

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

Fondamenti 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!**



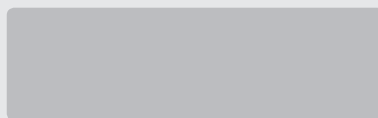
COLLEGATI AL SITO
EDISESUNIVERSITA.IT

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**

Fondamenti 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.

Fondamenti di Biologia – VIII edizione

Copyright © 2022 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 |
| 2027 | 2026 | 2025 | 2024 | 2023 | 2022 | | | | |

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

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 978-88-3623-047-1

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 ad ampia diffusione di Biologia, Anatomia umana e Fisiologia, 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 biologa e biopsicologa. 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 stress, emozioni e 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 la Rutgers University. Ha ricevuto un Ph.D. in Genetica presso l'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 presso la Rutgers ha insegnato Biologia generale e ha curato corsi di Genetica e Biologia cellulare molecolare per laureandi e laureati. Professore Emerito 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 intrapreso brillanti 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 ha diretto il dipartimento di Biologia generale, Divisione di Scienze della vita, presso la Rutgers. Ha ottenuto un M.S. all'Università della Florida, dove ha studiato i cromosomi di specie di piante correlate per comprendere le loro relazioni evolutive. Ha ricevuto un Ph.D. presso l'Università del Texas, dove ha studiato la genetica di *Drosophila melanogaster*; successivamente 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 St. Petersburg College in Florida. Durante la sua carriera ha curato corsi introduttivi in Biologia, Botanica e Scienze ambientali. Ha ricevuto numerosi premi per l'insegnamento e i suoi contributi presso l'Università del Maryland. Ha anche ricevuto riconoscimenti nazionali e regionali, incluso quello nazionale per l'innovazione nell'insegnamento delle Scienze, il "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 di livello universitario. 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

Diego Cotella

Università del Piemonte Orientale

Chiara Donati

Università degli Studi di Firenze

Carmen Formisano

Università degli Studi di Napoli Federico II

Carla Gentile

Università degli Studi di Palermo

Giuseppe Antonio Malfa

Università degli Studi di Catania

Francesco Nonnis Marzano

Università degli Studi di Parma

Paola Palanza

Università degli Studi di Parma

Stefano Parmigiani

Università degli Studi di Parma

Giorgio Scari

Università degli Studi di Milano

Valeria Sorrenti

Università degli Studi di Catania

Orazio Tagliatela Scafati

Università degli Studi di Napoli Federico II

Hanno collaborato alle precedenti edizioni:

Chiarella Bozzo, Agatina Campisi, Donatella Degl'Innocenti, 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 Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni **406**
- 20 Speciazione e macroevoluzione **421**
- 21 Le origini e la storia evolutiva della vita **442**
- 22 L'evoluzione dei primati **461**
- 23 Comprendere la diversità: la sistematica **478**
- 24 Virus e agenti subvirali **499**
- 25 Batteri e archeobatteri **517**
- 26 La riproduzione **538**
- 27 Sviluppo animale **568**
- 28 Comportamento animale **588**

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 proprietà particolari 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 C_4 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 del secolo scorso 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 Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni 406

19.1 Frequenze genotipiche, fenotipiche e alleliche 407

19.2 Il principio di Hardy-Weinberg 407

L'equilibrio genetico si verifica se sono soddisfatte determinate condizioni **409**

Il sistema MN dei gruppi sanguigni umani è un valido esempio del principio di Hardy-Weinberg **409**

19.3 La microevoluzione 410

Gli accoppiamenti non casuali determinano cambiamenti nelle frequenze genotipiche **410**

La mutazione determina un aumento della variabilità all'interno di una popolazione **410**

Nella deriva genetica, eventi casuali cambiano le frequenze alleliche **411**

Il flusso genico in genere aumenta la variabilità all'interno di una popolazione **412**

La selezione naturale cambia le frequenze alleliche in modo da aumentare l'adattamento **412**

19.4 La variabilità genetica nelle popolazioni 415

Il polimorfismo genetico può essere studiato in differenti modi **415**

Il polimorfismo bilanciato può mantenersi per lunghi periodi di tempo **416**

La variabilità neutrale può non dar luogo ad alcun vantaggio o svantaggio selettivo **418**

Le popolazioni di diverse aree geografiche spesso mostrano adattamenti genetici agli ambienti locali **418**

20 Speciazione e macroevoluzione 421

20.1 Che cos'è una specie? 422

Il concetto biologico di specie è basato sull'isolamento riproduttivo **422**

Il concetto filogenetico di specie definisce le specie in base alle sequenze molecolari **422**

20.2 L'isolamento riproduttivo 423

Le barriere prezigotiche interferiscono con la fecondazione **423**

Le barriere postzigotiche evitano che possa realizzarsi flusso genico quando è avvenuta la fecondazione **425**

I biologi stanno scoprendo le basi genetiche dei meccanismi di isolamento **425**

20.3 La speciazione 425

Un lungo isolamento fisico e differenti pressioni selettive danno luogo alla speciazione allopatrica **427**

Gli studiosi stanno rivalutando l'importanza evolutiva dell'ibridazione **432**

20.4 La velocità dei cambiamenti evolutivi 434

20.5 La macroevoluzione 435

Le novità evolutive si originano da modificazioni di strutture preesistenti **435**

La radiazione adattativa consiste nella diversificazione di una specie ancestrale in un certo numero di specie diverse **436**

L'estinzione è un aspetto importante dell'evoluzione **438**

La microevoluzione è legata alla speciazione e alla macroevoluzione? **439**

21 Le origini e la storia evolutiva della vita 442

21.1 L'evoluzione chimica sulla Terra primordiale 443

Le molecole organiche si sono formate sulla Terra primitiva **443**

21.2 Le prime cellule 445

La creazione di un metabolismo semplice all'interno di una membrana può essersi realizzata presto nell'evoluzione delle cellule **445**

Un passo cruciale nell'origine delle cellule è stata la riproduzione molecolare **445**

L'evoluzione biologica è cominciata con le prime cellule **447**

La fotosintesi fu un ulteriore progresso nell'evoluzione delle cellule **448**

Gli aerobi apparvero quando l'atmosfera si arricchì di ossigeno **449**

Le cellule eucariotiche discendono da cellule procariotiche **450**

21.3 La storia della vita 451

Fossili di cellule e di animali semplici sono stati trovati in rocce del periodo Ediacarano **451**

Durante l'era Paleozoica si è evoluta una notevole diversità di organismi **451**

I dinosauri e altri rettili dominarono l'era Mesozoica **454**

L'era Cenozoica è conosciuta come età dei mammiferi **457**

22 L'evoluzione dei primati 461

22.1 Gli adattamenti dei primati 462

22.2 La classificazione dei primati 462

Il sottordine Anthropeidea include scimmie, scimmie antropomorfe e uomo **463**

Le scimmie antropomorfe sono i nostri parenti viventi più stretti **465**

22.3 L'evoluzione degli ominini 467

I primi ominini potrebbero essere vissuti tra 6 e 7 milioni di anni fa **468**

Ardipithecus, *Australopithecus* e *Paranthropus* sono australopithecine, "scimmie antropomorfe dell'emisfero meridionale" **468**

Homo habilis è il membro più antico del genere *Homo* **470**

Homo ergaster può aver avuto origine da *H. habilis* **471**

Homo erectus si è probabilmente evoluto da *H. ergaster* **471**

Gli uomini arcaici sono comparsi tra 1.200.000 e 200.000 anni fa **471**

L'uomo di Neandertal è comparso circa 250.000 anni fa **472**

I ricercatori concordano sull'origine del moderno *Homo sapiens* **473**

22.4 L'evoluzione culturale 474

Lo sviluppo dell'agricoltura portò a un approvvigionamento di cibo più sicuro **475**

La cultura dell'uomo ha avuto un profondo impatto sulla biosfera **475**

23 Comprendere la diversità: la sistematica 478

23.1 Classificazione degli organismi 479

La nomenclatura degli organismi si avvale di un sistema binomiale **479**

Ciascun livello tassonomico è più generale del precedente **480**

23.2 Determinazione delle principali ramificazioni dell'albero della vita 480

La sistematica è una scienza in evoluzione **480**

I tre domini formano i tre rami principali dell'albero della vita **482**
Alcuni biologi considerano superato il sistema di Linneo **482**
Gli alberi evolutivi descrivono ipotesi di relazioni evolutive **483**
I sistematici continuano a prendere in considerazione altre ipotesi **484**

23.3 Ricostruzione della storia evolutiva 485

Le strutture omologhe sono importanti per determinare le relazioni evolutive **485**
I caratteri derivati condivisi forniscono indizi sulla filogenesi **486**
I sistematici basano le decisioni tassonomiche sull'ascendenza condivisa recente **487**
Le omologie molecolari aiutano a chiarire la filogenesi **487**
I taxa sono raggruppati sulla base delle loro relazioni evolutive **488**

23.4 Costruzione degli alberi filogenetici 490

La outgroup analysis è utilizzata per costruire e interpretare i cladogrammi **490**
Un cladogramma si costruisce considerando caratteri derivati condivisi **491**
In un cladogramma, ogni punto di ramificazione rappresenta un passaggio evolutivo principale **491**
I sistematici si avvalgono dei principi di parsimonia e della massima verosimiglianza per prendere decisioni **494**

23.5 Applicazione dell'informazione filogenetica 495

24 Virus e agenti subvirali 499

24.1 La natura e la struttura dei virus 500

I virus sono molto piccoli **500**
Un virus consiste di un core di acido nucleico circondato da un rivestimento proteico **500**
Il capside è un rivestimento proteico protettivo **501**
Alcuni virus sono circondati da un involucro esterno **502**

24.2 Classificazione dei virus 502

24.3 Replicazione virale 503

I batteriofagi sono virus che infettano i batteri **503**
I virus si riproducono solo all'interno delle cellule ospiti **503**

24.4 Malattie virali 504

Alcuni virus provocano gravi malattie nelle piante **505**
I virus causano gravi malattie negli animali **505**

24.5 Evoluzione dei virus 511

24.6 Agenti subvirali 512

I satelliti dipendono da virus helper **512**
I viroidi sono corti filamenti di RNA privi di rivestimento **513**
I prioni sono particelle proteiche **513**
Le particelle interferenti difettose sono mutanti virali **514**

25 Batteri e archeobatteri 517

25.1 La struttura di batteri e archeobatteri 518

I procarioti presentano diverse forme comuni **518**
Le cellule procariotiche sono prive di organuli circondati da membrana **518**
La superficie della cellula procariotica è generalmente rivestita da una parete cellulare **519**
Alcuni batteri producono capsule o strati mucosi **520**
Alcuni procarioti hanno fimbrie o pili **520**
Alcuni batteri sopravvivono in ambiente sfavorevole formando endospore **520**
Molti tipi di procarioti sono mobili **521**

25.2 Riproduzione ed evoluzione dei procarioti 522

La riproduzione rapida contribuisce al successo dei procarioti **522**
I batteri trasferiscono l'informazione genetica **522**
Nelle popolazioni batteriche l'evoluzione procede rapidamente **523**

