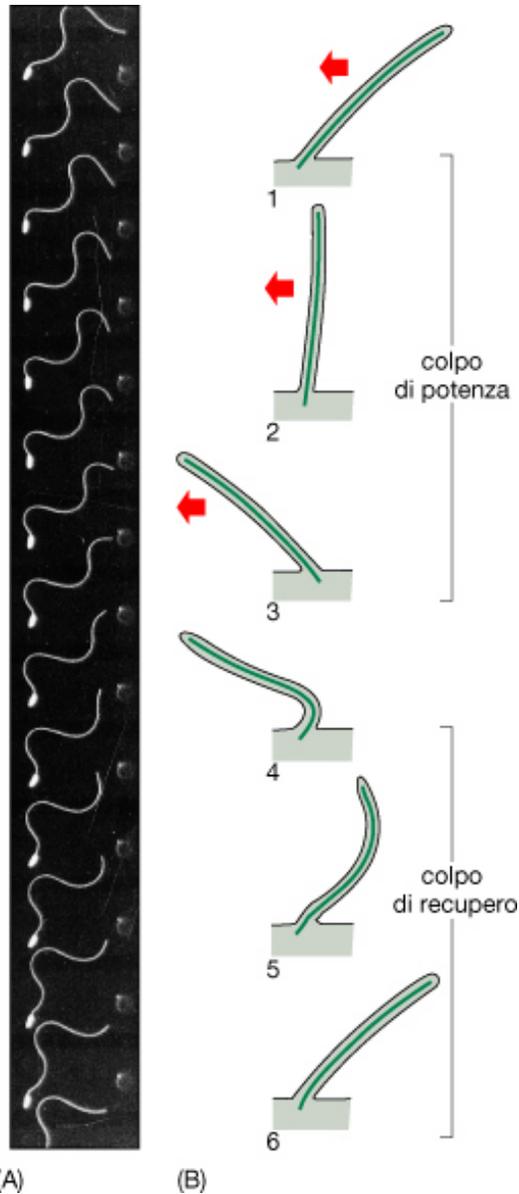
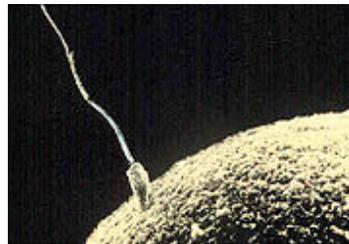


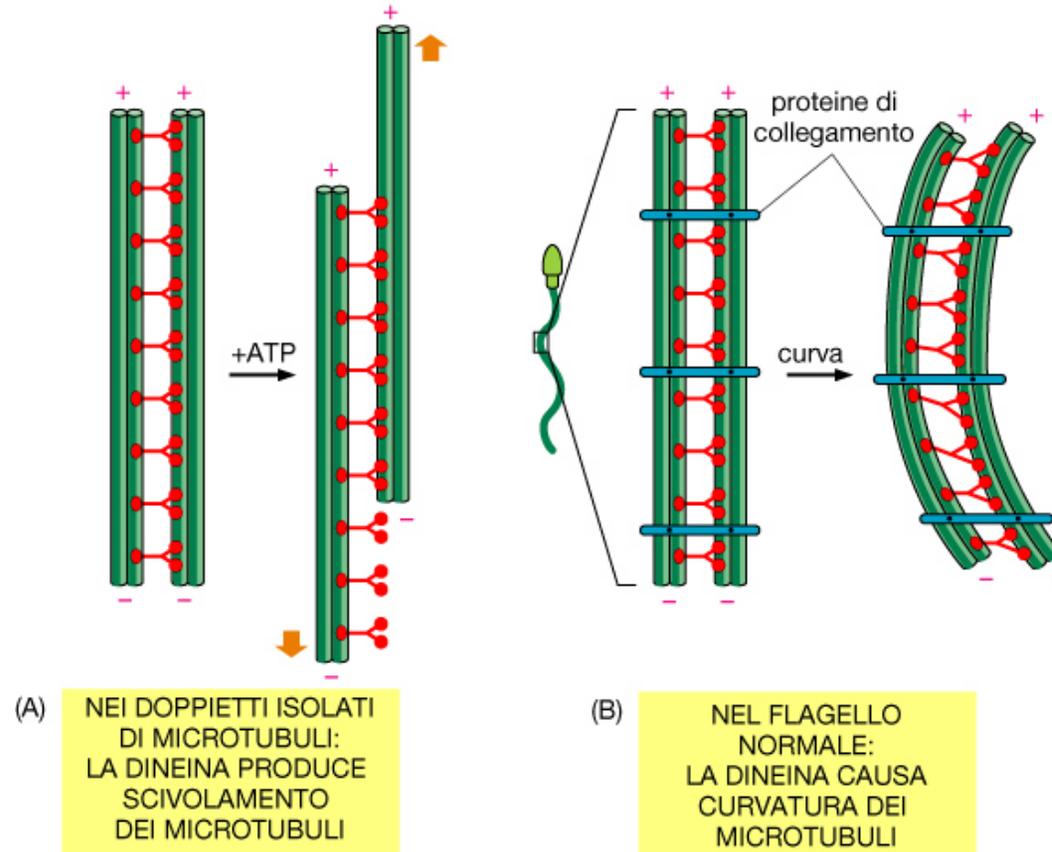
ciglia e flagelli



Il movimento di un flagello (A) o di un ciglio (B) deriva dal piegamento del suo nucleo chiamato Assonema; esso è composto interamente da microtubuli e dalle proteine a loro associate. Da notare che per quanto riguarda il movimento delle cilia, un veloce colpo di potenza delle fasi 1 e 2 in cui il fluido è spinto sopra la superficie della cellula, è seguito da un colpo lento nelle fasi 3, 4 e 5.



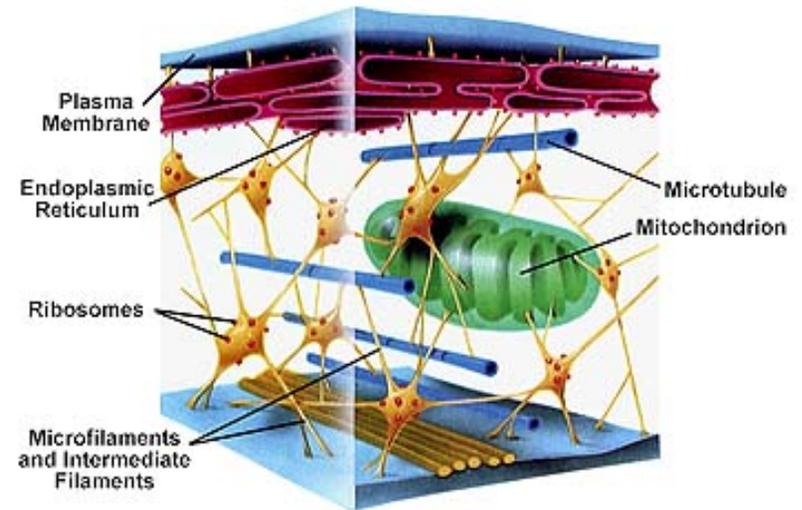
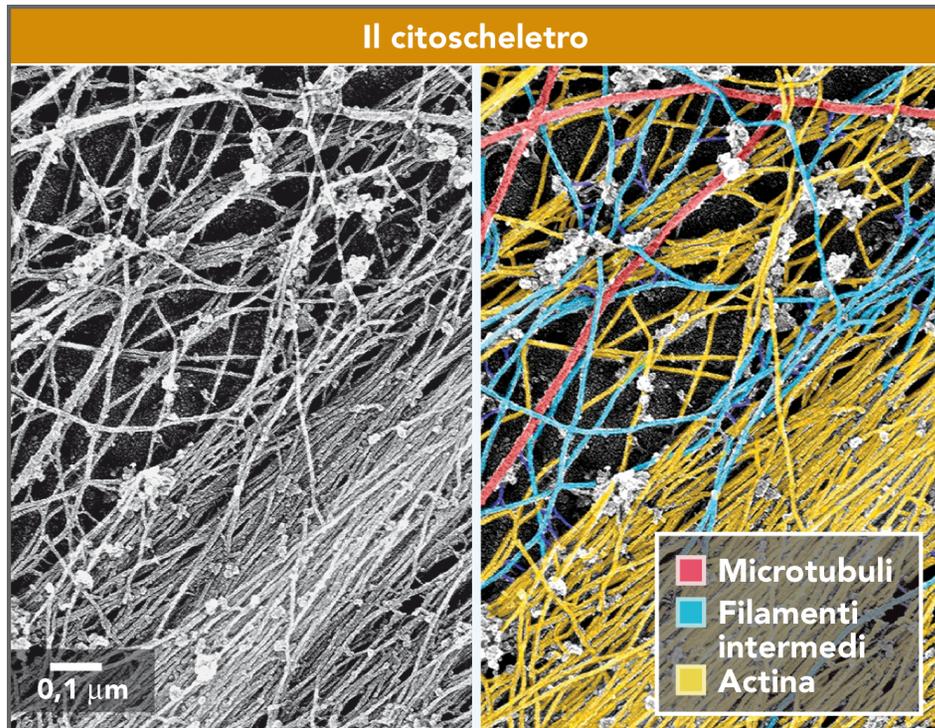
Cilia, Flagelli e Microtubuli



- A: Scivolamento delle doppiette di microtubuli con le relative molecole di dineina all'atto dell'isolamento;
B: Flessibilità delle stesse doppiette di microtubuli intatti.

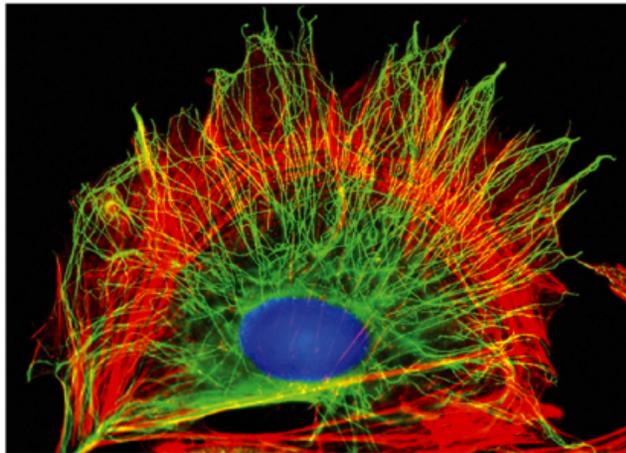
Citoscheletro

Microtubuli



Il citoscheletro svolge il ruolo di impalcatura intracellulare.

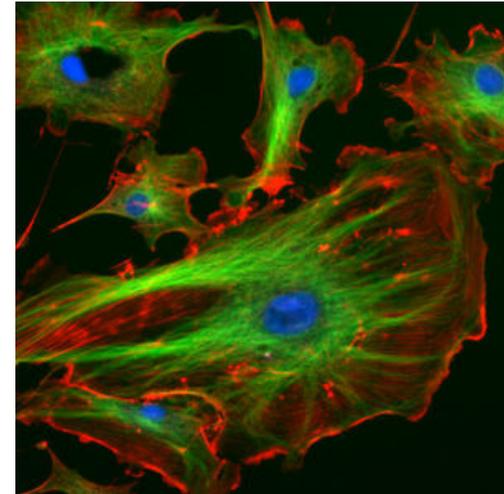
Il citoscheletro è una struttura dinamica coinvolta in primo luogo nella forma delle cellule ma anche nel loro funzionamento, nella disposizione intracellulare degli organelli e nei trasporti intracellulari di organelli e molecole, nella migrazione cellulare, nella struttura e il movimento di flagelli e cilia, nella divisione cellulare.



10 μm

Microtubuli

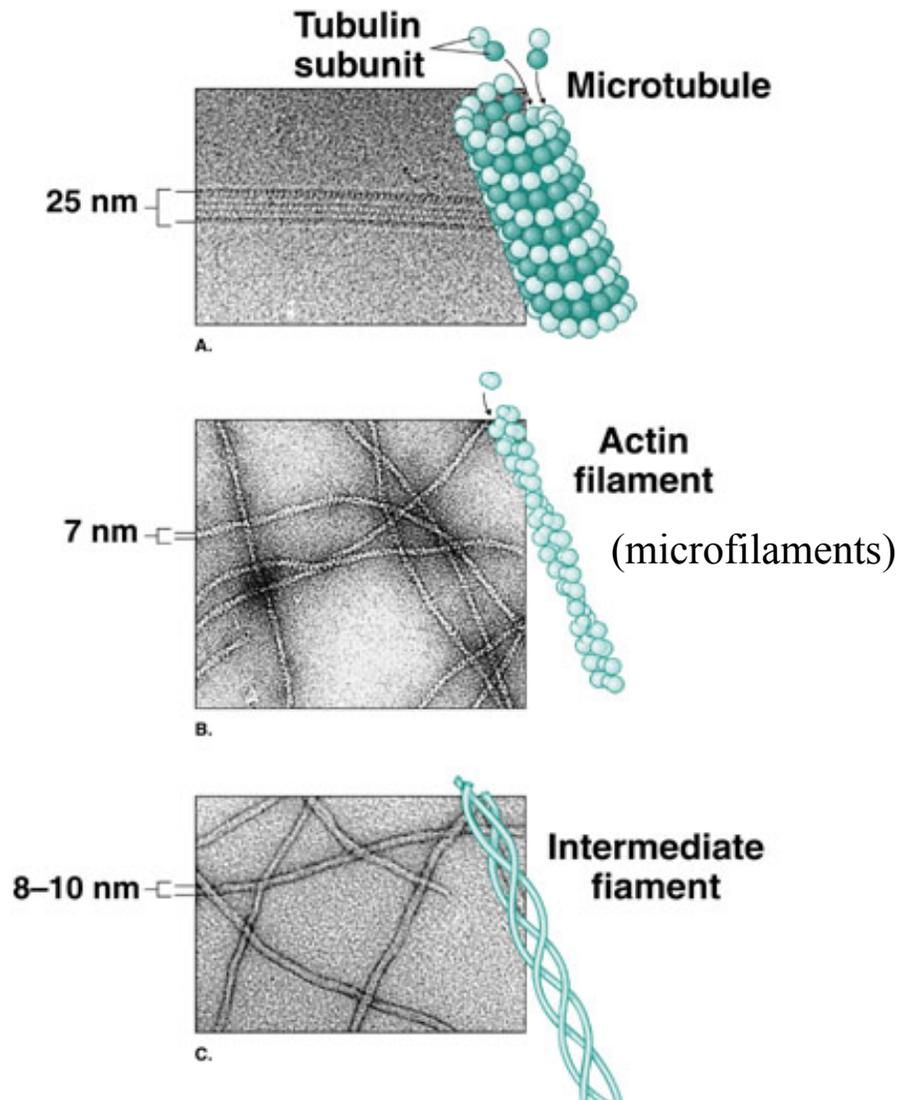
Microfilamenti



Due reazioni di immunistochemica di cellule eucariote con anticorpi anti-actina (rosso) e anti tubulina (verde) e con la marcatura della cromatina in blu

