

P.J. Russell • P.E. Hertz • B. McMillan



# Elementi di Biologia Cellulare

II edizione





# Accedi all'ebook e ai contenuti digitali

## Espandi le tue risorse

un libro che **non pesa**  
e si **adatta** alle dimensioni  
del **tuo lettore!**



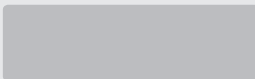
COLLEGATI AL SITO  
**EDISES.IT**

ACCEDI AL  
MATERIALE DIDATTICO

SEGUI LE  
ISTRUZIONI

Utilizza il codice personale contenuto nel riquadro per registrarti al sito **edises.it**  
e accedere alla **versione digitale** del testo e al **materiale didattico**.

Scopri il tuo **codice personale** grattando delicatamente la superficie



Il volume NON può essere venduto, né restituito, se il codice personale risulta visibile.  
L'**accesso al materiale didattico** sarà consentito **per 18 mesi**.

Per attivare i **servizi riservati**, collegati al sito **edises.it** e segui queste semplici istruzioni

### Se sei registrato al sito

- clicca su *Accedi al materiale didattico*
- inserisci email e password
- inserisci le ultime 4 cifre del codice ISBN, riportato in basso a destra sul retro di copertina
- inserisci il tuo **codice personale** per essere reindirizzato automaticamente all'area riservata

### Se non sei già registrato al sito

- clicca su *Accedi al materiale didattico*
- registrati al sito o autenticali tramite facebook
- attendi l'email di conferma per perfezionare la registrazione
- torna sul sito **edises.it** e segui la procedura già descritta per *utenti registrati*





# Elementi di Biologia Cellulare

II Edizione

Russell Hertz McMillan

*Edizione italiana a cura di:*

**Laura AMICONE**

*Università degli Studi di Roma "La Sapienza"*

**Carla CICCHINI**

*Università degli Studi di Roma "La Sapienza"*

**Silvia GALARDI**

*Università degli Studi di Roma "Tor Vergata"*

**Laura PACINI**

*Università degli Studi di Roma "Tor Vergata"*

**Francesca ZALFA**

*Università degli Studi di Roma "Campus Bio-Medico"*



*Titolo originale:*

Peter J. Russell, Paul E. Hertz, Beverly McMillan

*BIOLOGY: the Dynamic Science* – Third Edition

Copyright © 2014, Brooks/Cole – Cengage Learning

*ELEMENTI DI BIOLOGIA CELLULARE* – II Edizione

(estratto da Russell, Hertz, McMillan, *BIOLOGY: the Dynamic Science* – Third Edition)

Copyright © 2016, EdISES S.r.l. - Napoli

9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
2021	2020	2019	2018	2017	2016				

*Le cifre sulla destra indicano il numero e l'anno dell'ultima ristampa effettuata*

*A norma di legge è vietata la riproduzione,  
anche parziale, del presente volume  
o parte di esso con qualsiasi mezzo.*

L'Editore

*Edizione italiana a cura di:*

Laura AMICONE - *Università degli Studi di Roma "La Sapienza"*

Carla CICCHINI - *Università degli Studi di Roma "La Sapienza"*

Silvia GALARDI - *Università degli Studi di Roma "Tor Vergata"*

Laura PACINI - *Università degli Studi di Roma "Tor Vergata"*

Francesca ZALFA - *Università degli Studi di Roma "Campus Bio-Medico"*

*Fotocomposizione:* Grafic&Design – Napoli

*Stampato presso la*

Tipolitografia Sograte S.r.l.

Zona Ind. Regnano – Città di Castello (PG)

*per conto della*

EdISES – Napoli

<http://www.edises.it> e-mail: [info@edises.it](mailto:info@edises.it)

ISBN 978-88-7959-895-8

# Indice dei contenuti

## **1** Introduzione ai concetti biologici ed alla ricerca biologica 1

### **1.1** Cos'è la vita? Le caratteristiche dei sistemi viventi 2

I sistemi viventi sono organizzati secondo una gerarchia ove ogni singolo livello dell'organizzazione presenta specifiche proprietà emergenti 3

I sistemi viventi contengono le istruzioni chimiche che controllano la loro struttura e la loro funzione 4

Gli organismi viventi sono impegnati in attività metaboliche 6

L'energia fluisce e la materia si trasforma nei sistemi viventi 7

Gli organismi viventi si adattano ai cambiamenti dell'ambiente esterno 8

Gli organismi viventi si riproducono e si sviluppano 9

Le popolazioni degli organismi viventi si modificano da una generazione all'altra 10

### **1.2** L'evoluzione biologica 10

Darwin e Wallace spiegano come le popolazioni di organismi cambiano nel corso del tempo 11

Le mutazioni a livello del dna sono la materia prima che permette il cambiamento evolutivo 12

Gli adattamenti consentono agli organismi di sopravvivere e riprodursi negli ambienti in cui vivono 13

### **1.3** La biodiversità e l'albero filogenetico 16

I biologi considerano la specie come l'unità fondamentale della gerarchia delle categorie 16

Oggi i biologi identificano i tronchi, i rami e i ramoscelli sull'albero filogenetico 18

I tre domini e numerosi regni formano i tronchi e i rami principali dell'albero evolutivo 20

### **1.4** La ricerca biologica 23

I biologi affrontano l'inesplorato grazie alla ricerca di base ed alla ricerca applicata 23

Il metodo scientifico aiuta i ricercatori a definire e sperimentare le proprie idee 24

I biologi conducono ricerche raccogliendo osservazioni e dati sperimentali **24**

I ricercatori spesso mettono alla prova le ipotesi per mezzo di esperimenti controllati **26**

Quando gli esperimenti controllati sono impossibili da mettere in pratica, i ricercatori utilizzano le ipotesi nulle per valutare i dati osservati **29**

I biologi spesso utilizzano organismi modello per studiare i processi biologici fondamentali **30**

Le tecniche molecolari hanno rivoluzionato la ricerca biologica **32**

Le teorie scientifiche sono idee grandiose che devono resistere al passare del tempo **33**

La curiosità e il piacere della scoperta stimolano la ricerca scientifica **34**

## **2** La vita, la chimica e l'acqua **41**

### **2.1** L'organizzazione della materia: elementi ed atomi **43**

Gli organismi viventi sono composti da circa 25 elementi chiave **43**

Gli elementi sono composti da atomi, che si combinano a formare molecole **44**

### **2.2** La struttura dell'atomo **46**

Il nucleo dell'atomo contiene protoni e neutroni **46**

I nuclei di alcuni atomi sono instabili e tendono a scomporsi per formare atomi più semplici **48**

Gli elettroni di un atomo occupano orbitali intorno al nucleo **48**

Gli orbitali si dispongono secondo strati discreti intorno ad un nucleo atomico **50**

Il numero degli elettroni nel livello energetico più esterno di un atomo determina la sua attività chimica **51**

### **2.3** I legami chimici e le reazioni chimiche **52**

I legami ionici sono multidirezionali e variano in forza **53**

I legami covalenti sono formati da elettroni disposti in orbitali condivisi **54**

Una distribuzione non equa di elettroni determina la polarità **56**

Le molecole polari tendono ad associarsi le une con le altre e ad escludere le molecole apolari **57**

Anche i legami idrogeno coinvolgono una distribuzione asimmetrica degli elettroni **58**

Le forze di van der Waals sono deboli attrazioni che si manifestano su distanze molto ridotte **59**

Nelle reazioni chimiche i legami si formano e si rompono **60**

## **2.4** I legami idrogeno e le proprietà dell'acqua **61**

Il reticolo di legami idrogeno permette all'acqua di avere le sue insolite proprietà essenziali alla vita **62**

La polarità delle molecole d'acqua nel reticolo di legami idrogeno contribuisce a formare gli ambienti polari e apolari all'interno e intorno alle cellule **65**

Le dimensioni ridotte e la loro polarità rendono le molecole d'acqua un ottimo solvente **67**

All'interno di una cellula, le reazioni chimiche coinvolgono soluti disciolti nelle soluzioni acquose **68**

## **2.5** La ionizzazione dell'acqua, gli acidi, le basi e le sostanze tampone **69**

Le sostanze agiscono come acidi o basi modificando la concentrazione degli ioni  $H^+$  e  $OH^-$  nell'acqua **70**

I tamponi aiutano a mantenere il pH sotto controllo **72**

# **3** **Le molecole biologiche: i composti del carbonio alla base della vita** **81**

## **3.1** Formazione e modificazione delle molecole biologiche **83**

Le catene e gli anelli carboniosi sono la struttura portante di tutte le molecole biologiche **83**

I gruppi funzionali conferiscono specifiche proprietà alle molecole biologiche **84**

