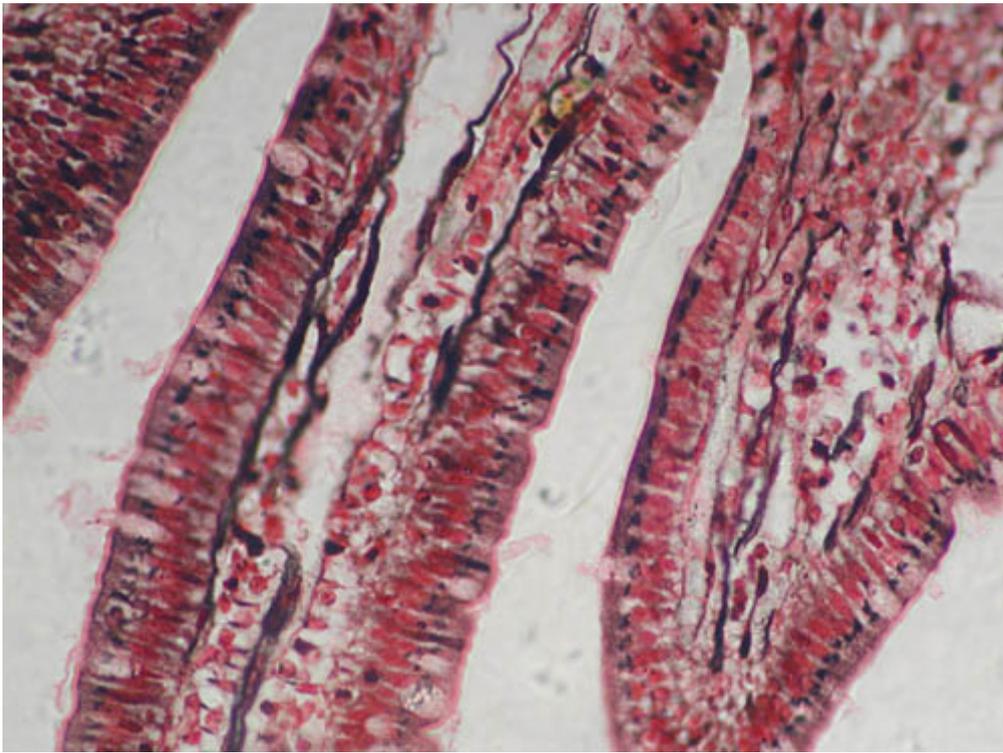
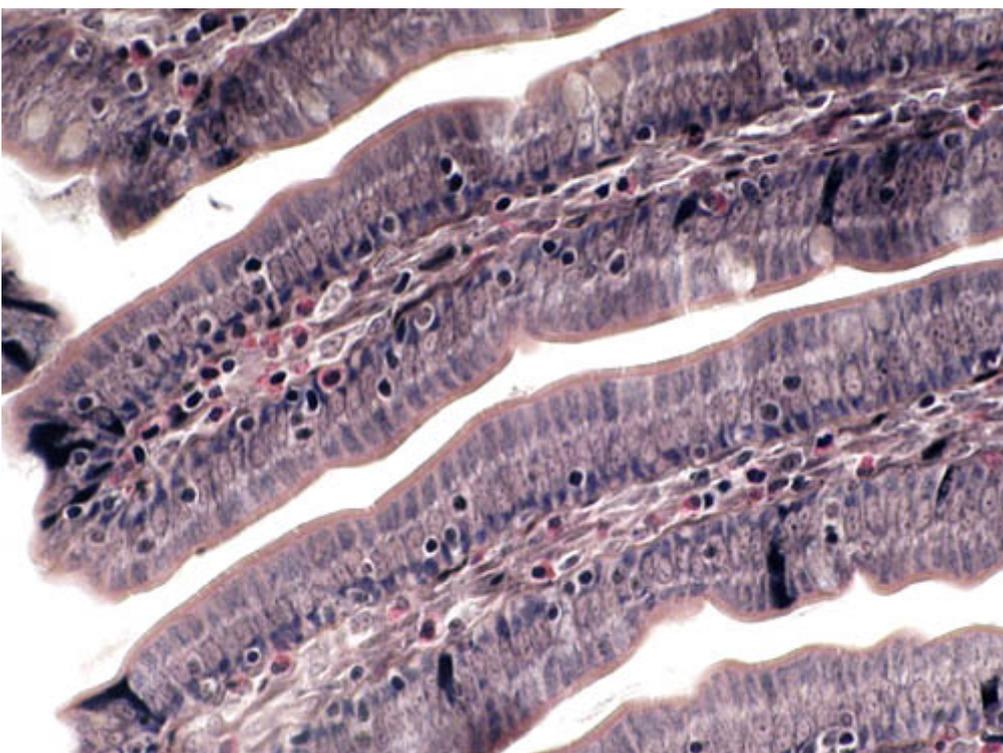


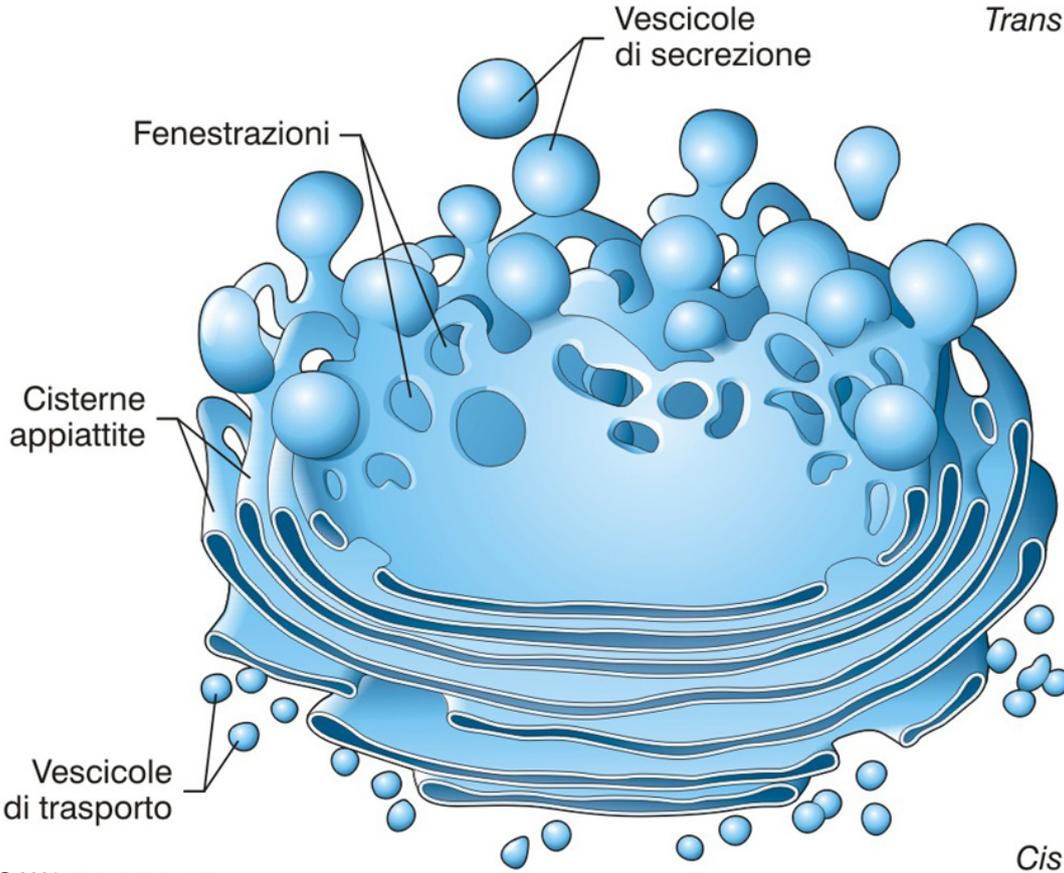
## Apparato del Golgi con impregnazione argentica in enterociti