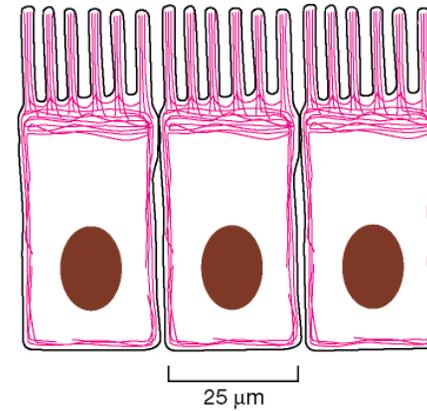
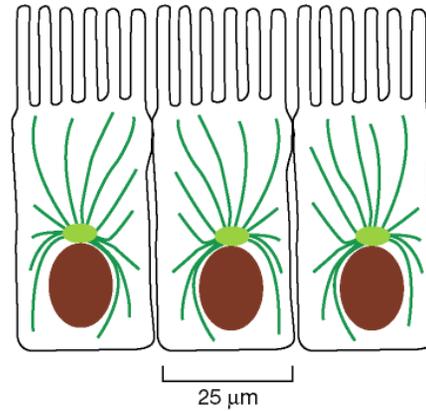
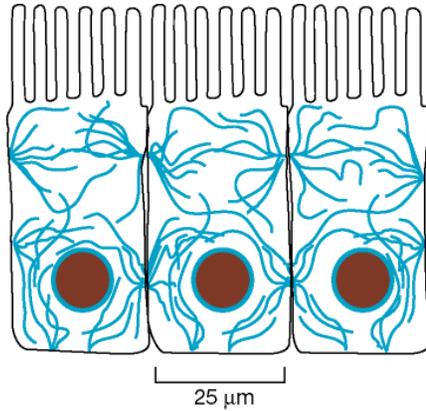
Il citoscheletro è presente in tutte le cellule eucariote e recentemente è stato anche identificato in cellule procariote.

Il citoscheletro è composto di 3 tipi di filamenti che si differenziano per composizione e dimensione:

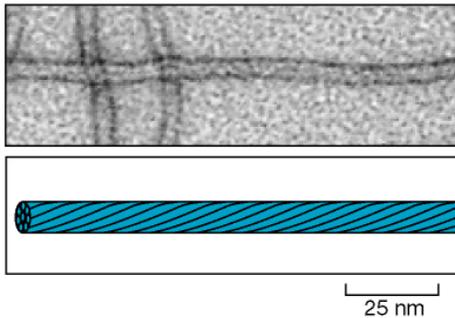


Comuni a tutte le cellule

Lamina nucleare +
Diverse tipologie a secondo
del tipo cellulare
(neurofilamenti,
citocheratine)

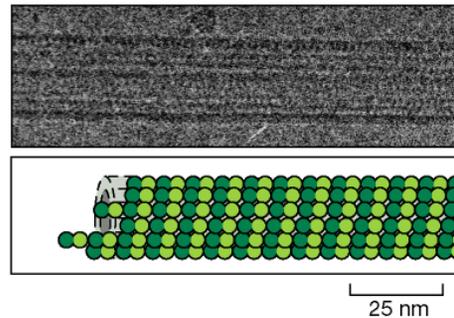


FILAMENTI INTEREDI



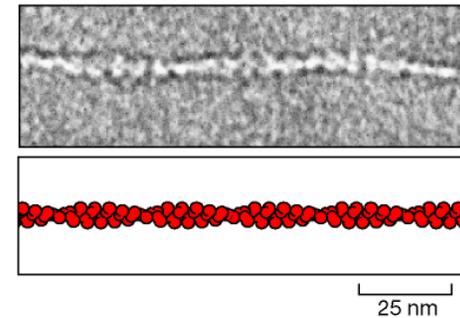
I **filamenti intermedi** sono fibre simili a corde del diametro di 10 nm circa; sono costituite dalle proteine dei filamenti intermedi, una grande famiglia di molecole piuttosto eterogenea. I filamenti intermedi di un certo tipo formano un tessuto subito sotto la membrana nucleare, che si chiama lamina nucleare. Altri tipi si estendono nel citoplasma, irrobustendo le cellule e distribuendo le sollecitazioni meccaniche cui va soggetto il tessuto epiteliale; a questo scopo attraversano tutto il citoplasma da una giunzione cellulare all'altra. (Foto al microscopio gentilmente concessa da R. Quinlan.)

MICROTUBULI

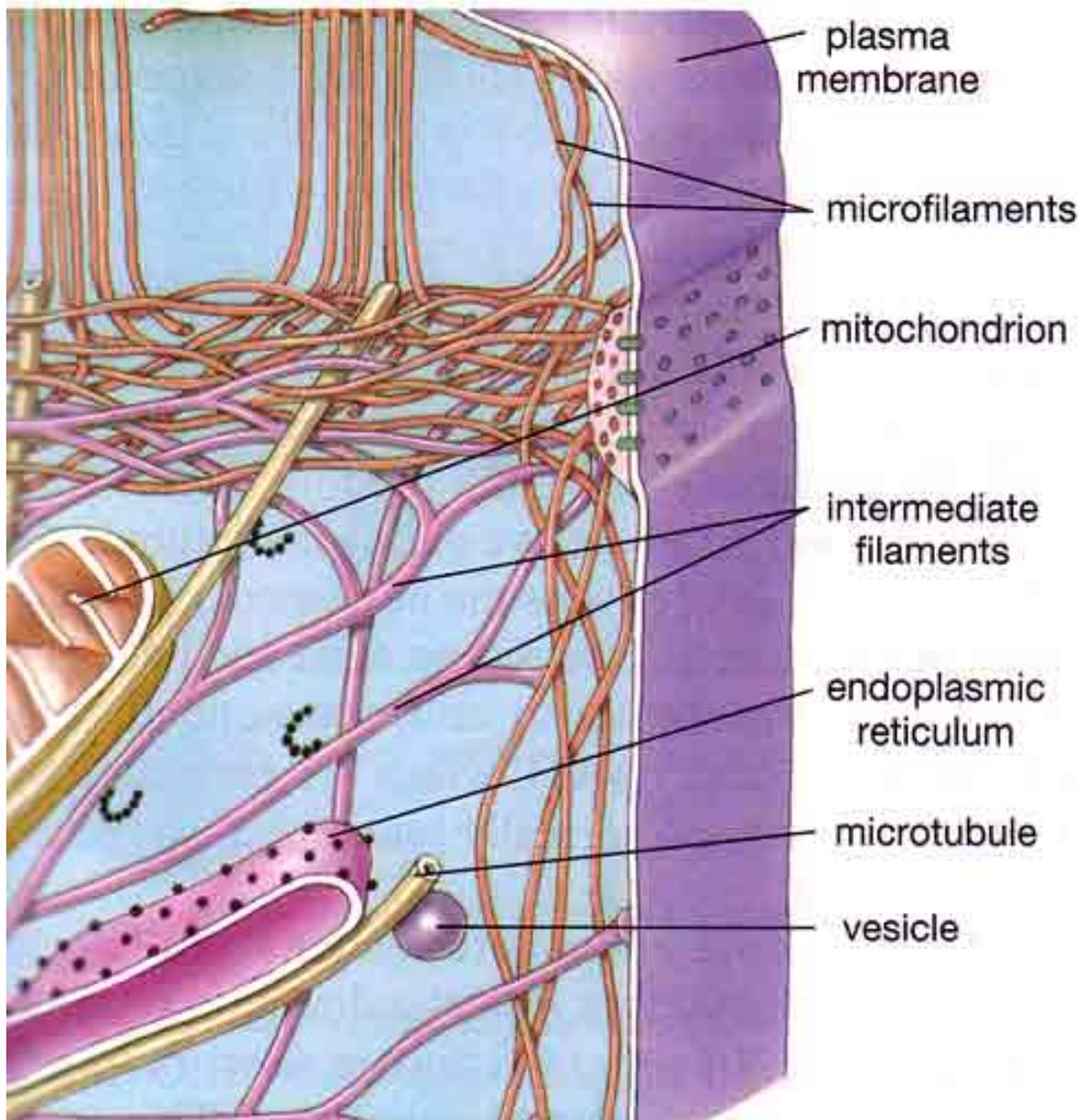


I **microtubuli** sono lunghi cilindri cavi costituiti da una proteina, la tubulina. Hanno un diametro di 25 nm e sono più rigidi dei filamenti actinici o di quelli intermedi. I microtubuli sono lunghi e dritti; generalmente presentano una estremità attaccata a un unico centro organizzatore dei microtubuli, il *centrosoma*. (Foto al microscopio gentilmente concessa da R. Wade.)

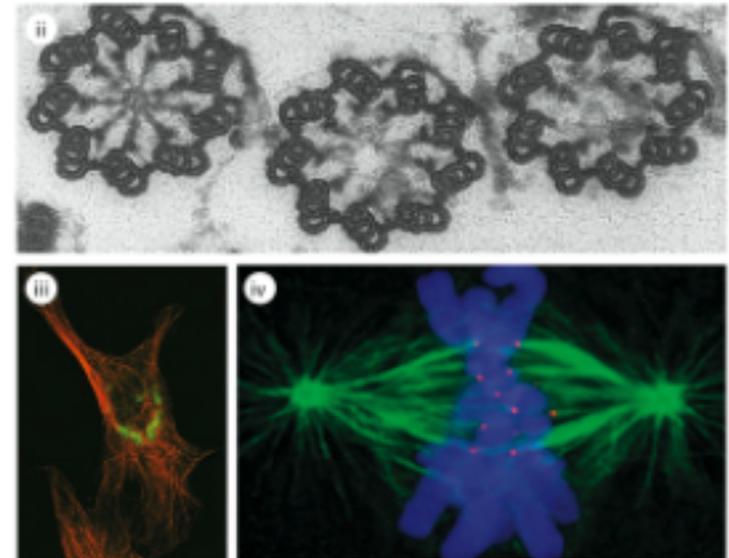
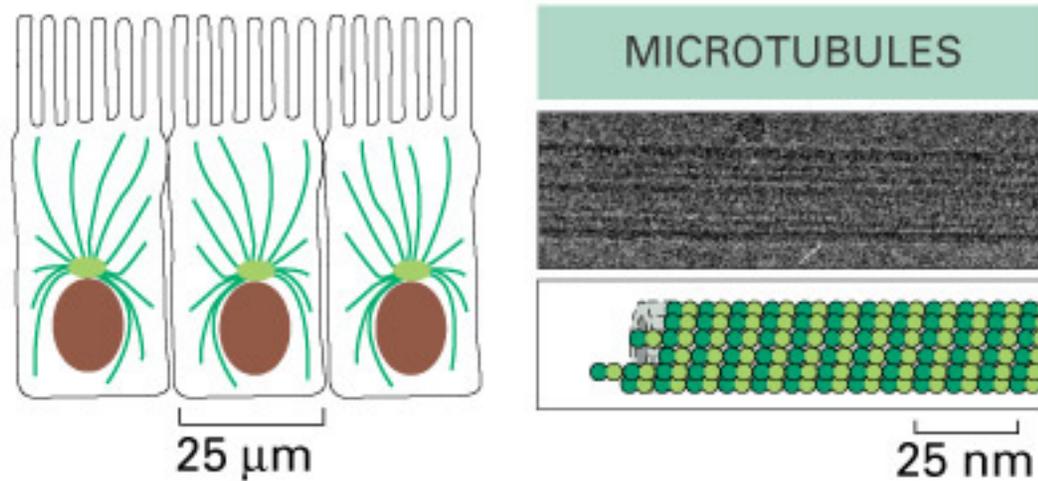
FILAMENTI ACTINICI



I **filamenti actinici** (noti anche come *microfilamenti*) sono polimeri elicoidali di una proteina, l'actina. Si presentano come strutture flessibili, del diametro di circa 7 nm, e si organizzano in tutta una serie di fasci lineari, reti bidimensionali e gel tridimensionali. Pur trovandosi sparsi per tutta la cellula, i filamenti di actina si concentrano particolarmente nel *cortex*, subito al di sotto della membrana plasmatica. (Foto al microscopio gentilmente concessa da R. Craig.)



Microtubules are tubes made up of spiraling, two-part subunits. It is made of tubulin. It aids in chromosome movement, movement of organelles, and the movement of cilia and flagella.



Microtubules are long, hollow cylinders made of the protein tubulin. With an outer diameter of 25 nm, they are more rigid than actin filaments or intermediate filaments. Microtubules are long and straight and typically have one end attached to a single microtubule-organizing center called a centrosome. (Micrograph courtesy of Richard Wade.)

Funzioni dei microtubuli

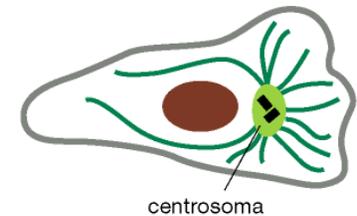
- Organizzazione e mantenimento della struttura degli organuli cellulari (es.RE)
- Trasporto intracellulare
- Componenti strutturali di:
 - Ciglia
 - Flagelli
 - Centrioli
 - Fuso mitotico

Per movimento della cellula

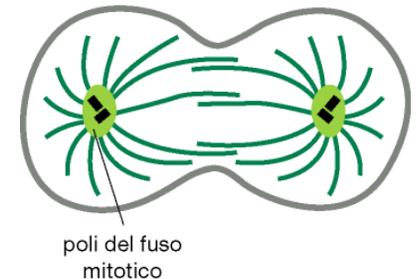
Per segregazione dei cromosomi nella mitosi

Polimerizzazione-depolimerizzazione dei microtubuli: I microtubuli non sono strutture stabili: i protofilamenti assemblati sono in equilibrio dinamico con dimeri di tubulina solubile. Processo continuo di polimerizzazione-depolimerizzazione della tubulina e conseguente assemblaggio-disassemblaggio dei microtubuli. La cellula modula l'equilibrio variando le condizioni che favoriscono la polimerizzazione (dimeri di tubulina polimerizzano in presenza di GTP e Mg^{++} ; sono inibiti da Ca^{++}).

