

Comprende versione

ebook



SOLOMON • MARTIN • MARTIN • BERG

Biologia

VII edizione



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

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 Petrucci 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

ISBN 978-88-7959-940-5

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

Barbara COSTA

Università degli Studi di Pisa

Chiara DONATI

Università degli Studi di Firenze

Giuseppe FIERMONTE

Università degli Studi di Bari

Guido FLAMINI

Università degli Studi di Pisa

Carmen FORMISANO

Università degli Studi di Napoli Federico II

Carla GENTILE

Università degli Studi di Palermo

Emilio HIRSCH

Università degli Studi di Torino

Marcello NICOLETTI

Università degli Studi di Roma - La Sapienza

Francesco NONNIS MARZANO

Università degli Studi di Parma

Paola PALANZA

Università degli Studi di Parma

Stefano PARMIGIANI

Università degli Studi di Parma

Daniela RIGANO

Università degli Studi di Napoli Federico II

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:

Paolo Audisio, Maria Laura Colombo, Donatella Degl'Innocenti,
Vittoria Di Martino, Mario Felaco, Elio Messi, Tomaso Patarnello

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.

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 CINQUE: La diversità della vita

- 23 Comprendere la diversità: la sistematica **474**
- 24 Virus e agenti subvirali **495**
- 25 Batteri e archeobatteri **511**
- 26 Protisti **533**
- 27 Le piante senza semi **557**
- 28 Le piante con semi **578**
- 29 Funghi **597**
- 30 Un'introduzione alla diversità animale **622**
- 31 Spugne, cnidari, ctenofori e protosomi **635**
- 32 Deuterostomi **670**

PARTE SEI: Struttura e processi vitali nelle piante

- 33 Struttura, crescita e sviluppo delle piante **704**
- 34 Struttura e funzione della foglia **723**
- 35 Struttura del fusto e trasporto **739**
- 36 Radici e nutrizione minerale **756**
- 37 La riproduzione nelle angiosperme **776**
- 38 Crescita e sviluppo delle piante **797**

PARTE SETTE: Struttura e processi vitali negli animali

- 39 Struttura e funzioni degli animali: un'introduzione **815**
- 40 Protezione, sostegno e movimento **836**
- 41 Segnalazione neurale **854**
- 42 Regolazione neurale **876**
- 43 Sistemi sensoriali **905**
- 44 Trasporto interno **930**
- 45 Il sistema immunitario: la difesa interna **956**
- 46 Scambi gassosi **985**
- 47 Elaborazione del cibo e nutrizione **1004**
- 48 Osmoregolazione ed eliminazione dei rifiuti metabolici **1026**
- 49 Regolazione endocrina **1044**
- 50 La riproduzione **1068**
- 51 Sviluppo animale **1098**
- 52 Comportamento animale **1118**

PARTE OTTO: Le interazioni della vita: l'ecologia

- 53 Introduzione all'ecologia: ecologia delle popolazioni **1144**
- 54 Ecologia delle comunità **1164**
- 55 Ecosistemi e biosfera **1187**
- 56 Ecologia e biogeografia **1208**
- 57 Diversità biologica e biologia della conservazione **1232**

Indice analitico **I-1**

Appendice A: Tavola periodica degli elementi
Appendice B: Classificazione degli organismi
Appendice C: Comprendere i termini biologici
Appendice D: Abbreviazioni
Appendice E: Risposte
Glossario



I contenuti online sono disponibili previa registrazione nell'area riservata.



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 membrana 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 C₄ 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 monobrido 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**

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 del gene **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 Anthropoidea 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 CINQUE

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 Protisti 533

26.1 Diversità dei protisti 534

26.2 Come si sono evoluti gli eucarioti? 535

Mitocondri e cloroplasti si sono probabilmente originati per endosimbiosi 535

Si sta raggiungendo un consenso riguardo la classificazione degli eucarioti 535

26.3 Scavati 538

I diplomonadi sono piccoli flagellati per lo più parassiti 538

I parabasalidi sono endosimbionti anaerobi che vivono negli animali 538

Euglenoidi e tripanosomi hanno specie sia a vita libera che parassite 539

26.4 Cromalveolati 540

Quasi tutti i dinoflagellati fanno parte del plancton marino 540

Gli apicomplexi sono parassiti degli animali capaci di formare spore 541

I ciliati usano le ciglia per il movimento 542

Le muffe d'acqua producono cellule riproduttive biflagellate 543

Le diatomee sono stramenopili aventi gusci costituiti da due elementi 545

Le alghe brune sono stramenopili pluricellulari 545

Le alghe giallo-dorate sono prevalentemente organismi unicellulari biflagellati 546

26.5 Rizari 547

I foraminiferi estendono proiezioni citoplasmatiche che formano una struttura simile a una rete 547

Gli actinopodi emettono sottili assopodi 548

26.6 Archeoplastidi 548

Le alghe rosse non producono cellule mobili 548

Le alghe verdi presentano numerose caratteristiche simili alle piante superiori 549

26.7 Uniconti 549

Gli amebozoi sono uniconti con pseudopodi lobati 550
I coanoflagellati sono evolutivamente vicini agli animali 552

27 Le piante senza semi 557

27.1 Gli adattamenti delle piante alla vita sulla terra 558

Il ciclo vitale delle piante si alterna fra generazioni aploidi e diploidi 558

Oggi esistono quattro gruppi principali di piante 559

27.2 Briofite 562

I gametofiti dei muschi sono differenziati in "foglie" e "fusti" 562

I gametofiti delle epatiche possono essere tallosi o fogliosi 565

I gametofiti delle antocerote sono piante tallose di piccole dimensioni 566

Le briofite sono utilizzate negli studi sperimentali 566

Ricapitolazione: i dettagli dell'evoluzione delle briofite si basano su reperti fossili e su dati strutturali e molecolari 567

27.3 Le piante vascolari senza semi 568

I licopodi sono piccole piante con rizomi e corti rami eretti 569

Le felci sono un gruppo diversificato di piante vascolari produttrici di spore 569

Le psilofite sono classificate come felci ridotte 570

Gli equiseti sono una linea evolutiva di felci 571

Alcune felci e alcuni licopodi sono eterosporei 572

Le piante vascolari senza semi sono usate negli studi sperimentali 573

Le piante vascolari senza semi sono apparse più di 420 milioni di anni fa 574

28 Le piante con semi 578

28.1 Introduzione alle piante con seme 579

28.2 Le gimnosperme 580

Le conifere sono piante legnose che producono semi all'interno di coni 580

Il ciclo vitale dei pini rappresenta un tipico ciclo vitale delle conifere 582

Le cicadee hanno foglie composte e coni contenenti semi 583

Ginkgo biloba è l'unica specie vivente del suo phylum 584

Le gnetofite includono tre generi atipici 584

28.3 Le angiosperme 585

Le monocotiledoni e le dicotiledoni sono le due maggiori classi delle angiosperme 586

La riproduzione sessuale avviene nei fiori 586

Il ciclo vitale delle angiosperme è caratterizzato dalla doppia fecondazione 588

Semi e frutti si sviluppano dopo la fecondazione 590

Le angiosperme presentano numerosi adattamenti che spiegano il loro successo 590

La struttura dei fiori permette di comprendere il processo evolutivo 590

28.4 L'evoluzione delle piante con seme 591

Negli ultimi anni sono stati fatti grandi progressi nella comprensione dell'evoluzione delle angiosperme 591

Le angiosperme di base comprendono tre cladi 593

Le mesangiosperme comprendono magnoliidi, monocotiledoni e dicotiledoni 594

29 Funghi 597

29.1 Le caratteristiche dei funghi 598

I funghi assorbono i nutrienti dall'ambiente 598

I funghi posseggono pareti cellulari contenenti chitina 598

La maggior parte dei funghi è costituita da un intreccio di filamenti 598

29.2 La riproduzione dei funghi 599

Molti funghi si riproducono asessualmente 599

La maggior parte dei funghi si riproduce sessualmente 599

29.3 La diversità nei funghi 601

I funghi sono assegnati al clade degli opistoconti 601

Si sono evoluti diversi gruppi di funghi 601

I chitridiomyceti hanno spore flagellate 602

Gli zigomiceti si riproducono sessualmente formando zigospore 603

I microsporidi sono sempre stati un mistero tassonomico 605

I glomeromiceti sono simbiotici delle radici delle piante 605

Gli ascomyceti si riproducono sessualmente formando ascospore 607

I basidiomiceti si riproducono sessualmente formando basidiospore 608

29.4 L'importanza ecologica dei funghi 611

I funghi instaurano relazioni simbiotiche con alcuni animali 611

Le micorrize sono relazioni simbiotiche tra funghi e radici di piante 611

I licheni sono formati da due componenti: un fungo e un fotoautotrofo 613

29.5 L'importanza economica, biologica e medica dei funghi 615

I funghi vengono utilizzati per la produzione di bevande e di cibi 615

I funghi sono importanti in campo biologico e medico 616

I funghi sono usati per il biorecupero ambientale e per il controllo biologico degli infestanti 617

Alcuni funghi causano malattie negli uomini e negli animali 617

I funghi causano numerose e importanti malattie delle piante 618

30 Un'introduzione alla diversità animale 622

30.1 Le caratteristiche degli animali 623

30.2 Adattamento all'oceano, all'acqua dolce e agli ambienti terrestri 624

Gli habitat marini offrono molti vantaggi 624

Alcuni animali si sono adattati agli ambienti d'acqua dolce 624

La vita sulla terraferma richiede maggiori adattamenti 624

30.3 L'evoluzione animale 625

La sistematica molecolare aiuta i biologi a interpretare i reperti fossili 625

I biologi sviluppano ipotesi sull'evoluzione dello sviluppo 625

30.4 La ricostruzione della filogenesi animale 626

Gli animali mostrano due tipi principali di simmetria corporea 626

I piani corporei degli animali sono correlati al livello di sviluppo dei tessuti 627

La maggior parte degli animali possiede una cavità corporea rivestita dal mesoderma 628

Gli animali a simmetria bilaterale formano due cladi principali in base a differenze nello sviluppo 629

I biologi hanno identificato i principali cladi animali su basi strutturali, di sviluppo e sui dati molecolari 629

La segmentazione si è chiaramente evoluta tre volte 631

31 Spugne, cnidari, ctenofori e protostomi 635

31.1 Spugne, cnidari e ctenofori 636

Le spugne possiedono cellule con collare e altre cellule specializzate 636

Gli cnidari sono caratterizzati da particolari cellule urticanti 638

Gli ctenofori possiedono cellule adesive per catturare le prede 642

31.2 Lofotrococzi 643

I platelminti sono organismi acelomati a simmetria bilaterale 643

I nemertini sono caratterizzati dalla proboscide 646

I molluschi hanno un piede muscolare, un sacco dei visceri e un mantello 647

Gli anellidi sono vermi segmentati 651

I lofoforati si distinguono per un anello ciliato di tentacoli 653

I rotiferi sono caratterizzati da una corona di ciglia 655

31.3 Ecdisozoi 656

I vermi cilindrici sono di grande importanza ecologica 656

Gli artropodi sono caratterizzati da appendici articolate e da un esoscheletro di chitina 656

Le stelle cestino e le stelle serpentine costituiscono la più ampia classe di echinodermi 672

I ricci marini e i dollari della sabbia possiedono spine mobili 674

I cetrioli di mare sono animali allungati e poco attivi 674

32.3 I cordati: caratteristiche distintive 675

32.4 I cordati invertebrati 676

I tunicati sono animali marini comuni 676

Gli anfiossi mostrano chiaramente le caratteristiche dei cordati 676

I sistematici discutono sulla filogenesi dei cordati 677

32.5 Un'introduzione ai vertebrati 678

La colonna vertebrale è un carattere derivato dei vertebrati 678

La tassonomia dei vertebrati è un processo ancora in corso 680

32.6 I pesci senza mascelle 680

32.7 L'evoluzione delle mascelle e degli arti: i pesci con mascelle e i tetrapodi 682

La maggior parte dei pesci cartilaginei vive negli ambienti marini 682

I pesci a pinne raggiate hanno dato origine ai moderni pesci ossei 684

I discendenti dei pesci polmonati si spostarono sulla terraferma 685

Gli anfibi sono stati i primi vertebrati a colonizzare con successo le terre emerse 687

32.8 Gli amnioti: vertebrati terrestri 688

La nostra comprensione della filogenesi degli amnioti sta cambiando 689

I rettili possiedono molti adattamenti alla vita terrestre 689

I rettili viventi possono essere assegnati a diversi cladi 690

Le tartarughe possiedono gusci protettivi 691

Sauri e serpenti sono i rettili moderni più comuni 691

I tuatara somigliano grossolanamente ai sauri 693

I coccodrilli hanno un cranio allungato 693

Come sappiamo che gli uccelli sono realmente dinosauri? 693

Gli uccelli odierni sono adattati al volo 694

I mammiferi possiedono peli e ghiandole mammarie 696

I nuovi ritrovamenti fossili stanno modificando la nostra comprensione delle prime fasi dell'evoluzione dei mammiferi 696

