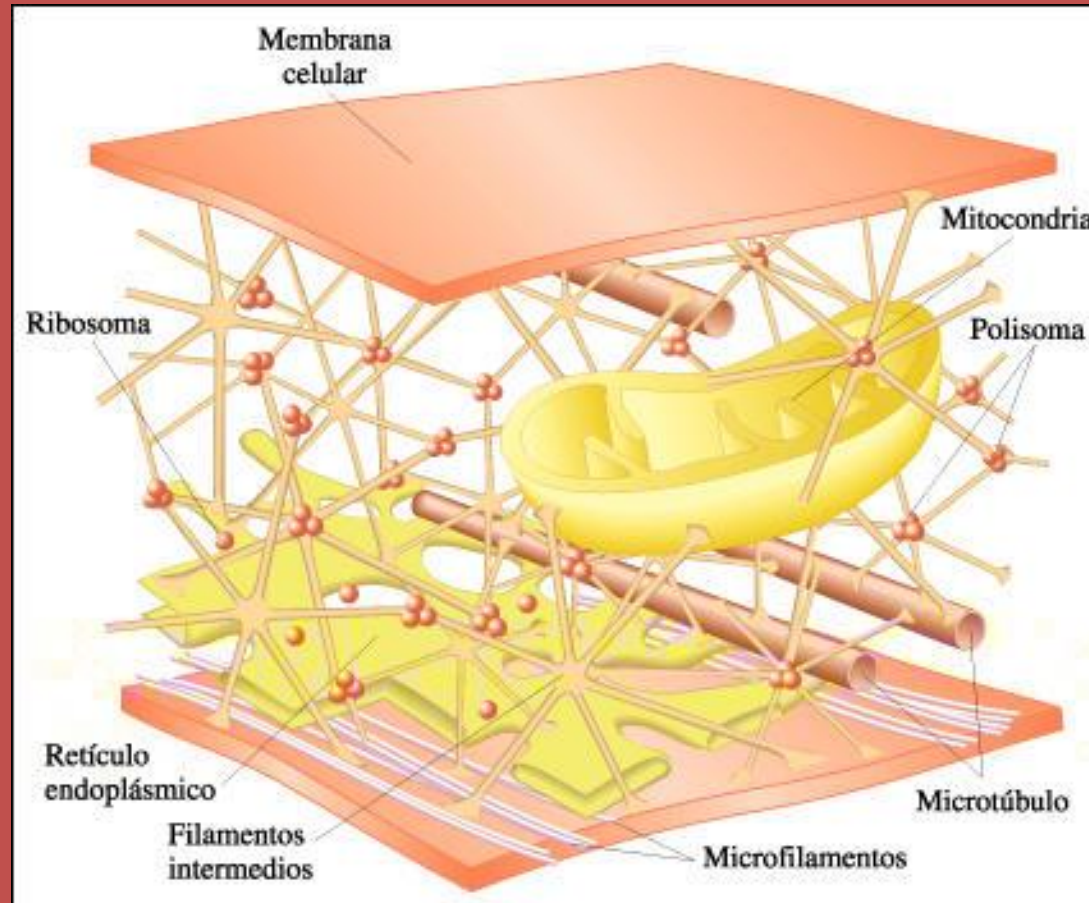


CITOSCHELETRO



COMPLESSA RETE DI FILAMENTI PROTEICI CHE SI ESTENDE NEL CITOSOL DELLA CELLULA EUCARIOTICA

CITOSCHELETRO

Il citoscheletro regola l'organizzazione spaziale interna della cellula. Questa rete di polimeri proteici fibrosi interconnessi oltre ad assicurare la stabilità strutturale del citoplasma, posizionando alcuni organelli e collegandoli tra di loro, presiede anche alla motilità cellulare, provvedendo al movimento di costituenti interni della cellula

I COMPONENTI DEL CITOSCHELETRO SONO
TRE TIPI DI POLIMERI PROTEICI
FILAMENTOSI:

1. MICROTUBULI
2. FILAMENTI DI ACTINA
3. FILAMENTI INTERMEDI

MICROTUBULI

Cilindri cavi con un diametro di 25 nm formati da eterodimeri delle proteine globulari alfa e beta tubulina. I microtubuli presentano una polarità con 2 estremità, estremità più maggiore velocità di assemblaggio rispetto all'estremità meno. L'estremità definita "più", che porta esposta β -tubulina, e caratterizzata da una maggiore velocità di assemblaggio delle subunità, mentre l'estremità denominata "meno", che porta esposta α -tubulina, polimerizza più lentamente

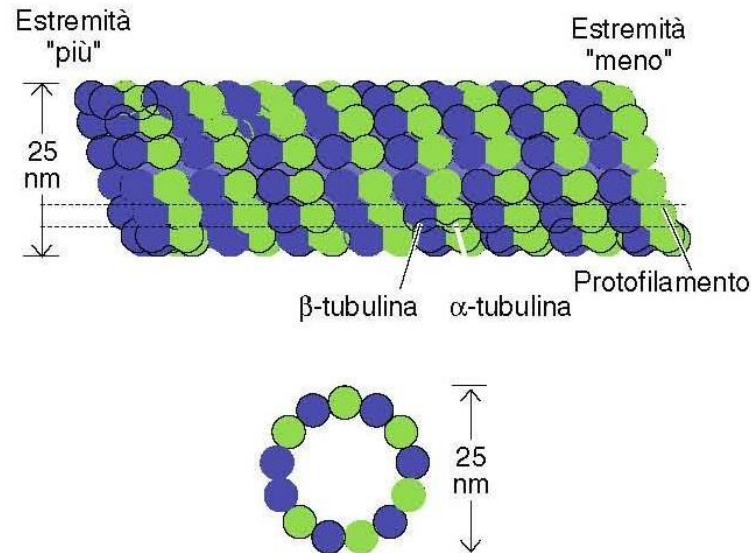
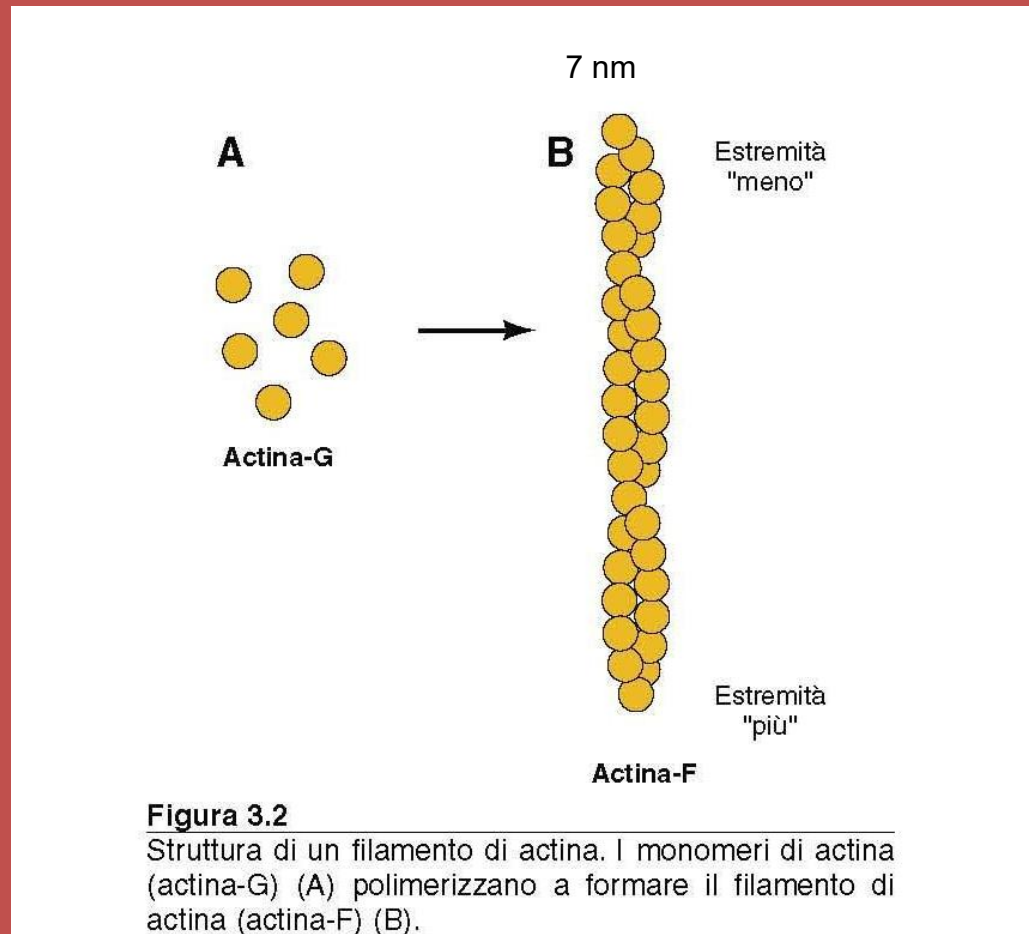


Figura 3.1

Struttura di un microtubulo: A) visione longitudinale; B) visione trasversale.

