

Articolo IV. Organizzazione della cellula **4**

La cellula è la più piccola unità in grado di svolgere tutte le attività vitali. Se fornite dei nutrienti essenziali e di un ambiente adeguato, alcune cellule possono vivere e crescere in laboratorio per diversi anni. Al contrario, nessuna parte isolata di una cellula è in grado di sopravvivere da sola. Mentre leggete questo capitolo, ricordate la discussione sui sistemi biologici nel Capitolo 1. Anche quando descriviamo singoli componenti delle cellule, discuteremo di come questi interagiscono tra di loro, generando sistemi biologici complessi all'interno della cellula. La cellula stessa è un sistema biologico estremamente complicato; gruppi di cellule costituiscono tessuti, organi ed organismi. Ciascuno di questi rappresenta un sistema biologico.

La maggior parte dei procarioti e molti protisti e funghi sono costituiti da una singola cellula. Al contrario, la maggior parte delle piante e degli animali è formata da milioni di cellule. Le cellule sono le unità di base degli organismi multicellulari complessi. Benché le cellule di questi organismi siano fundamentalmente simili, esse sono anche straordinariamente diverse e versatili. Possono essere modificate in svariati modi per effettuare funzioni specializzate.

La cellula è composta da una vasta gamma di ioni inorganici ed organici e di molecole come acqua, sali, carboidrati, lipidi, proteine e acidi nucleici. Queste molecole si organizzano per formare le strutture intracellulari ed entrano nei processi biochimici cellulari. Le cellule immagazzinano l'informazione genetica nelle molecole di DNA, le quali vengono fedelmente duplicate. Questa informazione viene trasmessa alla progenie durante la divisione cellulare. L'informazione contenuta nel DNA codifica proteine specifiche che, a loro volta, determinano la struttura e le funzioni della cellula.

Le cellule scambiano materiale ed energia con l'ambiente. Tutte le cellule viventi necessitano di una o più fonti energetiche, ma è raro che una cellula possa riuscire ad avere energia in una forma utilizzabile immediatamente. Le cellule trasformano l'energia da una forma ad un'altra e tale energia è utilizzata per svolgere diverse attività, che vanno dal lavoro meccanico alla sintesi chimica. Le cellule trasformano l'energia in una forma utilizzabile, che è l'energia chimica immagazzinata nell'ATP (adenosina trifosfato, vedi Capitolo 3). Sia le reazioni chimiche che convertono l'energia da una forma all'altra, che i meccanismi che permettono il trasferimento dell'informazione sono essenzialmente gli stessi in tutte le cellule, dai batteri fino ai grandi organismi pluricellulari, quali piante ed animali.

Con il progredire della tecnologia, i biologi cellulari hanno avuto a disposizione strumenti sempre più sofisticati da utilizzare nelle loro ricerche, finalizzate ad una migliore comprensione della struttura e della funzione delle cellule. Per esempio, le ricerche sul citoscheletro, un'area attualmente molto attiva, sono notevolmente avanzate grazie al progredire delle tecniche di microscopia. Nella micrografia, possiamo osservare l'estesa distribuzione dei microtubuli nelle cellule. I microtubuli, componenti chiave del citoscheletro, aiutano a mantenere la forma cellulare, svolgono un ruolo nel movimento cellulare e facilitano il trasporto di materiali all'interno della cellula.

4.1 LA CELLULA: l'unità base della vita

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

1. Illustrare la teoria cellulare e correlarla all'evoluzione della vita.
2. Spiegare la relazione esistente tra l'organizzazione della cellula e l'omeostasi.
3. Spiegare la relazione esistente tra le dimensioni della cellula e l'omeostasi.

Le cellule, i mattoni che costituiscono gli organismi, sono un ottimo esempio dell'unità di tutti gli organismi viventi.

La teoria cellulare è un concetto unificante nella biologia

Due scienziati tedeschi, il botanico Matthias Schleiden nel 1838 e lo zoologo Theodor Schwann nel 1839 utilizzarono un ragionamento induttivo per arrivare alla conclusione che tutte le piante e gli animali sono costituiti da cellule. Questi ricercatori si basarono sulle proprie osservazioni e su quelle di altri scienziati per raggiungere le loro conclusioni. Più tardi, Rudolf Virchow, un altro scienziato tedesco, osservò la divisione cellulare e la formazione di cellule figlie. Nel 1855, Virchow asserì che le cellule si potevano formare solo per divisione di una cellula preesistente. Il lavoro di Schleiden, Schwann e Virchow contribuì fortemente allo

sviluppo della teoria cellulare , il concetto unificante che stabilisce che (1) le cellule rappresentano l'unità vivente fondamentale di funzione e di organizzazione di tutti gli organismi e (2) tutte le cellule derivano da altre cellule.

Intorno al 1880, un altro biologo tedesco, August Weismann, aggiunse un importante corollario al concetto di Virchow, sottolineando che tutte le cellule viventi hanno un antenato comune. Ciò è suggerito dalla somiglianza tra le loro strutture e tra le molecole che le costituiscono. Esaminando una varietà di organismi diversi, dai semplici batteri fino alle piante e agli animali più complessi, si possono riscontrare a livello cellulare somiglianze impressionanti. Studi accurati sulle caratteristiche comuni delle cellule ci aiutano a tracciare la storia evolutiva di vari gruppi di organismi e a fornire prove evidenti del fatto che gli organismi viventi abbiano effettivamente un'origine comune.

L'organizzazione di tutte le cellule è fundamentalmente simile

L'organizzazione delle cellule e le loro piccole dimensioni consentono il mantenimento dell'omeostasi , ovvero di un ambiente interno appropriato. Le cellule sono soggette a continui cambiamenti nel loro ambiente, quali variazioni di concentrazione salina, di pH e di temperatura. Affinché i loro meccanismi biochimici continuino a funzionare, le cellule devono lavorare ininterrottamente per ripristinare le condizioni opportune. Affinché possa essere mantenuta l'omeostasi, il contenuto della cellula deve essere separato dall'ambiente esterno. La membrana plasmatica è una membrana di superficie strutturalmente distinta che circonda tutte le cellule. Rendendo l'interno della cellula un compartimento chiuso, la membrana plasmatica permette che la composizione chimica della cellula sia alquanto differente da quella dell'ambiente esterno; essa rappresenta una barriera estremamente selettiva tra il contenuto della cellula e l'ambiente. Le cellule scambiano materiale con l'ambiente e sono in grado di immagazzinare sostanze essenziali ed energia.

Le cellule tipicamente possiedono strutture interne, gli organuli , specializzate nello svolgere attività metaboliche, come la trasformazione dell'energia in forme utilizzabili, la sintesi di composti necessari, l'assemblaggio di strutture essenziali per il funzionamento e la riproduzione. Tutte le cellule possiedono le istruzioni genetiche codificate nel DNA, che è confinato in una regione limitata all'interno della cellula.

Le dimensioni cellulari hanno un limite

Pur essendo le dimensioni cellulari estremamente variabili (FIG. 4-1), la maggior parte delle cellule ha dimensioni microscopiche; pertanto, per misurarle si utilizzano unità di misura molto piccole. L'unità di base di misura lineare nel sistema metrico (vedi la terza pagina di copertina) è il metro (m). Un millimetro (mm) è la millesima parte di un metro ed è lungo all'incirca quanto il segmento in parentesi (-). Il micrometro (μm) è l'unità di misura più conveniente per misurare le cellule. Un segmento di $1\ \mu\text{m}$ è lungo un milionesimo di metro, o anche un millesimo di millimetro, troppo piccolo per essere visibile ad occhio nudo. Potrebbe sembrare difficile pensare ad unità di misura troppo piccole per essere visibili e quindi potrebbe essere utile ricordare che un micrometro sta ad un millimetro come un millimetro sta ad un metro ($1/1000$).

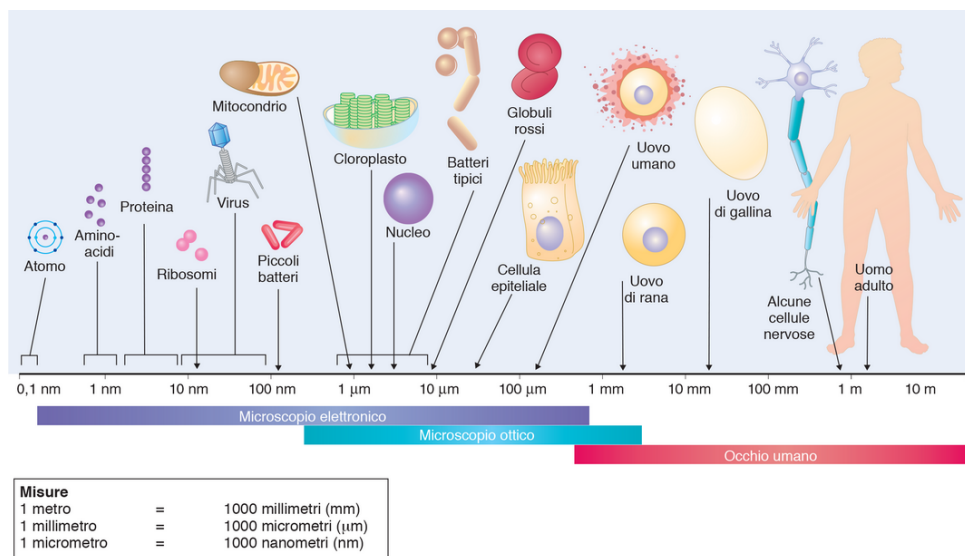


FIGURA 4-1

Dimensioni biologiche e diversità delle cellule

Le dimensioni relative dal livello chimico a quello di un intero organismo possono essere confrontate utilizzando una scala logaritmica (multipli di 10). Le cellule procariotiche dei batteri vanno tipicamente da 1 a $10\ \mu\text{m}$ di lunghezza. Le cellule eucariotiche hanno tipicamente un diametro che va dai 10 ai $30\ \mu\text{m}$. I mitocondri hanno all'incirca le dimensioni di piccoli batteri, mentre i cloroplasti sono generalmente più grandi (circa 5

μm di lunghezza). Le cellule uovo sono tra le cellule più grandi. Anche se microscopiche, alcune cellule nervose sono molto lunghe. Le cellule qui rappresentate non sono disegnate in scala.

Per quanto piccolo, il micrometro è troppo grande per misurare la maggior parte dei componenti della cellula. A questo scopo, può essere utilizzato il nanometro (nm), che corrisponde ad un milionesimo di metro, ovvero ad un millesimo di micrometro. Per addentrarsi nel concetto di nanometro, si può ricordare che un millimetro

è un millesimo di un metro, un micrometro è un millesimo di un millimetro ed un nanometro è un millesimo di un micrometro.

Alcune cellule di particolari alghe e di animali sono visibili persino ad occhio nudo. La cellula uovo umana, ad esempio, ha un diametro di 130 μm , che corrisponde all'incirca alle dimensioni del punto che pone termine a questa frase. Le cellule più grandi sono le uova degli uccelli, le quali sono comunque peculiari in quanto la quasi totalità della loro massa (tuorlo e albume) costituisce una riserva di cibo. La parte funzionale della cellula è una massa microscopica che si trova sulla superficie del tuorlo.

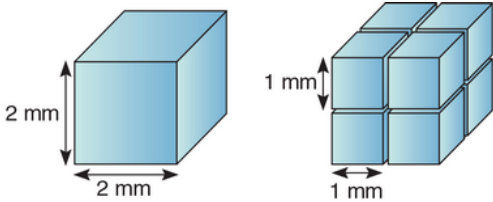
Ma perché la maggior parte delle cellule è così piccola? Se si considera ciò che una cellula deve fare per mantenere l'omeostasi e crescere, si possono facilmente capire le ragioni delle sue ridotte dimensioni. Una cellula deve assumere nutrimento ed altri materiali e deve liberarsi dei prodotti di rifiuto generati dalle reazioni metaboliche. Tutto ciò che entra o esce dalla cellula deve passare attraverso la membrana plasmatica. La membrana plasmatica contiene "pompe" e canali specializzati che regolano selettivamente il passaggio di materiali dentro e fuori la cellula. La membrana plasmatica deve essere abbastanza grande, rispetto al volume cellulare, da rispondere alle necessità di regolazione del passaggio di materiale. Ciò significa che un fattore critico nel determinare le dimensioni di una cellula è il rapporto tra la sua area superficiale e il suo volume (FIG. 4-2).

Man mano che la cellula si ingrandisce, il suo volume aumenta in misura maggiore rispetto all'area della superficie (cioè della sua membrana plasmatica) e ciò pone un limite alle dimensioni della cellula. Al di sopra delle dimensioni critiche, le numerose molecole necessarie per la cellula non potrebbero essere trasportate al suo interno con velocità adeguate. Inoltre, la cellula non sarebbe in grado di regolare la concentrazione dei diversi ioni o di trasportare all'esterno i materiali di rifiuto. Ovviamente, non tutte le cellule sono sferiche o cubiformi. Alcune cellule di grandi dimensioni hanno rapporti area superficiale/volume favorevoli grazie alla loro forma. Infatti, le variazioni di forma rappresentano una strategia per aumentare tale rapporto. Ad esempio, molte cellule vegetali di grandi dimensioni, per aumentare il loro rapporto superficie/volume, sono lunghe e sottili. Alcune cellule, come quelle epiteliali che rivestono l'intestino tenue, hanno estroflessioni della membrana plasmatica a forma di dita, dette microvilli, che aumentano notevolmente l'area superficiale utilizzata per assorbire i nutrienti ed altri materiali (vedi Fig. 47-10).

Un altro motivo per il quale le cellule sono piccole è che le molecole, una volta all'interno, devono essere trasportate in quei siti della cellula dove vengono trasformate. Poiché le cellule sono di piccole dimensioni, le distanze percorse dalle molecole al loro interno sono relativamente brevi. Pertanto, le molecole sono rapidamente disponibili per le attività cellulari.

Dimensioni e forma delle cellule sono collegate alle loro funzioni

Le dimensioni e la forma delle cellule sono adattate alle loro funzioni. Alcune cellule, come l'ameba e il globulo bianco, possono cambiare forma quando si muovono. Le cellule spermatiche possiedono lunghe code a forma di frusta, chiamate flagelli, che vengono utilizzate per la locomozione. Le cellule nervose possiedono estensioni lunghe e sottili che permettono loro di trasmettere messaggi a grande distanza. Nell'uomo, le estensioni delle cellule nervose possono arrivare alla lunghezza di un metro ! Altre cellule, come alcune cellule epiteliali, hanno una forma quasi rettangolare e sono impilate come mattoni per formare tessuti simili a fogli. (Il tessuto epiteliale copre il corpo e riveste le cavità corporee.)



Superficie (mm ²)	Superficie = altezza × larghezza × numero di facce × numero di cubi	24 (2 × 2 × 6 × 1)	48 (1 × 1 × 6 × 8)
Volume (mm ³)	Superficie = altezza × larghezza × lunghezza × numero di cubi	8 (2 × 2 × 2 × 1)	8 (1 × 1 × 1 × 8)
Rapporto Superficie/Volume	Superficie/volume	3 (24:8)	6 (48:8)

FIGURA 4-2

Rapporto tra superficie e volume

L'area di superficie di una cellula deve essere grande abbastanza rispetto al suo volume per permettere scambi adeguati di materiali con l'ambiente. Benché il volume sia lo stesso, otto cellule piccole hanno un'area di superficie (membrana plasmatica) per volume totale maggiore rispetto a quella posseduta da una grande cellula. Nell'esempio mostrato, il rapporto area di superficie totale/volume totale di otto cubi di 1 mm risulta essere il doppio di quello del singolo cubo grande.

Verifica

- In che modo la teoria cellulare ci aiuta a comprendere l'evoluzione della vita?
- In che modo la membrana plasmatica contribuisce al mantenimento dell'omeostasi?
- Perché il rapporto tra la superficie ed il volume di una cellula è importante nel determinare i limiti delle dimensioni cellulari?

4.2 METODICHE PER LO STUDIO DELLE CELLULE

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

4. Descrivere le metodiche utilizzate dai biologi per lo studio delle cellule, inclusi la microscopia e il frazionamento cellulare.

Uno dei più importanti strumenti utilizzabili per studiare le strutture della cellula è il microscopio. Usando un microscopio da lui costruito, Robert Hooke, uno scienziato inglese, descrisse per primo le cellule, nel 1665, nel suo libro *Micrographia*. Hooke esaminò un pezzo di sughero e disegnò e descrisse ciò che aveva visto. Egli scelse il termine cellula perché la struttura gli ricordò le piccole stanze dove in quel periodo vivevano i monaci. In realtà, Hooke non vide delle cellule vive, ma piuttosto le pareti delle cellule morte del sughero (FIG. 4-3 a). Molto più tardi, si scoprì che quello che si trovava all'interno delle pareti era la parte più importante delle cellule vive.

Pochi anni dopo la scoperta di Hooke e ispirato dal suo lavoro, il naturalista olandese Antonie van Leeuwenhoek riuscì a vedere alcune cellule viventi, utilizzando lenti da lui stesso costruite. Leeuwenhoek fu abbastanza bravo da costruire lenti che ingrandivano le immagini più di 200 volte. In questo modo, egli riuscì a visualizzare batteri, protisti, cellule del sangue e spermatiche. Leeuwenhoek fu tra i primi scienziati a visualizzare le cellule negli animali. Leeuwenhoek era un mercante e non possedeva un'adeguata preparazione scientifica. Tuttavia, la sua intelligenza, curiosità e diligenza nel condividere le sue scoperte con gli scienziati della Royal Society di Londra permisero di far conoscere il mondo microscopico all'interno della comunità scientifica. Sfortunatamente, Leeuwenhoek non divulgò le sue tecniche, e quindi passarono più di 100 anni prima che, verso la fine del 19° secolo, i microscopi fossero sufficientemente sviluppati da permettere ai biologi di focalizzare la loro attenzione sullo studio delle cellule.

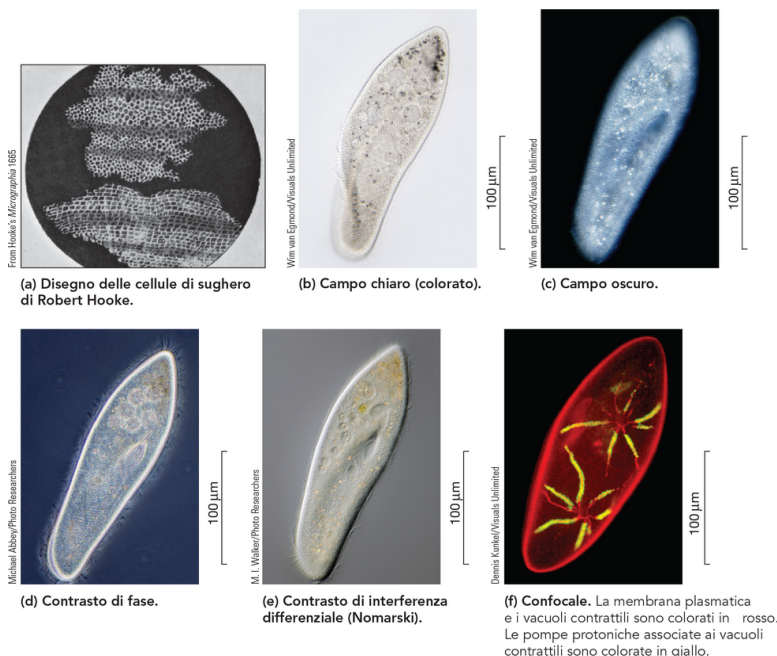
I microscopi ottici sono utilizzati per studiare le cellule colorate o vive

Il microscopio ottico, il tipo più utilizzato a scopo didattico, consiste in un tubo con lenti di vetro a ciascuna estremità. Dal momento che contiene diverse lenti, il moderno microscopio ottico viene definito microscopio composto. La luce visibile passa sia attraverso il campione che deve essere osservato, sia attraverso le lenti. La luce viene rifratta dalle lenti ingrandendo l'immagine. Le immagini ottenute con i microscopi ottici sono indicate come micrografie ottiche.

Sono due le proprietà di un microscopio che determinano quanto un oggetto di piccole dimensioni possa essere visto con chiarezza: ingrandimento e potere risolutivo. L'ingrandimento corrisponde al rapporto tra le dimensioni dell'immagine vista al microscopio e le dimensioni effettive dell'oggetto. Il miglior microscopio ottico non riesce ad ingrandire un oggetto più di 2000 volte. La risoluzione, o potere risolutivo, è la capacità del microscopio di distinguere anche i più piccoli dettagli di un'immagine. È definita come la distanza minima tra due punti alla quale questi possono essere distinti l'uno dall'altro invece di apparire come un'unica massa. Il potere risolutivo dipende dalla qualità delle lenti e dalla lunghezza d'onda della sorgente luminosa. Quando la lunghezza d'onda diminuisce, la risoluzione aumenta.

La luce visibile utilizzata dal microscopio ottico ha lunghezze d'onda che vanno da 400 nm (violetto) a 700 nm (rosso); questo limita la risoluzione del microscopio ottico a dettagli non più piccoli del diametro di una piccola cellula batterica (circa 0,2 μ m). Dall'inizio del ventesimo secolo sono disponibili versioni più avanzate del microscopio ottico.

Poiché l'interno della maggior parte delle cellule è trasparente, è difficile distinguere specifiche strutture cellulari al microscopio ottico. I chimici organici hanno dato un grande contributo alla microscopia ottica sviluppando coloranti biologici che aumentano il contrasto dell'immagine. La colorazione ha permesso ai biologi di scoprire diverse strutture cellulari interne, dette organuli o organelli. Purtroppo, quasi tutti i metodi usati per preparare e colorare le cellule da osservare ne provocano la morte.



