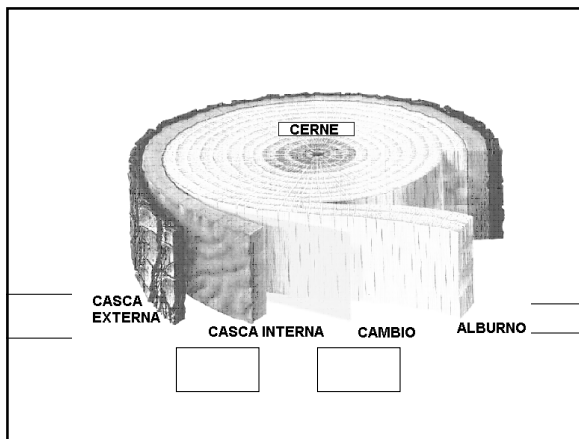
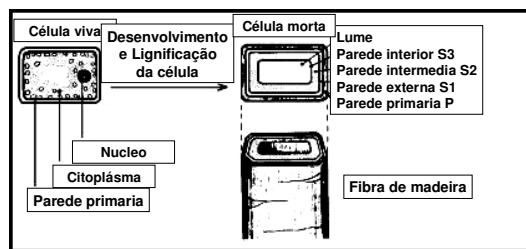


Química da parede celular

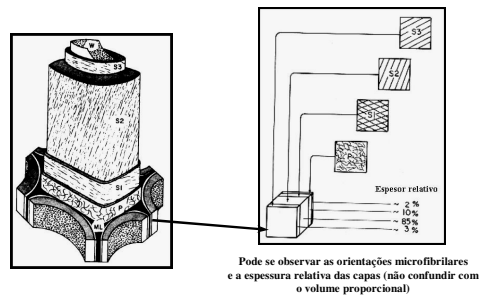
Química da Madeira
Prof. Umberto Klock



Esquema da Célula e como se constitui em fibras do tecido vegetal



Esquema da organização da parede celular



Fatores de qualidade das fibras para fabricação de papel

• Coeficiente de Peteri ou Índice de esbeltez (IE) = L/D

• Classificação da relação de Runkel: $RR = 2w/l$

Grau	Intervalo	Classificação
I	Menor de 0.25	Excelente para papel
II	De 0.25 a 0.50	Muito boa para papel
III	De 0.50 a 1.00	Boa para papel
IV	De 1.00 a 2.00	Regular para papel
V	Maior de 2.00	Ruim para papel

Donde:
D = Diâmetro da fibra
L = Comprimento da fibra
l = Diâmetro do lume
w = Espessura das paredes da fibra

Fatores de qualidade das fibras para fabricação de papel

• Classificação do coeficiente de Rigidez; $CR = 2w/D$

Intervalo	Tipo de parede celular	Rigidez
Maior de 0.70	Muito espessa	Muito alta
De 0.70 a 0.50	Espessa	Alta
De 0.5 a 0.35	Media	Media
De 0.35 a 0.20	Delgada	Baixa
Menor de 0.20	Muito delgada	Muito baixa

Donde:
D = Diâmetro da fibra
L = Comprimento da fibra
l = Diâmetro do lume
w = Espessura das paredes da fibra

Fatores de qualidade das fibras para fabricação de papel

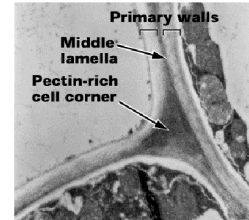
• Classificação do coeficiente de Flexibilidade; CF = l/D

Intervalo	Tipo da parede celular	Propriedades
Menor de 0.30	Muito espessa	As fibras não se colapsam. Muito pouca superfície de contato. Pobre união fibra - fibra
De 0.30 a 0.50	Espessa	As fibras se colapsam muito pouco. Pouca superfície de contato. Pouca união fibra - fibra
De 0.50 a 0.65	Media	Fibras parcialmente colapsadas, com secção transversal elíptica, Boa união fibra - fibra
De 0.65 a 0.8	Delgada	Igual à anterior
Maior de 0.80	Muito delgada	As fibras se colapsam. Boa superfície de contato. Boa união entre fibra-fibra

