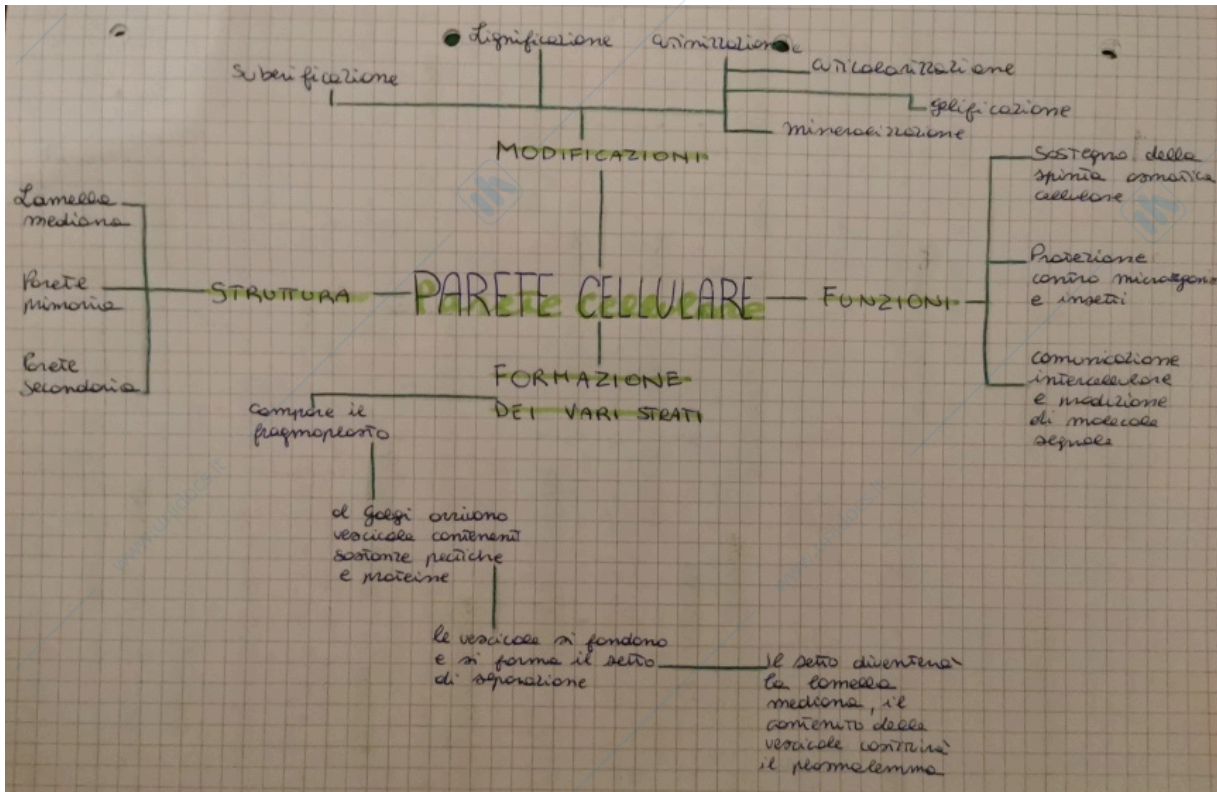


La parete cellulare



Componenti

La parete cellulare è costituita da una componente fibrillare cellulosa e da una componente matriciale polisaccaridica e proteica.

Componente fibrillare

La componente fibrillare è costituita da **cellulosa**, un polimero del glucosio: in questo caso il glucosio che la costituisce forma lunghe catene di singole unità di $C_6H_{12}O_6$ dette **cellobiosio**.

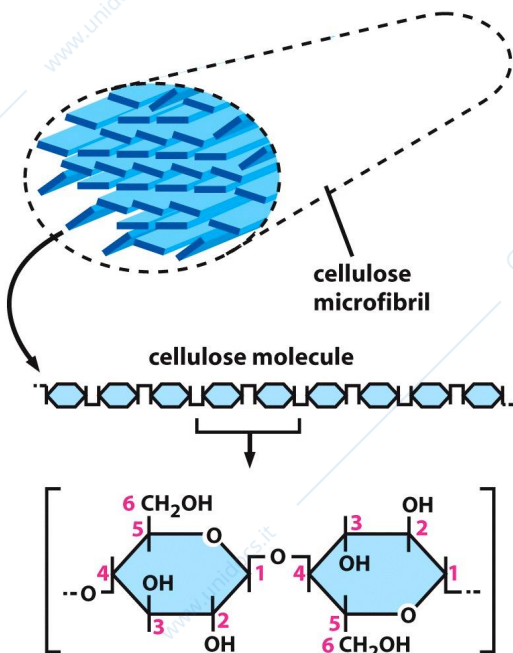
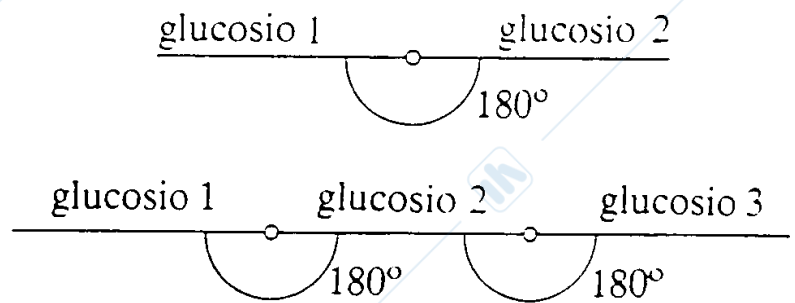