Gli isomeri hanno uguale formula chimica ma differente struttura molecolare **84**

Una molecola di acqua è aggiunta o rimossa in molte reazioni che coinvolgono gruppi funzionali **87**

Molti carboidrati, proteine ed acidi nucleici sono macromolecole **88**

## **3.2** Carboidrati **89**

I monosaccaridi sono le unità strutturali dei carboidrati **90**

Due monosaccaridi legati insieme danno origine a un disaccaride **91**

Molti monosaccaridi si legano in lunghe catene per formare i polisaccaridi **93**

### 3.3 Lipidi 95

I lipidi neutri sono comunemente conosciuti come grassi ed olii 95

I fosfolipidi costituiscono la struttura base delle membrane biologiche 100

Gli steroidi contribuiscono alla struttura delle membrane e agiscono come ormoni 101

### 3.4 Proteine 103

Le cellule sintetizzano le proteine assemblando 20 diversi tipi di amminoacidi mediante legami peptidici 105

Le proteine possono mostrare quattro livelli di complessità strutturale 107

La struttura primaria è l'elemento base che determina l'organizzazione e la funzione della proteina 109

La struttura secondaria di una proteina è definita dalle torsioni e dai ripiegamenti della catena amminoacidica 110

La struttura terziaria di una proteina è la sua organizzazione tridimensionale complessiva 112

Diverse catene amminoacidiche insieme formano la struttura quaternaria 116

Le combinazioni di struttura secondaria, terziaria e quaternaria danno origine a domini funzionali in molte proteine 116

Le proteine sono in grado di assemblarsi con altre classi di molecole biologiche 119

### 3.5 Nucleotidi ed acidi nucleici 119

I nucleotidi sono composti da una base azotata, uno zucchero a cinque carboni ed uno o più gruppi fosfato 120

Gli acidi nucleici DNA e RNA sono le molecole informazionali di tutti gli organismi 122

Le molecole di DNA sono costituite da due catene di nucleotidi avvolte una sull'altra 123

Le molecole di RNA sono solitamente catene singole di nucleotidi 126

## 4 Energia, enzimi e reazioni biologiche 133

### 4.1 Energia, vita e le leggi della termodinamica 134

L'energia si presenta in diverse forme e stati 134

Le leggi della termodinamica descrivono il flusso di energia nei sistemi naturali 135

La prima legge della termodinamica descrive il contenuto energetico dei sistemi e del loro ambiente circostante **136**

La seconda legge della termodinamica considera i cambiamenti nel grado di ordine dei sistemi reattivi **138**

#### **4.2** Energia libera e reazioni spontanee **139**

L'energia libera e l'entropia contribuiscono a rendere una reazione spontanea **139**

La variazione di energia libera indica se una reazione è spontanea **140**

Le reazioni spontanee generalmente raggiungono un punto di equilibrio piuttosto che procedere e giungere a completamento **140**

Le vie metaboliche sono composte da reazioni esoergoniche ed endoergoniche **142**

#### **4.3** Adenosina trifosfato (ATP): la moneta energetica della cellula **143**

L'idrolisi dell'ATP rilascia energia libera **143**

Reazioni accoppiate e gruppi fosfato proveniente dall'idrolisi dell'ATP **144**

Le cellule accoppiano le reazioni anche per rigenerare ATP **146**

#### **4.4** Il ruolo degli enzimi nelle reazioni biologiche **147**

L'energia di attivazione rappresenta una barriera cinetica per una reazione **147**

Gli enzimi accelerano le reazioni riducendo l'energia di attivazione **148**

Gli enzimi si associano con i reagenti, ma sono poi rilasciati senza essere modificati **150**

Gli enzimi riducono l'energia di attivazione inducendo lo stato di transizione **151**

#### **4.5** I fattori e le condizioni che influenzano l'attività enzimatica **152**

Le concentrazioni di enzima e substrato influenzano la velocità di catalisi **152**

Le cellule regolano l'attività enzimatica secondo le richieste metaboliche **154**

Il pH e la temperatura sono fattori che influenzano l'attività enzimatica **157**

#### **4.6** I catalizzatori biologici basati sull'RNA: i ribozimi **162**

### **5** **La cellula: una panoramica generale** **171**

#### **5.1** Caratteristiche fondamentali della struttura e della funzione della cellula **173**

Le cellule sono di dimensioni ridotte e possono essere osservate solo con l'ausilio di un microscopio **174**

Le cellule hanno una regione centrale contenente DNA, circondata da citoplasma **178**

Strutture e organizzazioni distintive caratterizzano le cellule procariotiche ed eucariotiche **179**

## **5.2** Le cellule procariotiche **180**

## **5.3** Le cellule eucariotiche **184**

Le cellule eucariotiche possiedono un nucleo e numerosi organelli citoplasmatici delimitati da membrana **184**

Il nucleo eucariotico contiene molto più DNA di quello presente nel nucleotide procariotico **185**

I ribosomi sono liberi nel citosol o associati a membrane **191**

Un sistema di membrane interne suddivide il citoplasma in compartimenti strutturali e funzionali **191**

I mitocondri sono le centrali energetiche della cellula **197**

I microcorpi svolgono reazioni essenziali che accomunano le varie vie metaboliche **200**

Il citoscheletro funziona da supporto strutturale ed è responsabile del movimento delle strutture cellulari **201**

I flagelli sono responsabili del movimento cellulare, mentre le ciglia muovono le sostanze sopra la superficie cellulare **204**

## **5.4** Strutture specializzate delle cellule delle piante (vegetali) **207**

I cloroplasti sono fabbriche biochimiche alimentate dalla luce solare **207**

I vacuoli centrali assolvono diverse funzioni che vanno dall'immagazzinamento alla crescita cellulare fino a quella di supporto strutturale per la cellula **209**

Le pareti cellulari sostengono e proteggono le cellule vegetali **209**

## **5.5** La superficie delle cellule animali **211**

Le molecole d'adesione cellulare organizzano le cellule animali a formare tessuti ed organi **212**

Le giunzioni cellulari rafforzano l'adesione cellulare e stabiliscono punti di comunicazione tra le cellule **212**

La matrice extracellulare organizza l'ambiente cellulare esterno **214**

# **6** Le membrane e il trasporto **223**

## **6.1** Struttura e funzione della membrana **225**

Le membrane biologiche sono formate sia da lipidi sia da proteine **225**



	Il modello a mosaico fluido spiega la struttura della membrana	229
	Il modello a mosaico fluido è ampiamente sostenuto da evidenze sperimentali	232
	Le membrane hanno diverse funzioni	235
<b>6.2</b>	Le funzioni delle membrane nel processo di trasporto: il trasporto passivo	236
	Il trasporto passivo si fonda sulla diffusione	237
	Le molecole si muovono passivamente attraverso le membrane mediante diffusione semplice o facilitata	238
	Due gruppi di proteine di trasporto attuano la diffusione facilitata	239
<b>6.3</b>	Il trasporto passivo dell'acqua e l'osmosi	242
	Il fenomeno di osmosi si può dimostrare in un sistema puramente fisico	243
	La tonicità è l'effetto della concentrazione dei soluti non penetranti presenti in una soluzione sul volume cellulare	244
<b>6.4</b>	Trasporto attivo	247
	Il trasporto attivo richiede un supporto di energia, diretto o indiretto, derivante dall'idrolisi dell'ATP	248
	Il trasporto attivo primario muove ioni carichi positivamente attraverso le membrane	248
	Il trasporto attivo secondario muove, attraverso le membrane, sia ioni che molecole organiche	251
<b>6.5</b>	Esocitosi ed endocitosi	253
	L'esocitosi libera molecole all'esterno della cellula servendosi di vescicole secrete	253
	L'endocitosi trasporta sostanze all'interno delle cellule grazie a vescicole endocitiche	253
<b>7</b>	<b>La comunicazione cellulare</b>	267
<b>7.1</b>	Una panoramica sulla comunicazione cellulare	268
	La comunicazione negli animali coinvolge cellule vicine o distanti	268
	La comunicazione è antica dal punto di vista evolutivo	274
<b>7.2</b>	Le caratteristiche dei sistemi di comunicazione cellulare basati su recettori di superficie	274
	I recettori di superficie sono glicoproteine integrali di membrana	275

Le molecole di segnalazione legate dai recettori di superficie innescano vie di risposta all'interno della cellula **276**

Le vie di trasduzione del segnale hanno degli "interruttori" **278**

**7.3** I recettori di superficie con attività proteina chinasi intrinseca:  
i recettori tirosina chinasi **279**

**7.4** I recettori accoppiati a proteine G **281**

Le proteine G sono interruttori molecolari chiave nelle vie di risposta mediate da secondi messaggeri **282**

