

David Sadava David M. Hillis
H. Craig Heller Sally Hacker

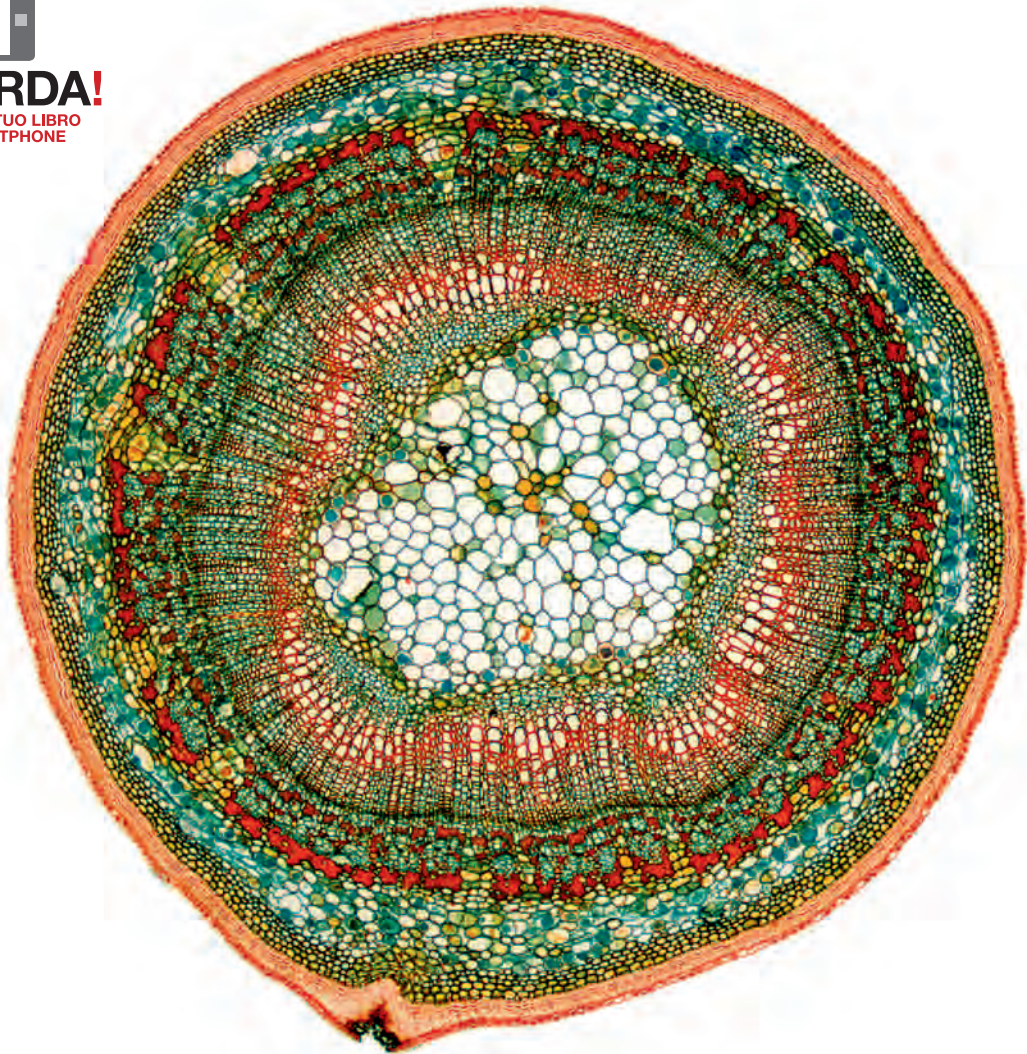
Biologia

1. La cellula

Quinta edizione italiana
condotta sulla undicesima edizione americana



GUARDA!
I VIDEO DEL TUO LIBRO
SULLO SMARTPHONE



David Sadava David M. Hillis
H. Craig Heller Sally Hacker

Biologia

1. La cellula

Quinta edizione italiana
condotta sulla undicesima edizione americana

PER IL COMPUTER E PER IL TABLET



L'eBook
multimediale

1 REGISTRATI A MYZANICHELLI

Vai su my.zanichelli.it e registrati
come studente universitario

2 SCARICA BOOKTAB

- Scarica **Booktab** e installalo
- Lancia l'applicazione e fai login

3 ATTIVA IL TUO LIBRO

- Clicca su **Attiva il tuo libro**
- Inserisci la **chiave di attivazione** che trovi
sul **bollino argentato** adesivo
(qui accanto un esempio di bollino
con chiave di attivazione)



4 CLICCA SULLA COPERTINA

Scarica il tuo libro per usarlo offline

PER LO SMARTPHONE



I video del libro
GUARDA! sul tuo smartphone

Scarica la app da:



1 Sul libro, inquadra l'icona

2 Sullo smartphone, tocca il play

3 Guarda i video



BIOLOGIA ZANICHELLI

La visione di *Biologia*

Biologia è meraviglia

Basta dare un'occhiata alle immagini fotografiche di questo volume – per esempio quelle di apertura delle parti in cui è suddiviso il corso – per restare affascinati dalla meraviglia degli esseri viventi a tutte le scale: dall'architettura microscopica del contenuto cellulare al mondo macroscopico di un bioma, dal balletto dei cromosomi nella riproduzione al comportamento complesso delle società animali o alla raffinatezza della regolazione nelle piante. Il fascino del mondo dei viventi è tale da spingere i biologi a studiarne con passione il funzionamento.

Biologia è dinamica

Le scienze della vita sono in continua evoluzione, con nuove ipotesi che portano a nuove idee e sempre più strumenti di indagine. Se partiamo dal mondo degli animali e dal loro comportamento, pensiamo per esempio all'uso dei droni e dei satelliti per fotografare e studiare le popolazioni dei pinguini in Antartide. O, a livello microscopico e cellulare, allo sviluppo delle tecniche di immagine sempre più raffinate e all'uso di computer sempre più potenti e di programmi informatici sempre più sofisticati per analizzare anche grandi moli di dati. E che dire del sequenziamento dei genomi e del loro effetto sulla nostra comprensione della biologia, della ricostruzione sempre più dettagliata dell'albero della vita, dell'individuazione di malattie a base genetica? O ancora, possiamo citare lo studio delle carote di ghiaccio per ricostruire i climi globali del passato geologico.

Biologia è sistema

I sistemi biologici si possono indagare a diversi livelli di organizzazione – dalle molecole agli ecosistemi – ma tutti sono interconnessi e complessi. I biologi sempre di più usano approcci integrati per capire le proprietà complesse dei sistemi viventi.

Biologia è vita

L'umanità è chiamata a gestire molte sfide, come la crescita della popolazione, la degradazione dei sistemi naturali, lo sviluppo sostenibile, il cambiamento climatico, le malattie emergenti. Sappiamo che la popolazione umana è connessa in modo integrale con il destino di tutte le altre forme viventi della Terra e dipende da esso. Come autori di questo libro, il nostro obiettivo – e, insieme, la nostra sfida – è quello di stimolare gli studenti verso tutti questi aspetti della biologia attraverso un apprendimento motivato e la scoperta attiva. Ci focalizziamo su concetti chiave e su esempi attuali e reali, che forniscono le basi per ulteriori studi e ricerche. Per questo ci siamo consultati e abbiamo collaborato con facoltà universitarie, studenti ed esperti di biologia e di educazione.

Biologia è apprendimento attivo

Questa nuova edizione è centrata sugli studenti, perché imparino come si studia la biologia e come essa influisce sulla vita quotidiana. Tutti gli apparati didattici che integrano il testo portante sono funzionali a questo tipo di apprendimento attivo. Vorremmo che gli studenti affrontassero questo corso di biologia con curiosità e voglia di scoprire, in modo che possano rispondere alle domande di base. Per questo nel testo e nelle rubriche didattiche abbiamo scelto esempi moderni, reali, vivaci, dando enfasi al modo in cui si è scoperto ciò che sappiamo. Ciascun apparato del testo richiama lo studente, lo sprona a farsi ulteriori domande, a pensare in prospettiva e in modo scientifico e propositivo. Non si tratta, dunque, solamente di memorizzare informazioni, ma di partecipare attivamente al processo della scoperta, di acquisire abilità nella gestione e nell'interpretazione dei dati ricavati da esperimenti scientifici reali.

Biologia è avvincente

«Un caso da vicino»

L'apertura di ogni capitolo è incentrata su «Un caso da vicino», una storia che presenta una situazione reale della biologia, con spunti di lavoro e ipotesi scaturite da ricerche recenti. La pagina iniziale si conclude con una domanda che viene ripresa più volte nel corso del capitolo, anche attraverso altre schede «Un caso da vicino». Al termine del capitolo – quando la storia di apertura viene ripresa, spiegata e commentata – gli studenti sono ormai in grado di rispondere a pieno titolo.

UN CASO DA VICINO

Il funzionamento dell'aspirina

Nonostante sofferisse di «febbre malarica», un giorno il reverendo Edward Stone uscì per fare una passeggiata nella campagna inglese. Febbricitante, prostrato, dolerante ai muscoli e alle articolazioni, si imbatté in un salice. Anche se ignorava che l'estratto della corteccia di salice fosse già in uso tra alcuni antichi guaritori per ridurre le febbri, era al corrente della tradizione di utilizzare rimedi naturali per il trattamento di alcune malattie. Il salice gli ricordò gli estratti amari della corteccia di alcuni alberi sudamericani venduta (a caro prezzo) per trattare le febbri. Rimosse un po' di corteccia e la assaggiò, succhiandola, trovando che il suo sapore fosse proprio amaro, e si accorse che allievò davvero i suoi sintomi.

Successivamente raccolse circa mezzo chilogrammo di corteccia di salice e la ridusse in polvere, distribuendola poi a una cinquantina di persone che soffrivano di vari dolori; tutte riferirono di sentirsi meglio dopo averla assunta. Stone riassunse i risultati di questa sorta di «test clinico» in una lettera alla Royal Society, all'epoca l'istituto scientifico più prestigioso di Inghilterra. Stone aveva scoperto l'acido salicilico, alla base del medicinale più utilizzato al mondo. La sua lettera (che esiste tuttora) porta la data



25 aprile 1763. La struttura chimica dell'acido salicilico (da *Salix*, genere dell'albero comunemente noto come salice) venne isolata per 170 anni

successivi, e presto i chimici riuscirono a sintetizzarlo in laboratorio. Sebbene il composto alleviasse il dolore, la sua acidità irritava il sistema digerente. Intorno alla fine del diciannovesimo secolo, l'azienda chimica tedesca Bayer riuscì a sintetizzarne una forma parimenti efficace ma meno dannosa, l'acido acetilsalicilico, commercializzato poi con il nome di aspirina. La vendita di questo farmaco trasformò la Bayer in azienda farmaceutica di spicco a livello mondiale, una posizione che mantiene tutt'oggi.

Negli anni sessanta e negli anni settanta, l'uso dell'aspirina subì un calo a causa della disponibilità di altri farmaci analgesici. Ma in quegli stessi anni, alcuni studi clinici individuarono un nuovo utilizzo dell'aspirina: è anche un buon anticoagulante, e dunque serve per prevenire infarti e ictus causati da coaguli di sangue. Oggigiorno, infatti, molte persone assumono una bassa dose quotidiana di aspirina proprio per prevenire problemi di coagulazione.

Febbre, dolore alle articolazioni, mal di testa, coaguli di sangue: cos'hanno in comune tutti questi sintomi? Sono tutti mediati da acidi grassi noti come prostaglandine e da molecole da essi derivati. L'acido salicilico è in grado di inibire la sintesi della prostaglandina. Il meccanismo biochimico alla base del funzionamento dell'aspirina venne scoperto nel 1971. Come vedremo, la comprensione del suo meccanismo di base richiede la conoscenza delle funzioni delle proteine e degli enzimi, due argomenti protagonisti di questo capitolo.

? Qual è il funzionamento dei farmaci antinfiammatori come inibitori di enzimi?

UN CASO DA VICINO L'ESPERIMENTO

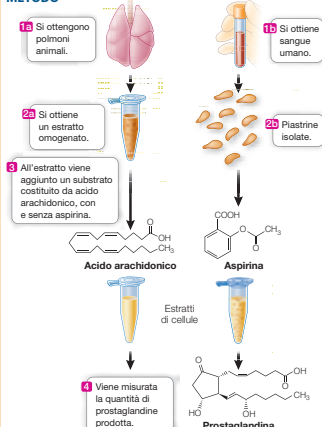
Articoli originali: Vane J.R. 1971. Inhibition of prostaglandin synthesis as a mechanism of action of aspirin-like drugs. *Nature* 231: 232-235. Smith J.B. and Wells A.L. 1971. Aspirin selectively inhibits prostaglandin production in human platelets. *Nature* 231: 235-238.

La storia in apertura del capitolo ha descritto come la corteccia di salice, elemento base di ciò che è poi diventato aspirina, fosse un rimedio vecchio di secoli per dolore e infiammazioni. Prima della fine del ventesimo secolo, si pensava che l'aspirina agisse direttamente sul sistema nervoso. Presso il Royal College of Surgeons inglese, un gruppo guidato da John Vane mostrò che l'aspirina agisce invece come inibitore della reazione enzimatica che produce prostaglandina (PG), un derivato di acido grasso molto importante nei fenomeni infiammatori.

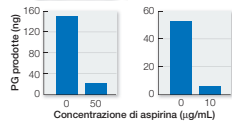
IPOTESI

L'aspirina agisce come farmaco antinfiammatorio inibendo un enzima che catalizza la sintesi delle prostaglandine.

METODO



RISULTATI



CONCLUSIONI

Sia nelle cellule animali sia nelle cellule umane, l'aspirina blocca la sintesi della molecola pro-infiammazione, la prostaglandina, negli esperimenti in provetta.

I farmaci antinfiammatori come inibitori di enzimi LAVORARE CON I DATI

Per la scoperta del meccanismo attraverso il quale l'aspirina riduce il dolore, John Vane fu insignito del premio Nobel e nominato Cavaliere dalla regina Elisabetta II. Il punto fondamentale degli esperimenti condotti fu l'ipotesi che l'attività enzimatica e il suo meccanismo di funzionamento fossero gli stessi all'interno e all'esterno dell'organismo. In laboratorio, se dotato del suo substrato e delle stesse condizioni ambientali disponibili nel citoplasma, un enzima catalizzerà comunque i suoi prodotti tipici.

DOMANDE

- 1 Nel primo gruppo di esperimenti, il tessuto polmonare delle cavie viene frammentato per formare estratto omogenato. Il substrato, costituito da acido arachidonico, viene aggiunto all'estratto, e dopo 30 minuti si misura la quantità di prostaglandina (PG). I risultati sono mostrati in **Tabella A**. Riporta in un grafico la sintesi di PG in funzione della concentrazione di aspirina. Cosa ne concludi?
- 2 Un gruppo di esperimenti simili è stato condotto su piastrine umane (frammenti citoplasmatici derivanti da leucociti). Queste cellule, in certe condizioni ambientali, producono PG secondo lo stesso meccanismo enzimatico che avviene nei tessuti polmonari. I risultati sono mostrati in **Tabella B**. Cosa impariamo da questi risultati? Cosa possiamo dire sulla generalizzabilità della risposta alla domanda 1?

Tabella A

Concentrazione di aspirina (µg/mL)	Sintesi di PG (ng)
0	220
1	172
2	136
10	99
50	33
80	0

Tabella B

Concentrazione di aspirina (µg/mL)	Sintesi di PG (ng)
0	53
0,01	48
0,1	35
1	18
10	7

- 3 In un terzo gruppo di esperimenti, le piastrine sono state isolate da campioni di sangue di volontari umani ed è stata misurata la loro capacità di produrre PG (in assenza di aspirina). A queste persone è stata poi somministrata una dose clinicamente efficace di aspirina, con successivo prelievo di sangue, isolamento di piastrine e relativa misura di sintesi di PG (senza aggiunta di aspirina nelle provette). I risultati raccolti con tre volontari sono riportati in **Tabella C**. Questi dati confermano o confutano le tue risposte alle domande 1 e 2?

Tabella C

Individuo	Sintesi di prostaglandina (ng)	
	Prima della somministrazione di aspirina	Dopo la somministrazione di aspirina
1	160	16
2	108	5
3	103	20

«L'esperimento» e «Lavorare con i dati»

Il capitolo riprende più volte la storia di apertura e la sua domanda finale: nella rubrica «L'esperimento» si descrive in dettaglio la ricerca originale alla base del caso, mentre «Lavorare con i dati» fornisce agli studenti l'opportunità di analizzare da sé i risultati della ricerca, grazie ai dati reali forniti. «Lavorare con i dati» include anche alcune domande finali con esercizi ulteriori, le cui risposte sono disponibili online.

Nel corso di ogni capitolo, l'insieme delle rubriche «Un caso da vicino» fornisce un filo conduttore efficace che stimola gli studenti fin dalla prima pagina (storia di apertura), attraversa il corpo interno del capitolo («L'esperienza», «Lavorare con i dati») e si conclude nell'ultima pagina con le «Prospettive future». Il riferimento a metodi sperimentali e analisi di dati reali fornisce agli studenti un collegamento fattivo tra ciò che hanno imparato nella teoria e il mondo biologico reale.

UN CASO DA VICINO

I farmaci antinfiammatori come inibitori di enzimi

Basta andare in farmacia, o guardare le pubblicità in televisione per capire che esistono tanti antidolorifici. Come l'aspirina, molti di questi hanno come bersaglio la via della prostaglandina per gli stati infiammatori. Le ricerche di John Vane e altri studi successivi hanno mostrato che l'aspirina inibisce irreversibilmente l'enzima COX (ciclossigenasi). Si è poi compreso però che esistono due forme di COX, note come COX-1 e COX-2, e diversi tipi di prostaglandine. COX-1 catalizza la produzione di prostaglandine che agiscono sulla coagulazione del sangue (da cui l'assunzione di aspirina per la prevenzione delle cardiopatie ischemiche) e sul mantenimento del rivestimento interno dello stomaco. COX-2 invece catalizza la produzione di prostaglandine che agiscono sugli stati infiammatori e sul dolore ad essi associato. L'aspirina inibisce entrambi i tipi COX-1 e COX-2 quindi non devono stupire le raccomandazioni alla cautela nell'assunzione di aspirina: può sì bloccare il dolore, ma anche causare problemi di stomaco e limitare la coagulazione in caso di ferite. La conoscenza dei limiti dell'aspirina ha portato a una ricerca di inibitori esclusivi di COX-2. La maggior parte di essi sono inibitori competitivi. Tutto ciò condiziona la dose da assumere del farmaco? Procuratevi una confezione e controllate la descrizione del suo funzionamento sul foglietto informativo.

PROSPETTIVE FUTURE

Grazie alla conoscenza dettagliata di come funziona il legame degli enzimi ai substrati, i biologi possono sfruttare i dati a disposizione per prevedere quali substrati possono legarsi a quali enzimi. Un elemento importante da considerare nel legame è la ΔG : valori bassi indicano una probabilità alta di legame. Le attrazioni ioniche e le forze di van der Waals sono fattori che contribuiscono alla ΔG di legame. Tali fattori sono importanti per il legame di proteine a molecole non substrato, compresi quelli tra altre proteine e RNA. In generale, sembra diventato evidente che nella cellula una proteina non è isolata, ma esiste legata a qualcos'altro; se la proteina è un enzima, il suo substrato sarà il partner preferito per il legame. La comprensione di tutte le possibili interazioni molecolari porterà a una conoscenza più profonda di quello che davvero succede a livello chimico all'interno della cellula.

La risposta alla domanda di apertura e le «Prospettive future»

La domanda di apertura della rubrica «Un caso da vicino» – la storia che gli studenti hanno visto più volte ripresa – è riproposta e spiegata nel dettaglio come conclusione del capitolo. Le «Prospettive future» al termine della scheda esplorano nuove domande e opportunità di ricerca ispirate dal contenuto del capitolo, stimolando gli studenti a considerare in che modo ciò che hanno imparato nel testo potrà avere implicazioni su aspetti pratici della loro vita.