METODO DI RICERCA

Perché si usa? Le cellule sono troppo piccole per essere analizzate ad occhio nudo. I biologi utilizzano microscopi per osservare le cellule e le strutture contenute al loro interno. Sono stati messi a punto molti tipi di microscopi. Nella figura, sono riportate le micrografie e di un *Paramecium* (un protista ciliato) ottenute utilizzando diversi tipi di microscopi ottici.

Come funziona? Utilizzando un microscopio rudimentale, Robert Hooke osservò una sezione sottile di sughero e disegnò ciò che aveva visto. I biologi ora hanno a disposizione microscopi e tecniche più sofisticate che permettono di vedere le cellule in maggior dettaglio. Nel microscopio ottico, un raggio di luce passa attraverso il campione che deve essere osservato ed attraverso delle lenti. Le lenti rinfrangono la luce e

l'immagine risulta ingrandita. L'immagine in campo chiaro può essere intensificata mediante colorazione. I microscopi a contrasto di fase e a contrasto di interferenza differenziale amplificano i dettagli aumentando le differenze di densità ottica tra le diverse regioni cellulari.

Attualmente, le cellule vive possono essere studiate utilizzando microscopi ottici dotati di speciali sistemi ottici. Nella **microscopia in campo chiaro**, l'immagine si forma grazie alla trasmissione della luce attraverso una cellula (o un altro campione) (FIG. 4-3 b). Poiché c'è poco contrasto, i dettagli della struttura cellulare non sono visibili. Nella microscopia in campo oscuro, i raggi di luce sono diretti lateralmente e soltanto la luce diffusa dal campione attraversa le lenti. La cellula appare come un oggetto luminoso su di uno sfondo scuro (FIG. 4-3 c). Non è necessaria la colorazione del campione.

La **microscopia a contrasto di fase** e la **microscopia a contrasto di interferenza differenziale** (Nomarski) sfruttano le differenze di densità all'interno della cellula (FIG. 4-3 d ed e). Tali differenze di densità fanno sì che le varie regioni del citoplasma rifrangano la luce in maniera diversa. Utilizzando questi microscopi, gli scienziati possono osservare le cellule viventi in azione e le loro numerose strutture interne che cambiano continuamente forma e posizione.

I biologi cellulari utilizzano il **microscopio a fluorescenza** per individuare molecole specifiche all'interno delle cellule. Nel microscopio a fluorescenza, dei filtri trasmettono la luce emessa da molecole fluorescenti. I coloranti fluorescenti (come i colori che brillano al buio) sono molecole che assorbono l'energia luminosa ad una certa lunghezza d'onda e ne riemettono una parte ad una lunghezza d'onda superiore. Questi coloranti si legano specificamente al DNA o a determinate molecole proteiche. Le molecole assorbono la luce ultravioletta ed emettono una luce di colore diverso. Con questo tipo di colorazione, si può determinare la posizione delle molecole marcate, osservando la provenienza della luce fluorescente all'interno della cellula. I biologi usano spesso una molecola fluorescente chiamata proteina fluorescente verde (GFP), presente naturalmente in alcune meduse. La GFP si è rivelata preziosa per l'osservazione di specifiche proteine nelle cellule viventi.

Alcuni coloranti fluorescenti possono essere legati chimicamente agli anticorpi, molecole proteiche importanti nella difesa immunitaria, che si legano a regioni altamente specifiche di determinate molecole nella cellula. Ogni singolo tipo di anticorpo può legarsi ad un unico tipo di struttura, ad esempio ad una parte di una proteina o ad alcuni zuccheri di un certo polisaccaride. Per determinare la localizzazione di una proteina specifica all'interno della cellula, possono essere usati anticorpi fluorescenti purificati in grado di legarsi ad essa.

La **microscopia confocale** produce immagini più nitide della microscopia a fluorescenza standard (FIG. 4-3 f). Le cellule viventi, marcate con un colorante fluorescente, vengono montate su un vetrino portaoggetti. Un raggio di luce ultravioletta, emesso da un laser, viene focalizzato ad una specifica profondità all'interno

delle cellule. Il tracciante fluorescente emette luce visibile e l'operatore può vedere un singolo piano focale della cellula. Il microscopio produce sezioni ottiche (vedi micrografia nell'introduzione del capitolo). Un computer riassume le immagini cosicché una serie di sezioni ottiche, acquisite a diversi piani della cellula, vengono utilizzate per costruire un'immagine tridimensionale. Le potenti metodiche di creazione di immagini al computer aumentano notevolmente la risoluzione delle strutture marcate con coloranti fluorescenti.

Il microscopio elettronico fornisce immagini ad alta risoluzione che possono essere ingrandite enormemente

Anche se si utilizzano buoni microscopi ed opportune tecniche di marcatura, il normale microscopio ottico può solamente distinguere i dettagli più grossolani della cellula (FIG. 4-4 a). In molti casi, può essere visto chiaramente solo il contorno di un organulo. Solo negli anni '50, con l'introduzione del microscopio elettronico (ME), i ricercatori furono in grado di studiare i dettagli, ovvero l'ultrastruttura cellulare. Il potere risolutivo dell'occhio umano adulto è di circa 100 μ m. Il miglior microscopio ottico ha un potere risolutivo di 0,2 μ m (200 nm). Al confronto, il microscopio elettronico ha un potere risolutivo di poco meno di 1 nm. Questo è possibile perché utilizza radiazioni con lunghezze d'onda molto brevi, nell'ordine di 0,1-0,2 nm, prodotte da un fascio di elettroni. Sebbene sia difficile ottenere questo grado di risoluzione con materiale biologico, ci si può avvicinare ad esso quando si esaminano molecole singole, come proteine o DNA. Questo alto grado di risoluzione permette di ottenere ingrandimenti di più di 1 milione di volte, se paragonati ai tipici ingrandimenti del microscopio ottico, compresi tra 1500 e 2000 volte.

L'immagine fornita dal microscopio elettronico non può essere vista direttamente. Il fascio elettronico di per sé è costituito da elettroni ad alto contenuto di energia che, essendo carichi negativamente, possono essere focalizzati da un elettromagnete, così come l'immagine in un microscopio ottico è focalizzata attraverso una lente di vetro (FIG. 4-4 b). I due tipi di microscopio elettronico sono il microscopio elettronico a trasmissione (MET) e il microscopio elettronico a scansione (MES). Gli acronimi MET e MES si utilizzano anche per indicare micrografie preparate con un ME a trasmissione o a scansione. Le micrografie elettroniche sono in bianco e nero. Esse vengono spesso colorate per evidenziare determinate strutture. Per il microscopio elettronico a trasmissione, si devono preparare sezioni ultrasottili (da 50 a 100 nm), tagliando con una lama di vetro o di diamante le cellule o il tessuto inglobati in resina. Il preparato viene posto su di una piccola griglia metallica e il fascio di elettroni, dopo aver attraversato il campione, cade sulla lastra fotografica o sullo schermo fluorescente. Quando guardate una fotografia al MET in questo capitolo (o altrove), ricordate che essa rappresenta solamente una sezione sottile della cellula.

Utilizzando anticorpi coniugati con particelle di oro colloidale, è possibile osservare al microscopio elettronico molecole specifiche: le particelle d'oro, infatti, sono dense e bloccano il fascio elettronico, determinando sulla microfotografia la formazione di macchie nere ben definite che permettono di identificare la posizione della proteina riconosciuta dall'anticorpo.

Nel microscopio elettronico a scansione, il fascio elettronico non passa attraverso il campione, perché questo è rivestito da un sottile strato d'oro o di un altro metallo. Quando il fascio elettronico collide su vari punti del campione, vengono emessi elettroni secondari la cui intensità varia al variare dei contorni della superficie. Il modo in cui gli elettroni secondari vengono riemessi fornisce una immagine tridimensionale della superficie del campione (FIG. 4-4 c). Il MES è in grado di dare informazioni sulla forma e sulle caratteristiche esterne del campione che non potrebbero essere ottenute con un microscopio a trasmissione. È da notare che il microscopio ottico, il MET e il MES si basano tutti su principi simili. Un fascio di luce, o di elettroni, viene diretto da lenti condensatrici sul campione, che viene ingrandito dalla lente dell'obiettivo e dell'oculare nel caso del microscopio ottico, oppure dalle lenti dell'obiettivo e dalle lenti proiettori nel caso del MET. L'immagine MET è focalizzata su uno schermo a fluorescenza, mentre l'immagine MES viene trasmessa su di uno schermo televisivo. Le lenti dei microscopi elettronici sono in realtà elettromagneti che deviano il fascio elettronico.

Attualmente sono disponibili altri tipi di microscopi, tra cui due nuovi microscopi elettronici. Sono inoltre stati sviluppati dei microscopi digitali che utilizzano una telecamera per inviare ad un monitor delle immagini in formato digitale.

I biologi utilizzano tecniche biochimiche per studiare i componenti cellulari

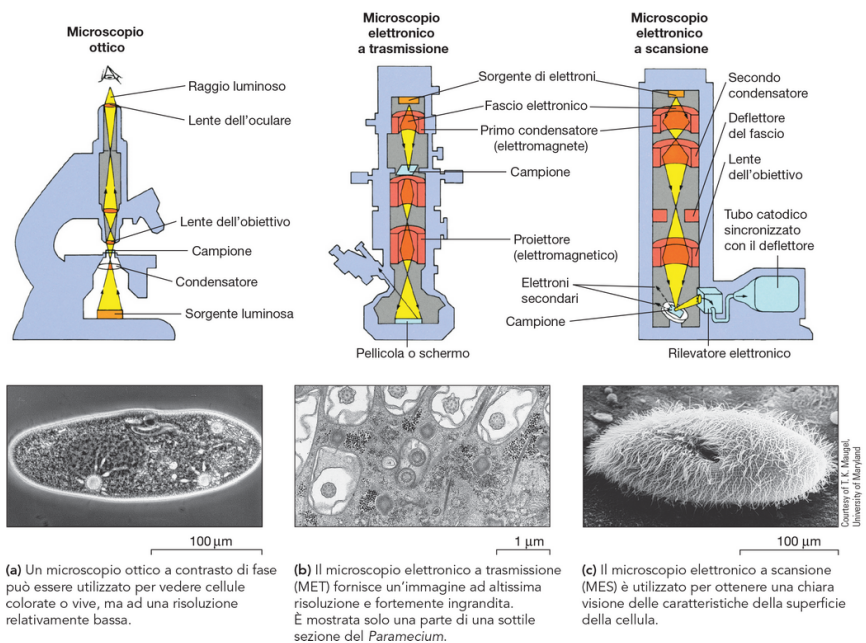
Il microscopio elettronico è uno strumento efficace per studiare la struttura cellulare, ma ha alcune limitazioni. Le metodiche di preparazione delle cellule per la microscopia elettronica le uccidono e possono

anche alterare la loro struttura. Inoltre, il microscopio elettronico generalmente fornisce solo poche indicazioni circa le funzioni degli organuli e degli altri componenti cellulari. Per poter conoscere la funzione effettiva degli organuli, i ricercatori utilizzano una varietà di tecniche biochimiche.

METODO DI RICERCA

Perché si usa? Il microscopio elettronico ha un potere risolutivo maggiore del microscopio ottico. Il microscopio elettronico può ingrandire un'immagine in misura molto maggiore di un microscopio ottico.

Come funziona? In un microscopio elettronico, un raggio di elettroni viene focalizzato sul campione o attraverso di esso. Lenti elettromagnetiche, diverse dalle lenti di vetro del microscopio ottico, vengono utilizzate per costruire un'immagine. Nella figura sono paragonate immagini diverse di una stessa cellula, il protista *Paramecium*, realizzate con un microscopio ottico a contrasto di fase e due tipi di microscopio elettronico. Questi tre microscopi producono immagini diverse delle cellule.



Il frazionamento cellulare è una tecnica per la separazione (frazionamento) delle diverse parti delle cellule, che possono così essere studiate con metodiche fisiche e chimiche. Le cellule vengono rotte delicatamente in un omogenizzatore e la miscela risultante, detta omogenato cellulare, viene sottoposta a centrifugazione (FIG. 4-5 a). Un'ultracentrifuga è una centrifuga molto potente in grado di ruotare alla velocità di 100.000 rpm (rivoluzioni per minuto), generando una forza centrifuga di 500.000 G (dove G corrisponde alla forza di gravità). La forza centrifuga separa l'estratto in due frazioni: il pellet e il supernatante. Il pellet, che contiene il materiale più pesante, come i nuclei, si deposita sul fondo della provetta. Il supernatante, il liquido che si stratifica al di sopra del pellet, contiene particelle più leggere, molecole disciolte e ioni.

Dopo la rimozione del pellet, il supernatante può essere ulteriormente centrifugato a velocità più alte per ottenere un pellet che contiene i componenti cellulari relativamente più pesanti, come i mitocondri e i cloroplasti. Nella centrifugazione differenziale, il supernatante è centrifugato a velocità via via più alte, permettendo ai vari componenti cellulari di essere separati in base alle loro diverse dimensioni e densità (FIG. 4-5 b).

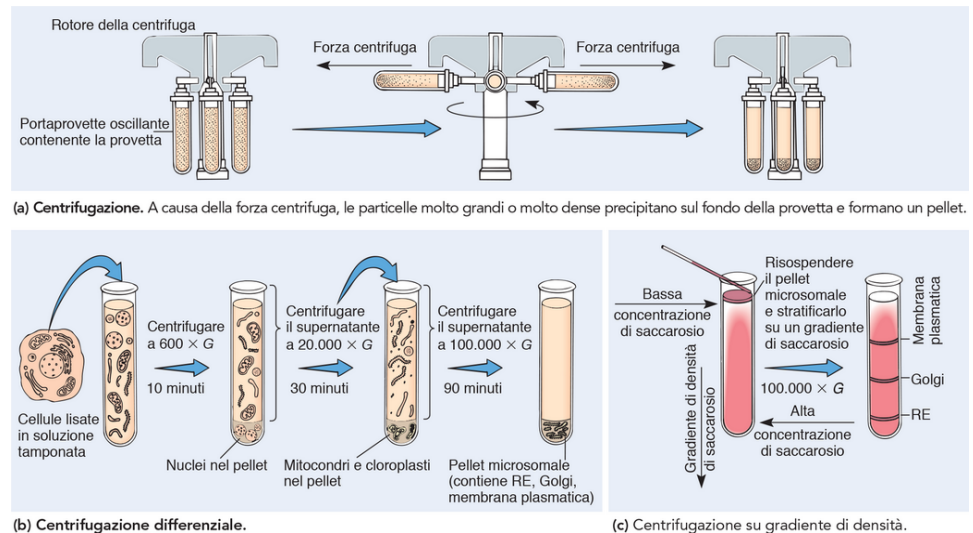
I pellet possono essere risospesi e i loro componenti cellulari ulteriormente purificati per centrifugazione su gradiente di densità. In questa procedura, la provetta da centrifuga è riempita con una serie di soluzioni a densità decrescente. Ad esempio, si possono usare soluzioni di saccarosio. La concentrazione del saccarosio è più alta sul fondo della provetta e diminuisce gradualmente, così da essere più bassa nella parte alta della provetta. Il pellet risospeso viene stratificato in cima al gradiente di densità. A causa della diversa densità degli organuli, ciascuno di essi migrerà durante la centrifugazione. Ciascun tipo di organulo formerà una banda in quella determinata posizione del gradiente di saccarosio, in cui la densità della soluzione è uguale a quella dell'organulo (FIG. 4-5 c). Gli organuli purificati possono successivamente essere studiati. Per esempio, possono essere esaminati per determinare quali proteine e altre molecole contengano, o quali reazioni chimiche si verifichino al loro interno.

METODO DI RICERCA

Perché si usa? Il frazionamento cellulare viene utilizzato per separare (frazionare) i componenti cellulari in funzione della loro dimensione e densità.

Come funziona? Le cellule vengono rotte in un frullatore. La miscela risultante (omogenato cellulare) viene poi centrifugata. Come risultato della forza centrifuga, i componenti cellulari più pesanti, i nuclei, formano un sedimento (pellet) sul fondo della provetta. Il supernatante (il liquido posizionato sopra al pellet) può essere

centrifugato ad una velocità maggiore. I componenti più pesanti presenti nel supernatante, come mitocondri e cloroplasti, formano a loro volta un pellet e il supernatante può essere centrifugato ad una velocità ancora maggiore. Il processo può essere ripetuto parecchie volte. I pellet possono essere ulteriormente purificati mediante centrifugazione in gradiente di densità (vedi il testo per spiegazioni più dettagliate).



Verifica

- Qual è il maggior vantaggio del microscopio elettronico? Spiegate.
- Cos'è il frazionamento cellulare? Illustrate il processo.

4.3 CELLULE PROCARIOTE ED EUCARIOTE

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

4. Mettere a confronto le caratteristiche generali delle cellule procariotiche ed eucariotiche; confrontare le cellule vegetali ed animali.
5. Descrivere tre funzioni delle membrane cellulari.

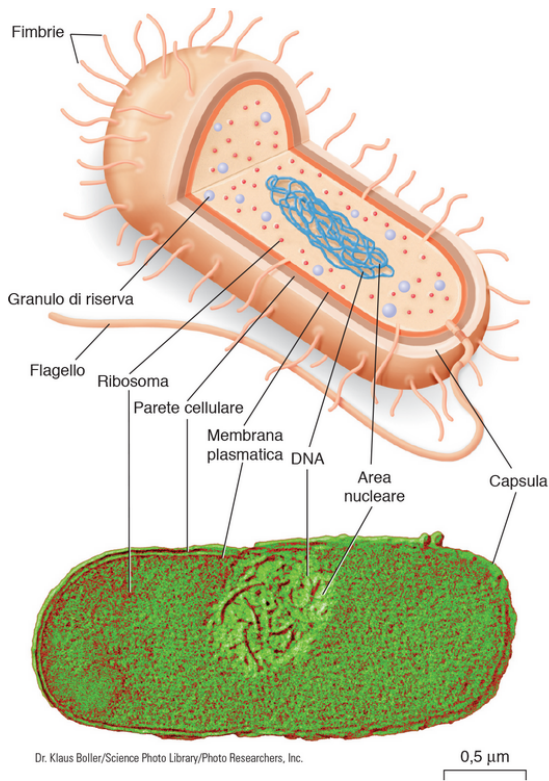
Come già detto nel Capitolo 1, esistono due tipi di cellule: procariotiche ed eucariotiche. Le cellule procariotiche sono tipiche solamente di batteri ed archeobatteri. Tutti gli altri organismi noti sono costituiti da cellule eucariotiche.

Le cellule procariotiche non contengono organelli circondati da membrane

Le cellule procariotiche sono tipicamente più piccole di quelle eucariotiche. Infatti, il diametro medio di una cellula procariotica è solo un decimo di quello di una cellula eucariotica. Nelle cellule procariotiche, il DNA non è racchiuso all'interno di un nucleo, ma è localizzato in una regione limitata della cellula, detta area nucleare o nucleolo. L'area nucleare non è delimitata da una membrana (FIG. 4-6), a differenza del nucleo delle cellule eucariotiche. Il termine procariote, che significa "prima del nucleo", si riferisce a questa differenza fondamentale tra le cellule procariotiche ed eucariotiche. Anche altri tipi di organelli delimitati da membrana non sono presenti nelle cellule procariotiche.

Come le cellule eucariotiche, le cellule procariotiche hanno una membrana plasmatica, che circonda la cellula. La membrana plasmatica delimita il contenuto della cellula, originando un compartimento interno. In alcune cellule procariotiche, la membrana plasmatica si può invaginare formando un complesso di membrane sulle quali possono avvenire reazioni metaboliche. Molte cellule procariotiche possono avere una parete cellulare, struttura che racchiude l'intera cellula, compresa la membrana plasmatica.

Molti procarioti possiedono flagelli, lunghe fibre che si protendono dalla superficie cellulare. I flagelli sono utilizzati come propulsori e sono fondamentali per la locomozione. La loro struttura è diversa da quella dei flagelli presenti nelle cellule eucariotiche. Alcuni procarioti hanno anche delle proiezioni simili a peli, denominate fimbrie, usate per aderire tra di loro o per ancorarsi alla superficie cellulare di altri organismi.



Il denso materiale interno delle cellule batteriche contiene i ribosomi, piccoli complessi di RNA e proteine in grado di sintetizzare polipeptidi. I ribosomi delle cellule procariotiche sono più piccoli rispetto a quelli delle cellule eucariotiche. Le cellule procariotiche presentano anche granuli di deposito che contengono glicogeno, lipidi o composti fosforilati. Questo capitolo è dedicato principalmente alle cellule eucariotiche. I procarioti saranno discussi in maggior dettaglio nel Capitolo “Batteri e archeobatteri”.

← FIGURA 4-6 *Struttura di una cellula procariotica*

Questa MET colorata mostra una sottile sezione longitudinale di *Escherichia coli* (un batterio). Notare la prominente area nucleare contenente il materiale genetico (DNA). *E. coli* è un normale commensale dell'intestino umano, ma in certe condizioni alcuni ceppi possono causare infezioni.

Sistemi di membrane dividono le cellule eucariotiche in compartimenti

Le cellule eucariotiche sono caratterizzate dalla presenza di organelli delimitati da membrana altamente organizzati, incluso un nucleo prominente, che contiene il DNA, il materiale ereditario. Il termine eucariote significa “vero nucleo”. I primi biologi credevano che le cellule fossero costituite da un gel

omogeneo, detto protoplasma. Con l'introduzione del microscopio elettronico e di altri moderni strumenti di ricerca, è stato possibile migliorare la conoscenza dell'ambiente interno della cellula. Ora sappiamo che la cellula è altamente organizzata e complessa (FIGG. 4-7 - 4-10). La cellula eucariotica possiede una sua centrale di controllo, un sistema interno di trasporto, impianti energetici, fabbriche per la produzione di materiali essenziali, impianti di impacchettamento e persino un sistema di “autodistruzione”.