FILAMENTI DI ACTINA

Sono costituiti da 2 catene lineari di molecole di actina avvolte a spirale



SONO PIU' CORTI E PIU' FLESSIBILI RISPETTO AI MICROTUBULI

FILAMENTI INTERMEDI

Sono strutture piuttosto stabili e conferiscono alla cellula resistenza allo stiramento. Nelle cellule animali esiste una classe particolare di filamenti intermedi a localizzazione nucleare, costituiti dall'assemblaggio di proteine denominate lamìne

Nelle cellule vegetali osservazioni al microscopio elettronico indicano la presenza di una struttura laminare compatibile con la lamina nucleare. Tuttavia, le proteine che costituiscono tale struttura hanno una sequenza aminoacidica molto diversa dalle corrispondenti proteine animali.

Fosforilazione a
inizio MITOSI

Defosforilazione a
fine MITOSI

DISAGGREGAZIONE
dei filamenti intermedi
nucleari

Proteine lamìne

RIASSOCIAZIONE
In filamenti al
termine della
MITOSI

ROTTURA DELLA LAMINA E
INVOLUCRO NUCLEARE

RIASSEMBLAGGIO DELLA
LAMINA E INVOLUCRO
NUCLEARE

DINAMISMO DEI FILAMENTI DI ACTINA

Le molecole di actina legano ed idrolizzano ATP (adenosina-5'-trifosfato)

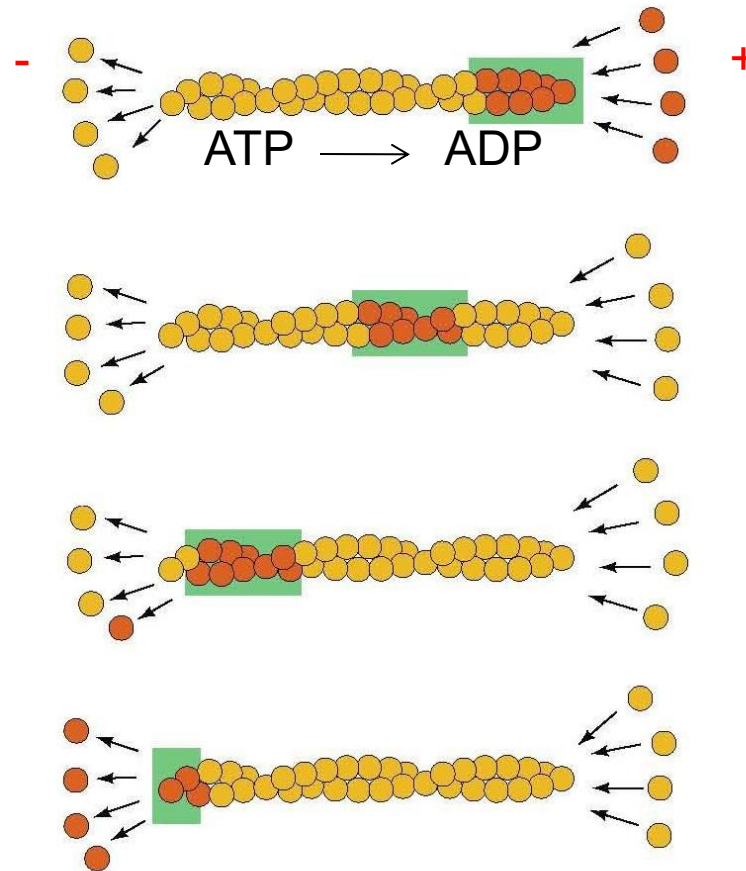


Figura 3.3

Comportamento dinamico dei filamenti di actina secondo il fenomeno del mulinello ("*treadmilling*"). I monomeri aggiunti ad una estremità (evidenziati dal riquadro) fluiscono lungo il polimero e vengono rilasciati all'altra estremità.

PROTEINE MOTRICI E PROTEINE ACCESSORIE

• **CHINESINE** verso l'estremità (+)



MICROTUBULI

• **DINEINE** verso l'estremità (-)

• **MIOSINE**
dall' estremità (-) a quella (+)

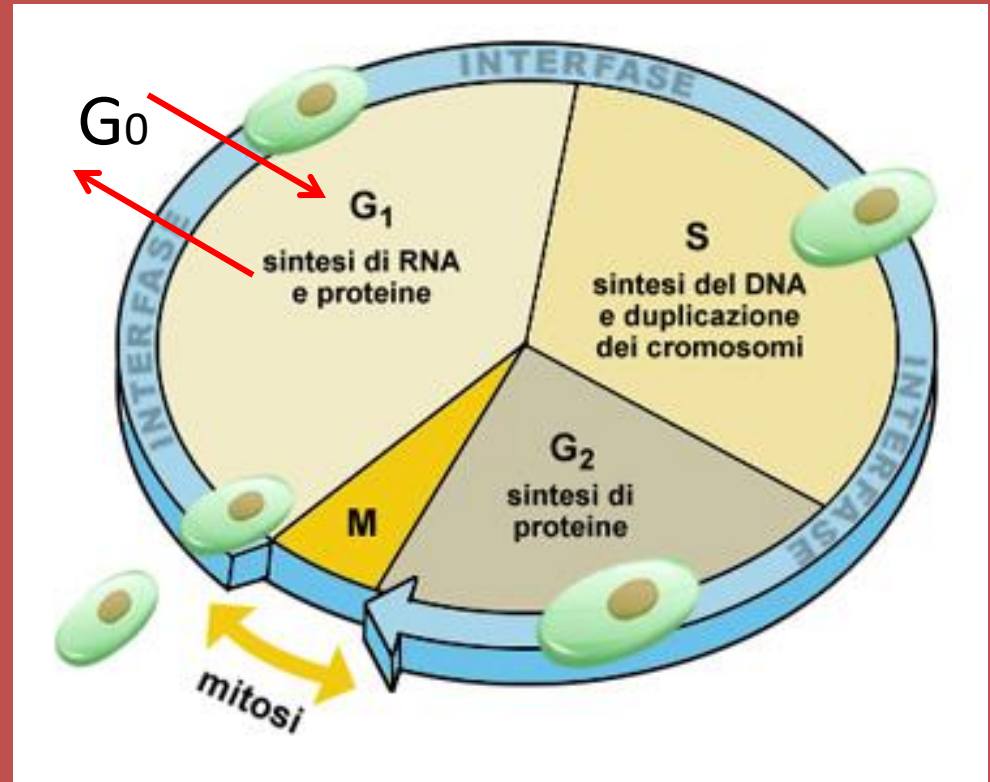


FILAMENTI DI ACTINA

Il citoplasma è in continuo movimento, queste correnti consistono nello spostamento di organelli e vescicole lungo tracce costituite da microtubuli e filamenti di actina. Questi movimenti dipendono anche da una serie di proteine motrici che usano l'energia dell'idrolisi dell'ATP per muoversi lungo i filamenti citoscheletrici.

CITOSCHELETRO E CICLO CELLULARE

Durante il ciclo cellulare della cellula vegetale si possono individuare diversi apparati citoscheletrici associati a funzioni specifiche svolte nei distinti momenti del ciclo

