capitolo

A7

La divisione cellulare e la riproduzione

lezione

1

La divisione cellulare nei procarioti e negli eucarioti

In questo momento, nel tuo corpo milioni di cellule si stanno dividendo. La vita di ogni cellula, infatti, è scandita da una serie di eventi che costituiscono il ciclo cellulare: le cellule generano altre cellule che poi si accrescono, si sviluppano, spesso si dividono a loro volta e poi muoiono. Prima di dividersi, però, le cellule devono duplicare e distribuire correttamente il proprio DNA.

1 La divisione cellulare

Secondo la teoria cellulare, una delle proprietà delle cellule è la capacità di riprodursi. Il processo grazie al quale una cellula si divide e dà origine a due cellule figlie identiche alla cellula madre è chiamato **divisione cellulare**.

Affinché una cellula possa dividersi devono verificarsi quattro eventi in successione:

1. deve essere innescato un **segnale riproduttivo**, ovvero un segnale che dà inizio alla divisione cellulare e può essere originato sia all'interno sia all'esterno della cellula;
2. deve avvenire la **duplicazione** del materiale genetico (il DNA) in modo che le due nuove cellule possiedano ciascuna un corredo genetico completo e identico;
3. la cellula deve distribuire equamente il DNA duplicato fra le due cellule figlie con un processo chiamato **segregazione**;
4. devono essere sintetizzati enzimi e organuli per le nuove cellule e si deve aggiungere nuovo materiale alla membrana plasmatica (e alla parete cellulare, quando è presente), in modo che le due cellule si possano separare attraverso un processo detto **citodieresi**.

Perché le nuove cellule originate dalla divisione cellulare siano perfettamente funzionanti, è fondamentale che sia la duplicazione del DNA sia la segregazione avvengano con grande precisione.

Ricorda La **divisione cellulare** è il processo grazie al quale una cellula si divide in due cellule figlie.

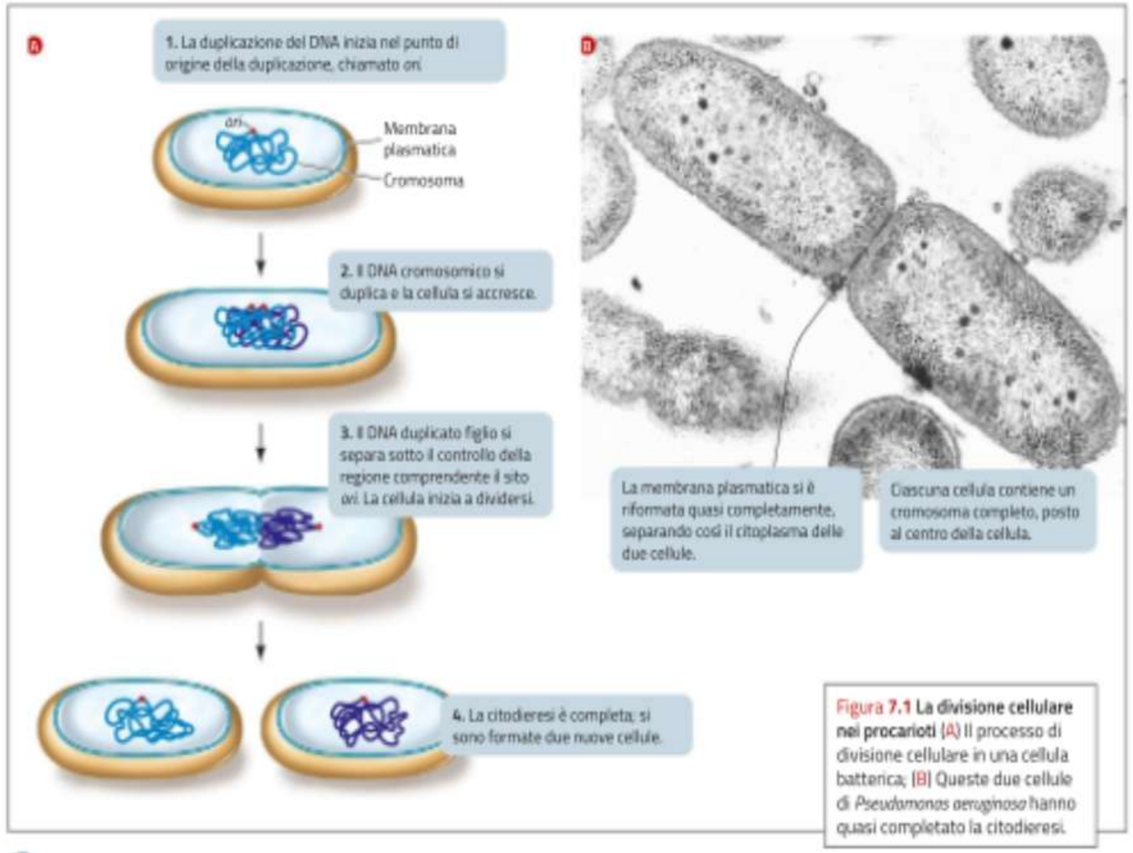


Figura 7.1 La divisione cellulare nei procarioti (A) Il processo di divisione cellulare in una cellula batterica; (B) Queste due cellule di *Pseudomonas aeruginosa* hanno quasi completato la citodieresi.

2 I procarioti si dividono per scissione binaria

Il modello più semplice di divisione cellulare si osserva nei procarioti, cioè nei batteri e negli archei. In genere questi organismi unicellulari possiedono un solo cromosoma circolare formato da una singola molecola di DNA, strettamente ripiegata e legata a proteine. Le proteine del cromosoma non portano informazioni genetiche ma «aiutano» la molecola di DNA a compattarsi: se fosse distesa, infatti, sarebbe quasi un migliaio di volte più grande dell'intera cellula.

Nei procarioti la divisione cellulare prende il nome di **scissione binaria**: la cellula cresce di dimensioni, duplica il proprio DNA e poi si divide producendo due nuove cellule identiche alla cellula madre. La figura **7.1A** illustra le diverse fasi della scissione binaria.

1. Il cromosoma batterico posto al centro della cellula inizia a duplicarsi. La molecola del DNA è molto lunga e non può distendersi interamente nella cellula, perciò si duplica mentre si srotola.
2. La segregazione ha inizio mentre il DNA si duplica: la cellula si allunga e le due molecole di DNA in formazione si spostano verso le estremità opposte della cellula.
3. Dopo che la duplicazione del cromosoma si è conclusa, ha inizio la citodieresi, ovvero la separazione delle due cellule figlie (figura **7.1B**). Il primo evento della citodieresi è una strozzatura della membrana plasmatica, che forma un anello simile al cordone che chiude una borsa. A mano a mano che l'anello si stringe, a livello della parete cellulare si deposita nuovo materiale che finisce per separare le due cellule.

Le due cellule prodotte sono geneticamente **identiche**; esse si accrescono e possono a loro volta andare incontro, anche in tempi brevi, a una nuova scissione binaria.

Nei procarioti, i segnali per l'inizio della divisione cellulare dipendono da fattori esterni, come le condizioni ambientali o la concentrazione di sostanze nutrienti. Per esempio, il batterio *Escherichia coli* in condizioni favorevoli può dividersi anche ogni 20 minuti.

Ricorda Nei batteri la divisione cellulare avviene per **scissione binaria**: la cellula cresce di dimensioni, duplica il proprio DNA e poi si divide, producendo due cellule identiche.

verifiche di fine lezione

Rispondi

A Qual è il ruolo della divisione cellulare negli organismi unicellulari e pluricellulari?

B Indica i quattro eventi fondamentali perché possa avvenire la divisione cellulare.

C Descrivi le fasi della scissione binaria.

lezione

2

La mitosi e il ciclo cellulare

Negli organismi pluricellulari le cellule non si dividono in continuazione né con un ritmo costante. In una pianta o in un animale, infatti, i segnali per la divisione cellulare non dipendono dalle esigenze di una singola cellula, ma dai bisogni dell'intero organismo. Alcuni tipi di cellule, come i globuli rossi del sangue, maturando perdono del tutto la capacità di dividersi. Altri, come le cellule embrionali, si dividono molto rapidamente.

3 Il ciclo cellulare

In un organismo pluricellulare, una cellula rimane vitale e funzionante finché non si divide oppure muore. Il tempo che trascorre prima che una cellula si divida non è costante, ma varia in relazione al compito svolto all'interno dell'organismo e al momento dello sviluppo.

Il **ciclo cellulare** è l'insieme degli eventi compresi tra la formazione di una cellula e la sua divisione in due cellule figlie oppure la sua morte. Questo processo può essere suddiviso in due stadi: l'interfase e la fase mitotica o fase M (figura **7.2**).

L'**interfase** è il tempo che intercorre tra una divisione e l'altra ed è il periodo più lungo della vita cellulare. Durante questo periodo, la cellula svolge un'intensa attività metabolica e aumenta le proprie dimensioni. A sua volta, l'interfase si divide in tre sottofasi:

- Il periodo che va dalla fine di una mitosi all'inizio della fase S si chiama **sottofase G1** (dall'inglese *gap*, «intervallo»); essa costituisce la maggior parte della vita della cellula, durante la quale essa sintetizza molecole e si accresce;
- quando giunge il momento di dividersi, la cellula entra nella **sottofase S** (S sta per *sintesi*) durante la quale duplica il proprio DNA e continua ad accrescersi;
- la **sottofase G2** separa la fine della sottofase S dall'inizio della fase mitotica del ciclo cellulare; in questa fase iniziano a formarsi le strutture che serviranno per la mitosi.

UN MINUTO DI BIOLOGIA
Il ciclo cellulare

La **fase mitotica** (o **fase M**) è lo stadio in cui la cellula si divide e comprende due momenti principali:

- la **mitosi**, in cui la membrana nucleare scompare e il DNA migra alle estremità opposte della cellula, dove si formano due nuovi nuclei;
- la **citodieresi**, durante il quale il citoplasma si divide in due e si formano due cellule distinte, ciascuna avvolta da una propria membrana e dotata di un proprio nucleo.

Ricorda Il **ciclo cellulare** è l'insieme degli eventi compresi tra la formazione di una cellula e la sua divisione; si compone di due momenti, chiamati **interfase** e **fase M**, divisi a loro volta in sottofasi.

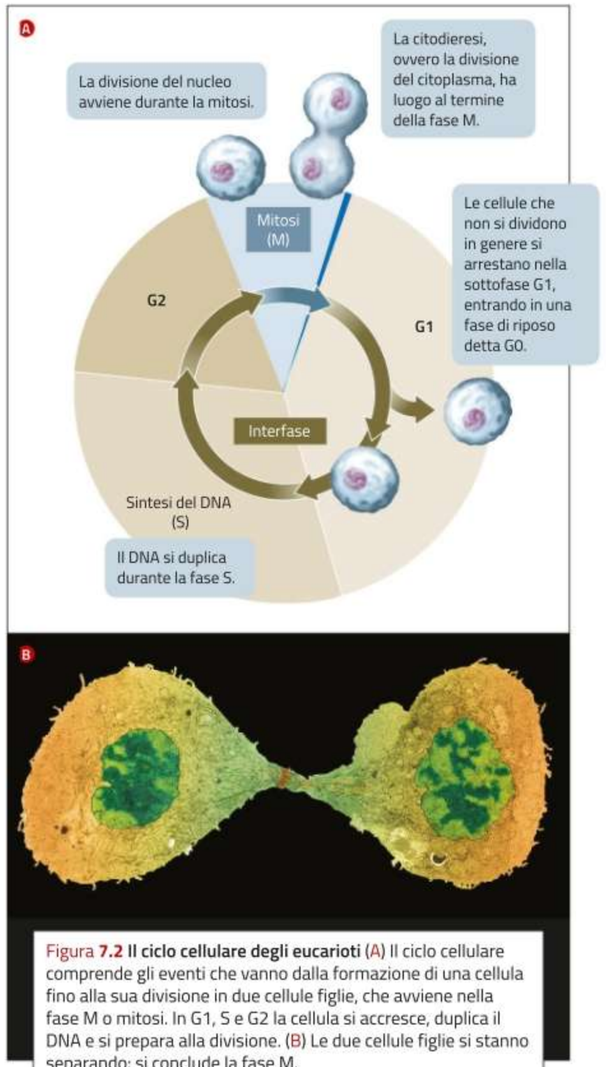


Figura **7.2** **Il ciclo cellulare degli eucarioti** (A) Il ciclo cellulare comprende gli eventi che vanno dalla formazione di una cellula fino alla sua divisione in due cellule figlie, che avviene nella fase M o mitosi. In G1, S e G2 la cellula si accresce, duplica il DNA e si prepara alla divisione. (B) Le due cellule figlie si stanno separando: si conclude la fase M.