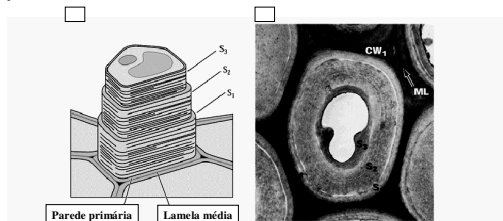
De onde:
 D = Diâmetro da fibra
 L = Comprimento da fibra
 l = Diâmetro do lumen
 w = Espessura das paredes da fibra

PAREDE CELULAR

Estrutura exterior à membrana citoplasmática que confere em parte à célula a sua forma e funcionalidade e, aos tecidos, confere-lhes uma estrutura que permite às plantas atingir estatura e resistências diversas, a parede, por um lado, necessita ser rígida mas, por outro, precisa distender-se para permitir que a célula aumente seu comprimento.

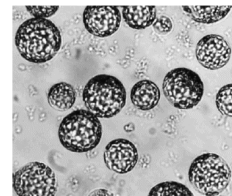


A parede celular modifica a sua estrutura e composição ao longo do ciclo de vida da célula: a parede primária forma-se quando ocorre a divisão celular e aumenta de área durante a expansão celular (em alguns casos mais de 1000X); a lamela média forma a interface entre as paredes celulares primárias de células vizinhas; durante a diferenciação muitas células formam a parede celular secundária, que se caracteriza pela presença de lignina que confere rigidez, impedindo assim o crescimento celular.



PROTOPLASTOS

As células que sofrem um processo de degradação enzimática da sua parede celular denominam-se de *protoplastos*; estas são utilizadas na regeneração de tecidos por sistema de culturas de células, que permite a fusão de células e obtenção de produtos férteis e facilita a indução de transformações genéticas; dada a ausência de parede, a sua forma é habitualmente esférica.

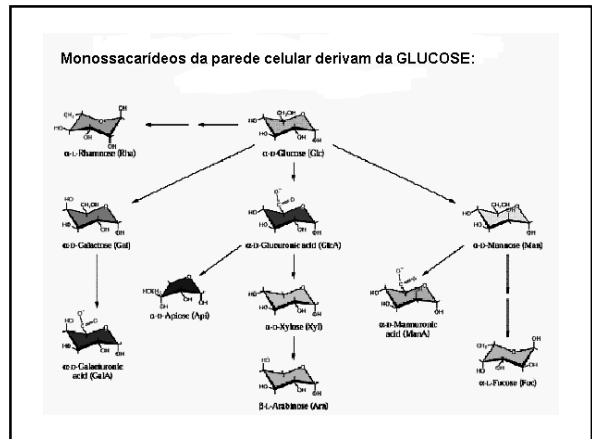
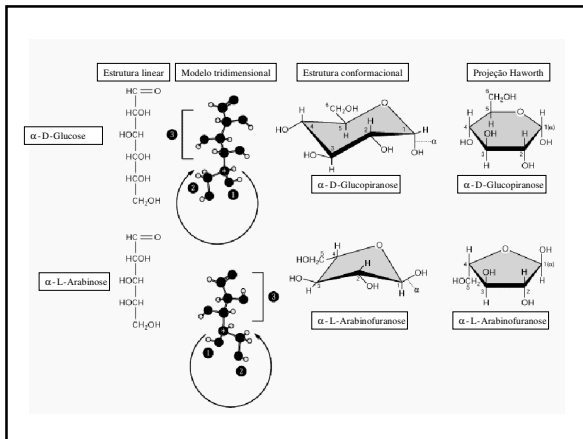


