

Comprende



versione **Ebook**
e **Software**
di simulazione

E.P. Solomon • C.E. Martin • D.W. Martin • L.R. Berg

Elementi di Biologia

VIII Edizione



Accedi all'ebook e ai contenuti digitali

Espandi le tue risorse

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



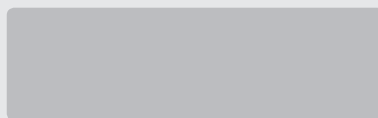
COLLEGATI AL SITO
EDISESUNIVERSITA.IT

ACCEDI AL
MATERIALE DIDATTICO

SEGUI LE
ISTRUZIONI

Utilizza il codice personale contenuto nel riquadro per registrarti al sito **edisesuniversita.it** e accedere ai contenuti digitali.

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



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

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

Se sei registrato al sito

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

Se non sei già registrato al sito

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



Ulteriori materiali e strumenti didattici sono accessibili dalla propria **area riservata** secondo la procedura indicata nel frontespizio.

Dalla sezione **materiali e servizi** della tua area riservata potrai accedere a:

- **Ebook:** versione digitale del testo in formato epub, standard dinamico che organizza il flusso di testo in base al dispositivo sul quale viene visualizzato. Fruibile mediante l'applicazione gratuita BookShelf, consente una visualizzazione ottimale su lettori e-reader, tablet, smartphone, iphone, desktop, Android, Apple e Kindle Fire.
- **Software di simulazione:** un vastissimo database di quesiti a risposta multipla per effettuare esercitazioni sull'intero programma o su argomenti specifici.

L'accesso ai contenuti digitali sarà consentito per **18 mesi**

Elementi di Biologia

OTTAVA EDIZIONE

Eldra P. Solomon

PRECEDENTE AFFILIAZIONE

*Hillsborough Community College, Tampa
University of South Florida*

Charles E. Martin

PROFESSORE EMERITO, Rutgers University

Diana W. Martin

PROFESSORE EMERITO, Rutgers University

Linda R. Berg

PRECEDENTE AFFILIAZIONE

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



Titolo originale:

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

Biology – XI edizione

Copyright © 2019, 2015, 2011, Cengage Learning Inc.

Elementi di Biologia – VIII edizione

Copyright © 2021 EdiSES Edizioni s.r.l. – Napoli

(estratto da Biologia VIII edizione, Copyright © 2021, EdiSES Edizioni s.r.l. – Napoli)

9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
2026	2025	2024	2023	2022	2021				

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 di parte di esso con qualsiasi mezzo.

L'Editore

L'Editore ha effettuato quanto in suo potere per richiedere il permesso di riproduzione del materiale di cui non è titolare del copyright e resta comunque a disposizione di tutti gli eventuali aventi diritto

Fotocomposizione:

V Colore di Francesco Omaggio – Pordenone

Stampato presso la:

Tipolitografia Petrucci S.r.l.

Via Venturelli, 7/B

06012 Città di Castello (PG)

per conto della

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

www.edisesuniversita.it

assistenza.edises.it

ISBN 978-88-3623-037-2

I curatori, l'editore e tutti coloro in qualche modo coinvolti nella preparazione o pubblicazione di quest'opera hanno posto il massimo impegno per garantire che le informazioni ivi contenute siano corrette, compatibilmente con le conoscenze disponibili al momento della stampa; essi, tuttavia, non possono essere ritenuti responsabili dei risultati dell'utilizzo di tali informazioni e restano a disposizione per integrare la citazione delle fonti, qualora incompleta o imprecisa.

Realizzare un libro è un'operazione complessa e, nonostante la cura e l'attenzione poste dagli autori e da tutti gli addetti coinvolti nella lavorazione dei testi, l'esperienza ci insegna che è praticamente impossibile pubblicare un volume privo di imprecisioni. Saremo grati ai lettori che vorranno inviarci le loro segnalazioni e/o suggerimenti migliorativi sulla piattaforma assistenza.edises.it.



Eldra P. Solomon ha scritto molti testi di ampia diffusione 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. Ha insegnato Biologia per oltre 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 pubblicazioni prestigiose quali *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 nei lieviti e in 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. Si dedica tuttora all'insegnamento ed è grato per l'opportunità di poter insegnare e continuare le proprie ricerche in un'epoca tanto entusiasmante per le 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 profondamente grata per i suoi studi universitari, che l'hanno condotta a un percorso professionale che le consente di condividere con un vasto pubblico 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 i suoi contributi. Ha anche ricevuto riconoscimenti nazionali e regionali, incluso quello nazionale per l'innovazione nell'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 divulgatrice scientifica e scrittrice, 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.

Edizione italiana a cura di:

Rosaria Acquaviva

Università degli Studi di Catania

Clara Circosta

Università degli Studi di Messina

Romina Combi

Università degli Studi di Milano Bicocca

Chiara Donati

Università degli Studi di Firenze

Carmen Formisano

Università degli Studi di Napoli

Carla Gentile

Università degli Studi di Palermo

Giuseppe Antonio Malfa

Università degli Studi di Catania

Francesco Nonnis Marzano

Università degli Studi di Parma

Giorgio Scari

Università degli Studi di Milano

Orazio Tagliatela Scafati

Università degli Studi di Napoli

Hanno collaborato alle precedenti edizioni:

Chiarella Bozzo, Agatina Campisi, Tomaso Patarnello

PARTE UNO: L'organizzazione della vita

- 1 Uno sguardo sulla vita **1**
- 2 Atomi e molecole: la base chimica della vita **26**
- 3 La chimica della vita: i composti organici **46**
- 4 Organizzazione della cellula **73**
- 5 Le membrane biologiche **106**
- 6 La comunicazione cellulare **131**

PARTE DUE: Il flusso di energia attraverso gli organismi viventi

- 7 Energia e metabolismo **150**
- 8 La sintesi di ATP nelle cellule: le vie metaboliche che rilasciano energia **167**
- 9 Fotosintesi: la cattura dell'energia luminosa **187**

PARTE TRE: La continuità della vita: la genetica

- 10 Cromosomi, mitosi e meiosi **206**
- 11 I principi fondamentali dell'ereditarietà **228**
- 12 DNA: il depositario dell'informazione genetica **253**
- 13 Espressione genica **272**
- 14 Regolazione genica **297**
- 15 Le tecnologie del DNA e la genomica **315**
- 16 Genetica umana e genoma dell'uomo **340**
- 17 Genetica dello sviluppo **362**

PARTE QUATTRO: La continuità della vita: l'evoluzione

- 18 Introduzione al concetto darwiniano di evoluzione **385**
- 19 Virus e agenti subvirali **407**
- 20 Batteri e archeobatteri **425**

Risposte **R-1**

Indice analitico **I-1**

PARTE UNO: L'ORGANIZZAZIONE DELLA VITA

1 Uno sguardo sulla vita 1

1.1 I grandi temi della biologia 2

1.2 Le caratteristiche della vita 2

Gli organismi sono composti da cellule 3

Gli organismi crescono e si sviluppano 3

Gli organismi regolano i propri processi metabolici 3

Gli organismi rispondono agli stimoli 4

Gli organismi si riproducono 5

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 6

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 8

1.5 L'energia della vita 9

1.6 L'evoluzione: il fondamentale concetto 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 a seguito di pressioni selettive derivate da cambiamenti ambientali 15

1.7 Il procedimento scientifico 15

La scienza procede tramite 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 21

I cambiamenti di paradigma permettono nuove scoperte 21

La biologia dei sistemi integra diversi livelli di informazione 21

La scienza ha limitazioni etiche 21

Interazioni tra scienza, tecnologia e società 22

2 Atomi e molecole: la base chimica della vita 26

2.1 Elementi e atomi 27

Un atomo viene identificato in maniera univoca dal numero dei suoi protoni 28

La somma dei protoni e dei neutroni determina la massa atomica 29

Gli isotopi di un elemento differiscono per il numero di neutroni 29

Gli elettroni si muovono in orbitali corrispondenti ai livelli energetici 30

2.2 Le reazioni chimiche 31

Gli atomi formano composti e molecole 31

Formule chimiche semplici, molecolari e di struttura forniscono informazioni diverse 31

Una mole di qualsiasi sostanza contiene lo stesso numero di unità 31

Le equazioni chimiche descrivono le reazioni chimiche 32

2.3 I legami chimici 32

Nei legami covalenti gli elettroni vengono condivisi 32

La funzione di una molecola dipende dalla sua forma 34

I legami covalenti possono essere polari o apolari 34

I legami ionici si formano tra anioni e cationi 34

I legami a idrogeno sono attrazioni deboli 36

Le interazioni di van der Waals sono forze deboli 37

2.4 Le reazioni redox 37

2.5 L'acqua 38

Tra le molecole d'acqua si formano legami a idrogeno 38

Le molecole d'acqua interagiscono con le sostanze idrofiliche mediante la formazione di legami a idrogeno 38

L'acqua contribuisce a mantenere costante

la temperatura 39

2.6 Acidi, basi e sali 41

Il pH è una misura conveniente dell'acidità 41

I tamponi minimizzano le variazioni di pH 42

I sali si formano dalla reazione tra un acido e una base 43

3 La chimica della vita: i composti organici 46

3.1 Gli atomi di carbonio e le molecole organiche 47

Gli isomeri hanno la stessa formula molecolare, ma strutture differenti 48

I gruppi funzionali modificano le proprietà delle molecole organiche 49

Molte molecole biologiche sono polimeri 50

3.2 I carboidrati 51

I monosaccaridi sono zuccheri semplici 51

I disaccaridi sono costituiti da due unità monosaccaridiche 52

I polisaccaridi possono immagazzinare energia o avere funzioni strutturali 53

Alcuni carboidrati complessi e modificati svolgono ruoli particolari 55

3.3 I lipidi 56

Il triacilglicerolo è costituito da glicerolo e da tre acidi grassi 56

Gli acidi grassi saturi e insaturi differiscono nelle proprietà fisiche 57

I fosfolipidi sono componenti delle membrane cellulari **57**
I carotenoidi e molti altri pigmenti derivano da unità isopreniche **57**

Gli steroidi contengono quattro anelli carboniosi **58**

Alcuni mediatori chimici sono lipidi **59**

3.4 Le proteine 59

Gli aminoacidi sono le subunità delle proteine **60**

I legami peptidici uniscono gli aminoacidi **61**

Le proteine hanno quattro livelli di organizzazione **61**

La sequenza aminoacidica di una proteina determina la sua conformazione **65**

3.5 Gli acidi nucleici 68

Alcuni nucleotidi svolgono un ruolo importante nei trasferimenti di energia e in altre funzioni cellulari **68**

3.6 Identificazione delle molecole biologiche 69

4 Organizzazione della cellula 73

4.1 La cellula: l'unità base della vita 74

La teoria cellulare è un concetto unificante nella biologia **74**

L'organizzazione di tutte le cellule è fondamentalmente simile **74**

Le dimensioni cellulari hanno un limite **74**

Dimensioni e forma delle cellule sono collegate alle loro funzioni **76**

4.2 Metodiche per lo studio delle cellule 76

I microscopi ottici sono utilizzati per studiare le cellule colorate o vive **76**

Il microscopio elettronico fornisce immagini ad alta risoluzione che possono essere ingrandite enormemente **78**

I biologi usano metodi biochimici e genetici per collegare le strutture cellulari alle loro funzioni **79**

4.3 Cellule procariotiche ed eucariotiche 82

Le cellule procariotiche non contengono organuli circondati da membrane **82**

Sistemi di membrane dividono le cellule eucariotiche in compartimenti **83**

Le particolari proprietà delle membrane biologiche permettono alle cellule eucariotiche di svolgere molte funzioni diverse **83**

4.4 Il nucleo cellulare 84

I ribosomi sintetizzano le proteine nel citoplasma **87**

4.5 Gli organuli citoplasmatici provvisti di membrana 88

Il reticolo endoplasmatico consiste in una rete di membrane interne **88**

Il RE è il principale sito di assemblaggio nella membrana dei componenti del sistema delle endomembrane **91**

Il complesso del Golgi processa, smista e dirige le proteine del RE alle differenti parti del sistema delle endomembrane **91**

I lisosomi sono compartimenti con funzioni digestive **93**

I vacuoli sono grandi sacche piene di liquido con svariate funzioni **94**

I perossisomi metabolizzano composti organici di piccole dimensioni **94**

I mitocondri e i cloroplasti sono organuli in grado di trasformare l'energia **95**

I mitocondri producono ATP attraverso la respirazione cellulare **95**

I cloroplasti trasformano l'energia luminosa in energia chimica attraverso la fotosintesi **97**

4.6 Il citoscheletro 98

I microtubuli sono cilindri cavi **98**

Centrosomi e centrioli svolgono un ruolo nella divisione cellulare **99**

Ciglia e flagelli sono costituiti da microtubuli **99**

I microfilamenti sono costituiti da catene di actina intrecciate **100**

I filamenti intermedi contribuiscono a stabilizzare la forma cellulare **102**

4.7 I rivestimenti cellulari 103

5 Le membrane biologiche 106

5.1 La struttura delle membrane biologiche 107

I fosfolipidi in acqua formano doppi strati **107**

Il modello a mosaico fluido spiega la struttura della membrana **108**

Le membrane biologiche sono fluidi bidimensionali **109**

Le membrane biologiche hanno la tendenza a fondersi per formare vescicole chiuse **110**

