

1



OBIETTIVI DEL CAPITOLO

Tre miliardi e mezzo di anni di storia dei vegetali

1. Descrivere le principali tappe della comparsa e dell'evoluzione dei vegetali.
2. Descrivere le differenze tra piante e animali.
3. Riportare alcuni esempi di utilizzo delle piante.

1.1 Il mondo vegetale

La Botanica è la scienza che studia i vegetali. Questa definizione, all'apparenza così semplice ed elegantemente epigrafica, nasconde in realtà una subdola insidia, perché ci obbliga a interrogarci su che cosa siano i vegetali. A meno che non ci si voglia accontentare di un'irrisoria definizione come "i vegetali sono gli organismi studiati dai botanici", occorrerà sondare se si possa raggiungere una maggiore precisione. Da Aristotele fino a Linneo, quindi per circa 2000 anni, ci si è accontentati di dividere gli esseri viventi in Animali e Vegetali, dove i primi si muovono e mangiano, al contrario dei secondi, che invece non si muovono e non mangiano. Anche i botanici di oggi non disdegnano di studiare organismi che, in qualche modo, rispondono ai due antichi requisiti di immobilità e nutrizione non per ingestione. Tuttavia, lo fanno con la consapevolezza che i cosiddetti vegetali costituiscono un mondo complicato oltre misura rispetto alla visione aristotelica e linneana. Inoltre, sono pure consapevoli che la varietà di forme vegetali oggi osservabili è il risultato di un susseguirsi di cambiamenti a partire

dalle prime forme di vita comparse sulla Terra. In altre parole, come ogni organismo, le Piante *si evolvono* nel tempo. L'ambiente esercita sulle popolazioni vegetali una pressione selettiva che tende a favorire caratteri tali da permettere un migliore adattamento. Così, la storia della comparsa dei diversi gruppi vegetali sulla Terra si lega a una sempre più efficiente capacità di colonizzare nuovi ambienti (la **Figura 1.1** illustra gli organismi studiati dalla Botanica).

1.1.1 Cianobatteri e fotosintesi

Molto si discute sull'origine della vita sul nostro pianeta, se sia di provenienza terrestre o extraterrestre. Poiché questo aspetto ci porta un po' troppo lontano dal nostro scopo, assumeremo che dalla formazione della Terra (circa 4,6 miliardi di anni fa) sia già trascorso circa un miliardo di anni, cosicché possiamo incontrare negli oceani i primi organismi di cui ci sono giunti fossili. Si tratta di *Procarioti*, cioè *Batteri* e *Cianobatteri*, organismi semplici, in cui le funzioni cellulari non sono compartimentate (Capitolo 2). I primi Batteri comparsi sulla Terra erano quasi certamente

		EUCARIOTI					PROCARIOTI
ETEROTROFI						 Funghi	 Batteri
AUTOTROFI	 Angiosperme	 Gimnosperme	 Pteridofite	 Briofite	 Alghe		 Cianobatteri
		Piante terrestri = Embriofite					
		Cormofite = Tracheofite		Tallofite			
		Fanerogame spermatofite		Crittogame			
		Seme nel frutto	Seme nudo				

Figura 1.1 Schema degli organismi studiati dalla Botanica.

eterotrofi, cioè consumavano la materia organica disponibile nell'ambiente per sostenersi e riprodursi. Con il trascorrere del tempo, la competizione per le risorse avvantaggiò quei Batteri che erano capaci di mettere in atto processi biochimici tali da renderli più indipendenti rispetto al carbonio organico reperibile nell'ambiente. Senza dubbio la comparsa di un processo che permettesse di usare il sole come fonte energetica e l'acqua come donatore di elettroni per costruire molecole organiche rappresentò una svolta epocale. Questa modalità di *autotrofia* per *fotosintesi* si riscontra nei Cianobatteri, che sono stati a lungo chiamati *Alge verdi-azzurre* per via della loro pigmentazione. Essi sono i più semplici organismi studiati per tradizione dai botanici, ma in realtà non hanno molto a che vedere con le Alghe o, per lo meno, non nel senso di una somiglianza di organizzazione (Capitolo 27). Per vedere organismi più complessi di Batteri e Cianobatteri occorrerà aspettare altri 1,5 miliardi di anni.

A prima vista, un mondo popolato unicamente e per così lungo tempo da soli Procarioti può sembrare monotono per chi è abituato all'attuale diversità dei viventi. Tuttavia, proprio grazie ai Cianobatteri, in questo periodo la Terra stava gradualmente sperimentando le conseguenze di un fondamentale "effetto collaterale" della fotosintesi. Così come quella di tutte le Alghe e Piante terrestri,

la fotosintesi dei Cianobatteri era ed è *ossigenica*, cioè rilascia ossigeno molecolare. Per lungo tempo la crosta terrestre tamponò questo effetto con la formazione di ossidi di ferro, finché, esaurito il ferro disponibile all'ossidazione, l'ossigeno molecolare cominciò ad accumularsi nell'atmosfera.

1.1.2 Endosimbiosi ed Eucarioti

I fossili risalenti a 2,1 miliardi di anni fa ci mettono di fronte all'evidenza che i Procarioti erano allora in compagnia di organismi i quali, pur essendo unicellulari, erano più grandi e complessi. In essi si individuano i primi *Eucarioti* (Capitolo 2). È quasi sconcertante lo scarto che esiste tra l'organizzazione delle cellule procariotiche ed eucariotiche. L'origine degli Eucarioti è stata ed è ancora molto dibattuta. Alle teorie sull'origine degli Eucarioti, infatti, si chiede prima di tutto di saper rendere ragione di come, da un mondo di Batteri, possa essere emersa una cellula con una complessità così nuova da essere assolutamente estranea al mondo dei Batteri stessi. La soluzione oggi ritenuta più verosimile è rappresentata dalla *teoria endosimbiotica seriale*, che si è andata precisando grazie al contributo di molti studiosi e soprattutto della biologa americana Lynn Margulis a partire dal 1967.

Nelle sue linee essenziali, la teoria endosimbiotica prende le mosse da un progenitore procariotico che perse la parete cellulare e acquisì la capacità di fagocitare, cioè inglobare materiale esterno introflettendo la membrana plasmatica (*plasmalemma*). La possibilità di introflettere il plasmalemma avrebbe condotto alla formazione del complesso sistema di membrane interno alla cellula (Capitolo 2). Immaginiamo ora che tra le prede di questo progenitore vi sia stato un batterio con un'enfaticata capacità di "bruciare" molecole organiche per ottenere energia, cioè di *respirare* usando l'ossigeno come ossidante. Il destino ovvio del batterio sarebbe stato la sua digestione. Ma avvenne che, per qualche motivo, il progenitore eucariotico conservò il batterio come ospite, anziché digerirlo, ciò che gli offriva il vantaggio di gestire una fabbrica energetica con capacità ben superiori a quelle che gli erano consentite dalla sua "dotazione" originaria. Assoggettato progressivamente al suo ospite, il batterio *endosimbionte* sarebbe divenuto un *mitocondrio*. Tutte le cellule eucariotiche moderne hanno mitocondri (Capitolo 2), con l'eccezione di pochi semplici organismi unicellulari che li hanno persi secondariamente.

Un secondo evento di endosimbiosi ebbe un grandissimo impatto per il proseguimento della nostra riflessione sui vegetali. Accadde che nella popolazione delle cellule eucariotiche un organismo fagocitò un cianobatterio senza digerirlo, ma conservandolo racchiuso in una vescicola citoplasmatica, come già era accaduto per il batterio aerobio. Questo nuovo *endosimbionte* fotosintetico rendeva la cellula completamente autonoma per la nutrizione ed era il capostipite dei *plastidi* (Capitoli 2 e 5). La cellula eucariotica, costituita in seguito a questi eventi, rappresenta la prima *alga*. Le Alghe sono organismi studiati dalla Botanica (Capitolo 28). Si tratta di forme viventi molto diverse, ma i loro plastidi condividono la stessa origine nell'antico progenitore eucariotico che inglobò un cianobatterio; in altre parole, l'endosimbiosi del cianobatterio fu un evento unico e la diversità delle Alghe e dei loro plastidi è dovuta a eventi successivi.

1.1.3 Dalle acque alla terraferma

Le Alghe sono organismi strettamente legati alla presenza di acqua in forma liquida. Esse, tuttavia, necessitano anche di nutrienti minerali. Per questo, possiamo immaginare che la ricerca di nutrienti promosse la colonizzazione di ambienti costieri, più ricchi di minerali. A partire da forme unicellulari e coloniali, le Alghe svilupparono *tal-li* pluricellulari anche complessi, con tutti i van-

taggi che la pluricellularità poteva comportare (Capitoli 2 e 6), tra cui anche quello di potersi in qualche modo ancorare alle rocce. La scoperta della pluricellularità da parte di queste *Tallofite* risale a circa 650 milioni di anni fa.

Nel frattempo l'attività fotosintetica di Cianobatteri e Alghe aveva tanto arricchito l'atmosfera di ossigeno che nella stratosfera si era formato uno strato di *ozono*. Questo gas, agendo come schermo nei confronti del bombardamento dei raggi ultravioletti, favorì la colonizzazione degli strati d'acqua più superficiali a partire da 450 milioni di anni fa.

Così, per vari motivi, le coste si andavano affollando di organismi vegetali, di nuovo in competizione per i nutrienti e lo spazio fisico su cui insediarsi. Eppure, a ben vedere, appena oltre il livello dell'acqua, di spazio ce n'era eccome; certo non ospitale, ma lontano dai competitori. La "vita all'aria" avrebbe permesso un ottimo rifornimento di luce, anidride carbonica e nutrienti minerali, ma non offriva un approvvigionamento d'acqua altrettanto vantaggioso: l'acqua andava recuperata e, soprattutto, risparmiata, evitando il rischio di disseccamento. Le prime Piante che si affacciarono con successo sul nuovo mondo non furono grandi Alghe simili a quelle che oggi si possono vedere in alcune zone costiere, ma furono organismi discendenti da Alghe verdi di modeste dimensioni. Si ritiene che questi discendenti fossero simili alle attuali *Briofite*, cioè a *muschi* ed *epatiche*.

Nelle Briofite compaiono i primi stratagemmi atti a limitare la perdita d'acqua (Capitolo 31). Le loro spore, trasportate dal vento e non più dall'acqua, si rivestono dell'idrofoba *sporopollenina*. Gli zigoti all'inizio del loro sviluppo (*embrioni*) saranno ospitati dall'organismo madre a maggiore garanzia per la loro sopravvivenza. Infatti, tutte le Piante terrestri, a differenza delle Alghe, sono dette *embriofite*. A protezione contro il disseccamento dei talli, viene elaborato un nuovo polimero di rivestimento, la *cutina* (Capitolo 3). Eppure, nonostante tutto, la vita delle Briofite restava, e ancor oggi resta, profondamente vincolata alla disponibilità di buone quantità di acqua liquida. Inoltre, senza un efficiente sistema di trasporto, l'acqua faceva poca strada in salita.

Mentre le Briofite erano "condannate" a non alzarsi più di qualche centimetro dal suolo, ecco che circa 425 milioni di anni fa altre Piante si dotarono di un polimero a dir poco rivoluzionario, la *lignina* (Capitolo 3). Con la lignina iniziava un crescendo di opportunità per la vita delle Piante sulla Terra. Le nuove Piante elaborarono cellule lignificate con alta specializzazione per il trasporto dell'acqua, che ora poteva raggiungere altezze ver-

iginose rispetto a quanto accadeva nelle Briofite (Capitolo 11). È tanto distintiva la presenza del *tessuto vascolare* in queste Piante che esse sono chiamate *Piante vascolari* o *Tracheofite*. La comparsa della lignina nel nuovo tessuto vascolare promosse la crescita in altezza delle Piante, sostenuta anche da *tessuti meccanici* (Capitolo 10). L'aumento di dimensioni corrispondeva a una maggiore specializzazione del corpo della pianta. A partire da semplici strutture assili (Capitolo 24), che possiamo chiamare *fusti*, le porzioni basali evolvevano caratteristiche adatte all'assorbimento d'acqua e all'ancoraggio al suolo, diventando *radici*, mentre nelle porzioni più elevate venivano selezionate caratteristiche favorevoli alla cattura della luce e agli scambi gassosi, conducendo alla formazione delle *foglie* (Capitoli 20, 21, 22, 23). I tre organi costituivano così una nuova organizzazione del corpo chiamata *cormo*, in contrapposizione al tallo di Alghe e Briofite. Il termine *Cormofite* può essere usato come sinonimo di *Tracheofite*.

Come le Alghe e le Briofite, le Tracheofite più antiche affidano la loro diffusione alla dispersione di spore nell'ambiente e vengono chiamate collettivamente *Pteridofite*, benché riuniscano gruppi molto diversi tra loro, tra cui le attuali *felci* (Capitoli 14 e 32). Nonostante quanto detto, è esperienza comune che le felci non popolano certo i deserti, ma si trovano piuttosto in sottoboschi umidi. In questo si deve leggere un chiaro indizio che ancora manca qualcosa in queste Piante per essere pienamente svincolate dall'ambiente acquatico.

1.1.4 Invenzione del seme

Una vecchia nomenclatura, che tuttavia ancor oggi trova applicazione, distingueva le Piante in *crittogame* e *fanerogame*, cioè dalle “nozze nascoste” e dalle “nozze manifeste”. Si faceva riferimento al fatto che in alcuni vegetali la fase riproduttiva era poco evidente, perché affidata per lo più a spore, mentre in altri era chiaramente visibile e corrispondente alla *fioritura*. Le fanerogame sono quindi tutte le Tracheofite che producono *flori*. Crittogame sono tutte le altre Piante.

Nelle fanerogame, la capacità di risparmio dell'acqua si enfatizzò con la sintesi della *suberina*, un polimero idrofobo caratteristico di alcuni tessuti di rivestimento (Capitoli 3 e 9). L'eccezionale invenzione delle fanerogame fu però soprattutto quella di disperdere nell'ambiente non più spore, bensì microscopiche piantine (*embrioni*) ben protette e a riposo all'interno di nuove strutture altamente resistenti, i *semi* (Capitolo 18). I semi interrompono lo stato di riposo solo in condizioni

favorevoli, quindi anche a distanza di anni dopo la loro liberazione. Le Piante a seme comparvero sulla Terra 365 milioni di anni fa e con un termine più moderno si indicano come *Spermatofite*. Nelle più primitive, chiamate *Gimnosperme* (Capitolo 33), i semi vengono liberati tali e quali, cioè sono *nudi*: il caso più familiare è quello dei pinoli lasciati cadere dalle pigne dei comuni pini. Nelle più recenti, le *Angiosperme*, i semi vengono invece conservati per un certo periodo all'interno di un *frutto* (Capitolo 19). I fossili ci raccontano che le Angiosperme comparvero circa 130 milioni di anni fa e andarono incontro a una diversificazione rapidissima, divenendo la vegetazione dominante sulla Terra nel giro di 40 milioni di anni. La rapida evoluzione e diffusione delle Angiosperme fu il più grande cruccio di Charles Darwin, il *mistero abominevole* che lo tormentò fino agli ultimi anni della sua vita. Egli stesso ne propose una possibile spiegazione nella co-evoluzione tra Piante e insetti (Capitolo 15).

1.1.5 E i Funghi?

Oltre ad Alghe e Piante terrestri, i botanici si interessano anche dei *Funghi* (Capitolo 29). Com'è evidente, i Funghi non mangiano e non si muovono, quindi, come insegnerebbe Aristotele, sono vegetali. In realtà i Funghi, oltre alle due caratteristiche citate e a poche altre, tra cui quella di essere studiati dai botanici, non hanno molto a che spartire con le Piante, sono anzi più affini agli Animali. I Funghi sono *eterotrofi*, non contengono plastidi e non sono fotosintetici; a questi organismi possono essere applicate le definizioni di *Tallofite* e di *crittogame*. Essi ebbero una storia evolutiva parallela a quella delle Piante, probabilmente con un ruolo di importanza per la colonizzazione della terraferma. Ciò è suggerito anche dalle strette relazioni che i Funghi intrattengono ancor oggi con le radici delle Piante (*simbiosi micorriziche*).

1.2 Piante e Animali a confronto

La panoramica descritta sugli organismi vegetali è ben lontana dalla visione di Linneo. Però occorre mettere in guardia dal trarre conclusioni affrettate sul lavoro di uno che fu tra i più brillanti studiosi nella storia della scienza. In effetti, la sua visione dicotomica dei viventi poneva l'accento su un'evidente diversità di organizzazione tra *Piante* e *Animali*, che oggi si può interpretare in chiave evolu-

tiva. Chiaramente, la diversità si enfatizza tra gli organismi appartenenti ai due gruppi comparsi più di recente, cioè Angiosperme e Mammiferi.

Similmente ai Cianobatteri e alle Alghe, le Piante sono *autotrofe*, cioè sono capaci di *organizzare* molecole semplici (acqua e anidride carbonica) trasformandole in zuccheri. Questi ultimi costituiscono un “materiale plastico” che viene *organizzato* per la sintesi di tutte le altre molecole organiche componenti l'organismo. Gli Animali sono *eterotrofi* (come la maggior parte dei Batteri, i Funghi, alcune Piante parassite), per cui non dispongono di un sistema di organizzazione, ma si limitano a prelevare dall'ambiente molecole organiche preformate come fonte di energia e per organizzare altre molecole organiche. La diversa modalità di nutrizione e la diversa disponibilità dei nutrienti hanno avuto forti conseguenze sul piano organizzativo dei due tipi di organismi.

1. La nutrizione eterotrofa per ingestione ha imposto agli Animali la necessità del *movimento* per la ricerca del cibo. In essi si sviluppano le *superfici interne* del corpo per favorire gli scambi gassosi, l'assorbimento dei nutrienti, l'eliminazione delle scorie e, al contempo, assicurare il massimo risparmio d'acqua. Poiché i nutrienti necessari alle Piante (anidride carbonica, acqua, sali minerali, luce) sono diluiti nell'ambiente, esse hanno privilegiato lo sviluppo delle *superfici esterne* (radici, foglie). Questa grande estensione del corpo impone loro una condizione di *immobilità*.
2. Negli Animali, in genere, l'accrescimento è *definito*, limitato cioè alla fase giovanile della vita; inoltre, in essi la formazione degli organi (*organogenesi*) è completa al termine dello sviluppo embrionale e, negli stadi successivi, lo sviluppo è limitato a un aumento di dimensioni degli organi stessi. Le Piante, invece, hanno un accrescimento *indefinito*, grazie a cellule che si mantengono giovanili e producono continuamente nuovi organi (Capitolo 7).
3. Mentre gli Animali possiedono molti *organi altamente specializzati* (polmoni, cuore, fegato, encefalo ecc.), le Piante sono costituite da pochi organi con *ridotta specificità* (radici, fusti, foglie). Per esempio, la funzione fotosintetica è tipica delle foglie, ma si può riscontrare anche nei fusti o addirittura in alcune radici (Capitolo 24).
4. L'organizzazione del corpo degli Animali è *centralizzata*, grazie al sistema nervoso che coordina l'attività dell'organismo, in particolare il movimento. Al contrario, le Piante presentano un'organizzazione *decentralizzata*, che lascia ampia autonomia ai singoli organi, a garanzia

di un efficiente utilizzo delle risorse disponibili nell'ambiente.

5. Il trasporto di sostanze a lunga distanza viene risolto in modo antitetico da Animali e Piante. Negli Animali si sviluppa un tessuto liquido, il sangue, che scorre sempre all'interno del corpo (*sistema chiuso*) grazie alla pressione generata da una pompa (cuore) e trasporta tutte le sostanze, compresi i gas e i cataboliti. Nelle Piante la linfa grezza e la linfa elaborata scorrono in vie indipendenti e parallele (Capitolo 11), senza l'intervento di pompe. Inoltre, in salita l'acqua transita attraverso un *sistema aperto* in cui la pianta si interpone tra suolo e aria: l'acqua che circola non è mai la stessa!
6. Gli Animali attuano *meccanismi omeostatici* mediante i quali tendono al mantenimento di un ambiente interno con caratteristiche costanti. Le Piante, invece, seguono per lo più passivamente le variazioni ambientali, aumentando e riducendo le loro funzioni vitali, cioè in esse l'*omeostasi è assente* a livello di organismo. Essendo prive di sistemi di regolazione automatica delle attività fisiologiche, le Piante hanno sviluppato meccanismi di adattamento morfo-fisiologico tali da garantire loro la sopravvivenza in un ampio intervallo di variabilità delle caratteristiche ambientali (Capitolo 25).

1.3 Le Piante e l'uomo

Le relazioni che sussistono tra le Piante e la specie *Homo sapiens* sono più complesse rispetto a quelle tra le Piante e gli altri Animali. Questo perché nel caso dell'uomo intervengono anche aspetti di ordine culturale che attribuiscono a certe specie vegetali un valore che non sarebbe immediatamente ovvio.

1.3.1 Impieghi delle Piante

Sicuramente le Piante forniscono all'uomo alimenti (cereali, legumi, ortaggi, frutta), ma anche una grande varietà di materie prime. In particolare, dalle Piante si ricava materiale da costruzione (legno), per uso tessile (lino, cotone, canapa), per la produzione di cordami e oggetti intrecciati (juta, palme), per l'ottenimento di supporti per la scrittura (legno, cotone, papiro). Ben noto è anche il valore energetico di diverse specie vegetali, a partire dalle Piante che forniscono tradizionalmente materiale per il riscaldamento (specie legnose, mais), per arrivare alle più recenti valoriz-

zazioni di biomasse vegetali da impiegare nella produzione di biocombustibili: ne sono esempi l'etanolo ottenuto da canna da zucchero, l'olio combustibile estratto da colza, il biogas prodotto durante le digestioni anaerobiche di biomasse che includono anche componenti vegetali.

