

Comprende versione  
**ebook**



SOLOMON • MARTIN • MARTIN • BERG

# Fondamenti di **Biologia**

VII edizione





# FONDAMENTI DI BIOLOGIA

SETTIMA EDIZIONE

**ELDRA P. SOLOMON**

*University of South Florida, Tampa  
Hillsborough Community College*

**CHARLES E. MARTIN**

*Rutgers University*

**DIANA W. MARTIN**

*Rutgers University*

**LINDA R. BERG**

*University of Maryland, College Park  
St. Petersburg College*



*Titolo originale:*

Eldra P. Solomon, Charles E. Martin, Diana W. Martin, Linda R. Berg

Biology – X edizione

Copyright © 2015, 2011, Cengage Learning

Fondamenti di Biologia – VII edizione

Copyright © 2017 EdiSES s.r.l. – Napoli

(estratto da Biologia VII edizione, Copyright © 2017, EdiSES s.r.l. – Napoli)

9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
2022	2021	2020	2019	2018	2017				

*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

*Fotocomposizione:*

Grafic&Design – Napoli

*Stampato presso la:*

Tipolitografia Petruzzi S.r.l.

Via Venturelli, 7/B

06012 Città di Castello (PG)

*per conto della*

EdiSES S.r.l. – Piazza Dante, 89 – Napoli

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

ISBN 978-88-7959-939-9

# Autori



**Eldra P. Solomon** ha scritto molti libri d'avanguardia di Biologia, Anatomia umana e Fisiologia. I suoi libri sono stati tradotti in più di dieci lingue. Ha ricevuto un M.S. all'Università della Florida e un M.A. e Ph.D. all'Università della Florida del Sud. È professore e membro della Facoltà dell'Università della Florida del Sud; insegna Biologia da 20 anni.

È una biopsicologa e una biologa. Come psicologa è specializzata in salute mentale, disordini da stress post-traumatico, disordini dissociativi e gestione dello stress. La sua ricerca si è focalizzata sulle correlazioni tra lo stress, le emozioni e la salute.

Ha presentato i suoi lavori in molte conferenze nazionali e internazionali. È stata citata più di 30 volte in attualissime pubblicazioni, incluso *Who's Who in America*, *Who's Who in Science and Engineering*, *Who's Who in Medicine and Healthcare*, *Who's Who in American Education*, *Who's Who of American Women* e *Who's Who in the World*.



**Charles E. Martin** è professore emerito di Biologia cellulare e Neuroscienze presso l'Università Rutgers. Ha ricevuto un Ph.D. in Genetica dall'Università statale della Florida e ha condotto un post-dottorato in Genetica e Biologia delle membrane presso l'Università del Texas di Austin. Nel corso della sua carriera a Rutgers ha insegnato Biologia generale così come ha curato corsi di Genetica e Biologia cellulare molecolare per laureandi e laureati. Professore premiato per più di 30 anni, nel 2011 è stato nominato Professore dell'anno dalla "Molecular Biosciences Graduate Student Association".

La sua ricerca sulla regolazione genica dei sistemi enzimatici delle proteine di membrana in lievito e altri funghi illustra la natura interdisciplinare delle scienze della vita. È molto fiero delle generazioni di laureandi, laureati e studenti di post-dottorato che hanno contribuito alla sua ricerca e hanno iniziato floride carriere. Continua a essere scelto per l'insegnamento ed è grato per le opportunità in tale ambito e nell'ambito della ricerca in quest'era che continua ad essere la più eccitante delle scienze biologiche.



**Diana W. Martin** è professore emerito e ex-direttore di Biologia Generale, Divisione delle Scienze della vita, presso l'Università Rutgers. Ha ottenuto un M.S. all'Università della Florida, dove ha studiato i cromosomi di specie di piante correlate per comprendere le loro correlazioni evolutive. Ha ricevuto un Ph.D. all'Università del Texas a Austin, dove ha studiato la genetica della *Drosophila melanogaster* e poi ha svolto attività di ricerca post-dottorato presso l'Università di Princeton.

Ha curato corsi di Biologia generale alla Rutgers per più di 30 anni e ha iniziato a scrivere libri dal 1988. È molto soddisfatta della sua scelta di insegnare biologia al college poiché questa carriera le permette di condividere il suo entusiasmo per tutti gli aspetti della biologia.



**Linda R. Berg** è vincitrice di un premio per l'insegnamento e autrice di libri. Ha ricevuto un B.S. per l'insegnamento delle Scienze, un M.S. in Botanica e un Ph.D. in Fisiologia vegetale dall'Università del Maryland. La sua ricerca è focalizzata sulle implicazioni evolutive della biosintesi degli steroidi in vari organismi.

Ha insegnato per 17 anni presso l'Università del Maryland e per 8 anni presso il College St. Petersburg in Florida. Durante la sua carriera ha curato corsi introduttivi in Biologia, Botanica e Scienze ambientali a migliaia di studenti. All'Università del Maryland ha ricevuto numerosi premi per l'insegnamento e l'organizzazione. Ha anche ricevuto riconoscimenti nazionali e regionali, incluso quello nazionale per l'innovazione dell'insegnamento delle Scienze, quello da parte del "National Science Teachers Association Award for Innovations in College Science Teaching", il "Nation's Capital Area Disabled Student Services Award" e il "Washington Academy of Sciences Award in University Science Teaching".

Durante la sua carriera di redattrice di libri scientifici, è stata autrice e coautrice di molti libri di testo per il college. Il suo modo di scrivere riflette il suo stile di insegnamento e il suo amore per la scienza.



# Curatori

*Edizione italiana a cura di:*

**Chiarella BOZZO**

*Università degli Studi del Piemonte Orientale – A. Avogadro*

**Agatina CAMPISI**

*Università di Catania*

**Clara CIRCOSTA**

*Università degli Studi di Messina*

**Romina COMBI**

*Università degli Studi di Milano – Bicocca*

**Chiara DONATI**

*Università degli Studi di Firenze*

**Carmen FORMISANO**

*Università degli Studi di Napoli Federico II*

**Francesco NONNIS MARZANO**

*Università degli Studi di Parma*

**Paola PALANZA**

*Università degli Studi di Parma*

**Stefano PARMIGIANI**

*Università degli Studi di Parma*

**Giorgio SCARÌ**

*Università degli Studi di Milano*

**Valeria SORRENTI**

*Università degli Studi di Catania*

**Orazio TAGLIALATELA**

*Università degli Studi di Napoli Federico II*

*Hanno collaborato alla precedente edizione:*

Donatella Degl'Innocenti, Tomaso Patarnello



# Sommario

## PARTE UNO: L'organizzazione della vita

- 1 Uno sguardo sulla vita **1**
- 2 Atomi e molecole: la base chimica della vita **25**
- 3 La chimica della vita: i composti organici **44**
- 4 Organizzazione della cellula **71**
- 5 Le membrane biologiche **104**
- 6 La comunicazione cellulare **129**

## PARTE DUE: Il flusso di energia attraverso gli organismi viventi

- 7 Energia e metabolismo **148**
- 8 La sintesi di ATP nelle cellule: le vie metaboliche che rilasciano energia **165**
- 9 Fotosintesi: la cattura dell'energia luminosa **185**

## PARTE TRE: La continuità della vita: la genetica

- 10 Cromosomi, mitosi e meiosi **204**
- 11 I principi fondamentali dell'ereditarietà **226**
- 12 DNA: il depositario dell'informazione genetica **251**
- 13 Espressione genica **270**
- 14 Regolazione genica **295**
- 15 Le tecnologie del DNA e la genomica **313**
- 16 Genetica umana e il genoma dell'uomo **336**
- 17 Genetica dello sviluppo **358**

## PARTE QUATTRO: La continuità della vita: l'evoluzione

- 18 Introduzione al concetto darwiniano di evoluzione **381**
- 19 Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni **402**
- 20 Speciazione e macroevoluzione **417**
- 21 Le origini e la storia evolutiva della vita **438**
- 22 L'evoluzione dei primati **457**

## PARTE QUINTA: La diversità della vita

- 23 Comprendere la diversità: la sistematica **474**
- 24 Virus e agenti subvirali **495**
- 25 Batteri e archeobatteri **511**
- 26 La riproduzione **534**
- 27 Sviluppo animale **564**
- 28 Comportamento animale **584**

Risposte **R-1**

Indice analitico **I-1**



# Indice generale

## PARTE UNO

### L'organizzazione della vita

## 1 Uno sguardo sulla vita 1

### 1.1 I maggiori temi della biologia 2

### 1.2 Le caratteristiche della vita 3

Gli organismi sono composti da cellule 3

Gli organismi crescono e si sviluppano 3

Gli organismi regolano i propri processi metabolici 4

Gli organismi rispondono agli stimoli 4

Gli organismi si riproducono 4

Le popolazioni si evolvono e si adattano all'ambiente 5

### 1.3 I livelli di organizzazione biologica 6

Gli organismi hanno diversi livelli di organizzazione 6

Esistono diversi livelli di organizzazione ecologica 6

### 1.4 La trasmissione dell'informazione 8

Il DNA trasmette l'informazione da una generazione all'altra 8

L'informazione è trasmessa da segnali chimici ed elettrici 8

Gli organismi possono trasmettere informazioni anche tra loro 9

### 1.5 L'energia della vita 9

### 1.6 L'evoluzione: il concetto di base unificante della biologia 10

I biologi usano un sistema binomiale per la nomenclatura degli organismi 11

La classificazione tassonomica è gerarchica 11

I sistematici classificano gli organismi in tre domini 11

Le specie si adattano in risposta ai cambiamenti ambientali 14

La selezione naturale è un importante meccanismo mediante il quale procede l'evoluzione 14

Le popolazioni si evolvono in funzione di pressioni selettive derivate da cambiamenti ambientali 15

### 1.7 Il procedimento scientifico 15

La scienza procede per ragionamenti sistematici 16

Gli scienziati fanno osservazioni accurate e si pongono domande critiche 16

Il caso gioca spesso un ruolo importante nelle scoperte scientifiche 17

Un'ipotesi è un'affermazione verificabile 17

I ricercatori devono evitare i preconcetti 18

Gli scienziati interpretano i risultati dei loro esperimenti e ne traggono conclusioni 18

Una teoria è supportata da ipotesi verificate 20

Molte ipotesi non possono essere verificate mediante esperimenti diretti 20

I cambiamenti di paradigma permettono nuove scoperte 21

La biologia dei sistemi integra diversi livelli di informazione 21

La scienza ha limitazioni etiche 22

Interazioni tra scienza, tecnologia e società 22

## 2 Atomi e molecole: la base chimica della vita 25

### 2.1 Elementi e atomi 26

Un atomo viene identificato in maniera univoca dal numero dei suoi protoni 26

La somma dei protoni e dei neutroni determina la massa atomica 26

Gli isotopi di un elemento differiscono per il numero di neutroni 28

Gli elettroni si muovono in orbitali corrispondenti ai livelli energetici 28

### 2.2 Le reazioni chimiche 30

Gli atomi formano composti e molecole 30

Formule chimiche semplici, molecolari e di struttura forniscono informazioni diverse 30

Una mole di qualsiasi sostanza contiene lo stesso numero di unità 30

Le equazioni chimiche descrivono le reazioni chimiche 31

### 2.3 I legami chimici 31

Nei legami covalenti gli elettroni vengono condivisi 31

La funzione di una molecola dipende dalla sua forma 32

I legami covalenti possono essere polari o apolari 33

I legami ionici si formano tra anioni e cationi 33

I legami a idrogeno sono attrazioni deboli 35

Le interazioni di van der Waals sono forze deboli 35

### 2.4 Le reazioni redox 35

### 2.5 L'acqua 36

Tra le molecole d'acqua si formano legami a idrogeno 36

Le molecole d'acqua interagiscono con le sostanze idrofiliche mediante la formazione di legami a idrogeno 37

L'acqua contribuisce a mantenere costante la temperatura 38

### 2.6 Acidi, basi e sali 39

Il pH è una misura conveniente dell'acidità 40

I tamponi minimizzano i cambiamenti di pH 41

I sali si formano dalla reazione tra un acido e una base 41

## 3 La chimica della vita: i composti organici 44

### 3.1 Gli atomi di carbonio e le molecole organiche 45

Gli isomeri hanno la stessa formula molecolare, ma strutture differenti 46

I gruppi funzionali modificano le proprietà delle molecole organiche 47

Molte molecole biologiche sono polimeri 47

### 3.2 I carboidrati 49

I monosaccaridi sono zuccheri semplici 49

I disaccaridi sono costituiti da due unità monosaccaridiche 51

I polisaccaridi possono immagazzinare energia o avere funzioni strutturali **52**

Alcuni carboidrati complessi modificati svolgono ruoli particolari **53**

### **3.3 I lipidi 54**

Il triacilglicerolo è costituito da glicerolo e da tre acidi grassi **54**

Gli acidi grassi saturi e insaturi differiscono nelle proprietà fisiche **55**

I fosfolipidi sono componenti delle membrane cellulari **56**

I carotenoidi e molti altri pigmenti derivano da unità di isoprene **56**

Gli steroidi contengono quattro anelli carboniosi **57**

Alcuni mediatori chimici sono lipidi **58**

### **3.4 Le proteine 58**

Gli aminoacidi sono le subunità delle proteine **58**

I legami peptidici uniscono gli aminoacidi **59**

Le proteine hanno quattro livelli di organizzazione **59**

La sequenza aminoacidica di una proteina determina la sua conformazione **63**

### **3.5 Gli acidi nucleici 66**

Alcuni nucleotidi svolgono un ruolo importante nei trasferimenti di energia e in altre funzioni cellulari **66**

