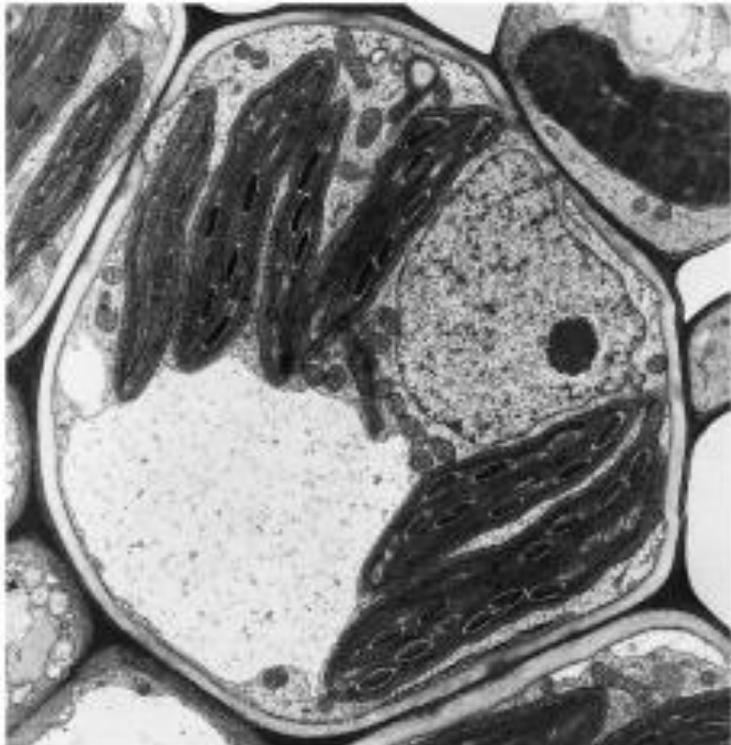
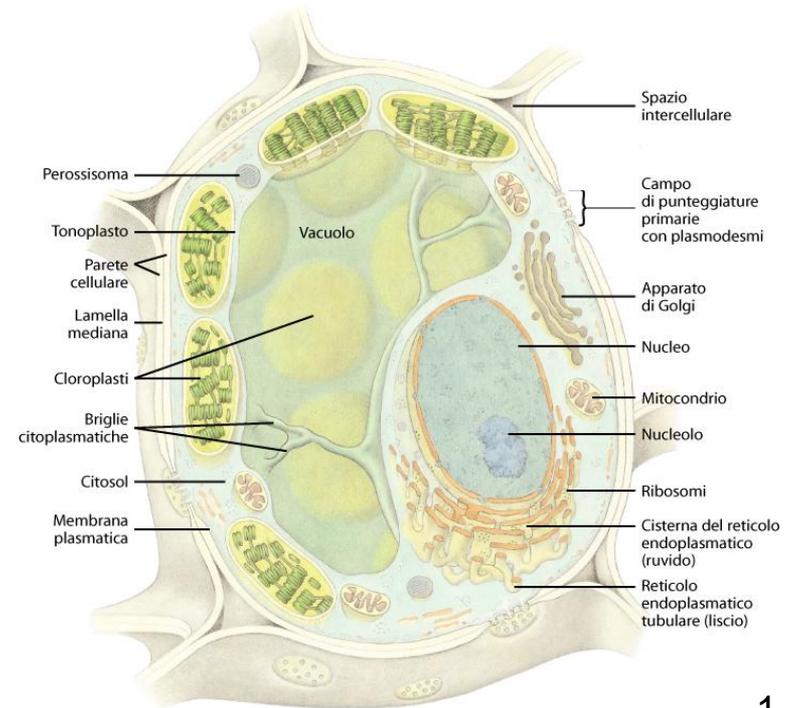


IL NUCLEO

La condizione **EUCARIOTE** si basa sull'evoluzione nucleare, sui **processi** che avvengono nel nucleo e che determinano un' **EQUA** distribuzione del **materiale genetico**.



3,0 μm

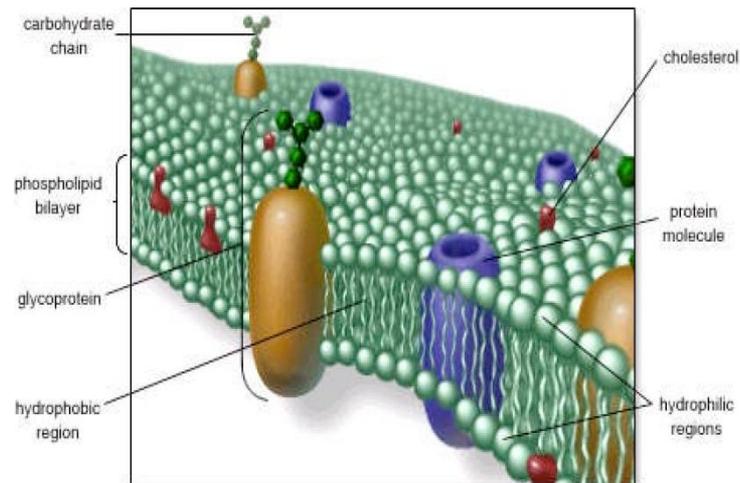


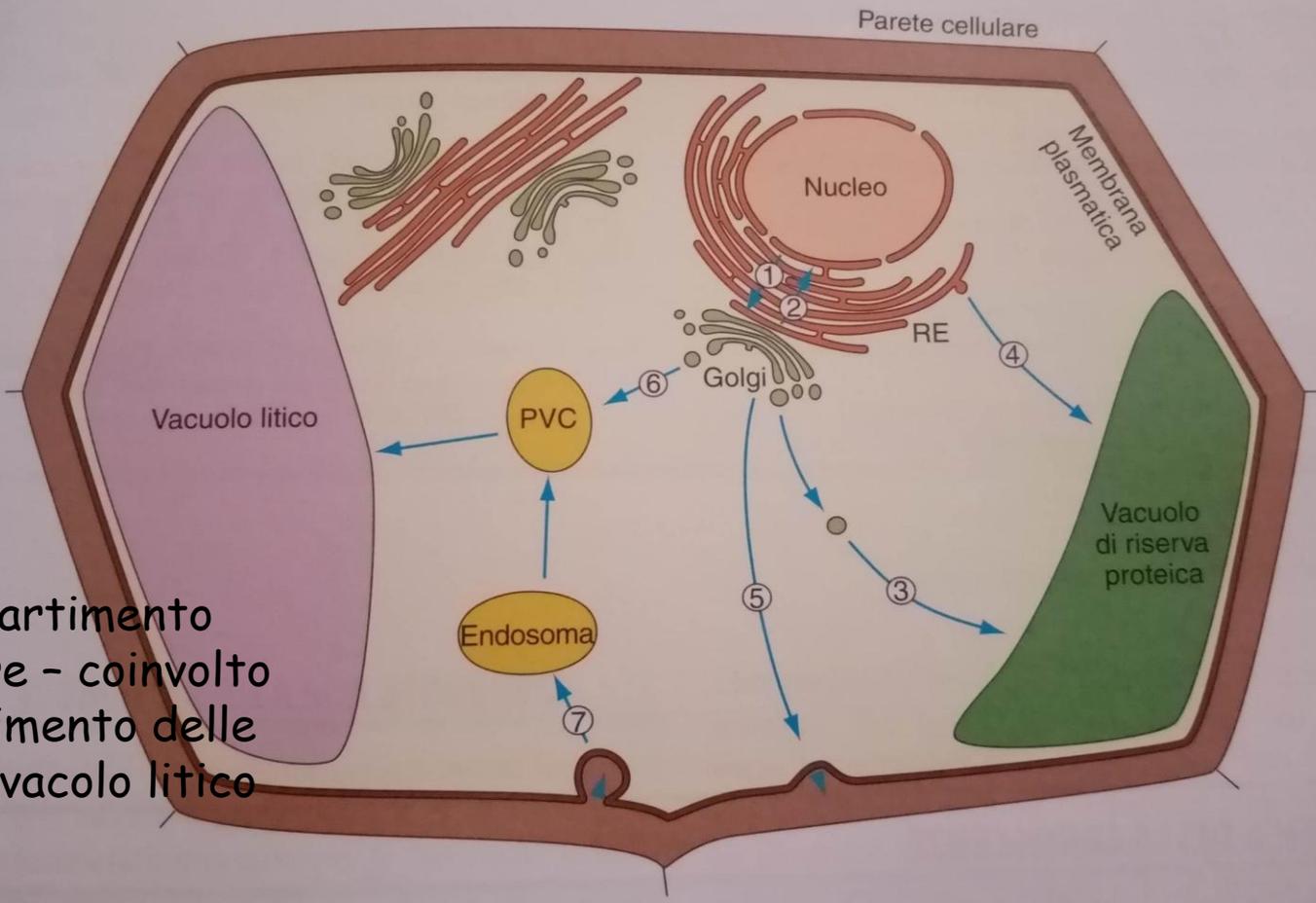
Il nucleo

La maggior parte del DNA della cellula eucariotica è contenuta nel nucleo che rappresenta quindi l'archivio informativo della cellula.

È delimitato dall'involucro nucleare costituito da due membrane concentriche, la membrana nucleare interna e quella esterna.

La membrana esterna è in continuità con le membrane del RE.





PVC - Compartimento provacuolare - coinvolto nel trasferimento delle proteine al vacuolo litico

FIGURA 4.19

... di endomembrane 1. Trasporto di proteine dal reticolo endopla-

La continuità tra nucleo e citoplasma è garantita dai pori nucleari, presenti sull'involucro nucleare, che permettono il trasporto delle molecole da e per il citoplasma.

Ciascun poro nucleare è una struttura complessa formato da proteine, **8 glicoproteine**, disposte a formare un ottagono che circonda un foro centrale o canale.

Le glicoproteine sono disposte in modo che le terminazioni glucidiche siano rivolte verso il citoplasma.

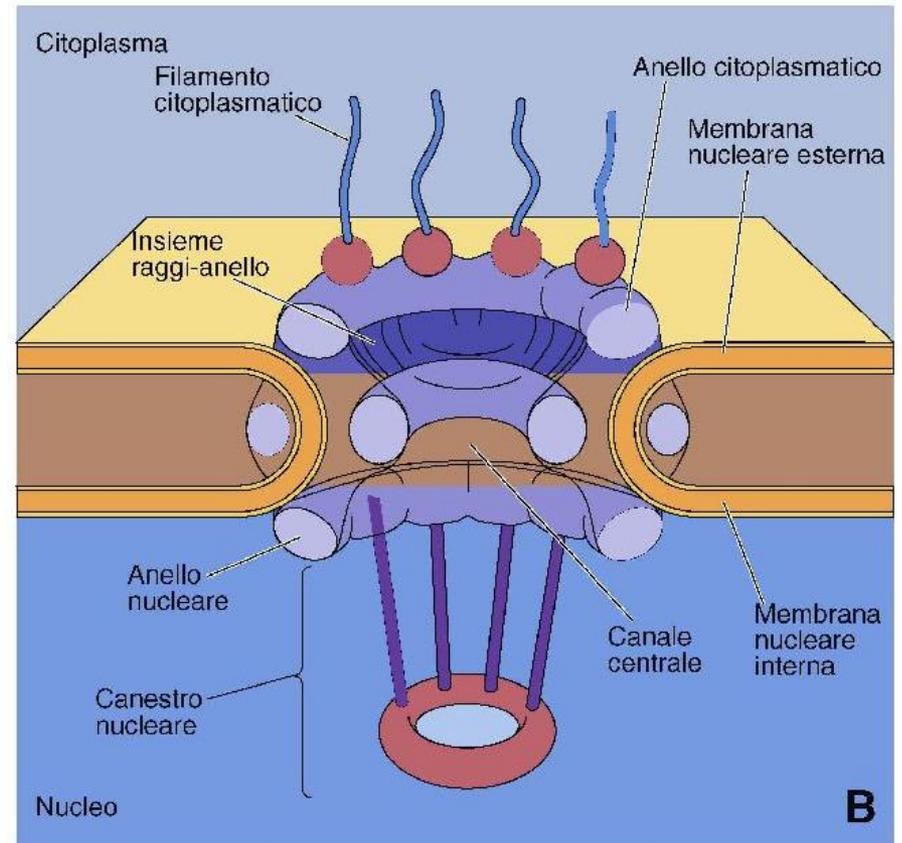
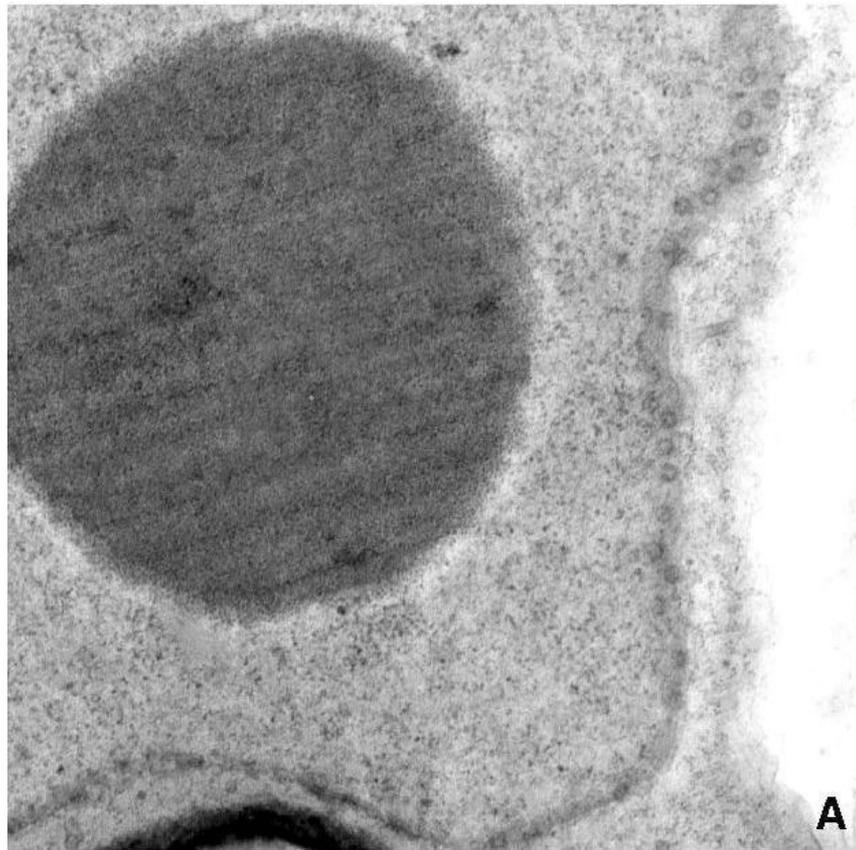
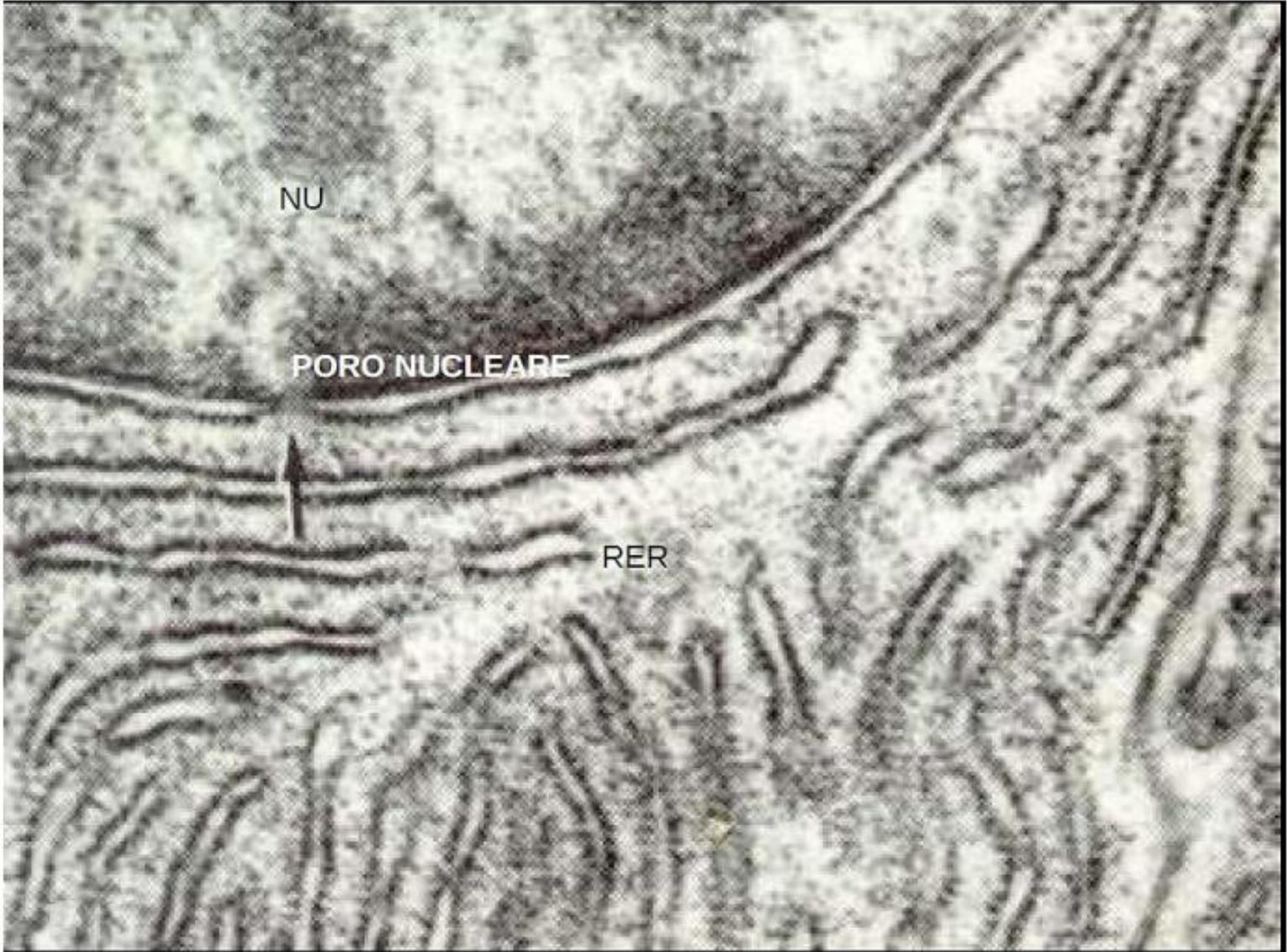


Figura 7.1

A) Micrografia al microscopio elettronico di una cellula vegetale con l'involucro nucleare attraversato dai pori nucleari (osservazione di B. Baldan). B) Disegno schematico di un poro nucleare con l'anello proteico a forma di ottamero ed il canale centrale (da G.M. Cooper, R.E. Hausman, 2007).



Cosa contiene il NUCLEO?

