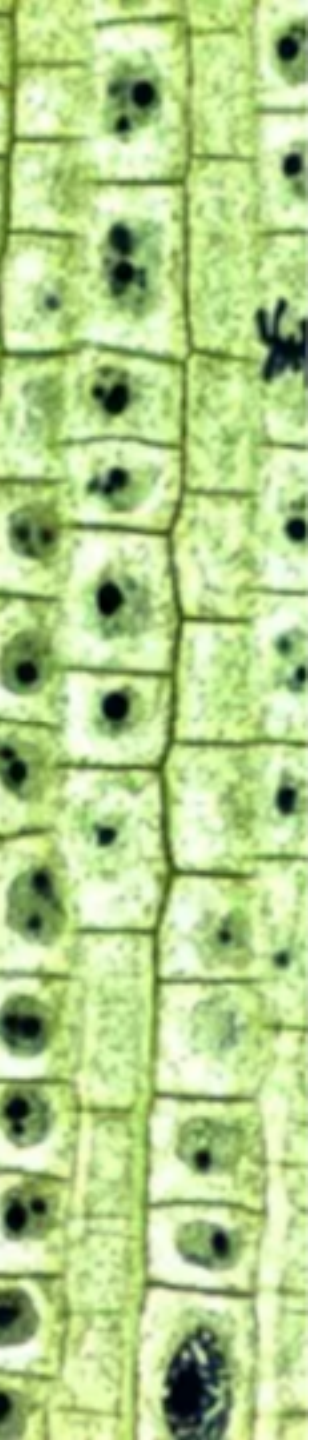
PARETE SECONDARIA

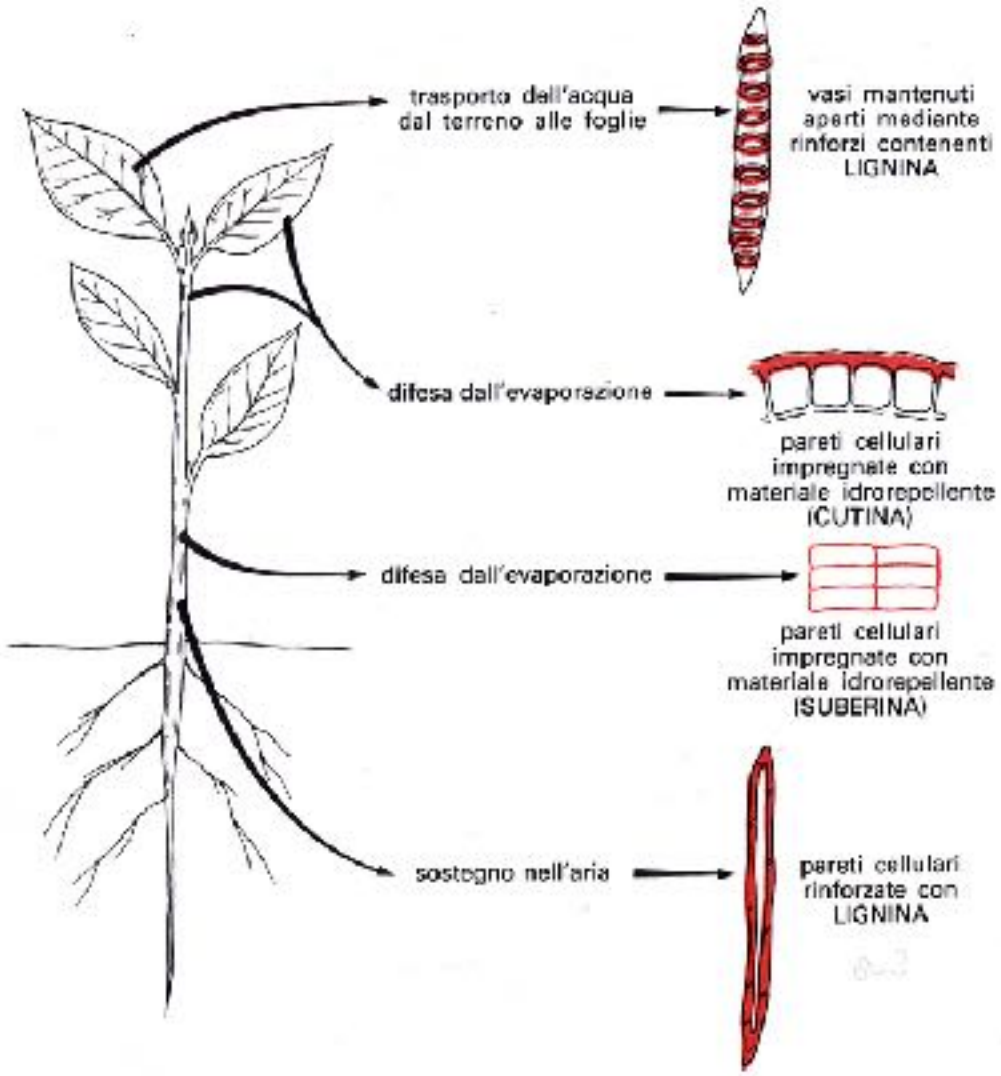
- (si forma dopo l'accrescimento per distensione a ridosso della parete primaria, in senso centripeto per apposizione di lamelle sovrapposte):
- **MATERIALE FIBRILLARE** cellulosa con fibrille strettamente impachettate e parallele con orientamento rispetto all'asse longitudinale della cellula diverso 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

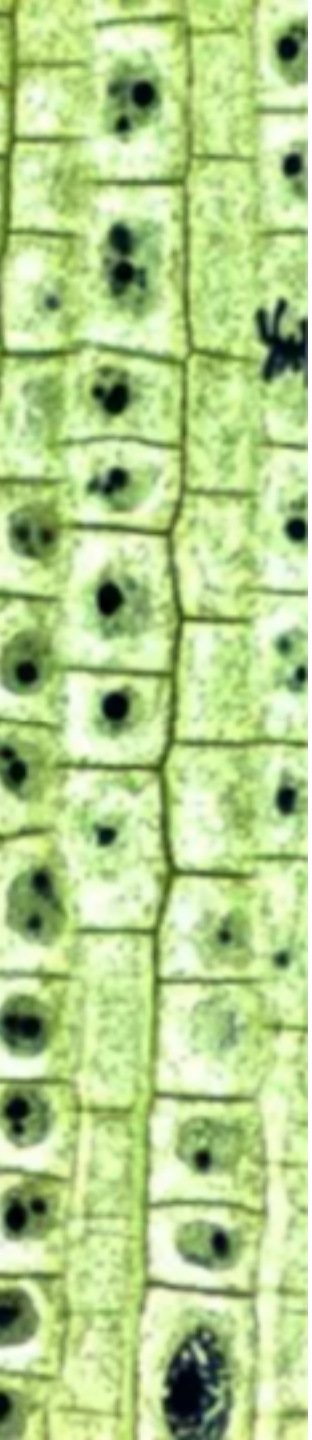

Nucleo
Pareti secondarie
Citoplasma
Punteggiatura



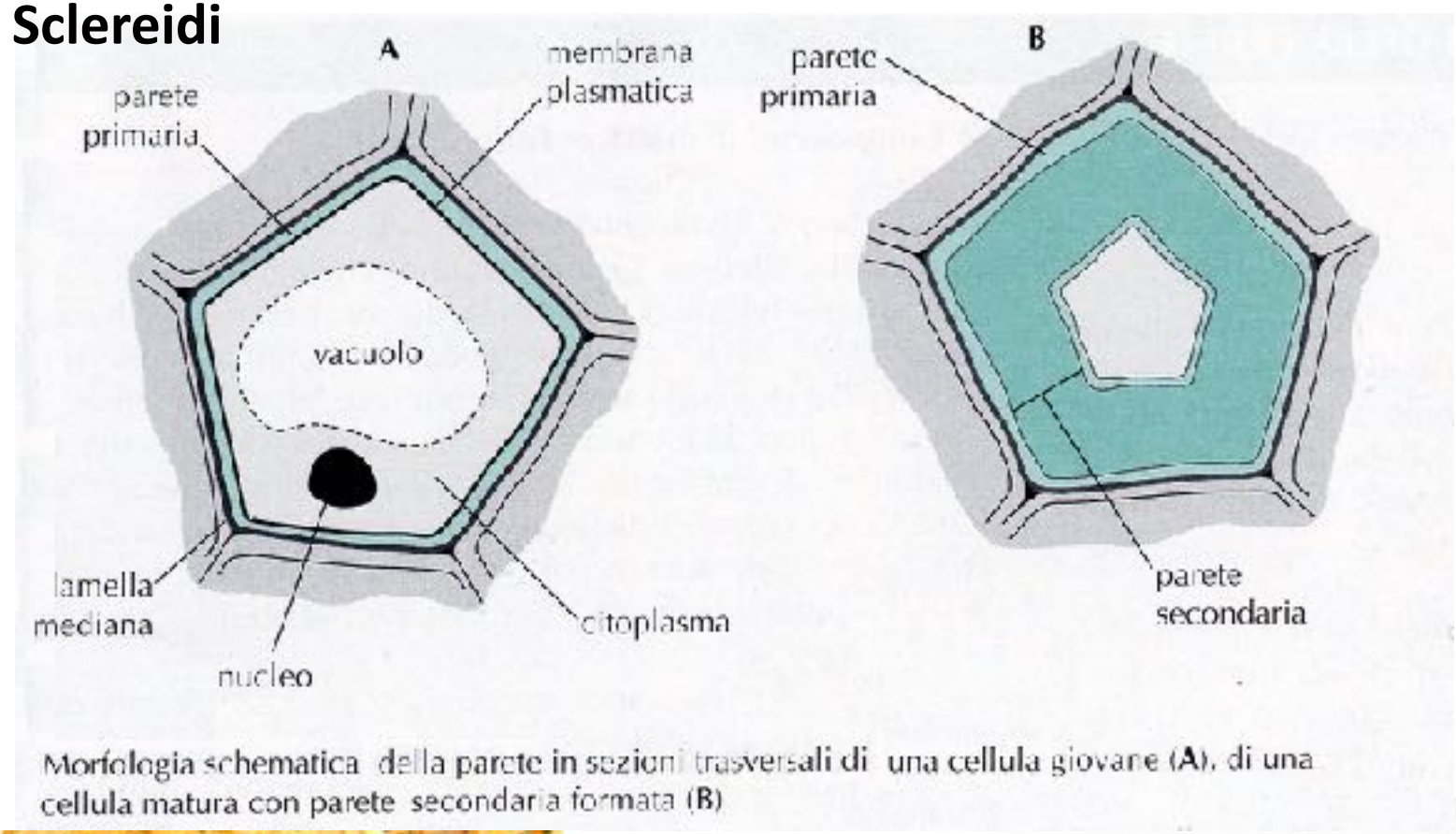


L'«invenzione» della cutina, della suberina e della lignina durante l'evoluzione delle piante è stata un presupposto indispensabile per la conquista delle terre emerse. Senza queste sostanze non sarebbero infatti stati possibili il sostegno nell'ambiente aereo, la protezione dall'evaporazione e il trasporto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

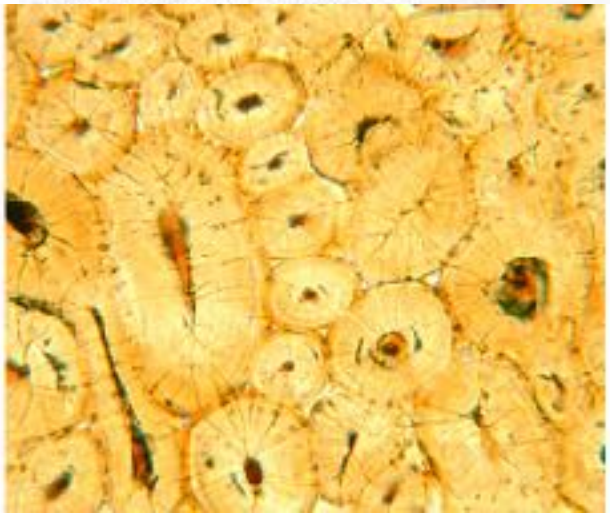
La **composizione** della **parete secondaria** varia in base alla funzione del tessuto di cui la cellula fa parte