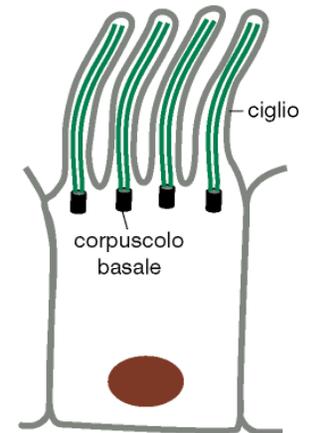
(A) CELLULA INTERFASICA

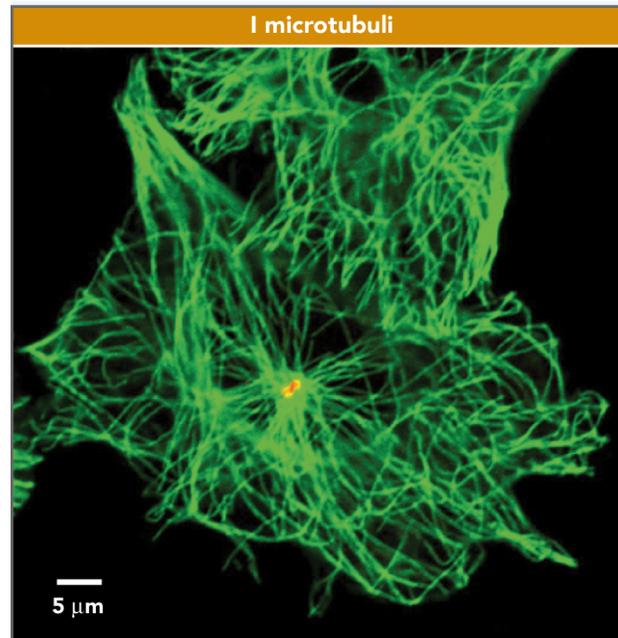


(B) CELLULA IN DIVISIONE

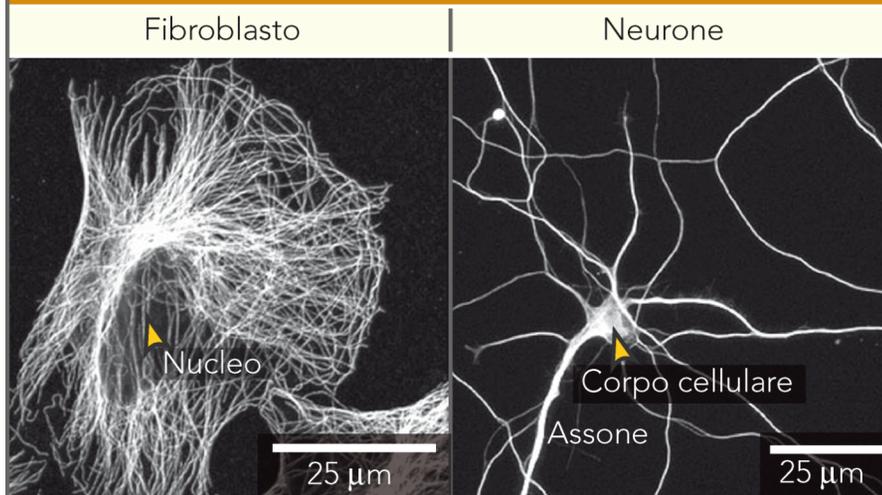


(C) CELLULA CILIATA



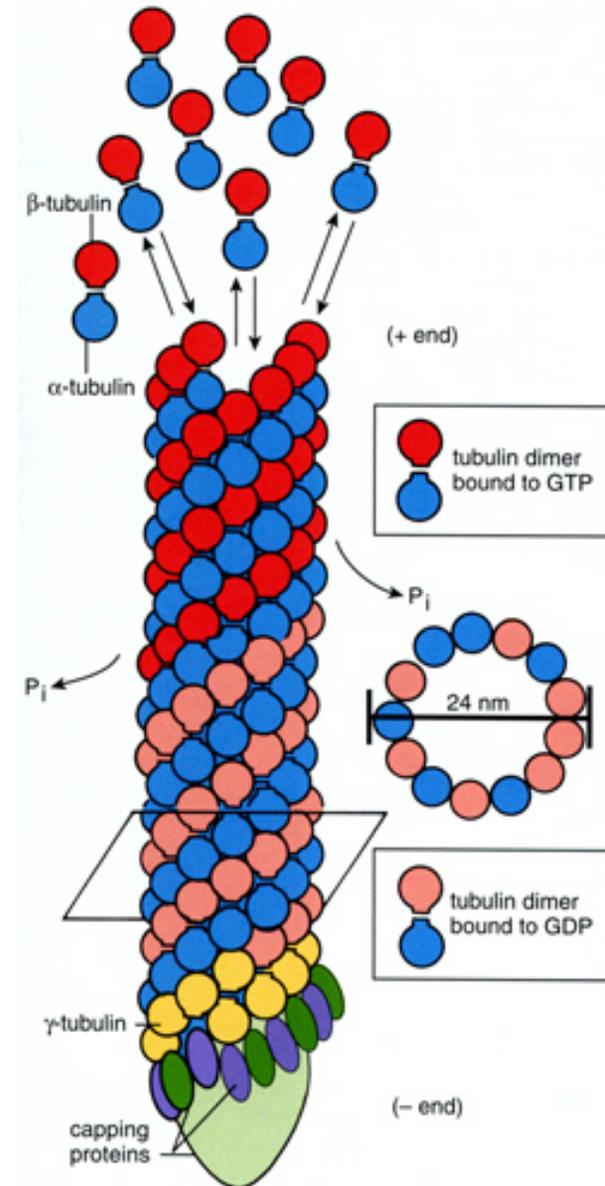
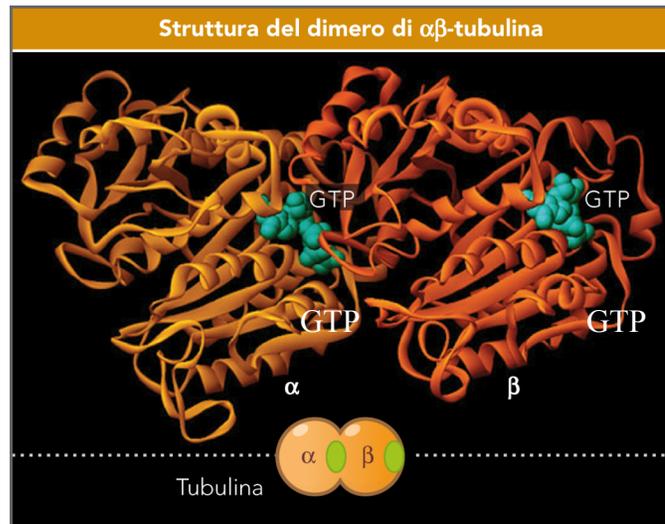


L'organizzazione dei microtubuli dipende dal tipo di cellule



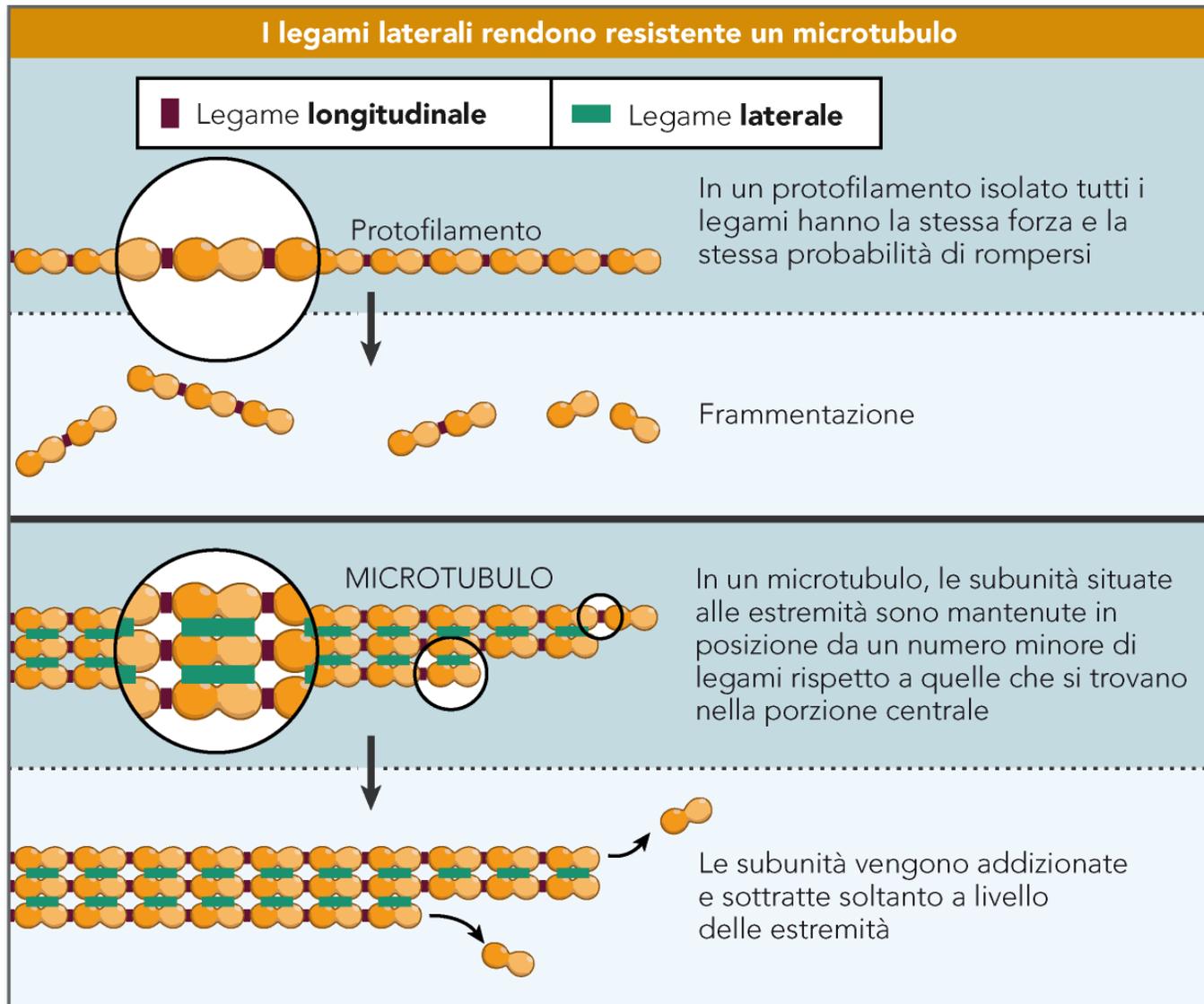
MICROTUBULI

- Presenti in tutte le cellule
- Strutture cilindriche cave con diametro di 25nm
- Parete del microtubulo è formata da una serie di subunità sferoidali: TUBULINA.

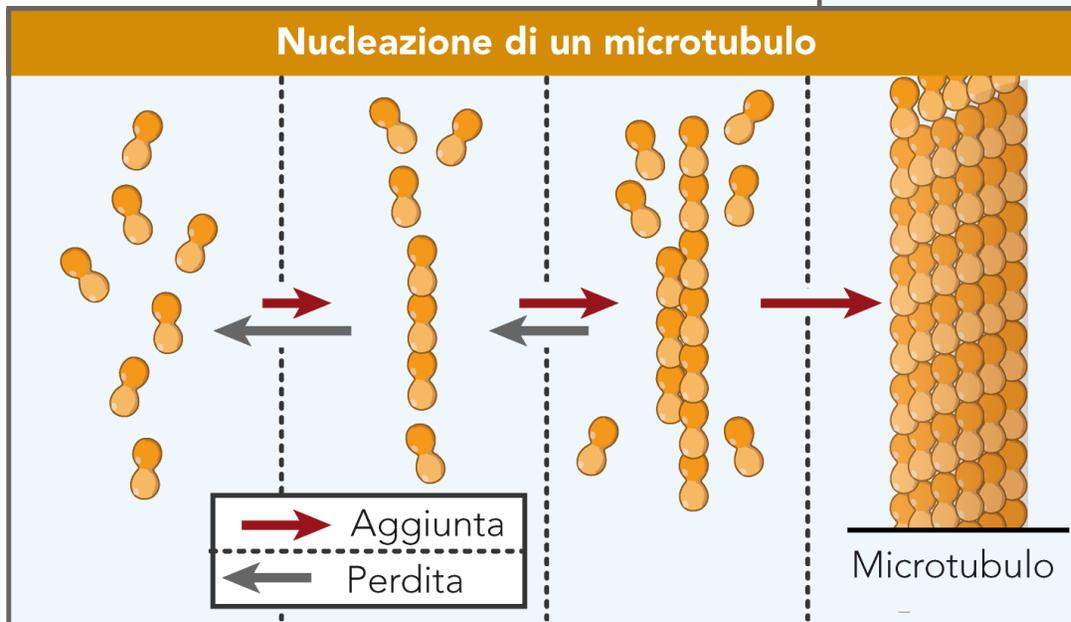
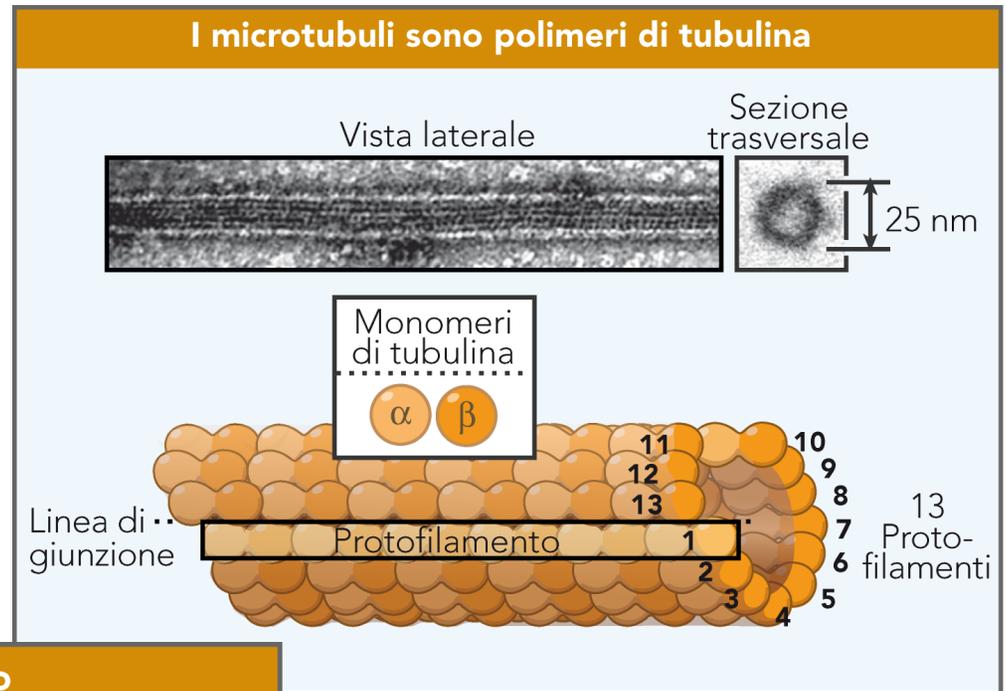


