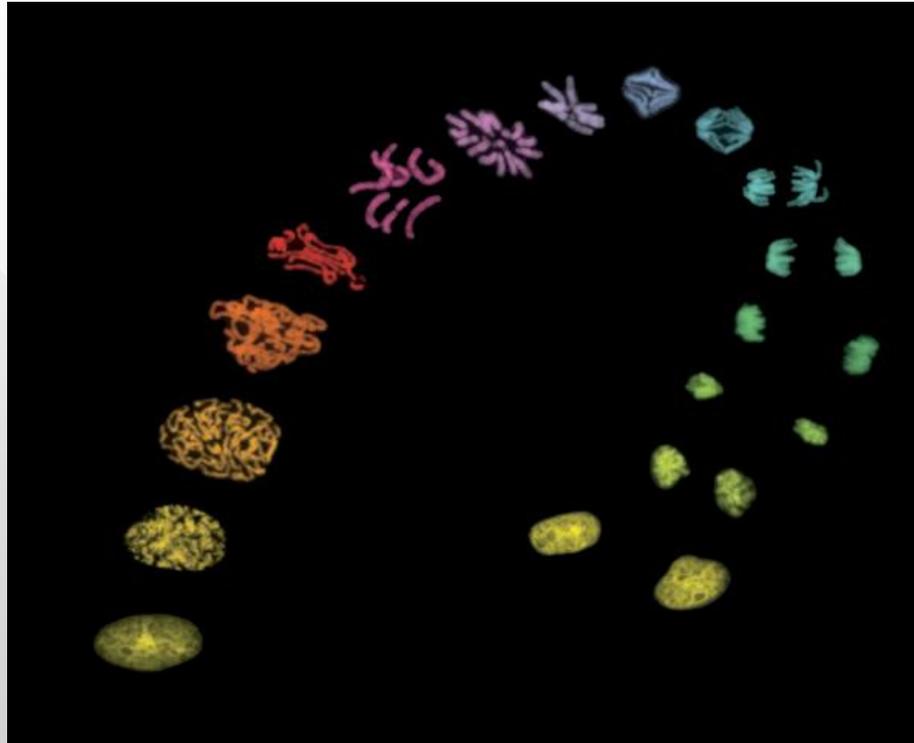


La divisione cellulare negli Eucarioti:

i cromosomi, il ciclo cellulare e la mitosi



## Henrietta Lacks (1920-1951) e le sue **cellule immortali**

- Il 29 gennaio 1951 Henrietta Lacks, una giovane donna di modesta condizione, coltivatrice di tabacco, sposata e madre di cinque figli, fu visitata nell'unico reparto di ginecologia riservato alla "gente di colore" del Johns Hopkins Hospital di Baltimora, per forti dolori addominali

- Il medico di guardia si accorse che Henrietta aveva un **tumore aggressivo alla cervice uterina** (causato da un papillomavirus, sconosciuto a quel tempo) e ordinò una serie di analisi

Nel corso di queste analisi le fu praticata una **biopsia** e le sue cellule, **prelevate senza chiederle il consenso** (come era **abituale nel 1951**), furono messe in coltura con la sigla "**HeLa**"

- Henrietta fu subito operata e curata con l'inserimento (molto doloroso) di tubicini contenenti radio, ma il tumore continuò a crescere velocemente, metastatizzando rapidamente al rene e ad altri organi

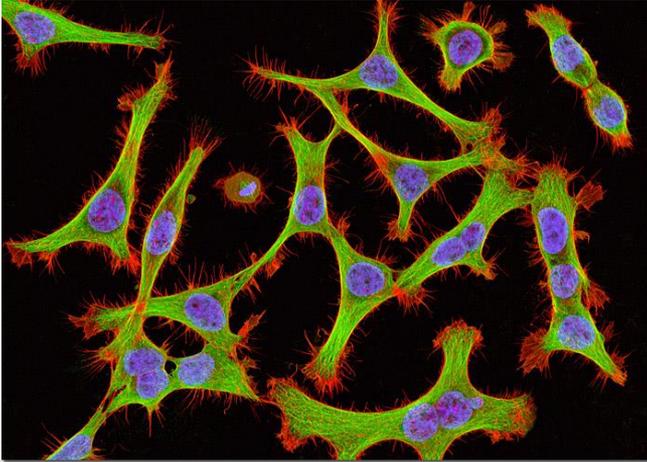
- Henrietta morì il 4 ottobre dello stesso anno, e fu sepolta accanto alla madre nel cimitero di Lackstown in una **tomba anonima**, perché era povera e la sua famiglia non poteva permettersi una lapide



# Le cellule immortali di Henrietta Lacks ("HeLa")



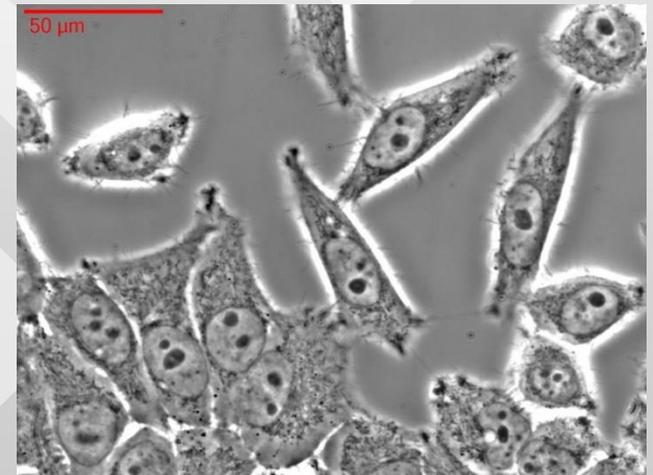
George e Margaret Gey, i medici che avevano messo in coltura le cellule tumorali di Henrietta, scoprirono presto che queste cellule erano **naturalmente immortali**: avevano **82 cromosomi** e si dividevano all'infinito



- Il virus del papilloma che aveva causato il tumore che aveva ucciso Henrietta aveva provocato una **mutazione nei geni per la telomerasi**: l'enzima era prodotto in quantità superiore al normale ("**sovraespresso**") ed era molto più efficiente
- L'attività di riparazione dei telomeri da parte della telomerasi ad ogni divisione è uno dei meccanismi principali del controllo naturale della morte cellulare

Le **cellule HeLa, prime cellule umane coltivate in laboratorio**, hanno avuto un ruolo fondamentale nello sviluppo del vaccino di Jonas Salk contro la poliomielite e in innumerevoli altre ricerche biomediche, tra cui quelle su **cancro, AIDS, effetti di radiazioni, tossicità, invecchiamento e mappatura del genoma**

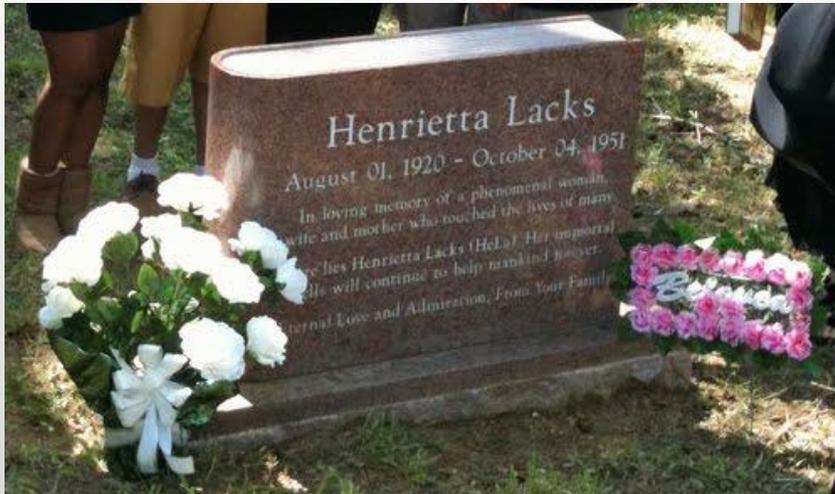
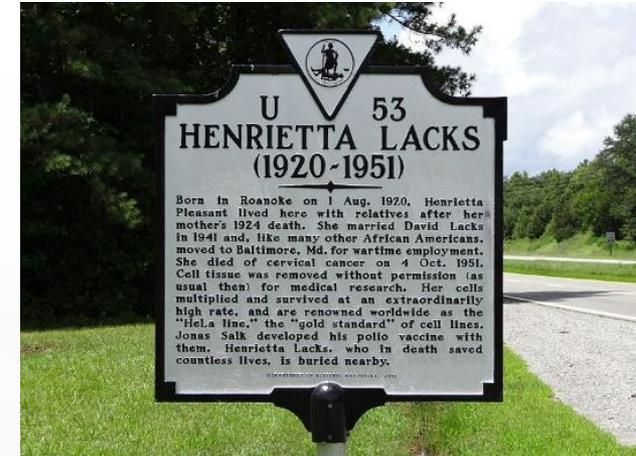
Sono tuttora **le cellule umane più usate in laboratorio** e hanno finora prodotto oltre **11 000 brevetti ed elevatissimi introiti economici**



## Una lapide, una scuola e un libro per Henrietta

Nel 1998 fu finalmente riconosciuto il **grande contributo dato da Henrietta alla ricerca biomedica**, ottenuto **senza chiederle il consenso**

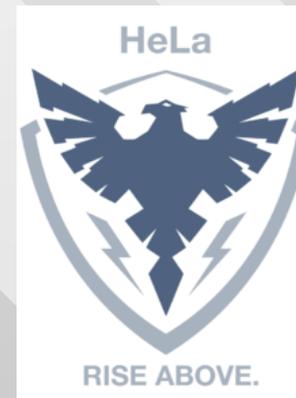
Oggi è **obbligatorio chiedere il consenso** per il prelievo di cellule da un paziente a scopo di ricerca



Nel 2010 è stata collocata una lapide sul luogo dove era stata sepolta nel 1951:

“In loving memory of a phenomenal woman, wife and mother who touched the lives of many”

→ “Here lies Henrietta Lacks (HeLa). Her immortal cells will continue to help mankind forever”



Lo stemma della scuola intitolata ad Henrietta è una fenice, simbolo di rinascita

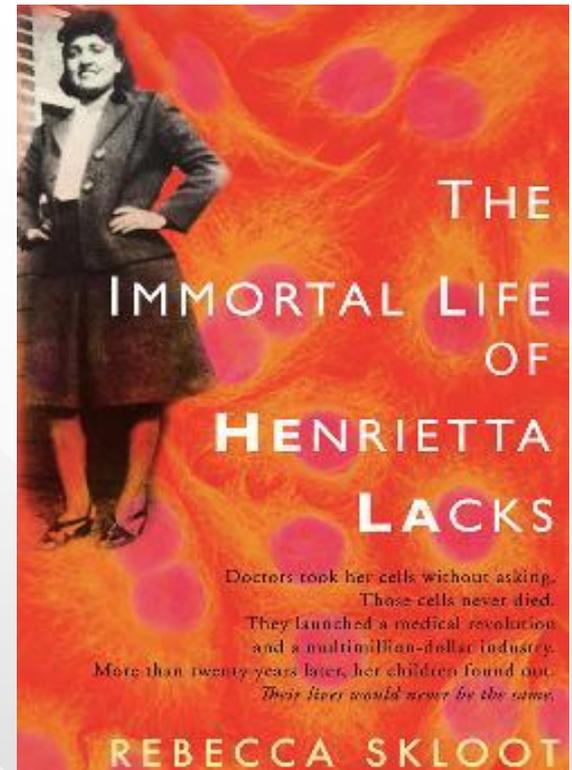
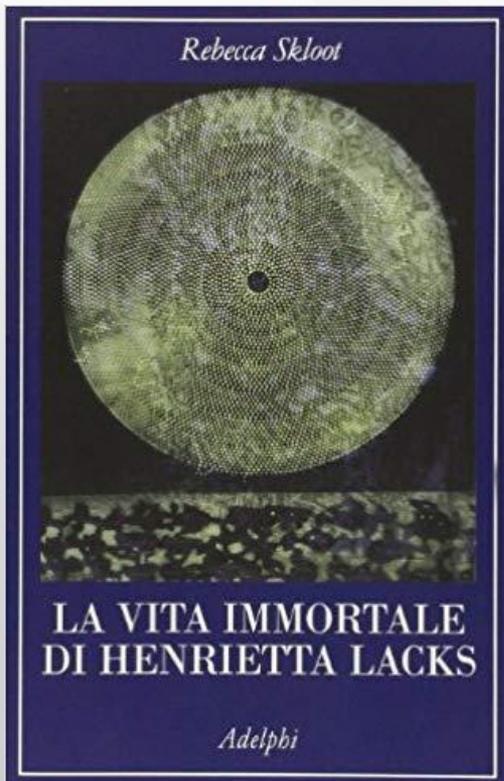
Nel 2013 le è stata dedicata una **scuola superiore ad indirizzo biomedico** nello stato di Washington

Il nome della scuola è “Henrietta Lacks Health and Bioscience High School” (“HeLa High”)

La commovente storia di Henrietta e dei suoi familiari è narrata nel libro della scrittrice Rebecca Skloot

“The Immortal Life of Henrietta Lacks”, Crown Editions, 2010  
ISBN 978-1-4000-5217-2

Il libro è tra le letture consigliate nei corsi di 125 università e negli insegnamenti di molte scuole superiori nel mondo



Del libro esiste anche l'edizione italiana:

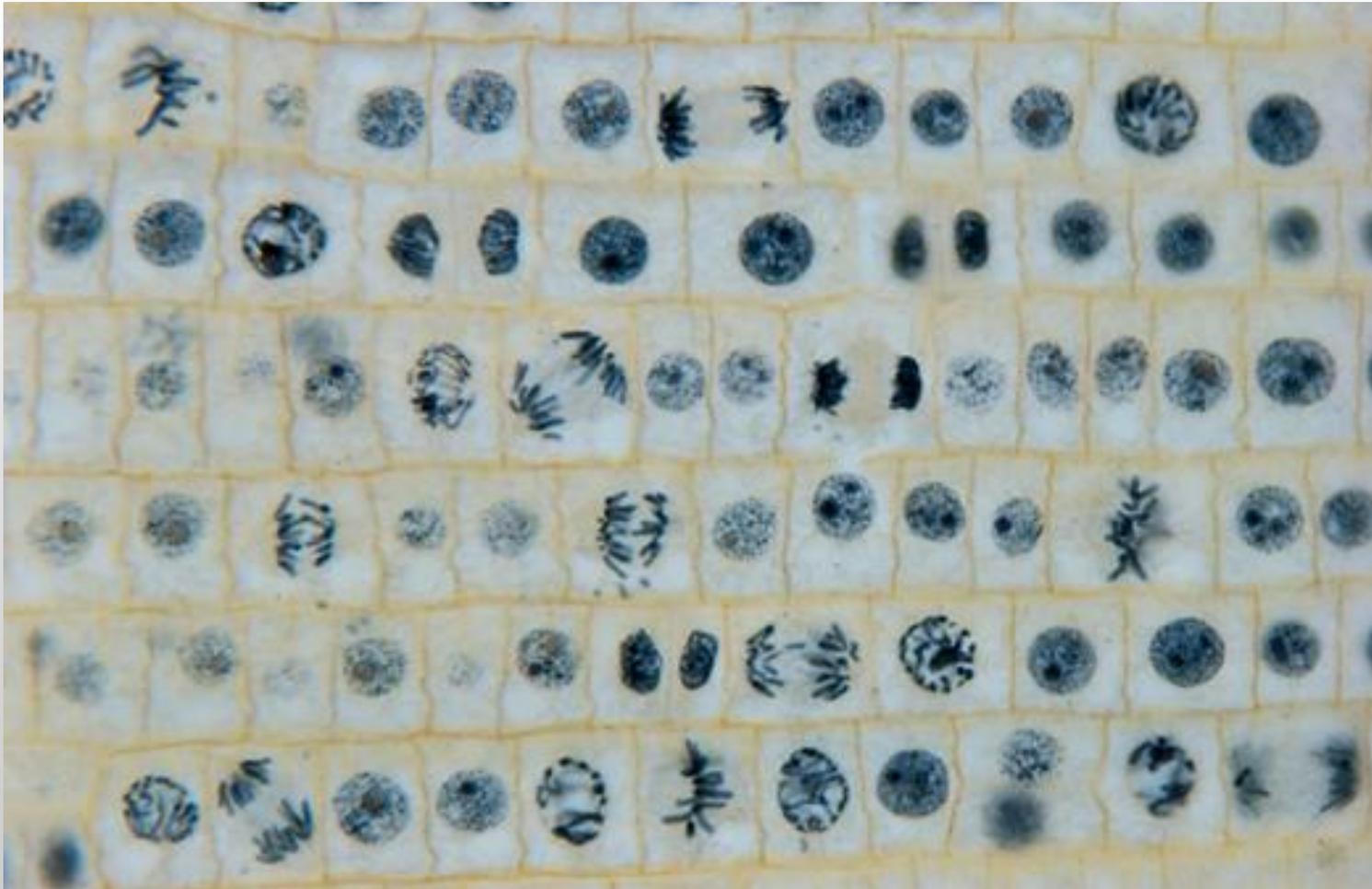
R. Skloot “La vita immortale di Henrietta Lacks”,  
Edizioni Adelphi 2011

ISBN 978-8-8459-2614-3

Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Skloot, 2010

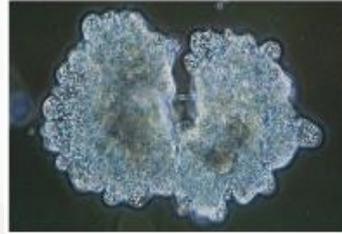


Aspetto dei **cromosomi** durante le fasi della mitosi in cellule vegetali di cipolla (*Allium cepa*, Liliopsida Liliaceae)

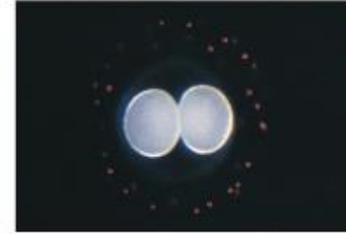


## Ruolo della mitosi negli Eucarioti unicellulari e pluricellulari

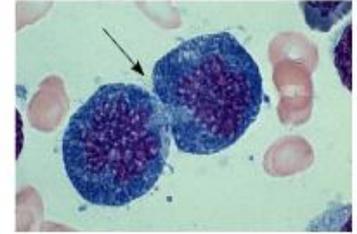
La mitosi è un processo fondamentale per la riproduzione a sessuata negli Eucarioti unicellulari (Protisti)



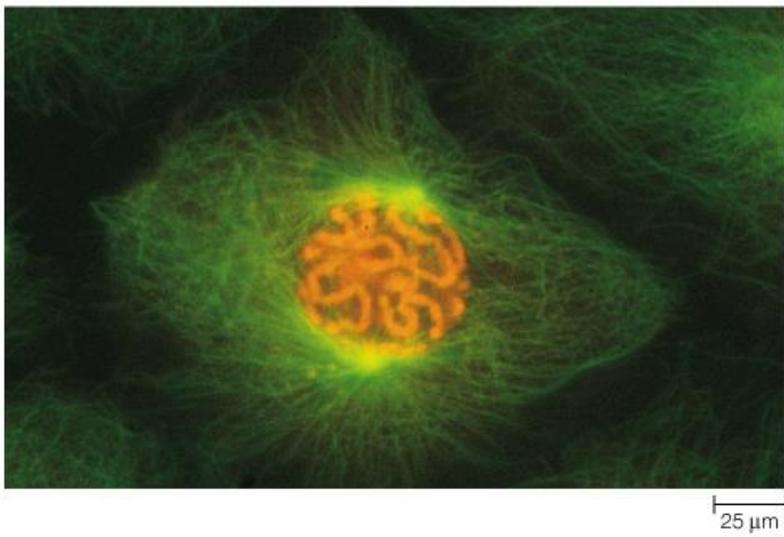
**(a) Riproduzione.** L'Amoeba un eucariota unicellulare, si divide per formare due cellule, ognuna delle quali è un organismo completo.



**(b) Crescita e sviluppo.** Questa micrografia in campo oscuro mostra l'embrione di un riccio di mare poco dopo che l'uovo fecondato si è diviso per formare due cellule.



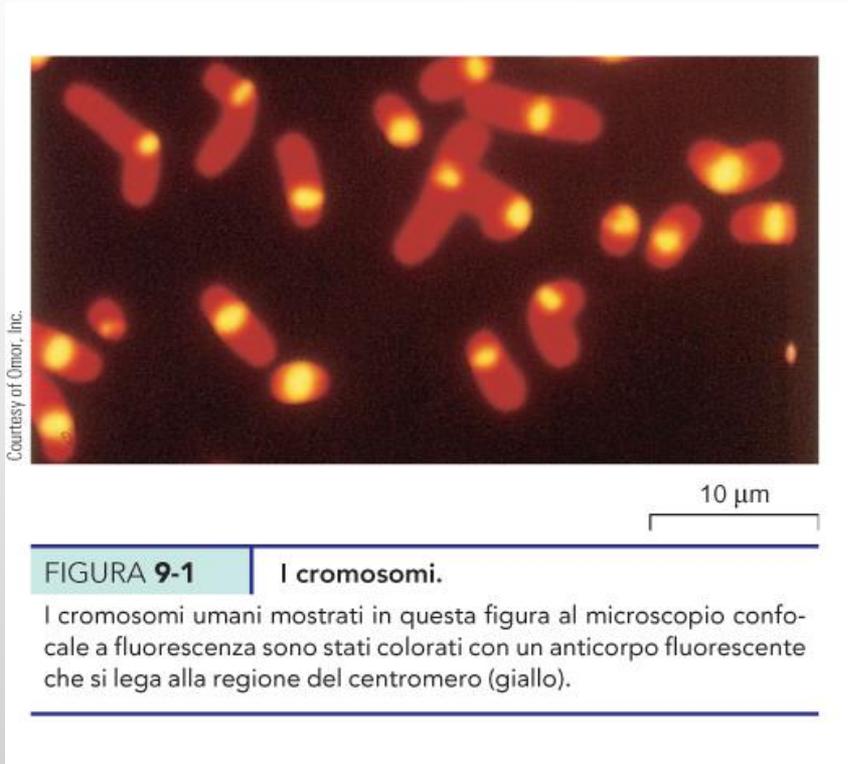
**(c) Rinnovo dei tessuti.** Queste cellule del midollo osseo in divisione, danno origine a nuove cellule del sangue.



e per lo **sviluppo e il rinnovo dei tessuti negli Eucarioti pluricellulari (Funghi, Piante, Animali)**

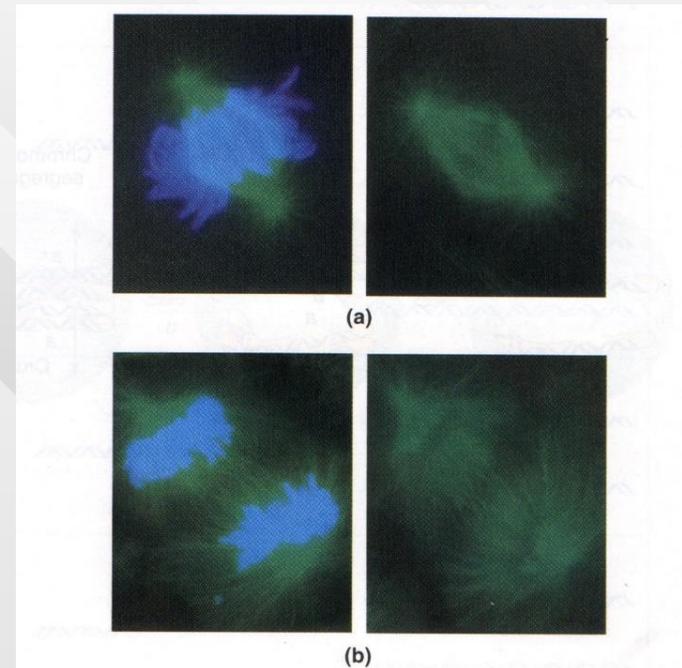
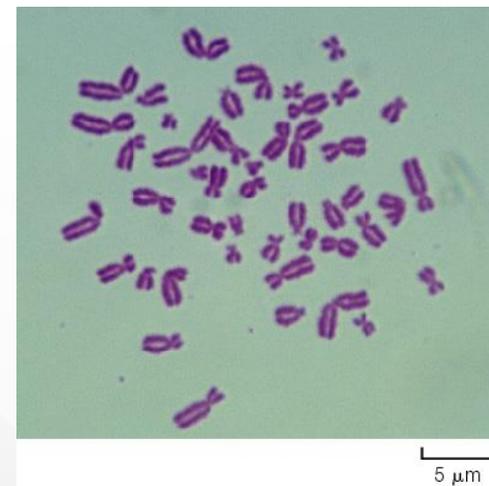
Fonti: Sadava et al., 2014, 2019  
Solomon et al., 2012