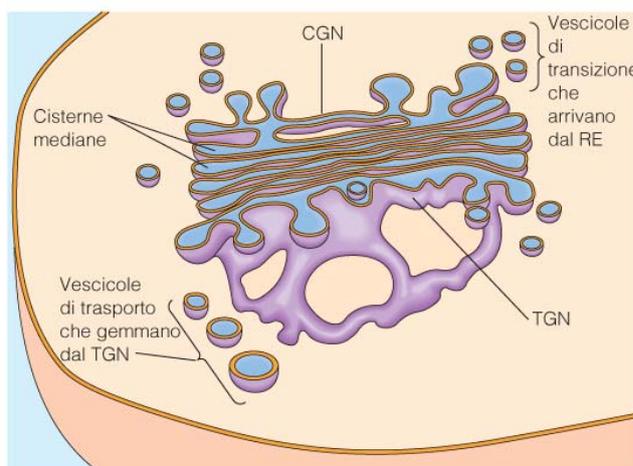
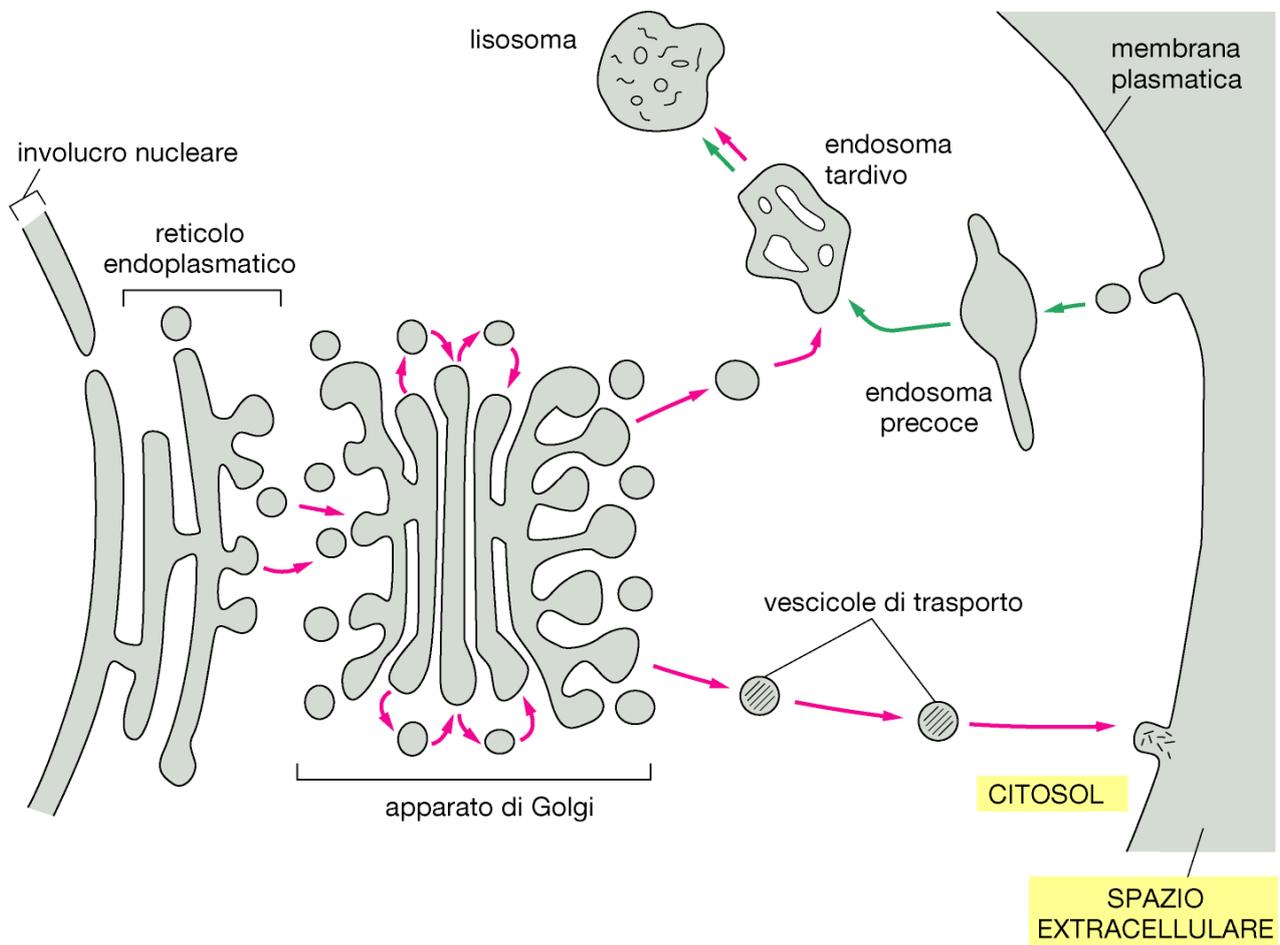