TUBULINA

- Proteina globulare
- Ne esistono due tipi principali: α -tubulina e β -tubulina
- Queste formano un eterodimero di tubulina α/β
- I dimeri polimerizzano in un modo dipendente dal GTP
- Il terzo tipo di tubulina (γ -tubulina) è importante per l'inizializzazione della polimerizzazione dei microtubuli

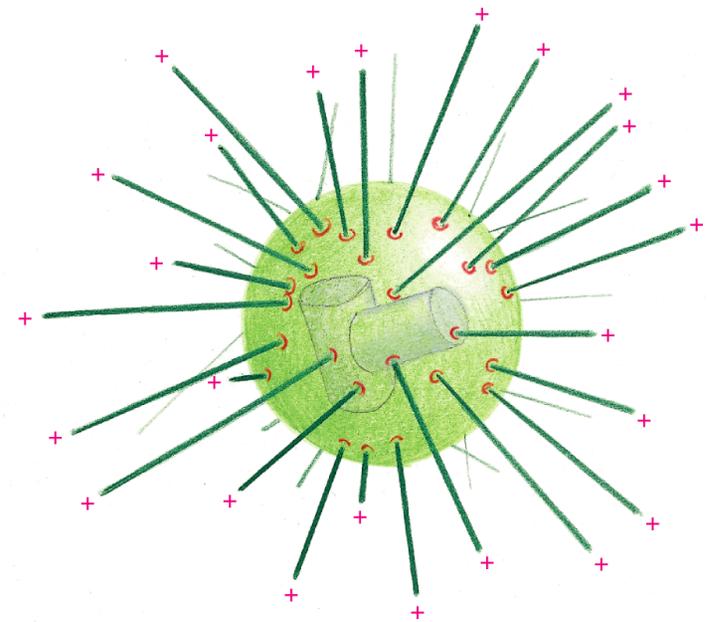
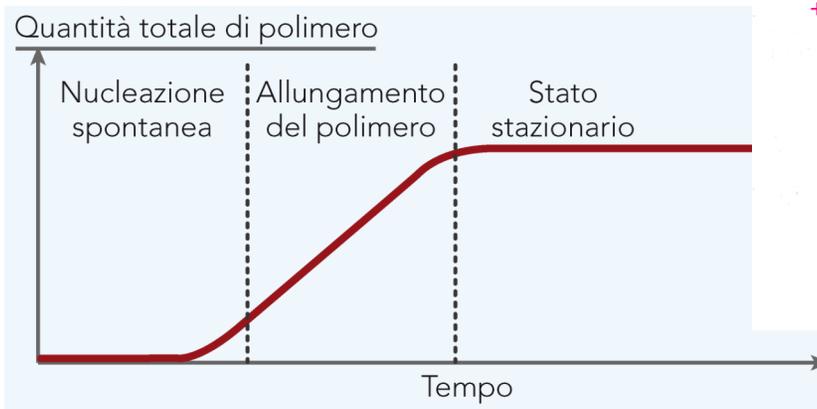
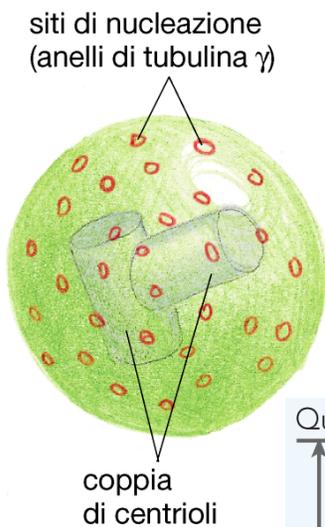


- La polimerizzazione inizia dalla nucleazione di protomeri e prosegue con la formazione di catene dette protofilamenti.
- I protofilamenti si assemblano in gruppi di 13 a formare un cilindro cavo all'interno: il microtubulo

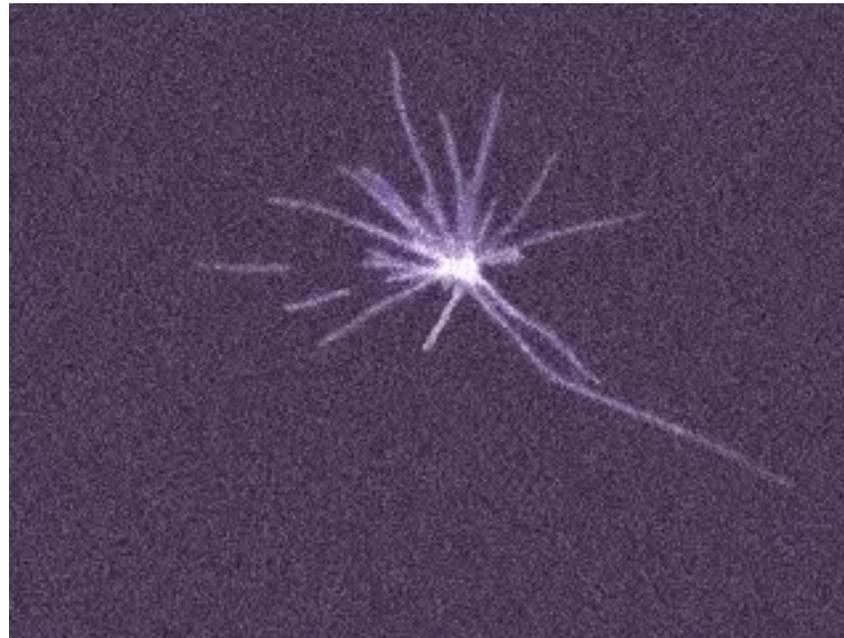
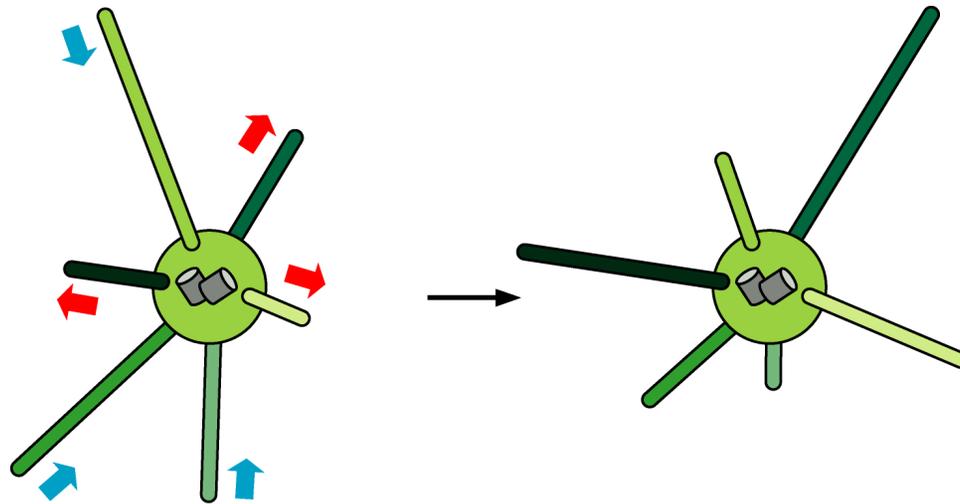


I microtubuli si autoassemblano a partire da un nucleo di polimerizzazione presente in un'area della cellula: CENTROSOMA o Centro Organizzatore dei Microtubuli (MTOC). Il MTOC si identifica come un'area vicino al nucleo contenente i centrioli e i corpi pericentriolari (strutture dense vicino ai centrioli)

La γ -tubulina, costituisce solo l'1% della tubulina totale e che è localizzata esclusivamente nei corpi pericentriolari.



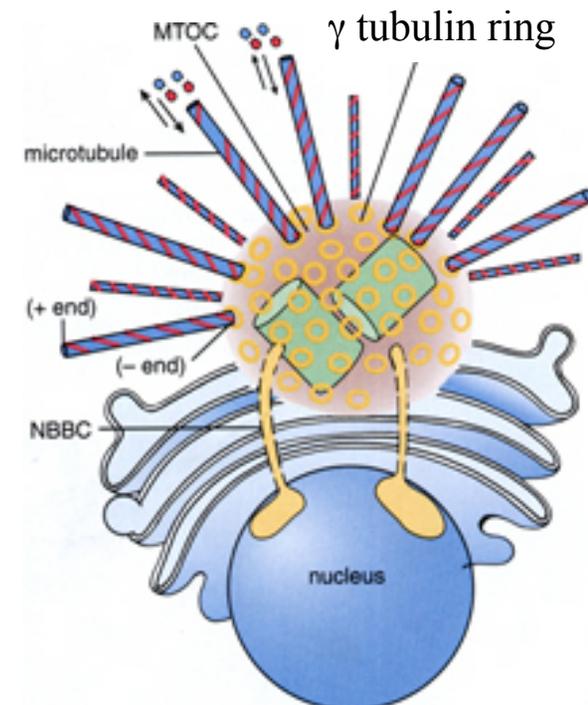
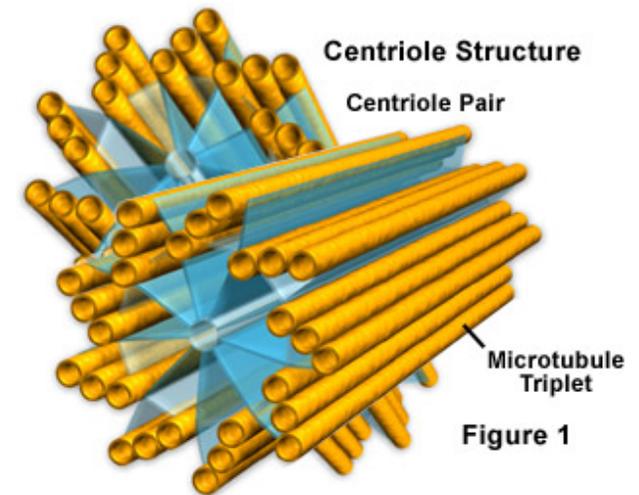
I microtubuli sono strutture
che possono essere
altamente dinamiche



centrosoma

I corpi pericentriolari controllano la crescita dei microtubuli e ne orientano la direzione, mantenendo bloccata l'estremità (-)

- I microtubuli si sviluppano dal centrosoma e si accrescono verso la periferia
- Sono i corpi pericentriolari, ma non i centrioli la regione del MTOC
- I corpi pericentriolari contengono un tipo particolare di tubulina (γ -tubulina), che costituisce solo l'1% della tubulina totale e che è localizzata esclusivamente nei corpi pericentriolari



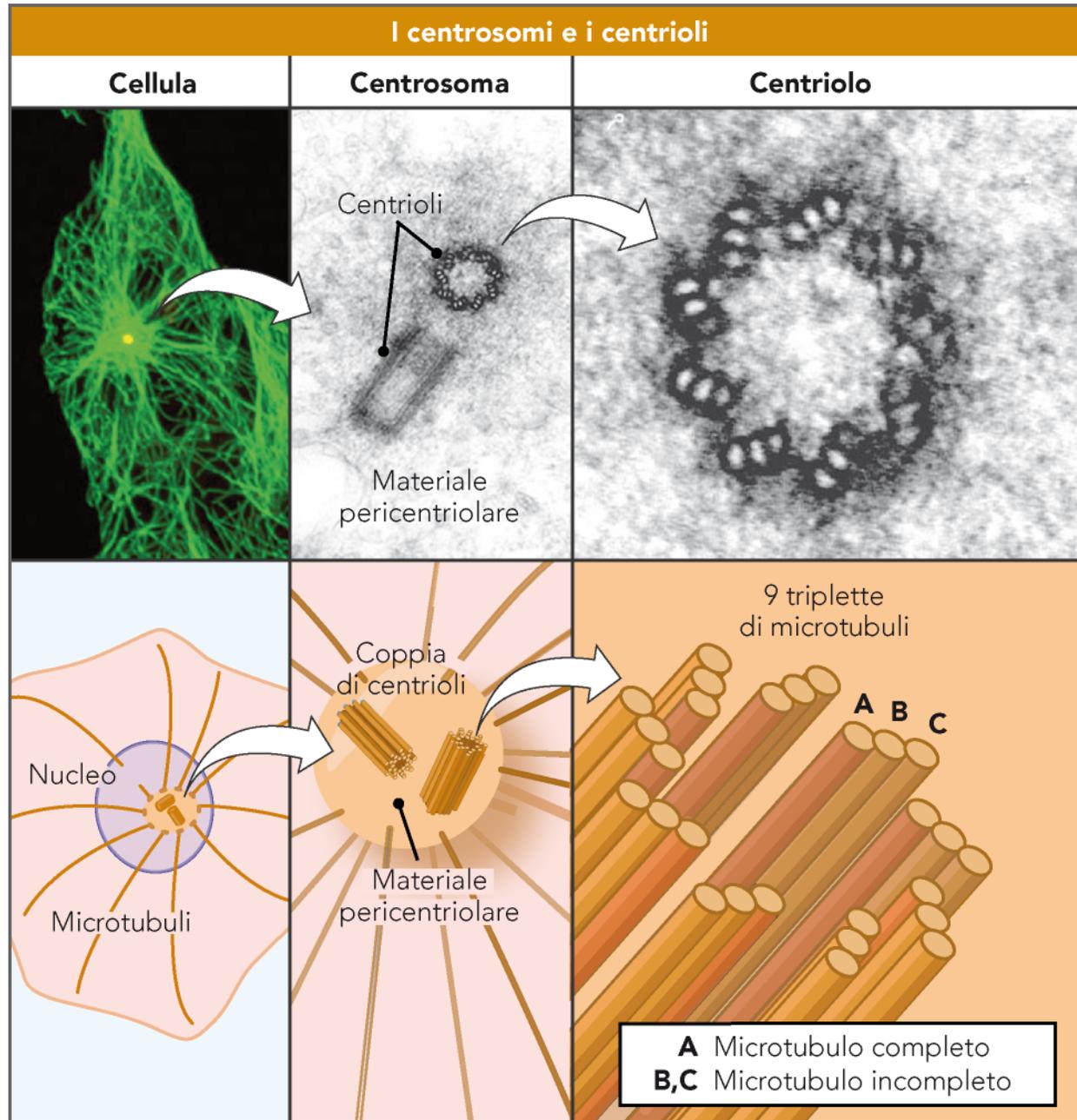
Centrioli

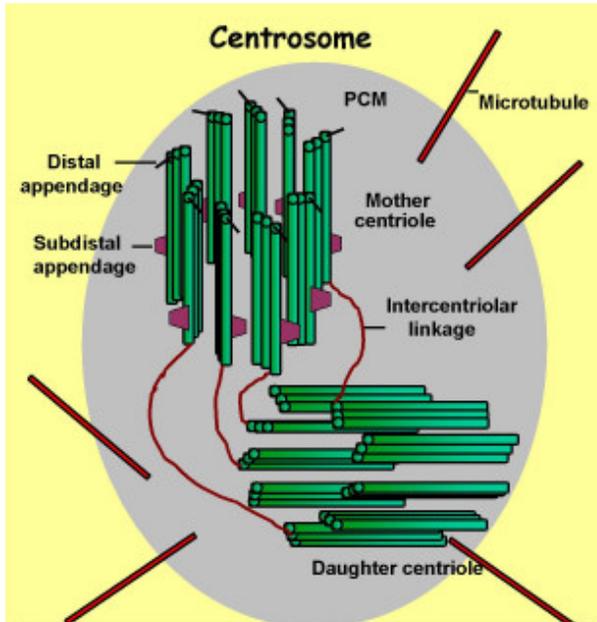
I centrioli sono presenti in cellule animali e in alcune piante inferiori

In cellule animali, i centrioli sono localizzati nel e in parte formano il centrosoma. Sono strutture doppie posizionate ad angolo dritto una rispetto all'altro. Il centrosoma ha una localizzazione citoplasmatica perinucleare.