Parede celular: composição

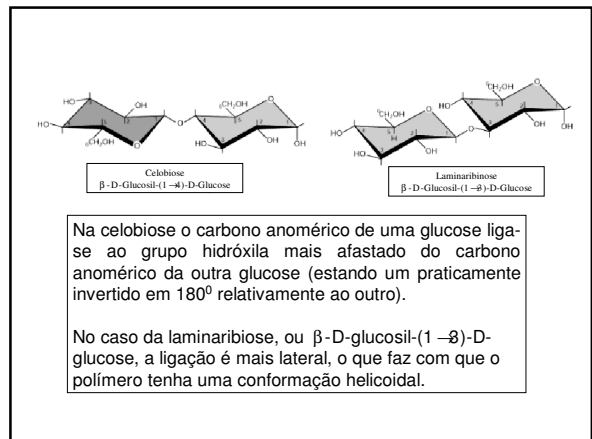
- A parede é constituída por 90% de polissacarídeos e cerca de 10% de proteínas.
- Entre os polissacarídeos destaca-se a celulose que se constitui de fibras em disposição ordenada e que podem ser definida como uma estrutura cristalina, uma fração frequentemente designada de polioses (hemiceluloses) e uma fração pectíca (estas duas últimas formam uma matriz onde estão embebidas as fibras de celulose);
- As proteínas são de vários tipos, estando normalmente associados aos polissacarídeos;
- Ocorre também a presença de compostos aromáticos, que serão de primordial importância para a construção da estrutura primária e, especialmente, da estrutura secundária.

Açúcares: parede celular

- Polissacarídeos: polímeros longos de açúcares com várias ligações covalentes, com ou sem ramificações, são os principais componentes da parede celular e formam a sua estrutura base; neste grupo de moléculas encontram-se os polihidroxiáldeídos (aldoses, cujo grupo carbonila é uma aldose, compõem a maioria dos constituintes da parede celular) e quitonas (cetoses, cujo grupo carbonila é uma cetona).
- A denominação dos açúcares varia conforme o número de Carbono (triose, pentose, hexose, etc.), podendo ser uma cadeia aberta ou, no caso de ter 4 ou mais C, formar anéis heterocíclicos, denominados-se de furanoses (anéis com 5 elementos, sendo 4 de C e 1 de O, conformação de cadeira) ou de piranoses (5 de C e 1 de O, conformação pregueada)



- D- Manose e D-Galactose são epímeros de D-glucose obtidos pela conversão de C-2 e C- 4.
- Ácidos D-manurônico, D- glucurônico e D-galacturônico formam-se pela oxidação e formação de grupos carboxílios.
- D-Xilose forma-se por remoção do grupo carboxilo do ácido D-glucurônico; o seu epímero é L arabinose.
- D- Apicose é um açúcar raro que se forma a partir do ácido D-glucurônico.
- L- Ramnose e L-Fucose formam-se por desidratação com formação de grupo metilo no C-6.



Celulose

• Polissacarídeo mais abundante nas plantas, representando 15 a 30% (p/p) nas paredes primárias, sendo esse valor ainda superior nas paredes secundárias.

• Existe sob a forma de microfibrilas que são conjuntos paracristalinos de várias dezenas de (1-4)-D-glucanas, sendo essas cadeias unidas entre si por pontes de hidrogênio em toda a sua extensão; nas plantas estas fibras possuem uma espessura equivalente à de 36 polissacarídeos (entre 5 e 12 nm).

Cada polissacarídeo pode conter milhares de unidades com cerca de 2 a 3 mm de comprimento (terminações reductores todas no mesmo lado), e as fibras podem atingir as centenas de micras de comprimento.

(A) Em células em crescimento as microfibrilas dispõem-se à volta desta numa ligeira espiral, como pode ser visto na impressão por estas deixadas na fotografia microscópica de uma amostra obtida por congelamento e fratura (B); (C) esquema de uma fibra; (D) secção transversal da fibra; (E) as cadeias de glucanas apresentam um espaçamento único entre si.

Calose

• Difere da celulose por consistir em séries de cadeias de (1→3) β-D-glucanas, que podem formar hélices duplas ou triplas.

• A calose forma-se em tecidos específicos e em determinados estágios de desenvolvimento, como no tubo polínico e no plano de divisão celular; também se forma em resposta a feridas ou como forma de prevenir a invasão de fungos.

