

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

# 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 **tuoi lettore!**



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 autenticati 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**

# 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.

Biologia – VIII edizione

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

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

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

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

L'Editore

*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](http://www.edisesuniversita.it)

[assistenza.edises.it](mailto:assistenza.edises.it)

ISBN 978-88-3623-024-2

---

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

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



## Curatori

*Edizione italiana a cura di:*

**Rosaria Acquaviva** Università degli Studi di Catania

**Francesco Argenton** Università degli Studi di Padova

**Clara Circosta** Università degli Studi di Messina

**Romina Combi** Università degli Studi di Milano - Bicocca

**Barbara Costa** Università degli Studi di Pisa

**Diego Cotella** Università del Piemonte Orientale

**Chiara Donati** Università degli Studi di Firenze

**Guido Flamini** Università degli Studi di Pisa

**Carmen Formisano** Università degli Studi di Napoli Federico II

**Carla Gentile** Università degli Studi di Palermo

**Emilio Hirsch** Università degli Studi di Torino

**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

**Antonia Patruno** Università degli Studi di Chieti-Pescara

**Daniela Rigano** Università degli Studi di Napoli Federico II

**Giorgio Scari** Università degli Studi di Milano

**Valeria Sorrenti** Università degli Studi di Catania

**Orazio Taglialatela Scafati** Università degli Studi di Napoli Federico II

**Chiara Toniolo** Università degli Studi di Roma La Sapienza

*Hanno collaborato alle precedenti edizioni:*

**Paolo Audisio, Chiarella Bozzo, Agatina Campisi, Donatella Degl'Innocenti, Mario Felaco, Elio Messi, Marcello Nicoletti, Tomaso Patarnello**



# Sommario

## 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**

## PARTE CINQUE: La diversità della vita

- 23 Comprendere la diversità: la sistematica **478**
- 24 Virus e agenti subvirali **499**
- 25 Batteri e archeobatteri **517**
- 26 I protisti **539**
- 27 Le piante senza semi **563**
- 28 Le piante con semi **584**
- 29 I funghi **603**
- 30 Un'introduzione alla diversità animale **628**
- 31 Spugne, cnidari, ctenofori e protosomi **641**
- 32 I deuterostomi **676**

## PARTE SEI: Struttura e processi vitali nelle piante

- 33 Struttura, crescita e sviluppo delle piante **710**
- 34 Struttura e funzione della foglia **729**
- 35 Struttura del fusto e trasporto **745**
- 36 Radici e nutrizione minerale **762**
- 37 La riproduzione nelle angiosperme **782**
- 38 Crescita e sviluppo delle piante in risposta a stimoli esterni ed interni **803**

## PARTE SETTE: Struttura e processi vitali negli animali

- 39 Struttura e funzioni degli animali: un'introduzione **821**
- 40 Protezione, sostegno e movimento **842**
- 41 Segnalazione neurale **860**
- 42 Regolazione neurale **882**
- 43 Sistemi sensoriali **911**
- 44 Trasporto interno **936**
- 45 Il sistema immunitario: la difesa interna **962**
- 46 Scambi gassosi **991**
- 47 Elaborazione del cibo e nutrizione **1010**
- 48 Osmoregolazione ed eliminazione dei rifiuti metabolici **1032**
- 49 Regolazione endocrina **1050**
- 50 La riproduzione **1074**
- 51 Sviluppo animale **1104**
- 52 Comportamento animale **1124**

## PARTE OTTO: Le interazioni della vita: l'ecologia

- 53 Introduzione all'ecologia: ecologia delle popolazioni **1151**
- 54 Ecologia delle comunità **1171**
- 55 Ecosistemi e biosfera **1194**
- 56 Ecologia e biogeografia **1216**
- 57 Diversità biologica e biologia della conservazione **1241**

Indice analitico **I-1**

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



## 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 monosaccardiche **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 esogenetica **153**

L'energia libera aumenta durante una reazione endogenetica **154**

La diffusione è un processo esogenetico **154**

Le variazioni di energia libera dipendono dalle concentrazioni dei reagenti e dei prodotti **154**

Le cellule compiono le reazioni endogenetiche accoppiandole a reazioni esogenetiche **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<sub>4</sub> 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 informazionali 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 informazionale **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 disaggregazione 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 decifraron 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 da 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	<b>410</b>
La mutazione determina un aumento della variabilità all'interno di una popolazione	<b>410</b>
Nella deriva genetica, eventi casuali cambiano le frequenze alleliche	<b>411</b>
Il flusso genico in genere aumenta la variabilità all'interno di una popolazione	<b>412</b>
La selezione naturale cambia le frequenze alleliche in modo da aumentare l'adattamento	<b>412</b>
<b>19.4 La variabilità genetica nelle popolazioni</b>	<b>415</b>
Il polimorfismo genetico può essere studiato in differenti modi	<b>415</b>
Il polimorfismo bilanciato può mantenersi per lunghi periodi di tempo	<b>416</b>
La variabilità neutrale può non dar luogo ad alcun vantaggio o svantaggio selettivo	<b>418</b>
Le popolazioni di diverse aree geografiche spesso mostrano adattamenti genetici agli ambienti locali	<b>418</b>

## **20 Speciazione e macroevoluzione** **421**

### **20.1 Che cos'è una specie?** **422**

Il concetto biologico di specie è basato sull'isolamento riproduttivo	<b>422</b>
Il concetto filogenetico di specie definisce le specie in base alle sequenze molecolari	<b>422</b>

### **20.2 L'isolamento riproduttivo** **423**

Le barriere prezigotiche interferiscono con la fecondazione	<b>423</b>
Le barriere postzigotiche evitano che possa realizzarsi flusso genico quando è avvenuta la fecondazione	<b>425</b>
I biologi stanno scoprendo le basi genetiche dei meccanismi di isolamento	<b>425</b>

### **20.3 La speciazione** **425**

Un lungo isolamento fisico e differenti pressioni selettive danno luogo alla speciazione allopatica	<b>427</b>
Gli studiosi stanno rivalutando l'importanza evolutiva dell'ibridazione	<b>432</b>

### **20.4 La velocità dei cambiamenti evolutivi** **434**

### **20.5 La macroevoluzione** **435**

Le novità evolutive si originano da modificazioni di strutture preesistenti	<b>435</b>
La radiazione adattativa consiste nella diversificazione di una specie ancestrale in un certo numero di specie diverse	<b>436</b>
L'estinzione è un aspetto importante dell'evoluzione	<b>438</b>
La microevoluzione è legata alla speciazione e alla macroevoluzione?	<b>439</b>

## **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	<b>443</b>
---	------------

### **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	<b>445</b>
Un passo cruciale nell'origine delle cellule è stata la riproduzione molecolare	<b>445</b>
L'evoluzione biologica è cominciata con le prime cellule	<b>447</b>

La fotosintesi fu un ulteriore progresso nell'evoluzione delle cellule	<b>448</b>
--	------------

Gli aerobi apparvero quando l'atmosfera si arricchì di ossigeno	<b>449</b>
---	------------

Le cellule eucariotiche discendono da cellule procariotiche	<b>450</b>
---	------------

### **21.3 La storia della vita** **451**

Fossili di cellule e di animali semplici sono stati trovati in rocce del periodo Ediacarano	<b>451</b>
---	------------

Durante l'era Paleozoica si è evoluta una notevole diversità di organismi	<b>451</b>
---	------------

I dinosauri e altri rettili dominarono l'era Mesozoica	<b>454</b>
--	------------

L'era Cenozoica è conosciuta come età dei mammiferi	<b>457</b>
---	------------

## **22 L'evoluzione dei primati** **461**

### **22.1 Gli adattamenti dei primati** **462**

### **22.2 La classificazione dei primati** **462**

Il sottordine Anthropoidea include scimmie, scimmie antropomorfe e uomo	<b>463</b>
---	------------

Le scimmie antropomorfe sono i nostri parenti viventi più stretti	<b>465</b>
---	------------

### **22.3 L'evoluzione degli ominini** **467**

I primi ominini potrebbero essere vissuti tra 6 e 7 milioni di anni fa	<b>468</b>
--	------------

<i>Ardipithecus</i> , <i>Australopithecus</i> e <i>Paranthropus</i> sono australopitecine, "scimmie antropomorfe dell'emisfero meridionale"	<b>468</b>
---	------------

<i>Homo habilis</i> è il membro più antico del genere <i>Homo</i>	<b>470</b>
---	------------

<i>Homo ergaster</i> può aver avuto origine da <i>H. habilis</i>	<b>471</b>
--	------------

<i>Homo erectus</i> si è probabilmente evoluto da <i>H. ergaster</i>	<b>471</b>
--	------------

Gli uomini arcaici sono comparsi tra 1.200.000 e 200.000 anni fa	<b>471</b>
--	------------

L'uomo di Neandertal è comparso circa 250.000 anni fa	<b>472</b>
---	------------

I ricercatori concordano sull'origine del moderno <i>Homo sapiens</i>	<b>473</b>
---	------------

### **22.4 L'evoluzione culturale** **474**

Lo sviluppo dell'agricoltura portò a un approvvigionamento di cibo più sicuro	<b>475</b>
---	------------

La cultura dell'uomo ha avuto un profondo impatto sulla biosfera	<b>475</b>
--	------------

## 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 I protisti 539

### 26.1 Diversità dei protisti 540

#### 26.2 Come si sono evoluti gli eucarioti? 541

Mitocondri e cloroplasti si sono probabilmente originati per endosimbiosi 541

Si sta raggiungendo un consenso riguardo la classificazione degli eucarioti 541

#### 26.3 Scavati 544

I diplomonadi sono piccoli flagellati per lo più parassiti 544

I parabasalidi sono endosimbionti anaerobi che vivono negli animali 544

Euglenoidi e tripanosomi comprendono sia specie a vita libera sia parassiti 545

#### 26.4 Cromalveolati 546

Quasi tutti i dinoflagellati fanno parte del plancton marino 546

Gli apicompleSSI sono parassiti degli animali capaci di formare spore 547

I ciliati usano le ciglia per il movimento 548

Le muffe d'acqua producono cellule riproduttive biflagellate 549

Le diatomee sono stramenopili aventi gusci costituiti da due elementi 551

Le alghe brune sono stramenopili pluricellulari 551

Le alghe giallo-dorate sono prevalentemente organismi unicellulari biflagellati 552

#### 26.5 Rizari 553

I foraminiferi estendono proiezioni citoplasmatiche che formano una struttura simile a una rete 553

Gli actinopodi emettono sottili assopodi 553

#### 26.6 Archeoplastidi 554

Le alghe rosse non producono cellule mobili 554

Le alghe verdi presentano numerose caratteristiche simili alle piante superiori 555

#### 26.7 Uniconti 555

Gli amebozoi sono uniconti con pseudopodi lobati 556

I coanoflagellati sono evolutivamente vicini agli animali 558

## 27 Le piante senza semi 563

### 27.1 Gli adattamenti delle piante alla vita sulla terra 564

Il ciclo vitale delle piante si alterna fra generazioni aploidi e diploidi 564

Oggi esistono quattro gruppi principali di piante 565

#### 27.2 Briofite 568

I gametofiti dei muschi sono differenziati in "foglie" e "fusti" 568

I gametofiti delle epatiche possono essere tallosi o fogliosi 571

I gametofiti delle antocerote sono piante tallose di piccole dimensioni 572

Le briofite sono utilizzate negli studi sperimentali 572

Ricapitolando: i dettagli dell'evoluzione delle briofite si basano su reperti fossili e su dati strutturali e molecolari 573

#### 27.3 Le piante vascolari senza semi 574

I licopodi sono piccole piante con rizomi e corti rami eretti 574

Le felci sono un gruppo diversificato di piante vascolari produttrici di spore 575

Le psilotite sono classificate come felci ridotte 576

Gli equiseti sono una linea evolutiva di felci 576

Alcune felci e alcuni licopodi sono eterosporei 577

Le piante vascolari senza semi sono usate negli studi sperimentali 578

Le piante vascolari senza semi sono apparse più di 420 milioni di anni fa 580

## 28 Le piante con semi 584

### 28.1 Introduzione alle piante con seme 585

#### 28.2 Le gimnosperme 586

Le conifere sono piante legnose che producono semi all'interno di coni 586

Il ciclo vitale dei pini rappresenta un tipico ciclo vitale delle conifere 588

Le cicadee hanno foglie composte e coni contenenti semi 589

*Ginkgo biloba* è l'unica specie vivente del suo phylum 590

Le gnetofite includono tre generi atipici 591

#### 28.3 Le angiosperme 591

Le monocotiledoni e le dicotiledoni sono le due maggiori classi delle angiosperme 592

La riproduzione sessuale avviene nei fiori 593

Il ciclo vitale delle angiosperme è caratterizzato dalla doppia fecondazione 594

Semi e frutti si sviluppano dopo la fecondazione 596

Le angiosperme presentano numerosi adattamenti che spiegano il loro successo 596

La struttura dei fiori permette di comprendere il processo evolutivo **596**

#### **28.4 Evoluzione delle piante con seme 597**

Negli ultimi anni sono stati fatti grandi progressi nella comprensione dell'evoluzione delle angiosperme **597**

Le angiosperme basali comprendono tre cladi **599**

Le mesangiosperme comprendono magnoliidi, monocotiledoni e dicotiledoni **600**

Alcuni funghi causano malattie negli uomini e negli animali **623**

I funghi causano numerose e importanti malattie delle piante **623**

### **30 Un'introduzione alla diversità animale 628**

#### **30.1 Le caratteristiche degli animali 629**

#### **30.2 Adattamento all'oceano, all'acqua dolce e agli ambienti terrestri 630**

Gli habitat marini offrono molti vantaggi **630**

Alcuni animali si sono adattati agli ambienti d'acqua dolce **630**

La vita sulla terraferma richiede maggiori adattamenti **630**

#### **30.3 L'evoluzione animale 631**

La sistematica molecolare aiuta i biologi a interpretare i reperti fossili **631**

I biologi sviluppano ipotesi sull'evoluzione dello sviluppo **631**

#### **30.4 La ricostruzione della filogenesi animale 632**

Gli animali mostrano due tipi principali di simmetria corporea **632**

I piani corporei degli animali sono correlati al livello di sviluppo dei tessuti **633**

La maggior parte degli animali possiede una cavità corporea rivestita dal mesoderma **634**