- Le **PROTEINE** sono il componente principale (fino all'80% del peso secco)
- Gli **ACIDI NUCLEICI** rappresentano circa il 15% , MOLECOLE POLIMERICHE LINEARI, La cui unità monomerica è il **NUCLEOTIDE**.

Un nucleotide è formato da: un gruppo fosfato, un pentoso (cioè uno zucchero a 5 atomi di carbonio) e una base azotata.

DNA ha come pentoso il desossiribosio e l'RNA il ribosio. Le basi azotate presenti nel DNA sono adenina, guanina, citosina e timina e nell'RNA adenina, guanina citosina e uracile .

Le molecole di DNA si organizzano in cromosomi distinti e l'insieme dei vari cromosomi, e dell'informazione genetica in essi contenuta, costituisce il **genoma**.

Nei procarioti il genoma è costituito prevalentemente da una molecola di DNA, mentre nelle cellule eucariotiche sono presenti più molecole di DNA, ciascuna organizzata in un differente cromosoma.

Ogni cromosoma deve essere in grado di replicarsi, segregare le due copie ai nuclei delle due cellule figlie.

Il numero di cromosomi varia sensibilmente tra le varie specie, ma un maggior numero di cromosomi non equivale ad un maggior livello di evoluzione o complessità dell'organismo.

Specie	Numero di cromosomi
<i>Arabidopsis thaliana</i>	10
<i>Vicia faba</i>	12
<i>Pisum sativum</i>	14
<i>Allium cepa</i>	16
<i>Beta vulgaris</i>	18
<i>Zea mays</i>	20
<i>Triticum aestivum</i>	42
<i>Helianthus tuberosus</i>	102



Numero di cromosomi in cellule diploidi, di alcune specie vegetali.

Oltre alle proteine che interagiscono con il DNA durante le varie fasi del ciclo cellulare c'è un gruppo di proteine, dette **istoni**, che svolge una funzione strutturale nell'organizzazione del filamento di DNA nei cromosomi delle cellule eucariote.

L'insieme di DNA nucleare ed istoni forma la **cromatina** e la sua unità base di impacchettamento prende il nome di **nucleosoma**. I nucleosomi conferiscono alla cromatina un aspetto a **fili di perle**.

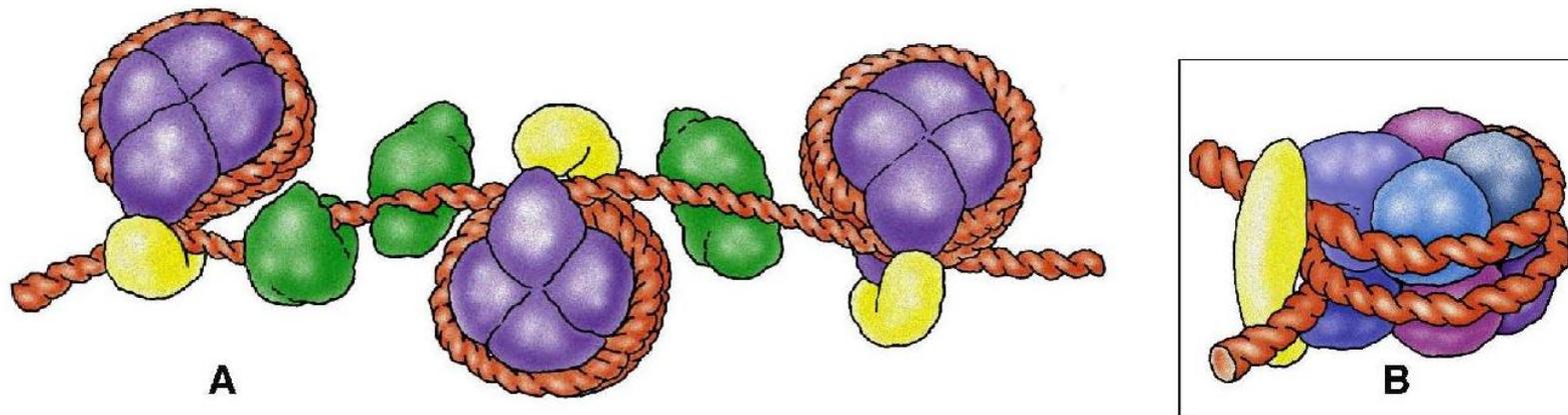
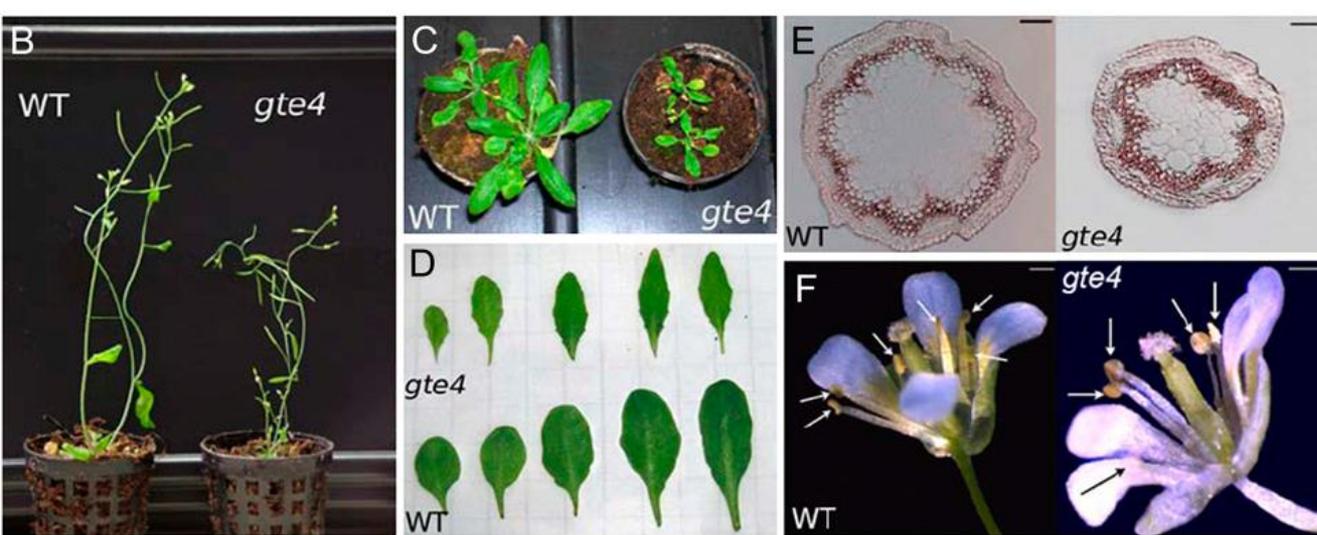


Figura 7.4

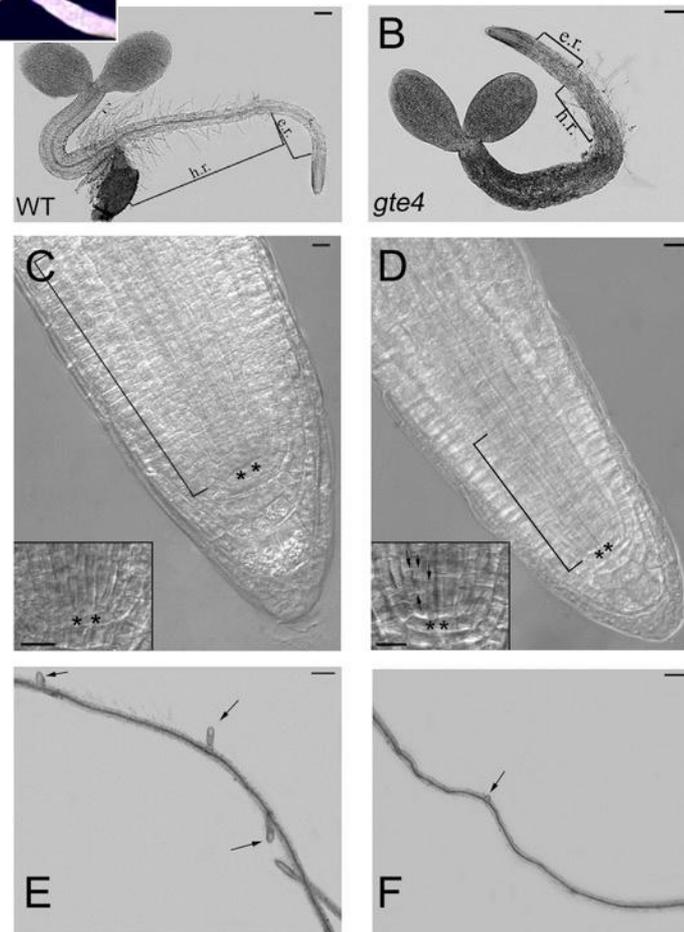
A) Modello per spiegare l'organizzazione "a catena di perle" della cromatina. Il DNA è avvolto attorno agli istoni dei nucleosomi e compattato dall'istone H1. Le proteine non istoniche sono legate al DNA di collegamento tra i nucleosomi. B) Dettaglio di un nucleosoma con otto proteine istoniche avvolte dalla doppia elica del DNA e con l'istone H1 legato al DNA spaziatore tra due nucleosomi successivi (da G.M. Cooper, R.E. Hausman, 2007).

L'organizzazione del DNA in CROMATINA, forma molto compatta, è necessaria per **permettere la presenza di notevoli quantità di DNA nel nucleo**

All'inizio della sintesi proteica, l'attivazione dei **GENI**, è preceduta da una **MODIFICAZIONE STRUTTURALE DELLA CROMATINA.**



Il gene *GTE4* codifica per un fattore (proteina) di rimodellamento della cromatina.



The Arabidopsis BET Bromodomain Factor *GTE4* Is Involved in Maintenance of the Mitotic Cell Cycle during Plant Development. C. A. Airoidi F. Della Rovere, G. Falasca, G. Marino, M. Kooiker, M. M. Altamura, S. Citterio, and M. M. Kater, Plant Physiology, March 2010, Vol. 152, pp. 1320-1334

Negli ultimi anni, grazie al rapido progresso delle tecniche di automatizzazione del sequenziamento del DNA, sono stati completamente sequenziati, o sono in corso di sequenziamento, i genomi di molte piante di interesse agronomico e non.

Ad es. *Oryza sativa*, *Zea mays*, *Arabidopsis thaliana*, *Vitis vinifera*, *Cicer arietinum*, *Populus trichocarpa* (pioppo nero) ...



Arabidopsis thaliana
25.000 geni

5 cromosomi



Oryza sativa
40.000-60.000 geni

12 cromosomi



Vitis vinifera
43.000 geni

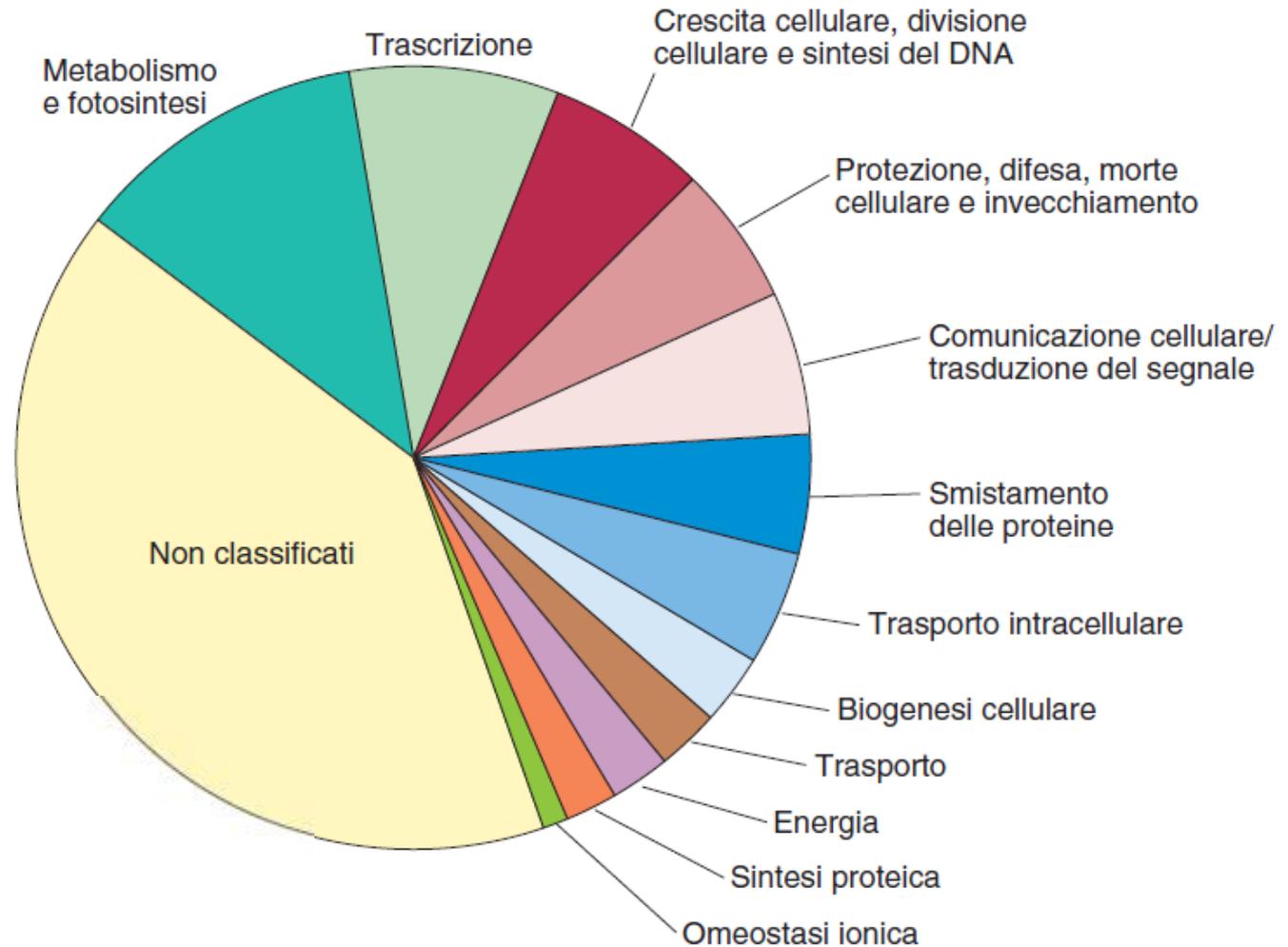
19 cromosomi

Ad oggi circa un terzo dei geni caratterizzati in queste piante non sono stati ritrovati in nessun genoma sequenziato di funghi o animali. Questi sono quelli coinvolti nella fotosintesi, e nella fotomorfogenesi.

Mentre molti geni implicati nella sintesi di proteine coinvolte nella respirazione, nel metabolismo primario e nella duplicazione del DNA sono molto simili tra funghi, animali e piante.

FIGURA 7.6

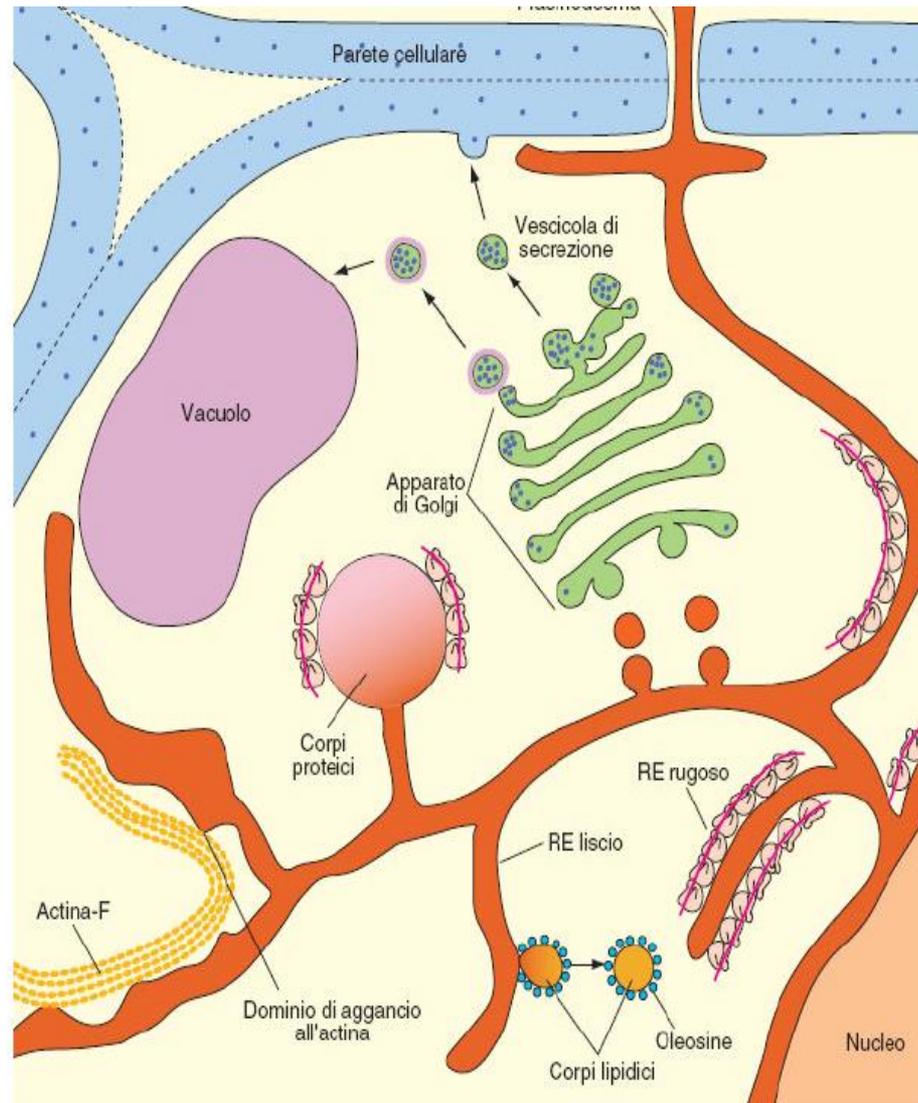
Rappresentazione grafica delle classi di geni identificati in seguito al sequenziamento del genoma di *Arabidopsis*. Circa un terzo dei geni identificati non è stato ancora classificato.



Gabriella Pasqua - Giovanna Abbate - Cinzia Forni

**BOTANICA GENERALE e
DIVERSITA' VEGETALE**

L'informazione genetica può passare da una cellula all'altra



a 4.4

i dei domini funzionali attribuiti al reticolo endoplasmatico della cellula vegetale.

Riassumendo: quali sono le funzioni del nucleo?

- Nel Nucleo è contenuto il materiale genetico
- Nel nucleo si formano gli mRNA (trascrizione) che vengono trasportati nel citoplasma
- Nel nucleo si evidenziano, sia all'inizio della mitosi che della meiosi, in forma di corti filamenti, i **CROMOSOMI**.
- Il nucleo produce le subunità dei ribosomi (sintetizzate nei nucleoli)

I **ribosomi** sono piccole particelle, composte da RNA e proteine. Sono presenti in tutte le cellule in cui ha luogo la sintesi proteica.