La porzione di protoplasma al di fuori del nucleo viene chiamata citoplasma, mentre quella all'interno del nucleo viene chiamata nucleoplasma. Molti organuli sono sospesi nella componente fluida del citoplasma, normalmente chiamata citosol. Pertanto, il termine citoplasma include sia il citosol che tutti gli organuli, eccetto il nucleo.

I numerosi organuli specializzati delle cellule eucariotiche permettono di superare alcuni degli inconvenienti dovuti alle grandi dimensioni; per questo motivo, le cellule eucariotiche possono essere considerevolmente più grandi di quelle procariotiche. Le cellule eucariotiche differiscono da quelle procariotiche anche perché posseggono un'impalcatura di sostegno, o citoscheletro, importante per il mantenimento della forma della cellula e per il trasporto di materiali al suo interno.

Alcuni organuli si trovano solo in determinati tipi cellulari. Ad esempio, i cloroplasti, strutture che catturano la luce solare per convertirla in altre forme di energia, sono presenti solamente nelle cellule che attuano la fotosintesi, ovvero in determinate cellule di piante ed alghe. La maggior parte delle cellule di batteri, funghi e piante è circondata da una parete cellulare esterna alla membrana plasmatica. Le cellule delle piante contengono anche un grande vacuolo delimitato da membrana. In questo capitolo saranno discusse queste ed altre differenze tra i principali tipi di cellule. Le cellule vegetali ed animali sono messe a confronto nelle Figure 4-7, 4-8 4-9, e 4-10.

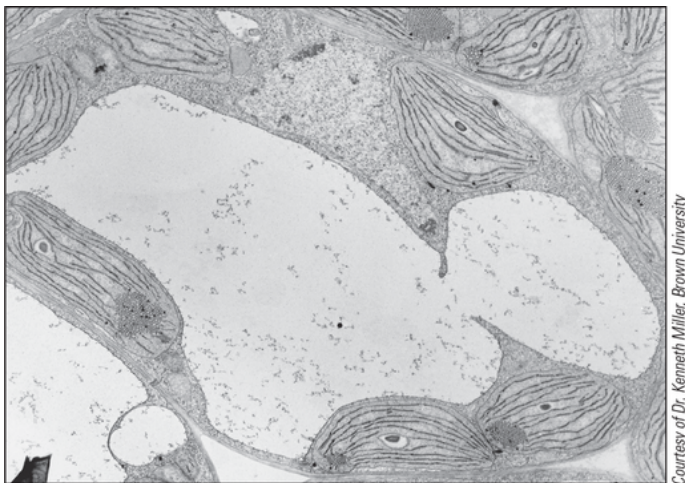
Le membrane cellulari hanno proprietà particolari che permettono agli organuli da esse delimitati di svolgere diverse funzioni. Ad esempio, poiché le membrane non possono mai avere estremità libere, gli organuli racchiudono sempre almeno uno spazio interno, o compartimento. Tali compartimenti circoscritti da membrane fanno sì che alcune attività cellulari siano localizzate all'interno di regioni cellulari specifiche. I reagenti concentrati in una piccola parte del volume cellulare vengono a contatto tra loro più facilmente e la velocità di reazione può di conseguenza aumentare notevolmente. Questi compartimenti servono anche per tenere alcuni composti particolarmente reattivi separati dalle altre parti della cellula, che potrebbero essere da questi danneggiate. La divisione in compartimenti permette, inoltre, che possano avvenire contemporaneamente attività diverse. Le membrane funzionano anche come superfici di lavoro cellulare. Ad esempio, sono numerose le reazioni chimiche cellulari svolte da enzimi legati alle membrane. Organizzando gli enzimi che regolano le fasi successive di una serie di reazioni in posizioni vicine sulla superficie di una membrana, alcune reazioni chimiche a catena possono avvenire con maggiore rapidità.

Le membrane permettono anche di immagazzinare energia. La membrana costituisce una barriera assimilabile ad una diga fluviale. Come sarà discusso nel Capitolo 5 , tra i due lati della membrana esiste sia una differenza di carica elettrica che una differenza di concentrazione. Tali differenze costituiscono un gradiente elettrochimico. Gradienti di questo tipo immagazzinano energia in forma di energia potenziale (vedi Capitolo 7). Quando le particelle di una sostanza passano attraverso la membrana dal lato ad alta concentrazione a quello a bassa concentrazione, la cellula può trasformare parte della loro energia potenziale nell'energia chimica delle molecole di ATP. Il meccanismo della trasformazione energetica (discusso nei Capitoli 7 , 8 e 9) è un meccanismo basilare utilizzato dalle cellule per catturare e trasformare l'energia necessaria per la vita.

Nelle cellule eucariotiche, esistono numerose membrane considerate come parte del sistema di membrane interne detto sistema di endomembrane . Guardando le FIG. 4-7 FIGURE e 4-8 (vedi anche Figg. 4-9 e 4-10), si vede come le membrane dividano la cellula in diversi compartimenti: il nucleo, il reticolo endoplasmatico, il complesso del Golgi, i lisosomi, le vescicole e i vacuoli.

Tra questi, può essere inclusa anche la membrana plasmatica, la quale, anche se non interna, partecipa alle attività del sistema di endomembrane. Anche i mitocondri ed i cloroplasti costituiscono dei compartimenti separati, pur non essendo considerati parte del sistema di endomembrane, in quanto svolgono le loro funzioni indipendentemente dagli altri organuli membranosi.

Alcuni organuli hanno connessioni dirette tra le loro membrane e i diversi compartimenti. Altri trasportano materiali all'interno di vescicole , piccole sacche circondate da membrana che si formano per gemmazione dalla membrana di un altro organulo. Le vescicole possono anche trasportare il materiale da un organulo ad un altro. Seguendo una complessa serie di passaggi, una vescicola può “gemmare” da una membrana ed essere quindi trasportata ad un'altra membrana con la quale si fonde, rilasciando così il suo contenuto all'interno di un altro compartimento.



← FIGURA 4-7

Immagine MET di una cellula vegetale e disegno interpretativo

La maggior parte di questa sezione trasversale di una cellula fogliare di una giovane pianta di fagiolo (*Phaseolus vulgaris*) è dominata dal vacuolo. I corpi prolamellari sono strutture membranose tipiche dei cloroplasti in via di sviluppo. Sapete riconoscere le strutture nell'immagine MET in alto?

È presente la maggior parte delle strutture tipiche delle cellule animali. Tuttavia, come molte altre cellule, anche questa possiede strutture associate a funzioni specifiche. Le cellule pancreatiche, come quella mostrata qui, secernono una gran quantità di enzimi digestivi. I corpi grandi e scuri nell'immagine MET e le corrispondenti regioni colorate nel disegno sono granuli di zimogeno che contengono enzimi inattivi. Quando vengono secreti dalla cellula, tali enzimi catalizzano reazioni chimiche come la rottura dei legami peptidici delle proteine ingerite a livello dell'intestino. La maggior parte delle membrane visibili in questa sezione è parte del reticolo endoplasmatico rugoso, un organulo specializzato nella sintesi delle proteine. Sapete riconoscere le strutture nell'immagine MET in alto?

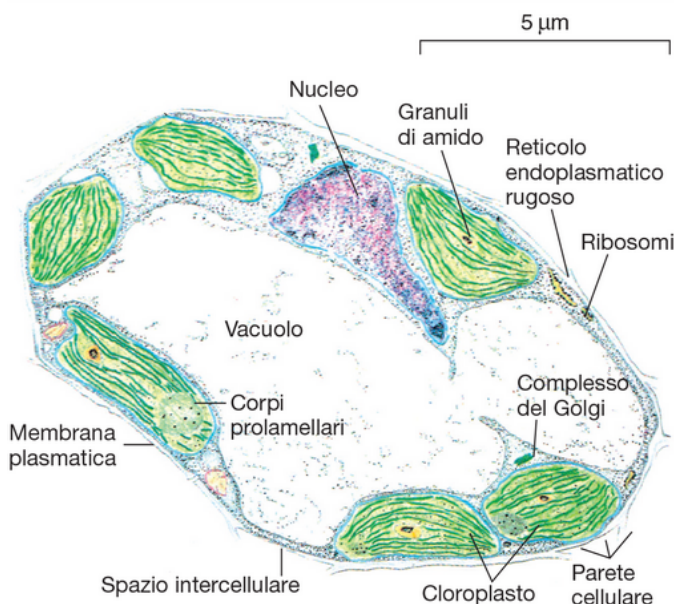
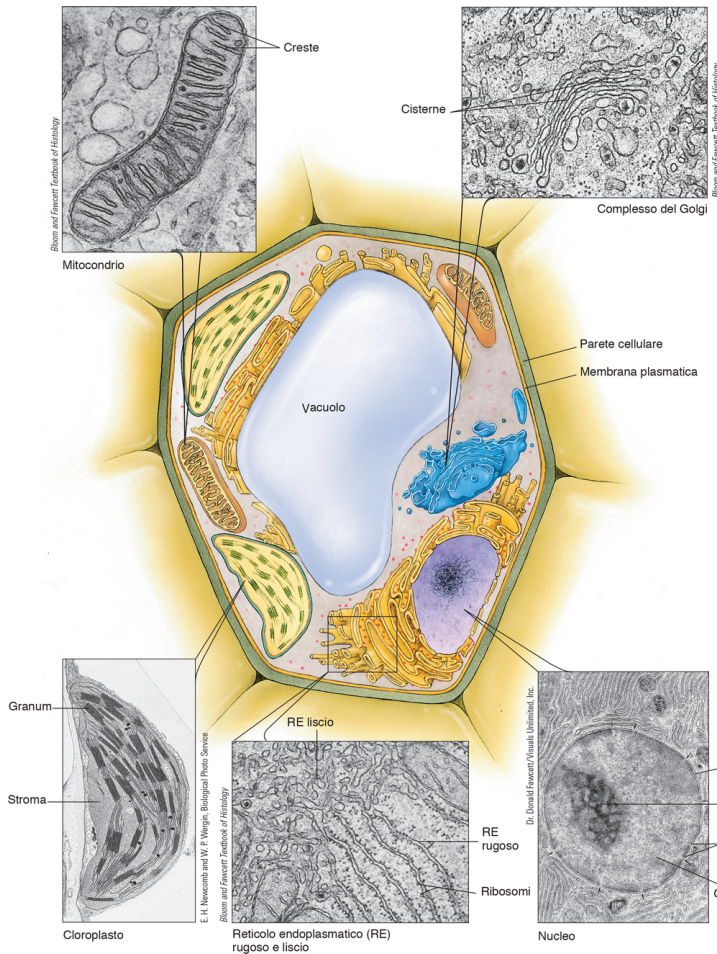


FIGURA 4-8 →

Immagine MET di una cellula pancreatica umana e disegno interpretativo



quali foglie e fusti, contengono i cloroplasti, mentre le cellule della radice no. Molti organelli, come il nucleo, i mitocondri e il reticolo endoplasmatico, sono caratteristici di tutte le cellule eucariotiche.

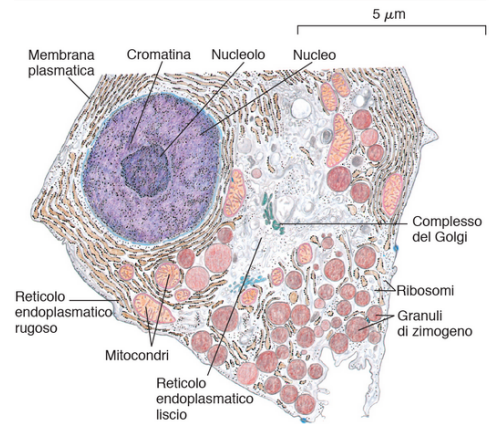
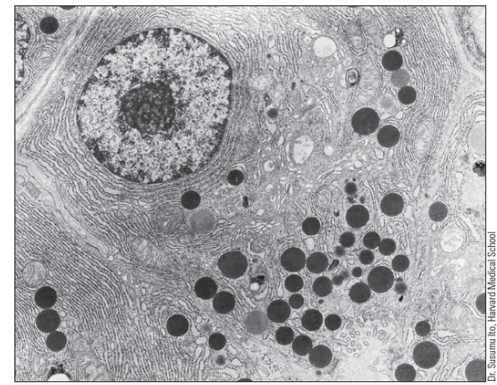
FIGURA 4-10 →

Schema composito di una cellula animale

Questa cellula animale generica è stata rappresentata in un contesto realistico, circondata dalle cellule vicine che la comprimono leggermente. Le immagini MET mostrano la struttura di vari organelli. A seconda del tipo di cellula, alcuni organuli possono essere più o meno sviluppati.

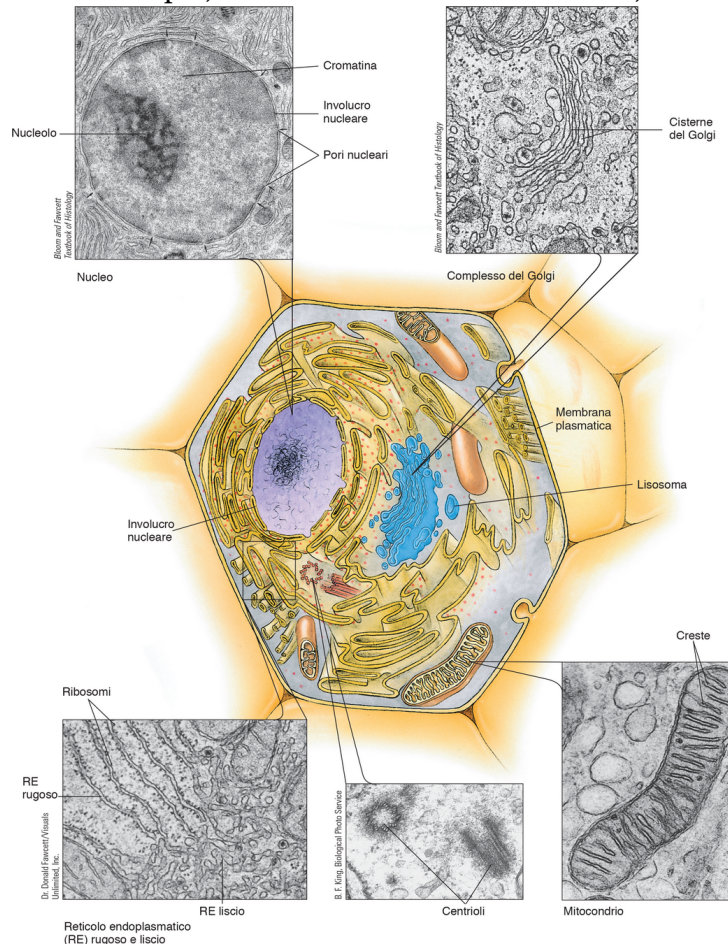
Verifica

- Quali sono due importanti differenze tra cellule procariotiche ed eucariotiche?
- Quali sono tre possibili differenze tra una cellula vegetale ed una cellula animale?
- In che modo gli organelli rivestiti da membrana facilitano il metabolismo cellulare?
- Quali organelli fanno parte del sistema di endomembrane?



← FIGURA 4-9

Schema composito di una cellula vegetale
I cloroplasti, la parete cellulare e grandi vacuoli sono caratteristici delle cellule vegetali. Le immagini MET ci mostrano alcune strutture o regioni cellulari. Alcune cellule vegetali non possiedono tutti gli organuli qui illustrati. Ad esempio, le cellule dei tessuti fotosintetici,



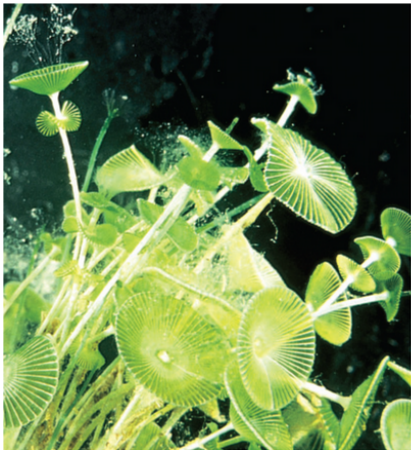
4.4 IL NUCLEO CELLULARE

OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

6. Descrivere la struttura e le funzioni del nucleo.

Il nucleo, l'organulo più rilevante della cellula, ha forma sferica od ovoidale ed un diametro medio di 5 μm . A causa delle sue dimensioni e del fatto che occupa una posizione relativamente fissa al centro della cellula, fin dall'inizio i ricercatori pensarono che il nucleo funzionasse da centro di controllo della cellula. Nel diciannovesimo secolo, i biologi scoprirono che un'alga marina, l'*Acetabularia*, è formata da un'unica cellula (FIG. 4-11). Con i suoi 5 cm di lunghezza, *Acetabularia* ha dimensioni piccole per un'alga marina, ma gigantesche per una cellula. È formata da un piede che assomiglia ad una radice, un lungo stelo cilindrico e da un cappello simile ad una coppa. Il nucleo è localizzato nel piede, nel punto più lontano rispetto al cappello. Essendo un'unica gigantesca cellula, l'*Acetabularia* si presta ad essere manipolata dai ricercatori.

Se il cappello dell' *Acetabularia* viene sperimentalmente rimosso, ne cresce un altro entro poche settimane. Un tale meccanismo di rigenerazione è piuttosto comune negli organismi semplici. Il fenomeno suscitò l'attenzione degli scienziati, in special modo del biologo danese J. Hämmerling, che si domandò se esistesse una relazione tra il nucleo e le caratteristiche fisiche dell'alga. Hammerling (negli anni compresi tra il 1930 e 1950) eseguì dei brillanti esperimenti, che gettarono le basi per la maggior parte delle nostre attuali conoscenze sul nucleo. Alcuni dei suoi esperimenti sono riassunti nella FIGURA 4-12 . I biologi cellulari ampliarono queste prime scoperte fino a sviluppare le nostre attuali conoscenze sul flusso di informazioni e sui meccanismi di controllo a livello cellulare. Ora sappiamo che le cellule conservano l'informazione nella molecola del DNA e che la maggior parte del DNA cellulare è localizzato all'interno del nucleo.



← FIGURA 4-11 *Micrografi a ottica di Acetabularia*

Benché la traduzione letterale del suo nome sia “coppa per l'aceto”, agli individui romantici la piccola alga *Acetabularia* ricorda la coppa di una sirena. L' *Acetabularia* , che è costituita da un'unica cellula, costituisce un ottimo modello per studiare la funzione del nucleo.

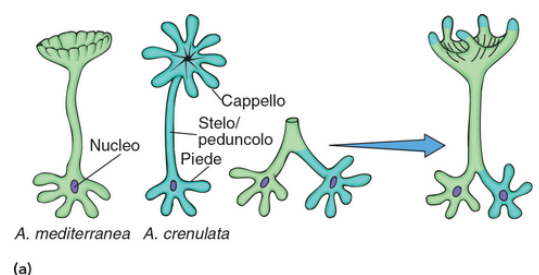
ESPERIMENTO CHIAVE **INTERROGATIVO:** Che cos'è che controlla la forma del cappello nell' *Acetabularia* ?

IPOTESI: Qualcosa che si trova nello stelo o nel piede dell' *Acetabularia* controlla la forma del cappello.

ESPERIMENTO: Hämmerling rimosse i cappelli ad *A. mediterranea* e ad *A. crenulata* . Quindi, innestò tra loro le due alghe prive di cappello (FIG. a).

FIGURA 4-12 *Acetabularia* e il controllo delle attività cellulari→

Il biologo J. Hämmerling utilizzò due specie di *Acetabularia* , un'alga marina formata da una singola cellula, per la maggior parte dei suoi esperimenti: *A. mediterranea* , con cappello liscio, e *A. crenulata* , con cappello suddiviso in una serie di protuberanze digitiformi. Se il cappello dell' *Acetabularia* viene rimosso, dopo poche settimane ne ricresce uno nuovo. Il tipo di cappello che si rigenera dipende dalla specie utilizzata nell'esperimento. Come ci si può immaginare, *A. crenulata* rigenera un cappello “sfrangiato”, mentre *A. mediterranea* lo rigenera “liscio”.



RISULTATI E CONCLUSIONI: Le alghe rigenerarono un cappello comune con caratteristiche intermedie rispetto a quelle delle due specie coinvolte. Questo esperimento dimostrò che qualcosa che era presente nello stelo o nel piede controllava la forma del cappello.

L' involucro nucleare è costituito da due membrane concentriche che separano il contenuto del nucleo dal citoplasma circostante (FIG. 4-13). Queste membrane sono separate da circa 20-40 nm e ad intervalli si

fondono formando i pori nucleari . Ciascun poro nucleare è costituito da un complesso proteico che comprende molte copie di circa 30 tipi differenti di proteine. I pori nucleari regolano il passaggio di materiali tra nucleoplasma e citoplasma.

Una rete fibrosa di filamenti proteici, detta lamina nucleare , forma il rivestimento interno dell'involucro nucleare. La lamina nucleare sostiene la membrana nucleare interna e favorisce l'organizzazione del contenuto nucleare. Inoltre, svolge un ruolo importante nella duplicazione del DNA e nella regolazione del ciclo cellulare. Mutazioni nei geni che codificano le proteine della lamina nucleare sono associate a diverse malattie genetiche umane, tra cui le distrofie muscolari e l'invecchiamento precoce.

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

ESPERIMENTO 2

INTERROGATIVO: La forma del cappello di *Acetabularia* è controllata dallo stelo o dal piede?

IPOTESI: Qualcosa che si trova nello stelo dell'*Acetabularia* controlla la forma del cappello.