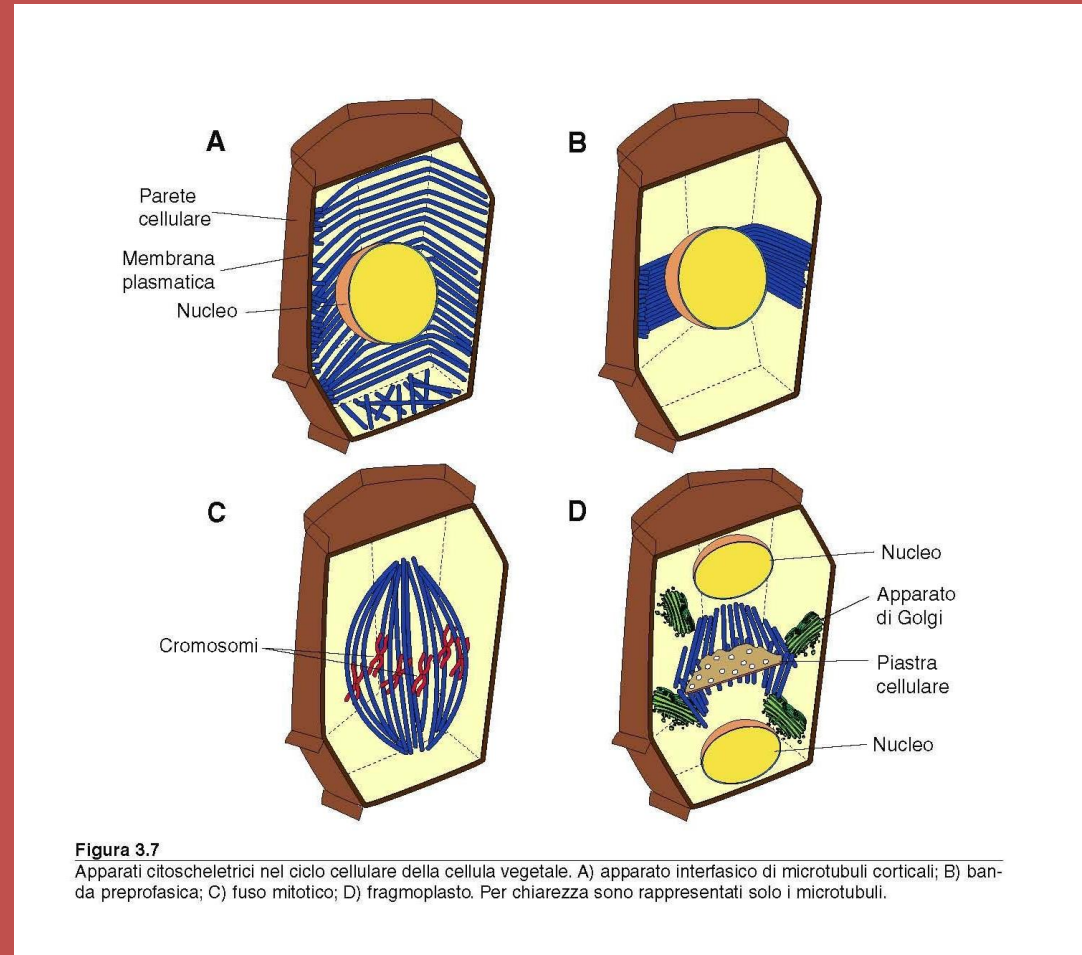


1. APPARATO INTERFASICO DI MICROTUBULI CORTICALI
2. BANDA PREPROFASICA (Struttura citoscheletrica che compare poco prima della profase)
3. FUSO MITOTICO
4. FRAGMOPLASTO

CITOSCHELETRO E CICLO CELLULARE

A) I MICROTUBULI CORTICALI SI FORMANO QUANDO LA CELLULA ENTRA IN FASE G₀ ED INIZIA IL DIFFERENZIAMENTO CELLULARE. I MICROTUBULI CORTICALI SONO COINVOLTI NELLA CRESCITA DELLA PARETE. COMPLETATO IL DIFFERENZIAMENTO CELLULARE I MICROTUBULI CORTICALI SCOMPAIONO.

B) LA BANDA PREPROFASICA COMPARE POCO PRIMA DELL'INIZIO DELLA PROFASE. SONO MICROTUBULI ED ACTINA CO-ALLINEATI. FORMANO UN ANELLO AL DI SOTTO DELLA MEMBRANA PLASMATICA. IL NUCLEO SI TROVA AL CENTRO DELLA BPP ED HA CON ESSA UN FORTE LEGAME. LA BPP LASCIA UNA TRACCIA DURATURA NELLA CELLULA, SEMBRA CHE IL SEGNALE SIA DATO DALL'ASSENZA DI FILAMENTI DI ACTINA NELLA ZONA PRIMA OCCUPATA DALLA BANDA PREPROFASICA, MENTRE PERSISTONO OVUNQUE NEL RESTO DEL CITOPLASMA CORTICALE.



MICROTUBULI CORTICALI E MICROFIBRILLE DI CELLULOSA

MICROTUBULI CORTICALI INTERFASICI:
IL LORO ORIENTAMENTO DETERMINA L'ORIENTAMENTO
DELLE FIBRILLE DI CELLULOSA NELLA PARETE

LE MICROFIBRILLE DI CELLULOSA SONO DEPOSITATE CON
ORIENTAMENTO PARALLELO AI SOTTOSTANTI
MICROTUBULI CORTICALI

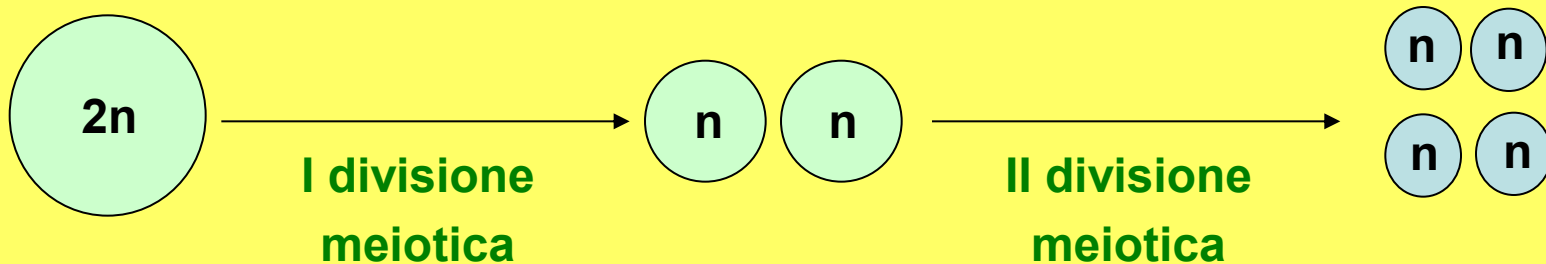
MITOSI

La cellula madre forma due cellule figlie con lo stesso grado di ploidia (**divisione conservativa**)

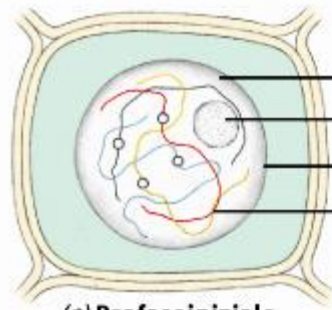


MEIOSI

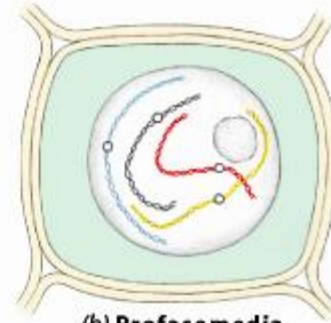
formazione di 4 cellule aploidi (n) a partire da una cellula madre diploide ($2n$) (**divisione riduzionale**)