# I cromosomi e il fuso mitotico, protagonisti della divisione cellulare



Filmato

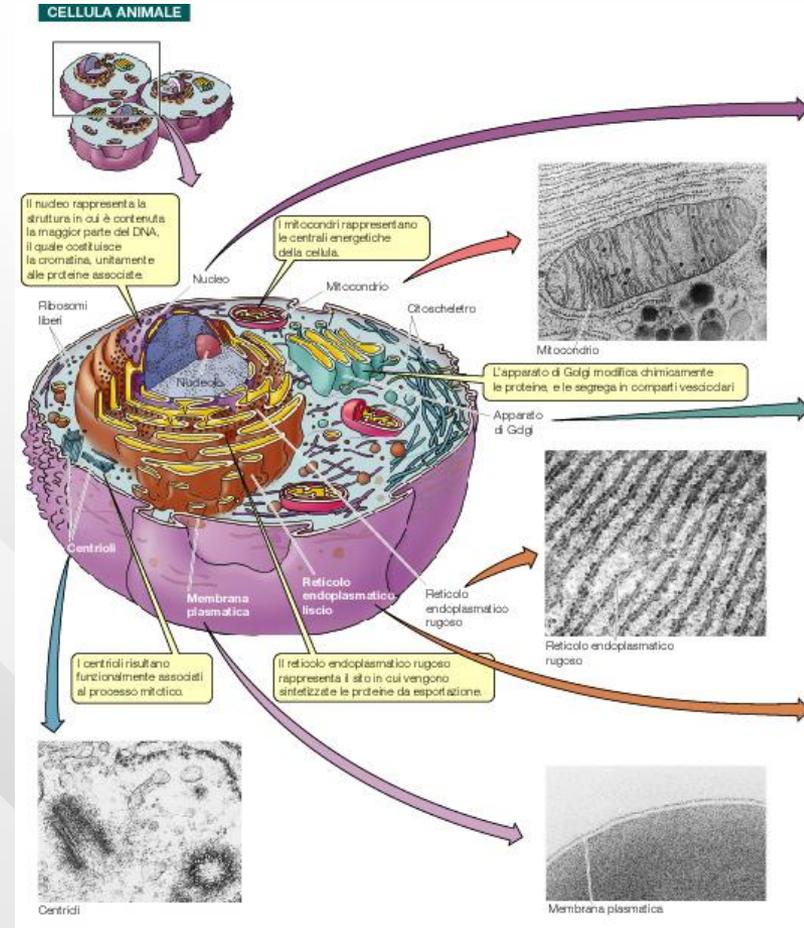
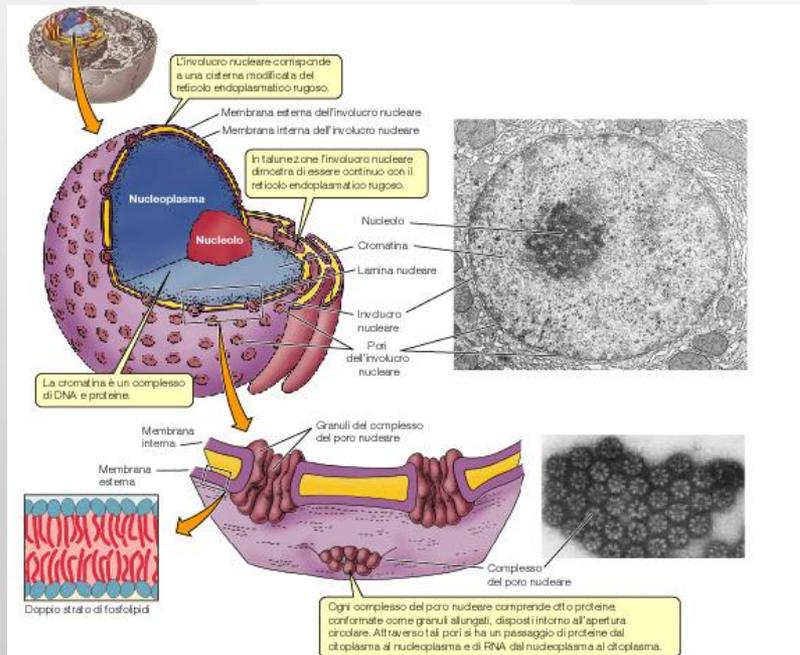
Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Solomon et al., 2012



**Figure 3-28** Fluorescent label of the nuclear spindle (green) and chromosomes (blue) in mitosis: (a) before the chromatids are pulled apart; (b) during the pulling apart. (From J. C. Waters, R. W. Cole, and C. L. Rieder, *J. Cell Biol.* 122, 1993, 361; courtesy of C. L. Rieder.)

“Cromatina” → “materiale colorato”

dal greco croma, “colore”, in riferimento a piccoli ammassi facilmente colorabili con coloranti basici all’interno del nucleo eucariotico



Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Solomon et al., 2014

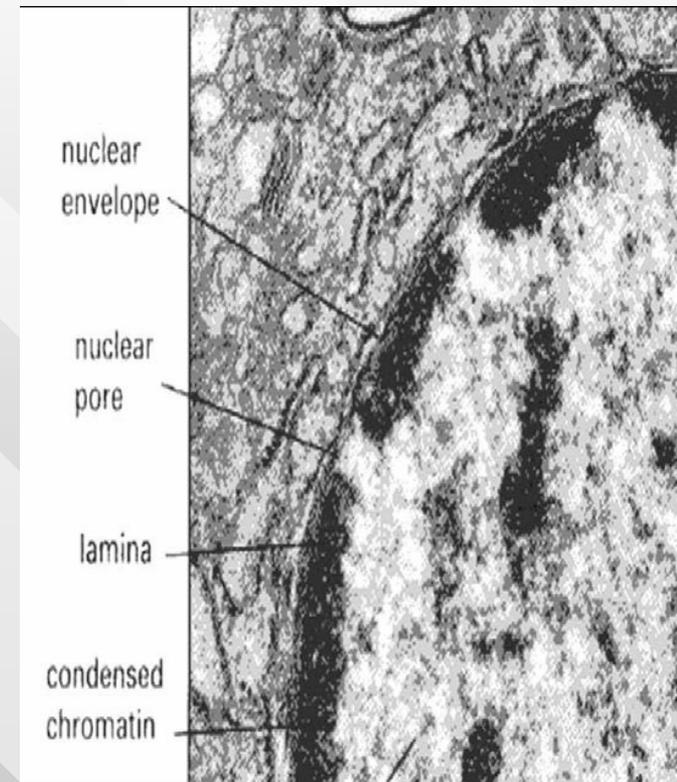


Al microscopio ottico la cromatina si evidenzia facilmente con il **colorante basico ematossilina**

L'ematossilina si estrae dal legno della pianta americana *Haematoxylum campechianum* (Magnoliopsida Fabaceae)

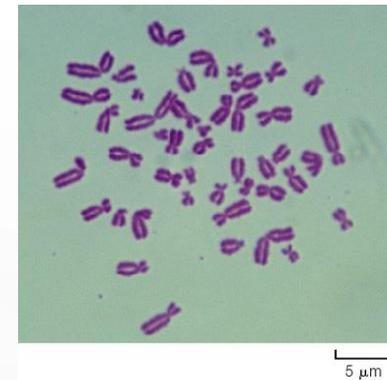
Al microscopio elettronico la cromatina nucleare appare di due tipi:

- **cromatina condensata**, scura e compatta, **trascrizionalmente non attiva** (eterocromatina)
- **cromatina estesa**, sottile e filamentosa, **trascrizionalmente attiva** (eucromatina)

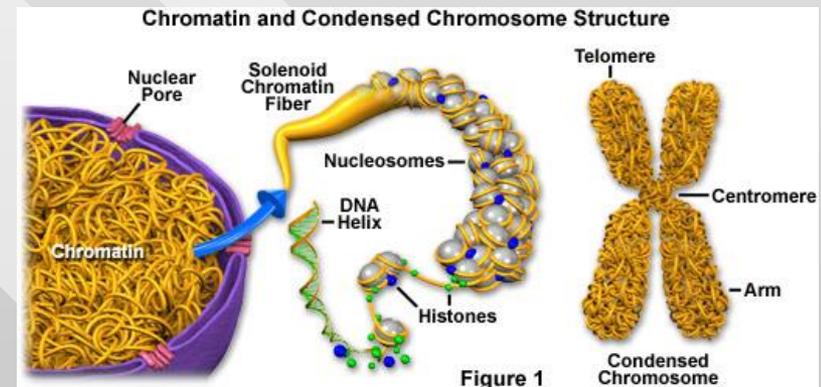
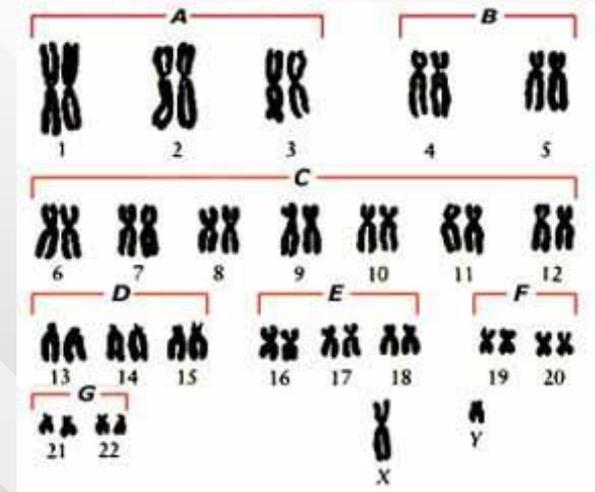
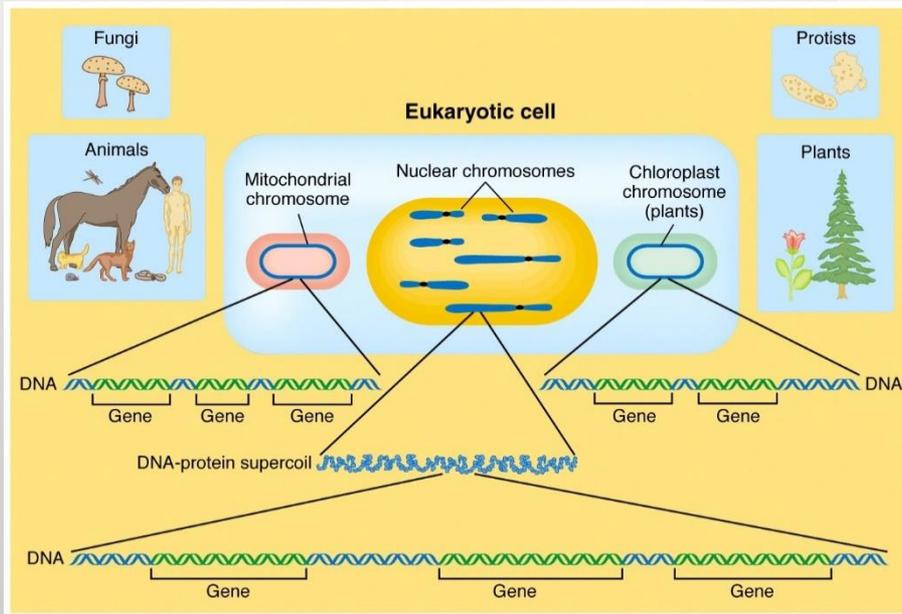


Per “**cromatina**” si intende il complesso di DNA e proteine che forma i cromosomi degli Eucarioti

→ genoma nucleare  
(46 cromosomi in *H. sapiens*)



... più il **genoma mitocondriale** e, nelle piante, anche il **genoma del cloroplasto**



# Gli estremi nel numero cromosomico tra gli Eucarioti

## Minimo:

**2 cromosomi** (1 nel maschio)

*Myrmecia pilosula* (Insecta Hymenoptera)

formica australiana, “jack jumper ant”



## Massimo:

**720-1260 cromosomi**  
(a seconda del grado di ploidia)

*Ophioglossum reticulatum*  
(Filicopsida Ophioglossales)

piccola felce diffusa in Asia, Australia  
e Nord America



La moneta è un 50 tene delle Isole Cook del 1988,  
grande più o meno come 50 centesimi di Euro

...e tra i vertebrati, il record del numero cromosomico appartiene allo storione di Sakhalin, *Acipenser mikadoi* (Actinopterygii Acipenseridae)

che ha più di 500 cromosomi



## Attenzione:

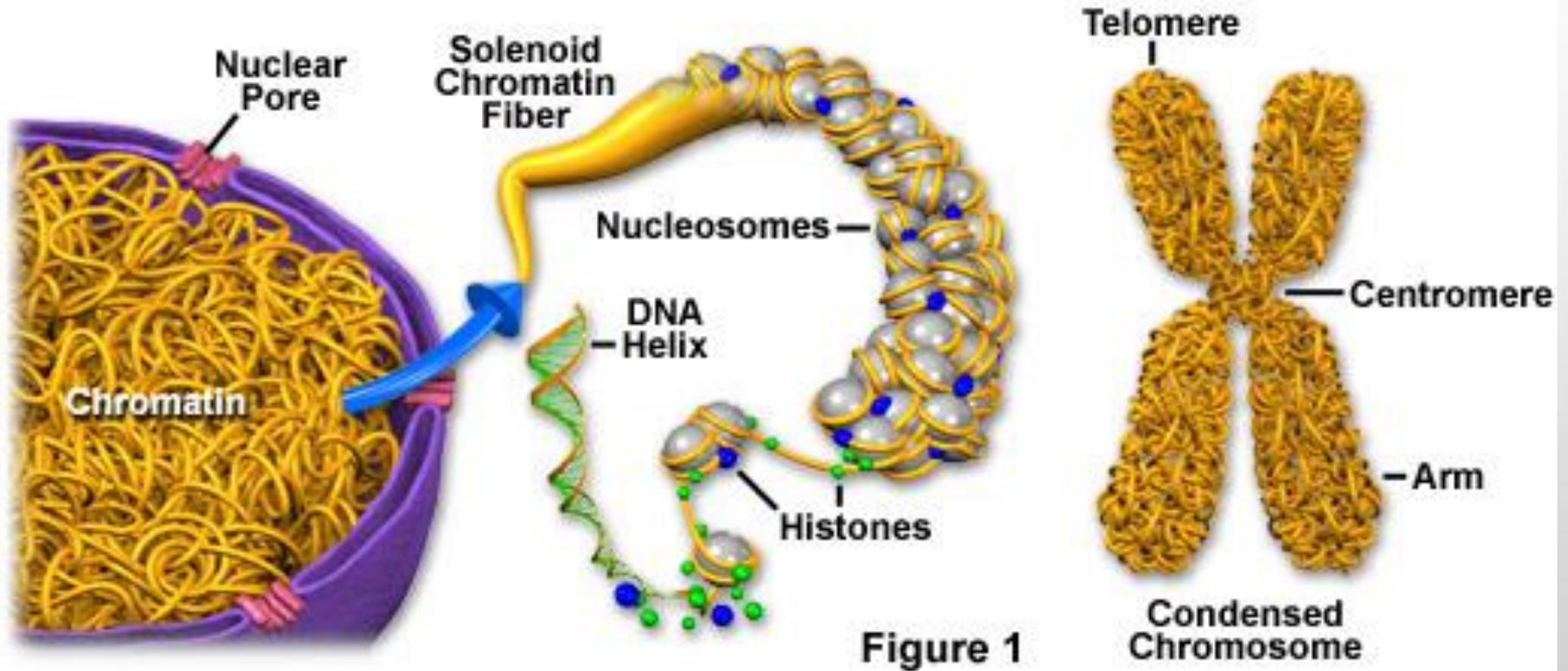
uguale numero cromosomico **non significa** “stretta parentela tra specie”

*Homo sapiens* (Mammalia Primates Hominidae) ha **46 cromosomi**, esattamente quanti ne ha il cervo nano di Reeves, *Muntiacus reevesi* (Mammalia Artiodactyla Cervidae), l'ippotrago nero africano, *Hippotragus niger* (Mammalia Artiodactyla Bovidae) e il gamberetto hawaiano *Parhyale hawaiiensis* (Crustacea Malacostraca Amphipoda), il cui genoma è stato sequenziato nel 2016 (Kao et al., eLife, 2016)

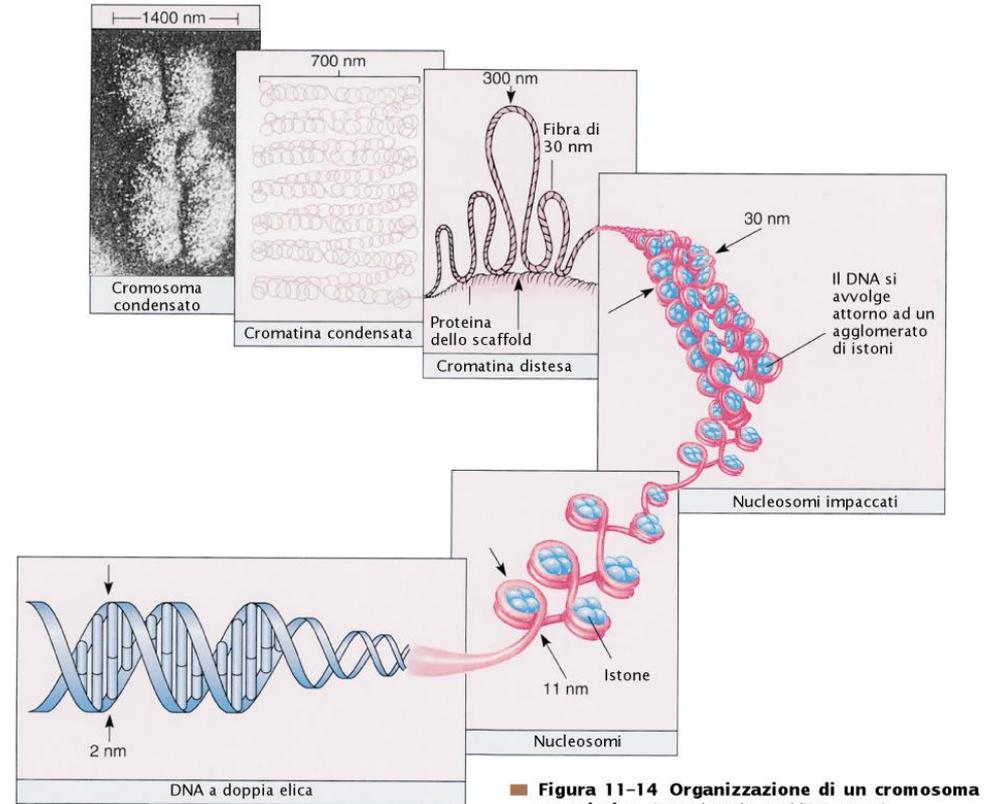
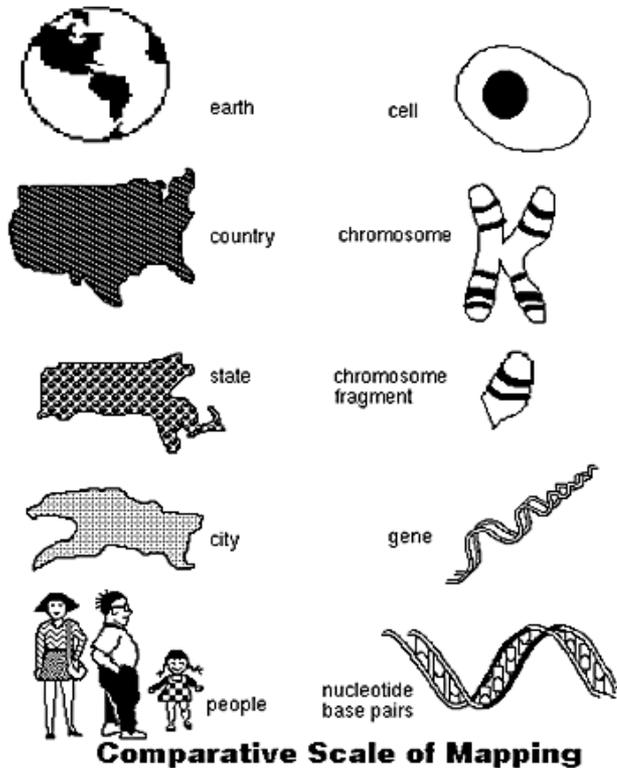


# Nomenclatura del cromosoma eucariotico

## Chromatin and Condensed Chromosome Structure

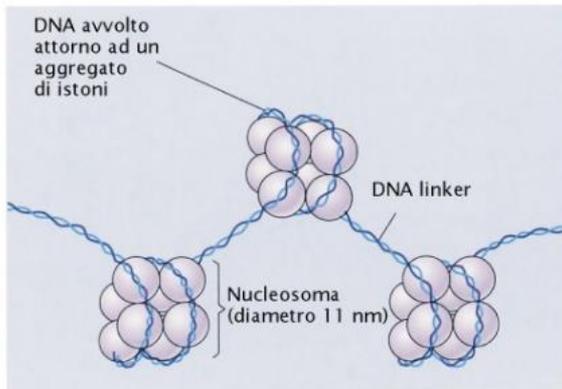
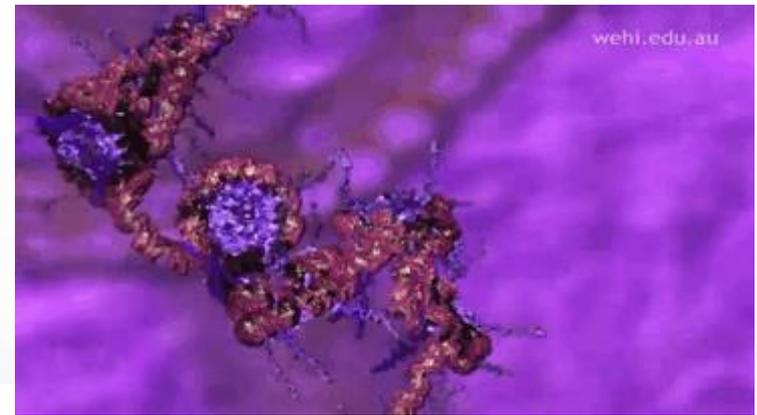


# Struttura del cromosoma eucariotico

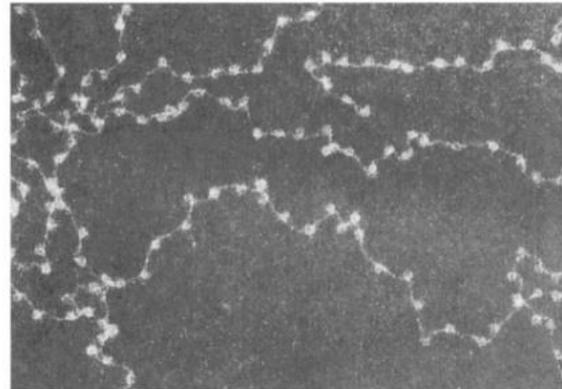


Negli Eucarioti il DNA nucleare è “compattato” nei nucleosomi tramite **proteine basiche**, gli **istoni**

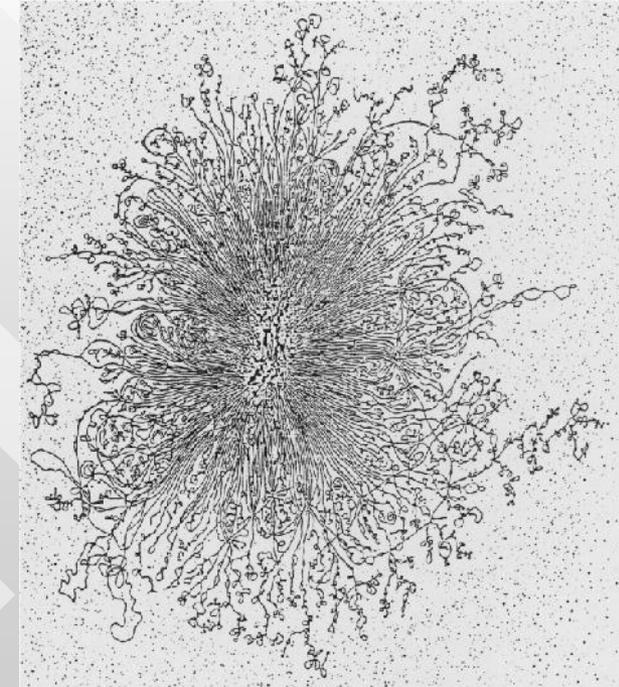
Il cromosoma eucariotico è costituito da DNA, istoni, proteine “scaffold” e altre proteine