25.3 Adattamenti nutrizionali e metabolici 524

La maggior parte dei procarioti necessita di ossigeno **525**
Alcuni batteri fissano e metabolizzano l'azoto **525**

25.4 La filogenesi dei due domini di procarioti 525

Le caratteristiche chiave che distinguono i tre domini **526**
La tassonomia degli archeobatteri e dei batteri cambia continuamente **526**
La maggior parte degli archeobatteri vive in ambienti marini e terrestri e molti archeobatteri vivono in ambienti inospitali **527**
I batteri sono i procarioti più noti **528**

25.5 L'impatto dei procarioti su ecologia, tecnologia e commercio 528

I procarioti stabiliscono strette relazioni con altri organismi **529**
I procarioti svolgono ruoli ecologici chiave **529**
I procarioti sono utilizzati in numerosi processi commerciali e nella tecnologia **532**

25.6 Batteri e malattie 533

Numerosi scienziati hanno contribuito alla comprensione delle malattie infettive **533**
Numerosi adattamenti contribuiscono al successo dei patogeni **533**
La resistenza agli antibiotici è un serio problema per la salute pubblica **535**

26 La riproduzione 538

26.1 Riproduzione asessuata e sessuata 539

La riproduzione asessuata rappresenta una strategia efficiente **539**
La maggior parte degli animali si riproduce sessualmente **539**
La riproduzione sessuata aumenta la variabilità genetica **540**

26.2 Riproduzione umana: il maschio 541

I testicoli producono gameti e ormoni 541

Una serie di dotti immagazzina e trasporta gli spermatozoi 543

Le ghiandole accessorie producono la parte fluida dello sperma 543

Il pene consente il trasferimento degli spermatozoi nelle vie genitali femminili 544

Il testosterone ha effetti multipli 545

Ipotalamo, ipofisi e testicoli regolano l'attività riproduttiva maschile 545

26.3 Riproduzione umana: la femmina 546

Le ovaie producono gameti e ormoni sessuali 547

Gli ovidotti trasportano l'oocita secondario 548

L'utero consente lo sviluppo dell'embrione 548

La vagina riceve gli spermatozoi 549

Le strutture genitali esterne costituiscono la vulva 549

Le mammelle sono gli organi preposti alla lattazione 550

Ipotalamo, ipofisi e ovaie regolano l'attività riproduttiva femminile 550

I cicli mestruali terminano alla menopausa 553

La maggior parte dei mammiferi presenta cicli estrali 555

26.4 Fecondazione, gravidanza e nascita 555

La fecondazione è la fusione dello sperma e dell'uovo 555

Gli ormoni sono necessari per mantenere la gravidanza 557

Il processo della nascita dipende da un sistema di feedback positivo 557

26.5 La risposta sessuale 558

26.6 I metodi di controllo delle nascite e l'aborto 560

Sono disponibili vari metodi di controllo delle nascite 560

La maggior parte dei contraccettivi ormonali previene l'ovulazione 560

I dispositivi intrauterini sono ampiamente utilizzati 561

Altri comuni metodi contraccettivi sono il diaframma e il profilattico 562

È possibile anche una "contraccezione d'emergenza" 562

La sterilizzazione rende un individuo incapace di produrre prole 562

I contraccettivi del futuro controlleranno i peptidi regolatori 563

L'aborto può essere spontaneo o indotto 563

26.7 Malattie a trasmissione sessuale 563

27 Sviluppo animale 568

27.1 Lo sviluppo della forma 569

27.2 La fecondazione 569

La prima tappa della fecondazione prevede il contatto e il riconoscimento 569

La penetrazione dello spermatozoo è un processo controllato 570

La fecondazione determina l'attivazione della cellula uovo 571

Il pronucleo dello spermatozoo e quello della cellula uovo si fondono, ripristinando lo stato diploide 571

27.3 La segmentazione 571

La modalità di segmentazione è influenzata dalla quantità di vitello 571

Nel corso della segmentazione vengono distribuiti i determinanti dello sviluppo 573

La segmentazione fornisce il materiale di base per lo sviluppo 574

27.4 La gastrulazione 574

Le modalità di gastrulazione dipendono dalla quantità di vitello presente 575

27.5 L'organogenesi 577

27.6 Le membrane extraembrionali 579

27.7 Lo sviluppo umano 579

La placenta è un organo di scambio 580

L'organogenesi inizia durante il primo trimestre di gravidanza 582

Lo sviluppo del feto continua durante il secondo e il terzo trimestre 582

Vari meccanismi possono causare nascite multiple 583

L'embrione è influenzato da fattori ambientali 583

Il neonato deve adattarsi al suo nuovo ambiente 583

L'invecchiamento non è un processo uniforme 585

28 Comportamento animale 588

28.1 Comportamento e adattamento 589

I comportamenti hanno costi e benefici 589

I geni interagiscono con l'ambiente 589

Il comportamento dipende da una maturazione fisiologica 590

Molti schemi di comportamento dipendono da programmi motori 591

28.2 Apprendimento: la modificazione del comportamento come risultato dell'esperienza 591

Gli animali si abituano agli stimoli irrilevanti 592

L'imprinting si verifica durante un periodo critico precoce 593

Nel condizionamento classico un riflesso diventa associato a uno stimolo nuovo 593

Nel condizionamento operante viene rinforzato il comportamento spontaneo 593

La cognizione animale è controversa 594

Il gioco può essere un esercizio di comportamento 595

28.3 Risposte comportamentali agli stimoli ambientali 595

I ritmi biologici regolano molti comportamenti 595

I segnali ambientali inducono risposte fisiologiche che provocano la migrazione 596

28.4 Comportamento alimentare 597

28.5 Costi e benefici del comportamento sociale 598

La comunicazione è necessaria per il comportamento sociale 599

Le gerarchie di dominanza stabiliscono lo stato sociale 600

Molti animali difendono un territorio 601

Alcune società di insetti sono altamente organizzate 602

28.6 Selezione sessuale 604

Gli animali dello stesso sesso competono per i partner 604

Gli animali scelgono partner di qualità 604

La selezione sessuale favorisce i sistemi di accoppiamento basati sulla poliginia 605

Alcuni animali si prendono cura dei propri piccoli 606

28.7 Comportamento altruistico 607

Il comportamento altruistico può essere spiegato in base alla fitness complessiva 609

Il comportamento altruistico può avere spiegazioni alternative 609

Alcuni animali aiutano individui non imparentati 609

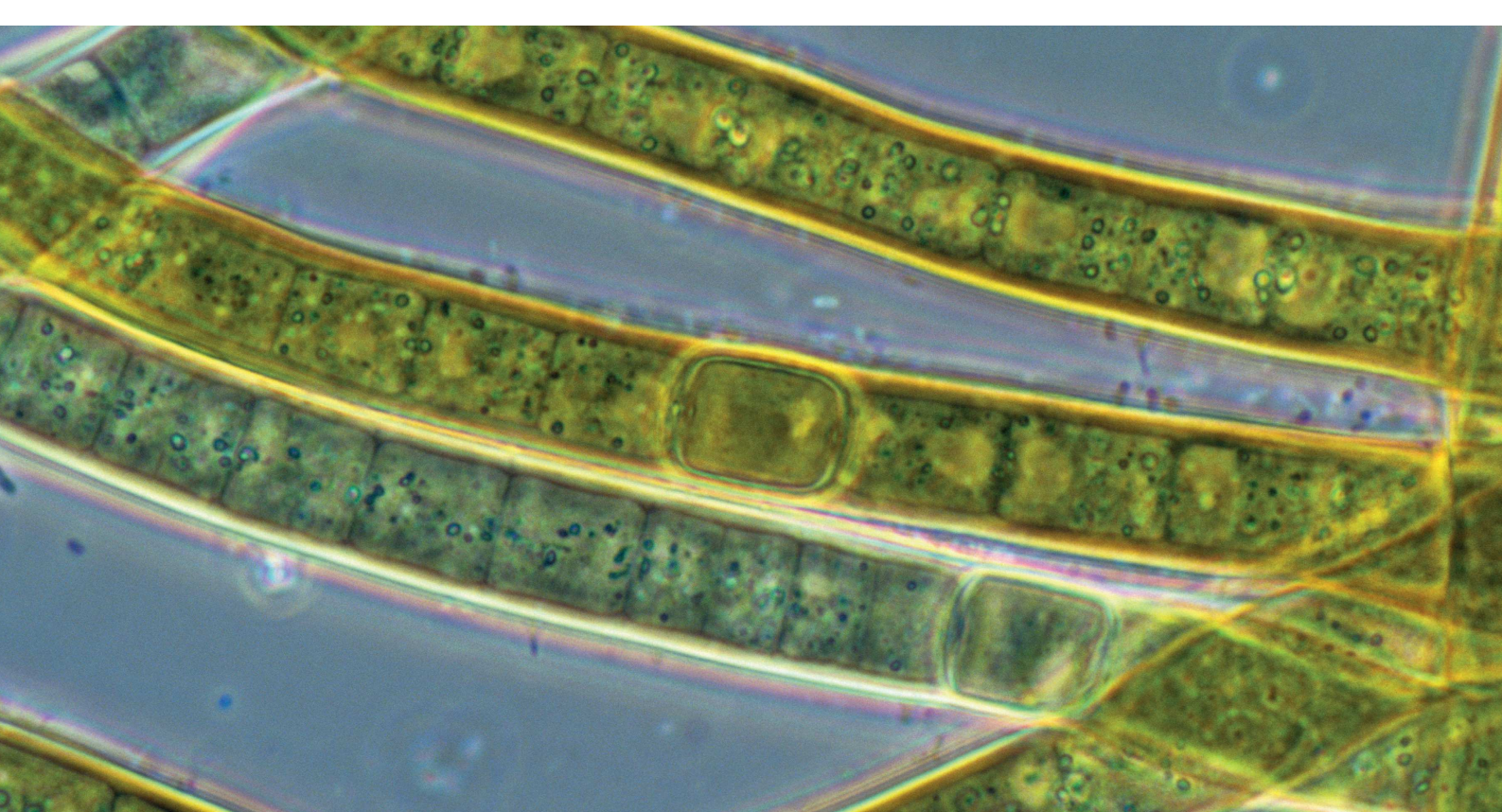
28.8 Cultura nelle società dei vertebrati 610

Alcuni vertebrati presentano fenomeni di trasmissione culturale 610

La sociobiologia spiega il comportamento sociale umano in termini di adattamento 611

Risposte R-1

Indice analitico I-1



25 Batteri e archeobatteri

In questo capitolo esaminiamo le differenze e le caratteristiche dei domini Bacteria e Archaea, due dei tre principali rami dell'albero della vita. Tali organismi, chiamati anche procarioti, abitano il nostro pianeta da più di 3,5 miliardi di anni, a differenza degli eucarioti, che si sono evoluti circa 2,2 miliardi di anni fa. Sebbene microscopici, i procarioti sono così numerosi che probabilmente rappresentano oltre la metà della biomassa, cioè di tutta la materia vivente presente sulla Terra. Quindi la biomassa dei procarioti è più grande di quella di tutti gli eucarioti: funghi, piante e animali. Mentre gli scienziati scoprono nuovi procarioti ed esplorano nuove nicchie e habitat, la percentuale di batteri e di archeobatteri nella biomassa del nostro pianeta continua a crescere.

