



Helena Curtis
N. Sue Barnes

Invito alla biologia

Genetica

2A

Sesta edizione
a cura di Laura Gandola
e Roberto Odone

SCIENZE ZANICHELLI

Helena Curtis
N. Sue Barnes

Invito alla biologia

Genetica

2A

Sesta edizione
a cura di Laura Gandola
e Roberto Odone

Adattamento di *Invitación a la Biología*, 6a Edición en Español © 2006 Editorial Medica Panamericana

Titolo originale in inglese: *Invitation to Biology*, Fifth Edition © 1994, 1985, 1981, 1977, 1972 by Worth Publishers, Inc. - All rights reserved

Il progetto didattico e culturale dell'opera deriva da *Introduzione alla biologia*, quarta edizione italiana, a cura di Laura Gandola e Roberto Odone; è basato sulla quinta edizione americana e integrato con risorse digitali.

I diritti di elaborazione in qualsiasi forma o opera, di memorizzazione anche digitale su supporti di qualsiasi tipo (inclusi magnetici e ottici), di riproduzione e di adattamento totale o parziale con qualsiasi mezzo (compresi i microfilm e le copie fotostatiche), i diritti di noleggio, di prestito e di traduzione sono riservati per tutti i paesi. L'acquisto della presente copia dell'opera non implica il trasferimento dei suddetti diritti né li esaurisce.

Le fotocopie per uso personale (cioè privato e individuale, con esclusione quindi di strumenti di uso collettivo) possono essere effettuate, nei limiti del 15% di ciascun volume, dietro pagamento alla S.I.A.E del compenso previsto dall'art. 68, commi 4 e 5, della legge 22 aprile 1941 n. 633. Tali fotocopie possono essere effettuate negli esercizi commerciali convenzionati S.I.A.E. o con altre modalità indicate da S.I.A.E.

Per le riproduzioni ad uso non personale (ad esempio: professionale, economico, commerciale, strumenti di studio collettivi, come dispense e simili) l'editore potrà concedere a pagamento l'autorizzazione a riprodurre un numero di pagine non superiore al 15% delle pagine del presente volume. Le richieste per tale tipo di riproduzione vanno inoltrate a

Associazione Italiana per i Diritti di Riproduzione
delle Opere dell'ingegno (AIDRO)
Corso di Porta Romana, n. 108
20122 Milano
e-mail segreteria@aidro.org e sito web www.aidro.org

L'editore, per quanto di propria spettanza, considera rare le opere fuori del proprio catalogo editoriale, consultabile al sito www.zanichelli.it/f_catalog.html. La fotocopia dei soli esemplari esistenti nelle biblioteche di tali opere è consentita, oltre il limite del 15%, non essendo concorrenziale all'opera. Non possono considerarsi rare le opere di cui esiste, nel catalogo dell'editore, una successiva edizione, le opere presenti in cataloghi di altri editori o le opere antologiche. Nei contratti di cessione è esclusa, per biblioteche, istituti di istruzione, musei ed archivi, la facoltà di cui all'art. 71 - ter legge diritto d'autore. Maggiori informazioni sul nostro sito: www.zanichelli.it/fotocopie/

Realizzazione editoriale

- Coordinamento editoriale: Emanuela Maritan
- Redazione: Guia de Martino Norante, Francesca Tatini, dMB, Firenze
- Progetto grafico: Remo Boscarin, adattamenti di Sandra Marchetti, dMB, Firenze
- Impaginazione: Sandra Marchetti, dMB, Firenze
- Ricerca iconografica: Francesca Tatini, dMB, Firenze
- Indice analitico: Samuele Scappini, dMB, Firenze
- Traduzione dallo spagnolo: Valentina Parisi

Contributi

- Rilettura degli esercizi in inglese: Francesca Ioele
- Rilettura critica dei capitoli di genetica: Elisa Vaccaroni

CD-ROM

Realizzazione editoriale:

- Redazione: Emanuela Maritan

Realizzazione multimediale:

- Ideazione: Federico Tibone, Infmedia s.r.l.
- Progettazione esecutiva e sviluppo software: Infmedia s.r.l.
- Progettazione interfaccia grafica: Chialab s.r.l.

Esercizi interattivi:

- Stesura degli esercizi interattivi: Marzia Calci
- Revisione degli esercizi interattivi: Cristina Gritti
- Realizzazione multimediale: Infmedia s.r.l.

Animazioni:

- Ricerca delle animazioni modello: Antonella Testa
- Scrittura delle sceneggiature: Simona Bertoglio, Denis Bilotta
- Realizzazione multimediale: Zucca & Zafferano, Reggio Emilia
- Registrazioni audio: Peperoncino Studio, Milano

Copertina:

- Progetto grafico: Miguel Sal & C., Bologna
- Realizzazione: Roberto Marchetti
- Immagini di copertina: Kitch Bain/Shutterstock

I disegni del seguente elenco sono di Luca Tible, GRAFIE (CN).

- Capitolo 19: 19.8b; esercizio 23.
- Capitolo 20: 20.15a; 20.15b; esercizio 20.
- Capitolo 21: 21.20; Tabella 21.3.
- Capitolo 24: 24.6; 24.13.
- Capitolo 25: Scheda 25.1; 25.1; 25.2; 25.7; 25.10; 25.15; 25.16; 25.17; 25.19; 25.21; Scheda 25.3A.
- Capitolo 26: 26.1; 26.6; 26.8b; 26.8d; 26.9.
- Capitolo 27: 27.3; 27.18.

I restanti disegni sono pubblicati con l'autorizzazione della Editorial Medica Panamericana e tratti da H. Curtis, N. Sue Barnes, A. Schnek, G. Flores, *Invitación a la Biología*, 6a ed. in lingua spagnola, Editorial Medica Panamericana, Marcelo T. de Alvear 2145, C1122AAG, Buenos Aires (Argentina), 2006.

Prima edizione: marzo 2010

Zanichelli editore S.p.A. opera con sistema qualità
certificato CertiCarGraf n. 477
secondo la norma UNI EN ISO 9001:2008

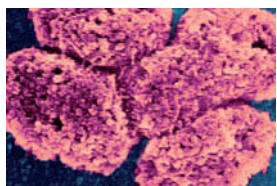
Helena Curtis
N. Sue Barnes

Invito alla biologia

Genetica

2A

Sesta edizione
a cura di Laura Gandola
e Roberto Odone



SEZIONE D

Ereditarietà, DNA e ingegneria genetica

CAPITOLO 19

Mitosi: le cellule si duplicano

19.1	La divisione cellulare negli organismi procarioti	314
19.2	La divisione cellulare negli organismi eucarioti	315
19.3	Il ciclo cellulare	315
19.4	La mitosi	317
19.5	La citodieresi	320
19.6	Mitosi e cancro	322

SCHEDA 19.1 Ambiente e cancro

19.7	Mitosi e riproduzione asessuata	323
	MAPPA DEL CAPITOLO	324
	METTITI ALLA PROVA	325
	GUARDANDO AVANTI	326
	IMPARARE FACENDO	327

CAPITOLO 20

Meiosi e riproduzione sessuata

20.1	Aploide e diploide	328
20.2	Fasi della meiosi	329
	SCHEDA 20.1 Confronto tra mitosi e meiosi	332
20.3	Meiosi e ciclo vitale	332
20.4	La meiosi nella specie umana	333
20.5	Errori nel processo meiotico	334
	SCHEDA 20.2 Preparazione del cariotipo	336

20.6	Malattie genetiche dovute a errori durante la meiosi	337
------	--	-----

SCHEDA 20.3 Gemelli uguali e gemelli diversi

	MAPPA DEL CAPITOLO	340
	METTITI ALLA PROVA	341
	GUARDANDO AVANTI	342
	IMPARARE FACENDO	343

CAPITOLO 21

Mendel e la genetica classica

21.1	Nascita della genetica	344
21.2	La legge della segregazione	346

SCHEDA 21.1 Impostazione di un quadrato di Punnett relativo a due caratteri

21.3	Legge dell'assortimento indipendente	350
21.4	Malattie genetiche umane	351

SCHEDA 21.2 Comparsa dei caratteri e calcolo delle probabilità

21.5	La genetica classica	354
	MAPPA DEL CAPITOLO	358
	METTITI ALLA PROVA	359
	GUARDANDO AVANTI	360
	IMPARARE FACENDO	361

CAPITOLO 22

Geni e cromosomi

22.1	Una conferma delle teorie di Mendel	362
22.2	Esistenza concreta del gene	363
22.3	Malattie genetiche legate ai cromosomi sessuali	366
22.4	Studi sulla localizzazione dei geni	368

MAPPA DEL CAPITOLO

METTITI ALLA PROVA

GUARDANDO AVANTI

IMPARARE FACENDO

CAPITOLO 23

Le basi chimiche dell'ereditarietà

23.1	Sulle tracce del DNA	374
23.2	Il modello di Watson e Crick	377
23.3	La duplicazione del DNA	380

SCHEDA 23.1 Frammenti di Okazaki e telomeri

23.4	I cromosomi procarioti ed eucarioti	384
------	-------------------------------------	-----

MAPPA DEL CAPITOLO

METTITI ALLA PROVA

GUARDANDO AVANTI

IMPARARE FACENDO

CAPITOLO 24

Codice genetico e sintesi proteica

24.1	Geni e proteine	390
24.2	Dal DNA alla proteina: ruolo dell'RNA	392
24.3	Il codice genetico	394
24.4	La sintesi proteica	395
24.5	Mutazioni puntiformi e loro conseguenze	399

MAPPA DEL CAPITOLO

METTITI ALLA PROVA

GUARDANDO AVANTI

IMPARARE FACENDO

CAPITOLO 25

Regolazione dell'espressione genica

25.1	Regolazione genica nei procarioti	404
25.2	Il DNA del cromosoma eucariote	408
	SCHEDA 25.1 Famiglie geniche	410
25.3	Regolazione genica negli eucarioti	410

SCHEDA 25.2 Sequenze ripetitive in cromosomi anormali

SCHEDA 25.3 Microarray di DNA

25.4	Elaborazione dell'mRNA nelle cellule eucariote	416
25.5	Proteomica	418

SCHEDA 25.4 RNA e origine della vita

MAPPA DEL CAPITOLO

METTITI ALLA PROVA

GUARDANDO AVANTI

IMPARARE FACENDO

CAPITOLO 26

Genetica di virus e batteri

26.1	Elementi genetici mobili	424
26.2	La genetica dei batteri	425
26.3	La genetica dei virus	428
	SCHEDA 26.1 Virus e cancro	430
26.4	I trasposoni	432
	SCHEDA 26.2 Viroidi e prioni	433
	MAPPA DEL CAPITOLO	434
	METTITI ALLA PROVA	435
	GUARDANDO AVANTI	436
	IMPARARE FACENDO	437

CAPITOLO 27

DNA ricombinante e biotecnologie

27.1	La tecnologia del DNA ricombinante	438
27.2	La rivoluzione biotecnologica	444
	L'utilizzo di microrganismi contro le sostanze inquinanti	446
	SCHEDA 27.1 Biotecnologie agroalimentari	448
27.3	Ingegneria genetica in campo medico	450
	SCHEDA 27.2 L'impronta genetica	451
	MAPPA DEL CAPITOLO	454
	METTITI ALLA PROVA	455
	GUARDANDO AVANTI	456
	IMPARARE FACENDO	457
	ORIENTAMENTO	458



SEZIONE E

Genetica di popolazioni

CAPITOLO 28

Le basi genetiche dell'evoluzione

28.1	Il concetto di pool genico	460
28.2	Ampiezza della variabilità genetica	461
28.3	Origine, mantenimento e incremento della variabilità	462
28.4	L'equilibrio di Hardy-Weinberg	464
	MAPPA DEL CAPITOLO	466
	METTITI ALLA PROVA	467
	GUARDANDO AVANTI	468
	IMPARARE FACENDO	469

CAPITOLO 29

La selezione naturale

29.1	Fattori che modificano le frequenze alleliche	470
29.2	La selezione naturale	473
29.3	Modelli differenti di selezione naturale	474
29.4	Il risultato della selezione naturale: l'adattamento	477
	MAPPA DEL CAPITOLO	480
	METTITI ALLA PROVA	481
	GUARDANDO AVANTI	482
	IMPARARE FACENDO	483

CAPITOLO 30

Origine delle specie e modelli evolutivi

30.1	Che cos'è una specie	484
30.2	Modalità di speciazione	486
	SCHEDA 30.1 Un esempio di speciazione: i fringuelli di Darwin	488
30.3	Mantenimento dell'isolamento genetico	490
30.4	Modelli evolutivi	492
30.5	Equilibri intermittenti	495
	SCHEDA 30.2 La scomparsa dei dinosauri	496
	MAPPA DEL CAPITOLO	498
	METTITI ALLA PROVA	499
	GUARDANDO AVANTI	500
	IMPARARE FACENDO	501
	ORIENTAMENTO	502

GLOSSARIO	I1
INDICE ANALITICO	I7



COM'È FATTO QUESTO LIBRO

Il testo è stato strutturato in maniera semplice e lineare per favorire quanto più possibile l'apprendimento dei vari argomenti che dovrai affrontare; inoltre, è stato arricchito di illustrazioni e di notizie aggiornate e curiose con l'intento di renderti lo studio più piacevole e stimolante. In queste pagine ti spieghiamo brevemente in che modo è stato impostato il libro per avere subito un panorama generale delle sue caratteristiche.

Capitolo 39 I vertebrati **E** 673**Caretta caretta, una specie in pericolo**

Caretta caretta (figura 39.12) è una delle specie di tartarughe marine più minacciate di estinzione nel Mar Mediterraneo. Le femmine di questa specie depongono le uova sulle spiagge; dopo la schiusa, però, le piccole tartarughe sono subito decimate perché vengono mangiate dagli uccelli durante il tragitto per raggiungere il mare e divorate dai pesci appena entrate in acqua. Perciò, solo una minima parte delle piccole tartarughe diventerà adulta. Inoltre, la riduzione di spiagge incontaminate anche a causa del numero crescente di stabilimenti balneari e insediamenti turistici fa sì che per le tartarughe sia sempre più difficile trovare un luogo di nidificazione.

A Lino e a Lampedusa, le isole Pelagie che si trovano a sud della Sicilia, sono state costituite diverse aree protette, dal 2000 vietate ai turisti e monitorate costantemente da studiosi e volontari del WWF e di Lega Ambiente, con centri di Primo Soccorso per tartarughe ferite perché rimaste impigliate nelle reti da pesca.

Tra gli interventi effettuati per la protezione della specie *C. caretta* ci sono il recupero e la catalogazione degli esemplari feriti, il monitoraggio satellitare, la sperimentazione di sistemi di pesca a basso impatto (con eliminazione delle reti a strascico), la protezione dei siti di deposizione delle uova (spiagge Pozzolana di Ponente di Lino e dei Conigli di Lampedusa) con allontanamento dei bagnanti e divieto di attracco per le imbarcazioni.

39.5 Gli uccelli

Gli **uccelli** sono animali specializzati nel volo (figura 39.13). I loro polmoni contengono speciali **sacchi aerei** che incrementano la capacità polmonare e che, una volta gonfi d'aria, riducono il peso specifico dell'animale; i sacchi aerei sono collegati con le ossa, che sono cave e piene d'aria, per questo dette **ossa pneumatiche**. Le ossa cave consentono una maggiore leggerezza; per esempio, la fregata, un grosso uccello con un'apertura alare di oltre 2 metri, ha uno scheletro che pesa appena 110 grammi. L'osso più massiccio dello scheletro di un uccello è lo sterno, sul quale si inseriscono i grossi muscoli che azionano le ali. Negli uccelli in grado di volare ogni peso è ridotto al minimo indispensabile; per esempio, il sistema riproduttore femminile è costituito da una sola ovaia, che diventa abbastanza grossa da essere funzionale soltanto nella stagione riproduttiva.

Gli uccelli sono dotati di **penne**, la caratteristica fisica che li contraddistingue, e sono **endotermi**, in quanto generano calore mediante processi metabolici interni, mantenendo una temperatura corporea elevata e costante (circa 41 °C). Le penne rendono possibile il volo (penne remiganti) e servono anche come isolante termico, aspetto molto importante per diversi tipi di uccelli, come i pinguini, che vivono in climi molto freddi, o come i gufi, che sono attivi soprattutto di notte. Inoltre, gli uccelli hanno squame sulle zampe, una caratteristica dovuta al fatto che hanno avuto origine dai rettili. La maggior parte degli uccelli nasce

Uno degli interventi di primo soccorso è la ricostruzione del carapace delle tartarughe ferite dalle eliche di imbarcazioni.

▼39.13 (A) Molti uccelli sono estremamente specializzati nel volo, come questo Nibbio Bramino (*Haliaeetus indus*) mentre altri sono adattati al nuoto, come il pinguino (B), o alla corsa, come lo struzzo.



PhotoBarnley/Shutterstock

Chris Foster/Shutterstock

Chris Foster/Shutterstock

Alcune **curiosità** sono inserite a margine del testo e sono segnalate dall'immagine di un **peperoncino verde**.