4 Il controllo del ciclo cellulare

In che modo la cellula decide qual è il momento giusto per entrare nella fase S oppure nella fase M? Numerosi esperimenti dimostrano l'esistenza di segnali interni che controllano questi passaggi.

I segnali che controllano i passaggi da una fase all'altra (per esempio dalla fase G1 a S) dipendono dall'attivazione di una classe di enzimi chiamati *chinasi ciclina-dipendente* o **Cdk**. Ciascuno di questi enzimi catalizza il trasferimento di un gruppo fosfato dall'ATP a una specifica proteina bersaglio (fosforilazione):

$$\underset{\text{(inattiva)}}{\text{proteina}} + \text{ATP} \xrightarrow{\text{proteina chinasi}} \underset{\text{(attiva)}}{\text{proteina-P}} + \text{ADP}$$

La fosforilazione modifica la carica elettrica della proteina e ne cambia anche la forma e la funzione. Queste modifiche sono importanti per dare il via alle fasi del ciclo cellulare.

Le Cdk non agiscono da sole: per diventare attive, esse devono legarsi a un secondo tipo di proteine, chiamate **cicline**. È il **complesso ciclina-Cdk** ad agire da proteina-chinasi e a indurre il passaggio dalla sottofase G1 alla sottofase S, attraverso l'attivazione per fosforilazione di un'altra proteina che regola il ciclo cellulare. Poi la ciclina si dissocia e la Cdk torna ad essere inattiva (figura **7.3**). Esistono diverse Cdk che lavorano solo con specifiche cicline, fosforilando una proteina bersaglio. Ciascun complesso agisce in una determinata fase di transizione del ciclo cellulare. Per esempio, la Cdk2 è associata alla ciclina A e controlla il passaggio da S a G2.

In un certo senso, i complessi ciclina-Cdk funzionano da «posti di blocco»: qui avviene il controllo dell'avanzamento del ciclo cellulare per stabilire se si può passare alla tappa successiva. Esistono posti di blocco in diversi altri punti del ciclo cellulare; per esempio, alla fine della fase S c'è un posto di blocco per controllare che la duplicazione del DNA sia completa: se non lo è, il ciclo si interrompe prima di passare alla mitosi.

Il cancro è il risultato di una divisione cellulare incontrollata, dovuta in alcuni casi a un danneggiamento nei meccanismi ciclina-Cdk. Per esempio, in alcune forme di tumore alla mammella a crescita rapida si riscontra un'eccessiva quantità di una specifica ciclina, la ciclina D, che stimola eccessivamente le Cdk attivando la divisione cellulare. Al contrario un'altra proteina, chiamata p53, impedisce la divisione nelle cellule normali stimolando la sintesi di un inibitore delle Cdk chiamato p21. Oltre la metà dei tumori umani presenta una p53 difettosa, da cui deriva la mancanza di controlli nel ciclo cellulare. Le proteine come p21 e p53 che bloccano il ciclo cellulare prendono il nome di **oncosoppressori**.

Ricorda Il passaggio tra una fase e l'altra del ciclo cellulare dipende dall'attivazione di alcuni enzimi chiamati **Cdk** che catalizzano il trasferimento di un gruppo fosfato dall'ATP a una proteina bersaglio.

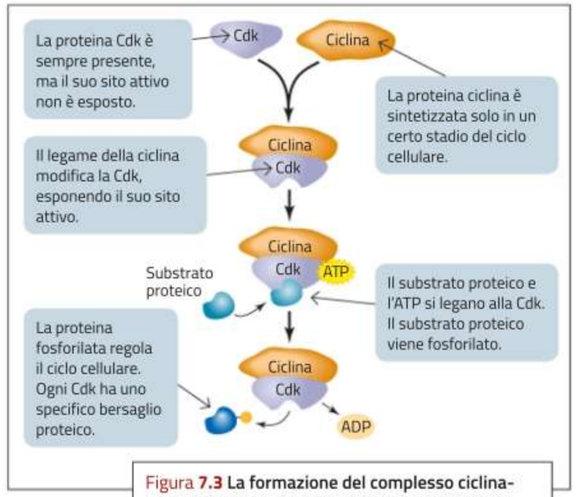


Figura **7.3** **La formazione del complesso ciclina-Cdk** Il legame di una ciclina modifica la struttura tridimensionale di una Cdk inattiva, attivandola.

THE FUTURE OF SCIENCE

Rock around the cell clock

The life of a cell proceeds through a series of discrete periods called G1 (gap 1), S (synthesis), G2 (gap 2), and M (mitosis), which together collectively constitute the cell cycle. In replicating mammalian cells, the entire cell cycle lasts about 24 hours, but the duration of each period is different. G1, for example, can take up half of the entire cell cycle time, while S usually has a duration of 6 hours and G2 of about 4 hours. Mitosis is the shortest phase lasting about 2 hours. But how does the cell cycle clock keep such precise timing?

The answer was found by three British scientists who shared the Nobel Prize in Medicine in 2001: Paul Nurse, Leland Hartwell and Tim Hunt. In the 1970s, these scientists discovered that the cell cycle clock of eukaryotic cells is regulated by two classes of proteins: the cyclins and the cyclin dependent kinases (Cdks). Cyclins are small proteins produced by cells at a specific moment of the cell cycle. There are cyclins made only in the G1 phase or in the S phase or in the M phase. Each type of cyclin is associated with a specific Cdk. These are enzymes able to regulate the activity of other proteins, particularly those responsible for the different tasks to be carried out in each phase (for example DNA replication in S, or chromosome segregation in M). Therefore, in order to enter the S phase, the cell produces a specific cyclin that binds its cognate Cdk, which activates the proteins responsible for DNA replication. When mitosis is needed, the S-phase cyclin is degraded and the cell produces another cyclin specific to a different Cdk, responsible for the activation of the proteins required for mitotic division. The fluctuation of the levels of the different cyclins sets the timing for the different phases of the cell cycle, as much as the oscillating pendulum gives the pace to a grandfather's clock.

Answer the questions

1. How long does each phase of the cell cycle last?
2. What element regulates the timing of the different phases?

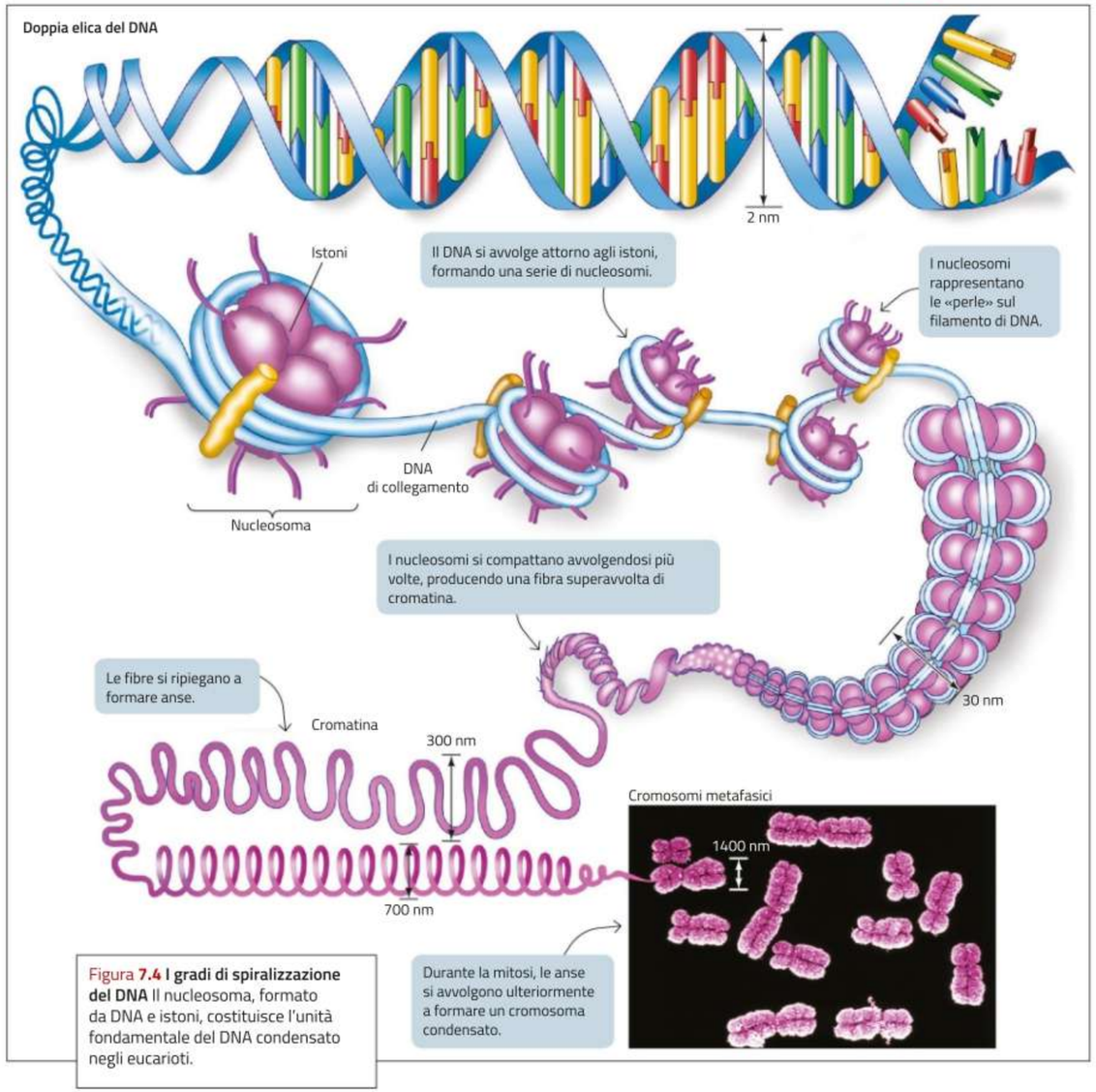


Figura 7.4 **I gradi di spiralizzazione del DNA** Il nucleosoma, formato da DNA e istoni, costituisce l'unità fondamentale del DNA condensato negli eucarioti.

5 La duplicazione e la spiralizzazione del DNA

Negli eucarioti le molecole di DNA sono molto più lunghe che nei procarioti: se il DNA contenuto in una delle tue cellule venisse srotolato, raggiungerebbe 2 metri di lunghezza. Ma il nucleo di una cellula ha un diametro di soli 5 μm (cioè di 0,000 005 m). Tutto questo DNA può essere contenuto in uno spazio così piccolo grazie a un complesso meccanismo di *spiralizzazione*.