I mammiferi odierni sono assegnati a tre sottoclassi 697

PARTE SEI

Struttura e processi vitali nelle piante

33 Struttura, crescita e sviluppo delle piante 704

33.1 Il corpo della pianta 705

Il corpo delle piante è costituito da cellule e da tessuti 705

Il sistema dei tessuti fondamentali è composto da tre tessuti semplici 705

Il sistema dei tessuti vascolari è costituito da due tessuti complessi 710

Il sistema dei tessuti tegumentali è costituito da due tessuti complessi 712

33.2 I meristemi delle piante 714

La crescita primaria avviene a livello dei meristemi apicali 715

La crescita secondaria avviene a livello dei meristemi laterali 715

33.3 Sviluppo della forma 716

Il piano e la simmetria della divisione cellulare influiscono sulla forma della pianta 717

L'orientamento delle microfibrille di cellulosa influisce sulla direzione dell'espansione cellulare 717

Il differenziamento cellulare dipende in parte dalla localizzazione della cellula 718

La morfogenesi avviene attraverso la definizione dello schema di sviluppo 719

34 Struttura e funzione della foglia 723

34.1 Forma e struttura delle foglie 724

La struttura della foglia è adattata per il massimo assorbimento della luce 724

34.2 Apertura e chiusura degli stomi 730

La luce blu induce l'apertura degli stomi 730

L'apertura e la chiusura degli stomi sono influenzate anche da altri fattori 731

34.3 Traspirazione e guttazione 731

Alcune piante essudano acqua in forma liquida 732

34.4 Abscissione delle foglie 733

In molte foglie, l'abscissione avviene in una zona di abscissione vicino alla base del picciolo 733

34.5 Foglie modificate 734

Le foglie modificate delle piante carnivore catturano gli insetti 734

35 Struttura del fusto e trasporto 739

35.1 Crescita e struttura del fusto 740

I fusti delle monocotiledoni e delle dicotiledoni erbacee differiscono nella struttura interna 740

I fusti delle piante legnose mostrano una crescita secondaria 742

35.2 Trasporto dell'acqua 748

Lo xilema trasporta l'acqua e i sali minerali 748

Il movimento dell'acqua può essere spiegato da una differenza di potenziale idrico 749

Il meccanismo della tensione-coesione è responsabile della trazione dell'acqua verso l'alto nel fusto 749

La pressione radicale spinge l'acqua dalla radice al fusto 751

35.3 Traslocazione degli zuccheri in soluzione 751

L'ipotesi del flusso sotto pressione spiega la traslocazione nel floema 751

36 Radici e nutrizione minerale 756

36.1 Struttura e funzione delle radici 757

Le radici possiedono una cuffia e dei peli radicali 757

La disposizione dei tessuti vascolari permette di distinguere le radici delle monocotiledoni da quelle delle dicotiledoni erbacee 758

Le piante legnose possiedono radici con crescita secondaria 761

Alcune radici sono specializzate per svolgere funzioni atipiche 762

36.2 Associazioni e interazioni delle radici 763

Le micorrize facilitano l'assunzione dei minerali essenziali da parte delle radici 765

I batteri rizobi fissano l'azoto nelle radici delle piante leguminose 766

36.3 Sistema suolo 767

Il suolo è composto da minerali inorganici, materia organica, aria e acqua 767

Gli organismi del suolo formano un ecosistema complesso 769

Il pH del suolo influenza le caratteristiche del suolo e la crescita delle piante 769

Il suolo fornisce la maggior parte dei minerali presenti nelle piante 770

Il suolo può essere danneggiato dall'uso improprio da parte dell'uomo 772

37 La riproduzione nelle angiosperme 776

37.1 Il ciclo vitale delle angiosperme 777

I fiori si sviluppano a livello dei meristemi apicali 777

Ogni parte di un fiore ha una funzione specifica 777

37.2 L'impollinazione 780

Molte piante possiedono meccanismi per impedire l'auto-impollinazione 780

Le angiosperme e i loro animali impollinatori sono andati incontro a coevoluzione 780

Alcune angiosperme dipendono dal vento per la dispersione del polline 782

37.3 La fecondazione e lo sviluppo del seme e del frutto 783

Solo nelle angiosperme si osserva un processo di doppia fecondazione 784

Lo sviluppo embrionale nel seme è un processo ordinato e prevedibile 784

Il seme maturo contiene una piantina embrionale e materiale di riserva 785

I frutti sono ovari maturi trasformati 786

Le modalità di dispersione dei semi sono molto variabili 788

37.4 La germinazione e le prime fasi di crescita 790

Alcuni semi non germinano immediatamente 791

Le prime fasi di crescita delle dicotiledoni e delle monocotiledoni mostrano aspetti caratteristici 791

37.5 La riproduzione asessuata nelle angiosperme 791

L'apomissia è la produzione di semi senza il processo sessuale 793

37.6 Un confronto tra riproduzione sessuata e asessuata 794

La riproduzione sessuata presenta alcuni svantaggi 794

38 Crescita e sviluppo delle piante 797

38.1 Tropismi 798

38.2 Ormoni vegetali e sviluppo 799

Gli ormoni vegetali agiscono mediante trasduzione del segnale 799

Le auxine promuovono l'allungamento cellulare 801

Le gibberelline inducono l'allungamento del fusto 803

Le citochinine inducono la divisione cellulare 804

L'etilene stimola l'abscissione e la maturazione dei frutti 805

L'acido abscissico promuove la dormienza dei semi 806

I brassinosteroidi sono ormoni steroidei presenti nelle piante 806

L'identificazione dell'universale segnale di promozione della fioritura resta elusivo 807

38.3 Segnali luminosi e sviluppo delle piante 807

Il fitocromo rileva la lunghezza del giorno 808

La competizione per la luce solare tra le piante che evitano l'ombra coinvolge il fitocromo 809

Il fitocromo è coinvolto in altri tipi di risposte alla luce, compresa la germinazione 810

Il fitocromo agisce mediante trasduzione del segnale 810

La luce influenza i ritmi circadiani 810

38.4 Risposte agli erbivori e ai patogeni 811

L'acido jasmonico attiva le difese nelle piante 812

Il metilsalicilato può indurre resistenza sistemica 812

39 Struttura e funzioni degli animali: un'introduzione 815

39.1 Tessuti, organi e apparati 816

I tessuti epiteliali rivestono il corpo e tappezzano le sue cavità 816

Le ghiandole sono costituite da cellule epiteliali 817

Le cellule epiteliali formano membrane 817

I tessuti connettivi sostengono altre strutture del corpo 817

Il tessuto muscolare è specializzato nella contrazione 822

Il tessuto nervoso controlla i muscoli e le ghiandole 823

Tessuti e organi formano gli apparati del corpo 824

39.2 Regolazione dell'ambiente interno 828

I sistemi a feedback negativo ristabiliscono l'omeostasi 828

Esistono anche alcuni sistemi a feedback positivo

nell'organismo 829

39.3 Regolazione della temperatura corporea 830

Gli ectotermi assorbono calore dall'ambiente circostante 830

Gli endotermi ricavano il calore dai processi metabolici 830

Molti animali rispondono in modo fisiologico ai cambiamenti della temperatura ambiente 833

40 Protezione, sostegno e movimento 836

40.1 Rivestimenti epiteliali 837

L'epitelio degli invertebrati può secernere una cuticola 837

La pelle dei vertebrati è importante nella protezione e nella regolazione della temperatura 837

40.2 Apparati scheletrici 838

Negli scheletri idrostatici, i fluidi corporei sono usati per trasmettere forze 838

I molluschi e gli artropodi hanno un esoscheletro non vivente 839

Gli scheletri interni sono in grado di crescere 839

Lo scheletro dei vertebrati è suddiviso in due parti principali 840

Un tipico osso lungo amplifica il movimento generato dai muscoli 840

Le ossa sono rimodellate per tutta la vita 841

Le articolazioni sono giunzioni tra le ossa 841

40.3 Contrazione muscolare 842

I muscoli presentano differenze tra i gruppi di invertebrati 842

I muscoli alari degli insetti sono adattati per la contrazione rapida 842

I muscoli scheletrici dei vertebrati agiscono antagonisticamente tra loro 843

Un muscolo di vertebrato può essere costituito da migliaia di fibre muscolari 843

La contrazione avviene quando i filamenti di actina e di miosina scorrono gli uni sugli altri 847

L'ATP fornisce l'energia per la contrazione muscolare 847

Il tipo di fibre muscolari determina la forza e la resistenza dei muscoli 849

Diversi fattori influenzano la forza della contrazione muscolare 849

Il muscolo liscio e quello cardiaco sono involontari 850

41 Segnalazione neurale 854

41.1 La segnalazione neurale: una panoramica 855

41.2 I neuroni e le cellule gliali 856

I neuroni ricevono stimoli e trasmettono segnali neurali 856

Determinate regioni del SNC producono nuovi neuroni 856

Gli assoni si aggregano a formare nervi e tratti 857

Le cellule gliali giocano un ruolo cruciale nelle funzioni neurali 857

41.3 La trasmissione dell'informazione lungo il neurone 859

Canali ionici e pompe mantengono il potenziale di riposo di un neurone 859

Gli ioni attraversano la membrana plasmatica per diffusione attraverso canali ionici 860

I gradienti che determinano il potenziale di riposo sono mantenuti dalle pompe ioniche 861

I segnali locali graduati variano di intensità 861

Gli assoni trasmettono segnali chiamati potenziali d'azione 861

Si genera un potenziale d'azione quando il voltaggio raggiunge un valore critico, noto come livello soglia 862

Il neurone si ripolarizza e ritorna al potenziale di riposo 863

Il potenziale d'azione è una risposta tutto o nulla 865

Un potenziale d'azione si autopropaga 865

Diversi fattori determinano la velocità di trasmissione di un potenziale d'azione 866

41.4 La trasmissione dell'informazione attraverso le sinapsi 867

I segnali che attraversano una sinapsi possono essere elettrici o chimici 867

I neuroni trasmettono segnali ad altre cellule per mezzo di neurotrasmettitori 867

I neurotrasmettitori si legano a recettori sulle cellule postsinaptiche 868

I recettori attivati possono inviare segnali eccitatori o inibitori 871

41.5 L'integrazione neurale 871

I potenziali postsinaptici sono sommati nel tempo e nello spazio 871

Dove avviene l'integrazione neurale? 872

41.6 I circuiti neurali: la segnalazione di informazioni complesse 872

42 Regolazione neurale 876

42.1 I sistemi nervosi degli invertebrati: tendenze nell'evoluzione 877

42.2 Una panoramica sul sistema nervoso dei vertebrati 878

42.3 L'evoluzione dell'encefalo dei vertebrati 879

Il rombencefalo si sviluppa in midollo allungato, ponte e cervelletto 880

Il mesencefalo è molto sviluppato in pesci e anfibi 880

Il prosencefalo dà origine al talamo, all'ipotalamo e al cervello 881

42.4 Il sistema nervoso centrale umano 882

Il midollo spinale trasmette gli impulsi da e verso l'encefalo 882

La parte più cospicua dell'encefalo umano è il cervello 883

Gli assoni della materia bianca del cervello collegano diverse parti dell'encefalo 886

Il corpo segue un ciclo circadiano di sonno-veglia 886

Il sistema limbico influenza gli aspetti emozionali del comportamento 890

L'apprendimento e la memoria implicano cambiamenti sinaptici a lungo termine 891

Il linguaggio coinvolge la comprensione e l'espressione 895

42.5 Il sistema nervoso periferico 895

Il sistema nervoso somatico aiuta il corpo ad adattarsi all'ambiente esterno 895

Il sistema nervoso autonomo regola l'ambiente interno 895

42.6 Gli effetti dei farmaci e delle droghe sul sistema nervoso 898

43 Sistemi sensoriali 905

43.1 Come funzionano i sistemi sensoriali 906

I recettori sensoriali ricevono informazioni 906

I recettori sensoriali trasducono l'energia 906

L'ingresso sensoriale è integrato a vari livelli 906

I recettori sensoriali sono classificati in base alla localizzazione degli stimoli o al tipo di energia che trasducono 908