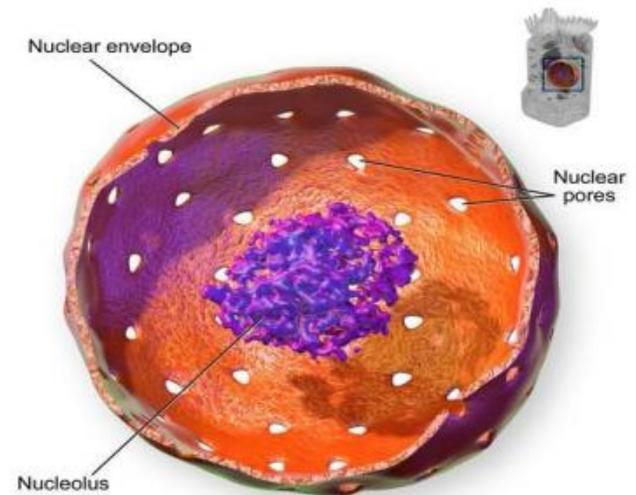
I ribosomi sono composti da due subunità, una delle quali leggermente più grande dell'altra.

Hanno struttura analoga nei procarioti ed eucarioti, differendo però la massa, che è minore nei batteri.

Il Nucleolo

Il **nucleolo** è una regione del nucleo cellulare responsabile della sintesi dell'RNA ribosomiale (rRNA).

Questa regione non è un organulo interno al nucleo, bensì una regione particolarmente densa di materiale genetico e proteico. Il nucleolo contiene una porzione particolare del DNA che comprende i geni codificanti gli RNA ribosomali. Il nucleolo costituisce quindi la zona di sintesi e di assemblaggio dei ribosomi, che passano nel citoplasma per partecipare alla sintesi proteica. Sono presenti filamenti di rRNA nascenti e proteine.



Ma quanto è grande il **genoma dei vegetali** ?

Tabella 7.1 Dimensioni approssimative del genoma di alcune specie vegetali (in milioni di paia di basi)

Specie	Dimensioni del genoma
<i>Arabidopsis</i>	120
Riso	440
Trifoglio	550
Pioppo	550
Melo	770
Pomodoro	950
Sorgo	1.000
Cotone	2.110
Mais	2.500
Orzo	5.000
Grano	16.000
Cipolla	18.000
Felce	160.000

Le variazioni delle dimensioni di un genoma si osservano comunemente nelle cellule vegetali.

Possono essere il risultato di duplicazioni genetiche.

Aploide (n) : cellula con una sola copia del genoma, cioè ogni cromosoma è presente in **una sola copia**.
(gameti)

Diploide (2n): una cellula contiene una copia del genoma paterno ed una del genoma materno, cioè **ogni cromosoma è presente in due copie** aventi la stessa forma e le stesse dimensioni (cellule somatiche)

Poliploide ($3n$, $4n$ $32n$): se ha **tre o più copie di ogni cromosoma**.

A differenza degli animali in cui la poliploidia è considerato un fenomeno raro, nelle piante è molto comune, e l'attuale genoma delle piante è il risultato di uno o più eventi di duplicazione di un genoma ancestrale.

Es. Il grano duro è tetraploide ($4n$), ha 4 copie di ogni cromosoma

I poliploidi si possono generare quando, per errori della mitosi o della meiosi, si formano cellule che hanno più di un assetto cromosomico.

Ad es., un errore nella meiosi porta alla formazione di gameti diploidi ($2n$).

La fusione di gameti $2n$ porta alla formazione di zigoti tetraploidi ($4n$) che sono potenzialmente stabili.

Quindi:

ASSETTO CROMOSOMICO:

APLOIDE: 1 corredo cromosomico

DIPLOIDE: 2 corredi cromosomici, (materno e paterno)

POLIPLOIDE: più di due corredi cromosomici

Le piante poliploidi si adattano ad ambienti diversi più facilmente.

La fragola poliploide è una pianta più robusta di quella diploide e produce frutti più grandi

Probabilmente l'evoluzione del nucleo, come comparto cellulare che racchiude il DNA, si è resa necessaria per proteggere l'informazione genetica sempre più complessa e per confinare in uno spazio circoscritto l'ampia elaborazione che devono subire le molecole di RNA prima di essere trasportate nel citoplasma e tradotte in proteine.

Mentre nelle cellule procariote la sintesi dell'RNA e quella delle proteine avvengono quasi contemporaneamente, nelle cellule eucariote la trascrizione avviene nel nucleo e la traduzione nel citoplasma.

La condizione eucariote, rispetto alla procariote, si basa, quindi, sull'evoluzione nucleare

Cosa vuol dire?

- Evoluzione dei meccanismi di EQUA distribuzione del materiale genetico, in modo tale che **tutte le cellule somatiche** dell'organismo siano geneticamente 'identiche' (clonate).
- Come si realizza? Attraverso la **Mitosi**
- La mitosi fa parte del **CICLO CELLULARE**

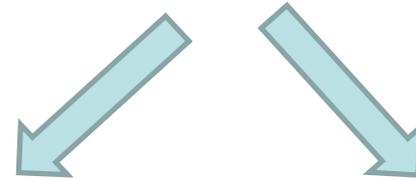
Cos'è il CICLO CELLULARE?

Il processo mediante il quale le cellule si riproducono e duplicano il **materiale genetico**

**IL SUCCEDERSI DI
INTERFASE E FASE M**

MITOSI

CITODIERESI



MITOSI o **CARIOCINESI**: **divisione del nucleo** in due nuclei figli equivalenti, morfologicamente e geneticamente, al nucleo della cellula di partenza e tra loro.

CITODIERESI o **CITOCINESI**: **divisione del citoplasma** della cellula madre che porta alla formazione di due cellule figlie, ciascuna erediterà un nucleo.

INTERFASE: **periodo che intercorre tra due mitosi successive.**

Mitosi: ruolo nei vegetali

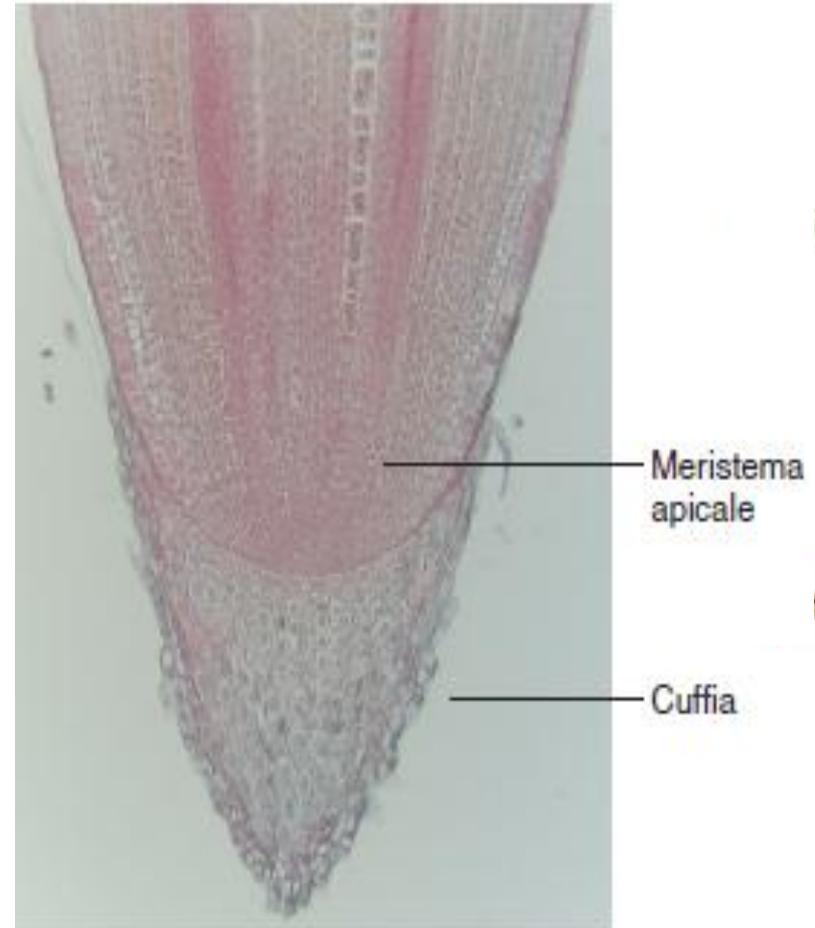
Le cellule hanno origine da una divisione di una cellula madre, crescono per un certo periodo, e poi o vanno incontro ad una nuova divisione o differenziano.

Nei vegetali pluricellulari i processi di divisione nucleare e cellulare, e di differenziamento cellulare sono spazialmente separati.

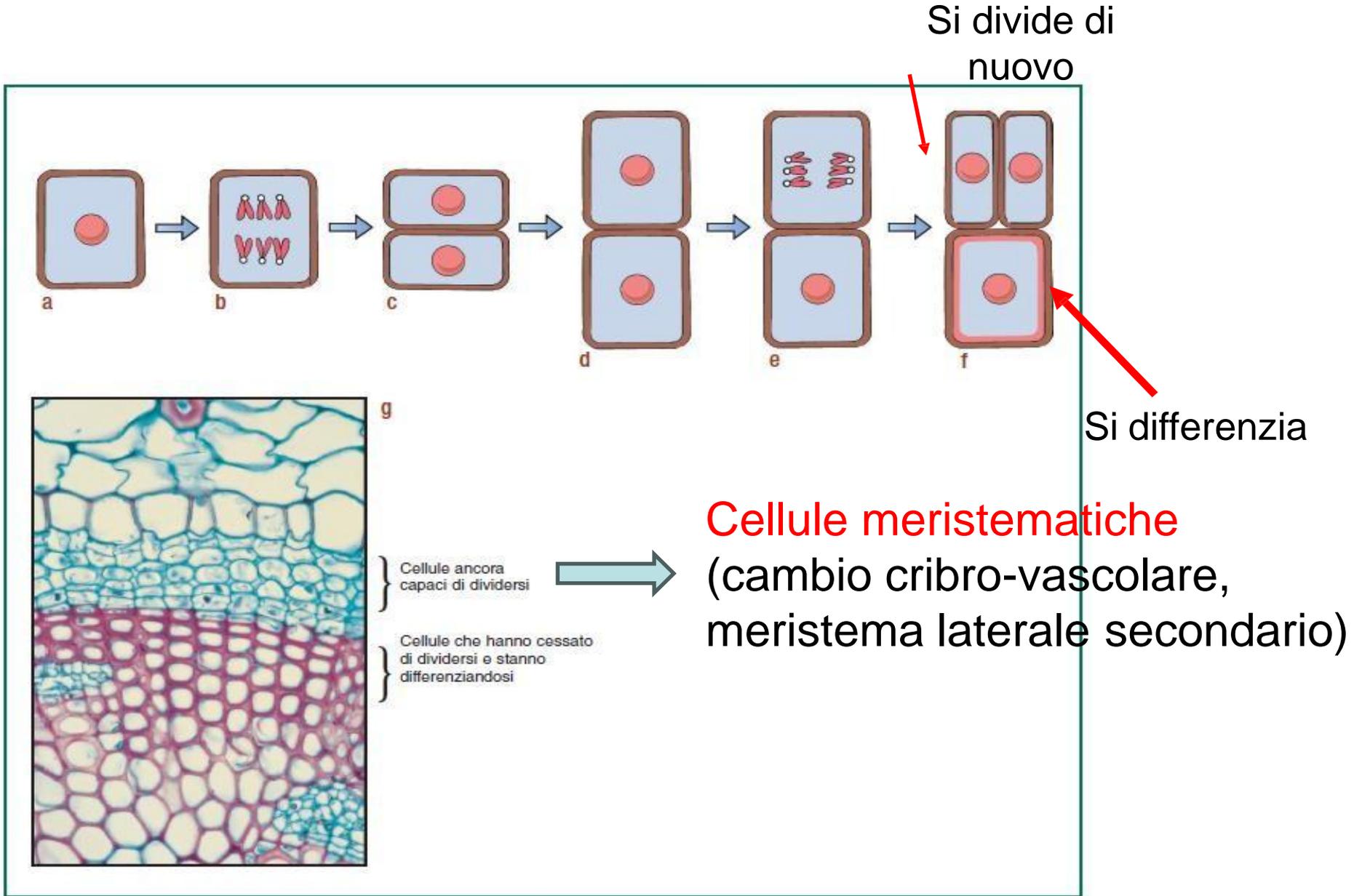
Regioni delle piante con abbondanti divisioni cellulari



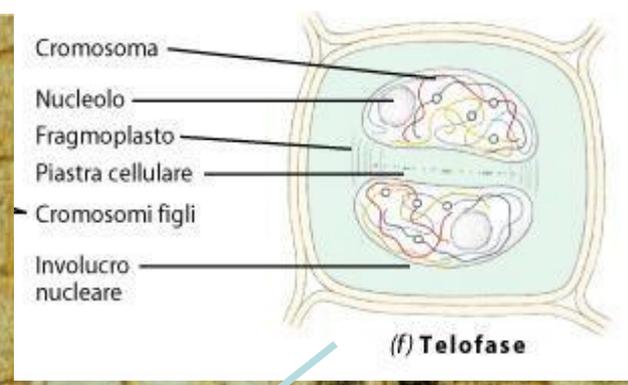
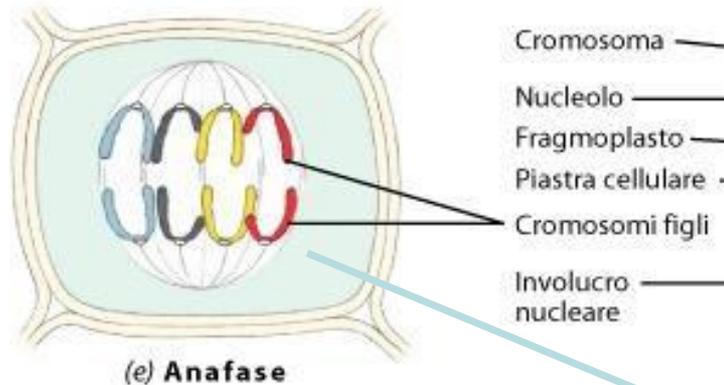
Meristema
vegetativo caulinare



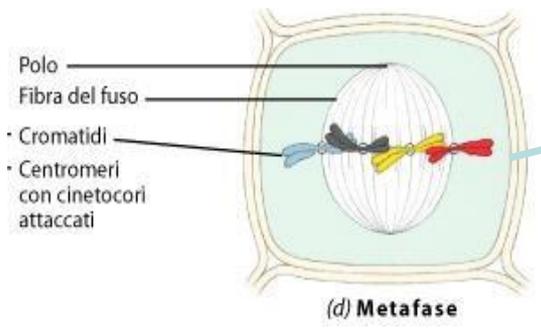
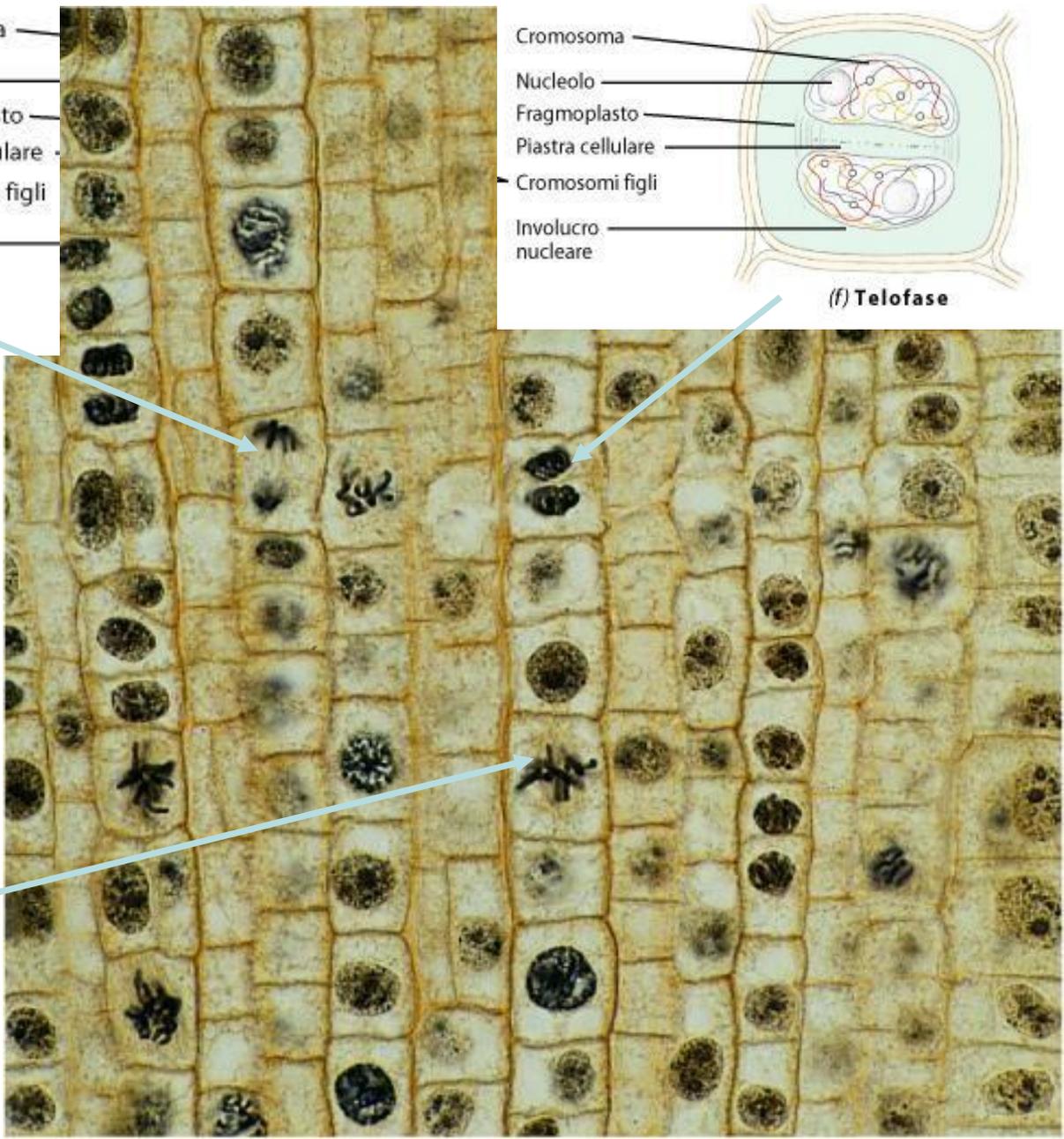
Meristema radicale



Fusto in struttura secondaria



Cellule in diverse fasi del ciclo cellulare



25 μm

Quindi

Durante la **mitosi (divisione nucleare)** una copia di ogni cromosoma, precedentemente duplicato, viene distribuita ai nuclei figli.

La mitosi è seguita dalla citodieresi.