Figure 19-78 Molecular Biology of the Cell 5/e (© Garland Science 2008)

Il cellobiosio è un dimero costituito da due molecole di **β -glucosio** unite da un **legame 1 \rightarrow 4**. Un glucosio sarà perciò ruotato di **180°** rispetto all'altro. Vi sarà perciò la formazione di singole catene lineari capaci di formare **legami idrogeno** sia

intramolecolari che intermolecolari.

L'allineamento di singole catene in modo parallelo consente la formazione di **microfibrille** che si possono associare andando a formare fasci di diametro maggiore.



La **disposizione regolare** delle catene di polimero porta alla formazione di **zone cristalline** nella microfibrilla, mentre nelle zone dove la disposizione delle molecole è più **irregolare** si avrà la formazione di **zone amorfe**.

Le microfibrille di cellulosa hanno una forte resistenza alla **trazione**, paragonabile a quella di un filo d'acciaio. Inoltre il polimero di cellulosa, nonostante possa formare legami idrogeno e possa quindi legare molecole d'acqua, nella sua forma cristallina è anidro e quindi **insolubile**.

Componente matriciale

La matrice è ricca d'acqua ed è costituita da polisaccaridi che appartengono alle famiglie delle **emicellulose** e delle **pectine**. Nella matrice troviamo anche delle **proteine strutturali**.

I polimeri che costituiscono i polisaccaridi della matrice variano a seconda del tipo di cellula, dello stadio di sviluppo e della specie in questione.

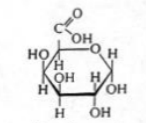
I polimeri possono essere **lineari** o **ramificati**, dove è presente una catena principale e delle catene laterali formate da uno o più residui di zuccheri anche diversi tra loro.

Le **emicellulose** sono una famiglia eterogenea di polisaccaridi fortemente legati alla **componente fibrillare** grazie alla loro capacità di formare legami idrogeno.

La loro lunghezza consente loro di connettere fibrille diverse formando una **rete**.

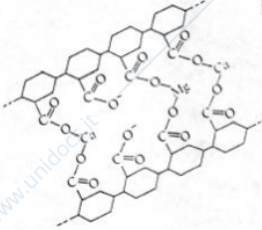
Le emicellulose sono anche in grado di legare le **pectine**, contribuendo allo strato di gel della matrice.

Essendo idrolizzabili nei semi possono essere sostanza di riserva nell'**endosperma secondario**.



acido galatturonico:
il monomero principale
delle pectine

Pectine non metilate: i gruppi carbossilici liberi sono salificati da ioni bivalenti (Mg^{2+} e soprattutto Ca^{2+}). Si formano così dei ponti ionici che tengono insieme le catene di poliossacaridi. Conseguenza: insolubilità in acqua e tendenza a formare gelatine.



Pectine metilate: i gruppi carbossilici sono bloccati dal metile. Non si possono formare ponti ionici e le catene restano separate. Conseguenza: solubilità in acqua.

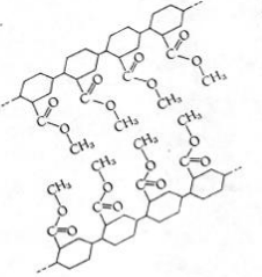


Fig. 3-51. Le proprietà fisiche delle pectine cambiano profondamente a seconda del grado di metilazione (esterificazione del gruppo carbossilico con l'alcol metilico).

Le **pectine** sono la componente strutturale più semplice da estrarre, dato che basta usare **acqua calda** o **chelanti dello ione Ca^{2+}** .

I principali componenti delle pectine sono l'**acido galatturonico** e zuccheri neutri come l'**arabinosio**, il **ramnosio**, il **galattosio** ecc...

Tra i polimeri peptici noi ricordiamo l'**omogalatturano**, l'**arabinano**, l'**arabinogalatturano** e il **ramnogalatturano I e II**.

Sia la loro carica che le caratteristiche chimiche di questi polimeri fanno in modo che le pectine siano in grado di formare **gel**, rendendole utili nelle industrie alimentari e cosmetiche.

Le proteine strutturali si dividono in famiglie. Una di queste delle **estensine**, delle glicoproteine ricche di **prolina**. Essendo codificate da una famiglia multigenica sono diverse nei vari gruppi sistematici.