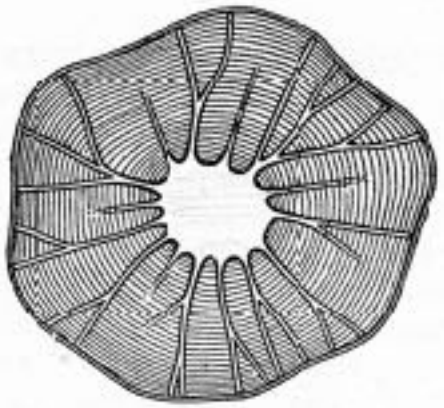
Sclereidi

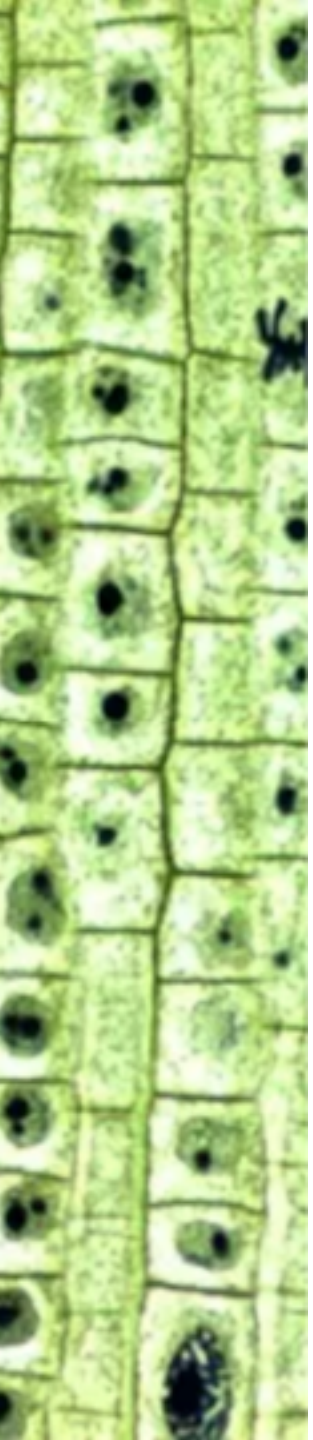


Morfologia schematica della parete in sezioni trasversali di una cellula giovane (A), di una cellula matura con parete secondaria formata (B)

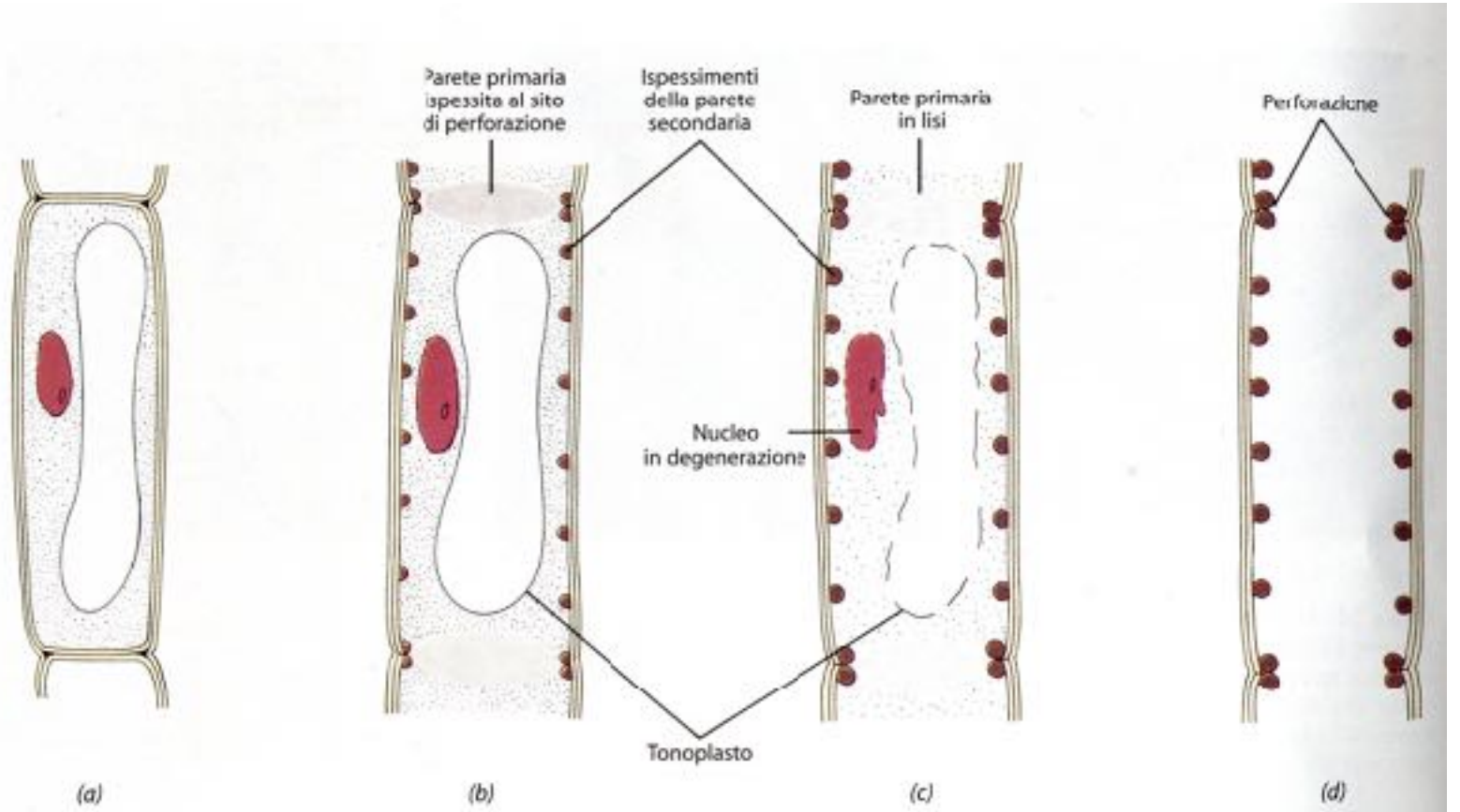


Disegno di una **sclereide** in sezione trasversale.

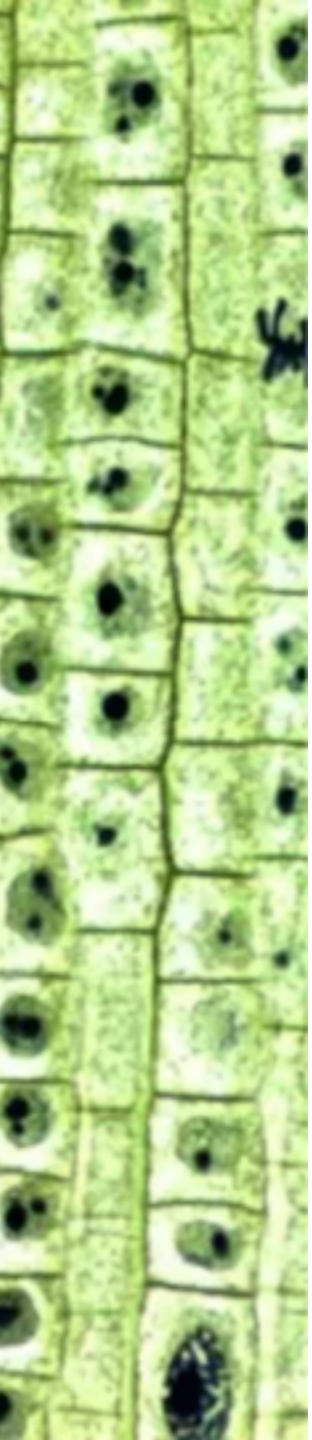


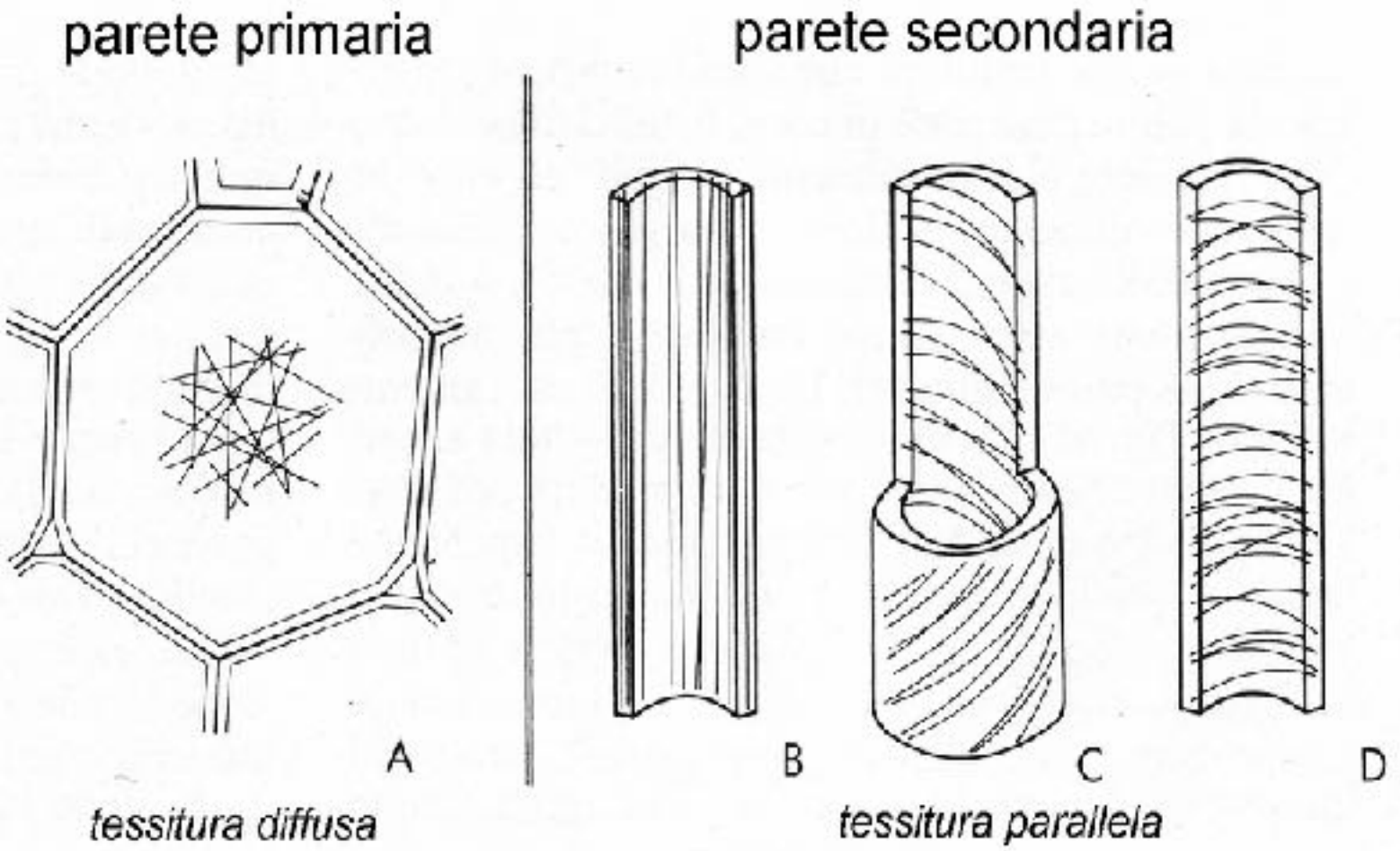


Vasi conduttori (xylema)

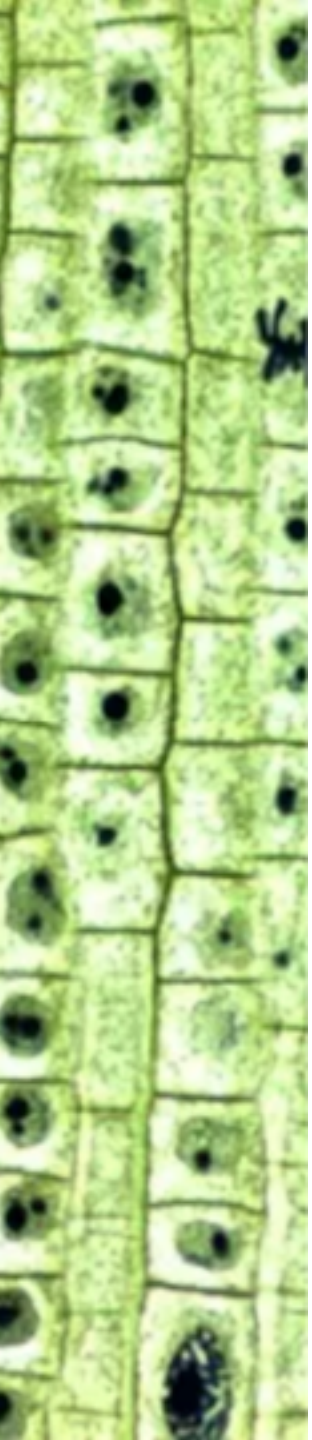


Schema di sviluppo dell'elemento di un vaso. (*a*) Elemento vasale giovane, altamente vacuolato, privo di parete secondaria. (*b*) La cellula si è estesa lateralmente, ha inizio la deposizione della parete secondaria, e la parete primara a livello del sito di perforazione è aumentata in spessore. (*c*)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