(a)



(b)



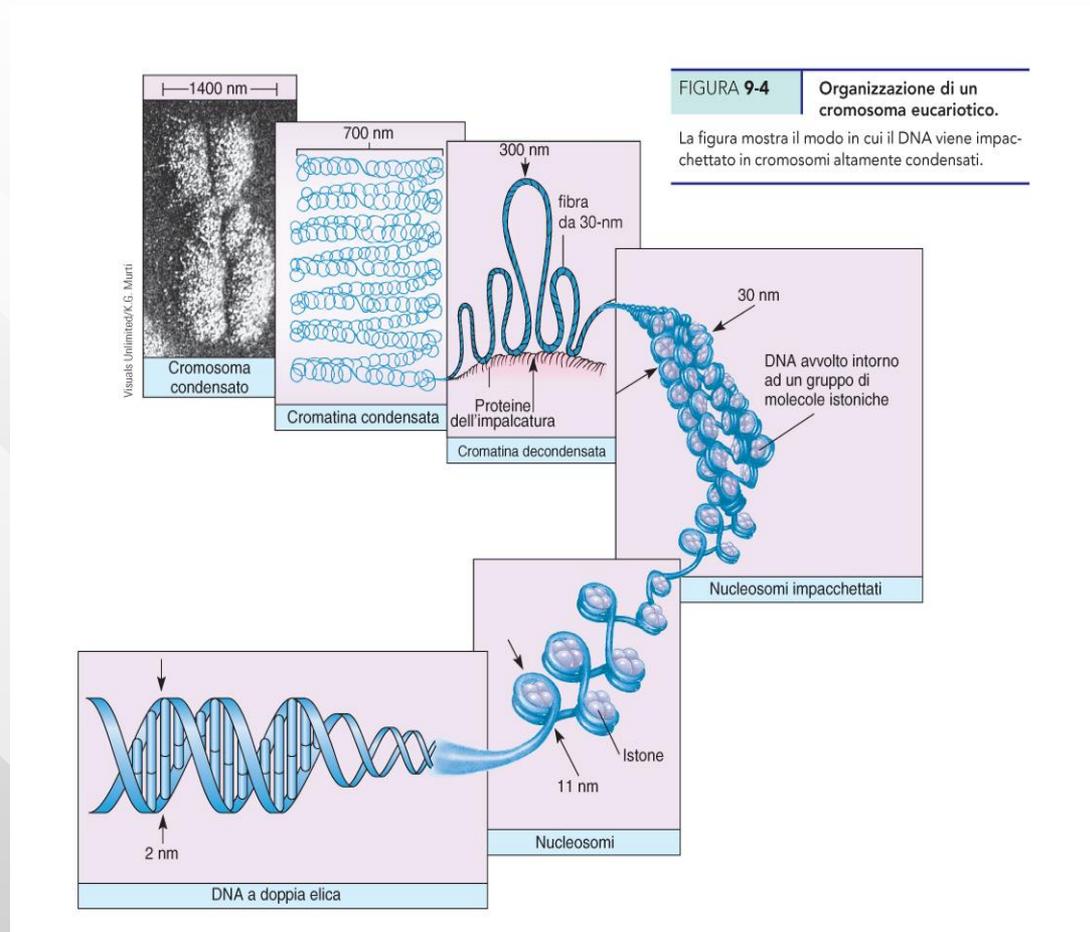
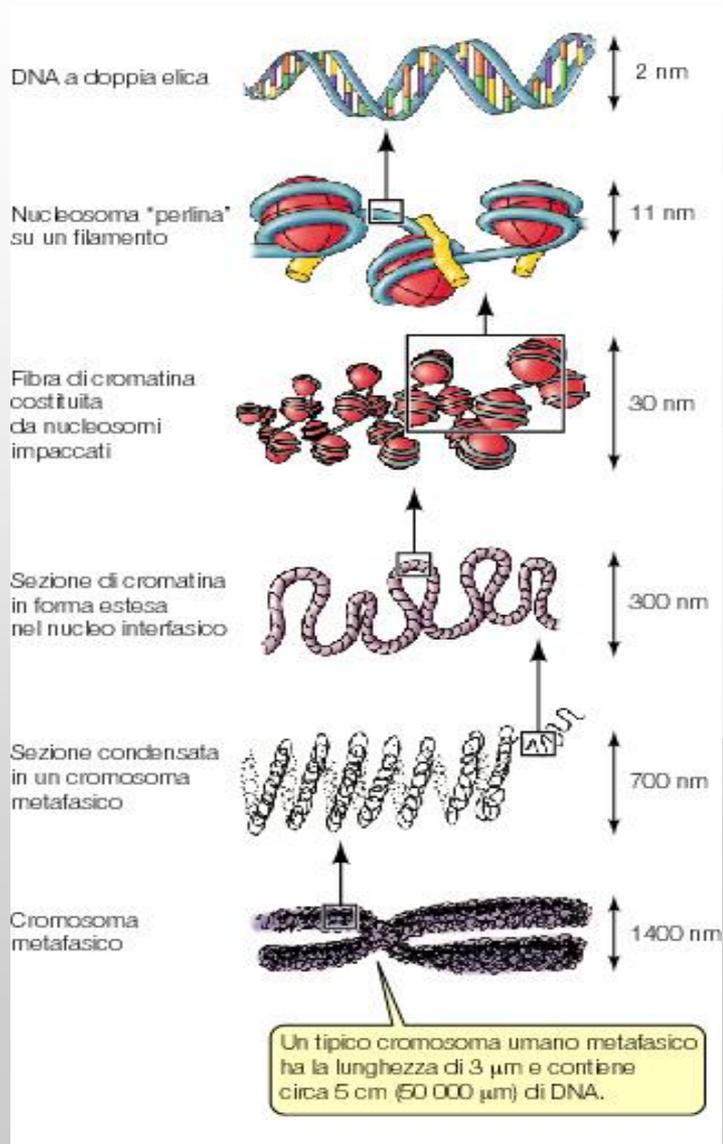
Se le proteine “scaffold” sono asportate artificialmente, il DNA “si rilassa”, formando un groviglio inestricabile



2 μm

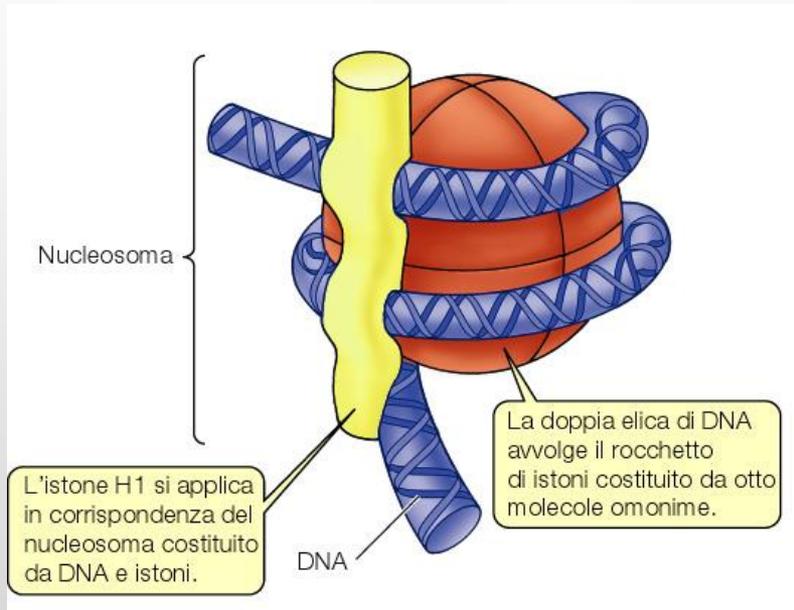
Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Solomon et al., 2014

# Il nucleosoma è costituito dal DNA nucleare avvolto intorno agli istoni



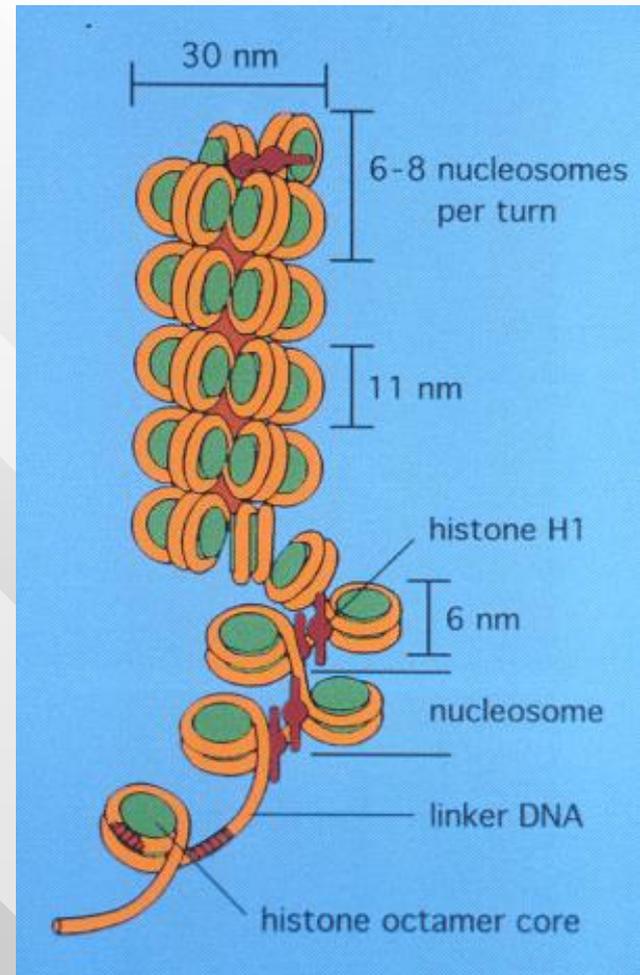
Fonti: Alberts et al., 2002; Solomon et al., 2012

Il DNA è avvolto attorno a un **ottamero** costituito da 2 copie ciascuno degli istoni **H2A, H2B, H3 e H4**

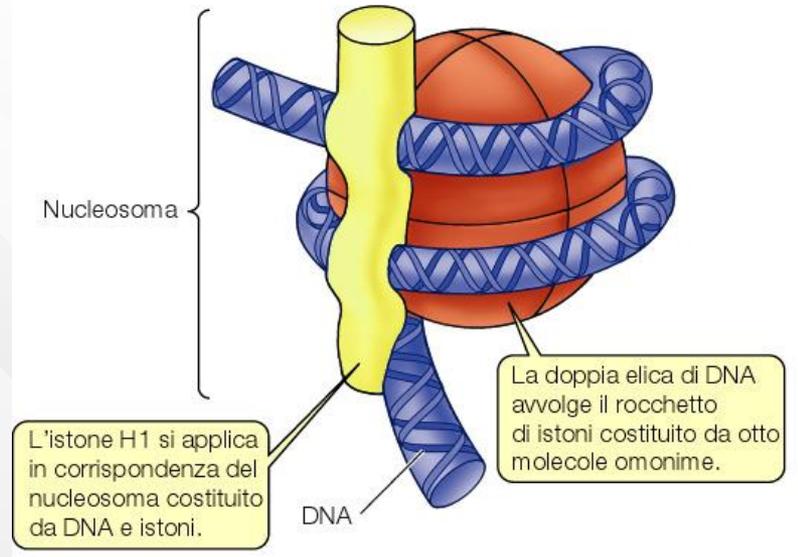
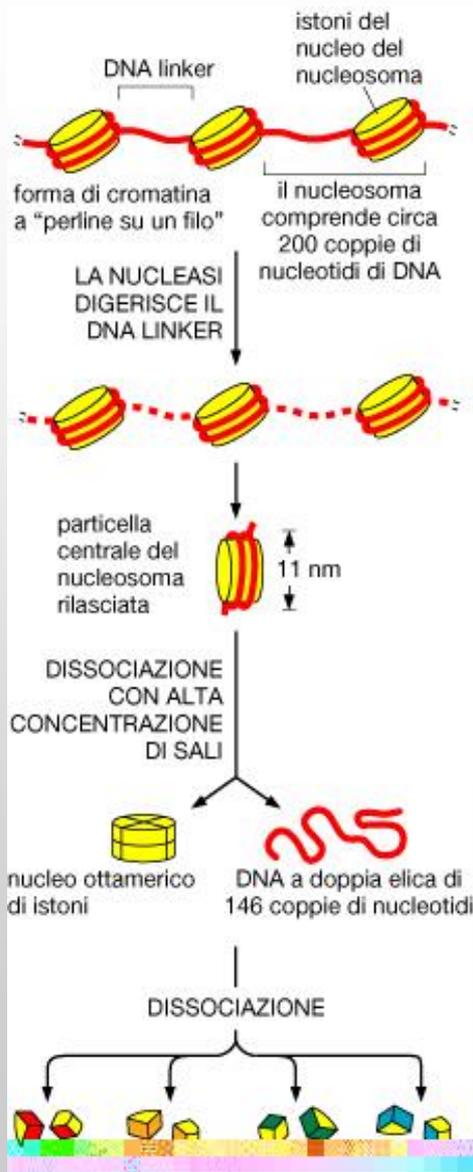


L'istone H1 tiene uniti tra loro i nucleosomi

Fonte: Alberts et al., 2002



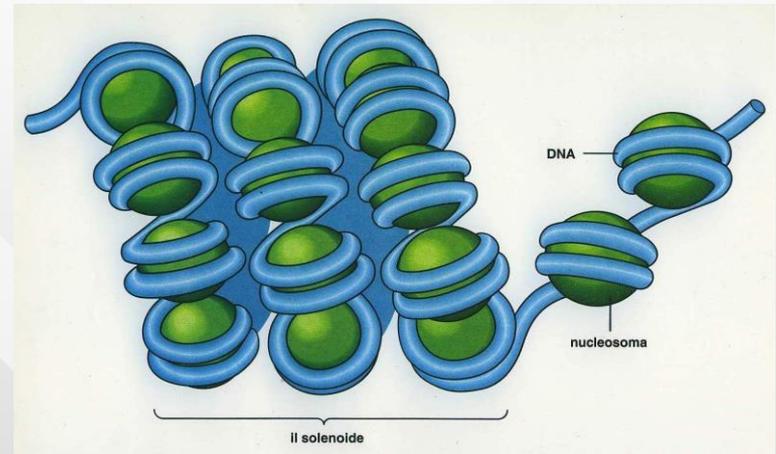
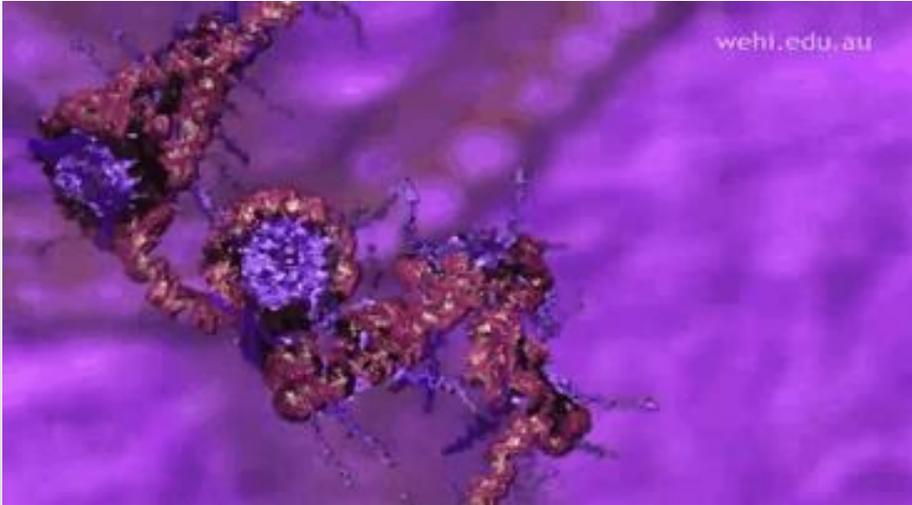
# Caratteristiche degli istoni che compongono il nucleosoma



	kD	n. aa	% Lys + Arg
H1	23.0	215	30
H2A	14.0	129	20
H2B	13.8	125	22
H3	15.3	135	23
H4	11.3	102	25

Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Alberts et al., 2002

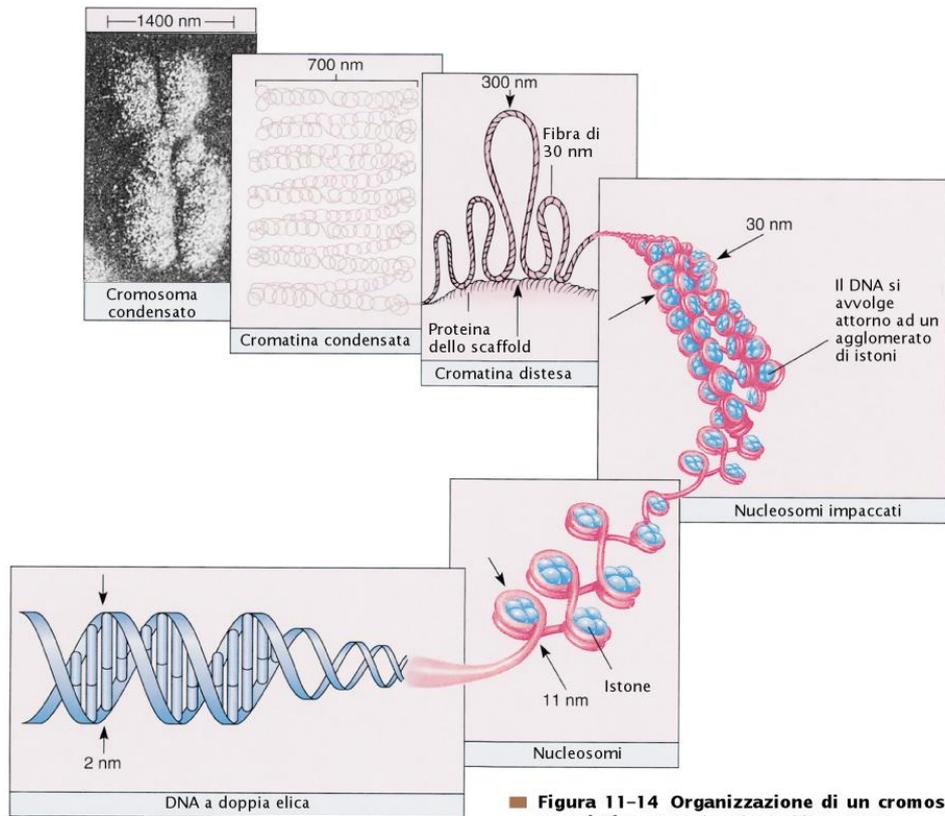
I nucleosomi sono avvolti a spirale, formando un “solenioide”



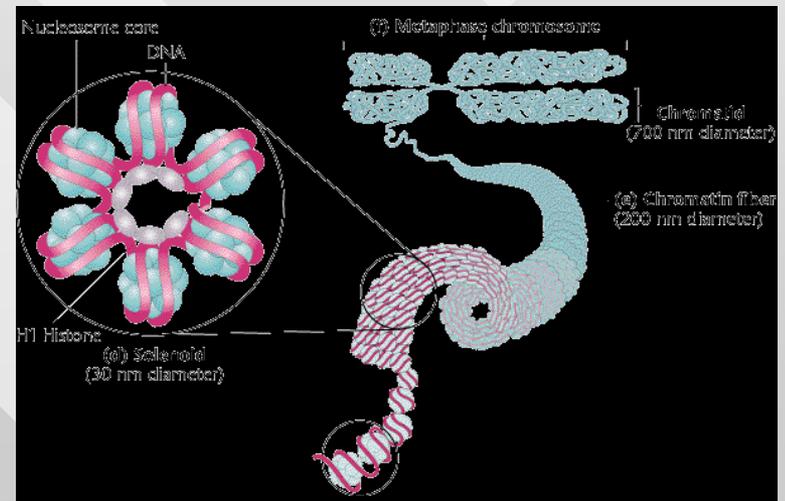
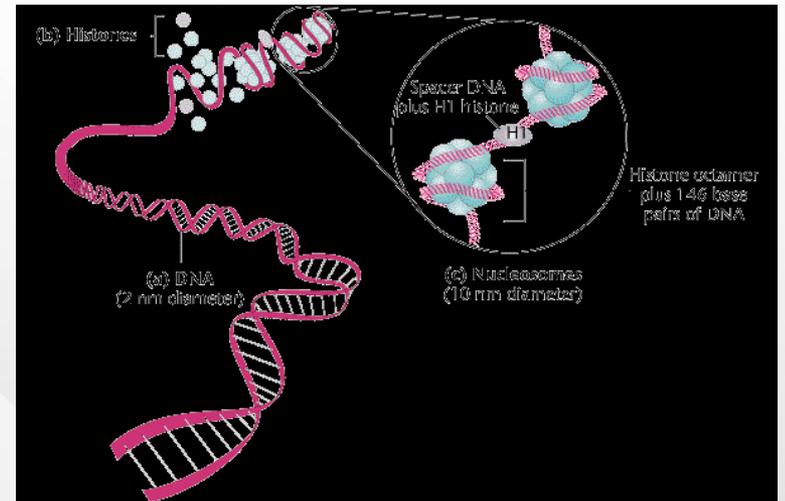
Filmato

Fonti: Alberts et al., 2002; <https://www.hhmi.org/>

La cromatina è quindi condensata a vari livelli tramite le proteine “scaffold”, fino alla massima condensazione durante la profase della mitosi

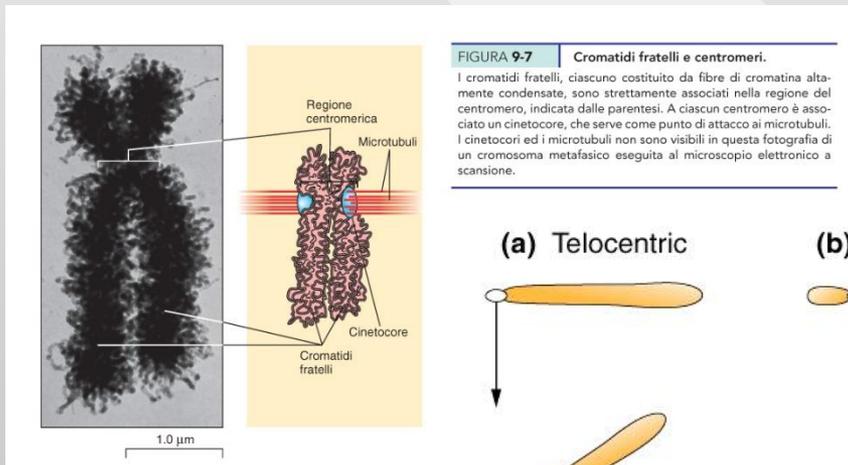
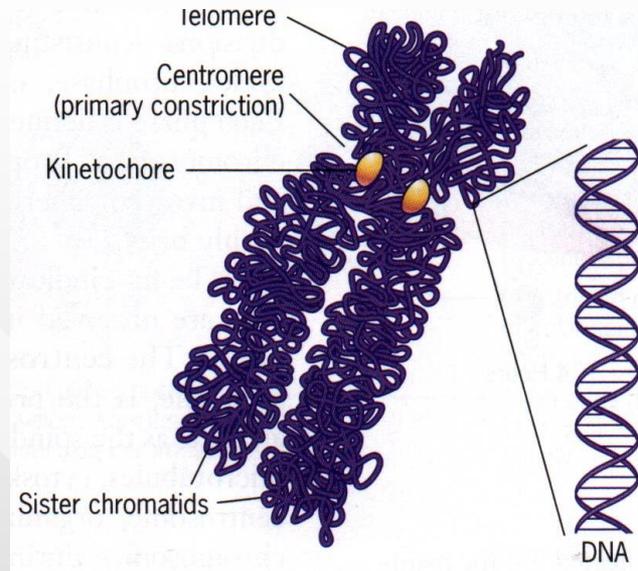
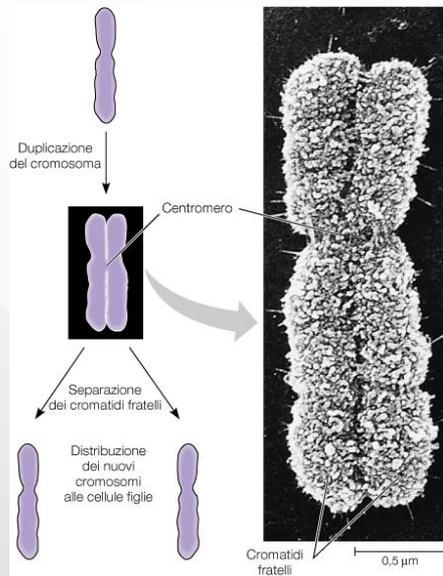