Due importanti vie di risposta cellulare dei recettori accoppiati a proteine G coinvolgono secondi messaggeri diversi **284**

Alcune vie di segnalazione associano un recettore tirosina chinasi alla proteina G Ras **289**

**7.5** Le vie di segnalazione innescate dai recettori interni alla cellula: i recettori degli ormoni steroidei **292**

Gli ormoni steroidei determinano effetti profondamente diversi sulla base di differenze chimiche relativamente piccole **292**

La risposta di una cellula agli ormoni steroidei dipende dai suoi recettori interni e dai geni che questi attivano **293**

**7.6** L'integrazione di diverse vie di comunicazione cellulare **294**

## **8** **La raccolta dell'energia chimica: la respirazione cellulare** **303**

**8.1** Una panoramica sul metabolismo energetico cellulare **305**

Le reazioni accoppiate di ossidazione e di riduzione producono il flusso di elettroni necessario per il metabolismo energetico **305**

Gli elettroni fluiscono dalle molecole combustibile verso accettori finali di elettroni **308**

Nella respirazione cellulare le cellule producono ATP grazie alla fosforilazione ossidativa **308**

**8.2** La glicolisi: la scissione dello zucchero a metà **312**

Le reazioni della glicolisi comprendono sia passaggi che richiedono energia, sia passaggi che liberano energia **312**

La glicolisi è regolata in precisi punti chiave **314**

### 8.3 L'ossidazione del piruvato ed il ciclo dell'acido citrico 316

L'ossidazione del piruvato genera il "carburante" a due carboni che entra nel ciclo dell'acido citrico 317

Il ciclo dell'acido citrico ossida completamente i gruppi acetilici a  $\text{CO}_2$  318

I carboidrati, i grassi e le proteine possono funzionare come fonti di elettroni per le vie metaboliche ossidative 320

### 8.4 La fosforilazione ossidativa: il sistema di trasferimento degli elettroni e la chemiosmosi 322

Nel sistema di trasferimento degli elettroni, gli elettroni passano attraverso complessi proteici localizzati nella membrana mitocondriale interna 322

I tre complessi principali di trasferimento degli elettroni pompano ioni  $\text{H}^+$  attraverso la membrana mitocondriale interna 323

La chemiosmosi alimenta la sintesi di ATP con un gradiente protonico 326

Per ogni molecola di glucosio completamente ossidata ad  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$  si producono 32 molecole di ATP 327

La respirazione cellulare trasforma in ATP più del 30% dell'energia chimica contenuta nelle molecole di glucosio 331

### 8.5 La fermentazione 334

## 9 La fotosintesi 343

### 9.1 Una panoramica sulla fotosintesi 345

Gli elettroni giocano un ruolo fondamentale nella fotosintesi 345

L'ossigeno prodotto dalla fotosintesi deriva dall'acqua 347

La fotosintesi negli eucarioti avviene nei cloroplasti 347

### 9.2 Le reazioni luce-dipendenti della fotosintesi 349

L'energia luminosa è assorbita dagli elettroni dei pigmenti fotosintetici 349

Clorofille e carotenoidi cooperano nell'assorbimento dell'energia luminosa 352

Nei cloroplasti i pigmenti fotosintetici sono organizzati in fotosistemi 354

Il flusso di elettroni, dall'acqua al  $\text{NADP}^+$  consente la sintesi di NADPH ed ATP 355

Gli elettroni possono promuovere la sintesi di ATP anche muovendosi ciclicamente intorno al fotosistema I 359

Esperimenti con i cloroplasti confermano che la sintesi di ATP avviene mediante chemiosmosi **361**

### **9.3** Le reazioni luce-indipendenti della fotosintesi **361**

Il ciclo di Calvin utilizza NADPH, ATP e  $\text{CO}_2$  per produrre carboidrati **362**

La G3P è il punto di partenza per la sintesi di molte molecole organiche **366**

La rubisco è l'enzima chiave nell'economia dell'alimentazione mondiale **366**

### **9.4** Fotorispirazione e processi alternativi di fissazione del carbonio **368**

La fotorispirazione produce anidride carbonica che poi è utilizzata nel ciclo di Calvin **368**

Altri processi di fissazione del carbonio minimizzano la fotorispirazione **370**

### **9.5** Confronto tra fotosintesi e respirazione **373**

Fotosintesi e respirazione cellulare sono processi simili con reazioni essenzialmente inverse **373**

Evoluzione di fotosintesi e respirazione cellulare **375**

## **10** La divisione cellulare e la mitosi **383**

### **10.1** Una panoramica sul ciclo di crescita e sulla divisione cellulare **384**

I prodotti della mitosi sono duplicati genetici della cellula in divisione **385**

I cromosomi sono le unità genetiche separate durante la mitosi **385**

### **10.2** Il ciclo cellulare mitotico **387**

L'interfase si estende dalla conclusione di una mitosi all'inizio della successiva **387**

Dopo l'interfase, la mitosi si sviluppa in cinque fasi **389**

Il ciclo cellulare mitotico è fondamentale sia per lo sviluppo sia per la riproduzione **395**

### **10.3** La formazione e l'azione del fuso mitotico **396**

Gli animali e le piante formano i fusi mitotici secondo meccanismi differenti **397**

I fusi mitotici muovono i cromosomi grazie alla combinazione di due meccanismi **398**

### **10.4** La regolazione del ciclo cellulare **401**

Esperimenti di fusione cellulare e studi sui mutanti di lievito hanno portato all'identificazione delle molecole che controllano il ciclo cellulare **401**

Il ciclo cellulare può essere arrestato in corrispondenza di specifici punti di controllo **403**

Le cicline e le chinasi ciclina-dipendenti rappresentano i sistemi di controllo interni che regolano in maniera diretta la progressione del ciclo cellulare **405**

Sistemi di controllo esterni coordinano il ciclo cellulare mitotico delle singole cellule con le attività generali dell'organismo **407**

Nel cancro i sistemi di controllo del ciclo cellulare sono persi **408**

## **10.5** La divisione cellulare nei procarioti **410**

In cellule procariotiche in rapida divisione la replicazione occupa la maggior parte del ciclo cellulare **410**

I cromosomi replicati sono distribuiti attivamente nelle due metà della cellula procariotica **411**

La mitosi si è evoluta dalla scissione binaria **411**

## **11** Meiosi: le basi cellulari della riproduzione sessuale **419**

### **11.1** I meccanismi della meiosi **420**

La meiosi si basa sulle interazioni e sulla distribuzione delle coppie di cromosomi omologhi **420**

Il ciclo cellulare meiotico produce quattro cellule figlie geneticamente diverse, ciascuna con la metà dei cromosomi della cellula progenitrice **422**

### **11.2** I meccanismi che producono variabilità genetica **427**

Il rimescolamento degli alleli di un cromosoma dipende dall'appaiamento e dagli eventi di crossing-over che avvengono tra i cromosomi omologhi **427**

La segregazione casuale dei cromosomi materni e paterni costituisce la seconda fonte principale di variabilità genetica durante la meiosi **430**

L'unione casuale dei gameti maschile e femminile alla fecondazione produce ulteriore variabilità genetica tra gli individui **431**

### **11.3** Momento e sede della meiosi nel ciclo vitale degli organismi **432**

Negli animali predomina la fase diploide, la fase aploide è molto ridotta e la meiosi è seguita direttamente dalla formazione dei gameti **432**

Nelle piante e in alcuni funghi le generazioni si alternano tra le fasi aploide e diploide, che sono entrambe pluricellulari **434**

In alcuni funghi e in altri organismi, la fase aploide è dominante e la fase diploide è ridotta ad una singola cellula **434**

## **Appendice A-1**

## **Indice analitico I-1**



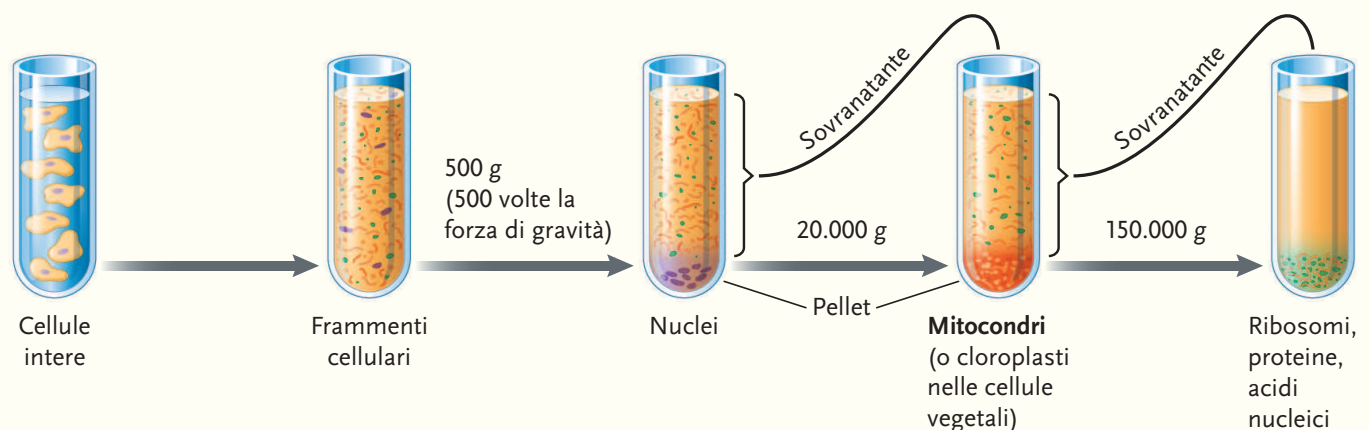


## Frazionamento cellulare

**Scopo:** Il frazionamento cellulare separa le cellule in frazioni contenenti un singolo componente cellulare, come mitocondri o ribosomi. Una volta isolato, il componente cellulare può essere disassemblato con le metodiche generali per analizzarne struttura e funzione.