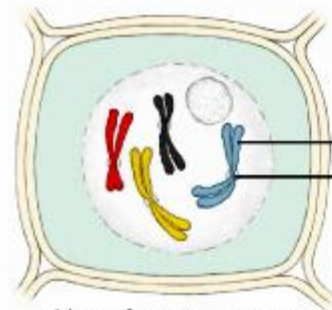
MITOSI



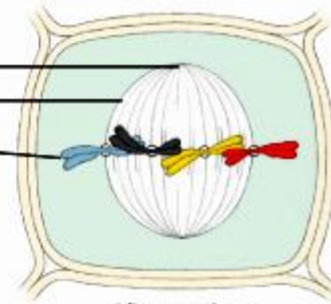
(a) Profase iniziale



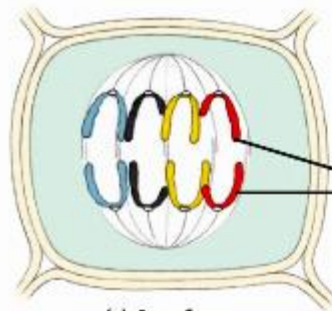
(b) Profase media



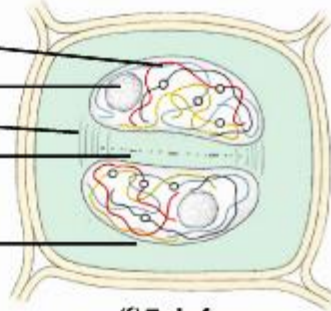
(c) Profase avanzata



(d) Metafase

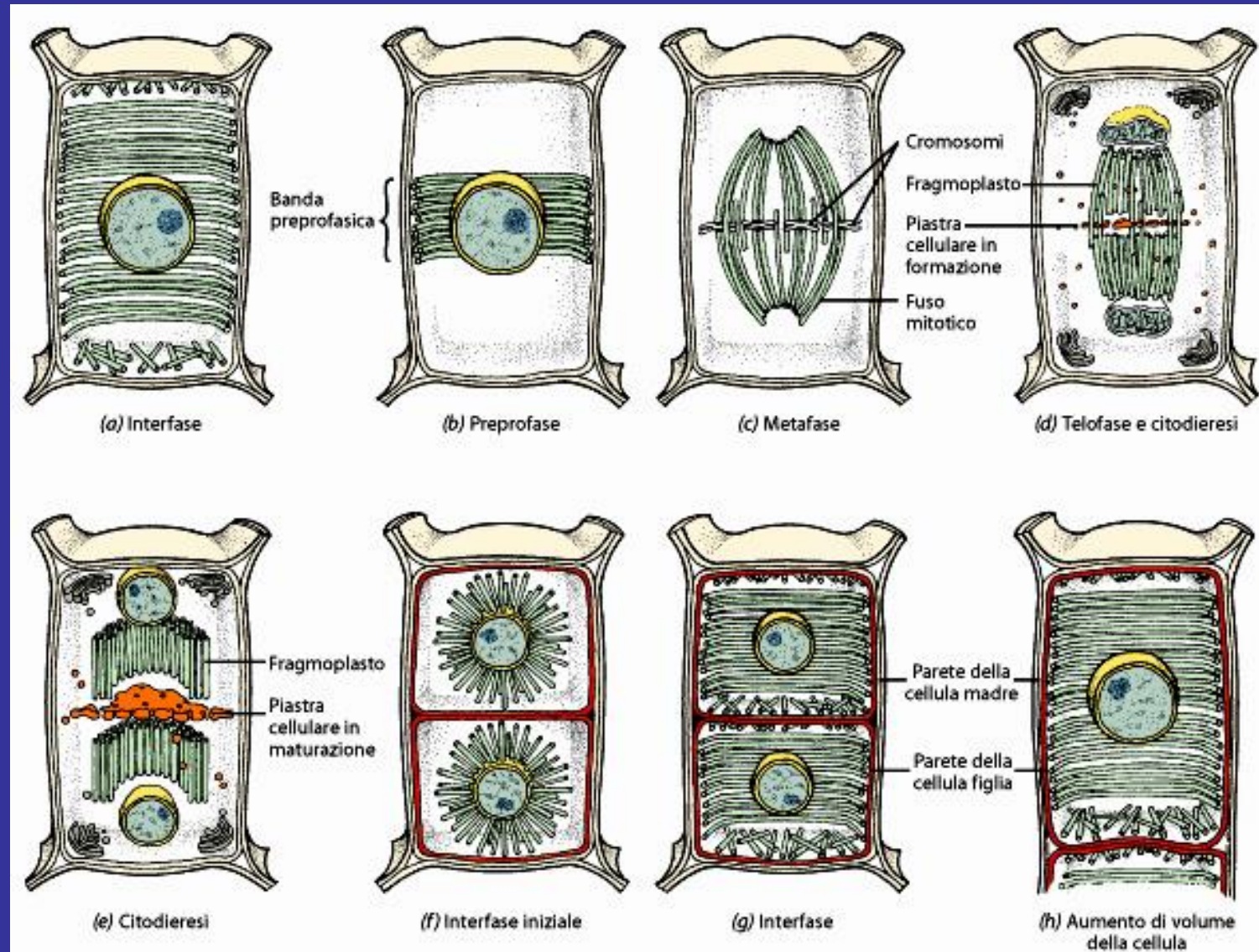


(e) Anafase



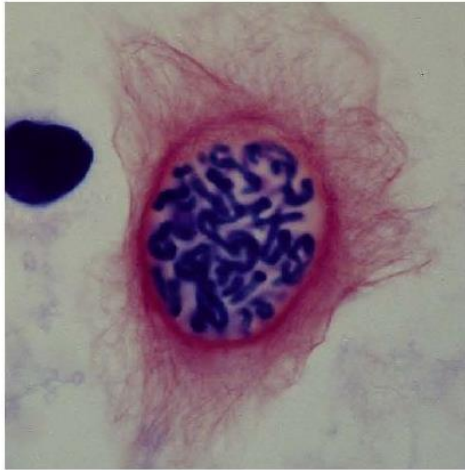
(f) Telofase

MITOSI

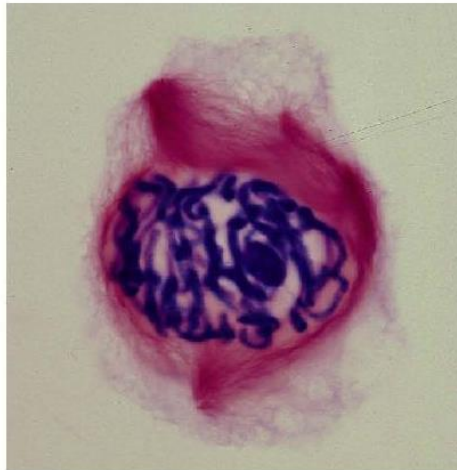


MITOSI

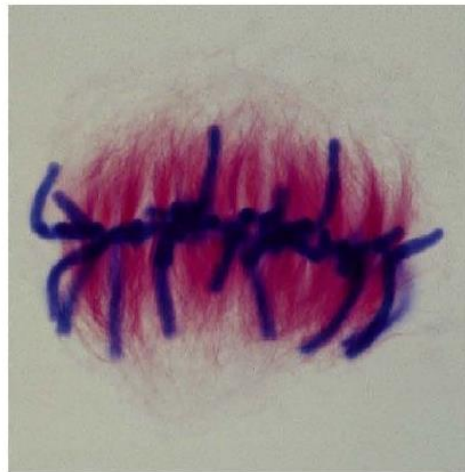
Profase



Prometafase



Metafase



Anafase



Telofase



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).

CITOSCHELETRO E CICLO CELLULARE

C) IL FUSO MITOTICO E' LA STRUTTURA CITOSCHELETRICA CHE GARANTISCE LA CORRETTA RIPARTIZIONE DEI CROMOSOMI NEI DUE NUCLEI FIGLI IN MITOSI

D) IL FRAGMOPLASTO SI FORMA PRIMA DELLA CITOCINESI O CITODIERESI

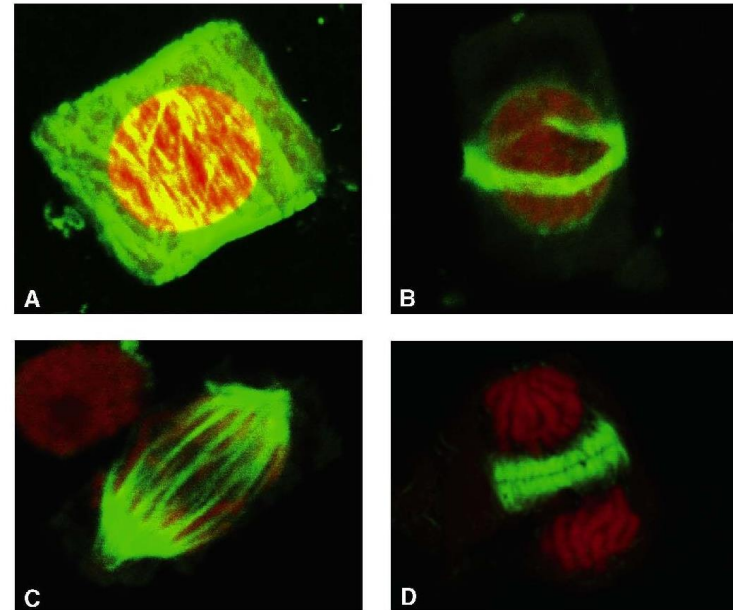


Figura 3.8

Fotografie al microscopio a fluorescenza confocale laser di cellule del meristema 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).

FUSO MITOTICO

NELLE CELLULE ANIMALI AL MOMENTO DELLA MITOSI I CENTRIOLI SI DUPLICANO. IL CENTROSOMA ASSOCIATO AI CENTRIOLI GENERA UN COMPLESSO DI MICROTUBULI, DETTO ASTER. L'INTERAZIONE TRA I DUE ASTER GENERA UNA REPULSIONE TRA I CENTRIOLI CHE SI DISPONGONO IN POSIZIONI OPPOSTE RISPETTO AL NUCLEO INDIVIDUANDO L'ASSE DEL FUSO MITOTICO. NEGLI ANIMALI NON E' IMPORTANTE IN QUALE DIREZIONE LE CELLULE SI DIVIDONO IN QUANTO LA CORRETTA POSIZIONE AVVIENE IN SEGUITO.

NELLE PIANTE E' FONDAMENTALE IL CORRETTO POSIZIONAMENTO DEI SETTI E L'ESPANSIONE DIREZIONALE DELLE PARETI DURANTE L'INTERFASE. MANCANO I CENTROSOMI E GLI ASTER, PRESENTA NUMEROSI SITI DI NUCLEAZIONE DEI MICROTUBULI A LIVELLO DELL'INVOLUCRO NUCLEARE.