Glucanas interligadas

• Polissacarídeos que podem-se ligar às fibras de celulose por pontes de hidrogênio assim como podem interligá-las por forma a formar uma rede; são freqüentemente denominados de hemiceluloses.

• Os tipos principais são: xiloglucanas (polímeros de xilose e glucose que ocorrem na maioria das dicotiledoneas e metade das monocotiledoneas) e glucuroarabinoxilanas (polímeros de glucose, xilose e arabinose que ocorrem em monocotiledoneas como bromeliadas, palmeiras, ciperáceas e pastagens).
• Glucomanas ocorrem nas coníferas.

Glucanas interligadas

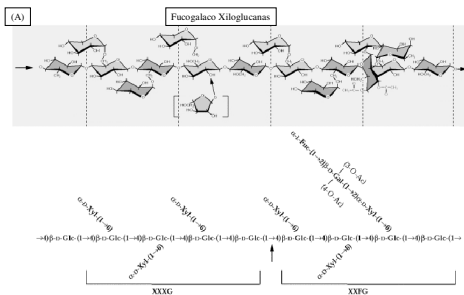
• As xiloglucanas consistem de cadeias lineares de (1→4) β-D-glucanas com numerosas unidades α-D-xilose ligadas em determinados locais à posição O-6 nas unidades de glucose.

• Algumas das unidades xilose são substituídas posteriormente por α-L-arabinose ou β-D-galactose, dependendo da espécie, e até a galactose pode ser posteriormente substituída por α-L-Fucose.

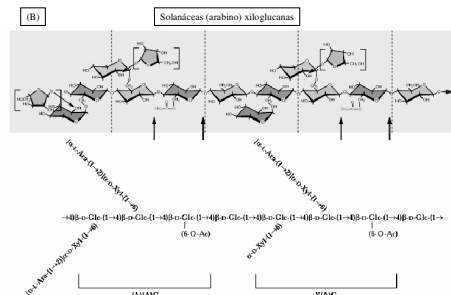
• As xiloglucanas são construídas em blocos de 6 a 11 açúcares, tendo três principais variantes estruturais: Fucogalacto-XyG, arabino-XyG e GAX com estruturas variadas.

Designações abreviadas dos grupos laterais de xiloglucanas com base no açúcar terminal não redutor

Letra ident.	Açúcar terminal	Grupo lateral de xiloglucanas
G	D-glucose	nenhum
X	D-xilose	α-D-xil-(1→6)-
L	D-galactose	β-D-gal-(1→2)- α-D-xil-(1→6)-
F	L-fucose	α-L-fuc-(1→2)- β-D-gal-(1→2)- α-D-xil-(1→6)-
A	L-arabinose	α-L-ara-(1→2)- α-D-xil-(1→6)-



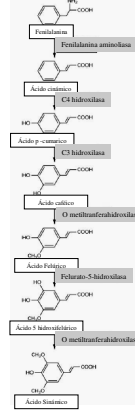
Proporção equivalente de XXXC e XXFG, podendo ocorrer variáveis em que α-L-arabinose é adicionada em alguns locais da cadeia de glucana. Ocorrem na maioria das dicotiledóneas, todas as monocotiledóneas excepto as bromeliadas, palmeiras, ciperáceas e pastagens.



Duas em cada 4 subunidades glucosil contém uma unidades de xilose, sendo estas ocasionalmente substituídas por uma ou duas unidades α-L-arabinose para produzir uma mistura de AXGG, XAGG, AAGG. Um grupo acetil substitui a terceira unidade de xilose nas arabinoxiloglucanas. Encontra-se em espécies de solanáceas e lamiáceas.

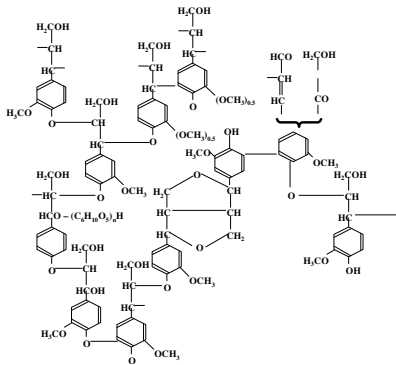
Substâncias aromáticas.