### **3.6 Identificazione delle molecole biologiche 68**

## **4 Organizzazione della cellula 71**

### **4.1 La cellula: l'unità base della vita 72**

La teoria cellulare è un concetto unificante nella biologia **72**

L'organizzazione di tutte le cellule è fondamentalmente simile **72**

Le dimensioni cellulari hanno un limite **72**

Dimensioni e forma delle cellule sono collegate alle loro funzioni **73**

### **4.2 Metodiche per lo studio delle cellule 74**

I microscopi ottici sono utilizzati per studiare le cellule colorate o vive **74**

Il microscopio elettronico fornisce immagini ad alta risoluzione che possono essere ingrandite enormemente **76**

I biologi usano metodi biochimici e genetici per collegare le strutture cellulari alle loro funzioni **77**

### **4.3 Cellule procariotiche ed eucariotiche 80**

Le cellule procariotiche non contengono organuli circondati da membrane **80**

Sistemi di membrane dividono le cellule eucariotiche in compartimenti **81**

Le proprietà particolari delle membrane biologiche permettono alle cellule eucariotiche di svolgere molte funzioni diverse **81**

### **4.4 Il nucleo cellulare 82**

I ribosomi sintetizzano le proteine nel citoplasma **84**

### **4.5 Gli organuli citoplasmatici provvisti di membrana 86**

Il reticolo endoplasmatico è una rete di membrane interne **86**

Il RE è il principale sito di assemblaggio di membrane dei componenti del sistema delle endomembrane **87**

Il complesso del Golgi processa, smista e dirige le proteine del RE alle differenti parti del sistema delle endomembrane **87**

I lisosomi sono compartimenti con funzioni digestive **90**

I vacuoli sono grandi sacche piene di liquido con svariate funzioni **91**

I perossisomi metabolizzano composti organici di piccole dimensioni **92**

I mitocondri e i cloroplasti sono organuli in grado di trasformare l'energia **93**

I mitocondri producono ATP attraverso la respirazione cellulare **93**

I cloroplasti trasformano l'energia luminosa in energia chimica attraverso la fotosintesi **94**

### **4.6 Il citoscheletro 95**

I microtubuli sono cilindri cavi **96**

Centrosomi e centrioli svolgono un ruolo nella divisione cellulare **97**

Ciglia e flagelli sono costituiti da microtubuli **97**

I microfilamenti sono costituiti da catene di actina intrecciate **99**

I filamenti intermedi contribuiscono a stabilizzare la forma cellulare **100**

### **4.7 I rivestimenti cellulari 100**

## **5 Le membrane biologiche 104**

### **5.1 La struttura delle membrane biologiche 104**

I fosfolipidi in acqua formano doppi strati **105**

Il modello a mosaico fluido spiega la struttura della membrana **106**

Le membrane biologiche sono fluidi bidimensionali **106**

Le membrane biologiche hanno la tendenza a fondersi per formare vescicole chiuse **108**

Le proteine di membrana possono essere integrali o periferiche **109**

Le proteine sono orientate nel doppio strato in maniera asimmetrica **109**

### **5.2 Le funzioni delle proteine di membrana 111**

### **5.3 La struttura della membrana cellulare e la permeabilità 112**

Le membrane biologiche rappresentano una barriera per le molecole polari **112**

Le proteine di trasporto trasferiscono molecole attraverso le membrane **113**

### **5.4 Trasporto passivo 113**

La diffusione avviene secondo un gradiente di concentrazione **113**

L'osmosi è la diffusione di acqua attraverso una membrana selettivamente permeabile **114**

La diffusione facilitata avviene secondo un gradiente di concentrazione **116**

### **5.5 Trasporto attivo 118**

I sistemi di trasporto attivo "pompano" le sostanze contro i loro gradienti di concentrazione **118**

Le proteine carrier possono trasportare uno o due soluti **120**

I sistemi di cotrasporto forniscono indirettamente l'energia necessaria per il trasporto attivo **120**

### **5.6 Esocitosi ed endocitosi 121**

Nell'esocitosi le vescicole esportano grosse molecole **121**

Nell'endocitosi, la cellula importa materiali **121**

### 5.7 Le giunzioni cellulari 123

Le giunzioni di ancoraggio connettono le cellule di uno strato epiteliale 123

Le giunzioni serrate sigillano gli spazi intercellulari tra alcune cellule animali 126

Le giunzioni comunicanti permettono il trasferimento di piccole molecole e ioni 126

I plasmodesmi permettono il movimento di alcune molecole e di alcuni ioni fra cellule vegetali 126

## 6 La comunicazione cellulare 129

### 6.1 Comunicazione cellulare: una visione d'insieme 130

#### 6.2 L'invio di segnali 131

#### 6.3 La ricezione 132

Le cellule regolano la ricezione 133

Sulla superficie cellulare si trovano tre tipi di recettori 133

Alcuni recettori sono intracellulari 135

### 6.4 Trasduzione del segnale 135

Le molecole segnale possono agire come interruttori molecolari 137

I recettori accoppiati a canali ionici determinano l'apertura o la chiusura di canali 137

I recettori accoppiati a proteine G danno inizio alla trasduzione del segnale 137

I secondi messaggeri sono agenti di segnalazione intracellulari 137

Molti recettori intracellulari attivati sono fattori di trascrizione 139

Le proteine di impalcatura (scaffold) aumentano l'efficienza 140

I segnali possono essere trasmessi in più di una direzione 140

### 6.5 Le risposte ai segnali 141

La via di segnalazione di Ras coinvolge recettori a tirosina chinasi e proteine G 142

La risposta a un segnale è amplificata 142

I segnali devono essere terminati 143

### 6.6 L'evoluzione della comunicazione cellulare 144

## PARTE DUE

## Il flusso di energia attraverso gli organismi viventi

## 7 Energia e metabolismo 148

### 7.1 Lavoro biologico 148

Gli organismi effettuano la conversione tra energia potenziale ed energia cinetica 149

### 7.2 Le leggi della termodinamica 149

L'energia totale dell'universo non cambia 149

L'entropia dell'universo è in aumento 150

### 7.3 Energia e metabolismo 150

L'entalpia è il contenuto totale di energia potenziale di un sistema 151

L'energia libera è disponibile a compiere lavoro cellulare 151

Le reazioni chimiche comportano variazioni dell'energia libera 151

L'energia libera diminuisce durante una reazione esoergonica 151

L'energia libera aumenta durante una reazione endoergonica 151

La diffusione è un processo esoergonico 152

Le variazioni di energia libera dipendono dalle concentrazioni dei reagenti e dei prodotti 152

Le cellule compiono le reazioni endoergoniche accoppiandole a reazioni esoergoniche 152

### 7.4 ATP, la moneta energetica della cellula 153

L'ATP cede energia attraverso il trasferimento di un gruppo fosfato 154

L'ATP accoppia reazioni esoergoniche a reazioni endoergoniche 154

Le cellule mantengono un rapporto molto alto tra ATP e ADP 154

### 7.5 Il trasferimento di energia nelle reazioni redox 155

La maggior parte dei trasportatori di elettroni trasferisce atomi di idrogeno 155

### 7.6 Gli enzimi 156

Tutte le reazioni necessitano di energia di attivazione 156

Un enzima abbassa l'energia di attivazione di una reazione 157

Un enzima agisce formando un complesso enzima-substrato 157

Gli enzimi sono specifici 158

Molti enzimi necessitano di cofattori 158

Gli enzimi esplicano la massima attività in condizioni ottimali 159

Gli enzimi nelle vie metaboliche sono organizzati in complessi enzimatici 160

Le cellule regolano l'attività enzimatica 160

Gli enzimi sono inibiti da alcuni agenti chimici 161

Alcuni farmaci sono inibitori enzimatici 162

## 8 La sintesi di ATP nelle cellule: le vie metaboliche che rilasciano energia 165

### 8.1 Reazioni redox 166

### 8.2 I quattro stadi della respirazione aerobica 166

Nella glicolisi, il glucosio è convertito in due molecole di piruvato 168

Il piruvato è convertito in acetil CoA 168

Il ciclo dell'acido citrico ossida l'acetil CoA 169

La catena di trasporto degli elettroni è accoppiata alla sintesi di ATP 174

La respirazione aerobica di una molecola di glucosio produce un massimo di 36 o 38 molecole di ATP 177

Le cellule regolano la respirazione aerobica 179

### 8.3 La resa energetica di sostanze nutritive diverse dal glucosio 180

### 8.4 La respirazione anaerobica e la fermentazione 180

La fermentazione alcolica e la fermentazione lattica sono energeticamente inefficienti 181

## 9 Fotosintesi: la cattura dell'energia luminosa 185

### 9.1 Luce e fotosintesi 186

### 9.2 I cloroplasti 187

La clorofilla si trova nella membrana tilacoidale 187

La clorofilla è il principale pigmento fotosintetico 188

### 9.3 Una visione d'insieme della fotosintesi 190

ATP e NADPH sono i prodotti delle reazioni dipendenti dalla luce: una visione d'insieme 191

I carboidrati sono prodotti durante le reazioni di fissazione del carbonio: una visione d'insieme 191

### 9.4 Le reazioni dipendenti dalla luce 191

I fotosistemi I e II comprendono ciascuno "complessi antenna" multipli e un centro di reazione 191

Il trasporto non ciclico di elettroni produce ATP e NADPH 192

Il trasporto ciclico di elettroni produce ATP ma non NADPH 193

La sintesi di ATP avviene mediante chemiosmosi 194

### 9.5 Le reazioni di fissazione del carbonio 196

La maggior parte delle piante utilizza il ciclo di Calvin per fissare il carbonio 196

La fotorespirazione riduce l'efficienza fotosintetica 198

La tappa iniziale di fissazione del carbonio differisce nelle piante C<sub>4</sub> e in quelle CAM 198

### 9.6 Diversità metabolica 200

### 9.7 La fotosintesi nelle piante e nell'ambiente 201

## PARTE TRE

## La continuità della vita: la genetica

## 10 Cromosomi, mitosi e meiosi 204

### 10.1 I cromosomi eucariotici 205

Il DNA è organizzato in unità informative chiamate geni 205

Il DNA è impacchettato in modo altamente organizzato nei cromosomi 205

I cromosomi di specie diverse differiscono nel numero e nel contenuto informativo 206

### 10.2 Il ciclo cellulare e la mitosi 208

I cromosomi si duplicano durante l'interfase 208

I cromosomi duplicati divengono visibili al microscopio durante la profase 209

La prometafase ha inizio con la disgregazione dell'involucro nucleare 209

I cromosomi duplicati si allineano sul piano equatoriale della cellula durante la metafase 210

I cromosomi migrano verso i poli durante l'anafase 211

Durante la telofase si formano due nuclei distinti 212

Tramite la citocinesi si formano due distinte cellule figlie 212

La mitosi produce due cellule geneticamente identiche alla cellula madre 213

Essendo privi di nuclei, i procarioti si dividono per scissione binaria 213

### 10.3 La regolazione del ciclo cellulare 215

### 10.4 La riproduzione sessuata e la meiosi 217

La meiosi dà origine a cellule aploidi con combinazioni geniche uniche 218

La profase I include sinapsi e crossing-over 218

I cromosomi omologhi si separano durante la meiosi I 219

I cromatidi fratelli si separano nella meiosi II 220

Mitosi e meiosi portano a risultati diversi 221

### 10.5 Cicli di vita sessuale 222

## 11 I principi fondamentali dell'ereditarietà 226

### 11.1 I principi dell'ereditarietà di Mendel 227

Gli alleli si separano prima che si formino i gameti: il principio della segregazione 229

Gli alleli occupano loci corrispondenti sui cromosomi omologhi 230

Un incrocio monoibrido coinvolge individui con alleli diversi per un dato locus 231

Un incrocio diibrido coinvolge individui che possiedono alleli diversi in due loci 233

Gli alleli posizionati su cromosomi non omologhi sono distribuiti nei gameti in maniera casuale: il principio dell'assortimento indipendente 234

Il riconoscimento del lavoro di Mendel avvenne all'inizio del XX secolo 234

### 11.2 Le leggi della probabilità vengono usate per prevedere l'ereditarietà mendeliana 236

Le regole della probabilità possono essere applicate a una varietà di calcoli 236

### 11.3 Ereditarietà e cromosomi 238

I geni associati non assortiscono indipendentemente 238

L'ordine lineare dei geni associati su un cromosoma si determina calcolando la frequenza del crossing-over 238

Il sesso è di norma determinato dai cromosomi sessuali 239

### 11.4 Estensioni della genetica mendeliana 244

La dominanza non sempre è completa 244

In una popolazione possono essere presenti alleli multipli per un solo locus genico 245

Un singolo gene può influenzare diversi aspetti del fenotipo 246

Alleli di loci differenti possono interagire per produrre un fenotipo 246

Nell'ereditarietà poligenica, la progenie mostra una distribuzione continua dei fenotipi 246

I geni interagiscono con l'ambiente per produrre il fenotipo 248

## 12 DNA: il depositario dell'informazione genetica 251

### 12.1 La prova che il DNA è il materiale ereditario 252

Il DNA è il principio trasformante nei batteri 252

Il DNA è il materiale genetico di alcuni virus 253

### 12.2 La struttura del DNA 253

I nucleotidi si legano covalentemente in sequenze variabili per formare lunghi polimeri 255

Il DNA è costituito da due catene polinucleotidiche avvolte tra loro a formare una doppia elica 256

Nel DNA a doppia elica si formano legami a idrogeno fra adenina e timina e fra guanina e citosina 257