Molte Pianta che hanno evoluto composti tossici nei confronti degli Animali, di solito con il risultato di scoraggiare gli erbivori, sono state reinterpretate dall'uomo come fonti di medicinali per la cura della salute (digitale, oppio, belladonna). Un uso in qualche modo aberrante di alcune Pianta medicinali ha condotto al loro impiego come fonte di sostanze stupefacenti (canapa, oppio). Altre Pianta hanno trovato impiego per la produzione di beni voluttuari, quindi non legati alla necessità di nutrirsi né a quella di curarsi, ma semplicemente a quella di suscitare sensazioni gradevoli (caffè, cacao, vaniglia). Ad alcune Pianta, le culture umane attribuiscono un valore rituale in relazione agli "aspetti spirituali" della vita (incenso, mirra). Soprattutto per gli usi più fortemente connessi con gli aspetti culturali, i "limiti di applicazione" di una certa specie vegetale in un ambito anziché in un altro si fanno sfumati. Per esempio, la pianta della coca ha un uso essenzialmente voluttuario se si pensa alla consuetudine di certe popolazioni amerinde di masticarne le foglie per alleviare la fatica. Come fonte dell'alcaloide cocaina, essa rientra tra le Pianta a uso medicinale, trovando applicazione come anestetico locale. Tuttavia, la cocaina rimane tristemente nota soprattutto come un grave male sociale per il suo impiego come stupefacente.

1.3.2 Origine dell'agricoltura e domesticazione delle Pianta

Un rapporto speciale lega soprattutto l'uomo alle specie vegetali impiegate per l'alimentazione. La rivoluzione agricola si fa risalire a circa 10 000 anni fa, quando gli uomini cominciarono a coltivare alcune Pianta per sottrarsi alle incertezze di un'alimentazione unicamente basata sulla raccolta. Il teatro di questa rivoluzione fu la regione medio-orientale chiamata *Mezzaluna Fertile* e compresa tra l'Egitto e l'Iran passando per la Palestina. La *domesticazione* delle Pianta consiste fondamentalmente nella selezione di caratteri favorevoli, che per esempio rendano le Pianta più produttive, o più facilmente coltivabili, o prive di proprietà indesiderate. Per esempio, la domesticazione del grano ha favorito spighe che trattenessero le *cariossidi* (Capitolo 19) anziché disperderle, perché ciò agevolava la raccolta. La *domesticazione* delle

prime specie vegetali fu innanzitutto il risultato di un processo di carattere "intellettivo" da parte dell'uomo, che, comprendendo nella sua essenza il significato del seme nel ciclo vitale delle Pianta, applicò tale intuizione per trarne beneficio. Certo questi nostri antenati, non avendo una percezione scientifica del problema, elaboravano interpretazioni mitiche delle loro osservazioni. Le dee Madri, diverse nel nome più che nella sostanza (Ninhursag, Iside, Cibele, Demetra), venivano chiamate in causa per colmare una conoscenza ancora sommaria sui fatti della natura. Le annate erano, infatti, più o meno produttive ed era utile propiziarsi colei che, in seguito a opportuni riti, avrebbe teso l'orecchio e, questo era l'auspicio, esaudito le richieste di abbondanza dei raccolti. Dai raccolti sarebbe infatti dipesa la possibilità di superare la stagione invernale. Proprio questa è la seconda proprietà dei semi che ci interessa per comprendere la rivoluzione agricola: i semi non sono solo lo strumento che permette di propagare le Pianta, essi sono anche ricchi di riserve nutrienti e durano molto a lungo senza avariarsi (Capitolo 18). Così, le civiltà medio-orientali e, successivamente, quelle mediterranee legarono il loro sostentamento prima di tutto alla coltivazione del grano e dell'orzo, fonti di carboidrati, a cui si associarono legumi come lenticchie e piselli, che aggiungevano proteine alla dieta.

La *domesticazione* delle Pianta fu in realtà un fenomeno non limitato all'area sopra citata, ma comparso in modo indipendente in altre aree della Terra e intimamente connesso allo sviluppo di altre civiltà. È interessante notare, a tale proposito, che ogni civiltà si sviluppò attorno a una specifica coltura impiegata come fonte principale di carboidrati, come era stato il grano nella Mezzaluna Fertile: il riso in Estremo Oriente e in India, il sorgo nell'Africa sub-sahariana, il mais presso le civiltà precolombiane d'America. In tutti i casi, come si può facilmente intuire, l'effetto della domesticazione fu di legare in modo sempre più stretto la pianta coltivata all'uomo che la coltivava e viceversa: senza l'uomo la pianta non si propaga, senza la pianta l'uomo rischia la fame!

I campi di piante coltivate concludono idealmente questo itinerario introduttivo sul mondo dei vegetali. Sebbene il numero di piante oggi domestiche non sia esiguo, di fatto l'alimentazione umana è soddisfatta in maniera preponderante da soli pochi tipi di colture ricche di carboidrati, cioè il grano, il mais, il riso, la patata, la patata dolce e la manioca. Altre piante alimentari che hanno una grande importanza a livello planetario sono fagiolo, soia, canna da zucchero, barbabietola da zucchero, orzo, sorgo, banana, noce di cocco.

2



La cellula vegetale

OBIETTIVI DEL CAPITOLO

1. Presentare le differenze tra la cellula procariotica e la cellula eucariotica.
2. Spiegare le differenze tra la cellula animale e la cellula vegetale.
3. Descrivere le peculiarità della cellula vegetale.
4. Spiegare il concetto di superficie relativa.
5. Presentare le differenze tra cellula vegetale giovanile e cellula vegetale adulta.

2.1 Generalità

Tutti gli organismi, siano essi animali o vegetali, sono costituiti da *cellule*.

Nonostante la grande varietà di organismi che popolano il nostro pianeta, non esiste un'altrettanta molteplicità di tipi di cellule. La struttura di base di una cellula è, infatti, costante sia negli animali sia nei vegetali. Quando si studiano la cellula vegetale e gli organuli che la caratterizzano, bisogna considerare che le piante sono ancorate al terreno e devono adattarsi a qualsiasi variazione dell'ambiente circostante senza poter... fuggire. Questi adattamenti sono per lo più a carico degli organuli (parete cellulare, plastidi, vacuolo) non presenti nella cellula animale.

2.2 Differenze tra cellula procariotica e cellula eucariotica

2.2.1 La cellula procariotica

I *Procarioti* sono gli organismi morfologicamente più semplici (**Figura 2.1**).

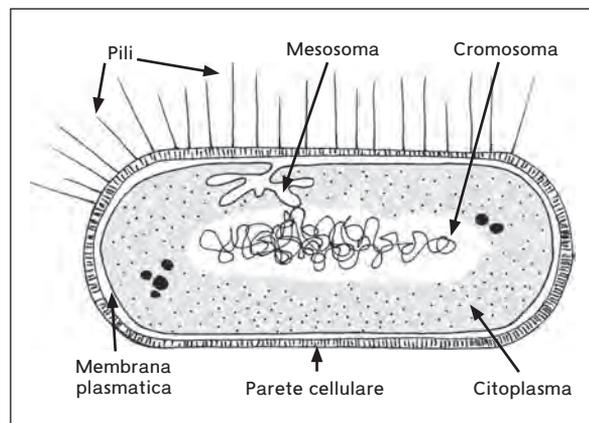


Figura 2.1 Rappresentazione schematica di una cellula procariotica.

Le loro cellule variano nelle dimensioni a seconda dell'organismo procariotico ma, in ogni caso, esse sono molto più piccole delle cellule degli *Eucarioti*, avendo dimensioni generalmente di soli pochi micrometri ($1 \mu\text{m} = 10^{-6} \text{ m}$).

La caratteristica che più contraddistingue la cellula procariotica da quella eucariotica è la mancanza di compartimentazione interna: non vi sono organuli delimitati da membrana e, soprat-

tutto, il DNA non è racchiuso all'interno di un nucleo ma si trova in una regione della cellula, non delimitata da membrana, detta *nucleoide*.

Come le cellule eucariotiche, anche quelle procariotiche sono delimitate da una *membrana plasmatica*. In alcuni Procarioti la membrana plasmatica forma invaginazioni interne alla cellula. Su tali invaginazioni sono frequentemente inseriti enzimi specifici per determinate reazioni metaboliche che nella cellula eucariotica avvengono in organuli deputati (per esempio, la respirazione cellulare che negli Eucarioti è compartimentata nei *mitocondri*).

Le cellule procariotiche sono avvolte da una *parete cellulare* di *peptidoglicano*.

Al loro interno si trovano *ribosomi* più piccoli di quelli della cellula eucariotica (70S), deputati alla sintesi di proteine.

Alcuni Procarioti, i *Cianobatteri*, sono autotrofi (**Figura 2.2**, **Figura 2.3**). Essi, infatti, svolgono la fotosintesi grazie alla presenza di invaginazioni della membrana plasmatica (tilacoidi) in cui è inserita la *clorofilla a* e sulle quali vi sono altri pigmenti (*ficobiline*, in particolare *ficocianina*) organizzati in *ficobilisomi*. Manca la *clorofilla b*, per cui la sostanza di riserva nei Cianobatteri non è l'amido, come negli Eucarioti dotati di clorofille *a* e *b*, ma il *glicogeno*. Altre caratteristiche dei Cianobatteri sono descritte nel Capitolo 27.

2.2.2 La cellula eucariotica

La cellula eucariotica, al contrario di quella procariotica, svolge le proprie reazioni metaboliche

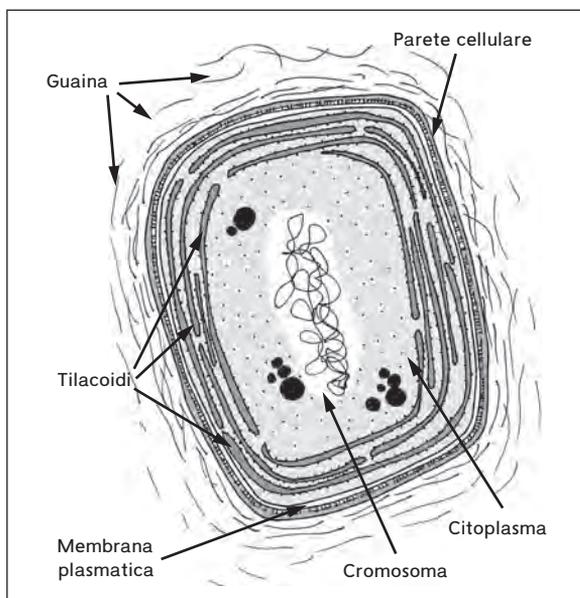


Figura 2.2 Rappresentazione schematica della struttura di un Cianobatterio (Procarioti).

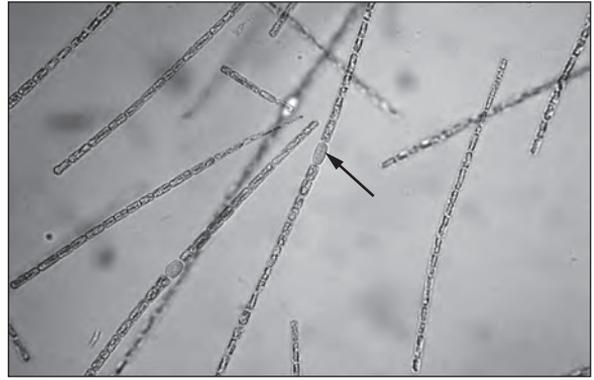


Figura 2.3 Cianobatterio (*Anabaena flos-aquae*). L'*Anabaena* è in grado di fissare l'azoto atmosferico, rendendolo quindi biodisponibile. La fissazione avviene in cellule specializzate, dette *eterocisti*, inserite lungo la "catenella" di cellule (freccia). Alcune specie di *Anabaena* vivono in simbiosi con piante acquatiche (per esempio, l'*Anabaena azollae* vive in simbiosi con la felce acquatica *Azolla filiculoides*) (300×).

in organuli specializzati, delimitati da membrana. In particolare, il DNA delle cellule eucariotiche non è libero nel citoplasma ma è contenuto nel *nucleo*, che funziona da "centrale di controllo".

Le cellule eucariotiche, inoltre, sono caratterizzate dal *citoscheletro*, un'impalcatura di *microtubuli* e *microfilamenti* importante sia per il mantenimento della forma cellulare sia per il trasporto di materiali internamente alla cellula. La compartimentazione dei processi metabolici cellulari in organuli specializzati ha permesso alla cellula eucariotica di raggiungere dimensioni considerevolmente più grandi rispetto a quelle della cellula procariotica e un'organizzazione altamente complessa.

2.3 Differenze tra cellula animale e cellula vegetale

Le cellule animali e vegetali hanno la stessa struttura "di base" (**Esperimento 1**, **Esperimento 2**, **Figura 2.4**, **Figura 2.5**, **Figura 2.6**): una centrale di controllo e di "direzione lavori" rappresentata dal *nucleo*, un sistema di sintesi, impacchettamento e trasporto di materiali rappresentato dal *reticolo endoplasmatico* e dall'*apparato di Golgi*, altre fabbriche di sintesi di materiali (per esempio, i ribosomi), impianti di produzione di energia come i *mitocondri* ecc.

Nota bene In questo libro non verranno trattati gli organuli che accomunano le cellule animali e vegetali, ma unicamente gli organuli caratteristici della cellula vegetale. Per la descrizione morfo-

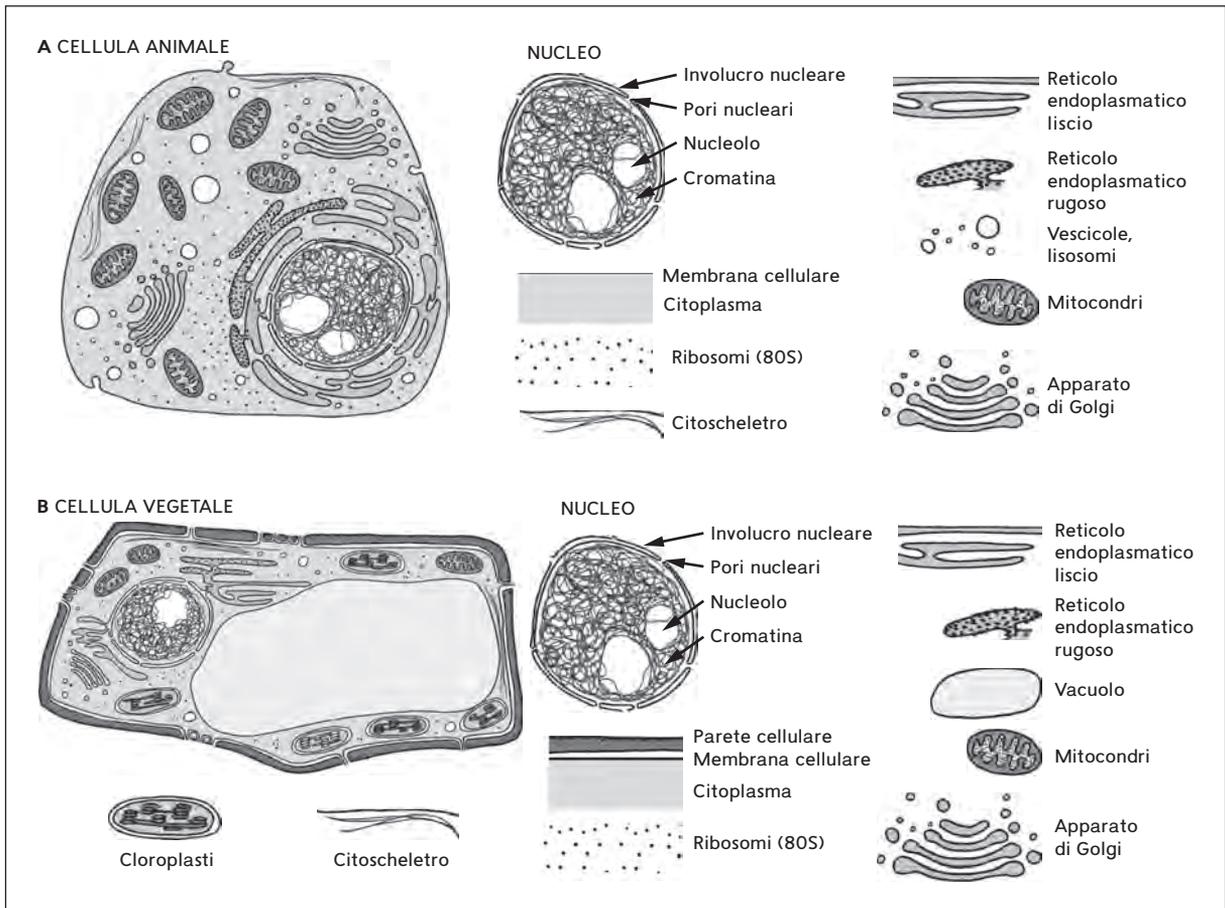


Figura 2.4 Rappresentazioni schematiche della cellula animale (A) e della cellula vegetale (B).



Figura 2.5 Cellule epiteliali della mucosa orale colorate con Eosina (1200×).



Figura 2.6 Cellule di catafilli carnosi di cipolla (*Allium cepa*) dopo colorazione con Violetto di genziana (150×).

gica e funzionale degli altri organuli si rimanda a un testo di Biologia cellulare generale.

2.3.1 Peculiarità della cellula vegetale

La cellula vegetale presenta delle caratteristiche che la differenziano dagli altri Regni dei viventi

(Esperimento 3, Figura 2.7, Figura 2.8, Figura 2.9, Figura 2.10, Figura 2.11, Figura 2.12):

- parete cellulare;
- vacuolo;
- plastidi.

Consideriamo una cellula vegetale tipica, per esempio una cellula del parenchima clorofilliano

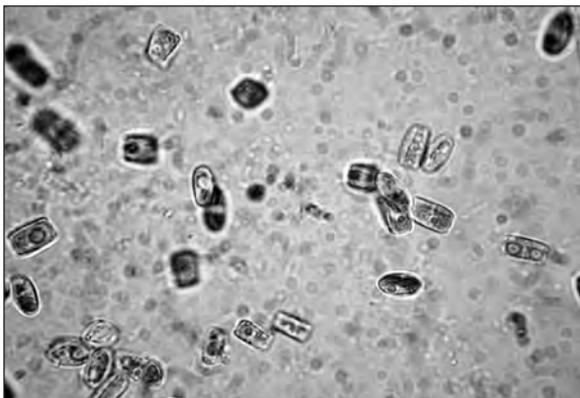


Figura 2.7 Diatomee (alghe unicellulari) (40×).

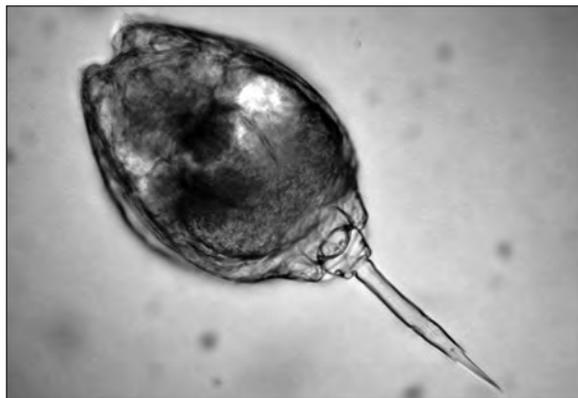


Figura 2.10 Rotifero (organismo animale pluricellulare) (100×).

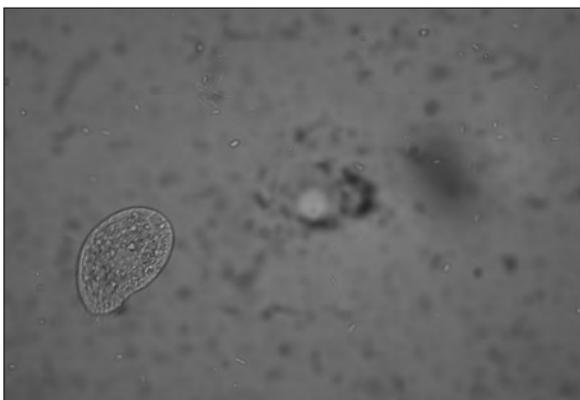


Figura 2.8 Paramecio (protozoi ciliati) (400×).

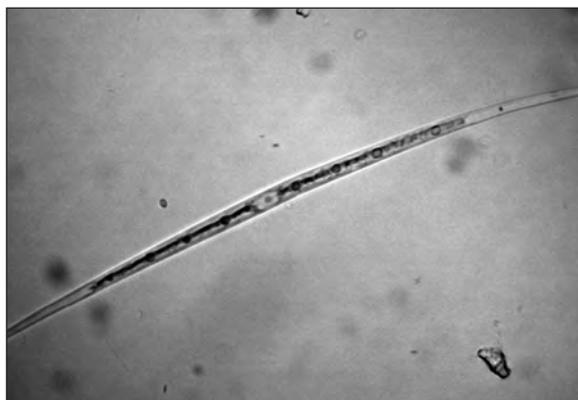


Figura 2.11 *Closterium* sp. (alga verde unicellulare) (500×).



Figura 2.9 Paramecio in simbiosi con zoochlorelle (alghe unicellulari) (150×).