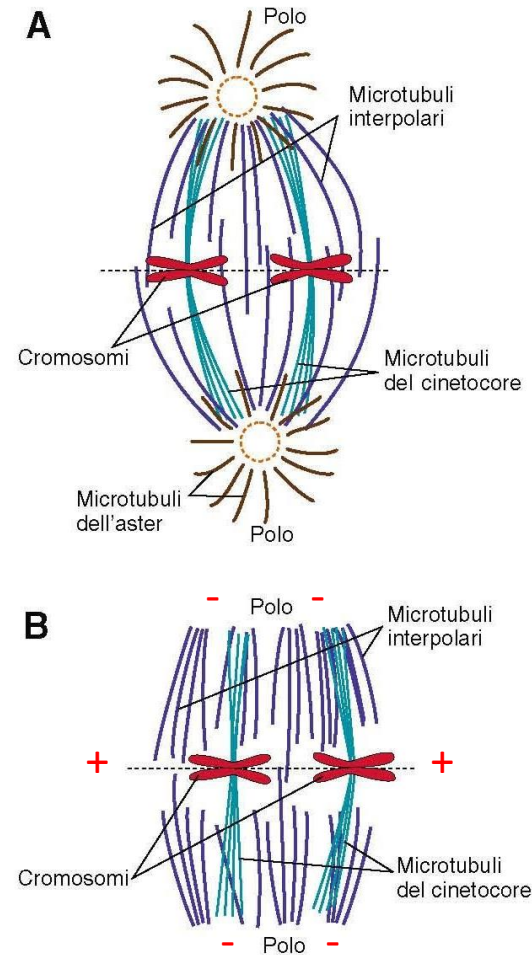


Figura 3.9
Organizzazione del fuso mitotico in cellule animali (A) e vegetali (B).

FRAGMOPLASTO

- IL FRAGMOPLASTO GUIDA LE VESCICOLE PROVENIENTI DAL GOLGI CONTENENTI I POLISACCARIDI PER LA COSTRUZIONE DELLA NUOVA PARETE.

- LA FUSIONE DELLE VESCICOLE PORTA ALLA FORMAZIONE DELLA PIASTRA CELLULARE A FORMA DI DISCO

- SI ORIGINA NELLA ZONA CENTRALE DEL CITOPLASMA , A PARTIRE DA MICROTUBULI RESIDUI DEL FUSO MITOTICO E DA FILAMENTI DI ACTINA SINTETIZZATI EX NOVO

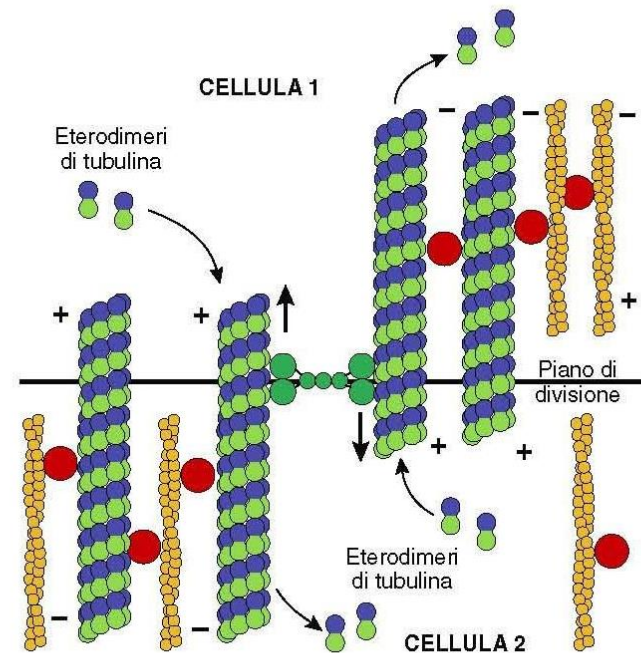


Figura 3.10

Particolare dell'organizzazione del fragmoplasto a livello del piano di divisione tra le due cellule figlie. I microtubuli in blu-verde e i filamenti di actina (in giallo) sono perpendicolari al piano di divisione, coallineati tra loro e con le estremità "più" rivolte verso il piano di divisione. La struttura è stabilizzata da proteine accessorie (in rosso), che legano tra loro le due classi di filamenti citoscheletrici, e da proteine motrici (in verde) che mantengono la posizione del fragmoplasto rispetto al piano di divisione.

MEIOSI

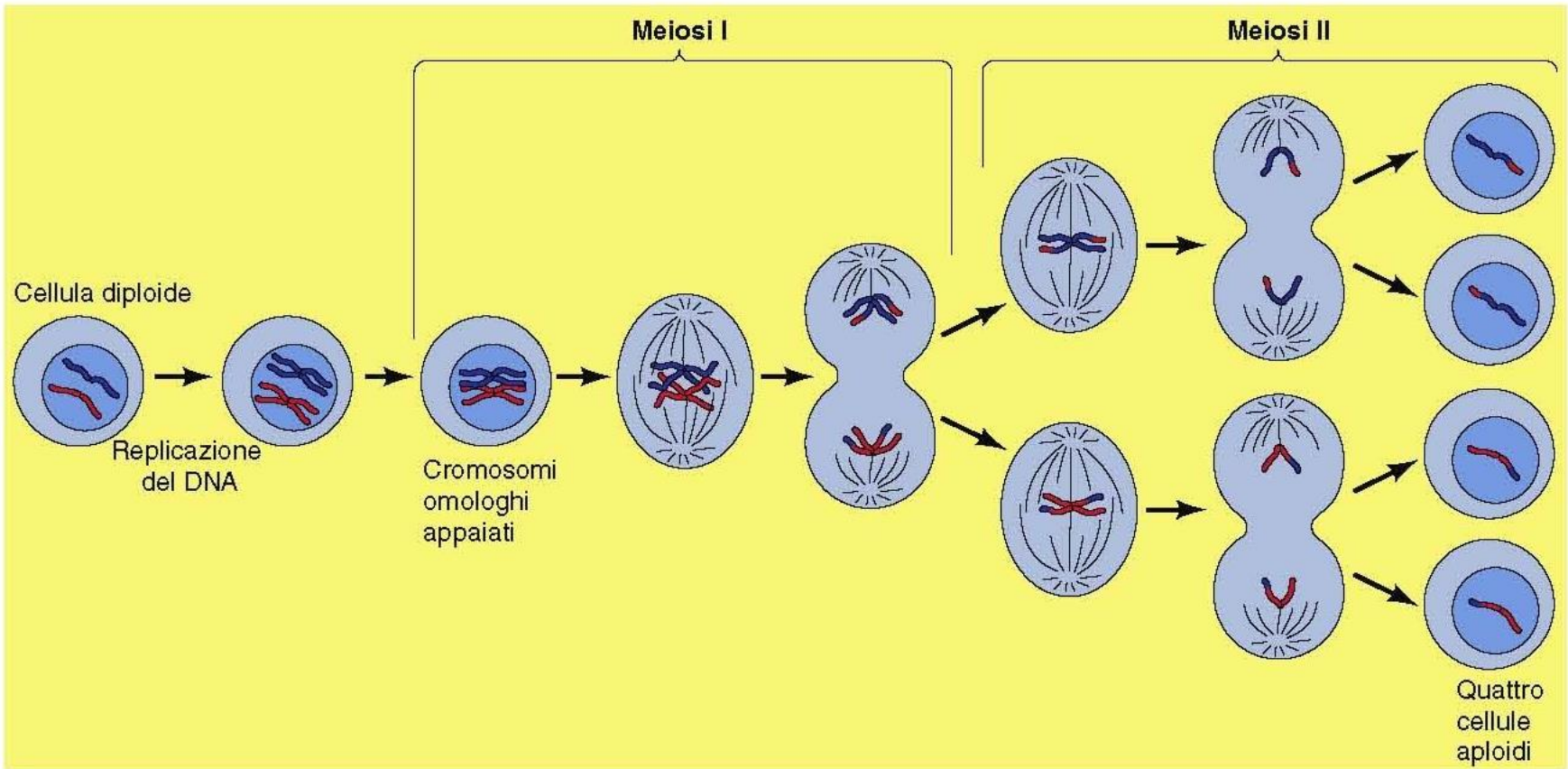
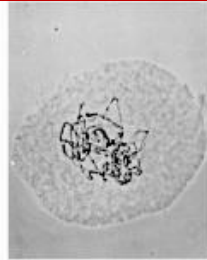


Figura 7.15

Schema di una divisione meiotica in una cellula con due cromosomi, una coppia di omologhi. All'inizio della prima divisione meiotica ogni cromosoma, dopo la replicazione del DNA, è costituito da due cromatidi fratelli (da G.M. Cooper, R.E. Hausman, 2007).

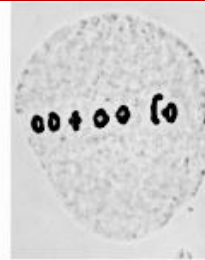
MEIOSI



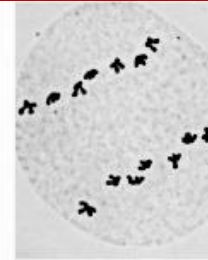
Inizio della profase I. I cromosomi appaiono sotto forma di filamenti. Ogni filamento in questo stadio è doppio, composto da due cromatidi identici.



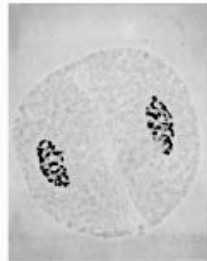
Tarda profase I. Coppie di cromosomi omologhi. Questo è uno stadio cruciale per la differenza tra la meiosi e la mitosi. Sono visibili i chiasmi.