### 12.3 La replicazione del DNA 259

Meselson e Stahl verificarono il meccanismo della replicazione semiconservativa 259

La replicazione semiconservativa spiega la trasmissione delle mutazioni 261

La replicazione del DNA richiede un "macchinario" proteico **261**  
Alcuni enzimi effettuano la correzione di bozze e la riparazione degli errori nel DNA **263**  
I telomeri incappucciano le estremità dei cromosomi eucariotici **266**

## **13 Espressione genica 270**

### **13.1 La scoperta della relazione gene-proteina 271**

Beadle e Tatum proposero l'ipotesi un gene-un enzima **271**

### **13.2 L'informazione fluisce dal DNA alle proteine: una visione d'insieme 273**

Il DNA è trascritto per sintetizzare l'RNA **274**

L'RNA è tradotto per sintetizzare un polipeptide **274**

Negli anni 1960 i biologi decifrarono il codice genetico **276**

Il codice genetico è virtualmente universale **276**

Il codice genetico è ridondante **277**

### **13.3 La trascrizione 277**

La sintesi dell'RNA messaggero include inizio, allungamento e terminazione **277**

L'RNA messaggero contiene sequenze di basi che non codificano direttamente per la proteina **278**

Gli mRNA eucariotici sono modificati dopo la trascrizione e prima della traduzione **278**

L'evoluzione della struttura dei geni eucariotici è dibattuta **281**

### **13.4 La traduzione 282**

Un aminoacido deve essere legato al suo specifico tRNA prima di essere incorporato in un polipeptide **282**

I ribosomi mettono in contatto tra loro tutti i componenti dell'apparato di traduzione **283**

La traduzione comincia con la formazione di un complesso di inizio **283**

Durante l'allungamento, gli aminoacidi vengono aggiunti alla catena polipeptidica in crescita **284**

Uno dei tre codoni di stop segnala la terminazione della traduzione **286**

La trascrizione e la traduzione sono accoppiate nei procarioti **286**

### **13.5 Le mutazioni 288**

Le mutazioni per sostituzione di base originano dal cambiamento di una singola coppia di basi in un'altra **288**

Le mutazioni frameshift originano dall'inserzione o dalla delezione di coppie di basi **288**

Alcune mutazioni coinvolgono segmenti mobili di DNA **288**

Le mutazioni hanno cause diverse **290**

### **13.6 Le variazioni dell'espressione genica 290**

Molti geni eucariotici producono RNA "non codificanti" che hanno funzione catalitica, funzione regolatoria o altre funzioni cellulari **290**

La definizione di gene si è evoluta **291**

Eccezioni alla normale direzione del flusso di informazione **291**

## **14 Regolazione genica 295**

### **14.1 La regolazione genica nei batteri e negli eucarioti: una visione d'insieme 296**

### **14.2 La regolazione genica nei batteri 296**

Gli operoni nei procarioti consentono il controllo coordinato di geni funzionalmente correlati **297**

Nei procarioti esiste anche una regolazione post-trascrizionale **300**

### **14.3 La regolazione genica nelle cellule eucariotiche 301**

Il controllo della trascrizione negli eucarioti avviene a molti livelli e da parte di molecole regolatrici differenti **302**

Gli RNA lunghi non codificanti (lncRNA) regolano la trascrizione su lunghe distanze nel genoma **306**

Gli mRNA eucariotici forniscono molte opportunità per il controllo post-trascrizionale **307**

L'attività delle proteine eucariotiche può essere alterata da modificazioni chimiche post-traduzionali **309**

## **15 Le tecnologie del DNA e la genomica 313**

### **15.1 Il clonaggio del DNA 314**

Gli enzimi di restrizione sono "forbici molecolari" **314**

Il DNA ricombinante si forma quando il DNA è inserito in un vettore **315**

Il DNA può essere clonato nelle cellule **316**

Una libreria di cDNA è complementare all'mRNA e non contiene introni **318**

La reazione a catena della polimerasi è una tecnica per amplificare il DNA in vitro **319**

### **15.2 Strumenti per l'analisi del DNA 320**

L'elettroforesi su gel è utilizzata per separare le macromolecole **321**

I blot di DNA, RNA e proteine permettono di individuare differenze in molecole correlate separate mediante elettroforesi su gel **321**

Sono stati sviluppati metodi di sequenziamento automatizzato **321**

I database genetici rappresentano potenti strumenti di ricerca **322**

La trascrizione inversa dell'mRNA a cDNA è usata per misurare l'espressione genica in vari modi **323**

### **15.3 La genomica 327**

Gli studi di associazione su larga scala hanno cambiato radicalmente la nostra visione del genoma umano **327**

I database di genomica comparativa sono strumenti per svelare le funzioni dei geni **327**

La RNA interference è utilizzata per studiare le funzioni dei geni **327**

### **15.4 Le applicazioni delle tecnologie del DNA 328**

La tecnologia del DNA ha rivoluzionato la medicina **328**

Il DNA fingerprinting presenta numerose applicazioni **329**

Gli organismi transgenici hanno DNA estraneo incorporato nelle loro cellule **330**

### **15.5 La tecnologia del DNA ha sollevato preoccupazioni relative alla sicurezza 332**

## **16 Genetica umana e il genoma dell'uomo 336**

### **16.1 Lo studio della genetica umana 337**

I cromosomi umani sono studiati con l'analisi del cariotipo **337**

Gli alberi genealogici possono aiutare a identificare alcune condizioni ereditarie **338**

I database genetici umani permettono ai genetisti di mappare le posizioni dei geni sui cromosomi **338**

## 16.2 Alterazioni nel numero e nella struttura dei cromosomi **340**

La sindrome di Down è causata di norma dalla trisomia 21 **341**

La maggior parte delle aneuploidie dei cromosomi sessuali è meno grave delle aneuploidie autosomiche **343**

Anomalie nella struttura cromosomica sono causa di determinate malattie **344**

L'imprinting genomico indirizza l'ereditarietà uniparentale **345**

## 16.3 Malattie genetiche causate da mutazioni in un singolo gene **347**

Molte malattie genetiche sono ereditate come caratteri autosomici recessivi **347**

Alcune malattie genetiche sono ereditate come caratteri autosomici dominanti **349**

Alcune malattie genetiche sono ereditate come caratteri recessivi legati al cromosoma X **350**

## 16.4 La terapia genica **350**

La conduzione di studi clinici sull'uomo comporta sempre rischi insiti in essa **351**

## 16.5 La consulenza e i test genetici **351**

La diagnosi prenatale può rivelare anomalie cromosomiche e difetti genici **351**

Lo screening genetico ricerca particolari genotipi o cariotipi **353**

I consulenti genetici informano le persone rispetto alle malattie genetiche **353**

## 16.6 Genetica umana, società e etica **354**

La discriminazione genetica ha provocato un acceso dibattito **354**

Devono essere affrontate molte questioni etiche relative alla genetica umana **354**

## 17 Genetica dello sviluppo **358**

### 17.1 Il differenziamento cellulare e l'equivalenza nucleare **359**

La maggior parte delle differenze tra cellule è dovuta all'espressione differenziale dei geni **359**

Un nucleo totipotente contiene tutte le istruzioni per lo sviluppo **360**

Il primo mammifero clonato è stato una pecora **362**

Le cellule staminali si dividono e danno origine a cellule differenziate **364**

### 17.2 Il controllo genetico dello sviluppo **365**

Esiste una varietà di organismi modello che forniscono informazioni sui processi biologici di base **365**

Molti geni che controllano lo sviluppo sono stati identificati nel moscerino della frutta **367**

*Caenorhabditis elegans* mostra un quadro di sviluppo relativamente rigido **371**

Il topo è un modello per lo sviluppo dei mammiferi **373**

*Arabidopsis* è un modello per lo studio dello sviluppo delle piante, inclusi i fattori di trascrizione **375**

### 17.3 Cancro e sviluppo cellulare **376**

Gli oncogeni sono in genere componenti di vie di segnalazione cellulare che controllano crescita e differenziamento **377**

Nei tumori ereditari i geni che codificano per oncosoppressori devono essere inattivati perché si verifichi la progressione tumorale **378**

## PARTE QUATTRO

### La continuità della vita: l'evoluzione

## 18 Introduzione al concetto darwiniano di evoluzione **381**

18.1 Che cos'è l'evoluzione? **382**

18.2 I concetti sull'evoluzione prima di Darwin **382**

18.3 Darwin e l'evoluzione **383**

Darwin propose che l'evoluzione avvenisse per selezione naturale **385**

La teoria sintetica dell'evoluzione combina la teoria di Darwin con la genetica **386**

I biologi studiano l'effetto della casualità sull'evoluzione **386**

18.4 Le prove a sostegno dell'evoluzione **387**

I reperti fossili forniscono forti dimostrazioni a sostegno dell'evoluzione **387**

La distribuzione di animali e piante è un elemento a sostegno dell'evoluzione **391**

L'anatomia comparata di specie correlate mette in evidenza delle somiglianze nelle loro strutture **392**

Il confronto molecolare tra organismi fornisce prove a favore dell'evoluzione **394**

La biologia dello sviluppo aiuta a spiegare gli schemi evolutivi **396**

Le ipotesi evolutive possono essere verificate sperimentalmente **397**

## 19 Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni **402**

19.1 Frequenze genotipiche, fenotipiche e alleliche **403**

19.2 Il principio di Hardy-Weinberg **403**

L'equilibrio genetico si verifica se sono soddisfatte determinate condizioni **405**

Il sistema MN dei gruppi sanguigni umani è un valido esempio del principio di Hardy-Weinberg **405**

19.3 La microevoluzione **406**

Gli accoppiamenti non casuali determinano cambiamenti nelle frequenze genotipiche **406**

La mutazione determina un aumento della variabilità all'interno di una popolazione **406**

Nella deriva genetica, eventi casuali cambiano le frequenze alleliche **407**

Il flusso genico in genere aumenta la variabilità all'interno di una popolazione **408**

La selezione naturale cambia le frequenze alleliche in modo da aumentare l'adattamento **409**

19.4 La variabilità genetica nelle popolazioni **411**

Il polimorfismo genetico può essere studiato in differenti modi **411**

Il polimorfismo bilanciato può mantenersi per lunghi periodi di tempo **412**

La variabilità neutrale può non dar luogo ad alcun vantaggio o svantaggio selettivo **414**  
Le popolazioni di diverse aree geografiche spesso mostrano adattamenti genetici agli ambienti locali **414**

## 20 Speciazione e macroevoluzione **417**

### 20.1 Che cos'è una specie? **418**

Il concetto biologico di specie è basato sull'isolamento riproduttivo **418**

Il concetto filogenetico di specie definisce le specie in base alle sequenze molecolari **418**

### 20.2 L'isolamento riproduttivo **419**

Le barriere prezigotiche interferiscono con la fecondazione **419**

Le barriere postzigotiche evitano che possa realizzarsi flusso genico quando è avvenuta la fecondazione **421**

I biologi stanno scoprendo le basi genetiche dei meccanismi di isolamento **421**

### 20.3 La speciazione **421**

Un lungo isolamento fisico e differenti pressioni selettive danno luogo alla speciazione allopatrica **423**

Nella speciazione simpatica due popolazioni si differenziano pur occupando la stessa localizzazione fisica **425**

Lo studio delle zone ibride ha contribuito a comprendere il processo di speciazione **428**

### 20.4 La velocità dei cambiamenti evolutivi **430**

### 20.5 La macroevoluzione **431**

Le novità evolutive si originano dalle modificazioni di strutture preesistenti **431**

La radiazione adattativa consiste nella diversificazione di una specie ancestrale in un certo numero di specie diverse **432**

L'estinzione è un aspetto importante dell'evoluzione **433**

La microevoluzione è legata alla speciazione e alla macroevoluzione? **435**

## 21 Le origini e la storia evolutiva della vita **438**

### 21.1 L'evoluzione chimica sulla terra primordiale **439**

Le molecole organiche si sono formate sulla Terra primitiva **439**

### 21.2 Le prime cellule **441**

La creazione di un metabolismo semplice all'interno di una membrana può essersi realizzato presto nell'evoluzione delle cellule **441**

Un passo cruciale nell'origine delle cellule è stata la riproduzione molecolare **441**

L'evoluzione biologica è cominciata con le prime cellule **443**

Le prime cellule erano probabilmente eterotrofe **444**

Gli aerobi apparvero quando l'atmosfera si arricchì di ossigeno **444**

Le cellule eucariotiche discendono da cellule procariotiche **445**

### 21.3 La storia della vita **446**

Fossili di cellule e di animali semplici sono stati trovati in rocce del periodo Ediacarano **447**

Durante l'era Paleozoica si è evoluta una notevole diversità di organismi **447**

I dinosauri e altri rettili dominarono l'era Mesozoica **450**

L'era Cenozoica è conosciuta come età dei mammiferi **453**

## 22 L'evoluzione dei primati **457**

### 22.1 Gli adattamenti dei primati **458**

### 22.2 La classificazione dei primati **458**

Il sottordine Anthropeida include scimmie, scimmie antropomorfe e uomo **459**

Le scimmie antropomorfe sono i nostri parenti viventi più stretti **461**

### 22.3 L'evoluzione degli ominidi **462**

I primi ominidi potrebbero essere vissuti tra 6 e 7 milioni di anni fa **464**

*Ardipithecus*, *Australopithecus* e *Paranthropus* sono ominidi dell'emisfero meridionale **464**

