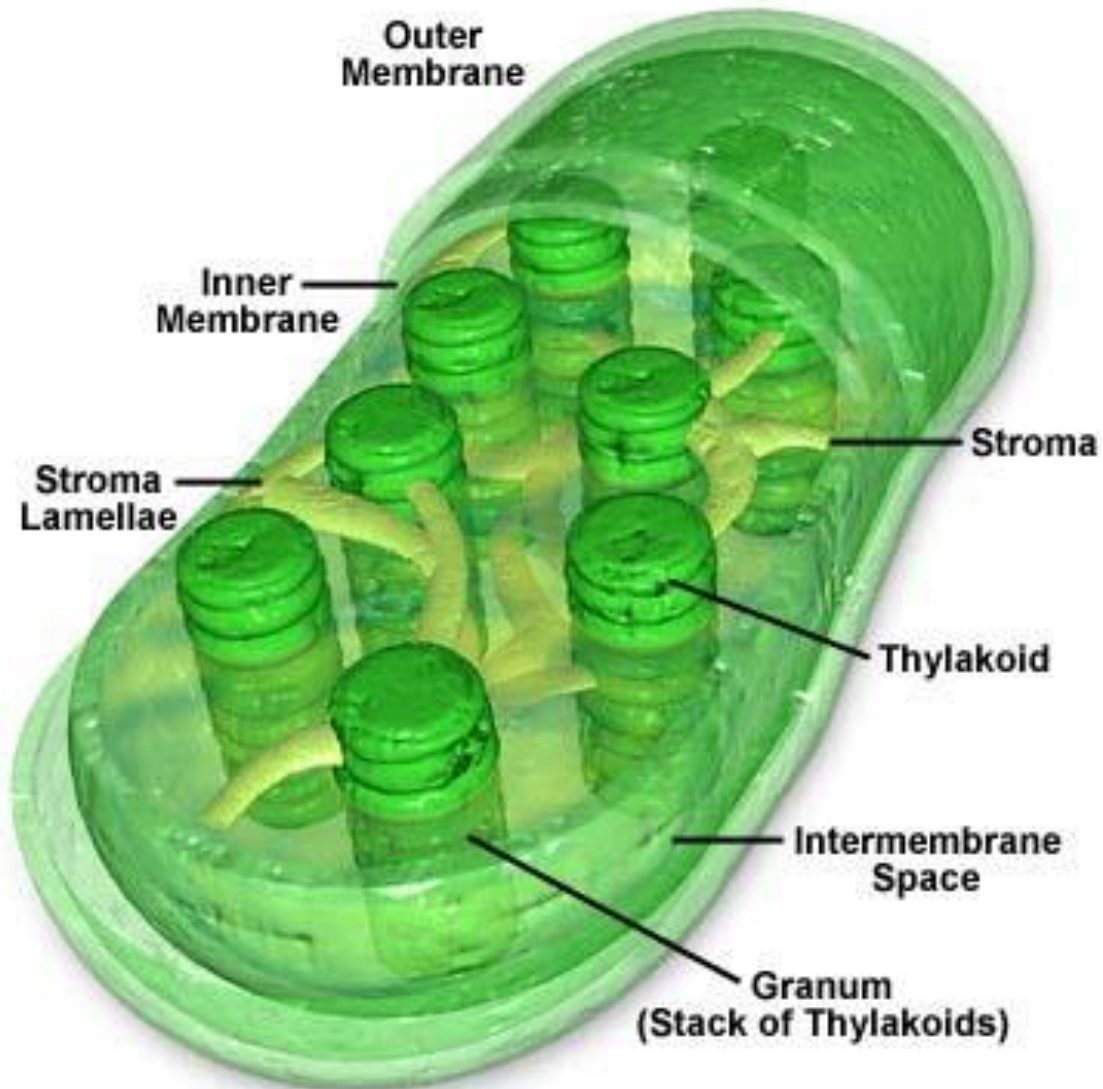


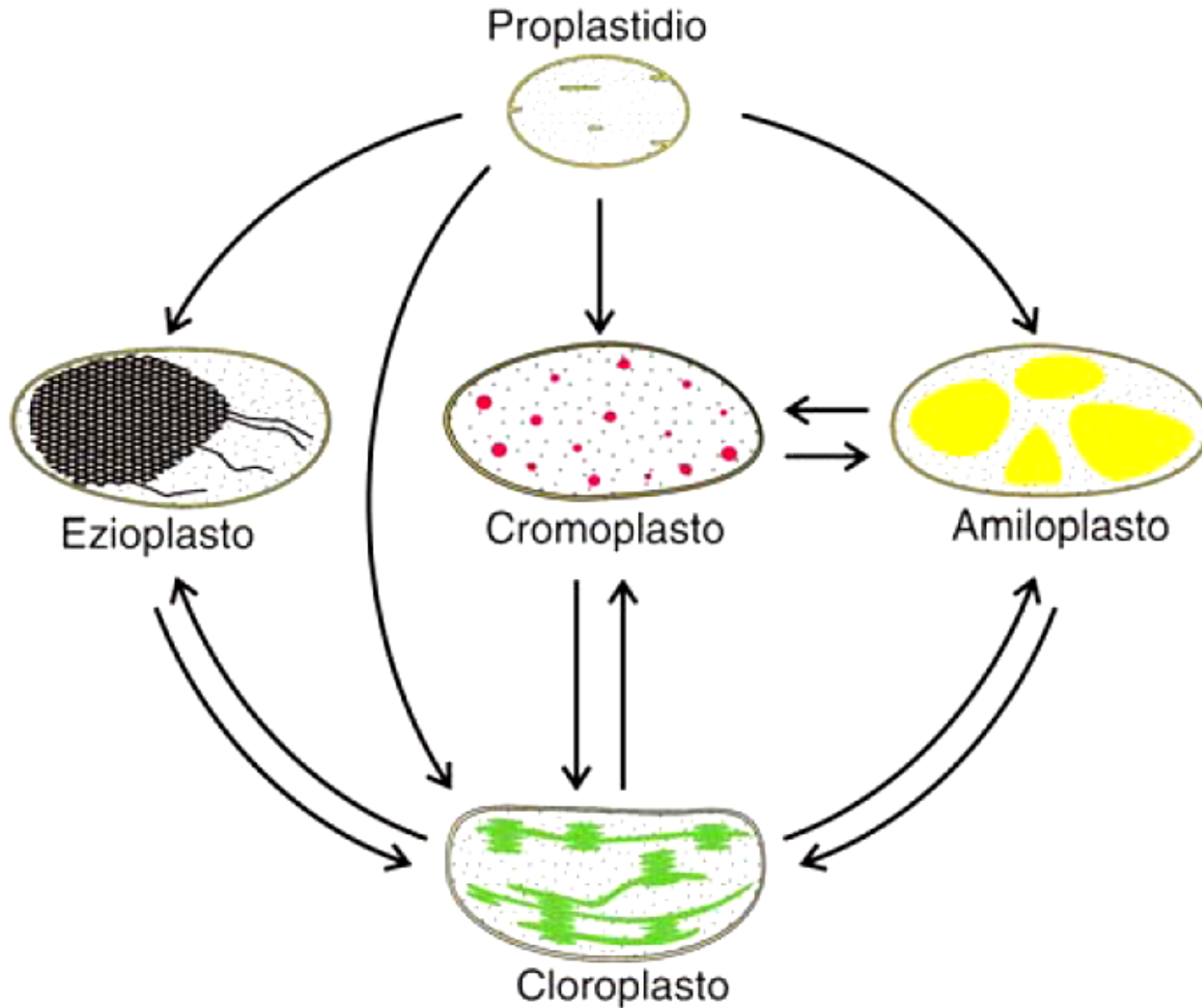
I PLASTIDI



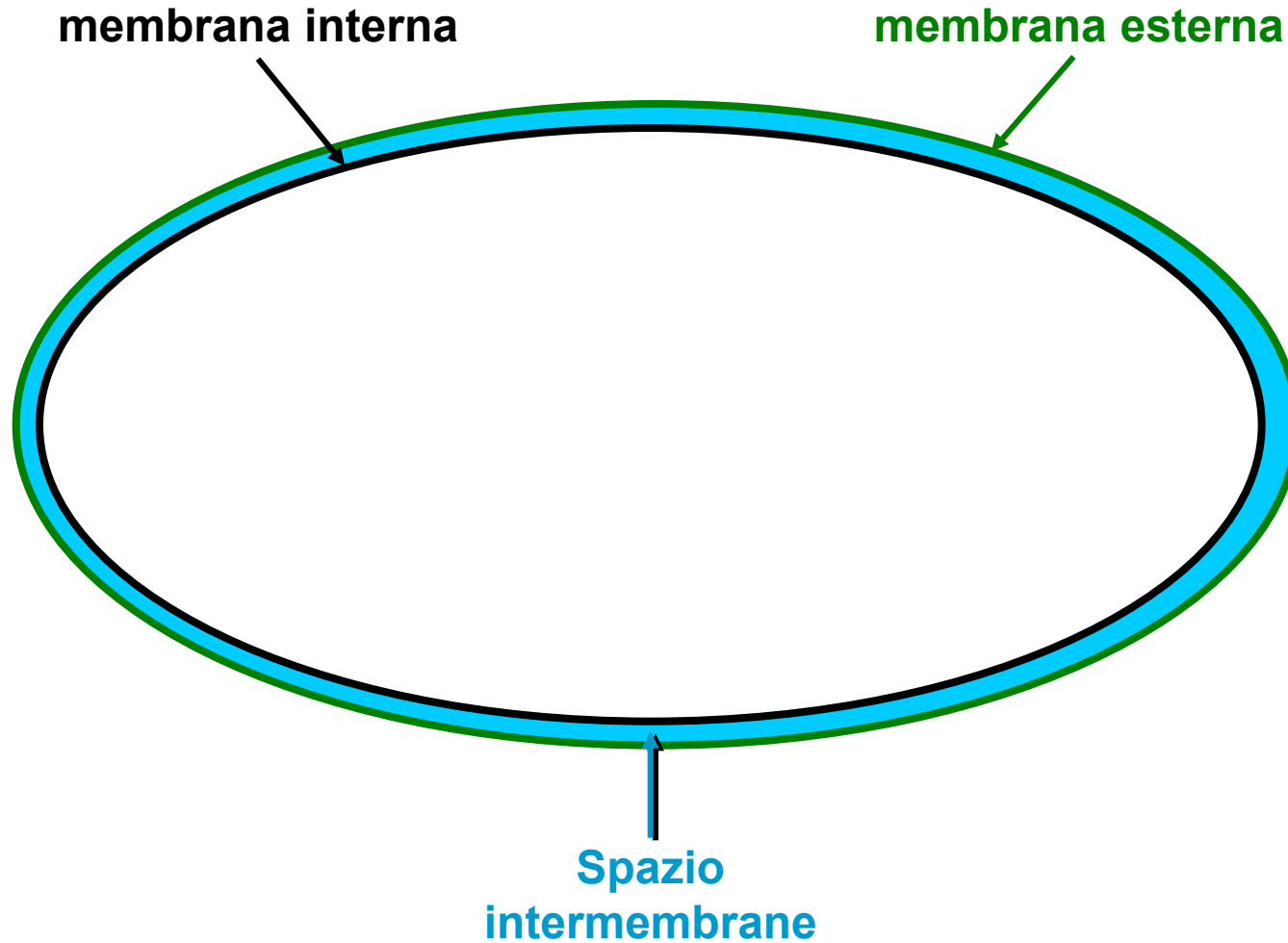
I PLASTIDI

I plastidi (dal gr. *plastikòs, modellato*) sono organelli caratteristici della cellula vegetale; ne esistono diversi tipi che differiscono per forma, struttura e funzione. In base al colore, i plastidi sono classificati in **cloroplasti** (dal gr. *chloròs, verde chiaro*), **cromoplasti** (dal gr. *chròma, colore*) e **leucoplasti** (dal gr. *leykòs, bianco*). I **cloroplasti** sono di colore verde e i pigmenti in essi contenuti sono clorofille e carotenoidi (ficobiline nei plastidi fotosintetici delle alghe rosse); i **cromoplasti**, di color giallo, arancio, o rosso, mancano di clorofille, ma sono ricchi in carotenoidi; i **leucoplasti**, sono incolori per l'assenza di pigmenti.