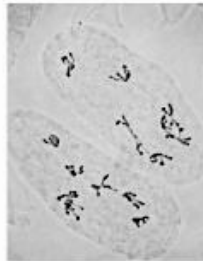
Metafase I. I bivalenti sono ora allineati in modo casuale sul piano equatoriale della cellula, con i centromeri regolarmente disposti su entrambi i lati del piano.



Anafase I. I cromosomi omologhi si sono separati e stanno migrando verso i poli opposti della cellula.



Telofase I. I cromosomi sono raggruppati a ciascun polo e la cellula si sta dividendo per formare due cellule.



Profase II. I cromosomi sono ricomparsi. Ognuno è formato ancora da due cromatidi. In seguito al crossing-over, i cromatidi non sono più identici tra di loro.



Metafase II. I cromosomi sono allineati sul piano equatoriale della cellula, con i centromeri giacenti sul piano.



Anafase II. Il centromero di ogni cromosoma si è diviso e i cromatidi, ora i nuovi cromosomi, stanno migrando verso i poli opposti.



Telofase II. I cromosomi ora sono completamente separati e si stanno formando le nuove pareti cellulari.



Tetrade. Il processo di citodieresi è completato; si sono formate nuove membrane plasmatiche e pareti cellulari. Queste quattro cellule aploidi (conosciute come tetrade) diventeranno granuli polinici.

CITOSCHELETRO E MOTILITA' CELLULARE

IL CITOSCHELETRO CONTROLLA LA POSIZIONE DEGLI ORGANULI CELLULARI

NELLA CELLULA VEGETALE SONO COINVOLTI PRICIPALMENTE I FILAMENTI DI ACTINA (SISTEMA ACTO-MIOSINICO)

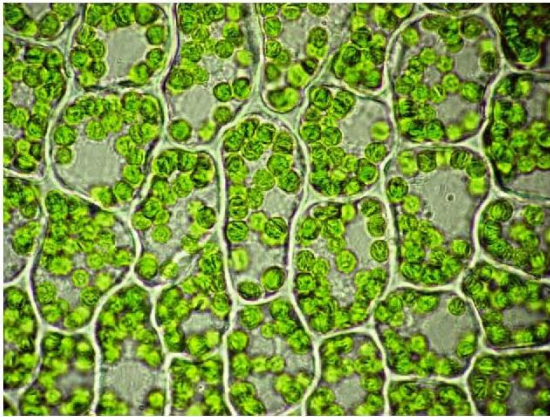


Figura 6.2

Micrografia al microscopio ottico di una fogliolina di muschio (osservazione di A. Valletta e G. Pasqua).

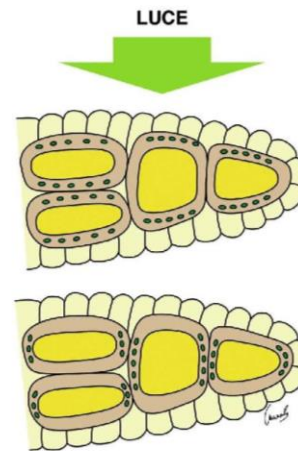


Figura 6.3

In molte piante i cloroplasti possono spostarsi indipendentemente gli uni dagli altri. Quando l'illuminazione è moderata, i cloroplasti si dispongono in modo che l'asse maggiore sia parallelo alle pareti direttamente colpite dalla luce (in alto); quando la luce è eccessiva si dispongono con asse maggiore parallelo ai raggi solari (in basso).

Nel rapporto tra citoscheletro e membrane RE e Golgi

IL MOVIMENTO LUCE-DIPENDENTE E' DETERMINATO DA INTERAZIONI TRA I CLOROPLASTI E FILAMENTI DI ACTINA. MOLECOLE DI MIOSINA SONO ASSOCIATE ALLA MEMBRANA ESTERNA DEL CLOROPLASTO FUNGENDO DA MOTORI PROTEICI PER LA MOTILITA' MICROFILAMENTO-MEDIATA

CITOSCHELETRO E SVILUPPO DELLA PIANTA

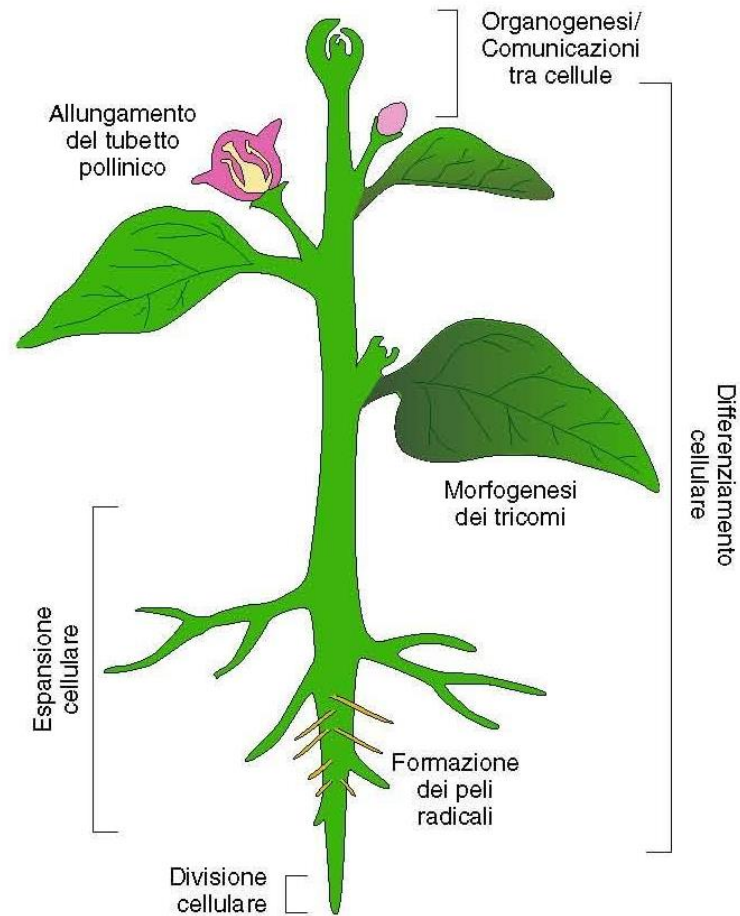


Figura 3.12

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

CITOSCHELETRO E POLARITA' CELLULARE

La componente actinica del citoscheletro è responsabile della polarità cellulare
Cellule originate da divisione asimmetrica e le cellule figlie hanno destini diversi

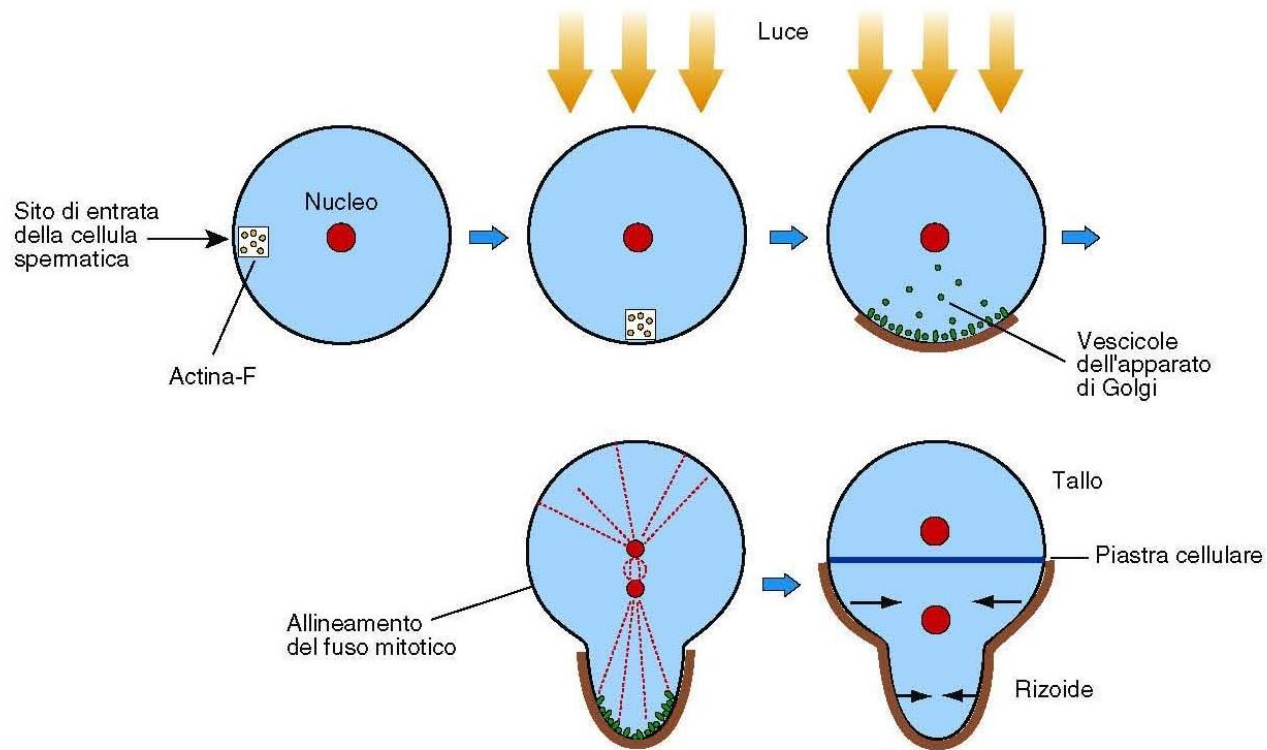


Figura 3.13

Diagramma degli eventi che si verificano durante lo sviluppo dell'embrione di *Fucus* sp. per l'acquisizione della polarità, dell'orientamento del piano di divisione cellulare e per determinare il destino cellulare del tallo e del rizoide (vedi testo).