Il microscopista olandese Anton van Leeuwenhoek scoprì i batteri e altri microrganismi nel 1674, mentre osservava una goccia d'acqua di lago attraverso una lente di vetro. Negli ultimi anni del XIX secolo, molti microrganismi (batteri, protozoi e funghi) furono identificati come **patogeni**, cioè agenti in grado di provocare malattie. Sebbene i batteri siano responsabili di molte malattie dell'uomo, tra cui le infezioni delle vie respiratorie, la tubercolosi, il tetano e le intossicazioni alimentari, solamente una minoranza di specie è patogena (nessun archeobatterio è stato mai identificato come patogeno).

I batteri e gli archeobatteri svolgono un ruolo essenziale nella biosfera come decompositori, scindendo le molecole organiche nei loro componenti più semplici. I procarioti, insieme ai funghi, sono i riciclatori della natura. Senza questi microrganismi, tutto il carbonio, l'azoto, il fosforo e lo zolfo resterebbero legati ai rifiuti e ai resti di piante e animali, e non sarebbero disponibili per la sintesi di nuove cellule e organismi. Alcuni procarioti, i cianobatteri (vedi immagine), sono produttori capaci di effettuare la fotosintesi, che genera



CONCETTI CHIAVE

- 25.1** I batteri e gli archeobatteri sono organismi unicellulari che, a differenza delle cellule eucariotiche, non hanno organuli racchiusi in membrane plasmatiche; molti hanno una parete cellulare che circonda la membrana plasmatica e la maggior parte ha una singola molecola circolare di DNA.
- 25.2** Nei procarioti l'evoluzione procede rapidamente; la selezione naturale agisce sulla variabilità genetica fornita dalle mutazioni e dalla ricombinazione genetica ed è facilitata dalla rapida riproduzione.
- 25.3** L'enorme diversità che si è evoluta nel metabolismo e nelle modalità di nutrizione dei procarioti ha permesso loro di diffondersi in tutti i tipi di habitat.
- 25.4** I procarioti costituiscono due dei tre domini: Bacteria e Archaea.
- 25.5** I procarioti vivono in stretta associazione con altri organismi e giocano un ruolo determinante in ecologia, nel commercio e nella tecnologia.
- 25.6** I molti adattamenti evolutivi dei batteri patogeni ne hanno determinato il grande successo.

FOTO *Oscillatoria*, un genere di cianobatteri filamentosi.

I cianobatteri sono gli unici procarioti che effettuano la fotosintesi, in cui viene prodotto ossigeno. La NASA sta progettando di utilizzare cianobatteri e alghe per produrre ossigeno nelle future missioni umane su Marte. Michael Abbey/Visuals Unlimited, Inc.

ossigeno. Infatti, il 70-80% dell'ossigeno presente sulla Terra è generato da cianobatteri e alghe. Altri trasformano l'azoto atmosferico in ammoniaca e quindi in nitrati, la forma in cui l'azoto può essere assimilato dalle piante. La fissazione dell'azoto consente a piante e animali (che si nutrono di piante) di fabbricare molecole essenziali contenenti azoto, come proteine e acidi nucleici.

Il capitolo inizia con la descrizione della struttura di batteri ed archeobatteri, per poi analizzare la riproduzione e l'evoluzione dei procarioti. Descriveremo alcuni degli adattamenti nutrizionali e metabolici di questi organismi, e successivamente discuteremo la filogenesi dei due domini dei procarioti. Presenteremo poi una visione d'insieme dell'impatto dei procarioti su ecologia, tecnologia e commercio. Alla fine del capitolo discuteremo delle patologie causate da batteri.

25.1 La struttura di batteri e archeobatteri



OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 1 Descrivere la struttura e le forme comuni delle cellule procariotiche.
- 2 Mettere a confronto la parete batterica dei Gram-positivi e dei Gram-negativi.
- 3 Descrivere i movimenti dei procarioti e la struttura del flagello nei batteri.

A differenza di virus, viroidi e prioni, che sono costituiti solo da acidi nucleici e/o proteine, i **procarioti** assegnati ai domini Archaea e Bacteria sono organismi cellulari. La maggior parte dei microbiologi assegna i procarioti a due domini: Archaea e Bacteria. Si ricordi dal Capitolo 4 che la struttura cellulare dei procarioti è sostanzialmente diversa da quella delle cellule degli altri organismi viventi.

La maggior parte delle cellule procariotiche ha dimensioni molto piccole. Generalmente, il loro diametro è compreso tra 0,5 e 1,0 μm e la loro lunghezza tra 1,0 e 5,0 μm . Il loro volume cellulare è solo un millesimo di quello di una piccola cellula

eucariotica e la loro lunghezza circa un decimo. Quasi tutti i procarioti sono unicellulari, anche se alcuni formano colonie o filamenti caratterizzati dalla presenza di cellule specializzate.

I procarioti presentano diverse forme comuni

I procarioti hanno tre forme principali: sferica, a bastoncello ed elicoidale. I procarioti di forma sferica, conosciuti con il nome di **cocchi**, si presentano in forma unicellulare in alcune specie e in gruppi di cellule indipendenti in altre (FIG. 25-1a). Le cellule possono essere raggruppate in coppie (*diplococchi*), in lunghe catene (*streptococchi*) o in aggregati irregolari simili a grappoli d'uva (*stafilococchi*). I procarioti bastoncellari, noti come **bacilli**, possono apparire come singoli bastoncelli o come lunghe catene (FIG. 25-1b). Alcuni procarioti hanno una forma elicoidale. Se l'elica è rigida, il procariote è chiamato **spirillo**, se l'elica è flessibile, è detto **spirocheta** (FIG. 25-1c). Uno spirillo a forma di virgola è detto **vibrione**. Alcuni archeobatteri hanno forma inusuale, ad esempio triangolare o quadrata.

Le cellule procariotiche sono prive di organuli circondati da membrana

Si ricorda che le cellule procariotiche mancano degli organuli circondati da membrana tipici delle cellule eucariotiche e sono prive di nucleo (FIG. 25-2; vedi Capitolo 4). Benché la cellula procariotica sia priva di un nucleo circondato da membrana, essa possiede un'area nucleare, anche detta **nucleoide**, che contiene il DNA.

Il denso citoplasma di una cellula procariotica contiene ribosomi (più piccoli di quelli eucariotici) e granuli di riserva contenenti glicogeno, lipidi o composti fosforilati. Gli enzimi necessari per le attività metaboliche possono essere localizzati nel citoplasma. Sebbene gli organuli membranosi di tipo eucariotico siano assenti, in alcune cellule procariotiche la membrana plasmatica è ampiamente ripiegata verso l'interno. Gli enzimi necessari per la respirazione e la fotosintesi possono trovarsi associati alla membrana plasmatica o alle sue introflessioni.

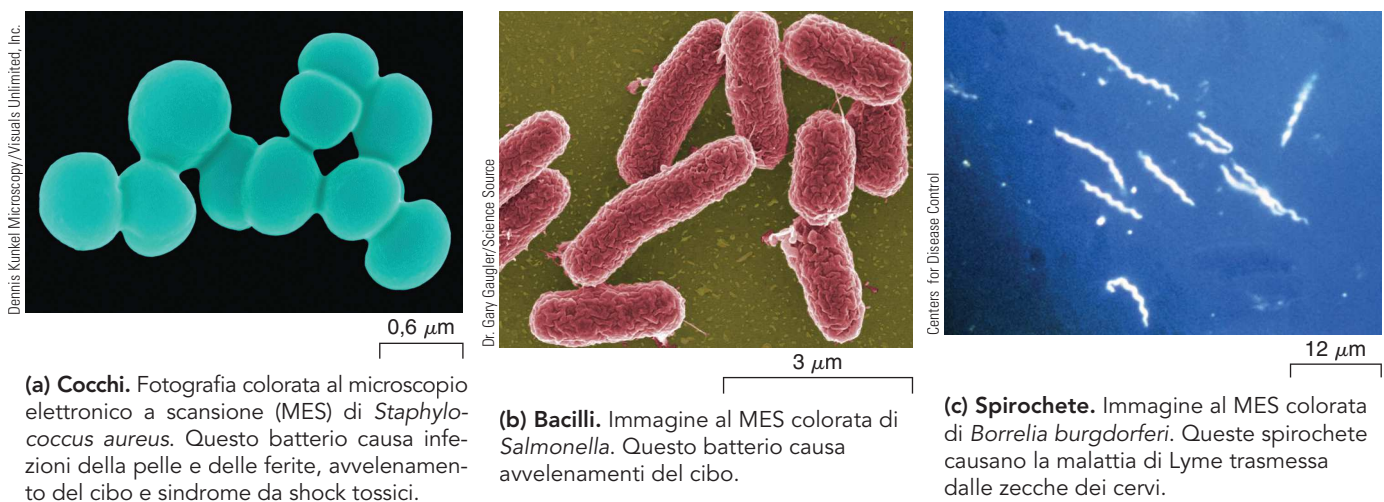


Figura 25-1 Forme comuni di procarioti

Diversamente dalle cellule eucariotiche, le cellule procariotiche non hanno un nucleo o altri organuli delimitati da membrana; il DNA non è circondato da una membrana nucleare.

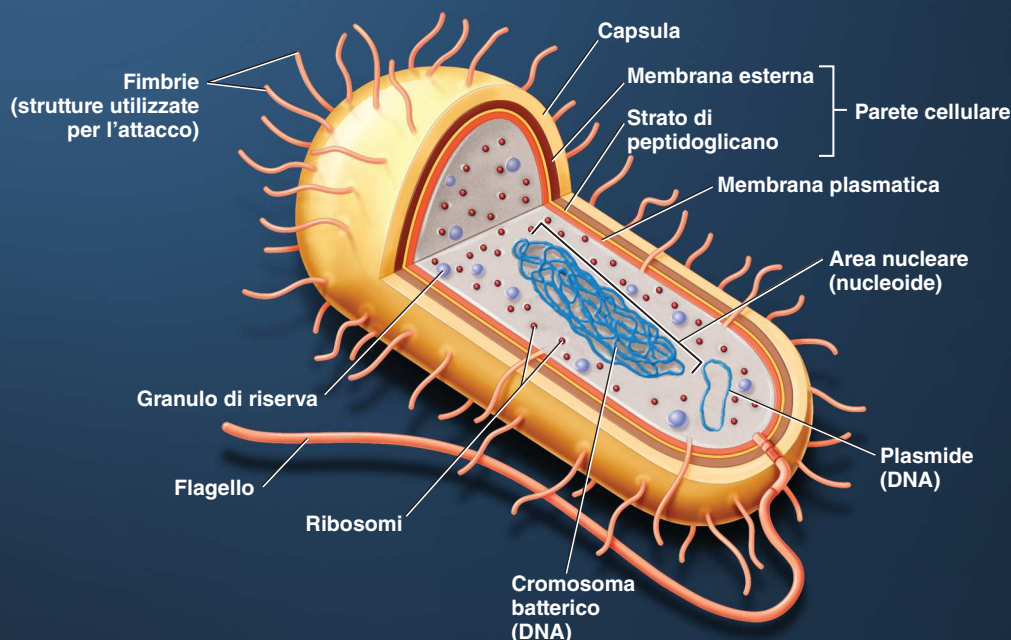


Figura 25-2 Struttura di una cellula procariotica

Questo bacillo è un batterio Gram-negativo (discusso nel testo). Le cellule procariote hanno un involucro nucleare con una singola molecola circolare di DNA. Queste cellule possono avere anche uno o più plasmidi, piccoli anelli di DNA che si replicano indipendentemente.