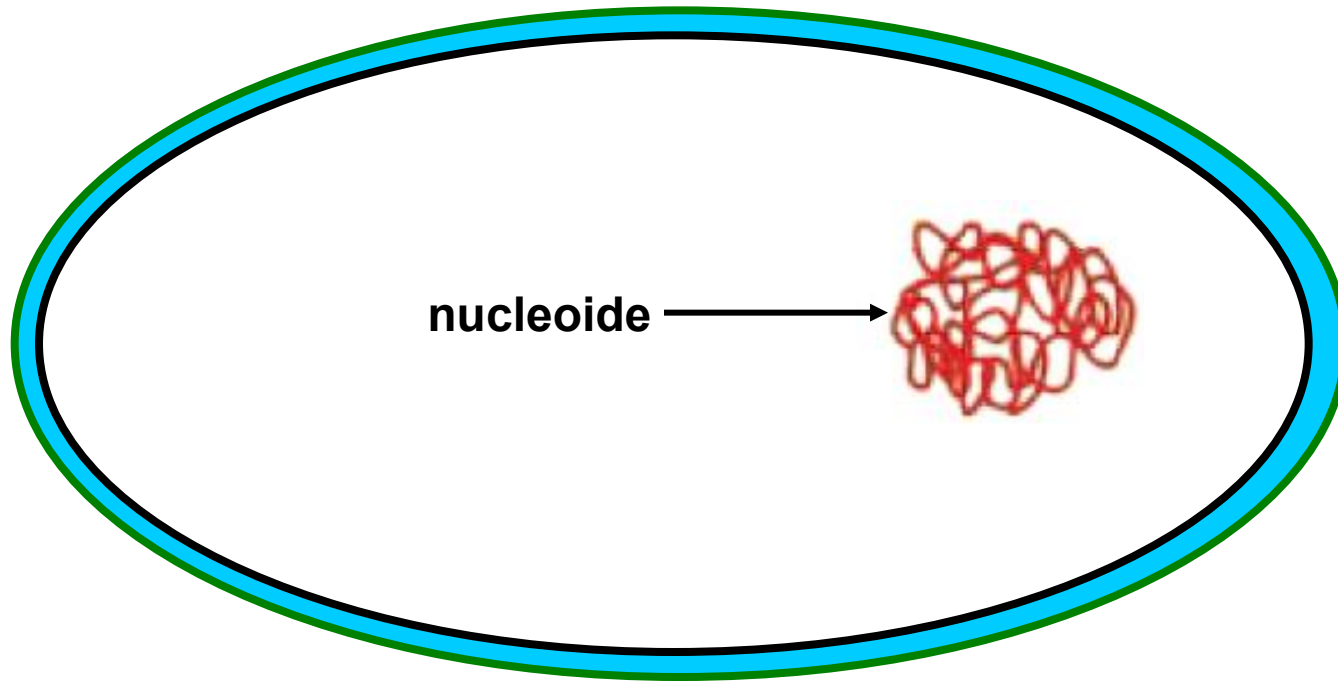
INTERCONVERSIONE TRA DIVERSI TIPI DI PLASTIDIO



L'INVOLUCRO DEI PLASTIDI

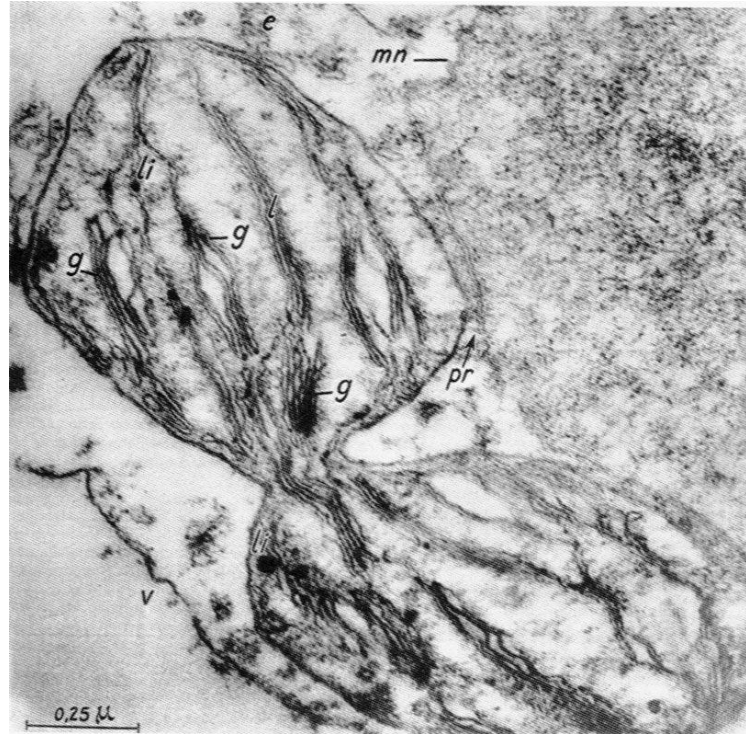


IL DNA PLASTIDIALE (PLASTOMA)



Molte molecole di DNA plastidiale si raggruppano in complessi chiamati **nucleoidi che sono costituiti** da DNA, RNA e svariate proteine necessarie per l'organizzazione e il mantenimento del nucleoide stesso, la replicazione e la trascrizione. I nucleoidi hanno un diametro di 0,2 μm e contengono circa 10 molecole di DNA plastidiale.

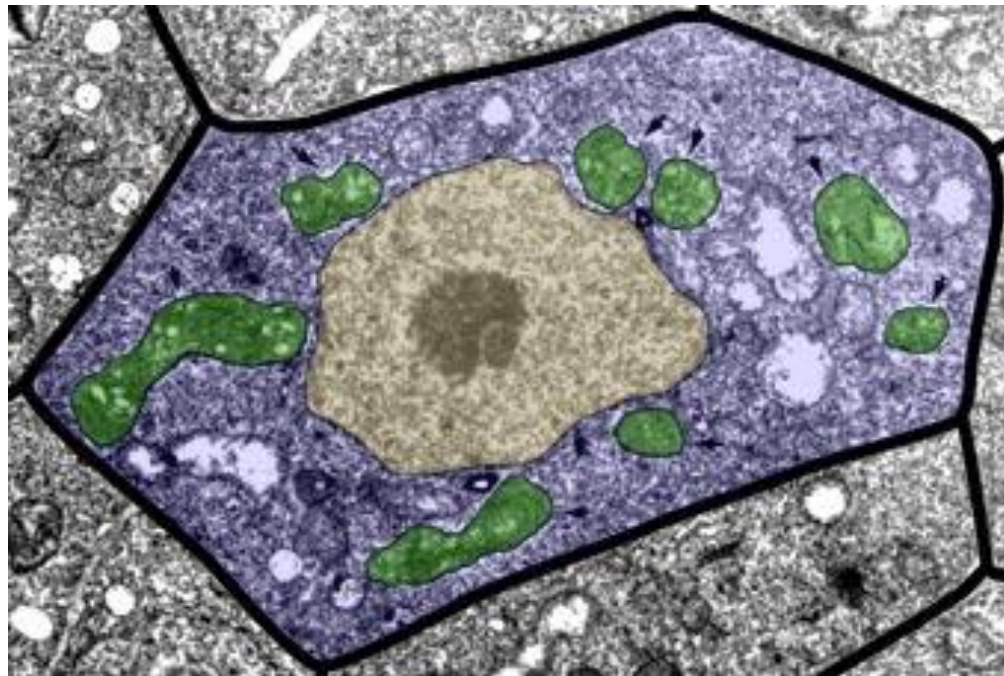
UN PLASTIDIO DERIVA SEMPRE DA UN ALTRO PLASTIDIO



- Come i batteri, i cloroplasti si moltiplicano per scissione binaria.
- La divisione dei plastidi è indipendente dalla divisione cellulare
- Tutti i plastidi derivano da quelli dello zigote che li ha ereditati dal citoplasma del gamete femminile

I PROPLASTIDI

Si trovano nelle cellule dell'**embrione** e, nella pianta adulta, nelle cellule meristematiche degli **apici radicale e caulinare**

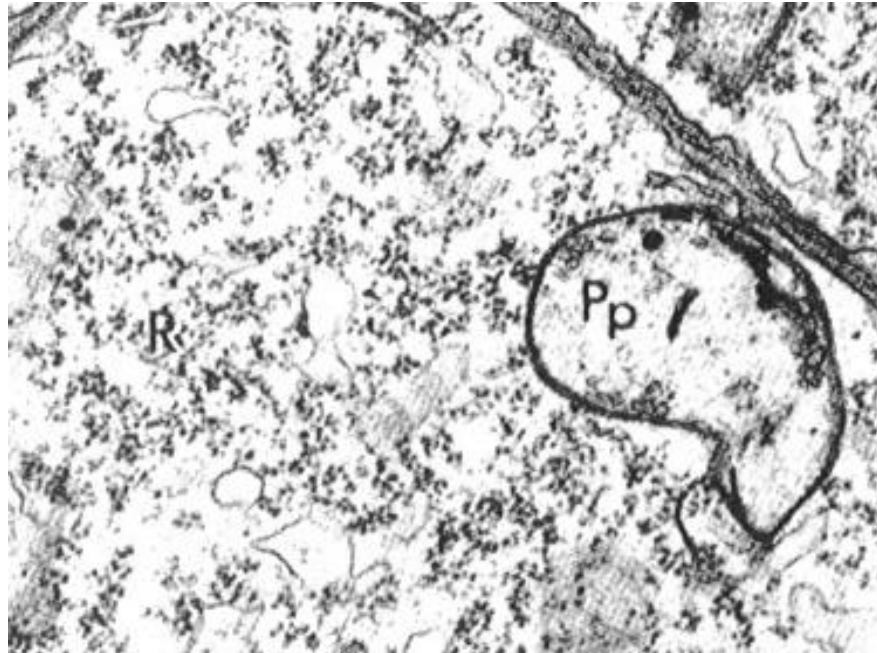


Dai proplastidi derivano i plastidi maturi (cloroplasti, amiloplasti, cromoplasti, ecc.)

I PROPLASTIDI

I proplastidi sono:

- piccoli (0.5-1 μm)
- sistema di membrane interno poco sviluppato
- incolori o di color verde pallido
- I proplastidi vengono trasferiti tra le generazioni mediante il gamete femminile.



I PROPLASTIDI

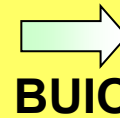
Il differenziamento dei proplastidi nelle varie forme di plastidi maturi dipende da:

- **fattori ambientali** (ad es. luce)
- **fattori interni** (ad es. organo e tessuto cui la cellula appartiene)

cloroplasti

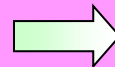


proplastidi del fusto



amiloplasti

proplastidi dei petali



cromoplasti

LUCE e DIFFERENZIAMENTO

La relazione tra luce e sviluppo dei plastidi è divenuta più stretta nel corso dell'evoluzione delle piante.

INFATTI

Nelle pteridofite e gimnosperme la sintesi di clorofilla e il differenziamento dei cloroplasti può avvenire anche al buio

Nelle angiosperme, in assenza di luce, i proplastidi non si differenziano in cloroplasti, né sintetizzano clorofilla, ma differenziano in ezioplasti.

Durante il differenziamento dei proplastidi in cloroplasti, le membrane interne aumentano di numero e complessità per cui si formano i primi tilacoidi granali e intergranali.

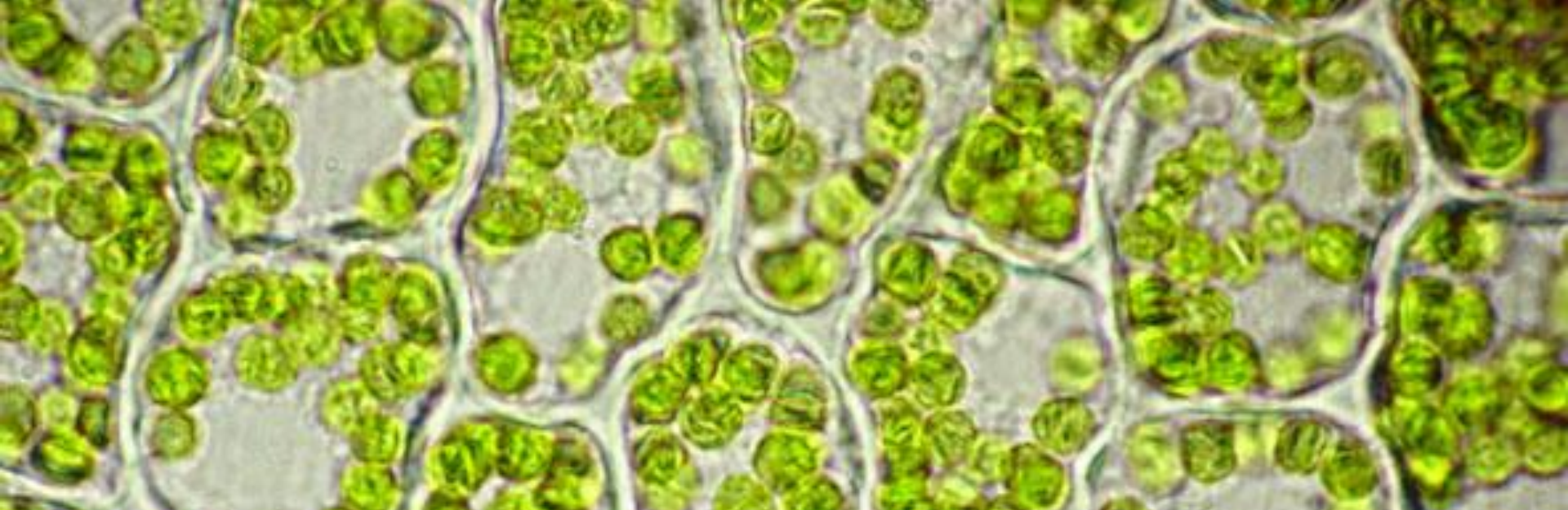
DIFFERENZIAMENTO DELLE MEMBRANE TILACOIDALI

Con quale meccanismo vengono prodotte le membrane tilacoidali e poi assemblate in un modello tridimensionale?

