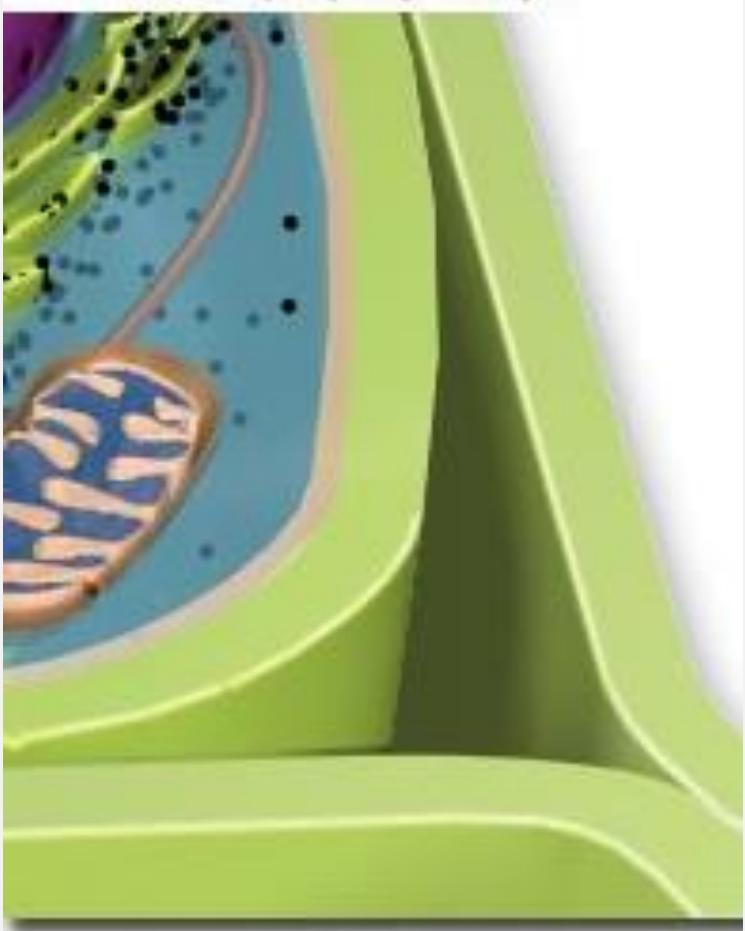




UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI MILANO

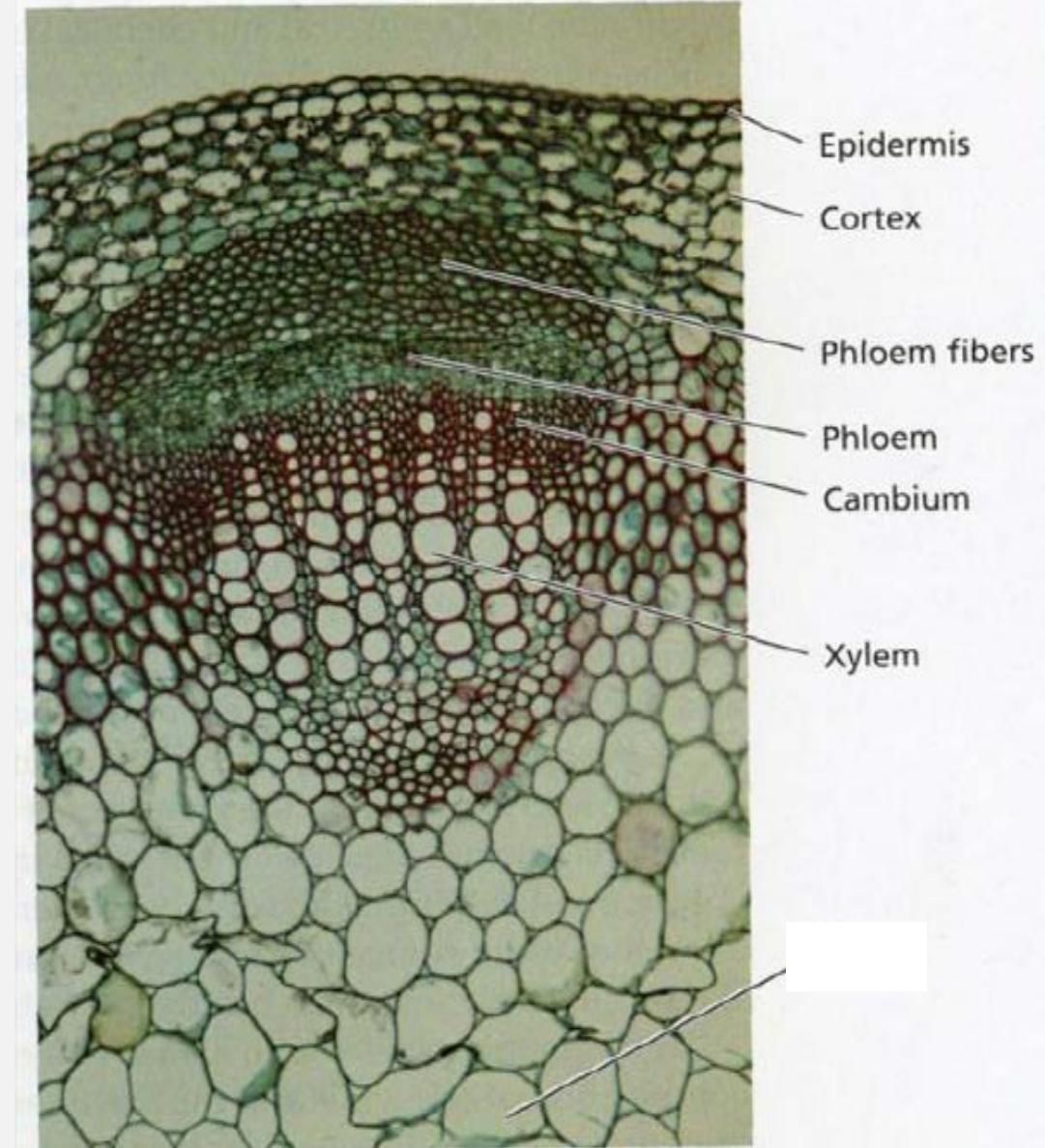


***Parete cellulare:  
ontogenesi, composizione  
chimica, struttura e  
funzioni***

# Plant cell walls-what makes plants very different from animals

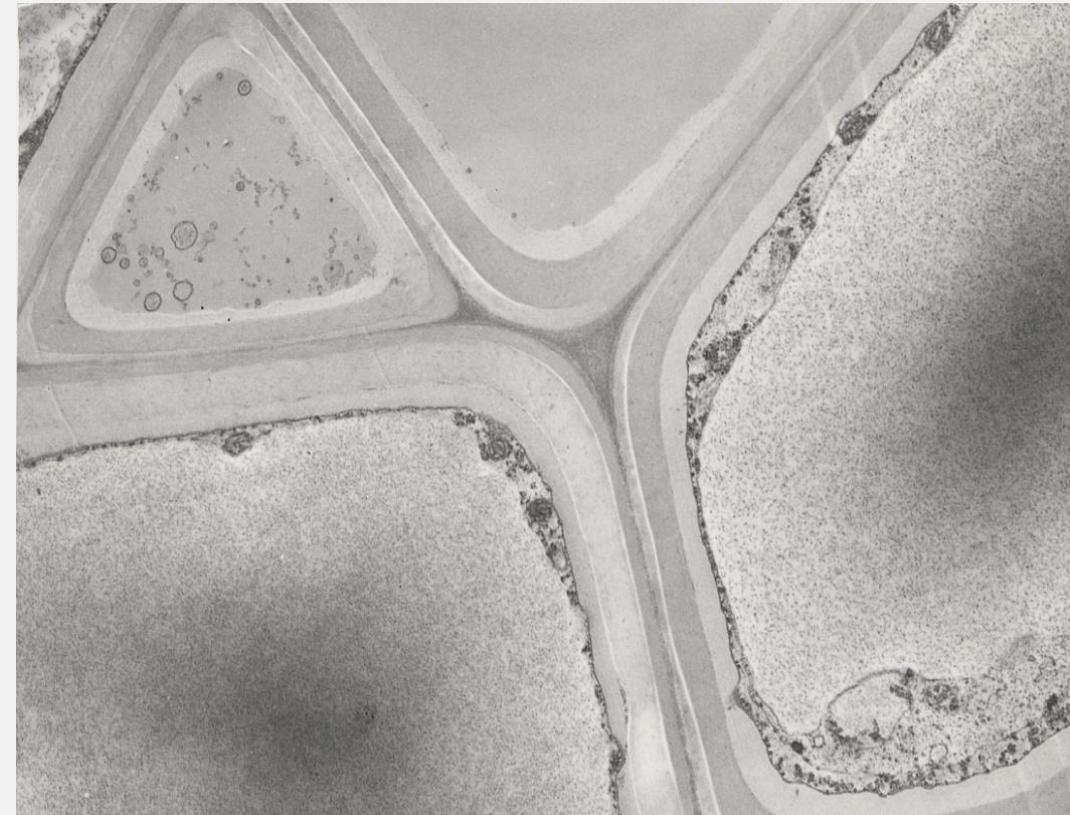
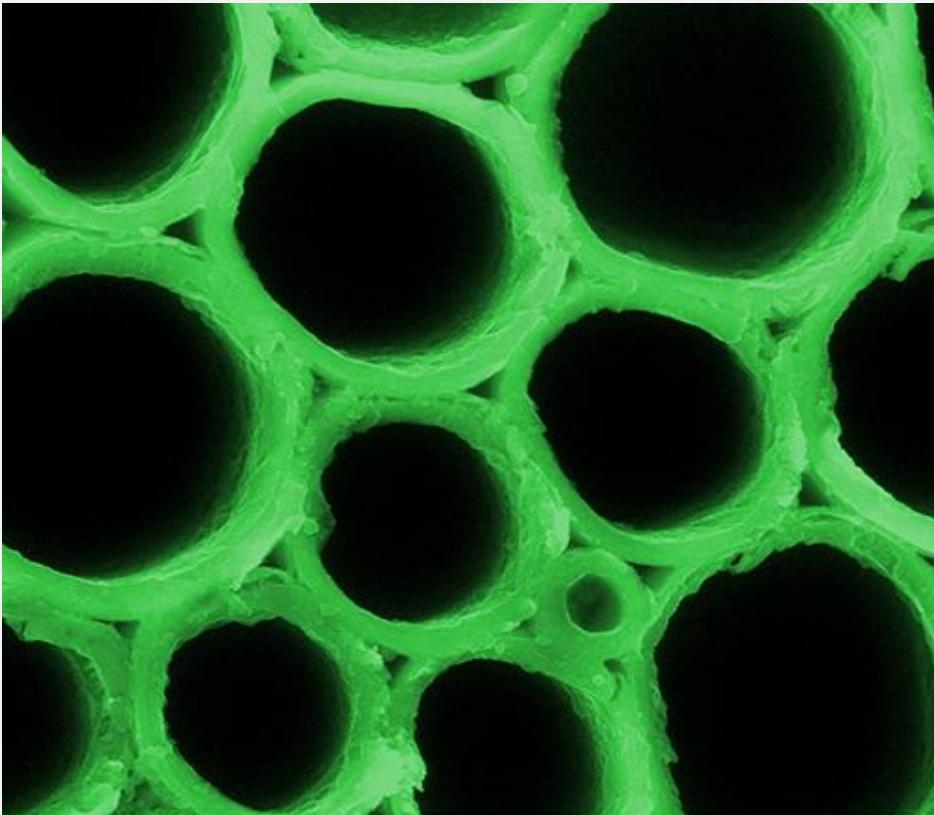
## Plant cell walls have varied architecture

- Sections through plant cells reveal that the cell wall is not a uniform structure
- Cell walls vary in:
  - Chemical composition
  - Shape, sculpturing
  - Impregnated with specific substances, such as lignin, cutin, suberin, waxes, silica (as in *Equisetum*), or structural proteins



**Riveste la cellula** all'esterno e forma una unità morfologica con la membrana plasmatica e con le pareti delle cellule vicine.

Costituisce **l'ambiente extracellulare** immediatamente a contatto con la cellula: comporta che gli scambi tra cellula ed ambiente esterno avvengano attraverso la parete.



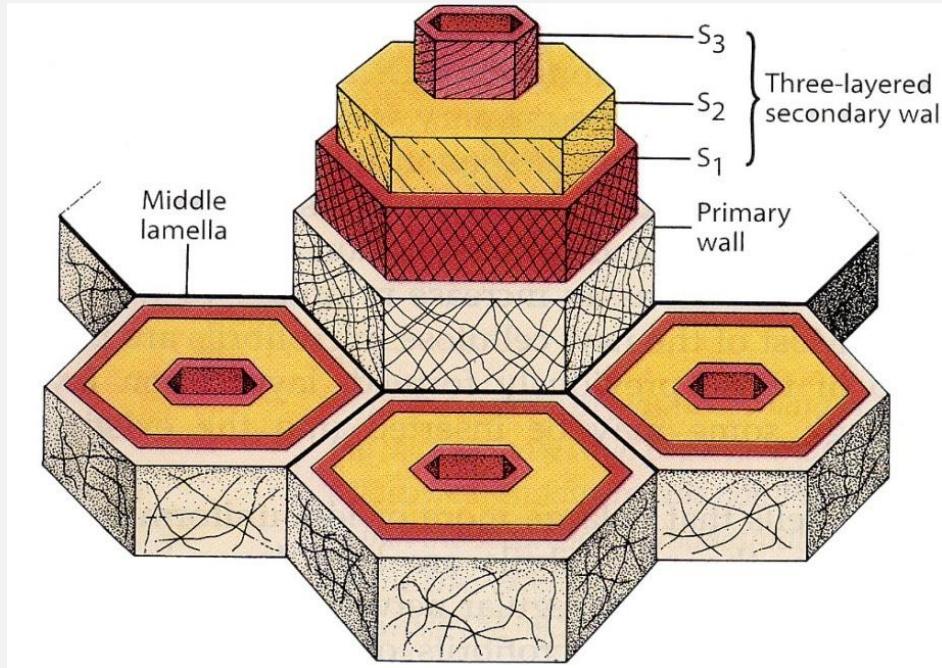


# Funzioni

- Costituisce una via per il trasporto di soluti: **APOPLASTO**. E' idrofila ed il reticolo di cellulosa è formato da maglie di circa 5 nm di diametro. Piccole molecole come acqua, saccarosio, ioni e sostanze ormonali non sono ostacolati nella diffusione.
- Contribuisce al **mantenimento del turgore** necessario alla sopravvivenza della cellula vegetale.
- E' coinvolta in processi di **morfogenesi** in quanto la sua presenza determina:
  - la forma e le dimensioni della cellula
  - La struttura di organi e tessuti
- Ha funzioni **difensive** sia verso agenti abiotici che verso batteri e funghi patogeni. Può agire sia passivamente che in maniera attiva.
- Contiene **enzimi** con diverse funzioni
- Presenza di **recettori** coinvolti nella trasduzione del segnale o nei processi di riconoscimento.

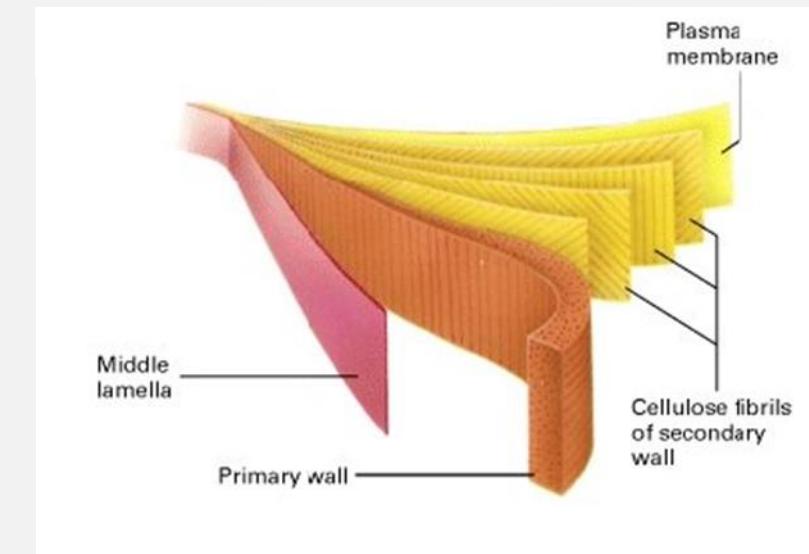


# Struttura della parete



La parete appare costituita da diversi strati che presentano pressoché gli stessi componenti chimici di base.

Tali strati possono tuttavia differenziarsi in parte per composizione e organizzazione.

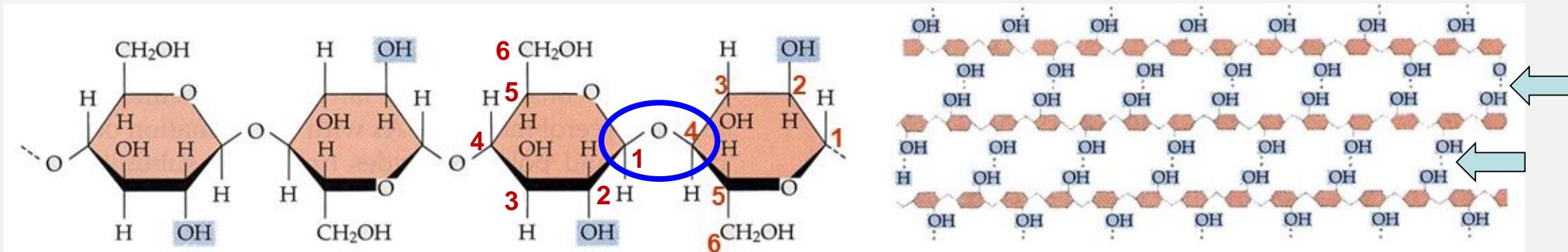
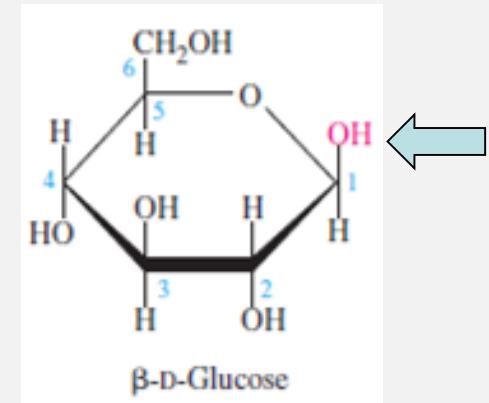
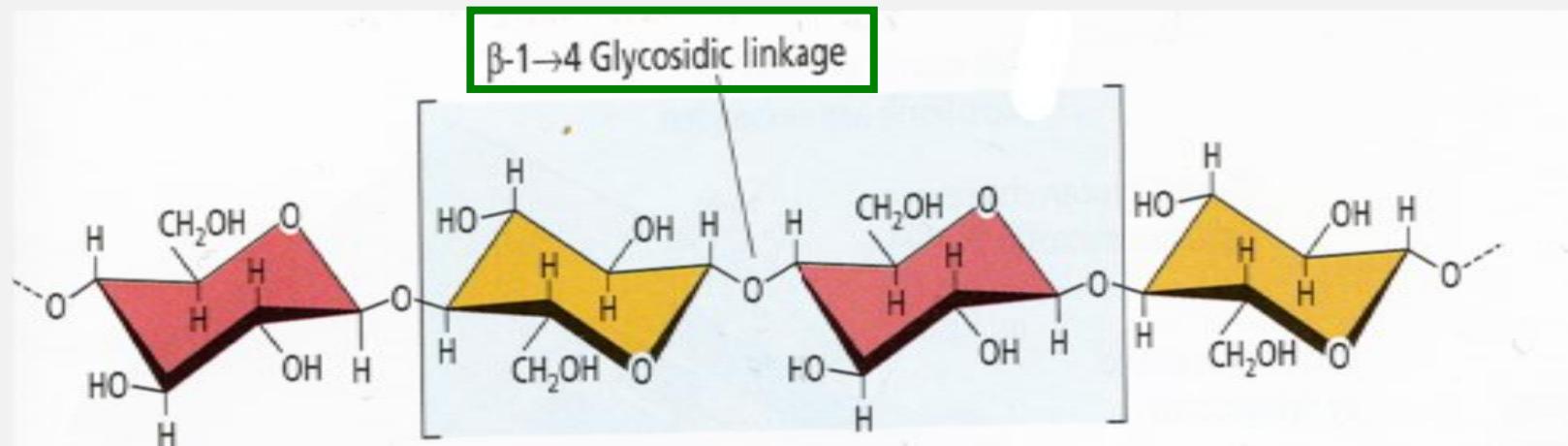


In essa ritroviamo una **componente fibrillare** costituita da un insieme di **microfibrille di cellulosa** legate in maniera non covalente a una **matrice** di emicellulose, pectine e proteine.

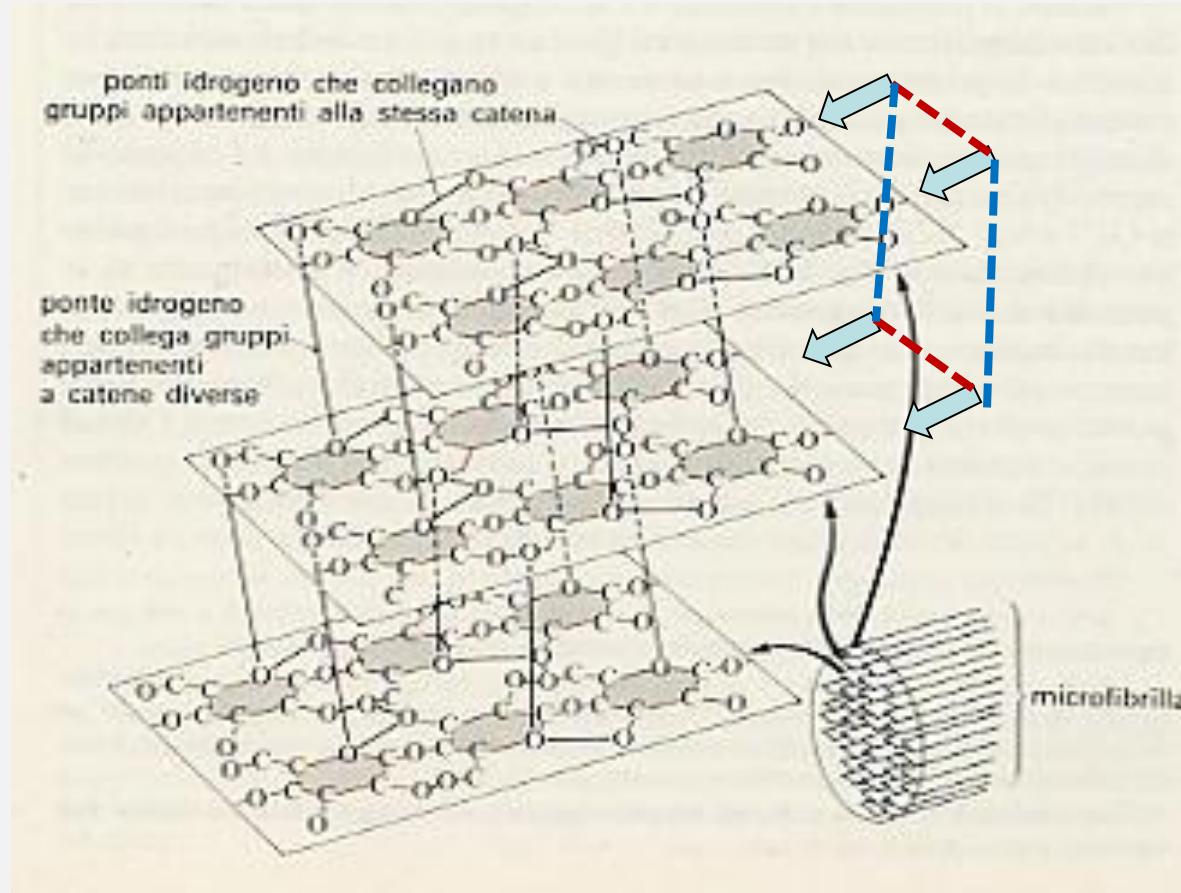
# Microfibrille di cellulosa

E' il componente della parete che ne determina la sua architettura

Polimero del  $\beta$ -glucosio con legami  $\beta$  1-4 glucosidici ed ha funzione strutturale

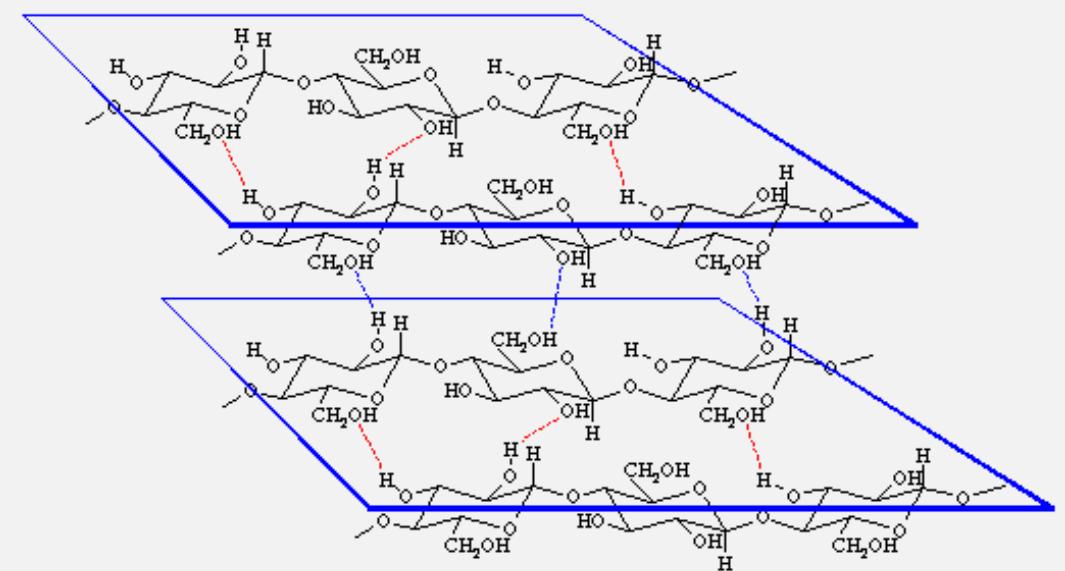


About 2,000-25,000 glucose molecules can make up one chain ranging from 1-5 microns in length

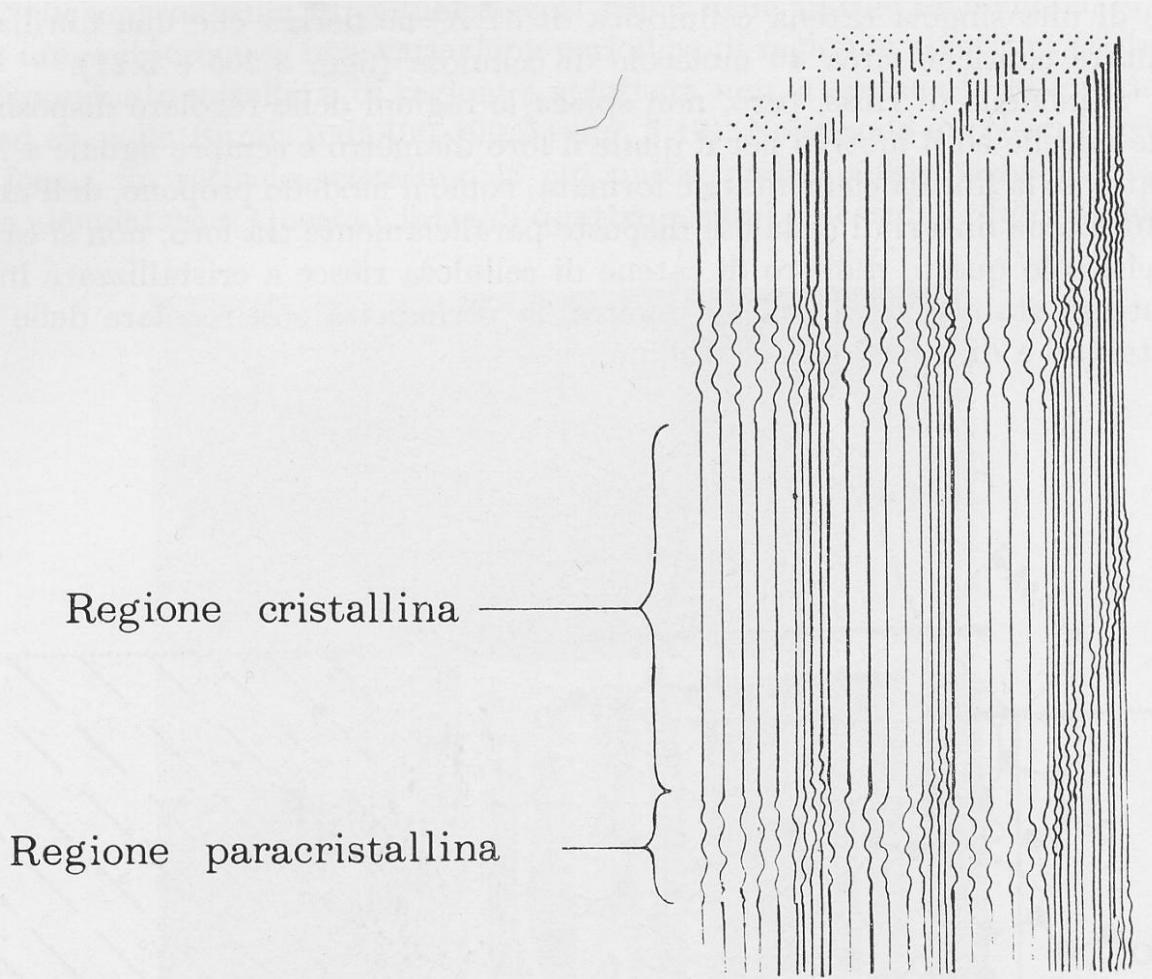


**Le catene che interagiscono su un unico piano si aggregano, allineandosi parallelamente le une alle altre e formando delle microfibrille aventi diametro di 5-15 nm, costituite da 30-100 catene.**

**Le fibrille sono stabilizzate da legami idrogeno.**

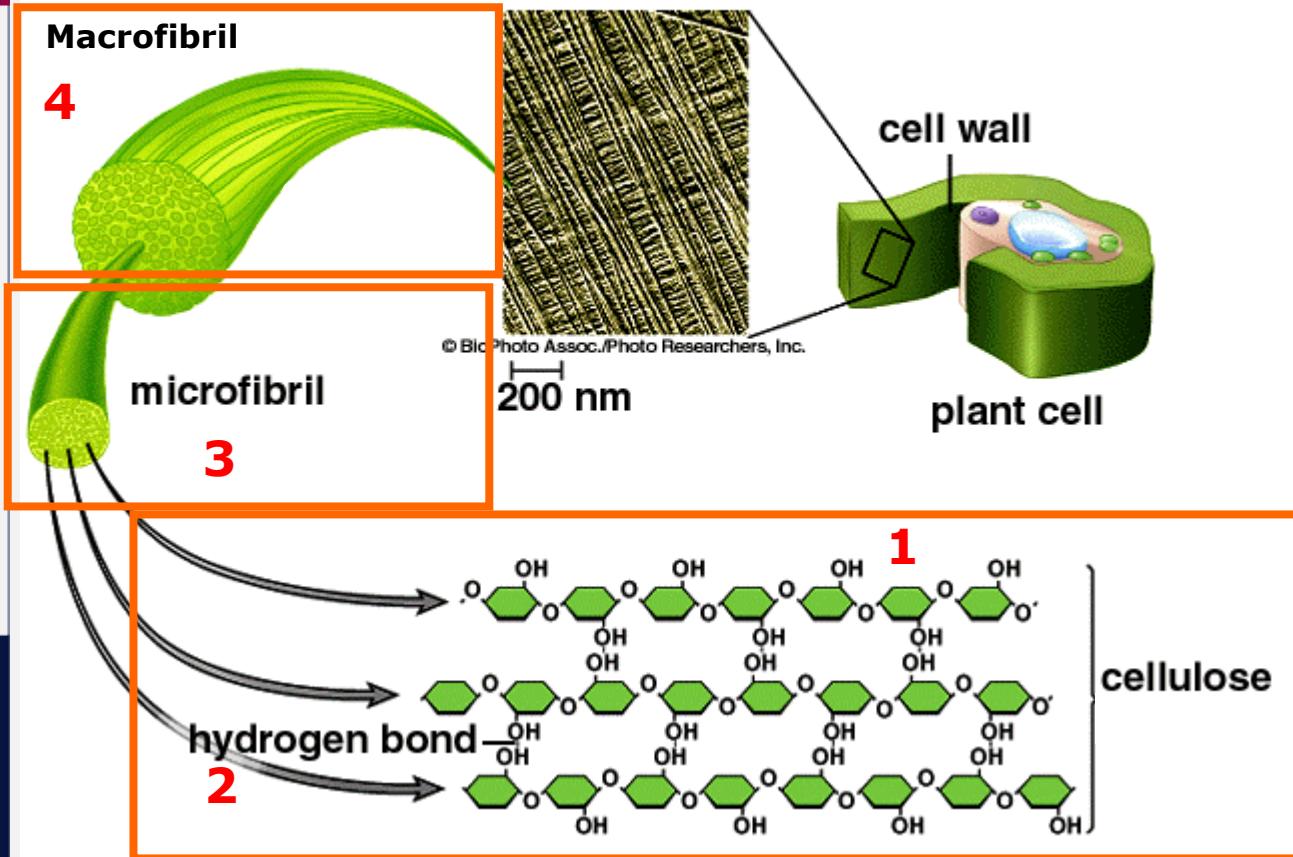


Lungo le fibrille si trovano zone (dette **micelle**) con struttura altamente ordinata, di tipo cristallino, alternate ad altre zone con aspetto meno organizzato.