La **spiralizzazione del DNA** consiste in una serie di ripiegamenti della molecola, che si avvolge ordinatamente su sé stessa grazie alla presenza di particolari proteine chiamate **istoni**. I ripiegamenti avvengono per stadi seguendo uno schema ben preciso, descritto nella figura 7.4. Guardandola puoi comprendere come successivi livelli di avvolgimento e ripiegamento consentano al nucleo della cellula di contenere un'enorme quantità di DNA.

Il grado di spiralizzazione delle molecole di DNA si modifica durante il ciclo cellulare:

- durante la sottofase G1, le molecole di DNA formano un groviglio di filamenti che forma la cromatina (figura 7.5A); in questa fase il DNA è poco spiralizzato, perché le informazioni che contiene devono essere «lette» e utilizzate dalla cellula per la sintesi delle proteine;
- quando la cellula entra nella fase M, l'aspetto del DNA cambia: ogni molecola di DNA duplicata si spiralizza strettamente. Al posto della cromatina, nel nucleo ora sono visibili diversi corpi compatti: i **cromosomi** (figura 7.5B).

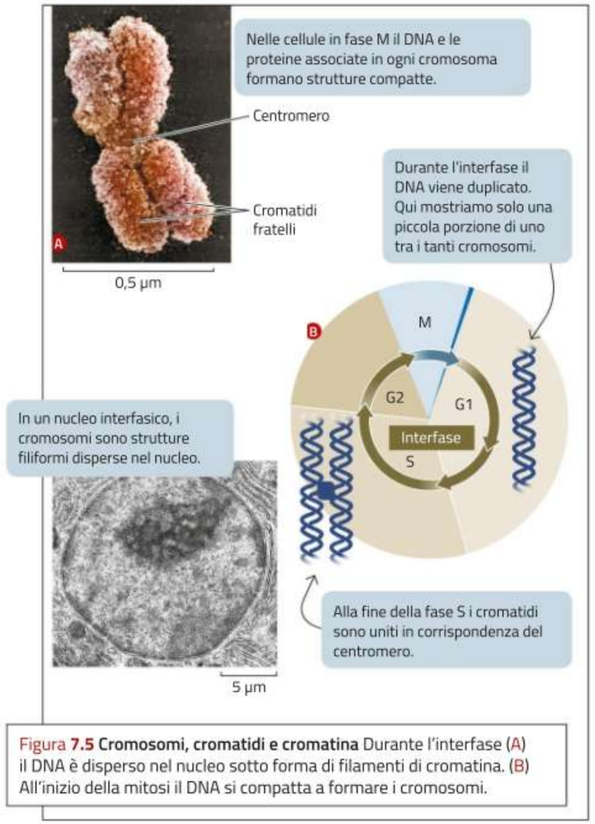


Figura 7.5 **Cromosomi, cromatidi e cromatina** Durante l'interfase (A) il DNA è disperso nel nucleo sotto forma di filamenti di cromatina. (B) All'inizio della mitosi il DNA si compatta a formare i cromosomi.

Cromosòma è un termine coniato nel 1888 dall'anatomista Heinrich von Waldeyer, che unì le radici greche *chrôma*, «colore», e *sôma*, «corpo», per sottolineare la caratteristica dei cromosomi di colorarsi se trattati con specifiche sostanze chimiche. La parola *chrôma* ricorre anche nei termini **cromatìna** e **cromatìdio**.

Il numero di cromosomi nelle cellule eucariotiche è specifico per ogni specie; nella specie umana, per esempio, una cellula somatica in fase G1 o G2 contiene 23 coppie di cromosomi. Quando una cellula è in procinto di dividersi ne contiene un numero doppio, quindi 46 coppie.

All'inizio della mitosi, ciascun cromosoma risulta formato da due molecole di DNA identiche ed estremamente compattate su loro stesse, dette **cromatidi fratelli** (cromatidio al singolare); i cromatidi fratelli sono uniti in una regione centrale chiamata **centròmero**.

La duplicazione e la spiralizzazione dei cromatidi sono due eventi indispensabili perché la mitosi possa avvenire correttamente: solo così infatti è possibile separare e distribuire equamente le molecole di DNA nei due nuclei in formazione.

Ricorda Prima della sottofase S il DNA non è spiralizzato e si trova sotto forma di **cromatina**; alla fine della sottofase S è duplicato e all'inizio della fase M si condensa a formare i **cromosomi**, ciascuno composto da due **cromatidi fratelli**.

La spiralizzazione del DNA ha un doppio ruolo

Le sequenze del DNA contengono tutte le istruzioni per la vita delle nostre cellule; la lettura di tali istruzioni dipende anche dal grado di spiralizzazione della molecola.

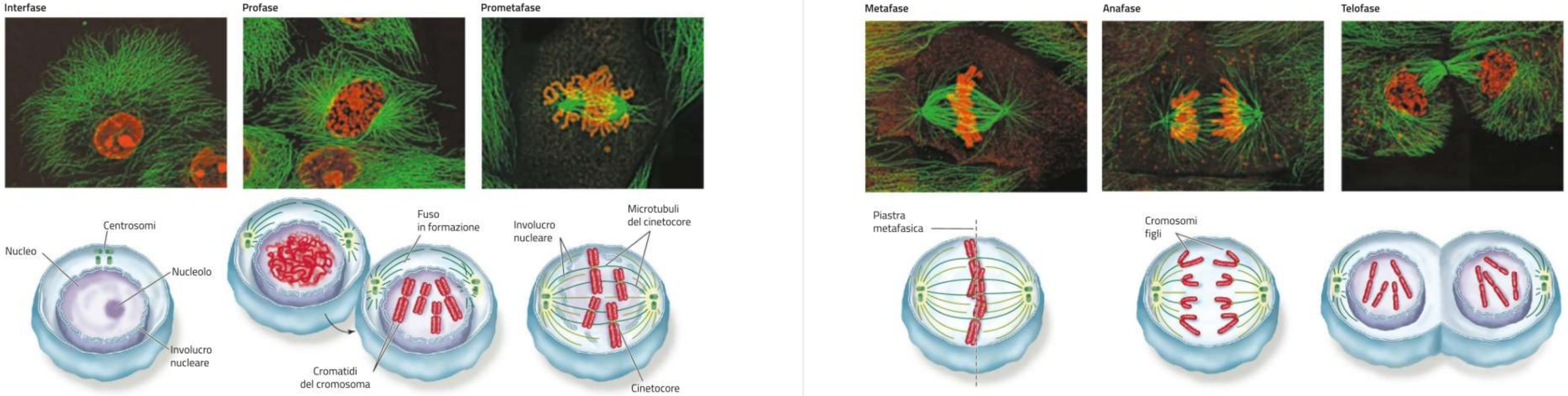
PER SAPERNE DI PIÙ

Il DNA di un individuo contiene tutte le istruzioni necessarie a guidarne lo sviluppo. La sequenza di nucleotidi rappresenta però solo una parte delle informazioni necessarie: perché un organismo si sviluppi in modo coordinato, ciascuna cellula deve estrapolare dal DNA solo le informazioni che sono richieste in quel preciso momento. Immaginiamo che il DNA sia un gigantesco spartito e i nucleotidi la sequenza di note. Perché l'esecuzione del brano sia armoniosa, il direttore d'orchestra deve controllare il momento in cui ogni strumento suonerà.

Nella cellula, il compito di direttore spetta alla spiralizzazione del DNA. Come abbiamo visto, gli istoni consentono di ripiegare il DNA all'interno del nucleo; questa però non è la loro unica funzione: grazie a particolari proprietà, gli istoni possono cambiare il grado di ripiegamento del DNA e modularne il funzionamento. Alcune zone di DNA si presentano con ripiegamenti molto compatti: questi sono gli strumenti che rimangono in silenzio; in altre zone, la spiralizzazione è invece più allentata e gli strumenti possono suonare le note dello spartito.

Modulare il ripiegamento del DNA ha ricadute importanti. La prima è che, nonostante il DNA sia il medesimo in tutte le cellule, non funziona in tutte allo stesso modo: questo è il meccanismo che permette ad uno stesso individuo di avere cellule diverse, come un globulo rosso o un neurone. La seconda conseguenza è che il funzionamento del DNA può variare: le proprietà degli istoni non sono immutabili ma risentono dello stile di vita. Questi effetti sono visibili nelle coppie di gemelli omozigoti, il cui DNA è perfettamente identico.

Tuttavia, le diverse abitudini (fumo, alimentazione o farmaci) possono avere ricadute diverse sui loro istoni; in tarda età, due gemelli avranno ancora un DNA identico, ma dal punto di vista del funzionamento del DNA saranno due persone completamente diverse. Questo spiega, per esempio, perché certe malattie si manifestino solo in uno dei due gemelli. Un individuo non è solo frutto della sequenza del proprio DNA, ma anche di come il DNA *funziona*.



1. Durante la fase S dell'interfase, il nucleo duplica il proprio DNA e i centrosomi.

2. La cromatina si avvolge progressivamente divenendo via via più compatta e condensandosi in cromosomi. Ogni cromosoma è formato da una coppia di cromatidi fratelli identici; il nucleolo scompare.

3. L'involucro nucleare si frammenta. Compaiono i microtubuli che connettono i cinetocori ai poli. I cromosomi si dirigono verso il centro della cellula.

4. Tutti i centromeri dei cromosomi sono allineati al centro della cellula. I cromatidi sono ancorati a uno dei due poli della cellula attraverso i microtubuli agganciati al cinetocore.

5. I cromatidi fratelli si separano e i nuovi cromosomi figli cominciano a spostarsi verso i poli.

6. I cromosomi figli raggiungono i poli. Quando la telofase si conclude, l'involucro nucleare e i nucleoli si riformano, la cromatina diventa meno compatta e la cellula entra in una nuova interfase.

A

6 Le fasi della mitosi

Durante la **mitosi**, un nucleo dà origine a due nuclei figli geneticamente identici fra loro e al nucleo iniziale. Sebbene la mitosi sia una successione continua di eventi, conviene suddividerla in una serie di stadi che prenderemo in considerazione uno a uno (figura **7.6A**).

Durante la profase si forma il fuso mitotico. Quando la cellula entra in profase, al suo interno avvengono alcuni cambiamenti: i cromosomi si spiralizzano e ciascuno di essi appare formato da due cromatidi fratelli, uniti a livello del centromero; nella regione del centromero si assemblano due strutture proteiche, una per ciascun cromatidio, dette **cinetòcori**, importanti per il movimento dei cromosomi. Affinché la segregazione dei cromatidi avvenga in modo corretto, durante la profase compare il **fuso mitotico** (figura **7.6B**), che ha la funzione di guidare i movimenti dei cromosomi. Il fuso mitotico è costituito da **microtubuli** che prendono origine da due organuli chiamati **centrosomi**. In molti organismi, il centrosoma consiste di un paio di **centrioli** disposti a 90 gradi l'uno rispetto all'altro. Ogni centriolo è un tubo cavo formato da 9 triplette di microtubuli. Durante la fase S il centrosoma si duplica, e all'inizio della profase i due centrosomi si separano portandosi alle estremità opposte della cellula. Questa migrazione identifica i poli verso i quali i cromosomi si dirigeranno durante l'anafase.

Le cellule delle piante e dei funghi non possiedono centrosomi, ma due strutture dette *centri organizzatori dei microtubuli* che svolgono la stessa funzione.