L'insieme di mitosi e citodieresi viene indicato come fase **M** del ciclo cellulare.

La mitosi e la citodieresi rappresentano una fase relativamente breve del **ciclo cellulare**.

L'interfase precede la mitosi ed è una fase di intensa attività cellulare.

Durante questa fase vengono organizzati complessi preparativi per la divisione nucleare e cellulare inclusa la duplicazione dei cromosomi.

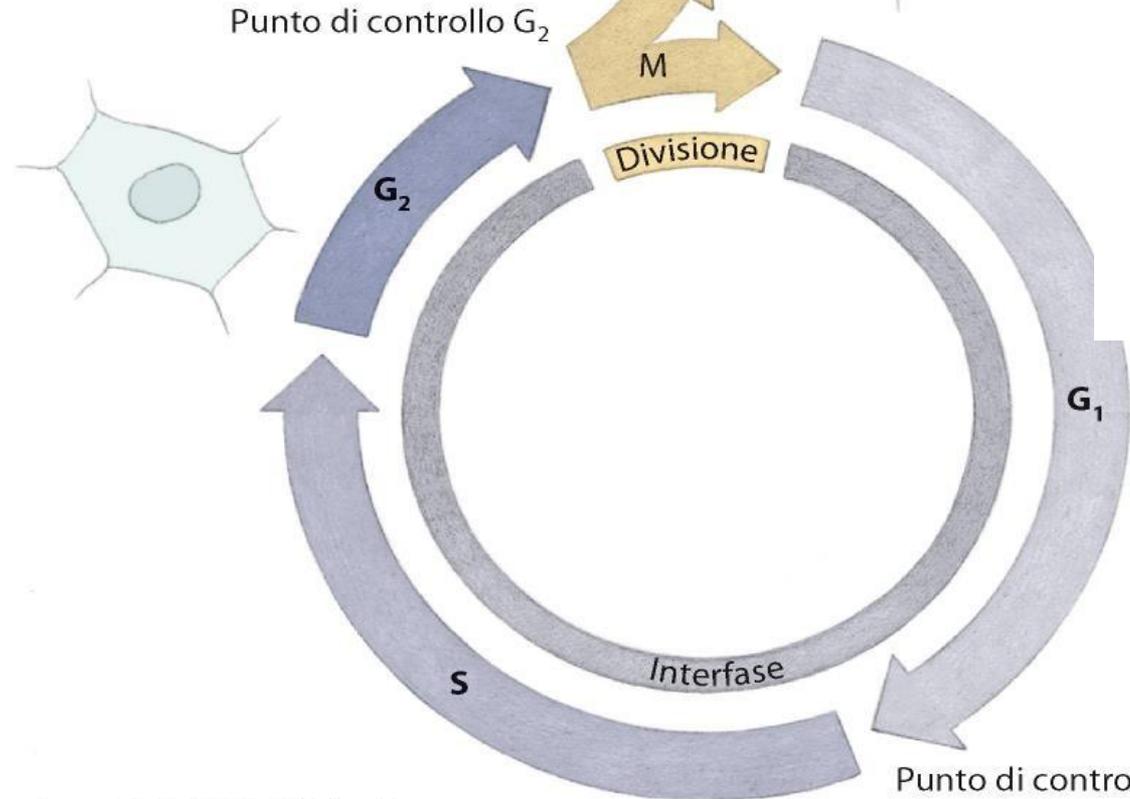
L'interfase può essere suddivisa in tre distinte fasi G1, S e G2.

Di norma la cellula opera la maggior parte del suo normale metabolismo in fase G1 (fase di crescita del materiale citoplasmatico)

CICLO CELLULARE EUCARIOTICO

Fase G₂: le strutture necessarie per la divisione cellulare cominciano ad assemblarsi; i cromosomi iniziano a condensarsi.

Fase M: i due gruppi di cromosomi si sono separati (mitosi) e la cellula si divide (citodieresi).



Specifici complessi proteici controllano la transizione da una fase all'altra

Fase G₁: la cellula raddoppia in dimensioni; gli organelli, gli enzimi e le altre molecole aumentano di numero.

Fase S: il DNA si è duplicato e sono state sintetizzate le proteine associate; in questo stadio esistono due copie dell'informazione genetica della cellula.

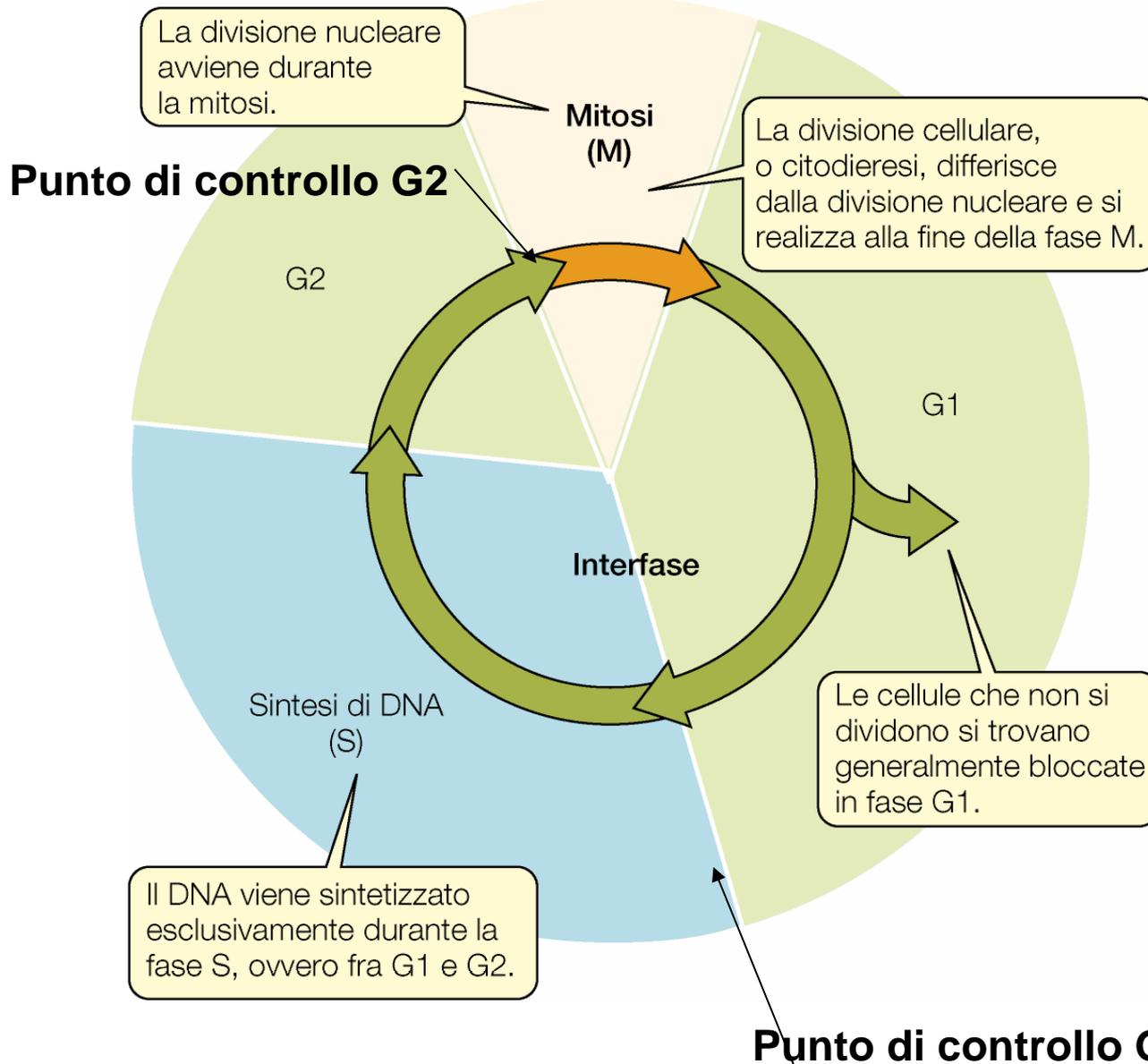
Riassumendo:

Nella fase **G1** la cellula svolge la maggior parte del suo metabolismo. Provvede alla sintesi dei nucleotidi che verranno utilizzati successivamente (fase S) nella replicazione del DNA.

Durante la fase **S** (sintesi) il DNA nucleare viene replicato.

Durante la fase **G2** nuove proteine istoniche, e non, si complessano con il DNA neoformato.

Inizia l'organizzazione del fuso mitotico.



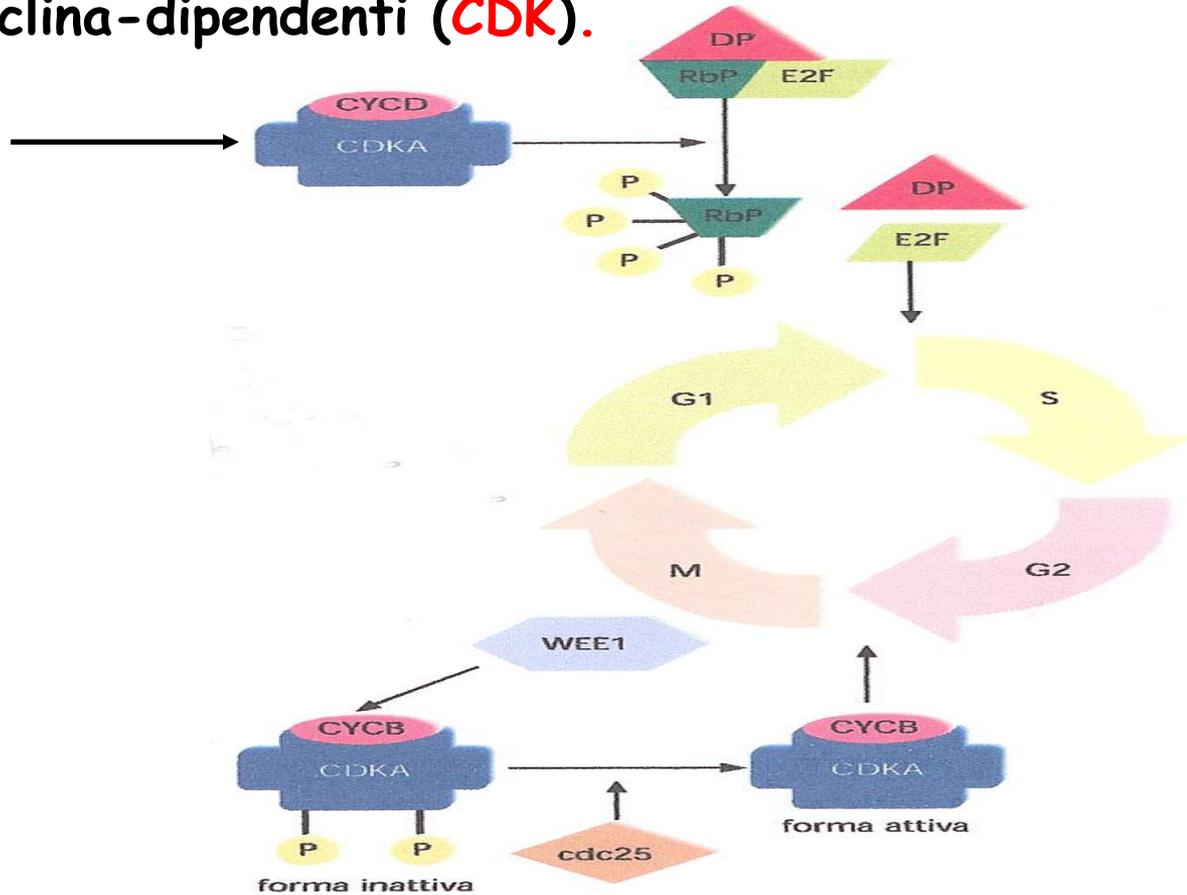
La cellula raddoppia la dimensione, gli organelli, gli enzimi e le altre molecole aumentano di numero.

La fase cruciale è il passaggio dalla fase G1 ad S.

Il passaggio da G1 a S rappresenta il punto di non ritorno, cioè superato questo blocco la cellula prosegue il ciclo.

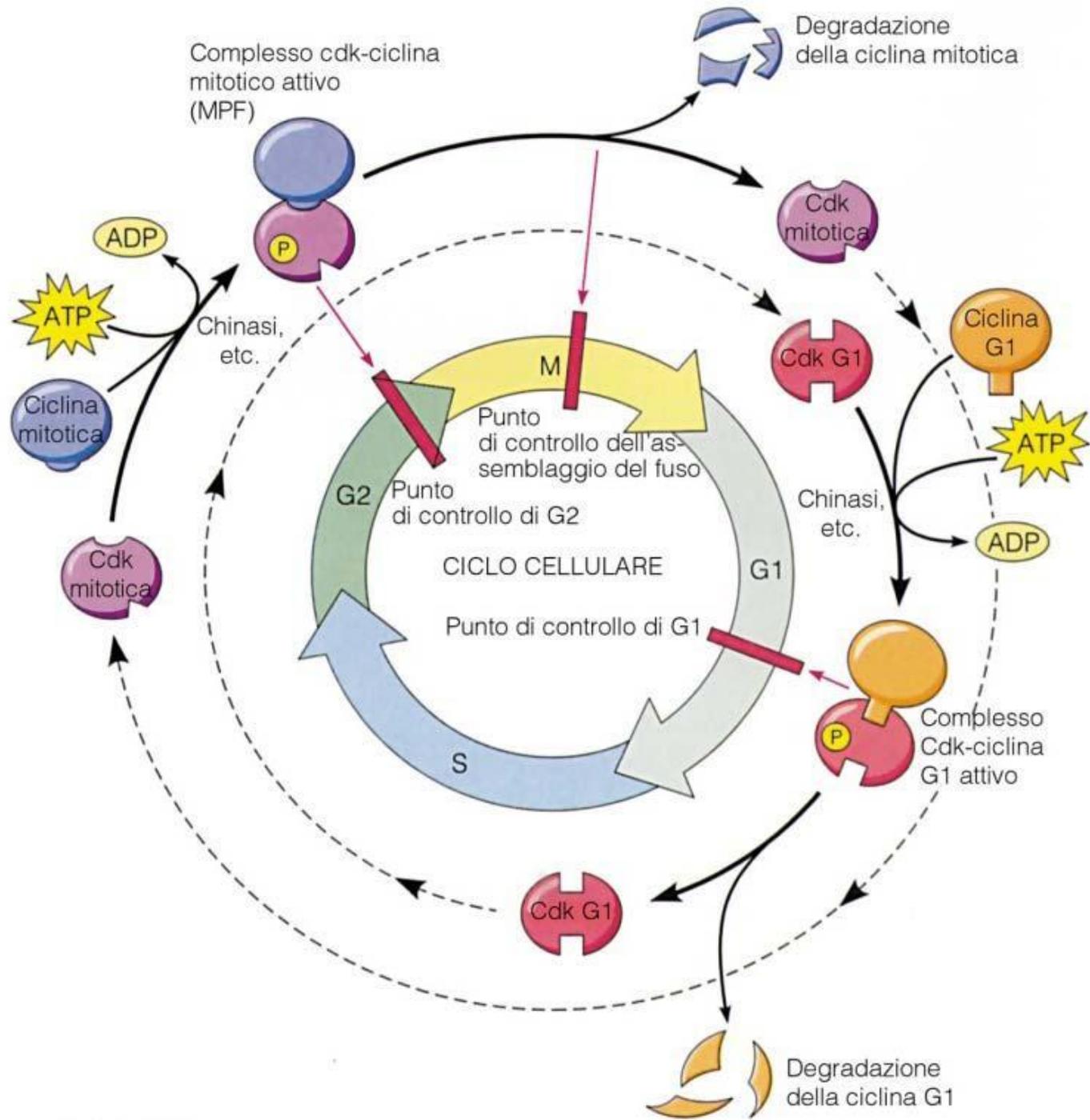
I "regolatori" del ciclo cellulare sono complessi proteici/enzimatici, diversi a seconda della fase.

Questi complessi sono formati da particolari chinasi chiamate chinasi ciclina-dipendenti (**CDK**).



Le cicline sono proteine che, attraverso la loro sintesi e degradazione ciclica, regolano il ciclo cellulare.

Fig. 6 → Schema mostrante come la progressione del ciclo cellulare dipenda dalla attività di specifici complessi proteici. Il complesso CYCD-CDK-A ha come bersaglio la proteina del retinoblastoma (RbP), questa, nella forma ipofosforilata sequestra le proteine DP ed E2F, quando invece viene fosforilata dal complesso CYCD-CDK-A rilascia DP ed E2F, che sono fattori di trascrizione necessari per la transizione G1-S. La transizione G2-M implica l'attività di un altro complesso CYC-CDK, quello CYCB-CDK-A. La proteina WEE1 fosforila il complesso inattivandolo, mentre cdc25 lo defosforila attivandolo. Alcuni punti del ciclo, compresa la formazione dei due complessi CYC-CDK mostrati è sotto controllo ormonale (vedi testo per ulteriori dettagli).



Il ruolo di tutti i complessi che si formano durante il ciclo cellulare non è completamente noto.

Questi complessi sono inoltre regolati dallo stadio fisiologico della cellula, dai livelli di zuccheri e dei **FITORMONI**.