- A parede primária de bromeliadas, palmeiras, ciperáceas, pastagens e quenopodiáceas contém porções elevadas de compostos aromáticos nas suas paredes não lignificadas.
- Ácido hidroxicinâmicos como ácido ferúlico e p-cumárico constituem a fração principal de compostos aromáticos.
- Nas pastagens estes ácidos ligam-se como ésteres carboxilados à posição de O-5 das unidades de arabinose de GAX; nas quenopodiáceas o ácido ferúlico ligase às unidades de galactose e Arabinose de moléculas de RGI.
- Ácido hidroxicinâmico são também reduzidos nas plantas a álcoois hidroxicinâmico, que por sua vez são precursores de lignina.



Conversão de fenilalanina em ácido hidroxicinâmicos (fluorescentes em paredes não lignificadas) de pastagens e quenopodiáceas. Os ácidos hidroxicinâmicos fazem ligações éster com unidades de arabinose de alguns polissacarídeos pécicos. Também podem ser reduzidos aos respectivos álcoois cinâmicos, com os quais se tornam precursores da lignina

Fração de uma molécula de lignina segundo Freudenberg

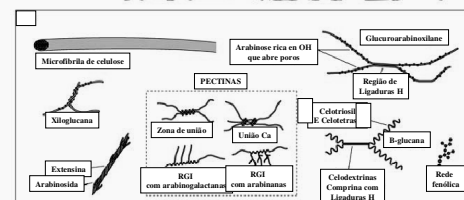
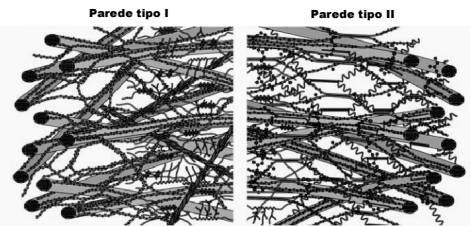


Arquitetura da parede celular

- A parede primária é constituída por 2 ou 3 redes de moléculas independentes mas interligadas.
- AA estrutura base de celulose e glucanas interligadas encontram-se embebidas numa matriz de polissacarídeos da fração pécica.
- Na parede vegetal primária, existem dois tipos (I e II), que diferem entre si na composição química e estão associados a diferentes grupos de plantas.

Paredes primárias tipo I

- As paredes celulares da maioria das plantas dicotiledóneas e várias monocotiledóneas contém quantidades equivalentes de xiloglucanas e celulose.
- AAs xiloglucanas ocorrem em locais distintos da parede, ligando-se a glucanas expostas das fibras de celulose, posicionando-as entre si.
- AA rede de xiloglucanas e celulose encontram-se embebidas na matriz da fração pécica, que lhe conferirá, entre outras propriedades, uma certa porosidade.



Paredes primárias tipo II

- Nas bromeliadas, palmeiras, ciperáceas e pastagens as paredes celulares contêm celulose do mesmo modo que no caso anterior; em vez das xiloglucanas, os principais polímeros que unem as fibras são as glucoronoarabinoxilanas (GAX); (GAX não ramificadas podem ligar-se por pontes de hidrógeno com as fibras de celulose ou entre si, porém, ainda se encontram pequenas quantidades de xiloglucanas.
- Normalmente têm poucos polissacarídeos da fração pectica.
- Apresentam poucas proteínas estruturais compartivamente com as paredes tipo I, mas podem ter fortes interligações com redes de fenilpropanóides, nomeadamente em células cujo crescimento terminou.

Formação da Parede celular

- Muitos polímeros são modificados por esterificação, acetilação ou é lhes adicionada arabinose com vista a manterem-se solúveis durante o seu transporte, até que, posteriormente, esses processos sejam invertidos com vista a serem incorporados na parede celular.
- Proteínas de arabinogalactanas, apesar de serem maioria de material excretado nas vesículas, são minoritárias nas paredes celulares, servindo então como tampões que evitam agregações prematuras e diminuem a possibilidade de ocorrer reações enzimáticas até que o material excretado alcance a parede.