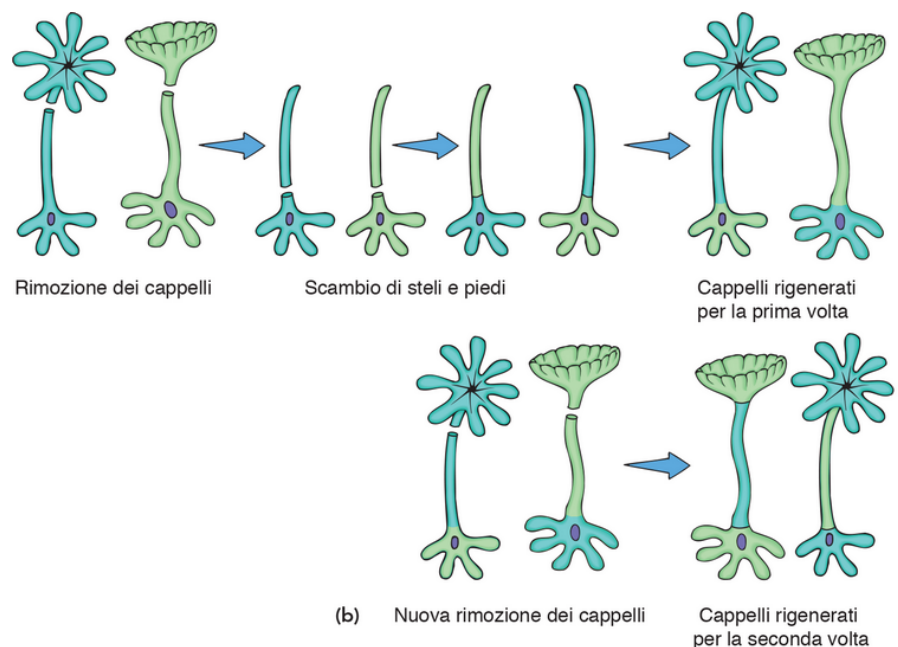
ESPERIMENTO: Hämmerling rimosse i cappelli *A. mediterranea* e ad *A. crenulata* . Quindi, separò gli steli dai piedi. Unendo le pareti cellulari delle due specie, riuscì ad attaccare una sezione dello stelo di una specie al piede dell'altra specie (FIG. b.).

RISULTATI E CONCLUSIONI:

I risultati furono sorprendenti. I cappelli rigenerati erano caratteristici non della specie che aveva donato il piede, ma di quella che aveva donato lo stelo! Tuttavia, quando i cappelli venivano nuovamente rimossi, quelli che si rigeneravano erano caratteristici della specie che aveva donato il piede. Questo continuava a verificarsi indipendentemente dal numero di volte che i cappelli rigenerati venivano rimossi.

Da ciò Hämmerling dedusse che il controllo della cellula *Acetabularia* è associato al piede. Poiché passa un certo tempo prima che il piede eserciti la sua influenza, essi ipotizzarono che il piede producesse un messaggero citoplasmatico temporaneo mediante il quale il piede esercitava il suo controllo e che inizialmente gli steli innestati contenessero ancora quantità

sufficienti di quel messaggero formatosi nel piede originario tanto da rigenerare un cappello della forma precedente. Tutto ciò non spiega che cosa conferisce al piede tutto questo potere, anche se il responsabile più probabile è il nucleo.

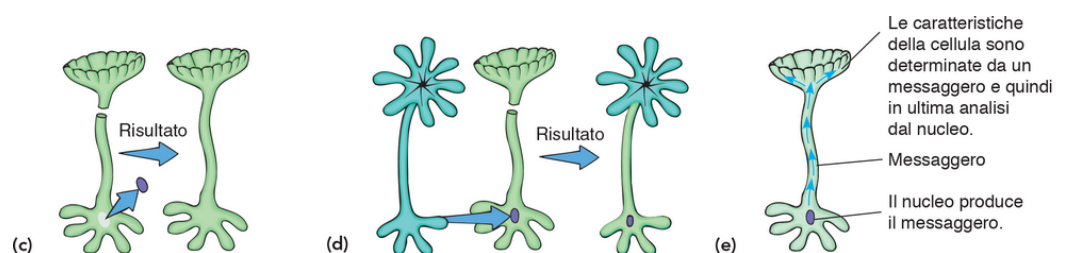


ESPERIMENTO 3

INTERROGATIVO: La forma del cappello dell'*Acetabularia* è controllata dal nucleo contenuto nel piede?

IPOTESI: Il nucleo contenuto nel piede dell'*Acetabularia* controlla la forma del cappello.

ESPERIMENTO: Hämmerling rimosse il nucleo e tagliò il cappello dell'*Acetabularia* (FIG. c). Si rigenerò un nuovo cappello tipico della specie in esame. L'*Acetabularia* privata del nucleo, tuttavia, può solitamente rigenerare il cappello soltanto una volta. Il ricercatore inserì un nucleo di un'altra specie e tagliò di nuovo il cappello (FIG.d).



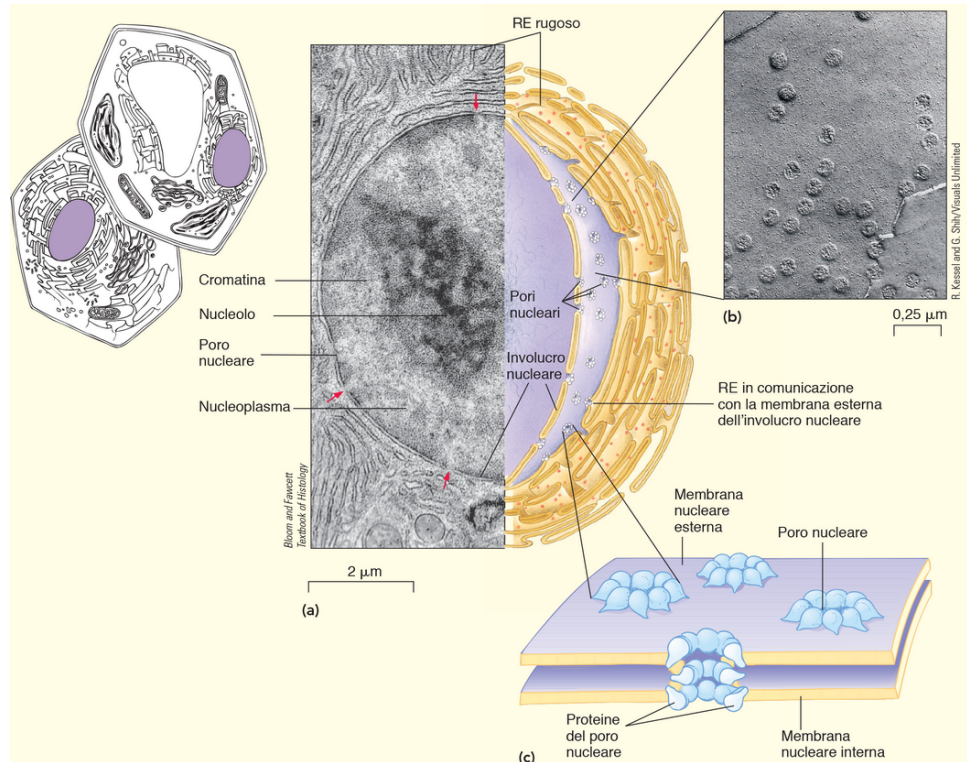
ESPERIMENTO: Si rigenerò un nuovo cappello che presentava le caratteristiche della specie da cui proveniva il nucleo. Quando venivano inseriti due nuclei di tipo diverso, il cappello rigenerato mostrava una forma intermedia rispetto a quelli tipici delle specie donatrici dei nuclei.

In seguito a questi ed altri esperimenti, i biologi hanno iniziato ad acquisire alcuni concetti basilari. Il controllo esercitato dal piede sulla cellula è attribuibile al nucleo che è collocato proprio nel piede. Inoltre, il nucleo sembra essere la fonte del “messaggero” che può esercitare un controllo temporaneo, ma è presente in quantità limitate, e non può essere prodotto in assenza del nucleo (FIG. e). Tali concetti sono stati il punto di partenza per la ricerca sul ruolo degli acidi nucleici nel controllo delle cellule. In seguito, il “messaggero” è stato identificato e chiamato RNA messaggero (mRNA).

PUNTO CHIAVE Il nucleo contiene il DNA ed è il centro di controllo della cellula.

FIGURA 4-13 Il nucleo cellulare

(a) Immagine MET e disegno interpretativo che mostrano che l'involucro nucleare è composto di due membrane concentriche attraversate da pori nucleari (indicati dalle frecce rosse). La membrana esterna dell'involucro nucleare è in continuità con il reticolo endoplasmatico (RE). Il nucleolo non è circondato da una membrana. (b) Immagine MET dei pori nucleari. Per separare le membrane è stata utilizzata una tecnica nota come “freeze-fracture”. (c) I pori nucleari, che sono costituiti da proteine, formano canali tra il nucleoplasma e il citoplasma.



Quando una cellula si divide, l'informazione contenuta nel DNA deve essere riprodotta e trasmessa integra alle due cellule figlie. Il DNA ha la peculiare capacità di produrre una copia esatta di se stesso attraverso un processo noto come replicazione. Le molecole di DNA sono costituite da sequenze di nucleotidi chiamate geni che contengono, in forma chimica, le informazioni per la produzione di tutte le proteine necessarie per la cellula. Il nucleo controlla la sintesi proteica trascrivendo l'informazione del DNA in molecole di RNA messaggero (mRNA), che passano nel citoplasma dove sono sintetizzate le proteine.

Il DNA si associa con l'RNA ed alcune proteine per formare una struttura, chiamata cromatina. All'interno delle cellule che non si stanno dividendo, la cromatina ha l'aspetto di una rete irregolare costituita da granuli e filamenti. La cromatina non è affatto disorganizzata come appare: le molecole di DNA, infatti, essendo estremamente lunghe e sottili, devono essere impacchettate nel nucleo in maniera molto regolare in strutture dette cromosomi. Durante la divisione cellulare, i cromosomi diventano visibili sotto forma di strutture filiformi distinte. Se il DNA contenuto nei 46 cromosomi di una cellula umana potesse essere srotolato, avrebbe una lunghezza di 2 metri!

La maggior parte dei nuclei possiede una o più strutture compatte chiamate nucleoli. Il nucleolo non è circondato da membrana e generalmente si colora in maniera diversa rispetto alla cromatina che lo circonda. Ciascun nucleolo contiene un organizzatore nucleolare, costituito dalle regioni cromosomiche contenenti le istruzioni per sintetizzare i diversi tipi di RNA che costituiscono i ribosomi. Questi RNA ribosomali (rRNA) sono sintetizzati nel nucleolo. Le proteine necessarie per costruire i ribosomi sono sintetizzate nel citoplasma e importate nel nucleolo. Quindi, l'RNA ribosomale e le proteine vengono assemblati in subunità ribosomali che escono dal nucleo attraverso i pori nucleari.

Verifica

- In che modo il nucleo conserva l'informazione?
- Che funzione ha l'involucro nucleare?

4.5 GLI ORGANULI CITOPLASMATICI

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

8. Fare una distinzione tra reticolo endoplasmatico liscio e rugoso in termini sia di struttura che di funzione.
9. Tracciare il percorso delle proteine sintetizzate nel reticolo endoplasmatico rugoso man mano che vengono processate, modificate e smistate dal complesso del Golgi ed infine trasportate verso le specifiche destinazioni.
10. Descrivere le funzioni dei lisosomi, dei vacuoli e dei perossisomi.
11. Confrontare le funzioni dei mitocondri e dei cloroplasti e spiegare come viene sintetizzato ATP da ciascuno dei due organelli.

I biologi cellulari hanno identificato molti tipi di organelli nel citoplasma delle cellule eucariotiche, tra cui i ribosomi, il reticolo endoplasmatico, il complesso del Golgi, i lisosomi, i perossisomi, i vacuoli, i mitocondri e i cloroplasti. Le strutture e le funzioni delle cellule eucariotiche sono riassunte nella TABELLA 4-1 .

I ribosomi sintetizzano le proteine

I ribosomi sono minuscole particelle che si trovano libere nel citoplasma o attaccate a certe membrane. Sono costituiti da RNA e proteine e sono sintetizzati a livello del nucleolo. I ribosomi contengono l'enzima responsabile della formazione dei legami peptidici (vedi Capitolo 3). Ogni ribosoma ha due componenti principali: una subunità maggiore ed una subunità minore. Quando le due subunità si uniscono, funzionano come fabbriche per l'assemblaggio dei polipeptidi. Le cellule che producono attivamente una gran quantità di proteine possono contenere milioni di ribosomi; inoltre, le cellule possono modificare il numero di ribosomi presenti a seconda delle richieste metaboliche. I ribosomi saranno descritti in maggior dettaglio nel Capitolo 13 .

Il reticolo endoplasmatico è una rete di membrane interne

Una delle principali caratteristiche delle micrografie al microscopio elettronico nelle Figure 4-9 e 4-10 è il labirinto di membrane interne parallele che circonda il nucleo estendendosi in molte regioni del citoplasma. Tali membrane costituiscono il reticolo endoplasmatico (RE) , il quale costituisce una parte significativa del volume totale del citoplasma in molte cellule. In FIGURA 4-14 è riportata una micrografia MET ulteriormente ingrandita del reticolo endoplasmatico. È opportuno ricordare che l'immagine al microscopio elettronico rappresenta solo una sezione sottile della cellula. Si potrebbe quindi interpretare la micrografia come se vi fosse rappresentata una serie di tubi. Infatti, queste membrane sono generalmente costituite da diverse strutture a forma di sacche appiattite ed impilate in maniera compatta, le quali danno origine, all'interno del citoplasma, a compartimenti connessi tra loro.

Lo spazio interno che si viene a formare è chiamato lume e, nella maggior parte delle cellule, dà origine ad un unico compartimento interno, che è in comunicazione con lo spazio presente tra le membrane nucleari interna ed esterna (FIG. 4-13). Le membrane degli altri organuli non sono invece connesse direttamente al reticolo endoplasmatico e sembrano formare compartimenti separati all'interno del citoplasma.

Le membrane del reticolo endoplasmatico e il suo lume contengono una grande varietà di enzimi che catalizzano diverse reazioni chimiche. In alcuni casi, le membrane servono da impalcatura per sistemi enzimatici che catalizzano reazioni biochimiche a catena. Le due superfici della membrana contengono diversi assortimenti di enzimi e rappresentano regioni della cellula con capacità sintetiche differenti, proprio come settori diversi di una fabbrica sono utilizzati per costruire parti diverse di un particolare prodotto. Ancora altri enzimi sono presenti all'interno del lume del RE.

Al microscopio elettronico è possibile distinguere due tipi di reticolo endoplasmatico (liscio e rugoso) che, pur avendo funzioni diverse, hanno membrane e spazi interni connessi tra di loro.

Il reticolo endoplasmatico liscio sintetizza lipidi

Il RE liscio ha un aspetto tubulare e la superficie della sua membrana esterna appare liscia. Gli enzimi presenti nelle membrane del RE liscio catalizzano la sintesi di numerosi lipidi e carboidrati. Il RE liscio rappresenta la sede primaria di sintesi dei fosfolipidi e del colesterolo richiesti per la formazione delle membrane cellulari. Il RE liscio sintetizza gli ormoni steroidei, inclusi gli ormoni riproduttivi, a partire dal colesterolo. Nelle cellule epatiche, il RE liscio svolge un ruolo importante nella degradazione enzimatica del glicogeno di riserva (il fegato contribuisce alla regolazione della concentrazione del glucosio nel sangue). Inoltre, il RE liscio immagazzina ioni calcio.

Il RE liscio può essere un componente minore in alcune cellule, mentre altre cellule ne contengono una grande quantità. Un esempio è quello costituito dalle cellule epatiche umane, le quali sintetizzano ed elaborano buona parte del colesterolo e di altri lipidi e fungono da centro di detossificazione dell’organismo. Gli enzimi del RE liscio delle cellule epatiche sono in grado di degradare sostanze chimiche tossiche, come le sostanze cancerogene (agenti che causano il cancro) e numerose droghe, tra cui l’alcol, le anfetamine e i barbiturici. Tali composti sono trasformati in composti idrosolubili che possono essere così escreti. È interessante il fatto che l’alcol e molte altre droghe stimolano le cellule epatiche a produrre maggiori quantità di RE liscio, incrementando la velocità con cui tali cellule riescono a detossificare le droghe stesse. L’abuso di alcol determina infiammazione epatica, che può portare alla cirrosi ed infine all’insufficienza epatica.

Il reticolo endoplasmatico rugoso è importante nella sintesi proteica

Il reticolo endoplasmatico rugoso appare tale in quanto sulla sua superficie esterna si trovano i ribosomi. Nella Figura 4-14 si nota che una faccia della membrana (quella luminale) risulta nuda, mentre l’altra faccia (quella citosolica) è punteggiata di ribosomi, che appaiono come particelle scure. I ribosomi attaccati al RE rugoso sono detti ribosomi legati ; i ribosomi liberi si trovano in sospensione nel citosol.

Struttura	Descrizione	Funzione
Il nucleo cellulare		
Nucleo	Grande struttura delimitata da una doppia membrana; contiene il nucleolo e i cromosomi	Trasferimento dell'informazione da DNA a RNA; specifica le proteine cellulari
Nucleolo	Corpo granulare all'interno del nucleo, formato da RNA e proteine	Sede della sintesi di RNA ribosomale e dell'assemblaggio dei ribosomi
Cromosomi	Costituiti da un complesso di DNA e proteine (cromatina); sono condensati e ben visibili quando la cellula si sta dividendo	Contengono i geni (unità dell'informazione ereditaria) che regolano la struttura e l'attività cellulare
Gli organelli citoplasmatici		
Membrana plasmatica	Membrana di rivestimento delle cellule	Racchiude il contenuto della cellula; regola il movimento del materiale fuori e dentro la cellula; aiuta a mantenere la forma delle cellule, comunica con le altre cellule (presente anche nei procarioti)
Ribosomi	Granuli costituiti da RNA e proteine, alcuni attaccati alle membrane del RE, altri liberi nel citoplasma	Sintesi dei polipeptidi sia nei procarioti che negli eucarioti
Reticolo endoplasmatico (RE)	Rete di membrane interne che si estendono nel citoplasma	Sede di sintesi dei lipidi e di modifica di molte proteine; sede in cui si formano le vescicole di trasporto contenenti le proteine
	Liscio (REL)	Sede della sintesi dei lipidi e della detossificazione dei farmaci; deposito di calcio
	Rugoso (RER)	Sede della sintesi di proteine destinate alla secrezione o che verranno incorporate nelle membrane
Complesso del Golgi	Pila di vescicole membranose appiattite	Modificazione delle proteine; organizzazione delle proteine secrete; scelta di altre proteine destinate ai vacuoli o ad altri organuli
Lisosomi	Vescicole rivestite da membrana (presenti nelle cellule animali)	Contengono gli enzimi per digerire il materiale ingerito, secrezioni e scarti
Vacuoli	Vescicole rivestite da membrana (presenti in piante, funghi ed alghe)	Accumulo di materiale, sostanze di scarto ed acqua; mantengono la pressione idrostatica
Perossisomi	Vescicole rivestite da membrana contenenti una grande varietà di enzimi	Sedi di molte reazioni metaboliche diverse; ad es. degradazione degli acidi grassi
Mitocondri	Vescicole rivestite da 2 membrane; quella interna si inflette a formare delle creste e racchiude la matrice	Sedi della maggior parte delle reazioni della respirazione cellulare; trasformazione dell'energia originatasi dalla demolizione del glucosio o dei lipidi nell'energia dell'ATP
Plastidi (ad es. i cloroplasti)	Strutture rivestite da una doppia membrana che racchiudono i tilacoidi; nei cloroplasti i tilacoidi contengono la clorofilla	Sedi della fotosintesi. La clorofilla cattura l'energia luminosa; si formano ATP ed altri composti ricchi di energia che vengono poi usati per sintetizzare glucosio a partire da CO ₂
Il citoscheletro		
Microtuboli	Tubi cavi costituiti da subunità di tubulina	Conferiscono un supporto strutturale; hanno un ruolo nello spostamento degli organuli e della cellula e nella divisione cellulare; componenti di ciglia, flagelli, centrioli e corpi basali
Microfilamenti	Strutture bastoncellari formate da actina	Conferiscono un supporto strutturale; hanno un ruolo nello spostamento degli organuli e della cellula e nella divisione cellulare
Filamenti intermedi	Fibre stabili e resistenti costituite da polipeptidi	Rafforzano il citoscheletro; stabilizzano la forma della cellula
Centrioli	Coppia di cilindri cavi localizzati in prossimità del nucleo; ciascun centriolo è formato da 9 triplette di microtubuli (struttura 9 × 3)	Formano, durante la divisione delle cellule animali, l'apparato del fuso; possono ancorare i microtubuli ed organizzarne la formazione nelle cellule animali; assenti nella maggior parte delle piante
Ciglia	Proiezioni relativamente corte che si estendono dalla superficie cellulare, ricoperte da membrana plasmatica; costituite da 2 microtubuli centrali e da 9 coppie periferiche (struttura 9 + 2)	Determinano il movimento di alcuni organismi unicellulari; usati per muovere il materiale sulla superficie di alcuni tessuti; importanti nella segnalazione cellulare
Flagelli	Lunghe proiezioni costituite da 2 microtubuli centrali e da 9 coppie periferiche (struttura 9 + 2), rivestite da membrana plasmatica	Locomozione di alcune cellule spermatiche e di alcuni organismi unicellulari

←TABELLA 4-1

Strutture delle cellule eucariotiche e loro funzioni

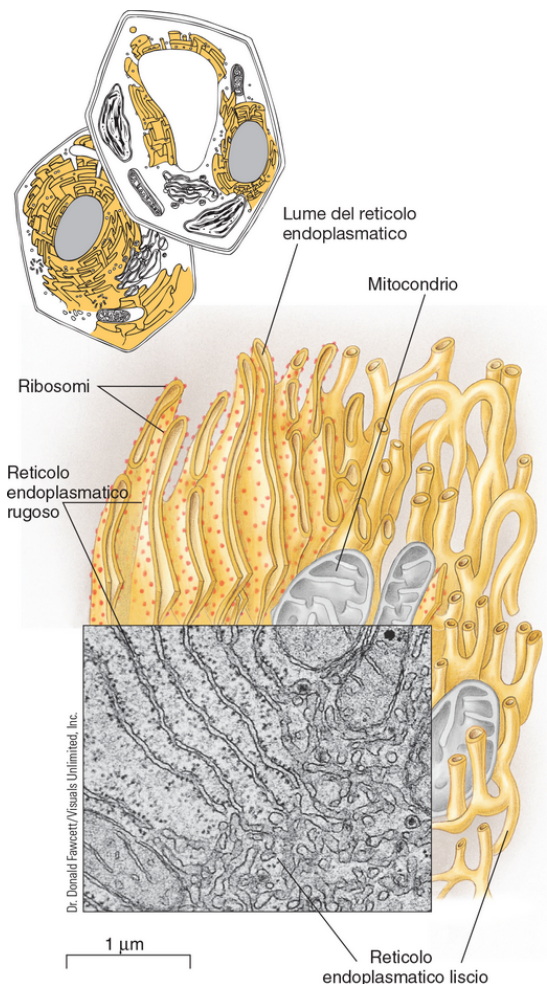
Il reticolo endoplasmatico rugoso svolge un ruolo fondamentale nella sintesi e nell’assemblaggio delle proteine. Molte delle proteine che sono esportate fuori della cellula (come gli enzimi digestivi) e quelle destinate ad altri organuli sono sintetizzate sui ribosomi attaccati alla membrana del reticolo endoplasmatico. Il ribosoma si attacca saldamente alla membrana del RE; all’interno del ribosoma si forma un tunnel che lo collega ad un poro del RE. Le proteine sono trasportate nel lume del RE attraverso questo tunnel e il poro, che attraversa la membrana del RE.