## Lacunoma in enterociti

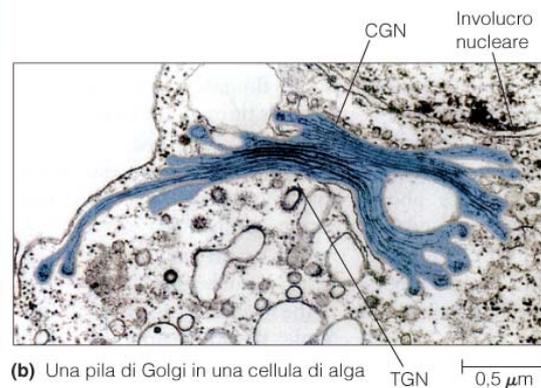


# Apparato del Golgi con impregnazione argentea in enterociti



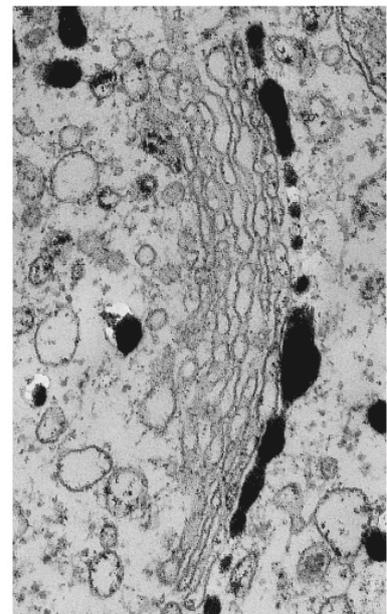
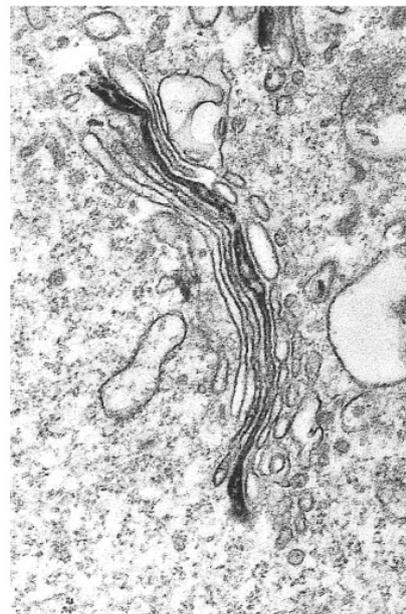
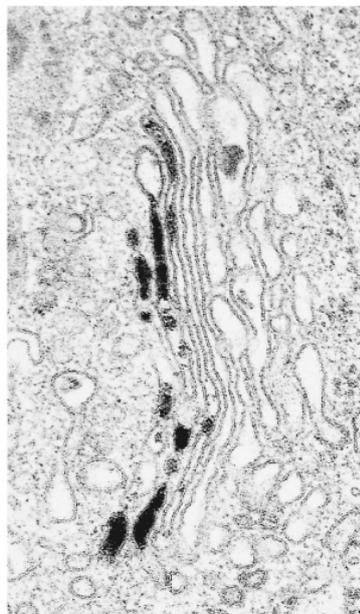
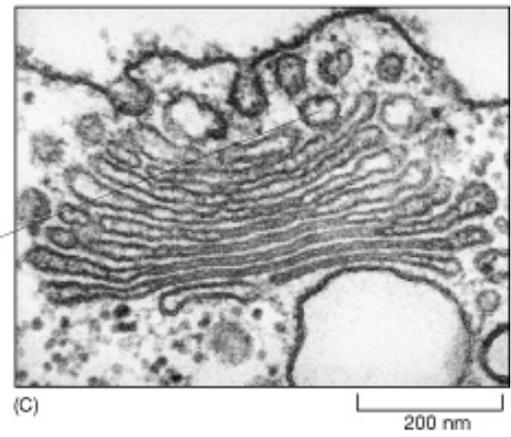
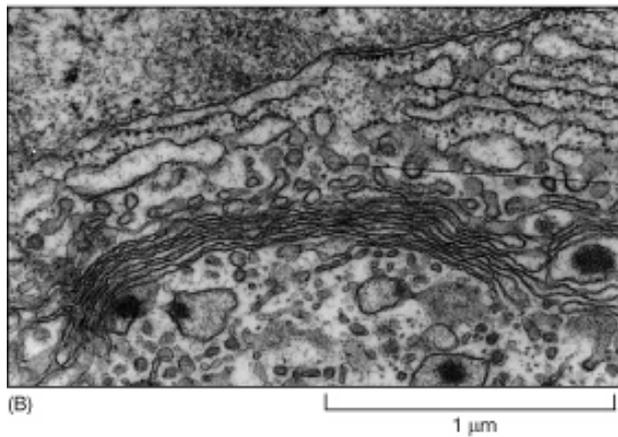
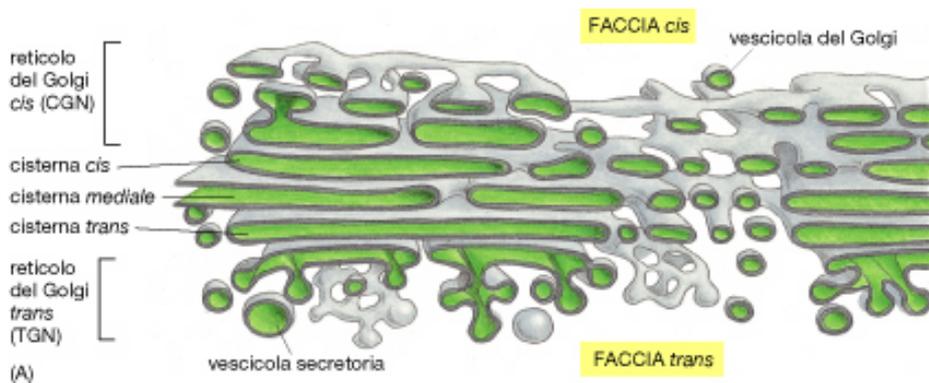


(a) Una pila di Golgi in una cellula animale



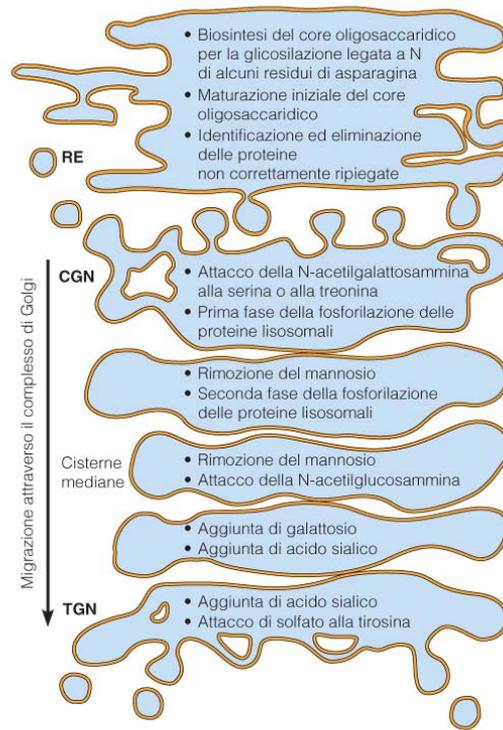
(b) Una pila di Golgi in una cellula di alga TGN 0,5 μm

**Figura 12-4 Struttura del Golgi.** Una pila di Golgi è costituita da poche cisterne appiattite. (a) Alla faccia *cis*, le vescicole di transizione che arrivano dal RE si fondono con le membrane della rete del *cis*-Golgi (CGN). Alla faccia *trans*, le vescicole di trasporto derivano per gemmazione dalla rete del *trans*-Golgi (TGN). Le vescicole di trasporto trasferiscono i lipidi e le proteine agli altri componenti del sistema endomembranoso o formano le vescicole secretorie. (b) Questa micrografia elettronica mostra una pila di Golgi (evidenziata in blu) situata vicino all'involucro nucleare di una cellula di alga (TEM).