Tutte le estensine presentano una sequenza identica che si ripete: **1 serina + 4 idrossiprolina**.

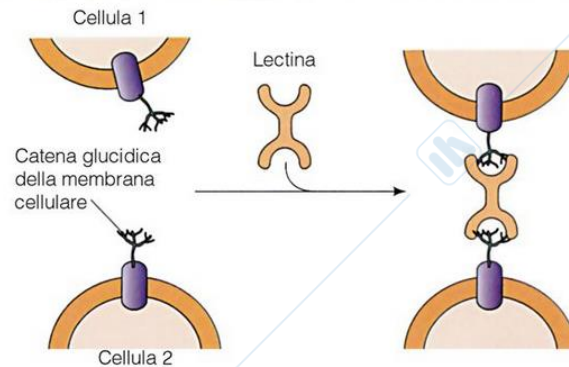
La funzione delle estensine è quella di **regolare le maglie del reticolo di emicellulose**.

Le **lectine** sono un'altra famiglia di proteine strutturali che presentano un contenuto minore di idrossiprolina. Hanno ruolo nei processi di **riconoscimento cellula-cellula**.

Presentano due domini in grado di legare cellula 1 e cellula 2.

I metodi di classificazione delle lectine si dividono in tre gruppi: per numero di siti, per l'evoluzione o in base alla loro affinità con cui legano i carboidrati.

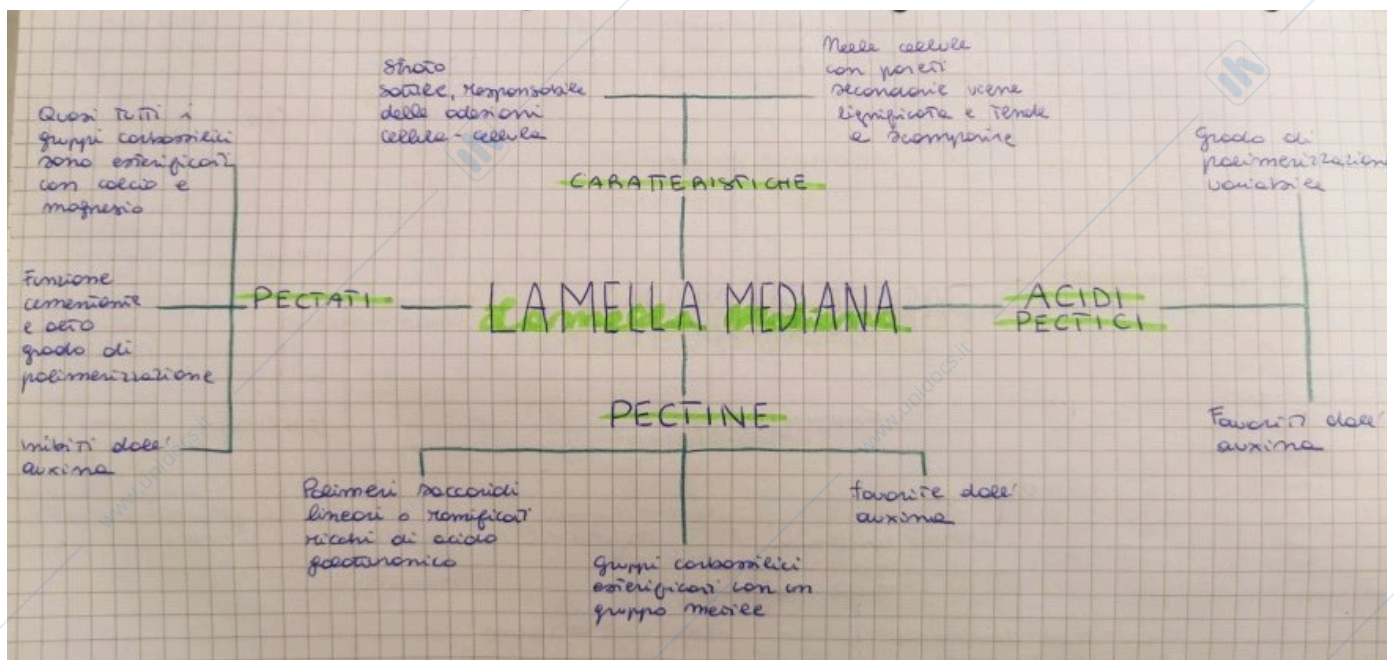
Ruolo delle lectine nel riconoscimento cellula-cellula



Architettura della parete cellulare

In tutte le cellule sono distinguibili la lamella mediana e la parete primaria, mentre la parete secondaria è presente solo in alcune cellule specializzate.

Lamella mediana



La lamella mediana è la porzione più esterna della parete e si origina dalla piastra cellulare. È comune a **cellule contigue**.

Lo strato della lamella mediana è molto sottile ed è responsabile delle **adesioni cellula-cellula**.