43.2 Termocettori 909

43.3 Elettrocettori e recettori elettromagnetici 910

43.4 Nocicettori 910

43.5 Meccanocettori 910

I recettori tattili si trovano nella pelle 911

I propriocettori aiutano a coordinare i movimenti muscolari 912

Molti invertebrati possiedono recettori gravitazionali chiamati statocisti 912

Le cellule ciliate sono caratterizzate da stereociglia 913

Gli organi della linea laterale dei pesci forniscono un supporto alla vista 913

L'apparato vestibolare è responsabile del mantenimento dell'equilibrio 913

I recettori uditivi sono localizzati nella coclea 915

43.6 Chemocettori 918

I recettori del gusto rilevano molecole solubili del cibo 919

L'epitelio olfattivo è responsabile dell'olfatto 919

Molti animali comunicano mediante i feromoni 920

43.7 Fotorecettori 920

Gli invertebrati hanno diversi tipi di organi sensibili alla luce 920

Gli occhi dei vertebrati formano immagini nitide 921

La retina contiene coni e bastoncelli fotosensibili 923

La luce attiva la rodopsina 924

La visione del colore dipende da tre tipi di coni 925

L'integrazione dell'informazione visiva comincia nella retina 925

44 Trasporto interno 930

44.1 Tipi di sistemi circolatori 931

Molti invertebrati possiedono un sistema circolatorio aperto 931

Alcuni invertebrati possiedono un sistema circolatorio chiuso 932

I vertebrati hanno un sistema circolatorio chiuso 932

44.2 Sangue dei vertebrati 933

Il plasma è il componente fluido del sangue 933

I globuli rossi trasportano ossigeno 933

I globuli bianchi difendono il corpo dagli organismi patogeni 934

Le piastrine agiscono nella coagulazione del sangue 935

44.3 Vasi sanguigni dei vertebrati 936

44.4 Evoluzione del sistema circolatorio dei vertebrati 938

44.5 Cuore umano 940

Ogni battito cardiaco è iniziato da un pacemaker 941

Il ciclo cardiaco consiste nell'alternanza di periodi di contrazione e di rilasciamento 942

Il sistema nervoso regola la frequenza cardiaca 943

Il volume sistolico dipende dal ritorno venoso 944

La gittata cardiaca varia con le necessità del corpo 944

44.6 Pressione sanguigna 944

La pressione sanguigna varia nei diversi vasi sanguigni 946

La pressione sanguigna è attentamente regolata 946

44.7 Schema della circolazione 947

La circolazione polmonare ossigena il sangue 948

La circolazione sistemica trasporta il sangue ai tessuti 948

44.8 Sistema linfatico 949

Il sistema linfatico è costituito dai vasi linfatici e dal tessuto linfoide 949

Il sistema linfatico svolge un importante ruolo nell'omeostasi dei fluidi corporei 950

44.9 Malattie cardiovascolari 951

L'aterosclerosi si sviluppa progressivamente 951

L'aterosclerosi ha molti effetti 952

Le malattie cardiovascolari encefaliche possono essere trattate 952

Il rischio di malattie cardiovascolari può essere abbassato 953

45 Il sistema immunitario: la difesa interna 956

45.1 L'evoluzione delle risposte immunitarie 957

Gli invertebrati producono risposte immunitarie aspecifiche 957

I vertebrati producono risposte immunitarie aspecifiche e specifiche 958

45.2 Le risposte immunitarie aspecifiche nei vertebrati 959

Barriere fisiche impediscono alla maggior parte dei patogeni di penetrare nell'organismo 959

Le cellule del sistema immunitario aspecifico distruggono i patogeni 959

Le citochine sono importanti molecole di segnalazione 960

Il complemento determina la distruzione dei patogeni e induce l'infiammazione 961

L'infiammazione è una risposta protettiva 961

45.3 Le risposte immunitarie specifiche nei vertebrati 963

Molti tipi di cellule partecipano alle risposte immunitarie specifiche 963

Il complesso maggiore di istocompatibilità è responsabile del riconoscimento del self 965

45.4 L'immunità mediata da cellule 966

45.5 L'immunità mediata da anticorpi 967

Un tipico anticorpo è costituito da quattro catene polipeptidiche 967

Gli anticorpi sono raggruppati in cinque classi 968

Il legame antigene-anticorpo attiva altri meccanismi di difesa 970

Il sistema immunitario risponde a milioni di antigeni differenti 970

Gli anticorpi monoclonali sono altamente specifici 971

La memoria immunologica è responsabile dell'immunità a lungo termine 972

45.6 La risposta alle malattie, i deficit immunitari e le reazioni dannose 974

Le cellule cancerose eludono il sistema immunitario 974

L'immunodeficienza può essere ereditaria o acquisita 975

L'HIV è la causa principale dell'immunodeficienza acquisita negli adulti 976

In una malattia autoimmune, il corpo attacca i suoi stessi tessuti 978

L'incompatibilità Rh può determinare ipersensibilità 978

Le reazioni allergiche sono dirette contro comuni antigeni ambientali 979

Il rigetto dei trapianti è una risposta immunitaria contro il tessuto trapiantato 980

46 Scambi gassosi 985

46.1 Gli adattamenti per gli scambi gassosi nell'aria o nell'acqua 986

46.2 I diversi tipi di superfici respiratorie 986

La superficie corporea può essere adattata agli scambi gassosi 986

Il sistema dei tubi tracheali conduce direttamente l'aria alle cellule 986

Le branchie sono le superfici respiratorie di molti animali acquatici 986

I vertebrati terrestri scambiano i gas attraverso i polmoni 988

46.3 L'apparato respiratorio dei mammiferi 991

Le vie respiratorie conducono l'aria all'interno dei polmoni 991

Gli scambi gassosi avvengono negli alveoli polmonari 991

La ventilazione è realizzata dalla respirazione 992

La quantità di aria respirata può essere misurata 992

Gli scambi gassosi hanno luogo negli alveoli 992

Gli scambi gassosi avvengono nei tessuti 994

I pigmenti respiratori aumentano la capacità di trasportare ossigeno 995

L'anidride carbonica è trasportata principalmente in forma di ioni bicarbonato 996

La respirazione è regolata dai centri respiratori dell'encefalo 996

L'iperventilazione riduce la concentrazione di anidride carbonica 998

Voli ad alta quota o immersioni in profondità possono alterare l'omeostasi 998

Alcuni mammiferi sono adattati per le immersioni 998

46.4 La respirazione di aria inquinata 999

47 Elaborazione del cibo e nutrizione 1004

47.1 Stili e adattamenti nutrizionali 1005

Gli animali sono adattati al loro modo di nutrirsi 1005

Alcuni invertebrati hanno una cavità digerente con una sola apertura 1006

La maggior parte degli apparati digerenti degli animali ha due aperture 1007

47.2 Apparato digerente dei vertebrati 1007

L'elaborazione del cibo comincia nella bocca 1009

La faringe e l'esofago conducono il cibo allo stomaco 1009

Il cibo viene digerito meccanicamente ed enzimaticamente nello stomaco 1010

La maggior parte della digestione enzimatica ha luogo nell'intestino tenue 1011

Il fegato secreta la bile 1013

Il pancreas secreta enzimi digestivi 1013

I nutrienti sono digeriti durante il loro movimento lungo il tratto digerente 1013

I nervi e gli ormoni regolano la digestione 1014

L'assorbimento ha luogo principalmente attraverso i villi dell'intestino tenue 1015

L'intestino crasso elimina i rifiuti 1015

47.3 Nutrienti essenziali 1016

I carboidrati forniscono energia 1016

I lipidi forniscono energia e sono utilizzati per sintetizzare molecole biologiche 1017

Le proteine fungono da enzimi e da componenti strutturali delle cellule 1018

Le vitamine sono composti organici essenziali per il normale metabolismo 1018

I minerali sono nutrienti inorganici 1020

Gli antiossidanti inattivano molecole reattive 1020

I fitochimici giocano un ruolo importante nel mantenere lo stato di salute 1021

47.4 Metabolismo energetico 1021

Il metabolismo energetico è regolato da complesse vie di segnalazione 1022

L'obesità è un serio problema nutrizionale 1022

La denutrizione può causare gravi problemi di salute 1023

48 Osmoregolazione ed eliminazione dei rifiuti metabolici 1026

48.1 Mantenimento dell'equilibrio dei fluidi e degli elettroliti 1027

48.2 Rifiuti metabolici 1027

48.3 Osmoregolazione ed escrezione negli invertebrati 1028

Gli organi nefridiali sono specializzati per l'osmoregolazione e/o l'escrezione 1028

I tubuli malpighiani servono per la conservazione dell'acqua 1029

48.4 Osmoregolazione ed escrezione nei vertebrati 1030

I vertebrati d'acqua dolce devono liberarsi dell'eccesso d'acqua 1030

I vertebrati marini devono rimpiazzare i fluidi persi 1030

I vertebrati terrestri devono conservare l'acqua 1031

48.5 Apparato urinario dei mammiferi 1032

Il nefrone è l'unità funzionale del rene 1032

L'urina viene prodotta per filtrazione glomerulare, riassorbimento tubulare e secrezione tubulare 1035

L'urina diviene concentrata quando passa attraverso il tubulo renale 1037

L'urina è composta da acqua, rifiuti azotati e sali 1038

La funzione renale è regolata dagli ormoni 1038

49 Regolazione endocrina 1044

49.1 Una visione d'insieme della regolazione endocrina 1045

Il sistema endocrino e il sistema nervoso interagiscono per regolare le funzioni corporee 1045

L'attività endocrina è regolata da sistemi a feedback negativo 1045

Gli ormoni sono assegnati a quattro categorie chimiche 1046

49.2 I diversi tipi di segnalazione endocrina 1047

I neurormoni sono trasportati nel sangue 1047

Alcuni regolatori locali sono considerati ormoni 1047

49.3 Meccanismi di azione degli ormoni 1049

Gli ormoni liposolubili entrano nelle cellule bersaglio e ne attivano i geni 1049

Gli ormoni idrosolubili si legano a recettori sulla superficie cellulare 1050

49.4 La regolazione neuroendocrina degli invertebrati 1052

49.5 La regolazione endocrina dei vertebrati 1052

L'omeostasi dipende dalle concentrazioni normali degli ormoni 1052

L'ipotalamo regola l'ipofisi 1052

Il lobo posteriore dell'ipofisi rilascia ormoni ipofisari prodotti dall'ipotalamo 1053

Il lobo anteriore dell'ipofisi regola la crescita e altre ghiandole endocrine 1053

Gli ormoni tiroidei aumentano il tasso metabolico 1056

Le ghiandole paratiroidi regolano la concentrazione di calcio 1059

Gli isolotti pancreatici regolano la concentrazione del glucosio 1059

Le ghiandole surrenali aiutano l'organismo a fronteggiare le situazioni stressanti 1062

Sono noti molti altri ormoni 1064

50 La riproduzione 1068

50.1 Riproduzione asessuata e sessuata 1069

La riproduzione asessuata rappresenta una strategia efficiente 1069

La maggior parte degli animali si riproduce sessualmente 1069

La riproduzione sessuata aumenta la variabilità genetica 1070

50.2 Riproduzione umana: il maschio 1071

I testicoli producono gameti e ormoni 1071

Una serie di dotti immagazzina e trasporta gli spermatozoi 1073

Le ghiandole accessorie producono la parte fluida dello sperma 1073

Il pene consente il trasferimento degli spermatozoi nelle vie genitali femminili 1074

Il testosterone ha effetti multipli 1075

Ipotalamo, ipofisi e testicoli regolano l'attività riproduttiva maschile 1075

50.3 Riproduzione umana: la femmina 1076

Le ovaie producono gameti e ormoni sessuali 1077

Gli ovidotti trasportano l'oocita secondario 1078

L'utero consente lo sviluppo dell'embrione 1079

La vagina riceve gli spermatozoi 1079

Le strutture genitali esterne costituiscono la vulva 1079

Le mammelle sono gli organi preposti alla lattazione 1080

Ipotalamo, ipofisi e ovaie regolano l'attività riproduttiva femminile 1080

I cicli mestruali terminano alla menopausa 1083

La maggior parte dei mammiferi presenta cicli estrali 1085

50.4 Fecondazione, gravidanza e nascita 1085

La fecondazione è la fusione dello sperma e dell'uovo 1085

Gli ormoni sono necessari per mantenere la gravidanza 1086

Il processo della nascita dipende da un sistema di feedback positivo 1087

50.5 La risposta sessuale 1088

50.6 I metodi di controllo delle nascite e l'aborto 1089

Molti metodi di controllo delle nascite sono disponibili 1089

La maggior parte dei contraccettivi ormonali previene l'ovulazione 1090

I dispositivi intrauterini sono ampiamente utilizzati 1091

Altri comuni metodi contraccettivi sono il diaframma e il profilattico 1091

È possibile anche una "contraccezione d'emergenza" 1091

La sterilizzazione rende un individuo incapace di produrre prole 1092

I contraccettivi del futuro controlleranno i peptidi regolatori 1092

L'aborto può essere spontaneo o indotto 1092

50.7 Malattie a trasmissione sessuale 1093

51 Sviluppo animale 1098

51.1 Lo sviluppo della forma 1099

51.2 La fecondazione 1099

La prima tappa della fecondazione prevede il contatto e il riconoscimento 1099

La penetrazione dello spermatozoo è un processo controllato 1100

La fecondazione determina l'attivazione della cellula uovo 1101

Il pronucleo dello spermatozoo e quello della cellula uovo si fondono, ripristinando lo stato diploide 1101

51.3 La segmentazione 1101

La modalità di segmentazione è influenzata dalla quantità di vitello 1101

Nel corso della segmentazione vengono distribuiti i determinanti dello sviluppo 1103

