

**Titolo del corso: Plasticità cellulare e differenziamento delle piante:  
applicazioni industriali**

**Docente:**  
Gabriella Pasqua

**Durata e crediti  
Formativi:**  
**CFU 6**

**Settore disciplinare:**  
**BIO/01**

**Obiettivi del corso (3-5 righe)**

Il corso ha lo scopo di studiare l'organizzazione strutturale e funzionale della cellula vegetale ed il differenziamento delle piante, mediante sistemi sperimentali e metodologie avanzate. Ha inoltre la finalità di fornire le conoscenze e gli strumenti tecnologici per incrementare la professionalità del biologo in settori che usano sistemi cellulari vegetali per applicazioni industriali (es. banche del germoplasma, cosmetica funzionale e integratori).

**Programma del corso**

Biogenesi e caratteristiche ultrastrutturali dei compartimenti peculiari delle cellule vegetali. Smistamento e direzionamento delle proteine verso i compartimenti cellulari bersaglio. Comunicazione intercellulare e ruolo dei plasmodesmi. Ruolo delle componenti del citoscheletro nella crescita cellulare per divisione e distensione e nell'adattamento in risposta agli stimoli ambientali. Il ciclo cellulare e la sua regolazione nel coordinamento fra proliferazione e differenziamento. Regolazione del differenziamento cellulare. Morte cellulare programmata come componente dello sviluppo della pianta. Poliploidizzazione durante il differenziamento e conseguenze per lo sviluppo. Definizione di totipotenza e pluripotenza delle cellule vegetali. Le cellule staminali e la loro localizzazione nei meristemi. Parallelismi e differenze tra cellule staminali vegetali e animali. Tecnologie per l'ottimizzazione della biomassa cellulare e resa in composti bioattivi: selezione di linee cellulari più produttive, utilizzo di elicitori e produzione su larga scala. Sistemi cellulari vegetali per applicazioni industriali nella cosmesi funzionale e negli integratori. Nanobiotecnologie applicate alla cosmesi.

Principali sistemi sperimentali per lo studio del differenziamento cellulare delle piante. Plasticità e determinazione del destino cellulare. Cellule iniziali e derivate. Marcatori di identità cellulare. Coordinamento funzionale nel meristema e meccanismi di interdipendenza fra meristemi. L'effetto posizione nel differenziamento. Meccanismi di definizione del piano di organizzazione della pianta. Modulazione dello sviluppo post-embrionale in fusto, radice, foglia e fiore. La riprogrammazione ed il transdifferenziamento. Tessuti multifunzionali nei diversi organi della pianta. La radicazione avventizia e sue applicazioni. Embriogenesi somatica, ginogenesi, androgenesi, e produzione industriale di semi sintetici. Banche del germoplasma.

Gabriella Pasqua • Cinzia Forni

# Biologia Cellulare e Molecolare delle Piante

AUTORI:

E. Brasili • S. Cozzolino • N. D'Agostino  
G.P. Di Sansebastiano • C. Forni • A. Genre • L. Lanfranco  
M.S. Lenucci • A. Miccheli • G. Pasqua  
M. Reverberi • A. Valletta



PICCIN

# ELEMENTI DI BIOLOGIA DELLO SVILUPPO DELLE PIANTE



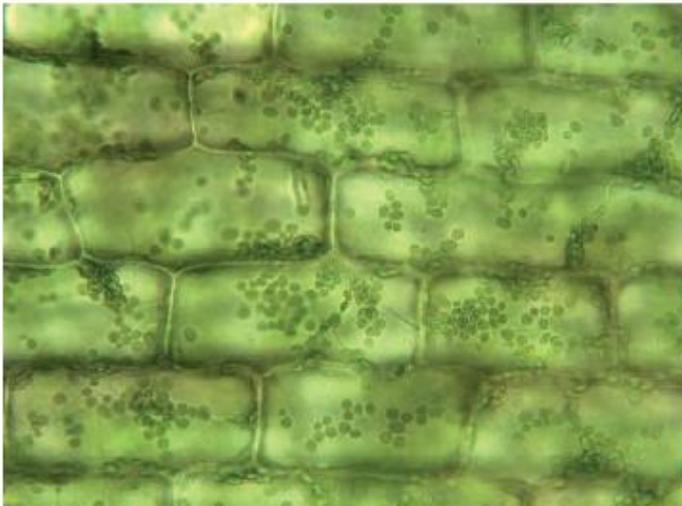
W. M. ALTAMURA • S. BIONDI • L. COLOMBO • F. SUTTO



# La BIOLOGIA CELLULARE VEGETALE

Il termine cellula nasce in ambito vegetale ed è stato solo successivamente esteso agli altri organismi.

Fu un fisico inglese del XVII secolo, Robert Hooke, che nel 1665, osservando una sottile scheggia di sughero con un nuovo modello di microscopio di sua invenzione, si accorse che essa appariva composta da tante piccole celle (cellulae, in latino) affiancate, delimitate da una parete sottile e resistente.



**Figura 1.1**

**La cellula vegetale.** La fotografia mostra un'immagine in microscopia ottica della foglia di *Elodea densa*. Si distinguono bene i confini delle cellule epidermiche, di forma rettangolare, che in questa pianta acquatica svolgono la fotosintesi, come risulta evidente dall'abbondanza di cloroplasti tondeggianti (osservazione di A. Genre).

Si dice che “le cellule sono i mattoni con cui sono costruiti gli organismi viventi”. Osservando al microscopio un'epidermide o un tessuto parenchimatico clorofilliano sembrerebbe proprio così, in realtà le cellule non sono dei mattoni ma entità altamente dinamiche, così come lo sono le loro pareti, e rispondono continuamente a stimoli endogeni ed ambientali, sia biotici (causati da altri organismi viventi) che abiotici (dovuti alla variazione di parametri fisico-chimici).

Un pregiudizio è quello che le piante sarebbero “organismi inferiori o primitivi”. Le piante sono organismi eucariotici autotrofi fotosintetici. Le piante hanno fatto semplicemente delle scelte evolutive diverse da quelle dei metazoi: la fotosintesi invece dell'eterotrofia, la totipotenza cellulare invece della motilità.

Le cellule vegetali, con poche eccezioni, tra cui le alghe unicellulari flagellate o alcune cellule riproduttive di muschi ed epatiche, non hanno grande mobilità. La migrazione cellulare attraverso i tessuti è del tutto preclusa a questi organismi dal fatto che ogni cellula è imprigionata nel reticolo tridimensionale delle pareti cellulari. Questa caratteristica si ripercuote su moltissimi aspetti della biologia vegetale, e non solo a livello cellulare.

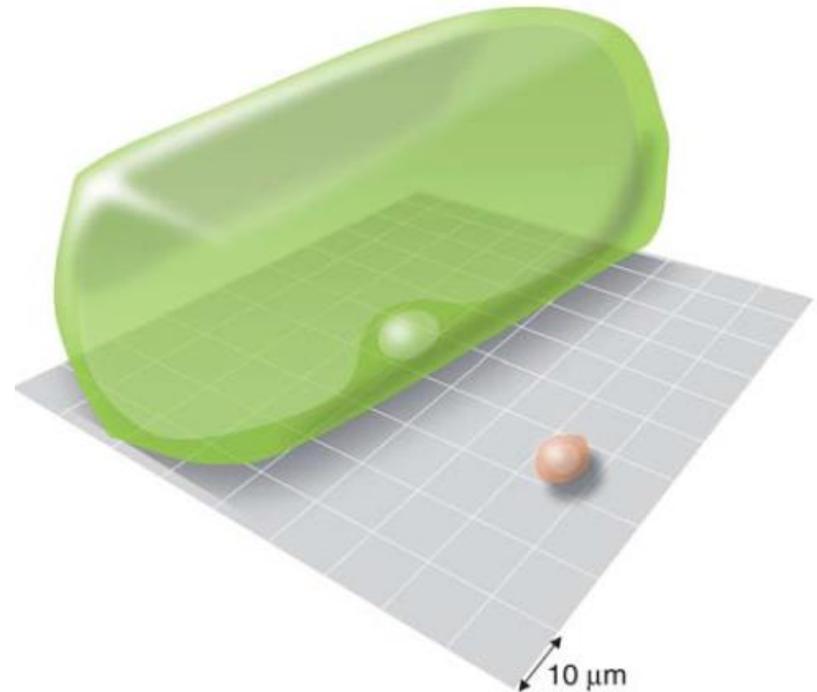
L'ultimo antenato comune a piante ed animali era un organismo unicellulare, i processi legati alla multicellularità si sono evoluti indipendentemente nei due regni, come risulta evidente da importanti differenze nei meccanismi molecolari che li regolano.

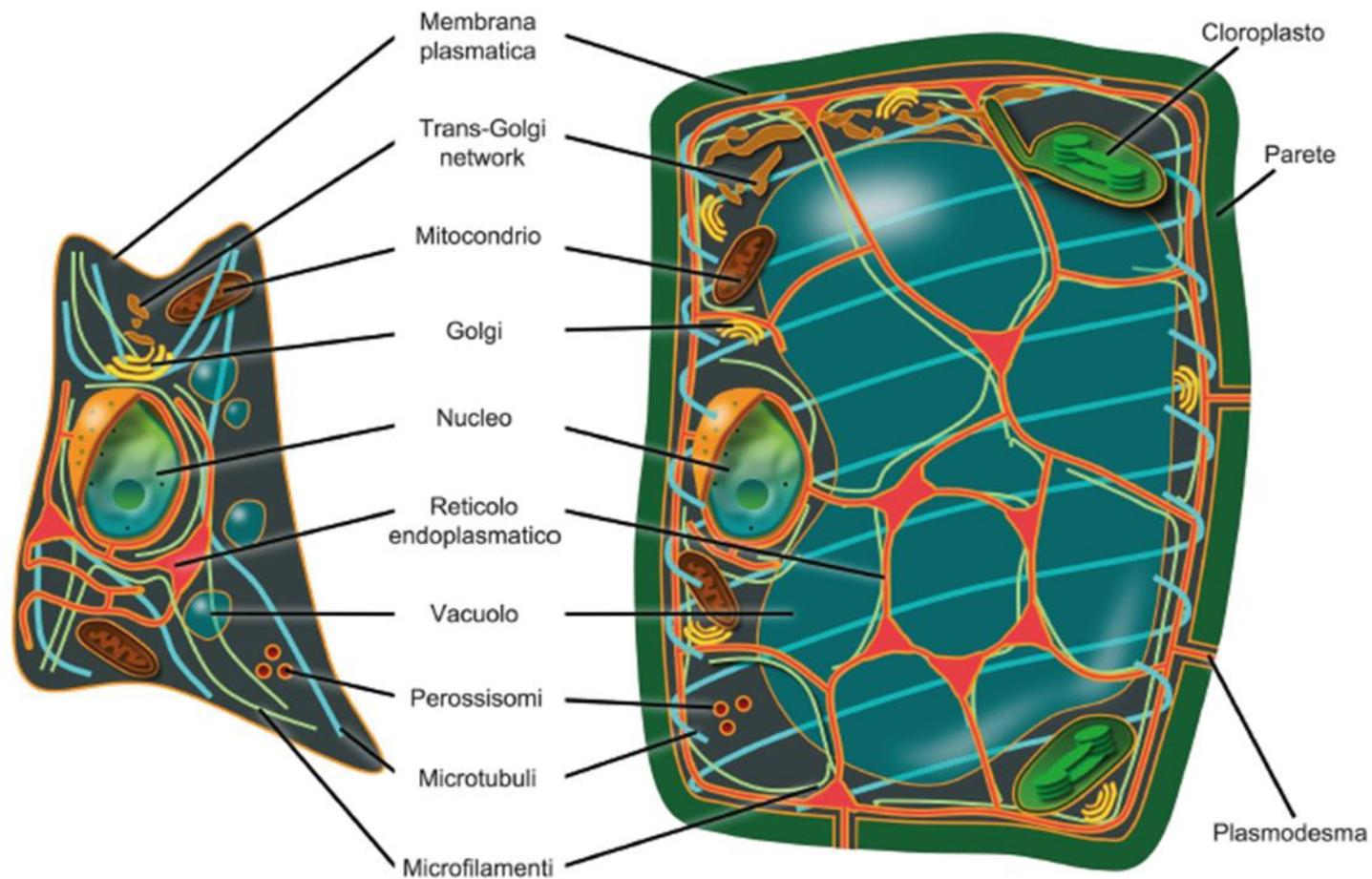
Tutti i processi di differenziamento e sviluppo delle piante, ad esempio, si basano sul fatto che le cellule restino fisse nelle loro posizioni relative, a differenza di quanto avviene durante lo sviluppo degli animali.

La mancata capacità di movimento non si limita alle singole cellule, ma si estende ovviamente all'intero organismo. Una pianta non può, letteralmente, sfuggire a stress di origine ambientale, siano essi abiotici o biotici. Questa osservazione, in apparenza banale, evidenzia il fatto che le piante, nel corso della loro evoluzione, hanno sviluppato sofisticati meccanismi cellulari, molecolari e sistemici per percepire e rispondere agli stimoli esterni, che non ha pari negli altri viventi. Se da un lato infatti gli stimoli ambientali mutano su una scala temporale molto ampia, la capacità delle piante di generare composti energetici attraverso la fotosintesi ne ha fatto il bersaglio d'elezione per moltissimi microrganismi, generando una sorta di 'corsa agli armamenti' continua, tra le nuove strategie di attacco da parte di patogeni e parassiti e i meccanismi di difesa messi in atto dai vegetali.

# DINAMICITA' DELLA CELLULA VEGETALE

Una tipica cellula animale ha mediamente un diametro di circa  $10\ \mu\text{m}$  (con estremi compresi tra  $4$  e  $150\ \mu\text{m}$ ). Un valore medio per la dimensione maggiore di una cellula vegetale differenziata si può stimare attorno a  $100\ \mu\text{m}$ , con una variabilità compresa tra i  $10\ \mu\text{m}$  delle cellule più piccole (meristematiche ed embrionali) e granuli pollinici e i diversi centimetri delle cellule dei fasci vascolari. L'origine di questa differenza va fatta risalire proprio ai diversi modelli di sviluppo e differenziamento che caratterizzano animali e vegetali. In un animale l'aumento di dimensioni di un organo si accompagna prevalentemente alla proliferazione cellulare, mentre in una pianta questo fenomeno è associato, e in larga misura sovrastato, dall'accrescimento delle singole cellule che lo compongono





**Figura 1.4** La cellula vegetale a confronto con quella animale. Lo schema rappresenta una cellula animale (a sinistra) ed una vegetale (a destra). Sono indicati i principali componenti in comune e quelli esclusivi della cellula vegetale.

# LA PARETE CELLULARE

**La forma che la parete assume durante il differenziamento cellulare determina direttamente la forma della cellula.** Questo fatto non deve però trarre in inganno circa la sua plasticità.

Si può dire, più correttamente, che **la forma di una cellula vegetale matura dipende dall'equilibrio tra la plasticità della parete e la pressione di turgore esercitata dal vacuolo.** In altre parole, è la parete a limitare l'espansione del protoplasma, ma è quest'ultimo a causare la distensione della parete, almeno fino a quando il processo di differenziamento si completa e l'irrigidimento della parete arresta la crescita cellulare.

**La parete è una struttura altamente dinamica,** in cui composizione, caratteristiche meccaniche, chimiche e funzionali vengono regolate continuamente dalla cellula. La parete non va quindi considerata come una 'matrice extracellulare secreta', ma un vero e proprio compartimento della cellula vegetale, localizzato all'esterno della membrana plasmatica.

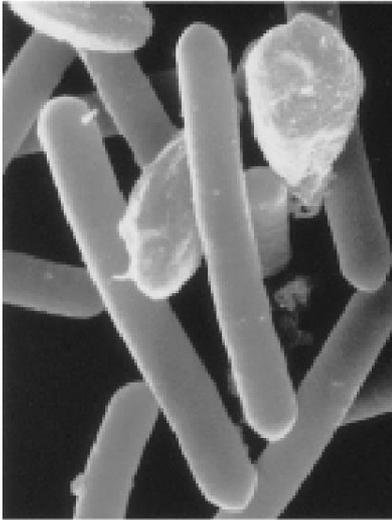
I recenti progressi in biologia vegetale hanno svelato una serie diversificata di meccanismi mediante i quali le cellule vegetali monitorano e regolano la composizione e struttura della parete, dimostrando che questo compartimento è metabolicamente attivo e funzionale a molteplici attività fisiologiche.

I tessuti delle piante superiori comprendono circa 40 tipi di cellule, la cui forma, quanto mai diversificata, è determinata dalla specializzazione funzionale delle loro pareti cellulari

Pur condividendo le medesime componenti strutturali di base, la parete delle cellule vegetali è fortemente eterogenea, non solo nelle proporzioni tra macromolecole, ma anche nella loro organizzazione e distribuzione topologica.

# IN QUALI ORGANISMI È PRESENTE LA PARETE CELLULARE?

*Clostridium botulinum*



Quasi tutti i procarioti

*Amanita muscaria*



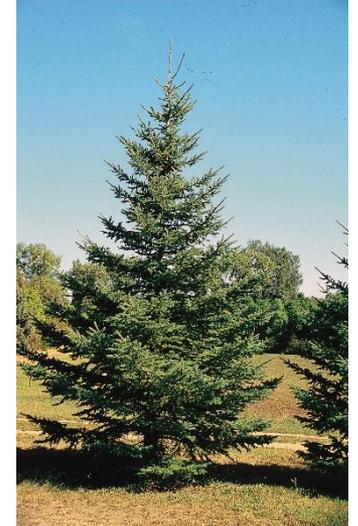
Tutti i funghi

*Macrocystis pyrifera*



Numerosi protisti

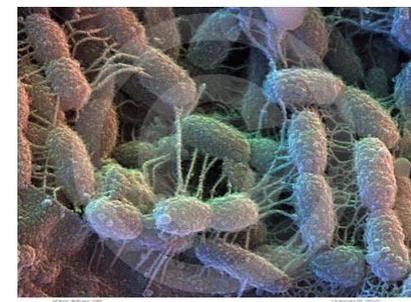
*Picea glauca*



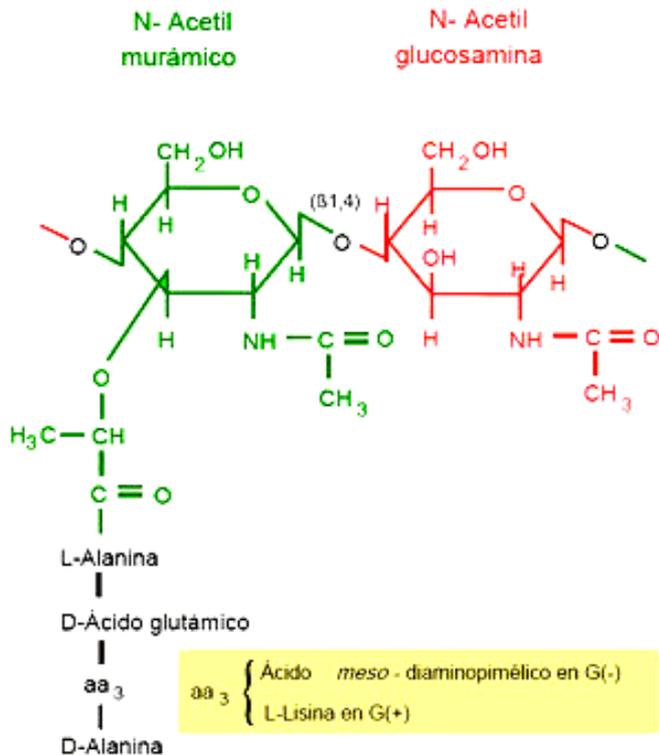
Tutte le piante

Nei diversi organismi la parete cellulare varia in composizione chimica e struttura

# PARETE CELLULARE DEI PROCARIOTI



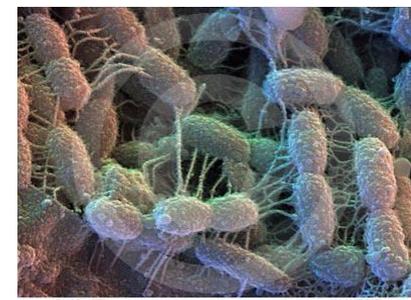
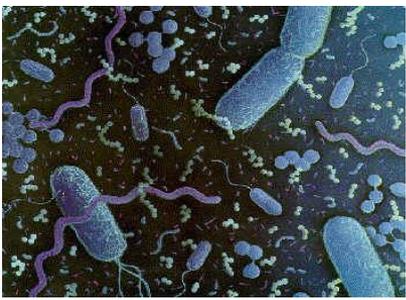
Il **PEPTIDOGLICANO** (mureina) è la sostanza universalmente presente nella parete cellulare degli **eubatteri**