### Protocollo:

1. Rompere le cellule per sonicazione (onde sonore ad alta frequenza), macinazione con perline di vetro o esposizione a detergenti che distruggono la membrana plasmatica.
2. Utilizzare centrifugazioni sequenziali a velocità crescenti per separare e purificare le strutture cellulari. La centrifugazione posiziona le strutture cellulari al fondo della provetta ad una velocità che dipende dalla loro forma e densità. Ad ogni centrifugazione i componenti più grandi e densi sono isolati e concentrati nel pellet; la soluzione rimanente, il sovrantante, viene allontanata e centrifugata nuovamente a velocità maggiore.



3. Risospendere il pellet contenente i componenti cellulari isolati e frazionare ulteriormente utilizzando le stesse tecniche generali per esaminare i componenti degli organelli.

**Interpretazione dei risultati:** Molte delle subfrazioni ottenute mediante frazionamento cellulare conservano la loro attività biologica, cosa che le rende idonee per condurre studi dei vari processi cellulari. Per esempio, il frazionamento cellulare è impiegato per determinare la localizzazione cellulare di una proteina o di una reazione biologica, così come stabilire se è libera nel citosol o associata ad una membrana.

seguenti si occupano di descrivere in dettaglio la struttura e la funzione delle componenti di una cellula eucariotica, partendo proprio dal nucleo.

## Il nucleo eucariotico contiene molto più DNA di quello presente nel nucleotide procariotico

Il nucleo (vedi Figure 5.9A e 5.9B) risulta separato dal citoplasma grazie all'**involucro nucleare**, una struttura formata da due membrane, una sovrapposta sull'altra e se-

**FIGURA 5.9** Cellule eucariotiche con in evidenza i principali organelli cellulari e la loro localizzazione primaria.

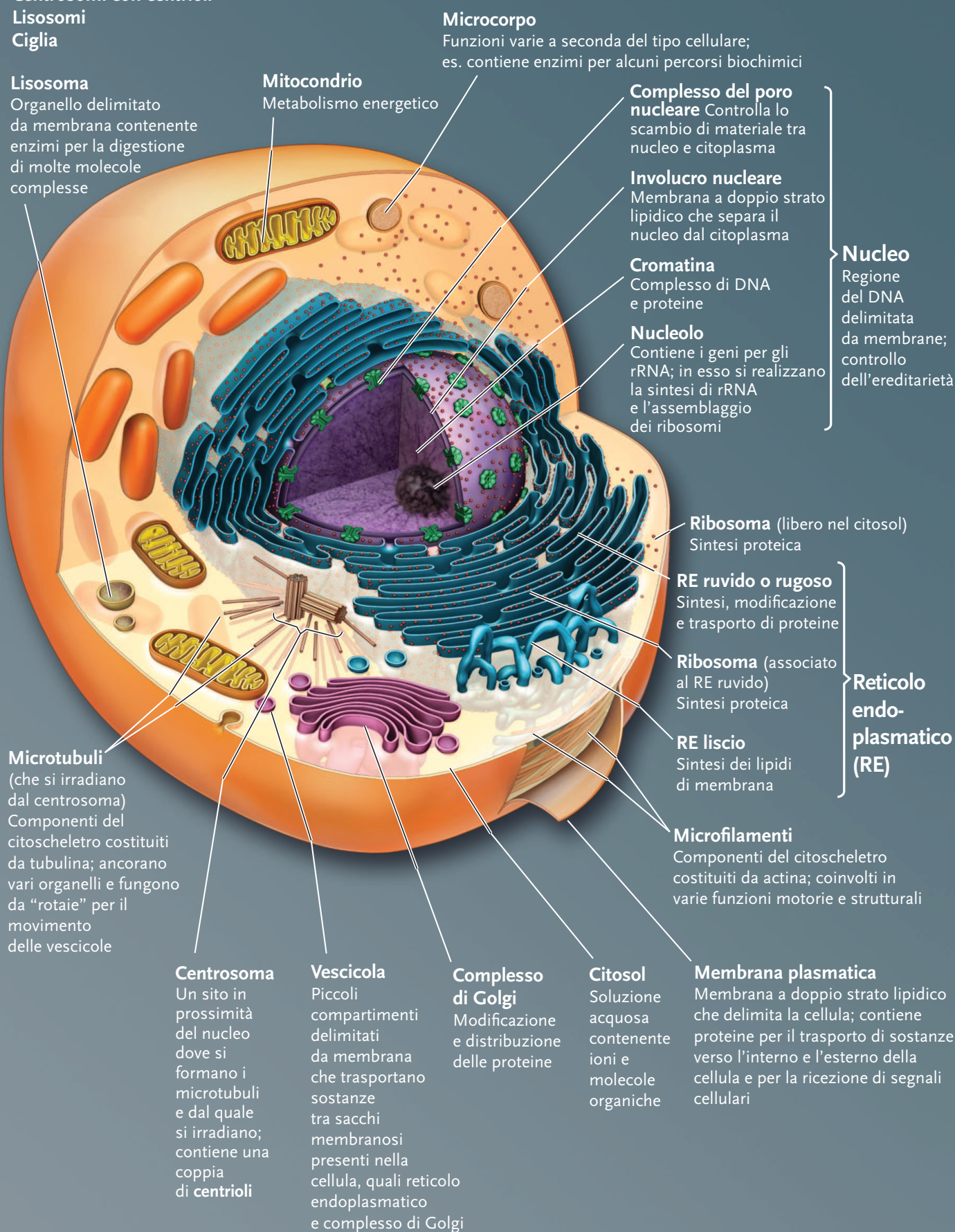
**A. Schema di una cellula animale che evidenzia i principali organelli cellulari e la loro localizzazione primaria (non sono mostrati ciglia e flagelli che sono presenti in alcune cellule)**