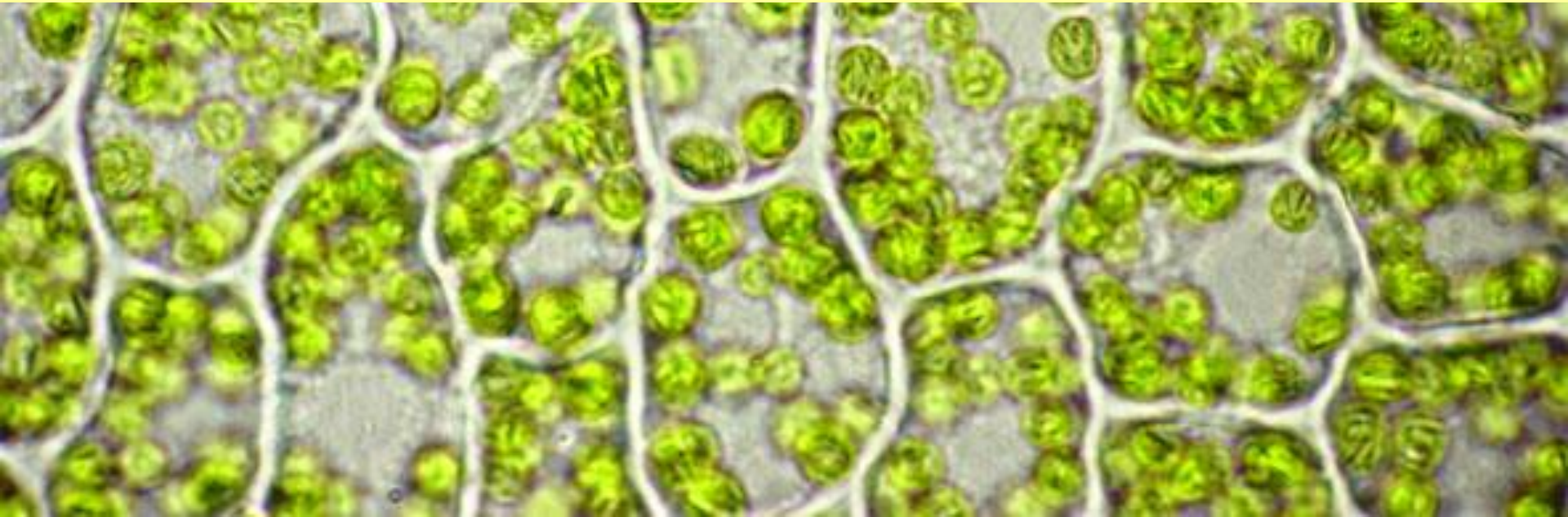
L'osservazione al microscopio elettronico di invaginazioni della membrana interna dell'involucro plastidiale aveva avvalorato l'ipotesi che questa desse origine ai tilacoidi, almeno nelle fasi iniziali del differenziamento dei proplastidi in cloroplasti.

I proplastidi contengono vescicole nello stroma e c'è un traffico vescicolare tra l'involucro interno e lo stroma per fornire galattolipidi sintetizzate nelle membrane dell'involucro.

Nello stroma è presente anche dinamina e proteine per la fusione delle vescicole.

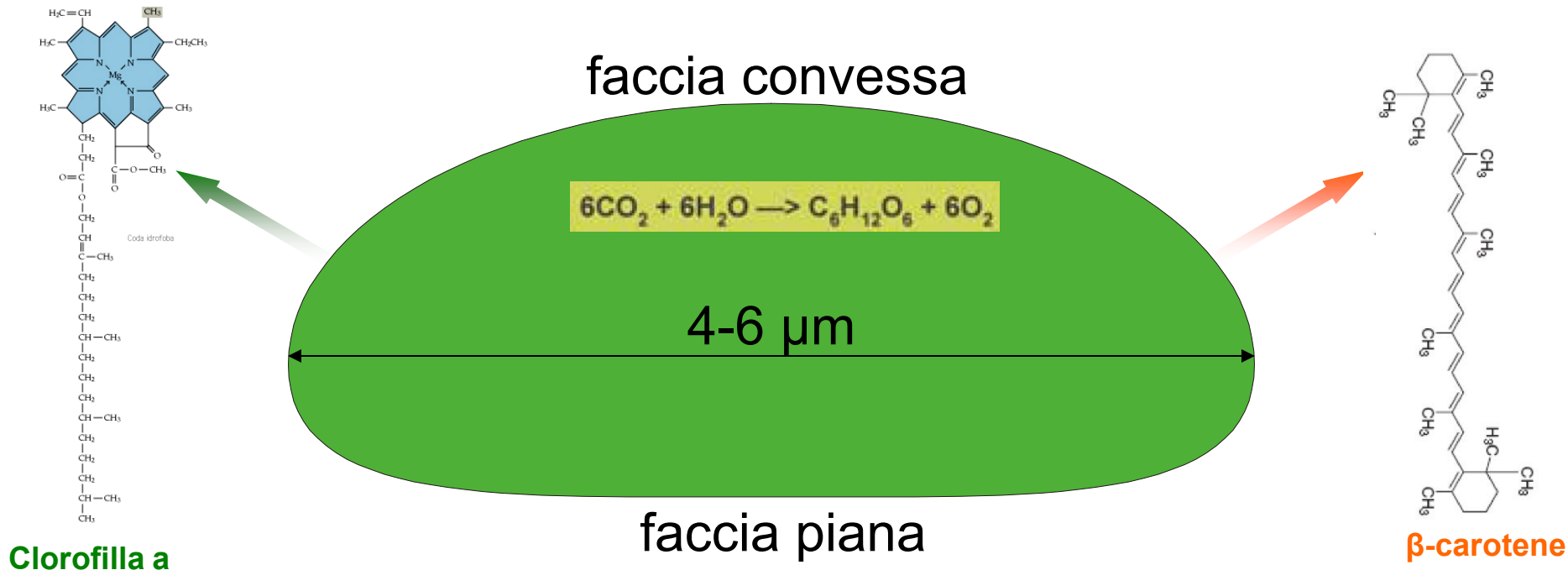


I CLOROPLASTI

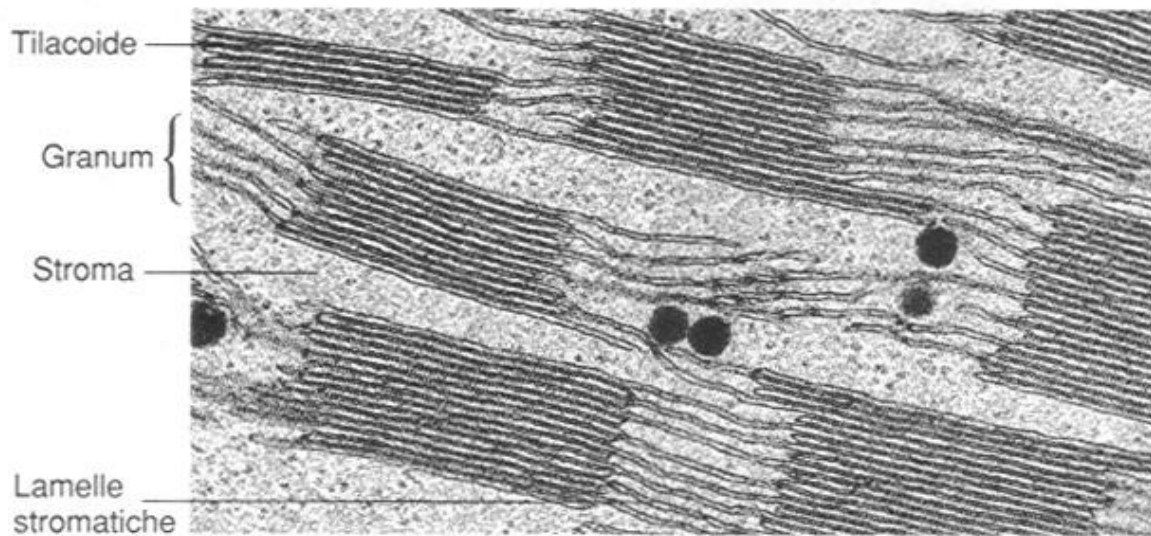
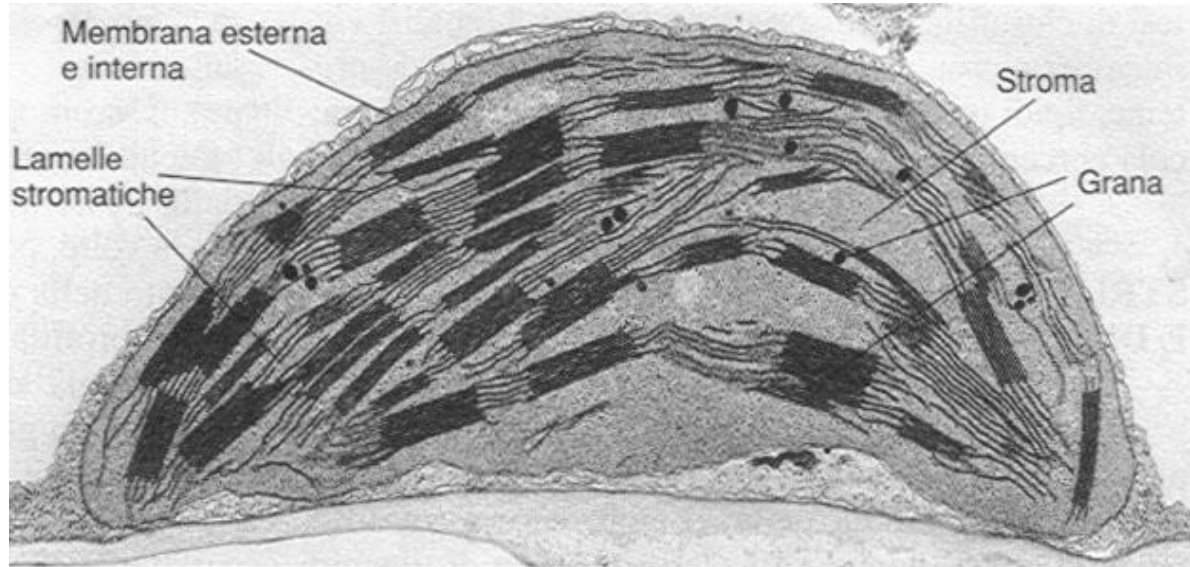


I CLOROPLASTI

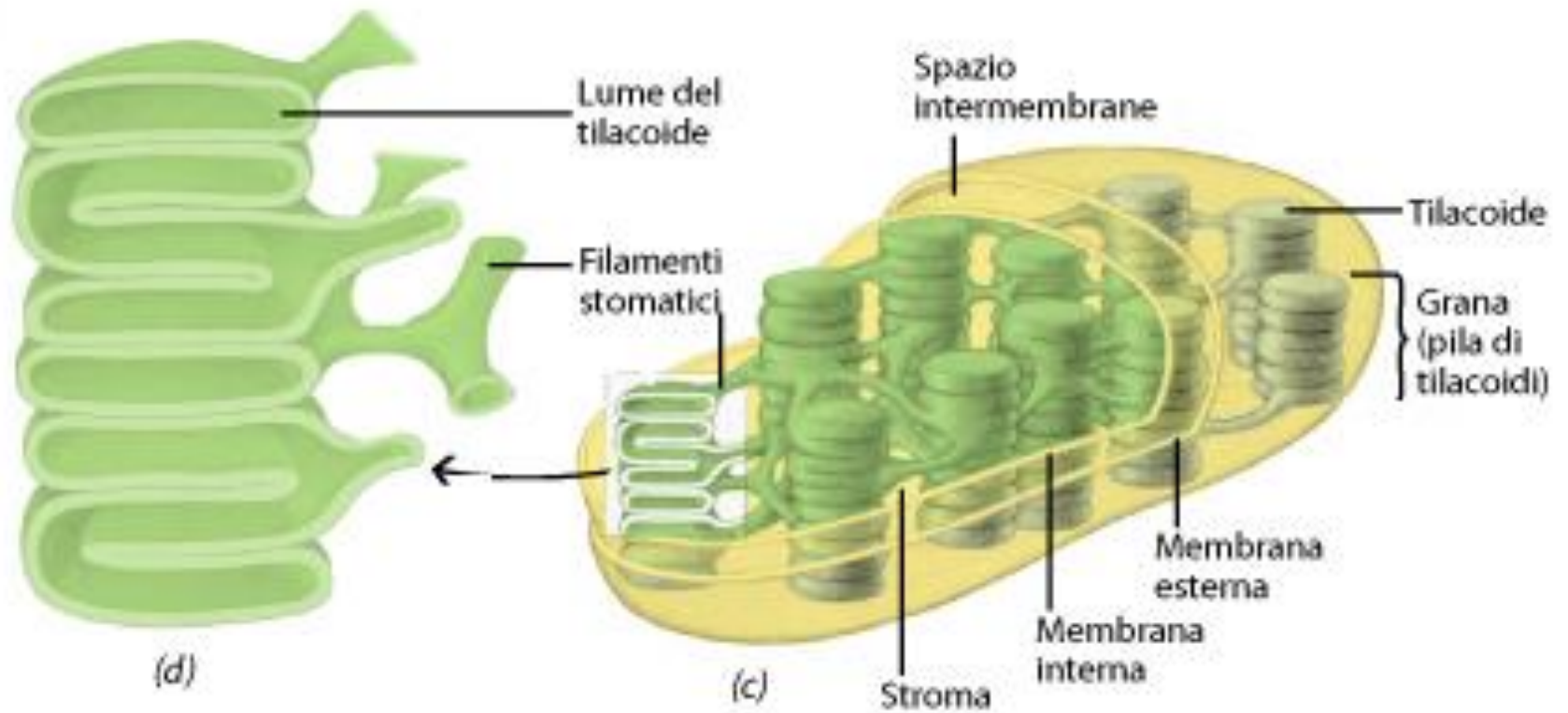
- forma ellissoidale con una faccia piana ed una convessa
- dimensioni di 4-6 µm
- contengono clorofille e carotenoidi e ficobiliproteine i diversi gruppi algali.
- I pigmenti sono localizzati nelle membrane
- dei grana.
- hanno funzione fotosintetica
- sono presenti in tutti gli eucarioti fotoautotrofi (alghe e piante)