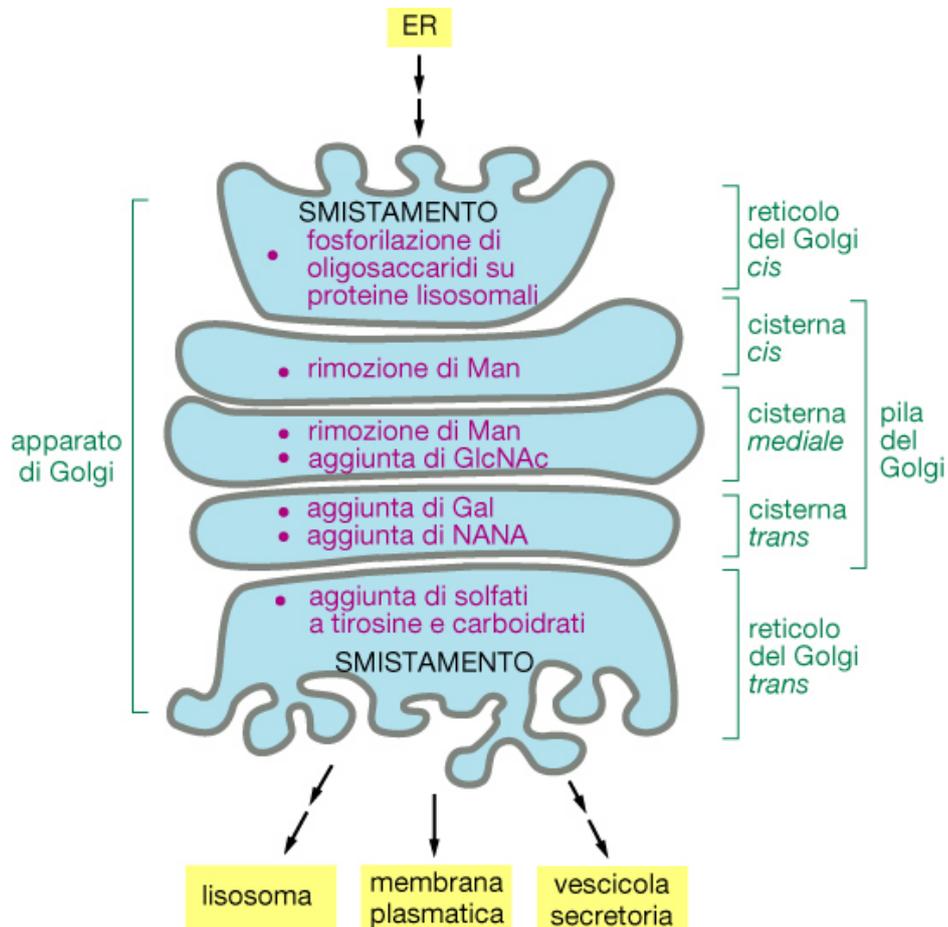


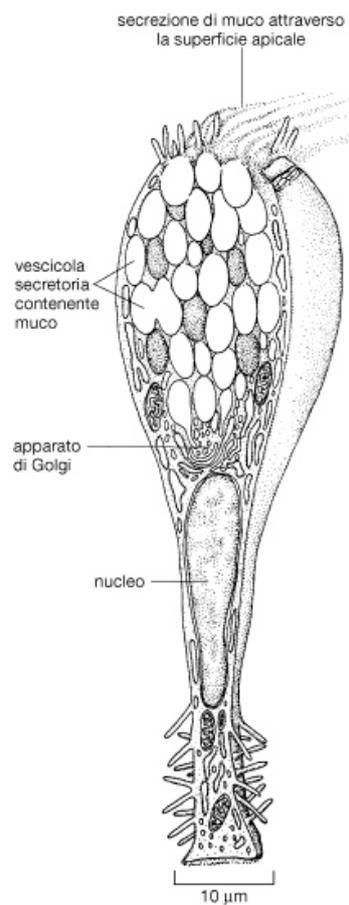
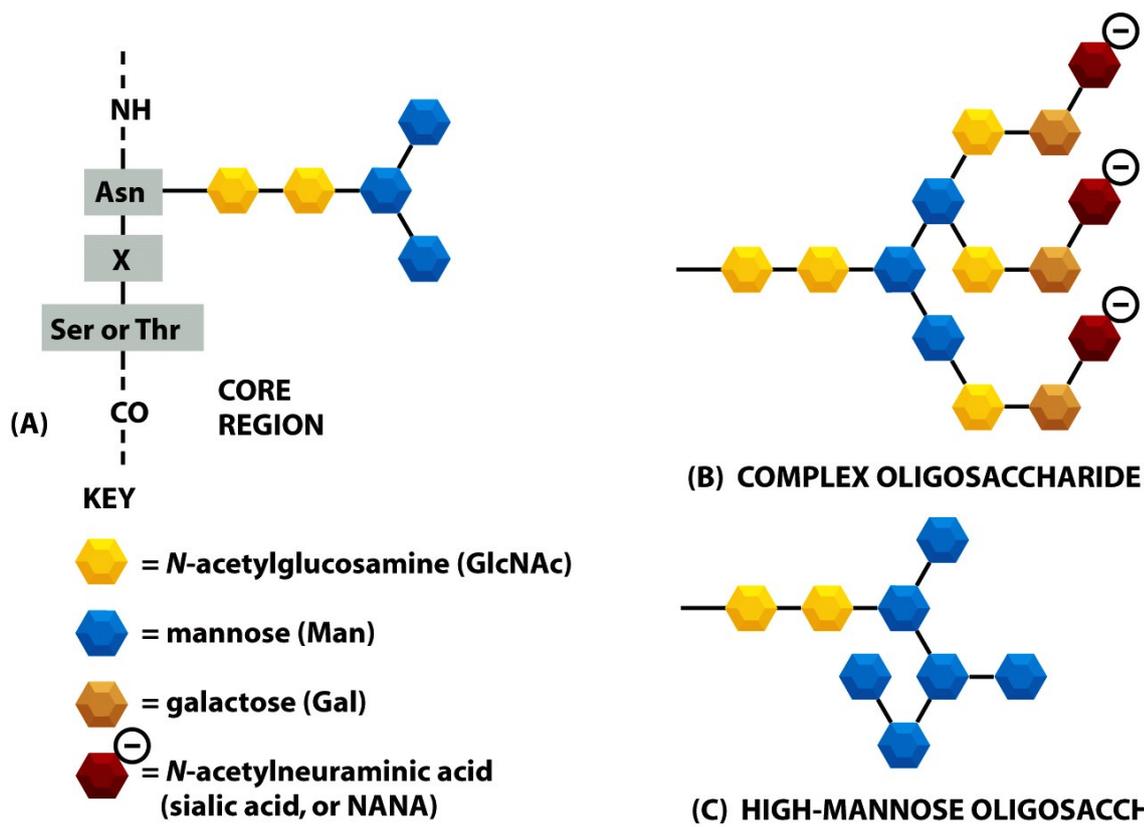
**FIGURA 8.21** Differenze regionali nella composizione della membrana attraverso la pila del Golgi. (a) Il trossido di osmio ridotto impregna preferenzialmente le cisterne *cis* del complesso di Golgi. (b) L'enzima mannosidasi II, che è coinvolto nel taglio dei residui di mannosio dalla parte centrale dell'oligosaccaride come descritto nel testo, si trova di preferenza localizzato nelle cisterne

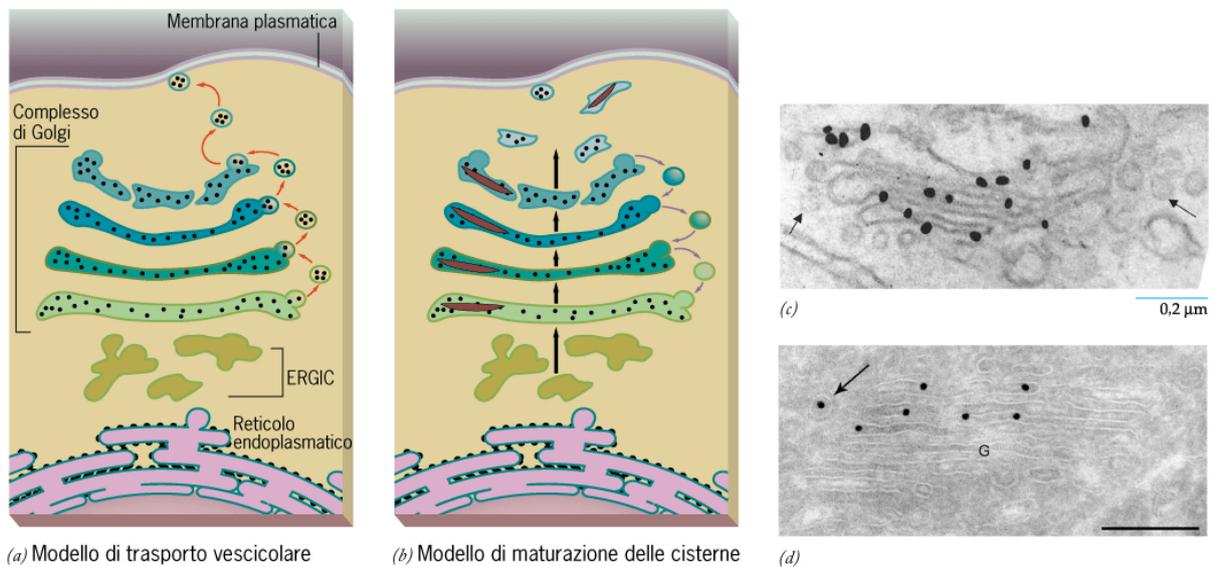
*mediali*. (c) L'enzima nucleoside difosfatasi, che scinde i nucleotidi (per esempio l'UDP) dopo che hanno rilasciato il loro zucchero, è situato preferenzialmente nelle cisterne *trans*. (A, C: DA ROBERT S. DECKER, J. CELL BIOL. 61:603, 1974; B: DA ANGEL VELASCO, ET AL., J. CELL BIOL. 122:41, 1993; PER GENT. CONC. DELLA ROCKEFELLER UNIVERSITY PRESS.)