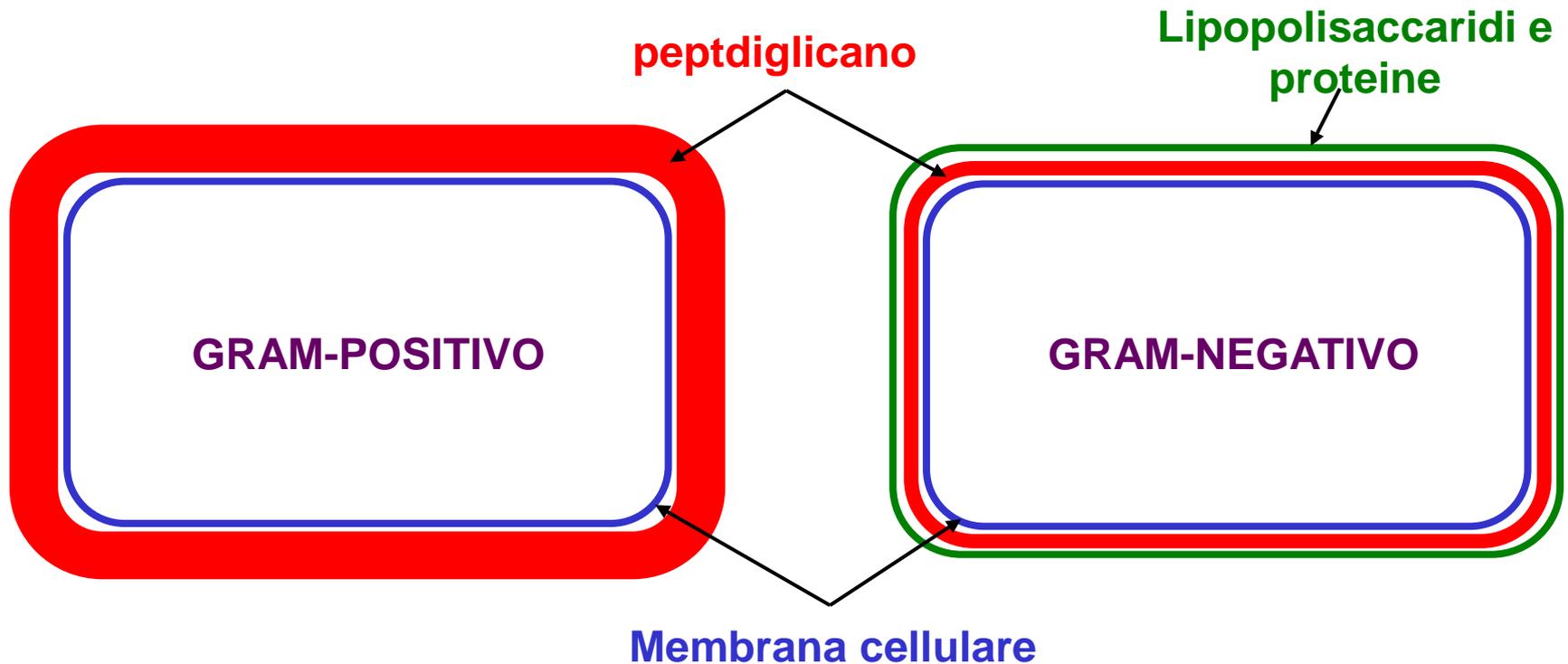
Il **PEPTIDOGLICANO** è un **glicopeptide** formato da:

- **N-acetilglucosamina**
- **acido N-acilmuramico**
- **catena peptidica**

# PARETE CELLULARE DEI PROCARIOTI



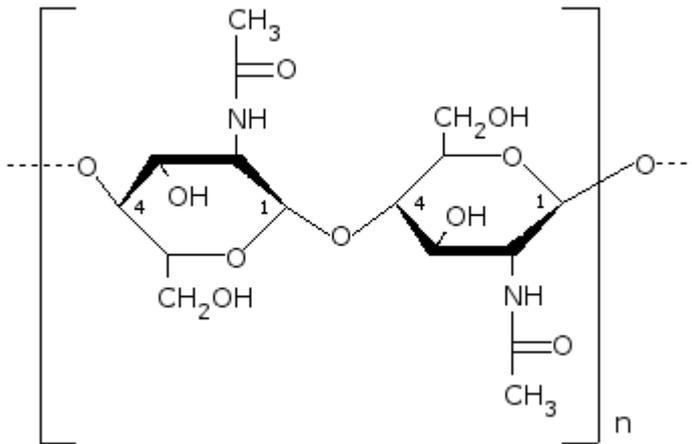
- **GRAM-POSITIVI:** reazione positiva con il colorante di Gram (Violetto di Genziana = Cristal Violetto)
- **GRAM-NEGATIVI:** reazione negativa con il colorante di Gram



# PARETE CELLULARE DEI FUNGHI



La parete cellulare dei funghi è composta soprattutto da CHITINA



La chitina è un polisaccaride costituito da residui di N-ACETILGLUCOSAMMINA

La chitina si ritrova anche nell'esoscheletro degli artropodi

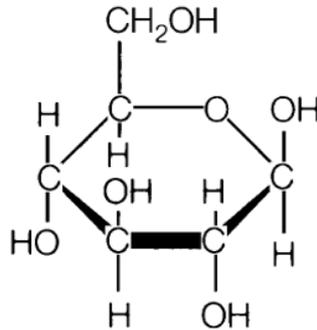


# PARETE CELLULARE DELLE PIANTE

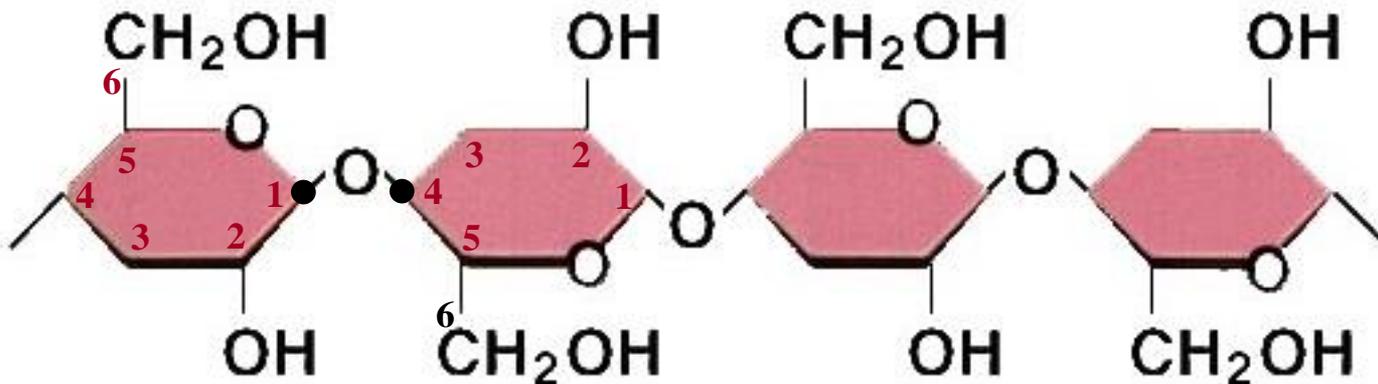


la parete delle cellule vegetali è costituita da un'intricata rete tridimensionale di polisaccaridi (circa 90%) contenente livelli limitati (1-10%) di proteine. La parete cellulare vegetale è caratterizzata dalla presenza di CELLULOSA (la molecola organica più abbondante sulla Terra!)

**$\beta$ -D-GLUCOSIO**



È un **POLIMERO LINEARE** formato da residui di  **$\beta$ -D-GLUCOSIO**

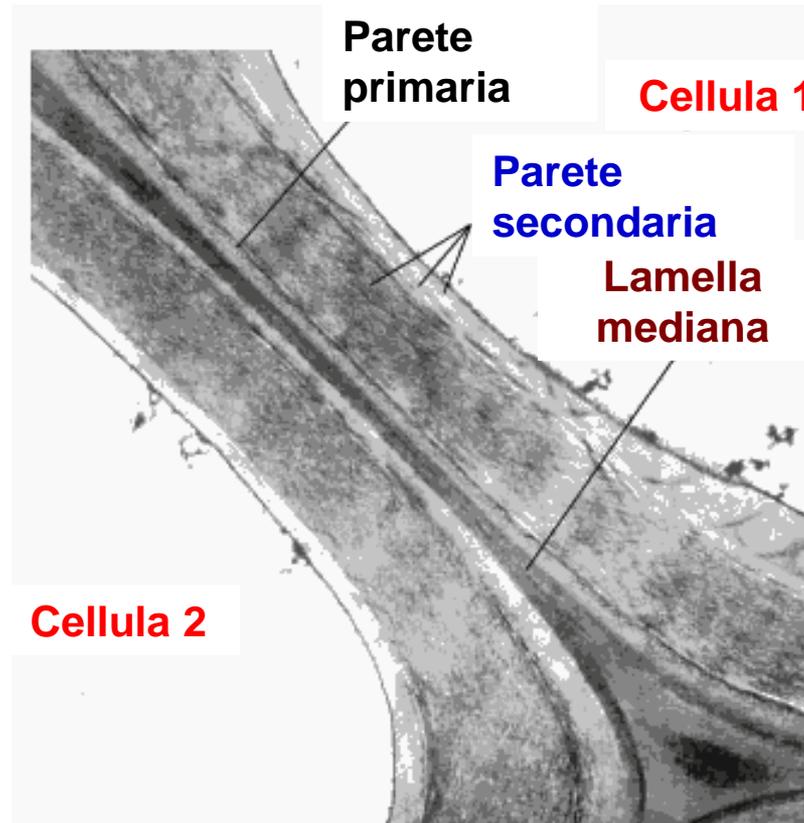


**CELLULOSA:**  
 **$\beta$ -(1→4)-D-glucano**

# STRATI DELLA PARETE VEGETALE



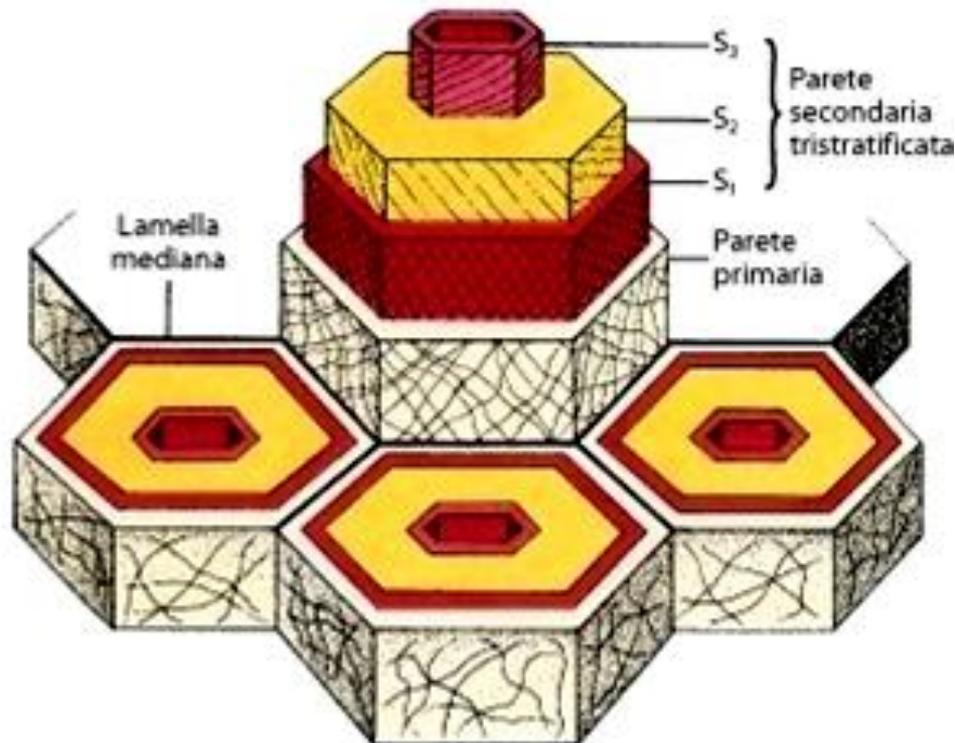
Nella parete cellulare vegetale si possono riconoscere **3 strati**: uno strato (0.1- 0.5  $\mu\text{m}$  di spessore) ricco in polisaccaridi pectici chiamato **lamella mediana**, uno strato sottile (0,5-2,0  $\mu\text{m}$ ) e plastico detto **parete primaria** ed uno strato pluristratificato solo in cellule di alcuni tessuti specializzati detto **parete secondaria**



# STRATI DELLA PARETE VEGETALE



La **parete secondaria** è presente solo in alcuni tipi cellulari. E viene deposta al termine dei processi di espansione, all'interno della parete primaria. La parete secondaria può essere ulteriormente suddivisa in **3 strati** (S1, S2 ed S3).



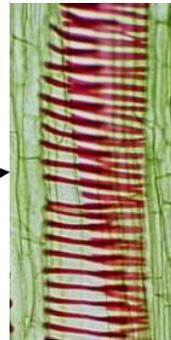
# STRATI DELLA PARETE VEGETALE



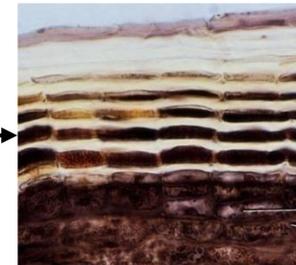
- Lamella mediana
- Parete primaria

In tutte le cellule

- Parete secondaria



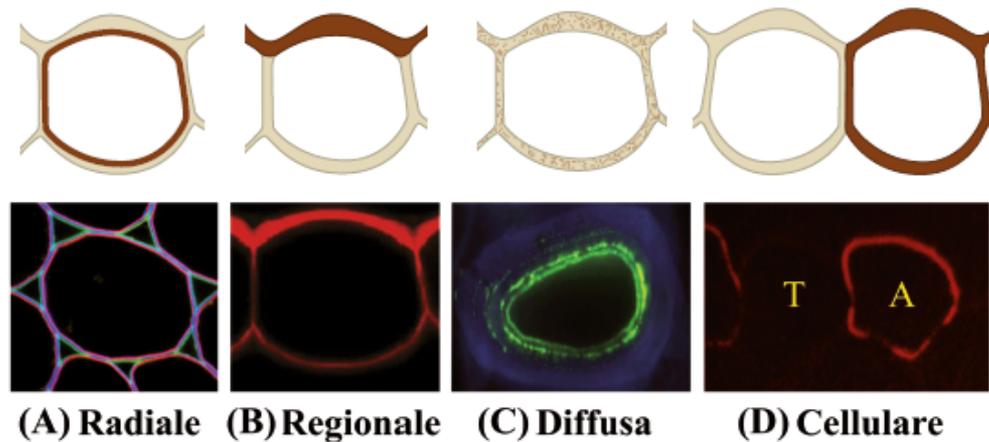
Xilema



Sughero



Sclerenchima



**(A) Radiale (B) Regionale (C) Diffusa (D) Cellulare**

### Tipo di eterogeneità

**Figura 7.2** Diversi tipi di eterogeneità chimica e strutturale della parete cellulare. **A.** Eterogeneità radiale: dovuta a differenze tra strati di parete a ridosso della membrana plasmatica e strati più lontani. Nell'esempio in basso si osservi la colorazione concentrica della parete primaria di una cellula parenchimatosa con tre diverse sonde fluorescenti: COS488 specifica per gli omogalatturonani (HG) de-esterificati (verde), Calcofluor White specifica per la cellulosa (blu) e JIM7 specifica per gli HG esterificati (rosso). Da notare la marcatura della lamella mediana e delle *three-way junctions* con COS488 (foto da M.G. Rydahl, A.R. Hansen, S.K. Kračun, J. Mravec, Report on the current inventory of the toolbox for plant cell wall analysis: Proteinaceous and small molecular probes. *Frontiers in Plant Sciences* 2018;9:581; Creative Commons Attribution License, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>). **B.** Eterogeneità regionale: dovuta a differenze tra zone della parete. In basso si osservi il diverso spessore della parete tangenziale esterna di una cellula epidermica di cipolla colorata con ioduro di propidio. **C.** Eterogeneità diffusa: dovuta a differenze in microdomini della parete. In basso si osservi la distribuzione non uniforme dei ramnogalatturonani I, immunomarcati con l'anticorpo monoclonale LM16 (verde) nella parete di una fibra sclerenchimatosa di canapa. La colorazione blu è dovuta all'autofluorescenza della lignina. **D.** Eterogeneità cellulare: dovuta a differenze tra pareti di cellule adiacenti. Nell'esempio in basso cellule di tricoblasti (T) e atricoblasti (A) marcati con un anticorpo fluorescente specifico per i ramnogalatturonani I (RG-I). Si noti che solo le pareti degli atricoblasti contengono apprezzabili quantità di RG-I.

# PARETE CELLULARE VEGETALE:

composizione chimica  
e architettura

# COMPOSIZIONE

La parete cellulare delle piante è costituita principalmente da **POLISACCARIDI**:

- **cellulosa**
- **emicellulose**
- **pectine**

Contiene anche **PROTEINE**:

- alcune con **funzione strutturale**
- altre con **funzione enzimatica**

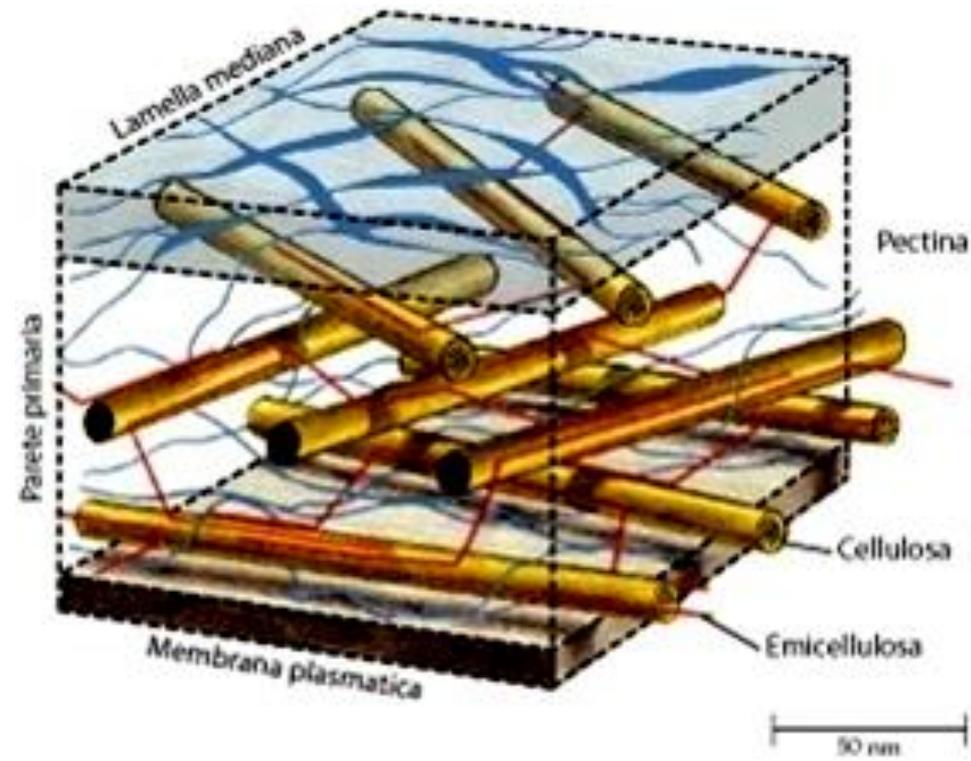
# ARCHITETTURA

## FASE MICROFIBRILLARE

- cellulosa

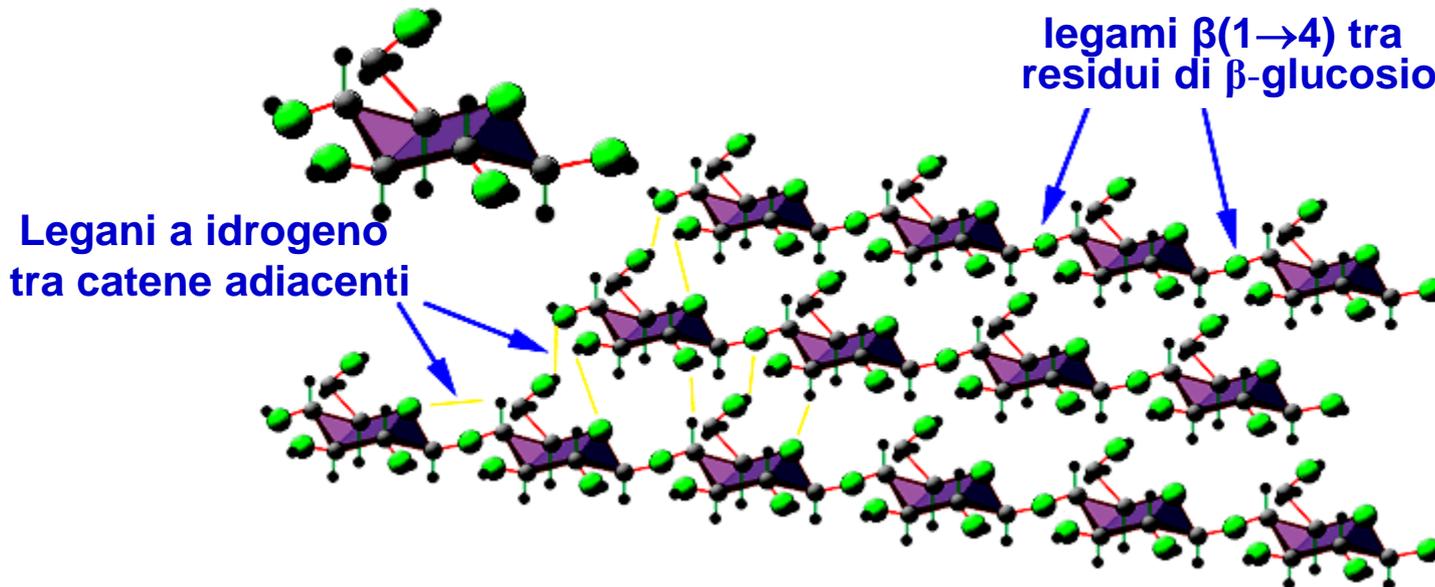
## FASE DI MATRICE

- H<sub>2</sub>O
- Polisaccaridi
- Proteine
- Composti fenolici

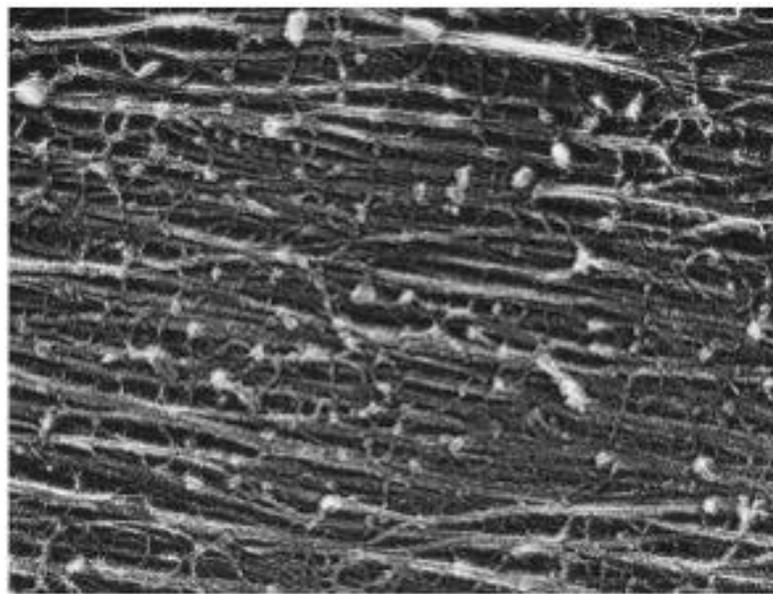


# Fase microfibrillare: **LA CELLULOSA**

Tra molecole adiacenti di cellulosa possono formarsi legami a idrogeno

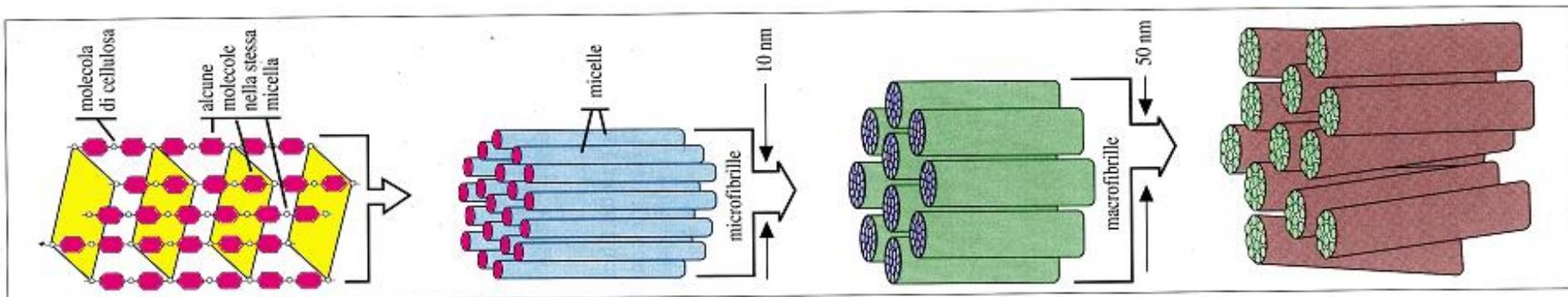


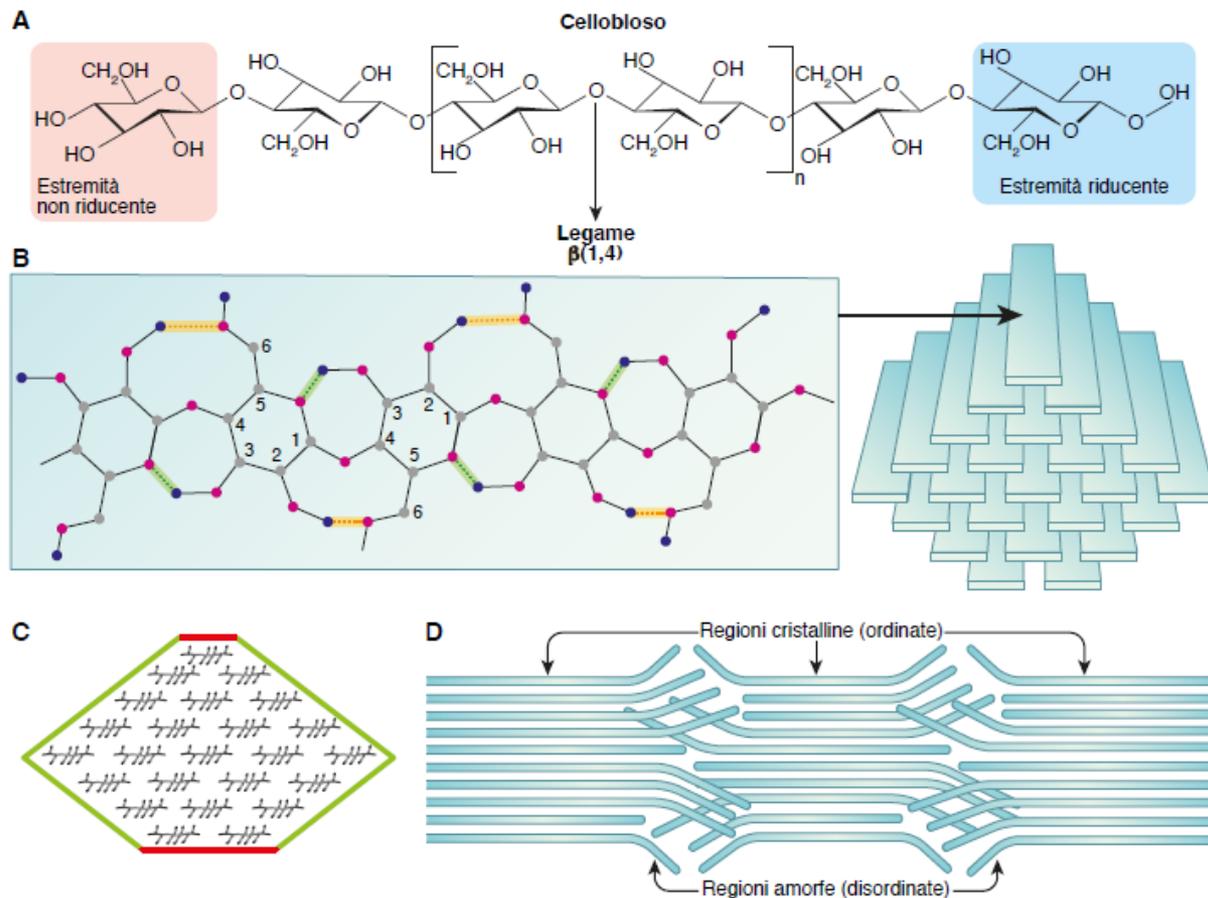
# Fase microfibrillare: LA CELLULOSA



(a)

200 nm





**Figura 7.3** Struttura e organizzazione delle microfibrille di cellulosa. **A.** Struttura di una catena glucanica. I residui di  $\beta$ -glucosio sono tenuti insieme da legami  $\beta(1,4)$ . Ogni residuo è ruotato di  $180^\circ$  rispetto a quello adiacente formando il cellobiosio, unità costitutiva della catena. **B.** Organizzazione delle microfibrille. Ciascuna catena glucanica è stabilizzata dalla formazione di legami idrogeno intramolecolari tra il gruppo ossidrilico (OH) in posizione 3 e l'ossigeno legato al C5 (legame tratteggiato verde) e tra i gruppi OH in posizione 6 e 2 (legame tratteggiato arancione) di residui glucosidici adiacenti. Ciascuna microfibrilla è formata da 18-36 catene glucaniche parallele tra loro che interagiscono con legami intermolecolari nello stesso piano o su piani differenti e possono presentare organizzazioni diverse. **C.** Una delle possibili disposizioni (a diamante) delle catene  $\beta$ -glucaniche nella microfibrilla in sezione trasversale. Si osservi la disposizione delle superfici idrofobiche (rosse) e idrofiliche (verdi). Le superfici idrofobiche potrebbero permettere l'associazione laterale di microfibrille adiacenti. **D.** Alternanza di regioni cristalline e amorfe nelle microfibrille di cellulosa.

# Fase matriciale: **PECTINE ed EMICELLULOSE**

La classificazione dei POLISACCARIDI MATRICIALI è basata sulle MODALITÀ DI ESTRAZIONE (non è una classificazione chimica!):

## **Estratti con:**

- Agenti chelanti dello ione  $\text{Ca}^{2+}$
- Soluzione acida calda



## **PECTINE**

Sono i polisaccaridi più complessi, ricchi in acido galatturonico e conferiscono plasticità alla parete

## **Estratti con:**

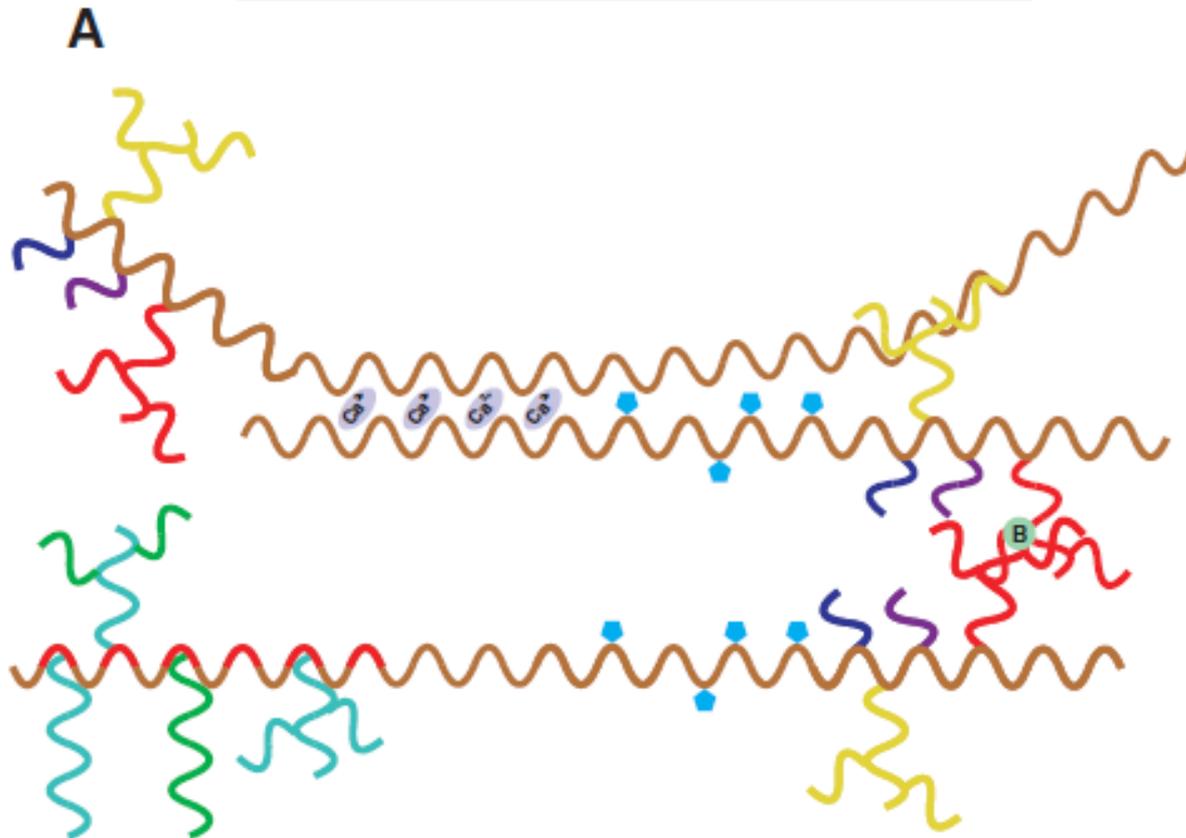
- Soluzione alcalina (2-4M NaOH)



## **EMICELLULOSE**

Fanno collegamenti crociati tra le fibrille di cellulosa e conferiscono la forza portante della parete

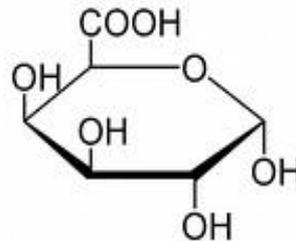
## Fase matriciale: PECTINE



Le pectine sono polisaccaridi con struttura molto complessa. Ricche in acido galatturonico (70%). Abbondanti nelle zone di adesione tra le cellule (lamella mediana).

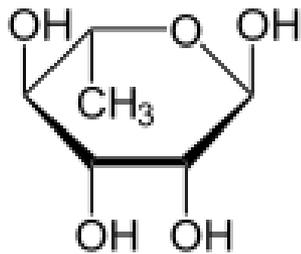
# Fase matriciale: PECTINE

## Principali zuccheri costituenti le pectine

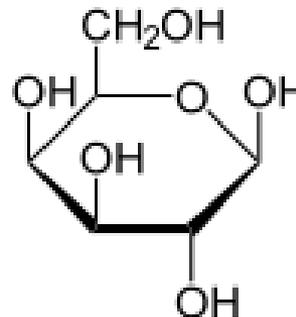


acido galatturonico

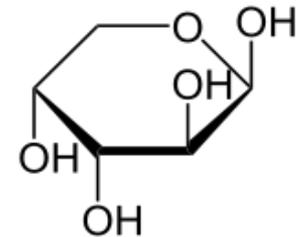
(zucchero acido perché contiene un gruppo carbossilico)



ramnosio



galattosio



arabinosio

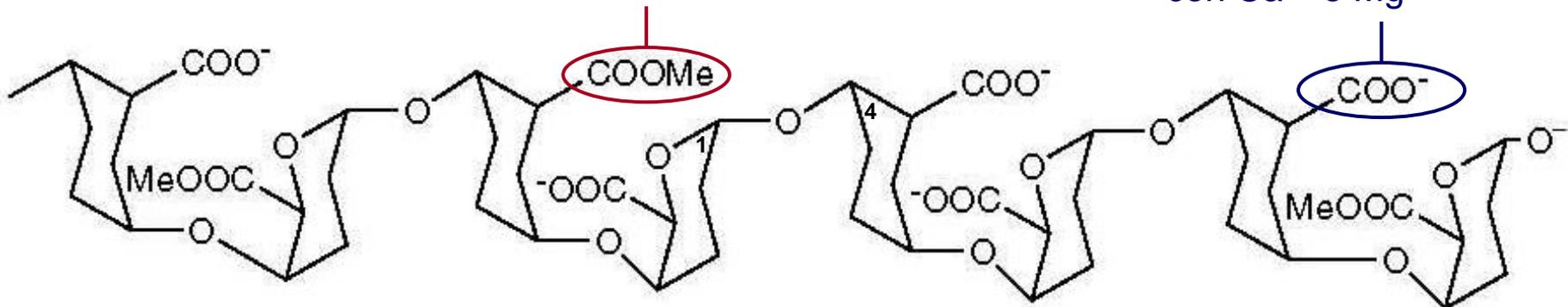
(zuccheri neutri)

# Fase matriciale: PECTINE

OMOGALATTURONANO (= acido poligalatturonico)

Alcuni gruppi  $\text{COO}^-$   
sono metilati

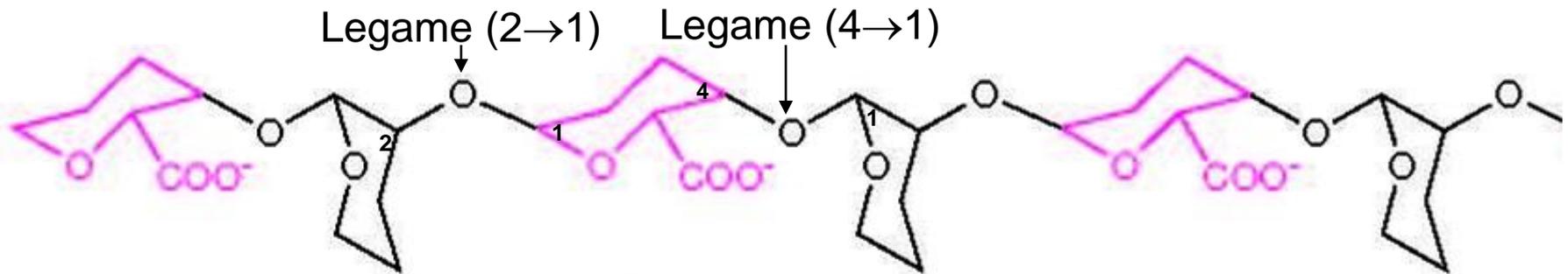
I gruppi  $\text{COO}^-$  demetilati  
possono complessarsi  
con  $\text{Ca}^{++}$  o  $\text{Mg}^{++}$