Gli animali a simmetria bilaterale formano due cladi principali in base a differenze nello sviluppo **635**

I biologi hanno identificato i principali cladi animali su basi strutturali, di sviluppo e sui dati molecolari **635**

La segmentazione sembra essersi evoluta tre volte **636**

### **31 Spugne, cnidari, ctenofori e protostomi 641**

#### **31.1 Spugne, cnidari e ctenofori 642**

Le spugne possiedono cellule con collare e altre cellule specializzate **642**

Gli cnidari sono caratterizzati da particolari cellule urticanti **644**

Gli ctenofori possiedono cellule adesive per catturare le prede **648**

#### **31.2 Lofotrocozoi 649**

I platelminti sono organismi acelomati a simmetria bilaterale **649**

I nemertini sono caratterizzati dalla proboscide **652**

I molluschi hanno un piede muscolare, un sacco dei visceri e un mantello **653**

Gli anellidi sono vermi segmentati **657**

I lofotroforati si distinguono per un anello ciliato di tentacoli **659**

## **29 I funghi 603**

### **29.1 Le caratteristiche dei funghi 604**

I funghi assorbono i nutrienti dall'ambiente **604**

I funghi posseggono pareti cellulari contenenti chitina **604**

La maggior parte dei funghi è costituita da un intreccio di filamenti **604**

### **29.2 La riproduzione dei funghi 605**

Molti funghi si riproducono sessualmente **605**

La maggior parte dei funghi si riproduce sessualmente **605**

### **29.3 La diversità nei funghi 607**

I funghi sono assegnati al clade degli opistoconti **607**

Si sono evoluti diversi gruppi di funghi **607**

I chitridiomicti hanno spore flagellate **608**

Gli zigomiceti si riproducono sessualmente formando zigospore **609**

I microsporidi sono sempre stati un mistero tassonomico **610**

I glomeromiceti sono simbionti delle radici delle piante **611**

Gli ascomiceti si riproducono sessualmente formando ascospore **612**

I basidiomiceti si riproducono sessualmente formando basidiospore **615**

### **29.4 L'importanza ecologica dei funghi 618**

I funghi instaurano relazioni simbiotiche con alcuni animali **618**

Le micorrize sono relazioni simbiotiche tra funghi e radici di piante **618**

I licheni sono formati da uno o più funghi e un fotoautotrofo **619**

### **29.5 L'importanza economica, biologica e medica dei funghi 621**

I funghi vengono utilizzati per la produzione di bevande e di cibi **621**

I funghi sono importanti in campo biologico e medico **622**

I funghi sono usati per il biorecupero ambientale e per il controllo biologico degli infestanti **623**

I rotiferi sono caratterizzati da una corona di ciglia **661**

### **31.3 Ecdizozoi 662**

I vermi cilindrici sono di grande importanza ecologica **662**

Gli artropodi sono caratterizzati da appendici articolate e da un esoscheletro di chitina **662**

## **32 I deuterostomi 676**

### **32.1 Cosa sono i deuterostomi? 677**

#### **32.2 Echinodermi 677**

Le stelle piumate e i gigli di mare sono sospensivori **678**

Molte stelle marine catturano attivamente le proprie prede **678**

Le stelle cestino e le stelle serpentine costituiscono la più ampia classe di echinodermi **680**

I ricci marini e i dollari della sabbia possiedono spine mobili **680**

I cefalopodi di mare sono animali allungati e poco attivi **680**

#### **32.3 Cordati: caratteristiche distintive 681**

#### **32.4 Cordati invertebrati 682**

I tunicati sono animali marini comuni **682**

Gli anfiossi mostrano chiaramente le caratteristiche dei cordati **682**

La filogenesi dei cordati è oggetto di discussione fra i sistematici **683**

#### **32.5 Un'introduzione ai vertebrati 684**

La colonna vertebrale è un carattere derivato dei vertebrati **684**

La tassonomia dei vertebrati è tuttora in via di definizione **686**

### **32.6 Pesci senza mascelle 686**

#### **32.7 Evoluzione di mascelle e arti: pesci con mascelle e tetrapodi 688**

La maggior parte dei pesci cartilaginei vive negli ambienti marini **688**

I pesci a pinne raggiate hanno dato origine ai moderni pesci ossei **690**

I tetrapodi si sono evoluti da antenati sarcopterigi **691**

Gli anfibi furono i primi vertebrati a colonizzare con successo le terre emerse **693**

### **32.8 Amnioti: vertebrati terrestri 694**

La nostra comprensione della filogenesi degli amnioti sta cambiando **695**

I rettili presentano molti adattamenti alla vita terrestre **695**

I biologi assegnano i rettili a due cladi principali **696**

Sauri e serpenti sono i rettili moderni più comuni **696**

I tuatara somigliano grossolanamente ai sauri **698**

Le tartarughe possiedono gusci protettivi **698**

I coccodrilli hanno un cranio allungato **699**

Come sappiamo che gli uccelli sono realmente dinosauri? **699**

Gli uccelli primordiali furono una forma di transizione **699**

Gli uccelli odierni sono adattati al volo **700**

I mammiferi (classe Mammalia) hanno molti caratteri unici **702**

I nuovi ritrovamenti fossili stanno modificando la nostra comprensione delle prime fasi dell'evoluzione dei mammiferi **702**

I mammiferi odierni sono assegnati a tre sottoclassi **703**

## **PARTE SEI: STRUTTURA E PROCESSI VITALI NELLE PIANTE**

## **33 Struttura, crescita e sviluppo delle piante 710**

### **33.1 Il corpo della pianta 711**

Il corpo delle piante è costituito da cellule e tessuti **711**

Il sistema dei tessuti fondamentali è composto da tre tessuti semplici **711**

Il sistema dei tessuti vascolari è costituito da due tessuti complessi **716**

Il sistema dei tessuti tegumentali è costituito da due tessuti complessi **718**

### **33.2 I meristemi delle piante 720**

La crescita primaria avviene a livello dei meristemi apicali **721**

La crescita secondaria avviene a livello dei meristemi laterali **721**

### **33.3 Sviluppo della forma 722**

Il piano e la simmetria della divisione cellulare influiscono sulla forma della pianta **723**

L'orientamento delle microfibrille di cellulosa influisce sulla direzione dell'espansione cellulare **724**

Il differenziamento cellulare dipende in parte dalla localizzazione della cellula **724**

La morfogenesi avviene attraverso la definizione dello schema di sviluppo **725**

## **34 Struttura e funzione della foglia 729**

### **34.1 Forma e struttura delle foglie 730**

La struttura della foglia è adattata per il massimo assorbimento della luce **730**

<b>34.2 Apertura e chiusura degli stomi</b>	<b>736</b>	Circa il 50% del volume del suolo è costituito da spazi porosi
La luce blu induce l'apertura degli stomi	736	<b>775</b>
L'apertura e la chiusura degli stomi sono influenzate anche da altri fattori	737	Gli organismi del suolo formano un ecosistema complesso
		<b>775</b>
<b>34.3 Traspirazione e guttazione</b>	<b>737</b>	Il pH del suolo influenza le caratteristiche del suolo e la crescita delle piante
Alcune piante essudano acqua in forma liquida	738	<b>775</b>
<b>34.4 Abscissione delle foglie</b>	<b>739</b>	Il suolo fornisce la maggior parte dei minerali presenti nelle piante
In molte foglie, l'abscissione avviene in una zona vicino alla base del picciolo	739	Il suolo può essere danneggiato dall'uso improprio da parte dell'uomo
		<b>778</b>
<b>34.5 Foglie modificate</b>	<b>740</b>	
Le foglie modificate delle piante carnivore catturano gli insetti	742	
<b>35 Struttura del fusto e trasporto</b>	<b>745</b>	
<b>35.1 Crescita e struttura del fusto</b>	<b>746</b>	
I fusti delle monocotiledoni e delle dicotiledoni erbacee differiscono nella struttura interna	746	
I fusti delle piante legnose mostrano una crescita secondaria	748	
<b>35.2 Trasporto dell'acqua</b>	<b>754</b>	
Lo xilema trasporta l'acqua e i sali minerali	754	
Il movimento dell'acqua può essere spiegato da una differenza di potenziale idrico	755	
Il meccanismo della tensione-coesione è responsabile della trazione dell'acqua verso l'alto nel fusto	755	
La pressione radicale spinge l'acqua dalla radice al fusto	756	
<b>35.3 Traslocazione degli zuccheri in soluzione</b>	<b>757</b>	
L'ipotesi del flusso sotto pressione spiega la traslocazione nel floema	757	
<b>36 Radici e nutrizione minerale</b>	<b>762</b>	
<b>36.1 Struttura e funzione delle radici</b>	<b>763</b>	
Le radici possiedono una cuffia e peli radicali	763	
La disposizione dei tessuti vascolari permette di distinguere le radici delle monocotiledoni da quelle delle dicotiledoni erbacee	764	
Le piante legnose possiedono radici con crescita secondaria	767	
Alcune radici sono specializzate per svolgere funzioni atipiche	768	
<b>36.2 Associazioni e interazioni delle radici</b>	<b>769</b>	
Le micorrize facilitano l'assunzione dei minerali essenziali da parte delle radici	771	
I batteri rizobi fissano l'azoto nelle radici delle piante leguminose	772	
<b>36.3 Il sistema suolo</b>	<b>773</b>	
Il suolo è composto da minerali inorganici, materia organica, aria e acqua	773	
		Circa il 50% del volume del suolo è costituito da spazi porosi
		<b>775</b>
		Gli organismi del suolo formano un ecosistema complesso
		<b>775</b>
		Il pH del suolo influenza le caratteristiche del suolo e la crescita delle piante
		<b>775</b>
		Il suolo fornisce la maggior parte dei minerali presenti nelle piante
		Il suolo può essere danneggiato dall'uso improprio da parte dell'uomo
		<b>778</b>
<b>37 La riproduzione nelle angiosperme</b>	<b>782</b>	
<b>37.1 Il ciclo vitale delle angiosperme</b>	<b>783</b>	
I fiori si sviluppano a livello dei meristemi apicali	783	
Ogni parte del fiore ha una funzione specifica	783	
<b>37.2 L'impollinazione</b>	<b>786</b>	
Molte piante possiedono meccanismi per impedire l'autoimpollinazione	786	
Le angiosperme e i loro animali impollinatori sono andati incontro a coevoluzione	786	
Alcune angiosperme dipendono dal vento per la dispersione del polline	788	
<b>37.3 La fecondazione e lo sviluppo del seme e del frutto</b>	<b>789</b>	
Solo nelle angiosperme si osserva un processo di doppia fecondazione	790	
Lo sviluppo embrionale nel seme è un processo ordinato e prevedibile	790	
Il seme maturo contiene una piantina embrionale e materiale di riserva	791	
I frutti sono ovuli maturi trasformati	792	
Le modalità di dispersione dei semi sono molto variabili	794	
<b>37.4 La germinazione e le prime fasi di crescita</b>	<b>796</b>	
Alcuni semi non germinano immediatamente	797	
Le prime fasi di crescita delle dicotiledoni e delle monocotiledoni mostrano aspetti caratteristici	797	
<b>37.5 La riproduzione sessuata nelle angiosperme</b>	<b>797</b>	
L'apomissia è la produzione di semi senza il processo sessuale	799	
<b>37.6 Un confronto tra riproduzione sessuata e asessuata</b>	<b>800</b>	
La riproduzione sessuata presenta alcuni svantaggi	800	
<b>38 Crescita e sviluppo delle piante in risposta a stimoli esterni ed interni</b>	<b>803</b>	
<b>38.1 I tropismi</b>	<b>804</b>	
<b>38.2 Ormoni vegetali e sviluppo</b>	<b>805</b>	
Gli ormoni vegetali agiscono mediante trasduzione del segnale	805	

Le auxine promuovono l'allungamento cellulare	<b>807</b>	La competizione per la luce solare tra le piante che evitano l'ombra coinvolge il fitocromo	<b>815</b>
Le gibberelline inducono l'allungamento del fusto	<b>809</b>	Il fitocromo è coinvolto in altri tipi di risposte alla luce, compresa la germinazione	<b>816</b>
Le citochinine inducono la divisione cellulare	<b>810</b>	Il fitocromo agisce mediante trasduzione del segnale	<b>816</b>
L'etilene stimola l'abscissione e la maturazione dei frutti	<b>811</b>	La luce influenza i ritmi circadiani	<b>816</b>
L'acido abscissico promuove la dormienza dei semi	<b>812</b>		
I brassinosteroidi sono ormoni steroidei vegetali	<b>812</b>		
L'identificazione di un segnale universale promotore della fioritura rimane elusiva	<b>813</b>		
<b>38.3 Segnali luminosi e sviluppo delle piante</b>	<b>813</b>		
Il fitocromo rileva la lunghezza del giorno	<b>814</b>		

## PARTE SETTE: STRUTTURA E PROCESSI VITALI NEGLI ANIMALI

### 39 Struttura e funzioni degli animali: un'introduzione **821**

#### 39.1 Tessuti, organi e apparati **822**

I tessuti epiteliali rivestono il corpo e tappezzano le sue cavità	<b>822</b>	Le ossa sono rimodellate per tutta la vita	<b>847</b>
Le ghiandole sono costituite da cellule epiteliali	<b>823</b>	Le articolazioni sono giunzioni tra le ossa	<b>847</b>
Le cellule epiteliali formano membrane	<b>823</b>		
I tessuti connettivi sostengono altre strutture del corpo	<b>823</b>		
Il tessuto muscolare è specializzato nella contrazione	<b>828</b>		
Il tessuto nervoso controlla i muscoli e le ghiandole	<b>829</b>		
Tessuti e organi formano gli apparati del corpo	<b>830</b>		

#### 39.2 Regolazione dell'ambiente interno **834**

I sistemi a feedback negativo ristabiliscono l'omeostasi	<b>834</b>		
Esistono anche alcuni sistemi a feedback positivo nell'organismo	<b>835</b>		

#### 39.3 Regolazione della temperatura corporea **836**

Gli ectotermi assorbono calore dall'ambiente circostante	<b>836</b>		
Gli endotermi ricavano calore dai processi metabolici	<b>836</b>		
Molti animali rispondono in modo fisiologico ai cambiamenti della temperatura ambiente	<b>839</b>		