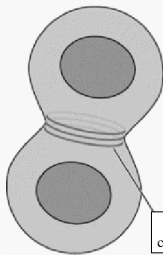
Formação da Parede celular

- A formação da parede efetua-se em meio aquoso, sendo a água um dos elementos mais importantes da parede celular, permite a passagem de ions e de moléculas através do apoplasto; a água também fornece o ambiente para o funcionamento de enzimas.
 - O pH do espaço apoplástico deverá rondar 5,5 e não se sabe ainda se varia durante o crescimento celular.
- O diâmetro dos poros é normalmente na ordem de 4nm, devendo as moléculas maiores passar através de poros de maiores dimensões ou então preferencialmente passam proteínas lineares, em vez das globulares.

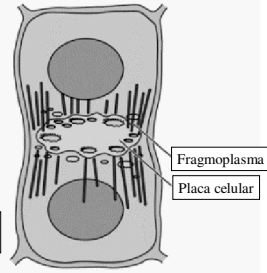
Formação da Parede celular

- As paredes celulares originam-se na placa celular; à medida que os núcleos completam a divisão na telofase, o fragmossoma, uma vesícula achatada que contém componentes da parede celular, é direcionada por uma estrutura do citoesqueleto designada de fragmoplasto.
- Os polissacarídeos não celulósicos da parede celular sintetizados no complexo de Golgi fundem-se com a placa celular; esta cresce para o exterior até a membrana citoplasmática existente, criando-se assim duas células.

(A) Célula Animal

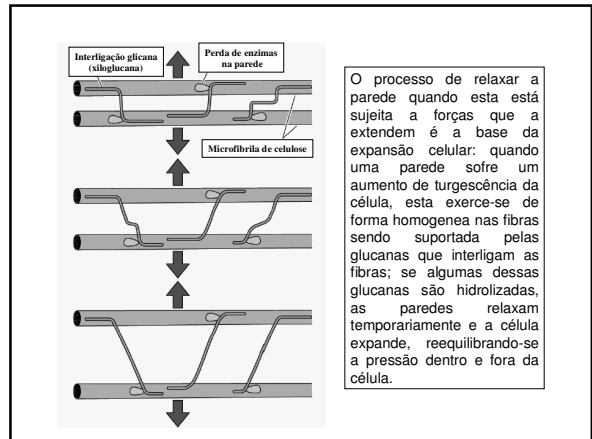
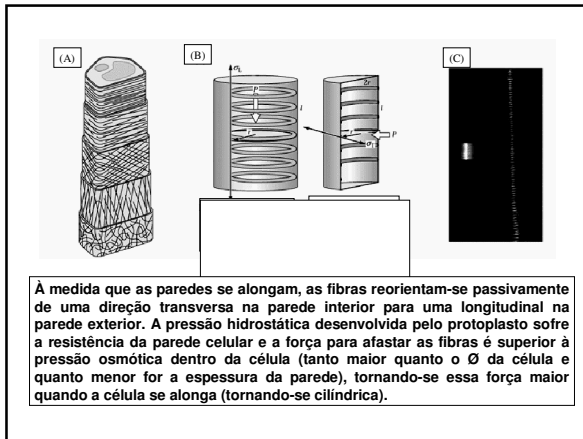
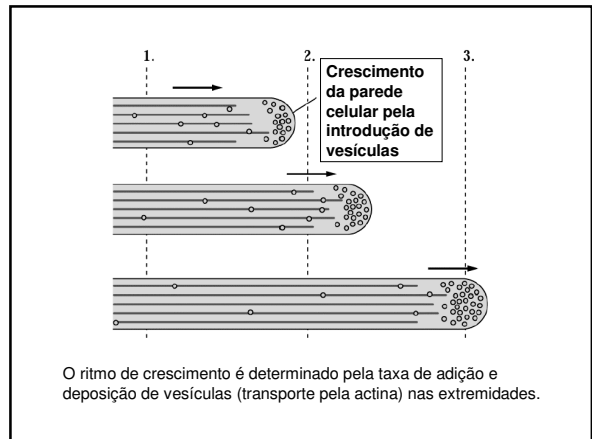
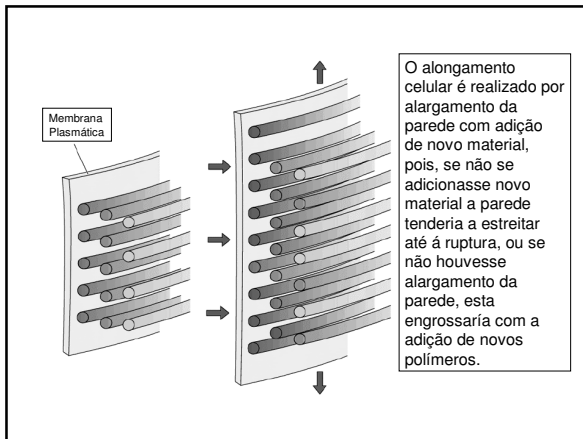