È composta da sostanze pectiche che si dividono in:

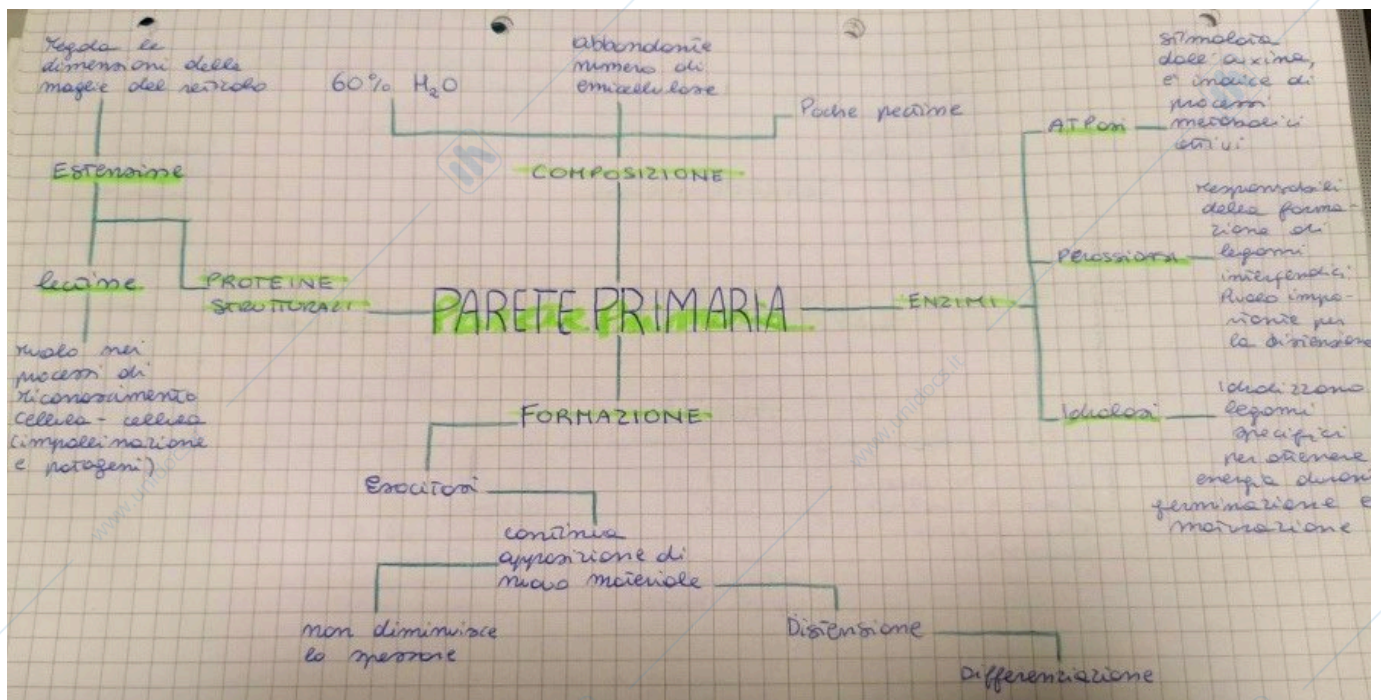
- **Acidi pectici** → hanno un grado di polimerizzazione variabile;

- **Pectine** → hanno gruppi carbossilici esterificati con un gruppo metile;
- **Pectati** → hanno gruppi carbossilici esterificati con ioni Ca o Mg. Le **pectine non metilate** sono abbondanti nelle **zone di giunzione** tra più cellule, dove si possono formare spazi intercellulari, mentre nella **zona appressata tra due cellule** sono abbondanti le **pectine metilate**.

Le pectine e gli acidi pectici sono **favoriti dall'auxina**, l'ormone che permette l'accrescimento della parete, mentre i pectati sono **inibiti** da questa dato che Ca e Mg hanno un'azione cementificante.

Nelle cellule che presentano parete secondaria la lamella sarà incrostata dalla lignina e tende a scomparire.