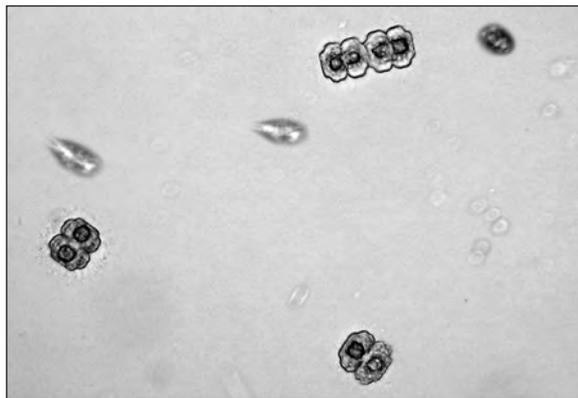


Figura 2.12 *Cosmarium* (alga verde). Ciascuna cellula è divisa da una strozzatura in due semicellule identiche (400×).

di una foglia, che svolge primariamente la funzione fotosintetica (**Figura 2.4B**, **Figura 2.13**). Osserviamone le caratteristiche.

La cellula è all'incirca cilindrica, di qualche decina di μm .

È rivestita esternamente da una *parete cellulare* simile a una scatola rigida che la circonda. Il fatto di possedere una parete esterna fa sì che la cellula adulta non possa più variare la propria for-

ma. Inoltre, la presenza della parete rende la cellula *immobile*; infatti, la cellula vegetale non striscia e non nuota (Capitolo 3).

La faccia interna della parete cellulare è rivestita dalla membrana plasmatica, la cui struttura e la cui funzione sono simili a quelle della membrana plasmatica delle cellule animali.

Internamente al plasmalemma si trova il citoplasma con gli organuli.

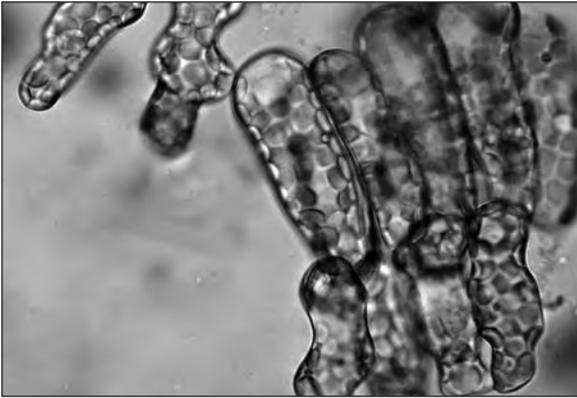


Figura 2.13 Cellula vegetale tipica di parenchima fotosintetico.

A differenza delle cellule animali, nelle cellule vegetali il citoplasma e gli organuli non occupano tutto lo spazio interno della cellula. Gran parte di questo spazio è occupata dal *vacuolo*, cavità ripiena di un *succo vacuolare* (costituito da acqua e svariate sostanze) e circondata da un'unità di membrana detta *tonoplasto*. In una cellula vegetale adulta c'è in genere un unico grande vacuolo, che occupa più del 90% del volume cellulare. In questo caso, il citoplasma contenente gli organuli è ridotto a uno strato sottile a ridosso della parete cellulare (Capitolo 4).

Nel citoplasma ci sono tutti gli organuli presenti anche nella cellula animale: nucleo, mitocondri, reticolo endoplasmatico, apparato di Golgi, ribosomi ecc. Nella cellula vegetale ci sono in più i *plastidi*, che nel caso di una cellula del parenchima fotosintetico sono *cloroplasti* (Capitolo 5).

La *forma* delle cellule vegetali è varia: si possono distinguere cellule fortemente allungate in una direzione e cellule estese all'incirca ugualmente nelle tre direzioni dello spazio (*cellule isodiametriche*).

Per quanto riguarda le *dimensioni*, le cellule vegetali sono in genere di qualche decina di μm . Tuttavia, in alcuni casi, vi sono cellule eccezionalmente grandi, anche alcune centinaia di μm .

2.4 Concetto di superficie relativa

La suddivisione in cellule conferisce a un *organismo pluricellulare* una grandissima superficie attraverso cui possono avvenire scambi di materiale con l'ambiente circostante. Tale superficie sarebbe inferiore in un organismo costituito da una sola cellula (**Figura 2.14**).

Grandezza e forma devono assicurare un elevato rapporto superficie/volume (*superficie relativa*).

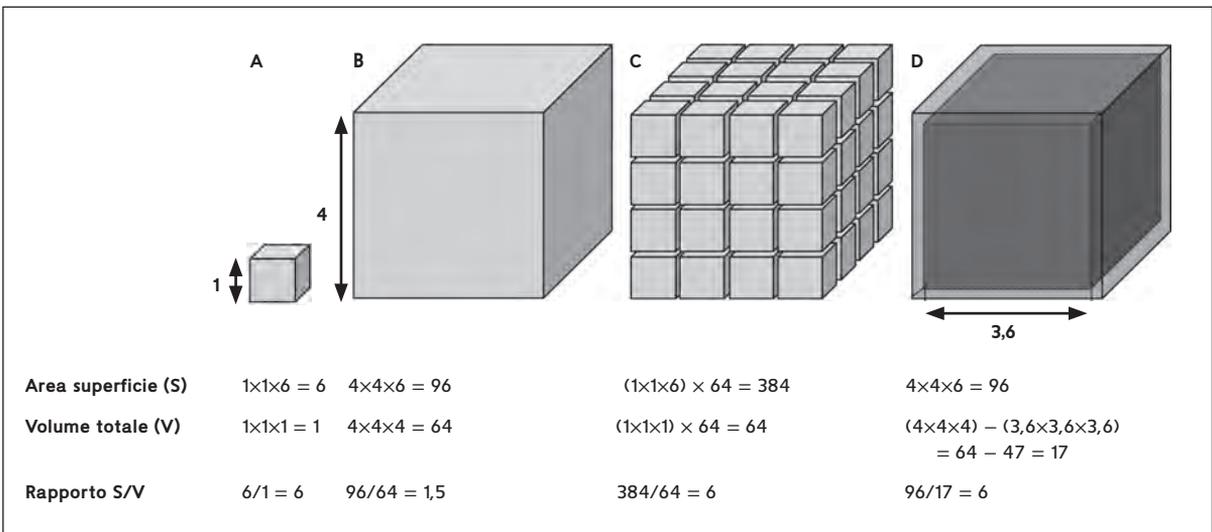


Figura 2.14 Gli scambi tra cellula e ambiente sono assicurati da un adeguato rapporto tra superficie (S) e volume (V). In questa rappresentazione semplificata la cellula ha forma cubica, per cui la sua superficie è data dalla somma delle aree delle 6 facce e il suo volume dal cubo dello spigolo. (A) Quando la cellula è piccola, il rapporto S/V è grande e gli scambi sono assicurati. (B) Un aumento delle dimensioni lineari della cellula causa un basso rapporto S/V, per cui gli scambi con l'ambiente sono meno efficaci. (C) Se il volume occupato dalla cellula B viene suddiviso tra molte cellule piccole, si verifica un aumento di superficie che ristabilisce un alto rapporto S/V: la pluricellularità costituisce un vantaggio in termini di efficacia di scambio con l'ambiente. (D) Per migliorare il rapporto S/V vi è anche la possibilità di costruire una cellula grande ma cava. Nell'esempio, alla cellula con spigolo che misura 4 è stato sottratto internamente il volume di un cubo con spigolo di 3,6. La superficie esterna non è variata, ma il volume "pieno" è molto diminuito rispetto al caso B. Come conseguenza, il rapporto S/V ritorna favorevole. Le cellule vegetali possono essere anche molto grandi proprio perché adottano questa strategia.

La forma sferica è poco favorevole per gli scambi con l'esterno; infatti, hanno forma sferica solo organismi unicellulari molto piccoli, come i batteri.

La forma poliedrica, al contrario, è più favorevole per il contatto con l'ambiente circostante ed è la forma che più frequentemente si ritrova negli organismi vegetali pluricellulari. Tuttavia, nei vegetali possono essere presenti cellule sferiche molto grandi. In questo caso, il rapporto superficie/volume chiaramente sfavorevole viene superato grazie alla presenza del vacuolo centrale: in tal modo non ci sono zone del citoplasma lontane dalla superficie.

Il principio *grande volume con poco protoplasma* domina tutta l'anatomia delle piante (**Figura 2.14**). La tendenza ad aumentare il più possibile la superficie relativa nei vegetali interessa diversi ordini di grandezza: organi, tessuti, cellule, organuli (**Figura 2.15**).

Le cellule vegetali possono raggiungere dimensioni molto superiori rispetto a quelle delle cellule animali; generalmente le cellule vegetali raggiungono e superano i 100 μm (le dimensioni di un batterio sono di 0,5-2 μm), ma vi sono cellule molto più grandi: per esempio, le cellule dell'alga *Chara* possono raggiungere gli 8 cm, le fibre di lino i 6 cm.

2.5 Differenze tra cellula vegetale giovanile e cellula vegetale adulta

Così come ciascun organismo nasce, cresce, si riproduce e muore, anche ciascuna cellula presenta

il proprio ciclo di vita, detto *ciclo cellulare* (**Figura 2.16**). In particolare, nelle piante ci sono cellule che, dopo aver avuto origine dalla *divisione mitotica* di una cellula madre e dopo essersi accresciute per diventare delle dimensioni della madre (*accrescimento embrionale*), si dividono esse stesse, originando a loro volta cellule che seguiranno il loro stesso destino, le quali, quindi, si accresceranno e poi si divideranno, e così via... (**Figura 2.17**). Si tratta perciò di cellule che non perdono mai la capacità di dividersi: sono le *cellule meristematiche*. Queste cellule mantengono una morfologia tale per cui vengono definite *cellule giovanili*.

Viceversa, altre cellule, dopo aver terminato l'accrescimento embrionale e aver raggiunto le dimensioni della cellula madre da cui hanno preso origine, perdono la capacità di dividersi, si accrescono ulteriormente (*accrescimento per distensione*) e si *differenziano* (**Figura 2.17**). Ciò significa che queste diventano *cellule adulte*: subiscono, quindi, profonde modificazioni della loro morfologia e assumono *specifici compiti funzionali*. Tali compiti sono dettati da informazioni di origine sia genetica sia ambientale.

2.5.1 Morfologia della cellula vegetale giovanile

Una cellula meristematica è una cellula di piccole dimensioni (10-15 μm), con un *elevato rapporto nucleo/citoplasma*. Le cellule meristematiche sono circondate da una parete cellulare sottile, costituita da un'esigua parete primaria di natura celluloso-pectica. Mancano di vacuoli o, quando ci sono, sono molto piccoli. Hanno molti ribosomi

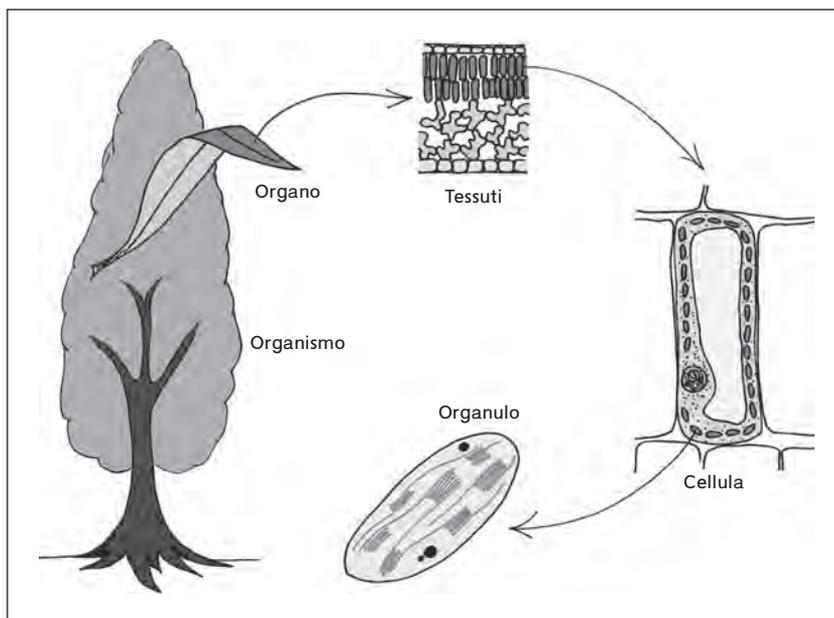


Figura 2.15 La tendenza ad aumentare la superficie relativa compare a diversi ordini di grandezza: organismo intero, organi, tessuti, cellule, organuli.

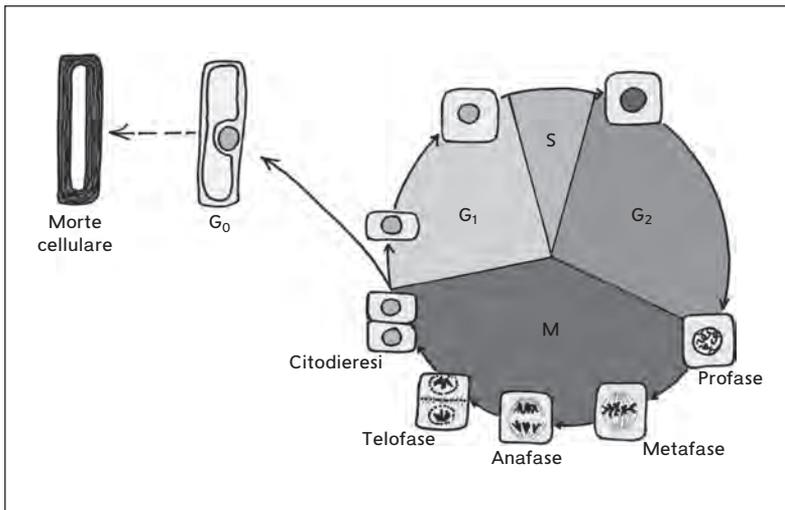


Figura 2.16 Ciclo cellulare di una cellula vegetale. Dopo la citodieresi, le cellule figlie iniziano l'accrescimento embrionale. In particolare, nella fase G₁ si verifica una sintesi di materiali citoplasmatici e di membrana che conduce al ripristino delle dimensioni della cellula figlia a quelle della madre. In fase S si ha la duplicazione del materiale genetico. In fase G₂ la cellula si prepara alla successiva fase di mitosi (M). Le fasi della mitosi sono identiche a quelle della cellula animale. Alcune cellule possono uscire dal ciclo e andare incontro ad accrescimento per distensione e differenziamento (fase G₀). Alcune cellule vegetali concludono il differenziamento con la morte cellulare.

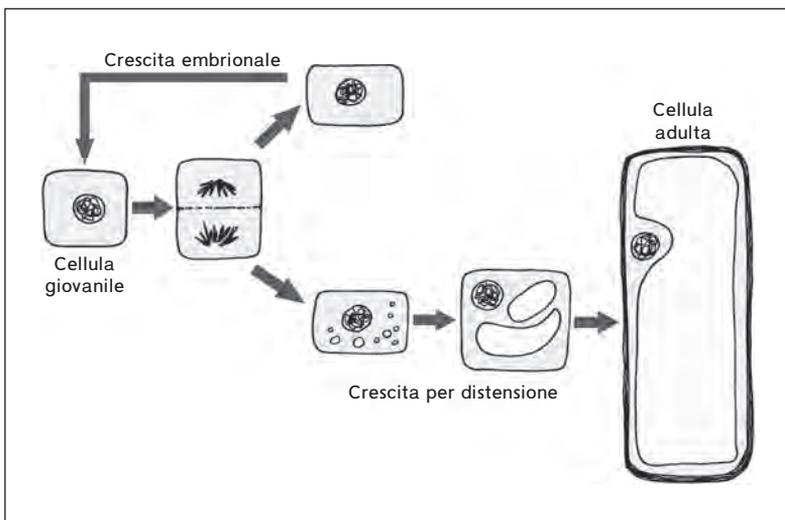


Figura 2.17 Crescita embrionale e crescita per distensione di cellule vegetali.

e molti mitocondri; questi ultimi, tuttavia, sono piccoli e con creste poco sviluppate. Possiedono plastidi indifferenziati (*proplastidi*).

Queste cellule, per la loro capacità di continua divisione, caratterizzano i *tessuti meristemici primari* di una pianta (Capitolo 7) e sono le artefici dell'*accrescimento in lunghezza* di fusti e radici.

2.5.2 Morfologia della cellula vegetale adulta

L'accrescimento in lunghezza di fusti e radici dipende maggiormente dall'*accrescimento per distensione* delle cellule che si differenziano, piuttosto che dalle divisioni delle poche cellule dei meristemi primari. Il differenziamento cellulare, infatti, è accompagnato da un notevole allungamento della cellula, nonché da un imponente aumento del suo volume.

In una cellula vegetale, l'aumento del volume risulta sempre maggiore dell'aumento della massa citoplasmatica, contrariamente a quanto succede per la cellula animale. Questo squilibrio è ovviato dalla presenza di un grosso vacuolo centrale, che occupa gran parte del volume cellulare e reclude il citoplasma alla periferia della cellula. In tal modo i rapporti superficie/volume e nucleo/citoplasma vengono mantenuti affinché tutta la massa citoplasmatica possa comunicare con l'ambiente esterno.

Una tipica cellula vegetale adulta si presenta, perciò, con le seguenti caratteristiche:

- parete cellulare più o meno ispessita e modificata in base al tessuto di cui la cellula entrerà a far parte (Capitolo 3);
- grosso vacuolo centrale;
- plastidi differenziati in tipi diversi in base al tessuto a cui la cellula appartiene.

3



La parete cellulare

OBIETTIVI DEL CAPITOLO

1. Spiegare l'importanza della parete per la cellula vegetale.
2. Presentare le tappe della biogenesi parietale.
3. Mettere in relazione le modificazioni secondarie della parete con le specifiche funzioni svolte dalle cellule.

3.1 Generalità

La parete cellulare è una caratteristica distintiva delle cellule vegetali. Non hanno parete cellulare le zoospore e i gameti di Alghe e Funghi, né le cellule gamiche delle Piante superiori.

3.2 Funzioni

La parete cellulare ha quattro funzioni fondamentali:

1. protegge il protoplasto;
2. svolge una funzione meccanica;
3. è responsabile della forma della cellula;
4. controbilancia la pressione di turgore.

3.3 Biogenesi della parete cellulare

La parete si forma *ex novo* e la sua formazione avviene in tre momenti (**Figura 3.1**):

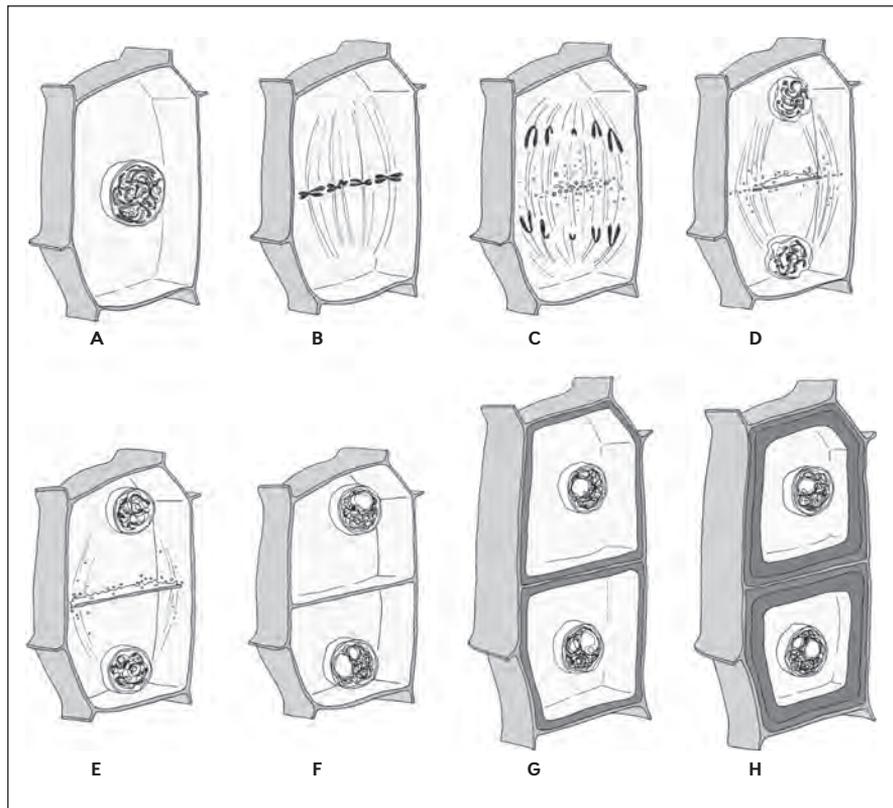
1. formazione della lamella mediana;

2. formazione della parete primaria;
3. formazione della parete secondaria.

3.3.1 Formazione della lamella mediana

Durante la mitosi, in anafase, ai microtubuli del fuso mitotico, in posizione mediana e parallelamente a essi, si aggiungono, in direzione centrifuga, microtubuli più corti a costituire un'impalcatura denominata *fragmoplasto*. I microtubuli del fragmoplasto servono per orientare e guidare nella giusta posizione, sempre in direzione centrifuga, vescicole provenienti dall'apparato di Golgi. Queste vescicole, appaiate le une accanto alle altre, in un secondo momento si fonderanno tra loro e le più periferiche si fonderanno con il plasmalemma. Durante la fusione delle vescicole il fragmoplasto si dissolve. A questo punto la cellula è entrata in telofase e tra le due cellule figlie rimane un *setto* che non appartiene né all'una né all'altra, ma sta semplicemente nel mezzo: è la *lamella mediana*. La lamella mediana ha la funzione di tenere adese le cellule tra loro nella formazione del tessuto. Questa funzione, definita *cementante*, è dovuta alla composizione

Figura 3.1 Biogenesi della parete cellulare. (A) Cellula meristemica in interfase. (B) Cellula in metafase. (C) Cellula in anafase; le vescicole dell'apparato di Golgi vengono indirizzate, in posizione mediana e in direzione centrifuga, dai corti microtubuli del fragmoplasto. (D) Le vescicole golgiane si fondono tra loro e con il plasmalemma, il fuso mitotico si disgrega. (E-F) Si forma la lamella mediana che "cementa" le due cellule figlie. (G) Ciascuna cellula figlia appone contro la lamella mediana, e internamente a essa, la propria parete primaria che accompagnerà l'accrescimento per distensione delle cellule. (H) Raggiunte le dimensioni finali, ciascuna cellula costruisce la propria parete secondaria all'interno di quella primaria.



chimica della lamella mediana, che corrisponde a ciò che in precedenza era il contenuto delle vescicole golgiane. Si tratta di *sostanze pectiche* e proteine. Le sostanze pectiche sono polisaccaridi, polimeri dell'acido galatturonico. Si dividono in pectine semplici lineari e in pectine complesse, i pectati. Questi ultimi sono polimeri dell'acido galatturonico legati tra loro da ponti di Ca^{2+} o Mg^{2+} . Le cellule adiacenti rimangono tra loro connesse grazie alla presenza di *plasmodesmi*, sottili briglie di citoplasma che permettono la traslocazione di varie sostanze tra le cellule (Figura 3.1A-F).