L'**educazione ambientale** è contrassegnata dall'immagine di un **pinguino** e da una banda verde laterale: in questa parte del testo viene trattato un argomento che avvicina la biologia alle tematiche più attuali relative all'ambiente.

PER FISSARE I CONCETTI

- Perché la comparsa dell'uovo amniotico è importante dal punto di vista evolutivo?
- In quali ordini viene suddivisa la classe dei rettili?
- Quali provvedimenti sono stati presi per proteggere dall'estinzione la tartaruga *C. caretta*?



▲39.12 Una tartaruga *Caretta caretta*.

Per fissare i concetti

presenta una serie domande che richiamano le principali **conoscenze** del paragrafo; prova a fornire una risposta esauriente subito dopo aver letto il paragrafo!

Capitolo 40 Gli ecosistemi **F** 695**L'eutrofizzazione**

Una eccessiva immissione nei laghi di acque ricche di sostanze contenenti fosforo e azoto, provenienti spesso dal dilavamento dei suoli in cui si è fatto uso di fertilizzanti e dallo scarico di detersivi e acque urbane, provoca un fenomeno, chiamato **eutrofizzazione**, che può avere conseguenze molto negative per la vita lacustre. L'abbondanza di sali nutritivi, infatti, favorisce un enorme sviluppo di organismi vegetali che, morendo, si depositano sul fondo del lago; qui, pertanto, si crea una situazione estremamente favorevole a un'anomala moltiplicazione dei batteri che, con le loro attività metaboliche, finiscono per consumare gran parte dell'ossigeno disciolto nell'acqua. La conseguenza di questi eventi è la morte per asfissia di gran parte della popolazione di pesci (figura 40.22).

▼40.22 L'eutrofizzazione può causare la morte di molti pesci.



Arthur Morris/Getty Images

Il fenomeno di eutrofizzazione, che parte dai laghi e attraverso gli emissari può giungere fino al mare, è uno dei principali problemi ambientali che interessano le acque costiere romagnole, cioè quella fascia di mare che si trova presso il delta del Po; l'estensione e la frequenza con cui tale fenomeno si ripete periodicamente hanno creato molti problemi di inquinamento. A partire dagli anni '90 è stata ridotta la quantità di fosfati nei detersivi e si è avuto un leggero, ma temporaneo, miglioramento della qualità delle acque. Attualmente si sta cercando di ridurre le immissioni di sostanze eutrofizzanti agendo sul settore agro-zootecnico per quanto riguarda l'azoto e sui liquami urbani per il fosforo.

Ecosistemi d'acqua marina**Gli oceani**

Gli oceani coprono quasi i tre quarti della superficie terrestre. La vita è presente a qualsiasi profondità, ma gli organismi fotosintetici sono confinati nelle zone più alte e illuminate poiché gran parte della luce viene assorbita già negli strati più superficiali dei mari: anche in acque limpide, infatti, meno del 40% della luce solare raggiunge la profondità di 1 metro e meno dell'1% penetra sotto i 50 metri.

In mare aperto vi sono due forme di vita (figura 40.23): gli **organismi pelagici**, che galleggiano o nuotano, e gli **organismi bentonici**, che si muovono sul fondo oppure vivono ancorati a esso. Il plancton, costituito da alghe e protisti eterotrofi, larve di invertebrati, piccoli crostacei e meduse, è la principale forma di vita pelagica e fornisce cibo per i pesci e per altri animali pelagici. Sono organismi bentonici, invece, sia gli

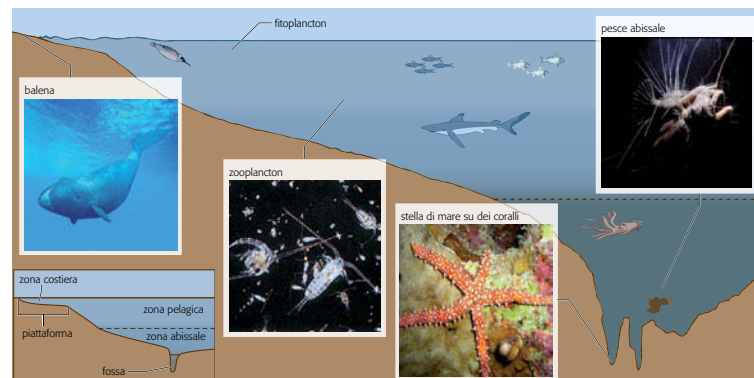


L'alborella (*Alburnus alburnus*) è un piccolo pesce lacustre.

L. Morozzi, L. Sca

In mare le lunghezze d'onda della luce rossa, arancione e gialla sono assorbite in superficie e solo le lunghezze corrispondenti al verde e all'azzurro penetrano più a fondo; di conseguenza, la profondità a cui vivono i vari tipi di alghe dipende dal colore dei loro pigmenti.

▼40.23 Un ecosistema marino.



Dennis Scott/Corbis, Robert R. Heald, David Lindsey/Shutterstock, © Wapix.com

32.4 La fecondazione

In molti animali che vivono in acqua o in prossimità di essa, come le rane, la fecondazione è esterna; perché ciò possa avvenire, occorre che i due partner liberino nell'acqua contemporaneamente grandi quantità di gameti.

Ogni giorno, in Italia, vengono vendute circa 1000 pillole del giorno dopo, 370 000 mila all'anno, il che dimostra che la contraccezione programmata è ancora per molte donne un obiettivo da raggiungere.

▼ 32.13 Fecondazione: i villi che ricoprono la superficie dell'ovocita si sollevano per facilitare l'ingresso della testa dello spermatozoo; la coda si staccherà e rimarrà fuori.

Negli esseri umani, così come in tutti gli organismi che si riproducono per via sessuata, ogni vita comincia molto semplicemente mediante la fusione di due gameti: lo spermatozoo maschile, piccolo e mobile, e l'ovulo femminile, più grande ma strutturalmente più semplice: questo processo è detto **fecondazione**.

Quando uno spermatozoo raggiunge la superficie ricoperta da microvilli dell'ovocita secondario (FIGURA 32.13), essa subisce sostanziali modifiche chimiche per azione degli enzimi rilasciati dall'acrosoma dello spermatozoo. Le membrane cellulari dello spermatozoo e dell'ovocita, una volta entrate in contatto, si fondono e il nucleo del gamete maschile penetra nel citoplasma di quello femminile. Subito dopo questo contatto si completa la seconda divisione meiotica dell'ovocita; perciò, da questo momento l'ovocita diventa a tutti gli effetti un ovulo.

Il ricercatore statunitense David Clapham ha recentemente scoperto che nel flagello dello spermatozoo è presente una proteina di membrana (chiamata CatSper) che favorisce il passaggio del calcio: quando lo spermatozoo viene a contatto con la membrana dell'ovocita, il calcio, penetrando nel flagello, ne muta la forma rendendolo venti volte più forte, così da permettere allo spermatozoo di penetrare nell'ovocita stesso. Se questa proteina di membrana è bloccata, la fecondazione non può avvenire.

La fecondazione ha almeno quattro conseguenze. In primo luogo avvengono alcune modificazioni sulla superficie dell'ovulo fecondato in meno di un secondo dal contatto con lo spermatozoo; per evitare l'ingresso di un altro spermatozoo, infatti, la membrana cellulare dell'ovulo compie una serie di reazioni chimiche che non la rendono più recettiva verso altri spermatozoi.

Come seconda conseguenza, l'ovulo è attivato dal punto di vista metabolico: ciò è dimostrato dal forte aumento della sintesi proteica e del suo consumo di ossigeno. La terza conseguenza della fecondazione è che il materiale genetico maschile entra nel gamete femminile, cioè il nucleo spermatico aploide si fonde con il nucleo aploide dell'ovulo, dando origine al nucleo diploide dello zigote; il genotipo di un nuovo individuo è così costituito. La quarta e ultima conseguenza è che, come vedremo nel paragrafo 32.5, l'ovulo comincia subito a dividersi per mitosi.

La contraccezione

Avere rapporti sessuali senza utilizzare alcuna tecnica contraccettiva aumenta notevolmente il rischio di una fecondazione non desiderata; si calcola infatti che circa l'80% delle donne in età fertile, che hanno rapporti sessuali regolari e che non adottano alcun tipo di prevenzione, abbiano una gravidanza nel giro di un anno; questo è un dato medio, in realtà ci sono donne che restano incinte al loro primo rapporto sessuale e altre che, pur desiderando un figlio, devono attendere diversi anni prima di riuscire ad avviare una gravidanza.

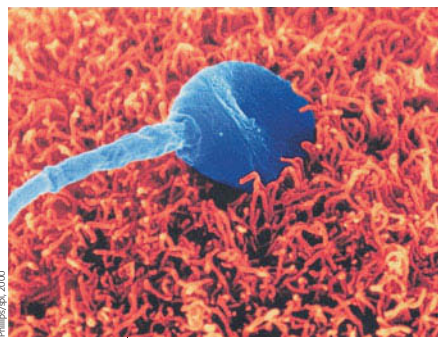
Le tecniche contraccettive più diffuse possono essere suddivise in diverse categorie: le forme di sterilizzazione, le tecniche che si basano sulla modificazione dei livelli ormonali, quelle prevalentemente di tipo meccanico (dette anche «barriere»), il dispositivo intrauterino e le tecniche dette naturali (FIGURA 32.1).

È interessante segnalare che uno studio effettuato a Londra su 46 000 donne per un periodo di 36 anni ha dimostrato che tra le donne che hanno assunto la pillola anticoncezionale per circa 8 anni il rischio di cancro all'utero, all'intestino e alle ovaie è diminuito del 12%; in caso di assunzione per un periodo più lungo, però, sembra si verifichi un effetto contrario.

La fecondazione assistita

In alcune donne il passaggio dell'ovocita lungo gli ovidotti o la risalita degli spermatozoi e la successiva fecondazione sono impediti dall'ostruzione degli ovidotti stessi per cause naturali, quali la formazione di tessuto cicatriziale formatosi in seguito a un'infezione. Tempo fa con una situazione di questo tipo era praticamente impossibile avere figli; oggi invece, grazie a una tecnica detta **fecondazione assistita** è possibile ottenere ugualmente gamete maschile e quello femminile.

Le tecniche di fecondazione assistita sono di due tipi: la fecondazione assistita, che consiste nel trasferire il gamete maschile e quello femminile in un tubo di vetro, dove avviene la fecondazione; l'inseminazione artificiale, che consiste nel trasferire il gamete maschile e quello femminile direttamente nell'utero. Richiede una preparazione per la selezione del maggior numero di spermatozoi mobili e morfologicamente normali.



Philips/Sci. 2000

L'educazione alla salute
è contrassegnata dall'immagine di una mela e una banda azzurra laterale; si riferisce a un argomento che ti può fornire interessanti indicazioni per condurre una vita sana e per prevenire o affrontare in modo corretto eventuali malattie.

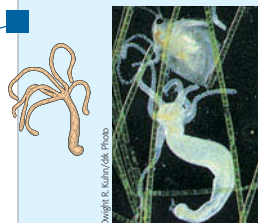
Evoluzione del sistema nervoso negli invertebrati

SCHEDA 31.1

I sistemi nervosi degli invertebrati sono di varia complessità. Il più semplice modello organizzativo di sistema nervoso lo troviamo in *Hydra* (FIGURA A); questo animale marino vive attaccato ai fondali e muove il proprio corpo grazie alle stimolazioni inviate dai neuroni, che formano una rete diffusa e che ricevono informazioni dai recettori sensoriali presenti tra le cellule epiteliali.

Il sistema nervoso della planaria, un verme piatto (FIGURA B), è costituito essenzialmente da due cordoni longitudinali e da due gangli posti all'estremità anteriore del corpo che rappresentano un inizio di **cefalizzazione**. Questa struttura consente all'animale una maggiore mobilità in quanto è più organizzata ed efficiente di quella di *Hydra*. Il sistema nervoso della planaria presenta anche una primitiva strutturazione di un sistema centrale (**centralizzazione**).

Con l'aumentare della complessità corporea, gli altri invertebrati hanno una cefalizzazione e una centralizzazione via via più evolute; per esempio, i molluschi (polpi e lumache) e gli artropodi, come il gambero (FIGURA C), hanno un vero e proprio encefalo, organi di senso specializzati nel raccogliere le informazioni dal mondo esterno e nervi che trasmettono sia le percezioni in direzione dell'encefalo sia i messaggi diretti agli organi effettori.



(A) L'idra presenta una semplice rete di neuroni.



(B) La planaria possiede due cordoni longitudinali con due gangli anteriori.



(C) Il gambero ha un doppio cordone nervoso ventrale con numerosi gangli.

di entrambi i sistemi, i quali lavorano in stretta cooperazione l'uno con l'altro e con gli ormoni secreti dalle ghiandole endocrine, per consentire una precisa regolazione dell'omeostasi.

Il sistema **parasimpatico** è coinvolto soprattutto nelle attività di recupero del corpo ed è particolarmente attivo, per esempio, dopo un pasto abbondante. La stimolazione parasimpatica rallenta il battito cardiaco, aumenta i movimenti del muscolo liscio della parete intestinale e stimola la secrezione delle ghiandole salivari e delle ghiandole digestive dello stomaco.

Il sistema **simpatico**, invece, prepara il corpo all'azione. Per esempio, le caratteristiche tipiche della paura, tra cui l'aumento del battito cardiaco e della pressione sanguigna, l'iperventilazione, i sudori freddi, la pelle d'oca e la dilatazione delle pupille, derivano da un aumento dell'attività del sistema simpatico. La stimolazione del sistema simpatico è quindi particolarmente coinvolto e importante in tutte quelle situazioni di emergenza in cui l'individuo si può venire a trovare, in quanto rende il corpo pronto a «combattere o fuggire» o, per lo meno, a reagire in modo rapido e determinato.

I neuroni i cui assoni emergono dal sistema nervoso centrale e terminano nei gangli sono detti **pregangliari**, mentre quelli i cui assoni fuoriescono dai gangli e terminano negli effettori sono detti **postgangliari**.

Tabella 31.1 Confronto tra i sistemi parasimpatico e simpatico

	Sistema parasimpatico	Sistema simpatico
Origine dei nervi	regione cranica e sacrale del midollo spinale	regione toracica e lombare del midollo spinale
Assone pregangliare	lungo; i gangli sono lontani dal SNC	corto; i gangli sono vicini al SNC
Assone postgangliare	corto; i gangli sono vicini o dentro all'organo bersaglio	lungo; i gangli sono lontani dall'organo bersaglio
Neurotrasmettitori	pregangliare e postgangliare: acetilcolina	pregangliare: acetilcolina postgangliare: noradrenalina
Localizzazione dei gangli	dentro o vicino agli organi bersaglio	vicino e parallelamente al midollo spinale

PER FISSARE I CONCETTI

- Che cosa sono i gangli, i nuclei, i tratti e i nervi?
- Elenca i diversi tipi di neuroni e le rispettive caratteristiche.
- Quali funzioni svolgono le cellule gliali?
- Descrivi una sezione trasversale di midollo spinale.
- Per quali aspetti differiscono la sostanza bianca e quella grigia?
- Da quali parti è formato il sistema nervoso centrale?
- Descrivi un arco riflesso specificando anche la sua funzione.
- Descrivi le differenze tra il sistema somatico e quello autonomo.
- Quali sono le differenze anatomiche tra il sistema nervoso simpatico e quello parasimpatico?

Le schede
trattano argomenti non strettamente legati al testo, ma che ti offrono la possibilità di approfondire vari temi di grande attualità scientifica.

Il metodo scientifico



emin kuliyev/Shutterstock

Secondo molti scienziati, l'attuale concetto di scienza trova le sue origini nelle teorie del filosofo, astronomo e matematico italiano Galileo Galilei, vissuto a cavallo tra il XVI e il XVII secolo; egli, infatti, per primo cercò di definire un metodo d'indagine scientifica che permettesse di giungere, mediante osservazioni e misure sperimentali, a conclusioni tali da risultare inconfutabili. Lo stesso Galilei, con l'invenzione del *telescopio*, diede anche il via all'utilizzo degli strumenti di misura nella pratica scientifica e, attraverso lo studio del *piano inclinato*, fu il primo a comprendere l'importanza della sperimentazione in laboratorio.

Qualsiasi sia il campo delle scienze in cui egli opera, uno scienziato deve dimostrare non solo di possedere inventiva e creatività, ma anche di saper agire in maniera rigorosa nel seguire procedure definite e meticolose, anche se spesso queste si rivelano lunghe e ripetitive. Questo tipo di indagine, o **metodo scientifico**, si articola in genere nelle seguenti fasi:



Getty Images

1

Osservazione

Può derivare da un lavoro scientifico precedente oppure, come nel caso di *Mendel*, può essere la genialità dello scienziato che viene sollecitata da un particolare fenomeno (*la somiglianza tra genitori e figli ha un suo evidente riscontro e non sembra essere casuale*).