FIGURA 4-14 *Reticolo endoplasmatico (RE)*→
Immagine MET che mostra il reticolo endoplasmatico liscio e rugoso di una cellula epatica.

Una volta nel lume, le proteine possono essere modificate da enzimi che aggiungono lipidi o carboidrati complessi. All'interno del lume esistono anche altri enzimi, detti chaperoni molecolari, che catalizzano l'arrangiamento tridimensionale delle proteine. Le proteine che non sono state processate correttamente, ad esempio quelle mal ripiegate, sono trasportate nel citosol, dove sono degradate da complessi proteici detti proteasomi, che dirigono la distruzione delle proteine difettive. Le proteine processate correttamente sono trasferite in altri compartimenti da vescicole di trasporto che gemmano dalla membrana del RE e si fondono con la membrana dei compartimenti bersaglio.

Il complesso del Golgi processa, smista e modifica le proteine

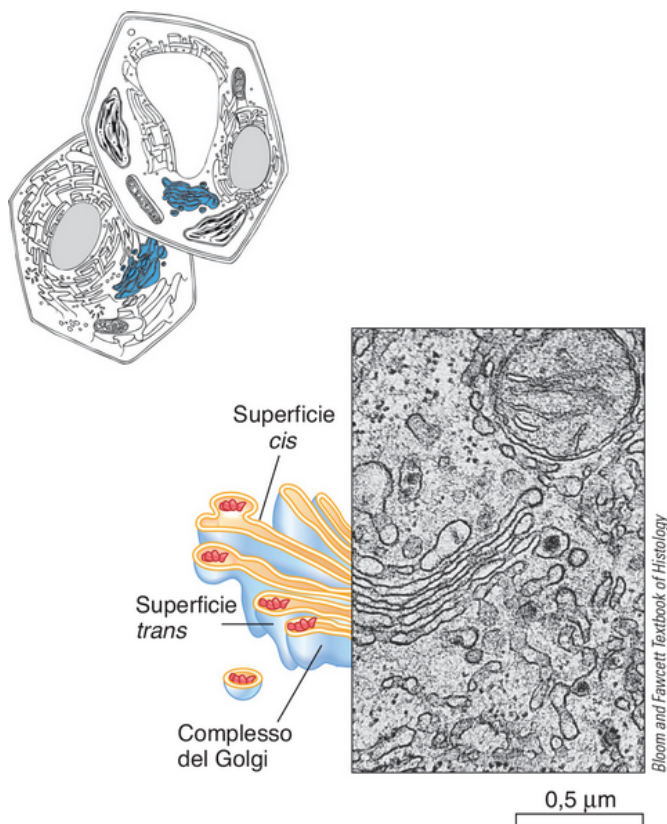
Il complesso del Golgi (noto anche come corpo del Golgi o apparato del Golgi) fu descritto per la prima volta nel 1898 dal microscopista italiano Camillo Golgi, che scoprì una metodica per colorare in maniera specifica questo organulo. Tuttavia, molti ricercatori pensavano che il Golgi fosse un artefatto e il suo riconoscimento come organello cellulare fu confermato solo quando si cominciò a studiare le cellule con il microscopio elettronico negli anni '50.



← **FIGURA 4-15 *Immagine MET e disegno interpretativo del complesso del Golgi***

Nella maggior parte delle cellule, il complesso del Golgi è costituito da pile di sacche membranose appiattite chiamate cisterne. Ciascuna di queste sacche ha uno spazio interno, detto lume (FIG. 4-15). In alcune regioni, le cisterne possono apparire rigonfie in quanto sono piene di prodotti cellulari. Il complesso del Golgi contiene alcuni compartimenti separati ed altri connessi tra loro.

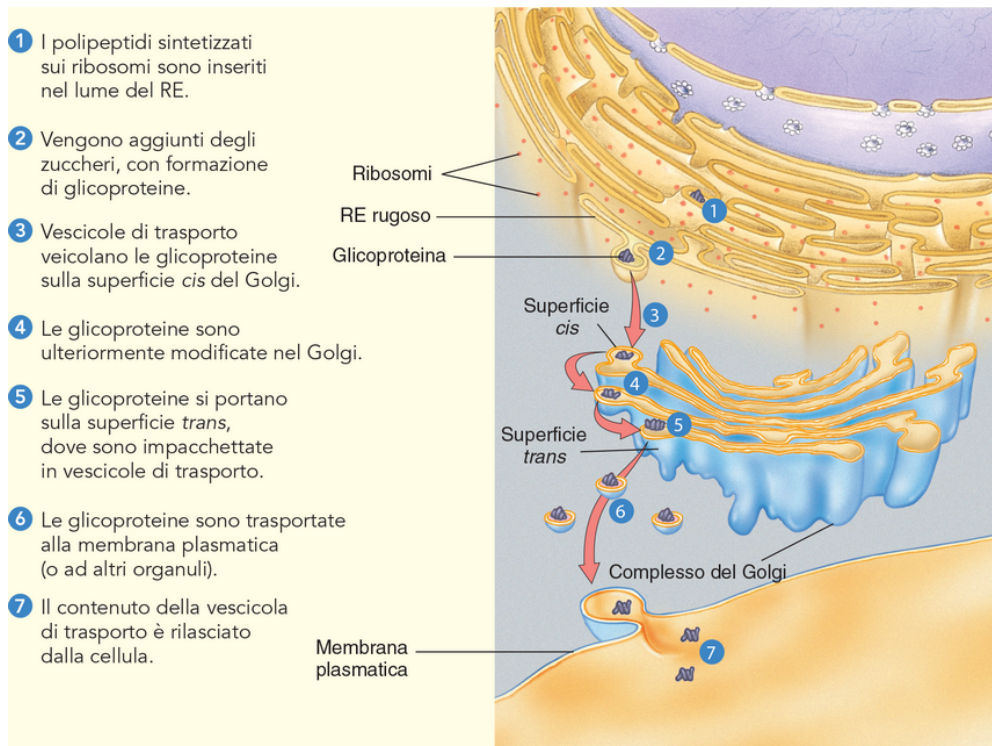
Ciascuna pila di vescicole di Golgi possiede tre aree, denominate superficie cis, superficie trans e una regione mediale che sta in mezzo. Generalmente, la superficie cis è collocata vicino al nucleo ed ha la funzione di ricevere i materiali contenuti nelle vescicole di trasporto provenienti dal RE. La superficie trans, più vicina alla membrana plasmatica, impacchetta le molecole in vescicole che sono trasportate al di fuori del Golgi. Nell'immagine di una sezione trasversale, come quella in Figura 4-15, si vede l'organizzazione delle membrane tipica di un complesso del Golgi ben sviluppato, dove, alle estremità dei foglietti appaiati, vi sono delle vescicole rigonfie. In alcune cellule animali, il complesso del



Golgi è spesso localizzato in posizione laterale rispetto al nucleo; in altre, e in quelle vegetali, sono presenti più complessi del Golgi costituiti da pile membranose isolate e sparse all'interno della cellula.

Le cellule che secernono grandi quantità di glicoproteine hanno un gran numero di pile del Golgi. (Ricordiamo dal Capitolo 3 che una glicoproteina è una proteina a cui è legato covalentemente un carboidrato). I complessi del Golgi delle cellule vegetali producono polisaccaridi extracellulari, che sono utilizzati come componenti della parete cellulare. Nelle cellule animali, il complesso del Golgi sintetizza i lisosomi.

Il complesso del Golgi processa, smista e modifica le proteine. I ricercatori hanno studiato la funzione di RE, complesso del Golgi ed altri organuli marcando radioattivamente molecole appena sintetizzate ed osservando il loro movimento all'interno della cellula. Il percorso generale è dai ribosomi al lume del RE rugoso, da qui al complesso del Golgi e quindi alla destinazione finale (FIG. 4-16).



PUNTO CHIAVE Dopo la sintesi, le proteine sono trasportate attraverso una serie di compartimenti dove sono successivamente modificate.

FIGURA 4-16 Il trasporto delle proteine all'interno della cellula
Le glicoproteine sono trasportate dai ribosomi al RE e da qui al complesso del Golgi, dove vengono modificate. Questo schema mostra il passaggio delle glicoproteine attraverso i compartimenti del sistema di endomembrane di una cellula caliciforme muco-secerne che riveste l'intestino. Il muco è una miscela complessa di

proteine e carboidrati legati covalentemente.

Le proteine, che sono state assemblate correttamente, sono trasportate dal RE rugoso alla superficie cis del complesso del Golgi in vescicole di trasporto che si formano dalla membrana del RE. Le vescicole di trasporto si fondono tra loro per formare gruppi che si muovono lungo i microtubuli (componenti del citoscheletro) verso il complesso del Golgi. Cosa accade alle molecole glicoproteiche rilasciate nel complesso del Golgi? Un'ipotesi stabilisce che esse siano racchiuse in nuove vescicole che le trasportano da un compartimento ad un altro all'interno del Golgi stesso. Un'ipotesi alternativa sostiene che le stesse cisterne si possano muovere dalla posizione cis a quella trans. Entrambe le ipotesi potrebbero rivelarsi valide; le glicoproteine potrebbero essere trasportate in entrambi i modi.

In qualsiasi modo si muovano le proteine attraverso il Golgi, durante questo tragitto sono modificate in molti modi, per cui si originano molecole biologiche complesse. Per esempio, i carboidrati di una glicoproteina (aggiunti alla proteina nel RE) possono essere modificati. In alcuni casi, i carboidrati e le altre molecole aggiunte alle proteine vengono usate come "segnali di riconoscimento", un codice cellulare che marca le proteine, instradandole verso specifici distretti cellulari.

Le glicoproteine sono quindi impacchettate in vescicole secretorie nella regione trans. Tali vescicole si staccano dalla membrana del Golgi trasportando il loro contenuto a specifiche destinazioni. Le vescicole che trasportano prodotti che devono essere esportati dalla cellula si fondono con la membrana plasmatica; la membrana delle vescicole diventa parte della membrana plasmatica e le glicoproteine sono secrete dalla cellula. Altre vescicole possono immagazzinare le glicoproteine e secernerle poi in un secondo tempo, mentre altre ancora sono convogliate verso i vari organuli del sistema di endomembrane. Riassumendo, la sequenza tipica degli eventi cui va incontro una proteina destinata ad essere secreta dalla cellula è la seguente:

Sintesi dei polipeptidi sui ribosomi → assemblaggio della proteina ed aggiunta di carboidrati nel lume del RE → movimento della glicoproteina nel Golgi (superficie cis) tramite vescicole di trasporto → ulteriori modifiche della glicoproteina nel Golgi → impacchettamento della glicoproteina in vescicole di trasporto (nella superficie trans) → trasporto delle glicoproteine alla membrana plasmatica → rilascio del

I lisosomi sono compartimenti con funzioni digestive

I lisosomi sono piccole vescicole piene di enzimi litici disperse nel citoplasma della maggior parte delle cellule animali (FIG. 4-17). All'interno dei lisosomi, i ricercatori hanno identificato più di 40 enzimi digestivi diversi.

Poiché la maggior parte degli enzimi lisosomiali è attiva in ambiente acido, i lisosomi mantengono al loro interno un valore di pH intorno a 5. I potenti enzimi e i bassi valori di pH tipici dei lisosomi costituiscono un ottimo esempio dell'importanza della separazione delle funzioni cellulari in diversi compartimenti. In condizioni normali, la membrana lisosomale confina i suoi enzimi e la loro attività. Tuttavia, alcune forme di danno tissutale sono state collegate a perdite del contenuto dai lisosomi.

I **lisosomi primari** si formano per gemmazione dal complesso del Golgi. I loro enzimi idrolitici sono sintetizzati nel RE rugoso. Mentre questi enzimi attraversano il lume del RE, degli zuccheri si attaccano alle molecole, identificandoli come destinati ai lisosomi. Questo segnale permette al complesso del Golgi di smistare questi enzimi verso i lisosomi anziché farli uscire dalla cellula.

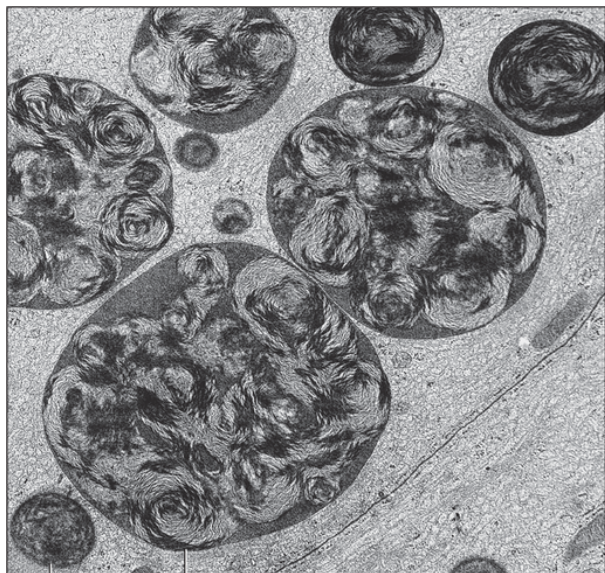
Quando le cellule “spazzino” ingeriscono batteri o frammenti, questi vengono racchiusi da una vescicola formata dalla membrana plasmatica. Uno o più lisosomi primari si fondono con queste vescicole contenenti il materiale estraneo, formando una vescicola più grande, detta lisosoma secondario. Infine, i potenti enzimi digestivi del lisosoma vengono a contatto con le molecole estranee, degradandole nei loro componenti base. Allo stesso modo, i lisosomi possono distruggere gli organuli e riciclare i loro componenti o utilizzarli come fonte di energia.

In alcune malattie genetiche umane, note come malattie da accumulo lisosomale, mancano alcuni enzimi idrolitici normalmente presenti. I substrati di tali enzimi si accumulano nei lisosomi, interferendo con le attività cellulari. Un esempio è la malattia di Tay-Sachs (vedi Capitolo 16); nelle cellule cerebrali degli individui affetti non viene degradato un normale lipide, provocando così ritardo mentale, cecità e morte prima dei 4 anni di età.

I vacuoli sono grandi sacche piene di liquido con svariate funzioni

I lisosomi sono stati individuati nella maggior parte delle cellule animali, mentre la loro presenza nelle cellule di piante e funghi non è mai stata dimostrata. Molte delle funzioni proprie dei lisosomi nelle cellule animali vengono svolte nelle cellule vegetali da un unico grande sacco membranoso, detto vacuolo . La membrana del vacuolo, che fa parte del sistema di endomembrane, è detta tonoplasto . Il termine vacuolo, che significa “vuoto”, si riferisce al fatto che questi organelli non hanno una struttura interna. Sebbene i termini vacuolo e vescicola vengano spesso usati come sinonimi, generalmente i vacuoli sono strutture di dimensioni maggiori, talvolta formatesi dalla fusione di molte vescicole.

I vacuoli svolgono un ruolo importante nella crescita e nello sviluppo delle piante. Le cellule vegetali non mature sono generalmente di piccole dimensioni e contengono molti piccoli vacuoli. Man mano che l'acqua si accumula in questi vacuoli, essi tendono a fondersi formando un unico grande vacuolo centrale. La cellula vegetale cresce di dimensioni soprattutto attraverso l'aggiunta di acqua a questo vacuolo centrale. Un vacuolo centrale può occupare fino al 90% del volume di una cellula vegetale e contenere acqua, sostanze di riserva, sali, pigmenti e rifiuti (Figg. 4-7 e 4-9). Il vacuolo può anche funzionare da compartimento per l'accumulo di composti inorganici o di altre molecole, quali proteine, nei semi.



Lisosoma primario

Lisosoma secondario

5 µm

Don Fawcett/Photo Researchers, Inc.

← FIGURA 4-17 Lisosomi

I lisosomi sono le vescicole scure visibili in questa immagine MET. Questi compartimenti separano gli enzimi digestivi dal resto della cellula. I lisosomi primari gemmano dal complesso del Golgi. Dopo che il lisosoma è venuto a contatto con il materiale da digerire, viene indicato come lisosoma secondario. Le vescicole di grandi dimensioni mostrate in questa figura sono lisosomi secondari contenenti materiali di origine diversa in fase di digestione.

Poiché il vacuolo contiene un'elevata concentrazione di soluti (materiali disciolti), accumula acqua e preme contro la parete cellulare. Questa pressione idrostatica, detta **pressione di turgore**, è responsabile di gran parte della forza meccanica delle cellule vegetali. Il vacuolo è

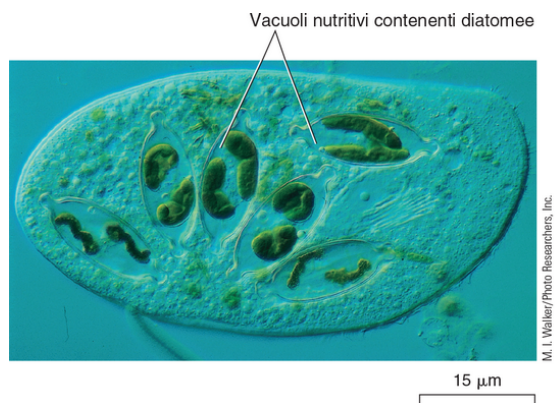
importante anche per il mantenimento dell'omeostasi. Ad esempio, contribuisce a mantenere valori appropriati di pH mediante l'accumulo di un eccesso di ioni idrogeno.

Le piante sono prive di strutture in grado di eliminare i prodotti metabolici di scarto, che sono tossici. I vacuoli delle cellule vegetali, sono simili ai lisosomi, in quando contengono enzimi idrolitici e degradano prodotti di scarto e organuli o altri componenti cellulari inutili. Questi prodotti possono essere riciclati nel vacuolo, oppure aggregarsi a formare piccoli cristalli all'interno del vacuolo stesso. Alcuni composti tossici per gli erbivori possono essere accumulati nei vacuoli delle cellule vegetali a scopo difensivo.

I vacuoli sono presenti anche in diverse cellule animali e nei protisti unicellulari, come i protozoi. La maggior parte dei protozoi possiede vacuoli nutritivi che si fondono con i lisosomi in modo tale che il cibo venga digerito (FIG. 4-18). Alcuni protozoi hanno anche dei vacuoli contrattili che permettono alla cellula di eliminare l'acqua in eccesso (Capitolo 26).

I perossisomi metabolizzano composti organici di piccole dimensioni

I perossisomi sono organuli rivestiti da membrana che contengono enzimi in grado di catalizzare quelle reazioni metaboliche nelle quali l'idrogeno è trasferito dai vari composti all'ossigeno (FIG. 4-19). Il nome perossisomi deriva dal fatto che durante queste reazioni si forma perossido di idrogeno (H_2O_2), che viene utilizzato per detossificare determinati composti. Un eccesso di perossido di idrogeno è tossico per la cellula. I perossisomi contengono l'enzima catalasi, che è in grado di scindere rapidamente il perossido di idrogeno in eccesso in acqua e ossigeno, rendendolo innocuo.

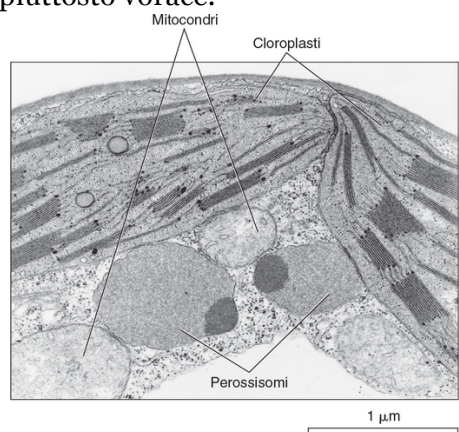


←FIGURA 4-18 Immagine al microscopio ottico di vacuoli nutritivi

Questo protista, Chilodonella, ha ingerito diversi protisti fotosintetici di piccole dimensioni detti diatomee (aree scure), che sono stati racchiusi all'interno di vacuoli nutritivi. Dal numero di diatomee che sono state ingerite da questa cellula, si potrebbe evincere che la Chilodonella sia piuttosto vorace.

FIGURA 4-19→
Perossisomi

In questa immagine MET di una cellula di foglia di tabacco (Nicotiana tabacum) i perossisomi sono strettamente associati ai cloroplasti e ai mitocondri. Questi organuli possono cooperare nell'espletamento di alcuni processi metabolici.