L'*Homo habilis* è il membro più antico del genere *Homo* **466**

L'*Homo ergaster* può aver avuto origine dall'*H. habilis* **466**

L'*Homo erectus* si è probabilmente evoluto dall'*H. ergaster* **467**

L'*Homo sapiens* arcaico è comparso tra 1.200.000 e 200.000 anni fa **467**

L'uomo di Neandertal è comparso circa 250.000 anni fa **468**

I ricercatori concordano sull'origine del moderno *Homo sapiens* **469**

### 22.4 Evoluzione culturale **469**

Lo sviluppo dell'agricoltura portò a un approvvigionamento di cibo più sicuro **470**

La cultura dell'uomo ha avuto un profondo impatto sulla biosfera **471**

## PARTE QUINTA

### La diversità della vita

## 23 Comprendere la diversità: la sistematica **474**

### 23.1 Classificazione degli organismi **475**

La nomenclatura degli organismi si avvale di un sistema binomiale **475**

Ciascun livello tassonomico è più generale del precedente **476**

### 23.2 Determinazione delle principali ramificazioni dell'albero della vita **476**

La sistematica è una scienza in evoluzione **476**

I tre domini formano i tre rami principali dell'albero della vita **478**

Alcuni biologi considerano superato il sistema di Linneo **479**

Gli alberi evolutivi descrivono ipotesi di relazioni evolutive **479**

I sistematici continuano a prendere in considerazione altre ipotesi **480**

### 23.3 Ricostruzione della storia evolutiva **481**

Le strutture omologhe sono importanti per la determinazione delle relazioni evolutive **482**

I caratteri derivati condivisi forniscono indizi sulla filogenesi **483**

I sistematici basano le decisioni tassonomiche sull'ascendenza condivisa recente **483**

Le omologie molecolari aiutano a chiarire la filogenesi **483**

I taxa sono raggruppati sulla base delle loro relazioni evolutive **485**

### 23.4 Costruzione degli alberi filogenetici 486

La outgroup analysis è utilizzata nella costruzione e nell'interpretazione dei cladogrammi 487

Un cladogramma si costruisce considerando caratteri derivati condivisi 489

In un cladogramma, ogni punto di ramificazione rappresenta un passaggio evolutivo principale 489

I sistematici si avvalgono dei principi della parsimonia e della massima verosimiglianza per prendere decisioni 490

### 23.5 Applicazione dell'informazione filogenetica 491

## 24 Virus e agenti subvirali 495

### 24.1 Lo stato e la struttura dei virus 496

I virus sono molto piccoli 496

Un virus consiste di un core di acido nucleico circondato da un rivestimento proteico 496

Il capside è un rivestimento proteico protettivo 496

Alcuni virus sono circondati da un involucro esterno 496

### 24.2 Classificazione dei virus 497

### 24.3 Replicazione virale 498

I batteriofagi sono virus che attaccano i batteri 498

I virus si riproducono solo all'interno delle cellule ospiti 499

### 24.4 Malattie virali 500

Alcuni virus infettano le cellule vegetali 500

I virus causano gravi malattie negli animali 501

### 24.5 Evoluzione dei virus 506

### 24.6 Agenti subvirali 507

I satelliti dipendono dai virus helper 507

I viroidi sono i più piccoli patogeni conosciuti 507

I prioni sono particelle proteiche 508

## 25 Batteri e archeobatteri 511

### 25.1 La struttura di batteri e archeobatteri 512

I procarioti presentano diverse forme comuni 512

Le cellule procariotiche sono prive di organelli circondati da membrana 512

La superficie della cellula è generalmente coperta da una parete cellulare 512

Alcuni batteri producono capsule o strati mucosi 513

Alcuni procarioti hanno fimbrie o pili 514

Alcuni batteri sopravvivono in ambiente sfavorevole formando endospore 514

Molti tipi di procarioti sono mobili 514

### 25.2 Riproduzione ed evoluzione dei procarioti 516

La riproduzione rapida contribuisce al successo dei procarioti 516

I batteri trasferiscono l'informazione genetica 516

Nelle popolazioni batteriche l'evoluzione procede rapidamente 517

### 25.3 Adattamenti nutrizionali e metabolici 518

La maggior parte dei procarioti necessita di ossigeno 519

Alcuni batteri fissano e metabolizzano l'azoto 519

### 25.4 La filogenesi dei due domini dei procarioti 519

Le caratteristiche chiave che distinguono i tre domini 520

La tassonomia degli archeobatteri e dei batteri cambia continuamente 521

Molti archeobatteri vivono in ambienti inospitali 521

I batteri sono i procarioti più noti 522

### 25.5 L'impatto dei procarioti su ecologia, tecnologia e commercio 522

I procarioti stabiliscono relazioni intime con altri organismi 522

I procarioti svolgono ruoli ecologici chiave 523

I procarioti sono utilizzati in numerosi processi commerciali e nella tecnologia 523

### 25.6 Batteri e malattia 527

Numerosi scienziati hanno contribuito alla comprensione delle malattie infettive 527

Numerosi adattamenti contribuiscono al successo dei patogeni 527

La resistenza agli antibiotici è un problema importante per la salute pubblica 529

## 26 La riproduzione 534

### 26.1 Riproduzione asessuata e sessuata 535

La riproduzione asessuata rappresenta una strategia efficiente 535

La maggior parte degli animali si riproduce sessualmente 535

La riproduzione sessuata aumenta la variabilità genetica 536

### 26.2 Riproduzione umana: il maschio 537

I testicoli producono gameti e ormoni 537

Una serie di dotti immagazzina e trasporta gli spermatozoi 539

Le ghiandole accessorie producono la parte fluida dello sperma 539

Il pene consente il trasferimento degli spermatozoi nelle vie genitali femminili 540

Il testosterone ha effetti multipli 541

Ipotalamo, ipofisi e testicoli regolano l'attività riproduttiva maschile 541

### 26.3 Riproduzione umana: la femmina 542

Le ovaie producono gameti e ormoni sessuali 543

Gli ovidotti trasportano l'ovocita secondario 544

L'utero consente lo sviluppo dell'embrione 545

La vagina riceve gli spermatozoi 545

Le strutture genitali esterne costituiscono la vulva 545

Le mammelle sono gli organi preposti alla lattazione 546

Ipotalamo, ipofisi e ovaie regolano l'attività riproduttiva femminile 546

I cicli mestruali terminano alla menopausa 549

La maggior parte dei mammiferi presenta cicli estrali 551

### 26.4 Fecondazione, gravidanza e nascita 551

La fecondazione è la fusione dello sperma e dell'uovo 551

Gli ormoni sono necessari per mantenere la gravidanza 552

Il processo della nascita dipende da un sistema di feedback positivo 553

### 26.5 La risposta sessuale 554

## 26.6 I metodi di controllo delle nascite e l'aborto 555

Molti metodi di controllo delle nascite sono disponibili 555

La maggior parte dei contraccettivi ormonali previene l'ovulazione 556

I dispositivi intrauterini sono ampiamente utilizzati 557

Altri comuni metodi contraccettivi sono il diaframma e il profilattico 557

È possibile anche una "contraccezione d'emergenza" 557

La sterilizzazione rende un individuo incapace di produrre prole 558

I contraccettivi del futuro controlleranno i peptidi regolatori 558

L'aborto può essere spontaneo o indotto 558

## 26.7 Malattie a trasmissione sessuale 559

## 27 Sviluppo animale 564

### 27.1 Lo sviluppo della forma 565

### 27.2 La fecondazione 565

La prima tappa della fecondazione prevede il contatto e il riconoscimento 565

La penetrazione dello spermatozoo è un processo controllato 566

La fecondazione determina l'attivazione della cellula uovo 567

Il pronucleo dello spermatozoo e quello della cellula uovo si fondono, ripristinando lo stato diploide 567

### 27.3 La segmentazione 567

La modalità di segmentazione è influenzata dalla quantità di vitello 567

Nel corso della segmentazione vengono distribuiti i determinanti dello sviluppo 569

La segmentazione fornisce il materiale di base per lo sviluppo 570

### 27.4 La gastrulazione 570

Le modalità di gastrulazione dipendono dalla quantità di vitello presente 571

### 27.5 L'organogenesi 573

### 27.6 Le membrane extraembrionali 574

### 27.7 Lo sviluppo umano 575

La placenta è un organo di scambio 576

L'organogenesi inizia durante il primo trimestre di gravidanza 578

Lo sviluppo del feto continua durante il secondo e il terzo trimestre 578

Vari meccanismi possono causare nascite multiple 578

L'embrione è influenzato da fattori ambientali 579

Il neonato deve adattarsi al suo nuovo ambiente 579

L'invecchiamento non è un processo uniforme 579

## 28 Comportamento animale 584

### 28.1 Comportamento e adattamento 585

I comportamenti hanno costi e benefici 585

I geni interagiscono con l'ambiente 585

Il comportamento dipende da una maturazione fisiologica 586

Molti schemi di comportamento dipendono dai programmi motori 587

### 28.2 Apprendimento: la modificazione del comportamento come risultato dell'esperienza 587

Gli animali si abituano agli stimoli irrilevanti 588

L'imprinting si verifica durante un periodo critico precoce 588

Nel condizionamento classico un riflesso diventa associato ad uno stimolo nuovo 589

Nel condizionamento operante viene rinforzato il comportamento spontaneo 590

La cognizione animale è controversa 590

Il gioco può essere un esercizio di comportamento 590

### 28.3 Risposte comportamentali agli stimoli ambientali 591

I ritmi biologici regolano molti comportamenti 591

I segnali ambientali inducono risposte fisiologiche che provocano la migrazione 592

### 28.4 Comportamento alimentare 593

### 28.5 Costi e benefici del comportamento sociale 594

La comunicazione è necessaria per il comportamento sociale 595

Le gerarchie di dominanza stabiliscono lo stato sociale 596

Molti animali difendono un territorio 597

Alcune società di insetti sono altamente organizzate 598

### 28.6 Selezione sessuale 599

Gli animali dello stesso sesso competono per i partner 599

Gli animali scelgono partner di qualità 600

La selezione sessuale favorisce i sistemi di accoppiamento basati sulla poliginia 601

Alcuni animali si prendono cura dei propri piccoli 601

### 28.7 Comportamento altruistico 603

Il comportamento altruistico può essere spiegato in base alla fitness complessiva 603

Il comportamento altruistico può avere spiegazioni alternative 605

Alcuni animali aiutano individui non imparentati 605

### 28.8 Cultura nelle società dei vertebrati 605

Alcuni vertebrati presentano fenomeni di trasmissione culturale 606

La sociobiologia spiega il comportamento sociale umano in termini di adattamento 606

Risposte R-1

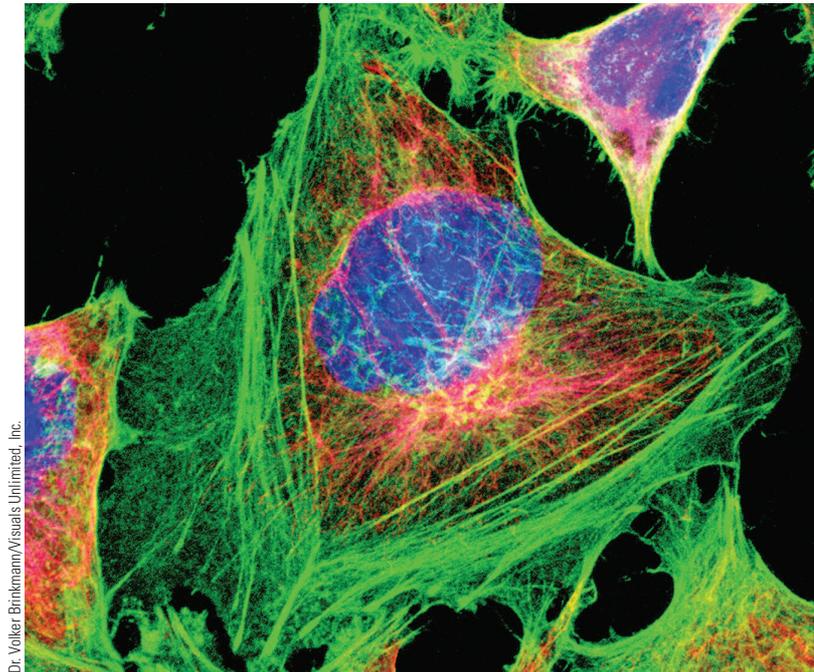
Indice analitico I-1



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

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

La biologia cellulare è una scienza interdisciplinare. Per meglio comprendere la struttura e le funzioni cellulari, si avvale di strumenti sempre più sofisticati e della ricerca effettuata da diversi settori scientifici. Ad esempio, lo studio del citoscheletro (lo scheletro delle cellule), attualmente un campo molto attivo e stimolante della ricerca, è stato notevolmente arricchito dai progressi nel campo della microscopia, della biochimica, della biologia molecolare, della genetica e della biologia computazionale. La microfotografia illustra la vasta distribuzione nelle cellule delle fibre citoscheletriche, note come microfilamenti (composti dalla proteina actina) e filamenti intermedi (composti dalla proteina cheratina). Studi biochimici sui microfilamenti, insieme alle immagini computerizzate tridimensionali di subunità proteiche, hanno fornito informazioni sulle modalità con le quali le cellule rapidamente assemblano e disassemblano queste strutture dinamiche e complesse. Ulteriori comprensioni sulle funzioni dei microfilamenti vengono fornite dagli studi di genetica molecolare su cellule che presentano mutazioni nei geni che regolano il montaggio dei microfilamenti. Grazie ad approcci multidisciplinari, gli scienziati stanno sviluppando un quadro completo di come il sistema del citoscheletro è in grado di mantenere la forma e le funzioni delle cellule durante il loro movimento.



Dr. Volker Brinkmann/Visuals Unlimited, Inc.