Fosfato 	Fosfati organici 	Ha carica negativa. Conferisce carattere acido. Partecipa alle reazioni di condensazione con -OH. Se legato a un fosfato, l'idrolisi rilascia energia.
Sulfidrilico 	Tioli 	Cedendo H, due possono formare un disolfuro che stabilizza la struttura di una proteina.
Metile 	Alchile 	Non polare. Impedisce le interazioni con molecole non polari e nei trasferimenti.

Le cellule usano l'energia fornita dall'idrolisi dell'ATP per alimentare reazioni endoergoniche (come la biosintesi di molecole complesse), per il trasporto attivo e per il movimento. Un altro esempio interessante dell'uso di ATP consiste nella conversione della sua energia chimica in energia luminosa.

Media Clip 8.1 Bioluminescenza in acqua profonda
Bioluminescence in the Deep Sea

Figura 3.1 Gruppi funzionali importanti per i sistemi viventi La figura evidenzia in giallo gli otto gruppi funzionali che si trovano più comunemente nelle molecole biologiche. «R» rappresenta un gruppo chimico di natura variabile.

Attività 3.1 Gruppi funzionali
Functional Groups

Animazione 3.1 Proteine, carboidrati e lipidi
Proteins, Carbohydrates, and Lipids

Link multimediali

Nel corso dei capitoli sono presenti i link «Attività», «Animazioni» e «Media Clip» che collegano gli studenti a spiegazioni animate, attività, simulazioni e video che riguardano contenuti del testo. Tutte queste risorse multimediali sono disponibili sul sito del libro e nell'ebook.



All'inizio di ciascun capitolo si trova questa

icona. Dopo aver scaricato la app **Guarda!**, inquadrando l'icona con lo smartphone, è possibile vedere le «Animazioni» e i «Media Clip» direttamente sul cellulare. Per motivi tecnici, le «Attività» non possono essere visualizzate in questo modo. L'applicazione è gratuita e si scarica da *AppStore* (per sistemi operativi *Apple*) e da *Google Play* (per sistemi operativi *Android*).



Biologia è apprendimento attivo

Abbiamo sviluppato una serie di strumenti di apprendimento con la guida di un comitato di 19 esperti di educazione alla scienza e di pedagogia. Tali strumenti formano una fitta trama didattica che, come naturale risultato, favorisce un **apprendimento attivo**. Il primo aspetto di questo approccio è offerto dai «Concetti chiave» all'inizio di ogni paragrafo, che danno agli studenti una prima e forte idea di che cosa stanno per apprendere, ed è poi sottolineato alla fine di ogni paragrafo dalla rubrica «Hai imparato a».

«Concetti chiave»

Ciascun capitolo è organizzato in paragrafi numerati. A inizio paragrafo, dopo una breve introduzione, le idee portanti del testo che segue sono sintetizzate in modo essenziale nei «**Concetti chiave**». Queste sintesi in testa al paragrafo guidano gli studenti alla lettura e li preparano ad applicare ciò che hanno appreso, in vista anche del «Ricapitoliamo» di fine paragrafo e della rubrica «I concetti in pratica» di fine capitolo, corredata da domande ed esercizi.

«Ricapitoliamo» e «Hai imparato a...»

La rubrica «**Ricapitoliamo**» riassume brevemente ogni paragrafo e comprende sia un elenco di nuove abilità che dovrebbero essere state acquisite con lo studio, sotto il titolo «**Hai imparato a...**», sia alcune domande di stimolo al ragionamento complesso (le cui risposte sono disponibili online). Le nuove abilità nell'elenco «Hai imparato a...» sono allineate con i «Concetti chiave» di inizio paragrafo e danno modo agli studenti di capire se hanno metabolizzato i concetti espressi nel testo. Anche le domande e gli esercizi che seguono sono allineati con le nuove abilità acquisite e le rinforzano. La stretta coerenza reciproca di questi strumenti aiuta gli studenti a valutare se padroneggiano i concetti del paragrafo – e quindi se possono proseguire – oppure se è meglio che rivedano la parte.

21.4 | La filogenesi è la base per la classificazione biologica

Il sistema di classificazione biologica largamente in uso ai nostri giorni è derivato da quello sviluppato dal naturalista svedese Carlo Linneo a metà del 1700. Linneo sviluppò un sistema di **nomenclatura binomia** che permetteva agli scienziati di tutto il mondo di riferirsi in modo non ambiguo agli stessi organismi usando gli stessi nomi.

Concetti chiave

- Soltanto i gruppi monofiletici sono considerati come unità tassonomiche appropriate.
- Le classificazioni sono usate per organizzare e denominare i gruppi di organismi nell'albero della vita.

21.4 RICAPITOLIAMO

I biologi organizzano e classificano gli esseri viventi identificando i gruppi monofiletici e dando loro un nome. Questo processo è disciplinato dall'uso dei nomi scientifici, facendo sì che ogni specie e ogni taxon superiore alla specie possa essere identificato in modo non ambiguo.

Hai imparato a...

- Usare una filogenesi di un gruppo di organismi per ricostruirne la classificazione.
- Analizzare una classificazione e un albero filogenetico per identificare i gruppi monofiletici, polifiletici e parafiletici.

- 1 Considera la filogenesi e le tre possibili classificazioni qui elencate.
- Quale tra queste classificazioni contiene un gruppo parafiletico?
 - Quale tra queste classificazioni contiene un gruppo polifiletico?
 - Quale tra queste classificazioni è coerente con lo scopo di includere soltanto gruppi monofiletici?



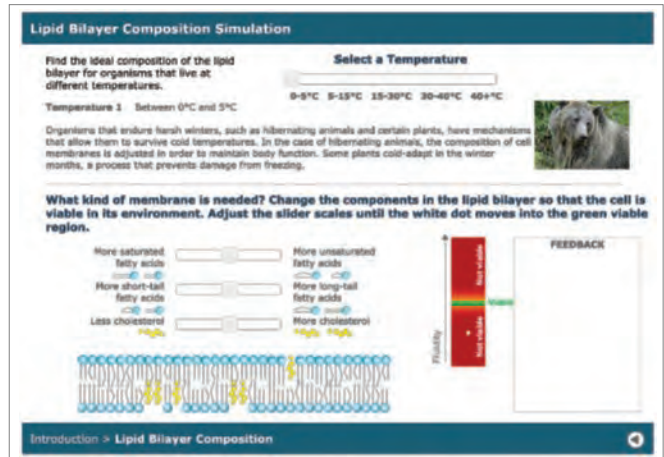
Linneo diede a ogni specie due nomi, l'uno identificativo della specie stessa e l'altro del gruppo di specie strettamente affini (il **genere**) a cui la specie appartiene. Un genere è un gruppo di specie strettamente imparentate tra loro. Facolta-

Simulazioni

Quaranta **simulazioni** interattive danno l'opportunità allo studente di imparare in modo pratico, testando e rinforzando immediatamente ciò che sta studiando. I temi di questi esercizi comprendono per esempio:

- composizione del doppio strato fosfolipidico
- deriva genetica
- campi recettoriali visivi
- biogeografia insulare
- crescita di popolazione

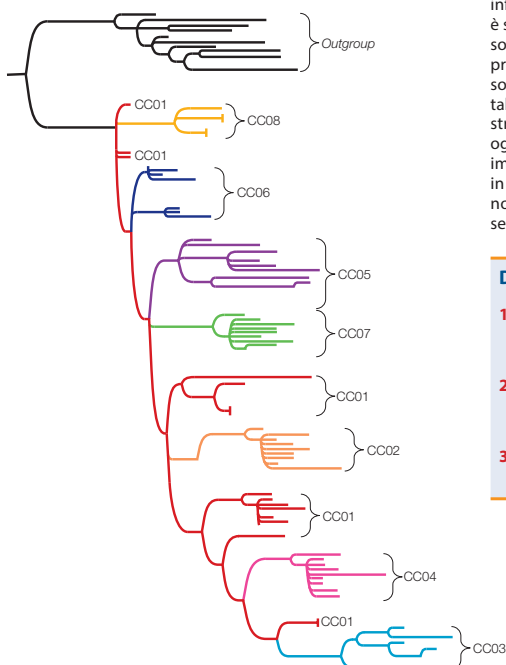
Le simulazioni interattive (in lingua inglese) si trovano tra le «Attività» presenti sul sito del libro e nell'ebook.



I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

- 21.1** Gli alberi filogenetici rappresentano le relazioni evolutive tra gli organismi viventi.
- 21.1** Le filogenie permettono ai biologi di confrontare tra loro organismi diversi e fare previsioni e deduzioni basate sulle somiglianze e le differenze dei caratteri.
- 21.3** I biologi usano gli alberi filogenetici per investigare sugli organismi viventi, ricercare esempi di evoluzione convergente e risalire alle condizioni ancestrali.



Articolo originale: Scaduto D.I., Brown J.M., Haaland W.C., Zwickl D.J., Hillis D.M. and Metzker M.L. 2010. Source identification in two criminal cases using phylogenetic analysis of HIV-1 DNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 21242-21247.

Gli alberi filogenetici sono utilizzati in tutti i campi della biologia, ma solo recentemente sono divenuti importanti nella pratica delle investigazioni forensi. Perché non vi siano influenze esterne, in questi casi i campioni vengono denominati con dei numeri e non associati ai nomi delle persone che si stanno investigando. Soltanto dopo le analisi anonime i risultati della corrispondenza tra campioni e persone possono essere rivelati.

Un caso criminale recente, in Texas, ha riguardato un imputato accusato di aver consapevolmente e intenzionalmente infettato diverse donne con il virus HIV. Per dimostrare l'accusa è stata quindi impiegata un'analisi filogenetica. In questo caso sono state isolate le sequenze derivate dall'HIV prelevato dalle presunte vittime e dall'imputato, insieme con le sequenze più somiglianti provenienti da un database del virus (*l'outgroup*); tali sequenze sono state quindi confrontate e usate per ricostruire un albero filogenetico del virus. Nell'albero qui a fianco, ogni colore delle linee dei virus corrisponde ai singoli individui implicati nel caso, mentre i codici scritti sono quelli assegnati in anonimato. Tutti gli individui etichettati da CC01 a CC08 hanno avuto rapporti sessuali con l'imputato; nell'insieme rappresentano un *cluster* epidemologico.

Domande

- 1 Quale tra gli individui etichettati nell'albero filogenetico è coerente come fonte di infezione in questo cluster? E perché?
- 2 Perché questo albero filogenetico dimostra indubbiamente che nessun altro tra gli individui analizzati può essere la fonte dell'infezione?
- 3 Qual è lo scopo di aver incluso un *outgroup* al di fuori del cluster epidemologico?

«I concetti in pratica»

I capitoli si concludono con un esercizio articolato che sfida gli studenti a mettere in pratica le conoscenze e abilità appena acquisite. Questa rubrica, «**I concetti in pratica**», presenta la sintesi di una ricerca che riguarda gli argomenti del capitolo, seguita da **domande** che, come quelle del «Ricapitoliamo», sono allineate ad alcuni «Concetti chiave» scelti tra i diversi paragrafi. Questi concetti sono ripresi in testa alla rubrica, mentre le risposte alle domande finali sono disponibili online.

Biologia è centrato sulle abilità

Tra i testi di biologia generale universitari, *Biologia* è quello più all'avanguardia per la ricchezza di analisi quantitative e di spunti per il ragionamento critico. Questa nuova edizione fornisce sia i materiali per esperienze ancora più attive e in prima persona, sia molti esercizi per migliorare la capacità di trattare i dati.

«Lavorare con i dati»

Negli esercizi «Lavorare con i dati» gli studenti analizzano i risultati di un «Esperimento» scientifico originale, quindi sono invitati a rispondere a una serie di domande. Visto il riscontro straordinariamente positivo dei nostri studenti, ciascun capitolo del libro comprende almeno uno di questi esercizi.

Lunghe code alari sono utili per evitare la predazione dei pipistrelli?

LAVORARE CON I DATI

Rapporto coda/corpo

0 3,3
Lunghezza = 0,232

L'esperimento appena visto dimostra che le code alari delle falene *A. luna* riducono il tasso di predazione dei pipistrelli. Si tratta di un'innovazione esclusiva di questa specie? Jesse Barber e colleghi hanno condotto un'analisi filogenetica delle falene per ricostruire la storia evolutiva di questa struttura alare e risalire al numero di volte in cui tale adattamento è comparso in modo indipendente. Gli alberi filogenetici, introdotti nel Capitolo 1, saranno poi ampiamente discussi nel Capitolo 21. Questi grafici tracciano la storia evolutiva di un gruppo (come le falene) nel corso del tempo, mettendo in evidenza le linee evolutive che divergono dagli antenati comuni. L'albero a lato mostra la filogenesi delle specie di falena illustrate. I colori delle ramificazioni dell'albero indicano il rapporto lunghezza code alari/lunghezza del corpo. Le falene lungo le ramificazioni blu non hanno code alari evidenti, mentre quelle lungo le ramificazioni verdi, gialle e rosse hanno via via code alari di lunghezza maggiore.

DOMANDE

- 1 Basandoti sull'albero filogenetico illustrato, puoi dire quante volte secondo te le estensioni delle code alari si sono evolute in modo indipendente tra le falene?
- 2 All'interno di un gruppo di falene che hanno evoluto le code alari (come quella delle specie affini ad *A. luna*), c'è qualche evidenza di una selezione direzionale verso l'aumento della lunghezza di queste estensioni?

Creare la seta di ragno

LAVORARE CON I DATI

DOMANDE

- 1 Per valutare le proprietà delle fibre di proteine in esame, i ricercatori le hanno sottoposte ad allungamento e hanno misurato le forze necessarie per spezzarle e l'allungamento massimo raggiunto, così come possiamo allungare un elastico e vedere quando si spezza. Lo stress è la forza richiesta per spezzare la fibra, e si misura in millipascal (mPa; 1 Pa è la forza in newton per unità di superficie in m²). Lo sforzo è invece la misura dell'allungamento della fibra (espresso come percentuale rispetto alla sua estensione originaria, a riposo). La **Tabella A** contiene un confronto tra i risultati ottenuti con la seta dei ragni e quelli ottenuti con la seta dei bachi geneticamente modificati. Le fibre di seta prodotte dai bachi sono simili a quelle dei ragni?
- 2 Quali sono gli spessori (diametri) riportati nei dati?
- 3 Quale test statistico si dovrebbe applicare per determinare se le proprietà misurate sono significativamente differenti (► Appendice B)?

La seta dei ragni è un materiale molto resistente grazie alla sua struttura secondaria. Per i suoi utilizzi potenziali per gli umani, si cerca di ottenere grandi quantità di queste fibre. I ragni producono le fibre di seta per le loro ragnatele, ma in quantità insufficienti per l'utilizzo umano.

I bachi da seta utilizzati nella fabbricazione di tessuti raggiungono produzioni più abbondanti, ma le fibre da loro prodotte sono molto più deboli di quelle dei ragni. Un team internazionale di scienziati, guidato da Randy Lewis della University of Wyoming, ha geneticamente modificato dei bachi da seta per fargli produrre fibre di seta simili a quelle dei ragni in grandi quantità. Le proprietà delle fibre così ottenute sono poi state verificate e confrontate con quelle prodotte dai ragni.

«I concetti in pratica»

Esplorando gli stessi tipi di problemi che tipicamente gli scienziati si trovano a investigare, gli esercizi proposti nella rubrica di fine capitolo «I concetti in pratica» permettono agli studenti sia di affinare il pensiero critico sia di migliorare le abilità di analisi dei dati, in un contesto di ricerca accattivante. Le risposte alle domande e agli esercizi di questa rubrica sono disponibili online.

I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

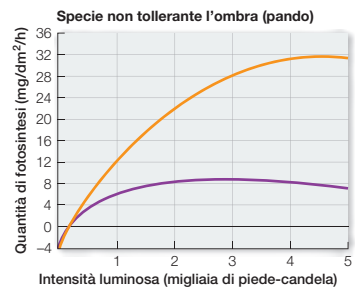
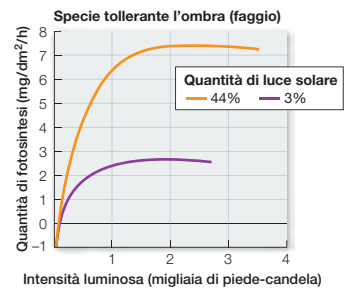
10.3 La fissazione del diossido di carbonio nella fotosintesi dipende dalla luce.

Articolo originale: Loach K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings: I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 66: 607-621.

Alcune piante tollerano l'ombra, altre invece prosperano solo con la massima esposizione alla luce solare. Questa differenza fa nascere molte domande, perché tutte le piante utilizzano lo stesso processo fotosintetico di base. Cosa differenzia allora le piante che sopportano l'ombra da quelle che non la sopportano? Le piante hanno dei meccanismi di adattamento alle condizioni luminose sfavorevoli?

I ricercatori hanno indagato questi interrogativi studiando le piantine di due specie di alberi, una che tollera l'ombra (il faggio) e un'altra che invece non la tollera (il pando). Le piantine appena germogliate di queste due specie sono state piantate e poste in delle teche oscurate da tessuti coprenti che limitavano la quantità di luce solare incidente al 3%, o al 44%, del normale.

Dopo 5 settimane in queste condizioni, i ricercatori esposero una foglia, ancora attaccata, da ciascuna piantina al di fuori della teca. Queste foglie vennero esposte a differenti intensità luminose per alcuni minuti, mentre veniva misurata



I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

9.5 La sintesi e la scomposizione delle molecole sono collegate da vie metaboliche. Le vie metaboliche sono regolate dall'efficienza e l'adeguato funzionamento.

Articoli originali: Cahill Jr. G.F. 2006. Fuel metabolism. *Annual Review of Nutrition* 26: 1-22.
Exton J.H. and Park C.R. 1967. Control of gluconeogenesis in the liver. *Journal of Biological Chemistry* 242: 2622-2633.