Catena lineare di acido galatturonico con legami  $\alpha(1\rightarrow4)$

# Fase matriciale: PECTINE

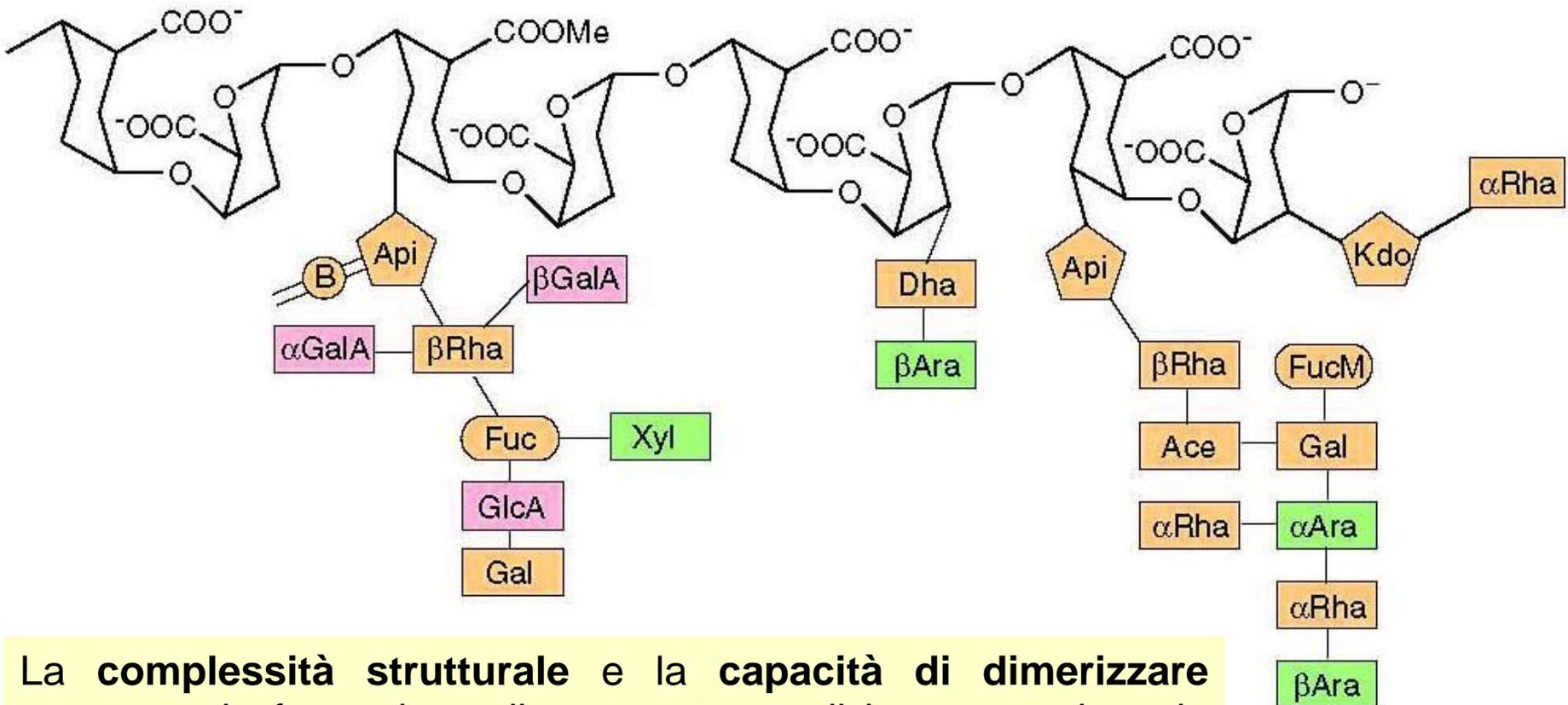
## RAMNOGALATTURONANO I (RGI)



Catena lineare di acido galatturonico (**fucsia**) alternato a residui di ramnosio (**nero**)

# Fase matriciale: PECTINE

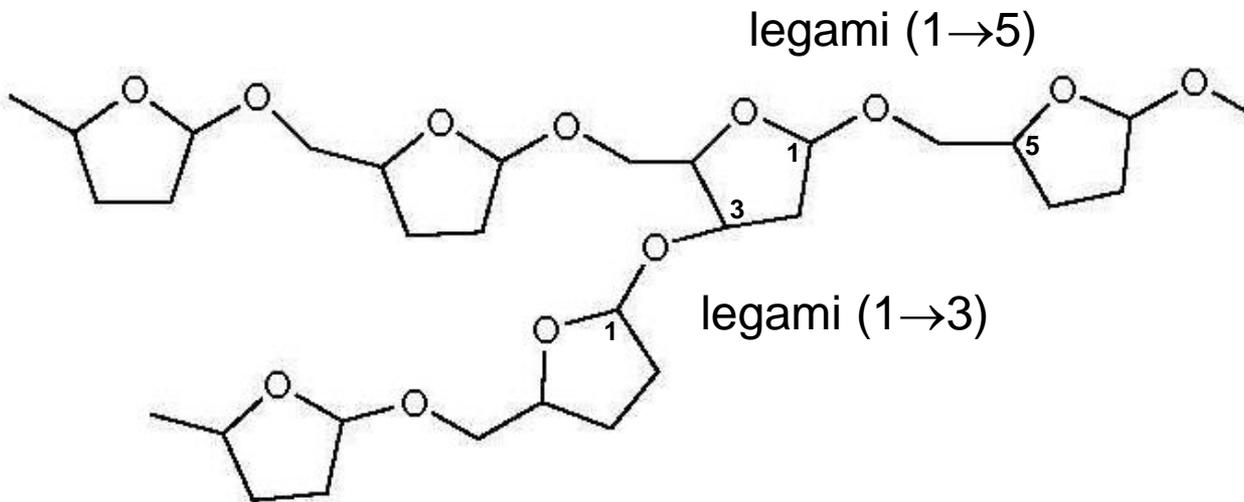
## RAMNOGALATTURONANO II (RGII)



La **complessità strutturale** e la **capacità di dimerizzare** attraverso la formazione di un estere con il borato sembra sia molto importante per conferire **rigidità alla parete**.

# Fase matriciale: PECTINE

## ARABINANO

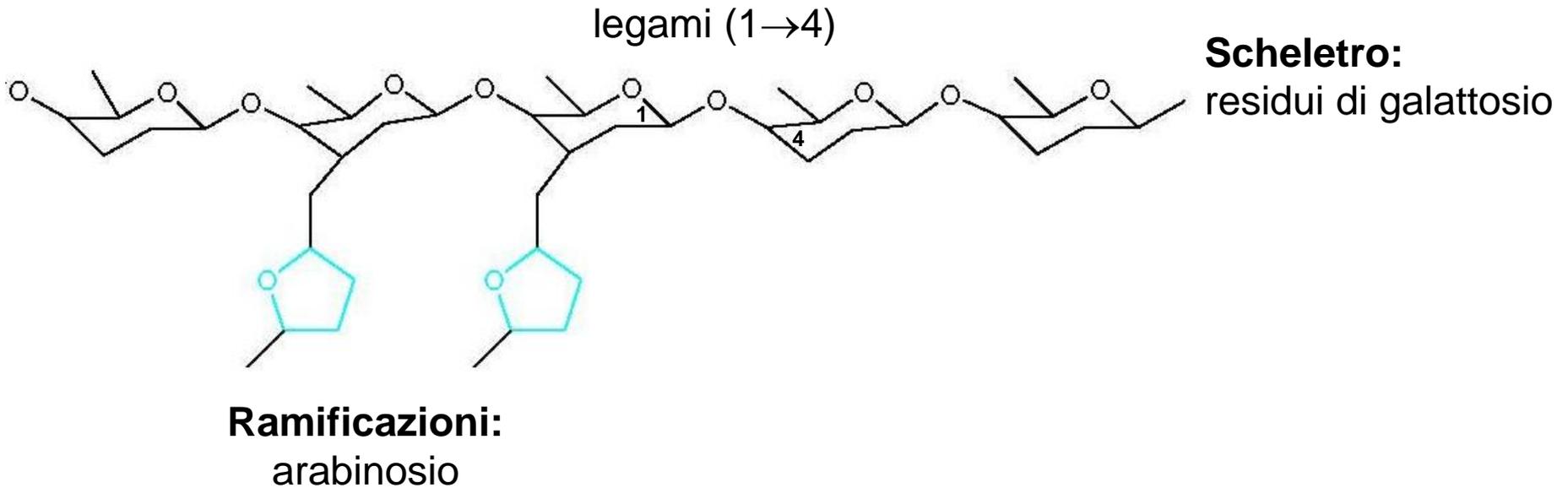


**Scheletro:**  
residui di arabinosio

**Ramificazioni:**  
residui di arabinosio

# Fase matriciale: PECTINE

## ARABINOGALATTANO



# Fase matriciale: **PECTINE**

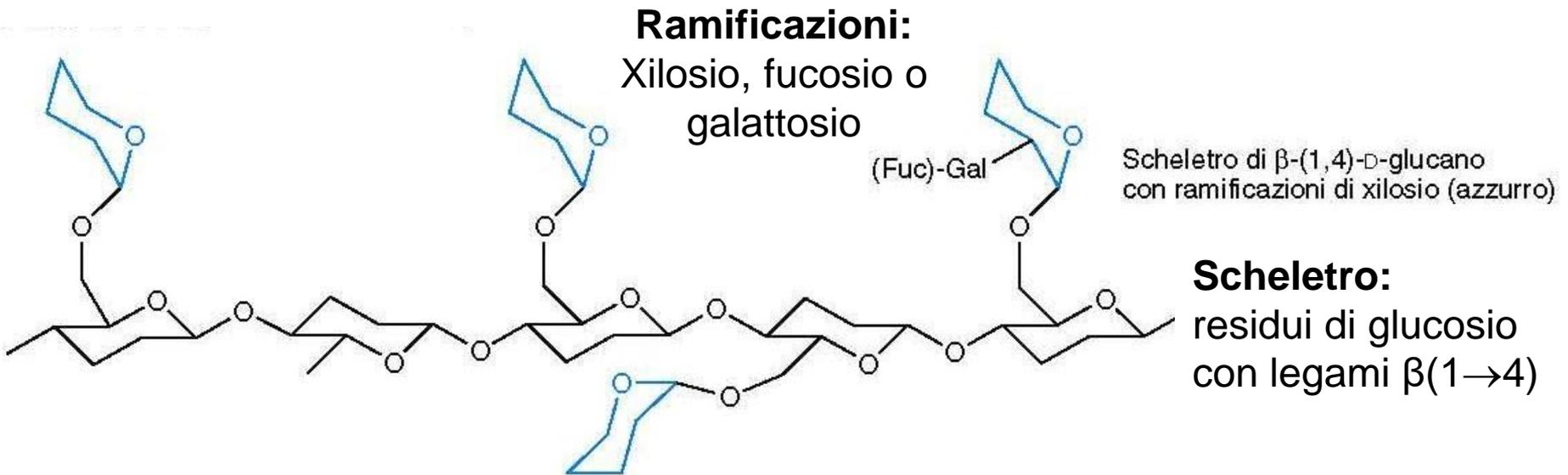
Le pectine sono in grado di formare **GEL**, anche dopo essere state estratte dalla parete

Per questo trovano largo impiego nell'**INDUSTRIA ALIMENTARE E COSMETICA**



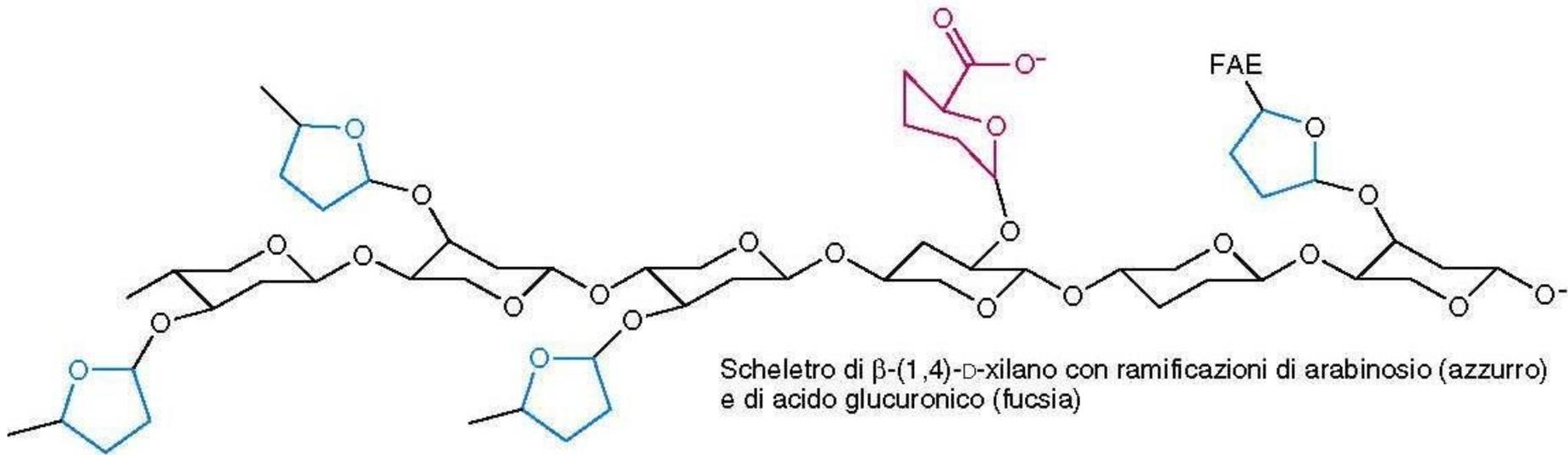
# Fase matriciale: EMICELLULOSE

XILOGLUCANO: è il più abbondante nelle  
angiosperme dicotiledoni



# Fase matriciale: EMICELLULOSE

ARABINOXILANO: gli xilani sono polimeri con catena di base formata da residui del pentoso xilano



**Tabella 7.1****Distribuzione di polisaccaridi matriciali in pareti cellulari primarie e secondarie di piante superiori**

I valori indicano il contributo percentuale al peso totale (\* presenti ma non quantificati) . Per "Monocotiledoni" si intende "Monocotiledoni non commelinoidi"

Polisaccaride	Dicotiledoni		Monocotiledoni		Conifere	
	Parete primaria	Parete secondaria	Parete primaria	Parete secondaria	Parete primaria	Parete secondaria
<b>EMICELLULOSE</b>						
Xiloglucani	20-25	tracce	2-5	tracce	10	assente o tracce
Glucuronoarabinoxilani	5		20-40	40-50	2	5-15
Glucuronoxilani		20-30				
(1→3,1→4)-β-D-glucani	assenti	assenti	2-15	tracce	assenti	assenti
Glucomannani	3-5	2-5	2	0-5		
Galattoglucomannani		0-3			*	10-30
<b>PECTINE</b>						
Omogalatturonano	30-35	3	6-7	2-3		
Xilogalatturonano	<5	0,5	1	0,5		
Ramnogalatturonano I	10-18	1	2-4	<1		
Ramnogalatturonano II	<5	<0,5	1	0,5		

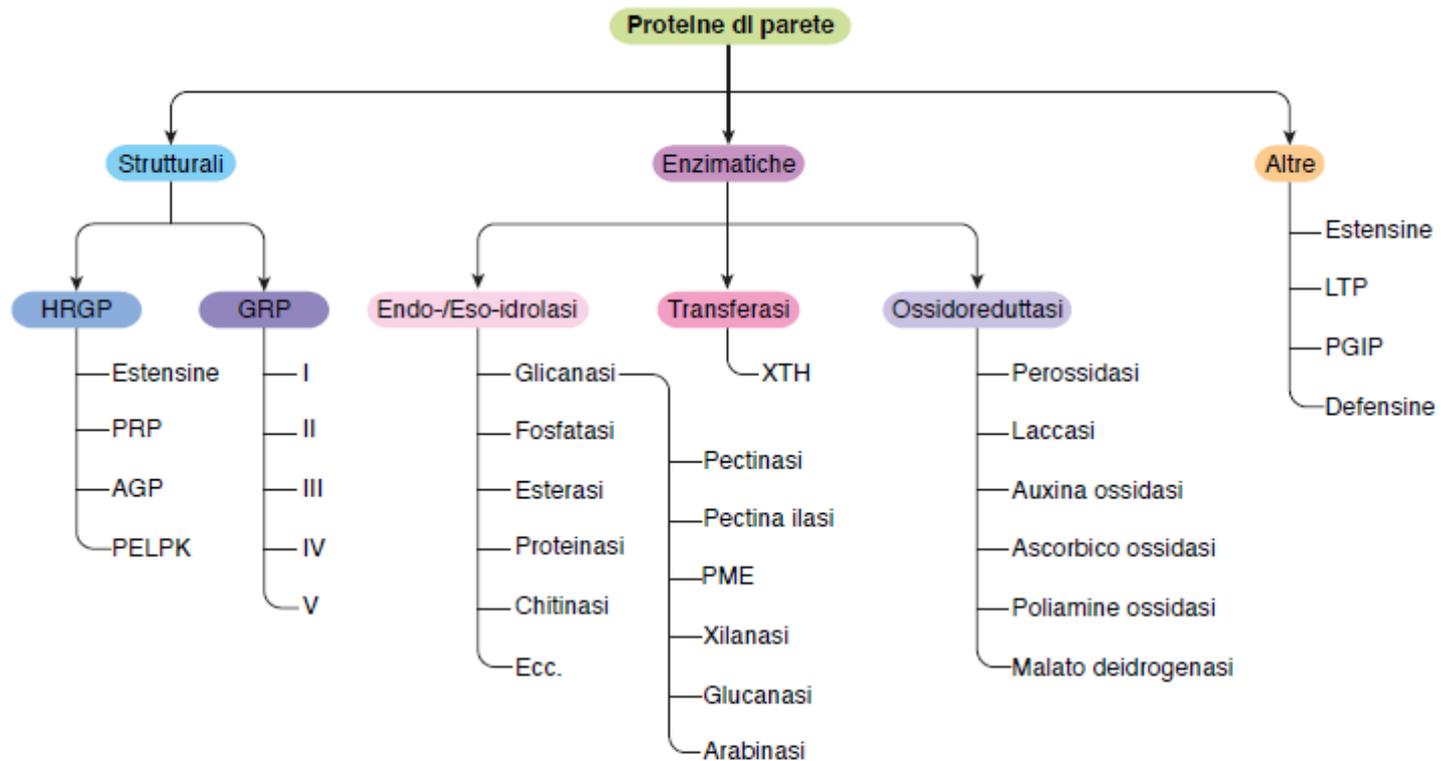
# Fase matriciale: **PROTEINE**

Sono generalmente GLICOSILATE (glicoproteine) e appartengono a 4 GRUPPI, caratterizzati da SEQUENZE AMINOACIDICHE ALTAMENTE RIPETUTE. La struttura regolare e l'alto grado di glicosilazione, che consente la formazione di legami con i polisaccaridi, ne fanno degli ottimi componenti strutturali. Possono essere estratte e purificate quando sono nella via di secrezione ma una volta raggiunta la parete tendono a polimerizzare ed a reagire con altre componenti parietali diventando insolubili e non estraibili.

## **PROTEINE STRUTTURALI**

1. *Hydroxyprolin Rich Glyco Proteins* = estensine (HRGP)
2. *Proline Rich Proteins* (PRP)
3. *Glycine Rich Proteins* (GRP)
4. *Arabino Galattan Proteins* (AGP)

(la componente polisaccaridica è dominante. Oltre che in parete si trovano nella faccia esterna della membrana plasmatica e la loro espressione è tessuto-specifica. Oltre alla funzione strutturale si ritiene abbiano anche un ruolo di molecole segnale nei processi di sviluppo)



**Figura 7.6** Classificazione delle proteine di parete. HRGP, glicoproteine ricche in idrossiprolina; PRP, glicoproteine ricche in prolina; AGP, arabinogalattano proteine; GRP, proteine ricche in glicina; XTH, xiloglucano endotransglucosilasi/idrolasi; PME, pectinmetilesterasi; LTP, proteine di trasferimento dei lipidi, PGIP, proteina inibitoria delle poligalatturonasi.

# PROTEINE ENZIMATICHE

La parete primaria delle piante superiori contiene numerosi enzimi coinvolti nel metabolismo, integrazione, assemblaggio sopra-molecolare e rimodellamento dei suoi diversi componenti e di conseguenza di fondamentale importanza nella regolazione dei processi di sviluppo e nelle risposte a stress biotici e abiotici.

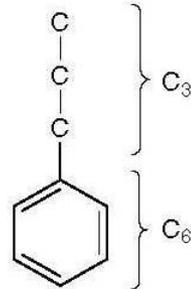
I più comuni appartengono alle classi delle idrolasi, transferasi e ossidoreduttasi. Le idrolasi individuate in parete sono in grado di tagliare internamente (endoidrolasi) o a partire dai gruppi terminali (esoidrolasi) quasi tutti i polimeri strutturali, ad eccezione di cellulosa e lignina. Alcune idrolasi hanno un ruolo importante nell'indebolire la parete (wall-loosening)  $\beta(1,4)$ -endoglucanasi,  $\beta(1,4)$ -endoxiloglucanasi], altre nei processi di separazione cellulare (es. pectinasi, pectinmetilesterasi), altre ancora costituiscono un vero e proprio arsenale per la difesa contro gli invasori (chitinasi,  $\beta(1,3)$ -endoglucanasi).

Le transferasi sono invece coinvolte prevalentemente nei processi di irrigidimento della parete catalizzando la formazione di nuovi legami tra polimeri uguali (omo-transferasi) o differenti (etero-transferasi). Peculiare è la funzione dell'enzima xiloglucano endotransglucosilasi/idrolasi che presenta sia attività idrolasica che transferasica. In *Arabidopsis*, sono stati identificati oltre 30 geni che codificano per diverse isoforme con differente specificità di substrato e regolazione trascrizionale tessuto-, tempo- e stimolo-dipendente, coinvolte, presumibilmente, nella regolazione della dinamicità della parete. Le perossidasi sono gli enzimi più abbondanti in parete. Sono responsabili della formazione di legami interfenolici tra i componenti polimerici di parete. Insieme alle laccasi sono coinvolte nei processi di polimerizzazione della lignina.