**Il citoscheletro.** La cellula mostrata qui è stata marcata con molecole fluorescenti che si legano al DNA (*in blu*), ai microfilamenti (*in verde*), e ai filamenti intermedi (*in rosso*). Questo tipo di microscopio, noto come microscopio a fluorescenza confocale, mostra la distribuzione dei microfilamenti in questa cellula.

## CONCETTI CHIAVE

- 4.1** La cellula è l'unità base della vita; la sua organizzazione e le sue dimensioni sono cruciali per il mantenimento dell'omeostasi. La sua dimensione e la sua forma sono adattate alle funzioni che la cellula deve svolgere.
- 4.2** I biologi collegano strutture cellulari alle loro funzioni utilizzando un approccio interdisciplinare che comprende la microscopia, la biochimica, la genetica e i metodi computazionali.
- 4.3** A differenza delle cellule procariotiche, le cellule eucariotiche posseggono membrane interne che le suddividono in compartimenti che permettono loro di svolgere attività specializzate all'interno di piccole aree separate tra loro.
- 4.4** Nelle cellule eucariotiche, l'informazione genetica codificata nel DNA è localizzata nel nucleo, che è tipicamente l'organulo più importante della cellula.
- 4.5** Tra i molti organuli immersi nel citoplasma, ci sono i ribosomi, sui quali vengono sintetizzate le proteine; il reticolo endoplasmatico e il complesso del Golgi, nei quali avviene la maturazione delle proteine; i mitocondri e i cloroplasti che convertono l'energia da una forma a un'altra.
- 4.6** Il citoscheletro è una rete interna dinamica, coinvolta in vari tipi di movimento cellulare.
- 4.7** La maggior parte delle cellule eucariotiche è circondata da un rivestimento; inoltre, molte cellule animali sono circondate da una matrice extracellulare; le cellule della maggior parte dei batteri, degli archeobatteri, dei funghi e delle piante sono circondate da una parete cellulare.

## 4.1 LA CELLULA: L'UNITÀ BASE DELLA VITA

### OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 1 Illustrare la teoria cellulare e correlarla all'evoluzione della vita.
- 2 Spiegare le somiglianze dell'organizzazione delle cellule per compiere le funzioni vitali essenziali.
- 3 Spiegare il significato funzionale delle dimensioni e della forma delle cellule.

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

### La teoria cellulare è un concetto unificante nella biologia

Due scienziati tedeschi, il botanico Matthias Schleiden nel 1838 e lo zoologo Theodor Schwann nel 1839 utilizzarono un ragionamento induttivo per arrivare alla conclusione che tutte le piante e gli animali sono costituiti da cellule. Questi ricercatori si basarono sulle proprie osservazioni e su quelle di altri scienziati per raggiungere le loro conclusioni. Più tardi, Rudolf Virchow, un altro scienziato tedesco, osservò la divisione cellulare e la formazione di cellule figlie. Nel 1855, Virchow asserì che le cellule si potevano formare solo per divisione di una cellula preesistente. Il lavoro di Schleiden, Schwann e Virchow contribuì fortemente allo sviluppo della **teoria cellulare**, il concetto unificante che stabilisce che (1) le cellule rappresentano l'unità vivente fondamentale di funzione e di organizzazione di tutti gli organismi e (2) tutte le cellule derivano da altre cellule.

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

### L'organizzazione di tutte le cellule è fondamentalemente simile

L'organizzazione delle cellule e le loro piccole dimensioni sono proprietà critiche che permettono loro di mantenere in equilibrio l'ambiente intracellulare per consentire il funzionamento corretto dei processi biochimici. Affinché la cellula mantenga il suo equilibrio interno, i suoi contenuti devono essere separati dall'ambiente esterno. La **membrana plasmatica** è una membrana di superficie strutturalmente distinta che circonda tutte le cellule. Rendendo l'interno della cellula un compartimento chiuso, la membrana plasmatica permette che la composizione chimica della cellula sia alquanto differente da quella dell'ambiente esterno. La membrana plasmatica ha proprietà uniche che le consentono di svolgere la funzione di barriera selettiva tra l'ambiente cellulare interno e quello ester-

no, permettendo alla cellula di scambiare le sostanze con l'ambiente esterno e di accumulare quelle necessarie per compiere le reazioni biochimiche.

Le cellule tipicamente possiedono strutture interne, gli **organuli**, specializzate nello svolgere attività metaboliche. La maggior parte degli organuli delle cellule eucariotiche (cellule che possiedono il nucleo) sono formati da uno o più compartimenti circondati da membrana e sono in grado di regolare il proprio ambiente interno per compiere funzioni specializzate, come la conversione di energia in forma utilizzabile, la degradazione di nutrienti e il riciclo di strutture danneggiate o non necessarie alla cellula. Per esempio, l'informazione genetica in tutte le cellule è immagazzinata nelle molecole del DNA che è contenuto, duplicato e trascritto nel compartimento nucleare delle cellule eucariotiche (vedi Capitolo 15).

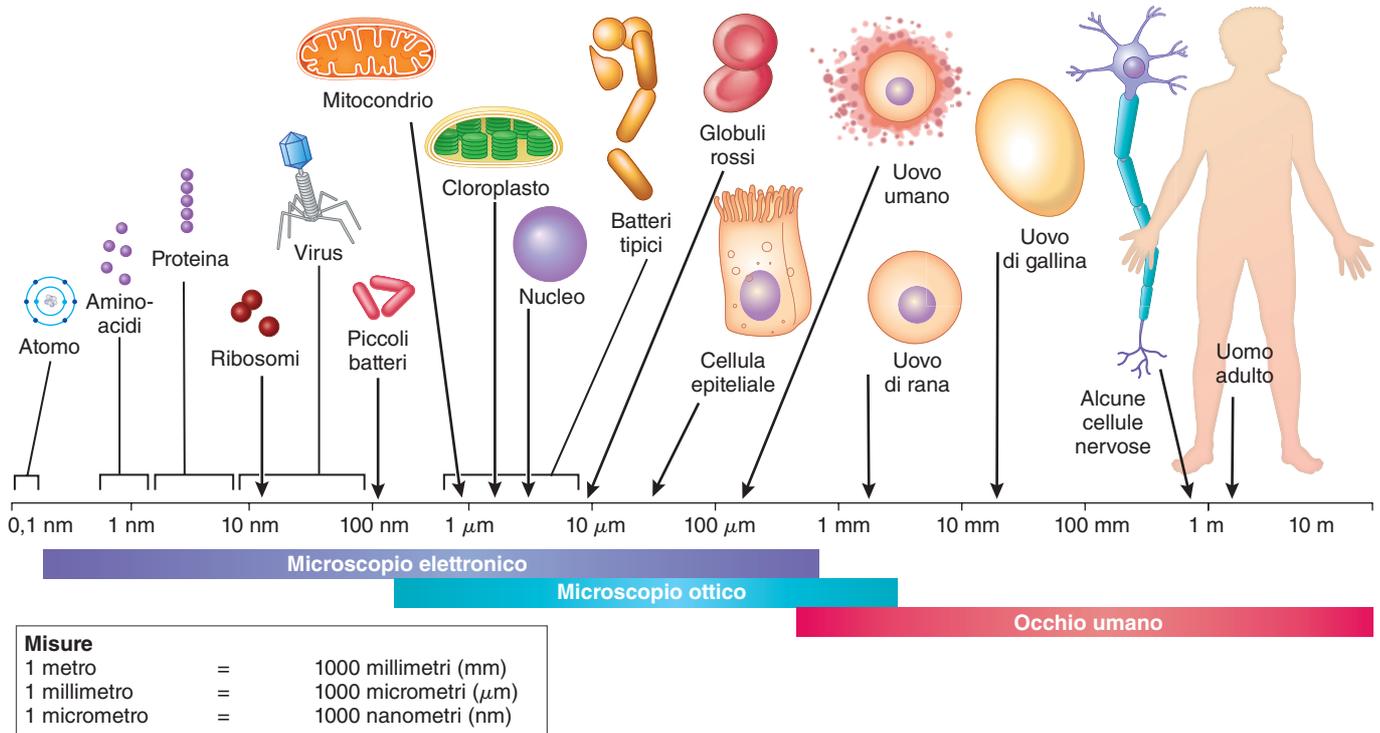
Le membrane cellulari servono anche come rivestimento di superficie per organizzare l'interazione di proteine che sono coinvolte in alcune reazioni biochimiche. Queste reazioni graduali sono più efficienti e più rapide quando le componenti proteiche sono disposte in modo da minimizzare le distanze alle quali devono viaggiare. Come ben vedrete in questo capitolo e nel Capitolo 8, la membrana interna dei compartimenti mitocondriali degli eucarioti (così come la membrana plasmatica dei procarioti) contiene complessi proteici vicini che si scambiano rapidamente gli elettroni e i protoni, convertendo l'energia contenuta negli alimenti in ATP che viene utilizzato in centinaia di diverse reazioni biochimiche che si verificano in ogni momento in una cellula vivente. Queste reazioni chimiche che convertono l'energia da una forma all'altra sono essenzialmente uguali in tutte le cellule, dalle reazioni che si realizzano nei batteri a quelle che si verificano negli organismi multicellulari animali e vegetali. Queste fondamentali similitudini rappresentano forti prove dei rapporti evolutivi della cellula.

### Le dimensioni cellulari hanno un limite

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

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

Alcune cellule di particolari alghe e di animali sono visibili persino a occhio nudo. La cellula uovo umana, ad esempio, ha



**Figura 4-1** Dimensioni biologiche e diversità delle cellule

Le dimensioni relative dal livello chimico a quello di un intero organismo possono essere confrontate utilizzando una scala logaritmica (multipli di 10). Le cellule procariotiche dei batteri vanno tipicamente da 1 a 10 µm di lunghezza. Le cellule eucariotiche hanno tipicamente un diametro che va dai 10 ai 30 µm. I mitocondri hanno all'incirca le dimensioni di piccoli batteri, mentre i cloroplasti sono generalmente più grandi (circa 5 µm di lunghezza). Le cellule uovo sono tra le cellule più grandi. Anche se microscopiche, alcune cellule nervose sono molto lunghe. Le cellule qui rappresentate non sono disegnate in scala.

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

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

Man mano che la cellula si ingrandisce, il suo volume aumenta in misura maggiore rispetto all'area della superficie (cioè della sua membrana plasmatica) e ciò pone un limite alle dimensioni della cellula. Al di sopra delle dimensioni critiche, le numerose molecole necessarie per la cellula non potrebbero essere trasportate al suo interno con velocità adeguate. Inoltre, la cellula non sarebbe in grado di regolare la concentrazione dei diversi ioni o di trasportare all'esterno i materiali di rifiuto.

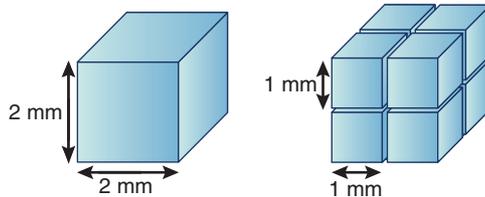
Ovviamente, non tutte le cellule sono sferiche o cubiformi. Alcune cellule di grandi dimensioni hanno rapporti area

superficiale/volume favorevoli grazie alla loro forma. Infatti, le variazioni di forma rappresentano una strategia per aumentare tale rapporto. Ad esempio, molte cellule vegetali di grandi dimensioni, per aumentare il loro rapporto superficie/volume, sono lunghe e sottili. Alcune cellule, come quelle epiteliali che rivestono l'intestino tenue, hanno estroflessioni della membrana plasmatica a forma di dita, dette **microvilli**, che aumentano notevolmente l'area superficiale utilizzata per assorbire i nutrienti e altri materiali.

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

## Dimensioni e forma delle cellule sono collegate alle loro funzioni

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



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

**Figura 4-2 Rapporto tra superficie e volume**

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

#### VERIFICA 4.1

- **COLLEGARE** In che modo la teoria cellulare contribuisce alla nostra comprensione dell'evoluzione della vita?
- **PREDIRE** Potrebbe realizzarsi una funzione cellulare se la cellula non fosse racchiusa da una barriera selettiva (per esempio dalla membrana plasmatica)?
- Quale molecola viene utilizzata per conservare le informazioni in tutte le cellule?
- Quale forma di energia chimica è utilizzata da tutte le cellule?
- Perché il rapporto tra superficie e volume di una cellula è importante per stabilire le dimensioni cellulari?

## 4.2 METODICHE PER LO STUDIO DELLE CELLULE

### OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

- 4 Descrivere le metodiche utilizzate dai biologi per lo studio delle cellule ed evidenziare gli approcci complementari.