### 40 Protezione, sostegno e movimento **842**

#### 40.1 Rivestimenti epiteliali **843**

L'epitelio degli invertebrati può secernere una cuticola	<b>843</b>		
La pelle dei vertebrati è importante nella protezione e nella regolazione della temperatura	<b>843</b>		

#### 40.2 Apparati scheletrici **844**

Negli scheletri idrostatici, i fluidi corporei sono usati per trasmettere forze	<b>844</b>		
I molluschi e gli artropodi hanno un esoscheletro non vivente	<b>845</b>		
Gli scheletri interni sono in grado di crescere	<b>845</b>		
Lo scheletro dei vertebrati è suddiviso in due parti principali	<b>846</b>		
Un tipico osso lungo amplifica il movimento generato dai muscoli	<b>846</b>		

#### Le ossa sono rimodellate per tutta la vita

**847**

### 40.3 Contrazione muscolare **848**

I muscoli presentano differenze tra i gruppi di invertebrati	<b>848</b>		
I muscoli scheletrici dei vertebrati agiscono antagonisticamente tra loro	<b>849</b>		
Un muscolo di vertebrato può essere costituito da migliaia di fibre muscolari	<b>849</b>		
La contrazione avviene quando i filamenti di actina e di miosina scorrono gli uni sugli altri	<b>850</b>		
L'ATP fornisce l'energia per la contrazione muscolare	<b>853</b>		
Il tipo di fibre muscolari determina la forza e la resistenza dei muscoli	<b>855</b>		
Diversi fattori influenzano la forza della contrazione muscolare	<b>855</b>		
Il muscolo liscio e quello cardiaco sono involontari	<b>856</b>		

### 41 Segnalazione neurale **860**

#### 41.1 Segnalazione neurale: una panoramica **861**

#### 41.2 Neuroni e cellule gliali **862**

I neuroni ricevono stimoli e trasmettono segnali neurali	<b>862</b>		
Determinate regioni del SNC producono nuovi neuroni	<b>862</b>		
Gli assoni si aggregano a formare nervi e tratti	<b>863</b>		
Le cellule gliali giocano un ruolo cruciale nelle funzioni neurali	<b>863</b>		

#### 41.3 La trasmissione dell'informazione lungo il neurone **865**

Canali ionici e pompe mantengono il potenziale di riposo del neurone	<b>865</b>		
Gli ioni attraversano la membrana plasmatica per diffusione attraverso canali ionici	<b>866</b>		
I gradienti che determinano il potenziale di riposo sono mantenuti dalle pompe ioniche	<b>867</b>		
I segnali locali graduati variano d'intensità	<b>867</b>		

Gli assoni trasmettono segnali chiamati potenziali d'azione **867**  
Si genera un potenziale d'azione quando il voltaggio raggiunge un livello soglia **867**  
Il neurone si ripolarizza e ritorna al potenziale di riposo **868**  
Il potenziale d'azione è una risposta tutto o nulla **869**  
Il potenziale d'azione si autopropaga **870**  
Diversi fattori determinano la velocità di trasmissione di un potenziale d'azione **871**

#### **41.4 La trasmissione dell'informazione attraverso le sinapsi **872****

I segnali che attraversano una sinapsi possono essere elettrici o chimici **872**  
I neuroni trasmettono segnali ad altre cellule per mezzo di neurotrasmettitori **873**  
I neurotrasmettitori si legano a recettori sulle cellule postsinaptiche **873**  
I recettori attivati possono inviare segnali eccitatori o inibitori **874**

#### **41.5 L'integrazione neurale **877****

I potenziali postsinaptici sono sommati nel tempo e nello spazio **877**  
Dove avviene l'integrazione neurale? **877**

#### **41.6 Circuiti neurali: la segnalazione di informazioni complesse **877****

Il linguaggio coinvolge la comprensione e l'espressione **901**

#### **42.5 Il sistema nervoso periferico **901****

Il sistema nervoso somatico aiuta il corpo ad adattarsi all'ambiente esterno **901**  
Il sistema nervoso autonomo regola l'ambiente interno **901**

#### **42.6 Gli effetti dei farmaci e delle droghe sul sistema nervoso **903****

La tossicodipendenza è un grave problema **904**  
Il sovradosaggio da oppioidi è un'epidemia **904**

### **43 Sistemi sensoriali **911****

#### **43.1 Come funzionano i sistemi sensoriali **912****

I recettori sensoriali ricevono informazioni **912**  
I recettori sensoriali trasducono l'energia **912**  
L'ingresso sensoriale è integrato a vari livelli **912**  
I recettori sensoriali sono classificati in base alla localizzazione degli stimoli o al tipo di energia che trasducono **914**

#### **43.2 Termocettori **915****

#### **43.3 Elettrocettori e recettori elettromagnetici **916****

#### **43.4 Nocicettori **916****

#### **43.5 Meccanocettori **916****

I recettori tattili si trovano nella pelle **917**  
I propriocettori aiutano a coordinare i movimenti muscolari **918**  
Molti invertebrati possiedono recettori gravitazionali chiamati statocisti **918**  
Le cellule ciliate sono caratterizzate da stereociglia **919**  
Gli organi della linea laterale dei pesci forniscono un supporto alla vista **919**  
L'apparato vestibolare è responsabile del mantenimento dell'equilibrio **919**  
I recettori uditivi sono localizzati nella coclea **921**

#### **43.6 Chemocettori **924****

I recettori del gusto rilevano molecole solubili del cibo **925**  
L'epitelio olfattivo è responsabile dell'olfatto **925**  
Molti animali comunicano mediante i feromoni **926**

#### **43.7 Fotorecettori **926****

Gli invertebrati hanno diversi tipi di organi sensibili alla luce **926**  
Gli occhi dei vertebrati formano immagini nitide **927**  
La retina contiene coni e bastoncelli fotosensibili **929**  
La luce attiva la rodopsina **930**  
La visione del colore dipende da tre tipi di coni **931**  
L'integrazione dell'informazione visiva comincia nella retina **931**

## **42 Regolazione neurale **882****

#### **42.1 I sistemi nervosi degli invertebrati: tendenze nell'evoluzione **883****

#### **42.2 Una panoramica sul sistema nervoso dei vertebrati **884****

#### **42.3 Evoluzione dell'encefalo dei vertebrati **885****

Il rombencefalo si sviluppa in midollo allungato, ponte e cervelletto **886**  
Il mesencefalo è molto sviluppato in pesci e anfibi **886**  
Il prosencefalo dà origine a talamo, ipotalamo e cervello **887**

#### **42.4 Il sistema nervoso centrale umano **888****

Il midollo spinale trasmette gli impulsi da e verso l'encefalo **888**  
La parte più cospicua dell'encefalo umano è il cervello **889**  
Gli assoni della materia bianca del cervello collegano diverse parti dell'encefalo **892**  
Il corpo segue un ciclo circadiano di sonno-veglia **892**  
Il sistema limbico influenza gli aspetti emozionali del comportamento **896**  
L'apprendimento e la memoria implicano cambiamenti sinaptici a lungo termine **897**

## 44 Trasporto interno 936

### 44.1 Tipi di sistemi circolatori 937

Molti invertebrati possiedono un sistema circolatorio aperto **937**

Alcuni invertebrati possiedono un sistema circolatorio chiuso **938**

I vertebrati hanno un sistema circolatorio chiuso **938**

### 44.2 Sangue dei vertebrati 939

Il plasma è il componente fluido del sangue **939**

I globuli rossi trasportano ossigeno **939**

I globuli bianchi difendono il corpo dagli organismi patogeni **940**

Le piastrine agiscono nella coagulazione del sangue **941**

### 44.3 Vasi sanguigni dei vertebrati 942

### 44.4 Evoluzione del sistema circolatorio dei vertebrati 944

### 44.5 Il cuore umano 946

Ogni battito cardiaco è iniziato da un pacemaker **947**

Il ciclo cardiaco consiste nell'alternanza di periodi di contrazione e di rilasciamento **948**

Il sistema nervoso regola la frequenza cardiaca **949**

Il volume sistolico dipende dal ritorno venoso **950**

La gittata cardiaca varia con le necessità del corpo **950**

### 44.6 Pressione sanguigna 950

La pressione sanguigna varia nei diversi vasi sanguigni **952**

La pressione sanguigna è attentamente regolata **952**

### 44.7 Schema della circolazione 953

La circolazione polmonare ossigena il sangue **954**

La circolazione sistemica trasporta il sangue ai tessuti **954**

### 44.8 Sistema linfatico 955

Il sistema linfatico è costituito dai vasi linfatici e dal tessuto linfoide **955**

Il sistema linfatico svolge un importante ruolo nell'omeostasi dei fluidi corporei **956**

### 44.9 Malattie cardiovascolari 956

L'aterosclerosi si sviluppa progressivamente **957**

L'aterosclerosi ha molti effetti **958**

Le malattie cardiovascolari possono essere curate **958**

Il rischio di malattie cardiovascolari può essere ridotto **959**

## 45 Il sistema immunitario: la difesa interna 962

### 45.1 Evoluzione delle risposte immunitarie 963

Gli invertebrati producono risposte immunitarie aspecifiche **963**

I vertebrati producono risposte immunitarie aspecifiche e specifiche **964**

### 45.2 Risposte immunitarie aspecifiche nei vertebrati 965

Barriere fisiche impediscono alla maggior parte dei patogeni di penetrare nell'organismo **965**

Le cellule del sistema immunitario aspecifico distruggono i patogeni **965**

Le citochine sono importanti molecole di segnalazione **966**

Il complemento determina la distruzione dei patogeni e induce l'infiammazione **967**

L'infiammazione è una risposta protettiva **967**

### 45.3 Risposte immunitarie specifiche nei vertebrati 969

Molti tipi di cellule partecipano alle risposte immunitarie specifiche **969**

Il complesso maggiore di istocompatibilità è responsabile del riconoscimento del self **971**

### 45.4 Immunità mediata da cellule 972

### 45.5 Immunità mediata da anticorpi 973

Un tipico anticorpo è costituito da quattro catene polipeptidiche **974**

Gli anticorpi sono raggruppati in cinque classi **976**

Il legame antigene-anticorpo attiva altri meccanismi di difesa **977**

Il sistema immunitario risponde a milioni di antigeni differenti **977**

Gli anticorpi monoclonali sono altamente specifici **978**

La memoria immunologica è responsabile dell'immunità a lungo termine **979**

### 45.6 Risposta alle malattie, deficit immunitari e reazioni dannose 980

Le cellule cancerose eludono il sistema immunitario **981**

L'immunodeficienza può essere ereditaria o acquisita **982**

L'HIV è la causa principale dell'immunodeficienza acquisita negli adulti **982**

In una malattia autoimmune, il corpo attacca i suoi stessi tessuti **984**

L'incompatibilità Rh può determinare ipersensibilità **985**

Le reazioni allergiche sono dirette contro comuni antigeni ambientali **985**

Il rigetto di trapianti è una risposta immunitaria contro il tessuto trapiantato **987**

## 46 Scambi gassosi 991

### 46.1 Gli adattamenti per gli scambi gassosi nell'aria o nell'acqua 992

### 46.2 I diversi tipi di superfici respiratorie 992

La superficie corporea può essere adattata agli scambi gassosi **992**

Il sistema dei tubi tracheali conduce direttamente l'aria alle cellule **992**

Le branchie sono le superfici respiratorie di molti animali acquatici **994**  
I vertebrati terrestri scambiano i gas attraverso i polmoni **994**

#### **46.3 Apparato respiratorio dei mammiferi 997**

Le vie respiratorie conducono l'aria all'interno dei polmoni **997**  
Gli scambi gassosi avvengono negli alveoli polmonari **998**  
La ventilazione è realizzata dalla respirazione **998**  
La quantità di aria respirata può essere misurata **998**  
Gli scambi gassosi hanno luogo negli alveoli **998**  
Gli scambi gassosi avvengono nei tessuti **1001**  
I pigmenti respiratori aumentano la capacità di trasportare ossigeno **1001**  
L'anidride carbonica è trasportata principalmente in forma di ioni bicarbonato **1002**  
La respirazione è regolata dai centri respiratori dell'encefalo **1002**  
L'iperventilazione riduce la concentrazione di anidride carbonica **1004**  
Voli ad alta quota o immersioni in profondità possono alterare l'omeostasi **1004**  
Alcuni mammiferi sono adattati per le immersioni **1004**

**46.4 La respirazione di aria inquinata 1005**

### **47 Elaborazione del cibo e nutrizione 1010**

#### **47.1 Stili e adattamenti nutrizionali 1011**

Gli animali sono adattati al loro modo di nutrirsi **1011**  
Alcuni invertebrati hanno una cavità digerente con una sola apertura **1012**  
La maggior parte degli apparati digerenti degli animali ha due aperture **1013**

#### **47.2 Apparato digerente dei vertebrati 1013**

L'elaborazione del cibo comincia nella bocca **1015**  
La faringe e l'esofago conducono il cibo allo stomaco **1016**  
Il cibo viene digerito meccanicamente ed enzimaticamente nello stomaco **1016**  
La maggior parte della digestione enzimatica ha luogo nell'intestino tenue **1017**  
Il fegato secrete la bile **1019**  
Il pancreas secrete enzimi digestivi **1019**  
I nutrienti sono digeriti durante il loro movimento lungo il tratto digerente **1019**  
I nervi e gli ormoni regolano la digestione **1020**  
L'assorbimento ha luogo principalmente attraverso i villi dell'intestino tenue **1021**  
L'intestino crasso elimina i rifiuti **1021**

#### **47.3 Nutrienti essenziali 1022**

I carboidrati forniscono energia **1022**

I lipidi forniscono energia e sono utilizzati per sintetizzare molecole biologiche **1023**

Le proteine fungono da enzimi e da componenti strutturali delle cellule **1024**

Le vitamine sono composti organici essenziali per il normale metabolismo **1024**

I minerali sono nutrienti inorganici **1026**

Gli antiossidanti inattivano molecole reattive **1026**

I fitochimici giocano un ruolo importante nel mantenere lo stato di salute **1027**