Parete primaria



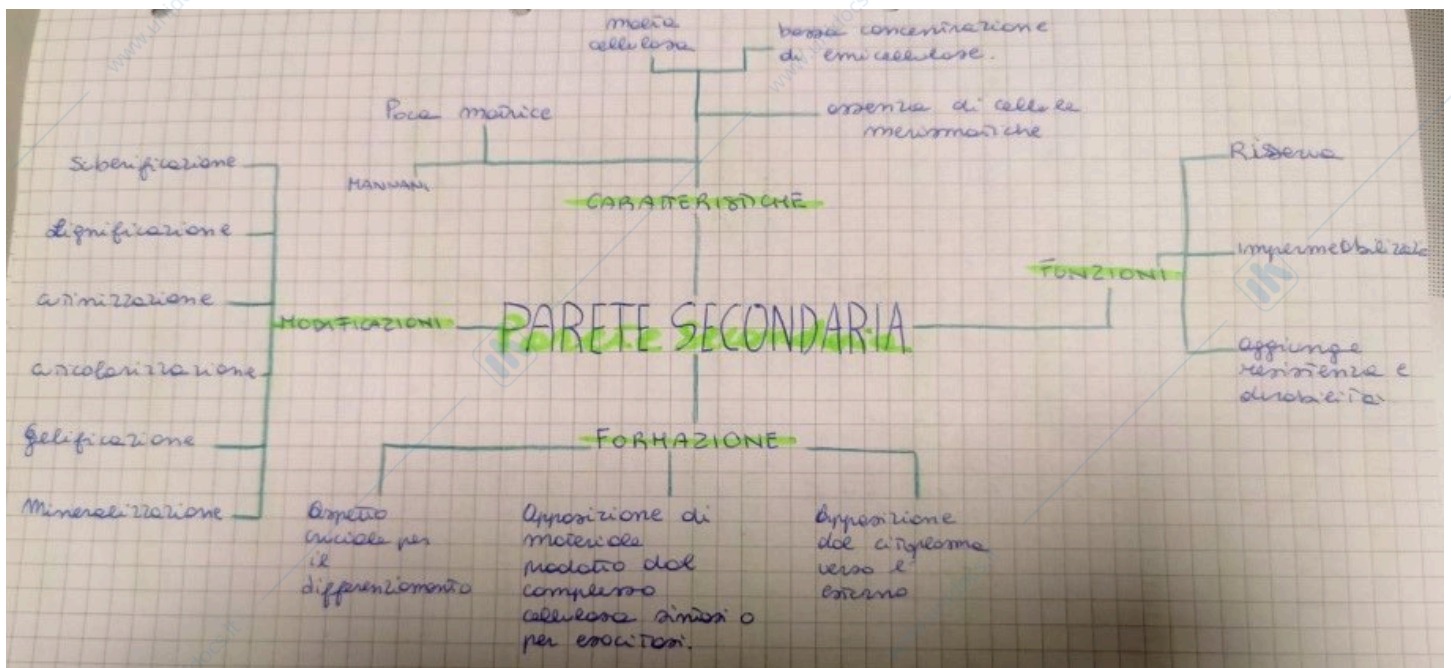
La parete primaria è **plastica** e contiene un **protoplasto vivo**. Essa si forma grazie all'esocitosi e il materiale che la compone verrà apposto continuamente, facendola distendere senza perdita di spessore. Dopo la mitosi perciò una cellula che non rimane meristemica andrà incontro a una fase di **distensione** e a una fase di **differenziazione**.

Nelle cellule **merisistematiche** e nelle cellule **parenchimatiche** la parete primaria è **sottile**, mentre nel **collenchima** e nell'**epidermide** contiene **molecole idrofobiche** e impermeabilizzanti.

La parete primaria è composta da una **componente fibrillare** (cellulosa) e da una **componente matriciale** (60% acqua, molte emicellulose, poche pectine) e da proteine **strutturali** (estensine e lectine) e **enzimatiche** (ATPasi, perossidasi e idrolasi).

Nella parete primaria le microfibrille di cellulosa sono sintetizzate dopo che la piastra cellulare ha raggiunto i lati della cellula.

Parete secondaria



In alcuni tipi cellulari, quando l'accrescimento della cellula è giunto al termine, vengono depositi internamente alla parete primaria ulteriori strati di parete: uno **esterno**, prossimo alla parete primaria, uno **intermedio**, che ha un numero più elevato di lamelle ed è più spesso e uno **interno** a ridosso del plasmalemma.

Questi strati che costituiscono la parete secondaria presentano un **elevato contenuto di cellulosa**, con le microfibrille disposte parallelamente l'una all'altra in modo tale da occupare più spazio (**tessitura parallela**). Oltre alla cellulosa ci sono poche emicellulose e sono **assenti le proteine e le pectine**.

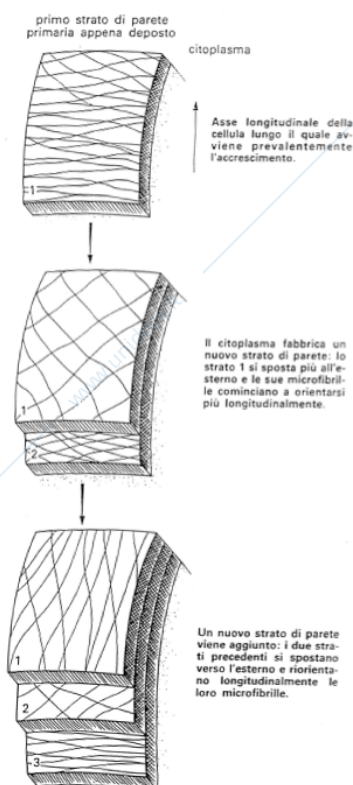
La struttura lamellare della parete secondaria la rende più resistente. La cellulosa della parete secondaria ha anche un **elevato grado di polimerizzazione** (15000-18000 cellobiosi contro i 2000-6000 della parete primaria).