3.3.2 Formazione della parete primaria

Durante l'*accrescimento per distensione*, ciascuna delle due cellule figlie appone contro la lamella mediana, internamente a essa, la propria *parete primaria*. La parete primaria accompagna l'accrescimento per distensione, con il quale le cellule figlie raggiungono le dimensioni finali e diventano cellule adulte, in grado di specializzarsi nelle loro funzioni definitive. La morfologia della parete primaria, perciò, deve essere tale da non contrastare questo accrescimento. Essa è costituita da *materiale fibrillare* immerso in una *matrice*. Il materiale fibrillare consiste di fibrille di *cellulosa*, un

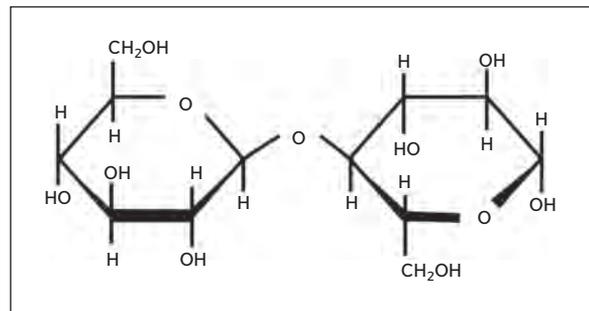


Figura 3.2 Molecola di cellobiosio. Per formare una molecola lineare di cellulosa, i monomeri adiacenti di β -glucosio si legano con legami β -1,4 glicosidici dopo rotazione di 180° dell'uno rispetto all'altro. Si forma in tal modo una sequenza di dimeri di glucosio (*cellobiosio*).

polimero del β -glucosio con legami β -1,4 glicosidici (Figura 3.2). Le fibrille di cellulosa sono appressate le une contro le altre mediante legami idrogeno a formare delle *microfibrille*. La matrice è costituita da acqua (per il 60%), emicellulose (polisaccaridi), sostanze pectiche, proteine strutturali ed enzimatiche. L'accrescimento per distensione della cellula non è ostacolato dalla presenza della parete primaria poiché in essa la matrice è preponderante sul materiale fibrillare. Quest'ultimo, inoltre, non segue un ordine definito, per cui le fibrille di cellulosa sono disposte secondo una *tessitura dispersa*. Durante l'accre-

scimento della cellula, anche la parete deve aumentare le proprie dimensioni e questo comporta l'inserimento di nuovi materiali tra quelli già presenti (*intussuscezione*). Inoltre, le fibrille di cellulosa assecondano l'accrescimento per distensione della cellula riorientandosi all'interno della matrice (*multi-net growth*) (**Figura 3.1G**).

3.3.3 Formazione della parete secondaria

Terminato l'accrescimento per distensione e raggiunte le dimensioni finali, la parete cellulare può irrobustirsi e quindi iniziare il suo *accrescimento in spessore* (**Figura 3.1H**). Contro la parete primaria viene *apposta* la parete secondaria, la cui composizione chimica è uguale a quella della parete primaria, pur variando le relazioni tra i costituenti. Infatti, nella parete secondaria è il materiale fibrillare a essere preponderante sulla matrice. Le fibrille di cellulosa sono disposte parallelamente

le une rispetto alle altre (*tessitura parallela*). La parete secondaria in genere è formata da tre strati, in ciascuno dei quali le fibrille di cellulosa hanno un orientamento diverso rispetto all'asse maggiore della cellula (**Figura 3.3**):

1. *tessitura fibrosa*: le fibrille sono disposte parallelamente all'asse cellulare;
2. *tessitura a elica*: le fibrille sono disposte obliquamente rispetto all'asse cellulare;
3. *tessitura anulare*: le fibrille sono disposte perpendicolarmente all'asse cellulare.

Questa disposizione permette alla parete di acquisire grande rigidità.

L'ispessimento parietale, tuttavia, non deve impedire la comunicazione tra cellule adiacenti. Queste comunicazioni sono garantite dalla presenza dei plasmodesmi e dall'assottigliamento della parete cellulare in corrispondenza di questi cordoni citoplasmatici (*porocanali*) (**Figura 3.4**, **Figura 3.5**).

3.4 Modificazioni secondarie della parete cellulare

Le cellule vegetali possono modificare la loro parete cellulare in base alla *funzione* che esse dovranno svolgere e, quindi, in dipendenza del tes-

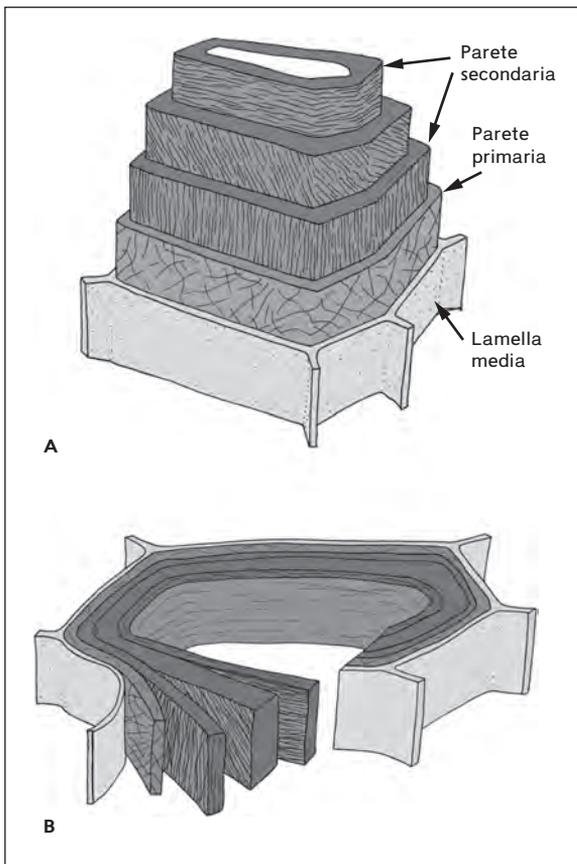


Figura 3.3 (A) Nella parete secondaria le fibrille di cellulosa sono disposte secondo una tessitura parallela. (B) La parete secondaria è generalmente formata da tre strati, in ciascuno dei quali le fibrille di cellulosa hanno un orientamento diverso rispetto all'asse maggiore della cellula (*tessitura fibrosa*, *a elica*, *anulare*).

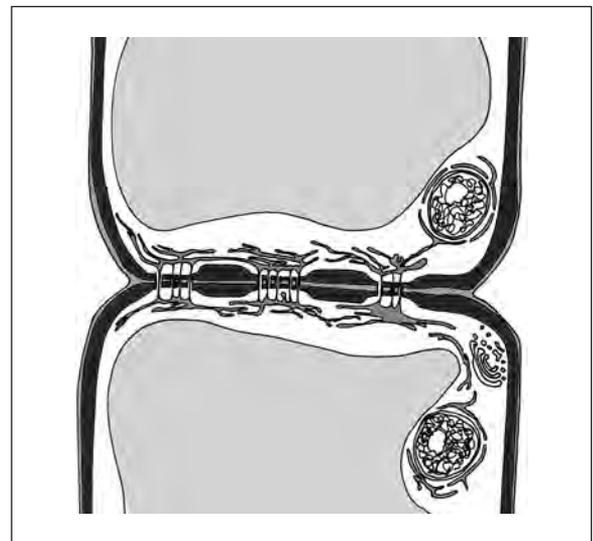


Figura 3.4 Le comunicazioni tra cellule adiacenti sono garantite dalla presenza dei plasmodesmi e dall'assottigliamento della parete cellulare in corrispondenza di questi cordoni citoplasmatici (*porocanali*). I plasmodesmi mettono in comunicazione il reticolo endoplasmatico di una cellula con quello della cellula adiacente.

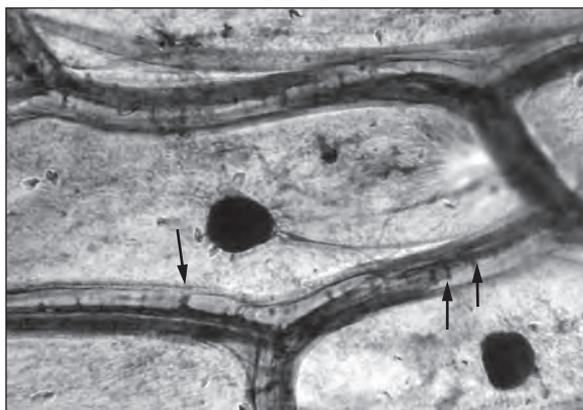


Figura 3.5 Cellule epidermiche in catafilli carnosì di cipolla (*Allium cepa*) colorate con Violetto di genziana. Ciascuna cellula è delimitata dalla propria parete cellulare, che le conferisce forma e rigidità. Cellule adiacenti rimangono in contatto tra loro grazie alla presenza di numerosi plasmodesmi e all'assottigliamento della parete cellulare in corrispondenza di questi cordoni citoplasmatici (porocanali) (frecce) (800×).

suto di cui faranno parte. Il termine *modificazioni secondarie* non sta a significare che esse interessano solo la parete secondaria, ma che si formano solo secondariamente, al termine della sintesi della parete. Queste modificazioni comportano la deposizione di sostanze *incrostanti* (che si depositano nella matrice tra le fibrille di cellulosa) oppure di sostanze *apposte* (che si aggiungono contro la preesistente parete senza inserirsi nella matrice).

Le modificazioni secondarie della parete sono classificate nel modo descritto di seguito.

3.4.1 Lignificazione

La matrice parietale viene incrostanta con *lignina* (complesso di composti del fenilpropano). La lignificazione conferisce rigidità alla parete cellulare. È infatti una modificazione parietale tipica delle cellule di alcuni tessuti meccanici (Capitolo 10) (**Figura 3.6**, **Figura 3.7**).

3.4.2 Suberificazione

Vengono apposte contro la parete delle lamelle di *suberina* (poliestere costituito da acidi organici, alcoli, idrossialcoli e fenoli). La suberina è di natura grassa, quindi è impermeabile all'acqua e ai gas. È perciò una sostanza coibente e che conferisce resistenza contro i parassiti. Questa modificazione parietale, in genere, interessa l'intera parete cellulare. Ne deriva che le cellule la cui parete

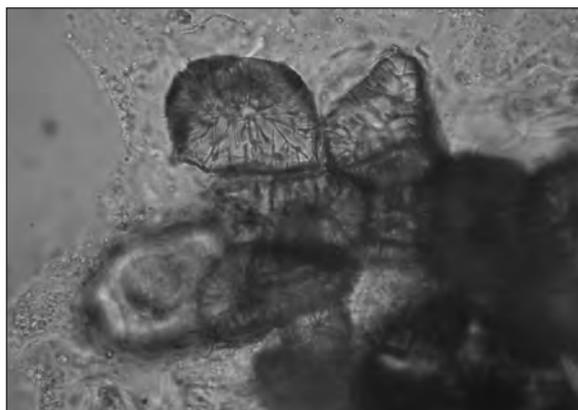


Figura 3.6 Sclereidi in polpa di pera colorate con Floroglucina. Le sclereidi sono cellule appartenenti al tessuto meccanico (Capitolo 10). Si tratta di cellule morte le cui pareti cellulari sono completamente irrobustite con lignina. La deposizione di lignina è tale da occludere gran parte del lume cellulare (450×).



Figura 3.7 Sclereidi in picciolo di *Nymphaea* dopo colorazione con Floroglucina (100×).

è suberificata sono morte e ripiene d'aria (**Figura 3.8**).

3.4.3 Cutinizzazione

Interessa la parete tangenziale esterna delle cellule epidermiche. La modificazione è dovuta a un'impregnazione di *cutina* (poliestere simile alla suberina). Anche la cutina, come la suberina, conferisce alla cellula impermeabilità all'acqua e ai gas, per cui la cutinizzazione ha la funzione di limitare la perdita d'acqua per traspirazione. Tuttavia, essendo interessate alla modificazione solo le pareti tangenziali esterne, le cellule cutinizzate sono cellule vive. In alcuni casi, come per esempio nelle piante di ambienti aridi, la cutina è deposta in grandi quantità, tanto da fuoriuscire dalla cellula e formare uno strato conti-

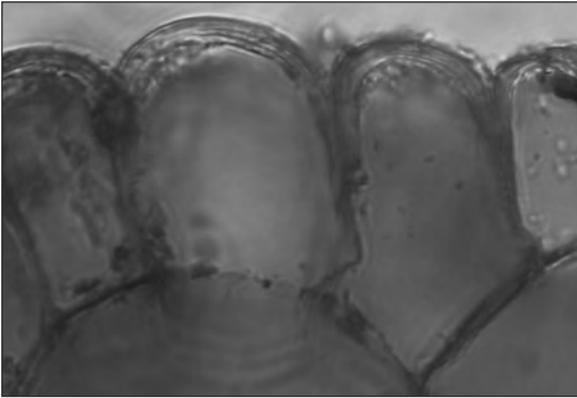


Figura 3.8 Esoderma in radice di iris. Le cellule dell'esoderma radicale (tessuto di rivestimento; Capitolo 9) hanno le pareti caratterizzate da apposizione di lamelle di suberina. La suberina è una sostanza di natura grassa, quindi impermeabile all'acqua e ai gas. Poiché in genere questa modificazione interessa l'intera parete, le cellule con le pareti suberificate sono morte e ripiene d'aria (1000×).

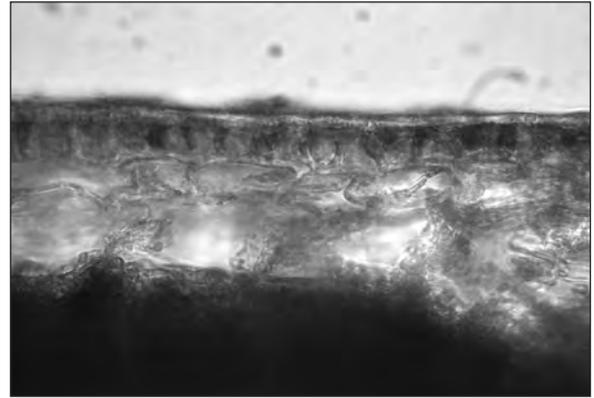


Figura 3.9 Cutinizzazione in foglie di *Ficus elastica* dopo colorazione con Sudan Black. La parete tangenziale esterna delle cellule epidermiche è frequentemente impregnata di cutina. Le cellule con parete cutinizzata rimangono vive. In piante di ambienti aridi la deposizione di cutina è tale che questa fuoriesce dalla parete e forma uno strato continuo, la cuticola. La cutina, come la suberina, è una sostanza di natura grassa, quindi anch'essa conferisce alle cellule caratteristiche di impermeabilità all'acqua e ai gas (320×).

nuo esterno detto *cuticola* (**Esperimento 1, Figura 3.9**).

3.4.4 Mineralizzazione

Consiste in un'incrostazione di sostanze inorganiche nella matrice parietale. Si può avere una deposizione di biossido di silicio, SiO_2 (*silicizzazione*) o di carbonato di calcio, CaCO_3 (*calcificazione*). La silicizzazione conferisce ai tessuti un aspetto tagliente (per esempio, nelle cellule epidermiche delle foglie delle Graminacee). La calcificazione,

invece, conferisce ruvidità (per esempio, nelle foglie delle Cucurbitacee) (**Esperimento 2, Figura 3.10, Figura 3.11, Figura 3.12**).

3.4.5 Gelificazione

Può essere un processo fisiologico, con deposizione di mucillagini nella matrice parietale, oppure un processo patologico, con conseguente degene-

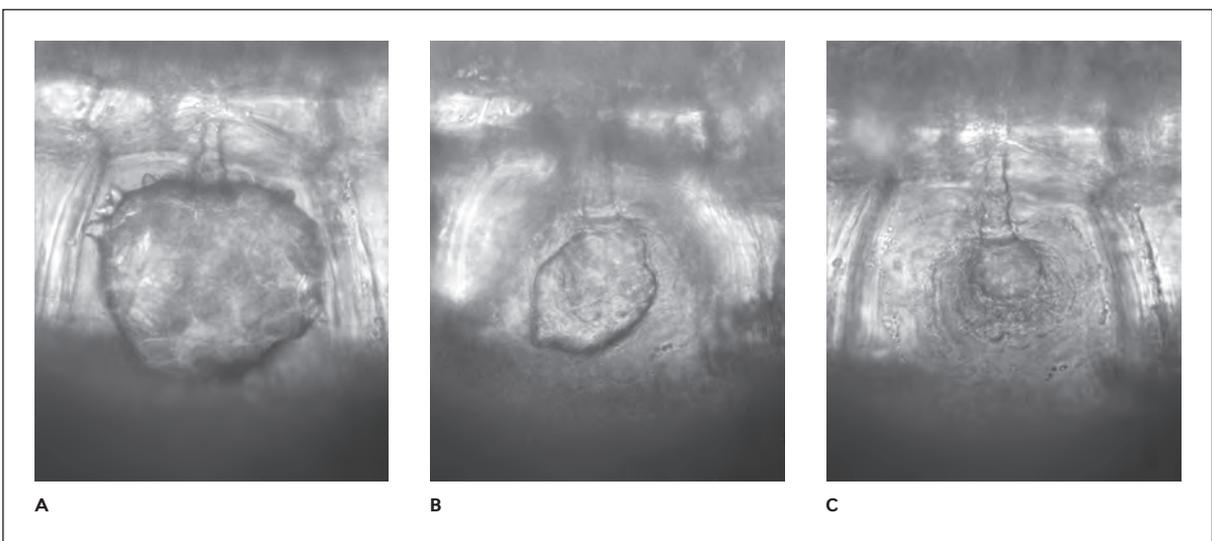


Figura 3.10 Cistolito in foglia di *Ficus elastica*. Si tratta di un'incrostazione di carbonato di calcio attorno a un peduncolo di cellulosa che deriva dalla parete e che sporge nel lume cellulare. I cistoliti si formano in alcune cellule (dette *litoidi*) di foglie di numerose Moracee e Cucurbitacee. L'incrostazione di carbonato di calcio (A) viene sciolta in ambiente acido (B); del cistolito rimane lo scheletro celluloso (C) (500×).

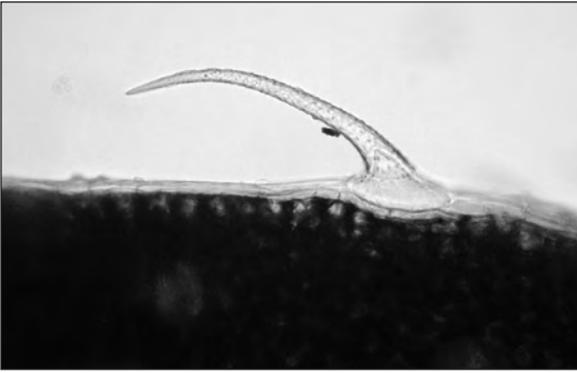


Figura 3.11 Pelo in ortica (*Urtica dioica*). Il pelo dell'ortica è un pelo vivo, unicellulare, con un voluminoso vacuolo centrale. La sua parete cellulare è caratterizzata da due tipi di mineralizzazione: tutto il corpo del pelo ha la parete modificata con carbonato di calcio, ma alla sommità vi è un "bottoncino" con parete silicizzata. Quando si sfiora la pianta, proprio a causa di questa differenza di modificazione parietale, l'apice silicizzato si stacca. Il pelo dell'ortica diviene simile a "un ago di siringa": dal grosso vacuolo fuoriesce il liquido urticante contenente istamina e acetilcolina (80×).

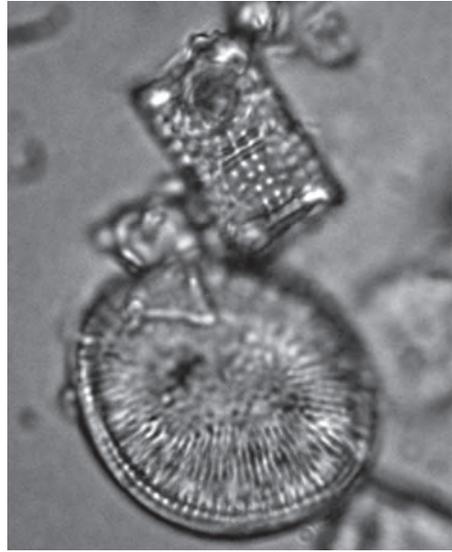
razione della parete e fuoriuscita di essudati per tamponare la ferita (*gommosi*).

3.4.6 Pigmentazione

È dovuta a un'impregnazione della parete con *florbafeni* (sostanze colorate). A questo processo segue la morte della cellula.



A



B

Figura 3.12 Diatomee. Le Diatomee sono alghe unicellulari la cui parete (detta *frustolo*) è modificata da SiO_2 (A). I frustoli delle Diatomee sono caratterizzati da "sculture" estremamente regolari (B) (A 200×; B 150×).