Chi vuole perdere peso in fretta si butta sulle diete che prevedono l'assunzione di poche calorie. Ma quanto è efficace? Accade al corpo quando viene affamato? Sono stati studiati i meccanismi della fame nei

Specie	Tolleranza all'ombra	Intensità luminosa incidente (% della luce solare)	Clorofilla totale		
			(mg/g peso foglia secca)	(mg/dm² foglia)	Area fogliare normalizzata (dm²/g)
Faggio	Alta	44	3,26	1,53	2,13
		3	7,02	2,82	2,49
Pando	Bassa	44	6,34	3,62	1,57
		3	8,23	4,38	1,88

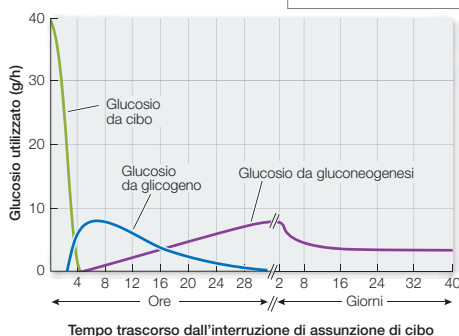


Figura A

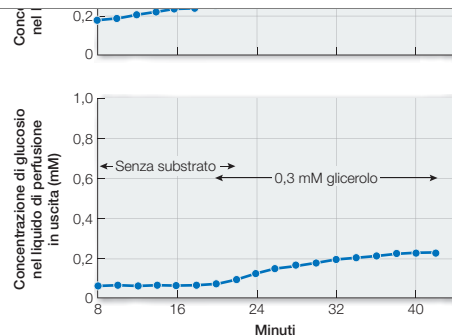
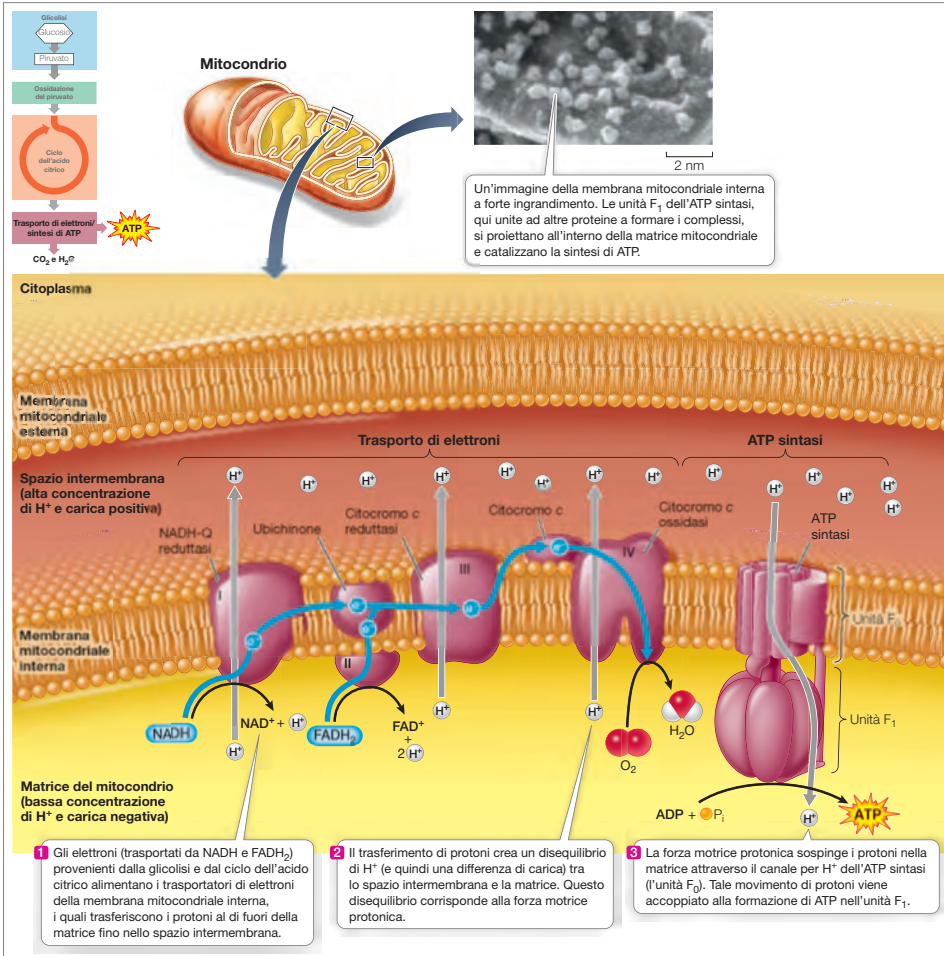


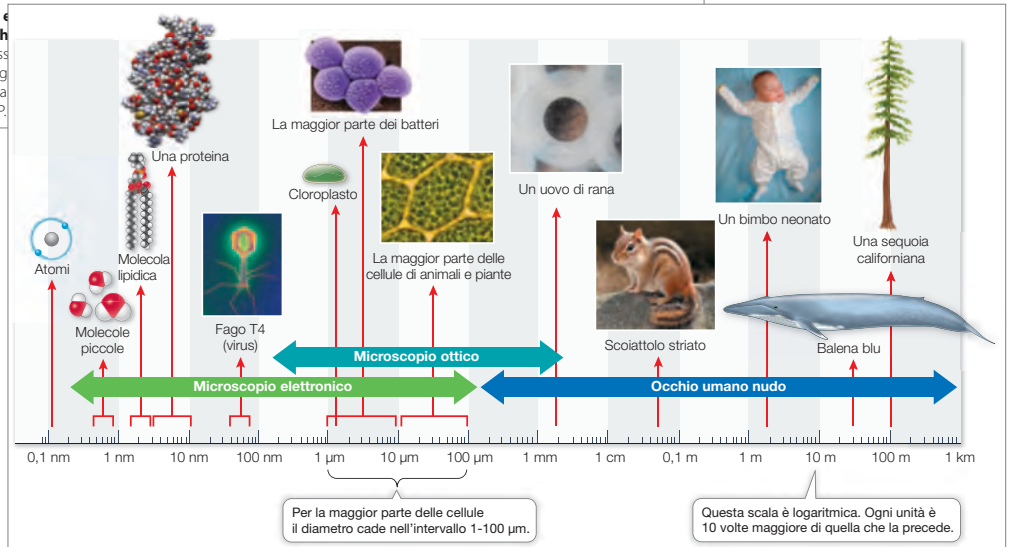
Figura B

Biologia è visuale



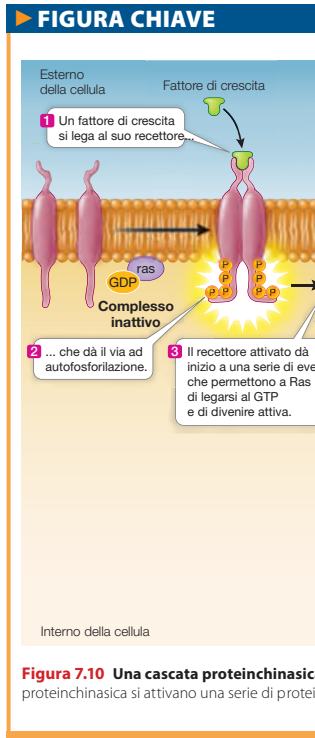
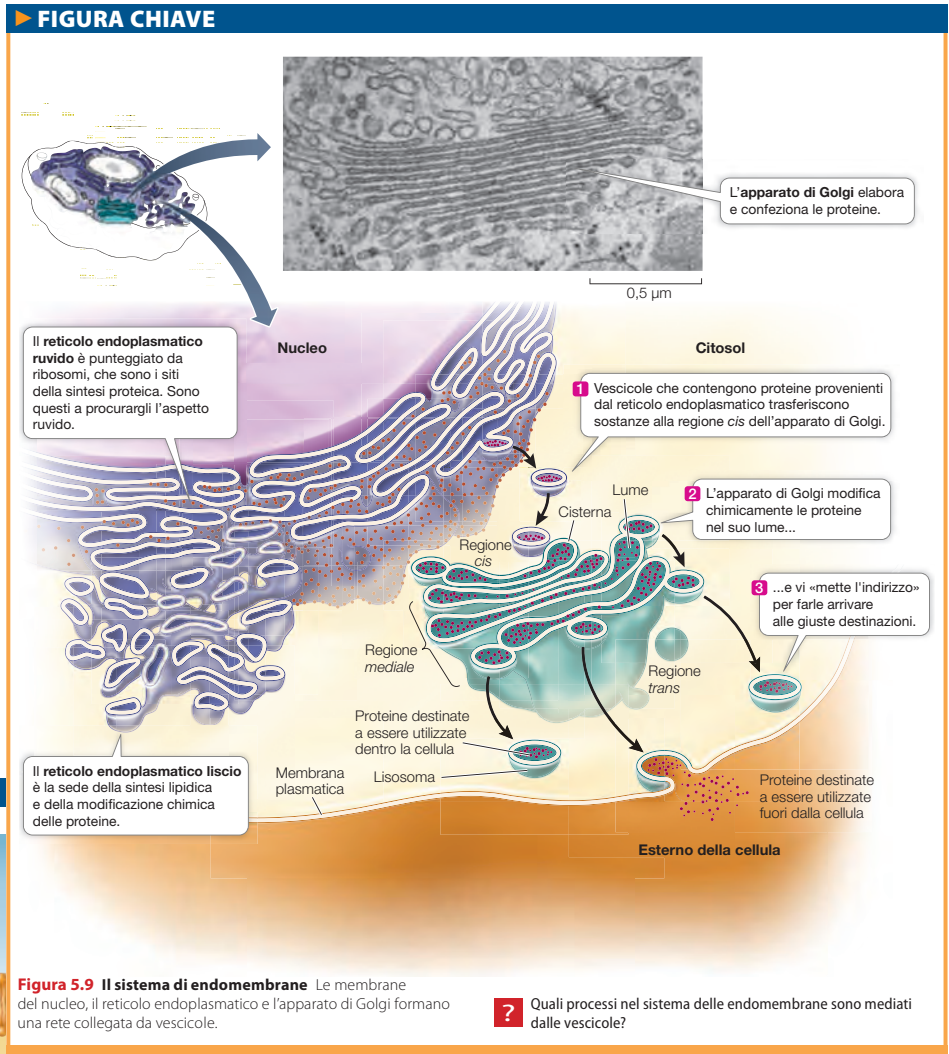
In questa edizione di *Biologia*, la qualità artistica delle illustrazioni è particolarmente curata. Autori e disegnatori hanno esaminato ciascuna delle numerosissime figure che costellano il testo rifinendole per chiarezza, leggibilità e aspetto estetico. Inoltre, molte figure sono corredate da una domanda. Le risposte a queste domande, capitolo per capitolo, sono disponibili online.

Figura 9.8 La catena respiratoria e ATP tramite il meccanismo della forza motrice protonica. Gli elettroni passano attraverso i complessi della catena respiratoria, i protoni vengono pompati dallo spazio intermembrana nella matrice avviene la sintesi dell'ATP.



«**Figure chiave**»

Le «**Figure chiave**» sono appositamente progettate per visualizzare i concetti essenziali. Queste illustrazioni permettono di capire a colpo d'occhio che si sta affrontando un argomento fondamentale e che è richiesta la massima attenzione.



Ogni figura chiave si chiude con una domanda di ragionamento che può accompagnare lo studente verso esplorazioni successive mentre lavora sul testo, un altro modo di incoraggiare ad apprendere in modo attivo. Anche le risposte a queste domande sono disponibili online.

I volumi di *Biologia*

VOLUME 1 La cellula

PARTE PRIMA La scienza della vita e le sue basi chimiche

- 1 Lo studio della vita
- 2 Piccole molecole e chimica della vita
- 3 Le proteine, i carboidrati e i lipidi
- 4 Gli acidi nucleici e l'origine della vita

PARTE SECONDA La cellula

- 5 Le cellule: unità operative della vita
- 6 Le membrane cellulari
- 7 La comunicazione cellulare e la pluricellularità

PARTE TERZA Le cellule e l'energia

- 8 Energia, enzimi e metabolismo
- 9 I processi di estrazione dell'energia chimica
- 10 La fotosintesi: energia della luce solare

VOLUME 2 L'ereditarietà e il genoma

PARTE QUARTA I geni e l'ereditarietà

- 11 La divisione e il ciclo cellulare
- 12 Ereditarietà, geni e cromosomi
- 13 Il DNA e il suo ruolo nell'ereditarietà
- 14 Dal DNA alle proteine: l'espressione genica
- 15 Mutazioni geniche e medicina molecolare
- 16 La regolazione dell'espressione genica

PARTE QUINTA I genomi

- 17 I genomi
- 18 Il DNA ricombinante e le biotecnologie
- 19 Geni, sviluppo ed evoluzione

VOLUME 3 L'evoluzione e la biodiversità

PARTE SESTA I processi e le modalità dell'evoluzione

- 20 I meccanismi dell'evoluzione
- 21 Ricostruzione e utilizzo della filogenesi
- 22 La speciazione
- 23 Evoluzione di geni e di genomi
- 24 La storia della vita sulla Terra

PARTE SETTIMA L'evoluzione della diversità

- 25 Batteri, archei e virus
- 26 L'origine e la diversificazione degli eucarioti
- 27 Piante senza semi: dall'acqua alla terraferma
- 28 L'evoluzione delle piante a seme
- 29 Evoluzione e biodiversità dei funghi
- 30 Le origini degli animali e l'evoluzione dei piani corporei
- 31 Gli animali protostomi
- 32 Gli animali deuterostomi

VOLUME 4 La biologia delle piante

PARTE OTTAVA Le piante a fiore: forma e funzione

- 33 Il corpo delle piante
- 34 Il trasporto delle piante
- 35 La nutrizione delle piante
- 36 La regolazione della crescita delle piante
- 37 La riproduzione delle piante a fiore
- 38 Le risposte delle piante all'ambiente

VOLUME 5 La biologia degli animali

PARTE NONA Gli animali: forme e funzioni

- 39 Fisiologia, omeostasi e termoregolazione
- 40 Gli ormoni animali
- 41 Immunologia: i sistemi di difesa degli animali
- 42 La riproduzione negli animali
- 43 Lo sviluppo animale
- 44 Neuroni, glia e sistema nervoso
- 45 I sistemi sensoriali
- 46 Il sistema nervoso dei mammiferi: struttura e funzioni superiori
- 47 Il sistema muscolo-scheletrico
- 48 Gli scambi gassosi
- 49 Il sistema circolatorio
- 50 Nutrizione, digestione, assorbimento
- 51 Il bilancio idrosalino e l'escrezione dell'azoto
- 52 Il comportamento animale

VOLUME 6 L'ecologia

PARTE DECIMA L'ecologia

- 53 L'ambiente e la biogeografia
- 54 Ecologia delle popolazioni
- 55 Le interazioni tra le specie
- 56 Ecologia delle comunità
- 57 Gli ecosistemi
- 58 Biodiversità e biologia della conservazione

VOLUME Elementi di biologia e genetica

PARTE PRIMA La scienza della vita e le sue basi chimiche (Capitoli 1 - 4)

PARTE SECONDA La cellula (Capitoli 5 - 7)

PARTE TERZA Le cellule e l'energia (Capitoli 8 - 10)

PARTE QUARTA I geni e l'ereditarietà (Capitoli 11 - 16)

Indice generale

PARTE PRIMA

La scienza della vita e le sue basi chimiche



UN CASO DA VICINO

Coralli in acque calde 1

► Animazione 1.1

L'uso della metodologia scientifica 13
Using Scientific Methodology

► Attività 1.1

La gerarchia dell'organizzazione
biologica 11
The Hierarchy of Biological Organization

► Media Clip 1.1

I lemuri saltellanti 10
Leaping Lemurs

UN CASO DA VICINO

Coralli in acque calde 14

L'ESPERIMENTO 14

LAVORARE CON I DATI 15

1

Lo studio della vita

1.1 Gli organismi viventi condividono somiglianze e origine in comune 2

La vita è comparsa dalla materia inanimata attraverso l'evoluzione chimica 3

La struttura cellulare si è evoluta nell'antenato comune 3

La fotosintesi permette ad alcuni organismi di catturare energia dal Sole 5

L'informazione biologica è contenuta in un linguaggio genetico comune a tutti gli organismi 5

Le popolazioni di tutti gli organismi viventi si evolvono 7

I biologi ricostruiscono la genealogia evolutiva della vita 8

La specializzazione e la diversificazione cellulare sono alla base della vita pluricellulare 10

Gli organismi estraggono energia e materiali di partenza 10

Gli organismi viventi devono regolare il loro ambiente interno 10

Gli organismi viventi interagiscono 11

1.2 I biologi studiano la vita attraverso gli esperimenti che mettono alla prova le ipotesi 12

Osservare e quantificare sono competenze importanti 12

I metodi scientifici combinano l'osservazione, la sperimentazione e la logica 13

Un buon esperimento deve poter contraddire le ipotesi 13

I metodi statistici sono strumenti scientifici fondamentali 15

In biologia le scoperte si possono generalizzare 16

Non tutte le forme di indagine sono scientifiche 16

1.3 La comprensione della biologia è importante per la salute, il benessere e per le politiche di interesse pubblico 17

L'agricoltura moderna dipende dalla biologia 17

La biologia costituisce la base della medicina applicata 17

La biologia può indirizzare le politiche pubbliche 18

La biologia è fondamentale per comprendere gli ecosistemi 18

La biologia ci permette di capire, godere e apprezzare la biodiversità 19

IL CAPITOLO IN SINTESI 21

I concetti in pratica 22


UN CASO DA VICINO
Sulle tracce dei dinosauri 23

 ► **Animazione 2.1**

 Formazione del legame chimico **29**
Chemical Bond Formation

 ► **Attività 2.1**

 Gli orbitali elettronici **28**
Electron Orbitals

 ► **Media Clip 2.1**

 La canzone degli elementi **24**
The Elements Song
UN CASO DA VICINO
Determinazione della provenienza della carne nei Big Mac dall'analisi isotopica 26
L'ESPERIMENTO 26
LAVORARE CON I DATI 27
2

Piccole molecole e chimica della vita

2.1 La struttura atomica spiega le proprietà della materia 24

 Cosa sono gli atomi? **24**

 Un elemento è formato da atomi di un unico tipo **24**

 Ogni elemento ha un numero specifico di protoni **24**

 Il numero di neutroni differisce da un isotopo all'altro **25**

 Il comportamento degli elettroni determina i legami chimici e la loro geometria **27**

2.2 Gli atomi si legano fra loro per formare le molecole 29

 I legami covalenti consistono nella condivisione di coppie di elettroni **30**

 Le attrazioni ioniche sono di tipo elettrostatico **32**

 Si possono formare legami idrogeno fra molecole con legami covalenti polari o al loro interno **33**

 Le interazioni idrofobiche aggregano le molecole apolari **33**

 Le forze di van der Waals comportano contatti tra gli atomi **34**

2.3 I legami fra gli atomi si modificano nelle reazioni chimiche 34

2.4 L'acqua è fondamentale per la vita 36

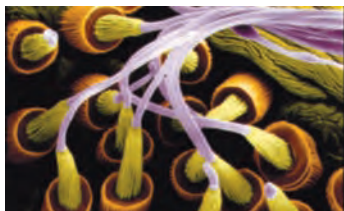
 L'acqua ha una struttura speciale e delle proprietà particolari **36**

 Le reazioni tipiche della vita avvengono in soluzioni acquose **37**

 Le soluzioni acquose possono essere acide o basiche **38**

IL CAPITOLO IN SINTESI 41

I concetti in pratica 42

PARTE PRIMA**La scienza della vita e le sue basi chimiche****UN CASO DA VICINO**

La tessitura della tela 43

▶ **Animazione 3.1**

Proteine, carboidrati e lipidi **44**
Proteins, Carbohydrates, and Lipids

▶ **Attività 3.1**

Gruppi funzionali **44**
Functional Groups

▶ **Attività 3.2**

Le caratteristiche degli amminoacidi **48**
Features of Amino Acids

▶ **Attività 3.3**

Forme del glucosio **57**
Forms of Glucose

▶ **Attività 3.4**

Simulazione della costruzione
 di macromolecole **64**
Macromolecule Building Simulation

▶ **Media Clip 3.1**

Strutture proteiche in 3D **52**
Protein Structures in 3D

UN CASO DA VICINO

Creare la seta di ragno 46

L'ESPERIMENTO 46

LAVORARE CON I DATI 46

L'ESPERIMENTO

La struttura primaria determina la struttura
 terziaria **53**

LAVORARE CON I DATI

La struttura primaria determina la struttura
 terziaria **54**

3**Le proteine, i carboidrati e i lipidi****3.1 Le macromolecole caratterizzano gli organismi viventi 44**

I gruppi funzionali determinano la struttura delle macromolecole **44**

La struttura delle macromolecole è in stretto rapporto con la loro funzione **45**

Le macromolecole per lo più si formano per condensazione e si degradano per idrolisi **47**

3.2 La funzione di una proteina dipende dalla sua struttura tridimensionale 48

I legami tra monomeri delle proteine formano le macromolecole **48**

I legami peptidici formano l'ossatura portante di una proteina **49**

La sequenza amminoacidica è la struttura primaria di una proteina **50**

La struttura secondaria di una proteina dipende dalla formazione di legami idrogeno **50**

La struttura terziaria di una proteina si forma tramite curvature e ripiegature **52**

La struttura quaternaria di una proteina consiste di subunità **53**

La forma e la chimica della superficie contribuiscono alla funzione delle proteine **53**

Le condizioni ambientali influenzano la struttura delle proteine **54**

La forma delle proteine può cambiare **55**

Gli chaperon molecolari aiutano le proteine ad assumere la propria conformazione
 specifica **56**

3.3 Gli zuccheri semplici sono l'unità strutturale di base dei carboidrati 57

I monosaccaridi sono zuccheri semplici **57**

I legami glicosidici uniscono i monosaccaridi tra loro **58**

I polisaccaridi accumulano energia e servono come materiali strutturali **58**

I carboidrati chimicamente modificati contengono gruppi funzionali aggiuntivi **59**

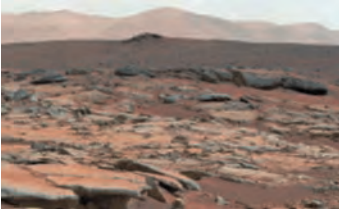
3.4 I lipidi sono definiti in base alla loro solubilità, più che dalla loro struttura chimica 61