Nella prometafase l'involucro nucleare scompare completamente. La profase è seguita dalla prometafase, caratterizzata dalla completa scomparsa della membrana nucleare. I due cromatidi fratelli di ciascun cromosoma si attaccano per mezzo del cinetocore ai microtubuli del fuso. Alla fine della prometafase i cromatidi fratelli iniziano a spostarsi, ma sono ancora uniti a livello del centromero.

Nella metafase i cromosomi si allineano al centro della cellula. All'inizio della metafase il fuso mitotico è completo e i due centrosomi si trovano alle estremità della cellula. I cromosomi hanno raggiunto il centro della cellula e i centromeri si sono allineati lungo il piano equatoriale formando la **piastra metafasica** (o *piastra equatoriale*). La metafase è il momento migliore per osservare la dimensione e la forma dei cromosomi, perché ora sono compatti e spiralizzati al massimo.

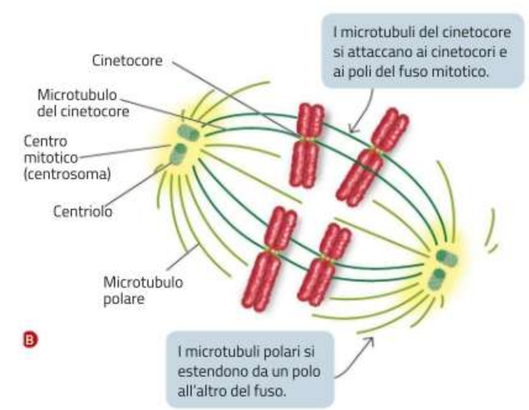
Nel corso dell'anafase i cromatidi fratelli si separano. Durante l'anafase, i centromeri di ciascun cromosoma si staccano e i due cromatidi fratelli si separano, spostandosi verso le estremità opposte del fuso mitotico. Grazie alle proteine motrici che utilizzano l'energia dell'ATP, i cinetocori avanzano lungo i microtubuli, trascinando con sé i cromosomi.

Da questo momento ciascun cromatidio viene considerato un cromosoma indipendente e prende il nome di **cromosoma figlio**. L'anafase termina quando le due serie di cromosomi figli hanno raggiunto i due poli della cellula.

Durante la telofase il fuso si dissolve e i cromosomi si despiralizzano. Nella telofase i cromosomi si despiralizzano e ricompare la cromatina. Gli involucri nucleari e i nucleoli, che si erano disgregati durante la profase, si riaggregano.

La mitosi è un processo straordinariamente preciso: il risultato consiste in due nuclei identici fra loro che contengono lo stesso corredo genetico del nucleo che li ha generati. Nella specie umana, dunque, partendo da una cellula madre contenente 23 coppie di cromosomi (ognuno costituito dalla duplicazione da due cromatidi fratelli dopo la duplicazione del DNA) si otterranno due nuclei figli contenenti ciascuno 23 coppie di cromosomi formati però da un singolo cromatidio. In seguito, i due nuclei figli si dovranno separare in due cellule distinte, il che richiede la divisione del citoplasma (*citodieresi*).

Ricorda La mitosi è composta da cinque fasi distinte: **profase**, **prometafase**, **metafase**, **anafase** e **telofase**, a cui fa seguito la citodieresi; ogni cellula figlia riceve un corredo genetico identico a quello della cellula madre.



B

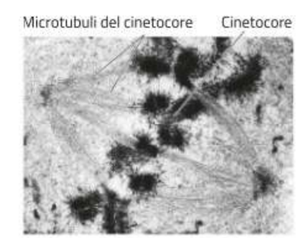


Figura **7.6 La mitosi** (A) La divisione mitotica dà origine a due nuclei figli geneticamente identici fra loro e a quello di partenza. Nelle microfotografie, i microtubuli che formano il fuso mitotico sono colorati in verde e i cromosomi in rosso. (B) Il fuso mitotico in una cellula animale in metafase.

7 La citodieresi

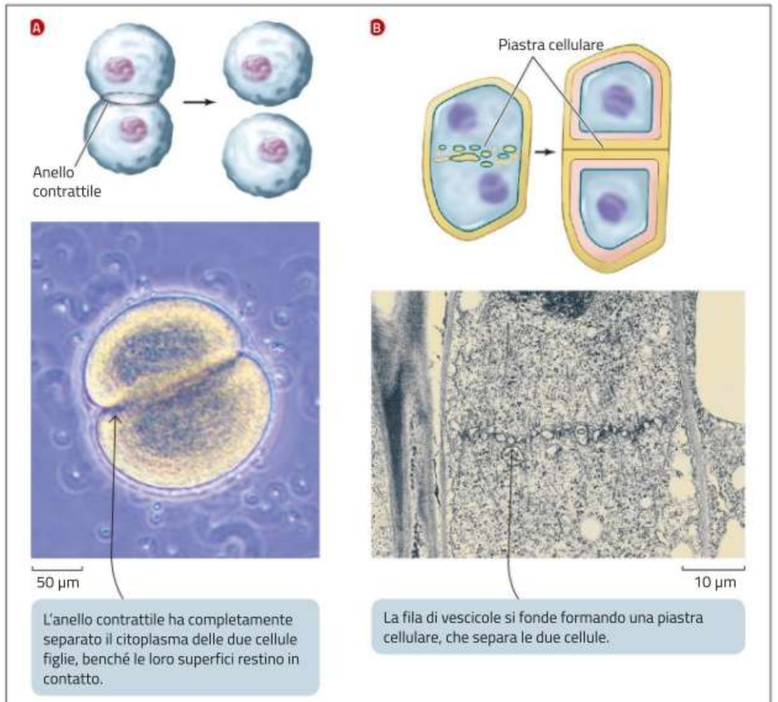
Dieresi deriva dal greco *diáiresis*, «separazione». Unendolo al prefisso *cito-* otteniamo *citodieresi*, che significa «separazione della cellula».

Con la parola «mitosi» si intende la sola divisione del nucleo; la successiva divisione del citoplasma cellulare si realizza attraverso la **citodièresi**. Questo processo può compiersi con modalità diverse a seconda che si verifichi in una cellula vegetale e in una cellula animale.

1. Nelle **cellule animali**, la separazione del citoplasma inizia con l'assemblaggio di un anello contrattile posto tra i due nuclei, subito sotto la membrana plasmatica. L'anello contrattile, costituito da filamenti di actina e miosina che scorrono l'uno sull'altro, inizia a stringersi creando una strozzatura che diviene sempre più profonda e che divide la cellula a metà. Il processo continua fino a che le cellule si separano del tutto (figura **7.7A**).
2. A causa della presenza di una parete cellulare, il citoplasma delle **cellule vegetali** si divide in modo diverso. In queste cellule, quando il fuso mitotico si disgrega compaiono lungo la piastra equatoriale (ovvero a metà strada fra i due nuclei figli) alcune vescicole membranose prodotte dall'apparato di Golgi. Spinte lungo i microtubuli da una proteina motrice, queste vescicole si fondono e formano una nuova membrana plasmatica, mentre il loro contenuto contribuisce alla formazione di una *piastra cellulare* che costituisce l'inizio di una nuova parete cellulare (figura **7.7B**).

A seguito della citodieresi, entrambe le cellule figlie contengono tutte le componenti di una cellula completa (tabella **7.1**). Mentre la ripartizione esatta dei cromosomi è assicurata dalla mitosi, non è necessario che organuli come i ribosomi e i cloroplasti vengano distribuiti equamente fra le due cellule figlie: è sufficiente che ciascuna cellula ne contenga almeno qualcuno. Di conseguenza, la loro ripartizione fra le cellule figlie non è affidata ad alcun meccanismo dotato di una precisione paragonabile a quella della mitosi.

Ricorda La **citodieresi** è il processo di divisione del citoplasma; nelle cellule animali avviene per strozzatura della membrana plasmatica, mentre nelle cellule vegetali per deposizione di vescicole il cui contenuto formerà la nuova parete cellulare.



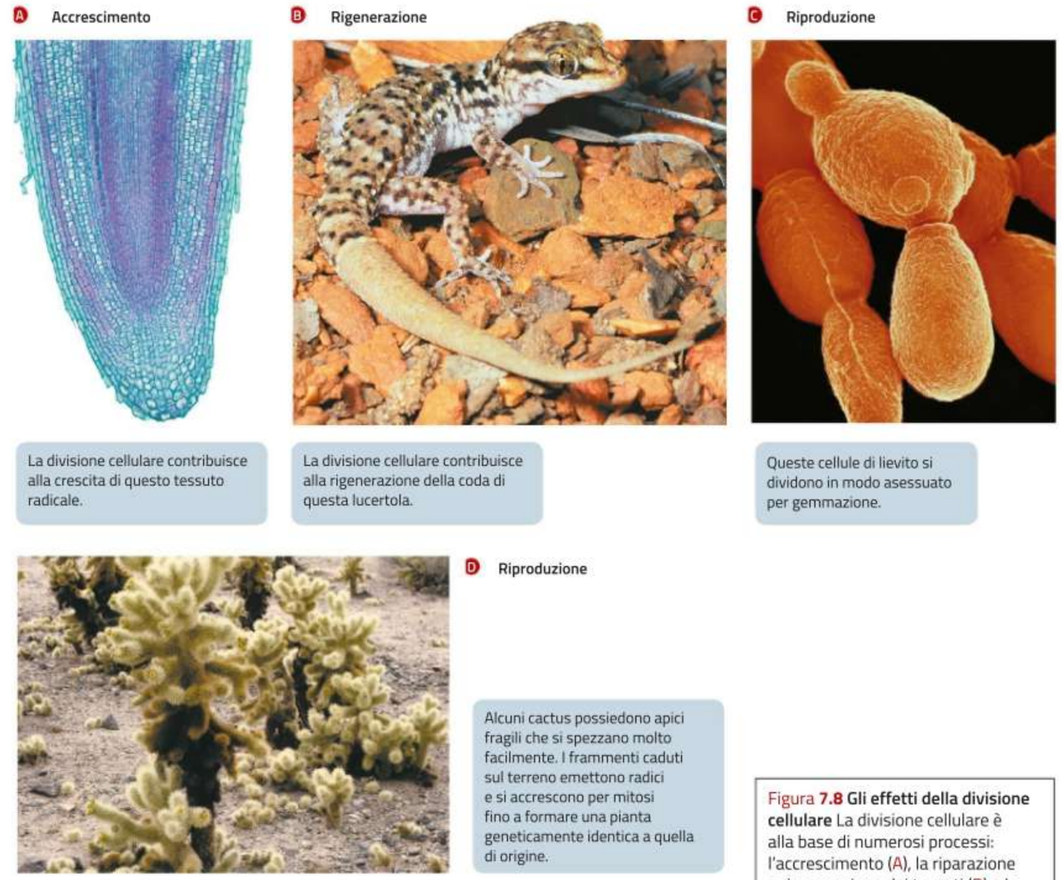
L'anello contrattile ha completamente separato il citoplasma delle due cellule figlie, benché le loro superfici restino in contatto.

La fila di vescicole si fonde formando una piastra cellulare, che separa le due cellule.

Figura **7.7 La citodieresi nelle cellule animali e nelle cellule vegetali** (A) Lo zigote, ovvero la cellula uovo fecondata, di un riccio di mare durante la citodieresi. (B) Fotografia al microscopio elettronico di una cellula vegetale che deposita la parete cellulare al termine della mitosi.