La segmentazione fornisce il materiale di base per lo sviluppo 1104

51.4 La gastrulazione 1104

Le modalità di gastrulazione dipendono dalla quantità di vitello presente 1105

51.5 L'organogenesi 1107

51.6 Le membrane extraembrionali 1108

51.7 Lo sviluppo umano 1109

La placenta è un organo di scambio 1110

L'organogenesi inizia durante il primo trimestre di gravidanza 1112

Lo sviluppo del feto continua durante il secondo e il terzo trimestre 1112

Vari meccanismi possono causare nascite multiple 1112

L'embrione è influenzato da fattori ambientali 1113

Il neonato deve adattarsi al suo nuovo ambiente 1113

L'invecchiamento non è un processo uniforme 1113

52 Comportamento animale 1118

52.1 Comportamento e adattamento 1119

I comportamenti hanno costi e benefici 1119

I geni interagiscono con l'ambiente 1119

Il comportamento dipende da una maturazione fisiologica 1120

Molti schemi di comportamento dipendono da programmi motori 1121

52.2 Apprendimento: la modificazione del comportamento come risultato dell'esperienza 1121

Gli animali si abituano agli stimoli irrilevanti 1122

L'imprinting si verifica durante un periodo critico precoce 1122

Nel condizionamento classico un riflesso diventa associato a uno stimolo nuovo 1123

Nel condizionamento operante viene rinforzato il comportamento spontaneo 1124

La cognizione animale è controversa 1124

Il gioco può essere un esercizio di comportamento 1124

52.3 Risposte comportamentali agli stimoli ambientali 1125

I ritmi biologici regolano molti comportamenti 1125

I segnali ambientali inducono risposte fisiologiche che provocano la migrazione 1126

52.4 Comportamento alimentare 1127

52.5 Costi e benefici del comportamento sociale 1128

La comunicazione è necessaria per il comportamento sociale 1129

Le gerarchie di dominanza stabiliscono lo stato sociale 1130

Molti animali difendono un territorio 1131

Alcune società di insetti sono altamente organizzate 1132

52.6 Selezione sessuale 1133

Gli animali dello stesso sesso competono per i partner 1133

Gli animali scelgono partner di qualità 1134

La selezione sessuale favorisce i sistemi di accoppiamento basati sulla poliginia 1135

Alcuni animali si prendono cura dei propri piccoli 1135

52.7 Comportamento altruistico 1137

Il comportamento altruistico può essere spiegato in base alla fitness complessiva 1137

Il comportamento altruistico può avere spiegazioni alternative 1139

Alcuni animali aiutano individui non imparentati 1139

52.8 Cultura nelle società dei vertebrati 1139

Alcuni vertebrati presentano fenomeni di trasmissione culturale 1140

La sociobiologia spiega il comportamento sociale umano in termini di adattamento 1140

PARTE OTTO

Le interazioni della vita: l'ecologia

53 Introduzione all'ecologia: ecologia delle popolazioni 1144

53.1 Caratteristiche delle popolazioni 1145

Densità e dispersione sono caratteristiche importanti delle popolazioni 1145

53.2 Cambiamenti nelle dimensioni delle popolazioni 1147

La dispersione influisce sul tasso di crescita in alcune popolazioni 1147

Ciascuna popolazione ha un caratteristico potenziale biotico 1147

Nessuna popolazione può aumentare in modo esponenziale indefinitamente 1148

53.3 Fattori che influenzano le dimensioni di una popolazione 1149

I fattori densità-dipendenti regolano le dimensioni delle popolazioni 1149

I fattori densità-indipendenti sono generalmente abiotici 1152

53.4 Strategie di sopravvivenza 1153

Le life table e le curve di sopravvivenza indicano la mortalità e la sopravvivenza 1154

53.5 Metapopolazioni 1156

53.6 Popolazioni umane 1157

Non tutti i Paesi hanno lo stesso tasso di crescita 1158

La struttura di età di un Paese può essere usata per prevedere la crescita futura di una popolazione 1159

Il degrado ambientale è collegato con la crescita della popolazione e il consumo delle risorse 1160

54 Ecologia delle comunità 1164

54.1 La struttura e il funzionamento delle comunità 1165

Le interazioni nelle comunità sono spesso complesse e non immediatamente evidenti 1166

La nicchia descrive il ruolo ecologico di una specie nella comunità 1166

La competizione può essere intraspecifica o interspecifica 1168

La selezione naturale modella la forma del corpo e i comportamenti sia della preda che del predatore 1171

La simbiosi comporta strette associazioni tra le specie 1173

54.2 La forza e la direzione delle interazioni all'interno di una comunità 1176

Le altre specie di una comunità dipendono o sono notevolmente influenzate dalle specie chiave 1176
Le specie dominanti influenzano una comunità con le loro maggiori dimensioni o con la loro abbondanza 1177
La regolazione bottom-up e top-down degli ecosistemi 1177

54.3 La biodiversità delle comunità 1178

Gli ecologi cercano di spiegare il motivo per cui alcune comunità presentano più specie di altre 1179
La ricchezza di specie potrebbe favorire la stabilità delle comunità 1180

54.4 Lo sviluppo delle comunità 1182

Gli eventi di disturbo influenzano la successione e la ricchezza di specie 1183
Gli ecologi continuano a studiare la struttura delle comunità 1183

55 Ecosistemi e biosfera 1187

55.1 Flusso di energia attraverso gli ecosistemi 1188

Le piramidi ecologiche illustrano come funzionano gli ecosistemi 1190
La produttività degli ecosistemi è variabile 1190
Alcune tossine persistono nell'ambiente 1192
55.2 Cicli della materia negli ecosistemi 1193
L'anidride carbonica è la molecola fondamentale nel ciclo del carbonio 1194
I batteri e gli archeobatteri sono essenziali per il ciclo dell'azoto 1195
Il ciclo del fosforo manca di una componente gassosa 1197
L'acqua si sposta tra gli oceani, le terre emerse e l'atmosfera nel ciclo idrologico 1197

55.3 Fattori abiotici negli ecosistemi 1198

Il Sole riscalda la Terra 1199
L'atmosfera contiene svariati gas essenziali per gli organismi 1200
Gli oceani coprono la maggior parte della superficie terrestre 1202
Il clima influenza notevolmente gli organismi 1203
Gli incendi sono un fattore di disturbo frequente in alcuni ecosistemi 1204

55.4 Studio dei processi degli ecosistemi 1205

56 Ecologia e biogeografia 1208

56.1 Biomi 1209

La tundra: pianure fredde e acquitrinose dell'estremo nord 1209
La taiga o foresta boreale: foreste sempreverdi del nord 1211
La foresta temperata pluviale: clima fresco, nebbia densa e precipitazioni elevate 1211
Le foreste temperate decidue: una coltre di latifoglie 1212

Le praterie temperate: zone con precipitazioni moderate 1212
Il chaparral: una boscaglia di cespugli sempreverdi e piccoli alberi 1213

I deserti: ecosistemi aridi 1214

Le savane: praterie tropicali con alberi sparsi 1215

Esistono due tipi principali di foresta tropicale 1215

56.2 Ecosistemi acquatici 1218

Gli ecosistemi d'acqua dolce sono strettamente collegati agli ecosistemi terrestri e marini 1218

Gli estuari sono presenti dove l'acqua dolce e l'acqua marina si incontrano 1221

Gli ecosistemi marini dominano la superficie terrestre 1222

56.3 Ecotoni 1227

56.4 Biogeografia 1228

La superficie terrestre si divide in sei regni biogeografici 1228

57 Diversità biologica e biologia della conservazione 1232

57.1 Declino della biodiversità 1233

Le specie a rischio hanno alcune caratteristiche in comune 1234
Le attività umane contribuiscono al declino della diversità biologica 1236

57.2 Biologia della conservazione 1239

La conservazione *in situ* è la via migliore per preservare la diversità biologica 1239
La conservazione *ex situ* cerca di salvare le specie che si trovano sull'orlo dell'estinzione 1241
L'Endangered Species Act fornisce protezione legale alle specie e agli habitat 1242
Gli accordi internazionali proteggono le specie e gli habitat 1243

57.3 Deforestazione 1244

Perché le foreste pluviali tropicali stanno scomparendo? 1244
Perché le foreste boreali stanno scomparendo? 1245

57.4 Cambiamenti climatici 1246

I gas serra causano i cambiamenti climatici 1246
Quali possono essere gli effetti dei cambiamenti climatici? Futuro? 1250

Indice analitico I-1



I contenuti online sono disponibili previa registrazione nell'area riservata.



Appendice A: Tavola periodica degli elementi
Appendice B: Classificazione degli organismi
Appendice C: Comprendere i termini biologici
Appendice D: Abbreviazioni
Appendice E: Risposte
Glossario

Prefazione

La biologia è uno dei campi più dinamici e in rapida espansione dell'attività umana e coinvolge ogni aspetto della nostra vita, dalla salute al comportamento alle problematiche ambientali. L'attività dei biologi ci ha permesso di acquisire una grande conoscenza dei processi biologici e di renderci sempre più coscienti della nostra stretta interdipendenza con la grande varietà di organismi che condividono il pianeta con noi.

BIOLOGIA È UN TESTO ACCESSIBILE PER GLI STUDENTI

Fin dalla prima edizione di *Biologia*, ci siamo impegnati per rendere interessanti e accessibili agli studenti i numerosi fatti e principi della biologia. Desideriamo che gli studenti acquisiscano una maggiore coscienza della varietà delle forme di vita terrestri, della loro enorme adattabilità all'ambiente e delle loro correlazioni ecologiche ed evolutive. Inoltre, desideriamo che gli studenti comprendano il modo dinamico in cui la scienza lavora e apprezzino il contributo degli scienziati, le cui scoperte non contribuiscono soltanto alla conoscenza biologica, ma aiutano anche a programmare e proteggere il futuro del nostro pianeta.

Con questo fine, abbiamo cercato di realizzare un libro di piacevole lettura, ma anche accurato, interessante e comprensibile agli studenti. Abbiamo continuato, inoltre, a presentare la biologia come uno studio basato sulla ricerca di conoscenze. Molti docenti ritengono che si tratti di un metodo di apprendimento che gli studenti adottano in laboratorio nel corso dei loro esperimenti. La ricerca di laboratorio è senza dubbio parte integrante di tale metodo di apprendimento. Ma la ricerca è anche un modo di percorrere dei cammini di conoscenza al di fuori del laboratorio. In *Biologia* abbiamo sempre illustrato la storia delle scoperte scientifiche, compresi i dibattiti a esse correlati, per aiutare gli studenti a comprendere che la scienza è un processo (ovvero un campo d'indagine) oltre che un corpo di conoscenze (il prodotto dell'indagine).

In tutto il testo, si cerca di stimolare l'interesse mettendo i concetti in relazione a esperienze accessibili agli studenti. Aiutando gli studenti a fare simili connessioni, implementiamo la loro padronanza dei concetti generali. Il nostro auspicio è che l'effetto combinato di uno stile di scrittura accattivante e di approfondimenti interessanti riuscirà ad affascinare gli studenti e li invoglierà a continuare il loro studio della biologia.

PRESENTAZIONE DEL METODO DIDATTICO

In questa nuova edizione abbiamo rifinito il nostro efficace *metodo didattico*, basato su obiettivi di apprendimento e risultati. L'acquisizione di una certa padronanza in ambito

biologico è problematica, soprattutto perché la biologia è piena di concetti, che devono essere integrati in un'ampia rete di concetti biologici generali. Per aiutare gli studenti a familiarizzare con la materia, vengono forniti gli *Obiettivi di apprendimento* sia per il corso di Biologia nel suo complesso che per i paragrafi più importanti di ciascun capitolo. Alla fine di ogni paragrafo vengono fornite delle *Verifiche* basate sugli *Obiettivi di apprendimento*, di modo che gli studenti possano valutare le competenze acquisite. Alla fine di ciascun capitolo è fornito il *Sommario: concentrarsi sugli obiettivi di apprendimento*, organizzato in base agli *Obiettivi di apprendimento*. Al *Sommario* seguono le *Autoverifiche* (che includono domande a risposta multipla e disegni da completare). Tali autoverifiche includono le sezioni *Apprendere e comprendere* (domande a risposta multipla), *Applicare e analizzare* e *Valutare e sintetizzare*.