I CLOROPLASTI



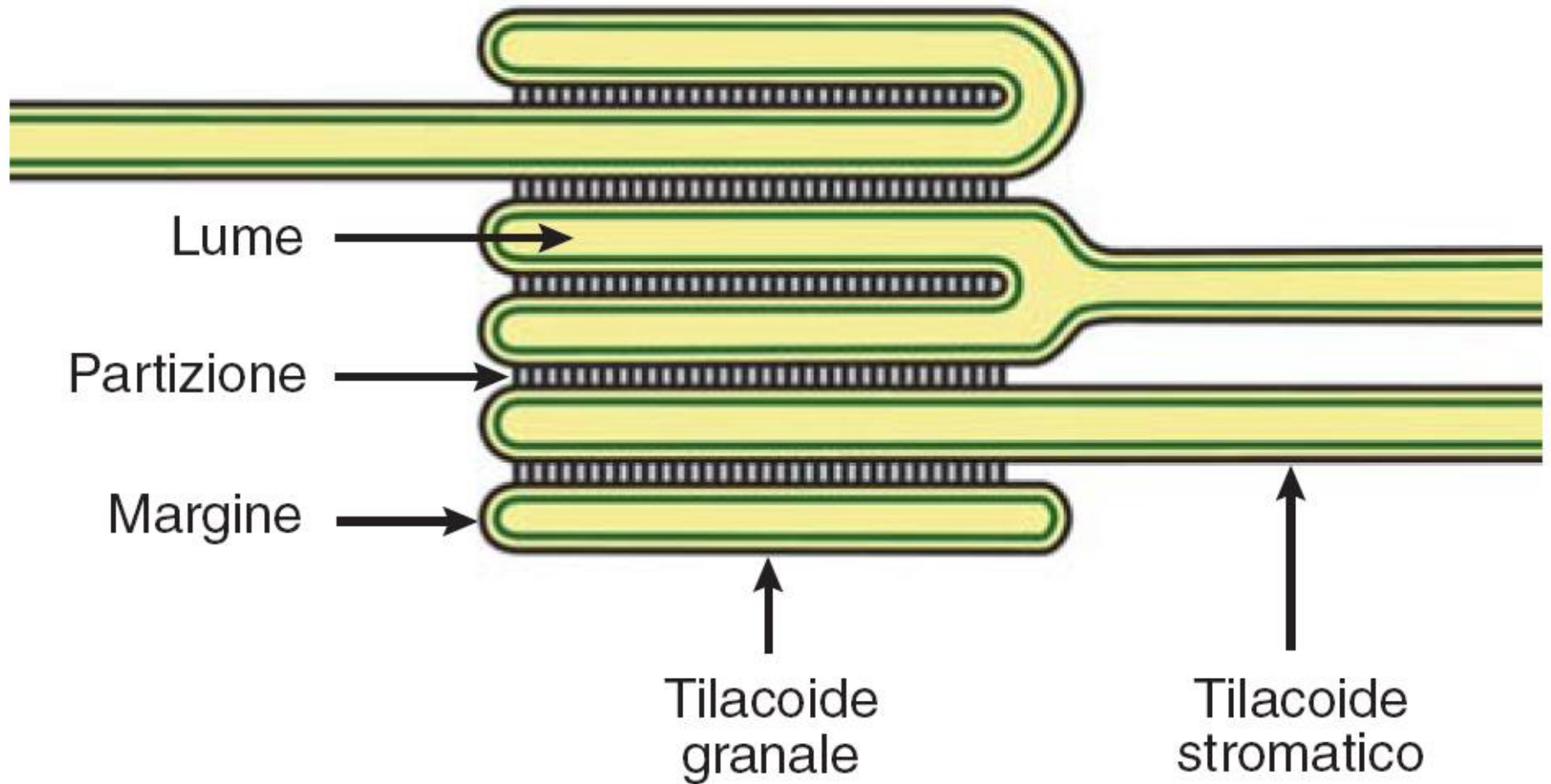
I CLOROPLASTI



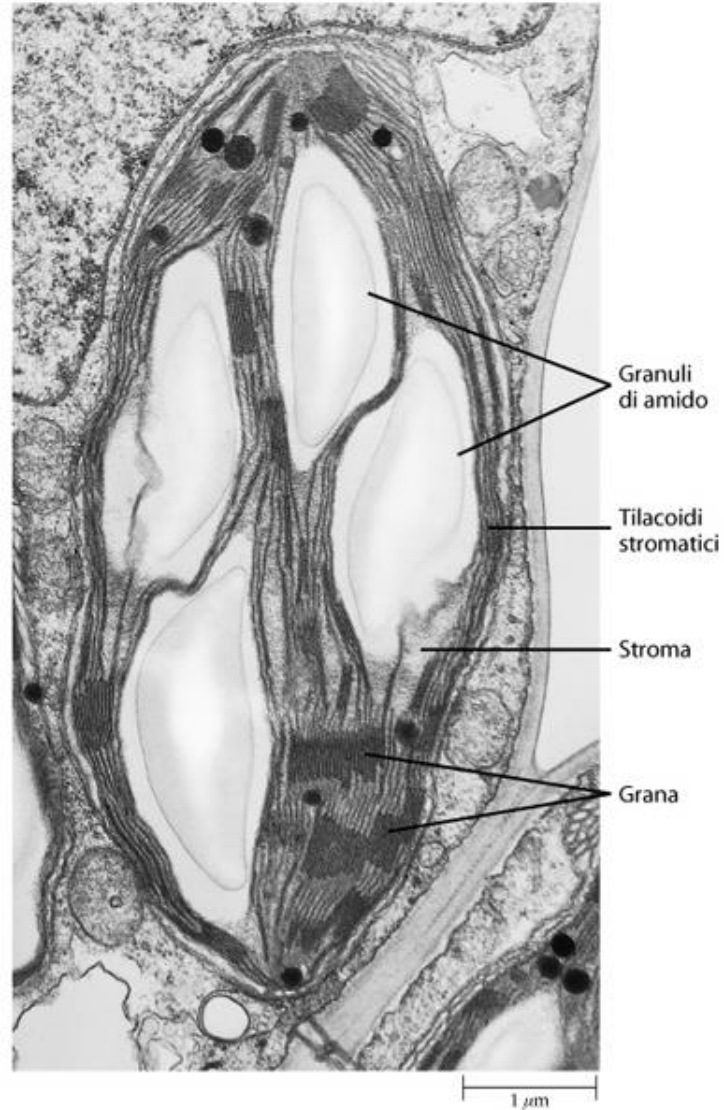
- Diversamente dalle membrane della maggior parte delle cellule eucariotiche, quelle dei cloroplasti sono povere in fosfolipidi e ricche in galattolipidi, inoltre presentano uno strato di peptidoglicani tra le due membrane (dimostrazione dell'origine dai cianobatteri).
- Nelle membrane tilacoidali si trovano 4 principali proteine o complessi proteina-pigmenti coinvolti nelle reazioni alla luce durante la fotosintesi: fotosistema I (nei tilacoidi a contatto con lo stroma) e II (nei tilacoidi non a contatto con lo stroma), i citocromi b6/f e ATP sintasi. Anche lo stroma è ricco di proteine, oltre che di granuli d'amido e goccioline lipidiche

- Nelle membrane dei cloroplasti avviene anche la sintesi degli acidi grassi diversamente dai funghi, batteri e animali nei quali avviene nel citosol
- Il sistema dei tilacoidi è immerso nello stroma, una sostanza amorfa ricca in ribosomi, in cui risiedono, tra l'altro, gli enzimi coinvolti nella fase di organizzazione del carbonio

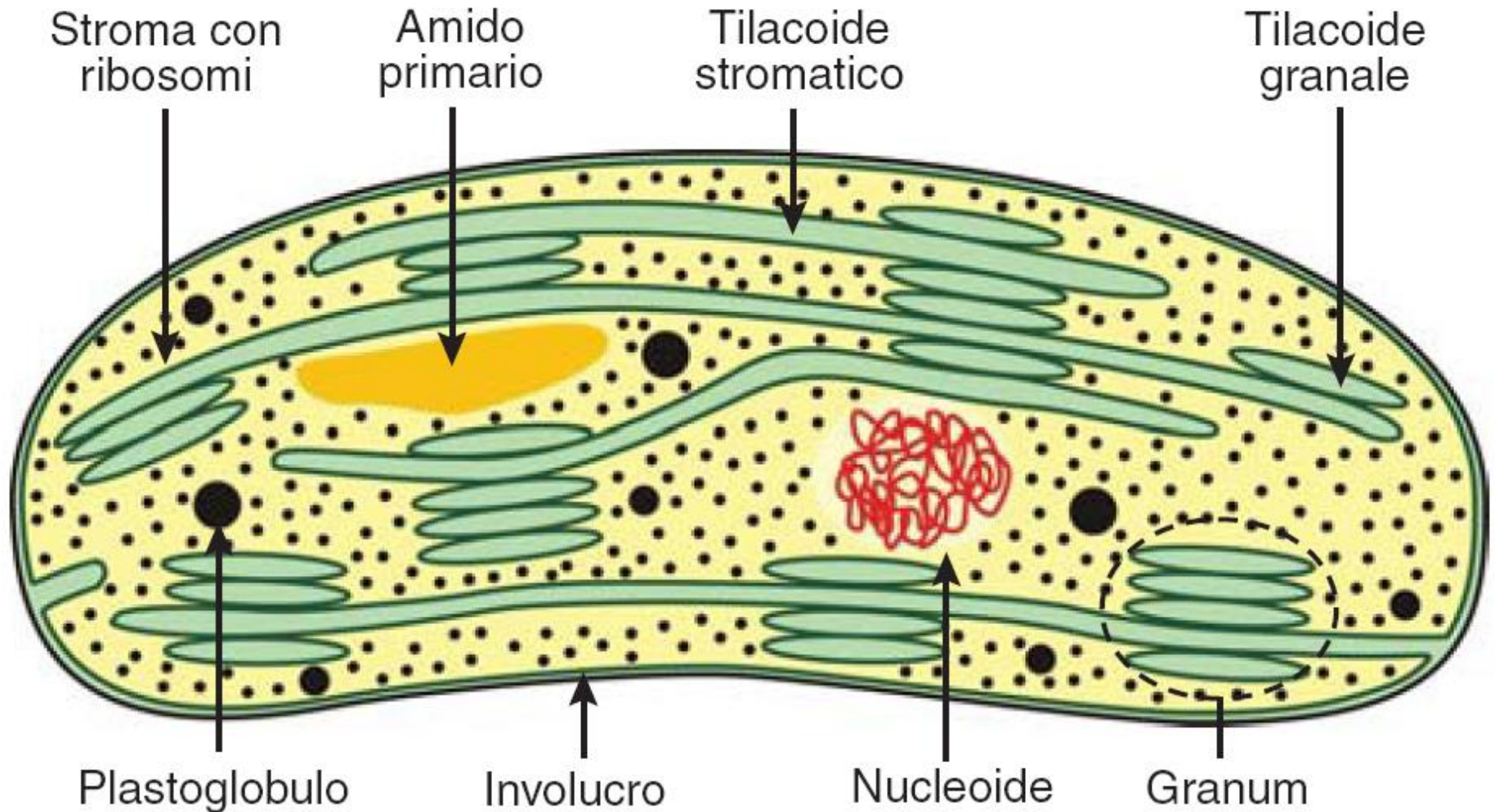
I CLOROPLASTI



I CLOROPLASTI



I CLOROPLASTI



I CLOROPLASTI

Nelle alghe si passa da **un singolo grande plastidio** detto *cromatoforo* (nelle forme più primitive) a **numerosi piccoli cloroplasti** (nelle forme più evolute).