Fase	Eventi
Interfase	
G1	La cellula si accresce.
S	Il DNA si duplica.
G2	Inizia la sintesi del fuso; la cellula si prepara alla mitosi.
Mitosi	
Profase	I cromosomi si condensano; il fuso si assembla.
Prometafase	La membrana nucleare si dissolve; i cromosomi si attaccano al fuso
Metafase	I cromosomi si allineano sulla piastra equatoriale.
Anafase	I cromatidi si separano e migrano ai poli della cellula.
Telofase	I cromosomi si despiralizzano; si riforma la membrana nucleare.
Citodieresi	Le due cellule figlie si separano; si riformano la membrana plasmatica e la parete cellulare (nelle cellule vegetali).

Tabella **7.1 Gli eventi del ciclo cellulare** Il riepilogo degli eventi più importanti che si verificano durante l'interfase e la mitosi di una cellula eucariotica.



La divisione cellulare contribuisce alla crescita di questo tessuto radicale.

La divisione cellulare contribuisce alla rigenerazione della coda di questa lucertola.

Queste cellule di lievito si dividono in modo asessuato per gemmazione.

Alcuni cactus possiedono apici fragili che si spezzano molto facilmente. I frammenti caduti sul terreno emettono radici e si accrescono per mitosi fino a formare una pianta geneticamente identica a quella di origine.

Figura **7.8 Gli effetti della divisione cellulare** La divisione cellulare è alla base di numerosi processi: l'accrescimento (A), la riparazione e rigenerazione dei tessuti (B) e la riproduzione asessuata (C, D).

8 La divisione cellulare è alla base della riproduzione asessuata

Negli eucarioti, la divisione cellulare interviene in processi diversi: serve per l'accrescimento dell'organismo (figura **7.8A**) e per rinnovare le cellule invecchiate o danneggiate (figura **7.8B**) ed è indispensabile per la riproduzione. Gli organismi eucariotici infatti possono riprodursi in due modi: per via asessuata o per via sessuata.

La **riproduzione asessuata** (o *riproduzione vegetativa*) è basata sulla divisione mitotica del nucleo. Un organismo che si riproduce asessualmente può essere unicellulare come il lievito della figura **7.8C**, che si riproduce a ogni ciclo cellulare, o pluricellulare come il cactus della figura **7.8D**. In ogni caso, nella riproduzione asessuata la prole è costituita da un clone dell'organismo di partenza: tutti i figli infatti sono *geneticamente identici* al genitore.

La riproduzione asessuata è un sistema efficace e molto diffuso in natura per moltiplicare rapidamente il numero di individui. Ma esiste anche un altro meccanismo di divisione della cellula eucariotica, chiamato *meiosi*, che invece genera diversità genetica. Come vedremo tra poco, tale meccanismo è strettamente legato ai processi di riproduzione sessuata.

Ricorda La **riproduzione asessuata** avviene per mitosi e produce una prole geneticamente identica al genitore. La divisione mitotica è importante anche per l'accrescimento degli organismi e la riparazione dei tessuti.

verifiche di fine lezione

Rispondi

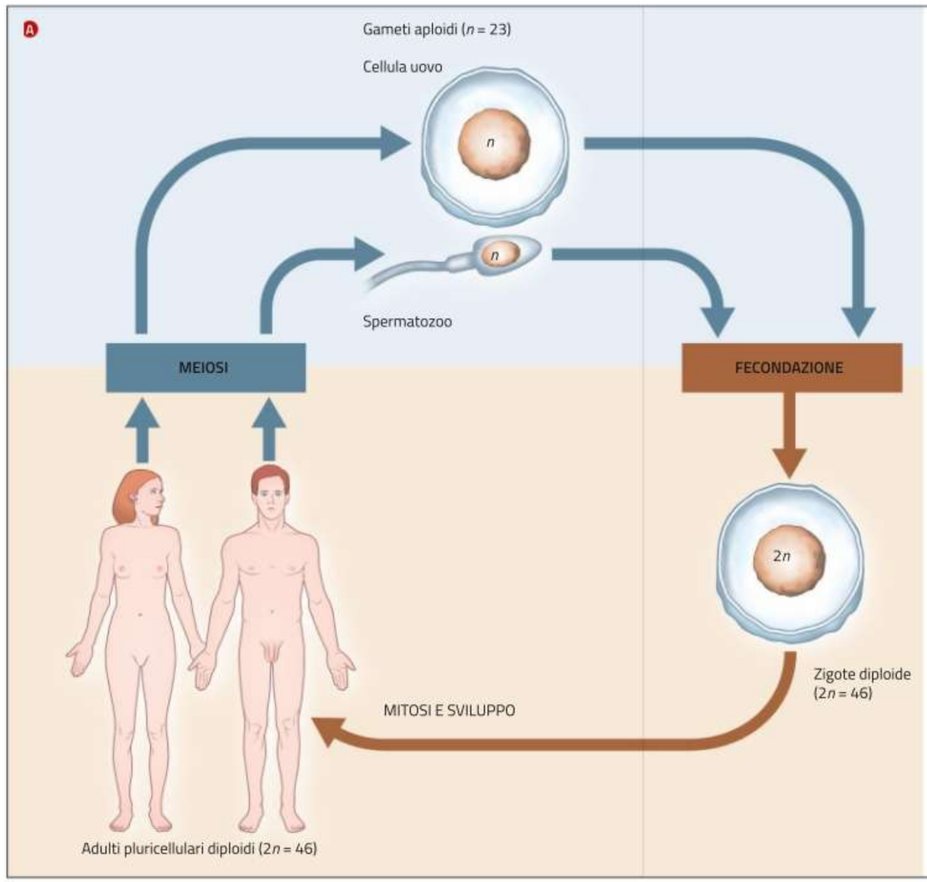
A Descrivi le fasi del ciclo cellulare.
B In che modo si attua la spiralizzazione del DNA?
C Elenca le fasi della mitosi e descrivine gli eventi principali.

lezione

3

La meiosi è alla base della riproduzione sessuata

In una specie che si riproduce per via sessuata, ogni individuo è sempre unico e diverso da tutti gli altri. La riproduzione sessuata, infatti, produce organismi che non sono mai identici né ai genitori, né ai propri fratelli. Nel corso della storia evolutiva, specie differenti hanno messo a punto forme diverse di riproduzione sessuata: tutte però richiedono la fecondazione e la meiosi.



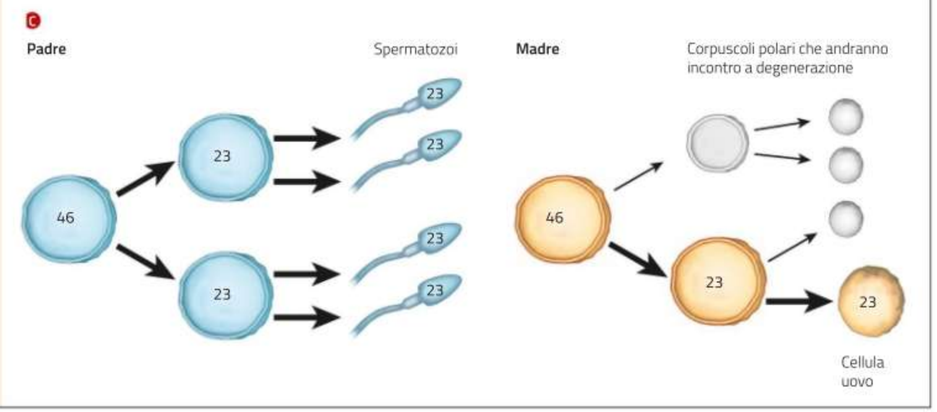


Figura **7.9** **Cellule diploidi e cellule aploidi nello stesso organismo** (A) Negli organismi che si riproducono per via sessuata convivono cellule aploidi, i gameti, e cellule diploidi, le cellule somatiche. (B) Durante la fecondazione, un unico spermatozoo penetrerà nella cellula uovo producendo uno zigote diploide. (C) Durante la formazione dei gameti (spermatozoi e cellule uovo) il numero di cromosomi si dimezza.

9 La riproduzione sessuata avviene grazie alla meiosi

A differenza della riproduzione asessuata, la **riproduzione sessuata** produce organismi che non sono geneticamente identici ai genitori (figura **7.9A**). L'organismo figlio si sviluppa infatti da una cellula chiamata *zigote* prodotta in seguito alla **fecondazione**, cioè alla fusione di due cellule speciali chiamate *gameti*. Ognuno dei due genitori contribuisce con un gamete alla formazione del nuovo individuo.

Negli animali, e quindi anche nella specie umana, la maggior parte delle cellule non è specializzata per la riproduzione; queste cellule sono dette **cellule somatiche** e sono **diploidi**, cioè contengono ciascuna una doppia serie di cromosomi, che si indica con $2n$. Ogni cromosoma, quindi, è presente in duplice copia: il primo proviene da un genitore, il secondo dall'altro.

Le tue cellule somatiche, per esempio, possiedono 46 cromosomi: 23 sono di origine materna e 23 di origine paterna. I due cromosomi che costituiscono una coppia sono chiamati **cromosomi omologhi**. I membri di una coppia di omologhi sono simili per dimensione e forma, e portano le stesse informazioni genetiche.

Diversamente dalle cellule somatiche, i gameti contengono una singola serie di cromosomi, cioè un solo omologo di ciascuna coppia. Il numero di cromosomi tipico di un gamete si indica con n e la cellula è definita **aploide**. Questo è necessario perché in seguito alla fecondazione si formi uno zigote con il corretto numero di cromosomi. Il processo che dimezza il numero di cromosomi presenti nei gameti è la **meiosi**, che si verifica in cellule specifiche poste negli organi riproduttivi (testicoli e ovaie) chiamate cellule germinali.

La produzione dei **gameti** o gametogenesi è diversa nel maschi o e nella femmina (figura **7.9B**). Nel maschio, a partire dalla cellula germinale diploide si formano quattro spermatozoi aploidi, piccoli e dotati di lunghi flagelli che li rendono mobili. Anche nella femmina la meiosi produce quattro cellule aploidi, che però possiedono quantità assai diseguali di citoplasma: la cellula più grande, che riceve la maggior quantità di citoplasma, è la cellula uovo; poiché deve sopravvivere nelle prime fasi dopo la fecondazione, la cellula uovo è ricca di organuli e di molecole ricche di energia. Le altre tre cellule, che sono destinate a degenerare, sono molto più piccole e sono chiamate corpuscoli polari.

Ricorda La **riproduzione sessuata** produce organismi che non sono geneticamente identici ai genitori e sfrutta il processo della **meiosi**, che produce cellule aploidi chiamate **gameti**.

10 La meiosi produce quattro cellule aploidi

La **meiosi** consiste in due divisioni successive che dimezzano il numero di cromosomi, generando quattro gameti aploidi. Questo è possibile perché, sebbene il nucleo si divida due volte, il DNA viene duplicato solo una volta.

A differenza dei prodotti della mitosi, i prodotti della meiosi sono diversi l'uno dall'altro e dalla cellula madre. Per capire meglio il processo, è bene tenere in mente la funzione generale della meiosi:

- ridurre il corredo genetico da diploide ad aploide;
- fare in modo che entrambi i gameti aploidi possiedano un set completo di cromosomi;
- generare variabilità genetica tra i gameti.

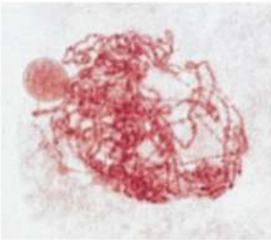
Come la mitosi, la meiosi è preceduta da un'interfase che comprende una sottofase S durante la quale si ha la duplicazione di ciascun cromosoma. Perciò all'inizio della meiosi ogni cromosoma è composto da due cromatidi fratelli, uniti a livello del centromero.