Strategie di apprendimento

Sono state utilizzate numerose strategie didattiche per facilitare l'apprendimento degli studenti:

- **NOVITÀ** Un *programma grafico* aggiornato e ampliato rinforza i concetti esposti nel testo e illustra processi complessi in chiari passaggi. Questa edizione presenta un maggior numero di figure del tipo *Esperimento chiave*, che incoraggiano gli studenti a valutare gli approcci investigativi dei ricercatori, sia nella ricerca classica che in quella moderna; la Figura 4-12 ne è un esempio. Un'altra novità di questa edizione è rappresentata dalla nuova veste grafica delle figure del tipo *Punto chiave*, nelle quali importanti concetti sono illustrati con diagrammi di flusso; ne sono esempi le Figure 4-11 e 4-15. Molte di queste figure presentano parti numerate che mostrano sequenze di eventi che fanno parte di processi biologici o di cicli vitali.
- Numerose fotografie, sia da sole sia combinate con disegni, aiutano gli studenti a capire i concetti unendo il "reale" con l'"ideale". La grafica usa sistemi come le *icone di orientamento*, che aiutano gli studenti a collocare le figure dettagliate in un contesto più ampio. Simboli e colori sono utilizzati in modo coerente per evitare confusione e per aiutare gli studenti a integrare i concetti. Per esempio, gli stessi quattro colori e le stesse forme sono utilizzati in tutto il testo per rappresentare guanina, citosina, adenina e timina. Analogamente, gli stessi colori sono utilizzati in maniera coerente nelle figure e nelle tabelle per indicare specifici cladi di organismi. Le figure del tipo *Metodo di ricerca* descrivono il motivo per cui i biologi utilizzano un particolare metodo e spiegano come questo venga eseguito. Ne sono esempi le Figure 4-7 e 15-7.
- **NOVITÀ** Sono state aggiunte numerose domande, molte delle quali sono designate con nomi specifici: *Predire*; *Collegare*; *Visualizzare*; *Connessione evolutiva*; *Interpretare i dati*; *Scienza, tecnologia e società*. Queste domande enfa-

tizzano il fatto che l'apprendimento è favorito attraverso molti approcci differenti.

- Gli inserti *Approfondimenti* approfondiscono argomenti di particolare rilevanza per gli studenti, come gli effetti del fumo, le esperienze traumatiche e il carcinoma mammario. Tali inserti rappresentano, inoltre, uno spunto per una discussione più dettagliata di argomenti di notevole interesse, come gli uomini primitivi di più piccole dimensioni, le piante più antiche e la formazione di carbone, le comunità idrotermali, il declino delle popolazioni di anfibii e il buco dell'ozono.
- Un elenco di *Concetti chiave* all'inizio di ogni capitolo fornisce una panoramica del capitolo e aiuta lo studente a focalizzare l'attenzione sui principi importanti discussi nel capitolo.
- Gli *Obiettivi di apprendimento* all'inizio di ogni paragrafo principale indicano cosa lo studente deve essere capace di fare per dimostrare padronanza dei concetti presentati in quel paragrafo.
- Ogni paragrafo principale è seguito da una *Verifica*, una serie di domande che valutano la comprensione chiedendo agli studenti di descrivere, spiegare, comparare e differenziare o illustrare concetti importanti. Tali domande fanno riferimento agli *Obiettivi di apprendimento* del paragrafo.
- I *Sottotitoli* dei paragrafi introducono e riassumono i concetti chiave che saranno presentati.
- I *Sommari di sequenza* all'interno del testo semplificano e riassumono in un riquadro le informazioni presentate. Ad esempio, i paragrafi che descrivono la circolazione sanguigna all'interno del corpo o i passaggi con cui le cellule assumono determinate sostanze sono seguiti da un *Sommario di sequenza* che elenca le strutture o i passaggi coinvolti.
- Numerose *tabelle*, molte delle quali illustrate, aiutano gli studenti a organizzare e riassumere il materiale presentato nel testo. Molte tabelle presentano codici cromatici.
- Un *Sommario: Concentrarsi sugli obiettivi di apprendimento*, presente alla fine di ogni capitolo, è realizzato sulla base degli *Obiettivi di apprendimento* del capitolo. Offre un riassunto degli argomenti trattati, nel quale le parole chiave evidenziate in grassetto aiutano gli studenti ad acquisire un lessico adeguato allo studio della biologia.
- **NOVITÀ** Le *Autoverifiche* presenti alla fine di ogni capitolo sono adesso organizzate secondo la tassonomia di Bloom, fornendo agli studenti l'opportunità di valutare la propria comprensione degli argomenti trattati nel capitolo. Le domande a risposta multipla della sezione *Apprendere e comprendere* rafforzano termini e concetti importanti. Le domande della sezione *Applicare e analizzare* sfidano gli studenti a integrare le proprie conoscenze. Le domande di livello superiore della sezione *Valutare e sintetizzare* incoraggiano gli studenti ad applicare i concetti appena appresi a nuove situazioni o a fare connessioni tra importanti concetti. Ogni capitolo contiene una o più domande del tipo *Connessione*

evolutiva e molti capitoli presentano una o più domande del tipo *Interpretare i dati*, che richiedono agli studenti di interpretare attivamente dati sperimentali presentati nel capitolo. Sono incluse, inoltre, domande del tipo *Predire*, *Collegare*, *Visualizzare* e *Scienza, tecnologia e società*. Le risposte alle *Autoverifiche* sono riportate nell'Appendice E.

- Il *Glossario* è più completo di qualsiasi altro e contiene precise definizioni dei termini; esso è utile soprattutto perché ci sono estesi richiami incrociati tra i termini.
- Il *Glossario* e le *Appendici* sono disponibili online ()

Obiettivi di apprendimento del corso

Gli studenti avranno acquisito padronanza della materia se alla fine del corso avranno raggiunto i seguenti *Obiettivi di apprendimento*:

- Progettare un esperimento per verificare una data ipotesi, usando le procedure e la terminologia del metodo scientifico.
- Descrivere la teoria cellulare e mettere in relazione la struttura e la funzione degli organelli cellulari sia nei procari che negli eucarioti.
- Descrivere i meccanismi dell'evoluzione, spiegare perché la teoria dell'evoluzione è il concetto unificante della biologia e descrivere il principio di selezione naturale come principale fattore del cambiamento evolutivo.
- Spiegare il ruolo dell'informazione genetica in tutte le specie e descrivere gli effetti che le applicazioni della genetica hanno sulla società.
- Descrivere i principali meccanismi attraverso cui le cellule e gli organismi trasferiscono le informazioni, incluso l'uso di acidi nucleici nella trasmissione genetica dell'informazione, la trasduzione del segnale, i segnali chimici (come ormoni e feromoni), i segnali elettrici (come l'impulso nervoso), i suoni e le immagini.
- Fornire esempi (a vari livelli di complessità) di interazioni tra i sistemi biologici che ne illustrino l'interdipendenza.
- Spiegare in che modo ogni data struttura è correlata alla propria funzione.
- Argomentare a favore o contro la classificazione degli organismi in tre domini e più regni o supergruppi, caratterizzando ciascuno di questi cladi; sulla base delle proprie conoscenze di genetica ed evoluzione, fornire esempi specifici dell'unità e della diversità degli organismi nei differenti domini e supergruppi.
- Confrontare gli adattamenti strutturali, i processi vitali e i cicli vitali di procarioti, protisti, funghi, piante e animali.
- Definire l'*omeostasi* e fornire esempi di meccanismi regolatori, inclusi i sistemi a feedback.
- Tracciare il flusso di materia ed energia attraverso una cellula fotosintetica e una cellula non fotosintetica, e attraverso la biosfera, confrontando il ruolo di produttori, consumatori e decompositori.
- Descrivere lo studio dell'ecologia a livello di singolo organismo, popolazione, comunità ed ecosistema.

COSA C'È DI NUOVO: UNA VISIONE D'INSIEME DI BIOLOGIA

Cinque temi principali si intrecciano in tutto il libro: l'evoluzione della vita, la trasmissione dell'informazione biologica, il flusso di energia attraverso i sistemi viventi, le interazioni tra i sistemi biologici e l'interrelazione tra struttura e funzione. Introducendo i concetti della biologia moderna spieghiamo come questi temi sono connessi e come la vita dipenda da essi.

I docenti presentano gli argomenti principali di un corso di biologia di base in modi e ordini diversi. Per questa ragione, abbiamo attentamente organizzato le otto parti del libro in modo tale che essi non debbano dipendere dall'ordine delle parti e dei capitoli. Una tale organizzazione flessibile fa sì che le otto parti e i corrispondenti 57 capitoli possano essere presentati in qualsiasi ordine senza perdere le loro caratteristiche pedagogiche. Il Capitolo 1, che presenta allo studente i principi fondamentali della biologia, fornisce un adeguato punto di partenza per successive discussioni, sia che l'insegnante preferisca partire da una visione d'insieme e procedere verso il particolare, sia viceversa.

In questa edizione, come nelle precedenti, abbiamo cercato di presentare in modo accurato e aggiornato ogni argomento, oltre ad arricchire l'iconografia con numerose nuove figure. Le seguenti brevi presentazioni delle otto parti del libro forniscono una visione generale dei cambiamenti introdotti in questa edizione.

Parte 1 L'organizzazione della vita

I sei capitoli che costituiscono la Parte 1 tendono a fornire agli studenti i principi di base della biologia e i concetti della chimica e della biologia cellulare che rappresentano i fondamenti su cui si basa la restante parte del libro. Il Capitolo 1 parte con una discussione sulle promesse e le sfide della ricerca sulle cellule staminali e in seguito introduce i principali temi del libro: evoluzione, trasmissione dell'informazione, trasferimento dell'energia, interazioni nei sistemi biologici e interrelazione tra struttura e funzione. Il Capitolo 1 esamina quindi vari concetti biologici fondamentali e la natura del procedimento scientifico, includendo una discussione sulla biologia dei sistemi. I Capitoli 2 e 3 riguardano il livello di organizzazione molecolare e pongono le basi di chimica necessarie per la comprensione dei processi biologici. I Capitoli 4, 5 e 6 si concentrano sul livello di organizzazione cellulare, includendo la struttura e la funzione delle cellule, le membrane cellulari e la segnalazione cellulare. Questi capitoli sono stati revisionati in modo da porre maggiore enfasi sulla natura interdisciplinare della ricerca cellulare e ampliare la trattazione del trasporto tra nucleo e citoplasma e del percorso delle proteine attraverso il sistema di endomembrane.

Parte 2 Il flusso di energia attraverso gli organismi viventi

Poiché tutte le cellule viventi richiedono energia per i loro processi vitali, il flusso di energia attraverso gli organismi viven-

ti, che comporta la cattura dell'energia e la sua conversione in forme utilizzabili, rappresenta un argomento fondamentale di *Biologia*. Il Capitolo 7 esamina come le cellule catturano, trasferiscono, immagazzinano e utilizzano l'energia. I Capitoli 8 e 9 discutono gli adattamenti metabolici con i quali gli organismi ottengono e utilizzano l'energia con la respirazione cellulare e la fotosintesi.

Parte 3 La continuità della vita: la genetica

Gli otto capitoli che costituiscono la Parte 3 sono stati aggiornati e ampliati. Questa parte inizia con una presentazione della mitosi e della meiosi nel Capitolo 10. Il Capitolo 11 tratta la genetica mendeliana e i relativi modelli di ereditarietà. Quindi l'attenzione viene rivolta alla struttura e alla replicazione del DNA nel Capitolo 12. Il Capitolo 13 presenta una discussione sulla sintesi dell'RNA e delle proteine e include nuove informazioni su come la piccola percentuale di DNA che codifica per polipeptidi sia correlata alla percentuale molto maggiore del genoma che viene espressa. Sono state introdotte nuove informazioni derivanti dal progetto ENCODE, che stabilisce che la gran parte del genoma codifica per diverse classi di RNA non codificanti, inclusi microRNA e lunghi RNA non codificanti. Le funzioni regolative di nuova scoperta di tali RNA sono investigate più a fondo nel Capitolo 14, che comprende anche nuove informazioni su promotori, enhancer e silencer eucariotici, oltre che sull'eredità epigenetica. Il Capitolo 15 è dedicato alla tecnologia del DNA e alla genomica; esso include una discussione ampliata sul sequenziamento rapido del DNA e sull'importanza dei database genici come strumenti utili per la comprensione della regolazione genica, delle funzioni geniche e dell'evoluzione molecolare. Questi capitoli forniscono le informazioni necessarie per affrontare la genetica umana e l'analisi del genoma umano nel Capitolo 16, che include nuovi paragrafi sull'imprinting genomico e sugli studi di associazione genomica su larga scala. Nel Capitolo 17 viene introdotto il ruolo dei geni nello sviluppo, enfatizzando gli studi su specifici organismi modello che hanno permesso progressi spettacolari in questo campo; i cambiamenti in questo capitolo includono nuovo materiale sulle cellule staminali pluripotenti indotte e una visione a tutto tondo del cancro e della sua correlazione con la segnalazione cellulare che è stata sviluppata attraverso l'applicazione degli studi di associazione genomica su larga scala e del sequenziamento di interi genomi.

Parte 4 La continuità della vita: l'evoluzione

Benché l'evoluzione, rappresentando una pietra miliare della biologia, sia il filo conduttore in tutto il libro, la Parte 4 esamina a fondo i concetti evolutivi. Viene presentata la storia della scoperta della teoria dell'evoluzione, i meccanismi con i quali avviene e i metodi per studiarla e verificarla. Il Capitolo 18 introduce l'evoluzione darwiniana e presenta le prove scientifiche che la supportano. Nel Capitolo 19 l'evoluzione è esaminata a livello di popolazione. Nel Capitolo 20 viene descritta l'evoluzione di nuove specie e sono discussi gli aspetti della macroevoluzione. Il Capitolo 21 riassume la storia evolutiva della

vita sulla Terra, mentre nel Capitolo 22 è presentata l'evoluzione dei primati, incluso l'uomo. Sono esaminati nuovi reperti molecolari e fossili, compresi quelli relativi ai parenti dell'uomo di recente scoperta, come i Denisovani (una specie affine ai Neandertal) e *Australopithecus sediba*.