Le proteine di membrana possono essere integrali o periferiche **111**

Le proteine sono orientate nel doppio strato in maniera asimmetrica **111**

5.2 Le funzioni delle proteine di membrana 113

5.3 La struttura della membrana cellulare e la permeabilità 114

Le membrane biologiche rappresentano una barriera per le molecole polari **114**

Le proteine di trasporto trasferiscono molecole attraverso le membrane **115**

5.4 Trasporto passivo 115

La diffusione avviene secondo un gradiente di concentrazione **115**

L'osmosi è la diffusione di acqua attraverso una membrana selettivamente permeabile **116**

La diffusione facilitata avviene secondo un gradiente di concentrazione **118**

5.5 Trasporto attivo 120

I sistemi di trasporto attivo "pompano" le sostanze contro i loro gradienti di concentrazione **120**

Le proteine carrier possono trasportare uno o due soluti **122**

I sistemi di cotrasporto forniscono indirettamente l'energia necessaria per il trasporto attivo **122**

5.6 Esocitosi ed endocitosi 123

Nell'esocitosi le vescicole esportano grosse molecole **123**

Nell'endocitosi la cellula importa materiali **123**

5.7 Le giunzioni cellulari 125

Le giunzioni di ancoraggio connettono le cellule di uno strato epiteliale **125**

Le giunzioni serrate sigillano gli spazi intercellulari tra alcune cellule animali **127**

Le giunzioni comunicanti permettono il trasferimento di piccole molecole e ioni **128**

I plasmodesmi permettono il movimento di alcune molecole e di alcuni ioni fra le cellule vegetali **128**

- 6 La comunicazione cellulare 131**
6.1 Comunicazione cellulare: una visione d'insieme 132
6.2 L'invio di segnali 133
6.3 Ricezione dei segnali 134
Le cellule regolano la ricezione 135
Sulla superficie cellulare si trovano tre tipi di recettori 135
Alcuni recettori sono intracellulari 137
6.4 Trasduzione del segnale 138
Le molecole segnale possono agire come interruttori molecolari 138
I recettori accoppiati a canali ionici determinano l'apertura o la chiusura di canali 139
I recettori accoppiati a proteine G danno inizio alla trasduzione del segnale 139

- I secondi messaggeri sono agenti di segnalazione intracellulari 139
Molti recettori intracellulari attivati sono fattori di trascrizione 142
Le proteine di impalcatura (*scaffold*) aumentano l'efficienza 143
I segnali possono essere trasmessi in più di una direzione 143
6.5 Risposte ai segnali 143
La via di segnalazione di Ras coinvolge recettori a tirosina chinasi e proteine G 144
La risposta a un segnale è amplificata 144
I segnali devono essere terminati 145
6.6 Evoluzione della comunicazione cellulare 146

PARTE DUE: IL FLUSSO DI ENERGIA ATTRAVERSO GLI ORGANISMI VIVENTI

- 7 Energia e metabolismo 150**
7.1 Lavoro biologico 151
Gli organismi effettuano la conversione tra energia potenziale ed energia cinetica 151
7.2 Le leggi della termodinamica 151
L'energia totale dell'universo non cambia 151
L'entropia dell'universo è in aumento 152
7.3 Energia e metabolismo 152
L'entalpia è il contenuto totale di energia potenziale di un sistema 153
L'energia libera è disponibile per compiere lavoro cellulare 153
Le reazioni chimiche comportano variazioni dell'energia libera 153
L'energia libera diminuisce durante una reazione esoergonica 153
L'energia libera aumenta durante una reazione endoergonica 154
La diffusione è un processo esoergonico 154
Le variazioni di energia libera dipendono dalle concentrazioni dei reagenti e dei prodotti 154
Le cellule compiono le reazioni endoergoniche accoppiandole a reazioni esoergoniche 154
7.4 ATP, la moneta energetica della cellula 155
L'ATP cede energia attraverso il trasferimento di un gruppo fosfato 155
L'ATP accoppia reazioni esoergoniche a reazioni endoergoniche 156
Le cellule mantengono un rapporto molto alto tra ATP e ADP 156
7.5 Il trasferimento di energia nelle reazioni redox 157
La maggior parte dei trasportatori di elettroni trasferisce atomi di idrogeno 157
7.6 Gli enzimi 158
Tutte le reazioni necessitano di energia di attivazione 158
Un enzima abbassa l'energia di attivazione di una reazione 159
Un enzima agisce formando un complesso enzima-substrato 159
Gli enzimi sono specifici 160
Molti enzimi necessitano di cofattori 160

- Gli enzimi esplicano la massima attività in condizioni ottimali 161
Nelle vie metaboliche gli enzimi sono organizzati in complessi enzimatici 162
Le cellule regolano l'attività enzimatica 162
Gli enzimi sono inibiti da alcuni agenti chimici 163
Alcuni farmaci sono inibitori enzimatici 164

- 8 La sintesi di ATP nelle cellule: le vie metaboliche che rilasciano energia 167**
8.1 Reazioni redox 168
8.2 I quattro stadi della respirazione aerobica 168
Nella glicolisi, il glucosio è convertito in due molecole di piruvato 170
Il piruvato è convertito in acetil-CoA 171
Il ciclo dell'acido citrico ossida l'acetil-CoA 171
La catena di trasporto degli elettroni è accoppiata alla sintesi di ATP 176
La respirazione aerobica di una molecola di glucosio produce un massimo di 36 o 38 molecole di ATP 180
Le cellule regolano la respirazione aerobica 181
8.3 La resa energetica di sostanze nutritive diverse dal glucosio 182
8.4 La respirazione anaerobica e la fermentazione 182
La fermentazione alcolica e la fermentazione lattica sono energeticamente inefficienti 183

- 9 Fotosintesi: la cattura dell'energia luminosa 187**
9.1 Luce e fotosintesi 188
9.2 I cloroplasti 189
La clorofilla si trova nella membrana tilacoidale 190
La clorofilla è il principale pigmento fotosintetico 191
9.3 Una visione d'insieme della fotosintesi 192
ATP e NADPH sono i prodotti delle reazioni dipendenti dalla luce: una visione d'insieme 192
I carboidrati sono prodotti durante le reazioni di fissazione del carbonio: una visione d'insieme 193

9.4 Le reazioni dipendenti dalla luce 193

I fotosistemi I e II comprendono ciascuno complessi antenna multipli e un centro di reazione 194
Il trasporto non ciclico di elettroni produce ATP e NADPH 194
Il trasporto ciclico di elettroni produce ATP ma non NADPH 196
La sintesi di ATP avviene mediante chemiosmosi 196

9.5 Le reazioni di fissazione del carbonio 198

La maggior parte delle piante utilizza il ciclo di Calvin per fissare il carbonio 198
La fotorespirazione riduce l'efficienza fotosintetica 200
La tappa iniziale di fissazione del carbonio differisce nelle piante C₄ e in quelle CAM 200

9.6 Diversità metabolica 202

9.7 La fotosintesi nelle piante e nell'ambiente 203

PARTE TRE: LA CONTINUITÀ DELLA VITA: LA GENETICA

10 Cromosomi, mitosi e meiosi 206

10.1 I cromosomi eucariotici 207

Il DNA è organizzato in unità informative chiamate geni 207
Il DNA è impacchettato in modo altamente organizzato nei cromosomi 207
I cromosomi di specie diverse differiscono nel numero e nel contenuto informativo 208
10.2 Il ciclo cellulare e la mitosi 210
I cromosomi si duplicano durante l'interfase 210
I cromosomi duplicati divengono visibili al microscopio durante la profase 211
La prometafase ha inizio con la disgregazione dell'involucro nucleare 211
I cromosomi duplicati si allineano sul piano equatoriale della cellula durante la metafase 212
I cromosomi migrano verso i poli durante l'anafase 213
Durante la telofase si formano due nuclei distinti 215
Tramite la citocinesi si formano due distinte cellule figlie 215
La mitosi produce due cellule geneticamente identiche alla cellula madre 215
Essendo privi di nuclei, i procarioti si dividono per scissione binaria 216

10.3 La regolazione del ciclo cellulare 217

10.4 La riproduzione sessuata e la meiosi 219

La meiosi dà origine a cellule aploidi con combinazioni geniche uniche 220
La profase I include sinapsi e crossing-over 221
I cromosomi omologhi si separano durante la meiosi I 221
I cromatidi fratelli si separano nella meiosi II 222
Mitosi e meiosi portano a risultati diversi 223

10.5 Cicli di vita sessuale 224

11 I principi fondamentali dell'ereditarietà 228

11.1 I principi dell'ereditarietà di Mendel 229

Gli alleli si separano prima che si formino i gameti: il principio della segregazione 231
Gli alleli occupano loci corrispondenti sui cromosomi omologhi 232
Un incrocio monoibrido coinvolge individui con alleli diversi per un dato locus 233
Un incrocio diibrido coinvolge individui che possiedono alleli diversi in due loci 235
Gli alleli posizionati su cromosomi non omologhi sono distribuiti nei gameti in maniera casuale: il principio dell'assortimento indipendente 236

Il riconoscimento del lavoro di Mendel avvenne all'inizio del XX secolo 236

11.2 Le leggi della probabilità vengono usate per prevedere l'ereditarietà mendeliana 238

Le regole della probabilità possono essere applicate a una varietà di calcoli 238

11.3 Ereditarietà e cromosomi 240

I geni associati non assortiscono indipendentemente 240
L'ordine lineare dei geni associati presenti su un cromosoma si determina calcolando la frequenza del crossing-over 240

Il sesso è di norma determinato dai cromosomi sessuali 241

11.4 Estensioni della genetica mendeliana 246

La dominanza non sempre è completa 246
In una popolazione possono essere presenti alleli multipli per un solo locus genico 248
Un singolo gene può influenzare diversi aspetti del fenotipo 248
Alleli di loci differenti possono interagire per produrre un fenotipo 248
Nell'ereditarietà poligenica, la progenie mostra una distribuzione continua dei fenotipi 249
I geni interagiscono con l'ambiente per produrre il fenotipo 250

12 DNA: il depositario dell'informazione genetica 253

12.1 La prova che il DNA è il materiale ereditario 254

Il DNA è il principio trasformante nei batteri 254
Il DNA è il materiale genetico di alcuni virus 254

12.2 La struttura del DNA 257

I nucleotidi si legano covalentemente in sequenze variabili per formare lunghi polimeri 257
Il DNA è costituito da due catene polinucleotidiche avvolte tra loro a formare una doppia elica 258
Nel DNA a doppia elica si formano legami a idrogeno fra adenina e timina e fra guanina e citosina 261

12.3 La replicazione del DNA 261

Meselson e Stahl verificarono il meccanismo della replicazione semiconservativa 262
La replicazione semiconservativa spiega la trasmissione delle mutazioni 262
La replicazione del DNA richiede un "macchinario" proteico 263
Alcuni enzimi effettuano la correzione di bozze e la riparazione degli errori nel DNA 268
I telomeri incappucciano le estremità dei cromosomi eucariotici 268

13 Espressione genica 272

13.1 La scoperta della relazione gene-proteina 273

Beadle e Tatum proposero l'ipotesi un gene-un enzima 273

13.2 L'informazione fluisce dal DNA alle proteine: una visione d'insieme 275

Il DNA è trascritto per sintetizzare l'RNA 276

L'RNA è tradotto per sintetizzare un polipeptide 276

Negli anni '60 i biologi decifrarono il codice genetico 277

Il codice genetico è virtualmente universale 278

Il codice genetico è ridondante 278

13.3 La trascrizione 279

La sintesi dell'RNA messaggero include inizio, allungamento e terminazione 280

L'RNA messaggero contiene sequenze di basi che non codificano direttamente per la proteina 281

Gli mRNA eucariotici sono modificati dopo la trascrizione e prima della traduzione 282

L'evoluzione della struttura dei geni eucariotici è dibattuta 282

13.4 La traduzione 284

Un aminoacido deve essere legato al suo specifico tRNA prima di essere incorporato in un polipeptide 284

I ribosomi mettono in contatto tra loro tutti i componenti dell'apparato di traduzione 285

La traduzione comincia con la formazione di un complesso di inizio 285

Durante l'allungamento, gli aminoacidi vengono aggiunti alla catena polipeptidica in crescita 286

Uno dei tre codoni di stop segnala la terminazione della traduzione 288

La trascrizione e la traduzione sono accoppiate nei procarioti 288

13.5 Le mutazioni 290

Le mutazioni per sostituzione di base originano dal cambiamento di una singola coppia di basi in un'altra 290

Le mutazioni *frameshift* originano dall'inserzione o dalla delezione di coppie di basi 290

Alcune mutazioni coinvolgono elementi mobili di DNA 290

Le mutazioni hanno cause diverse 292

13.6 Le variazioni dell'espressione genica 292

Molti geni eucariotici producono RNA "non codificanti" che hanno funzione catalitica, funzione regolatoria o altre funzioni cellulari 292

La definizione di gene si è evoluta 293

Eccezioni alla normale direzione del flusso di informazione 293

14 Regolazione genica 297

14.1 La regolazione genica nei batteri e negli eucarioti: una visione d'insieme 298

14.2 La regolazione genica nei batteri 299

Gli operoni nei procarioti consentono il controllo coordinato di geni funzionalmente correlati 299