Altri tipi di polimeri contenuti nella parete secondaria hanno ruolo di riserva per le prime fasi dello sviluppo del seme stesso (nel caso dei semi). Un esempio di polisaccaride di riserva sono i mannani.

La parete secondaria può andare incontro a **modificazioni** come:

- Suberificazione;
- Lignificazione;
- Cutinizzazione;
- Cuticularizzazione;
- Gelificazione;
- Mineralizzazione.

Crescita della parete cellulare



Approssimiamo la forma di una cellula vegetale a quella di un parallelepipedo: la divisione cellulare necessita della formazione ex-novo di solo una delle sei facce del solido, ovvero quella **in comune** alle due cellule figlie.

La formazione della nuova parete inizia dalla fine della mitosi con la formazione del **fragmoplasto**, che altro non è se non il fuso mitotico che, invece di scomparire, si allarga a causa dell'aggiunta di fibrille e prende nome di corpo a botte.

A seconda di come avviene la mitosi si avrà il posizionamento del fragmoplasto: se la mitosi è **simmetrica** il corpo a botte si troverà all'equatore e si formeranno **due cellule uguali**, mentre se la mitosi è **asimmetrica** il fragmoplasto sarà formato e di conseguenza si formeranno due cellule con **dimensioni diverse**.

In contemporanea dall'apparato di Golgi arriveranno delle vescicole grandi e lisce contenenti prevalentemente sostanze pectiche e proteine. Queste vescicole si fonderanno e nella zona centrale si comincia a formare il **setto di separazione**, che procederà verso la periferia della cellula.

Il setto diventerà la **lamella mediana**, mentre la membrana delle vescicole fuse andrà a formare il **plasmalemma**.

Il traffico vescicolare bidirezionale garantisce sia il **continuo apporto di materiale** necessario per la crescita della parete sia il riciclo di ciò che ha svolto il suo compito.

La direzione dell'espansione della parete dipende dalla deposizione delle fibrille, in particolare quelle dello strato depositato più recentemente. L'espansione tenderà ad essere **perpendicolare**.

Ciò che permette alla cellula di allungarsi è il fatto che la pressione di turgore sia contrastata in maniera **efficace sul piano trasversale**, ma **meno sul piano longitudinale**.

Lignina

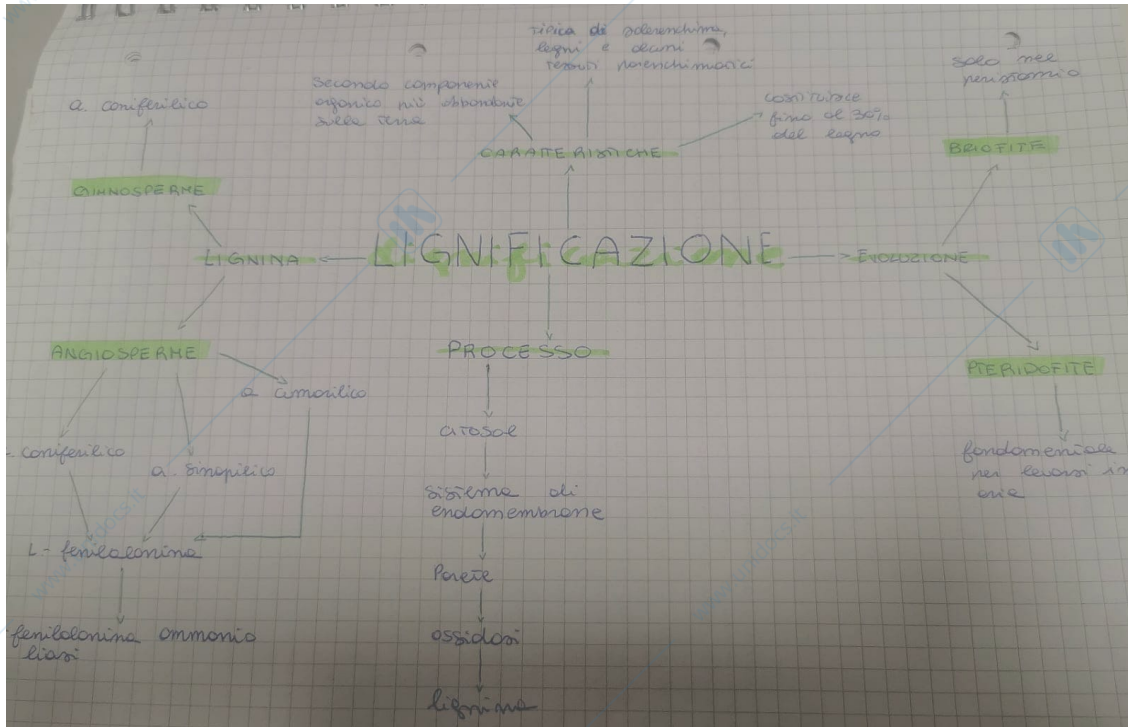
La lignina è un polimero ad alto peso molecolare la cui comparsa è stata fondamentale per la colonizzazione dell'ambiente terrestre da parte degli organismi vegetali. Ha infatti permesso questi di levarsi in aria.