I grassi e gli oli sono trigliceridi **62**

I fosfolipidi costituiscono le membrane biologiche **63**

Alcuni lipidi svolgono compiti di conversione energetica, regolazione e protezione **63**

IL CAPITOLO IN SINTESI 65**I concetti in pratica 66**



UN CASO DA VICINO

Alla ricerca della vita 69

► Animazione 4.1
Acidi nucleici 70
Nucleic Acids

► Animazione 4.2
L'esperimento di Pasteur 75
Pasteur's Experiment

► Animazione 4.3
Sintesi di molecole prebiotiche 77
Synthesis of Prebiotic Molecules

► Attività 4.1
Componenti costitutivi
degli acidi nucleici 70
Nucleic Acid Building Blocks

► Attività 4.2
Struttura del DNA 72
DNA Structure

► Media Clip 4.1
Mattoncini di DNA dallo spazio 78
DNA Building Blocks from Space

UN CASO DA VICINO

Riusciremo a trovare le tracce di vita su Marte? 79

L'ESPERIMENTO 79

LAVORARE CON I DATI 79

L'ESPERIMENTO

Prove contro la generazione spontanea della vita 76

L'ESPERIMENTO

Le molecole biologiche potrebbero essersi formate dagli elementi chimici presenti nell'atmosfera primordiale della Terra? 77

4

Gli acidi nucleici e l'origine della vita

4.1 La struttura degli acidi nucleici determina le loro funzioni 70

Gli acidi nucleici sono macromolecole informative 70

L'appaiamento delle basi avviene sia nel DNA sia nell'RNA 71

Il DNA veicola le informazioni e si esprime attraverso l'RNA 72

La sequenza di basi del DNA rivela parentele evolutive 73

I nucleotidi svolgono altri ruoli importanti 74

4.2 Le molecole biologiche di piccole dimensioni hanno avuto origine sulla Terra primordiale 74

Gli organismi viventi non provengono ripetutamente dalla natura inanimata 75

La vita cominciò nell'acqua 75

Esperimenti di sintesi prebiotica simulano la Terra primordiale 76

La vita potrebbe essere venuta dallo spazio extraterrestre 78

4.3 Le macromolecole della vita hanno avuto origine da molecole più piccole 80

Le molecole complesse potrebbero essersi formate a partire da quelle più semplici sulla Terra primordiale 80

L'RNA potrebbe essere stato il primo catalizzatore biologico 80

4.4 Le cellule hanno avuto origine da unità costitutive molecolari 82

Esperimenti che indagano sull'origine delle cellule 82

Alcune cellule primitive hanno lasciato un'impronta fossile 83

IL CAPITOLO IN SINTESI 84

I concetti in pratica 85

PARTE SECONDA

La cellula



UN CASO DA VICINO

Protezione solare naturale 87

► Animazione 5.1

L'apparato di Golgi 100

The Golgi Apparatus

► Attività 5.1

La vita in scala 88

The Scale of Life

► Attività 5.2

Conosci le tue tecniche 90

Know Your Techniques

► Attività 5.3

Un tour nelle cellule eucariotiche 94

Eukaryotic Cell Tour

► Attività 5.4

La digestione lisosomiale 101

Lysosomal Digestion

► Media Clip 5.1

La vita interna di una cellula 96

The Inner Life of a Cell

UN CASO DA VICINO

Alla scoperta di un nuovo organulo: il tannosoma 104

L'ESPERIMENTO 104

LAVORARE CON I DATI 105

L'ESPERIMENTO

Il ruolo dei microfilamenti nel movimento cellulare – dimostrazione di una relazione causa-effetto in biologia 110

LAVORARE CON I DATI

Il ruolo dei microfilamenti nel movimento cellulare – dimostrazione di una relazione causa-effetto in biologia 110

STRUMENTI DI RICERCA

Per osservare le cellule 90

STRUMENTI DI RICERCA

Il frazionamento cellulare 95

5

Le cellule: unità operative della vita

5.1 Le cellule sono le unità fondamentali della vita 88

La dimensione delle cellule è limitata dal rapporto tra superficie e volume 88

I microscopi rivelano le caratteristiche delle cellule 89

La membrana plasmatica forma la superficie esterna di ogni cellula 89

Le cellule si classificano come procariotiche o eucariotiche 91

5.2 Le cellule procariotiche sono le cellule più semplici 92

Quali sono le caratteristiche delle cellule procariotiche? 92

Alcuni procarioti sono dotati di strutture specializzate 93

5.3 Le cellule eucariotiche contengono organuli 94

La compartimentazione è la chiave del funzionamento della cellula eucariotica 94

Gli organuli possono essere studiati al microscopio o isolati per analizzarli chimicamente 94

I ribosomi sono macchinari per la sintesi proteica 95

Il nucleo contiene la maggior parte delle informazioni genetiche 95

Il sistema di endomembrane è un gruppo di organuli collegati 98

Alcuni organuli trasformano l'energia 101

Esistono diversi altri organuli racchiusi da membrane 103

Il citoscheletro è importante per la struttura della cellula e il suo movimento 105

I biologi possono modificare sperimentalmente i sistemi viventi per stabilire rapporti causa-effetto 109

5.4 Le strutture extracellulari ricoprono un ruolo importante 111

Cos'è la parete cellulare vegetale? 111

Negli animali la matrice extracellulare sostiene le funzioni dei tessuti 111

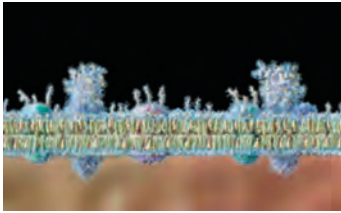
5.5 Le cellule eucariotiche si sono evolute in vari passaggi 112

Le membrane interne e l'involucro nucleare sono probabilmente derivati dalla membrana plasmatica 113

Alcuni organuli si sono formati per endosimbiosi 113

IL CAPITOLO IN SINTESI 114

I concetti in pratica 115



UN CASO DA VICINO

Il sudore e le membrane 117

► Animazione 6.1

Trasporto passivo 125
Passive Transport

► Animazione 6.2

Trasporto attivo 131
Active Transport

► Animazione 6.3

Endocitosi ed esocitosi 134
Endocytosis and Exocytosis

► Attività 6.1

Il modello a mosaico fluido 118
The Fluid Mosaic Model

► Attività 6.2

Simulazione della composizione
del doppio strato lipidico 119
Lipid Bilayer Composition Simulation

► Attività 6.3

Giunzioni delle cellule animali 124
Animal Cell Junctions

► Attività 6.4

Simulazione del trasporto
di membrana 129
Membrane Transport Simulation

► Media Clip 6.1

Un'ameba si alimenta per fagocitosi 134
An Amoeba Eats by Phagocytosis

UN CASO DA VICINO

**Le acquaporine fanno aumentare
la permeabilità della membrana
all'acqua 131**

L'ESPERIMENTO 130

LAVORARE CON I DATI 131

STRUMENTI DI RICERCA

La tecnica del criodecappaggio mette
in evidenza le proteine di membrana 120

L'ESPERIMENTO

La diffusione rapida delle proteine
di membrana 121

6

Le membrane cellulari

6.1 Le membrane biologiche sono doppi strati proteico-lipidici 118

I lipidi costituiscono il tessuto strutturale idrofobico della membrana 119

Le proteine di membrana hanno distribuzione asimmetrica 119

Le membrane sono in costante cambiamento 121

I carboidrati della membrana plasmatica fungono da siti di riconoscimento 121

6.2 La membrana cellulare è importante per l'adesione e il riconoscimento tra cellule 122

Il riconoscimento e l'adesione cellulare sono determinati da proteine e carboidrati della superficie cellulare 123

Tre tipi di giunzioni cellulari mettono in connessione cellule adiacenti 123

Le membrane cellulari aderiscono alla matrice extracellulare 124

6.3 Le sostanze possono attraversare le membrane grazie a processi passivi 125

La diffusione è un processo dovuto ai moti molecolari casuali che tende a uno stato di equilibrio 125

La diffusione semplice avviene attraverso il doppio strato fosfolipidico 126

L'osmosi è la diffusione dell'acqua attraverso le membrane 126

Le proteine canale possono coadiuvare la diffusione 128

Le proteine di trasporto coadiuvano la diffusione legandosi alle sostanze 129

6.4 I processi di trasporto attivi attraverso le membrane richiedono energia 130

Il trasporto attivo è direzionale 131

I sistemi di trasporto attivo si differenziano rispetto alla fonte di energia 132

6.5 Le molecole di grandi dimensioni entrano ed escono dalle cellule tramite vescicole 134

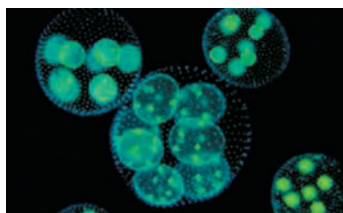
Le macromolecole e le particelle entrano nella cellula per endocitosi 134

L'endocitosi mediata da recettori è molto specifica 134

L'esocitosi trasferisce materiali fuori dalla cellula 135

IL CAPITOLO IN SINTESI 137

I concetti in pratica 138

PARTE SECONDA**La cellula****UN CASO DA VICINO****Segnali di attaccamento 139**▶ **Animazione 7.1**

Una via di trasduzione del segnale **145**
A Signal Transduction Pathway

▶ **Animazione 7.2**

Trasduzione del segnale e tumori **146**
Signal Transduction and Cancer

▶ **Attività 7.1**

Sistemi di segnalazione cellulare **140**
Chemical Signaling Systems

▶ **Attività 7.2**

Simulazione di segnalazione
 e amplificazione cellulare **151**
*Cell Signaling and Amplification
 Simulation*

▶ **Attività 7.3**

Revisione dei concetti: la segnalazione
 nelle cellule **157**
Concept Matching: Signaling in Cells

▶ **Media Clip 7.1**

Aggregati di amebe sociali **155**
Social Amoebas Aggregate on Cue

UN CASO DA VICINO

**Per gli esseri umani, l'ossitocina
 è il segnale della «fiducia»?** **152**

L'ESPERIMENTO **152**

LAVORARE CON I DATI **153**

7**La comunicazione cellulare
 e la pluricellularità****7.1 I segnali e la segnalazione condizionano la funzione
 cellulare 140**

Le cellule ricevono vari tipi di segnali **140**

Una via di trasduzione del segnale si compone di un segnale, di un recettore
 e delle relative risposte **141**

**7.2 I recettori si legano ai segnali per innescare una risposta
 cellulare 142**

I recettori che riconoscono segnali chimici hanno siti di legame specifici **142**

I recettori si possono classificare per posizione e funzione **143**

I recettori intracellulari sono situati nel citoplasma o nel nucleo **145**

7.3 La risposta a un segnale si diffonde nella cellula 146

La cellula amplifica la sua risposta al legame con il ligando **146**

I secondi messaggeri possono amplificare i segnali tra i recettori e le molecole
 bersaglio **147**

La trasduzione del segnale è strettamente regolata **150**

7.4 In risposta ai segnali le cellule si modificano in vari modi 150

I canali ionici si aprono in risposta a segnali **150**

L'attività degli enzimi cambia in risposta ai segnali **151**

I segnali possono avviare la trascrizione del DNA **152**

**7.5 Le cellule adiacenti di un organismo pluricellulare possono
 comunicare direttamente 153**

Come comunicano direttamente le cellule animali? **154**

Le cellule vegetali comunicano tramite i plasmodesmi **154**

Negli organismi attuali troviamo indizi sull'evoluzione delle interazioni tra cellule
 e sulla pluricellularità **154**

IL CAPITOLO IN SINTESI 157**I concetti in pratica 158**

PARTE TERZA

Le cellule e l'energia



UN CASO DA VICINO

Il funzionamento dell'aspirina 159

► Animazione 8.1

Catalisi da enzima 175
Enzyme Catalysis

► Animazione 8.2

Regolazione allosterica degli enzimi 176
Allosteric Regulation of Enzymes

► Attività 8.1

L'ATP e le reazioni accoppiate 165
ATP and Coupled Reactions

► Attività 8.2

Variazioni di energia libera 169
Free Energy Changes

► Attività 8.3

Simulazione di un sistema 173
System Simulation

► Media Clip 8.1

Bioluminescenza in acqua profonde 165
Bioluminescence in the Deep Sea

UN CASO DA VICINO

**I farmaci antinfiammatori
come inibitori di enzimi 174**

L'ESPERIMENTO 174

LAVORARE CON I DATI 174

8

Energia, enzimi
e metabolismo**8.1 I principi fisici alla base delle trasformazioni biologiche di energia 160**

Esistono due tipi principali di energia 160

Esistono due tipi principali di metabolismo 160

La prima legge della termodinamica: l'energia non si crea né si distrugge 161

La seconda legge della termodinamica: il disordine tende ad aumentare 161

Le reazioni chimiche liberano o assorbono energia 162

Esiste una relazione tra equilibrio chimico ed energia libera 163

8.2 Il ruolo dell'ATP nell'energetica biochimica 164

L'idrolisi di ATP libera energia 164

L'ATP accoppia le reazioni endoergoniche a quelle esoergoniche 165

8.3 Gli enzimi accelerano le trasformazioni biochimiche 166

Per accelerare una reazione bisogna superare una barriera energetica 167

Gli enzimi hanno siti attivi dove si legano a reagenti specifici 168

Gli enzimi abbassano la barriera energetica ma non influenzano l'equilibrio 169

8.4 Gli enzimi aggregano substrati innescando reazioni 169

Gli enzimi sono capaci di orientare i substrati 170

Gli enzimi sono capaci di indurre tensione nel substrato 170

Gli enzimi possono aggiungere temporaneamente dei gruppi chimici ai substrati 170

La struttura molecolare determina la funzione enzimatica 170

Non tutti gli enzimi sono proteine 171

Alcuni enzimi richiedono altre molecole per funzionare 171

La concentrazione del substrato influenza la velocità di reazione 172

8.5 Le attività enzimatiche possono essere regolate 172

Gli enzimi possono essere regolati tramite inibitori 173

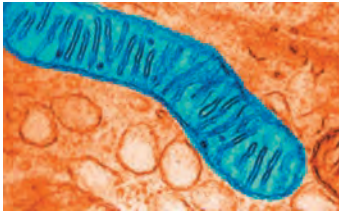
Gli enzimi allosterici sono controllati tramite variazioni di forma 176

Molte vie metaboliche sono regolate per effetto allosterico 177

Molti enzimi sono regolati tramite fosforilazione reversibile 177

Gli enzimi sono influenzati dall'ambiente 177

IL CAPITOLO IN SINTESI 179**I concetti in pratica 180**

PARTE TERZA**Le cellule e l'energia****UN CASO DA VICINO**

Una questione di peso 183

▶ **Animazione 9.1**

Il trasporto di elettroni e la sintesi di ATP **192**
Electron Transport and ATP Synthesis

▶ **Animazione 9.2**

Due esperimenti che dimostrano il meccanismo della chemiosmosi **193**
Two Experiments Demonstrate the Chemiosmotic Mechanism

▶ **Attività 9.1**

Glicolisi e fermentazione **186**
Glycolysis and Fermentation

▶ **Attività 9.2**

Vie energetiche nelle cellule **187**
Energy Pathways in Cells

▶ **Attività 9.3**

Il ciclo dell'acido citrico **189**
The Citric Acid Cycle

▶ **Attività 9.4**

La catena respiratoria **191**
Respiratory Chain

▶ **Attività 9.5**

Simulazione del trasporto di elettroni **192**
Electron Transport Simulation

▶ **Attività 9.6**

Livelli energetici **198**
Energy Levels

▶ **Attività 9.7**

Regolazione delle vie energetiche **200**
Regulation of Energy Pathways

▶ **Media Clip 9.1**

L'ATP sintasi in movimento **195**
ATP Synthase in Motion

UN CASO DA VICINO

Mitocondri, genetica, obesità 194

L'ESPERIMENTO 194

LAVORARE CON I DATI 194

L'ESPERIMENTO

Dimostrazione sperimentale del meccanismo chemiosmotico **193**

9**I processi di estrazione dell'energia chimica****9.1 Le cellule ricavano energia chimica dall'ossidazione del glucosio 184**

Come fanno le cellule a ottenere energia dal glucosio? **184**

Le reazioni redox trasferiscono elettroni ed energia **185**

Il coenzima NAD⁺ è un trasportatore di elettroni fondamentale per le reazioni redox **185**

Una panoramica: come ricavare energia dal glucosio **186**

9.2 In presenza di ossigeno, il glucosio viene totalmente ossidato 187

Nella glicolisi, il glucosio si ossida parzialmente e si libera una parte dell'energia **187**

L'ossidazione del piruvato collega la glicolisi con il ciclo dell'acido citrico **188**

Il ciclo dell'acido citrico completa l'ossidazione del glucosio formando CO₂ **189**

L'ossidazione del piruvato e il ciclo dell'acido citrico sono regolati dalla concentrazione delle sostanze di partenza **189**

9.3 La fosforilazione ossidativa forma ATP 190

Quali sono i passaggi della fosforilazione ossidativa? **190**

La catena respiratoria trasferisce elettroni e protoni, liberando energia **190**

L'ATP si forma dalla chemiosmosi **191**

Dimostrazione sperimentale della chemiosmosi **192**

Alcuni microrganismi usano accettori di elettroni diversi da O₂ **195**

9.4 In assenza di ossigeno, parte dell'energia viene ricavata dal glucosio 196

La respirazione cellulare produce energia in quantità molto maggiore rispetto alla fermentazione **197**

L'impermeabilità dei mitocondri a NADH riduce la produzione di ATP **197**

9.5 Le vie metaboliche sono correlate e regolate 198

Il catabolismo e l'anabolismo sono collegati **198**

Il catabolismo e l'anabolismo sono integrati **199**

Le vie metaboliche sono dei sistemi regolati **200**

IL CAPITOLO IN SINTESI 202**I concetti in pratica 203**


UN CASO DA VICINO
Il sistema FACE 205
► Animazione 10.1

 Origine dell'ossigeno prodotto dalla fotosintesi **207**
The Source of the Oxygen Produced by Photosynthesis
► Animazione 10.2

 Fotofosforilazione **213**
Photophosphorylation
► Animazione 10.3

 Mappare il percorso di CO₂ **215**
Tracing the Pathway of CO₂
► Attività 10.1

 Il ciclo di Calvin **216**
The Calvin Cycle
► Attività 10.2

 Morfologia delle foglie nelle piante C₃ e C₄ **219**
C₃ and C₄ Leaf Anatomy
► Media Clip 10.1

 Cloroplasti da vicino **218**
Chloroplasts in Close-Up
UN CASO DA VICINO
Qual è la chimica della fotosintesi, e come verrà modificata dall'aumento di CO₂ atmosferico? 207
L'ESPERIMENTO 207
LAVORARE CON I DATI 207
L'ESPERIMENTO

 Mappare il percorso di CO₂ **214**
LAVORARE CON I DATI

 Mappare il percorso di CO₂ **215**
10

La fotosintesi: energia dalla luce solare

10.1 La fotosintesi utilizza la luce per produrre carboidrati 206

 La fotosintesi comprende luce e scambi gassosi **206**

 Esperimenti con gli isotopi mostrano che nella fotosintesi ossigenica O₂ proviene da H₂O **206**

 La fotosintesi segue due percorsi **208**

10.2 La fotosintesi trasforma l'energia luminosa in energia chimica 209

 L'energia luminosa viene assorbita dalla clorofilla e da altri pigmenti **209**

 L'assorbimento della luce produce cambiamenti fotochimici **211**

 La riduzione porta alla formazione di ATP e NADPH **211**

 L'ATP prodotto con la fotofosforilazione si ottiene per chemiosmosi **212**

10.3 L'energia chimica catturata nella fotosintesi viene sfruttata per la sintesi dei carboidrati 214

 Come furono scoperte le tappe della sintesi di carboidrati? **214**

 Il ciclo di Calvin è composto da tre processi **215**

 La luce stimola il ciclo di Calvin **217**

10.4 Le piante hanno adattato la fotosintesi alle condizioni ambientali 217

 In che modo alcune piante aggirano i limiti della fissazione di CO₂? **218**

 La fotorespirazione avviene nelle piante C₃ ma non nelle C₄ **219**

 Anche le piante CAM usano la PEP carbossilasi **220**

10.5 La fotosintesi è una parte integrante del metabolismo vegetale 221

 La fotosintesi interagisce con altre vie metaboliche **221**

IL CAPITOLO IN SINTESI 223

I concetti in pratica 224

■ Fonti delle illustrazioni 226

■ Indice analitico A1

Scarica **GUARDA!**
e inquadra qui
per vedere
le animazioni e i video
di questo capitolo



La compartimentazione è una delle caratteristiche principali di queste cellule vegetali, ognuna dotata di nucleo e di vari cloroplasti verdi.