I perossisomi si trovano in gran numero in tutte quelle cellule che sintetizzano, immagazzinano o degradano i lipidi. Una delle loro funzioni principali è la degradazione degli acidi grassi. Inoltre, essi sintetizzano alcuni fosfolipidi che compongono la guaina isolante delle cellule nervose. Infatti, alcuni disordini neurologici derivano dalla mancanza di tale funzione perossisomale. Mutazioni che causano anomalie nella sintesi dei lipidi di membrana a livello dei perossisomi sono associate ad alcune forme di ritardo mentale.

Quando le cellule di lievito vengono fatte crescere in un mezzo ricco di alcol, esse producono dei grandi perossisomi contenenti un enzima in grado di degradare l'alcol. I perossisomi delle cellule renali ed epatiche umane detossificano determinati composti tossici, incluso l'etanolo, l'alcol contenuto nelle bevande alcoliche.

Nei semi delle piante esistono dei perossisomi specializzati, i gliossisomi, che contengono enzimi in grado di trasformare i grassi immagazzinati in zuccheri. Gli zuccheri sono utilizzati dalle piante giovani come fonte di energia e come componenti per la sintesi di altri composti. Le cellule animali, non possedendo i gliossisomi, non possono trasformare gli acidi grassi in zuccheri.

I mitocondri e i cloroplasti sono organuli in grado di trasformare l'energia

Quando una cellula assume energia dall'ambiente che la circonda, questa si trova generalmente sotto forma di energia chimica contenuta nelle molecole di cibo (come il glucosio) o sotto forma di energia luminosa. Questi tipi di energia devono essere entrambi convertiti in forme che possano essere meglio utilizzate dalle cellule. Alcuni di questi processi di conversione avvengono nel citosol, altri invece nei mitocondri e nei cloroplasti, organelli che facilitano la conversione dell'energia da una forma ad un'altra.

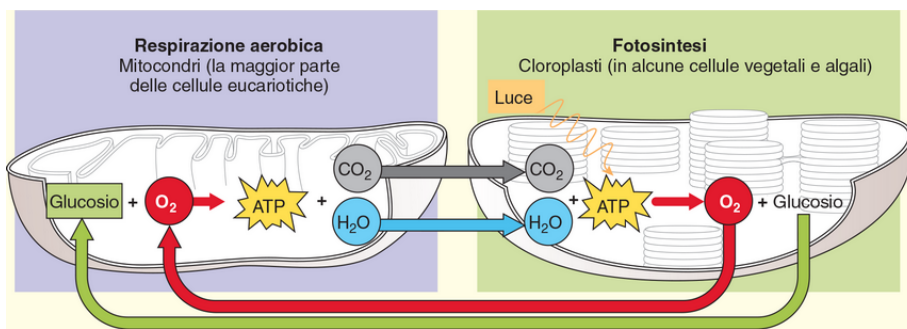
L'energia chimica viene comunemente conservata nella molecola di ATP. A questo proposito, è opportuno ricordare quanto detto nel Capitolo 3, cioè che l'energia chimica dell'ATP può essere utilizzata dalla cellula per far procedere diverse reazioni chimiche. Nella FIGURA 4-20 sono riassunte le principali attività dei

mitocondri, presenti in quasi tutte le cellule eucariotiche, e dei cloroplasti, presenti solo nelle alghe e in alcune cellule vegetali.

I mitocondri e i cloroplasti si accrescono e si riproducono autonomamente. Essi contengono piccole quantità di DNA che codificano per alcune loro proteine. Tali proteine sono sintetizzate dai ribosomi dei mitocondri o dei cloroplasti. È interessante sottolineare che questi ribosomi sono simili a quelli dei procarioti. L'esistenza di un insieme separato di ribosomi e di molecole di DNA nei mitocondri e nei cloroplasti e le dimensioni simili a quelle di molti batteri sono da supporto alla teoria endosimbiontica (discussa nei Capitoli 21 e 26; vedi Figg. 21-8 e 26-2). Secondo tale teoria, i mitocondri e i cloroplasti si sarebbero evoluti a partire da organismi procariotici che si stabilirono all'interno di cellule eucariotiche più grandi, perdendo infine la capacità di funzionare come organismi autonomi.

I mitocondri producono ATP attraverso la respirazione cellulare

Virtualmente, tutte le cellule eucariotiche (appartenenti ad animali, piante, funghi e protisti) contengono i mitocondri . Questi organuli complessi sono la sede della respirazione aerobica , un processo che richiede ossigeno e che consiste in una serie di reazioni che trasformano l'energia chimica presente nel cibo in ATP (vedi Capitolo 8). Durante la respirazione aerobica, gli atomi di ossigeno e di carbonio vengono rimossi dalle molecole di cibo, come il glucosio, e convertiti in anidride carbonica ed acqua.



PUNTO CHIAVE I mitocondri e i cloroplasti convertono l'energia in forme utilizzabili dalle cellule.

FIGURA 4-20 Respirazione cellulare e fotosintesi

Nella respirazione cellulare, che avviene nei mitocondri di tutte le cellule eucariotiche, l'energia chimica del glucosio viene

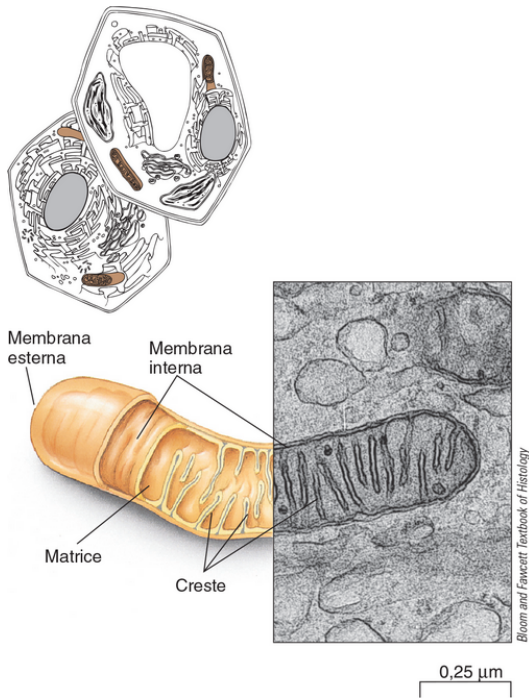
trasformata in energia chimica sotto forma di ATP. La fotosintesi, che avviene nei cloroplasti delle cellule vegetali ed algali, converte l'energia luminosa in ATP e in altre forme di energia chimica. Questa energia viene utilizzata per sintetizzare glucosio a partire da anidride carbonica e acqua.

I mitocondri sono più numerosi nelle cellule molto attive, che richiedono grandi quantità di energia: una sola cellula epatica ne può contenere più di 1.000! I mitocondri hanno dimensioni variabili che vanno da 2 a 8 μm di lunghezza, sono in grado di cambiare forma e dimensioni molto rapidamente e si replicano per divisione.

Ciascuno di essi è circondato da una doppia membrana che dà origine a due compartimenti distinti : lo spazio intermembrana , che si viene a formare tra le membrane interna ed esterna, e la matrice , che è il compartimento circondato dalla membrana interna e contiene gli enzimi che degradano le molecole alimentari e convertono la loro energia in altre forme di energia chimica (FIG. 4-21 ; vedi Capitolo 8 per una descrizione più dettagliata della struttura mitocondriale).

La membrana mitocondriale esterna è liscia e permette il passaggio di molte molecole di piccole dimensioni. Al contrario, la membrana mitocondriale interna è selettivamente permeabile, può essere cioè attraversata solo da alcuni tipi di molecole. Tale membrana è ripiegata per formare estroflessioni, chiamate creste mitocondriali , che si estendono all'interno della matrice. Le creste aumentano enormemente la superficie della membrana mitocondriale interna, fornendo un'area in cui avvengono le reazioni che trasformano l'energia chimica delle molecole di cibo in energia dell'ATP. La membrana contiene tutti gli enzimi e altre proteine necessarie per queste reazioni.

I mitocondri giocano un ruolo molto importante nella morte cellulare programmata, o apoptosi . Al contrario della necrosi , che rappresenta la morte cellulare non controllata e che causa l'infiammazione e danneggia altre cellule, l'apoptosi è parte dello sviluppo normale e del bilanciamento del numero cellulare. Per esempio, durante la metamorfosi del girino a rana, le cellule della coda del girino devono morire. Durante lo sviluppo umano, le dita della mano sono unite da membrane finché il tessuto fra le dita non viene distrutto mediante apoptosi. L'apoptosi avviene anche nell'adulto. Per esempio, le cellule dello strato superiore della pelle e della parete intestinale sono continuamente distrutte e sostituite da nuove cellule.



← FIGURA 4-21 *Mitocondri*

La respirazione aerobica avviene all'interno del mitocondrio. Nella fotografia a al microscopio elettronico a trasmissione, così come nel disegno, sono ben evidenti le creste; il disegno evidenzia le relazioni tra le membrane mitocondriali interna ed esterna.

I mitocondri possono indurre la morte cellulare in modi diversi: possono interferire con il metabolismo energetico o attivare enzimi che mediano la distruzione cellulare. Quando un mitocondrio viene danneggiato, nella sua membrana si aprono grossi pori che causano il rilascio nel citoplasma del citocromo c, una proteina importante nella produzione di energia. Il citocromo c induce l'apoptosi attivando un gruppo di enzimi noti come caspasi, che degradano componenti vitali della cellula. Un'inappropriata inibizione dell'apoptosi può contribuire allo sviluppo di diverse patologie, tra cui il cancro. D'altro canto una eccessiva attivazione dell'apoptosi nel cervello può causare la morte di cellule nervose e la drastica riduzione del numero di cellule indispensabili, associate alla malattia di Alzheimer, al morbo di Parkinson e all'ictus. Le mutazioni che favoriscono l'apoptosi potrebbero rappresentare un meccanismo importante nell'invecchiamento dei mammiferi. Le

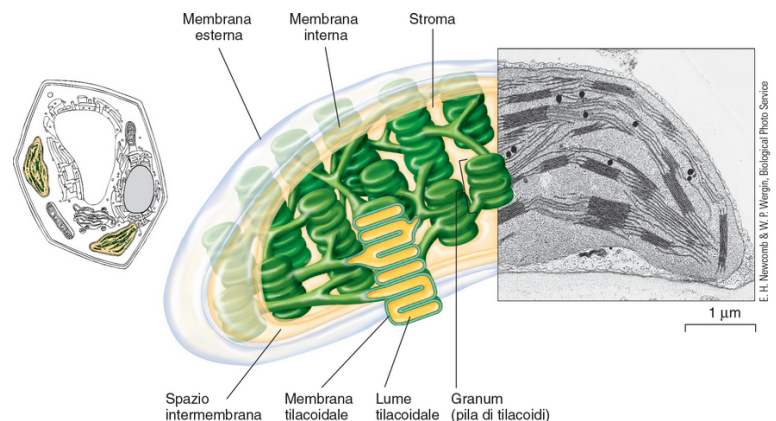
industrie farmaceutiche stanno tentando di sviluppare farmaci in grado di bloccare l'apoptosi. Tuttavia, la dinamica cellulare è estremamente complessa e il blocco dell'apoptosi potrebbe portare ad un effetto peggiore, come la necrosi.

In una cellula di mammifero, ciascun mitocondrio contiene da 5 a 10 molecole identiche di DNA circolare che costituiscono l'1% del DNA totale della cellula. Le mutazioni nel DNA mitocondriale avvengono con una frequenza maggiore di quelle del DNA nucleare e sono state associate ad alcune malattie genetiche, che includono una forma giovanile di cecità e certi tipi di degenerazione muscolare. I mitocondri possono anche avere effetti sulla salute e sull'invecchiamento a causa della perdita di elettroni. Questi elettroni formano radicali liberi, che risultano tossici e molto reattivi in quanto contengono elettroni spaiati. Il loro legame con altri composti interferisce con le normali funzioni cellulari.

FIGURA 4-22

Il cloroplasto, l'organello della fotosintesi

L'immagine MET mostra parte di un cloroplasto di una cellula di foglia di granoturco. La clorofilla e gli altri pigmenti fotosintetici si trovano nelle membrane tilacoidali. Un granum è stato sezionato per mostrare il lume tilacoidale. La membrana interna del cloroplasto può essere o non essere collegata direttamente alla membrana tilacoidale.



I cloroplasti trasformano l'energia luminosa in energia chimica attraverso la fotosintesi

Alcune cellule di piante ed alghe effettuano la fotosintesi, una serie complessa di reazioni in cui l'energia luminosa viene trasformata nell'energia chimica del glucosio e di altri carboidrati. I cloroplasti contengono i pigmenti verdi, le clorofille, che intrappolano l'energia luminosa necessaria per la fotosintesi. I cloroplasti contengono anche i carotenoidi, pigmenti gialli ed arancioni in grado di assorbire la luce (vedi Capitolo 3). Un'alga unicellulare può avere un unico grande cloroplasto, mentre la cellula di una foglia può contenerne da 20 a 100. I cloroplasti tendono ad avere dimensioni maggiori rispetto ai mitocondri, con lunghezze che vanno generalmente da circa 5 a 10 o più µm.

I cloroplasti sono strutture a forma di disco e, come i mitocondri, hanno un complesso sistema di membrane ripiegate (FIG. 4-22; vedi il Capitolo 9 per una descrizione più dettagliata della struttura). Due membrane, separate da un piccolo spazio, isolano il cloroplasto dal citosol. La membrana interna racchiude uno spazio pieno di liquido detto stroma, che contiene gli enzimi necessari per la produzione di carboidrati da anidride carbonica e acqua, utilizzando l'energia solare. Un sistema di membrane, sospeso nello stroma, consiste di un gruppo di sacche appiattite a forma di disco interconnesse, dette tilacoidi. I tilacoidi sono disposti in pile dette grana (sing., granum).

Le membrane tilacoidali formano un terzo compartimento all'interno dei cloroplasti, il lume tilacoidale. Le membrane tilacoidali, nelle quali si trova la clorofilla, sono simili alle membrane interne dei mitocondri, in quanto sono anch'esse coinvolte nella produzione di ATP. L'energia solare intrappolata dalle molecole di clorofilla viene utilizzata per eccitare gli elettroni, la cui energia viene usata per sintetizzare molecole di ATP e di altri composti che trasferiscono energia chimica.

I cloroplasti rappresentano uno dei tanti tipi di plastidi, i quali producono ed immagazzinano sostanze di riserva nelle cellule vegetali ed algali. Tutti i plastidi si sviluppano a partire da proplastidi, organuli precursori che si trovano in alcune cellule vegetali non specializzate ed in particolare nei tessuti in fase di crescita. A seconda delle funzioni specifiche che queste cellule avranno in futuro, i proplastidi con la maturazione potranno trasformarsi in un gran numero di plastidi maturi specializzati. Si tratta di organuli molto versatili; infatti, in condizioni particolari, anche i plastidi maturi possono trasformarsi da una forma ad un'altra.

In seguito ad esposizione alla luce, i proplastidi sono stimolati a produrre cloroplasti. I cromoplasti contengono i pigmenti che conferiscono a frutta e fiori i loro colori caratteristici, attrattiva per gli animali impollinatori o dispersori di semi. I leucoplasti sono plastidi non pigmentati; tra questi possiamo citare gli amiloplasti (vedi FIG. 3-9), che immagazzinano amido nelle cellule di diversi semi, radici e tuberi (ad esempio, le patate).

Verifica

- In cosa differiscono la struttura e la funzione del RE rugoso e del RE liscio?
- Quali sono le funzioni del complesso del Golgi?
- A quale sequenza di eventi va incontro una proteina che deve essere sintetizzata e poi secreta dalla cellula?
- Quali sono le analogie tra mitocondri e cloroplasti? E le differenze?
- Disegnate un cloroplasto e un mitocondrio ed indicatene le varie parti.

4.6 IL CITOSCHELETRO

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

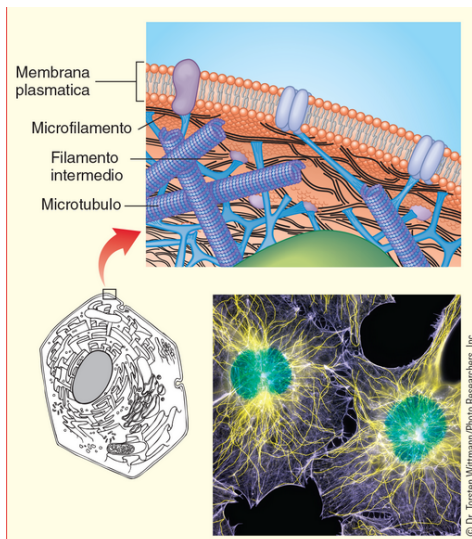
12. Descrivere la struttura e le funzioni del citoscheletro.
13. Paragonare ciglia e flagelli e descriverne le funzioni.

Osservando la crescita di cellule in laboratorio, si può vedere che queste cambiano di forma e, in molti casi, si spostano. La forma delle cellule e la loro capacità di muoversi sono in gran parte determinate dal citoscheletro, che è costituito da una densa rete di fibre proteiche (FIG. 4-23). Il citoscheletro, oltre a fornire supporto meccanico, serve per il trasporto di materiali all'interno della cellula e nella divisione cellulare.

Il citoscheletro è altamente dinamico e cambia continuamente. È costituito essenzialmente da tre tipi di filamenti proteici: i microtubuli, i microfilamenti e i filamenti intermedi. Sia i microfilamenti che i microtubuli sono fibre formate da subunità proteiche globulari simili a perle che possono essere rapidamente assemblate e disassemblate. I filamenti intermedi sono costituiti da subunità proteiche fibrose e sono più stabili dei microtubuli e dei microfilamenti.

I microtubuli sono cilindri cavi

I microtubuli, i filamenti più spessi del citoscheletro, hanno un diametro di circa 25 nm e possono arrivare alla lunghezza di diversi micrometri. Oltre a svolgere un ruolo strutturale nella formazione del citoscheletro, queste strutture estremamente dinamiche sono coinvolte nel movimento dei cromosomi durante la divisione cellulare. Essi, inoltre, fungono da binari per diversi movimenti intracellulari e costituiscono i principali componenti strutturali delle ciglia e dei flagelli - strutture specializzate utilizzate per i movimenti cellulari.



PUNTO CHIAVE Il citoscheletro è costituito da reti di diversi tipi di fibre che sostengono la cellula e sono *importanti nel movimento cellulare*

FIGURA 4-23 Il citoscheletro

Le cellule eucariotiche posseggono un citoscheletro costituito da reti di fibre diverse, tra cui i microtubuli, i microfilamenti e i filamenti intermedi. Il citoscheletro determina la forma della cellula, l'ancoraggio degli organuli e i rapidi cambiamenti che si verificano quando la cellula si muove. Nella micrografia a ottica a fluorescenza è visibile il citoscheletro di due fibroblasti (microtubuli in giallo; microfilamenti in blu; nuclei in verde).

I microtubuli sono costituiti da due proteine molto simili tra loro: α -tubulina e β -tubulina. Queste proteine si combinano tra loro per formare un dimero (ricordate dal Capitolo 3 che un dimero si forma in seguito all'associazione di due unità semplici simili tra loro, dette monomeri). Un microtubulo si allunga per addizione di dimeri di tubulina (FIG. 4-24). I microtubuli possono essere disassemblati in seguito a rimozione dei dimeri, che possono quindi essere riciclati per formare altri microtubuli in aree diverse della cellula. I microtubuli possiedono una polarità e le loro due estremità sono denominate più e meno. L'estremità più si allunga più rapidamente.

FIGURA 4-24 →
Organizzazione dei microtubuli

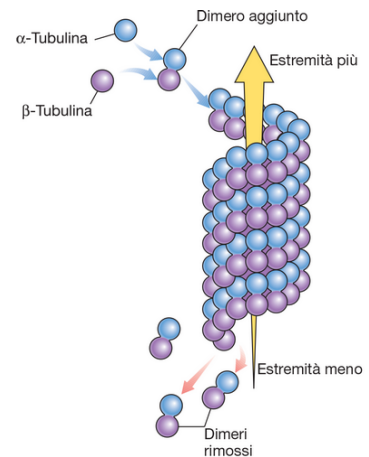
Diverse proteine associate ai microtubuli (MAP) sono state identificate e classificate in due gruppi: MAP strutturali e MAP motrici. Le MAP strutturali aiutano a regolare l'assemblaggio dei microtubuli e poi legano con legami crociati i microtubuli ad altri polimeri del citoscheletro. Le MAP motrici utilizzano l'energia contenuta nell'ATP per generare movimento. I ricercatori stanno studiando i meccanismi mediante i quali gli organuli ed altri materiali si muovono nella cellula. Le cellule nervose hanno lunghe estensioni, chiamate assoni, che trasmettono i segnali ad altre cellule nervose, a cellule muscolari o a cellule che producono ormoni. Data la sua lunghezza e la sua accessibilità e poiché altre cellule hanno meccanismi simili, i ricercatori hanno usato l'assone come sistema modello per studiare il trasporto di organuli nella cellula. I mitocondri, le vescicole di trasporto e secretorie ed altri organuli si attaccano ai microtubuli, che fungono da binari lungo i quali questi possono spostarsi.

Una proteina motrice chiamata chinesina muove gli organuli verso l'estremità positiva dei microtubuli (FIG. 4-25). La dineina, un'altra proteina motrice, trasporta gli organuli nella direzione opposta, cioè verso l'estremità meno. Questo è detto trasporto retrogrado e richiede anche un complesso proteico detto dinactina. La dinactina è una proteina adattatrice che lega la dineina al microtubulo e all'organulo. Talvolta, ad esempio durante il trasporto dei perossisomi, chinesine e dineine possono cooperare.