■ **Figura 11-14 Organizzazione di un cromosoma eucariotico.** (Visuals Unlimited/K.G. Murti)



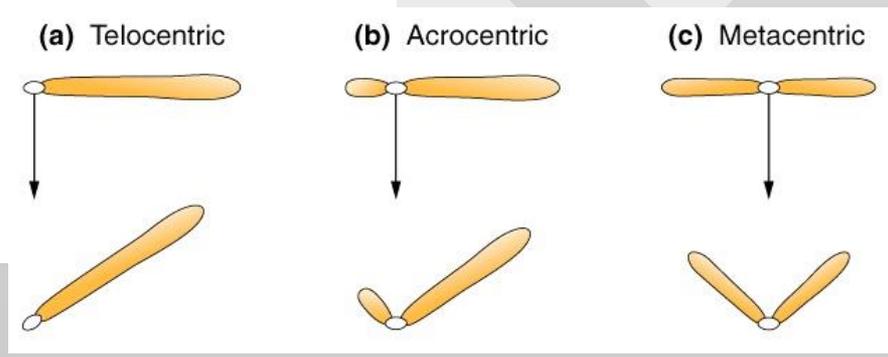
Fonti: Solomon et al., 2014; Reece et al., 2006

# Parti principali del cromosoma eucariotico (distinguibili durante la metafase)

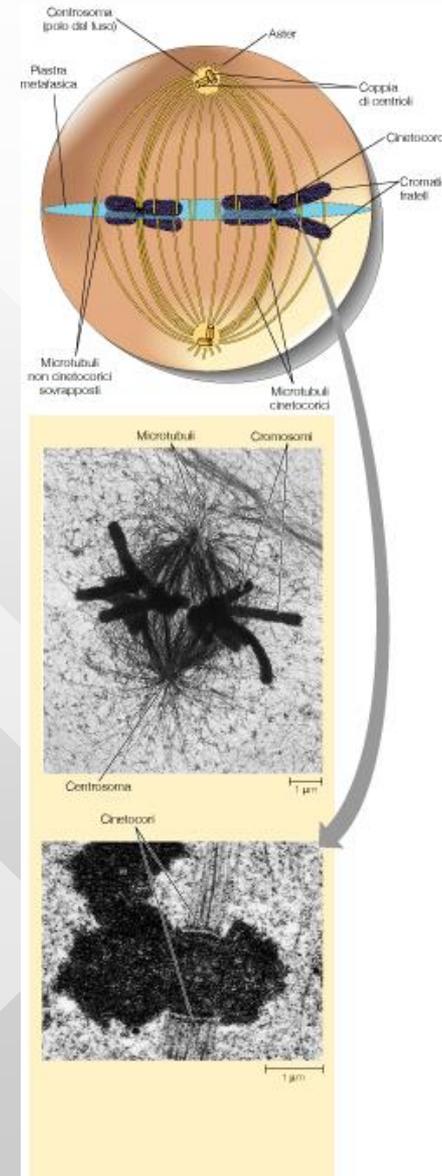
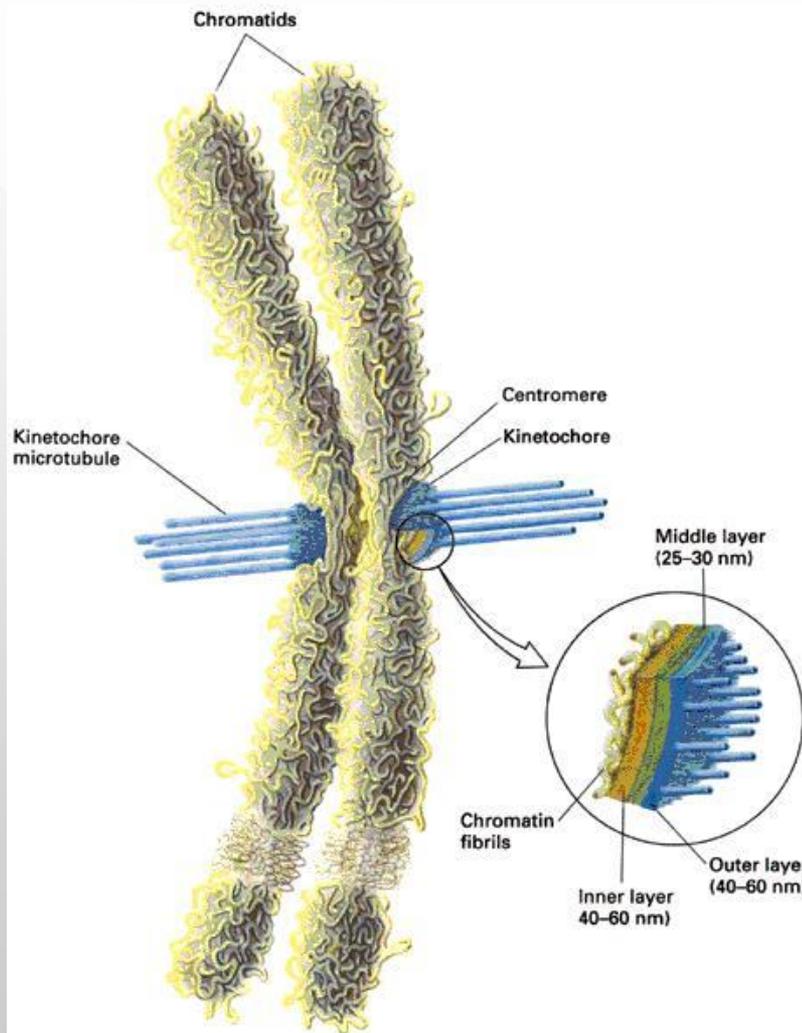


**FIGURA 9-7 Cromatidi fratelli e centromeri.**  
I cromatidi fratelli, ciascuno costituito da fibre di cromatina altamente condensate, sono strettamente associati nella regione del centromero, indicata dalle parentesi. A ciascun centromero è associato un cinetocore, che serve come punto di attacco ai microtubuli. I cinetocori ed i microtubuli non sono visibili in questa fotografia di un cromosoma metafasico eseguita al microscopio elettronico a scansione.

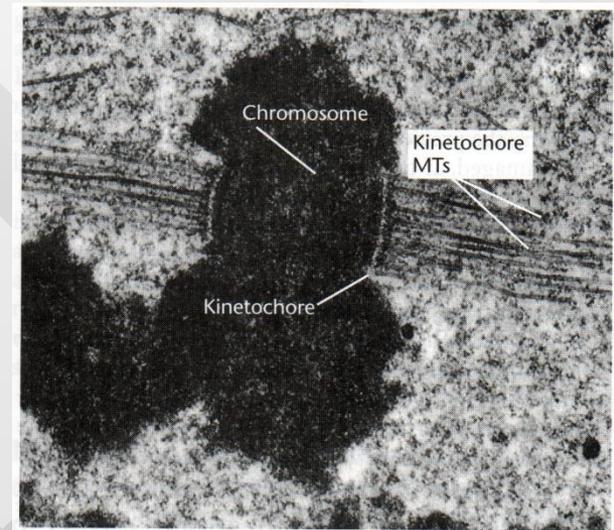
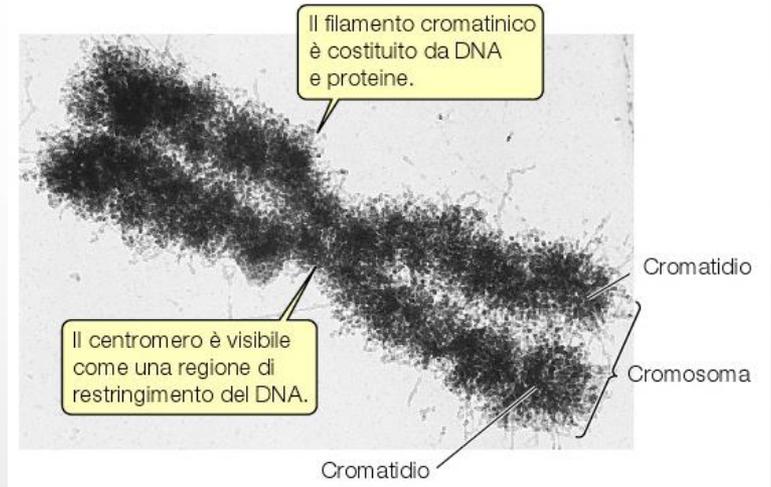
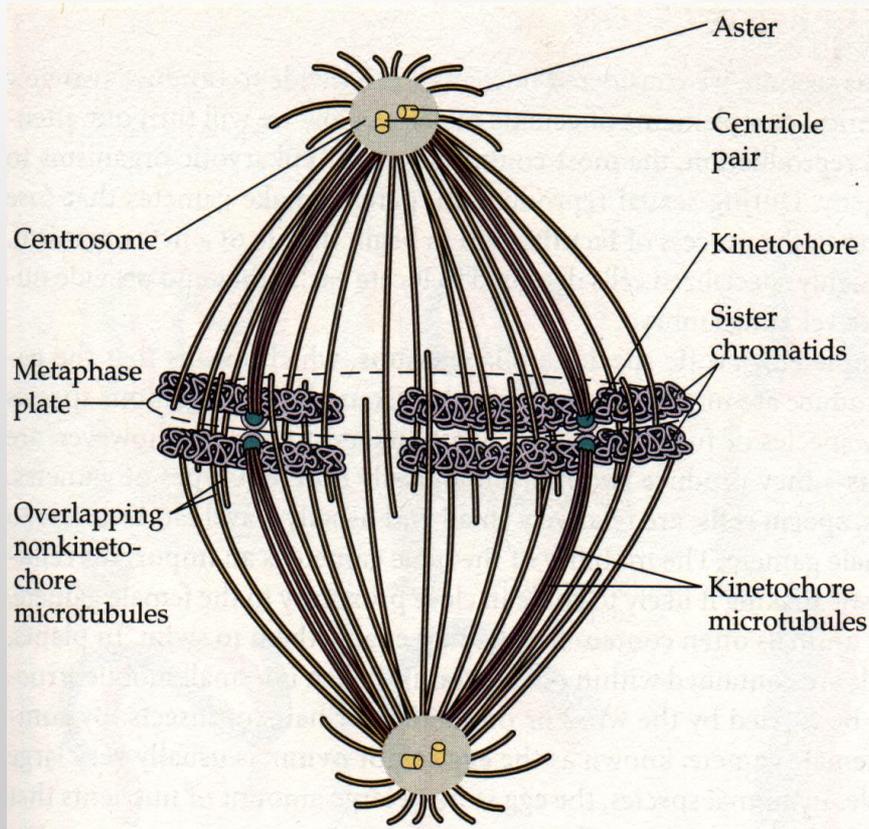
Fonti: Sadava et al., 2014, 2019  
Solomon et al., 2012



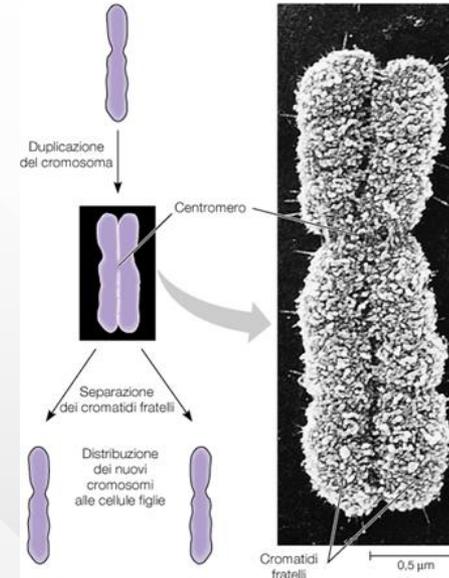
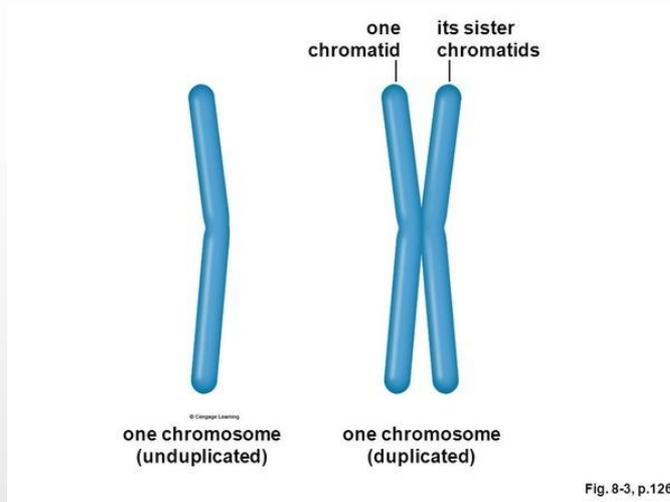
Lo spostamento dei cromosomi durante la mitosi e la meiosi è determinato dall'interazione tra **centromeri**, **cinetocori** e **microtubuli del fuso**



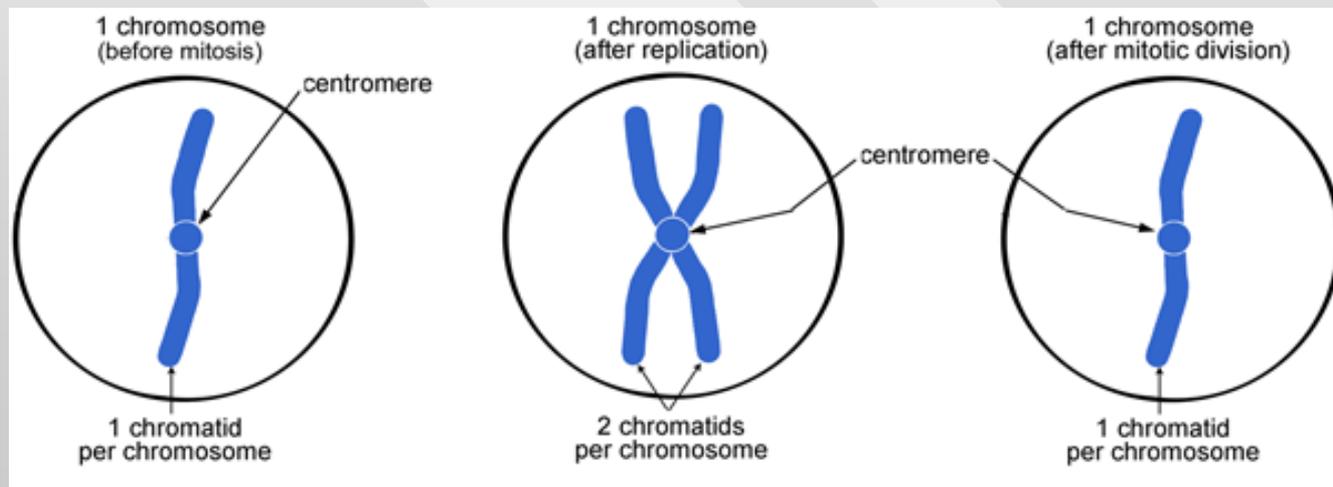
# Il centromero, regione fondamentale del cromosoma

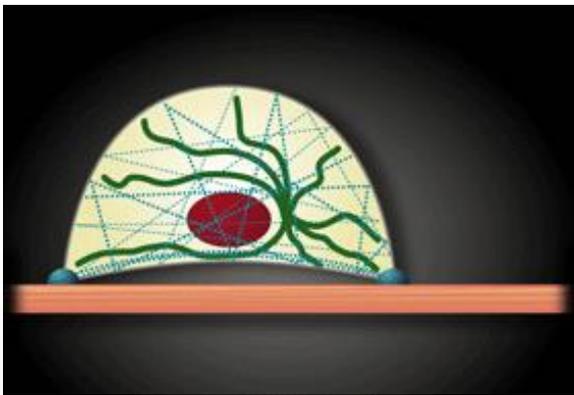


Il cromosoma eucariotico può quindi essere formato **da un solo cromatidio** (subito dopo la mitosi e prima della replicazione del DNA) **o da due cromatidi** (dopo la replicazione del DNA e prima della mitosi successiva)

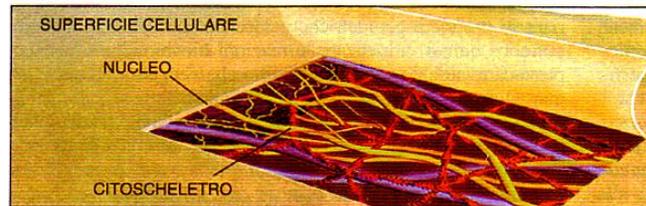


Se avete dubbi sul numero cromosomico, non considerate quanti siano i cromatidi, ma **CONTATE I CENTROMERI**





## Centrioli e microtubuli: elementi mobili del citoscheletro e “centri” del movimento cellulare

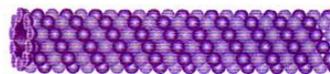


Il citoscheletro di una cellula è composto da microfilamenti, microtubuli e filamenti intermedi, tutti del calibro di qualche nanometro. La forma tondeggiate vicino al centro di ogni microfotografia è il nucleo cellulare. I tre elementi, di cui è mostrata la struttura molecolare sopra la rispettiva foto, si collegano per formare il reticolo del citoscheletro, che si estende dalla superficie cellulare fino al nucleo (*qui a sinistra*).

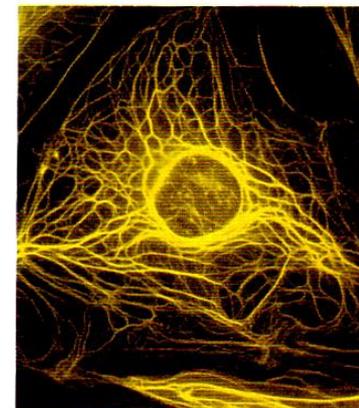
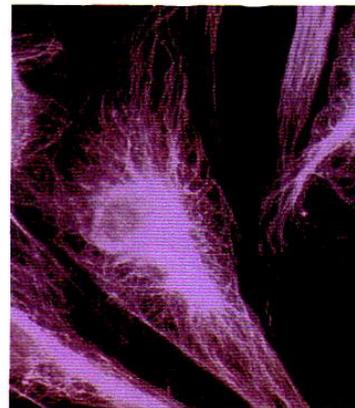
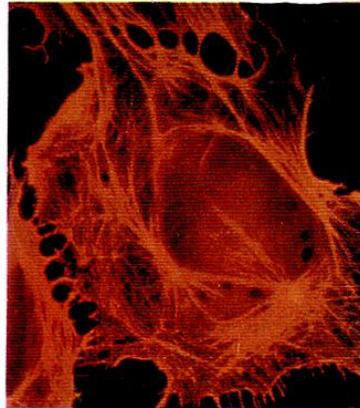
MICROFILAMENTI



MICROTUBULI

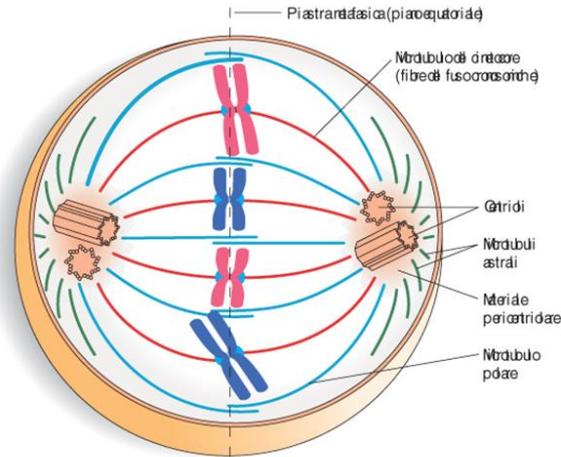


FILAMENTI INTERMEDI

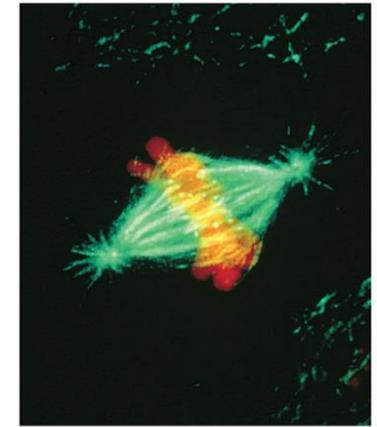


Il fuso mitotico è costituito da  
microtubuli

Collegamenti tra centrioli,  
microtubuli e centromeri  
(**cinetocori**) dei cromosomi



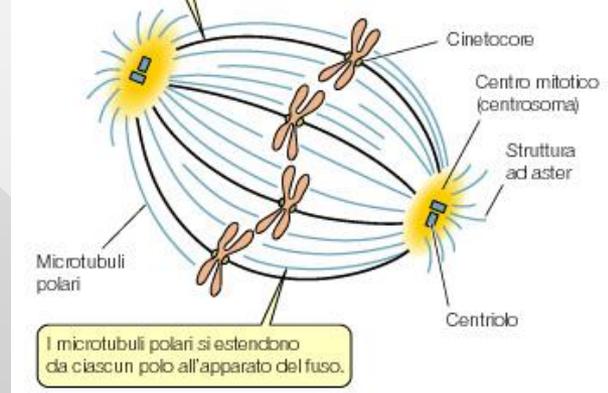
(a)



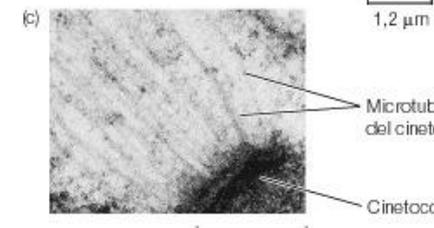
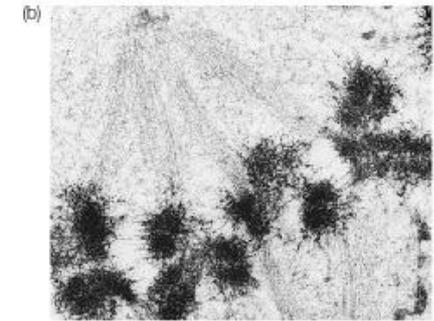
(b)

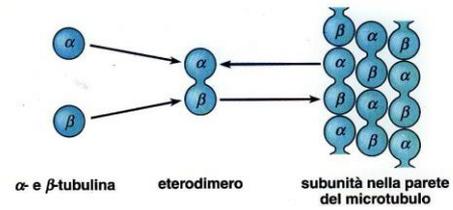
10 μm

I microtubuli dei cinetocori si collegano sia ai cinetocori, a livello dei centromeri dei cromosomi, sia ai poli del fuso.

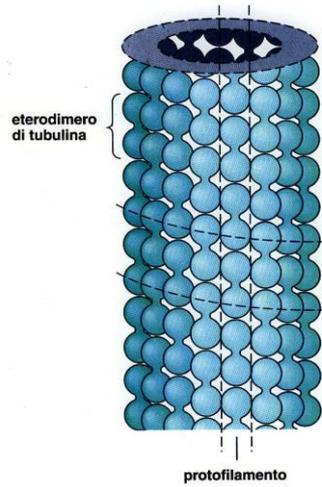


I microtubuli polari si estendono da ciascun polo all'apparato del fuso.