**Figura 12-6** Compartimentazione delle fasi della glicosilazione e della successiva modificazione delle proteine. Gli enzimi che catalizzano le fasi specifiche della glicosilazione e della ulteriore modificazione delle proteine si trovano in compartimenti diversi, o gruppi di compartimenti, del RE e del complesso di Golgi. La maturazione avviene in successione man mano che le proteine si spostano da un compartimento all'altro. I passaggi elencati in figura sono esempi di potenziali modificazioni e non necessariamente avvengono a carico di tutte le glicoproteine.







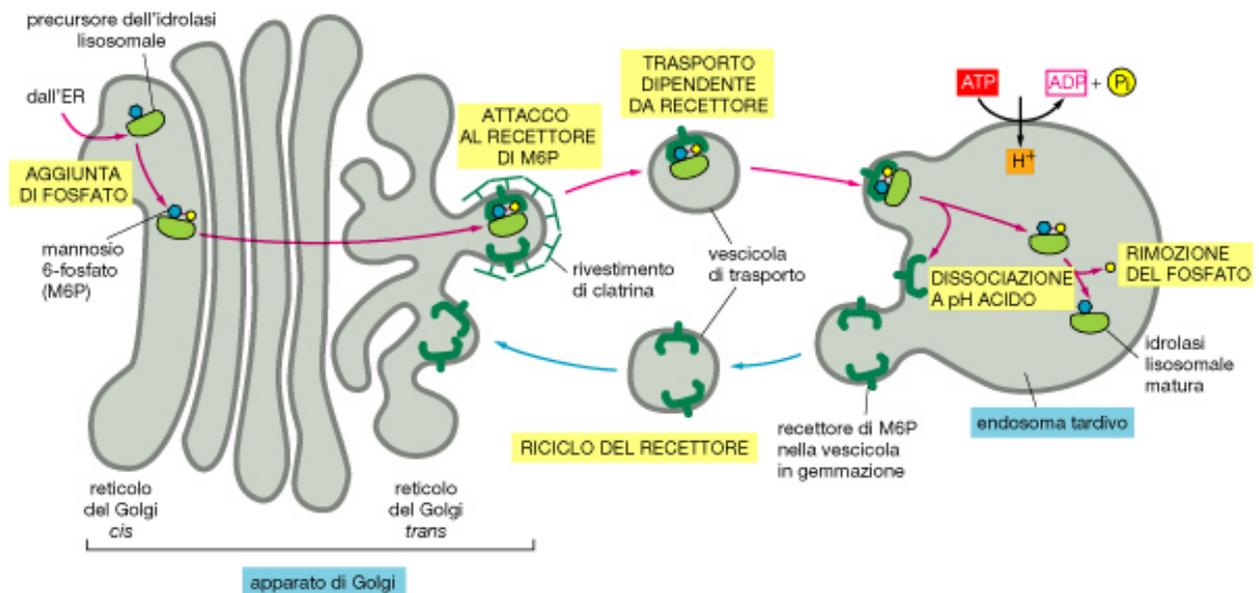
(a) Modello di trasporto vescicolare

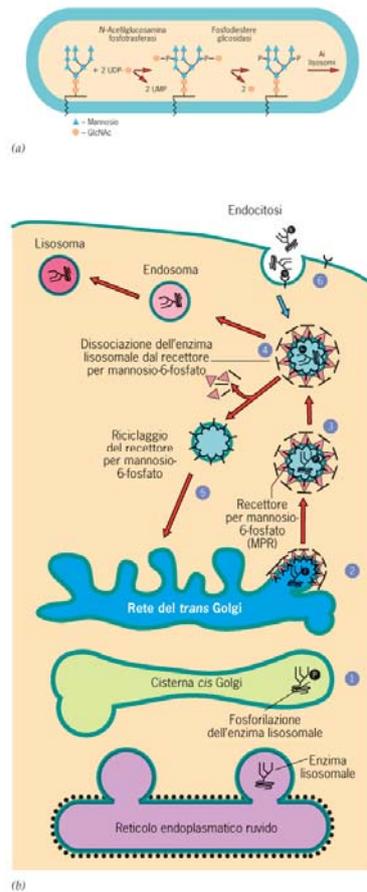
(b) Modello di maturazione delle cisterne

(c)

(d) Micrografia elettronica di natura simile a quella in c, ma, in questo caso, le particelle di oro non sono legate al carico, ma alla mannosidasi II, un enzima presente nelle cisterne *mediali* del Golgi. L'enzima compare sia nelle cisterne che in una vescicola (freccia). La vescicola marcata sta presumibilmente trasportando l'enzima in direzione retrograda per compensare il movimento anterogrado dell'enzima maturato nelle cisterne. Barra, 0,2  $\mu\text{m}$ . (Un terzo modello del trasporto intra-Golgi è discusso in Cell 133:951, 2008). (c: Da ALEXANDER A. MIROV, ET AL., PER GENT. CONC. DI ALBERTO LUINI, J. CELL BIOL. 155:1234, 2001; D: Da JOSE A. MARTINEZ-MENARGUEZ, ET AL., PER GENT. CONC. DI JUDITH KLUMPERMAN, J. CELL BIOL. 155:1214, 2001; ENTRAMBE CON IL PERMESSO DELLA ROCKEFELLER UNIVERSITY PRESS).