A causa della sue organizzazione, la cellulosa presenta straordinarie caratteristiche di resistenza alla trazione ed agli attacchi enzimatici.

# Cellulose fibrils

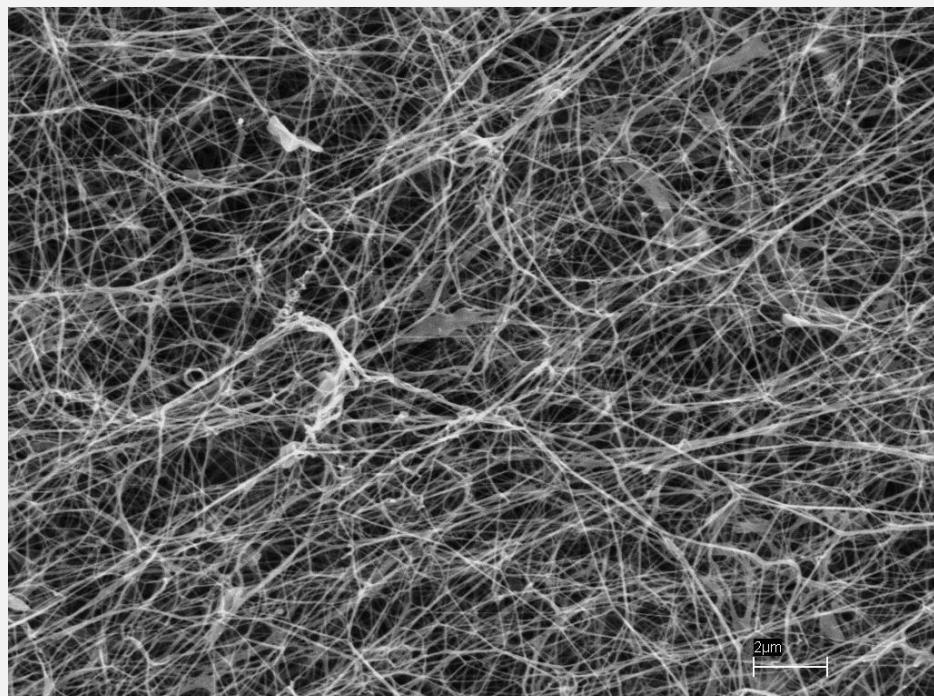


La parete è costituita da intrecci di macrofibrille disposte con orientamenti diversi definendo le modalità di accrescimento cellulare.

Le molecole di cellulosa si possono legare tra loro formando ponti idrogeno e costituendo delle **MICROFIBRILLE**.

Esse possono assumere una struttura cristallina altamente organizzata detta **MICELLA**

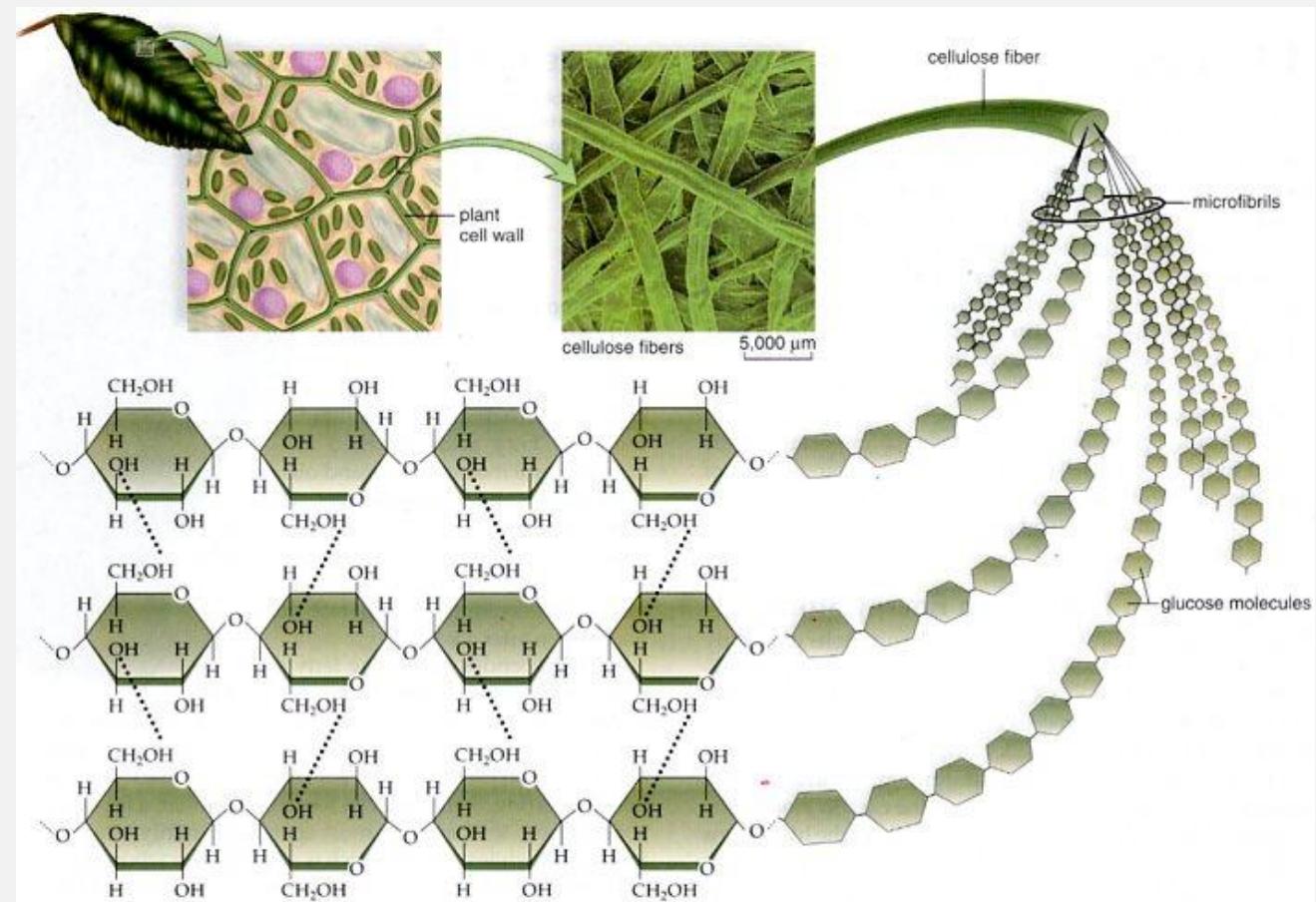
Più microfibrille possono formare una **MACROFIBRILLA**





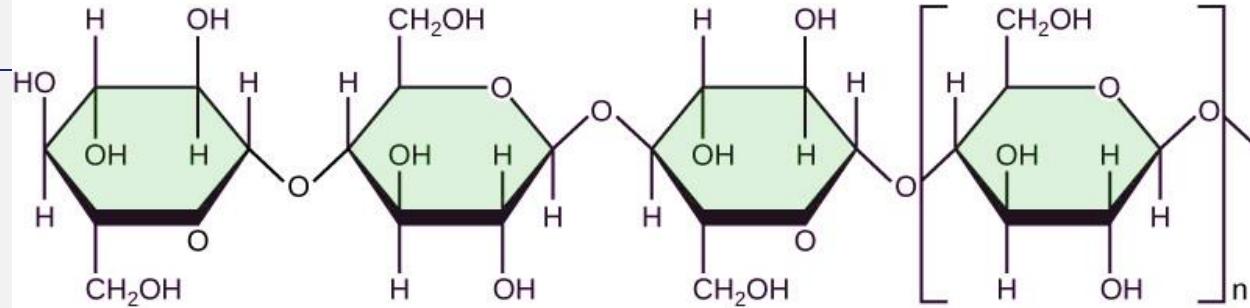
Le caratteristiche chimiche della molecola di cellulosa fanno sì che essa abbia:

- forte tendenza a creare legami
- grande resistenza meccanica
- grande resistenza alla degradazione

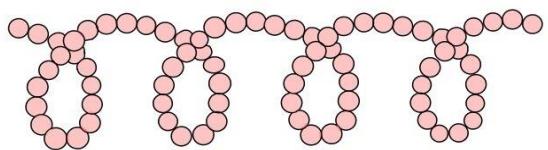
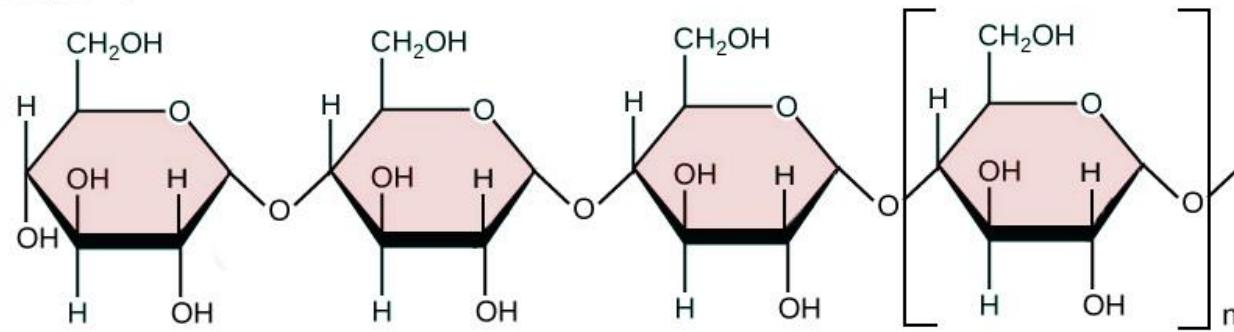




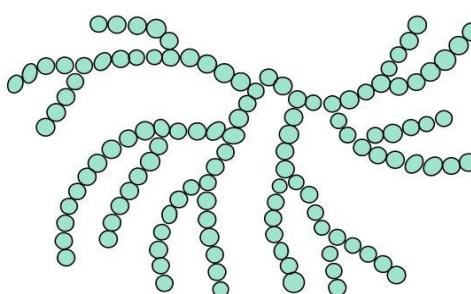
## CELLULOSA



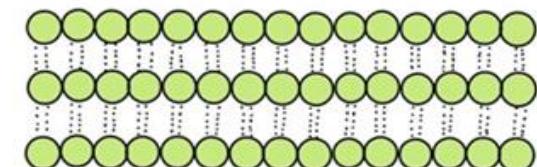
## AMIDO



AMYLOSE



AMYLOPECTIN



CELLULOSE

La rete di fibrille di cellulosa è contenuta in una **matrice** complessa di molecole di diversa natura:

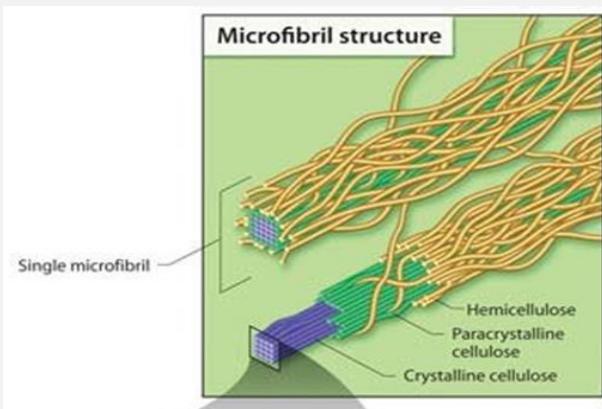
## Emicellulosa

Comprendono un gruppo eterogeneo di polisaccaridi la cui struttura generale è data da polimeri di :

- Glucosio
- Xilosio
- Galattosio
- Fucosio ecc

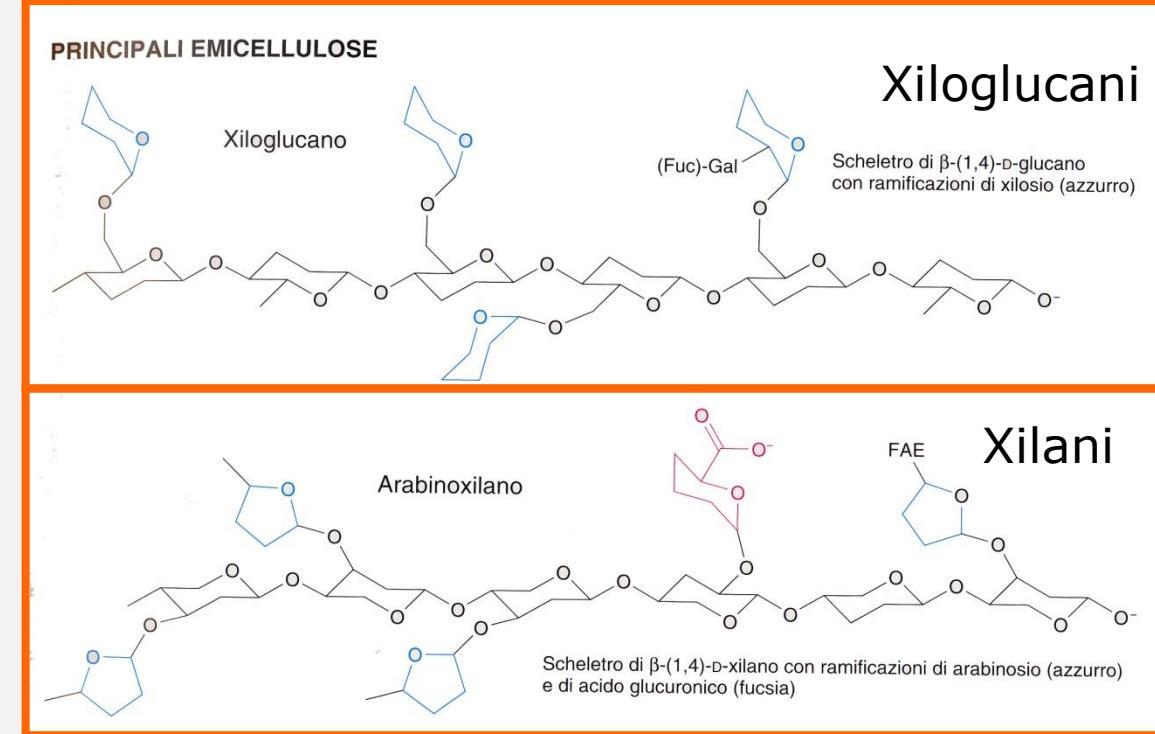
Sono principalmente **Xiloglucani**: scheletro di glucosio con corte ramificazioni di xilosio e talvolta galattosio

**Xilani**: scheletro di xilosio con ramificazioni di altri zuccheri (arabinosio e acido galatturonico)



Le catene laterali impediscono la formazione di una struttura cristallina e consentono la formazione di legami idrogeno con altri polisaccaridi di parete.

Una singola catena di emicellulosa può legare più molecole di cellulosa tramite ponti idrogeno, contribuendo alla rigidità della parete.

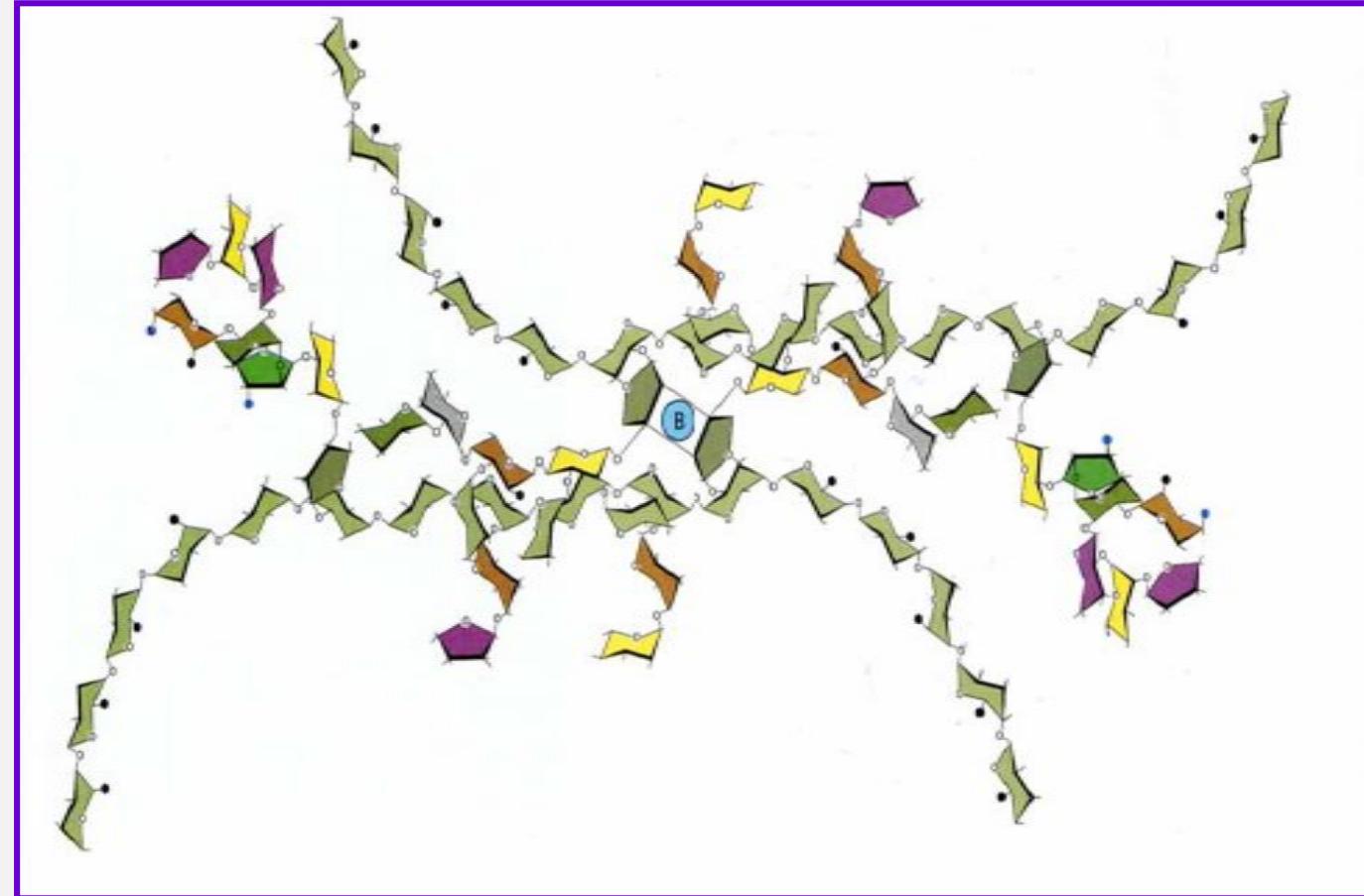


# Pectine

Le pectine costituiscono una delle componenti principali della matrice in cui si trovano immerse le fibrille di cellulosa.

Sono polisaccaridi altamente idrofili, sono i componenti più solubili della parete e costituiscono una sorta di gel all'interno della matrice di parete.

Contribuiscono a rendere plastica la parete



# Il componente principale è l'acido galatturonico

Deriva dal galattosio:

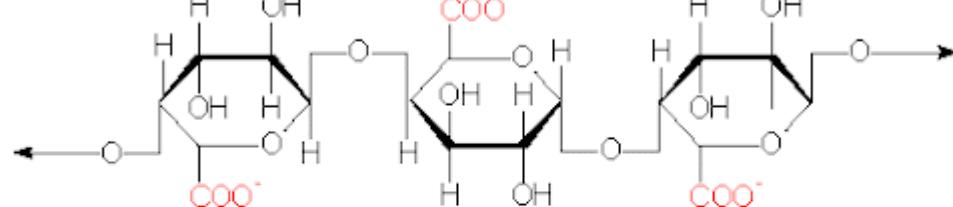
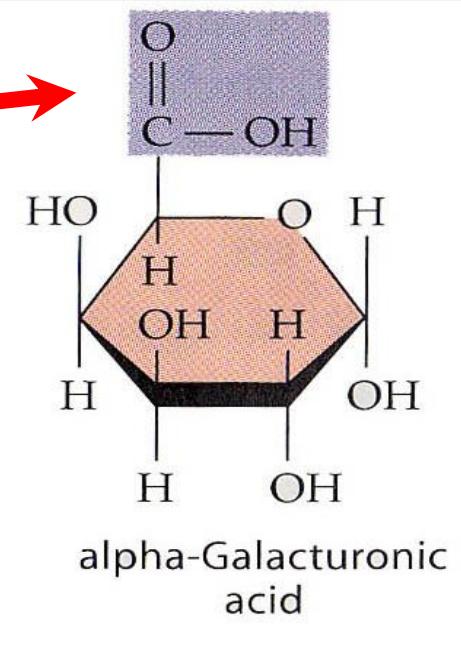
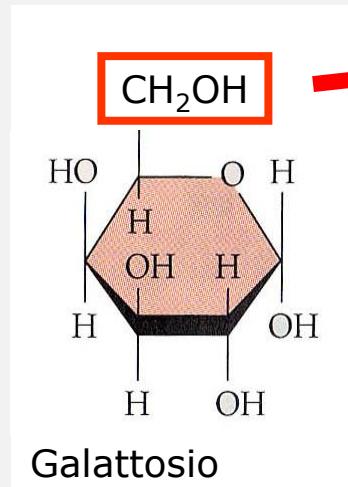
- CH<sub>2</sub>OH



sostituito da



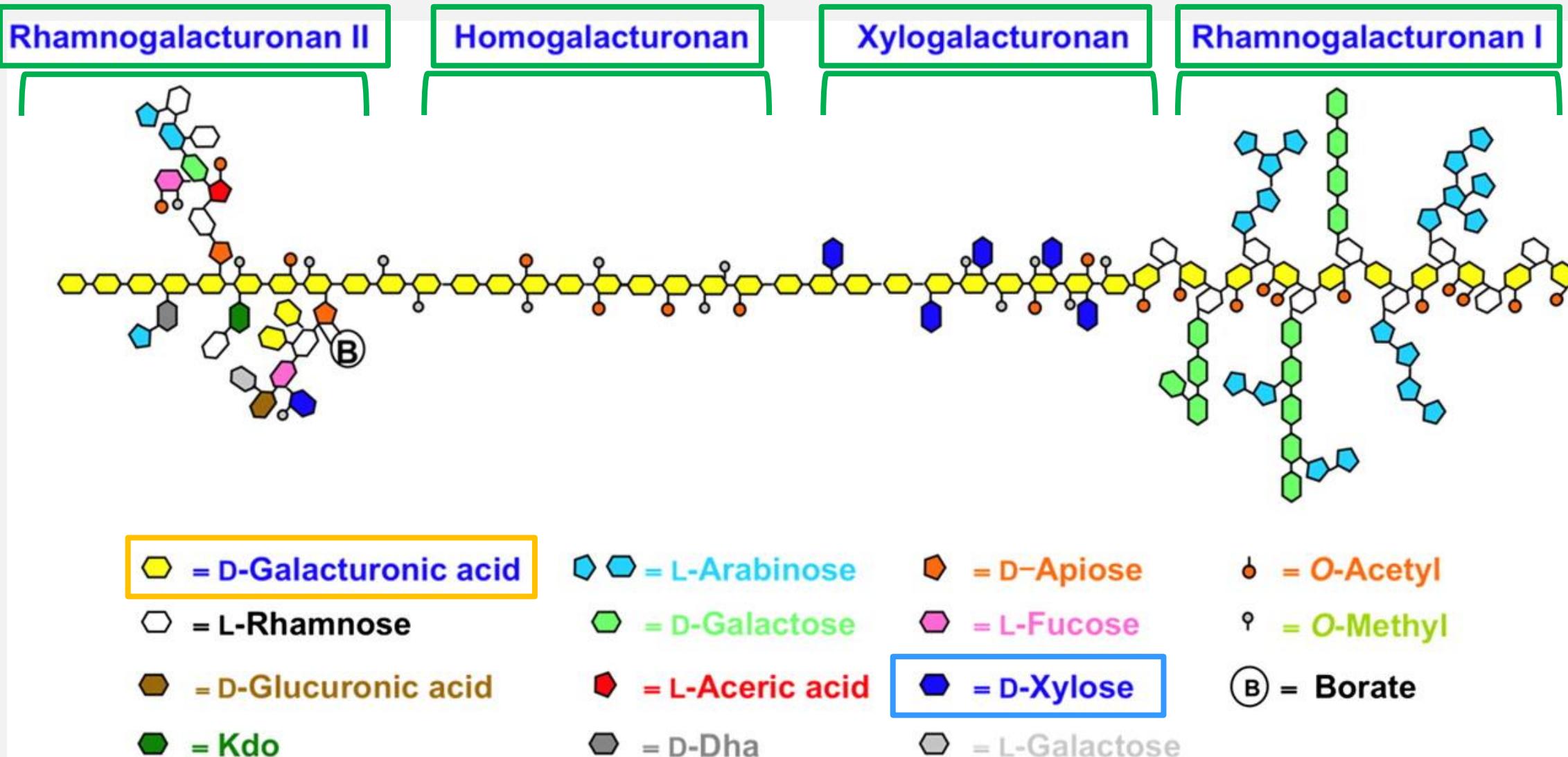
- COOH



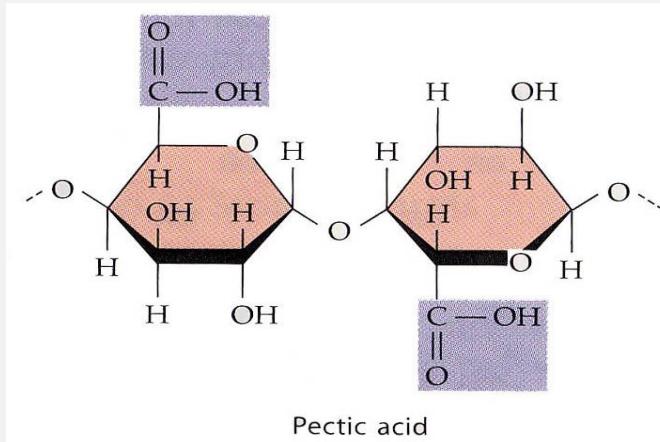
pectic acid (  $\alpha$  - 1 , 4 - galacturonic acid )



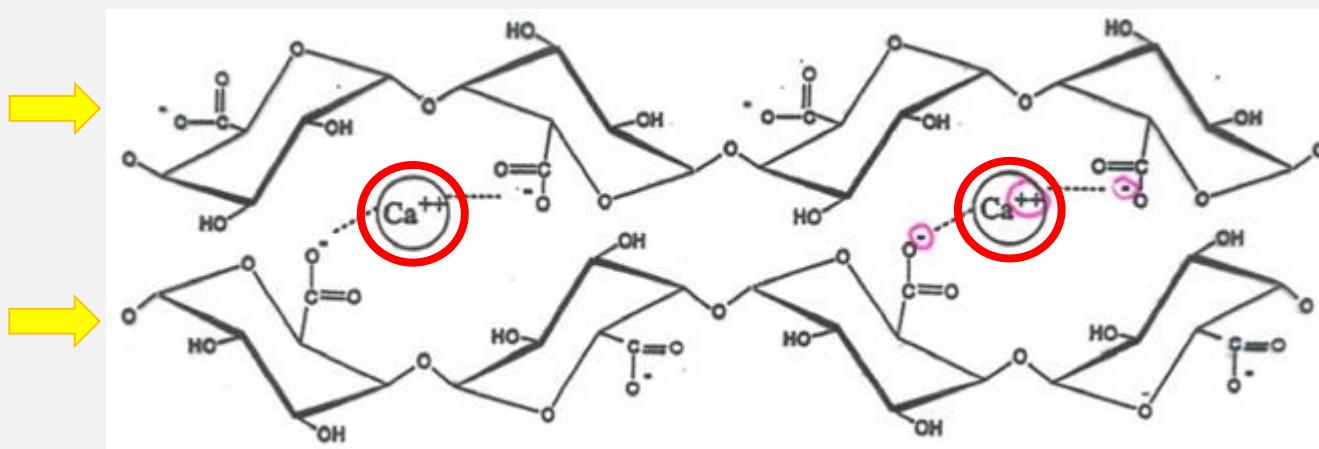
L'acido galatturonico che può formare omopolimeri oppure avere catene laterali costituite da altri saccaridi (ramnoso, arabinoso, galattosio)..



## PECTINE ACIDE:



Può legare ioni Ca<sup>++</sup> o Mg<sup>++</sup> che favoriscono il legame trasversale tra più molecole.

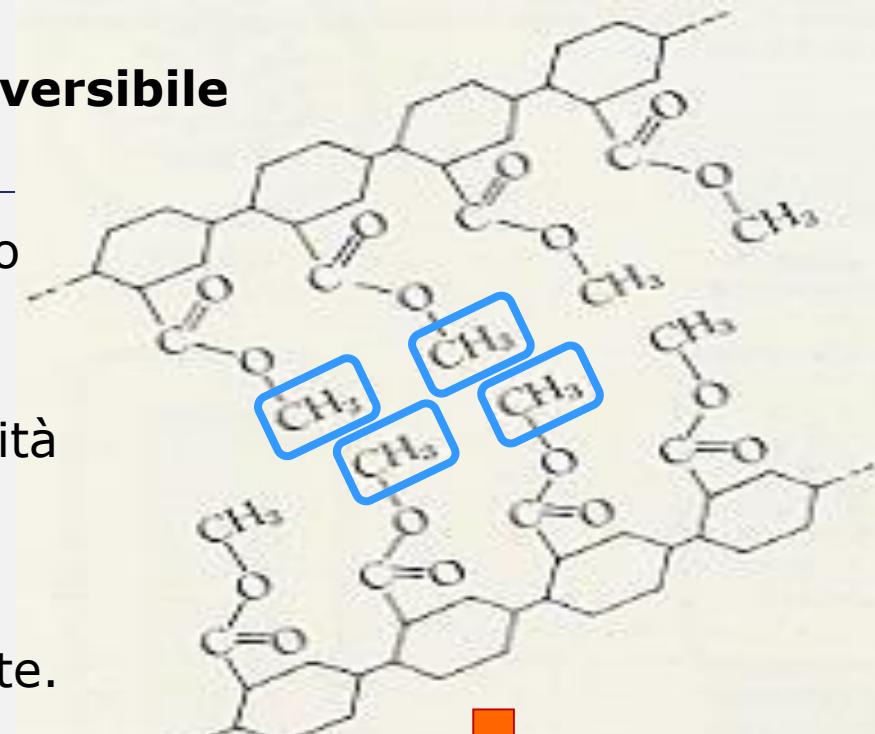


Possono legare ioni Ca<sup>++</sup> e Mg<sup>++</sup> che consentono a più molecole di interagire costituendo un gel semirigido con forti proprietà adesive.