Nei procarioti esiste anche una regolazione post-trascrizionale 303

14.3 La regolazione genica nelle cellule eucariotiche 304

Il controllo della trascrizione negli eucarioti avviene a molti livelli e da parte di molecole regolatrici differenti 305

L'organizzazione del cromosoma influenza l'espressione di alcuni geni 307

Gli RNA lunghi non codificanti (lncRNA) regolano la trascrizione su lunghe distanze nel genoma 309

Gli mRNA eucariotici sono soggetti a molti tipi di controllo post-trascrizionale 309

L'attività delle proteine eucariotiche può essere alterata da modificazioni chimiche post-traduzionali 312

15 Le tecnologie del DNA e la genomica 315

15.1 Il clonaggio del DNA 316

Gli enzimi di restrizione sono "forbici molecolari" utilizzate per costruire molecole di DNA ricombinante 316

Il DNA ricombinante si forma quando il DNA è inserito in un vettore 317

I ricercatori utilizzano enzimi di restrizione e l'elettroforesi su gel per analizzare frammenti clonati di DNA 318

La reazione di polimerizzazione a catena amplifica il DNA *in vitro* 318

Cloni di cDNA non contengono introni 319

15.2 Tecnologie basate su CRISPR 321

Le tecnologie CRISPR possono essere utilizzate per modificare geni durante la crescita cellulare 321

CRISPR sfrutta sistemi di riparazione del DNA della cellula ospite per generare diversi tipi di DNA ricombinante 322

Sistemi CRISPR ingegnerizzati sono utilizzati nella ricerca applicata 322

15.3 Strumenti per l'analisi del DNA 323

I blot di DNA, RNA e proteine permettono di individuare differenze in molecole correlate separate mediante elettroforesi su gel 324

Sono stati sviluppati metodi di sequenziamento automatizzato 324

I database genetici rappresentano potenti strumenti di ricerca 325

La trascrizione inversa dell'mRNA a cDNA è usata per misurare l'espressione genica 326

15.4 La genomica 328

Gli studi di associazione su larga scala hanno cambiato radicalmente la nostra visione del genoma umano 328

I database di genomica comparativa sono strumenti per svelare le funzioni dei geni 328

L'*RNA interference* è utilizzata per studiare le funzioni del gene 329

15.5 Le applicazioni delle tecnologie del DNA 330

La tecnologia del DNA ha rivoluzionato la medicina 330

Il DNA fingerprinting presenta numerose applicazioni 331

Gli organismi transgenici hanno DNA estraneo incorporato nelle loro cellule 331

15.6 Il controllo genico basato su CRISPR 334

15.7 La tecnologia del DNA e le preoccupazioni relative alla sicurezza 336

16 Genetica umana e genoma dell'uomo 340

16.1 Lo studio della genetica umana 341

I cromosomi umani sono studiati con l'analisi del cariotipo 341

Gli alberi genealogici possono aiutare a identificare alcune condizioni ereditarie **342**

I database genetici umani permettono ai genetisti di mappare le posizioni dei geni sui cromosomi **342**

16.2 Anomalie nel numero e nella struttura dei cromosomi 344

La sindrome di Down è causata di norma dalla trisomia 21 **345**

La maggior parte delle aneuploidie dei cromosomi sessuali è meno grave delle aneuploidie autosomiche **347**

Anomalie nella struttura cromosomica sono causa di determinate malattie **348**

L'imprinting genomico indirizza l'ereditarietà uniparentale **349**

16.3 Malattie genetiche causate da mutazioni in un singolo gene 351

Molte malattie genetiche sono ereditate come caratteri autosomici recessivi **351**

Alcune malattie genetiche sono ereditate come caratteri autosomici dominanti **353**

Alcune malattie genetiche sono ereditate come caratteri recessivi legati al cromosoma X **353**

16.4 La terapia genica 354

La conduzione di studi clinici sull'uomo comporta sempre rischi insiti in essa **354**

16.5 La consulenza e i test genetici 355

La diagnosi prenatale può rivelare anomalie cromosomiche e difetti genici **355**

La diagnosi genetica preimpianto è utilizzata nello screening di embrioni generati con la fecondazione *in vitro* **356**

Lo screening genetico ricerca particolari genotipi o cariotipi **356**

I consulenti genetici forniscono informazioni sulle malattie genetiche **357**

16.6 Genetica umana, società ed etica 357

La discriminazione genetica ha provocato un acceso dibattito **358**
Devono essere affrontate molte questioni etiche relative alla genetica umana **358**

17 Genetica dello sviluppo 362

17.1 Il differenziamento cellulare e l'equivalenza nucleare 363

La maggior parte delle differenze tra cellule è dovuta all'espressione differenziale dei geni **363**

Un nucleo totipotente contiene tutte le istruzioni per lo sviluppo **364**

Il primo mammifero clonato è stato una pecora **366**

Le cellule staminali si dividono e danno origine a cellule differenziate **367**

17.2 Il controllo genetico dello sviluppo 369

Esiste una varietà di organismi modello che forniscono informazioni sui processi biologici di base **369**

Molti geni che controllano lo sviluppo sono stati identificati nel moscerino della frutta **369**

Caenorhabditis elegans mostra un quadro di sviluppo relativamente rigido **374**

Il topo è un modello per lo sviluppo dei mammiferi **377**

Arabidopsis è un modello per lo studio dello sviluppo delle piante, inclusi i fattori di trascrizione **379**

17.3 Cancro e sviluppo cellulare 380

Gli oncogeni sono in genere componenti di vie di segnalazione cellulare che controllano crescita e differenziamento **381**

Nei tumori ereditari i geni che codificano per oncosoppressori devono essere inattivati perché si verifichi la progressione tumorale **382**

Le cellule tumorali si evolvono accumulando nuove mutazioni **382**

PARTE QUATTRO: LA CONTINUITÀ DELLA VITA: L'EVOLUZIONE

18 Introduzione al concetto darwiniano di evoluzione 385

18.1 Che cos'è l'evoluzione? 386

18.2 Le idee sull'evoluzione prima di Darwin 386

18.3 Darwin e l'evoluzione 387

Darwin propose che l'evoluzione avvenisse per selezione naturale **389**

La teoria sintetica dell'evoluzione combina la teoria di Darwin con la genetica **390**

I biologi studiano l'effetto della casualità sull'evoluzione **390**

18.4 Le prove a sostegno dell'evoluzione 391

I reperti fossili forniscono solide dimostrazioni a sostegno dell'evoluzione **391**

La distribuzione di animali e piante è un elemento a sostegno dell'evoluzione **395**

L'anatomia comparata di specie correlate mette in evidenza delle somiglianze nelle loro strutture **396**

Il confronto molecolare tra organismi fornisce prove a favore dell'evoluzione **399**

La biologia dello sviluppo aiuta a spiegare gli schemi evolutivi **400**

Le ipotesi evolutive possono essere verificate sperimentalmente **401**

19 Virus e agenti subvirali 407

19.1 La natura e la struttura dei virus 408

I virus sono molto piccoli **408**

Un virus consiste di un core di acido nucleico circondato da un rivestimento proteico **408**

Il capside è un rivestimento proteico protettivo **409**

Alcuni virus sono circondati da un involucro esterno **410**

19.2 Classificazione dei virus 410

19.3 Replicazione virale 411

I batteriofagi sono virus che infettano i batteri **411**

I virus si riproducono solo all'interno delle cellule ospiti **411**

19.4 Malattie virali 412

Alcuni virus provocano gravi malattie nelle piante **413**

I virus causano gravi malattie negli animali **413**

19.5 Evoluzione dei virus 419

19.6 Agenti subvirali 420

I satelliti dipendono da virus *helper* **420**

I viroidi sono corti filamenti di RNA privi di rivestimento **421**

I prioni sono particelle proteiche **421**

Le particelle interferenti difettose sono mutanti virali **422**

20 Batteri e archeobatteri 425

20.1 La struttura di batteri e archeobatteri 426

I procarioti presentano diverse forme comuni **426**

Le cellule procariotiche sono prive di organuli circondati da membrana **426**

La superficie della cellula è generalmente coperta da una parete cellulare **427**

Alcuni batteri producono capsule o strati mucosi **428**

Alcuni procarioti hanno fimbrie o pili **428**

Alcuni batteri sopravvivono in ambiente sfavorevole formando endospore **428**

Molti tipi di procarioti sono mobili **429**

20.2 Riproduzione ed evoluzione dei procarioti 430

La riproduzione rapida contribuisce al successo dei procarioti **430**

I batteri trasferiscono l'informazione genetica **430**

Nelle popolazioni batteriche l'evoluzione procede rapidamente **431**

20.3 Adattamenti nutrizionali e metabolici 432

La maggior parte dei procarioti necessita di ossigeno **433**

Alcuni batteri fissano e metabolizzano l'azoto **433**

20.4 La filogenesi dei due domini di procarioti 433

Le caratteristiche chiave che distinguono i tre domini **434**

La tassonomia degli archeobatteri e dei batteri cambia continuamente **434**

Molti archeobatteri vivono in ambienti inospitali **435**

I batteri sono i procarioti più noti **436**

20.5 L'impatto dei procarioti su ecologia, tecnologia e commercio 436

I procarioti stabiliscono strette relazioni con altri organismi **437**

I procarioti svolgono ruoli ecologici chiave **437**

I procarioti sono utilizzati in numerosi processi commerciali e nella tecnologia **440**

20.6 Batteri e malattie 441

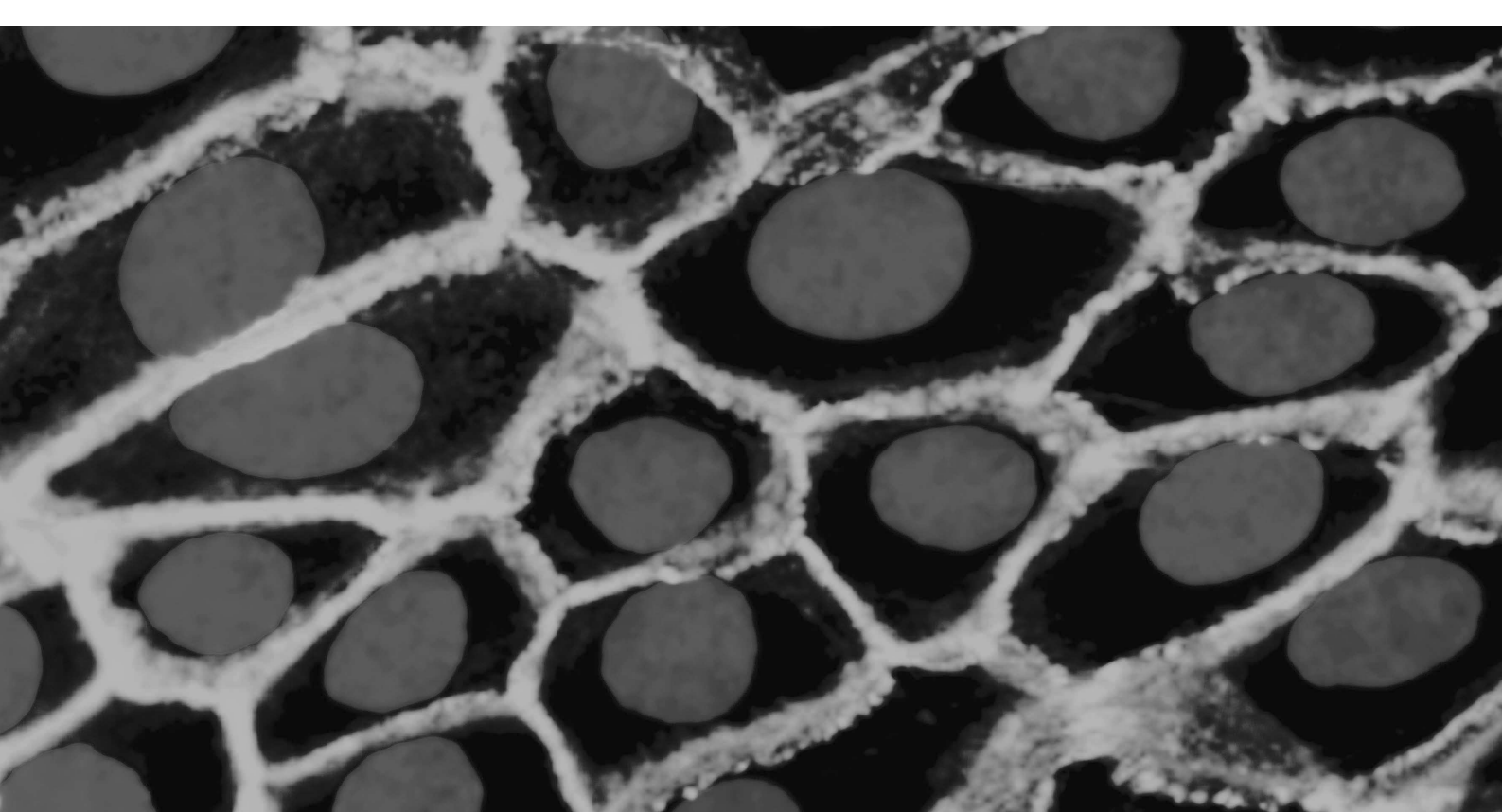
Numerosi scienziati hanno contribuito alla comprensione delle malattie infettive **441**

Numerosi adattamenti contribuiscono al successo dei patogeni **441**

La resistenza agli antibiotici è un serio problema per la salute pubblica **443**

Risposte R-1

Indice analitico I-1



5 Le membrane biologiche



CONCETTI CHIAVE

- 5.1** Le membrane biologiche consistono di un doppio strato fluido di fosfolipidi che forma compartimenti cellulari chiusi. Le proteine immerse nel core lipidico della membrana mantengono un ambiente cellulare con caratteristiche distinte dall'ambiente esterno, controllando il movimento di molecole attraverso il doppio strato lipidico.
- 5.2** Le proteine di membrana, e quindi le membrane, svolgono numerose funzioni, tra cui il trasporto di materiali, varie attività enzimatiche, la trasmissione delle informazioni e il riconoscimento di altre cellule.
- 5.3** Le proteine di trasporto spostano ioni e piccole molecole polari attraverso la membrana cellulare.
- 5.4** Molte e piccole molecole, inclusa l'acqua, attraversano le membrane biologiche per diffusione, il movimento netto di particelle che avviene da una regione a concentrazione maggiore ad una a concentrazione minore.
- 5.5** Poiché una cellula ha bisogno di avere determinate molecole in concentrazione superiore rispetto all'esterno, queste possono essere attivamente trasportate contro un gradiente di concentrazione; il trasporto attivo richiede un dispendio energetico diretto.
- 5.6** Le cellule esportano sostanze attraverso un meccanismo di esocitosi e importano materiali mediante endocitosi; entrambi i processi richiedono un consumo di energia.
- 5.7** Le cellule che si trovano a stretto contatto formano giunzioni specializzate le une con le altre attraverso le membrane plasmatiche.