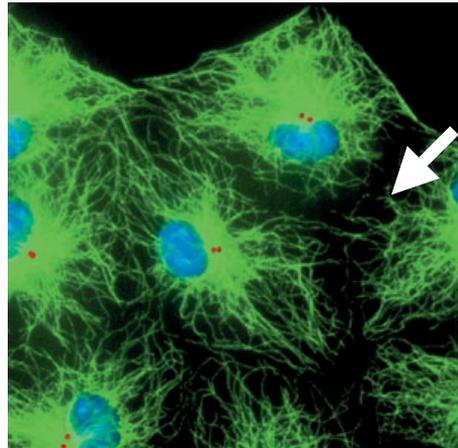
I centrioli si duplicano durante le fasi "S" e "G2" dell'interfase e i centrosoma si separano all'inizio della mitosi durante la profase a formare i due poli del fuso mitotico.

Singoli centrioli sono anche localizzati alla base dei ciglia e dei flagelli. In questo contesto sono chiamati "corpi basali" e permettono la nucleazione e il funzionamento dei microtubuli che sostengono queste specializzazioni funzionali della membrana plasmatica.

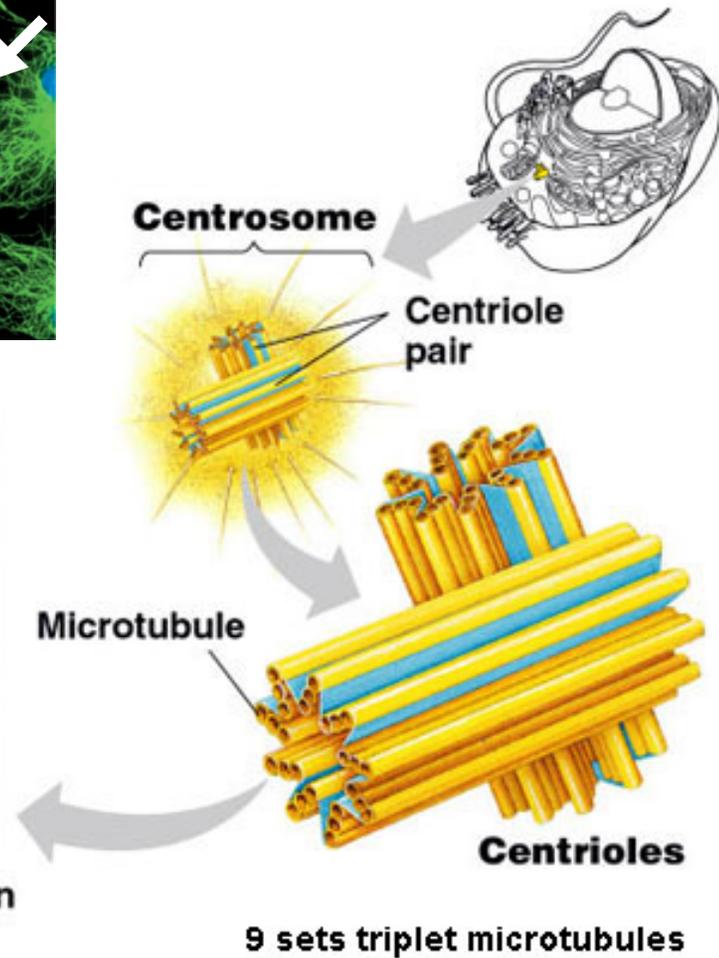




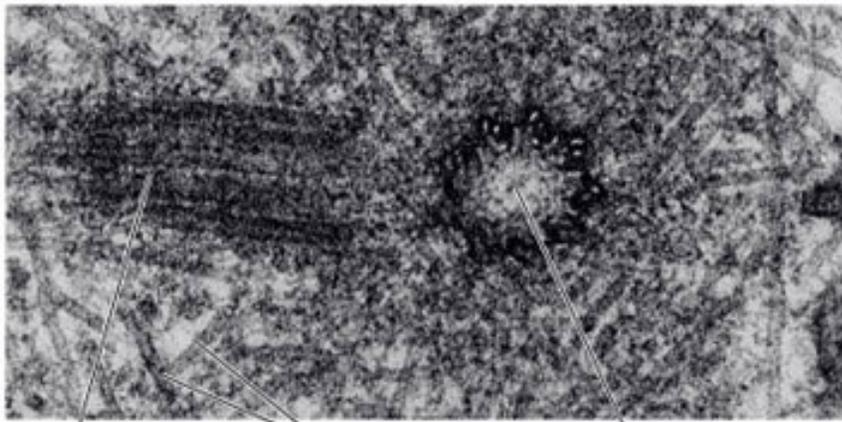
red: centrioles;
green: microtubules, blue:
nucleus