Evoluzione

Iniziamo ad osservare la lignina nelle **briofite**, dove si trova esclusivamente nei destini che compongono il **peristomio**, che svolge il ruolo di meccanismo d'apertura dell'opercolo. Infatti, in ambiente umido la lignina tenderà a gonfiarsi e perciò l'opercolo sarà chiuso, mentre in ambiente secco l'opercolo si aprirà liberando le spore.

A partire dalle **pteridofite** iniziamo a trovare un maggiore utilizzo della lignina, che permette alla pianta di levarsi in aria senza il rischio di disseccamento.

Caratteristiche



La lignificazione è tipica dello **sclerenchima**, del legno e di alcuni **tessuti parenchimatizi**.

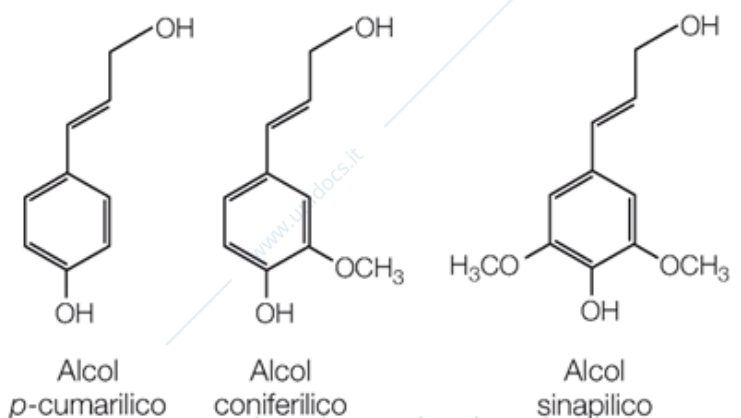
Dopo la cellulosa è **il secondo componente organico più abbondante sulla Terra** e va a comporre fino al 30% del legno. Legni morbidi hanno un contenuto maggiore di lignina rispetto ai legni duri.

La lignificazione consiste nella sostituzione della matrice da parte della lignina, perciò la **parete primaria**, che ha la percentuale maggiore di matrice, sarà lo strato con più lignina. La lignificazione ha inizio dalla **lamella mediana**.

Componenti

I costituenti della lignina sono sintetizzati nel citoplasma e secreti nella parete in un modo che non è ancora stato chiarito.

Nelle **gimnosperme** troviamo come unico componente l'**alcol coniferilico**, mentre nelle angiosperme troviamo anche **alcol cumarilico e**



alcol sinapilico insieme al coniferilico.

Collettivamente questi calcoli aromatici fanno parte della famiglia dei monolignoli e sono formati a partire dalla L-fenilalanina grazie all'enzima L-fenilalanina ammonio liasi.

Nei polimeri di lignina si possono trovare tre unità strutturali: l'unità p-idrossifenil (H), l'unità guaicil (G) e l'unità sinopil (S) che derivano rispettivamente da tre monolignoli che differiscono tra loro per il grado di mediazione dell'anello fenolico: l'alcol p-cumarilico, l'alcol coniferilico e l'alcol sinapilico.

Possiamo paragonare l'accoppiata lignina-cellulosa con l'unione del cemento con il ferro: il cemento (lignina) fornisce resistenza alla compressione e il ferro (cellulosa) resistenza alla trazione.

Modificazioni della parete cellulare

Suberificazione

La suberina è un polimero idrofobico che limita il movimento dell'acqua attraverso la parete ed è presente nella parete secondaria di alcuni tipi di cellule.

La suberificazione avviene per apposizione di lamelle di suberina che possono legarsi a cere e tannini.

Quando la suberificazione termina le cellule muoiono e il tessuto che si forma, il sughero, protegge i tessuti sottostanti dalla disidratazione, dai parassiti, dal freddo ecc...

Cutinizzazione

La cutina è un polimero composto da lunghe catene di acidi grassi saturi e insaturi e impedisce l'evaporazione dell'acqua. Permette però la traspirazione cuticolare.

Le cellule cutinizzate, che sono solo quelle epidermiche, di rado muoiono.

In certi casi la cutina viene secreta e portata all'esterno dove forma la **cuticola**.

Cerificazione

Al di sopra della cutina si possono trovare delle cere **disposte sulla superficie della cuticola o al suo interno**, sotto forma di granuli, scaglie, bastoncini.

Le cere sono costituite da **esteri di acidi grassi e alcoli a catena lunga** e conferisce un aspetto biancastro e impermeabilità alla parete.

Le produzioni cerose sono dette **pruine**.