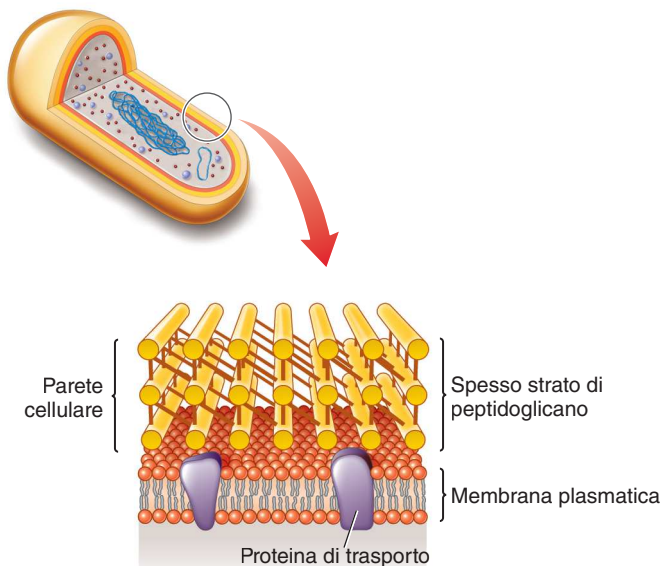
PREDIRE Perché l'assenza di un nucleo potrebbe essere un vantaggio per i procarioti?

La superficie della cellula procariotica è generalmente rivestita da una parete cellulare

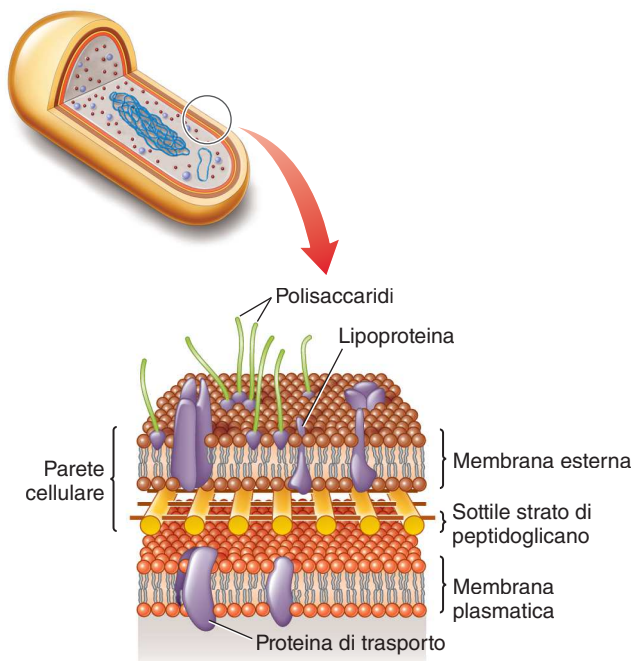
La maggior parte delle cellule procariotiche ha una **parete cellulare** che circonda la membrana plasmatica. La parete cellulare fornisce una struttura rigida che sostiene la cellula, ne mantiene la forma. Le cellule batteriche hanno un'elevata concentrazione di soluti e la parete impedisce che esplodano in condizioni ipotoniche (vedi Capitolo 5). La maggior parte dei batteri sembra essersi adattata all'ambiente ipotonico circostante. Quando si producono sperimentalmente forme prive di pareti, queste vanno tenute in soluzioni isotoniche per evitare che scoppino. Tuttavia, le pareti cellulari sono di poco aiuto quando il batterio si trova in un ambiente ipertonico, come avviene negli alimenti conservati ad elevate concentrazioni di zucchero o di sale. Ecco perché la maggior parte dei batteri cresce male nelle gelatine e nelle conserve di frutta, nel pesce sotto sale e in altri cibi così conservati.

La parete cellulare dei batteri è costituita da **peptidoglicano**, un polimero complesso composto da due tipi insoliti di zuccheri (amminozuccheri), legati a corti polipeptidi. Gli zuccheri e i polipeptidi sono legati per formare un lattice che circonda l'intera membrana plasmatica. Il peptidoglicano è assente nella parete cellulare degli archeobatteri.

Le diverse composizioni della parete cellulare batterica sono di grande interesse per i biologi e di grande importanza clinica. Nel 1888, il medico danese Christian Gram mise a punto la colorazione di Gram. I batteri che assorbono e mantengono la colorazione al violetto di genziana sono classificati come **Gram-positivi**, mentre quelli che la perdono in seguito al trattamento con alcool sono detti **Gram-negativi**. La parete dei batteri Gram-positivi è molto spessa ed è formata principalmente da peptidoglicani. La parete cellulare di una cellula batterica Gram-negativa è costituita da due strati, una sottile parete di peptidoglicano e una spessa membrana esterna. Quest'ultima è simile alla membrana plasmatica, ma contiene polisaccaridi legati a lipidi (**FIG. 25-3**).



(a) Parete cellulare Gram-positiva. Uno spesso strato di molecole di peptidoglicano è tenuto insieme da aminoacidi.



(b) Parete cellulare Gram-negativa. Un sottile strato di peptidoglicano è ricoperto da una membrana esterna.

Figura 25-3 Le pareti cellulari batteriche

Se presente, la capsula è esterna rispetto alla parete cellulare.

La differenza tra batteri Gram-positivi e Gram-negativi è di grande importanza nel trattamento di alcune malattie. Ad esempio, l'antibiotico penicillina interferisce con la sintesi di peptidoglicano, rendendo così fragile la parete cellulare, da renderla inadeguata a proteggere efficacemente la cellula (vedi nel Capitolo 7 la discussione sui farmaci inibitori degli enzimi). Di conseguenza, la penicillina risulta più efficace contro i batteri Gram-positivi.

Alcuni batteri producono capsule o strati mucosi

Alcune specie di batteri producono una **capsula** o uno **strato mucoso** che circonda la parete cellulare. Lo strato mucoso è legato alla parete cellulare meno saldamente rispetto alla capsula. Questi strati esterni sono fatti di polisaccaridi o proteine.

Nelle specie che vivono libere, questo rivestimento esterno può fornire alla cellula un'ulteriore protezione contro la fagocitosi (ingestione) (vedi Capitolo 5) da parte di altri microrganismi. Nei batteri patogeni, la capsula o lo strato mucoso può proteggerli dalla fagocitosi da parte dei globuli bianchi (leucociti) dell'ospite. Per esempio, la capacità dello *Streptococcus pneumoniae* di causare la polmonite batterica dipende dalla presenza della capsula. Un ceppo di *S. pneumoniae* privo di capsula non provoca la malattia. I batteri utilizzano la loro capsula anche per attaccarsi a superfici come pietre, radici di piante o ai denti umani (provocando la comparsa della placca batterica).

Alcuni procarioti hanno fimbrie o pili

Alcuni procarioti hanno appendici simili a capelli chiamati **fimbrie**. Le fimbrie sono fatte di proteine e sono più corte dei flagelli. I **pili** sono normalmente più lunghi delle fimbrie. Sulla superficie delle cellule ci sono meno pili e più fimbrie. I batteri usano fimbrie e pili per attaccarsi alla superficie della cellula, incluse le superfici delle cellule che infettano. Queste strutture proteiche aiutano anche i batteri ad aderire gli uni con gli altri. Alcuni pili allungati, chiamati *pili sessuali*, sono importanti per permettere il trasferimento del DNA da un batterio all'altro.

Alcuni batteri sopravvivono in ambiente sfavorevole formando endospore

Quando l'ambiente diventa sfavorevole, ad esempio molto secco e caldo o povero di nutrimento, molte specie di batteri diventano dormienti. La cellula perde acqua e rimane quiescente finché l'acqua non diventa nuovamente disponibile. Alcune specie formano cellule dormienti estremamente durevoli, chiamate **endospore**. Per formare un'endospora, la cellula batterica si divide per scissione binaria, formando una grande cellula che circonda la cellula più piccola contenente il genoma. Dopo la formazione dell'endospora, la parete cellulare della cellula di origine si lisa per liberare l'endospora.

Le endospore possono sopravvivere in ambienti molto secchi, caldi o ghiacciati, o quando il cibo è scarso. Alcune endospore sono così resistenti che possono sopravvivere per un'ora o più in acqua bollente o per centinaia di anni se congelate. Quando le condizioni ambientali ritornano a essere favorevoli per la crescita, l'endospora germina, formando una cellula batterica in attiva crescita.

Parecchi tipi di batteri che formano endospore causano malattie (FIG. 25-4). Le endospore del *Bacillus anthracis*, il batterio che causa l'antrace, sono così resistenti che questo patogeno è desta preoccupazione in quanto possibile agente per la guerra batteriologica. I batteri che causano il tetano (*Clostridium tetani*) e la cancrena gassosa (*C. perfringens*) normalmente penetrano nell'organismo insieme al terreno quando una persona presenta un taglio profondo o una ferita aperta. I pazienti possono anche essere esposti a queste gravi malattie quando gli strumenti chirurgici non sono ben sterilizzati, con conseguente sopravvivenza delle endospore.

La formazione di endospore non rappresenta una modalità di riproduzione batterica; le endospore, infatti, non sono parago-

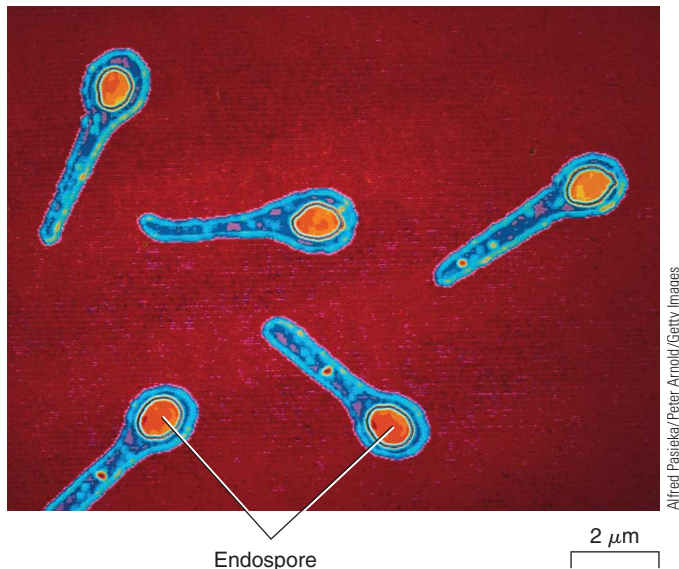


Figura 25-4 Endospore

Immagine al MET a colori intensificati di *Clostridium tetani*, il batterio che causa il tetano. Ogni cellula batterica (in blu) contiene una sola endospora (in arancio), una cellula disidratata e resistente che si forma all'interno della cellula originaria.

nabili alle spore riproduttive di funghi e piante. Per ogni cellula, si può formare una sola endospora, per cui il numero degli individui non aumenta. Gli archei non formano endospore; dispongono invece di enzimi particolari sulla superficie cellulare in grado di proteggerli dal freddo, dal calore e dall'essiccamento.