**Presenti nelle cellule animali ma non nelle cellule vegetali:**

**Centrosomi con centrioli**

**Lisosomi**

**Ciglia**





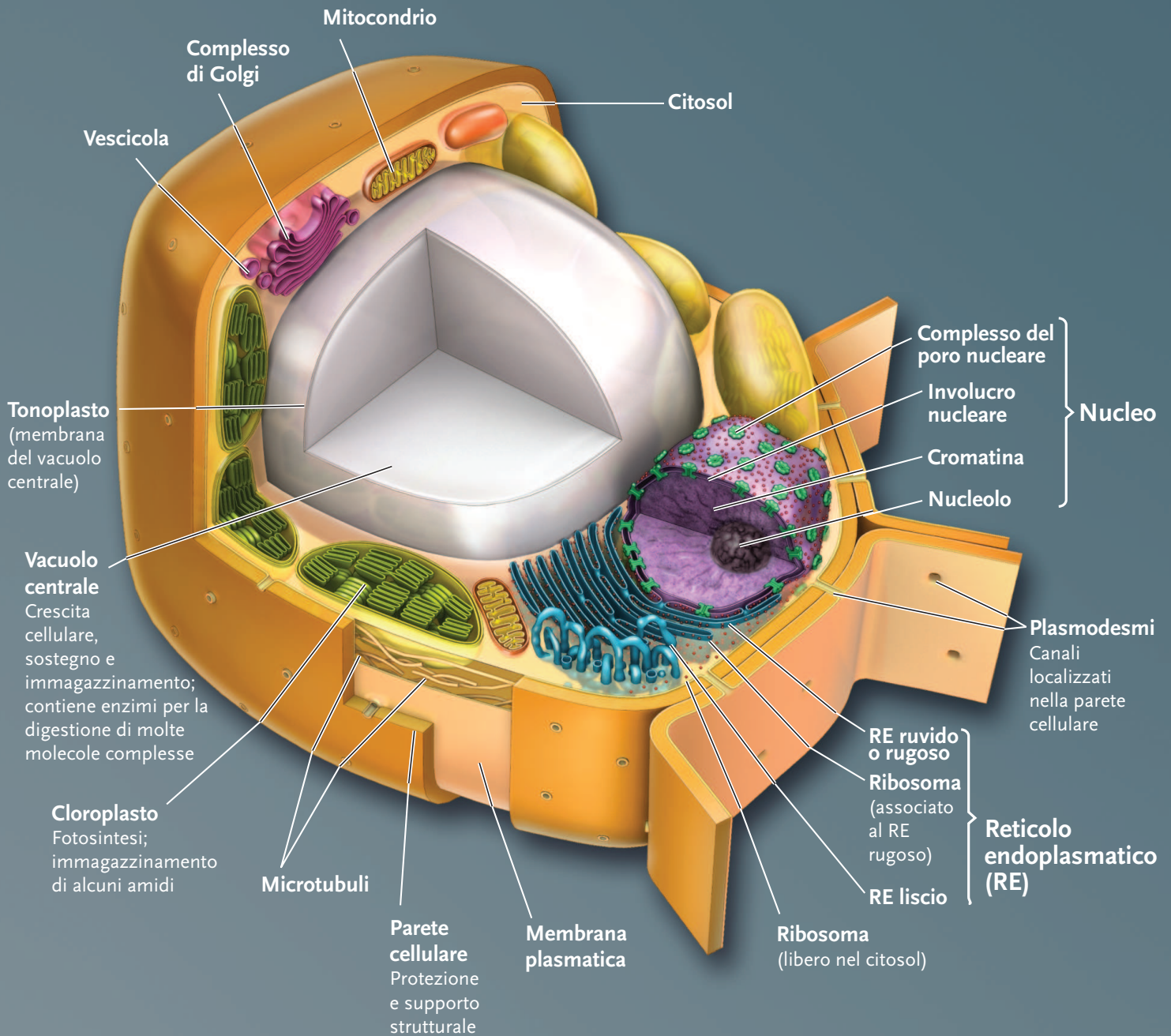
**B. Schema di una cellula vegetale che evidenzia i principali organelli cellulari e la loro localizzazione primaria**

Presenti nelle cellule vegetali ma non nelle cellule animali:

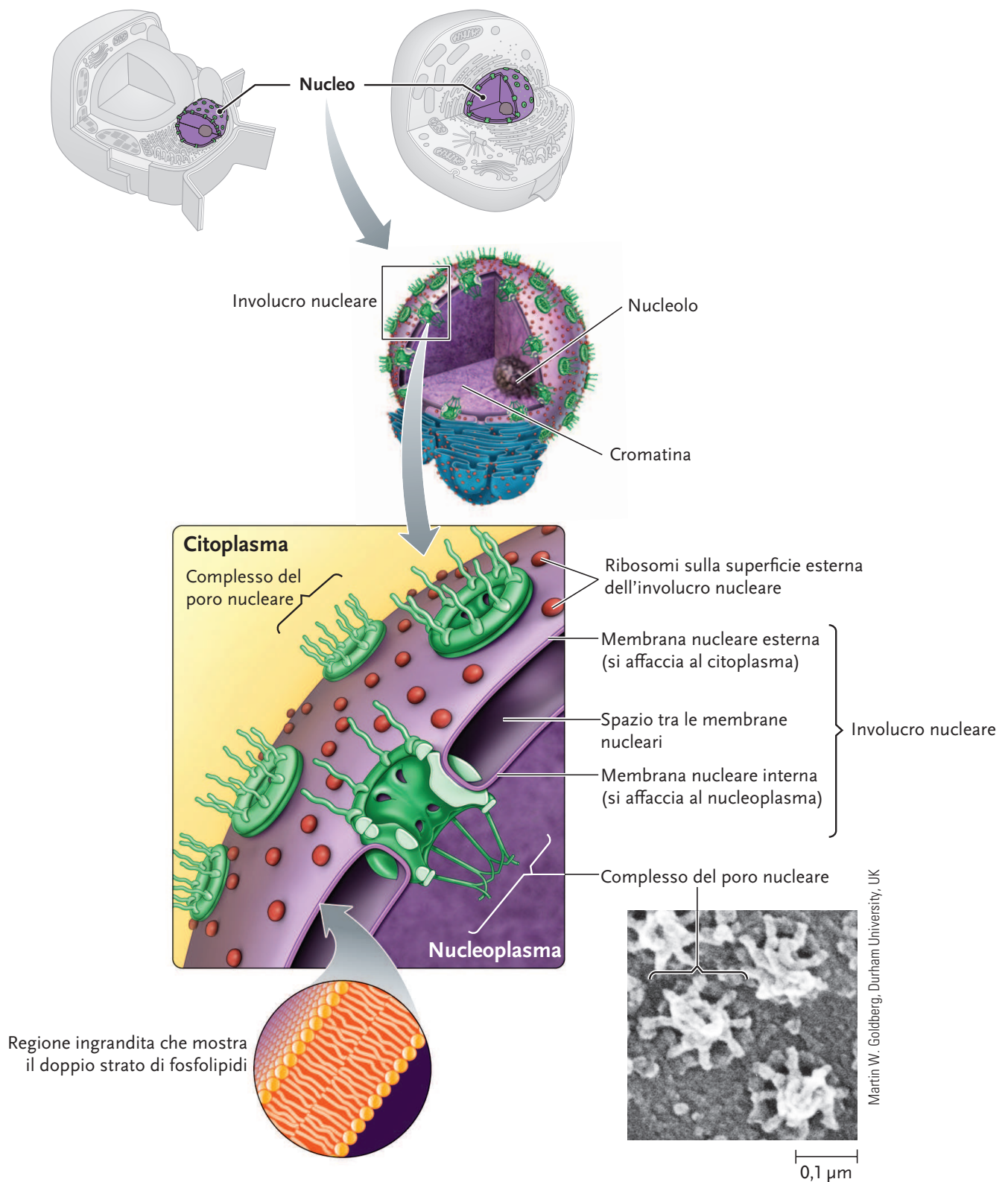
Parete cellulare (con plasmodesmi)

Cloroplasti

Vacuolo centrale



parate tra loro solo da un ristretto spazio (**Figura 5.10**). Nelle cellule animali, una rete complessa di strutture proteiche filamentose, chiamate *lamine* (vedi più avanti), si affianca alla superficie interna dell'involucro nucleare e funge da rinforzo strutturale. Nelle cellule dei protisti, dei funghi e delle cellule vegetali, altre proteine, non correla-



**FIGURA 5.10** L'involucro nucleare costituito da un sistema di due membrane concentriche attraversate da pori nucleari. I complessi dei pori nucleari sono strutture proteiche ortogonalmente simmetriche aventi un canale – il poro nucleare – che li attraversa. Essi controllano il trasporto delle molecole tra nucleo e citoplasma.

te evolutivamente con le precedenti, rivestono la superficie dell'involucro nucleare e svolgono la stessa funzione di supporto.

Immersi nell'involucro nucleare vi sono centinaia di complessi del poro nucleare. Un **complesso del poro nucleare** è una grande struttura cilindrica, ortogonalmente simmetrica, formata da numerose proteine chiamate *nucleoporine*. Probabilmente il più grande complesso proteico presente nella cellula, scambia componenti tra il nucleo e il citoplasma e impedisce l'ingresso di materiale indesiderato attraverso l'involucro nucleare. Un *poro nucleare* – il canale che attraversa il complesso del poro nucleare – rappresenta la via di scambio “assistito” di grandi molecole, come proteine e molecole di RNA, con il citoplasma, mentre le piccole molecole passano semplicemente senza bisogno di assistenza. Una proteina o molecola di RNA (chiamate *cargo* o carico) è associata ad una proteina di trasporto che fa da spola trasportando il carico attraverso il poro.

Alcune proteine – per esempio, gli enzimi per la replicazione e la riparazione del DNA – per svolgere le proprie funzioni devono essere importate nel nucleo ed è possibile distinguerle da quelle che operano nel citosol grazie alla presenza di una particolare, corta sequenza amminoacidica, detta **segnale di localizzazione nucleare**. Questa sequenza viene riconosciuta nel citoplasma da specifiche proteine che guidano poi il prodotto proteico al complesso del poro per il trasporto. La **Figura 5.11** mostra come i ricercatori hanno scoperto il segnale di localizzazione nucleare.