(B) Célula Vegetal



Crescimento da Parede celular

- Na expansão celular, a parede existente terá de alterar a sua arquitetura de forma a permitir a incorporação de material novo.
- A pressão osmótica do protoplasto deverá aumentar e manter-se elevada para promover a expansão celular.
- A estrutura da parede celular é extensível, ou seja, existem mecanismos que permitem a distensão bioquímica da matriz, o que permite a separação das fibras de celulose e inserção de novos polímeros.
- Como as paredes podem expandir mantendo sua espesura, os processos de alargamento da parede e adição de novos elementos devem ser muito bem integrados.



Hipótese de crescimento ácido

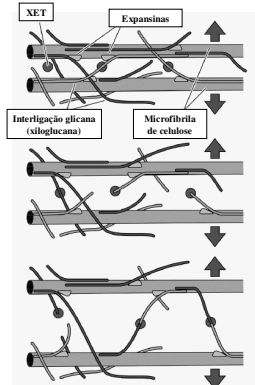
- As auxinas ativam as bombas de prótons da membrana citoplasmática que acidifica a parede celular.
- O O baixo pH activa as hidrolases específicas do crescimento que se encontram no apoplasto, que quebram as ligações entre fibras de celulose e outros polissacarídeos.
- A A quebra dessas ligações alargam a estrutura da parede e as diferenças de potencial causam a absorção de água e assim aumento do volume celular.
- EEsta teoria, apesar de existir há vários anos, ainda não foi demonstrada, notadamente se existiriam enzimas que pudessem efetuar a hidrólise da parede com pH=5.

Expansinas e outras proteínas

- Enzimas que provavelmente catalisam a quebra de pontes de hidrogênio entre a celulose e as glucanas interligadas, principalmente na ligação entre a celulose e as xiloglucanas nas parede tipo I ou entre celulose e as glucuronarabinosilanas nas paredes tipo II.
- AAs primeiras enzimas identificadas funcionam igualmente em ambos tipos de paredes, mas o grupo das β -expansinas parece funcionar apenas na parede tipo II; de qualquer modo, já se demonstrou que os grupos de proteínas tem capacidade de promover o alongamento celular.

Outras proteínas que afetam o alongamento celular

- A Xiloglucana endotrasglicosilase (XET) efetua a transglicosilação de xiloglucanas em que uma cadeia é clivada e ligada a extremidade não redutora de outra cadeia de xiloglucana; essas enzimas permitem que ocorra um afastamento das fibras e realinhamento das cadeias de xiloglucanas.
- Embora não hajam evidências claras sobre o seu papel, as exo- e endo- β -D-glucanases que hidrolisam as β -D-glucanas em glucose parecem estar associadas ao crescimento da parede de pastagens e cereais.