Molti tipi di procarioti sono mobili

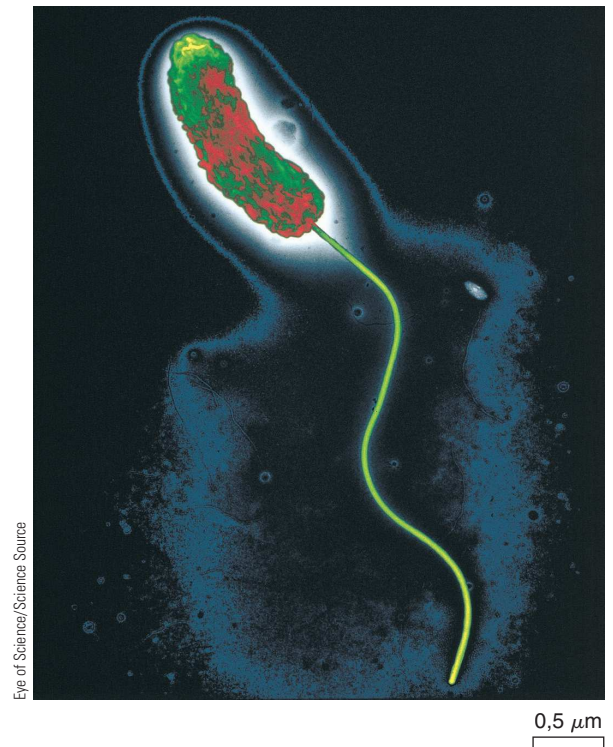
Immaginate lo sforzo necessario per nuotare nella melassa? L'acqua ha, per i batteri, la stessa viscosità relativa della melassa per l'uomo. La maggior parte dei batteri si muove grazie alla presenza di **flagelli**. Il numero e la posizione di questi rappresentano un dato importante per la classificazione di alcune specie batteriche.

La struttura del flagello dei procarioti è abbastanza diversa da quella dei flagelli degli eucarioti. A differenza del flagello eucariotico, il flagello batterico non è costituito da microtubuli (vedi Capitolo 4). Esso è un'appendice lunga e sottile, formata da tre parti: il corpo basale, l'uncino e un filamento (FIG. 25-5). Il corpo basale è una struttura complessa che ancora il flagello alla parete cellulare tramite dei dischi appiattiti. L'uncino unisce il corpo basale al lungo filamento cavo che si estende nell'ambiente circostante.

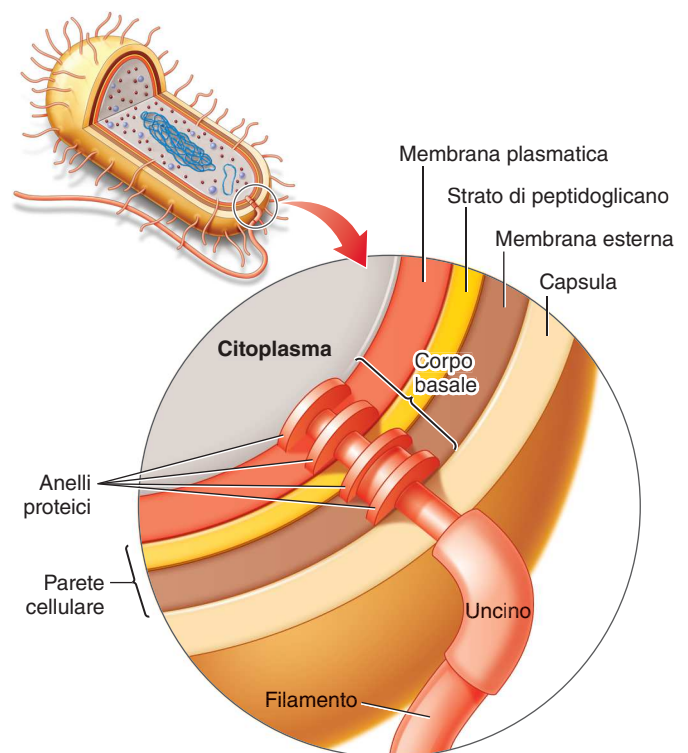
Il corpo basale è un motore, un po' come l'elica di una barca a motore. Il batterio utilizza ATP per pompare protoni fuori dalla cellula. La diffusione di questi protoni nella cellula dà energia al motore, sostenendo il movimento rotatorio propulsivo del flagello. Così, il flagello produce un movimento rotatorio che spinge la cellula come un'elica spinge una barca sull'acqua. Il flagello ruota in senso antiorario, spingendo la cellula in avanti.

Gli archaeobatteri hanno un'appendice rotante per la motilità chiamata *archaellum*. L'*archaellum* è più sottile del flagello batterico. Infatti, è più simile a un pilo batterico che a un flagello batterico. I biologi hanno stabilito che la struttura del motore e l'assemblaggio del flagello negli archaeobatteri si è evoluta diversamente da quelli dei batteri.

I flagelli dei procarioti hanno anche altre funzioni, oltre al nuoto. Alcuni procarioti usano i loro flagelli per muoversi, per



(a) Immagine MET a colori intensificati di *Vibrio cholerae*, il batterio flagellato che causa il colera nell'uomo.



(b) Struttura di un flagello batterico.

Il corpo basale è il motore, formato da una serie di piastre discoidali che ancorano il flagello alla parete cellulare e alla membrana plasmatica e fanno girare l'uncino e il filamento del flagello.

Figura 25-5 Il flagello batterico

aderire alle superfici e per partecipare alla formazione di biofilm (un biofilm è una comunità di microrganismi attaccati a una superficie). I ricercatori hanno scoperto che i batteri usano i flagelli per percepire l'umidità. Uno studio recente riporta che gli archeobatteri possono interagire tramite i loro *archaella* per formare biofilm, composti da una o più specie. I procarioti che mancano di flagelli si muovono per scivolamento o contrazione.

I ricercatori hanno scoperto recentemente due strutture intracellulari che presentano solo gli Archaea: *cannule* e *hami*. Le cannule sono tubi glicoproteici cavi che si estendono dalle cellule formando una rete. Sono particolarmente resistenti al calore. Sono prodotte dal *Pyrodictium*, un genere di Archaea che vive in ambienti idrotermali marini. Le strutture dette hami sono complesse appendici delle cellule di archeobatteri che sono state scoperte intrecciate a filamenti batterici in sorgenti sulfuree. Sono elicoidali, hanno aculei lungo la lunghezza del filamento e hanno un gancio a tre parti all'estremità distale che facilita il fissaggio alle superfici. Cannule e hami sono adattamenti agli ambienti estremi in cui molti archeobatteri vivono.

I procarioti flagellati non si muovono senza meta. Molti procarioti mostrano *chemiotassi*, il movimento in risposta a composti chimici presenti nell'ambiente. Ad esempio, i batteri si muovono verso il nutrimento, mentre si allontanano da certe sostanze chimiche dannose. Inoltre, molti procarioti mostrano *fototassi*, cioè si muovono in risposta alla luce di un ambiente.

VERIFICA 25.1

- **COLLEGARE** In cosa differiscono i batteri e gli archeobatteri?
- **COLLEGARE** In cosa differiscono i batteri Gram-positivi e Gram-negativi? Perché questa differenza è importante?
- **COLLEGARE** In cosa differisce un flagello batterico da un flagello di una cellula eucariotica?

25.2 Riproduzione ed evoluzione dei procarioti

OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 4 Descrivere la riproduzione asessuata nei procarioti e riassumere i tre meccanismi (trasformazione, coniugazione e trasduzione) che possono portare alla ricombinazione genetica.
- 5 Indicare alcuni fattori specifici che contribuiscono alla rapida evoluzione dei batteri e degli archeobatteri.

Il materiale genetico dei procarioti si trova nell'area nucleare e non è circondato da un involucro nucleare. Nella maggior parte delle specie, esso è costituito da una singola molecola circolare di DNA. Se distesa completamente, questa molecola avrebbe una lunghezza all'incirca 1000 volte superiore a quella della cellula stessa. Diversamente dai cromosomi eucariotici, il DNA procariotico ha poche proteine associate.

In aggiunta al DNA genomico, la maggior parte dei batteri e molti archeobatteri hanno uno o più **plasmidi**, piccole molecole di DNA circolari. I plasmidi batterici spesso portano geni che codificano gli enzimi per il catabolismo, per gli scambi di mate-

riale genetico e per la resistenza agli antibiotici. I plasmidi possono replicarsi indipendentemente dal DNA genomico (vedi Capitolo 15) o integrarsi in esso. I meccanismi di replicazione dei plasmidi degli archeobatteri non sono stati ancora scoperti.

La riproduzione rapida contribuisce al successo dei procarioti

I procarioti sono organismi di grande successo in termini di numero e distribuzione. Il loro successo è in gran parte dovuto alla loro capacità di riprodursi rapidamente. I procarioti si riproducono asessualmente, in genere per **scissione binaria**, un processo mediante il quale una cellula si divide in due cellule figlie simili (vedi Fig. 10-12). Prima avviene la replicazione del cromosoma batterico circolare, poi si forma una parete trasversale per accrescimento sia della membrana plasmatica sia della parete cellulare.

La scissione binaria procede a notevole velocità. In condizioni ideali, alcune specie si dividono in meno di 20 minuti. A questo ritmo, se nulla intervenisse, un batterio darebbe origine a più di un miliardo di batteri nel giro di 10 ore! Comunque, i procarioti non possono riprodursi a questa velocità per molto tempo, prima che la mancanza di cibo e l'accumulo dei prodotti di scarto rallentino l'espansione della loro popolazione.

I batteri possono riprodursi anche per **gemmazione**. In questo caso, la cellula produce una protuberanza, o gemma, che cresce, matura e infine si separa dalla cellula madre. Alcuni procarioti si dividono per **frammentazione**. Durante questo processo le pareti cellulari si accrescono all'interno della cellula, che viene scissa in numerose cellule di nuova costituzione.

I batteri trasferiscono l'informazione genetica

Sebbene la riproduzione sessuale, che coinvolge la fusione dei gameti, non avvenga nei procarioti, a volte si osserva uno scambio di materiale genetico tra batteri, tra archeobatteri e anche tra domini. Tale scambio di geni, o *trasferimento genico*, porta alla ricombinazione genetica. Il trasferimento del materiale genetico dai genitori ai figli si chiama **trasferimento genico verticale**. Il **trasferimento genico orizzontale** avviene quando un organismo (o virus) trasferisce materiale genetico a un altro organismo che non appartiene alla sua prole. Il trasferimento genico tra i procarioti avviene con tre meccanismi diversi: trasformazione, trasduzione e coniugazione.