Il materiale liquido o semiliquido all'interno del nucleo è chiamato **nucleoplasma**. La maggior parte dello spazio all'interno del nucleo è occupato dalla **cromatina**, un'associazione di DNA e proteine. A differenza della maggior parte dei procarioti, la maggior parte dell'informazione ereditaria di un eucariote è suddivisa tra alcune o molte molecole lineari di DNA presenti nel nucleo. Ogni singola molecola di DNA, insieme alle proteine associate ad essa, rappresenta quello che è definito **cromosoma eucariotico**. I termini *cromatina* e *cromosoma* sono simili, ma hanno un significato sostanzialmente diverso. Il termine *cromatina* si riferisce a qualsiasi gruppo di molecole eucariotiche di DNA con le relative proteine associate, mentre il termine *cromosoma* indica una singola molecola di DNA associata alle sue proteine specifiche.

I nuclei eucariotici contengono molto più DNA di quanto ne contengono i nucleoidi procariotici. Per esempio, l'intero insieme dei 46 cromosomi in un nucleo di una cellula umana presenta una lunghezza totale di DNA pari a 2 metri (m), in confronto ai circa 1500  $\mu\text{m}$  raccolti nel nucleotide di una cellula procariotica. Alcune cellule eucariotiche contengono una quantità ancora maggiore di DNA; per esempio, in un singolo nucleo di salamandra o rana, benché di dimensioni microscopiche, sono raccolti quasi 10 m di DNA!

Un nucleo eucariotico contiene anche uno o più **nucleoli**, piccole strutture che si presentano come masserelle irregolari composte da fibre e granuli (vedi Figura 5.9). Queste strutture si organizzano attorno ai geni che codificano per le molecole di RNA ribosomale; infatti, all'interno del nucleolo, le informazioni racchiuse nei geni dell'RNA ribosomale sono copiate in molecole di RNA ribosomale che, una volta assemblate con



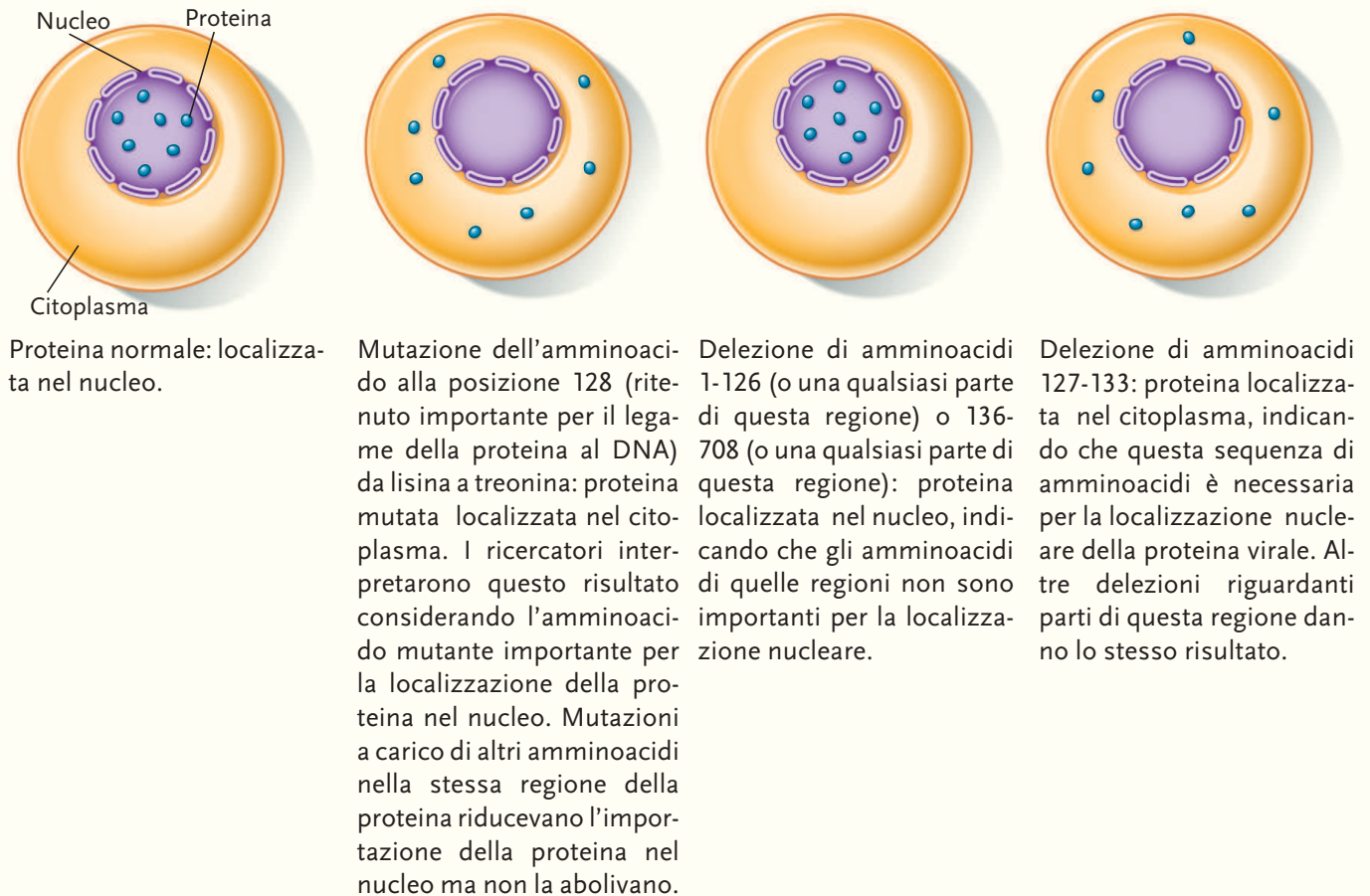


## Scoperta del segnale di localizzazione nucleare

**Quesito:** In che modo le proteine destinate all'importazione nel nucleo sono identificate dal sistema di trasporto?

**Esperimento:** Alan Smith ed i suoi collaboratori del National Institute for Medical Research, Mill Hill, London, studiarono una proteina virale che normalmente si ritrova nel nucleo dopo l'infezione virale della cellula. Essi mutarono la proteina – costituita da 708 amminoacidi – variando uno o più amminoacidi specifici o eliminando segmenti della proteina, e determinarono se le alterazioni influenzavano la localizzazione della proteina virale in cellule in coltura di roditori o scimmie.

**Risultati:** I ricercatori ottennero i seguenti risultati:



**Conclusione:** Mutando la sequenza della proteina virale, i ricercatori identificarono un segmento costituito da 7 amminoacidi (posizioni 127-133), necessario per la localizzazione nucleare della proteina. Negli esperimenti successivi essi aggiunsero questa sequenza amminoacidica ad una proteina enzimatica cellulare, normalmente localizzata nel citoplasma, e riscontrarono tale proteina modificata nel nucleo. Pertanto la sequenza di 7 amminoacidi è un segnale di localizzazione nucleare. Altre ricerche hanno dimostrato che questa sequenza è solo il primo esempio di sequenze simili presenti in altre proteine nucleari. Quindi l'identificazione di segnali di localizzazione nucleare ha rappresentato uno stadio chiave per la comprensione dell'importazione di proteine nel nucleo.

### PENSA DA SCIENZIATO

Al tempo della scoperta del segnale di localizzazione nucleare, la natura del sistema molecolare per il trasporto delle proteine nucleari non era noto. Immagina di vivere a quel tempo ed ipotizza la natura molecolare del sistema di trasporto.

Fonte: D. Kalderon, W. D. Richardson, A. F. Markham, and A. E. Smith. 1984. Sequence requirements for nuclear location of simian virus 40 large-T antigen. *Nature* 311:33–38; D. Kalderon, B. L. Roberts, W. D. Richardson, and A. E. Smith. 1984. A short amino acid sequence able to specify nuclear location. *Cell* 39:499–509.

specifiche proteine, danno origine alle subunità dei ribosomi. Una volta assemblate, le subunità ribosomali lasciano il nucleolo, escono dal nucleo attraverso i pori nucleari e arrivano nel citoplasma dove si associano a formare ribosomi completi.

I geni relativi alla maggior parte delle proteine che un organismo può produrre si trovano all'interno della cromatina, come i geni per le molecole di RNA specializzato quali le molecole di RNA ribosomale. L'espressione di tutti questi geni è controllata e regolata finemente a seconda delle necessità specifiche di ogni singola cellula. Le altre proteine presenti nelle cellule sono specificate dal DNA dei mitocondri e dei cloroplasti (discussi più avanti nel capitolo).