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



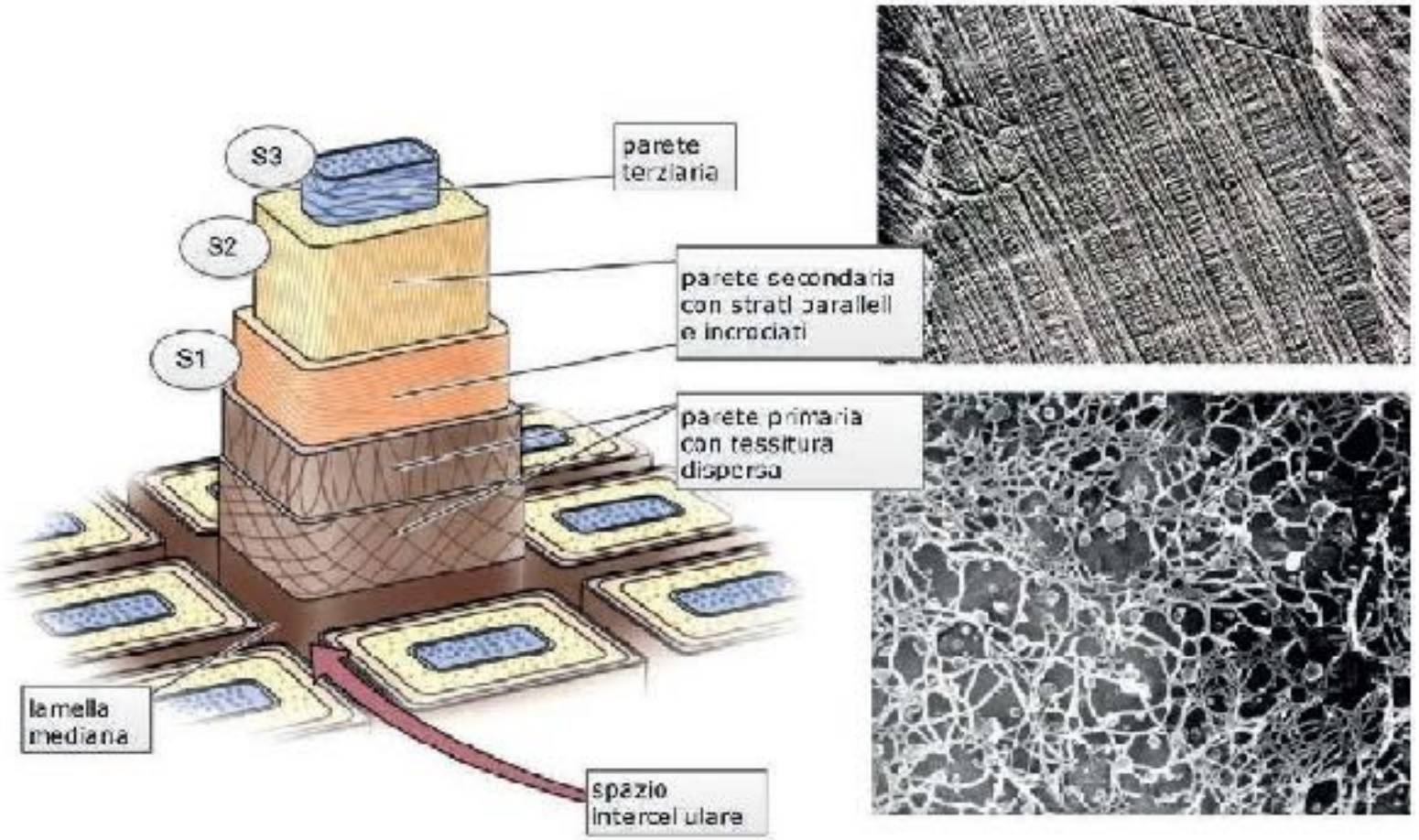
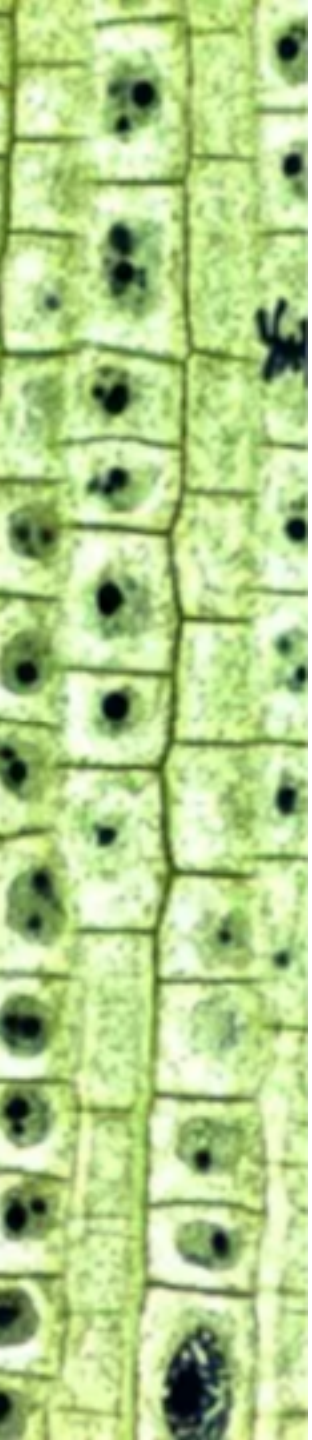


Figura 6 **Schema di una parete cellulare di cellula differenziata.** Si noti il susseguirsi di strati verso l'interno del lume cellulare con formazione progressiva di parete cellulare primaria e secondaria. *A destra in basso*, fotografia di una stratificazione a rete tipica della parete cellulare primaria (tessitura dispersa). *A destra in alto*, fotografia di una disposizione di fibrille cellulosiche parallele tipiche della parete cellulare secondaria.

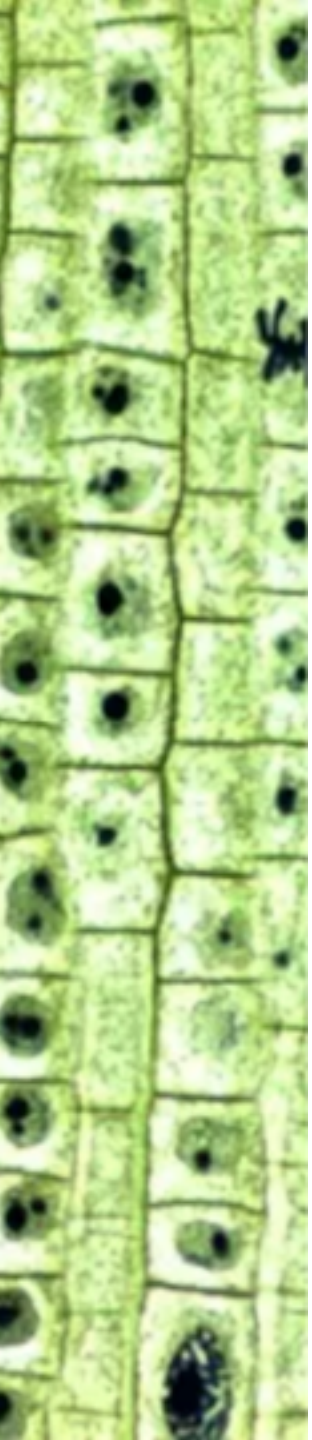


Fibre:
microfibrille di cellulosa unite in modo compatto, resistenti allo strappo, flessibili





→ **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**

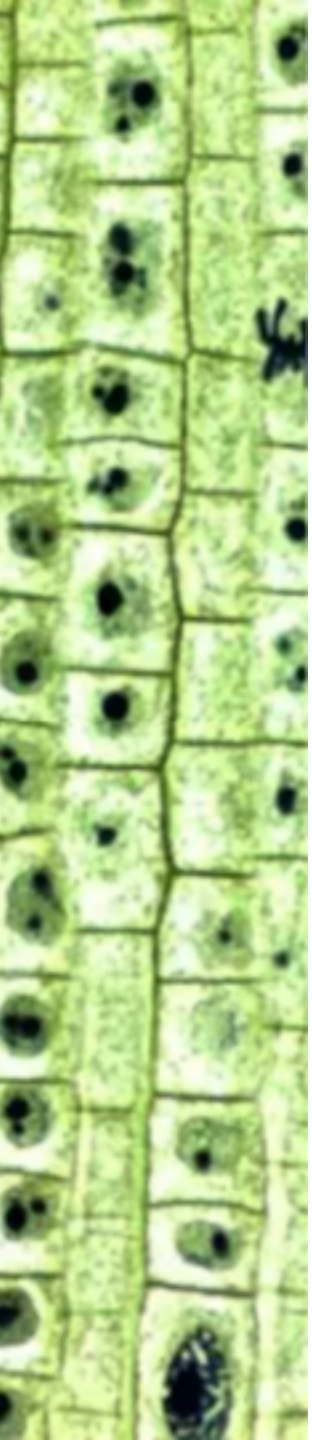
INCROSTAZIONE:

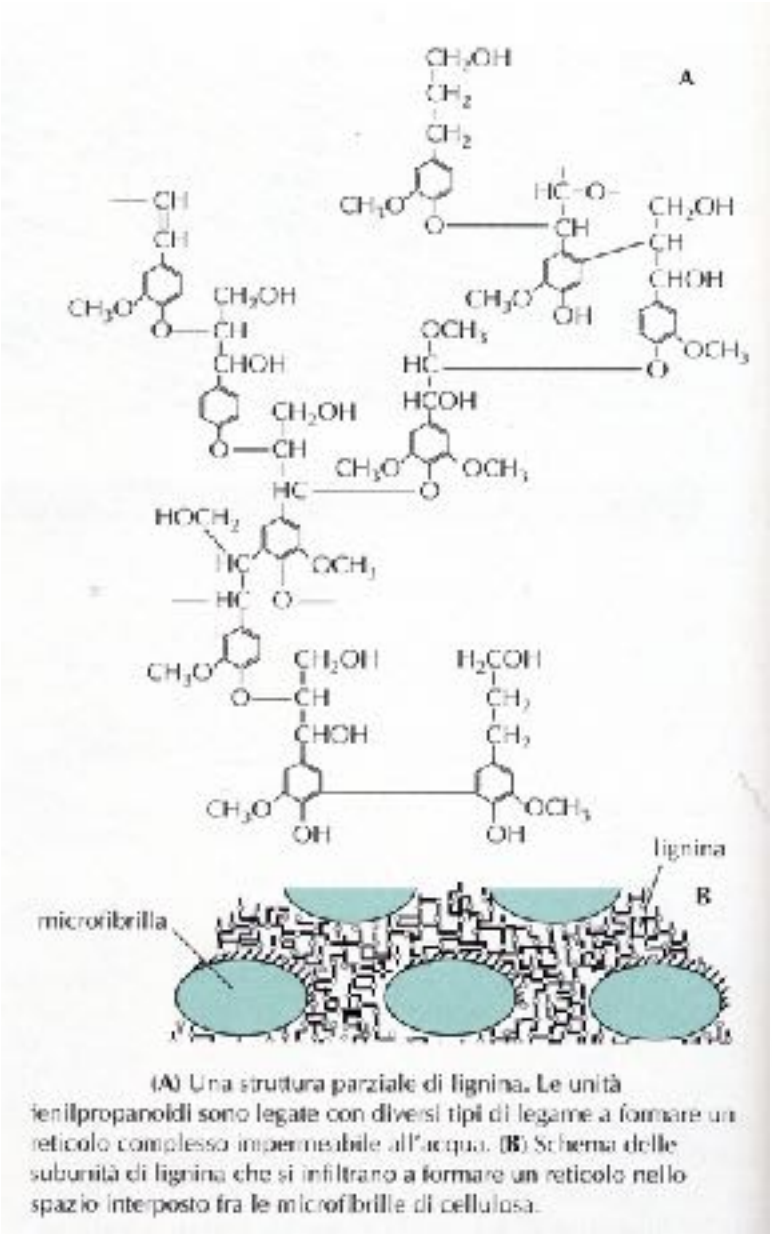
1) Lignificazione
2) Pigmentazione
3) Mineralizzazione