L'evoluzione delle membrane biologiche che separano le cellule dall'ambiente esterno è stato un passo essenziale per l'origine della vita. In seguito, le membrane hanno reso possibile l'evoluzione di cellule complesse; le estese membrane interne degli eucarioti, infatti, formano compartimenti multipli con ambienti specifici per lo svolgimento di attività altamente specializzate.

Le proteine di membrana sono molecole che hanno un'importanza critica nelle attività cellulari. Molte proteine associate alle membrane sono enzimi; altre funzionano nel trasporto dei materiali o nel trasferimento delle informazioni. Altre ancora, note come *molecole di adesione cellulare*, sono importanti nella connessione delle cellule nei tessuti.

Nel Capitolo 4, abbiamo descritto una varietà di organuli cellulari e come questi interagiscano per permettere lo svolgimento delle differenti attività delle cellule. In questo capitolo, ci focalizzeremo sulla struttura e sulle funzioni della membrana plasmatica che circonda la cellula e delle membrane biologiche che circondano molti organuli. Dapprima esamineremo ciò che è noto sulla composizione e sulla struttura delle membrane biologiche. Discuteremo poi le diverse funzioni essenziali delle membrane cellulari, tra cui il trasporto di diversi materiali, dagli ioni fino a molecole complesse e ai batteri, o il trasferimento di informazioni. Infine, analizzeremo alcune strutture specializzate che permettono alle membrane di cellule diverse di interagire tra loro.

FOTO Proteine di membrana. Le caderine, proteine che attraversano la membrana plasmatica e sono coinvolte nelle giunzioni aderenti con altre cellule, sono colorate *in verde* in questa fotografia al microscopio a fluorescenza. I nuclei sono colorati *in viola*. Louise Cramer/Visuals Unlimited, Inc.

Anche se la maggior parte della trattazione è incentrata su struttura e funzioni delle membrane plasmatiche, molti dei concetti esposti sono applicabili anche ad altre membrane cellulari.

5.1 La struttura delle membrane biologiche



OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 1 Valutare l'importanza delle membrane per l'omeostasi della cellula, sottolineando le loro varie funzioni.
- 2 Descrivere il modello a mosaico fluido della struttura della membrana cellulare.
- 3 Spiegare come le proprietà del doppio strato lipidico siano alla base di molte proprietà e funzioni delle membrane cellulari.
- 4 Spiegare come le proteine di membrana si associno con il doppio strato lipidico e descrivere le loro funzioni.

Per effettuare le numerose reazioni chimiche necessarie per la vita, la cellula deve mantenere un ambiente interno appropriato. Tutte le cellule sono circondate da una **membrana plasmatica** che le separa fisicamente dall'ambiente esterno e le rende entità distinte. Regolando il passaggio delle sostanze dentro e fuori la cellula, la membrana plasmatica contribuisce a mantenere un ambiente interno compatibile con la vita. Come è stato discusso nel Capitolo 4, le cellule eucariotiche sono caratterizzate dalla presenza di numerosi organuli delimitati da membrane. Alcuni di questi organuli – tra cui l'involucro nucleare, il reticolo endoplasmatico (RE), il complesso del Golgi, i lisosomi, le vescicole e i vacuoli – formano il sistema di endomembrane, che si estende in tutta la cellula.

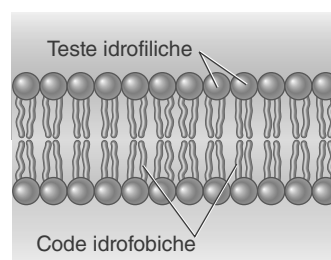
Le membrane biologiche sono strutture complesse e dinamiche, costituite da lipidi e proteine in costante movimento. Le proprietà delle membrane permettono loro di svolgere molteplici funzioni vitali per la cellula. Esse regolano il passaggio dei materiali, suddividono la cellula in compartimenti, fungono da superfici per le reazioni chimiche, aderiscono e comunicano con altre cellule, trasmettono segnali tra l'ambiente esterno e l'interno della cellula. Inoltre, le membrane sono una parte essenziale dei sistemi di trasferimento e di immagazzinamento dell'energia. In che modo le proprietà delle membrane cellulari rendono la cellula in grado di svolgere funzioni così disparate? Già molto tempo prima dello sviluppo del microscopio elettronico, si sapeva che le membrane erano costituite da lipidi e proteine. Ricerche eseguite negli anni '20 e '30 del secolo scorso avevano fornito prove del fatto che il *core* delle membrane cellulari fosse costituito da lipidi, principalmente fosfolipidi (vedi Capitolo 3). Gli eritrociti dei mammiferi hanno soltanto la membrana plasmatica e non hanno compartimenti di membrana intracellulari. Paragonando la superficie della membrana con il numero totale di molecole fosfolipidiche per cellula, i primi ricercatori calcolarono che lo spessore della membrana corrispondeva a due molecole di fosfolipidi. Studi condotti dai primi ricercatori avevano anche evidenziato che, quando i lipidi di membrana purificati vengono dispersi in acqua, essi sono in grado di formare dei doppi strati flessibili, auto-sigillanti, che spontaneamente si organizzano a formare compartimenti chiusi o vescicole.

I fosfolipidi in acqua formano doppi strati

I fosfolipidi sono i principali responsabili delle proprietà fisiche delle membrane biologiche. Ciò è dovuto al fatto che fosfolipidi hanno caratteristiche uniche, come quella di formare strutture a doppio strato. Si ricordi dal Capitolo 3 che un fosfolipide è una **molecola anfipatica**, presentando due catene idrofobiche di acidi grassi unite a due dei tre atomi di carbonio di una molecola di glicerolo (vedi Fig. 3-13). Le catene degli acidi grassi formano la porzione apolare e *idrofobica* del fosfolipide. Legato al terzo carbonio del glicerolo vi è un gruppo fosfato carico negativamente e *idrofilico*, il quale a sua volta è legato a un gruppo organico polare e idrofilico. Le molecole di questo tipo, hanno regioni idrofobiche e idrofiliche distinte. Tutti i lipidi che vanno a costituire il *core* delle membrane biologiche hanno caratteristiche anfipatiche, che determinano in modo prevedibile la loro interazione con l'acqua (FIG. 5-1).

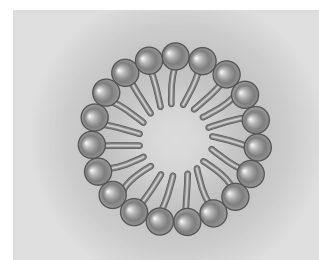
Poiché una delle estremità di ciascun fosfolipide si associa liberamente con l'acqua, mentre quella opposta non lo fa, l'orientamento più favorevole assunto da queste molecole in acqua risulta essere una struttura a doppio strato (vedi Fig. 5-1a). Questa disposizione permette alle teste idrofiliche dei fosfolipidi di associarsi liberamente con l'ambiente acquoso, mentre le catene idrofobiche degli acidi grassi sono relegate all'interno della struttura, lontano dalle molecole d'acqua. Questo *core* idrofobico del doppio strato è la barriera che impedisce a molti tipi di piccole molecole idrofiliche (compresi ioni, aminoacidi e metaboliti organici) di passare da un lato all'altro della membrana e permette alle cellule di mantenere un differente ambiente chimico all'interno di ogni compartimento di membrana.

Studi fisici condotti su vescicole artificiali formate da lipidi di membrana isolati rivela anche un'altra importante proprietà associata al *core* interno idrofobico: alle normali temperature biologiche, le catene di acidi grassi del *core* sono in costante movimento, poiché parti delle catene di idrocarburi ruotano intorno ai legami C—C. Il movimento costante delle catene di idrocarburi conferisce al doppio strato la proprietà di un *cristallo liquido*, o di un fluido bidimensionale.



(a) Fosfolipidi in acqua.

I fosfolipidi in acqua si associano per dare un doppio strato poiché sono molecole anfipatiche di forma pressoché cilindrica. Le catene idrofobiche di acidi grassi non sono a contatto con l'acqua, mentre lo sono le teste idrofiliche.



(b) Detergente in acqua.

Le molecole di un detergente sono molecole anfipatiche, di forma grosso modo conica, che in acqua si associano formando strutture sferiche.

Figura 5-1 Proprietà dei lipidi in acqua

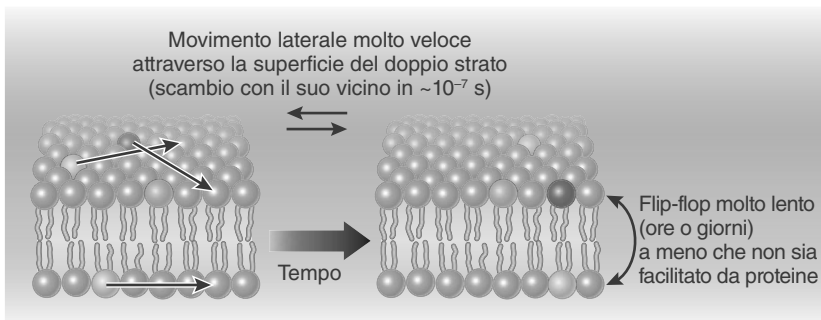


Figura 5-2 Fluidità della membrana

La disposizione ordinata delle molecole di fosfolipidi rende la membrana cellulare un cristallo liquido. Le catene idrocarburiche sono in costante movimento, permettendo così a ciascuna molecola di muoversi lateralmente sulla stessa faccia del doppio strato. Il movimento trasversale (flip-flop), da un foglietto all'altro del doppio strato lipidico è un evento raro e, nelle cellule, è reso possibile da proteine di membrana specializzate

Il doppio strato è simile a un cristallo in quanto i lipidi formano uno schieramento ordinato con i gruppi delle teste idrofiliche degli acidi grassi disposti all'esterno del doppio strato e le code idrofobiche all'interno. Inoltre, le molecole sono libere di ruotare e possono muoversi lateralmente all'interno del loro singolo strato, o *foglietto* del doppio strato. In condizioni normali un fosfolipide scambia il posto con il suo vicino in circa 10^{-7} secondi e può viaggiare lateralmente attraverso la membrana nel giro di pochi secondi. Al contrario, lo spostamento trasversale (movimento di flip-flop) di una molecola di fosfolipide da un foglietto di un doppio strato artificiale all'altro è un evento molto raro (può richiedere vari giorni) perché la grossa testa idrofilica deve attraversare il *core* idrofobico (FIG. 5-2). Nelle cellule, questo movimento da un lato all'altro del doppio strato è facilitato da particolari proteine di membrana, comunemente chiamate "flippasi".

Le proprietà anfipatiche, da sole, non bastano a spiegare la capacità dei lipidi di associarsi in un doppio strato. Anche la loro forma riveste una certa importanza. I fosfolipidi tendono ad avere uno spessore uniforme: la loro forma grosso modo cilindrica, assieme alle loro proprietà anfipatiche, è responsabile della formazione del doppio strato. In contrasto, molti detergenti comuni sono molecole anfipatiche, ciascuna contenente una singola catena idrocarburica (come un acido grasso) a una estremità e una regione idrofilica all'altra. Queste molecole hanno una forma approssimativamente conica, con l'estremità idrofilica che forma l'ampia base e la coda idrocarburica rivolta verso il vertice. A causa della loro forma, queste molecole in acqua non si associano in doppi strati, e tendono invece a formare strutture sferiche (Fig. 5-1b). I detergenti sono in grado di "solubilizzare" l'olio perché le molecole di olio si associano alla porzione idrofobica interna delle sfere.