#### **47.4 Metabolismo energetico 1027**

Il metabolismo energetico è regolato da complesse vie di segnalazione **1028**

L'obesità è un grave problema nutrizionale **1028**

La denutrizione può causare gravi problemi di salute **1029**

### **48 Osmoregolazione ed eliminazione dei rifiuti metabolici 1032**

#### **48.1 Mantenimento dell'equilibrio dei fluidi e degli elettroliti 1033**

#### **48.2 Rifiuti metabolici 1033**

#### **48.3 Osmoregolazione ed escrezione negli invertebrati 1034**

Gli organi nefridiali sono specializzati per l'osmoregolazione e/o l'escrezione **1034**

I tubuli malpighiani servono per la conservazione dell'acqua **1035**

#### **48.4 Osmoregolazione ed escrezione nei vertebrati 1036**

I vertebrati d'acqua dolce devono liberarsi dell'eccesso d'acqua **1036**

I vertebrati marini devono rimpiazzare i fluidi persi **1036**

I vertebrati terrestri devono conservare l'acqua **1037**

#### **48.5 Apparato urinario dei mammiferi 1038**

Il nefrone è l'unità funzionale del rene **1040**

L'urina viene prodotta per filtrazione glomerulare, riassorbimento tubulare e secrezione tubulare **1041**

L'urina diviene concentrata quando passa attraverso il tubulo renale **1043**

L'urina è composta da acqua, rifiuti azotati e sali **1044**

La funzione renale è regolata dagli ormoni **1044**

### **49 Regolazione endocrina 1050**

#### **49.1 Una visione d'insieme della regolazione endocrina 1051**

Il sistema endocrino e il sistema nervoso interagiscono per regolare le funzioni corporee **1051**  
L'attività endocrina è regolata da sistemi a feedback negativo **1051**  
Gli ormoni sono assegnati a quattro categorie chimiche **1052**

#### **49.2 I diversi tipi di segnalazione endocrina **1053****

I neuromoni sono trasportati nel sangue **1053**  
Alcuni regolatori locali sono considerati ormoni **1053**

#### **49.3 Meccanismi di azione degli ormoni **1055****

Gli ormoni liposolubili entrano nelle cellule bersaglio e ne attivano i geni **1055**  
Gli ormoni idrosolubili si legano a recettori sulla superficie cellulare **1056**

#### **49.4 Regolazione neuroendocrina negli invertebrati **1058****

#### **49.5 Regolazione endocrina nei vertebrati **1058****

L'omeostasi dipende dalle concentrazioni normali degli ormoni **1058**  
L'ipotalamo regola l'ipofisi **1058**  
Il lobo posteriore dell'ipofisi rilascia ormoni ipofisari prodotti dall'ipotalamo **1059**  
Il lobo anteriore dell'ipofisi regola la crescita e altre ghiandole endocrine **1059**  
Gli ormoni tiroidei aumentano il tasso metabolico **1062**  
La secrezione della tiroide è regolata da sistemi a feedback negativo **1064**  
Le ghiandole paratiroidi regolano la concentrazione di calcio **1065**  
Gli isolotti pancreatici (o isole di Langerhans) regolano la concentrazione del glucosio **1065**  
Le ghiandole surrenali aiutano l'organismo a fronteggiare le situazioni stressanti **1068**  
Molti altri ormoni aiutano a regolare i processi vitali **1071**

## **50 La riproduzione **1074****

#### **50.1 Riproduzione asessuata e sessuata **1075****

La riproduzione asessuata rappresenta una strategia efficiente **1075**  
La maggior parte degli animali si riproduce sessualmente **1075**  
La riproduzione sessuata aumenta la variabilità genetica **1076**

#### **50.2 Riproduzione umana: il maschio **1077****

I testicoli producono gameti e ormoni **1077**  
Una serie di dotti immagazzina e trasporta gli spermatozoi **1079**  
Le ghiandole accessorie producono la parte fluida dello sperma **1079**  
Il pene consente il trasferimento degli spermatozoi nelle vie genitali femminili **1080**

Il testosterone ha effetti multipli **1081**  
Ipotalamo, ipofisi e testicoli regolano l'attività riproduttiva maschile **1081**

#### **50.3 Riproduzione umana: la femmina **1082****

Le ovaie producono gameti e ormoni sessuali **1083**  
Gli ovidotti trasportano l'oocita secondario **1084**  
L'utero consente lo sviluppo dell'embrione **1084**  
La vagina riceve gli spermatozoi **1085**  
Le strutture genitali esterne costituiscono la vulva **1085**  
Le mammelle sono gli organi preposti alla lattazione **1086**  
Ipotalamo, ipofisi e ovaie regolano l'attività riproduttiva femminile **1086**  
I cicli mestruali terminano alla menopausa **1089**  
La maggior parte dei mammiferi presenta cicli estrali **1091**

#### **50.4 Fecondazione, gravidanza e nascita **1091****

La fecondazione è la fusione dello spermatozoo e dell'uovo **1091**  
Gli ormoni sono necessari per mantenere la gravidanza **1093**  
Il processo della nascita dipende da un sistema a feedback positivo **1093**

#### **50.5 La risposta sessuale **1094****

#### **50.6 I metodi di controllo delle nascite e l'aborto **1096****

Sono disponibili vari metodi per il controllo delle nascite **1096**  
La maggior parte dei contraccettivi ormonali previene l'ovulazione **1096**  
I dispositivi intrauterini sono ampiamente utilizzati **1097**  
Altri comuni metodi contraccettivi sono il diaframma e il profilattico **1098**  
È possibile anche una "contraccezione d'emergenza" **1098**  
La sterilizzazione rende un individuo incapace di produrre prole **1098**  
I contraccettivi del futuro controlleranno i peptidi regolatori **1099**  
L'aborto può essere spontaneo o indotto **1099**

#### **50.7 Malattie a trasmissione sessuale **1099****

## **51 Sviluppo animale **1104****

#### **51.1 Lo sviluppo della forma **1105****

#### **51.2 La fecondazione **1105****

La prima tappa della fecondazione prevede il contatto e il riconoscimento **1105**  
La penetrazione dello spermatozoo è un processo controllato **1106**  
La fecondazione determina l'attivazione della cellula uovo **1107**

Il pronucleo dello spermatozoo e quello della cellula uovo si fondono, ripristinando lo stato diploide **1107**

### **51.3 La segmentazione 1107**

La modalità di segmentazione è influenzata dalla quantità di vitello **1107**

Nel corso della segmentazione vengono distribuiti i determinanti dello sviluppo **1109**

La segmentazione fornisce il materiale di base per lo sviluppo **1110**

### **51.4 La gastrulazione 1110**

Le modalità di gastrulazione dipendono dalla quantità di vitello presente **1111**

### **51.5 L'organogenesi 1113**

#### **51.6 Le membrane extraembrionali 1115**

#### **51.7 Lo sviluppo umano 1115**

La placenta è un organo di scambio **1116**

L'organogenesi inizia durante il primo trimestre di gravidanza **1118**

Lo sviluppo del feto continua durante il secondo e il terzo trimestre **1118**

Vari meccanismi possono causare nascite multiple **1119**

L'embrione è influenzato da fattori ambientali **1119**

Il neonato deve adattarsi al suo nuovo ambiente **1119**

L'invecchiamento non è un processo uniforme **1121**

L'imprinting si verifica durante un periodo critico

precoce **1129**

Nel condizionamento classico un riflesso diventa associato a uno stimolo nuovo **1129**

Nel condizionamento operante viene rinforzato il comportamento spontaneo **1129**

La cognizione animale è controversa **1130**

Il gioco può essere un esercizio di comportamento **1131**

### **52.3 Risposte comportamentali agli stimoli ambientali 1131**

I ritmi biologici regolano molti comportamenti **1131**

I segnali ambientali inducono risposte fisiologiche che provocano la migrazione **1132**

### **52.4 Comportamento alimentare 1133**

#### **52.5 Costi e benefici del comportamento sociale 1134**

La comunicazione è necessaria per il comportamento sociale **1135**

Le gerarchie di dominanza stabiliscono lo stato sociale **1136**

Molti animali difendono un territorio **1137**

Alcune società di insetti sono altamente organizzate **1138**

### **52.6 Selezione sessuale 1140**

Gli animali dello stesso sesso competono per i partner **1140**

Gli animali scelgono partner di qualità **1140**

La selezione sessuale favorisce i sistemi di accoppiamento basati sulla poliginia **1141**

Alcuni animali si prendono cura dei propri piccoli **1142**

### **52.7 Comportamento altruistico 1143**

Il comportamento altruistico può essere spiegato in base alla fitness complessiva **1145**

Il comportamento altruistico può avere spiegazioni alternative **1145**

Alcuni animali aiutano individui non imparentati **1145**

### **52.8 Cultura nelle società dei vertebrati 1146**

Alcuni vertebrati presentano fenomeni di trasmissione culturale **1146**

La sociobiologia spiega il comportamento sociale umano in termini di adattamento **1147**

## **52 Comportamento animale 1124**

### **52.1 Comportamento e adattamento 1125**

I comportamenti hanno costi e benefici **1125**

I geni interagiscono con l'ambiente **1125**

Il comportamento dipende da una maturazione fisiologica **1126**

Molti schemi di comportamento dipendono da programmi motori **1127**

### **52.2 Apprendimento: la modifica del comportamento come risultato dell'esperienza 1127**

Gli animali si abituano agli stimoli irrilevanti **1128**

## **PARTE OTTO: LE INTERAZIONI DELLA VITA: L'ECOLOGIA**

## **53 Introduzione all'ecologia: ecologia delle popolazioni 1151**

### **53.1 Caratteristiche delle popolazioni 1152**

Densità e dispersione sono caratteristiche importanti delle popolazioni **1152**

### **53.2 Cambiamenti nelle dimensioni delle popolazioni 1154**

La dispersione influisce sul tasso di crescita in alcune popolazioni **1154**

Ciascuna popolazione ha un caratteristico potenziale biotico **1154**

Nessuna popolazione può aumentare indefinitamente in modo esponenziale **1155**

### **53.3 Fattori che influenzano le dimensioni di una popolazione **1156****

I fattori densità-dipendenti regolano le dimensioni delle popolazioni **1156**

I fattori densità-indipendenti sono generalmente abiotici **1159**

### **53.4 Strategie di sopravvivenza **1160****

Le life table e le curve di sopravvivenza indicano mortalità e sopravvivenza **1161**

### **53.5 Metapopolazioni **1163****

#### **53.6 Popolazioni umane **1164****

Non tutti i paesi hanno lo stesso tasso di crescita **1165**

La struttura di età di un paese può essere usata per prevedere la crescita futura di una popolazione **1166**

Il degrado ambientale è collegato con la crescita della popolazione e il consumo delle risorse **1167**

## **54 Ecologia delle comunità **1171****

### **54.1 Struttura e funzionamento delle comunità **1172****

Le interazioni nelle comunità sono spesso complesse e non immediatamente evidenti **1173**

La nicchia descrive il ruolo ecologico di una specie nella comunità **1173**

La competizione può essere intraspecifica o interspecifica **1175**

La selezione naturale modella la forma del corpo e i comportamenti sia della preda sia del predatore **1178**

La simbiosi comporta strette associazioni tra le specie **1180**

### **54.2 Forza e direzione delle interazioni all'interno di una comunità **1183****

Le specie di una comunità dipendono o sono notevolmente influenzate dalle specie chiave **1183**

Le specie dominanti influenzano una comunità con le loro maggiori dimensioni o con la loro abbondanza **1184**

La regolazione bottom-up e top-down degli ecosistemi **1184**

### **54.3 Biodiversità delle comunità **1185****

Gli ecologi cercano di spiegare il motivo per cui alcune comunità presentano più specie di altre **1186**

La ricchezza di specie potrebbe favorire la stabilità delle comunità **1187**

### **54.4 Lo sviluppo delle comunità **1189****

Gli eventi di disturbo influenzano la successione e la ricchezza di specie **1190**

Gli ecologi continuano a studiare la struttura delle comunità **1190**

## **55 Ecosistemi e biosfera **1194****

### **55.1 Flusso di energia attraverso gli ecosistemi **1195****

Le piramidi ecologiche illustrano come funzionano gli ecosistemi **1196**

La produttività degli ecosistemi è variabile **1197**

Alcune tossine persistono nell'ambiente **1199**

### **55.2 Cicli di materia negli ecosistemi **1201****

L'anidride carbonica è la molecola fondamentale nel ciclo del carbonio **1201**

I batteri e gli archeobatteri sono essenziali per il ciclo dell'azoto **1202**

Il ciclo del fosforo manca di una componente gassosa **1204**

L'acqua si sposta tra gli oceani, le terre emerse e l'atmosfera nel ciclo idrologico **1205**

### **55.3 Fattori abiotici negli ecosistemi **1206****

Il Sole riscalda la Terra **1206**

L'atmosfera contiene svariati gas essenziali per gli organismi **1208**

Gli oceani coprono la maggior parte della superficie terrestre **1209**

Gli incendi sono un fattore di disturbo frequente in alcuni ecosistemi **1211**

### **55.4 Studio dei processi degli ecosistemi **1212****

## **56 Ecologia e biogeografia **1216****

### **56.1 Biomi **1217****

La tundra: pianure fredde e acquitrinose dell'estremo nord **1217**

La taiga o foresta boreale: foreste sempreverdi del nord **1219**

La foresta temperata pluviale: clima fresco, nebbia densa e precipitazioni elevate **1219**

Le foreste temperate decidue: una coltre di latifoglie **1220**

Le praterie temperate: zone con precipitazioni moderate **1220**

Il chaparral: una boscaglia di cespugli sempreverdi e piccoli alberi **1221**

I deserti: ecosistemi aridi **1222**

Le savane: praterie tropicali con alberi sparsi **1223**

Esistono due tipi principali di foresta tropicale **1224**

### **56.2 Ecosistemi acquatici **1226****

Gli ecosistemi d'acqua dolce sono strettamente collegati agli ecosistemi terrestri e marini **1226**

Gli estuari sono presenti dove l'acqua dolce e l'acqua marina si incontrano **1230**

Gli ecosistemi marini dominano la superficie terrestre **1231**

### **56.3 Ecotoni **1235****

### **56.4 Biogeografia **1235****

La superficie terrestre si divide in regni biogeografici **1236**

## 57 Diversità biologica e biologia della conservazione 1241

### 57.1 Declino della biodiversità 1242

Le specie a rischio hanno alcune caratteristiche in comune **1243**

Le attività umane contribuiscono al declino della diversità biologica **1245**

### 57.2 Biologia della conservazione 1248

La conservazione in situ è la via migliore per preservare la diversità biologica **1249**

La conservazione ex situ cerca di salvare le specie che si trovano sull'orlo dell'estinzione **1252**

L'Endangered Species Act fornisce protezione legale alle specie e agli habitat **1252**

Gli accordi internazionali proteggono le specie e gli habitat **1253**

### 57.3 Deforestazione 1253

Perché le foreste pluviali tropicali stanno scomparendo? **1254**

Perché le foreste boreali stanno scomparendo? **1255**

### 57.4 Cambiamenti climatici 1255

I gas serra causano i cambiamenti climatici **1256**

Quali possono essere gli effetti dei cambiamenti climatici? **1257**

Quale futuro? **1260**

## Indice analitico I-1



Appendice A: Tavola periodica degli elementi

Appendice B: Classificazione degli organismi

Appendice C: Comprendere i termini biologici

Appendice D: Abbreviazioni

Appendice E: Risposte

Glossario

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

Questa nuova edizione di *Biologia* illustra la nostra visione della biologia come scienza dinamica e di come essa influenzi ogni aspetto della nostra vita, dalla salute e dal nostro comportamento alle problematiche ambientali globali con cui ci confrontiamo. L'attività dei biologi ci ha permesso di acquisire una grande conoscenza dei processi biologici e di renderci sempre più consci di della nostra stretta interdipendenza con la grande varietà di organismi che condividono il pianeta con noi.