APPOSIZIONE:

1) Cutinizzazione
2) Cerificazione
3) Suberificazone

GELIFICAZIONE

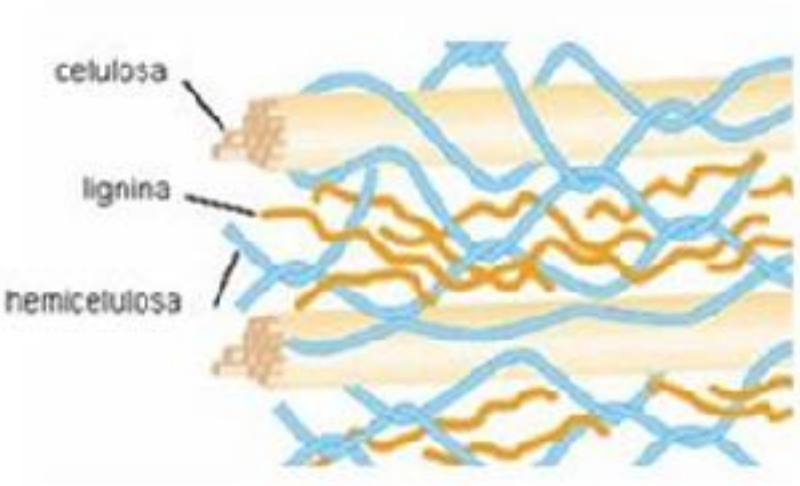


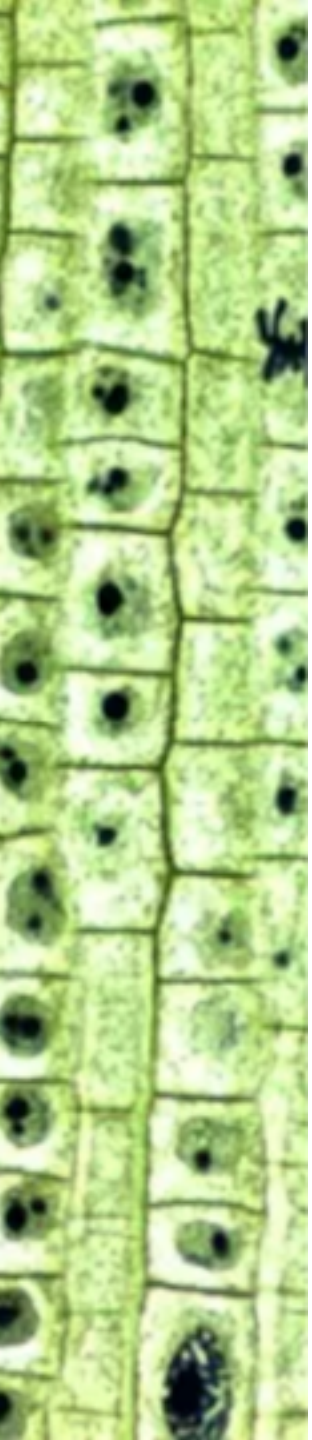


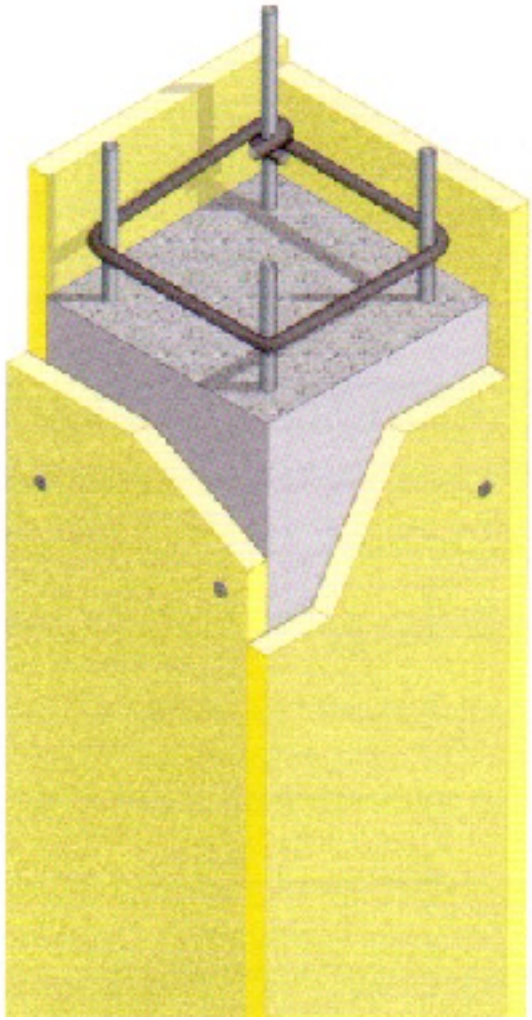
(A) Una struttura parziale di lignina. Le unità fenilpropanoidi sono legate con diversi tipi di legame a formare un reticolo complesso impermeabile all'acqua. (B) Schema delle subunità di lignina che si infiltrano a formare un reticolo nello spazio interposto fra le microfibrille di cellulosa.

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

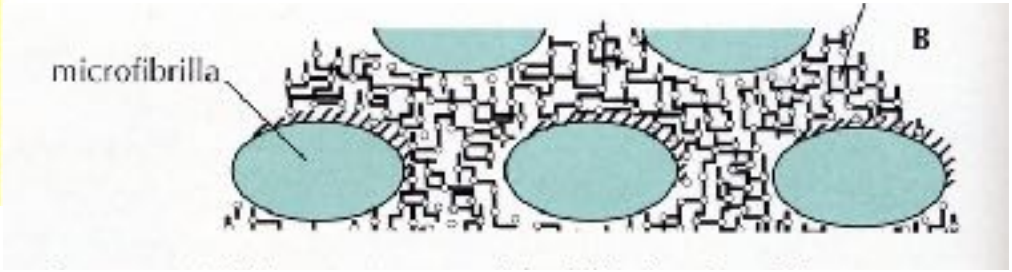
La sua composizione è complessa, specie-specifica, di difficile caratterizzazione.
I polimeri di lignina hanno un peso molecolare di almeno 10.000 UMA (unità di massa atomica).

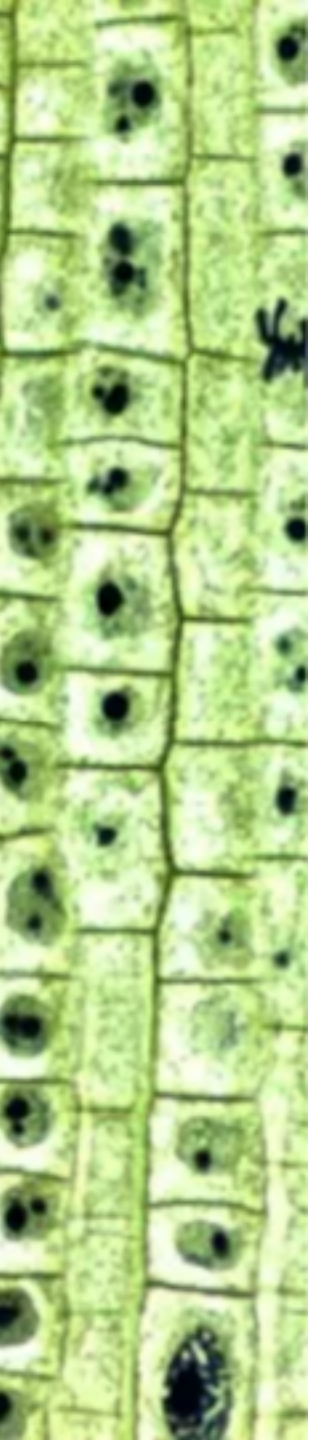






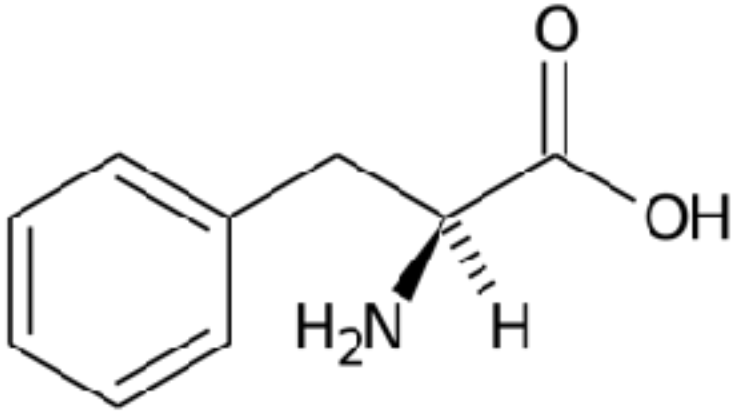
Incrostando le fibrille di cellulosa, l'eteropolimero che ne risulta conferisce rigidità e durezza alla parete, svolgendo una funzione analoga al cemento nella struttura del cemento armato, mentre le fibrille di cellulosa assumono la funzione dei tondini di acciaio.

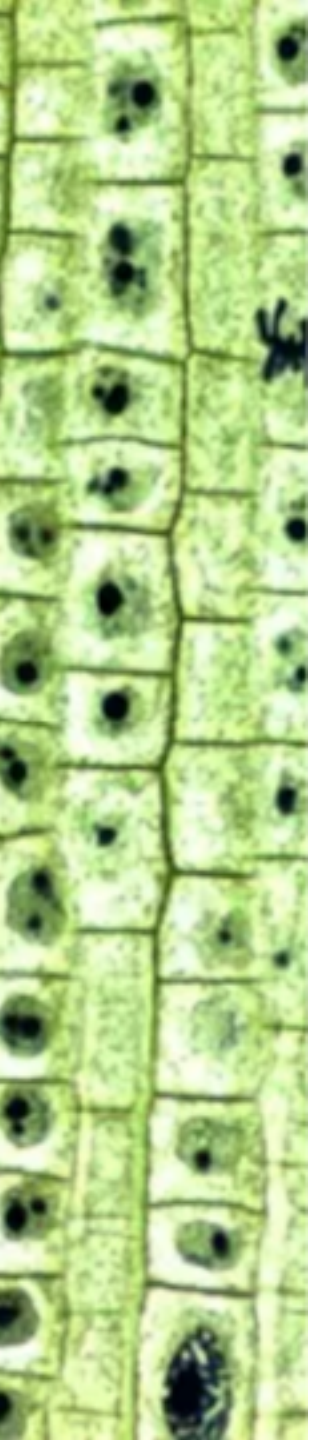




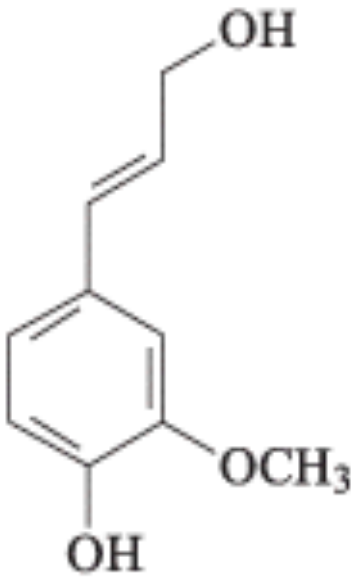
La **LIGNINA** appartiene alla classe dei cosiddetti composti **FENILPROPANOIDI**: non è un carboidrato, bensì rientra nella classe dei composti aromatici.