Il modello a mosaico fluido spiega la struttura della membrana

Negli anni '50 del secolo scorso, con lo sviluppo della microscopia elettronica, i biologi cellulari furono in grado di osservare per la prima volta la membrana plasmatica. Una delle osserva-

zioni più interessanti fu che le membrane erano uniformi e sottili. Infatti, la membrana plasmatica ha uno spessore che non supera i 10 nanometri. Il microscopio elettronico rivelò una struttura a tre strati, con due strati scuri separati da uno più chiaro (FIG. 5-3). Questi dati furono sorprendenti perché si sapeva che le proteine di membrana erano bel lungi dall'essere uniformi e che erano molto variabili nella forma e nella composizione. Alcune di queste proteine legate alla membrana erano piuttosto grandi, con un diametro superiore a 10 nm.

Studi effettuati su molte proteine di membrana mostrano che una regione (o dominio) di una proteina poteva trovarsi su un lato del doppio strato, mentre un'altra regione poteva essere localizzata sul lato opposto. Apparve quindi evidente che molte delle proteine di membrana si estendono attraverso il doppio strato fosfolipidico e che le membrane contengono diversi tipi di proteine, di forma e dimensione diverse.

Nel 1972, S. Jonathan Singer e Garth Nicolson, dell'Università della California a San Diego, proposero un modello di struttura della membrana che costituisce la sintesi di tutte le proprietà conosciute delle membrane biologiche. Secondo questo **modello a mosaico fluido**, le membrane sono costituite da un doppio strato fluido di molecole fosfolipidiche nel quale le proteine sono immerse, o comunque associate, come le tessere di un mosaico. Questo modello a mosaico non è statico, poiché le proteine cambiano continuamente posizione e si muovono come degli iceberg che galleggiano in un mare fluido costituito da fosfolipidi. In FIGURA 5-4 è rappresentata la membrana plasmatica di una cellula eucariotica secondo il modello a mosaico fluido.

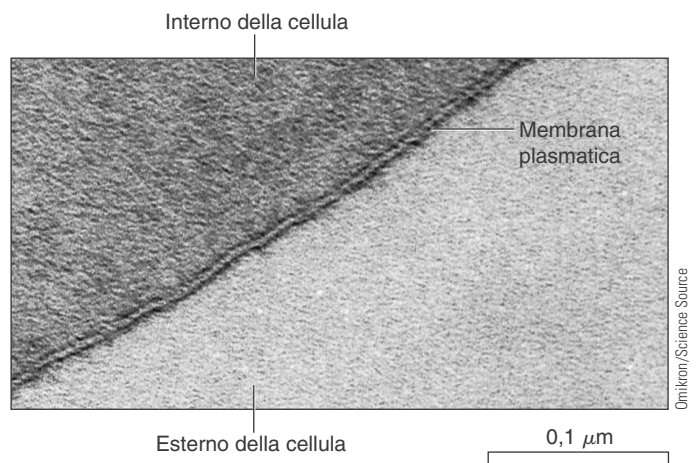


Figura 5-3 Fotografia al microscopio elettronico a trasmissione della membrana plasmatica di un eritrocita di mammifero

La membrana plasmatica separa il citosol (*regione più scura*) dall'ambiente esterno (*regione più chiara*). Le due linee scure parallele rappresentano le teste idrofiliche dei fosfolipidi, mentre la zona chiara tra esse compresa è costituita dalle code idrofobiche.

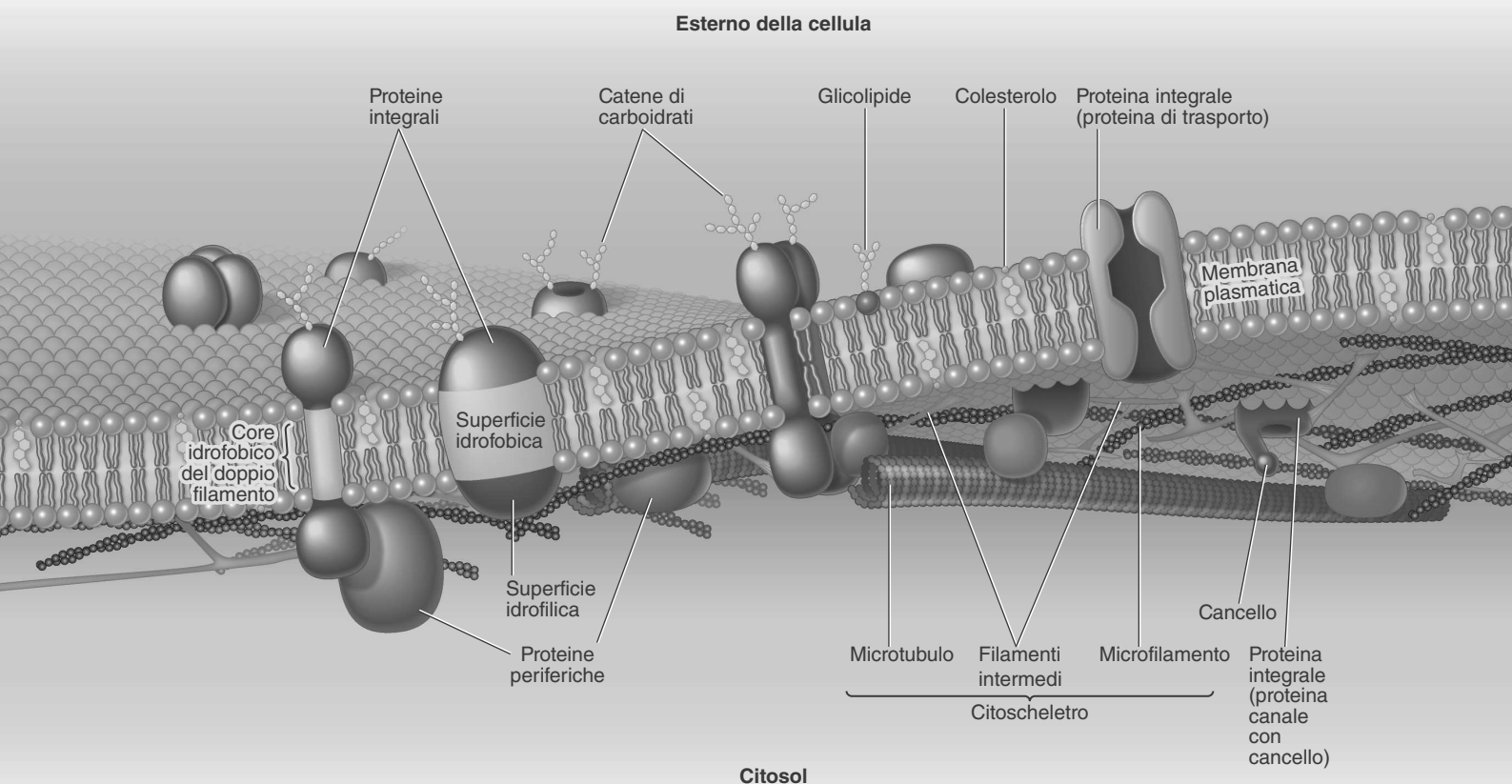


Figura 5-4 Struttura dettagliata della membrana plasmatica

Le membrane cellulari sono composte di un doppio strato di fosfolipidi in cui le proteine si muovono come iceberg nel mare. Anche se il doppio strato lipidico è costituito principalmente da fosfolipidi, vi si trovano altri lipidi, come il colesterolo e i glicolipidi. Le proteine periferiche sono debolmente associate al doppio strato, mentre le proteine integrali sono strettamente legate a esso. Le proteine integrali qui illustrate sono del tipo transmembrana e si estendono attraverso il doppio strato. Esse sono caratterizzate da regioni idrofiliche su entrambe le facce del doppio strato connesse da una regione idrofobica che attraversa la membrana. Alcune proteine integrali della membrana plasmatica, attraverso altre proteine, sono ancorate al citoscheletro o alla matrice extracellulare. I glicolipidi (carboidrati attaccati ai lipidi) e le glicoproteine (carboidrati attaccati alle proteine) sono esposti sulla superficie extracellulare; entrambi hanno un ruolo importante nel riconoscimento e nell'adesione cellulare.

Le membrane biologiche sono fluidi bidimensionali

Le qualità fluido-simili del doppio strato lipidico permettono alle molecole in esso immerse di muoversi lungo il piano della membrana. Ciò fu elegantemente dimostrato da David Frye e da Michael Edidin nel 1970 con esperimenti nei quali essi seguirono il movimento delle proteine di membrana sulla superficie di due cellule fuse tra loro (FIG. 5-5). Quando le membrane plasmatiche di una cellula di topo e di una cellula umana venivano fuse, in pochi minuti le proteine di membrana di ciascuna cellula iniziavano a migrare e ad assumere una distribuzione casuale all'interno della membrana plasmatica che rivestiva le

due cellule fuse. Gli esperimenti di Frye e Edidin dimostrarono che la fluidità dei lipidi di membrana permette a molte proteine di muoversi, dando luogo a una conformazione molto mutevole. Tuttavia, non tutte le proteine di membrana hanno lo stesso comportamento. Le proteine di membrana che sono ancorate al citoscheletro (vedi Figg. 4-29 e 5-4) o alla matrice extracellulare tendono a rimanere in una posizione fissa sulla superficie della cellula.

Affinché una membrana possa funzionare adeguatamente, è necessario che i suoi lipidi siano in uno stato di fluidità ottimale. Alla temperatura normale di crescita, le membrane cellulari sono fluide con una consistenza simile a quella di un olio vegetale a temperatura ambiente. Se le cellule sono rapidamente raffreddate, le funzioni della membrana, inclusi i trasporti di specifiche sostanze, sono compromesse. In questa condizione, infatti, è rallentato il movimento delle catene degli acidi grassi e il doppio strato lipidico diventa troppo rigido.

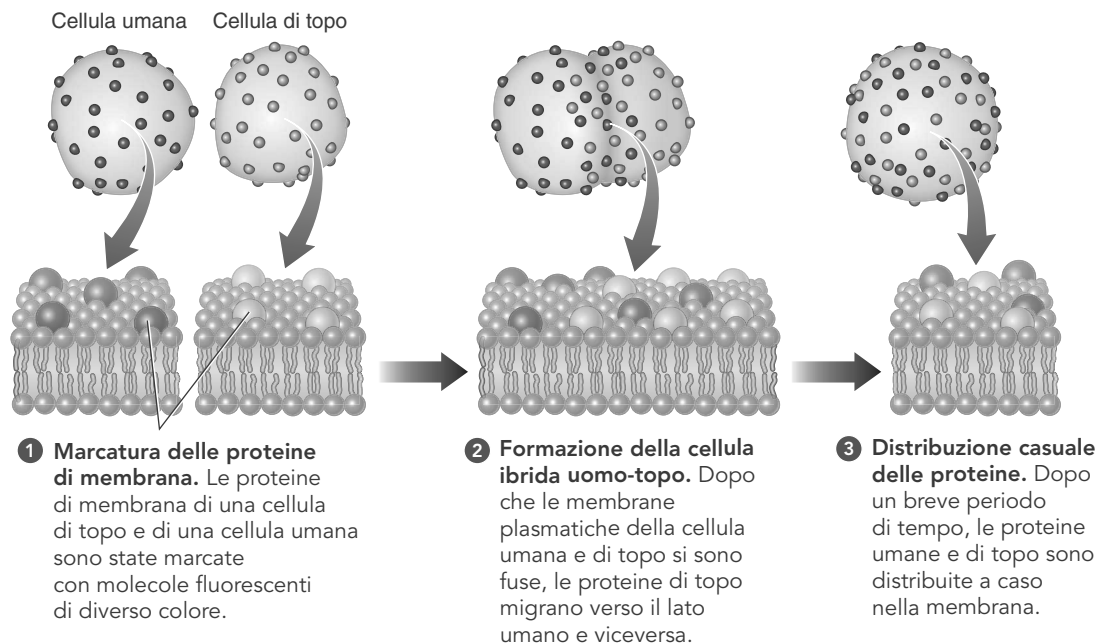
Alcune proprietà dei lipidi di membrana influenzano la fluidità del doppio strato. Si ricordi dal Capitolo 3 che i grassi contenenti un'alta percentuale di acidi grassi saturi tendono ad essere solidi a temperatura ambiente a causa delle numerose interazioni di van der Waals lungo le catene degli acidi grassi strettamente allineate. Tuttavia, i grassi o gli olii con acidi mono- o polinsaturi tendono ad essere liquidi a temperatura ambiente per la presenza di doppi legami che producono "pieghe" nelle catene dei loro acidi grassi, che impediscono l'allineamento con la catena adiacente, limitando così le interazioni di van der Waals.

Molti organismi hanno dei meccanismi di regolazione che permettono di mantenere la loro membrana in uno stato fluido ottimale. Ad esempio, alcuni organismi possono compensare i cambiamenti di temperatura variando il contenuto in acidi grassi dei loro lipidi di membrana. I pesci artici, per esempio, tendono ad avere una percentuale più alta di acidi grassi

Le molecole immerse in una membrana biologica possono muoversi?

SVILUPPARE UN'IPOTESI Le proteine sono in grado di spostarsi lateralmente nella membrana plasmatica.

EFFETTUARE ESPERIMENTI Larry Frye e Michael Edidin marcarono le proteine di membrana di cellule umane e murine utilizzando molecole fluorescenti di diverso colore per poterle distinguere. Quindi, fusero le cellule umane e quelle di topo per produrre cellule ibride.