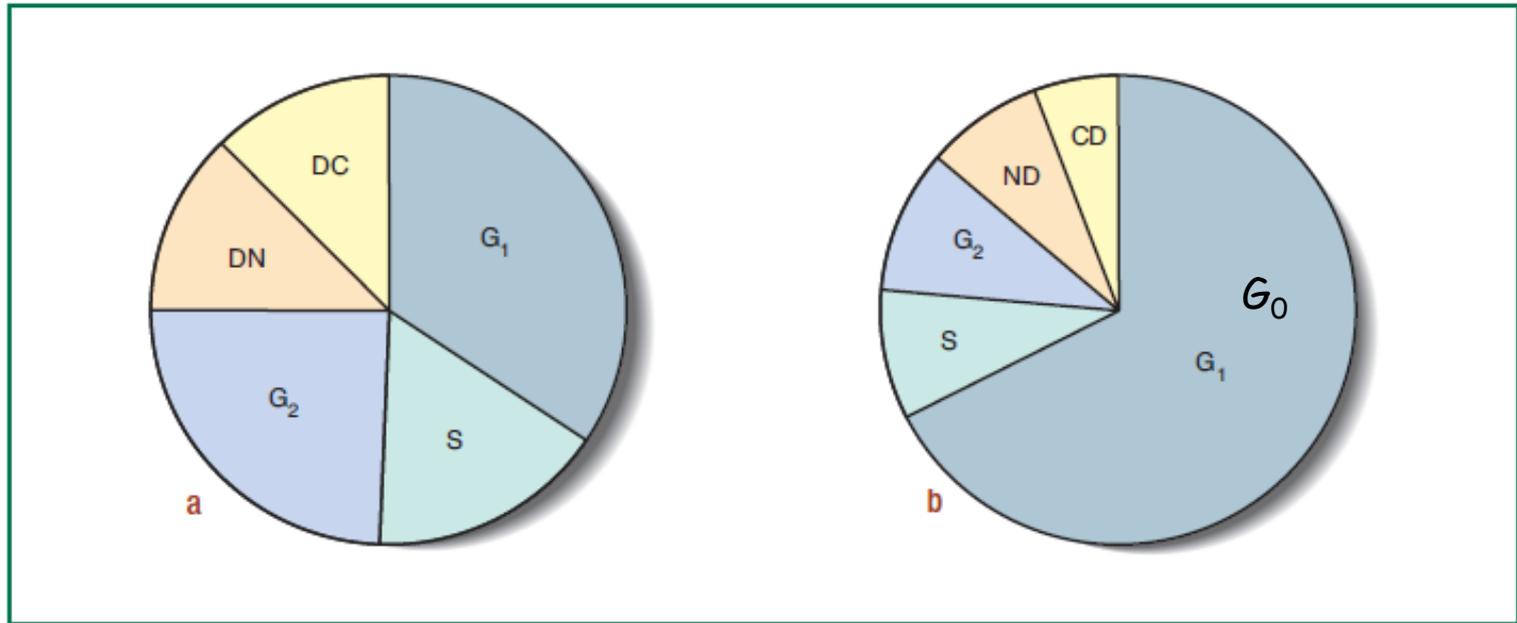


Figura 4.6 Confronto fra i cicli cellulari in regioni differenti della pianta. Nell'apice caulinare (a), la fase G_1 rappresenta una parte del ciclo non molto più estesa che le fasi S e G_2 . Al di sotto dell'apice (b), le cellule sono ancora capaci di dividersi, ma impiegano più tempo a crescere e a compiere l'attività metabolica non collegata alla replicazione cellulare. La fase G_1 occupa perciò una parte più cospicua del ciclo. In (a) e (b) sono indicate le durate relative delle varie fasi. Nelle cellule al di sotto dell'apice (b) il ciclo è spesso molto più lungo che nelle cellule dell'apice (a). DC, divisione cellulare; DN, divisione nucleare.

Ciclo cellulare in
cellule meristematiche

Ciclo cellulare in cellule
differenziate

Le cellule che arrestano il ciclo cellulare ed iniziano a differenziare entrano in uno stato simile a G_1 , chiamato G_0

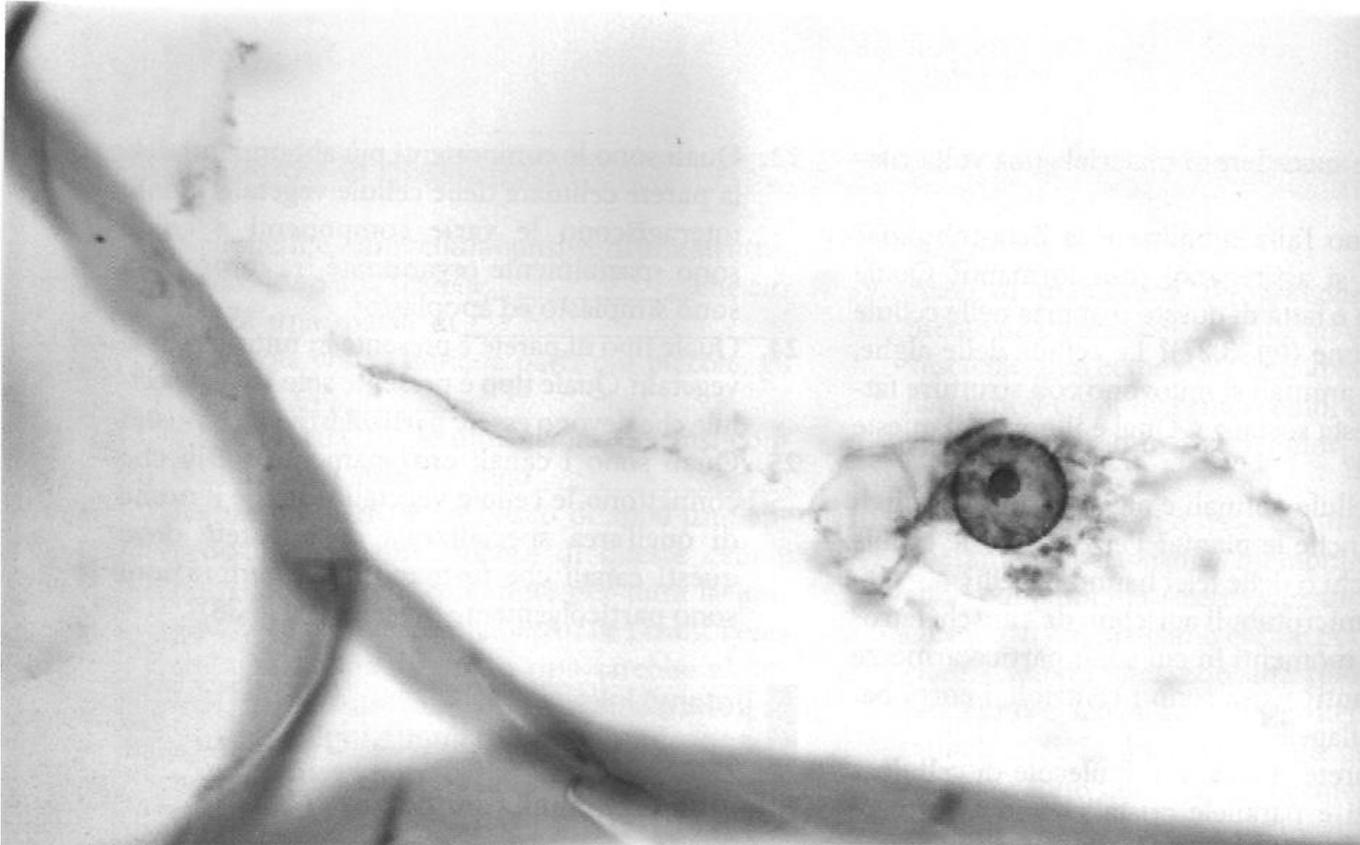
Il completamento del ciclo cellulare richiede periodi di tempo **variabili** da poche ore a parecchi giorni e **dipende**:

- dalla specie
- dal tipo di cellule
- da fattori ambientali esterni

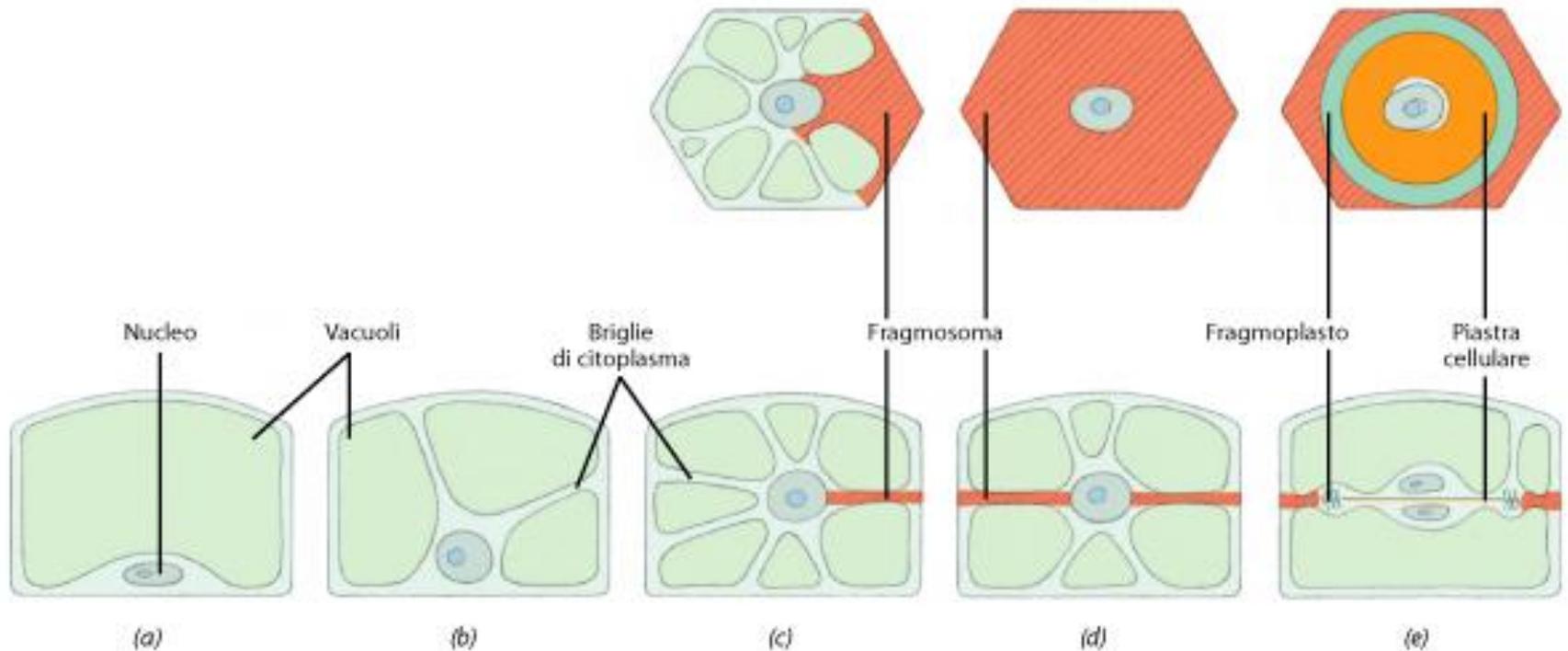
Funzione dell'apparato mitotico

Produrre con la **massima precisione** ed il **minimo dispendio di energia e di molecole** due nuclei da quello originale, e di **assicurare** che ciascun nucleo contenga almeno **una copia** dell'informazione genetica.

In una cellula vegetale che si appresta a dividersi si forma il **FRAGMOSOMA**, insieme di microtubuli, di filamenti di actina associati a briglie di citoplasma.



All'inizio della fase *G1*, prima della duplicazione del DNA, il nucleo deve migrare al centro della cellula, processo importante per le cellule con vacuoli al centro. Il nucleo si sposta al centro dove viene ancorato mediante briglie citoplasmatiche. Successivamente le briglie si fondono, formando una lamina di citoplasma che taglia la cellula secondo il piano in cui questa alla fine si dividerà. Questa lamina, chiamata **fragosoma**, contiene microtubuli e filamenti di actina.



A mitosi conclusa (e) la cellula si dividerà secondo il piano occupato dal fragmosoma.

La posizione del fragmosoma determina il tipo di divisione cellulare: divisione simmetrica o asimmetrica.

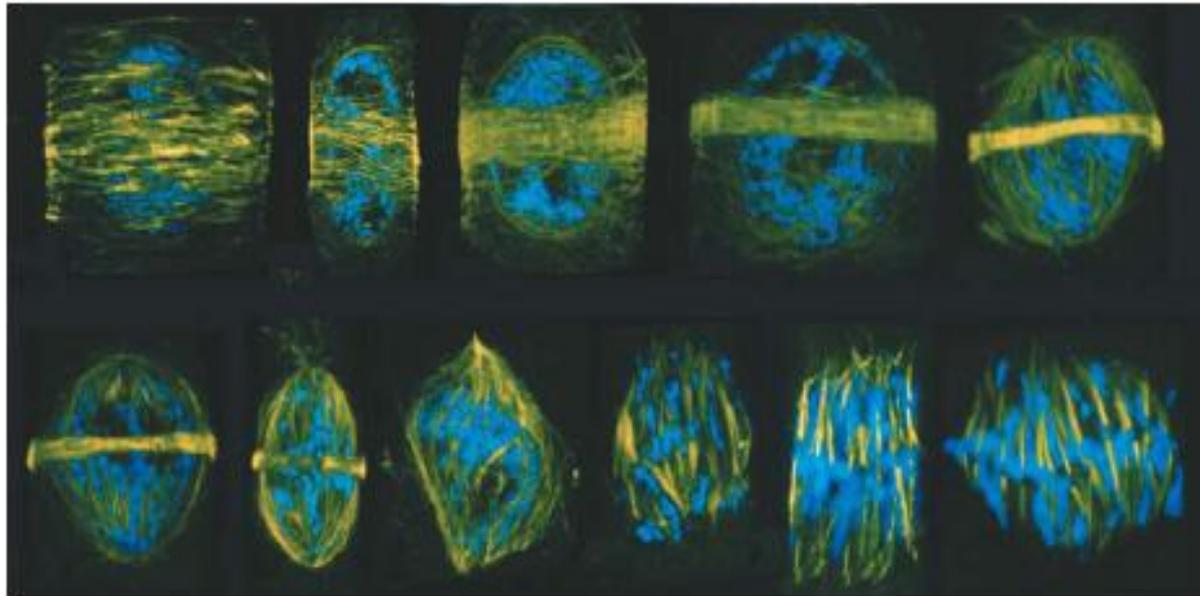
La tipologia di divisione cellulare nei vegetali condiziona il differenziamento cellulare.

Nella fase **G2** la cellula si prepara alla divisione nucleare. In questa fase vengono sintetizzate l'alfa e la beta tubulina necessarie per la formazione della banda pre profasica e del fuso mitotico.

Inoltre i microtubuli si spostano, collocandosi a formare la **banda pre-profascica**. La formazione della PPB precede di qualche ora la mitosi.

L'orientamento della banda pre-profascica marca la posizione in cui si formerà la nuova parete cellulare alla fine della mitosi, definisce anche il piano di divisione.

Cellula meristemica di grano (microscopio confocale)



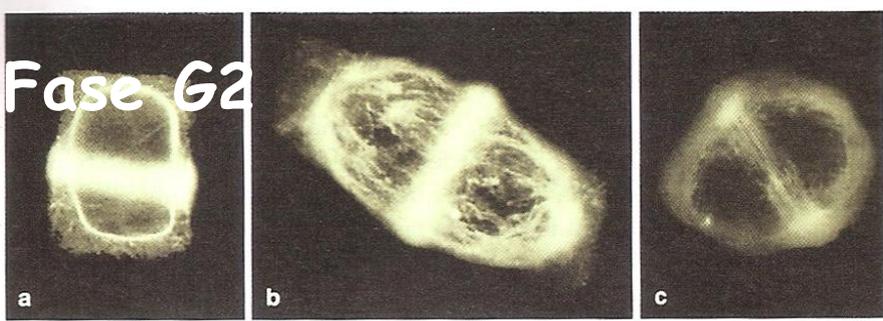
Banda preprofasica

Blu= DNA

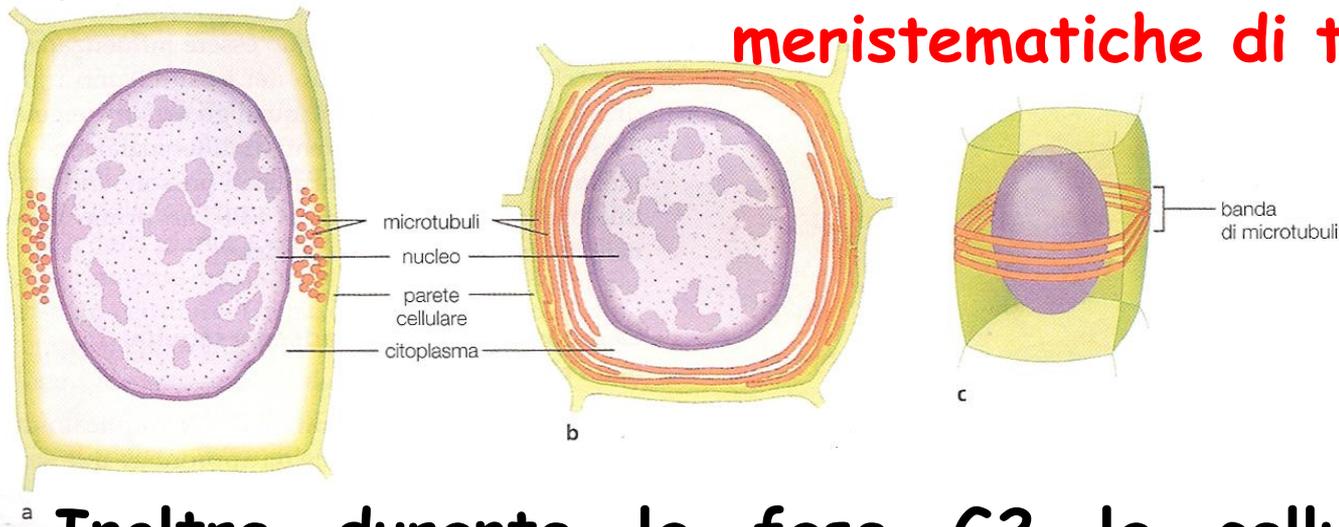
Giallo/verde = microtubuli

La PPB ha vita breve e al suo disassemblaggio si crea una regione carente di filamenti actinici. È in questa regione che il **fragmoplasto** indirizza la crescita della piastra cellulare.

Fase G2



Formazione della PPB in cellule meristematiche di tabacco



Inoltre durante la fase G2 la cellula inizia ad assemblare le strutture necessarie non solo per distribuire il corredo completo di cromosomi a ciascun nucleo figlio, ma anche per dividere il citoplasma e separare i nuclei figli.

C value - (Valore Costante per ogni specie), si riferisce alla quantità di DNA, espressa in pico-grammi, contenuta in un nucleo aploide.

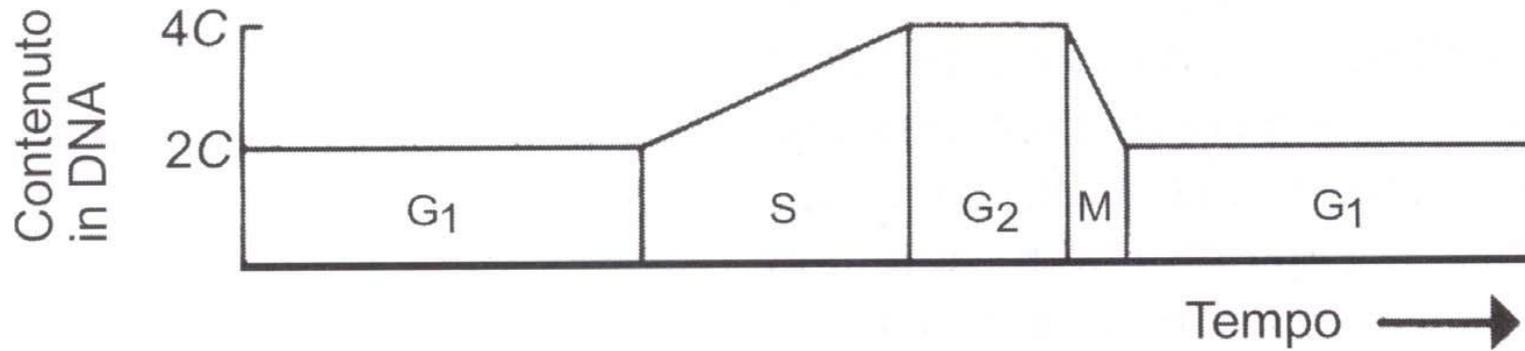
Il *C-value* varia enormemente tra le specie viventi.