## L'acidità delle pectine è modulata dalla metilazione reversibile dei carbossili.

I gruppi  $-COO^-$  sono esterificati dall'alcool metilico e si hanno pectine metilate. Non legano  $Ca^{++}$  o  $Mg^{++}$

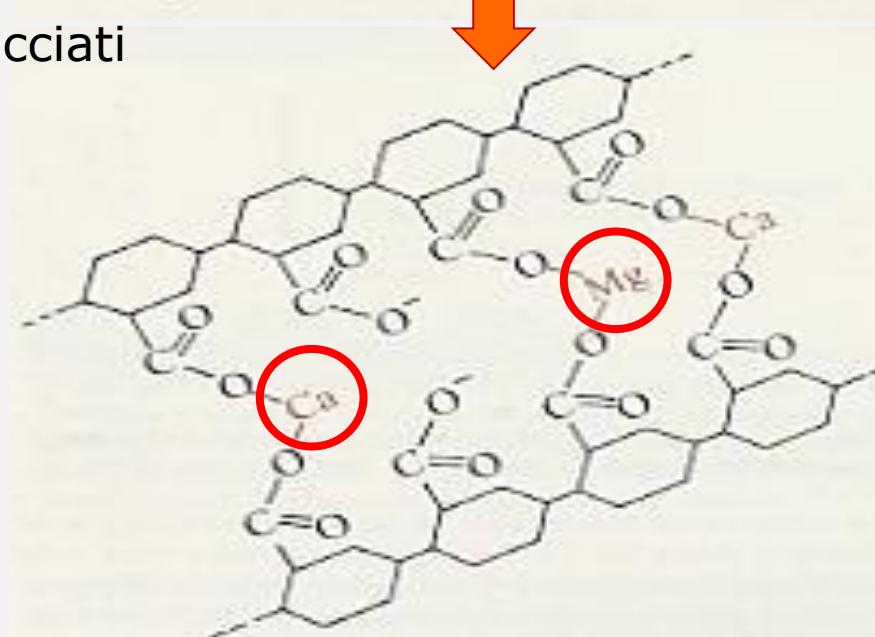
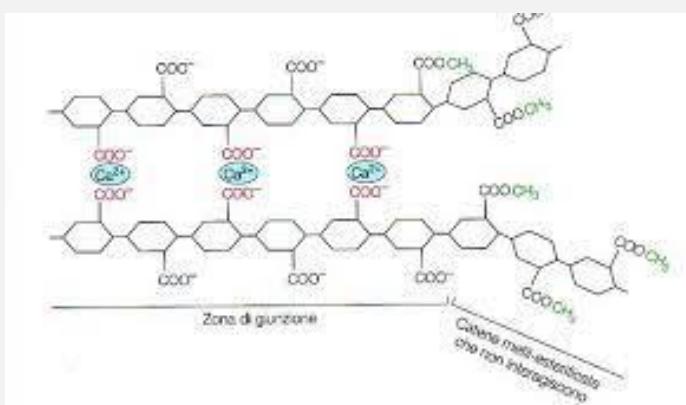


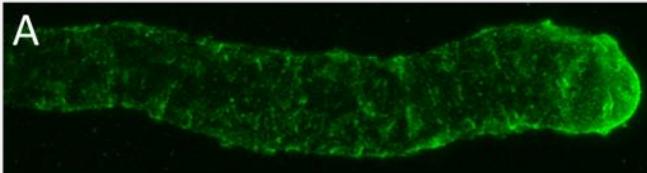
L'attività delle **pectin-metilesterasi (PME)** modula la rigidità della parete.

- La metilazione diminuisce la rigidità della parete
- La presenza di pectine acide aumenta la rigidità della parete.

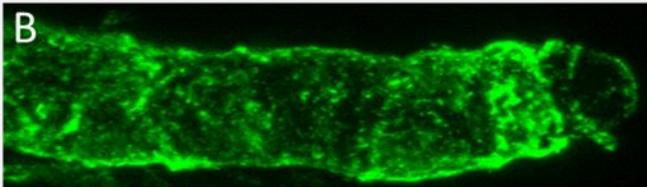
Legando  $Ca^{++}/Mg^{++}$  e acqua, esse possono formare dei graticciati stabili (a nido d'ape).

La presenza del gruppo carbossilico conferisce numerose proprietà alle pectine.

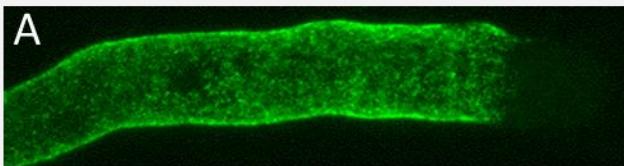




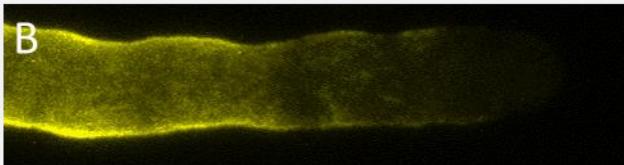
Pectine esterificate (metilate)



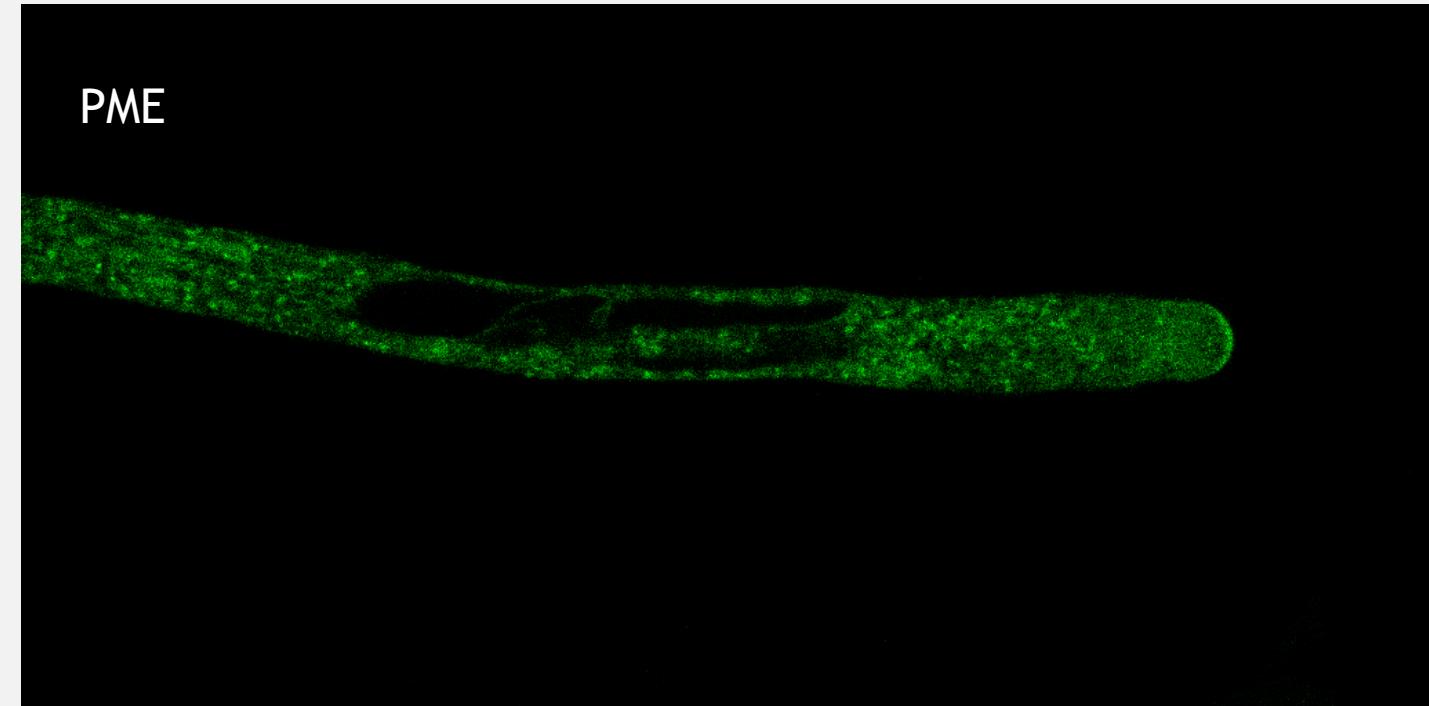
Pectine  
de-esterificate  
( $\text{COO}^-$ )



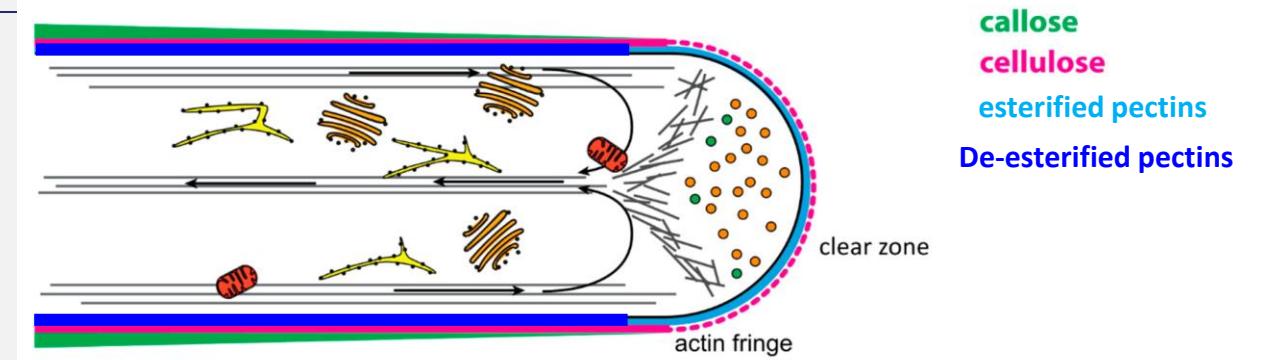
Cellulosa



Callosio



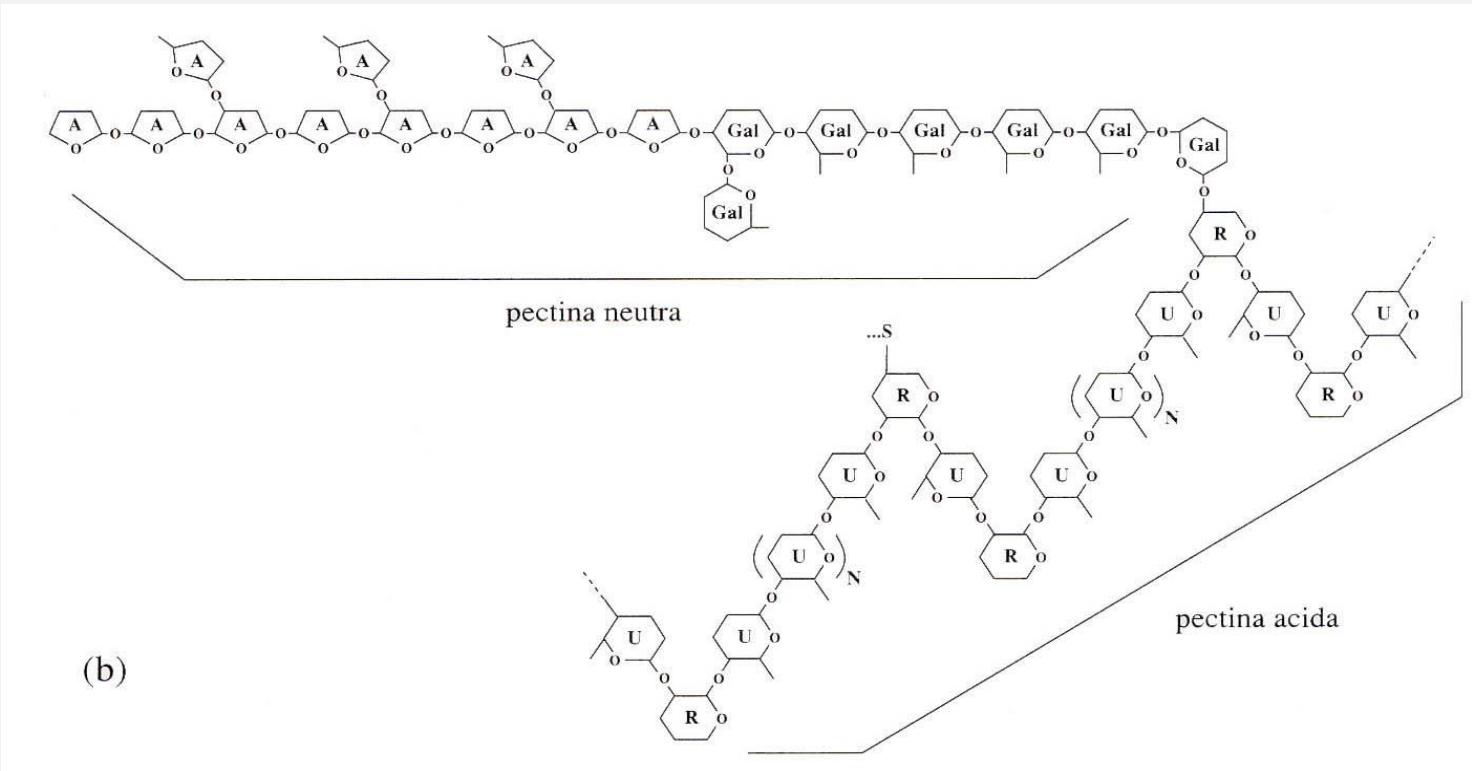
PME



callose  
cellulose  
esterified pectins  
De-esterified pectins

## PECTINE NEUTRE:

**Presentano catene laterali di esosi (galattosio) e pentosi (arabinosio) che formano pectine neutre.**



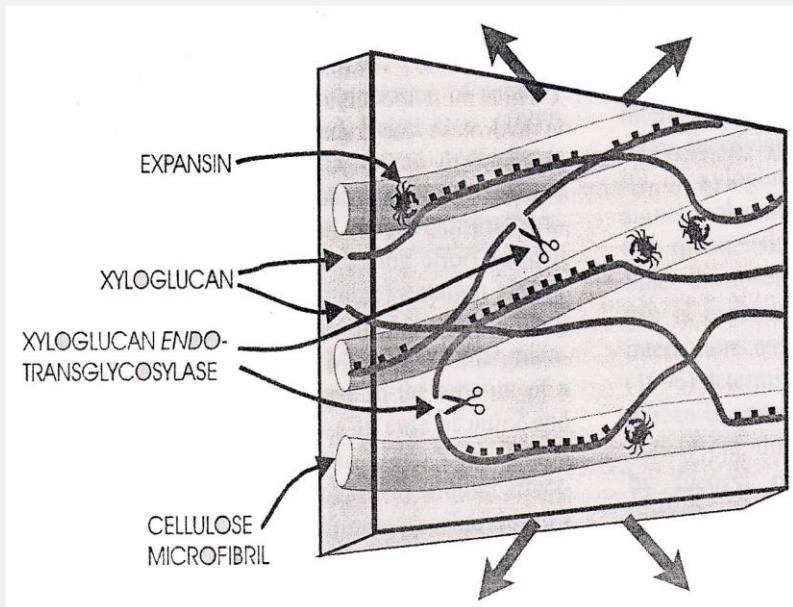
**Sono responsabili dei legami trasversali con le molecole di cellulosa.**

# Proteine

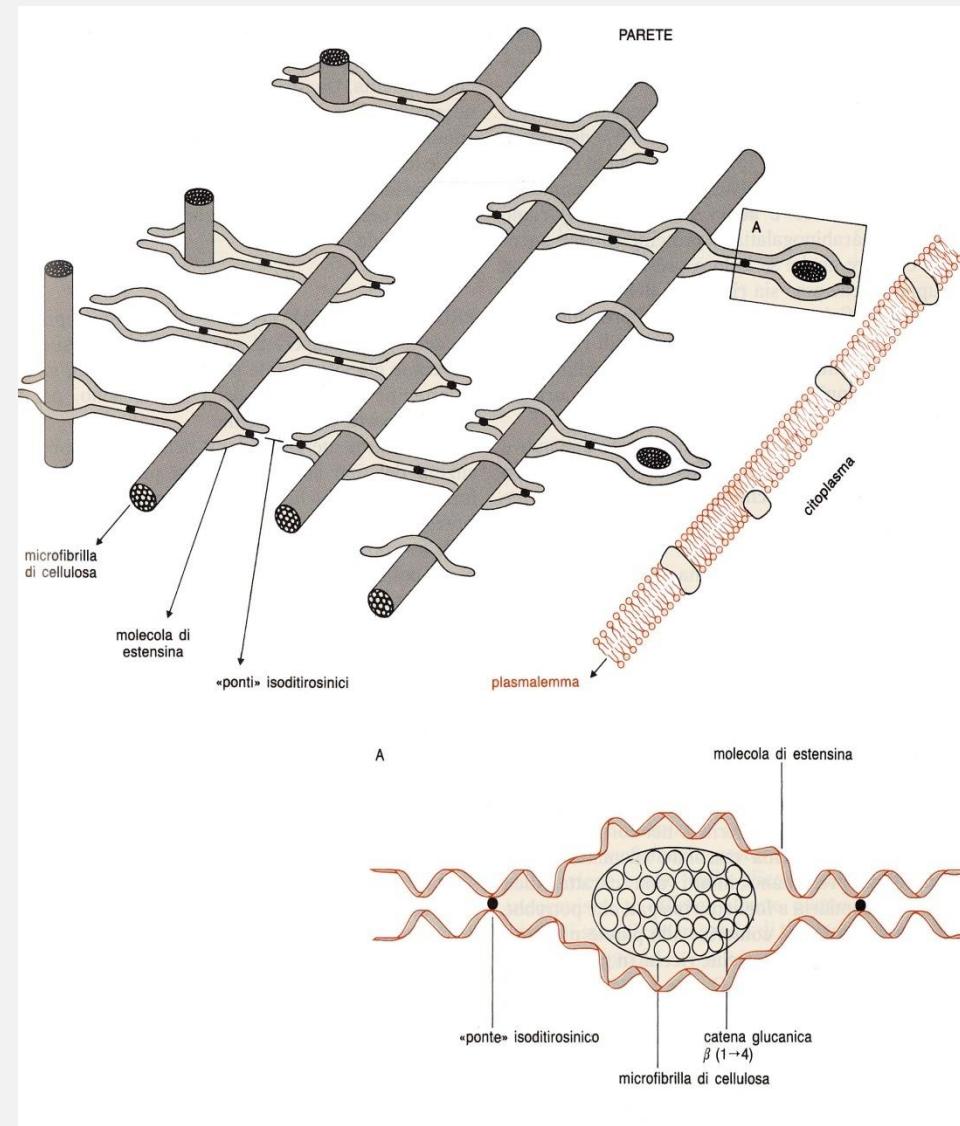
La parete può contenere:

- enzimi: coinvolti soprattutto nella :
  - modificaione della parete
  - trasduzione del segnale (cell signalling e riconoscimento)
  - trasporto di metaboliti
- glicoproteine strutturali: appartengono a 4 gruppi principali e sono pesantemente glicosilate (es: lectine, estensine)

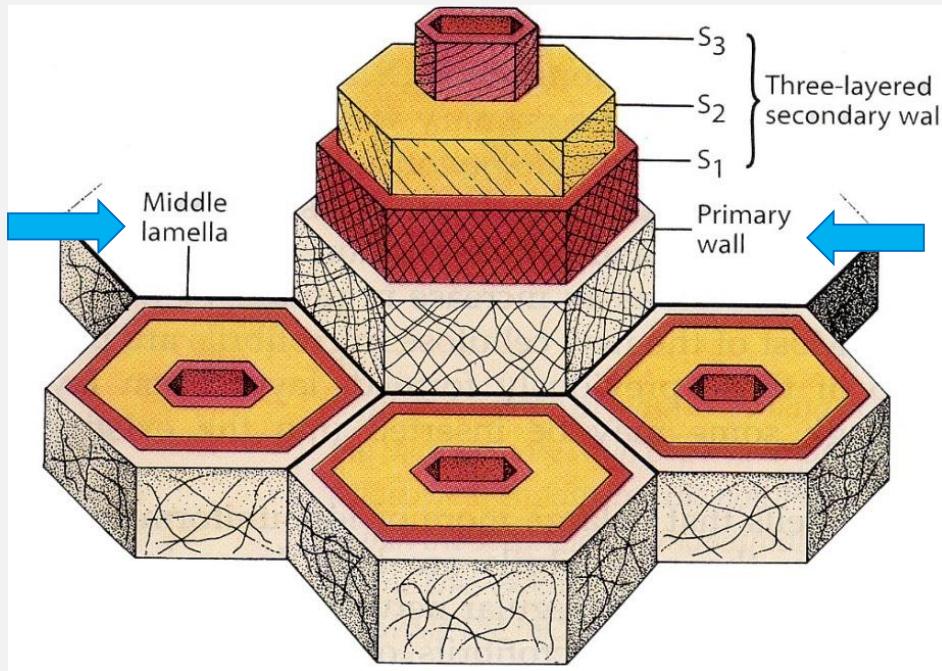
## Ruolo delle espansine (enzimi)



## Ruolo delle estensine (proteine strutturali)

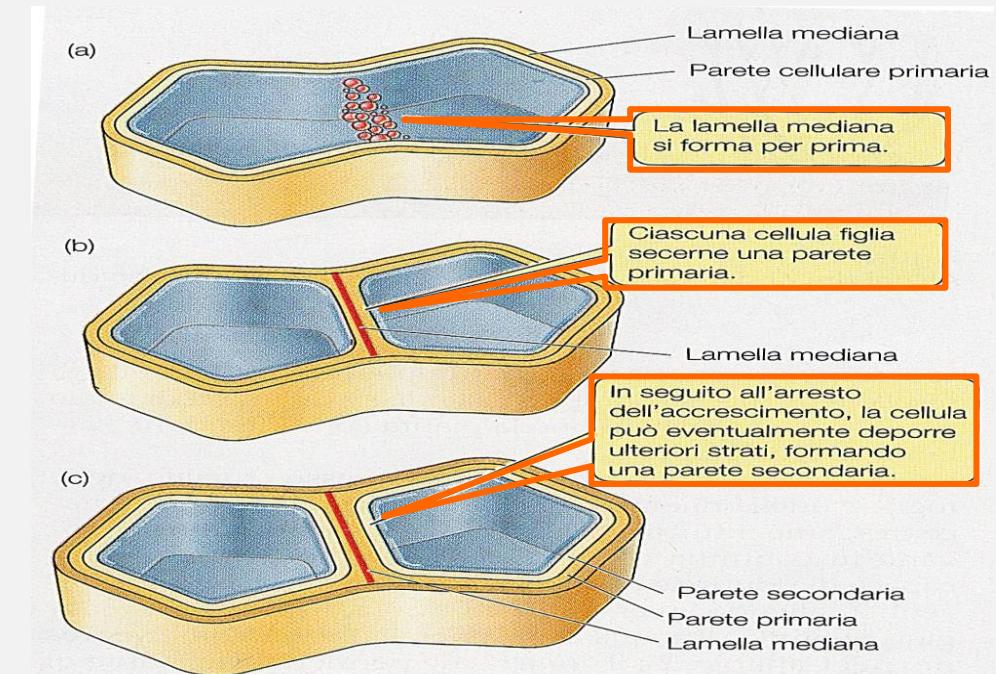


# Architettura della parete



La parete appare costituita da diversi strati che differiscono per composizione e organizzazione dei diversi componenti

Inizia a formarsi durante la divisione cellulare quando si costituisce il setto di divisione tra le due cellule figlie.



# Lamella mediana

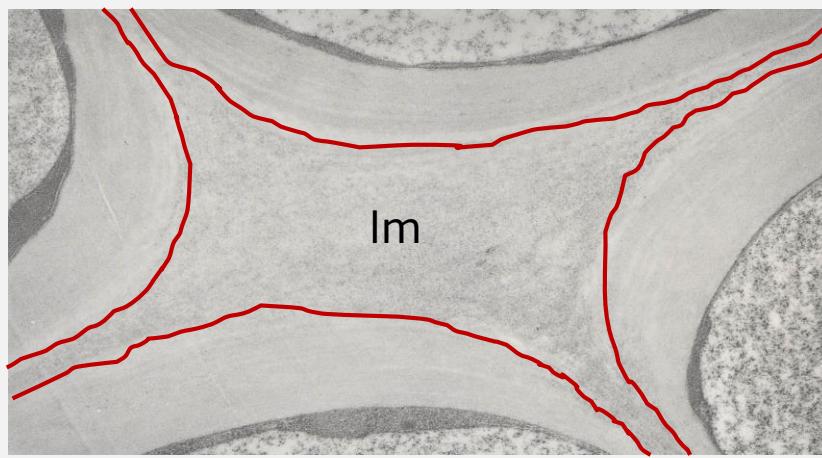
**Spessore limitato ( $0,1 \mu\text{m}$ ), collante che unisce le cellule**

**La lamella mediana ha differente composizione  
rispetto agli altri strati:**

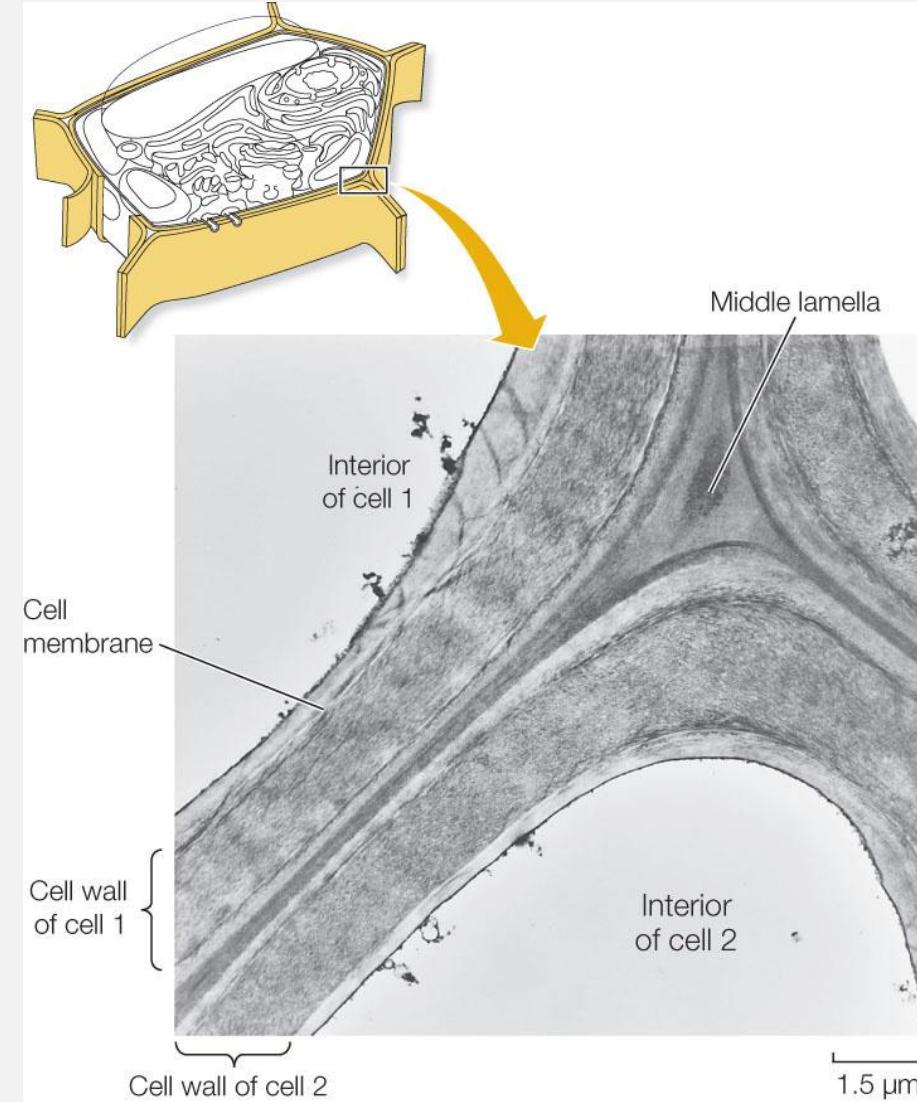
**Ha alto contenuto di pectine acide e proteine diverse.**



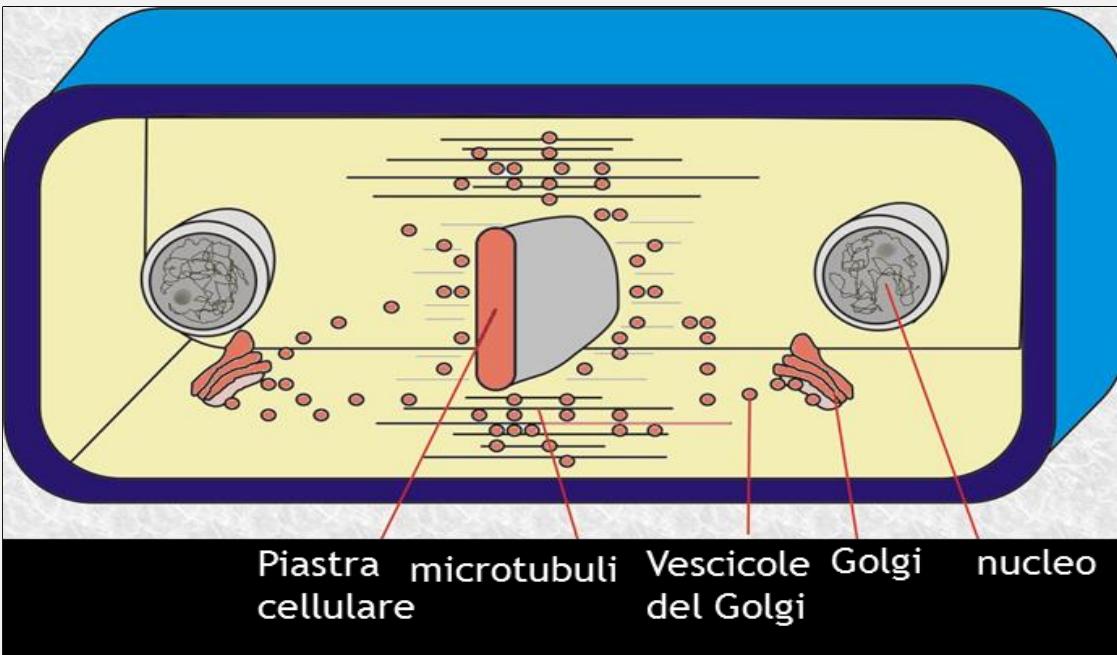
Hanno la funzione di tenere unite due cellule adiacenti.  
La lamella mediana ha funzione cementante.