### **Biologia è un testo accessibile per gli studenti**

Vogliamo che gli studenti che frequentano il primo anno sperimentino l'apprendimento della biologia come un entusiasmante viaggio di scoperta. In questa nuova edizione di *Biologia*, esploriamo i diversi organismi della Terra, i loro notevoli adattamenti all'ambiente e le loro relazioni evolutive ed ecologiche. Desideriamo che gli studenti comprendano il modo dinamico in cui la scienza lavora e apprezzino il contributo degli scienziati, le cui scoperte non sono d'ausilio soltanto alla conoscenza biologica, ma aiutano anche a programmare e proteggere il futuro del nostro pianeta. La *biologia* fornisce un'idea di cosa sia la scienza, di come lavorano gli scienziati, del modo in cui gli scienziati hanno contribuito e come la conoscenza scientifica influenzi la vita quotidiana.

Fin dalla prima edizione di Biologia, ci siamo impegnati per rendere interessanti e accessibili agli studenti i principi della biologia in modo accurato, interessante e comprensibile. In questa nuova edizione di Biologia continuamo questa tradizione. Abbiamo continuato, inoltre, a presentare la biologia come uno studio basato sulla ricerca di conoscenze. Molti docenti ritengono che si tratti di un metodo di apprendimento che gli studenti adottano in laboratorio nel corso dei loro esperimenti. La ricerca di laboratorio è senza dubbio parte integrante di tale metodo di apprendimento. Ma la ricerca è anche un modo di percorrere dei cammini di conoscenza al di fuori del laboratorio. In *Biologia* abbiamo sempre illustrato la storia delle scoperte scientifiche, compresi i dibattiti a esse correlati, per aiutare gli studenti a comprendere che la scienza è un processo (ovvero un campo d'indagine) oltre che un corpo di conoscenze (il prodotto dell'indagine). In questa nuova edizione di *Biologia*, integriamo ulteriormente l'apprendimento basato sull'indagine, all'interno del libro di testo, come discusso nei seguenti paragrafi.

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

### **Presentazione del metodo didattico**

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

### **Strategie di apprendimento**

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

- Un *programma grafico* aggiornato rinforza i concetti esposti nel testo e illustra processi complessi in chiari passaggi. Le figure del tipo *Esperimento chiave* incoraggiano gli studenti a valutare gli approcci investigativi dei ricercatori, sia nella ricerca classica che in quella moderna; le Figure 4-12, 8-9 e 52-1 ne sono un esempio. Le figure del tipo *Punto chiave* riportano importanti concetti illustrati con diagrammi di flusso; ne sono esempi le Figure 4-11 e 4-15, 27-2, 31-32, e 42-6. Molte di queste figure presentano parti numerate che mostrano sequenze di eventi che fanno parte di processi biologici o di cicli vitali.
- Numerose fotografie, sia da sole sia combinate con disegni, aiutano gli studenti a capire i concetti unendo il "reale" con l'"ideale". La grafica usa sistemi come le *icone di orientamento*, che aiutano gli studenti a collocare le figure dettagliate in un contesto più ampio. Simboli e colori sono utilizzati in modo coerente per evitare confusione e per aiutare gli studenti a integrare i concetti. Per esempio, gli stessi quattro colori e le stesse forme sono utilizzati in tutto il testo per rappresentare guanina, citosina, adenina e timina. Analogamente, gli stessi colori sono utilizzati in maniera coerente nelle figure e nelle tabelle per indicare specifici cladi di organismi. Le figure del tipo *Metodo di ricerca* descrivono il motivo per cui i biologi utilizzano un particolare metodo e spiegano come questo venga eseguito. Ne sono esempi le Figure 4-7 e 15-9.
- Sono state aggiunte numerose domande, molte delle quali sono designate con nomi specifici: *Predire; Collegare; Visualizzare; Connessione evolutiva; Interpretare i dati; Scienza, tecnologia e società*. Queste domande enfatizzano il fatto che l'apprendimento è favorito attraverso molti approcci differenti.
- Gli inserti *Approfondimenti* approfondiscono argomenti di particolare rilevanza per gli studenti, come gli effetti del fumo, le esperienze traumatiche e il carcinoma mammario. Tali inserti rappresentano, inoltre, uno spunto per una di-

scussione più dettagliata di argomenti di notevole interesse, come gli uomini primitivi di più piccole dimensioni, le piante più antiche e la formazione di carbone, le comunità idrotermali, il declino delle popolazioni di anfibi e il buco dell'ozono.

- Un elenco di *Concetti chiave* all'inizio di ogni capitolo fornisce una panoramica del capitolo e aiuta lo studente a focalizzare l'attenzione sui principi importanti discussi nel capitolo.
- Gli *Obiettivi di apprendimento* all'inizio di ogni paragrafo principale indicano cosa lo studente deve essere capace di fare per dimostrare padronanza dei concetti presentati in quel paragrafo.
- Ogni paragrafo principale è seguito da una *Verifica*, una serie di domande che valutano la comprensione chiedendo agli studenti di descrivere, spiegare, comparare e differenziare o illustrare concetti importanti. Tali domande fanno riferimento agli *Obiettivi di apprendimento* del paragrafo.
- I *Sottotitoli* dei paragrafi introducono e riassumono i concetti chiave che saranno presentati.
- I *Sommari di sequenza* all'interno del testo semplificano e riassumono in un riquadro le informazioni presentate. Ad esempio, i paragrafi che descrivono la circolazione sanguigna all'interno del corpo o i passaggi con cui le cellule assumono determinate sostanze sono seguiti da un *Sommario di sequenza* che elenca le strutture o i passaggi coinvolti.
- Numerose *tabelle*, molte delle quali illustrate, aiutano gli studenti a organizzare e riassumere il materiale presentato nel testo. Molte tavole presentano codici cromatici.
- Un *Sommario: Concentrarsi sugli obiettivi di apprendimento*, presente alla fine di ogni capitolo, è realizzato sulla base degli *Obiettivi di apprendimento* del capitolo. Offre un riassunto degli argomenti trattati, nel quale le parole chiave evidenziate in grassetto aiutano gli studenti ad acquisire un lessico adeguato allo studio della biologia.
- Le *Autoverifiche* presenti alla fine di ogni capitolo sono organizzate secondo la tassonomia di Bloom, fornendo agli studenti l'opportunità di valutare la propria comprensione degli argomenti trattati nel capitolo. Le domande a risposta multipla della sezione *Apprendere e comprendere* rafforzano termini e concetti importanti. Le domande della sezione *Applicare e analizzare* sfidano gli studenti a integrare le proprie conoscenze. Le domande di livello superiore della sezione *Valutare e sintetizzare* incoraggiano gli studenti ad applicare i concetti appena appresi a nuove situazioni o a creare connessioni tra importanti concetti. Ogni capitolo contiene una o più domande del tipo *Connessione evolutiva* e molti capitoli presentano una o più domande del tipo *Interpretare i dati*, che richiedono agli studenti di interpretare attivamente dati sperimentali presentati nel capitolo. Sono incluse, inoltre, domande del tipo *Predire, Collegare, Visualizzare e Scienza, tecnologia e società*. Le risposte alle *Autoverifiche* sono riportate nell'Appendice E Risposte.

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

## Obiettivi di apprendimento del corso

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

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

## Cosa c'è di nuovo: una visione d'insieme di Biologia

Cinque temi principali si intrecciano in tutto il libro *Biologia*: l'evoluzione della vita, la trasmissione dell'informazione biologi-

ca, il flusso di energia attraverso i sistemi viventi, le interazioni tra i sistemi biologici e l'interrelazione tra struttura e funzione. Introducendo i concetti della biologia moderna spieghiamo come questi temi sono connessi e come la vita dipenda da essi.

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

In questa edizione, come nelle precedenti, abbiamo cercato di presentare in modo accurato e aggiornato ogni argomento, verificando il nuovo materiale. Le seguenti brevi presentazioni delle otto parti del libro forniscono una visione generale dei cambiamenti introdotti in questa edizione.

## Parte 1 L'organizzazione della vita

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

## Parte 2 Il flusso di energia attraverso gli organismi viventi

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

## Parte 3 La continuità della vita: la genetica

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

## Parte 4 La continuità della vita: l'evoluzione

Benché l'evoluzione, rappresentando una pietra miliare della biologia, sia il filo conduttore in tutto il libro, la Parte 4 esamina a fondo i concetti evolutivi. Sono presentati la storia della scoperta della teoria dell'evoluzione, i meccanismi con i quali avviene e i metodi per studiarla e verificarla. Il Capitolo 18 introduce l'evoluzione darwiniana e presenta le prove scientifiche che la supportano. Nel Capitolo 19 l'evoluzione è esaminata a livello di popolazione. Nel Capitolo 20 viene descritta l'evoluzione di nuove specie e sono discussi gli aspetti della macroevoluzione. Il Capitolo 21 riassume la storia evolutiva della vita sulla Terra, mentre nel Capitolo 22 è presentata l'evoluzione dei primati, incluso l'uomo. Sono esaminati nuovi reperti molecolari e fossili, compresi quelli relativi ai parenti dell'uomo di recente scoperta, come i Denisovani (una specie affine ai Neandertal) così come *Australopithecus sediba* e *Homo naledi*, specie i cui fossili presentano miscele uniche di caratteristiche simili alle scimmie e umane.

## Parte 5 La diversità della vita

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

## Parte 6 Struttura e processi vitali nelle piante

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

## Parte 7 Struttura e processi vitali negli animali

Nella Parte 7 è posta grande enfasi sulla fisiologia comparata degli animali, illustrando gli adattamenti strutturali, funzionali e comportamentali che aiutano gli animali a far fronte alle sfide dell'ambiente. Abbiamo utilizzato un approccio comparativo per valutare come i diversi gruppi animali hanno risolto problemi simili e diversi. Il Capitolo 39 tratta i tessuti fondamentali e gli apparati dell'organismo animale, l'omeostasi e come gli animali regolano la loro temperatura corporea. Il Capitolo 40 illustra tegumenti, sche-

letro e muscoli e loro funzioni. I Capitoli 41–43 presentano la segnalazione neurale, la regolazione neurale e la ricezione sensoriale. I Capitoli 44–51 presentano la comparazione tra i differenti gruppi animali nelle modalità di espletamento di specifici processi vitali, come il trasporto interno, la difesa interna, gli scambi gassosi, la digestione, la riproduzione e lo sviluppo. Ognuno di questi capitoli illustra gli adattamenti umani a tali processi. La Parte 7 si chiude con una discussione sugli adattamenti comportamentali nel Capitolo 52. Sulla base di risultati recenti è stato aggiornato o aggiunto nuovo materiale su molti argomenti, tra cui neurotrasmettitori, malattie cardiovascolari, evoluzione dell'immunità negli invertebrati, infiammazione cronica, HIV, nutrizione, regolazione dell'appetito e metabolismo energetico, funzione endocrina, cellule staminali ovariche, contraccezione, infezioni a trasmissione sessuale, apprendimento sociale e trasmissione della cultura nei vertebrati. L'iconografia è stata aggiornata e migliorata e sono state aggiunte nuove fotografie e microografie.

## Parte 8 Le interazioni della vita: l'ecologia

La Parte 8 si interessa della dinamica delle popolazioni, delle comunità e degli ecosistemi e dell'applicazione dei principi di ecologia a discipline come la biologia della conservazione. I Capitoli 53–56 analizzano l'interdipendenza umana con gli altri organismi, in che modo gli esseri umani abbiamo distrutto la biosfera e cosa possiamo fare per fermare il cambiamento climatico globale, la diminuzione della diversità delle specie e altri impatti umani negativi.

Il Capitolo 53 presenta l'ecologia delle popolazioni. Il Capitolo 54 si occupa dell'ecologia delle comunità. Presenta i progressi della ricerca che facilitano la comprensione della struttura della comunità, delle interazioni, della sinergia e dei potenziali benefici medici. Per esempio, sono presentati la ricerca sui lupi del Parco Nazionale di Yellowstone e gli effetti a cascata sull'ecosistema. È presente un nuovo Approfondimento, *Il microbiota umano: i nostri numerosi simbionti*, che fornisce agli studenti una comprensione dei vari rapporti che gli esseri umani instaurano con il proprio microbiota, inclusi la salute, il metabolismo e le funzioni immunitarie.

Il Capitolo 55 analizza gli ecosistemi e la biosfera. Sono presenti discussioni aggiornate sulla ricerca riguardante la composizione della comunità illustrando il potenziale per bilanciare ricchezza delle specie e produttività agricola. Il Capitolo 56 presenta l'ecologia e la geografia della vita. Si analizzano la degradazione del permafrost e le conseguenti preoccupazioni per il cambiamento climatico globale. È stata aggiunta una discussione sulla ricerca la quale suggerisce gli ecotoni come potenziali indicatori del cambiamento climatico globale e le informazioni di ricerca sullo sbiancamento e sul recupero della barriera corallina e sugli effetti del riscaldamento globale.