Il contenuto (*C*) di DNA cambia durante il ciclo cellulare.

In *G1* la quantità di DNA presente è pari a *2C*.

Durante la fase *S* il DNA nucleare viene replicato, alla fine della fase *S* la quantità di DNA è *4C*.

Contenuto di DNA durante il ciclo cellulare



	Mitosi					Interfase			Mitosi				
Fase	G ₂	P	M	A	T	G ₁	S	G ₂	P	M	A	T	G ₁
Contenuto in DNA	4C	4C	4C	2C	2C	2C	2C → 4C	4C	4C	4C	2C	2C	2C

In alcune cellule il ciclo cellulare può arrestarsi dopo la fase S. Queste cellule hanno raddoppiato il loro contenuto di DNA ma non hanno subito la divisione nucleare, conseguenza: **nuclei molto grandi con un contenuto di DNA pari a 4C.**

Questo evento prende il nome di **endoreduplicazione.**

Gli eventi di endoreduplicazione possono essere più di uno, e sono tipici delle cellule metabolicamente attive.

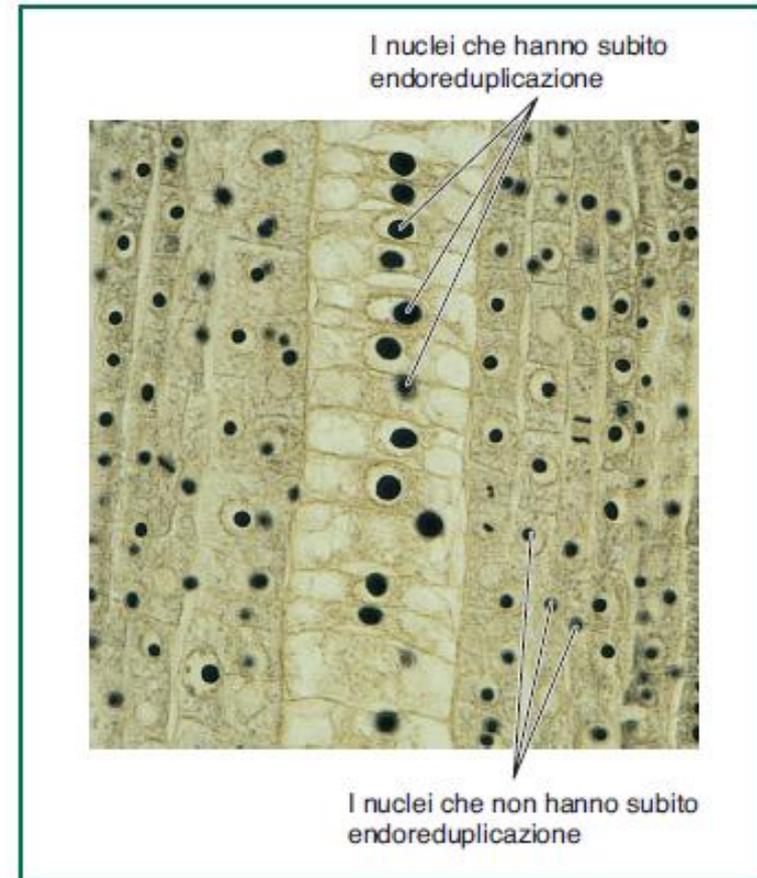
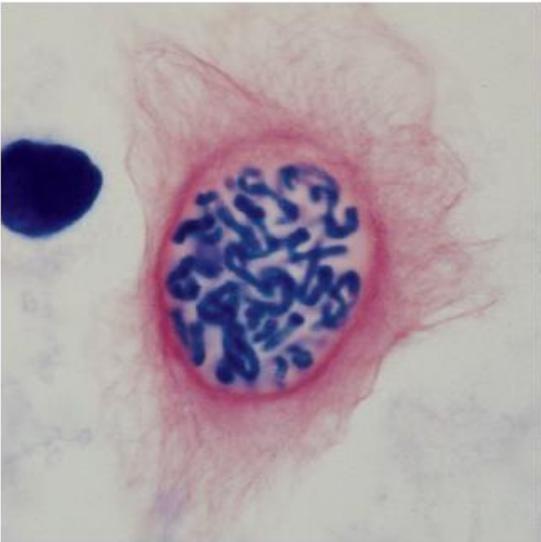


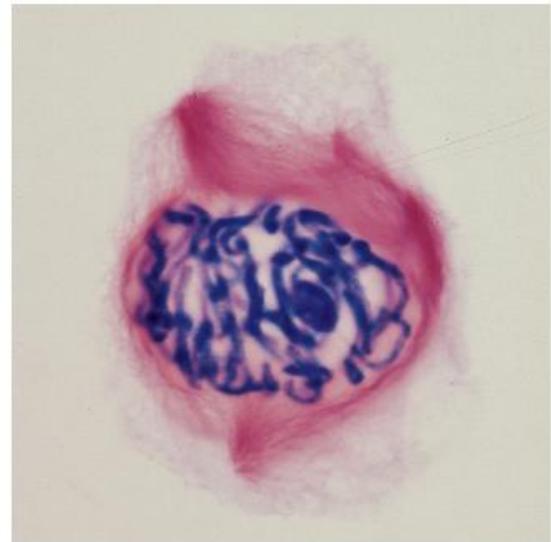
Figura 4.11 In questa radice di *Scirpus* (giunco, carice), in sezione longitudinale, le cellule della colonna centrale presentano nuclei enormi che hanno subito endoreduplicazione cromosomica. Questi nuclei possiedono un gran numero di copie di ogni gene, così che possano produrre molto rapidamente l'RNA messaggero relativo ad ogni gene e quindi le proteine corrispondenti a livello dei ribosomi nel citosol ($\times 200$). 56

La divisione nucleare o mitosi nelle
cellule vegetali

Profase



Prometafase



Metafase

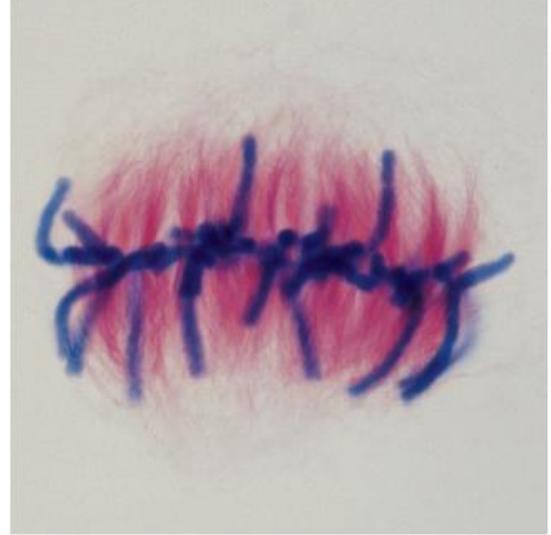


FIGURA 7.12

Cellule vegetali in differenti stadi della divisione mitotica. Si possono riconoscere le varie fasi della mitosi. I cromosomi sono colorati in blu ed i microtubuli del fuso in rosso (riprodotta con il permesso di Andrew S. Bajer, University of Oregon).

Anafase

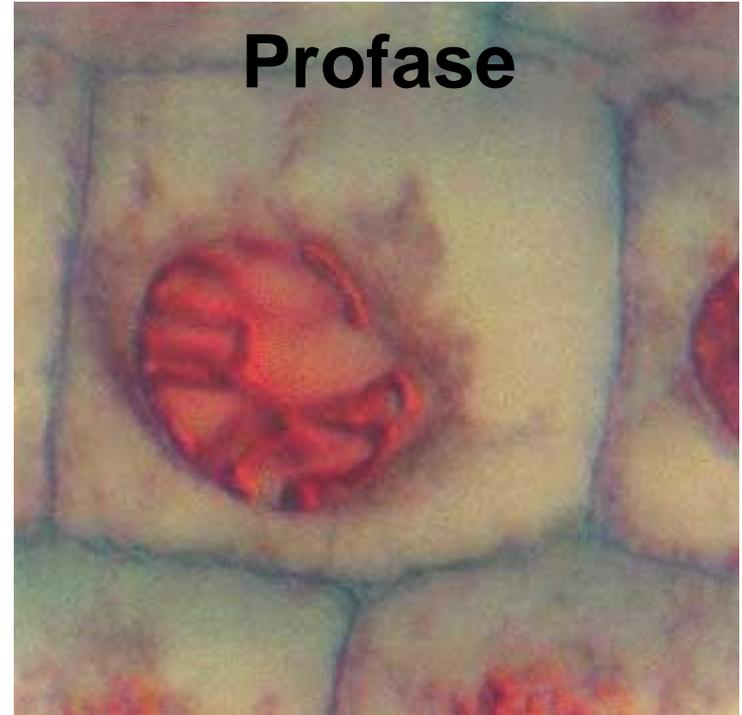
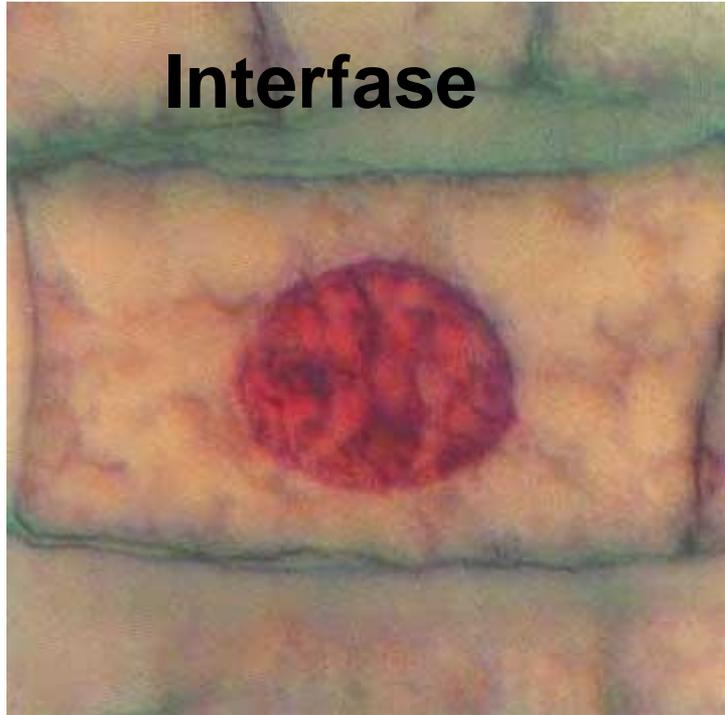


Telofase



Gabriella Pasqua - Giovanna Abbate - Cinzia Forni
**BOTANICA GENERALE e
DIVERSITA' VEGETALE**

La mitosi è un processo continuo che viene suddiviso convenzionalmente in 4 fasi: profase, metafase, anafase e teleofase.

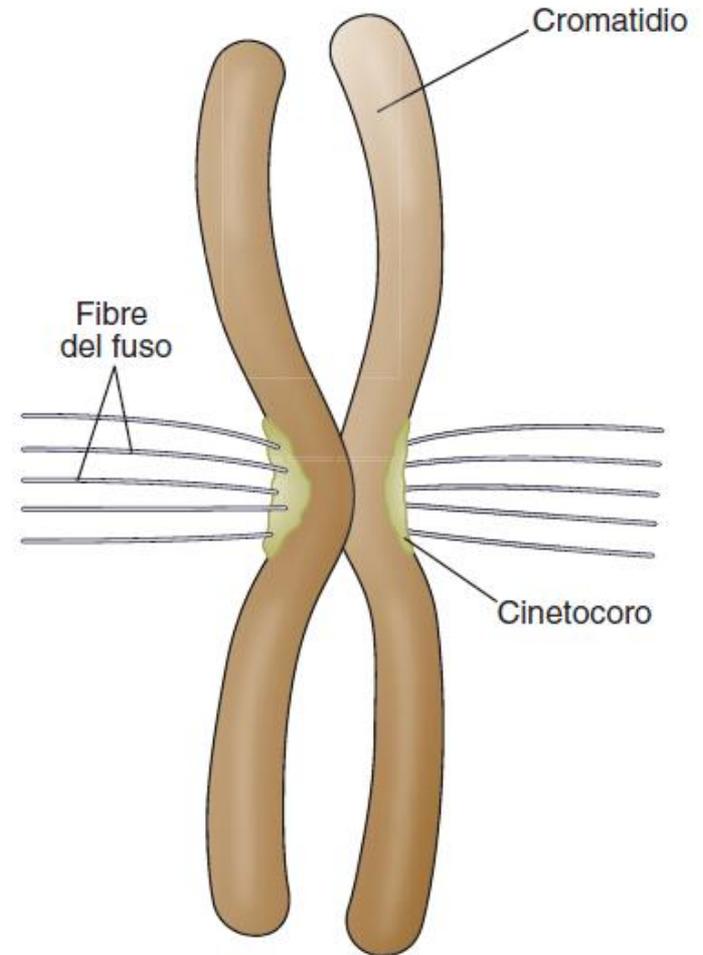


Alla fine dell'interfase la cromatina è condensata in **cromosomi ben definiti** che all'inizio della profase appaiono come lunghi filamenti sparsi nel nucleo. Col progredire della profase i filamenti si accorciano e si ispessiscono

FIGURA 7.13

All'inizio della mitosi, dopo che si è condensato, ciascun cromosoma, che si è precedentemente duplicato durante la fase S, è ora costituito da due cromatidi fratelli uniti dal centromero. Durante la profase, i microtubuli del fuso mitotico si attaccano ai cromatidi mediante i cinetocori situati ai lati del centromero. Ad ognuno dei cromatidi si legheranno solo i microtubuli che provengono da un unico polo della cellula.

I filamenti di cromosomi sono formati da due filamenti avvolti l'uno all'altro sono i cromatidi fratelli, formati nella fase S.



Gabriella Pasqua - Giovanna Abbate - Cinzia Forni
**BOTANICA GENERALE e
DIVERSITÀ VEGETALE**

Intorno all'involucro nucleare, compare una zona occupata dai microtubuli. All'inizio sono sparsi ma poi si allineano lungo la superficie del nucleo parallelamente all'asse del fuso, e costituiscono il **fuso pre-mitotico**.

Questa è la prima manifestazione del fuso mitotico e compare quando la banda pre-profascica è ancora presente.

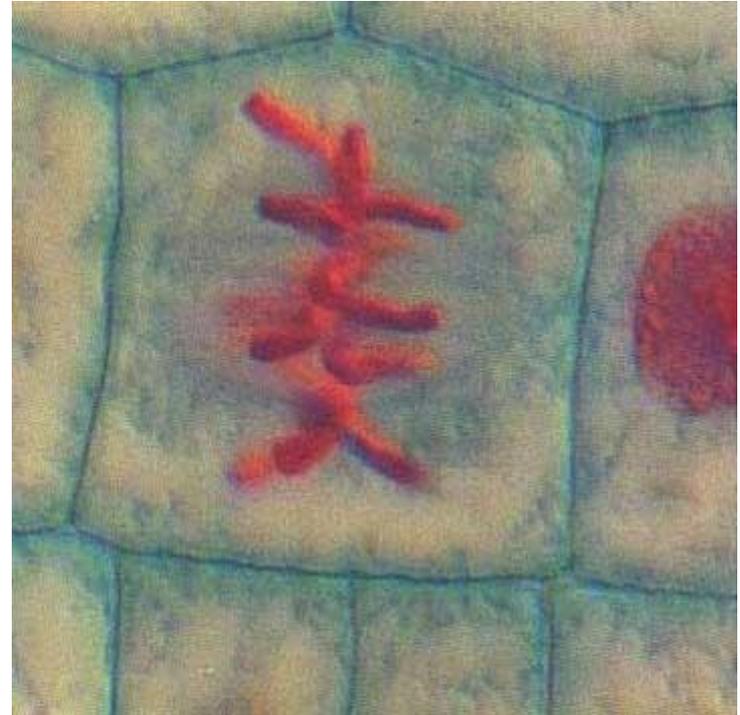
Alla fine della profase il nucleolo scompare e successivamente l'involucro nucleare si dissolve.