## I ribosomi sono liberi nel citosol o associati a membrane

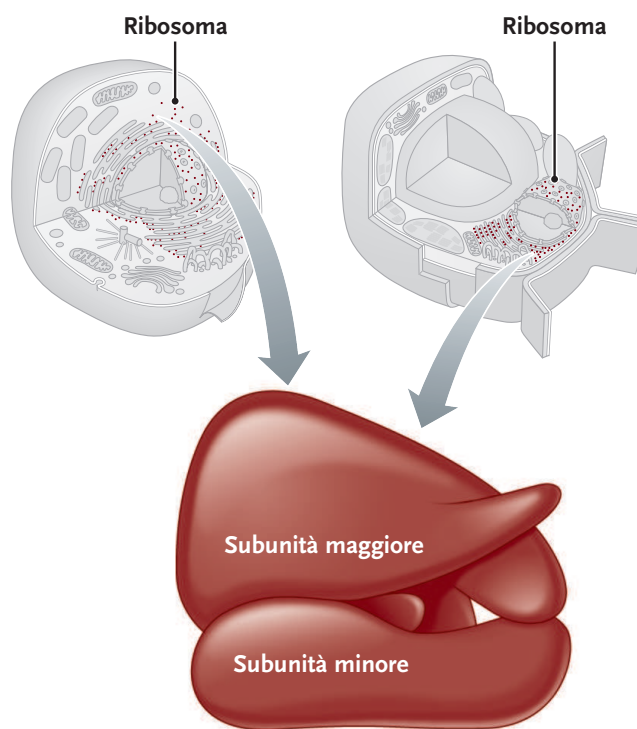
I ribosomi degli eucarioti, come quelli dei procarioti, sono costituiti da una subunità maggiore ed una minore (**Figura 5.12**). Tuttavia, le strutture dei ribosomi dei batteri, degli archeobatteri e degli eucarioti non sono identiche. I ribosomi degli eucarioti sono più voluminosi di quelli dei batteri e degli archaea; essi contengono quattro diversi rRNA e più di ottanta proteine. La loro funzione però è analoga a quella dei procarioti: permettono la traduzione dell'RNA messaggero formando catene amminoacidiche corrispondenti.

I ribosomi possono essere liberi nel citosol oppure legati a membrane. Nel primo caso le proteine sintetizzate grazie ad essi rimangono nel citosol oppure vengono importate nel nucleo, oppure sono indirizzate a mitocondri, cloroplasti, citoscheletro o altre strutture citoplasmatiche. Le proteine che entrano nel nucleo vanno a far parte della cromatina, dell'involucro nucleare (lamíne) oppure rimangono in soluzione all'interno del nucleoplasma.

I ribosomi non liberi si associano al nucleo ma soprattutto si attaccano alle rete di membrane del *reticolo endoplasmatico* (RE), (descritto nella sezione successiva). Le proteine sintetizzate nel reticolo sono quelle che devono essere secrete dalla cellula, oppure essere dirette ad uno degli organuli cellulari.

## Un sistema di membrane interne suddivide il citoplasma in compartimenti strutturali e funzionali

Le cellule eucariotiche sono caratterizzate da un **sistema di endomembrane** (*endo* = all'interno), un insieme di strutture sacciformi formate da membrane interne in rap-



**FIGURA 5.12** Un ribosoma. Lo schema mostra le strutture delle due subunità ribosomali di mammifero e come esse, unendosi, formano il ribosoma intero.

porto le une con le altre, che suddividono la cellula in compartimenti strutturali e funzionali. Le membrane di questo sistema sono a doppio strato lipidico.

Il sistema di endomembrane assolve una serie di funzioni tra le quali la sintesi e la modificazione di proteine, il loro trasporto verso le membrane e gli organelli o l'esterno della cellula, la sintesi di lipidi e la detossificazione di alcune tossine. Le membrane del sistema sono interconnesse fra loro, o direttamente in senso fisico, oppure indirettamente mediante **vescicole**, ossia piccoli compartimenti delimitati da membrane che trasferiscono materiale biologico tra le diverse componenti del sistema di endomembrane (come descritto nella Figura 5.17).

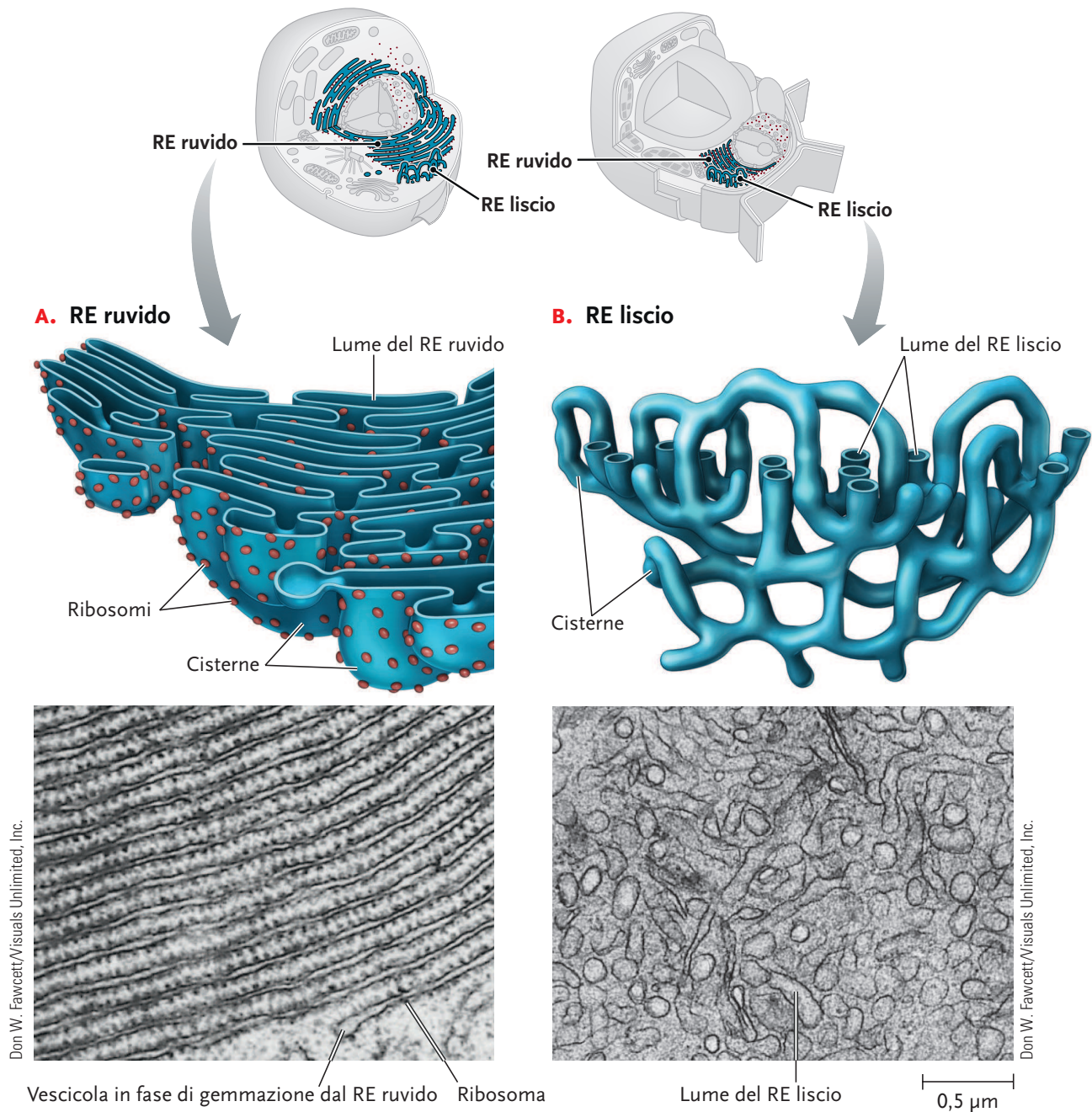
Le varie componenti del sistema di endomembrane includono l'involucro nucleare, il reticolo endoplasmatico, il complesso di Golgi, i lisosomi, le vescicole e la membrana plasmatica. La membrana plasmatica e l'involucro nucleare sono stati discussi nelle sezioni precedenti, mentre la funzione degli altri organelli verrà specificata nelle sezioni seguenti.