Chlamydomonas alga unicellulare

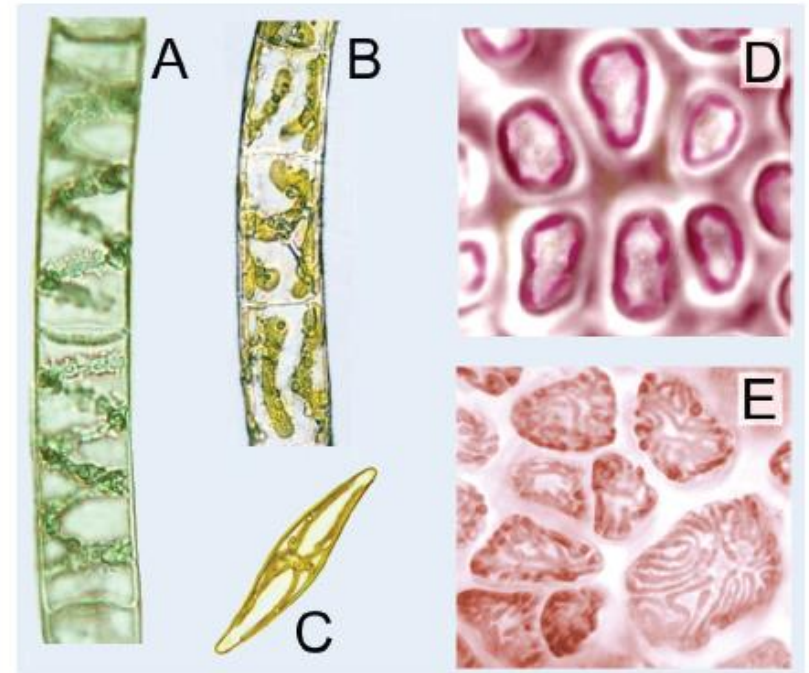
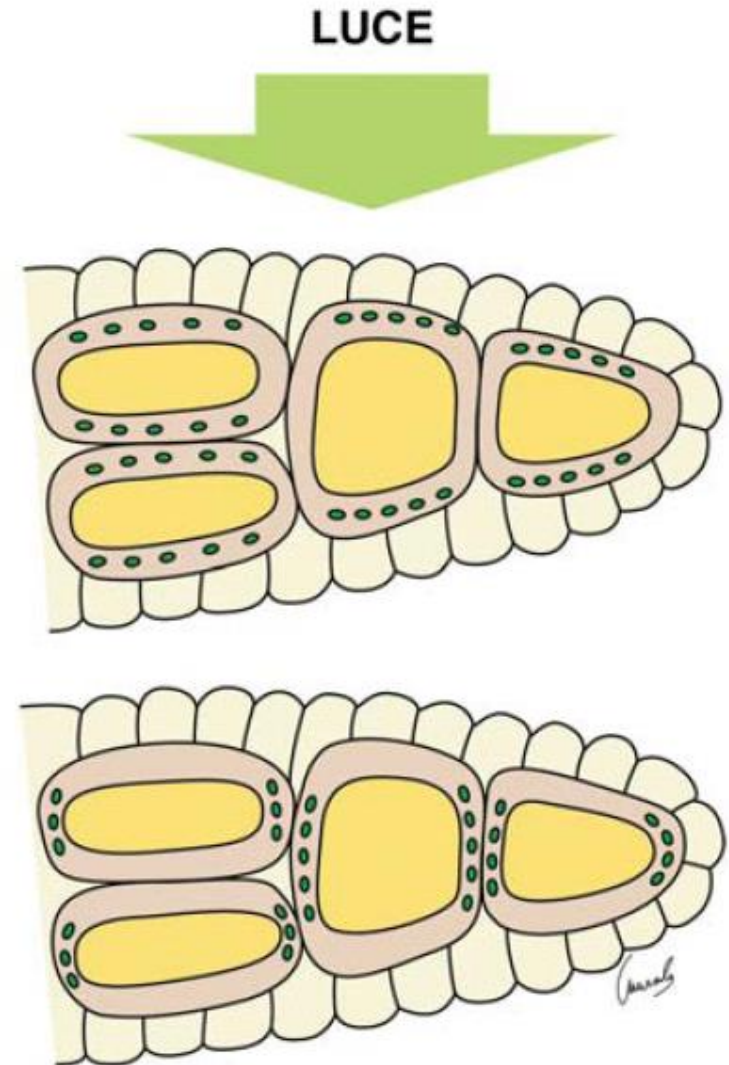


FIGURA 18.5

Forma e colore dei cloroplasti nelle cellule algali: alga verde (A), alga bruna (B), diatomea (C), alghe rosse (D, E) (osservazione di C. Perrone e G.P. Felicini).

I CLOROPLASTI

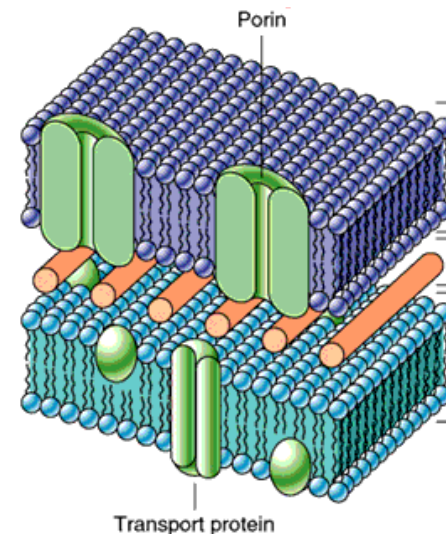
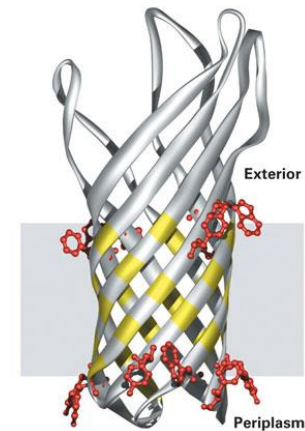
Nelle piante si è affermata la strategia “**tanti piccoli cloroplasti**”



I CLOROPLASTI

La membrana esterna del cloroplasto è permeabile a molecole di ridotte dimensioni (<10 kDa) grazie alla presenza di speciali proteine, le **porine** che formano dei canali.

La membrana interna è molto selettiva, permeabile solo a molecole neutre: gli scambi di metaboliti e ioni avvengono attraverso specifiche proteine trasportatrici.



I CLOROPLASTI

INTERAZIONI PLASTOMA-GENOMA

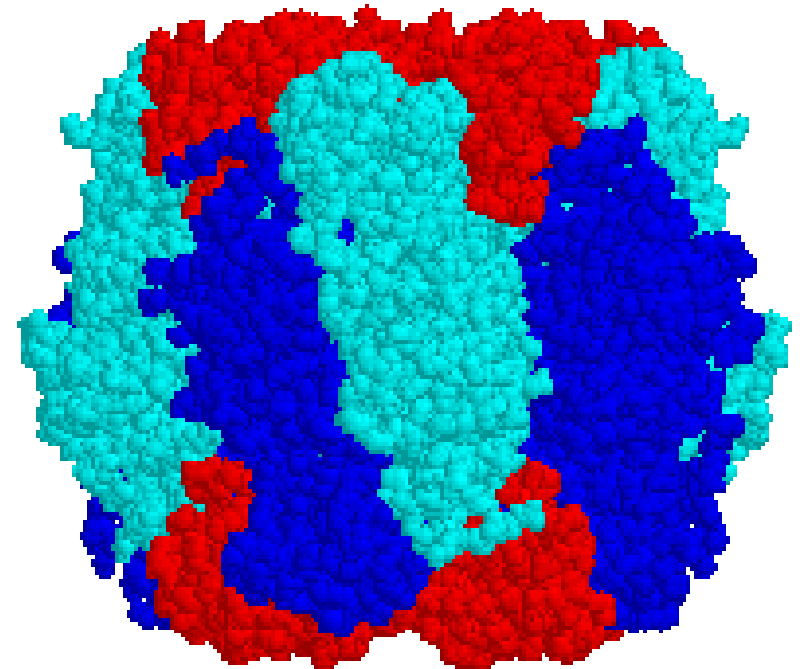
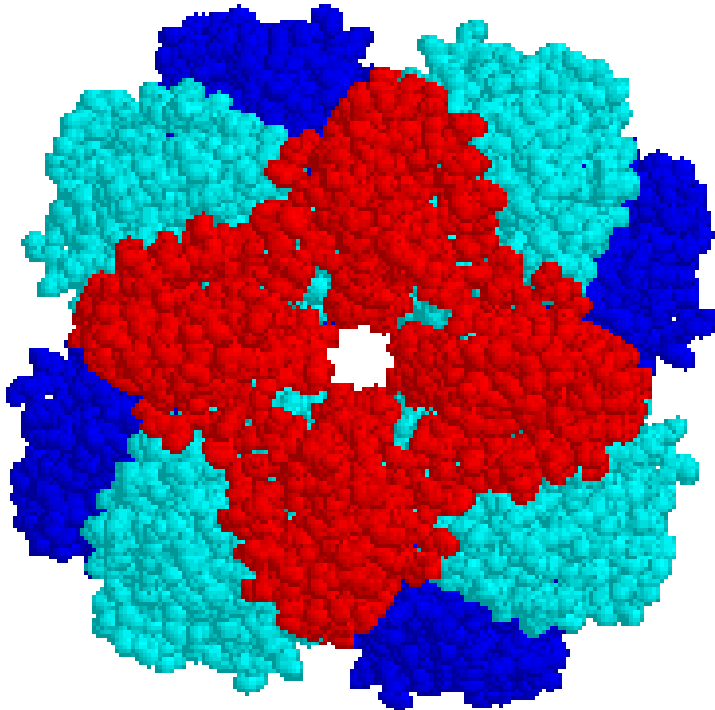
Il DNA plastidiale contiene un numero di geni sufficiente per la sintesi di 125 proteine (le proteine codificate dai geni nucleari sono decine di migliaia)

Molte delle proteine presenti nei cloroplasti sono codificate da geni nucleari, sintetizzate nel citoplasma e poi importate nel cloroplasto

Alcune proteine sono costituite da diverse subunità di cui alcune sono codificate da geni nucleari e altre da geni plastidiali

I CLOROPLASTI

RUBISCO



8 subunità piccole codificate nel genoma e sintetizzate nel citoplasma

8 subunità grandi codificate nel plastoma e sintetizzate plastidio

proteina funzionale localizzata nello stroma, l'assemblaggio avviene ad opera delle ciaperonine che garantiscono la conformazione attiva dell'enzima

I CLOROPLASTI

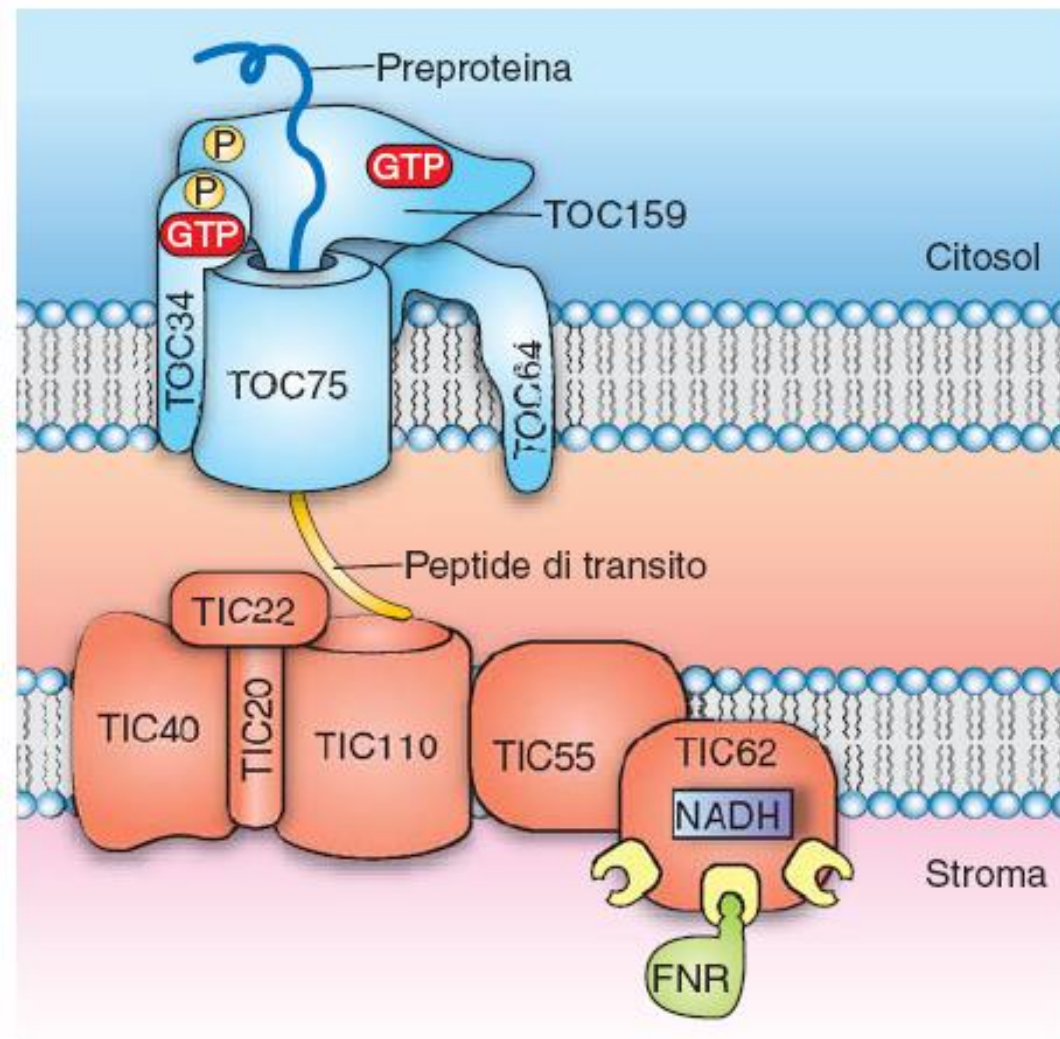
IMPORTO DI PROTEINE DAL CITOPLASMA AL CLOROPLASTO attraverso trasportatori specifici localizzati nell'involucro. **Le proteine destinate al cloroplasto portano nella posizione ammino-terminale un piccolo peptide di transito che riconosce i trasportatori sulla membrana del cloroplasto. Il sistema di riconoscimento ed importo è localizzato sull'involucro dei plastidi fotosintetici e non; è costituito da due complessi multiproteici**