1. Quando i procarioti muoiono, rilasciano il loro DNA, che può essere incorporato da altri procarioti. Nella **trasformazione**, una cellula procariotica assorbe frammenti del DNA esogeno (o RNA) rilasciati da un'altra cellula procariotica. Il DNA esogeno deve legarsi a proteine presenti sulla superficie del batterio. Una volta all'interno della cellula batterica, parte del DNA esogeno può essere scambiato con segmenti omologhi del DNA ospite (ricombinazione reciproca) (**FIG. 25-6**). Si ricordi dal Capitolo 12 che Oswald T. Avery e colleghi identificarono nel corso dei loro esperimenti e dimostrarono che il DNA è la base chimica dell'ereditarietà.

DNA estraneo può anche essere incorporato in forma di plasmidi. Quando ciò avviene, il DNA non va incontro a ricombinazione, ma resta in forma di plasmide separato dal cromosoma batterico.

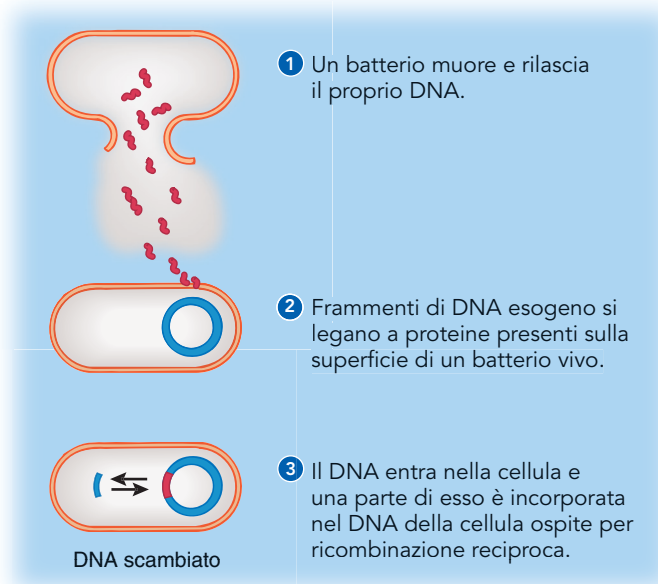


Figura 25-6 Trasformazione

Nella trasformazione un procariota prende il DNA esogeno dal suo ambiente. La cellula ospite sostituisce una parte del suo DNA con segmenti omologhi del DNA esogeno e dà luogo a una cellula ricombinata.

2. Nel secondo processo di trasferimento genico, la **trasduzione**, un fago trasporta geni appartenenti a batteri o archeobatteri da una cellula batterica o di archeobatteri a un'altra (FIG. 25-7). Normalmente, un fago contiene soltanto il proprio DNA. Tuttavia, talvolta un fago incorpora parte del DNA batterico del suo ospite. Pertanto, quando il fago infetta un altro batterio o archeobatterio, trasferisce quel DNA al nuovo ospite. Il cromosoma batterico di questo nuovo ospite diviene quindi una ricombinazione del suo originale DNA e del DNA di un altro batterio o archeobatterio.
3. Nella **coniugazione**, due cellule con polarità di accoppiamento diversa si uniscono e il materiale genetico si trasferisce da una all'altra (FIG. 25-8). Diversamente dalla trasformazione e dalla trasduzione, la coniugazione prevede il contatto tra due cellule.

La coniugazione è stata studiata ampiamente nel batterio *Escherichia coli*. In una popolazione di *E. coli* vi sono *cellule donatrici*, o *cellule F⁺*, che possiedono DNA trasmissibile alle *cellule riceventi*, o *cellule F⁻*. Le cellule F⁺ possiedono una sequenza di DNA, nota come *fattore F* (F sta per fertilità), che è necessaria affinché un batterio funga da donatore durante la coniugazione. Il fattore F può trovarsi in forma di plasmide o far parte del DNA del cromosoma batterico.

I geni del fattore F codificano enzimi essenziali per il trasferimento del DNA. Alcuni di essi codificano per i **pili sessuali**, lunghe estensioni simili a peli che si proiettano dalla superficie cellulare. Il pilo sessuale di una cellula F⁺ riconosce e lega la superficie di una cellula F⁻, formando un ponte di coniugazione citoplasmatico tra le due cellule. Il plasmide F si replica e il DNA è trasferito dal batterio donatore a quello ricevente attraverso il ponte di coniugazione. I plasmidi F possono contenere anche altri tipi di geni, inclusi quelli che conferiscono resistenza agli antibiotici.

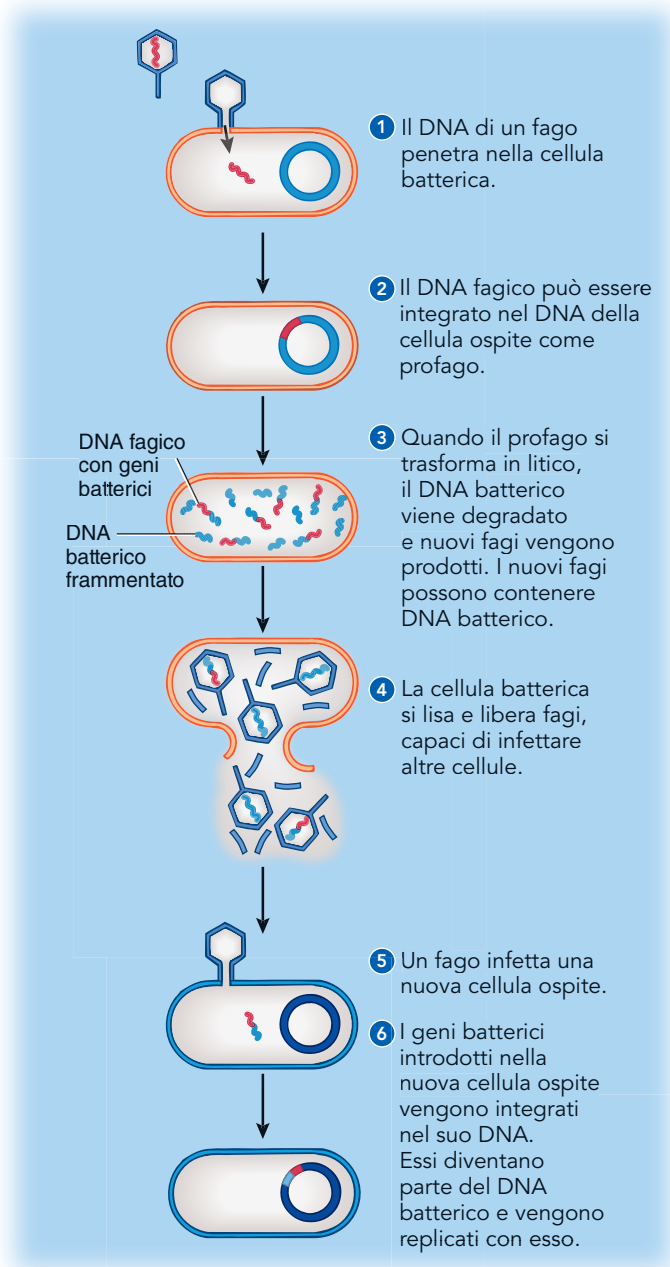


Figura 25-7 Trasduzione

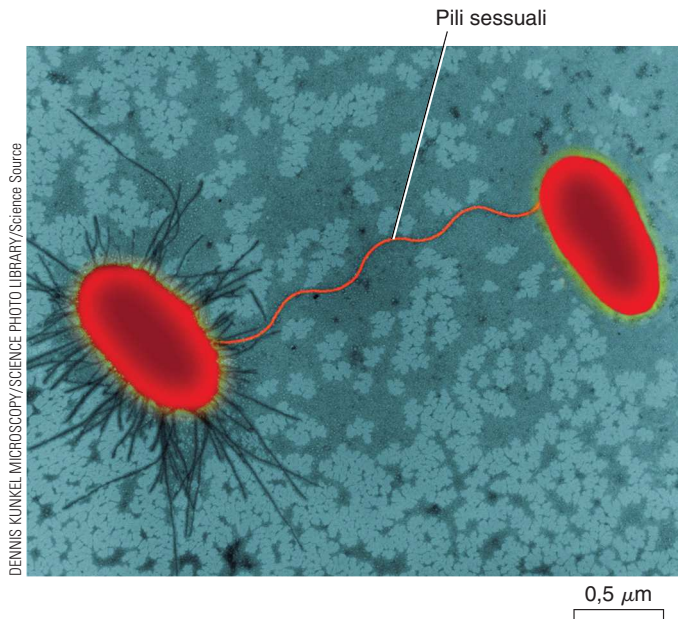
In questo processo, un fago trasferisce il DNA batterico da un batterio a un altro e dà luogo a una ricombinazione genetica. La trasduzione è un importante mezzo di trasferimento genico orizzontale.

Nelle popolazioni batteriche l'evoluzione procede rapidamente

I batteri si riproducono rapidamente per scissione binaria, cosicché le mutazioni vengono trasmesse velocemente di generazione in generazione. Le mutazioni che presentano qualche vantaggio si diffondono attraverso la popolazione e gli effetti della selezione naturale diventano evidenti rapidamente.

Il trasferimento genico orizzontale contribuisce notevolmente alla rapida evoluzione dei procarioti. L'acquisizione di nuovo DNA e la ricombinazione genetica sono importanti fonti

La coniugazione, un meccanismo di trasferimento genico orizzontale, comporta la ricombinazione genetica.

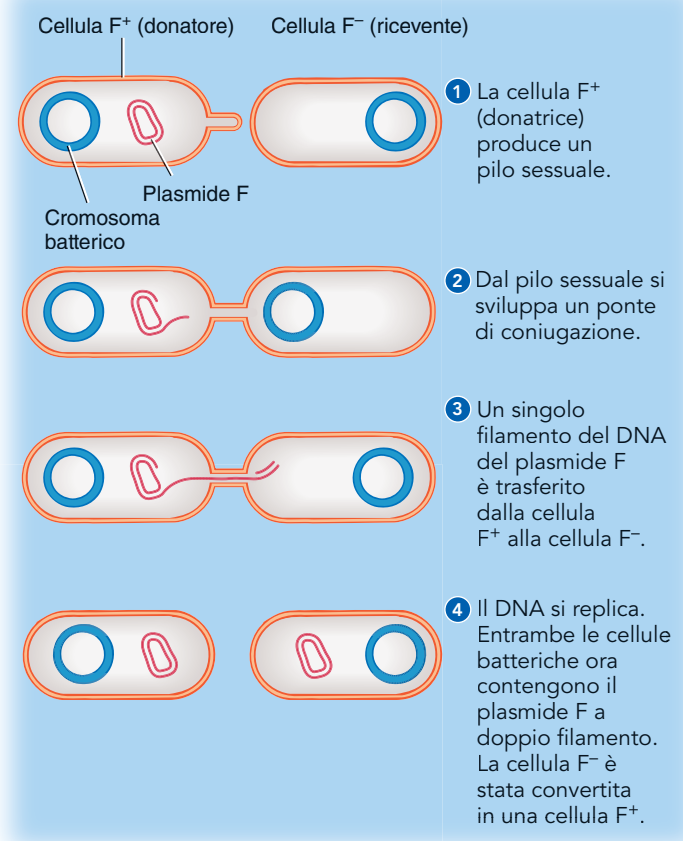


(a) Immagine al MES con colori intensificati di *E. coli* in coniugazione. I batteri sono collegati da un pilo di coniugazione. Quando vengono stimolate dal contatto, le cellule batteriche si avvicinano l'una all'altra e formano un ponte di coniugazione tra cellula donatrice e cellula ricevente (mostrato in b).