2

Domanda

È la diretta conseguenza dell'osservazione e rappresenta la base di partenza per un processo di studio e di ricerca (*esiste una regola che controlla la trasmissione dei caratteri ereditari?*).

3

Ipotesi

È una delle possibili risposte alla domanda; deve essere circoscritta e verificabile perché, se fosse puramente teorica, non potrebbe mai essere dimostrata (*se ovuli e spermatozoi agiscono sui caratteri ereditari in ugual misura, forse i caratteri ereditari vengono trasmessi secondo proporzioni fisse*).

4

Impostazione sperimentale

È la parte più interessante di tutto il processo e corrisponde all'individuazione di una via sperimentale che possa confermare o negare l'ipotesi (*una volta individuate delle «linee pure» di caratteri scelti, l'incrocio di queste tra loro, utilizzando numeri molto elevati di individui, può fornire un dato statistico relativo all'ereditarietà dei caratteri presi in considerazione*). Al termine della fase sperimentale, è indispensabile una raccolta oculata dei risultati emersi.

5

Verifica dell'ipotesi

Consiste nell'interpretazione dei risultati sperimentali, in particolar modo bisogna comprendere se i dati confermano o negano l'ipotesi. Se i risultati confermano l'ipotesi, può essere estrapolata una nuova regola o teoria, purché le informazioni raccolte siano sufficientemente esaurienti. (*In tutti gli incroci tra linee pure tutti gli individui della prima generazione presentavano solo uno dei caratteri dei genitori, mentre nella seconda generazione il rapporto era di 3 a 1; ciò evidenzia che i caratteri sono presenti in coppie e che uno di essi, quello che appare come unico nella prima generazione è dominante sull'altro, cioè lo maschera*).

6

Nuova ipotesi

Se invece i dati raccolti sperimentalmente non verificano l'ipotesi, è necessario formulare una nuova ipotesi, cui faranno seguito sia una nuova impostazione sperimentale sia una nuova verifica.

Abbiamo visto che il metodo scientifico può smentire o confermare un'ipotesi; è interessante comprendere che lo scienziato non pretende di sostenere le proprie ipotesi con assoluta certezza, ma deve raccogliere i dati emersi in modo preciso e metodico, e inoltre deve ripetere un esperimento un numero di volte tale da essere assolutamente certo che i risultati siano sempre gli stessi.

È, infine, interessante sottolineare che uno scienziato non può essere solo nel suo lavoro, ma deve costantemente comunicare con altri in modo da confrontarsi, da poter utilizzare le scoperte dei colleghi che lavorano in ambiti analoghi. Un tempo venivano effettuati convegni scientifici, si scrivevano resoconti delle sperimentazioni e testi per addetti ai lavori. A tutto ciò nell'ultimo decennio si è aggiunto Internet, una straordinaria possibilità di comunicazione e confronto in tempo reale; oggi molti scienziati riescono a lavorare in equipe anche abitando in continenti diversi.

In sintesi potremmo definire il **metodo scientifico** come la modalità tipica con cui la scienza lavora per arrivare a definire una *conoscenza oggettiva e condivisibile*; il metodo scientifico procede sia mediante una raccolta di dati misurabili attraverso l'osservazione e la sperimentazione sia mediante la formulazione di ipotesi e nuove teorie, che devono però essere nuovamente sottoposte alla verifica sperimentale.

Ereditarietà, DNA e ingegneria genetica

D

SEZIONE



Adrian T Sumner/Getty Images

Mitosi: le cellule si duplicano



David Scharf/Getty Images

La riproduzione delle cellule avviene mediante un processo di divisione in cui il loro contenuto viene distribuito tra due nuove cellule figlie. Nei procarioti, come i batteri, e negli organismi eucarioti unicellulari la divisione cellulare determina l'aumento del numero di individui di una popolazione. Negli organismi pluricellulari, come le piante e gli animali, la divisione cellulare è il processo mediante il quale l'organismo si sviluppa e aumenta le proprie dimensioni a partire da una singola cellula, ma è anche il meccanismo che permette di sostituire e riparare i tessuti danneggiati o logorati.



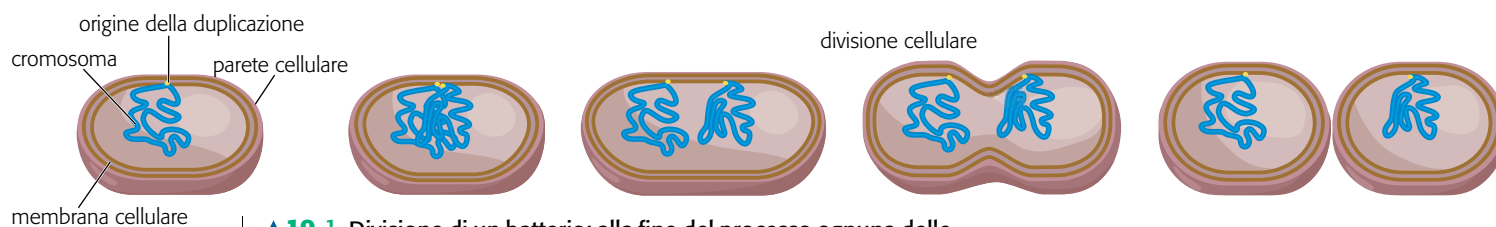
I batteri *Escherichia coli* e *Staphylococcus aureus* hanno tempi di riproduzione compresi tra i 15 e i 30 minuti. In assenza di fattori limitanti, la loro crescita sarebbe esponenziale: nel giro di 24 ore a partire da un solo batterio se ne formerebbero milioni di miliardi.

19.1 La divisione cellulare negli organismi procarioti

Il problema principale per le cellule che sono in procinto di dividersi è quello di fornire una copia esatta del proprio patrimonio genetico a ciascuna delle cellule figlie. Nelle cellule procariote, come quelle dei batteri, la distribuzione delle due copie del patrimonio ereditario è relativamente semplice; in tali cellule,

infatti, la maggior parte del materiale ereditario è formata da un'unica, lunga molecola circolare di DNA, a cui è associata una certa varietà di proteine. Questa molecola, il **cromosoma** della cellula, si duplica prima che la cellula si divida.

I due cromosomi figli si attaccano ai due lati opposti della membrana cellulare e, a mano a mano che la membrana si allunga, si allontanano l'uno dall'altro (FIGURA 19.1). Quando la cellula ha raggiunto una di-



▲ 19.1 Divisione di un batterio: alla fine del processo ognuna delle due cellule ha una copia del cromosoma della cellula di partenza.

mentione circa doppia rispetto a quella originale e i cromosomi si sono completamente separati, la membrana cellulare si ripiega verso l'interno e si forma una nuova parete che separa le due nuove cellule e i loro cromosomi.

PER FISSARE I CONCETTI

- Come si presenta il materiale ereditario in una cellula procariote?
- Descrivi in che modo si divide una cellula batterica.

19.2 La divisione cellulare negli organismi eucarioti

La principale funzione della divisione cellulare negli organismi eucarioti pluricellulari è quella di aumentare il numero di cellule nei periodi di crescita corporea e di sostituire con cellule nuove e sane quelle vecchie o danneggiate. Di solito, infatti, la vita di ogni singola cellula è decisamente più breve di quella dell'intero organismo di cui fa parte; le nostre cellule, per esempio, hanno una sopravvivenza media solo di alcune settimane ed è quindi necessario che vengano sostituite via via che muoiono o sono usurate.

Nelle cellule eucariote il processo di divisione del materiale genetico è però molto più complesso che nelle cellule procariote. Una tipica cellula eucariote contiene una quantità molto maggiore di DNA, anche più di mille volte quello di una cellula procariote; inoltre, il DNA eucariote è lineare e forma un certo numero di cromosomi distinti (46 nella specie umana) ben visibili al microscopio ottico proprio nel momento in cui la cellula si divide (FIGURA 19.2).

Il meccanismo di divisione cellulare e di distribuzione dei cromosomi è, come vedremo, ingegnoso ed elaborato. Ciascuno dei due nuclei delle cellule figlie ri-

ceve un completo assetto cromosomico grazie a una serie di eventi, o *fasi*, chiamati complessivamente **mitosi**. In genere la mitosi è seguita dalla **citodieresi**, un processo che divide la cellula in due nuove cellule, ciascuna contenente non solo un nucleo completo di tutti i cromosomi, ma anche metà circa del citosol e degli organuli della cellula madre.

Mitosi e citodieresi sono gli eventi fondamentali della divisione cellulare, ma, considerando la vita della cellula nel suo complesso, rappresentano solo due stadi di un processo più ampio.

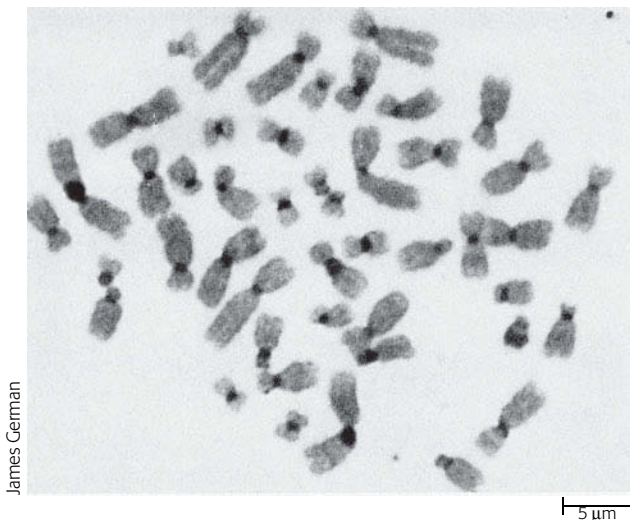
PER FISSARE I CONCETTI

- Quali sono le differenze tra il DNA delle cellule procariote e quello delle cellule eucariote?
- Che cosa si intende per mitosi?
- Qual è la funzione della citodieresi?

19.3 Il ciclo cellulare

Quasi tutte le cellule eucariote vanno incontro a una sequenza regolare di crescita e di divisione, detta **ciclo cellulare** (FIGURA 19.3). Il ciclo può essere suddiviso in cinque fasi principali: G_1 , S, G_2 , mitosi e citodieresi. Nei vari organismi animali e vegetali il completamento del ciclo richiede tempi diversi, che vanno da poche ore a parecchi giorni, a seconda sia del tipo di cellula sia di fattori esterni, come la temperatura o le sostanze nutritive disponibili. Il tipo di cellula e i fattori metabolici ed esterni, determinano anche quanto e se il ciclo è ripetitivo. Prima che una cellula possa iniziare la mitosi e dividersi, deve duplicare il suo DNA, sintetizzare numerose proteine associate al DNA nei cromosomi, produrre una riserva di organuli sufficiente alle due cellule figlie e assemblare le strutture necessarie per effettuare la mitosi e la citodieresi.

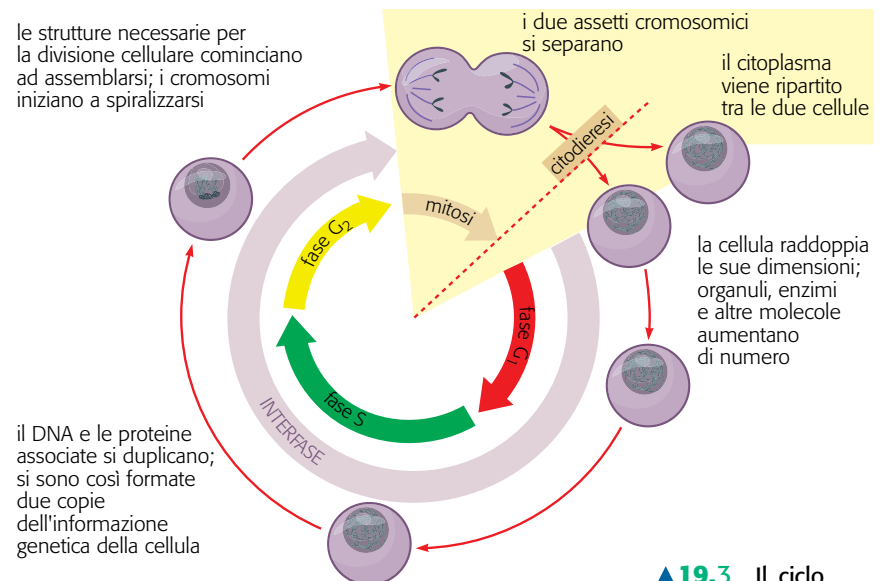
Nelle cellule eucariote i cromosomi, che devono il loro nome alla facilità con cui assorbono il colorante usato in microscopia (dal greco **chroma**, colore e **soma**, corpo), sono costituiti, oltre che da DNA, anche da un numero elevato di proteine chiamate **istoni**.



James German

5 μ m

▲ 19.2 I 46 cromosomi umani ben visibili in una cellula in divisione.



▲ 19.3 Il ciclo cellulare.



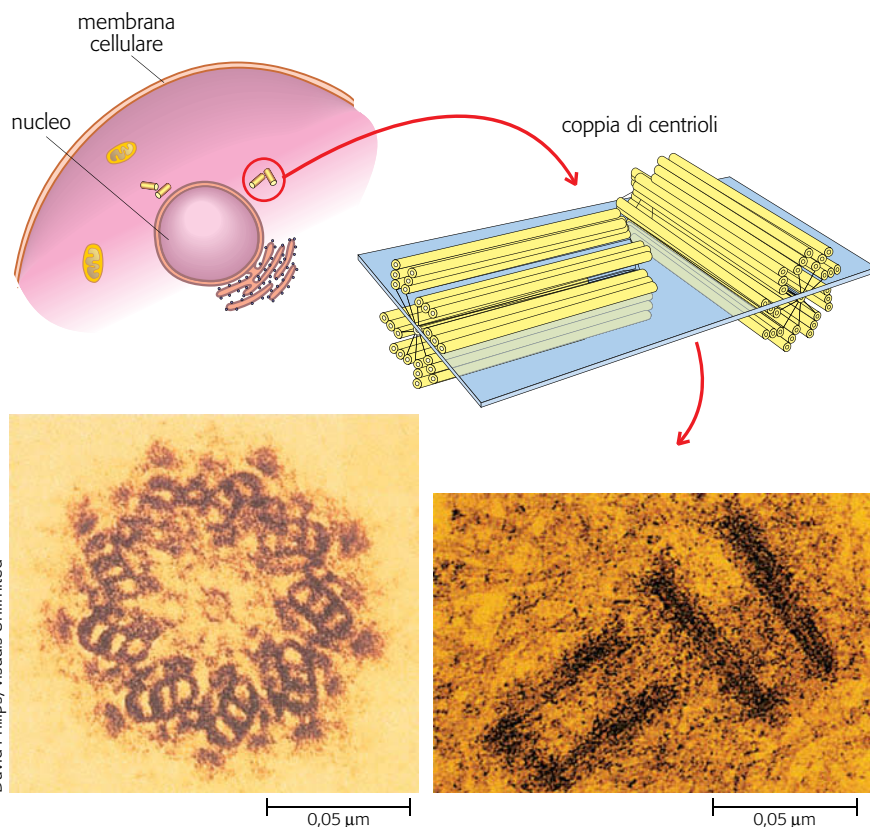
Le **cellule staminali embrionali** sono cellule non specializzate in grado di trasformarsi in qualunque altro tipo di cellula del corpo; altri tipi di cellule staminali, poco differenziate, sono capaci di dare origine a una serie di linee cellulari diverse. Le cellule staminali permettono, almeno in linea teorica, di riparare specifici tessuti o di riprodurre un intero organo, per questo sono oggetto di grandi aspettative nel campo della ricerca biomedica.

Questi processi preliminari avvengono durante le fasi G_1 , S e G_2 del ciclo cellulare, che sono dette nel loro complesso **interfase**. Tale periodo occupa circa il 90% dell'intero ciclo cellulare.

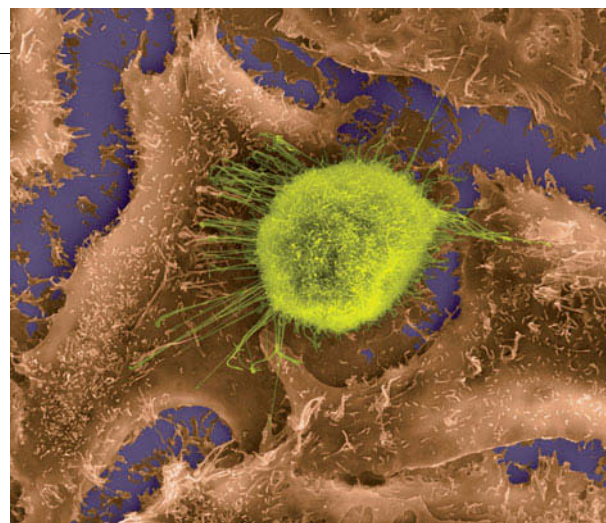
Il processo chiave della divisione cellulare, cioè la duplicazione del DNA e la sintesi di molte delle proteine associate a esso, avviene durante la **fase S** (S = sintesi) del ciclo cellulare. Le fasi G (*gap* = intervallo) precedono e seguono la fase S.