RISULTATI E CONCLUSIONI Dopo un breve periodo di incubazione, le proteine della cellula umana e della cellula di topo si erano miscelate sulla superficie della cellula ibrida. Dopo circa 40 minuti, le proteine di ciascuna specie si erano distribuite a caso in tutta la membrana plasmatica dell'ibrido. Questo esperimento dimostrò che le proteine si muovono all'interno della membrana plasmatica.

Figura 5-5 Esperimento di Frye ed Edidin

FONTE Frye, L.D., e M. Edidin, "The Rapid Intermixing of Cell Surface Antigens after Formation of Mouse-Human Heterokaryons", *Journal of Cell Science*, Vol. 7, 319-335, 1970.

PREDIRE Quale sarebbe la distribuzione della fluorescenza attesa in una cellula fusa, se una proteina di membrana legata a un microtubulo sul suo versante citoplasmatico fosse la proteina che è stata legata all'anticorpo con fluorescenza verde?

insaturi nei loro lipidi di membrana rispetto a specie tropicali, al fine di mantenere una ottimale fluidità di membrana anche alle più basse temperature oceaniche.

Con la stessa finalità, molti organismi, così come le piante e diversi microrganismi, regolano il rapporto fra acidi grassi saturi e insaturi nelle loro membrane in risposta alle variazioni della temperatura ambientale che si determinano durante le stagioni di crescita.

Alcuni lipidi di membrana hanno la capacità, entro certi limiti, di stabilizzare la fluidità della membrana stessa. Il colesterolo, steroide presente nelle membrane cellulari animali, è uno di questi "tamponi di fluidità". La molecola di colesterolo è infatti idrofobica ma, grazie alla presenza di un unico gruppo ossidrilico (vedi Fig. 3-15a), è leggermente anfipatica. Il gruppo ossidrilico si associa con le teste idrofiliche dei fosfolipidi; la rimanente parte della molecola di colesterolo, idrofobica, si incastra tra le catene idrocarburiche degli acidi grassi.

A basse temperature, le molecole di colesterolo fungono da "spaziatori" tra le catene idrocarburiche, diminuendo così le interazioni di van der Waals che favorirebbero la solidificazione. Il colesterolo, inoltre, fa sì che la membrana non si indebolisca o si destabilizzi ad alte temperature; infatti, le molecole

di colesterolo interagiscono fortemente con quelle porzioni delle catene idrocarburiche più vicine alle teste fosfolipidiche, riducendo così il loro movimento. Nelle cellule vegetali, tali funzioni vengono svolte da steroidi diversi dal colesterolo.

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

I doppi strati lipidici, soprattutto quelli allo stato di cristallo liquido, hanno anche altre proprietà fisiche. I doppi strati di per sé hanno difficoltà ad avere estremità libere, di conseguenza tendono a saldarsi tra loro formando vescicole chiuse. I doppi strati lipidici sono anche flessibili e ciò permette alle membrane cellulari di cambiare forma senza rompersi. Infine, in condizioni opportune, i doppi strati lipidici possono fondersi tra loro.

La fusione delle membrane è un importante fenomeno cellulare. Quando una vescicola si fonde con un'altra membrana, sia i doppi strati delle membrane sia i compartimenti da essi racchiusi diventano continui, formando un'unica ininterrotta struttura. Dalle membrane del reticolo endoplasmatico si

formano diverse vescicole di trasporto che si fondono poi con le membrane del complesso del Golgi, permettendo così il trasferimento di materiale da un compartimento all'altro. Ogni volta che una sostanza viene secreta dalla cellula, la vescicola secretoria si fonde con la membrana plasmatica.

Le proteine di membrana possono essere integrali o periferiche

Le due principali classi di proteine di membrana, quelle integrali e quelle periferiche, si distinguono in base al modo in cui sono associate al doppio strato lipidico (FIG. 5-6). Le **proteine di membrana integrali** sono strettamente legate alla membrana e possono essere rilasciate solo in seguito a distruzione del doppio strato a opera di detergenti. Queste proteine sono anfipatiche: le loro regioni idrofiliche si estendono fuori dalla cellula o nel citoplasma, mentre le regioni idrofobiche interagiscono con le code dei fosfolipidi di membrana.

Alcune proteine integrali non si estendono completamente attraverso la membrana. Molte altre, dette **proteine transmembrana**, si estendono completamente attraverso la membrana. Alcune di queste proteine transmembrana attraversano la membrana solo una volta, altre invece la attraversano più volte (fino a 24). Il tipo più comune di proteina transmembrana è un' α -elica (vedi Capitolo 3) con le catene laterali degli aminoacidi idrofobici che fuoriescono dall'elica nella regione idrofobica del doppio strato lipidico. Alcune proteine attraversano la membrana sotto forma di foglietti β -ripiegati. Tali formazioni proteiche a forma di barilotto formano pori attraverso i quali possono passare acqua e altre sostanze.

Le **proteine di membrana periferiche** non sono inserite nel doppio strato lipidico, ma sono localizzate sulle superfici interna o esterna della membrana plasmatica, generalmente legate alle regioni esposte delle proteine integrali attraverso interazioni non covalenti. Le proteine periferiche possono essere facilmente

rimosse dalla membrana senza che la struttura del doppio strato venga distrutta.

Per mezzo della microscopia elettronica dopo *freeze-fracture*, una tecnica che separa le membrane in due metà, si è potuto dimostrare che le proteine sono veramente incastrate nel doppio strato lipidico. Osservando le membrane cellulari con questa tecnica, si notano numerose particelle presenti sulle superfici di taglio (FIG. 5-7). Queste particelle sono chiaramente proteine di membrana integrali, in quanto non sono mai visibili in doppi strati lipidici artificiali sottoposti a *freeze-fracture*. Queste scoperte hanno influenzato Singer e Nicolson nell'elaborazione del modello a mosaico fluido.

Le proteine sono orientate nel doppio strato in maniera asimmetrica

In Figura 5-4, le molecole proteiche che costituiscono le membrane biologiche sono *orientate asimmetricamente*. Uno specifico dominio di una proteina di membrana intrinseca si trova sempre nello stesso lato della membrana. Per esempio, domini di proteine di membrana che legano carboidrati si trovano sempre nel lato esterno della membrana. L'asimmetria è dovuta al modo altamente specifico con il quale ciascuna proteina si inserisce nel doppio strato. Le proteine di membrana associate alla superficie esterna della cellula vengono prodotte come proteine destinate a essere esportate dalla cellula.

Come già detto nel Capitolo 4, queste proteine vengono inizialmente formate dai ribosomi associati al reticolo endoplasmatico rugoso (RER) e poi passano attraverso la membrana del RER nel lume dove, in seguito all'aggiunta di zuccheri, diventano **glicoproteine**. Nel caso delle glicoproteine di membrana integrali, soltanto una porzione passa attraverso la membrana del RER, per cui ciascuna proteina ha alcune parti localizzate nel lume del reticolo endoplasmatico, mentre altre rimangono nel citosol. Gli enzimi che favoriscono il

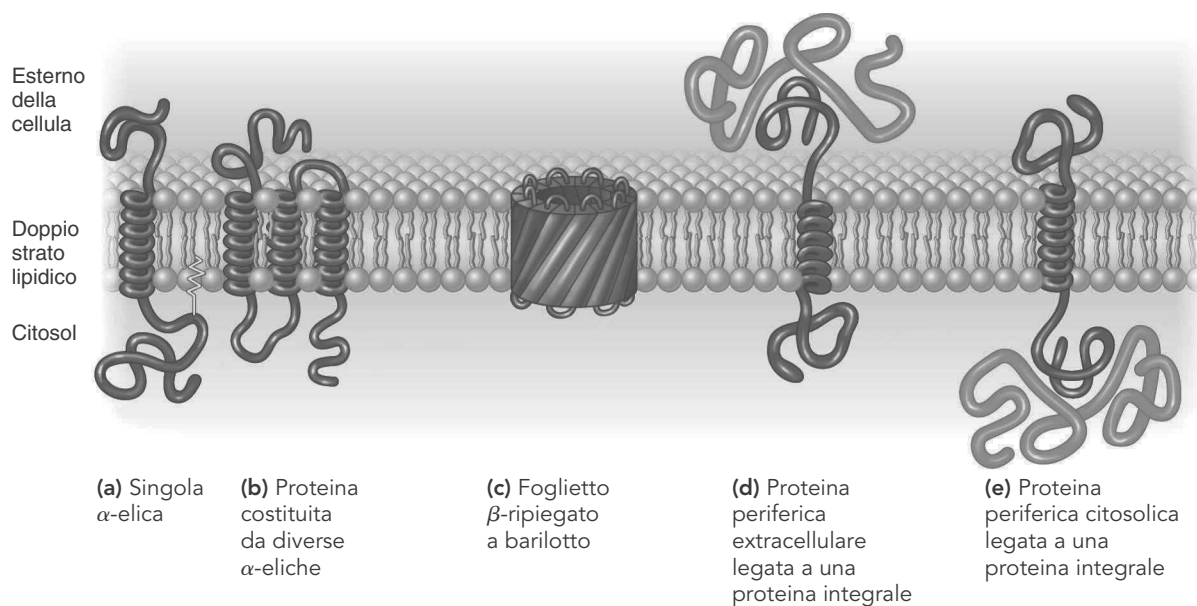


Figura 5-6 Proteine di membrana

In (a), (b) e (c) sono mostrate tre proteine di membrana. Le molecole di acqua e gli ioni attraversano la membrana grazie a pori costituiti da proteine con struttura ad α -elica o a foglietto β -ripiegato a barilotto. (d, e) Le proteine periferiche sono associate alle proteine integrali mediante interazioni non covalenti.

PERCHÉ SI USA? La tecnica *freeze-fracture* si usa per separare le due facce del doppio strato lipidico, in modo che i suoi componenti possano essere analizzati.

COME FUNZIONA?

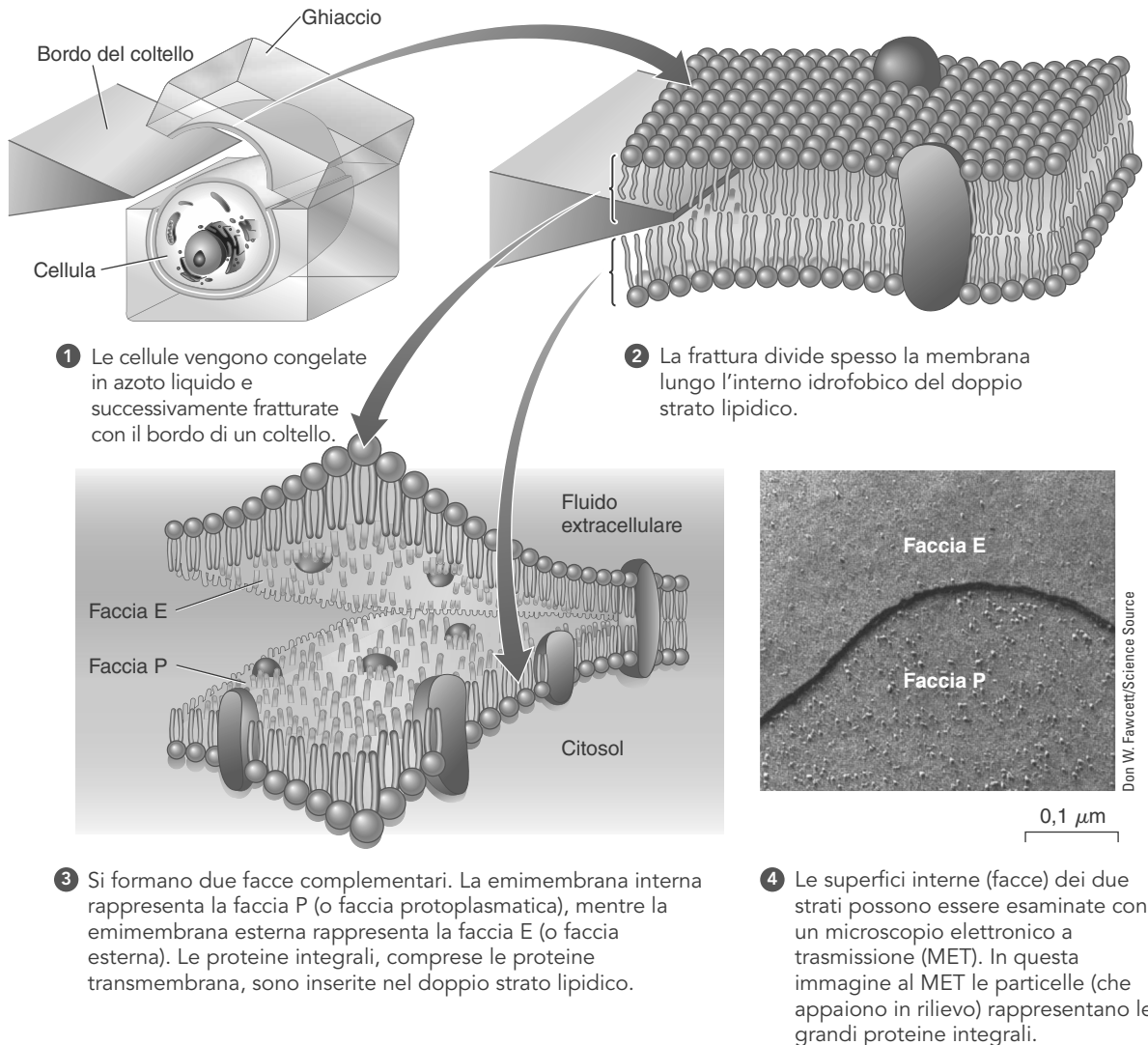


Figura 5-7 La tecnica *freeze-fracture*

legame tra gli zuccheri ed alcuni aminoacidi delle proteine sono localizzati soltanto nel lume del RER, per cui i carboidrati possono essere aggiunti solo a quelle porzioni proteiche che si trovano nel lume.