4



Il vacuolo

OBIETTIVI DEL CAPITOLO

1. Definire la morfologia di un vacuolo.
2. Evidenziare le funzioni del vacuolo.
3. Conoscere l'importanza e le caratteristiche degli inclusi vacuolari.
4. Riconoscere la differenza tra inclusi liquidi e inclusi solidi.

4.1 Generalità

Il vacuolo può essere definito una *cisterna* delimitata da un'unità di membrana, il *tonoplasto*, e contenente un *succo vacuolare*. È un organulo caratteristico della cellula vegetale: le cellule animali *non* hanno vacuoli.

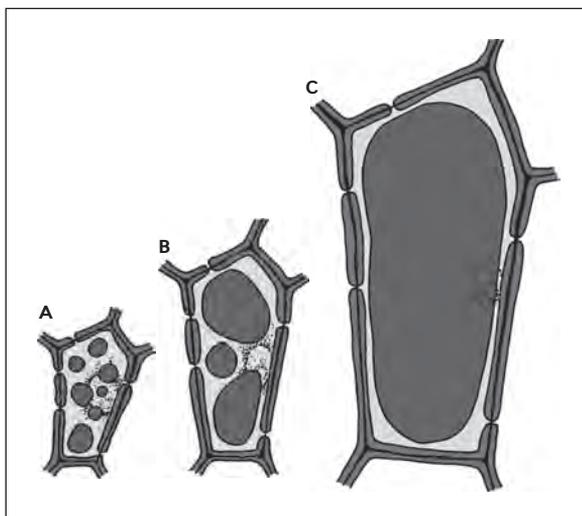
Nelle cellule giovanili i vacuoli sono piccoli e numerosi, mentre nelle cellule adulte, al contrario, sono pochi e grandi. In genere vi è un unico vacuolo per cellula, molto grande, che occupa circa il 90% dell'intero volume cellulare (**Figura 4.1**).

Il tonoplasto (70-100 Å) è una membrana asimmetrica, povera di steroli e ricca di proteine,

dette *carriers*, che mediano il trasporto di sostanze. Il contenuto vacuolare è molto vario e in genere dà reazione acida (pH = 4,5-6,5; il pH del citoplasma è circa 7).

Ci sono evidenze che i vacuoli prendano origine da una porzione del reticolo endoplasmatico, localizzata in prossimità della faccia trans dell'apparato di Golgi.

Figura 4.1 (A) La cellula vegetale giovanile isodiametrica presenta al suo interno piccoli vacuoli. (B) Durante l'accrescimento embrionale i piccoli vacuoli si fondono tra loro e nuovi vacuoli prendono origine dal reticolo endoplasmatico. (C) Al termine dell'accrescimento per distensione, la cellula adulta possiede un unico grande vacuolo che occupa gran parte del volume cellulare e reclude alla periferia il citoplasma con i suoi organuli.



4.2 Funzione

Il vacuolo ha diverse funzioni, che vengono trattate specificamente di seguito.

4.2.1 Riempimento dei vuoti

Quando le cellule giovanili diventano adulte, subiscono un processo di accrescimento detto “distensione”. Le cellule aumentano di dimensione, ma l’aumento della massa citoplasmatica non segue di pari passo. Se non ci fosse il vacuolo, si creerebbero degli spazi vuoti (**Figura 4.1**).

4.2.2 Facilitazione degli scambi tra cellula e ambiente esterno

Il citoplasma viene confinato dal vacuolo alla periferia della cellula. In questo modo gli scambi tra citoplasma e ambiente circostante alla cellula vengono a essere favoriti e assicurati.

4.2.3 Funzione meccanica

Il *turgore cellulare* è responsabile della *consistenza* delle giovani piantine che ancora non hanno tessuti meccanici consistenti (pensa a un “filo” d’erba; esso sta ritto in gran parte perché le sue cellule sono turgide).

4.2.4 Funzione di segregazione in alternativa all’escrezione

Molti prodotti di scarto del metabolismo, spesso tossici per la cellula, anziché venire riversati all’esterno o rimanere nel citoplasma, vengono segregati all’interno del vacuolo. Il vacuolo funziona quindi da “cestino della spazzatura” della cellula.

4.2.5 Funzione di deposito di materiali di riserva

Oltre a fungere da “cestino della spazzatura”, il vacuolo può essere considerato anche la “dispensa” della cellula. Nel vacuolo, infatti, la cellula può raccogliere vari tipi di molecole detti *inclusi vacuolari*. Per esempio, se le condizioni ambientali inducono un’accelerazione del processo respiratorio cellulare, un eccesso di acidi può venire prodotto dal ciclo di Krebs. Per evitare un

abbassamento del pH citoplasmatico, tali acidi vengono quindi segregati nel vacuolo (*funzione omeostatica*). Qualora le condizioni ambientali dovessero indurre un rallentamento del processo respiratorio, gli acidi possono essere recuperati dal vacuolo e immessi di nuovo nel metabolismo cellulare. In altri casi, si tratta di metaboliti specifici accumulati nel vacuolo. Gli inclusi vacuolari si dividono in *inclusi liquidi* e *inclusi solidi*.

Inclusi liquidi:

1. *sali inorganici* (cationi: K^+ , Ca^{2+} , Na^+ ecc.; anioni: SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , NO_3^- ecc.);
2. *acidi organici* (per esempio, acido malico nelle mele, acido tartarico nell’uva, acido citrico negli agrumi, acido lattico nelle plantule di mais). Molti di questi composti sono intermedi del processo respiratorio, del ciclo di Krebs;
3. *zuccheri* (per esempio, monosaccaridi [glucosio nell’uva, nelle ciliegie, nelle susine], disaccaridi [saccarosio nella barbabietola da zucchero e nella canna da zucchero, maltosio nel trifoglio], polisaccaridi [inulina nella dalia], mucillagini nei bulbi di cipolla);
4. *aminoacidi* (arginina, leucina, glutamina ecc.);
5. *proteine enzimatiche*;
6. *oli eterei* (detti anche “oli essenziali” o “essenze”). Presenti in fiori, radici (cren), foglie (alloro), rizomi (calamo aromatico), frutti, semi ecc. Chimicamente non sono composti ben definiti, in quanto possono essere costituiti da una o più sostanze diverse. Hanno funzione vessillare e di difesa dai parassiti;
7. *glicosidi*. Sono prodotti di condensazione di una molecola di zucchero con un composto non zuccherino. Sono sostanze amare, idrosolubili, presenti in piante velenose e di interesse medicinale. Si trovano in organi aerei (fusti, foglie, frutti, semi) e in organi sotterranei (radici, tuberi, rizomi, bulbi). Hanno interesse farmaceutico. Alcuni esempi: glicosidi cianogenetici (nella mandorla amara, nei semi di pesca); glicosidi solforati (sinigrina e sinalbina nella senape); glicosidi antrachinonici ad azione lassativa (nel rabarbaro, nell’aloe, nella senna); glicosidi cardiotonici (nella digitale e nella scilla);
8. *flavonoidi* (si dividono in antociani, flavoni, flavonoli). Sono pigmenti solubili in acqua, frequenti nei fiori, nei frutti e in alcune foglie. Antociani: impartiscono una colorazione blorossa (**Esperimento 1, Figura 4.2, Figura 4.3**); flavoni e flavonoli: impartiscono una colorazione gialla o bianco-avorio. Hanno fun-

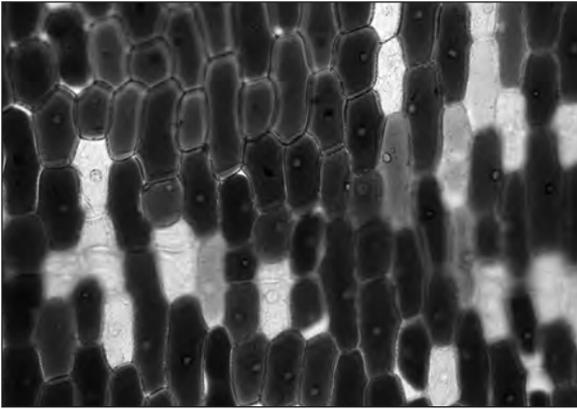


Figura 4.2 Antociani in cellule di catafilli carnososi di cipolla rossa (*Allium cepa*). Gli antociani sono una classe di pigmenti vacuolari idrosolubili appartenenti alla famiglia dei flavonoidi. Sono dei glicosidi, cioè delle sostanze costituite da una porzione zuccherina (*glicone*) e da una porzione organica di altra natura (*aglicone*). Negli antociani l'aglicone è detto *antocianidina*. Gli antociani si trovano in molti fiori e frutti, ai quali conferiscono una colorazione rosso-blu-violetta. Hanno perciò principalmente una funzione vessillare. Tuttavia, è riconosciuta agli antociani anche un'attività antiossidante e di protezione contro le radiazioni UV. Osservate al microscopio ottico, le cellule dei catafilli carnososi di *Allium cepa* appaiono completamente colorate di rosso. Questo è dovuto alla presenza di antociani solubili all'interno del vacuolo che occupa gran parte del volume cellulare (75×).

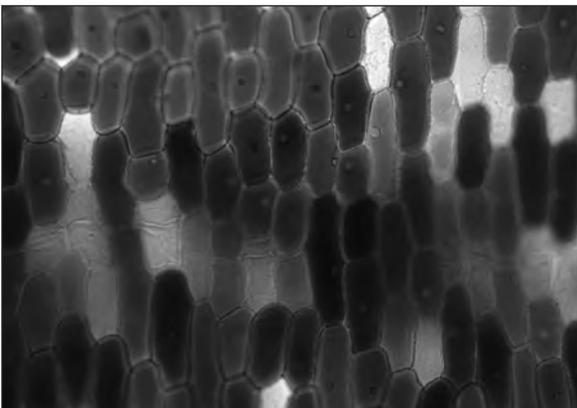


Figura 4.3 Viraggio degli antociani in catafilli carnososi di cipolla rossa (*Allium cepa*). Il colore dei pigmenti antocianici dipende dal pH del mezzo in cui si trovano. In ambiente acido assumono un colore rosso, in ambiente basico un colore blu-violetto. Quando la spellatura del catafilla carnososo di cipolla viene immersa in NaOH 1% (pH circa 13), gradualmente si osserva un viraggio del colore dal rosso al blu-violetto. Questo fenomeno è reversibile: infatti, ripristinando l'ambiente acido con HCl 5% (pH circa 3), gli antociani riacquisiscono il colore rosso iniziale (75×).

zione vessillare. Le basse temperature ne stimolano la sintesi;

9. *alcaloidi*. Sono composti azotati a carattere basico e insolubili in acqua. Formano sali idro-

solubili in presenza di acidi. Hanno attività farmacologica per l'uomo e gli animali. Sono incolori e caratterizzati da sapore amaro. Rarissimi nelle Piante inferiori (nel fungo *Claviceps* l'ergotamina), rari nelle Gimnosperme (nel *Taxus* il taxolo), pochi nelle Monocotiledoni (nel *Colchicum* la colchicina), diffusissimi nelle Dicotiledoni (nell'*Atropa belladonna* l'atropina; nella *Nicotiana tabacum* la nicotina; nel *Papaver somniferum* la morfina, la papaverina, la codeina; nella *Coffea arabica* la caffeina, nella *Camellia sinensis* la teina). Costituiscono prodotti di rifiuto dell'azoto o una riserva di azoto. Hanno funzione di protezione dai parassiti e dagli erbivori;

10. *tannini*. Sono sostanze di natura polifenolica, solubili in acqua. Conferiscono una colorazione bruna a legni e cortecce. Per la pianta hanno funzione di difesa. Sono sostanze astringenti. Abbondanti nei frutti acerbi (allappano), nei frutti maturi sono presenti insieme alle mucillagini (non allappano);
11. *resine*. Sono miscugli di diverse sostanze chimiche. Per lo più solide, colorate, fondenti al calore, non volatili. Sono solubili in solventi organici e insolubili in acqua. Costituiscono essudati di piante e si ottengono per incisione delle cortecce. Sono di origine fisiologica o patologica. Hanno un'azione protettiva contro la putredine e gli attacchi di parassiti. Si dividono in oleoresine (resine e olii volatili), balsami (resine e acidi aromatici, per esempio il "balsamo del Canada") e gommoresine (gomme e resine, per esempio l'incenso).

Nota bene Questi inclusi sono in gran parte prodotti secondari del metabolismo. Si tratta di messaggi chimici che la pianta invia al mondo esterno. Costituiscono in pratica il linguaggio delle piante.

Vi è stata un'elaborazione del messaggio nel corso dell'evoluzione: colori e profumi per attirare insetti impollinatori; sapori piacevoli per attirare animali disseminatori; sapori sgradevoli e veleni per allontanare erbivori e parassiti (vedi Paragrafo 15.4).

Inclusi solidi:

1. *granuli di aleurone* (detti anche "corpi proteici" o "vacuoli proteici"). Sono riserve proteiche localizzate prevalentemente nei semi. Durante la maturazione del seme si ha disidratazione con conseguente concentrazione e precipitazione delle sostanze proteiche contenute nei vacuoli: prima precipitano compo-

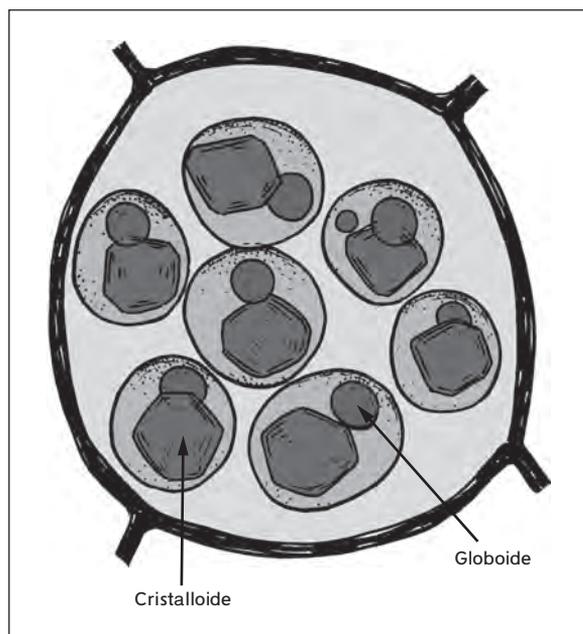


Figura 4.4 Schema di granulo di aleurone del seme di ricino (*Ricinus communis*). I granuli di aleurone sono riserve proteiche localizzate prevalentemente nei semi. Durante la maturazione del seme si ha disidratazione, con conseguente concentrazione e precipitazione delle sostanze proteiche contenute nei vacuoli: prima precipitano composti di fosforo (fitina) a formare il globoide; successivamente precipitano le globuline a formare il cristalloide; restano le albumine solubili a formare la fase amorfa.

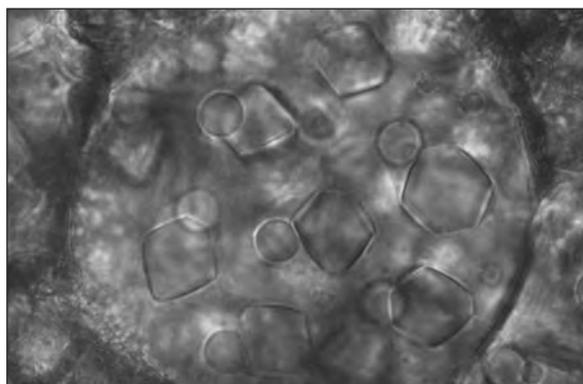


Figura 4.5 Granuli di aleurone in semi di ricino (*Ricinus communis*). All'interno sono visibili il cristalloide, che costituisce una riserva di globuline, e il globoide, riserva di fitina (sale di calcio e magnesio dell'acido fitico), entrambi immersi in una fase amorfa costituita da albumine solubili. La fitina rappresenta la principale forma di accumulo di fosfato nei semi. Non tutti i semi presentano sia il globoide sia il cristalloide, come avviene per quelli di ricino. Per esempio, le cariossidi delle Graminacee (attenzione: le cariossidi sono frutti, non semi) hanno solo il globoide. Nelle Leguminose i granuli sono omogenei e non vi è presenza di globoide e cristalloide. Nei semi i granuli di aleurone sono localizzati subito al di sotto dei tegumenti, quella porzione delle riserve che normalmente viene allontanata nella produzione della farina bianca (1400x).

sti di fosforo (*fitina*) a formare il *globoide*, successivamente precipitano le *globuline* a formare il *cristalloide*, infine restano le *albumine solubili* a formare la *fase amorfa*. Durante la germinazione del seme, questi granuli si rigonfiano d'acqua e si attivano le proteasi (enzimi in grado di idrolizzare le proteine). In questo modo il contenuto del granulo di aleurone viene digerito e si trasforma in un normale vacuolo a contenuto liquido. Gli aminoacidi che derivano da tale idrolisi vengono utilizzati per la crescita dell'embrione (**Esperimento 2, Figura 4.4, Figura 4.5, Figura 4.6**);

2. *cristalli di ossalato di calcio*. Possono avere forme diverse (druse, rafidi, stiloidi, sabbia cristallina). Sono specie-specifici: nelle Dicotiledoni, druse e sabbia cristallina; nelle Monocotiledoni, rafidi e stiloidi (**Esperimento 3, Figura 4.7, Figura 4.8, Figura 4.9, Figura 4.10, Figura 4.11**).

4.2.6 Resistenza al freddo e al secco

- Piante di luoghi aridi o salati hanno elevate concentrazioni dei succhi cellulari, con presenza di grandi quantità di mucillagini. Le mucillagini, infatti, sono polisaccaridi con grande affinità per l'acqua, che viene trattenuata fortemente e rilasciata lentamente.
- Piante di luoghi freddi hanno succhi cellulari molto concentrati in grado di abbassare il punto di congelamento dell'acqua.

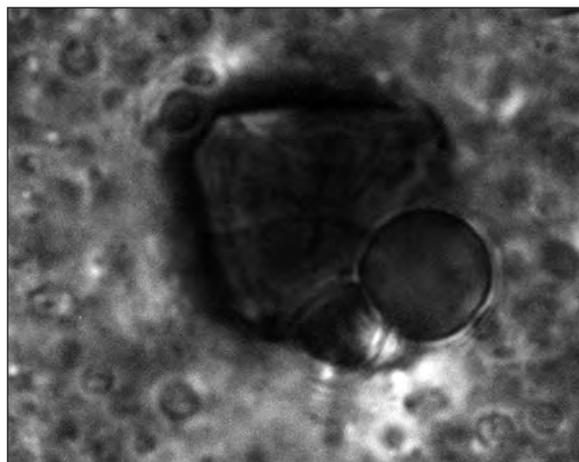


Figura 4.6 Granuli di aleurone nei semi di ricino (*Ricinus communis*) dopo colorazione con Eosina. L'Eosina, legandosi alle sostanze proteiche, conferisce una colorazione rosa principalmente al cristalloide (3000x).

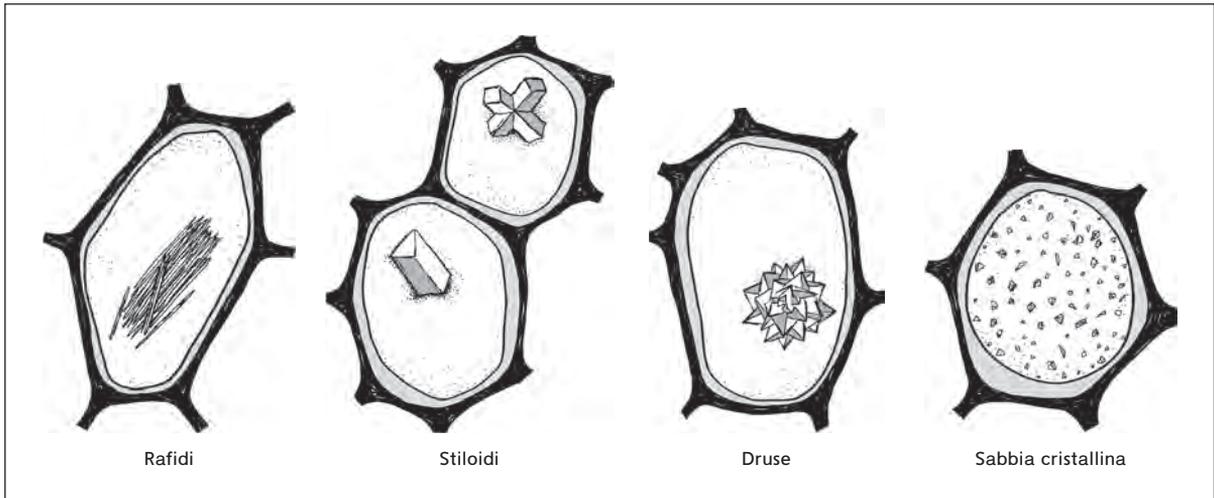


Figura 4.7 Rappresentazione schematica di cristalli di ossalato di calcio. L'ossalato di calcio è un sale di calcio dell'acido ossalico in associazione con molecole d'acqua. Esistono varie ipotesi che tentano di spiegare la presenza di questi cristalli all'interno delle piante. Alcuni ritengono che essi costituiscano un meccanismo di difesa contro gli erbivori. Altri suggeriscono che le piante riescano ad allontanare un eccesso di acido ossalico, chiaramente nocivo se accumulato nel citoplasma, facendolo precipitare come sale di calcio insolubile e accumulabile nel vacuolo. Altri ancora ritengono che questi cristalli costituiscano un meccanismo di protezione messo in atto dalle piante contro un eccesso di ioni calcio liberi, che verrebbero così immobilizzati. Nelle piante la forma e la distribuzione dei cristalli di ossalato di calcio sono controllate geneticamente, quindi essi vengono utilizzati a fini tassonomici. La loro forma varia in relazione al grado di idratazione del reticolo cristallino. Negli animali e nell'uomo provocano i calcoli renali.