Nella **fase G_1** , che segue la citodieresi e precede la fase S, la cellula raddoppia le sue dimensioni e aumentano di numero i suoi enzimi; inoltre, si formano nuovi organuli (come gli apparati di Golgi e i lisosomi) oltre a numerose molecole e strutture citoplasmatiche. L'accrescimento non è fine a se stesso né finalizzato alla successiva divisione, ma è dovuto al fatto che in questa fase la cellula svolge le funzioni alle quali è preposta. Nelle cellule eucariote, i due centrioli (se sono presenti) cominciano a separarsi tra loro e a duplicarsi; come vedremo, essi risulteranno molto importanti per la formazione di una struttura chiamata fuso mitotico.

Durante la **fase G_2** , che segue la fase S e precede la mitosi, avvengono gli ultimi preparativi per la divisione cellulare: i cromosomi appena duplicati, che erano dispersi nel nucleo sotto forma di filamenti di cromatina, lentamente si spiralizzano e si condensano in una forma compatta. Le due coppie di centrioli maturi, una volta completata la loro duplicazione, si dispongono subito fuori dalla membrana nucleare, poco lontane l'una dall'altra (FIGURA 19.4).



▲ **19.4** Posizione dei centrioli fuori dalla membrana nucleare e sezione trasversale di un centriolo in una fotografia di una cellula umana al microscopio elettronico.



Dr. Dennis Kunkel/Getty Images

▲ **19.5** La cellula gialla appartiene a un tipo di tumore del polmone. Le cellule tumorali si dividono continuamente, mentre le cellule umane normali muoiono dopo circa 50 divisioni cellulari.

Regolazione del ciclo cellulare

Alcuni tipi di cellule (tra questi vi sono gli organismi unicellulari e certi tipi di cellule sia animali sia vegetali) passano da un ciclo cellulare all'altro. Un esempio è dato da particolari cellule presenti nel midollo osseo umano, le *cellule staminali emopoietiche*, che si dividono costantemente per dare origine ai globuli rossi del sangue. I globuli rossi vivono in media soltanto 120 giorni e in un uomo adulto ve ne sono circa $2,5 \times 10^{13}$. Per mantenere questo numero devono essere prodotti, per divisione delle cellule staminali, circa 2,5 milioni di nuovi globuli rossi ogni secondo. I globuli rossi stessi e alcune cellule molto specializzate, come gran parte delle cellule nervose, perdono invece la loro capacità di duplicarsi una volta raggiunta la maturità.

Altri tipi di cellule mantengono la capacità di dividersi anche dopo aver raggiunto la loro maturità, ma solo in determinate circostanze. Le cellule del fegato umano, per esempio, normalmente non si dividono, ma se una parte del fegato viene asportata chirurgicamente, le cellule restanti continuano a duplicarsi fino a che il fegato raggiunge la sua grandezza normale; a questo punto le cellule cessano di dividersi. Complessivamente, in un organismo umano adulto, avvengono circa 2×10^{12} divisioni cellulari ogni 24 ore, il che equivale a 25 milioni di divisioni al secondo.

In un organismo pluricellulare è di vitale importanza che i differenti tipi di cellule si dividano a un ritmo tale da produrre tutte le cellule necessarie alla sua crescita e al suo mantenimento, ma senza superare i limiti stabiliti dalle effettive necessità. Comprendere come si attiva il ciclo cellulare è essenziale per la terapia del *cancro* che, come vedremo, è causato da cellule che si riproducono senza controllo alterando la normale organizzazione e funzionalità dei tessuti (FIGURA 19.5). È noto che diversi complessi proteici, chiamati nel loro insieme *complessi ciclina-Cdk*, provocano il passaggio dalla fase G_1 alla fase S e, successivamente, dalla fase G_2 alla mitosi; i complessi sono costituiti da una ciclina e da una proteina chinasi ciclina dipendente, la Cdk, che catalizza il trasferimento di un gruppo fosfato dal-

L'ATP a un'altra proteina, regolandone l'attività. Legandosi a specifiche proteine che vengono di volta in volta prodotte dalle cellule, i complessi ciclina-Cdk agiscono da stazioni di controllo per l'eventuale attivazione di una fase successiva del ciclo cellulare.

Per aver scoperto i complessi ciclina-Cdk gli scienziati Hartwell, Hunt e Nurse hanno ricevuto nel 2001 il premio Nobel per la medicina.

Fattori che influenzano la divisione cellulare

I meccanismi che regolano la divisione cellulare sono ancora oggetto di studio, ma alcuni meccanismi di controllo sono già stati individuati. Tra questi vi è la **dipendenza dall'ancoraggio**, ovvero il processo di regolazione che consente alle cellule di dividersi solo quando vengono a contatto con una superficie solida; se ciò non accadesse, le cellule che, per esempio, si staccano dalle pareti dei vasi sanguigni ed entrano nella corrente circolatoria, potrebbero dividersi senza controllo, producendo ammassi cellulari che andrebbero a ostruire vene e arterie.

Un altro meccanismo di controllo, detto **inibizione da contatto**, agisce in maniera quasi opposta al precedente poiché induce un arresto della divisione cellulare quando le cellule, moltiplicandosi, entrano in contatto tra loro (FIGURA 19.6). Per esempio, quando un tessuto continuo, come quello della pelle, subisce una lesione causata da un taglio, le cellule danneggiate iniziano a dividersi finché non tornano ad aderire le une alle altre rimarginando la lesione e formando una cicatrice; a questo punto le divisioni cellulari si arrestano.

L'inibizione da contatto è dovuta al riconoscimento delle cellule vicine grazie a recettori glicoproteici posti sulla membrana cellulare. Il riconoscimento regola, fra le altre cose, la sensibilità della cellula ai **fattori di crescita**, che svolgono il ruolo opposto. I fattori di crescita, infatti, stimolano la divisione delle cellule. Per esempio, in seguito a una ferita, le piastrine (che sono frammenti cellulari presenti nel sangue) si concentra-

no nella zona della lesione per favorire il processo di coagulazione del sangue e, contemporaneamente, liberano un fattore di crescita specifico che, per favorire una più rapida cicatrizzazione, stimola la mitosi nelle cellule presenti ai margini della ferita. Altri fattori di crescita sono le *interleuchine*, prodotte dai globuli bianchi e indispensabili per il funzionamento del sistema immunitario, e le *eritropoietine* che agiscono stimolando il midollo osseo a produrre globuli rossi.

I fattori di crescita agiscono legandosi ai loro specifici recettori sulla superficie delle cellule; in questo modo si verificano dei cambiamenti che attivano la divisione cellulare.

PER FISSARE I CONCETTI

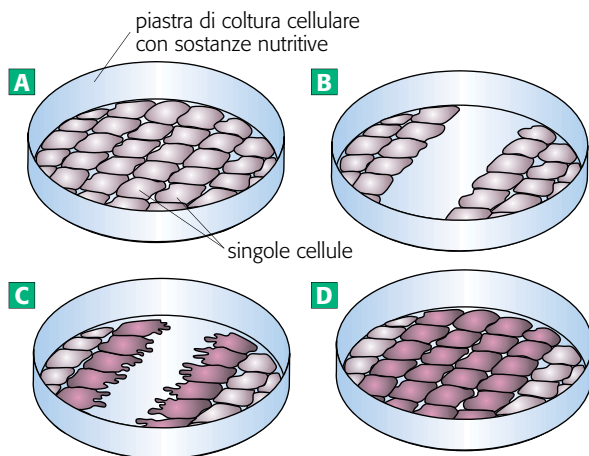
- Quali sono le fasi in cui si suddivide il ciclo cellulare?
- Quali eventi caratterizzano le fasi del ciclo cellulare?
- Che cosa hanno di particolare le cellule staminali emopoietiche?
- Che relazione c'è tra l'insorgere del cancro e i ritmi di divisione cellulare?
- Che cosa si intende per dipendenza dall'ancoraggio?
- Che cosa sono le interleuchine e le eritropoietine?

19.4 La mitosi

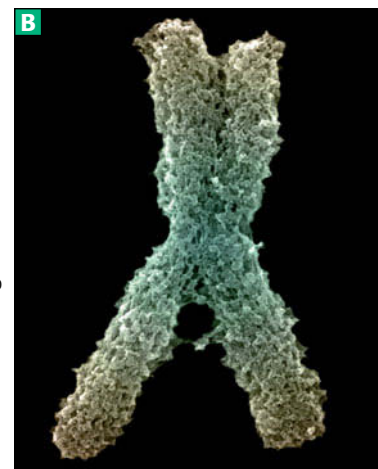
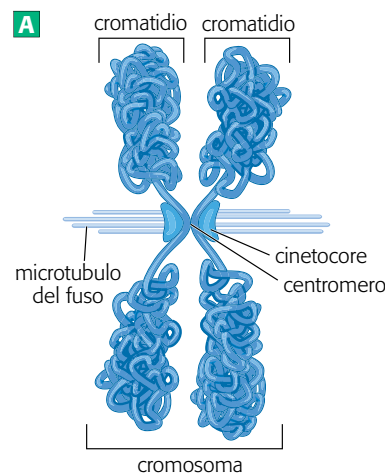
La **mitosi** ha il compito di dirigere gli spostamenti dei cromosomi duplicati in modo che ogni nuova cellula ne riceva un corredo completo. Lo svolgimento di tale processo è reso possibile dal fatto che: 1) i cromosomi si avvolgono su se stessi diventando più compatti e 2) avviene la formazione di una struttura costituita da microtubuli chiamata **fuso**.

All'inizio della mitosi, i cromosomi si addensano tanto da diventare ben visibili al microscopio ottico. Ogni cromosoma è costituito da due filamenti identici che contengono lo stesso materiale genetico, essendo l'uno la copia dell'altro; i due filamenti, detti **cromatidi**, sono uniti tra loro in una regione di contatto detta **centromero** (FIGURA 19.7). Nella zona del

Le cellule di molti tipi di **cancro** sono in grado di sintetizzare autonomamente i propri fattori di crescita e si riproducono perciò senza alcun controllo; altri tipi di cellule cancerose, invece, sono stranamente in grado di attivare la propria divisione anche in assenza di fattori di crescita.



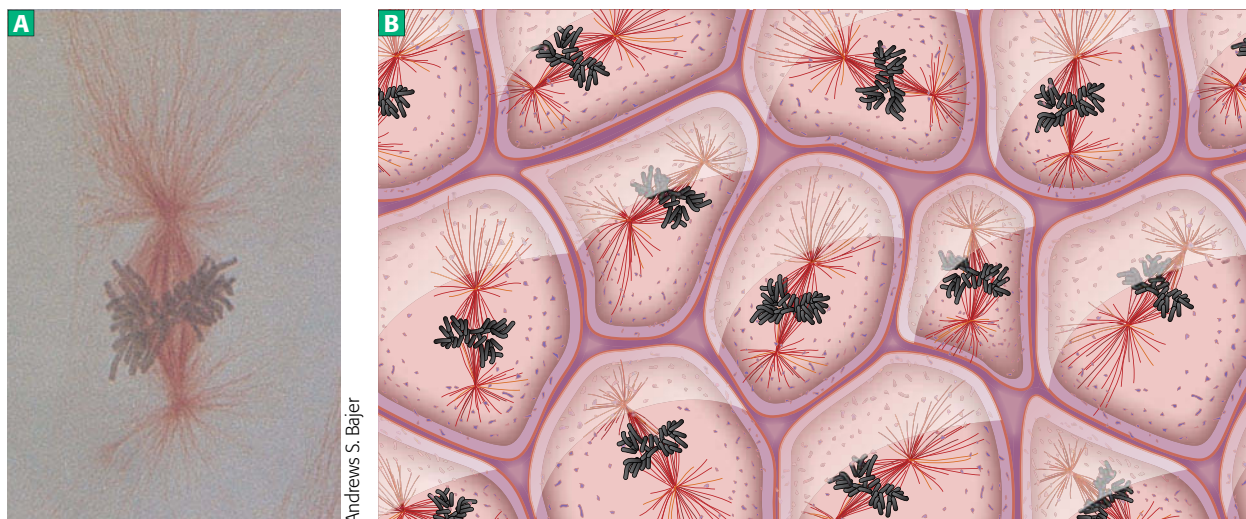
▲ 19.6 (A) Cellule coltivate *in vitro* si riproducono finché non entrano in contatto tra loro. Se si asportano alcune cellule centrali (B), quelle rimaste lungo il margine libero iniziano a dividersi (C) fino a quando entrano nuovamente in contatto (D).



▼ 19.7 (A) Struttura di un cromosoma completamente condensato al termine della profase. (B) Fotografia al microscopio elettronico a scansione di un cromosoma.

G. Wanner/Getty Images

► **19.8** (A) Un fuso mitotico di una cellula polmonare in divisione. Le fibre rosse sono i microtubuli del fuso, mentre i corpi blu sul piano equatoriale sono i cromosomi. (B) Disegno di alcune cellule in divisione nelle quali si è formato il fuso mitotico.



Andrews S. Bajer

centromero ci sono due strutture discoidali contenenti proteine, i **cinetocori**, a cui sono attaccati i microtubuli del fuso.

In questa fase della mitosi avviene anche la formazione del fuso che, una volta completato, assume una struttura tridimensionale che ricorda la forma di un pallone da rugby (FIGURA 19.8); il fuso è costituito da almeno due gruppi di microtubuli: le **fibre polari**, che collegano ciascun polo del fuso con la regione «equatoriale» posta tra i due poli, e le **fibre del cinetocore**, che sono attaccate ai cinetocori dei cromosomi duplicati. Questi due gruppi di fibre del fuso hanno la funzione di separare i due cromatidi uguali.

Nelle cellule che contengono i centrioli, a ciascun polo del fuso si posiziona una coppia di centrioli appena duplicata. Queste cellule contengono anche un terzo gruppo di fibre del fuso, più corte, che si diramano dai centrioli: tali fibre sono note complessivamente col nome di **aster**. Le fibre dell'aster fissano i poli del fuso alla membrana cellulare durante il processo mitotico; non tutte le cellule vegetali sono provviste di centrioli; in quelle che ne sono prive l'aster non si forma e una simile funzione può essere svolta dalla parete cellulare rigida.

La maggior parte delle molecole di tubulina da cui sono formati i microtubuli del fuso è probabilmente presa in prestito dal citoscheletro; per questo motivo, le cellule in divisione cambiano aspetto e assumono spesso una caratteristica forma tondeggianti. Dopo la divisione cellulare il fuso viene smontato, viene riasssemblata la rete di microtubuli del citoscheletro e la cellula torna ad avere il suo aspetto normale.

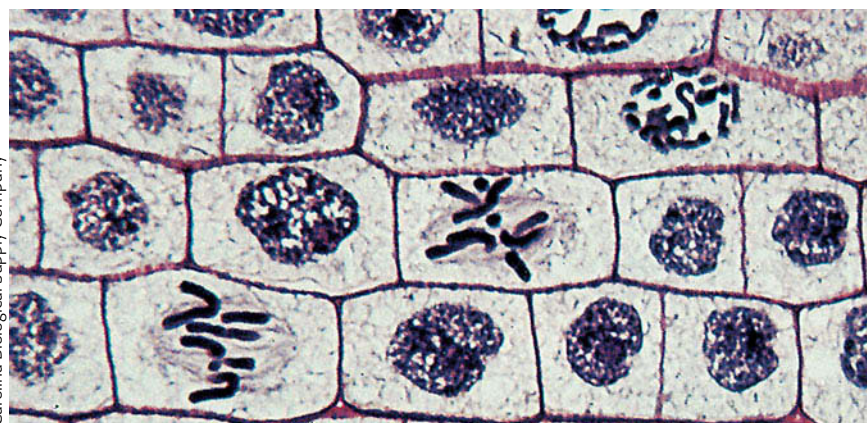
Fasi della mitosi

Il processo vero e proprio di mitosi inizia, come abbiamo detto, al termine dell'interfase e viene comunemente suddiviso in profase, metafase, anafase e telofase (FIGURA 19.9); come potete osservare nella FIGURA 19.10A, nell'interfase il contenuto del nucleo è ancora poco visibile e le due coppie di centrioli si trovano dalla stessa parte, appena fuori la membrana nucleare.

Rispetto alle altre tre fasi, la **profase** ha di solito una durata relativamente lunga: se una divisione mitotica durasse 10 minuti (che è circa il tempo minimo richiesto), la cellula si troverebbe in profase per circa sei minuti. Nella **profase iniziale** (FIGURA 19.10B) la cromatina si condensa tanto che, al microscopio ottico, sono visibili i singoli cromosomi, ciascuno costituito da due cromatidi. In questo stadio, via via che i microtubuli del citoscheletro vengono demoliti per essere riutilizzati nella costruzione del fuso, la cellula diventa più sferica e il citoplasma appare più viscoso.