**RETICOLO ENDOPLASMATICO** Il **reticolo endoplasmatico** (RE) è una estesa rete interconnessa (*reticulum* = piccola rete) di canali membranosi e vescicole chiamate **cisterne**. Ogni cisterna è formata da una singola membrana che circonda uno spazio chiuso chiamato **lume del RE** (Figura 5.13). Il RE si può presentare in due organizzazioni diverse:

1. Il **RE ruvido** (detto anche rugoso o granulare, vedi Figura 5.13A) deve il suo nome ai numerosissimi ribosomi che costellano la sua superficie esterna. Le proteine sintetizzate sui ribosomi associati al RE ruvido entrano poi nel lume del RE, dove assumono la loro conformazione tridimensionale finale. All'interno del lume, queste proteine vanno incontro a modificazioni chimiche, come l'aggiunta di gruppi di carboidrati per produrre glicoproteine. Successivamente, le proteine vengono indirizzate verso altre regioni della cellula grazie a piccole vescicole che gemmano dal RE, viaggiano nel citosol e si fondono con l'organello destinatario. Quest'ultimo sarà poi responsabile sia delle successive modificazioni chimiche a carico delle proteine, sia della loro distribuzione. Per la maggior parte delle proteine sintetizzate nel RE ruvido, la prima destinazione è il complesso di Golgi, il quale provvederà a "imballarle" e smistarle per essere infine inviate alle loro destinazioni finali.

La membrana esterna dell'involucro nucleare è strettamente correlata, sia strutturalmente sia funzionalmente, al RE ruvido, al quale è spesso connessa fisicamente. Anche la membrana esterna dell'involucro nucleare è "ruvida", dato che la superficie che si affaccia al citoplasma porta numerosi ribosomi associati. Le proteine sintetizzate da questi ribosomi entrano nello spazio tra le due membrane dell'involucro nucleare e, da qui, possono essere traslocate all'interno del RE oppure verso altri siti cellulari.





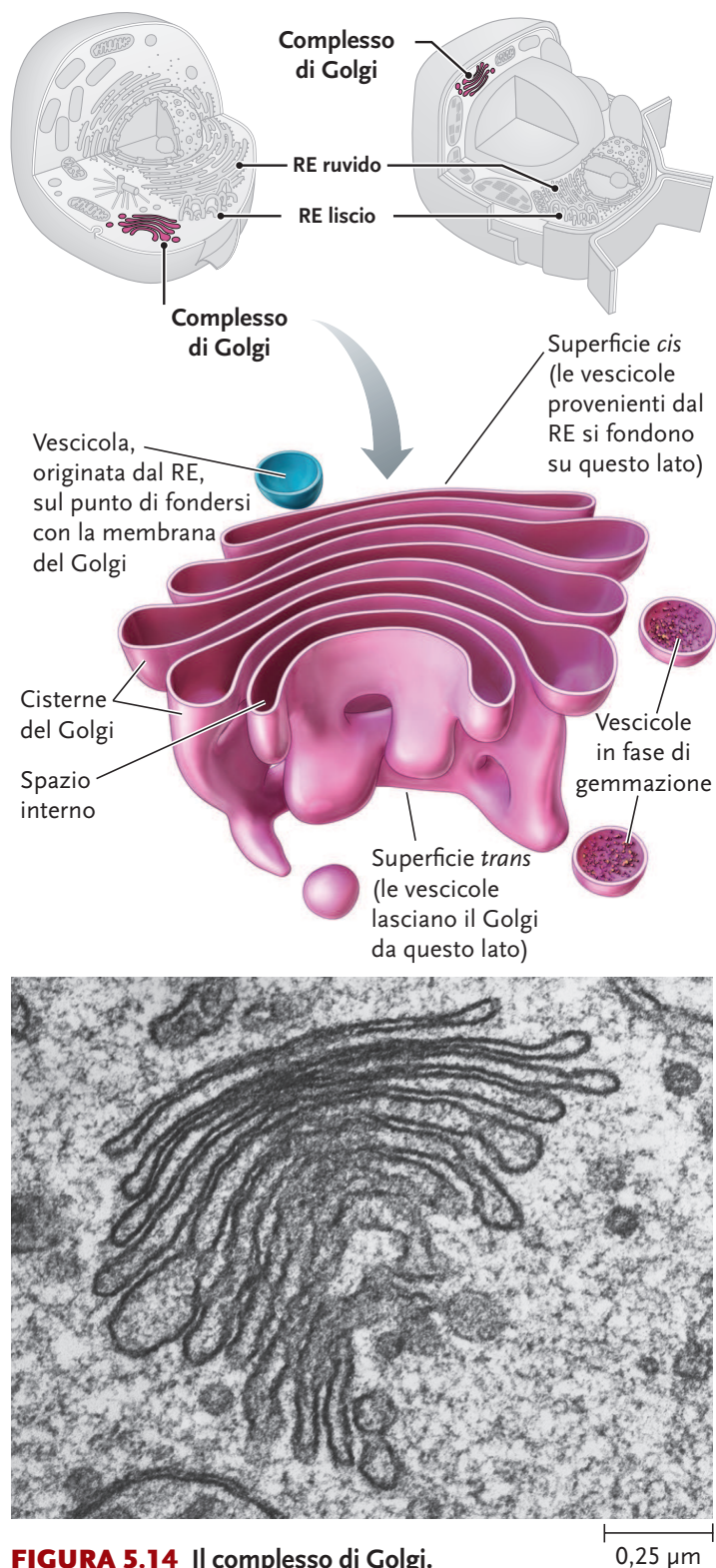
**FIGURA 5.13 Il reticolo endoplasmatico.** (A) RE ruvido in cui sono visibili i ribosomi che affollano la superficie della membrana che si affaccia al citoplasma. La struttura di un singolo ribosoma è mostrata in alto a sinistra. Le proteine sintetizzate su questi ribosomi entrano nel lume del RE ruvido dove vengono chimicamente modificate e poi iniziano il loro percorso verso le loro destinazioni finali nella cellula. (B) Le membrane del RE liscio. Tra le funzioni vi sono la sintesi dei lipidi per le membrane cellulari e la trasformazione enzimatica di alcune molecole tossiche a molecole non pericolose.

2. Il **RE liscio** (vedi Figura 5.13B) viene chiamato in questo modo perché le sue membrane non sono associate a ribosomi. Il reticolo endoplasmatico liscio svolge numerose funzioni nel citoplasma come, per esempio, la sintesi di lipidi che diventeranno parti integranti delle membrane cellulari. In alcuni tipi cellulari, come nel caso delle cellule del fegato (epatociti), le membrane del RE liscio contengono proteine in grado trasformare i farmaci, i veleni e le sostanze tossiche derivanti dal metabolismo cellulare in molecole che possono essere tollerate o più facilmente eliminate dal corpo.

Spesso le membrane del RE liscio e quelle del RE ruvido sono connesse tra loro, rendendo l'intero sistema del reticolo endoplasmatico un'unica rete continua di canali interconnessi all'interno del citoplasma. Le proporzioni relative tra RE ruvido e liscio rispecchiano il livello di attività cellulare nella sintesi proteica e di lipidi. Infatti, cellule fortemente attive nella sintesi di proteine da secernere all'esterno della cellula, come le cellule pancreatiche che sintetizzano gli enzimi digestivi, sono ricche in RE ruvido, mentre presentano un'estensione relativamente ridotta di RE liscio. Diversamente, le cellule impegnate primariamente nella sintesi dei lipidi, o nella degradazione delle sostanze tossiche, presentano abbondante RE liscio e presentano un ridotto RE rugoso.

**IL COMPLESSO DI GOLGI** Fu proprio Camillo Golgi, un neuroscienziato italiano del tardo XIX secolo insignito del premio Nobel, a scoprire queste cisterne membranose, a cui venne dato poi il nome di **complesso di Golgi**. Esso è costituito da una pila di cisterne membranose (**Figura 5.14**), dalla forma appiattita, a cui non si trovano associati ribosomi. Nella maggior parte delle cellule il suo aspetto assomiglia a una serie di frittelle ricurve addossate le une sulle altre. In genere, sono presenti da tre a otto cisterne. Il numero e la dimensione dei complessi di Golgi può variare in base al tipo di cellula e all'attività metabolica svolta. Alcuni tipi di cellule possiedono un unico complesso, mentre le cellule altamente attive nella secrezione di proteine possono avere centinaia di complessi. Il complesso di Golgi è solitamente posizionato in prossimità di complessi di membrane del RE ruvido, solitamente localizzato tra il RE e la membrana plasmatica.

Al complesso di Golgi arrivano le proteine sintetizzate nel RE e trasportate al complesso mediante vescicole. Quando le vescicole entrano in contat-



**FIGURA 5.14** Il complesso di Golgi.

0,25 µm







Accedi all'ebook e ai contenuti digitali > Espandi le tue risorse > con un libro che **non pesa** e si **adatta** alle dimensioni del tuo **lettore**



All'interno del volume il **codice personale** e le istruzioni per accedere alla versione **ebook** del testo e agli ulteriori servizi. L'accesso alle risorse digitali è **gratuito** ma limitato a **18 mesi dalla attivazione del servizio**.



[www.edises.it](http://www.edises.it)



€ 23,00