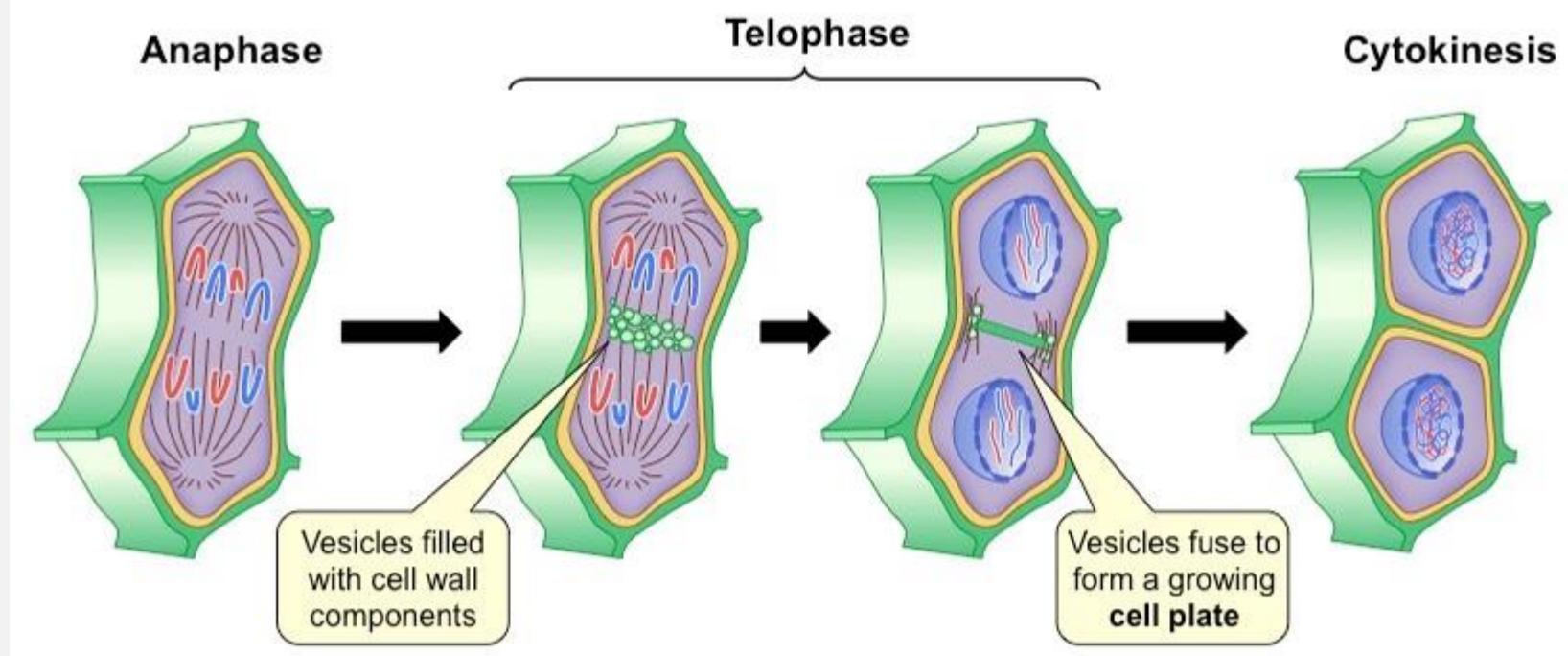
Elasticità che consente alle cellule di rimanere  
unite pur con una certa libertà di movimento



4.15: © Biophoto Associates/Science Source.

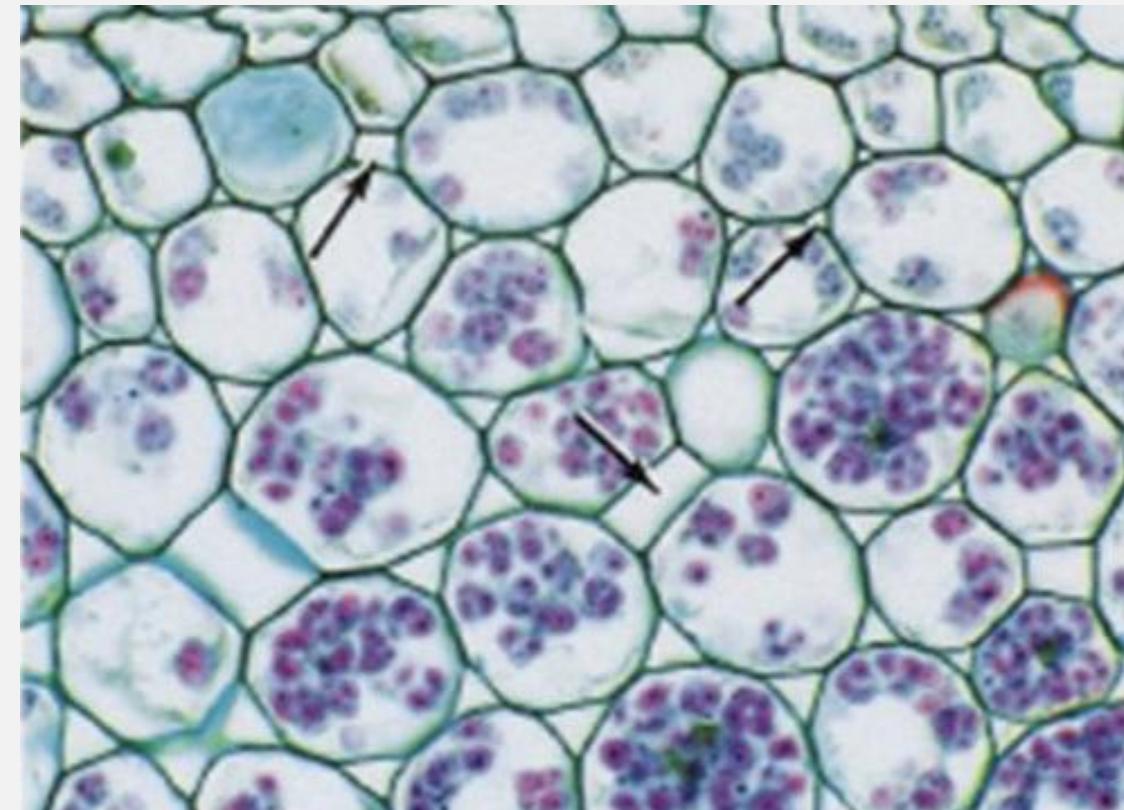
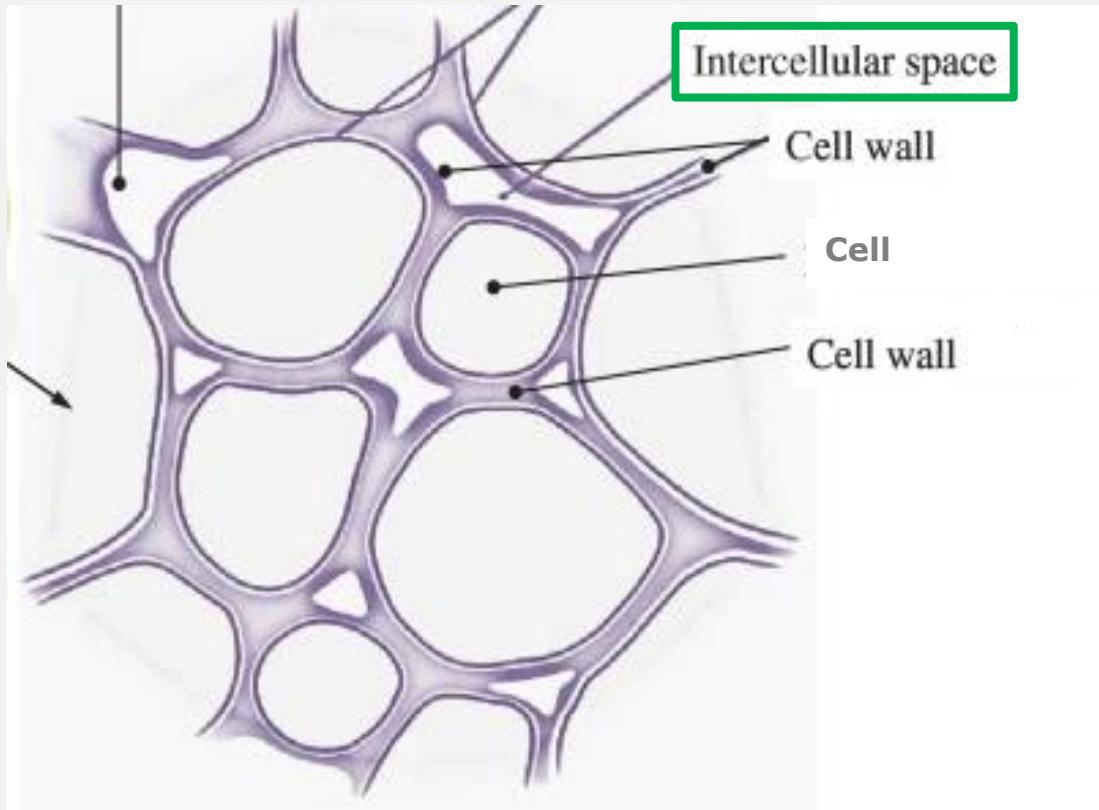


E' il primo strato di parete che si costituisce durante il processo di citochinesi.



**In alcuni punti la lamella è interrotta con la formazione di spazi contenenti aria.**

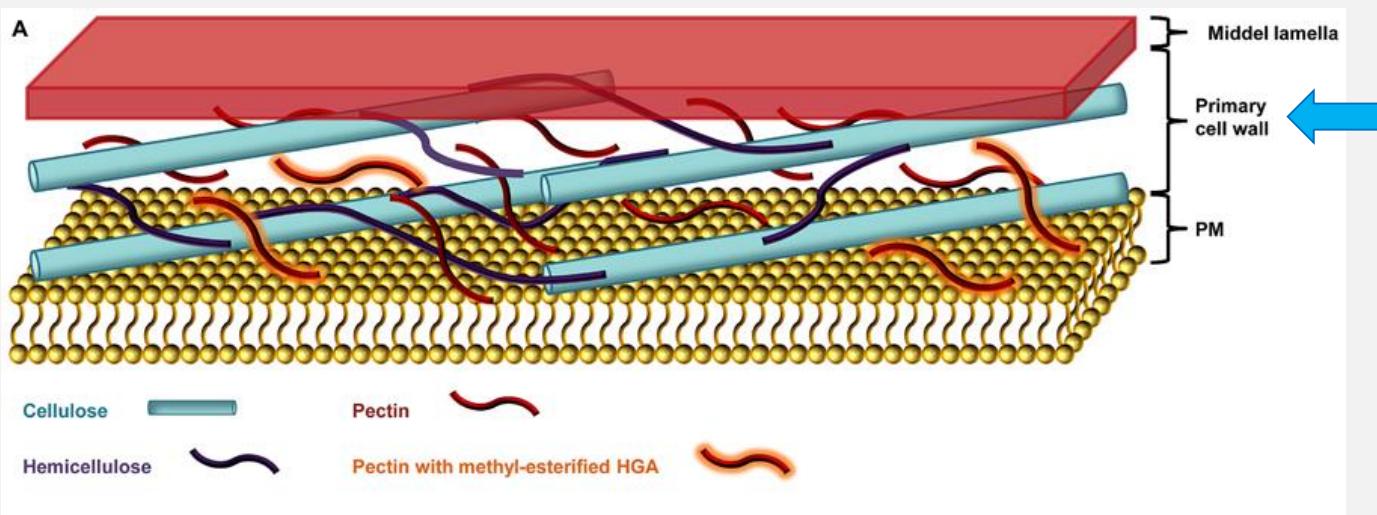
**Sistema di *spazi intercellulari*  
che garantiscono il giusto flusso di gas alle cellule**



# Parete primaria

**La parete cellulare primaria  
spessore 1-3  $\mu\text{m}$**

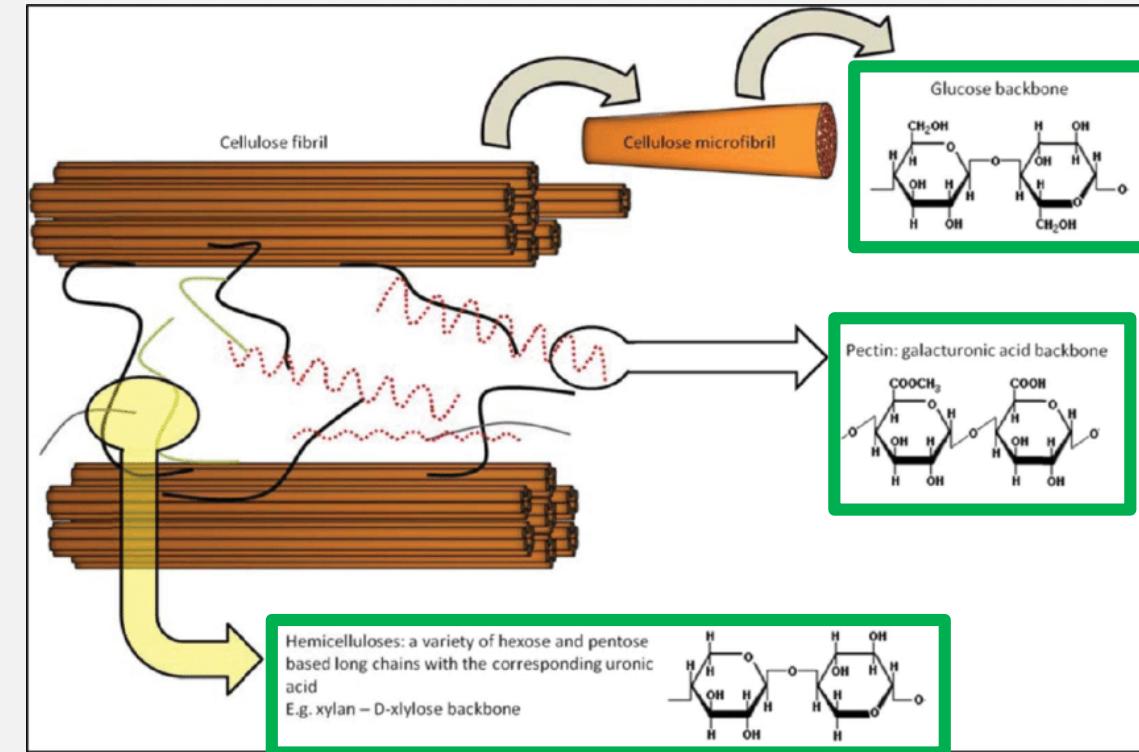
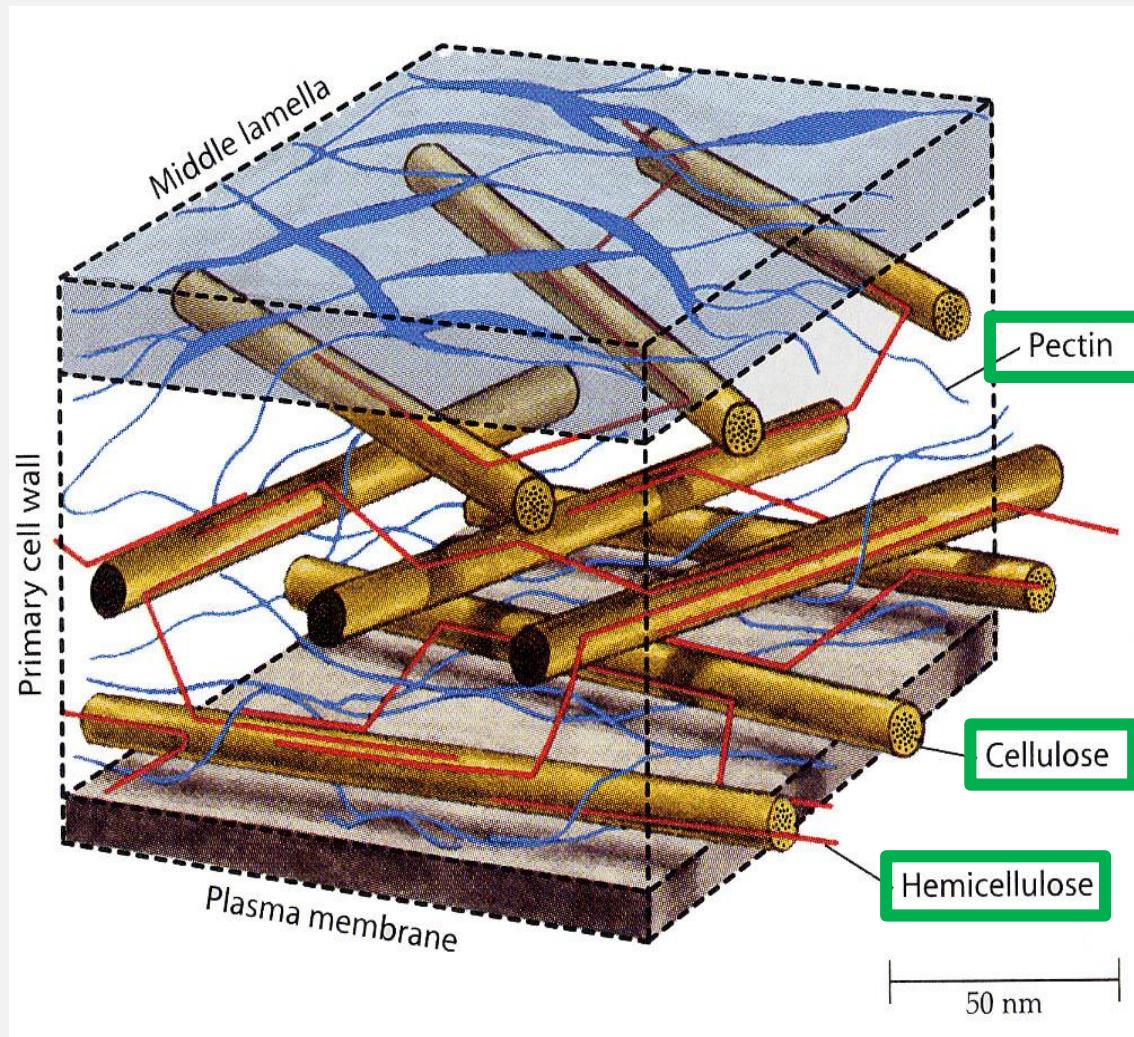
**costituzione:**  
**9% cellulosa**  
**fino a 50% emicellulose**  
**fino a 35% sost.pectiche**  
**10% proteine**



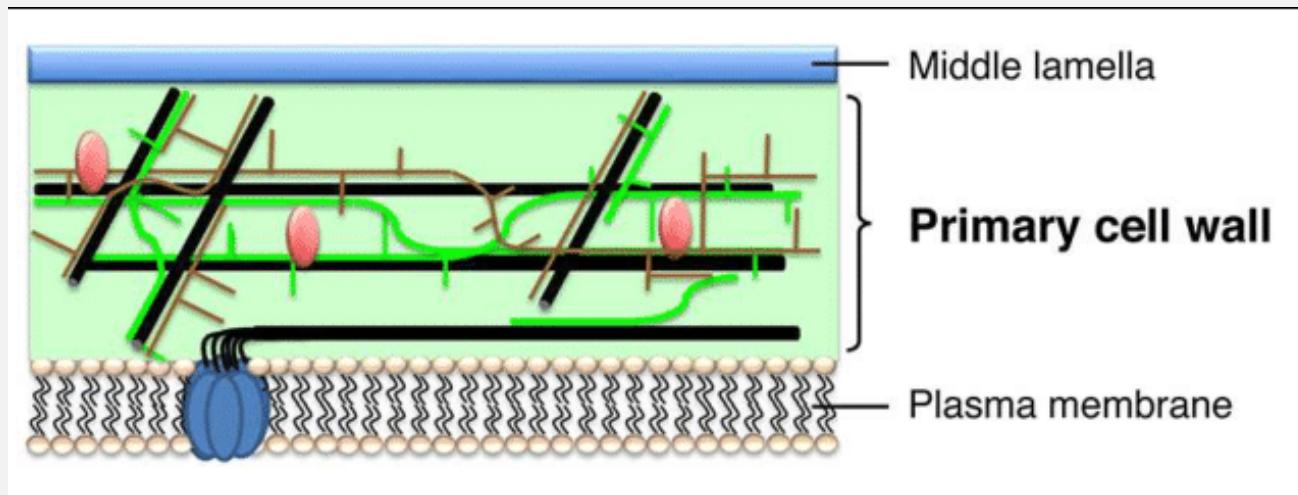
Tra lamella mediana e plasmalemma è depositata la parete primaria.

E' presente in tutte le cellule, da quelle ancora in accrescimento a quelle adulte di tutti i tessuti.

E' costituita da una **componente fibrillare** cellulosa immersa in una **matrice** di emicellulose e pectine che interagiscono diversamente tra loro.



## Le pectine formano un gel idratato in cui sono incluse le emicellulose e la cellulosa



- Cellulose synthase complex
- Cellulose microfibril
- Hemicellulose
- Lignin
- Pectin
- Protein

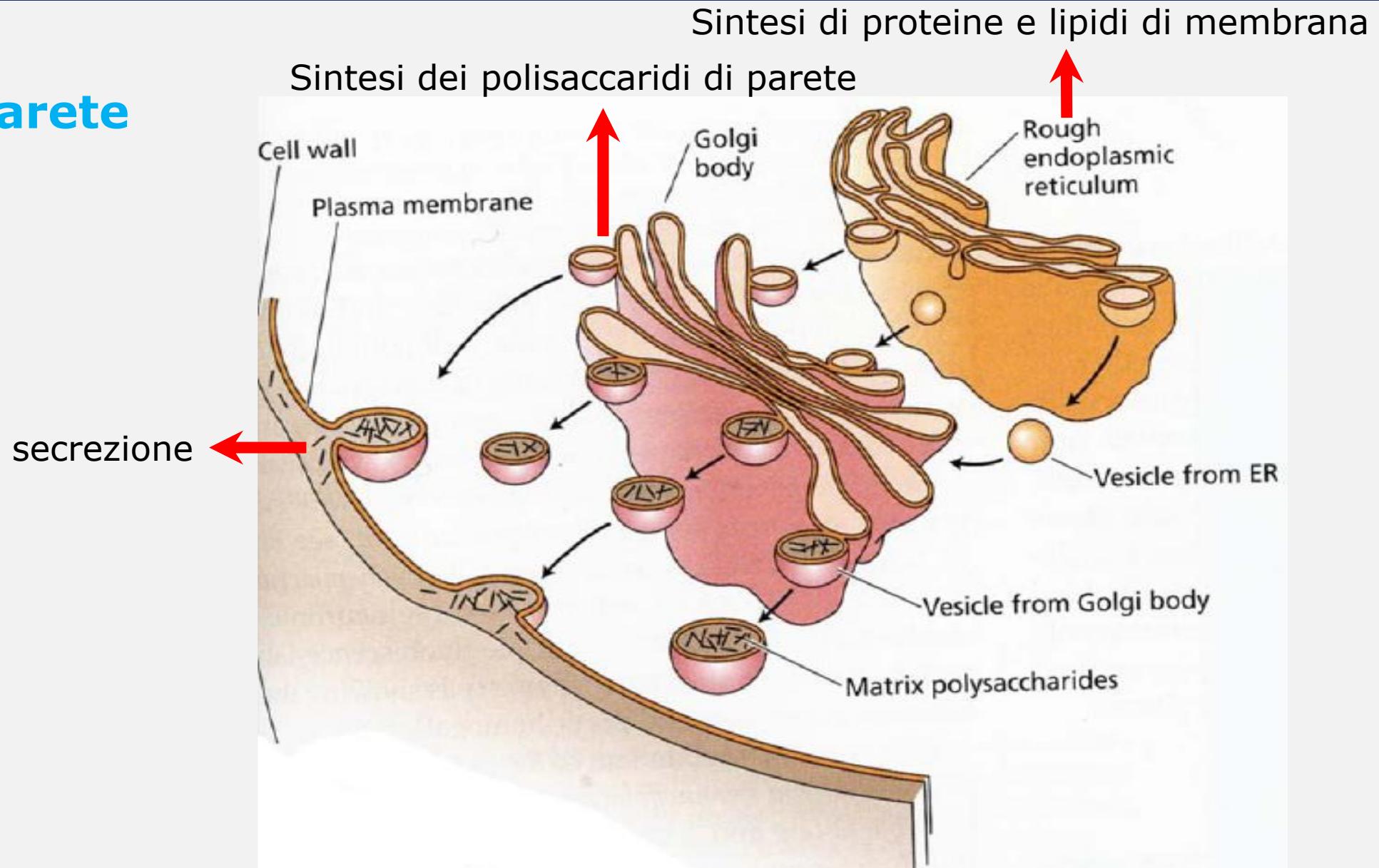
Le molecole di emicellulosa sono unite da legami H alla superficie delle microfibrille di cellulosa.

Alcune sono legate trasversalmente a molecole acide di pectina tramite piccole molecole neutre di pectina.

Le glicoproteine sono legate alle molecole di pectina in modo da essere intrecciate con la complicata trama della parete.

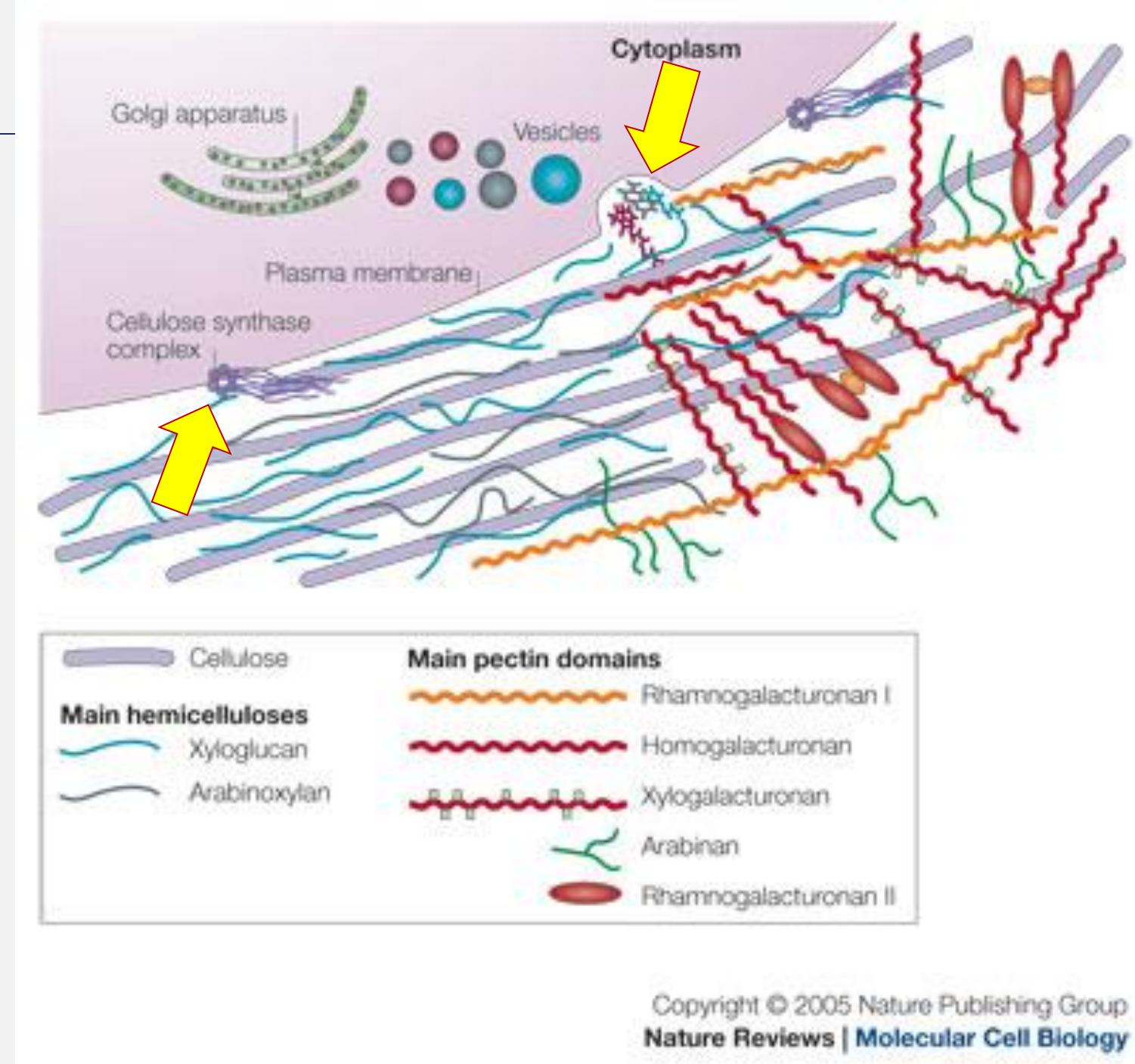
# Formazione della parete primaria

## Sintesi della matrice di parete



**Vengono secrete  
pectine ed  
emicellulose  
(componenti della  
matrice)**

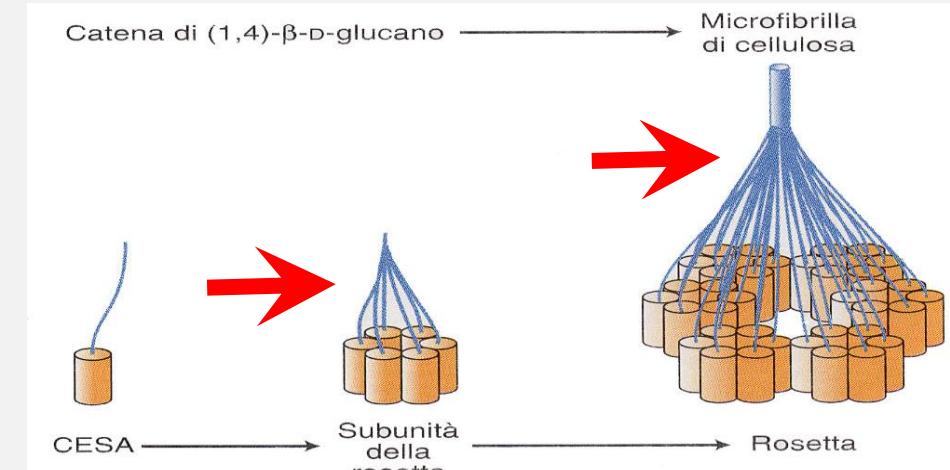
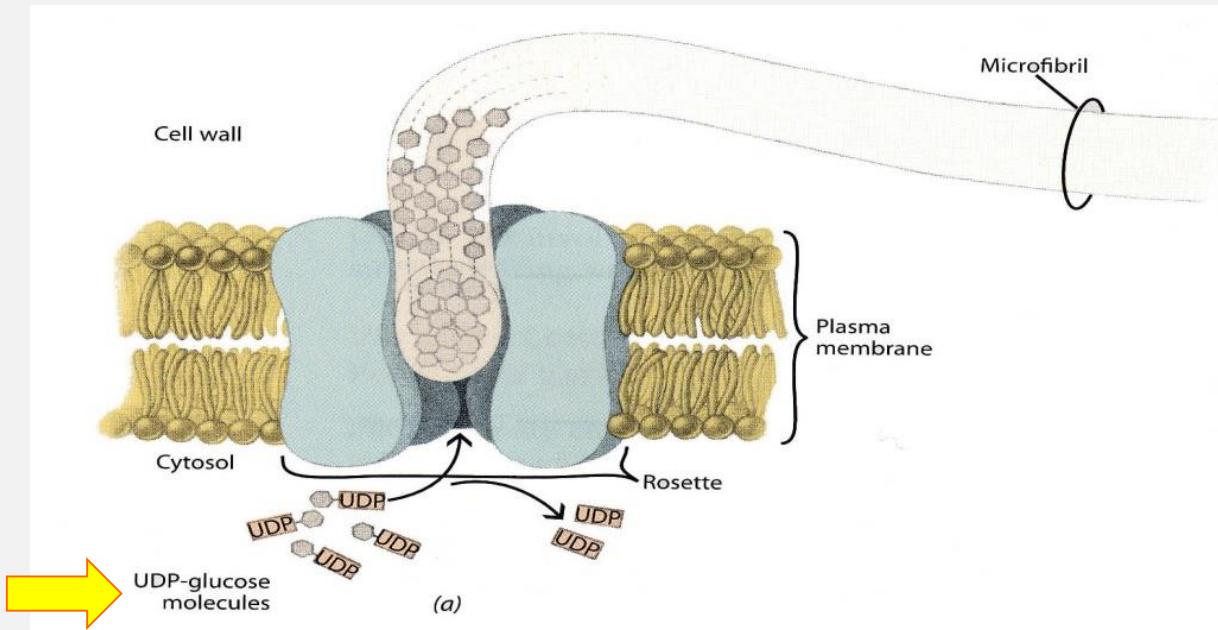
**La cellulosa è  
sintetizzata  
direttamente in  
parete dalla  
celluloso sintasi  
(sulla PM)**



# Sintesi della cellulosa

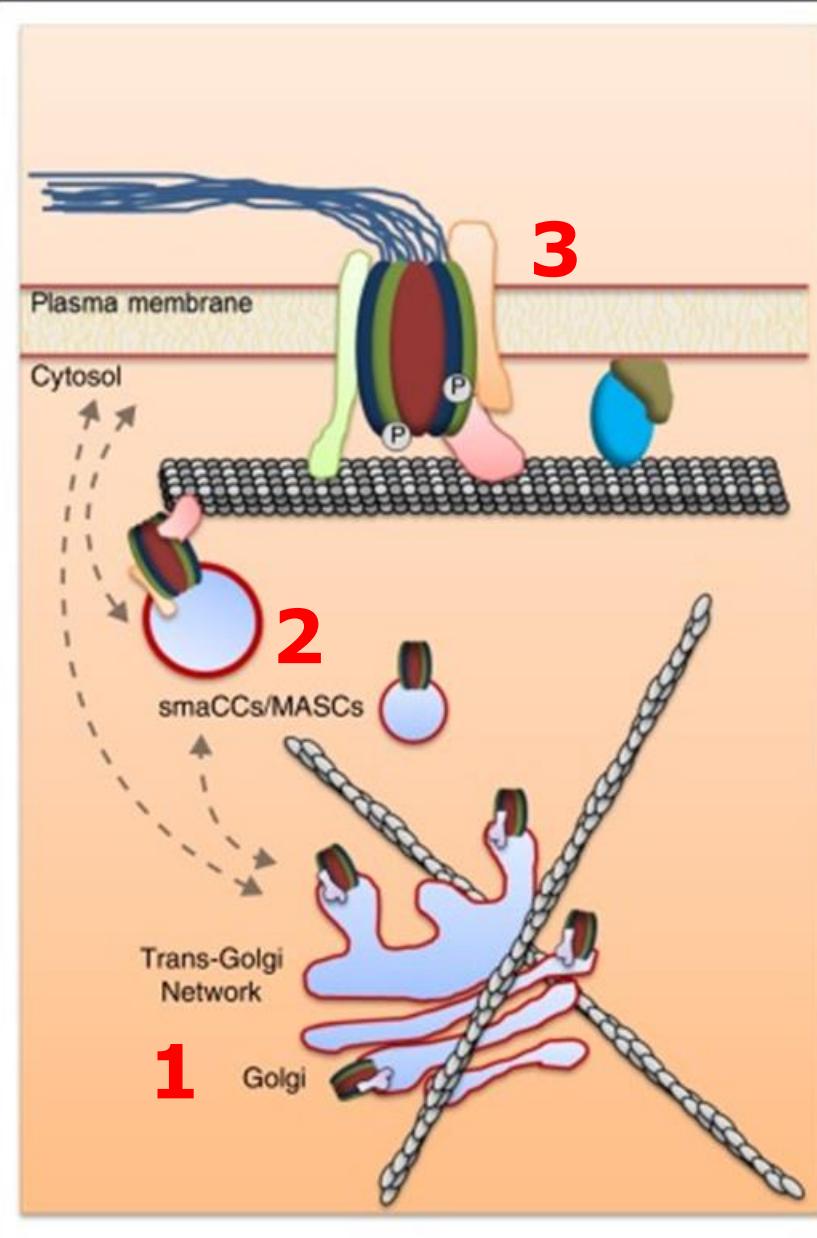
Le fibrille di cellulosa sono sintetizzate sulla membrana plasmatica

Diverse **CELLULOSO-SINTASI** (CESA) intrinseche nello spessore del plasmalemma costituiscono un complesso enzimatico (CSC) che recupera dal citoplasma il glucosio in forma attivata (UDP glucosio) ed emette all'esterno le microfibrille di cellulosa.