▶ UN CASO DA VICINO

Protezione solare naturale

La luce solare svolge un ruolo cruciale per la vita, perché fornisce l'energia che una volta trasformata viene immagazzinata come energia chimica nelle piante, tramite il processo della fotosintesi. Quando mangiamo, l'energia contenuta nei legami chimici del cibo proviene fondamentalmente dal Sole. Ma la luce solare ha anche un effetto collaterale dannoso: la sua componente nell'ultravioletto, altamente energetica, danneggia il materiale genetico, cioè il DNA. Anche senza conoscere nel dettaglio questi processi chimici, le persone si premurano di minimizzare l'esposizione ad eccessiva radiazione solare, rimanendo all'ombra o applicando sulla pelle protezione solare chimica. Per ridurre il danno da radiazione solare sugli organismi, esiste anche un meccanismo biologico che si è evoluto nel tempo. In moltissimi animali, all'interno delle cellule, unità fondamentali della vita, vengono prodotti dei pigmenti melanici, marrone scuro o neri. Questi pigmenti melanici assorbono la luce ultravioletta e così proteggono il DNA.

Negli umani, la melanina viene prodotta in particolari cellule dell'epidermide chiamate melanociti. Gli esseri umani si sono prima evoluti in Africa, e l'intensa luce solare tipica delle zone vicine all'equatore ha agito come agente di selezione evolutiva per lo sviluppo di un alto numero di melanociti. Quando parte di queste popolazioni di carnagione scura sono migrate verso regioni più settentrionali, dove la luce solare non è così intensa, la pressione selettiva per i melanociti si è andata riducendo, e nell'arco di millenni i cambiamenti genetici hanno portato a una riduzione dei melanociti nelle varie progenie, portando a carnagioni più chiare. In queste persone, l'esposizione a luce solare intensa porta

a un aumento nella produzione di melanina, comportando come reazione la ben nota abbronzatura.

I melanociti sono cellule specializzate che si trovano nell'epidermide ma non negli organi interni. Torneremo sul processo che permette alle cellule di avere funzioni differenti nei prossimi capitoli, ma possiamo avere specializzazione anche all'interno del singolo melanocita. La melanina viene prodotta all'interno di uno specifico compartimento cellulare: il melanosoma. Questi compartimenti possono essere espulsi dai melanociti e trasferiti ad altre cellule epidermiche, che quindi possono arricchirsi anch'esse di pigmenti. Questo processo si svolge spontaneamente nelle persone di carnagione scura, mentre nelle persone di carnagione più chiara viene stimolato dall'esposizione a intensi livelli di luce solare.

Il fatto che la chimica della vita abbia luogo all'interno delle cellule, e in alcuni casi all'interno di compartimenti specializzati in esse contenute, è un concetto fondamentale della biologia.



I pigmenti sono compartimentati in tutti i tipi di cellule?

5.1 | Le cellule sono le unità fondamentali della vita

Nel ► Capitolo 1 abbiamo introdotto alcune delle caratteristiche della vita: la complessità chimica, la crescita e la riproduzione, la capacità di riadattare sostanze provenienti dall'ambiente, la capacità di introdurre ed espellere sostanze specifiche dall'organismo. Ognuna di queste è presente nelle cellule. Così come gli atomi sono i mattoni della chimica, le cellule sono i mattoni della vita.

Concetti chiave

- La teoria cellulare afferma che la cellula sia l'unità più piccola della vita, che di cellule siano composti tutti gli organismi viventi, e che le cellule provengano da altre cellule.
- Il microscopio permette di esaminare visivamente le cellule.
- Le membrane forniscono struttura alla cellula, permettendole di mantenere l'omeostasi e di comunicare con le altre cellule.

La **teoria cellulare** è un importante principio unificante della biologia che si basa su tre enunciati primari:

- la cellula è l'unità fondamentale della vita;
- tutti gli organismi viventi sono composti da cellule;
- tutte le cellule derivano da cellule preesistenti.

Alla teoria cellulare originale, formulata per la prima volta nel 1838, si deve aggiungere:

- le cellule attuali discendono da un antenato comune.

Le cellule contengono l'acqua e le altre molecole, grandi e piccole, che abbiamo esaminato nei ► Capitoli 2-4. Ogni cellula contiene almeno 10 000 tipi diversi di molecole, in buona parte presenti in molte copie. Le cellule usano queste molecole per trasformare la materia e l'energia, per reagire alle sollecitazioni dell'ambiente e per riprodursi.

La teoria cellulare ha tre importanti implicazioni.

- 1 Studiare la biologia cellulare significa, in un certo senso, studiare la vita. I principi che sottostanno alle funzioni di ogni singola cellula di un batterio sono simili a quelli che governano i circa 60 000 miliardi di cellule del nostro corpo.
- 2 La vita non subisce interruzioni. Tutte le cellule nel nostro corpo sono derivate da un'unica cellula, un uovo fecondato (**zigote**). Lo zigote viene dalla fusione di due cellule, uno spermatozoo e un uovo, provenienti dai nostri genitori. Le cellule del corpo dei nostri genitori sono a loro volta derivate da quelle dei loro genitori, e così via attraverso le generazioni e l'evoluzione fino ad arrivare alla prima cellula vivente.
- 3 L'origine della vita sulla Terra fu segnata dalla formazione delle prime cellule (► Capitolo 4).

Anche le più grandi creature sulla Terra sono costituite da cellule, ma queste sono solitamente troppo piccole per essere viste a occhio nudo. Perché le cellule sono così piccole?

■ La dimensione delle cellule è limitata dal rapporto tra superficie e volume

Le cellule sono quasi sempre minuscole. Nel 1665 Robert Hooke stimò che in poco più di 5 centimetri quadrati di

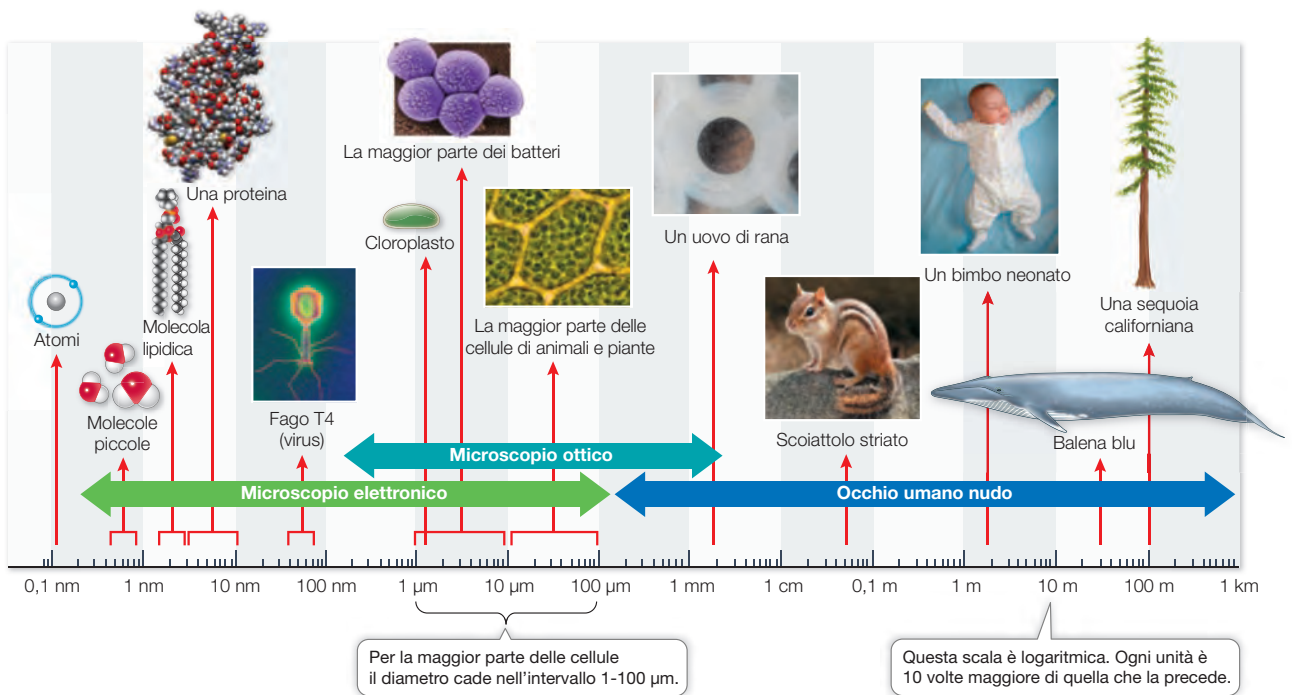
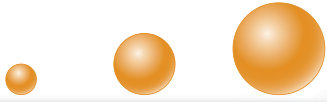


Figura 5.1 La vita in scala Su una scala logaritmica sono riportate per confronto le dimensioni delle molecole, delle cellule e degli organismi pluricellulari.



Diametro	2 μm	20 μm	200 μm
Area della superficie $4 \pi r^2$	12,6 μm^2	1260 μm^2	126.000 μm^2
Volume $\frac{4}{3} \pi r^3$	4,2 μm^3	4200 μm^3	4.200.000 μm^3
Rapporto superficie/volume	3,0:1	0,3:1	0,003:1

Figura 5.2 Perché le cellule sono piccole Quando un oggetto si ingrandisce, il suo volume aumenta più rapidamente della sua superficie. Per funzionare, le cellule devono mantenere un rapporto superficie-volume elevato. Ciò spiega il motivo per cui i grandi organismi sono composti da tante piccole cellule piuttosto che da poche ed enormi.

sughero, esaminati con la lente d'ingrandimento, ci fossero 1 259 712 000 cellule. Il diametro delle cellule varia da 1 a 100 micrometri (μm) circa. Esistono alcune eccezioni: le uova di uccello sono singole cellule enormi (in termini relativi) e alcuni tipi di alghe e batteri hanno singole cellule grandi abbastanza da essere visibili a occhio nudo (Figura 5.1).

La dimensione ridotta delle cellule è una necessità pratica che sorge dal cambiamento del **rapporto tra superficie e volume** di qualunque oggetto che si ingrandisca. Quando un oggetto aumenta di volume, aumenta anche l'estensione della sua superficie, ma non nella stessa misura (Figura 5.2). Questo è un fenomeno di grande importanza per la biologia. Per renderci conto della sua portata, poniamo che l'attività chimica svolta da una cellula sia commisurata al suo volume: la superficie determinerà la quantità di sostanze che possono entrare dall'ambiente esterno nella cellula e la quantità di prodotti di scarto che può esserne espulsa.

Quando una cellula aumenta di dimensioni, la sua attività chimica, e di conseguenza il fabbisogno di risorse e il ritmo di produzione di scarti, aumentano più velocemente rispetto alla sua area superficiale. (La superficie è bidimensionale, quindi aumenta in proporzione al quadrato del raggio, mentre il volume è tridimensionale e ha un incremento maggiore, cioè in proporzione al cubo del raggio.) Per di più le sostanze devono spostarsi da un punto all'altro all'interno della cellula: più piccola è, più facilmente questo avviene. Ciò spiega il motivo per cui grandi organismi devono essere composti da molte piccole cellule: esse devono avere un volume ridotto per poter mantenere un rapporto tra superficie e volume abbastanza elevato e un volume interno ideale. Disponendo di una vasta area superficiale dovuta a molte piccole cellule, gli organismi pluricellulari riescono a svolgere le numerose funzioni che sono necessarie per sopravvivere.

■ I microscopi rivelano le caratteristiche delle cellule

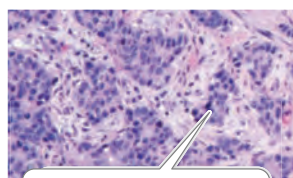
La maggior parte delle cellule non può essere vista a occhio nudo. I microscopi ci consentono di vedere le cellule e il loro contenuto subcellulare. La proprietà per cui è possibile distinguere i dettagli è detta **risoluzione**. Formalmente, per

risoluzione si intende la distanza minima dalla quale due oggetti devono essere separati per continuare a essere percepiti come distinti. Per l'occhio umano la risoluzione è di circa 0,2 mm (200 μm). Quasi tutte le cellule misurano meno di 200 μm e sono quindi invisibili a occhio nudo. I microscopi ingrandiscono e aumentano la risoluzione in modo che le cellule e le loro strutture interne si possano vedere con chiarezza (Figura 5.3).

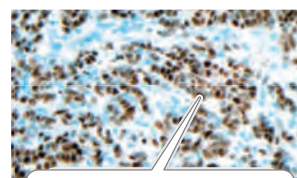
I microscopi appartengono essenzialmente a due tipologie: possono essere *ottici* ed *elettronici*, in base alle diverse forme di radiazione che usano (► Figura 5.3). Con il microscopio elettronico si ha una risoluzione migliore, ma le cellule si possono osservare soltanto da morte, poiché devono essere preparate per l'osservazione nel vuoto. Al contrario, si può usare il microscopio ottico per visualizzare cellule vive (per esempio con la microscopia a contrasto di fase, ► Figura 5.3).

Prima di entrare nei particolari della struttura cellulare, è utile prendere in considerazione i diversi usi della microscopia. Un intero ramo della medicina, l'anatomopatologia, applica molti metodi diversi di microscopia per contribuire all'analisi delle cellule e alla diagnosi delle malattie. Per esempio, un chirurgo può asportare dal corpo di una persona un tessuto che si sospetta sia canceroso. Un anatomopatologo potrebbe:

- esaminare il tessuto subito dopo il prelievo con la *microscopia a contrasto di fase* eventualmente accoppiata alla *microscopia a interferenza* per determinare la misura, la forma e la diffusione delle cellule;
- trattare il tessuto con un colorante non specifico ed esaminarlo con la *microscopia in campo chiaro* per far risaltare aspetti come la forma dei nuclei o le caratteristiche della divisione cellulare;
- esaminare il tessuto al microscopio elettronico per osservare strutture interne come i mitocondri o la cromatina (queste strutture sono descritte nel ► Paragrafo 5.3);
- trattare il tessuto con un colorante specifico ed esaminarlo al microscopio per individuare la presenza di proteine indicatori diagnostici di particolari tumori. I risultati possono influenzare le scelte terapeutiche.



Una colorazione aspecifica mostra il profilo degli ammassi di cellule del tumore al seno con i loro nuclei (viola scuro).



Una colorazione selettiva (marrone) mirata ai recettori di estrogeno mostra che essi sono molto concentrati nei nuclei delle cellule del seno.

■ La membrana plasmatica forma la superficie esterna di ogni cellula

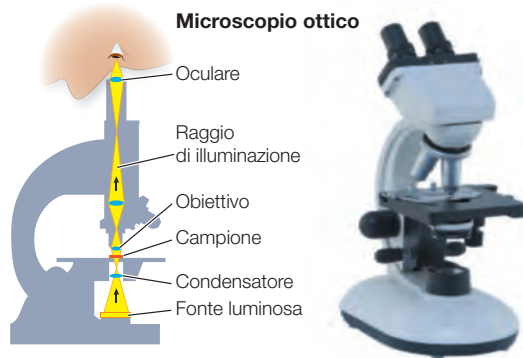
Mentre le differenze strutturali tra le cellule si possono osservare spesso grazie al microscopio ottico, la **membrana plasmatica** si vede meglio al microscopio elettronico. Questa sottilissima struttura forma la superficie esterna di ogni cellula e ha più o meno lo stesso spessore e la stessa com-

► STRUMENTI DI RICERCA

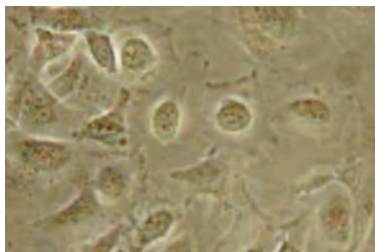
Figura 5.3 Per osservare le cellule Le sei immagini di questa pagina mostrano alcune tecniche usate nella microscopia ottica, mentre le tre immagini della pagina seguente sono state ottenute utilizzando microscopi elettronici. Tutte queste immagini raffigurano un tipo particolare di cellule in coltura conosciute come HeLa. Da notare che le immagini appaiono nella maggior parte

dei casi piatte e bidimensionali: invece bisogna tenere presente, guardandole, che le cellule sono oggetti tridimensionali.

► Attività 5.2 Conosci le tue tecniche Know Your Techniques

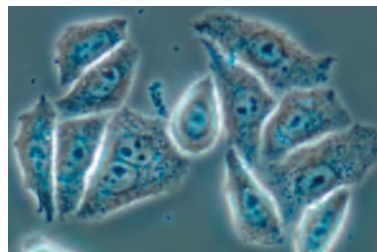


In un *microscopio ottico* si usano lenti di vetro e luce visibile per formare un'immagine. La risoluzione è di circa $0,2 \mu\text{m}$, cioè 1000 volte maggiore di quella dell'occhio umano. La microscopia ottica permette di visualizzare le dimensioni e la forma delle cellule, oltre ad alcune strutture cellulari interne. Le strutture interne sono difficili da distinguere con la luce visibile, quindi le cellule vengono spesso trattate chimicamente e colorate con varie tinte per far risaltare certe strutture aumentando il contrasto.



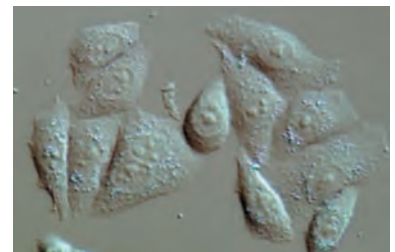
30 μm

Nella **microscopia in campo chiaro** si fa passare la luce direttamente attraverso le cellule. Se non è presente una pigmentazione naturale si ha poco contrasto e i dettagli restano indistinti, come in queste cellule umane.



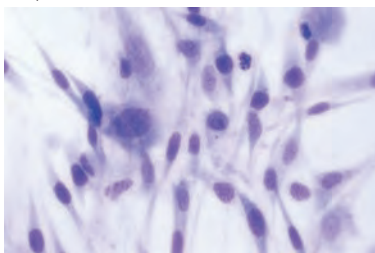
30 μm

Nella **microscopia a contrasto di fase** il contrasto nell'immagine viene aumentato esaltando le differenze nell'indice di rifrazione (la capacità di deviare la luce in base alla diversa densità), e quindi il chiaroscuro delle varie regioni cellulari.



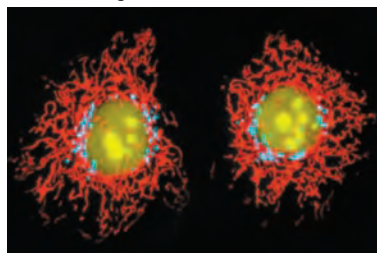
30 μm

La **microscopia differenziale a contrasto di interferenza** usa due raggi di luce polarizzata. Combinando le immagini, le cellule sembrano in rilievo, perché paiono proiettare un'ombra da un lato.



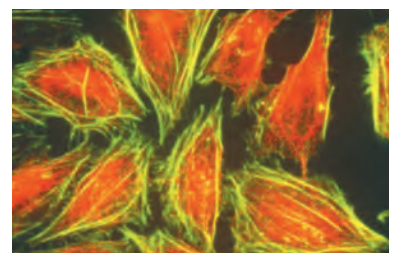
30 μm

Nella **microscopia con colorazione in campo chiaro** il contrasto viene accentuato da un colorante e si possono osservare dettagli altrimenti non visibili. I coloranti sono tra loro molto diversi come natura chimica e capacità di legarsi ai materiali cellulari, quindi offrono ampie possibilità di scelta.