CITOSCHELETRO E ACCRESCIMENTO APICALE

L'UTILIZZO DI
SOSTANZE CHE
DEPOLIMERIZZANO
L'ACTINA F,
INIBISCONO LA
CRESCITA APICALE
SENZA BLOCCARE
LE CORRENTI
CITOPLASMATICHE

TUBETTO POLLINICO

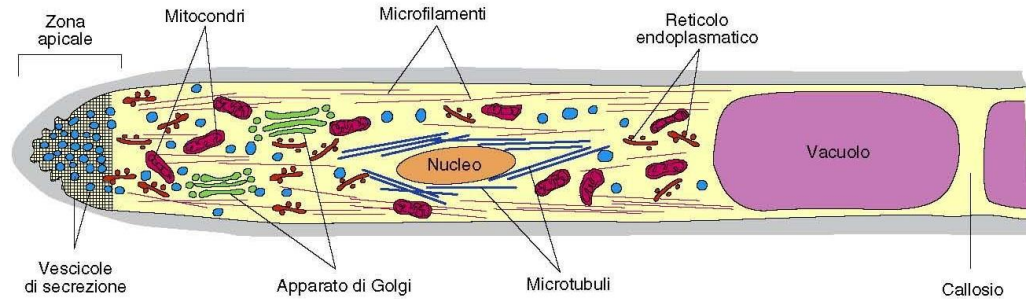


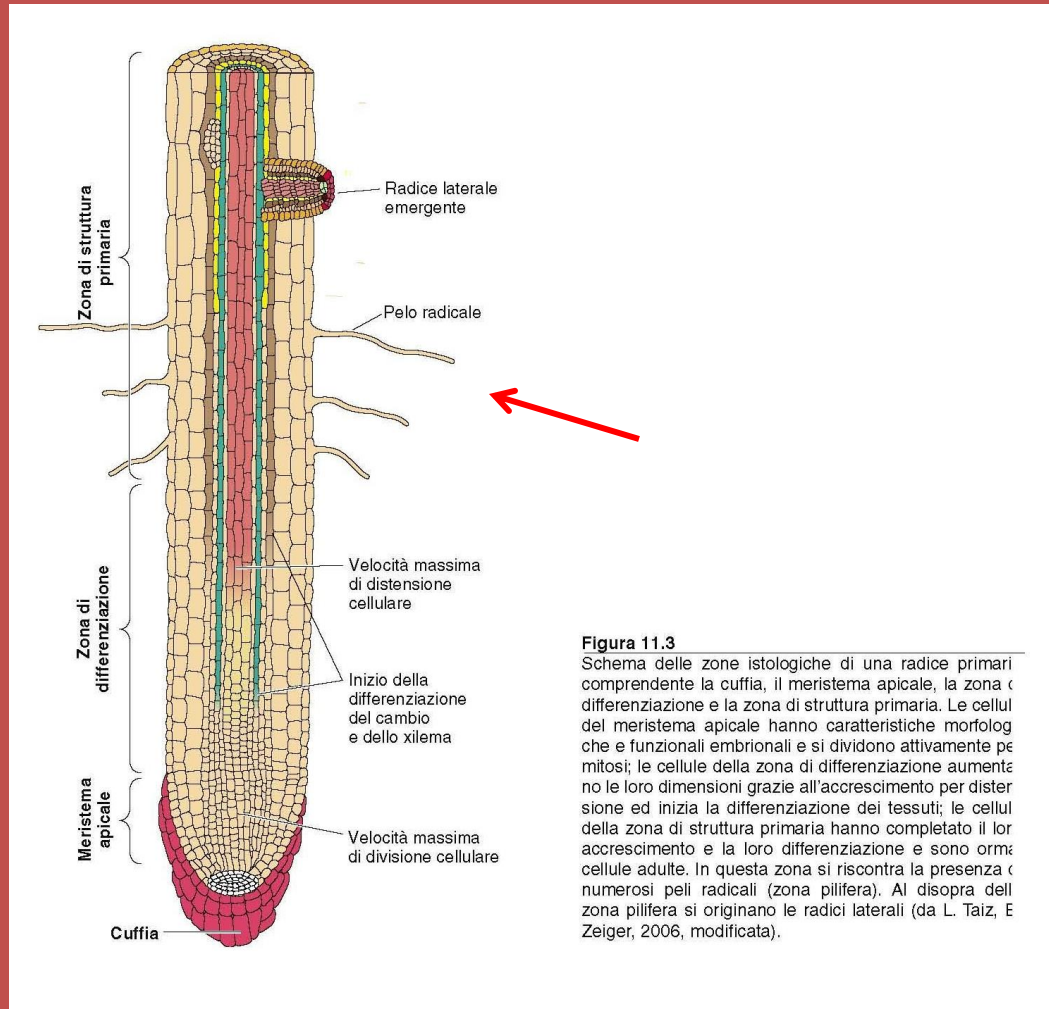
Figura 3.14

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.

CITOSCHELETRO E ACCRESCIMENTO APICALE

SU CELLULE DEL RIZODERMA SI FORMA UNA PROTUSIONE LOCALIZZATA DA CUI SI FORMERÀ UN PELO RADICALE

MICROTUBULI ED ACTINA SONO COINVOLTI NEL PROCESSO. LA DEPOLIMERIZZAZIONE DELL'ACTINA, MEDIANTE AGENTI FARMACOLOGICI, NON INIBISCE LA FORMAZIONE DELLA PROTUSIONE INIZIALE. LA DEPOLIMERIZZAZIONE DEI MICROTUBULI INDUCE LA FORMAZIONE DI PROTUSIONI MULTIPLE NELLA STESSA CELLULA



CITOSCHELETRO E DIFFERENZIAMENTO DELLO XILEMA

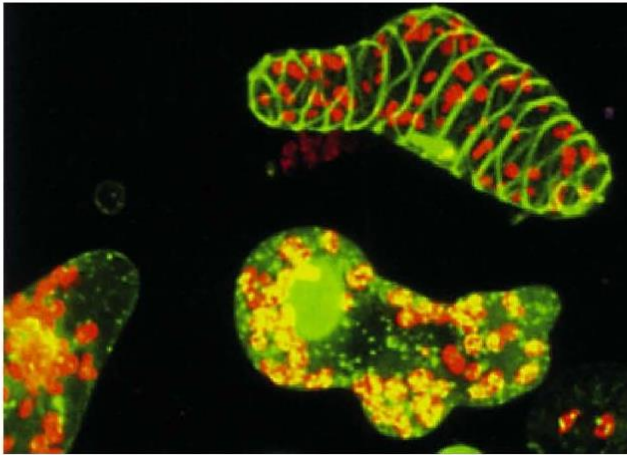


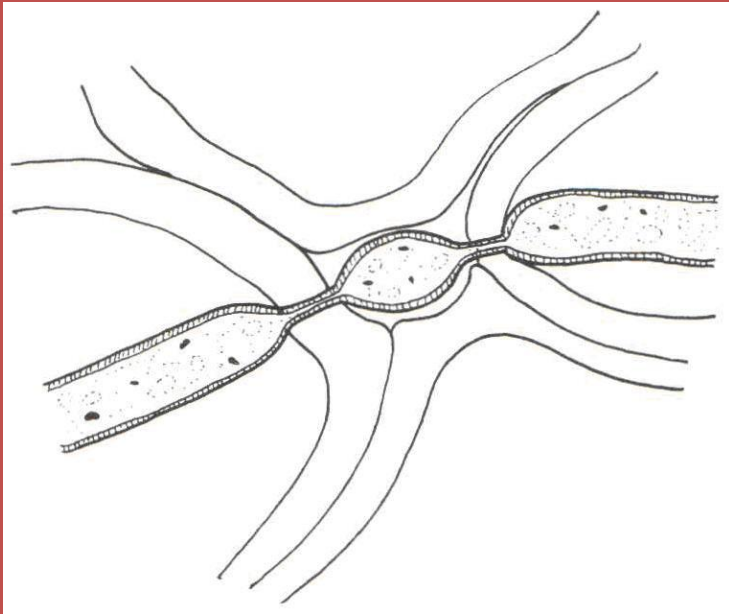
Figura 3.15

Fotografia al microscopio a fluorescenza di cellule isolate dal mesofillo di *Zinnia elegans* durante il differenziamento *in vitro* di elementi di conduzione dello xilema (immagine gentilmente fornita da K. Obara e H. Fukuda).