Gelificazione

Con questa modificazione **si invertono i normali rapporti** tra quantità di sostanza fibrillare (cellulosa) e di sostanza amorfa (matrice). In una cellula con parete gelificata è molto maggiore la matrice rispetto alla cellulosa.

Si ha un aumento soprattutto delle **pectine**.

Mineralizzazione

La parete si impregna di sali minerali, soprattutto di **silice** (SiO_2) e di **carbonato di calcio** ($CaCO_3$) che si depositano tra le microfibrille di cellulosa oppure sulla superficie esterna ed interna della parete.

La silicizzazione rende la parete tagliente e fragile. I **peli dell'ortica** hanno una **base silicea** e un'apice di **carbonato di calcio**.

La silice viene assorbita sotto forma di **acido silicico** dalle radici dove verrà trasferito alle foglie che lo convertiranno in silice e lo depositeranno nelle **cellule bulliformi**.

Pigmentazione

La pigmentazione è l'ultimo stadio vitale della cellula dove **sostanze tanniche solubili** danno una colorazione marrone.

A causa di modificazioni irreversibili si concentrano in sostanze insolubili che possiedono colorazioni diverse in modo da persistere più a lungo perché aumentano la **resistenza alla marcescenza**.

Parete come ambiente esterno e come riserva di acqua

La parete cellulare è esterna alla cellula e può influire sui movimenti di molecole cariche poiché essa può portare delle cariche.

In questo caso sono importanti le **sostanze pectiche**: il gruppo carbossilico dell'acido galatturonico a seconda del pH può essere dissociato a COO^- o indissociato a COOH e perciò legare ioni positivi. Con la variazione del pH gli ioni possono o essere catturati od essere liberati nell'ambiente.

Tutti i componenti di una parete sono idrofili, quindi la parete si comporta come una **spugna** con innumerevoli canali microscopici.

Tutta l' H_2O (ed anche i soluti) che entra od esce da una cellula passa dalla parete. Tutte le pareti delle cellule di un tessuto formano come un labirinto dove l' H_2O e molti soluti **circolano liberamente** prima di essere assorbiti da una cellula.

Questo "labirinto" si chiama **apoplasto** o spazio libero.

Demolizione della parete cellulare

Le cellule vegetali costruiscono la parete molto facilmente, ma **difficilmente sono capaci di demolirla**. Solo le cellule dello strato di **abscissione** posseggono la **cellulasi**, un enzima che idrolizza la cellulosa fino a frammenti a basso peso molecolare.

Anche **alcuni animali** possono demolire la parete cellulare: solo le termiti, i ruminanti (nel rumine) ed i cavalli (nel colon) perché posseggono nel loro tubo digerente dei microorganismi (protozoi o batteri). **L'uomo non riesce a demolire la cellulosa** ma gli è ugualmente utile (fibre, crusca, ecc.).

I principali demolitori di parete sono i **funghi ed i batteri** che vivono nel terreno ed hanno una grande importanza ecologica, riciclo del C. La decomposizione della parete è lentissima, specie se le pareti

sono lignificate.

Se si osserva un pezzo di legno si può notare che per **prima si degrada la lamella mediana** ed il legno si sfibra bene; successivamente si degrada la cellulosa ed il legno appare rossastro; se si degrada la lignina ed è rimasta la cellulosa, il legno appare grigio.

Meccanismi di difesa della parete

La parete partecipa a meccanismi di difesa contro i patogeni. L'estensina è coinvolta in almeno due modalità: in presenza di **perossidasi** le maglie formate dall'estensina tendono ad essere **ristrette** (ponti isoditirocinici), il graticolo rende la parete resistente all'idrolisi provocata dagli enzimi dei patogeni provoca l'agglutinamento dei diffusione poiché è un policatione.

I polisaccaridi non cellulosi delle emicellulose rilasciano frammenti che si originano o da parziale idrolisi o per lisi enzimatica, comunque sempre a causa dell'agente infettante.

Tali frammenti funzionano come **elicitors endogeni**. La loro sintesi è molto rapida, inizia circa 30' dopo che è entrato in funzione l'elicitor.

Si concentrano nel luogo dell'infezione. Agiscono sulle membrane dei patogeni modificando il loro grado di semipermeabilità. Impediscono anche la divisione del patogeno.

I patogeni hanno imparato a **difendersi** in vari modi:

- Le detossificano mediante enzimi;
- Cambiano la conformazione morfo-funzionale delle loro membrane;
- Secernono proteine repressori dei geni per le fitoalexine;

Attraversano la cellula vegetale passando **tra la parete ed il plasmalemma** e la cellula non si accorge dell'infezione. Quando se ne accorge i patogeni sono così tante che le fitoalexine non sono più efficaci.

Le **fitoalexine** sono metaboliti secondari di natura chimica complessa, principalmente **flavonoidi** a basso peso molecolare, che vengono sintetizzati nella pianta dopo un'infezione microbica.

Sono tossici per un ampio spettro di funghi e batteri fitopatogeni (azione antibiotica).