20 μm

Nella **microscopia a fluorescenza** una sostanza a fluorescenza naturale presente nella cellula o un colorante fluorescente legato a sostanze cellulari specifiche vengono eccitati da un raggio luminoso, e viene osservata la luce emessa direttamente dalle sostanze fluorescenti a una lunghezza d'onda maggiore della luce incidente.



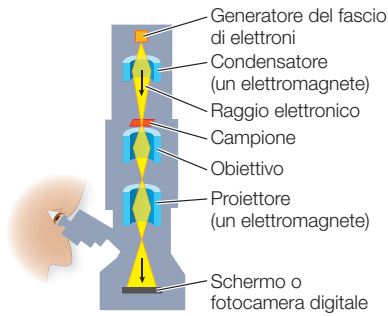
20 μm

La **microscopia confocale** usa materiali fluorescenti ma aggiunge un sistema di messa a fuoco sia della luce incidente che eccita le molecole fluorescenti, sia di quella che esse emettono, in modo da far coincidere i due piani di fuoco sulla cellula in uno solo. Il risultato è un'immagine bidimensionale più nitida rispetto a quelle al microscopio a fluorescenza standard.

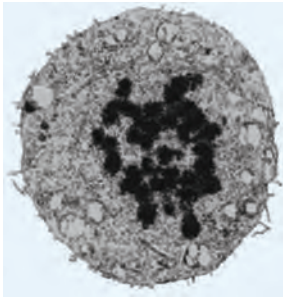
posizione molecolare in tutte le cellule. La membrana verrà descritta in maggior dettaglio nel ► Capitolo 6. Per ora ci basti sapere che è composta da un doppio strato fosfolipidico (► Paragrafo 3.4), nel quale sono inserite varie proteine. Le proteine legate alla membrana plasmatica sono molto diversificate, sia come costituenti molecolari che come funzione.

La membrana svolge molti compiti importanti.

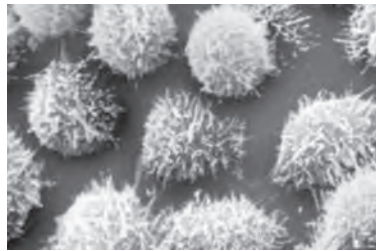
- La membrana plasmatica agisce come barriera selettivamente permeabile, ostacolando il passaggio di alcune sostanze e lasciandone altre entrare e uscire.
- Grazie alla regolazione dei meccanismi di transito che la riguardano, la membrana plasmatica consente alla cellula di mantenere un ambiente interno più o meno costante. Questo fenomeno, conosciuto come **omeostasi**, è

Microscopio elettronico a trasmissione

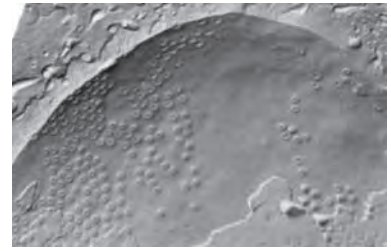
In un *microscopio elettronico* si utilizzano elettromagneti per mettere a fuoco un raggio elettronico su un oggetto, allo stesso modo in cui un microscopio ottico usa lenti di vetro per mettere a fuoco un raggio di luce. Visto che non possiamo vedere gli elettroni, il microscopio elettronico li dirige attraverso il vuoto fino a uno schermo fluorescente o a una fotocamera digitale per creare un'immagine visibile. La risoluzione dei microscopi elettronici è di circa 2 nm, cioè circa 100.000 volte maggiore di quella dell'occhio umano. Questa risoluzione permette di distinguere i particolari di molte strutture subcellulari.

10 μm

Nella **microscopia elettronica a trasmissione** (TEM) un raggio di elettroni viene focalizzato sul campione tramite magneti. Gli oggetti che assorbono elettroni appaiono più scuri. Gli elettroni che li attraversano sono evidenziati su uno schermo fluorescente.

20 μm

Nella **microscopia elettronica a scansione** (SEM) si dirigono gli elettroni sulla superficie del campione, dove causano l'emissione di altri elettroni che si rendono visibili su uno schermo. Si riesce a ottenere un'immagine tridimensionale della superficie del campione.

0,1 μm

Nella **microscopia con criodecappaggio** (*freeze fracture*) si congelano le cellule e si utilizza una lama per staccarle e aprirle lungo la linea di frattura, che spesso attraversa l'interno della membrana plasmatica e delle membrane interne. Le «protuberanze» che appaiono sono solitamente grandi proteine o aggregati inseriti dentro la membrana.

una caratteristica fondamentale della vita e sarà trattato in modo approfondito nel ► Capitolo 40.

- Facendo da confine con l'ambiente esterno, la membrana plasmatica è importante nella comunicazione con le cellule vicine e nella ricezione di segnali dall'ambiente. Descriveremo questa funzione nel ► Capitolo 7.
- La membrana plasmatica presenta spesso proteine sporgenti, responsabili dei legami e dell'adesione alle cellule vicine. Essa svolge quindi un importante ruolo strutturale e contribuisce alla forma della cellula.

■ Le cellule si classificano come procariotiche o eucariotiche

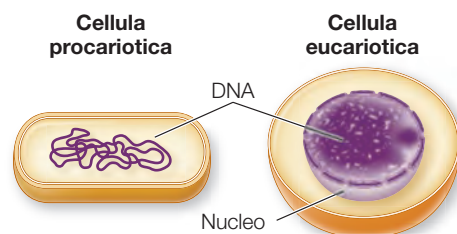
Come abbiamo appreso nel ► Paragrafo 1.1, i biologi classificano tutti gli esseri viventi in tre domini: *Archaea*, *Bacteria* ed *Eucharya* (archei, batteri ed eucarioti). Gli organismi compresi in archei e batteri sono chiamati collettivamente **procarioti** e hanno in comune un'organizzazione cellulare procariotica. In genere, una cellula procariotica non ha ripartizioni interne delimitate da membrane e, in particolare, è priva di un nucleo distinto. Le cellule ancestrali furono probabilmente simili ai procarioti attuali nell'organizzazione.

L'organizzazione cellulare eucariotica si trova negli appartenenti al dominio degli **eucarioti**, di cui fanno parte

protisti, piante, funghi e animali. Al contrario delle cellule procariotiche, quelle eucariotiche presentano compartimenti delimitati da membrane chiamati **organuli** (o **organelli**), il più importante dei quali è il **nucleo** cellulare, in cui è situata la gran parte del DNA e in cui ha inizio l'espressione genica.

Proprio come una cellula è un compartimento chiuso, che isola il suo contenuto dall'ambiente circostante, così ogni organulo costituisce un reparto in cui molecole e reazioni biochimiche rimangono separate dal resto della cellula.

Questa «divisione del lavoro» rende più controllabile ed efficiente l'attività cellulare, il che ha avuto grande importanza per l'evoluzione degli organismi complessi e contribuisce a spiegare la complessità delle cellule eucariotiche rispetto a quelle procariotiche.



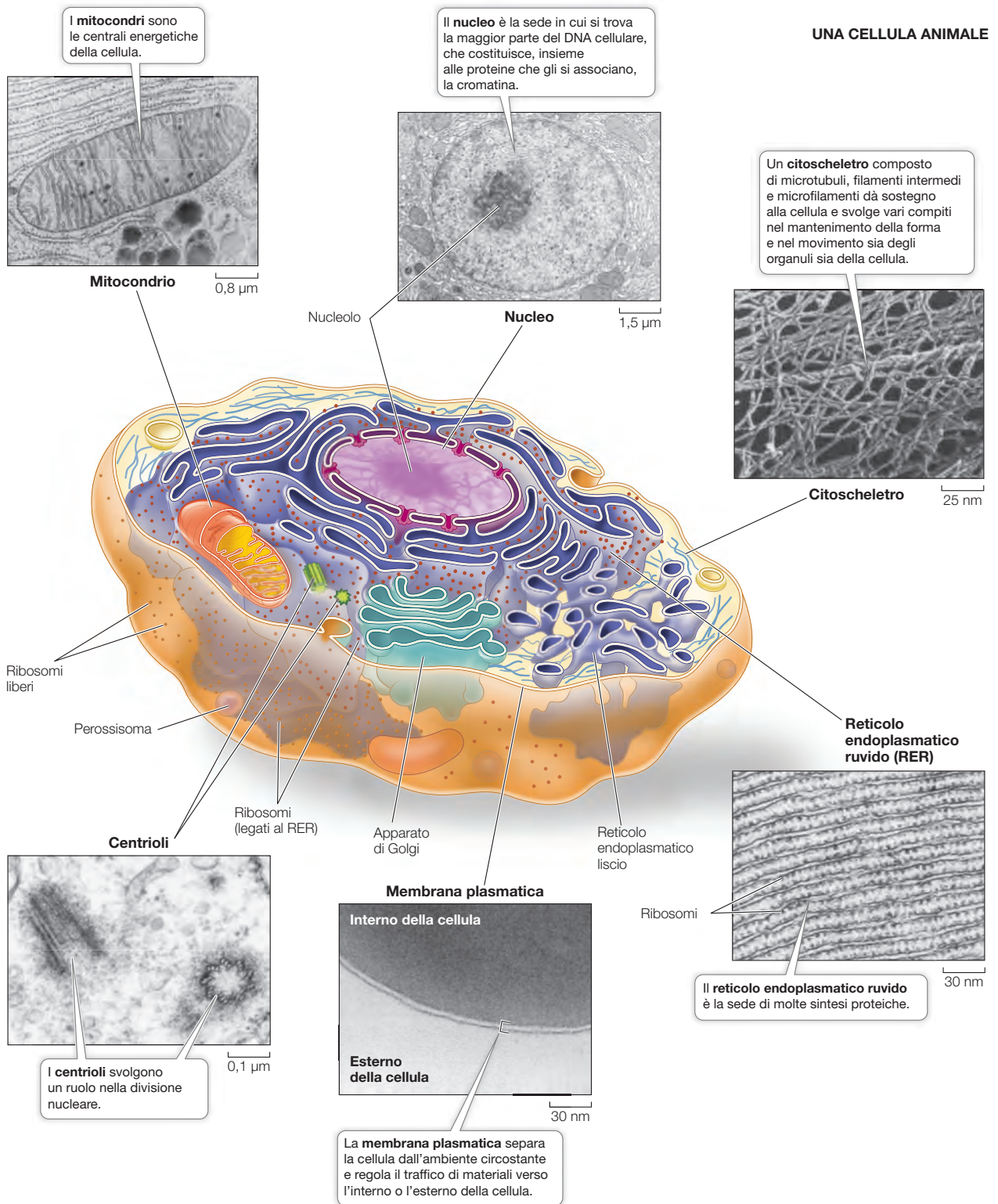
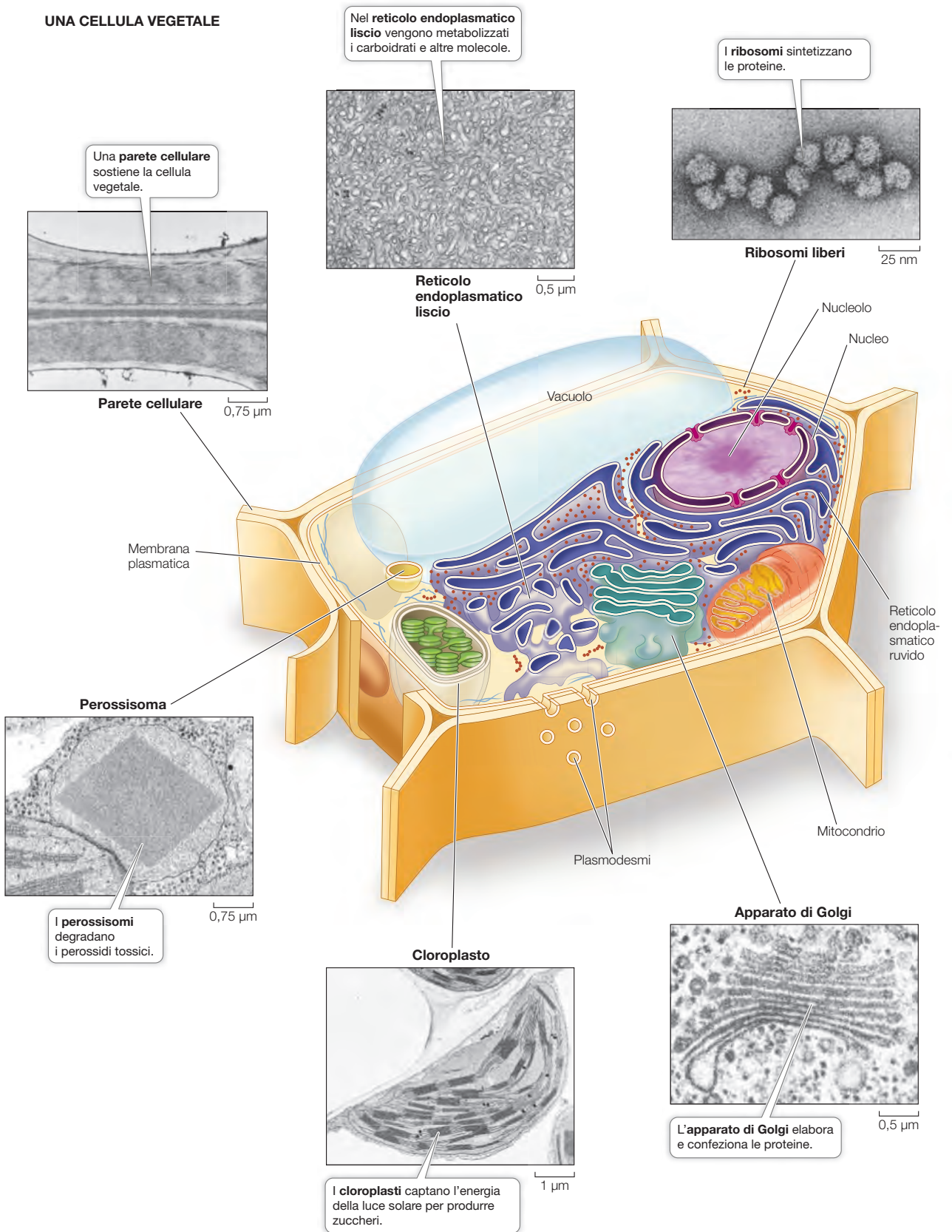


Figura 5.7 Le cellule eucariotiche Visti al microscopio elettronico, molti organuli delle cellule provenienti da piante appaiono praticamente identici a quelli delle cellule provenienti da animali. Strutture cellulari che, invece, si osservano nelle cellule delle piante ma non in quelle degli animali sono la parete cellulare e i cloroplasti. Si noti che le fotografie sono ottenute da «fettine» bidimensionali, mentre le cellule sono strutture tridimensionali.

UNA CELLULA VEGETALE



▶ FIGURA CHIAVE

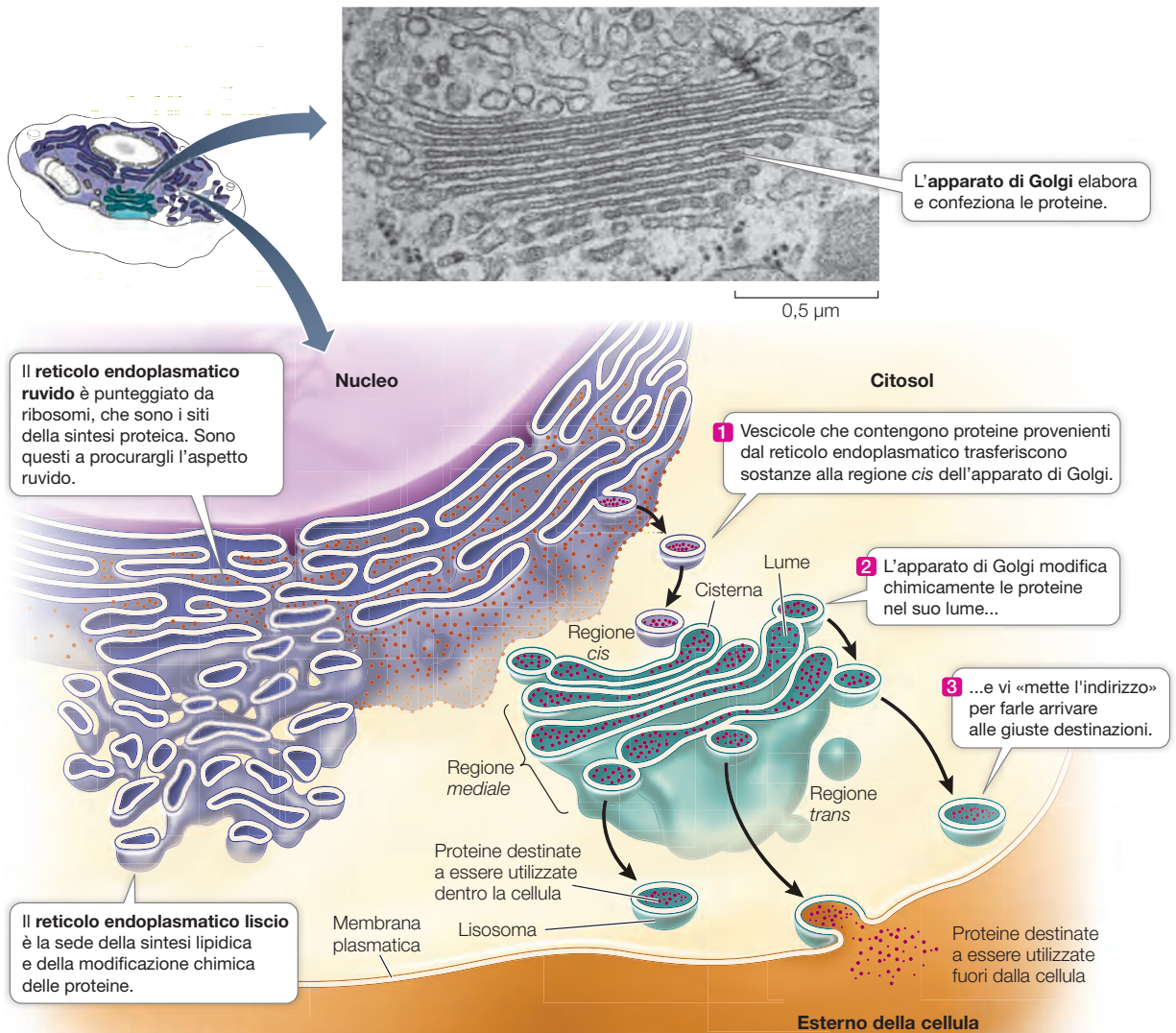


Figura 5.9 Il sistema di endomembrane Le membrane del nucleo, il reticolo endoplasmatico e l'apparato di Golgi formano una rete collegata da vescicole.

? Quali processi nel sistema delle endomembrane sono mediati dalle vescicole?

- nate ai lisosomi e alla membrana plasmatica), tenendole separate dal citoplasma (il RER partecipa anche al trasporto di queste proteine verso altre zone della cellula);
- mentre sono all'interno del RER le proteine possono essere modificate chimicamente per cambiarne la funzione e per «etichettarle» per la consegna a specifiche destinazioni cellulari;
- le proteine vengono trasportate verso altre mete entro la cellula racchiuse in vescicole che gemmano dal RER;
- la maggior parte delle proteine legate alla membrana è prodotta nel RER.

Man mano che viene sintetizzata, la proteina entra nel lume del RER attraverso un poro. Come nel caso del passaggio di una proteina attraverso un poro nucleare, c'è un particolare meccanismo di trasferimento per spostare proteine nell'ER, e ne parleremo nel ▶ Capitolo 14. Una volta entrate nel lume del RER le proteine subiscono molti cambiamenti, per esempio assumono la propria struttura terziaria ripiegandosi correttamente (▶ Figura 3.5) e formando eventuali ponti disolfuro.