IL CITOSCHELETRO E' COINVOLTO NELLA FORMAZIONE DEGLI ISPESSIMENTI DI PARETE SECONDARIA

FASCI DI MICROTUBULI SI ORGANIZZANO IN BANDE TRASVERSALI CHE DELINEANO ESATTAMENTE LA POSIZIONE FUTURA DEGLI ISPESSIMENTI DI PARETE

CITOSCHELETRO E PLASMODESMI



TRATTAMENTO CON SOSTANZE CHE
DEPOLIMERIZZANO I
MICROFILAMENTI PROVOCA
L'ALLARGAMENTO DEI PLASMODESMI
CON IL CONSEGUENTE PASSAGGIO
NON CONTROLLATO DI
MACROMOLECOLE

L'ACTINA F CONTROLLA L'APERTURA
DEI CANALI E ROGOLA IL PASSAGGIO
DI MACROMOLECOLE

I virus possono passare tra le cellule
perché le proteine virali colocalizzano
con i filamenti di actina del
plasmodesma e la legano.

CITOSCHELETRO ED INTERAZIONI BIOTICHE

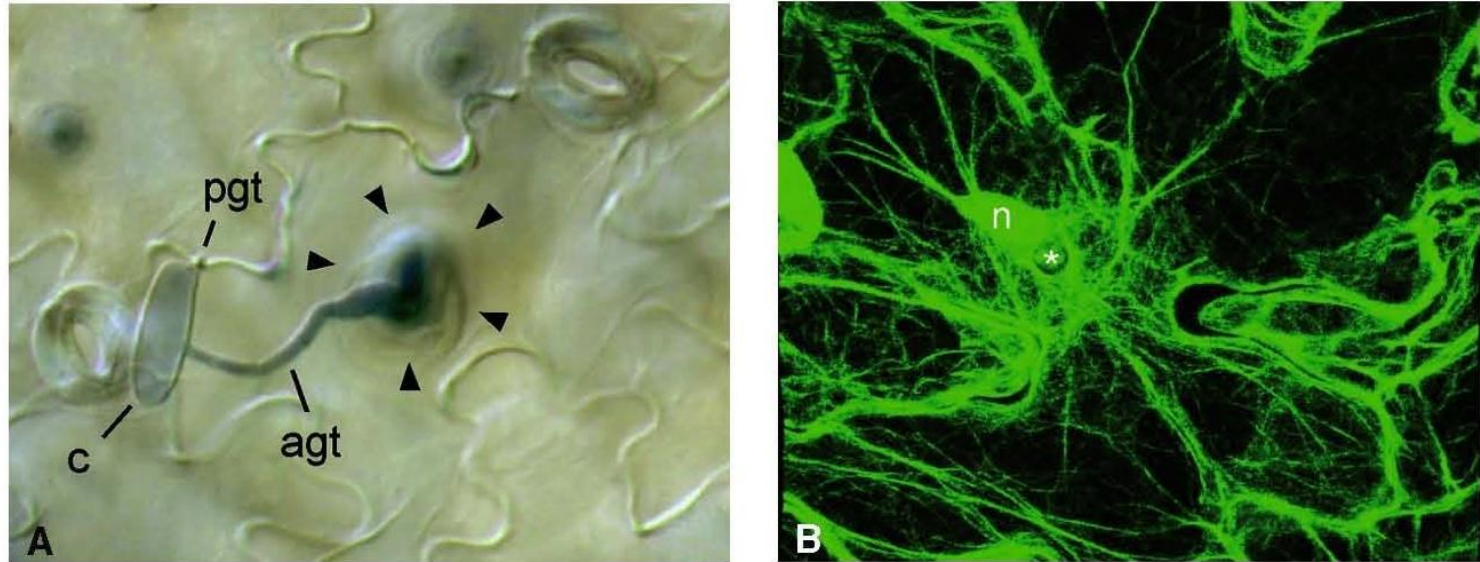


Figura 3.16

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).

IN SEGUITO AD INTERAZIONI TRA CELLULA E PATOGENI SI VERIFICA UNA RIORGANIZZAZIONE DEI FILAMENTI DI ACTINA IN DISPOSIZIONE RADIALE IN CORRISPONDENZA DEL SITO DI PENETRAZIONE

CITOSCHELETRO ED INTERAZIONI BIOTICHE

L' ENDOMICORRIZA È LA SIMBIOSI TRA FUNGHI E PIANTE A LIVELLO RADICALE È ESTREMAMENTE IMPORTANTE PER L'ASSORBIMENTO DEI NUTRIENTI (FOSFATO IN PARTICOLARE) DA PARTE DI QUESTE ULTIME.

IL FUNGO PENETRA ALL'INTERNO DELLE CELLULE RADICALI; LE IFE FUNGINE SI MODIFICANO FINO AD ASSUMERE L'ASPETTO DI VESCICOLE E DI AMMASSI RAMIFICATI (MICORRIZE VESCICOLE-ARBUSCOLARI).

SIMBIOSI: IL FUNGO TRASFERISCE GLI IONI INORGANICI DAL SUOLO ALLA PIANTA , QUESTA TRASLOCA NEL MICELIO FUNGINO MOLECOLE GLUCIDICHE.

CITOSCHELETRO ED INTERAZIONI BIOTICHE

INTERAZIONE FUNGO-RADICE:

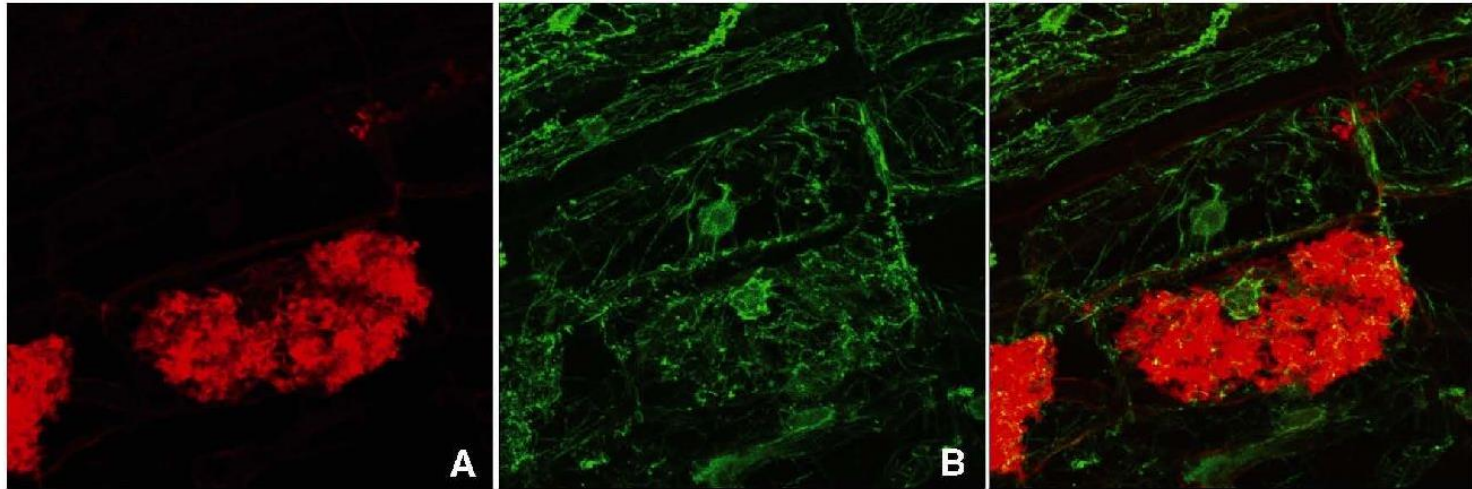


Figura 3.17

Arbuscolo di *Glomus versiforme* in una cellula corticale di *Medicago truncatula*. L'arbuscolo e la fitta rete di microtubuli che lo circondano sono marcati rispettivamente in rosso (A) e in verde (B) con due diverse sonde fluorescenti. In C le due immagini sono sovrapposte (immagini gentilmente fornite da E.B. Blancaflor).

NELLE CELLULE DELLA RADICE MICROTUBULI E MICROFILAMENTI SCOMPAIONO DALLA ZONA DI CITOPLASMA CORTICALE E SI RIASSEMBLANO IN PROSSIMITA' DELLA MEMBRANA PERIARBUSCOLARE CHE HA LA FUNZIONE DI SEPARARE IL CITOPLASMA DELLA CELLULA DALL'ARBUSCOLO E DI GARANTIRE GLI SCAMBI TRA I DUE SIMBIONTI.