Nelle cellule che possiedono centrioli, i microtubuli che formano l'aster si irradiano intorno a questi organuli che, nel frattempo, si sono separati e si stanno posizionando ai due poli della cellula. A questo punto, in genere, il nucleolo è scomparso e la membrana nucleare si è dispersa in piccoli frammenti.

Alla fine della profase, dunque, i cromosomi sono completamente compattati, o *spiralizzati*, e non sono più separati dal citoplasma in quanto è scomparsa la membrana nucleare. Inoltre le coppie di centrioli hanno raggiunto i poli della cellula, le fibre polari del fuso sono ultimate e si sono formate anche le fibre del cinetocore, attaccate ai cinetocori dei cromosomi.

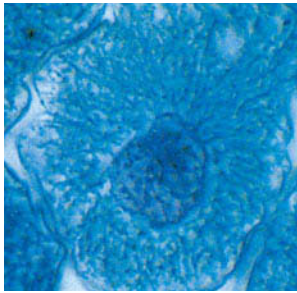
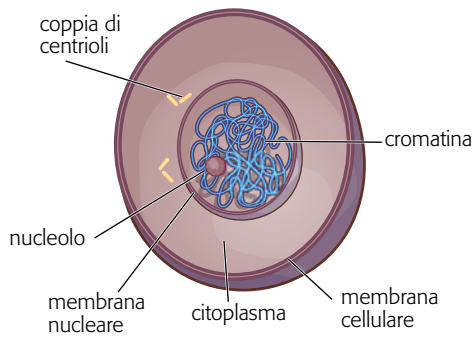


Carolina Biological Supply Company

▲ **19.9** In questo preparato per il microscopio sono visibili cellule fissate in momenti diversi della mitosi (si tratta di cellule in rapida divisione provenienti dall'apice radicale di una cipolla).

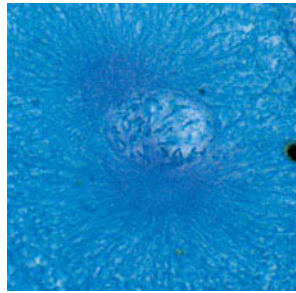
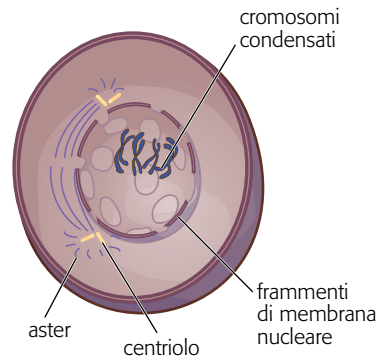
▼19.10 Disegni e fotografie che illustrano le fasi della mitosi in una cellula animale (si tratta di una cellula di un pesce di lago, il coregone).

A interfase



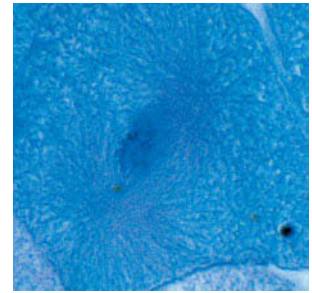
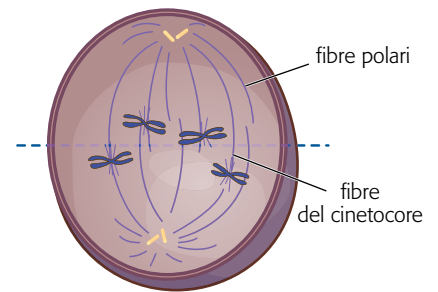
Si duplica il DNA come pure i centrioli, ma i cromosomi non sono distinguibili all'interno del nucleo. In alcuni organismi si possono vedere due coppie di centrioli su un lato del nucleo, fuori dalla membrana nucleare.

B profase iniziale



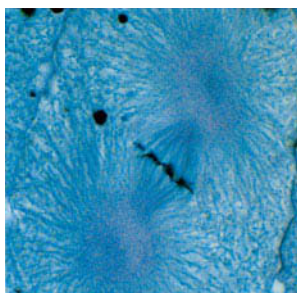
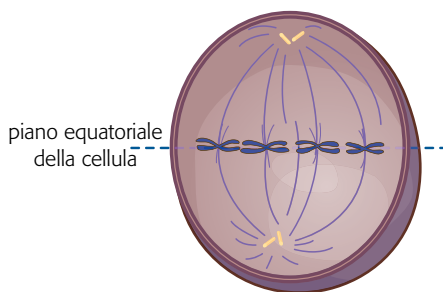
La cromatina si condensa e i cromosomi sono ora visibili al microscopio ottico. Vengono disassemblati i microtubuli del citoscheletro che formeranno il fuso. Le coppie di centrioli migrano verso i poli. Comincia la formazione del fuso. Scompare il nucleolo. La membrana nucleare si disperde in frammenti. I centrioli raggiungono i poli della cellula.

C metafase iniziale



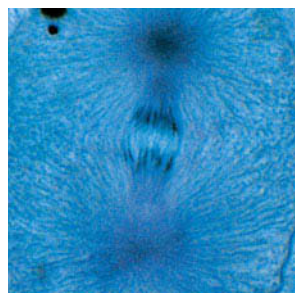
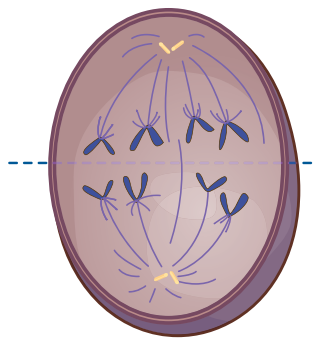
I cromosomi, ciascuno formato da due cromatidi, si posizionano sul piano equatoriale della cellula, manovrate dalle fibre del fuso.

D metafase tardiva



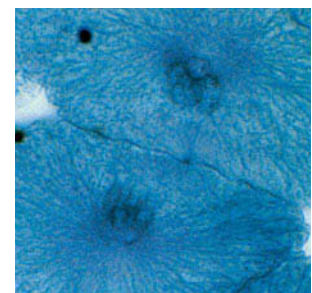
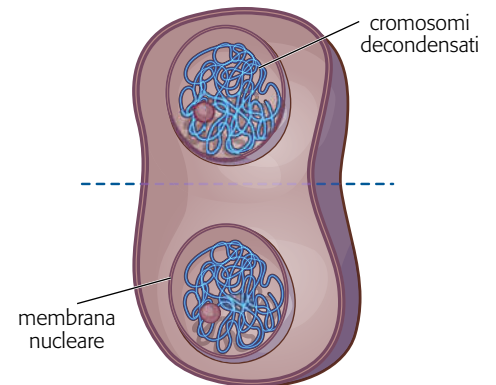
I cromosomi, formati da coppie di cromatidi, si dispongono sul piano equatoriale della cellula.

E anafase



I cromatidi si separano, ognuno tirato dalle fibre del fuso verso i poli; ogni cromatidio costituisce ora un cromosoma singolo.

F telofase



I cromosomi hanno raggiunto i poli opposti, il fuso comincia a disperdersi. Durante la tarda telofase si formano nuove membrane nucleari intorno ai due assetti cromosomici che ritornano a essere diffusi.



I due cromatidi sono tenuti insieme da una proteina, la **coesina**; all'inizio dell'anafase questa proteina viene idrolizzata dall'enzima *separasi* e i cromatidi si staccano.

Durante i primi stadi della **metafase** (FIGURA 19.10C) i cromosomi, ognuno formato da due cromatidi, si spostano avanti e indietro, probabilmente manovrate dalle fibre del fuso. Viste al microscopio, questi cromosomi compiono movimenti all'interno del fuso come se venissero tirati prima verso un polo e poi verso l'altro; alla fine, essi si dispongono in modo ordinato sul piano equatoriale della cellula (FIGURA 19.10D) e questo evento segna la fine della metafase.

All'inizio dell'**anafase**, lo stadio della mitosi che avviene più rapidamente, i due cromatidi di ogni cromosoma, fino a questo punto ancora tenuti uniti dal centromero, si separano. Questo evento avviene contemporaneamente in tutti i cromosomi. I cromatidi poi si allontanano; ogni cromatidio diventa ora un cromosoma indipendente tirato verso il polo dalle fibre del cinetocore. I cromosomi si muovono con i centromeri posizionati avanti, mentre le due braccia sono trascinate dietro formando un angolo (FIGURA 19.10E). A mano a mano che l'anafase procede, i due corredi identici di cromosomi si dirigono rapidamente verso i poli opposti del fuso.

All'inizio della **telofase** i cromosomi hanno ormai raggiunto i poli opposti e comincia la demolizione del fuso. Durante la *tarda telofase* (FIGURA 19.10F), intorno ai due assetti cromosomici si formano le membrane nucleari, i cromosomi assumono un aspetto via via meno compatto e ricompaiono i nucleoli. Vicino a ciascuna membrana nucleare è rimasta un'unica coppia di centrioli; come abbiamo visto, la loro duplicazione avrà luogo durante la successiva interfase.

In certe cellule non avviene la telofase e, all'interno del loro unico nucleo, si possono accumulare fino a diverse decine di corredi cromosomici. Alcune cellule cardiache ed epatiche del nostro organismo presentano questa caratteristica, ma l'assenza della telofase può verificarsi anche in diversi casi patologici, come nel caso di cellule tumorali. In generale, questo evento viene chiamato *mitosi mutilata*.

In alcune cellule la mitosi può arrestarsi prima della telofase, di conseguenza all'interno di un unico nucleo possono trovarsi più copie del corredo cromosomico: una condizione definita *poliploidia*. Nelle cellule vegetali la poliploidia è molto frequente mentre è estremamente rara nel regno animale. Nelle cellule animali si hanno, più frequentemente, casi di cellule polinucleate; per esempio quelle della muscolatura striata (definite «sincizi», ossia cellule polinucleate derivanti dall'unione di più cellule) e del fegato (definite «plasmodi», derivanti da cellule che hanno subito duplicazione del nucleo ma non citodieresi).

PER FISSARE I CONCETTI

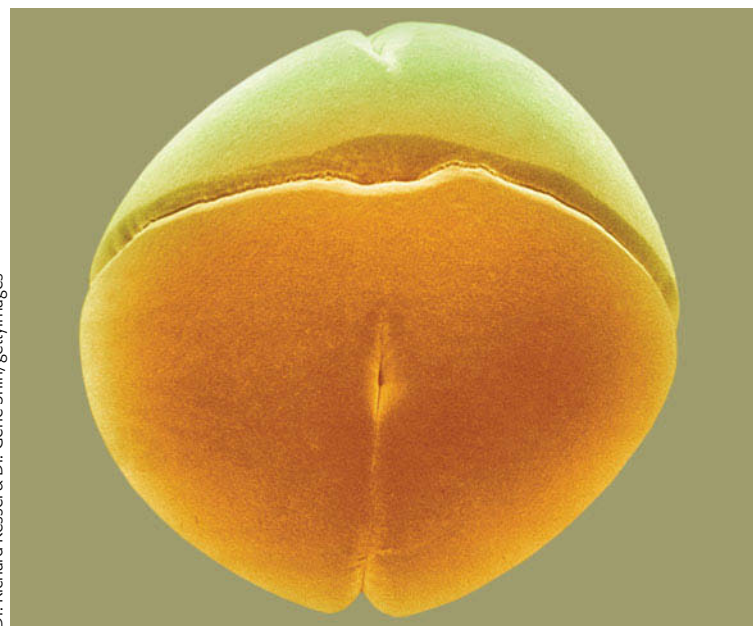
- Che cos'è il fuso mitotico? Qual è la sua funzione?
- A che cosa serve l'aster?
- Descrivi sinteticamente gli eventi che caratterizzano le quattro fasi della mitosi.
- Che cosa si intende per «poliploidia»?

19.5 La citodieresi

La **citodieresi**, o *citochinesi*, è un processo di divisione del citoplasma che normalmente, ma come abbiamo visto non sempre, segue la mitosi, cioè la divisione del nucleo; la citodieresi inizia di solito verso la fine della telofase mitotica e, in genere, divide la cellula in due parti quasi uguali.

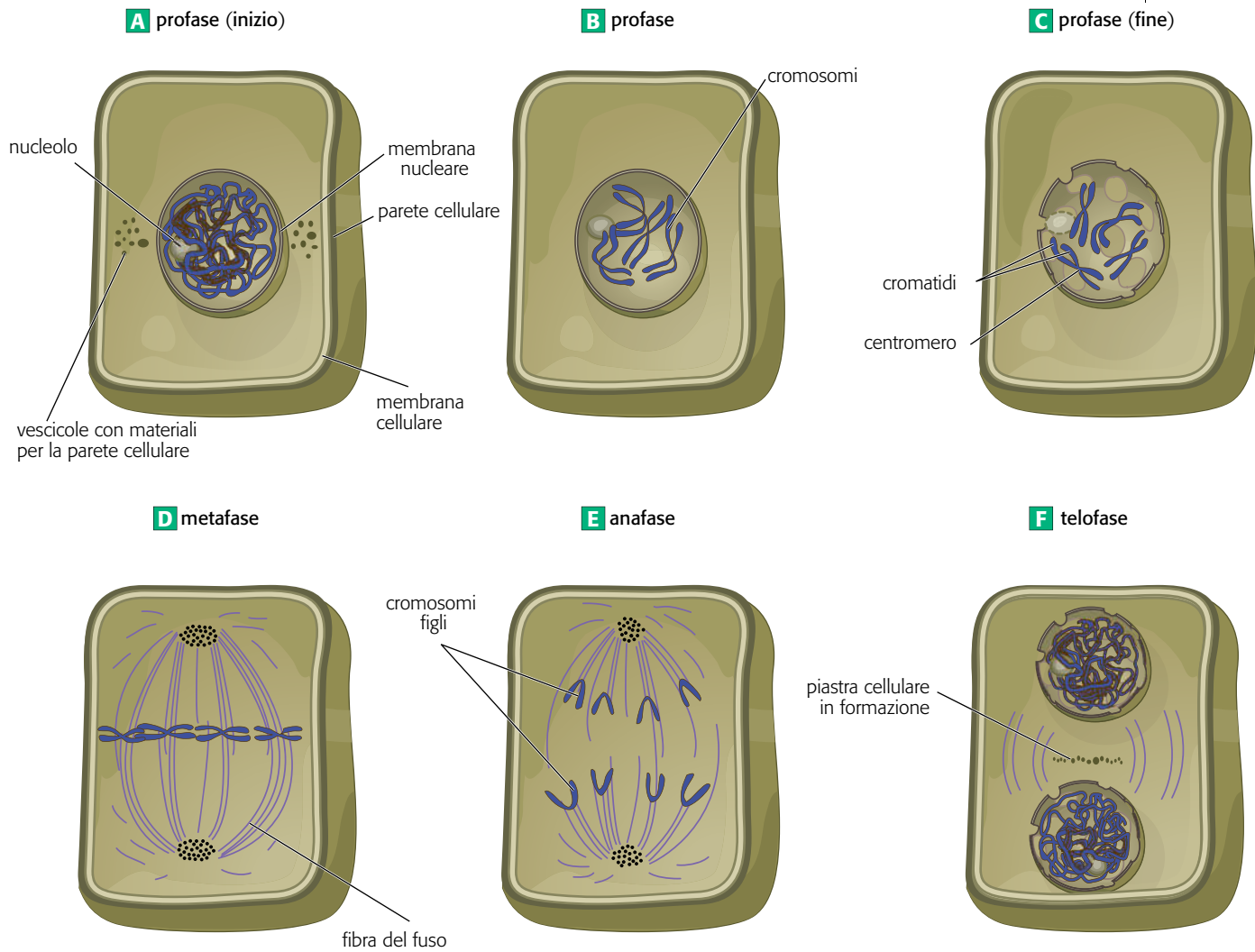
La citodieresi delle cellule animali differisce per alcuni aspetti da quella delle cellule vegetali. Nelle cellule animali, all'inizio della telofase, la membrana cellulare comincia a restringersi lungo la circonferenza della cellula, nella zona corrispondente all'equatore del fuso. In seguito appare un solco sulla superficie che a poco a poco diventa più profondo (FIGURA 19.11) e, alla fine, la connessione tra le cellule figlie si riduce a un sottile filamento, che presto si spezza del tutto. I responsabili di questa strozzatura sono dei filamenti di actina che formano un anello contrattile: i filamenti scorrono sulla linea mediana della membrana della cellula madre e, creando una strozzatura, fanno sì che le due cellule figlie si separino.

Nelle cellule vegetali, invece, il citoplasma è diviso lungo la linea mediana da una serie di vescicole prodotte dagli apparati di Golgi e contenenti polisaccaridi (FIGURA 19.12). Queste vescicole si radunano e, alla fine, si fondono tra loro per formare uno spazio appiattito, limitato da membrane, la **piastra cellulare** (FIGURA 19.13). A mano a mano che si aggiungono altre vescicole, sui due lati della piastra si forma la membrana delle due nuove cellule, completando così la costruzione della nuova parete e la separazione tra le due cellule figlie.