Nel RER alcune proteine stabiliscono legami covalenti con gruppi carboidratici, divenendo così glicoproteine. Nel caso di proteine dirette ai lisosomi, i gruppi carboidratici

UN CASO DA VICINO L'ESPERIMENTO

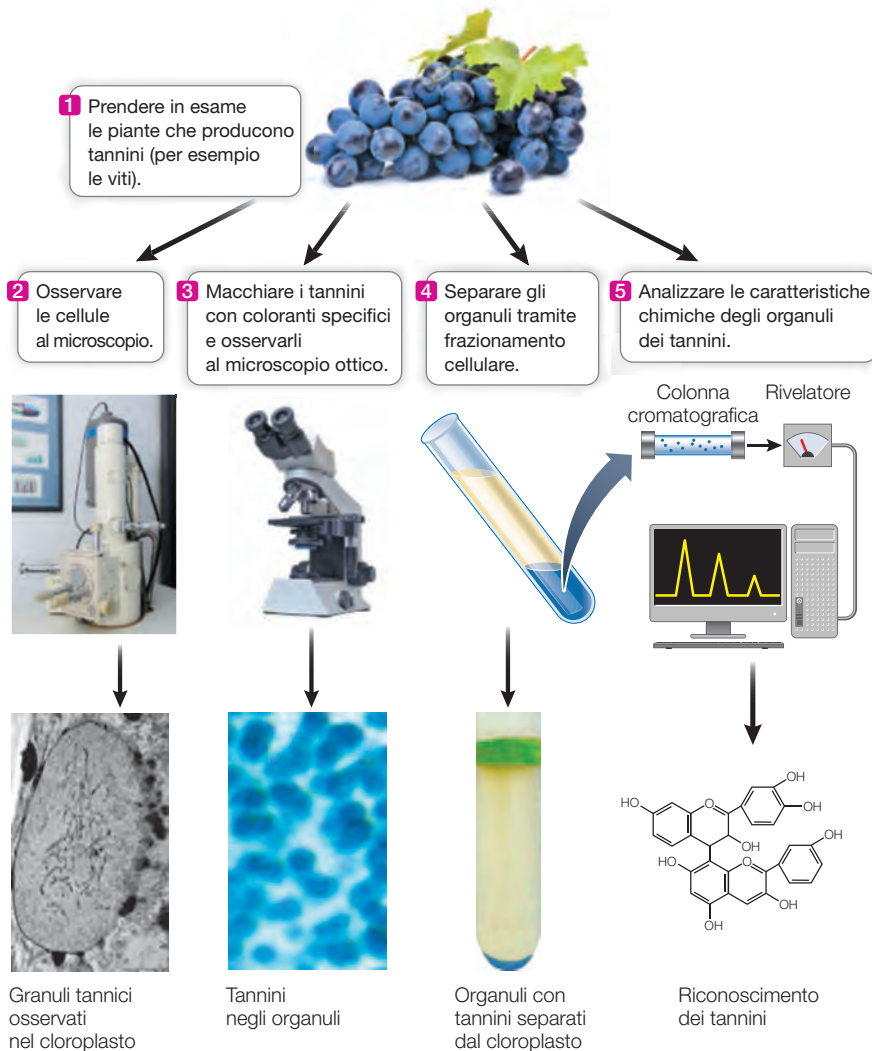
Articolo originale: Brillouet J.-M. et al. 2013. The tannosome is an organelle forming condensed tannins in the chlorophyllous organs of *Tracheophyta*. *Annals of Botany* 112: 1003-1014.

Attraverso una serie di osservazioni al microscopio, frazionamenti cellulari e analisi chimiche, i biologi hanno scoperto che i tannini delle piante sono compartimentati in una struttura fino a quel momento sconosciuta: il tannosoma.

IPOTESI

I pigmenti sono compartimentati in tutti i tipi di cellule?

METODO



RISULTATI

CONCLUSIONI

I tannini sono presenti in organuli che cominciano nei cloroplasti.

i neonati affetti, quindi, ne sono privi. Come si può immaginare, una conseguenza è l'accumulo dei perossidi tossici e questi bambini superano raramente un anno di vita.

I **gliossisomi** sono simili ai perossisomi e si trovano soltanto nelle piante. Sono più abbondanti nelle piante giovani e al loro interno avviene la conversione delle scorte lipidiche in carboidrati, che sono poi trasportati alle cellule in crescita.

I **vacuoli** si trovano in molte cellule eucariotiche, ma specialmente in quelle di piante, funghi e protisti.

I vacuoli delle piante (**Figura 5.13**) hanno svariate funzioni.

- **Struttura:** in molte cellule vegetali i vacuoli occupano più del 90% del volume della cellula e crescono assieme a essa. La presenza di sostanze disciolte nel vacuolo lo fa gonfiare come un palloncino, in seguito all'afflusso di

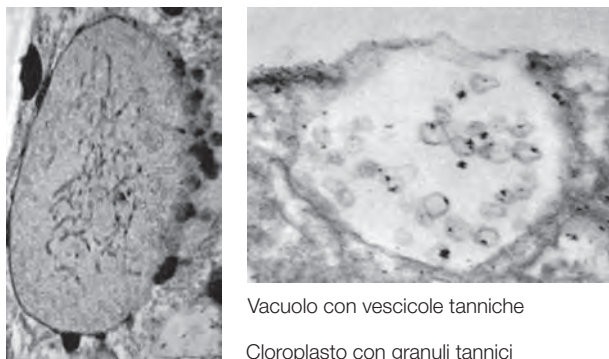
Alla scoperta di un nuovo organulo: il tannosoma

LAVORARE CON I DATI

La squadra di biologi e chimici (Brillouet *et al.*, 2013) del French National Institute for Agriculture Research, guidata da Geneviève Conejero, si propose di investigare la base cellulare dei tannini. Era risaputo, grazie ad analisi da microscopio elettronico, che questi pigmenti si accumulano nei vacuoli, ma non si conosceva bene come riuscissero a raggiungerli. Gli studiosi sfruttarono una combinazione di microscopia ottica ed elettronica (► Figura 5.3), di frazionamento cellulare (► Figura 5.6) e di analisi chimiche per mostrare che i tannini si formano nelle singole vescicole, chiamate in seguito tannosomi.

DOMANDE

1 Gli organi delle piante ricche di tannini furono esaminati con microscopia elettronica. Alcune immagini rappresentative sono mostrate in **Figura A**. Cosa indicano queste immagini sull'origine e sulla localizzazione finale dei tannini nella cellula? A partire da ciò che sai sugli spostamenti delle vescicole nelle cellule, come pensi che si spostino i tannini dai cloroplasti al vacuolo?



Vacuolo con vescicole tanniche

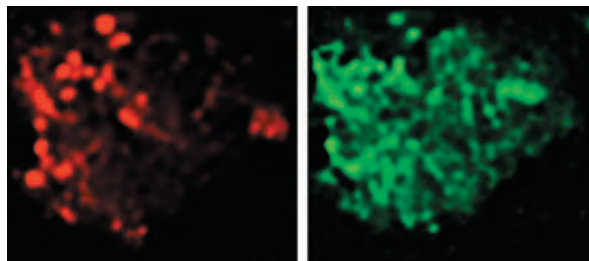
Cloroplasto con granuli tannici

Figura A

acqua dal citoplasma. Una cellula vegetale matura non si gonfia quando il vacuolo si riempie d'acqua, visto che ha una parete cellulare rigida, ma si irrigidisce a causa dell'aumento della pressione interna (detta turgore), il che contribuisce a sostenere la pianta (► Figura 6.10).

- **Riproduzione:** i vacuoli contengono alcuni pigmenti (in particolare quelli blu e rosa) nei petali e nei frutti delle piante a fiore. Questi pigmenti, le *antocianine*, sono segnali visivi che contribuiscono ad attrarre animali per promuovere l'impollinazione o la dispersione dei semi.
- **Digestione:** in alcune piante i vacuoli all'interno dei semi contengono enzimi che idrolizzano le proteine accumulate riducendole ai monomeri che le compongono. Durante la germinazione dei semi tali monomeri sono utilizzati come sostanze nutritive dalle piantine in crescita.
- **Deposito:** le cellule delle piante generano numerosi sottoprodotti tossici e di scarto, molti dei quali vengono semplicemente accumulati all'interno dei vacuoli. Questi materiali immagazzinati, essendo velenosi o repellenti, scoraggiano alcuni animali dal cibarsi delle piante e possono quindi contribuire alla loro difesa e sopravvivenza. Un esempio è costituito dai *tannini*, una classe di polife-

2 Gli scienziati utilizzarono coloranti specifici per etichettare la clorofilla e i tannini in modo da poter poi esaminare fettine di tessuto vegetale tramite microscopia ottica; i risultati sono visibili in **Figura B**. Cosa ne deduciamo sull'origine subcellulare dei tannini, e come si collega ciò alla risposta fornita per la domanda 1?



Colorazione della clorofilla in cellule vegetali

Colorazione dei tannini in cellule vegetali

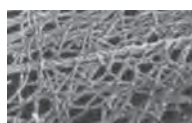
Figura B

3 Il frazionamento cellulare venne utilizzato per provare a isolare le strutture contenenti tannini dai cloroplasti. Dalle cellule frazionate e immerse in uno sciroppo di saccarosio molto denso (72%) si ricavarono due frazioni delimitate da membrana (► ESPERIMENTO). Entrambe furono esaminate al microscopio, studiandone la colorazione, e il contenuto venne analizzato anche chimicamente per individuare clorofilla e tannini. I risultati sono mostrati in tabella. Cosa ne deduci sui compartimenti dei tannini?

	Frazione superiore	Frazione inferiore
Colorazione dei tannini	Non presente	Presente
Colorazione della clorofilla	Presente	Presente
Individuazione chimica dei tannini	Non presente	Presente

noli che vengono prodotti in molte piante e che di solito si sentono quando degustiamo del tè o del vino. Quel gusto amaro scoraggia i predatori, e la loro colorazione scura agisce come la melanina per gli animali, proteggendo la pianta dai danni della luce ultravioletta. I tannini vengono prodotti nel cloroplasto e finiscono nel vacuolo. Un organulo recentemente scoperto, giustamente chiamato *tannosoma*, contiene tannini (**UN CASO DA VICINO: Alla scoperta di un nuovo organulo: il tannosoma**).

Finora abbiamo parlato dei numerosi organuli delimitati da membrane. Ora ci occuperemo di un gruppo di strutture citoplasmatiche prive di membrane.



■ Il citoscheletro è importante per la struttura della cellula e il suo movimento

Le forme delle cellule a volte possono mutare, e al loro interno si osservano rapidi movimenti. Il microscopio elettronico ha rivelato un nuovo mondo di strutture subcellulari, tra cui un reticolo di filamenti all'interno della cellula. La sperimentazione ha dimostrato che

questo reticolo, detto **citroscheletro**, svolge molti compiti importanti:

- sostiene la cellula e ne conserva la forma;
- mantiene in posizione gli organuli e altre particelle all'interno della cellula;
- muove gli organuli e altre particelle nella cellula;
- è coinvolto nei movimenti del citoplasma, detti *correnti citoplasmatiche*;
- interagisce con strutture extracellulari, contribuendo ad ancorare la cellula nella sua sede.

Il citroscheletro eucariotico ha tre componenti: i microfilamenti (col diametro minore), i filamenti intermedi e i microtubuli (col diametro maggiore). Essi espletano funzioni molto diverse tra loro.

I microfilamenti I microfilamenti si possono trovare come filamenti singoli, a fasci, oppure in reti. Hanno un diametro di circa 7 nanometri e possono essere lunghi fino a molti micrometri. Svolgono principalmente due ruoli:

- coadiuvano l'intera cellula o parti di essa nel movimento;
- determinano e stabilizzano la forma della cellula.

I microfilamenti sono assemblati a partire da monomeri di **actina**, una proteina che esiste in molte forme e ha molte funzioni, specialmente negli animali. L'actina che si trova nei microfilamenti (conosciuti anche come **filamenti actinici***) ha estremità distinte, denominate «più» e «meno». Queste estremità permettono ai monomeri di actina di interagire tra loro e di formare lunghe catene a doppia elica (Figura 5.14A). All'interno delle cellule la polimerizzazione

dell'actina in microfilamenti è reversibile ed essi possono scomparire, scomponendosi in monomeri di actina libera. Questi processi sono mediati da apposite proteine che legano l'actina.

* **Collega i concetti:** Nelle cellule muscolari degli animali, i filamenti actinici sono uniti a un'altra proteina, la «proteina motrice» miosina, e le interazioni tra le due sono responsabili della contrazione dei muscoli (descritta nel ► Paragrafo 47.1).

Nelle cellule non muscolari, i filamenti actinici sono associati a variazioni circoscritte della forma cellulare. Per esempio, i microfilamenti sono coinvolti nei movimenti del citoplasma detti correnti citoplasmatiche, nel movimento ameboido e nel restringersi progressivo della cintura contrattile che divide una cellula animale in due cellule figlie. I microfilamenti sono anche coinvolti nella formazione dei prolungamenti cellulari detti *pseudopodi* (dal greco *pseudo* = falso e *podium* = piede) che permettono ad alcune cellule di muoversi (Figura 5.15). Come vedremo nel ► Paragrafo 41.3, le cellule del sistema immunitario devono muoversi verso altre cellule durante la risposta immunitaria.

In alcuni tipi di cellule i microfilamenti formano un reticolo subito al di sotto della membrana plasmatica. Le proteine che legano l'actina stabiliscono legami incrociati tra microfilamenti fino a formare una struttura rigida a rete che sostiene la cellula. Per esempio, i microfilamenti sostengono i minuscoli microvilli che rivestono l'intestino umano, estendendo la superficie capace di assorbire le sostanze nutritive (Figura 5.16).

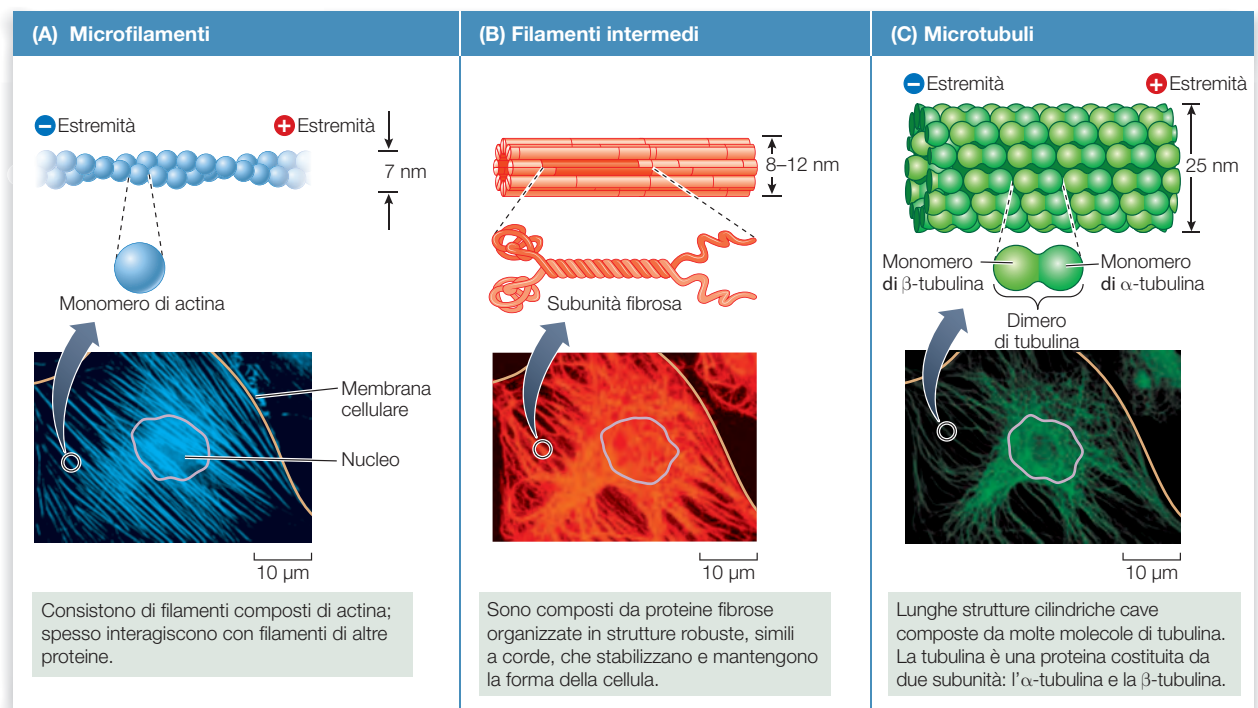


Figura 5.14 Il citroscheletro La figura illustra nei particolari le tre componenti strutturali più evidenti e importanti del citroscheletro. Le immagini ritraggono la stessa cellula, trattata con diversi anticorpi fluorescenti, che rivelano i microfilamenti (A), i filamenti intermedi (B) e i microtubuli (C). Queste strutture mantengono la forma della cellula, la rinforzano e contribuiscono al suo movimento. Il nucleo della cellula è prossimo al centro delle inquadrature.

L'ESPERIMENTO

Figura 5.20A Il ruolo dei microfilamenti nel movimento cellulare – dimostrazione di una relazione causa-effetto in biologia

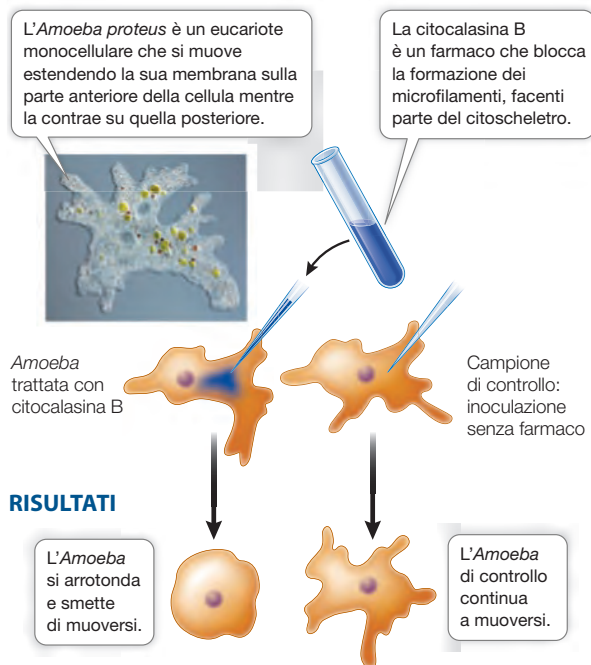
Articolo originale: Pollard T.D. and Wehling R.R. 1974. Actin and Myosin in cell movement. *CRC Critical Reviews of Biochemistry* 2: 1-65.

Dopo aver dimostrato che, in provetta, il farmaco citocalasina B impedisce la formazione di microfilamenti da precursori monomeric, ci si è chiesti: il farmaco funzionerà in questo modo nelle cellule viventi e inibirà il movimento cellulare nell'*Amoeba*? Esperimenti complementari hanno dimostrato che il farmaco non avvelenava altri processi cellulari.

IPOTESI

I movimenti cellulari ameboidi sono causati dal citoscheletro.

METODO



CONCLUSIONI

I microfilamenti del citoscheletro sono fondamentali per i movimenti cellulari ameboidi.

LAVORARE CON I DATI

Figura 5.20B Il ruolo dei microfilamenti nel movimento cellulare – dimostrazione di una relazione causa-effetto in biologia

Articolo originale: Pollard T.D. and Wehling R.R. 1974. Actin and Myosin in cell movement. *CRC Critical Reviews of Biochemistry* 2: 1-65.

Nel corso della ricerca di molecole naturali che avessero effetti sulle cellule, specialmente quelle tumorali, un gruppo di chimici e biologi alle Imperial Chemical Industries esaminò estratti del fungo *Helminthosporium dematioides*. Risultando che gli estratti inibivano la divisione cellulare, gli scienziati purificarono il principio attivo e lo denominarono citocalasina B (dal greco *cyto* = cellula e *chalis* = dislocazione). Da notare che l'applicazione della citocalasina B alle cellule in divisione bloccava la divisione del citoplasma ma non quella del nucleo, quindi si otteneva una cellula con due nuclei. Inoltre il farmaco inibiva il movimento cellulare e la fagocitosi. Si è ipotizzato che entrambi questi processi dinamici coinvolgessero i microfilamenti citoplasmatici (filamenti actinici). In provetta la citocalasina B bloccava la polimerizzazione dei monomeri di actina in filamenti actinici. Questa osservazione ha fatto pensare che la citocalasina B si potesse usare in esperimenti capaci di dimostrare una relazione di causa-effetto: se un processo cellulare è stato inibito dal farmaco, quel processo deve coinvolgere i microfilamenti. Questa ipotesi sta alla base dell'esperimento mostrato nella ► Figura 5.20A. Sono stati svolti molti importanti controlli per convalidare le conclusioni di questo esperimento. Lo si è ripetuto in presenza dei seguenti farmaci: cicloesimide, che inibisce la sintesi di nuove proteine, dinitrofenolo, che inibisce la formazione di nuovo ATP (energia), e colchicina, che inibisce la polimerizzazione dei microtubuli. I risultati sono esposti nella tabella seguente.