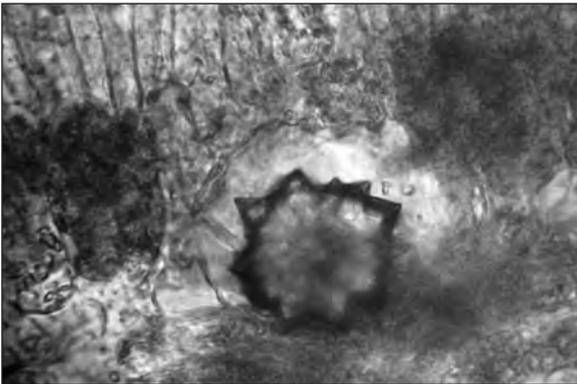


Figura 4.8 Drusa in foglia di oleandro (*Nerium oleander*). Le druse sono aggregati di cristalli piramidali di ossalato di calcio e risultano particolarmente abbondanti nelle Dicotiledoni (300×).

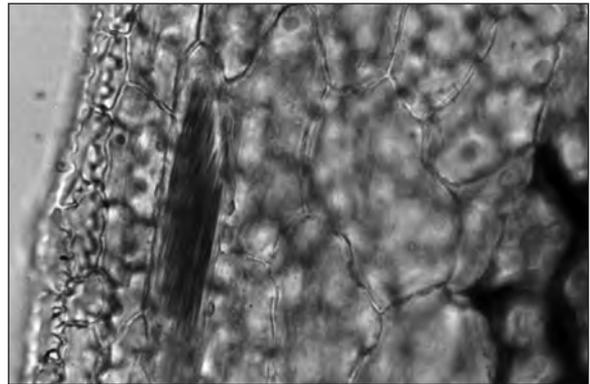


Figura 4.9 Rafidi in foglie di lemna (*Lemna minor*). Sono cristalli di ossalato di calcio a forma di aghi riuniti in fascetti e risultano abbondanti nelle Monocotiledoni (700×).

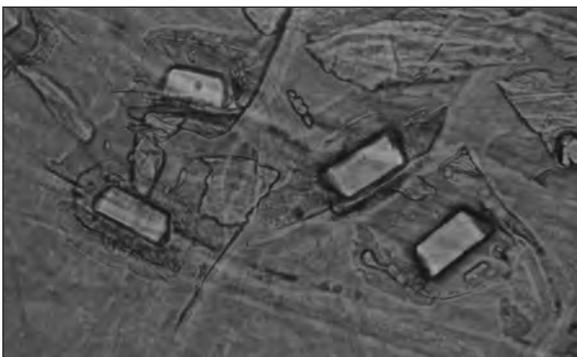


Figura 4.10 Stiloidi in catafilli papiracei di cipolla (*Allium cepa*). Sono cristalli di ossalato di calcio di forma prismatica e risultano abbondanti nelle Monocotiledoni (400×).



Figura 4.11 Stiloidi in catafilli papiracei di cipolla (*Allium cepa*). Si nota un esempio di cristallo geminato (420×).

4.2.7 Assorbimento di acqua per osmosi

L'osmosi è il movimento dell'acqua attraverso una *membrana semipermeabile*, cioè una membrana che permette solo il passaggio del solvente ma non dei soluti. Nella cellula vegetale, grazie all'abbondante sistema vacuolare, i fenomeni osmotici sono

imponenti. Le proprietà osmotiche della cellula si devono essenzialmente alla presenza del vacuolo delimitato dalla sua membrana semipermeabile: il tonoplasto. La cellula vegetale si comporta, quindi, come un *osmometro naturale* (**Esperimento 4, Figura 4.12, Figura 4.13, Figura 4.14, Figura 4.15, Figura 4.16**).

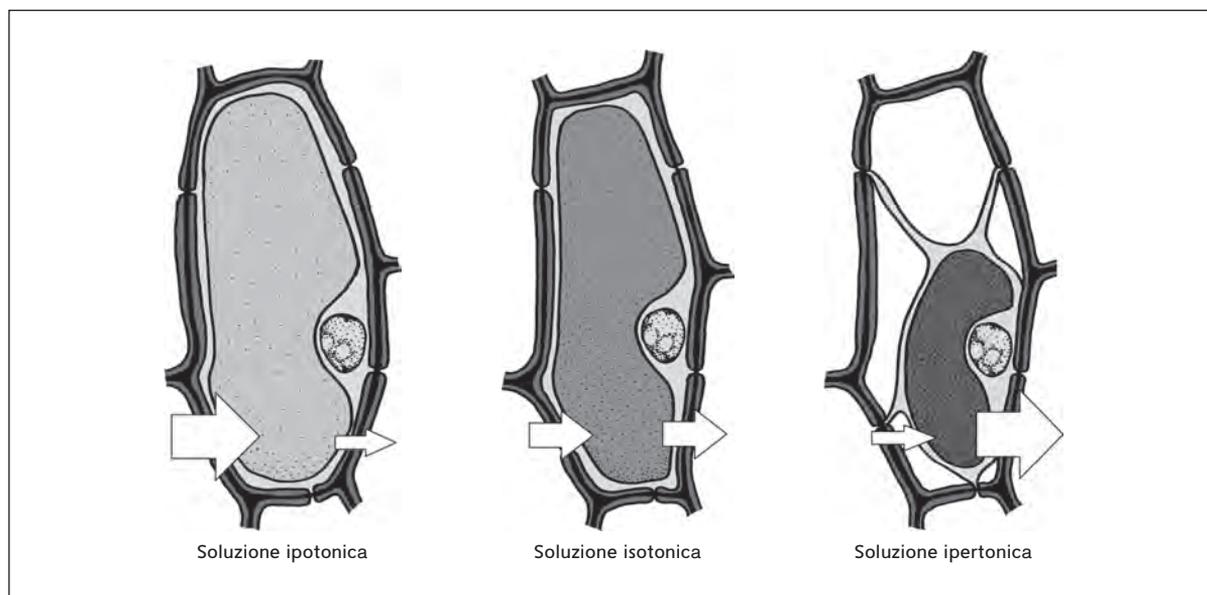


Figura 4.12 Fenomeni osmotici legati al vacuolo. Nella cellula vegetale, grazie all'abbondante sistema vacuolare, i fenomeni osmotici sono imponenti. La cellula vegetale si comporta, quindi, come un osmometro naturale per i seguenti motivi: tutte le membrane cellulari - plasmalemma, tonoplasto e le membrane che rivestono gli organuli - si comportano come semipermeabili, quindi permettono il passaggio del solvente (acqua), ma non dei soluti (le proprietà osmotiche della cellula vegetale, comunque, si devono essenzialmente alla presenza del vacuolo rivestito dal tonoplasto); si definisce *pressione osmotica* quella forza che deve essere applicata a una soluzione separata dal solvente puro (acqua) mediante una membrana semipermeabile per impedire l'ingresso del solvente (nella cellula vegetale tale pressione si può sviluppare grazie alla presenza della parete cellulare).

I caso - La cellula vegetale si trova in ambiente ipotonico (maggiore concentrazione di soluti all'interno della cellula rispetto all'esterno): la maggiore quantità di soluti all'interno del vacuolo richiama acqua dall'ambiente esterno, per cui il flusso d'acqua in entrata è maggiore di quello in uscita, fino al raggiungimento di un equilibrio in cui il flusso d'acqua in entrata è uguale a quello in uscita. In quest'ultima condizione, la cellula è "turgida"; essa non scoppia grazie alla presenza della parete cellulare che esercita una contropressione. La pressione esercitata dal contenuto vacuolare contro la parete cellulare è detta *pressione di turgore*, la contropressione esercitata dalla parete cellulare è detta *pressione osmotica*, il flusso netto d'acqua attraverso la membrana semipermeabile è detto *tensione di assorbimento*.

PO = pressione osmotica

PT = pressione di turgore

TA = tensione di assorbimento

$PO - PT = TA$

In ambiente ipotonico, raggiunto l'equilibrio, $PO = PT$ e quindi $TA = 0$ (quando la cellula è turgida la tensione di assorbimento è 0). *In ambiente ipotonico la cellula incamera acqua fino a quando la pressione di turgore eguaglia la pressione osmotica.*

II caso - La cellula vegetale si trova in ambiente isotonico (uguale concentrazione di soluti all'interno e all'esterno della cellula): il flusso di acqua è in equilibrio, tanta acqua esce dalla cellula quanta ne entra.

III caso - La cellula vegetale si trova in ambiente ipertonico (maggiore concentrazione di soluti all'esterno della cellula rispetto all'interno): il flusso di acqua in uscita è maggiore di quello in entrata. Se l'ipertonicità esterna permane a lungo si avrà una continua fuoriuscita d'acqua dalla cellula con conseguente *plasmolisi*. Quando la cellula entra in plasmolisi, si riduce il volume del protoplasto con conseguente distacco della membrana plasmatica dalla parete cellulare. Se questa situazione permane, la cellula va inevitabilmente incontro alla morte.

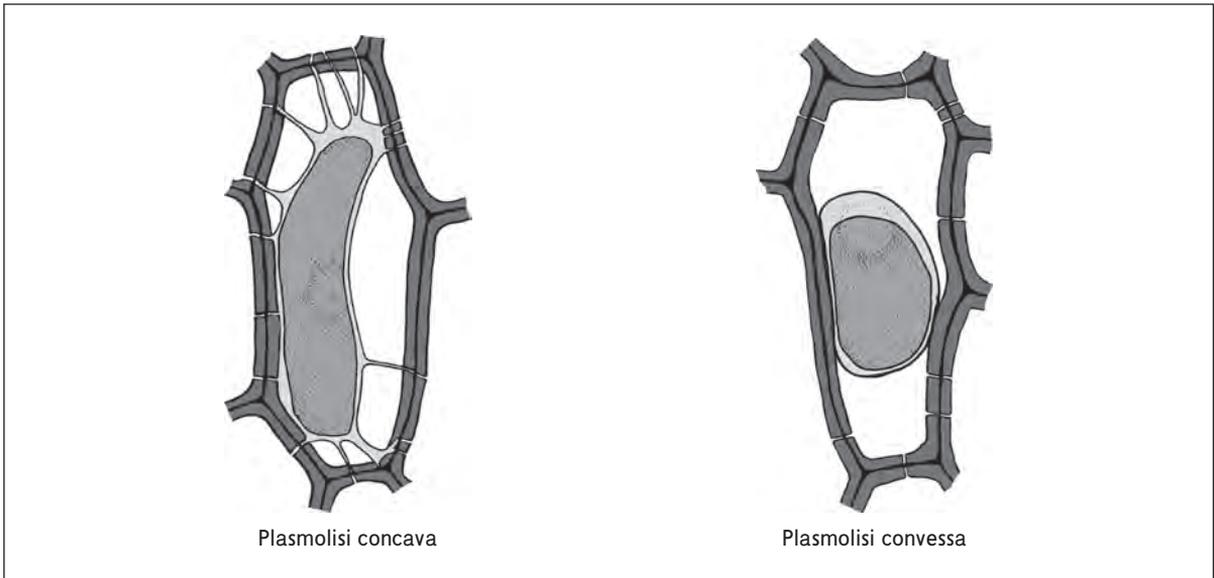


Figura 4.13 Plasmolisi concava e plasmolisi convessa.

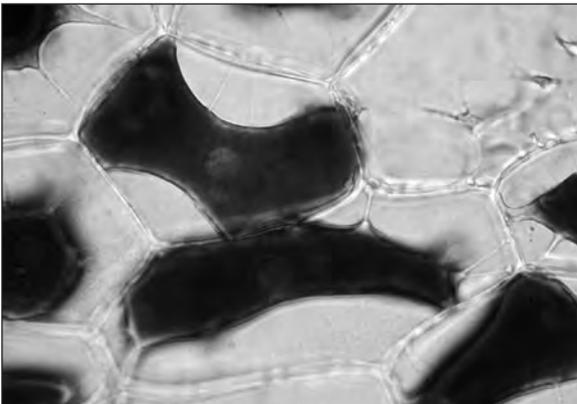


Figura 4.14 Plasmolisi concava nei catafilli carnosi di cipolla (*Allium cepa*) (620x).

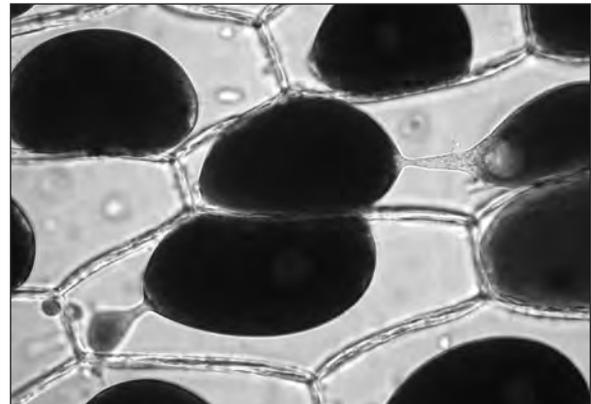


Figura 4.15 Plasmolisi convessa nei catafilli carnosi di cipolla (*Allium cepa*) (620x).

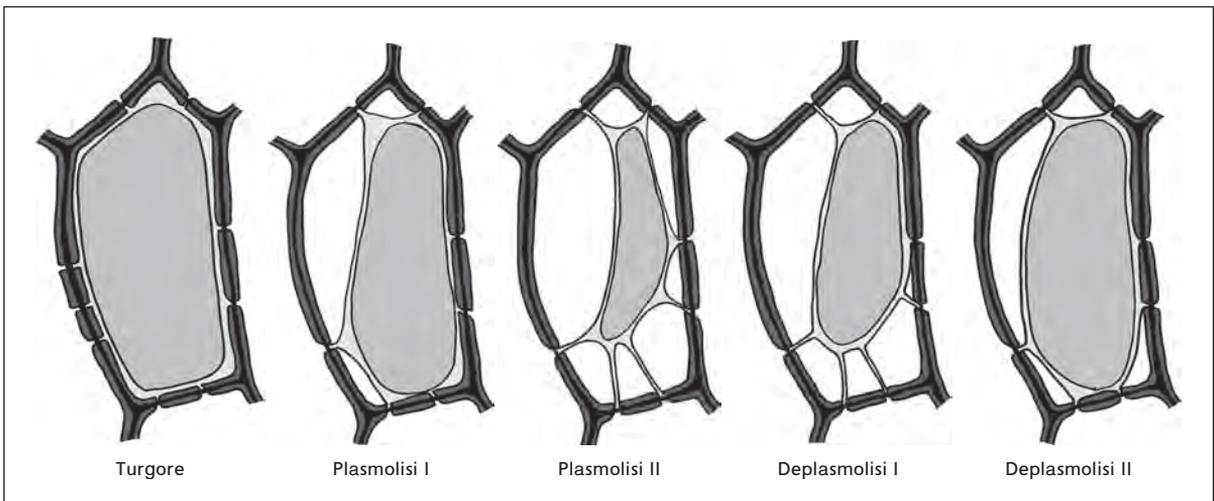


Figura 4.16 Fenomeno della *deplasmolisi*. Se si ripristina velocemente una condizione di ipotonicità esterna, l'acqua entra nuovamente nella cellula e si ha il cosiddetto fenomeno della deplasmolisi con la ripresa metabolica cellulare.

5



I plastidi

OBIETTIVI DEL CAPITOLO

1. Presentare la morfologia generale dei plastidi.
2. Classificare i plastidi sulla base della loro funzione.
3. Spiegare le possibili trasformazioni da una forma plastidiale in un'altra.
4. Riconoscere i vari tipi di granuli d'amido.

5.1 Generalità

I plastidi sono organuli tipici delle cellule vegetali, autotrofe, eucariotiche.

Non possiedono plastidi i Funghi, i Procarioti (i Batteri fotosintetici e i Cianobatteri presentano un sistema di membrane non compartimentate).

Le cellule meristematiche hanno plastidi indifferenziati (i *proplastidi*). Nelle cellule adulte sono presenti plastidi differenziati con funzione specifica in relazione al tessuto in cui si trovano.

La teoria più accreditata (*Teoria dell'endosimbiosi* di Lynn Margulis, 1981) riporta che i plastidi, in particolare i cloroplasti, sarebbero derivati da un processo di endosimbiosi tra un Procariote fotosintetico, presumibilmente un Cianobatterio, e un Eucariote primitivo. Tutti i plastidi hanno la stessa morfologia generale:

- sono delimitati da un doppio involucro formato da una *membrana esterna* e una *membrana interna* separate da uno spazio di 5-15 μm ;
- l'involucro delimita una fase solubile definita *stroma*; nello stroma si trovano ribosomi 70S (quindi di tipo procariotico), RNA, DNA cir-

colare e non associato a istoni (*DNA plastidiale*);

- i plastidi si definiscono *organuli semiautonmi*, in quanto sono in grado di riprodursi per divisione e svolgere la sintesi di alcune proteine. Dipendono, tuttavia, in gran parte dalle sintesi dirette dal nucleo cellulare. Ne deriva che lo sviluppo di un plastidio è sotto il duplice controllo del DNA nucleare e del DNA plastidiale: molte proteine presenti nei plastidi vengono codificate da geni nucleari, sintetizzate nel citoplasma e successivamente importate nel plastidio.

5.2 Classificazione dei plastidi

I plastidi, in base al tipo di metabolismo a essi associato, possono essere suddivisi come specificato di seguito.

1. Cromatofori fotosinteticamente attivi:
 - *rodoplasti* (nelle Alghe rosse);
 - *feoplasti* (nelle Alghe brune);
 - *cloroplasti* (nelle Alghe verdi, Briofite, Pteridofite, Gimnosperme, Angiosperme).

Nota bene In questo testo verranno trattati solo i cloroplasti.

2. Cromatofori fotosinteticamente inattivi:
- *proplastidi*;
 - *cromoplasti*;
 - *leucoplasti* (amiloplasti, elaioplasti);
 - *ezioplasti*.

5.3 Cloroplasti

Le cellule dei tessuti verdi, fotosintetizzanti, delle piante superiori contengono molti piccoli cloroplasti (da 70 a 150 circa) (**Figura 5.1**); al contrario, molte Alghe verdi possiedono soltanto uno o due grandi cloroplasti per cellula (**Figura 5.2**, **Figura 5.3**, **Figura 5.4**). Si ritiene che il passaggio da un unico e voluminoso plastidio a numerosi e piccoli cloroplasti sia avvenuto a tappe nel corso dell'evoluzione.

I cloroplasti sono plastidi di forma lenticolare, con diametro di 5-10 μm . Nello stroma sono immersi i *tilacoidi*, sacculi delimitati da un'unità di membrana, disposti gli uni sugli altri a formare pile dette *grana* (singolare: *granum*). I grana sono collegati tra loro da tilacoidi singoli detti *intergrana*. I tilacoidi, sia tilacoidi dei grana sia tilacoidi intergrana, sono tra loro interconnessi (**Figura 5.5**). Il numero di grana per cloroplasto e il numero di tilacoidi per granum variano in funzione dell'ambiente luminoso in cui si trova la pianta. Sulle membrane tilacoidali, infatti, avvengono le reazioni della fase luminosa della fotosintesi. Su tali membrane, quindi, sono presenti tutti i pigmenti di cattura dell'energia luminosa (clorofille e carotenoidi) organizzati in fotosistemi. Ne deriva che quanto più la pianta è adattata all'ambiente d'ombra, tanto più elevato deve essere il

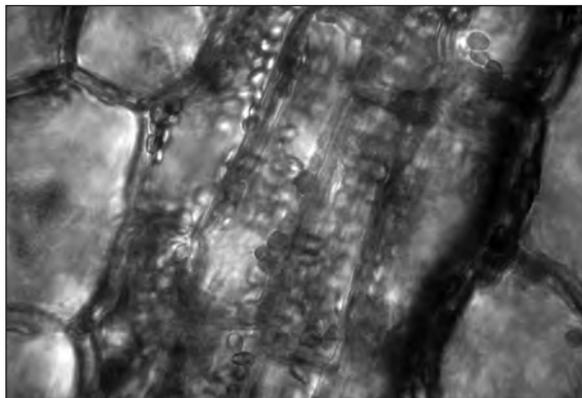


Figura 5.1 Cloroplasti in cellule del mesofillo fogliare dell'Angiosperma *Elodea canadensis*. In tutti gli organismi vegetali, dai muschi fino alle Angiosperme, i cloroplasti sono piccoli, numerosi e di forma ovoidale (630 \times).

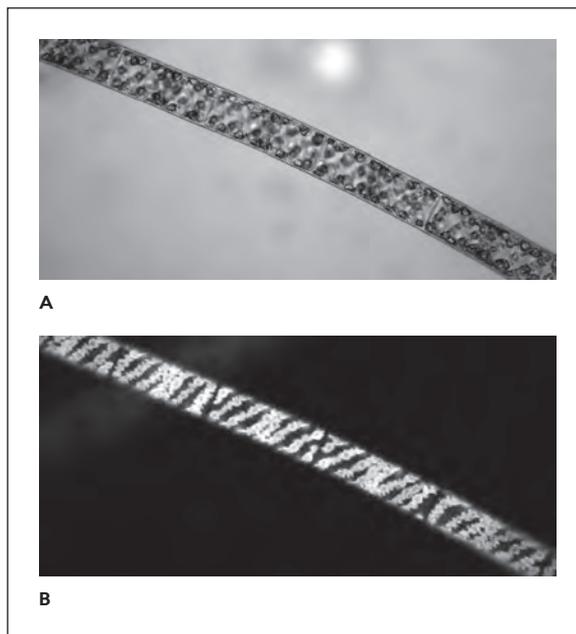


Figura 5.2 (A) Cloroplasti nastriformi avvolti a elica nell'alga filamentosa *Spirogyra* sp. (B) I cloroplasti osservati al microscopio ottico in fluorescenza appaiono rossi: la clorofilla, infatti, emette luce rossa quando viene eccitata con luce nel blu-violetto ($\lambda_{\text{ecc}} = 436\text{-}480\text{ nm}$) (120 \times).