Centrosoma interfascico



0.25 μm

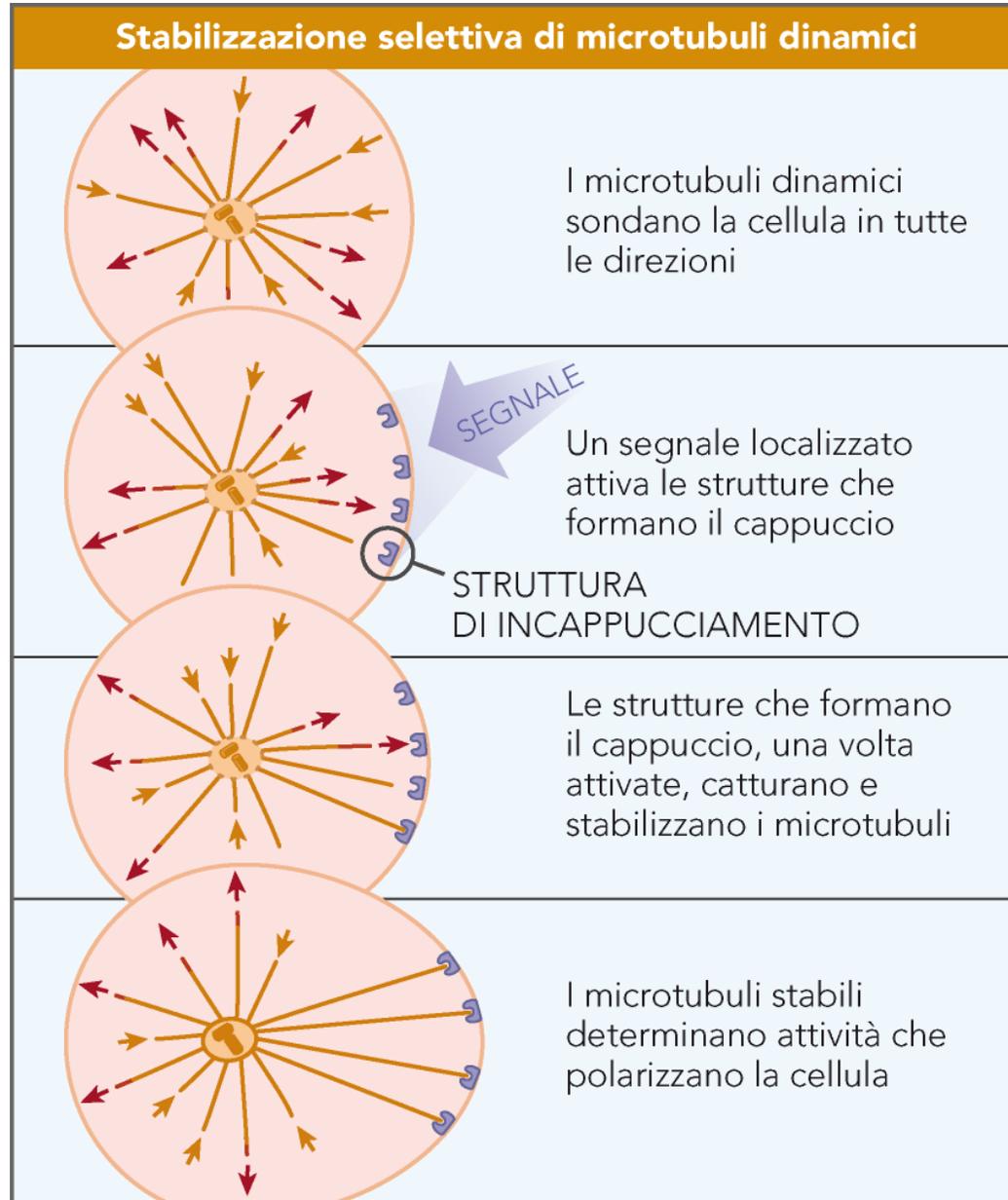


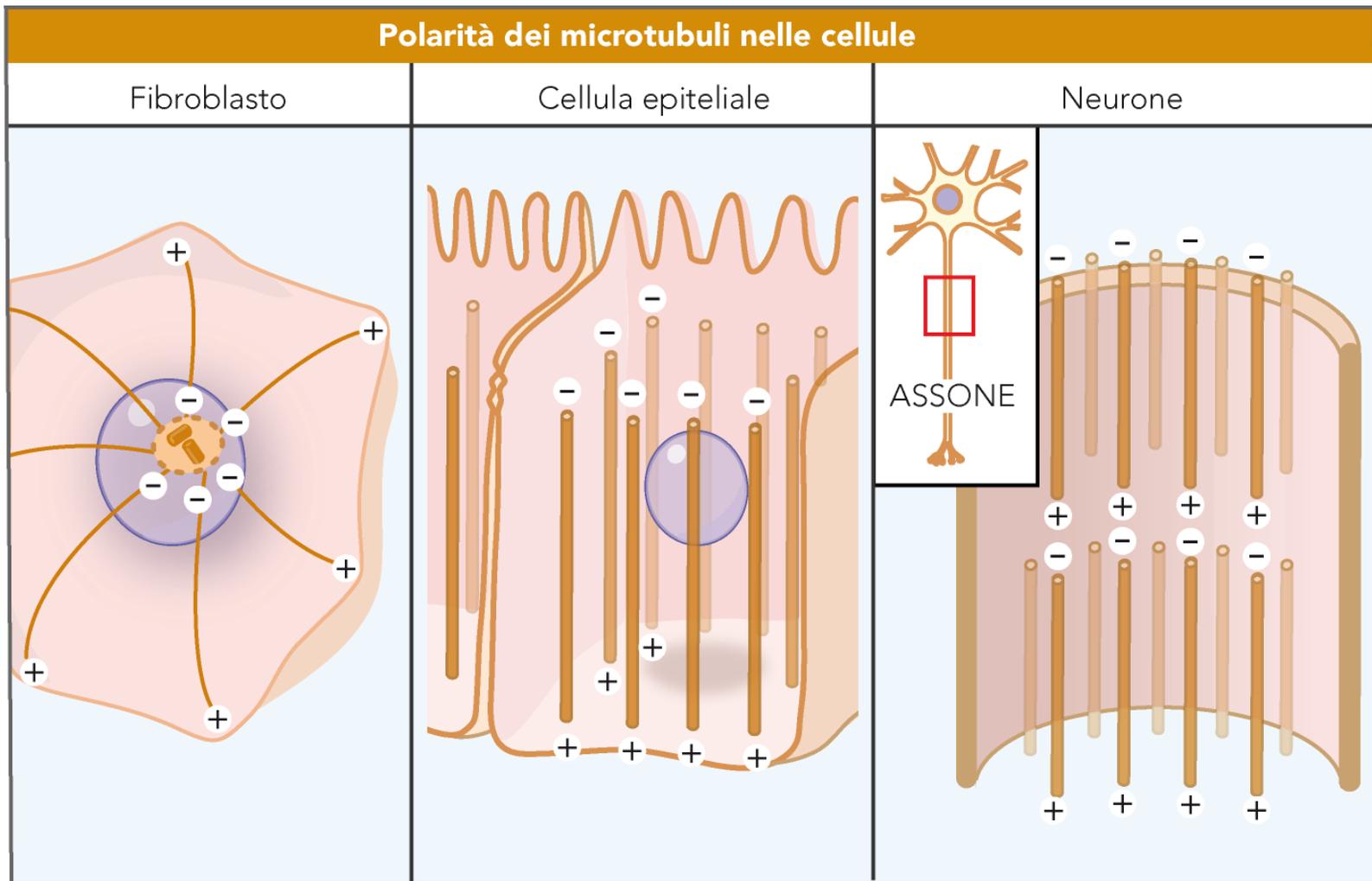
Longitudinal section of centriole

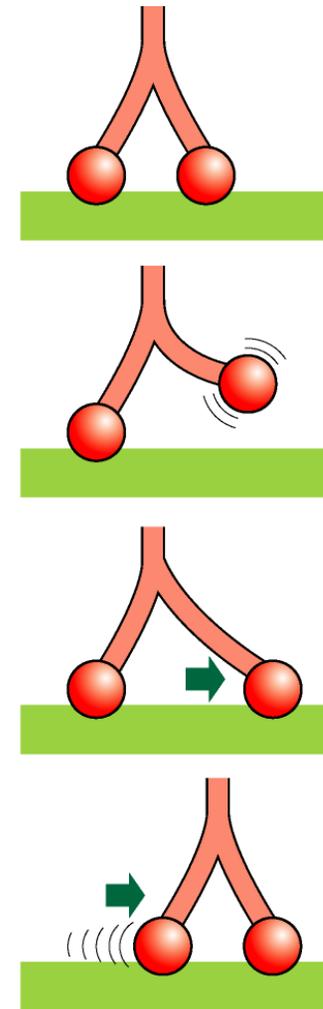
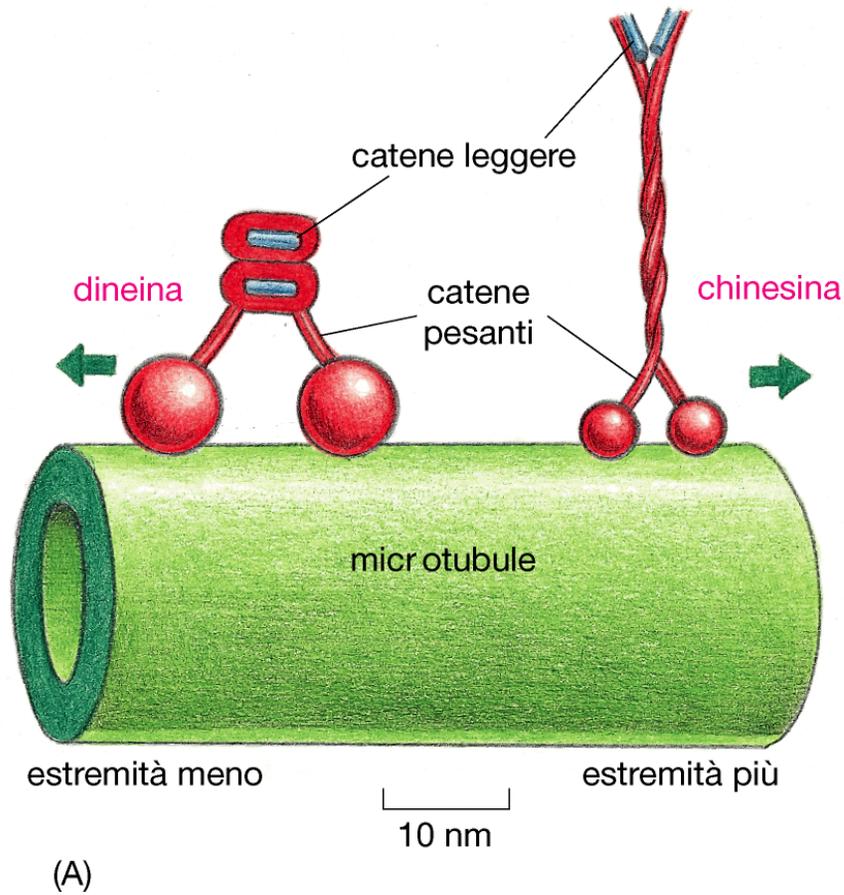
Microtubules

Cross section of centriole

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

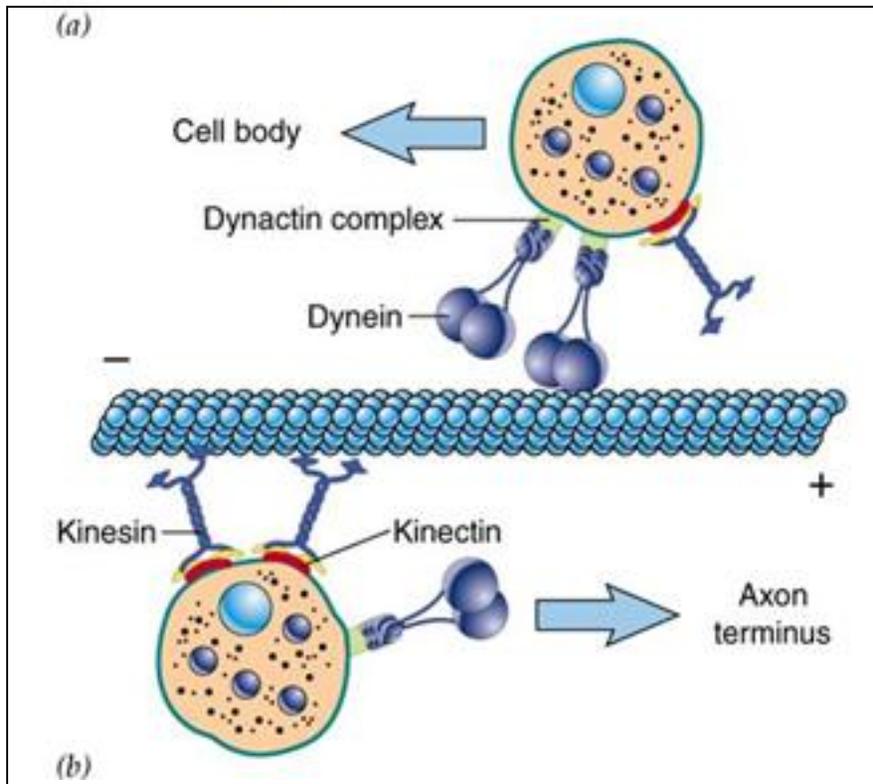




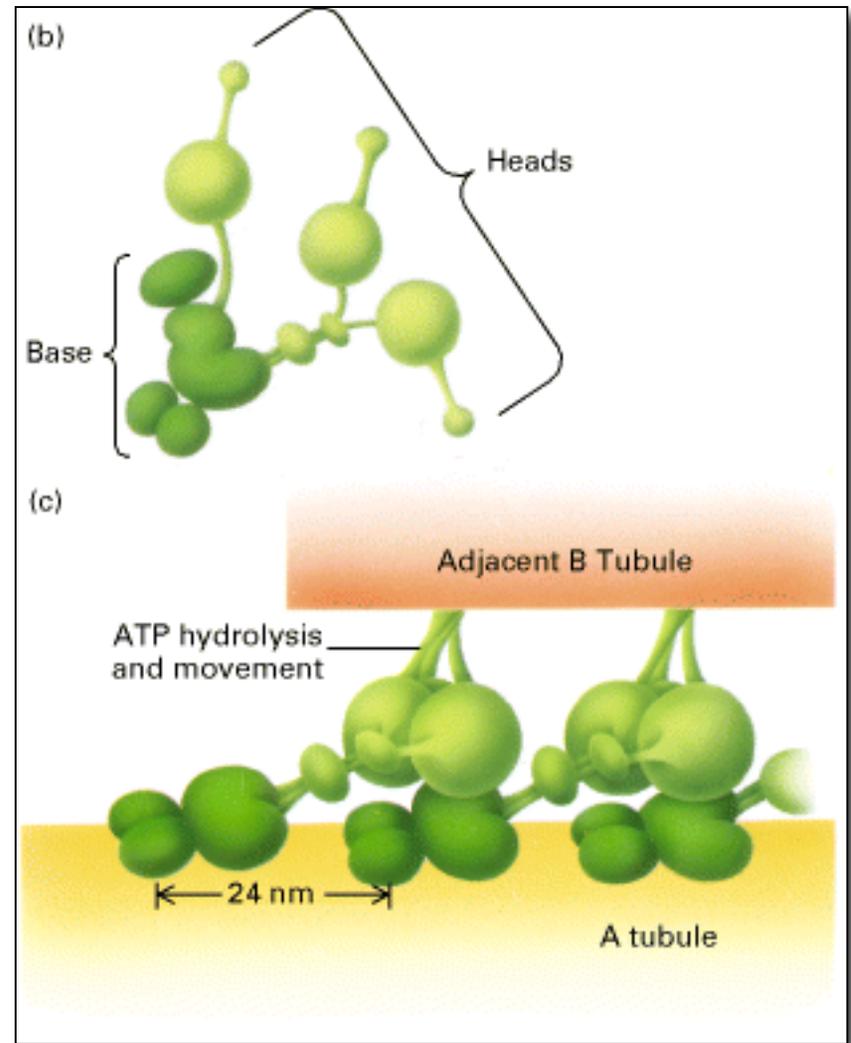


(B)

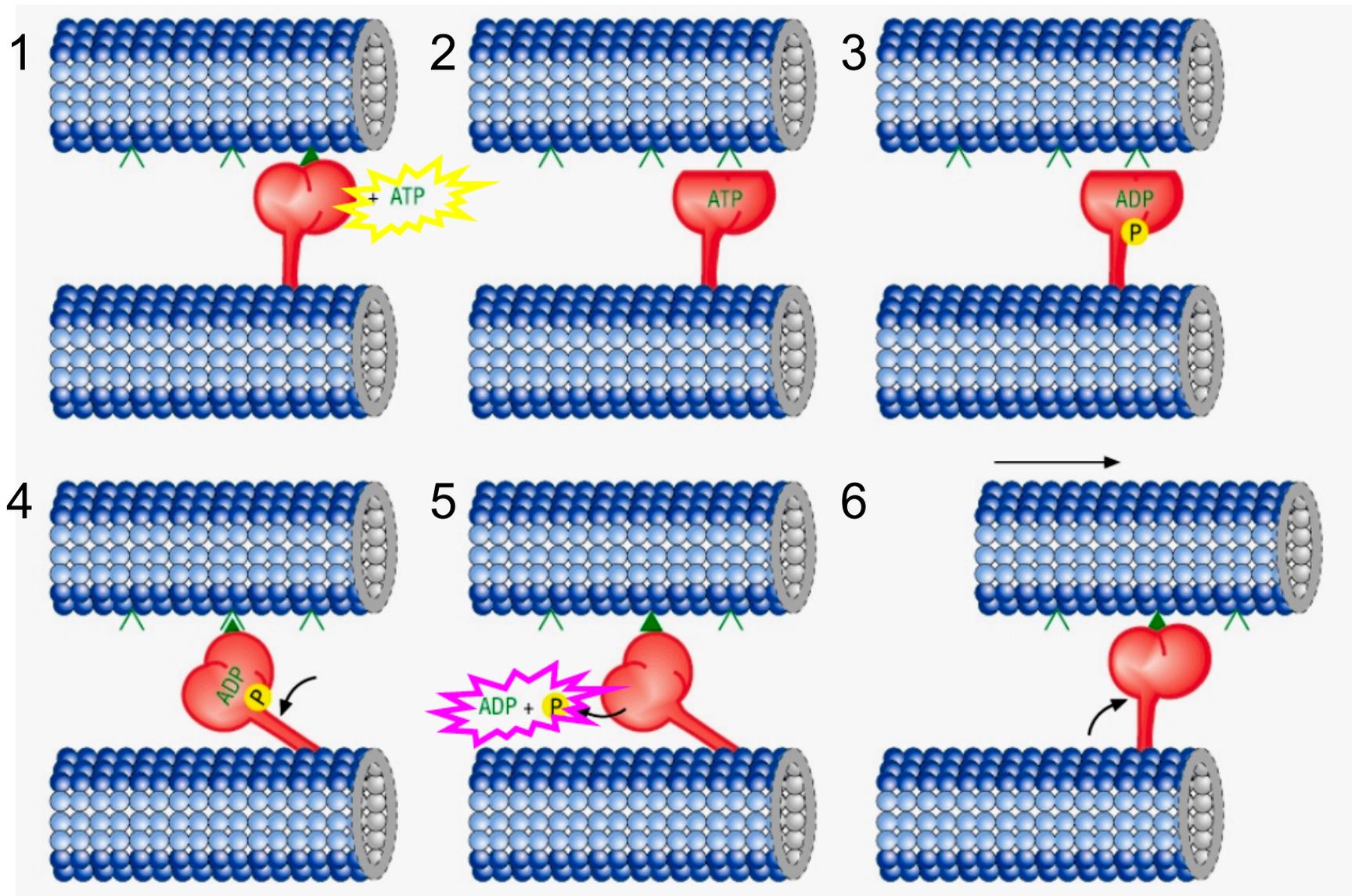
Motor proteins



Vesicle transportation



Axoneme bending

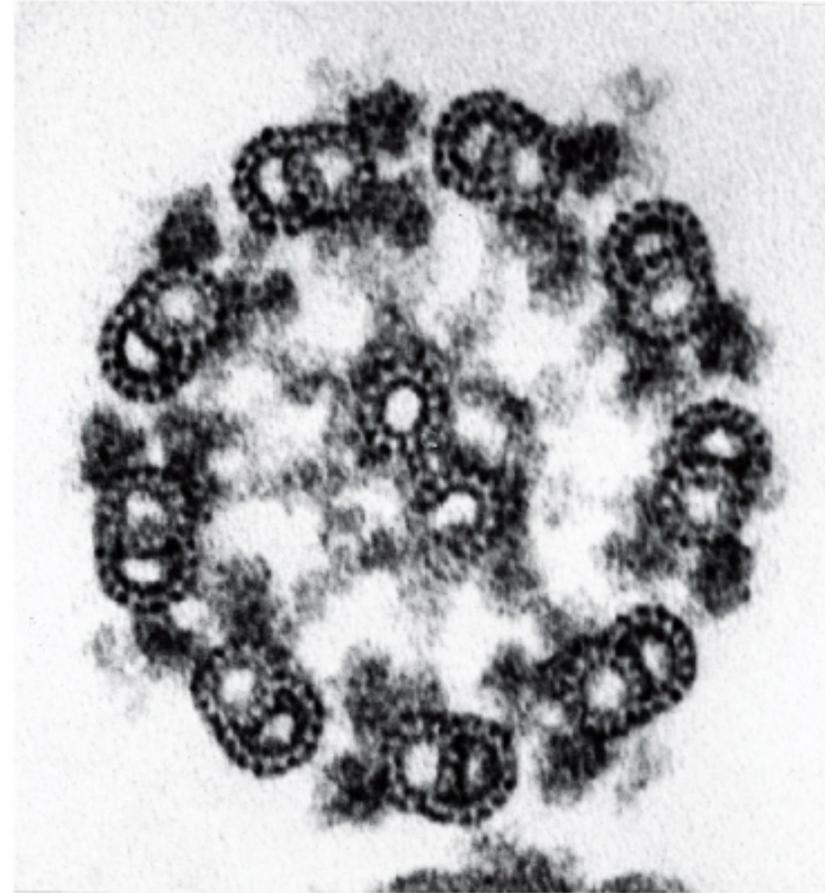


Ciglia e Flagelli

- Presenti sulla superficie cellulare per il movimento della cellula o dei liquidi sulla superficie della cellula
- FLAGELLI: pochi e lunghi
- CIGLIA: molte e brevi
- Sono entrambe strutture microtubulari cilindriche rivestite da membrana plasmatica