Condizioni	Cellule arrotondate (%)
Nessun farmaco	3
Citocalasina B	95
Colchicina	4
Cicloesimide	3
Cicloesimide + citocalasina B	94
Dinitrofenolo	5
Dinitrofenolo + citocalasina B	85

DOMANDE

- 1 Spiega le riflessioni che hanno ispirato ogni esperimento. Perché questi controlli erano importanti?
- 2 Interpreta i risultati di ogni esperimento. Quali conclusioni si possono trarre riguardo ai movimenti in *Amoeba* e al citoscheletro?

4 I movimenti delle proteine appena sintetizzate possono essere seguiti dentro la cellula utilizzando un esperimento di marcatura intermittente (*pulse-chase experiment*). Si marcano le proteine in via di sintesi con un isotopo radioattivo (fase di pulse), poi si lascia che la cellula elabori le proteine per periodi di tempo variabili (fase di chase). Isolando poi gli organuli cellulari e misurandone il livello di radioattività, si determina l'ubicazione delle proteine radioattive. Che risultato ti aspetteresti per (a) un enzima lisosomale e (b) una proteina secreta dalla cellula?

Tutte le cellule interagiscono con il loro ambiente. Molte cellule eucariotiche fanno parte di un organismo pluricellulare e devono coordinare accuratamente le loro attività con altre cellule. La membrana plasmatica ha un ruolo cruciale in queste interazioni, ma sono coinvolte anche altre strutture al di fuori di essa.

ra 5.10). In alcuni casi, come quello dei fagociti del sistema immunitario umano, la particella inglobata può essere un'intera cellula, come un batterio. I plastidi potrebbero essere nati da un avvenimento simile, che abbia coinvolto un eucariote ancestrale e un cianobatterio (Figura 5.23B).

5.5 RICAPITOLIAMO

Le cellule eucariotiche hanno avuto origine molto tempo dopo rispetto a quelle procariotiche. Alcuni organuli potrebbero essersi evoluti per introflessione della membrana plasmatica, mentre altri si sono probabilmente evoluti per endosimbiosi.

Hai imparato a...

- Spiegare come possa la membrana plasmatica essere coinvolta nell'evoluzione del sistema di endomembrane negli eucarioti.
- Mettere in relazione la teoria endosimbiotica alle osservazioni delle cellule moderne.

- 1 Come ha potuto una introflessione della membrana in una cellula procariotica portare alla formazione del sistema di endomembrane?
- 2 Se rimossi da una cellula, gli organuli come i mitocondri smettono di funzionare. Quale aspetto della teoria endosimbiotica spiega questo comportamento?

In questo capitolo abbiamo proposto una panoramica dei componenti delle cellule, con alcuni cenni sulle loro strutture, funzioni e origini. Intraprendendo ora lo studio dei principali processi cellulari, bisogna tenere presente che i componenti cellulari non operano in isolamento, ma fanno parte di un sistema dinamico, interattivo. Nel ► Capitolo 6 mostreremo che la membrana plasmatica non è assolutamente una barriera passiva ma, al contrario, è un sistema multifunzionale che collega l'interno della cellula con il suo ambiente extracellulare.

► UN CASO DA VICINO

? I pigmenti sono compartimentati in tutti i tipi di cellule?

In questo capitolo, abbiamo visto le varie situazioni in cui i pigmenti sono concentrati in singoli organuli: negli umani, la melanina è raggruppata nei melanosomi dell'epidermide; nelle piante, i tannini si trovano nei tannosomi, la clorofilla nei tilacoidi, altri pigmenti nei cromoplasti, e le antocianine che possono attrarre impollinatori e dispersori di semi sono invece concentrate nei vacuoli di petali e frutti. Inoltre, è stata illustrata la fondamentale capacità delle proteine motrici di spostare i granuli di pigmento al centro delle cellule in alcuni pesci e anfibi, per schiarire la loro pelle come meccanismo di difesa. Numerosi tratti biologici e adattamenti vari sono collegati ai pigmenti negli organuli. Per esempio, il colore degli occhi dipende dalla distribuzione dei melanosomi, e l'albinismo, così come l'assenza di protezione dalla luce ultravioletta, possono essere causati da alterazioni genetiche nella formazione dei melanosomi. Nelle piante, la formazione dei tannosomi è associata alle loro difese (► Capitolo 38); capire il processo con cui si formano i tannosomi può dunque apportare benefici per l'agricoltura. Per esempio, i tannini sono cruciali per la degustazione del vino rosso e la manipolazione delle concentrazioni tanniche può determinare nuovi sapori.

PROSPETTIVE FUTURE

Negli umani, la forma più comune di tumore è quello della pelle. Gran parte dei tumori della pelle sono facilmente trattabili, ma c'è un tipo raro, il melanoma, che può essere mortale. Come dice il suo nome, un melanoma è causato da un accumulo eccessivo di melanociti nella pelle. Ciò può accadere per un eccesso di esposizione alla luce solare, superiore alla capacità dei pigmenti di melanina di assorbire la componente ultravioletta. Quando il tumore si sviluppa, spesso diventa resistente ai farmaci utilizzati per trattarlo. Ricerche recenti indicano che uno dei motivi di questa resistenza risiede nel fatto che i farmaci vengono assorbiti dai melanosomi e rimangono bloccati nei compartimenti, incapaci di raggiungere i bersagli nella cellula dove invece sarebbero efficaci. I biologi stanno studiando lo sviluppo di nuovi farmaci che possano mirare ai melanosomi impedendo loro questa cattura.

5 IL CAPITOLO IN SINTESI

5.1 Le cellule sono le unità fondamentali della vita

- La **teoria cellulare** è la teoria unificante della biologia cellulare. Tutti gli esseri viventi sono composti di cellule, e tutte le cellule vengono da cellule preesistenti.
- Le cellule sono piccole per poter mantenere un **rapporto superficie-volume** elevato. Ciò permette uno scambio di adeguate quantità di materiali con l'ambiente. ► Figura 5.1 e 5.2, Attività 5.1
- Le strutture cellulari possono essere studiate al microscopio ottico o elettronico. ► Figura 5.3, Attività 5.2
- Tutte le cellule sono racchiuse da una **membrana plasmatica** selettivamente permeabile, che separa i loro contenuti dall'ambiente esterno.
- Mentre alcuni processi biochimici, molecole e strutture sono comuni a tutti i tipi di cellule, esistono due categorie di organismi – **procarioti** e **eucarioti** – che si distinguono per strutture cellulari particolari.

- Le cellule eucariotiche sono in genere più grandi e più complesse di quelle procariotiche. Contengono **organuli** racchiusi da una membrana, tra cui il **nucleo**.

5.2 Le cellule procariotiche sono le cellule più semplici

- Le cellule procariotiche non hanno compartimenti interni, ma sono provviste di un'area del **nucleoide** che contiene il DNA. Il resto del materiale interno alla cellula, compresi i **ribosomi**, viene chiamato **citoplasma** (o citosol). Alcuni procarioti hanno strutture protettive supplementari, tra cui una **parete cellulare**, una **membrana esterna** e una **capsula**. ► **Figura 5.4**
- Alcuni procarioti hanno **membrane interne** ripiegate, per esempio quelle utilizzate nella fotosintesi, e possono presentare **flagelli** o **pili** per la mobilità o l'adesione. ► **Figura 5.5**
- Proteine filamentose citoplasmatiche formano il **citoscheletro**, che contribuisce alla divisione cellulare e al mantenimento della forma della cellula.

5.3 Le cellule eucariotiche contengono organuli

► Attività 5.3

- Le cellule eucariotiche sono più grandi di quelle procariotiche e contengono molti **organuli** delimitati da una membrana. Le membrane che racchiudono gli organuli assicurano la compartimentazione delle loro funzioni. ► **Figura 5.7**
- Il **nucleo** contiene gran parte del DNA della cellula e partecipa al controllo della sintesi proteica. Il DNA e le proteine a esso associate formano un materiale detto **cromatina**. Ogni molecola lunga e sottile di DNA costituisce una struttura separata di cromatina detta **cromosoma**. ► **Figura 5.8**
- All'interno del nucleo si trova il **nucleolo**, dove inizia l'assemblaggio dei ribosomi. I **ribosomi** fungono da sito della sintesi proteica.
- Il **sistema di endomembrane** – che comprende il **reticolo endoplasmatico** e l'**apparato di Golgi** – è una serie di compartimenti interconnessi racchiusi da membrane che isola le proteine e le modifica. I **lisosomi** contengono molti enzimi digestivi. ► **Figura 5.9 e 5.10, Attività 5.4, Animazione 5.1**

- I **mitocondri** e i **cloroplasti** sono organuli semiautonomi che elaborano l'energia. I mitocondri sono presenti nella gran parte degli organismi eucariotici e contengono gli enzimi necessari per la **respirazione cellulare**. Le cellule degli eucarioti fotosintetici contengono i cloroplasti che captano l'energia della luce per la fotosintesi. ► **Figure 5.11 e 5.12**
- Grandi **vacuoli** sono presenti in molte cellule delle piante. Un vacuolo è un compartimento racchiuso da una membrana pieno d'acqua e di sostanze in soluzione.
- I **microfilamenti**, i **filamenti intermedi** e i **microtubuli** del citoscheletro forniscono alla cellula forma, resistenza e movimento. ► **Figure 5.14, 5.15, 5.16**
- Le **proteine motrici** usano l'energia cellulare per cambiare forma e muoversi. Guidano il movimento flessorio di **ciglia** e **flagelli**, e trasportano gli organuli lungo i microtubuli all'interno della cellula. ► **Figure 5.18 e 5.19**

5.4 Le strutture extracellulari ricoprono un ruolo importante

- La **parete cellulare** vegetale è composta prevalentemente di cellulosa. I **plasmodesmi** attraversano le pareti cellulari e uniscono i citoplasmi di cellule adiacenti.
- Negli animali la **matrice extracellulare** è composta di diversi tipi di proteine, tra cui il **collagene** e i **proteoglicani**. ► **Figura 5.22**

5.5 Le cellule eucariotiche si sono evolute in vari passaggi

- Le ripiegature verso l'interno della membrana plasmatica potrebbero aver condotto alla formazione di alcuni organuli delimitati da membrane, come il sistema di endomembrane e il nucleo. ► **Figura 5.23A**
- Simbiosi** significa «vita insieme». La teoria endosimbiotica afferma che i mitocondri e i cloroplasti hanno avuto origine quando cellule più grandi hanno fagocitato, ma non digerito, cellule più piccole. I benefici reciproci hanno consentito che la relazione simbiotica si mantenesse, permettendo alle cellule più piccole di evolversi negli organuli eucariotici che si possono osservare oggi. ► **Figura 5.23B**

I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

- 5.1** Le membrane forniscono struttura alle cellule e permettono il mantenimento dell'omeostasi e la comunicazione con le altre cellule.
- 5.2** Grazie al microscopio possiamo visualizzare le cellule.
- 5.3** Ciascun organulo ricopre una funzione specifica che, quando combinata con le altre, permette alla cellula di funzionare nella sua interezza.

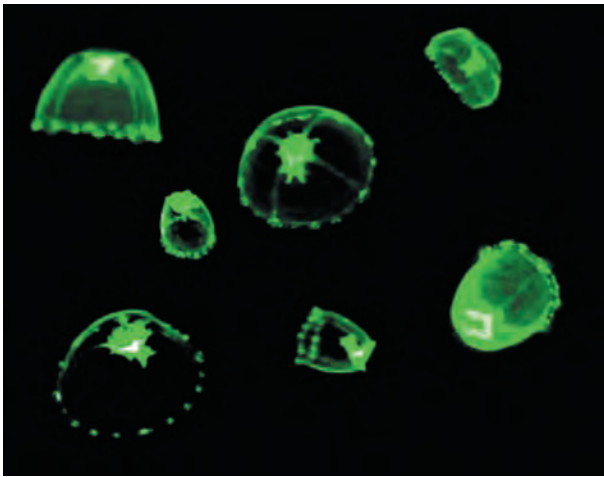
Articolo originale: Hirschberg K. et al. 1998. Kinetic analysis of secretory protein traffic and characterization of Golgi to plasma membrane transport intermediates in living cells. *The Journal of Cell Biology* 143: 1485-1503.

Alcune proteine emettono luce naturalmente. Un esempio di queste è la proteina fluorescente verde espressa nella medusa *Aequorea victoria*, che emette un bagliore nel verde sui bordi del suo corpo circolare.

I biologi non sono sicuri del vantaggio biologico che questa proteina fluorescente verde avrebbe per le meduse, anche se un'ipotesi è costituita dalla possibilità che la luce tenga i predatori alla larga.

La ricerca su questo fronte continua, e nel frattempo si sta cercando di sfruttare questa proteina come strumento biologico. Il gene che la codifica è stato isolato e piccole porzioni di esso sono state legate ad altri geni codificanti proteine provenienti da altri organismi.

L'espressione di questi geni fusi insieme produce «proteine di fusione» che invece di avere le loro funzioni biologiche normali costituiscono una sorta di etichetta fluorescente che rende le proteine tracciabili.



I ricercatori sono così riusciti a seguire al microscopio una proteina di fusione all'interno di una cellula di mammifero. La fusione da loro prodotta ha riguardato il gene fluorescente con quello che codifica una proteina da un virus. Quando questo virus infetta una cellula, costringe la cellula a produrre la sua proteina e a inserirla nella membrana plasmatica. La membrana viene utilizzata per accumulare altri virus. Quindi tramite la scelta di questa proteina, i ricercatori hanno individuato un buon modo per tracciare i movimenti di una proteina attraverso la cellula: con un microscopio attrezzato per le osservazioni in fluorescenza, hanno misurato le variazioni delle diverse parti della cellula a partire dall'inoculazione del virus in essa. La tabella seguente riassume i risultati.

Intensità relativa della fluorescenza				
Tempo (min)	ER	Apparato di Golgi	Membrana plasmatica	Totale
0	0,95	0,05	0,00	1,00
20	0,64	0,28	0,08	1,00
40	0,38	0,39	0,23	1,00
60	0,17	0,38	0,44	0,99
80	0,05	0,28	0,65	0,98
100	0,00	0,25	0,70	0,95
150	0,00	0,05	0,77	0,82
200	0,00	0,00	0,75	0,75

Domande

- 1 Crea un grafico con l'intensità della fluorescenza al trascorrere del tempo per ciascuna categoria. Basandoti sui risultati, ricostruisci il percorso fatto dalla proteina.
- 2 Ipotizziamo che alle cellule del mammifero oltre al virus con il gene per la proteina di fusione venga inoculata anche una molecola che inibisce la sintesi di proteine; come cambierebbero in questo caso i risultati dell'esperimento?
- 3 Un altro metodo per tracciare una proteina etichettata è il frazionamento della cellula. Si infetta la cellula, viene spezzata a intervalli di tempo diversi e le parti così ottenute vengono isolate per centrifugazione. In ciascuna delle parti ottenute a differenti intervalli di tempo, possiamo identificare la proteina fluorescente. Con questo metodo gli scienziati potrebbero imparare qualcosa di diverso? Motiva la risposta.
- 4 La proteina fluorescente verde non è l'unica proteina che i biologi usano per etichettare le proteine. Che tipo di proteine fluorescenti dovrebbero utilizzare per etichettare e seguire i movimenti di due proteine nella stessa cellula contemporaneamente? In questo caso, come potrebbero dimostrare che le due proteine finiscono in ubicazioni differenti della cellula?
- 5 Crea un grafico o una tabella in cui raccogliere i risultati previsti di un esperimento in cui si seguono i percorsi sui ribosomi dell'ER di due proteine: di una proteina secretoria destinata ad essere secreta dalla cellula e una perossidasi destinata al perossisoma.

David Sadava, David M. Hillis, H. Craig Heller, Sally Hacker

Biologia

1. La cellula

Quinta edizione italiana condotta sulla undicesima edizione americana

La biologia è in continua evoluzione: nuove ipotesi si traducono in nuove conoscenze, ma anche in nuovi spunti di ricerca e nuovi strumenti di insegnamento, e questo rende l'esigenza di restare aggiornati più urgente rispetto ad altre discipline.

La quinta edizione italiana di *Biologia* raccoglie il patrimonio di informazioni, strumenti e prospettive accumulato negli ultimi anni e lo organizza partendo dall'idea che la biologia sia prima di tutto un sistema: quale che sia il livello di organizzazione che si vuole indagare, dalle molecole agli ecosistemi, i sistemi biologici sono interconnessi e complessi, e serve un approccio integrato. Questa constatazione legata allo studio della disciplina riflette il fatto che la popolazione umana è connessa in modo imprescindibile con le altre forme viventi.

Questo libro porta lo studente a vedere la biologia come qualcosa che lo riguarda e che riguarda il suo futuro (anche di scienziato) e lo sprona, attraverso l'apprendimento attivo, a partecipare al processo di scoperta, ad acquisire abilità di gestione e interpretazione dei dati, a formarsi un pensiero critico e propositivo. Il metodo degli autori, incentrato su esempi reali e vivaci e su ricerche in corso, stimola lo studente alla scoperta attiva e lo fa attraverso rubriche che hanno una stretta coerenza reciproca.

- *Un caso da vicino*: una storia reale e una domanda, ad apertura di capitolo, con spunti di lavoro scaturiti da

ricerche recenti; la risposta dettagliata alla domanda si trova a fine capitolo.

- *L'esperienza*: la descrizione della ricerca che sta alla base di *Un caso da vicino*.
- *Lavorare con i dati*: una proposta di lavoro sui dati reali dell'*esperienza*, nella quale lo studente è invitato ad analizzare i risultati da sé e a rispondere ad alcune domande.
- *Prospettive future*: nuove domande e opportunità di ricerca, sempre in rapporto a *Un caso da vicino*, a fine capitolo.
- *Concetti chiave*: sintesi di idee portanti all'inizio di ogni paragrafo.
- *Ricapitoliamo*: riassunto del paragrafo, con un elenco di abilità (*Hai imparato a...*) che lo studente deve aver acquisito, oltre a domande ed esercizi, in rapporto esplicito con i *concetti chiave*.
- *I concetti in pratica*: sintesi di una ricerca reale che verte intorno ad alcuni *concetti chiave* del capitolo, con una serie di domande.

Infine, anche i contenuti multimediali sono stati pensati nell'ottica di un approccio integrato. Nel testo sono richiamate infatti *Attività*, *Animazioni* e *Media Clip* che sono disponibili sul sito e nell'ebook. *Animazioni* e *Media Clip* sono inoltre visualizzabili sullo smartphone scaricando l'App **Guarda!**

David Sadava è professore di Biologia presso The Claremont Colleges, Claremont, California.

David M. Hillis è direttore del Center for Computational Biology and Bioinformatics presso la University of Texas, Austin, Texas.

H. Craig Heller è professore di Scienze biologiche e Biologia umana presso la Stanford University, Stanford, California.

Sally Hacker è professoressa di Ecologia presso la Oregon State University, Corvallis, Oregon.

Le risorse multimediali



online.universita.zanichelli.it/sadava-5e

A questo indirizzo sono disponibili le risorse multimediali di complemento al libro. Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su my.zanichelli.it inserendo la chiave di attivazione personale contenuta nel libro.

Libro con ebook



Chi acquista il libro può scaricare gratuitamente l'**ebook**, seguendo le istruzioni presenti nel sito. L'ebook si legge con l'applicazione *Booktab Z*, che si scarica gratis da App Store (sistemi operativi Apple) o da Google Play (sistemi operativi Android).

SADAVA*HILLIS*1 CELLULA 5ED LUM
ISBN 978-88-08-33859-4



9 788808 338594

0 1 2 3 4 5 6 7 8 (60H)

www.zanichelli.it