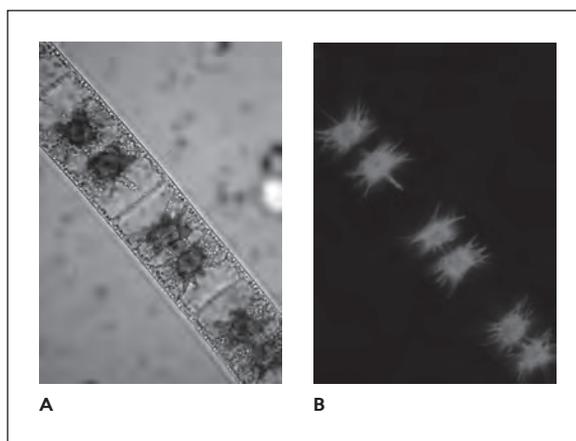


Figura 5.3 (A) Cloroplasti a forma "stellata" nell'alga filamentosa *Zygnema* sp. (B) Gli stessi cloroplasti appaiono rossi se osservati al microscopio ottico in fluorescenza. Frequentemente, nelle Alghe, i cloroplasti sono pochi (1 o 2), molto grandi e di forma varia (nastriformi, a stella, a coppa ecc.). Con l'evoluzione si è passati da un unico grande cloroplasto a tanti piccoli cloroplasti. Ciò ha portato il vantaggio di una maggiore mobilità dei singoli cloroplasti in seno alla cellula e una conseguente loro maggiore capacità di orientamento per sfruttare al meglio la luce incidente. La tendenza ad aumentare la superficie relativa per migliorare gli scambi con l'esterno (come già detto nel Capitolo 2) si manifesta, quindi, anche a livello di organuli (200 \times).

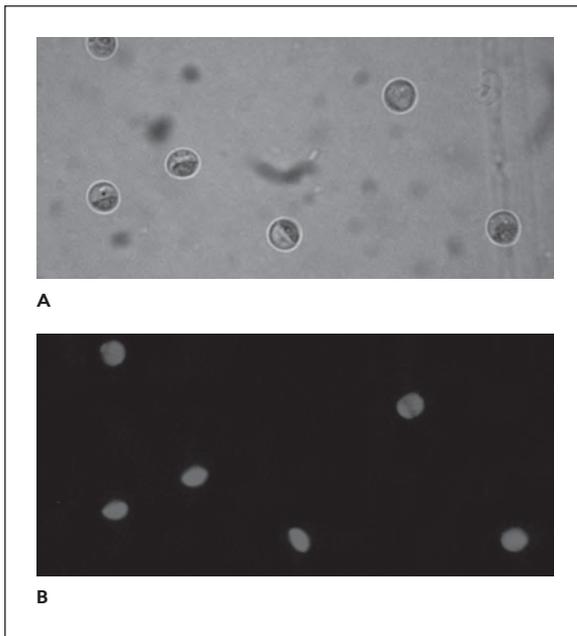


Figura 5.4 (A) Cellule dell'alga unicellulare *Chlorella* sp. Ciascuna cellula è caratterizzata da un unico cloroplasto a forma di "coppa". (B) I cloroplasti di *Chlorella* appaiono rossi se osservati al microscopio ottico in fluorescenza (700×).

numero di grana per cloroplasto e il numero di tilacoidi impilati nei grana, in modo da assorbire quanta più luce possibile. Viceversa, in una pianta adattata a forti irraggiamenti il sistema granale è meno esteso.

Nello stroma sono anche presenti, oltre al DNA plastidiale, all'RNA e ai ribosomi 70S, gli enzimi coinvolti nella fase oscura della fotosintesi. Si possono rinvenire anche *granuletti di amido primario (amido I)* (transitorio, da non confondere con l'amido secondario di riserva) e qualche goccia d'olio (**Esperimento 1**).

5.3.1 Pigmenti plastidiali

- **Clorofille:** negli organismi verdi eucarioti le clorofille sono di due tipi: *clorofilla a* e *clorofilla b*. Entrambe sono costituite da un anello porfirinico modificato, con al centro un atomo di magnesio, e da una catena idrofoba che ancora la molecola alle membrane tilacoidali. La clorofilla *b* ha la medesima formula della clorofilla *a*, tranne che per la sostituzione di un gruppo $-\text{CH}_3$ con un gruppo $-\text{CHO}$ (**Figura 5.6**).
- **Carotenoidi:** sono pigmenti definiti *accessori* che conferiscono il colore giallo-arancione. Sono molecole costituite da una lunga catena di atomi di carbonio che termina con due anel-

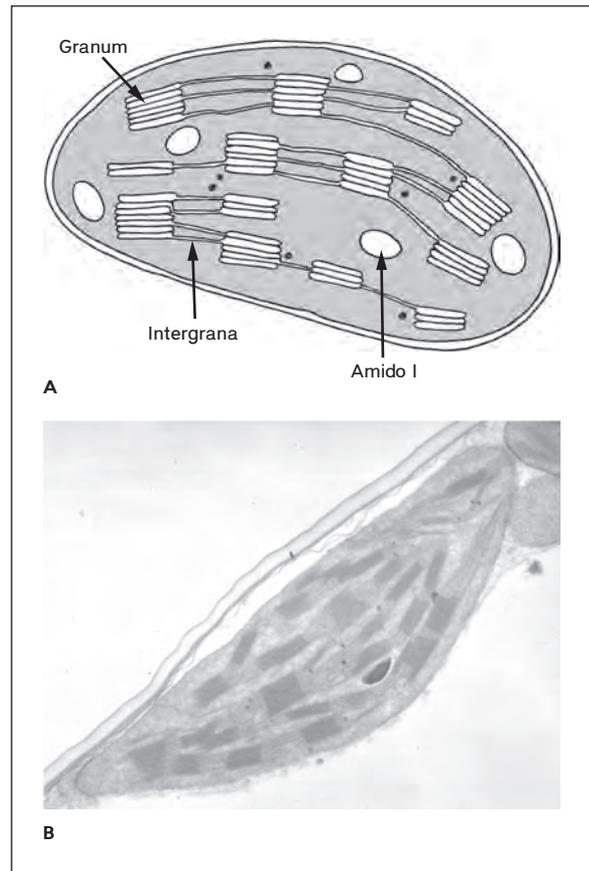


Figura 5.5 (A) Schema di cloroplasto. Il cloroplasto è delimitato da un doppio involucro che racchiude lo stroma plastidiale. Nello stroma sono immersi i tilacoidi, sacculi delimitati da un'unità di membrana, disposti gli uni sugli altri a formare pile dette grana (singolare: granum). I grana sono collegati tra loro da tilacoidi singoli detti intergrana. I tilacoidi, sia quelli dei grana sia quelli intergrana, sono tra loro interconnessi. Sulle membrane tilacoidali avviene la fase luminosa della fotosintesi. L'ampia superficie relativa occupata dal sistema tilacoidale favorisce la cattura dell'energia radiante. Nello stroma è frequente la presenza di granuli di amido I. (B) Cloroplasto di *Triticum durum* al microscopio elettronico a trasmissione.

li. Nel processo fotosintetico consentono di assorbire lunghezze d'onda diverse da quelle assorbite dalle clorofille. Proteggono la clorofilla dalla foto-ossidazione. Si dividono in *caroteni* (molecole non ossigenate) e *xantofille* (molecole ossigenate). Tra i caroteni, *licopene* e β -*carotene*; tra le xantofille, *luteina* e *zeaxantina* (**Figura 5.7**).

5.4 Proplastidi

I proplastidi costituiscono lo stadio giovanile, *indifferenziato*, dei plastidi. Sono presenti nelle cel-

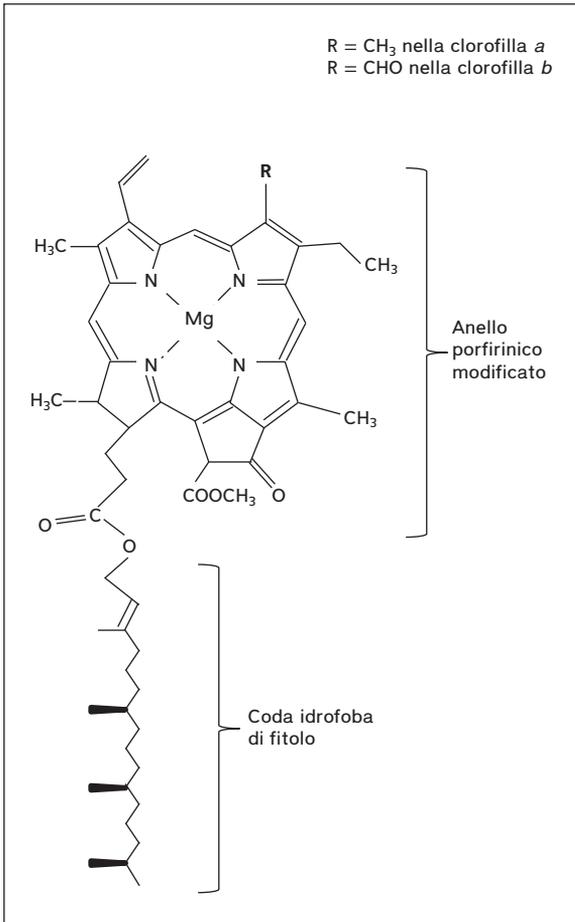


Figura 5.6 Formula della molecola di clorofilla.

lule dei meristemi primari. Sono molto più piccoli rispetto ai plastidi differenziati (0,5-1 μm). Sono plastidi incolore in quanto mancano di clorofilla. Possiedono il precursore della clorofilla, la *protoproclorofilla*. Nel loro stroma i tilacoidi sono assenti o molto piccoli (*protilacoidi*). Possono contenere qualche granuletto d'amido (si tratta di amido II che prende origine da zuccheri esogeni). I proplastidi si dicono *totipotenti* in quanto si possono differenziare in ciascun tipo di plastidio in dipendenza del tessuto di cui la cellula entrerà a far parte (**Figura 5.8**).

5.4.1 Tappe del differenziamento del proplastidio a cloroplasto

Il differenziamento del proplastidio a cloroplasto è determinato da:

- fattori esterni (luce, temperatura);
- fattori interni (genoma della cellula).

In presenza di luce avvengono: aumento del volume plastidiale; invaginazioni della membrana plastidiale interna con successiva formazione dei tilacoidi; sintesi proteica, in parte citoplasmatica e in parte plastidiale; sintesi lipidica, per formazione di nuove membrane; conversione della protoclorofilla a clorofilla; sintesi ex novo degli altri pigmenti (**Figura 5.8**).

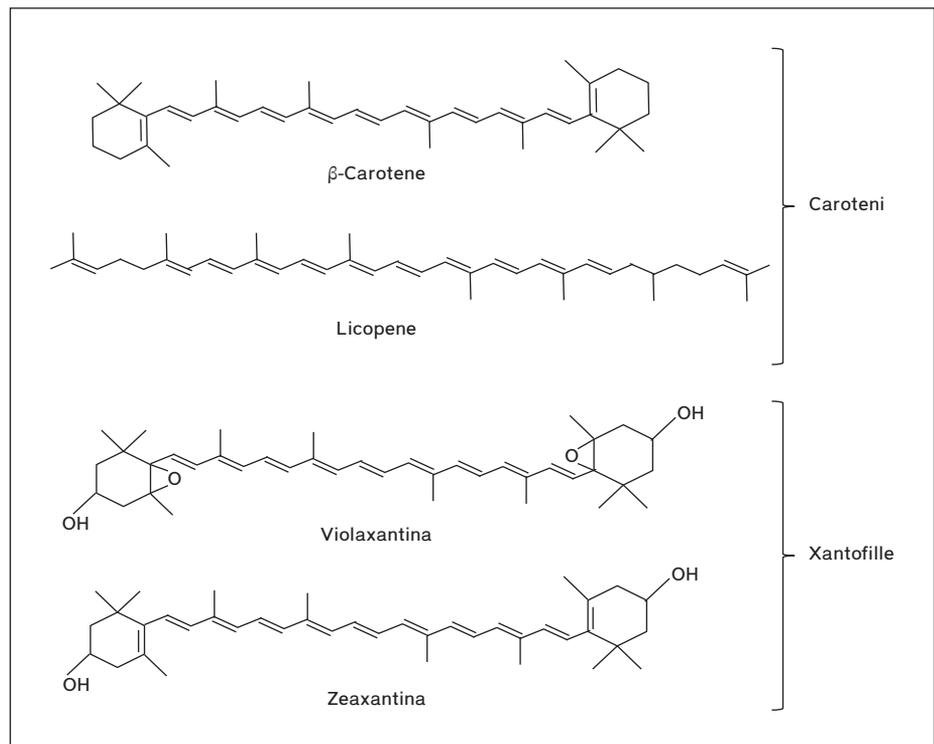


Figura 5.7 Formula delle molecole di carotenoidi: caroteni (non ossigenati) e xantofille (ossigenate).

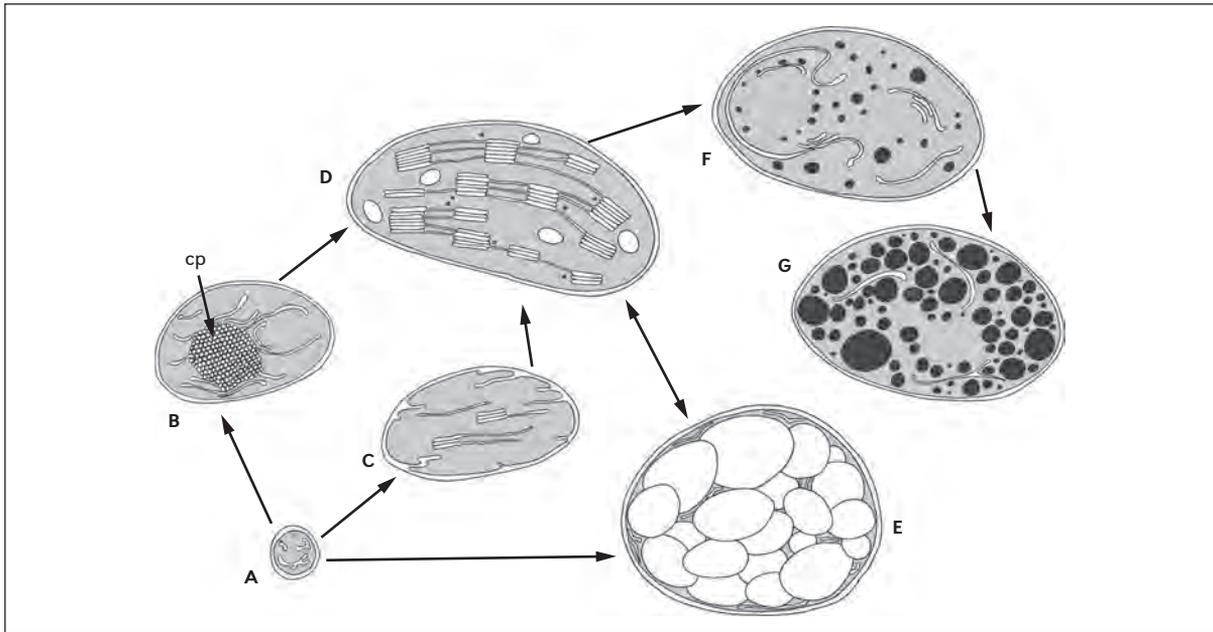


Figura 5.8 Rappresentazione schematica delle possibili trasformazioni di una forma plastidiale in un'altra. Il proplastidio è lo stadio indifferenziato, totipotente, dei plastidi (A). Quando una pianta cresce al buio, i proplastidi si differenziano in ezioplasti caratterizzati da uno o più corpi prolamellari (cp) ai quali è associata la protoclorofilla (B). Al contrario, quando la pianta cresce in presenza di luce, il proplastidio si differenzia in cloroplasto: si osservano un aumento delle dimensioni dell'organulo, invaginazioni dell'involucro plastidiale con formazione del sistema tilacoide, conversione della protoclorofilla in clorofilla (C, D). La forma di senescenza del cloroplasto è rappresentata dal cromoplasto (G). Per esempio, nei frutti in maturazione si ha la conversione dei cloroplasti (presenti nei frutti verdi acerbi) in cromoplasti (presenti nei frutti maturi). Questa conversione comporta la degradazione dei tilacoidi e della clorofilla e la sintesi ex novo di carotenoidi che si raccolgono in gocce o in cristalli (F). In alcuni casi il cloroplasto può trasformarsi in amiloplasto e viceversa (E). Per esempio, nelle colture in vitro, quando si parte da un frammento di foglia si ottiene un *callo* le cui cellule contengono amiloplasti. Facendo rigenerare dal *callo* la pianta, in presenza di luce si verifica la trasformazione degli amiloplasti in cloroplasti. Gli amiloplasti, in generale, si differenziano direttamente dai proplastidi grazie a un aumento di volume e alla sintesi degli enzimi richiesti per la formazione dell'amido.

5.5 Cromoplasti

Sono plastidi fotosinteticamente inattivi. Mancano di un sistema tilacoide, anche se possono avere qualche membrana interna. Hanno un elevato contenuto lipidico, un basso contenuto di RNA, ribosomi e proteine. Non possiedono clorofilla, ma sono plastidi colorati per la presenza di elevate concentrazioni di carotenoidi. I carotenoidi possono essere accumulati in *plastoglobuli*, in *cristalli*, o essere associati alle membrane interne. La colorazione può essere arancione (per la presenza di β -carotene, per esempio nella carota e nell'arancia), gialla (per la presenza di xantofille, per esempio nel limone), rossa (per la presenza di licopene, per esempio nel pomodoro). La funzione dei cromoplasti è quella *vessillare*; infatti, i cromoplasti si trovano nelle cellule di molti fiori e frutti (**Esperimento 2, Figura 5.9, Figura 5.10**). I cromoplasti possono derivare:

- direttamente dal differenziamento di proplastidi;

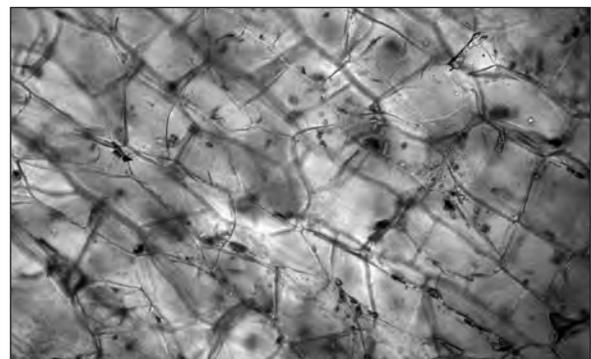


Figura 5.9 Cromoplasti in cellule di radice di carota (*Daucus carota*) (300 \times).

- dalla degenerazione dei cloroplasti;
- da leucoplasti (per esempio nella carota).

5.5.1 Trasformazione del cloroplasto in cromoplasto

Molti frutti, quando sono acerbi, hanno colore verde, ma durante la maturazione diventano via

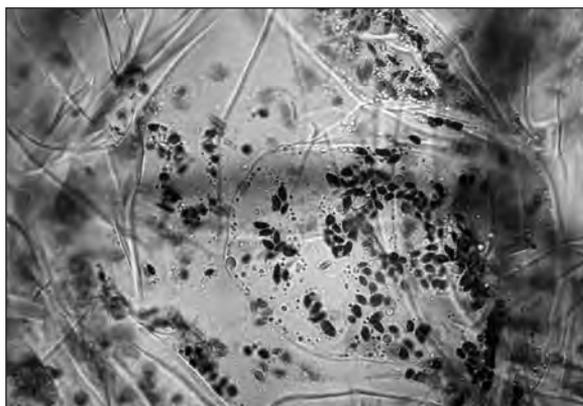


Figura 5.10 Cromoplasti in cellule di bacca (frutto) di peperone (*Capsicum annuum*) (400×).

via rossi. Nel corso della maturazione entra infatti in atto un processo irreversibile: la trasformazione del cloroplasto in cromoplasto che, perciò, costituisce una forma di *senescenza* del plastidio verde (**Figura 5.8**). Questa trasformazione comporta:

- demolizione della clorofilla;
- sintesi ex novo di pigmenti carotenoidi;
- scomparsa del sistema tilacoideale;
- formazione di gocce lipidiche o di cristalli costituiti da pigmenti carotenoidi.

5.6 Leucoplasti

Sono plastidi fotosinteticamente inattivi con *funzione di riserva*. Sono completamente privi di un sistema di membrane interne. I leucoplasti, in dipendenza del tipo di riserva che contengono, si dividono in:

- amiloplasti (con riserva di *amido secondario*);
- elaioplasti (con riserva lipidica).