Parte 5 La diversità della vita

Enfatizzando l'approccio cladistico, viene utilizzata un'impalcatura evolucionistica per la discussione di ciascun gruppo di organismi. Vengono presentate le ipotesi attuali su come i vari gruppi di organismi siano correlati. Il Capitolo 23 è stato aggiornato in modo da riflettere gli effetti della ricerca recente sulla sistematica. In questo capitolo si discute del *perché* e del *come* vengono classificati gli organismi. Nuove scoperte ci hanno consentito di chiarire ulteriormente le connessioni tra storia evolutiva e sistematica. Il Capitolo 24 ora è dedicato esclusivamente ai virus e agli agenti subvirali. Sono state aggiornate e ampliate le informazioni su virus giganti, origini virali, importanza evolutiva dei virus e ricerca recente sui virus. Il Capitolo 25 tratta i procarioti, che includono batteri e archeobatteri. Sono state ampliate le informazioni su evoluzione, struttura, ecologia e filogenesi degli archeobatteri. Sono discusse le implicazioni della ricerca sul microbiota umano ed è stata ampliata la discussione sulla resistenza agli antibiotici. Il Capitolo 26 descrive i protisti nel contesto dei cinque "supergruppi" di eucarioti. I Capitoli 27 e 28 presentano i membri del regno delle piante; il Capitolo 27 considera l'evoluzione delle piante terrestri e delle piante vascolari senza semi. Il Capitolo 28 include la discussione dell'origine e dell'evoluzione iniziale delle angiosperme. Il Capitolo 29 è dedicato ai funghi. I Capitoli da 30 a 32 trattano la diversità degli animali. Le discussioni sulle relazioni filogenetiche sono state ampliate in modo da riflettere la ricerca recente.

Parte 6 Struttura e processi vitali nelle piante

La Parte 6 introduce gli studenti all'affascinante mondo delle piante. Viene sottolineata la correlazione tra struttura e funzione nelle cellule delle piante e nei loro tessuti, organi e singoli organismi. Nel Capitolo 33 si introducono struttura, crescita e differenziamento delle piante nel contesto di divisione cellulare, espansione cellulare, differenziamento cellulare, colture tissutali, morfogenesi, formazione del piano corporeo, informazioni posizionali e mutanti di *Arabidopsis*. I Capitoli da 34 a 36 trattano gli adattamenti strutturali e fisiologici di foglie, fusti e radici; questi capitoli includono una trattazione approfondita dei sistemi di trasporto nelle piante. Il Capitolo 37 descrive la riproduzione nelle angiosperme, includendo la trattazione di riproduzione asessuata, fiori, frutti e semi. Il Capitolo 38 illustra le risposte di crescita e la regolazione dei processi di accrescimento. Vengono presentate le ultime scoperte derivanti dalla continua esplosione di conoscenza nell'ambito della biologia delle piante, in particolare a livello molecolare.

Parte 7 Struttura e processi vitali negli animali

Nella Parte 7 è posta grande enfasi sulla fisiologia comparata degli animali, illustrando gli adattamenti strutturali, funzionali e comportamentali che aiutano gli animali a far fronte alle sfide dell'ambiente. Abbiamo utilizzato un approccio comparativo per valutare come i diversi gruppi animali hanno risolto problemi simili e diversi. Il Capitolo 39 tratta i tessuti fondamentali e gli apparati dell'organismo animale, l'omeostasi e come gli animali regolano la loro temperatura corporea. Il Capitolo 40 illustra tegumenti, scheletro e muscoli e loro funzioni. I Capitoli 41–43 presentano la segnalazione neurale, la regolazione neurale e la ricezione sensoriale. I Capitoli 44–51 presentano la comparazione tra i differenti gruppi animali nelle modalità di espletamento di specifici processi vitali, come il trasporto interno, la difesa interna, gli scambi gassosi, la digestione, la riproduzione e lo sviluppo. Ognuno di questi capitoli illustra gli adattamenti umani a tali processi. La Parte 7 si chiude con una discussione sugli adattamenti comportamentali nel Capitolo 52. Sulla base di risultati recenti è stato aggiornato o aggiunto nuovo materiale su molti argomenti, tra cui neurotrasmettitori, malattie cardiovascolari, evoluzione dell'immunità negli invertebrati, infiammazione cronica, HIV, nutrizione, regolazione dell'appetito e metabolismo energetico, funzione endocrina, cellule staminali ovariche, contraccezione, infezioni a trasmissione sessuale, apprendimento sociale e trasmissione della cultura nei vertebrati. L'iconografia è stata aggiornata e migliorata e sono state aggiunte nuove fotografie e micrografie.

Parte 8 Le interazioni della vita: l'ecologia

La Parte 8 si interessa della dinamica delle popolazioni, delle comunità e degli ecosistemi e dell'applicazione dei principi di ecologia a discipline come la biologia della conservazione. I Capitoli 53–56 forniscono agli studenti una comprensione dell'ecologia di popolazioni, comunità, ecosistemi e biosfera, mentre il Capitolo 57 si occupa di problemi ambientali globali. Tra i numerosi argomenti nuovi e aggiornati di questa unità si annoverano la tundra antartica; il ruolo degli archeobatteri nel ciclo del carbonio, nel ciclo dell'azoto e nei cambiamenti climatici; il gorilla del Cross River (*Gorilla gorilla diehli*) come esempio di specie a rischio di estinzione; i nuovi risultati della ricerca sui cambiamenti climatici globali; informazioni aggiornate sulla deplezione dell'ozono stratosferico; gli effetti delle attività antropiche sulla biosfera.

MATERIALE DI SUPPORTO PER I DOCENTI

- I docenti che utilizzano il testo a scopo didattico possono scaricare dal sito www.edises.it, previa registrazione all'Area Docenti, le immagini del libro in formato PowerPoint.

Per gli studenti

La biologia è una materia problematica. Le migliaia di studenti a cui abbiamo insegnato hanno sempre mostrato una eterogeneità di obiettivi di vita e di metodi di apprendimento. Alcuni avevano delle basi eccellenti in campo scientifico, altri meno. Indipendentemente dal loro background, è frequente per gli studenti che affrontano il primo corso di biologia all'università scoprire che devono impegnarsi molto più di quanto si aspettino.

Sapete già che la memorizzazione e il ripasso non sono sufficienti e sapete anche che molti studenti fanno uso di questo metodo per l'apprendimento. Ma allora, cos'è che funziona davvero?

Utilizzate il metodo di apprendimento proposto in questo testo

Il *metodo didattico* utilizzato in questo testo è descritto nella Prefazione. L'uso di tali strategie vi aiuterà ad acquisire padronanza del linguaggio e dei concetti della biologia. Oltre ad adottare le strategie di apprendimento illustrate, potete facilitarvi il percorso utilizzando gli approcci di apprendimento che hanno avuto successo per la maggioranza dei nostri studenti nel corso degli anni.

Siate aperti a diverse tipologie di apprendimento

Esiste una credenza popolare secondo la quale ogni persona ha un "metodo di apprendimento" innato che è il più adatto a sé. In realtà, ci sono scarse evidenze scientifiche a supporto di questa teoria. Ciò che funziona dipende dalla natura del materiale da apprendere e, nella maggior parte dei casi, un insieme di attività e una varietà di input sensoriali risultano più efficaci. Questo testo include molte tipologie di domande per incoraggiarvi a riflettere e ad apprendere in modi differenti. Fate in modo che l'apprendimento sia parte integrante della vostra vita ogniqualevolta pensate, ascoltate, disegnatte, scrivete, argomentate, descrivete, parlate, osservate, spiegate e sperimentate.

Cercate di conoscere le aspettative del vostro docente

Individuate ciò che il vostro docente pretende da voi e in che modo valuterà il vostro apprendimento. Alcuni docenti valutano quasi esclusivamente la conoscenza delle informazioni date a lezione. Altri vogliono che gli studenti studino il contenuto dei capitoli assegnati. Cercate di capire cosa desidera il vostro professore, in modo da adattarvi il vostro metodo di studio.

Se le domande di esame si riferiscono ai concetti spiegati a lezione, prendete appunti nel modo più completo e organizzato

possibile. Prima di andare a lezione, sfogliate il capitolo, identificando i termini chiave ed esaminando le figure principali, in modo da prendere appunti efficaci. Questo richiederà non più di un'ora. Entro 24 ore dalla fine della lezione, riscrivete gli appunti. Prima di farlo, però, rileggeteli e segnate delle note ai margini per richiamare tutto ciò che non vi è chiaro. Quindi leggete l'argomento d'interesse sul testo. Evidenziate o sottolineate tutti i paragrafi che servono a chiarire i punti oscuri che avete segnato nelle note. Leggete l'intero capitolo, comprese le parti che non sono state trattate a lezione. Le informazioni aggiuntive acquisite vi aiuteranno ad ampliare la comprensione e ad afferrare i concetti fondamentali. Dopo aver letto il testo, sarete pronti a riscrivere i vostri appunti, inserendovi importanti informazioni ricavate dal testo. Risulta utile, inoltre, consultare il glossario per trovare le definizioni dei termini meno familiari. Molti studenti sviluppano dei biglietti di promemoria di termini e concetti chiave come metodo di studio. Questo può essere uno strumento utile per imparare la terminologia scientifica. Potete portare questi biglietti con voi e rileggerli nei momenti in cui non potete studiare, ad esempio sull'autobus. Il metodo non risulta efficace se lo studente cerca di prevedere le domande del docente ("questo non me lo chiederà, per cui non ne farò il biglietto"). I biglietti promemoria sono addirittura deleteri per quegli studenti che si rifanno solo ad essi. Studiare i promemoria invece di leggere il testo è come leggere la prima pagina di ogni capitolo di un libro giallo: è difficile ricostruire le parti mancanti, in quanto si imparano i concetti in modo sconnesso.

Se le domande di esame fanno riferimento al materiale incluso nel libro di testo, dovete dedicarvi intensamente allo studio del testo. Dopo aver letto l'introduzione del capitolo, leggete l'elenco degli *Obiettivi di apprendimento* del primo paragrafo. Questi obiettivi sono espressi in termini comportamentali, ovvero vi chiedono di "fare" qualcosa per dimostrare la vostra padronanza dell'argomento. Gli obiettivi vi forniscono una serie concreta di mete da raggiungere per ogni paragrafo del capitolo. Alla fine di ogni paragrafo, troverete delle *Verifiche* relative agli *Obiettivi di apprendimento*. Esaminate con attenzione ogni figura, accertandovi di aver compreso ciò che vi è illustrato. Rispondete alla domanda in fondo a ciascuna delle figure del tipo *Punto chiave* e del tipo *Esperimento chiave*.

Leggete ogni paragrafo del capitolo in maniera attiva. Evidenziare e sottolineare non sempre sono tecniche di apprendimento attivo; talvolta si rinvia l'apprendimento ("questa parte è importante; la imparerò dopo"). Uno studente attivo si pone sempre domande e crea continuamente collegamenti. Ad esempio, nello studio della biologia ci sono tantissimi processi da comprendere. Non cercate di memorizzarli ciecamente, ma piuttosto ragionate in termini di causa ed effetto in modo che ogni processo diventi una storia. Alla fine vi accorgete che numerosi processi sono interconnessi da elementi comuni.

Probabilmente avrete bisogno di leggere ogni capitolo due o tre volte per acquisire padronanza dell'argomento. La seconda e la terza lettura saranno molto più semplici, in quanto starete fissando dei concetti che avete già parzialmente appreso.

È giunto adesso il momento di mettervi alla prova. Rispondete alle *Autoverifiche* (*Apprendere e comprendere, Applicare e analizzare, Valutare e sintetizzare*) alla fine di ogni capitolo. Scrivete le risposte alle domande. Le risposte sono riportate nell'Appendice E (🔍), ma non abbiate fretta di andare a controllarle. Rifletteteci e discutetene con i vostri compagni di studio, se possibile. Considerate ogni domanda come una sorta di trampolino che vi condurrà ad altre domande. Infine, riguardate gli *Obiettivi di apprendimento* nel *Sommario* del capitolo e cercate di rispondere prima di leggere il sommario stesso.

Imparate la terminologia

Per molti studenti, un grande ostacolo è rappresentato dal dover imparare gli innumerevoli termini che costituiscono il linguaggio della biologia. Infatti, risulta molto più difficile imparare e comunicare se non si acquisisce tale terminologia, in quanto le parole sono dei veri strumenti di pensiero. In genere, imparare la terminologia diventa più semplice se si comprende che la maggior parte dei termini biologici è modulare. Essi derivano principalmente da radici latine o greche; una volta che avrete imparato molte di queste radici, riuscirete a farvi un'idea corretta del significato di un nuovo termine prima ancora di leggerne la definizione. Per questo motivo, è presente l'Appendice C, intitolata "Comprendere i termini biologici" (🔍). Per essere sicuri di aver compreso il significato di un termine, utilizzate l'Indice analitico e il Glossario (🔍). Più utilizzerete i termini biologici nel linguaggio parlato e scritto, più diventerete padroni del linguaggio biologico.