**Cellulose synthase complex (CSCs) convert glucose molecules into crystalline cellulose microfibrils**

Le celluloso-sintasi vengono sintetizzate nel RE e inviate al Golgi dove vengono assemblate nei complessi della rosetta.

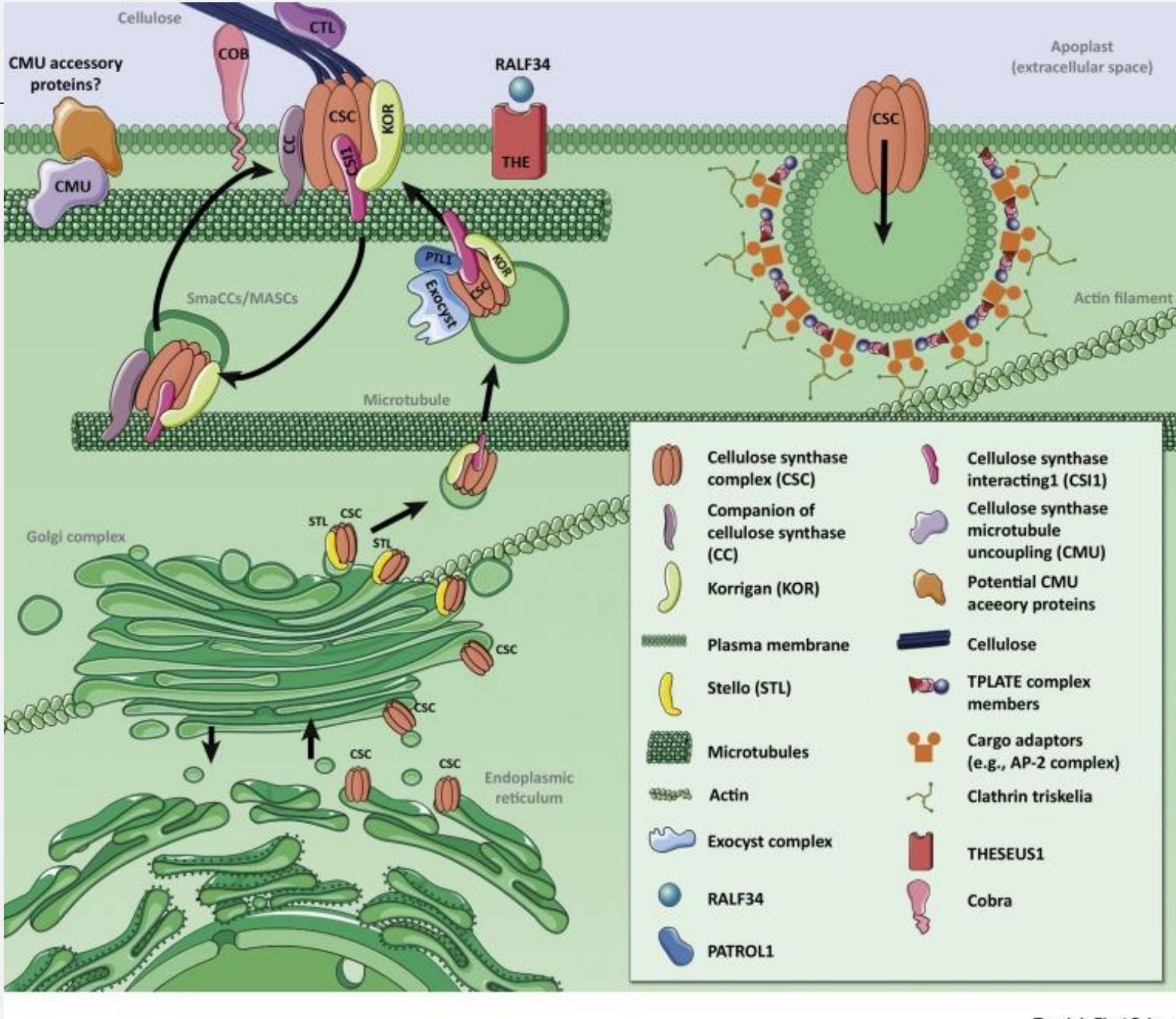


I Golgi sono portati al di sotto della membrana plasmatica dai microfilamenti.

Qui si originano vescicole di secrezione dal TGN: i CSCs sono contenuti nelle membrane delle vescicole del Golgi.

Dal TGN i CSCs vengono secreti alla PM attraverso specifiche vescicole che si fondono con la PM intergrando così i complessi enzimatici

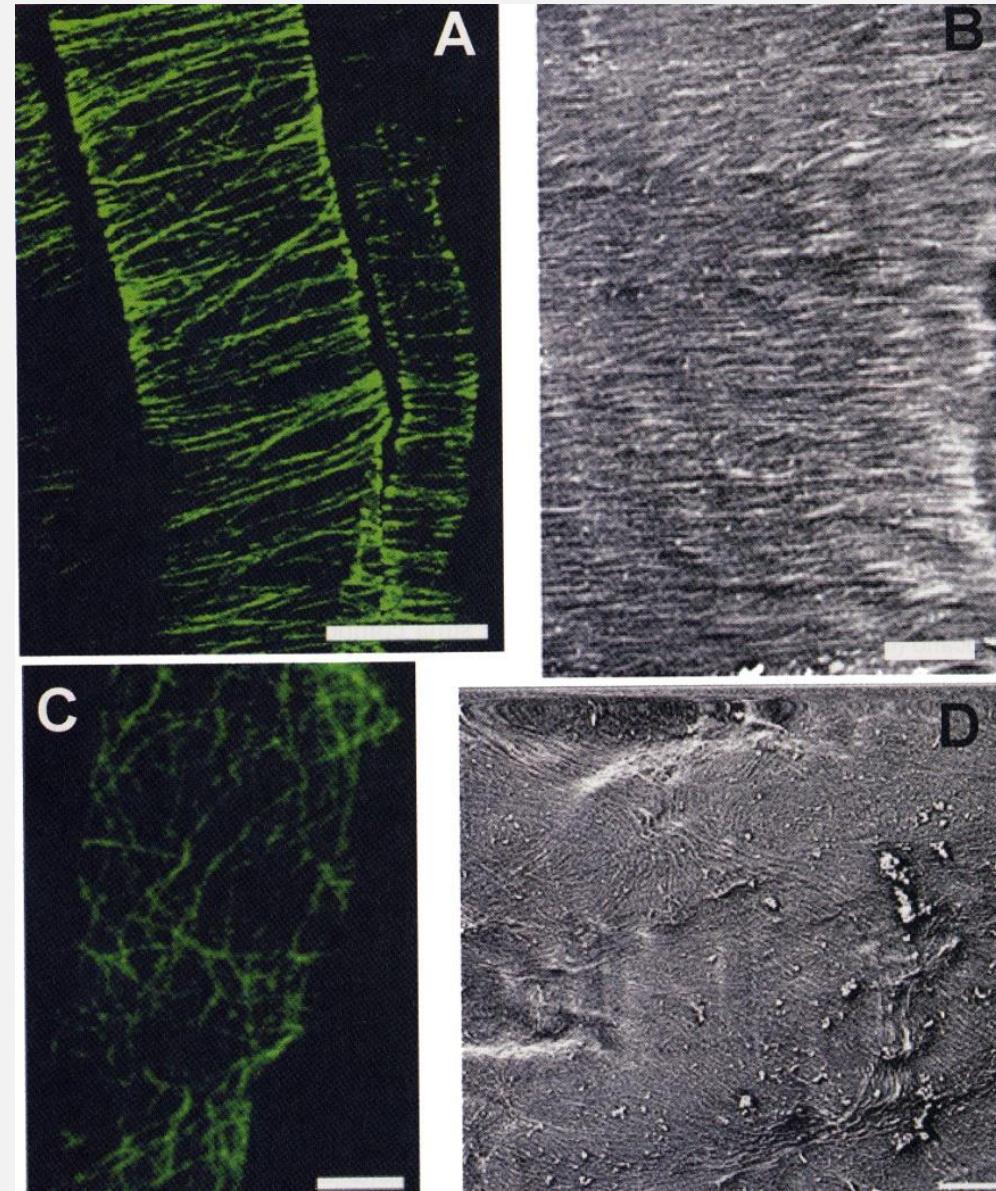
I microtubuli hanno la funzione di posizionare nei giusti domini della membrana plasmatica gli apparati di Golgi e i complessi della celluloso-sintasi.



## Microtubuli corticali e microfibrille di cellulosa della parete sono coallineati

Cellula di tabacco in coltura con parete intatta i Mts sono orientati perpendicolarmente all'asse di allungamento della cellula

Se si depolimerizzano i Mts si osserva una concomitante disposizione caotica delle microfibrille di cellulosa nella parete

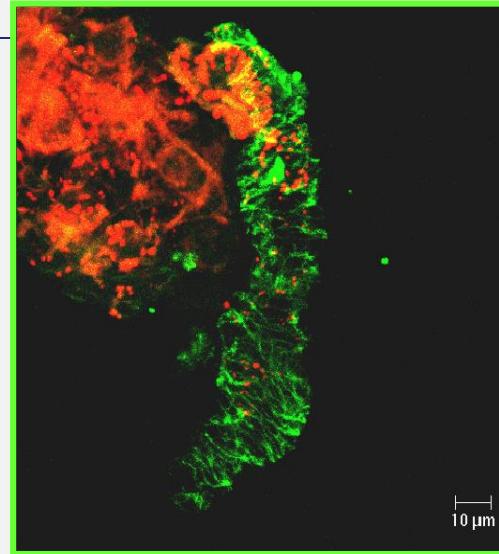


## Anche la disposizione dei Mts dipende dalla presenza da quella delle microfibrille

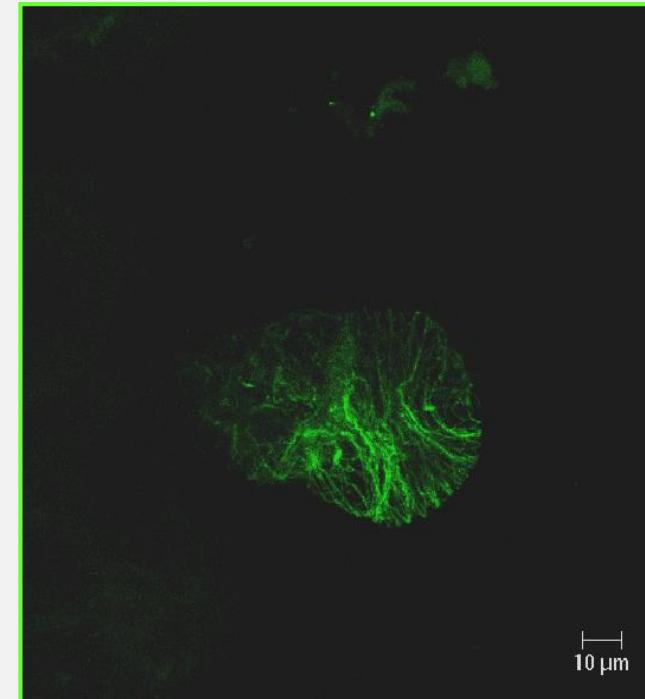
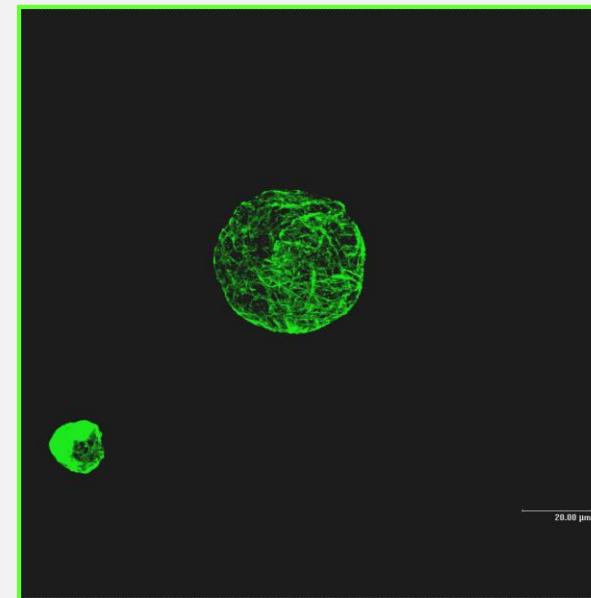
Se le cellule sono incubate con enzimi che digeriscono la parete



I Mts corticali perdono il loro caratteristico orientamento, perpendicolare all'asse maggiore della cellula

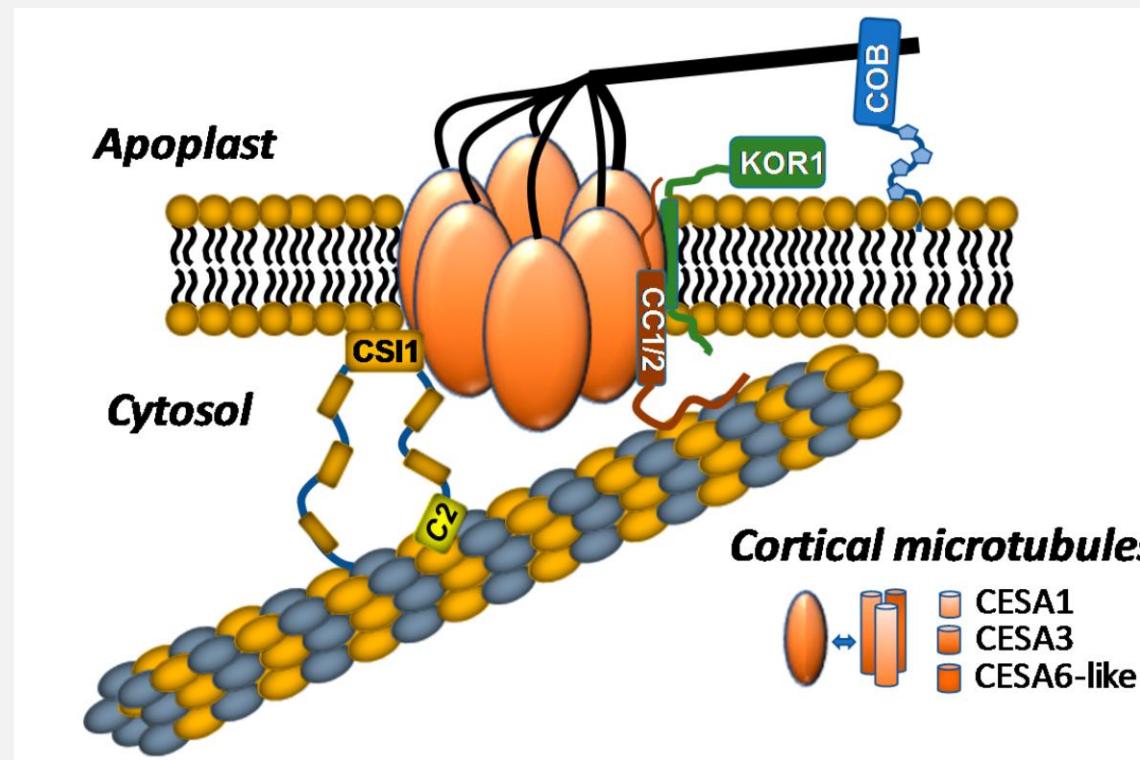


Se l'esposizione agli enzimi idrolitici si prolunga la cellula perde completamente la sua forma originaria ed i Mts corticali presentano una disposizione casuale.



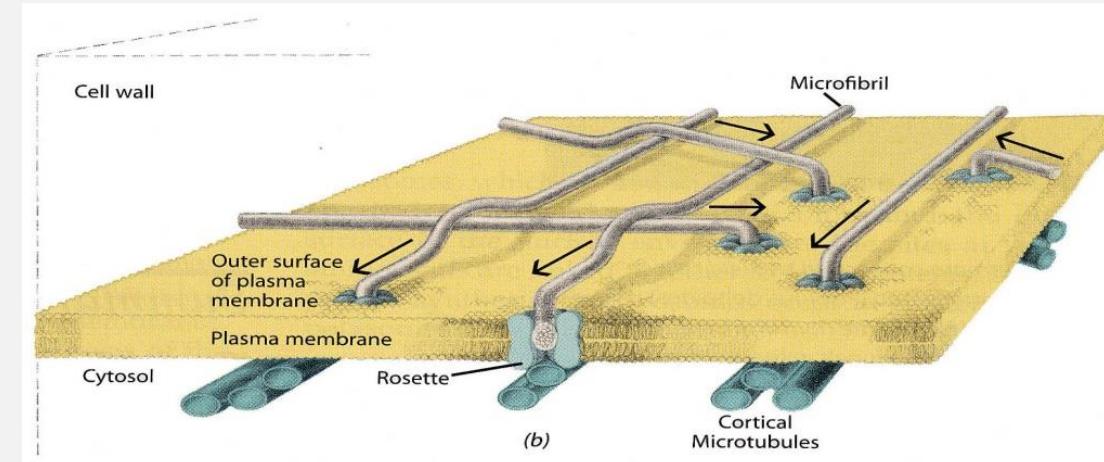
**La forma della cellula cambia**

# The association between cortical MTs and cellulose microfibril deposition has been documented in the literature

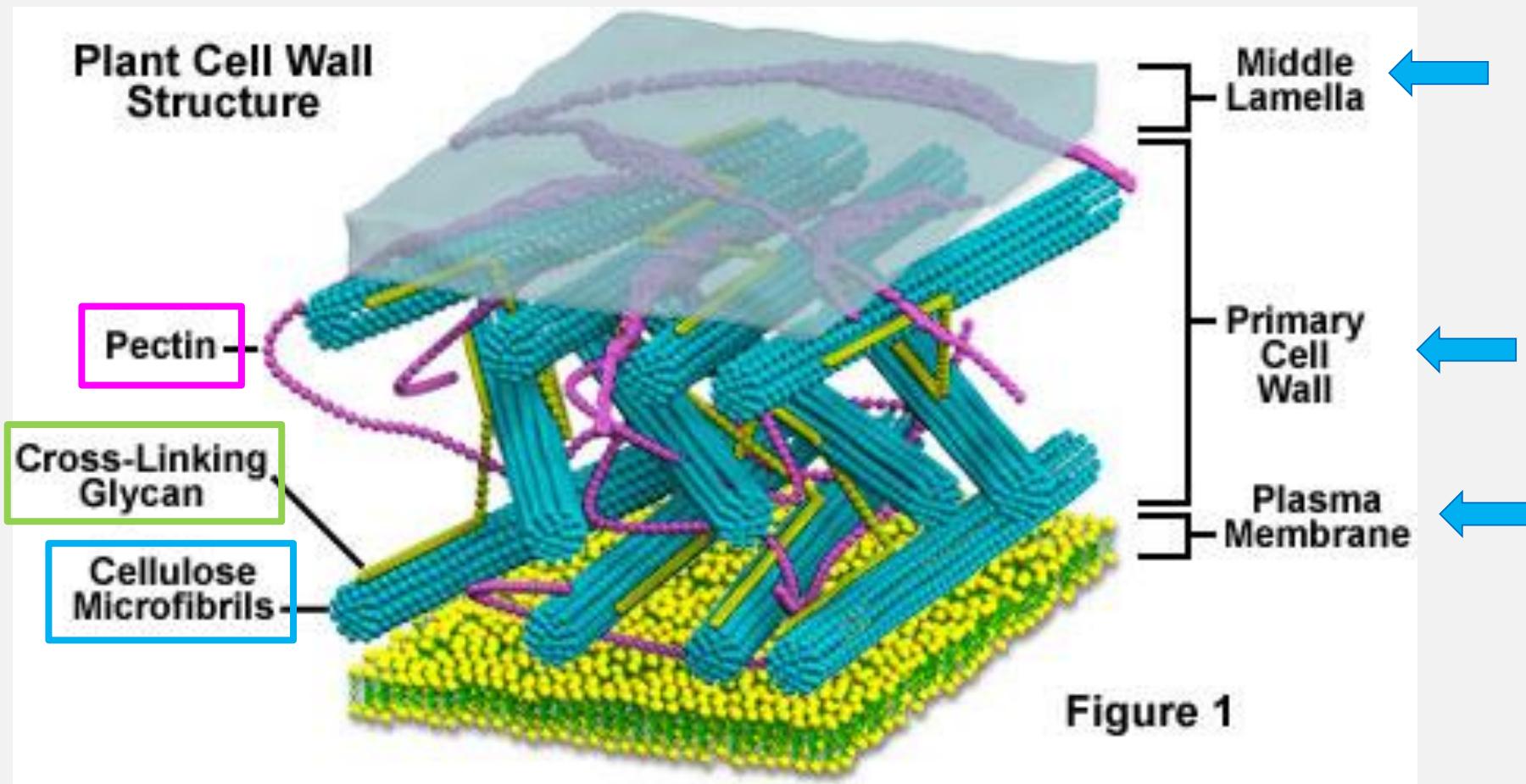


I complessi della celluloso-sintasi presumibilmente si muovono lungo i microtubuli, ma il meccanismo e le proteine coinvolte in questo processo non sono completamente conosciuti.

L'ipotesi che spiega l'allineamento dei microtubuli e delle fibrille di cellulosa propone che i microtubuli corticali che stanno al di sotto della PM intervengano nel corretto posizionamento dei complessi della celluloso-sintasi sulla PM.



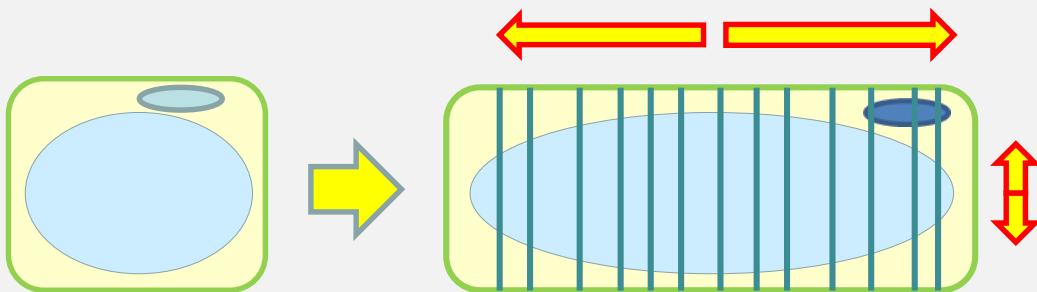
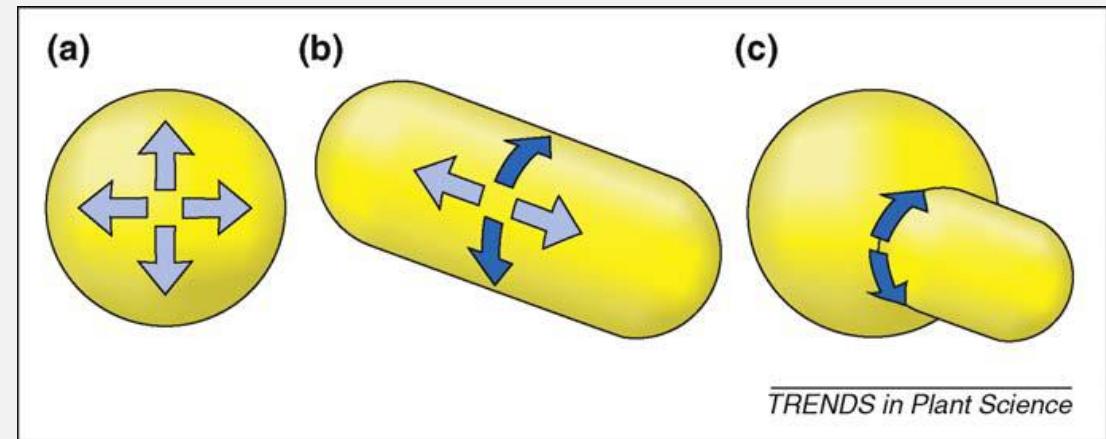
**La parete primaria viene deposta immediatamente dopo la divisione cellulare e durante la distensione**



**La lamella mediana persiste esternamente alla parete primaria**

# Durante il differenziamento la cellula cambia forma.

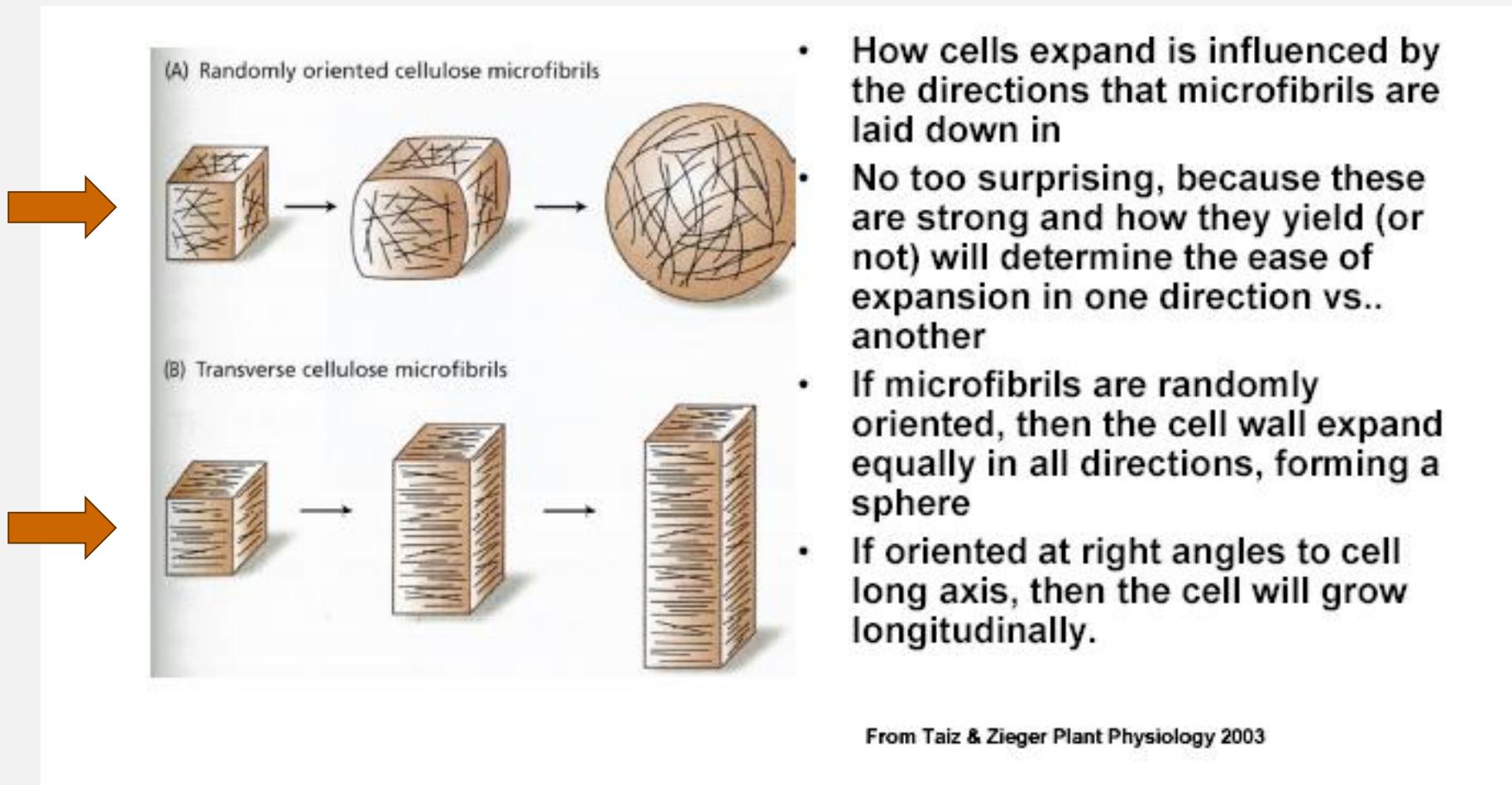
Nelle cellule in cui l'accrescimento deve essere direzionale, le fibrille vengono deposte in modo da favorire il cambiamento di forma



**The direction of the cell expansion is allowed by the correct orientation of cellulose microfibrils in the cell wall**

La forma della cellula sarà importante ai fini della funzione che essa svolgerà nel tessuto adulto.