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

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

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

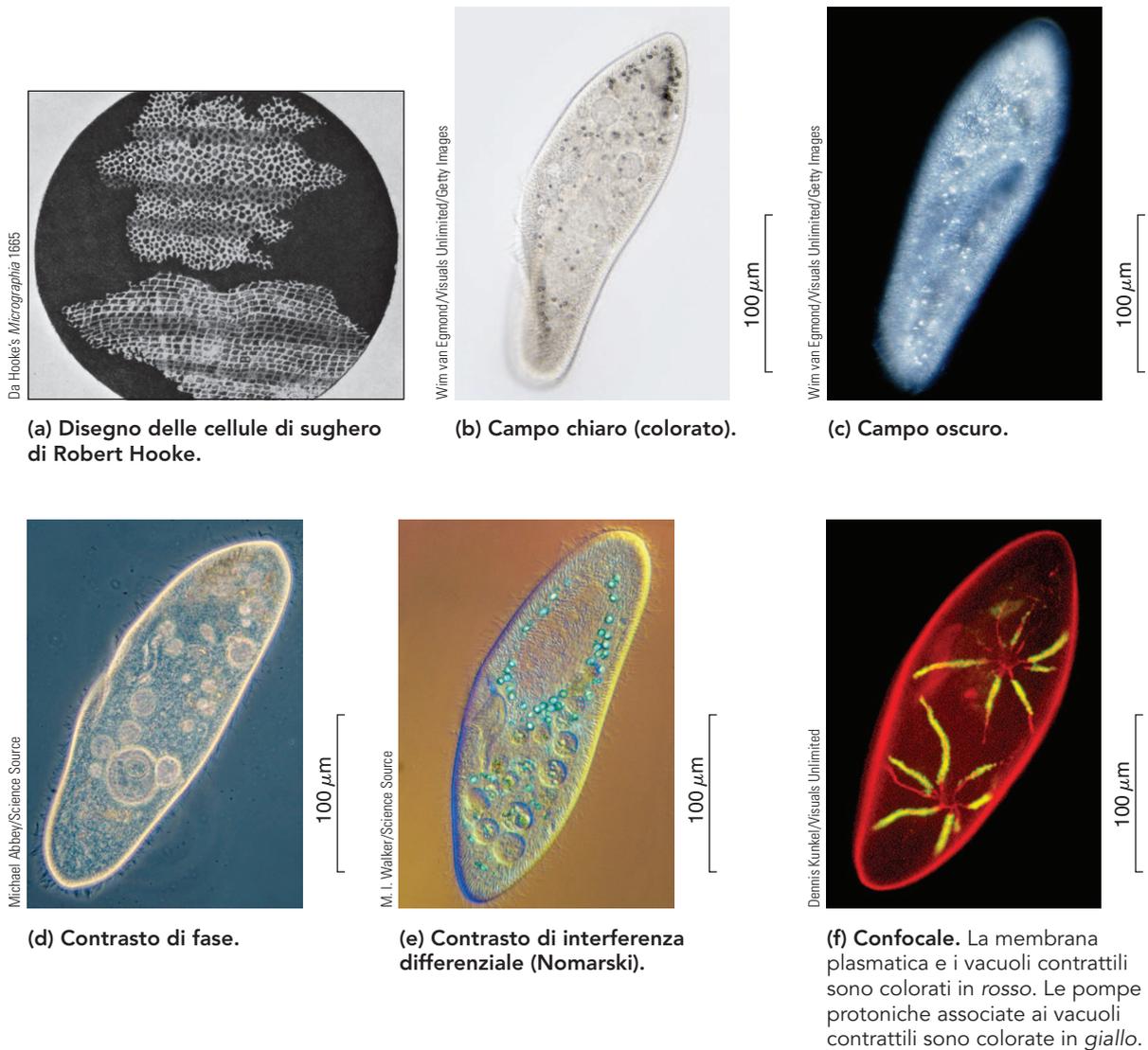
Il **microscopio ottico**, il tipo più utilizzato a scopo didattico, consiste in un tubo con lenti di vetro a ciascuna estremità. Dal momento che contiene diverse lenti, il moderno microscopio ottico viene definito *microscopio composto*. La luce visibile passa sia attraverso il campione che deve essere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

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

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

Poiché l'interno della maggior parte delle cellule è trasparente, è difficile distinguere specifiche strutture cellulari al microscopio ottico. I chimici organici hanno dato un grande contributo alla microscopia ottica sviluppando coloranti biologici che aumentano il contrasto dell'immagine. La colora-

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



**COME FUNZIONA?** Utilizzando un microscopio rudimentale, Robert Hooke osservò una sezione sottile di sughero e disegnò ciò che aveva visto. I biologi ora hanno a disposizione microscopi e tecniche più sofisticate che permettono di vedere le cellule in maggior dettaglio. Nel microscopio ottico, un raggio di luce passa attraverso il campione che deve essere osservato e attraverso delle lenti. Le lenti rinfrangono la luce e l'immagine risulta ingrandita. L'immagine in campo chiaro può essere intensificata mediante colorazione. I microscopi a contrasto di fase e a contrasto di interferenza differenziale amplificano i dettagli aumentando le differenze di densità ottica tra le diverse regioni cellulari.

**Figura 4-3** Utilizzo di un microscopio ottico

zione ha permesso ai biologi di scoprire diverse strutture cellulari interne, dette organuli o organelli. Purtroppo, quasi tutti i metodi usati per preparare e colorare le cellule da osservare ne provocano la morte.

Attualmente, le cellule vive possono essere studiate utilizzando microscopi ottici dotati di speciali sistemi ottici. Nella *microscopia in campo chiaro*, l'immagine si forma grazie alla

trasmissione della luce attraverso una cellula (o un altro campione) (FIG. 4-3b). Poiché c'è poco contrasto, i dettagli della struttura cellulare non sono visibili. Nella *microscopia in campo oscuro*, i raggi di luce sono diretti lateralmente e soltanto la luce diffusa dal campione attraversa le lenti. La cellula appare come un oggetto luminoso su di uno sfondo scuro (FIG. 4-3c). Non è necessaria la colorazione del campione.

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

I biologi cellulari utilizzano il *microscopio a fluorescenza* per individuare molecole specifiche all'interno delle cellule. Nel microscopio a fluorescenza, dei filtri trasmettono la luce emessa da molecole fluorescenti, o *fluorofori*. I fluorofori sono molecole che assorbono l'energia luminosa a una certa lunghezza d'onda e ne riemettono una parte a una lunghezza d'onda superiore (come i colori che brillano al buio, vedi la Fig. 9-3). Nella microfotografia presente all'inizio del capitolo sono mostrati i tre diversi tipi di fluorofori. Il nucleo è colorato con un composto organico che diventa un fluoroforo quando si intercala all'interno del doppio filamento delle molecole del DNA. Quando la luce ultravioletta viene fatta passare attraverso il campione, ciascuna molecola di fluoroforo assorbe l'energia da un fotone di luce ultravioletta e poi rilascia parte di questa energia sotto forma di un altro fotone che ha la lunghezza d'onda della luce blu visibile. Il colore rosso deriva da un fluoroforo che è legato chimicamente ad un anticorpo che si lega specificamente alla proteina cheratina; invece il colore verde derivata da un fluoroforo che è legato chimicamente alla falloidina, una molecola isolata da un fungo che si lega in modo specifico ai microfilamenti. Gli **anticorpi** sono proteine che derivano dal sistema immunitario. Ogni tipo di molecola di anticorpo può legarsi a una sola regione specifica di un'altra molecola (ad esempio, una piccola zona di aminoacidi sulla superficie di una proteina). La molecola fluorescente verde nella microfotografia si lega esclusivamente a una piccola regione di una proteina dei microfilamenti e l'anticorpo fluorescente rosso si lega esclusivamente a una regione specifica di cheratina, una proteina dei filamenti intermedi. Si noti anche che nella microfotografia c'è anche il colore giallo. Esso è dovuto alla miscelazione del colore verde e del colore che deriva dalle proteine dei microfilamenti e da quelle dei filamenti intermedi che sono molto vicini l'uno con l'altro. Questo metodo (usando la microscopia ad alta sensibilità) viene comunemente utilizzato per studiare le localizzazioni corrispondenti (e le eventuali interazioni) di diverse proteine nelle cellule.

Il microscopio a fluorescenza, utilizzando anticorpi coniugati con fluorocromi, viene utilizzato per osservare cellule non viventi che sono state "fissate" con sostanze chimiche che formano legami incrociati tra le proteine cellulari e altre macromolecole per conservarle nelle loro condizioni normali. I biologi oggi impiegano anche i tipi di molecole fluorescenti per studiare le dinamiche interne delle cellule viventi (*in vivo*). Alcuni tipi di fluorofori sono stati sviluppati per diffondere naturalmente, all'interno delle cellule senza danneggiarle. Oggi sono disponibili molti composti che vengono utilizzati per rilevare le variazioni di pH intracellulare, le concentrazioni degli ioni all'interno dei compartimenti intracellulari e le differenze di carica elettrica attraverso le membrane. Questo viene fatto misurando variazioni nella lunghezza d'onda o l'intensità di fluorescenza emessa. I biologi usano anche metodi di ingegneria genetica (vedi Capitolo 15) per collegare il gene che codifica per una proteina in fase di stu-

dio a parte di un altro gene che codifica per una *proteina fluorescente verde* (GFP) che si trova in alcune specie di meduse. Quando la proteina codificata dal gene modificato viene sintetizzata dalla cellula, essa contiene la sequenza aminoacidica della GFP che rappresenta "un marcatore". Poiché la GFP è un fluoroforo endogeno, permette di osservare il movimento intracellulare delle proteine "marcate", monitorarle e misurarle nelle cellule viventi.

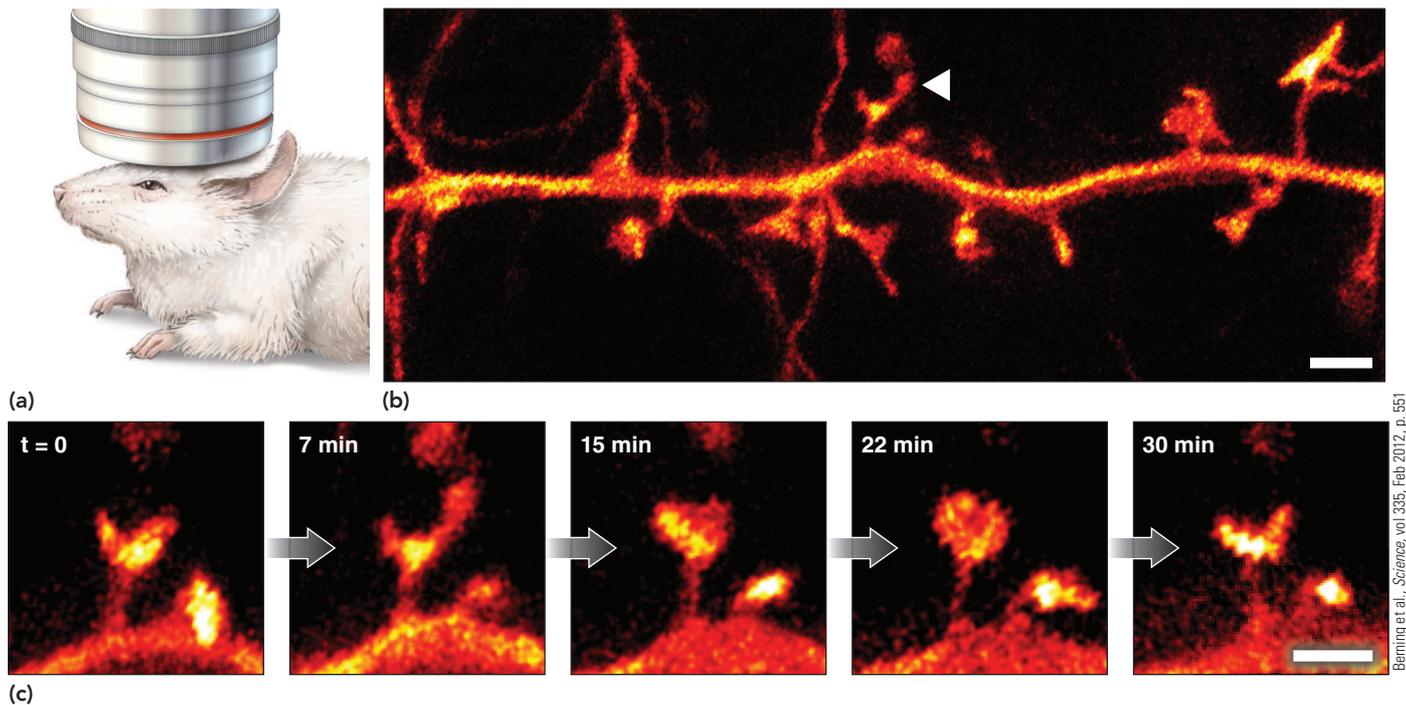
La *microscopia confocale* ha portato a significativi progressi nella nostra comprensione della dinamica strutturale intracellulare (FIG. 4-3f). Un microscopio confocale utilizza un laser per eccitare fluorofori in un solo punto del campione, consentendo all'investigatore di visualizzare oggetti in un unico piano focale. Nella microfotografia presente all'inizio del capitolo, un computer ha assemblato una serie di immagini sovrapposte ottenute da una serie di sezioni ottiche prelevate dal basso verso l'alto della cellula per ricostruire un'immagine tridimensionale. L'uso di potenti metodi di immagini computerizzate e di fotorivelatori ultrasensibili ha notevolmente migliorato le strutture di risoluzione marcate con coloranti fluorescenti. I recenti sviluppi riguardanti tale tipo di immagine hanno portato al superamento della "barriera risoluzione" di 200 nm, utilizzando le minori lunghezze d'onda della luce visibile. Le nuove tecnologie di super-risoluzione di immagini permettono di ottenere immagini inferiori a 70 nm ottenute da cellule viventi trattate con singole molecole di fluorofori. Ad esempio, questi progressi tecnologici hanno consentito ai ricercatori di monitorare il movimento intracellulare nelle cellule del tessuto cerebrale (FIG 4-4).

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

Anche se si utilizzano buoni microscopi e opportune tecniche di marcatura, il normale microscopio ottico può solamente distinguere i dettagli più grossolani della cellula (FIG. 4-5a). Grazie all'introduzione del **microscopio elettronico (ME)**, che è stato ampiamente utilizzato a partire dal 1950, i ricercatori furono in grado di studiare i dettagli fini, ovvero l'**ultrastruttura** cellulare, a dimensioni tali da definire la struttura dei compartimenti cellulari e le strutture associate alle membrane cellulari.