Dr. Richard Kessel & Dr. Gene Shih/Getty Images

▲ **19.11** Fotografia al microscopio elettronico a scansione che mostra il ripiegamento della membrana di una cellula animale durante la citodieresi (si tratta di una cellula uovo di rana).



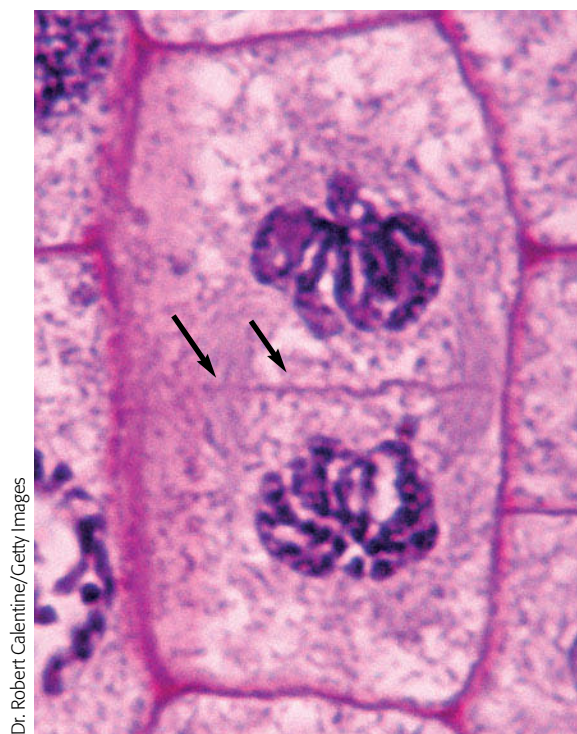
▲ 19.12 Disegni che illustrano le fasi della mitosi in una cellula vegetale.

Al termine del processo di divisione si sono formate due nuove cellule, geneticamente identiche sia tra loro sia alla cellula madre. Le cellule figlie si possono comunque distinguere perché sono più piccole della cellula madre, ma si accresceranno nel corso della fase G_1 del ciclo cellulare.

PER FISSARE I CONCETTI

- Descrivi gli avvenimenti che caratterizzano la citodieresi nelle cellule animali.
- Che differenze ci sono tra la citodieresi nelle cellule animali e la citodieresi nelle cellule vegetali?
- Quali sono le strutture responsabili della strozzatura che si forma nella citodieresi delle cellule animali?
- Che cos'è la piastra cellulare?
- Colloca la citodieresi all'interno del ciclo cellulare.

► 19.13 Fotografia al microscopio elettronico di una piastra cellulare in formazione, indicata dalle frecce nere, durante la citodieresi tra due cellule vegetali.



19.6 Mitosi e cancro



La colchicina, estratta dal colchico (nella fotografia), è un potente alcaloide a elevata tossicità; per questo viene usata a dosaggi molto bassi.

EDUCAZIONE ALLA SALUTE

Il **cancro**, termine usato comunemente per indicare un *tumore maligno*, è prodotto da una crescita incontrollata e progressiva di cellule anomale per forma, dimensioni e patrimonio genetico. Questo ammasso di cellule, che si forma a partire da alterazioni del ciclo cellulare, può invadere e distruggere i tessuti adiacenti. La malignità del tumore è definita proprio in base alla sua capacità di migrare nei vari distretti del corpo umano. Nei *tumori benigni* invece, la massa di cellule cancerose rimane confinata nell'organo da cui ha origine e non invade il resto dell'organismo. Generalmente in questi casi il tumore può essere rimosso chirurgicamente senza gravi conseguenze per il paziente.

La differenza fra tumore benigno e maligno è spesso questione di tempo: molte volte, infatti, si tratta di due tappe che si succedono nel corso della progressione tumorale, dovuta a un accumulo di danni cellulari. Per questo è importante che il tumore venga diagnosticato in tempo e prontamente rimosso mediante intervento chirurgico o terapie non invasive. Se ciò non avviene, il tumore può progredire e divenire invasivo: alcune cellule cancerose possono staccarsi dalla massa d'origine e, attraverso il sistema circolatorio, raggiungere altri organi vitali del corpo, dove possono dare origine a tumori secondari, o *metastasi* (FIGURA 19.14).

Tra le terapie non invasive più frequentemente utilizzate vi sono la chemioterapia e la radioterapia. La **chemioterapia**, cioè la cura mediante farmaci, utilizza prodotti antimitotici (che bloccano le mitosi) in grado di arrestare la proliferazione incontrollata delle cellule cancerose. Tra i primi farmaci utilizzati vi era la colchicina, un prodotto estratto da un fiore, il colchico (*Colchicum autumnale*), che ha la capacità di bloccare l'assemblaggio delle molecole di tubulina durante la formazione del fuso. In seguito alla somministrazione di colchicina non si verifica la separazione dei cromosomi durante l'anafase e il processo mitotico si arresta a livello di metafase.

Oggi si utilizzano altri farmaci quali la vinblastina e il taxolo, entrambi estratti inizialmente dalle piante, ma attualmente sintetizzati dall'industria farmaceutica. La vinblastina impedisce la formazione del fuso, mentre il taxolo ne blocca i movimenti impedendogli di agire nella sua funzione di trasporto dei cromosomi. Questi farmaci, pur dando origine a spiacevoli effetti collaterali, quali nausea, debolezza e perdita temporanea dei capelli, spesso riescono a bloccare per lungo tempo la crescita del cancro, o perfino ad arrestarla definitivamente permettendo così la completa guarigione del paziente.

La **radioterapia**, invece, consiste nell'impiego di radiazioni (raggi X, neutroni o elettroni) che possono avere effetto su particolari tipi di tumori non trattabili chirurgicamente.

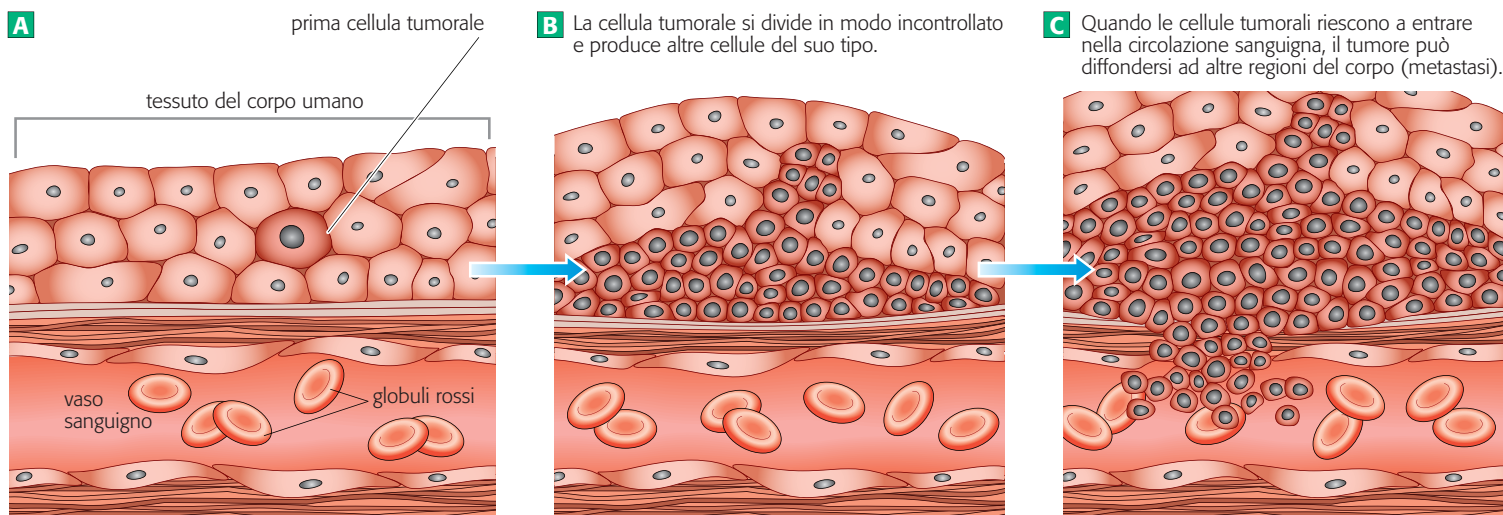
Per alcuni tumori viene usata la terapia chirurgica, la chemioterapia e la radioterapia per aggredire la malattia su più fronti.

Attualmente i casi di cancro sono in aumento, anche a causa dell'inquinamento ambientale a cui siamo esposti (vedi SCHEDA 19.1), ma sono drasticamente aumentati, grazie a specifiche terapie sempre più efficaci, anche i casi di guarigione e le possibilità di sopravvivenza. La prevenzione gioca sicuramente un ruolo di fondamentale importanza: mangiare cibi sani e ricchi di vitamine e fibre, *non fumare* e sottoporsi periodicamente a esami in grado di diagnosticare il cancro nella fase iniziale sono fattori che possono essere determinanti nel mantenimento del corpo in salute.

▼ **19.14** (A) Una cellula tumorale si divide in modo incontrollato. (B) La massa tumorale in crescita si espande e (C) attraverso il flusso sanguigno, le cellule del cancro possono raggiungere altre parti del corpo producendo delle metastasi.

PER FISSARE I CONCETTI

- Qual è la differenza tra un tumore maligno e uno benigno?
- Che cos'è la chemioterapia? Quali sono gli effetti collaterali negativi?
- Elencate le principali tipologie di terapie contro il cancro.



SCHEDA 19.1

Ambiente e cancro

Gli scienziati non sono ancora giunti a una conclusione definitiva sulla relazione tra inquinamento ambientale e insorgenza del cancro; i dati emersi da varie ricerche sono comunque particolarmente allarmanti e vanno esaminati con molta attenzione.

Il cancro è una patologia multifattoriale poiché dipende da molteplici cause, che possono essere legate all'ambiente, all'età (infatti, il cancro colpisce con maggiore frequenza gli anziani) o essere di natura genetica. Tra i fattori genetici c'è la corretta attivazione o disattivazione degli oncogeni, ossia dei geni che provocano il cancro, e degli oncosoppressori, geni che bloccano l'azione degli oncogeni; tra i fattori ambientali vi sono invece l'alimentazione, lo stile di vita e gli agenti inquinanti.

Una maggiore percentuale di malati e di decessi per cancro nelle zone altamente industriali conferma i sospetti sulle cause legate all'inquinamento ambientale. Nel dicembre del 2008 si è svolto un processo penale contro i dirigenti dei cantieri navali di Monfalcone, Trieste, per la morte di numerosi operai dovuta a *mesotelioma maligno*. Il mesotelioma è una forma rara e virulenta di cancro, provocato dall'inspirazione di polveri d'amianto, che colpisce i tessuti che rivestono le cavità polmonari, addominali e il cuore.

A Taranto, quale conseguenza delle emissioni prodotte dall'industria dell'acciaio (FIGURA A), c'è nell'aria un tasso di *diossina* tanto elevato da essere riscontrato perfino nel latte di molte puerpere, con conseguenti danni per i loro figli. Dalle acciaierie di Taranto viene

emesso il 92% della diossina prodotta in Italia e l'8,8% di quella europea; la diossina, che deprime il sistema immunitario e modifica il DNA con effetto cancerogeno, è un sottoprodotto di numerosi processi di utilizzo del cloro nella lavorazione dei metalli. La diossina viene assunta quasi esclusivamente attraverso l'ingestione di cibi (soprattutto carne, pesce e latticini) prodotti in zone inquinate. A Taranto negli ultimi dieci anni sono aumentati del 30-40% i casi di tumori quali *leucemie* (le cellule colpite del midollo osseo producono un'anomala crescita delle cellule del sangue), *mielo-*

mi (crescita eccessiva delle plasmacellule) e *linfomi* (tumori delle ghiandole linfatiche).

Anche gli autoveicoli, da cui deriva circa il 50% delle emissioni inquinanti atmosferiche, emettono diverse sostanze cancerogene; tra queste è accertato che il benzene è la causa di molti casi di leucemia. Secondo i dati dell'Organizzazione Mondiale della Salute, in Europa l'inquinamento atmosferico rappresenta il principale fattore di rischio ambientale e l'ottava causa di morte: l'inquinamento da polveri fini nell'ambiente urbano è responsabile ogni anno di circa 100 000 morti.



Ashley Cooper/Corbis

A Fumi di un'acciaieria in Inghilterra.

19.7 Mitosi e riproduzione asessuata

Negli organismi unicellulari la mitosi è l'evento chiave della riproduzione, il mezzo attraverso il quale copie esatte dei cromosomi vengono trasmesse dalle cellule di partenza alle cellule figlie. La mitosi, tuttavia, gioca lo stesso ruolo fondamentale anche nella riproduzione di alcuni organismi di dimensioni più grandi; gli anemoni di mare e le spugne, per esempio, possono frammentarsi per generare nuovi individui. Analogamente, nelle piante si possono sviluppare particolari radici e fusti sotterranei (stoloni) dai quali nascono nuovi individui; altre volte, come avviene nei fichi d'India, alcune parti della pianta cadono al suolo e producono radici, generando in tal modo talee spontanee.

La riproduzione che trasmette, grazie alla mitosi, copie esatte di cromosomi dai genitori ai figli è detta **riproduzione asessuata**; la prole, quindi, sarà geneticamente identica ai genitori. Come vedremo in seguito, questa modalità riproduttiva risulta nel complesso svantaggiosa dal punto di vista evolutivo, proprio per-

ché non favorisce la variabilità del patrimonio genetico degli individui all'interno di una specie, impedendo così i cambiamenti necessari per l'adattamento alle condizioni ambientali.

La maggior parte degli organismi pluricellulari, come gli esseri umani e gli altri vertebrati, si sviluppa invece a partire da una singola cellula che si forma in seguito alla fusione (fecondazione) di due gameti, lo spermatozoo e la cellula uovo, speciali cellule che contengono metà dei cromosomi delle cellule di partenza. Nel prossimo capitolo vedremo come avviene la formazione di questi gameti da cui dipende un altro tipo di riproduzione, quella sessuata.

PER FISSARE I CONCETTI

- Fai alcuni esempi di organismi che, come quelli unicellulari, utilizzano la mitosi per riprodursi.**
- Che cosa si intende per riproduzione asessuata?**
- Da quali cellule si originano gli organismi pluricellulari che non compiono la riproduzione asessuata?**



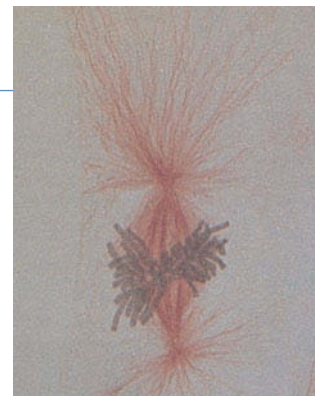
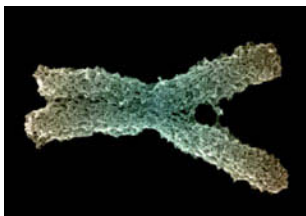
Alex Kuzovlev/Shutterstock

Le fragole si riproducono anche tramite stoloni; dalla pianta principale partono dei fusti sotterranei al termine dei quali germinano nuove piantine. Il vantaggio di questa riproduzione è che le nuove piantine vengono nutrite dalla pianta madre fino a che non diventano autonome nella produzione di polisaccaridi tramite fotosintesi.

Mappa del capitolo

Il **ciclo cellulare** è la sequenza regolare e ripetitiva di crescita e di divisione a cui le cellule eucariote vanno incontro; il ciclo avviene mediante la **fase G₁**, in cui ogni cellula raggiunge le dimensioni della cellula madre, la **fase S** o della duplicazione del DNA e la **fase G₂**, in cui si assemblano le strutture per la successiva mitosi. Seguono mitosi e **citodieresi**.

I **cromosomi** in duplicazione sono formati da 2 **cromatidi** identici uniti dal **centromero**.



Il **fuso** mitotico è una struttura formata da microtubuli proteici che ha la funzione di dirigere i movimenti dei cromosomi durante la mitosi.

La **citodieresi** nelle cellule animali avviene tramite un ripiegamento della membrana cellulare, mentre nelle cellule vegetali si ha la formazione della parete tra le due cellule in seguito alla costruzione della **piastra cellulare**.



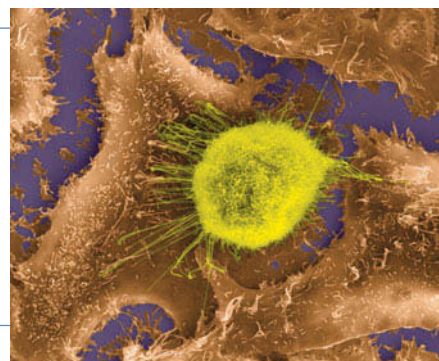
La riproduzione delle cellule avviene in seguito alla duplicazione e alla successiva separazione del materiale genetico; nelle cellule eucariote questo processo si chiama **mitosi**.

La **regolazione** del ciclo cellulare è indispensabile per la sopravvivenza dell'organismo pluricellulare; può avvenire attraverso la **dipendenza dall'ancoraggio** oppure l'**inibizione da contatto**, indotta da una riduzione dei **fattori di crescita**.