Se si segue la migrazione delle vescicole e la loro fusione con le membrane nella **FIGURA 5-8**, si può vedere che la porzione di proteina che sporge all'interno del lume del RER è la stessa che viene poi trasferita all'interno del lume del complesso del Golgi, dove altri enzimi modificano ulteriormente le catene di carboidrati. Nel complesso del Golgi, la glicoproteina è selezionata e indirizzata verso la membrana plasmatica. La porzione modificata della proteina rimane all'interno del compartimento membranoso di una vescicola secretoria, quando

questa gemma dal complesso del Golgi. Quando la vescicola secretoria si fonde con la membrana plasmatica, la catena di carboidrati diventa la parte della proteina di membrana che si estende all'esterno della superficie cellulare.

In sintesi, la sequenza è:

aggiunta dello zucchero alla proteina nel lume del RER → trasporto della glicoproteina al complesso del Golgi, dove viene ulteriormente modificata → trasporto della glicoproteina alla membrana plasmatica → fusione della vescicola di trasporto con la membrana plasmatica (il lato interno della vescicola di trasporto diventa il lato esterno della membrana plasmatica)

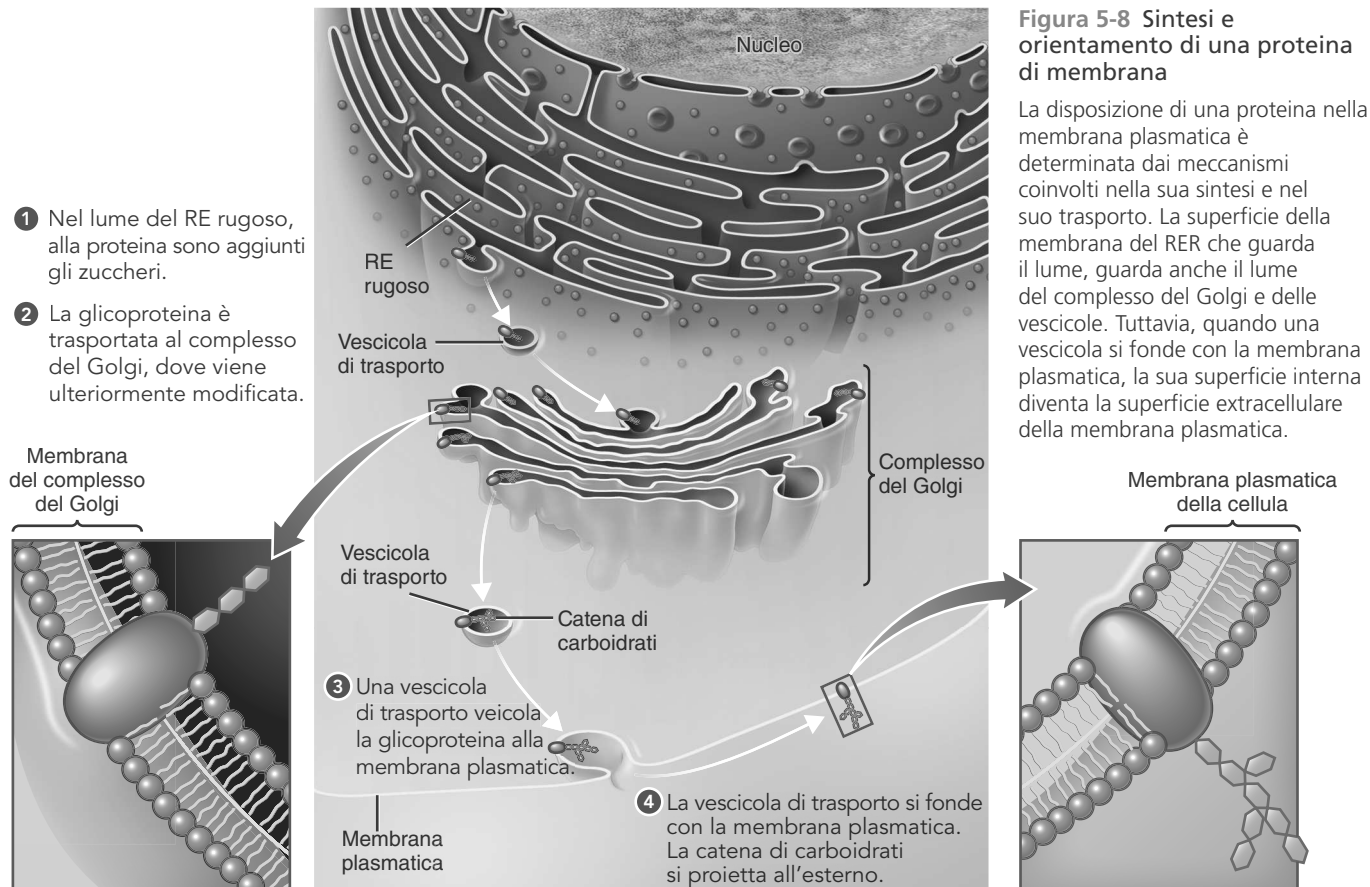


Figura 5-8 Sintesi e orientamento di una proteina di membrana

La disposizione di una proteina nella membrana plasmatica è determinata dai meccanismi coinvolti nella sua sintesi e nel suo trasporto. La superficie della membrana del RER che guarda il lume, guarda anche il lume del complesso del Golgi e delle vescicole. Tuttavia, quando una vescicola si fonde con la membrana plasmatica, la sua superficie interna diventa la superficie extracellulare della membrana plasmatica.

✓ VERIFICA 5.1

- Quali molecole sono responsabili delle proprietà fisiche di una membrana cellulare?
- **VISUALIZZARE** Con un disegno schematico illustrare come una proteina transmembrana potrebbe essere posizionata in un doppio strato lipidico.
- Descrivere le tappe del processo con cui la cellula aggiunge carboidrati alle proteine di membrana.

5.2 Le funzioni delle proteine di membrana

🎯 OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

- 5** Riassumere le funzioni delle proteine di membrana.

Perché la membrana plasmatica necessita di così tante proteine diverse? Questa diversità riflette il numero di attività che hanno luogo nella o sulla membrana cellulare. Le proteine associate alla membrana sono essenziali per molte di queste attività. In genere, le proteine di membrana sono suddivise in ampi gruppi in base alle funzioni svolte (FIGURA 5-9). Alcune proteine di membrana hanno la funzione di ancorare le cellule al substrato. Ad esempio, le *integrine*, proteine che si legano ai microfilamenti presenti all'interno della cellula, mediano l'adesione della cellu-

la alla matrice extracellulare (Fig. 5-9a). Esse fungono anche da recettori, o siti di ancoraggio, per le proteine della matrice extracellulare (vedi Fig. 4-29).

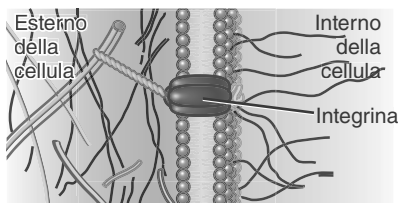
Numerose proteine di membrana sono coinvolte nel trasporto di molecole attraverso la membrana. Alcune formano canali che permettono il passaggio selettivo di determinati ioni o molecole (FIG. 5-9b). Altre proteine formano pompe che utilizzano l'ATP per trasportare attivamente i soluti attraverso la membrana (FIG. 5-9c).

Alcune proteine di membrana sono enzimi in grado di catalizzare reazioni che avvengono in prossimità della superficie cellulare (FIG. 5-9d). Le membrane dei mitocondri o dei cloroplasti contengono sequenze di enzimi organizzati per regolare una serie di reazioni, come ad esempio la respirazione cellulare o la fotosintesi.

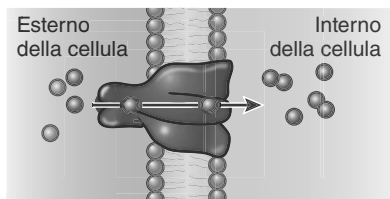
Alcune proteine di membrana sono recettori che ricevono informazioni da altre cellule sotto forma di segnali chimici o elettrici. Molte cellule dei vertebrati posseggono dei recettori per ormoni rilasciati dalle ghiandole endocrine. Queste informazioni possono essere trasmesse dalle proteine di membrana all'interno della cellula mediante la *trasduzione del segnale* (FIG. 5-9e), che sarà discussa nel Capitolo 6.

Alcune proteine di membrana possono funzionare come sistema di identificazione, che viene riconosciuto da altre cellule. Ad esempio, certe cellule riconoscono come estranee le proteine di superficie, o *antigeni*, delle cellule batteriche. Gli antigeni stimolano la difesa immunitaria che distrugge i batteri (FIG. 5-9f).

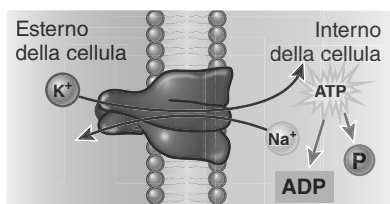
Cellule che si riconoscono a vicenda possono interagire per formare un tessuto. Alcune proteine di membrana formano giunzioni fra cellule adiacenti (FIG. 5-9g). Queste proteine



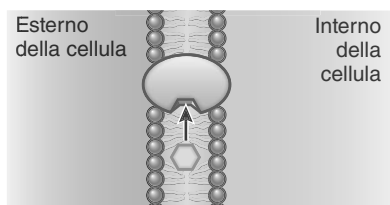
(a) Ancoraggio. Alcune proteine di membrana, come le integrine, ancorano la cellula alla matrice extracellulare e inoltre si connettono ai microfilamenti intracellulari.



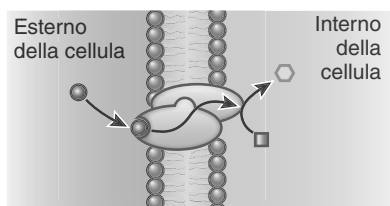
(b) Trasporto passivo. Certe proteine formano canali che permettono il passaggio selettivo di ioni o molecole.



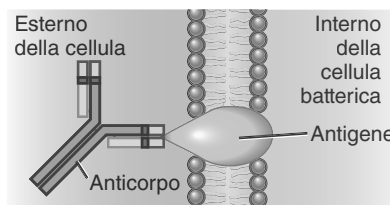
(c) Trasporto attivo. Alcune proteine di trasporto pompano i soluti attraverso la membrana, un processo che richiede un apporto diretto di energia.



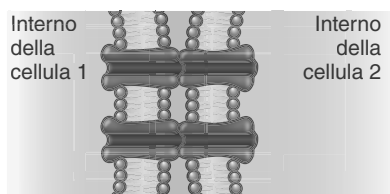
(d) Attività enzimatica. Molti enzimi legati alla membrana catalizzano reazioni che avvengono all'interno o sulla superficie della membrana.



(e) Trasduzione del segnale. Alcuni recettori legano molecole segnale, come gli ormoni, e trasmettono l'informazione all'interno della cellula.



(f) Riconoscimento cellulare. Alcune glicoproteine fungono da marcatori di identificazione. Per esempio, le cellule batteriche posseggono proteine di superficie, o antigeni, che vengono riconosciute come estranee dalle cellule umane.



(g) Giunzione intercellulare. Le proteine di adesione cellulare uniscono le membrane di cellule adiacenti.

Figura 5-9 Alcune funzioni delle proteine di membrana

Le proteine cellulari svolgono numerose funzioni: trasportano materiali, fungono da enzimi nelle reazioni chimiche, trasmettono segnali cellulari.

possono anche funzionare come punti di ancoraggio per la rete degli elementi del citoscheletro. Nei prossimi paragrafi di questo capitolo, discuteremo la funzione delle proteine di membrana nel trasporto di materiali all'interno e all'esterno della cellula e infine le giunzioni cellulari. Discuteremo di altre funzioni della membrana cellulare in molti dei capitoli che seguono

✓ VERIFICA 5.2

- Qual è la funzione delle proteine transmembrana nel trasporto di materiali all'interno della cellula?
- Qual è il ruolo delle proteine di membrana nel riconoscimento cellulare?

5.3 La struttura della membrana cellulare e la permeabilità

🎯 OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

- 6** Descrivere l'importanza delle membrane selettivamente permeabili e confrontare le funzioni delle proteine carrier e delle proteine canale.