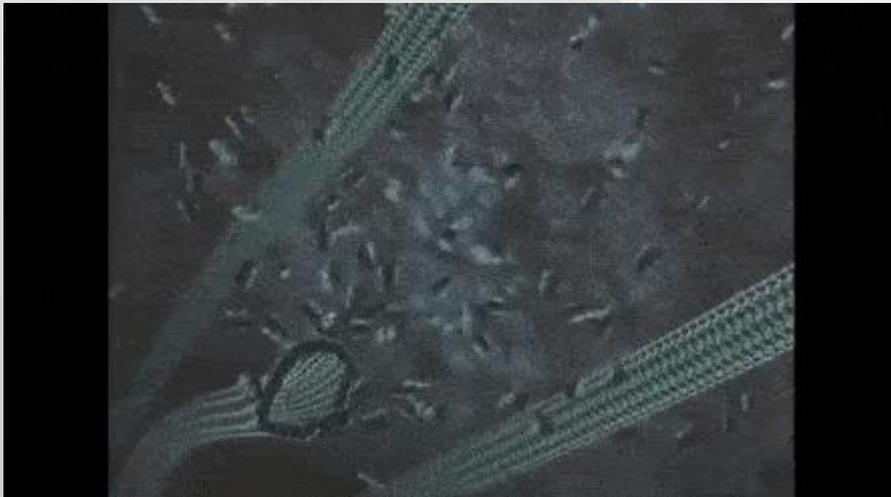
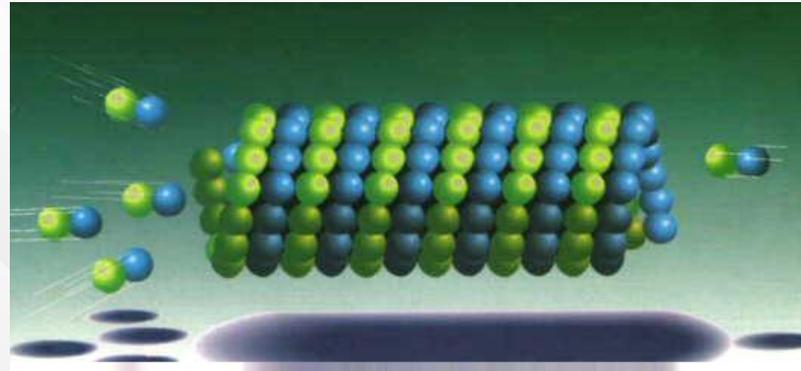


a



b

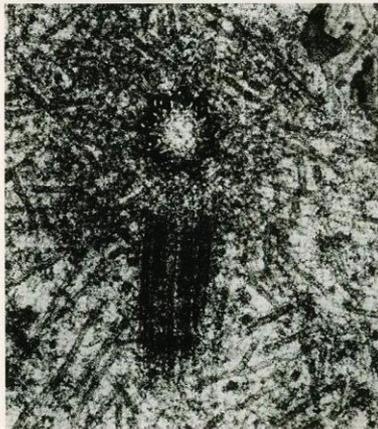
# Microtubuli



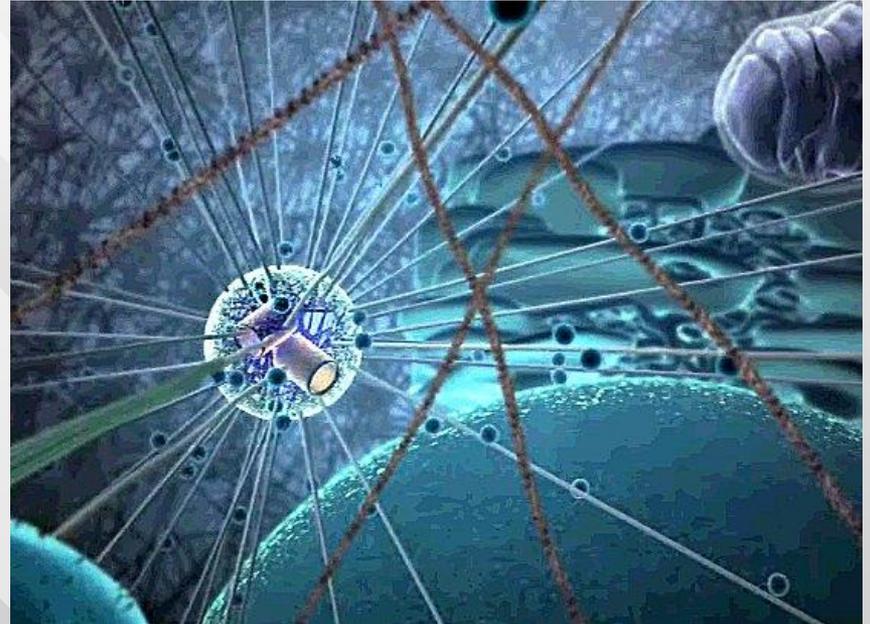
Filmato



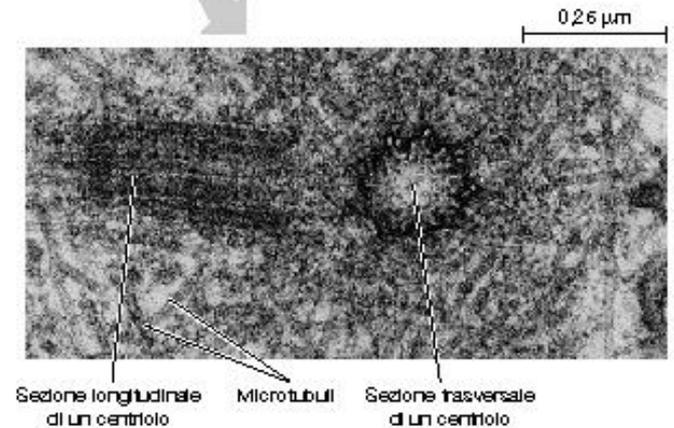
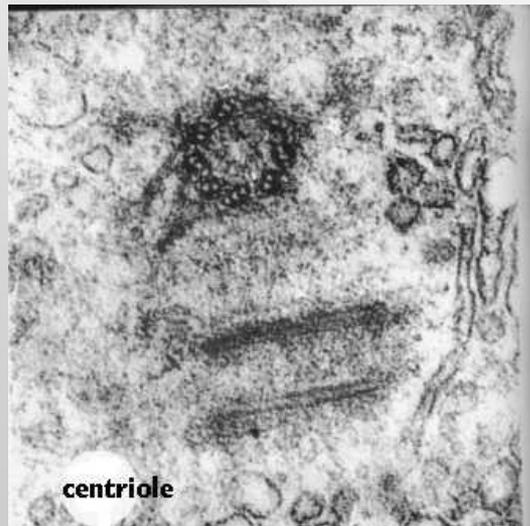
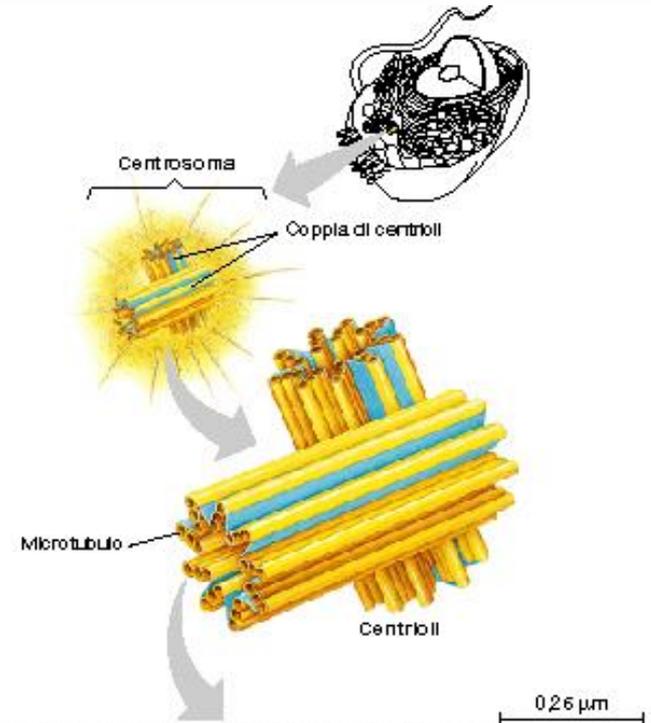
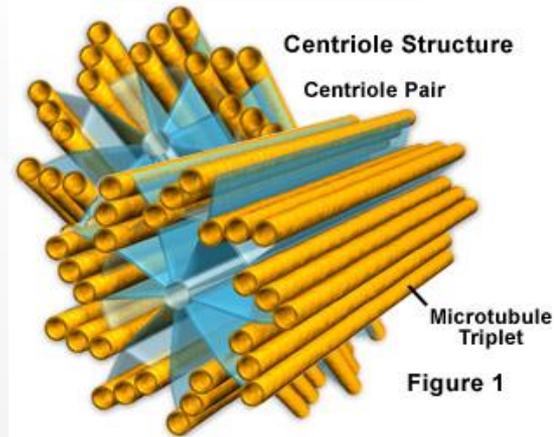
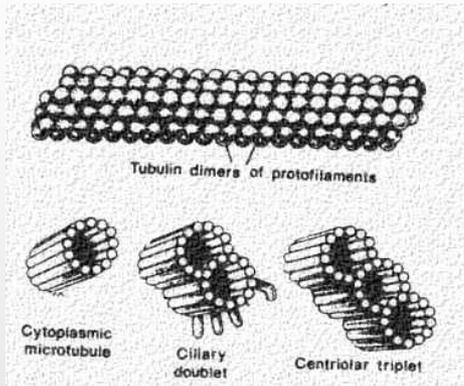
Il **centriolo** (o centrosoma)  
centro del movimento e dell'organizzazione dei  
microtubuli, **esclusivo della cellula animale**



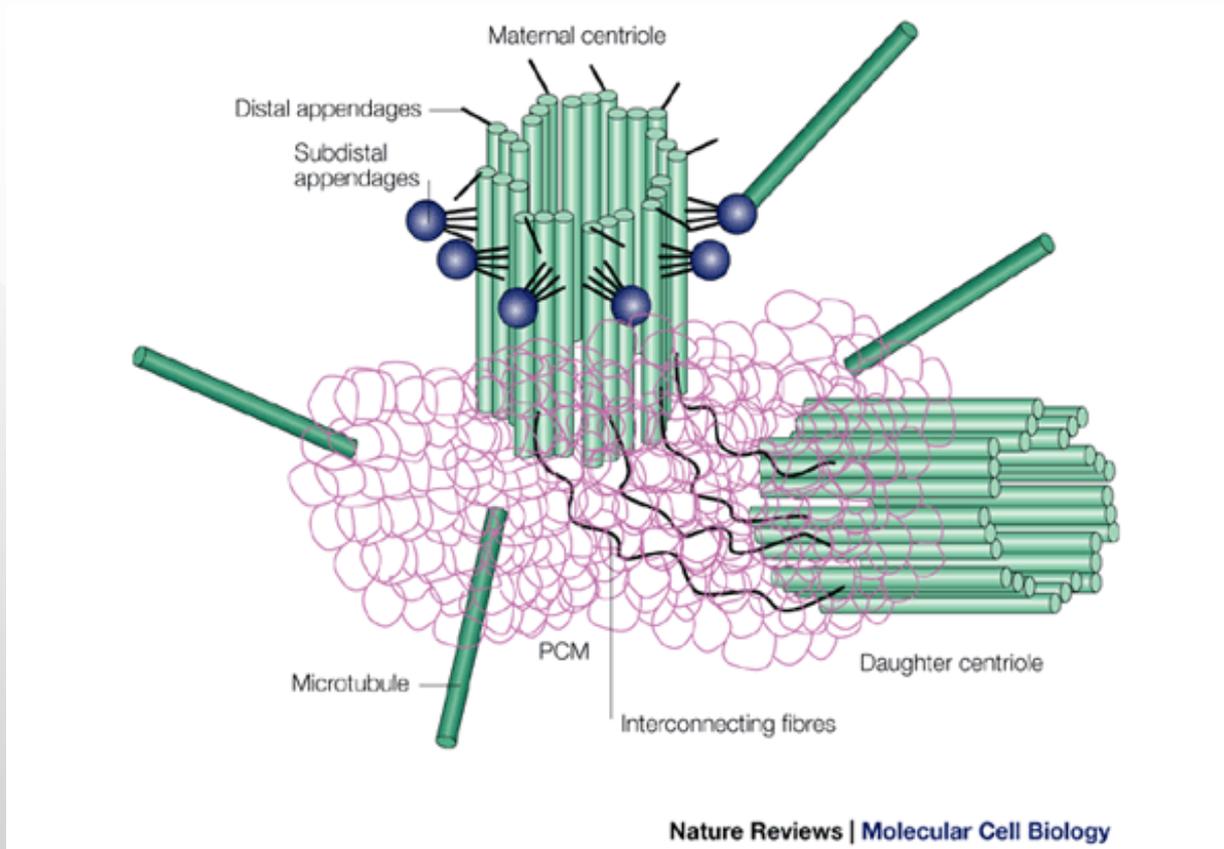
Centriole structure (Figure 5-23, C)



# Struttura dei centrioli



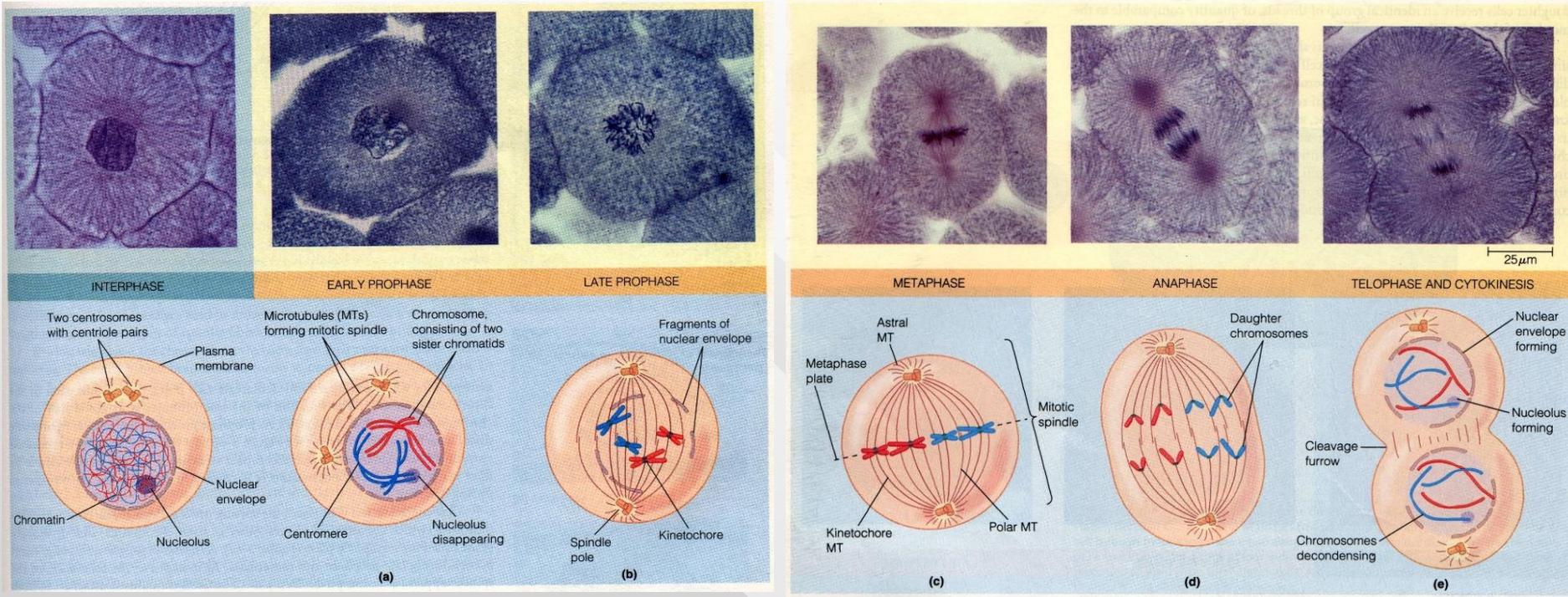
## Struttura dettagliata e asimmetrica dei centrioli (centrosoma)



I centrioli si trovano **esclusivamente nella cellula animale**

Fonte: Niggs and Stearns, Nature Cell Biology 13: 1154-1160, 2011

# Duplicazione dei centrioli in interfase (“centrosome cycle”) e ruolo dei centrioli nella formazione del fuso mitotico

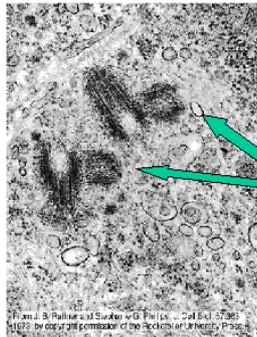
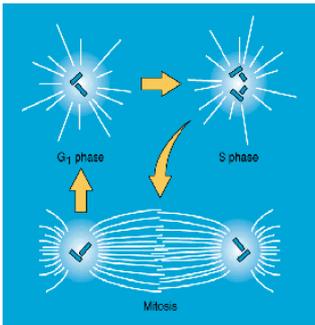


Filmato

Il centrosoma si duplica in interfase (fase S), ma **non contiene DNA**

## Centrosome Cycle

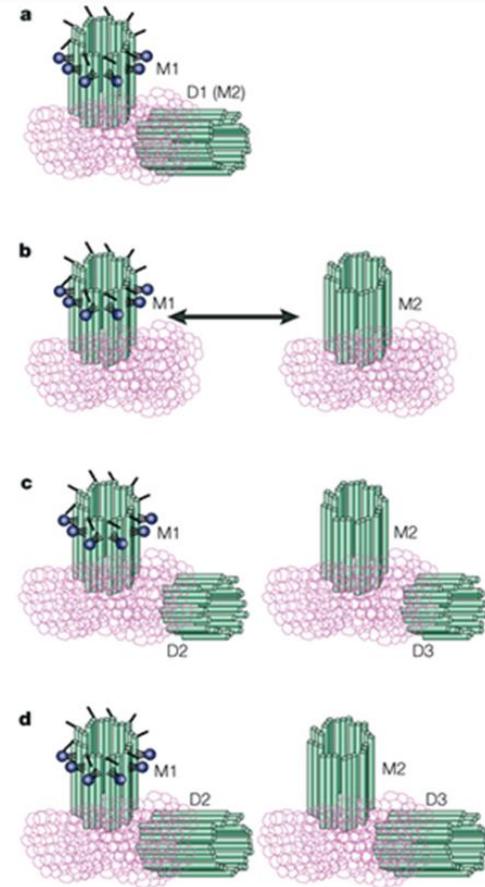
In G1 phase, the centrosome contain a single pair of centrioles. Microtubule emerge from the centrosome with the fast-growing plus end. As the chromosome replicate in S phase, the pair of centrioles “replicate” in the cytosol. Centrosome is the organizing center for microtubule.



The cell in the Figure contain two pairs of centrioles. The shorter daughter centrioles are indicated.

(a)  
© 2011 Nature Reviews Molecular Cell Biology. All rights reserved. For personal or internal use only. All rights reserved.

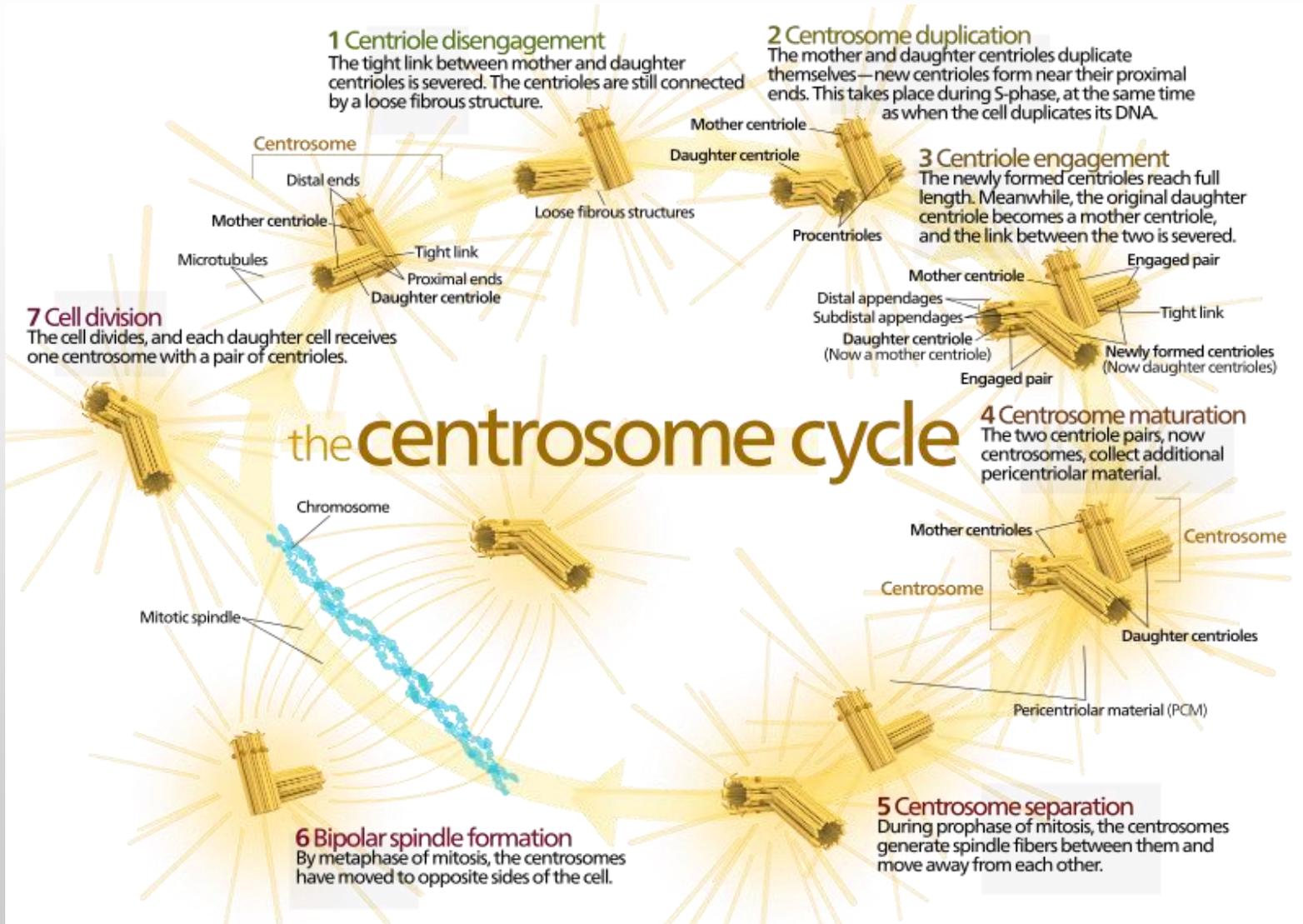
Prima i due componenti cilindrici del centrosoma si separano, poi ciascuno di loro **organizza le tubuline alla propria base**, producendo un nuovo componente perpendicolare a quello già esistente



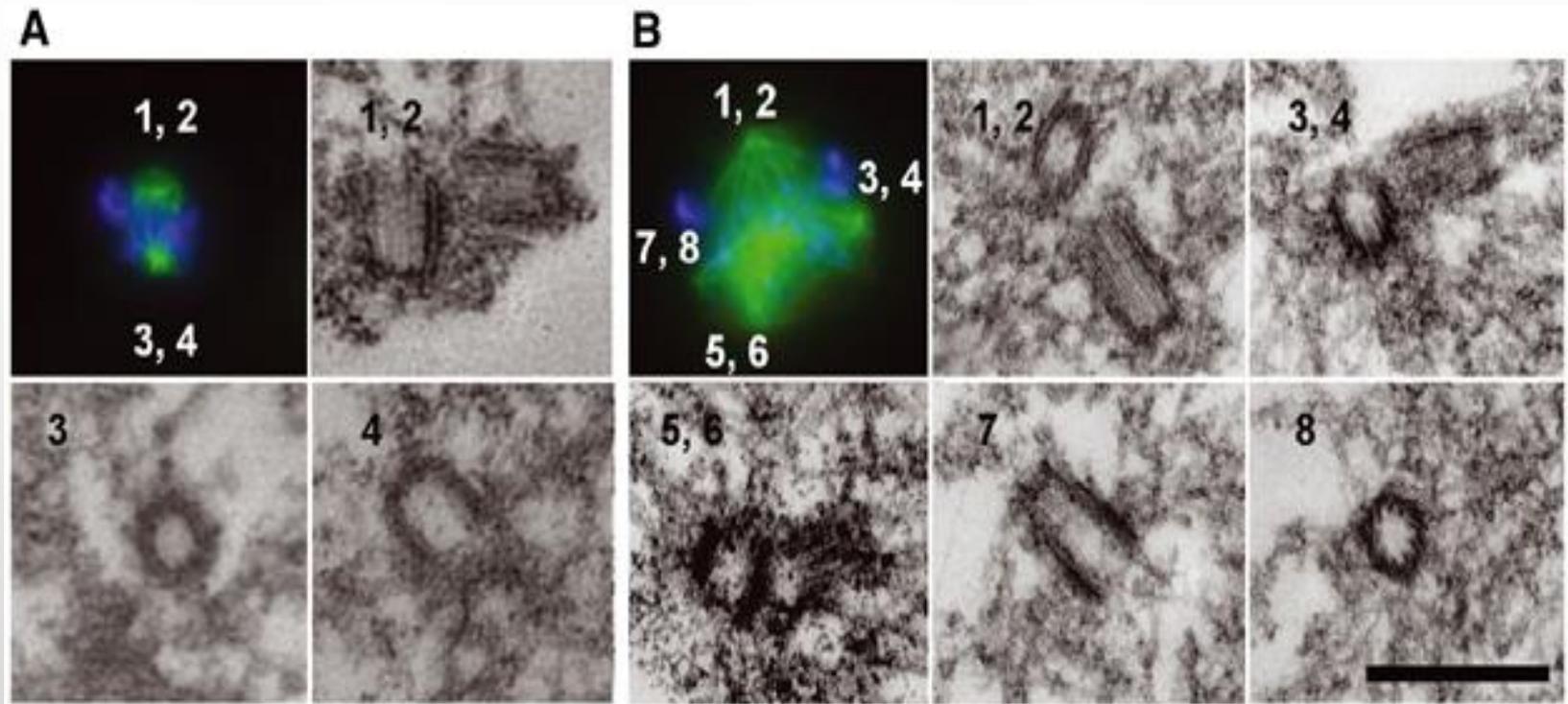
Nature Reviews | Molecular Cell Biology

Fonte: Niggs and Stearns, Nature Cell Biology 2011

# La duplicazione dei centrioli e la formazione del fuso mitotico (“centrosome cycle”)



I danni al DNA (da radiazioni, fumo, inquinanti) inducono una  
eccessiva duplicazione dei centrioli