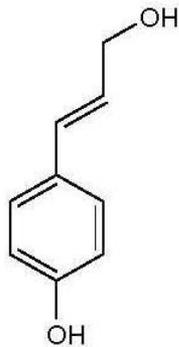
Le Lipid Transfer Protein sono piccole proteine basiche caratterizzate dalla presenza di otto residui di cisteina conservati che contribuiscono alla stabilizzazione di una tasca idrofobica mediante la formazione di ponti disolfuro. La tasca può accomodare una varietà di piccole molecole idrofobiche tra cui i lipidi. Sono coinvolte nella sintesi di suberina e cutina, ma contribuiscono anche all'espansione cellulare con modalità ancora da chiarire. La loro presenza è, infatti, richiesta per l'attività di wall-loosening. Tra le proteine non enzimatiche con funzione di difesa, le PGIP (Polygalacturonase inhibiting proteins) e le defensine intervengono con meccanismi differenti nel proteggere la pianta dalle infezioni di batteri e funghi patogeni. Infine, nella parete di numerose piante svernanti sono presenti proteine antigelo che inibiscono la formazione di cristalli di ghiaccio negli spazi intercellulari. Presentano domini idrofili che si legano ai piccoli cristalli di ghiaccio e ne impediscono la crescita.

# Fase matriciale: FENOLI

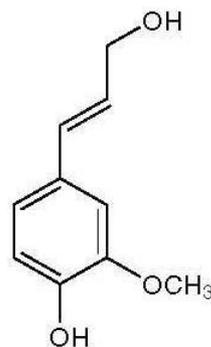
Appartengono alla classe dei FENILPROPANOIDI e sono i costituenti base della lignina definiti anche lignoli. La lignina presente esclusivamente nella parete secondaria conferisce compattezza ed idrofobicità rendendo la parete impermeabile e resistente alla compressione. La lignina comparve nel devoniano e permise agli organismi vegetali di conquistare l'ambiente terrestre (conduzione e sostegno).



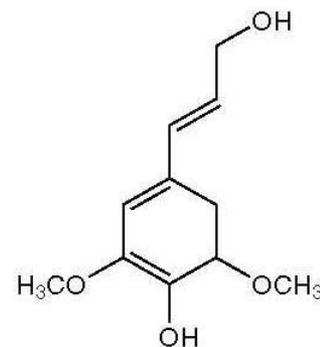
Scheletro di fenilpropano (C<sub>6</sub>C<sub>3</sub>)



Alcol *p*-cumarilico



Alcol coniferilico



Alcol sinapilico

## **Fase matriciale: ACQUA**

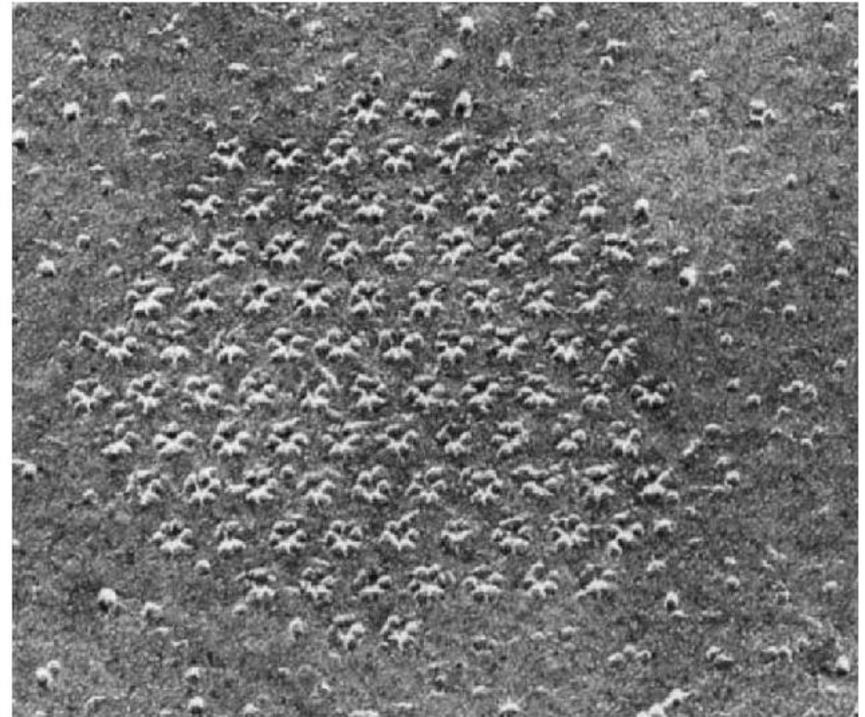
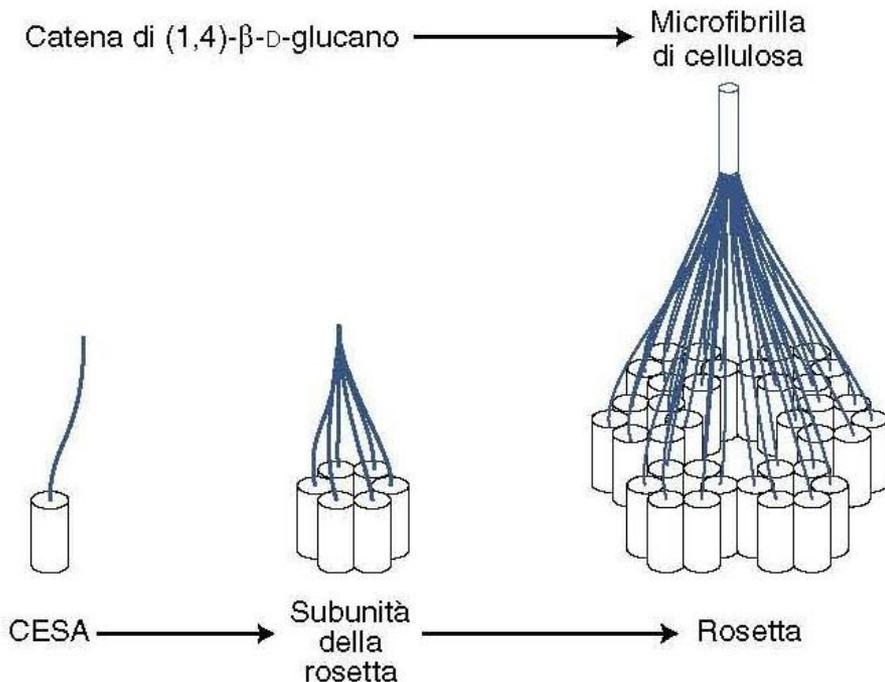
L'acqua può arrivare al 60% del peso della parete primaria. Ha anche funzione strutturale legandosi con le pectine a formare gel. Forma anche legami idrogeno con gli altri polimeri della parete.

# PARETE CELLULARE VEGETALE:

biogenesi

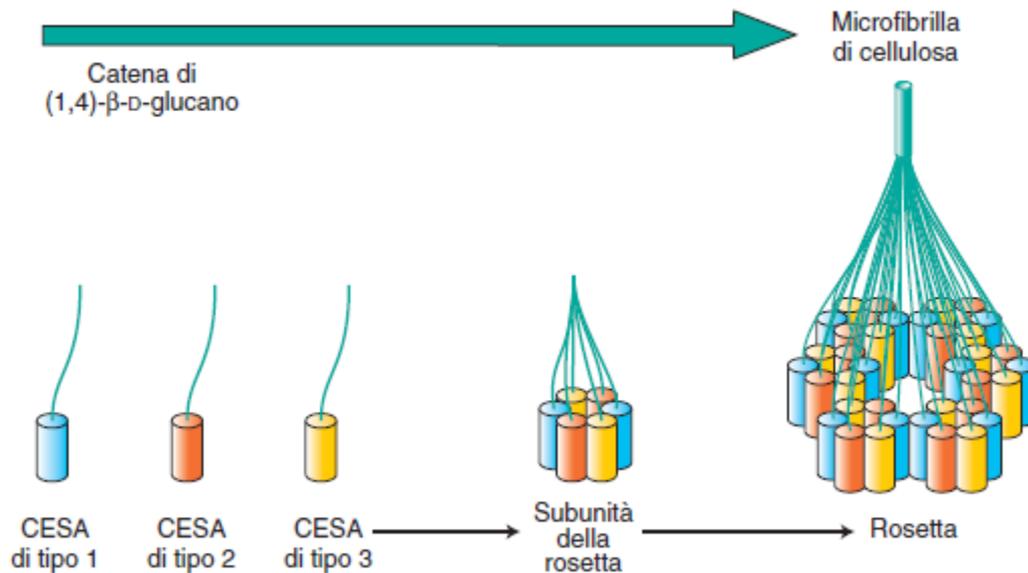
# Biogenesi della parete: **CELLULOSA**

La cellulosa viene sintetizzata a livello della membrana plasmatica nel complesso della rosetta. E' un complesso multienzimatico formato da 6 subunità, a sua volta ciascuna subunità è formata da 6 proteine, cellulosa sintasi (CESA) appartenenti al gruppo delle glicosiltransferasi.



# Biogenesi della parete: CELLULOSA

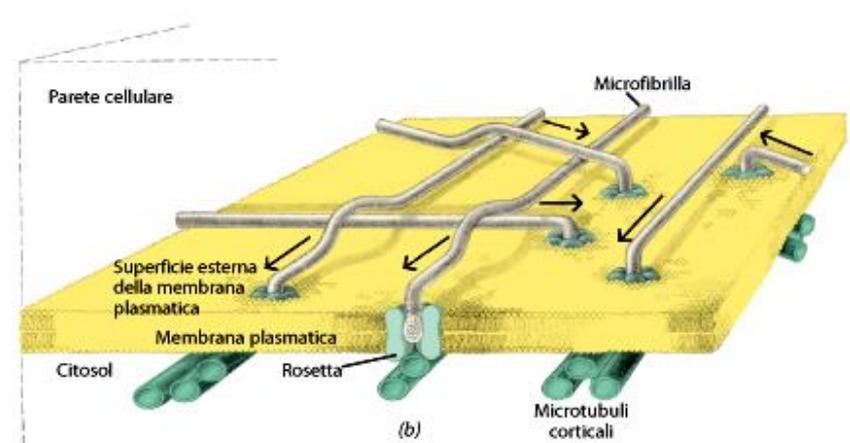
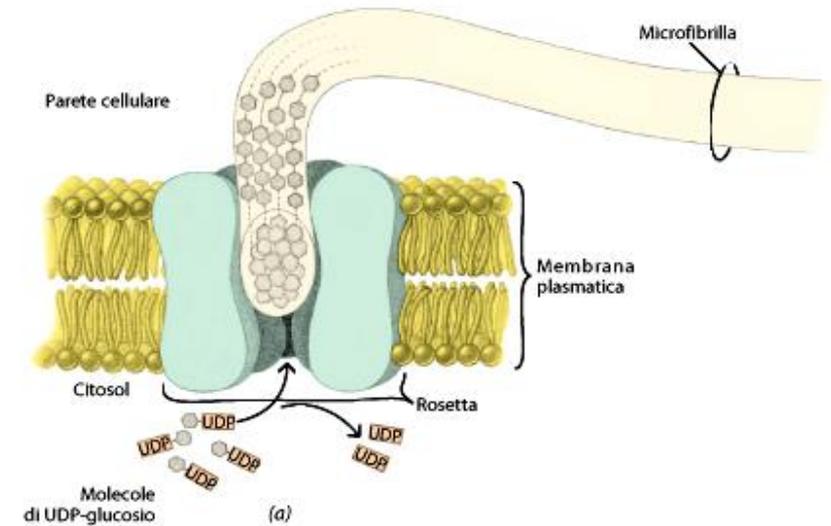
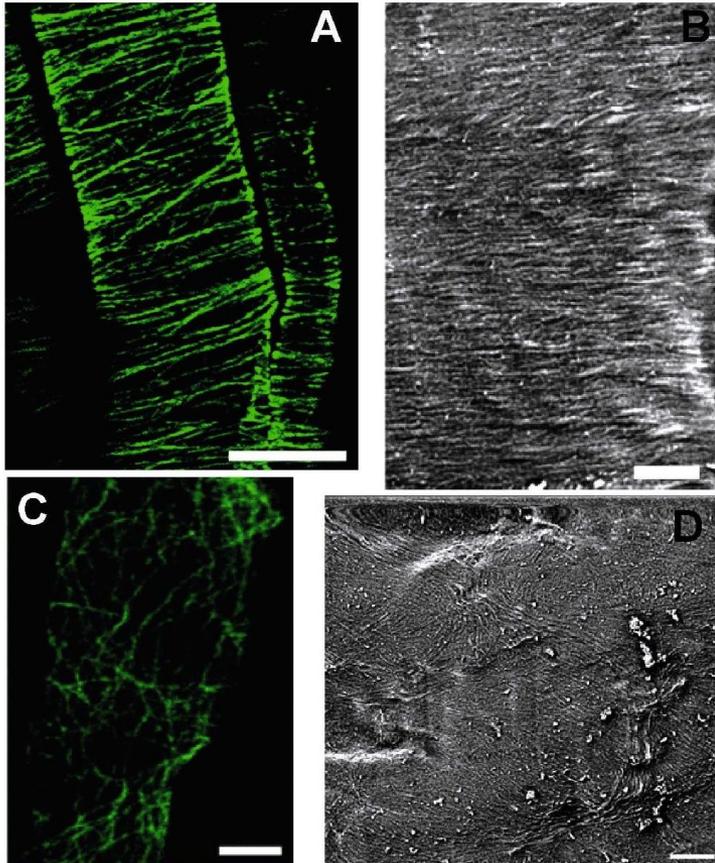
Tre diverse proteine CESA sono necessarie per la costruzione di ogni subunità della rosetta, che ha un diametro di circa 25-30 nm. In *Arabidopsis* le sei proteine CESA che costituiscono la subunità sono codificate da tre geni e sono diverse nella parete primaria (CESA 1, 3 e 6) rispetto alla secondaria (CESA 4, 7 e 8). I residui di glucosio necessari per la sintesi provengono dal saccarosio citoplasmatico, un dimero di glucosio e fruttosio. Il saccarosio viene idrolizzato da un enzima chiamato saccarosio sintasi, che si trova strettamente associato alla porzione citosolica della rosetta.



**Figura 7.11**

**Struttura schematica di un complesso della rosetta**, formato da sei subunità ciascuna contenente sei polipeptidi di cellulosa sintasi (CESA), codificati da tre geni (tipo 1, 2 e 3). Da ogni CESA viene sintetizzato un poliglucano (filamento azzurro) che si associa agli altri a formare una microfibrilla di cellulosa.

# Biogenesi della parete: **CELLULOSA**



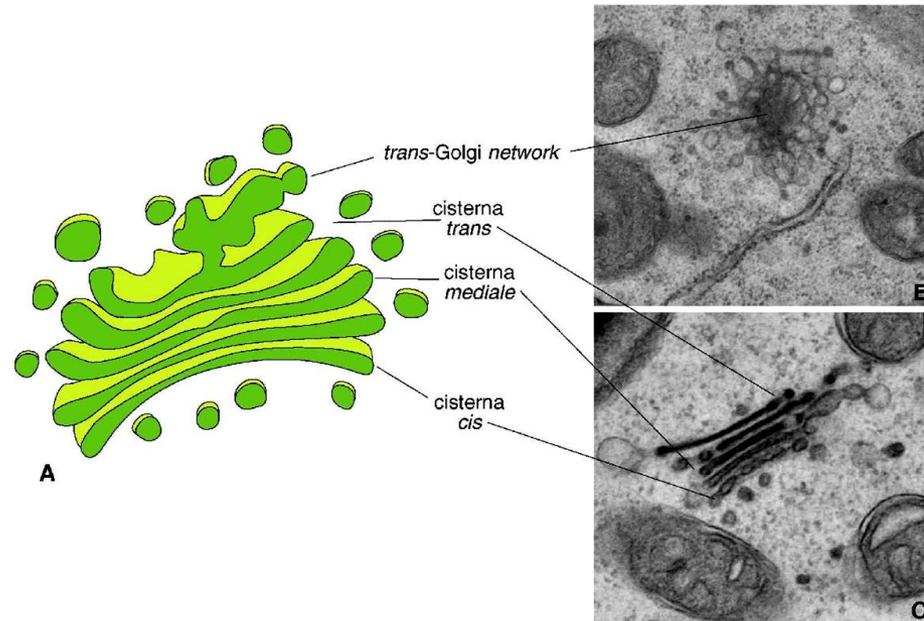
I microtubuli corticali sono stati visualizzati al microscopio confocale e le microfibrille di cellulosa dello strato più interno della parete con un microscopio elettronico a scansione. Notare come la mutazione fra2 (in C) alteri la disposizione dei microtubuli corticali (visibili in verde in A e C) e come questo si rifletta su una alterata disposizione delle microfibrille di cellulosa dello strato più interno della parete (D)

**Unità di CESA marcate si muovono seguendo i microtubuli corticali**

# Biogenesi della parete: **COMPONENTI MATRICIALI**

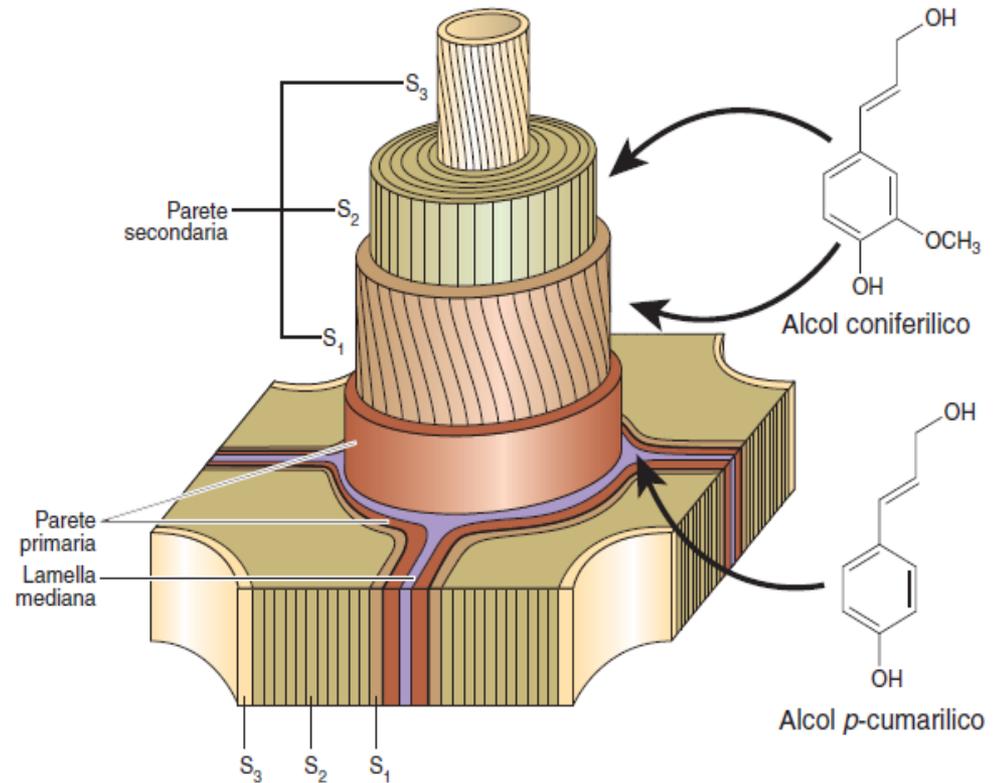
La biosintesi di pectine ed emicellulose avviene nell'apparato del Golgi ad opera di specifiche glicosiltrasferasi di membrana

Una volta sintetizzati, i polimeri raggiungono la parete mediante trasporto vescicolare



# Struttura della parete: **LAMELLA MEDIANA**

La **lamella mediana** è la porzione più esterna della parete, e quindi della cellula. Origina dalla piastra cellulare ed è in comune tra cellule contigue. È uno strato molto sottile, responsabile dell'adesione cellula-cellula. È composta da sostanze pectiche che variano in struttura: nella zona appressata tra due cellule sono abbondanti le pectine metilate, mentre nelle zone di giunzione tra più cellule, dove si possono formare gli spazi intercellulari, le pectine più abbondanti sono quelle non metilate. Sono quindi le pectine le maggiori responsabili dell'adesione di cellule contigue. Nelle cellule con pareti secondarie la lamella mediana viene incrostata da lignina e tende a scomparire.