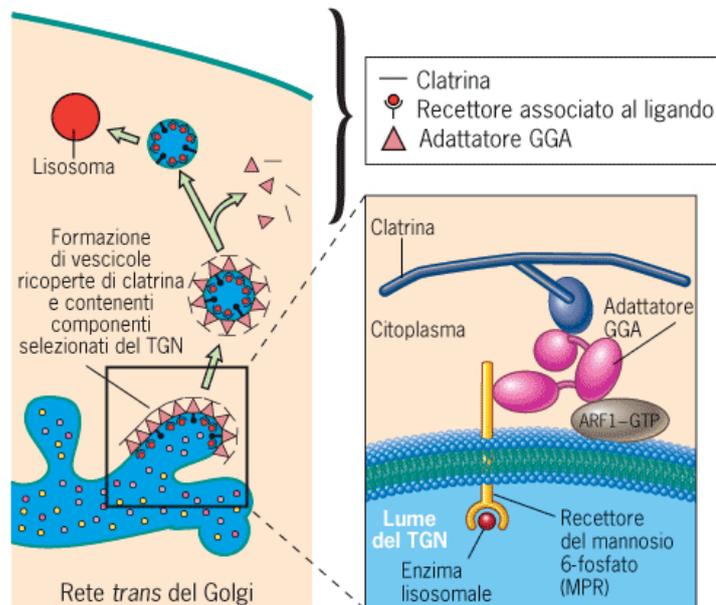
**FIGURA 8.23 Modelli che illustrano le dinamiche di trasporto attraverso il complesso di Golgi.** (a) Nel modello di trasporto vescicolare, il carico (puntini neri) è trasportato in direzione anterograda dalle vescicole di trasporto, mentre le cisterne stesse restano degli elementi stabili. (b) Nel modello di maturazione delle cisterne, le cisterne progrediscono gradualmente da una posizione *cis* ad una *trans* e poi si disperdono nel TGN. Le vescicole di trasporto muovono enzimi residenti nel Golgi (indicati dalle vescicole colorate) in una direzione retrograda. Gli oggetti rossi a forma di lente rappresentano grossi carichi di materiali, come i complessi di procollagene di fibroblasti. (c) Micrografia elettronica di un'area del complesso di Golgi in una sezione sottile congelata di una cellula infettata con il virus della stomatite vescicolare (VSV). I punti neri sono particelle di oro della grandezza di nanometri legate per mezzo di anticorpi alla proteina



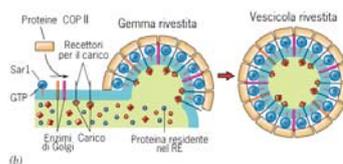
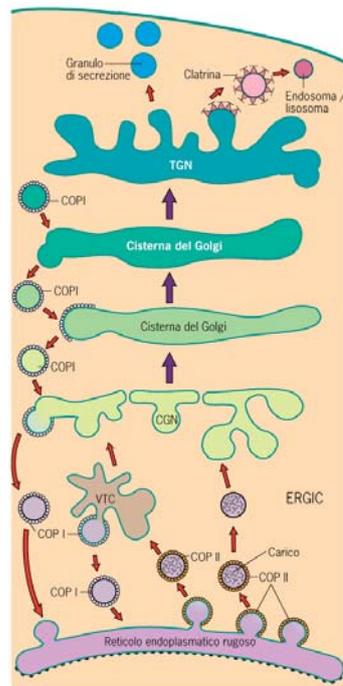
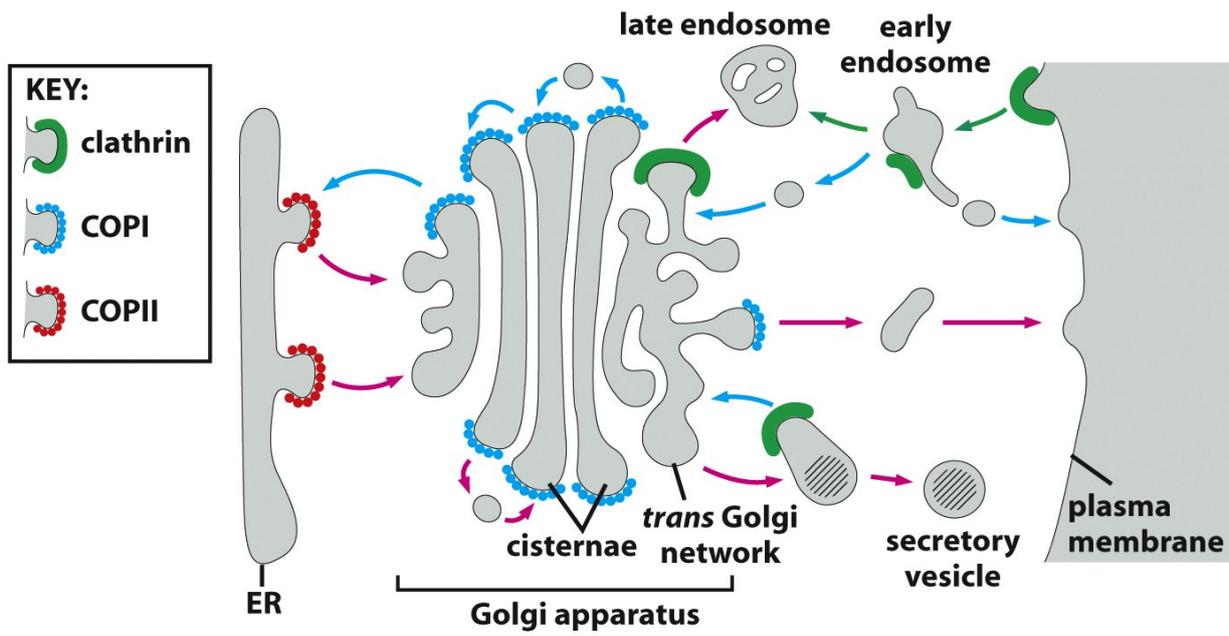


**FIGURA 8.29 Il meccanismo attraverso il quale gli enzimi lisosomiali sono indirizzati ai lisosomi.** (a) Gli enzimi lisosomiali sono riconosciuti nelle cisterne *cis* da un enzima in grado di trasferire una *N*-acetilglucosamina fosforilata da un nucleotide donatore, ad uno o più residui di mannosio di oligosaccaridi legati all'*N*. La componente di glucosamina è poi rimossa, in una seconda fase, da un secondo enzima che lascia i residui di mannosio 6-fosfato come parte della catena oligosaccaridica. (b) Diagramma schematico che mostra le vie seguite da un enzima lisosomiale (in nero) dal suo sito di sintesi nel RE fino alla sua consegna ad un lisosoma. I residui di mannosio dell'enzima lisosomiale sono fosforilati nelle cisterne del Golgi (fase 1) e poi selettivamente incorporati in vescicole rivestite da clatrina a livello del TGN (fase 2). Si pensa che i recettori per il mannosio 6-fosfato abbiano un duplice ruolo: interagiscono specificamente con gli enzimi lisosomiali nella parte luminale della vescicola e interagiscono specificamente con adattatori sul lato citoplasmatico della vescicola stessa (fase 3). I recettori per il mannosio 6-fosfato si separano dagli enzimi prima della formazione dei lisosomi (fase 4) e sono restituiti al complesso di Golgi (fase 5). Gli enzimi lisosomiali sono inviati ad un endosoma e infine ad un lisosoma. I recettori per il mannosio 6-fosfato sono anche presenti nella membrana plasmatica dove sono in grado di catturare enzimi lisosomiali secreti nello spazio extracellulare, riportandoli alla via che li indirizza in un lisosoma (fase 6).

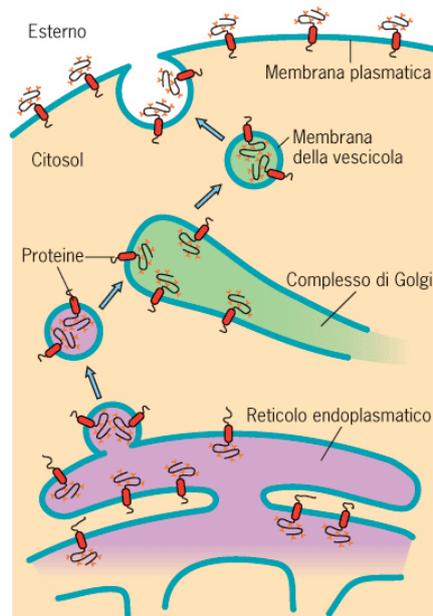
Garald Kary  
Biologia cellulare e molecolare  
FASIS



**FIGURA 8.30 La formazione di vescicole rivestite da clatrina nel TGN.** Le vescicole rivestite da clatrina che gemmano dal TGN contengono GGA, una proteina adattatore formata da diversi domini. Uno dei domini del GGA si lega ai domini citosolici delle proteine di membrana, incluse quelle che sono destinate alla membrana che circonda i lisosomi, ed anche al MPR che lega gli enzimi lisosomiali. Altri domini del GGA si legano alla ARF1 ed alla sottostante rete di molecole di clatrina citosolica.