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

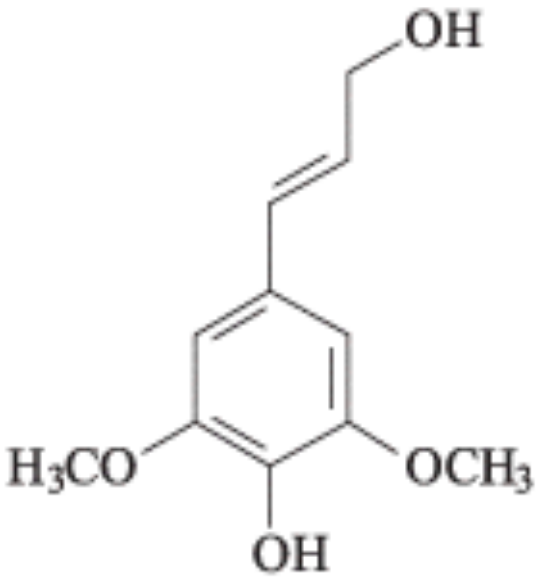




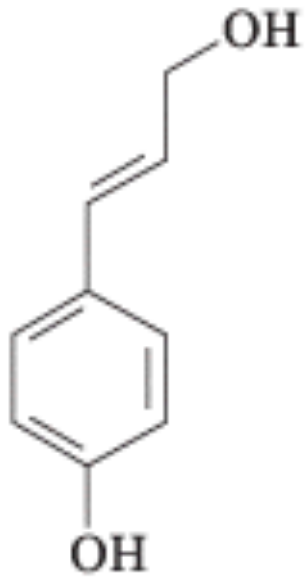
Idrossilazioni + metilazioni + riduzioni (enzimaticamente catalizzate) → tre monomeri precursori: **alcol coniferilico**, **alcol sinapilico** ed **alcol cumarilico.**



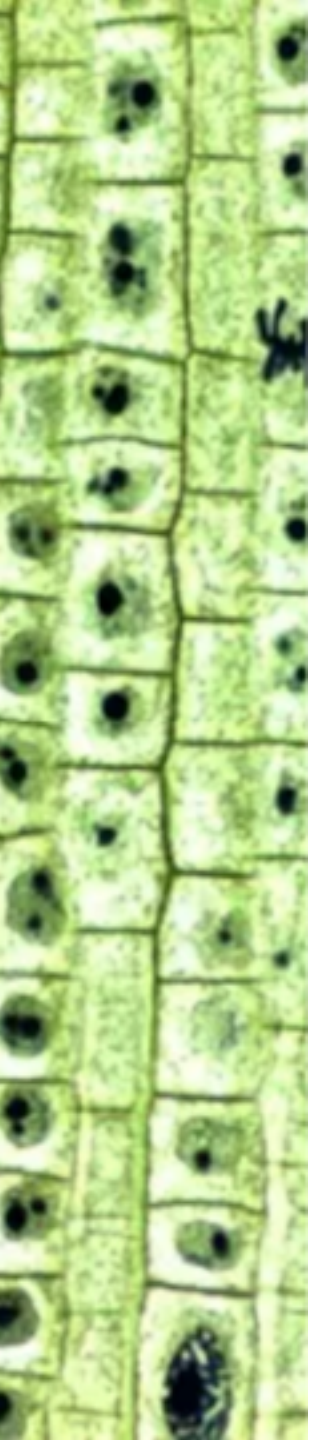
Álcool coniferílico



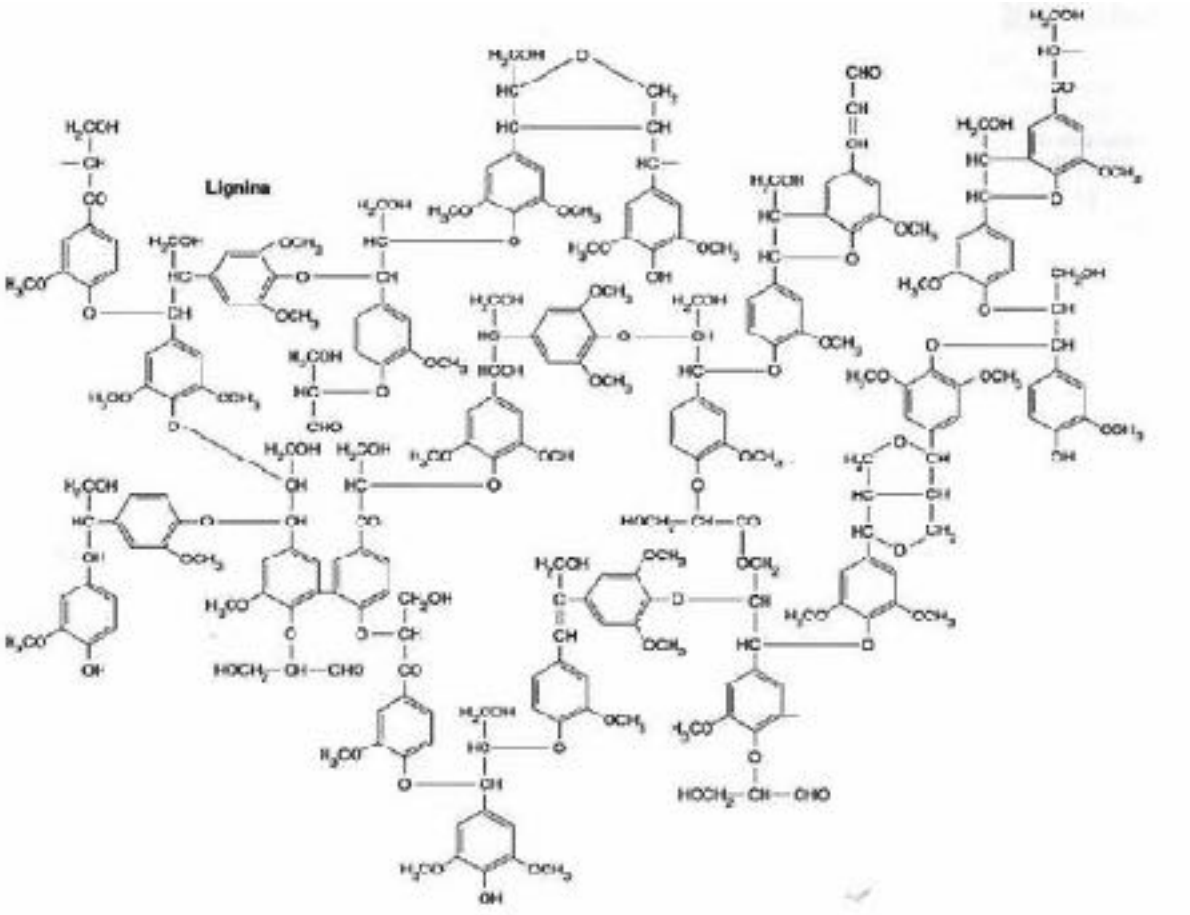
Álcool sinapílico

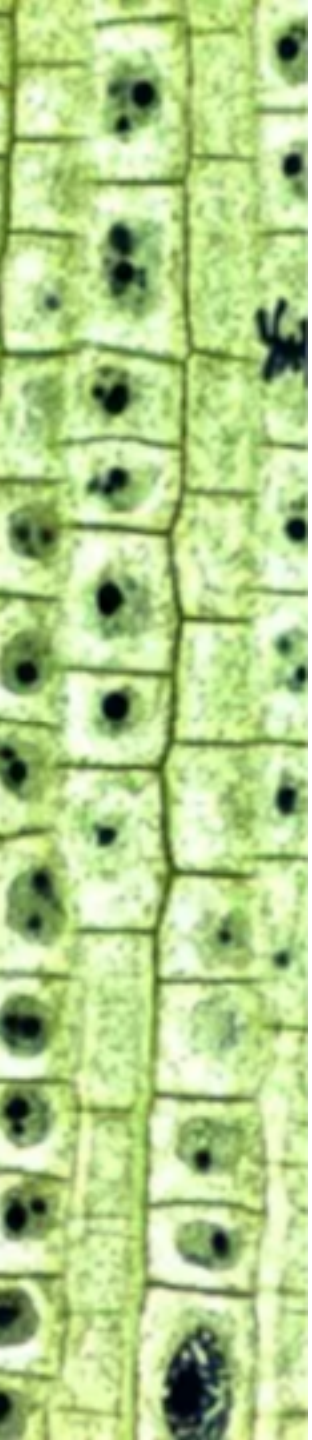


Álcool *p*-cumarílico



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**.



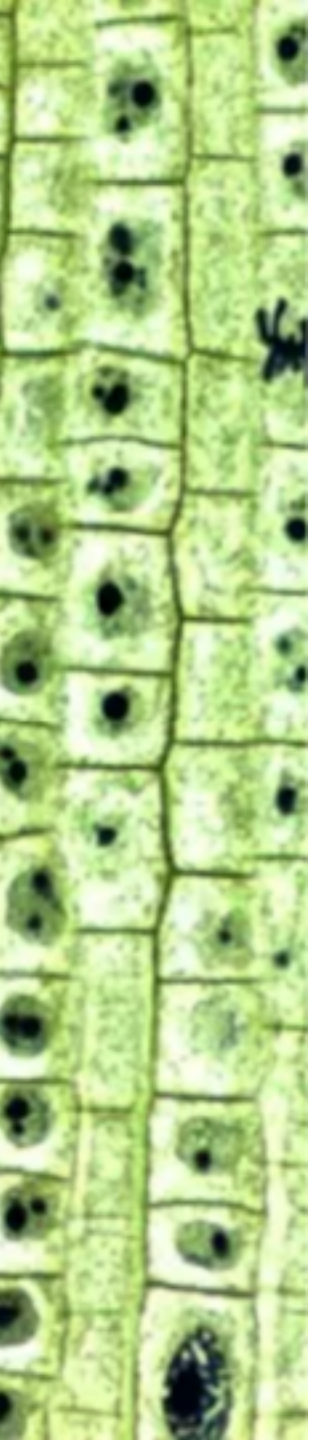


Funzioni della lignina

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).

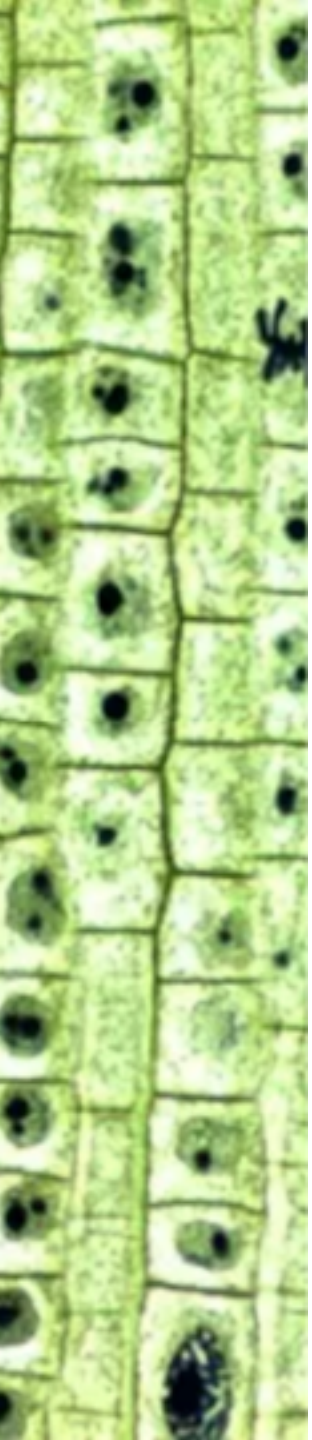
L'acquisizione della lignificazione è stato un processo fondamentale nell'evoluzione delle piante terrestri. Questa molecola, di fatto, permette ai vegetali di accrescersi in altezza.



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.

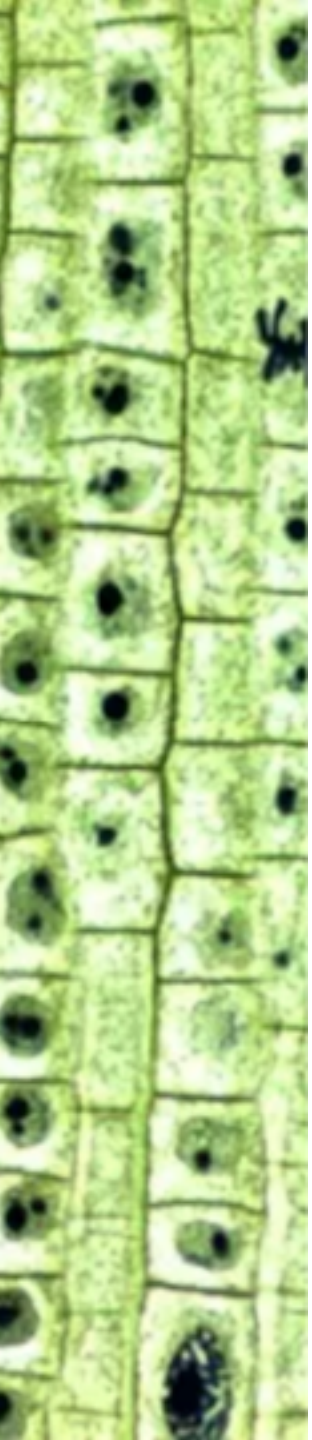
La parte residua dei ceppo marcescenti è costituita da lignine variamente trasformate e degradate, parte delle quali entrano nella costituzione degli acidi umici del terreno.