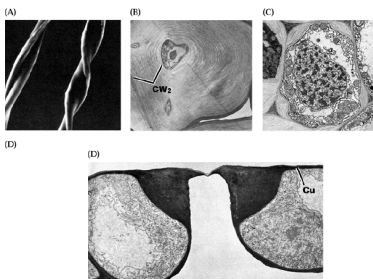
A separação das fibras de celulose é acionada pela pressão osmótica da célula, que é facilitada pelo despreendimento das glucanas interligadas que as unem. Isto pode ocorrer pela ação interligada das expansinas, que quebram as ligações ester entre as glucanas interligadas e as fibras de celulose, e das XET, que hidrolisam a glucana e promovem novas ligações ester. Esta ação das XET pode também facilitar a formação de novas ligações ester, porque a fibra de celulose da lamela interior funde-se com as fibras da lamela exterior, à medida que estas se afastam durante a expansão celular.

Após o crescimento, a forma da parede deve ser fixada pelos seus componentes

- Após do alongamento celular, as paredes primárias devem manter a sua nova forma ao tornarem-se menos extensíveis.
- AAs glicoproteínas ricas em hidroxiprolina (por ex. as extensinas) deverão participar na fixação da forma da parede, provavelmente por criarem um matriz extra que a fortalece.
- AAs proteínas ricas em prolina têm sido apontadas como sendo auxiliares da ligação de extensinas com os principais constituintes da parede celular.
- A contribuição de compostos fenólicos para a fixação da forma da parede também tem sido sugerido.

Parede celular secundária

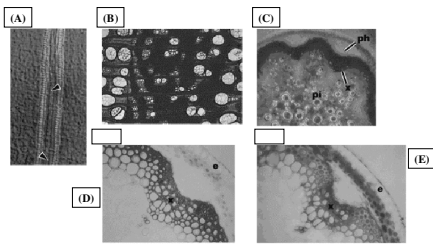
- Para muitas células, a diferenciação está associada à formação de uma parede celular secundária, junto à membrana citoplasmática, no lado da parede primária e após o alongamento celular.
- As Paredes secundárias podem ter formas e composições muito diversas, como por exemplo as fibras de algodão, que consistem em \approx 98% de celulose, e células como esclerídeos e tecidos vasculares, cujas paredes secundárias se tornam muito espessas, sendo também compostas predominantemente de celulose.
- A parede secundária pode também ter outros constituintes, como polissacarídeos não celulósicos, proteínas e compostos aromáticos como a lignina.



(A) A Parede secundária encolhe na maturação para dar origem à forma achatada e helicoidal da fibra de algodão; (B) a parede secundária praticamente que enche o lume de uma célula da pera; (C) células guarda dos estomas com uma parede tão estruturada que lhes permite dar a forma para controlar a abertura e fechos dos estomas (note-se a existência de uma cutícula, composta de cera e substâncias fenólicas que diminui a evaporação da superfície celular).

Lignina: componente essencial das paredes secundárias

- A existência de lignina (complexas redes de compostos aromáticos denominados de fenilpropanóides, álcoois hidroxicinamoil e molinóis como os álcoois p-coumaril, coniferil e sinapil) é um dos elementos que mais distingue as paredes celulares secundárias das primárias (ocorrendo nesta apenas em raríssimas ocasiões).
- A síntese de molinóis é parcialmente conhecida, sabendo-se que a glicosilação e direcionamento para a parede se efetuam no RE e complexo de Golgi, sendo posteriormente condensados por peroxidases ou lacases.
- À medida que as células se diferenciam, muitas ligações ester, eter e fenil-fenil ligam a rede aromática aos polissacarídeos.



(A) Lignina visualizada com fuccina ácida nos tecidos vasculares das folhas de *Arabidopsis*. (B) xilema do caules de *Robinia pseudoacacia* corado por florogucinol, assim como (C) as fibras extraxilématicas da inflorescência de *Arabidopsis*; D) reagente de Mäule que reage com lignina siringil (feita essencialmente de ácoois sinapil) dando a cor vermelha, e com lignina guaiaçil (feita essencialmente de coniferóis) dando a cor amarela (E) vista em mutantes de *Arabidopsis* incapazes de sintetizar lignina siringil.