TOC-Translocon of Outer Envelope of Chloroplast (traslocone inserito nell'involucro esterno del cloroplasto)

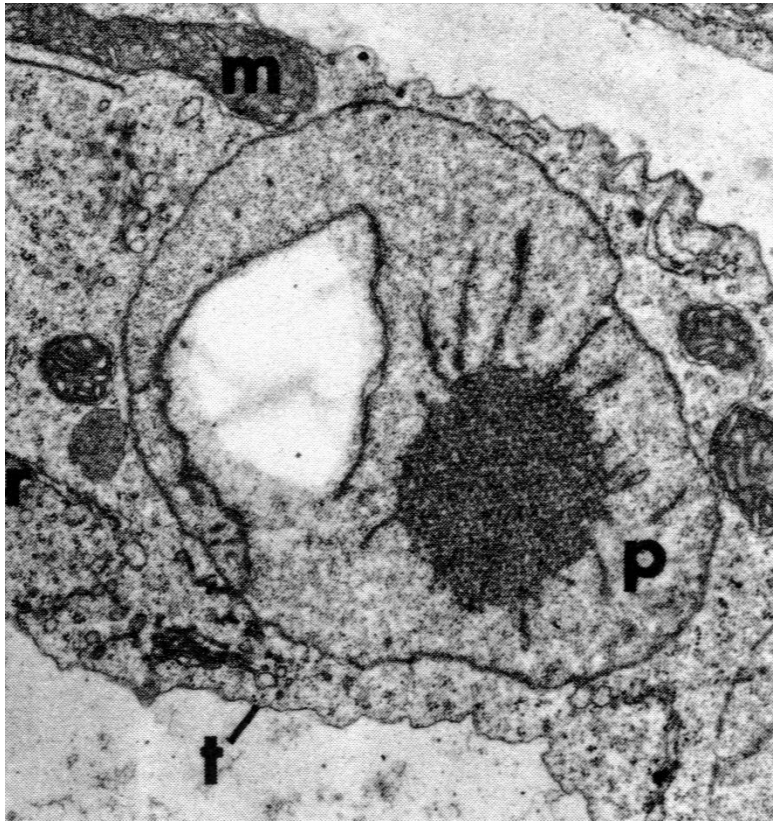
TIC-Translocon of Inner Envelope of Chloroplast (traslocone inserito nell'involucro interno del cloroplasto)

Durante il passaggio il peptide di transito viene eliminato e la proteina matura raggiunge la sua destinazione

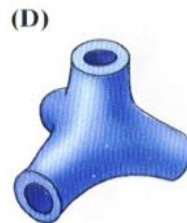
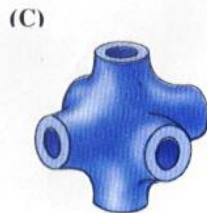
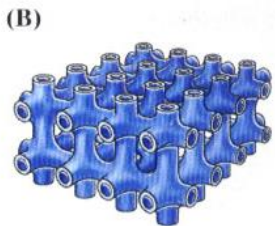
Il complesso TOC è costituito dalle proteine Toc159 e Toc34, entrambe GTPasi che controllano il riconoscimento del peptide segnale e, per questo motivo, considerati recettori, e dalla proteina Toc75 che costituisce il canale della membrana esterna. Si ritiene che il passaggio delle proteine attraverso lo spazio intermembrana potrebbe essere facilitato dalle proteine Toc12, Hsp70 e Tic22. **Il complesso TIC**, canale della membrana interna è costituito dalle proteine Tic110, Tic20 e/o Tic21. Si ritiene che la proteina Tic110 coordini le tappe tardive dell'importo reclutando proteine dello stroma con funzione di chaperonine; in particolare, essa potrebbe interagire con Tic40 e Hsp93 a costituire un complesso di importo nello stroma. Al momento del raggiungimento dello stroma il peptide di transito viene rimosso dalla proteina SPP (peptidasi di processamento dello stroma) un enzima monomero che necessita di ioni zinco per avere attività catalitica.



EZIOPLASTI

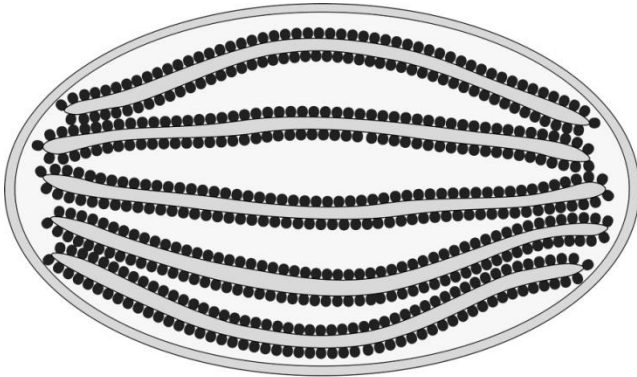


In assenza dello stimolo luminoso i proplastidi della foglia si trasformano in **ezioplasti**. Lo stimolo luminoso determina la conversione dell'ezioplasto in cloroplasto. Gli ezioplasti sintetizzano molti lipidi, che sono componenti delle membrane interne dei cloroplasti, mentre è molto ridotta la sintesi delle proteine di membrana. La grande sintesi di lipidi porta alla formazione di un sistema di membrane tubulari molto ramificato, che forma un **corpo paracristallino**, il **corpo prolamellare**. Se la plantula viene esposta alla luce il protoclorofillide si trasforma in clorofilla e i lipidi del corpo prolamellare si disperdono e vanno a formare le membrane tilacoidali e l'ezioplasto si trasforma in cloroplasto. Il processo è definito **fotoconversione** e si compie in tempi relativamente brevi (in genere nell'arco di un paio giorni).

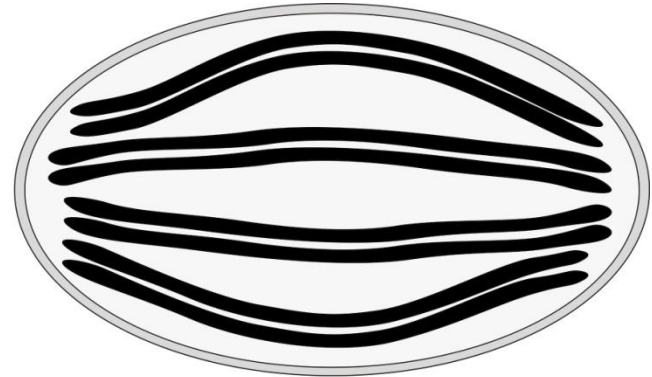


I CLOROPLASTI

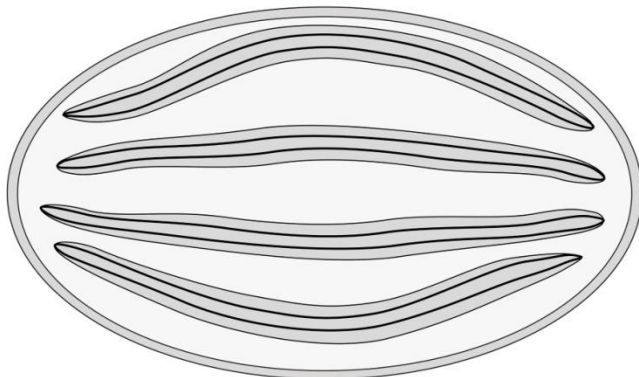
Rhodophyta



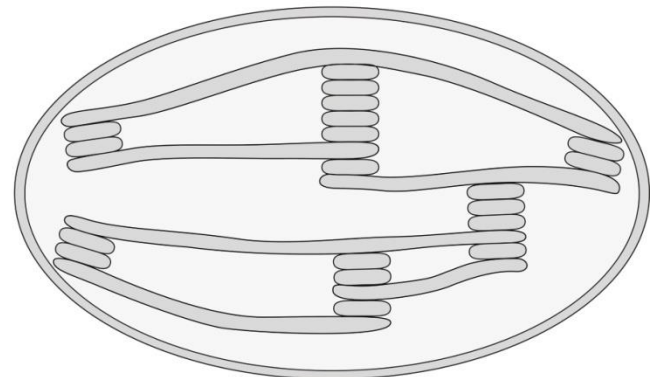
Phaeophyta



Chlorophyta



Chlorophyta



Nei plastidi algali è difficile trovare tilacoidi granali, i tilacoidi possono essere isolati e paralleli (come nelle alghe rosse), più spesso decorrono uniti a due a tre e a quattro. In alcuni taxa algali l'involucro delimitante i cloroplasti è costituito da più di due membrane



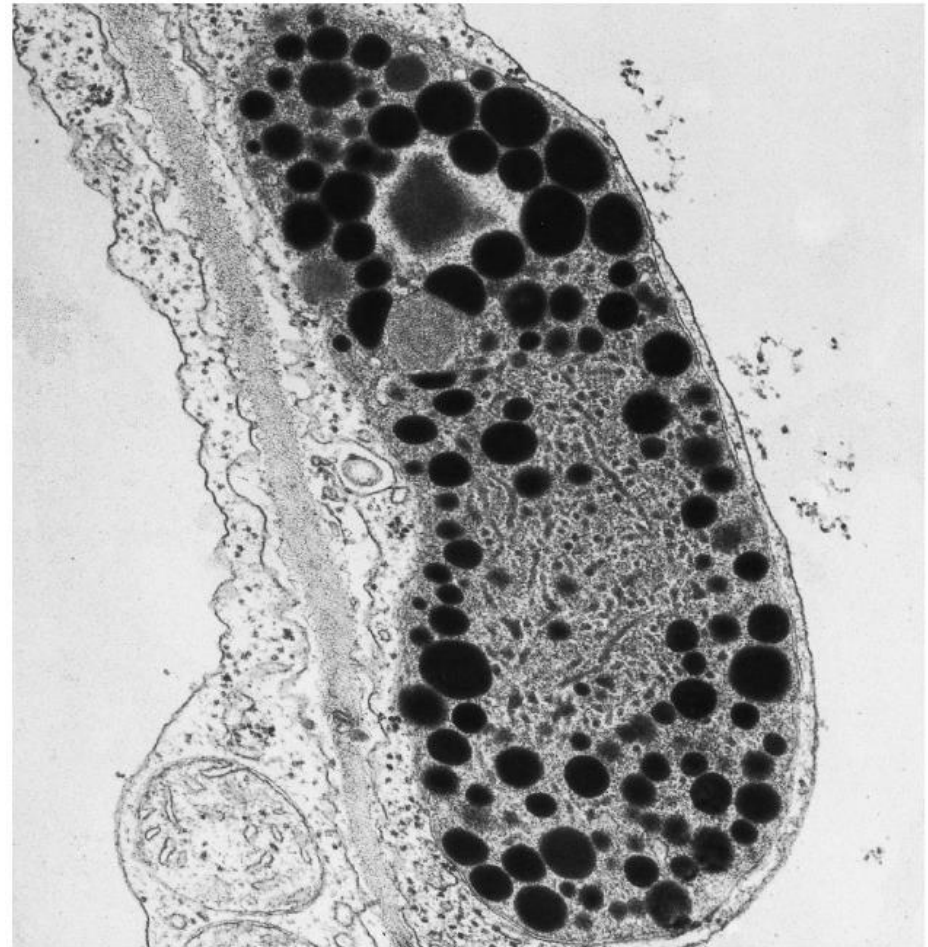
I CROMOPLASTI



I CROMOPLASTI

Possono avere membrane interne ma mancano di un vero e proprio sistema tilacoidale. La conversione cloroplasto-cromoplasto comporta la degradazione delle clorofille. Accumulano pigmenti carotenoidi:

- in goccioline lipidiche giallo arancio (plastoglobuli)
- in cristalli
- legati a membrane interne
- La conversione cloroplasto-cromoplasto dipende da fattori endogeni (ormoni e nutrienti) ed ambientali (fotoperiodo e temperatura)
- Il processo può essere reversibile