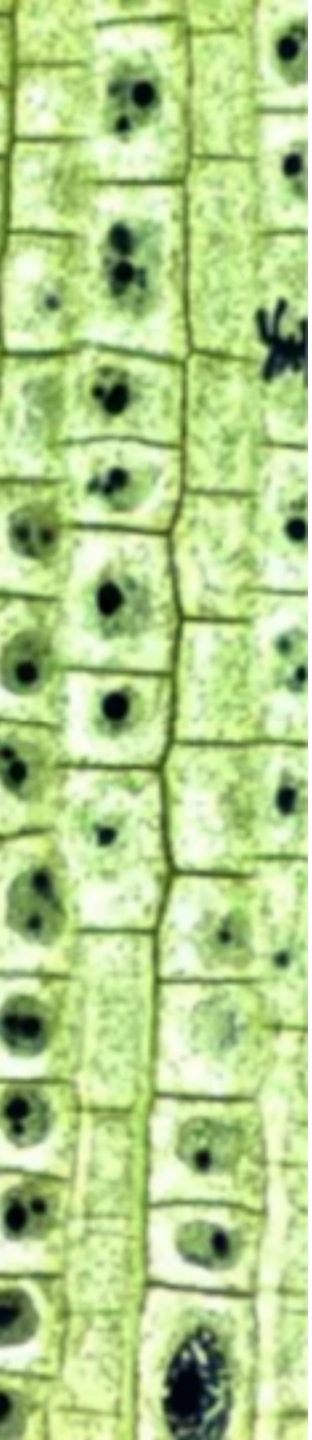
Nel processo della produzione della carta (che consiste in primo luogo di cellulosa) la lignina deve essere rimossa. Questo processo, che comporta anche la sbiancatura della polpa, è molto costoso e a forte impatto ambientale, perché richiede l'uso di acidi forti (es. H_2SO_4).



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

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

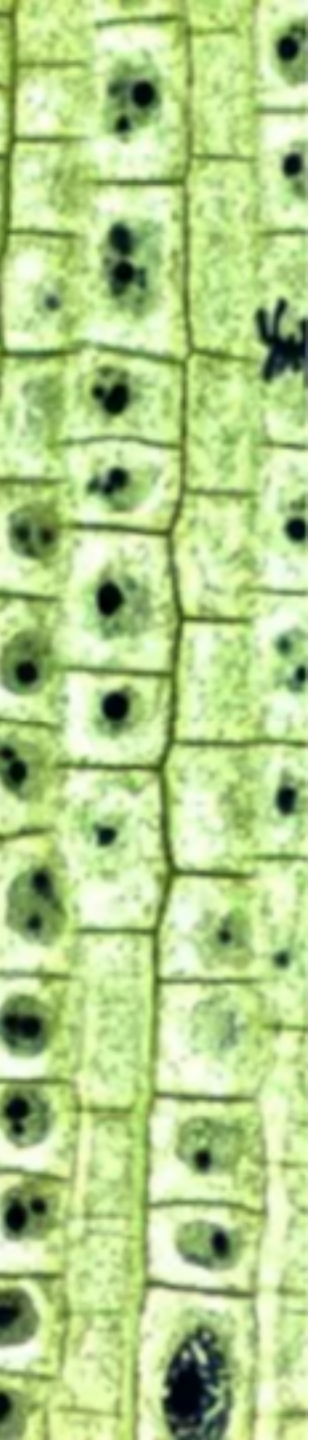
Es: semi di ricino, legno d'ebano, cortecce degli alberi, foglie di *Quercus*

MINERALIZZAZIONE

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

<u>CALCIFICAZIONE</u>

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

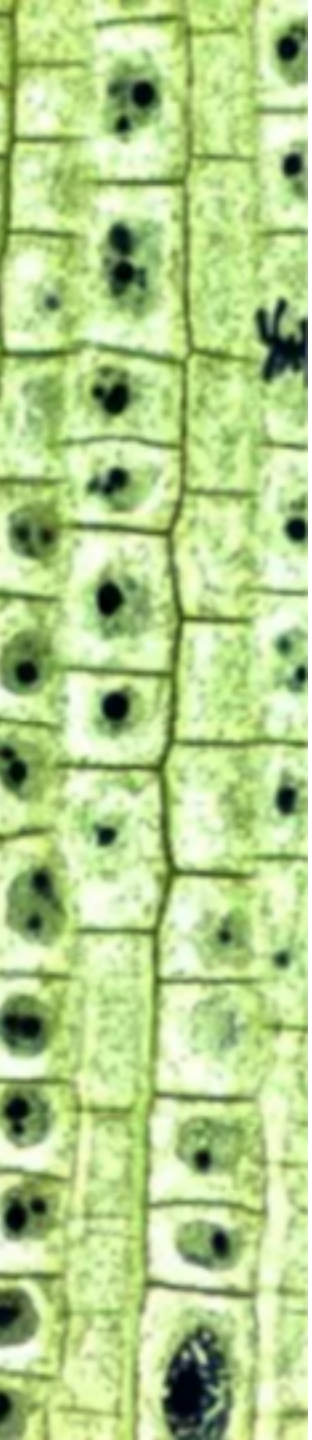
Altre incrostazioni della parete derivano dall'inclusione di **sostanze minerali**:

silicati (*Carex*, *Equisetum*)

carbonato di calcio (alghe calcaree, tricomi)

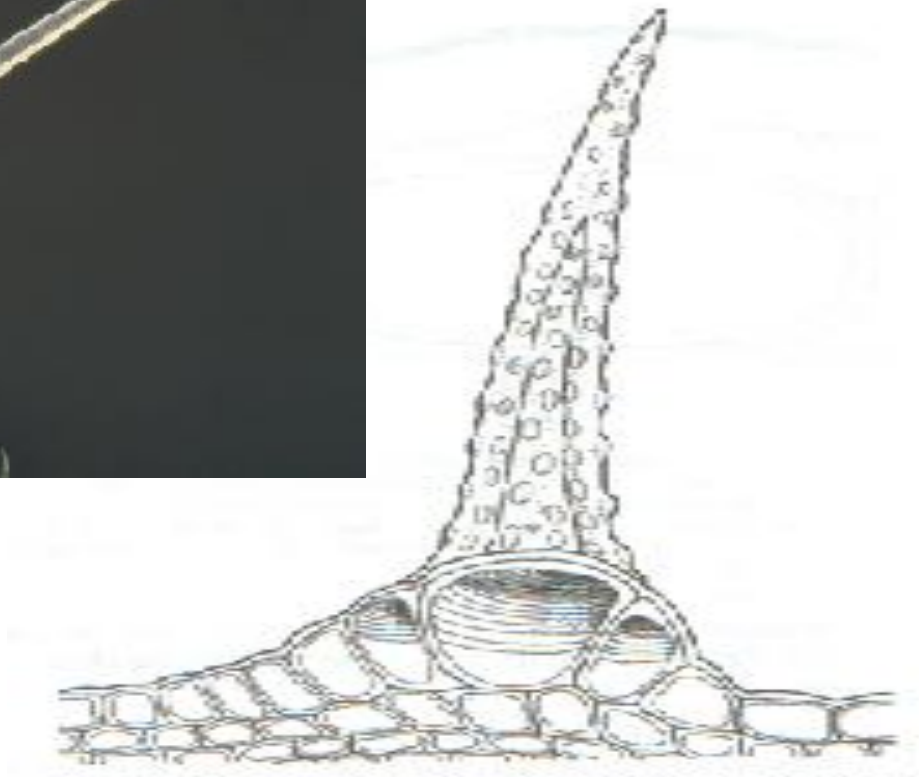
Lythophyllum stictaeforme

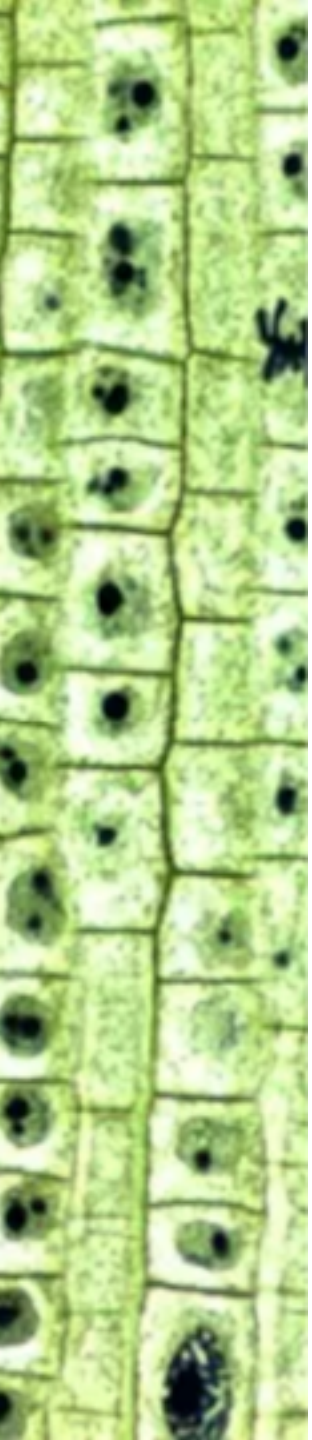




Il **pelo urticante dell'ortica** è dato da un ago di silice nella porzione apicale e da carbonato di calcio nella porzione basale.







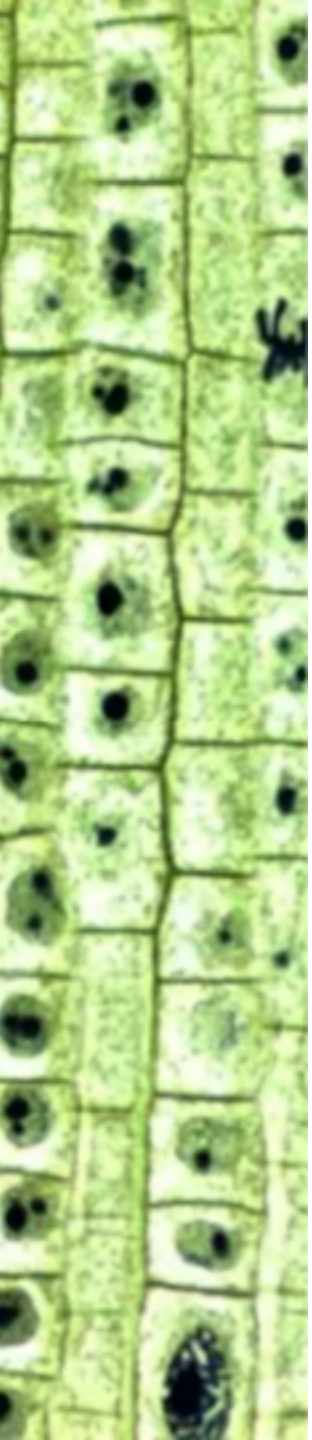
La parete cellulare in alcuni tessuti.

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.

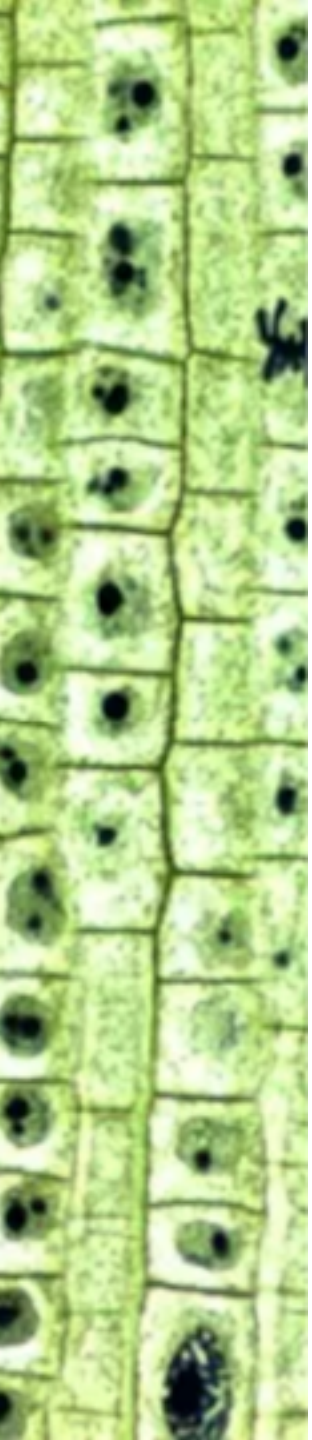
La loro comparsa ha di fatto aperto la strada alla conquista delle terre emerse da parte delle piante.