La riproduzione che trasmette, grazie alla mitosi, copie esatte di cromosomi dai genitori ai figli è detta **riproduzione asessuata**; essa genera una prole geneticamente identica ai genitori.

Nella **profase** si ha la condensazione dei cromosomi, la scomparsa della membrana nucleare e la formazione del fuso; durante la **metafase** i cromosomi si dispongono sul piano equatoriale del fuso; durante l'**anafase** c'è la separazione dei cromatidi, che ora si chiamano cromosomi; nella **telofase** i cromosomi giungono ai poli e si riforma la membrana nucleare.

Il **cancro**, che si origina da una riproduzione incontrollata delle cellule mutate, può formare **metastasi** quando alcune cellule, attraverso il flusso sanguigno, raggiungono i tessuti sani.



Mettiti alla prova

CONOSCENZE

1. Completa la tabella mettendo in corrispondenza le fasi del ciclo cellulare (lettere) con gli eventi che le contraddistinguono (numeri).

A	B	C	D	E

- A – mitosi
B – citodieresi
C – G₁
D – S
E – G₂
- 1 – duplicazione degli apparati di Golgi
2 – separazione dei cromatidi per apertura del centromero
3 – appaiamento dei nucleotidi corrispondenti
4 – predisposizione di microtubuli per la formazione del fuso
5 – formazione della piastra cellulare

2. Completa le seguenti frasi.

- a. Le fasi del ciclo cellulare G₁, S e G₂, che precedono la mitosi sono dette nel loro complesso
- b. L'inibizione da contatto è indotta da una ridotta produzione di specifiche proteine dette
- c. A livello del centromero sono presenti due strutture proteiche discoidali che aderiscono alle fibre del fuso chiamate
- d. Nelle cellule vegetali, al termine della mitosi la separa il citoplasma delle due cellule appena formate.

3. Barra il completamento che ritieni esatto.

Durante la citodieresi ha luogo...

- ☐ a il raddoppio delle dimensioni delle due nuove cellule.
☐ b la suddivisione del citoplasma tra le due cellule figlie.
☐ c l'assemblaggio dei filamenti proteici del fuso mitotico.
☐ d la scomparsa della membrana nucleare.

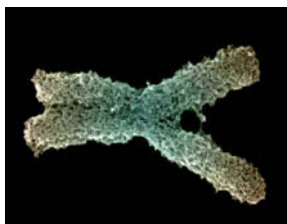
4. Barra il completamento che ritieni esatto.

Durante la metafase della mitosi...

- ☐ a si completa il fuso mitotico.
☐ b si separano i cromatidi di ogni cromosoma.
☐ c i cromosomi si allineano all'equatore.
☐ d l'attività nucleare è del tutto bloccata.

5. Nel seguente brano, barra tra i termini in neretto quelli che ritieni errati.

Gli organismi unicellulari possono riprodursi anche mediante mitosi, cioè in **presenza/assenza** di fecondazione e, in seguito a ciò, i nuovi organismi saranno **diversi da/identici** a quelli che li hanno originati; questi organismi si riproducono per via **ases-suata/essuata** e, grazie alla **mitosi/meiosi**, crescono e riparano le lesioni. Gli organismi pluricellulari, invece, si riproducono generalmente in seguito alla **mitosi/fecondazione** e i nuovi individui avranno un patrimonio genetico **diverso da/uguale** a quello dei genitori.



COMPETENZE

6. Di fianco a ogni affermazione scrivi la lettera A se essa si riferisce alla divisione delle cellule batteriche, la lettera B se si riferisce alle cellule eucariote, la lettera C se è valida per entrambi i tipi di divisione cellulare oppure la lettera D se l'affermazione non è valida per nessuno dei due tipi.

- a. ☐ Prima della divisione cellulare si ha una duplicazione del DNA.
b. ☐ Si verifica la duplicazione e la suddivisione del materiale genetico, e quindi si divide la cellula con una equa distribuzione del materiale cellulare.
c. ☐ La separazione del materiale genetico è guidata da microtubuli proteici che, nel loro insieme, formano il fuso.
d. ☐ Esiste almeno una fase del processo di divisione in cui la cellula contiene un patrimonio genetico doppio.

7. Barra il completamento che ritieni esatto.

All'inizio di una divisione cellulare tutti i cromosomi hanno una forma a X in quanto...

- ☐ a questa è la forma che ogni cromosoma normalmente possiede durante tutto il processo.
☐ b sono costituiti da una coppia di cromatidi, uno di origine materna e l'altro paterna.
☐ c ogni cromosoma ha prodotto una copia di se stesso durante la fase S del ciclo cellulare.
☐ d ogni cellula al termine della mitosi dimezza il proprio patrimonio cromosomico.

8. Nel seguente brano, barra tra i termini in neretto quelli che ritieni errati.

Un importante sistema di regolazione del ciclo cellulare è la dipendenza dall'ancoraggio che consente alle cellule di dividersi solo se vengono a contatto con una superficie solida; questo **permette/impedisce** alle cellule staccatesi dalle pareti dei vasi sanguigni di **circolare/dividersi** nella corrente sanguigna e formare coaguli che potrebbero provocare ictus. Mediante l'inibizione da contatto, invece, si **arresta/favorisce** la divisione cellulare quando le cellule **staccano/toccano** le reciproche membrane; questo sistema di controllo **favorisce/impedisce** la formazione di tessuto cicatriziale.

9. Barra il completamento che ritieni esatto.

La specie umana possiede 46 cromosomi; durante l'anafase della mitosi il numero dei cromosomi presenti in ogni cellula in divisione è:

- ☐ a 23. ☐ b 46. ☐ c 92. ☐ d 184.

10. Barra i due completamenti che ritieni esatti.

La vinblastina, una sostanza che impedisce la formazione del fuso, è utilizzata come farmaco anticancro in quanto...

- ☐ a l'assenza del fuso arresta il processo mitotico delle cellule tumorali.
☐ b con questa sostanza non si ha formazione di un fuso con un numero eccessivo di fibre.
☐ c l'assenza del fuso permette la realizzazione di un processo mitotico privo di errori.
☐ d è il fuso mitotico che, a lungo andare, produce sostanze tossiche.
☐ e se si arresta la mitosi si arresta anche il ciclo cellulare anormale del cancro.

Guardando avanti

Verso l'Esame di Stato

Tipologia A Trattazione sintetica di argomenti

Rispondi alle seguenti domande in modo esauriente, utilizzando il lessico specifico e curando l'esposizione; la risposta non deve superare le 15 righe.

CONOSCENZE

11. Quali tipi di controllo può esercitare la cellula per ostacolare o favorire la sua divisione?

COMPETENZE

12. Perché un organismo pluricellulare compie continue e molteplici mitosi? Quali pensi che siano le cellule del tuo corpo con un ritmo mitotico più frequente, e perché?

Tipologia B Quesiti a risposta singola

Rispondi alle seguenti domande cercando di riportare, in un testo di non più di 8-10 righe, gli aspetti più significativi.

CONOSCENZE

13. Spiega la funzione del fuso mitotico e come si forma.
14. Descrivi analogie e differenze tra la citodieresi animale e quella vegetale.

COMPETENZE

15. Perché deve scomparire la membrana nucleare perché possa aver luogo il processo mitotico?
16. Per quale motivo la fase S del ciclo cellulare può avvenire solo dopo che si è conclusa la fase G₁?

Tipologia C Quesiti a risposta chiusa

Dopo aver letto con attenzione le consegne, risolvi i seguenti quesiti analizzando con molta cura le alternative proposte.

CONOSCENZE

17. Barra il completamento che ritieni esatto.
Durante la citodieresi ha luogo...
☐ a il raddoppio delle dimensioni cellulari.
☐ b la suddivisione del citoplasma nelle due cellule figlie.
☐ c l'assemblaggio del fuso mitotico.
☐ d la demolizione della membrana nucleare.

18. Barra il completamento che ritieni esatto.

Il ciclo cellulare...

- ☐ a può verificarsi anche senza mitosi e citodieresi.
☐ b ha inizio con la fase G₁ e termina con la fase S.
☐ c nel nostro corpo avviene a ritmi diversi a seconda del tipo di cellule.
☐ d si realizza nel bambino con un ritmo più lento che nell'adulto.

COMPETENZE

19. Barra il completamento che ritieni esatto.

Se un organismo pluricellulare fosse incapace di compiere mitosi, esso...

- ☐ a avrebbe figli identici a se stesso.
☐ b avrebbe un'aspettativa di vita inalterata.
☐ c non invecchierebbe, ma sarebbe sterile.
☐ d bloccherebbe di fatto tutti i suoi cicli cellulari.

20. Barra il completamento che ritieni esatto.

Le due cellule che si originano da un processo mitotico sono geneticamente identiche in quanto...

- ☐ a la citodieresi ha equamente distribuito gli organuli citoplasmatici tra le due cellule figlie.
☐ b nella mitosi ha luogo la sovrapposizione dei caratteri ereditati dalla madre e dal padre.
☐ c non si è verificata alcuna modificazione rispetto al nucleo della cellula di partenza.
☐ d ognuna contiene uno dei due cromatidi di ogni cromosoma della cellula di partenza.

Tema argomentativo

Leggi attentamente la traccia seguente; documentati se necessario e svolgi la prova curando l'esposizione e la terminologia.

21. Osservando i meccanismi di riproduzione cellulare, potremmo meravigliarci del gran numero di processi che avvengono nel nostro corpo con estrema precisione e con modalità che sono del tutto estranei a un nostro controllo volontario.

Verso l'Università

Barra la risposta esatta.

22. Il *Caenorhabditis elegans*, un piccolo verme, molto studiato per il fenomeno dell'apoptosi, è costituito da un numero costante di cellule somatiche: 1090. Esse derivano tutte da un unico zigote che si divide mediante successive:

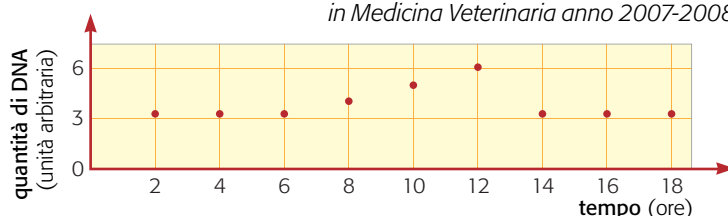
- ☐ a meiosi
☐ b mitosi
☐ c divisioni riduzionali
☐ d scissioni semplici
☐ e citodieresi

[dalla prova di ammissione al corso di laurea in Medicina e Chirurgia anno 2007-2008]

23. Alcune cellule prelevate dalla cute sono state coltivate su un substrato nutritivo. Tramite un'opportuna tecnica si è potuto misurare la quantità di DNA che una cellula di questa coltura presentava al passare del tempo, come riporta il grafico. Si può dedurre che la cellula dopo:

- ☐ a 4 ore è in anafase ☐ b 6 ore è morta ☐ c 14 ore muore
☐ d 6 ore ha iniziato la meiosi ☐ e 6 ore ha iniziato la mitosi

[dalla prova di ammissione al corso di laurea in Medicina Veterinaria anno 2007-2008]



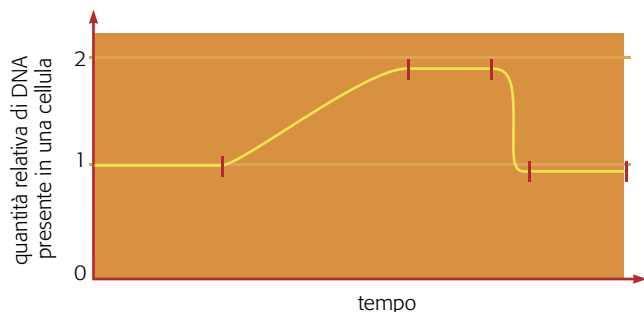
Imparare facendo

Le competenze del biologo

- 24.** Risolvi i seguenti problemi utilizzando le competenze acquisite in questo capitolo.

Il seguente grafico mostra la quantità relativa di DNA presente in una cellula durante le diverse fasi del ciclo cellulare.

- Colloca negli spazi delimitati dai segni il nome di ogni fase: G_1 , S, G_2 e mitosi.
- Quali fattori possono modificare la durata di ognuna delle fasi del ciclo cellulare?



La tua mappa

- 25.** Costruisci una mappa concettuale ponendo al centro un box con il termine **cromosomi** e quindi collega tra loro i seguenti termini (scrivendo sulle frecce di unione il motivo della relazione): *fase S, mitosi, cellule procariote, cromatidi, centromero*.

In English

- 28.** Read the multiple-choice question below and choose the correct answer. Then write a clear and convincing justification for accepting your choice as the best or most appropriate and for rejecting each of the other choices as less appropriate.

A student observed a cell under the microscope just before mitotic division. The cell contained 18 chromosomes. Some time later, the student observed the resulting two cells and noted that one cell contained 19 chromosomes and the other contained 17 chromosomes. Apparently, a malfunction had occurred during the mitotic process. Which of the following is the most likely explanation of this malfunction?

- a.** Cytokinesis did not occur at the end of telophase.

- b.** Two of the chromosomes did not line up in metaphase.

- c.** Metaphase preceded anaphase in this cell division.

Le parole della biologia

- 26.** Per impadronirti del lessico biologico di questo capitolo, scrivi sul quaderno le definizioni dei seguenti termini:

cromosoma procariote ■ mitosi ■ citodieresi ■ ciclo cellulare ■ dipendenza dall'ancoraggio ■ inibizione da contatto ■ fuso ■ citodieresi ■ piastra cellulare ■ cancro e metastasi ■ chemioterapia

Pensa e ricerca

- 27.** Rispondi in modo dettagliato alla domanda che trovi qui sotto. Se lo ritieni opportuno, consulta qualche sito Internet per approfondire il tema; ti consigliamo di inserire nel motore di ricerca le seguenti parole chiave: **cellule plurinucleate, ife fungine, citodieresi, cellule muscolo striato**.

Cosa pensi possa accadere a una cellula nella quale alla mitosi non segua la citodieresi? Nel corpo umano ci possono essere tali tipi di cellule? Spiega il ruolo di queste cellule particolari.

- d.** In one chromosome the chromatids did not separate in anaphase, but separated at some later time.

- e.** The spindle apparatus on one side of the cell was not functional.

- 29.** Choose the correct answer.

During metaphase the chromatid pairs are arranged...

- at opposite poles.
- at the equatorial plane of the cell.
- at the periphery of the cell.
- randomly throughout the cell.

- 30.** Write a paragraph (about 4-5 lines) including the following terms: *Cytokinesis, Golgi complexes, vesicles, cell plate, cell wall, polysaccharides*.

Box multimediale

Nel **CD-ROM** allegato al libro, nella sezione *Lezioni*, trovi un'animazione che illustra le fasi della mitosi. Puoi inoltre verificare quanto hai imparato in questo capitolo con gli *Esercizi interattivi*.



Digital Zoo/Getty Images

La maggior parte degli organismi eucarioti pluricellulari come, per esempio, le rane, i ricci di mare, le rondini, gli abeti, il grano e gli esseri umani, si riproduce per via sessuata; anche molti eucarioti unicellulari, perfino quelli che generalmente si riproducono per via asessuata mediante mitosi e citodieresi, possono compiere la riproduzione sessuata. La riproduzione sessuata richiede due genitori e comporta sempre due eventi: la meiosi e la fecondazione. La meiosi è un tipo speciale di divisione nucleare che permette di dimezzare il patrimonio genetico delle cellule, mentre la fecondazione è un processo in cui i differenti contributi genetici dei due genitori si fondono insieme per formare la nuova identità genetica della progenie.



Robert Redelowski/Shutterstock

Come gli esseri umani, anche le **patate** e *ligustrum*, una pianta utilizzata per fare le siepi dei giardini, hanno 46 cromosomi; ovviamente, non è il numero dei cromosomi che determina le caratteristiche specifiche di un organismo, ma i geni e il DNA extragenico che sono presenti in ogni cromosoma.

20.1 Aploide e diploide

Per comprendere in che modo si svolge il processo di divisione cellulare chiamato **meiosi** e come possa aver luogo la riproduzione sessuata, dobbiamo prendere di nuovo in considerazione i cromosomi, prestando ora molta attenzione al loro numero. Ogni organismo ha un numero di cromosomi caratteristico della propria specie; in una zanzara, per esempio, ogni **cellula somatica** (cioè, ogni cellula del corpo escluso quelle sessuali) contiene 6 cromosomi, un cavolo ne ha 18, una pianta di granturco 20, un asino 32, un gatto 38, un essere umano 46, un cavallo 64, un cane 78 e una capra 104.

In tutti questi organismi, e nella maggior parte di piante e animali più comuni, le **cellule sessuali**, o **gameti**, hanno esattamente la metà del numero di cromosomi che è caratteristico delle cellule somatiche

dell'organismo. Nelle cellule uovo femminili e negli spermatozoi maschili della zanzara ci saranno quindi 3 cromosomi, nel granturco 10, nella specie umana 23, e così via.