Struttura delle ciglia e dei flagelli

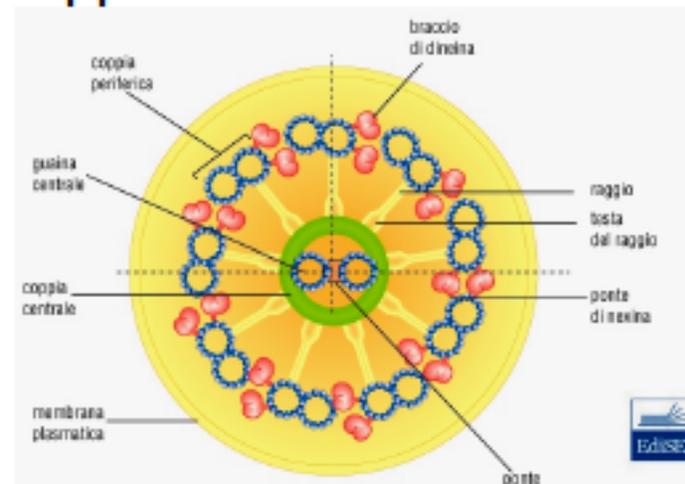
- 9 coppie di microtubuli periferici + 2 microtubuli centrali: struttura 9 + 2 (assonema)



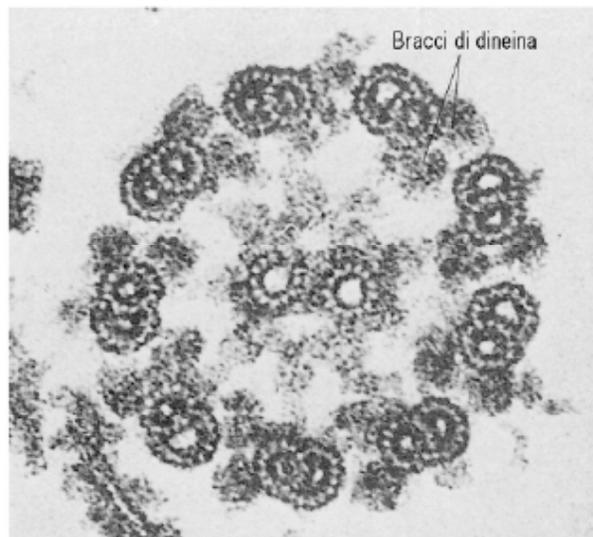
100 nm

Figure 16-81a Molecular Biology of the Cell 5/e (© Garland Science 2008)

- **COPPIE DI MICROTUBULI PERIFERICI:** subfibrilla A (microtubulo completo di 13 protofilamenti) + subfibrilla B (microtubulo parziale di 10 protofilamenti)
- **MICROTUBULI CENTRALI:** separati tra loro e avvolti da una guaina centrale
- Le coppie di microtubuli periferici adiacenti sono connesse da ponti proteici (NEXINA) e collegate alla guaina centrale da raggi di connessione. Dalla subfibrilla A emergono coppie di braccia formate da DINEINA

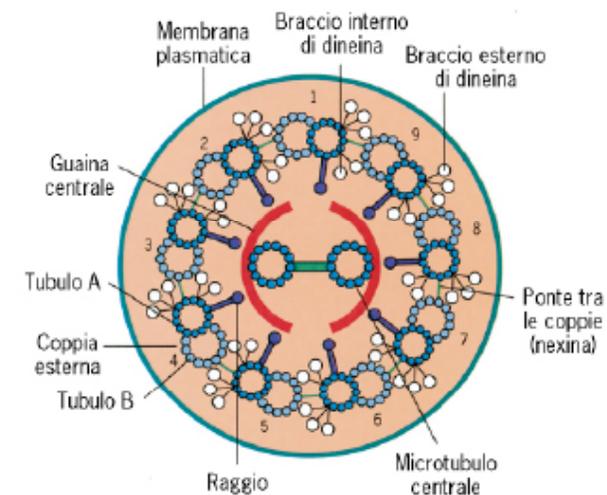


- Le braccia di dineina sono unite alla subfibrilla A di ciascun microtubulo periferico e si articolano con la subfibrilla B di un microtubulo adiacente



(a) 50 nm

Figura 9.31 La struttura dell'assonema del ciglio o del flagello. (a) Sezione trasversale dell'assonema di uno spermio. Si distinguono le coppie periferiche costituite da un microtubulo completo e uno incompleto, mentre i due microtubuli centrali sono completi. I bracci di dineina sono visualizzabili come proiezioni frastagliate dalla parete del microtubulo completo. (b) Rappresentazione schematica di un assonema di un protista



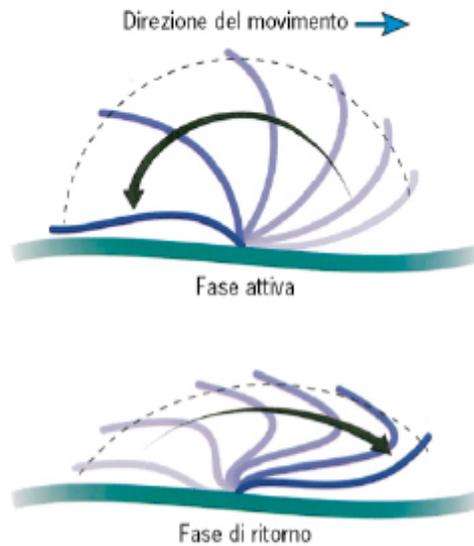
(b)

che mostra la struttura delle fibre del microtubulo, i due tipi di bracci di dineina (i bracci esterni a tre teste, e quelli interni a due teste), i legami di nexina tra le coppie, la guaina che circonda i microtubuli centrali, e i raggi che sporgono dalle coppie esterne verso la guaina centrale. (Nota: le ciglia e i flagelli degli animali contengono tipicamente bracci esterni a due teste). (A: PER GENT. CONC. DI LEWIS G. TILNEY E K. FUJIMURA.).

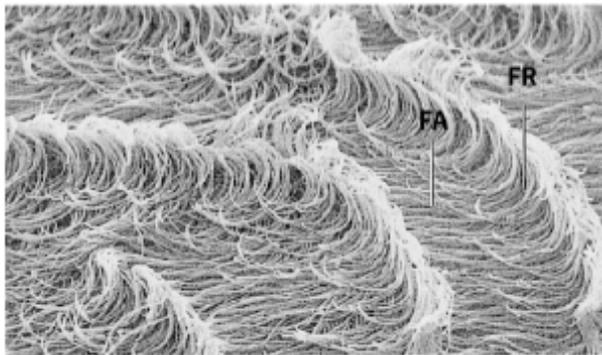
Il movimento ondulatorio delle ciglia

- Scorrimento delle doppiette adiacenti, mediato da braccia di dineina
- Non è libero ma è condizionato da ponti di nexina e raggi di connessione
- Le forze che si sviluppano durante lo scorrimento fanno inclinare il ciglio e ne spiegano il movimento

Esempio Bronchial cells

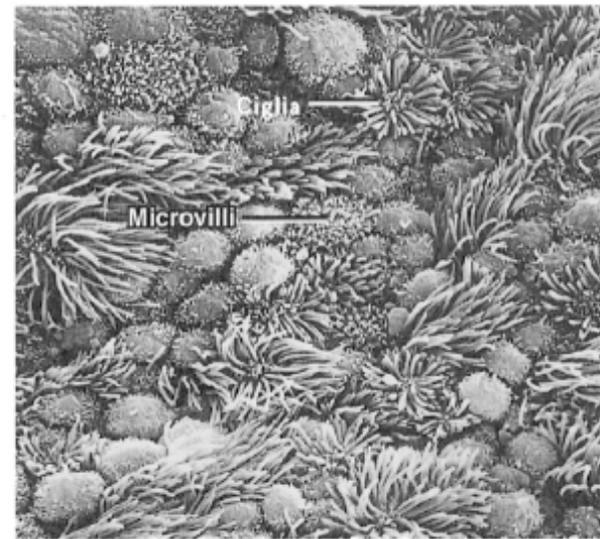


(a)



(b)

10 μm



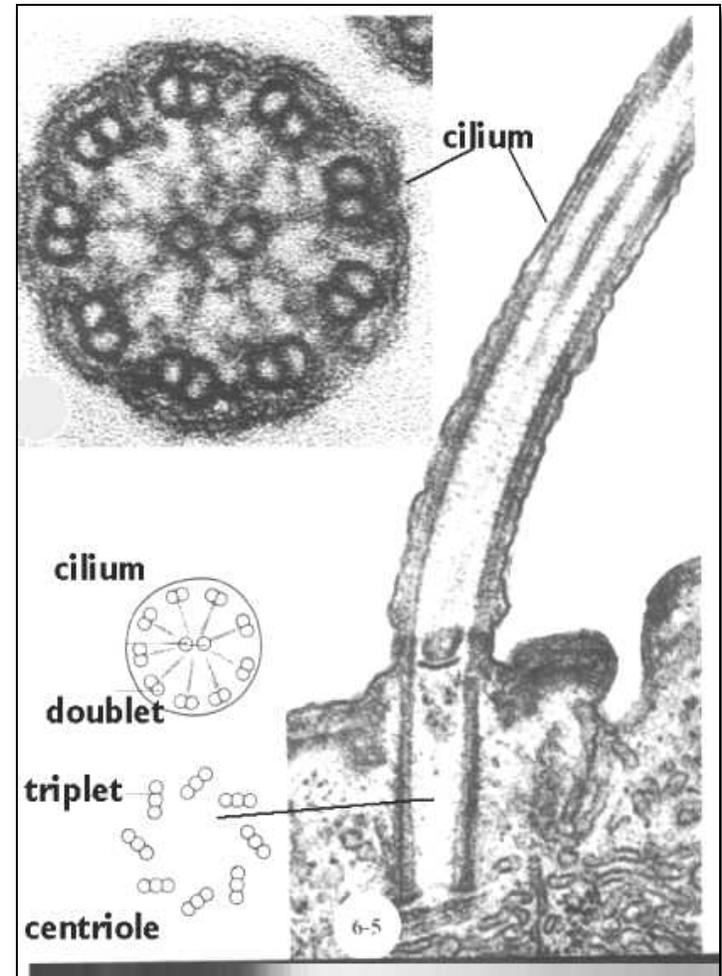
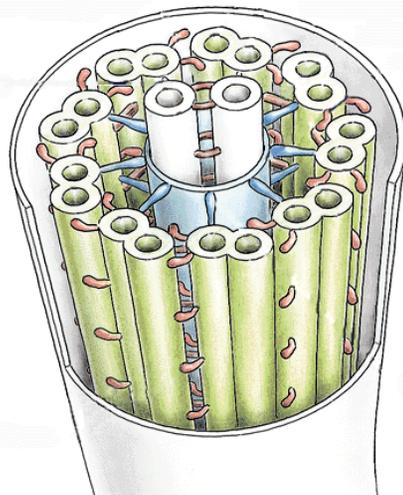
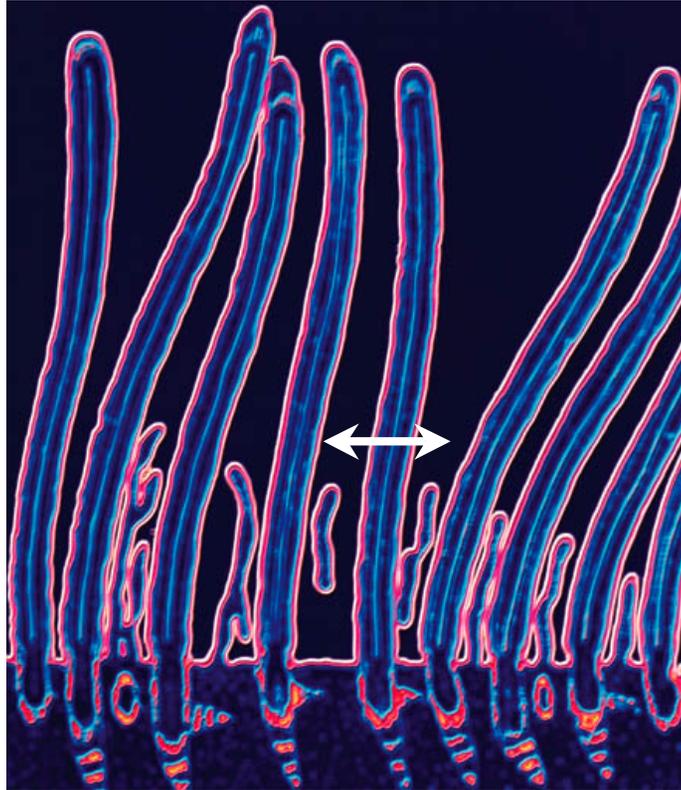
(c)