Poiché gli elettroni hanno lunghezze d'onda molto brevi, dell'ordine di 0,1-0,2 nm, il microscopio elettronico ha un potere risolutivo di poco meno di 1 nm. Questo alto grado di risoluzione permette di ottenere ingrandimenti di più di 1 milione di volte, se paragonati ai tipici ingrandimenti del microscopio ottico, compresi tra 1500 e 2000 volte.

L'immagine fornita dal microscopio elettronico non può essere vista direttamente. Il fascio elettronico di per sé è costituito da elettroni ad alto contenuto di energia che, essendo carichi negativamente, possono essere focalizzati da un elettromagnete, così come l'immagine in un microscopio ottico è focalizzata attraverso una lente di vetro (FIG. 4-5b). I due tipi di microscopio elettronico sono il **microscopio elettronico a trasmissione (MET)** e il **microscopio elettronico a scansione (MES)**. Gli acronimi MET e MES si utilizzano anche per indicare micrografie preparate con un ME a trasmissione o a scansione. Le micrografie elettroniche sono in bianco e nero. Esse vengono spesso colorate per evidenziare determinate strutture.



Berning et al., Science, vol 335, Feb 2012, p. 551

**Figura 4-4** Microscopia ottica a super-risoluzione

Questa serie di micrografie ottenute con microscopia ottica a super-risoluzione evidenziano i rapidi cambiamenti che si verificano nei collegamenti delle cellule nervose in un topo vivente. **(a)** Gli strati superficiali del cervello di un topo anestetizzato munito di un coprioggetti ottico posto sulla parte superiore del cranio sono osservati attraverso il microscopio. Il topo geneticamente ingegnerizzato produce una forma modificata della proteina fluorescente verde solo nelle cellule nervose. **(b)** Un'estensione di una singola cellula cerebrale mostra le sue proiezioni a "spina", collegate alle cellule nervose vicine. **(c)** Immagini ottenute da fotogrammi di un video, effettuati a distanza di 7-8 minuti, mostrano i cambiamenti della forma che si verificano in una singola "spina" in 30 minuti. Nelle fotografie è riportata in bianco la scala di ingrandimento che è di 1  $\mu\text{m}$ .

Per il microscopio elettronico a trasmissione, si devono preparare sezioni ultrasottili (da 50 a 100 nm), tagliando con una lama di vetro o di diamante le cellule o il tessuto inglobati in resina. Il preparato viene posto su di una piccola griglia metallica e il fascio di elettroni, dopo aver attraversato il campione, cade sulla lastra fotografica o sullo schermo fluorescente. Quando guardate una fotografia al MET in questo capitolo (o altrove), ricordate che essa rappresenta solamente una sezione sottile della cellula.

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

Nel microscopio elettronico a scansione, il fascio elettronico non passa attraverso il campione, perché questo è rivestito da un sottile strato d'oro o di un altro metallo. Quando il fascio elettronico collide su vari punti del campione, vengono emessi elettroni secondari la cui intensità varia al variare dei contorni della superficie. Il modo in cui gli elettroni secondari vengono riemessi fornisce una immagine tridimensionale della superficie del campione (FIG. 4-5c). Il MES è in grado di dare informazioni sulla forma e sulle caratteristiche esterne del campione che non potrebbero essere ottenute con un microscopio a trasmissione.

È da notare che il microscopio ottico, il MET e il MES si basano tutti su principi simili. Un fascio di luce, o di elettroni, viene diretto da lenti condensatrici sul campione, che viene ingrandito dalla lente dell'obiettivo e dell'oculare nel caso

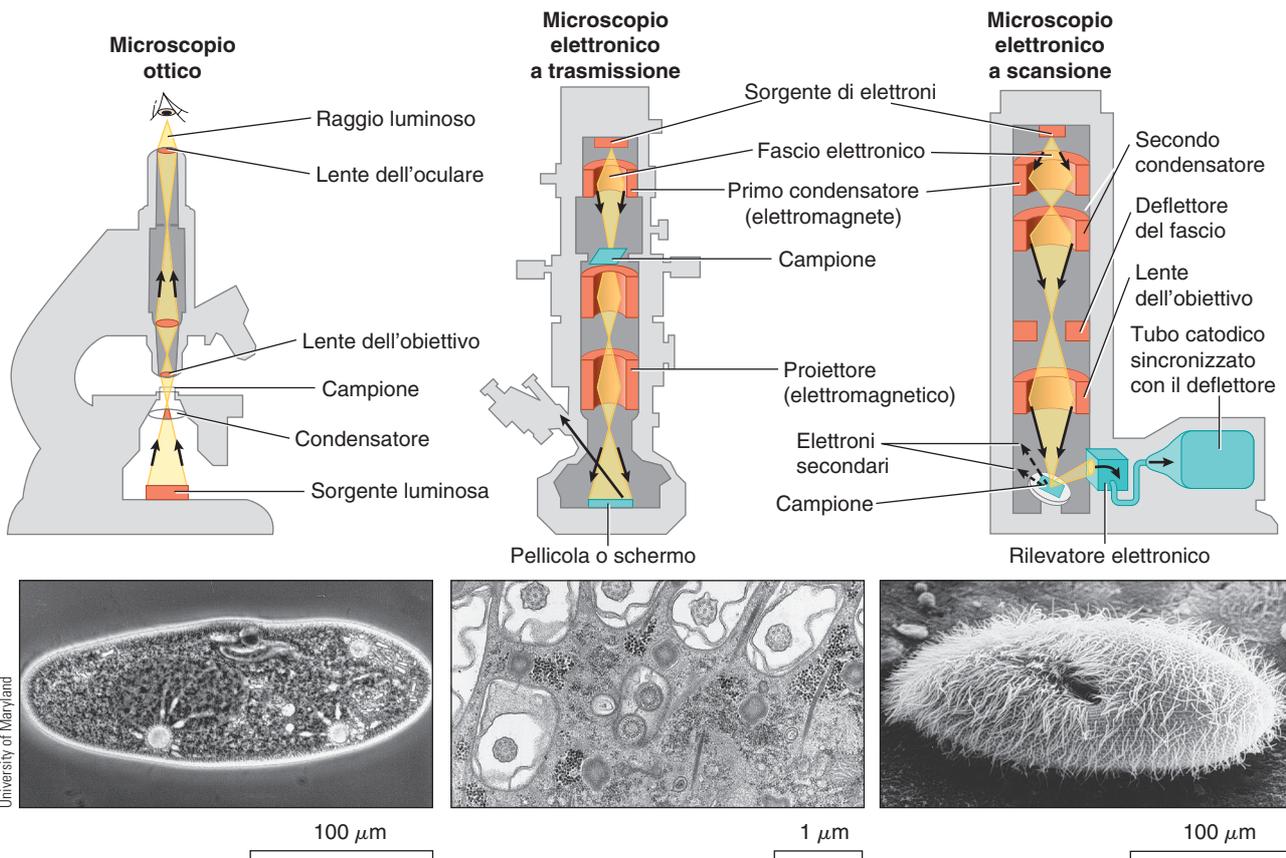
del microscopio ottico, oppure dalle lenti dell'obiettivo e dalle lenti proiettori nel caso del MET. L'immagine MET è focalizzata su uno schermo a fluorescenza, mentre l'immagine MES viene trasmessa su di uno schermo televisivo. Le lenti dei microscopi elettronici sono attualmente elettromagneti che deviano il fascio elettronico.

### I biologi usano metodi biochimici e genetici per collegare le strutture cellulari alle loro funzioni

Il ME e il microscopio ottico sono strumenti efficaci per studiare la struttura cellulare, ma hanno alcune limitazioni. Le metodiche di preparazione delle cellule per la microscopia elettronica le uccidono e possono anche alterare la loro struttura. Inoltre, il microscopio elettronico generalmente fornisce solo poche indicazioni circa le funzioni degli organuli e degli altri componenti cellulari. Per poter conoscere la funzione effettiva degli organuli, i ricercatori utilizzano una varietà di tecniche biochimiche.

Il **frazionamento cellulare** è una tecnica per la separazione (frazionamento) delle diverse parti delle cellule, che possono così essere studiate con metodiche fisiche e chimiche. In generale, le cellule sono rotte mediante un omogenizzatore. La miscela risultante, chiamata *omogenato cellulare*, è sottoposta a una forza centrifuga mediante una **centrifuga** (FIG. 4-6a). La **centrifugazione differenziale** prevede la separazione dei componenti cellulari attraverso una serie di fasi di centrifugazione che avvengono a velocità sempre più elevate. Questo consente di separare i vari componenti cellulari in base alle loro diverse dimensioni e densità (FIG. 4-6b). Ad ogni fase la forza centrifuga separa l'estratto in due frazioni: il pel-

**PERCHÉ SI USA?** Il microscopio elettronico ha un potere risolutivo maggiore del microscopio ottico. Il microscopio elettronico può ingrandire un'immagine in misura molto maggiore di un microscopio ottico.



Per gent. conc. di T. K. Mangel, University of Maryland

(a) Un microscopio ottico a contrasto di fase può essere utilizzato per vedere cellule colorate o vive, ma a una risoluzione relativamente bassa.

(b) Il microscopio elettronico a trasmissione (MET) fornisce un'immagine ad altissima risoluzione e fortemente ingrandita. È mostrata solo una parte di una sottile sezione del *Paramecium*.

(c) Il microscopio elettronico a scansione (MES) è utilizzato per ottenere una chiara visione delle caratteristiche della superficie della cellula.

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

**Figura 4-5** Utilizzo di un microscopio elettronico

let e il supernatante. Il *pellet* che si forma nella parte inferiore del tubo contiene materiali più pesanti imballati insieme. (Nella prima fase a bassa velocità, il pellet è solitamente composto da nuclei). Il *supernatante*, il liquido che si stratifica al di sopra del pellet, contiene gli organuli più leggeri, molecole disciolte e ioni.

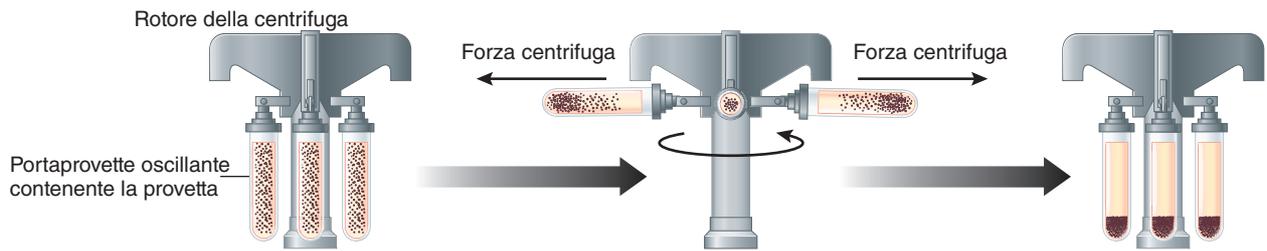
Dopo la rimozione del pellet, il supernatante può essere ulteriormente centrifugato a velocità più alte per ottenere un pellet che contiene i componenti cellulari relativamente più pesanti, come i mitocondri e i cloroplasti. Per separare componenti più piccoli, meno densi, il supernatante viene poi centrifugato mediante un'ultracentrifuga potente che può ruotare a velocità superiori a 100.000 giri al minuto (rpm), generando una forza centrifuga di  $500.000 \times G$  (1 G è uguale alla forza di gravità).

I pellet possono essere risospesi e i loro componenti cellulari ulteriormente purificati per **centrifugazione su gradien-**

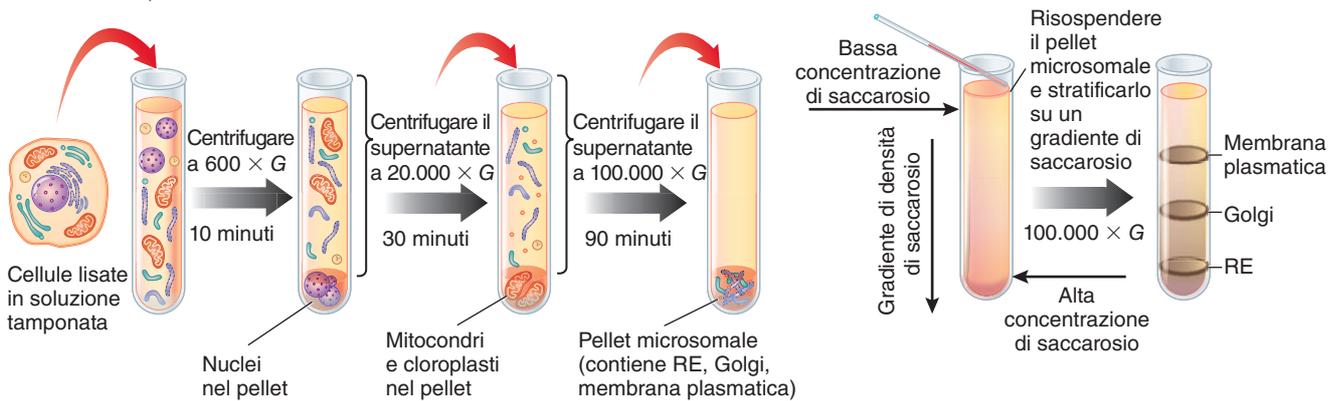
**te di densità.** Con questa procedura, la provetta da centrifuga viene riempita con una serie di soluzioni a densità decrescente. Ad esempio, possono essere usate soluzioni di saccarosio. La concentrazione del saccarosio è più alta sul fondo della provetta e diminuisce gradualmente, così da essere più bassa nella parte alta della provetta. Il pellet risospeso viene stratificato in cima al gradiente di densità. A causa della diversa densità degli organuli, ciascuno di essi migrerà durante la centrifugazione. Ciascun tipo di organulo formerà una banda in quella determinata posizione del gradiente di saccarosio, in cui la densità della soluzione è uguale a quella dell'organulo (FIG. 4-6c). Questi organuli purificati possono poi essere studiati per determinare quali tipi di proteine e altre molecole essi potrebbero contenere, o quali tipi di reazioni biochimiche avvengono al loro interno.