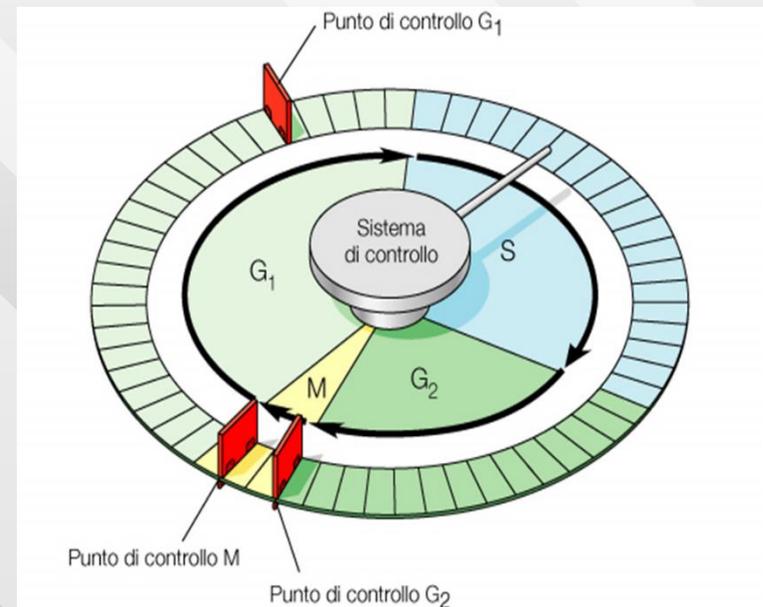
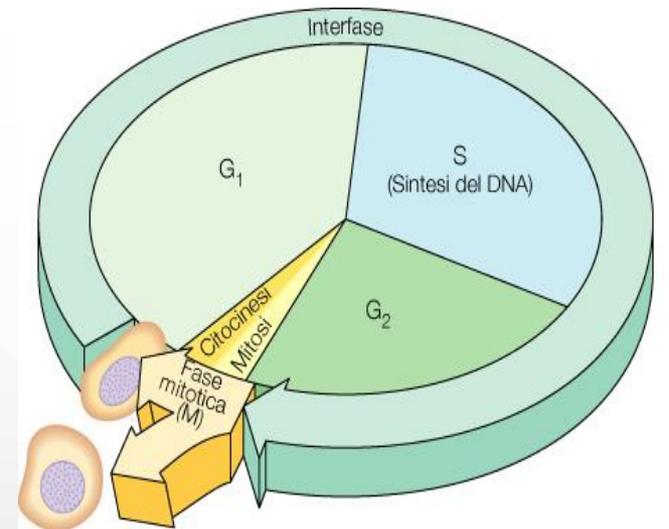
Le **anormalità** nel numero e nelle funzioni **dei centrioli** possono **compromettere la corretta distribuzione dei cromosomi** durante la divisione cellulare

The background of the slide features a series of parallel diagonal stripes in shades of gray, running from the top-left towards the bottom-right. The stripes are evenly spaced and create a sense of movement and depth.

**Il ciclo cellulare:**  
storia della vita di una cellula eucariotica

## Il ciclo cellulare e le sue fasi

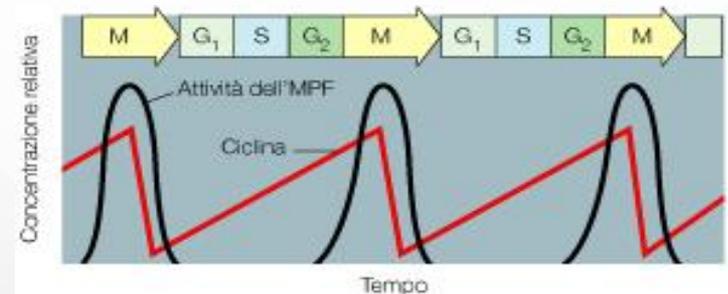
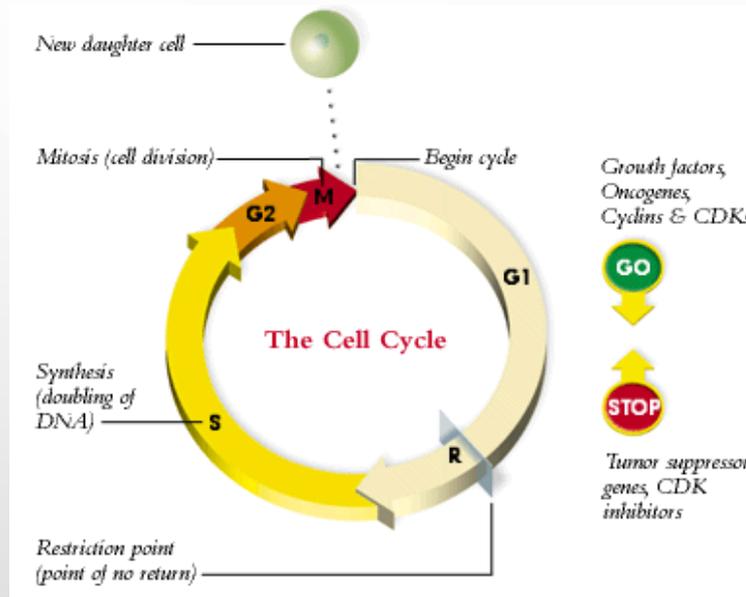
- **G<sub>1</sub>** (*growth 1*)  
→ Fase di accrescimento e sintesi proteica
- **S** (*synthesis*)  
→ Fase di replicazione del DNA contenuto nei cromosomi
- **G<sub>2</sub>** (*growth 2*)  
→ Seconda fase di accrescimento e preparazione alla mitosi
- **M** (*mitosis*)  
→ Fase di divisione cellulare



Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Solomon et al., 2012

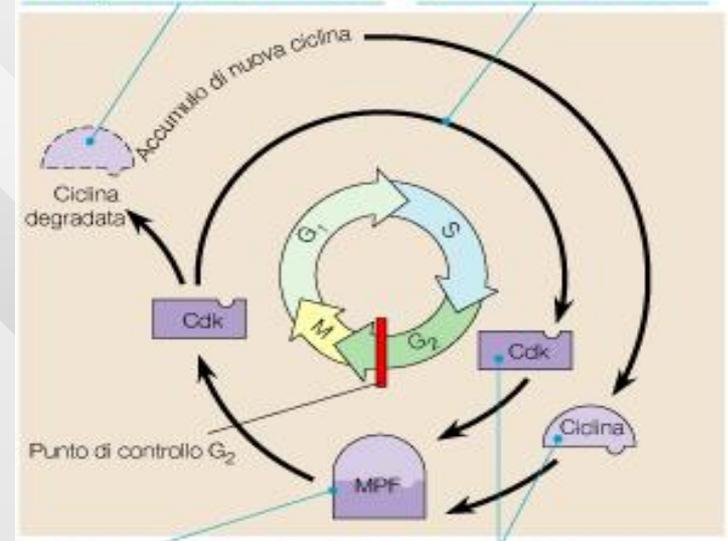
Punti di controllo nel ciclo cellulare

# Controllo del ciclo cellulare: ciclina, Mitosis Promoting Factor (MPF) e proteasoma



(a) Fluttuazioni dell'attività dell'MPF e della ciclina durante il ciclo cellulare

- 3 Un effetto indiretto dell'MPF è la degradazione della sua ciclina.
- 4 La Cdk è il componente dell'MPF che viene riciclato.

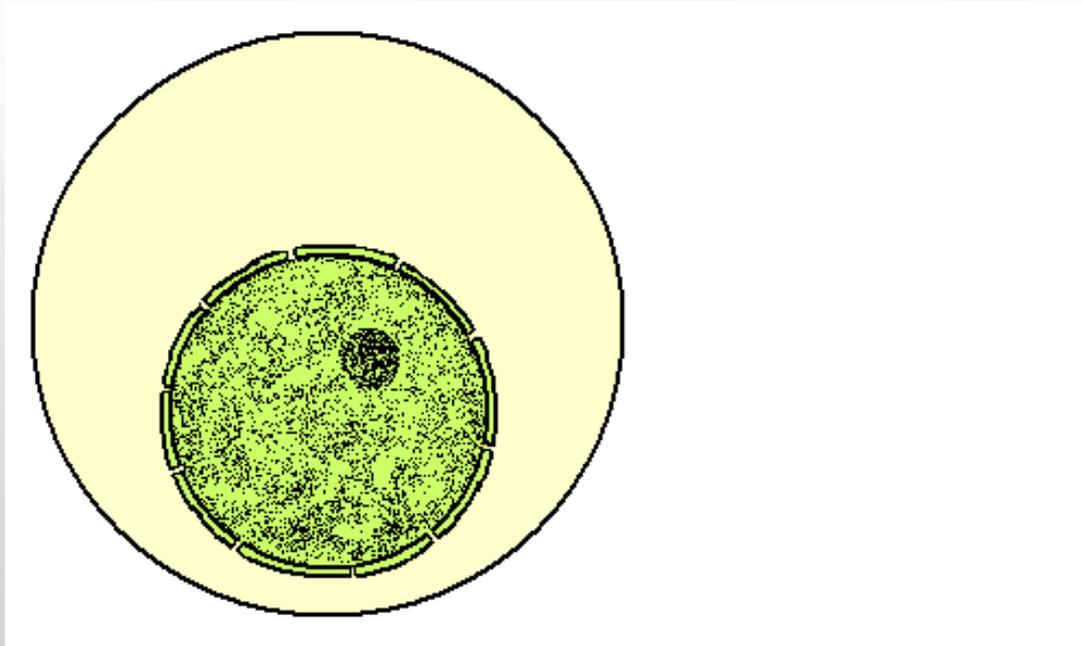


- 2 L'MPF promuove la mitosi mediante la fosforilazione di varie proteine, tra cui altri enzimi.
- 1 Le molecole di ciclina che si sono accumulate, si combinano con quelle di Cdk per produrre molte molecole di MPF che agiscono sul punto di controllo G<sub>2</sub>.

- "**ciclina**", proteine attive nelle fasi del ciclo cellulare
- **MPF** (Mitosis Promoting Factor), proteina formata da una ciclina e da una **chinasi** ciclina-dipendente (**CDK**): il complesso ciclina-CDK fosforila altre proteine e induce la cellula ad entrare in mitosi
- Il **proteasoma** controlla l'avanzamento del ciclo cellulare, staccando le cicline dall'MPF e degradandole al momento opportuno

# Mitosi

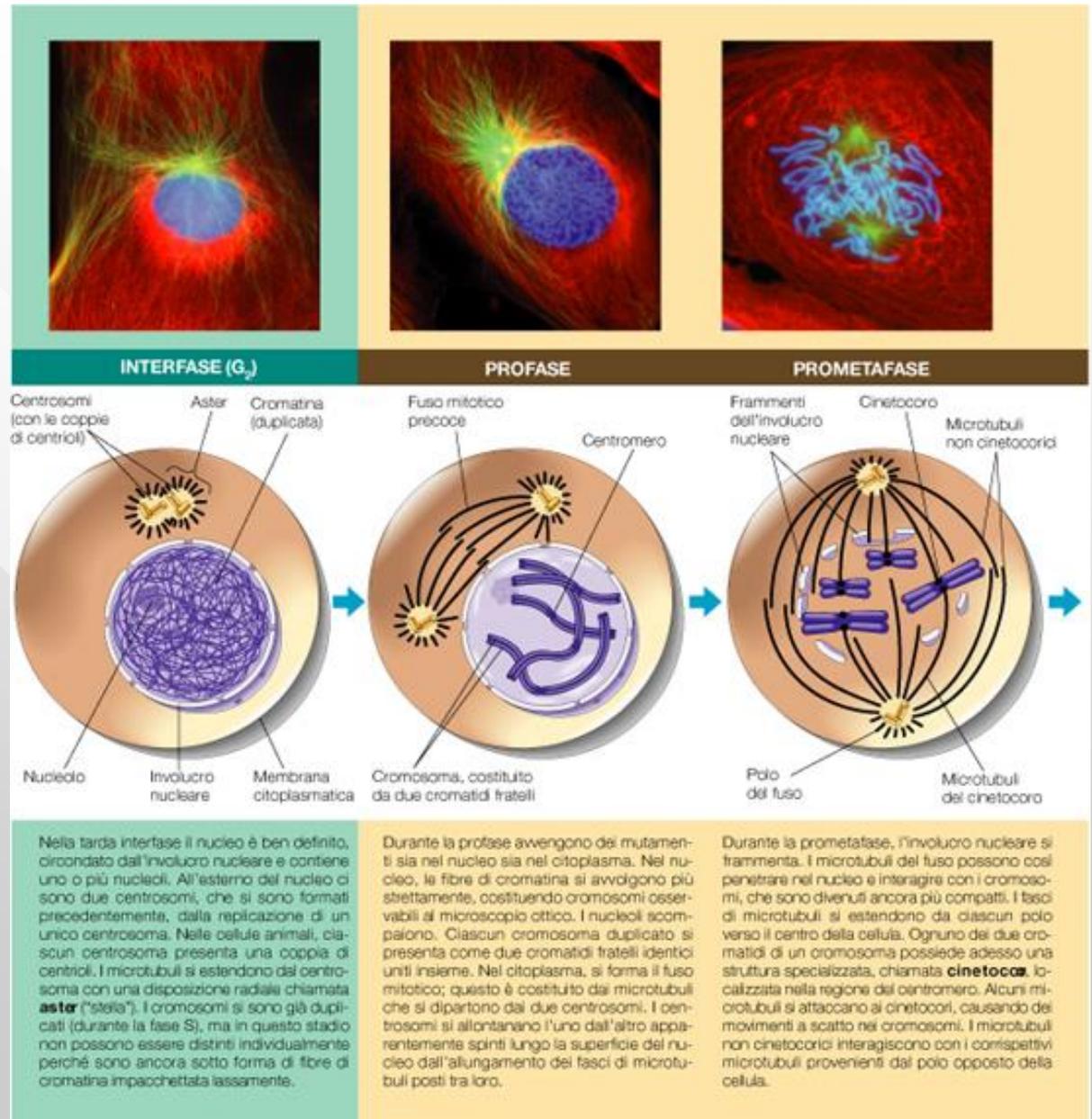
(dal greco "*mitos*", filamento)



Da una cellula diploide ( $2n$ ) si originano due cellule diploidi ( $2n$ )

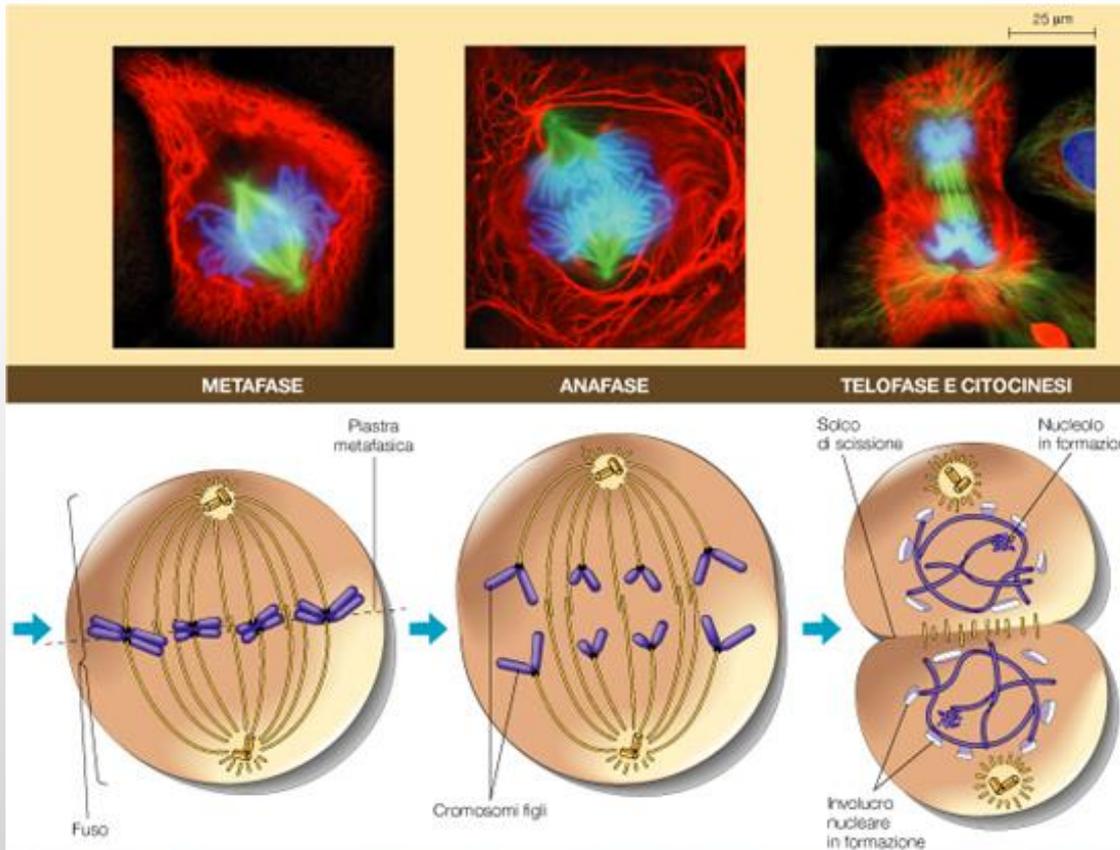
# Mitosi:

## interfase, profase, prometafase



Fonti: Sadava et al., 2014, 2019

# Mitosi: metafase, anafase, telofase e citodieresi



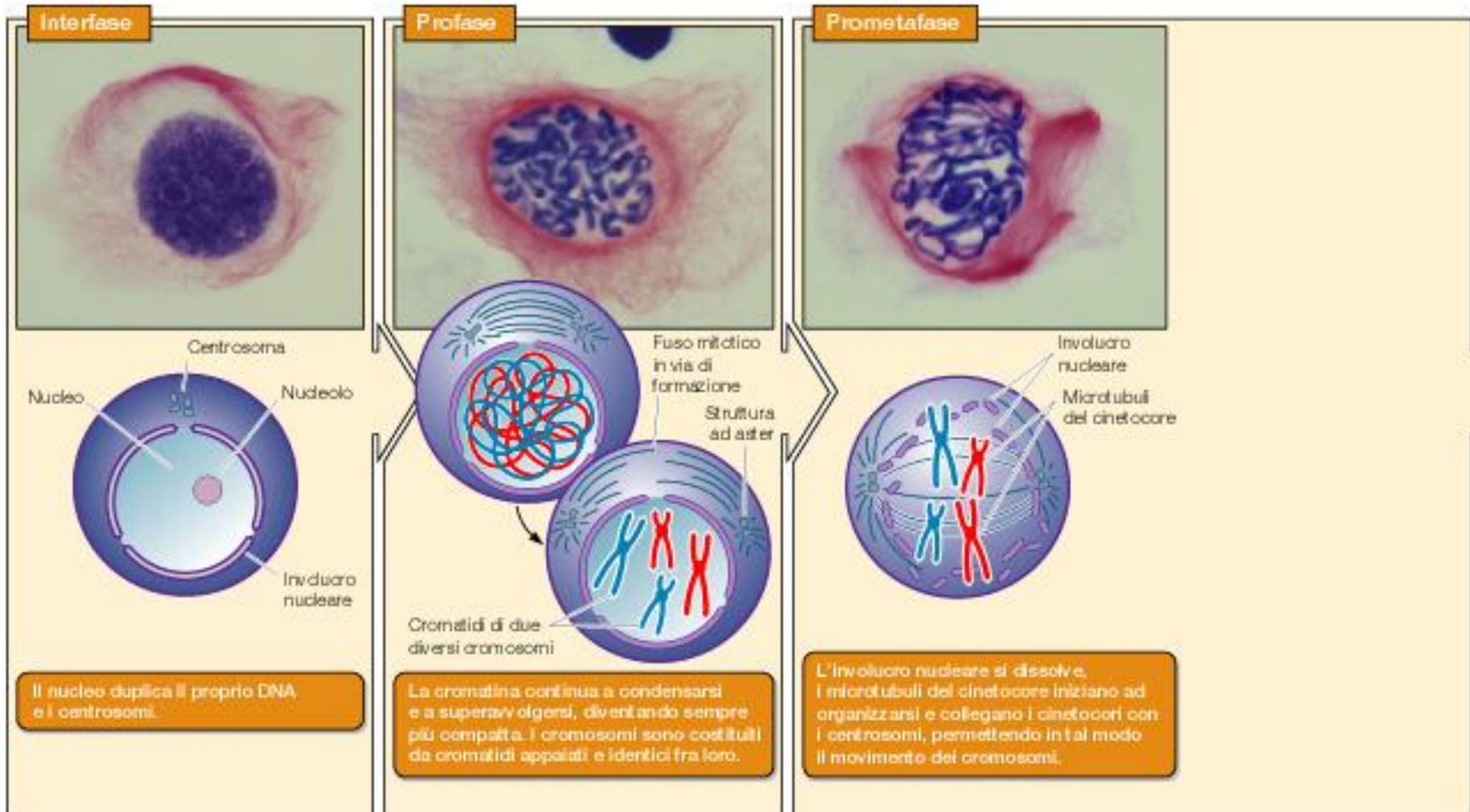
I centrosomi si trovano adesso ai poli opposti della cellula. I cromosomi si riuniscono sulla **piastrametafasica**, un piano immaginario equidistante dai due poli del fuso. I centromeri di tutti i cromosomi sono allineati sulla piastra metafasica. I cinetocori dei cromatidi fratelli di ciascun cromosoma sono adesi ai microtubuli provenienti dai poli opposti della cellula. L'intero apparato dei microtubuli è chiamato fuso a causa della sua forma.

L'anafase comincia all'improvviso, quando la coppia di centromeri di ogni cromosoma si divide, liberando i cromatidi fratelli l'uno dall'altro. Ogni cromatide, che adesso viene considerato come un vero e proprio cromosoma, comincia a muoversi verso i poli opposti della cellula, grazie all'accorciamento dei microtubuli legati ai cinetocori. Poiché tali microtubuli sono attaccati al centromero, i cromosomi muovono per primo il loro centromero (alla velocità di circa 1  $\mu\text{m}/\text{min}$ ). Contemporaneamente, i poli della cellula si allontanano l'uno dall'altro a causa dell'allungamento dei microtubuli non cinetocorici. Al termine dell'anafase, i due poli della cellula possiedono una serie equivalente - e completa - di cromosomi.