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.

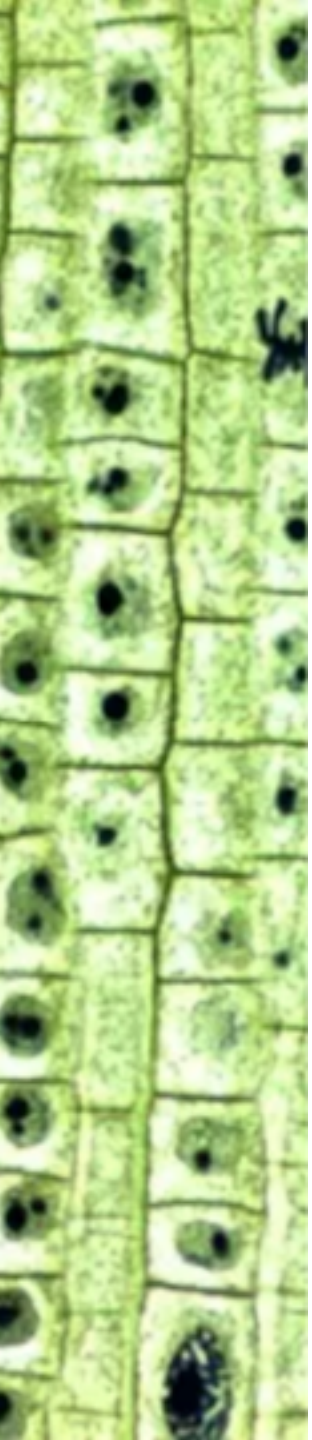




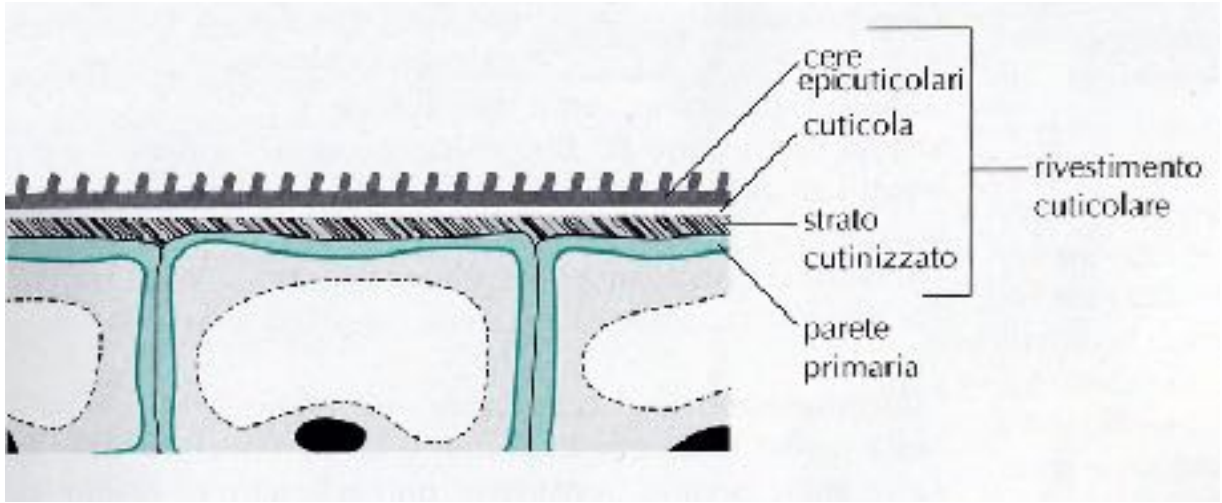
CUTINIZZAZIONE e CERIFICAZIONE (apposizione)

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.



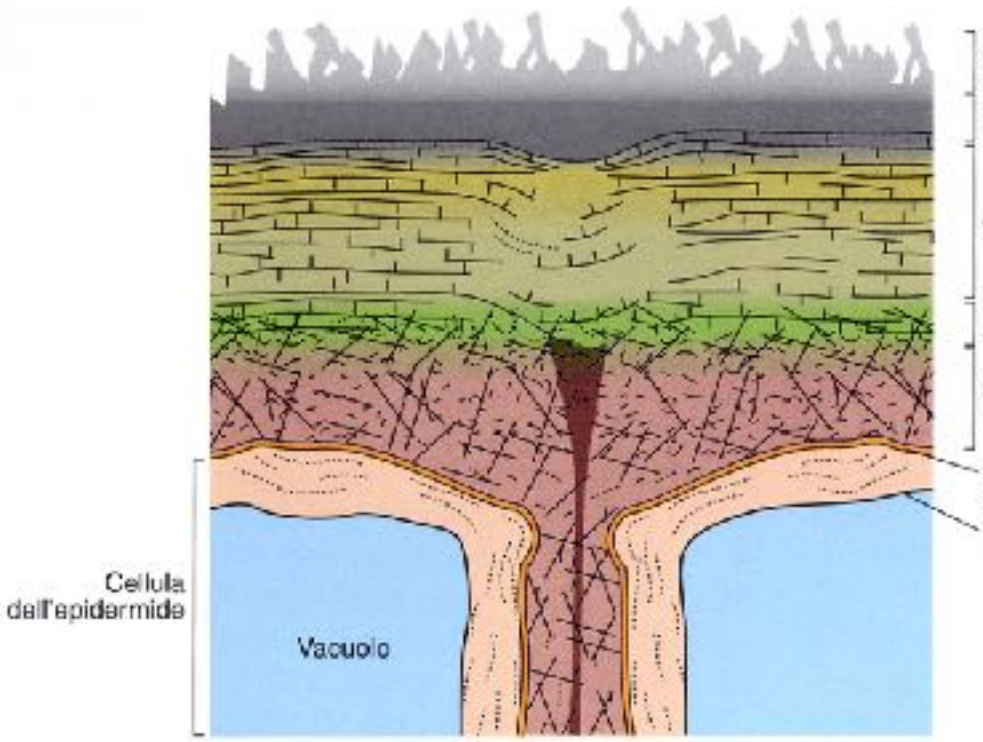
Epidermide: generalmente monostratificata, la parete secondaria rivolta verso l'esterno è costruita in modo del tutto particolare, mediante un processo di **ACCROSTAZIONE** di strati di sostanze impermeabilizzanti.



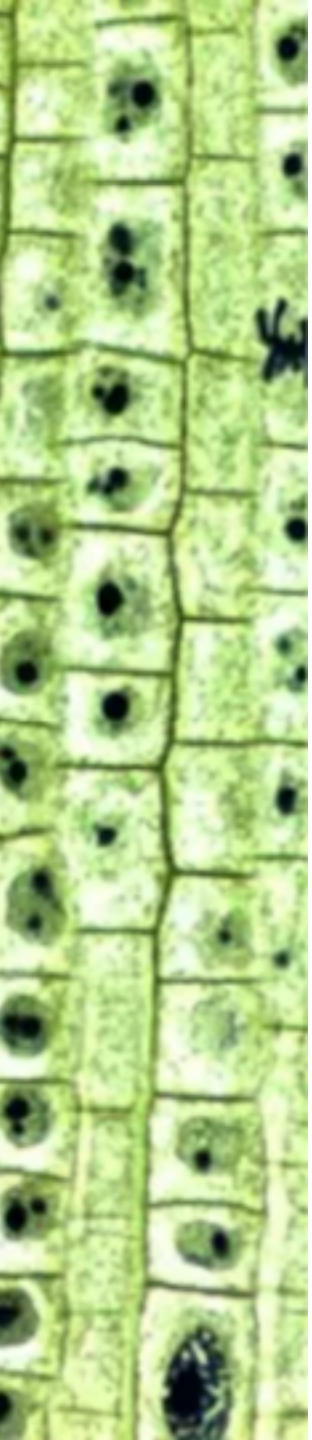
Cuticola: strato fortemente lipofilo costituito da una maglia tridimensionale di **cutina** in cui sono "bloccate" le **cere**.

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



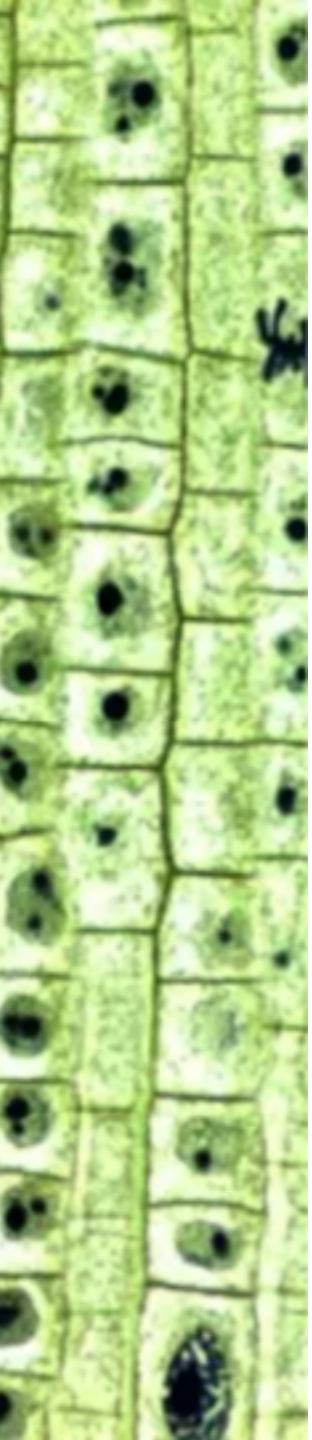
Rappresentazione schematica di una cuticola, lo strato protettivo che ricopre le cellule dell'epidermide di foglie e giovani fusti. Esternamente alla parete primaria, un primo strato cuticolare comprende, oltre alla cutina, pectine, cellulosa e altri carboidrati. La cuticola vera e propria è costituita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