Metafase

Cellula animale



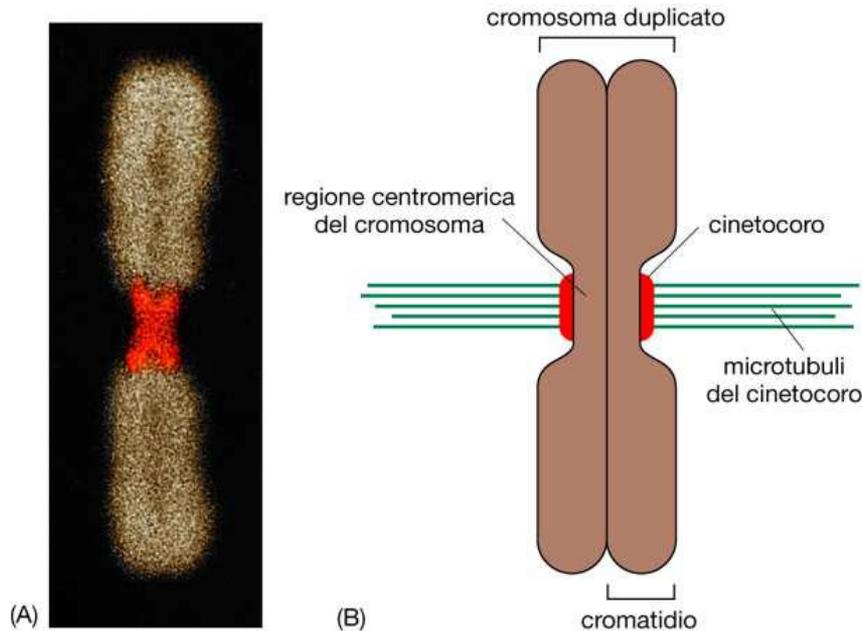
Cellula vegetale

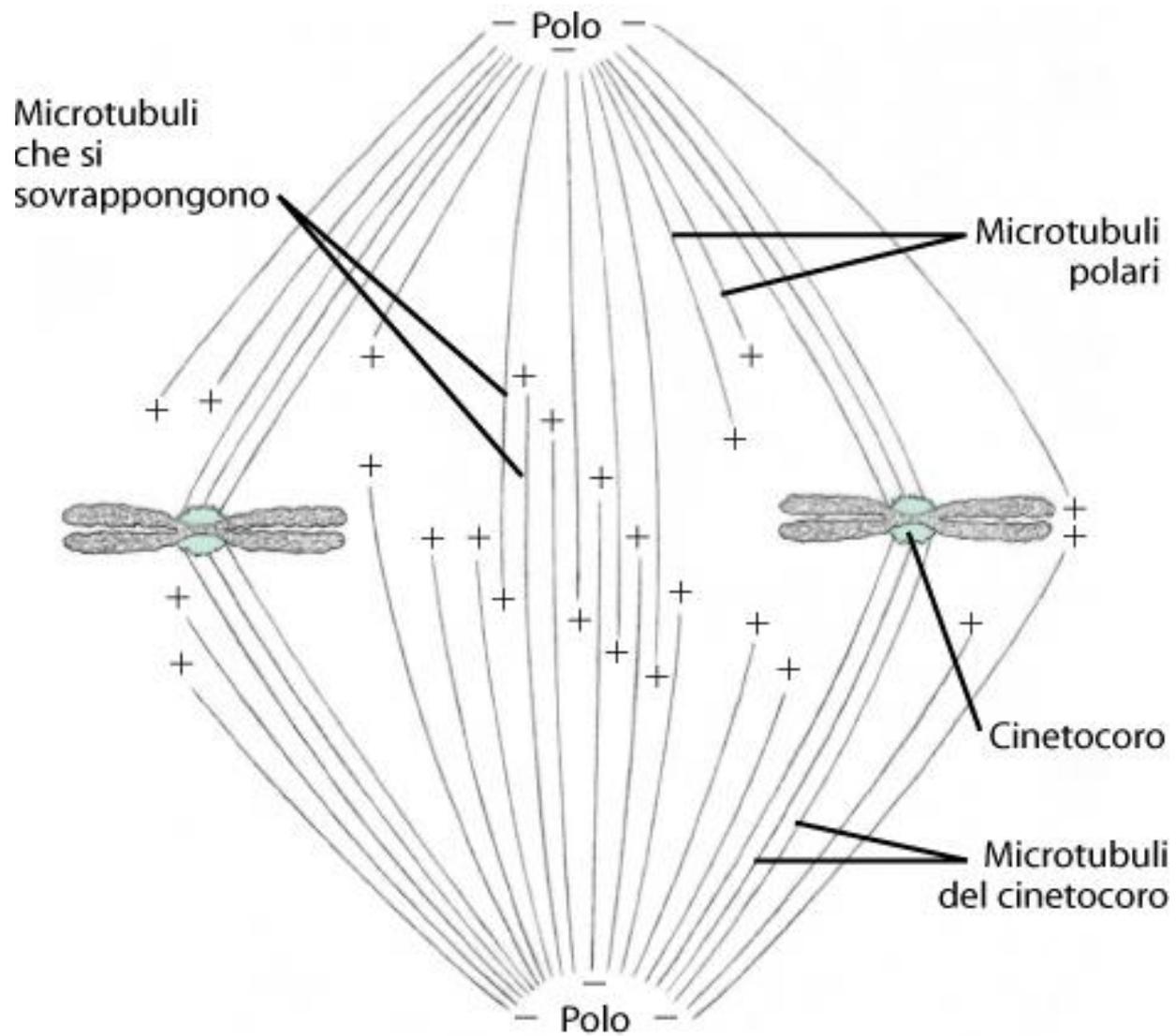


Nella metafase compare il fuso mitotico, una struttura tridimensionale, ampia al centro e assottigliata ai poli, che si organizza nell'area occupata in precedenza dal nucleo.

Nelle cellule vegetali non sono presenti i centrioli e non si forma l'Aster.

Il fuso consiste di fibre, dette fibre del fuso, costituite da fasci di microtubuli che vanno a sostituire quelli della banda preprofasica. Con la scomparsa dell'involucro nucleare alcuni microtubuli del fuso, **detti microtubuli del cinetocoro, si attaccano o sono catturati da complessi proteici chiamati cinetocori.** Queste strutture si sviluppano ai lati di ciascun cromosoma, a livello del centromero in modo che ogni cromatidio abbia il suo cinetocoro.





La forza motrice che permette il movimento dei cromosomi figli non dipende solo dall'accorciamento dei microtubuli ma anche da proteine motrici, quali la **dineina**, che fanno parte del cinetocoro. Queste proteine utilizzano ATP per spingere i cromosomi lungo i microtubuli cui sono legati.



Anafase

Cellula animale



Cellula vegetale



L'anafase è la fase più rapida della mitosi, comincia con la separazione simultanea dei cromatidi fratelli in corrispondenza dei centromeri. Durante l'anafase due serie identiche di cromosomi si muovono verso i poli opposti del fuso.

Con la fine dell'anafase due serie identiche di cromosomi figli sono stati trasferiti ai poli opposti.

Telofase

Cellula animale



Cellula vegetale



Nel corso della telofase si completa la separazione delle due serie identiche di cromosomi figli e intorno a ciascun gruppo si organizza l'involucro nucleare a partire da vescicole. Il fuso scompare. Durante questa fase i cromosomi diventano indistinti e si allungano trasformandosi di nuovo in filamenti. Contemporaneamente si formano i nucleoli. **Comparsa del Fraggoplasto.**

Il fragmoplasto è un insieme di corti microtubuli orientati parallelamente ai microtubuli del fuso. Il ruolo è quello di dirigere le vescicole del Golgi al sito di formazione della nuova parete cellulare.

Nelle piante la citodieresi si realizza con la formazione del fragmoplasto e della piastra cellulare

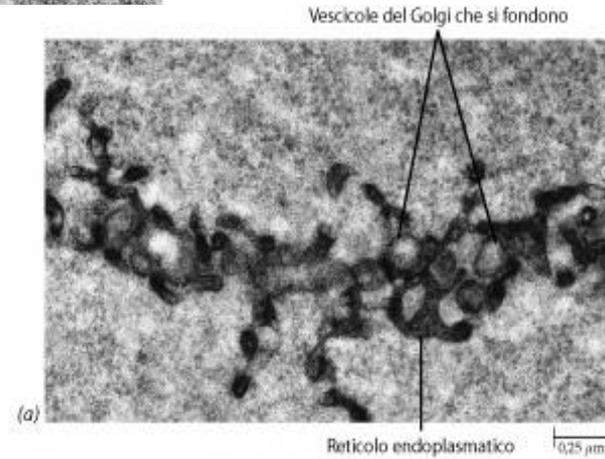
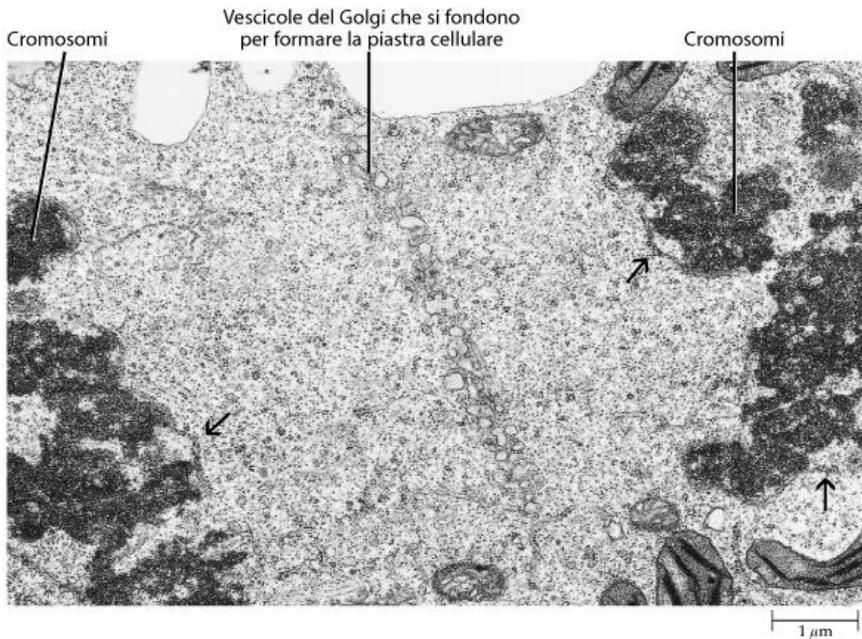
In tutte le piante superiori, briofite, crittogame vascolari, e in poche alghe la citodieresi avviene con la formazione di una **piastra cellulare**.

All'inizio della telofase il fragmoplasto si organizza tra i due nuclei figli.

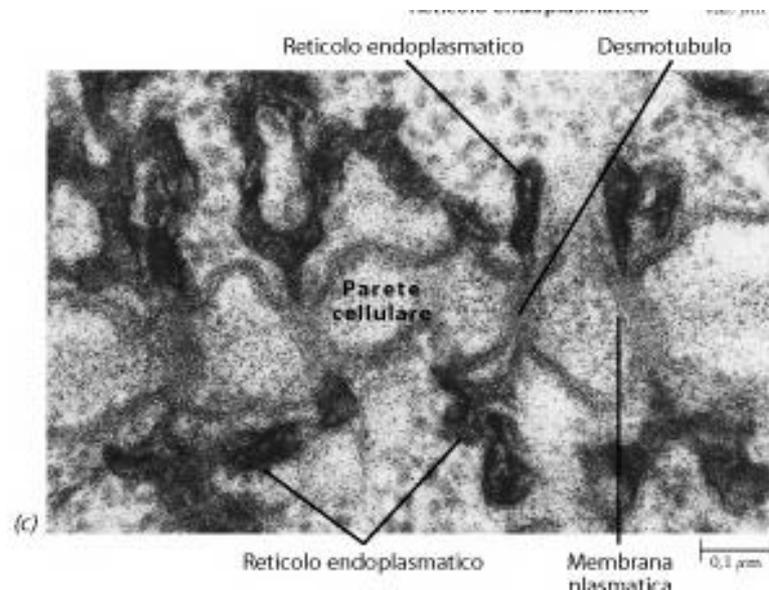
La piastra cellulare inizialmente si presenta come un disco sospeso nel fragmoplasto. I microtubuli del fragmoplasto scompaiono quando si è formata la piastra cellulare per riformarsi poi ai suoi margini.

La piastra cellulare si forma per **fusione delle vescicole di secrezione** che derivano dal complesso del Golgi. Le vescicole vengono trascinate verso il piano di divisione dai microtubuli del fragmoplasto, probabilmente con l'aiuto di proteine motrici e contengono molecole della matrice di parete, emicellulose e/o pectine.

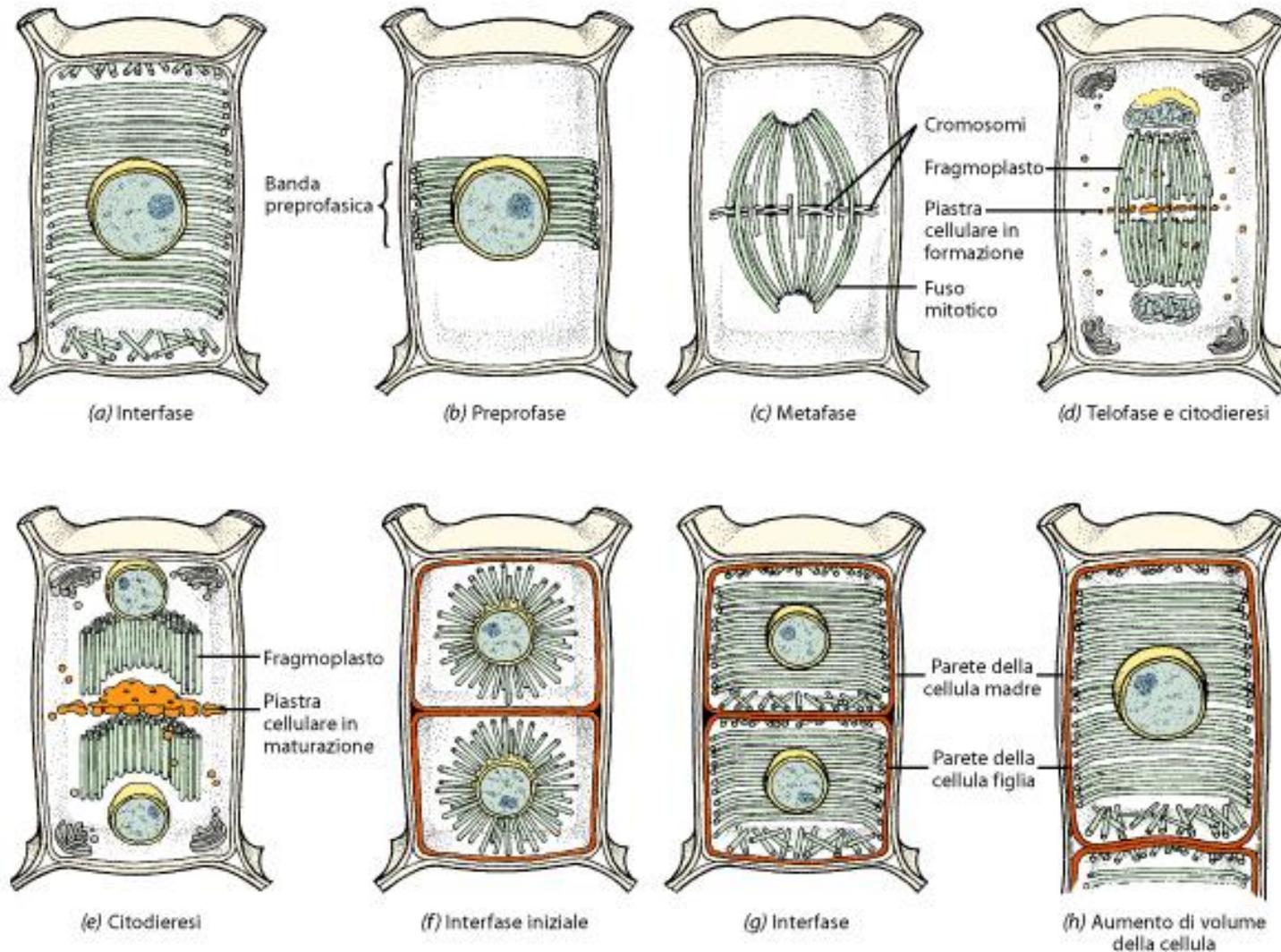
Quando le vescicole si fondono le loro membrane contribuiscono alla formazione della membrana plasmatica. In questo momento si formano anche i plasmodesmi come resti del reticolo endoplasmatico intrappolati tra le vescicole che si fondono.

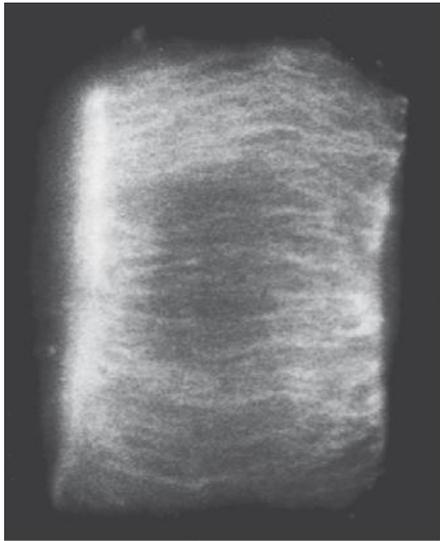


Stadi successivi della formazione della piastra cellulare che mostrano l'associazione del reticolo endoplasmatico con la piastra cellulare in via di sviluppo e l'origine dei plasmodesmi.

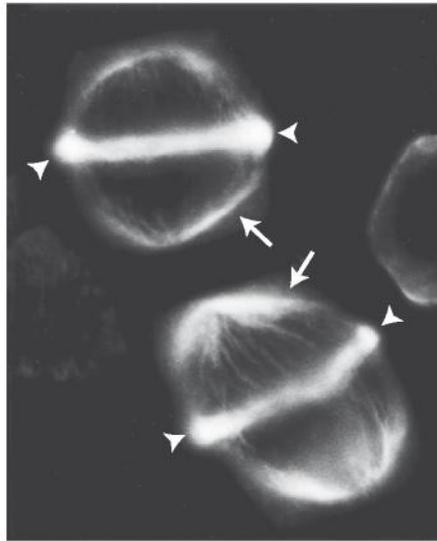


Cambiamenti della distribuzione dei microtubuli durante il ciclo cellulare e formazione della parete alla fine della citodieresi. Diversi assetti citoscheletrici in una cellula vegetale durante la divisione nucleare e cellulare.

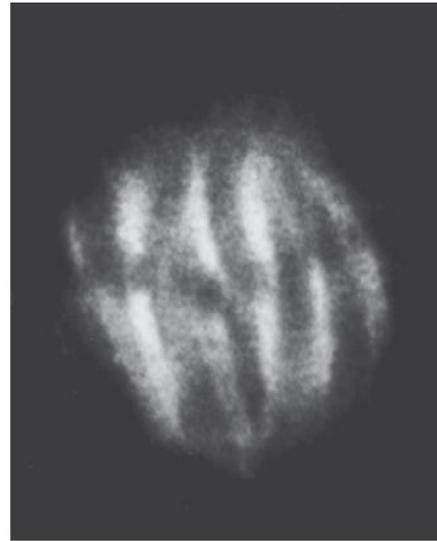




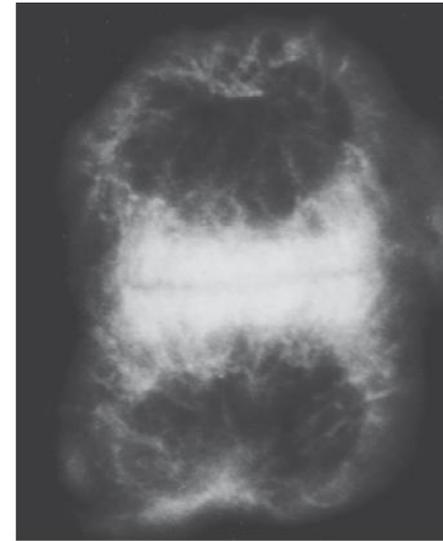
(a) Interfase



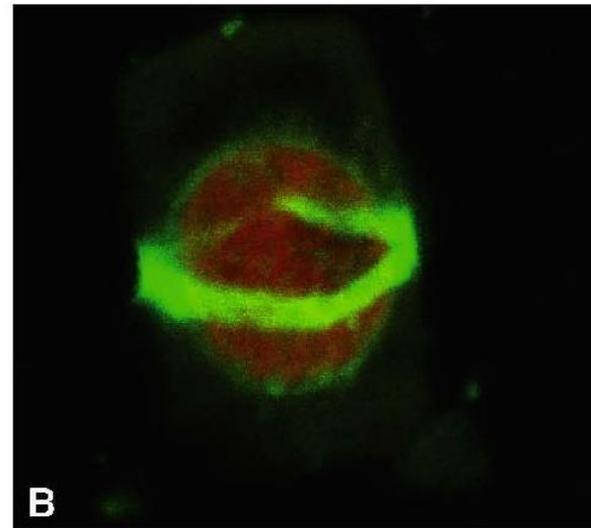
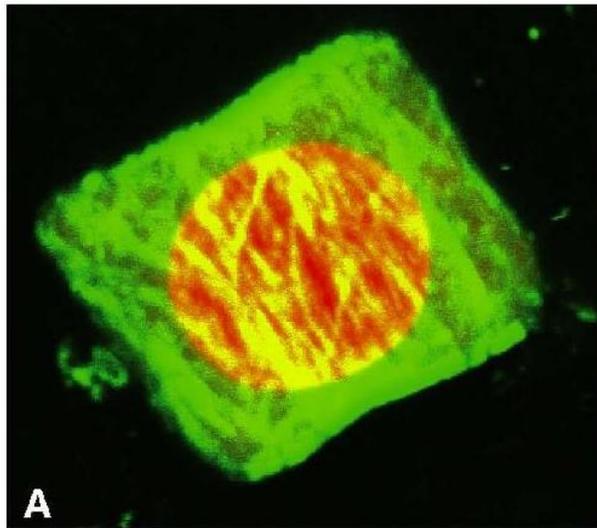
(b) Banda preprofasica e fuso