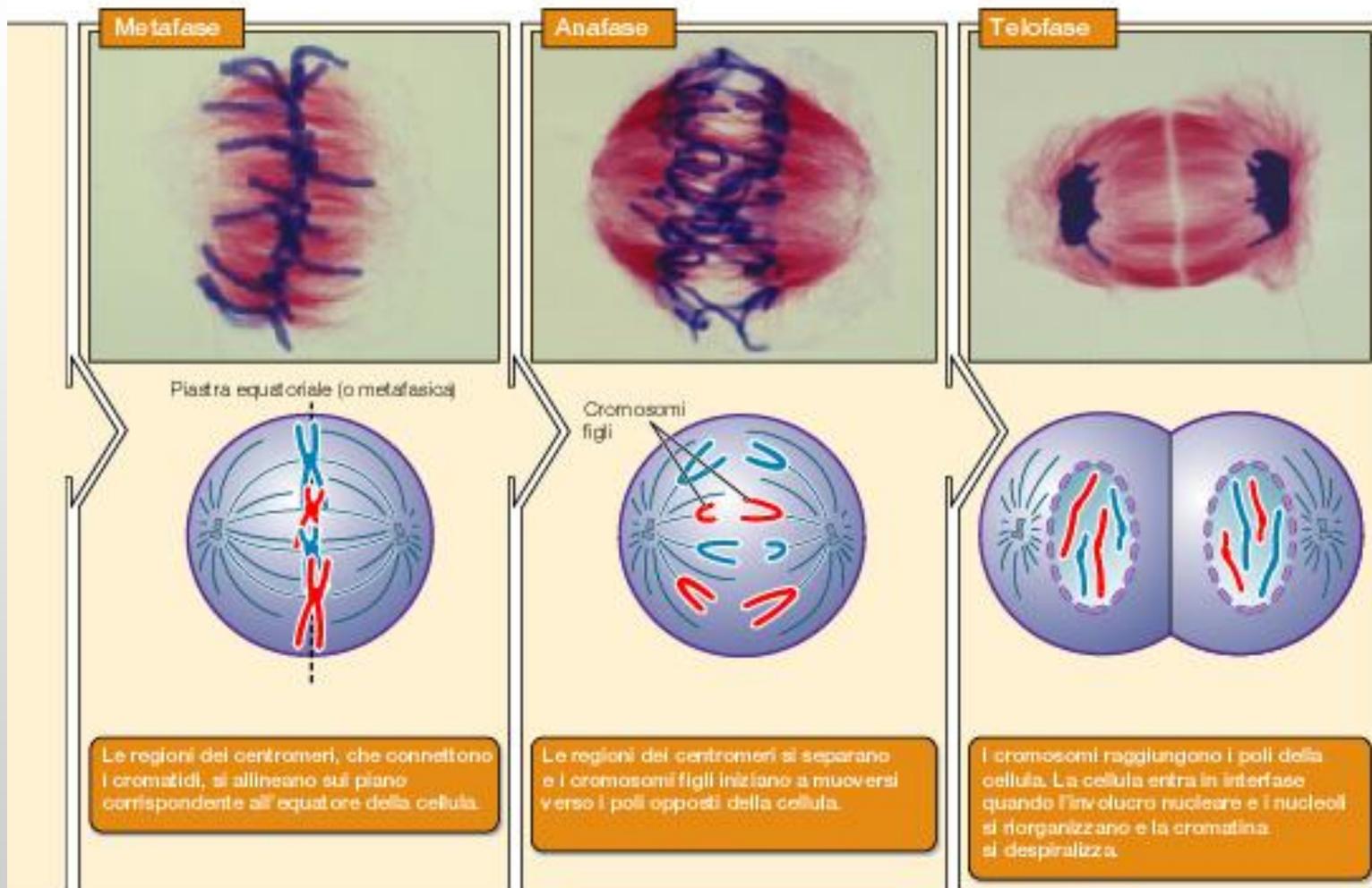
Nella telofase, i microtubuli non cinetocorici continuano ad allungare la cellula e, ai due poli, si cominciano a formare i nuclei figli. Gli involucri nucleari si formano dai frammenti dell'involucro nucleare della cellula madre e da altre parti del sistema delle membrane interne. In modo pressoché opposto a quanto avviene nella profase e nella prometafase, le fibre di cromatina di ciascun cromosoma divergono meno strettamente avvolte. La mitosi, la divisione in parti uguali di un nucleo in due nuclei geneticamente identici, è adesso completa. In questo momento la citocinesi, cioè la divisione del citoplasma, è generalmente già a buon punto, cosicché la comparsa di due cellule figlie segue di poco la fine della mitosi. Nelle cellule animali, la citocinesi implica la formazione di un solco di scissione che strozza la cellula in due.

Fonti: Sadava et al., 2014, 2019

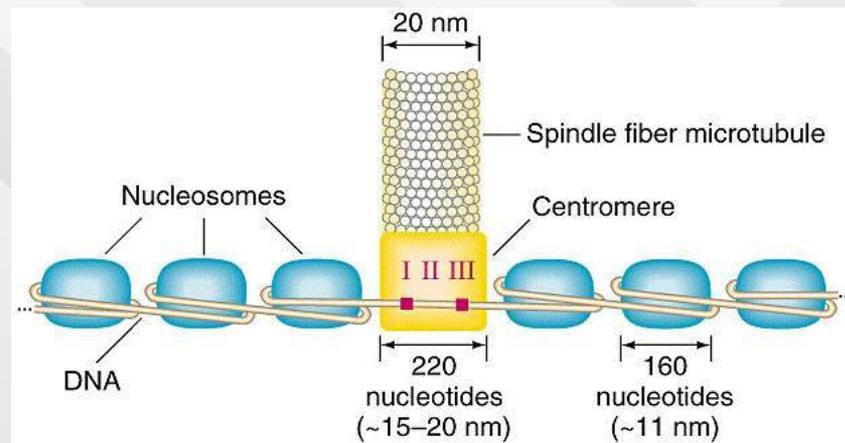
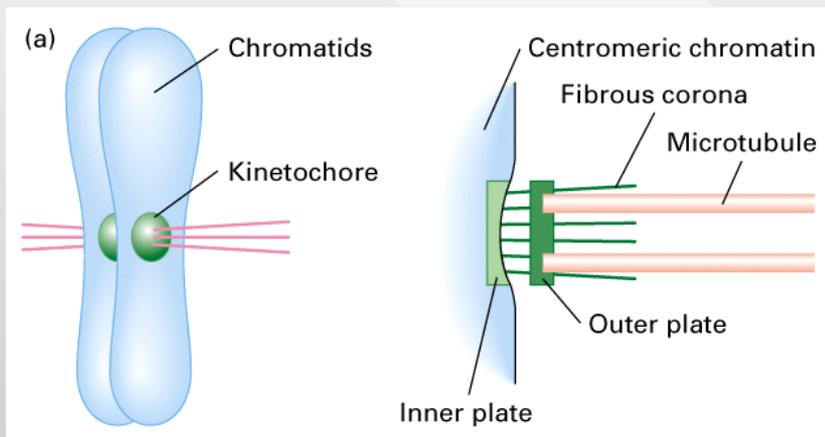
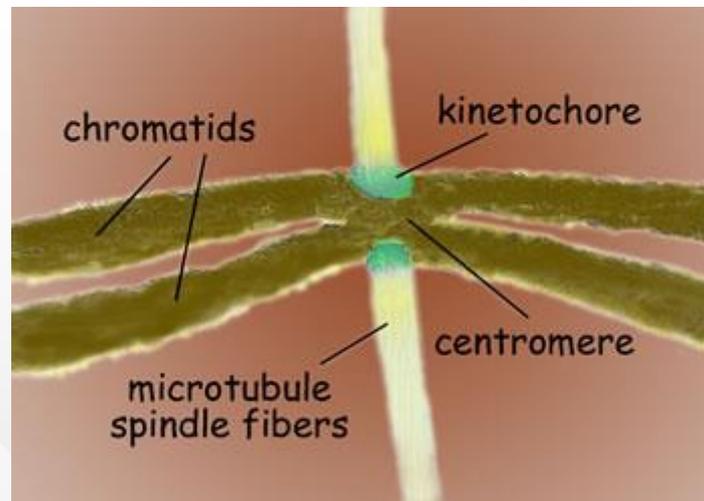
# Mitosi: interfase, profase, prometafase



# Mitosi: metafase, anafase, telofase



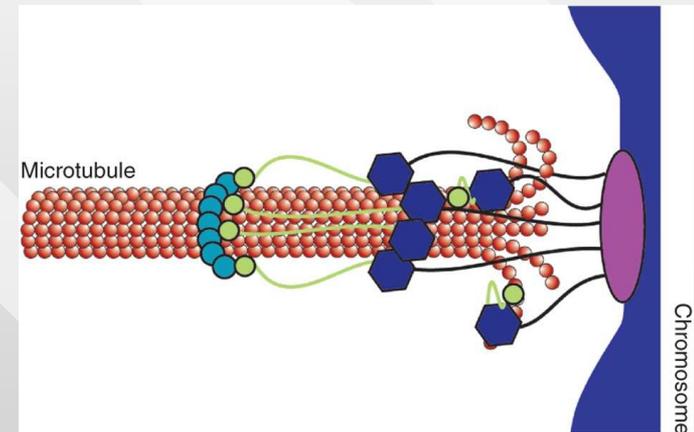
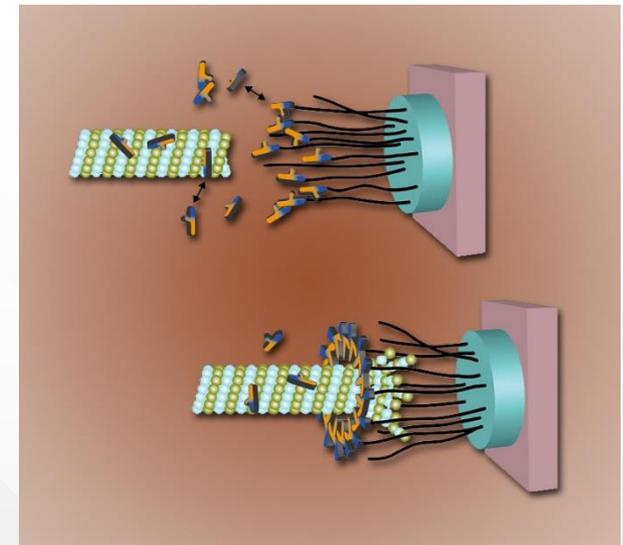
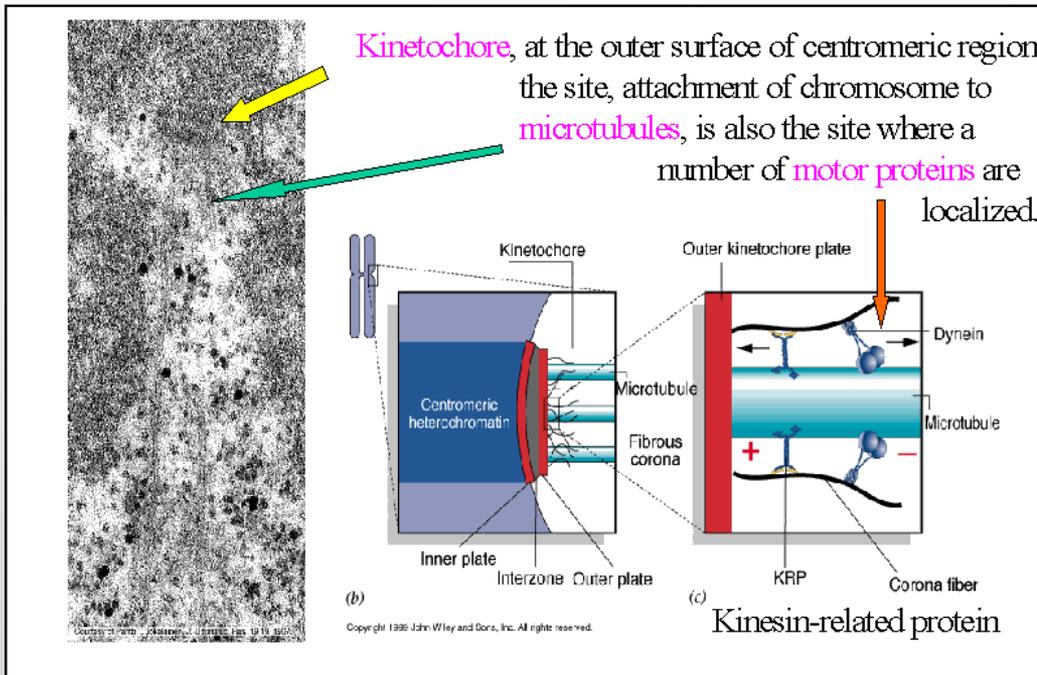
## Interazioni tra microtubuli e cinetocori nella mitosi



I microtubuli del fuso sono collegati alle regioni centromeriche dei cromosomi tramite le placche proteiche dei cinetocori

Tramite complessi di proteine, i cinetocori “camminano” sui microtubuli in direzione dei centrioli, “tirandosi dietro” i cromatidi

Le estremità dei microtubuli che si trovano di fronte ai cinetocori si disgregano per permettere l’avanzamento dei cromatidi



Filmato

Fonte: Reece et al., 2006



Dam1 ring



Ndc80



KNL-1-Mis12



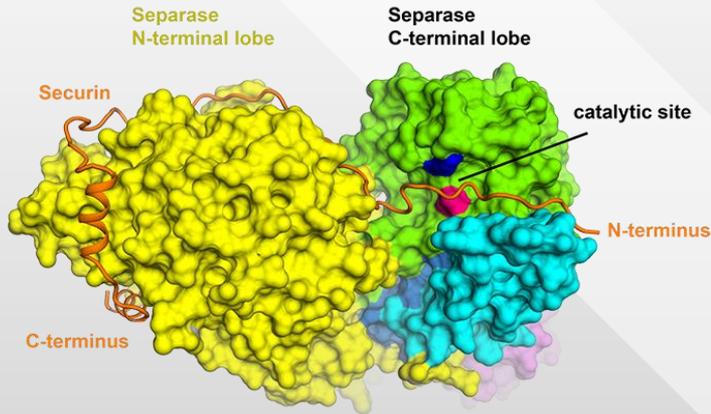
KMN



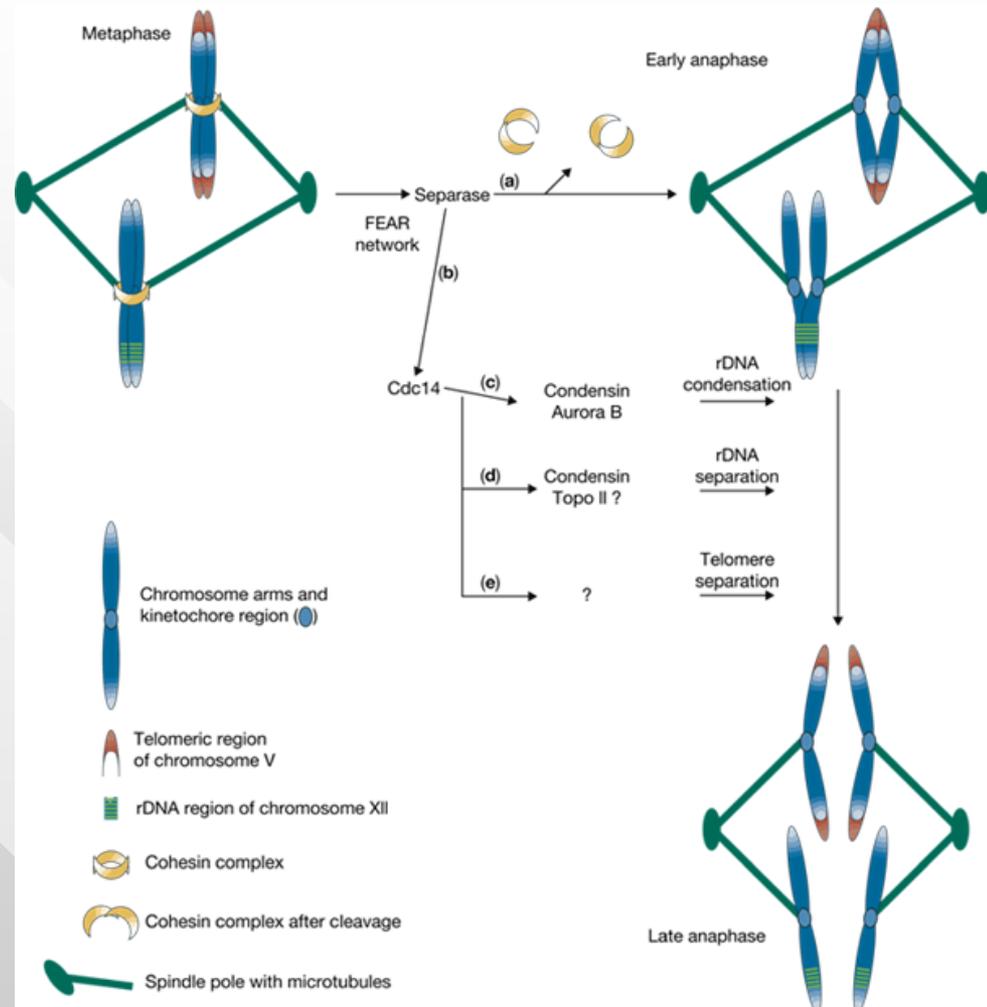
Central hub

# Coesine e separasi nella mitosi

L'unione o la separazione tra i cromatidi fratelli è determinata dall'interazione tra proteine ad anello, dette **coesine**, e **proteine che le tagliano**, dette **separasi**

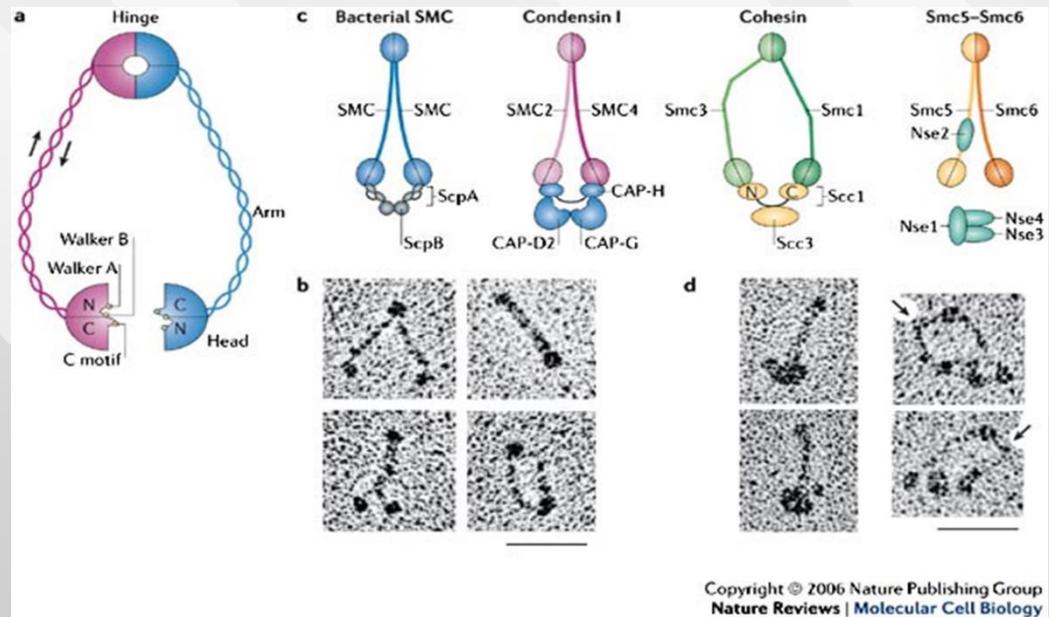
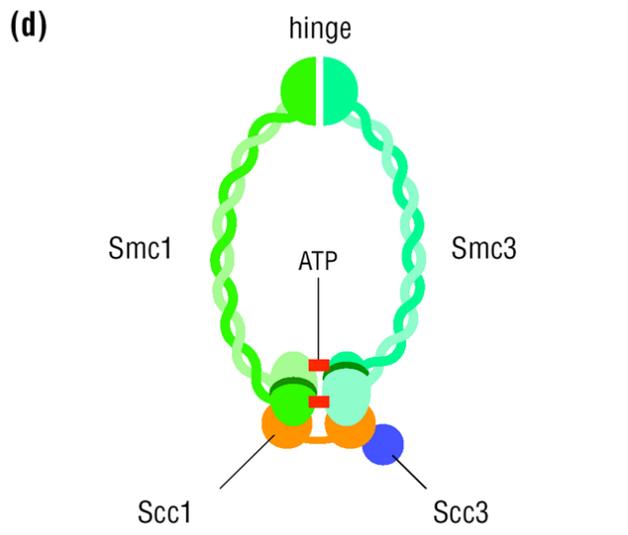
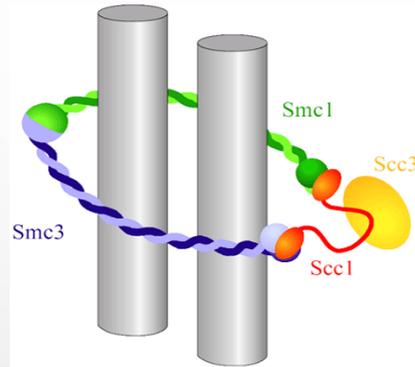
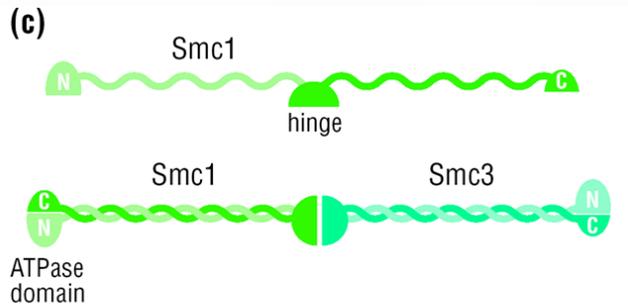


Complesso separasi-securina del nematode modello *Caenorhabditis elegans* (Nematoda Rhabditidae) (Boland et al. Nature Struct. Mol. Biol. 24: 414:420, 2017)