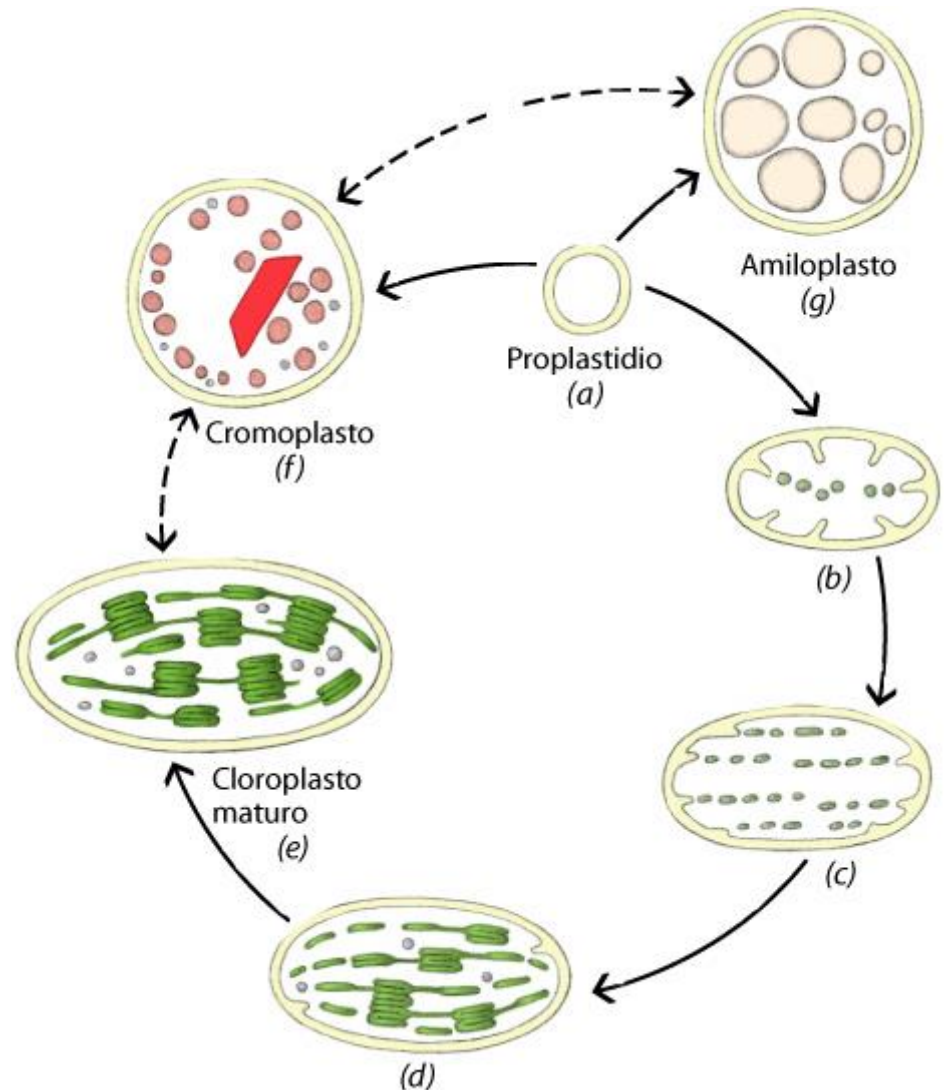


0,5 μm

I CROMOPLASTI

I cromoplasti possono derivare da plastidi non fotosintetici (barbabietola e carota) o dai cloroplasti (pomodoro, peperone)

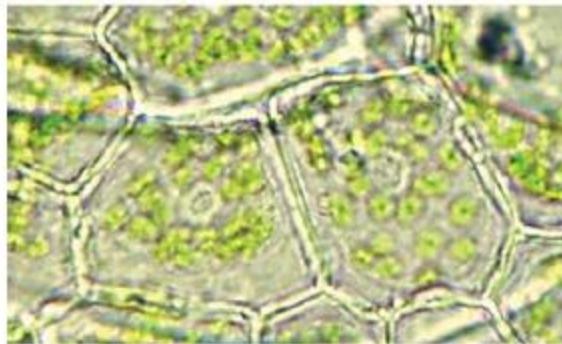
La presenza dei cromoplasti è responsabile della colorazione di alcuni fiori (ranuncolo), frutti (pomodoro) e radici (carota)



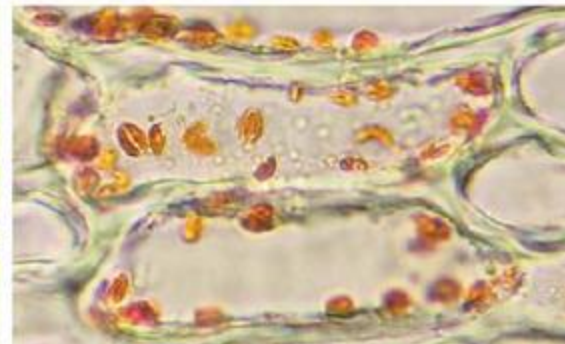
I CROMOPLASTI



A



B



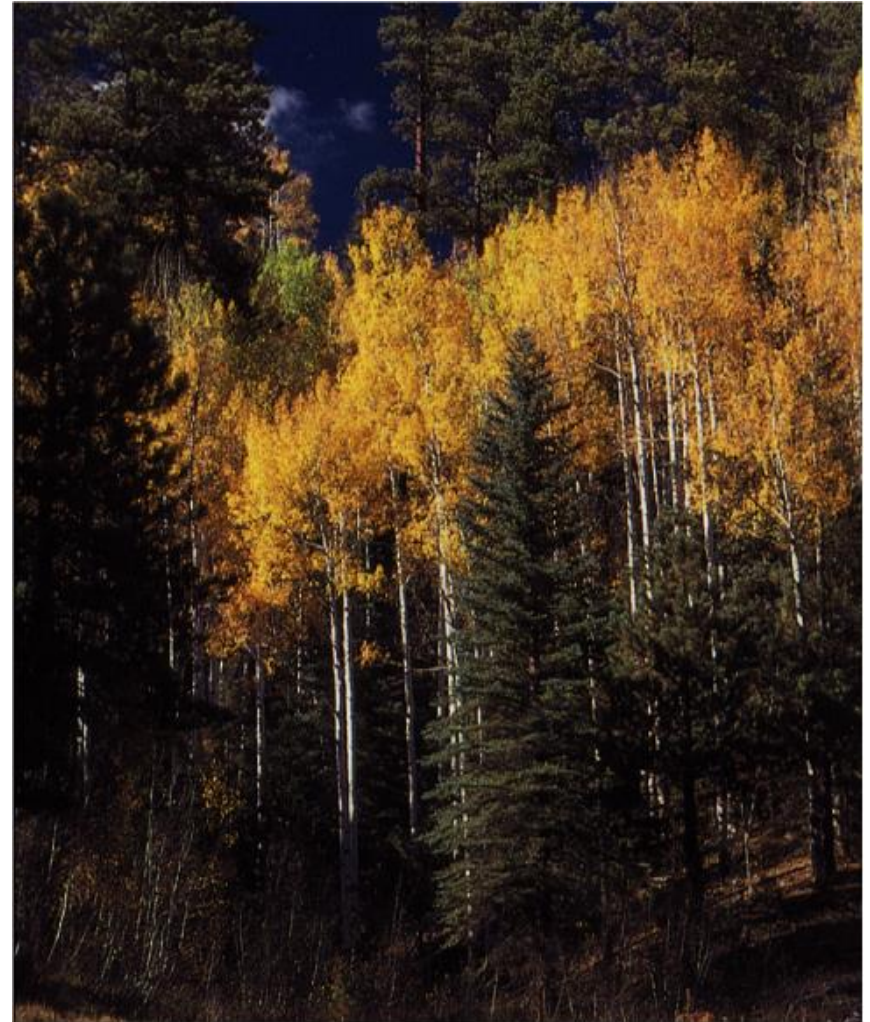
C

I cromoplasti possono ridifferenziarsi in cloroplasti. La luce è probabilmente il fattore più importante del reinverdimento, via fitocromo, tuttavia anche fattori nutrizionali sono coinvolti. Alte temperature, fertilizzazione azotata e gibberelline stimolano il reinverdimento delle arance e delle clementine (varietà di agrumi che deriva dall'ibridazione tra mandarino ed arancia). Ancora sono scarse le informazioni sul meccanismo molecolare, ma evidenze sperimentali suggeriscono che l'acido gibberellico stimoli il reinverdimento e riduca l'espressione dei geni biosintetici dei carotenoidi, come fitoene sintasi e desaturasi e β -carotene idrossilasi.



I GERONTOPLASTI

Nelle foglie senescenti si osservano plastidi che, in seguito a processi degradativi (demolizione delle clorofille e del sistema interno dei tilacoidi e **accumulo di carotenoidi** in plastoglobuli), assumono un aspetto simile a quello dei cromoplasti. Tali organelli denominati **gerontoplasti**, rappresentano uno stadio degenerativo irreversibile dei cloroplasti e non vanno confusi con i veri cromoplasti (nei gerontoplasti non si realizza la sintesi *ex novo* di carotenoidi). Diversi fattori influenzano i colori delle foglie in autunno, come i cambiamenti del pH vacuolare e l'attivazione delle vie biosintetiche degli **antociani**.





LEUCOPLASTI



I LEUCOPLASTI

È una vasta famiglia di plastidi caratterizzati dall'assenza di pigmenti (*leukòs* = bianco)

Sono specializzati nella sintesi e/o nell'accumulo di sostanze di riserva.

Sono classificati in base al tipo di sostanze prodotte e/o accumulate:

elaioplasti (si distinguono dagli sferosomi (o corpi oleiferi) che presentano una sola membrana esterna e derivano dal reticolo endoplasmatico)

proteinoplasti (immagazzinano proteine sottoforma di corpi cristallini ed è possibile osservarli, nei semi ed in alcune radici)

amiloplasti (sono privi del sistema di membrane interne ed accumulano carboidrati sottoforma di amido secondario)

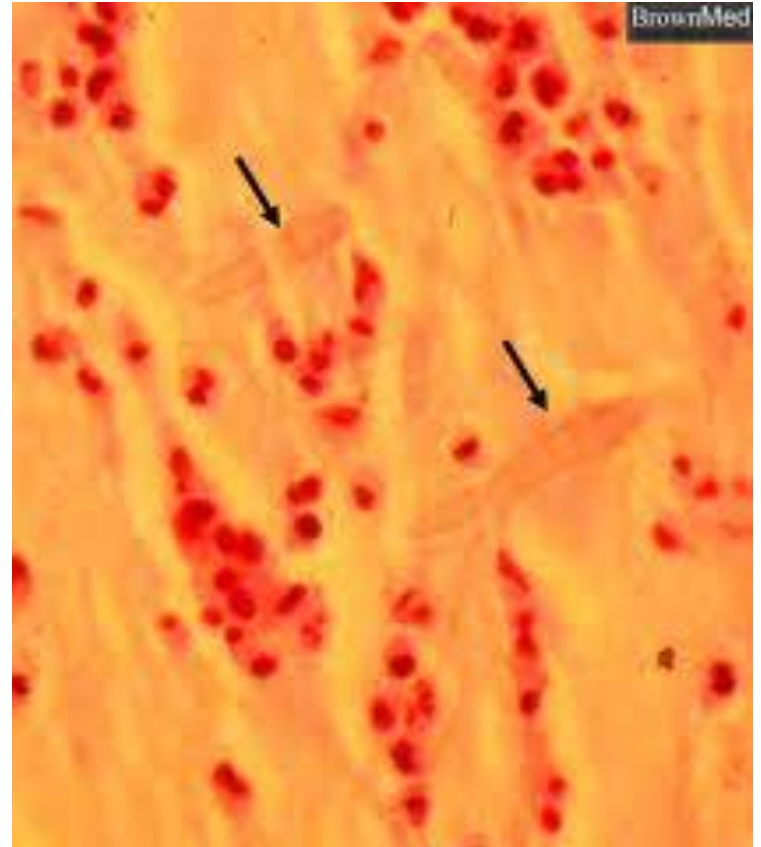
GLI AMILOPLASTI

Sono in grado di polimerizzare il glucosio ad amido, ma non di sintetizzare carboidrati

Sono particolarmente abbondanti nei tessuti e negli organi specializzati per l'accumulo a lungo termine dei nutrienti

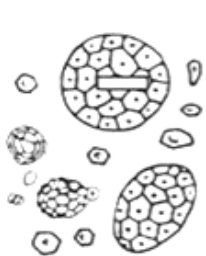


Altro esempio di proteine accumulate nei proteinoplasti sono le **proteine P delle cellule** del floema. Gli elementi cribrosi sono senza nucleo e perdono il vacuolo centrale, il citoplasma è molto ridotto e occupa la periferia della cellula. Nel citoplasma sono presenti inclusioni proteiche chiamate “P-protein crystalloids” queste sembrano svolgere un ruolo di difesa occludendo i fori degli elementi cribrosi danneggiati per un attacco patogeno (batterico, fungino e virale) o di insetti.