Il Capitolo 57 analizza la diversità biologica e la biologia di conservazione. Sono state aggiunte informazioni riguardanti l'estinzione e il decremento della biodiversità causate dall'essere umano. Sono incluse informazioni aggiornate sugli hot spot della biodiversità e sulle partnership di conservazione.

Questo capitolo include nuove ricerche di biologia della conservazione sulle partnership di ripristino degli ecosistemi. Sono state ampliate anche le informazioni che collegano il cambiamento climatico globale con l'aumento del livello del mare e l'incremento delle malattie diffuse dalle zanzare.

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

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

### Utilizzate il metodo di apprendimento proposto in questo testo

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

### Siate aperti a diverse tipologie di apprendimento

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

### Cercate di conoscere le aspettative del vostro docente

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

Se le domande di esame si riferiscono ai concetti spiegati a lezione, prendete appunti nel modo più completo e organizzato possibile. Prima di andare a lezione, sfogliate il capitolo, identificando i termini chiave ed esaminando le figure principali, in modo da prendere appunti efficaci. Questo richiederà non più di un'ora. Entro 24 ore dalla fine della lezione, riscrivete gli appunti. Prima di farlo, però, rileggeteli e segnate delle note ai margini per richiamare tutto ciò che non vi è chiaro. Quindi leggete l'argomento d'interesse sul testo. Evidenziate o sottolineate tutti i paragrafi che servono a chiarire i punti oscuri che avete segnato nelle note. Leggete l'intero capitolo,

comprese le parti che non sono state trattate a lezione. Le informazioni aggiuntive acquisite vi aiuteranno ad ampliare la comprensione e ad afferrare i concetti fondamentali. Dopo aver letto il testo, sarete pronti a riscrivere i vostri appunti, inserendovi importanti informazioni ricavate dal testo. Risulta utile, inoltre, consultare il glossario per trovare le definizioni dei termini meno familiari. Molti studenti sviluppano dei biglietti di promemoria di termini e concetti chiave come metodo di studio. Questo può essere uno strumento utile per imparare la terminologia scientifica. Potete portare questi biglietti con voi e rileggerli nei momenti in cui non potete studiare, ad esempio sull'autobus. Il metodo non risulta efficace se lo studente cerca di prevedere le domande del docente ("questo non me lo chiederà, per cui non ne farò il biglietto"). I biglietti promemoria sono addirittura deleteri per quegli studenti che si rifanno solo ad essi. Studiare i promemoria invece di leggere il testo è come leggere la prima pagina di ogni capitolo di un libro giallo: è difficile ricostruire le parti mancanti, in quanto si imparano i concetti in modo sconnesso.

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

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

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

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

## Imparate la terminologia

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

## Sviluppate un'impalcatura per l'apprendimento

Cercate sempre di avere una visione globale prima di aggiungervi i dettagli. Nel tentativo di apprendere un processo complesso, uno studente in difficoltà comincia tipicamente con la prima parte, tentando di imparare tutti i dettagli, per poi rinunciarvi.

Invece, cominciate ad accertarvi di avere una comprensione di base di ciò che avviene nel processo complessivo. Per spronarvi a sviluppare questo modo di pensare, tale approccio viene utilizzato in questo libro. Uno dei tanti esempi è la trattazione del processo multistadio della glicolisi nel Capitolo 8. Prima di presentarne tutti i dettagli, viene proposta una visione d'insieme che enfatizza ciò che avviene nel processo.

## Formate un gruppo di studio

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

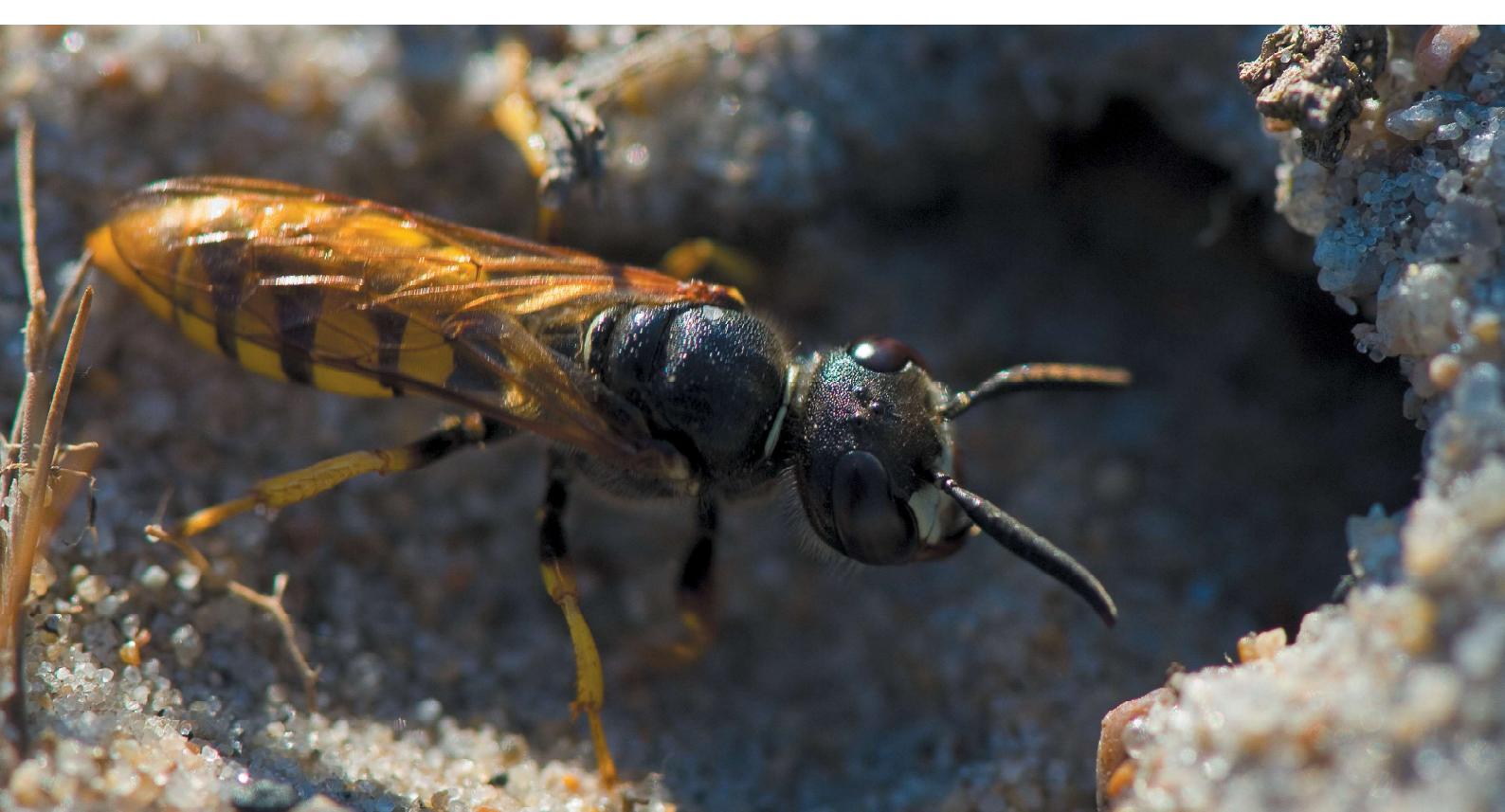
*Eldra P. Solomon*

*Charles E. Martin*

*Diana W. Martin*

*Linda R. Berg*





# 52

## Comportamento animale



### CONCETTI CHIAVE

Supponete che il vostro professore vi affidi una siringa ipodermica piena di veleno e vi chieda di trovare un particolare tipo di insetto, che non avete mai visto prima e che sia dotato di difese attive. Il vostro compito è di iniettare nei gangli del sistema nervoso della vostra vittima (della quale non vi è stato spiegato nulla) una quantità di veleno appena sufficiente a paralizzarla, senza però ucciderla. Voi avreste sicuramente qualche difficoltà nell'assolvere a questo compito, ma una vespa solitaria, non più grande della prima falange del vostro pollice, lo farà con eleganza e con precisione chirurgica, senza bisogno di istruzioni.

La vespa della sabbia *Philanthus* cattura un'ape, la punge e pone l'insetto paralizzato in una tana che ha scavato nella sabbia (vedi immagine). A questo punto, essa depone un uovo sulla sua vittima, che verrà divorata viva dalla larva che nascerà da quell'uovo.

Di tanto in tanto, il *Philanthus* ritorna al suo nido nascosto per approvvigionarlo, fino a quando la larva, in autunno, non diventerà una pupa ibernante. La sua prole ripeterà questo comportamento complesso, eseguendone ogni fase alla perfezione, senza averlo mai visto compiere prima.

Il **comportamento** di un animale è *cioè che fa e come lo fa*, di solito in risposta agli stimoli provenienti dall'ambiente circostante. Un cane può scodinzolare, un uccello può cantare, una farfalla può emettere una sostanza chimica volatile con funzione di attrante sessuale. Il comportamento di un animale è variabile quanto una struttura biologica, ed è caratteristico di una determinata specie proprio come la sua anatomia o fisiologia. Come morfologia e fisiologia, il comportamento di un animale è il prodotto della selezione naturale sui fenotipi e, indirettamente, sui genotipi che li codificano. Il repertorio comportamentale di un animale è, pertanto, costituito da una serie di adattamenti che gli consentono di sopravvivere in un particolare ambiente.

Nello studiare il comportamento di un animale sia nel suo ambiente naturale sia in laboratorio, i biologi devono tenere presente che ciò che un animale fa non può essere separato dal modo in cui vive. L'**ecologia del comportamento** è lo studio del comportamento animale nell'ambiente naturale in una prospettiva evolutiva. Per oltre due decenni, l'ecologia del comportamento ha costituito il principale approccio dei biologi allo studio del

**52.1** Le cause prossime del comportamento sono le sue cause immediate, che spiegano *come* un animale adotti uno specifico comportamento. Le cause ultime del comportamento sono le spiegazioni evolutive del *perché* si verifichi un certo comportamento. Un comportamento è adattativo se i benefici che derivano dalla sua espressione sono maggiori dei costi.

**52.2** La capacità di esprimere un comportamento è ereditaria, ma il comportamento viene modificato in risposta alle esperienze ambientali; questo è detto comportamento appreso.

**52.3** I ritmi biologici sono regolati da orologi biologici. La migrazione è un esempio di comportamento che coinvolge interazioni tra ritmi biologici, fisiologia e ambiente.

**52.4** Il foraggiamento ottimale è il modo più efficiente con cui un animale ottiene il cibo.

**52.5** Il comportamento sociale richiede la comunicazione tra gli animali di un gruppo. Le gerarchie di dominanza e la difesa di un territorio avvantaggiano molti gruppi sociali.

**52.6** La selezione sessuale è un tipo di selezione naturale in cui gli individui che presentano vantaggi riproduttivi sono selezionati rispetto agli altri individui dello stesso sesso e della stessa specie.

**52.7** L'altruismo è un tipo di comportamento cooperativo in cui un animale si comporta in un modo che sembra avvantaggiare gli altri piuttosto che se stesso. La selezione di parentela è un tipo di selezione naturale che aumenta la fitness complessiva attraverso il successo riproduttivo degli individui strettamente imparentati.

**52.8** Alcune specie di uccelli e mammiferi trasmettono cultura, che è definita come un comportamento appreso comune a una popolazione e trasmissibile da una generazione all'altra.

**FOTO** Una vespa della sabbia (*Philanthus triangulum*) che scava un nido. Come fa la vespa a "sapere" in che modo svolgere la complessa serie di comportamenti che le assicura il successo riproduttivo? Premium/ UIG/Getty Images

comportamento animale. Prima dell'affermazione di questo approccio, lo studio del comportamento animale veniva definito *etologia* e questo termine viene tuttora utilizzato per indicare in modo generale tutto lo studio del comportamento animale. In questo capitolo, considereremo come il comportamento di un animale contribuisca al suo successo riproduttivo e alla sopravvivenza della sua specie. Discuteremo i diversi tipi di apprendimento e quindi ci concentreremo sui *come* e sui *perché* di alcuni tipi cruciali di comportamento, come la migrazione, il comportamento alimentare e il comportamento sociale. Esamineremo, infine, la selezione sessuale e il comportamento altruistico.

## 52.1 Comportamento e adattamento



### OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

- 1 Distinguere tra cause prossime e cause ultime del comportamento e applicare l'analisi dei costi e dei benefici e il concetto di causa ultima per spiegare come si può stabilire se un particolare comportamento sia adattativo.
- 2 Descrivere le interazioni tra eredità, ambiente e maturazione nel comportamento animale.

Quando si prende in considerazione il comportamento riproduttivo del *Philanthus*, ci si può chiedere *come* la vespa sia in grado di compiere quel comportamento e *perché* si comporti in un certo modo. I primi studiosi del comportamento animale si sono concentrati sull'analisi delle problematiche del *come*. Queste domande si focalizzano sulle **cause prossime** del comportamento, ovvero i meccanismi genetici, ontogenetici e fisiologici che permettono a un animale di compiere un particolare comportamento.

Di recente, i biologi hanno aggiunto una prospettiva focalizzata sul *perché*, ponendosi delle domande sulle **cause ultime** (o remote) del comportamento. Questi quesiti, che hanno una spiegazione evolutiva, hanno l'obiettivo di comprendere *perché* quel determinato comportamento si sia evoluto. Le cause ultime considerano i costi e i benefici dei moduli di comportamento. Quando si studiano le cause ultime, bisogna chiedersi quale possa essere il valore adattativo di un particolare comportamento. La comprensione del comportamento richiede una considerazione sia delle cause prossime sia di quelle ultime.

### I comportamenti hanno costi e benefici

Gli ecologi del comportamento utilizzano un'**analisi dei costi e dei benefici** per comprendere specifici comportamenti. Un comportamento può aiutare un organismo a ottenere cibo o acqua, ad acquisire e mantenere un territorio in cui vivere, a proteggere se stesso o a riprodursi. I benefici derivanti da un certo comportamento contribuiscono generalmente alla **fitness diretta**, che è la misura del successo riproduttivo individuale valutato sulla base del numero di discendenti vitali. Ovviamente, la riproduzione rappresenta un punto chiave per il successo evolutivo.