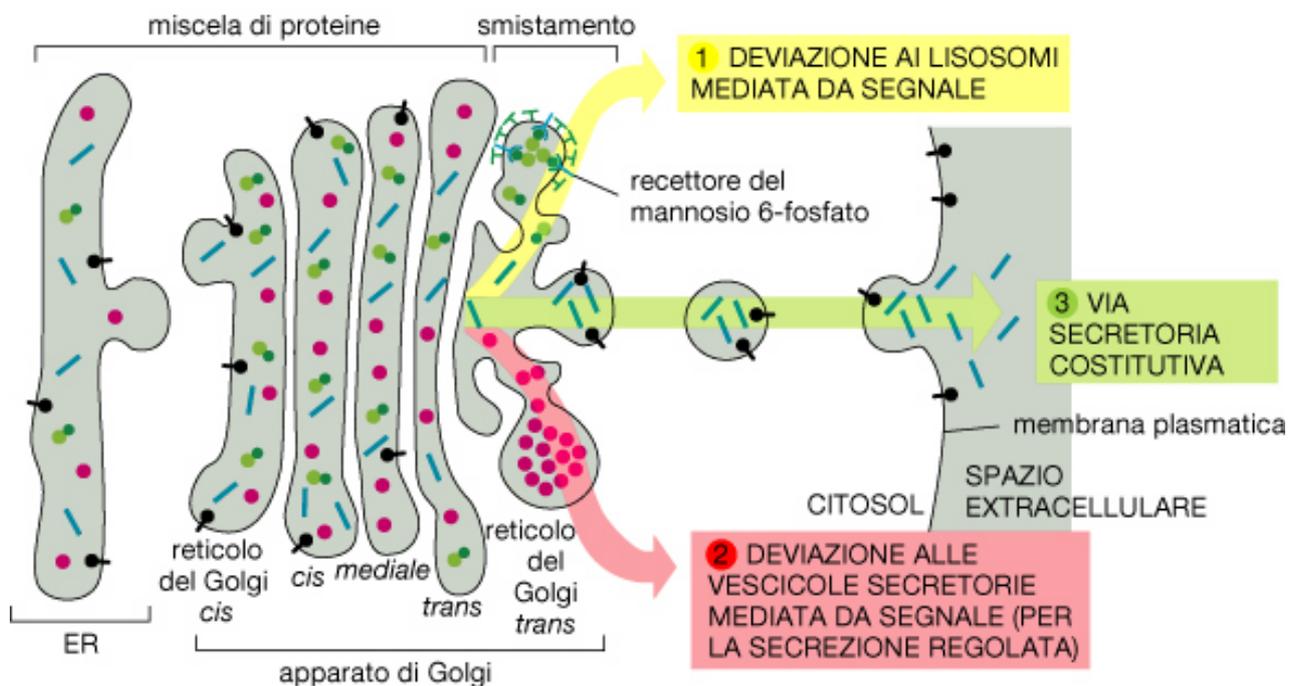


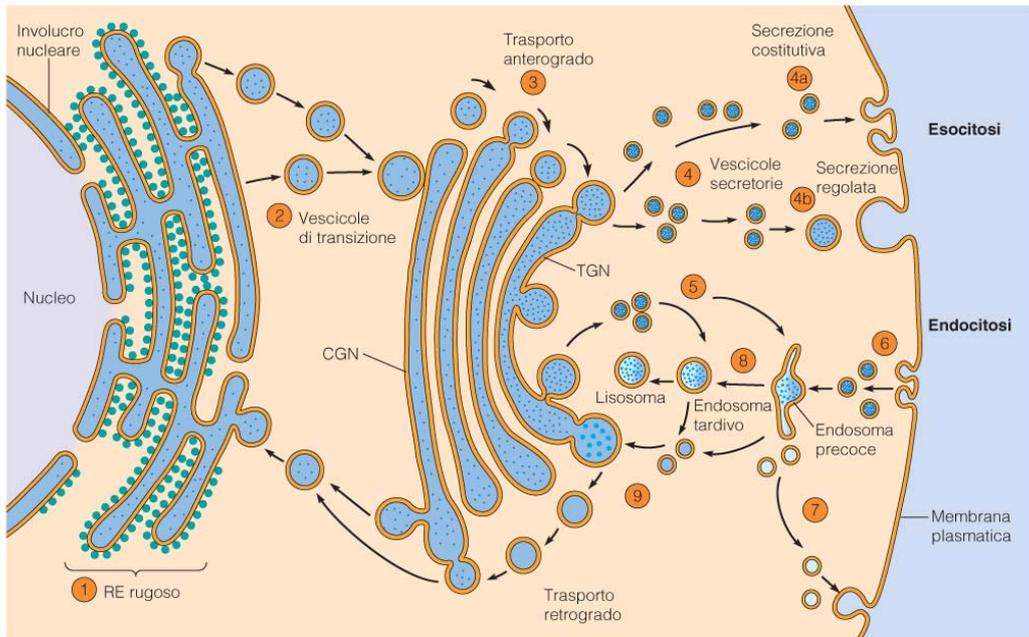
**FIGURA 8.25** Flusso dei materiali tra i compartimenti membranosi del percorso biosintetico-secretivo ad opera delle vescicole di trasporto. (a) Si pensa che i tre diversi tipi di vescicole rivestite presenti in questo schema abbiano diversi ruoli nel trasporto. Le vescicole rivestite da COPII mediano il trasporto dal RE all'ERGIC e al complesso di Golgi. Le vescicole rivestite da COPI riportano indietro al RE le proteine dall'ERGIC e dal complesso di Golgi. Le vescicole rivestite da COPI trasportano anche gli enzimi del Golgi tra le cisterne in direzione retrograda. Le vescicole ricoperte da clatrina mediano il trasporto dal TGN ad endosomi e lisosomi. Il trasporto dei materiali lungo la via endocitica non è mostrato in questo schema. (b) Schema dell'assemblaggio di una vescicola rivestita da COP II. L'assemblaggio ha inizio quando Sar1 è reclutato a livello della membrana del RE e attivato dallo scambio di GDP. Queste fasi sono mostrate nella Figura 8.26. Le proteine del carico che sono nel lume del RE (sfere e rombi rossi) si legano alle estremità luminali dei recettori transmembrana per il carico. Questi recettori poi si concentrano all'interno della vescicola rivestita attraverso interazioni fra i loro code citosolici ed i componenti del rivestimento di COP II. Le proteine del RE (ad es. BiP) sono generalmente escluse dalle vescicole rivestite (sfere blu). Quelle che casualmente vengono incluse in una vescicola rivestita sono riportate al RE, come descritto in seguito nel testo. Una delle proteine di rivestimento di COP, detta Sec24p, può esistere almeno in quattro diverse isoforme. È probabile che diverse isoforme di questa proteina riconoscano e legino proteine di membrana con diversi segnali di smistamento, ampliando la specificità delle tipologie di materiale che possono essere trasportati dalle vescicole COPII.