Gli anticorpi sono ampiamente utilizzati nei laboratori anche per rilevare proteine specifiche in frazioni subcellulari, mi-

**PERCHÉ SI USA?** Il frazionamento cellulare viene utilizzato per separare (frazionare) i componenti cellulari in funzione della loro dimensione e densità.



**(a) Centrifugazione.** A causa della forza centrifuga, le particelle molto grandi o molto dense precipitano sul fondo della provetta e formano un pellet.



**(b) Centrifugazione differenziale.**

**(c) Centrifugazione su gradiente di densità.**

**COME FUNZIONA?** Le cellule vengono rotte in un frullatore. La miscela risultante (omogenato cellulare) viene poi centrifugata. Come risultato della forza centrifuga, i componenti cellulari più pesanti, i nuclei, formano un sedimento (pellet) sul fondo della provetta. Il supernatante (il liquido posizionato sopra al pellet) può essere centrifugato a una velocità maggiore. I componenti più pesanti presenti nel supernatante, come mitocondri e cloroplasti, formano a loro volta un pellet e il supernatante può essere centrifugato a una velocità ancora maggiore. Il processo può essere ripetuto parecchie volte. I pellet possono essere ulteriormente purificati mediante centrifugazione in gradiente di densità (vedi il testo per spiegazioni più dettagliate).

**Figura 4-6** Frazionamento cellulare

surare i loro livelli intracellulari e studiare come interagiscono con altre proteine. Un'applicazione che viene utilizzata per identificare proteine si basa sull'impiego di anticorpi che ricoprono microsfere di polimeri che possono legarsi e funzionare insieme alle proteine di interesse (FIG. 4-7). Per esempio, un anticorpo che è specifico per una subunità proteica del microtubulo può essere utilizzato per identificare altre proteine che si legano ai microtubuli e che ne regolano l'attività. Le microsfere rivestite di anticorpi possono essere aggiunte ad un estratto cellulare (o ad una frazione cellulare purificata) e in seguito lavate diverse volte per rimuovere tutte le sostanze presenti nell'estratto che non si sono legate all'anticorpo legato alla subunità proteica del microtubulo. Le proteine che invece rimangono attaccate possono essere staccate dall'anticorpo e analizzate per determinarne l'identità.

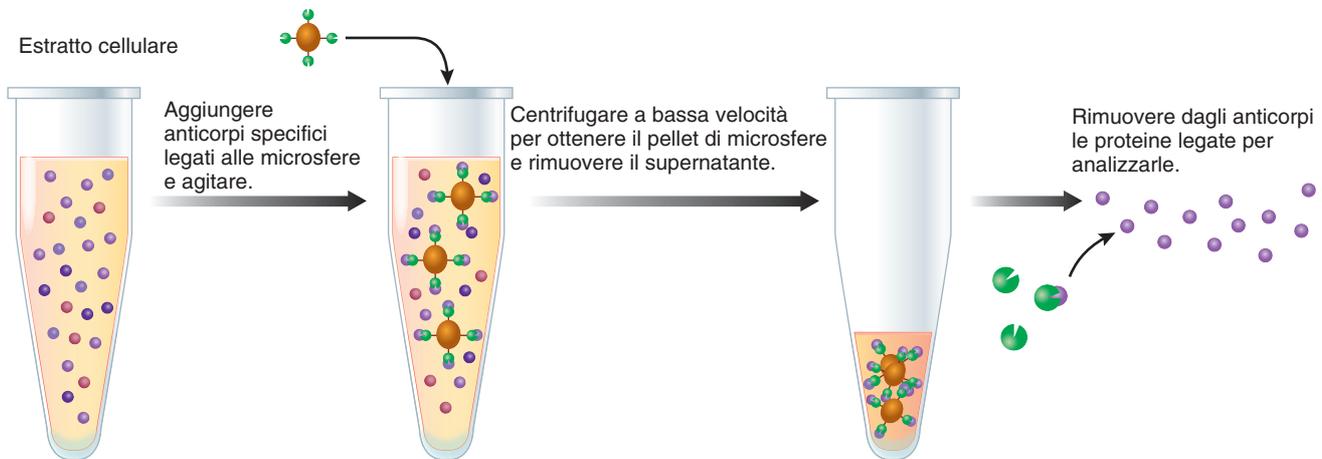
I biologi cellulari usano anche metodi genetici insieme alla microscopia o metodi biochimici per collegare le proteine

cellulari alle loro funzioni. Quando una proteina è stata identificata come una componente critica in una struttura cellulare, i ricercatori possono utilizzare metodi di ingegneria genetica per alterare o eliminare il gene che codifica per la proteina che, effettivamente "spegne" la sua attività. Confrontando le differenze tra le cellule contenenti la proteina geneticamente modificata rispetto alle cellule normali, i ricercatori possono acquisire conoscenze sulla sua funzione e comprendere come essa interagisce con le altre proteine cellulari.

**VERIFICA 4.2**

- **COLLEGARE** In che modo la risoluzione limita l'efficacia di ingrandimento che può essere ottenuta con la microscopia?
- Quali sono i vantaggi di utilizzare metodi diversi per collegare la struttura e la funzione delle cellule? Fare degli esempi.

**PERCHÉ SI USA?** Un anticorpo è una proteina che deriva dal sistema immunitario che può legarsi con alta specificità a una piccola parte di un'altra proteina. Gli anticorpi sono ampiamente utilizzati per identificare la localizzazione di una specifica proteina in una cellula mediante microscopia a immunofluorescenza. I metodi di immunoprecipitazione utilizzano anticorpi per isolare e purificare una proteina specifica in una miscela complessa di proteine presenti in una frazione cellulare.



**COME SI FA?** Le cellule sono disgregate e frazionate. Si sospende una frazione solubile in una soluzione tampone. Si aggiunge un anticorpo che è specifico per la proteina di interesse legato covalentemente a microsfele di polimero. Si permette alla proteina di legarsi agli anticorpi specifici e poi si centrifuga a bassa velocità (inferiore a  $1000 \times G$ ) per raccogliere il pellet contenente le microsfele con la proteina legata all'anticorpo. Dopo aver lavato il pellet per rimuovere le proteine non legate, si separano gli anticorpi dalle proteine legate e queste ultime, una volta rimosse, vengono sottoposte ad analisi biochimiche.

Figura 4-7 Immunoprecipitazione

## 4.3 CELLULE PROCARIOTICHE ED EUCARIOTICHE

### OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

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

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

### Le cellule procariotiche non contengono organuli circondati da membrane

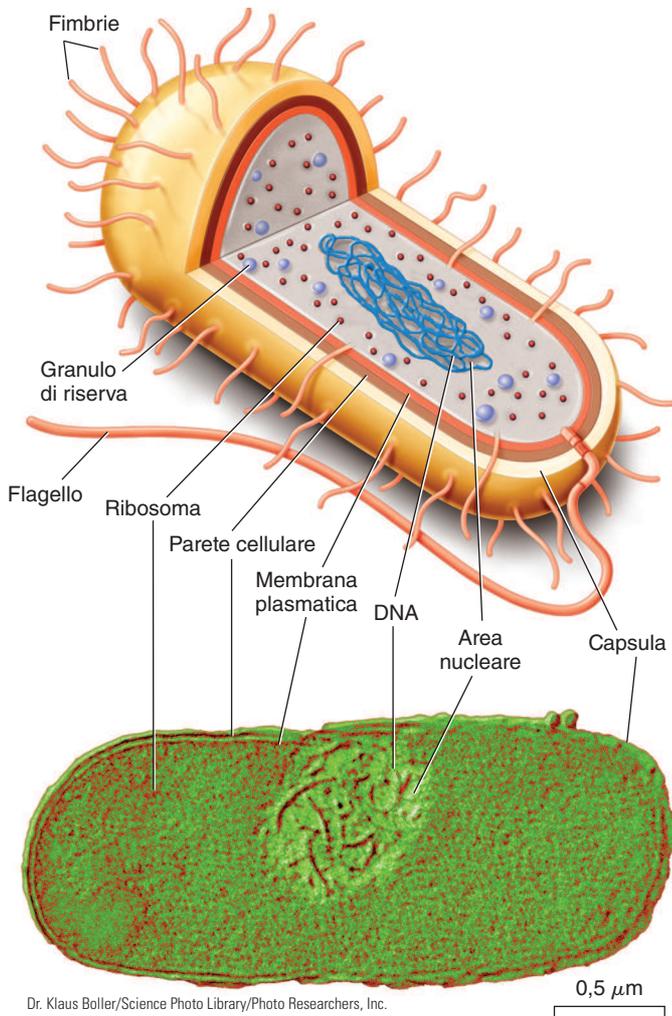
Le cellule procariotiche sono tipicamente più piccole di quelle eucariotiche. Infatti, il diametro medio di una cellula procariotica è solo un decimo di quello di una cellula eucariotica. Nelle cellule procariotiche, il DNA non è racchiuso all'interno di un nucleo, ma è localizzato in una regione limitata della cellula, detta **area nucleare**, o **nucleoide**. L'area nucleare non è delimitata da una membrana (FIG. 4-8), a differenza del nucleo delle cellule eucariotiche. Il termine *procariote*, che significa "prima del nucleo", si riferisce a questa differenza fonda-

mentale tra le cellule procariotiche ed eucariotiche. Anche altri tipi di organuli delimitati da membrana non sono presenti nelle cellule procariotiche.

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

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

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



Dr. Klaus Boller/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

#### Figura 4-8 Struttura di una cellula procariotica

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

### Sistemi di membrane dividono le cellule eucariotiche in compartimenti

Le cellule eucariotiche sono caratterizzate dalla presenza di organuli delimitati da membrane altamente organizzati, incluso un **nucleo**, prominente, che contiene il DNA, il materiale ereditario. Il termine *eucariote* significa "vero nucleo". I primi biologi credevano che le cellule fossero costituite da un gel omogeneo, detto *protoplasma*. Con l'introduzione del microscopio elettronico e di altri moderni strumenti di ricerca, è stato possibile migliorare la conoscenza dell'ambiente interno della cellula. Ora sappiamo che la cellula è altamente organizzata e complessa (FIGG. 4-9 e 4-10). La cellula eucariotica possiede una sua centrale di controllo, un sistema interno di trasporto, impianti energetici, fabbriche per la produzione di materiali essenziali, impianti di impacchettamento e persino un sistema di "autodistruzione".

I biologi chiamano la porzione di protoplasma al di fuori del nucleo **citoplasma** mentre quella all'interno del nucleo viene chiamata **nucleoplasma**. Molti organuli sono sospesi nella componente fluida del citoplasma, normalmente chiamata **citosol**. Le proteine eucariotiche sono sintetizzate nel compartimento citoplasmatico dai ribosomi. Questi grandi complessi macromolecolari possono funzionare come compo-

nenti del citosol quando producono proteine solubili. In alternativa, possono essere solidamente vincolati alle superfici citosoliche delle membrane, dove formano proteine che sono o adese a membrane o racchiuse in compartimenti delimitati da membrane. Pertanto, il termine *citoplasma* include sia il citosol che tutti gli organuli, eccetto il nucleo.

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

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

### Le proprietà particolari delle membrane biologiche permettono alle cellule eucariotiche di svolgere molte funzioni diverse

Le membrane cellulari hanno proprietà particolari che permettono agli organuli da esse delimitati di svolgere diverse funzioni. Ad esempio, poiché le membrane non possono mai avere estremità libere, gli organuli racchiudono sempre almeno uno spazio interno, o compartimento. Tali compartimenti circoscritti da membrane fanno sì che alcune attività cellulari siano localizzate all'interno di regioni cellulari specifiche. I reagenti concentrati in una piccola parte del volume cellulare vengono a contatto tra loro più facilmente e la velocità di reazione può di conseguenza aumentare notevolmente. Questi compartimenti servono anche per tenere alcuni composti particolarmente reattivi separati dalle altre parti della cellula, che potrebbero essere da questi danneggiate. La divisione in compartimenti permette, inoltre, che possano avvenire contemporaneamente attività diverse.

Le membrane funzionano anche come superfici di lavoro cellulare. Ad esempio, sono numerose le reazioni chimiche cellulari svolte da enzimi legati alle membrane. Organizzando gli enzimi che regolano le fasi successive di una serie di reazioni in posizioni vicine sulla superficie di una membrana, alcune reazioni chimiche a catena possono avvenire con maggiore rapidità.

Le membrane permettono anche di immagazzinare energia. La membrana costituisce una barriera assimilabile a una diga fluviale. Come sarà discusso nel Capitolo 5, tra i due lati della membrana esiste sia una differenza di carica elettrica che una differenza di concentrazione. Tali differenze costituiscono un *gradiente elettrochimico*. Gradienti di questo tipo immagazzinano energia in forma di *energia potenziale* (vedi Capitolo 7). Quando le particelle di una sostanza passano attraverso la membrana dal lato ad alta concentrazione a quello a bassa concentrazione, la cellula può trasformare parte della loro

SOLOMON • MARTIN • MARTIN • BERG

# Fondamenti di Biologia

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**.