5.6.1 Amiloplasti

Si trovano nei parenchimi amiliferi di semi, di fusti, di radici, di frutti (**Figura 5.11**). Non contengono alcun sistema di membrane interne. Il loro stroma è caratterizzato dalla presenza di enzimi per la sintesi e l'idrolisi dell'amido secondario (amido II) di riserva. Negli amiloplasti completamente differenziati gran parte dello stroma è occupato da granuli di amido II. Gli amiloplasti possono trarre origine direttamente da proplastidi o derivare da una trasformazione

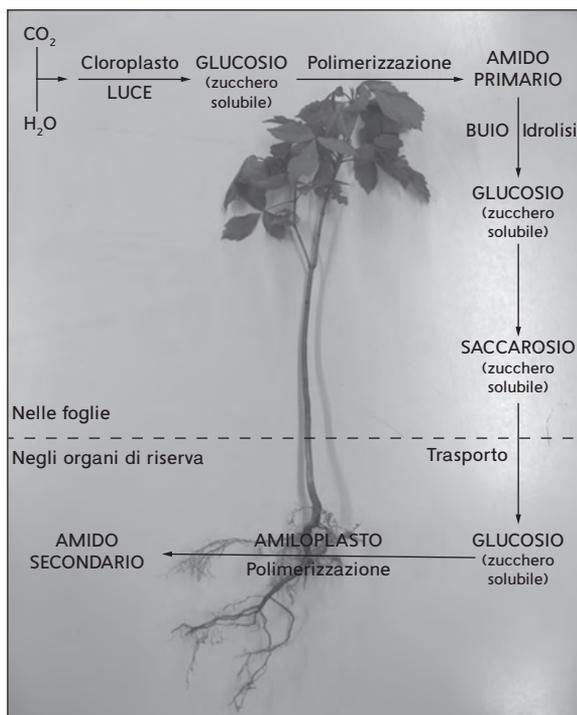


Figura 5.11 Rappresentazione schematica della formazione dell'amido primario e dell'amido secondario. In presenza di luce (durante il dì) la produzione di glucosio fotosintetico può eccedere il fabbisogno della pianta. Il glucosio prodotto in eccesso non può rimanere come tale all'interno del plastidio: la molecola di glucosio, infatti, è osmoticamente attiva e richiamerebbe troppa acqua all'interno dell'organulo. Per evitare lo scoppio del plastidio, il glucosio viene polimerizzato transitoriamente, nello stroma, in amido primario in forma di granuletti. Quando l'attività fotosintetica diminuisce, per esempio di notte, l'amido primario viene idrolizzato. Il glucosio derivante dall'idrolisi viene trasportato, come saccarosio (disaccaride), dalle foglie agli organi di riserva della pianta (radici, frutti ecc.), dove viene nuovamente polimerizzato ad amido secondario di riserva.

di cloroplasti (**Figura 5.8**). Talora gli amiloplasti, in presenza di luce, si trasformano in cloroplasti (**Esperimento 3**).

Granuli di amido II

L'*amido* è un polisaccaride, polimero dell' α -glucosio. Rappresenta la riserva glucidica più importante dei vegetali. È presente nelle Alghe verdi, nelle Briofite, nelle Pteridofite, nelle Gimnosperme, nelle Angiosperme. È assente nei Batteri, nei Cianobatteri, nei Funghi, nei quali la riserva è rappresentata dal glicogeno. Nelle Alghe rosse la riserva è costituita dall'amido delle Floridee (un α -glucano ramificato), nelle Alghe brune dalla laminarina e dalla crisolaminarina (entrambi β -glucani) (Capitolo 28). L'amido di riserva è tipico dei vegetali che possiedono la clorofilla *b*.

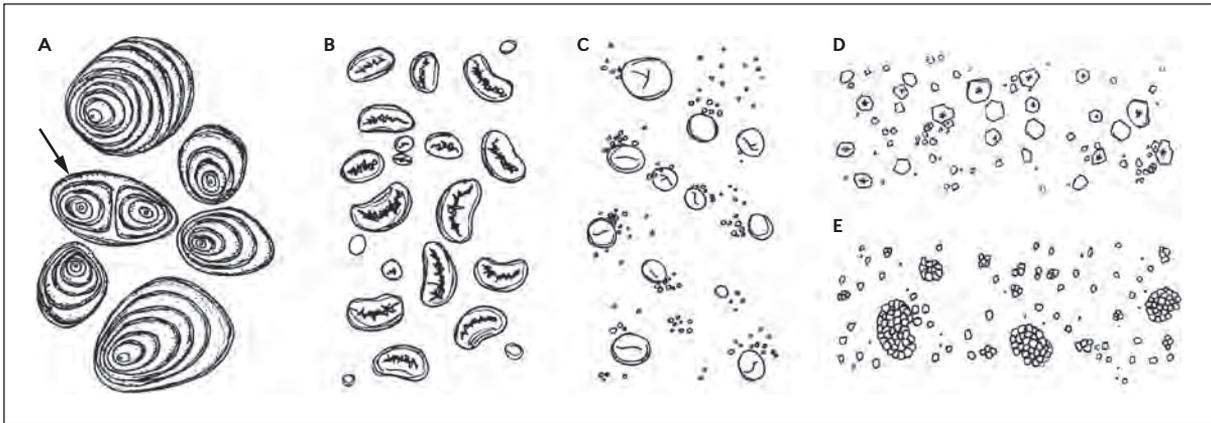


Figura 5.12 Granuli d'amido semplici (A, B, C, D), semicomposti (A, *freccia*), composti (E).

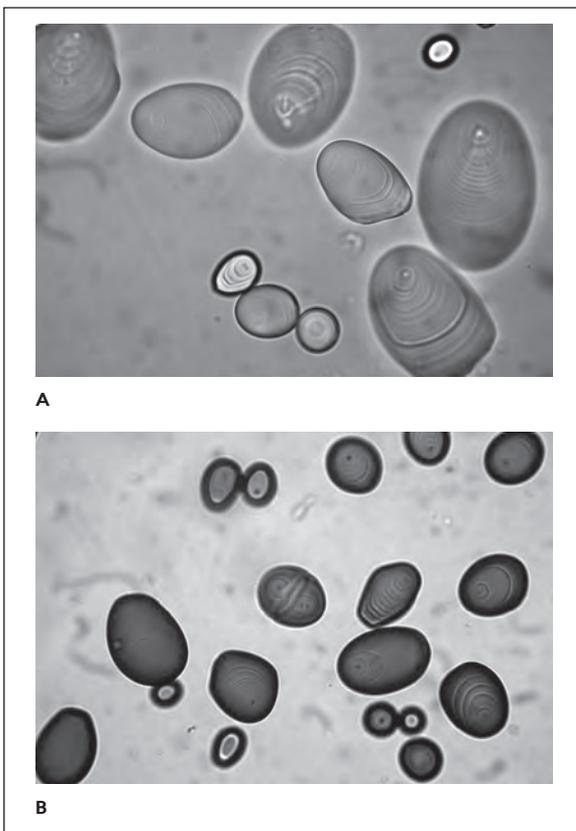


Figura 5.13 Granuli d'amido da tubero di patata (*Solanum tuberosum*). I granuli d'amido della patata sono grandi (50-150 μm). Possono essere caratterizzati da un solo ilo puntiforme ed eccentrico (ilo = centro di formazione del granulo) - e allora il granulo si dice "semplice" - o da due ili - e allora il granulo si dice "semicomposto" (A). Le striature, meglio evidenti dopo colorazione con lo iodio (liquido di Lugol) (B), si ritiene siano dovute alla *ritmicit  del processo fotosintetico*: di notte, quando vengono sintetizzati pochi zuccheri, si forma una striatura che al microscopio ottico appare scura, in quanto molto idratata. Viceversa, di giorno si forma una striatura pi  chiara in quanto meno idratata e pi  ricca in zuccheri. La motivazione della presenza delle striature, tuttavia, non   ancora ben definita (A 160 \times ; B 100 \times).

Nelle piante superiori l'amido II di riserva si accumula sotto forma di *granuli* nelle radici, nei fusti, nei semi (**Esperimento 4**, **Figura 5.12**, **Figura 5.13**, **Figura 5.14**, **Figura 5.15**, **Figura 5.16**, **Figura 5.17**, **Figura 5.18**).

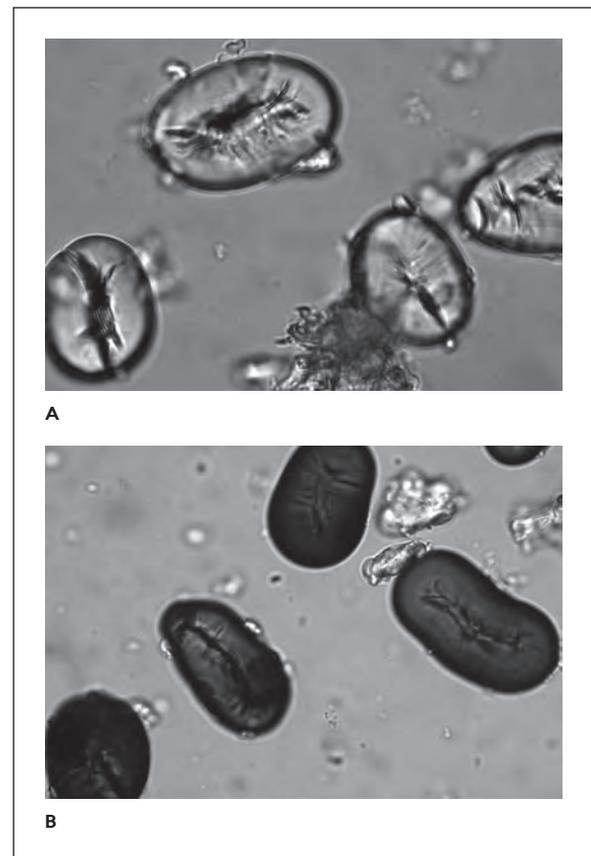


Figura 5.14 Granuli d'amido da cotiledoni del seme di fagiolo (*Phaseolus vulgaris*). I granuli d'amido di fagiolo sono granuli semplici, di dimensioni pi  piccole rispetto a quelle dei granuli di patata (10-60 μm) (A). Hanno forma reniforme, ilo ramificato e striature evidenti solo alla periferia, dopo colorazione con iodio (B) (A 600 \times ; B 550 \times).

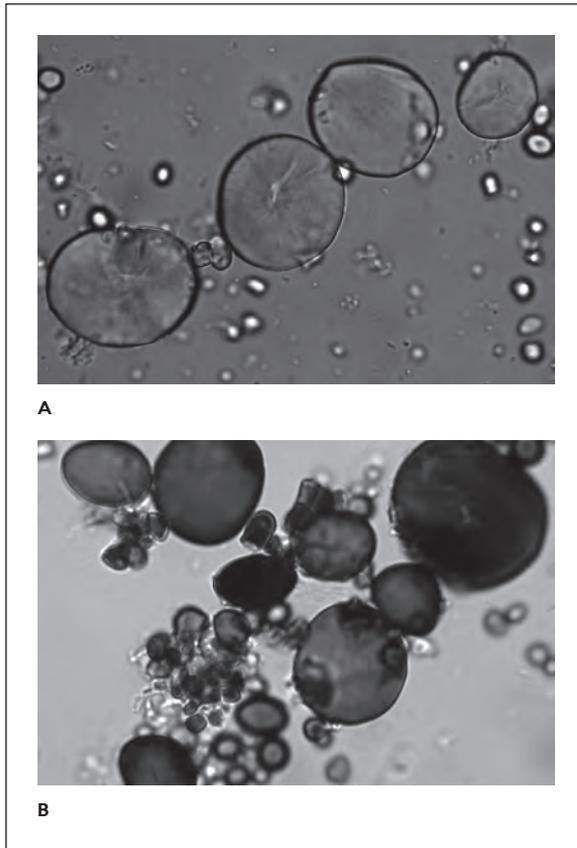


Figura 5.15 Granuli d'amido dall'endosperma secondario di cariossidi di frumento (*Triticum sativum*). Sono granuli d'amido semplici, in genere sferici e di dimensioni varie (2 μm i più piccoli, 40 μm i più grandi) (A). Hanno un ilo lineare, talvolta a forma di "Y". Sono troppo piccoli perché se ne possano osservare le striature, anche dopo colorazione con liquido di Lugol (B) (450 \times ; B 500 \times).

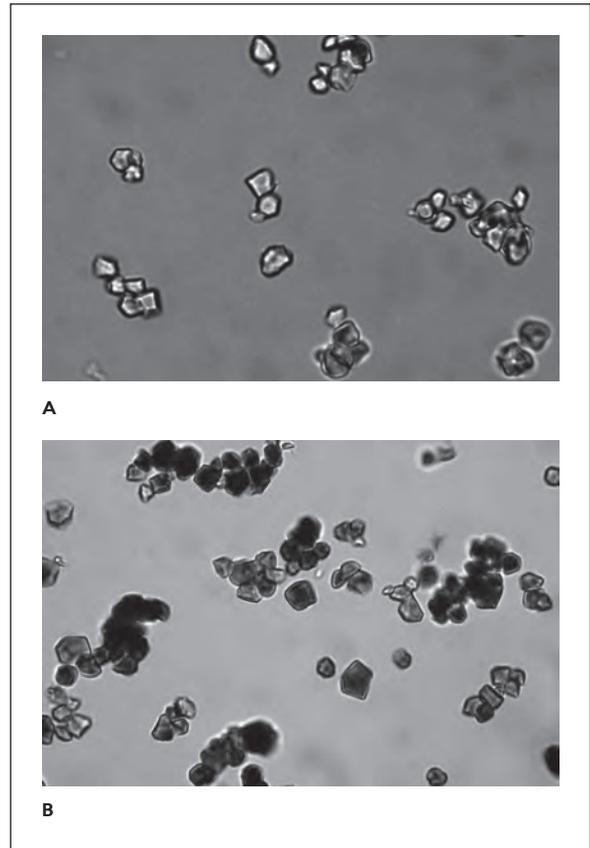


Figura 5.16 Granuli d'amido dall'endosperma secondario di cariossidi di mais (*Zea mays*). Sono granuli d'amido semplici, molto piccoli (10-20 μm), con ilo stellato (A). Le striature non sono visibili nemmeno dopo colorazione con il liquido di Lugol (B) (A 200 \times ; B 200 \times).

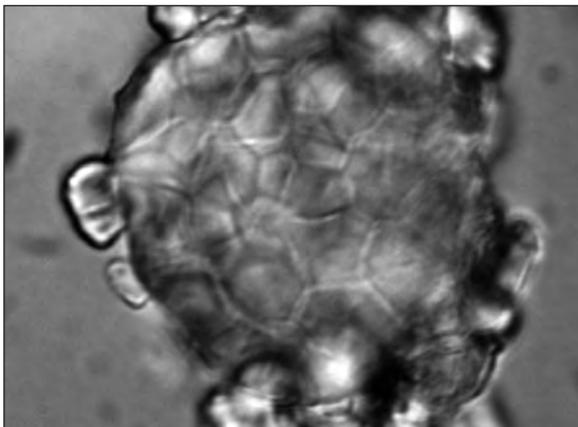


Figura 5.17 Granuli d'amido dell'endosperma secondario di cariossidi di avena (*Avena sativa*). Sono granuli d'amido composti. Ciascun granuletto ha il proprio ilo puntiforme (2000 \times).



Figura 5.18 Granulo d'amido nel lattice (complesso miscuglio di sostanze contenute nei tubi laticiferi) di euforbia (*Euphorbia* sp.) dopo colorazione con iodio. Si tratta di granuli semplici, di dimensioni pari a 10-50 μm , con forma a "osso di morto" (assomiglia infatti a un femore). Non sono visibili le striature (500 \times).

L'amido è costituito da due polimeri dell' α -glucosio (**Figura 5.19**):

1. *amilosio*. È un polimero a catena lineare caratterizzato da legami α -1,4-glicosidici formato da 200-2000 unità glicosidiche a seconda della specie vegetale. La catena è ripiegata su se stessa a formare un'elica. È solubile in acqua calda (*salda d'amido*);
2. *amilopectina*. È un polimero ramificato, caratterizzato da legami α -1,6-glicosidici nei punti di ramificazione e da legami α -1,4-glicosidici nelle porzioni lineari. Ha un elevato peso molecolare. È completamente insolubile in acqua.

Generalmente l'amido contiene più amilopectina (70-80%) che amilosio (20-30%). Tuttavia, le proporzioni dei due polisaccaridi variano a seconda della specie vegetale. In alcune varietà di cereali l'amilosio è completamente assente.

L'amido si colora elettivamente con lo iodio (*liquido di Lugol* = $I_2 + KI$). Non si tratta di una vera colorazione, in quanto la molecola di iodio si inserisce tra le spire delle catene tenute ravvicinate da deboli legami idrogeno e non entra a far parte della molecola. La colorazione si perde quando l'amido viene riscaldato: con il calore i legami idrogeno si rompono, le spire si distendono e la molecola di iodio si libera (**Figura 5.20**).

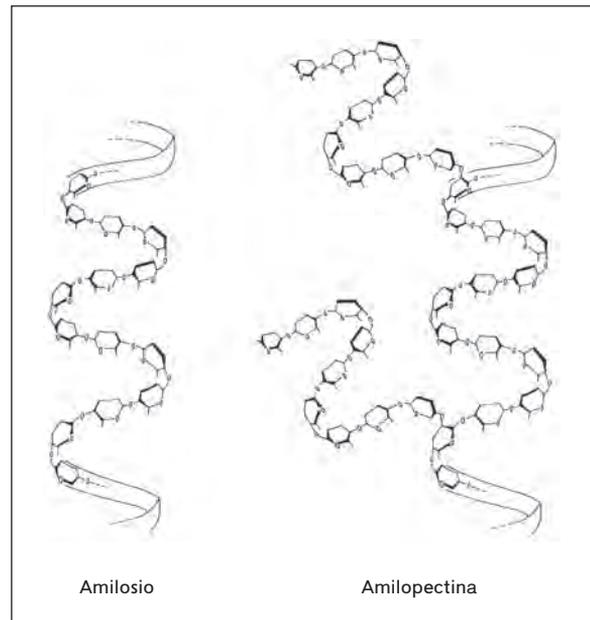


Figura 5.19 Rappresentazione schematica delle molecole di amilosio, lineare, e di amilopectina, ramificata.

5.6.2 Elaioplasti

Sono plastidi con riserva lipidica. Si trovano, per esempio, nelle cellule del tappeto delle antere del fiore delle Angiosperme. Derivano da cloro-

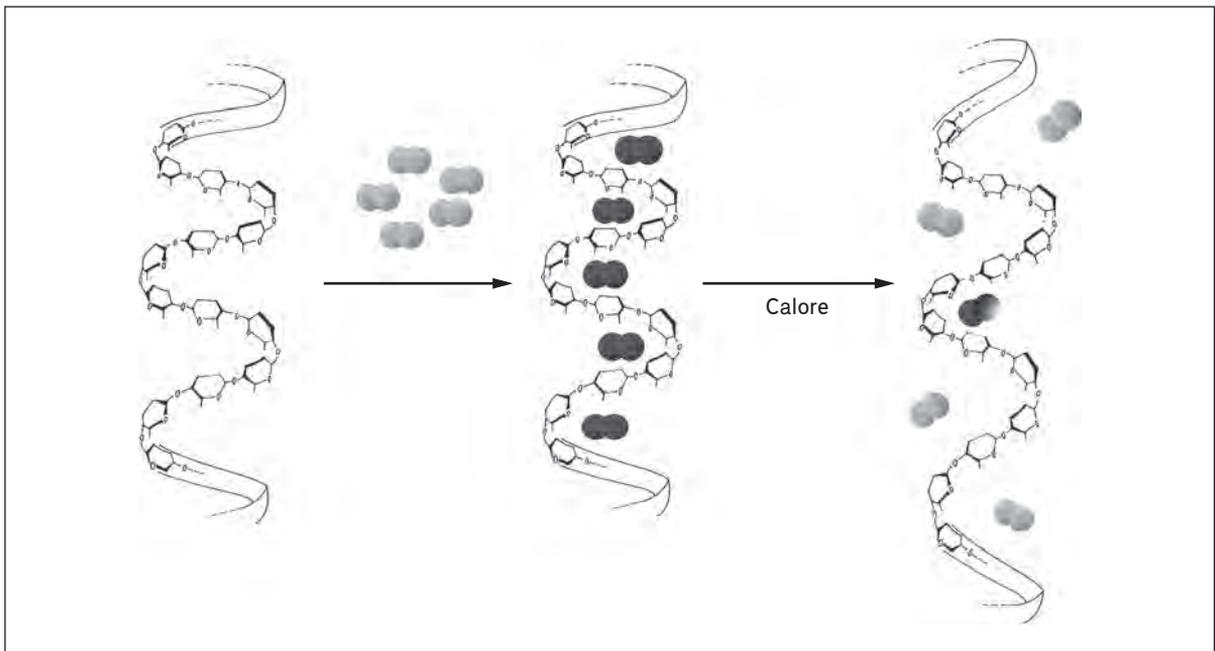


Figura 5.20 L'amido si mette in evidenza utilizzando il liquido di Lugol (soluzione iodio-iodurata, $I_2 + KI$), che "colora" l'amido a freddo mediante un fenomeno detto "di adsorbimento". A temperatura ambiente o a freddo lo iodio molecolare (I_2) si inserisce tra le spire delle catene di glucosio α -1,4 dove resta intrappolato; a caldo le spire si allargano per rottura dei deboli legami idrogeno, lo iodio viene rilasciato e l'amido si decolora. Per vedere ciò è sufficiente far avvenire la reazione a freddo. Avvenuta la colorazione, si può scaldare la miscela di amido + colorante: la decolorazione dell'amido è immediata e la miscela colorata torna rapidamente traslucida-trasparente.

plasti che si disorganizzano, perdono la clorofilla e si trasformano in una voluminosa goccia d'olio.

5.7 Ezioplasti

Sono i plastidi di piante verdi cresciute al buio. Sono, quindi, cloroplasti differenziati al buio.

Hanno tutte le caratteristiche generali dei plastidi, contengono pochi tilacoidi e uno o più aggregati paracrystallini di membrane tubulari (*corpo prolamellare*). Al corpo prolamellare è associata la protoclorofilla. Lo stimolo luminoso determina la conversione dell'ezioplasto a cloroplasto: la protoclorofilla si trasforma in clorofilla e dal corpo prolamellare prende origine il sistema tilacoide (**Figura 5.8**).