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



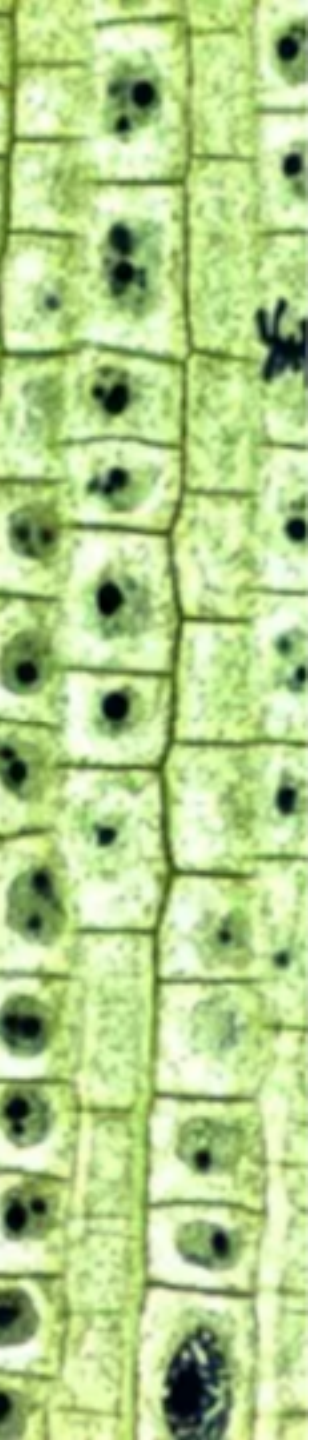


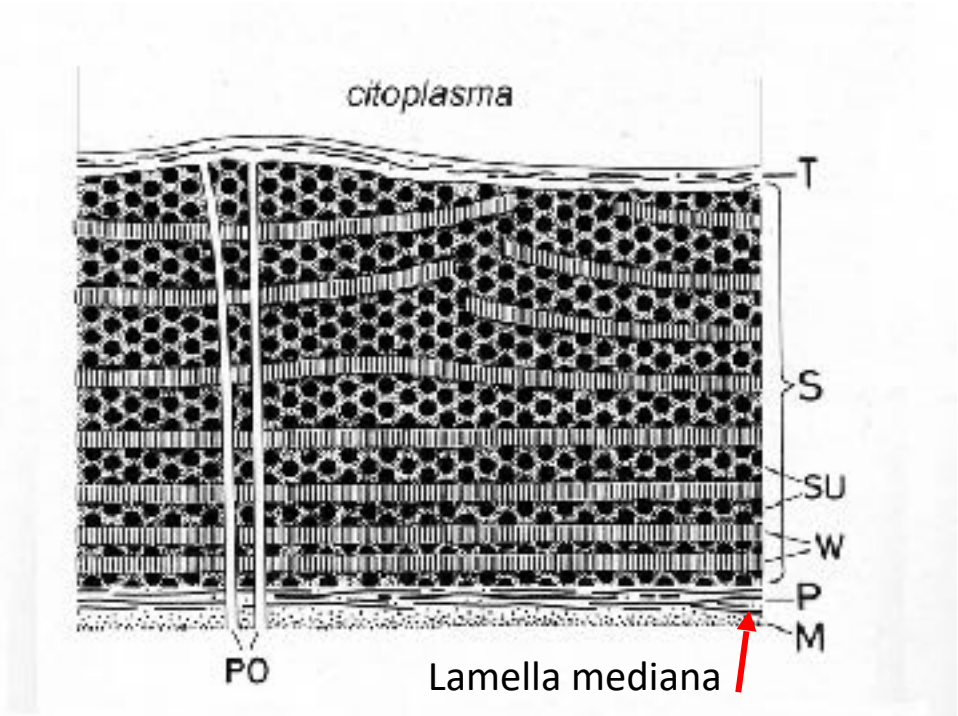
SUBERIFICAZIONE

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



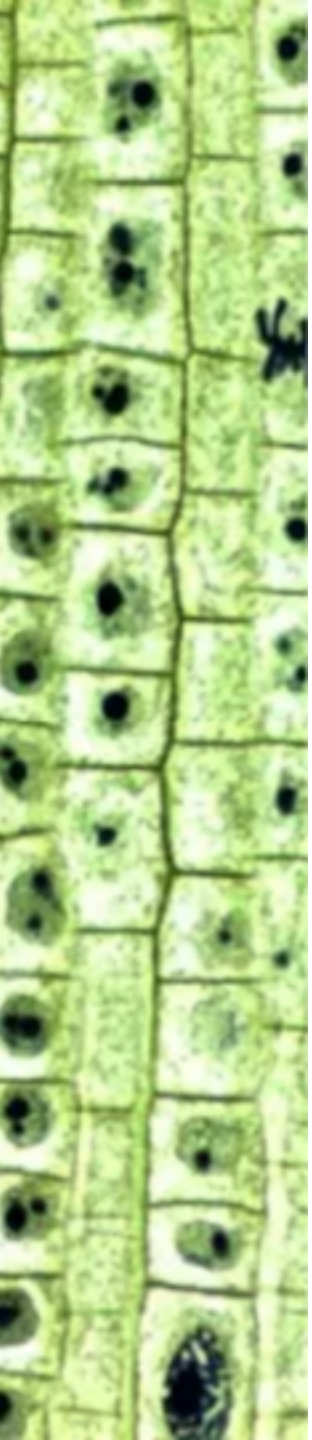
Sughero: in genere pluristratificato, tutte le pareti vengono costruite mediante **accrostazione**, grazie alla deposizione di spessi strati isolanti di **suberina** e **cere**.





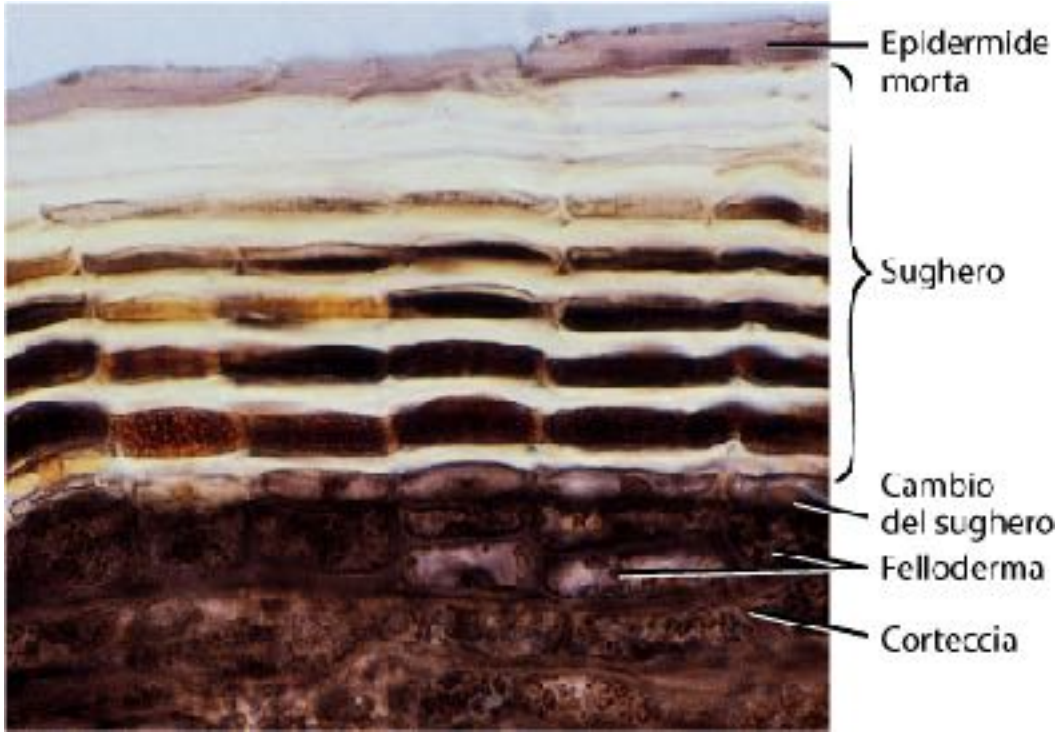
Modello ultrastrutturale della parete cellulare suberificata. M, lamella centrale; P, saccoderma con fibrille di cellulosa; S parete secondaria = strato di suberina con pellicole di cera W tra lamelle di suberina SU. Lo strato di suberina lipofila non contiene cellulosa. T, parete terziaria, nella quale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

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

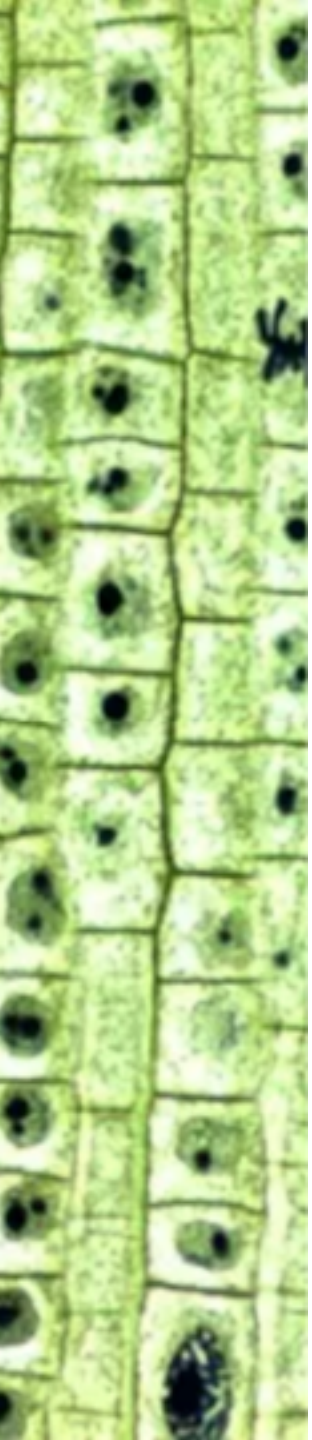


➢Le cellule epidermiche, svolgono la loro funzione da vive.

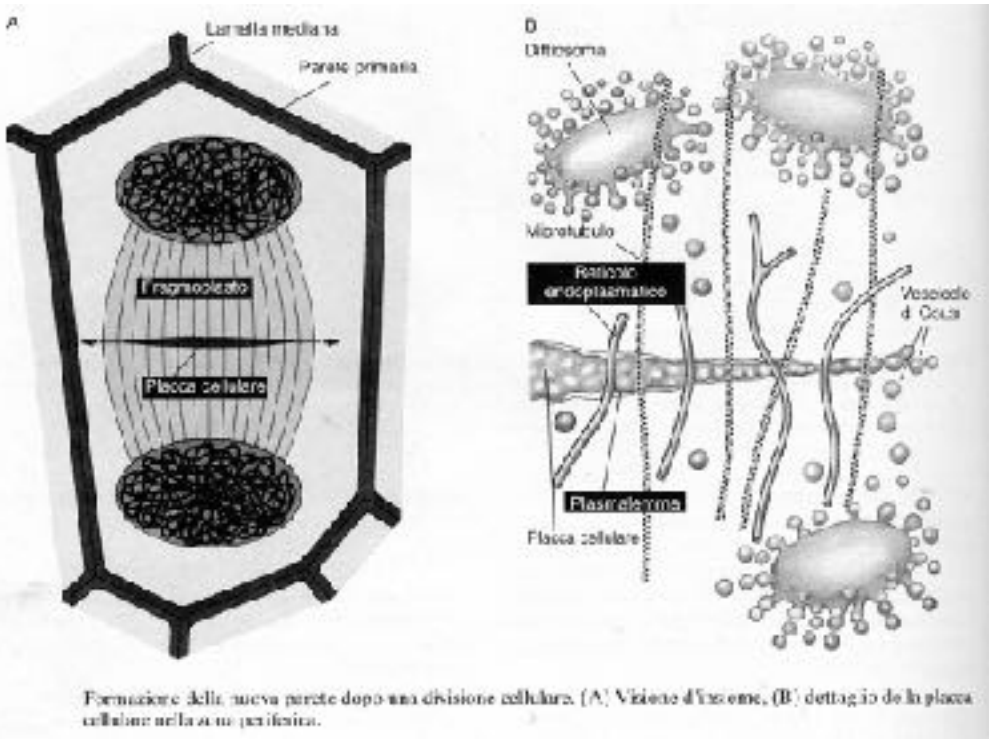
➢Le cellule del sughero ben presto muoiono, lasciando delle piccole cavità vuote, che aumentano l'effetto isolante.



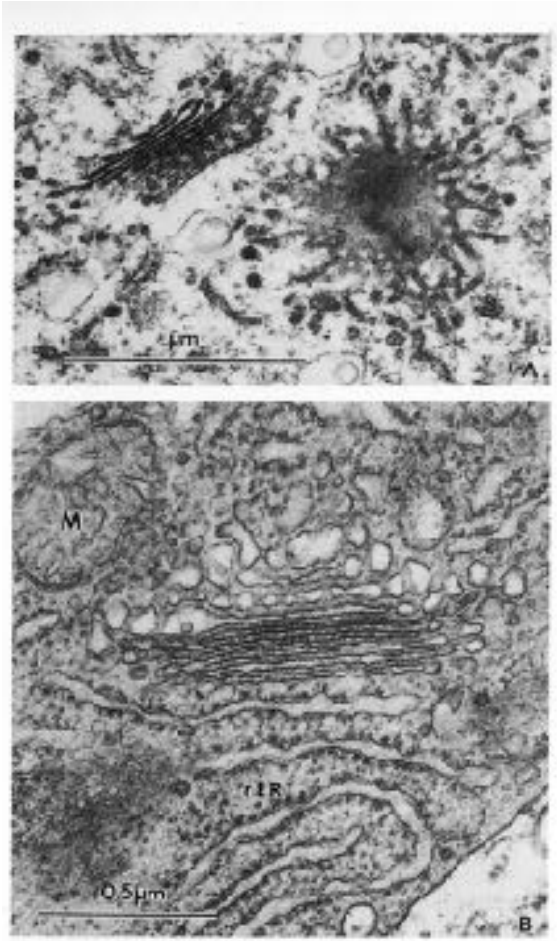




In epidermide e sughero le molecole chiave che caratterizzano la parete secondaria vengono rilasciate da vescicolette prodotte dal Golgi, i cui contenuti sono stati opportunamente trasformati da enzimi specifici.



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



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