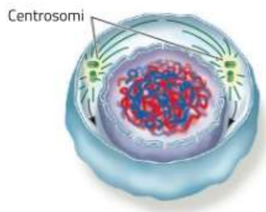
Per convenzione, le due divisioni della meiosi sono chiamate **meiosi I** e **meiosi II**; ciascuna di esse è suddivisa in fasi che prendono lo stesso nome delle fasi mitotiche (profase, metafase, anafase, telofase). I due processi tuttavia sono molto diversi, non solo per gli eventi che li caratterizzano ma anche per i tempi. Mentre la mitosi raramente richiede più di un'ora o due, la meiosi può durare molto più a lungo. La figura **7.10** a pagina seguente mostra le tappe principali della meiosi. È importante ricordare che durante la meiosi I il numero di cromosomi si dimezza; si ottengono così due cellule aploidi. Ogni cromosoma è ancora costituito da due cromatidi, che si separeranno durante la meiosi II.

Ricorda La meiosi consiste in due divisioni successive che dimezzano il numero di cromosomi, generando **quattro gameti aploidi**; a differenza della mitosi, la meiosi produce cellule figlie geneticamente diverse.

MEIOSI I

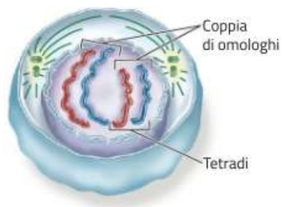
Profase I iniziale





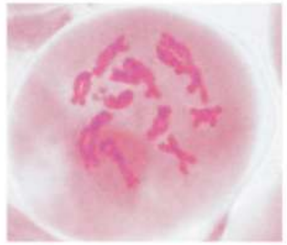
1. Dopo l'interfase la cromatina comincia a condensarsi.

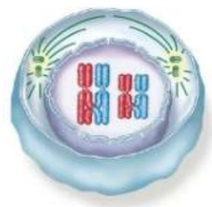
Profase I intermedia



2. Si formano le tetradi. Le sinapsi portano all'appaiamento degli omologhi; i cromosomi si condensano ancora.

Tarda profase I-prometafase

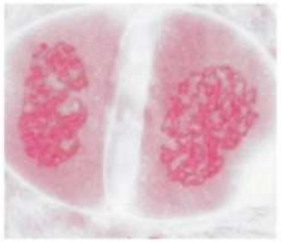


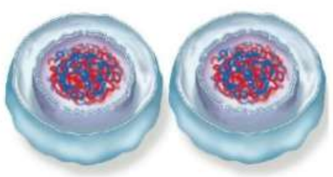


3. I cromosomi continuano a condensarsi e a raccorciarsi. Il crossing-over porta allo scambio di materiale genetico. Durante la prometafase l'involucro nucleare si frammenta e scompare.

MEIOSI II

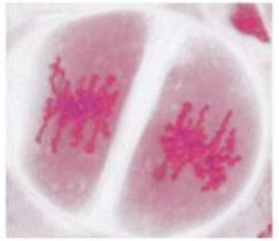
Profase II

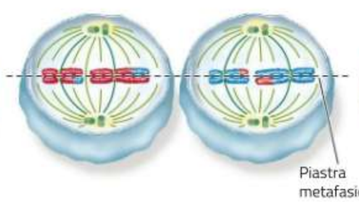




7. Dopo una breve interfase (intercinesi), durante la quale il DNA non si duplica, i cromosomi si condensano di nuovo.

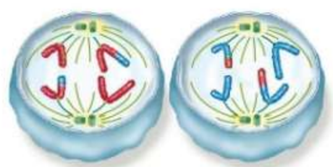
Metafase II





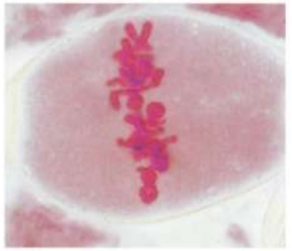
8. I centromeri delle coppie di cromatidi si allineano sul piano equatoriale di ciascuna cellula figlia.

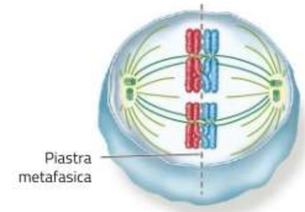
Anafase II



9. Alla fine i cromatidi si separano e diventano cromosomi a tutti gli effetti, migrando verso i poli opposti. A seguito del crossing-over avvenuto durante la profase I, ogni nuova cellula contiene un differente patrimonio genetico.

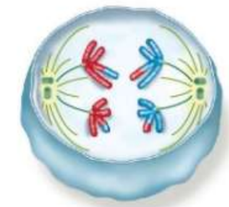
Metafase I





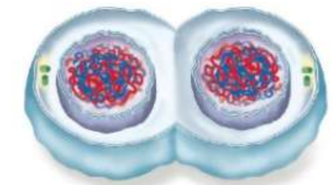
4. Le coppie di omologhi si allineano sul piano equatoriale (metafase).

Anafase I



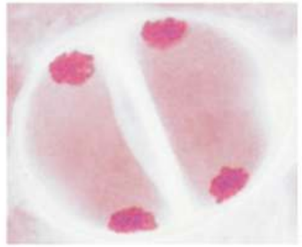
5. I cromosomi omologhi (ciascuno formato da due cromatidi) si separano e si muovono verso i poli opposti della cellula.

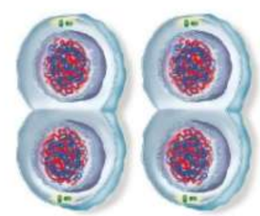
Telofase I



6. I cromosomi si raccolgono all'interno di due nuovi nuclei e la cellula si divide.

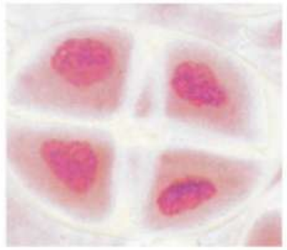
Telofase II





10. I cromosomi segregano entro nuovi nuclei e le cellule si separano.

Prodotti



11. Ognuna delle quattro cellule figlie possiede corredo aploide con un numero di cromosomi dimezzato rispetto alla cellula originaria.

Figura **7.10** **La meiosi genera cellule aploidi**
Nella meiosi l'assetto cromosomico diploide viene suddiviso tra quattro cellule figlie, ognuna delle quali possiede una dotazione di cromosomi che è la metà di quella della cellula madre. Le microfotografie mostrano la meiosi nell'organo riproduttivo maschile di una pianta di giglio; i disegni illustrano la corrispondente fase meiotica in una cellula animale (i cromosomi derivanti da uno dei genitori sono colorati in blu, quelli derivanti dall'altro genitore sono in rosso).

11 Gli eventi della meiosi I

Durante la prima divisione meiotica si verificano due eventi che non si realizzano mai nella mitosi:

1. i cromosomi omologhi si appaiano, aderendo l'uno all'altro per tutta la lunghezza e si scambiano parti di cromatidi corrispondenti (crossing over);
2. dopo la metafase I i cromosomi omologhi si separano, mentre i cromatidi di uno stesso cromosoma restano uniti.

Ripercorriamo le tappe principali della meiosi I.

Profase I: si formano le sinapsi e avviene il crossing over. All'inizio della profase I cromosomi omologhi si compattano e si appaiano aderendo per tutta la lunghezza; questo appaiamento, chiamato **sinapsi**, perdura per tutto il periodo che va dalla profase I fino al termine della metafase. Durante la sinapsi, i quattro cromatidi di ciascuna coppia di omologhi formano una struttura denominata **tetrade**, dalla parola greca che significa «quattro». Per esempio, in una cellula diploide umana sono presenti 46 cromosomi che formano 23 tetradi, ciascuna delle quali contiene quattro cromatidi; di conseguenza, nella profase i cromatidi sono in tutto 92, identici a due a due.

A un certo punto sembra che i centromeri di due cromosomi omologhi si respingano, mentre invece i bracci mostrano dei punti di contatto. Le regioni che contengono questi punti di contatto assumono l'aspetto di una X (figura **7.11A**) e per questo sono detti **chiasmi**: la parola significa «struttura a croce» e deriva dalla lettera dell'alfabeto greco X che si legge «chi». In corrispondenza di un chiasma avviene il **crossing over**, cioè lo scambio di segmenti corrispondenti fra cromatidi appartenenti a cromosomi omologhi (figura **7.11B**). Lo scambio di materiale dovuto al crossing over accresce la variabilità genetica, in quanto rimescola l'informazione genetica all'interno delle coppie di omologhi.

Prometafase I: la membrana nucleare si dissolve. Durante la prometafase I, l'involucro nucleare e il nucleolo si dissolvono; contemporaneamente si forma un fuso formato da microtubuli che si attaccano ai cromosomi. Entrambi i cromatidi di ciascun cromosoma si attaccano alla stessa parte del fuso, perciò l'intero cromosoma, composto da due cromatidi, migrerà in seguito verso uno dei due poli della cellula.

Metafase I: i cromosomi si allineano. Durante la metafase I tutti i cromosomi raggiungono la piastra metafasica; fino a questo punto le coppie di omologhi sono tenute insieme dai chiasmi.

Anafase I: gli omologhi si separano. Durante l'anafase I, uno dei due cromosomi omologhi migra verso un polo mentre l'altro raggiunge il polo opposto. Ciascuno dei due nuclei figli prodotti da questa divisione contiene quindi una sola serie di cromosomi. Ognuno di questi cromosomi è formato da *due* cromatidi e non da uno solo, perciò ha un contenuto di cromatina *doppio* rispetto a un cromosoma che si trovi al termine di una divisione mitotica.

In alcuni organismi, all'anafase I segue la telofase I, durante la quale si riforma l'involucro nucleare, seguita da un'interfase, detta *intercinesi*, simile all'interfase mitotica. In altri organismi, invece non avviene la telofase e i cromosomi passano direttamente alla seconda divisione meiotica.

Ricorda La meiosi avviene in due fasi: durante la meiosi I si appaiano i cromosomi omologhi formando delle **sinapsi**; in questo momento si verifica il **crossing over**, ovvero lo scambio di regioni tra due omologhi; al termine della meiosi I si formano due cellule con due cromatidi ciascuna.

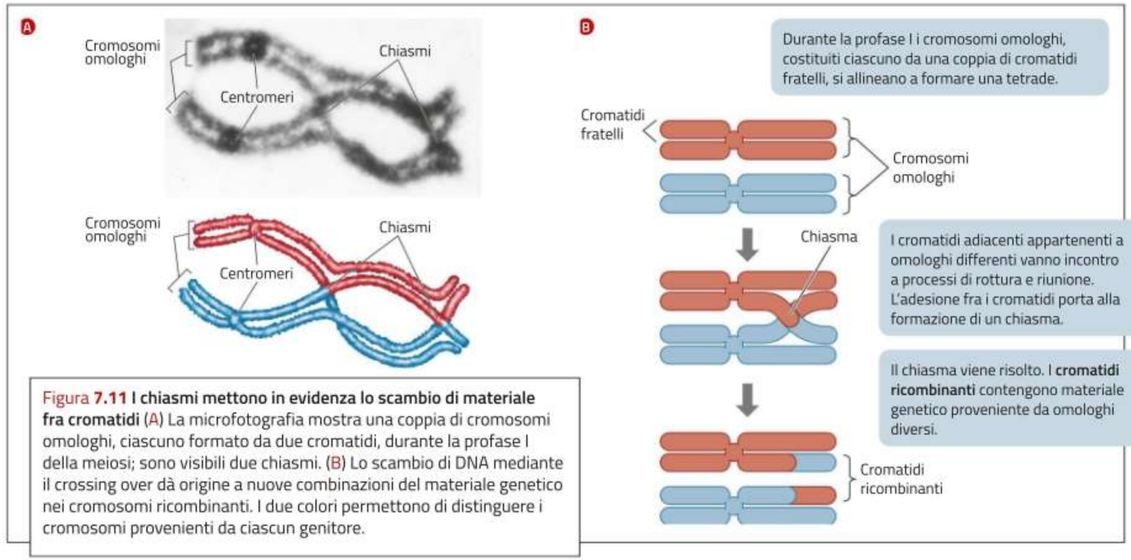


Figura **7.11 I chiasmi mettono in evidenza lo scambio di materiale fra cromatidi** (A) La microfotografia mostra una coppia di cromosomi omologhi, ciascuno formato da due cromatidi, durante la profase I della meiosi; sono visibili due chiasmi. (B) Lo scambio di DNA mediante il crossing over dà origine a nuove combinazioni del materiale genetico nei cromosomi ricombinanti. I due colori permettono di distinguere i cromosomi provenienti da ciascun genitore.