Allo stesso tempo, qualsiasi comportamento implica dei costi. Ad esempio, mentre un genitore va a caccia per sfamare la propria prole, i suoi cuccioli possono essere uccisi da un predatore. Il comportamento può implicare costi energetici e costi calcolabili in base alle riduzione della possibilità di adottare altri comportamenti. Quando un animale è impegnato nella ricerca di cibo, ad esempio, potrebbe perdere la possibilità di accoppiarsi. Il comportamento è adattativo se i benefici sono maggiori dei costi.

La causa ultima di un comportamento è quindi aumentare la probabilità che i geni di un singolo animale siano trasmessi alle generazioni future. Alcune risposte comportamentali possono condurre alla morte di un individuo, aumentando nello stesso tempo la possibilità che copie dei suoi geni sopravvivano tramite la maggiore riproduzione o la migliore sopravvivenza della sua prole o di altri parenti.

### I geni interagiscono con l'ambiente

I primi biologi studiosi del comportamento animale hanno lungamente dibattuto sulla presunta contrapposizione "natura contro cultura", cioè sull'importanza relativa dei geni in relazione alle esperienze e all'ambiente. Essi hanno definito **comportamento innato** (ovvero *istinto*) il comportamento programmato geneticamente e **comportamento appreso** il comportamento modificato in risposta all'esperienza. Più recentemente, gli ecologi del comportamento hanno riconosciuto che non esiste una reale dicotomia. Tutto il comportamento ha una base genetica. Persino la capacità di apprendere è ereditaria. Tuttavia, il comportamento viene modificato dall'ambiente in cui un animale vive: esso è il prodotto dell'interazione tra la costituzione genetica e le influenze ambientali. Perciò, ogni comportamento ha una base ereditaria che l'esperienza può modificare.

Si può pensare a una gamma di comportamenti che vanno da quelli con una programmazione genetica più rigida fino a quelli che, benché abbiano una componente genetica, si sviluppano principalmente tramite l'esperienza. La vespa *Philanthus*, descritta nell'introduzione del capitolo, esegue efficientemente una complessa sequenza di comportamenti, in gran parte programmati geneticamente. Scavare il nido, ricoprirlo, uccidere le prede: questi comportamenti appaiono determinati geneticamente. Eppure, parte del suo comportamento è appresa: in nessun modo la sua capacità di localizzare il nido potrebbe essere programmata geneticamente. Siccome un nido può essere scavato soltanto in un punto adatto, la sua posizione deve essere appresa *dopo* che è stato scavato. Quando una vespa *Philanthus* copre un nido con la sabbia, essa si orienta rispetto alla posizione del nido, compiendo alcuni voli circolari sull'area, prima di allontanarsene per andare a caccia di nuove prede.

Il comportamento della vespa *Philanthus* fu studiato dal ricercatore olandese Niko Tinbergen. Egli circondò il nido della vespa con un cerchio di pigne, come potenziali punti di riferimento (FIG. 52-1). Prima che la vespa tornasse con un altro insetto preda, Tinbergen rimosse o spostò le pigne. La vespa non fu in grado di trovare il proprio nido senza le pigne. Quando Tinbergen spostò le pigne in un'area in cui non vi era nessun nido, la vespa si comportò come se il nido fosse lì. Quando le pigne vennero completamente rimosse, la vespa apparve completamente disorientata. La vespa fu in grado di trovare il suo nido solo quando fu ripristinata la posizione originaria delle pigne.

Quando Tinbergen sostituì l'anello di pigne con pietre, la vespa rispose come se il nido fosse al centro delle pietre. Pertanto, *Philanthus* risponde alla **disposizione** delle pigne piuttosto che alle pigne stesse. I risultati di Tinbergen hanno dimostrato che per *Philanthus* l'apprendimento di punti di riferimento intorno al nido è critico per la sua localizzazione.

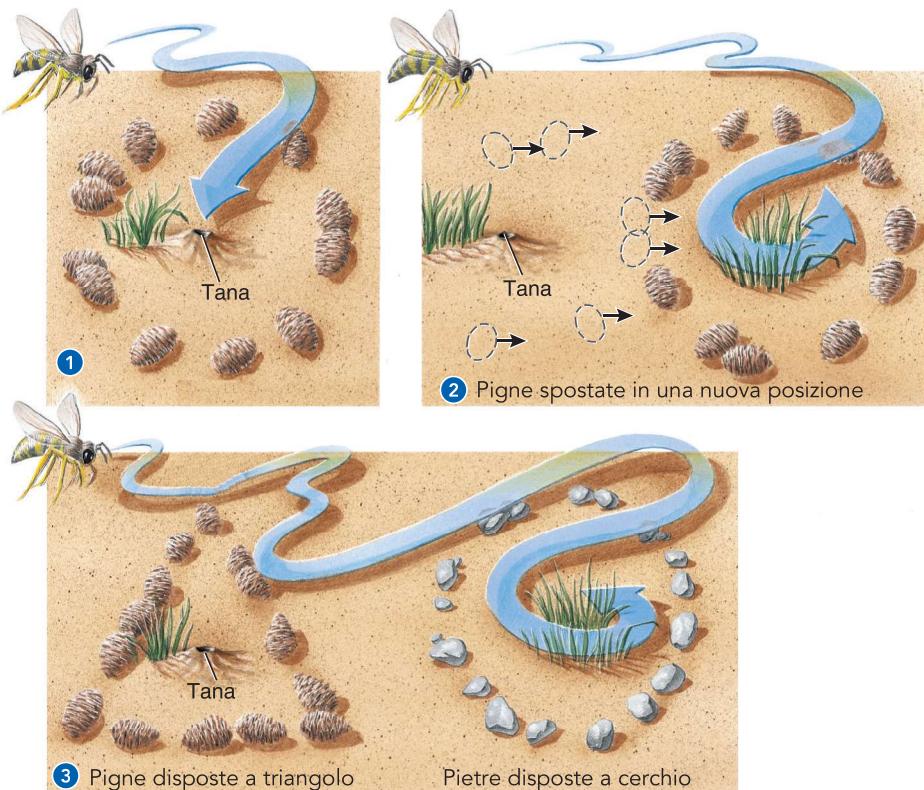
Le ricerche sul comportamento riproduttivo e il corteggiamento dei moscerini della frutta hanno fornito molti esempi interessanti sull'interazione tra geni e comportamento. In questa specie, l'accoppiamento deve essere necessariamente preceduto

### In che modo la vespa *Philanthus* localizza la propria tana quando ritorna con le provviste di cibo?

**SVILUPPARE UN'IPOTESI** *Philanthus* utilizza segnali visivi per localizzare la propria tana.

#### EFFETTUARE ESPERIMENTI

- 1 Mentre *Philanthus* era nella tana, Tinbergen ha collocato un cerchio di pigne intorno al suo ingresso.
- 2 Mentre la vespa era fuori in cerca di cibo, Tinbergen ha spostato le pigne in una nuova posizione (lontano dalla tana).
- 3 In un secondo esperimento, Tinbergen ha lasciato le pigne intorno all'ingresso della tana, ma le ha disposte a formare un triangolo, mentre la vespa era assente. Nelle vicinanze, ha invece collocato un cerchio di pietre.



#### RISULTATI E CONCLUSIONI

- 1 Quando *Philanthus* è emersa dalla tana, ha reagito al cerchio di pigne girando in tondo sul sito in un volo di orientamento. Quando è tornata con la preda, è volata al centro del cerchio di pigne per localizzare il piccolo ingresso nascosto della sua tana.
- 2 Quando Tinbergen ha ricollocato il cerchio di pigne in una nuova posizione, *Philanthus* è volata al centro del nuovo cerchio, perché aveva appreso la posizione della tana in relazione alle pigne.
- 3 Quando Tinbergen ha disposto le pigne a formare un triangolo e ha creato un cerchio di pietre, *Philanthus* è volata al centro del cerchio di pietre.

*Philanthus* ha utilizzato stimoli visivi (un cerchio di pigne) per localizzare la propria tana. Essa ha risposto alla *disposizione* delle pigne piuttosto che alle pigne stesse. L'apprendimento dei punti di riferimento (stimoli visivi) è critico per localizzare la tana.

**Figura 52-1** Gli esperimenti di Niko Tinbergen per determinare in che modo la vespa *Philanthus* localizzi la propria tana

**FONTE** N. Tinbergen, *The Animal in Its World*, Vol. 1 (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1972).

**PREDIRE** Supponiamo che, al momento della prima uscita dalla tana, il ricercatore spaventi e scacci la vespa prima che questa possa orientarsi rispetto agli stimoli visivi. La vespa sarà poi capace di ritrovare la propria tana?

da un rituale, che consiste in una complessa sequenza di passi, simile a una danza. Questo rituale di corteggiamento implica lo scambio di segnali visivi, uditi, tattili e chimici tra il maschio e la femmina. J.B. Hall e i suoi colleghi alla Brandeis University hanno identificato più di una dozzina di geni che controllano queste azioni, suggerendo che il comportamento di corteggiamento sia in gran parte ereditario e programmato dai geni. Malgrado ciò, il moscerino della frutta possiede la capacità di imparare dall'esperienza, una capacità che è ovviamente anch'essa ereditaria.

L'interazione tra geni e ambiente è stata studiata in molti vertebrati. Alcune specie di pappagallini inseparabili (genere *Agapornis*) differiscono non solo nelle caratteristiche morfologiche, ma anche nel comportamento. Una specie usa il becco per trasportare piccoli frammenti di corteccia per la costruzione del nido. Un'altra specie infila i materiali per il nido tra le penne della coda. Gli uccelli ibridi prima tentano di infilare il materiale sotto le penne, poi di portarlo nel becco, ripetendo questo schema diverse volte. Alla fine, la maggior parte degli uccelli trasporta il materiale nel becco, anche se impiegano tre anni per perfezionare questo comportamento, ma molti continuano a tentare inutilmente di infilare materiale tra le penne. Questi studi suggeriscono che la modalità di trasporto del materiale sia ereditaria, ma rimanga in qualche modo flessibile. (È probabile che in natura gli ibridi abbiano una fitness notevolmente ridotta, a causa del ritardo nell'inizio del periodo riproduttivo).

### Il comportamento dipende da una maturazione fisiologica

Sebbene il comportamento coinvolga tutti gli apparati del corpo, esso è influenzato principalmente dal sistema nervoso e dal sistema endocrino. La capacità di comportamento dipende dalle caratteristiche genetiche che regolano le funzioni e lo sviluppo di questi sistemi. Prima che possa mostrare qualsiasi tipo di comportamento, un animale deve essere fisiologicamente pronto a produrre il comportamento. Ad esempio, il comportamento riproduttivo non viene ordinariamente espresso dagli uccelli o da molti mammiferi, a meno che non siano presenti nel sangue determinate concentrazioni di ormoni sessuali. Un bambino non può cammina-

re fino a che i suoi muscoli e i suoi neuroni non siano sufficientemente sviluppati. Queste condizioni di maturazione fisiologica sono prodotte da un'interazione continua con l'ambiente. Il livello di ormoni sessuali nel sangue di un uccello può essere determinato dalle variazioni stagionali della durata del giorno. I muscoli di un bambino si sviluppano con l'esercizio fisico e con l'età.

Diversi fattori influenzano lo sviluppo del canto nel maschio del passero dal ciuffo bianco (generalmente solo i maschi degli uccelli sviluppano un canto complesso). Questi uccelli mostrano considerevoli variazioni regionali nel canto. Durante le fasi precoci dello sviluppo, i giovani passeri possono normalmente udire il tipico canto regionale dei maschi adulti della loro popolazione. Il periodo critico per apprendere il canto va da 10 a 52 giorni dopo la schiusa. Quando ha alcuni mesi di età, il giovane passero "si esercita" nel canto per diverse settimane, finché infine è in grado di cantare nel "dialetto" locale.

In esperimenti effettuati in laboratorio, i passeri dal ciuffo bianco, mantenuti in isolamento e privati dell'esperienza acustica del canto di maschi maturi, emettono da adulti un canto poco sviluppato, ma tipico della specie. Quando al giovane maschio di passero dal ciuffo bianco viene permesso di interagire socialmente con un fringuello (che appartiene a un altro genere), esso apprende il canto del fringuello piuttosto che il canto tipico della sua specie. Ciò accade anche se il passero può ascoltare il canto di altri passeri dal ciuffo bianco, con cui però non interagisce socialmente. Da questi esperimenti, i ricercatori hanno concluso che il passero dal ciuffo bianco è provvisto, alla schiusa, di uno schema grossolano del proprio canto, ma gli stimoli acustici e sociali sono importanti nello sviluppo della sua capacità di produrre il proprio canto specifico.

## Molti schemi di comportamento dipendono da programmi motori

Molti comportamenti, generalmente ritenuti automatici, dipendono da sequenze coordinate di azioni muscolari, definite programmi motori. Alcuni programmi motori, come ad esempio il camminare nelle gazzelle neonate, appaiono essere innati. Altri, come il camminare nei bambini, hanno una maggiore componente appresa.

Un esempio classico di programma motorio nei vertebrati è il rotolamento dell'uovo nell'oca grigia europea (FIG. 52-2). Una volta attivato da un semplice stimolo sensoriale, questo comportamento continua fino al completamento, senza alcun riguardo per gli stimoli di feedback sensoriale. C'è quindi una scarsa flessibilità. Gli ecologi del comportamento chiamano questo comportamento **schema comportamentale** (nell'etologia classica questi comportamenti erano definiti moduli fissi d'azione o FAP, Fixed Action Pat-

terns). Certi schemi comportamentali possono essere provocati da uno **stimolo segnale**, o *releaser*, un segnale semplice che innesca una specifica risposta comportamentale. Un uovo di legno è, ad esempio, uno stimolo segnale che innesca il comportamento di rotolamento dell'uovo nell'oca grigia.

In una serie di esperimenti classici condotti nel 1951, Tinbergen ha dimostrato che la striscia rossa sul ventre dello spinarello maschio rappresenta uno stimolo segnale. La superficie ventrale dello spinarello maschio è normalmente di colore argentato, ma diventa rossa all'inizio della stagione riproduttiva. Lo spinarello maschio sceglie un territorio, vi costruisce un nido e difende tale territorio dai maschi rivali. Una femmina depone le uova e va via e il maschio fa la guardia prima alle uova e poi ai pesciolini appena sgusciati.