Una membrana viene detta *permeabile* a una data sostanza, se le permette di attraversarla; è detta *impermeabile* nel caso contrario. La struttura a mosaico fluido delle membrane biologiche permette loro di funzionare come **membrane selettivamente permeabili**: permettono il passaggio di alcune sostanze, ma non di tutte. In risposta a variazioni delle condizioni ambientali o a necessità cellulari, la membrana plasmatica può in alcuni momenti fare da barriera ad alcune sostanze, mentre in altri ne può promuovere attivamente il passaggio. Regolando il traffico chimico attraverso la membrana plasmatica, una cellula può controllare sia il suo volume sia la sua componente ionica e molecolare interna. Tale regolazione permette alle cellule di avere una composizione interna alquanto diversa da quella dell'ambiente esterno.

Le membrane biologiche rappresentano una barriera per le molecole polari

In generale, le membrane biologiche sono massimamente permeabili alle piccole molecole apolari (idrofobiche). Tali molecole sono in grado di attraversare il doppio strato lipidico, che è idrofobico. I gas come l'ossigeno e l'anidride carbonica sono piccole molecole apolari che attraversano rapidamente il doppio strato lipidico. Sebbene siano polari, le molecole di acqua attraversano, anche se lentamente, il doppio strato lipidico, essendo sufficientemente piccole da poter passare attraverso interruzioni che si vengono a formare temporaneamente tra le catene degli acidi grassi.

Il doppio strato lipidico della membrana plasmatica è relativamente impermeabile agli ioni di qualunque dimensione e alla maggior parte delle grandi molecole polari, che diffondono molto lentamente attraverso il doppio strato. Gli ioni sono importanti nella segnalazione cellulare e in molti altri processi fisiologici. Ad esempio, molti processi cellulari, come la contrazione muscolare, dipendono dai rapidi cambiamenti nella concentrazione citoplasmatica degli ioni calcio. Anche il glucosio, gli aminoacidi e la maggior parte degli altri composti

necessari per le attività metaboliche sono molecole polari che attraversano lentamente il doppio strato lipidico. Questo rappresenta un vantaggio per le cellule, in quanto l'impermeabilità della membrana plasmatica impedisce la diffusione di queste molecole all'esterno. Come fanno quindi le cellule a far entrare gli ioni e le molecole polari di cui necessitano?

Le proteine di trasporto trasferiscono molecole attraverso le membrane

I sistemi di *proteine di trasporto* che trasferiscono ioni, aminoacidi, zuccheri e altre molecole polari necessarie attraverso le membrane sembrano essersi evoluti molto precocemente nel corso dell'evoluzione delle cellule. Tali proteine transmembrana sono state trovate in tutte le membrane biologiche. I due tipi principali di proteine di trasporto di membrana sono le proteine carrier e le proteine canale. Ogni tipo di proteina di trasporto è specifico per un tipo di ione, molecola o gruppo di sostanze correlate.

Le *proteine carrier*, dette anche *trasportatori*, legano lo ione o la molecola e subiscono cambiamenti conformazionali che hanno come risultato il trasferimento della molecola attraverso la membrana. Il trasferimento di soluti a opera delle proteine carrier localizzate all'interno della membrana è definito **trasporto mediato da carrier**. Come sarà discusso più avanti, le due forme di trasporto mediato da carrier – la diffusione facilitata e il trasporto attivo mediato da carrier – differiscono per capacità e fonti energetiche.

I **trasportatori ABC** costituiscono un ampio e importante gruppo di proteine carrier. L'acronimo ABC sta per *ATP-binding cassette* ("cassetta che lega l'ATP"). I trasportatori ABC, che sono presenti nelle membrane cellulari di tutte le specie, utilizzano l'energia derivante dall'idrolisi dell'ATP per trasportare alcuni ioni, zuccheri e polipeptidi attraverso le membrane cellulari. Gli scienziati hanno identificato circa 48 trasportatori ABC nelle cellule umane. Mutazioni nei geni che codificano per tali proteine causano o contribuiscono all'insorgenza di numerose patologie umane, tra cui la fibrosi cistica e alcuni disordini neurologici. I trasportatori ABC espellono i farmaci idrofobici dalla cellula. Dal punto di vista clinico, questa risposta può rappresentare un problema, in quanto alcuni trasportatori rimuovono antibiotici, farmaci antifungini e farmaci antitumorali.

Le *proteine canale* formano dei tunnel, detti pori, attraverso la membrana. Molti di questi canali sono *controllati*, il che significa che possono essere aperti e chiusi. Le cellule regolano il passaggio dei materiali attraverso i canali aprendoli e chiudendoli in risposta a variazioni elettriche, stimoli chimici o sollecitazioni meccaniche. L'acqua e determinati tipi di ioni sono trasportati attraverso canali. In tutte le membrane della totalità delle cellule è presente un gran numero di canali ionici.

Le *porine* sono proteine canale transmembrana che consentono il passaggio di acqua o di vari soluti attraverso le membrane. Queste proteine sono costituite da foglietti β -ripiegati, arrotolati a barilotto che formano dei pori. Nel 2003, i ricercatori Peter Agre della Johns Hopkins School of Medicine di Baltimora, nel Maryland, e Roderick MacKinnon dell'Howard Hughes Medical Institute della Rockefeller University di New York sono stati insigniti del premio Nobel per la chimica per il loro lavoro sulle proteine di trasporto. Agre ha identificato proteine transmembrana, dette **acquaporine**, che fungono da canali controllati per l'acqua.

Le acquaporine facilitano il trasporto rapido dell'acqua attraverso la membrana plasmatica. Attraverso ogni singola acquaporina possono passare un miliardo circa di molecole

d'acqua al secondo! Questi canali sono molto selettivi e non permettono il passaggio di ioni e altre piccole molecole. In alcune cellule, come quelle che rivestono i tubuli renali dei mammiferi, le acquaporine rispondono a specifici segnali ormonali. In questo modo, prevengono la disidratazione riportando l'acqua dai tubuli renali al circolo sanguigno.

VERIFICA 5.3

- Quali tipi di molecole attraversano facilmente la membrana plasmatica?
- Quali sono i due tipi principali di proteine di trasporto? Quali sono le loro funzioni?
- Cosa sono le acquaporine? Qual è la loro funzione?

5.4 Trasporto passivo

OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 7 Confrontare la diffusione semplice e la diffusione facilitata.
- 8 Dare una definizione di *osmosi* e risolvere alcuni semplici problemi che riguardano l'osmosi; ad esempio, prevedere se una cellula si gonfierà o si raggrinzirà a seconda delle diverse condizioni osmotiche.

Il trasporto passivo non richiede un dispendio di energia metabolica da parte della cellula. Molti ioni e molecole di piccole dimensioni attraversano le membrane per *diffusione*. Esistono due tipi di diffusione: la diffusione semplice e la diffusione facilitata.

La diffusione avviene secondo un gradiente di concentrazione

Alcune sostanze entrano ed escono dalla cellula per **diffusione**, un processo fisico basato su movimenti casuali. Tutti gli atomi e le molecole, a temperature più alte dello zero assoluto (0 K, -273°C , o $-459,4^{\circ}\text{F}$), possiedono energia cinetica, o energia di movimento. I tre stati della materia, solido, liquido e gas, differiscono tra loro per la libertà di movimento delle particelle costituenti (atomi, ioni o molecole). Le molecole di un solido sono molto vicine tra loro e le forze di attrazione esistenti permettono loro solamente di oscillare, ma non di spostarsi. In un liquido, le molecole sono più distanti e le attrazioni sono più deboli, cosicché le molecole si muovono con una certa libertà. In un gas, le molecole sono così distanti tra loro che le forze intermolecolari diventano trascurabili; il moto molecolare è limitato solo dalle pareti del contenitore in cui si trova il gas. Ciò significa che gli atomi e le molecole di un liquido o di un gas possono "muoversi a caso", cambiando direzione a ogni collisione.

Sebbene il movimento di ogni singola particella non abbia una direzione precisa e sia imprevedibile, si può tuttavia prevedere quello che sarà il comportamento di gruppi di particelle. Se le particelle non sono distribuite uniformemente, si avranno almeno due regioni: una a maggiore concentrazione e l'altra a minore concentrazione. Tale differenza di concentrazione di una sostanza da una zona all'altra è detta **gradiente di concentrazione**.

Nella diffusione, i movimenti casuali delle particelle determinano il loro movimento netto secondo il gradiente di concentrazione (dalla regione a concentrazione più alta verso quella a concentrazione più bassa). Ciò non significa che le particelle non si possano muovere in direzione opposta ("contro gradiente"). Tuttavia, a causa della presenza di un maggior numero di particelle nella regione a concentrazione più alta, è naturale che siano più numerose le particelle che si muovono casualmente da questa regione verso la regione a più bassa concentrazione piuttosto che in direzione contraria (FIG. 5-10).

Pertanto, se una membrana è permeabile a una sostanza, si stabilisce un movimento netto dal lato della membrana in cui la sostanza è più concentrata verso il lato in cui è meno concentrata. Un simile gradiente a cavallo di una membrana rappresenta una forma di immagazzinamento di energia. L'energia è immagazzinata sotto forma di *energia potenziale*. L'energia immagazzinata nel gradiente di concentrazione viene rilasciata quando gli ioni o le molecole si spostano da una regione ad alta concentrazione verso una regione a bassa concentrazione. È questo il motivo per cui il movimento secondo un gradiente di concentrazione è un processo spontaneo. (Le diverse forme di energia e i processi spontanei sono discussi in maggior dettaglio nel Capitolo 7).

Sulle distanze brevi, la diffusione avviene rapidamente. La velocità di diffusione dipende dal movimento delle molecole, che dipende a sua volta dalla loro dimensione, forma, carica elettrica e dalla temperatura. Se questa aumenta, le molecole si muovono più velocemente e la velocità di diffusione aumenta.

Le molecole di ciascun componente di una miscela diffondono indipendentemente le une dalle altre. Se non vengono aggiunte né rimosse particelle nel sistema, si raggiunge uno stato di **equilibrio dinamico**, ovvero una condizione in cui il sistema non cambia più. All'equilibrio, le particelle sono distribuite uniformemente. Le particelle continuano a muoversi in entrambi i sensi attraverso la membrana, ma il passaggio nelle due direzioni avviene alla stessa velocità.

Generalmente, nei sistemi biologici tale equilibrio non viene mai raggiunto. L'anidride carbonica, che viene continuamente prodotta all'interno delle cellule dell'organismo in seguito alla demolizione del glucosio e di altre molecole durante la respirazione, diffonde rapidamente attraverso la membrana plasmatica per essere poi rapidamente rimossa dal flusso sanguigno. Ciò limita il reingresso dell'anidride carbonica nelle cellule e crea un gradiente netto di concentrazione.

Nella **diffusione semplice** attraverso una membrana biologica, le piccole molecole di alcuni soluti apolari si muovono direttamente attraverso la membrana secondo il loro gradiente di concentrazione. Ad esempio, l'ossigeno e l'anidride carbonica possono diffondere rapidamente attraverso la membrana. La velocità della diffusione semplice è direttamente correlata alla concentrazione del soluto; più concentrato è il soluto, più rapida è la sua diffusione.

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

L'**osmosi** è un tipo particolare di diffusione che comporta il movimento netto di acqua (il principale *solvente* nei sistemi biologici) attraverso una membrana selettivamente permeabile, da una regione a concentrazione maggiore a una regione a concentrazione minore. Le molecole di acqua passano liberamente in entrambe le direzioni ma, come in tutti i tipi di diffusione, il movimento netto avviene dalla regione in cui le molecole di acqua sono più concentrate verso la regione dove lo sono meno. La maggior parte delle *molecole di soluto* (ad esempio, zucchero e sale) non può diffondere liberamente attraverso le membrane cellulari selettivamente permeabili.

Il principio su cui si basa l'osmosi può essere dimostrato per mezzo di un tubo a U (FIG. 5-11). Il tubo a U è diviso in due parti da una membrana selettivamente permeabile attraverso la quale possono passare le molecole di solvente, ma non quelle di soluto. Da un lato viene posta una soluzione acqua/soluto, mentre dall'altro lato viene messa acqua distillata. Nella parte che contiene il soluto disciolto in acqua si ha una *concentrazione effettiva di acqua* più bassa rispetto al lato che contiene l'acqua distillata. Ciò accade perché le particelle di soluto, che sono cariche (ioniche) o polari, interagiscono con le cariche elettriche parziali della molecola polare dell'acqua. Molte delle molecole di acqua si legano al soluto e pertanto non sono più libere di diffondere attraverso la membrana.

A causa della differenza reale di concentrazione dell'acqua, si verifica un movimento netto di molecole di acqua dalla parte contenente acqua pura verso quella contenente acqua/soluto. Ne risulta che il livello del liquido scende dalla parte dell'acqua pura e sale dalla parte dell'acqua/soluto. Dal momento che le molecole di soluto non si possono muovere attraverso la membrana, l'equilibrio non è raggiungibile. Il movimento netto dell'acqua procede e il livello di fluido continua a salire dal lato contenente il soluto. Il peso della colonna di fluido che cresce esercita una pressione sufficiente a impedire ulteriori cambiamenti di livello del fluido, anche se le molecole di acqua continuano a passare attraverso la membrana selettivamente permeabile in entrambe le direzioni.

Si definisce **pressione osmotica** di una soluzione la pressione che deve essere esercitata sul lato di una membrana selettivamente



Figura 5-10 Diffusione



E.P. Solomon • C.E. Martin • D.W. Martin • L.R. Berg

Elementi di Biologia

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



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