Gli errori nella meiosi

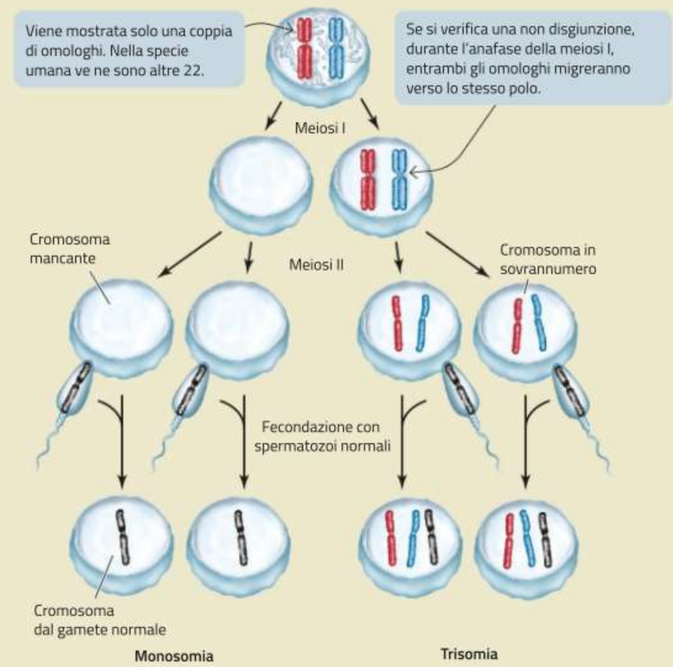
Un cromosoma in più o uno in meno fa la differenza: il corredo finale dei gameti deve essere preciso. In caso di errori le conseguenze dopo la fecondazione vanno dalla morte dell'embrione a problemi nello sviluppo.

Nei complessi eventi della mitosi e della meiosi, talvolta si possono verificare degli errori. Per esempio, nel corso della meiosi I una coppia di cromosomi omologhi può non separarsi, oppure nella meiosi II due cromatidi possono restare uniti. Questi sono tutti esempi di errori di non-disgiunzione, che determinano la formazione di cellule con un numero non corretto di cromosomi: questa condizione è chiamata **aneuploidia**. Di conseguenza, dopo la fecondazione si otterrà una progenie che possiede un cromosoma in più oppure uno in meno in tutte le cellule.

L'aneuploidia che deriva dalla non-disgiunzione è spesso letale; nei casi in cui lo zigote sopravviva, l'alterazione cromosomica ha delle conseguenze sullo sviluppo dell'individuo. Un esempio di alterazione cromosomica dovuta all'aneuploidia è la **sindrome di Down**, che avviene quando un gamete possiede due copie del cromosoma 21. Se una cellula uovo con due cromosomi è fecondato da uno spermatozoo normale, lo zigote che ne risulta avrà tre copie del cromosoma: sarà quindi trisomico per il cromosoma 21.

Un bambino con la sindrome di Down manifesta un grado di ritardo variabile nello sviluppo mentale, fisico e motorio. La presenza della sindrome di Down si diagnostica nel neonato, oltre che con un'analisi cromosomica fatta su un prelievo di sangue, attraverso una serie di caratteristiche fisiche facilmente riscontrabili, di cui la più nota è il taglio a mandorla degli occhi. Il nome «sindrome di Down» viene invece dal nome del dott. Langdon Down, che per primo nel 1866 riconobbe questa sindrome (sindrome vuol dire «insieme di tratti») e ne identificò le principali caratteristiche. È importante sottolineare che la sindrome di Down non è una malattia: è un insieme di caratteristiche peculiari della persona che la accompagneranno per tutta la vita.

Se invece una cellula uovo che non riceve il cromosoma 21 viene fecondata da uno spermatozoo normale, lo zigote possederà una sola copia del cromosoma: sarà cioè monosomico per il cromosoma 21. Questa condizione è letale per l'embrione.



La non-disgiunzione porta ad aneuploidia La non disgiunzione si verifica quando i cromosomi omologhi non si separano durante la meiosi I, come illustrato nella figura, oppure se i cromatidi fratelli non si separano durante la meiosi II. Il risultato è un'aneuploidia: situazione in cui uno o più cromosomi sono mancanti o sono presenti in sovrannumero.

PER SAPERNE DI PIÙ

L'apoptosi

La morte cellulare programmata è un evento essenziale per lo sviluppo e la vita degli organismi pluricellulari.

Un forte trauma, una ferita o anche l'esposizione a una tossina batterica possono causare la necrosi delle cellule e dei tessuti. In queste circostanze la cellula perde l'integrità della membrana, si rigonfia e scoppia, riversando il suo contenuto nell'ambiente extracellulare.

La necrosi è quindi una morte non fisiologica a cui la cellula va incontro accidentalmente; esiste invece un altro tipo di morte cellulare chiamato **apoptosi** o morte cellulare programmata, che è controllata geneticamente e che svolge precise funzioni durante la vita dell'organismo. Ma per quale motivo una cellula dovrebbe andare incontro all'apoptosi, che in pratica è una forma di suicidio cellulare programmato? Per almeno due ragioni: perché non è più necessaria all'organismo o perché ha accumulato danni genetici.

Prima della nascita, per esempio, il feto umano ha le mani palmate, con le dita unite da tessuto connettivo. Con il procedere dello sviluppo, questo tessuto inutile sparisce poiché le sue cellule vanno incontro ad apoptosi.

Quanto più a lungo vivono, tanto più le cellule sono soggette a un danneggiamento genetico che potrebbe portare anche al cancro. Questo è particolarmente vero per le cellule del sangue e degli epiteli di rivestimento di organi, come l'intestino, che sono esposti ad alti livelli di sostanze tossiche. Normalmente queste cellule muoiono dopo pochi giorni o poche settimane, e vengono sostituite da cellule nuove.

Gli eventi dell'apoptosi sono grosso modo gli stessi per la maggior parte degli organismi. La cellula comincia a isolarsi dalle cellule vicine, frammenta la propria cromatina ed emette protuberanze, che si spezzano in frammenti cellulari. Di solito le cellule vicine ingeriscono i resti della cellula morta.

Anche i geni coinvolti nei passaggi del programma apoptotico sono simili in molti organismi. Il ciclo della morte, al pari di quello della divisione cellulare, è controllato da segnali provenienti dall'interno o dall'esterno della cellula. Fra questi segnali ci può essere la mancanza di uno stimolo mitotico (per esempio, un fattore di crescita) o il riconoscimento di un danno al DNA. Molti farmaci utilizzati nel trattamento del cancro agiscono proprio attraverso questi segnali per cercare di indurre la morte delle cellule tumorali.

12 Gli eventi della meiosi II

La meiosi II assomiglia per molti versi alla mitosi, come puoi vedere nella figura **7.10**:

- durante la profase II i cromosomi si condensano di nuovo;
- nella metafase II, in ciascuno dei due nuclei prodotti dalla meiosi I i cromosomi si allineano lungo la piastra equatoriale;
- nell'anafase II, i centromeri dei cromatidi fratelli si separano e i cromosomi figli migrano verso i poli opposti;
- nella telofase II i cromosomi si despiralizzano riformando la cromatina e si riforma la membrana nucleare.

Al termine della meiosi II le cellule si dividono e danno origine a quattro cellule aploidi.

Ricorda Durante la **meiosi II** i cromosomi si separano e si formano quattro cellule aploidi.

13 Mitosi e meiosi a confronto

Nelle pagine precedenti abbiamo discusso i due modi in cui si dividono le cellule eucariotiche. Sappiamo che:

1. In entrambi i processi di divisione il DNA si duplica una volta: la mitosi comporta però solo una divisione del nucleo e produce due cellule diploidi; la meiosi comprende due divisioni del nucleo e produce quattro cellule aploidi.
2. Nella mitosi i cromatidi fratelli di un determinato cromosoma sono identici; nella meiosi invece, se durante la profase I ha avuto luogo un crossing over, i cromatidi fratelli possono essere diversi.
3. Nella meiosi il numero di cromosomi che si dispongono nella piastra metafasica è la metà rispetto al nucleo mitotico.

Nella **mitosi**, quindi, ciascun cromosoma si comporta in modo indipendente dal suo omologo; inoltre, durante l'anafase, sono i cromatidi ad essere trascinati ai poli opposti della cellula. Grazie alla duplicazione del DNA, ciascuna cellula figlia si trova così ad avere le due serie complete di cromosomi (una di origine paterna e una di origine materna).

Nella **meiosi** le cose vanno diversamente (figura **7.12**): quando si formano le sinapsi, i cromosomi di origine materna si appaiano ai loro omologhi paterni. Poi, durante l'anafase I, gli omologhi si separano: ciò assicura che ciascun nucleo figlio riceva un rappresentante di ogni coppia. Per esempio, in una cellula umana, alla fine della meiosi I ogni nucleo figlio contiene solo 23 dei 46 cromosomi di partenza. In tal modo il numero cromosomico si dimezza passando da diploide ad aploide, assicurando allo stesso tempo ad ogni nucleo figlio una serie completa di cromosomi.

Ricorda Alla fine della **mitosi** le due cellule figlie hanno lo stesso numero di coppie di cromosomi omologhi della cellula madre; alla fine della **meiosi** le quattro cellule figlie contengono la metà del corredo cromosomico della cellula madre.