**FIGURA 8.14** **Mantenimento dell'asimmetria della membrana.**

Quando una proteina è sintetizzata nel RE rugoso, viene subito inserita nel doppio strato lipidico in un orientamento prevedibile determinato dalla sua sequenza aminoacidica. Questo orientamento è mantenuto durante il suo viaggio nel sistema delle endomembrane, come illustrato in questa figura. Le catene di carboidrati, che vengono aggiunte per prime nel RE, forniscono un modo conveniente per determinare l'asimmetria della membrana perché esse sono sempre presenti sul lato cisternale delle membrane citoplasmatiche che diventa il lato esoplasmico della membrana plasmatica, dopo la fusione delle vescicole con la membrana cellulare.

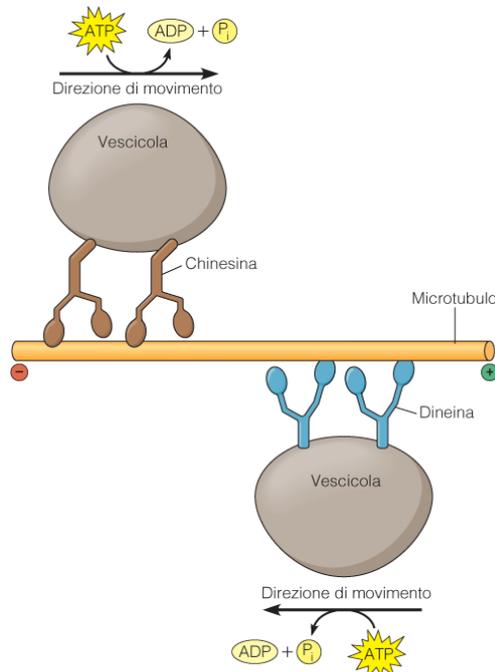




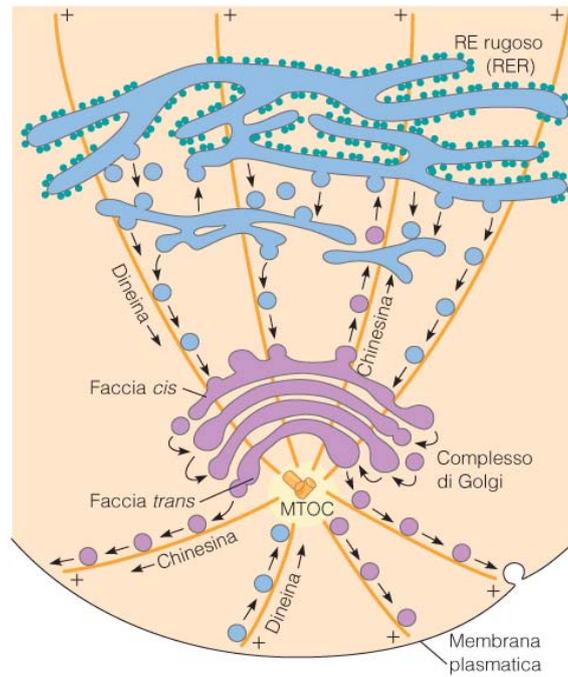
**Figura 12-8 Traffico delle vescicole attraverso il sistema endomembranoso.** Le vescicole trasportano i lipidi e le proteine lungo diverse vie che dal RE, attraverso il complesso di Golgi, portano a varie destinazioni, comprendenti le vescicole secretorie, gli endosomi e i lisosomi. ① Le proteine sono sintetizzate sui ribosomi attaccati alla faccia citoplasmatica del RE rugoso. Le fasi iniziali della glicosilazione avvengono nel lume del RE. ② Le vescicole di transizione trasportano le proteine neo-

sintetizzate e glicosilate al CGN. ③ I lipidi e le proteine si spostano attraverso le cisterne del Golgi per mezzo delle vescicole navetta o come vescicole mature. Al TGN, le vescicole gemmano per formare ④ le vescicole secretorie o ⑤ gli endosomi, a seconda del loro contenuto proteico. Le vescicole secretorie si spostano verso la membrana plasmatica, dove liberano i loro contenuti per esocitosi o ④a costitutivamente o ④b in risposta ad un adeguato segnale. ⑥ Proteine ed altro materiale vengono internaliz-

zati nella cellula per endocitosi, formando vescicole di endocitosi che si fondono con gli endosomi precoci. ⑦ I componenti cellulari non destinati alla digestione, in seguito alla endocitosi vengono riciclati alla membrana plasmatica. ⑧ Gli endosomi precoci contenenti il materiale destinato alla digestione maturano formando endosomi maturi e poi lisosomi. ⑨ Il movimento retrogrado permette il ritorno delle proteine compartimento-specifiche ai compartimenti iniziali.

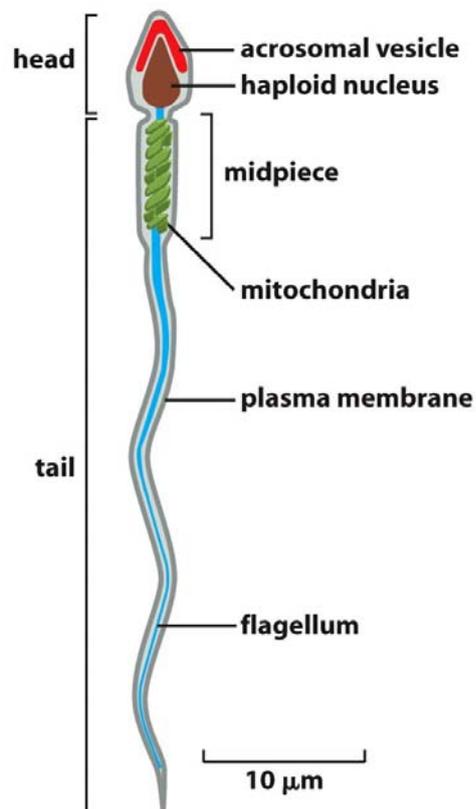


**Figura 16-2 Motilità basata sui microtubuli.** Chinesine e dineine sono famiglie di proteine che usano l'energia derivante dall'idrolisi dell'ATP per "camminare" lungo i microtubuli, trasportando strutture intracellulari. In generale, le proteine della famiglia delle chinesine muovono le vescicole o gli organelli verso le estremità positive dei microtubuli, cioè dal corpo cellulare verso la periferia. La dineina si sposta nella direzione opposta, verso le estremità negative dei microtubuli e, quindi, verso il centro della cellula, dove è localizzato il centro di organizzazione dei microtubuli (MTOC).



**Figura 16-5 Microtubuli, MAP motrici e complesso di Golgi: un modello.** Le vescicole che vanno e provengono dal Golgi sono attaccate a microtubuli e si ritiene siano spostate da MAP motrici, simili o identiche alla dineina e alla chinesina. La dineina è una MAP motrice che si dirige verso l'estremità negativa dei microtubuli, mentre la chinesina si dirige verso l'estremità positiva. Quindi, le vescicole derivate dal RE o dalla membrana plasmatica sono portate verso il Golgi e l'MTOC dalla dineina, mentre le vescicole che si staccano dal Golgi sono portate verso il RE o verso la periferia cellulare dalle chinesine.

## Acrosoma: origine dal Golgi



# Funzioni del Complesso del Golgi

- **centro di maturazione e smistamento delle proteine della via secretoria**
- **completamento del processo di glicosilazione delle proteine**
- **sintesi di glicosaminoglicani**
- **fosforilazione di un mannosio legato alle proteine destinate ai lisosomi → indirizzamento degli enzimi lisosomiali**
- **Formazione dell'acrosoma**