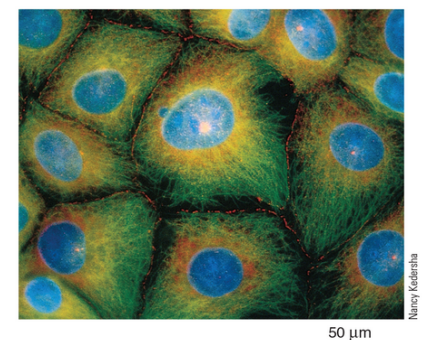
Centrosomi e centrioli svolgono un ruolo nella divisione cellulare

I microtubuli, per espletare la loro funzione strutturale o partecipare al movimento delle cellule, si devono ancorare ad altre parti della cellula. Nelle cellule che non si stanno dividendo, l'estremità meno dei microtubuli appare ancorata ad una regione detta centro di organizzazione dei microtubuli (MTOC, Micro-Tubule-Organizing-Center). Nelle cellule animali, il MTOC principale è il centrosoma, una struttura importante per la divisione cellulare.

In quasi tutte le cellule animali, il centrosoma contiene due strutture dette centrioli (FIG. 4-26). Queste strutture, dette anche strutture 9×3 , sono disposte ad angolo retto l'una rispetto all'altra e sono costituite da 9 triplette di microtubuli disposte a formare un cilindro cavo. I centrioli vengono duplicati prima della



(a) Microtubuli vengono a formarsi all'interno della cellula per aggiunta di dimeri di α -tubulina e β -tubulina ad una estremità del cilindro cavo. È da notare che il cilindro possiede una polarità. L'estremità rappresentata nella parte alta della figura è quella a crescita rapida, o estremità più; quella opposta è l'estremità meno. Per ogni giro di spirale sono necessari tredici dimeri.



(b) Immagine al microscopio ottico a fluorescenza confocale in cui i microtubuli sono visibili in verde. Un centro di organizzazione dei microtubuli (macchia rosa) è visibile accanto o sopra buona parte dei nuclei cellulari (blu).

divisione cellulare e molto probabilmente svolgono un ruolo nell'assemblaggio dei microtubuli. Molte cellule vegetali e fungine hanno un centro di organizzazione microtubulare, ma sono prive di centrioli. Ciò fa pensare che i centrioli non siano essenziali per l'assemblaggio microtubulare, oppure che siano possibili meccanismi di assemblaggio alternativi.

La capacità dei microtubuli di assemblarsi e disassemblarsi rapidamente è evidente durante la divisione cellulare, quando buona parte del citoscheletro sembra dissolversi (vedi Capitolo 10). Molte delle subunità di tubulina vengono riassemblate per formare il fuso mitotico, che serve da struttura portante per la distribuzione ordinata dei cromosomi durante la divisione cellulare.

Ciglia e flagelli sono costituiti da microtubuli

Dalla superficie di molte cellule si proiettano strutture sottili e mobili importanti per il movimento cellulare. Se una cellula possiede solo una o poche di queste appendici, e se queste sono relativamente lunghe (circa 200 pm) rispetto alle dimensioni della cellula, si parla di flagelli . Se la cellula ha molte appendici corte (circa 2-10 μ m), queste vengono dette ciglia .

Queste strutture aiutano gli organismi unicellulari e gli organismi pluricellulari di piccole dimensioni a muoversi in ambiente acquoso. Negli animali e in alcune piante, i flagelli costituiscono la coda degli spermatozoi, mentre negli animali le ciglia sono generalmente presenti sulla superficie delle cellule che rivestono i dotti interni dell'organismo (ad esempio, le vie aeree). Le cellule utilizzano le ciglia per muovere i liquidi e le particelle sulla superficie della cellula stessa. I ricercatori hanno dimostrato che le ciglia funzionano anche come antenne della cellula e giocano un ruolo importante nella segnalazione cellulare. Le ciglia e i flagelli degli eucarioti hanno strutture simili (ma differenti dai flagelli batterici). Sono costituiti entrambi da steli sottili e allungati di forma cilindrica coperti dalla membrana plasmatica. La parte interna dello stelo è costituita da un gruppo di nove paia di microtubuli disposti lungo la circonferenza e due microtubuli non appaiati al centro (FIG. 4-27). Questa disposizione 9 + 2 è tipica di tutte le ciglia e i flagelli degli eucarioti.

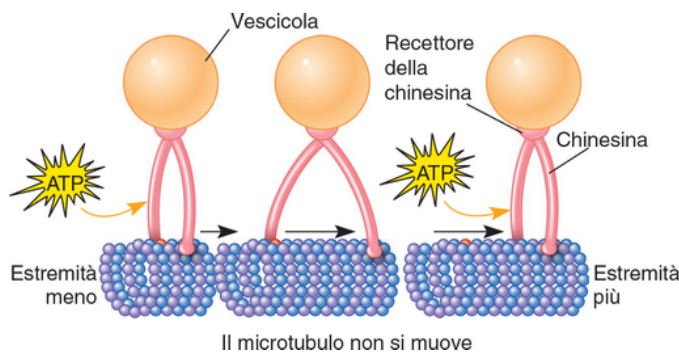


FIGURA 4-25 *Modello ipotetico di un motore di chinesina*

Una molecola di chinesina si attacca ad uno specifico recettore sulla vescicola. L'energia fornita dall'ATP permette alla molecola di chinesina di cambiare conformazione e di "camminare" lungo il microtubulo, portandosi dietro la vescicola. (Le dimensioni relative sono state rese sproporzionate per chiarezza).

I microtubuli si muovono scivolando appaiati gli uni sugli altri. La forza di scivolamento è data dalle subunità di dineina, alimentate dall'ATP. I "bracci" della dineina muovono le coppie di microtubuli, formando e rompendo dei ponti con la coppia adiacente di microtubuli. Ogni coppia di microtubuli "cammina" lungo la coppia adiacente. Proteine flessibili che collegano insieme le coppie di microtubuli impediscono loro di scivolare troppo lontano. Come risultato dell'azione motoria, i microtubuli si piegano dando origine ad un battito (Fig. 4-27e). Le ciglia si muovono come le braccia di un nuotatore, alternando il movimento in avanti in una direzione e quello di recupero in direzione opposta, esercitando una forza che è parallela alla superficie cellulare. In contrasto, un flagello si muove come una frusta, esercitando una forza perpendicolare alla superficie cellulare.

Ciascun ciglio o flagello è ancorato alla cellula mediante un corpo basale che ha 9 serie di 3 microtubuli disposte in una struttura a cilindro (struttura 9 × 3). Sembra che il corpo basale sia la struttura organizzatrice delle ciglia e dei flagelli quando questi iniziano a formarsi. Alcuni dati sperimentali hanno dimostrato che il processo di crescita avviene per apposizione di subunità di tubulina alla sommità dei microtubuli piuttosto che alla base.

I corpi basali e i centrioli sembrano essere collegati tra loro da un punto di vista funzionale, oltre ad essere simili da un punto di vista strutturale. I centrioli si trovano infatti tipicamente nelle cellule di organismi in grado di produrre cellule flagellate o ciliate; questi comprendono gli animali, alcuni protisti e pochi funghi e piante. Sia i corpi basali che i centrioli si replicano autonomamente.

Quasi tutte le cellule dei vertebrati sono dotate di un ciglio primario , un unico ciglio posizionato sulla superficie cellulare che funziona come un'antenna. Sulla superficie del ciglio primario ci sono dei recettori che legano molecole specifiche localizzate all'esterno della cellula o sulla superficie di altre cellule. Studi recenti indicano che il ciglio primario gioca un ruolo importante in molte vie di segnalazione che regolano la

crescita e il differenziamento cellulare durante lo sviluppo embrionale. Le ciglia primarie, inoltre, contribuiscono a mantenere sani i tessuti. Il malfunzionamento delle ciglia primarie è stato associato a numerose patologie umane, tra cui anomalie dello sviluppo, degenerazione della retina e la sindrome del rene policistico.

FIGURA 4-26→
Centrioli

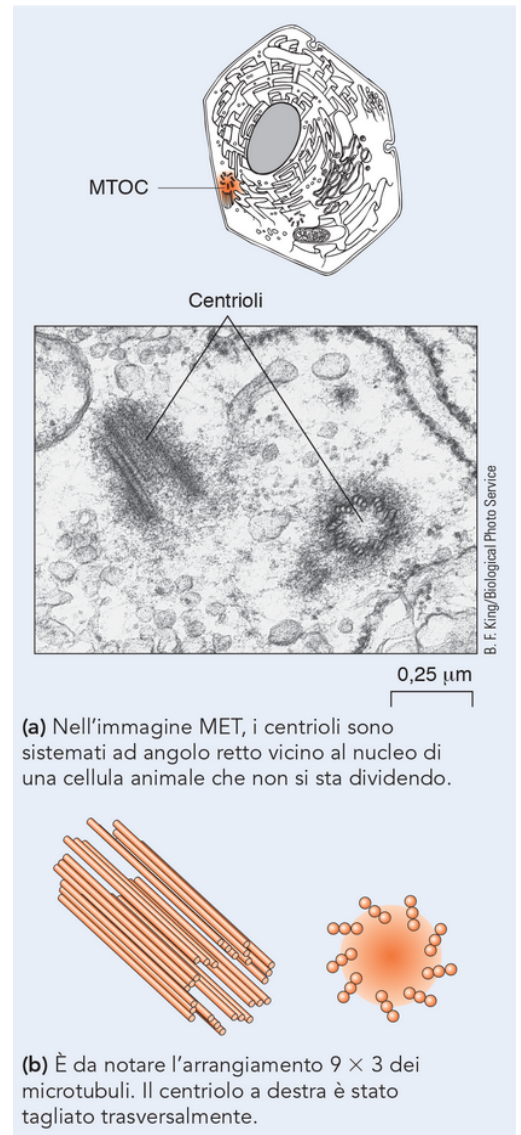
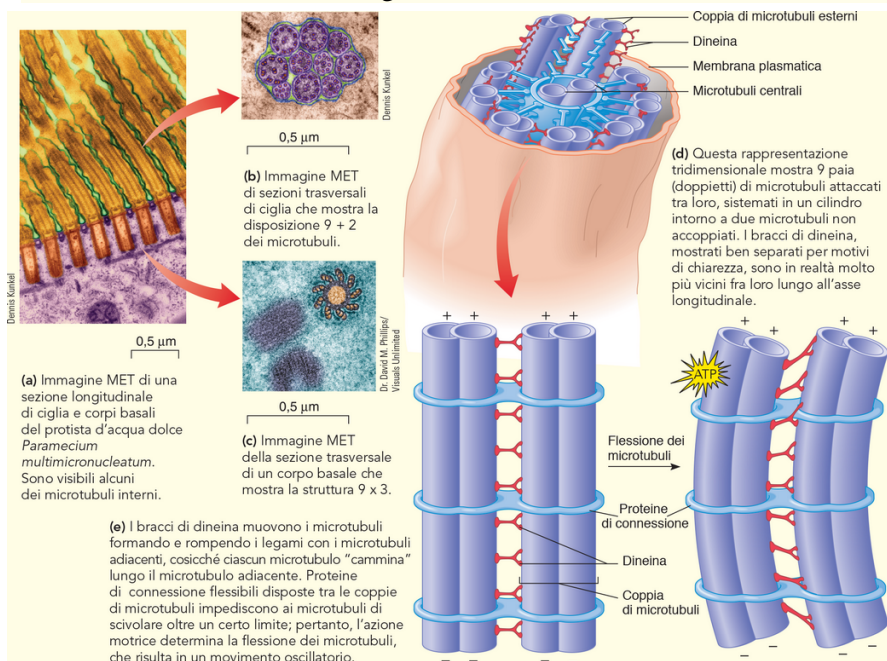
I microfilamenti sono costituiti da catene di actina intrecciate

I microfilamenti, chiamati anche filamenti di actina, sono fibre flessibili e solide del diametro di circa 7 nm. Ciascun microfilamento è costituito da due stringhe intrecciate, costituite da molecole di actina simili a perle (FIG. 4-28). I filamenti di actina si legano l'uno all'altro e ad altre proteine per formare fasci di fibre che conferiscono il supporto meccanico a diverse strutture cellulari.

In molte cellule, si può osservare una rete di microfilamenti subito sotto la membrana plasmatica, una regione definita cortex cellulare. I microfilamenti conferiscono alla cortex cellulare una consistenza gelatinosa rispetto al citosol più interno, che si trova in uno stato più fluido. I microfilamenti presenti nella cortex cellulare determinano la forma della cellula e sono importanti nel suo movimento.

PUNTO CHIAVE Un ciglio è costituito da microtubuli in una disposizione 9 + 2 circondati dalla membrana plasmatica; la proteina dineina sposta i microtubuli formando e rompendo ponti trasversali su coppie adiacenti di microtubuli.

FIGURA 4-27
Struttura e movimento delle ciglia



I filamenti di actina non possono contrarsi, ma possono generare movimento attraverso un rapido assemblaggio e disassemblaggio. Le cellule muscolari hanno due tipi di filamenti specializzati, uno formato principalmente dalla proteina miosina ed un altro composto principalmente dalla proteina actina. L'ATP legato alla miosina fornisce energia per la

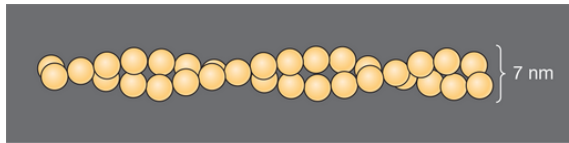
contrazione muscolare. Quando l'ATP è idrolizzato ad ADP, la miosina si lega all'actina e determina lo scivolamento del microfilamento. Lo scivolamento simultaneo di migliaia di filamenti determina l'accorciamento della cellula muscolare. Pertanto, l'ATP, l'actina e la miosina generano la forza necessaria per la contrazione muscolare.

Nelle cellule non muscolari, l'actina può associarsi con la miosina, formando strutture contrattili che sono coinvolte in vari movimenti cellulari. I filamenti di actina associati alla miosina sono implicati in diverse funzioni, come la divisione cellulare negli animali, dove la contrazione di un anello di actina associata con miosina causa la strozzatura della cellula per dare origine a due cellule figlie (vedi Capitolo 10).

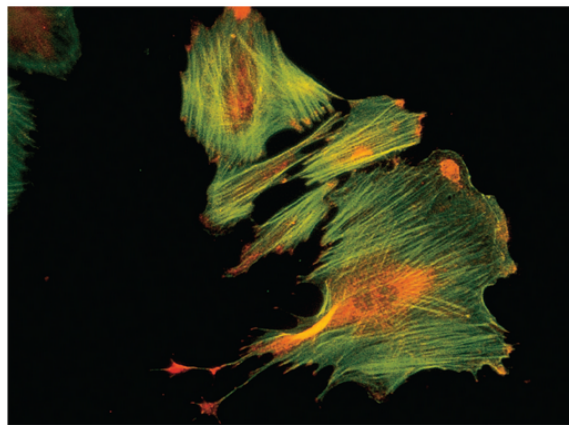
Alcune cellule cambiano forma rapidamente in risposta a modifiche nell'ambiente esterno. Le amebe, i globuli bianchi umani e le cellule cancerose sono tra i numerosi tipi cellulari capaci di avanzare lungo una superficie, un processo che comporta cambiamenti di forma. Tali risposte dipendono da segnali esterni che

influiscono sull'assemblaggio di microfilamenti e microtubuli. I filamenti di actina spingono la membrana plasmatica verso l'esterno, formando proiezioni piene di citoplasma dette pseudopodi ("falsi piedi"). Gli pseudopodi aderiscono alla superficie e le contrazioni dei microfilamenti al polo opposto della cellula spingono il citoplasma in avanti, nella direzione dello spostamento. Anche i microtubuli, la miosina ed altre proteine sembrano essere necessarie per l'avanzamento cellulare.

Alcuni tipi di cellule possiedono microvilli, proiezioni della membrana plasmatica che aumentano l'area della superficie della cellula per il trasporto di materiale attraverso la membrana plasmatica. I microvilli contengono fasci di microfilamenti e si estendono o ritraggono come risultato della polimerizzazione e depolimerizzazione delle fibre di actina in essi contenute.



(a) Ogni microfilamento è costituito da due catene di molecole di actina intrecciate tra loro.



← FIGURA 4-28
Microfilamenti

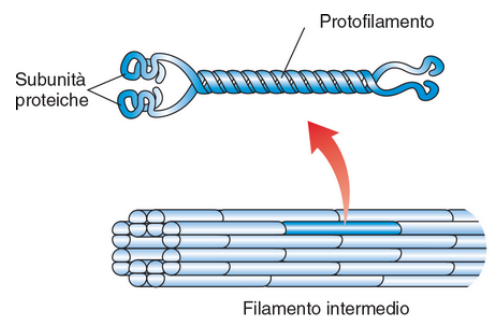
I filamenti intermedi contribuiscono a stabilizzare la forma cellulare

I filamenti intermedi sono resistenti e flessibili ed hanno un diametro di circa 10 nm (FIG. 4-29). Si pensa che queste fibre forniscano un sostegno meccanico, stabilizzando così la forma della cellula. Infatti, esse sono più numerose in quelle parti della cellula sottoposte a stress meccanico, ed evitano che la cellula si deformi eccessivamente in risposta a forze esterne. I filamenti intermedi sono connessi ad altri tipi di filamenti mediante alcune proteine che formano legami crociati e che quindi mediano l'interazione fra i diversi componenti del citoscheletro.

Tutte le cellule eucariotiche posseggono microtubuli e microfilamenti, mentre solo alcuni gruppi di animali, tra cui i vertebrati, sono forniti di filamenti intermedi; inoltre, essi variano ampiamente per composizione proteica e dimensioni nei diversi tipi cellulari e nei diversi organismi. Esempi di filamenti intermedi sono le cheratine, che si trovano nelle

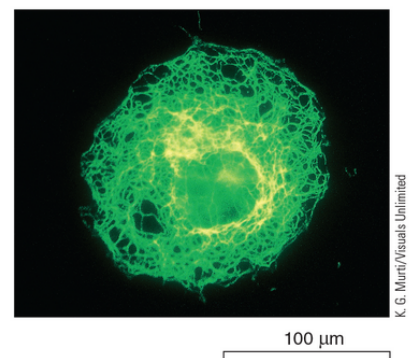
cellule epiteliali della pelle dei vertebrati, e i neurofilamenti delle cellule nervose dei vertebrati.

Alcune mutazioni nei geni che codificano per le proteine dei filamenti intermedi rendono la cellula più fragile e sono state associate a diverse malattie. Ad esempio, nei soggetti affetti da sclerosi amiotrofica laterale (ALS o morbo di Lou Gehrig), una malattia neurodegenerativa, sono stati identificati neurofilamenti anormali nelle cellule nervose che controllano i muscoli. Tale condizione interferisce con il normale trasporto di materiali all'interno delle cellule nervose e determina la degenerazione di tali cellule. La risultante perdita di funzionalità muscolare è normalmente fatale.



(a) I filamenti intermedi sono bastoncini flessibili di circa 10 nm di diametro. Ogni filamento intermedio è costituito da protofilamenti, che a loro volta sono costituiti da subunità proteiche avvolte ad elica.

FIGURA 4-29
Filamenti intermedi→



(b) In questa cellula umana isolata da una coltura tissutale, i filamenti intermedi sono colorati in verde.

Verifica

- Quali sono le principali funzioni del citoscheletro?
- Quali sono le analogie tra microtubuli e microfilamenti? E le differenze?
- Quali sono le analogie tra ciglia e flagelli? E le differenze?

4.7 I RIVESTIMENTI CELLULARI

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

14. Descrivere il glicocalice, la matrice extracellulare e la parete cellulare.

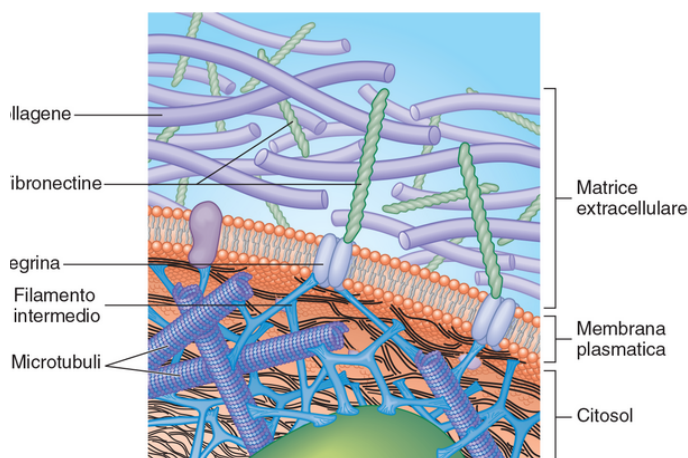
Molte cellule sono circondate da un glicocalice formato dalle catene laterali polisaccaridiche delle proteine e dei lipidi che costituiscono la membrana plasmatica. Il glicocalice protegge la cellula e può contribuire a tenere ad una certa distanza le altre cellule.

Alcune molecole del glicocalice permettono alle cellule di riconoscersi tra loro, generare contatti e, in alcuni casi, dare origine ad associazioni (vedi Capitolo 5). Altre molecole di questo rivestimento contribuiscono alla resistenza meccanica dei tessuti multicellulari.

Molte cellule animali sono circondate anche da una matrice extracellulare (ECM) da esse secreta, costituita da un gel di carboidrati e proteine fibrose (FIG. 4-30). La principale proteina strutturale della ECM è il collagene, che forma fi bre molto fitte e (vedi Figura 3-22b). Alcune glicoproteine della ECM, dette fibronectine, contribuiscono all'organizzazione della matrice e fanno sì che la cellula si attacchi ad essa. Le fibronectine si legano a recettori proteici che si estendono dalla membrana plasmatica.