La diversa composizione chimica della parete durante il suo sviluppo e nei diversi tipi cellulari si riflette sulle sue proprietà fisiche e chimiche: plasticità, elasticità, resistenza alla compressione e alla trazione, porosità e permeabilità all'acqua e ai gas, carica elettrica. **La plasticità dipende soprattutto dalla componente pectica. Le pectine formano gel anche in parete, e quindi sono la componente che meglio asseconda il protoplasto nella sua crescita. La plasticità è però controllata anche mediante l'azione di proteine specifiche** (espansine, xiloglucanoendotransglucosilasi,  $\beta$ -glucanasi, poligalatturonasi, pectinmetilesterasi, ecc.) che, rimodellando i legami che intercorrono tra i polimeri della matrice, conferiscono alla cellula la possibilità di cambiare forma. **L'acqua è abbondante in pareti plastiche, scarsa in quelle rigide. L'elasticità è legata alla componente fibrillare.** Cellule ricche di cellulosa, come quelle del collenchima, tornano nella loro posizione e forma originali una volta che viene rimossa la forza deformante, quindi plasticità ed elasticità dipendono dall'equilibrio tra componente pectica e cellulosica. **Sia la cellulosa che la lignina sono importanti nel determinare la resistenza alla trazione e alla compressione.** Il contributo della cellulosa è massimo quando la forza ha la stessa direzione delle microfibrille. La lignina conferisce resistenza sia per le sue caratteristiche strutturali, sia perché, occupando il posto dell'acqua, importante per la plasticità, ne riduce il contenuto in parete. **La porosità, ovvero la dimensione degli spazi attraverso cui le molecole sciolte in acqua possono liberamente muoversi attraverso le maglie dei polimeri parietali, dipende dalle pectine. Il limite dei pori è di circa 10 nm,** per cui in parete possono muoversi liberamente solo piccole molecole (saccarosio, ormoni, piccoli peptidi, ioni inorganici). **Il pH della parete tra 4-6.**

# Struttura della parete:

## **PARETE PRIMARIA E SECONDARIA**

Tutte le pareti primarie sono plastiche e contengono un protoplasto vivo. Nelle cellule meristematiche e parenchimatiche la parete è solitamente sottile, formata dai pochi impercettibili strati depositi durante la crescita della cellula. In alcuni tipi cellulari la parete primaria può essere più spessa e costituita da più strati, come nel collenchima e nell'epidermide, dove contiene anche molecole impermeabilizzanti idrofobiche. In alcuni tipi cellulari, quando la crescita è cessata, vengono depositi ulteriori strati di parete, internamente alla parete primaria. Tali strati, spesso distinti in esterno, mediano ed interno ed indicati con S1, S2 e S3, sono ricchi in cellulosa, privi di proteine, sia strutturali che enzimatiche, e poveri di emicellulose e pectine. Spesso, anche se non sempre, contengono lignina. Il diverso orientamento delle microfibrille nei vari strati conferisce alla parete secondaria una struttura lamellare, rendendola più resistente. A volte, la crescita della parete può essere così cospicua da occludere quasi completamente il protoplasto, come in alcune fibre. Inoltre la frequente lignificazione rende lo scambio di soluti molto difficoltoso. Alcune cellule con pareti secondarie particolarmente elaborate svolgono la loro funzione da morte, come avviene nelle tracheidi e nelle trachee.

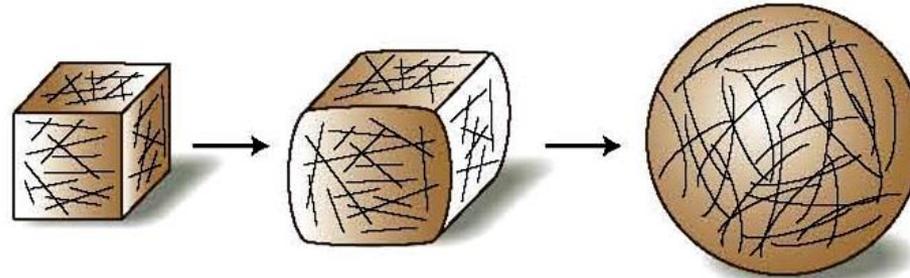
# PARETE CELLULARE VEGETALE:

funzioni

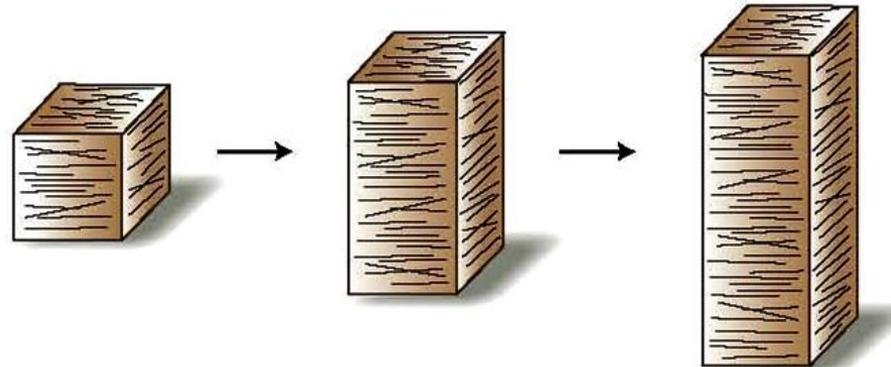
# FUNZIONI: CRESCITA E FORMA CELLULARE

L'espansione cellulare dipende dall'orientamento delle fibre di cellulosa

A) Microfibrille di cellulosa orientate in modo casuale



B) Microfibrille di cellulosa orientate in modo trasversale

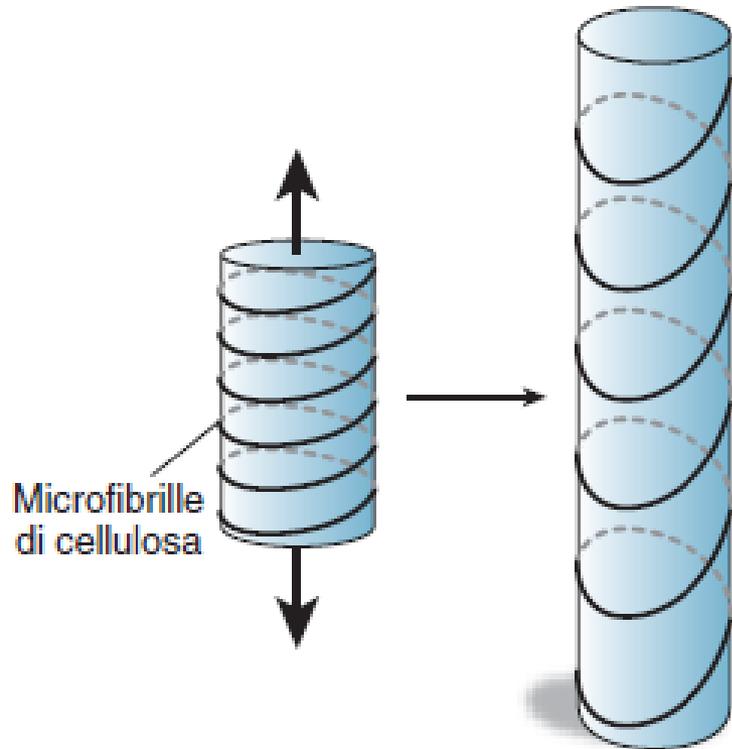


# FUNZIONI:

## CRESCITA E FORMA CELLULARE

L'espansione cellulare dipende dall'orientamento delle microfibrille di cellulosa più interne. Se la disposizione è casuale, la resistenza all'espansione è omogenea in tutte le direzioni, per cui la forma che ne risulta è sferica.

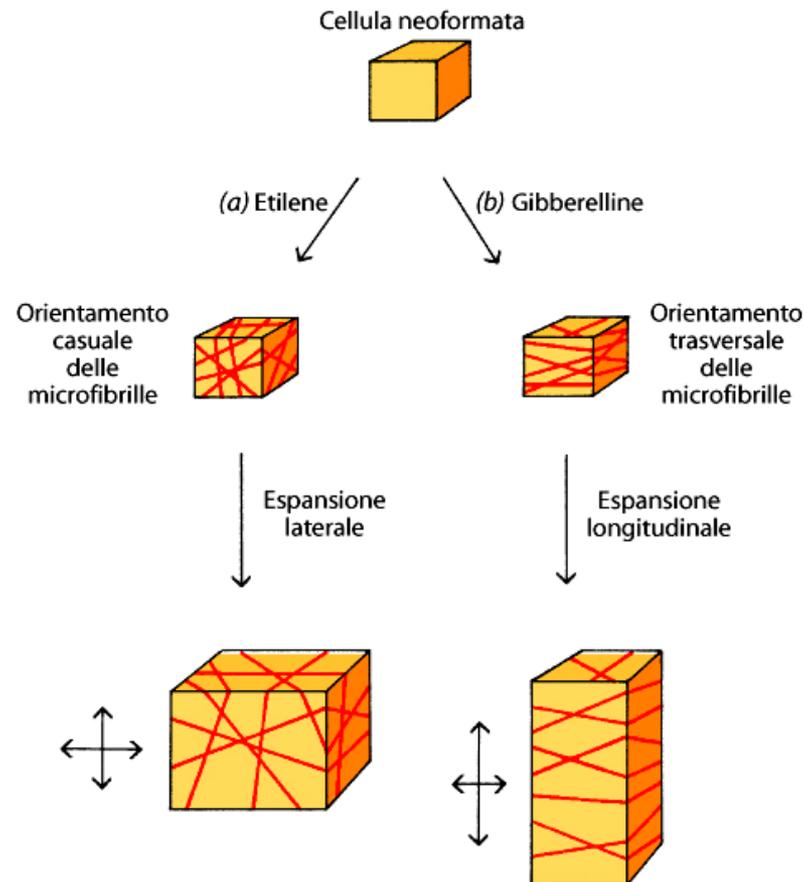
Quando la maggior parte delle microfibrille di cellulosa ha una disposizione orientata, l'espansione cellulare avviene perpendicolarmente ad esse, perché in tale direzione la resistenza è minore. La crescita per distensione avviene perpendicolarmente ai fasci di cellulosa appena depositi. Con il passare del tempo nuovi strati di fibrille vengono depositi, sempre perpendicolari alla linea di distensione mentre quelli più vecchi ruotano leggermente, fornendo così la forza necessaria a contrastare una crescita eccessiva. La crescita in lunghezza della maggior parte delle cellule vegetali a forma molto allungata è dovuta alla deposizione a spirale delle microfibrille di cellulosa. Tale deposizione consente di resistere all'espansione laterale, mentre, grazie anche al riarrangiamento dei polimeri di matrice, la cellula si può espandere perpendicolarmente alle fibrille di cellulosa, in modo simile a quanto avviene alle singole spire di una molla quando si esercita una forza alle sue estremità.



D) Allontanamento delle spire delle microfibrille di cellulosa in una cellula in distensione

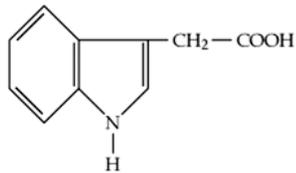
# FUNZIONI: CRESCITA E FORMA CELLULARE

I fitormoni influenzano l'orientamento delle fibre di cellulosa



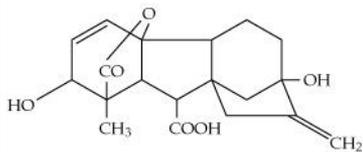
# FUNZIONI: CRESCITA CELLULARE

I **fitormoni** controllano l'accrescimento cellulare modificando l'**estensibilità** della parete:



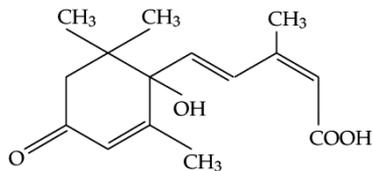
auxina

→ estensibilità (+) → accrescimento (+)

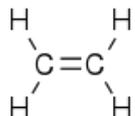


gibberellina

→ estensibilità (-) → accrescimento (-)

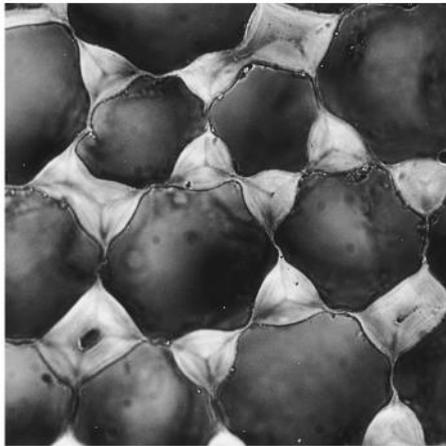


ABA

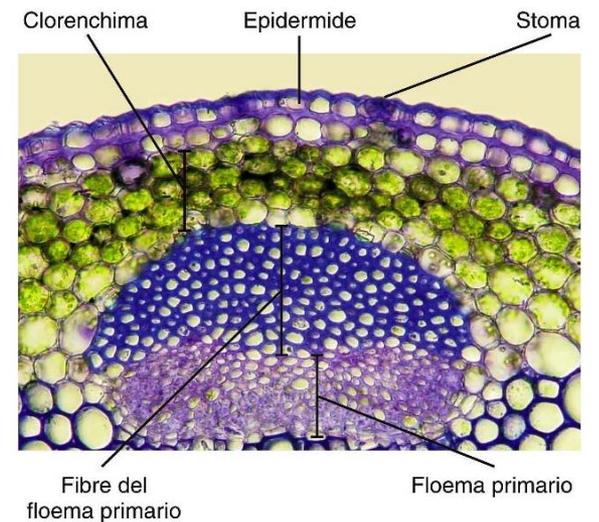
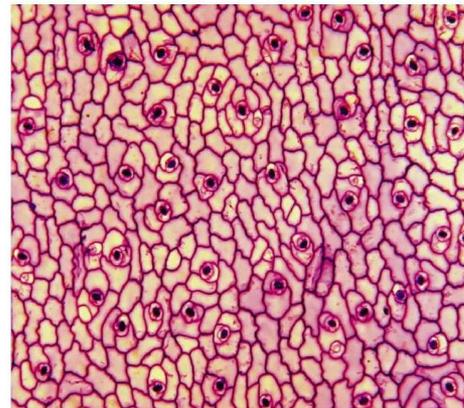
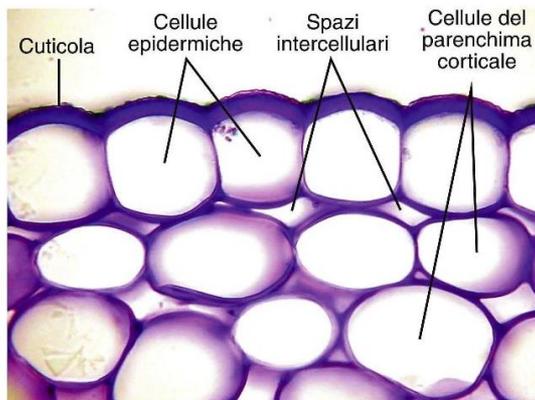
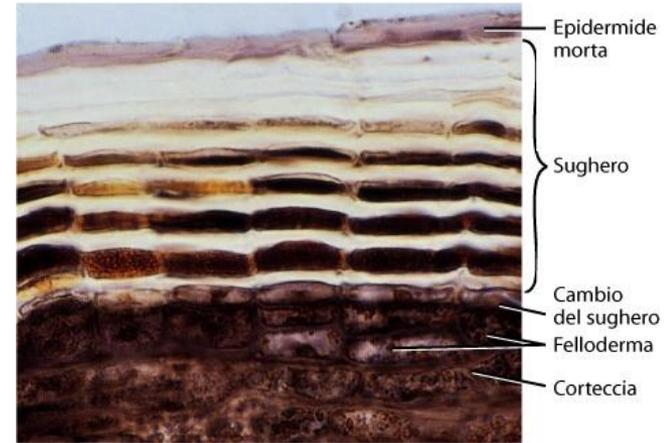
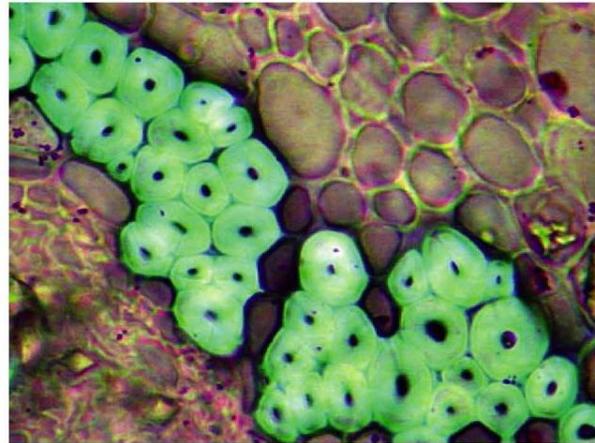