Sviluppate un'impalcatura per l'apprendimento

Cercate sempre di avere una visione globale prima di aggiungervi i dettagli. Nel tentativo di apprendere un processo complesso, uno studente in difficoltà comincia tipicamente con la prima parte, tentando di imparare tutti i dettagli, per poi rinunciare. Invece, cominciate ad accertarvi di avere una comprensione di base di ciò che avviene nel processo complessivo. Per spronarvi a sviluppare questo modo di pensare, tale approccio viene utilizzato in questo libro. Uno dei tanti esempi è la trattazione del processo multistadio della glicolisi nel Capitolo 8. Prima di presentarne tutti i dettagli, viene proposta una visione d'insieme che enfatizza ciò che avviene nel processo.

Formate un gruppo di studio

L'apprendimento attivo risulta facilitato se dedicate un po' di tempo a studiare in un piccolo gruppo. In un gruppo di studio, ci si possono scambiare i ruoli di docente e discente: un buon metodo per imparare è quello di insegnare, attraverso un processo che gli scienziati cognitivisti descrivono come *prova di elaborazione* (da non confondere con la memorizzazione). Il gruppo di studio presenta anche altri vantaggi: rende l'apprendimento più divertente, permette di affrontare le difficoltà in un ambiente non ostile e può fornire un certo sostegno emotivo. I gruppi di studio sono efficaci strumenti di apprendimento quando combinati con lo studio individuale del testo e degli appunti.

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

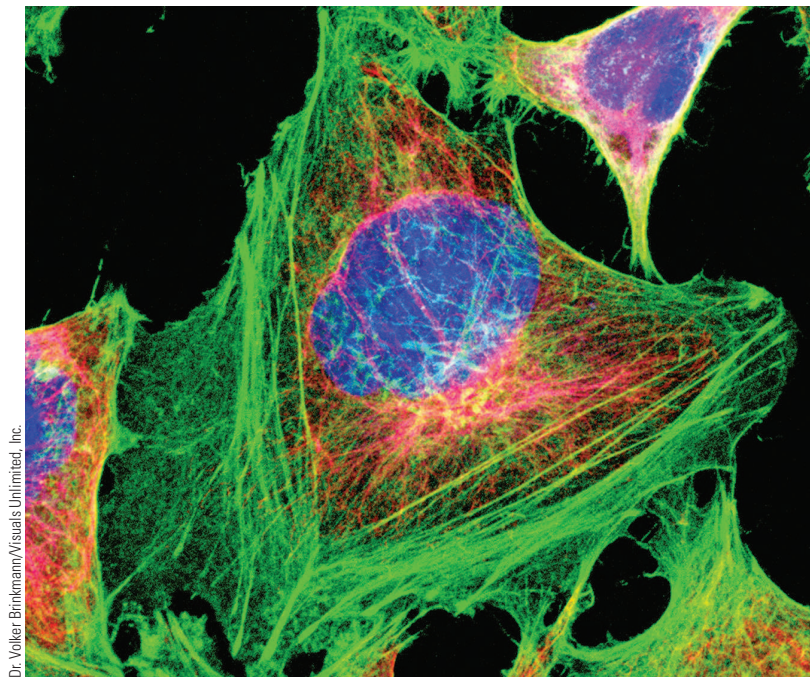
Organizzazione della cellula

4

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 fondamentalmente 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 (μm) 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 milionesimo 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

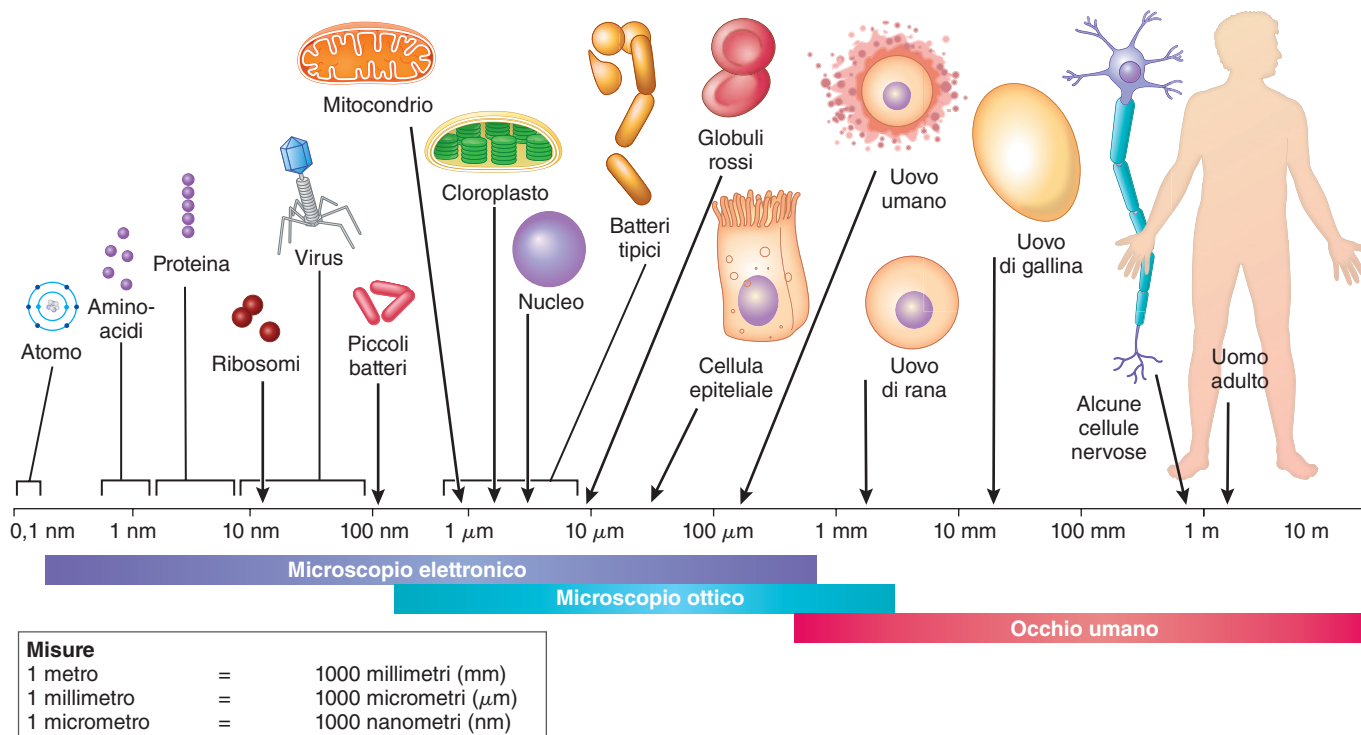


Figura 4-1 Dimensioni biologiche e diversità delle cellule

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.

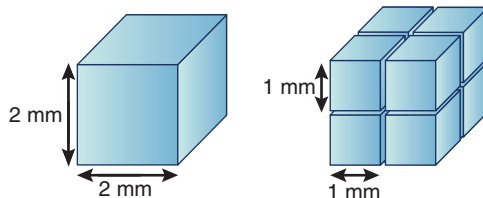
Ovviamente, non tutte le cellule sono sferiche o cubiformi. Alcune cellule di grandi dimensioni hanno rapporti area

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).



Superficie (mm²)	Superficie = altezza × larghezza × numero di facce × numero di cubi	24 (2 × 2 × 6 × 1)	48 (1 × 1 × 6 × 8)
Volume (mm³)	Superficie = altezza × larghezza × lunghezza × numero di cubi	8 (2 × 2 × 2 × 1)	8 (1 × 1 × 1 × 8)
Rapporto Superficie/Volume	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.

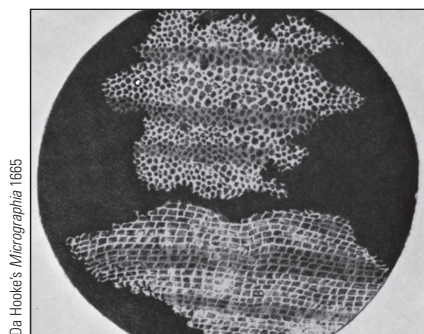
Sono due le proprietà di un microscopio che determinano quanto un oggetto di piccole dimensioni possa essere visto con chiarezza: ingrandimento e potere risolutivo. L'**ingrandimento** corrisponde al rapporto tra le dimensioni dell'immagine vista al microscopio e le dimensioni effettive dell'oggetto. 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.

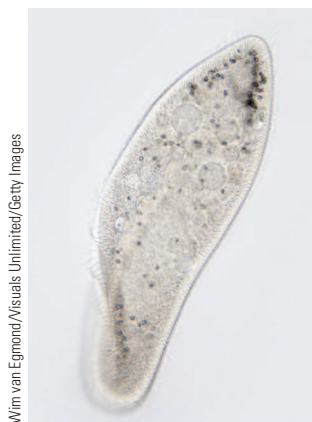
Poiché l'interno della maggior parte delle cellule è trasparente, è difficile distinguere specifiche strutture cellulari al microscopio ottico. I chimici organici hanno dato un grande contributo alla microscopia ottica sviluppando coloranti biologici che aumentano il contrasto dell'immagine. La colora-

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.



Da Hooke's Micrographia 1665

(a) Disegno delle cellule di sughero di Robert Hooke.

Wim van Egmond/Visuals Unlimited/Getty Images

(b) Campo chiaro (colorato).

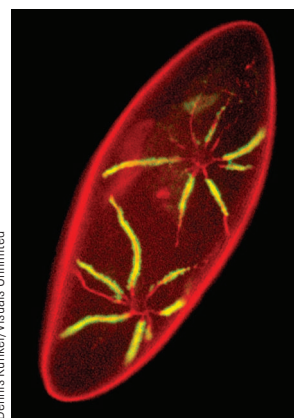
Wim van Egmond/Visuals Unlimited/Getty Images

(c) Campo oscuro.

Michael Abbey/Science Source

(d) Contrasto di fase.

M. I. Walker/Science Source

(e) Contrasto di interferenza differenziale (Nomarski).

Dennis Kunkel/Visuals Unlimited

(f) Confocale. La membrana plasmatica e i vacuoli contrattili sono colorati in rosso. Le pompe protoniche associate ai vacuoli contrattili sono colorate in giallo.**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.

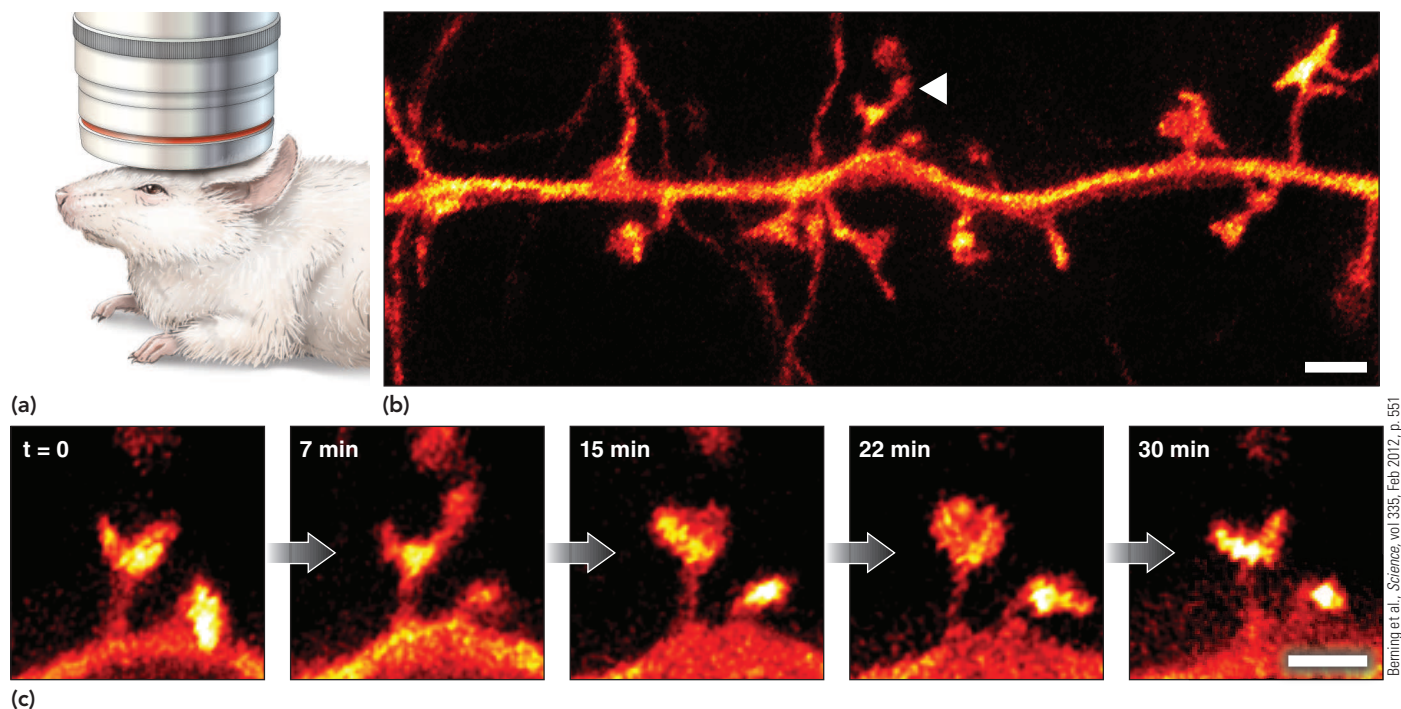
La *microscopia confocale* ha portato a significativi progressi nella nostra comprensione della dinamica strutturale intracellulare (FIG. 4-3f). Un microscopio confocale utilizza un laser per eccitare fluorofori in un solo punto del campione, consentendo all'investigatore di visualizzare oggetti in un 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 colloide, 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.