# L'orientamento delle microfibrille determina la direzione di crescita della cellula:

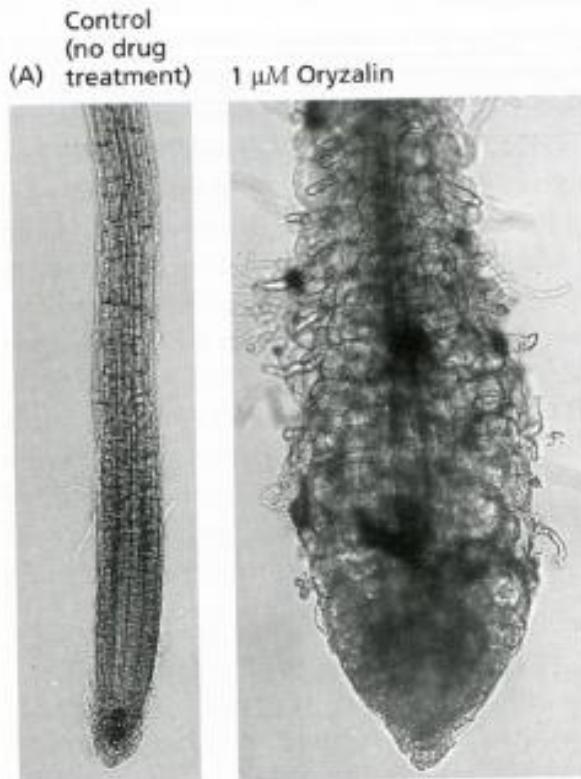


**A) Microfibrille con orientamento casuale, accrescimento in tutte le direzioni.**

**B) L'allungamento è perpendicolare all'orientamento delle microfibrille**

**La rigidità della parete cellulare impedisce la migrazione cellulare; per questo la morfogenesi nelle piante è principalmente controllata dai processi che stabiliscono i piani di divisione cellulare e determinano gli assi dell'allungamento cellulare.**

## Microtubules determine the orientation of newly deposited microfibrils

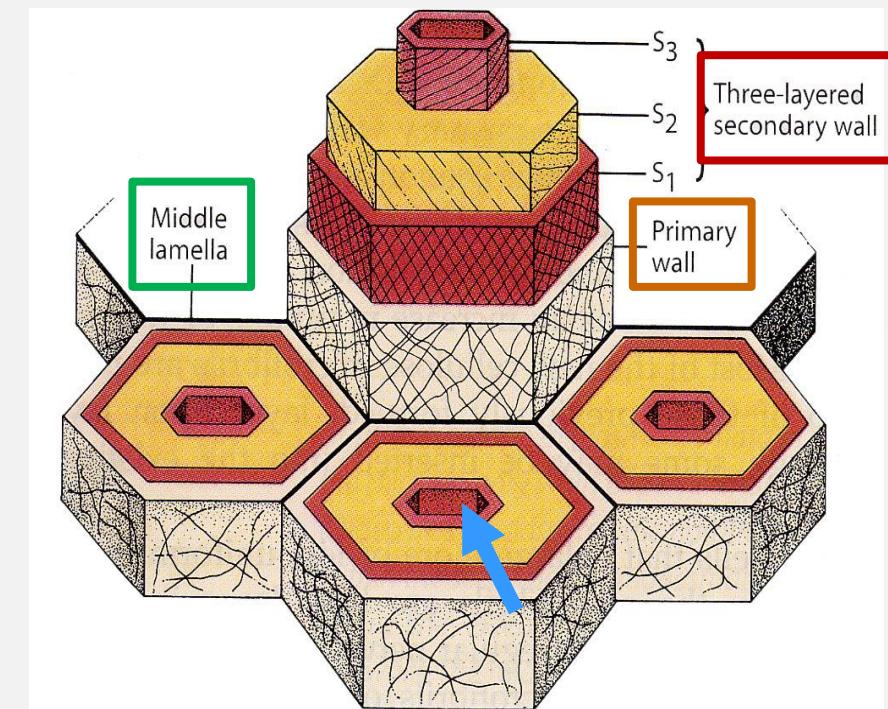
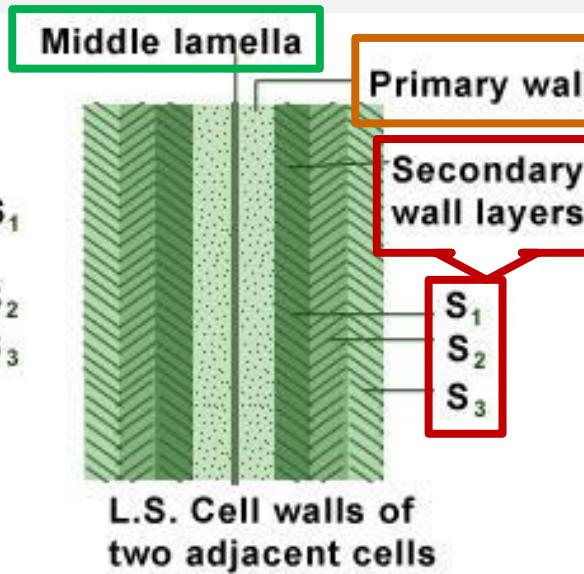
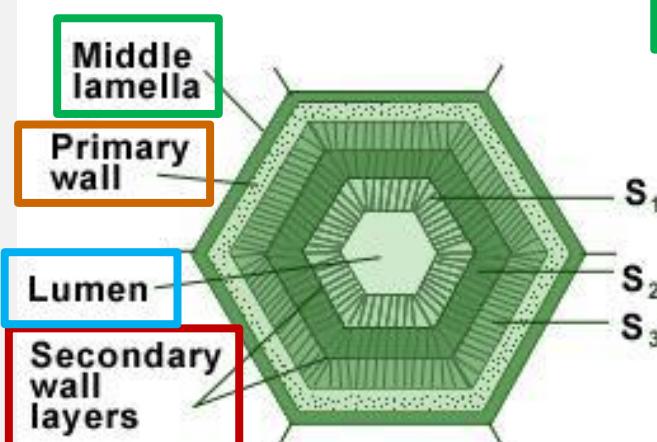


- Orientation of microtubules in the cortical cytoplasm mirrors that of newly deposited microfibrils
- Drugs that perturb microtubule arrangement, cause big problems for cell expansion
- Consider the effect of a depolymerizing microtubule drug

# La parete secondaria

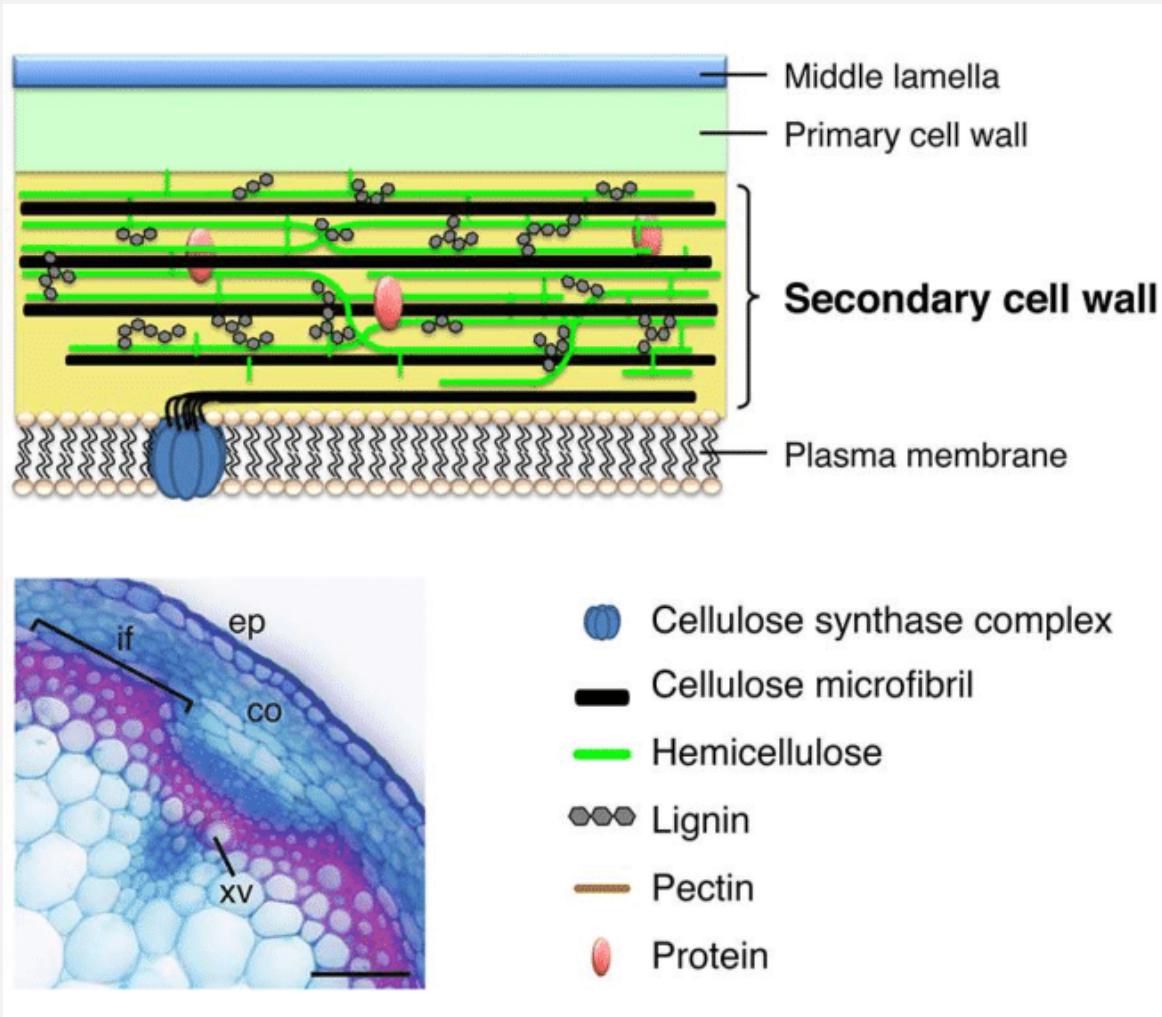
(molto più spessa della primaria, 3-5  $\mu\text{m}$ ).

Viene prodotta una volta terminata la distensione cellulare e deposita all'interno della parete primaria



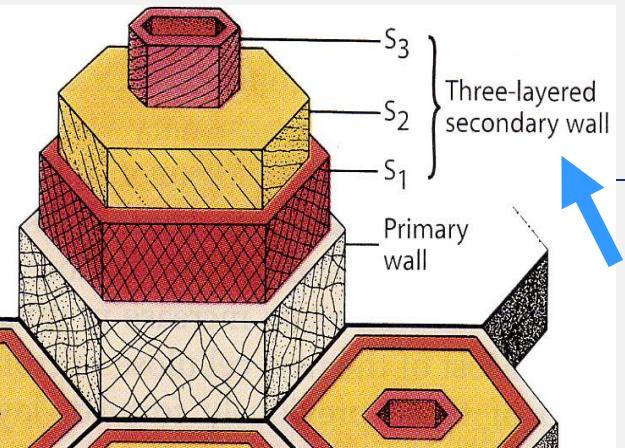
Meno idratata, più rigida e non estensibile

**Costituita da più strati di microfibrille, con molecole di cellulosa più lunghe di quelle della parete primaria, che si trovano immerse in poca matrice.**



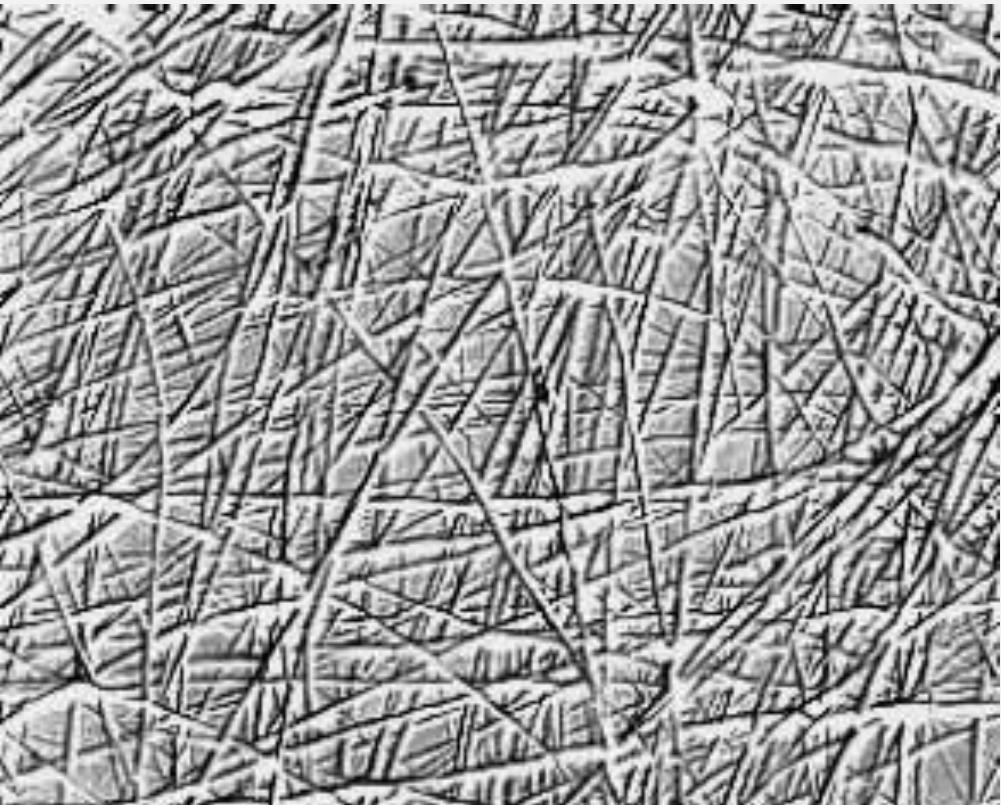
### composizione:

- **41-45% cellulosa**
- **30% emicellulose**
- **Assenza quasi totale di sostanze pectiche**

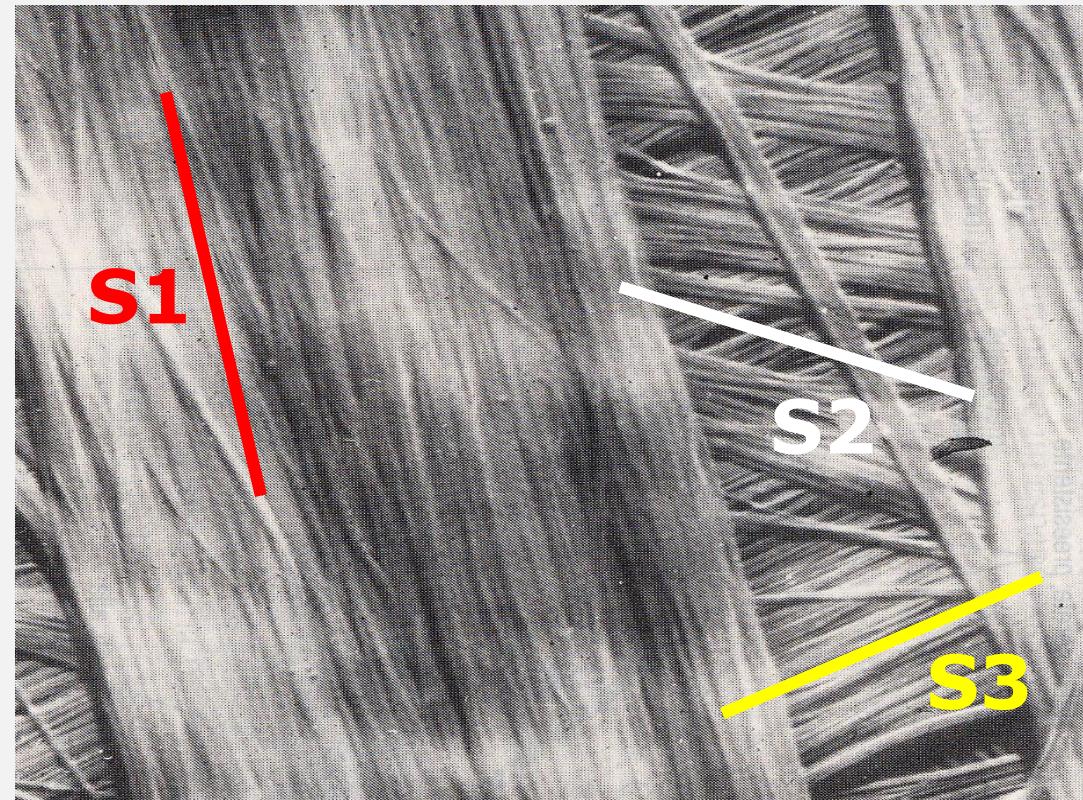


Le microfibrille di uno stesso strato sono tutte parallele tra loro ma formano un angolo di circa 90°C con le microfibrille dello strato adiacente, garantendo una notevole resistenza alla parete da qualsiasi direzione sia sollecitata

**Microfibrille di cellulosa con struttura dispersa (parete cellulare primaria)**



**Microfibrille di cellulosa con struttura orientata (parete secondaria)**



# Modificazioni della parete

A seconda della funzione che deve svolgere, una cellula potrà modificare la propria parete con diverse sostanze che le conferiscono particolari caratteristiche.

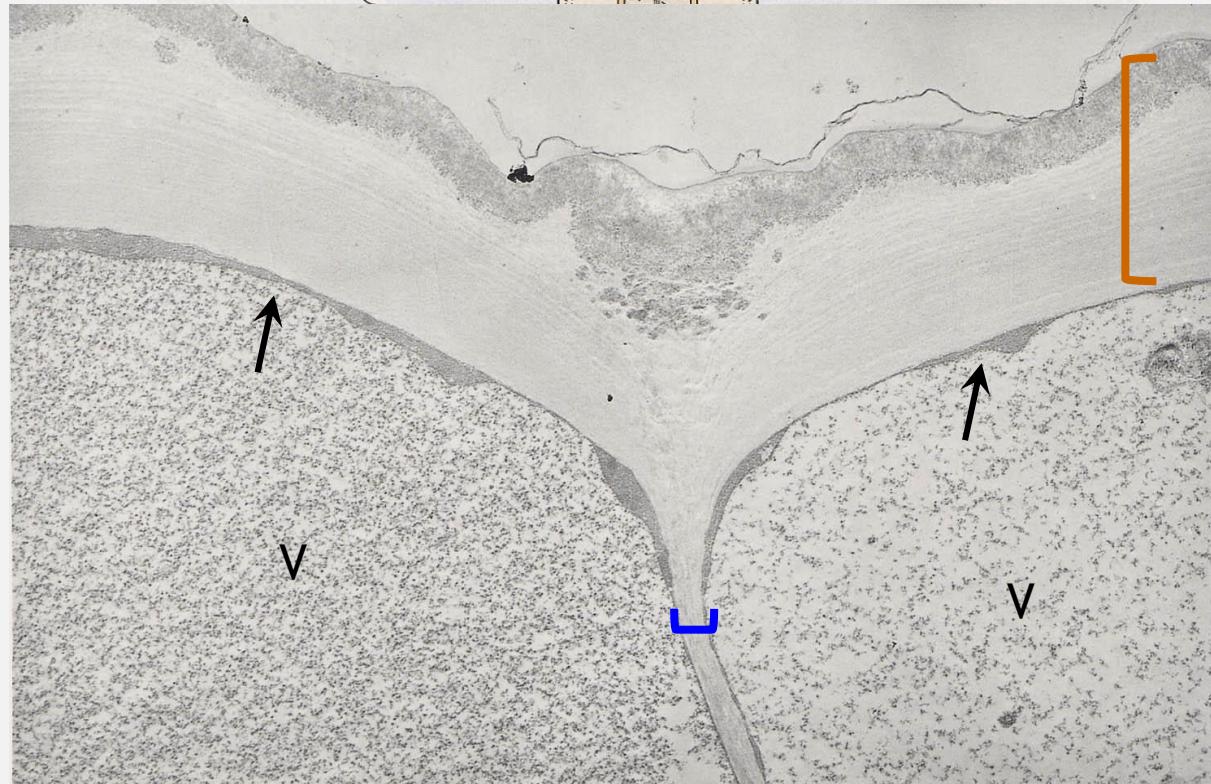
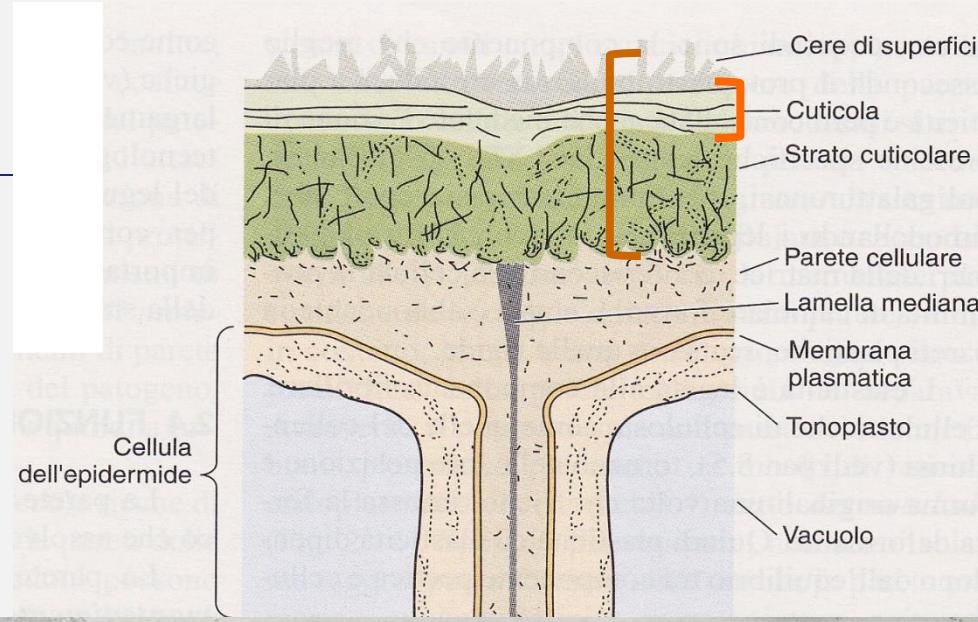
**Cutina**: costituita da acidi grassi a lunga catena.

E' altamente idrofoba ed ha diverse funzioni:

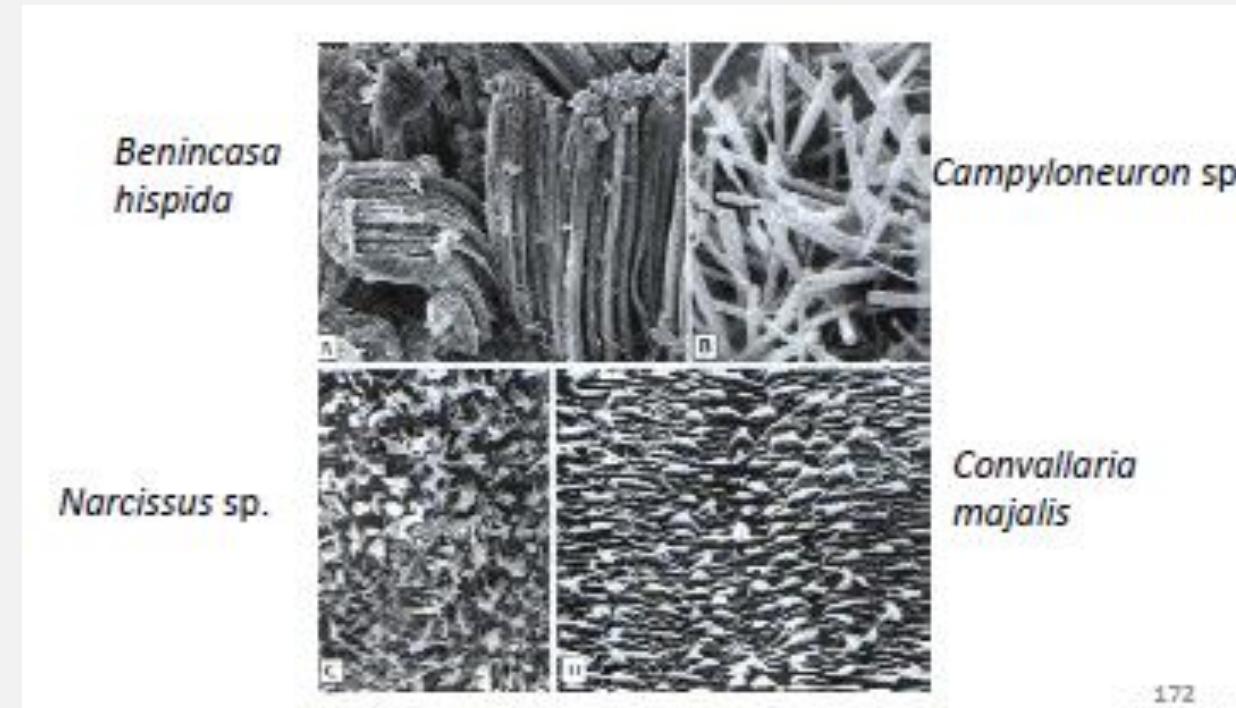
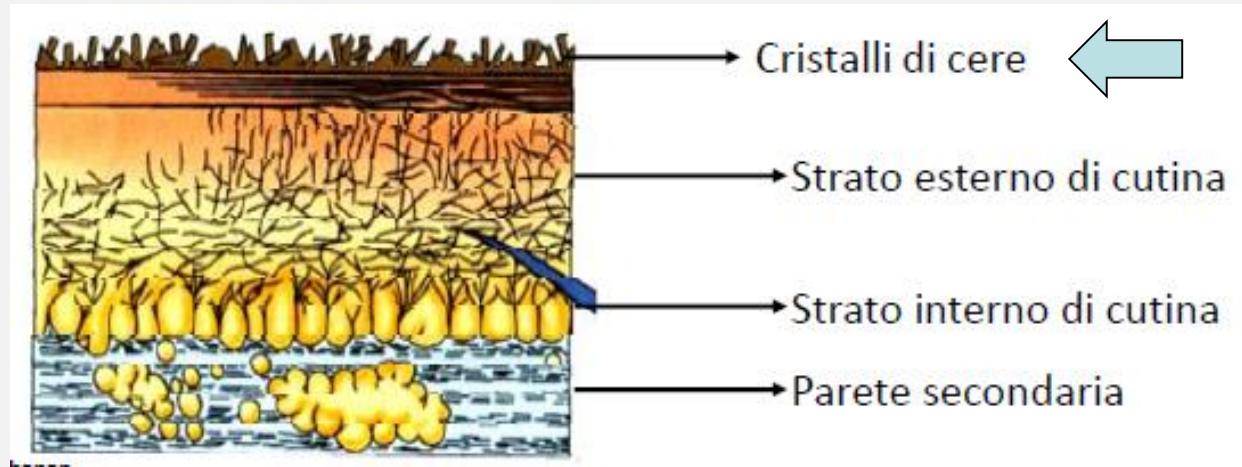
- **impermeabilizzante**: limita la perdita di acqua e di gas ( $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$ ).
- protezione contro infezioni da agenti patogeni
- protezione da danni meccanici minori
- protezione da UV



La troviamo in foglie e frutti ed è' deposta sulle pareti volte verso la superficie esterna della pianta e può formare uno spesso strato detto **CUTICOLA**.



Nella cuticola, la cutina è spesso associata a **cere** altamente idrofobe e sarà più spessa tanto più arido sarà l'ambiente in cui la pianta vive.



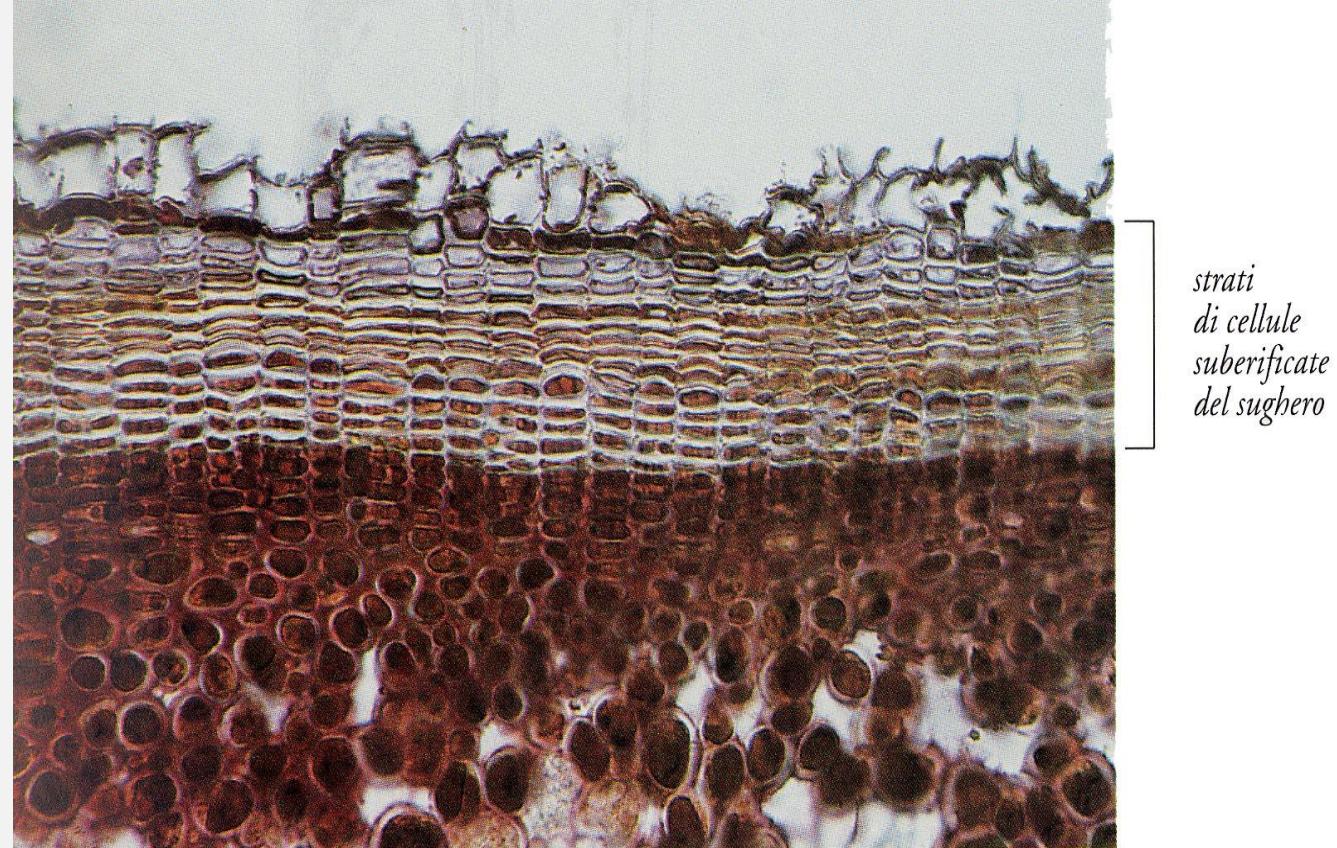


# Suberina

: poliestere, di acidi grassi, alcoli e ossiacidi, con componenti fenoliche lignino-simili.

Ha anch'essa diverse funzioni:

- impermeabilizzante limitando l'evaporazione di acqua e la perdita di gas.
- coibentante
- protezione contro infezioni da agenti patogeni
- protezione da danni meccanici minori
- protezione da UV



E' tipica di fusti e radici. In tali organi le cellule impregnano tutta la loro parete di suberina. In tal modo muoiono e lasciano sulla superficie degli organi uno strato più o meno spesso di sughero.