Figura 25-8 La coniugazione

Nella coniugazione, un batterio donatore trasferisce DNA plasmidico a un batterio ricevente.

COLLEGARE Perché per una cellula batterica potrebbe essere vantaggioso ricevere il plasmide F da un'altra cellula?



(b) Il processo di coniugazione.

della variazione genetica richiesta per la diversificazione e l'adattamento. Il nuovo DNA introdotto nel genoma di un batterio rappresenta nuova materia prima per l'evoluzione. I nuovi geni subiscono mutazioni e sono sottoposti alle forze della selezione naturale. I cambiamenti nel materiale genetico sono trasferiti alle generazioni successive attraverso la scissione binaria. I cambiamenti che risultano adattativi possono diffondersi rapidamente nelle popolazioni batteriche e archeali successive.

✓ VERIFICA 25.2

- Quali sono le modalità di riproduzione dei batteri? Quali meccanismi portano al trasferimento genico?
- **COLLEGARE** In che modo la trasduzione ha contribuito a favorire la rapida evoluzione delle popolazioni batteriche?
- **VISUALIZZARE** Illustrare gli eventi che hanno luogo durante la coniugazione batterica.

25.3 Adattamenti nutrizionali e metabolici



OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

- 6** Descrivere le modalità principali con cui i procarioti si nutrono e catturano l'energia, e confrontare la diversa richiesta di ossigeno.

Molti procarioti sono *eterotrofi* (*trophos* deriva dalla parola greca che significa "alimentazione") e altri sono *autotrofi*. Gli **autotrofi** utilizzano composti inorganici, ad esempio l'anidride carbonica, come fonte di carbonio per produrre le loro molecole organiche. Molti procarioti sono **eterotrofi**, cioè ricavano atomi di carbonio dai composti organici di altri organismi.

Sulla base delle *due principali modalità di cattura dell'energia*, un autotrofo è classificato come chemiotrofo o come fototrofo. I **chemiotrofi** ottengono energia dai composti chimici. I **fototrofi** catturano l'energia luminosa. 3,5 miliardi di anni

fa i primi batteri svilupparono la capacità di sfruttare la luce del Sole come fonte di energia. I primi fototrofi usarono l'idrogeno solforato per ridurre anidride carbonica rilasciando zolfo come prodotto di scarto. Circa 2,7 miliardi di anni fa, la capacità di usare l'acqua, invece dell'idrogeno solforato, per ridurre l'anidride carbonica diede origine ai primi cianobatteri. Come prodotto di scarto fu rilasciato ossigeno. Quando consideriamo la fonte di carbonio e la fonte di energia possiamo classificare i procarioti in quattro gruppi principali (**TABELLA 25-1**):

1. i **fotoautotrofi**, come i cianobatteri, utilizzano l'energia luminosa per sintetizzare i composti organici a partire da anidride carbonica e altri composti inorganici.
2. la maggior parte degli archeobatteri e alcuni batteri sono **chemioautotrofi**, cioè utilizzano l'anidride carbonica come fonte di carbonio, ma non utilizzano la luce solare come fonte di energia. Invece, essi ottengono energia mediante l'ossidazione di composti inorganici, come l'ammoniaca (NH_3) e l'acido solfidrico (H_2S).
3. i **fotoeterotrofi**, come i batteri purpurei non sulfurei, ottengono il carbonio da altri organismi, ma utilizzano la clorofilla e altri pigmenti fotosintetici per catturare l'energia luminosa.
4. la maggior parte dei batteri è rappresentato da **chemioeterotrofi**, che dipendono dalle molecole organiche sia per il carbonio sia per l'energia. Molti di loro sono **decompositori** a vita libera, che ottengono carbonio ed energia dalla materia organica morta. Questi organismi sono chiamati anche *saprofiti*. Alcuni chemioeterotrofi sono patogeni, e ricavano il loro nutrimento dagli organismi che infettano e danneggiano i loro ospiti causando malattie. Altri batteri eterotrofi procurano un vantaggio ai loro ospiti, ad esempio alcuni batteri che risiedono nell'intestino crasso producono vitamina K e alcuni tipi di vitamina B per i loro ospiti.

La maggior parte dei procarioti necessita di ossigeno

Siano essi eterotrofi o autotrofi, la maggior parte dei batteri e molti archeobatteri hanno un metabolismo **aerobico**, in quanto necessitano di ossigeno atmosferico per la respirazione cellulare. Molti batteri sono **anaerobi facoltativi**, cioè possono usare ossigeno per la respirazione cellulare se è disponibile, ma conducono il metabolismo anaerobicamente se necessario. Altri procarioti sono **anaerobi obbligati** e conducono la respirazione anaerobica. Essi respirano utilizzando come accettori finali di elettroni molecole diverse dall'ossigeno, per esempio il solfato (SO_4^{2-}), il nitrato (NO_3^-) o il ferro (Fe^{2+}). Alcuni anaerobi obbligati, inclusi alcuni archeobatteri, vanno incontro alla morte se esposti anche a basse concentrazioni di ossigeno.

Alcuni batteri fissano e metabolizzano l'azoto

Tutti gli organismi hanno bisogno di azoto per poter produrre amminioacidi e acidi nucleici. Alcuni batteri (per esempio alcuni cianobatteri) e archeobatteri (per esempio metanogeni) possono ridurre l'azoto atmosferico in ammoniaca. Il processo si chiama **fissazione dell'azoto**. L'ammoniaca prodotta dalla fissazione dell'azoto è convertita in ioni ammonio (NH_4^+). I procarioti che fissano azoto possono usare questa semplice forma di azoto per produrre componenti organici.

Certi procarioti convertono ammoniaca o ioni ammonio in nitrito (NO_2^-), mentre altri convertono nitrito in nitrato (NO_3^-). Questo processo, chiamato **nitrificazione**, converte l'azoto in una forma che può essere usata da piante e funghi. Gli animali ottengono azoto dai composti organici quando mangiano altri organismi. Come discuteremo più avanti, tutti gli altri organismi, in ultima analisi, dipendono per la loro sopravvivenza dal processo di fissazione dell'azoto e dalla nitrificazione operata dai procarioti.

VERIFICA 25.3

- In che modo i chemioeterotrofi ottengono energia?
- **COLLEGARE** Qual è la differenza tra anaerobi facoltativi e anaerobi obbligati? In che modo entrambi differiscono dagli aerobi?
- In che modo i batteri ottengono l'azoto necessario per la produzione di aminoacidi e acidi nucleici?

25.4 La filogenesi dei due domini di procarioti

OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 7 Confrontare le caratteristiche dei tre domini: Bacteria, Archaea ed Eukarya.
- 8 Fare una distinzione tra i principali gruppi di archeobatteri e identificare i tipi specifici di archeobatteri appartenenti a questi gruppi.
- 9 Descrivere i principali gruppi di batteri discussi in questo capitolo.

Al microscopio, la maggior parte dei procarioti appare simile per forma e dimensione. Tuttavia, utilizzando l'analisi di sequenza dell'rRNA ribosomiale 16S della subunità minore (SSU rRNA), Carl Woese e collaboratori hanno dimostrato che esisto-

Tabella 25-1 Modalità di nutrizione e di cattura dell'energia

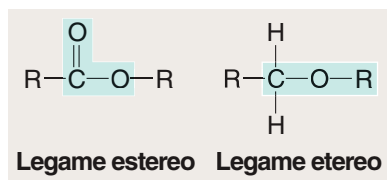
| Modalità di nutrizione | Fonte di energia | Fonte di carbonio | Esempi di organismi |
|-------------------------|--|-------------------|---|
| AUTOTROFO | | | |
| Fotoautotrofo | Luce solare | CO_2 | Cianobatteri; batteri purpurei sulfurei |
| Chemioautotrofo | Composti inorganici (ad es., NH_3 , H_2S , Fe^{2+}) | CO_2 | Alcuni proteobatteri; la maggior parte degli archeobatteri (ad es. metanogeni, alofili estremi) |
| ETEROTROFO | | | |
| Fotoeterotrofo | Luce solare | Composti organici | Batteri non sulfurei, purpurei e verdi |
| Chemioeterotrofo | Composti organici | Composti organici | Decompositori che vivono liberi; la maggior parte dei batteri patogeni |

no fondamentalmente due gruppi diversi di procarioti. Ciascun gruppo possiede regioni dell'SSU rRNA che presentano sequenze nucleotidiche uniche. Queste differenze sono dovute al fatto che, dopo la loro separazione, le popolazioni di procarioti si sono diversificate e hanno subito mutazioni che hanno alterato le sequenze dell'RNA. Basandosi su tali analisi, Woese ipotizzò che i procarioti antichi si siano divisi molto presto nella storia della vita in due linee.

Sulla base del lavoro di Woese e su altri dati recenti, i microbiologi classificano i discendenti odierni di queste due linee antiche in due domini: **Archaea** e **Bacteria** (FIG. 25-9). Si pensa che questi gruppi si siano differenziati da un antenato comune circa quattro miliardi di anni fa. Batteri e archeobatteri sono stati gli unici organismi viventi sul nostro pianeta per circa due miliardi di anni. Pertanto, hanno avuto molto tempo per evolvere e adattarsi a tutti i tipi di ambiente. La loro diversità è sorprendente. Anche il trasferimento genico orizzontale ha contribuito a questa diversità. Come conseguenza del trasferimento di geni, talvolta tra specie evolutivamente lontane il genoma di archeobatteri e batteri è, di fatto, una miscela di geni di molti procarioti.

Le caratteristiche chiave che distinguono i tre domini

Diverse sono le caratteristiche chiave che distinguono gli archeobatteri dai batteri. Al contrario dei batteri, gli archeobatteri non hanno peptidoglicani nelle loro pareti cellulari. Sebbene le loro membrane cellulari siano simili dal punto di vista strutturale, la loro struttura è unica dal punto di vista chimico. Nella membrana cellulare dei batteri e degli eucarioti, gli acidi grassi sono attaccati al glicerolo mediante *legami esterei*. Negli archeobatteri, invece, non sono presenti acidi grassi; al loro posto, idrocarburi a catena ramificata (sintetizzati a partire da unità isoprenoidi) sono legati al glicerolo mediante *legami eterei* (TABELLA 25-2).



L'assenza di un secondo atomo di ossigeno elettronegativo rende il legame etereo più forte di quello estereo. Questa struttura unica della membrana degli archeobatteri potrebbe contribuire alla loro capacità di sopravvivere e prosperare in ambienti inospitali.