etilene

# FUNZIONI: FORMA CELLULARE

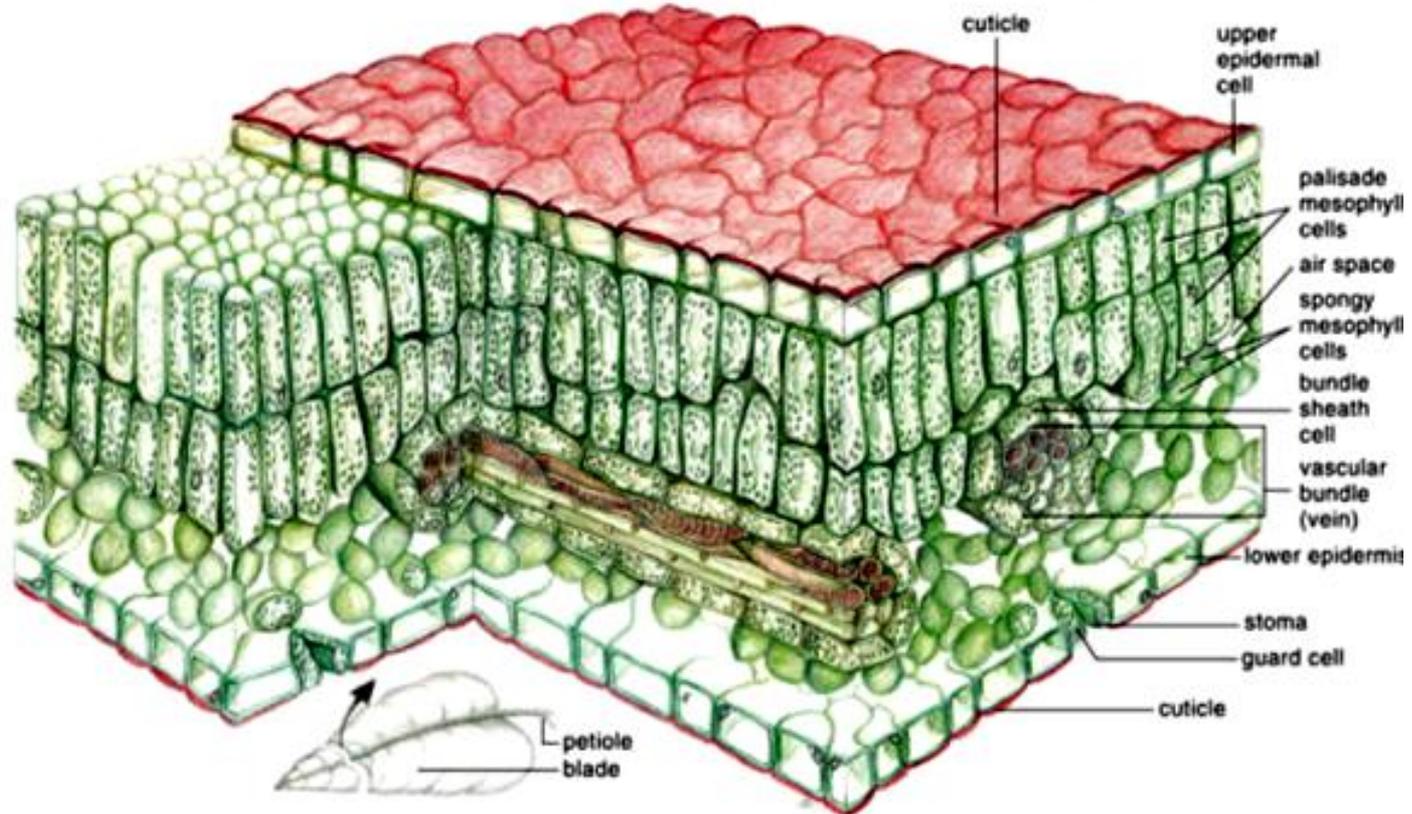


25 μm



# FUNZIONI: FORMA CELLULARE

La forma delle singole cellule riflette la forma del tessuto



# FUNZIONI: FORMA CELLULARE

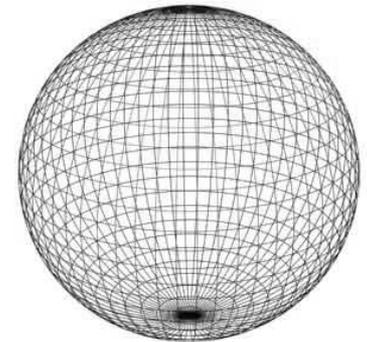
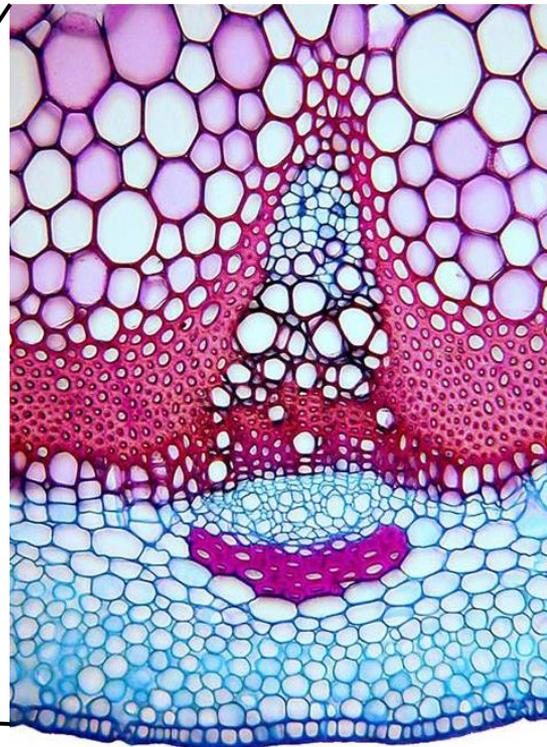
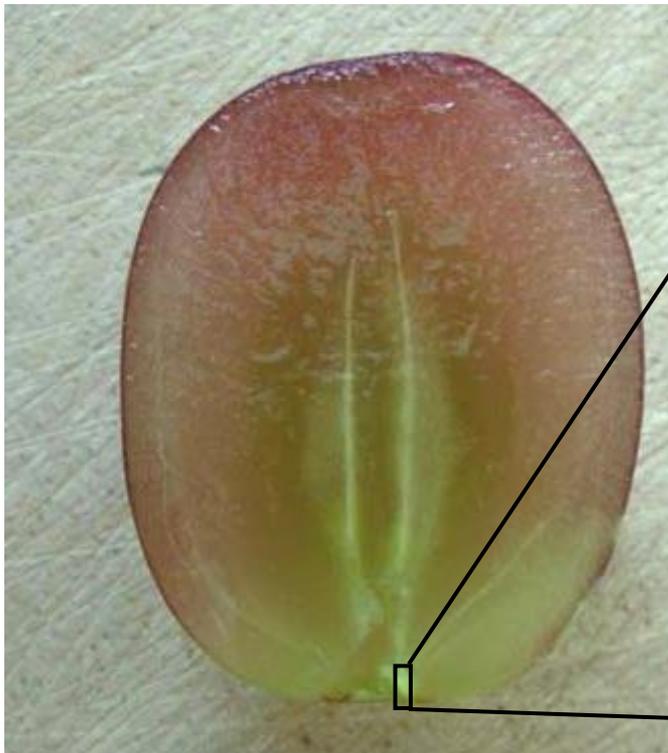
La forma delle singole cellule riflette la forma dell'organo



Cellule allungate

# FUNZIONI: FORMA CELLULARE

La forma delle singole cellule riflette la forma dell'organo

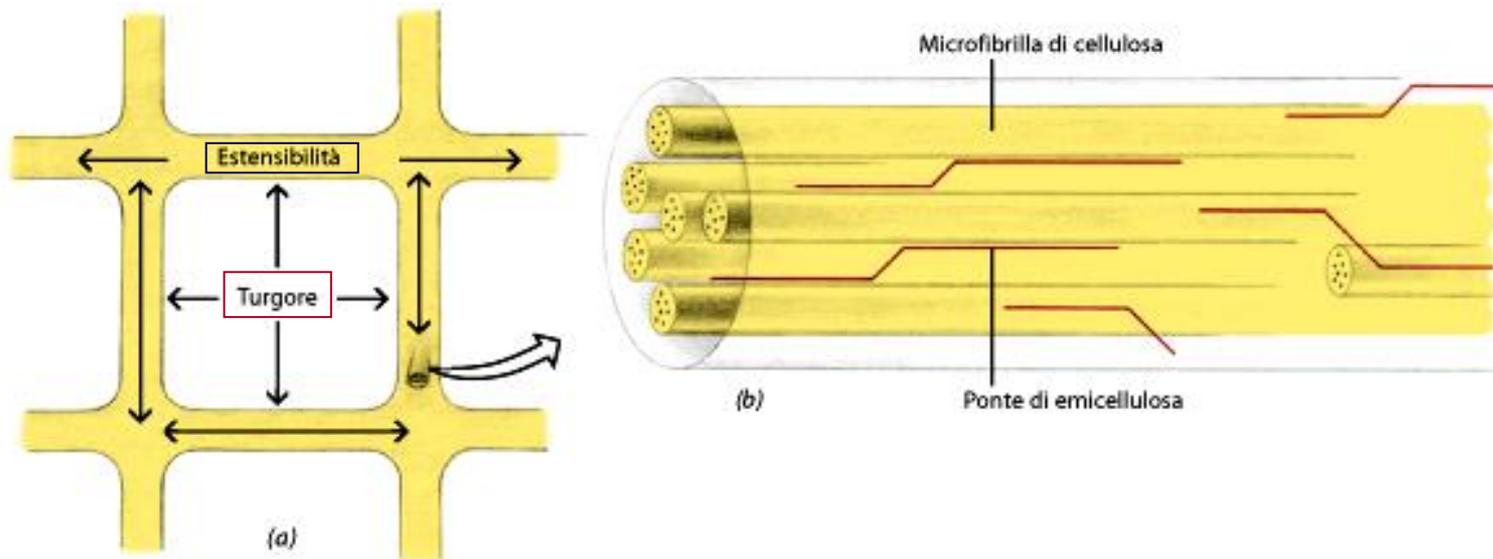


Cellule  
isodiametriche

# FUNZIONI: RUOLO NELLA CRESCITA CELLULARE

Il tasso di **accrescimento cellulare** è controllato da:

- valore della **pressione di turgore**
- grado di **estensibilità** della parete



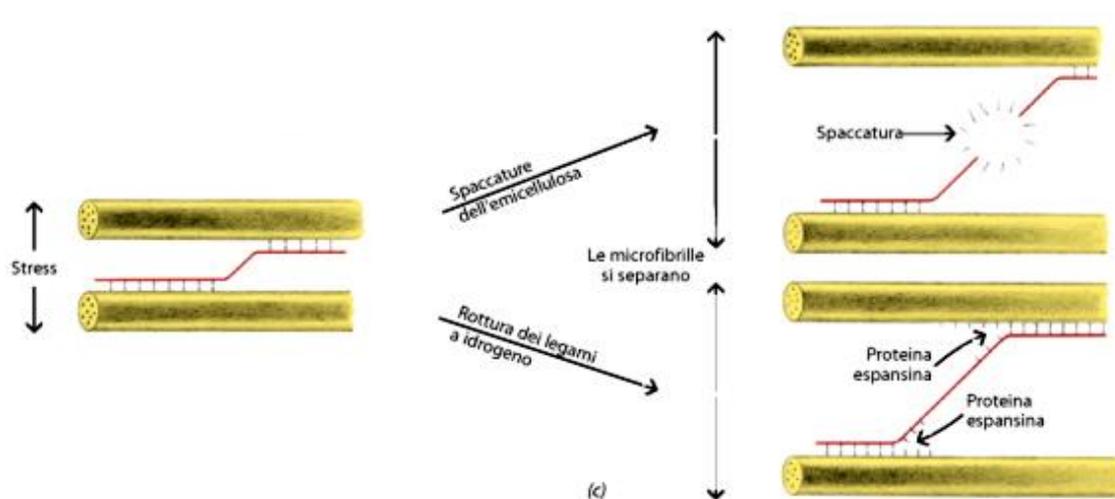
# FUNZIONI: CRESCITA CELLULARE

## Ipotesi: crescita acida

L'auxina attiva la pompa protonica della membrana plasmatica

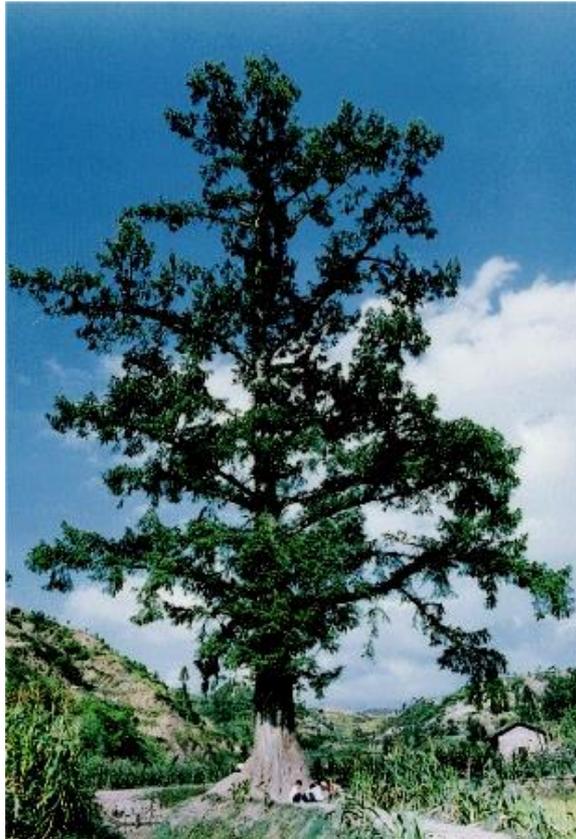
H<sup>+</sup> vengono pompate dal citosol verso la parete cellulare. La componente attiva è rappresentata dalle proteine espansine che catalizzano l'espansione in dipendenza dal pH indebolendo i legami idrogeno fra i polisaccaridi di parete, agiscono sull'interfaccia tra cellulosa ed emicellulose.

## ALLENTAMENTO STRUTTURALE DELLA PARETE CELLULARE



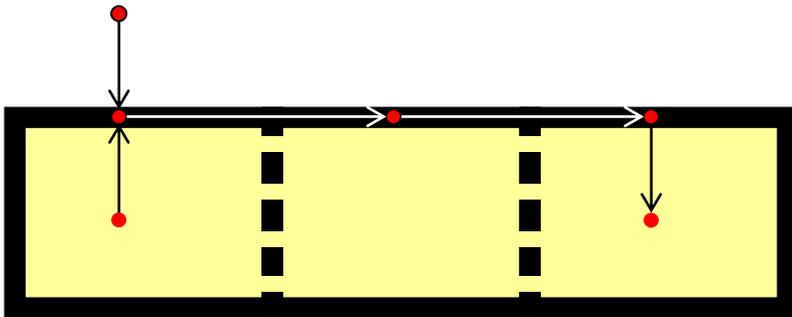
# **FUNZIONI:** **SOSTEGNO MECCANICO**

**La parete cellulare fornisce ai tessuti vegetali le proprietà fisiche adeguate all'accrescimento contro gravità**

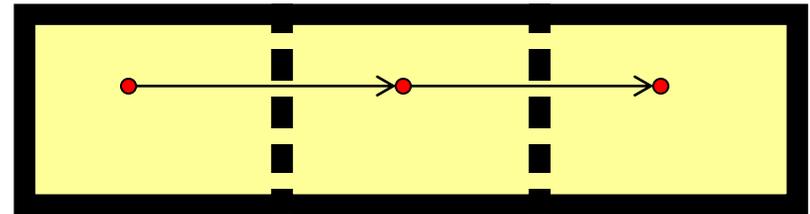


# FUNZIONI: TRASPORTO

L'acqua e i soluti idrosolubili possono essere trasportati da cellula a cellula attraverso le pareti cellulari (via apoplastica)



TRASPORTO APOPLASTICO  
(attraverso la parete)



TRASPORTO SIMPLASTICO  
(attraverso i plasmodesmi)

**SIMPLASTO** insieme dei protoplasti e dei loro plasmodesmi  
**APOPLASTO** insieme delle pareti cellulari e del sistema di conduzione xilematico

# **FUNZIONI:**

## **DIFESA COSTITUTIVE DA PATOGENI**

**PR proteins con funzione antimicrobica tra queste le difensine che alterano la permeabilità delle membrane di funghi e batteri**

Le **difese indotte** si attivano a seguito del riconoscimento di molecole segnale da parte di recettori, localizzati sulla membrana plasmatica di quasi tutte le piante superiori, appartenenti alla famiglia genica delle LRR-RK (Leucine-rich repeat receptor kinases). I segnali possono essere di derivazione microbica (elicitori esogeni) o derivare dalla stessa pianta (elicitori endogeni). Gli elicitori esogeni comprendono prodotti dell'idrolisi di chitina,  $\beta$ -glucani e peptidoglicani che sono informativi dell'attacco in corso. Quelli endogeni sono frammenti di parete rilasciati dall'azione di enzimi microbici o comunque associati a un danno fisico. Gli elicitori meglio caratterizzati sono di derivazione pectica (oligogalatturonidi) ma anche prodotti di degradazione di emicellulose e cutina possono attivare risposte di difesa.

# FUNZIONI: DIFESA DA PATOGENI

Infezione



Scoppio ossidativo (produzione di ROS:  $O_2^-$ ,  $OH\cdot$ ,  $H_2O_2$ )



Morte del patogeno (potere  
citotossico dei ROS)



PCD



Rafforzamento della parete  
cellulare



$H_2O_2$  è il substrato delle perossidasi coinvolte:

- nella biosintesi della lignina
- nella formazione di legami crociati tra HRGP  
(*Hydroxyprolin Rich Glyco Proteins*)

# FUNZIONI: DIFESA DA PATOGENI

Infezione fungina



Le **PGIP** (*PolyGalacturonase Inhibiting Proteins*) vegetali riconoscono le **poligalatturonasi fungine**



Rallenta la digestione delle **pectine** ed è favorita la produzione di **oligogalatturonani** (frammenti di pectine che fungono da secondi messaggeri)



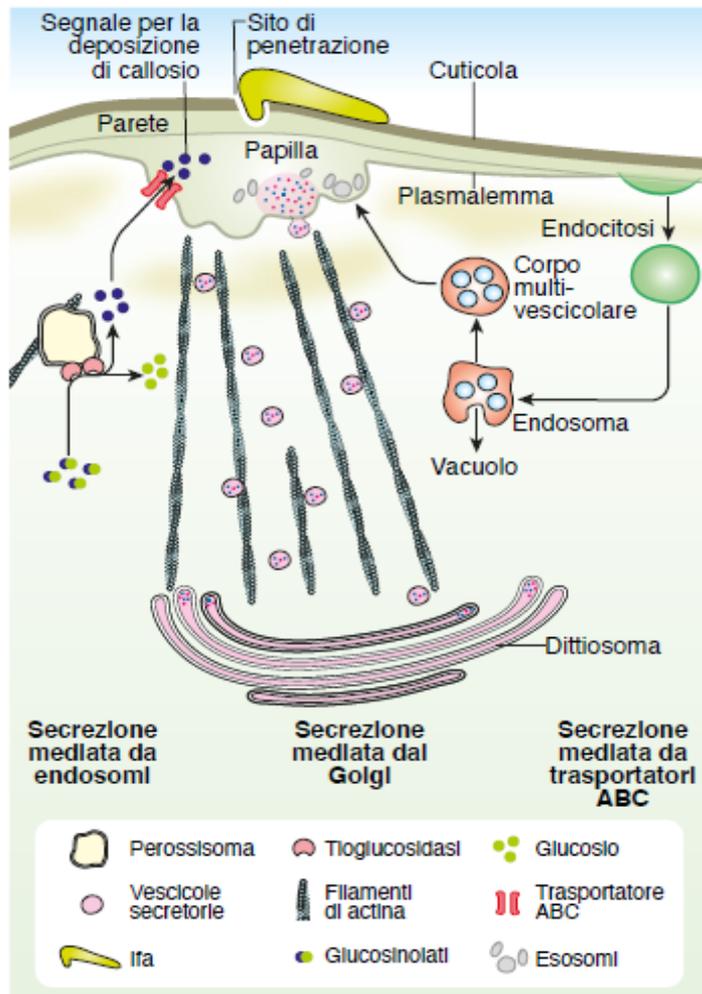
Attivazione delle risposte difensive (ad es. neosintesi di fitoalessine)

# **FUNZIONI:**

## **DIFESA DA PATOGENI**

**Le difese indotte includono risposte precoci che si attivano 2-5 minuti dopo l'elicitazione e risposte tardive che richiedono la trascrizione genica.**

Il burst ossidativo è una delle risposte precoci e consiste nella produzione in parete di perossido di idrogeno per azione di NADPH-ossidasi della membrana plasmatica e altre ossidasi apoplastiche. Il perossido, oltre ad avere attività antimicrobica diretta, induce la formazione di cross-link ossidativi tra i costituenti della parete (HRPG, fenilpropanoidi, ecc.) che rinforzano la parete e rallentano la penetrazione del patogeno in attesa che vengano attivate le risposte trascrizione-dipendente. Spesso, le risposte tardive determinano un ulteriore irrigidimento della parete finalizzato a confinare l'infezione ad un numero ristretto di cellule. Questo processo porta alla formazione della papilla ovvero di una zona della parete a ridosso del punto di infezione fortemente rinforzata dalla deposizione di callosio, fenoli, HRPG e lignina.

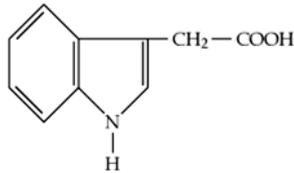


**Figura 7.18** La parete rappresenta un campo di battaglia in cui pianta e patogeno si affrontano con un arsenale di attacco e difesa. Rappresentazione schematica della secrezione polarizzata a livello del sito in cui si formerà la papilla. Si osservi che, affinché la papilla riceva tutto l'armamentario di cui ha bisogno, sono coinvolti diversi eventi secretori che coinvolgono il pathway convenzionale (secrezione mediata dal Golgi) e pathway non convenzionali.