Il numero di cromosomi presente nei gameti è detto numero **aploide** (corredo singolo) e quello delle cellule somatiche è detto numero **diploide** (corredo doppio). Esistono anche cellule che hanno più di due corredi cromosomici e sono perciò dette *poliploidi*; le cellule poliploidi sono molto rare negli animali, ma sono piuttosto frequenti nelle cellule somatiche di molte varietà di piante con fiori.

In genere, il numero aploide è indicato con n e il numero diploide con $2n$. Per esempio, negli esseri umani $n = 23$ e $2n = 46$. Quando uno spermatozoo feconda una cellula uovo, i nuclei aploidi delle due cellule si fondono, $n + n = 2n$, e si ripristina il numero

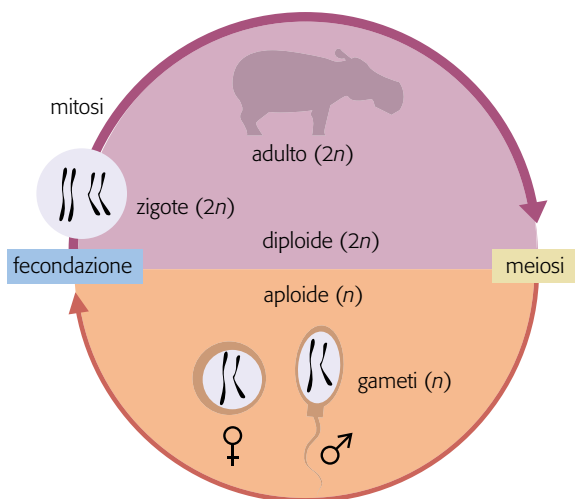
diploide (FIGURA 20.1). La prima cellula diploide prodotta dalla fusione di due gameti è detta **zigote** (dal greco *zygotos*, che significa «coppia»).

La cellula diploide ha origine dalla fusione di due corredi aploidi i cui cromosomi sono corrispondenti. In ogni cellula diploide ogni cromosoma ne ha uno corrispondente con il quale forma una coppia. I due cromosomi di ogni coppia sono detti **omologhi**; uno di essi proviene dal gamete di un genitore e il suo corrispondente dal gamete dell'altro genitore. I due cromosomi omologhi generalmente si somigliano molto per forma e grandezza, e anche, come vedremo, per il tipo di informazioni ereditarie contenute. Dopo la fecondazione, nello zigote e in tutte le cellule dell'individuo che si sviluppano per successive mitosi, saranno sempre presenti entrambi i cromosomi omologhi; ne consegue che tutte le cellule somatiche saranno diploidi (FIGURA 20.2).

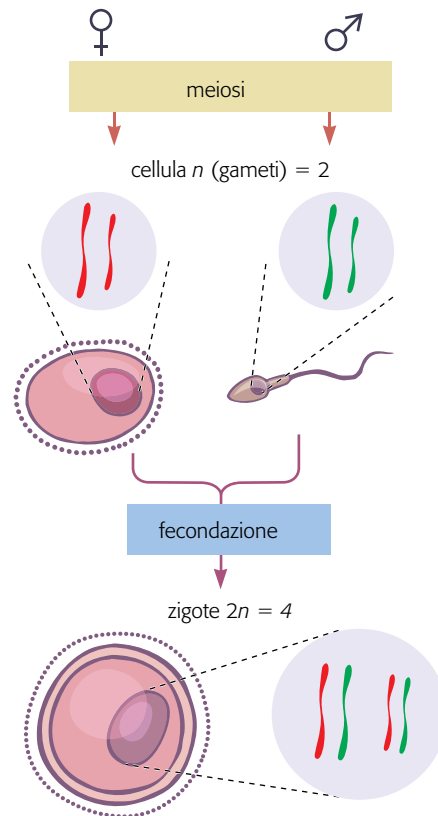
Il dimezzamento del numero di cromosomi e la formazione di cellule aploidi a partire da cellule con corredo cromosomico diploide avviene grazie alla **meiosi**; tale processo di divisione nucleare bilancia gli effetti della fecondazione e fa in modo che il numero dei cromosomi rimanga costante di generazione in generazione. La meiosi è, come vedremo, un'importante fonte di nuove combinazioni all'interno dei cromosomi stessi.

PER FISSARE I CONCETTI

- Quali sono i due eventi che caratterizzano la riproduzione sessuata?
- Che cosa sono e da che cosa sono caratterizzati i gameti?
- Qual è la differenza tra una cellula aploide e una diploide?
- Spiega che cos'è e come si forma uno zigote.
- Che cosa sono i cromosomi omologhi?
- Perché il numero di cromosomi non varia di generazione in generazione?



▲20.1 La riproduzione sessuata prevede meiosi e fecondazione; grazie alla meiosi si producono gameti aploidi e la loro fusione, la fecondazione, porta alla formazione dello zigote diploide.



▲20.2 Separazione dei cromosomi omologhi durante la meiosi e loro riappaiamento dopo la fecondazione.

20.2 Fasi della meiosi

Nel periodo del ciclo cellulare che precede la meiosi, ossia l'**interfase**, i cromosomi si duplicano in modo che all'inizio del processo ogni cromosoma sia costituito da due cromatidi identici uniti a livello del centomero. Questo evento è analogo a quello che si verifica prima della mitosi. La mitosi, però, consiste in un'unica divisione nucleare che produce due nuclei figli, ognuno dei quali riceve una copia esatta dei cromosomi della cellula madre (vedi capitolo 19), mentre la meiosi è costituita da due successive divisioni nucleari (indicate come meiosi I e meiosi II) che producono un totale di quattro nuclei figli; ciascuno di questi nuclei ha la metà del numero dei cromosomi presenti nel nucleo di partenza poiché possiede un solo cromosoma per ogni coppia di omologhi.

Meiosi I

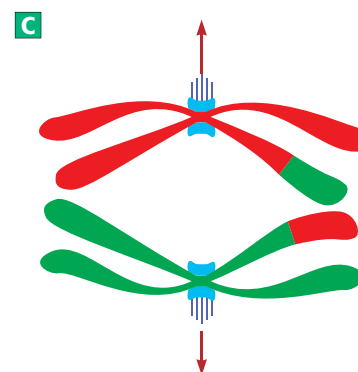
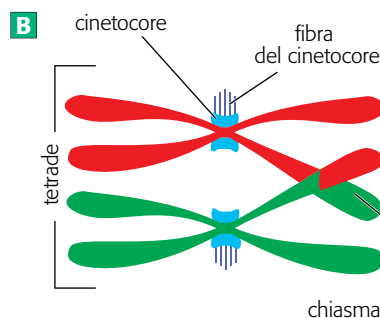
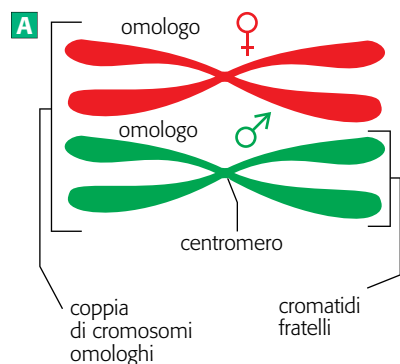
Dopo la duplicazione dei cromosomi ha inizio la prima delle due divisioni nucleari della meiosi. Il processo si suddivide in *profase*, *metafase*, *anafase* e *telofase*. Queste fasi, che hanno lo stesso nome delle fasi mitotiche, ma sono caratterizzate da eventi in parte differenti, sono accompagnate dal numero I, che indica l'appartenenza alla prima divisione meiotica.



La posizione del **centomero** sul cromosoma è uno dei fattori di riconoscimento dei cromosomi omologhi: in alcune coppie si trova al centro, in altre un po' spostato e in altre ancora è quasi all'estremità dei due cromatidi (cromosomi acrocentrici).

► **20.3** Il crossing over, che si verifica tra cromosomi omologhi, determina una ricombinazione del materiale genetico.

(A) Appaiamento degli omologhi. (B) A livello dei chiasmi si verifica uno scambio di materiale tra i due cromosomi. (C) Durante l'anafase I si separano i cromosomi che sono il risultato della ricombinazione genetica dei due omologhi.



All'inizio della **profase I** la cromatina inizia a condensarsi e i cromosomi duplicati diventano pertanto visibili al microscopio ottico; subito dopo, in un processo chiamato **sinapsi**, i cromosomi omologhi si appaiano per tutta la loro lunghezza. Dal momento che ogni cromosoma è costituito da due cromatidi identici, l'appaiamento degli omologhi coinvolge in realtà quattro cromatidi (FIGURA 20.3A). Una volta formata questa struttura, che prende il nome di **tetrade** (dal greco *tetra*, «quattro»), può avvenire il **crossing over**, un processo che porta di solito a un'alterazione dell'assetto genetico dei cromosomi (FIGURA 20.3B).

Nelle tetradi, infatti, i cromatidi dei cromosomi omologhi si trovano talmente vicini che le loro estremità possono incrociarsi tra loro; in tal caso, nei punti di incrocio (*chiasmi*) avviene la rottura di uno o più segmenti del cromatidio di un cromosoma e questi segmenti vengono scambiati con le porzioni corrispondenti di un cromatidio del cromosoma omologo. Si saldano poi le fratture e la conseguenza di questo processo è che i due cromatidi di ogni cromosoma non

contengono più un materiale genetico identico (FIGURA 20.3C): il cromosoma di origine materna ora contiene porzioni del cromosoma omologo di origine paterna, e viceversa. Perciò, il crossing over è un importante meccanismo di ricombinazione del materiale genetico proveniente dai due genitori.

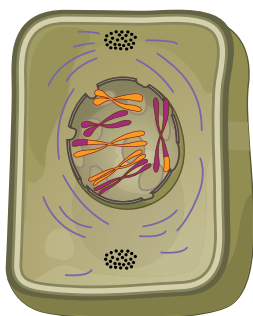
Al termine della profase I il **fuso** si è ormai formato e i centrioli, nelle cellule animali, sono migrati verso i poli formando l'aster; inoltre, sono scomparsi il nucleolo e la membrana nucleare (FIGURA 20.4A). Le fibre del fuso iniziano ad attaccarsi ai cinetocori (vedi figura 19.10).

Nella **metafase I** (FIGURA 20.4B) le coppie di omologhi si allineano sul piano equatoriale della cellula (nella metafase mitotica, invece, i cromosomi duplicati si allineano sul piano equatoriale senza alcun appaiamento di omologhi).

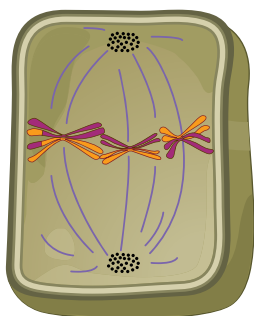
Durante l'**anafase I** (FIGURA 20.4C) i cromosomi omologhi, ognuno costituito da due cromatidi, si separano, tirati dalle fibre del cinetocore; i due cromatidi di ciascun cromosoma, però, non si separano come avviene durante la mitosi.

▼ **20.4** Fotografie e disegni delle fasi meiotiche di una cellula vegetale con 6 cromosomi ($n = 3$).

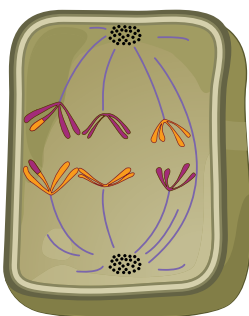
A profase I (finale)



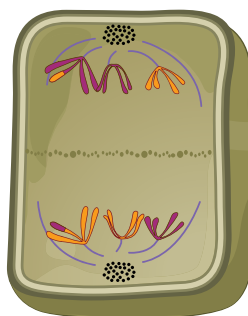
B metafase I



C anafase I



D telofase I



E interfase



Nella **telofase I** (FIGURA 20.4D), l'ultima della prima divisione meiotica, i cromosomi omologhi sono migrati ai poli opposti. Ogni gruppo di cromosomi ha ora un assetto aploide poiché contiene soltanto la metà del numero di cromosomi del nucleo di partenza, e ogni cromosoma è ancora formato da due cromatidi. Inoltre, a causa della ricombinazione genetica dovuta agli scambi che si sono verificati durante il crossing over, questi cromosomi possono essere differenti da quelli presenti nella cellula d'origine.

A questo punto ci può essere una seconda interfase (FIGURA 20.4E) in cui i cromosomi si possono despiralizzare parzialmente con eventuale formazione di membrane nucleari e divisione del citoplasma. La meiosi, tuttavia, non termina qui. Benché ogni nucleo contenga un numero aploide di cromosomi, in realtà esso possiede ancora il doppio del materiale genetico poiché ogni cromosoma è costituito da due cromatidi che non si sono ancora separati.

Meiosi II

La **meiosi II** assomiglia alla mitosi, ma non è preceduta dalla duplicazione del materiale cromosomico. In ognuna delle fasi che seguono, i diversi eventi hanno luogo due volte, una per ognuno dei due gruppi di cromosomi che si sono formati al termine della meiosi I. Durante la **profase II** (FIGURA 20.4F) i cromosomi, se si erano despiralizzati, si compattano di nuovo. L'eventuale membrana nucleare che si era formata si disintegra e iniziano a ricomparire nuove fibre del fuso. I cromosomi in ogni nucleo appaiono costituiti ciascuno da due cromatidi uniti nella regione del centromero.

Durante la **metafase II** (FIGURA 20.4G) i cromosomi di ogni nucleo si allineano sul piano equatoriale,

mentre nell'**anafase II** (FIGURA 20.4H) i cromatidi si staccano a livello del centromero e da questo momento, essendo rimasti soli, vengono chiamati cromosomi; ciascun cromosoma migra quindi verso uno dei due poli.

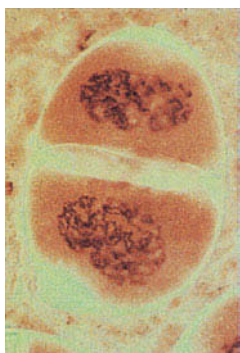
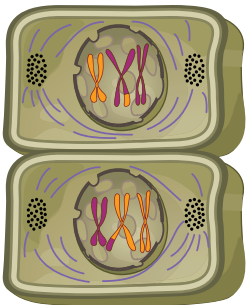
Durante la **telofase II** (FIGURA 20.4I) i microtubuli del fuso scompaiono e intorno a ogni gruppo di cromosomi si forma una nuova membrana nucleare. Ci sono ora quattro nuclei, ognuno contenente un numero aploide di cromosomi. A tutti questi eventi fa seguito la **citodieresi** (FIGURA 20.4L), così come accadeva dopo la mitosi, e si forma la membrana cellulare che separa il citoplasma. Se non fosse avvenuto il crossing over, i quattro nuclei sarebbero uguali a due a due, ma in seguito al crossing over i quattro nuclei possono essere tutti diversi tra loro.

Nell'esempio illustrato dalla figura osserviamo che, partendo da una cellula contenente sei cromosomi (tre paia di omologhi), si generano alla fine quattro cellule, ognuna con tre cromosomi (definitivamente separati dai relativi omologhi). Il numero dei cromosomi si è così dimezzato, cioè il corredo cromosomico è passato da diploide ad aploide.

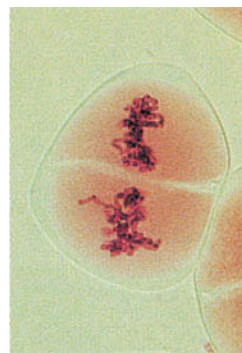
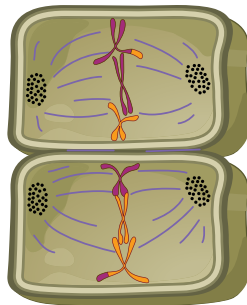
PER FISSARE I CONCETTI

- Che cos'è una tetrade?
- Quali conseguenze comporta il crossing over?
- Che cosa avviene nell'anafase I?
- Descrivi gli eventi che hanno luogo nella profase II.
- Partendo da una cellula con sei cromosomi, quanti cromosomi hanno le quattro cellule che si formano alla fine della meiosi II?

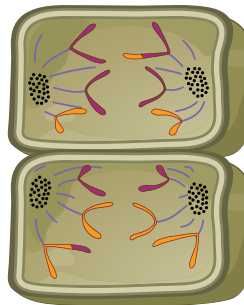
F profase II



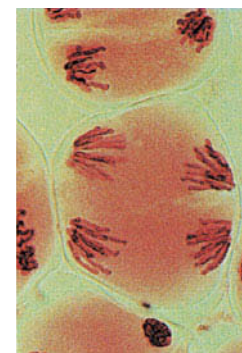
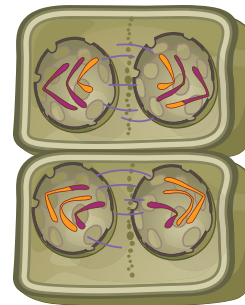
G metafase II



H anafase II



I telofase II



L citodieresi