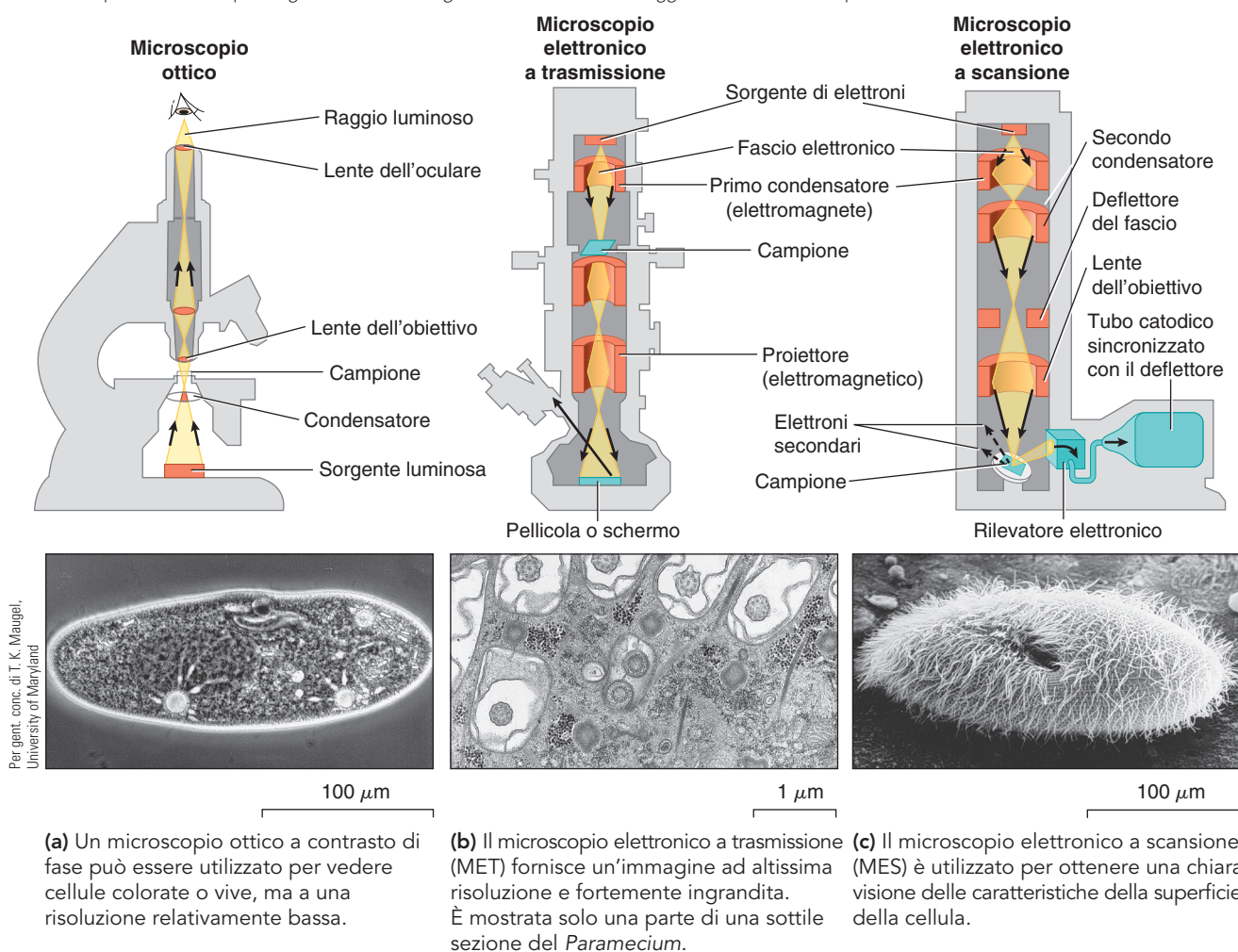
I biologi usano metodi biochimici e genetici per collegare le strutture cellulari alle loro funzioni

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.

**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.

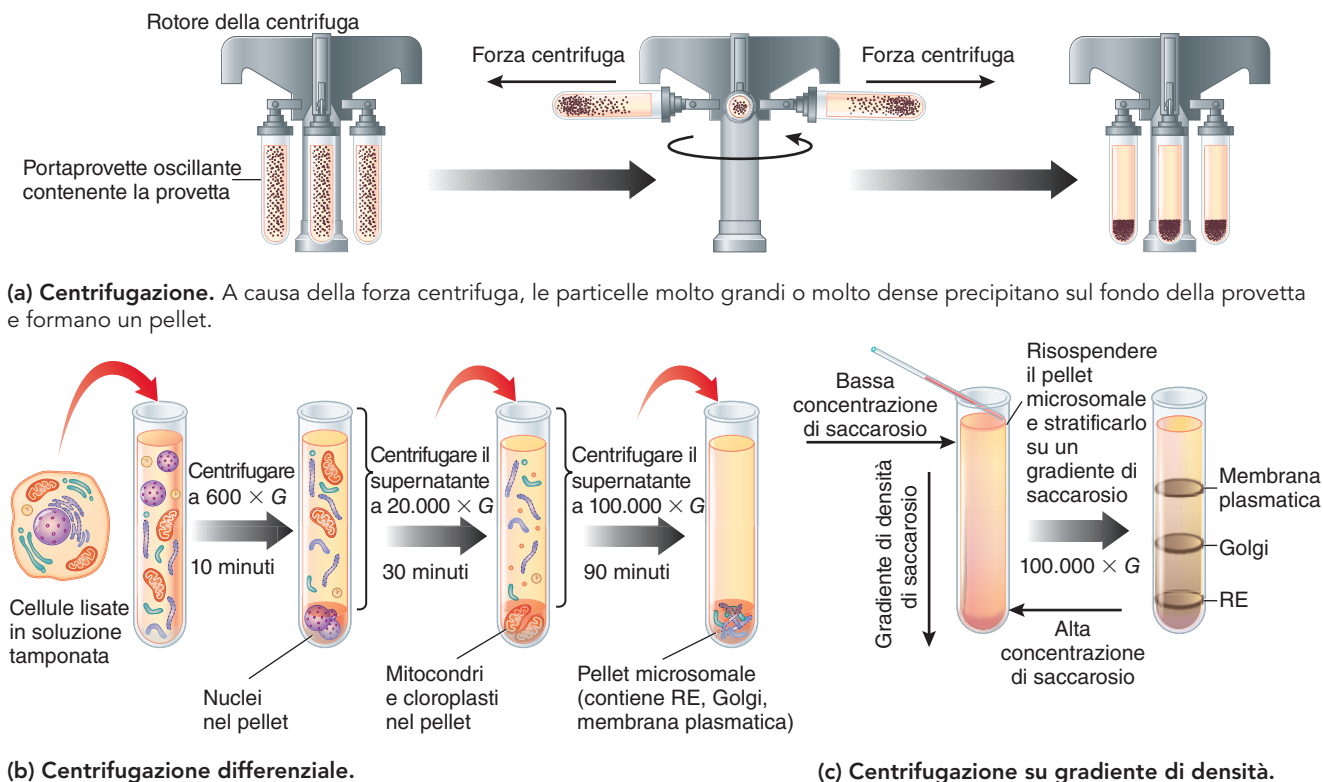
Dopo la rimozione del pellet, il supernatante può essere ulteriormente centrifugato a velocità più alte per ottenere un pellet che contiene i componenti cellulari relativamente più pesanti, come i mitocondri e i cloroplasti. Per separare componenti più piccoli, meno densi, il supernatante viene poi centrifugato 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.



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

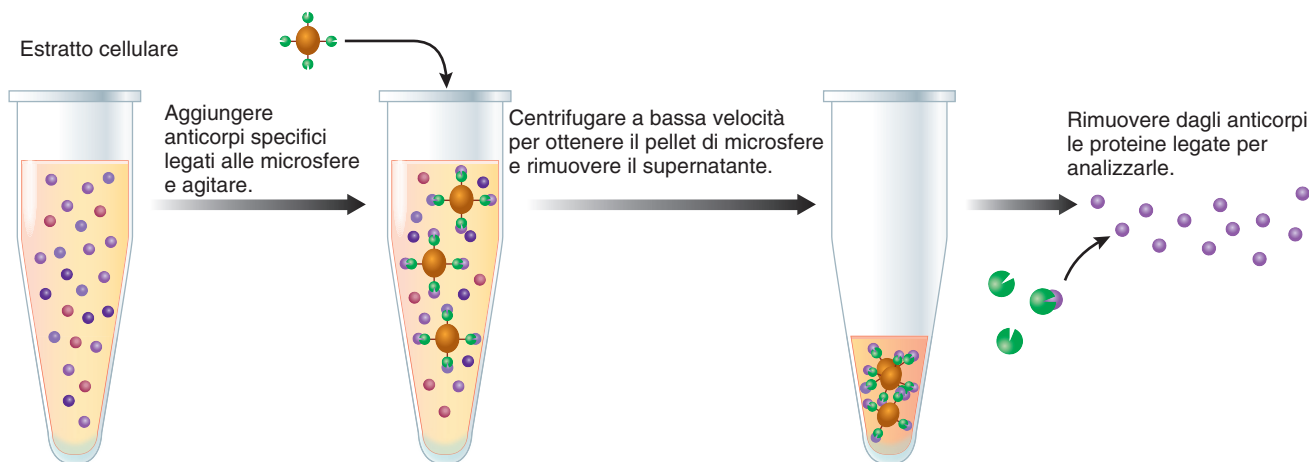
cellulari alle loro funzioni. Quando una proteina è stata identificata come una componente critica in una struttura cellulare, i ricercatori possono utilizzare metodi di ingegneria genetica per alterare o eliminare il gene che codifica per la proteina che, effettivamente "spegne" la sua attività. Confrontando 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 microsfere 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 microsfere 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.

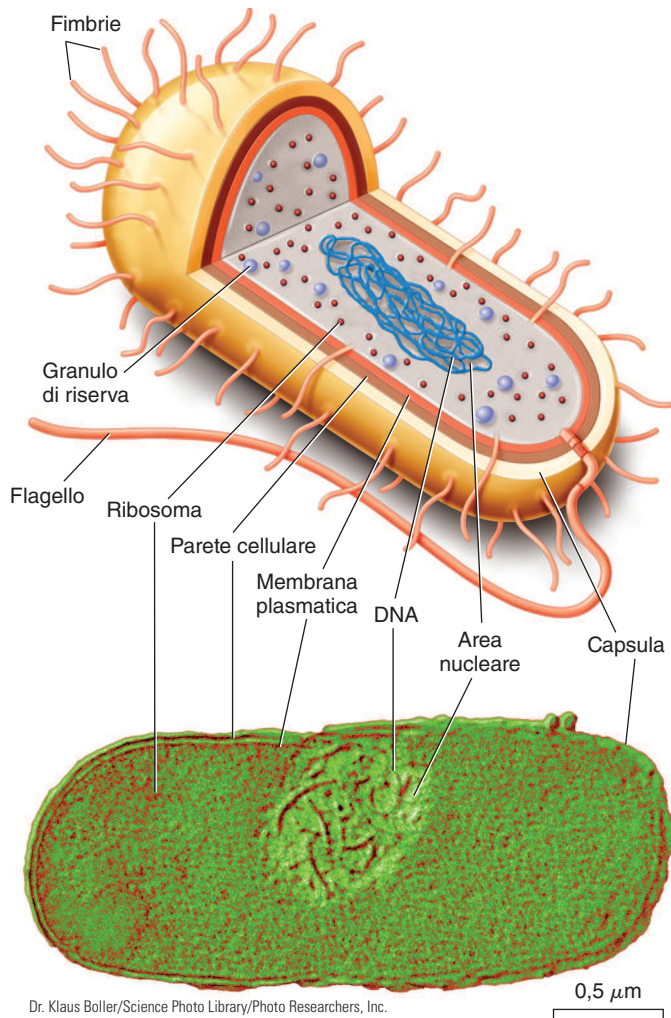


Figura 4-8 Struttura di una cellula procariotica

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 membrana 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

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**.