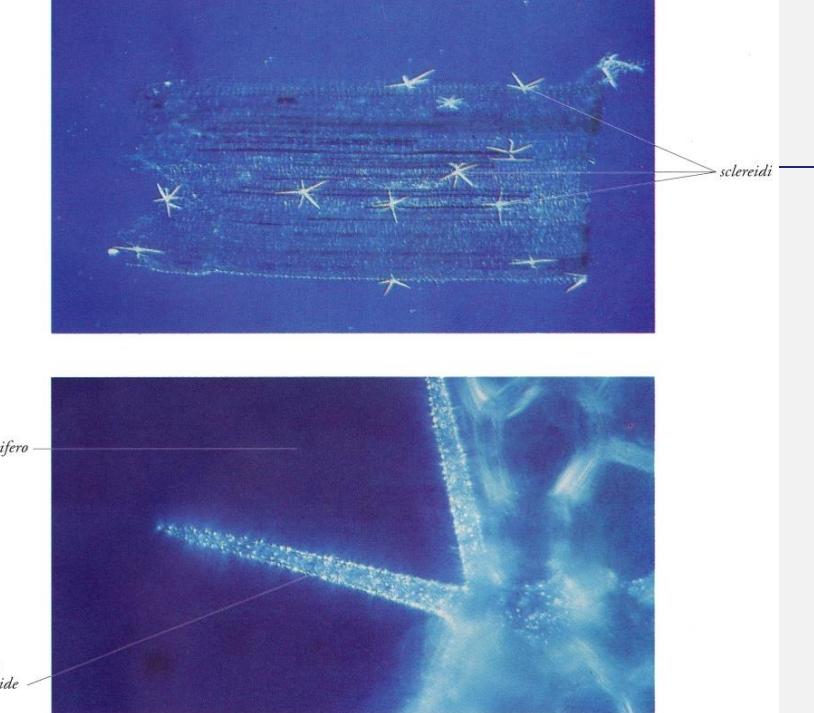
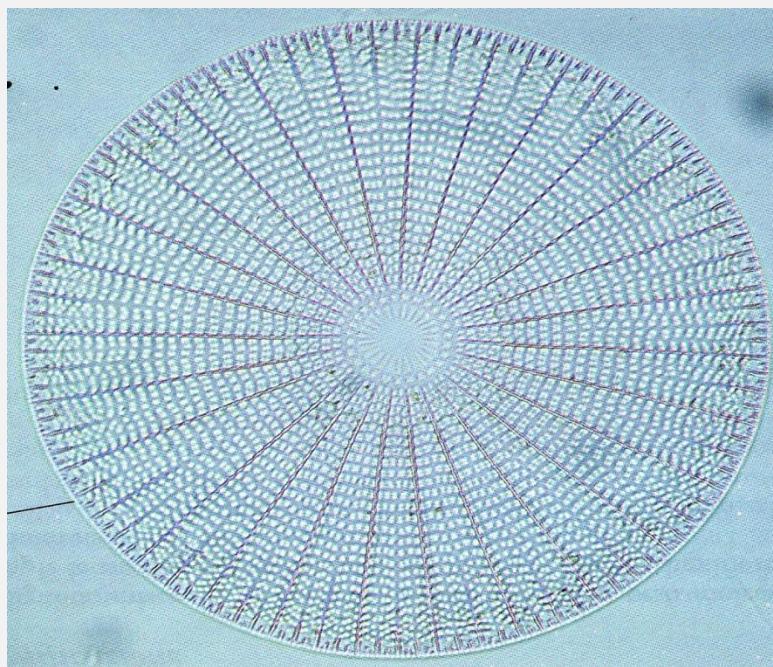
# Sali minerali:

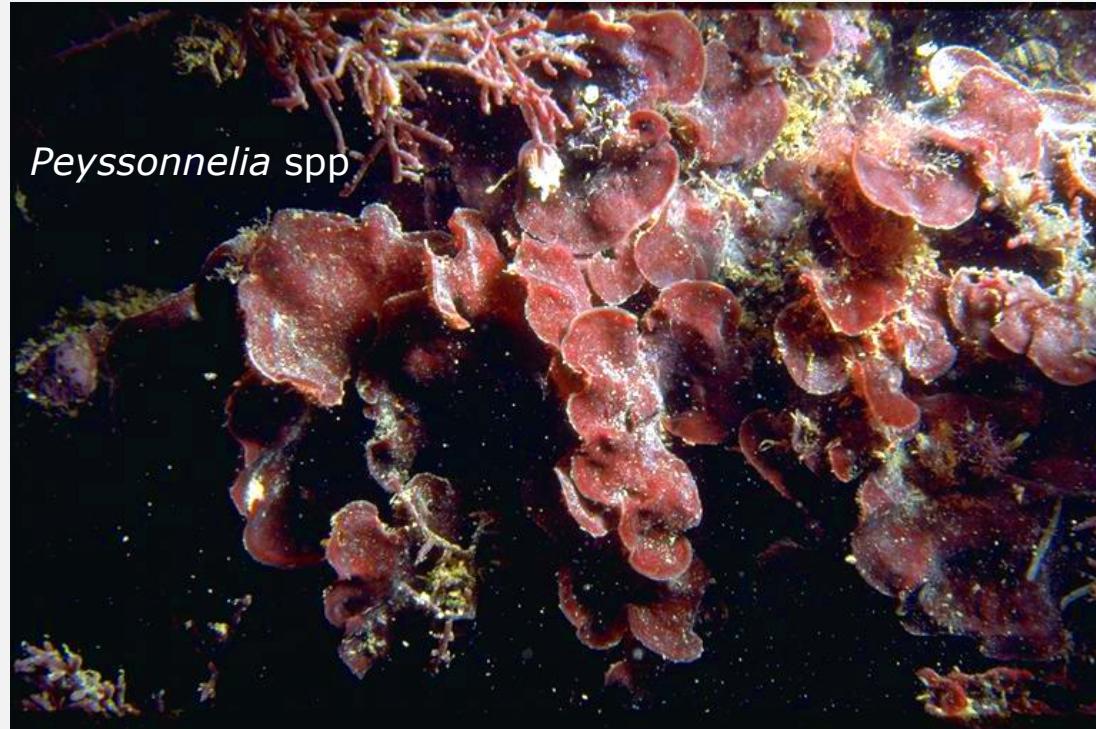
la parete può impregnarsi di carbonati e silicati divenendo estremamente dura e tagliente.

Può avere funzione deterrente

Silicizzazione (silice SiO<sub>2</sub>)

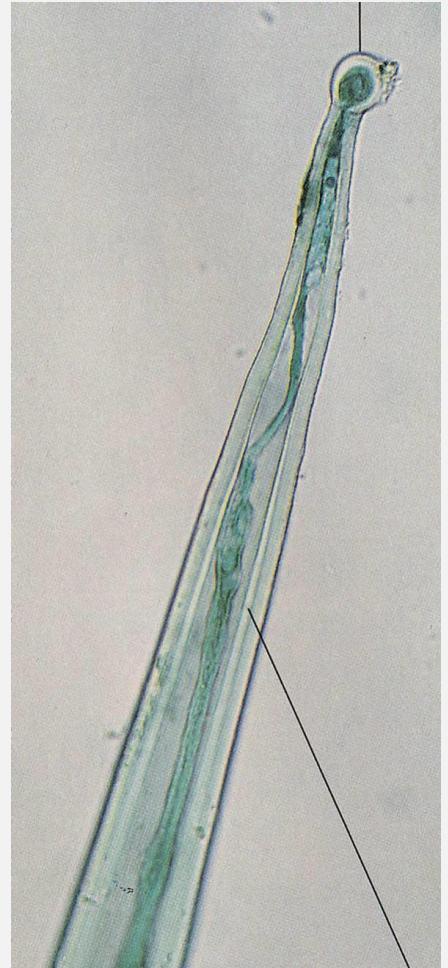
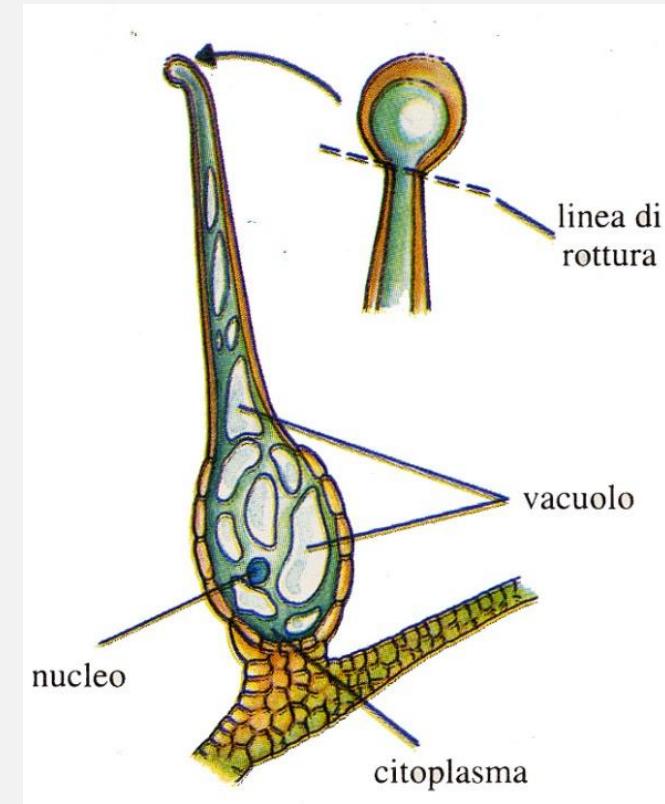
- cellule epidermiche di graminacee (foglie taglienti e lucide),
- palme (usate come lime),
- equiseti,
- parete delle diatomee (farina fossile)





## Calcificazione (carbonato di calcio CaCO<sub>3</sub>)

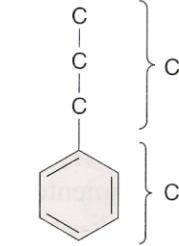
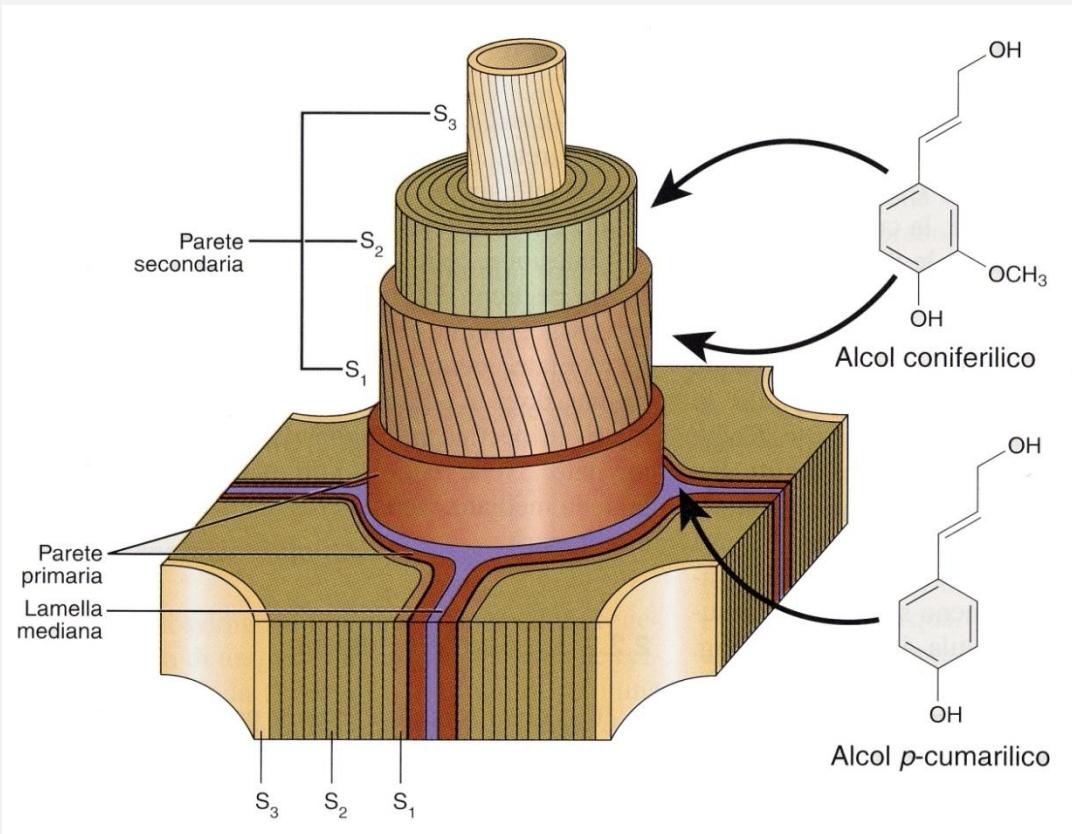
- foglie ruvide delle Cucurbitacee
- pelo di *Urtica dioica* (base)
- alghe rosse (alghe coralline degli atolli) e carofite (Chara)
- cellule del legno delle Cupressacee e delle Conifere
- ecc...



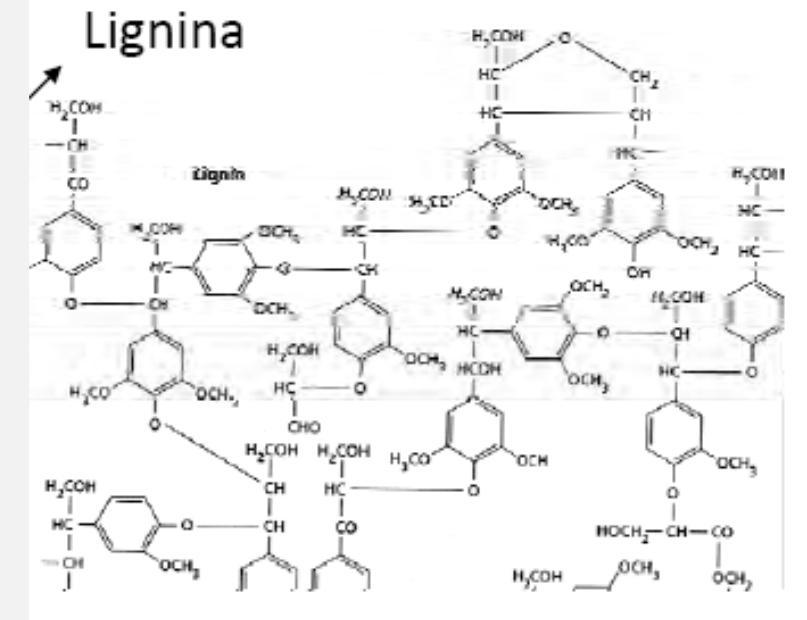
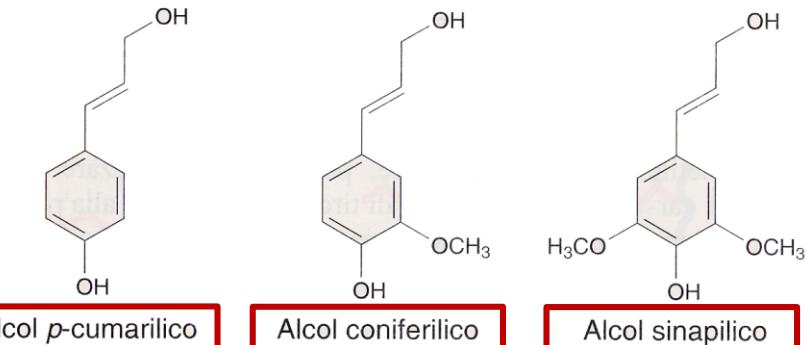
# Lignina:

E' la modificaione più diffusa.

E' polimero di natura fenolica e interessa tutti gli strati della parete.

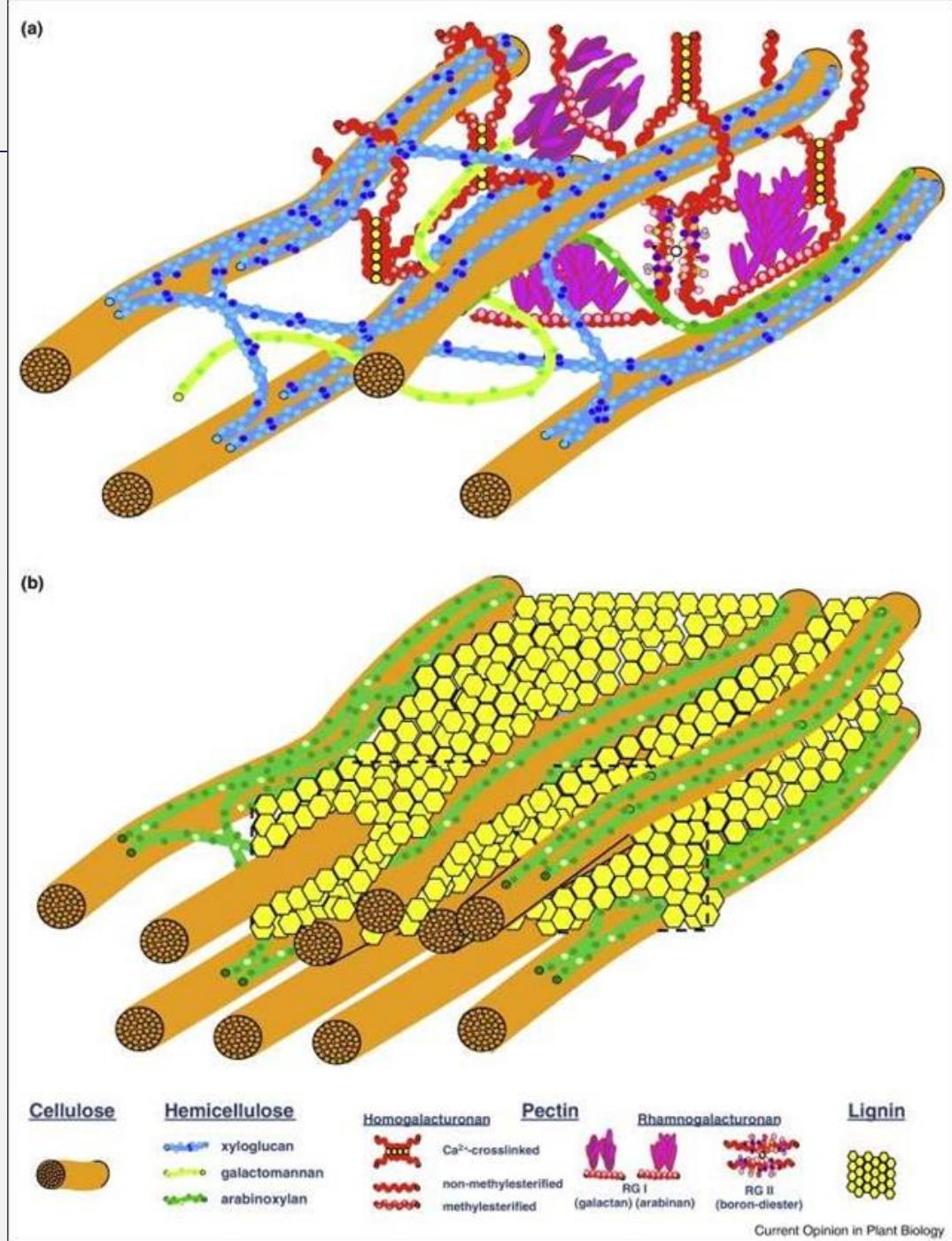


Scheletro di fenilpropano ( $\text{C}_6\text{C}_3$ )

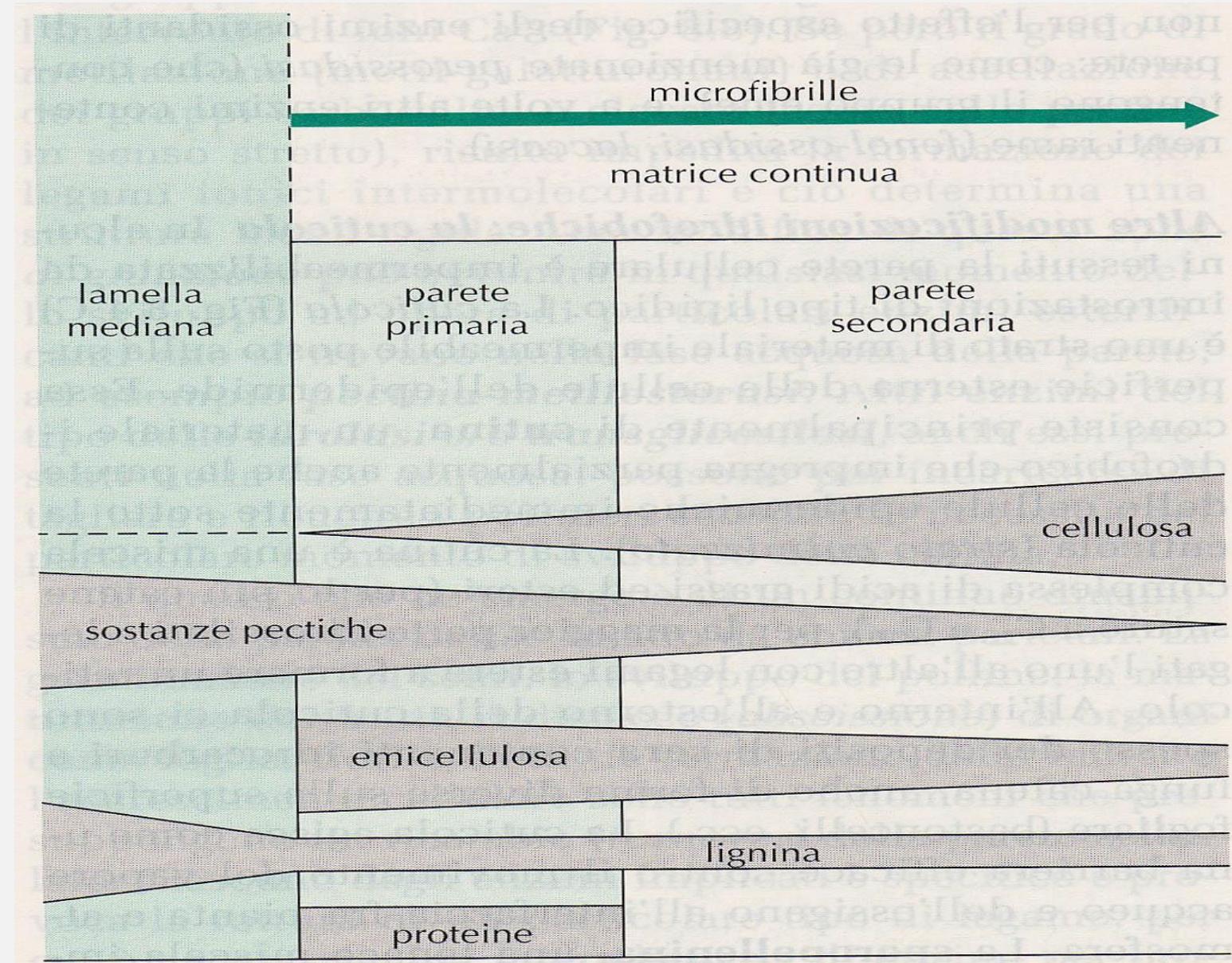


**Il processo di lignificazione avviene lungo le fibrille di cellulosa, coinvolge tutta la parete e conduce spesso alla morte cellulare.**

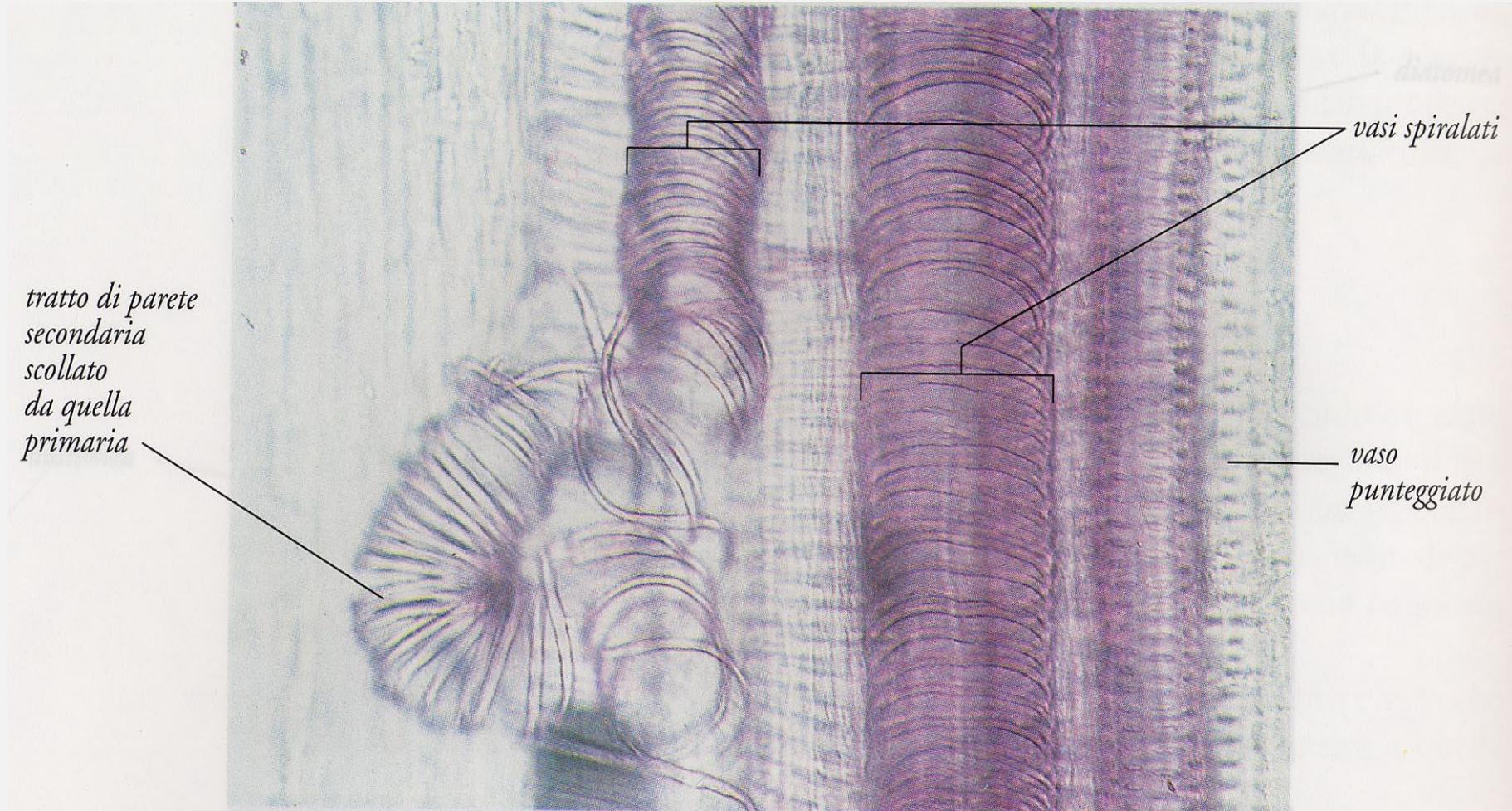
**La parete cellulare lignificata è idrofoba, resistente e non plastica.**



# La significazione inizia dalla parete secondaria verso la parete primaria, fino alla completa impregnazione della lamella mediana.



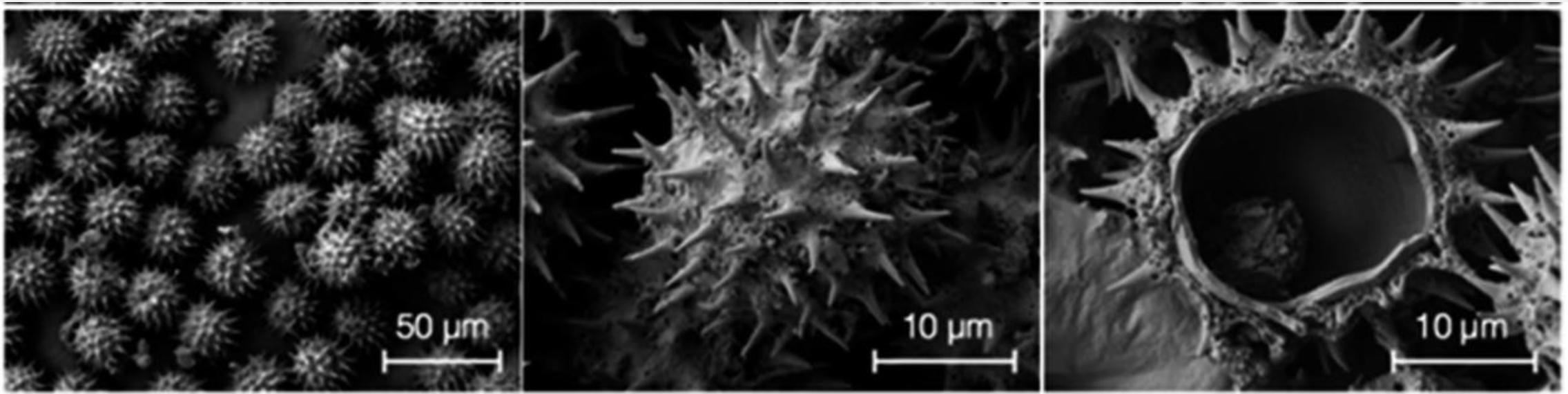
- fornisce alla parete una notevole resistenza meccanica, soprattutto alla compressione.
- rende la parete idrofobica
- protegge da attacchi di microrganismi.