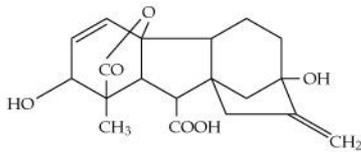
La papilla viene progressivamente depositata grazie alla riorganizzazione del sistema di endomembrane che ridistribuisce in modo polarizzato i complessi enzimatici (cellulosa sintasi e callosio sintasi), i materiali da costruzione, polisaccarididi di matrice, e molteplici composti antimicrobici verso il sito di infezione

# FUNZIONI: comunicazione

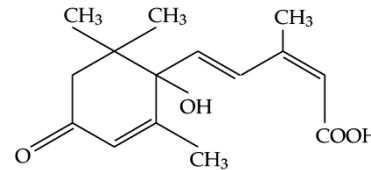
Nelle piante i FITORMONI sono i principali messaggeri che presiedono alla comunicazione tra cellule, organi e tessuti avviene grazie



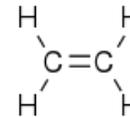
auxina



giberellina



ABA



etilene

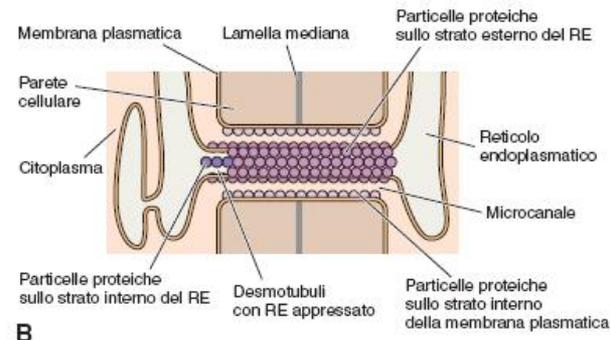
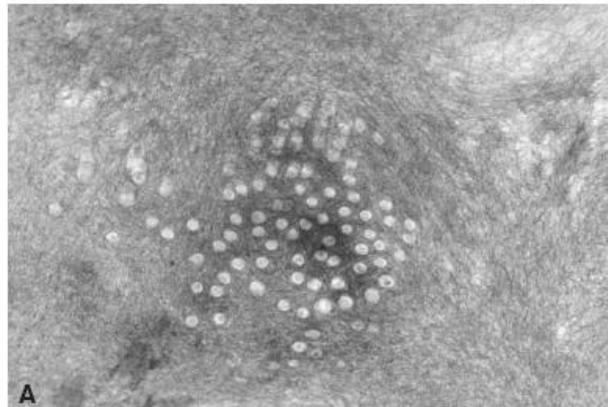
Altri messaggeri sono i FATTORI DI TRASCRIZIONE, che influenzano l'espressione genica nelle cellule bersaglio

# FUNZIONI: comunicazione

I messaggeri possono essere trasportati da una cellula all'altra attraverso i PLASMODESMI (via simplastica)

**Figura 2.16**

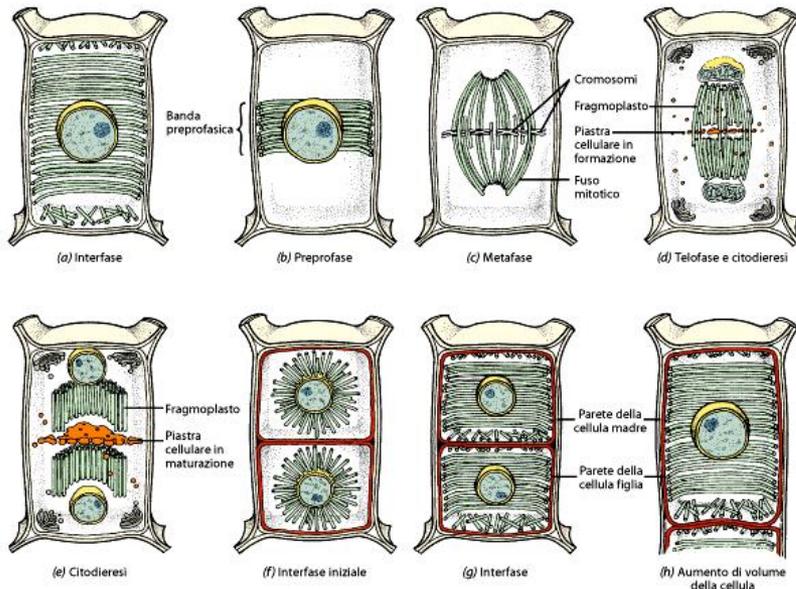
A) Foto al microscopio elettronico a trasmissione di una sezione trasversale di una punteggiatura primaria. Sono evidenti numerosi plasmodesmi nei quali, al centro di ognuno di essi, è visibile la sezione del desmotubulo (osservazione di B. Baldan). B) Schema di una sezione longitudinale di parete a livello di un plasmodesma. È evidente l'interruzione della parete e la continuità della membrana plasmatica tra cellule adiacenti con la conseguente formazione di un microcanale che garantisce il passaggio di acqua e piccole molecole. Al centro è visibile un desmotubulo, continuazione del reticolo endoplasmatico tra le cellule adiacenti (da L. Taiz e E. Zeiger, 2006, modificata).



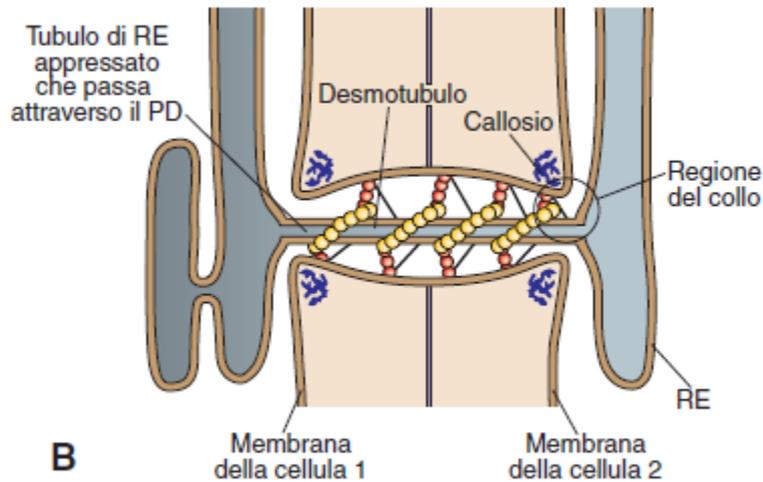
# FUNZIONI: comunicazione

**I plasmodesmi possono essere:**

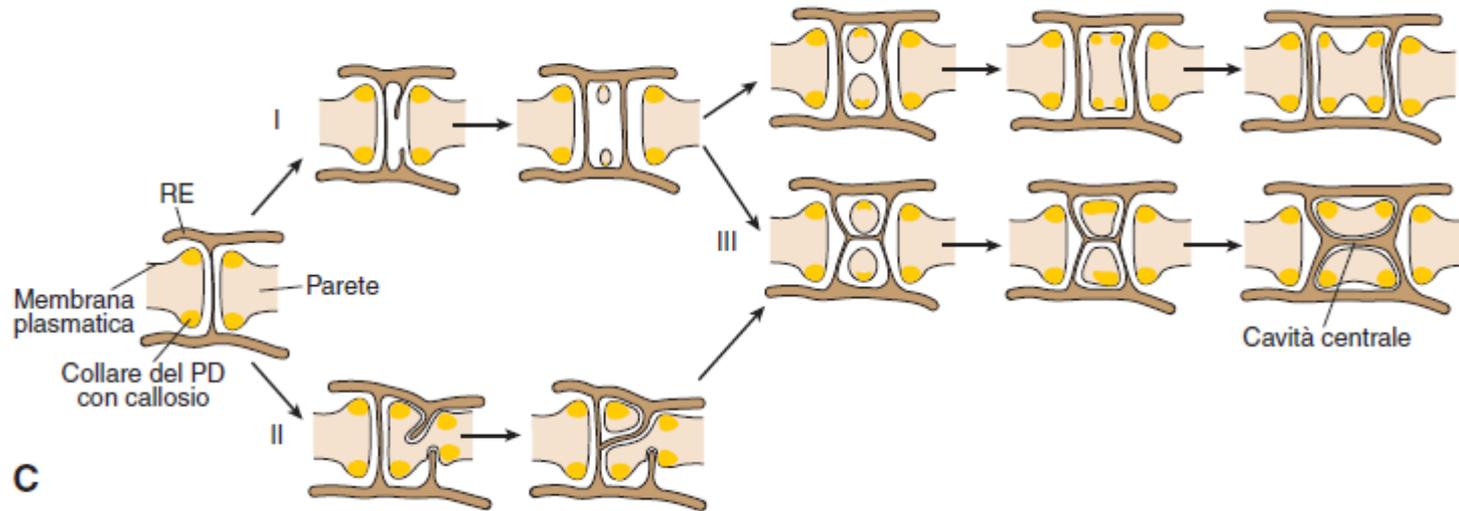
- **Primari**, se si formano da una non completa fusione della piastra cellulare durante la citodieresi
- **Secondari**, se si formano in cellule già sviluppate, grazie ad una dissoluzione controllata e localizzata delle pareti, di conseguenza la membrana plasmatica di cellule adiacenti viene in contatto



Spesso i plasmodesmi non sono isolati ma raggruppati a formare strutture che in parete primaria vengono definite **punteggiature primarie** mentre in parete secondaria, che non viene deposta in corrispondenza dei gruppi di plasmodesmi, vengono dette **punteggiature**.



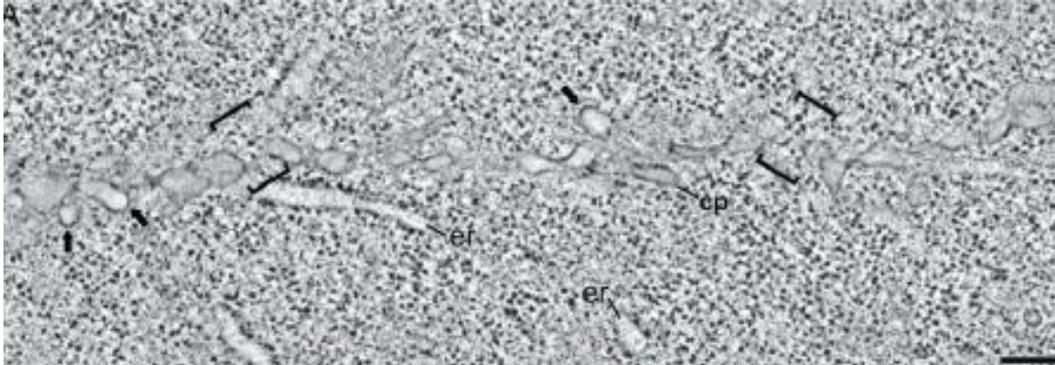
Modello strutturale di un semplice plasmodesma primario. È evidente l'interruzione della parete e la continuità della membrana plasmatica tra cellule adiacenti con la conseguente formazione di un microcanale che garantisce il passaggio di acqua e piccole molecole. Al centro è visibile un desmotubulo, tubicino costituito da reticolo endoplasmatico (RE) appressato che passa attraverso la parete di due cellule adiacenti. È stato proposto che varie proteine, tra cui l'actina e altre non identificate (sfere gialle e rosse e raggi neri), siano presenti nel plasmodesma con la funzione di mantenerne l'integrità strutturale. Il callosio, depositato attorno alla regione del collo, è importante per modulare l'apertura del canale del plasmodesma e, di conseguenza, la sua permeabilità.



**Modelli di formazione di plasmodesmi secondari. Secondo il modello detto “di fissione”** il rilassamento della componente matriciale durante la crescita per distensione della parete consente l’inserzione di un secondo desmotubulo all’interno di un plasmodesma allargato. Con l’aumentare della distensione della parete, il nuovo plasmodesma si separa da quello originale e la deposizione di materiale parietale, tra cui anche microfibrille di cellulosa, separa definitivamente i due desmotubuli, portando alla formazione di due plasmodesmi. In alcuni casi, che dipendono dalla specie in esame, i desmotubuli non si separano completamente ma rimangono connessi a formare cavità o strutture ramificate (III). Secondo il modello di formazione *ex novo del poro (II)*, invece, il nuovo plasmodesma si inserisce nelle immediate vicinanze di uno preesistente in seguito all’erosione localizzata della parete. Le invaginazioni di membrana plasmatica nelle cavità lasciate libere dalla digestione della parete vengono occupate da due nuovi desmotubuli, ognuno originatosi da una cellula diversa, che si fondono nella regione della lamella mediana a formare una struttura complessa, ramificata o con cavità centrale. I plasmodesmi che ne risultano possono rimanere connessi per mezzo del RE nella regione della lamella mediana o separarsi definitivamente. Nuovi pori possono formarsi vicino a quelli esistenti da entrambi i lati della parete, fondendosi nella zona della lamella mediana e andando così a formare strutture complesse.

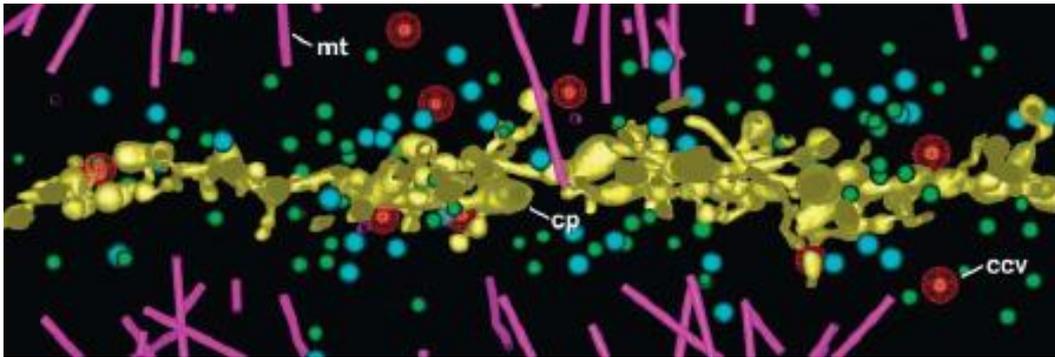
# FORMAZIONE DEI PLASMODESMI

A



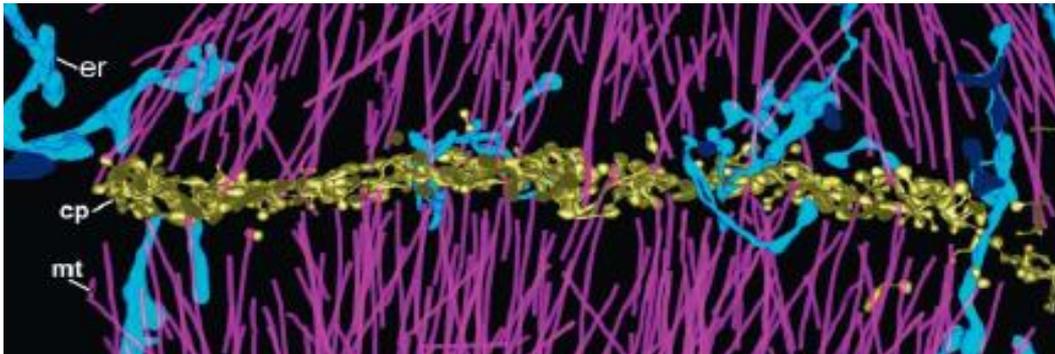
A. Fotografia al microscopio elettronico di un fragmoplasto

B



B. C. Ricostruzione della formazione del fragmoplasto

C



Electron Tomographic Analysis of Somatic Cell Plate Formation in Meristematic Cells of Arabidopsis Preserved by High-Pressure Freezing, Segui-Simarro et al., Plant Cell, 2004

# COMPONENTI DEI PLASMODESMI

- Con tecniche genomiche e proteomiche sono state identificate decine di proteine più o meno stabilmente associate con i plasmodesmi. Tra queste l'actina ha un ruolo nella porosità del plasmodesma.
- 1994 White et al. Immunolocalizzazione di actina nei plasmodesmi (*Protoplasma*)
- 1998 Radford e White immunolocalizzazione della miosina come componente dei plasmodesmi (*The Plant Journal*)
- Una beta glucanasi ha un ruolo importante nel modulare il collare di callosio che circonda il plasmodesma contribuendo alla permeabilità.
- Varie proteine con attività enzimatica: callosio sintasi, perossidasi, pectin-metilesterasi, kinasi Ca-dipendenti
- Proteina contrattile : CENTRINA (Calcium binding protein) riscontrata nella regione del collo del plasmodesma

# **FUNZIONI:** **comunicazione**

TRASPORTO PASSIVO se la molecola ha dimensioni inferiori al limite di esclusione dimensionale (SEL= 1,5-2,0 nm)

TRASPORTO REGOLATO quando una molecola è grande e possiede delle sequenze in grado di alterare in modo transitorio il SEL, la permeabilità sembra dipendere dalla capacità di interagire con il desmotubulo

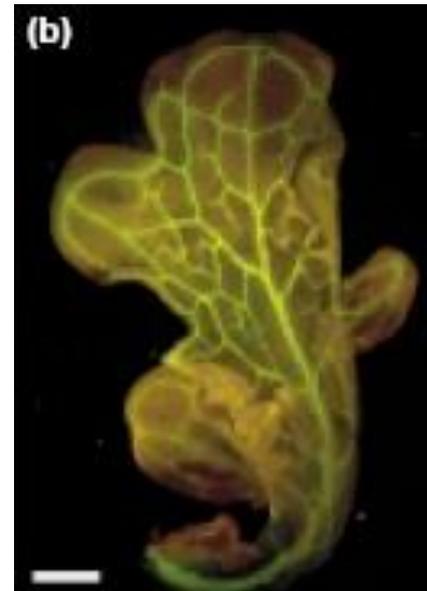
Nel caso dei Virus (grandi) per attraversare i plasmodesmi si legano a proteine vegetali che possiedono domini che li indirizzano ai plasmodesmi. Una volta raggiunto il plasmodesma, le particelle virali alterano il SEL in modo da poter diffondere nelle cellule adiacenti.

Attraverso i plasmodesmi non passano solo ioni e molecole organiche semplici, ma anche proteine, come fattori di trascrizione deputati al controllo dello sviluppo e piccoli RNA.

# IN CHE MODO AVVIENE IL TRASPORTO?

## Trasporto passivo:

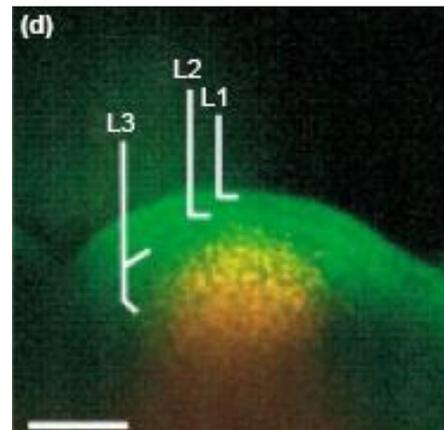
molecole fino a 40 kDa



Traffico intercellulare  
di GFP (27 KDa) in  
*Arabidopsis*

## Trasporto attivo

molecole più grandi



Traffico di  
KN1(Knotted 1):GFP  
tra gli strati 1,2,3  
del meristema  
apicale di  
*Arabidopsis*

# MODULAZIONE FISIOLOGICA DEL SEL

Il diametro massimo di molecole che possono attraversare il plasmodesma è 2 nm

**SEL è regolata da stress biotici e abiotici:**

- Differenza nella pressione di turgore
  - Elevate concentrazioni di  $Ca^{++}$
  - Livelli diminuiti di ATP
  - Stress anaerobici
  - Stress osmotici
- Diminuiscono  
SEL
- Aumentano  
SEL

**Ipotesi di Schulz (1999)** cambiamenti nella concentrazione di  $Ca^{++}$  e ATP inducono modifiche conformazionali nelle proteine dei plasmodesmi.

Alti livelli di  $Ca^{++}$  possono derivare da un flusso massivo dall'apoplasto o dal vacuolo in seguito a ferite (centrina)

Basse concentrazioni di ATP possono dipendere da stress anaerobici.

# TRAFFICO MOLECOLARE

## Studi del meccanismo di invasione sistemica dei virus:

- *Cowpea mosaic virus* si muove nella pianta come virione intero e causa un'alterazione permanente della struttura dei plasmodesmi
- *Tobacco Mosaic Virus* causa un'alterazione transiente dei plasmodesmi allo scopo di far passare il suo genoma sotto forma di complesso ribonucleoproteico

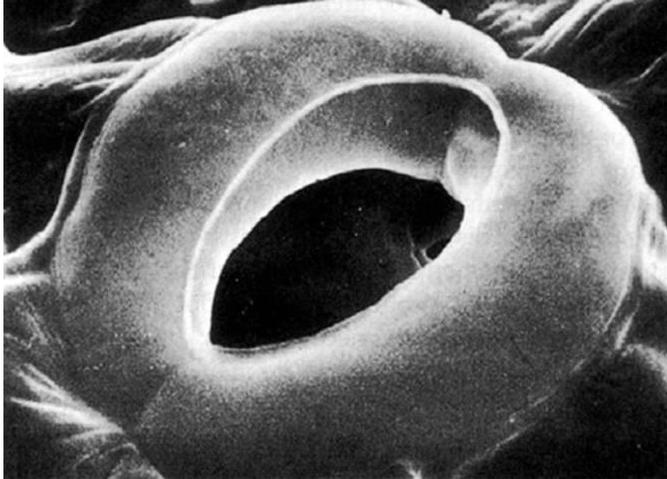
I VIRUS INTERAGISCONO CON I PLASMODESMI GRAZIE ALLE MP (MOVEMENT PROTEINS), CHE PROVOCANO UN AUMENTO DEL SEL

Molte proteine endogene agiscono alterando il SEL :  
KNOTTED 1 traffico tra la foglia e l'apice vegetativo

I plasmodesmi mediano il traffico di molecole responsabili dei processi di sviluppo, di funzioni fisiologiche e di reazioni di difesa a patogeni

# FUNZIONI: comunicazione

In alcuni casi è necessaria l'interruzione della comunicazione cellulare (occlusione dei plasmodesmi) che si realizza grazie alla deposizione di materiale di parete



Nelle prime fasi di sviluppo le cellule di guardia sono in comunicazione mediante plasmodesmi con le adiacenti cellule epidermiche.

Al termine del differenziamento la comunicazione via plasmodesmi viene interrotta

# FUNZIONI:

## Comunicazione pianta-ambiente

La comunicazione della pianta con l'ambiente avviene grazie a messaggeri chimici, ascrivibili principalmente al metabolismo secondario



colori



Veleni e deterrenti



sapori