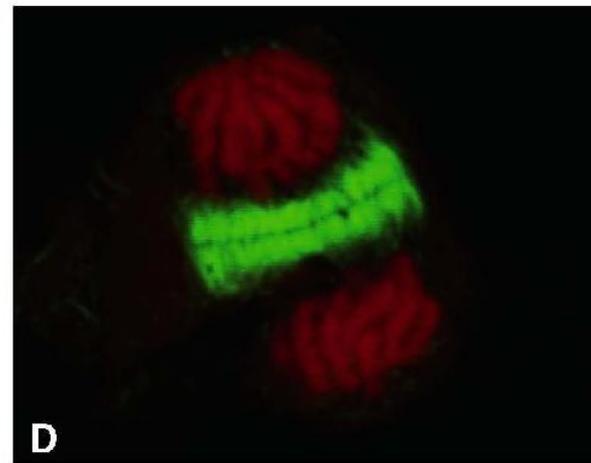
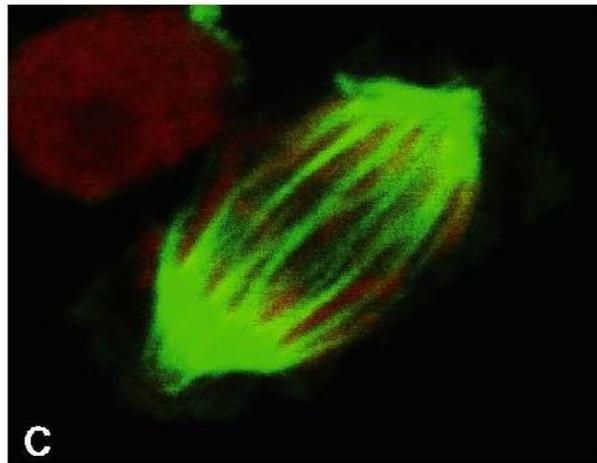
(c) Fuso mitodico alla metafase



(d) Frangmoplasto alla telofase



Banda
Preprofasica

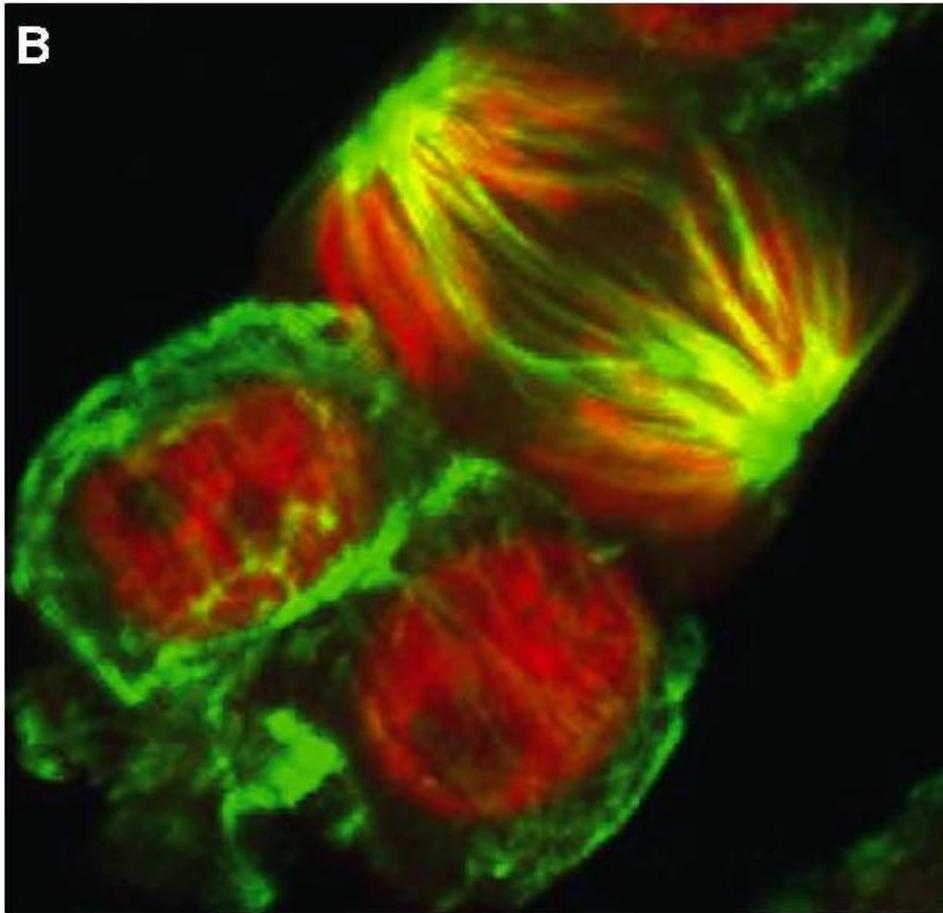


fragmoplasto

Figura 3.8

Fotografie al microscopio a fluorescenza confocale laser di cellule del meristemo radicale di *Allium cepa* in diverse fasi del ciclo cellulare. I microtubuli sono marcati in verde, il DNA in rosso. A) apparato interfase di microtubuli corticali; B) banda preprofasica; C) fuso mitotico; D) fragmoplasto (osservazioni di A. Genre, per gentile concessione di Biology Image Library, www.biologyimagelibrary.com).

Microtubuli del fuso in giallo verde



Tutte le cellule eucariote hanno il citoscheletro.

Il citoscheletro è coinvolto in numerosi processi della cellula:

- Divisione nucleare
- Crescita cellulare
- Differenziamento cellulare
- Formazione della parete cellulare
- Movimento degli organuli all'interno della cellula.

Le strutture proteiche che compongono il citoscheletro sono estremamente dinamiche capaci di cambiamenti rapidi per animare e regolare i movimenti degli organuli, per trasportare i cromosomi durante la mitosi, per permettere la citodieresi.

Come è fatto il citoscheletro?

Il citoscheletro è una complessa rete di filamenti **proteici** che si estende nel citosol della cellula eucariote.

Costituiscono il citoscheletro i **microtubuli (MT)**, i **microfilamenti** e il **reticolo microtrabecolare**.

I **microtubuli** sono costituiti da α e β tubulina

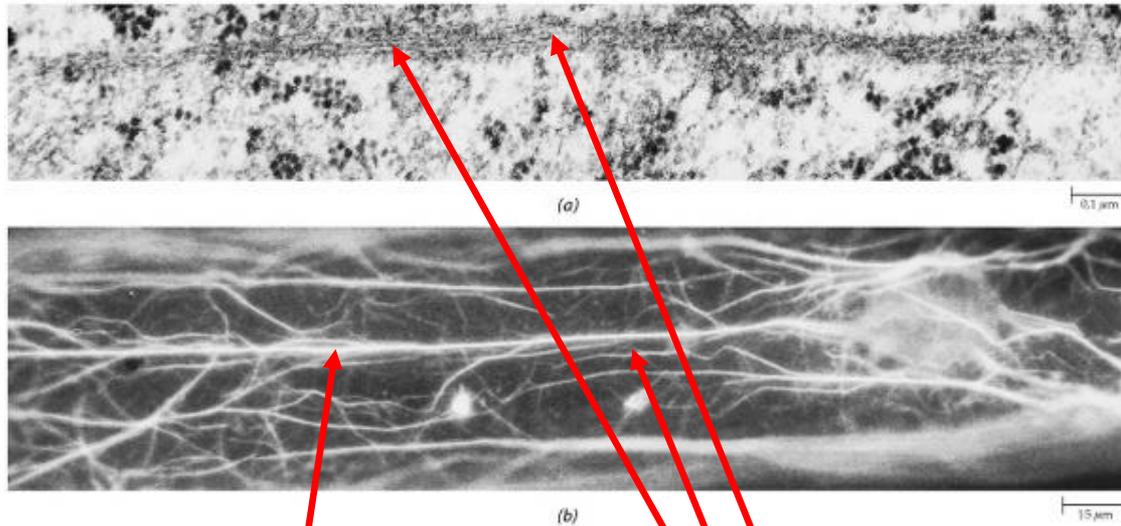
I **microfilamenti** sono costituiti da **actina**.

Il reticolo microtrabecolare è costituito da filamenti proteici che attraversano il citosol.

Inoltre, i **filamenti intermedi**, formati da proteine di varia natura e a differenza dei microtubuli e dei filamenti di actina sono più stabili.

Ad oggi sono poche le evidenze sperimentali della loro presenza nelle cellule vegetali.

I microfilamenti sono associati ai microtubuli e come questi sono in continuo movimento, a seconda delle funzioni della cellula.



Possono assemblarsi a formare fasci di filamenti

Il reticolo microtrabecolare

Analizzando le cellule al microscopio elettronico senza trattamenti drastici che compromettono le delicate strutture proteiche è possibile osservare che la parte fondamentale del citoplasma appare costituita da un fine reticolo tridimensionale, di filamenti di 3-6 nm, estremamente complesso, a questa struttura si dà il nome di reticolo microtrabecolare.

La funzione di questo reticolo è quella di tenere uniti gli altri componenti del citoscheletro e anche gli organuli della cellula.

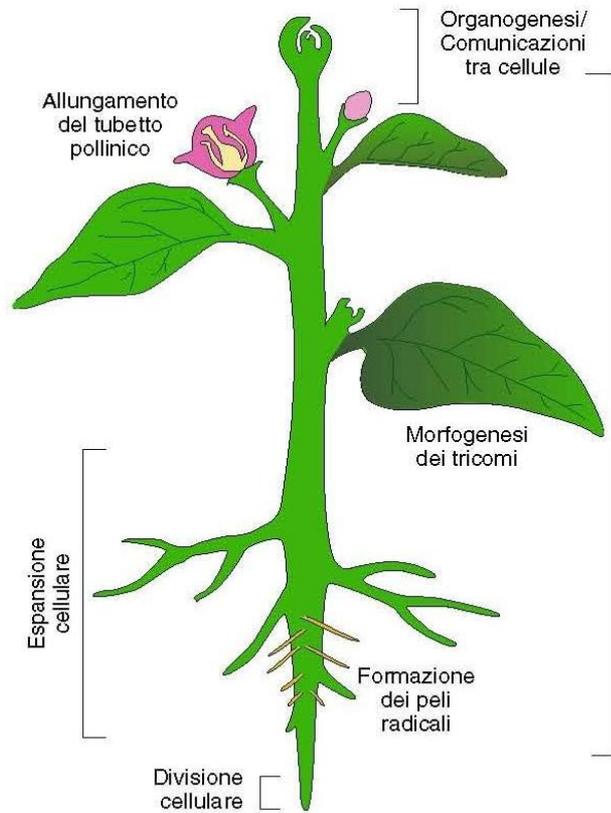


Figura 3.12

Schema dei processi fisiologici coinvolti nello sviluppo di una pianta in cui le componenti citoscheletriche hanno un ruolo fondamentale.

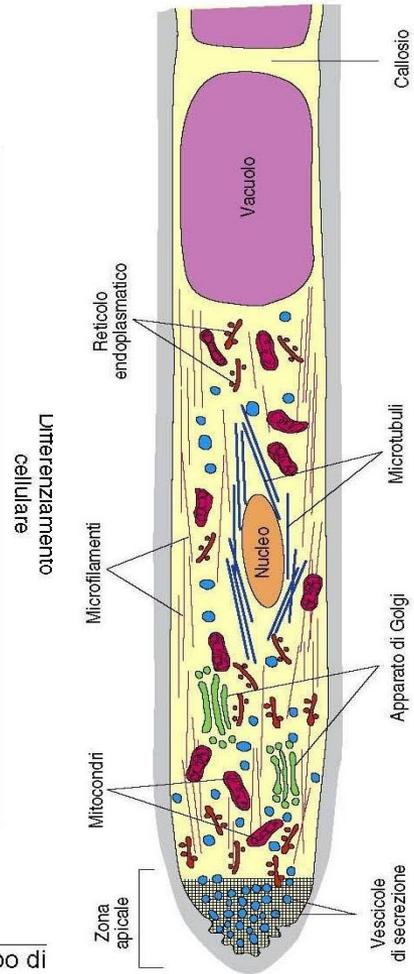


Figura 3.14

Nei tubetti pollinici in allungamento i fasci di actina-F e di microtubuli decorrono paralleli tra loro lungo tutto il citoplasma, tranne nella zona apicale dove si osservano un'elevata concentrazione di vescicole di secrezione e una fine rete di actina sottostante.

Allungamento del tubetto pollinico

Filamenti di actina, hanno un ruolo importante durante l'attacco di un patogeno.

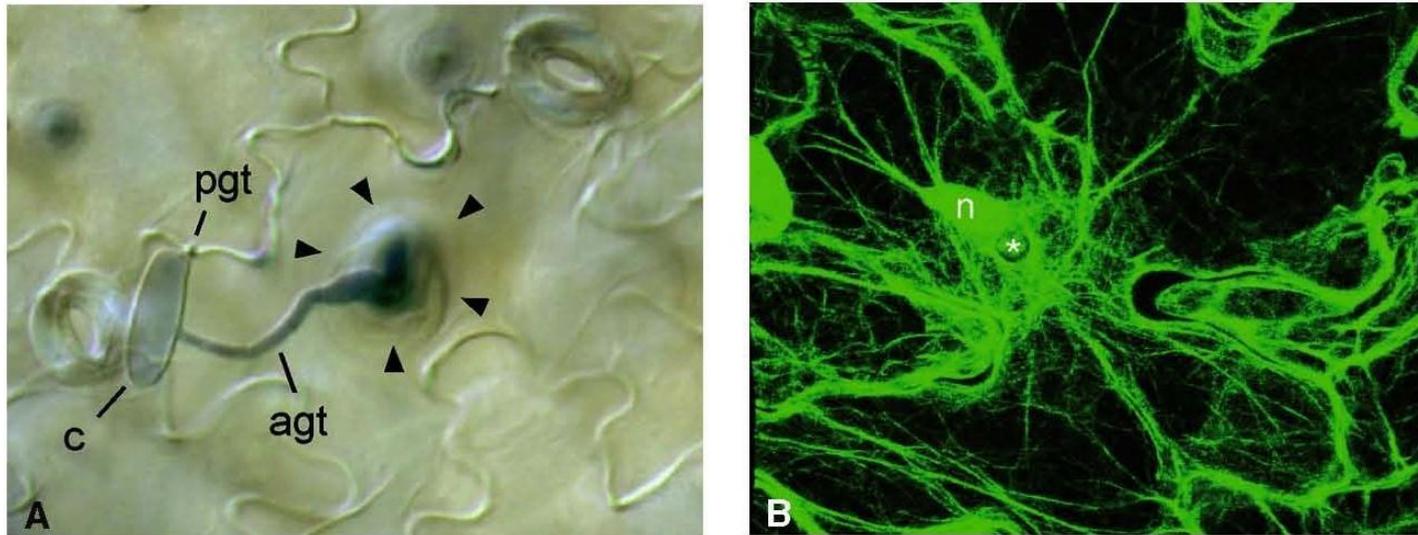


Figura 3.16

A) Sito di penetrazione (teste di freccia) di un fungo in una cellula epidermica di *Arabidopsis thaliana*; B) nel citoplasma la componente actinica del citoscheletro, evidenziata mediante la sonda fluorescente GFP, forma una rete di filamenti che si irradiano dal punto sottostante il sito di penetrazione (asterisco). agt: tubo germinativo appressoriale; pgt: tubo germinativo primario; c: conidio; n: nucleo (immagini gentilmente fornite da D. Takemoto e A. Hardham).

Immagine da Pasqua et al., Botanica generale e Diversità Vegetale - Piccin

Microtubuli in un pelo radicale attaccato da un rizobio

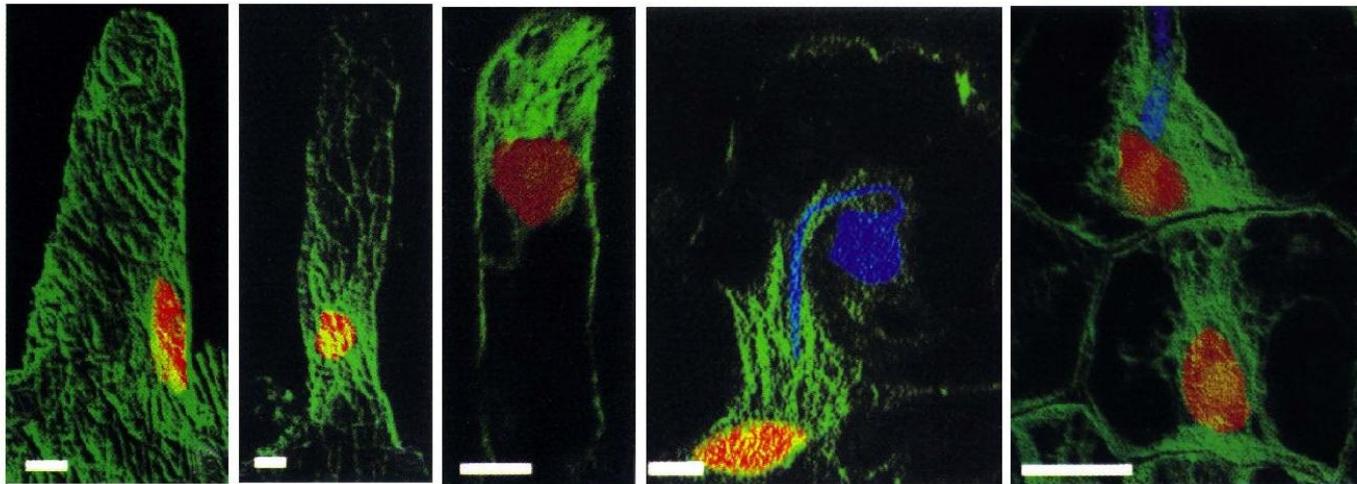


Figura 3.18

Organizzazione dei microtubuli in un pelo radicale di *Medicago truncatula* prima (A) e dopo (B-D) l'inoculo con rizobio. E) Arrangiamento dei microtubuli nelle cellule corticali prima della penetrazione del filamento di infezione. Barre: A: 25 μm ; B-D: 5 μm ; E: 15 μm (da A.C.J. Timmers et al., 1999, riprodotta con il permesso di Company of Biologists).

Immagine da Pasqua et al., Botanica generale e Diversità Vegetale - Piccin