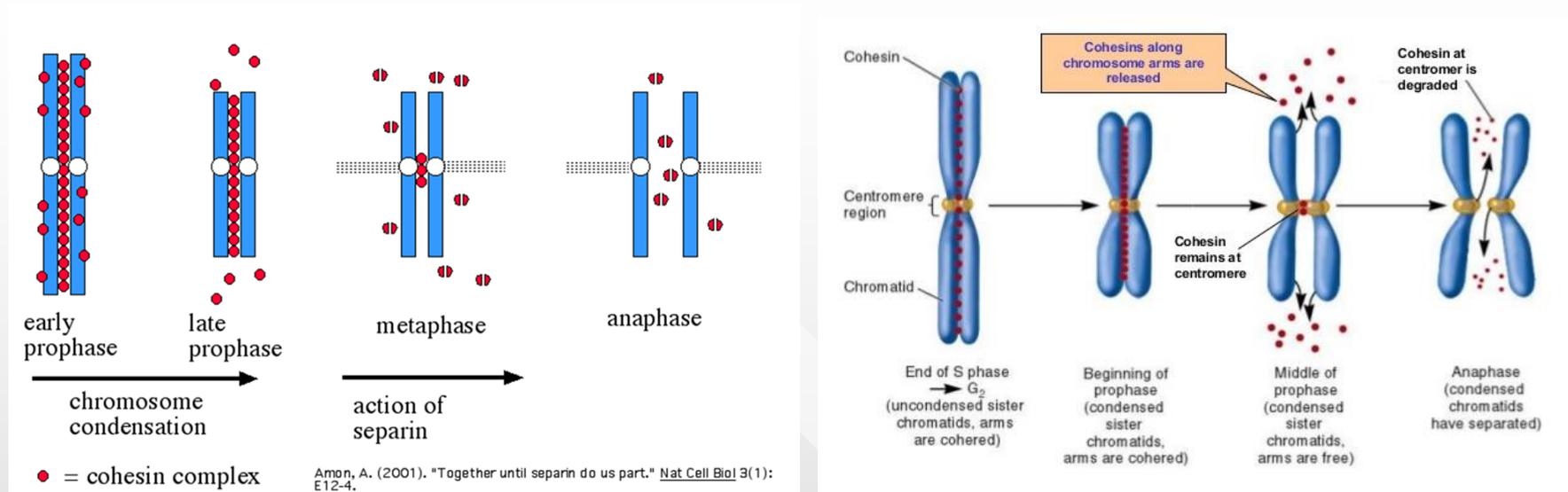


Fonti: Boland et al. Nature Struct. Mol. Biol. 2017;  
Sadava et al., 2014, 2019

# Le coesine tengono uniti i cromatidi fratelli tramite strutture proteiche ad anello



## Separazione dei cromatidi fratelli nella anafase della mitosi



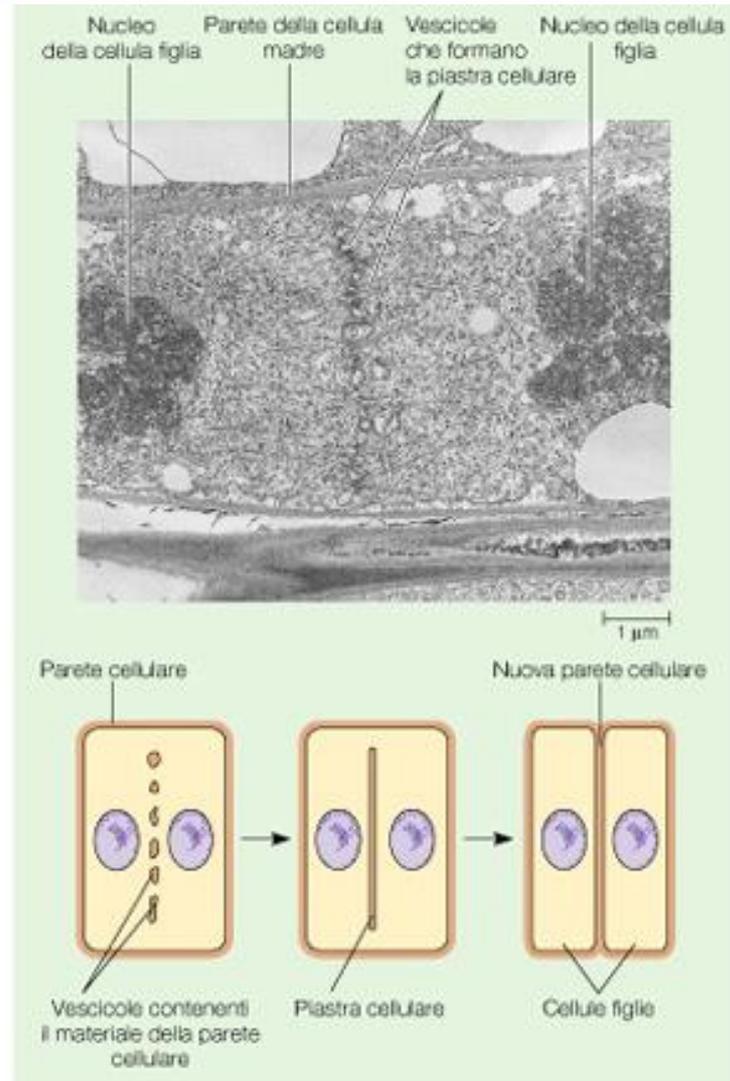
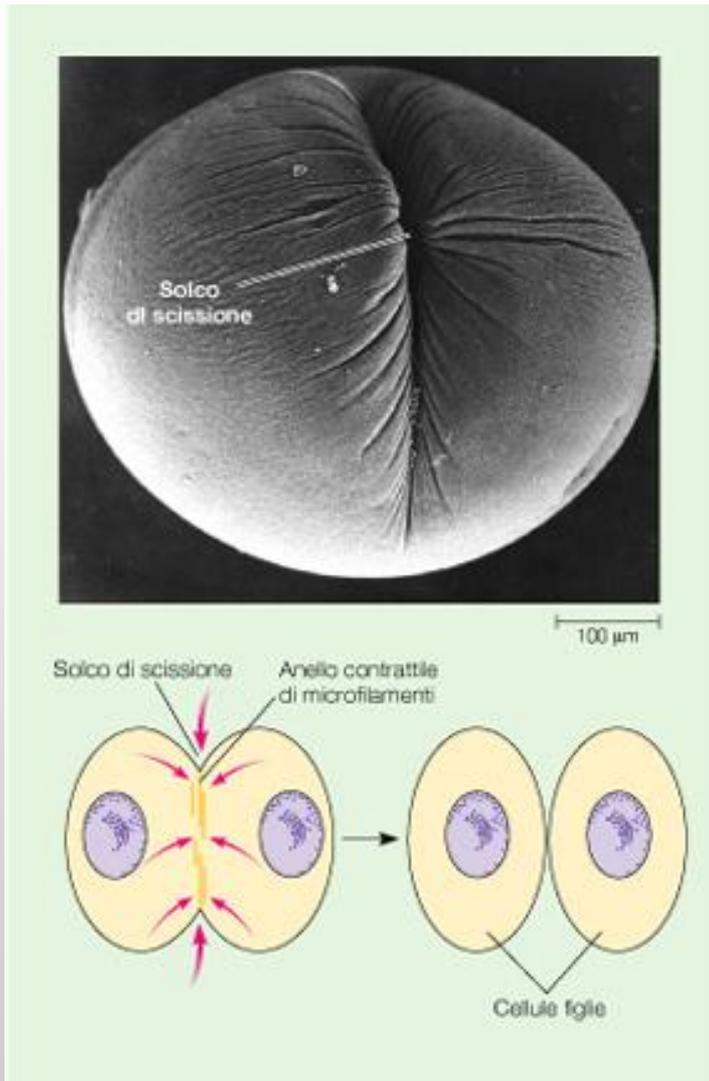
- In tarda profase (prometafase), una proteasi, la **separasi** (o separina), **taglia le coesine**, separando i cromatidi fratelli lungo tutto il cromosoma, **ma non nel centromero**
- La regione del centromero resta legata anche in metafase perché in questa zona la separasi è mantenuta **inattiva fino alla fine della metafase** da un inibitore, la **securina**
- L'anafase inizia quando un **complesso proteico** (*anaphase protein complex*, **APC**), attivato dal complesso ciclina-CDK, **distrugge la securina**, "ubiquitinandola" e destinandola al **proteasoma**: la separasi è quindi libera di **tagliare anche le coesine del centromero, separando completamente i cromatidi fratelli**

Fonte: Sadava et al., 2014, 2019

Amon et al., *Nature Cell Biology* 3: E1-E3, 2001

## Citodieresi (o citocinesi):

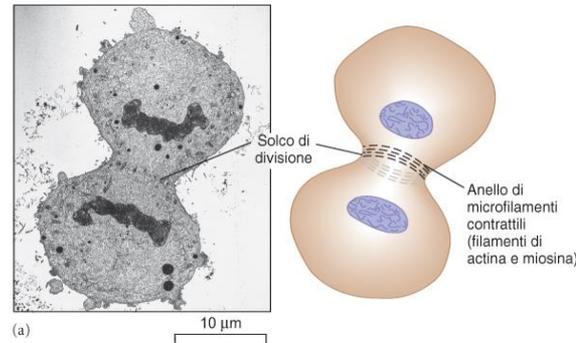
separazione delle due cellule figlie nelle cellule animali e vegetali



# Citodieresi (o citocinesi) : separazione delle due cellule figlie negli Eucarioti

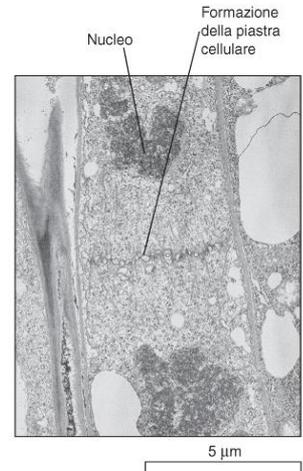
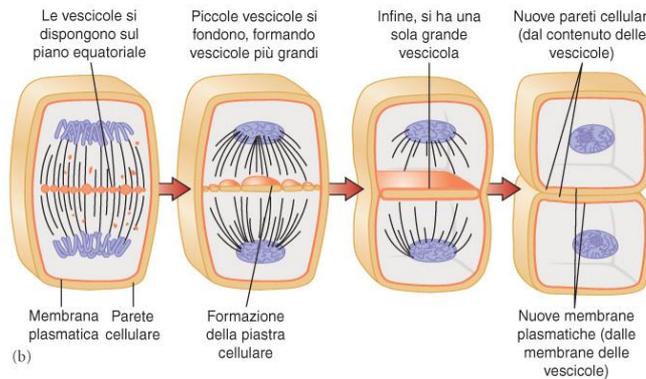
Nelle cellule animali si forma un **anello contrattile di microfilamenti** in posizione perpendicolare all'asse del fuso mitotico: l'anello **“tira”** la membrana plasmatica verso l'interno, formando un **solco** che separa le due cellule figlie

Nelle cellule vegetali la **citodieresi avviene tramite una serie di vescicole** che si fondono insieme, producendo una linea di separazione detta **“fragmoplasto”** o **“piastra cellulare”**

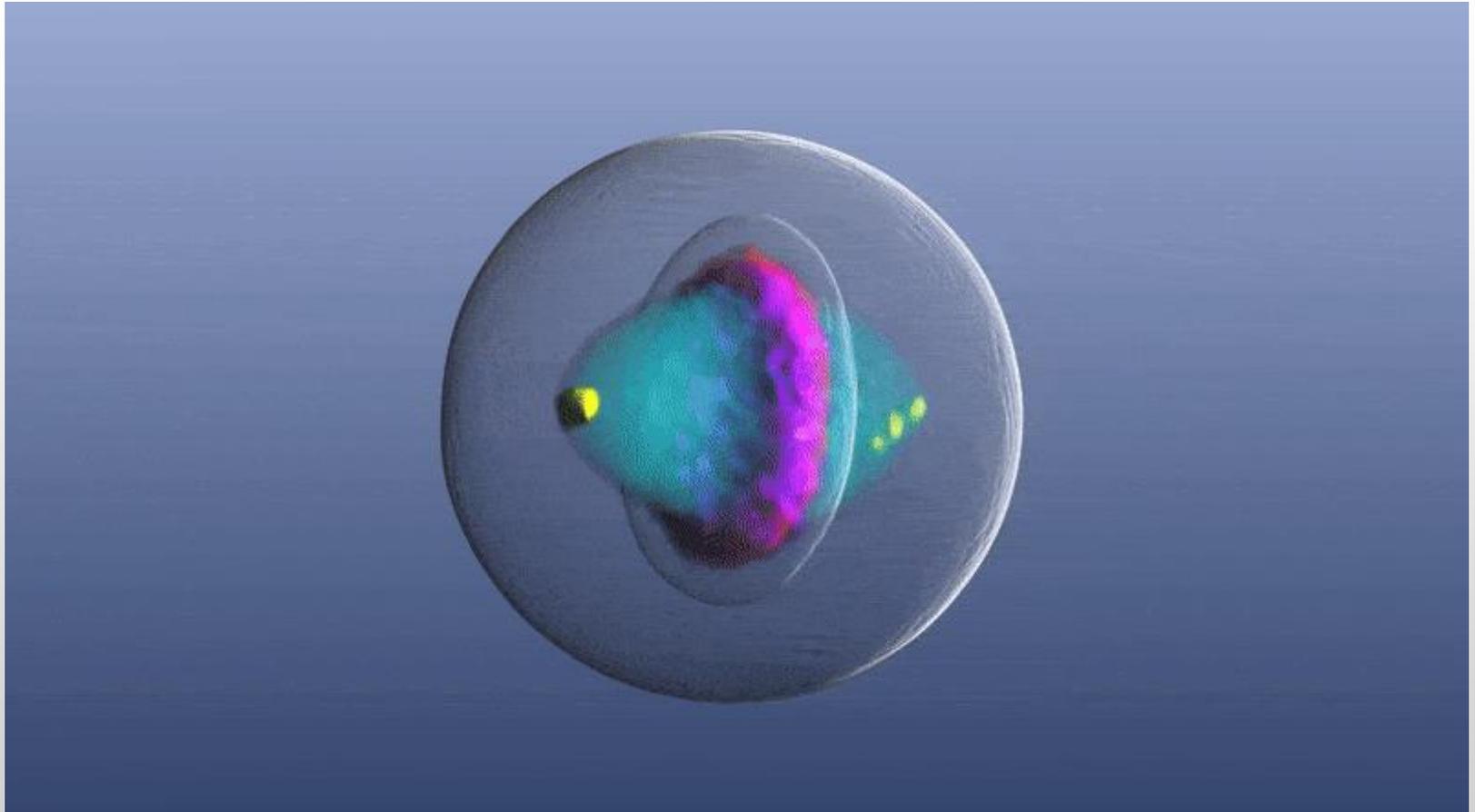


**FIGURA 9-9** Citocinesi in cellule animali e vegetali.

I nuclei in entrambe le figure sono allo stadio di telofase. Ogni figura è accompagnata a un disegno interpretativo che mostra le correlazioni tridimensionali. **(a)** Questa immagine al microscopio elettronico a trasmissione mostra la formazione del solco di divisione nel piano equatoriale di una cellula animale durante la citocinesi. **(b)** La citocinesi avviene con la formazione della piastra cellulare in questa immagine al microscopio elettronico a trasmissione di una cellula di foglia di acero, *Acer saccharinum*.

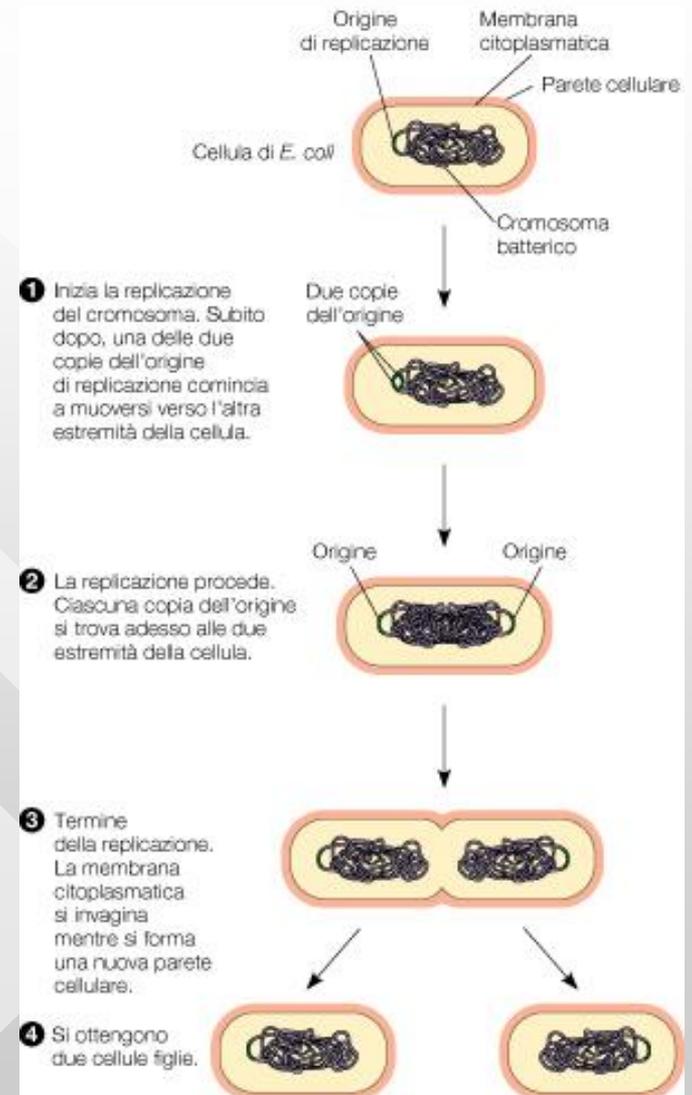
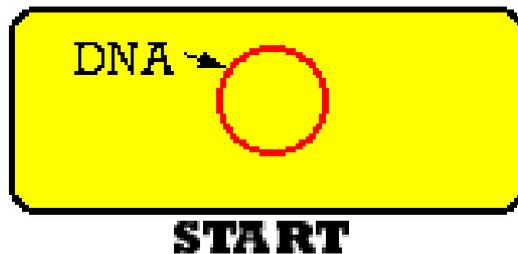
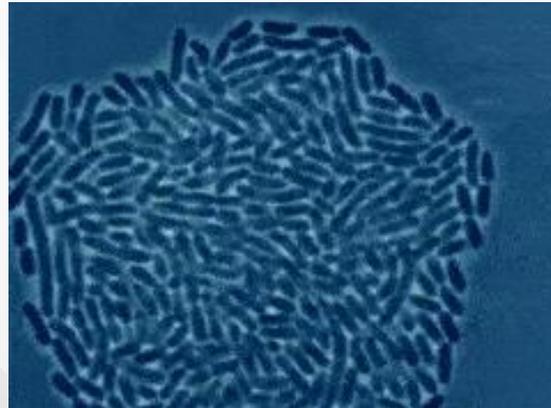


Ricostruzione al computer della distribuzione e dell'attività delle proteine che determinano la separazione delle cellule figlie durante la citodieresi in una cellula animale



Fonti: Cai et al., Nature 561: 411-415, 2018;  
<https://cosmosmagazine.com/biology/the-proteins-that-pull-your-cells-apart>

# Nei Procarioti la divisione cellulare avviene per **scissione binaria**



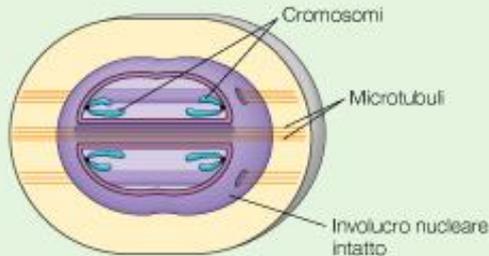
In alcuni Protisti e Funghi vi sono **forme semplificate di mitosi** che mantengono l'involucro nucleare: questi vari tipi di divisione cellulare rappresentano con ogni probabilità una **sequenza evolutiva**

**Sequenza ipotizzata**

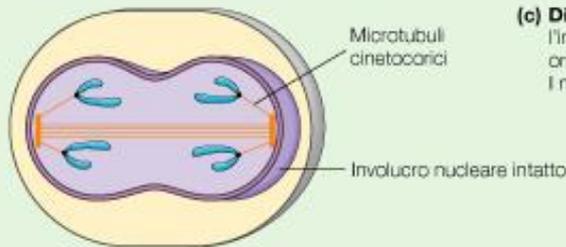
**Osservazioni sugli organismi moderni**



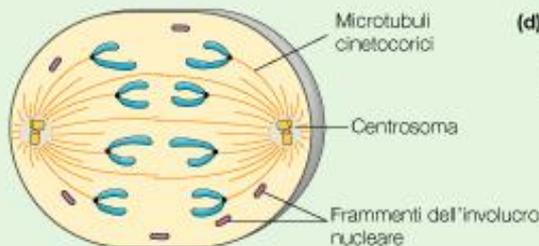
**(a) Procarioti.** Durante la scissione binaria dei batteri, i cromosomi figli si allontanano, terminando alle estremità opposte della cellula madre. Il meccanismo è ancora sconosciuto, sebbene si ipotizzi il coinvolgimento di un attacco del cromosoma alla membrana citoplasmatica.



**(b) Dinoflagellati.** Nelle alghe unicellulari chiamate dinoflagellati, l'involucro nucleare rimane intatto durante la divisione cellulare e i cromosomi vi aderiscono. I microtubuli penetrano all'interno del nucleo grazie alla presenza di canali citoplasmatici, conferendo un preciso orientamento spaziale al nucleo che, infine, si divide secondo un processo di scissione binaria molto simile a quello batterico.



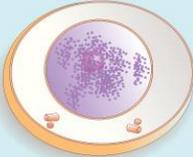
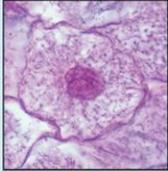
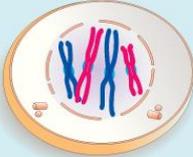
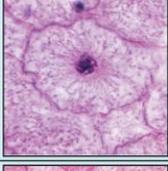
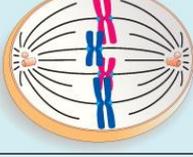
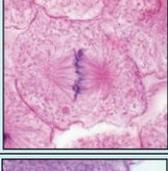
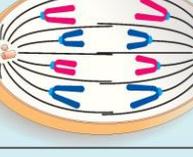
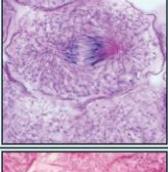
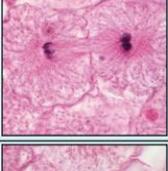
**(c) Diatomee.** Anche in un altro gruppo di alghe unicellulari, le diatomee, l'involucro nucleare rimane intatto durante la divisione cellulare. In questi organismi, tuttavia, i microtubuli formano un fuso dentro al nucleo. I microtubuli separano i cromosomi e il nucleo si divide nei due nuclei figli.



**(d) Maggioranza degli eucarioti.** Nella maggior parte dei rimanenti eucarioti, tra cui le piante e gli animali, il fuso si forma fuori dal nucleo e l'involucro nucleare si frammenta durante la mitosi. I microtubuli separano i cromosomi e l'involucro nucleare si riforma.

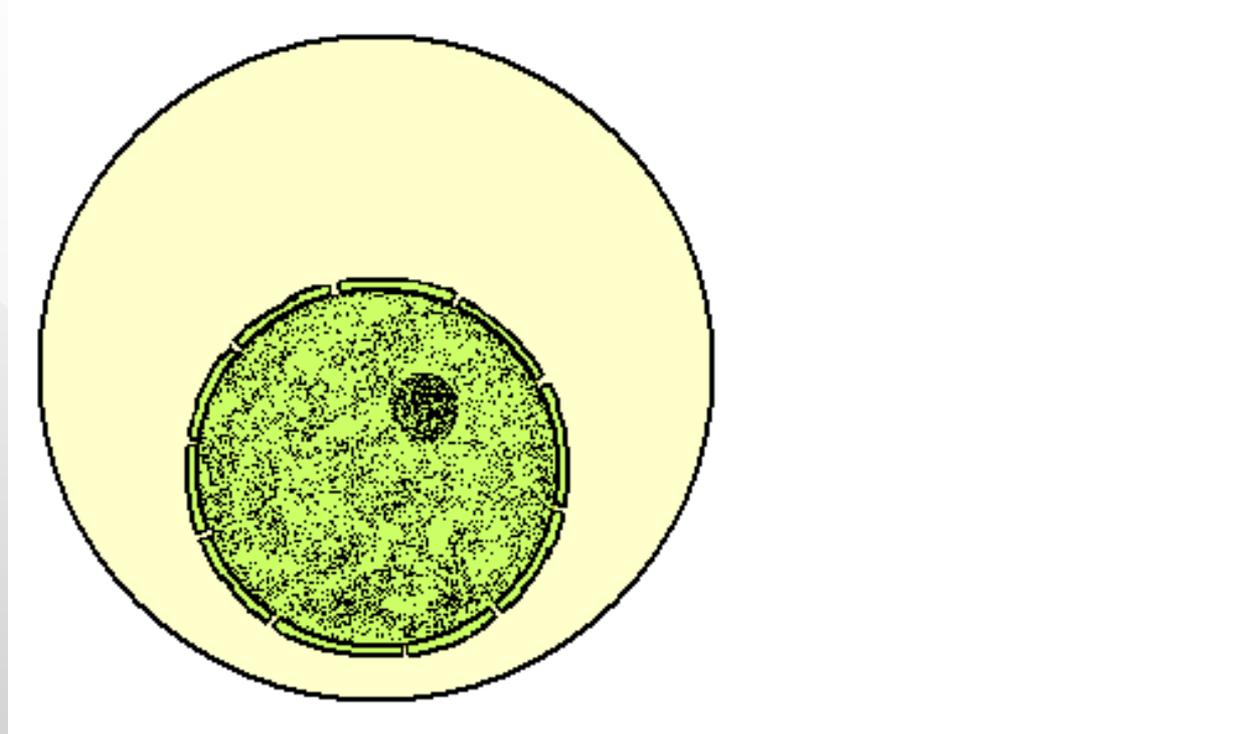
Fonti: Sadava et al., 2014, 2019  
Alberts et al., 2002

# Riassunto della mitosi

	Animali	Piante
	<p><b>INTERFASE</b></p> <p>La cellula svolge le sue normali funzioni vitali. I cromosomi si duplicano.</p>	
	<p><b>PROFASE INIZIALE</b></p> <p>L'involucro nucleare e il nucleolo iniziano a scomparire. Divengono evidenti lunghi filamenti di cromatina che cominciano a condensarsi in forma di cromosomi dicromatidici.</p>	
	<p><b>TARDA PROFASE</b></p> <p>I cromosomi continuano ad accorciarsi e ad ispessirsi. Si forma il fuso tra i centrioli che si sono portati ai poli della cellula. I cinetocori cominciano ad attaccarsi ai microtubuli.</p>	
	<p><b>METAFASE</b></p> <p>Le fibre del fuso si attaccano ai cinetocori dei cromosomi. I cromosomi si allineano lungo il piano equatoriale della cellula.</p>	
	<p><b>ANAFASE</b></p> <p>I cromatidi si separano in corrispondenza dei centromeri e ciascun gruppo di cromosomi monocromatidici migra al rispettivo polo.</p>	
	<p><b>TELOFASE</b></p> <p>I cromosomi monocromatidici sono arrivati ai poli. Si ricostituisce la membrana nucleare e la citocinesi completa la divisione cellulare producendo due cellule figlie.</p>	
	<p><b>INTERFASE</b></p> <p>Le cellule figlie formate sono geneticamente identiche alle cellule parentali.</p>	

25 μm

Mitosi:  
riassunto animato fino alla telofase



Da **una cellula diploide ( $2n$ )** si originano **due cellule sempre diploidi ( $2n$ )**