UN MINUTO DI BIOLOGIA La morte cellulare programmata

UN MINUTO DI BIOLOGIA Il confronto tra mitosi e meiosi

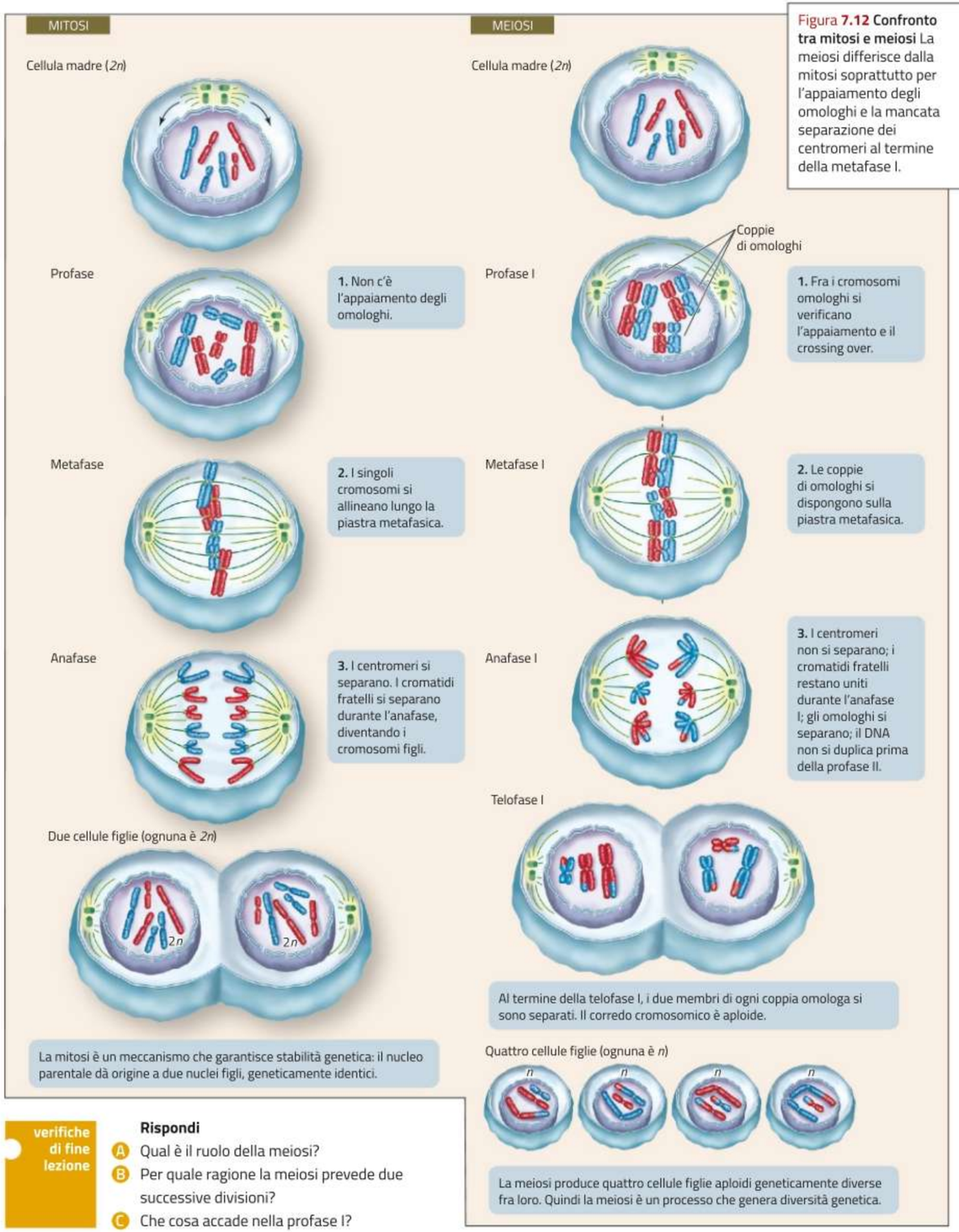


Figura **7.12** **Confronto tra mitosi e meiosi** La meiosi differisce dalla mitosi soprattutto per l'appaiamento degli omologhi e la mancata separazione dei centromeri al termine della metafase I.

verifiche di fine lezione

Rispondi

A Qual è il ruolo della meiosi?

B Per quale ragione la meiosi prevede due successive divisioni?

C Che cosa accade nella profase I?

lezione

4

Il significato evolutivo della riproduzione sessuata

La variabilità individuale è la materia prima su cui opera l'evoluzione: grazie alla riproduzione sessuata, infatti, una parte della progenie potrà presentare nuove caratteristiche che la rendono più adatta a sopravvivere e riprodursi in un determinato ambiente. La riproduzione sessuata quindi svolge un ruolo importantissimo nell'evoluzione.

14 Gli individui di una stessa specie hanno lo stesso numero e tipo di cromosomi

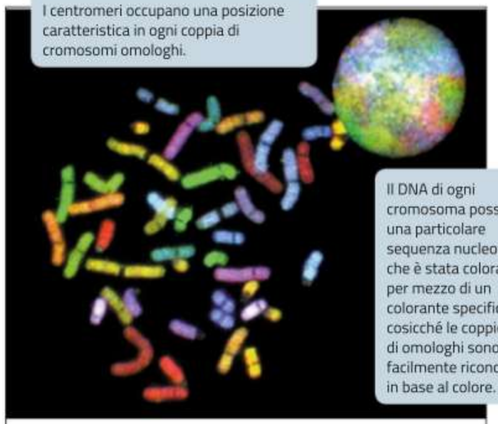
I cromosomi contenuti in una cellula si possono contare con facilità durante la metafase della divisione cellulare. Si scatta una fotografia al microscopio ottico di tutti i cromosomi e poi si dispongono le immagini digitalizzate in una sequenza ordinata.

Il numero, la forma e le dimensioni dei cromosomi di una cellula, cioè l'insieme delle loro caratteristiche, costituisce il **cariotipo** di un individuo. Una volta allestito il cariotipo, è poi possibile procedere al riconoscimento dei singoli cromosomi in base alla lunghezza e alla posizione del centromero.

Nel caso di cellule diploidi, il cariotipo è formato da un certo numero di coppie di cromosomi omologhi: nella specie umana, come sappiamo, sono presenti 23 coppie per un totale di 46 cromosomi (figura **7.13**). In altre specie diploidi il numero di coppie può essere maggiore o minore.

Le somiglianze tra gli individui di una stessa specie quindi non sono solo morfologiche, ma anche genetiche. Mettendo a confronto le forme e le modalità di vita di una specie con il cariotipo che la caratterizza si evidenzia un dato significativo: non esiste nessuna relazione fra le dimensioni e la complessità dell'organismo e il numero dei suoi cromosomi (tabella **7.2**).

Ricorda Il **cariotipo** di un individuo rappresenta l'insieme delle caratteristiche dei cromosomi di un organismo, fotografati durante la metafase di una divisione mitotica.



I centromeri occupano una posizione caratteristica in ogni coppia di cromosomi omologhi.

Il DNA di ogni cromosoma possiede una particolare sequenza nucleotidica che è stata colorata per mezzo di un colorante specifico, cosicché le coppie di omologhi sono facilmente riconoscibili in base al colore.

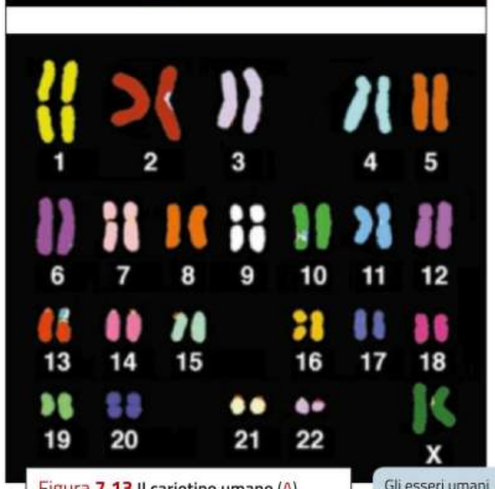


Figura **7.13** **Il cariotipo umano** (A) Cromosomi di una cellula umana durante la metafase mitotica. In questo stadio ogni cromosoma è formato da due cromatidi, che non possono tuttavia essere distinti con questa tecnica di colorazione. Il «cerchio» colorato corrisponde a un nucleo interfasico. (B) Questa immagine, ottenuta in seguito all'analisi computerizzata della foto in alto, mostra le coppie di omologhi, appaiate e numerate, che caratterizzano il cariotipo umano.

Gli esseri umani possiedono 23 coppie di cromosomi, compresi quelli sessuali: nella femmina i due cromosomi sessuali sono X e X; nel maschio sono X e Y.

Nome comune	Specie	Numero di coppie di cromosomi
riso	*Oryza sativa*	12
uomo	*Homo sapiens*	23
cane	*Canis familiaris*	39
carpa	*Cyprinus carpio*	52

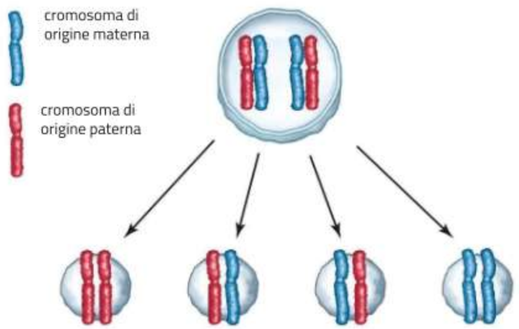
Tabella **7.2** **Il numero di coppie di cromosomi omologhi in alcune specie vegetali e animali.**

Figura **7.14** **Stessi cromosomi, caratteristiche diverse** Guardando una foto di famiglia puoi notare come ci siano differenze piccole e grandi tra persone imparentate tra loro: alcuni tratti possono essere ricorrenti (la forma degli occhi o il pronunciamento del mento), ma altri possono essere anche profondamente diversi.

15 La riproduzione sessuata produce variabilità nell'ambito di una specie

Osservando i tuoi compagni di classe o i membri della tua famiglia puoi notare che gli individui di una stessa specie sono differenti l'uno dall'altro nonostante possiedano lo stesso numero e tipo di cromosomi (figura **7.14**). Questa **variabilità intraspecifica** è dovuta soprattutto alla riproduzione sessuata.

La meiosi infatti «estrae a sorte» metà del corredo cromosomico del genitore per inserirlo in un gamete aploide che possiede una combinazione di geni inedita grazie al crossing over; la fusione di due gameti aploidi produrrà poi uno zigote diploide contenente l'informazione genetica di entrambi i gameti, riassortita in modo completamente nuovo.



La meiosi rimescola i geni dei cromosomi e produce gameti sempre diversi. I gameti prodotti da un individuo attraverso la meiosi sono geneticamente diversi tra loro per due ragioni: la prima ragione è che il crossing over che avviene durante la profase I della meiosi rimescola l'informazione genetica contenuta nella coppie di omologhi; i cromatidi ricombinanti pertanto sono *diversi* dai cromatidi fratelli.

La seconda ragione è che durante l'anafase I è del tutto casuale se un certo membro della coppia di cromosomi omologhi andrà a finire in una cellula figlia oppure nell'altra.

Per esempio, se il nucleo diploide di partenza contiene due coppie di omologhi, un determinato nucleo figlio potrà ricevere il cromosoma 1 di origine paterna e il cromosoma 2 di origine materna, il cromosoma 2 paterno e il cromosoma 1 materno, entrambi i cromosomi materni, oppure entrambi i cromosomi paterni.

Tutto dipende da come si dispongono le coppie di omologhi nella metafase I. Tale fenomeno prende il nome di **assortimento indipendente**.

Per via di quest'ultimo processo, al crescere del numero di cromosomi aumentano le possibili combinazioni casuali che essi possono dare. Nella specie umana, dove le coppie di cromosomi sono 23, si possono produrre 2^{23} (8 388 609) combinazioni diverse già per il solo assortimento indipendente. Se a questo aggiungiamo l'ulteriore rimescolamento genetico dovuto al crossing over, il numero di combinazioni possibili diventa praticamente infinito.

La fecondazione incrementa la variabilità prodotta dalla meiosi. La fecondazione coinvolge due gameti; per questo motivo, essa incrementa ulteriormente la variabilità. Consideriamo per esempio la fecondazione umana: quanti diversi zigoti possono generare due genitori? Trascurando l'effetto del crossing over, ognuno dei due genitori può produrre 8 388 609 tipi di gameti; le combinazioni possibili durante la fecondazione sono perciò 8 388 609 × 8 388 609. Si tratta di un numero enorme, che rende varia e sempre diversa la prole.

Ricorda La riproduzione sessuata induce **variabilità intraspecifica** tra gli organismi di una specie grazie all'assortimento indipendente dei cromosomi omologhi, al crossing over e alla fecondazione.

verifiche di fine lezione

Rispondi

A Che cos'è il cariotipo?

B Che cosa si intende per variabilità intraspecifica?

C Descrivi l'assortimento indipendente.