Sotto certi aspetti, gli archeobatteri sono più simili agli eucarioti che ai batteri. Infatti, essi non possiedono la semplice RNA polimerasi presente nei batteri. Come negli eucarioti, il

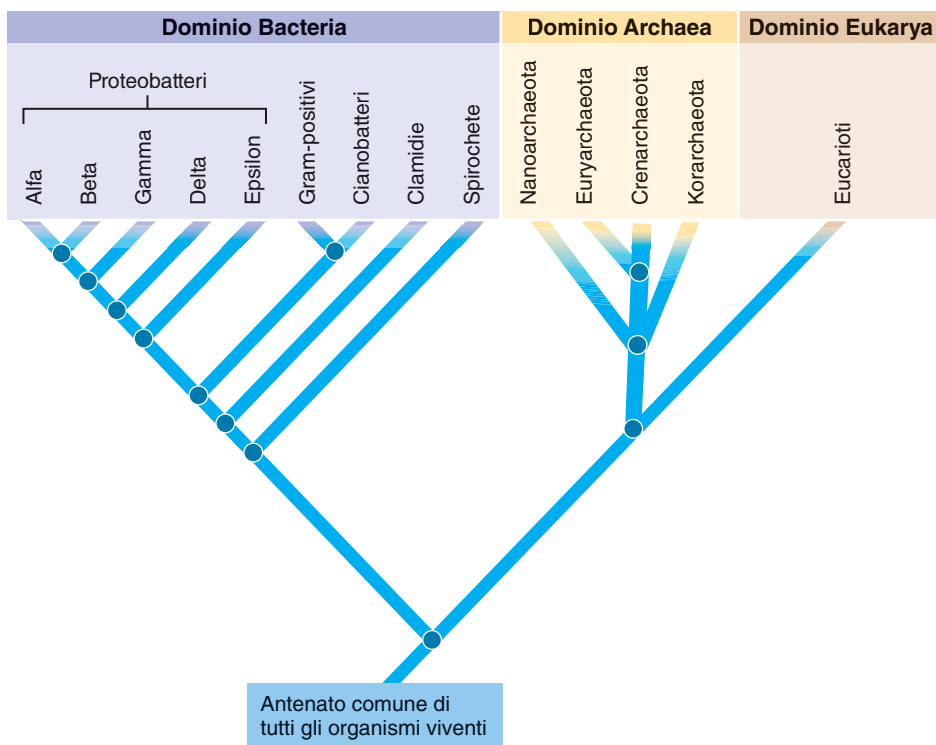


Figura 25-9 I tre domini

Questo diagramma altamente semplificato riporta alcuni taxa rappresentativi dei domini Bacteria e Archaea. Le relazioni evolutive sono basate su analisi molecolari. Ogni qualvolta si considerano dati aggiuntivi, queste relazioni vengono modificate.

loro processo traduzionale inizia con la metionina, mentre nei batteri inizia con la formilmetionina (vedi Capitolo 13). Inoltre, diversi antibiotici che hanno effetto sui batteri non danneggiano né gli archeobatteri né gli eucarioti.

Anche i batteri condividono alcuni caratteri (assenti negli archeobatteri) con gli eucarioti. Per esempio, come affermato precedentemente, sia i batteri sia gli eucarioti hanno lipidi di membrana con legami esterei, mentre gli archeobatteri hanno lipidi di membrana con legami eterei. Alcuni microbiologi pensano che gli eucarioti siano il prodotto della fusione tra un archeobatterio, che ha fornito il macchinario trascrizionale e traduzionale, e un batterio che ha invece fornito gli enzimi necessari al metabolismo energetico.

Utilizzando analisi di dati molecolari, i ricercatori hanno ipotizzato che gli eucarioti derivino da un antenato archeale. L'antenato potrebbe essere stato membro di un clade degli Archaea scoperto di recente, i **Lokiarchaeota**. Poiché i membri di questo clade hanno caratteristiche eucariotiche, alcuni sistematici ipotizzano che gli eucarioti si siano ramificati dai Lokiarchaeota. Se così fosse, gli eucarioti dovrebbero essere parte del dominio degli Archaea, e il dominio Eukarya scomparirebbe.

La tassonomia degli archeobatteri e dei batteri cambia continuamente

La tassonomia dei procarioti si basa sempre più su dati molecolari, principalmente sul sequenziamento degli RNA e, più recentemente, di interi genomi. I gruppi che si sono separati precocemente hanno avuto più tempo per accumulare mutazioni nei propri SSU rRNA, per cui le loro sequenze nucleotidiche sono meno simili rispetto a quelle di gruppi la cui divergenza è avvenuta più tardi.

Tabella 25-2 Comparazione dei tre domini

| Caratteristiche | Bacteria | Archaea | Eukarya |
|--|---|--|---|
| Involucro nucleare | Assente | Assente | Presente |
| Organuli delimitati da membrana | Assenti | Assenti | Presenti |
| Cromosoma circolare | Presente (lineare in alcune specie) | Presente | Assente |
| Numero di cromosomi | Tipicamente uno (possono essere presenti anche plasmidi) | Tipicamente uno (possono essere presenti anche plasmidi) | Tipicamente molti |
| Istoni associati al DNA | Assenti | Presenti | Presenti |
| Peptidoglicano nella parete cellulare | Presente | Assente | Assente |
| Struttura dei lipidi nella membrana | Acidi grassi a catena lineare legati al glicerolo attraverso legami esterei | Idrocarburi a catena ramificata legati al glicerolo attraverso legami eterei | Acidi grassi a catena lineare legati al glicerolo attraverso legami esterei |
| Dimensioni dei ribosomi | 70S* | 70S | 80S, ad eccezione di quelli di mitocondri e cloroplasti |
| RNA polimerasi | Una sola RNA polimerasi relativamente semplice | Diverse RNA polimerasi relativamente complesse | Diverse RNA polimerasi relativamente complesse |
| Traduzione | Inizia con la formilmetionina | Inizia con la metionina | Inizia con la metionina |
| Crescita oltre i 70 °C | Sì | Sì | No |

*I numeri 70S e 80S si riferiscono al coefficiente di sedimentazione (una misura delle dimensioni relative) durante la centrifugazione.

nuta più di recente. Tuttavia, alcuni microbiologi stanno sviluppando alberi filogenetici basati sull'intero genoma. Essi sostengono che ci sono probabilmente 1000 geni che codificano proteine per ogni gene che codifica un rRNA. Per questo, questi ricercatori preferiscono prendere in considerazione le proporzioni di geni (o di proteine) che i genomi di vari gruppi hanno in comune. La tassonomia degli archeobatteri e dei batteri cambia continuamente via via che i sistematici studiano nuovi dati molecolari che danno nuovi spunti alla filogenesi di questi gruppi.

Benché la tassonomia dei procarioti sia controversa e cambi continuamente, sono state classificate circa 14.000 specie di procarioti. Si suppone che esistano altre centinaia di migliaia di specie. Gli autori del *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, considerato da molti microbiologi il testo di riferimento, hanno diviso gli archeobatteri in 4 phyla e i batteri in oltre 30 phyla sulla base dell'analisi dell'rRNA 16S. I sistematici, tuttavia, hanno proposto ulteriori gruppi (phyla) di archaea basati sulle numerose e continue scoperte di organismi precedentemente non identificati.

La maggior parte degli archeobatteri vive in ambienti marini e terrestri e molti archeobatteri vivono in ambienti inospitali

Il dominio Archaea comprende quattro gruppi principali (phyla, cladi): *Crenarchaeota*, *Euryarchaeota*, *Nanoarchaeota* e *Korarchaeota*. Questa filogenesi è basata su sequenze del 16S rRNA e su informazioni di sequenza di interi genomi. Sulla base di continui rilevamenti di archeobatteri non identificati in precedenza e del sequenziamento di genomi archeali, si stima che dovrebbe essere aggiunta oltre una dozzina di gruppi.

I *Crenarchaeota* comprendono i **termofili estremi**, archeobatteri che vivono a temperature estremamente alte o basse. La temperatura ottimale per molti di questi è superiore agli 80 °C e alcuni crescono a temperature più alte di 100 °C. Alcuni *Crenarchaeota* sono i viventi capaci di crescere alle più alte temperature. Alcune specie abitano ambienti acidi. È stata individuata una specie, nelle calde sorgenti solforose del parco Nazionale

di Yellowstone, che vive a temperature vicine agli 80 °C e a valori di pH tra 1 e 2, il pH dell'acido solforico concentrato (FIG. 25-10a). Altri *Crenarchaeota* abitano le aree vulcaniche sottomarine. Una specie, trovata vicino a una sorgente idrotermale sottomarina sul fondale dell'Oceano Pacifico, cresce a temperature di 80-120 °C. Al contrario, altre specie di *Crenarchaeota* vivono in ambienti molto freddi (1,8 °C).

Alcuni studi hanno identificato diverse specie di *Crenarchaeota* nel suolo e nell'acqua dolce dimostrando che i membri di questo phylum sono comuni nella maggior parte degli ambienti. I *Crenarchaeota* sono i principali donatori di anidride carbonica e costituiscono anche una parte importante del plancton nei mari freddi ricchi di ossigeno. Alcuni sono fotoeterotrofi.

Anche gli **Euryarchaeota** includono molti archeobatteri che abitano ambienti estremi. Questo gruppo include: metanogeni, aerobi estremi, termofili anaerobi, acidofili e alofili (alcuni estremi) (FIG. 25-10b). I **metanogeni** (produttori di metano) sono un ampio gruppo eterogeneo che vive in ambienti privi di ossigeno, come le acque putride e gli acquitrini, e sono comunemente presenti nel tratto digerente dell'uomo e di altri animali. I metanogeni sono anaerobi obbligati, caratterizzati dalla produzione di gas metano a partire da composti carboniosi semplici. Essi sono molto importanti nel processo di riciclaggio dei composti organici derivati dagli organismi che vivono nelle paludi. I metanogeni che vivono nel tratto digerente dei bovini e di altri ruminanti producono metano che viene emesso dagli animali per eruttazione. Questi archeobatteri sono responsabili della produzione di oltre l'80% (più di 2 miliardi di tonnellate all'anno) del metano presente nell'atmosfera terrestre. Il metano si trova anche nei sedimenti marini (FIG. 25-10c), ed è coinvolto nel fenomeno dell'effetto serra.

Gli **aloofili estremi** sono eterotrofi che necessitano di grandi quantità di Na⁺ per la loro crescita. Vivono in soluzioni sature di sali, come le acque saline del Mar Morto e del Gran Lago Salato. Gli aloofili estremi utilizzano la respirazione aerobica per produrre ATP. Tuttavia, essi svolgono anche una forma del ciclo di Calvin (una parte della fotosintesi) in cui catturano l'energia solare grazie a un pigmento porpora (*batteriorodopsina*). Questo pigmento è molto simile al pigmento rodopsina coinvolto nel processo della visione animale.



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

Fondamenti di Biologia

Accedi all'ebook e ai contenuti digitali

➤ Espandi le tue risorse ➤

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



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