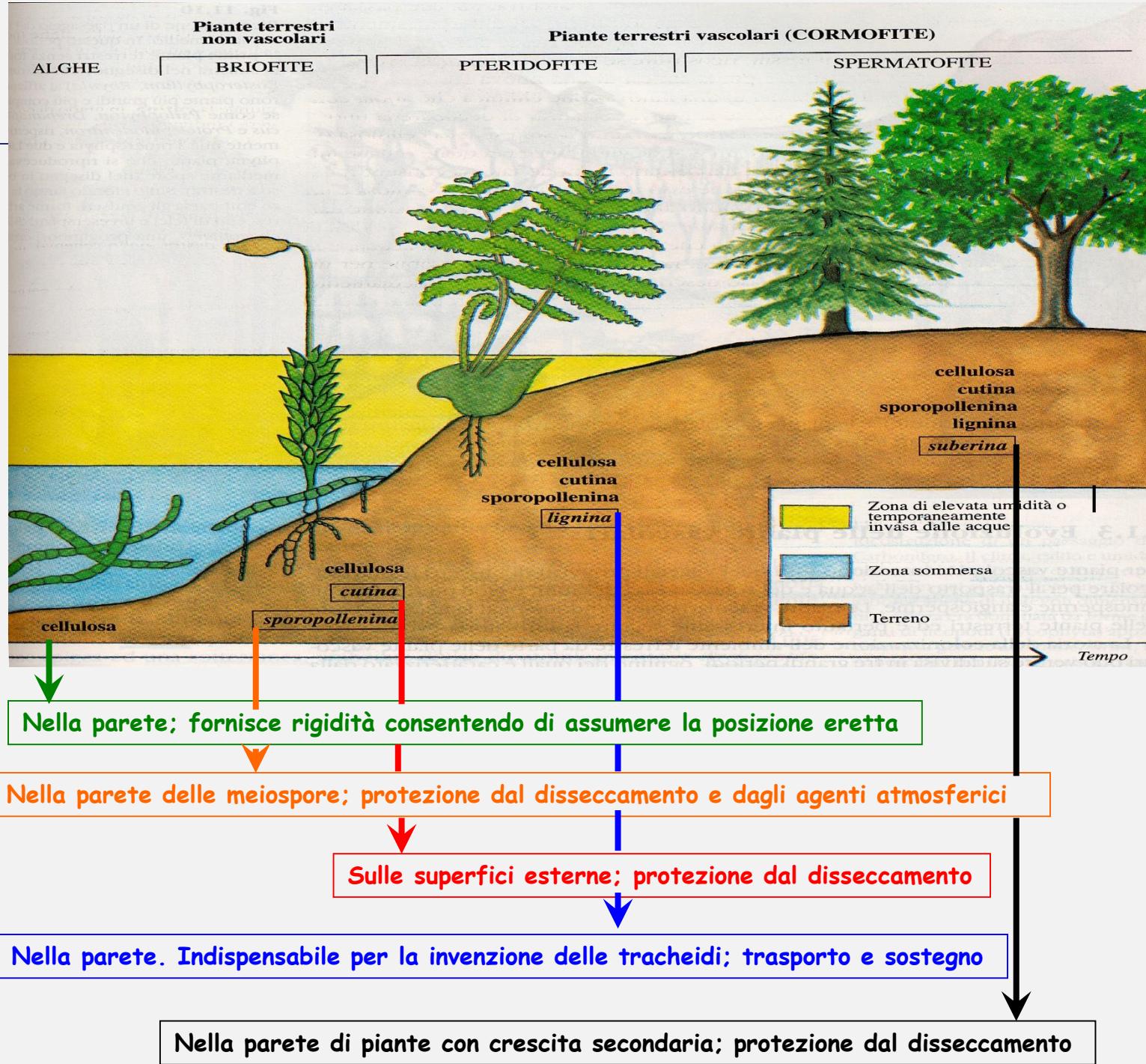


# Sporopollenina

**Polimero presente solo nello strato più esterno (esina) dei pollini e nelle spore di alcune crittogame.**

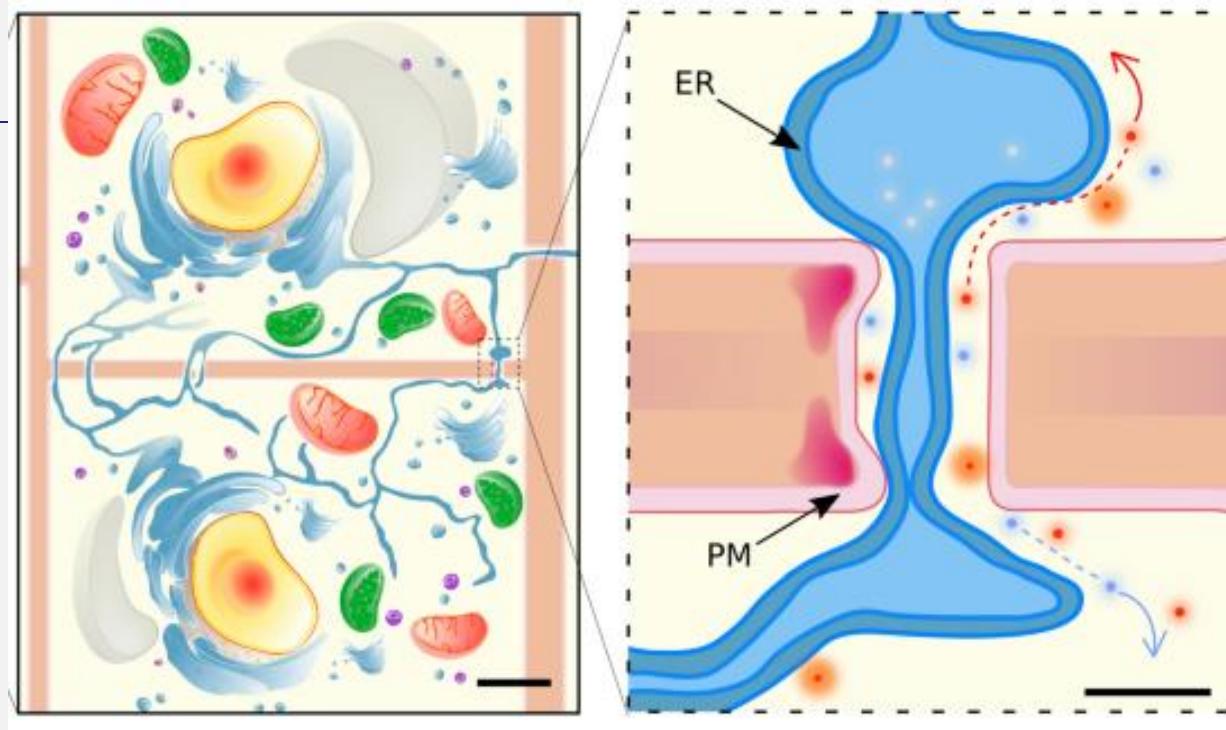
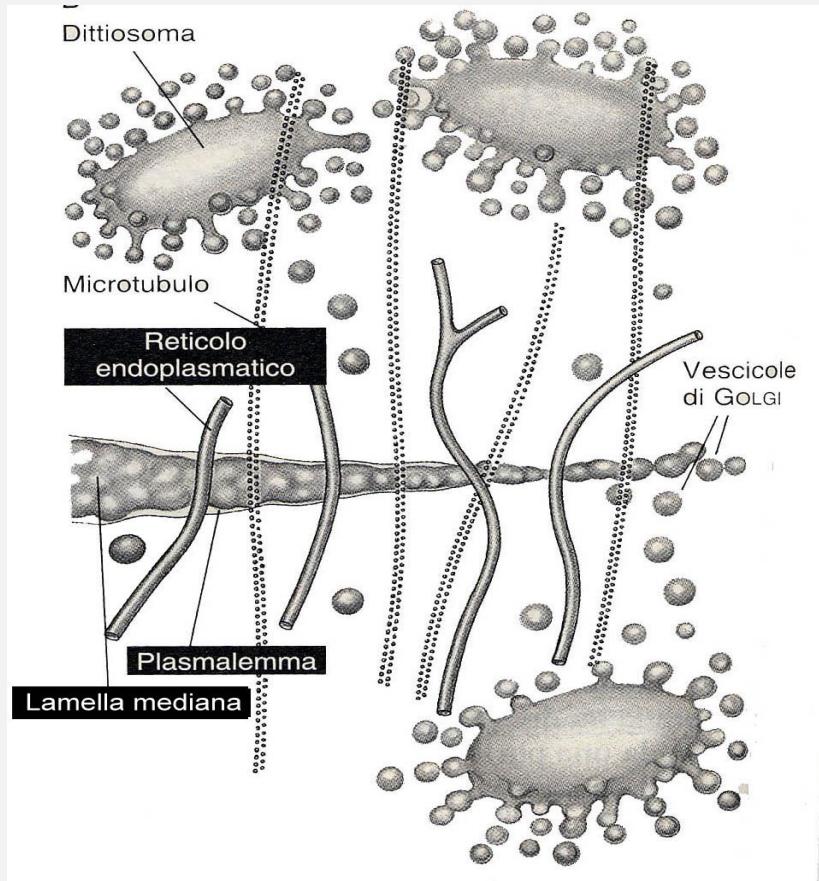
**Composizione chimica complessa, molto resistente ad acidi e basi.**





# Plasmodesmi

Sono **ponti citoplasmatici** che collegano cellule adiacenti. **Perciò, le membrane plasmatiche di due cellule adiacenti appaiono in continuità e i citoplasmi di queste si trovano a diretto contatto.**



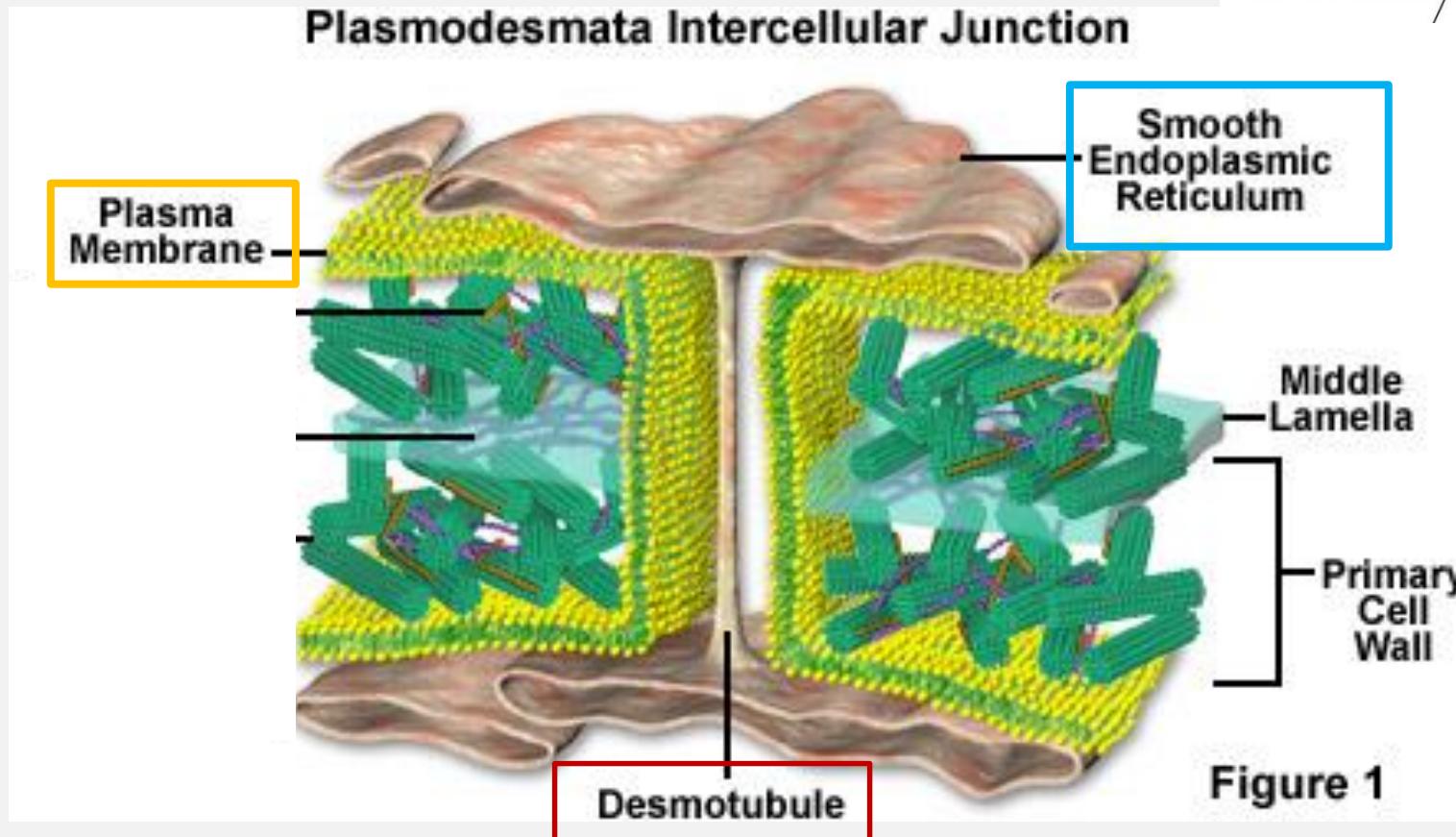
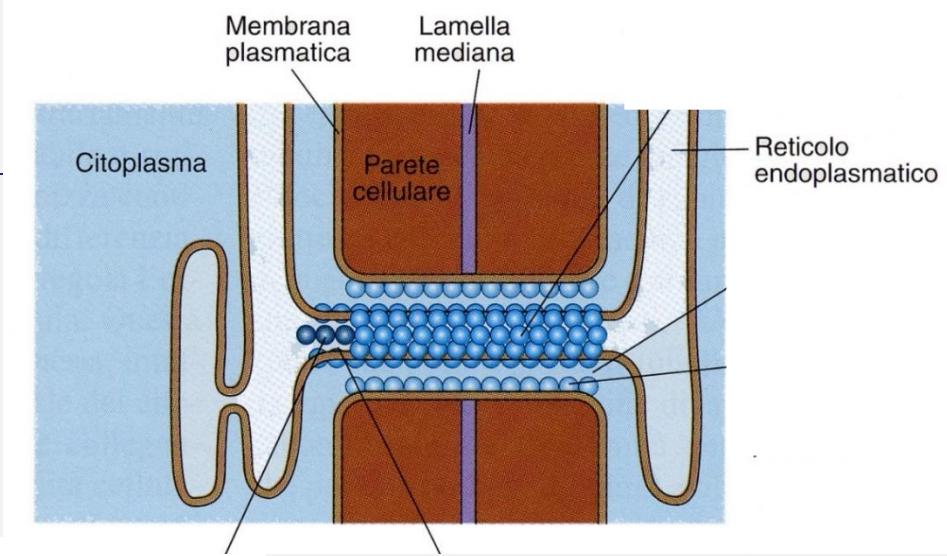
Si originano contemporaneamente alla formazione della parete durante l'ultima fase della divisione cellulare.

Tutte le cellule che derivano da una stessa progenitrice restano così interconnesse da ponti citoplasmatici.

I plasmodesmi collegano in un sistema unitario di cellule anche lontane: tessuti.

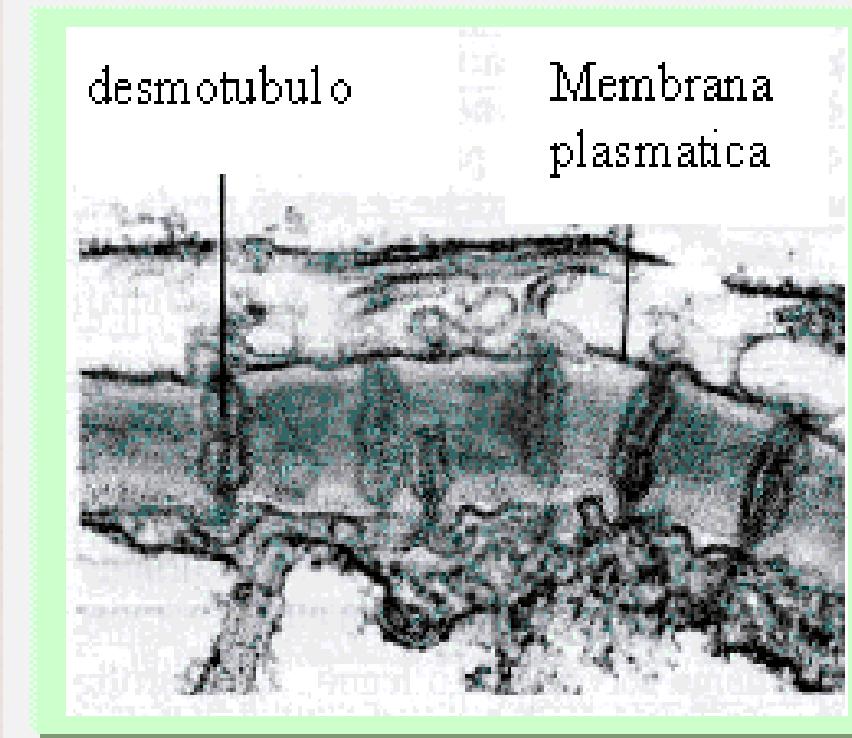
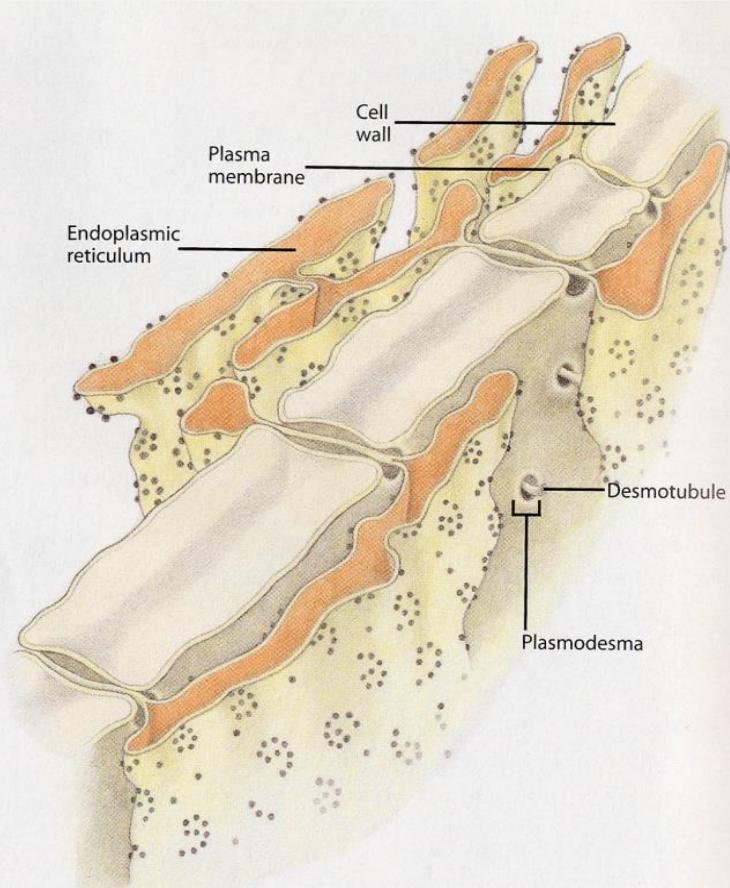
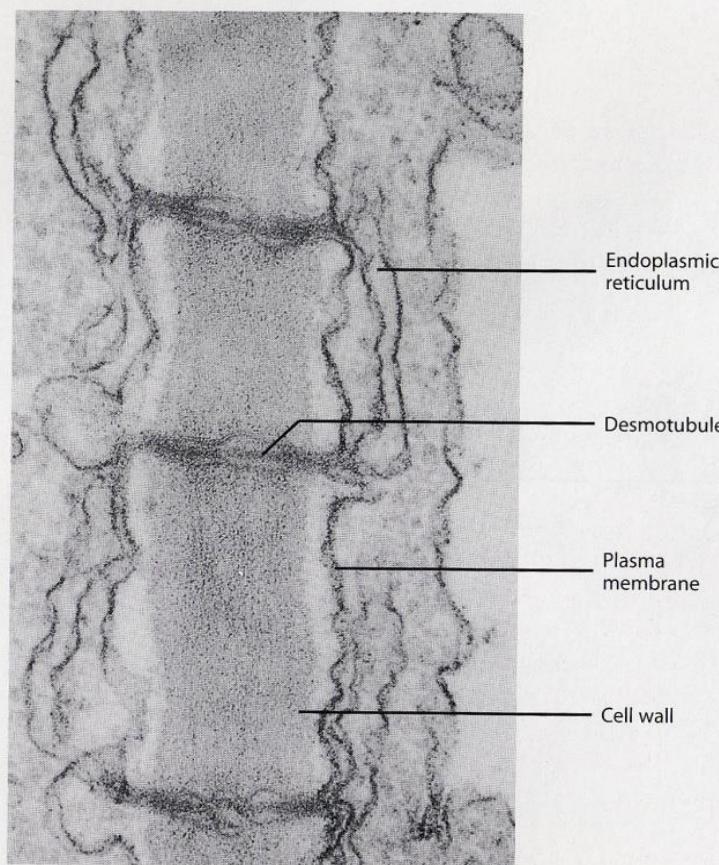
Attraverso i plasmodesmi due cellule adiacenti condividono:

- Citoplasma
- Membrana plasmatica
- Reticolo endoplasmico: DESMOTUBULO
- citoscheletro: filamenti di actina (regolano la diffusione e l'apertura dei canali)



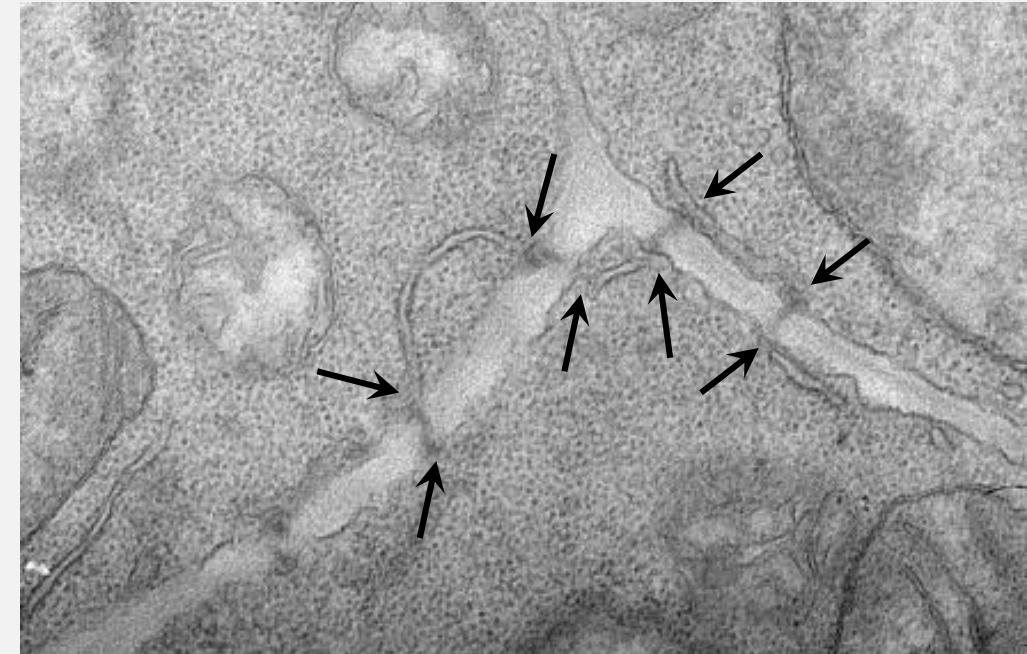
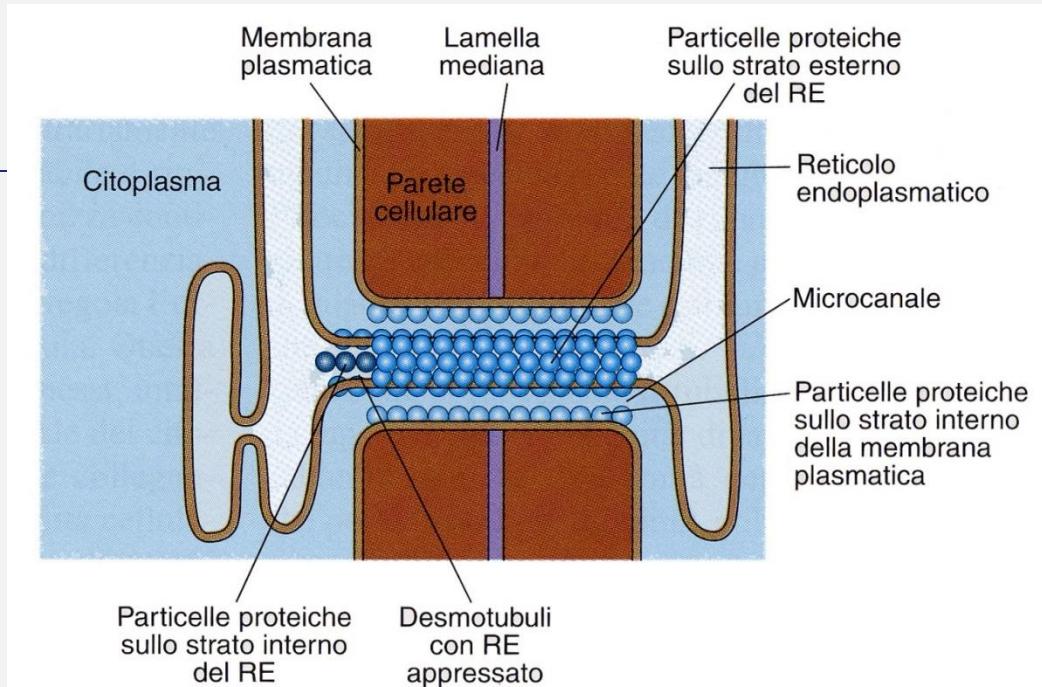
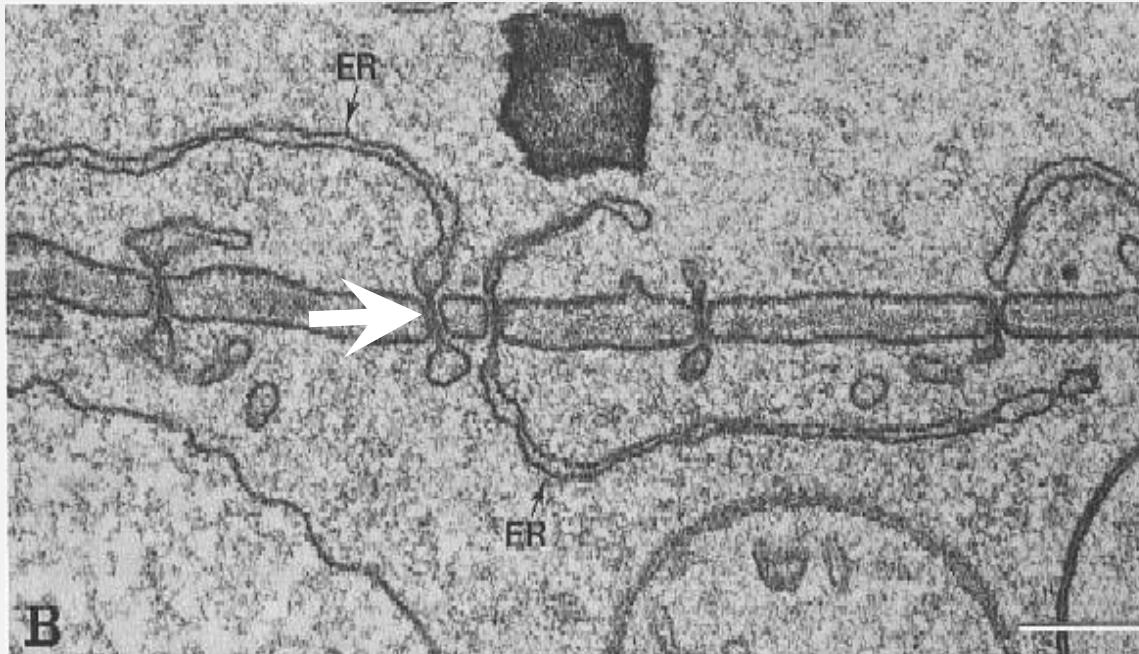


# La presenza del desmotubulo nei plasmodesmi che collegano le cellule rappresenta la condizione necessaria per la definizione di tessuto





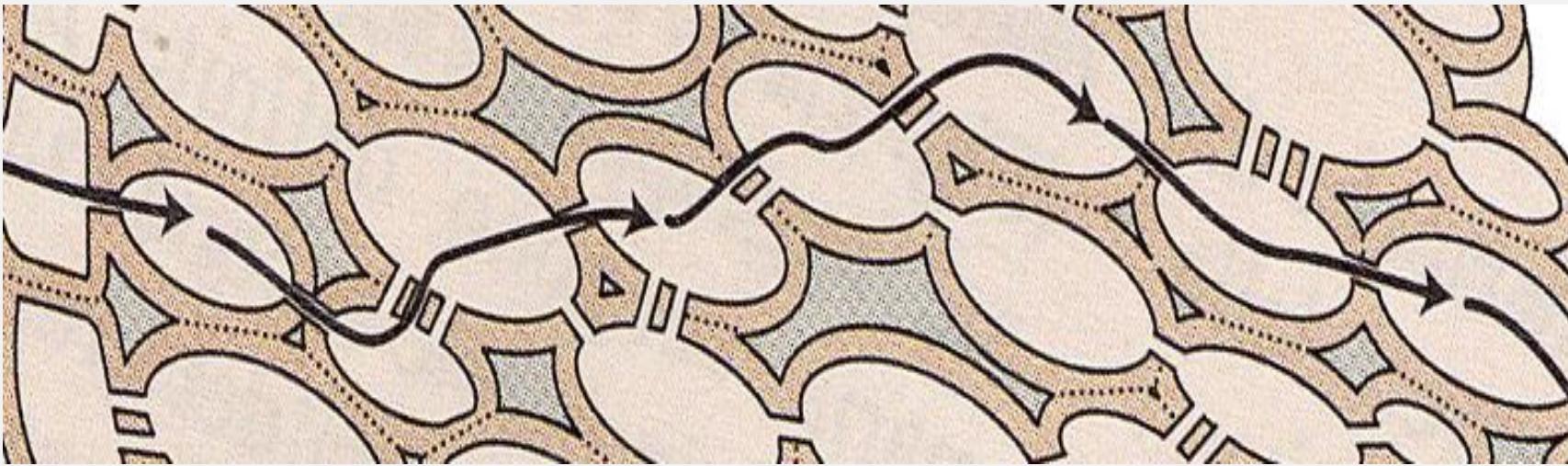
Il desmotudulo che attraversa il plasmodesma non mantiene la stessa struttura dell'ER che lo ha originato: le membrane aderiscono tra loro così che non è più visibile il lume dell'organulo.





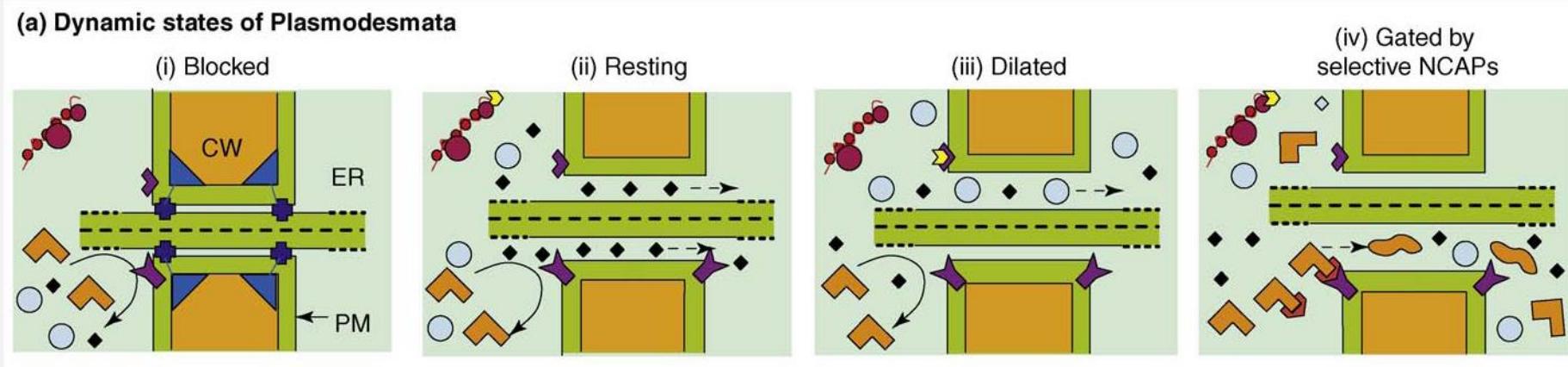
Le interconnessioni citoplasmatiche fanno sì che i protoplasti delle cellule siano in diretto collegamento tra loro.

L'insieme tra plasmodesmi e protoplasto costituisce un compartimento detto  
**SIMPLASTO**



Attraverso i plasmodesmi, alcune molecole possono passare direttamente da una cellula all'altra.

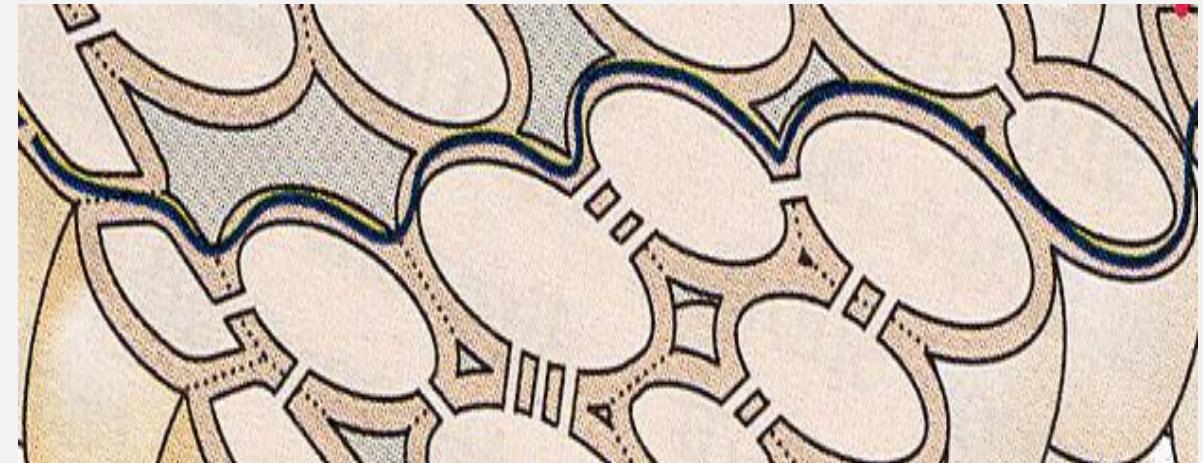
- I plasmodesmi sono strutture dinamiche in grado di controllare il flusso di sostanze.
- possono intervenire attivamente nel trasporto di proteine o acidi nucleici attraverso un processo energia-dipendente.
- attraverso i plasmodesmi possono essere trasmessi segnali elettrici da una cellula all'altra.





# **APOPLASTO**

Trasporto di acqua e soluti che avviene attraverso la parete, all'esterno alla membrana plasmatica.



# **SIMPLASTO**

Trasporto che avviene attraverso i plasmodesmi: la continuità citoplasmatica fa da via di trasporto.