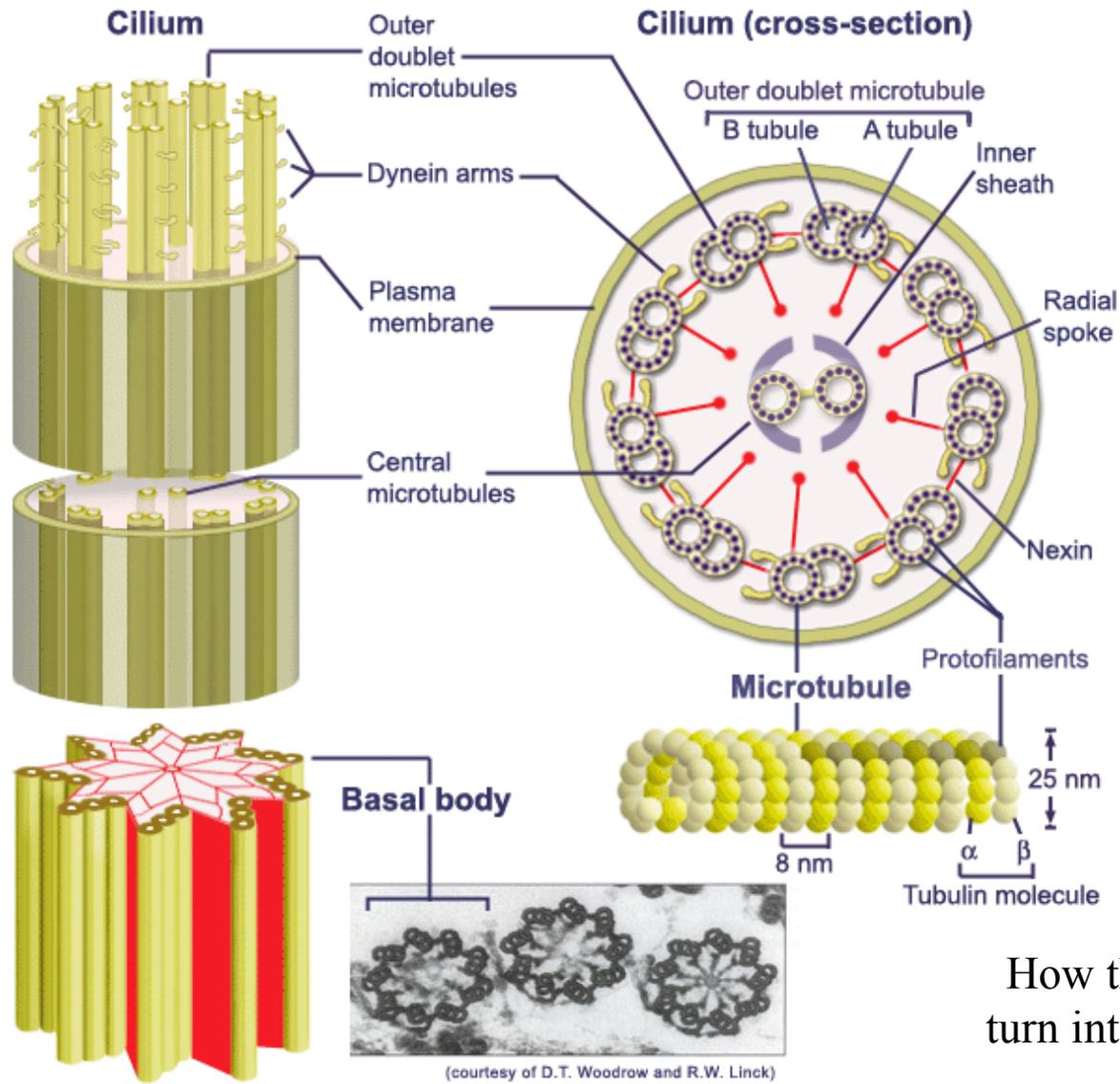
3.5 μm

Figura 9.29 Battito del ciglio. (a) I vari stadi del battito del ciglio. (b) Ciglia sulla superficie di un protozoo ciliato battono in onde metacroniche in cui le ciglia di una determinata fila sono allo stesso stadio del ciclo del battito, mentre quelle di fila adiacenti si trovano in uno stadio differente. FR, ciglia nella fase di

ritorno; FA, ciglia nella fase attiva. (c) Ciglia sulla superficie delle fimbrie di un ovidotto di topo. (B: PER GENT. CONC. DI G. A. HORRIDGE E S. L. TAMM, SCIENCE 163:818, 1969, © COPYRIGHT 1969 AMERICAN ASSOCIATION FOR THE ADVANCEMENT OF SCIENCE, C: PER GENT. CONC. DI ELLEN R. DIRKSEN.).

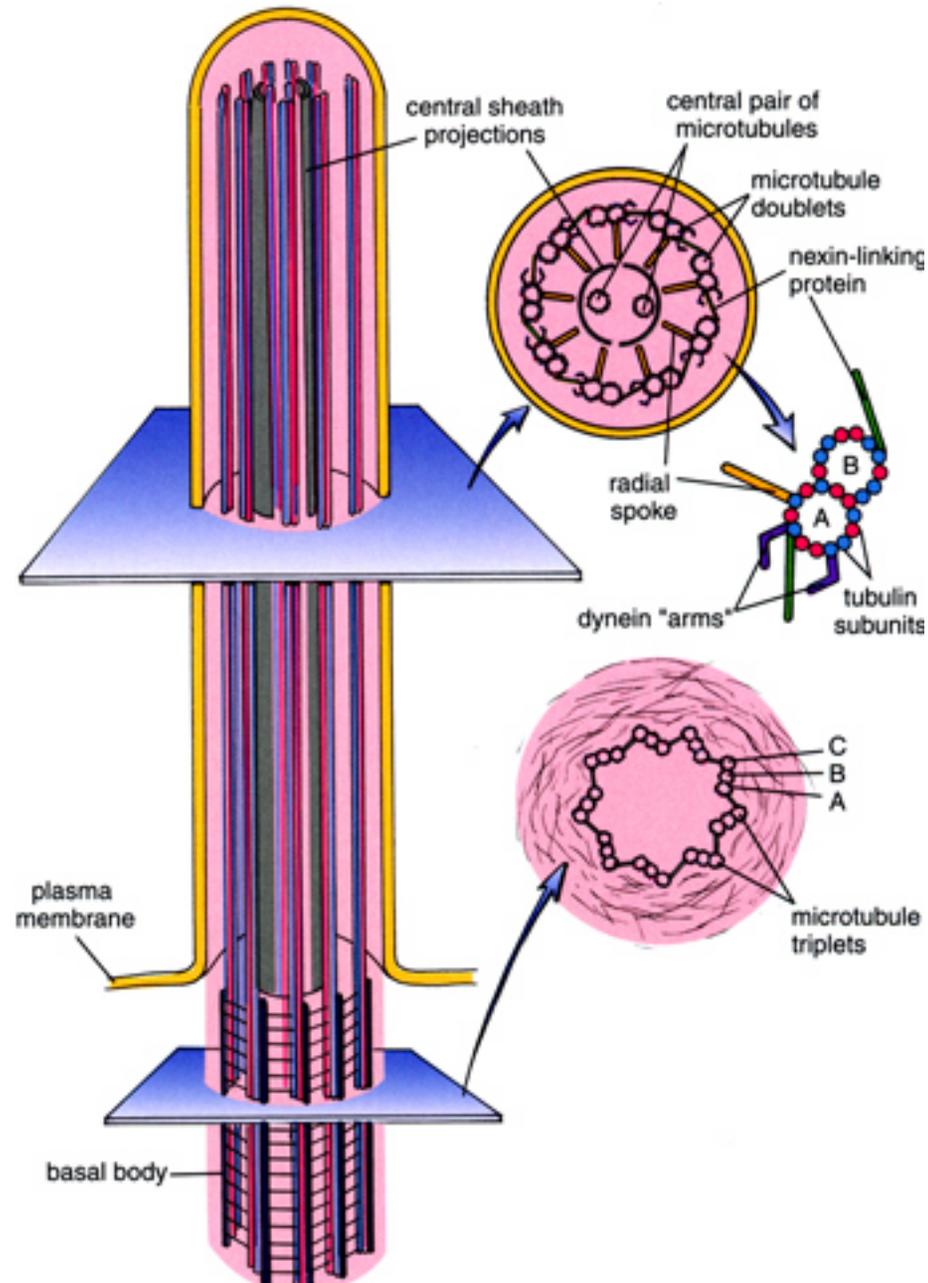
cilia



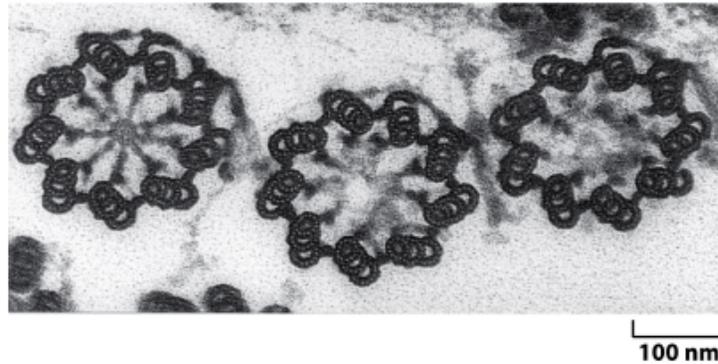
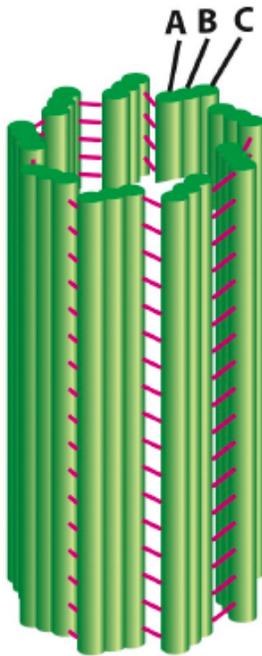


How the triplets in the basal body turn into the cilium doublet remains a mystery

Cilia

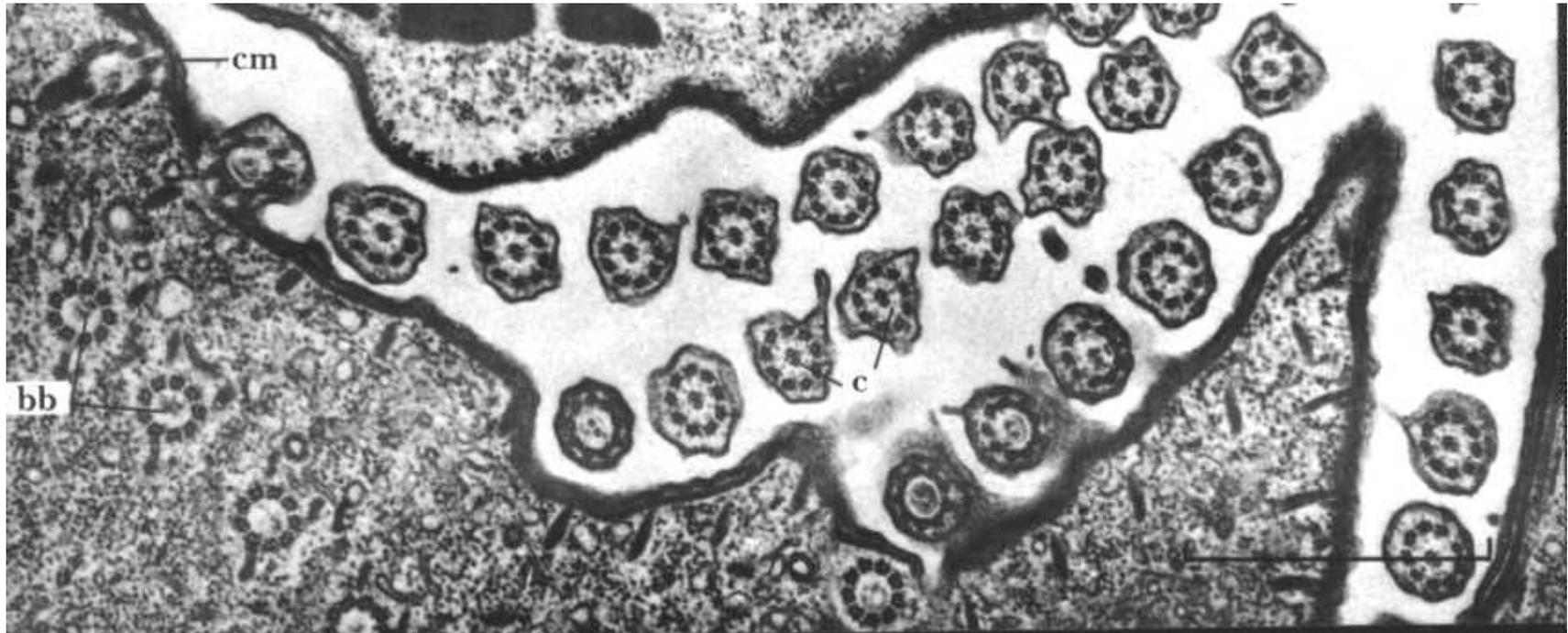


I corpi basali:
ancorano ciglia e flagelli alla superficie
cellulare



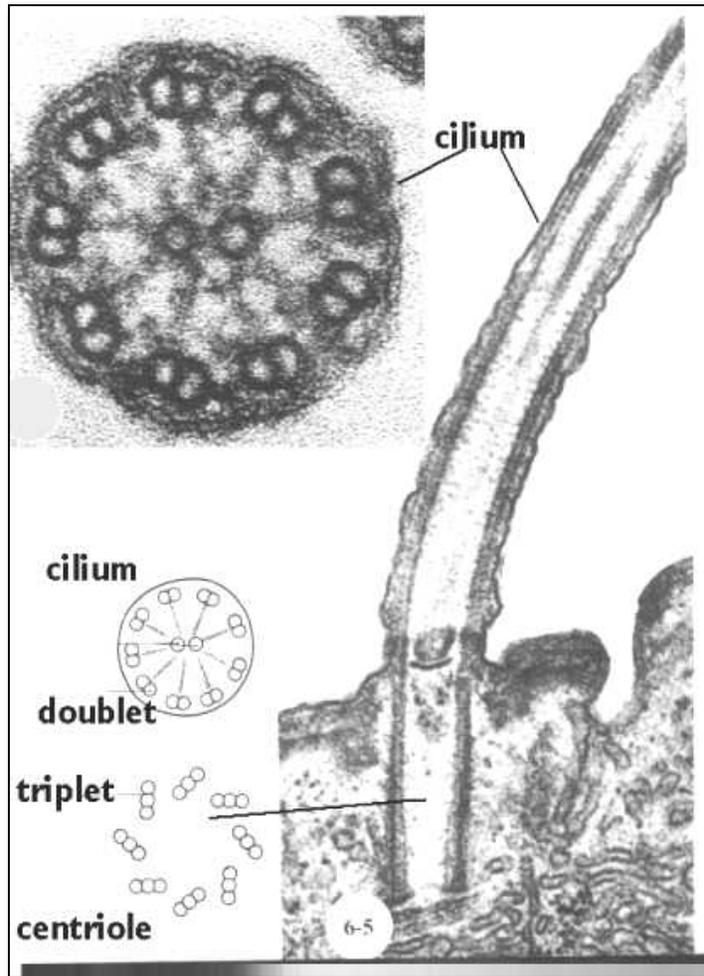
page 16-84a Molecular Biology of the Cell 5/e (© Garland Science 2008)

Centrioles and Basal Bodies



Cilia and flagella are organized from centrioles that move to the cell periphery. These are called "basal bodies" and are shown in this electron micrograph (bb). Note the numerous cilia projecting from the cell membrane (cm). Basal bodies control the direction of movement of the cilia. This can be shown experimentally.

Cilia



Flagella