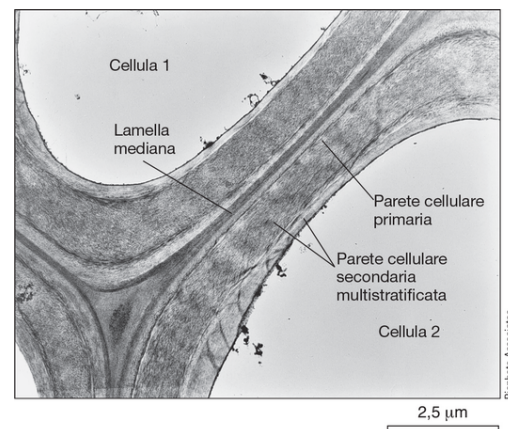
Le integrine sono recettori per la ECM localizzati sulla membrana plasmatica: essi permettono l'adesione tra la ECM e i filamenti intermedi e i microfilamenti all'interno della cellula. Queste proteine attivano molte vie di segnalazione cellulare che trasmettono informazioni provenienti dalla ECM e controllano i segnali che dall'interno della cellula regolano il differenziamento e la sopravvivenza cellulare. Quando le cellule non sono correttamente ancorate alla ECM vanno incontro ad apoptosi. Le integrine sono inoltre importanti nell'organizzazione del citoscheletro, facendo assumere alle cellule la loro forma definitiva. La maggior parte delle cellule batteriche, fungine e vegetali è rivestita da una parete cellulare e da proteine. Le cellule vegetali sono circondate da una spessa parete cellulare che contiene strati multipli del polisaccaride cellulosa (vedi FIG. 3-10). Altri polisaccaridi della parete cellulare vegetale formano legami crociati tra i fasci di fibre di cellulosa. Le pareti cellulari forniscono supporto strutturale, proteggono le cellule vegetali dagli organismi patogeni e contribuiscono a tenere l'acqua in eccesso al di fuori delle cellule in modo che queste non scoppino.

La cellula vegetale in fase di crescita secerne una **parete cellulare primaria** sottile e flessibile, che può stirarsi ed espandersi via via che la cellula aumenta di dimensioni (FIG. 4-31). Una volta che la cellula ha cessato di crescere, viene secreto nuovo materiale di parete che ispessisce e solidifica la parete primaria, oppure si formano strati multipli di una **parete cellulare secondaria** con composizione chimica differente, che si dispone tra la parete primaria e la membrana plasmatica. Il legno è costituito principalmente da pareti cellulari secondarie. Tra le pareti cellulari primarie di cellule adiacenti si trova la lamella mediana, ovvero uno strato di polisaccaridi adesivi detti pectine. La lamella mediana permette alle cellule di aderire strettamente le une alle altre. (Per maggiori informazioni sulla parete delle cellule vegetali, vedi la discussione sul sistema dei tessuti fondamentali nel Capitolo 33).



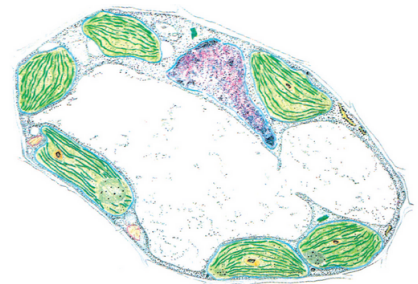
← FIGURA 4-30 La matrice extracellulare (EC)
Le fibronectine, glicoproteine della ECM, si legano alle integrine e ad altri recettori presenti nella membrana plasmatica.

FIGURA 4-31 →
Le pareti delle cellule vegetali
In questa fotografia a trasmissione elettronica sono mostrate le pareti

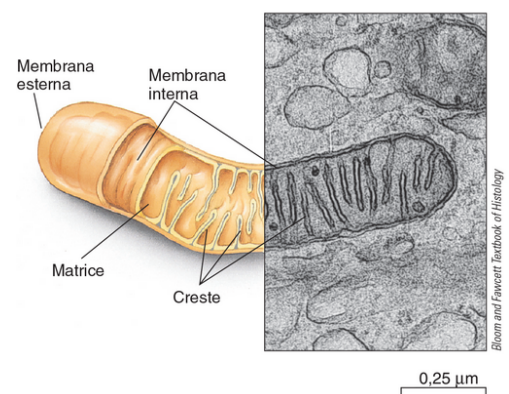


cellulari di due cellule vegetali adiacenti. Le cellule sono cementate dalla lamella mediana, costituita da uno strato di polisaccaridi adesivi detti pectine. La cellula di una pianta in crescita secerne prima una sottile parete primaria, che è flessibile e può estendersi man mano che la cellula cresce. Una volta che la cellula ha smesso di crescere, all'interno della parete primaria vengono secreti degli strati più spessi che costituiscono la parete secondaria.

1. Illustrare la teoria cellulare e correlarla all'evoluzione della vita.
 - La teoria cellulare stabilisce che (1) le cellule sono le unità viventi di base di organizzazione e di funzione in tutti gli organismi, e (2) tutte le cellule derivano da altre cellule. Essa spiega come l'antenato di tutte le cellule esistenti oggi possa essere fatto risalire a tempi remoti. L'ipotesi che tutte le cellule viventi si siano evolute a partire da un antenato comune è supportata dalle similarità di base nella loro struttura e nella loro composizione molecolare.
2. Spiegare la relazione esistente tra l'organizzazione della cellula e l'omeostasi.
 - L'organizzazione delle cellule è importante nel mantenimento dell'omeostasi, ovvero di un ambiente interno appropriato.
 - Ogni cellula è rivestita da una membrana plasmatica che le permette di mantenere delle condizioni interne che possono essere molto diverse da quelle dell'ambiente esterno. La membrana plasmatica, inoltre, permette alla cellula di scambiare materiale con l'ambiente esterno. Le cellule hanno numerosi organuli, strutture interne che svolgono funzioni specifiche che contribuiscono al mantenimento dell'omeostasi.
3. Spiegare la relazione esistente tra le dimensioni della cellula e l'omeostasi.
 - Un fattore critico nel determinare le dimensioni cellulari è il rapporto tra la membrana plasmatica (area superficiale) e il volume cellulare; la membrana plasmatica deve essere grande abbastanza da poter regolare il passaggio di materiali dentro e fuori la cellula. Per questo motivo, la maggior parte delle cellule è microscopica.
 - Le dimensioni e la forma della cellula sono correlate alla sua funzione e sono limitate dalla necessità di mantenere l'omeostasi.
4. Descrivere le metodiche utilizzate dai biologi per lo studio delle cellule, incluse la microscopia e il frazionamento cellulare.
 - I biologi hanno imparato molto sulla struttura cellulare studiando le cellule con i microscopi ottici ed elettronici e utilizzando diverse metodiche chimiche. Il microscopio elettronico ha un potere risolutivo maggiore e permette di vedere dettagli delle strutture cellulari non osservabili con i microscopi convenzionali.
 - I biologi cellulari utilizzano metodiche di frazionamento cellulare per purificare gli organuli ed ottenere informazioni sulle funzioni delle strutture cellulari.
5. Mettere a confronto le caratteristiche generali delle cellule procariotiche ed eucariotiche; confrontare cellule vegetali ed animali.
 - Le cellule procariotiche sono circondate da una membrana plasmatica, mentre hanno poca o nessuna organizzazione membranosa interna. Esse hanno un'area nucleare piuttosto che un nucleo delimitato da membrana. Normalmente, i procarioti hanno una parete cellulare e ribosomi; possono avere flagelli propulsori.
 - Le cellule eucariotiche hanno un nucleo delimitato da membrana e un citoplasma che contiene una varietà di organuli; la componente fluida del citoplasma è il citosol.
 - Le cellule vegetali differiscono da quelle animali in quanto possiedono una parete cellulare rigida, plastidi e grandi vacuoli. Le cellule della maggior parte delle piante sono prive di centrioli.
6. Descrivere tre funzioni delle membrane cellulari.
 - Le membrane dividono la cellula in compartimenti che le permettono di svolgere attività specializzate all'interno di piccole aree del citoplasma, di concentrare molecole e di organizzare reazioni metaboliche. Piccole sacche rivestite da membrana, dette vescicole, trasportano i materiali tra i vari compartimenti.
 - Le membrane sono importanti nell'immagazzinamento e nella conversione dell'energia.
 - Una rete di membrane interagenti forma il sistema di endomembrane.
7. Descrivere la struttura e le funzioni del nucleo.
 - Il nucleo, il centro di controllo della cellula, contiene l'informazione genetica codificata nel DNA. Il nucleo è circondato da un involucro nucleare, che è costituito da una doppia membrana attraversata da pori nucleari che lo mettono in comunicazione con il citoplasma.



- Il DNA all'interno del nucleo si associa a proteine per formare la cromatina , che è organizzata in cromosomi . Durante la divisione cellulare, i cromosomi si condensano diventando visibili come strutture filiformi.
 - Il nucleolo è quella regione del nucleo nella quale avvengono la sintesi dell'RNA ribosomale e l'assemblaggio dei ribosomi.
8. Fare una distinzione tra reticolo endoplasmatico liscio e rugoso in termini sia di struttura che di funzione.
- Il reticolo endoplasmatico (RE) è una rete di membrane ripiegate all'interno del citosol. Il RE liscio è la sede della sintesi dei lipidi, dell'immagazzinamento di ioni calcio e degli enzimi detossificanti.
 - Il RE rugoso ha la superficie esterna ricoperta di ribosomi che sintetizzano polipeptidi. I polipeptidi sintetizzati sul RE rugoso possono essere traslocati nel lume del RE, dove vengono assemblati in proteine e modificati tramite l'aggiunta di un carboidrato o di un lipide. Queste proteine possono poi essere trasferite ad altri compartimenti intracellulari attraverso piccole vescicole di trasporto che gemmano dalle membrane dell'ER.
9. Tracciare il percorso delle proteine sintetizzate nel reticolo endoplasmatico rugoso man mano che vengono processate, modificate e smistate dal complesso del Golgi ed infine trasportate verso le specifiche destinazioni.
- Il complesso del Golgi è costituito da una serie di sacche membranose appiattite, dette cisterne , che hanno la funzione di processare, smistare e modificare le proteine sintetizzate dal reticolo endoplasmatico. Nel complesso del Golgi avviene anche la formazione dei lisosomi.
 - Le glicoproteine vengono trasferite dal RE alla superficie cis del complesso del Golgi da vescicole di trasporto , che si formano per gemmazione della membrana. Il Golgi modifica i carboidrati e i lipidi che sono stati aggiunti alle proteine all'interno del RE e impacchetta le proteine in vescicole.
 - Le glicoproteine escono dal Golgi attraverso la superficie trans. Il Golgi indirizza alla membrana plasmatica le proteine che devono essere esportate dalla cellula. Altre proteine vengono trasferite ai lisosomi o ad altri organuli citoplasmatici.
10. Descrivere le funzioni dei lisosomi, dei vacuoli e dei perossisomi.
- I lisosomi contengono enzimi in grado di degradare le strutture cellulari logore, i batteri ed altre sostanze introdotte nella cellula.
 - I vacuoli immagazzinano materiali, acqua e sostanze di rifiuto. Sono responsabili del mantenimento della pressione idrostatica nelle cellule vegetali.
 - I perossisomi sono coinvolti nel metabolismo dei lipidi e nella detossificazione di composti dannosi, come l'etanolo. Essi producono perossido di idrogeno, ma contengono l'enzima catalasi che degrada questo composto tossico.
11. Confrontare le funzioni dei mitocondri e dei cloroplasti e spiegare
- come viene sintetizzato ATP da ciascuno dei due organelli.
 - I mitocondri , sede della respirazione aerobica, sono organuli rivestiti da doppia membrana. La membrana interna si ripiega formando creste che ne aumentano la superficie.
 - Le creste e il compartimento racchiuso dalla membrana interna, la matrice , contengono enzimi necessari per le reazioni coinvolte nella respirazione aerobica. Durante la respirazione aerobica , i nutrienti vengono degradati in presenza di ossigeno e l'energia liberata viene catturata in forma di ATP, mentre si formano anidride carbonica ed acqua come prodotti secondari.
 - I plastidi sono organuli che producono ed immagazzinano nutrienti nelle cellule di piante ed alghe.
 - I cloroplasti sono plastidi che effettuano la fotosintesi .
 - La membrana interna del cloroplasto racchiude uno spazio ripieno di un fluido, lo stroma.
 - I grana , pile di sacche membranose discoidali dette tilacoidi , sono sospesi nello stroma.
 - Durante la fotosintesi, la clorofilla , il pigmento verde che si trova nelle membrane tilacoidali, intrappola l'energia luminosa. Tale energia è



convertita in energia chimica dell'ATP ed utilizzata per sintetizzare carboidrati a partire da anidride carbonica ed acqua.

12. Descrivere la struttura e le funzioni del citoscheletro.

- Il citoscheletro è una rete interna dinamica costituita da microtubuli, microfilamenti e filamenti intermedi. Il citoscheletro fornisce supporto strutturale ed è implicato in vari tipi di movimento cellulare, compreso il trasporto di materiale all'interno della cellula.
- I microtubuli sono cilindri cavi assemblati a partire da subunità della proteina tubulina. Nelle cellule che non si stanno dividendo, le estremità meno dei microtubuli sembrano essere ancorate ai centri di organizzazione dei microtubuli (MTOC). Il principale MTOC delle cellule animali è il centrosoma, che normalmente contiene due centrioli. Ciascun centriolo ha una disposizione dei microtubuli 9×3 .
- I microfilamenti, o filamenti di actina, formati da subunità della proteina actina, sono importanti per il movimento cellulare.
- I filamenti intermedi rafforzano il citoscheletro e stabilizzano la forma della cellula.

13. Paragonare ciglia e flagelli e descriverne le funzioni.

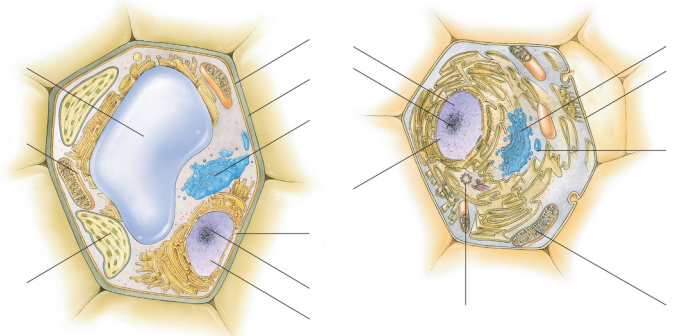
- Le ciglia e i flagelli sono strutture sottili e mobili che sporgono dalla superficie della cellula e sono implicate nel movimento. Ciascuno di essi ha una disposizione dei microtubuli $9 + 2$ ed è ancorato alla cellula per mezzo di un corpo basale, che ha un'organizzazione microtubulare 9×3 . Le ciglia sono corte, mentre i flagelli sono lunghi.

14. Descrivere il glicocalice, la matrice extracellulare e la parete cellulare.

- La maggior parte delle cellule è circondata da un glicocalice, o rivestimento cellulare, formato da polisaccaridi che si estendono dalla membrana plasmatica.
- Molte cellule animali sono circondate anche da una matrice extracellulare (ECM) costituita da carboidrati e proteine. Le fibronectine sono glicoproteine della ECM che si legano alle integrine, recettori proteici della membrana plasmatica.
- La maggior parte delle cellule di batteri, archaea, funghi e piante è circondata da una parete cellulare costituita da carboidrati. Le cellule vegetali secernono cellulosa ed altri polisaccaridi che formano pareti cellulari rigide.

AUTOVERIFICHE

1. La capacità di un microscopio di mostrare i dettagli più fini è detta: (a) ingrandimento; (b) potere risolutivo; (c) frazionamento cellulare; (d) microscopia elettronica a scansione; (e) contrasto di fase.
2. La membrana plasmatica si trova: (a) in tutte le cellule; (b) solo nelle cellule procariotiche; (c) solo nelle cellule eucariotiche; (d) solo nelle cellule animali; (e) nelle cellule eucariotiche non vegetali.
3. Informazioni dettagliate sulla forma e le caratteristiche esterne di un campione possono essere ottenute utilizzando: (a) la centrifugazione differenziale; (b) il microscopio a fluorescenza; (c) il microscopio elettronico a trasmissione; (d) il microscopio elettronico a scansione; (e) il microscopio ottico.
4. Quale delle seguenti strutture non si trova nelle cellule procariotiche? (a) La parete cellulare; (b) i ribosomi; (c) l'area nucleare; (d) il nucleo; (e) il flagello.
5. Quale delle seguenti strutture è più strettamente correlata alla sintesi proteica? (a) I ribosomi; (b) il RE liscio; (c) i mitocondri; (d) i microfilamenti; (e) i lisosomi.
6. Quale delle seguenti strutture è più strettamente correlata alla disgregazione dei materiali ingeriti? (a) I ribosomi; (b) il RE liscio; (c) i mitocondri; (d) i microfilamenti; (e) i lisosomi.
7. Quale delle seguenti strutture è più strettamente correlata alla fotosintesi? (a) I corpi basali; (b) il RE liscio; (c) le creste; (d) i tilacoidi; (e) i centri di organizzazione dei microtubuli.
8. Utilizzate i passaggi numerati per scegliere la sequenza che descrive meglio il flusso delle informazioni nelle cellule eucariotiche. (1) DNA nucleare. (2) RNA. (3) Mitocondri. (4) Sintesi proteica. (5) Ribosomi. (a) 1, 2, 5, 4; (b) 3, 2, 5, 1; (c) 5, 2, 3, 1; (d) 4, 3, 2, 1; (e) 1, 2, 3, 4.
9. Utilizzate i passaggi numerati per scegliere la sequenza che descrive meglio il processamento delle glicoproteine nelle cellule eucariotiche. (1) RE. (2) Ribosomi. (3) Superficie cis del Golgi. (4) Superficie trans del Golgi. (5) Vescicola di trasporto. (6) Grana. (a) 1, 6, 2, 3, 4; (b) 2, 1, 3, 4, 5; (c) 1, 2, 4, 3, 5; (d) 2, 1, 4, 3, 5; (e) 2, 1, 4, 5, 1.
10. Quali dei seguenti organuli contengono piccole quantità di DNA e svolgono trasformazioni



energetiche? (a) Microfilamenti e microtubuli; (b) lisosomi e perossisomi; (c) RE e ribosomi; (d) nucleo e ribosomi; (e) mitocondri e cloroplasti.

11. Quale delle seguenti strutture è implicata nel movimento cellulare? (a) I microtubuli; (b) il nucleolo; (c) i grana; (d) il RE liscio; (e) il RE rugoso.
12. Inserite le didascalie negli schemi seguenti che raffigurano la cellula animale e quella vegetale. Com'è correlata la struttura di ciascun organulo alla sua funzione? Utilizzate le Fig. 4-9 e 4-10 per verificare le risposte.

PENSIERO CRITICO

1. Perché una cellula eucariotica necessita sia degli organuli membranosi che dei componenti fibrosi del citoscheletro?
2. Descrivete un esempio specifico della correlazione tra struttura cellulare e funzione. (Suggerimento: pensate alla struttura del mitocondrio).
3. Gli esperimenti condotti sull'Acetabularia descritti in questo capitolo suggeriscono che il DNA è molto più stabile rispetto all'RNA messaggero all'interno della cellula; questo è un vantaggio o uno svantaggio per la cellula? Perché? Come può l'Acetabularia vivere per alcuni giorni anche dopo che le è stato rimosso il nucleo?
4. CONNESSIONE EVOLUTIVA. Quali sono le implicazioni della teoria cellulare per l'evoluzione degli organismi?
5. CONNESSIONE EVOLUTIVA. I biologi utilizzano le similarità tra le cellule per ripercorrere la storia evolutiva di vari gruppi di organismi. Spiegate la logica alla base di tale approccio. Cosa suggeriscono tali similarità di struttura e di funzione cellulari relativamente all'origine comune degli organismi? Spiegate.

Articolo V. Le membrane biologiche 5

L'evoluzione delle membrane biologiche è stato un passo essenziale per l'origine della vita. In seguito, le membrane hanno reso possibile l'evoluzione di cellule complesse; le estese membrane interne degli eucarioti, infatti, formano compartimenti multipli con ambienti specifici per l'espletamento di attività altamente specializzate.

Poiché le proteine di membrane sono molecole che hanno un'importanza critica nell'attività delle membrane cellulari, c'è un grande interesse nella ricerca sulle proteine che le costituiscono. Molte proteine associate alle membrane sono enzimi; altre funzionano nel trasporto dei materiali o nel trasferimento delle informazioni. Altre ancora, note come molecole di adesione cellulare, sono importanti nella connessione delle cellule nei tessuti. Le principali molecole di adesione cellulare nei vertebrati e in molti invertebrati sono le caderine. I geni che codificano le caderine sono stati trovati nei coanoflagellati, gli organismi unicellulari più simili agli animali. Queste molecole sono probabilmente importanti nell'evoluzione degli animali perché permettono alle cellule di aderire le une alle altre e di comunicare tra di loro.

Le caderine sono responsabili del meccanismo di adesione cellula-cellula che permette la formazione di strati pluricellulari. Ad esempio, le caderine formano giunzioni cellulari importanti nel mantenere la struttura dell'epitelio che costituisce la pelle umana (vedi fotografia).

Le caderine sono inoltre coinvolte nel meccanismo di segnalazione intercellulare. L'assenza di queste proteine di membrana è associata all'invasività di alcuni tumori maligni.

Nel Capitolo 4, abbiamo descritto una varietà di organuli cellulari e come questi interagiscano per permettere l'espletamento delle differenti attività delle cellule. In questo capitolo, ci focalizzeremo sulla struttura e le funzioni della membrana plasmatica che circonda la cellula e delle membrane biologiche che circondano molti organuli. Dapprima esamineremo ciò che è noto sulla composizione e sulla struttura delle membrane biologiche. Discuteremo poi le diverse funzioni essenziali delle membrane cellulari, tra cui il trasporto di diversi materiali, dagli ioni a molecole complesse e batteri, e il trasferimento di informazioni attraverso la membrana. Infine, analizzeremo alcune strutture specializzate che permettono alle membrane di cellule diverse di interagire tra loro. Anche se la maggior parte della trattazione è incentrata sulla struttura e le funzioni delle membrane plasmatiche, molti dei concetti esposti sono applicabili anche ad altre membrane cellulari.