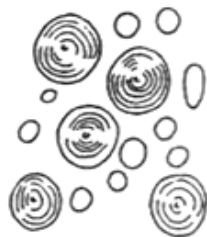


GLI AMILOPLASTI

Gli amiloplasti maturi, detti **granuli di amido**, assumono forme e dimensioni caratteristiche, che dipendono dalla deposizione di strati di amido intorno ad un centro di formazione definito **ilo**. La morfologia degli amiloplasti è un importante carattere diagnostico per i vegetali di interesse commerciale



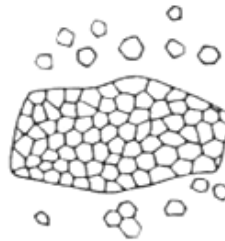
Avena



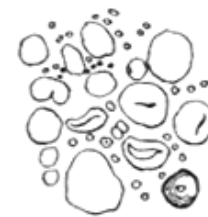
Frumento



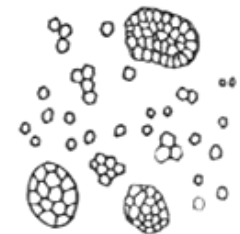
Mais



Grano saraceno



Orzo



Riso



Segale



Fagiolo



Lenticchia



Pisello



Soia



Patata



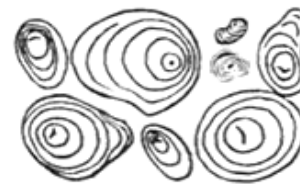
Banana



Curcuma



Manioca



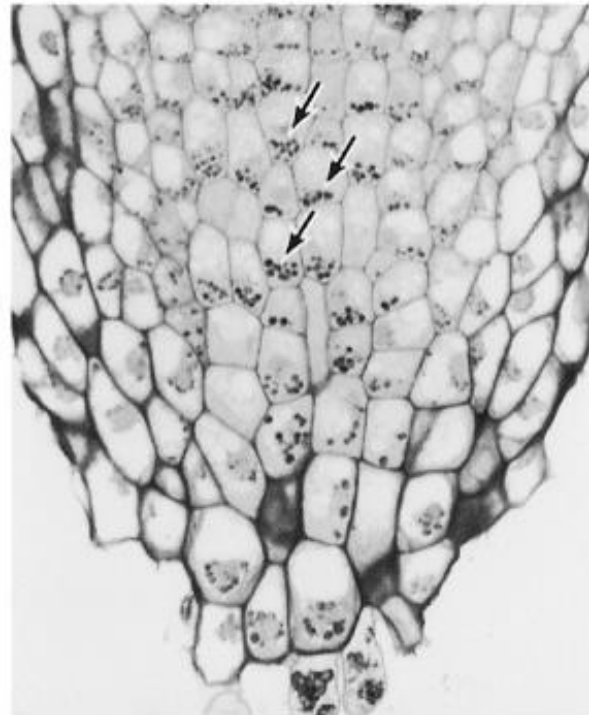
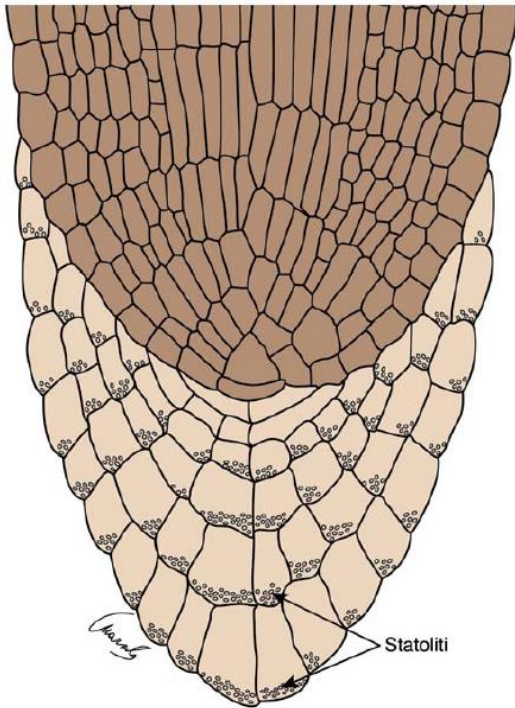
Maranta



Batata

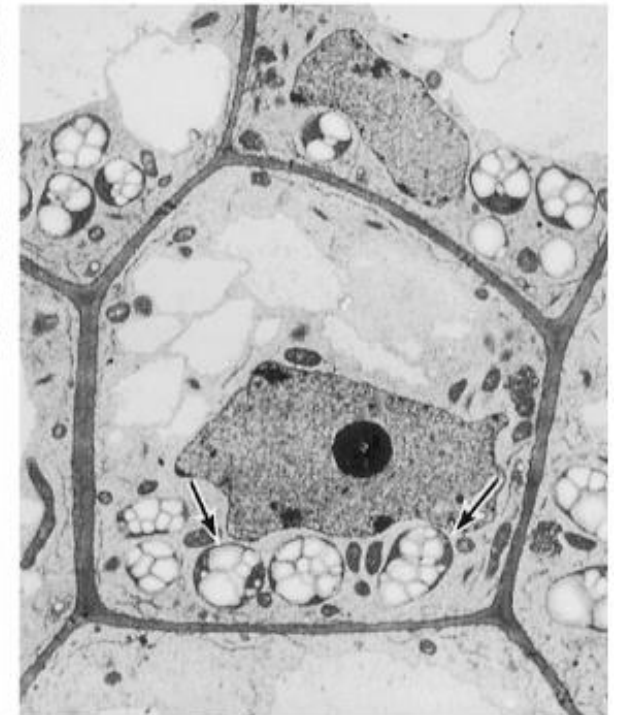
GLI AMILOPLASTI

Gli amiloplasti sono coinvolti nella percezione della gravità



(a)

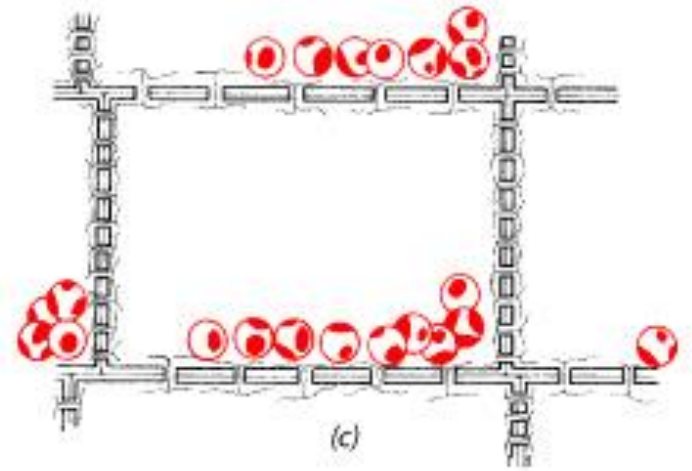
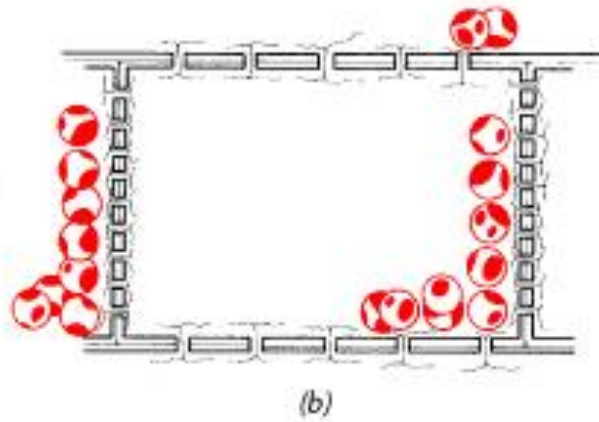
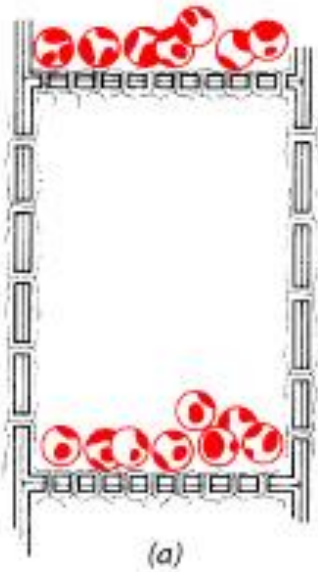
100 μm



(b)

5 μm

GLI AMILOPLASTI



Statoliti e percezione della gravità

ORIGINE EVOLUTIVA DEI PLASTIDI: LA TEORIA ENDOSIMBIONTICA

1. Una **cellula ameboide eterotrofa fagocita** un **cianobatterio** che non viene digerito perché sarebbe uscito dal vacuolo digestivo si sarebbe poi moltiplicato dando luogo ai cloroplasti
2. L'ospite fotoautotrofo **perde la parete cellulare, trasferisce al nucleo dell'ospite più del 90% del suo genoma e cede all'eterotrofo parte dei prodotti della fotosintesi.**
3. Si stabilisce tra i due organismi una relazione di **simbiosi obbligata** che ha permesso la colonizzazione della terra 450 milioni di anni fa.
4. Sebbene molti geni di questo batterio ancestrale siano stati trasferiti al genoma nucleare, i plastidi hanno mantenuto un completo macchinario per sintetizzare proteine e **sufficiente informazione genetica per codificare circa 100 delle loro 2.500 proteine.**
5. Questo evento ha dato **origine a 3 linee evolutive: le glaucofite, le alghe rosse e le alghe verdi ed i loro discendenti, le piante**
 - La teoria endosimbiontica è avvalorata da molteplici similitudini tra plastidi e cellule procariotiche
 - entrambi possiedono DNA procariotico (circolare, privo di istoni e non contenuto in un compartimento delimitato da membrana), ribosomi 70S, duplicazione mediante scissione binaria.
 - I plastidi sono in grado di sintetizzare alcune delle proteine ad essi necessarie;
 - la sintesi proteica nei cloroplasti (così come nei batteri) è inibita da antibiotici come il cloramfenicolo e rifampicina (queste sostanze non interferiscono con la sintesi proteica nel citoplasma)
 - la membrana esterna dell'involucro del cloroplasto ha caratteristiche simili a quelle del plasmalemma della cellula eucariotica

ORIGINE EVOLUTIVA DEI PLASTIDI: LA TEORIA ENDOSIMBIONTICA

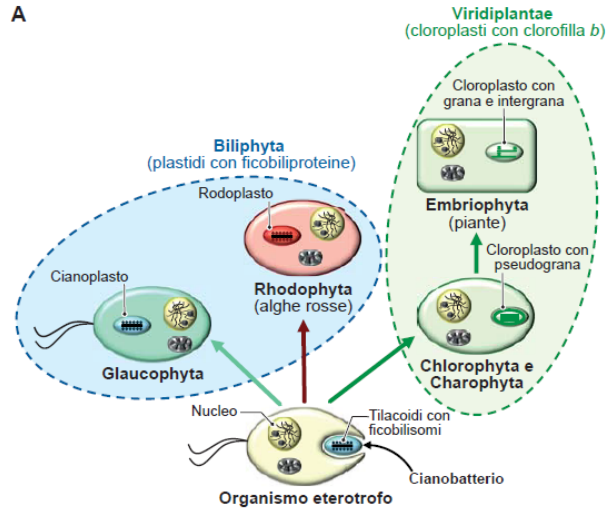
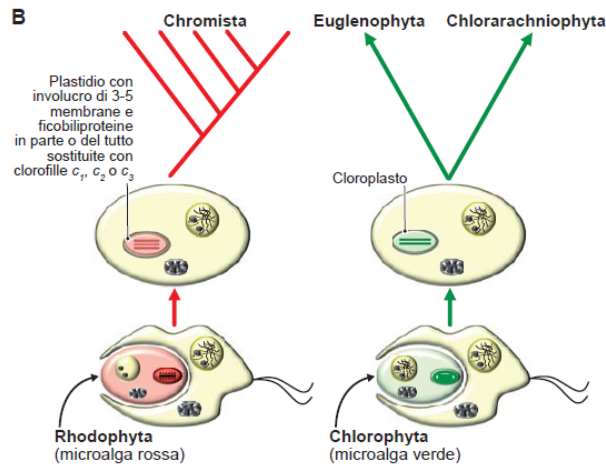


FIGURA 6.20

A) Endosimbiosi primaria: un eucariote eterotrofo ingloba un cianobatterio che darà luogo ad un plastidio delimitato da una doppia membrana (plastidio primario). **B)** Endosimbiosi secondaria: un eucariote eterotrofo ingloba un eucariote fotoautotrofo (alga unicellulare) del quale, per degenerazione degli altri organuli, rimane nel simbiote solo il plastidio delimitato da più di due membrane (plastidio secondario) (disegno di A. Valletta e C. Perrone).



ORIGINE EVOLUTIVA DEI PLASTIDI: LA TEORIA ENDOSIMBIONTICA

Ipotesi monofiletica, secondo la quale un singolo evento endosimbiontico (endosimbiosi primaria) portò all'integrazione di un cianobatterio nella cellula eucariotica primitiva

Ipotesi polifiletica, secondo la quale numerosi eventi endosimbiontici indipendenti sarebbero all'origine dei diversi cloroplasti che osserviamo nelle alghe

Indagini molecolari e filogenetiche hanno confutato la teoria polifiletica
Prochloron altro non è che un cianobatterio che ha sostituito le ficobiline con la clorofilla b, formata per modificazione della clorofilla a. Con un meccanismo analogo (perdita di ficobiline e conversione della clorofilla a in clorofilla c) potrebbe essere spiegata l'esistenza di alghe con clorofille a e c.

I risultati di numerose ricerche ultrastrutturali e genetiche indicano che molti taxa algali hanno avuto origine da **endosimbiosi secondarie e terziarie**: un eucariote eterotrofo avrebbe fagocitato un eucariote fotoautotrofo; l'ospite sarebbe diventato un plastidio con involucro formato da 3 o 4 membrane, delle quali quelle esterne soprannumerarie appartenenti alla cellula ospitante. Ne sono testimonianza le *Cryptophyta*, le *Euglenophyta* e le *Chlorarachniophyta*.

1. Perché si parla di sistema plastidiale?
2. Descrivi le caratteristiche dei proplastidi ed in quale forma plastidiale si trasformano nei diversi organi della pianta.
3. Descrivi quali fattori sono responsabili del differenziamento dei proplastidi nelle varie forme di plastidi.
4. Descrivi la struttura e le funzioni dei diversi plastidi.
5. Descrivi i pigmenti fotosintetici e le loro funzioni.
6. Spiega le interazioni tra il DNA nucleare e quello plastidiale.
7. Descrivi come le proteine codificate nel nucleo e sintetizzate nel citoplasma vengono importate nel cloroplasto.
8. Le funzioni degli amiloplasti sono varie quali?
9. Il tipo e il numero di plastidi presenti in una cellula a cosa è dovuto?
10. Spiega l'origine evolutiva dei plastidi.