Tinbergen ha dimostrato che la striscia rossa sul ventre innesca il comportamento aggressivo di un maschio il cui territorio è stato invaso. Tinbergen ha scoperto che modelli grossolani con la parte ventrale colorata di rosso vengono attaccati con maggiore probabilità di modelli più realistici ma senza il ventre rosso (FIG. 52-3). Pertanto, il comportamento aggressivo è indotto dal ventre rosso piuttosto che dal riconoscimento basato su una combinazione di caratteristiche.

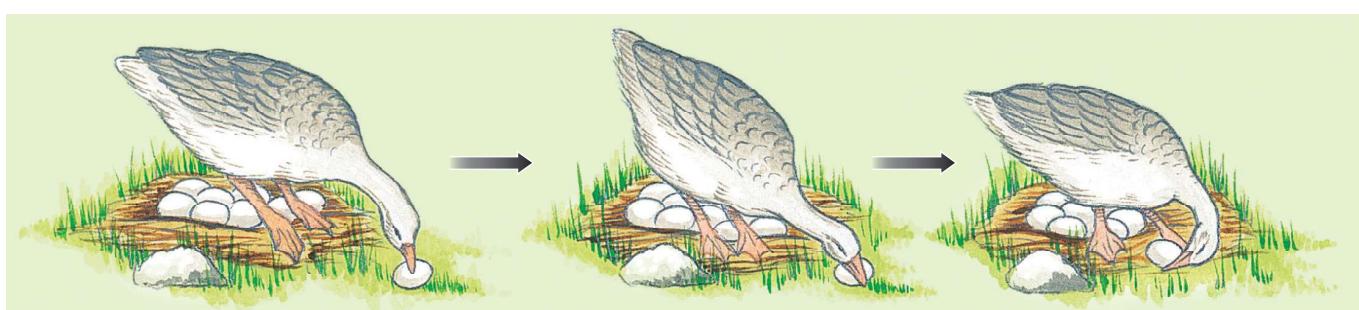
### VERIFICA 52.1

- In che senso i comportamenti della vespa della sabbia *Philanthus* sono adattativi?
- **COLLEGARE** Fornire un esempio che mostri come la capacità comportamentale sia ereditaria ma anche modificata dall'apprendimento.
- **COLLEGARE** In che modo la maturazione fisiologica influenza il comportamento innato? In che modo influenza il comportamento appreso?

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

### OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

- 3 Discutere il significato adattativo di assuefazione, imprinting, condizionamento classico, condizionamento operante e cognizione.

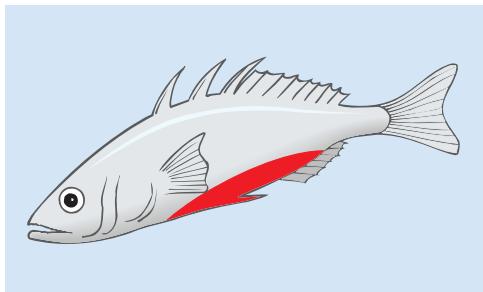


**Figura 52-2** Comportamento di rotolamento dell'uovo nell'oca grigia europea (*Anser anser*)

In questo schema comportamentale rigido, l'oca raggiunge l'uovo allungando il collo e usa il becco per riportare l'uovo nel nido. Se il ricercatore rimuove rapidamente l'uovo mentre l'oca è impegnata a recuperarlo e a spingerlo nel nido, essa continua il comportamento fino a completarlo, anche in assenza dell'uovo.

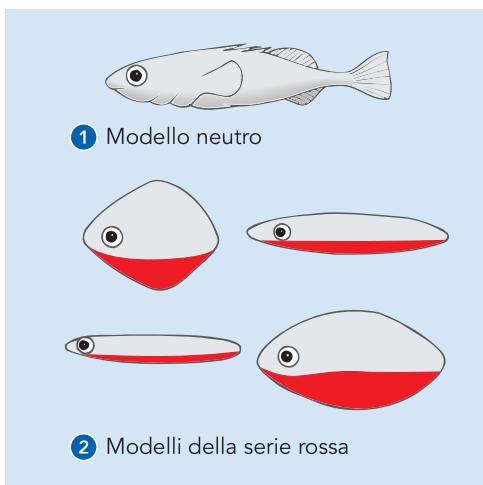
### Cosa innesca il comportamento aggressivo nello spinarello maschio?

**SVILUPPARE UN'IPOTESI** Il ventre rosso di un maschio di spinarello è uno stimolo segnale che innesca il comportamento aggressivo in altri maschi.



**EFFETTUARE ESPERIMENTI** Niko Tinbergen ha presentato a degli spinarello maschi due serie di modelli.

- 1 I modelli della serie neutra avevano il tipico colore neutro dei maschi nella stagione non riproduttiva.
- 2 I modelli della serie rossa avevano la superficie ventrale rossa.



**RISULTATI E CONCLUSIONI** I pesci maschi non attaccavano i modelli realistici di un altro spinarello maschio privi del ventre rosso, mentre attaccavano altri modelli, anche se non realistici, che però presentavano la superficie ventrale rossa. Il ventre rosso rappresenta dunque uno stimolo segnale per il comportamento aggressivo del maschio di spinarello.

**FONTE** N. Tinbergen, *The Study of Instinct* (Oxford University Press, New York, 1951).

**Figura 52-3** Gli esperimenti di Niko Tinbergen  
sul comportamento aggressivo nei maschi di spinarello

**PREDIRE** Supponiamo che un maschio di spinarello abbia una mutazione che gli impedisce di rispondere al ventre rosso di un altro maschio di spinarello. In che modo questo potrebbe influire sulla sua fitness diretta?

Sulla base della discussione precedente, dovrebbe essere chiaro che gran parte del comportamento ereditario può essere modificata dall'esperienza. L'apprendimento implica cambiamenti persistenti nel comportamento dovuti all'esperienza. La capacità di

apprendere risposte appropriate a situazioni nuove è adattativa e consente all'animale di sopravvivere ai cambiamenti ambientali.

La capacità di apprendimento non è sempre uguale. Infatti, le informazioni più importanti per la sopravvivenza sembrano essere quelle che si imparano più facilmente. Un ratto può avere bisogno di una dozzina di prove per imparare a spingere una leva per ottenere un premio, tuttavia lo stesso ratto impara dopo *una* sola prova a evitare un cibo che gli ha procurato un malesere. Coloro che cercano di avvelenare i ratti per liberarsene sono facilmente in grado di comprendere il valore adattativo di questa capacità di apprendimento. Questo veloce apprendimento in risposta a un'esperienza sgradevole costituisce la base delle **colorazioni di avvertimento**, o **colorazioni aposematiche**, che si trovano in molti insetti velenosi o nelle uova di alcuni uccelli, caratterizzate da colori brillanti, ma di sapore disgustoso. Dopo essersi sentiti male a causa di questo cibo, i predatori imparano velocemente a evitarlo. Nei paragrafi seguenti prenderemo in considerazione diversi tipi di apprendimento, tra cui l'assuefazione, l'imprinting, il condizionamento classico, il condizionamento operante e la cognizione.

### Gli animali si abituano agli stimoli irrilevanti

**L'assuefazione** è un tipo di apprendimento per cui un animale impara a ignorare uno stimolo ripetuto e irrilevante, che non comporta cioè né un premio né una punizione. I piccioni che affollano i parchi cittadini apprendono, tramite una serie ripetuta di incontri innocui, che gli uomini non rappresentano un pericolo per loro e si comportano di conseguenza. Questo comportamento è per loro vantaggioso: un piccione intollerante verso le persone potrebbe sprecare energia volando via ogni volta che un essere umano si avvicina e potrebbe non mangiare abbastanza. Molti animali africani si abituano ai turisti e ai pulmini che li trasportano (FIG. 52-4). Le persone che vivono in città si ambientano al rumore del traffico. In effetti, molti "cittadini" riferiscono di non dormire bene quando si trovano nel silenzio della campagna.



McMurray Photography

**Figura 52-4** Assuefazione

Dopo una serie di incontri senza conseguenze con i pulmini dei turisti durante i safari fotografici, molti animali del Serengeti, compresi le giraffe, le zebre, le antilopi e i leoni, imparano a ignorarli. Gli elefanti tipicamente ignorano i pulmini, a meno che l'autista non li provochi avvicinandosi troppo. In tal caso, un elefante può sfidare il pulmino e perfino attaccarlo.

## L'imprinting si verifica durante un periodo critico precoce

Chiunque abbia osservato una mamma anatra con i suoi anatroccoli deve essersi chiesto come possa tenere sotto controllo un'orda di piccole creature praticamente identiche che scorazzano tra l'erba, senza considerare il problema di come riuscire a distinguere i propri anatroccoli da quelli di un'altra anatra (FIG. 52-5). Sebbene essa sia capace di riconoscere la propria prole, almeno fino a un certo punto, è la *prole* che sostanzialmente ha la responsabilità di tenere la *madre* sotto controllo. La sopravvivenza di un anatroccolo richiede che esso impari velocemente a discriminare tra sua madre (che fornisce cure) e le altre anatre.

L'**imprinting**, un tipo di apprendimento sociale basato su esperienze precoci, è stato studiato in alcuni mammiferi e negli uccelli. Esso avviene durante un *periodo critico*, in genere entro poche ore o pochi giorni dalla nascita (o dalla schiusa delle uova). Konrad Lorenz, un medico austriaco e uno dei primi etologi, ha scoperto che un pulcino appena sgusciano segue il primo oggetto mobile che vede, anche un essere umano o un oggetto inanimato, quale una palla colorata o una luce. Sebbene il processo dell'imprinting sia determinato geneticamente, l'uccello *impara* a riconoscere un determinato animale o oggetto.

In molte specie di uccelli, in particolare oche e anatre, gli embrioni negli ultimi stadi di sviluppo sono in grado di scambiare richiami con gli altri membri della covata e con i genitori attraverso il guscio poroso. Quando avviene la schiusa, almeno uno dei genitori è normalmente nelle vicinanze ed emette i suoni caratteristici con cui i pulcini hanno già familiarizzato. Se il genitore si muove, i pulcini lo seguono. Questo movimento, unito ai suoni, produce l'imprinting. Durante un breve periodo critico dopo la schiusa, i pulcini apprendono dunque l'aspetto fisico del genitore.

In alcuni mammiferi l'imprinting dipende dall'odore. Nei piccoli di toporagno, ad esempio, l'imprinting si instaura in base all'odore della loro madre (o di qualunque femmina li allevi). In molte specie, la madre deve imparare a riconoscere la propria prole durante un periodo critico. In alcuni mammiferi ungulati, come ad esempio le pecore, la madre accetterà la propria prole solo per poche ore dopo la nascita. Se vengono tenu-

ti separati durante questo periodo, i piccoli verranno respinti. In condizioni normali, questo comportamento consente alla madre di riconoscere i propri piccoli da quelli di altre femmine attraverso stimoli olfattivi.

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

Nel **condizionamento classico** si crea un'associazione tra alcune funzioni normali del corpo e uno stimolo nuovo. Chiunque abbia osservato il comportamento di un cane o di un gatto, saprà che il suono dell'apriscatole all'ora del pasto catturerà l'attenzione dell'animale. Ivan Pavlov, un fisiologo russo degli inizi del novecento, scoprì che se faceva suonare un campanello appena prima di dare del cibo a un cane, questi creava un'associazione tra il suono del campanello e il cibo. Alla fine, il cane salivava anche quando il campanello veniva fatto suonare in assenza del cibo (FIG. 52-6).

Pavlov chiamò lo stimolo fisiologicamente rilevante, in questo caso il cibo, *stimolo incondizionato*; lo stimolo normalmente irrilevante, il campanello, che ne era divenuto il sostituto, venne definito *stimolo condizionato*. La salivazione indotta dal cibo è una *risposta incondizionata*, mentre la salivazione indotta dal campanello è una *risposta condizionata*. Poiché normalmente un cane non produce saliva in risposta al suono di un campanello, l'associazione è chiaramente un apprendimento. Lo stimolo potrebbe anche essere dimenticato: se il campanello cessasse, per un certo periodo, di segnalare il cibo, il cane alla fine cesserebbe di rispondere a questo stimolo. Pavlov chiamò questo processo **estinzione**. Il condizionamento classico può essere adattativo. Ad esempio, se un animale è minacciato da un predatore in una determinata area, esso associa quel luogo al pericolo ed evita quella zona. In questo caso, l'animale impara a evitare uno stimolo negativo piuttosto che ad aspettarsi una gratificazione.

## Nel condizionamento operante viene rinforzato il comportamento spontaneo

Nel **condizionamento operante** un animale deve fare qualcosa per ottenere un premio (rinforzo positivo) o per evitare una punizione. Il condizionamento operante è stato studiato in molti animali, tra cui i platelminti, gli insetti, i ragni, gli uccelli e i mammiferi. In un tipico esperimento di condizionamento, un ratto viene posto in una gabbia contenente una leva mobile. Quando i movimenti casuali del ratto determinano una pressione della leva, una pallina di cibo rotola giù da uno scivolo e arriva al ratto. In questo modo, il ratto viene rinforzato positivamente a premere la leva. Alla fine, il ratto apprende l'associazione e preme la leva per ottenere il cibo.

Nel rinforzo negativo, la rimozione di uno stimolo aumenta la probabilità che un certo comportamento si verifichi. Ad esempio, un ratto può essere sottoposto a uno stimolo spiacevole, come uno shock elettrico a basso voltaggio. Quando l'animale preme una leva, questo rinforzo negativo viene rimosso.

Sono state sviluppate molte varianti di queste tecniche sperimentali. Un piccione può essere condizionato a beccare un cerchio illuminato per ottenere cibo, uno scimpanzé può imparare ad assolvere alcuni compiti per ottenere gettoni da scambiare poi con cibo, un bambino può imparare a stare tranquillo nel suo banco a scuola per ottenere lelogio dell'insegnante.



**Figura 52-5** Imprinting

I legami tra genitori e prole si creano in genere in un periodo critico molto precoce. Questi anatroccoli mostrano un imprinting nei confronti della madre, un'oca egiziana (*Alopochen aegyptiacus*). Fotografati nell'area di Ndutu, Tanzania, Africa.

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

# Biologia

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



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



€ 80,00



9 788836 230242